

# Sinh học đại cương

PGS. TS. Nguyễn Như Hiền



NXB Đại học quốc gia Hà Nội 2005. 246 tr.

*Từ khoá:* Thành phần hóa học của cơ thể sống, thành phần vô cơ, nước, muối vô cơ, lipit, glucit, protein, axit nucleic, đại phân tử, siêu cấu trúc, tế bào, cấu trúc tế bào, tính chất của tế bào, phân bào, sinh sản tế bào, phân loại cơ thể sống, virut, vi khuẩn, nấm, tảo, thực vật nguyên thủy, năm giới, ba lãnh giới, học thuyết tiến hóa, di truyền quần thể, biến dị di truyền, chọn lọc tự nhiên, tiến hóa của hệ gen.

*Tài liệu trong Thư viện điện tử ĐH Khoa học Tự nhiên có thể được sử dụng cho mục đích học tập và nghiên cứu cá nhân. Nghiêm cấm mọi hình thức sao chép, in ấn phục vụ các mục đích khác nếu không được sự chấp thuận của nhà xuất bản và tác giả.*

## Mục lục

Chương 1 .....	7
<b>THÀNH PHẦN HOÁ HỌC CỦA CƠ THỂ SỐNG .....</b>	<b>7</b>
<b>1.1 CƠ THỂ SỐNG TỔ HỢP NHIỀU NGUYÊN TỐ KHÁC NHAU.....</b>	<b>7</b>
<b>1.2 CẤU THÀNH VÔ CƠ CỦA CƠ THỂ SỐNG .....</b>	<b>9</b>
1.2.1 Nước.....	9
1.2.2 Các chất muối vô cơ.....	10
<b>1.3 CẤU THÀNH HỮU CƠ CỦA CƠ THỂ SỐNG .....</b>	<b>11</b>
1.3.1 Cấu tạo các chất hữu cơ, các phản ứng sinh hoá .....	11
1.3.2 Gluxit (hydrat cacbon).....	12
1.3.3 Lipit.....	13
<b>1.4 PROTEIN.....</b>	<b>14</b>
1.4.1 Cấu trúc của protein.....	14
1.4.2 Enzym - chất xúc tác sinh học .....	15
<b>1.5 AXIT NUCLEIC .....</b>	<b>16</b>
1.5.1 Cấu tạo của axit nucleic .....	16
1.5.2 Các loại axit nucleic và vai trò của chúng .....	17
<b>1.6 CÁC PHỨC HỆ ĐẠI PHÂN TỬ, SIÊU CẤU TRÚC.....</b>	<b>19</b>
Chương 2.....	20

<b>CẤU TẠO TẾ BÀO CỦA CƠ THỂ</b> .....	<b>20</b>
<b>2.1 TẾ BÀO - ĐƠN VỊ TỔ CHỨC CƠ BẢN CỦA CƠ THỂ SỐNG</b> .....	<b>20</b>
<b>2.2 MÀNG SINH CHẤT (PLASMA MEMBRANE)</b> .....	<b>24</b>
2.2.1 Cấu trúc siêu vi và phân tử của màng sinh chất.....	24
2.2.2 Chức năng của màng sinh chất.....	25
<b>2.3 TẾ BÀO CHẤT VÀ CÁC BÀO QUAN</b> .....	<b>29</b>
2.3.1 Tế bào chất .....	29
2.3.2 MẠNG LƯỚI NỘI SINH CHẤT (ENDOPLASMIC RETICULUM).....	30
2.3.3 Riboxom (ribosome) .....	31
2.3.4 Bộ máy Golgi (golgi apparatus).....	31
2.3.5 Lyxoxom (lysosome) và Peroxyxom (peroxysome) .....	31
2.3.6 Ty thể (Mitochondria).....	32
2.3.7 Lạp thể (plastide).....	34
2.3.8 Hệ vi sợi (microfilament) và vi ống (microtubule).....	38
<b>2.4 CẤU TRÚC HIỂN VI VÀ SIÊU HIỂN VI CỦA NHÂN</b> .....	<b>38</b>
2.4.1 Màng nhân (nuclear membrane).....	39
2.4.2 Chất nhiễm sắc (chromatine) và thể nhiễm sắc (chromosome).....	39
2.4.3 Hạch nhân (nucleolus).....	40
2.4.4 Dịch nhân (caryolymph).....	41
<b>2.5 CHU KỶ SỐNG CỦA TẾ BÀO (CELL CYCLE) VÀ CƠ CHẾ ĐIỀU CHỈNH CHU KỶ</b> .....	<b>41</b>
2.5.1 Gian kỳ .....	42
2.5.2 Pha S .....	42
2.5.3 Pha G2 .....	43
<b>2.6 SỰ PHÂN BÀO VÀ SINH SẢN CỦA TẾ BÀO</b> .....	<b>43</b>
2.6.1 Phân bào nguyên nhiễm .....	43
2.6.2 Phân bào giảm nhiễm (meiosis).....	45
<b>Chương 3</b> .....	<b>47</b>
<b>Phân loại đa dạng cơ thể sống</b> .....	<b>47</b>
<b>3.1 Cơ sở của phân loại cơ thể</b> .....	<b>48</b>
3.1.1 Hệ tên kép của loài (Binomial name) .....	48
3.1.2 Hệ phân loại theo cấp bậc lệ thuộc (Hierarchical classification).....	48
3.1.3 Tiêu chí phân loại .....	49
<b>3.2 Năm giới sinh vật</b> .....	<b>50</b>
<b>3.3 Vi khuẩn và vi khuẩn cổ</b> .....	<b>52</b>
3.3.1 Lãnh giới vi khuẩn cổ (Archea).....	52
3.3.2 Lãnh giới vi khuẩn (Bacteria).....	53
3.3.3 Vi khuẩn lam (Cyanobacteria) .....	55
3.3.4 Virut (Virus).....	56
3.3.5 Tầm quan trọng về kinh tế của vi khuẩn và virut .....	60
<b>3.4 Giới: Protista - Nguyên sinh động vật (protozoa)</b> .....	<b>63</b>
3.4.1 Trùng amip (Amoeba).....	63
3.4.2 Trùng cá (Paramoecium) .....	65
3.4.3 Trùng roi (Flagellatae) .....	67
3.4.4 Trùng sốt rét (Plasmodium).....	69
<b>3.5 Giới Protista - Tảo (Algae)</b> .....	<b>72</b>
3.5.1 Chlamydomonas .....	73
3.5.2 Spirogyra .....	75
3.5.3 Chu trình sống của tảo .....	76
3.5.4 Ulva .....	78
3.5.5 Fucus.....	79

3.5.6	Tầm quan trọng về sinh thái học và kinh tế của tảo.....	80
3.6	<b>Giới Nấm (FUNGI)</b> .....	81
3.6.1	Nấm hoại sinh (Rhizopus).....	83
3.6.2	Nấm kí sinh Claviceps.....	85
3.6.3	Nấm ăn (Agaricus).....	86
3.6.4	Ngành Deuteromycota.....	86
3.6.5	Sự liên kết của nấm.....	87
3.6.6	Tầm quan trọng về sinh thái và kinh tế của nấm.....	88
3.7	<b>Giới thực vật (Plantae)</b> .....	89
3.7.1	Ngành Bryophyta.....	91
3.7.2	Thực vật có mạch nguyên thủy.....	93
3.7.3	Sự tiến hóa của thực vật có hạt.....	97
Chương 4	.....	106
Đa Dạng cơ thể sống	.....	106
4.1	Ngành thân lỗ Porifera (Hải miên sponges).....	106
4.2	Ngành thích ty bào Cnidaria (ruột khoang Coelenterates).....	107
4.3	Ngành giun dẹp plathelminthes.....	110
4.4	ngành giun đốt (annelida).....	114
4.4.1	Giun nhiều tơ (Polychaeta).....	115
4.4.2	Giun ít tơ (Oligochaeta).....	117
4.4.3	Đũa (Hirudinea).....	117
4.5	Ngành thân mềm (mollusca).....	118
4.6	Ngành da gai (echinodermata).....	120
4.7	Ngành giun tròn (nematoda).....	121
4.8	Ngành chân khớp (Arthropoda).....	123
4.8.1	Phân loại chân khớp.....	124
4.8.2	Những ưu điểm và nhược điểm của bộ xương ngoài.....	127
4.8.3	Những đặc điểm thích nghi của côn trùng.....	129
4.8.4	Ý nghĩa kinh tế của chân khớp.....	134
4.9	Ngành động vật có dây sống (Chordata).....	135
4.9.1	Đặc điểm cấu tạo.....	135
4.9.2	Phân loại.....	137
4.9.3	Mối quan hệ giữa các nhóm có dây sống.....	140
4.9.4	Sự chinh phục trên cạn.....	143
Chương 5	.....	145
<b>NĂNG LƯỢNG VÀ CÁC HỆ SINH THÁI</b>	.....	145
5.1	<b>SINH THÁI HỌC VÀ CÁC HỆ SINH THÁI</b> .....	145
5.2	<b>CHUỖI THỨC ĂN, LƯỚI THỨC ĂN VÀ CÁC BẬC DINH DƯỠNG</b> .....	145
5.3	<b>CÁC THÁP SINH THÁI</b> .....	148
5.4	<b>NĂNG LƯỢNG HỌC SINH THÁI</b> .....	150
Chương 6	.....	153
<b>CÁC QUẦN THỂ</b>	.....	153
6.1	<b>ĐỘNG HỌC QUẦN THỂ</b> .....	153
6.2	<b>SỰ SINH TRƯỞNG CỦA QUẦN THỂ</b> .....	153
6.3	<b>NHỮNG BIẾN ĐỘNG TRÊN ĐƯỜNG CONG HÌNH CHỮ S</b> .....	156
6.4	<b>QUẦN THỂ NGƯỜI</b> .....	157
6.5	<b>CHIẾN LƯỢC ĐỂ SỐNG CÒN</b> .....	158
6.6	<b>CÁC YẾU TỐ HẠN CHẾ MỨC TĂNG TRƯỞNG QUẦN THỂ</b> .....	158
Chương 7	.....	160

Đa dạng các hệ sinh thái .....	160
7.1 Quần xã sinh vật.....	160
7.2 Hệ sinh thái ở cạn.....	161
7.2.1 Tundra (Đài nguyên).....	161
7.2.2 Tai ga .....	161
7.2.3 Rừng rụng lá ôn đới.....	161
7.2.4 Rừng cây gỗ xanh ôn đới (Chaparral).....	161
7.2.5 Thảm cỏ ôn đới (Steppe).....	161
7.2.6 Thảm cỏ nhiệt đới.....	162
7.2.7 Rừng mưa nhiệt đới.....	162
7.2.8 Hoang mạc.....	162
7.2.9 Sự phân vùng các hệ sinh thái ở cạn.....	162
7.3 Diễn thế sinh thái.....	163
7.3.1 Hệ sinh thái và nơi cư trú nước.....	164
7.3.2 Sinh vật màng nước (Neiston) .....	164
7.3.3 Sinh vật phù du (Plankton).....	164
7.3.4 Sinh vật tự bơi (Nekton).....	165
7.3.5 Sinh vật đáy (Benthos) .....	165
7.3.6 Các yếu tố hạn chế trong hệ sinh thái nước .....	165
7.3.7 Các hệ sinh thái sông.....	167
7.3.8 Hồ và các đại dương .....	170
7.4 Mối tương quan trong quần xã .....	170
Chương 8.....	171
<b>CÁC CHU TRÌNH DINH DƯỠNG.....</b>	<b>171</b>
8.1 CÁC CHU TRÌNH SINH ĐỊA HOÁ .....	171
8.2 CHU TRÌNH CACBON.....	172
8.3 CHU TRÌNH OXY .....	173
8.4 CHU TRÌNH NITƠ.....	173
8.5 CHU TRÌNH LƯU HUỖNH (SUNPHUA) .....	175
8.6 CHU TRÌNH PHOTPHO.....	176
8.7 CHU TRÌNH NƯỚC.....	176
Chương 9.....	177
<b>SINH THÁI NHÂN VĂN.....</b>	<b>177</b>
9.1 SINH QUYỀN VÀ CON NGƯỜI.....	178
9.1.1 Vị trí của con người trong sinh quyền .....	178
9.1.2 Ảnh hưởng của các yếu tố sinh thái đến đời sống của con người.....	178
9.2 Ô NHIỄM MÔI TRƯỜNG, CHIẾN LƯỢC BẢO VỆ MÔI TRƯỜNG TOÀN CẦU 183	
9.2.1 Ô nhiễm môi trường.....	183
9.2.2 Chiến lược bảo vệ môi trường toàn cầu.....	186
Chương 10.....	189
<b>Cơ sở phân tử và tế bào của di truyền.....</b>	<b>189</b>
10.1 ADN – vật chất mang thông tin di truyền.....	189
10.1.1 Nhân tố chuyển dạng của Griffith .....	189
10.1.2 Thí nghiệm của A. Hershey và M. Chase.....	190
10.1.3 Mô hình cấu trúc phân tử của ADN .....	190
10.1.4 Sự tái bản của ADN.....	191
10.2 Từ ADN đến ARN và đến Protein – Sự biểu hiện thông tin di truyền.....	194
10.2.1 Khái niệm về gen .....	194
10.2.2 Tổ chức của hệ gen (Genome) .....	195

10.2.3	Mã di truyền .....	197
10.2.4	Sự phiên mã (transcription) .....	197
10.2.5	Sự dịch mã (Translation).....	200
10.3	Thể nhiễm sắc của tế bào – tổ chức chứa ADN .....	203
10.3.1	Hình dạng, kích thước và số lượng thể nhiễm sắc.....	203
10.3.2	Cấu trúc hiển vi và siêu hiển vi của thể nhiễm sắc.....	206
10.4	Học thuyết thể nhiễm sắc của Di truyền .....	210
10.4.1	Thí nghiệm của T. Morgan.....	210
10.4.2	Thí nghiệm của C.B.Bridges.....	212
10.4.3	Các quy luật phân ly và phân ly độc lập, tổ hợp tự do của Mendel đều có cơ sở thể nhiễm sắc.....	213
Chương 11	.....	214
<b>BIẾN DỊ DI TRUYỀN</b>	.....	214
11.1	<b>ĐẶC TÍNH BIẾN DỊ CỦA CƠ THỂ</b> .....	214
11.1.1	Thường biến.....	214
11.1.2	Biến dị di truyền .....	214
11.2	<b>ĐỘT BIẾN GEN</b> .....	215
11.2.1	Đột biến gen có thể là đột biến soma hay là đột biến mầm.....	215
11.2.2	Đột biến gen là ngẫu nhiên hoặc cảm ứng.....	216
11.2.3	Đột biến là quá trình ngẫu nhiên không có tính thích nghi.....	216
11.2.4	Đột biến là quá trình thuận nghịch.....	216
11.2.5	Hậu quả kiểu hình của đột biến gen .....	217
11.2.6	Đa số các đột biến đều có hại và lặn .....	217
11.2.7	Đột biến gây chết có điều kiện.....	218
11.2.8	Cơ sở phân tử của đột biến gen.....	219
11.3	<b>ĐỘT BIẾN THỂ NHIỄM SẮC (CHROMOSOME BERRATION)</b> .....	219
11.3.1	Đột biến về số lượng thể nhiễm sắc.....	220
11.3.2	Đột biến cấu trúc thể nhiễm sắc.....	223
11.3.3	Các nhân tố gây đột biến thể nhiễm sắc .....	225
Chương 12	.....	226
<b>CÁC PHƯƠNG THỨC DI TRUYỀN VÀ CÁC QUY LUẬT MENDEL</b> .....		226
12.1	<b>CÁC QUY LUẬT CỦA MENDEL</b> .....	226
12.1.1	Gregor Mendel và cây đậu vườn.....	226
12.1.2	Quy luật phân li (Principle of segregation).....	227
12.1.3	Quy luật phân ly độc lập (Principle of independent assortment) .....	229
12.1.4	Lai phân tích.....	231
12.1.5	Quy luật xác suất.....	232
12.2	<b>CÁC PHƯƠNG THỨC DI TRUYỀN BỔ SUNG CHO QUI LUẬT MENDEL</b> 232	
12.2.1	Tính trội không hoàn toàn.....	233
12.2.2	Hiện tượng đa alen và tính đồng trội.....	233
12.2.3	Hiện tượng liên kết gen (Gene linkage).....	234
12.2.4	Hiện tượng hoán vị gen và tái tổ hợp di truyền.....	235
12.2.5	Di truyền liên kết giới tính.....	237
12.2.6	Sự tương tác giữa các gen.....	237
12.2.7	Di truyền qua tế bào chất .....	238
Chương 13	.....	239
<b>CƠ SỞ DI TRUYỀN CỦA TIẾN HÓA</b> .....		239
13.1	<b>HỌC THUYẾT TIẾN HÓA CỦA DARWIN</b> .....	239
13.2	<b>CƠ SỞ DI TRUYỀN CỦA TIẾN HÓA</b> .....	240

13.2.1	Biến dị di truyền trong quần thể.....	240
13.2.2	Phân tích vốn gen. Công thức Hardy-Weinberg .....	240
13.2.3	Tiến hóa vi mô (Microevolution).....	241
13.2.4	Tiến hóa vĩ mô .....	243
13.3	NGUỒN GỐC SỰ SỐNG, TIẾN HÓA CỦA HỆ GEN .....	244
13.3.1	Nguồn gốc sự sống .....	244
13.3.2	Tiến hóa của hệ gen.....	245

# Chương 1

## THÀNH PHẦN HOÁ HỌC CỦA CƠ THỂ SỐNG

### MỤC TIÊU:

**Sau khi học xong chương này, sinh viên sẽ có khả năng:**

- ✓ Trình bày được cấu tạo và thành phần hóa học của cơ thể sống.
- ✓ Trình bày được tính chất và chức năng của các chất hữu cơ quan trọng: hydrat cacbon, lipit.
- ✓ Trình bày được tính chất và chức năng của protein.
- ✓ Trình bày được tính chất và chức năng của ADN, ARN trong quá trình truyền thông tin di truyền qua thế hệ.

### 1.1 CƠ THỂ SỐNG TỔ HỢP NHIỀU NGUYÊN TỐ KHÁC NHAU

Cơ thể sống, ví dụ cơ thể người, được cấu tạo gồm nhiều hệ cơ quan có chức năng sinh lý nhất định, như hệ da có chức năng bảo vệ, cảm giác; hệ cơ - xương có chức năng vận động; hệ tiêu hóa có chức năng dinh dưỡng; hệ tuần hoàn có chức năng vận chuyển máu, oxy và khí cacbonic; hệ hô hấp có chức năng trao đổi khí oxy và khí cacbonic; hệ tiết niệu có chức năng bài tiết nước tiểu; hệ miễn dịch có chức năng bảo vệ cơ thể, chống các tác nhân gây bệnh; hệ sinh dục có chức năng sản sinh ra các tinh trùng, trứng và các hợp tử nhằm duy trì các thế hệ; hệ cảm giác và thần kinh có chức năng thu nhận, xử lý và phát thông tin để điều hoà điều khiển hoạt động của toàn bộ cơ thể.

Hệ cơ quan bao gồm nhiều cơ quan, như hệ tuần hoàn gồm có tim là cơ quan phân phát máu, hệ mạch là cơ quan vận chuyển máu và máu có chức năng vận chuyển các chất, khí oxy và khí cacbonic. Mỗi cơ quan được cấu tạo từ các mô khác nhau như biểu mô, mô liên kết, mô cơ, mô xương, mô thần kinh v.v... Mỗi mô được cấu tạo bởi nhiều tế bào có cùng cấu tạo và chức năng nhất định. Ví dụ da người được cấu tạo gồm lớp biểu bì ở mặt ngoài và lớp chân bì nằm ở phía dưới. Lớp biểu bì được cấu tạo bởi nhiều biểu mô có chức năng bảo vệ, còn lớp chân bì được cấu tạo từ mô liên kết có chức năng nâng đỡ dinh dưỡng. Biểu bì được cấu tạo từ các tế bào biểu mô nên có chức năng sản sinh ra các tế bào biểu mô khác nhau như tế bào biểu mô sừng có chức năng chế tiết chất sừng, móng tay, móng chân, tóc; các tế bào sắc tố có chức năng tiết sắc tố melanin v.v...

Như vậy, cơ thể người là cơ thể đa bào gồm nhiều tế bào biệt hóa khác nhau, trong lúc đó vi khuẩn hay trùng Amip là cơ thể đơn bào. Cơ thể chấy chỉ gồm một tế bào đơn nhất nhưng có đầy đủ đặc tính của một cơ thể sống.

Tế bào là đơn vị tổ chức cơ bản của vật chất sống - là vật chất đặc trưng cho cơ thể sống từ con vi khuẩn đến con người.

Vật chất sống khác với vật chất vô cơ bởi nhiều đặc tính:

- ✓ Vật chất sống là một hệ thống mở, tồn tại và phát triển nhờ 3 dòng trao đổi: vật chất, năng lượng và thông tin với môi trường.

✓ Hệ thống sống là hệ có tổ chức cao theo cấp bậc lệ thuộc: từ tổ chức tế bào, mô, cơ quan, cơ thể, quần thể đến hệ sinh thái và là hệ mở cho nên entropi của hệ phát triển theo chiều hướng giảm (entropi – là thước đo mức độ năng lượng vụ ớch của hệ) cũn lượng thụng tin phát triển theo chiều hướng tăng.

✓ Hệ thống sống có đặc tónh tự tái bản theo mó hóa thụng tin đặc trưng cho mớnh, từ đây hệ thống sống có thể biến đổi vật chất lạ thành vật chất của mớnh, biến đổi thụng tin lạ thành bản mó thụng tin đặc trưng cho mớnh và cũng từ đây sáng tạo nên các hệ tổ chức vật chất và bản mó thụng tin mới (tức là các cụng cụ, máy móc, các cụng trỡnh khoa học, kỹ thuật, văn hóa, nghệ thuật v.v...).

Đú là ba đặc tónh cơ bản để ta phân biệt vật chất sống vớ vật chất vụ cơ.

Nếu ta dựng phương pháp phân tóch hó học để phân tóch một tế bào, mô, cơ quan hoặc cơ thể người hay một sinh vật nào khác ta sẽ thấy rừ vật chất sống đợc cấu tạo gồm nhiều nguyên tố tồn tại trong thế giới vụ cơ, trong đú có những nguyên tố đúng vai trũ quyết định như: cacbon (C), hydro (H), oxy (O), nitơ (N), photpho (P), sunphua (S) là những nguyên tố dựng làm vật liệu cấu tạo, chýng chiếm đến 98%; một số nguyên tố khác cần thiết cho quá trỡnh sinh lý như natri (Na), kali (Ka), canxi (Ca), clo (Cl), magie (Mg), sắt (Fe), đồng (Cu), kẽm (Zn), coban (Co), iod (I), mangan (Mn) v.v... (xem bảng 1).như tế bào biểu mô sùng có chức năng chế tiết chất sùng, móng tay, móng chân, tóc; các tế bào sắc tố có chức năng tiết sắc tố melanin v.v...

Như vậy, cơ thể người là cơ thể đa bào gồm nhiều tế bào biệt hó khác nhau, trong lúc đó vi khuẩn hay trùng Amip là cơ thể đơn bào. Cơ thể chúng chỉ gồm một tế bào độc nhất nhưng có đầy đủ đặc tónh của một cơ thể sống.

Tế bào là đơn vị tổ chức cơ bản của vật chất sống - là vật chất đặc trưng cho cơ thể sống từ con vi khuẩn đến con người.

Vật chất sống khác vớ vật chất vô cơ bởi nhiều đặc tónh:

✓ Vật chất sống là một hệ thống mở, tồn tại và phát triển nhờ 3 dòng trao đổi: vật chất, năng lượng và thụng tin vớ môi trường.

✓ Hệ thống sống là hệ có tổ chức cao theo cấp bậc lệ thuộc: từ tổ chức tế bào, mô, cơ quan, cơ thể, quần thể đến hệ sinh thái và là hệ mở cho nên entropi của hệ phát triển theo chiều hướng giảm (entropi – là thước đo mức độ năng lượng vô ớch của hệ) cũn lượng thụng tin phát triển theo chiều hướng tăng.

✓ Hệ thống sống có đặc tónh tự tái bản theo mã hó thụng tin đặc trưng cho mình, từ đây hệ thống sống có thể biến đổi vật chất lạ thành vật chất của mình, biến đổi thụng tin lạ thành bản mã thụng tin đặc trưng cho mình và cũng từ đây sáng tạo nên các hệ tổ chức vật chất và bản mã thụng tin mới (tức là các cụng cụ, máy móc, các cụng trỡnh khoa học, kỹ thuật, văn hóa, nghệ thuật v.v...).

Đó là ba đặc tónh cơ bản để ta phân biệt vật chất sống vớ vật chất vô cơ.

Nếu ta dùng phương pháp phân tóch hó học để phân tóch một tế bào, mô, cơ quan hoặc cơ thể người hay một sinh vật nào khác ta sẽ thấy rừ vật chất sống đợc cấu tạo gồm nhiều nguyên tố tồn tại trong thế giới vô cơ, trong đó có những nguyên tố đúng vai trò quyết định như: cacbon (C), hydro (H), oxy (O), nitơ (N), photpho (P), sunphua (S) là những nguyên tố dùng làm vật liệu cấu tạo, chúng chiếm đến 98%; một số nguyên tố khác cần thiết cho quá



trình sinh lý như natri (Na), kali (K), canxi (Ca), clo (Cl), magie (Mg), sắt (Fe), đồng (Cu), kẽm (Zn), coban (Co), iod (I), mangan (Mn) v.v... (xem bảng 1).

**Bảng 1**  
Các nguyên tố quan trọng nhất cấu tạo nên cơ thể người

Tên gọi	Ký hiệu	Khối lượng %
Oxy (Oxygen)	O	62,8
Carbon (Carbon)	C	19,4
Hydro (Hydrogen)	H	9,3
Nitơ (Nitrogen)	N	5,1
Canxi (Calcium)	Ca	2,0
Photpho (Phosphorus)	P	0,6
Sunphua (Sulfur)	S	0,6
Kali (Potassium)	K	0,35
Clo (Chlorine)	Cl	0,16
Natri (Sodium)	Na	0,15
Magie (Magnesium)	Mg	0,05
Sắt (Iron)	Fe	0,004
Đồng (Copper)	Cu	vật
Kẽm (Zinc)	Zn	vật
Iod (Iodine)	I	vật
Mangan (Manganese)	Mn	vật

Theo dinh dưỡng học thì những nguyên tố có hàm lượng < 0,001% được gọi là nguyên tố vi lượng, chúng rất cần thiết cho hoạt động sống và nâng cao chất lượng hoạt động sống.

Trong cơ thể sống, các nguyên tố tồn tại có thể ở dạng các nguyên tử, dạng ion, nhưng chúng thường liên kết với nhau tạo nên các phân tử đơn giản hoặc phức tạp. Về phương diện hoá học thì người ta kể đến các cấu thành vô cơ và hữu cơ của cơ thể.

## 1.2 CẤU THÀNH VÔ CƠ CỦA CƠ THỂ SỐNG

Các chất vô cơ trong cơ thể thường ở dạng nước (H<sub>2</sub>O) và các muối vô cơ.

### 1.2.1 Nước

#### 1.2.1.1 Nước là thành phần chiếm nhiều nhất trong cơ thể

Nước chiếm đến 60-65% trọng lượng cơ thể trưởng thành, ở phôi nước chiếm đến 95%, ở trẻ sơ sinh chiếm 70%.

Trong các mô cứng như xương, răng, móng, nước cũng chiếm từ 10-20%. Đối với các mô, cơ quan lượng nước bị thay đổi > 10% sẽ dẫn đến tình trạng bệnh lý.

### 1.2.1.2 Tính chất và vai trò của nước

Nước tuy được cấu tạo đơn giản chỉ gồm 2 nguyên tử hydro liên kết với một nguyên tử oxy ( $H_2O$ ) nhưng nước có tính chất rất đặc biệt: phân tử  $H_2O$  có tính phân cực, do đó các phân tử nước thường liên kết với nhau nhờ liên kết hydro và tạo nên cột nước liên tục (như trong các mạch gỗ của cây) hoặc tạo nên các màng phim bề mặt (con bọ cát vó có thể đứng và chạy trên bề mặt nước ao). Nước có vai trò rất quan trọng đối với sự sống thể hiện chủ yếu ở các sự kiện sau đây:

Nước là môi trường khuếch tán cho các chất của tế bào, tham gia tạo nên các chất lỏng sinh học như máu, dịch gian bào, dịch não tủy v.v...

Nước là dung môi cho các muối vô cơ, các chất hữu cơ có mang gốc “phân cực” (ưa nước) như  $-OH$  (hydroxyl),  $NH_2$  (amin),  $-COOH$  (cacboxyl),  $-CO$  (cacbonyl) v.v...

Khi nước được dùng làm môi trường khuếch tán, hay dung môi, nước ở trạng thái tự do, nó chiếm đến 95% nước cơ thể.

Nước liên kết chiếm khoảng 5%, là nước ở trạng thái liên kết lỏng lẻo với các đại phân tử (đóng vai trò giữ sự ổn định) nhờ liên kết hydro (là liên kết yếu) có tác dụng duy trì cấu tạo ổn định của các phức hệ đại phân tử. Ngoài ra, nước còn tham gia vào các quá trình trao đổi chất, quá trình tiết và quá trình điều hoà nhiệt của cơ thể.

Lượng nước trong cơ thể luôn luôn được đổi mới, thời gian cần thiết để đổi mới một lượng nước bằng trọng lượng cơ thể là tùy thuộc vào môi trường trong cơ thể sống. Ví dụ: đối với amíp là 7 ngày, đối với người là 4 tuần, với lạc đà là 3 tháng, với rùa là một năm, với cây xương rồng và thực vật sa mạc là 29 năm.

Một người 60 kg cần cung cấp 2 - 3l nước/ngày để đổi mới lượng nước của cơ thể, duy trì hoạt động sống bình thường.

## 1.2.2 Các chất muối vô cơ

### 1.2.2.1 Các chất muối vô cơ tồn tại dưới 2 dạng

Dạng ít nhiều hoà tan trong nước. Chúng có trong thành phần cứng như: xương, móng, tóc, v.v... đó là các muối silic, magie, phổ biến nhất là các muối canxi (cacbonat canxi, photphat canxi). Chất gian bào của xương chủ yếu được cấu tạo từ hydroxiapatit canxi.

Dạng các ion

Các muối vô cơ ở dạng ion là thành phần rất quan trọng cần thiết cho các hoạt động sống, đó là các cation như  $Na^+$ ,  $K^+$ ,  $Ca^{++}$ ,  $Mg^{++}$  và các anion như  $Cl^-$ ,  $SO_4^-$ ,  $CO_3H^-$ ,  $NO_3^-$ ,  $PO_4H^-$ , v.v...

Chúng có thể ở dạng tự do hoặc liên kết với các phân tử khác.

### 1.2.2.2 Các chất vô cơ đóng vai trò đáng kể trong cơ thể

Chúng tham gia vào các phản ứng sinh hoá, hoặc đóng vai trò chất xúc tác (ví dụ ion  $Mg^{++}$ ), hoặc tham gia vào sự duy trì các điều kiện lý hoá cần thiết cho đa số phản ứng sinh hoá dẫn đến nhiều tính chất sinh lý tế bào như tính thẩm thấu, tính dẫn truyền, tính mềm dẻo, tính co rút, v.v... Sự cân bằng các ion khác nhau trong môi trường nội môi là cần thiết để đảm bảo cho các quá trình sống diễn ra bình thường.

## 1.3 CẤU THÀNH HỮU CƠ CỦA CƠ THỂ SỐNG

### 1.3.1 Cấu tạo các chất hữu cơ, các phản ứng sinh hoá

#### 1.3.1.1 Chất hữu cơ là những hợp chất chứa cacbon và chỉ có trong cơ thể sống

Đó là những phân tử được tạo thành do sự liên kết các nguyên tử C với H, O, N theo nhiều cách khác nhau, trong đó C đóng vai trò quan trọng vì C với 4 điện tử ở vòng ngoài cùng có khả năng liên kết với 4 hoá trị với H, O hoặc N theo nhiều cách tạo nên vô vàn phân tử chất hữu cơ đa dạng. Ví dụ C có thể liên kết với H để tạo ra CH<sub>4</sub> (Methane), C<sub>2</sub>H<sub>6</sub> (Ethane), C<sub>3</sub>H<sub>8</sub> (Propan), C<sub>2</sub>H<sub>4</sub> (Ethylen) hoặc C liên kết với H và O để tạo nên glucit hoặc lipit, hoặc C liên kết với H, O và N để tạo nên protein và axit nucleic v.v...

Người ta phân biệt các chất hữu cơ đơn giản (các monome - đơn phân) có khối lượng phân tử chỉ vài chục hoặc vài trăm dalton, như axit axetic, đường glucoz và các chất hữu cơ phức tạp (các polime - đa phân) được tạo thành do tổ hợp từ nhiều monome với nhau, chúng có khối lượng phân tử lớn- từ hàng nghìn đến hàng chục nghìn dalton nên được gọi là các *đại phân tử* (macromolecule). Ví dụ glicogen có trong gan là một chất trùng hợp gồm nhiều đơn hợp là glucoz.

Các đại phân tử chủ yếu của cơ thể sống là protein và axit nucleic. Chúng có cấu trúc rất phức tạp và đặc trưng, chúng đóng vai trò quyết định trong tổ chức và hoạt động của cơ thể sống. Vì vậy, Engel đã từng định nghĩa: “Sống - là phương thức tồn tại của các thể albuminoit” (tức là đại phân tử).

Các đại phân tử có thể kết hợp với nhau tạo nên các phức hệ đại phân tử, các siêu cấu trúc từ đó hình thành nên các cấu thành của tế bào.

#### 1.3.1.2 Các phản ứng sinh hoá - cơ sở của sự trao đổi chất (metabolism)

Phản ứng sinh hoá là phản ứng hoá học xảy ra trong cơ thể sống, giữa các chất hoá học cấu tạo nên cơ thể với sự tham gia của *chất xúc tác sinh học* - các *enzym*. Sự trao đổi chất là tập hợp nhiều giai đoạn của các phản ứng sinh hoá.

Người ta phân biệt hai quá trình của trao đổi chất:

✓ **Sự đồng hoá** (anabolism) là quá trình tổng hợp chất trong đó từ các chất bé, đơn giản phản ứng với nhau để tạo thành các chất lớn hơn và phức tạp hơn.

✓ **Sự dị hoá** (catabolism) là quá trình trong đó từ các chất lớn hơn và phức tạp hơn phân giải để cho ra các sản phẩm bé hơn và đơn giản hơn.

✓ Hai quá trình đồng hoá và dị hoá luôn kết hợp với nhau: quá trình dị hoá cung cấp năng lượng và sản phẩm cho quá trình đồng hoá, còn quá trình đồng hoá lại cung cấp sản phẩm cho quá trình dị hoá và tích lũy năng lượng từ quá trình dị hoá.

Các cấu thành hữu cơ của cơ thể sống vừa là nguyên liệu (cơ chất) vừa là sản phẩm cho các phản ứng sinh hoá, đồng thời cũng là chất xúc tác sinh học cho các phản ứng (các enzym). Các cấu thành hữu cơ rất đa dạng về cấu trúc và chức năng, những chất hữu cơ quan trọng nhất được phân vào 4 loại: glucit, lipit, protein và axit nucleic.

### 1.3.2 Gluxit (hydrat cacbon)

Gluxit hay còn gọi là hydrat cacbon (chất đường) là chất trong thành phần gồm có: C, H và O được kết hợp theo công thức chung  $(\text{CH}_2\text{O})_n$ . Chúng đóng vai trò dự trữ năng lượng và tham gia vào yếu tố nâng đỡ và bảo vệ.

Thực vật xanh có khả năng tự tổng hợp các chất hydrat cacbon khác nhau từ  $\text{CO}_2$  và  $\text{H}_2\text{O}$  với sự sử dụng năng lượng ánh sáng (được gọi là sinh vật tự dưỡng). Động vật và con người được cung cấp các chất gluxit từ thực vật là sinh vật dị dưỡng. Các chất gluxit có tầm quan trọng được chia thành 3 nhóm: đường đơn (monosaccarit), đường đôi (disaccarit) và đường phức (polysaccarit).

#### 1.3.2.1 Monosaccarit

Monosaccarit là gluxit đơn giản có công thức chung là  $(\text{CH}_2\text{O})_n$ , trong đó có chứa từ 3 - 8 nguyên tử C liên kết với nhau và với nhóm OH. Do có nhiều nhóm OH phân cực nên các đường đơn dễ dàng hoà tan trong nước.

Tùy theo số nguyên tử C mà người ta phân biệt đường trioz (3C), đường pentoz (5C), đường hexoz (6C). Đường pentoz, ví dụ: riboz và deoxyriboz có vai trò rất quan trọng, chúng có trong axit nucleic. Đường hexoz, ví dụ: glucoz là nguồn nhiên liệu cho quá trình đường phân và hô hấp hiếu khí - là quá trình chuyển hoá năng lượng của tế bào. Các đường đơn là cấu thành tạo nên các đường đôi (disaccarit) và đặc biệt khi trùng hợp tạo nên các đường phức tạp như glicogen (chất dự trữ glucoz trong gan), như tinh bột (gluxit dự trữ ở thực vật), như xenluloz (chất tạo nên lớp vỏ cứng của tế bào thực vật).

#### 1.3.2.2 Disaccarit

Disaccarit là đường đôi được tạo thành do sự trùng hợp hai monosaccarit (cùng loại hoặc khác loại) với sự mất đi phân tử  $\text{H}_2\text{O}$ . Đường đôi có vị ngọt và tan trong nước và là dạng đường vận chuyển trong cơ thể và được cơ thể dùng làm chất dự trữ cacbon và năng lượng. Đối với cơ thể người đường đôi quan trọng hơn cả là lactoz có trong sữa, được tạo thành do sự liên kết glucoz với galactoz. Đối với thực vật các đường đôi quan trọng là: saccaroz (đường mía và củ cải đường) trong thành phần có glucoz và fructoz, còn đường maltoz (có trong kẹo mạch nha) gồm hai phân tử glucoz tạo nên. Trong gan khi glicogen bị thủy phân cũng tạo nên đường maltoz.

#### 1.3.2.3 Polysaccarit

Các polysaccarit được tạo thành do sự trùng hợp các đường đơn. Chúng không tan trong nước và thường được cơ thể sử dụng làm chất dự trữ năng lượng hoặc nâng đỡ. Ví dụ, hàng nghìn phân tử glucoz kết hợp với nhau tạo thành glicogen là dạng gluxit dự trữ năng lượng có nhiều trong gan và cơ. Khi trong máu có quá nhiều glucoz (do thức ăn cung cấp), glucoz sẽ vào gan, ở đây chúng trùng hợp thành glicogen và khi trong máu có quá ít glucoz (khi đói) glicogen sẽ phân giải thành glucoz đi vào máu.

Đối với thực vật, các polysaccarit quan trọng là tinh bột - dạng dự trữ glucoz của thực vật; và xenluloz là chất tạo nên các phần cứng của cây. Khi ta ăn các thức ăn thực vật thì tinh bột là nguồn cung cấp glucoz, còn xenluloz không tiêu hoá được (vì chúng ta không có hệ enzym để phân giải xenluloz thành glucoz) sẽ đi vào ống tiêu hoá ở dạng sợi tuy không cung cấp năng lượng nhưng được xem như một nhân tố ngăn cản sự phát triển của ung thư ruột già.

Ngoài các polysaccarit kể trên còn có loại polysaccarit phức tạp hơn là các phức chất giữa polysaccarit với các cấu thành khác. Các chất heparin (chất chống đông máu), sunphat chondroitin (tạo nên chất cơ bản của mô liên kết), axit hialuronic (tạo nên màng tế bào trứng) đều là các polysaccarit phức tạp đóng vai trò của chất ximăng gắn kết hoặc bảo vệ.

Polysaccarit có thể liên kết với lipit tạo thành glicolipit hoặc với protein tạo thành glicoprotein - là những cấu thành quan trọng của màng sinh chất.

### 1.3.3 Lipit

Lipit là những phân tử được cấu thành từ C, H và O, trong đó C và H liên kết với nhau nhờ liên kết đồng hoá trị (C - C, C - H), đó là những liên kết không phân cực, vì vậy lipit thường không hoà tan trong nước, mà hoà tan trong các dung môi hữu cơ như benzen, este và clorofoc.

Trong cơ thể, lipit có vai trò rất đa dạng:

Một số lipit đóng vai trò là chất dự trữ năng lượng như mỡ. Số năng lượng tích trong lipit (tính theo gram) gấp đôi so với glucit.

Một số lipit khác như photpholipit là cấu thành bắt buộc của màng tế bào. Một số lipit đóng vai trò là tín hiệu điều chỉnh các quá trình sống (như các hormon steroid, prostaglandin, một số vitamin).

Người ta chia các lipit ra các nhóm cơ bản sau đây:

#### 1.3.3.1 Axit béo, mỡ trung tính, dầu

Axit béo là phân tử gồm mạch dài tạo nên do liên kết C với H và ở cuối mạch là nhóm cacboxyl (axit). Người ta phân biệt ra axit béo no và axit béo không no.

Thuộc *axit béo no* là phân tử mà trong mạch không chứa liên kết đôi và liên kết ba (giữa các nguyên tử C) (-CH<sub>2</sub>-CH<sub>2</sub>-), còn *axit béo không no* là phân tử mà trong mạch có liên kết đôi (-CH=CH-) và liên kết ba (-CH/CH-). Bơ và mỡ bò chứa nhiều axit béo no, còn dầu thực vật thường là các axit béo chưa no. Vì thức ăn giàu axit béo no (bơ, mỡ động vật) gây bệnh huyết áp cao, bệnh mạch vành tim nên để tránh bệnh đó ta nên ăn dầu thực vật. Trong cơ thể các axit béo không ở trạng thái tự do mà thường liên kết với glicerol để tạo thành *triglicerit* hay là mỡ trung tính. Trong cơ thể người chúng chiếm đến 95% lipit tổng số và thường được tập trung trong các mô mỡ và là nguồn dự trữ năng lượng chủ yếu.

Một số mỡ trung tính ở trạng thái lỏng (dầu thực vật) một số ở trạng thái rắn (như sáp ong). Khi cơ thể cần giải phóng năng lượng tích trong mỡ thì triglicerit sẽ bị phân giải thành axit béo và glicerol. Các axit béo sẽ bị phân giải nhờ các phản ứng sinh hoá và năng lượng được giải phóng sẽ được tích vào ATP.

#### 1.3.3.2 Photpholipit

Photpholipit là nhóm lipit mà trong thành phần có đến 2 phân tử axit béo liên kết với một phân tử glicerol; ngoài ra còn có nhóm photphat liên kết với glicerol. Photpholipit là phân tử lưỡng tính: đuôi axit béo không phân cực là kỵ nước, còn đầu photphat phân cực là ưa nước.

Photpholipit là cấu thành bắt buộc và quan trọng của tất cả các loại màng tế bào.

### 1.3.3.3 Steroit và Colesterol

Steroid và Colesterol là những lipid không chứa các axit béo và trong phân tử có cấu trúc vòng. Colesterol là cấu thành quan trọng của màng tế bào và khi trong máu chứa lượng dư thừa cholesterol là nguyên nhân dẫn đến các bệnh tim mạch.

Thuộc steroid là các hormon sinh dục như testosterone và estrogen, chúng đóng vai trò điều hoà sự phát triển, tập tính và sinh sản của cơ thể động vật và người.

### 1.3.3.4 Một số vitamin là lipid

Các vitamin A, D, E và K là lipid có vai trò quan trọng trong sự điều hoà các chức năng của cơ thể.

## 1.4 PROTEIN

### 1.4.1 Cấu trúc của protein

Protein là những chất trùng hợp sinh học thuộc loại các đại phân tử (macromolecule) có khối lượng phân tử rất lớn đạt tới hàng nghìn và hàng chục nghìn dalton. Chúng chiếm khối lượng 80% trọng lượng khô của tế bào. Chúng có cấu tạo rất phức tạp và có vai trò quyết định trong cơ thể sống. Protein là vật liệu xây dựng nên tế bào và mô. Protein là cơ sở phân tử của tất cả hoạt động sống. Các chất xúc tác sinh học - các enzym - đều là protein. Protein đóng vai trò chất chuyên chở (như hemoglobin trong máu), chất bảo vệ và nâng đỡ (như keratin trong da và collagen trong mô liên kết). Protein đóng vai trò bảo vệ, chống kẻ thù (như kháng thể, interferon). Nhiều hormon quan trọng đều là protein (như insulin v.v...).

Protein - thể hiện tính đặc thù và tính đa dạng của cơ thể và của mô.

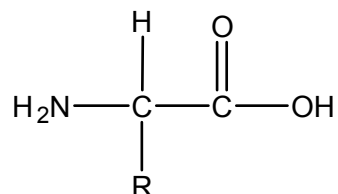
Protein có bốn cấp cấu trúc:

#### 1.4.1.1 Cấu trúc cấp 1 - Axit amin

Các đơn hợp cấu tạo nên protein là các *axit amin*, có đến 20 loại axit amin khác nhau tạo nên tất cả các loại protein trong cơ thể sinh vật (trong cơ thể người có trên 100.000 loại protein khác nhau).

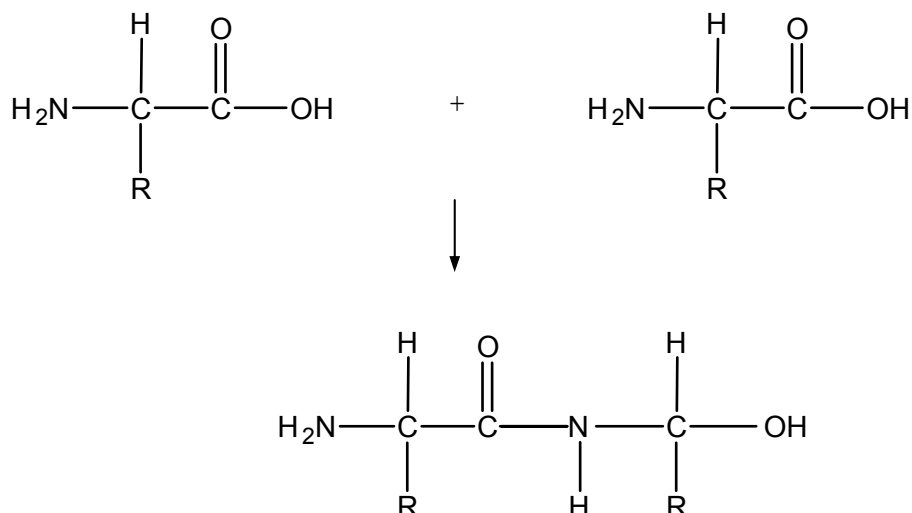
Axit amin là phân tử gồm có nguyên tử C trung tâm liên kết với bốn nhóm phân tử khác nhau trong đó có ba nhóm giống nhau cho tất cả các axit amin (nhóm -NH<sub>2</sub> gọi là *nhóm amin*; nhóm -COOH gọi là *nhóm cacboxyl*; và -H), còn nhóm thứ 4 (gốc -R) là nhóm khác nhau ở các axit amin khác nhau.

Công thức chung của axit amin là:



Gốc R qui định tính chất hoá học khác biệt giữa các axit amin, (có thể là axit, bazơ, phân cực hoặc không phân cực) đồng thời chúng cũng qui định nên đặc tính cấu tạo và chức năng của phân tử protein khi chúng tham gia vào thành phần của protein đó. Ví dụ, trong enzym những gốc R đặc thù qui định nên tính liên kết của enzym với phân tử mà chúng xúc tác phản ứng.

Các axit amin liên kết với nhau theo tuyến tính tạo nên chuỗi dài nhờ các liên kết peptit - là liên kết giữa nhóm amin của 1 axit amin này với nhóm cacboxyl của axit amin bên cạnh.



Nếu 2 axit amin liên kết với nhau - tạo nên chất *dipeptit*, nếu là 3 axit amin - *tripeptit*, nếu số axit amin không nhiều - được gọi là *oligopeptit*, còn số axit amin trong chuỗi rất nhiều - được gọi là *polypeptit*.

Số lượng và trình tự sắp xếp của các axit amin trong chuỗi polypeptit - thể hiện cấu trúc cấp 1 của protein. Cấu trúc cấp 1 của protein qui định nên tính đặc thù của phân tử protein, đồng thời qui định nên cấu trúc không gian của protein. Nếu trong chuỗi polypeptit có sự mất hoặc thừa hoặc thay đổi trình tự (dù chỉ một axit amin) sẽ dẫn tới thay đổi tính đặc thù và chức năng của protein. Ví dụ: bệnh thiếu máu hồng cầu hình liềm là do sự thay thế valin (cho axit glutamic) trong chuỗi  $\beta$  của hemoglobin dẫn tới làm thay đổi tính năng của hemoglobin trong việc chuyên chở oxy.

#### 1.4.1.2 Cấu trúc cấp 2

Các chuỗi polipeptit không phải là một mạch thẳng mà chúng có thể ở dạng xoắn  $\alpha$  hoặc gấp khúc  $\beta$ , đó là cấu trúc cấp 2 của protein. Các liên kết hydro đóng vai trò quan trọng trong việc duy trì các cấu trúc cấp 2.

#### 1.4.1.3 Cấu trúc cấp 3 và cấp 4

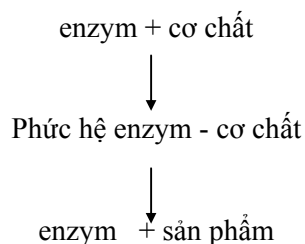
Chuỗi polypeptit ở dạng xoắn hoặc gấp khúc có thể cuộn lại theo nhiều cách tạo nên thù hình không gian - được gọi là cấu trúc cấp 3 (cấu trúc 3D) của protein. Cấu trúc 3D của protein qui định nên hoạt tính chức năng của protein. Khi có tác động của nhiệt hoặc hoá chất dẫn tới làm thay đổi thù hình 3D của protein (được gọi là sự biến tính của protein), sẽ dẫn tới việc huỷ hoại chức năng của chúng và từ đó dẫn tới trạng thái sinh lý bệnh.

Khi protein được cấu tạo gồm nhiều chuỗi polypeptit thì protein đó có cấu trúc cấp 4. Ví dụ: hemoglobin có 2 chuỗi  $\alpha$  và 2 chuỗi  $\beta$ .

### 1.4.2 Enzym - chất xúc tác sinh học

Enzym - là những protein đóng vai trò là chất xúc tác - tăng cường tốc độ các phản ứng hoá học bằng cách tương tác trực tiếp với các chất tham gia phản ứng, trong đó chúng không hề bị biến đổi thành phần, vì vậy enzym được sử dụng nhiều lần.

Enzym xúc tác các phản ứng bằng cách đầu tiên liên kết với cơ chất (chất tham gia phản ứng) ở vùng *trung tâm hoạt tính*, tiếp theo các liên kết giữa các chất tham gia phản ứng bị bẻ gãy hoặc được thành lập và cuối cùng các sản phẩm được giải phóng khỏi enzym.



Sau khi sản phẩm được giải phóng, enzym lại được tái sử dụng. Enzym là chất xúc tác có tính đặc thù đối với các phân tử và phản ứng nhất định. Vì vậy, trong cơ thể người có hàng nghìn phản ứng, tương ứng sẽ có hàng nghìn loại nhóm enzym đặc thù khác nhau.

Enzym không có khả năng phát động các phản ứng, chúng chỉ có tác động tăng nhanh tốc độ phản ứng. Tuy vậy, chúng đóng vai trò rất quan trọng vì có chúng thì các quá trình sinh lý mới xảy ra đủ nhanh để có thể đáp ứng kịp thời các thay đổi của môi trường sống.

Người ta đặt tên và phân loại các enzym bằng cách thêm đuôi - *aza* và tên gọi các cơ chất hoặc phản ứng mà chúng xúc tác. Ví dụ: enzym phân giải protein được gọi là *proteaza*. Enzym xúc tác các phản ứng thủy phân - gọi là *hydrolaza*.

Nhiều nhân tố như độ pH, nhiệt độ, các chất độc, nồng độ cơ chất v.v... đều có ảnh hưởng đến hoạt tính của enzym (xem các phần sau).

## 1.5 AXIT NUCLEIC

Khi chúng ta ăn các protein khác nhau từ thức ăn thực vật, động vật vào bộ máy tiêu hoá, chúng sẽ bị các enzym phân giải thành các axit amin. Các axit amin được hấp thụ vào tế bào, ở đây các axit amin được liên kết với nhau theo một trình tự sắp xếp nhất định (cấu trúc cấp 1)- tạo nên protein đặc thù cho cơ thể chúng ta.

Một vấn đề đặt ra cho các nhà sinh học là: cái gì qui định nên trình tự sắp xếp của các axit amin trong chuỗi polypeptit. Ngày nay câu giải đáp đã được khẳng định: tính đặc thù của phân tử protein được mã hoá trong phân tử axit nucleic.

### 1.5.1 Cấu tạo của axit nucleic

Axit nucleic là loại đại phân tử sinh học được cấu tạo từ nhiều đơn hợp được gọi là *nucleotit*.

Nucleotit được cấu tạo do sự liên kết của một bazơ nitơ với đường 5 (pentoz) và axit photphoric.

Nhiều đơn hợp nucleotit liên kết với nhau nhờ liên kết photpho - dieste (là liên kết giữa axit photphoric của nucleotit với đường pentoz của nucleotit bên cạnh), để tạo nên chuỗi dài gọi là chuỗi polynucleotit.

Trong cấu thành của nucleotit thì bazơ nitơ là cấu thành quan trọng bậc nhất. Có đến 5 loại bazơ nitơ khác nhau là: *adenin* (A), *guanin* (G), (là bazơ nitơ có cấu trúc vòng kép được



gọi là các purin), *timin* (T), *citozin* (C) và *uraxin* (U) (là những bazơ nitơ có cấu trúc vòng đơn được gọi là các pirimidin) (xem hình 1.1).

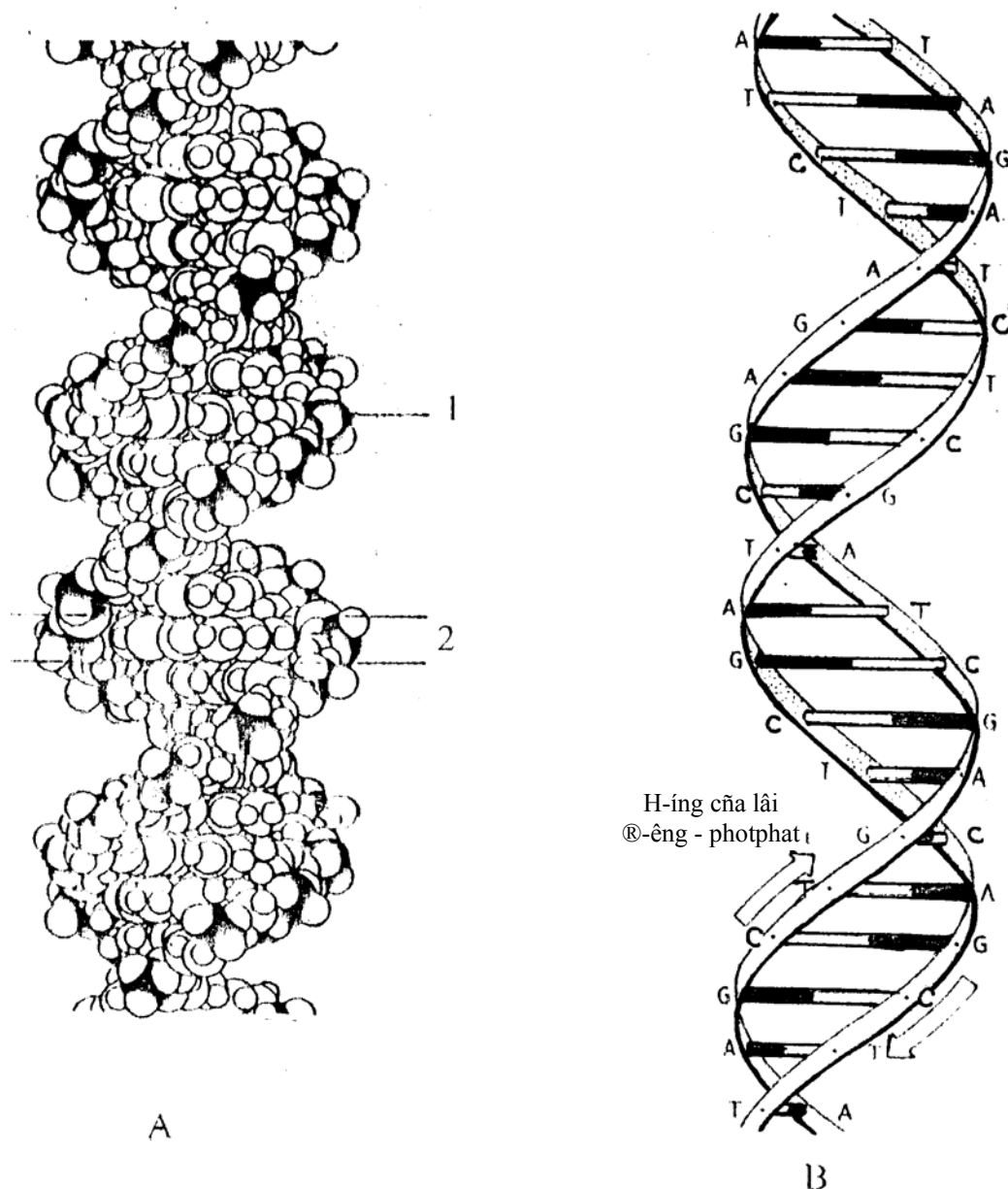
Các nucleotit không chỉ là cấu thành của axit nucleic, mà chúng còn có vai trò quan trọng khác: như được sử dụng làm chất tích lũy năng lượng cao (ATP, GTP), chất vận chuyển hydro (NAD, NADP và FAD) và chất làm tín hiệu thông tin (AMP) (xem phần sau).

## 1.5.2 Các loại axit nucleic và vai trò của chúng

Tùy theo thành phần nucleotit và đường pentoz người ta phân biệt 2 loại axit nucleic là *axit deoxyribonucleic* và *axit ribonucleic*.

### 1.5.2.1 Axit deoxyribonucleic (ADN)

Trong thành phần của ADN có bốn loại bazơ nitơ là adenin (A), guanin (G), citozin (C) và timin (T). Chúng liên kết với đường deoxyriboz (là đường pentoz khác với riboz vì trong phân tử bớt đi một oxy) và axit photphoric để tạo nên 4 loại nucleotit khác nhau là A, G, C và T (người ta vẫn dùng các ký hiệu của bazơ nitơ để chỉ 4 loại nucleotit). Bốn loại nucleotit liên kết với nhau nhờ liên kết photpho - dieste để tạo nên chuỗi dài được gọi là chuỗi *polynucleotit* - đó chính là phân tử ADN ở dạng mạch đơn.



Hình 1.1. Cấu trúc phân tử ADN

A. Mô hình phân tử lập thể.

B. Sơ đồ xoắn kép ADN; 1. Lõi đường - photphat; 2. Cặp bazơ nitơ

Trình tự sắp xếp của các bazơ nitơ trong mạch đơn thể hiện cấu trúc cấp 1 của ADN - là cách thức để mã hoá thông tin di truyền của cơ thể. Trình tự sắp xếp của 1 bộ ba nucleotit trong mạch *polynucleotit* (ADN) quy định cho trình tự sắp xếp của một axit amin trong mạch polypeptit (protein) - vì vậy, người ta nói ADN là vật chất mang thông tin di truyền (xem phần sau).

Trong tế bào của cơ thể hai mạch đơn ADN xoắn lại với nhau tạo nên xoắn kép ADN theo mô hình của Watson - Crick (2 nhà khoa học đã phát hiện ra mô hình năm 1953 và đã được giải thưởng Nobel). Mô hình cấu trúc sợi xoắn kép ADN của Watson - Crick có đặc điểm:

Hai mạch ADN liên kết với nhau tạo thành sợi xoắn kép theo nguyên tắc bổ sung trong đó A liên kết với T và ngược lại T với A (nhờ 2 cầu nối hydro), G liên kết với C và ngược lại C với G (nhờ 3 cầu nối hydro). Nguyên tắc bổ sung giữa A=T và G=C quyết định tính tự tái bản cũng như tính phiên mã của phân tử ADN.

Hai mạch ADN xoắn với nhau theo một trục giữa và theo hai chiều ngược nhau, một mạch theo hướng 3' - 5' và mạch kia theo hướng 5' - 3' (theo số chỉ phân tử cacbon của đường deoxyriboz trong bộ khung deoxyriboz - photphat của sợi xoắn ADN). Nguyên tắc đối song song của hai mạch ADN quyết định cơ chế tự tái bản và phiên mã của ADN.

Trong nhân tế bào ADN có thể tồn tại ở dạng phân tử riêng lẻ (ở Procaryota) hoặc liên kết với các protein tạo cấu trúc sợi được gọi là *thể nhiễm sắc*.

### 1.5.2.2 Các axit ribonucleic (ARN)

Trong thành phần của axit ribonucleic có 4 loại bazơ nitơ là A,U,G và C (so với ADN ta thấy ở ARN thì T được thay bằng U) và đường pentoz là đường riboz.

Như vậy, bốn loại ribonucleotit là A,U,G,C liên kết với nhau tạo ra các mạch polyribonucleotit (ARN).

ARN được tế bào sử dụng như chất truyền đạt thông tin di truyền.

Đối với một số virus thì phân tử ARN được dùng làm vật liệu tích thông tin di truyền. Ví dụ, virus HIV.

Người ta phân biệt ba loại ARN:

✓ **ARN - thông tin** (mARN) - là mạch đơn được phiên mã từ ADN trong nhân và vận tải ra tế bào chất, sử dụng làm khuôn để tổng hợp protein. Trong tế bào người có thể có 80.000 đến 100.000 phân tử mARN khác nhau được dùng làm khuôn để tổng hợp nên hàng 100.000 protein khác nhau.

✓ **ARN - riboxom** (rARN) - là loại ARN nhiều nhất, chúng chiếm đến 80% lượng ARN của tế bào, chúng cũng được phiên mã từ ADN và liên kết với protein để tạo nên riboxom là nơi tổng hợp protein.

✓ **ARN - vận tải** (tARN) - đóng vai trò vận tải các axit amin để lắp ráp vào mạch polypeptit khi tổng hợp protein, tARN là những phân tử ARN bé chỉ chứa khoảng 75 - 85 nucleotit. Có khoảng trên 20 loại tARN khác nhau đặc trưng cho 20 loại axit amin khác nhau, tARN được tổng hợp trong nhân tế bào và trong cấu trúc của chúng có những phần gấp cuộn đặc thù cho phép chúng nhận biết các axit amin cần vận chuyển, đồng thời chúng có chứa bộ ba *anticodon* bổ sung với các bộ ba *codon* của mARN, điều đó cho phép chúng lắp ráp đúng các axit amin trong mạch polypeptit theo mã trong mARN.

## 1.6 CÁC PHỨC HỆ ĐẠI PHÂN TỬ, SIÊU CẤU TRÚC

Trong tế bào các phân tử protein và axit nucleic có thể hoạt động riêng lẻ, nhưng chúng thường liên kết với nhau và với các phân tử hữu cơ khác tạo nên các phức hệ đại phân tử là những đơn vị hoạt động đồng bộ được gọi là siêu cấu trúc của tế bào.

Các protein khác nhau (như axit actin, miozin) liên kết với nhau tạo nên các vi sợi cơ có chức năng co rút.

Protein liên kết với lipid và glucit tạo nên cấu trúc màng tế bào có chức năng thực hiện trao đổi chất giữa tế bào và môi trường.

Protein liên kết với rARN tạo nên riboxom là siêu cấu trúc (có kích thước khoảng 20 - 35 nm) có chức năng tổng hợp protein. ADN liên kết với protein tạo nên thể nhiễm sắc khu trú trong nhân tế bào.

Các siêu cấu trúc tạo nên các bào quan của tế bào, đồng thời chúng cũng tạo nên các cấu trúc gian bào trong các mô và các sản phẩm khác của cơ thể (như các chất xương, sụn, chất sừng, móng, v.v... có chức năng nâng đỡ và bảo vệ).

## Chương 2

# CẤU TẠO TẾ BÀO CỦA CƠ THỂ

### MỤC TIÊU:

*Sau khi học xong chương này, sinh viên sẽ có khả năng:*

Trình bày được cấu trúc và tính chất của tế bào.

Phân biệt được các dạng tế bào Procaryota và Eucaryota, tế bào thực vật và tế bào động vật, tế bào của sinh vật đơn bào và đa bào.

Mô tả được thành phần sinh hoá và mô hình phân tử của màng sinh chất.

Trình bày được chức năng trao đổi chất và thu nhận thông tin của màng sinh chất.

Phân biệt được màng sinh chất với vách tế bào.

Phân biệt được cấu trúc hiển vi và siêu vi của tế bào chất và các bào quan cũng như chức năng của mạng lưới nội chất, của Riboxom, của phức hệ Golgi, của peroxysom và lysosom, của ty thể, lục lạp, trung tử và bộ xương của tế bào, các bào quan có chức năng vận động.

Nhận biết được cấu trúc hiển vi và siêu hiển vi của nhân, màng nhân, hạch nhân và chất nhiễm sắc.

Phân biệt được chất nhiễm sắc và thể nhiễm sắc.

Mô tả được chu kỳ sống của tế bào. Phân bào nguyên nhiễm và phân bào giảm nhiễm.

So sánh được đặc điểm giống nhau và khác nhau giữa phân bào nguyên nhiễm và phân bào giảm nhiễm.

## 2.1 TẾ BÀO - ĐƠN VỊ TỔ CHỨC CƠ BẢN CỦA CƠ THỂ SỐNG

Tất cả các cơ thể sống kể cả cơ thể người được cấu tạo từ những đơn vị cơ bản rất bé (phải xem qua kính hiển vi mới nhìn thấy) được gọi là *tế bào*.

Tế bào được phát hiện đầu tiên bởi R.Hooke từ 1665 khi ông quan sát cấu trúc bần của thực vật với kính hiển vi có độ phóng đại gấp 30 lần. Tổng kết thành tựu của nhiều nhà nghiên cứu qua thế kỷ 17 và 18 trên vi sinh vật, thực vật, động vật và cả con người, hai nhà khoa học M.Schleiden và T.Schwann từ năm 1838 - 1839 đã đề ra *học thuyết tế bào*, chứng minh rằng

tất cả các cơ thể vi sinh vật, thực vật và động vật đều có cấu tạo tế bào. Điều đó chứng minh rằng thế giới sống tuy đa dạng nhưng thống nhất. Vì vậy, năm 1870 F.Engel đã đánh giá học thuyết tế bào là một trong ba phát kiến vĩ đại của khoa học tự nhiên thế kỷ XIX (cùng với học thuyết tiến hoá và học thuyết bảo tồn vật chất và năng lượng).

Nếu chúng ta quan sát dưới kính hiển vi bất kỳ mô nào, cơ quan nào của cơ thể người thì chúng ta sẽ thấy đều gồm nhiều tế bào và các sản phẩm của tế bào. Các tế bào rất đa dạng về độ lớn, chủng loại, hình thái và chức năng. Theo tài liệu hiện có cơ thể người chứa đến  $6.10^{14}$  tế bào gồm trên 200 chủng loại khác nhau về cấu trúc và chức năng. Riêng não bộ đã chứa trên 25 tỷ neuron. Trong 1ml máu có đến 4 - 5 triệu hồng cầu. Riêng số lượng hồng cầu trong máu đã đạt tới 23 nghìn tỷ, nếu đem xếp chúng thành hàng dọc (đường kính hồng cầu =  $7\mu\text{m}$ ) sẽ tạo thành chiều dài cuộn quanh xích đạo trái đất 4 lần. Những cơ thể đơn bào như vi khuẩn, amip hay trùng lông Paramecium thì cơ thể của chúng chỉ gồm một tế bào nhưng chúng có đầy đủ đặc tính của sự sống. Có thể nói tất cả các hoạt động sống của cơ thể như trao đổi chất, trao đổi năng lượng, dinh dưỡng, tiêu hoá, bài tiết, phản ứng thích nghi với môi trường sinh trưởng, sinh sản, di truyền, tự điều chỉnh v.v... đều có cơ sở tế bào.

Sự già, bệnh tật và chết của tế bào ở mức độ nhất định dẫn tới sự già, bệnh tật, tử vong của cơ thể.

Vì vậy, nghiên cứu về cấu trúc và chức năng của tế bào có tầm quan trọng quyết định trong sự nghiên cứu sinh học cơ thể.

Cơ thể người cũng giống như cơ thể động vật (Animali), thực vật (Planta), nấm (Fungi) và đơn bào (Protista) đều được cấu tạo từ các *tế bào nhân chuẩn* (Eucaryota) là dạng tế bào có mức độ tiến hoá cao và có cấu tạo phức tạp hơn so với dạng *tế bào nhân sơ* (Procaryota).

Tất cả vi khuẩn (Bacteria) và vi khuẩn lam (Cyanobacteria) đều thuộc dạng tế bào nhân sơ (được xếp vào giới Monera).

Để nghiên cứu tế bào người ta phải đo kích thước, trọng lượng và khối lượng của tế bào cũng như các cấu thành của chúng.

Để đo kích thước tế bào người ta thường dùng đơn vị là *micromet* ( $\mu\text{m}$ ). Một micromet bằng một phần nghìn milimet (mm). Tế bào người thường có kích thước từ 10 - 100  $\mu\text{m}$ , vì vậy mắt thường ta không thể thấy được.

Để đo kích thước của các bào quan, người ta sử dụng đơn vị đo là *nanomet* (nm). Một nanomet bằng một phần nghìn micromet. Các bào quan thường có kích thước từ hàng chục đến hàng trăm nm. Phân tử glucoz hoặc phân tử axit amin có kích thước vài nm, còn phân tử protein thường có kích thước từ 10 nm trở lên.

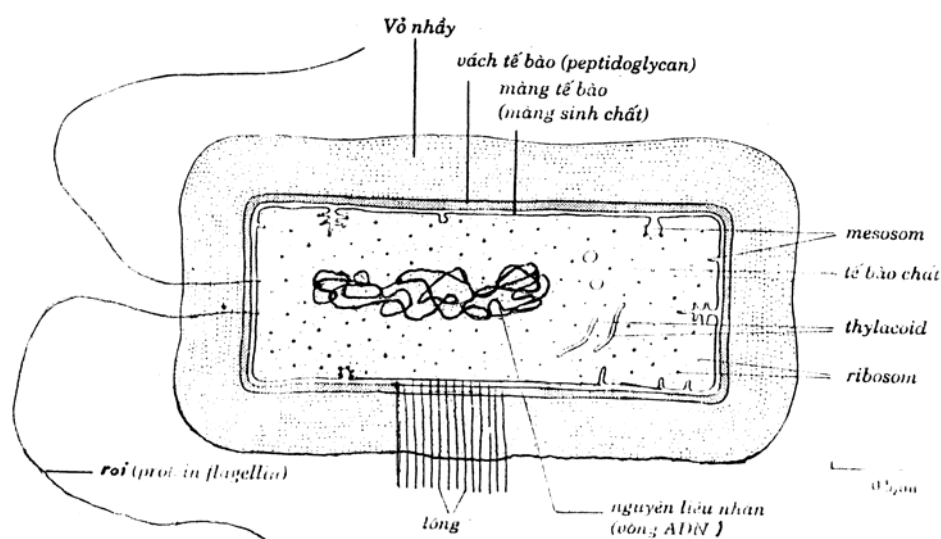
Tế bào là một hệ mở luôn luôn trao đổi chất với môi trường xung quanh, vì vậy để đảm bảo cho sự trao đổi chất có hiệu quả thì phải có sự cân bằng giữa khối lượng tế bào và diện tích màng sinh chất bao quanh tế bào. Tế bào có kích thước bé là để tăng cường diện tích cần thiết cho sự trao đổi chất với môi trường.

Để nghiên cứu tế bào người ta sử dụng kính hiển vi quang học và kính hiển vi điện tử và các kỹ thuật lý hoá khác như ly tâm siêu tốc, điện di, sắc ký, nguyên tử đánh dấu v.v... Kính hiển vi quang học sử dụng ánh sáng và hệ thống lăng kính đã được dùng cách đây trên 300 năm với độ phóng đại 30 lần. Ngày nay với kính hiển vi quang học hiện đại có độ phóng đại trên 1000 lần, nghĩa là có thể phân biệt 2 điểm cách xa nhau 300 nm trở lên. Để quan sát được các cấu trúc bé hơn người ta phải sử dụng kính hiển vi điện tử. Kính hiển vi điện tử sử

dụng chùm điện tử làm nguồn chiếu vào các đối tượng nghiên cứu, được phát triển từ năm 1932 nhưng mãi đến những năm 1950 mới được sử dụng phổ biến. Vĩ kính hiển vi điện tử ta có thể quan sát các vật vĩ độ phóng đại > 100.000 lần, nghĩa là ta có thể quan sát được 2 điểm cách xa nhau 2nm. Ngày nay vĩ kính hiển vi điện tử quét người ta có thể quan sát được cấu trúc 3 chiều của tế bào cũng như bào quan và kết hợp vĩ phương pháp chụp ảnh quay phim và vô tuyến truyền hình, các nhà tế bào học đã cung cấp cho ta nhiều hình ảnh chi tiết sinh động về cấu trúc và hoạt động sống của tế bào.

Để phân biệt tế bào Procaryota vĩ tế bào Eucaryota, có thể xem bảng tổng kết sau đây: (xem hình 2.1)

Tế bào Procaryota	Tế bào Eucaryota
Vi khuẩn, vi khuẩn lam - Kích thước bé (1-3 $\mu$ m). - Có cấu tạo đơn giản. - Vật chất di truyền là phân tử ADN trần dạng vòng nằm phân tán trong tế bào chất. - Chưa có nhân. Nucleoid là phần tế bào chất chứa ADN. - Tế bào chất chỉ chứa các bào quan đơn giản như: riboxom, mezoxom.  - Có lông, roi cấu tạo đơn giản. - Phương thức phân bào đơn giản bằng cách phân đôi.	Nấm, thực vật, động vật. - Kích thước lớn (3-20 $\mu$ m). - Có cấu tạo phức tạp. - Vật chất di truyền là ADN + histon tạo nên thể nhiễm sắc khu trú trong nhân. - Có nhân vĩ màng nhân chứa chất nhiễm sắc và hạch nhân. - Tế bào chất được phân vùng và chứa các bào quan phức tạp như: mạng lưới nội chất, riboxom, ty thể, lục lạp, thể golgi, lyzoxom, peroxyxom, trung thể v.v... - Có lông roi cấu tạo theo kiểu 9+2. - Phương thức phân bào phức tạp vĩ bộ máy phân bào.

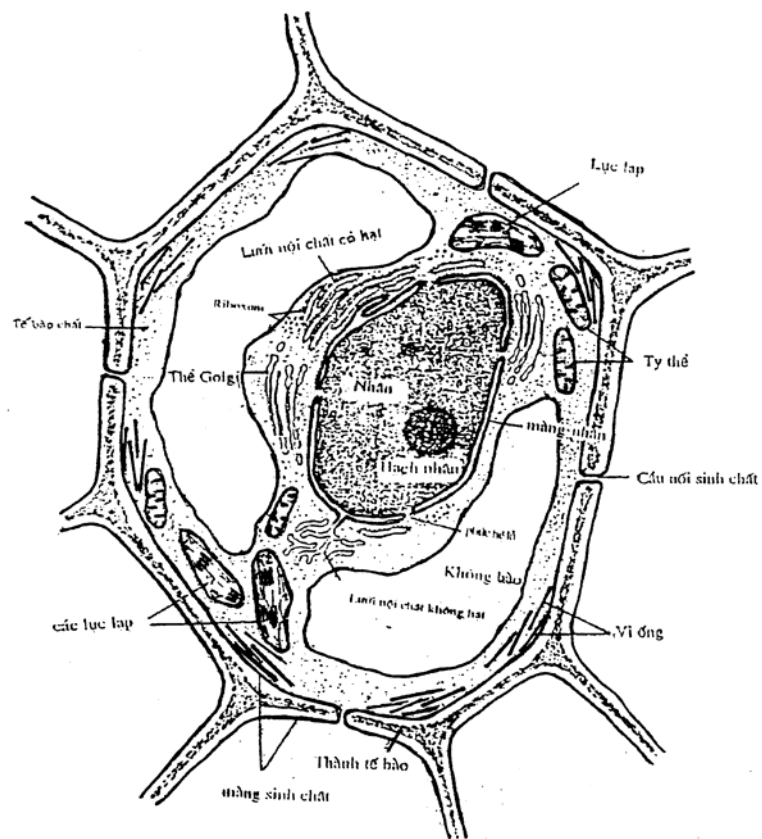


Hình 2.1. Cấu tạo của tế bào vi khuẩn điển hình

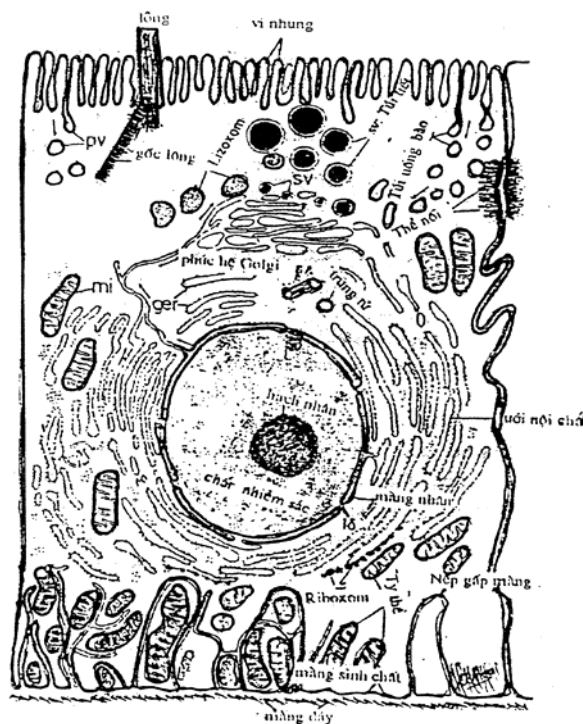
Tế bào thực vật được phân biệt vĩ tế bào động vật ở các điểm cơ bản sau đây: (xem hình 2.2 A và B).

Tế bào thực vật	Tế bào động vật
- Có vá xenluloz bao ngoài màng sinh chất.	- Không có thành vá xenluloz
- Có lục lạp - tự dưỡng	- Không có lục lạp - dị dưỡng
- Chất dự trữ là tinh bột	- Chất dự trữ là glicogen

- Phân bào không có sao và phân tế bào chất bằng vách ngang ở trung tâm	- Phân bào có xuất hiện sao và phân tế bào chất bằng eo thắt ở trung tâm
- Hệ không bào phát triển	- Ít khi có không bào



Hình 2.2A. Tế bào thực vật



Hình 2.2B. Tế bào động vật điển hình

Tế bào được cấu tạo gồm ba cấu thành: màng sinh chất (plasma membrane), tế bào chất (cytoplasma) và nhân (nucleus).

Ta lần lượt xem xét cấu tạo và chức năng của các cấu thành trên.

## 2.2 MÀNG SINH CHẤT (PLASMA MEMBRANE)

Tất cả các tế bào đều có một lớp màng bao bọc lấy khối tế bào chất ở phía trong, được gọi là *màng sinh chất*. Màng sinh chất không chỉ giới hạn tế bào với môi trường xung quanh mà còn có chức năng thực hiện quá trình trao đổi vật chất năng lượng và thông tin với môi trường (hệ thống mở).

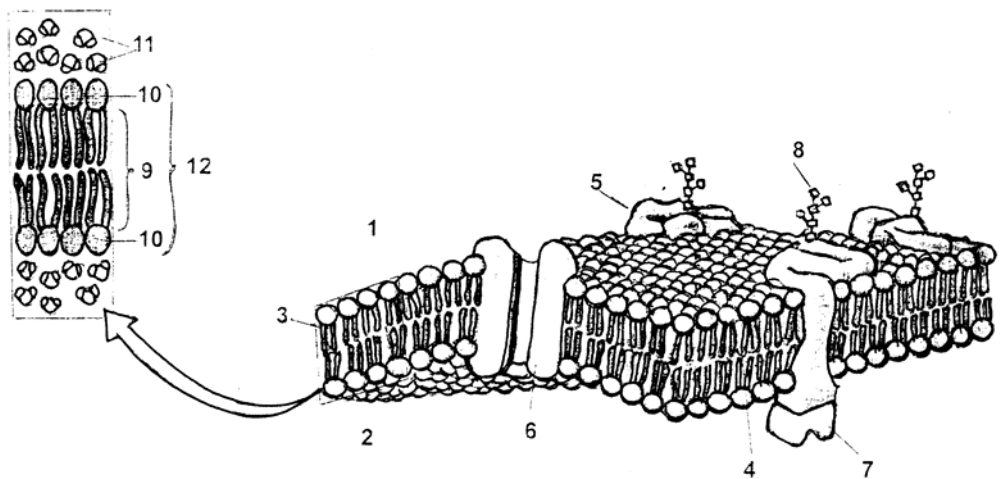
### 2.2.1 Cấu trúc siêu vi và phân tử của màng sinh chất

Màng sinh chất có độ dày từ 7 – 9 nm được cấu tạo gồm các phân tử lipid và protein là chủ yếu nên có tên gọi là màng lipoprotein. Ngoài ra màng còn chứa các phân tử glucit.

Lipid trong màng thường chiếm từ 25 – 75% tùy loại tế bào. Thành phần lipid chủ yếu của màng là photpholipit tạo thành lớp kép và tạo thành cái khung liên tục của màng, trong đó đầu ưa nước (phân phân cực) của photpholipit quay ra phía ngoài và phía trong, còn đuôi kỵ nước (được cấu tạo bởi axit béo là 2 mạch hydrocarbon) thì quay lại với nhau (xem hình 2.3). Các phân tử cholesterol phân bố xen kẽ vào giữa các phân tử photpholipit ở vùng kỵ nước.

Tỷ lệ giữa hàm lượng cholesterol với hàm lượng photpholipit trong màng thay đổi tùy loại tế bào. Hàm lượng cholesterol càng cao thì độ vững chắc của màng càng lớn và ngược lại. Đối với màng sinh chất của đa số tế bào hàm lượng cholesterol chiếm tới 20 – 25% lượng lipid của màng.





Hình 2.3. Cấu trúc phân tử màng sinh chất

- |                     |                              |
|---------------------|------------------------------|
| 1. Ngoại bào        | 7. Enzym                     |
| 2. Nội bào          | 8. Gluxit                    |
| 3. Photpholipit     | 9. Đuôi kỵ nước              |
| 4. Colesterol       | 10. Đầu ưa nước              |
| 5. Protein thụ quan | 11. Phân tử H <sub>2</sub> O |
| 6. Protein tạo kênh | 12. Lớp kép photpholipit     |

Protein có trong màng sinh chất thường phân bố rải rác (khảm) ở rìa ngoài hoặc rìa trong hoặc xuyên qua màng (xem hình 2.3). Các protein màng thuộc nhiều dạng và có chức năng rất khác nhau và chính chúng đóng vai trò quan trọng trong chức năng của các dạng tế bào khác nhau (tế bào gan, máu, thần kinh v.v...). Protein màng có thể đóng vai trò *chất mang* để vận chuyển các chất qua màng. Protein màng tạo nên các “cổng” qua đó các chất có thể đi vào hoặc ra. Protein màng có thể là các enzym có vai trò xúc tác phản ứng sinh hoá xảy ra ở màng. Protein màng có thể là các *thụ quan* (receptor) có vai trò nhận biết các chất hoá học đặc thù từ môi trường. Protein màng còn có vai trò là *chất đánh dấu bề mặt* đặc trưng cho từng dạng tế bào để chúng nhận biết nhau hoặc phân biệt tế bào lạ v.v...

Gluxit trong màng thường ở dạng liên kết với lipit hoặc protein màng và thường định khu ở mặt ngoài màng tiếp xúc với môi trường ngoại bào.

### 2.2.2 Chức năng của màng sinh chất

Màng sinh chất của bất kỳ dạng tế bào nào đều có các chức năng sau:

Giới hạn tế bào thành một hệ riêng biệt so với môi trường xung quanh. Màng tạo nên hình dạng tế bào (đối với các tế bào tạo nên các mô như tế bào gan có dạng đa giác, hoặc như tế bào máu có hình cầu) đồng thời màng có thể thay đổi hình dạng khi tế bào chuyển động, ví dụ hồng cầu dẹp lại khi chui qua thành mao mạch.

Có trường hợp nhiều tế bào tập hợp thành hợp bào (ví dụ sợi cơ vân) thì các màng riêng thoái hoá và phát triển một màng chung.

Chức năng thứ hai là chức năng quan trọng và chủ yếu của màng – thực hiện sự trao đổi chất và thông tin giữa tế bào và môi trường ngoại bào hoặc với tế bào bên cạnh.

Tế bào là một hệ mở và sự trao đổi chất và thông tin với môi trường do màng thực hiện là điều kiện tiên quyết để tế bào và cơ thể tồn tại và phát triển.

### 2.2.2.1 Sự trao đổi chất qua màng

Sự trao đổi chất qua màng có thể được thực hiện một cách *thụ động* nghĩa là không đòi hỏi tế bào phải tiêu phí năng lượng và tuân theo các qui luật lý hoá như sự khuếch tán chẳng hạn. *Sự khuếch tán* là sự chuyển động phân tán của một chất từ nơi có nồng độ cao của chất ấy đến nơi có nồng độ thấp hơn. Sự sai khác về nồng độ đó được gọi là gradien nồng độ. Sự khuếch tán các chất theo gradien nồng độ có thể xảy ra trong môi trường không khí hoặc môi trường lỏng như nước. Nếu trong một cốc ta bỏ vào một cục mực tím thì mực tím sẽ khuếch tán và hoà tan đồng đều trong cốc nước. Tất nhiên các chất khuếch tán qua màng còn tùy thuộc vào cấu tạo của màng và tính chất lý hoá của chất đó nữa.

Nhiều chất có phân tử bé không phân cực, hoặc không mang điện, hoặc các chất hoà tan trong lipit, ví dụ như  $\text{CO}_2$ ,  $\text{O}_2$  v.v..., các vitamin hoà tan trong lipit có thể khuếch tán trực tiếp qua màng. Trong lúc đó các chất tích điện (các ion) hoặc các chất không tan trong lipit lại được vận chuyển qua màng bằng cách khuếch tán qua các “cổng” được tạo nên bởi các protein có trong màng, hoặc với sự hỗ trợ của các *protein mang* (thường được gọi là permeaza). Ví dụ, ion clo ( $\text{Cl}^-$ ) khuếch tán ra khỏi tế bào qua màng theo các “cổng protein”. Trường hợp bệnh u nang xơ di truyền (cystic fibrosis) là do sai lệch trong phân tử protein tạo nên “cổng” clo, vì vậy ion clo không khuếch tán ra khỏi tế bào.

Các phân tử như phân tử glucoz, axit amin được vận chuyển qua màng dễ dàng nhờ sự giúp đỡ của các protein mang – hiện tượng này được gọi là sự khuếch tán dễ dàng. Protein mang đóng vai trò như xe tải, chúng liên kết với chất cần vận chuyển và chuyển qua màng nhờ sự thay đổi hình thù và vị trí đối với màng. Sự vận chuyển  $\text{H}_2\text{O}$  qua màng (đi vào và đi ra) được gọi là *sự thẩm thấu* (osmosis), nghĩa là  $\text{H}_2\text{O}$  khuếch tán qua màng theo gradien áp suất thẩm thấu (lực tạo nên do sự sai khác về áp suất thẩm thấu trong tế bào chất so với dịch ngoại bào). Trong tế bào chất là dung dịch nước trong đó hoà tan nhiều chất khác nhau, trong dịch ngoại bào ở phía ngoài màng là dung dịch có hoà tan nhiều chất, sự khác nhau về nồng độ các chất hoà tan trong nước ở hai phía của màng đã tạo nên áp suất thẩm thấu là lực để khuếch tán các phân tử  $\text{H}_2\text{O}$  qua màng.

Một dung dịch được gọi là *đẳng trương* (isotonic solution) là dung dịch trong đó áp suất thẩm thấu của chúng bằng áp suất của tế bào chất, đây là trường hợp bình thường trong cơ thể như tế bào nằm trong dịch mô, các tế bào máu trong huyết tương v.v... trong trường hợp này là lượng nước đi vào và đi ra tế bào cân bằng.

Một dung dịch được gọi là *ưu trương* (hypertonic solution) là dung dịch trong đó áp suất thẩm thấu của dung dịch cao hơn áp suất thẩm thấu của tế bào chất. Trong trường hợp này nước sẽ khuếch tán từ trong tế bào ra ngoài tế bào. Tế bào mất nước tế bào chất co lại và tế bào bị biến dạng nhăn nheo.

Ví dụ, ta để hồng cầu trong dung dịch sinh lý ưu trương thì hồng cầu mất dạng cầu nhăn nheo lại.

Một dung dịch được gọi là *nhược trương* (hypotonic solution) là dung dịch trong đó áp suất thẩm thấu của dung dịch thấp hơn áp suất thẩm thấu của tế bào chất. Trong trường hợp này nước sẽ khuếch tán từ dung dịch vào trong tế bào. Tế bào tích nhiều nước quá sẽ làm cho tế bào phù thũng hoặc màng sinh chất bị vỡ và tế bào bị chết. Ví dụ, ta để hồng cầu trong dung dịch nhược trương, hồng cầu sẽ bị vỡ được gọi là hiện tượng tiêu huyết.

Dưới áp lực của áp suất thẩm thấu  $\text{H}_2\text{O}$  được khuếch tán qua màng theo các “cổng protein”.

Trong cơ thể tế bào muốn hoạt động bình thường phải luôn luôn điều chỉnh sao cho giữ được sự cân bằng giữa áp suất thẩm thấu của tế bào so với dịch ngoại bào. Sự điều chỉnh này có được là nhờ ở sự hoạt tải qua màng.

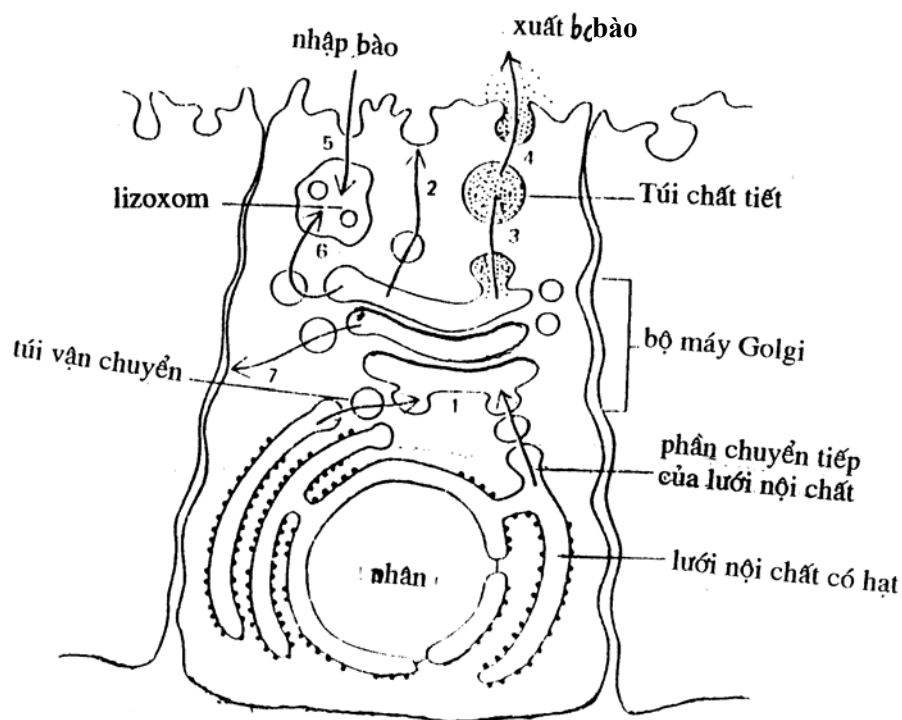
*Sự hoạt tải* qua màng là phương thức vận chuyển tích cực các chất đi vào đi ra tế bào đòi hỏi có sự tiêu phí năng lượng từ ATP. Tế bào tiêu phí năng lượng để chống lại các gradien nồng độ làm cho các chất được vận chuyển ngược với hướng của gradien nồng độ, nghĩa là hoạt tải có khả năng tạo ra hoặc giữ ổn định một gradien nồng độ nào đó có lợi nhất cho tế bào. Năng lượng từ ATP (tức là khi phân giải ATP thành ADP và P giải phóng một số năng lượng) được dùng để làm thay đổi thù hình của các protein mang, các protein “cổng”, hoặc hoạt hoá các enzym tạo điều kiện cho sự hoạt tải các chất như các ion, các phân tử hữu cơ như các axit amin v.v...

Để hoạt tải các ion, tế bào thường sử dụng các “bơm ion” có trong màng. Bơm ion là một phức hợp protein vừa tạo nên “cổng”, vừa có hoạt tính enzym ATPaza, nghĩa là có khả năng phân giải ATP để lấy năng lượng hoạt tải các ion qua “cổng” ngược với gradien ion.

Trong màng sinh chất cũng như màng các bào quan thường có các loại bơm ion như bơm Na / K (bơm Natri và Kali) để hoạt tải các ion  $\text{Na}^+$  và  $\text{K}^+$ , nhờ đó tế bào duy trì được nồng độ  $\text{Na}^+$  thấp và nồng độ  $\text{K}^+$  cao ở phía trong tế bào chất và nồng độ  $\text{Na}^+$  cao và nồng độ  $\text{K}^+$  thấp ở phía ngoài tế bào, từ đó tạo nên điện thế màng có tầm quan trọng trong hoạt động của tế bào đặc biệt đối với tế bào cơ và thần kinh. Ngoài bơm Natri và Kali còn có bơm  $\text{H}^+$  có vai trò bơm các proton  $\text{H}^+$  đi qua màng và bơm  $\text{Ca}^{++}$  để bơm các ion canxi qua màng v.v...

Tế bào sử dụng khoảng 30% năng lượng để hoạt tải các chất qua màng chủ yếu là các ion để tạo nên điện thế màng cần thiết và để hấp thu các nguyên liệu cần thiết như axit amin.

Để hoạt tải các chất có phân tử lớn hoặc các phức hợp phân tử, hoặc các chất rắn, chất lỏng khác, tế bào thường dùng phương thức xuất nhập bào (cytosis) là phương thức vận chuyển qua màng đòi hỏi tiêu phí năng lượng và kéo theo sự thay đổi trong cấu trúc màng.



Hình 2.4. Hiện tượng nhập xuất bào

Hiện tượng *nhập bào* (endocytosis) (xem hình 2.4) là hiện tượng khi các chất rắn hoặc chất lỏng được đưa vào tế bào kéo theo sự tạo thành các bóng nhập bào - là một phần của màng tách ra tạo thành một cái bóng bao lấy chất rắn hoặc chất lỏng. Khi tế bào nhập các chất rắn (ví dụ vi khuẩn) người ta gọi là hiện tượng *thực bào* (phagocytosis) và bóng được tạo thành gọi là bóng thực bào.

Các đại thực bào (macrophage), các tế bào bạch cầu là những tế bào có khả năng thực bào các vi khuẩn, các vật lạ và bằng cách đó chúng bảo vệ cho cơ thể chống lại bệnh tật và các tác nhân độc hại. Trường hợp chất được nhập vào tế bào là giọt lỏng người ta gọi là hiện tượng *uống bào* (pinocytosis). Các bóng thực bào và các bóng uống bào sẽ được đưa vào tế bào chất và sẽ được tiêu hoá nhờ hệ enzym thủy phân của lysoxom (xem phần sau).

Hiện tượng *xuất bào* (exocytosis) (xem hình 2.4) là hiện tượng trong đó tế bào bằng sự thay đổi màng bài xuất ra khỏi tế bào các chất, các sản phẩm có khối lượng lớn như các protein, các glycoprotein. Hiện tượng xuất bào đôi khi còn được gọi là hiện tượng *chế tiết*.

#### 2.2.2.2 Trao đổi thông tin qua màng

Thông qua màng sinh chất tế bào không chỉ thu nhận từ môi trường các chất cần thiết cho hoạt động sống và bài xuất các sản phẩm ra khỏi tế bào mà màng sinh chất còn đóng vai trò quan trọng là nơi trao đổi thông tin với môi trường và với các tế bào khác trong mô và trong toàn bộ cơ thể.

Môi trường sống luôn thay đổi, các tế bào trong tập thể mô và cơ thể luôn luôn lệ thuộc vào nhau, do đó để tồn tại và phát triển đời hải tế bào phải nhận biết thông tin từ môi trường, từ các tế bào khác nhằm điều chỉnh hoạt động của mình cho phù hợp và thích ứng với hoàn cảnh và sự thống nhất chung của cơ thể. Nhờ các *thụ quan màng* (membrane receptor) - là những protein đặc thù khu trú trong màng tế bào có thể thu nhận các thông tin ở dạng các

tín hiệu vật lý (ví dụ ánh sáng, nhiệt, âm) hoặc hoá học (các hormon, các noromediator hoặc chất độc v.v...) để điều chỉnh hoạt động sống của mình.

Tùy loại tế bào, trong màng thường chứa từ 100 - 100.000 thụ quan màng. Đó là những phân tử protein hoặc glicoprotein xuyên màng gồm một phần lồi ra ngoài màng có khả năng liên kết đặc thù với phân tử tín hiệu (ví dụ hormon) và một phần nhúng trong tế bào chất. Các thụ quan màng hoạt động theo các cơ chế sau:

Thụ quan màng sau khi đã liên kết với phân tử tín hiệu (tín hiệu thông tin 1) sẽ hoạt hoá một loại protein khác ở trong màng được gọi là protein G. Protein G đóng vai trò là chất chuyển tin. Protein G sẽ hoạt hoá enzym adenylcyclaza, enzym này chuyển hoá ATP thành AMP vòng. AMP vòng được xem như tín hiệu thông tin 2. AMP vòng sẽ hoạt hoá các hệ enzym trong tế bào chất tạo nên các phản ứng trao đổi chất cần thiết cho sự sinh trưởng, phát triển của tế bào.

Thụ quan màng sau khi đã liên kết với các phân tử tín hiệu sẽ thông qua protein G để hoạt hoá các “cổng ion” (hoặc mở hoặc đóng lại).

Nhiều thụ quan có phần nhúng vào tế bào chất, có hoạt tính enzym kinaza, vì vậy sau khi liên kết với phân tử tín hiệu chúng sẽ hoạt hoá các kinaza khác, từ đây phát động hàng loạt phản ứng sinh hoá trong tế bào chất.

Nhiều thụ quan sau khi liên kết với phân tử tín hiệu (thường là các steroid) sẽ tác động đến sự điều hoà hoạt động của hệ gen.

Rất nhiều bệnh lý có liên quan đến các sai lệch trong các thụ quan màng cũng như hệ protein G trong màng.

### 2.2.2.3 Vách tế bào (Glicocalix)

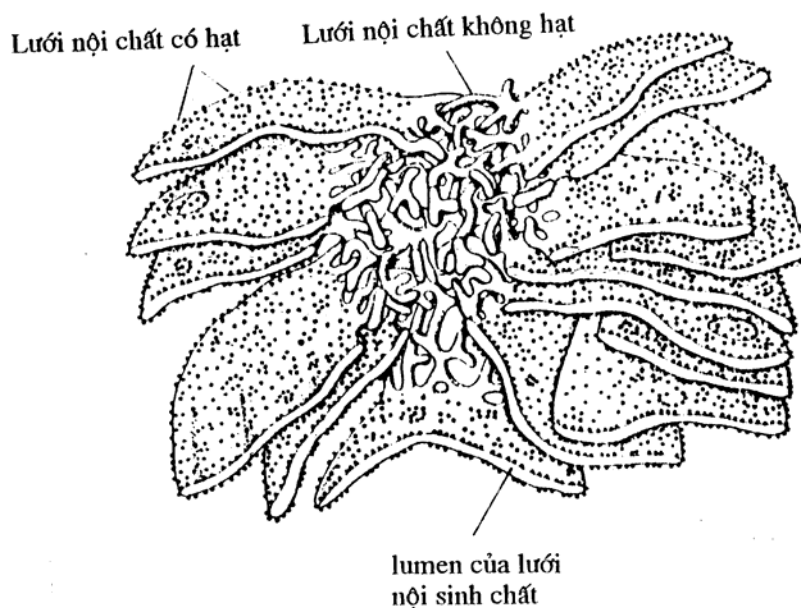
Nhiều dạng tế bào ngoài màng sinh chất còn có lớp vách tế bào. Ví dụ vi khuẩn có vách murein (peptidoglican), tế bào thực vật có vách xenluloz. Vách tế bào đóng vai trò bảo vệ nâng đỡ cho tế bào và chúng là sản phẩm của tế bào.

## 2.3 TẾ BÀO CHẤT VÀ CÁC BÀO QUAN

### 2.3.1 Tế bào chất

Tế bào chất (cytoplasma) là phần tế bào ở trong màng sinh chất và bao quanh nhân. Tế bào chất là nơi chứa các nguyên vật liệu, nơi diễn ra các hoạt động chức năng quan trọng của tế bào như phân huỷ chất, tổng hợp chất, chuyển hoá năng lượng, sinh trưởng, vận động v.v...

Tế bào chất của tế bào nhân chuẩn không phải là khối chất sống đồng dạng mà chúng có cấu tạo rất phức tạp gồm nhiều cấu thành sau đây (xem hình 2.2A.B).



Hình 2.5. Cấu trúc của mạng lưới nội sinh chất

*Các bào quan* (organoide) là các siêu cấu trúc có cấu tạo và chức năng nhất định. Người ta phân biệt loại bào quan có cấu tạo màng lipoprotein đơn như mạng lưới nội sinh chất, bộ máy Golgi, lysosom, peroxysom; các bào quan có cấu tạo màng lipoprotein kép như ty thể, lục lạp, màng nhân và các bào quan không có cấu tạo màng như ribosom, trung tử, vi sợi và vi ống.

*Các chất chứa* (inclusion) là các kho tích trữ các nguyên liệu của tế bào: đó là các giọt mỡ trong tế bào mỡ, hạt glycogen trong tế bào gan hoặc tế bào cơ v.v...

*Chất trong sáng* (hyaloplasma) là khối chất còn lại nếu ta tách chiết hết các bào quan và chất chứa khỏi tế bào chất. Chất trong sáng là *dung dịch keo lỏng* (colloidal solution), chúng chứa H<sub>2</sub>O (đến 70%), các chất vô cơ, các chất hữu cơ, các đại phân tử; là nơi trung chuyển chất từ màng sinh chất cho đến các bào quan, đến nhân và ngược lại. Chất trong sáng cũng là nơi diễn ra nhiều phản ứng sinh hoá quan trọng (ví dụ đường phân), nhiều quá trình hoá lý (như quá trình sol hoá và gel hoá). Độ nhớt, độ pH v.v... của chất trong sáng tùy thuộc vào dạng tế bào và tùy trạng thái sinh lý của chúng.

### 2.3.2 MẠNG LƯỚI NỘI SINH CHẤT (ENDOPLASMIC RETICULUM)

Mạng lưới nội sinh chất (MLNSC) là hệ thống mạng lưới có cấu tạo màng lipoprotein giới hạn tạo thành các túi dẹp, các kênh, các bóng liên thông với nhau phân bố khắp tế bào chất (xem hình 2.5).

Có hai loại MLNSC là MLNSC trơn và MLNSC hạt. MLNSC trơn là hệ thống kênh mà trên màng kênh không có *ribosom*. MLNSC trơn là nơi tổng hợp các chất béo, photpholipit, cholesterol, các hormon steroid. MLNSC trơn được xem là hệ thống kênh vận tải nội bào, vì từ đây các chất được tổng hợp có thể được vận chuyển tới các nơi khác, MLNSC trơn còn là nơi tiêu độc, ví dụ trong tế bào gan các chất độc như rượu, thuốc trừ sâu sẽ được biến đổi hoá học và mất tác dụng độc hại.

MLNSC hạt là loại MLNSC gồm hệ thống túi dẹt mà trên màng của chúng có gắn nhiều *ribosom* - là bào quan chịu trách nhiệm tổng hợp loại protein dùng làm chất chế tiết, protein màng và các protein của *lyzoxom*. Protein được tổng hợp trên *ribosom* của MLNSC hạt sẽ chui vào lòng túi từ đây các protein được xử lý, chế biến (ví dụ sự tạo nên cấu trúc 3D, gắn thêm *gluxit*) và vận chuyển tới các nơi khác như MLNSC trơn, tới bộ máy Golgi, tới các bóng chuyên chở v.v...

### 2.3.3 Ribosom (ribosome)

Ribosom là bào quan có kích thước rất bé từ 25 - 30 nm, nhưng có vai trò vô cùng quan trọng, là nơi tổng hợp protein nội bào cũng như các protein chế tiết ra ngoài tế bào.

Ribosom thường phân bố trong tế bào chất hoặc bám trên màng của MLNSC hạt hoặc định khu trong ty thể, lục lạp.

Ribosom có thành phần phân tử gồm rARN và protein. Ribosom của tế bào Eucaryota có hằng số lắng 80S, gồm 2 đơn vị bé: đơn vị bé 60S và đơn vị bé 40S. Đơn vị bé 60S chứa 3 loại rARN (28S; 5,8S và 5S) và 45 protein, còn đơn vị bé 40S chứa rARN 18S và 33 protein. Khi tổng hợp protein phân tử mARN bám vào ribosom làm khuôn để các tARN vận chuyển các axit amin tới ribosom lắp ráp chúng đúng với trình tự do các codon trong mARN qui định (xem thêm phần sau).

Khi tổng hợp protein nhiều ribosom thường liên kết lại với nhau tạo thành polixom. Ribosom tự do trong tế bào chất thường được dùng để tổng hợp các protein nội bào, còn ribosom trên MLNSC hạt thường được dùng để tổng hợp các protein cung cấp cho màng, protein chế tiết ra ngoài, các protein cung cấp cho các bào quan, còn ribosom trong ty thể được ty thể dùng làm nơi tổng hợp protein riêng cho ty thể.

### 2.3.4 Bộ máy Golgi (golgi apparatus)

Được gọi là bộ máy Golgi là do nhà khoa học người Ý là Camilo Goldgi phát hiện năm 1898. Bộ máy Golgi là một hệ thống gồm nhiều túi dẹt kín và nhiều bóng riêng biệt không thông với nhau. Chúng cũng có cấu tạo màng lipoprotein giới hạn lòng túi là các xoang kín. Chức năng của bộ máy là tham gia vào khâu xử lý, đóng gói và chế xuất các sản phẩm chủ yếu là protein và glicoprotein. Chúng thu nhận protein từ MLNSC, thu nhận *gluxit* từ tế bào chất vào các túi, trong đó các sản phẩm protein và glicoprotein được hoàn thiện (ví dụ proinsulin được chế biến thành insulin; protein được *gluxit* hoá tạo thành glicoprotein) sau đó các sản phẩm được đóng gói vào các bóng nhá được tách ra từ cái túi. Các bóng nhá được chuyên chở tới màng cung cấp protein và glicoprotein cho màng, hoặc bằng hiện tượng xuất bào (exocytosis) để xuất ra ngoài tế bào (ví dụ tiết insulin vào máu của tế bào tuyến đảo tụy hoặc tiết các enzym tiêu hoá vào ruột non của tế bào tuyến tụy) (xem hình 2.4).

Các sản phẩm enzym được đóng gói từ bộ máy Golgi có thể được đưa vào *lyzoxom* tạo thành hệ enzym thuỷ phân của bào quan này.

### 2.3.5 Lyzoxom (lysosome) và Peroxyxom (peroxysome)

Lyzoxom là bào quan có dạng bóng có kích thước khoảng 0,4 $\mu$ m có cấu tạo màng lipoprotein giới hạn xoang chứa đầy các enzym tiêu hoá. Ta có thể xem lyzoxom như ống tiêu hoá nội bào. Các bóng nhập bào, các bóng thực bào sau khi được đưa vào tế bào chất, chúng được chuyển đến lyzoxom và hoà hợp với lyzoxom tạo thành bóng tiêu hoá (hay còn được gọi

là lyzoxom cấp 2). Dưới tác động của các *enzym thủy phân* của lyzoxom các chất sẽ bị tiêu hoá, phân huỷ. Đó là phương thức *tiêu hoá nội bào* khác với phương thức *tiêu hoá ngoại bào* là khi các enzym tiêu hoá được tiết ra trong ống ruột để phân huỷ các chất thức ăn. Nhờ tiêu hoá nội bào mà lyzoxom cung cấp cho tế bào các nguyên liệu cần thiết, hoặc tiêu huỷ các vật lạ nguy hiểm (ví dụ vi khuẩn). Lyzoxom còn đóng vai trò *tự tiêu* khi chúng hoà hợp với các mảnh bào quan vô dụng, hoặc khi màng lyzoxom suy yếu các enzym được giải phóng ra tế bào chất thì toàn bộ tế bào bị tiêu huỷ. Hiện tượng tự tiêu có ý nghĩa trong việc tái sử dụng các bào quan, cũng như trong quá trình sinh trưởng và phát triển của mô và cơ quan (một ví dụ điển hình là đến giai đoạn biến thái nòng nọc biến thành ếch, đuôi bị tiêu biến là nhờ sự tự tiêu do lyzoxom háng màng gây nên).

Người ta đã nghiên cứu hơn 40 bệnh có liên quan đến sai lệch của lyzoxom. Ví dụ bệnh Tay-Sachs thường xảy ra với tần số 1/2500 trong quần thể người Đông Âu, thể hiện ở các hội chứng điếc, mù, bại liệt, sai lệch thần kinh và thường bị chết vào lúc 3 tuổi. Tay-Sachs là một bệnh di truyền, khi em bé mang 2 gen sai lệch dẫn đến tổng hợp các enzym sai lệch trong lyzoxom của tế bào thần kinh. Các enzym sai lệch đó không phân huỷ được lipid trong lyzoxom, lipid tích lũy nhiều trong lyzoxom làm rối loạn chức năng của tế bào thần kinh gây ra hội chứng Tay-Sachs. Bệnh viêm phổi phổ biến ở các công nhân má đá, má than có nguyên nhân là trong lyzoxom tích lũy nhiều hạt bụi silic hoặc hạt than dẫn đến làm háng màng lyzoxom.

*Peroxyxom* là bào quan có dạng giống lyzoxom nhưng khác ở chỗ trong xoang peroxyxom có chứa hệ enzym oxy hoá như catalaza có chức năng phân giải chất độc hydro peroxyt ( $H_2O_2$ ) (nên có tên gọi là peroxyxom).

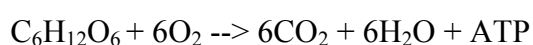
Peroxyxom đóng vai trò tham gia chuyển hoá các chất ở khâu oxy hoá các sản phẩm cuối cùng như  $H_2O_2$  hoặc axit uric. Axit uric là sản phẩm chuyển hoá của axit nucleic, dưới tác dụng của enzym *uricaza* chứa trong peroxyxom axit uric sẽ bị phân giải. Điều đặc biệt là ở khỉ nhân hình và người, khác với các động vật có xương sống khác là trong peroxyxom của chúng không có enzym uricaza nên axit uric không bị phân giải, vì vậy trong nước tiểu của chúng có axit uric. Nếu axit uric tích lũy lại trong các khớp thì chúng gây ra bệnh đau khớp (goutte) thường hay gặp ở tuổi già, nhất là những người hoạt động trí óc nhiều.

### 2.3.6 Ty thể (Mitochondria)

Ty thể là bào quan phổ biến có trong các tế bào Eucaryota hô hấp hiếu khí. Ty thể có dạng hình que có kích thước chiều ngang  $1\mu m$  và chiều dài là  $7\mu m$  là trạm cung cấp năng lượng cho các hoạt động sống của tế bào.

Ty thể được cấu tạo gồm hai lớp màng lipoprotein: màng ngoài bao lấy ty thể và màng trong cách màng ngoài một khe gian bào. Hai màng bao lấy một xoang gọi là chất nền. Màng trong mọc vào chất nền nhiều *mào răng lược* (crista) (xem hình 2.6). Nhờ hệ thống mào nên bề mặt màng trong được tăng lên nhiều lần nhờ đó chúng chứa được nhiều protein và enzym là các cấu thành của dây chuyền điện tử và của quá trình tổng hợp ATP.

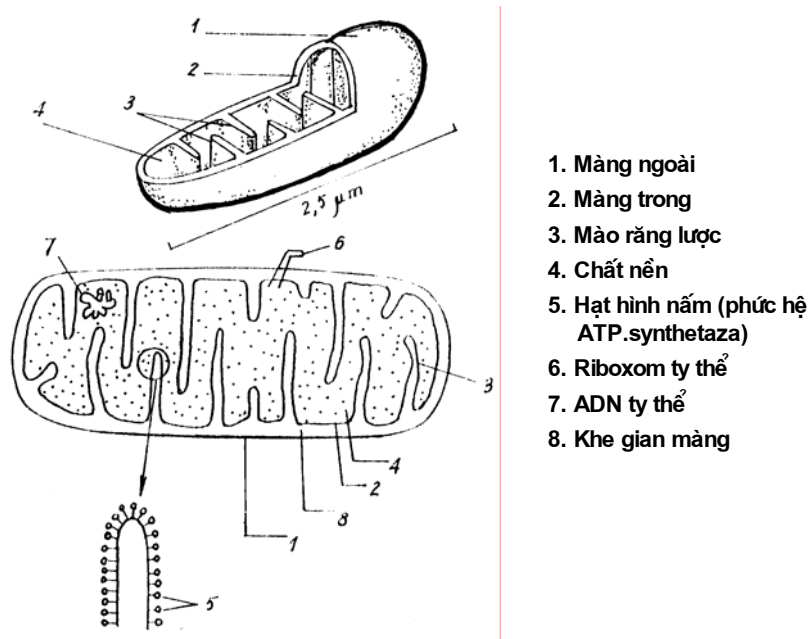
Ty thể là nơi thực hiện quá trình hô hấp hiếu khí. Khi có  $O_2$  ty thể biến đổi glucoz thành  $CO_2$  và  $H_2O$  và cung cấp ATP cho tế bào:



Để tiến hành quá trình đòi hỏi cung cấp  $O_2$  từ tế bào chất và hoạt động của nhiều hệ protein và enzym có mặt trong ty thể.



Glucôz đầu tiên được phân giải trong tế bào chất nhờ quá trình *đường phân* (glycolyse) thành các phân tử axit piruvic. Quá trình đường phân xảy ra không cần đến  $O_2$  được gọi là hô hấp kỵ khí, cung cấp cho tế bào ATP với hiệu suất thấp khoảng 3% (nghĩa là số năng lượng khi phân giải glucôz chỉ đủ để tích lũy vào 4 phân tử ATP cung cấp cho tế bào sử dụng). Nếu có  $O_2$ , axit piruvic sẽ đi vào chất nền ty thể, ở đây axit piruvic được oxy hoá bởi hệ enzym có trong chất nền theo một chu trình được gọi là *chu trình Krebs*, qua đó các điện tử được giải phóng và được truyền đi theo các mức bởi dây chuyền điện tử (gồm các protein và enzym) khu trú trong màng trong. Năng lượng được tách ra từng phần và được sử dụng để tổng hợp ATP nhờ hệ enzym ATP-synthetaza có trong màng trong theo công thức  $ADP + P \rightarrow ATP$ . Như vậy, năng lượng được giải phóng do sự phân giải glucôz đã được tế bào tích vào 38 phân tử ATP đạt hiệu suất cao hơn (40%) so với đường phân.



Hình 2.6. Cấu tạo của ty thể

Vì có sự tổng hợp ATP kèm theo sự oxy hoá nên quá trình hô hấp hiếu khí còn được các nhà hoá sinh gọi là quá trình *oxy-phosphorin hoá*.

ATP được tổng hợp trong ty thể sẽ đi vào tế bào chất và đó là nguồn năng lượng cung cấp cho các quá trình sống như hoạt tải, tổng hợp protein, cơ cơ, dẫn truyền thần kinh v.v...

Nếu cấu trúc siêu vi hoặc hệ enzym của ty thể bị sai lệch do nhân tố di truyền hay do tác nhân ngoại cảnh sẽ dẫn tới các sai lệch trong hoạt động sinh lý vì khi đó ty thể không thể tích năng lượng vào ATP mà năng lượng sẽ biến thành nhiệt năng đốt nóng cơ thể (khi chúng ta bị sốt cao).

Trong cơ thể các tế bào sử dụng nhiều năng lượng thường có nhiều ty thể, ví dụ như tế bào gan, thậm chí có từ 500 - 1000 ty thể, trong lúc đó các tế bào bạch cầu có rất ít ty thể.

Ty thể là bào quan có hệ di truyền tự lập và hệ tự tổng hợp chất. Trong ty thể có chứa các ADN và các dạng ARN (mARN, tARN, rARN). Mỗi ty thể chứa khoảng 5 - 10 phân tử ADN trong chất nền. ADN của ty thể cũng có cấu trúc sợi xoắn kép theo mô hình Watson-Crick và giống ADN của vi khuẩn (ADN dạng trần không có histon và có cấu tạo vòng). ADN ty thể chứa hệ gen mã hoá cho khoảng 13 protein của riêng ty thể. ADN ty thể là cơ sở của nhân tố *di truyền ngoài nhân* (ngoài thể nhiễm sắc).

Các dạng mRNA, tARN, rARN trong ty thể đều được phiên mã từ ADN ty thể và chúng là cơ sở để ty thể có thể tự tổng hợp lấy một số protein của mình (còn đa số các protein khác của ty thể đều được tế bào chất cung cấp).

Vì ty thể có hệ di truyền độc lập nên ty thể có khả năng tự sinh sản bằng các phân đôi ty thể mẹ để sinh ra các ty thể con. Thời gian nửa sống của ty thể (thời gian đủ để đổi mới một nửa số lượng ty thể trong tế bào) là khoảng 10 ngày. Vì rằng ADN ty thể giống với ADN vi khuẩn và riboxom của ty thể giống riboxom của vi khuẩn về kích thước và thành phần rARN cũng như có sự giống nhau về cơ chế tổng hợp protein giữa ty thể và vi khuẩn nên các nhà tế bào học cho rằng ty thể là kết quả của sự cộng sinh của dạng vi khuẩn hiếu khí trong tế bào trong quá trình tiến hoá sơ khai của tế bào Eucaryota.

### 2.3.7 Lạp thể (plastide)

Lạp thể (plastide) được mô tả bởi Schimper từ 1885, là bào quan đặc trưng cho tế bào thực vật trong đó có lục lạp (chloroplast) có liên quan đến quá trình quang hợp. Chính quá trình này đặc trưng cho sự trao đổi chất ở thực vật và sự có mặt của lạp thể, có lẽ là điểm sai khác chủ yếu giữa tế bào thực vật với tế bào động vật.

Ngày nay, người ta thường phân biệt hai nhóm lạp thể lớn: bạch lạp – là lạp thể không màu sắc và sắc lạp – là lạp thể có chứa sắc tố.

Trong nhóm bạch lạp có: lạp bột (amiloplast) – nơi tổng hợp tinh bột, lạp dầu (oleoplast) – nơi tổng hợp dầu và lạp đạm (proteinoplast) – nơi tập trung protein.

Còn nhóm sắc lạp gồm có lục lạp là lạp thể màu lục có chứa sắc tố chlorofin, và lạp cà rốt (carotinoidoplast) – là lạp thể có chứa sắc tố màu vàng. Trong rễ cây, lạp thể thường gặp là bạch lạp. Loại bạch lạp phổ biến nhất là lạp bột, lạp bột có số lượng rất lớn trong các phần dinh dưỡng của cây. Vai trò của lạp bột là tổng hợp các “tinh bột thứ cấp” từ các sản phẩm của quá trình quang hợp.

Lục lạp có trong các bộ phận có vai trò quang hợp của cây, chủ yếu là trong lá. Còn sắc lạp cà rốt, theo nhiều ý kiến là loại biến dạng của lục lạp và tạo nên màu sắc khác (vàng, đỏ, da cam v.v...) ở hoa, quả, lá của cây.

Các loại lạp thể ở trên có liên hệ di truyền với nhau và có khả năng chuyển hoá từ loại này sang loại kia trong quá trình phát triển cá thể của thực vật.

Ví dụ, bạch lạp có thể biến thành lục lạp (sự hoá xanh của mầm khoai từ chỗ tối ra chỗ sáng), bạch lạp có thể biến thành sắc lạp (khi hình thành củ cà rốt – bạch lạp đã biến thành lạp cà rốt). Lục lạp có thể biến thành sắc lạp (khi quả chín, màu xanh thành màu đỏ hoặc vàng về mùa thu lá xanh biến thành lá vàng là do lục lạp trong lá đã biến thành sắc lạp). Quá trình biến đổi trên có thể là ngược chiều (rất nhiều thực vật màu xanh khi để vào chỗ tối thì thành trắng).

#### 2.3.7.1 Cấu trúc lục lạp

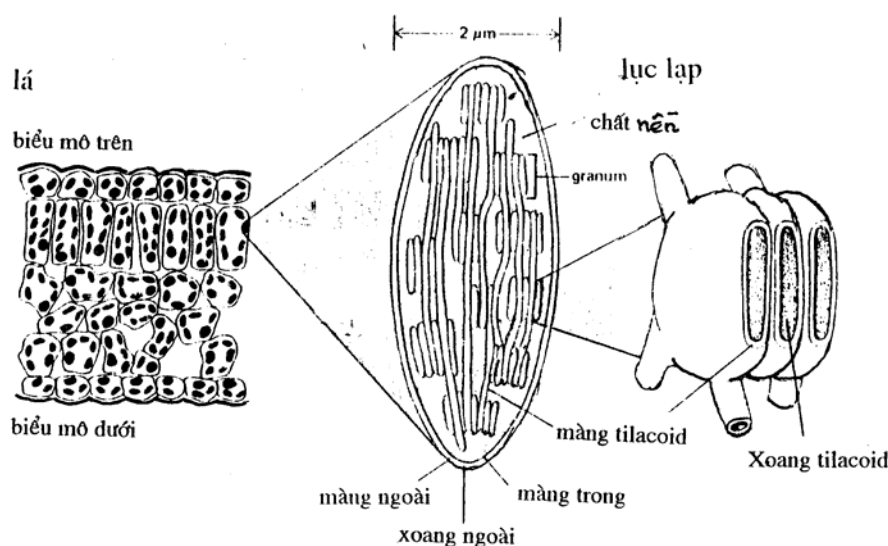
Lục lạp là loại lạp thể phổ biến nhất và đóng vai trò quan trọng trong thế giới sinh vật vì lục lạp thực hiện chức năng quang hợp, biến đổi năng lượng ánh sáng mặt trời sang năng lượng hoá học, cung cấp cho toàn bộ cơ thể sống trên trái đất. Không có lục lạp thì tất cả thực vật và động vật không thể tồn tại được.

Về hình dạng, kích thước và sự phân bố của lục lạp trong các tế bào khác nhau, ở loài cây khác nhau thì khác nhau, nhưng trong cùng một mô thì chúng tương đối ổn định.

Ở lá của thực vật bậc cao tế bào chứa một lượng lớn lục lạp có dạng hình cầu, hình trứng hoặc hình đĩa. Tế bào tảo thường chỉ có một lục lạp lớn có dạng hình lưới, hình dải xoắn hoặc hình sao đẹp.

Số lượng lục lạp trong tế bào của các mô khác nhau là khác nhau, nhưng trong một chùng mực nào đó số lượng lục lạp đặc trưng cho loài. Nếu như số lượng thiếu thì lục lạp sẽ phân chia để tăng thêm số lượng và nếu thừa thì một số lục lạp sẽ thoái hoá đi. Ở thực vật bậc cao tế bào lá thường chứa 20-40 lục lạp và rất ít gặp một loại tế bào có chứa một hoặc hai lục lạp. Tế bào giao tử *Anthoceros* và tế bào mô phân sinh *Selaginella* chỉ chứa có một lục lạp.

Kích thước lục lạp ở các tế bào khác nhau, ở các loài khác nhau cũng thay đổi khá lớn. Ở thực vật bậc cao chúng thường có đường kính trung bình 2–4  $\mu\text{m}$ . Thường thì trong tế bào cùng loài, lục lạp có kích thước không đổi nhưng lại có sự sai khác về giới tính và di truyền. Ví dụ, trong các tế bào đa bội lục lạp có kích thước lớn hơn so với tế bào đơn bội cùng loài. Thường thì những cây mọc ở chỗ bóng râm lục lạp lớn hơn và chứa nhiều chlorofin hơn so với cây được ánh sáng chiếu thường xuyên.



Hình 2.7. Sơ đồ cấu trúc hiển vi của lục lạp

Lục lạp phân bố trong tế bào chất có khi rất đồng đều, nhưng thường tập trung ở phần gần nhân hoặc ngoại biên gần thành tế bào. Đặc tính phân bố của lục lạp trong tế bào thường phụ thuộc vào điều kiện ngoại cảnh, ví dụ cường độ chiếu sáng. Người ta tính ra rằng ở lá cây *Ricinus communis* cứ trên mỗi 1  $\text{mm}^2$  có khoảng 400.000 lục lạp. Trong tế bào, lục lạp có thể chuyển chỗ hoặc thay đổi hình dạng do ảnh hưởng của dòng chảy tế bào chất hoặc có thể tích cực chuyển vận theo amip hoặc theo kiểu co rút tùy thuộc và cường độ chiếu sáng.

### 2.3.7.2 Thành phần sinh hoá, cấu trúc siêu vi của lục lạp

Ngày nay nhờ những phương pháp sinh hoá và lý sinh người ta biết rõ thành phần hoá học của lục lạp, ở bảng sau đây chỉ rõ thành phần hoá học của lục lạp thực vật bậc cao.

Chất	Hàm lượng % trọng lượng khô	Các cấu thành
Protein	35-55	Khoảng 80% không hoà tan
Lipit	20-30	Mỡ 50%, Colin 46%, Sterin 20%, Inozitol 22%, Sáp 16%, Glixêrin 22%, Photphatit 2-7%, Etanolamin 8%.

Gluxit	Thay đổi	Tinh bột: đường có photphat có chứa từ 3-7 nguyên tử C.
Chlorofin	9	Chlorofin a 75% Chlorofin b 25%
Carotinoit	4.5	Xantofin 75%, Carotin 25%
ARN	2-4	
ADN	0.2-0.5	

Trong lục lạp có đến 80% là loại protein không hoà tan có liên kết với lipit ở dạng lipoprotein. Như vậy, đa số protein thuộc protein cấu trúc, nhưng một số lớn protein là các enzym; các enzym chứa trong lục lạp có thể ở dạng hoà tan hoặc định khu trong cấu trúc của màng lục lạp. Thuộc lipit có các mỡ trung tính, các steroid và photpholipit. Một trong những thành phần sinh hoá quan trọng của lục lạp là chlorofin. Phân tử chlorofin có cấu trúc không đối xứng gồm một “đầu” ưa nước được hình thành từ 4 vòng piron xếp xung quanh nguyên tử magiê (Mg) và 1 “đuôi” dài là mạch kỵ nước (gọi là mạch fiton). Chlorofin cũng giống sắc tố ở động vật, ví dụ hemoglobin và cytochrom, đều là những pocfirin, chỉ khác là trong phân tử của chúng nguyên tử Fe được thay bằng Mg. Ngoài chlorofin ra, còn có các carotinoit là những sắc tố có màu khác nhưng thường bị màu lục của chlorofin che lấp và chỉ về mùa thu ta mới thấy vì khi đó hàm lượng của chlorofin bị giảm đi. Thuộc carotinoit có carotin và xantofin. Carotin có đặc tính ở chỗ mạch hydrocacbua chưa no ngắn, do đó chúng có tính chất hoàn toàn kỵ nước, còn xantofin thì trái lại có chứa vài nhóm ưa nước.

Trong lục lạp có chứa axit nucleic. Ngoài ARN (có hàm lượng từ 2-4% trọng lượng khô) còn có ADN tuy với hàm lượng ít (0,2 – 0,5%) nhưng đóng vai trò quan trọng và đáng chú ý vì sự có mặt của ADN trong lục lạp có liên hệ với hệ thống di truyền ngoài nhiễm sắc (di truyền tế bào chất) và hệ tự tổng hợp protein của lục lạp. Trong lục lạp có các chất truyền năng lượng, các enzym, NADP, cytochrom, plastokinon, plastoxianin, Feredoxin, Reductaza, ATP synthetaza và các enzym của chu trình Calvin.

Lục lạp có cấu trúc màng lipoprotein gồm có màng ngoài và màng trong, 2 màng được phân cách bởi khe gian màng. Khác với ty thể ở chỗ màng trong của lục lạp là trơn không có mào. Màng giới hạn phần dịch bên trong gọi là chất nền (stroma). Trong chất nền có chứa nhiều hạt hình cầu có kích thước khác nhau. Nhưng cấu trúc quan trọng nhất của lục lạp là hệ thống cột hình mạng lưới nằm trong chất nền. Hệ thống gồm các cột (grana) được nối với nhau bởi các tấm gian cột (intergrana lamella) (xem hình 2.7). Số cột có thể thay đổi từ vài cột cho đến 50 cột tùy loại lục lạp và cột có đường kính khoảng 0,6  $\mu\text{m}$ . Cột là hệ thống túi dẹt xếp chồng lên nhau. Túi dẹt có chiều dày 20nm và được cấu tạo từ màng lipoprotein dày khoảng 7nm, giới hạn xoang túi được gọi là màng tilacoid. Các cột thông với nhau nhờ các tấm gian cột cũng có cấu tạo màng lipoprotein. Màng của tilacoid có chứa các cấu trúc hạt hình nấm có kích thước 10 - 20 nm là phức hệ ATP synthetaza. Tilacoid chứa các phân tử chlorofin và carotinoit. Các phân tử chlorofin xếp trong màng có trật tự nhất định - phần ưa nước của chlorofin liên kết với protein đặc trưng trong màng còn “đuôi” kỵ nước thì liên kết với các photpholipit. Các phân tử chlorofin tập hợp thành từng đồng bộ gồm khoảng 200 phân tử hoạt động như một dàn anten thu bắt foton ánh sáng được gọi là hệ quang hợp (photosysteme).

Trong màng tilacoid chứa các nhân tố và enzym của dây truyền điện tử và tổng hợp ATP của hệ quang hợp I và II, còn các enzym chịu trách nhiệm tổng hợp glucoz thì khu trú trong chất nền của lục lạp, ADN và các loại ARN cũng như riboxom khu trú trong chất nền của lục lạp.

### 2.3.7.3 Chức năng của lục lạp

Lục lạp đóng vai trò vô cùng quan trọng trong đời sống thực vật vì lục lạp chính là nơi thực hiện quá trình quang hợp. Quang hợp là một trong những chức năng sinh học quan trọng bậc nhất. Nhờ chlorofin chứa trong lục lạp mà cây xanh có thể hấp thụ được năng lượng ánh sáng mặt trời ở dạng foton và biến chúng thành năng lượng hoá học trong phân tử ATP và được dùng để tổng hợp các chất hữu cơ khác nhau. Nếu như ty thể bằng phương thức oxy photphorin hoá, sử dụng và chuyển hoá năng lượng có trong các phân tử thức ăn, thì quang hợp là quá trình ngược lại, hấp thụ và chuyển hoá năng lượng ánh sáng mặt trời tích vào phân tử thức ăn, vì vậy về phương diện cấu trúc và chức năng thì lục lạp và ty thể về nguyên tắc chung chúng rất giống nhau.

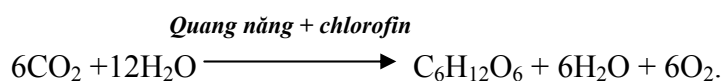
Quá trình quang hợp thực hiện trong lục lạp có mấy giai đoạn sau:

**Hấp thụ năng lượng ánh sáng foton** (nhờ dàn anten chlorofin) và chuyển chúng qua dây chuyền điện tử và cuối cùng vào ADP và ADP biến thành ATP (nhờ phức hệ ATP – synthetaza) (quang photphorin hoá, Arnon 1955).

**Quang phân nước:**  $H_2O \rightarrow 2H^+ + O_2$  trong đó proton hydro được chuyển sang hệ thống NADP – H (Tegawa 1963) và giải phóng oxy ( $O_2$ ). Quá trình này được gọi là phản ứng Hill.

**Liên kết  $CO_2$**  của không khí vùi đường có mạch 5 cacbon (ribulozo – 1,5 diphotphat) hình thành hợp chất 6 cacbon và phân giải chúng thành 2 phân tử axit 3 – photphoglixeric (Calvin 1962).

**Liên kết hydro** vùi axit photphoglixeric qua NADPH và khử axit này thành aldehyt photphoglixeric; các đường trio này sẽ được trùng hợp để tạo thành các đường hexo (đồng hoá  $CO_2$ ) và tái sinh ribulo (chu trình Calvin). Phản ứng tổng kết của quang hợp là:



Giai đoạn 1 và 2 được gọi là giai đoạn sáng và được thực hiện trong cấu trúc màng tilacoid của lục lạp nhờ hệ thống quang hợp I và II. Còn giai đoạn 3 và 4 được gọi là giai đoạn tối và được thực hiện trong chất nền của lục lạp và không cần đến ánh sáng và nhờ năng lượng từ ATP và NADPH do phản ứng sáng cung cấp.

Theo thuyết hoá thẩm thấu (chemiosmotic) thì điện tử được truyền đi tạo nên dòng vận chuyển ion  $H^+$  qua màng tilacoid nhờ đó tạo nên sự khác biệt về pH và điện thế hoạt động đã xúc tiến quá trình tổng hợp ATP.

#### 2.3.7.4 Sự phát sinh của lục lạp

Qua các thể hệ tế bào tính liên tục của lục lạp là do lục lạp có khả năng tự sinh sản bằng cách phân chia và người ta cũng đã chứng minh rằng lục lạp được hình thành chỉ bằng cách phân chia từ lục lạp có trước. Khả năng tự phân chia của lục lạp là do lục lạp có hệ thống di truyền tự lập riêng (có ADN) và hệ tổng hợp protein tự lập (có chứa riboxom các loại ARN). Riboxom của lục lạp giống riboxom của Procaryota. ADN của lục lạp có cấu tạo giống ADN của Procaryota (vi khuẩn lam) có cấu trúc vòng, không chứa histon có chiều dài tối đa  $150\mu m$  với hàm lượng  $10^{-15} - 10^{-16}g$ . ADN của lục lạp chứa thông tin mã hoá cho một số protein mà lục lạp tự tổng hợp trên riboxom của mình. Còn các protein khác do tế bào cung cấp. ADN lục lạp - là nhân tố di truyền ngoài nhiễm sắc thể. Người ta cho rằng trong quá trình tiến hoá chủng loại, lục lạp được hình thành là kết quả của sự cộng sinh của một số loài vi khuẩn lam trong tế bào.

### 2.3.8 Hệ vi sợi (microfilament) và vi ống (microtubule)

Với kỹ thuật hiển vi điện tử kết hợp với các kỹ thuật hoá lý khác người ta đã phát hiện được một hệ thống sợi protein khác nhau khu trú trong tế bào chất tạo nên cái gọi là khung xương tế bào (cytoskeleton). Chúng được dùng làm bộ khung vừa nâng đỡ, vừa đóng vai trò vận chuyển và vận động của các bào quan, của thể nhiễm sắc cũng như tế bào chất và toàn bộ tế bào.

Bộ khung xương bao gồm ba loại sợi protein: vi sợi, sợi trung gian và vi ống.

*Vi sợi* (microfilament) là các sợi rất mảnh có đường kính 7nm được cấu tạo từ protein *actin* hoặc *miozin*. Các vi sợi actin và vi sợi miozin có kích thước dài ngắn khác nhau được phân bố rải rác hoặc tập hợp thành bó trong tế bào chất, tạo thành hệ nâng đỡ và vận động tế bào chất thay đổi hình dạng, vận động amip, hình thành chân giả khi thực bào. Trong tế bào cơ các vi sợi actin và miozin liên kết lại tạo thành cấu trúc  *tơ cơ* (myofibrille) là cơ sở cơ rút của cơ.

*Sợi trung gian* (intermediate filament) là các vi sợi có đường kính lớn hơn khoảng 10nm được cấu tạo từ nhiều loại protein khác nhau. Các sợi trung gian rất chắc và có vai trò cơ học như giữ cho tế bào có hình dạng nhất định, giữ thể ổn định của các bào quan v.v...

*Vi ống* (microtubule) có dạng hình ống dài có đường kính khoảng 25nm. Vi ống được cấu tạo từ protein tubulin. Tùy điều kiện của tế bào như nồng độ ion canxi, magie, độ pH, nồng độ ATP, các phân tử tubulin trùng hợp tạo thành các vi ống có độ dài ngắn khác nhau. Các vi ống có thể phân bố rải rác trong các tế bào chất tham gia vào bộ khung tế bào, hoặc tập hợp lại thành các bộ máy vận động nội bào như tạo thành *trung tử* (centriole) và *thoi phân bào* để vận chuyển các thể nhiễm sắc về hai cực lúc phân bào. Đối với một số tế bào, vi ống cùng với màng sinh chất tạo thành các *lông* (cilia) hoặc *roi* (flagella) là những cấu trúc được chuyên hoá để vận động.

*Lông* hay *tiềm mao* có đường kính 250nm và chiều dài khoảng 2-10 $\mu$ m. Các tế bào lót ống hô hấp thường có đến hàng trăm lông mọc ở mặt ngoài tế bào. Khi chúng chuyển động theo nhịp sóng tạo nên dòng chảy ngăn các bụi bặm, vi khuẩn xâm nhập vào phổi. Lông được cấu tạo gồm lớp vá màng sinh chất dính với màng sinh chất của tế bào và bó vi ống gồm 9 đôi vi ống xếp ở ngoại vi và hai vi ống xếp ở trung tâm (được gọi là kiểu 9 + 2). Khi có ATP và các ion canxi các vi ống sẽ co rút nhịp nhàng tạo nên sự vận động của lông.

Những người nghiện thuốc lá, thuốc lào các lông bị huỷ hoại, ống hô hấp tích lũy nhiều chất nhầy bần gây nên các cơn ho vào buổi sáng.

*Roi* hay *tiềm mao* cũng có đường kính giống như lông, nhưng có chiều dài dài hơn đạt tới 200 $\mu$ m. Tinh trùng là tế bào độc nhất ở cơ thể người mang roi - đó là đuôi tinh trùng. Roi cũng có cấu tạo siêu hiển vi giống lông, nhưng khác về kiểu vận động. Khi roi vận động làm cho tinh trùng tiến về phía trước. Trong tinh dịch những tinh trùng cụt đuôi hay đuôi bị dị dạng là những tinh trùng háng không có khả năng chuyển động hoặc chuyển động không đúng hướng.

## 2.4 CẤU TRÚC HIỂN VI VÀ SIÊU HIỂN VI CỦA NHÂN

Nhân tế bào (nucleus) là cấu thành bắt buộc của tế bào Eucaryota, vì trong nhân có chứa thể nhiễm sắc là cấu trúc mang vật chất di truyền (ADN) của tế bào và của cơ thể (mỗi tế bào thường có một nhân).

Tế bào Prokaryota không có nhân và phần tế bào chất có chứa phân tử ADN trần (được gọi là *nucleoid*) được xem là tương đương với nhân của Eucaryota.

Trong cơ thể người, các hồng cầu không có nhân là hiện tượng thứ sinh, hồng cầu được biệt hoá từ các tế bào có nhân là hồng bào. Hồng cầu thoái hoá nhân để tăng cường khối lượng chứa hemoglobin phù hợp với chức năng chuyên chở  $O_2$  và  $CO_2$ . Chúng mất nhân nên không có khả năng sinh sản và chỉ sống trong thời hạn 120 ngày.

Có nhiều loại tế bào có thể có hai hoặc ba nhân, được gọi là tế bào đa nhân, ví dụ tế bào gan. Tế bào cơ vân là dạng hợp bào có hàng trăm nhân.

Nhân có kích thước từ 5 - 10 $\mu$ m, tùy loại tế bào và dễ dàng quan sát thấy qua kính hiển vi quang học.

Nhân có cấu tạo gồm các cấu thành sau: màng nhân bao lấy dịch nhân, trong dịch nhân có chất nhiễm sắc và hạch nhân.

#### 2.4.1 Màng nhân (nuclear membrane)

Màng nhân là lớp màng kép, gồm màng ngoài và màng trong, giữa hai màng là khe gian màng. Màng nhân không liên tục mà chứa nhiều lỗ xuyên qua hai màng làm thông dịch nhân với tế bào chất (xem hình 2.2 và 2.4). Lỗ có kích thước 70 - 90nm, có cấu trúc phức tạp và chứa protein có tác dụng kiểm tra sự trao đổi chất giữa nhân và tế bào chất. Vào cuối tiền kỳ của phân bào màng nhân biến mất để giải phóng cho các thể nhiễm sắc di chuyển về hai cực và được tái tạo lại ở mặt kỳ của phân bào.

#### 2.4.2 Chất nhiễm sắc (chromatine) và thể nhiễm sắc (chromosome)

Trong dịch nhân ADN liên kết với protein (protein kiềm - histon và các protein axit) ở dạng sợi mảnh xoắn với nhau tạo thành *chất nhiễm sắc*.

Có tên gọi là chất nhiễm sắc vì khi nhuộm tế bào bằng thuốc màu kiềm chúng xuất hiện dưới kính hiển vi ở dạng các sợi nhá, các sợi mảnh bắt màu phân bố khắp dịch nhân. Bước vào tiền kỳ của phân bào chất nhiễm sắc bị biến đổi, chúng xoắn và co ngắn lại, tách ra thành các thể có kích thước từ vài micron đến chục micron được gọi là *thể nhiễm sắc (chromosome)*. Trong mỗi tế bào người có 46 thể nhiễm sắc (xem phần sau).

Như vậy, chất nhiễm sắc và thể nhiễm sắc chỉ khác biệt nhau về cấu trúc vật lý và trạng thái hoạt động, còn chúng giống nhau về phương diện hoá sinh và cấu thành phân tử.

Chất nhiễm sắc (cũng như thể nhiễm sắc) được cấu tạo từ protein (60%) và ADN (40%). Trong đó ADN là vật chất mang thông tin di truyền, còn protein có vai trò bảo vệ và điều chỉnh.

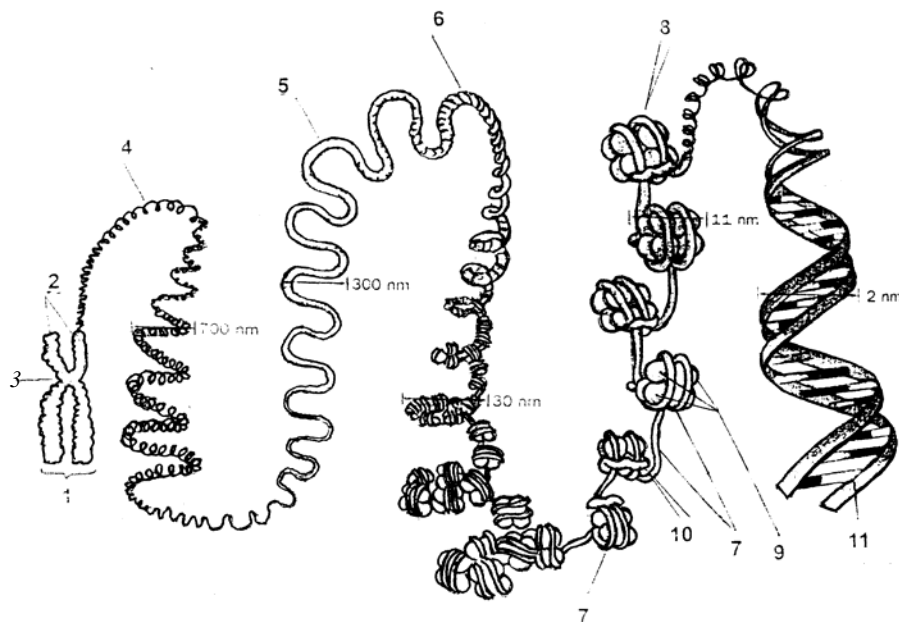
ADN trong 46 thể nhiễm sắc của người chứa đến  $6.10^9$  đôi nucleotit, nếu kéo thẳng ra chúng dài gần 2 mét, trong lúc đó kích thước của nhân chỉ có 5 $\mu$ m, như vậy chuỗi ADN phải đóng gói làm sao để nằm gọn trong nhân mà vẫn có thể hoạt động chính xác theo thời gian và không gian hạn hẹp.

Hoạt động của thể nhiễm sắc bao gồm sự tái bản mã hay còn gọi là sự sao chép mã (replication) và sự phiên mã (transcription).

*Sự tái bản* là quá trình tổng hợp ADN mới có thành phần gen giống hệt ADN cũ và sự tạo thành các thể nhiễm sắc con giống hệt các thể nhiễm sắc mẹ - từ đây nhờ cơ chế phân bào

các thể nhiễm sắc con phân về hai tế bào con làm cho hai tế bào con có cơ cấu di truyền giống tế bào mẹ.

*Sự phiên mã* là sự tổng hợp các ARN từ ADN. Nhờ có mRNA là phiên bản mã di truyền mang các codon qui định cho các axit amin của chuỗi polypeptit, nhờ có riboxom (rARN) và các tARN mà tế bào tổng hợp được protein, quá trình này được gọi là sự *dịch mã* (translation) đáp ứng cho sự tồn tại và phát triển của tế bào và cơ thể.



Hình 2.8. Cấu trúc phân tử của thể nhiễm sắc. Nucleoxom:

- |                                 |  |
|---------------------------------|--|
| 1. Thể nhiễm sắc trung kỳ       | 7. Sợi ADN xoắn kép                        |
| 2. Nhiễm sắc tử                 | 8. Nucleoxom                               |
| 3. Trung tiết (tâm động)        | 9. Lõi gồm 8 phân tử histon                |
| 4. Sợi nhiễm sắc xoắn           | 10. Histon néo buộc các nucleoxom với nhau |
| 5. Sợi nhiễm sắc giãn xoắn      | 11. Sợi xoắn kép ADN                       |
| 6. Sợi nhiễm sắc chứa nucleoxom |  |

Trong thể nhiễm sắc ADN liên kết với các histon tạo thành các đơn vị gọi là *nucleoxom* (nucleosome). Sợi xoắn kép ADN mang các nucleoxom giống như chuỗi hạt cườm (xem hình 2.8) cuộn lại thành các búi và đóng gói trật tự tạo nên thể nhiễm sắc. Các protein axit liên kết lỏng lẻo và tạm thời với ADN và có vai trò điều chỉnh hoạt động của ADN.

Khi ADN hoạt động, chúng ở trạng thái mở xoắn, đó là lúc chúng tạo thành chất nhiễm sắc ở gian kỳ của chu trình tế bào (xem phần sau), còn khi chúng phân ly về 2 tế bào con ở kỳ phân bào chúng có dạng thể nhiễm sắc mà ta có thể quan sát, đo đếm được qua kính hiển vi.

### 2.4.3 Hạch nhân (nucleolus)

Hạch nhân hay còn gọi là nhân con có dạng cầu có kích thước 1-2 $\mu$ m (xem hình 2.2). Mỗi tế bào thường có một hạch nhân. Hạch nhân xuất hiện trong dịch nhân ở mật kỳ và mất đi ở tiền kỳ của phân bào. Tính chất mất đi và tái hiện của hạch nhân là liên quan đến chức năng của chúng. Chúng là nơi tạo thành và dự trữ riboxom của tế bào, ở gian kỳ là thời kỳ tế bào tích cực tổng hợp protein cần rất nhiều riboxom, hạch nhân được tạo thành do sự phiên mã



của các gen rARN và sự tập hợp các protein để tạo thành riboxom, từ đây riboxom đi ra tế bào chất đáp ứng nhu cầu tổng hợp protein cho tế bào.

#### 2.4.4 Dịch nhân (caryolymph)

Dịch nhân là pha lỏng của nhân có đặc tính lý hoá khác với tế bào chất. Dịch nhân là nơi diễn ra các quá trình quan trọng trong nhân như tái bản mã, phiên mã. Chúng chứa các nhân tố và các enzym cần thiết cho tái bản mã như ADN - polimeraza, cho phiên mã như các rARN -polimeraza, các nucleaza.... Dịch nhân là nơi trung chuyển các sản phẩm của nhân như riboxom, các mARN, tARN, v.v... ra tế bào chất và các sản phẩm của tế bào chất vào nhân như các protein, các enzym cần cho hoạt động của nhân.

Bất kỳ dạng tế bào nào cũng trải qua một chu kỳ sống được gọi là *chu kỳ tế bào* (cell cycle) qua đó tế bào được phát sinh, sinh trưởng, sinh sản và phát triển tế bào mới. Nghiên cứu chu kỳ tế bào không chỉ quan trọng ở chỗ cho phép ta hiểu được các hoạt động của tế bào diễn ra theo cơ chế nào mà còn hiểu được các hoạt động đó diễn ra theo thời gian rất chính xác với tự điều hoà và điều chỉnh.

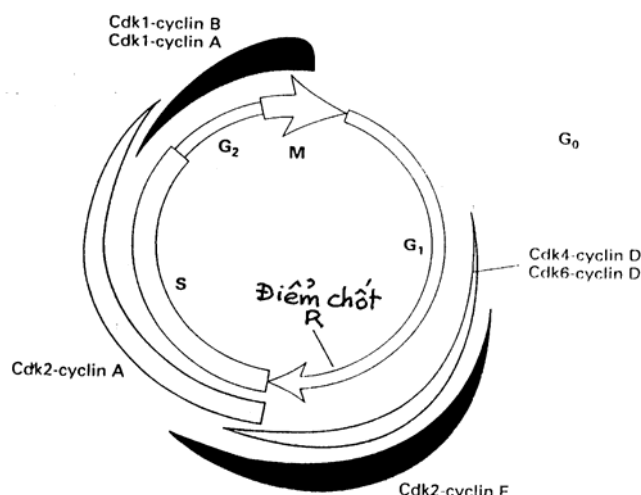
### 2.5 CHU KỲ SỐNG CỦA TẾ BÀO (CELL CYCLE) VÀ CƠ CHẾ ĐIỀU CHỈNH CHU KỲ

Chu kỳ sống của tế bào là thời gian diễn ra kể từ thời điểm tế bào được hình thành nhờ phân bào của tế bào mẹ và kết thúc bởi sự phân bào để hình thành tế bào mới (xem hình 2.9). Người ta chia chu kỳ tế bào ra hai thời kỳ chính:

Thời kỳ xen giữa hai lần phân chia được gọi là gian kỳ (interphase) được ký hiệu là I là thời gian tế bào trao đổi chất, sinh trưởng và chuẩn bị cho phân bào.

Thời gian tiếp theo là kỳ phân bào (mitosis) được ký hiệu là M, là thời kỳ tế bào mẹ phân đôi cho ra hai tế bào con.

Trong cơ thể đa bào các tế bào đã được biệt hoá khác nhau để thực hiện chức năng khác nhau nên thời gian kéo dài của chu kỳ sống của chúng có nhiều thay đổi, đặc biệt là thời kỳ gian kỳ. Ví dụ, tế bào ruột phân bào hai lần qua một ngày, tế bào gan phân bào hai lần qua một năm, còn tế bào neuron ở cơ thể trưởng thành hầu như không phân bào mà gian kỳ kéo dài cho đến khi tế bào chết hoặc cơ thể chết. Trung bình chu kỳ sống của đa số tế bào kéo dài từ 8 giờ đến 100 ngày.



Hình 2.9. Hoạt tính của phức hệ Cdk – cyclin qua chu kỳ tế bào ở động vật có vú (Mammalia)

### 2.5.1 Gian kỳ

Trong gian kỳ tế bào thực hiện chức năng trao đổi chất, các hoạt động sống khác nhau, tổng hợp các ARN và ADN, các protein, các enzym v.v... và chuẩn bị cho tế bào phân bào. Tùy theo đặc điểm chức năng người ta chia gian kỳ ra ba giai đoạn hay là pha liên tiếp nhau: giai đoạn G<sub>1</sub> (gap 1), giai đoạn S (synthesis) và giai đoạn G<sub>2</sub> (gap 2). Thời gian kéo dài của gian kỳ tùy thuộc vào thời gian của ba pha G<sub>1</sub> + S + G<sub>2</sub> đặc biệt tùy thuộc vào G<sub>1</sub> vì ở các loại tế bào khác nhau thì thời gian G<sub>1</sub> là rất khác nhau, còn giai đoạn S và G<sub>2</sub> tương đối ổn định.

Pha G<sub>1</sub> được tiếp ngay sau phân bào.

Thời gian của G<sub>1</sub> kéo dài từ ngay sau khi tế bào được tạo thành do phân bào, cho đến khi bắt đầu pha S là pha tổng hợp ADN. Thời gian của G<sub>1</sub> tùy thuộc vào chức năng sinh lý của tế bào, ví dụ đối với tế bào phôi thì thời gian của G<sub>1</sub> = 1 giờ, đối với tế bào gan động vật có vú G<sub>1</sub> = 1 năm, còn đối với tế bào neuron G<sub>1</sub> có thể kéo dài suốt đời sống cơ thể. Đối với tế bào ung thư thời gian của G<sub>1</sub> bị rút ngắn rất nhiều. Người ta còn phân biệt pha G<sub>0</sub> là pha trong đó tế bào đi vào trạng thái biệt hoá hoặc thoái hoá.

Khi kết thúc G<sub>1</sub> tế bào đi vào pha S và G<sub>2</sub> để vào thời kỳ phân bào và tùy thuộc vào các điều kiện môi trường. Vào cuối pha G<sub>1</sub> có một thời điểm được gọi là điểm hạn định (restriction point), điểm R.

Nếu tế bào vượt qua điểm R chúng tiếp tục đi vào pha S. Nhân tố điều chỉnh thời điểm R là protein không bền vững, có tác dụng kìm hãm (xem phần sau). Pha G<sub>1</sub> là pha sinh trưởng của tế bào vì trong pha này xảy ra sự tổng hợp các ARN và protein. Đối với các tế bào biệt hoá thì tế bào không vượt qua R mà đi vào quá trình biệt hoá tế bào.

### 2.5.2 Pha S

Pha S là pha tiếp theo pha G<sub>1</sub>, nếu tế bào vượt qua được điểm hạn định R. Trong pha G<sub>1</sub> tế bào đã chuẩn bị điều kiện cho pha S, vào cuối pha G<sub>1</sub> tế bào tổng hợp một loại protein đặc trưng là cyclin A và nhanh chóng tích lũy trong nhân tế bào. Protein cyclin A liên kết với

protein kinase tạo thành phức hệ có tác động xúc tiến sự tái bản ADN. Được gọi là pha S vì trong pha này chủ yếu xảy ra sự tổng hợp ADN và nhân đôi thể nhiễm sắc.

Thời gian kéo dài của pha S tương đối cố định (từ 6 - 8 giờ). Sự tổng hợp ADN mới có cấu trúc và đặc tính giống với ADN cũ nên được gọi là sự tái bản ADN (replication).

### 2.5.3 Pha G2

Tiếp theo pha S là pha G2, thời gian của G2 ngắn từ 4-5 giờ. Trong pha G2 các ARN và protein được tổng hợp chuẩn bị cho phân bào. Cuối pha G2 một protein được tổng hợp là cyclin B và được tích lũy trong nhân cho đến tiền kỳ phân bào. Cyclin B hoạt hoá enzym kinase và đóng vai trò quan trọng trong việc thực hiện quá trình phân bào như sự tạo thành các vi ống tubulin để tạo thành thoi phân bào.

## 2.6 SỰ PHÂN BÀO VÀ SINH SẢN CỦA TẾ BÀO

Người ta phân biệt 2 dạng phân bào là phân bào nguyên nhiễm (mitosis) và phân bào giảm nhiễm (meiosis).

### 2.6.1 Phân bào nguyên nhiễm

#### 2.6.1.1 Đặc tính của phân bào nguyên nhiễm

Phân bào nguyên nhiễm là dạng phân bào phổ biến cho tất cả các cơ thể đơn bào như amip, tế bào phôi cũng như tế bào ở cơ thể trưởng thành mà kết quả là tế bào mẹ sinh ra 2 tế bào con có số lượng thể nhiễm sắc vẫn giữ nguyên là  $2n$  như tế bào mẹ (nên có tên gọi là phân bào nguyên nhiễm). Trong tiến trình phân bào xuất hiện *thể nhiễm sắc* và sự phân ly thể nhiễm sắc về 2 tế bào con nhờ bộ máy phân bào được gọi là *thoi phân bào*.

#### 2.6.1.2 Tiến trình phân bào nguyên nhiễm

Phân bào diễn ra theo 6 kỳ liên tiếp nhau trong đó 5 kỳ đầu (tiền kỳ, tiền trung kỳ, trung kỳ, hậu kỳ và mạc kỳ) là phân nhân (caryokinesis) và kỳ 6 là kỳ *phân tế bào chất* (cytokinesis) và kết quả là tạo thành 2 tế bào con. (xem hình 2.10)

**Tiền kỳ** (prophase). Tiền kỳ tiếp ngay sau giai đoạn G2 của chu trình tế bào. Các hiện tượng đặc trưng cho tiền kỳ là sự hình thành các thể nhiễm sắc từ chất nhiễm sắc trong đó có các sợi nhiễm sắc đã được nhân đôi qua giai đoạn S (trên cơ sở tái bản của ADN). Các sợi nhiễm sắc xoắn lại và co ngắn tạo nên các thể hình que thấy rõ dưới kính hiển vi. Mỗi một thể nhiễm sắc gồm 2 nhiễm sắc tử chị em (sister chromatide) được dính với nhau ở một vùng gọi là *trung tiết* (chromomere), điều đó chứng tỏ thể nhiễm sắc đã được nhân đôi qua giai đoạn S. Khi bước vào trung kỳ ta thấy rõ 46 thể nhiễm sắc chứa đến 92 nhiễm sắc tử. Đến cuối tiền kỳ màng nhân và hạch nhân biến mất và bộ máy phân bào gồm 2 sao ở hai cực và thoi phân bào nối hai sao. *Sao phân bào* (aster) được hình thành từ trung tử và định khu ở hai cực có chức năng định hướng cho sự phân ly của các nhiễm sắc tử (ở tế bào thực vật không có trung tử nên không tạo thành sao). *Thoi phân bào* (mitotic spindle) gồm các sợi nối từ cực này cho đến cực kia. Các sợi có cấu tạo vi ống do sự trùng hợp của protein tubulin trong vùng quanh trung tử. Các chất ancaloit như conchicin, vinblastin có tác dụng ức chế sự trùng hợp protein tubulin nên chúng có tác động ức chế sự phân bào.

**Tiền trung kỳ** (prometaphase). Đặc điểm tiền trung kỳ là các nhiễm sắc tử co ngắn tối đa và vì màng nhân đã tiêu biến nên các thể nhiễm sắc di chuyển tới xích đạo các sợi của thoi

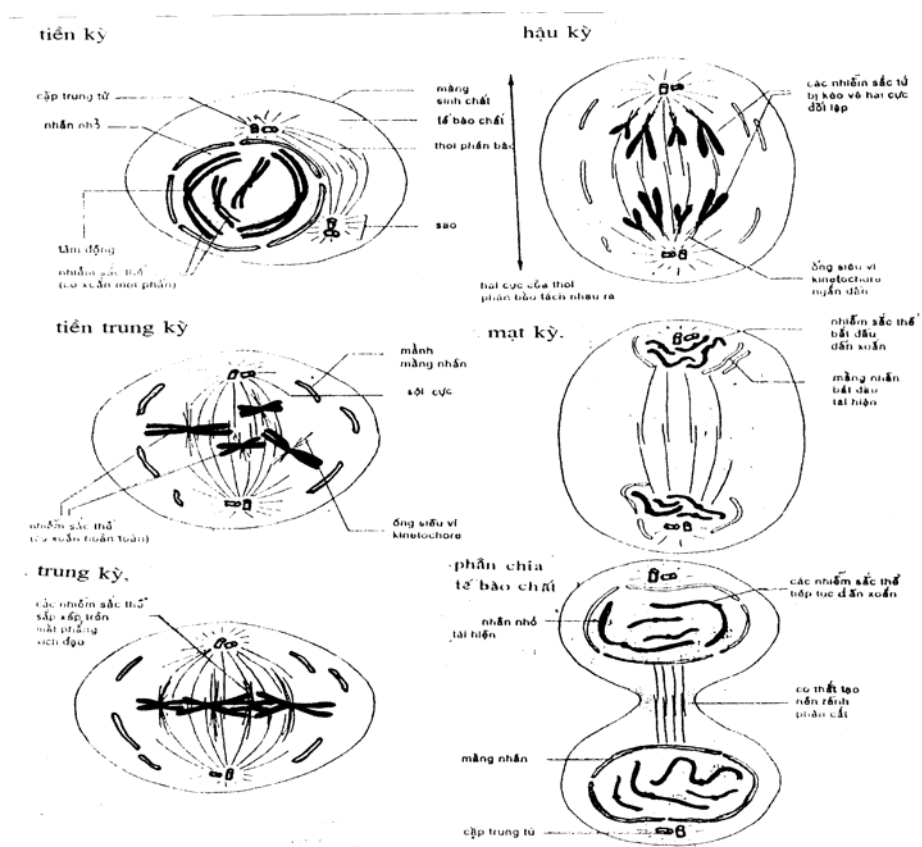
chiếm vị trí trung tâm, các trung tiết đính với sợi của thoi nhờ **tâm động** (kinetochore), như vậy qua tâm động 2 nhiễm sắc tử được đính vào sợi của thoi xếp ở mặt phẳng xích đạo thẳng góc với trục nối 2 cực.

**Trung kỳ** (metaphase). Trung kỳ được bắt đầu khi các thể nhiễm sắc xếp ở mặt phẳng xích đạo tạo nên tấm kỳ giữa gồm 46 thể nhiễm sắc, mỗi thể nhiễm sắc gồm hai nhiễm sắc tử chị em đính với nhau ở vùng trung tiết và qua trung tiết đính với sợi của thoi nhờ tâm động.

**Hậu kỳ** (anaphase). Hậu kỳ có đặc điểm là hai nhiễm sắc tử chị em tách khỏi nhau, mỗi nhiễm sắc tử biến thành thể nhiễm sắc con đính vào sợi của thoi nhờ tâm động, khi này ta quan sát thấy 92 thể nhiễm sắc con. Do sự giải trùng hợp của các sợi thoi nên các sợi ngắn lại và kéo theo các thể nhiễm sắc con về 2 cực. Đó là sự phân ly của thể nhiễm sắc con về 2 cực của tế bào.

**Mạt kỳ** (telophase). Vào mạt kỳ, 46 thể nhiễm sắc con di chuyển về 2 cực, chúng dần xoắn, duỗi dài và trở thành chất nhiễm sắc. Thoi phân bào biến mất, màng nhân và hạch nhân được tái tạo và hình thành 2 nhân con (xem hình 2.10).

**Sự phân tế bào chất**. Vào mạt kỳ ở vùng xích đạo của tế bào một eo thắt được hình thành và do sự hoạt động của hệ vi sợi actin, màng sinh chất ở vùng eo thắt càng co lại cuối cùng eo thắt cắt tế bào chất thành 2 tế bào con. Đối với tế bào thực vật vì có vách xenluloz nên tế bào chất được phân đôi nhờ vách ngang. Các bào quan như mạng lưới nội chất, ty thể v.v... được phân bố về 2 tế bào con.



Hình 2.10. Phân bào nguyên nhiễm

### 2.6.1.3 Thời gian của các kỳ và sự điều chỉnh phân bào

Sự phân bào nguyên nhiễm diễn ra trong khoảng thời gian ổn định, không phụ thuộc vào thời gian của chu trình tế bào. Trung bình chu trình kéo dài từ 10-20 giờ và thời gian phân bào kéo dài trong 1 giờ trong đó tiền kỳ kéo dài từ 10-15 phút, tiền trung kỳ và trung kỳ từ 15-20 phút, thời gian của hậu kỳ là ngắn nhất từ 5-8 phút, còn mạt kỳ kéo dài 25-30 phút.

Để xác định nhịp điệu phân bào của một chủng quần tế bào nào đó người ta xác định *chỉ số phân bào* (mitotic index)- ở các chủng quần luôn mới như tế bào nguồn (biểu mô, da, ruột, tuỷ xương, phôi...) thì chỉ số phân bào lớn, còn ở các quần chủng ổn định như gan, thận v.v... chỉ số phân bào rất thấp. Rất nhiều nhân tố tham gia vào điều chỉnh quá trình phân bào. Nhân tố quyết định là tế bào phải trải qua giai đoạn S, nghĩa là ADN và thể nhiễm sắc phải được nhân đôi. Có nhiều nhân tố kiểm tra quá trình từ G1 sang S, ví dụ nhân tố nội bào là protein đặc trưng được gọi là *protein cò* (hay còn gọi là U-protein). Thông qua sự tổng hợp và tích lũy U-protein mà tế bào có thể ở mãi trong giai đoạn G1 hay vượt qua điểm giới hạn R để vào giai đoạn S. Protein Cyclin và protein Kinaza đều cần thiết cho sự xúc tiến tái bản ADN. Những nhân tố kiểm tra sự trùng hợp tubulin để tạo thành các vi ống của thoi phân bào ở G2 cũng là nội nhân tố kiểm tra sự phân bào. Nhịp điệu phân bào chịu sự kiểm tra của *hệ gen đồng hồ* (clock genes).

Các nhân tố môi trường như các nhân tố vật lí (nhiệt độ, ánh sáng, bức xạ ion v.v...) nhân tố hoá học (các ancaloit, hormon, kháng sinh, hoá chất độc v.v...), nhân tố sinh học (virus, sự tiếp xúc tế bào v.v...) đều ảnh hưởng đến sự phân bào. Một trong các cơ chế của các chất gây ung thư là tác động làm tăng cao chỉ số phân bào so với tế bào bình thường.

#### 2.6.1.4 Ý nghĩa của phân bào nguyên nhiễm

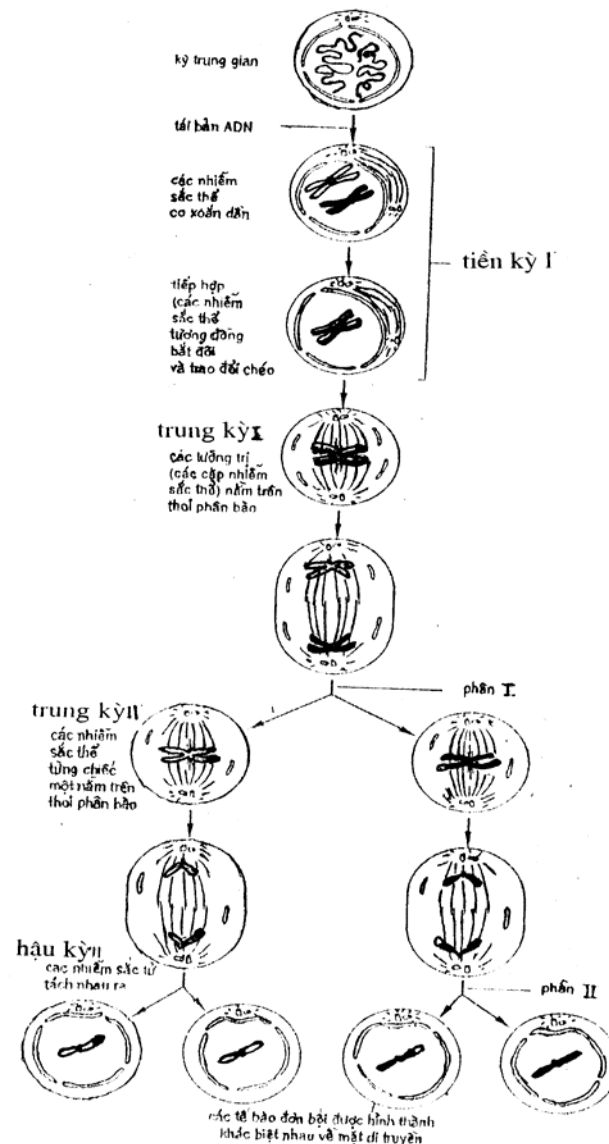
Phân bào nguyên nhiễm là phương thức sinh sản của tế bào đồng thời là cơ sở của sinh sản vô tính của cơ thể. Trong cơ thể người đã trưởng thành, trong các quần thể tế bào đổi mới như biểu mô da, biểu mô ruột, tuỷ xương v.v... các tế bào nguồn luôn luôn phân bào nguyên nhiễm để cho ra các tế bào mới thay thế các tế bào đã cũ thoái hoá trong quá trình thực hiện chức năng sinh lí của mô cơ thể.

Sự phân bào nguyên nhiễm là phương thức sinh trưởng của các mô, cơ quan. Trong quá trình sinh trưởng các mô, các cơ quan và cơ thể tăng khối lượng không chỉ nhờ sự tổng hợp chất và tích lũy chất mà chủ yếu tăng cao số lượng tế bào nhờ phân bào. Khi mô và cơ quan đạt tới khối lượng giới hạn là lúc tế bào của mô, cơ quan đạt chỉ số phân bào thấp hoặc ngừng phân bào. Sự phân bào trong trường hợp này là để đáp ứng nhu cầu đổi mới của tế bào, của mô hoặc để tái sinh mô (ví dụ mô gan trưởng thành không phân bào như khi bị tổn thương hay bị cắt bỏ một phần thì các tế bào gan phân bào để tái sinh phần gan bị tổn thương).

Nhờ sự phân bào nguyên nhiễm nên các tế bào trong các mô, các cơ quan giữ được sự định số lượng thể nhiễm sắc đặc trưng cho người là  $2n=46$ .

#### 2.6.2 Phân bào giảm nhiễm (meiosis)

Phân bào giảm nhiễm là phương thức phân bào ở cơ thể sinh sản hữu tính để tạo giao tử, ví dụ ở người các tế bào sinh dục (các tinh nguyên bào ở nam giới và noãn nguyên bào ở phụ nữ) trong giai đoạn chín tức là giai đoạn tạo thành giao tử (tạo tinh trùng ở nam giới và tạo trứng ở phụ nữ). Đặc trưng của phân bào giảm nhiễm là từ các tế bào sinh dục  $2n=46$  đã tạo thành các giao tử (tinh trùng và trứng) có bộ thể nhiễm sắc giảm đi một nửa số lượng  $n=23$ . Qua thụ tinh (sự kết hợp giữa trứng và tinh trùng) bộ thể nhiễm sắc được tổ hợp lại ( $n(23)+n(23)=2n=46$ ) ở hợp tử.



Hình 2.11. Phân bào giảm nhiễm

Phân bào giảm nhiễm là một dạng biến đổi của phân bào nguyên nhiễm, trong đó có xuất hiện các thể nhiễm sắc, thoi phân bào, đều trải qua các kỳ và tiên trình phân ly thể nhiễm sắc tương tự, nhưng phân bào giảm nhiễm là quá trình phức tạp hơn trong đó diễn ra nhiều hiện tượng đặc trưng như hiện tượng giảm số lượng thể nhiễm sắc, hiện tượng tiếp hợp và trao đổi gen giữa các nhiễm sắc tương đồng v.v... Phân bào giảm nhiễm gồm hai lần phân: Phân giảm nhiễm I và Phân giảm nhiễm II. (Xem hình 2.11).

### 2.6.2.1 Phân bào giảm nhiễm I

Gồm có 6 kì như nguyên nhiễm nhưng sai khác ở chỗ: tiền kỳ I có thời gian kéo dài hơn (tới nhiều năm như ở đàn bà khi còn thai nhi tiền kỳ I đã được bắt đầu và kéo dài đến tuổi dậy thì), và có nhiều quá trình phức tạp đó là sự tiếp hợp và trao đổi chéo gen giữa hai thành viên của cặp thể nhiễm sắc tương đồng (một từ bố và một từ mẹ), ở giai đoạn zygonem của tiền kỳ I thể nhiễm sắc bố của cặp tương đồng tìm gặp và tiếp hợp với thể nhiễm sắc mẹ của cùng cặp tương đồng. Sự tiếp hợp là tiền đề cho sự trao đổi gen giữa thể nhiễm sắc bố và mẹ xảy ra ở giai đoạn tiếp theo là giai đoạn *Pachinem* của tiền kỳ I. Tiếp theo tiền kỳ I là tiền

trung kỳ I, trung kỳ I, hậu kỳ I và mạt kỳ I. Vào hậu kỳ I các thể nhiễm sắc bố (gồm 2 nhiễm sắc tử do sự sinh đôi xảy ra ở giai đoạn S) phân ly khác thể nhiễm sắc mẹ (cũng gồm 2 nhiễm sắc tử) về 2 cực của tế bào. Ở mạt kỳ I, khi hai nhân con được tạo thành, tế bào chất cũng phân đôi tạo nên 2 tế bào con, một tế bào con mang 23 nhiễm sắc thể bố (ví 46 nhiễm sắc tử) tế bào con thứ 2 mang 23 nhiễm sắc thể mẹ (ví 46 nhiễm sắc tử). Do các tế bào con của lần phân I chỉ chứa có thể nhiễm sắc bố (hoặc chỉ có mẹ) nên lần phân I được gọi là lần phân giảm nhiễm.

### 2.6.2.2 Phân bào giảm nhiễm II

Tiếp theo lần phân I là thời kì chuyển tiếp rất ngắn không có tái bản ADN và sau đó hai tế bào con chuyển vào phân II. Lần phân II cũng gồm các kỳ điển hình và diễn ra giống tiến trình phân bào nguyên nhiễm. Ở hậu kỳ của phân II các nhiễm sắc tử phân ly khác nhau và chuyển về 2 cực trở thành thể nhiễm sắc con và các tế bào con. Qua mạt kỳ II và phân tế bào chất II từ 2 tế bào con ở lần phân I, tạo thành 4 tế bào con mang thể nhiễm sắc đơn bội  $n=23$ . Ở đàn ong từ một tinh nguyên bào qua phân bào giảm nhiễm sẽ tạo ra 4 tinh trùng mang 23 thể nhiễm sắc, ở đàn bà từ 1 noãn nguyên bào qua phân bào giảm nhiễm sẽ tạo ra 4 tế bào trứng (mang 23 thể nhiễm sắc) trong đó 1 tế bào trứng là có khả năng thụ tinh, còn 3 tế bào được gọi là thể cực bị thoái hoá.

### 2.6.2.3 Ý nghĩa của phân bào giảm nhiễm

Con người cũng như các sinh vật bậc cao thuộc về cơ thể sinh sản hữu tính bao gồm sự phát sinh giao tử mang bộ nhiễm sắc thể đơn bội  $n$  và sự thụ tinh là sự kết hợp của 2 giao tử đực và cái để tái tạo lại bộ nhiễm sắc thể  $2n$ . Sự phân bào giảm nhiễm là phương thức phân bào để các tế bào sinh dục sinh sản ra các giao tử. Trong cơ thể người chỉ có dòng tế bào sinh dục trong cơ quan sinh dục (tinh hoàn ở nam giới và buồng trứng ở phụ nữ) là có khả năng phân bào giảm nhiễm để tạo ra giao tử (tinh trùng ở nam giới, trứng ở phụ nữ).

Qua tiến trình phân bào giảm nhiễm, nhờ sự trao đổi gen giữa thể nhiễm sắc bố và mẹ nên thành phần gen trong các thể nhiễm sắc con và tế bào con (giao tử) đã được biến đổi khác với thể hệ trước.

Qua 2 lần phân chia I và II, các thể nhiễm sắc bố và mẹ trong cặp tương đồng phân ly một cách ngẫu nhiên về các giao tử nên các giao tử có hệ gen (genome) khác với thể hệ trước đó và qua thụ tinh (kết hợp giữa tinh trùng và trứng) các thể nhiễm sắc bố và mẹ lại được tổ hợp tự do để tạo nên hợp tử mang bộ gen khác với các thể hệ trước (ở người khả năng sai khác đạt  $2^{23}$  giao tử và  $2^{23} \times 2^{23}$  hợp tử). Như vậy, thông qua hiện tượng trao đổi gen, phân li không phụ thuộc và tổ hợp tự do của các thể nhiễm sắc có nguồn gốc bố và các thể nhiễm sắc có nguồn gốc mẹ mà hợp tử được tạo thành qua các thể hệ sinh sản hữu tính có kiểu gen (genotíp) khác với thể hệ trước đó. Hiện tượng biến đổi trong hệ gen thông qua sinh sản hữu tính được gọi là *đột biến tái tổ hợp*. Đột biến tái tổ hợp tạo nên đa dạng di truyền, là cơ sở vật chất để quá trình chọn lọc tự nhiên tác động tạo nên tiến hoá của loài sinh vật sinh sản hữu tính.

## Chương 3

### Phân loại đa dạng cơ thể sống

## Mục tiêu:

Sau khi học xong chương này, sinh viên sẽ có khả năng:

- Trình bày được nguyên tắc phân loại cơ thể. Tiêu chí phân loại năm giới và ba lãnh giới.
- Trình bày được vai trò của virus và vi khuẩn.
- Mô tả được kỹ thuật di truyền.
- Trình bày được đặc điểm, phân loại và vòng đời của trùng sốt rét và các biện pháp phòng chống sốt rét.
- Trình bày được đặc điểm, phân loại và chu trình sống của tảo.
- Trình bày được đặc điểm, phân loại và vai trò của nấm.
- Trình bày được đặc điểm, phân loại của giới thực vật nguyên thủy.
- Trình bày được các đặc điểm tiến hoá của thực vật thích nghi với đời sống ở cạn.

### 3.1 Cơ sở của phân loại cơ thể

Đặt tên gọi cho các cơ thể sống theo loài một cách khoa học và thống nhất là vấn đề rất cần thiết và quan trọng của khoa phân loại học (Taxonomy). Thông thường trong thông tin phổ thông các tên gọi cơ thể sống như chó, mèo, chuột nhắt, khi, ruồi nhà, đậu vườn, bắp nếp, lúa tám... là những tên gọi thông thường, chưa phải là tên gọi khoa học của loài sinh vật vì mỗi tên gọi đó có thể bao gồm nhiều loài, ví dụ ta gọi muỗi sốt rét để chỉ rất nhiều loài muỗi, là vectơ truyền bệnh sốt rét ở người.

Từ thế kỉ 18 nhà phân loại học người Thụy Điển là Carolus Linnaeus (1707 - 1778) đã đặt cơ sở khoa học cho sự đặt tên để gọi các loài. Hệ thống phân loại của ông có 2 đặc điểm: sự sắp xếp các loài vào một hệ thống phân loại theo cấp bậc lệ thuộc và đặt tên gọi cho mỗi loài theo hệ tên kép.

#### 3.1.1 Hệ tên kép của loài (Binomial name)

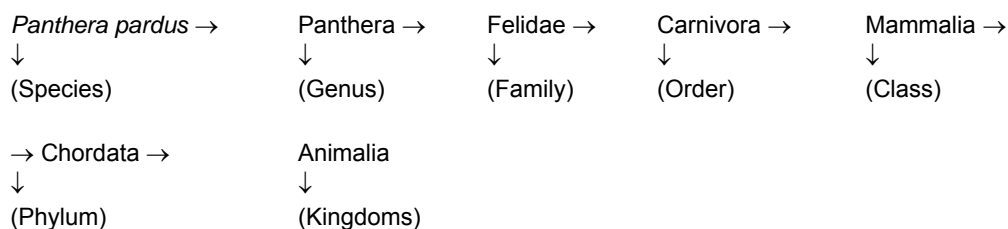
Mỗi loài được đặt cho một tên gọi kép là tên của chi (genus) mà loài đó thuộc về – là tên thứ nhất; tên thứ hai tiếp theo là tên của loài thuộc về chi đó. Ví dụ: Loài báo hoa được đặt tên là *Panthera pardus* là tiếng Latin để chỉ loài *pardus* và chi là *Panthera*. Loài người được đặt tên khoa học là *Homo sapiens* trong đó *sapiens* là loài và *Homo* là tên chi.

#### 3.1.2 Hệ phân loại theo cấp bậc lệ thuộc (Hierarchical classification)

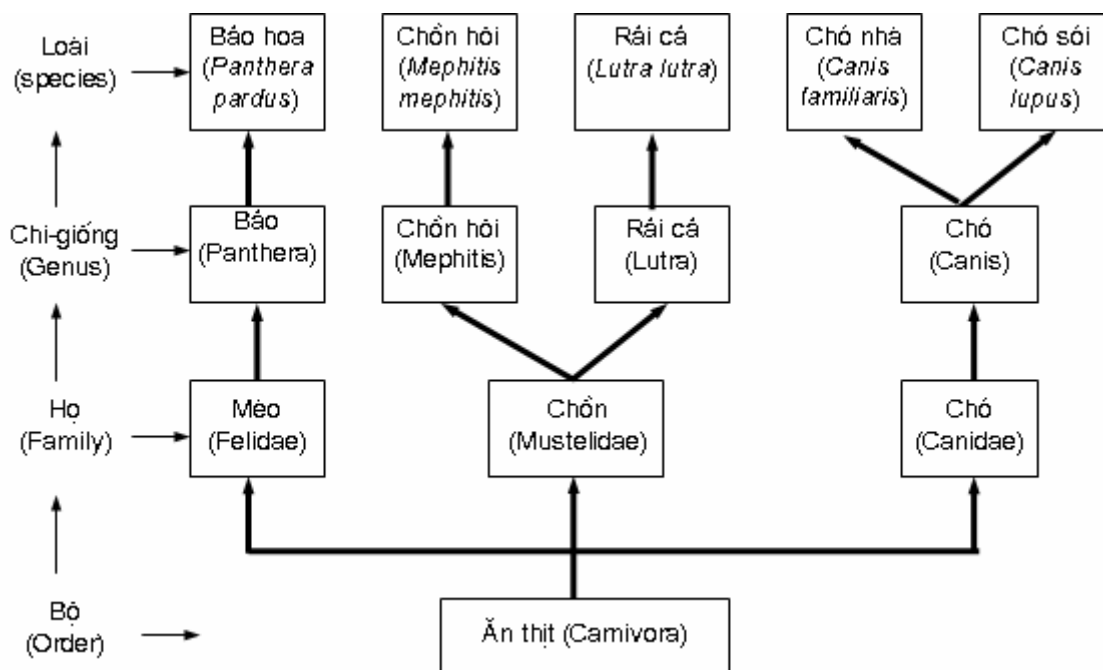
Song song với sự xác định và đặt tên cho các loài thì điều quan trọng phải phân bố sắp xếp các loài vào một hệ thống phân cấp bậc lệ thuộc mà các loài đó thuộc về và thể hiện mức độ thân thuộc. Các loài (species) thân thuộc được xếp và cùng một chi - giống (genus), các chi thân thuộc được xếp vào cùng một họ (family), các họ thân thuộc được xếp vào cùng một bộ (orders), các bộ thân thuộc được xếp vào cùng một lớp (classes), các lớp thân thuộc được xếp vào cùng một ngành (phyla), và các ngành thân thuộc được xếp vào cùng một giới (kingdoms).

Ví dụ:





Loài báo hoa thuộc chi Panthera và trong chi Panthera còn có nhiều loài khác nhau như sư tử (*Panthera leo*), hổ (*Panthera tigris*) v.v...



**Hình 1.1.**  
Hệ thống phân loại liên quan đến phát sinh chủng loại.  
Cây phát sinh chủng loại

Các nhà phân loại học còn dùng tên phụ để gọi tên các cá thể sai khác nhau trong một bậc phân loại, ví dụ loài phụ (hay còn gọi là nòi địa lý) để chỉ các cá thể cùng thuộc một loài nhưng sống trong một vùng địa lý khác nhau. Cũng tương tự như vậy cá thể có chi phụ, họ phụ, bộ phụ, lớp phụ và ngành phụ. Sự sắp xếp đa dạng các cá thể và hệ thống phân loại theo cấp bậc lệ thuộc là thân thuộc không chỉ để phân loại theo hình thức mà còn giúp các nhà khoa học xây dựng “cây phát sinh” phản ánh sự phát sinh chủng loại của cá thể sinh vật (Phylogeny). Ví dụ, các loài trong bộ ăn thịt (Carnivora) (Xem hình 1.1).<sup>00</sup>

### 3.1.3 Tiêu chí phân loại

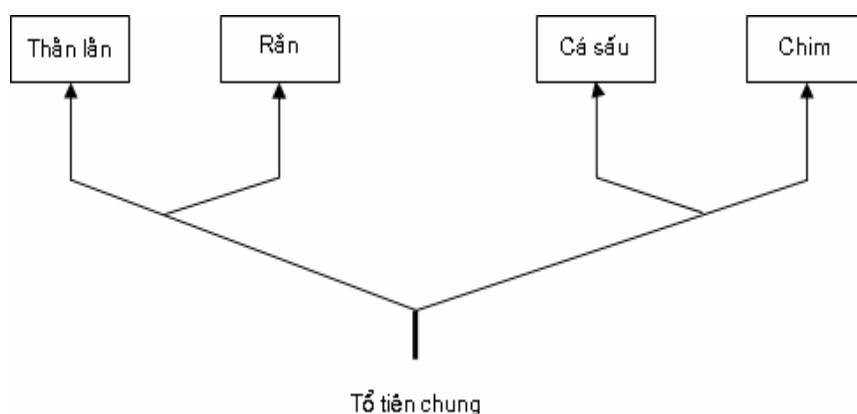
Để có thể sắp xếp một sinh vật nào đó vào các bậc phân loại: loài, chi, họ, bộ, lớp, ngành v.v... nhà phân loại học phải căn cứ vào nhiều tiêu chí khác nhau phản ánh đúng và khách quan vị trí của chúng trong cây phân loại và vị trí của cành nào nhánh nào trong cây phân loại đó.

Các nhà phân loại học thường căn cứ vào các tiêu chí về hình thái giải phẫu của cơ thể và các cơ quan, về chức năng và tập tính, về phát triển phôi thai, về di tích cổ sinh và về sinh học phân tử.

Trong các tiêu chí về hình thái giải phẫu thì hiện tượng được quan tâm nhiều nhất là cơ quan tương đồng (homology) là cơ quan cùng có chung nguồn gốc mặc dù chúng có cấu tạo hoặc chức năng khác nhau. Ví dụ, tay người, chi trước của chuột chũi, chi ngựa hay cánh dơi v.v... tuy cấu tạo và chức năng khác nhau nhưng chúng đều có chung nguồn gốc là từ chi năm ngón của tổ tiên chung của động vật có xương sống, chúng là cơ quan tương đồng nhưng do tính thích nghi phân hoá chức năng khác nhau (tay người để cầm nắm, chi chuột chũi để đào bới, chi ngựa để chạy, cánh dơi để bay) nên có cấu tạo khác nhau (tay người có ngón cái đối diện với bốn ngón, chi chuột chũi hình bẹt có móng sắc nhọn, chi ngựa một ngón mang guốc, còn cánh dơi xương dài mảnh có màng bay).

Trong lúc cánh dơi, cánh bướm tuy là cơ quan để bay nhưng có nguồn gốc hoàn toàn khác nhau nhưng do sự thích nghi đồng quy nên có sự giống nhau, chúng được gọi là cơ quan tương tự (analogy). Các cơ quan tương đồng phản ánh mức độ họ hàng thân thuộc trong cây phân loại, vì vậy nhà phân loại học cần phân biệt và chọn lọc các cơ quan tương đồng với các cơ quan tương tự để xây dựng được hệ thống phân loại phản ánh đúng mức độ tiến hoá của chúng. Để hỗ trợ cho việc phân loại được chính xác cần phối hợp sử dụng các tiêu chí về phát triển phôi thai, cổ sinh học và đặc biệt là các tiêu chí về sinh học phân tử.

Phân tích gen và hệ gen (genome) cũng như protein và hệ protein (proteome) của cơ thể, các nhà phân loại học đã xây dựng lên các tiêu chí khách quan dựa trên nguyên tắc tương đồng phân tử, phản ánh đúng mối quan hệ họ hàng và tiến hoá giữa các cơ thể và từ đó đã xây dựng được cây phát sinh (phylogenetic tree) với các nhánh cành (cladogram) một cách chính xác hơn, khoa học hơn, bởi vì trình tự các nucleotid trong ADN cũng như trình tự các axit amin trong protein của cơ thể càng giống nhau thì chúng càng thân thuộc với nhau nhiều hơn. Ví dụ, trước đây chỉ dựa vào hình thái, giải phẫu, các nhà phân loại học xếp chim vào lớp chim (Aves), xếp thằn lằn, rắn, cá sấu vào lớp bò sát (Reptilia) và cá sấu rất xa với chim. Nhưng sự phân tích tiêu chí phân tử (ADN và protein) cho phép xây dựng cây phát sinh với các nhánh phản ánh đúng là thằn lằn, rắn, cá sấu, chim có cùng nguồn gốc chung và nhánh cá sấu, chim có quan hệ họ hàng gần nhau hơn và có chung nguồn gốc (Xem hình 1.2).



**Hình 1.2.**

Cây phát sinh và các nhánh của Thằn lằn, Rắn, Cá sấu và Chim

### 3.2 Năm giới sinh vật

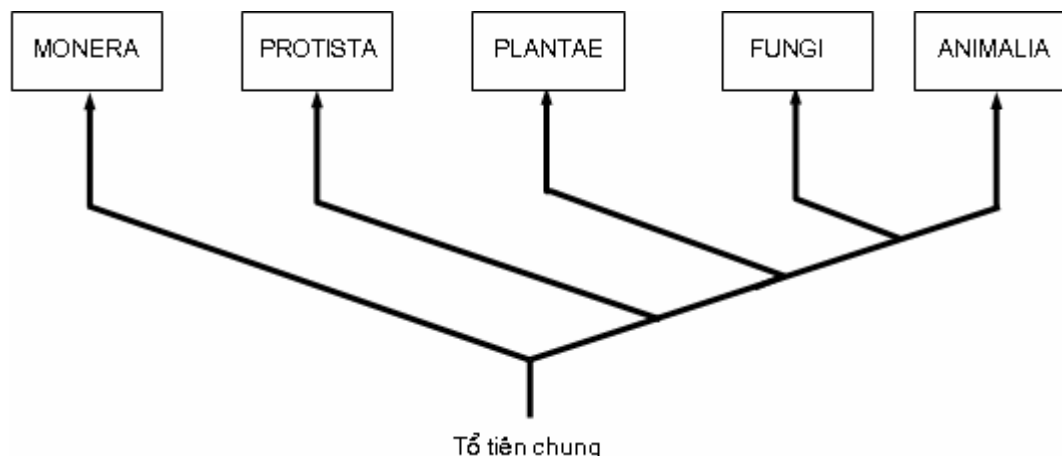
Cây phát sinh vôi các nhánh cành là biểu đồ giả thiết về mức độ tiến hoá của sinh vật. Sự hiểu biết càng ngày càng sâu của các nhà phân loại đã luôn luôn xem xét và cải tiến cây phát sinh cho phù hợp với thực tế khách quan.

Trước đây các nhà phân loại chỉ phân chia sinh vật thành 2 giới là giới thực vật và giới động vật và quan niệm đó xuất phát từ thời Linnaeus và đã tồn tại hơn 200 năm. Nhưng những phát hiện ra các cơ thể vi sinh vật như: vi khuẩn, tảo, nấm v.v... người ta xếp chúng vào giới thực vật, thật ra chúng khác xa với thực vật và từ năm 1969 nhà sinh thái học người Mỹ R.H Whitaker đã đề nghị một hệ thống phân loại gồm năm giới (five-kingdom system) được đa số nhà phân loại công nhận.

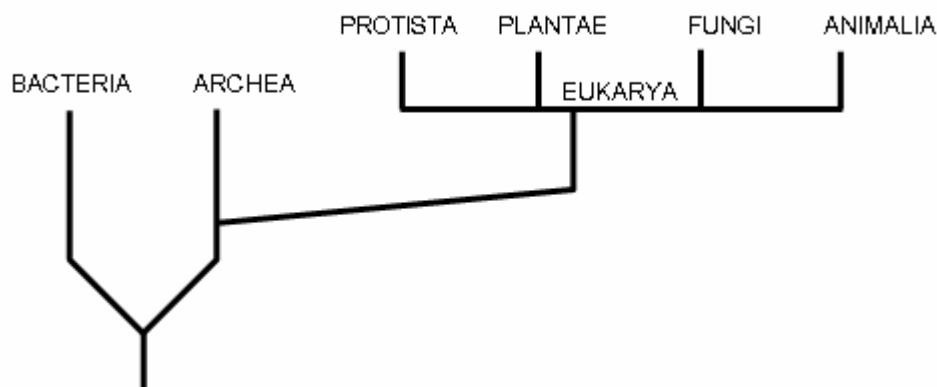
- Giới Monera có đặc điểm thuộc dạng tế bào Procaryota. Trong đó bao gồm vi khuẩn, vi khuẩn lam và vi khuẩn cổ.
- Giới Protista có đặc điểm thuộc dạng tế bào Eucaryota và đa số chúng thuộc cơ thể đơn bào nhưng cũng có một số thuộc cơ thể đa bào. Giới Protista bao gồm các nguyên sinh động vật (Protozoa) – là các cơ thể đơn bào không có lục lạp như trùng Amip, trùng lông, trùng roi, trùng bào tử. Tảo (Algae) cũng thuộc Protista nhưng chúng có chứa lục lạp và quang hợp. Tảo – cơ thể đơn bào hoặc đa bào.
- Giới nấm (Fungi) có đặc điểm là thuộc dạng tế bào Eucaryota, không có lục lạp, sống dị dưỡng hoại sinh.
- Giới thực vật (Plantae) có đặc điểm là thuộc dạng tế bào Eucaryota, cơ thể đa bào, có lục lạp, sống tự dưỡng, quang hợp.
- Giới động vật (Animalia) có đặc điểm là thuộc dạng tế bào Eucaryota, cơ thể đa bào, không có lục lạp, sống dị dưỡng (xem hình 1.3A).

Hơn chục năm gần đây những nghiên cứu về phân loại học phân tử và phân tích phân nhánh (cladistic analysis) đã xem xét lại thuyết năm giới và đã đề nghị thuyết 3 lãnh giới (three-domain system) được xem như là một khâu để tiến tới hình thành sáu giới. Theo hệ thống 3 lãnh giới thì có 3 nhóm xuất phát cơ bản là:

- Lãnh giới vi khuẩn (Bacteria) thuộc dạng tế bào Procaryota.
- Lãnh giới vi khuẩn cổ (Archea) thuộc dạng tế bào Procaryota nhưng có nhiều đặc trưng khác với vi khuẩn và đứng gần với lãnh giới thứ 3 hơn so với vi khuẩn.
- Lãnh giới nhân chuẩn (Eukarya) thuộc dạng tế bào Eucaryota trong đó bao gồm: Protista, Fungi, Plantae và Animalia (xem hình 1.3B so sánh với hình 1.3A).



**Hình 1.3A.**  
Sơ đồ phân loại theo 5 giới



**Hình 1.3B.**  
Sơ đồ phân loại theo 3 lãnh giới

### 3.3 Vi khuẩn và vi khuẩn cổ

Vi khuẩn và vi khuẩn cổ thuộc dạng tế bào Procaryota là những sinh vật cổ sơ nhất, xuất hiện cách chúng ta trên 3 tỷ năm, có cấu tạo và lối sống giản đơn hơn so với các sinh vật Eucaryota. Nhưng chúng rất đa dạng và sống khắp nơi trong khí quyển, thủy quyển và địa quyển, trên bất kỳ giá thể nào. Chúng có vai trò to lớn đối với hệ sinh thái và đối với cuộc sống của chúng ta.

Như ta đã biết ở phần trên các nhà phân loại thường ghép vi khuẩn và vi khuẩn cổ vào giới Monera, nhưng theo hệ thống 3 lãnh giới thì vi khuẩn và vi khuẩn cổ được tách thành 2 lãnh giới riêng biệt trong đó vi khuẩn cổ đứng gần Eukarya hơn.

#### 3.3.1 Lãnh giới vi khuẩn cổ (Archea)

Lãnh giới vi khuẩn cổ (Archea) xuất hiện từ những tế bào Procaryota cổ sơ đầu tiên và tồn tại cho đến ngày nay, đa số chúng có những đặc điểm cấu tạo, sinh hoá và sinh lý khác với vi khuẩn và căn cứ vào các đặc tính di truyền về hệ gen chúng liên hệ gần Eucaryota hơn so với vi khuẩn. Các nhà vi sinh vật đã tìm thấy vi khuẩn cổ trong những môi trường rất khắc nghiệt như trong các dòng nước nóng, trong các giếng muối. Người ta thường gọi chúng là những vi khuẩn ưa nhiệt (thermophiles) vì chúng có thể sống ở nhiệt độ 100°C, là những vi khuẩn ưa muối (halophiles) vì chúng có thể sống trong môi trường có nồng độ muối cao (có

thể lên tới 15 - 20 %). Vi khuẩn cổ có phương thức dinh dưỡng rất đa dạng và đặc trưng. Có nhóm vi khuẩn cổ được gọi là vi khuẩn sinh methan (methanogens) sống trong môi trường yếm khí và sản sinh ra khí methan. Chúng sống yếm khí trong các lớp bùn ở đáy hồ và các đầm lầy. Các bọt khí sinh ra từ các đầm lầy là do chúng sản sinh ra. Một số vi khuẩn methan sống trong đường ruột động vật và người và chúng có vai trò giúp cho sự tiêu hoá xenlulo đối với động vật ăn cỏ.

### 3.3.2 Lãnh giới vi khuẩn (Bacteria)

Lãnh giới vi khuẩn (Bacteria) cũng thuộc nhóm sinh vật cổ sơ có dạng cấu tạo tế bào Procaryota là nhóm đa dạng nhất có đến hàng chục nghìn loài khác nhau được xếp vào trong 14 ngành có các đặc điểm chung sau đây:

- Về cấu tạo, tuy chúng nguyên thủy nhưng đa dạng về kích thước và hình dạng. Bình thường chúng có kích thước từ  $1\mu\text{m}$  -  $10\mu\text{m}$ , có dạng hình cầu (cocci), hình que (bacilli), hình phẩy (vibrio) hoặc hình xoắn (spirilla). Vì vậy, người ta đặt tên theo hình dạng đó, ví dụ vi khuẩn streptococcus, staphylococcus, lactobacillus v.v... Ngày nay, để phân loại vi khuẩn người ta căn cứ vào cách chuyển hoá và dinh dưỡng là tiêu chí chủ yếu.

Vi khuẩn là những cơ thể đơn bào có cấu tạo điển hình của tế bào Procaryota (xem hình 2.1 phần I).

Tế bào vi khuẩn được bao bởi màng sinh chất lipoproteit có độ dày từ 7 – 10nm và có đôi chỗ gập nếp lậm vào khối tế bào chất tạo nên những thể mesoxom có nhiều chức năng như liên quan đến sự phân bào, hoặc chứa các nhân tố của hô hấp hiếu khí (đối với vi khuẩn hô hấp hiếu khí). Đối với vi khuẩn quang hợp thì mesoxom phân hoá thành các màng tilacoid chứa chất diệp lục và các sắc tố khác.

Bao ngoài màng sinh chất còn có lớp vách murein được cấu tạo từ peptidoglycan là các phân tử polisaccarit liên kết ngang với các chuỗi axit amin ngắn. Lớp vách có vai trò bảo vệ và tạo nên tính bền vững và sức trương cho vi khuẩn. Tùy theo cấu tạo của lớp vách và tùy theo phản ứng nhuộm màu bởi thuốc nhuộm tím tinh thể (crystal violet) do nhà sinh vật học Đan mạch là ông gram phát hiện, người ta phân biệt loại vi khuẩn gram dương và loại vi khuẩn gram âm. Vi khuẩn gram dương bắt màu với thuốc nhuộm, nhạy cảm hơn với lysozym, với penixilin so với vi khuẩn gram âm.

Nhiều nhóm vi khuẩn gây bệnh còn có lớp vỏ nhày bao ngoài lớp vách có tác dụng bảo vệ chống lại sự kháng cự của cơ thể chủ.

Nhiều nhóm vi khuẩn chuyển động được là nhờ lông hoặc roi đính trên màng sinh chất xuyên qua lớp vách. (xem hình.2.1 phần I).

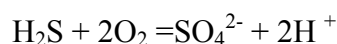
Roi có hình sợi mảnh được cấu tạo từ protein flagellin có hình xoắn lò xo. Gốc của roi có cấu tạo là một “động cơ nano” có thể quay 100 lần/ giây nhờ năng lượng của bơm proton ( $\text{H}^+$ ) định khu trong màng ở phần gốc roi.

Trong tế bào chất của tế bào vi khuẩn có chứa nhiều hạt riboxom, nhiều chất dự trữ. Vật chất di truyền của vi khuẩn là phân tử ADN trần dạng vòng định khu ở vùng tế bào chất được gọi là nucleoid. Ngoài ra có thể tìm thấy ADN ở dạng plasmit chứa gen di truyền quy định tính kháng thuốc của vi khuẩn.

- Về dinh dưỡng và chuyển hoá ở vi khuẩn cũng rất đa dạng diễn ra theo các phương thức:

+ Các dạng tự dưỡng sử dụng các hợp chất vô cơ như CO<sub>2</sub> làm nguồn cacbon duy nhất và NH<sub>3</sub> làm nguồn nitơ duy nhất, từ đó chúng tạo ra được tất cả các hợp chất hữu cơ cần thiết như các vitamin, glucoz, axit amin và nucleotit.

Các vi khuẩn hoá tự dưỡng (hay hoá tổng hợp) lấy năng lượng cho mình nhờ sự oxy hoá các hợp chất vô cơ như NH<sub>3</sub> hoặc H<sub>2</sub>S. Trong đó quan trọng hơn cả là các vi khuẩn nitrat hoá (như Nitrosomonas và Nitrobacter) chúng chuyển hoá nitơ bằng cách biến NH<sub>3</sub> thành NO<sub>2</sub> và NO<sub>3</sub>. Các vi khuẩn oxy hoá H<sub>2</sub>S (như Thiobacillus) biến hợp chất sunfua thành sunfat theo phản ứng:



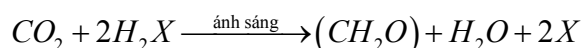
Các hợp chất nitrat (NO<sub>3</sub>) và sunfat (SO<sub>4</sub>) là những hợp chất vô cơ mà cây có thể hấp thu làm thức ăn.

Các vi khuẩn quang tự dưỡng được gọi là vi khuẩn quang hợp, chúng thuộc loại yếm khí và quang hợp theo công thức:

Chất cho hydro biểu diễn bằng H<sub>2</sub>X không phải H<sub>2</sub>O mà là chất khác ví dụ sunfua hydro (H<sub>2</sub>S) đối với vi khuẩn lục sunfua hoặc vi khuẩn đá sunfua, còn đối với các vi khuẩn đá không sunfua thì đó là các phân tử nhá như axit lactic, axit piruvic hay ethanol.

Sắc tố quang hợp chính ở vi khuẩn lục sunfua là chlorobium chlorofil hoặc ở vi khuẩn đá là sắc tố bacterio chlorofil.

+ Các dạng dị dưỡng. Đa số vi khuẩn sống dị dưỡng nghĩa là chúng phải lấy năng lượng bằng phương thức phân huỷ chất hữu cơ sẵn có. Chúng sống hoại sinh bằng cách tiết ra các enzym phân huỷ chất hữu cơ hoặc xác chết sinh vật khác và hấp thu sử dụng các sản phẩm trung gian như axit lactic, glucoz, axit piruvic, axit amin, v.v...



Nguồn hữu cơ có thể đơn giản như methan hoặc phức tạp như xenluloz. Vì vậy, vi khuẩn có vai trò quan trọng trong sự chuyển hóa chu kỳ các chất cacbon, nitơ, v.v... trong hệ sinh thái.

Các vi khuẩn kỵ khí, oxy ức chế sinh trưởng của chúng do đó chúng có thể sống những nơi không có oxy như trong lớp đất sâu, dưới đại dương hoặc trong bùn lắng đọng ở các vực nước v.v... Một số loài kỵ khí không nghiêm ngặt, ví dụ như vi khuẩn khử sunfat (Desulphivibrio) có khả năng sử dụng oxy ở dạng hợp chất.

Các vi khuẩn hiếu khí phân huỷ các chất hữu cơ bằng cách sử dụng oxy. Có loài hiếu khí không bắt buộc nghĩa là khi thiếu oxy chúng có thể sử dụng oxy dưới dạng hợp chất, ví dụ vi khuẩn nitrat hoá bình thường hô hấp hiếu khí, nhưng khi thiếu oxy chúng vẫn có thể phân huỷ nitrat (NO<sub>3</sub>) hoặc nitrit (NO<sub>2</sub>).

Nhiều loại vi khuẩn sống cộng sinh với các sinh vật khác. Ví dụ, nốt sần rễ ở cây họ đậu là dạng cộng sinh của vi khuẩn cố định đạm *Rhizobium* với tế bào rễ, hoặc như vi khuẩn phân huỷ xenluloz sống cộng sinh trong dạ dày của bọ nhai lại.

Nhiều loại vi khuẩn gây bệnh cho người, tuy vậy lại có nhiều loại có lợi, ví dụ các vi khuẩn sống trong ruột sản sinh ra vitamin K cần thiết cho người, hoặc vi khuẩn sống ở bề mặt da tạo nên môi trường axit giúp chúng ta chống lại các vi khuẩn gây bệnh.

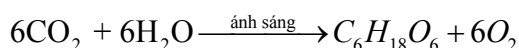
Vi khuẩn sinh trưởng và sinh sản rất nhanh, trong điều kiện thích hợp mỗi vi khuẩn sinh sản theo kiểu sinh đôi sau 20 phút trong đó bao gồm sự tổng hợp protein, sự tái bản để nhân đôi ADN và sau đó là phân đôi cho ra hai tế bào con có cơ cấu di truyền giống tế bào mẹ. Sự sinh sản nhanh cho phép vi khuẩn cạnh tranh có hiệu quả về nguồn thức ăn trong môi trường so với các sinh vật khác. Trong điều kiện khó khăn một số vi khuẩn tạo nên cấu trúc nội bào tử (hay bào tử) có tác dụng giúp vi khuẩn chống chịu khô hạn, hoá chất độc, nhiệt độ cao, thấp trong thời gian dài và khi môi trường trở nên thuận lợi bào tử “nảy mầm” nghĩa là lớp vá bào tử bị phá và vi khuẩn được giải phóng để tăng trưởng và sinh sản bình thường.

Khử trùng bình thường có thể diệt các vi khuẩn gây bệnh nhưng không diệt được các bào tử. Để diệt các bào tử phải khử trùng với nồi áp suất cao có nhiệt độ cao từ 115 - 125°C, hoặc bằng chiếu xạ tia gama hoặc sử dụng hoá chất.

Tuyệt đại đa số vi khuẩn sinh sản vô tính, nghĩa là do sự phân đôi của một cá thể, tuy nhiên có một số loài có biểu hiện hình thức sinh sản hữu tính sơ khai bằng cách tiếp hợp của hai cá thể vi khuẩn dẫn tới sự tái tổ hợp di truyền nghĩa là ADN của hai cá thể trao đổi cho nhau do đó đổi mới và tạo sự đa dạng trong hệ gen.

### 3.3.3 Vi khuẩn lam (Cyanobacteria)

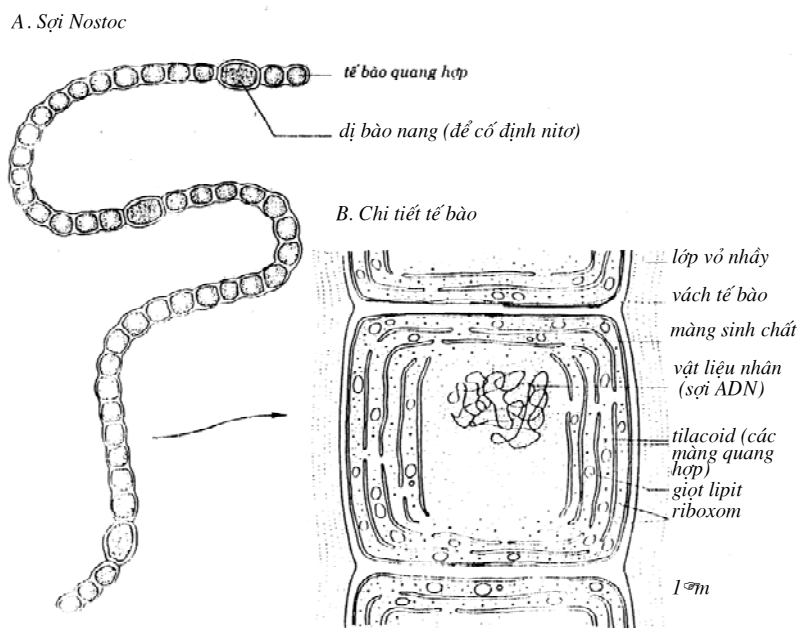
Thuộc lãnh giới vi khuẩn còn có vi khuẩn lam Cyanobacteria có nhiều đặc điểm khác các vi khuẩn đã mô tả. Vi khuẩn lam có kích thước lớn hơn, có cấu tạo phức tạp hơn và đặc biệt chúng có khả năng quang tự dưỡng nhờ nước như là hợp chất cho hydro và sản sinh ra oxy giống như quang hợp ở thực vật:



Tuy chúng không có lục lạp nhưng chúng có chứa chất diệp lục a và b cũng như các sắc tố khác định khu trong nếp gấp lõi lâm chuyên hoá của màng sinh chất được gọi là Tilacoid.

Vi khuẩn lam thường là cá thể đơn bào, nhưng có loài cá thể có thể liên kết tạo thành chuỗi hay sợi, ví dụ ở *Anabena* và *Nostoc*.

Nhiều vi khuẩn lam có khả năng cố định nitơ, ví dụ *Nostoc*, chúng có khả năng biến nitơ không khí thành nitrat và từ đó xây dựng nên axit amin và protein, bằng hệ enzym nitrogenaza chứa trong tế bào có vách dày được gọi là dị bào nang (heterocyst) (xem hình 1.5)



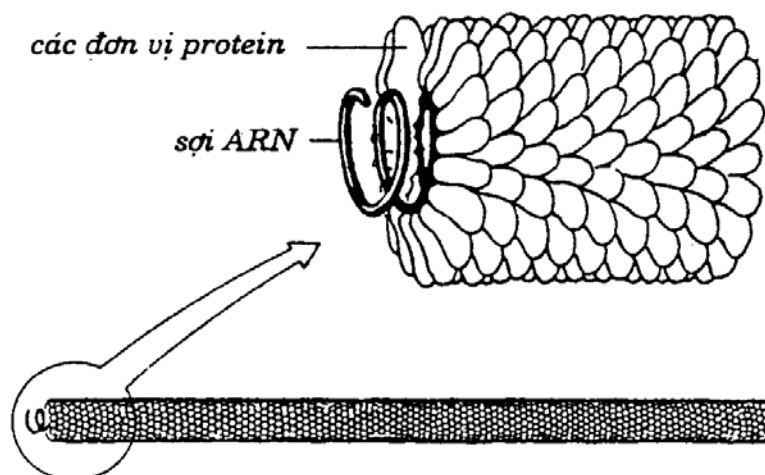
Hình 1.5. Cấu trúc vi khuẩn lam

### 3.3.4 Virut (Virus)

Virut là một dạng sống đặc biệt, chúng không tồn tại ở dạng tự nhiên mà là dạng kí sinh bắt buộc trong các cơ thể khác. Virut tự nó không phải là tiền thân của các sinh vật đầu tiên, bởi vì chúng phụ thuộc hoàn toàn vào tế bào sống để sinh sản. Virut xuất hiện có nguồn gốc từ các đoạn nhỏ của ARN và ADN mà các phần tử này được nhân lên một cách đặc biệt từ vòng thể nhiễm sắc bên trong nhiều vi khuẩn. Những đoạn đó được một vá protein bảo vệ và có thể truyền từ tế bào này sang tế bào khác.

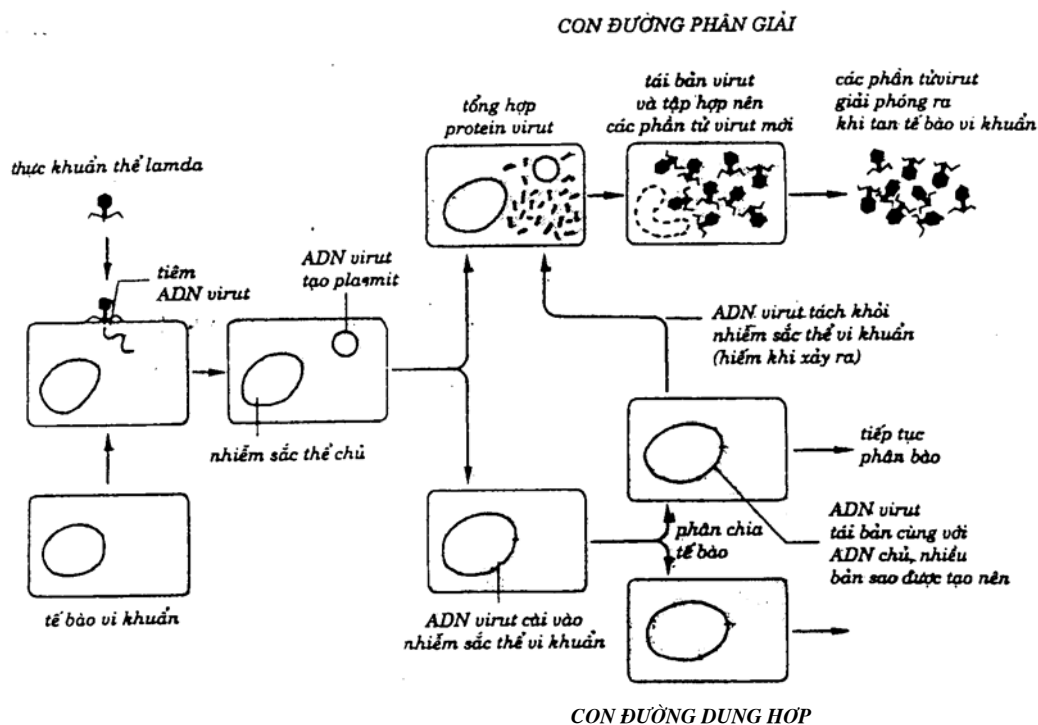
Các bệnh lây nhiễm ở người do virut như đậu mùa, thủy đậu, sởi, bại liệt, quai bị, cúm, cảm lạnh, sốt vàng, viêm gan, dại và AIDS. Một số dạng virut có liên quan như những yếu tố tham gia vào các bệnh ung thư, tự miễn dịch, xơ cứng. Những virut khác ký sinh trong tế bào thực vật và động vật gây bệnh nguy hiểm cho nhiều loại cây trồng và vật nuôi quan trọng, ví dụ như virut bệnh khảm thuốc lá (TMV). Cấu tạo của virut này được minh họa ở hình 1.6. Phần tử virut này được cấu tạo gồm một cuộn hình xoắn ARN được bao quanh bởi một bao protein hay là vá capsit. ở TMV vá này gồm 2200 phân tử như nhau hay là capsomer lắp ghép với nhau để tạo thành một cột hình trụ với một ống bên trong chứa phân tử ARN. Cấu tạo đều đặn đó cho phép TVM kết tinh và giữ hình dạng đó qua nhiều năm mà không bị mất đi tính chất gây bệnh. Một kiểu cấu tạo khác thấy ở adenovirut là nhóm gồm một số nhiều virut gây nên bệnh cảm lạnh cho người. Virut có cấu tạo khối cầu gồm 20 mặt tam giác, mỗi mặt được tạo nên từ các tiểu đơn vị protein lắp lại. Khoảng trống bên trong chứa đầy ADN, là vật liệu di truyền của virut.





**Hình 1.6 – Virus khảm thuốc lá**

Virut có cấu tạo phức tạp hơn là virut ký sinh trong tế bào vi khuẩn được gọi là thực khuẩn thể (Bacteriophage). Vỏ capsit của thực khuẩn thể Lamda ký sinh ở E.coli được cấu tạo từ năm kiểu protein khác nhau. Khi Bacteriophage Lamda tiếp xúc với một vi khuẩn thì nó gắn vào màng vi khuẩn và ADN của nó được bơm vào tế bào chất và có hai hậu quả có thể xảy ra như được mô tả trong hình 1.7. Theo kiểu phân giải, ADN của chủ bị phá vỡ và ADN của virut nhân bản một cách lặp lại. Protein virut mới được tạo thành dẫn tới tạo thành các tiểu phần virut mới và nó sẽ được thoát ra khi tế bào chủ vỡ ra. Theo kiểu dung hợp thì ADN của virut trở nên hoà nhập vào thể nhiễm sắc của vi khuẩn và được nhân bản cùng với thể nhiễm sắc và các bản sao ADN virut sẽ tồn tại trong mọi tế bào con cháu. Đôi khi ADN virut được thoát ra và làm vi khuẩn đi vào kiểu phân giải. Cần nhấn mạnh rằng ADN Lamda có khả năng tạo nên những vòng đóng kín nhá được gọi là plasmit.



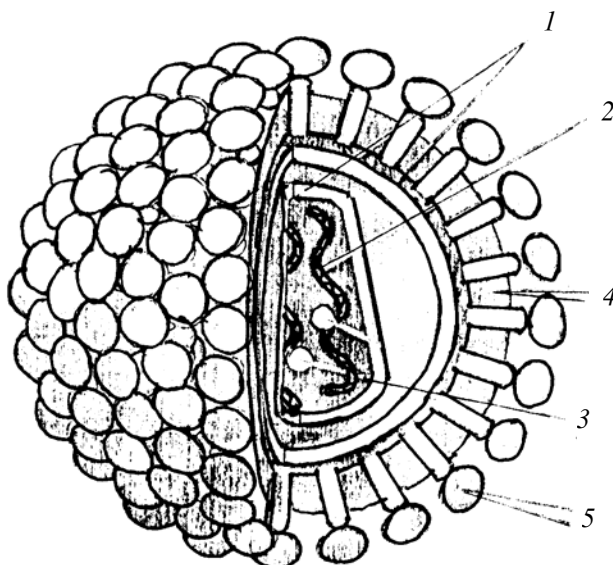
Hình 1.7 - Vòng đời của bacteriophage lamda

Virus sao chép ngược (Retrovirus) có ARN là nguyên liệu di truyền, nhưng khác với ARN virus khác bởi khả năng tạo nên enzym sao chép ngược. Khi được nhiễm vào tế bào chủ các phân tử enzym được giải phóng và gây nên sự tổng hợp ADN từ khuôn mẫu ARN virus. Theo cách này thì gen virus được biến đổi từ dạng ARN thành dạng ADN và được nhân bản cùng với ADN của tế bào chủ. Khác với ADN được hoà nhập từ virus khác, ADN có nguồn gốc từ virus sao chép ngược lại đôi khi có thể trở nên hoạt tính mà không cần giết chết tế bào chủ. Nguyên nhân của điều đó phức tạp nhưng kết quả là những virus mới có thể tiếp tục được tạo nên trong những tế bào chưa kịp chết.

Virus suy giảm miễn dịch ở người (HIV), virus gây bệnh AIDS, là thành phần quan trọng của nhóm virus sao chép ngược (hình 1.8).

AIDS là hội chứng suy giảm miễn dịch mắc phải (acquired immune deficiency syndrome). AIDS được phát hiện và mô tả từ năm 1981 là bệnh thể hiện nhiều triệu chứng thay đổi ở các bệnh nhân khác nhau, và nhanh chóng trở thành nạn dịch của thế kỷ. Từ năm 1981 - 1992 đã có 14 triệu người lớn và 1 triệu trẻ em mắc nhiễm HIV và 3,5 triệu người bị AIDS, đến cuối năm 2001 thống kê trên toàn thế giới đã có khoảng trên 40 triệu người bị nhiễm HIV trong đó có 25 triệu bị AIDS. Ở Việt Nam trường hợp nhiễm HIV đầu tiên được phát hiện từ 12/1990 và đến giữa năm 2001 đã có trên 35.000 người nhiễm HIV trong đó có 5000 người bị AIDS, trên thực tế con số này còn cao hơn. Bệnh dịch lan truyền nhanh chóng trong lứa tuổi từ 13 - 19 do sự luyến ái giao hợp bừa bãi, do nạn tiêm chích ma tuý lan tràn. AIDS do virus gây suy giảm miễn dịch gây nên (Human Immunodeficiency Virus - HIV) đầu tiên được phân lập và mô tả tại viện Pasteur ở Paris năm 1983. HIV thuộc loại retrovirus và có bộ gen là ARN được bao bởi vá protein và bao ngoài cùng là lớp màng có nguồn gốc là màng sinh chất của tế bào vật chủ (xem hình 1.8). Khi xâm nhập vào tế bào người thường là các tế bào T hỗ trợ (tế bào T CD4), các đại thực bào và về sau có thể ký sinh trong tế bào não. HIV nhanh chóng sản sinh ra nhiều virus con cháu phá huỷ các tế bào của hệ miễn dịch. Triệu

chúng sớm khi bị nhiễm HIV còn khó biết và nhanh như nổi hạch bạch huyết, mệt mỏi, đau mình, sốt, lạnh lùng. Số lượng tế bào T hỗ trợ bị giảm nhưng các kháng thể vẫn được tiết để chống lại virut. Sự có mặt kháng thể trong mẫu máu là chỉ tiêu đầu tiên để xác định nhiễm HIV và người bị bệnh xác định là HIV dương tính (HIV+). Kháng thể không phát huy được tác dụng tiêu diệt virut vì virut ký sinh bên trong tế bào.



Hình 1.8. Virut HIV

1. Vỏ Protein
2. ARN – vật chất di truyền của virut
3. Enzym transcriptaza ngược
4. Màng vỏ có nguồn gốc từ màng sinh chất tế bào người
5. Protein liên kết virut với tế bào người

Sang giai đoạn 2 của nhiễm HIV số lượng các tế bào T hỗ trợ bị giảm mạnh. Người khoẻ trong 1mm<sup>3</sup> máu có khoảng 800 tế bào T hỗ trợ, ở người nhiễm HIV số lượng giảm dần theo thời gian, có thể kéo dài 6 tháng đến 10 năm. Trong giai đoạn này thể hiện các triệu chứng như hạch bạch huyết ở cổ, ở nách và bẹn bị sưng.

Khi số lượng tế bào T hỗ trợ bị giảm xuống dưới 250 tế bào trong 1mm<sup>3</sup> máu thì bệnh nhân chuyển sang giai đoạn 3 và chính thức mắc bệnh AIDS với sự có mặt của các bệnh kèm theo như lao phổi, viêm phổi và đối với phụ nữ là ung thư cổ tử cung di căn. Tính mệnh bệnh nhân AIDS bị đe dọa hàng ngày và phải nằm viện theo dõi, các triệu chứng nguy hiểm như thoái hoá hệ thần kinh, thay đổi tính tình, bất động, mất trí và cuối cùng là chết.

Nguy hiểm của nhiễm HIV ở chỗ HIV không chỉ tiêu diệt tế bào miễn dịch ngay tức thì mà ARN của HIV được phiên mã ngược thành ADN và dung hợp với ADN của tế bào vật chủ và ADN của HIV được nhân bản cùng với ADN của vật chủ. Khi virut ở dạng gắn vào ADN của tế bào vật chủ HIV có thể bất hoạt từ 10 - 15 năm và là nguồn lây nhiễm cho các tế bào của cơ thể.

HIV là loại virut dễ bị chết khi ở ngoài cơ thể. Nhiệt độ cao (135°F trong 10 phút) xà phòng và các chất tẩy rửa và tiệt trùng (như lysol và clo) đều có thể giết chết HIV.

HIV được lây nhiễm trong dân chúng qua máu, tinh dịch, dịch âm đạo, hoặc sữa mẹ. Bệnh AIDS thường được xem là bệnh truyền nhiễm tình dục bởi vì HIV dễ dàng lây nhiễm qua giao hợp khác giới hoặc đồng giới (đôi với nam). Khi quan hệ tình dục HIV có thể xâm nhập vào cơ thể qua các vết rách, xước của lớp màng nhầy lót cơ quan sinh dục, trực tràng và miệng. Tiêm chích ma tuý cũng là con đường lây nhiễm dễ dàng HIV. Các bà mẹ bị nhiễm HIV có thể truyền cho thai nhi qua nhau thai, qua máu khi sinh đẻ, hoặc qua sữa khi cho bú.

Truyền máu chưa được xác định HIV, là con đường lây nhiễm HIV. HIV có trong nước mắt, nước bọt, nước tiểu, phân đã được chứng minh nhưng lây nhiễm thông qua các vật phẩm này là khó xảy ra và chưa có tài liệu nghiên cứu chứng minh. Vì vậy, các phương thức giao tiếp như nói chuyện, ôm, hôn má, hôn kín miệng, bắt tay, ho hoặc tắm bể bơi, bồn tắm rất khó lây nhiễm HIV.

Biện pháp ngăn chặn lây nhiễm HIV hiệu quả nhất là giáo dục tuyên truyền trong quảng đại quần chúng các kiến thức về HIV, về AIDS và kết hợp các biện pháp phòng chống x• hội và y tế như thực hiện luật hôn nhân một vợ một chồng, không quan hệ tình dục bừa bãi, quan hệ tình dục bắt buộc phải có bao cao su, ngăn chặn nạn buôn bán và phổ biến tiêm chích ma tuý phát hiện sớm người nhiễm HIV để có chính sách x• hội và y tế đối với họ. Các mẫu máu truyền bắt buộc phải được xác định HIV.

Y tế học thế giới đã có nhiều nỗ lực chữa trị HIV/AIDS như dùng liệu pháp hoá chất, liệu pháp vacxin v.v... nhưng chưa có liệu pháp nào là có hiệu quả mong muốn. Liệu pháp dùng kết hợp các thuốc AZT với ddI và ddC là hiệu quả nhất trong việc kéo dài đời sống của các bệnh nhân nhiễm HIV.

### 3.3.5 Tầm quan trọng về kinh tế của vi khuẩn và virut

Vai trò sinh thái của vi khuẩn trong chu trình dinh dưỡng như chu trình nitơ và cacbon, các dạng cộng sinh có lợi của chúng với các sinh vật khác và tầm quan trọng của các dạng gây bệnh đã được nêu ở trên. Phần này mô tả bổ sung thêm một số kiểu trong đó vi khuẩn và virut tác động trực tiếp đến hoạt động của con người.

#### a. Sự lên men

Đây là một dạng hô hấp kỵ khí trong đó các hợp chất hữu cơ được vi khuẩn phân huỷ thành những chất mới và có ích. Trong công nghệ sản xuất bơ sữa, sự lên men vi khuẩn bao gồm Lactobacillus và Streptococcus được sử dụng trong sản xuất pho mát và sữa chua. Những vi khuẩn này có thể thực hiện đường phân nhưng không có enzym cần thiết cho chu trình axit xitric. Do đó, mặc dù sử dụng lactoz là một nguồn năng lượng chúng cũng không thể phân huỷ được lactoz một cách hoàn toàn và axit lactic được giải phóng ra như là chất thải. Axit lactic được tích tụ lại, giảm độ pH và có vị hắc. Các sản phẩm khác của sự lên men gồm có dấm, mì chính glutamat monosodium. Cá lên men được gọi là silô là nguồn thức ăn về mùa đông quan trọng cho gia súc.

#### b. Xử lý nước thải

Việc xử lý nước thải có hiệu quả chủ yếu là để chống ô nhiễm nguồn nước, ngăn chặn sự lây lan dịch bệnh. Cả vi khuẩn hiếu khí và kỵ khí đều có tham gia vào quá trình này. Trong quá trình hoạt hoá nước thải những chất cứng có trong chất thải thô được lắng đọng xuống. Chất lắng đọng hay chất thải sẽ được các vi khuẩn kỵ khí tác động. Chúng tạo nên methan mà thường được sử dụng như là nhiên liệu cho dân dụng hoặc cho các nhà máy xử lý nước thải. Bùn lắng có thể được phơi khô và sử dụng làm phân bón hoặc đưa lên tàu đem đi đổ xuống

biển. Nước từ chất thải cho qua các thùng chứa, khí sủi lên qua áp suất làm tăng sự sinh trưởng của vi khuẩn hiếu khí và vi sinh vật khác. Những vi sinh vật này tiêu thụ các hợp chất hữu cơ hoà tan để tạo nên cacbon dioxit và nước. Sau khi lọc hoàn toàn có thể thải nước thải vào các dòng sông một cách an toàn.

#### c. Phòng trừ sinh học

Đây là phương pháp sử dụng những sinh vật ăn thịt hay sinh vật gây bệnh để phòng trừ các vật ăn hại cây trồng. Một ví dụ được biết rõ là việc đưa bọ Laydybird vào nhà kính để phòng trừ bệnh nhện xanh phá hoại cây cà chua.

Vi khuẩn và virus đôi khi cũng được sử dụng giống nhau. Ví dụ như virus gây bệnh Myxomatosis là một chứng bệnh tự nhiên ở một số loài thỏ của Nam Mỹ đã được suy tính cẩn thận để đem nhập nội để làm giảm số lượng quần thể thỏ ở Úc và miền tây châu Âu. Sâu bướm và sâu một số côn trùng khác bị vi khuẩn tấn công và một số loài Bacillus đã được sử dụng có hiệu quả trong việc bảo vệ cây trồng.

#### d. Vi sinh vật học công nghiệp

Khả năng chuyển hoá của vi khuẩn là rất quan trọng đối với công nghệ thực phẩm, hoá chất và thuốc. Nhiều loại enzym khác nhau từ vi khuẩn đã được tách chiết và làm tinh sạch cho các nghiên cứu sinh học và y học. Số khác được sử dụng trong các xí nghiệp xà phòng, pho mát, làm mềm thịt và trong bột giặt “sinh học”. Protein sản xuất từ vi sinh vật cung cấp nguồn protein rẻ hơn là thức ăn động vật theo truyền thống. Chẳng hạn, Pruten, một loại sản phẩm khô từ vi khuẩn *Methylophilus* được sản xuất số lượng lớn bởi hãng ICI dùng methanol và ammoniac là nguyên liệu khởi đầu. Việc sản xuất các chất kháng sinh từ vi khuẩn đã được công nghệ hoá.

#### e. Công nghệ di truyền

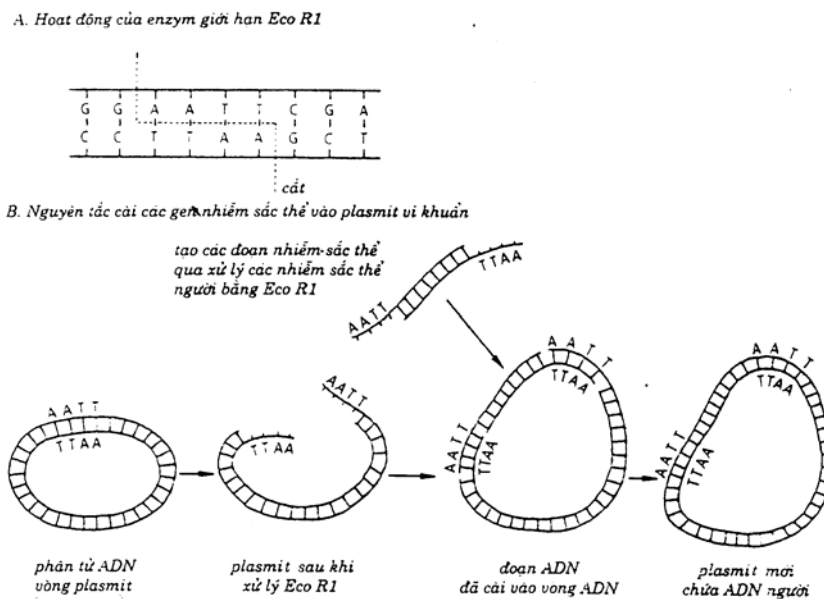
Đây là một công nghệ phát triển nhanh chóng nhờ đưa các gen tái tổ hợp vào các tế bào vi khuẩn với ý muốn sản xuất chế phẩm với số lượng lớn. Insulin và protein kháng virus interferon được sản xuất bằng cách này và đây là tiềm năng to lớn để tạo nên những chất khác có lợi cho con người kể cả kháng thể, hormone, chất kháng sinh, enzym, các yếu tố đông máu, là những chất thuốc được xem là trở nên vô giá trong việc điều trị bệnh.

Chẳng hạn cho đến nay chỉ có insulin là có hiệu lực để trị bệnh đái đường và sản phẩm này được tách chiết từ mô tụy của các động vật như lợn, bê. Đáng tiếc rằng insulin từ nguồn động vật là không giống với insulin của người cho nên nhiều người bị bệnh đái đường phát triển kháng thể chống lại sau một quá trình điều trị lâu dài và do đó cần có một số thuốc để ngăn chặn các phản ứng miễn dịch của người bệnh. Với insulin được chế tạo từ công nghệ gen nhờ vi khuẩn vừa rẻ tiền và không phát sinh những vấn đề như thế.

Quá trình chuyển gen vào vi khuẩn là phức tạp nhưng những nguyên tắc chủ yếu của phương pháp có thể hiểu được từ hình 1.9. Nhiều loại vi khuẩn chống lại sự xâm nhập của virus bằng cách sinh ra những enzym đặc hiệu được gọi là enzym giới hạn. Các enzym này nhận biết và cắt những trình tự đặc biệt các nucleotit trong ADN. Hoạt động của enzym giới hạn đặc biệt được gọi là Eco - R1 được trình bày trong hình 1.9A. Hoạt động này tạo nên vết cắt so le và sinh ra các trình tự bổ sung ở hai đầu đã tách rời của phân tử ADN. Khi dùng Eco - R1 để xử lý, các nhiễm sắc thể người có thể bị cắt ra thành nhiều đoạn ngắn, một số đoạn có thể chứa một gen đơn, gen mã hoá cho một protein người đặc biệt nào đó. Như thấy trên hình 1.9B, những đoạn như thế có thể cài vào các plasmit vi khuẩn và đưa vào tế bào vi khuẩn, ở đây chúng được tái bản như những đơn vị độc lập. Nuôi cấy các tế bào có gen ghép đã làm

nhân bản lên nhiều lần các gen người. Vấn đề tối quan trọng trong công nghệ gen là phải nhận biết và tách ra được các gen để đưa chúng vào vi khuẩn mà tạo được các sản phẩm có lợi.

Sự biểu hiện gen ở vi khuẩn được điều khiển bởi hệ thống operon. Trong đó gen cấu trúc khi tạo mRNA có thể được mở hay đóng bằng gen chỉ huy, gen chỉ huy lại được điều chỉnh bằng gen ức chế. Các đoạn ADN thu được do cắt thể nhiễm sắc, ngoài gen cấu trúc còn chứa cả đoạn promoter khởi động cho sự bắt đầu phiên mã, nhưng lại thiếu các gen chỉ huy và gen ức chế tương ứng. Khi các đoạn như thế được cài vào plasmid của vi khuẩn, gen luôn luôn biểu hiện vì không có cơ chế để đóng nó lại và tế bào chủ luôn tổng hợp một số lượng lớn các protein mong muốn.



Hình 1.9. Kỹ thuật di truyền

Một số vấn đề khác xuất hiện khi làm việc với ADN mã hoá cho một protein nào đó bằng cách dùng các enzym sao chép ngược từ mRNA tinh chế. Các trình tự mã hoá ở đây được tạo ra một cách chính xác giống như bản gen xuất phát, nhưng lại thiếu mất phần promoter để khởi động sự tổng hợp mRNA. Có thể khắc phục được khó khăn này bằng cách gắn đoạn ADN mới tổng hợp vào với một gen vi khuẩn nguyên vẹn đã biết, và như thế cả 2 gen sẽ biểu hiện cùng nhau. Protein vi khuẩn và protein mong muốn sẽ dính vào nhau và người ta tách chúng ra bằng những phương pháp hoá học.

Người ta dùng phương pháp tương tự để chuyển gen vào các tế bào nhân chuẩn. Ví dụ, gen người, ghi mã cho sản xuất hormone tăng trưởng, được cho liên kết với đoạn promoter của gen mã hoá cho một protein chuột là metallothionein và sau được chuyển vào ADN của hợp tử chuột mới thụ tinh. Protein metallothionein được sản xuất khi tế bào được tiếp xúc với một lượng nhỏ kim loại kẽm. Phôi có gen ghép sẽ sản xuất ra hormone tăng trưởng và sẽ lớn lên tới kích thước gấp hai lần bình thường. Hơn nữa chuột có khả năng di truyền cho thế hệ sau khả năng lớn đó như một bộ phận trong ADN của nó. Tạo được chuột không lông đương nhiên là rất quý, nhưng quan trọng là nó mở ra triển vọng áp dụng công nghệ tương tự để tạo ra các sản phẩm giống gia súc mới như bò, cừu hay gia cầm có tốc độ tăng trưởng nhanh. Tương lai người ta sẽ cài gen cố định nitơ vào các cây lương thực và sẽ không phải tốn kém để bón phân nữa.

### 3.4 Giới: Protista - Nguyên sinh động vật (protozoa)

Nhân chuẩn: các dạng đơn bào, các dạng đa bào sống đơn độc và tập đoàn.

Phân bố rộng ở các sinh cảnh: thủy vực và nơi ẩm ướt.

Tự dưỡng, dị dưỡng và ký sinh.

Giới Protista bao gồm nhiều dạng sinh vật rất khác nhau, được đặc trưng bởi có nhân và có cấu trúc cơ thể tương đối đơn giản. Hầu hết Protista đơn bào, nhưng cũng có một số loài đa bào quan trọng. Giới này gồm các vi sinh vật dị dưỡng như: amip *Amoeba* và trùng cá *Paramecium* và các dạng tự dưỡng như trùng roi *Euglena*, cũng gồm cả trùng roi gây bệnh ngủ ly bì *Trypanosoma* và trùng sốt rét *Plasmodium*. Ngoài ra, giới này còn bao gồm cả tảo lục, tảo đá, tảo nâu, khuê tảo và một số dạng giống như nấm.

Có thể chia Protista thành các nhóm nhỏ hơn bao gồm động vật nguyên sinh (Protozoa) và tảo. Protozoa là các động vật đơn bào, dị dưỡng điển hình và không có vách tế bào bằng xenluloz mà đại diện chủ yếu là trùng amip, trùng lông, trùng roi và trùng bào tử.

#### 3.4.1 Trùng amip (*Amoeba*)

- Phân loại

Ngành: Trùng chân giả (Rhizopoda)

Nhân chuẩn, đơn bào.

Phân bố rộng: biển, nước ngọt, đất.

Dị dưỡng, ký sinh, bắt thức ăn và di chuyển bằng chân giả.

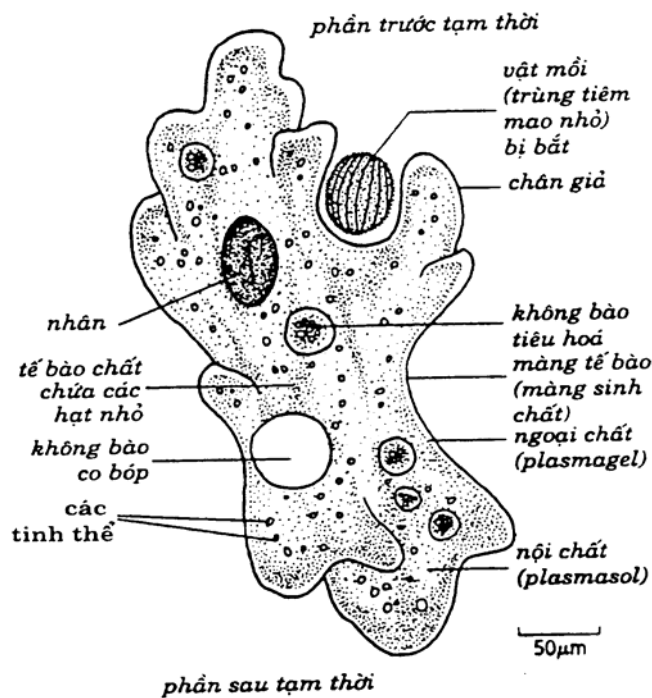
Chỉ sinh sản vô tính.

Đại diện: *Amoeba*, *Entamoeba*, *Arcella*

- Cấu tạo

Trùng chân giả phổ biến ở nước và đất. Hầu hết các loài đều có kích thước hiển vi, nhưng cũng có ít loài có thể nhìn thấy bằng mắt thường, dưới dạng các chấm nhá. Một trong những loài lớn nhất là trùng chân giả *Amoeba proteus* sống ở nền đáy của các ao nước ngọt và chiều dài có thể đạt tới 500 $\mu$ m (0,5 mm). Các đặc điểm chính của nó được minh họa ở hình 1.10.

Màng tế bào hoặc màng sinh chất tạo nên bề mặt ngoài của cơ thể, có cấu trúc giống như các màng sinh học khác. Nhân của *Amoeba proteus* có dạng bánh bao, không nhân và không có vị trí cố định. Tế bào chất phân ra hai lớp. Lớp ngoài gọi là ngoại chất (ectoplasm) hoặc sinh chất dạng gel (plasmagel) giống như thạch và trong. Lớp phía trong, gọi là nội chất hoặc sinh chất dạng sol (plasmagel), chứa nhiều bào quan như ty thể và các không bào tiêu hoá cũng như các thể ấn nhập khác, như các tinh thể và các hạt nhá. Nội chất lắng và chảy trong cơ thể một cách tự do khi amip di chuyển.



Hình 1.10. Trùng amíp *Amoeba proteus*

- Hoạt động sống

Amoeba có tỷ lệ lớn về diện tích bề mặt trên thể tích và thực hiện trao đổi khí và bài tiết bằng cách khuếch tán đơn giản qua bề mặt cơ thể. Amoniac là chất thải nitơ chủ yếu.

Đối với các loài nước ngọt: nước sẽ đi vào cơ thể do thẩm thấu do thế nước của tế bào chất âm tính hơn thế nước của môi trường ngoài. Nước đi vào cơ thể liên tục, nhưng được bơm ra ngoài nhờ hoạt động của các không bào co bóp. Do đó giữ áp suất thẩm thấu ổn định.

Các loài ở biển có nồng độ các chất hoà tan ở bên trong tương tự như ở bên ngoài và thường không có không bào co bóp. Sự di chuyển và bắt thức ăn ở Amoeba thực hiện bằng các phần lồi ra gọi là “các chân giả”. Amoeba dinh dưỡng bằng cách thực bào. Chân giả duỗi ra bao quanh lấy sinh vật mồi hoặc các phần tử thức ăn và sau đó “nuốt chửng” và hình thành nên không bào tiêu hoá.

Các chất đơn giản như glucoz và axit amin được hấp thụ vào tế bào chất, còn các chất rắn thì được thải ra bằng hiện tượng xuất bào khi không bào tiêu hoá cuối cùng hợp lại với màng tế bào.

*Amoeba proteus* sinh sản vô tính bằng cách phân đôi. Nhân có từ 500 - 600 thể nhiễm sắc rất nhỏ và phân chia bằng nguyên phân. Mỗi tế bào con nhận được gần một nửa tế bào chất, dinh dưỡng và tăng trưởng cho đến khi đủ lớn để tự sinh sản. Nhiều trùng chân giả sống sót được trong các điều kiện bất lợi do hình thành các nang kén bảo vệ.

- Các trùng chân giả khác:

Thuộc trùng chân giả còn có các dạng kí sinh, một số truyền trực tiếp từ vật chủ này sang vật chủ khác, còn một số khác truyền qua thức ăn ôi thiu và nước bẩn. ở các vùng nhiệt đới, *Entamoeba histolytica* gây bệnh lỵ amíp là một loài kí sinh nguy hiểm của người. Có thể ngăn chặn sự lây lan truyền bệnh này bằng cách lọc sạch nguồn nước, xử lí nước thải một



cách thích hợp. Amip sống ở khoang miệng, *Entamoeba gingivalis*, gây bệnh bao răng và được truyền qua khi hôn nhau.

### 3.4.2 Trùng cá (Paramoecium)

Phân loại

Ngành: Trùng tiêm mao (Ciliophora).

Nhân chuẩn, đơn bào.

Phân bố rộng: biển, nước ngọt.

Dị dưỡng, bắt mồi và di chuyển bằng tiêm mao, hiếm khi kí sinh.

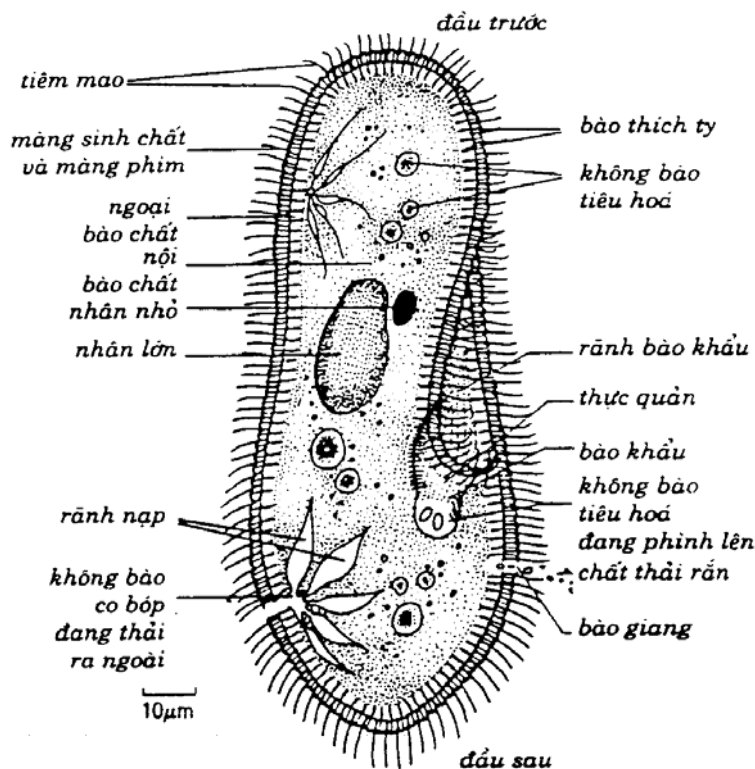
Sinh sản vô tính và hữu tính.

Đại diện: Didinium, Paramoecium, Stentor, Vorticella.

Cấu tạo:

Tất cả mọi sinh vật thuộc ngành trùng tiêm mao Ciliophora đều có rất nhiều lông tơ nhá, gọi là tiêm mao. ở hầu hết các loài, tiêm mao cử động phối hợp nhịp nhàng giúp cho chúng di chuyển nhanh trong nước. Các thành viên của ngành này được gọi là “trùng tiêm mao” (hay là trùng đế dày vì có dạng đế dày).

Cấu tạo của một loài có kích thước lớn là *Paramoecium caudatum* được minh họa ở hình 1.11. Cấu tạo bên trong của *Paramoecium* phức tạp hơn *Amoeba*. Như vậy, ở *Paramoecium*, nhiều chức năng được thực hiện bởi các cấu trúc riêng biệt, được phát triển chuyên hoá theo mục đích riêng.



Hình 1.11. Trùng đế giày *Paramoecium caudatum*

### Hoạt động sống

Giống như Amoeba, Paramoecium có tỉ lệ lớn về diện tích bề mặt trên thể tích và có thể thực hiện trao đổi khí và bài tiết bằng cách khuếch tán qua màng tế bào. Tuy nhiên, Paramoecium có 2 không bào co bóp để điều chỉnh thẩm thấu và mỗi không bào này nối với một hệ thống rãnh nạp cố định. Các rãnh nạp này đổ vào không bào chính.

Paramoecium ăn vi khuẩn. Các tiêm mao xếp thành hàng quanh rãnh bào khẩu hoạt động tạo ra dòng xoáy để bắt vi khuẩn trong nước. Vi khuẩn bị bắt, đi qua thực quản tới vùng đã được biến đổi của màng phim gọi là bào khẩu. Không bào tiêu hoá hình thành tại đây. Các thứ thừa trong không bào tiêu hoá được tiêu hoá khi chúng luân chuyển trong nội chất. Các chất thải rắn được thải ra ngoài qua vùng thứ 2 của màng phim, cũng được biến đổi, gọi là bào giang.

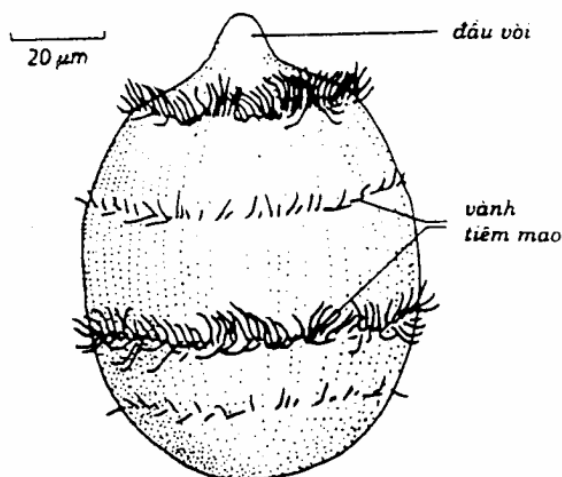
Tập tính của Paramoecium liên quan đến phản ứng lẩn tránh đơn giản nhưng lại hiệu quả. Nó bơi về phía trước theo một đường xoắn ốc cho đến khi gặp phải chướng ngại hay tác nhân kích thích, như chất hoá học có hại hay sự thay đổi nhiệt độ thì các tiêm mao đập ngược lại làm cho sinh vật này quay trở lại một khoảng cách ngắn, sau đó nó đổi hướng rồi lại đi chuyển. Phản ứng lẩn tránh có thể giúp cho Paramoecium ở lại môi trường thuận lợi.

Kích thích bất lợi hoặc sự tiếp xúc với chất hoá học cũng có thể sinh ra hiện tượng phóng các tơ rất nhỏ từ các bao thích ty, có dạng lọ bẹt, nằm trên màng phim. Các tơ này giúp cho trùng cá bảo vệ, chống lại vật dữ hoặc có thể giữ chặt vật môi.

Sinh sản vô tính bằng cách phân đôi. Như đã minh hoạ ở hình 1.11, Paramoecium có 2 nhân, gồm một nhân lớn và một nhân nhỏ. Khi phân đôi tế bào, chỉ có nhân nhỏ được phân chia bằng nguyên phân. Nhân lớn của tế bào con được hình thành không có thoi nguyên phân và dường như không có sự phân chia chính xác các bản sao đã tái bản của ADN. Mối quan hệ giữa hai loại nhân này vẫn chưa biết được thật đầy đủ, nhưng có lẽ là nhân lớn chịu trách nhiệm chính trong tổng hợp protein và có thể nhân lớn chịu sự kiểm soát của nhân nhỏ.

Sinh sản hữu tính của Paramoecium thực hiện bằng cách tiếp hợp. Trong quá trình này, hai loại cá thể có thể có kiểu giao phối khác nhau tiếp hợp với nhau tại rãnh bào khẩu. Nhân lớn bị tan biến hoàn toàn và sự trao đổi di truyền được thực hiện chỉ bằng nhân nhỏ. Quá trình chi tiết về tiếp hợp phức tạp, nhưng kết quả thực sự là tạo ra được các thế hệ con cháu khác nhau về mặt di truyền.

### Vận động của tiêm mao



**Hình 1.12 – Trùng Didinium**

Cơ thể của Paramoecium bao phủ hoàn toàn bởi tiêm mao, được xếp thành các dãy song song vói nhau. Khi tiêm mao hoạt động, mỗi tiêm mao tham gia vào một chuỗi vận động xác định liên tiếp nhau. Trong pha đập mạnh, tiêm mao duỗi ra hoàn toàn và tạo ra lực tối đa lên khối nước bao quanh. Trong pha hồi phục tiếp theo, tiêm mao trở về vị trí ban đầu bằng cử động kiểu trái chiều để giảm lực cản. Chu kỳ của các tiêm mao lân cận hơi lệch pha một chút, sao cho chúng uốn cong xuống không hoàn toàn trong cùng một cử động. Điều này dẫn đến sự vận động đôi nhịp mà trong đó, sóng do hoạt động của các tiêm mao tạo ra chạy dọc theo từ đầu đến cuối cơ thể.

Cấu trúc siêu vi của tiêm mao cũng giống roi có cấu trúc gồm các vi ống kiểu 9+2 như đã mô tả ở phần trên.

Cấu trúc giống nhau của tiêm mao và roi cũng thấy rõ ở nhiều nhóm sinh vật khác. Các tiêm mao thường hoạt động theo nhóm để vận chuyển thức ăn hoặc các dung dịch khác.

#### Các trùng tiêm mao khác

Hầu hết các trùng tiêm mao đều ăn vi khuẩn và sống vận động như trùng cá Paramoecium. Trùng loa kèn Stentor và trùng hình chuông Vorticella là sống bám vào thực vật thủy sinh và trên bề mặt các vật thể rắn khác. Stentor là động vật đơn bào rất lớn, chiều dài đạt tới 2000 μm (2mm) và có dạng hình loa kèn sần sùi. Các tiêm mao bao quanh vành được biến đổi đặc biệt để tạo ra dòng nước xoáy mạnh lôi cuốn vi khuẩn và các động vật đơn bào khác vào bên trong cơ thể. Vorticella dinh dưỡng theo cách tương tự, nhưng nó có một cuống dạng sợi chỉ dài và co lại giống như lò xo khi phản ứng với những tác động hoặc các tác nhân kích thích khác. Trùng hình cốc Didinium là vật dữ. Đầu vòi của nó nhô ra, có các bao thích ty và nó bơi vòng quanh cho đến khi dò được đúng hướng có con mồi, thường là Paramoecium. Khi bị bắt, vật mồi bị hút sâu vào bên trong cơ thể của vật dữ này (hình 1.12).

### 3.4.3 Trùng roi (Flagellatae)

Phân loại

Ngành: Trùng roi Euglenophyta.

Nhân chuẩn, đơn bào.

Phân bố rộng: biển, nước ngọt.

Chủ yếu tự dưỡng bằng cách sử dụng lục lạp để quang tổng hợp và tích trữ thức ăn dưới dạng hạt tinh bột.

Màng phim được tạo thành từ protein. Vận động bằng một roi lớn.

Chỉ sinh sản vô tính

Đại diện: *Euglena*

Ngành: Trùng roi động vật Zoomastigina

Nhân chuẩn, đơn bào

Phân bố rộng

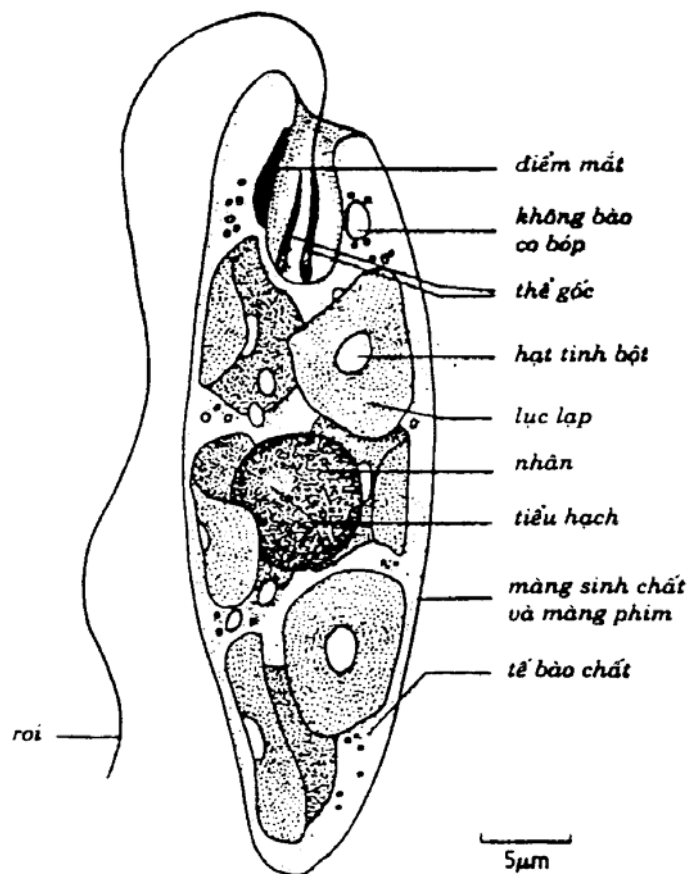
Dị dưỡng, không có lục lạp, nhiều dạng kí sinh

Vận động bằng một hoặc một số roi

Sinh sản hữu tính hoặc vô tính

Đại diện *Trichomonas*, *Trypanosoma*

Roi có cấu trúc giống như tiêm mao, nhưng thường lớn hơn và đơn lẻ hoặc trong nhóm nhỏ. Các động vật đơn bào có roi gồm có cả *Euglena gracilis* được minh họa ở hình 1.13. *Euglena* là sinh vật phổ biến sống ở ao và thường phong phú đến mức làm cho bề mặt nước có màu xanh nhạt. Có hai thể gốc, nhưng chỉ có một roi dài đảm bảo cho vận động. Gần thể gốc có một hạt màu đá lồi lên là stigma, đôi khi hay được hiểu lầm như một “điểm mắt”. “Điểm mắt” hấp thụ ánh sáng và tùy thuộc vào hướng của tia sáng.



Hình 1.13. *Euglena gracilis*

Trong sơ đồ phân loại hai giới, vị trí của *Euglena* đã gây ra nhiều tranh luận, vì sinh vật này có những đặc điểm giống thực vật vừa có đặc điểm giống động vật. Lục lạp của *Euglena* rất giống với lục lạp của thực vật và cũng chứa nhiều sắc tố giống nhau. Mặt khác sinh vật này lại thiếu vách tế bào bằng xenluloz và tích trữ glucoz dưới dạng tinh bột, một loại polysacarit có các liên kết 1? - 3 glicozit giữa các tiểu đơn vị. Ngoài ra, một số loài trùng roi lại hoàn toàn không có lục lạp và khả năng dinh dưỡng giống như bọ động vật dị dưỡng.

Ngành Zoomastigina bao gồm rất nhiều dạng trùng roi khác nhau và tất cả chúng đều là sinh vật dị dưỡng và thiếu lục lạp. Trong số đó, quan trọng nhất là các sinh vật kí sinh *Trypanosoma gambiense* và *T. rhodesiense* gây ra các bệnh ngủ khác nhau. Chúng được truyền khi ruồi tê tê đốt và phát triển nhanh trong máu của vật nuôi, động vật hoang dại và người. Việc kiểm soát chúng khó khăn và nhiều vùng rộng lớn ở châu Phi thật sự đã không có người ở vì bệnh này.

*Trichomonas* và các loài có quan hệ họ hàng với nó là các động vật đơn bào cộng sinh sống trong ruột mối. Chúng tiêu hoá xenluloz và do vậy đã giúp cho các vật chủ của chúng đã sống chỉ toàn bằng gỗ.

### 3.4.4 Trùng sốt rét (*Plasmodium*)

Phân loại

Ngành: Trùng bào tử (Sporozoa)

Nhân chuẩn, đơn bào

Chỉ gồm các dạng kí sinh

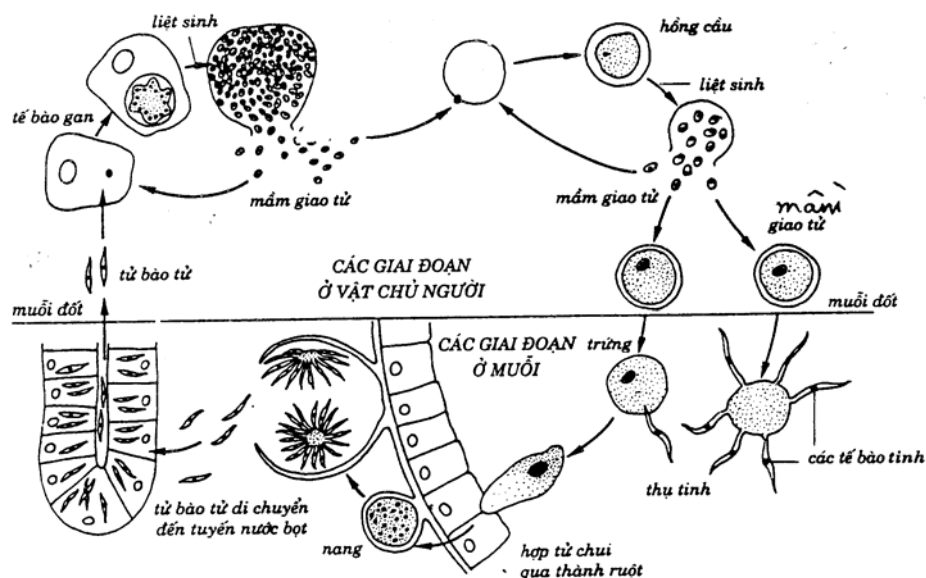
Sinh sản hữu tính và vô tính, kể cả sự sinh bào tử bằng liệt sinh

Đại diện: Plasmodium

Vòng đời

Trên toàn thế giới, ít nhất có 200 triệu người bị bệnh sốt rét và khoảng 2 triệu người bị chết vì bệnh này hàng năm. Bốn loài thuộc Plasmodium có thể gây nhiễm cho người. Hai loài nguy hiểm nhất là Plasmodium vivax và P. falciparum. P. vivax thường gặp ở các vùng ôn đới và cận nhiệt đới, trong khi P. falciparum chỉ phân bố giới hạn trong các khu nhiệt đới. Bệnh này được truyền bởi muỗi cái của một số loài thuộc giống Anopheles. Muỗi cái cần hút máu một vài lần trước khi đẻ trứng, còn muỗi đực lại vô hại, chỉ hút dịch trái cây. Phân bố của bệnh sốt rét được xác định một phần do sự phát triển của trùng sốt rét trong cơ thể muỗi đời hái phải ở một nhiệt độ tối thiểu nhất định. ở châu Phi, muỗi Anopheles gambiae là vector truyền bệnh nguy hiểm nhất, sống lâu và thường đốt người.

Vòng đời của trùng sốt rét Plasmodium vivax được minh hoạ ở hình 1.14. Chu trình bắt đầu từ khi muỗi cái bị nhiễm, đốt vật chủ đó. Trước khi hút máu, muỗi tiêm nước bọt chống đông máu vào, mang theo các tử bào tử. Đây là dạng gây nhiễm của vật kí sinh. Chúng được truyền trong máu tới gan. Tại gan, chúng đi vào các tế bào gan và sinh sản vô tính bằng quá trình liệt sinh. Hầu hết các liệt tử ra khỏi gan đi vào máu, nhưng ở Plasmodium vivax, một phần nhá liệt tử vẫn nằm lại và lây nhiễm sang các tế bào gan khác. Một pha sinh sản vô tính tương tự khác cũng diễn ra trong các hồng cầu. Sau khoảng 48 giờ, các liệt tử mới phá vỡ hồng cầu và thoát ra ngoài. Các chu trình được lặp lại tạo cơn sốt theo chu kì đặc trưng cho bệnh này, vào các giai đoạn sớm của nó. Cuối cùng, một số kí sinh trùng phát triển thành các mầm giao tử đực và cái, tiếp tục lan truyền trong máu. Một số mầm bệnh mới lại được lây nhiễm khi muỗi hút máu có các mầm giao tử này. Trong ruột muỗi, trứng và tinh tử thụ tinh tạo nên hợp tử. Hợp tử chui qua thành ruột và hình thành nên nang kén ở bên ngoài. Mỗi nang kén có thể tạo ra 10.000 tử bào tử bằng quá trình phân bào giảm nhiễm. Các tử bào tử này di chuyển tới tuyến nước bọt và chờ lây nhiễm sang vật chủ mới là người khác. Chu trình bên trong muỗi diễn ra ít nhất 12 ngày.



Hình 1.14. Vòng đời của trùng sốt rét *Plasmodium vivax*

### Kiểm soát bệnh sốt rét

Về nguyên tắc, bệnh này có thể kiểm soát được bằng cách phá vỡ một điểm bất kì trong vòng đời kí sinh trùng. Có thể tiến hành các biện pháp kiểm soát chống lại kí sinh trùng trong phạm vi quần thể người và chống lại các vật truyền bệnh. Dưới đây là một số biện pháp khả thi:

#### a. Chữa và cách li những người đã nhiễm bệnh

Các thuốc chống lại bệnh sốt rét, trong đó có quinin, chloroquin và mepacrin, có thể sử dụng để phòng ngừa lây nhiễm hoặc chống lại sự tồn tại của kí sinh trùng. Mặc dù có thể loại trừ các kí sinh trùng khỏi máu, nhưng bệnh này khó chữa, vì các nguồn lây nhiễm vẫn thường nằm lại trong các tế bào gan. Việc cách li bằng cách dùng màn hoặc vật dụng cách li tương tự khác có hiệu quả ngăn chặn sự lây truyền của kí sinh sang các véc tơ mới. Nhưng lại không có tính thực tế ở những khu vực có phần lớn quần cư dân đã bị nhiễm bệnh.

#### b. Làm khô ráo các nơi sinh sản của muỗi

Các giai đoạn ấu trùng của muỗi cần các nơi có nước tĩnh hoặc tù hãm để phát triển. Lấp các ao và tháo khô các đầm nước gần nơi sinh sống của con người, sẽ làm giảm số lượng muỗi trưởng thành có khả năng lan truyền bệnh.

#### c. Tiêu diệt ấu trùng

Thay cho việc tháo khô, ở các thủy vực nước đứng có thể phun dầu hoặc thuốc diệt côn trùng để tiêu diệt ấu trùng. Bất lợi của biện pháp này là phải phun lặp lại thường xuyên và gây hại cho các thủy sinh vật khác.

#### d. Phun thuốc trừ sâu ở các nhà ở

Đây là biện pháp kiểm soát hiệu quả nhất. Phun các thuốc trừ sâu lâu phân huỷ lên các bức tường nhà để diệt muỗi trưởng thành. Ban đầu, DDT đã được sử dụng, nhưng ở nhiều khu vực, đã hình thành các loài muỗi kháng DDT, nên phải sử dụng các thuốc trừ sâu độc hại hơn như malathion và dieldrin. Đáng tiếc, chiến dịch diệt trừ chỉ mới thành công một phần và có

thể kiểm soát tốt bệnh này về lâu dài sẽ phụ thuộc vào sự phát minh ra vắc xin đặc hiệu. Cho đến nay, đã có rất nhiều cố gắng theo hướng này nhưng chưa thành công.

### 3.5 Giới Protista - Tảo (Algae)

Tảo là những protista quang hợp có cấu trúc đơn bào, tập đoàn hoặc đa bào đơn giản. Chúng có những đặc điểm giống với thực vật như sau:

- a. Tế bào của chúng được bao bọc bởi vách xenluloz tách biệt và nằm ngoài màng sinh chất.
- b. Tế bào chất của chúng thường có chứa một hoặc nhiều không bào lớn.
- c. Chúng có sắc tố quang hợp chlorofin chứa trong các bào quan đặc biệt được gọi là lục thể mà lục lạp là dạng phổ biến nhất.
- d. Sinh sản thường là hữu tính và có thể có sự xen kẽ thế hệ giữa các cá thể đơn bội và lưỡng bội trong chu trình sống.

Tùy theo cấu trúc và cách sống của chúng và sự có mặt của các sắc tố quang hợp đặc biệt hoặc các nguyên liệu dự trữ mà có thể phân biệt các nhóm ngành tảo khác nhau. Bài này nêu lên sự thích nghi quang trọng nhất của năm ngành tảo được phân loại dưới đây. Tảo lục, ngành Chlorophyta, có nhiều đặc điểm chung với thực vật bậc cao và có mối quan hệ tiến hóa gần gũi.

Phân loại

Ngành Chlorophyta (tảo lục)

Có nhân chuẩn, đơn bào, tập đoàn, đa bào đơn giản, chu trình sống có giai đoạn bào tử động có roi.

Sống ở biển, nước ngọt, ở đất.

Quang hợp, chất Chlorofin a, b, chất dinh dưỡng là tinh bột.

Đại diện: Chlamydomonas, Gonium, Ulva, Volvox.

Ngành Gamophyta (tảo tiếp hợp)

Có nhân chuẩn, đơn bào, tập đoàn, không có roi, sinh sản hữu tính do tiếp hợp, chỉ có các dạng ở nước ngọt.

Quang hợp, Chlorofin a,b, chất dự trữ dinh dưỡng là tinh bột.

Đại diện: Spirogyra

Ngành Phaeophyta (tảo nâu)

Có nhân thực, đa bào, sinh sản hữu tính có giao tử đực (tinh trùng) nhá hai roi và giao tử cái (trứng) lớn, bất động.

Sống ở biển

Quang hợp, chất Chlorofin a,c, fucoxantin.

Chất dự trữ dinh dưỡng là Laminarin.

Đại diện: Fucus, Laminaria.

Ngành Rhodophyta (tảo đỏ)



Có nhân chuẩn, đa bào, không roi, sinh sản hữu tính, ở biển.

Quang hợp, chỉ có Chlorofin a, chất dự trữ dinh dưỡng giống tinh bột (tinh bột đá).

Đại diện: Porphyra

Ngành Bacillariophyta (tảo silic)

Có nhân chuẩn, đơn bào, tập đoàn, mỗi tế bào có vá bảo vệ gồm hai nắp van có thấm chất silic, sinh sản hữu tính.

ở biển, ở nước ngọt.

Quang hợp, chất Chlorofin a, c, chất dự trữ dinh dưỡng là Chrysolaminarin.

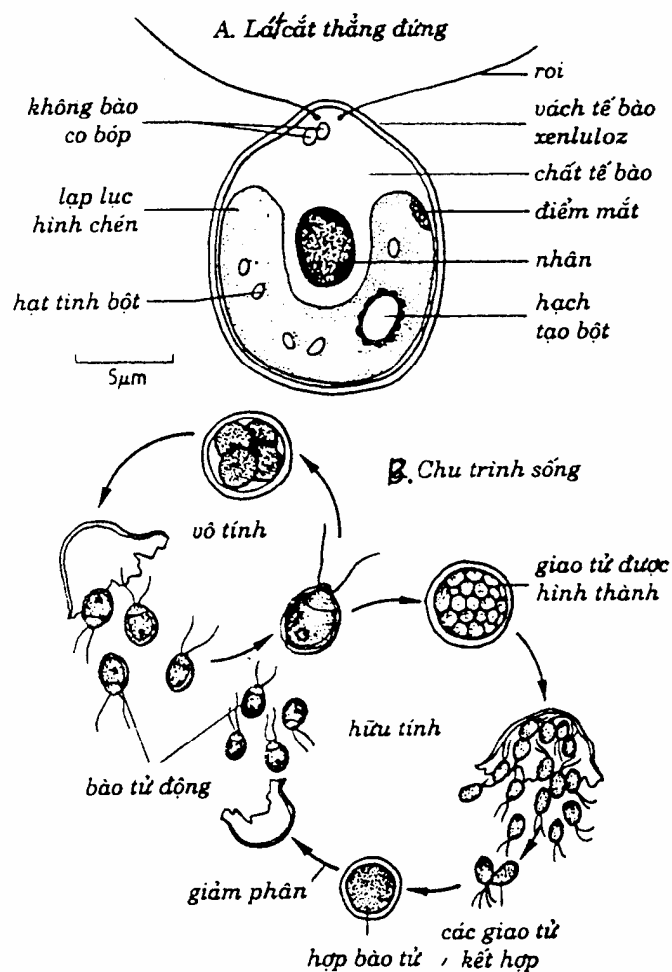
Đại diện: Melosira.

Chúng ta sẽ nghiên cứu một số đại diện của tảo sau đây:

### 3.5.1 Chlamydomonas

Cấu trúc:

Chlamydomonas là chi phổ biến của tảo lục đơn bào. Phần lớn các loài được tìm thấy trong các ao hồ và các ruộng nước ngọt, nhiều khi chúng dày đặc làm cho nước có màu lục. Một tế bào Chlamydomonas đơn độc (hình 1.15) có dạng hơi giống quả lê, đường kính khoảng 10 $\mu$ m và dài khoảng 20 $\mu$ m. Vách tế bào chủ yếu là xenluloz. Phần còn lại của tế bào thường được gọi là thể nguyên sinh nằm bên trong vách tế bào và được bao bọc bởi màng sinh chất.



Hình 1.15 – Cấu trúc và chu trình sống của *Chlamydomonas*

ở phía trước, một cặp roi kéo dài qua vách tế bào và là cơ quan vận động. “Điểm mắt” màu đá hướng tìm ánh sáng và ảnh hưởng tới hoạt động của roi. *Chlamydomonas* bơi lội hướng tới ánh sáng và các cá thể quần tụ lại ở những nơi có cường độ ánh sáng tối ưu. Sự đáp ứng này được gọi là hướng quang dương và phụ thuộc vào sự có mặt của điểm mắt.

Chiếm phần lớn khoảng bên trong tế bào chất là lục lạp hình chén lớn. Lục lạp này còn có chứa một cấu trúc phụ là hạch tạo bột, là nơi chủ yếu hình thành nên tinh bột. Hạch tạo bột chứa phần lớn protein trong đó kể cả enzym ribuloza biphosphat cacboxylaz giữ vai trò cố định dioxit cacbon trong các phản ứng tối của quang hợp. Nhân được bao quanh bởi lục lạp và nằm ở trung tâm tế bào. ở các loài nước ngọt, nước đi vào tế bào là do sự thẩm thấu và bơm thải ra mạnh do các không bào co bóp hoạt động theo kiểu giống như ở *Amoeba* hoặc *Paramoecium*.

#### Sinh sản

Sự sinh sản vô tính xuất hiện khi tế bào mẹ phân chia để tạo thành 2, 4, 8, hoặc đôi khi nhiều hơn tế bào con mới bên trong vách của tế bào mẹ. Mỗi tế bào con được phát triển vách tế bào, roi, điểm mắt và các không bào co bóp riêng và trở thành những tế bào

Chlamydomonas bé xít. Những cá thể mới được gọi là bào tử động và được phát tán ra khi vách tế bào mẹ vỡ ra (xem hình 1.15B).

Sự sinh sản hữu tính xuất hiện tiếp theo sau sự hình thành giao tử. Mỗi tế bào mẹ cho ra 8, 16, hoặc 32 giao tử. Những giao tử này không có vách tế bào nhưng có roi và có khả năng bơi lội. Phần lớn các loài Chlamydomonas là dị tản và sự kết hợp chỉ xảy ra giữa các giao tử sinh ra từ các cá thể thuộc các dòng kết đôi khác nhau (thường được gọi là các dòng + và -). Các giao tử được hình thành do các dòng khác nhau thường bằng nhau về kích thước được gọi là đẳng giao tử. Tuy nhiên, ở một số loài sự kết hợp được xảy ra giữa các giao tử khác nhau về kích thước là các dị giao tử.

Hợp tử (được tạo thành do sự kết hợp) sẽ hình thành lên một vách dày và trở thành hợp bào tử. Đó là một cấu tạo vững chắc và có thể giữ trạng thái nghỉ lâu ngày. Chỉ hợp tử là giai đoạn lưỡng bội trong chu trình sống của Chlamydomonas. Hợp tử phân chia giảm phân tạo nên bốn tế bào con đơn bội và được thoát ra ngoài khi hợp bào tử vỡ ra (xem hình 1.15B).

### 3.5.2 Spirogyra

#### Cấu trúc

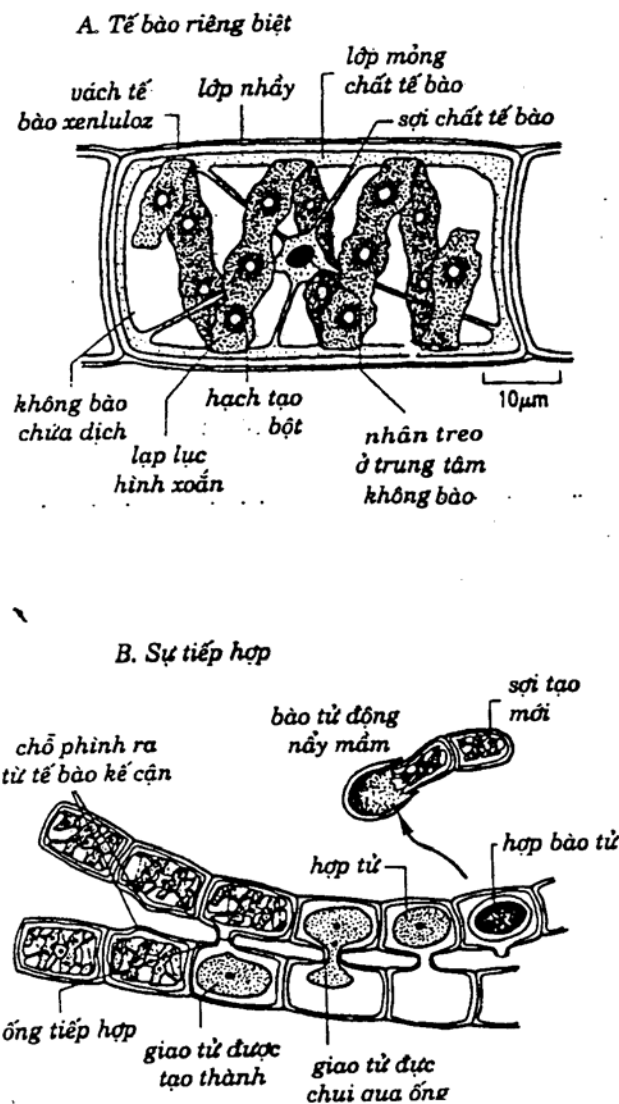
Tảo Spirogyra là tảo đa bào, cơ thể có cấu tạo sợi sống trong các hồ nước ngọt, nước tù và nông. Mỗi chuỗi là một sợi không phân nhánh, dài tới 30 cm gồm hàng trăm tế bào hình trụ nối kết với nhau như minh họa ở hình 1.16. Tế bào có đường kính khoảng 30 $\mu$ m và dài khoảng 60 – 80 $\mu$ m và vách tế bào bằng xenluloz của chúng được bao bọc bởi một lớp chất nhày tạo cho sợi tảo tính chất nhớt dính.

Bên trong mỗi tế bào, màng sinh chất và một lớp ngoài mỏng của tế bào chất bao quanh lấy một không bào chứa chất dịch lớn và ở giữa đó là nhân tế bào. Tùy thuộc loài, phần lớn tế bào chất bao quanh có thể chứa một hoặc nhiều lục lạp hình xoắn rải rác với các hạch tạo bột. Mọi tế bào trong sợi tảo đều có cấu trúc giống nhau và không có sự phân công để dẫn tới phân hóa tế bào.

#### Sinh sản

Sợi tảo Spirogyra phát triển theo chiều dài do sự phân bào nguyên nhiễm có thể xảy ra ở bất kỳ tế bào nào. Sự sinh sản vô tính xảy ra khi sợi tảo đứt đoạn để tạo thành hai hay nhiều hơn cá thể mới – hiện tượng đó được gọi là sự phân đoạn.

Sinh sản hữu tính bao gồm sự tiếp hợp giữa hai tế bào (hình 1.16B). Thông thường các tế bào này thuộc các sợi tảo khác nhau, nhưng ở một số loài có sự tiếp hợp đồng tản, nghĩa là sự tiếp hợp xảy ra giữa các vùng khác nhau của cùng một sợi tảo, đã được quan sát thấy, điều đó chứng tỏ rằng về mặt di truyền các dòng kết hợp khác nhau không phải là chủ yếu. Những u lồi từ các tế bào kế cận phát triển lên để tạo thành ống tiếp hợp, qua đó thể nguyên sinh từ một tế bào có khả năng di chuyển. Thể nguyên sinh di chuyển thường được xem là giao tử đực, còn thể nguyên sinh không di chuyển thì được gọi là giao tử cái. Sau sự kết hợp, hợp tử tiết ra một vách dày, bền và trở thành hợp bào tử. Cũng như ở Chlamydomonas chỉ có hợp tử là giai đoạn lưỡng bội trong chu trình sống. Sự phân bào giảm nhiễm xảy ra trước khi nảy mầm của hợp bào tử. Ba nhân được tạo thành thoái hóa đi. Một tế bào đơn bội duy nhất sẽ hình thành nên sợi tảo mới.

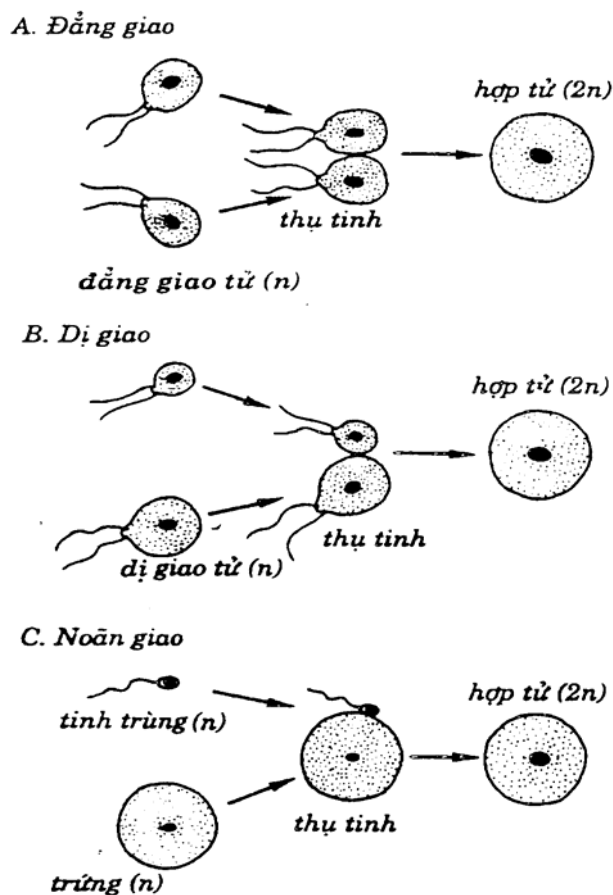


Hình 1.16. Cấu trúc và sự tiếp hợp ở Spirogyra

### 3.5.3 Chu trình sống của tảo

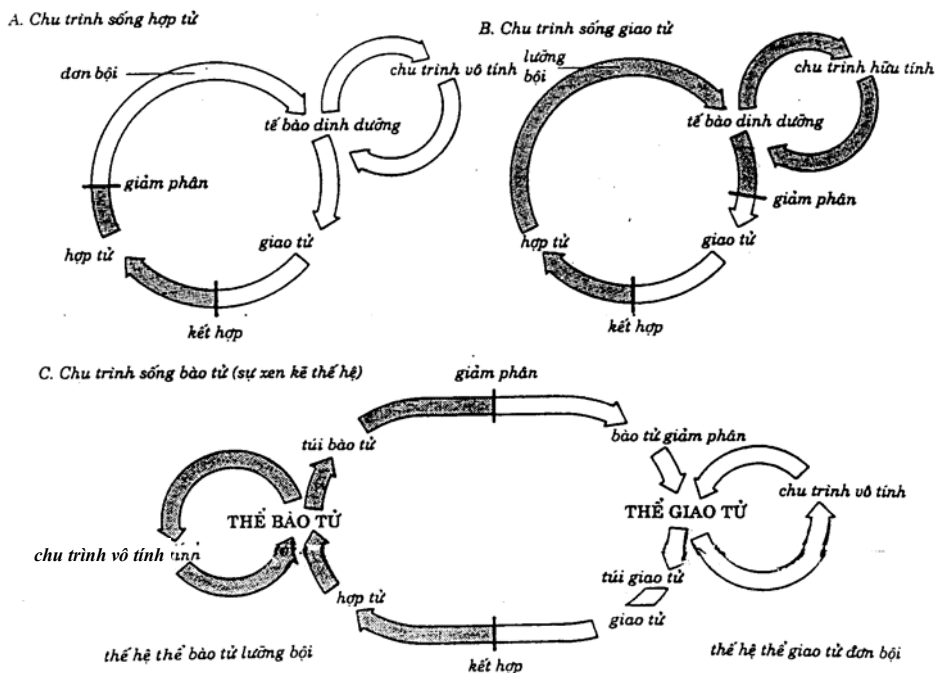
Mỗi chu trình sống có sự sinh sản hữu tính gồm các tế bào lưỡng bội ( $2n$ ) tiến hành giảm phân cho ra các tế bào đơn bội ( $n$ ) được gọi là giao tử rồi kết hợp theo quá trình được gọi là sự kết hợp (syngamy) hay là sự thụ tinh để tạo thành hợp tử lưỡng bội.

Khi các giao tử có kích thước bằng nhau và giống nhau như ở hầu hết các loài Chlamydomonas thì chúng được gọi là đẳng giao tử và loài đó được gọi là loài đẳng giao hoặc đẳng giao (hình 1.17A). ở một số loài các giao tử hơi khác nhau về kích thước thì giao tử được gọi là dị giao tử và các loài đó là dị giao (hình 1.17B). Thông thường hơn cả là các giao tử khác nhau về tính chất hoạt động cũng như về kích thước. Tinh trùng là giao tử nhỏ, di động thường được tạo thành với số lượng lớn, còn tế bào trứng thì lớn và bất động. Những loài sản sinh trứng và tinh trùng là loài noãn giao (hình 1.17C). Nhiều loài tảo nâu như Laminaria và Fucus được mô tả dưới đây là noãn giao.



Hình 1.17. Đẳng giao, dị giao và noãn giao

Chu trình sống của tảo cũng rất thay đổi liên quan với thời gian của sự giảm phân và kết hợp. ở *Chlamydomonas* và *Spirogyra* giảm phân xảy ra khi hợp tử nảy mầm và đó là giai đoạn lưỡng bội duy nhất trong chu trình sống (hình 1.18A). Chu trình sống đó được gọi là chu trình sống hợp tử và có thể là kiểu nguyên thủy nhất trong chiều hướng tiến hóa. Tảo silic và một số tảo lục có chu trình sống giao tử giống với phần lớn động vật (hình 1.18B). Trong trường hợp đó giảm phân tạo nên các giao tử và tất cả mọi tế bào dinh dưỡng đều là lưỡng bội.



Hình 1.18. Chu trình sống ở tảo

Loại chu trình sống thứ ba được gọi là chu trình sống bào tử, có giảm phân và kết hợp tách biệt nhau do có thêm những giai đoạn có hai thể hệ cơ thể phân biệt (hình 1.18C). ở thể hệ thể giao tử, các cá thể đều đơn bội và sản sinh ra giao tử. ở thể hệ thể bào tử các cá thể là lưỡng bội và sinh ra các tế bào được gọi là bào tử giảm phân sau sự phân bào giảm nhiễm. Các bào tử giảm phân là đơn bội và sinh ra các cá thể thể giao tử mới. Do vậy, chu trình sống bào tử thể hiện một sự xen kẽ thể hệ rõ rệt giữa các cá thể đơn bội và lưỡng bội.

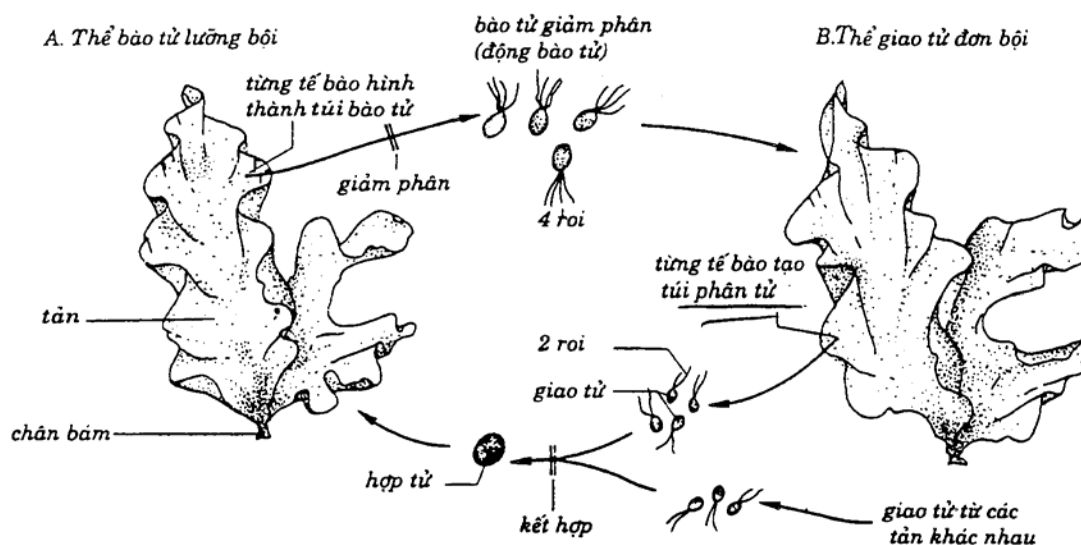
ở một số tảo, thí dụ như ở rau diếp biển *Ulva*, thể giao tử và thể bào tử có ngoại hình giống hệt nhau. Đó là sự xen kẽ các thể hệ đồng hình. Thông thường, các cá thể thể giao tử và thể bào tử là rất khác nhau, đó là sự xen kẽ các thể hệ dị hình. Đôi khi, như ở *Fucus*, thể hệ này trở nên phụ thuộc hoàn toàn vào thể hệ kia và không thể tồn tại độc lập được.

### 3.5.4 *Ulva*

Rau diếp biển, *Ulva lactuca* là loài tảo đa bào thường gặp trên các máng đá giữa các mức triều. Cơ thể gồm nhiều tế bào tạo nên một bản hình phiến dẹp được gọi là tản có độ dày hai tế bào. Tản này được đính chặt vào giá thể bởi một chân bám nhỏ (hình 1.19). Mỗi tế bào có một nhân và một lục lạp hình chén có một hạch tạo bột.

Mọi cá thể dinh dưỡng có vẻ giống nhau nhưng thực chất là hai kiểu khác nhau có thể phân biệt được theo cách sinh sản của chúng. Mỗi tế bào của tản đơn tính hay là thể giao tử có thể trở thành một túi giao tử (tế bào sản sinh giao tử). Trong trường hợp điển hình có 8 hoặc 16 giao tử đồng hình được sinh ra, mỗi giao tử có hai roi (hình 1.19B). Các giao tử này có thể kết hợp chỉ với những giao tử của các tản khác, do đó *Ulva* là tảo dị tản. Hợp tử lưỡng bội phát triển tạo nên một tản lưỡng bội phức tạp hay là thể bào tử. Các bào tử động được sản sinh khi tế bào của thể bào tử phát triển thành cấu tạo được gọi là túi bào tử trong đó xảy ra quá trình giảm phân. Các bào tử động thường lớn hơn giao tử và có thể nhận biết do có bốn roi. Bào tử động đơn bội và nảy mầm trực tiếp thành các cá thể mới của thể giao tử. Chu trình này thể hiện rõ sự xen kẽ các thể hệ trong một của các dạng đơn giản nhất. Do chỗ các thể hệ thể giao

tử và thể bào tử trong giống nhau và là quan trọng như nhau trong chu trình sống. *Ulva* là ví dụ của sự xen kẽ đồng hình các thế hệ.



Hình 1.19. Cấu trúc và chu trình sống của *Ulva lactuca*

### 3.5.5 Fucus

*Fucus vesiculosus* hay là tảo varêc là tảo biển đa bào thường gặp, phong phú ở miền giữa các triều trên các vách đá.

Tân của *Fucus* có thể đạt đến chiều dài 1m hoặc hơn và gồm các phiến lược có kiểu phân nhánh hình hai chạc hay là phân đôi (hình 1.20). ở mỗi đỉnh cành, lá phân đôi đều nhau. Lá được giữ do một vùng gân giữa dày gồm những tế bào hình sợi kéo dài và bởi những túi khí hay là những bọt nhả làm nổi các phiến lá trong nước để quang hợp dễ dàng. Toàn bộ bề mặt được che phủ bởi một lớp chất nhầy dày để làm giảm bớt sự xâm nhiễm của các sinh vật khác và chống lại sự khô hạn khi triều xuống. Tân được nối với một trục ngắn hay là thân với một chân bám hình đĩa. Chân bám này tiết ra một chất dính đặc biệt của chất nhầy và kết chặt vào phiến đá.

Sắc tố quang hợp gồm chất chlorofin a và c. Các sắc tố này có màu lục, nhưng màu của chúng được che khuất bởi một số lượng lớn sắc tố fucoxantin màu nâu. Fucoxantin hấp thụ ánh sáng xanh và lục. Các độ dài bước sóng này xuyên vào nước biển sâu hơn ánh sáng đỏ và vàng, vì tảo nâu có fucoxantin nên có thể sống và tiếp tục quang hợp ở những độ sâu hơn so với các nhóm tảo khác.

#### Sinh sản

*Fucus* có sinh sản hữu tính. *Fucus vesiculosus* là tảo khác gốc, nghĩa là giao tử đực và giao tử cái được sinh ra trên các cá thể khác nhau. Loài này thể hiện sự xen kẽ thế hệ nhưng thể giao tử đực và thể giao tử cái rất tiêu giảm và phát triển bên trong mô của các cá thể bào tử mà chúng hoàn toàn phụ thuộc.

Các cơ quan sinh sản được gọi là túi, nằm ở đỉnh ngọn các lá (hình 1.20B). Túi đực có thể nhận biết nhờ có màu vàng. Chúng có nhiều lông phân nhánh và chứa các túi giao tử hay là túi tinh. Giảm phân xảy ra bên trong mỗi túi tinh và sau đó là một loạt bốn lần phân bào

nguyên nhiễm và kết quả là tạo nên 64 nhân. Sau lần phân chia tế bào chất, 64 tinh tử hai roi bé tí hày là tinh trùng được hình thành. Túi cái màu lục nhạt có chứa các túi giao tử cái được gọi là túi trứng. Mỗi túi cho ra 8 tế bào trứng hay noãn cầu.

Khi phần ngoài của túi khô lại thì túi co lại và vỡ ra, các giao tử được thoát ra nhờ sự vỡ ra của tán giữa các triều nước. Sự thụ tinh xảy ra trong môi trường nước bao quanh và hợp tử được tạo thành và sẽ bám chắc vào kẽ nứt vách đá. Hợp tử nhanh chóng phân bào nguyên nhiễm và phát triển thành cá thể bào tử mới.

### 3.5.6 Tầm quan trọng về sinh thái học và kinh tế của tảo

#### a. Quang hợp

Hơn một nửa lượng sinh khối quang hợp trên thế giới là do tảo sống ở mặt nước biển. Tảo là sinh vật sản xuất trong hệ sinh thái biển, tảo cung cấp thức ăn cho động vật phù du và gián tiếp cho phần lớn các sinh vật biển khác.

#### b. Thực phẩm

Nghề cá thể giới phụ thuộc vào sản lượng tảo. Thêm vào đó đôi khi tảo còn được thu hoạch trực tiếp làm thực phẩm. Tảo đá Porphyra thường gặp ở các phiến đá ven bờ và dân miền biển thu hoạch chúng và chế biến thành một loại bánh kẹp gọi là bánh mỳ tảo. Loài Porphyra khác được người ta ăn nhiều ở Nhật Bản được gọi là nori. Một ngành công nghiệp quan trọng đã được phát triển để nuôi trồng, tuyển chọn và chế biến tảo Porphyra.

#### c. Các chất tách chiết

Axit alginic là một polysaccarit được tách chiết với một lượng lớn từ tảo nâu Fucus và Laminaria. Sản phẩm của chúng được gọi là alginat được dùng làm chất kết dính trong việc chế tạo kem, mỹ phẩm, chất đánh bóng xe, bột màu, dược phẩm. Aga và caragenan là những polysaccarit thu nhận được từ tảo đá. Những chất đó có tính kết dính giống với alginat. Aga được dùng làm môi trường dinh dưỡng để nuôi cấy vi sinh vật. Hỗn hợp aga với các chất dinh dưỡng được hòa tan trong nước nóng, tiệt trùng bằng nhiệt dưới áp suất rồi làm lạnh cho đông lại.

#### d. Phân bón

Tảo biển đôi khi được dùng làm phân bón ở vùng ven biển như ở vùng tây – bắc Pháp. Chất lắng tách chiết của tảo nâu được dùng để trồng rau, cây trong nhà kính và là nguồn kali, cũng như các yếu tố vi lượng có giá trị về phân bón.

#### e. Các trầm tích địa chất

Tảo silic, ngành Bacillariophyta là nhóm quan trọng của tảo phù du dễ dàng nhận dạng bởi vá bảo vệ có thấm chất silic cứng nhắc của chúng. Tảo silic tạo nên những lớp lắng đọng địa chất ở đáy biển. Trầm tích hóa thạch của tảo silic được gọi là keiselgur hay là diatomit có thể được chế biến cho dạng bột cứng dùng để lọc hoặc mài. Dynamit được chế tạo bằng cách thêm nitroglycerin vào với kieselgur để sản xuất nguyên liệu dạng hạt có thể cầm tay an toàn.

#### g. Sự nở hoa của tảo

Đôi khi mức dinh dưỡng cao phát sinh từ sự ô nhiễm nước từ các cống rãnh hoặc nước phân từ đất trồng trọt có thể làm cho tảo tăng trưởng bùng nổ đặc biệt khi nước ấm. Quần thể dư thừa của tảo tạo nên lùm hoa tảo và có thể làm tăng trưởng các vi sinh vật hiếu khí. Chúng tăng trưởng nhanh và có thể sử dụng toàn bộ hay phần lớn oxy hòa tan trong nước và gây nên



từ vong cho cá và các sinh vật khác. Quá trình này khó đảo ngược được và là vấn đề nghiêm trọng ở nhiều hồ và sông.

Một số loài tảo biển tạo nên chất độc tích tụ trong cơ thể các loài sò hến. Sự nở hoa của tảo này làm cho sò hến trở thành nguồn tiềm tàng của thức ăn nhiễm độc và trở nên nguy hiểm cho con người.

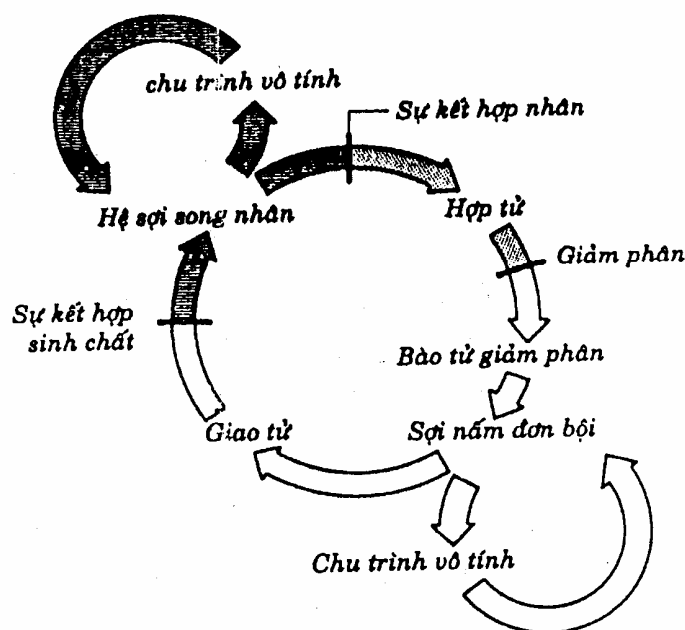
### 3.6 Giới Nấm (FUNGI)

Nấm thông thường bao gồm nấm mốc, nấm độc, nấm ăn và nấm men. Tất cả những loại này đều không có chlorofin và sống hoại sinh. Nấm không có khả năng ăn các chất dinh dưỡng nhưng lại tiết ra các enzym vào môi trường xung quanh để phân hủy các phân tử phức tạp thành các chất hòa tan để nấm có thể hấp thụ được. Nhiều nấm sống hoại sinh, có nghĩa là chúng dinh dưỡng trên phần còn lại của chất hữu cơ đã chết. Số khác là những sinh vật kí sinh và kiếm thức ăn trực tiếp từ các cơ thể sống khác. Trong số các dạng kí sinh thì một số là kí sinh bắt buộc, chúng chỉ có thể sống trong các mô của các vật chủ sống. Nấm kí sinh tùy ý (không bắt buộc) có khả năng sống hoại sinh và thường gây chết các vật chủ của chúng và gồm nhiều nấm bệnh quan trọng của thực vật.

Một nấm điển hình bao gồm những sợi mảnh được gọi là sợi nấm tạo một khối sợi rời rạc hay là hệ sợi. Mỗi sợi nấm có vách tế bào bao quanh chứa polysaccarit có nitơ là chất kitin, tức cũng là chất cấu tạo vá ngoài của côn trùng. Vách ngang hay vách ngăn (septa) có thể phân chia sợi nấm nhưng ít khi ngăn cách “tế bào” hoàn toàn và tế bào chất có thể luân chuyển ít nhiều dọc theo hệ sợi. Sự sinh trưởng chỉ có ở tận cùng sợi.

Nhân của sợi nấm thường đơn bội. ở nhiều loài, bào tử đơn tính được sản sinh ra ở tận cùng của các sợi sinh sản chuyên hóa. Sinh sản hữu tính xảy ra do sự tiếp hợp giữa các dòng kết đôi khác nhau. Thông thường nhân bố mẹ không hòa nhập với nhau ngay mà vẫn giữ riêng rẽ và có thể phân chia nhiều lần nữa để tạo nên sợi nấm song nhân chứa các cặp nhân đơn bội. Cuối cùng các nhân kết hợp lại để tạo nên hợp tử lưỡng bội. Những hợp tử này qua phân bào giảm nhiễm tạo nên những bào tử đơn bội và mỗi bào tử này có thể nảy mầm để tạo nên những sợi nấm đơn bội mới. Chu trình của những sự kiện này được tóm tắt ở hình 1.21. Chu trình sống của nấm chủ yếu là hợp tử (xem lại hình 1.18A), nhưng tính phức tạp là do sự chậm trễ giữa sự kết hợp tế bào chất (plasmogamy) và sự kết hợp nhân (karyogamy). Trong mọi giai đoạn của quá trình sống không có lông và roi.

Giới Nấm bao gồm bốn ngành là ngành Zygomycota, Ascomycota, asidiomycota và Deuteromycota. Hơn nữa giới này còn bao gồm cả địa y (ngành Mycophycophyta). Địa y là kết quả của sự chung sống giữa nấm và những sinh vật quang hợp như tảo lục hoặc vi khuẩn lam.



Hình 1.21: Sơ đồ thể hiện chuỗi các sự kiện trong chu trình sống điển hình của nấm

Phân loại:

Giới Nấm (Fungi): Hiện nay đã biết được khoảng 100.000 loài nấm, chúng có đặc điểm:

- Có nhân, hệ sợi gồm các sợi nấm có vách tế bào chứa kitin, không có lông và roi.
- Sinh sản hữu tính và vô tính nhờ bào tử.
- Sống trong đất.
- Dị dưỡng, hoại sinh, kí sinh.

Ngành Nấm tiếp hợp (Zygomycota)

- Sợi nấm không có vách ngăn ngang, sinh sản hữu tính do tiếp hợp tạo nên những bào tử động bền vững.
- ở đất, phổ biến.
- Hoại sinh, một số dạng kí sinh.
- Đại diện: Rhizopus
- Ngành Nấm túi (Ascomycota)
- Sợi nấm có vách ngang, sinh sản vô tính bởi bào tử đỉnh, sinh sản hữu tính tạo ra các túi chứa túi bào tử nang (ascospore).
- ở đất, phổ biến.
- Hoại sinh, kí sinh.
- Đại diện: Claviceps, Saccharomyces

#### Ngành Nấm đảm (Basidiomycota)

- Sợi nấm có vách ngang, sinh sản thường hữu tính dẫn đến sự tạo thành các đám hình gậy mang bào tử đảm.
- ở đất, phổ biến.
- Hoại sinh, kí sinh.
- Đại diện: Agaricus

#### Ngành Nấm bất toàn (Deuteromycota)

- Nấm không có cấu trúc chuyên hóa cho sự sinh sản hữu tính.
- ở đất, sống phổ biến.
- Hoại sinh, kí sinh.
- Đại diện: Penicillium, Dactylaria

#### Ngành Địa y (Mycophycophyta)

- Dạng sống cộng sinh giữa nấm và sinh vật quang hợp như tảo lục hoặc vi khuẩn lam.
- Sống ở đất, nơi sống khắc nghiệt, chủ yếu là tự dưỡng.

Đại diện: Cladonia

Sau đây chúng ta nghiên cứu một số đại diện cho các ngành nấm:

### 3.6.1 Nấm hoại sinh (Rhizopus)

Phân loại:

Mốc bánh mỳ *Rhizopus stolonifer* là đại diện thường gặp ở ngành Zygomycota. Bào tử của *Rhizopus* được gió mang đi và nảy mầm ở trên các chất hữu cơ thích hợp nào đó. Nấm phát triển tốt ở bánh mỳ nhưng xâm nhập và phá hủy hoa quả khi vận chuyển hoặc trong kho.

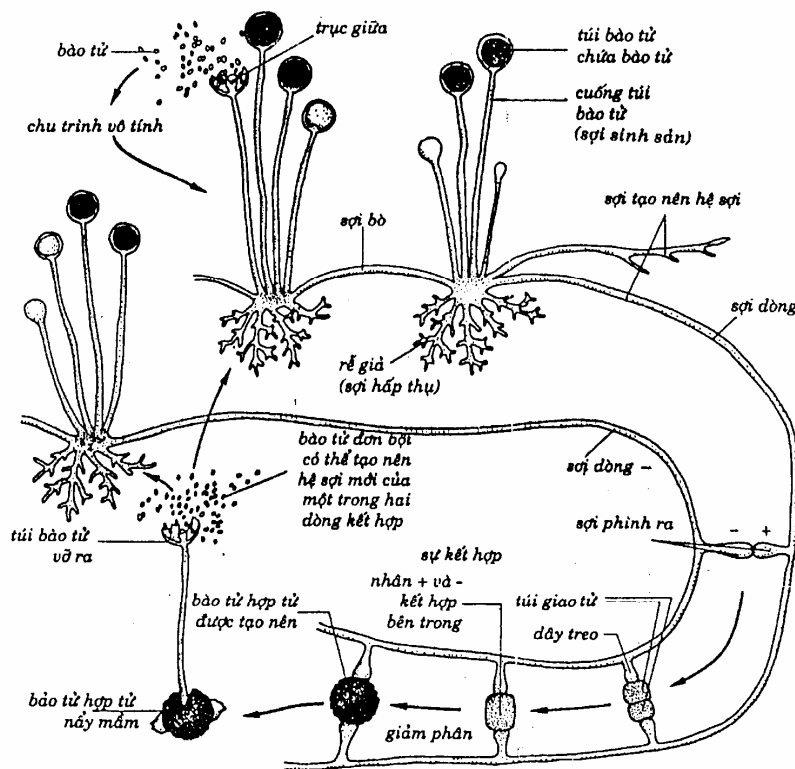
Sợi nấm của *Rhizopus* không có vách ngăn ngang hoặc màng phân cách và được gọi là hợp bào. Nhân rải rác khắp tế bào chất liên tục (hình 1.22B). Bào quan giống vùi ty thể chuyên động tự do trong sợi nấm và có thể tập trung ở lại các vùng sinh trưởng mạnh. Khi hệ sợi được tạo lập thì sợi nấm lớn được gọi là sợi bò mọc ra phía bên. Khi chạm vào giá thể thì sợi nấm mới phát triển (hình 1.22A). *Rhizopus* dinh dưỡng hoại sinh bằng các sợi nấm nhánh phân nhánh, hay rễ giả, rễ giả đâm sâu vào giá thể và tiết ra các enzym và hấp thụ chất dinh dưỡng.

Sinh sản:

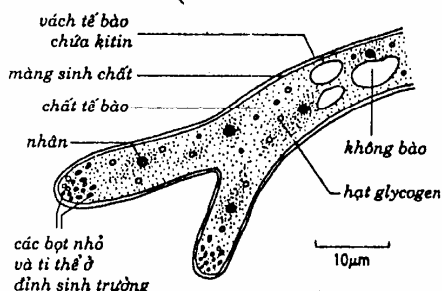
Sự sinh sản vô tính gồm các sợi sinh sản được gọi là cuống túi bào tử mọc thẳng đứng. Tận cùng của mỗi cuống phình ra và từng phần phát triển và tách rời ra và trở thành túi bào tử.

Tận cùng hình tròn của sợi bên trong túi bào tử được gọi là trục giữa. Túi bào tử khi chưa chín có màu trắng nhạt, nhưng sự phát triển tiếp tục các tinh thể canxi oxalat được tích tụ bên trong vách túi bào tử để tạo nên màu đen xám (xem hình 1.22A). Khi túi bào tử chín, vách ngoài của chúng khô đi và nứt để tung ra vô số các bào tử phát tán đi nhờ gió.

A. Sơ đồ chu trình sống



B. Chi tiết một sợi nấm đang mọc

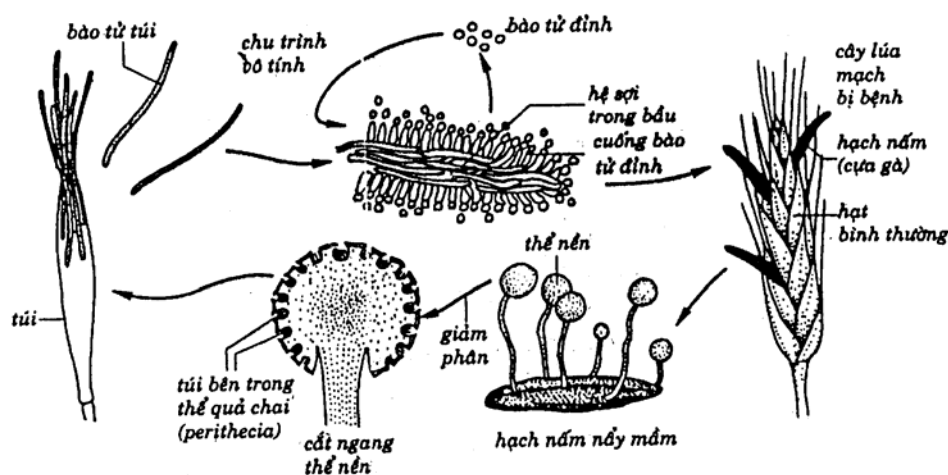


Hình 1.22 – Vòng đời và cấu tạo của nấm mốc bánh mỳ *Rhizopus stolonifer*

Tiếp hợp là cách sinh sản hữu tính được quan sát thấy ở *Rhizopus*, xảy ra giữa các dòng kết đôi khác nhau về mặt di truyền. Khi hệ sợi của dòng + và - gặp nhau, các nhánh hình que ngắn phát triển và phình ra (hình 1.22A). Sau đó đoạn tận cùng của các nhánh tách rời nhau để hình thành nên túi giao tử, mỗi túi có chứa nhiều nhân từ các sợi bố mẹ. Khi các túi giao tử kết hợp, nhân bên trong kết hợp từng đôi, một từ bố và một từ mẹ, kết quả là có nhiều nhân lưỡng bội được sinh ra. Tất cả nhân đó đều bị hủy đi, chỉ trừ một nhân lưỡng bội tiến hành ngay sự giảm phân để sinh ra bốn nhân đơn bội. Ba trong số đó cũng sẽ bị hủy hoại đi để chỉ còn một nhân đơn bội được giữ lại mà thôi. Cấu trúc được tạo nên có tên gọi là hợp bào tử tiết ra vách bảo vệ dày có thấm các tinh thể canxi oxalat có thể giữ ở trạng thái nghỉ lâu dài. Gặp điều kiện thuận lợi hợp bào tử nảy mầm, tạo nên túi bào tử để rồi vỡ ra và phát tán đi vô số các bào tử đơn bội. Bào tử đơn bội có thể phát triển bằng sinh sản vô tính tạo nên các sợi nấm đơn bội.

### 3.6.2 Nấm kí sinh *Claviceps*

Nấm túi thuộc ngành Ascomycota được phân biệt với các nấm khác ở chỗ có cấu tạo được gọi là túi, túi được tạo thành là do kết quả của sự sinh sản hữu tính. Mỗi túi là một nang trong đó có nhân đơn bội từ các dòng bố mẹ khác nhau kết hợp để cho ra nhân hợp tử lưỡng bội. Nhân hợp tử phân chia giảm nhiễm và tiếp theo sau là một hoặc một số lần phân bào nguyên nhiễm tạo nên các bào tử túi. Mỗi bào tử túi gồm một nhân và tế bào chất được bao quanh bởi một màng và có vách bào tử. Trường hợp điển hình bào tử túi được phát tán nhờ gió. Sự sinh sản vô tính ở nấm túi xảy ra nhờ các bào tử có tên gọi là bào tử đỉnh (conidium), các bào tử này được sinh ra ở trên đỉnh của các sợi sinh sản chuyên hóa.



Hình 1.23. Cấu trúc và chu trình sống của *Claviceps purpurea*

Nấm men, mốc, nấm mũ và nấm cục đều là nấm túi. *Claviceps purpurea* được mô tả ở đây là loài kí sinh quan trọng gây ra bệnh mạch giác (ergot) ở lúa mạch và những cây họ lúa khác. Chu trình sống của *Claviceps* được mô tả ở hình 1.23. Bào tử túi được hình thành về mùa xuân khi lúa mạch ra hoa và được gió mang đi. Những bào tử này rơi đến các hoa non, nảy mầm và tạo nên hệ sợi để rồi xuyên qua bầu của hoa. Ở trên bề mặt của hệ sợi các sợi ngắn được gọi là cuống bào tử đỉnh được tạo nên và các bào tử vô tính hay bào tử đỉnh (conidium) được nảy chồi. Các bào tử đỉnh này được bao trong mật hoa, chất dính tiết ra làm thức ăn cho côn trùng và để rồi lại có thể mang đến các hoa khác. Hệ sợi tiếp tục phát triển rồi trở nên cứng và cuối cùng biến đổi thành một cấu trúc cứng, màu tím nên được gọi là hạch nấm (sclerotium) hay cựa gà. Cấu tạo này giống về mặt hình dạng với hạt bình thường, nhưng phần nào lớn hơn. Về mùa thu hoặc trong mùa thu hoạch, các hạch nấm rụng xuống đất và qua đông tại đây.

Khi có điều kiện thuận lợi, hạch nấm nảy mầm sinh ra một số thể quả khá giống với nấm. Trên đầu hoặc thể nền của chúng các túi giao tử đực và cái phát triển và kết hợp với nhau. Túi được hình thành thường mảnh, có hình trụ và mỗi túi có tám bào tử túi dài xếp cạnh bên nhau. Các túi hợp nhóm với nhau bên trong thể quả chai vì giống như cái chai, và khi chín các bào tử túi mở ra và phụt lên trên dưới áp suất.

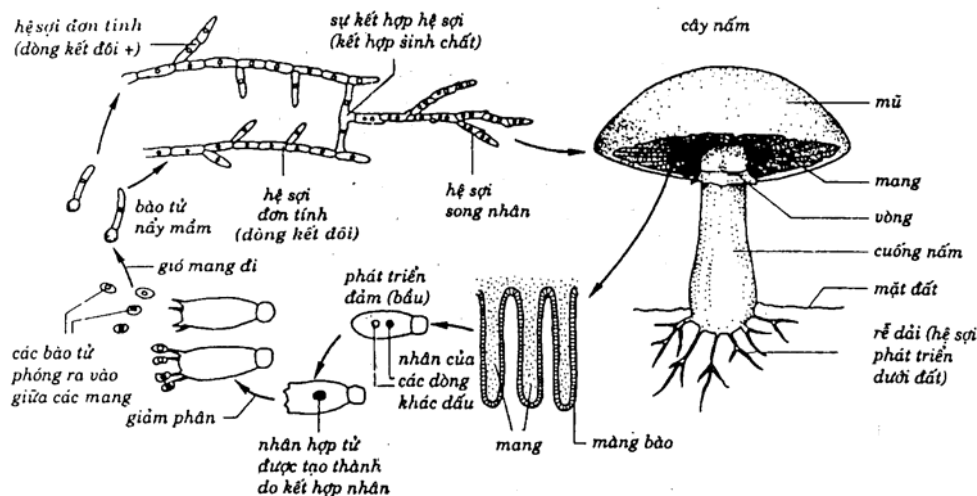
Hạch nấm của *Claviceps* có chứa các chất ancaloit độc khác nhau. Trước đây hạch nấm thường được xay lẫn với hạt mạch thành bột có chứa hơn 10% hệ sợi đã thành bột. ăn phải bánh mì bằng bột mì nhiễm nấm gây sảy thai, mất trí, ảo giác và tử vong cho con người. Ngày nay những trường hợp của bệnh hạch nấm trong dân gian hiếm có, nhưng nấm vẫn còn

là nguyên nhân phổ biến gây độc cho các súc vật nuôi chăn thả trên đồng cỏ nhiều nấm. Các ancaloit chiết rút ra được dùng làm thuốc phòng trừ chống xuất huyết, đặc biệt trong sinh đẻ.

### 3.6.3 Nấm ăn (*Agaricus*)

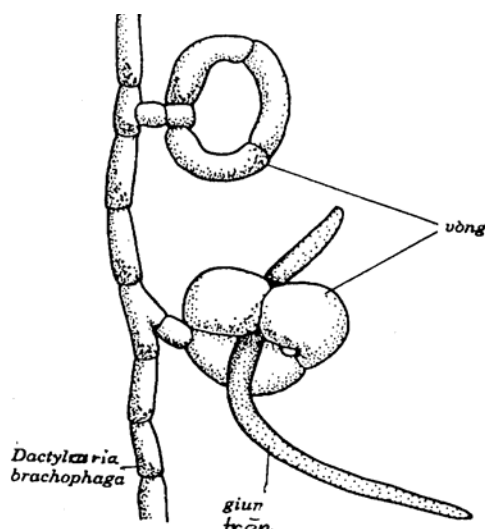
Ví dụ thông thường của nấm trong ngành Basidiomycota như nấm ăn, nấm mũ độc, nấm trũng. Phần lớn các loài sống hoại sinh, nhưng nhóm này cũng bao gồm nấm gỉ sắt ở lúa mì và những nấm bệnh khác ở cây trồng. Các đặc tính chủ yếu của ngành có thể được minh họa qua mô tả cấu trúc và chu trình sống của nấm thường gặp ở đồng ruộng là *Agaricus campestris*.

Bào tử của *Agaricus* là đơn bội và nảy mầm để sinh ra hệ sợi phát triển dưới đất (xem hình 1.24). Sự kết hợp của sợi nấm từ các dòng kết đôi khác nhau tạo nên hệ sợi song nhân phát triển không có sự kết hợp nhân và cuối cùng cho ra một hoặc một số thể mang bào tử được gọi là cây nấm (basidiocarp). Đó là cây nấm có cấu tạo nhìn thấy được ở trên mặt đất. Mỗi cây gồm một cuống thẳng đứng đỡ lấy một mũ ở phía trên. Cây nấm phát triển thì cái mép của mũ vỡ ra từ vòng mô phiến và các phần phiến mỏng gập phẳng ra để lộ nhiều mang nấm dạng phiến xếp tủa tròn từ tâm ra. Bề mặt của mang được phủ một lớp mang bào tử được gọi là màng bào (hymenium). Bên trong lớp này có sự kết hợp nhân xảy ra ngay và tiếp theo đó là sự giảm phân tạo nên các nhân đơn bội tách rời nhau thành bào tử đảm hay là bào tử bầu (basidiospore). Những bào tử này phát triển ở tận cùng của các cấu trúc hình que đặc trưng được gọi là đảm hay bầu (basidium). Bào tử được phát tán do cơ chế nổ và bắn ra ngoài giữa các mang. Hàng triệu bào tử được giải phóng và chuyển đi nhờ gió.



Hình 1.24. Cấu trúc và chu trình sống của *Agaricus campestris*

### 3.6.4 Ngành Deuteromycota



Hình 1.25. Các vòng bắt giun tròn của *Dactylaria*

Ngành Deuteromycota hay nấm bắt toàn (là một nhóm do người ta miễn cưỡng tập hợp lại) gồm khoảng 20.000 loài mà chỉ biết đến các giai đoạn sinh sản vô tính của chúng. Các giai đoạn hữu tính thì chưa bao giờ được quan sát thấy hoặc hoàn toàn không có. Phần lớn nấm bắt toàn được cho là phát sinh từ nấm túi do những sự giống nhau trong cấu trúc của hệ sợi và sự hình thành bào tử vô tính, hoặc bào tử đỉnh. Ngành này gồm loài mốc *Penicillium chrysogenum*, loài chiết xuất ra được chất kháng sinh penixilin. Mặc dù những số lượng lớn hệ sợi đã được nuôi trồng, nhưng các giai đoạn hữu tính thì chưa bao giờ được quan sát thấy. Tuy thế sức tái tổ hợp di truyền vẫn sinh ra và có thể do quá trình đồng tính trong đó các nhân khác nhau về di truyền kết hợp với nhau. Sự giảm phân xảy ra và các nhân đơn bội mới được tạo nên và phát triển trực tiếp thành hệ sợi mới.

Một đại diện khác của ngành là nấm đất *Dactylaria* loại nấm bắt và tiêu hóa các giun tròn. Có những vòng đặc biệt dính với sợi nấm có thể được thít chặt lại khi có sự tiếp xúc với các con giun chui qua (hình 1.25). Cơ chế thít là ở sự thâm thấu và trương khi hấp thụ nhanh nước. Con giun bị bắt bị các sợi nấm xuyên vào mô của nó dần dần bị tiêu hóa đi.

### 3.6.5 Sự liên kết của nấm

Địa y được tạo thành là kết quả của sự kết hợp giữa nấm và sinh vật quang hợp. Cấu tạo của nó là ví dụ xuất sắc về sự cộng sinh. Địa y là những sinh vật tiên phong và thường xuất hiện đầu tiên ở những nơi trống trải như đá tảng hoặc nham thạch núi lửa đã nguội. Địa y thích nghi cực kỳ tốt để sống trong những điều kiện gay gắt và có thể chịu đựng được những thời kỳ lâu dài của giá lạnh hoặc khô hạn. Địa y phát triển chậm nhưng rất phong phú ở các miền Bắc và Nam cực. Thân địa y rắn chắc là nguồn cung cấp thức ăn cho hươu, tuần lộc ở vùng cực Bắc.

Rễ nấm là tổ hợp nấm với rễ thực vật bậc cao. Nấm trong rễ (endomycorrhiza) là trường hợp nấm ký sinh đơn bào sống bên trong các tế bào rễ cây. Rễ nấm ngoài (mycorrhiza) có sợi nấm tạo bao dày đặc bao quanh đầu rễ và xâm nhập vào giữa các tế bào rễ cây. Nấm thu nhận được chất dinh dưỡng hữu cơ từ tế bào của rễ, còn cây chủ thì lại được lợi bằng cách hấp thụ các ion canxi, photphat kali và các ion khác do nấm hấp thụ được từ đất. Ít nhất có 80% thực vật có hoa có rễ nấm và ở một số loài bao gồm cả lan, cam, chanh, thông, rễ nấm là

có vai trò chủ yếu cho sự sinh trưởng và phát triển bình thường. Một số nấm kích thích sự sinh trưởng bằng cách tiết ra những hormon thực vật như auxin.

### 3.6.6 Tầm quan trọng về sinh thái và kinh tế của nấm

#### a. Sự phân hủy

Cũng như vi khuẩn, nấm hoại sinh tác động như sinh vật phân hủy trong hệ sinh thái. Nhiều loại nấm dinh dưỡng trên các xác chết và chất thối rữa ở trong đất và giúp cho quá trình tái chế chất dinh dưỡng, chẳng hạn như photphat và sunfat, những chất được cây hấp thụ.

Sự đa dạng của các enzym tiêu hóa ở các nấm hoại sinh cho phép chúng phân hủy cả những chất ít dùng làm thức ăn. Nấm có thể phá hoại áo quần, tranh vẽ, đồ da, sáp, một số loại chất cách điện trên dây kim loại hoặc dây cáp, phim ảnh, các chất phủ vật kính máy ảnh, máy quay phim và ngay cả chất khởi động máy bay. Nấm là nguyên nhân phổ biến gây thối rữa thức ăn dự trữ và thường tạo ra những sản phẩm phế thải độc hại cho con người. Nấm *Merulius lachrymans* tạo nên mục khô cho các khung nhà, hàng năm gây thất thiệt hàng chục tỷ đồng. Quả thể của chúng nhẵn nhúm giống như bánh đa và lớn hơn 30cm đường kính, mỗi quả thể tạo ra bào tử đủ để nhiễm cho cả một thành phố. Sợi nấm hấp thụ nước từ khí quyển và có thể phát triển mạnh trong gỗ tương đối khô làm thối rữa lõi gỗ.

#### b. Thực phẩm

Nấm là đối tượng quan trọng cho các công nghệ lên men.

Các loài nấm men, như *Saccharomyces cerevisiae* được dùng để oxy hóa đường thành ethanol và cacbon dioxyt. Quá trình này được gọi là sự lên men rượu được dùng chế biến rượu vang, bia và bánh mỳ. Phomat được sản xuất chủ yếu do sự lên men vi khuẩn nhưng nấm cũng có tham gia để tăng thêm mùi vị và cấu tạo, chẳng hạn như phomat xanh thì những vân xanh là hệ sợi bào tử nấm. Các loài khác nhau của mốc *Penicillium* được dùng để chế các loại phomat Camembert và Roquefort.

*Agaricus bisporus* là loài nấm ăn có giá trị lớn. Một số lớn các loại nấm khác được thu hái làm thức ăn, nhưng phải thận trọng để phân biệt loại nào là ăn được, loại nào không. Nấm cục gồm những bào tử dưới đất thuộc các loài khác nhau của chi *Tuber* là thức ăn của thú rừng. Bào tử của chúng được phát tán bởi các con thú nhá được hấp dẫn tới bởi mùi đặc biệt của cục nấm. Nấm cục là thức ăn có giá trị trong nghề làm bếp của Pháp và được thu hái nhờ có chó và lợn đã được huấn luyện để đánh hơi tìm kiếm.

#### c. Các chất chiết rút

Nhiều chất kháng sinh là những chất quan trọng nhất được chiết rút từ nấm. Penicillin được phát hiện và đặt tên lần đầu do Alexander Flemming vào năm 1928 và sau đó được phát triển như chất điều trị y tế chống nhiễm khuẩn do Howard Florey và Ernst Chain. Penicillin có hiệu lực chống lại phần lớn các loại vi khuẩn gây các bệnh bạch hầu, viêm phổi, viêm màng não, thối hơi, giang mai, lậu, cũng trị cả vi khuẩn *Staphylococcus* thường là thủ phạm gây nhiễm trùng máu ở các vết thương. Thuốc này đã được dùng điều trị có hiệu quả các bệnh kể trên và tăng cường phục hồi sức sau phẫu thuật.

Penicillin không hiệu ứng với *Mycobacterium tuberculosis* nhưng sự tìm tòi chất kháng sinh khác đã thành công trong phát minh chất kháng sinh vi khuẩn streptomycin chất được



dùng trong tổ hợp với các thuốc khác mà thực sự đã loại bỏ được bệnh lao ở các nước phát triển.

Penicillin hiện là chất kháng sinh an toàn và có thể biến đổi về mặt hoá học để sản xuất ra nhiều loại thuốc hơn. Nhưng đáng tiếc cũng giống như những kháng sinh khác, Penicillin đã được quá lạm dụng cả trong điều trị những nhiễm trùng nhẹ ở người và cả trong bổ sung thức ăn của động vật. Vì có khả năng chọn lọc mạnh, nhiều loài vi khuẩn có khả năng chống chịu bằng cách tạo nên những enzym kháng lại Penicillin và những chất kháng sinh khác.

Các dòng đa kháng của *Staphylococcus aureus* ngày nay đang đặt ra mối đe dọa thực sự cho sức khoẻ của bệnh nhân ở nhiều bệnh viện.

Các chất khác có thể chiết xuất với số lượng để bán ra thị trường từ việc trồng nấm là axit xitric và các vitamin.

#### d. Nấm bệnh

Một số ít nấm ký sinh trên con người. Các bệnh ngoài da bàn chân (athlete's foot) và chốc lở là do các loài *Tinea* thích hấp thụ protein keratin, còn *Candida albicans* một loại nấm men gây nhiễm bệnh lở miệng hay âm đạo cũng như là chứng lở miệng ở trẻ con.

Việc nhiễm nấm bệnh ở thực vật có hệ quả lớn lao về sinh thái và kinh tế. Nhiều loài ngũ cốc như lúa mì, lúa mạch rất nhạy cảm với bệnh nấm than và bệnh gỉ sắt. Bệnh gỉ sắt ở lúa mì, *Puccinia graminis* có chu trình sống gồm hai vật chủ khác nhau và khó mà dùng chất hoá học diệt nấm để phòng trừ được. Chiến lược có hiệu quả nhất là phát triển những loài cây trồng chống chịu nhờ vào sự chọn giống. Nấm cựa gà (ergot) là loài ký sinh quan trọng của lúa mạch. Táo, nho, anh đào và hoa hồng bị nhiễm bởi nấm ký sinh thực vật bắt buộc được gọi là mốc bụi. Bệnh nấm cây du Hà Lan là do nấm *Ceratocystis ulmi* được lan truyền từ cây này sang cây khác chủ yếu do loại bọ rùa thuộc chi *Scolytus*. Sợi nấm giết chết cây bằng cách bịt các mạch dẫn nước và thải ra các độc tố.

### 3.7 Giới thực vật (Plantae)

Trong phần này sẽ mô tả cấu trúc và các đặc tính thích nghi của các ngành thực vật chủ yếu. Rêu và địa tiền, ngành Bryophyta là nhóm nguyên thủy nhất không có mô dẫn nước phát triển đầy đủ. Chúng được gọi là thực vật không mạch. Dương xỉ, ngành Filicinophyta; cá thập bút, ngành Sphenophyta và thông đất, ngành Lycopodophyta đều có các tế bào dẫn nước hay là quản bào và được gọi là thực vật có mạch nguyên thủy hoặc Tracheophyta. Chúng chỉ rõ sự thích nghi có hiệu quả tăng lên đối với đời sống trên cạn nhưng chưa tiến hoá bằng thực vật có hạt như ngành thông và ngành thực vật có hoa (xem hình 1.26).

Phân loại

Giới: Thực vật (Plantae)

Có nhân chuẩn, đa bào, vách tế bào chứa xenluloz, chu trình sống có sự xen kẽ các thế hệ.

Sống trên mặt đất, trong nước ngọt.

Quang hợp, chất diệp lục a, b, chất dự trữ tinh bột.

Ngành Bryophyta

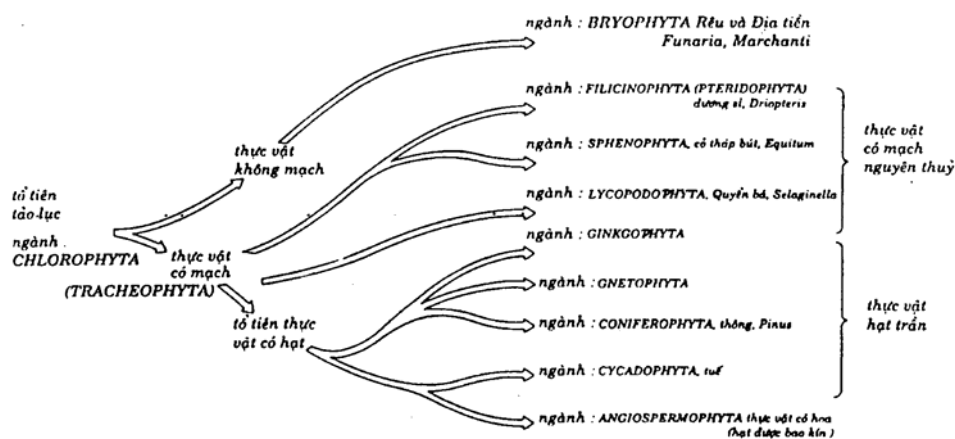
Thực vật không có mô dẫn nước phát triển đầy đủ.

Thể hệ thể giao tử ưu thế.

Sống nơi đất ẩm, nước ngọt, nước bên ngoài cần cho sự chuyển động của giao tử.

Lớp: Hepaticae (địa tiền).

Thể giao tử hình giải hoặc “hình lá” có rễ giả là các tế bào đơn giản.



Hình 1.26. Các mối quan hệ tiến hoá trong giới thực vật

Đại diện: Marchantia

Lớp: Musci (rêu)

Thể giao tử mọc thẳng đứng vùi (thân) và (lá), rễ giả đa bào.

Đại diện: Funaria, Sphagnum

Ngành Filicinophyta (dương xỉ)

Thực vật có mô dẫn (thực vật có mạch), lá phiến lớn mọc trực tiếp từ thân rễ ngầm, thể hệ bào tử ưu thế, thường là bào tử đồng loại mọc trên đất, nước ngọt, nước bên ngoài cần cho giao tử chuyển vận.

Đại diện: Dryopteris

Ngành Sphenophyta (cá thập bút)

Thực vật có mô dẫn (thực vật có mạch), lá phiến nhá, thân nằm ngang có máu, rễ thật, thể hệ thể bào tử ưu thế, mọc trên đất, bào tử đồng loại, nước bên ngoài cần cho giao tử chuyển vận.

Đại diện: Equisetum

Ngành Lycopodophyta (quyển bá)

Thực vật có mô dẫn (thực vật có mạch), lá phiến nhá, thân nằm ngang có cành đứng, rễ thật, thể hệ thể bào tử ưu thế, một số loài bào tử khác loại mọc ở đất, nước ở ngoài cần cho giao tử chuyển vận.

Đại diện: Selaginella

Đặc tính thích nghi với đời sống trên cạn:

Những thực vật trên cạn đầu tiên đã xuất hiện 400-450 triệu năm về trước. Cấu trúc tế bào của chúng rất giống với cấu trúc của tảo lục, nhưng những đặc điểm chuyên hoá thêm là cần thiết để thực hiện một số chức năng quan trọng.

#### a. Sự mất nước

Nước bay hơi từ các bề mặt ẩm ướt tiếp xúc với không khí. Thực vật ở cạn cần ngăn ngừa khô hạn bên ngoài hoặc vẫn sống ở nơi ẩm ướt. Nhiều tảo biển sống ở vùng giữa các triều sóng phơi nắng tạm thời nhờ tạo được lớp chất nhày. Cũng giống như thế nhưng với cơ chế quan trọng hơn nhiều là sự tiết một hỗn hợp chất giống sáp và chất béo được gọi là cutin. Chất này thấm vào vách tế bào biểu bì của các loài thích nghi ở cạn và thường tạo thành một lớp tách biệt bên ngoài hay là cuticun. Cuticun không thấm nước và tạo nên một lớp chắn có hiệu quả cao chống lại sự mất nước. Bryophyta thường không có lớp cuticun và sống ở những nơi ẩm ướt còn tất cả các thực vật có mạch hạn chế sự mất nước nhờ lớp cuticun.

#### b. Trao đổi khí

Dioxit cacbon cần cho quang hợp. ở tảo, khí đó được hấp thụ bằng khuếch tán qua toàn bộ bề mặt cơ thể, còn ở thực vật ở cạn qua những lỗ bé được gọi là lỗ khí. Những lỗ này tạo lối vào mô thịt lá ở bên trong cây, nơi đây xảy ra sự trao đổi khí. Bề mặt của tế bào thịt lá có thể giữ ẩm không làm mất nước thừa.

#### c. Chống đỡ và vận chuyển

Mọi sinh vật ở cạn đều cần sự chống đỡ. Thực vật cần trải bề mặt rộng để quang hợp và có một sự lợi thế rõ ràng trong việc kéo dài bề mặt đó ở những khoảng cách trên mặt đất, nơi đó không bị che bóng bởi địa thế bao quanh hoặc bởi những cây khác. Sự sắp xếp như vậy cần cho các cơ quan quang hợp hình phiến, (lá) được chống đỡ bởi một thân thẳng đứng dính vào đất nhờ rễ. Điều đầu tiên trong quá trình tiến hoá của các cơ quan là sự phát triển các tế bào dẫn nước được gọi là quản bào có vách tế bào vững chắc thấm chất lignin. Những tế bào này là một phần của mô thực vật là xylem. Cùng với các tế bào phloem chúng tạo thành các bó mạch cứng rắn và gân lá và chúng giữ vai trò bộ khung cho các phần khác của cây cá. Nước và chất khoáng được rễ hấp thụ và chuyển lên nhờ xylem, còn đường và các chất dinh dưỡng khác được chuyển từ lá tới các phần khác của cây nhờ phloem.

#### d. Sự sinh sản

Hình ảnh tiêu biểu của sinh sản hữu tính ở tảo là sự hình thành giao tử đực chuyển động. Tinh tử bơi lội tới các giao tử cái chủ yếu là nhờ có nước bên ngoài. Điều đó vẫn được giữ lại thực sự ở Rêu và các thực vật có mạch nguyên thủy, nhưng có một số khuynh hướng là thể bào tử (tạo những bào tử bay theo gió) sẽ trở nên ưu thế trong chu trình sống. ở những thực vật tiến hoá hơn, thể hệ thể giao tử trở nên tiêu giảm nhiều hơn nữa và có những cơ chế khác nhau làm cho nó không cần đến nước bên ngoài nữa trong quá trình thụ tinh.

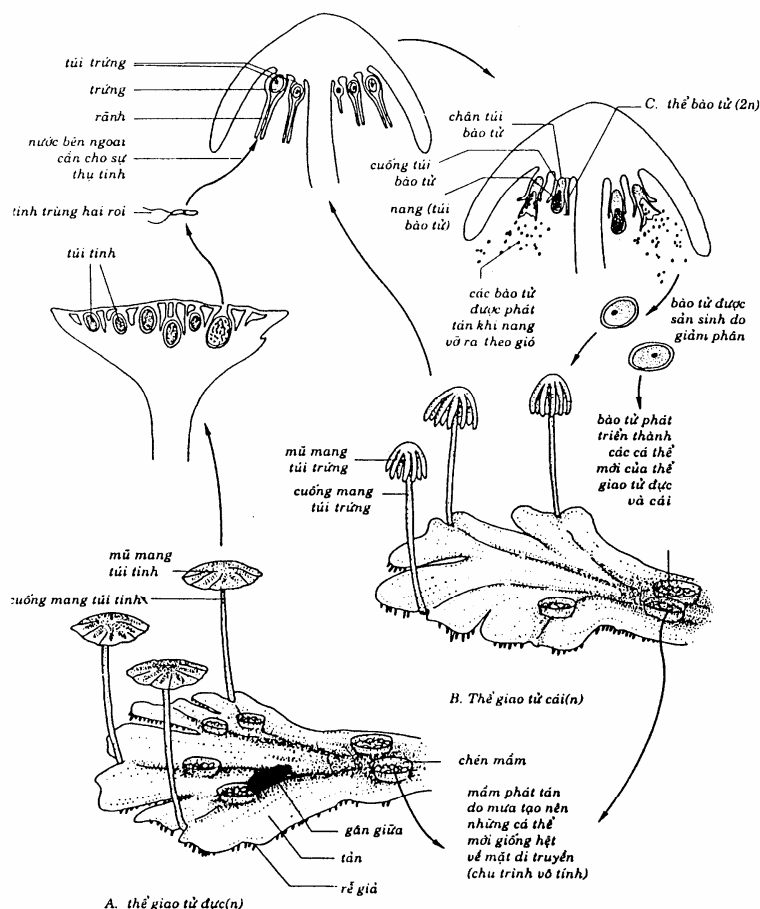
### 3.7.1 Ngành Bryophyta

Bryophyta phân bố chủ yếu ở những nơi đất ẩm, ở mép các bờ sông và hồ nước ngọt. Chúng tạo thành một hợp phần quan trọng của thảm thực vật đồng rêu (tundra) và các vùng núi và giữ vai trò sinh thái quan trọng trong sự xâm chiếm vùng đất trống chẳng hạn như đất bị cháy hoặc tro núi lửa.

Ngành gồm hai lớp chính sau đây:

#### 3.7.1.1 Lớp Địa tiền (Hepaticae)

Gọi là địa tiền vì đó là vị thuốc thảo mộc chữa bệnh gan, một thực thể phát sinh từ thuyết mà theo đó cây và cơ quan của con người giống nhau về hình dạng qua đó mà chỉ ra hiệu lực trị bệnh.



Hình 1. 27 - Chu trình sống của địa tiền, *Marchantia polymorpha*

*Marchantia polymorpha* được minh họa ở hình 1.27. Cơ thể chính là thể giao tử hình dẹp có màu lục xẫm được xem như là một tản do chỗ không phân hoá thành rễ thân và lá - tản có một gân chính và phân thành hai chạc hay lưỡng phân hình cành. Mặt trên của tản được chuyên hoá cho quang hợp với các lỗ và các phòng khí chứa các tế bào quang hợp xếp thưa nhau, có chứa nhiều hạt lục lạp. Những tế bào của mặt dưới không chứa lục lạp và một số được biến đổi thành rễ giả để dính giữ tản và để hấp thụ nước và chất khoáng.

Sinh sản vô tính xảy ra do những cấu tạo hình chén phát triển ở mặt trên. Những cấu tạo này chứa những đốm nhá các tế bào được gọi là mầm, mầm có thể được phát tán bởi các giọt mưa và hình thành thể giao tử mới.

Sinh sản hữu tính gồm những túi giao tử đực và cái chuyên hoá được phát sinh trên các mấu lồi hình cái ô từ tản thể giao tử. *Marchantia polymorpha* là cây khác gốc nói cách khác là có sự phân chia giới tính. Túi giao tử đực hay là túi tinh có cấu trúc hình bình cầu chứa đầy tinh trùng. Túi giao tử cái khi chín được gọi là túi trứng gồm một tế bào trứng đơn độc hay là noãn được bao bọc bởi một áo gồm những tế bào không sinh sản. Tinh trùng được chuyển vận từ thể giao tử đực tới thể giao tử cái nhờ các giọt nước mưa. Sau thụ tinh hợp tử

trở thành phôi, phôi phát triển thành thể bào tử đơn giản còn được giữ lại trên thể giao tử và hoàn toàn phụ thuộc với thể giao tử.

Thể bào tử trưởng thành gồm một mầm chân, một cuống ngắn và một túi bào tử hay là nang, khi thời tiết khô, các bào tử phát tán ra từ đây.

### 3.7.1.2 Lớp rêu (Musci)

*Funnaria hygrometrica* là loài rêu vàng lục thường mọc ở chỗ ẩm. Thể giao tử của *Funnaria* phát triển từ một bào tử là một cấu trúc hình sợi phân nhánh được gọi là nguyên ti (hình 1.28). ở các khoảng cách các chồi đa bào được mọc lên thẳng đứng tạo nên những cây mọc thẳng với các “lá” xếp xoắn. Phiến của mỗi “lá” gồm một lớp tế bào, thân gồm một giải trung tâm của các tế bào hình ống để giúp dẫn nước mà chưa có quản bào. Rêu có bộ rễ giả đa bào để cây rêu bám chắc vào giá thể.

Sự sinh trưởng và phân nhánh tiếp tục của nguyên ti tạo nên một dạng sinh sản vô tính. *Funnaria* sinh sản hữu tính. *Funnaria* là cây cùng gốc và các giao tử hữu tính được sản sinh trong các túi tinh và túi trứng mà các túi này sinh ra thành từng cụm được gọi là hoa thị ở trên đỉnh các cành sinh sản. Các hoa thị đực và cái có thể phân biệt được nhờ hình dạng của chúng. Khi túi tinh chín được thấm nước mưa, tế bào chứa chất nhầy bên trong vách tế bào của nó trương lên và vỡ ra, giải phóng tinh trùng có roi bơi tới trứng và có lẽ được hấp dẫn bởi chất tiết hoá học, có thể là axit malic.

Sau thụ tinh, hợp tử lưỡng bội phân chia và kéo dài nhanh để hình thành thể bào tử. Cấu tạo này lớn hơn so với thể bào tử của địa tiền. Thoạt tiên thể bào tử phụ thuộc vào thể giao tử về dinh dưỡng, nhưng về sau cuống và phần đỉnh của thể bào tử được gọi là nang trở nên quang hợp được. Tuy nhiên thể bào tử vẫn dính chặt trên thể giao tử.

Giảm phân và sự hình thành bào tử xảy ra bên trong nang. Khi nang chín, những tế bào nắp nang hút nước và vỡ ra, nắp rơi ra và bào tử phát tán nhờ gió.

## 3.7.2 Thực vật có mạch nguyên thủy

Những thực vật có mạch nguyên thủy có mô dẫn, nhưng còn có tinh trùng chuyển động và vẫn phụ thuộc vào nước của môi trường ngoài để sinh sản. Đó là các ngành dương xỉ – *Filicilophyta*, cá thập bút – *Sphenophyta* và thông đất – *Lycopodophyta*. Những đại diện hiện đại của các ngành này chỉ chiếm một tỷ lệ nhỏ. Cùng với sự tiến hoá của thực vật có hạt hầu hết chúng đã bị tiêu diệt, nhưng những trầm tích của chúng bị nén được khai thác ngày nay là than đá.

Về mặt ý nghĩa thì thể bào tử cùng với các bào tử khí sinh tồn tại chiếm ưu thế trong đời sống của những thực vật ở cạn ban đầu này, trong khi đó thì thể giao tử tiêu giảm về kích thước và sống tương đối ngắn. Sự có mặt của quản bào cho phép thể bào tử trở nên lớn hơn và chuyên hoá hơn vì mô dẫn đã tạo sức chống đỡ thân giống như cây gỗ và các cành bên.

Những lá thật đầu tiên xuất hiện trong nhóm này và là của hai kiểu có nguồn gốc khác biệt rõ rệt. Lá phiến nhỏ giống với lá thông đất và cá thập bút phát sinh ra giống như những mầm lỗi nhỏ của thân, mỗi mầm có bó mạch hoặc gân sinh ra từ trụ mạch của thân. Lá phiến lớn có ở dương xỉ và thực vật có hạt và nguồn gốc từ cành bên, dẹp.

### 3.7.2.1 Ngành Dương xỉ (Filicinophyta)

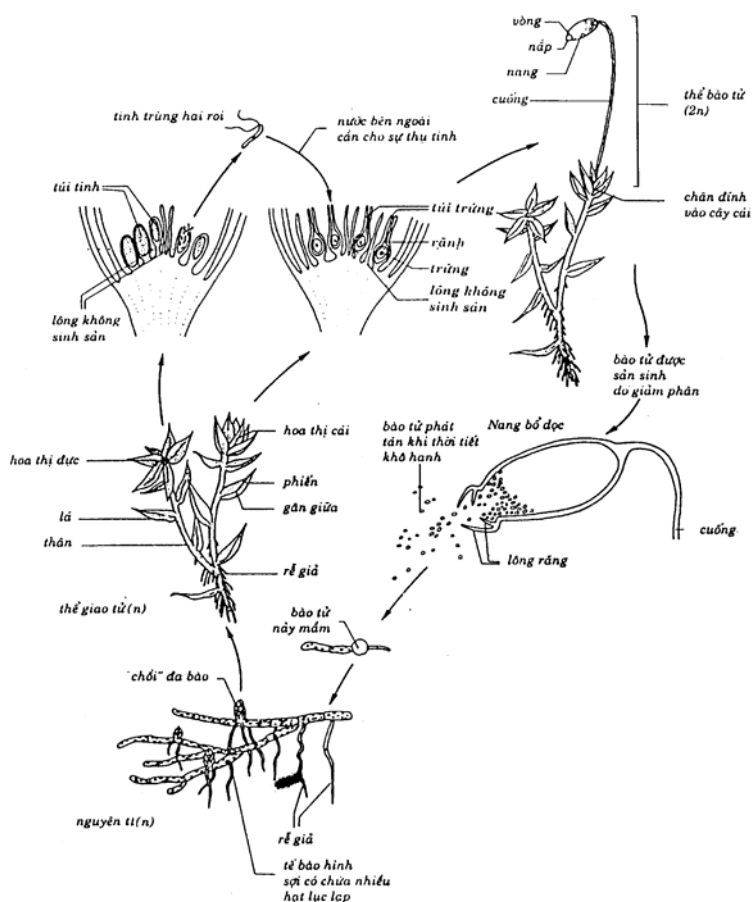
Dương xỉ là thực vật có mạch nguyên thủy, có khoảng 12.000 loài còn sống. Phần lớn chúng sống ở vùng nhiệt đới, nhưng cũng có nhiều loài phát triển ở các nơi ẩm ướt của vùng ôn đới. Cây dương xỉ *Dryopteris* thường mọc ở vùng rừng núi ẩm.

Lá của chúng phân nhiều thùy nhá và mọc ra từ những thân rễ nằm ngang ở dưới đất và có sự sinh trưởng tháo cuộn đặc trưng được gọi là sự xếp lá búp (xem hình 1.29). Túi bào tử phát sinh trong những ổ túi bào tử nằm ở mặt dưới của lá.

Sự phát tán bào tử phụ thuộc vào sự vận động tương nước khi điều kiện khô. Một bào tử được phóng thích có thể nảy mầm trong điều kiện có độ ẩm thích hợp cho ra một cấu tạo hình tim nhá được gọi là nguyên tản là thể hệ thể giao tử của *Driopteris*. Nguyên tản được đính bởi những rễ giả đơn và có chứa lục lạp và sống độc lập. Túi tinh và túi trứng phát triển như ở hình 1.29 và tinh trùng chuyển động được phát tán khi nguyên tản ngập trong nước. Chúng được tế bào trứng hấp dẫn bởi hoá hướng động. Chỉ có một hợp tử phát triển từ một thể giao tử và cuối cùng sinh trưởng thành thể bào tử mới.

### **3.7.2.2 Ngành Cá tháp bút (Sphenophyta)**

Cá tháp bút phát triển phong phú ở các đầm lầy kỷ than đá nhưng giờ chỉ khoảng 25 loài còn sống sót thuộc chi *Equisetum*. Các loài đã tuyệt chủng cao tới 15m hoặc hơn. Ngày nay Cá tháp bút cao không quá 2m và phần lớn các loài sống ở những nơi ẩm lạnh. Trong biểu bì thân có các hạt silic làm cho nó có cấu tạo nhám. Người ta đã dùng nó để cọ rửa bình, nồi niêu và đặt tên chung Cá cọ nồi (*Scouring ruhes*).



Hình 1.28. Cấu trúc và chu trình sống của rêu, *Funaria hygrometrica*

Cấu trúc thể bào tử của *Equisetum arvense*, một loài thường mọc nơi đất hoang và trong vườn, được minh họa ở hình 1.30. Một thân ngầm ở dưới đất cho phép *Equisetum* lan nhanh lấn chiếm các vùng đất thích hợp, thường lấn át các cây khác. Cơ quan dự trữ là củ dính với thân rễ giúp cho cây sống được qua mùa đông.

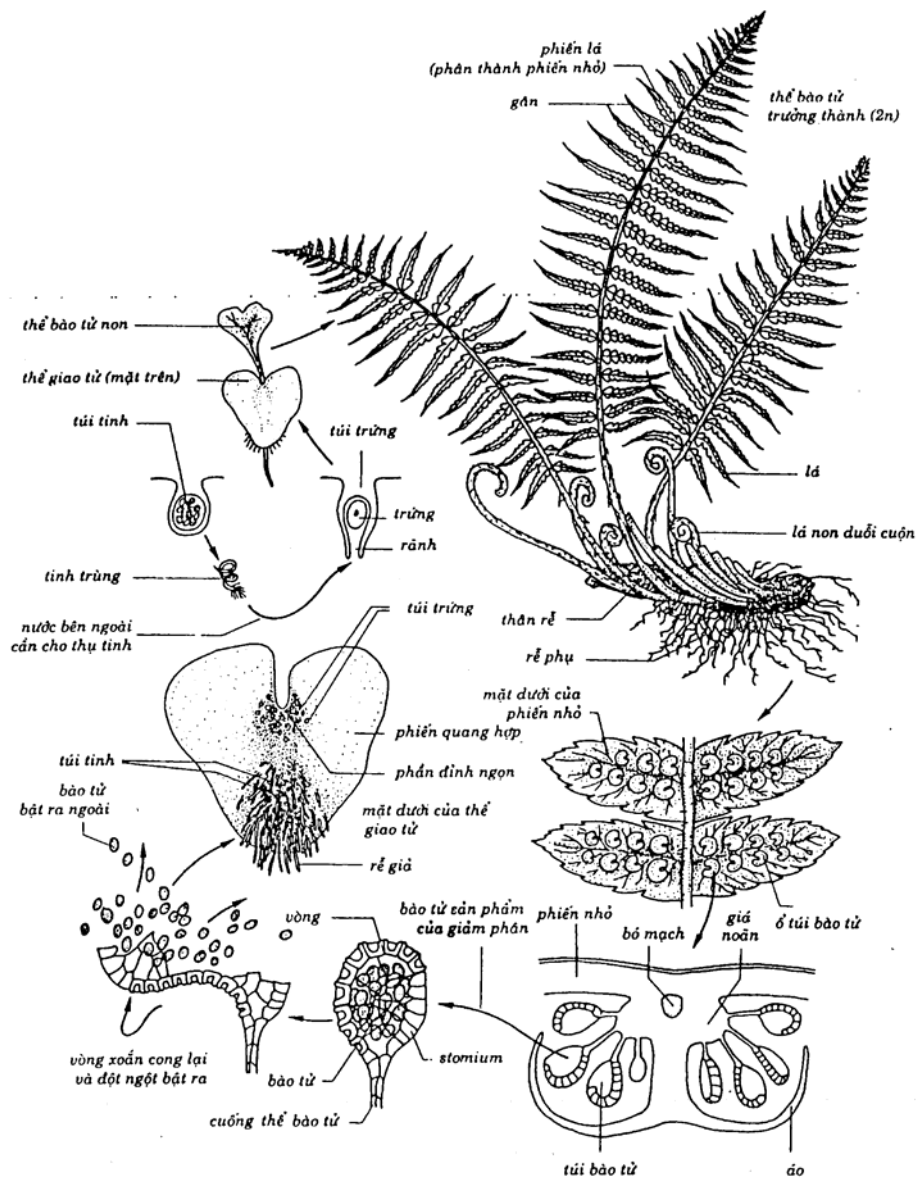
Chồi dinh dưỡng không sinh sản có các mấu từ đây mọc ra vô số cành bên. Mỗi mấu được bao quanh bởi một vòng những lá phiến nhỏ. Chồi sinh sản xuất hiện vào mùa xuân và phát triển những nón hình tháp bút hoặc hình nón.

Do giảm phân các bào tử được hình thành. Bào tử có giải cuộn lại hay là sợi bột để khi điều kiện khô bào tử rơi xuống đất nơi ẩm ướt, các sợi bột giãn ra và bào tử nảy mầm. Một thể giao tử mảnh khoảng bằng đầu đinh ghim được hình thành và chu trình sống được hoàn tất cũng như ở *Dryopteris*.

### 3.7.2.3 Ngành Thông đất (Lycopodophyta)

Ngành có khoảng 1000 loài còn sống, chủ yếu ở nhiệt đới. Loài *Selaginella selaginoides* thường gặp ở những đầm nước ẩm ướt hoặc ở các bãi trên núi.

Thể bào tử *Selaginella* được minh họa ở hình 1.31, bề ngoài trông giống với cây rêu và có một loại cành bò ở phần ngang mặt đất. Lá phiến nhỏ được sắp xếp thành bốn dãy dọc theo chiều dài thân. Thể bào tử được dính nhờ các rễ chống (Rhizophore) mọc ra ngay sau khi dính cành trên thân và mọc chúc xuống.



Hình 1.29. Chu trình sống của dương xỉ đực *Dryopteris filix-mas*

Cây trưởng thành có cơ quan sinh sản mọc thẳng được gọi là nón gồm nhiều túi bào tử được hình thành trên một trục của lá được gọi là lá bào tử, trên một chồi thẳng đứng. Selaginella là cây bào tử khác loại, nghĩa là sản sinh ra hai loại bào tử khác nhau. Túi đại bào tử thường thấy ở phần cuối của nón và mỗi túi sinh ra bào tử đơn bội lớn được gọi là đại bào tử. Các đại bào tử này nảy mầm tạo nên thể giao tử cái. Mặt khác các túi tiểu bào tử có ở phần trên của nón sản sinh vô số tiểu bào tử để tạo nên các thể giao tử đực.

Selaginella thích nghi với đời sống trên cạn hoàn hảo hơn so với rêu và dương xỉ. Thể giao tử đực phát triển toàn bộ bên trong vách của tiểu bào tử trong đó có chứa các chất dinh dưỡng dự trữ. Khi tiểu bào tử nảy mầm, hai tế bào được hình thành. Một trong đó được gọi là tế bào nguyên tản, là tế bào nhá không được phân chia thêm nữa. Đó là dấu vết còn lại của phần dinh dưỡng thể giao tử đực. Tế bào kia trở thành túi tinh và tiếp tục phân chia để tạo nên vô số tinh trùng hai roi nằm trong cái áo của các tế bào bất thụ. Tiểu bào tử đực được phát tán và có thể được mang đến các cây khác hoặc rơi xuống các túi đại bào tử ở dưới.



Sự phát triển của thể giao tử cái xảy ra bên trong túi đại bào tử. Túi đại bào tử lớn hơn túi tiểu bào tử nhiều và được giữ bên trong túi trong suốt quá trình phát triển của chúng. Một nguyên tản cái và một vùng tích lũy chất dinh dưỡng riêng biệt được hình thành bên trong vách bào tử và túi trứng được mở ra khi vách bào tử nứt ra. Khi thời tiết ẩm các tinh trùng được phát tán từ các tiểu bào tử bơi đến gặp trứng và thụ tinh được tiến hành. Hợp tử phát triển trong phần còn lại của các đại bào tử và phôi được hình thành, phát triển phôi thoát đầu do hấp thụ chất dinh dưỡng từ vùng chất dự trữ. Về sau phôi trở thành quang hợp được và một cá thể bào tử độc lập được hình thành.

Hiện tượng bào tử khác loại, giảm bớt kích thước của thể giao tử đực và sự phụ thuộc chất dinh dưỡng của thể giao tử có thể được xem là sự thích nghi trên cạn. Từ đó sự cần thiết nước bên ngoài như là môi trường cho sự thụ tinh là một bước quan trọng vượt qua sự cản trở còn lại quan trọng nhất trong sự tiến hóa của sự thích nghi hoàn toàn của thực vật ở cạn.

### 3.7.3 Sự tiến hóa của thực vật có hạt

Chu trình sống của *Selaginella*, đã được mô tả chỉ ra bốn điểm ưu việt tiến hóa chủ yếu so với chu trình sống của địa tiền, rêu và dương xỉ. Những ưu việt đó là (1) tính chất bào tử khác loại, trong đó bào tử có kích thước khác nhau cho ra các thể giao tử đực và cái, (2) sự tiêu giảm bớt kích thước của thể giao tử đực và sự phát triển của nó tới lúc chín trong vách bào tử của tiểu bào tử, (3) sự vận chuyển của các tiểu bào tử trọn vẹn nhờ gió và (4) sự độc lập về dinh dưỡng của phôi được giữ lại bên trong vách đại bào tử và dính vào thể bào tử trong giai đoạn phát triển ban đầu.

Các dấu hiệu của những đặc điểm này có thể được giải thích nhờ ở hình 1.32, sẽ tóm tắt kiểu chu trình sống như ở *Selaginella* và tất cả những thực vật tiến hóa hơn. Như chúng ta thấy, thể hệ thể bào tử trở nên ưu thế và cho ra cả túi tiểu bào tử và túi đại bào tử. Bên trong các cấu trúc này tiểu bào tử và đại bào tử đơn bội được sản sinh ra bằng sự phân bào giảm nhiễm.

Tiểu bào tử phát triển một vách rắn chắc, đủ bé và nhẹ để đi tới cơ quan cái trên cây khác. Ở *Selaginella* các tiểu bào tử tương đối không chuyên hóa, nhưng ở những nhóm tiến hóa hơn, chúng biến đổi và tạo thành hạt phấn. Các kiểu thích nghi khác nhau đã tạo nên cho việc vận chuyển hạt phấn, chẳng hạn do gió hay côn trùng. Thể giao tử đực phát triển bên trong tiểu bào tử và cho ra giao tử đực có thể được lưu giữ lại một thời gian bên trong vách tiểu bào tử. Trong trường hợp của *Selaginella* giao tử đực là trình trùng chuyển động được sinh ra phải được giải phóng trước lúc thụ tinh. Như vậy, *Selaginella* đòi hỏi sự cung cấp nước bên ngoài để giao tử đực có thể bơi lội để gặp giao tử cái.

Đại bào tử của *Selaginella* được giữ lại bên trong túi đại bào tử dính với thể bào tử. Sự thụ tinh và sự phát triển ban đầu của phôi xảy ra bên trong vách đại bào tử. Một cấu tạo được gọi là hạt được hình thành khi những lớp bảo vệ bổ sung, được gọi là vá hạt phát triển bao quanh đại bào tử. Bên trong hạt sự phát triển của phôi là chậm trong quá trình phát tán từ cây mẹ. ở những điều kiện thích hợp, hạt nảy mầm và phôi cho ra một cá thể của thể bào tử mới.

Với sự tiến hóa của hạt phấn và hạt bền vững, thực vật có hạt đã thích nghi tốt để xâm chiếm nơi sống trên cạn và đã phát triển nên một sự đa dạng lớn. Theo truyền thống, thực vật có hạt có hai nhóm chính được ghi nhận là thực vật Hạt trần, có các hạt không được bao bọc và thực vật Hạt kín, có hạt chứa bên trong vách bầu, tạo thành quả. Thực vật Hạt trần được phân biệt thành 4 ngành là ngành Coniferophyta (thông), Cycadophyta (tuế), Gnetophyta và Ginkgophyta.

Đại đa số các thực vật Hạt trần còn sống là các cây gỗ và cây bụi thuộc ngành Coniferophyta. Có khoảng 550 loài. So với cây Hạt trần, thực vật Hạt kín là nhóm cây tiến hóa đa dạng với hơn 230.000 loài được sắp xếp trong một ngành đơn độc, ngành Angiospermophyta.

### 3.7.3.1 Cây thông (*Pinus sylvestris*)

Phân loại

Ngành Coniferophyta (thông)

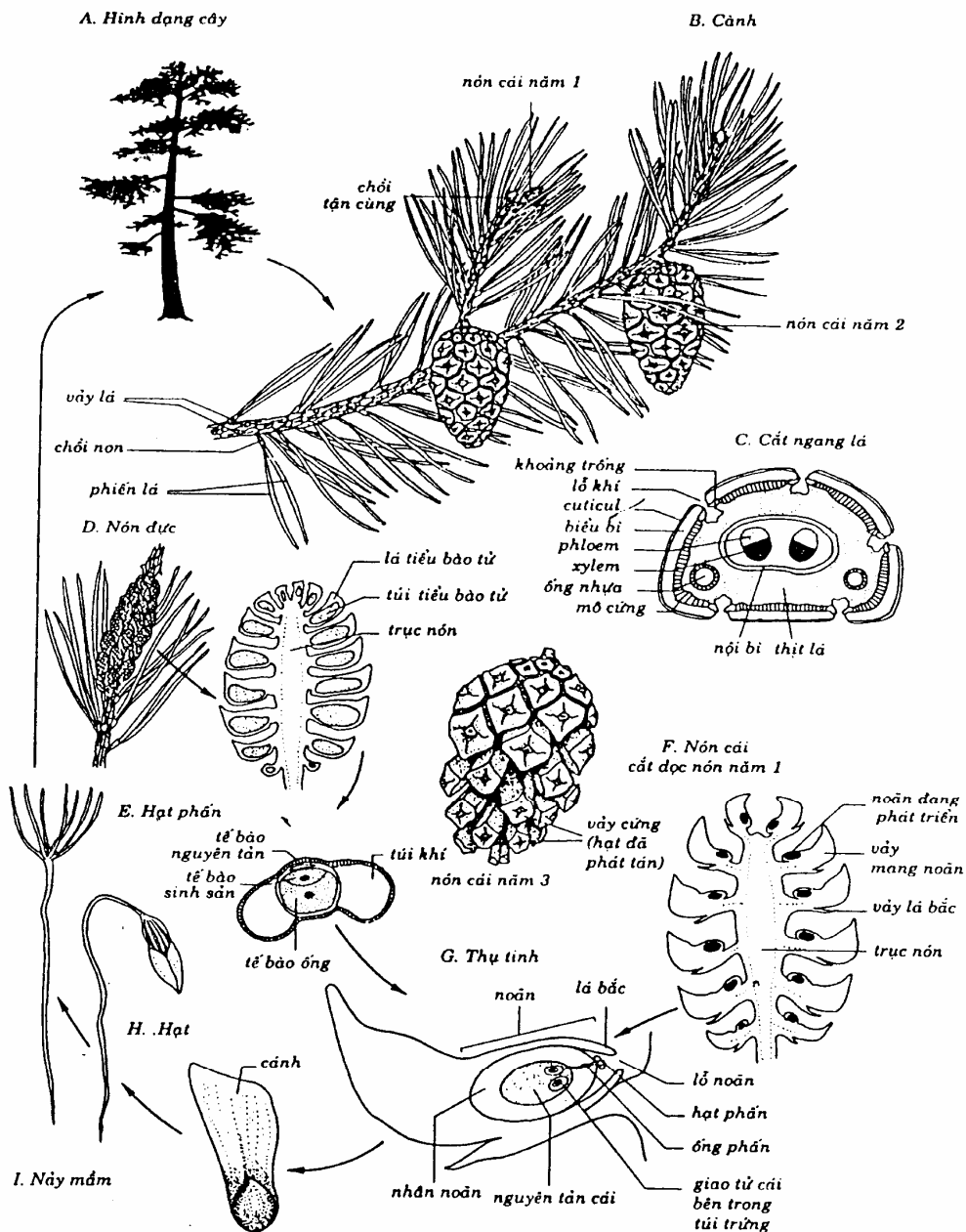
Cây có hạt trần (không được bảo vệ trong vỏ quả) mô dẫn có quản bào xylem và tế bào rây phloem, không có mạch xylem và tế bào kèm phloem, hiện tượng dày lên thứ sinh phát triển mạnh, lá điển hình hình kim với sự thích nghi chịu hạn, đa phần là thường xanh, thể hệ thể bào tử ưu thế, bào tử khác loại, thường có nón trong đó phát triển các túi bào tử, thể hệ thể giao tử tiêu giảm, tiểu bào tử tạo nên hạt phấn được truyền đi nhờ gió, nhưng nước của môi trường ngoài vẫn cần cho sự thụ tinh.

Đại diện: *Pinus*, *Larix*, *Sequoia*, *Taxus*

Cấu trúc

Cây thông *Pinus sylvestris* thường được làm ví dụ để minh họa chu trình sống điển hình và đặc điểm cấu tạo chính của thông. *Pinus sylvestris* quê hương từ miền tây và bắc châu Âu và Nga và rồi được trồng lan rộng ở châu Âu và bắc Mỹ. Cây có thể cao tới 35m và được nhận biết bởi vỏ ngoài có màu nâu đá nhạt hoặc vàng cam và hình dạng không đều (hình 1.32A).

Cành non có hai kiểu lá (hình 1.32B). Như chúng ta thấy bề mặt của thân cành được bao bởi một lớp lá vảy nhá, xếp kiểu xoắn. Chồi nhá trong nách các lá vảy sinh ra những chồi non, từ đó phát triển các phiến lá thành từng đôi. Mỗi lá giống hình kim và cắt ngang có hình nửa tròn. Hình thái lá giảm bớt bề mặt mất nước và cấu tạo chi tiết của lá thể hiện sự thích nghi với sự giữ nước (hình 1.32C). Cấu tạo đó có một lớp sáp cuticun dày, những khoang chứa khí nhá phía trong và sự định vị của những lỗ khí trong các hốc chìm. Cấu tạo giữ nước hay chịu hạn cho phép lá sống được một số năm. Phần lớn các loài thông lá thường xanh nhưng cũng có một số loài như *Larix* là rụng lá và thể hiện lá rụng theo mùa.



Hình 1.32 - Cấu trúc và chu trình sống của cây thông, *Pinus sylvestris*

Tất cả các loài thông đều là những cây thân gỗ. Gỗ của thông chủ yếu gồm những tế bào xylem thứ cấp kéo dài được gọi là quản bào. Vách quản bào thấm chất lignin. Phloem của thông có chứa tế bào rây, sợi và tế bào mô mềm nhưng không có tế bào kèm.

**Chu trình sống**

Cây thông thuộc thể hệ thể bào tử và là cây cùng gốc, có nghĩa là các cấu tạo đực và cái được hình thành trên cùng một cây. Các cấu tạo này phát triển từ những cành bên vùi các lá biến thái được gọi là lá bào tử. Nón đực chứa tới 100 lá tiểu bào tử, mỗi lá mang một đôi túi tiểu bào tử hay là túi phấn, dính ở mặt dưới của lá, còn nón cái gồm một số lượng tương tự các lá đại bào tử trên đó tạo nên các túi đại bào tử.

Bên trong túi tiểu bào tử đơn bội được hình thành theo cách giảm phân, những tiểu bào tử này phát triển thành hạt phấn vì các túi khí ở hai bên giúp cho sự phát tán theo gió. Thể giao tử đực được thể hiện bởi những tế bào nguyên tản nhá bên trong hạt phấn. Số lượng lớn của hạt phấn được phát tán khi thời tiết khô vào khoảng tháng 4 hoặc tháng 5 và có thể nhờ gió đưa đi một khoảng cách xa. Sự thụ phấn có kết quả hoàn toàn khi hạt phấn được dính vào chất nhầy được bài tiết ra do noãn tiếp nhận. Rồi hạt phấn nảy mầm hình thành nên ống phấn, nhờ đó mà giao tử đực đi tới thụ tinh với giao tử cái ở sâu bên trong noãn (hình 1.32G).

Noãn được hình thành ở nón cái (hình 1.32F) và mỗi noãn có một vùng dự trữ chất dinh dưỡng và nhân noãn, nhân noãn được bao quanh bởi một lớp bảo vệ gọi là vá noãn. Tại phía đầu tận cùng vá noãn có một lỗ thủng nhá, lỗ noãn. Sau khoảng 1 năm phát triển noãn mới ở trạng thái sẵn sàng nhận hạt phấn. Các hạt phấn được giữ lại tiết chất hóa học để tạo nên một loạt các biến đổi để năm sau kết thúc sự phát triển của noãn. Một tế bào trong nhân noãn được gọi là tế bào nguyên bào tử phát triển lên và phân chia giảm phân để tạo ra 4 đại bào tử đơn bội. Chỉ một trong đó sống sót, phát triển và phân chia để hình thành thể giao tử cái (nguyên tản) để cuối cùng cho ra 3 hoặc 4 giao tử có chung mạch được gọi là túi trứng.

Giao tử cái ở bên trong túi trứng được thụ tinh vào mùa xuân tiếp theo sự thụ phấn và sự phát triển hạt xảy ra vào năm sau. Phôi hình thành được bao quanh bởi các chất dinh dưỡng dự trữ và được bảo vệ bên trong một vá hạt cứng tạo thành từ vá noãn. Hạt được phát tán khi lá bào tử và nón khô đi và nứt ra phần kéo dài hình cánh của phát tán hạt nhờ gió (hình 1.32I). Khi điều kiện thích hợp hạt có thể nảy mầm để cuối cùng hình thành nên một cây gỗ mới.

Tầm quan trọng kinh tế của cây lá kim:

Thông, bách, linh sam và các cây lá kim khác đều là nguồn cung cấp chủ yếu gỗ được dùng xây dựng nhà, làm hàng rào, cột điện báo. Gỗ có thể được nghiền để làm giấy hoặc ép để làm ván ép, nguyên liệu chủ yếu để làm bàn ghế giường tủ kiểu hiện đại. Hơn nữa thông là nguồn cung cấp nhựa để làm dầu thông.

Cù tùng (*Sequoia sempervirens*) và loài *Sequoia giganteum* có thể là cây lớn nhất của mọi cây. Cù tùng ven biển phát triển cao hơn 100m, còn *Sequoia giganteum* cao tới khoảng 80m. Thân của loài thông sherman ước tính nặng tới 625.000kg. Do tính chất gỗ tuyệt diệu của nó mà gỗ cù tùng đã bị chặt phá khắp nơi và 90% rừng gỗ cù tùng đã biến mất trong 150 năm qua. Chỉ một nửa số cây còn lại được bảo vệ khỏi sự đốn rừng tương lai.

### 3.7.3.2 Ngành thực vật hạt kín (Angiospermophyta)

Phân loại

Ngành thực vật hạt kín (Angiospermophyta) (thực vật có hoa).

Cây có hạt được bảo vệ bên trong vách bầu tạo thành quả, xylem có mạch và quản bào, phloem có ống rây và tế bào kèm.

Thể hệ bào tử ưu thế, bào tử khác loại, sinh sản hữu tính nhờ hoa, thể giao tử tiêu giảm, thụ tinh không cần có nước.

Lớp: Một lá mầm (Monocotyledoneae)

Phôi có một lá mầm, lá có gân song song, bó mạch rải rác trong thân và ít có hiện tượng dày thứ sinh.

Các mảnh bao hoa giống nhau (lá dài và vách không phân biệt), các phần của hoa thường là bội số của ba và nhiều loài thụ phấn nhờ gió.

Đại diện: *Avena*, *Lilium*, *Zea*

Lớp: Hai lá mầm (Dicotyledoneae)

Phôi có hai lá mầm, lá có gân hình mạng, bó mạch sắp xếp thành vòng trong thân, thường có sự sinh trưởng thứ sinh. Bao hoa gồm các lá đài và cánh hoa, các phần của hoa là bội số của 5, nhiều loài có thụ phấn nhờ côn trùng.

Đại diện: *Aesculus*, *Helianthus*, *Lamium*, *Ranunculus*, *Vicia*.

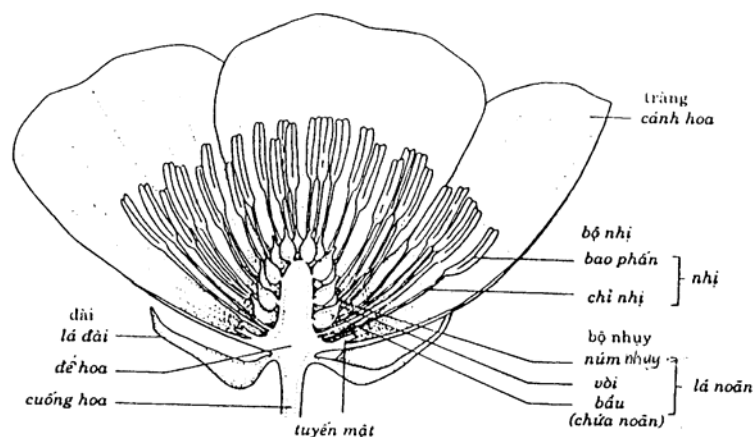
Thực vật có hoa là nhóm phong phú nhất trong số thực vật ở cạn. Từ khi xuất hiện lần đầu vào kỷ Crêta vào khoảng 110 triệu năm về trước, chúng thay thế dần thực vật hạt trần là thảm thực vật ưu thế ở phần lớn các nơi, ngoại trừ miền ôn đới bắc. ưu việt lớn lao của thực vật hạt kín có thể tóm tắt theo các đặc điểm sau:

#### a. Hoa

Hoa là cơ quan sinh sản chỉ có ở thực vật hạt kín. Cấu tạo chi tiết của hoa được mô tả ở hình 1.33. Một trong những chức năng quan trọng nhất của hoa là bảo vệ các phần của cơ quan sinh sản trong quá trình phát triển. Nhiều hoa có cấu tạo thích nghi để côn trùng hoặc các con vật thụ phấn khác tìm kiếm đến, chẳng hạn do sự phát triển lớn của các cánh hoa có màu sắc sỡ, các tuyến mật và tuyến thơm. Sự vận chuyển hạt phấn nhờ côn trùng là có hiệu quả hơn sự lãng phí của sự thụ phấn nhờ gió và sự đồng tiến hóa của hoa và côn trùng thụ phấn là yếu tố then chốt trong sự tiến triển của cả hai nhóm.

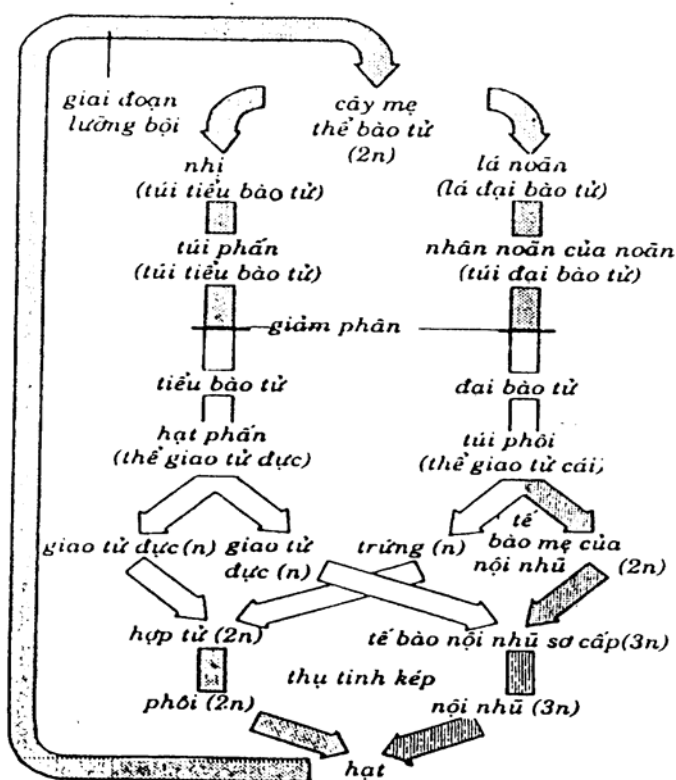
#### b. Sự phát triển của noãn

Noãn của thực vật hạt kín phát triển bên trong lá biến dạng được gọi là lá noãn nằm bao quanh và bọc lấy noãn, tạo thành bầu. Vách bầu bảo vệ noãn trong quá trình thụ tinh và hình thành hạt và ở phần lớn các loài vách bầu cho ra quả của cây. Cấu tạo quả có đặc tính thích nghi khác nhau để đảm bảo sự phát triển hạt có hiệu quả.



Hình 1.33 – Hoa bổ dọc của cây Mao lương, *Ranunculus acris*

#### c. Sự phát triển nhanh của hạt



Hình 1.34. Sơ đồ chu trình sống của thực vật có hoa

ở thông hình thành noãn, sự sinh trưởng của ống phấn và tạo thành hạt là cực lâu có thể đến ba năm (ở loài *Pinus sylvestris*). ở thực vật hạt kín quá trình này nhanh hơn nhiều. Chất dinh dưỡng chuyển vận từ phần khác của cây đã cho phép noãn sinh trưởng tới khi trưởng thành trong mấy tuần. Hạt phấn nhận được chất dinh dưỡng từ mô của núp nhụy và vòi nhụy và ống phấn có thể kéo dài tới 15 cm/ngày.

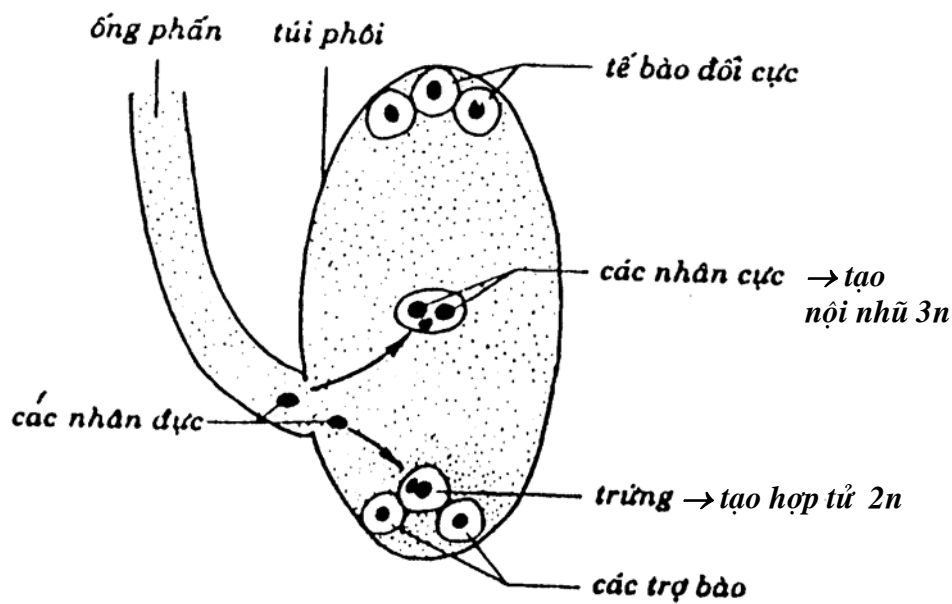
Thể giao tử cái của thực vật có hoa tiêu giảm chỉ còn một tế bào nhiều nhân đơn độc, được gọi là túi phôi. Như được chỉ ra ở hình 1.34 hai nhân đực đi vào thụ tinh với các nhân của túi phôi. Một trong đó kết hợp với giao tử cái để tạo thành hợp tử, còn nhân kia thì kết hợp với nhân lưỡng bội ở trung tâm để tạo nên nhân nội nhũ tam bội. ở một số hạt nhân này tạo nên mô dự trữ chất dinh dưỡng chuyên hóa là nội nhũ chứa các chất cho phôi trong lúc nảy mầm. Quá trình thụ tinh kép là chỉ có ở thực vật có hoa và có thể là một yếu tố làm hạt có khả năng phát triển tới trưởng thành chỉ trong một mùa (xem hình 1.35).

#### d. Thích nghi của sự thụ phấn chéo

Tính biến dị di truyền của con cháu thực vật hạt kín được tăng lên do cơ chế tăng sự thụ phấn chéo còn sự tự thụ phấn thì lại giảm bớt.

#### e. Thích nghi với sinh sản dinh dưỡng

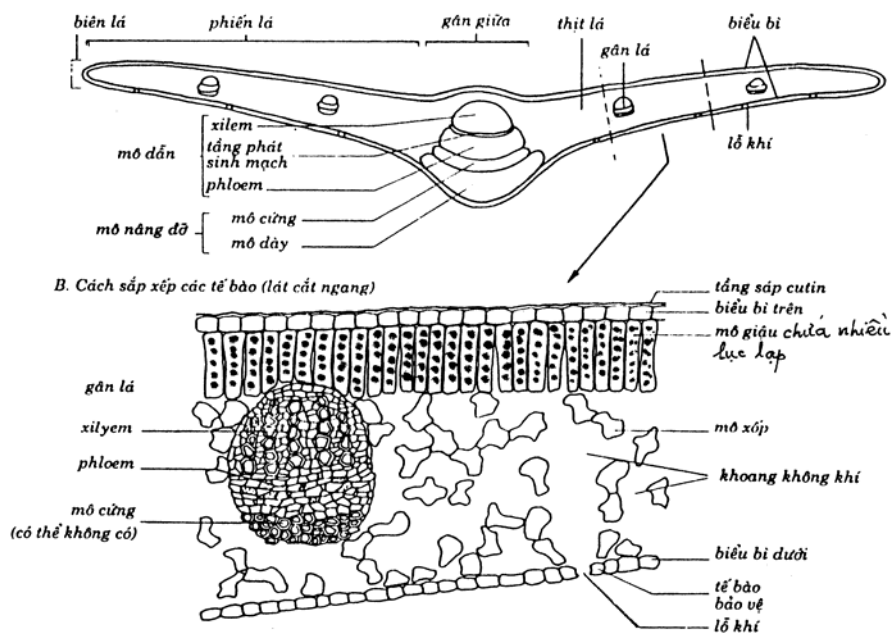
Thông không có khả năng sinh sản vô tính và do đó không có sinh sản dinh dưỡng. Trái lại nhiều thực vật có hoa có cấu trúc riêng biệt cho phép chúng sinh sản dinh dưỡng, chúng có thể tăng số lượng và phát triển vững chắc ở những nơi thuận lợi. Sự sinh sản hữu tính để tạo nên về mặt di truyền những con cháu đa dạng có khả năng chiếm những vùng đất mới.



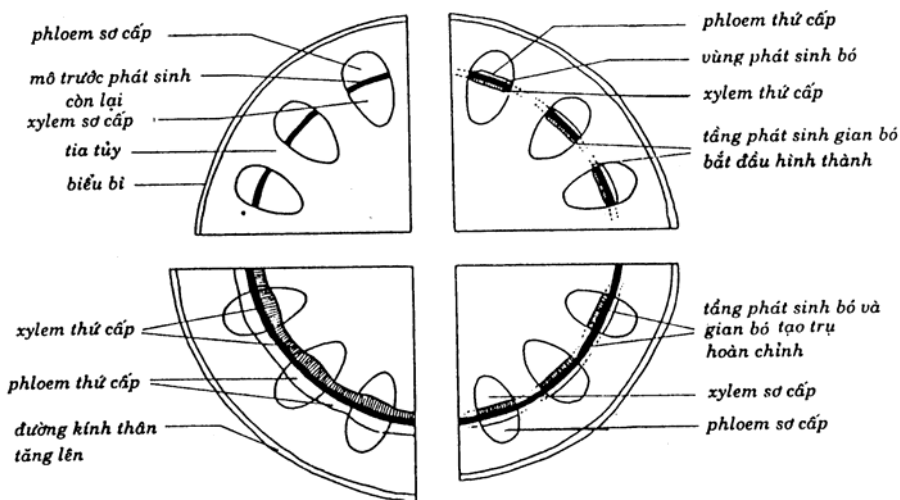
Hình 1.35. Tóm tắt sự thụ tinh kép

f. Những sự thích nghi cấu trúc và sinh lý

Cần nói thêm về sự thích nghi sinh sản kể trên, thực vật hạt kín có nhiều nét giống với thông về tính ưu việt trong sự cạnh tranh với các nhóm thực vật khác. Ví dụ, mô dẫn của chúng phát triển cao hơn với các kiểu tế bào chuyên hóa bao gồm mạch xylem và tế bào kèm phloem. Những sự thích nghi đối với sự phát triển lá hình phiến để cho quang hợp có hiệu quả (xem hình 1.36) và sự sản sinh các hợp chất thứ cấp để bảo vệ chống lại các con vật ăn cỏ cũng giúp cho việc giải thích sự tiến hóa cao của nhóm này. Hơn nữa ở chúng phát triển hệ hormon thực vật có vai trò điều hòa sự sinh trưởng và sinh sản (xem bảng 1.37)



Hình 1.36. Cấu trúc bên trong của lá cây Hai lá mầm



Hình 1.38. Các giai đoạn trong sinh trưởng thứ cấp của thân

Bảng 1.37. Tóm tắt các Hormon thực vật

Nhóm hormon	Nơi sinh sản	Cơ quan chịu tác động	Tác động
-------------	--------------	-----------------------	----------



Các Auxin: axit indolaxetic 2,4-D (chất tổng hợp)	Tế bào đang phân chia trong mô phân sinh đỉnh và lá, được vận chuyển khỏi đỉnh chồi	Đỉnh chồi và thân Mầm bên  Tầng phát sinh mạch Lá  Quả Hạt Vết thương	Làm giảm phân chia tế bào Làm tăng kéo dài tế bào Ức chế sinh trưởng (tính trội đỉnh) Kích thích sinh trưởng thứ cấp Ức chế sự rụng lá Kích thích sự phát triển Ức chế quả rụng Không ảnh hưởng lên trạng thái nghỉ Phân hóa tế bào Sinh trưởng rễ phụ
Các Gibberellin: (axit gibberellic)	Lục lạp, phôi, hạt, chóp rễ, được vận chuyển khỏi lá non	Mô phân sinh Thân Quả Hạt	Làm tăng trưởng sự phân chia tế bào Làm tăng sự kéo dài Kích thích sự phát triển Khởi đầu sự nảy mầm
Các Xitokinin	Tế bào đang phân chia trong rễ, hạt quả, được vận chuyển khỏi rễ	Mô phân sinh  Mầm bên Lá Quả	Làm tăng sự phân chia tế bào Làm giảm kéo dài tế bào Kích thích sự phát triển Làm chậm sự hóa già Kích thích sự phát triển
Axit abscisic	Lá, đặc biệt ở lá hóa già, thân, quả hạt	Rễ Chồi ngọn và chồi bên Lá Quả Lỗ khí	Làm giảm sự kéo dài tế bào Gây ra trạng thái ngủ  Kích thích sự rụng lá Kích thích sự rụng quả Kích thích đóng lỗ khí trong điều kiện khô hạn
Etylen	Phần lớn các cơ quan của cây	Quả	Kích thích sự chín

### 3.7.3.3 Thực vật một lá mầm và hai lá mầm

Thực vật một lá mầm bao gồm các cây thảo, loa kèn, phong lan, cọ, tre. Dù cho có ít hơn so với hai lá mầm, thực vật một lá mầm là một nhóm tiến hóa và ưu thế ở các vùng đồng cỏ thế giới. Các loài như lúa mạch, yến mạch, lúa mì và ngô là những cây ngũ cốc quan trọng.

Thực vật hai lá mầm là lớp lớn hơn của thực vật hạt kín và gồm nhiều loài có thụ phấn nhờ côn trùng gồm những cây gỗ, cây bụi có độ dày thứ cấp (xem hình 1.38). Phần lớn những cây gỗ như sồi và cây óc chó được dùng để lấy gỗ xây dựng.

Khi xylem và phloem thứ cấp lắng đọng vào phần trong thành các lớp thì đường kính của thân tăng còn trụ tầng phát sinh và phloem thứ cấp bị đẩy ra ngoài. Lõi trong của xylem là gỗ. ở thân già hơn có thể quan sát thấy các vòng gỗ hàng năm. Râ ràng, vòng năm do các mạch xylem mới được hình thành trong mùa xuân là lớn và có vách mỏng, trong khi đó vòng năm được hình thành cuối mùa thu thì nhỏ hơn và có vách dày. Phần lớn nhưng không phải toàn bộ các tế bào xylem được sắp xếp thành các cột thẳng đứng. ở một số chỗ, các tế bào mô mềm nằm ngang tạo nên các cấu trúc gọi là tia. Chúng được sắp xếp thành tia và là các dải tế bào sống mà cho phép các sản phẩm phụ trao đổi chất và các chất như nhựa được lắng đọng trong gỗ.

Biểu bì tạo lớp phủ ngoài cùng trong chồi non nhưng khi thân tăng đường kính thì mô hóa già bị tách ra, vòng mất đi khá bề mặt. Sự bảo vệ của thân hóa già là nhờ sự tạo bần (cork). Mô bần gồm các tế bào nhá có vách thấm chất béo gọi là suberin. Tế bào bần không thấm nước và khí. Bần được hình thành nhờ tầng phát sinh bần. Tầng phát sinh bần phát sinh ban đầu từ tầng ngoài của tế bào bần. Khi thân tiếp tục tăng chu vi, thì các tầng bần già hơn bị đứt vỡ còn tầng sâu hơn tạo một tầng phát sinh bần mới. Trong nhiều cây gỗ, bần được hình thành nhờ tầng phát sinh bần phát sinh từ tế bào mô mềm của phloem thứ cấp. Vá của cây gỗ gồm tất cả các mô nằm ngoài tầng phát sinh mạch, nghĩa là gồm bần, tầng phát sinh bần, tế bào vá (nếu có mặt) và phloem thứ cấp.

## Chương 4

### Đa Dạng cơ thể sống

Giới động vật (Animalia)

Mục tiêu:

Sau khi học xong chương này, sinh viên sẽ có khả năng:

- Trình bày được đặc điểm và cách phân loại giới động vật
- Trình bày được đặc điểm và cách phân loại Ngành thân lỗ, Ngành ruột khoang.
- Trình bày được đặc điểm và cách phân loại Ngành giun dẹp, Ngành giun đốt, Ngành giun tròn.
- Trình bày được đặc điểm và cách phân loại Ngành thân mềm, Ngành da gai.
- Trình bày được đặc điểm và cách phân loại Ngành chân khớp.
- Trình bày được đặc điểm và cách phân loại côn trùng.
- Trình bày được đặc điểm và cách phân loại Ngành động vật có dây sống.
- Trình bày được chủng loại phát sinh các ngành Động vật.
- Trình bày được mối quan hệ chủng loại giữa các lớp thuộc ngành có dây sống.

Giới động vật gồm các sinh vật đa bào, là nhóm tiến hóa cao nhất và đa dạng nhất có trên một triệu loài, có đặc tính khác với thực vật là không có vách xenluloz, không có lục lạp sống dị dưỡng, chất dự trữ là glicogen. Cấu tạo cơ thể phân hóa thành mô, cơ quan, hệ cơ quan phức tạp, vận động trong không gian bằng hệ xương và cơ. Có hệ điều chỉnh thể dịch (hormon) và thần kinh giúp sinh vật thích nghi với mọi điều kiện sống của môi trường.

#### 4.1 Ngành thân lỗ Porifera (Hải miên sponges)

Phân loại:

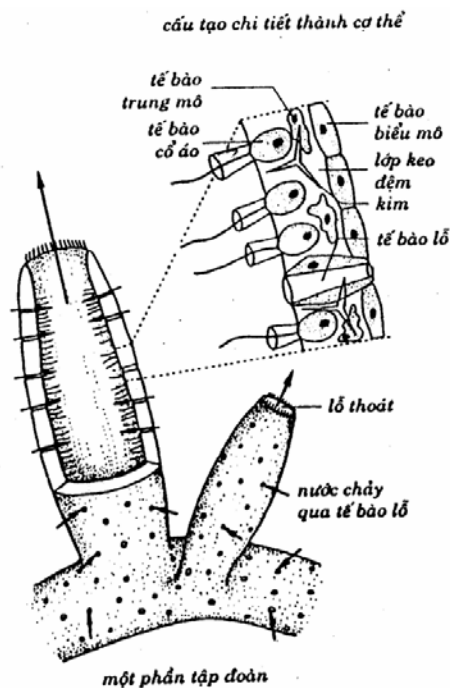
Ngành: thân lỗ Porifera (Hải miên - Sponges).

Tổ chức cơ thể ở mức tế bào chưa phân hóa thành các mô khác nhau ở biển, nước ngọt.

Định cư, dị dưỡng, dinh dưỡng bằng tế bào cỏ áo (choanocytes).

Đại diện: *Leucosolenia*.

Hầu như tất cả hải miên đều sống ở biển và là những sinh vật định cư, nghĩa là, bám cố định trên đá hoặc nền đáy biển. Cơ thể của một hải miên đơn giản (như *Leucosolenia*) là một cái ống thủng lỗ và một lỗ mở rộng nằm ở trên cùng được gọi là lỗ thoát (hình 2.1). Hải miên không có mô hoặc cơ quan chuyên hóa. Chúng được coi là tổ chức cơ thể ở mức tế bào.



Hình 2.1. Cấu trúc của *Leucosolenia*, một hải miên đơn giản

Mặt ngoài của hải miên bao phủ bởi tế bào biểu mô, trong khi lớp trong chỉ gồm chủ yếu các tế bào vỏ áo (choanocytes). Mỗi tế bào vỏ áo có một roi lớn. Khi roi quạt, tạo ra dòng nước đi vào bên trong qua lỗ mở của các tế bào lỗ. Xen vào giữa lớp tế bào ngoài và lớp tế bào trong, có một lớp màng chứa chất giống như keo, gọi là lớp keo đậm. Lớp này gồm các tế bào trung mô amip và có khả năng phát triển thành các loại chuyên hóa hơn. Các tế bào trung mô có các gai xương bằng cacbonat canxi, gọi là các thể kim, có vai trò như bộ xương nâng đỡ và giúp cho hải miên chống lại các vật dữ ăn thịt.

Hầu hết hải miên đều sinh sản hữu tính. Các giao tử đực và giao tử cái được phát triển từ các tế bào sinh dục và các tinh trùng được phóng vào nước. Sau khi thụ tinh, các hợp tử phát triển thành các ấu trùng đa bào sống tự do và cuối cùng định cư rồi phát triển thành các cá thể mới.

## 4.2 Ngành thích ty bào Cnidaria (ruột khoang Coelenterates)

Phân loại:

Ngành: thích ty bào Cnidaria (Ruột khoang - Coelenterates).

Hai lá phôi, đối xứng tỏa tròn.

ở biển, nước ngọt.

Định cư, sống tự do, dị dưỡng bằng các tế bào châm (thích ty bào).

Chu trình sống có sự xen kẽ thể hệ, gồm các giai đoạn: polyp và medusa.

Lớp: Thủy tức Hydrozoa.

Thường có cả hai giai đoạn: polyp và medusa.

Đại diện: Hydra, Obelia.

Lớp: Sứa chính thức Scyphozoa.

Chủ yếu giai đoạn medusa.

Đại diện: Aurelia.

Lớp: San hô Anthozoa (hải quỳ, san hô).

Chủ yếu giai đoạn polyp.

Đại diện: Actinia.

Đặc điểm chung.

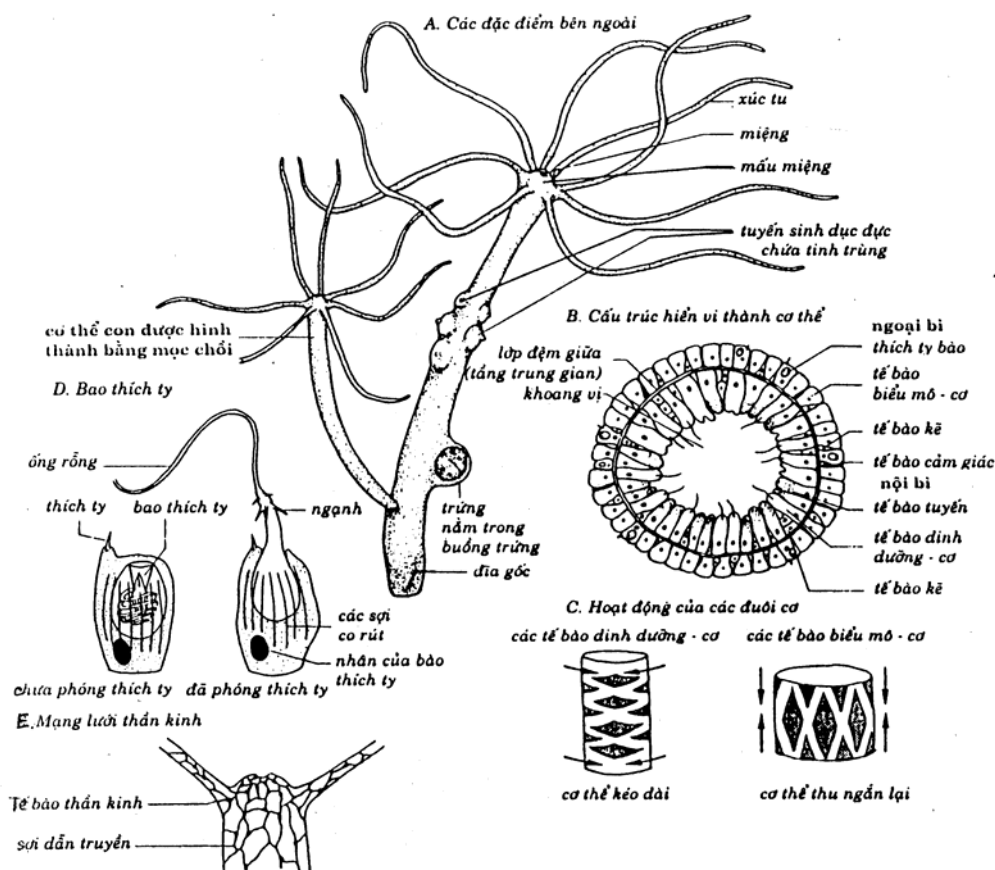
Hầu hết ruột khoang sống ở biển và phong phú ở các biển cạn và ấm. Chúng gồm sứa, hải quỳ, san hô. Khoang cơ thể, gọi là khoang vị hay ống tiêu hóa, được dùng để tiêu hóa thức ăn và nổi vùi phần trước cơ thể bằng một đường có lỗ mở là miệng. Tất cả ruột khoang đều là động vật ăn thịt. Chúng có đối xứng tỏa tròn, vùi cơ thể có thể chia thành các phần đối xứng nhau bằng mặt phẳng đứng bất kỳ. Xung quanh miệng là các xúc tu có các tế bào châm gọi là thích ty bào nhằm bắt giữ mọi sinh vật bé nhỏ đến gần. Vật mồi bị bắt đi qua miệng vào bên trong cơ thể. Miệng cũng được dùng để thải các chất rắn.

Ngành này được chia thành ba lớp chính: Thủy tức - Hydrozoa, sứa chính thức - Scyphozoa và Anthozoa (hải quỳ và san hô). Nhiều loài ruột khoang có sự xen kẽ thể hệ, vừa có giai đoạn polyp vừa có giai đoạn medusa, trong vòng đời của chúng. Dạng polyp thường định cư và sống bám, có miệng hướng lên phía trên, còn medusa giống như cái ô, hoặc có dạng cái chuông, bơi lội tự do, có miệng và xúc tu.

Cấu trúc của Hydra

Thủy tức xanh - Hydra viridis, sống trong các ao, hồ và sông, bám vào thực vật thủy sinh hoặc đá. Các đặc điểm bên ngoài của nó và cấu trúc chi tiết được minh họa ở các sơ đồ ở hình 2.2. Cơ thể của Hydra có hai lá phôi, nghĩa là nó bao gồm hai lớp tế bào được tách biệt bởi tầng trung gian (lớp đệm giữa) giống như keo. Các tế bào được hình thành nên mỗi lớp có thể phối hợp hoạt động ở mức độ cao hơn nhiều so với hải miên. Các nhóm tế bào này được gọi là mô và do vậy, Hydra và các ruột khoang khác được coi là đã đạt đến mức độ mô của tổ chức cơ thể. Lớp tế bào ngoài, hay ngoại bì, là lớp biểu mô bảo vệ, còn lớp bên trong hay nội bì là biểu mô dinh dưỡng. Bên trong mỗi lớp này có thể có vài loại tế bào chuyên hóa (hình 2.2B). Các tế bào chuyên hóa này, gọi là các tế bào kẽ, có khả năng phát triển thành bất kỳ loại nào khác, làm cho Hydra có khả năng thay thế những phần bị mất mát hoặc bị hư hại. Đây là quá trình tái sinh. Hydra bắt mồi nhờ xúc tu có chứa thích ty bào (xem hình 2.2D).

Màu sắc của Hydra xanh là do có rất nhiều tế bào tạo cộng sinh gọi là zoochlorella. Chúng sống bên trong sinh chất, đặc biệt là ở các tế bào lớn của lá phôi trong. Trong điều kiện có ánh sáng, chúng tiến hành quang hợp và tạo oxy và thức ăn, có lợi trực tiếp cho vật chủ Hydra.



Hình 2.2. Cấu trúc của *Hydra viridis*

### Vận động và phối hợp hoạt động thần kinh

Cơ thể Hydra có thể cử động, bởi vì nhiều tế bào ở ngoại bì và nội bì có các phần kéo dài gọi là đuôi cơ chứa các sợi cơ rút hay tơ cơ. Đuôi cơ của các tế bào biểu mô cơ ở lá phôi ngoài được sắp xếp theo chiều dọc, cơ thể thu ngắn lại khi chúng co rút.

Sự phối hợp trong cử động này phụ thuộc vào hai loại tế bào thần kinh. Đó là các tế bào cảm giác, chủ yếu có ở lá phôi ngoài và các tế bào dẫn truyền hình thành nên mạng lưới thần kinh trải rộng khắp lớp đệm giữa (hình 2.2E). Kích thích các tế bào cảm giác gây ra các xung thần kinh và được truyền qua mạng lưới thần kinh đến các tế bào cơ.

Hydra có thể thay đổi chỗ bám của nó bằng cách “trượt” chậm chạp trên giá thể và cũng có thể di chuyển nhanh lên rất nhiều bằng một kiểu vận động “nhào lộn”. Khi “nhào lộn”, các xúc tu bám cố định trên nền đáy rồi “búng lộn nhào” sang vị trí mới. Hydra viridis có tính hướng quang, nghĩa là nó hướng đi chuyển tới nguồn sáng.

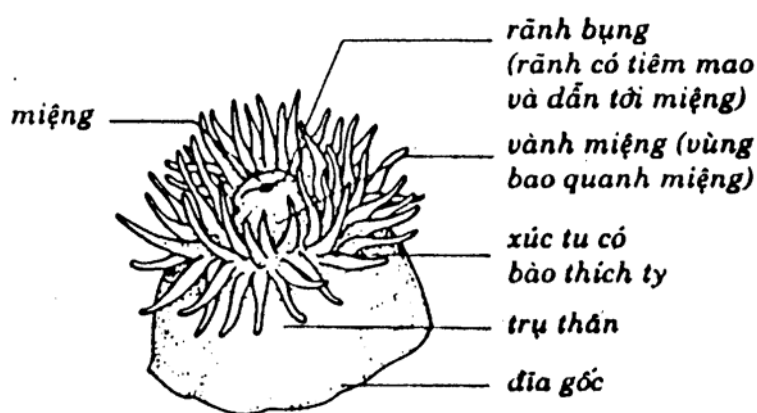
### Sinh sản

Hydra có khả năng sinh sản hữu tính và vô tính. Sinh sản vô tính theo kiểu mọc chồi, các cá thể mới mọc chồi từ thành cơ thể và cuối cùng tách riêng khỏi bố mẹ (hình 2.2A). Sinh sản hữu tính diễn ra vào mùa thu. Trứng và tinh trùng được hình thành do sự phân chia của các tế bào kẽ nằm bên trong các nốt phồng ở lá phôi ngoài. Các tuyến sinh dục cái và đực thường phát triển trên một cá thể. Các tế bào trứng vẫn nằm lại trong buồng trứng và được thụ tinh bởi các tinh trùng do tuyến sinh dục đực của con vật bên cạnh phóng ra. Sau khi thụ tinh, từng

hợp tử tách ra và hình thành nên nang kén bảo vệ để có thể sống sót qua mùa đông khắc nghiệt. Nang kén sẽ phát triển cho ra con thủy tức dạng polyp.

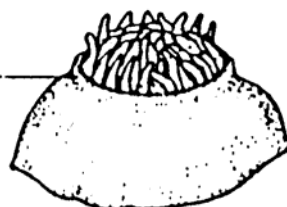
ở sứa chính thức, giai đoạn meduza chiếm ưu thế, còn giai đoạn polyp giảm đi hoặc không có. Aurelia là một loại sứa phổ biến nhất. Các meduza đực và cái phân tính, chúng có tinh hoàn hoặc là buồng trứng. Trứng được phóng vào khoang tiêu hóa của con cái và được thụ tinh bởi tinh trùng. Tinh trùng do con đực phóng vào trong nước biển. Các ấu trùng planula có tiêm mao, thoát ra và định cư để hình thành các polyp nhá kiếm ăn và có thể sinh sản vô tính bằng cách nảy chồi. Vào các tháng mùa thu và mùa đông các polyp này phát triển thành giai đoạn ấu trùng dạng chén, scyphistoma, trong đó có sự phân chia theo chiều ngang và các meduza bé tí gọi là ấu trùng ephyra (đĩa sứa) rời khỏi scyphistoma. Các polyp có thể sống một vài năm và mỗi năm hình thành nên các meduza mới.

#### phần thân trên xoè mở



#### co lại một phần

viền mép có thể  
co lại để bao kín  
xúc tu hoàn toàn



Hình 2.3. Hình dạng bên ngoài của hải quỳ (*Actinia equina*)

Nhóm thứ ba của ruột khoang, lớp san hô Anthozoa, gồm hải quỳ và san hô. Bọn này thiếu giai đoạn meduza và chỉ tồn tại ở dạng polyp. Hình 2.3 minh họa các đặc điểm bên ngoài của hải quỳ *Actinia equina*, một loài phổ biến nhất ở bãi đá ven bờ biển. Các san hô đá có rất nhiều ở các biển ấm và tiết ra các bộ xương đá vôi. Chúng đã tích lũy trên hàng triệu năm để hình thành nên các rạn san hô rộng lớn và vô số đảo san hô vòng.

### 4.3 Ngành giun giẹp plathelminthes

Phân loại

Ngành: giun giẹp Plathelminthes

Ba lá phôi, thiếu thể xoang, đối xứng hai bên.

ở biển, nước ngọt

Dị dưỡng, nhiều dạng ký sinh

Hệ tiêu hóa có một lỗ mở đơn, có tế bào ngon lửa

Lớp : Giun giẹp có tiêm mao Turbellaria

Gồm các giun giẹp sống tự do

Đại diện: Dendrocoelom, Polyclis

Lớp: Sán lá Trematoda

Ký sinh, hệ tiêu hóa còn tồn tại

Đại diện: Sán lá Fasciola

Lớp: Sán dây Cestoda

Ký sinh, không có hệ tiêu hóa, sinh sản bằng cách hình thành chuỗi đốt sán sinh sản.

Đại diện: Taenia

Cấu tạo

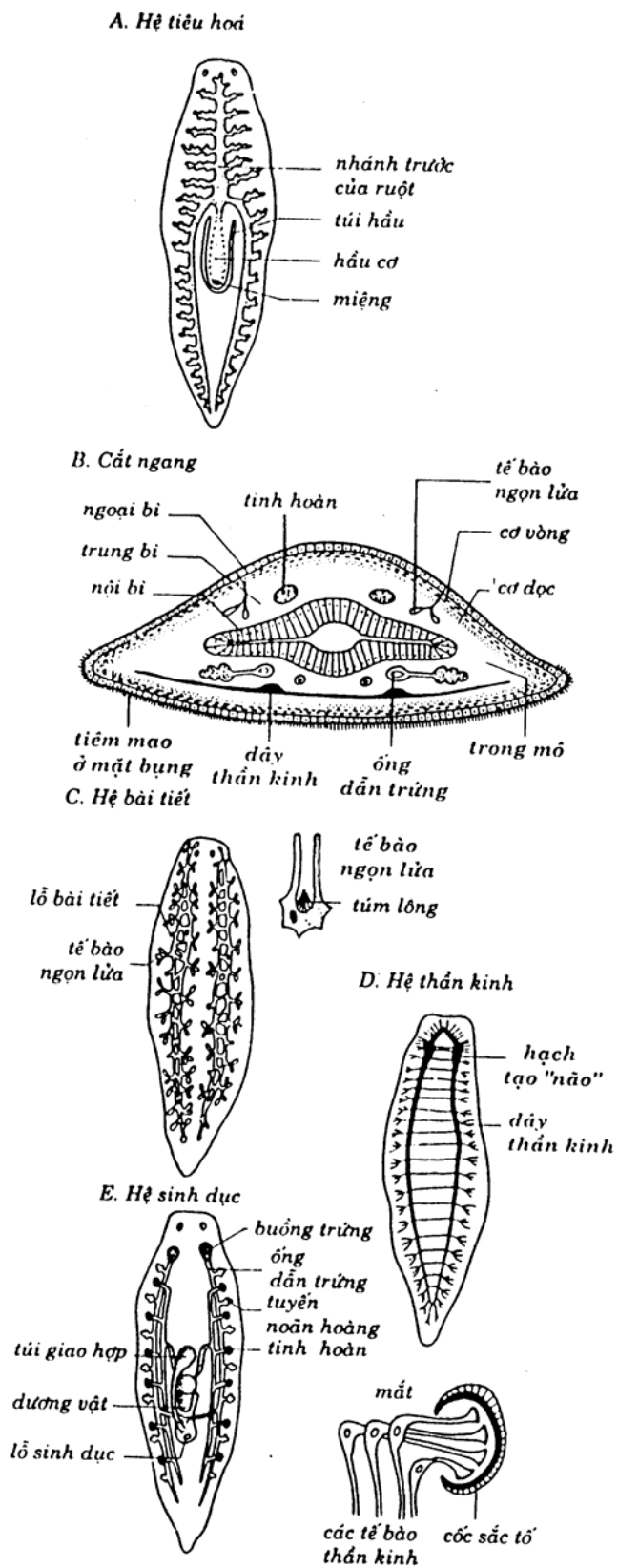
Cấu tạo cơ thể giun giẹp khác với cơ thể ruột khoang theo hai hướng chủ yếu. Giun giẹp có đối xứng hai bên chứ không phải là đối xứng tỏa tròn và có lớp tế bào cơ thể thứ ba gọi là lá phôi giữa, làm cho cơ thể chia thành ba lớp hay ba lá phôi.

Các giun giẹp có những dấu hiệu rõ ràng đầu tiên của quá trình tiến hóa, gọi là sự hình thành đầu, trong đó có các cơ qua cảm giác và hệ thần kinh của sinh vật. Cấu trúc cơ thể có ba lá phôi, mở rộng thêm phạm vi cho sự phân hóa mô và giúp cho giun giẹp phát triển các hệ cơ quan theo từng chức năng riêng, một loài giun giẹp *Dendrocoelom lacteum*, được minh họa ở hình 2.4, có sự phát triển khá cao các hệ cơ quan tiêu hóa, bài tiết, thần kinh và sinh sản và được coi là có mức độ tổ chức hệ cơ quan. Các loài ký sinh bên trong nội quan động vật chủ như sán dây thường thiếu một hoặc nhiều hệ cơ quan, nhưng lại chuyên hóa cao cho sinh sản.

Giun giẹp không có hệ tuần hoàn và tiến hành trao đổi khí bằng cách khuếch tán. Hình dạng giẹp của cơ thể thực sự làm cho tỷ lệ diện tích bề mặt và thể tích cơ thể lớn hơn và giữ cho khoảng cách khuếch tán ngắn lại.

Sự thích nghi của các dạng ký sinh

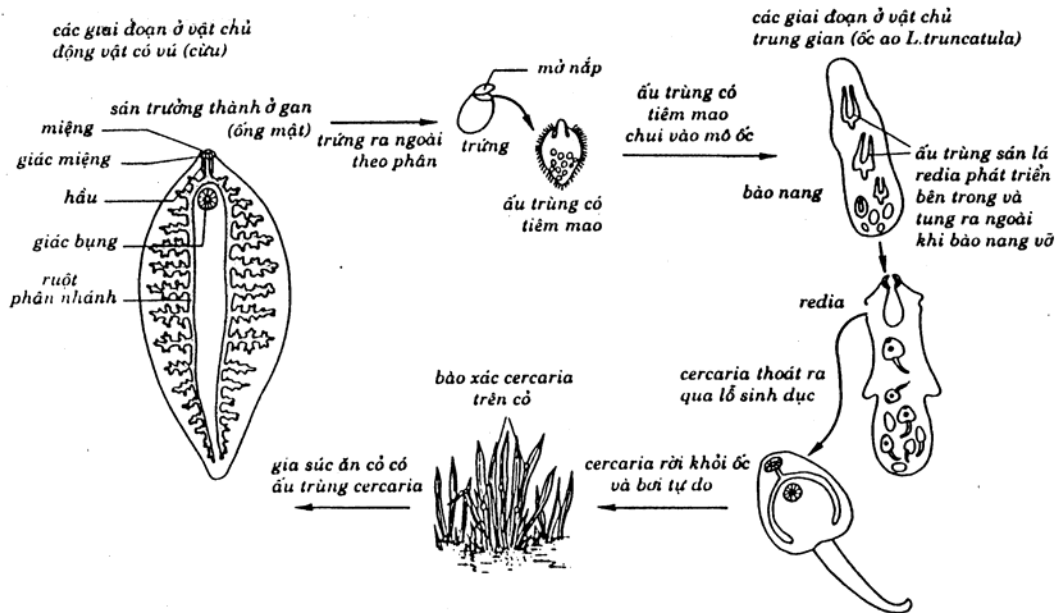
Trong khi các giun giẹp có tiêm mao sống tự do thì hai nhóm còn lại của ngành giun giẹp Plathelminthes, lớp sán lá Trematoda và lớp sán dây Cestoda, hoàn toàn sống ký sinh và biểu hiện những đặc điểm thích nghi quan trọng với đời sống ký sinh.



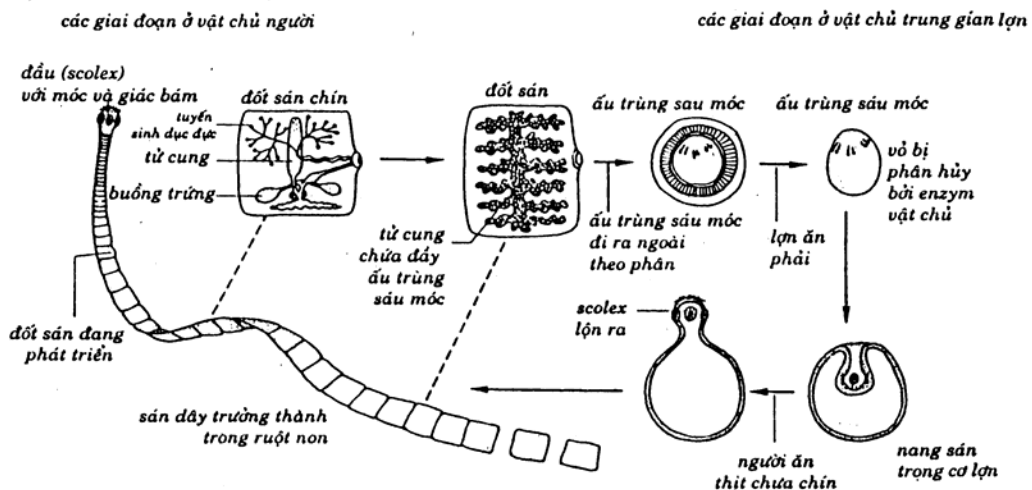
Hình 2.4. Cấu trúc và hệ cơ quan *Dendrocoelum lacteum*



Sán lá gan *Fasciola hepatica* kí sinh ở cừu, gia súc và các động vật có vú khác. Cấu trúc và vòng đời của nó được minh họa ở hình 2.5. Sán lá gan nhìn tương tự như giun dẹp sống tự do, nhưng điểm khác là nó có biểu bì cuticun và giác bám. *Fasciola* dinh dưỡng trực tiếp dịch mô và các tế bào gan vật chủ của nó. Thường có nhiều sán lá gan ký sinh trên một vật chủ và trong sinh sản hữu tính có diễn ra sự thụ tinh chéo. Các nang trứng đi ra ngoài theo phân. Như có thể thấy trên sơ đồ, phần còn lại của vòng đời liên quan đến một số giai đoạn và một vật chủ trung gian, thường là ốc ao *Limnaea truncatula*. Các vật chủ mới thuộc động vật có vú bị nhiễm do ăn thức ăn hoặc uống nước có chứa bào xác ấu trùng cercaria. Đôi khi, người bị nhiễm do ăn phải rau mọc trong thủy vực bị nhiễm bản phân gia súc.



Hình 2.5. Cấu trúc và vòng đời của sán lá gan *Fasciola hepatica*



Hình 2.6. Cấu trúc và vòng đời của sán lợn *Taenia solium*

Vòng đời của sán lợn - *Taenia solium*, cũng qua một vật chủ trung gian (xem hình 2.6), nhưng nó thích nghi ký sinh cao hơn. Sán dây trưởng thành có thể sống ở trong ruột người.

Đầu scolex ở phần trước cơ thể, bám vào vật chủ nhờ móc và giác bám, còn phần sau cơ thể là một chuỗi các đốt gọi là đốt sán. Quá trình hình thành các đốt sán gọi là sự hình thành chuỗi đốt sán và cho phép sán dây trưởng thành đạt tới chiều dài 2 - 3m. Màng bao ngoài có lớp cuticun mỏng bảo vệ, giúp cho sán dây khỏi bị phân huỷ bởi các enzym tiêu hoá của vật chủ. Bên trong mỗi đốt, ống tiêu hoá đã tiêu giảm hoàn toàn và không còn dấu vết. Thay vào đó, hầu như toàn bộ khoảng trống bên trong các đốt còn lại chứa đầy các cơ quan sinh sản. Sự thụ tinh trong cùng một đốt có thể xảy ra, nhưng cũng có thể có sự thụ tinh chéo giữa các đốt hoặc các sán khác sống trong cùng vật chủ. Một chuỗi đốt sán chín điển hình chứa 30.000 - 40.000 trứng hoặc ấu trùng sán móc và chúng đi ra ngoài theo phân. Vật chủ trung gian trong trường hợp này là lợn bị nhiễm sán do ăn các thức ăn bị nhiễm bẩn bởi nước thải từ con người. Bên trong ống tiêu hoá của lợn, ấu trùng bị phân huỷ và ấu trùng sán móc chui qua thành ruột đi vào mạch máu. Cuối cùng ấu trùng đến và ở lại trong cơ quan phát triển thành nang sán (cysticerus). Vòng đời sẽ hoàn thành khi người ăn phải thịt lợn sống và nấu chưa chín có nang sán. Sán bò - *Taenia saginatum* có vòng đời hoàn toàn tương tự.

Với các mức độ khác nhau, vòng đời của *Fasciola* và *Taenia* đã minh họa cho những đặc điểm thích nghi cần có để ký sinh thành công. Sau đây là một số đặc điểm thích nghi này:

a. Tiềm năng sinh sản tăng lên

Xác suất để một trứng gặp được một vật chủ thích hợp thường vô cùng nhỏ nên phải sinh ra rất nhiều trứng. Một con sán dây bò tạo ra hơn một triệu trứng mỗi ngày. Trong một vòng đời điển hình, các pha sinh sản vô tính và hữu tính xen kẽ nhau để sinh ra vô vàn số lượng các con cháu mà không bị mất đi tính biến dị di truyền.

b. Tiêu giảm về cấu trúc cơ thể

Sự tiêu giảm đi các cấu trúc không thực sự cần thiết là đặc điểm rất phổ biến của các dạng ký sinh. Đây là ưu thế và có vẻ thuận lợi trong chọn lọc tự nhiên, bởi vì nó cho phép cung cấp được các nguồn vật chất nhiều hơn dành trực tiếp cho sinh sản.

c. Tránh khỏi các cơ chế bảo vệ của vật chủ

Nhiều sinh vật bị chết do dịch axit dạ dày và các enzym tiêu hoá của các loài động vật có vú. Sán lá gan và sán dây sống được nhờ có màng ngoài cuticun bảo vệ.

d. Truyền qua vật chủ trung gian

Các loài ký sinh thành công nhất đều có vòng đời trải qua hai hoặc nhiều hơn các loài sinh vật là vật chủ. Vật chủ trung gian thường được lợi dụng cho một pha phụ thêm cho sinh sản và năng lượng nhận được từ các mô vật chủ trung gian giúp cho vật ký sinh có khả năng sống sót dài hơn khi chưa xâm nhập được vào vật chủ chính của chúng. Hơn nữa, tập tính của vật chủ trung gian thường giúp cho việc lan truyền dễ dàng hơn.

#### 4.4 ngành giun đốt (annelida)

Phân loại

Ngành: giun đốt Annelida

Ba lá phôi, có xoang cơ thể, đối xứng hai bên, cơ thể gồm nhiều đốt tương tự nhau, có đơn thận.

ở biển, nước ngọt, ở cạn.

Dị dưỡng: Định cư, sống tự do, ký sinh

Lớp: Giun nhiều tơ - Polychaeta

Giun biển, có chân bên và nhiều tơ.

Đại diện: Arenicola, Nereis, Pomatoceros

Lớp: Giun ít tơ - Oligochaeta

Gồm các dạng sống ở nước ngọt và biển, tương đối ít tơ

Đại diện: Lumbricus

Lớp: Địa - Hirudinea

Sống ký sinh, không có chân bên và tơ

Đại diện: Hirudo

Cấu tạo cơ thể

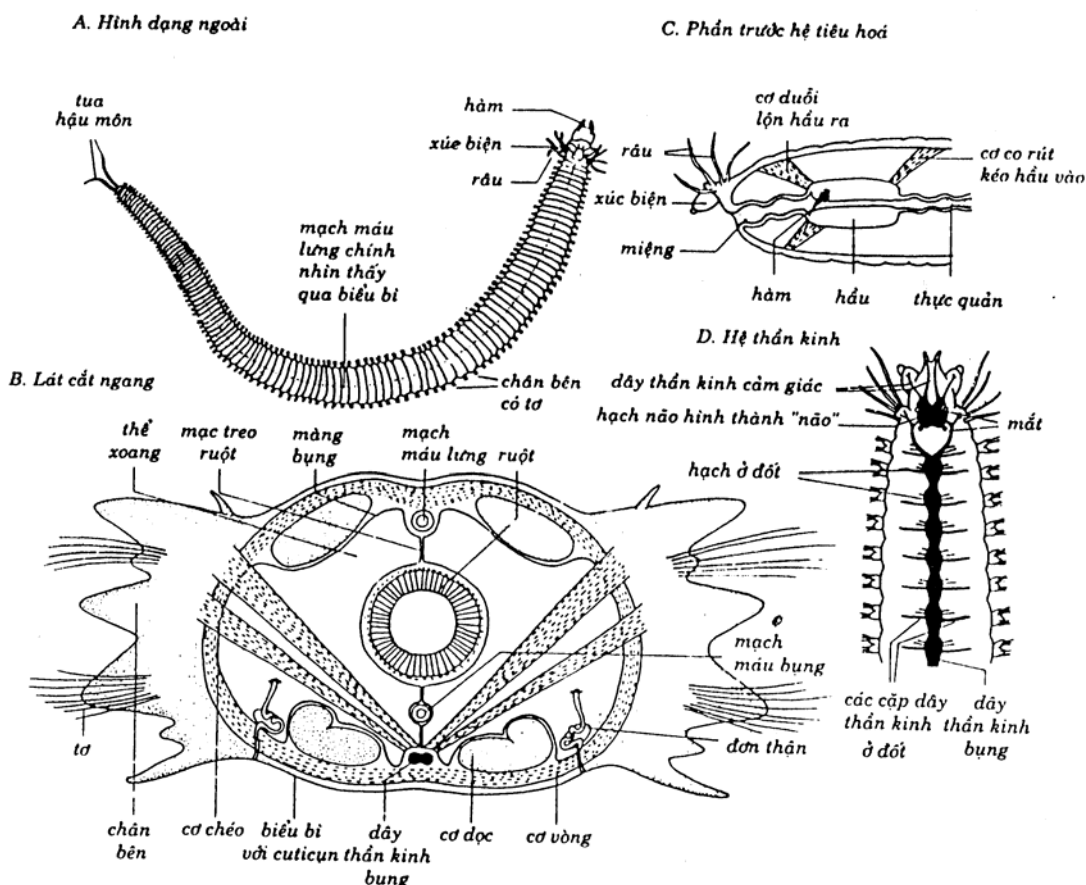
Ngoài đặc điểm có thể xoang là đặc điểm chưa có ở giun dẹp thì đặc điểm quan trọng nhất trong cấu tạo giun đốt là sự phân đốt, nghĩa là, cơ thể phân thành các đốt tương tự nhau. Điển hình, mỗi đốt gồm các cơ quan hoàn chỉnh, do đó các cơ quan này được lặp lại nhiều lần dọc theo chiều dài cơ thể con vật. Cấu trúc cơ thể như vậy vô cùng linh hoạt, bởi vì nó cho phép các hệ cơ quan chuyên hoá cao hơn. Các đốt ở phần trước cơ thể thích ứng cho dinh dưỡng các cơ quan cảm giác và các mô thần kinh tập trung ở vùng đầu. Cũng tương tự như vậy, các đốt ở những phần khác của cơ thể được chuyên hoá cho tiêu hoá hoặc sinh sản.

#### 4.4.1 Giun nhiều tơ (Polychaeta)

Giun nhiều tơ là nhóm chuyên hoá ít nhất của giun đốt. Chúng sống ở biển hoặc cửa sông. Các đại diện gồm có giun nhiều tơ thuộc giống *Nereis*, giun cát *Arenicola* và giun tạo ống, sống cố định như *Pomatoceros*. Tất cả bọn này đều có mật độ phong phú ở các vùng ven biển. ở Việt Nam gặp phổ biến loài Rươi (*Tylorhynchus sinensis*) được sử dụng làm nguồn thực phẩm có giá trị.

Cấu trúc của *Nereis diversicolor* được minh hoạ ở hình 2.7, gồm 90 – 120 đốt. Trừ đốt đầu và đốt cuối cùng, mỗi đốt mang một đôi mấu lồi gọi là chân bên. Chân bên được sử dụng như những cái mái chèo trong khi bơi và dùng cho trao đổi khí. Các chùm tơ cứng (tơ) từ đỉnh của các chân bên chìa ra ngoài nhằm để bám chặt vào nền đáy trơn và có thể giúp bảo vệ khỏi vật dữ ăn thịt.

Ở lát cắt ngang hình 2.7B, ta thấy thành cơ thể gồm một vài lớp. Màng bao ngoài cuticun dai và mềm dẻo do biểu bì tiết ra. ở dưới lớp này, có các lớp cơ vòng và cơ dọc và một dải cơ chéo lớn bám vào gốc của chân bên. Xoang cơ thể hoàn toàn được bao kín bởi mang bụng và được tách biệt giữa các đốt lân cận nhau bởi các vách phân chia (vách ngăn) để giữ cho các cơ quan bên trong ở đúng vị trí. Dịch thể xoang chứa các chất hoà tan và cả tế bào kiểu amip.



Hình 2.7. Cấu trúc và hệ cơ quan của *Nereis diversicolor*

Nhiều loài trông giống *Nereis* là loài ăn thịt, tích cực săn đuổi các con mồi là sinh vật nhá vùi hàm khoẻ của chúng.

Hệ tiêu hóa hình 2.7C, có hai lỗ mở ở đầu trước, hầu cơ lộn từ trong ra ngoài, duỗi ra qua miệng để lộ ra một cặp hàm để chop bắt thức ăn. Sự duỗi dài ra nhờ có sự co lại đột ngột của các cơ vòng ở thành cơ thể, làm tăng áp lực thủy tĩnh của dịch thể xoang. Có thực quản ngăn đi tới ruột, nơi xảy ra sự tiêu hoá hoá học và hấp thụ chất dinh dưỡng. Chất thải được thải ra ngoài qua hậu môn.

Nhiều loài giun đốt có sự tuần hoàn phát triển, chứa máu có huyết sắc tố mang oxy. ở *Nereis*, có huyết sắc tố (haemoglobin), nhưng một số loài sống trong ống thì thì huyết sắc tố lại được thay bằng tế bào huyết sắc tố màu lục (chlorocruorin), một loại sắc tố có nhân đồng, màu xanh. Máu được luân chuyển thông qua các mạch máu lớn và chảy tới mạch chính lưng. Trao đổi khí xảy ra ở mạng lưới mao mạch, nằm sát bề mặt các chân bên.

Sự bài tiết và điều hoà áp suất thẩm thấu có lẽ được thực hiện bởi đôi đơn thân có mặt trong hầu như ở mọi đốt. Chúng có cấu trúc dạng ống na ná giống với ống thận của động vật có xương sống và gợi cho ta nghĩ rằng, chúng có chức năng tương tự.

Hệ thần kinh của *Nereis*, (hình 2.7D) đã tập trung hoá rõ ràng và bao gồm một dây thần kinh bụng với các hạch thần kinh ở các đốt và các dây thần kinh đi theo từng cặp ở mỗi đốt. ở đầu trước cơ thể, hạch thần kinh n•o hình thành nên "n•o nguyên thủy", "n•o" này có sự liên hệ với các cơ quan cảm giác phát triển cao, gồm các cơ quan cảm giác ánh sáng, hoá học và

xúc giác. Cả bốn mắt đều có thủy tinh thể thô sơ, có khả năng tập trung ánh sáng từ các hướng khác nhau. Mức độ đầu hoá cao như vậy được giải thích bởi lối sống ăn thịt của con vật.

Nereis là sinh vật phân tính và sinh sản diễn ra vào đầu mùa xuân khi các giao tử được hình thành bên trong hầu hết các đốt. Con cái chín sinh dục bị vỡ bung, tung trứng ra ngoài còn con đực thì phóng tinh trùng vào nước. Sự thụ tinh diễn ra ở bên ngoài cơ thể và hợp tử phát triển thành ấu trùng luân cầu (trochophore) có tiêm mao.

#### 4.4.2 Giun ít tơ (Oligochaeta)

Giun ít tơ là những loài giun đốt sống trên cạn hoặc trong nước ngọt và được xem là đã tiến hoá từ giun cỏ xưa. Nhiều loài, trong đó có giun đất *Lumbricus terrestris* (xem hình 2.8), thích nghi với lối sống đào bới. Có nhiều điểm khác nhau giữa giun ít tơ, như giun đất và giun nhiều tơ. Giun đất thích nghi với lối sống trên cạn và là động vật vô hại, chặm chạp đào hang xuyên trong đất. Giống như tất cả các giun ít tơ, nó thiếu chân bên và số lượng tơ giảm đi rất nhiều, làm cho nó có vẻ ngoài tương đối trơn láng.

Cơ thể của giun đất có thể dài tới 25cm và gồm khoảng 150 đốt. ở đầu trước, có một thủy cảm giác gọi là thủy trước miệng, che phủ lên miệng và nằm ở đốt chính thức đầu tiên. Trừ đốt này và đốt cuối cùng (đốt hậu môn), mỗi đốt cơ thể có bốn cặp tơ (hình 2.8A và 2.8B).

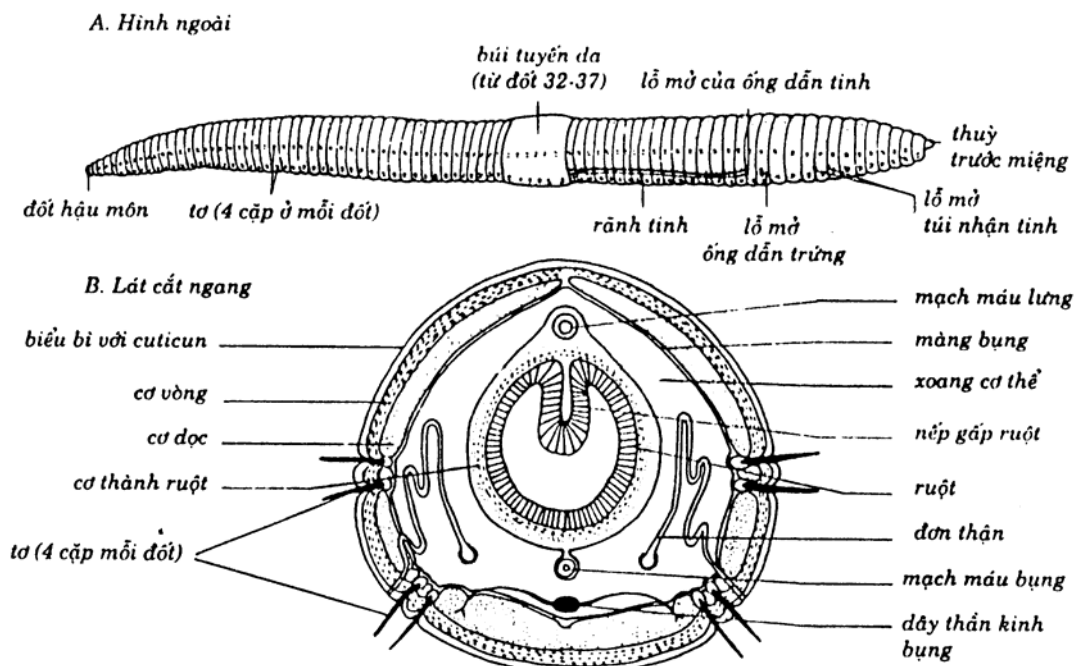
Giun đất ăn mùn đất và thực vật. Hoạt động của chúng làm thông khí và xáo trộn đất và thúc đẩy quá trình tạo mùn, cho nên chúng thực sự có vai trò cần thiết cho cải tạo đất. ống tiêu hoá có chiều để chứa thức ăn và mê cơ để chứa thức ăn. Nếp gấp ruột nhô ra từ mặt lưng của ruột (xem hình 2.8B), làm tăng diện tích bề mặt hấp thụ. Giun đất thải phân vào ngay trong đất.

Các hệ cơ quan còn lại của *Lumbricus* gần như tương tự với các loài tương ứng với chúng trông giống Nereis.

Mặc dù giun đất lưỡng tính nhưng sự tự thụ tinh không thể thực hiện được, do vị trí sắp xếp bên trong cơ thể của các cơ quan sinh sản. Các cơ quan này ở một số đốt trước của cơ thể. Khi tìm được đối tượng giao phối thích hợp, chúng dính lại với nhau bằng chất tiết dính nhầy và diễn ra sự chuyển nạp tinh trùng cho nhau. Tinh trùng được lưu giữ trong cơ thể và được sử dụng để thụ tinh trong khi hình thành kén trứng, quá trình này có thể liên tục trong vài tháng.

#### 4.4.3 Đỉa (Hirudinea)

Đỉa, lớp Hirudinea, chuyên hoá thành vật ký sinh ngoài. Nhiều loài hút máu động vật có xương sống. Chúng có quan hệ gần gũi với giun ít tơ, nhưng các vách ngăn trong cơ thể giảm đi nhiều và không có tơ. Các giác bám lớn ở trước và sau cơ thể được dùng để bám. Trong khi hút máu, đỉa chữa bệnh (*Hirudo medicinalis*), một loài được dùng phổ biến để trích máu, để lại vết thương hình chữ Y và tiêm vào các chất gây tê và chống đông máu. Đỉa hút no đầy máu rồi mới rời ra. Các túi bên nằm ở thành ống tiêu hoá chứa đầy đủ máu dành cho nhiều tháng. Ngoài các loài đỉa thuộc lớp Hirudinea còn có vắt – vật ký sinh hút máu sống phổ biến trong các rừng ẩm nhiệt đới.



Hình 2.8. Cấu tạo của *Lumbricus terrestris*

## 4.5 Ngành thân mềm (mollusca)

Phân loại

Ngành: Thân mềm Mollusca

Có ba lá phôi, có xoang cơ thể, cơ thể không phân đốt gồm đầu, chân cơ và khối nội tạng, có lưới bào và thường có vỏ.

Sống ở biển, nước ngọt, trên cạn.

Dị dưỡng: định cư hoặc sống tự do.

Lớp: Chân riu - Pelecypoda (mang tấm)

Cơ thể dẹp hai bên, vá có hai mảnh khíp bản lề với nhau.

Đại diện: *Mytilus*

Lớp: Chân bụng - Gastropoda

Đối xứng hai bên không rõ do vặn xoắn.

Đại diện: *Helix*, *Limnaea*, *Patella*

Lớp: Chân đầu - Cephalopoda

Đầu rất phát triển và có các xúc tu bao quanh.

Đại diện: *Loligo*, *Octopus*

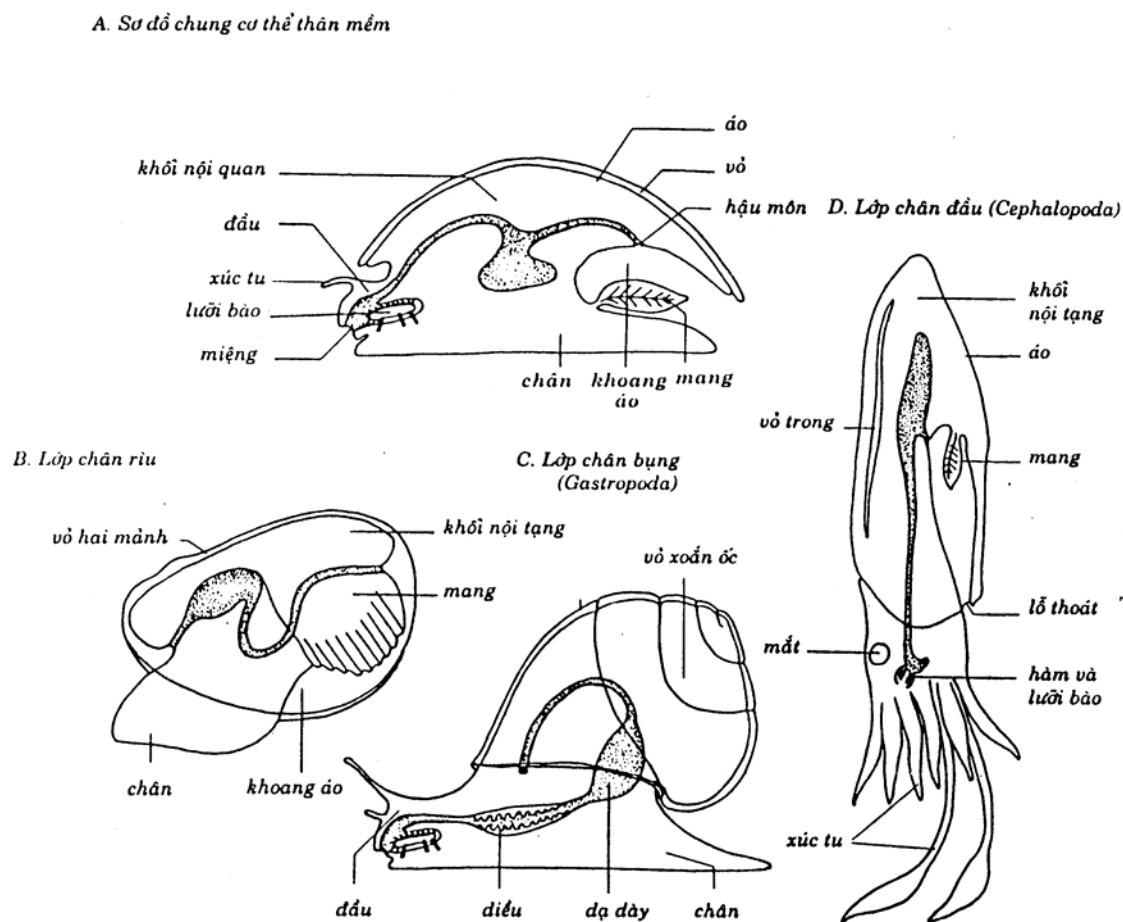
Thân mềm gồm có ốc và sên, ngao, trai, hà và các dạng lớn bơi tự do như bạch tuộc và mực ống. Hơn 100.000 loài đã được mô tả, làm cho thân mềm trở thành một trong những

nhóm động vật không xương sống thành đạt nhất. Chúng phong phú ở các thủy vực và trên cạn ẩm ướt và đã tiến hoá thành rất nhiều các dạng khác nhau.

Đặc điểm cơ bản của cấu trúc cơ thể động vật thân mềm được minh hoạ ở hình 2.9A. Cơ thể gồm có ba phần chủ yếu: đầu mang xúc tu, chân cơ có chức năng chuyển vận và khối nội tạng gồm các cơ quan còn lại của cơ thể. Trên khối nội tạng, có một nếp uốn của mô gọi là áo, trải rộng giống như chiếc ô, phủ lên các phần còn lại của cơ thể. Mặt trên của nó tiết ra một vá đá vôi cứng để bảo vệ các lá mang thanh mảnh nằm bên trong khoang áo. Hệ tiêu hoá phát triển cao, có dạ dày rỗng và các tuyến tiêu hoá. Có một cơ quan gọi là lưới bào có thể nhô ra qua miệng và được sử dụng để nạo vỡ các mảnh thực vật nhỏ đối với bọ ăn thực vật hoặc để khoét sâu vào miệng của con mồi đối với bọ ăn thịt.

Lớp Chân riu - Pelecypoda (xem hình 2.9B) gồm nhiều loài thân mềm có quan hệ họ hàng gần gũi sống ở biển như ngao, điệp và trai. Chúng có vá gồm hai mảnh kíp bản lề với nhau. Loài trai phổ biến nhất *Mytilus edulis* cũng giống như ở hầu hết các loài chân riu khác, có mang được mở rộng ra và chuyên hoá cho lọc thức ăn. Mỗi mang thùng hàng nghìn lỗ nhỏ, có lông tiêm mao. Tiêm mao hoạt động tạo ra dòng nước liên tục. Mang có vai trò như một cái rây và các phần tử thức ăn bị giữ lại, được chuyển đến miệng theo một dòng dịch nhầy. *Mytilus* thường sống bám vào đá nhờ các sợi tơ do tuyến tơ ở chân tiết ra nhưng ở nhiều chân riu khác, chân lại thích nghi cho việc đào bới và giữ con vật ở đúng vị trí trên cát hoặc bùn.

Chân bụng (Gastropoda) (xem hình 2.9C) khác biệt bởi một quá trình kì dị gọi là vặn xoắn. Quá trình này diễn ra vào giai đoạn phát triển sớm. Điển hình, khối nội tạng quay 180°. Ngoài ra các cơ quan ở một phía của cơ thể thoái hoá và khối nội tạng này uốn khúc vào bên trong vá xoắn ốc. Hầu hết vá đều vặn xoắn theo chiều kim đồng hồ. Người ta chưa hiểu rõ được là sự vặn xoắn tạo ra ưu thế gì cho ốc. Các chân bụng sống trên cạn như *Helix aspersa*, một loài ốc vườn phổ biến, thuộc một nhóm có tên là ốc có phổi mà trong đó, màng lót ẩm ướt của khoang áo được sử dụng để trao đổi khí và hình thành nên một phổi đơn giản. Nhiều loài ốc nước ngọt có phổi đã quay trở lại sống ở nước ngọt, như trường hợp *Limnaea*.



Hình 2.9. Cấu trúc cơ thể động vật thân mềm

Mực ống mực nang và bạch tuộc thuộc lớp chân đầu Cephalopoda (xem hình 2.9D) là những động vật ăn thịt hoạt động tích cực ở biển. Chúng có mức độ đầu hoá rất cao, có bộ não phức tạp và các cơ quan cảm giác chuyên hoá cao. Các nghiên cứu thực nghiệm đã chỉ ra rằng, chân đầu là các động vật thông minh, có khả năng học tập nhanh. Mực ống khổng lồ là đại diện lớn nhất trong động vật không xương sống, có thể đạt tới chiều dài 20m, kể cả xúc tu.

#### 4.6 Ngành da gai (echinodermata)

Phân loại

Ngành: Da gai Echinodermata

Ba lá phôi. Có xoang cơ thể. Không phân đốt. Đối xứng hai bên ở dạng ấu trùng được thay bằng đối xứng toả tròn ở dạng trưởng thành. Có hệ thống ống nước ví chân ống sử dụng để di chuyển. Có các mảnh xương đá vôi ở lớp bì.

Chỉ sống ở biển.

Dị dưỡng: Sống tự do.

Lớp: Sao biển - Asteroidea

Đại diện: Asterias



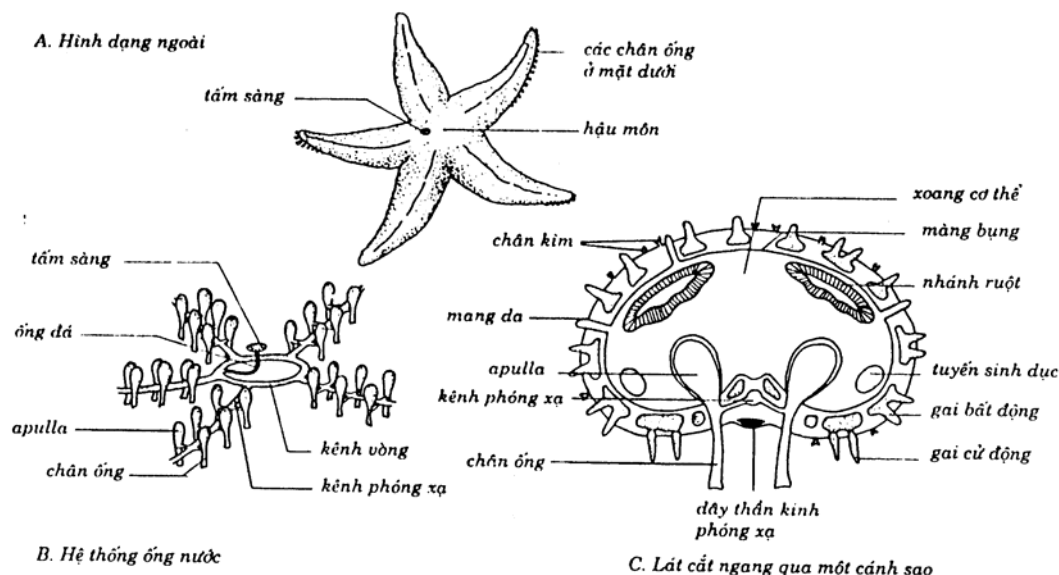
Lớp: Cầu gai - Echinoidea

Đại diện: Echinus

Sao biển và cầu gai là những da gai quen thuộc nhất, chúng có chung một sơ đồ cấu tạo cơ thể, khác hẳn so với ở bất kỳ một nhóm không xương sống nào khác. Nổi bật hơn cả là đối xứng toả tròn năm cánh và da có các gai đá vôi.

Sao biển *Asterias rubens*, được minh họa ở hình 2.10 là một loài sao biển phổ biến nhất sống ở vùng thấp ven biển và các vùng có đá. Nó di chuyển bằng cách sử dụng các dây chân ống nổi với một hệ thống ống nước bên trong (hình 2.10B). Đây là đặc điểm chỉ có ở bọn da gai và gồm các kênh phóng xạ trong từng cánh sao được nối với với một kênh vòng trung tâm, thông ra ngoài qua một ống ngắn gọi là ống đá vôi và một tấm lỗ gọi là tấm sàng. Mỗi chân ống nổi với một túi (ampulla) dạng củ hành, với các sợi cơ ở thành túi khi ampulla co sẽ đóng van nằm bên trong ống nổi ampulla với phần còn lại của hệ thống để dịch được đẩy vào chân ống, làm chân ống duỗi ra. Cuối các chân ống có các giác bám để bám chặt vào nền đáy và để mở và của những động vật Thân mềm là thức ăn của da gai như điệp và sò. Miệng của da gai nằm ở mặt dưới cơ thể (mặt miệng), còn hậu môn thì ở gần trung tâm của mặt trên (mặt đối miệng). Trong dinh dưỡng các phân của hệ tiêu hoá nhô ra qua miệng và dịch thức ăn đã tiêu hoá đi vào qua hệ thống ống nhánh trong các cánh sao.

Sự trao đổi khí giữa dịch cơ thể và môi trường ngoài diễn ra qua các phần mở rộng mảnh của màng bụng gọi là mang da. Các mang này được bảo vệ bởi các mảnh xương đá vôi cắm sâu vào lớp bì và nhô ra các gai bất động và cử động. Các chân kim bé tí có hình dạng như cái kim, do các gai biến đổi thành, có thể mở ra và khép lại để cặp bắt các sinh vật nhỏ và làm sạch mặt ngoài cơ thể.



Hình 2.10. Cấu trúc của *Asterias rubens*

Cầu gai có vá bao ngoài hoàn chỉnh do các mảnh xương liên kết lại hình thành nên, còn cấu trúc cơ thể thì tương tự như sao biển, chỉ khác là năm cánh uốn nếp lại và nhô lên trên đỉnh. Chúng ăn các mảnh vụn thực vật ở trên nền đá.

#### 4.7 Ngành giun tròn (nematoda)

Phân loại

Ngành Giun tròn Nematoda

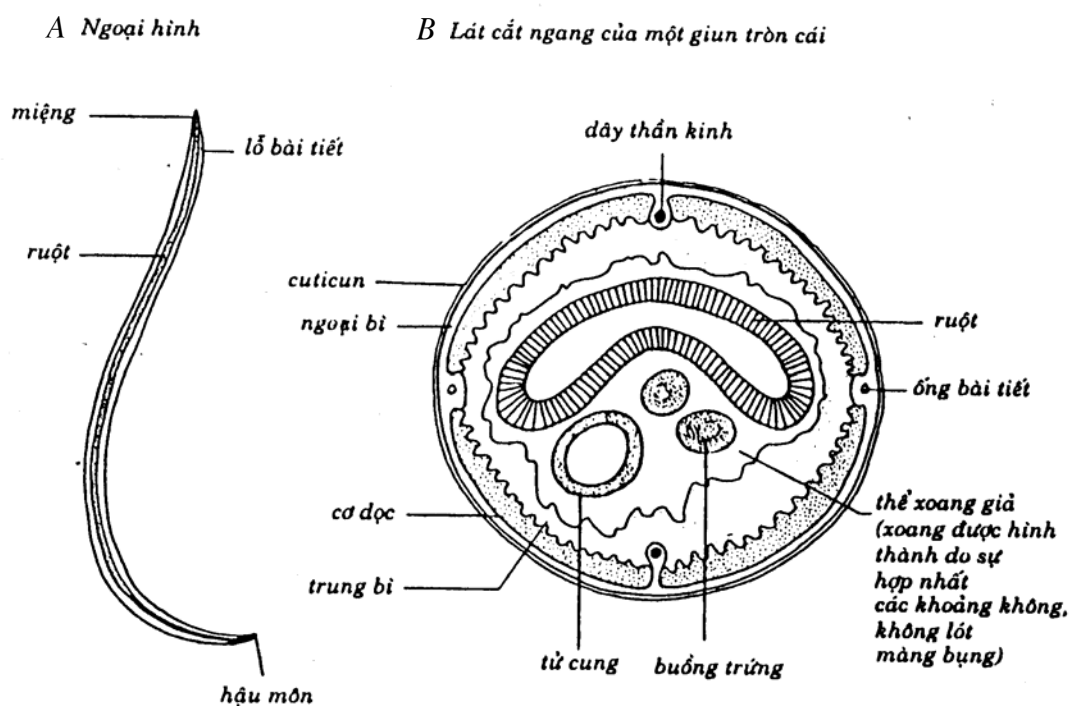
Ba lá phôi. Có thể xoang giả. Không phân đốt. Vận động do co các sợi cơ dọc (thiếu cơ vòng).

Phân bố rộng: biển, nước ngọt, trên cạn.

Dị dưỡng: sống tự do, nhiều dạng ký sinh.

Đại diện: *Ascaris*, *Enterobius*, *Taxocara*, *Trichinella*, *Whucheria*

Giun tròn là những sinh vật chủ yếu sống ở nước và đất. Hầu hết các loài đều có kích thước hiển vi, nhưng một ít loài có chiều dài đạt tới 30cm. Mặc dù đa dạng và phong phú, nhưng chúng có cấu trúc kém tiến bộ so với các ngành động vật khác. Xoang cơ thể của giun tròn (hình 2.11) là thể xoang giả, được hình thành do sự hợp lại của các khoang không ở lớp trung bì. Thể xoang giả có một số nét tiến bộ của thể xoang chính thức, nhưng ruột chỉ có một lớp tế bào, không có cơ nên thức ăn được xáo trộn do cử động toàn bộ cơ thể.



Hình 2.11. Cấu tạo của giun tròn

ác giun tròn điển hình, gồm những giun nhá màu trắng hoặc trong suốt, dễ nhận thấy do những vận động uốn lượn liên tục của chúng. Những vận động này do sự co của bốn nhóm cơ dọc riêng biệt nhau, làm cho cơ thể uốn cong về các phía đối diện. Không có các sợi cơ vòng.

Giun tròn ký sinh ở rất nhiều động vật và thực vật khác nhau và nhiều loài là tác nhân gây bệnh của các loại cây trồng và vật nuôi quan trọng đối với kinh tế. Có khoảng 50 loài gây bệnh ở người. *Ascaris lumbricoides* sống trong ruột và là giun tròn lớn nhất. Nó là loài phổ biến trong tất cả các loài ký sinh ở người. Giun trưởng thành ít gây nguy hiểm, trừ khi chúng quá nhiều đến mức làm tắc ống ruột. Một loài phổ biến khác là giun kim - *Enterobius vermicularis*, sống trong ruột kết. Các giun cái chín sinh dục đẻ trứng quanh hậu môn, thường gây ngứa liên tục. *Ascaris* và *Enterobius* có chu trình sống tương tự nhau, đều không qua vật

chủ trung gian và trứng đẻ ra trực tiếp nhiễm đến người. Đã có thuốc phòng trị cả hai loại giun này.

Các loại nguy hiểm nhất thường do các loài giun có chất độc gây ra, do chó và mèo nuôi truyền sang. Người không phải là vật chủ thông thường nhưng có khả năng bị nhiễm khi vuốt ve các vật nuôi này. Giun *Toxocara non* bò quanh cơ thể, gây hại nhiều nơi trên vật chủ và có thể nằm lại tại vầng mạc gây ra bệnh mù nhất là ở trẻ em. Trong thịt lợn thường có bào xác của giun xoắn *Trichinella*, do vậy, thịt lợn phải được nấu chín để tránh bệnh suy nhược cơ thể do sự kết nang kén của ấu trùng mới của giun xoắn ở cơ người gây ra. Giun chỉ - *Wuchereria bancrofti*, và các giun tròn cùng họ khác, do muỗi truyền sang và khi bị nhiễm kéo dài sẽ gây ra triệu chứng khó chịu của bệnh phù voi.

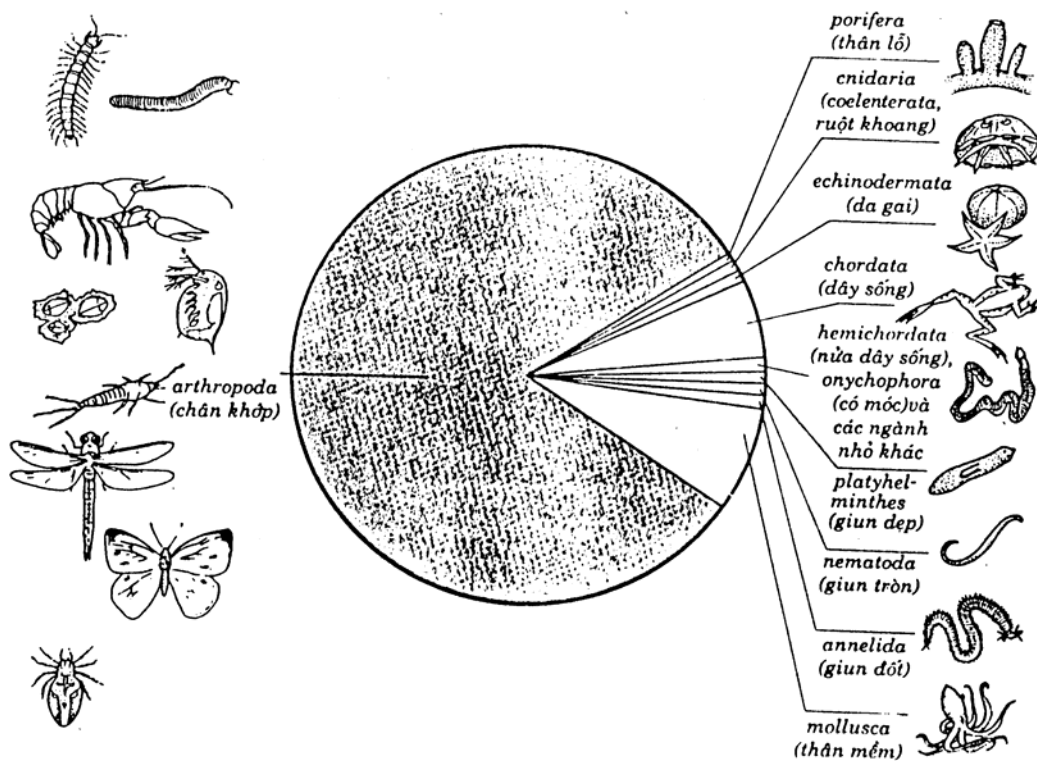
#### 4.8 Ngành chân khớp (Arthropoda)

Chân khớp rõ ràng có mối quan hệ tiến hoá với giun đốt. Cả hai nhóm đều có miệng nguyên sinh, có sự phân cắt trứng xoắn ốc và đều có cơ thể phân đốt. Các đặc điểm chung về giải phẫu của chúng gồm: Có hệ mạch máu lưng, có một dây thần kinh bụng với các đôi hạch thần kinh ở các đốt và có các đôi thần kinh phụ, ít nhất là một trên một đốt của cơ thể.

Bằng chứng phụ thêm về mối quan hệ giữa chân khớp và giun đốt ta thấy ở giun móc, thuộc ngành có móc *Onychophora*, một nhóm nhá gồm các sinh vật nhiệt đới, trong đó có *Peripatus*. Giống như các thành viên khác của ngành, *Peripatus* vừa có các đặc điểm của giun đốt vừa có các đặc điểm của chân khớp. Ví dụ nó có hệ máu giống giun và xoang cơ thể nó thu hẹp lại do sự phát triển của mô liên kết và hình thành một xoang mới gọi là xoang máu. Trao đổi khí thực hiện nhờ hệ thống ống tương tự như hệ ống khí của chân khớp. Mặt khác hệ bài tiết là đơn thận, loại thận điển hình cho giun đốt.

Vận động của *Peripatus* phụ thuộc vào áp lực thuỷ tĩnh và có hiệu quả nâng đỡ. ở tất cả các Chân khớp, chức năng này được thực hiện bởi vá cứng bao ngoài (bộ xương ngoài) với các khớp giúp cho cử động. Bộ xương ngoài giúp bảo vệ về mặt cơ học và như một cái khung để cơ bám vào.

Ba thành phần cơ bản trong cấu trúc cơ thể Chân khớp là: cơ thể phân đốt, có khớp ở phần phụ và có bộ xương ngoài cứng, xuất hiện đầu tiên ở vài nhóm sinh vật phát triển từ các dạng cổ xưa giống giun đốt, cách đây hơn 550 triệu năm. Các nhóm này bao gồm cả trùng ba lá (ba thùy) *Trilobita*. Trùng ba lá chiếm ưu thế ở biển hàng trăm triệu năm, nhưng dần dần ít đi và cuối cùng bị tuyệt diệt cách đây 220 triệu năm. Giáp xác xuất hiện đầu tiên, theo hoá thạch cũng vào khoảng thời gian trên và tiếp tục phát triển mạnh để ngày nay có rất nhiều loài sống ở biển và nước ngọt. Nhện hoá thạch từ cách đây 400 triệu năm, còn côn trùng và các dạng ở cạn khác được tìm thấy trong đá cách đây 350 triệu năm. Giống với tổ tiên cổ xưa của chúng, các loài chân khớp hiện đại là những sinh vật vô cùng đa dạng. Chúng chiếm hơn 80% tổng số loài động vật đã biết (hình 2.12). Phần này nêu khái quát một số dạng cấu trúc của chân khớp và bàn về những yếu tố quan trọng đã góp phần tạo nên sự đa dạng của chúng.



Hình 2.12. Số lượng các loài động vật thuộc các nhóm khác nhau

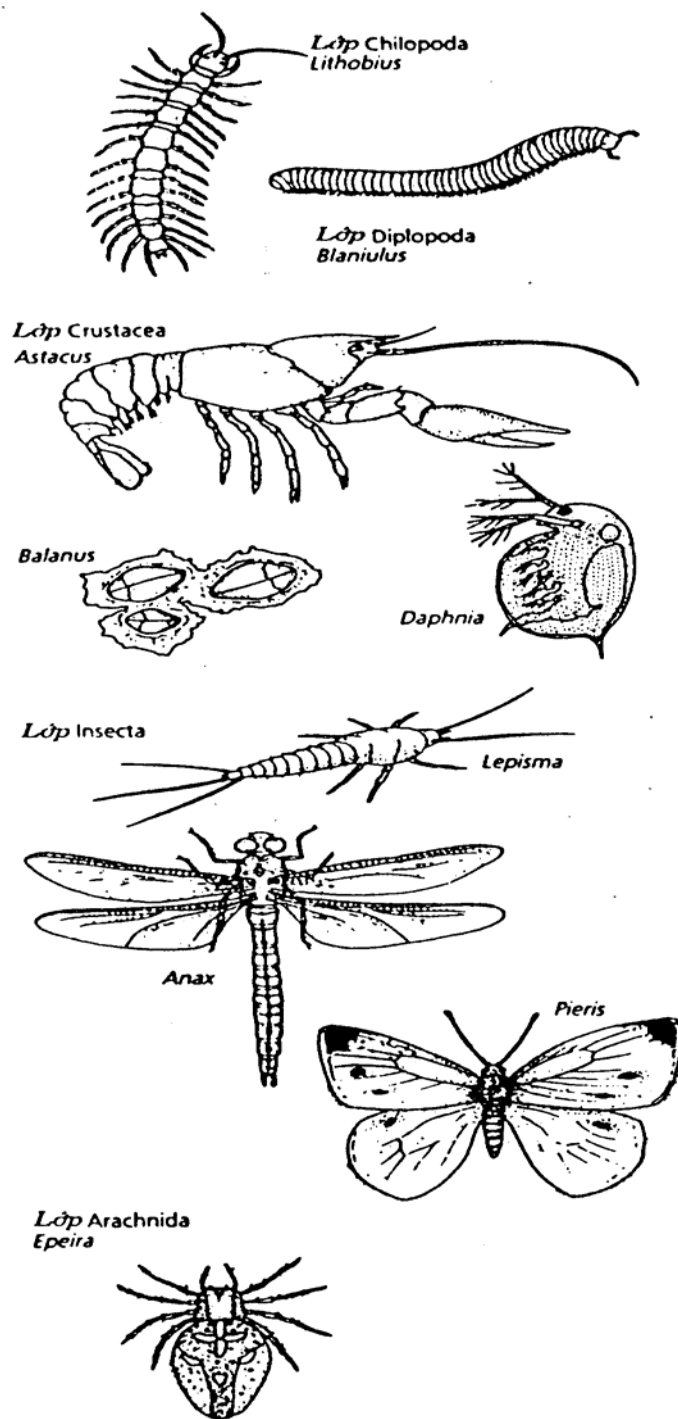
#### 4.8.1 Phân loại chân khớp

Hình 2.13 minh họa các đại diện điển hình thuộc năm lớp chính của chân khớp hiện đại. Dưới đây là một hệ thống phân loại chính thức:

Phân loại

Ngành: Chân khớp - Arthropoda.

Miệng nguyên thủy, ba lá phôi, xoang cơ thể được thay bằng xoang máu, cơ thể phân đốt với các chân khớp và có bộ xương ngoài cứng.



Hình 2.13. Các lớp Chân khớp

Sống ở biển, nước ngọt và trên cạn.

Dị dưỡng, sống tự do, ký sinh.

Lớp: Chân môi - Chilopoda (rết).

Thân dài, có nhiều chân bò, ở cá thể trưởng thành, mỗi đốt mang một đôi chân

Đại diện: Lithobius

Lớp: Chân kếp - Diplopoda (nhiều chân).

Thân dài có nhiều chân bò, hai cặp chân ở mỗi đốt mang chân của cá thể trưởng thành.

Đại diện: Blaniulus

Lớp: Giáp xác - Crustacea

Gồm các chân khíp sống ở nước ngọt và trên cạn, có hai đôi râu (aten) hầu hết các đốt đều có mấu phụ

Đại diện: Astacus, Balanus, Carcinus, Daphnia, Oniscus

Lớp: Côn trùng - Insecta

Gồm các chân khíp sống ở nước ngọt và trên cạn, có một đôi râu, có đầu, ngực và bụng phân hoá rõ ràng, ba đôi chân.

Phân lớp: Không cánh (Apterygota) gồm các côn trùng không có cánh.

Đại diện: Lepisma

Phân lớp: có cánh Pterygota

Gồm các côn trùng có cánh.

Nhóm: Biến thái không hoàn toàn (cánh ngoài - Exopterygota).

Vòng đời không có giai đoạn nhộng, các giai đoạn sâu non ứng với con trưởng thành cánh phát triển ra phía bên ngoài.

Đại diện: Anax, Schistocerca

Nhóm: Biến thái hoàn toàn (cánh trong - Endopterygota)

Vòng đời qua giai đoạn nhộng, các giai đoạn sâu non không giống với con trưởng thành, cánh phát triển bên trong.

Đại diện: Musca, Pieris

Lớp: Nhện - Arachnida

Gồm các chân khíp sống trên cạn, cơ thể phân thành phần đầu – ngực (prosoma) và phần thân sau (opisthosoma) (phần bụng), có bốn đôi chân.

Đại diện: Epeira, Ixodes, Scorpio

Rết (lớp Chân môi- Chilopoda) và nhiều chân (lớp Chân kếp - Diplopoda) khác biệt nhau bởi số lượng các cặp chân ở mỗi đốt thân của cá thể trưởng thành. Hình dạng cơ thể và số lượng chân là những đặc điểm thích nghi với các phương thức sống khác nhau. Bọn nhiều chân là những động vật ăn thực vật, sống tại các ổ lá cây và ở đất nên những chân tăng thêm giúp cho chúng gia tăng lực đẩy khi đào bới. Nơi sống của rết cũng tương tự, nhưng chúng chuyên hoá ăn động vật. Chân của rết dài hơn và dang rộng hơn giúp cho chúng có thể di chuyển nhanh khi săn đuổi vật mồi.

Các giáp xác là những sinh vật thành đạt ở biển và nước ngọt. Chúng có hai đôi râu và hai đôi phân phụ ở hầu hết các đốt cơ thể. Nhiều loài có kích thước nhỏ hoặc có kích thước hiển vi như Daphnia nước ngọt hoặc các loài động vật nổi sống ở biển với số lượng cực nhiều ở tầng nước mặt các đại dương. Những loài lớn hơn gồm các loài cua, tôm hùm. Trong số chúng có một số loài đạt tới kích thước đáng kể chẳng hạn như các loài cua nhện khổng lồ đôi khi bề ngang cơ thể vượt quá 45cm còn các đôi chân dang rộng tới 3,5m hoặc hơn, rất ít loài

giáp xác sống trên cạn, trong đó rệp cây là loài thích nghi nhất nhưng chỉ phân bố giới hạn ở những nơi ẩm ướt.

Trong khi đó, đa số các loài côn trùng sống trên cạn, những đặc điểm đặc trưng nhất của chúng là cơ thể phân chia rõ ràng thành ba vùng: đầu, ngực và bụng; có một đôi râu và ba đôi chân. Một số loài côn trùng như bọ đuôi bật và bọ bạc, *Lepisma*, không có cánh (lớp phụ không cánh- Apterygota) nhưng đa số các loài côn trùng có hai đôi cánh xuất phát từ các đốt ngực thứ hai và ba (lớp phụ có cánh - Pterygota). ở các loài thuộc nhóm này có những biến đổi quan trọng trong quá trình phát triển và chu trình sống của chúng.

Nhóm nhện cũng sống trên cạn. Chúng gồm các loài nhện, bò cạp, ve bét và rệp. Tất cả chúng đều có cơ thể phân chia thành hai phần: phần đầu – ngực và phần thân sau có bốn đôi chân. Chúng không có râu nhưng thay vào đó đốt đầu tiên của phần đầu – ngực mang một đôi chân kim chìa ra có các răng độc.

#### 4.8.2 Những ưu điểm và nhược điểm của bộ xương ngoài

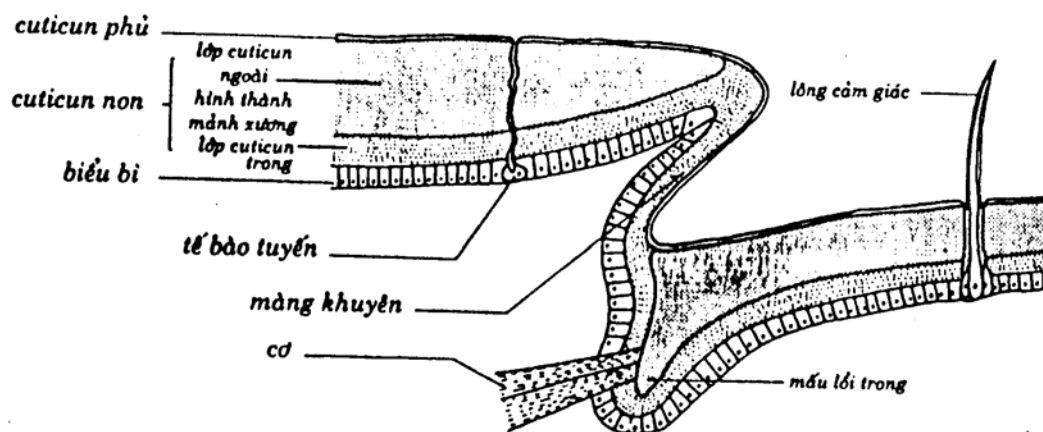
Tất cả động vật chân khớp đều có bộ xương ngoài. Cấu trúc và các đặc tính của lớp vá cứng bên ngoài này có tầm quan trọng rất lớn trong khi giải thích sự thành đạt của nhóm động vật này, nhưng nó cũng có một số nhược điểm.

##### Cấu trúc

Cấu trúc điển hình bộ xương ngoài hoặc lớp vá cuticun minh hoạ ở hình 2.14. Lớp ngoài cùng được gọi là lớp cuticun phủ thường là cực mỏng với độ dày 1-2 và được hình thành nên từ polysaccharit chứa nitơ bền dai gọi là kitin cùng với các sợi protein. Nó tạo nên lớp phủ dẻo, liên tục hay còn gọi là lớp cuticun trong và được tăng cường ở từng đoạn bởi các phần cứng bằng cuticun ngoài đã được cứng hoá, tạo nên các đĩa xương gọi là các mảnh xương. Điển hình lớp cuticun trong gấp nếp tại các vùng nằm giữa các mảnh xương tạo nên các màng khuyên giúp cho sự vận động giữa các đoạn ống kề cận nhau của bộ xương ngoài. Các hãm hình chữ V hoặc các gờ nổi cuticun gọi là mấu lồi trong tạo ra các chỗ bám của cơ.

Toàn bộ các cuticun là một cấu trúc được tạo thành bởi các tế bào biểu bì, các tế bào này còn có khả năng tiết ra màng đáy dai. Toàn bộ cấu trúc này ngăn chặn được sự tấn công của vi khuẩn. Chú ý rằng, thành cơ thể của một động vật chân khớp thiếu các lớp cơ vòng và cơ dọc xen kẽ như kiểu đặc trưng của tổ chức giun đốt. Màng bụng cũng không có bởi vì thể xoang đã được thay bằng một loại khoang mới mà gọi là khoang máu.

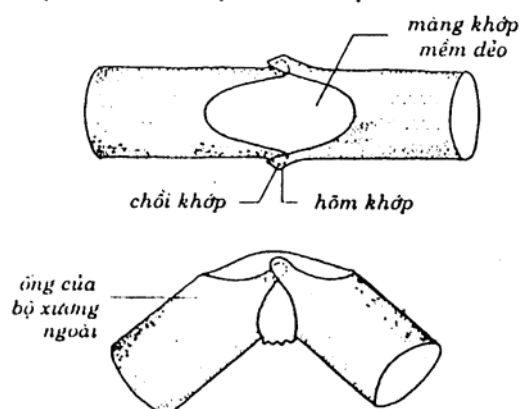
Chi của chân khớp gồm một ống cứng các loại chân khớp vùi nhau. Như ở hình 2.15A, tại chỗ khớp của mỗi ống có một đôi chồi khớp dạng que. Các chồi khớp này vừa khít với các hãm khớp tương ứng nằm ở ống thứ hai để hai ống này khớp động với nhau. Tầm hoạt động được qui định bởi hình dạng của các ống. Thông thường, chồi khớp có thể quay được 60o tính từ vị trí duỗi thẳng ra cho đến vị trí gấp cong lại.



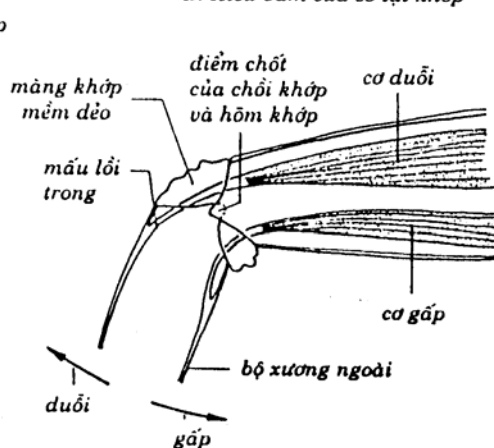
Hình 2.14. Cấu tạo lớp Cutium ở chân khớp

Hoạt động điều khiển chi của các cơ nhờ cấu trúc ba hướng của khíp. H•y quan sát vào hình 2.15B và chú ý rằng, cơ duỗi được nối với máu lồi trong của nó, ở phía trên điểm chốt của chồi khíp và hãm khíp để khi nó co lại làm cho khíp duỗi ra. Mặt khác cơ gấp lại nối với phía dưới điểm chốt và để gấp cong khíp lại.

A. Khíp với các chồi khíp và hãm khíp



B. Kiểu bám của cơ tại khíp



Hình 2.15. Cấu tạo của khíp bản lề của chi Chân khớp

### Tính linh hoạt

Bộ xương ngoài có những đặc tính tuyệt vời về mặt cấu trúc, giúp cho các phần phụ của cơ thể trở nên chuyên hoá theo nhiều chức năng rất khác nhau, ví dụ tôm hùm có các đôi phần phụ khác nhau biến thành râu (anten), các phần phụ miệng, kìm, chân bò, mang và các cấu trúc sinh sản. Kích thước và hình dạng của chúng vô cùng đa dạng, nhưng kiểu cấu trúc cơ bản và chất liệu tạo thành lại như nhau. Tương tự như vậy ở côn trùng, các phần phụ miệng của các loài khác nhau được chuyên hoá để phù hợp với nhiều chế độ ăn khác nhau. Hàm trên của bộ cánh cứng có thể cắt qua được mảnh đồng và cắn rất đau. ở muỗi, các cấu trúc như vậy lại được biến đổi thành vòi chích hút có hình dạng như chiếc kim để đâm xuyên qua da, trong khi ở ong mật các cấu trúc này lại tiêu giảm thành dạng hình thìa nhá để nhào nặn sáp ong.

Nhiều đặc tính linh hoạt kiểu như vậy cũng tham gia vào quá trình cứng hoá, biến đổi các vật liệu mềm của lớp trong cuticun thành các màng cứng dai của vá cuticun ngoài. ở côn trùng quá trình này gọi là sự cứng hoá và phụ thuộc vào sự tích tụ lượng protein dai không hoà tan



sclerotin, ở trong các khoảng trống nằm giữa các phân tử kitin, các protein này được nối qua lại với nhau nhờ quá trình tannin hoá, một phản ứng hoá học mà các hợp chất chứa phenol được sử dụng như là cầu nối giữa hai chuỗi protein lân cận nhau. ở giáp xác, bộ xương ngoài được cứng hoá nhờ sự tích tụ cacbonat canxi và photphat canxi.

#### Lột xác

Một bất lợi lớn nhất của bộ xương ngoài là kích thước của nó cố định, nên để sinh trưởng cơ thể, vào các khoảng thời gian nhất định, lớp vỏ ngoài này bắt buộc phải được lột bỏ. Quá trình lột bỏ lớp cuticun cũ này gọi là sự lột xác. Lớp cuticun mới được hình thành ở bên dưới và do lột xác, cơ thể lớn lên đạt tới một kích thước mới lớn hơn trước khi lớp cuticun mới này cứng lại.

Thời điểm lột xác này được kiểm soát bởi hormon lột xác ecdysone và xảy ra khi nồng độ hormon trong máu tăng lên.

#### Kích thước :

Bộ xương ngoài có vai trò nâng đỡ rất hiệu quả đối với những sinh vật có kích thước nhỏ. Tuy nhiên, khi chân khớp lớn hơn, số đo thể tích và trọng lượng cơ thể tăng theo tỷ lệ lập phương so với số đo chiều dài của cơ thể và làm cho bộ xương ngoài chắc chắn sẽ phải nặng hơn và dày hơn rất nhiều. Không có giải pháp nào cho vấn đề có tính chất cơ học này và chính nó đã giới hạn kích thước cơ thể chân khớp không lớn hơn 10 - 15 cm, dù theo chiều đo nào. Côn trùng có khối lượng nặng nhất là bọ cánh cứng khổng lồ, có thể đạt tới 100 gam. Các chân khớp sống ở nước có được sự nâng đỡ của khối nước xung quanh nên có thể lớn hơn.

### 4.8.3 Những đặc điểm thích nghi của côn trùng

Côn trùng là nhóm thành đạt nhất của chân khớp bởi vì nhiều loài trong chúng thích nghi rất cao với đời sống trên cạn. Phần này mô tả cấu trúc và các hoạt động sống của côn trùng, qua đại diện châu chấu, để giải thích những đặc điểm thích nghi rất quan trọng làm cho các loài côn trùng có khả năng phát triển rất nhanh chóng khắp mọi nơi, thậm chí cả những sinh cảnh trên cạn khô hạn nhất.

#### Đặc điểm ngoài:

Hình 2.16 minh họa đại diện châu chấu sa mạc - *Schistocerca gregaria*. Có thể thấy rằng, mỗi vùng cơ thể chuyên hoá cho những chức năng riêng. Sự đầu hoá cao với hệ thần kinh, các cơ quan cảm giác và bộ máy dinh dưỡng đều tập trung ở đầu. Các cơ quan cảm giác đáng chú ý nhất là râu và mắt kép lớn, mặc dù cũng có các mắt đơn.

Đốt ngực được chuyên hoá cho vận động, gồm 3 đốt và mỗi đốt có một đôi chân khớp. Cả 3 cặp chân này đều có gai và móc giúp cho việc bám chặt khi đi và bò, còn hai chân sau lớn thích nghi cho nhảy. Có hai đôi cánh.

Hai cánh trước dài, hẹp phủ lên hai cánh sau, trừ khi bay. Các mảnh cứng ở lưng của đốt ngực thứ nhất được mở rộng để hình thành nên một cấu trúc gọi là tấm lưng ngực trước. Tấm này kéo dài về phía sau và phủ lên gốc của cánh trước.

Châu chấu có phần bụng lớn, chứa các cơ quan tiêu hoá, bài tiết và sinh dục. Mỗi đốt được bảo vệ bởi hai tấm lưng cong, gọi là tấm lưng, các tấm này che phủ lên mặt lưng, còn tấm ức che phủ lên mặt bụng. Chúng liên kết với nhau bởi các nếp gấp cuticun mềm, để có thể cử động và kéo dài ra. Các lỗ thở là các lỗ mở ra bên ngoài của ống khí.

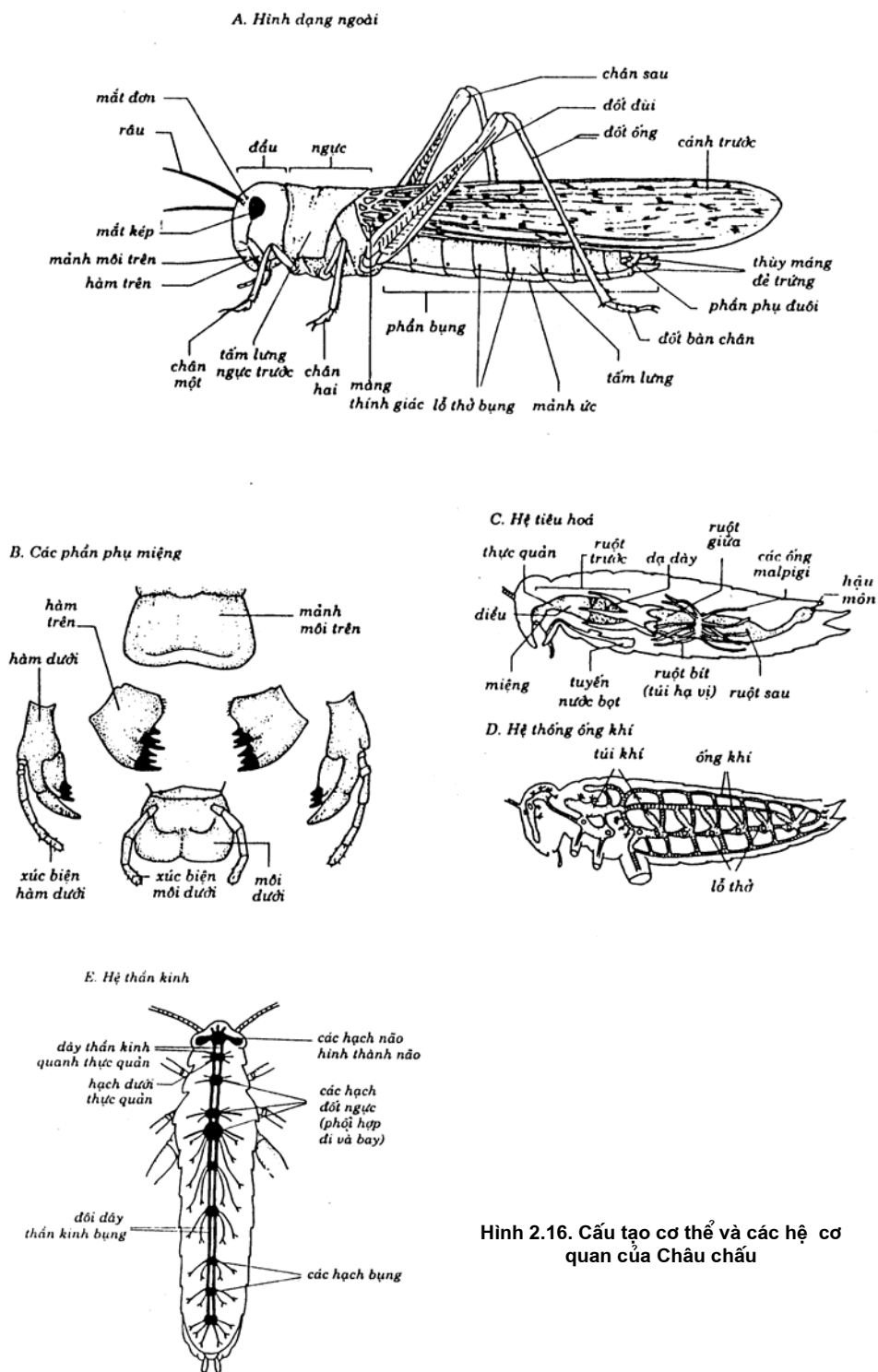
## Dinh dưỡng và tiêu hoá

Châu chấu có các phần phụ miệng chuyên hoá để cắn và nghiền các chất liệu là thực vật. Như đã mô tả ở hình 2.16B các phần phụ miệng gồm một mảnh môi trên dạng nắp túi và một mảnh môi dưới, với một đôi hàm trên màu đen bóng loáng có các gờ lớn để nghiền và cắn, và một đôi hàm thứ hai gọi là hàm dưới, nằm giữa hai mảnh môi này. Mảnh môi trên và hàm dưới có các phần phụ khớp động gọi là xúc biện, được sử dụng để sờ mó và đánh giá mùi vị thức ăn trước khi cắn xé vật môi ra từng mảnh nhỏ. Ở giai đoạn nghiền sau đó, thức ăn được cho tẩm ướt bằng nước bọt, trước khi chuyển vào qua miệng.

Ruột của châu chấu gồm 3 phần chính (xem hình 2.16C). Ruột trước được lót bởi cuticun và gồm có thực quản, diều và mề. Các thức ăn ăn vào được chứa trong diều. Tại đây, thức ăn được tiêu hoá một phần nhờ enzym amylaza của nước bọt. Mề là bộ phận nghiền thức ăn tích cực, bên trong có các nếp cuticun với nhiều răng rất nhỏ trên mặt. Từ đây, thức ăn đi vào ruột giữa, là một ống ngắn được lót bởi các tế bào nội bì. Đây là phần tiêu hoá và hấp thụ quan trọng nhất. Ở đầu trước ruột giữa có các ống nhánh được gọi là ruột bít (túi hạ vị) có vai trò sản xuất ra các enzym và làm tăng diện tích hấp thụ. Khi thức ăn từ mề đi vào ruột giữa, thức ăn được bao lại trong một ống kitin có nhiều lỗ nhỏ, gọi là màng tiêu hoá. Màng này cho các enzym và các chất dinh dưỡng thấm qua nhưng lại có khả năng bảo vệ các tế bào nội bì khỏi bị tổn thương do cọ xát. Màng này được tiết ra liên tục và tạo nên khí quản ngoài bao phủ lên phân, Khi phân đi qua ruột cuối và ruột thẳng của ruột sau, nước được giữ lại làm cho phân thải ra ngoài hoàn toàn khô.

## Bài tiết

Hệ bài tiết của châu chấu bao gồm các ống Malpighi. Khi giải phẫu, các ống này có cấu tạo giống như các sợi chỉ mảnh nhỏ màu hồng bám vào đầu cuối ruột giữa, tại điểm chuyển tiếp giữa ruột giữa và ruột sau (hình 2.16C). Các ống này phát triển rộng khắp xoang cơ thể. Cuối các ống này bị bịt kín, nhưng chúng hấp thụ được các sản phẩm chất thải nitơ như urat natri và urat kali từ máu. Cơ trên thành các ống này làm rung động máu và tạo ra vận động kiểu nhu động. Khi chất dịch bên trong các ống này chảy tới ruột, dioxit cacbon được tiết ra, tạo nên môi trường axit thuận lợi cho sự lắng đọng axit uric ở thể rắn. Chất thải dạng bột nhỏ chứa các tinh thể axit uric được chuyển đến ruột sau. Tại đây nước được giữ lại.



Hình 2.16. Cấu tạo cơ thể và các hệ cơ quan của Châu chấu

Khả năng tiêu hoá và bài tiết không bị mất nước ở châu chấu là những đặc điểm thích nghi quan trọng đối với đời sống trên cạn. Châu chấu không uống nước. Chúng nhận nước qua thức ăn mà chúng ăn vào hoặc “nước trao đổi chất” được tạo ra khi hô hấp. Một số côn trùng, như một gỗ chỉ ăn gỗ khô, gần như hoàn toàn sống bằng nước trao đổi chất, đó những thích nghi hiệu quả chống lại sự mất nước.

Trao đổi khí và tuần hoàn

Sự thích nghi quan trọng khác đối với đời sống trên cạn là có một hệ thống trao đổi khí hiệu quả. ở các côn trùng, nó là một mạng lưới các ống phân nhánh gọi là hệ thống ống khí (hình 2.16D). Các ống khí lớn được lót bởi cuticun và có các vòng kitin dày để nâng đỡ. Từ các lỗ mở ra bên ngoài của chúng, khí đi vào qua hệ thống các túi khí, rồi vào các ống nhỏ hẹp hơn nhiều gọi là các tiểu ống khí. Các tiểu ống khí có thành ống thấm qua được, nhưng không lót bằng cuticun và ít nhất một phần có chứa dịch. Chúng len lỏi đến khắp mọi nơi trong cơ thể. Oxy từ không khí hoà tan trong dung dịch và được chuyển đến các tế bào mô, còn CO<sub>2</sub> do hô hấp tạo ra được chuyển theo hướng ngược lại.

Hệ thống này tiến hành trao đổi khí nhờ hoạt động cơ ở phần bụng có sự phối hợp với việc đóng và mở các lỗ thở. Không khí đi vào qua các lỗ thở ở phía trước và đi ra ngoài qua các lỗ thở ở phía sau. Vào các thời điểm khác, các van của lỗ thở đóng lại để tránh mất nước.

Các cơ chế trao đổi khí của côn trùng như vậy đã không cản đến sự phát triển cao của hệ tuần hoàn nữa. Các côn trùng có hệ tuần hoàn hở và các cơ quan trực tiếp ngập trong máu. Cấu tạo chủ yếu là tim có dạng ống. Tim thu nhận máu từ xoang máu và bơm máu lên phía đầu. Máu thấm qua các khoảng trống giữa các mô và chảy chậm chậm trở về phía bụng.

#### Hoạt động bay

Khả năng bay là rất quan trọng. Nó cho phép côn trùng trốn thoát khỏi kẻ thù, khai thác được các nguồn thức ăn mới, chiếm cứ các nguồn sống mới và tìm kiếm “bạn tình” dễ dàng hơn.

Có hai cơ chế bay tương đối khác nhau. ở châu chấu và các côn trùng như chuồn chuồn, các cơ bám trực tiếp vào gốc cánh tạo ra lực đẩy chủ yếu. Cánh đập tương đối chậm, ở châu chấu là 20 lần trong một giây và các cánh trước và các cánh sau có xu hướng đập theo nhịp khác nhau. ở nhóm thứ hai, bao gồm phần lớn côn trùng, các cơ bám trực tiếp được sử dụng để thay đổi góc cánh trong khi bay hoặc xếp cánh lại trong khi nghỉ, nhưng lực tạo ra không mạnh lắm. Thay vào đó, cánh hoạt động nhờ các cơ không bám trực tiếp vào gốc cánh. Các cơ gián tiếp này khi hoạt động làm thay đổi hình dạng của đốt ngực. Các côn trùng có cơ bay gián tiếp thường đập cánh nhanh. Ví dụ, ong mật đập cánh 250 lần trong một giây.

Động tác nâng cánh nhờ các cơ nâng thẳng đứng. Các cơ này kéo dài từ gốc phần ngực tới tấm lưng di động cũng ở phần ngực. Hoạt động của các cơ hạ cánh ít rõ ràng hơn. Các cơ này chạy từ trước ra sau ở bên trong đốt ngực và khi các cơ này co làm cho vòm đốt ngực cong lên theo gốc cánh. ở nhiều nhóm côn trùng, cặp cánh thứ hai bị giảm đi về kích thước, như ong bắp cày và ong (bộ cánh màng Hymenoptera). ở ruồi, ruồi nhé và muỗi (bộ Hai cánh Diptera), cánh sau bị tiêu giảm thành các cơ quan thăng bằng nhá có dạng dùi cui, gọi là cánh thùy, trong khi ở cánh cứng (bộ Cánh cứng Coleoptera), các cánh trước được biến đổi thành các cánh cứng có chức năng bảo vệ và chỉ có các cánh sau đập nhanh để bay mà thôi.

#### Các cơ quan cảm giác và tập tính

Để phối hợp các hoạt động phức tạp cần thiết phải có các cơ quan cảm giác tinh vi và hệ thần kinh phát triển cao. ở châu chấu, hệ thần kinh gồm một đôi dây thần kinh bụng có nhiều thân tế bào thần kinh tập trung thành các hạch thần kinh (hình 2.16E). Một số hạch tập hợp lại thành n<sup>o</sup> giúp cho việc thu thập thông tin từ các cơ quan cảm giác và điều khiển hoạt động của cơ thể một cách thích hợp.

Châu chấu có các cơ quan cảm giác phát triển cao. Nó có hai mắt kép lớn mỗi mắt gồm hàng ngàn mắt đơn sáu cạnh, mỗi ô mắt là một đơn vị thị giác hoàn chỉnh, cách biệt với các ô mắt lân cận bởi các tế bào sắc tố. Các tia sáng thường nhận được trên một góc rất hẹp (1-2o)

để tạo nên hình ảnh ghép hoặc ảnh “khảm”. Tiêu cự mắt cố định, nhưng mắt có khả năng phát hiện rất nhạy cảm các vật cử động. Các mắt đơn có cấu tạo tương tự như từng ô mắt. ở nhiều côn trùng trưởng thành, các mắt đơn cùng có mặt với mắt kép, nhưng chức năng của chúng vẫn chưa biết được đầy đủ.

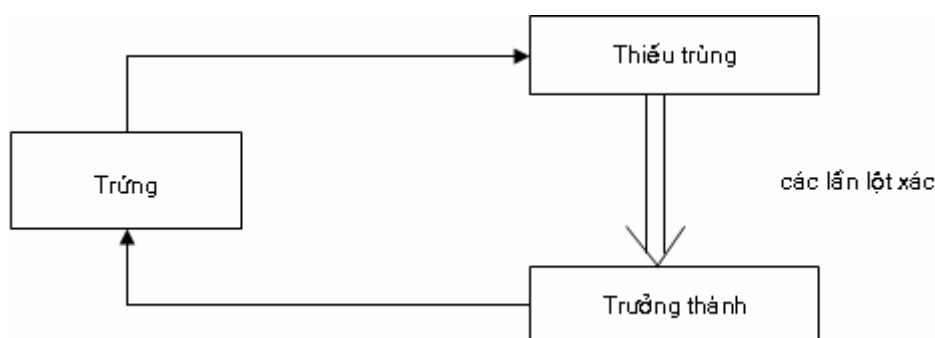
Râu và các phần phụ và chân của châu chấu đều được bao phủ bởi các lông cứng nhám mịn, gọi là lông cảm giác. Các lông cảm giác cũng được phân bố trên bề mặt cơ thể. Có các loại lông cảm giác khác nhau đóng vai trò xúc giác, khuấy động không khí và cảm nhận kích thích hoá học. Hoạt động bay bắt đầu khi một con châu chấu bị buộc vào sợi dây được nhắc dần lên cho đến khi chân của nó rời ra khỏi bề mặt bám. Nếu vẫn cứ treo lơ lửng thì châu chấu sẽ ngừng bay một lúc, nhưng có thể làm cho nó lại bắt đầu bay bằng cách thổi một luồng hơi hướng lên phía đầu của nó. Cả hai phản ứng này đều là những phản xạ do sự kích thích các lông xúc giác gây ra.

Một số lông cảm giác có thể phát hiện được các chấn động âm thanh, nhưng châu chấu cũng có thêm cấu trúc để nghe gọi là màng thính giác. Đó là một màng mỏng, nằm trên thành cơ thể ở một bên đốt bụng thứ nhất. Các sóng âm thanh làm rung màng này và kích thích các tế bào cảm giác tạo ra các xung thần kinh. Chức năng quan trọng nhất của màng thính giác là phát hiện những “bài ca” đầy quyến rũ do châu chấu đực phát ra bằng cách cọ sát các khía răng cưa ở chân vào mép cánh.

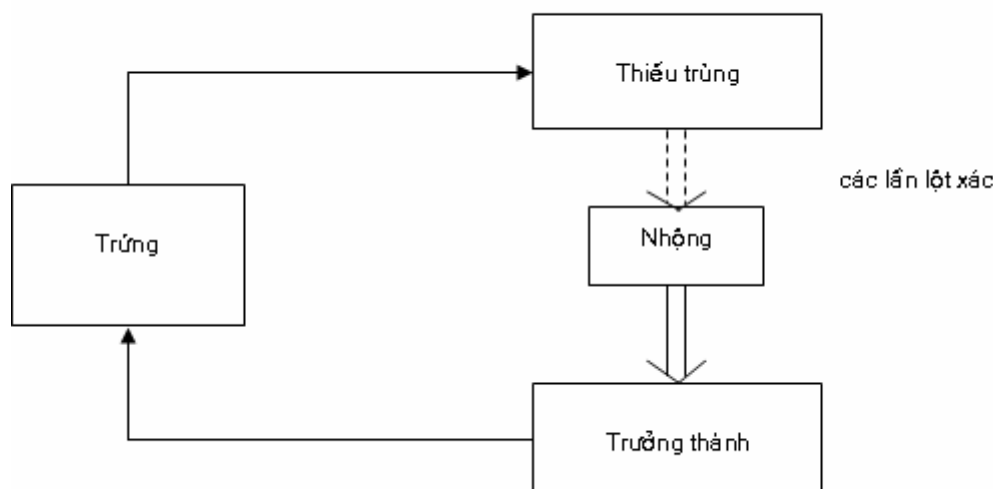
#### Vòng đời

Các côn trùng thuộc hai nhóm trong phân lớp có cánh Pterygota có vòng đời khác nhau rất rệt. Châu chấu biểu hiện biến thái không hoàn toàn. Các giai đoạn non của chúng gọi là sâu non hay thiếu trùng (nymphs), giống với cá thể trưởng thành, có mắt kép, có chân khớp và có màng cánh phát triển ngoài (hình 2.17A). Các giai đoạn giữa các lần lột xác gọi là tuổi sâu (instar). Sâu non tuổi một nở ra từ trứng và phải trải qua lột xác để trở thành sâu non tuổi hai và cứ tiếp tục như vậy để thành tuổi tiếp theo. Các cá thể chín sinh dục là giai đoạn tuổi thứ năm. Sau khi ghép đôi, con cái dùng bụng bới đất và đẻ tới 100 trứng cùng chất tiết dạng bọt. Sau đó chất tiết này cứng lại tạo thành vá trứng. Phụ thuộc vào nhiệt độ khác nhau, toàn bộ vòng đời có thể được hoàn thành từ 50 đến 70 ngày.

#### A. Biến thái không hoàn toàn.



## B. Biến thái hoàn toàn.



Các côn trùng biến thái hoàn toàn trong vòng đời có giai đoạn nhộng (pupa) mà trong giai đoạn này xảy ra sự biến thái hoàn toàn. Chúng gồm bướm đêm, bướm, cánh cứng, ruồi và hầu hết các nhóm côn trùng tương tự khác. Các giai đoạn non gọi là ấu trùng và thường khác hoàn toàn với các cá thể trưởng thành. Chúng thiếu nhiều cấu trúc có ở cá thể trưởng thành, như chân khớp và mắt kép và thường bị tiêu giảm chỉ còn bộ máy dinh dưỡng có chức năng chủ yếu là tìm kiếm và tiêu thụ thức ăn. Một khi nó đã đạt tới kích thước nhất định, ấu trùng ngừng dinh dưỡng và tự bao kín mình trong một cái tổ bảo vệ để rồi trở thành nhộng. ở trong tổ, các mô của ấu trùng bị phá vỡ và được cấu trúc lại để hình thành cơ thể trưởng thành. Các mầm cánh phát triển ở bên trong và không lộ ra cho đến khi ở giai đoạn nhộng.

Các kiểu vòng đời như vậy có hai ưu điểm chính. Trước hết, các giai đoạn ấu trùng và trưởng thành có thể trở nên chuyên hoá cao đối với các chức năng riêng biệt, nghĩa là chức năng dinh dưỡng ở ấu trùng và sinh sản ở giai đoạn trưởng thành. Thứ hai, hai giai đoạn này có thể khai thác được các nguồn thức ăn khác nhau và có ổ sinh thái hoàn toàn khác nhau, tránh được sự cạnh tranh giữa chúng.

### 4.8.4 Ý nghĩa kinh tế của chân khớp

#### a. Phá hoại mùa màng

Hàng năm, 10 –15% sản lượng lương thực của thế giới bị huỷ hoại bởi côn trùng. Một đàn châu chấu lớn có thể gồm 40.000 triệu con mà mỗi con có thể tiêu thụ khối lượng thức ăn trong một ngày bằng trọng lượng của chính nó và do vậy khó mà tưởng tượng được mức độ tàn phá do chúng gây ra. ít khủng khiếp hơn, nhưng cũng quan trọng không kém là sự phá hoại do rệp hút nhựa cây, mọt gỗ và các côn trùng ăn thực vật khác gây ra.

#### b. Vector truyền bệnh

Các côn trùng truyền bệnh sốt rét, bệnh ngủ li bì, sốt da vàng, sốt phát ban và bệnh phù voi cũng như nhiều bệnh cho cây trồng và vật nuôi. Bọ ve bét hút máu truyền một loại bệnh viêm não virus ảnh hưởng đến cừu. Bệnh cây du Hà Lan do nấm *Ceratocystis ulmi* gây ra và nó được truyền từ cây này sang cây khác nhờ bọ cánh cứng *Scolytus multistriatus*.

#### c. Kiểm soát sinh học

Nguyên tắc kiểm soát sinh học là đưa vào một vật ăn thịt hoặc vật kí sinh để giảm bớt số lượng các loài kí sinh gây hại. ở California, rệp cây *Lycerya purchasi*, được mang vào một cách tình cờ từ australia, gây hại nghiêm trọng cho sản lượng cam cho đến khi người ta chú ý đưa vào kẻ thù tự nhiên của nó là bọ cánh cứng *Vedalia cardinalis*. Bọ cánh cứng này không chế số lượng rệp cây, hạn chế được sự phá hoại ở mức chấp nhận được.

#### d. Thụ phấn

Trong khi một số côn trùng là bọ gây hại thì phần lớn côn trùng lại vô hại hoặc có lợi. Các cây lương thực như lúa mì thụ phấn nhờ gió, nhưng nhiều cây lương thực, hoa quả khác lại cần các côn trùng thụ phấn để đảm bảo cho hạt và quả phát triển bình thường.

#### e. Thực phẩm

Cua, tôm hùm và tôm là nguồn thực phẩm quan trọng cho con người. Các côn trùng ở cạn không được sử dụng theo mức như vậy, mặc dù một số loài đã là thực phẩm có tính chất địa phương. Ví dụ, thực phẩm địa phương của người châu Phi và châu úc có cả mối và sâu non lớn không chân, đôi khi được nướng lên và được bọc đường hoặc socola. Sản phẩm từ côn trùng được sử dụng rộng rãi nhất là mật ong. Phẩm yến chỉ thu nhận từ bọ cánh cứng đôi khi được dùng để làm phẩm màu thực phẩm, nhưng hiện tại người ta có hướng thay nó bằng phẩm tổng hợp.

#### g. Tơ lụa

Tơ lụa là sản phẩm phi thực phẩm quan trọng nhất của côn trùng. Để thu được tơ, người ta nuôi tằm trên các nong và cho chúng ăn lá dâu cho đến khi chúng nhả tơ làm tổ. Mỗi tổ kén khi kéo ra cho sợi tơ sử dụng được dài 600 – 900 m. Sợi tơ được tẩy sạch, làm thành chỉ và các sợi tơ tuyệt hảo. Các nước Trung Quốc, Nhật, Liên Xô (cũ) là những nước dẫn đầu về sản xuất tơ lụa.

## 4.9 Ngành động vật có dây sống (Chordata)

Các động vật có dây sống có những thích nghi vô cùng đa dạng. Cấu tạo cơ thể của chúng khác xa với chân khớp, chỉ giống nhau ở chỗ là đều rất linh hoạt. Các đặc điểm đã dẫn tới sự tiến hoá của các sinh vật hoạt động có kích thước lớn, làm cho các động vật có dây sống trở nên chiếm ưu thế trong các mắt xích thức ăn ở hệ sinh thái biển, nước ngọt và trên cạn.

Cùng với động vật da gai và nửa dây sống, động vật có dây sống cũng là động vật miệng thứ sinh, có sự phân cắt trứng theo kiểu phóng xạ, không xác định. Các bằng chứng hoá thạch tuy rời rạc, nhưng có lẽ là các động vật có dây sống đầu tiên xuất hiện cách đây hơn 600 triệu năm, chắc chắn bắt nguồn từ các sinh vật giống da gai, sống định cư, kiếm mồi nhờ các xúc tu có tiêm mao. Chính xác khi nào và bằng cách nào xảy ra sự biến đổi thành dạng giống như cá, bơi lội tự do, vẫn chưa biết được, nhưng một số giai đoạn trong quá trình này có thể suy ra được từ cấu trúc và các dạng sống của các sinh vật hiện đại.

### 4.9.1 Đặc điểm cấu tạo

Vào thời gian nào đó trong vòng đời của chúng, tất cả các động vật có dây sống đều có các đặc trưng sau:

#### a. Dây sống

Dây sống có dạng que, cứng nằm ở mặt lưng, gồm các tế bào đã không bào hoá, được bao bọc bởi màng dai. ở các động vật có dây sống nguyên thủy, chức năng của dây sống là nâng đỡ cơ thể, tránh cho cơ thể khỏi bị ngã lại và hầu như tất cả lực do cơ đều giúp cho con vật uốn cong mình trong khi bơi.

#### b. Ống thần kinh lưng

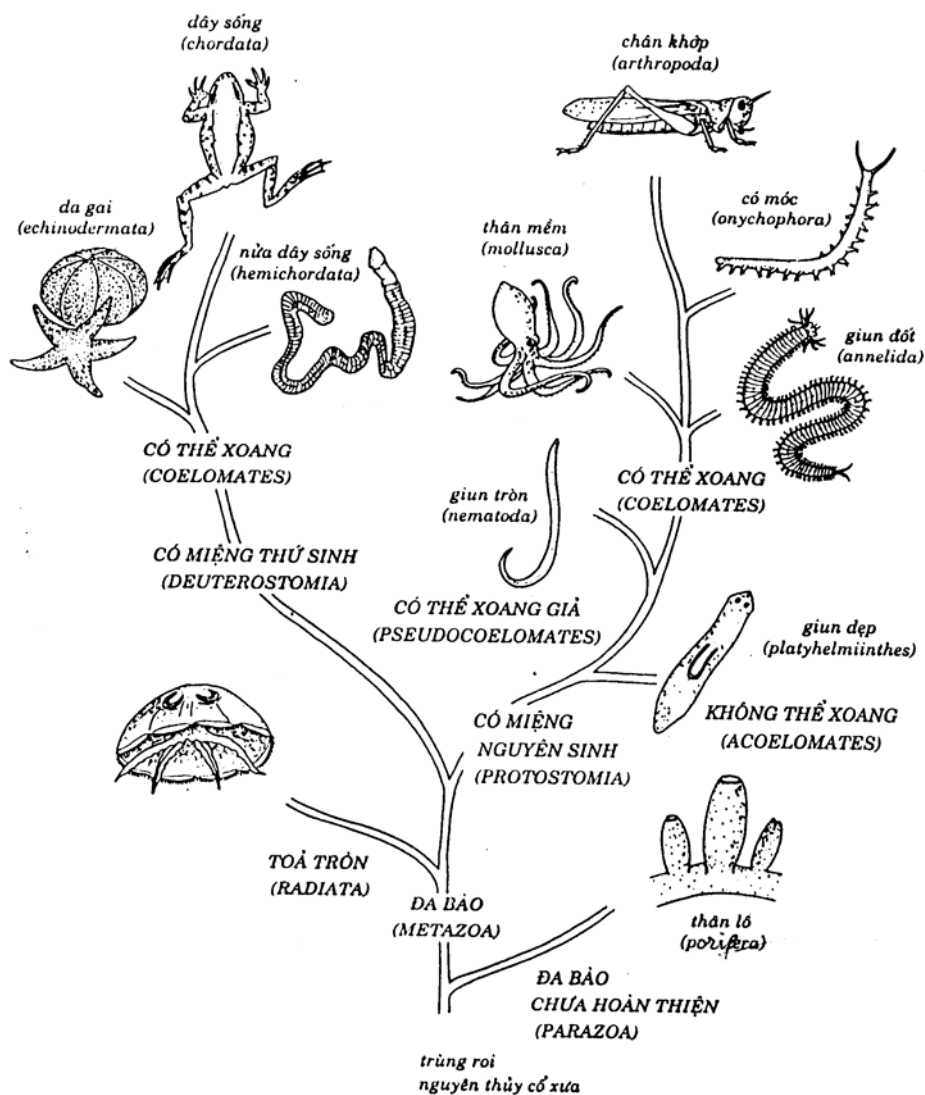
ống thần kinh này được hình thành do sự lồi lõm vào của ngoại bì phôi và phát triển thành rãnh rồi sau đó được khép kín lại phía trên. ở động vật có xương sống, ống thần kinh này được bao bọc và được bảo vệ bởi cột sống sụn hoặc xương.

#### c. Khe mang hầu

ở các động vật có dây sống nguyên thủy nhất, hầu có cấu trúc giống như cái rây, có rất nhiều khe nhỏ để lọc các phần tử thức ăn khi nước đi qua. ở các loài động vật có xương sống, số lượng khe mang giảm nhiều và chúng có thể được biến đổi cho các mục đích khác nhau. ở cá và ấu trùng lưỡng cư, thành khe mang có các mang hình lông chim để trao đổi khí, còn ở bò sát, chim và động vật có vú chỉ có lỗ mở duy nhất còn lại là ống eustachi.

Ngoài các đặc điểm này, hầu hết động vật có dây sống còn có hệ tuần hoàn kín và có đuôi thật sự, tức là phần kéo dài của cơ thể sau lỗ hậu môn. Giải thích hợp lý nhất về sự phân đốt ở động vật có dây sống là sự thích nghi thứ cấp cho bơi. Đặc tính bơi ngoằn ngoèo hình chữ S là do các tiết cơ tách riêng tạo ra. Các tiết cơ này co theo kiểu dây chuyền, tiết cơ này co sau tiết cơ khác. Cột sống và dây thần kinh điều khiển các cơ đều biểu thị tương ứng với các tổ chức phân đốt, nhưng các cơ quan cơ thể nằm ở mặt bụng không còn dấu vết phân đốt nữa, thậm chí cả khi phát triển phôi.





Hình 2.18A. Chủng loại phát sinh của các ngành Động vật

Phân loại ngành có dây sống Chordata được giới thiệu ở dưới đây. Sun dãi và các loài cùng họ hàng gần gũi với nó đôi khi cũng được xếp vào động vật có dây sống, nhưng chúng thiếu dây sống và có những đặc điểm riêng khác nhau, nên được xếp vào một ngành riêng là ngành Nửa dây sống Hemichordata. Đáng chú ý là, Nửa dây sống vừa có những đặc điểm giống Da gai vừa có những đặc điểm giống với động vật có dây sống, nhưng nó không nằm trên con đường tiến hoá chính của các động vật có dây sống (xem hình 2.18A).

#### 4.9.2 Phân loại

Ngành: Có dây sống (Chordata).

Có ba lá phôi, có xoang cơ thể, miệng thứ sinh, có dây sống, có ống thần kinh lưng, có mang hầu trong quá trình phát triển, phân đốt thứ cấp ở phần lưng cơ thể.

Nhóm Không sọ Acraniata: Gồm các loài động vật có dây sống lưng nhưng không có sọ hoặc cột sống.

Ngành phụ: Có bao - Tunicata (Hải tiêu).

Gồm các động vật có dây sống ở biển, bơi tự do ở giai đoạn ấu trùng, sống định cư ở giai đoạn trưởng thành. Các cá thể trưởng thành có vá bao và hầu biến đổi để lọc thức ăn.

Đại diện: Ciona.

Ngành phụ: Đầu sống - Cephalochordata (Cá lưỡng tiên).

Gồm các động vật có dây sống ở biển, giai đoạn ấu trùng bơi lội tự do, giai đoạn trưởng thành vùi thân trong cát. Các cá thể trưởng thành có hầu biến đổi để lọc thức ăn.

Đại diện: Branchiostoma.

Nhóm: Có sọ Acraniata (Có xương sống - Vertebrata): gồm các loài động vật có dây sống có sọ và có cột sống bằng sụn hoặc bằng xương.

Ngành phụ: Không hàm Agnatha.

Gồm các động vật có sọ nhưng không có hàm.

Lớp: Cá miệng tròn - Cyclostomata (cá miệng tròn và cá myxin). Sống ở biển và nước ngọt. Dinh dưỡng ký sinh nhờ giác bám. Dây sống phát triển ở giai đoạn trưởng thành.

Đại diện: Cá bám - Lampetra.

Ngành phụ: Có hàm - Gnathostomata.

Gồm các động vật có sọ và có hàm.

Lớp: Cá sụn - Chondrichthyes.

Cá biển, có bộ xương trong bằng sụn, da có vảy tấm, vận động bằng vây sụn, hô hấp bằng mang.

Đại diện: Scyliorhinus.

Lớp: Cá xương - Osteichthyes.

Cá biển và cá nước ngọt, có bộ xương trong bằng xương, có bóng bơi và da phủ vảy xương, vận động bằng vây xương và hô hấp bằng mang.

Đại diện: Salmo.

Lớp: Cá vây tay - Crossopterygii.

Gồm cá vây tay và cá phổi.

Đại diện: Latimeria, Neoceratodus.

Lớp: Lưỡng cư - Amphibia.

Gồm các động vật có xương sống ở nước ngọt và ở trên cạn, da ẩm ướt; thụ tinh ngoài, giai đoạn ấu trùng sống ở nước, vận động bằng chi 5 ngón và hô hấp bằng phổi.

Đại diện: Rana, Triturus.

Lớp: Bò sát - Reptilia.

Gồm các động vật có xương sống sống ở biển, nước ngọt và trên cạn, có da phủ vảy, không thấm qua được; thụ tinh trong, trứng có vá mềm, vận động bằng chi 5 ngón (ở Rắn, Trăn tiêu giảm), hô hấp bằng phổi.

Đại diện: Lacerta, Vipera.

Lớp: Chim - Aves.

Gồm các động vật có xương sống sống trên cạn, đồng nhiệt, có lông vũ; thụ tinh trong, trứng có vá cứng, chi trước biến thành cánh để bay, hô hấp bằng phổi.

Đại diện: Columba.

Lớp: Động vật có vú - Mammalia.

Gồm các động vật có xương sống, sống ở nước ngọt, biển và trên cạn, đồng nhiệt có lông mao; thụ tinh trong và có tuyến sữa, chi 5 ngón phân hoá cao, hô hấp bằng phổi.

Lớp phụ: Thú nguyên thuỷ - Prototheria (gồm các động vật có vú đẻ trứng).

Đại diện: Ornithorhynchus, Tachyglossus.

Lớp phụ: Thú - Theria (gồm các động vật có vú có sự phát triển phôi bên trong cơ thể mẹ).

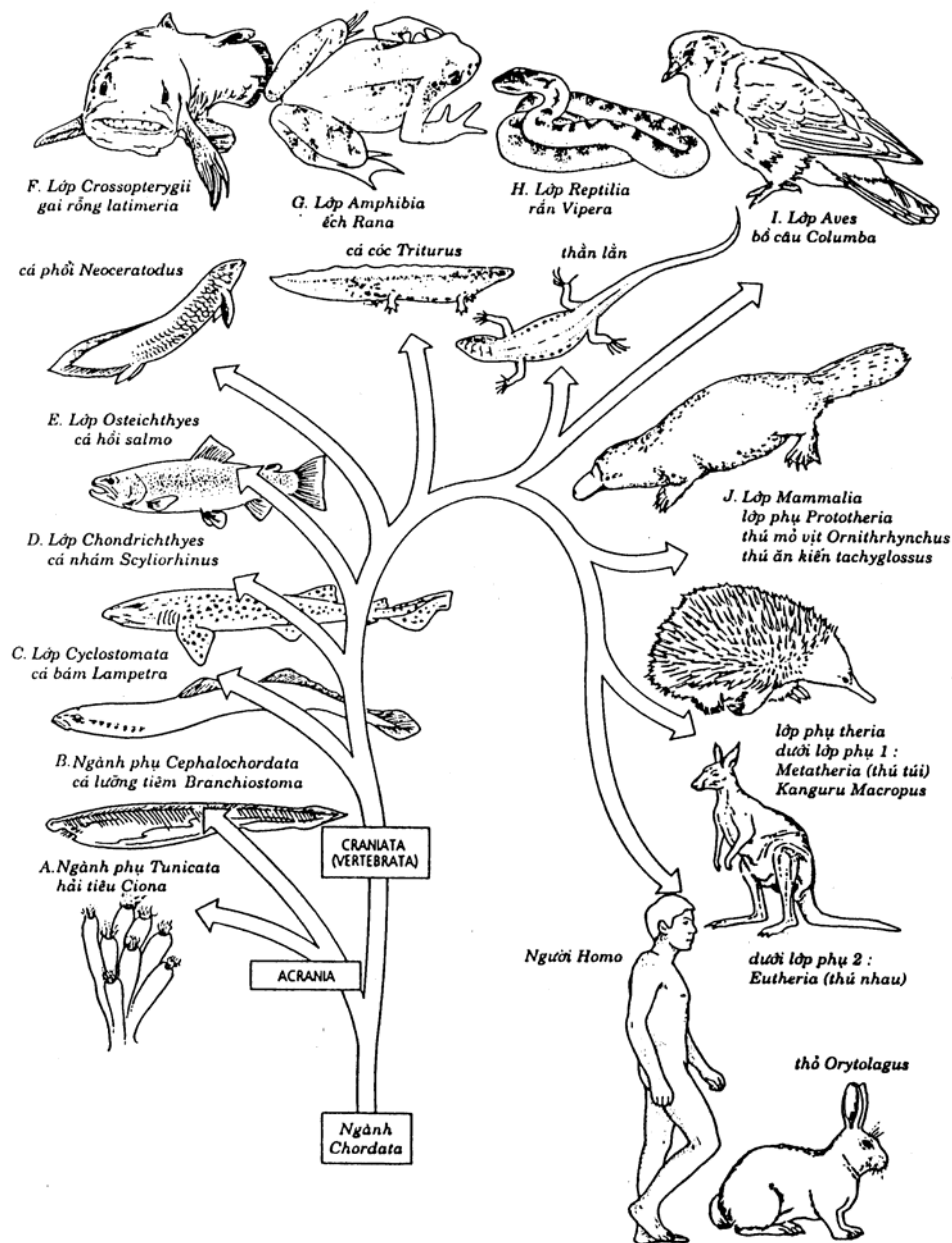
Dưới lớp phụ 1: Thú thấp - Metatheria (thú túi) Nhau chưa phát triển. Có túi nuôi con non.

Đại diện: Macropus.

Dưới lớp phụ 2: Thú cao - Eutheria (thú nhau). Có nhau thai, có tuyến sữa phát triển.

Đại diện: Oryctolagus.

Sơ đồ biểu thị đặc điểm bên ngoài của các đại diện thuộc tất cả các nhóm trên được minh hoạ ở hình 2.18B.



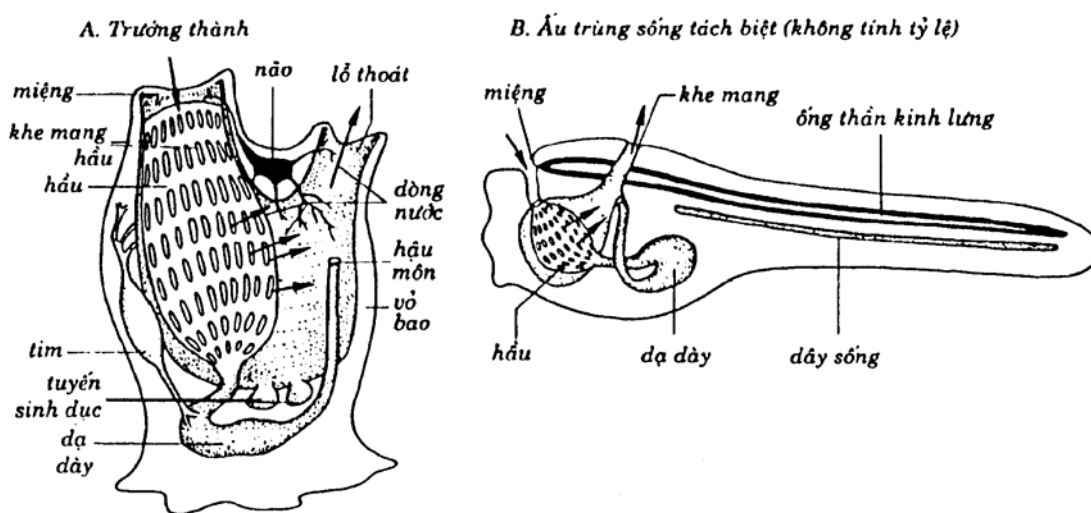
Hình 2.18B. Sơ đồ phân loại các lớp thuộc ngành có dây sống

#### 4.9.3 Môi quan hệ giữa các nhóm có dây sống

• Động vật Có bao khác với động vật da gai tổ tiên theo hai hướng cơ bản. Thứ nhất, dinh dưỡng bằng xúc tu ở da gai đã được thay thế bằng lọc thức ăn qua hầu và thứ hai là, khoảng thời gian trải qua các giai đoạn ấu trùng tăng lên. Ưu thế tiềm năng của hai biến đổi này dễ dàng tưởng tượng được. Các xúc tu vướng víu phô ra ngoài và mỏng mảnh. Lúc đầu, hình thành các khe mang ở hầu đã tăng cường dòng nước qua bề mặt dinh dưỡng, cho phép các xúc tu tiêu giảm bé đi. Sau đó, khi hầu rộng ra và thùng rất nhiều lỗ thì các xúc tu hoàn toàn biến mất. Sự phát triển các giai đoạn ấu trùng bơi tự do đã giúp cho sự phát tán và có thể lẫn tránh vật dữ.

•Hải tiêu trưởng thành (xem hình 2.19A) sống bám vào giá thể ở đáy biển và lọc các phần tử thức ăn trong nước nhờ có hầu lớn. Bên ngoài cơ thể của nó được bao bởi một bao tunixin, chủ yếu được cấu tạo bằng hydrat cacbon giống với xenluloz. Nước đi vào qua lỗ miệng nằm ở phía đỉnh, còn lỗ thứ hai, gọi là lỗ thoát, được dùng để thải nước và các chất thải. Một cơ thể có cấu tạo như vậy không chắc có giống như tổ tiên của các động vật có dây sống khác hay không, nhưng ấu trùng của nó, hình 2.19B lại có dây sống, ống thần kinh lưng và lỗ hầu mang. Không còn nghi ngờ gì nữa, cấu trúc của ấu trùng hải tiêu giống với bọn có dây sống.

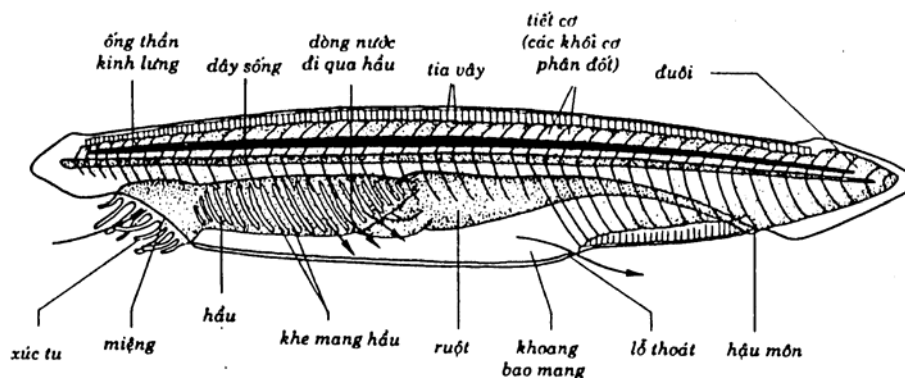
Người ta cho rằng, các loài Động vật có dây sống hiện tại có nguồn gốc từ động vật Có bao và chọn lọc tự nhiên đã tác động vào giai đoạn thích hợp hơn, giai đoạn ấu trùng bơi tự do. Sự biến thái có xu hướng xảy ra dần dần trong vòng đời qua nhiều thế hệ, giai đoạn hải tiêu trưởng thành của các ấu trùng biến thái này đã không còn nữa. Đồng thời, sự phát triển của các cơ quan sinh dục trở nên chậm lại, để rồi các cá thể ấu trùng trở nên chín sinh dục và có khả năng sinh sản. Quá trình này gọi là sự sinh sản ấu thể, làm cho nhiều con cháu của các loài trong họ Có bao đi theo các phương thức sống khác và khai thác được các nguồn sống khác nhau.



Hình 2.19. Cấu tạo của Hải tiêu Ciona

•Động vật đầu sống Cephalochordata không sống hoàn toàn cố định ở giai đoạn trưởng thành và cơ thể đối xứng hai bên cũng như có khả năng bơi trong suốt đời sống của nó. Cấu trúc của lá lưỡng tiêm (Branchiostoma) được minh họa ở hình 1.59. Cá lưỡng tiêm là loài tương đối phổ biến ở biển, sống vùi trong cát mềm ở các khu vực ven bờ. Trong khi kiếm ăn, các cá thể trưởng thành vùi thân vào trong cát, nhưng miệng lộ ra và hướng lên trên. Dòng nước đi vào miệng nhờ hoạt động của các xúc tu và các phần tử thức ăn được lọc qua hầu. Các xúc tu miệng ngăn không cho các phần tử có kích thước lớn có thể gây hại đi vào miệng.

Branchiostoma có tất cả các đặc điểm thực sự đặc trưng của bọn có dây sống, nhưng ở mức độ đơn giản và được coi là rất giống với dạng tổ tiên của các nhóm có sọ tiến bộ hơn. ống thần kinh, dây sống và sự sắp xếp phân đốt của các tiết cơ có kiểu sắp xếp chung với kiểu sắp xếp ở bọn có xương sống. Hệ tuần hoàn của Branchiostoma và sự liên hệ của hệ thần kinh ngoại biên cũng tuân theo sơ đồ cấu tạo của động vật có xương sống (hình 2.20).



Hình 2.20. Cấu tạo của cá lưỡng tiêm Branchiostoma

• Động vật có xương sống hiện nay còn sống gồm có 8 lớp khác nhau. Nguyên thủy nhất là cá miệng tròn và cá myxin, lớp cá miệng tròn Cyclostomata (xem hình 2.18C). Các sinh vật này là những đại diện duy nhất còn sống của ngành phụ không hàm Agnatha và khác xa với các dạng tổ tiên đã bị tuyệt chủng của chúng. Các dạng bị tuyệt chủng gọi là cá có giáp Ostracodermi, gồm các cá nhá có giáp xương ngoài bảo vệ. Chúng là những cá chậm chạp, có lẽ phần lớn đời sống của chúng là ở trên nền đáy của các hồ hoặc các con sông hoặc ở đáy biển và ăn các mùn hữu cơ. Cá miệng tròn và cá myxin sống kí sinh bằng cách bám vào cơ thể các cá khác và dinh dưỡng nhờ giác bám cắn xé dần dần mô vật chủ. Chúng đã hoàn toàn không còn dấu vết của giáp xương và có bộ xương trong bằng sụn. So với cá lưỡng tiêm Branchiostoma, chúng có lỗ khe mang ít hơn nhiều và giữa các khe mang đã có các cung mang (hoặc cung tạng) bằng sụn nâng đỡ.

Nhóm thứ hai của cá hoá thạch là cá da tấm Plascodermi, xuất hiện cách đây khoảng 400 triệu năm và đã phát triển phong phú trong suốt kỷ Devon. Chúng khác với cá có giáp là đôi cung mang thứ nhất đã biến đổi thành hàm. Ngoài ra, chúng có các vây chẵn để giữ thăng bằng trong nước và có thể bơi. Vì những lý do nào đó chưa rõ, cá da tấm đặc biệt phát triển phong phú ở các thủy vực nước ngọt. Tuy nhiên, tới cuối thế kỷ Devon, cách đây khoảng 350 triệu năm, những thay đổi lớn về khí hậu đã tạo nên các điều kiện ẩm áp và dần dần làm khô kiệt nhiều hồ và sông. Vào khoảng thời gian này, một nhóm cá da tấm trở nên thích ứng hơn với nước mặn và chuyển sang sống ở biển. Tại đây, các con cháu của chúng đã tiến hoá thành cá sụn, lớp Chondrichthyes, trong đó có cá nhám, cá đuối và cá ó. Một nhóm thứ hai vẫn ở lại trong nước ngọt và tiến hoá thành cá xương, lớp Osteichthyes. Lâu hơn sau đó, cá xương chiếm cứ thêm đại dương và phát triển phong phú ở đó.

Trở ngại chính đối với sự phân bố ở các thủy vực nước mặn là cần phải có khả năng điều hoà áp suất thẩm thấu. Nhiều sinh vật ở nước ngọt không có khả năng sống được ở biển vì nồng độ các chất hoà tan trong nước biển cao hơn nồng độ các chất hoà tan trong dịch cơ thể làm cho các sinh vật này bị mất nước do thẩm thấu. Cá sụn đã vượt qua được trở ngại này bằng cách giữ lại urea trong máu cho đến khi nồng độ tổng cộng của các chất hoà tan trong máu cao hơn một chút so với trong nước biển. Cá xương đã tiến hoá một cơ chế điều hoà áp suất thẩm thấu hoàn toàn khác. Chúng uống nước biển vào và tích cực thải muối dư thừa qua mang. Chất thải nitơ biến đổi thành oxyt trimethylamin không độc và chỉ tạo ra một lượng nhỏ nước tiểu. Một số cá xương, chẳng hạn như cá hồi, di cư từ nước ngọt tới biển rồi quay trở về nước ngọt, có khả năng rất lớn trong việc điều chỉnh sinh lý của chúng một cách thích ứng.

#### 4.9.4 Sự chinh phục trên cạn

Cuộc sống trên cạn rất khác với đời sống dưới nước và cần có các giải pháp hiệu quả cho nhiều vấn đề khác nhau. Mục tiêu này khái quát những vấn đề quan trọng nhất trong số các vấn đề này và trình bày các cách mà các nhóm có dây sống đã vượt qua như thế nào trong quá trình tiến hoá.

##### a. Trao đổi khí

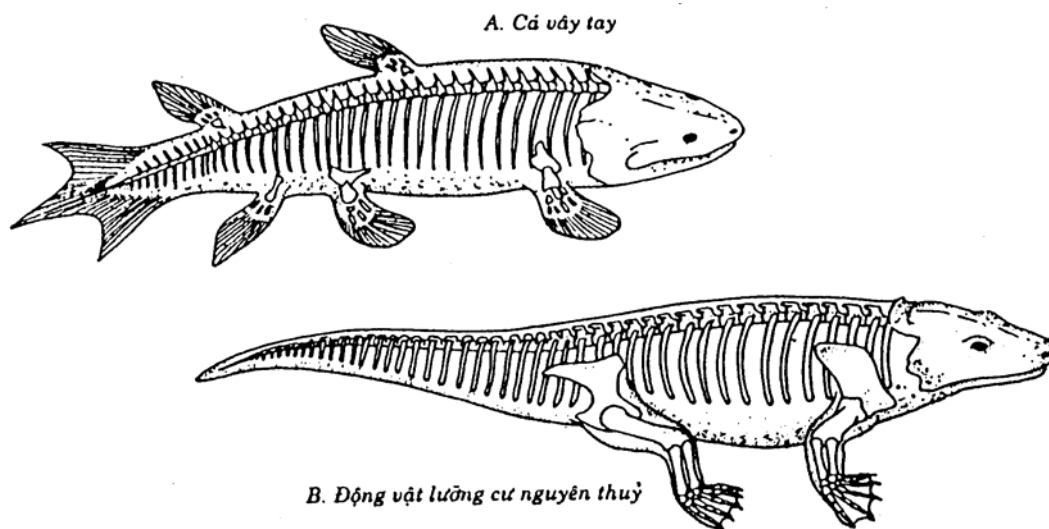
Mang là cơ quan hô hấp hình lông chim thích hợp trong môi trường nước, nhưng khi cá rời khỏi nước, các sợi mang dính lại với nhau làm cho diện tích bề mặt có khả năng trao đổi khí giảm đi rất nhiều. Mặt khác, ở trên cạn oxy rất ít hoà tan vào trong không khí, ít 30 lần so với trong nước, nên cơ chế thở bằng khí trời đối với các sinh vật ở cạn đòi hỏi phát triển cấu tạo phổi gồm nhiều túi phế nang chứa đầy khí. Cấu tạo đầu tiên có khả năng thở bằng khí trời đã được tiến hoá ở các loài trong số các cá xương cổ xưa và chỉ là các túi đơn giản phát triển từ hầu. Các túi này chứa đầy khí và cho phép cá sống được trong các điều kiện nước tù đọng và trong mùa khô cạn của các ao. Cá phổi hiện đại cũng có kiểu sống tương tự, nhưng ở cá xương khác, các túi này được biến đổi thành bóng bơi có chức năng thăng bằng và thủy tĩnh.

##### b. Nâng đỡ

Nước là môi trường đậm đặc, giúp cho việc nâng đỡ các sinh vật sống trong đó. Các sinh vật ở cạn ít có được sự nâng đỡ từ không khí và cần phải có bộ xương khoẻ hơn và có các cơ chế vận động khác nhau vì vậy chúng phát triển chi 5 ngón. Bước cơ bản trong quá trình tiến hoá xảy ra khi cá vây tay, lớp Crossopterygii bao gồm cả cá phổi, chúng sử dụng vây như một bộ phận nâng đỡ. Đầu tiên, có lẽ các vây này được sử dụng để bơi trong thủy vực nước cạn hoặc qua các khoảng cách ngắn từ ao này sang ao khác, nhưng đã có nhiều ưu thế cho việc chiếm cứ trên cạn, kể cả tránh thoát vật ăn thịt và khai thác được nhiều nguồn thức ăn hơn. Các động vật lưỡng cư nguyên thủy không khác mấy với cá vây tay (hình 2.21), trừ việc chúng có các xương chi tự do và đai chi phát triển hơn. Sự sắp xếp các xương này gần như không thay đổi ở tất cả các động vật có xương sống, mặc dù các chi cũng được biến đổi để thích hợp với nhiều mục đích khác nhau, như đi, chạy, nhảy đào bới, bắt mồi, bơi, bay, cầm nắm...

##### c. Sự mất nước

Do phả ra trong không khí nên dẫn tới sự mất nước qua các cơ quan hô hấp và từ bề mặt toàn bộ cơ thể. Da của lưỡng cư ẩm ướt và dễ thấm qua, mặc dù dịch nhầy tiết ra từ các tuyến da có thể giảm sự mất nước ở mức độ nào đó. Trao đổi khí được thực hiện một phần qua da và qua màng nhầy ở xoang miệng cũng như qua phổi đã làm cho sự mất nước là không thể tránh khỏi trong điều kiện khô. Kết quả là, hầu hết động vật lưỡng cư đều phân bố hạn chế ở các sinh cảnh ẩm ướt. Bò sát, chim và động vật có vú có lớp da bề mặt không thấm qua được và các cơ quan bài tiết trao đổi khí của chúng được biến đổi để giữ nước, làm cho các nhóm này thích nghi hoàn thiện hơn với đời sống trên cạn.



Hình 2.21. Bộ xương cá vây tay và lưỡng cư nguyên thủy

#### d. Sinh sản

Lưỡng cư thụ tinh ngoài, giai đoạn ấu trùng sống ở nước và phải quay trở lại nước để sinh sản. ấu trùng thường dễ bị hại bởi vật dữ và đã phát triển nhiều cơ chế đặc biệt để tự bảo vệ được tốt hơn. Chẳng hạn như ở trường hợp cóc mang trứng, con cái mang trên lưng nó các trứng đã được thụ tinh. Trứng dính vào da và da phát triển rất nhanh bao kín trứng hoàn toàn. Sự phát triển của ấu trùng diễn ra bên trong da và sau cùng, cóc con thoát ra ngoài. Thụ tinh trong và trứng được bao bọc bởi vá trứng đã giúp cho bò sát tách khỏi môi trường nước chiếm cứ các môi trường khô cạn hơn nhiều. Sự thụ tinh trong và sự phát triển của con non bên trong cơ thể mẹ ở thú lại càng tiến bộ hơn nhiều.

#### e. Cân bằng nội môi

Các sinh cảnh trên cạn biến thiên hơn nhiều so với môi trường sống ở nước, đặc biệt là liên quan nhiều đến nhiệt độ. Các động vật có xương sống trên cạn đã thích nghi với sự biến thiên này theo các cách khác nhau. Bò sát là bọn biến nhiệt và phải điều chỉnh nhiệt độ cơ thể của nó bằng tập tính. Vào lúc sáng sớm, chúng nằm phơi nắng để thu nhiệt, còn vào lúc giữa trưa, chúng lại nằm nghỉ trong bóng râm. Chim và động vật có vú là các động vật đồng nhiệt, nghĩa là chúng tạo ra nhiệt ngay chính bên trong các mô của chúng và duy trì nhiệt độ cơ thể không thay đổi, không lệ thuộc vào nhiệt độ môi trường bên ngoài. Điều này tạo ra các điều kiện tối ưu cho hoạt động của enzym và khả năng vô cùng lớn cho sự chuyên môn hoá mô và các cơ quan. Để hỗ trợ tốt cho những thay đổi lớn trong phương thức sống hoạt động tích cực trong quá trình tồn tại và phát triển, các cơ quan cảm giác phức tạp, các cơ chế tinh vi về hormone và điều khiển của hệ thần kinh đều rất cần thiết. Các hệ cơ quan này tiến bộ nhất ở động vật có vú giúp cho chúng phát triển đa dạng và chiếm lĩnh mọi môi trường sống mà đỉnh cao nhất là con người.



## Chương 5

# NĂNG LƯỢNG VÀ CÁC HỆ SINH THÁI

### MỤC TIÊU:

*Sau khi học xong chương này, sinh viên sẽ có khả năng*

Trình bày được đặc điểm của chuỗi thức ăn, lưới thức ăn, các bậc dinh dưỡng, sinh vật sản xuất, sinh vật tiêu thụ.

Trình bày được các dạng tháp sinh thái: Trọng lượng, khối lượng và năng lượng.

Trình bày được khái niệm về năng lượng sinh thái học và năng suất của các hệ sinh thái.

### 5.1 SINH THÁI HỌC VÀ CÁC HỆ SINH THÁI

Sinh thái học là ngành khoa học nghiên cứu tương tác giữa các cơ thể sống và môi trường sống của chúng. Việc nghiên cứu ấy nếu áp dụng với các cá thể được gọi là sinh thái học cá thể và nó sẽ xem xét hoạt động, hành vi của những quần thể, cũng như các nguyên nhân gây ra sự phổ biến và phân bố của một loài cụ thể. Sinh thái học quần thể là việc nghiên cứu các hệ sinh thái một cách tổng thể, bao gồm nhiều loài sống trong môi trường tương tác giữa chúng với nhau, cũng như giữa chúng với môi trường vô sinh xung quanh.

Một ví dụ về một hệ sinh thái là một cánh rừng. Nó bao gồm các cây lớn, các bụi cây nhỏ, chim, muông thú và cả các vi sinh vật trong đất, tất cả chúng sống tương tác với phần vô sinh như hạt đất đá, chất vô cơ và hữu cơ. Các hệ sinh thái chịu tác động của các yếu tố khí hậu bao gồm ánh sáng mặt trời, mưa, gió cũng như độ ẩm không khí.

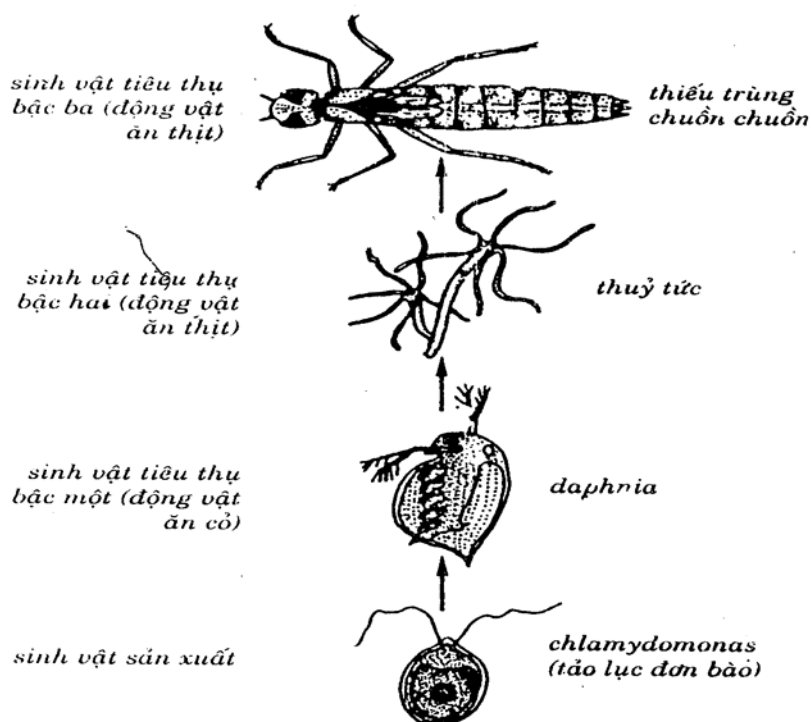
Tất cả các thành phần, hữu sinh và vô sinh tạo nên một thể thống nhất và cân bằng trong tự nhiên tuy rằng nó luôn luôn biến động. Để giữ một hệ thống cân bằng như vậy phải có năng lượng. Năng lượng được cung cấp trực tiếp hay gián tiếp từ mặt trời và thường thâm nhập vào hệ sinh thái thông qua quá trình quang hợp được thực hiện bởi thực vật xanh.

Năng lượng truyền từ cơ thể sống này sang cơ thể sống khác dưới dạng thức ăn. Vì vậy, nghiên cứu mối quan hệ dinh dưỡng là điểm khởi đầu cần thiết để thảo luận về dòng năng lượng trong các hệ sinh thái.

### 5.2 CHUỖI THỨC ĂN, LƯỚI THỨC ĂN VÀ CÁC BẬC DINH DƯỠNG

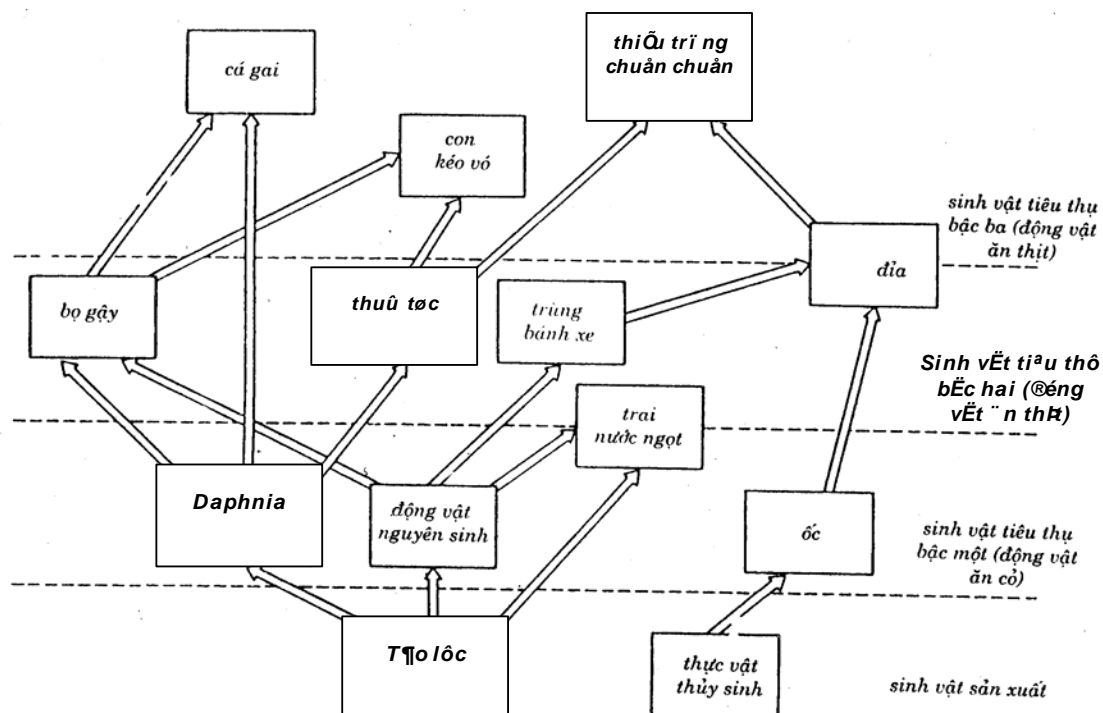
Một ví dụ về *chuỗi thức ăn* đơn giản là các sinh vật sống trong một chiếc ao được mô tả trên hình 1.1. Chuỗi thức ăn luôn luôn được bắt đầu bằng cá thể sống tự dưỡng được gọi là *sinh vật sản xuất*, là tảo và các cây xanh, chúng chuyển một phần nhỏ năng lượng Mặt trời sang dạng năng lượng hoá học được lưu trữ lại ở dạng chất hữu cơ. Một phần năng lượng ấy được chuyển sang động vật ăn cỏ dưới dạng thức ăn, sau đó có thể được chuyển đến một hay nhiều vật ăn thịt. Các động vật ăn cỏ tạo nên nhóm *sinh vật tiêu thụ sơ cấp*, tiếp theo dọc chuỗi thức ăn sẽ là nhóm tiêu thụ bậc 2, bậc 3.... Trong ví dụ chiếc ao nước như trên thì tảo

lục là sinh vật sản xuất, Daphnia là vật tiêu thụ bậc 1. Hydra- bậc 2 và thiếu trùng chuồn chuồn là bậc 3. Các mức cung cấp thức ăn như vậy được gọi là các *bậc dinh dưỡng*. Trong tự nhiên rất ít khi gặp chuỗi thức ăn có nhiều hơn 6 bậc cơ thể sống bởi vì năng lượng ban đầu được dự trữ ở các cơ thể tự dưỡng sẽ được sử dụng và tiêu hao đi nhiều khi đi qua các bậc dinh dưỡng trên.



**Hình 1.1.**  
Chuỗi thức ăn của hệ sinh thái ao

Chuỗi thức ăn tuyến tính dọc như trên là sự đơn giản hoá mối tương quan ăn lẫn nhau trong một hệ sinh thái. Trờ lại ví dụ chiếc ao nước trên đây có thể thấy rõ rằng thiếu trùng chuồn chuồn không phụ thuộc hoàn toàn vào Hydra vì mục đích dinh dưỡng của mình. Chúng ăn nhiều cá nhá kể cả các con đĩa và cắt vó trong nước. Một mạng phức tạp các chuỗi thức ăn víi mối quan hệ tương hỗ lẫn nhau tồn tại trong chiếc ao nói trên tạo nên *lưới thức ăn*. Một dạng đơn giản hoá của lưới thức ăn trong ao nước được trình bày trên hình 1.2. Vì rằng nó có cơ sở trực tiếp vào thực vật cây xanh nên nó được gọi là *lưới thức ăn cá*.

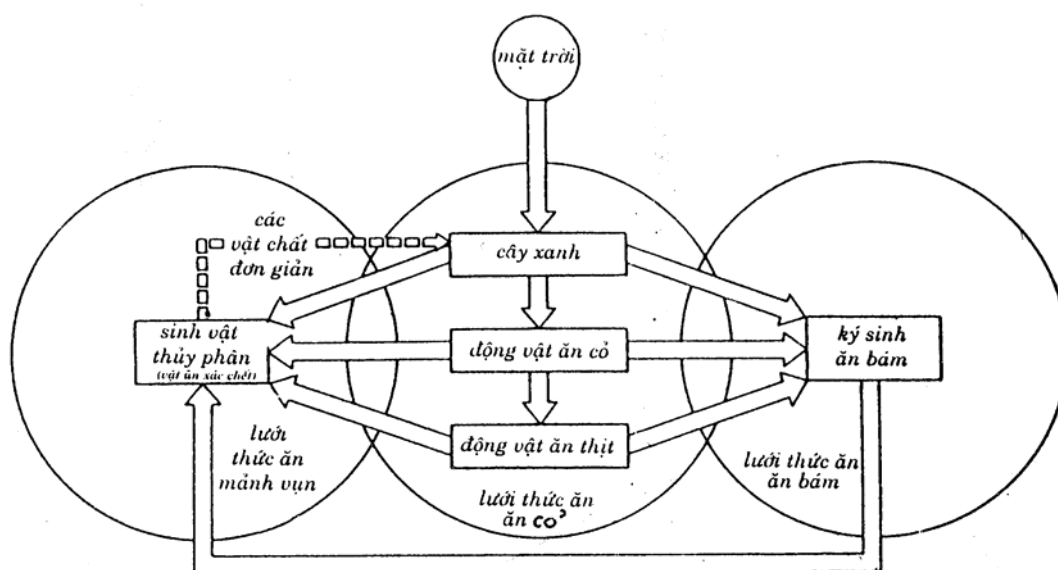


**Hình 1.2.**

Lưới thức ăn của hệ sinh thái ao

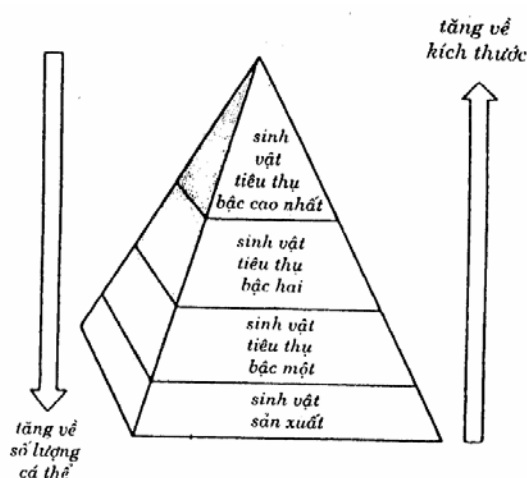
Tham gia lưới thức ăn ta cần kể thêm các cá thể sống rất quan trọng khác được gọi là *sinh vật phân hủy*. Chúng là các vi khuẩn, nấm... có rất nhiều ở mọi nơi trừ nơi có độ axit quá cao. Chúng sống trên xác chết các sinh vật có trong hệ sinh thái không phân biệt thứ bậc dinh dưỡng. Các sinh vật phân hủy có một lưới thức ăn riêng mang tên *lưới thức ăn mảnh vụn*.

Một nhóm khác các cá thể có mặt ở mọi hệ sinh thái là *sinh vật ký sinh ăn bám*. Chúng sống trên các cơ thể sống ở tất cả các bậc dinh dưỡng nhưng năng lượng thu nhận được thường không chuyển đến bậc dinh dưỡng tiếp theo. Thay vào đó nó được chuyển đến lưới thức ăn thứ ba có tên gọi là lưới thức ăn ăn bám. Một bức tranh toàn cảnh sự nuôi sống nhau bao gồm ba lưới thức ăn liên kết đó là: Lưới thức ăn ăn cá, mảnh vụn và ăn bám (hình 1.3).



**Hình 1.3.**  
Mối quan hệ thức ăn của hệ sinh thái điển hình

### 5.3 CÁC THÁP SINH THÁI



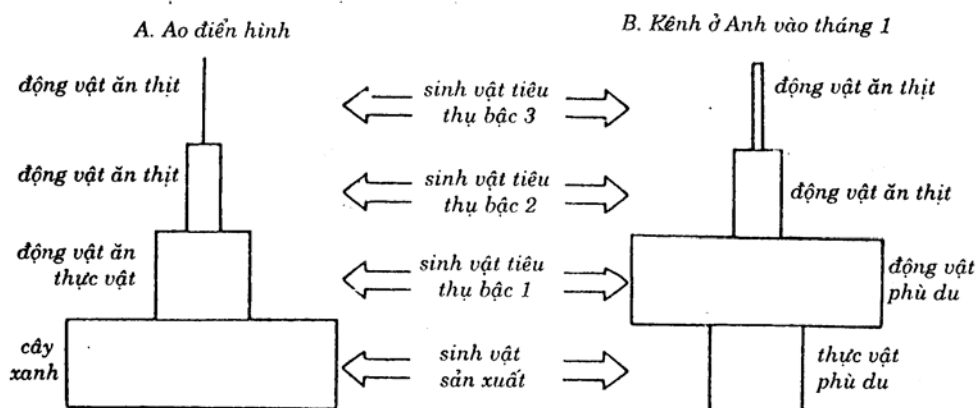
**Hình 1.4.**  
Tháp số lượng

Trong phạm vi lưới thức ăn ăn cá người ta quan tâm đến mối quan hệ giữa các bậc. Đó là vấn đề về số cá thể chiếm giữ ở mỗi bậc dinh dưỡng. Loài ăn cá có xu hướng ít ỏi hơn về số lượng so với thực vật mà chúng ăn, trong khi đó vật ăn thịt có xu hướng ít hơn về số lượng nhưng to hơn về kích thước so với con mồi và tiêu thụ nhiều con trong chu kỳ sống của chúng. Như vậy, có một trật tự giảm dần về số lượng từ thực vật đến loài ăn cá và đến loài ăn thịt qua bậc dinh dưỡng được biểu diễn bằng hình tháp, được gọi là tháp dinh dưỡng hay là tháp sinh thái.

Người ta phân biệt ba loại tháp là tháp số lượng, tháp khối lượng và tháp năng lượng.

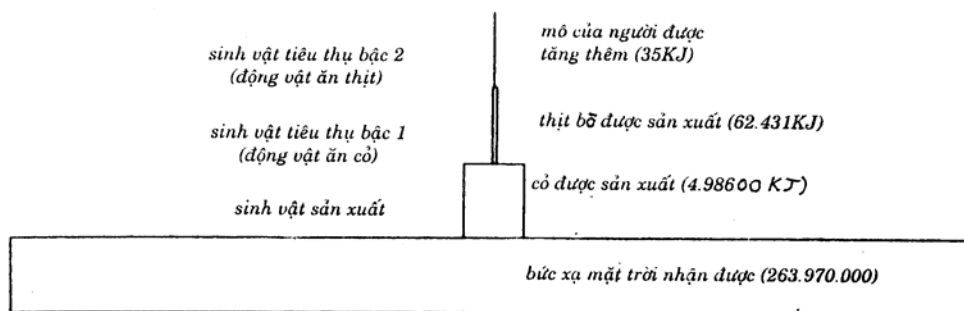
Một *tháp số lượng* tồn tại với đáy là thực vật và vật tiêu thụ cuối cùng ở trên đỉnh (hình 1.4). Số lượng cá thể qua các bậc giảm dần từ đáy tới đỉnh.

*Tháp sinh khối* (hay tháp khối lượng) của hệ sinh thái – ở đó sinh khối là thước đo lượng vật chất hữu cơ có trong hệ sinh thái. Như vậy, thay thế cho số các cá thể trên mỗi mét vuông, khối lượng của chúng (đo được bằng gam chất khô) trên mỗi mét vuông được dùng. Thường thường đó là một hình tháp nhưng như đã trình bày trên hình 1.5B không phải nó luôn luôn như vậy. Nguyên nhân của sự đặc dị này là do sinh khối được đo tại một thời điểm cụ thể và chưa xem xét đến sự thay đổi số lượng cá thể trong một khoảng thời gian dài hơn, ví dụ vào tháng 1 sinh khối động vật ở eo biển Măng – sơ phần thuộc nước Anh nhiều hơn thực vật. Tuy nhiên đây chỉ là hiện tượng tạm thời của mùa đông. Nhìn chung toàn cảnh cho cả năm thì sinh khối trung bình của vật tự dưỡng luôn lớn hơn của sinh vật tiêu thụ trong hệ sinh thái.



**Hình 1.5.**  
Các tháp sinh khối

Để đưa ra một trình bày chính xác về sự chuyển đổi vật chất từ bậc dinh dưỡng này sang bậc tiếp theo cần phải kể đến yếu tố thời gian cần cho tích lũy vật chất mới. Sự so sánh có tính thực tế giữa các cơ thể sống khác nhau và các bậc dinh dưỡng khác nhau có thể thực hiện trên cơ sở năng suất. Tức là lượng vật chất hữu cơ được tạo ra tính bằng gam chất khô trên mỗi  $m^2$  hàng năm. Bởi vì giá trị năng lượng của vật chất như chất bột, chất đạm, chất béo khác nhau vì vậy để quy định đơn vị đo lường chung cho năng suất người ta chuyển “khối lượng khô” thành đương lượng năng lượng đo bằng  $KJ/m^2/năm$ . Sử dụng những đơn vị đo ấy ta có được tháp năng lượng cho tất cả mọi lưới thức ăn ăn cá. Hình 1.6 là một ví dụ về tháp năng lượng của chuỗi thức ăn trong một cơ sở chăn nuôi bò. Nó thể hiện phương thức chuyển đổi năng lượng cũng như thải năng lượng giữa các bậc dinh dưỡng.



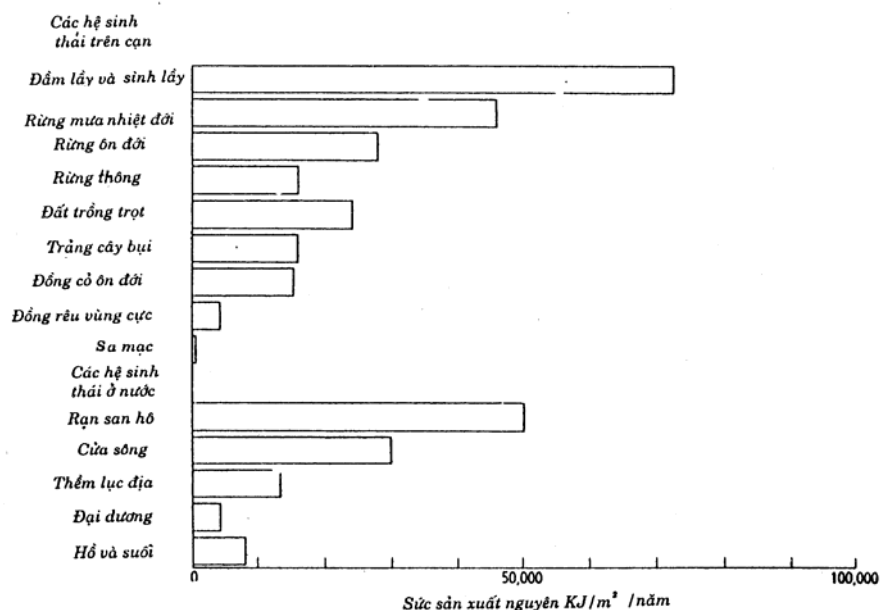
**Hình 1.6.**

Tháp năng lượng cho chuỗi thức ăn liên quan đến nuôi bò thịt

## 5.4 NĂNG LƯỢNG HỌC SINH THÁI

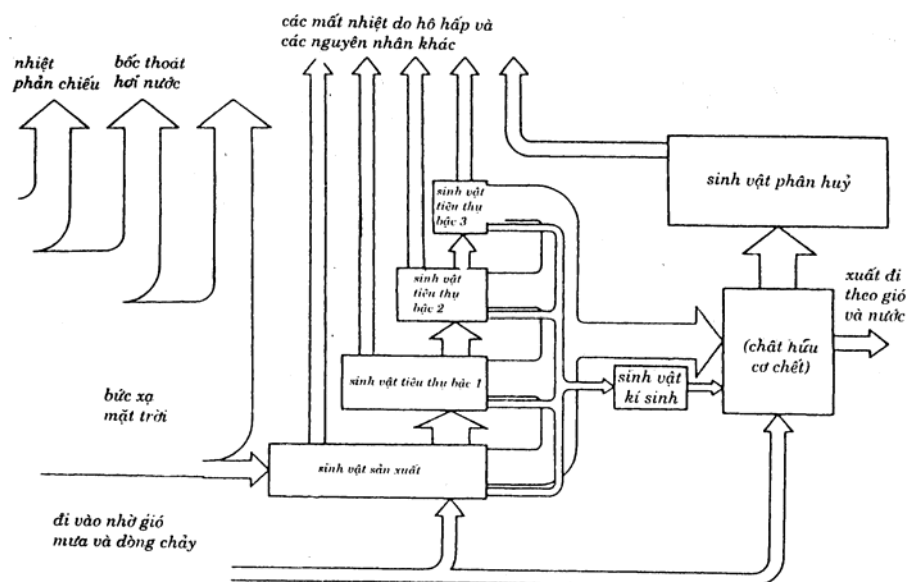
Sự chuyển đổi vật chất được thể hiện qua các tháp sinh thái là liên tục; dòng năng lượng đi qua các bậc dinh dưỡng được bù đắp bằng năng lượng từ mặt trời, và nó mất đi chủ yếu do hô hấp và bức xạ nhiệt. Việc nghiên cứu động học của một hệ thống dòng năng lượng như vậy được gọi là *năng lượng học sinh thái*.

Lượng năng lượng bức xạ mặt trời đến được một hệ sinh thái thay đổi tùy theo vĩ độ, khí hậu và thời gian trong năm. Hiệu quả chuyển đổi từ năng lượng bức xạ Mặt trời ấy sang dạng năng lượng tiềm ẩn được cất giữ ở dạng hoá học do sinh vật sản xuất thực hiện có ý nghĩa quan trọng với mọi thành viên của hệ sinh thái. Nó có thể được xác định bằng thu nhập và cân trọng lượng thực vật được sản sinh một khoảng thời gian ấn định. Năng lượng chứa trong lượng vật chất này có thể xác định bằng việc đốt nó trong bom nhiệt lượng. Các so sánh với tổng năng lượng bức xạ Mặt Trời thu được trong khoảng thời gian ấy cho thấy rằng chỉ có khoảng 0.5% nguồn năng lượng Mặt trời đầu vào được chuyển đổi sang dạng hoá học được lưu trữ để đáp ứng cho nhu cầu của sinh vật tiêu thụ mà thôi. Thật ra thì thực vật tiếp nhận năng lượng nhiều hơn con số đó, nhưng bản thân thực vật cũng phải tiêu dùng một phần năng lượng ấy vào sự hô hấp của chính mình. *Năng suất riêng* của một hệ sinh thái là thước đo phần năng lượng được cố định bởi thực vật dưới dạng hoá học có thể sử dụng cho sinh vật tiêu thụ. Năng suất biến thiên rộng tùy theo các hệ sinh thái khác nhau như hình 1.7 đã trình bày.



**Hình 1.7.**  
So sánh sức sản xuất nguyên ở các hệ sinh thái khác nhau

Hình 1.8 trình bày dòng năng lượng động học tổng quát trong một hệ sinh thái điển hình. Trước tiên hãy xem xét những gì xảy ra với vật chất có tính quyết định năng suất riêng. Một phần năng lượng mà nó chứa đựng tiếp tục được lưu giữ trong các cấu trúc thực vật trên hoặc dưới đất. Phần còn lại sẽ tham gia vào lưới thức ăn thông qua việc ăn trực tiếp bởi loài ăn cá. Cũng có thể nó được chuyển vào lưới thức ăn mảnh vụn hay ăn bám.



**Hình 1.8.**  
Tóm tắt các dòng năng lượng chính của hệ sinh thái điển hình

Một dòng năng lượng đầu vào bổ sung có thể được đáp ứng cho vật tiêu thụ do sự di chuyển các cơ thể sống hay các hạt hữu cơ bị đẩy vào (hay thải vào) hệ sinh thái tuy vậy

nguồn thu nhận năng lượng này nói chung cân bằng với phần thải năng lượng từ hệ sinh thái ra ngoài cũng theo cách tương tự. Một phần lớn năng lượng thâm nhập vào mỗi bậc dinh dưỡng sẽ được dùng để duy trì hoạt động hô hấp và nó suy giảm giá trị nhanh chóng khi chuyển sang dạng nhiệt năng sẽ thất thoát khỏi hệ sinh thái.

Như vậy cần nhấn mạnh là tồn tại một sự mất mát năng lượng lớn khi chuyển đổi giữa các bậc dinh dưỡng kế tiếp nhau. Sự mất mát năng lượng ấy có ý nghĩa về mặt kinh tế. Chẳng hạn như xét về mặt năng lượng thì thu hoạch trồng trọt cho một năng suất lớn hơn là chăn nuôi trâu bò trên cùng một đơn vị diện tích đất sử dụng. Nếu có các cố gắng làm giảm tối đa lượng thực vật cho trâu bò ăn sẽ làm tăng sản lượng trâu bò lên tới 7 lần trong một số trường hợp. Bằng một cách tương tự, một thực tiễn trái ngược là nên chăn giữ đàn gia súc trong một phạm vi nhá hẹp, không cho chúng tự do chạy nhảy để tiết kiệm một phần năng lượng, mà nếu không hao phí vào hô hấp và hoạt động.

Đối với người nông dân một khía cạnh quan trọng còn là ở chỗ hiệu suất tăng trưởng. Sự lựa chọn giống cây và vật nuôi trong từng vùng sinh thái thích hợp theo hướng tuyển chọn các loài lớn nhanh và cho năng suất cao hơn. Ví dụ ở châu Á cũng như ở Việt Nam người ta đã tìm ra giống lúa có thể trồng 3 vụ trong một năm thay vì chỉ có một vụ thôi.

Các phương pháp canh tác hiện đại mang lại một năng suất cao hơn hẳn các hệ sinh thái tự nhiên. Tuy nhiên, lợi thu được giảm bớt mất mát vì sâu bệnh là ảo tưởng vì khoản năng lượng cần thiết đã được bổ sung thông qua phân bón và thuốc trừ sâu cũng như năng lượng bơm nước làm thủy lợi và sưởi ấm gia súc. Năng lượng cũng cần thiết cho cây bừa cải tạo đất và cả khi thu hoạch nữa. Nguồn năng lượng chính để đáp ứng các nhu cầu trên chủ yếu là nhiên liệu lỏng đất, cái mà đã được lưu trữ từ các hệ sinh thái trước đây. Thực tế tính toán cho thấy rằng canh tác hiện đại yêu cầu 9J nhiên liệu lỏng đất để sản xuất ra 1J thức ăn trong bữa ăn tối của chúng ta. Điều đó cho thấy rằng sản lượng tối đa thu được từ việc sử dụng đất không thể so sánh với việc dùng năng lượng một cách hiệu quả nhất.



## Chương 6

# CÁC QUẦN THỂ

MỤC TIÊU:

**Sau khi học xong chương này, sinh viên có khả năng:**

- ✓ Định nghĩa quần thể, quần xã và động học quần thể.
- ✓ Trình bày được về sinh trưởng quần thể và các loại đường cong sinh trưởng.
- ✓ Trình bày được các nhân tố ngoại cảnh và nội cảnh gây ảnh hưởng đến sinh trưởng quần thể.

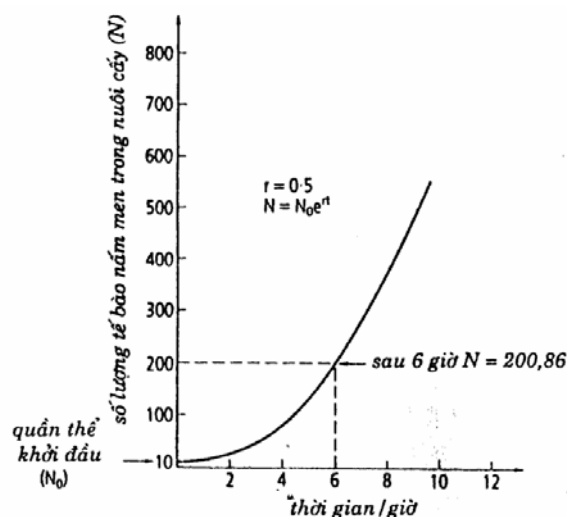
### 6.1 ĐỘNG HỌC QUẦN THỂ

Các cơ thể sống thuộc các loài khác nhau cùng chung sống trong một hệ sinh thái bất kì được tập hợp lại có tên gọi là *quần xã*. Mọi tương tác giữa các cơ thể sống khác nhau tạo nên quần xã sẽ dễ nghiên cứu hơn nếu nghiên cứu, phân tích, so sánh hoạt động và thành phần của những nhóm nhỏ hơn gọi là *quần thể* - đó là nhóm các cá thể thuộc cùng một loài nào đó sống chung trong một vùng địa lí xác định.

Nghiên cứu sơ đẳng nhất một quần thể bắt đầu từ bằng việc đếm số lượng cá thể của nó. Nếu như số lượng cá thể của quần thể được ghi lại đều đặn trong một khoảng thời gian thì tự nó sẽ thấy kiểu tăng trưởng hay suy giảm của quần thể. *Mức sinh* (hay mức tái sản xuất) của một quần thể là số lượng cá thể đã được sinh ra sau thời gian xác định thường được biểu thị bằng % số lượng của quần thể. Một mức sinh 20% mỗi năm có nghĩa là 20 cá thể mới được sinh ra trong một năm trong số 100 cá thể đã có của quần thể. Mức sinh của người thường được đo bằng số người mới sinh ra trong 1000 người mỗi năm. *Mức tử* (hay mức suy giảm) là số cá thể chết đi trong một khoảng thời gian và cũng được xác định tương tự như mức sinh. *Mật độ quần thể* là số cá thể có trên một đơn vị diện tích (đối với quần thể trên mặt đất) hay một đơn vị thể tích (đối với quần thể dưới nước). Việc nghiên cứu sự biến động của tất cả các thông số ấy có một tên gọi là *động học quần thể*, và nó liên quan nhiều đến mô hình toán học về sự sinh trưởng quần thể cũng như các mối tương tác với các cá thể khác cũng như với môi trường vô sinh quanh nó.

### 6.2 SỰ SINH TRƯỞNG CỦA QUẦN THỂ

Một phương pháp nghiên cứu sự sinh trưởng quần thể có thể bắt đầu từ một quần thể mới được nuôi trong phạm vi phòng thí nghiệm. Cung cấp cho nó đủ thức ăn,



**Hình 2.1.**  
Sinh trưởng lũy thừa của quần thể nấm men

Không gian và tiến hành đếm số lượng cá thể mới đều đặn rồi ghi chép lại. Các vi sinh vật như vi khuẩn nấm men chẳng hạn rất thích hợp cho nghiên cứu kiểu này bởi vì chúng có mức sinh sản lớn. Hình 2.1 thể hiện sự tăng trưởng nấm men ở những điều kiện thuận lợi.

Trong giai đoạn đầu thí nghiệm, quần thể tăng trưởng chậm chạp. Tuy nhiên, số tế bào tăng gấp đôi sau mỗi lần phân bào sẽ dẫn đến mức tăng trưởng ngày càng nhanh và đường cong sinh trưởng bùng nổ này có tên gọi là *sinh trưởng lũy thừa* và đặc trưng cho các cơ thể sống có khả năng chiếm lĩnh môi trường sống mới.

Một quần thể có một mức tăng trưởng tối đa có tên gọi mức tăng trưởng bản năng ( $r$ ). Nó được xác định bởi các yếu tố như thời gian giữa hai thế hệ, tuổi thọ và sức sinh sản của các cá thể và nó đặc trưng cho mỗi loài. Mức tăng trưởng bản năng là một hằng số xác định độ nghiêng của đường cong tăng trưởng trong điều kiện sống lý tưởng của loài. Giá trị tăng trưởng thực sự phụ thuộc vào số lượng cá thể và được tính như phương trình:

$$(1) \frac{dN}{dt} = rN \quad (1)$$

Ở đây  $dN/dt$  là mức sinh trưởng ở một thời điểm cụ thể là  $t$  và  $r$  là mức sinh trưởng bản năng,  $N$  là số lượng cá thể của quần thể. Một dạng hình khác thu được từ phương trình trên là:

$$N = N_0 \cdot e^{rt} \quad (2)$$

trong đó:

$N_0$  - quần thể ban đầu.

$N$  - quần thể dự báo ở thời điểm  $t$ .

$e$  - cơ số của logarit tự nhiên.

Trong những điều kiện sống lý tưởng, tế bào nấm men có mức tăng trưởng bản năng  $r$  sắp xỉ bằng 0,5 /giờ. Nói một cách khác là sau một giờ quần thể tăng được thêm (một nửa). Giá trị này nhận được bằng các thí nghiệm tương tự như miêu tả ở hình 2.1. Giả sử rằng ban đầu quần thể các tế bào nấm men gồm 10 cá thể được nuôi cấy cho phát triển trong 6 giờ. Số lượng cá thể

sau 6 giờ dự định sẽ là bao nhiêu? Như chúng ta đã thấy  $N_0=10$ ;  $t=6$  và  $r=0,5$ , vậy theo phương trình (2) ta sẽ thu được:

$$N=10 \times 2,72^{(0,56)}$$

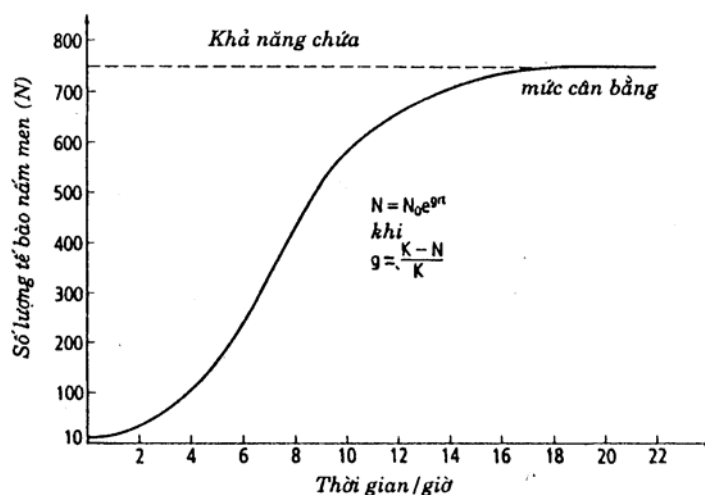
hay  $N=200,86$ .

Như vậy sau 6 giờ quần thể dự đoán sẽ có khoảng 200 cá thể.

Cũng dễ nhận thấy rằng quy luật tăng trưởng lũy thừa không thể tiếp tục mãi mãi. Nếu các tính toán tiếp tục được tiến hành một thời gian nữa thì đường cong số lượng cá thể của quần thể sẽ dần dần ngang ra như hình 2.2. Điều này xảy ra là do các tế bào phát triển dần chậm lại khi chất dinh dưỡng bị dùng ngày một nhiều và suy kiệt cũng như chúng đầu độc lẫn nhau bởi chất thải của mình (như ethanol chẳng hạn). Nói một cách khác thì mức sinh sẽ giảm dần còn mức tử sẽ tăng lên. Một trạng thái cân bằng sẽ đạt được chừng sau 18 giờ nuôi khi mà mức tử bằng mức sinh.

Sự tăng trưởng của các tế bào nấm men thường theo quy luật đường cong hình S, hay gọi là *đường cong hình chữ S*, đôi lúc nó còn có tên là *đường cong logistic* cho mức tăng trưởng.

Cạnh tranh về thức ăn và ô nhiễm do chất thải ra chỉ mới là hai ví dụ về yếu tố phụ thuộc mật độ ảnh hưởng giới hạn tăng trưởng. Còn nhiều yếu tố bên ngoài khác ảnh hưởng đến sức sinh sản và sự sống còn của cá thể trong quần thể. Toàn thể những yếu tố ấy gộp lại tạo thành trở ngại môi trường đối với sự tăng trưởng. Trở ngại môi trường tăng lên tạo ra một giới hạn tuyệt đối cho số lượng cá thể của một loài có thể sinh sống được tại một khu định cư cho trước. Giới hạn này được gọi là *khả năng chứa* của môi trường và thường được ký hiệu là K.



**Hình 2.2.**  
Đường cong sinh trưởng hình chữ S

Tác động của trở ngại môi trường đối với sự tăng trưởng của quần thể có thể mô hình hoá bằng việc đưa vào sử dụng khái niệm *tham số hiện thực hoá tăng trưởng* ( $g$ ) trong phương trình tăng trưởng lũy thừa (1). Giá trị của tham số hiện thực hoá tăng trưởng được xác định bằng:

$$g = \frac{(K - N)}{K} \quad (3)$$

Thay nó vào phương trình (1) ta được: 
$$\frac{dN}{dt} = \frac{(K - N)rt}{K} \quad (4)$$

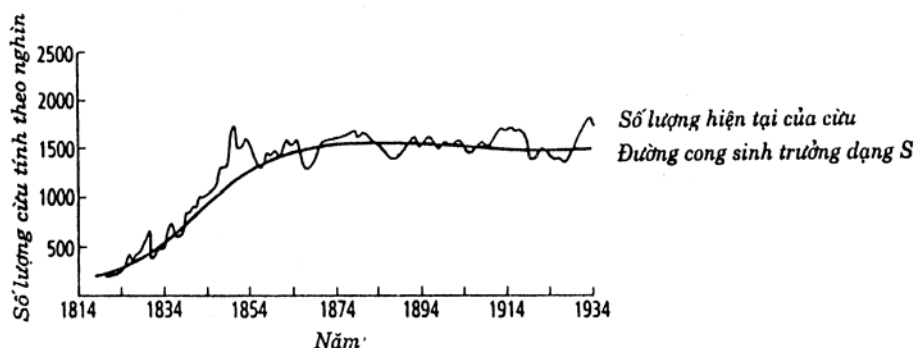
Hoặc là: 
$$N = N_0 \cdot e^{\frac{(K-N)rt}{K}} \quad (5)$$

Khi số lượng cá thể  $N$  trong quần thể nhỏ hơn nhiều khả năng chứa thì tham số hiện thực hoá tăng trưởng gần bằng 1,0. Tuy nhiên, khi  $N$  tiến đến dần giá trị  $K$  thì cả tham số hiện thực hoá tăng trưởng và mức tăng trưởng đều có khuynh hướng tiến đến giá trị 0.

Sử dụng phương trình (4) và (5), sự tăng trưởng của các quần thể sinh vật trong phòng thí nghiệm có thể được mô hình hoá tương đối chính xác.

### 6.3 NHỮNG BIẾN ĐỘNG TRÊN ĐƯỜNG CONG HÌNH CHỮ S

Đường cong tăng trưởng thu được với thí nghiệm nuôi nấm men nêu trên là kiểu tăng trưởng của một hệ sinh thái thực được lý tưởng hoá. Một dạng đặc trưng hơn của đường cong tăng trưởng là đường cong sigmoid được thể hiện trên hình 2.3. mô tả sự tăng trưởng quần thể cừu kể từ khi chúng được đưa vào vùng Tasmania năm 1814. Ta thấy rõ từ hình vẽ là số lượng cá thể không bao giờ ổn định mà biến động (tăng, giảm) xung quanh giá trị trung bình, còn giá trị này lại tuân theo một quy luật hình chữ S.

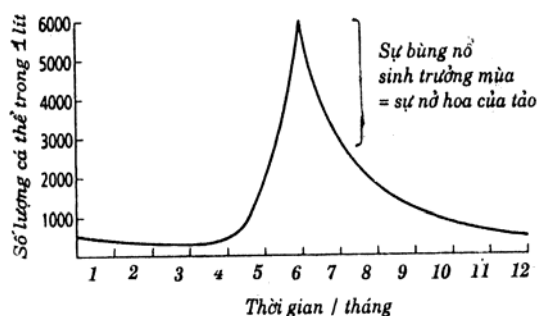


**Hình 2.3.**

Đường cong sinh trưởng của cừu sau khi nhập vào Tasmania

Mặc dù rằng đường cong hình chữ S là đặc thù cho những quần thể sinh vật chiếm lĩnh cư trú mới, nó không áp dụng được cho mọi quần thể. Hình 2.4 thể hiện kiểu tăng trưởng của quần thể loài táo phù du, loài này thể hiện sự gia tăng mạnh đột biến và không bao giờ đạt bão hoà sau một thời gian tương đối dài ứng với khả năng chứa. Đường cong dạng này có tên gọi đường cong dạng J, nó đặc thù cho các quần thể có khả năng sinh sản rất nhiều thế hệ trong một mùa sinh sản của một năm. Một trong những nguyên nhân của đường cong dạng này là quần thể có độ mắn cảm cao, khả năng sống rất hẹp về những yêu cầu môi trường. Những biến đổi không thuận lợi như tích tụ chất độc thải ra hay thiếu thức ăn khiến nhiều cá

thể có thể chết rất nhanh chỉ để lại một ít là còn sống sót. Trong những năm sau đó một kiểu phát triển quần thể như vậy lại được lặp lại.

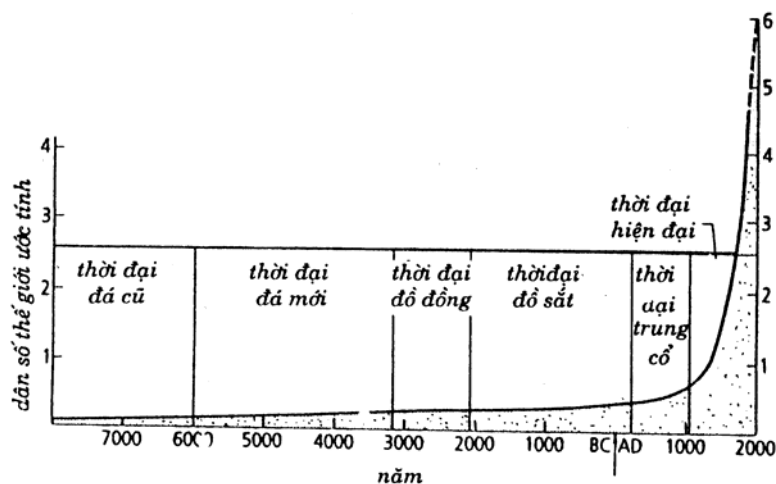


Hình 2.4.

Đường cong sinh trưởng hình chữ J của tảo phù du

## 6.4 QUẢN THỂ NGƯỜI

Quần thể người là không bình thường theo kiểu phát triển như đã thể hiện trên hình 2.5, bởi lẽ hiện nó vẫn còn trong giai đoạn tăng trưởng lũy thừa của tiến trình tăng trưởng ghê sợ. Ở những nước đã phát triển, điều này là do có sự giảm đáng kể những trở ngại môi trường (nhờ tiến bộ của y tế, nông nghiệp). Một số giới hạn dù sao cũng vẫn có, dẫn đến những lo lắng về khả năng tăng trưởng theo đường cong hình J dẫn đến suy diệt nhân loại.



Hình 2.5.

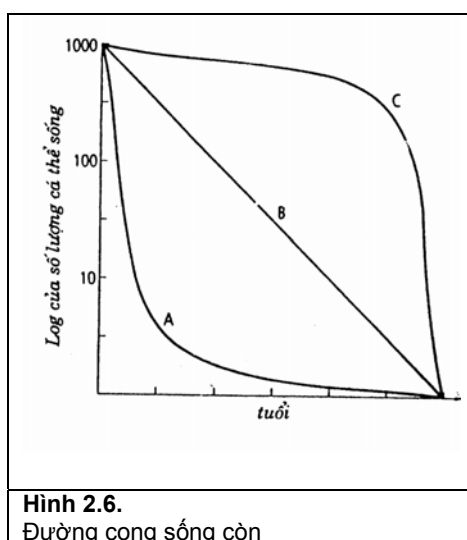
Sự tăng trưởng dân số thế giới

Hiện tại mức tăng trưởng riêng vào khoảng 1,9% mỗi năm, nói nôm na là mỗi năm có thêm 75 - 80 triệu người.

Việc nghiên cứu quần thể người có tên gọi là dân số học và nó đã trở nên một môn khoa học phức hợp, liên quan đến nhiều yếu tố chứ không chỉ đơn thuần ở sự sinh đẻ và tử vong.

## 6.5 CHIẾN LƯỢC ĐỂ SỐNG CÒN

Đồ thị về mức sinh và mức tử chỉ là thông số khái quát về hoạt động của quần thể bởi vì chúng không liên quan đến các yếu tố như lứa tuổi và giới tính. Tuy nhiên xác suất của sự bùng nổ cũng như diệt vong của quần thể lại thay đổi theo những yếu tố này. Mối quan hệ giữa lứa tuổi và sự sống còn rất thuận lợi khi nghiên cứu bằng đường cong sống còn. Đó là đồ thị thể hiện số cá thể sống sót trong quần thể theo từng lứa tuổi. Hình 2.6 thể hiện đường cong sống còn có 3 loại khác nhau.



Đường cong A đặc thù cho đa số loài động vật và thực vật mà có tỷ lệ tử vong rất cao ở lứa tuổi nhỏ. Loài hàu là một ví dụ điển hình: Chúng sinh sản rất nhiều ấu trùng nhưng chỉ có một số nhỏ còn có cơ hội bám được vào đá thích hợp để phát triển đến lúc trưởng thành. Những loại cơ thể sống như vậy nói chung có nhiều. Đây được gọi là *kiểu chiến lược r* bởi lẽ kiểu sống của chúng đã điều chỉnh để đạt được giá trị  $r$  lớn nhất (mức tăng trưởng bản năng).

Ở một đối cực khác, đường cong C là của các quần thể sinh vật có số lượng ổn định và gần với giá trị  $K$  (khả năng chứa của môi trường). Đó được gọi là *kiểu chiến lược K*, thể hiện ưu điểm tiến hoá tương đối so với chiến lược  $r$ . Nói chung chúng sống trong một môi trường bao quanh ổn định và rất thích nghi với một phần riêng đặc biệt của môi trường. Chúng có chu kỳ sống dài và chu kỳ sinh sản cũng lớn, sinh sản ít và chăm con tốt. Các quần thể sống sát nhau giữ kích thước quần thể của mình cân bằng với nhau bằng việc giảm tỷ lệ sinh sản và tăng tỷ lệ chết. Các loài dê núi, con người và loài voi là các ví dụ của kiểu đường cong này.

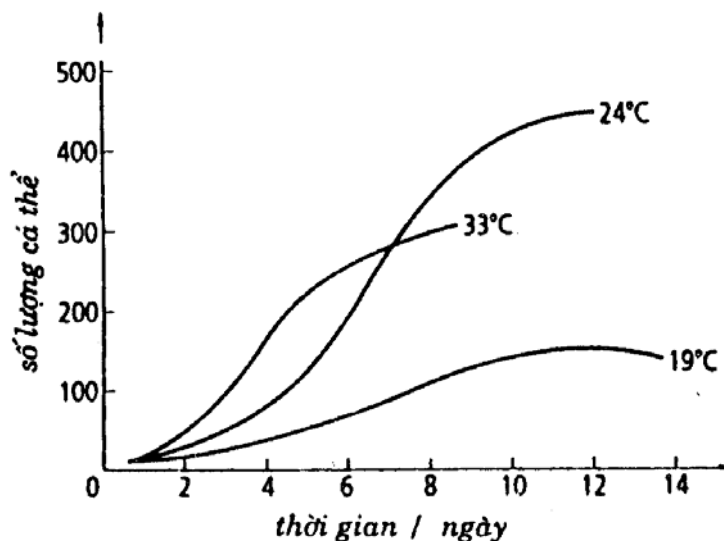
Đường cong B đại diện cho trường hợp có sự cân bằng sinh - tử ở mọi lứa tuổi. Hydra là một loại sinh vật như vậy.

## 6.6 CÁC YẾU TỐ HẠN CHẾ MỨC TĂNG TRƯỞNG QUẦN THỂ

Các yếu tố tạo ra trở ngại môi trường có thể phân loại thành các yếu tố ngoại cảnh và nội cảnh. Những yếu tố ngoại cảnh là những yếu tố tác động đến quần thể từ bên ngoài: khí hậu, nguồn thức ăn, cạnh tranh với các loài khác, ăn thịt lẫn nhau và kí sinh. Những yếu tố nội cảnh là những yếu tố liên quan tới sự cạnh tranh của các cá thể của cùng một loài trong quần thể.

Ví dụ về yếu tố ngoại cảnh là nhiệt độ và nguồn thức ăn như thể hiện trên các hình 2.7 và 2.8. Đồ thị thứ nhất thể hiện đường cong tăng trưởng của loài bọ nước *Moina macrocopa*

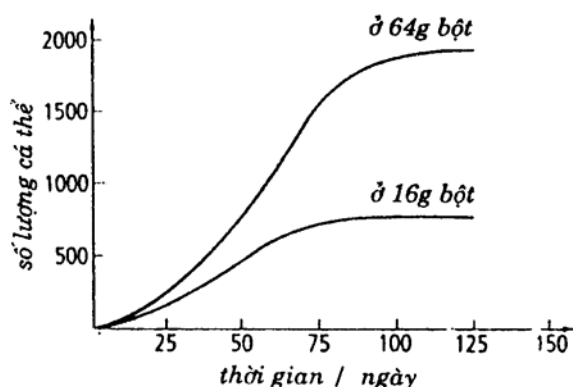
ở 3 nhiệt độ khác nhau. Đồ thị thứ 2 biểu diễn sự ảnh hưởng của nguồn thức ăn đến 2 quần thể một bột *Tribolium confusum*.



Hình 2.7. Đường cong sinh trưởng của quần thể *Moina macropa* ở các nhiệt độ khác nhau

Trở ngại môi trường nội cảnh xảy ra khi các cá thể trong cùng một loài cạnh tranh với nhau. Thường thì những cuộc cạnh tranh như vậy ít quyết liệt hơn cuộc cạnh tranh giữa các loài: các cá thể của cùng một loài cạnh tranh với nhau với cùng một mục đích. Nhiều loài động vật bảo vệ lãnh thổ của mình chống lại chính đồng loại khi bị xâm chiếm. Những hành động này cần thiết vì nhu cầu dinh dưỡng cần phải đủ cấp cho sự sống còn của bản thân chúng và của cả quần thể.

Các yếu tố hạn chế mức tăng trưởng ít khi tác động đơn lẻ mà thường tác động đồng thời, phức tạp rất khó xác định. Nói chung tương đối dễ nghiên cứu ảnh hưởng đến môi trường của các yếu tố vật lý như nhiệt độ, nước, ánh sáng. Còn cách mà theo đó các quần thể khác nhau tác động lên nhau trong phạm vi quần xã rất khó hiểu và phức tạp.



Hình 2.8. Đường cong sinh trưởng của một bột *Tribolium confusum* ở các lượng bột khác nhau

## Chương 7

### Đa dạng các hệ sinh thái

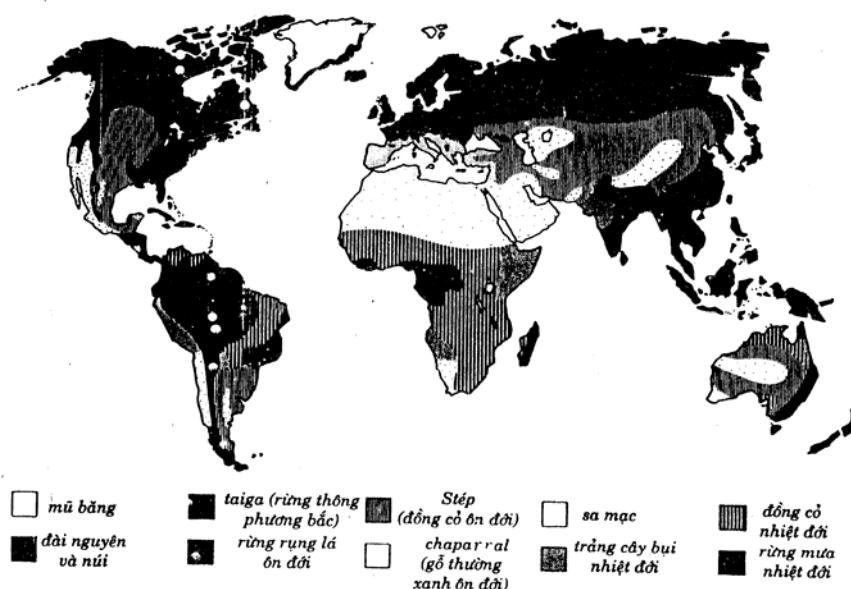
#### Mục tiêu:

Sau khi học xong chương này, sinh viên sẽ có khả năng:

- Trình bày được khái niệm hệ sinh thái ở cạn, đặc điểm các hệ sinh thái ở cạn: tundra, taiga, rừng rụng lá ôn đới, rừng cây gỗ xanh ôn đới, thảo nguyên ôn đới, thảo nguyên nhiệt đới, rừng mưa nhiệt đới, sa mạc.
- Trình bày được khái niệm về diễn thế sinh thái.
- Trình bày được khái niệm và đặc điểm của hệ sinh thái ở nước; hệ sinh thái sông: suối, sông và các cửa sông; hệ sinh thái hồ và đại dương.
- Trình bày được các mối liên quan trong quần xã.

#### 7.1 Quần xã sinh vật

Nơi mà sinh vật sống có tên gọi nơi sống (habitat). Một số nơi sống như thềm lục địa thì rộng lớn, trong khi đó những chỗ khác ví dụ như lá cây sồi thì nhỏ hẹp. Chương này mô tả sự khác nhau giữa các nơi sống và các hệ sinh thái trên phạm vi toàn cầu cũng như liên hệ sự phân bố các quần xã sinh vật với hệ thống các điều kiện vô sinh.



Hình 3.1. Sự phân bố các quần xã sinh vật trên quả đất



Thế giới sinh vật hay là sinh quyển có thể được chia thành các đại quần xã như được trình bày trên hình 3.1. Mỗi một đại quần xã là một quần xã lớn bao gồm nhiều cá thể cùng chia sẻ điều kiện nhiệt độ, mưa và độ ẩm như nhau. Dù cho nhờ các đặc điểm ta dễ nhận ra sự chuyển đổi từ quần xã sinh vật này sang quần xã sinh vật kia nhưng ranh giới giữa chúng rất mờ nhạt và thực sự không có một ranh giới rõ ràng giữa các vùng.

Một số những đặc điểm quan trọng của các quần xã sinh vật quan trọng sẽ được trình bày dưới đây chủ yếu là các quần xã ở cạn và quần xã ở nước. Cũng một quần xã sinh vật có thể có mặt ở các vùng đất rộng tách biệt trên Quả Đất, nếu như ở đó điều kiện khí hậu, thổ nhưỡng gần giống nhau. Ví dụ như các vùng rừng mưa nhiệt đới có thể thấy ở Việt Nam, Malayxia, Tây Phi và Nam Mỹ. Các sinh vật sinh sống trên các vùng đó tiến hoá theo cách riêng nhưng thường thể hiện sự thích nghi gần giống nhau.

## 7.2 Hệ sinh thái ở cạn

Sau đây là các hệ sinh thái ở cạn điển hình:

### 7.2.1 Tundra (Đài nguyên)

Đài nguyên nói chung ở Bắc bán cầu, nơi có vành đai băng cực phân chia băng cực và các rừng thông phía Nam. Vùng này có đặc điểm nhiệt độ thấp và mùa tăng trưởng ngắn. Lớp đất thấp thường xuyên bị đóng băng và chỉ có các loại cây khoẻ nhất mới có thể sống được. Loài rêu sphagnum, cây lách và địa y chiếm ưu thế ở các vùng này. Chúng phát triển vào mùa hè, là nơi làm tổ cho các loài chim di cư.

### 7.2.2 Tai ga

Đó là tên vùng của Siberia có nghĩa là “rừng thông” vì thực thể chủ yếu là thông. Một diện tích lớn vùng Taiga có mặt ở Bắc Mỹ, Bắc Âu và châu Á. Chúng là nguồn gỗ cho toàn thế giới. Cây thông xanh quanh năm, che phủ đất phía dưới và làm các cây bụi không phát triển được. Các loài động vật sinh sống ở đây chủ yếu là động vật di cư, gấu, chuột, chim. Nói chung ít loài hơn vùng ôn đới.

### 7.2.3 Rừng rụng lá ôn đới

Rừng ôn đới được tìm thấy ở vùng vĩ lượng mưa hàng năm là 75 - 150 cm và mưa phân bố quanh năm. Trong rừng chủ yếu là các cây gỗ cứng như sồi, sến hay cây thích. Chúng cao 40 - 50 m. Các lá che phủ phần nào các tầng dưới, vẫn cho lọt ánh sáng để các loài cây bụi mặt đất phát triển. Thảm thực vật tự nhiên kiểu này đa số ở Anh quốc nhưng cho đến nay nhiều phần nguyên thủy đã bị phá vỡ.

### 7.2.4 Rừng cây gỗ xanh ôn đới (Chaparral)

Chaparral được tìm thấy ở vùng ôn đới nơi có nhiều mưa mùa đông còn mùa hè thì khô, ví dụ như vùng Địa Trung Hải. Vùng này có thảm thực vật xanh quanh năm, các cây sồi nhá, bạch đàn, khuynh diệp và thường gồm cả các vườn nho, mận của con người.

### 7.2.5 Thảm cỏ ôn đới (Steppe)

Thường thấy ở vùng trung gian giữa các châu lục với lượng mưa 25-75 cm/năm. Đây là vùng đồng cỏ Tây Hoa Kỳ hay vùng đồng cỏ của Liên Xô (cũ), ở Achantina, Nam Phi và châu úc. Quần xã phổ biến là các thảm cỏ và các động vật ăn cỏ lớn như bò rừng Bison. Các loài thú đào hang như chồn đất, cáo hay chó đồng cỏ và chim trú trong hang đất là chủ yếu. Nhiều vùng đã được khai phá làm nông nghiệp: trồng trọt, chăn nuôi trâu, bò lấy thịt và lấy sữa.

### 7.2.6 Thảm cỏ nhiệt đới

Một dải rộng thảm cỏ nhiệt đới hay là rừng xavanna trải dài xuyên châu Phi, châu úc hay Nam Mỹ. Lượng mưa vùng này ước chừng 125 cm/năm tuy nhiên có một mùa khô đã hạn chế phát triển rừng. Các loài cỏ có thể sống được trong điều kiện khô hạn nhờ hệ thống dưỡng ẩm ngầm đặc biệt. Động vật phổ biến ở vùng này là các loài ăn cỏ như sơn dương, ngựa vằn, hươu nai và một số loài ăn thịt như sư tử và báo Seta.

### 7.2.7 Rừng mưa nhiệt đới

Rừng mưa nhiệt đới có mặt ở nhiều vùng cận xích đạo với lượng mưa 200cm/năm và đặc biệt đa dạng các loài với cách sống và thích nghi khác nhau. Đa số các thảm thực vật tạo nên các lớp được gọi là tán lá thường cao 25-35 m so với mặt đất. Như thế rất có thuận lợi cho sự sống của nhiều động vật nhá và thực vật nhá kể cả thực vật biểu sinh thuộc loại hội sinh hay ăn bám. Lớp phủ mặt đất chủ yếu là các bụi cây, mùn rác nên rất thích hợp cho nấm mốc phát triển. Tuy nhiên do bị khép tán mà lớp thực vật thấp chỉ phát triển ở những nơi tán lá trên bị hỏng.

### 7.2.8 Hoang mạc

Hoang mạc chỉ nhận được lượng mưa cỡ <25 cm/năm. Hoàn toàn không lợi cho sự phát triển của thực vật: chỉ có một số ít giống cây chịu khô hạn là sống được, chúng phát triển vào thời gian có mưa và lụi tàn nhanh vào dịp không có mưa. Hầu hết động vật chịu được nhờ sống trong hang kiếm ăn lúc trời tối và rạng sáng.

### 7.2.9 Sự phân vùng các hệ sinh thái ở cận

Nếu đi về hướng Bắc từ Mêhicô đến vành đai Bắc Cực hay như các đỉnh núi ở Andres, ta sẽ lần lượt đi qua các vùng khác nhau từ rừng mưa nhiệt đới đến Tundra. Sự thay đổi như vậy có nguyên nhân từ gradient môi trường, cụ thể trong trường hợp này là gradient nhiệt độ. Hiệu quả việc phân vùng tương tự có thể dễ thấy hơn khi ta đi dạo vùng ven biển núi đá xuôi theo biển khi thủy triều xuống thấp. Một số loài động thực vật chuyên môn hoá cuộc sống của mình ở vùng thềm cao nơi có nhiều thời gian chúng tiếp xúc với khí quyển hơn, còn một số loài khác chỉ có ở nơi vùng thấp với thời gian tiếp xúc khí quyển ít hơn (chỉ khi thủy triều thấp).

Sự phân vùng còn tùy thuộc vào độ thâm thấu ánh sáng, ví dụ đó là phân lớp thảm thực vật của hệ sinh thái rừng: Từ lớp cây cao nhất ưa ánh sáng, đến lớp cây tầng thấp, cây bụi mà thường chỉ được 1-5% ánh sáng thôi.

Vùng biên giới giữa các nơi sống (habitat) khác nhau được gọi là vùng chuyển tiếp. Thường vùng ấy có các loài động thực vật đặc trưng chuyển tiếp hoặc các loài sinh vật của 2 vùng quanh đó chịu chấp nhận điều kiện sinh sống ở ngưỡng giới hạn. Ví dụ này thể hiện rõ ở

nơi giao diện hệ sinh thái trên cạn và dưới nước với các loài sinh vật thích nghi đặc trưng của vùng.

### 7.3 Diễn thế sinh thái

Diễn thế sinh thái là tiến trình diễn ra tạo nên sự phát sinh và biến đổi của một hệ sinh thái.

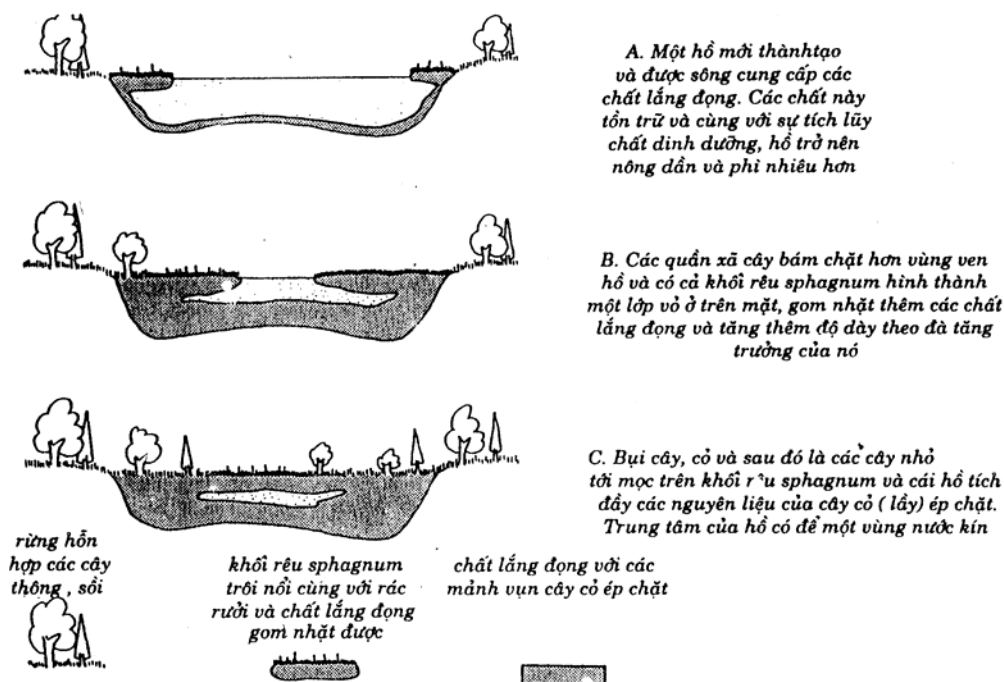
Những cá thể đầu tiên khi đến chiếm lĩnh vùng đất trống như vùng băng giá lạnh hay vùng núi đá mới sẽ trải qua quá trình diễn thế, dẫn đến một hệ sinh thái cân bằng, trong đó có tạo nên quần xã cực đỉnh. Các cơ thể sống của các đại quần xã khác nhau đã nêu trên cũng cấu thành những quần xã cực đỉnh.

ở nhiều vùng trên thế giới, những thực vật đầu tiên chiếm lĩnh thường là địa y và rêu. Ban đầu các loài này chịu sự cạnh tranh không đáng kể với các loài khác, nhưng địa y và rêu tạo ra axit gây nên sự phong hoá đá tạo ra sự tích lũy bụi hạt, dần dần lớp thổ nhưỡng mỏng được tạo ra làm nơi sinh trưởng của các loài thực vật cao cấp hơn. Khi thảm thực vật phát triển thì sự phong hoá càng phát triển, lớp thổ nhưỡng ngày càng giàu dinh dưỡng, và lại càng nhiều thực vật mới này là cây bụi như cây việt quất và cây dương xỉ. Về sau chúng được thay thế bằng các cây dương sinh trưởng nhanh và cuối cùng được thay thế bằng các cây lá to và hình thành rừng cực đỉnh.

Một ví dụ về sự diễn thế trong một hệ sinh thái thủy vực nông được mô tả trên hình 3.2. Như có thể thấy, kết quả ở trường hợp này là một quá trình chậm chạp dẫn đến chôn lấp thủy vực bằng đất khô. Đây không phải là khả năng duy nhất của kết quả. Hệ sinh thái thủy vực sẽ bình ổn nếu như hồ đủ sâu hay có dòng chảy, sóng đủ lớn để ngăn cản được quá trình lắng đọng.

Những điều kiện môi trường bình ổn đã ấn định cho phép hầu như mọi vùng đất đai phát triển một thảm thực vật cực đỉnh. Nếu như quá trình bắt đầu từ đá trọc hay vùng cát thì sẽ được gọi là diễn thế sơ cấp. Thường thì diễn thế xảy ra ở vùng đất hoang sơ sau khi khai thác, và như vậy nó được gọi là diễn thế thứ cấp.

Đa số các thảm thực vật hiện nay ở nhiều vùng trên thế giới là hậu quả của diễn thế thứ cấp. Rừng là thảm tự nhiên phổ biến ban đầu cho đến khi người Neolithic đến sinh sống. Cảnh quan đã biến đổi mạnh mẽ từ lúc đó do sự phát triển nông nghiệp và sự định cư của con người. Đa số các vùng đất hoang và đồng cỏ đặc trưng cho vùng thôn quê là nhân tạo được duy trì nhiều năm và tương đối bình ổn, các quần xã có tính đặc thù và phát triển ổn định.



Hình 3.2. Diễn thế của một hệ sinh thái

### 7.3.1 Hệ sinh thái và nơi cư trú nước

Môi trường nước là nơi sống của nhiều dạng sinh vật. Nước cung cấp một môi trường sống ổn định và an toàn cho sinh vật thủy sinh hơn môi trường trên cạn, nó ít bị xáo động đột ngột về điều kiện hoá, lý, tuy rằng cũng có biến động do khí hậu hay mùa. Các sinh vật thủy sinh nhận thức ăn, oxy hoà tan có trong nước. Thêm vào đó nước hỗ trợ cho sự thụ tinh và phát tán các sinh vật.

Hệ sinh thái nước có thể được phân loại thành nước mặn, nước ngọt, nước lợ (cửa sông) tùy theo nồng độ muối hoà tan có trong đó. Chúng còn có thể được phân loại theo dòng chảy nhanh và dòng chảy chậm, hồ, đại dương tùy theo mức độ và điều kiện dòng chảy.

Các sinh vật sống trong nước được phân loại tùy thuộc chúng sống trong sông hồ hay biển cũng như đặc điểm nơi cư trú trong hệ sinh thái. Bốn loại nơi cư trú được phân loại theo các đặc điểm quần xã sống trong đó.

### 7.3.2 Sinh vật màng nước (Neuston)

Khái niệm neuston dùng để mô tả các động vật cũng như các thực vật sống ở màng nước. Đa số chúng có thể sống phía trên mặt nước hoặc phân toả dưới sát mặt nước. Neuston tạo nên phần quan trọng của quần xã thủy sinh nước ngọt rất đáng kể đối với vùng nước mặn.

### 7.3.3 Sinh vật phù du (Plankton)

Đó là các thực vật nhá phù du (phytoplankton) và động vật nhá phù du (zooplankton) có ở đa số các hệ sinh thái thủy sinh loại trừ vùng nước chảy xiết. Sự dịch chuyển của sinh vật bị hạn chế theo hướng thẳng đứng và việc tìm mồi, sự phân bố chúng do dòng chảy quyết định.

### 7.3.4 Sinh vật tự bơi (Nekton)

Đây là tập hợp các sinh vật bơi tự do và đủ khỏe chống lại dòng chảy. Một số là côn trùng trong ao, các loài chân đầu, cá xương, cá mập, bò sát, thú dưới nước v.v.

### 7.3.5 Sinh vật đáy (Benthos)

Đây là nhóm sinh vật đáy có nhiều loại sống ở phần đáy của thủy vực và đa số cấu thành một phần của lưới thức ăn mảnh vụn.

### 7.3.6 Các yếu tố hạn chế trong hệ sinh thái nước

Có nhiều yếu tố hạn chế sự phát tán các sinh vật, ngăn cản sự xâm nhập của các sinh vật vào các môi trường thuận lợi khác nhau. Ví dụ lượng mưa ít và nhiệt độ cao là các yếu tố hạn chế ở vùng hoang mạc, còn lạnh mùa đông ngăn cản sự phát triển của các cây ở vùng Tundra. Các yếu tố quan trọng nhất có vai trò hạn chế chủ yếu trong hệ sinh thái nước là:

Sự xuyên thấu ánh sáng:

Nước hấp thụ năng lượng ánh sáng, chuyển hoá nó thành nhiệt. Tuy vậy, không phải ở mọi bước sóng chúng bị hấp thụ như nhau. Xanh biển và xanh lá cây xuyên thấu sâu hơn là màu đá hay tím: Điều này giải thích màu sắc đặc trưng của vùng nước lạnh.

Độ sâu mà ánh sáng có thể xuyên thấu đến phụ thuộc một phần vào lượng các chất lơ lửng có trong nước. Như vậy, các lớp tương đối trong của đại dương cho phép xuyên thấu ánh sáng đến 150m, còn vùng nước ven bờ có nhiều sinh vật và các hạt bồi lắng thì chỉ có khoảng 20m được chiếu sáng. Tất cả các sinh vật quang hợp bị giới hạn sinh sống trong vùng được chiếu sáng mà thôi- vùng này được gọi là vùng quang hoạt. Mặc dù thực vật có khả năng quang hợp ở những vùng giới hạn quang hoạt nhưng chúng không thể sống được ở độ sâu đó nếu chúng tiêu thụ thức ăn nhanh hơn chúng sản sinh ra. Mức nước quan trọng nhất như vậy không thể sâu quá vùng quang hoạt và độ sâu mà ở đó sự sản xuất do quang hợp cân bằng với mức tiêu thụ cho hô hấp được gọi là mức bù trừ. Mức này thay đổi theo vĩ độ và mùa, thường gần mặt nước vào mùa đông và xuống sâu vào mùa hè. Sản xuất sơ cấp chỉ có thể thực hiện phía trên mức bù trừ và hầu như mọi sinh vật nước phụ thuộc vào quần xã bề mặt nước theo nhu cầu năng lượng của chúng.

Các khí hoà tan:

Các chất khí của khí quyển hoà tan vào nước qua bề mặt hồ. Tuy vậy, khí này hoà tan mạnh hơn khí kia cho nên tỷ lệ giữa các khí hoà tan trong nước khác xa với tỷ lệ ấy trong khí quyển (bảng 3.1).

<b>Bảng 3.1.</b> So sánh thành phần các khí trong khí quyển và trong nước ở trạng thái bão hoà		
<b>Loại khí</b>	<b>Nồng độ trong khí quyển cm<sup>3</sup>/l</b>	<b>Bão hoà trong nước cm<sup>3</sup>/l</b>
<b>Oxy</b>	<b>210</b>	<b>7</b>

Nit $\square$	780	14
CO <sub>2</sub>	0.3	0.3

Oxy có trong nước ít hơn trong không khí 30 lần, và chính nó hạn chế sự phổ biến các loại sinh vật. Trong một hồ đặc trưng có khoảng 100g/m<sup>3</sup>/ ngày oxy bị hấp thụ. Lượng ấy đủ để bão hoà nước đến độ sâu chừng 10m, và thường là rất dư thừa oxy do quá trình quang hợp tạo ra. Trong các nơi cư trú nước nông như ao, sự quang hợp thường rất mạnh dẫn đến nước quá bão hoà oxy. Nước chảy mạnh, xói mạnh thường đã bão hoà oxy.

Sự khuếch tán các khí hoà tan vào nước sâu là một quá trình chậm. ở một số nơi, sự khuếch tán có một lượng nhá oxy đến được vùng nước sâu. Hậu quả là ở vùng nước sâu thường là các loài sinh vật phân huỷ yếm khí. Điều này có thể là hạn chế quan trọng đến toàn bộ quần xã thủy sinh.

Nitơ tuy rằng ít khả năng hoà tan hơn oxy nhưng lại chiếm tỉ trọng lớn trong các khí hoà tan. Chúng được dùng trực tiếp cho một số sinh vật, vi khuẩn cố định Nitơ và vi khuẩn lam trong sản xuất đạm hoặc giải phóng ra ở dạng khí bởi các vi khuẩn phân huỷ Nitơ.

Hiệu ứng tan đối với CO<sub>2</sub> thường phức tạp hơn vì axit H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> tạo thành được tách thành ion H<sup>+</sup>, CO<sub>3</sub><sup>2-</sup> và HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>. Tỉ trọng từng loại ion trên phụ thuộc vào lượng các khí hoà tan khác.

Các chất rắn hoà tan:

Các đại dương tương đối đồng nhất và ổn định về thành phần các ion hoà tan như đã được tổng kết trong bảng 3.2. Những ion này tồn tại với tỷ lệ tương quan với nhau như vậy cho nên để xác định độ mặn của nước vùng ven biển, cửa sông thường chỉ cần xác định thành phần Cl<sup>-</sup> theo chuẩn độ của nó so với dung dịch nitorat bạc. Mặt khác hệ sinh thái nước ngọt thể hiện sự thay đổi thành phần muối do biến động chất khoáng của hệ nước thải cũng như hoạt động của các sinh vật sống.

Bảng 3.2. Các ion hoà tan trong nước biển

Anion	G/l
Cl <sup>-</sup>	19,35
SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	2,7
HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	0,15
Br <sup>-</sup>	0,07
Cation	G/l
Na <sup>+</sup>	10,75
Mg <sup>2+</sup>	1,30
Ca <sup>2+</sup>	0,42
K <sup>+</sup>	0,39
<b>Muối tổng hợp</b>	<b>35,13</b>

Nước biển có biến động độ muối từ 30 đến 37 g/l.

Ion hạn chế quan trọng nhất trong hệ sinh thái nước là photphat và nitorat mặc dù rằng sunphat và canxi đôi khi có thiếu. Photphat được tách khỏi nước bởi sinh vật và nồng độ của nó có thể giảm đến 0 vào mùa hè. Vào mùa đông nó lại tăng khi các sinh vật chết và được phân huỷ. Một số tảo thích nghi được theo mùa khi thiếu photphat do nhờ cơ chế riêng tích lũy được của nó.

Mưa tích lũy một lượng nhá các chất vô cơ có thành phần cao trong khí quyển khi đọng sương kết tụ thành hạt mưa. Một số chất ví dụ CO<sub>2</sub>, NO<sub>2</sub> và các khí thải cũng hoà tan vào nước mưa khiến nó có tính axit. Nước chảy từ đất liền ra sông suối tích trữ các hợp chất tùy theo giai đoạn của sự phong hoá đất. Các giếng phun nước mang ra nguồn khoáng từ các lớp đất ngầm theo cách tương tự.

Các dòng chảy:

Dòng chảy trở thành yếu tố hạn chế nơi dòng chảy nhanh hay nơi ven thềm lục địa do sự tạo sóng lớn ngăn cản hoạt động sống của các sinh vật yếu. Sau đây là các hệ sinh thái nước điển hình.

### 7.3.7 Các hệ sinh thái sông

Một con sông không thể được xem như một hệ sinh thái đơn lẻ bởi đặc tính cũng như quần xã sinh vật của chúng biến đổi rất lớn từ nơi đầu nguồn đến cửa sông. Một trong những đặc tính quan trọng nhất trên quan điểm sinh học là lưu lượng (tính bằng m<sup>3</sup>/giây), lưu tốc (tính bằng m/giây), chế độ dòng chảy là chảy tầng hay chảy rối. Những đặc tính ấy quyết định hình thái đáy, tốc độ bồi lắng và tất nhiên độ đục của dòng chảy.

Dòng chảy biến động theo chiều chảy của nó cho nên tồn tại một gradient môi trường mà không có ranh giới rõ ràng. Tuy vậy, có thể phân biệt hai dạng hệ sinh thái chính trên cơ sở sự khác nhau về tốc độ dòng chảy đó là suối trên núi chảy nhanh và sông chảy chậm. Một dạng hệ sinh thái thứ ba cũng tồn tại là ở cửa sông nơi có sự giao diện với biển. Quần xã của sông có nhiều gắn bó với vùng ven thềm lục địa hơn nơi dòng chảy phía trên. Ba hệ sinh thái trên được miêu tả trên hình 3.3.

Suối chảy nhanh (hình 3.3A)

Phần dòng chảy này mạnh và có sự xáo trộn, cuốn chảy theo mọi thứ nếu như nó không được gắn chặt hay nặng quá chìm xuống. Đáy dòng chảy thường là đá có rất ít chất lắng làm nơi bám rễ cho thực vật. Các sinh vật gồm các loại chịu đựng được dòng chảy - thể hiện thành các nơi cư trú nhá mà chúng chiếm giữ được.

Các sinh vật sống trên bề mặt đá nên thường có hình dạng phẳng bám dính vào bề mặt. Ví dụ là các loài hà nước ngọt, trai hến nước ngọt cũng như một số ấu trùng của côn trùng bám dính vào đá bằng lớp áo nặng.

Sinh vật đặc trưng sống trong các nơi cư trú nhá được tạo bởi khoảng không giữa các tảng đá là thiếu trùng con phù du và thiếu trùng ruồi đá có thân hình dẹt nhưng lại không kết hoá vào đá. Chúng bám vào bằng các sợi tua và lựa theo dòng nước chảy. Loại ấu trùng côn trùng khác thì có các râu cho phép chúng sống trong các khe nứt, kẽ suối.

Bên khe các tảng đá có dòng chảy không lớn lắm, có độ đa dạng các sinh vật lớn như giun đốt, giun giẹp, ốc, tôm nước ngọt và nhiều ấu trùng côn trùng. Các sinh vật vùng nước chảy xiết đều sống vùng đáy, ngoại trừ một số tảo sống bám vách đá. Nói chung, thế giới thực vật nghèo nàn. Năng xuất sinh học thấp, chủ yếu nguồn thức ăn là các mảnh vụn được chảy trôi vào nước suối.

Sông chảy chậm (hình 3.3B)

Trong vùng này dòng chảy ở chế độ chảy tầng, có lớp đáy được cấu thành từ lắng đọng. Quần xã sinh vật vùng này đa dạng hơn bao gồm neiston, nekton và benthos.

Đóng vai trò quan trọng ở vùng này là sự xuất hiện thực vật có rễ nơi ven sông và thực vật phù du dưới nước, cả hai đều là nguồn sản sinh ra chất dinh dưỡng. Đáy sông rất giàu sinh vật ăn mảnh vụn, và có một lượng nhất định các chất dinh dưỡng luân chuyển do chúng hoạt động. Tuy nhiên đa số sinh khối được rửa trôi theo dòng.

Yếu tố giới hạn quan trọng nơi các vùng sông chảy chậm là nồng độ oxy hoà tan. Các loài benthos sống đáy phân huỷ các chất hữu cơ lắng đọng và tiêu thụ nốt số oxy. Nếu nguồn chất hữu cơ nhiều sẽ làm cho nước bị thiếu oxy. Đó là hiện tượng tự nhiên nhưng thường là hậu quả của sự ô nhiễm.

#### Cửa sông (hình 3.3C)

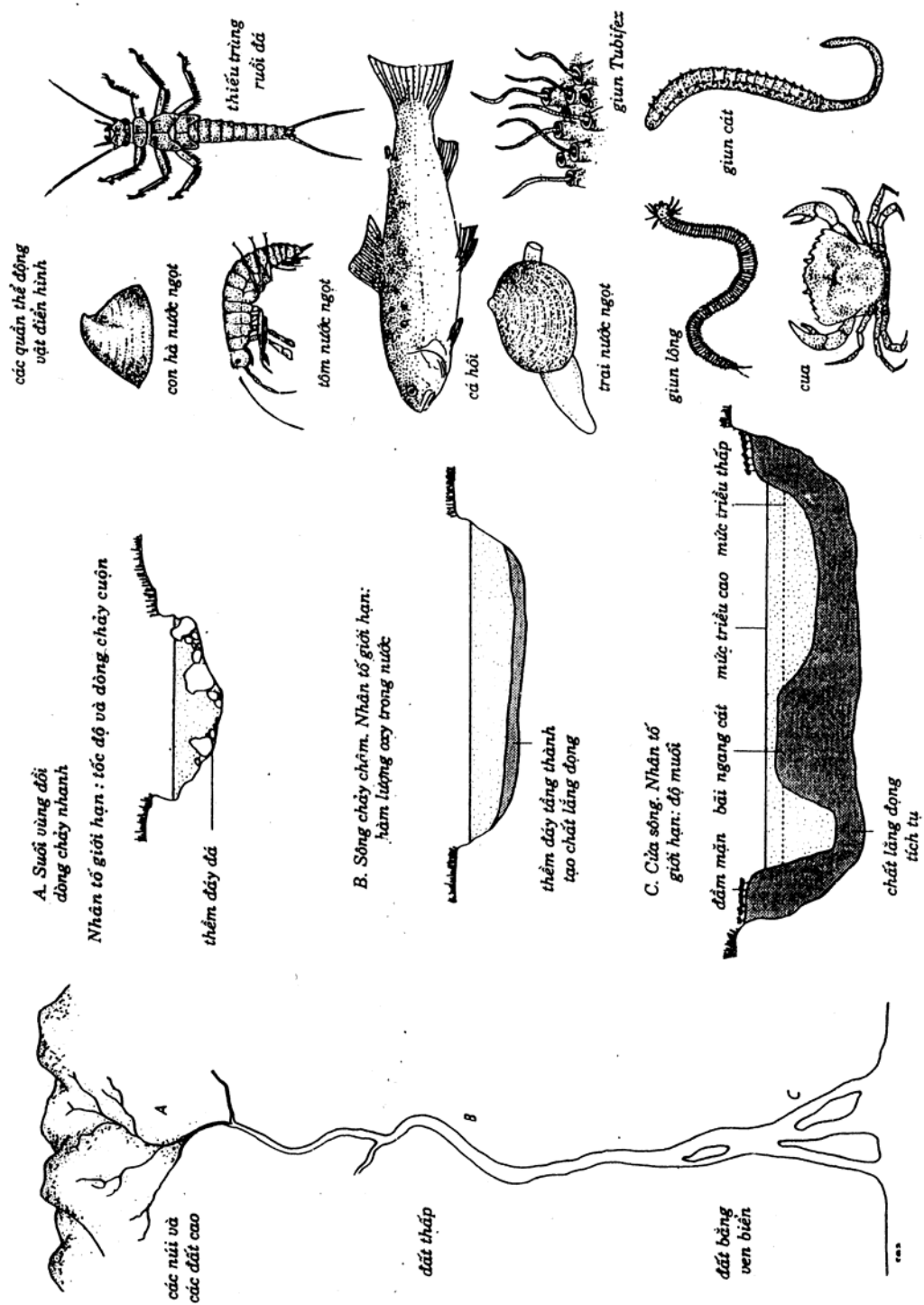
Vùng cửa sông là vùng nửa kín, nơi giao diện giữa dòng sông và biển. Hệ sinh thái đặc trưng cho vùng là hậu quả sự xáo trộn nước. Chất lắng đọng và các chất thải hữu cơ có nguồn từ sông, còn muối mặn và dòng thuỷ triều có từ đại dương vào.

Nhiều dự đoán cho rằng vùng cửa sông thường là nơi nghèo nàn và bất thụ, nhưng đó là sai lầm. Theo sự bùng phát quần xã nó chỉ đứng thứ 2 sau vùng thềm lục địa trên quan niệm dòng năng lượng. Hơn thế nữa các cửa sông là bãi đẻ lớn và chăm sóc con của nhiều động vật biển.

Hai yếu tố khiến cho năng suất sinh học cao nơi vùng cửa sông đó là nước nông, chảy xiết và do đó lượng oxy hoà tan nhiều. Dòng chảy cửa sông kết hợp cùng dòng triều khiến vùng này thành một bãi tập trung các chất dinh dưỡng. Sự phân huỷ có thể diễn ra với tốc độ cao, nhiều sinh vật tham gia vào lưới thức ăn mảnh vụn. Các loài ăn mảnh vụn như tôm hùm, cua, giun đốt và các loài thân mềm hai mảnh vỏ, tất cả tạo nên nguồn thức ăn tốt cho các loài cá và chim.

Yếu tố hạn chế chính của hệ sinh thái là độ muối, nó biến thiên mạnh ngay tại một nơi khi thuỷ triều lên xuống. Bên cạnh các loài tảo biển chỉ có ít loài thực vật chịu đựng được độ muối cao và biến động mạnh nơi đây. Các loài này được gọi là ưa muối (halophytes) và tạo nên một khu thảm thực vật đặc trưng. Chúng sống được nhờ khả năng giữ nước, không bị mất nước do thẩm thấu, mặc dù nồng độ muối xung quanh rất cao.





Hình 3.3. So sánh ba hệ sinh thái sông

### 7.3.8 Hồ và các đại dương

Mặc dù có sự khác nhau rõ rệt giữa sinh vật nước mặn và ngọt, nhưng mối quan hệ bên trong quần xã nước ngọt và nước biển như ở trường hợp hồ và đại dương có nhiều điểm giống nhau. Yếu tố phân loại hai dạng hệ sinh thái nước tĩnh nói trên có cơ sở ở độ sâu hơn là trên cơ sở độ mặn.

Hệ sinh thái nước sâu:

Một gradient nhiệt độ được thiết lập từ mặt xuống đáy, tạo nên ba vùng chính theo phương đứng: Vùng nước mặt, vùng đáy và giữa hai vùng này là vùng chuyển tiếp nhiệt. Vùng đáy là vùng nước sâu thường có nhiệt độ thấp, ánh sáng yếu thường không được trộn lẫn với lớp dưới. Vì nguyên nhân ấy, vùng chuyển tiếp thường có sự biến đổi nhiệt độ đột ngột chứ không phải một gradient đều đặn.

Hậu quả quan trọng của sự phân vùng ra như vậy là không có sự trao đổi tuần hoàn các chất dinh dưỡng khoáng giữa hai mạng thức ăn tiêu thụ vùng đáy và sản xuất vùng mặt. Ở các đại dương sâu các tình trạng này đôi khi là vĩnh viễn. Vùng nước mặn rất nghèo dinh dưỡng còn vùng đáy lại rất giàu. Chỉ vài nơi có dòng chảy đáy đưa dòng chảy dinh dưỡng lên mặt tạo nên các vùng cục bộ có năng suất cao ví dụ như dòng hải lưu Humboldt vùng bờ biển Tây Nam Mỹ.

Các hệ sinh thái nông:

Như đã nhấn mạnh thì năng suất cao chỉ có thể đạt được nếu như các chất dinh dưỡng khoáng có nhiều. Điều đó phụ thuộc vào sự đối lưu giữa vật chất của mạng thức ăn mảnh vụn chủ yếu với các sinh vật đáy và mạng thức ăn cá chủ yếu của các động vật vùng mặt. Các mặt nước nông thì các dòng đối lưu như vậy dễ dàng hơn, và yếu tố hạn chế khi này lại là lượng oxy có được. Trong quan điểm như vậy các hồ nông sẽ gần giống như các sông có dòng chảy chậm, nơi lượng oxy bị tiêu thụ cho các sinh vật phân huỷ khi chúng hô hấp.

Đổi nghịch lại, nước đại dương các vùng gần bờ lại có nhiều oxy do tác động của sóng. Điều đó hỗ trợ nhiều cho sự đa dạng các loài sinh vật. Sự phong phú đời sống sinh vật vùng thềm lục địa có thể so sánh với rừng mưa nhiệt đới.

## 7.4 Môi trường quan trọng quần xã

Các cá thể trong quần thể cũng như các loài trong quần xã tương tác lẫn nhau không chỉ bởi mối tương quan chặt chẽ với các yếu tố vô cơ của môi trường mà chúng sinh sống, mà còn có mối tương quan lẫn nhau trong mối quan hệ về dinh dưỡng, về nơi ở cũng như về giới tính v... Mối tương quan đó có thể có lợi, có hại hoặc trung tính. Bảng 3.3 tổng kết các dạng tương quan thường gặp và hậu quả của chúng:

**Bảng 3.3.**

Bảng tổng kết các mối tương quan trong quần xã

Mối tương quan	Định nghĩa	Hậu quả	Ví dụ
Hợp tác	Tương quan láng lẻo đôi bên cùng có lợi	+/+	Hải quỳ/cua biển Chim sáo/trâu bò

Cộng sinh	Tương quan chặt chẽ đôi bên cùng có lợi	+/+	Địa y (Nấm/tảo) Nốt sần rễ (vi khuẩn, thực vật)
Hội sinh	Tương quan chặt chẽ chỉ một bên có lợi	+/0	Tôm ở nhờ vá sò
Hãm sinh	Tương quan lảng lẽo Một bên chèn ép bên kia	0/-	Nấm Penixilin/vi khuẩn
Cạnh tranh	Tương quan lảng lẽo hai bên cùng có hại	-/-	Paramecium caudatum/ Paramecium bursaria
Ăn thịt	Tương quan chặt chẽ 1loài ăn thịt loài kia	+/-	Sói /thá Sư tử /ngựa vằn
Ký sinh	Tương quan chặt chẽ 1loài sống ký sinh loài kia	+/-	Giun,sán/người Nấm/lúa mạch

## Chương 8

# CÁC CHU TRÌNH DINH DƯỠNG

### MỤC TIÊU:

**Sau khi học xong chương này, sinh viên sẽ có khả năng:**

Trình bày được các chu trình địa hoá.

Trình bày được vai trò của cacbon và chu trình cacbon.

Trình bày được vai trò của oxy và chu trình oxy.

Trình bày được vai trò của nitơ và chu trình nitơ.

Trình bày được vai trò của nước và chu trình nước.

### 8.1 CÁC CHU TRÌNH SINH ĐỊA HOÁ

Năng lượng ánh sáng mặt trời được chuyển đổi sang năng lượng hoá học được lưu trữ trong cơ thể sinh vật sản xuất sau đó nó chuyển qua các bậc dinh dưỡng khác và cuối cùng thì chuyển vào khí quyển dưới dạng nhiệt. Năng lượng luôn chuyển theo cùng một hướng nên độ ổn định một hệ sinh thái sẽ phụ thuộc vào nguồn năng lượng đầu vào. Đối nghịch với điều đó, các nguyên tố sinh học tạo ra vật sống bị giới hạn về lượng và không được tái nạp bổ sung từ nguồn bên ngoài. Nói chung các chất được tái tuần hoàn tức là các chất hoá học cơ bản tách ra khỏi cơ thể sinh vật chết và được dùng lại cho sự sống khác.

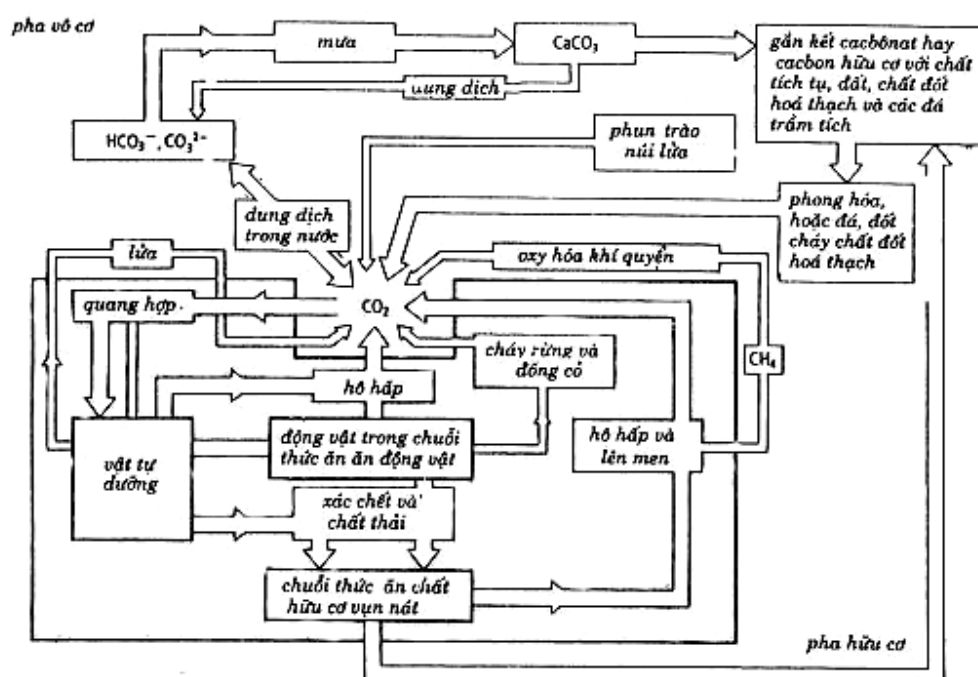
Tất cả các nguyên tố sinh học thể hiện chu trình tự nhiên có tên là *chu trình sinh địa hoá* bao gồm *pha sinh học*, trong đó một nguyên tố nào đó cố định vào trong cơ thể sống dưới dạng hợp chất hữu cơ và *pha vô sinh* trong đó tạo ra thành phần môi trường vô sinh. Mức độ tái tuần hoàn phụ thuộc vào loại nguyên tố được phổ biến ít hay nhiều trong sinh quyển, và phương thức mà theo đó chúng được dùng bởi sinh vật.

Các chu trình cacbon, oxy, nitơ, sunfua và photpho cũng như nước được xem xét sau đây:

## 8.2 CHU TRÌNH CACBON

Cacbon tạo ra 18% vật chất sống nhưng chúng có ít hơn trong môi trường vô sinh. Nguồn chính cacbon cung cấp cho sinh vật ở dạng  $\text{CO}_2$  thu được từ không khí hay hoà tan trong nước.

Thông qua quá trình quang hợp của thực vật có diệp lục,  $\text{CO}_2$  được chuyển thành hợp chất hữu cơ bao gồm hydratcacbon, chất béo, chất đạm, các axit nucleic. Ở dạng này, cacbon trở nên hấp thụ được sinh vật ở bậc dinh dưỡng cao hơn. Như đã trình bày ở trên hình 4.1, pha sinh học của chu trình cacbon thể hiện dòng năng lượng từ vật sản xuất đến vật tiêu thụ và cuối cùng kết thúc ở vật phân huỷ.



Hình 4.1. Sơ đồ chu trình cacbon

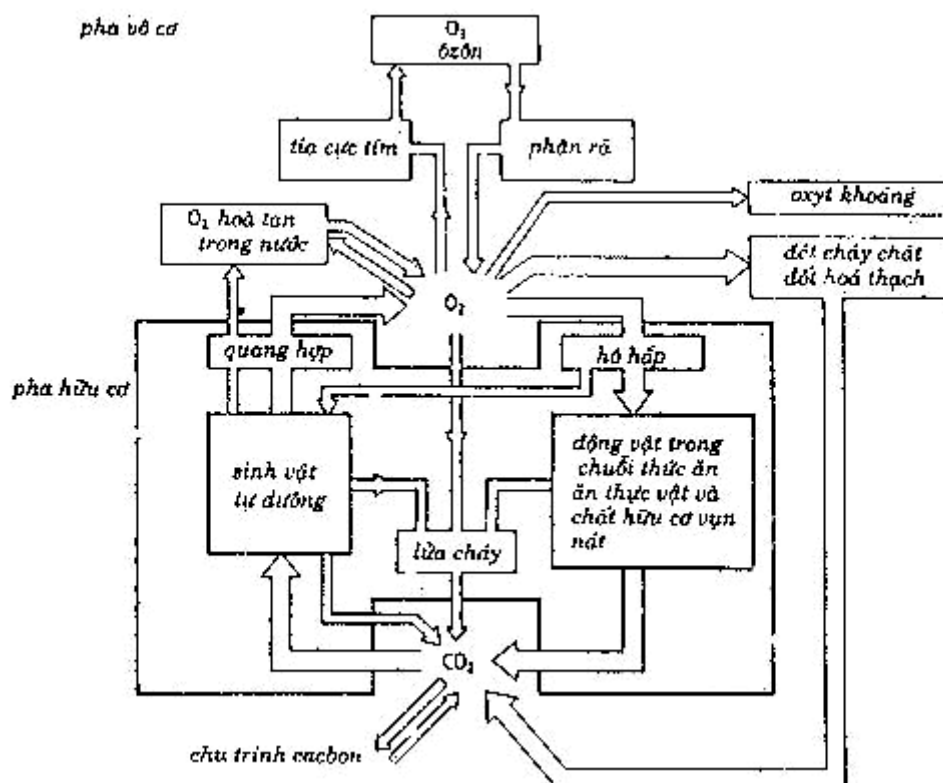
$\text{CO}_2$  được trả lại khí quyển bởi mọi sinh vật hô hấp. Các vật phân huỷ đặc biệt quan trọng bởi lẽ chúng tách cacbon đã được cố định ra khỏi cơ thể sinh vật chết và một lần nữa được dùng cho sinh vật. Tuy thế không phải mọi cacbon đã được cố định tuần hoàn lại bằng cách này. Nơi thiếu oxy như tầng đất chặt hay đáy hồ sâu, các chất hữu cơ thường được tích tụ lại. Chúng dẫn đến trầm lắng hữu cơ và dần dần tạo nên nhiên liệu lòng đất như than, khí thiên nhiên và dầu má.

Trong những năm gần đây một lượng lớn nhiên liệu lòng đất và dạng cacbon được dồn trữ từ các hệ sinh thái trước đây, được mang ra sử dụng đốt cháy vì nhu cầu năng lượng của con người. Do đó có sự tăng đáng kể  $\text{CO}_2$  trong khí quyển. Điều này có nhiều hậu quả mà người ta đã biết trước. Trước tiên nó tăng cường năng suất sơ cấp do tăng trưởng quang hợp. Sau đó nó tăng mức  $\text{CO}_2$  đã hoà tan trong đại dương dẫn đến hình thành cacbonat  $\text{CaCO}_3$  ở dạng đá ven bờ... Các hiện tượng này đang báo động và cho dù có được hấp thụ bớt thì  $\text{CO}_2$  dư vẫn còn tích lũy vào khí quyển.

Điều đáng quan tâm khác là do hiệu ứng nhà kính gây nên sự ấm lên của Trái Đất, làm tan băng các cực. Tất nhiên đánh giá cụ thể hiện tượng này không phải là dễ dàng.

### 8.3 CHU TRÌNH OXY

Chu trình oxy như hình 4.2 thể hiện quan hệ nghịch đảo với chu trình cacbon. Oxy được giải phóng khi thực vật quang hợp, sau đó lại được dùng vào oxy hoá khi hô hấp.



Hình 4.2. Sơ đồ chu trình  $O_2$

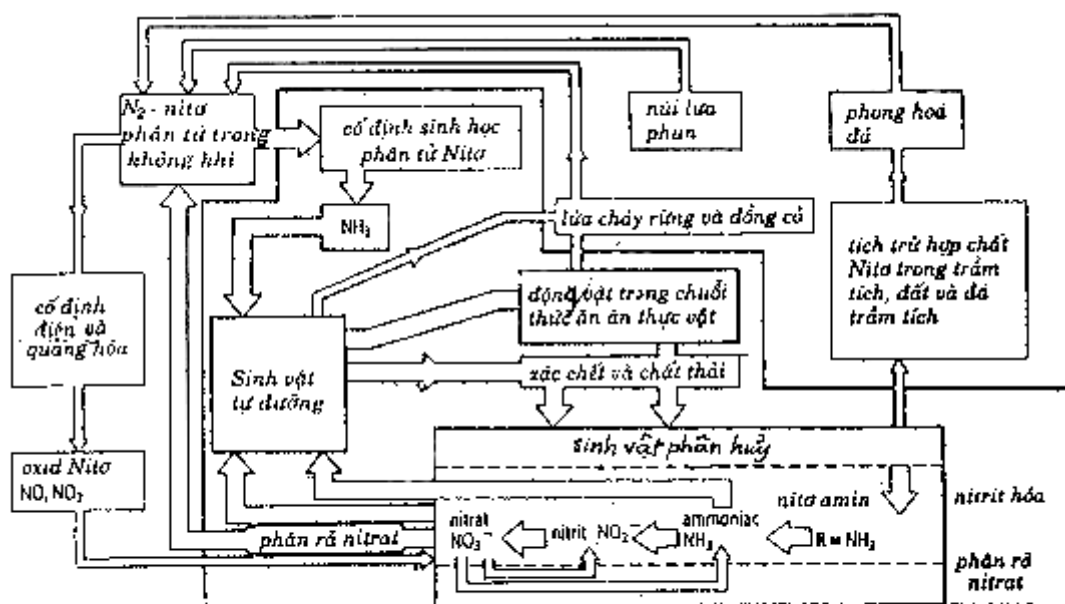
Trong khi quang hợp, lượng oxy được sản sinh tỷ lệ trực tiếp đến lượng cacbon được cố định thành phần hợp chất hữu cơ. Do đó, lượng chất hữu cơ trong cơ thể sống và trong tích lũy nhiên liệu lòng đất càng nhiều hơn thì lượng  $O_2$  trong khí quyển cũng càng nhiều và trải qua hàng nhiều triệu năm tồn tại sự sống trên Trái Đất, quá trình trên diễn ra theo một hướng và lượng  $O_2$  trong khí quyển không ngừng tăng lên. Sự tăng lượng  $O_2$  trong khí quyển nguyên thủy đóng vai trò quan trọng và liên tục vào sự tiến hoá các dạng sống sơ khai.

Trong những năm gần đây, nồng độ oxy trong khí quyển bắt đầu suy giảm lần đầu tiên do sự đốt nhiên liệu lòng đất. Lấy ví dụ một máy bay phản lực liên lục địa dùng đến 4 tấn oxy cho mỗi chuyến bay. Tuy vậy, sự biến đổi chưa thấy ảnh hưởng đáng kể đến cơ thể sống.

### 8.4 CHU TRÌNH NITƠ

Khí nitơ chiếm 78% trong khí quyển. Tuy vậy nitơ thường tá ra thiếu thốn đối với các sinh vật. Phân tử nitơ  $N_2$  gồm một cặp nguyên tử liên kết cộng hoá trị rất bền vững. Chỉ có một ít sinh vật tiết ra enzym cần thiết để phân rã các phân tử ấy mới có khả năng dùng nitơ ở dạng khí như thế, mọi sinh vật khác buộc phải nhận  $N_2$  ở dạng đã được cố định trong các dạng hợp chất. Trong trường hợp của thực vật, ion nitrat  $NO_3^-$  là dạng có ích nhất, chúng cũng có thể sử dụng ion ammoniac  $NH_4^+$  hay urea  $CO(NH_2)_2$  thay thế. Động vật và các cơ thể sống bậc cao khác thường cần nitơ ở dạng hợp chất hữu cơ ví dụ như axit amin.

Chu trình nitơ như được trình bày trên hình 4.3 có thể xét trên 3 phần chính:

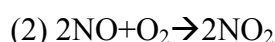
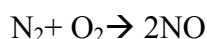


Hình 4.3. Sơ đồ chu trình Nitơ

Cố định nitơ:

Trong quá trình này nitơ thể khí của khí quyển được chuyển thành nitơ hợp chất như nitrit, nitrat và ammoniac.

Vì phân tử nitơ bền vững nên cần nhiều năng lượng để tách thành nguyên tử tự do rồi sau đó mới có khả năng kết hợp với nguyên tố khác tạo hợp chất. Chớp là một nguồn năng lượng để cố định nitơ khí tạo ra sự kết hợp nitơ và oxy trong không khí. Oxyt nitơ được tạo theo phương trình (1) có thể tiếp tục bị oxy hoá thành oxyt nitơ hai (phương trình (2)) sau đó có thể kết hợp với nước mưa tạo nên ion nitrat như phương trình (3) như sau:



Khoảng 6% nitơ tách khỏi khí quyển mỗi năm được cố định theo cách này.

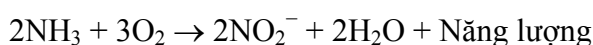
Một nguồn cố định nitơ tự nhiên năng suất cao hơn thực hiện bởi một loại vi sinh vật yếm khí có khả năng tiêu thụ trực tiếp khí nitơ. Quá trình này đòi hỏi một lượng lớn ATP và enzym tổng hợp nitơ với kết quả tạo ra ammoniac. Ví dụ là vi khuẩn cố định nitơ *Rhizobium* cộng sinh trong các nốt sần của rễ cây họ Đậu, và một số vi khuẩn tự do như *Azotobacter* và *Clostridium*. Một số loài vi khuẩn lam có khả năng cố định nitơ và là nguồn quan trọng tạo ra dinh dưỡng trong các hệ sinh thái nước và Tundra. Các ammoniac do các vi khuẩn đó tạo nên nhanh chóng chuyển thành prôtêin, axit nucleic và hợp chất hữu cơ khác kể cả vitamin. Quá trình sinh học cố định nitơ chiếm hơn 60% sản phẩm hàng năm.

Quá trình cố định nitơ được tiến hành trong công nghiệp bằng phương pháp Haber-Bosch, trong đó nitơ và hydro tương tác với nhau ở nhiệt độ và áp suất cao, tạo nên ammoniac có chất xúc tác tham gia. Phương pháp này được dùng trong sản xuất phân hoá học như amoni nitrat và chiếm 30% sản lượng cố định nitơ từ khí quyển.

Sự nitrat hoá:

Quá trình này dẫn đến oxy hoá các hợp chất nitơ để sản xuất nitrat trong đất. Nitrat được thực vật hấp thụ và chuyển thành dạng nitơ khác như axit amin và chuyển qua các bậc dinh dưỡng khác ở dạng các hợp chất hữu cơ. Các chất này được hoàn lại đất từ phân hay xác chết và sau đó bị các sinh vật phân huỷ phân rã. Các sinh vật phân huỷ tiến hành quá trình có tên gọi là khử amin tạo ra ammoniac. Phần lớn sự tuần hoàn diễn ra trực tiếp thông qua bài tiết urea và axit uric.

Nguồn ammoniac trong đất có thể được sử dụng như nguồn năng lượng để cố định  $\text{NO}_2$  nhờ các vi khuẩn đặc biệt – vi khuẩn nitrit hoá. Chúng là vi khuẩn hoá tự dưỡng (chemoautotrophic) vì chúng tạo ra năng lượng để sản xuất thức ăn thông qua phản ứng hoá học chứ không nhờ có ánh sáng mặt trời. Một nhóm vi khuẩn nitrit hoá là *Nitrosomonas* chuyển ammoniac thành nitrit như sau:



Một nhóm thứ hai là *Nitrobacter* hoàn tất quá trình trên:



Không phải mọi hợp chất ammoniac và nitrat tạo ra theo cách này được tái sử dụng cho các cơ thể sống. Một số chuyển sang dạng trầm lắng. Ammoniac có khuynh hướng lưu lại trong đất còn nitrat thì bị trôi theo nước, đôi khi gây nên ô nhiễm hồ hay sông.

Phân huỷ nitrit:

Một phần nitơ trong nitrat được tái hoàn lại khí quyển thông qua một loại vi khuẩn khác có tên là vi khuẩn phân huỷ nitrit. Các vi khuẩn này sống ở vùng oxy thiếu, và dùng  $\text{NO}_3^-$  làm nguồn oxy để hô hấp yếm khí. Một phần năng lượng thu dùng vào việc phá huỷ các ion nitrat tuy nhiên năng lượng thu được lớn hơn nhiều so với năng lượng cho hô hấp yếm khí. Khí nitơ được giải phóng ra khỏi quá trình như chất thải.

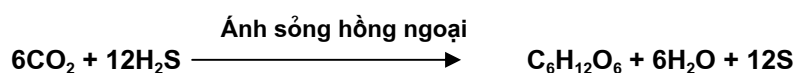
## 8.5 CHU TRÌNH LƯU HUỖNH (SUNPHUA)

Chu trình lưu huỳnh (sunphua) (hình 4.4) khác chu trình cacbon và nitơ ở chỗ pha vô cơ của nó diễn ra chủ yếu ở chất trầm lắng hơn là trong khí quyển. Một lượng nhỏ lưu huỳnh tồn tại ở dạng  $\text{SO}_2$  trong không khí do đốt các chất chứa sunphua có chủ yếu ở đá chứa lưu huỳnh và pyrit sắt.

Thực vật có khả năng hấp thụ lưu huỳnh ở dạng  $\text{SO}_4^{2-}$  do sự oxy hoá bề mặt đá. Quá trình này chủ yếu là sinh học và được tiến hành nhờ một loại vi khuẩn đặc biệt để tạo ra năng lượng từ quá trình ấy.

Trong thực vật, những ion  $\text{SO}_4^{2-}$  hấp thụ được kết hợp thành nhóm thiol (SH) của axit amin và protein. Ở dạng này lưu huỳnh chuyển qua các bậc dinh dưỡng khác và được giải phóng khỏi cơ thể sống ở dạng trong phân hay xác chết. Các vi khuẩn phân huỷ các nhóm –SH thành  $\text{H}_2\text{S}$ . Chính khí này đặc trưng cho mùi hôi thối các khu bãi rác.

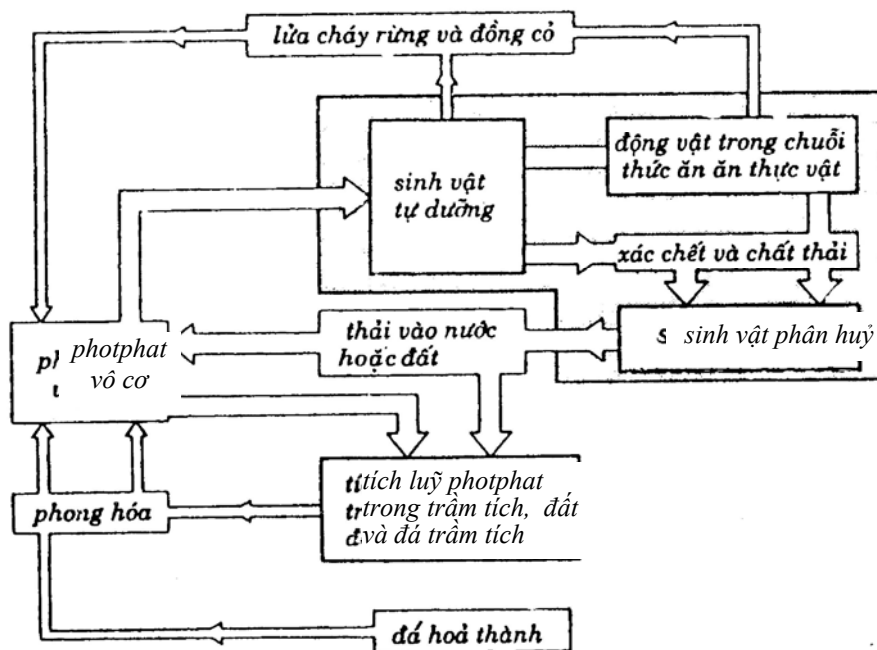
Khí  $\text{H}_2\text{S}$  sản ra đôi khi được oxy hoá thành  $\text{SO}_4^{2-}$  nhờ một vi khuẩn đặc biệt trong điều kiện yếm khí. Một loài vi khuẩn quang hợp đặc biệt khác sống trong chuỗi sunphua dùng  $\text{H}_2\text{S}$  thay thế  $\text{H}_2\text{O}$  làm nguyên liệu để sản xuất hydratcacbon theo phương trình:



Lưu huỳnh từ phản ứng này trở lại các lớp đất trầm tích.

## 8.6 CHU TRÌNH PHOTPHO

Photpho đi vào cơ thể ở dạng vô cơ  $\text{PO}_4^{3-}$ ,  $\text{HPO}_4^{2-}$ ,  $\text{H}_2\text{PO}_4^-$ , sau đó được xây dựng thành các phân tử hữu cơ như axit nucleic, photpho lipid và ATP (xem hình 4.5). Khi



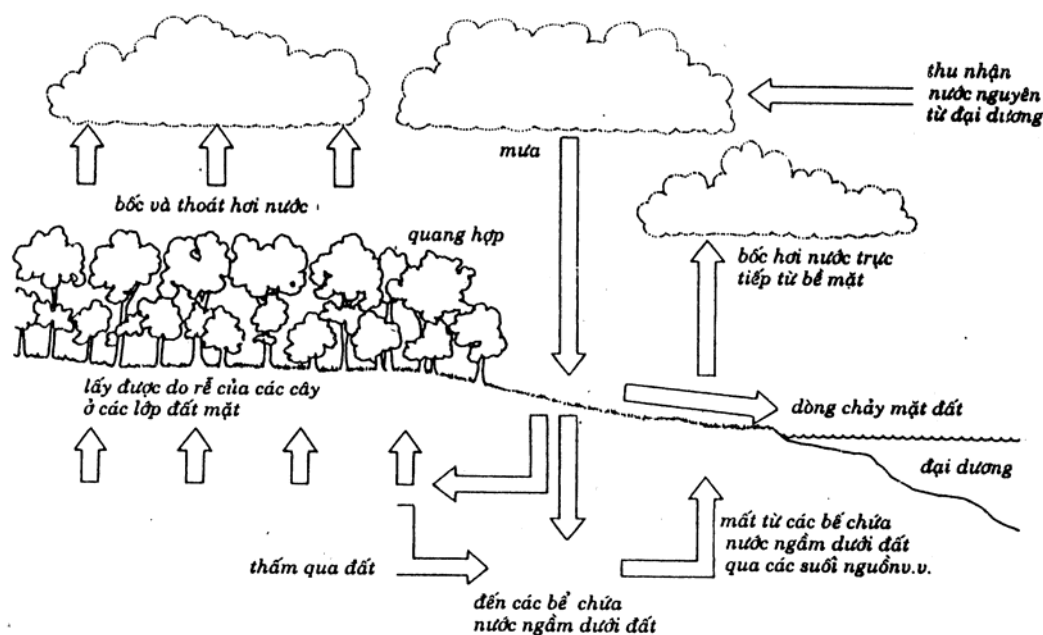
động thực vật chết đi hay bài tiết chất thải, các vi khuẩn photphat hoá khép lại vòng photpho đơn bằng cách trả photphat vô cơ trở lại đất. Một vùng giàu photpho không bình thường do tích lũy phân chim biển ở các đảo nhá ven biển Tây Peru. Chất này có tên gọi Guano và được dùng làm phân bón.

Hoàn tất chu kỳ sinh địa hoá của photpho rất chậm bởi lẽ các kho chứa photpho vô sinh ở dạng đá chỉ phân huỷ khi bị đưa ra ngoài do chuyển động địa chấn và bị bào mòn. Nguồn cung cấp tự nhiên photpho vào đồng ruộng và hệ sinh thái nước nhận nước chứa nhiều photpho dẫn đến hệ thực vật được kích thích phát triển mạnh và đôi khi dẫn đến bùng phát tảo xanh, ảnh hưởng đến phần còn lại của hệ sinh thái.

## 8.7 CHU TRÌNH NƯỚC

Chu trình nước khác biệt so với các chu trình đã đề cập bởi lẽ là chu trình hợp chất chứ không phải của nguyên tố sinh học. Nước là thành phần quan trọng của mọi sinh vật, vừa là dung môi cho các chất hoà tan, vừa là môi trường cho các phản ứng hoá học. Mặc dù trong cơ thể sinh vật, ví dụ như trong quang phân ly nước, nó có thể phân tách thành ion  $\text{H}^+$  và  $\text{OH}^-$  nhưng trong môi trường vô sinh nó tuần hoàn chủ yếu dưới dạng phân tử.





Hình 4.6. Sơ đồ chu trình nước

Hình 4.6 thể hiện tổng quát các quá trình chính trong chu trình nước. Đại dương là bể nước vô sinh chính, chứa khoảng 97% nước của quả đất. Lượng nước thích hợp được dùng bởi các sinh vật trên cạn phụ thuộc vào mưa cũng như thời gian mà nó cần để quay trở lại khí quyển do bay hơi, cũng như trở lại đại dương và sông hồ. Tác động của con người có ảnh hưởng sâu sắc đến giai đoạn và tuần hoàn này. Thủy lợi làm nước lưu lại trong đất lâu hơn và do đó làm đất màu mỡ hơn nơi vùng hạn. Cuộc sống đô thị lại có ảnh hưởng ngược lại: phí phạm nước, nước thải chảy ngay ra sông hồ bằng ống thải.

Tất cả các chu trình dinh dưỡng như đã miêu tả trên đây liên quan đến sự cân bằng các pha vô sinh và hữu sinh. Tuy có rất nhiều lượng các chất tham dự nhưng sự thay đổi nhỏ của một thành phần có tác động mạnh đến hệ sinh thái. Hoạt động của con người có thể dẫn đến phá huỷ sự cân bằng các chu trình dinh dưỡng, làm xuất hiện các vấn đề sinh thái, một số trong các vấn đề sẽ được đề cập đến trong chương sau.

## Chương 9

# SINH THÁI NHÂN VĂN

### MỤC TIÊU:

*Sau khi học xong chương này, sinh viên sẽ có khả năng:*

- Trình bày được vị trí của con người trong sinh quyển, ảnh hưởng của các yếu tố sinh thái đến con người, ảnh hưởng của con người lên hệ sinh thái.
- Trình bày về ô nhiễm môi trường và chiến lược bảo vệ môi trường.

## 9.1 SINH QUYỀN VÀ CON NGƯỜI

### 9.1.1 Vị trí của con người trong sinh quyển

Con người (*Homo sapiens*) là loài duy nhất của họ Người (Homonidae) thuộc bộ Linh trưởng (Primates), sản phẩm cao nhất của quá trình tiến hóa hữu cơ và trở thành thành viên đặc biệt trong sinh quyển. Vị trí độc tôn này được tạo nên bởi hai tính chất quy định bản chất của con người. Đó là bản chất sinh vật được kế thừa và phát triển hoàn hảo hơn bất kỳ một sinh vật nào khác và bản chất văn hóa mà các loài sinh vật khác không hề có. Bản chất sinh học và bản chất văn hóa đã phát triển song hành, biến đổi và tiến hóa theo từng giai đoạn lịch sử. Do đó, sự tương tác của con người với môi trường quyết định bởi cả hai phương diện này. Những hoạt động của con người bao gồm cả tư duy đều là những quá trình sinh lý, sinh hóa diễn ra trong các cơ quan chức năng, đồng thời những hoạt động đó cũng chứa đựng bản chất văn hóa. Văn hóa, xã hội - đặc thù này của loài người cũng là thành phẩm của quá trình tiến hóa đến mức cao nhất của vật chất hữu cơ mà tiêu biểu là bộ não con người. Con người không chỉ là một thành viên, một bộ phận của sinh quyển mà còn trở thành “chủ nhân” của muôn loài, có đầy đủ năng lực và quyền uy chinh phục thiên nhiên và cai quản sinh giới. Tuy nhiên, con người tồn tại và phát triển được lại nhờ vào thiên nhiên, vào sinh giới, những cái đã có lịch sử tiến hóa trước rất lâu so với lịch sử tiến hóa của loài người. Sinh ra, loài người đã được đặt ngay vào “cái nôi” ấm áp, đầy thức ăn mà tự nhiên đã dành sẵn. Vì vậy, hầu như con người chủ yếu là khai thác các dạng tài nguyên có sẵn trên hành tinh này để sống và phát triển.

Như những sinh vật khác, để tồn tại và hoạt động, con người cần phải đồng hóa các yếu tố của môi trường để tạo dựng cơ thể và thải ra môi trường những chất trao đổi như hít thở khí trời, uống nước, khai thác, nguồn thức ăn sẵn có từ các muối khoáng, cơ thể động thực vật trên cạn và dưới nước. Con người lấy từ thiên nhiên nguồn vật liệu để xây dựng nơi ở, may mặc, chế tạo công cụ lao động, sử dụng năng lượng nhằm giảm nhẹ hao phí sức lực cơ bắp, tăng hiệu suất hữu ích khai thác thiên nhiên, mở rộng tầm nhìn và tầm vói vào không gian để nâng cao sức sống vật chất ngày càng cao của mình. Song song với điều đó, con người không chỉ đòi hỏi ở thiên nhiên mà còn cải tạo thiên nhiên, biến cái cảnh quan tự nhiên hoang sơ thành cảnh quan văn hóa và tạo dựng những điều kiện mới khác, nhằm thóa mãn điều kiện sống tinh thần ngày một cao và đa dạng.

Con người, rõ ràng là một kẻ tiêu thụ đặc biệt của sinh quyển, tham gia vào mọi bậc dinh dưỡng trong hệ sinh thái tự nhiên, đồng thời còn khai thác mọi khía cạnh của thiên nhiên phục vụ cho đời sống vật chất và văn hóa của mình.

### 9.1.2 Ảnh hưởng của các yếu tố sinh thái đến đời sống của con người

Sự sống và môi trường luôn luôn gắn bó với nhau, phù hợp vào nhau như hình với bóng. Sinh vật được “nhào nặn” trong môi trường không ngừng phải “chống đỡ” với áp lực của điều kiện sống xung quanh, bao gồm cả tác động tương hỗ giữa các loài với nhau. Vì vậy, muốn hiểu biết đầy đủ về quá trình thích nghi sinh học cần xem xét kỹ lưỡng mối quan hệ giữa các loài qua quần thể của chúng trong hệ sinh thái mà chúng sinh sống. Nghiên cứu con người

cũng trong quy luật ấy. Tuy nhiên, trong môi trường sống của mỗi con người có những áp lực văn hóa xã hội và cũng có những đáp ứng văn hóa – xã hội.

Như thế, ảnh hưởng của môi trường lên con người tiến hành theo hai con đường xã hội và sinh học. Nhưng ranh giới giữa chúng thường khó vạch ra. Hơn nữa, tuy điều kiện sống trong môi trường xã hội có thể làm yếu hẳn tác động trực tiếp của những yếu tố của tự nhiên, nhưng không vì thế mà tách hẳn con người với tự nhiên, loại trừ ảnh hưởng của nó. Do đó đặc thù của môi trường sống của con người là sự xen kẽ phức tạp của nhân tố xã hội và tự nhiên tác động hoặc trực tiếp (tác nhân lý hóa) hoặc gián tiếp (chuỗi thức ăn).

### 5.1.2.1 Ảnh hưởng của cách thức kiếm ăn và yếu tố thức ăn đến hình dạng cơ thể

Thoát thai từ động vật bốn chân, con người ra đời và tiến hóa vào giai đoạn mà khí hậu khô hạn kéo dài, thu hẹp phạm vi phân bố của rừng, các trảng cỏ được mở rộng. Người tiền sử đã chuyển từ đời sống trên cây sang sinh sống dưới mặt đất, hái lượm nguồn thức ăn có sẵn ở rừng. Cuộc sống dưới đất và phương thức tìm kiếm thức ăn đã giúp con người dần dần đứng thẳng, chi trước biến đổi thành tay linh hoạt hơn, cầm nắm chắc hơn. Và cũng từ đó, con người biết sử dụng và chế tạo công cụ. Khai thác và chế biến thức ăn tinh đã làm mất đi chức năng cầm giữ của xương hàm, khiến cho xương này ngày càng một thanh mảnh và ngắn lại. Song song với điều đó bộ não ngày một phát triển, trán dô ra, khung xương sườn được thu gọn lại thích ứng với lối đi thẳng... để tạo nên hình dạng cân đối của con người.

Sự khác biệt về hình thái và thể chất của con người liên quan mật thiết tới chế độ dinh dưỡng. Những khảo sát cho thấy ở Đông Bắc Brazil có 3 nhóm cư dân sống trong điều kiện sinh thái khác nhau: Nhóm ở ven biển sinh sống bằng nghề đánh cá, nhóm ở nội địa sinh sống bằng nghề chăn nuôi và nhóm thứ ba sinh sống bằng nghề trồng trọt. Hai nhóm đầu dinh dưỡng chủ yếu bằng thực phẩm giàu protein, có thân hình cao lớn, còn nhóm thứ ba chủ yếu bằng lúa gạo giàu glucit, nên tầm vóc bé nhỏ. Ở Kenya có hai bộ tộc Maxai và Kukuia sống gần nhau. Trong điều kiện sinh thái như nhau, nhưng người Maxai sống bằng nghề chăn nuôi, ăn nhiều protein có thể trọng trung bình nặng hơn 10 - 11kg so với người Kukuia sinh sống bằng trồng trọt ăn ngũ cốc và rau củ. Sự khác biệt về cơ thể ở các cư dân Đông Phi và Nam Mỹ có thể do yếu tố di truyền đóng góp nhưng không thể phủ nhận vai trò của yếu tố dinh dưỡng. Những kết quả điều tra cơ bản trên phức hệ đặc điểm sinh lý và sinh thái trong các nhóm cư dân vùng Calcutta - Ấn Độ vốn gần gũi nhau về mặt di truyền cũng cho thấy họ có sự khác biệt lớn do chế độ dinh dưỡng khác nhau. Ở nhóm người dinh dưỡng bằng thực vật, đa số các đặc điểm đều thấp hơn nhóm dưỡng bằng phi thực vật, nhưng ở họ lại tăng cao hoạt tính của amylaza và phosphataza kiềm, tăng bạch cầu axit, tăng pH huyết thanh...

### 5.1.2.2 Ảnh hưởng của các yếu tố khí hậu

Ta biết rằng khí hậu là tổ hợp của nhiều yếu tố riêng biệt, song có quan hệ mật thiết với nhau, chi phối lẫn nhau, trong đó chế độ nhiệt là yếu tố cơ bản nhất quyết định đến sự biến động của điều kiện khí hậu và thời tiết trên hành tinh. Nguồn gốc của nhiệt có từ bức xạ của mặt trời trên bề mặt hành tinh thì bức xạ mặt trời là chủ yếu. Nhiệt và ánh sáng phân bố không đều giảm từ xích đạo đến vùng cực, biến động có chu kỳ theo mùa và theo ngày đêm, bị chi phối bởi yếu tố địa hình và những nhiễu loạn khác. Khí hậu tác động đến cơ thể con người qua nhiều bao chắn (cây cối, núi non, sông biển...). Trong khi đó, cơ thể người thì điều hòa nhiệt là mặt thích nghi sinh lý chủ đạo, liên quan đến chức năng tuần hoàn, hô hấp, bài tiết... và cơ chế chuyển hóa cơ bản. Chẳng hạn chống nóng tức thời là tăng cường việc thoát nhiệt ra ngoài nhờ tuần hoàn (máu được dồn ra ngoại biên qua mao mạch da) và bài tiết (thoát mồ hôi nếu nhiệt độ vẫn tiếp tục tăng cao). Để bảo đảm tính nghiêm ngặt trong điều hòa nhiệt, cơ thể có những cơ cấu thích nghi như lớp sắc tố da (melanin) phát triển ở người châu Phi, lớp

mở dày ở người miền ôn đới hay miền cực. Hình khối và kích thước cơ thể cũng góp phần tăng sự thích nghi với khí hậu (vùng địa lý): Những cộng đồng dân cư ở miền nhiệt đới thường có trọng lượng trung bình cơ thể thấp hơn so với cư dân miền ôn đới, hay miền cực, đồng thời bề mặt da của cơ thể liên quan đến việc thoát nhiệt ở người nhiệt đới thì tương đối rộng hơn (so sánh tỷ đối với tầm vóc). Do vậy tỷ số giữa trọng lượng cơ thể P(kg) với bề mặt da S (m<sup>2</sup>) tức tỷ số P/S giảm dần từ người miền ôn đới sang nhiệt đới. Nhận định này có thể thấy theo bảng 5.1.

**Bảng 5.1: Tỷ số trung bình P/S của một số nước trên thế giới**

Nước	Tỷ số trung bình P/S
Pháp	38
Anbani	37
Ả Rập	36
Xômalì	25
Mehico	25
Việt Nam	32
Ăng đạ mắng	32

Nhiệt lượng do cơ thể sản sinh ra từ các quá trình sinh lý – sinh hóa diễn ra trong các tế bào được gọi chung là quá trình chuyển hóa cơ bản. Nhiệt lượng chuyển hóa cơ bản của người xứ lạnh thường cao hơn nhiệt lượng chuyển hóa cơ bản của người xứ nóng. Quan hệ với điều này là khẩu phần ăn của người xứ lạnh thường gồm những loại thực phẩm giàu năng lượng như lipid, protein động vật... Ở Việt Nam trong lứa tuổi lao động, tương đương nhiệt của chuyển hóa cơ bản dao động trong khoảng 36 – 38 Kcalo/m<sup>2</sup> diện tích cơ thể trong 1 giờ.

Chế độ chiếu sáng và nhiệt còn tạo nên những thích nghi khác về màu sắc, như sắc tố melanin ở người châu Phi... hay sự thay đổi chiều cao cơ thể, bề rộng của vai, hông, chỉ số vòng ngực trong bảng 5.2 sau đây.

**Bảng 5.2: Các chỉ số hình thể của một số tộc người trên thế giới (lấy theo giới trung bình)**

Đặc điểm (theo %)	Châu Phi	Ấn Độ	Đông Âu	Trung tâm Siberi	Đông Bắc Siberi
$\frac{\text{Bề cao gối}}{\text{Chiều cao thân}}$	44,7	45,6	46,4	46,4	46,5
$\frac{\text{Bề rộng vai}}{\text{Chiều cao thân}}$	22,1	22,6	22,7	23,1	23,4
$\frac{\text{Bề rộng chân hông}}{\text{Chiều cao thân}}$	15,0	16,4	16,7	16,9	18,0

Kích thước trước sau	67,9	7 <sup>69,</sup>	75,2	72,1	74,7
Số đo lồng ngực					
Chỉ số Rhorer:					
Trọng lượng (chiều cao thân) <sup>3</sup>	1,26	13 <sup>1,1</sup>	1,41	1,43	1,45

Con người còn sự thích nghi với sự biến đổi có chu kỳ của chế độ chiếu sáng. Ban đêm, bóng tối và sự yên tĩnh đã ức chế nhiều trung khu hoạt động của bộ não, tạo nên giấc ngủ cho con người. Ban ngày do ánh sáng kích thích các trung khu thần kinh của não bộ liên tục phải tiếp nhận các thông tin từ môi trường xung quanh, con người trở nên năng hoạt. Chu kỳ tuần trăng có liên quan đến hoạt động chu kỳ kinh nguyệt của phụ nữ (28 ngày). Người ta cũng chứng minh rằng, sự xúc cảm của con người xảy ra mạnh nhất trùng vào pha trăng tròn. Như vậy tính chu kỳ ngày đêm và chu kỳ mặt trăng đã gây ra những nhịp điệu về sinh lý, tâm lý không chỉ ở sinh giới mà cả con người. Dĩ nhiên, ảnh hưởng của các nhân tố môi trường lên con người được giảm nhẹ, bởi con người tạo nên những phương tiện bảo vệ cho mình như quần, áo, nhà cửa đầy đủ tiện nghi.

### 5.1.2.3 Ảnh hưởng của các yếu tố địa lý hóa lên con người

Ngoài thức ăn glucit, protein, lipit, vitamin... con người còn tiếp nhận các loại muối khoáng một cách trực tiếp hay gián tiếp thông qua thức ăn, nước uống. Những muối khoáng này tham gia vào cấu trúc cơ thể (xương) và đóng vai trò quan trọng trong việc điều hòa áp suất thẩm thấu của dịch mô và hàng loạt các hoạt động chức năng khác, nhất là đối với hoạt động của hệ tim mạch. Chất khoáng tham gia tạo dịch đệm nội bào nơi diễn ra các quá trình sinh hóa, trao đổi chất v.v... của tế bào.

Các muối quan trọng phải kể đến là canxi và photpho. Trong cơ thể lượng canxi thay đổi từ 24g (ở trẻ sơ sinh), đến 100 gam (ở người trưởng thành) trong đó có từ 98% tập trung ở xương, lượng photpho từ 14 gam (trẻ sơ sinh) đến 670 gam (người trưởng thành) trong đó 70 – 75% tích tụ trong xương. Bộ xương người có thể xem như một kho chứa chất khoáng, giữ vai trò điều hòa lượng khoáng trong quá trình trao đổi chất nhất là trong trường hợp thiếu sự bổ sung từ bên ngoài.

Một số chất khoáng khác như stronti, silic ở trạng thái dư thừa lại cản trở quá trình kết tụ muối canxi và photpho, hạn chế quá trình hóa xương. Vì vậy, những quần thể cư dân sống ở các vùng mà lượng muối khoáng từ môi trường mất cân bằng quá mức, đưa đến hiện tượng mất cân bằng tỷ lệ các muối khoáng trong cơ thể và quá trình trao đổi chất bị rối loạn, đồng thời phát sinh một số bệnh như còi cọc, chậm mọc răng ở trẻ em, bệnh hư xương khớp, loãng xương. Ở nơi giàu chất kích thích quá trình hóa xương thì cư dân có tầm vóc cao lớn, hộp sọ tương đối dài, phần mặt tương đối hẹp. Bệnh bướu cổ do thiếu iốt (iode) của các quần thể cư dân miền núi, thậm chí ngay ở đồng bằng cũng là hệ quả về mối quan hệ của con người với môi trường địa hóa. Nguyên nhân thiếu iốt trong cơ thể và bệnh bướu cổ có thể do môi trường thiếu iốt hoặc có thể do cơ thể thiếu hay thừa một loại chất nào đó, gây cản trở cho sự đồng hóa iốt của con người.

Có thể nói, một số đặc trưng về cấu tạo cơ thể cũng như một số bệnh đặc trưng được xem như những minh chứng cho mối quan hệ nhân quả của môi trường địa hóa và chế độ dinh dưỡng tiêu biểu cho các vùng sinh thái.

#### **5.1.2.4 Tác động của con người đến các hệ sinh thái, sinh quyển và chất lượng cuộc sống**

Con người là một thành viên trong hệ sinh thái, có quan hệ tương hỗ với các thành viên khác của toàn hệ và với sinh cảnh, đồng thời con người cũng có mối quan hệ với chính mình (quan hệ xã hội) thông qua chuỗi thức ăn, qua các hoạt động chức năng khác và qua các ứng xử với nhau. Mức độ tác động của con người đến các hệ sinh thái và đến cuộc sống của chính mình thay đổi phụ thuộc vào trình độ phát triển của xã hội và mật độ dân số.

Khi mới xuất hiện, dân cư còn thưa thớt, tập trung chính ở vùng nhiệt đới, nơi con người được hình thành. Hải lượm, đánh cá và săn bắt là nguồn sống chính, do đó con người hoàn toàn lệ thuộc vào tự nhiên.

Nền văn minh nông nghiệp ra đời chừng 8000 năm về trước. Con người bắt đầu biết trồng trọt và chăn thả, nên càng ngày càng tích lũy những hiểu biết về cây cối và muông thú. Họ phát quang rừng, đốt rẫy, trồng cây, tía hạt, thuần dưỡng và nuôi thả gia súc, gia cầm, trước tiên là chó, cừ... để lấy thịt và da lông. Công cụ lao động được cải tiến từ những cái kiếm được ngoài tự nhiên ở thời kỳ hái lượm, đến việc gọt đẽo, tu chỉnh đá, xương... thành những công cụ sắc bén hơn, dễ dàng sử dụng hơn. Sau đây họ biết chế tác công cụ bằng đồng rồi bằng sắt... phù hợp với từng công việc. Nghề trồng trọt và chăn nuôi ngày càng phát triển. Ở những lưu vực sông lớn, nền nông nghiệp tưới tiêu sớm phát triển. Đại gia súc như bò, ngựa được dùng làm sức kéo trong nông nghiệp, hiệu suất lao động được nâng cao, của cải được tích lũy. Con người, từ đây tác động vào giới tự nhiên ngày càng rõ nét và nổi bật.

Sau nền văn minh nông nghiệp với sự tập trung dân cư thành làng mạc, nhân loại bước vào một giai đoạn phát triển hưng thịnh. Đó là thời đại công nghiệp hóa và đô thị hóa. Mặc dù thời đại công nghiệp hóa bắt đầu muộn màng, nhưng chỉ trong một thời gian ngắn đã làm bộ mặt của giới tự nhiên biến đổi sâu sắc. Thế kỷ 18 coi như khởi đầu của công nghiệp hóa với sự ra đời của máy hơi nước. Từ đó, những phát minh khoa học và các tiến bộ mới về kỹ thuật bùng nổ. Máy móc thay thế dần sức lao động nặng nhọc của con người, năng suất lao động nâng cao, tác động của con người làm cho bộ mặt của giới tự nhiên biến đổi sâu sắc. Ngày nay, nhân loại đang bước vào nền văn minh trí tuệ với sự bùng nổ của máy tính điện tử và thông tin. Song song với sự phát triển của xã hội dân số loài người không ngừng tăng với chất lượng cuộc sống ngày càng đòi hỏi cao hơn, với vùng phân bố ngày càng mở rộng hơn. Công cuộc chinh phục các miền khí hậu lạnh vào cuối thời kỳ pleitoxen đã đưa con người đặt chân tới khắp mọi miền trên hành tinh: tới châu úc vào khoảng 30.000 năm trước đây, tới châu Mỹ muộn hơn. Mặc dù vậy, một nửa nhân loại vẫn đang sống chen chúc trên diện tích chưa đầy 8% bề mặt lục địa, số còn lại phân bố rải rác trong các vùng đất khó khăn, chỉ khoảng 60 – 70% diện tích lục địa.

Hệ quả của những vấn đề trên, kể từ cuộc cách mạng công nghiệp, con người đã gây nên những hiểm họa cho sinh giới và cho cả chính mình. Tài nguyên trong lòng đất bị khai thác đến cạn kiệt. Rừng bị thu hẹp, đất bị sa mạc hóa. Nhiều loài sinh vật bị hủy diệt. Nguồn nước ngọt bị ô nhiễm và thiếu hụt. Không khí bị ô nhiễm bụi bặm, độc hại, mùa màng bị thất thu. Nhiều tai họa thiên nhiên và bệnh nan y ngày một trầm trọng. Những cuộc chiến tranh hao người tốn của, hủy hoại thiên nhiên, hủy hoại môi trường sống xảy ra liên miên. Tác động của con người lên các hệ sinh thái và sinh quyển rất đa dạng và ngày càng gia tăng về mức độ hủy hoại và phương hại nhiều mặt cuộc sống của chính con người.

## 9.2 Ô NHIỄM MÔI TRƯỜNG, CHIẾN LƯỢC BẢO VỆ MÔI TRƯỜNG TOÀN CẦU

Ô nhiễm môi trường là làm tổn thất chất lượng môi trường sống bởi những chất gây tác hại gọi là “chất ô nhiễm” chủ yếu do hoạt động của con người sinh ra. Chúng có thể là chất vô cơ như chì, thủy ngân; hay một hợp chất như CO, DDT hoặc hỗn hợp các chất thải như rác thành phố, nước thải sinh hoạt của thành phố, nhà máy, bệnh viện... Thậm chí chất phóng xạ, nhiệt, tiếng ồn đều là những tác nhân gây ô nhiễm ảnh hưởng nghiêm trọng đến sức khỏe con người. Như phần trên đã trình bày, môi trường sống của con người còn có những áp lực xã hội hoặc có bản chất xã hội và chính những áp lực này là yếu tố gây ô nhiễm; chúng có thể ở phạm vi khu vực hay quốc gia (tắc nghẽn giao thông, tai nạn, cướp của giết người...) hoặc phạm vi quốc tế (cạnh tranh, cấm vận, lấn chiếm lãnh thổ, chiến tranh, sự cố nhà máy điện nguyên tử, thử vũ khí hạt nhân...).

Các hiện tượng tự nhiên gây ô nhiễm như cháy rừng tự nhiên tía vào không trung tro than; núi lửa hoạt động, bốc hơi nóng và khí độc SO<sub>2</sub> vào không khí...

Hậu quả của ô nhiễm tùy theo tác nhân gây ô nhiễm, bao gồm:

Trực tiếp gây hại cho sức khỏe.

Tác hại đến hàng hóa, kho tàng, bến bãi, đến những hoạt động thực tiễn phục vụ đời sống (khí quyển bị ô nhiễm tác hại đến trồng trọt, chăn nuôi, các công trình xây dựng kinh tế, văn hóa...).

Gây tổn thất cho hệ sinh thái tự nhiên và con người gánh chịu hậu quả như chất thải làm nhiễm bẩn đại dương, tác hại đến sự sống của thủy sản, phá rừng gây sỏi mòn, lũ lụt, hạn hán...

Ảnh hưởng tiêu cực đến mối quan hệ giữa con người với nhau (ô nhiễm có bản chất xã hội).

### 9.2.1 Ô nhiễm môi trường

#### 9.2.1.1 Ô nhiễm môi trường nước

Mặt nước, thậm chí cả nước ngầm đón nhận tất cả các chất hữu cơ, vô cơ có nguồn gốc tự nhiên hoặc nhân tạo, các chất thải sinh hoạt và công nghiệp, các chất sử dụng trong nông nghiệp... Trong đó có rất nhiều loại chất bẩn, có cả những chất độc hại, các chất phóng xạ.

Do đó sự ô nhiễm nước là sự có mặt của một chất ngoại lai trong môi trường nước tự nhiên, dù chất đó có hại hay không. Khi vượt quá một ngưỡng của sự ô nhiễm thì chất đó trở nên độc hại đối với con người.

Hiến chương châu Âu về nước có ghi: “*Sự ô nhiễm là sự biến đổi nói chung do con người đối với chất lượng nước, làm ô nhiễm nước và gây nguy hiểm đối với việc sử dụng của con người, công nghiệp, đối với động vật nuôi cũng như các loài hoang dại...*”

*Các nguồn gây ô nhiễm:* Có nguồn gốc tự nhiên hoặc nhân tạo.

Sự ô nhiễm có nguồn gốc tự nhiên là do mưa. Nước mưa rơi xuống mặt đất, mái nhà, đường phố đô thị, khu công nghiệp, bệnh viện... kéo theo các chất bẩn xuống sông hồ hoặc các sản phẩm của sự hoạt động phát triển của sinh vật, vi sinh vật, kể cả xác chết của chúng...

Sự ô nhiễm nhân tạo chủ yếu do nước thải từ các vùng dân cư, công nghiệp, giao thông vận tải, thuốc trừ sâu, dư lượng nông dược khác như thuốc trừ cá, phân bón vô cơ, thuốc kích thích sinh trưởng...

*Các dạng gây ô nhiễm:* Theo thời gian có thể diễn ra thường xuyên hoặc tức thời do sự cố rủi ro. Hoặc theo các tác nhân gây ô nhiễm có thể phân biệt ô nhiễm vô cơ, hữu cơ, ô nhiễm hóa chất, ô nhiễm vi sinh vật, ô nhiễm cơ học hay vật lý (ô nhiễm nhiệt hoặc các chất lơ lửng không tan...), ô nhiễm phóng xạ...

Theo vị trí không gian có thể phân biệt ô nhiễm sông, ô nhiễm hồ, ô nhiễm biển, đại dương, ô nhiễm mặt nước, ô nhiễm nước ngầm.

Nguy cơ ô nhiễm môi trường nước diễn ra theo quy mô toàn cầu. Trong báo cáo của Tổ chức Y tế thế giới (WHO) năm 1963 đã nhấn mạnh rằng, đặc điểm của ô nhiễm do hóa chất, thậm chí với cường độ rất nhỏ (vi lượng) là tác động rất chậm, không thấy rõ nhưng mang tính chất mãn tính và phổ biến rộng khắp...

Ở nhiều nước, kể cả các nước công nghiệp phát triển cũng chưa khắc phục được nguy cơ mắc bệnh truyền nhiễm vi khuẩn đường ruột là các bệnh truyền qua đường nước.

Hiện nay các nước trên thế giới đã chú ý nhiều tới việc chống ô nhiễm nước và bảo vệ môi trường nước, coi đó là nhiệm vụ bức thiết. Các loại chỉ tiêu liên quan đến môi trường nước được quan tâm như sau:

Tiêu chuẩn chất lượng nước nguồn dùng cho các mục đích:

Cấp nước sinh hoạt cho đô thị và nông thôn.

Cấp nước cho lĩnh vực công nghiệp riêng biệt.

Cấp nước cho sản xuất nông nghiệp, nuôi trồng thủy sản.

Nguồn nước dùng để vui chơi giải trí – thể dục thể thao.

Tiêu chuẩn nước cấp trực tiếp (sau khi xử lý nước nguồn) cho từng đối tượng trên. Ví dụ nước cấp cho ăn uống, sinh hoạt, công nghiệp, thực phẩm, nước cấp cho công nghiệp dệt, tẩy, nhuộm...

Tiêu chuẩn chất lượng nước thải cho phép xả ra sông, ngòi, biển...

Việt Nam có trữ lượng nước khá phong phú, mật độ sông ngòi cao: có 2360 con sông suối với chiều dài trung bình trên 10km. Sông ngòi nước ta chủ yếu đổ vào biển Đông. Trung bình chạy dọc theo bờ biển cứ 20km có một cửa sông. Một số nơi (kể cả thượng nguồn) mật độ sông ngòi đạt 1 - 1,2 km/km<sup>2</sup>. Trung bình mật độ này đạt từ 0,5 đến 1km/km<sup>2</sup>, với chế độ thủy văn khá đặc biệt.

Một xu thế rõ rệt hiện nay là tài nguyên nước bị suy giảm về số lượng và chất lượng. Sự phát triển công nghiệp, việc sử dụng nhiều chất hóa học trong nông nghiệp, quá trình đô thị hóa đã làm giảm chất lượng nước của nhiều sông hồ. Nước thải từ các thành phố lớn đã gây ô nhiễm cục bộ, một số nơi vượt quá giới hạn cho phép đối với một số chỉ tiêu môi trường nước bề mặt. Việc khai thác nước ngầm quá mức và không theo quy hoạch đã làm cho mực nước ngầm ở một số nơi hạ thấp đáng kể và bị thay đổi chất lượng như nhiễm mặn.

### 9.2.1.2 Ô nhiễm khí quyển

Không khí là môi trường bị ô nhiễm rõ rệt nhất, đặc biệt đối với đô thị, các khu công nghiệp ở những nước phát triển.



Không khí là một hỗn hợp khí gồm chừng 78% nitơ, 21% oxy, dưới 1% argon và 0,04% CO<sub>2</sub>. Ngoài ra còn có neon, heli, metan, kripton... Hơi nước chiếm 1-3% thể tích khí ở điều kiện bình thường của độ ẩm tuyệt đối. Gần mặt đất, không khí còn có mặt của một số phân tử rắn khác nữa.

Ô nhiễm không khí chính là khi trong không khí có mặt chất lạ nào đó hoặc là có sự biến đổi thành phần không khí gây tác động có hại hoặc gây ra một sự khó chịu (sự tóa mùi khó chịu, sự giảm tầm nhìn xa do bụi...). Chất ô nhiễm là một chất có trong khí quyển ở một nồng độ cao hơn nồng độ bình thường cần nó hoặc chất đó thường không có trong không khí.

Nhiễm bẩn không khí đã gây nên những hậu quả nghiêm trọng đối với sức khỏe con người. Ở Tokio, ô nhiễm khói thải ra từ khu công nghiệp đã làm sặc sụa, chảy nước mắt, nước mũi và ngạt thở. Một số thành phố công nghiệp của các nước phát triển có hiện tượng “ngịch đảo nhiệt” do ô nhiễm không khí gây nên.

Các loại ô nhiễm không khí bao gồm nhiều mặt, đáng quan tâm hơn cả là:

Ô nhiễm không khí về mặt hóa học:

Các tác nhân hóa học gây ô nhiễm không khí có mặt ở khắp nơi. Nguồn gốc chủ yếu gây ô nhiễm không khí về mặt hóa học là do đốt cháy nhiên liệu để tạo năng lượng hoặc do các chất tự nhiên (cháy rừng, tia chớp, núi lửa phun, do phân hủy chất hữu cơ xác động thực vật...). Tuy vậy, nguyên nhân chính vẫn do hoạt động của con người làm ô nhiễm không khí. Chính vì những trường hợp mắc bệnh và tử vong do ô nhiễm không khí ngày càng tăng, nên các cơ quan bảo vệ sức khỏe bắt đầu chú ý đặc biệt tới các nguy cơ do ô nhiễm không khí gây ra.

Ô nhiễm không khí có thể gây kích thích đến đường hô hấp trên hoặc tác động phối hợp gây ra những biến đổi sinh lý quan trọng. Thuộc loại này phải kể đến sự có mặt của SO<sub>2</sub>, là kết quả của việc đốt cháy các nhiên liệu có chứa lưu huỳnh. SO<sub>2</sub> chiếm một nồng độ cao trong không khí của các vùng dân cư, má than. Bằng thực nghiệm người ta biết được rằng SO<sub>2</sub> ngay ở nồng độ thấp, thường gây ra cơ thắt các sợi cơ trơn của phế quản ở người cũng như ở động vật. Nồng độ SO<sub>2</sub> gây ra tăng tiết chất nhày ở đường thành hô hấp trên.

Những chất làm ô nhiễm không khí không gây kích thích, thường gây ảnh hưởng đến cơ thể sau khi chúng được hấp thụ và tích trữ ở một nơi nào đó trong cơ thể. Tính chất của hơi khí hít vào sẽ ảnh hưởng đến tốc độ hấp thụ nó cùng với yếu tố khác, đặc biệt nguy hiểm khi trong luồng không khí đó có chất gây ung thư.

Khi xem xét ảnh hưởng chung của không khí bị ô nhiễm đến sức khỏe con người, các chất có mặt trong không khí bao gồm berili, mangan, oxyt cacbon, các chất đồng vị phóng xạ, các chất gây ung thư và thuốc trừ sâu... Vì vậy, các biện pháp đưa ra nhằm giảm thiểu tác hại của ô nhiễm không khí là:

Làm giảm bớt sự ô nhiễm (bụi, hơi khói).

Làm phân tán bụi, hơi, khói.

Thay thế công nghệ cũ bằng công nghệ mới ít ô nhiễm hơn.

Định vị những trung tâm gây ô nhiễm phù hợp với tiêu chuẩn vệ sinh xây dựng.

Biện pháp sinh thái học: Chuyển công nghệ từ chu trình sản xuất mở sang chu trình sản xuất khép kín, dựa trên hai nguyên tắc: sử dụng phế liệu triệt để hơn và tận dụng phế liệu đến mức có thể đồng hóa công bởi các hệ thống sinh thái.

Luật bảo vệ môi trường: cần có những biện pháp hành chính để ngăn chặn và trừng phạt nghiêm khắc người, đơn vị, nhà máy có tính gây nhiễm độc môi trường.

### 9.2.1.3 Ô nhiễm môi trường đất

Ô nhiễm đất nói chung là do những thói quen lạc hậu trong hoạt động nông nghiệp với những phương thức canh tác khác nhau, và do cách thải bỏ không hợp lý các chất cặn bã đặc và lắng vào đất. Ô nhiễm đất còn có nguyên nhân là những chất gây ô nhiễm không khí lắng xuống mặt đất. Tóm lại, ô nhiễm đất liên quan chặt chẽ với sự xuất hiện cuối cùng của các chất thải trong quá trình tái tuần hoàn tự nhiên của các chất cặn bã. Ô nhiễm đất được phân loại theo tác nhân gây ô nhiễm, bao gồm:

Ô nhiễm đất do tác nhân sinh học và gây bệnh cho người

Ví dụ phương thức truyền bệnh Người - Đất - Người, là kết quả của việc đổ bỏ chất thải mất vệ sinh, sử dụng phân bón lấy từ các loại hổ xí hay trong bùn nước sinh hoạt... Đất bị ô nhiễm trực khuẩn lỵ, thương hàn, phẩy khuẩn tả hoặc amip. Đối với phương thức truyền bệnh Vật nuôi - Đất - Người, là do một số bệnh của động vật truyền sang người, đất giữ vai trò chủ yếu truyền tác nhân gây bệnh từ vật sang người. Thuộc loại này phải kể đến như bệnh xoắn trùng vàng da (*leptospirose*), trực trùng than, bệnh sốt Q (*Tickettsia coxiella buructil*), bệnh viêm da do giun (*Ankylostoma brazilliene*). Các bệnh do nấm gây ra ở người có nguồn gốc từ đất hoặc do xạ khuẩn... Nhiễm khuẩn từ đất đặc biệt nguy hiểm còn phải kể trực trùng *Nicolier* gây bệnh uốn ván. Vi khuẩn *Nicolier* có khả năng duy trì sự sống vài năm trong đất trồng trọt.

Ô nhiễm môi trường đất do tác nhân hóa học

Hiện nay hầu như tất cả các nước đều sử dụng trong nông nghiệp những sản phẩm hóa học như phân bón, hóa chất diệt cá phát quang và chất điều hòa sinh trưởng. Các chất dinh dưỡng trải qua một chu trình từ đất tới thực vật rồi động vật và quay trở về đất. Chu trình này bị phá vỡ do sử dụng các loại hóa chất tổng hợp trên đây, chúng gây nên tình trạng quá thừa các chất thải nguồn gốc thực vật và động vật khiến cho đất bị ô nhiễm ngày càng trầm trọng hơn. Mặt khác do thải trên mặt đất một lượng lớn chất thải bả trong công nghiệp như than, khoáng vật, khói nhà máy, lò nung, lò đúc gang thép... Đất càng ngày càng bị ô nhiễm bởi những chất hóa học trong đó bao gồm cả những kim loại nặng, những sản phẩm của kỹ nghệ dầu má.

Biện pháp chống ô nhiễm đất

Làm sạch cơ bản nhằm phòng ngừa nhiễm trùng nguồn gốc từ phân người, gia súc. Đối với các phế thải cần quy hoạch bãi thải và xử lý như khử những chất thải rắn, chôn lấp có lên men, thiêu hủy. Hiện nay xu thế chế biến chất thải sinh hoạt thành sản phẩm phân bón phục vụ cho nông nghiệp đang được nhiều nước áp dụng.

## 9.2.2 Chiến lược bảo vệ môi trường toàn cầu

Chất lượng cuộc sống của con người phụ thuộc vào trình độ phát triển của xã hội, vào mức sống (thu nhập), điều kiện môi trường và quan hệ của con người với nhau. Muốn nâng cao đời sống vật chất và tinh thần, con người phải khai thác tài nguyên, phát triển nền kinh tế... Nhưng điều đó lại gây nên sự giảm sút tài nguyên, ô nhiễm môi trường, tác động tiêu cực đến cuộc sống.

Trước bối cảnh đó, vào năm 1980 tổ chức môi trường quốc tế đã công bố “Chiến lược Bảo vệ toàn cầu”. Chiến lược này đưa ra trong thông điệp: Bảo vệ không đôi lập với phát

triển, nhấn mạnh rằng bảo vệ bao gồm bảo tồn và sử dụng hợp lý tài nguyên thiên nhiên và đặc biệt là con người phải đạt tới một cuộc sống mà phẩm giá và hạnh phúc của những thế hệ hôm nay và mai sau phải được bảo đảm.

Chiến lược Bảo vệ toàn cầu nhấn mạnh rằng loài người tồn tại như một bộ phận của thiên nhiên, họ sẽ không có tương lai nếu thiên nhiên và tài nguyên thiên nhiên không được bảo vệ. Nó cũng khẳng định rằng sự bảo vệ không thể thực hiện được nếu không có sự phát triển để giảm bớt nghèo nàn, lạc hậu và bất hạnh của hàng trăm triệu con người. Khi nhấn mạnh tính phụ thuộc lẫn nhau của bảo vệ và phát triển, lần đầu tiên chiến lược cho lưu hành thuật ngữ “*sự phát triển bền vững*”. Sự phát triển bền vững phụ thuộc vào việc cứu lấy Trái Đất. Chiến lược Bảo vệ toàn cầu đưa ra ba mục tiêu:

Phải duy trì các quá trình sinh thái quan trọng của các hệ bảo đảm cuộc sống.

Phải bảo tồn tính đa dạng di truyền.

Phải sử dụng bền vững bất kỳ một loài hay một hệ sinh thái nào.

Từ năm 1980 chiến lược bảo vệ toàn cầu đã được thử nghiệm bằng cách soạn thảo những chiến lược quốc gia và dưới quốc gia ở trên 50 nước.

Những năm sau đó tính chất phức tạp của các vấn đề về môi trường ngày càng rõ rệt, sự cần thiết và cấp bách là phải có những hành động cụ thể. Đó chính là tiền đề để các nhà khoa học, các tổ chức bảo vệ môi trường quốc tế đưa ra chiến lược “*Cứu lấy Trái Đất*”. Đây là một bản chiến lược về một kiểu phát triển nhằm nâng cao chất lượng cuộc sống của con người, đồng thời bảo toàn được tính đa dạng và cuộc sống trên Trái Đất. Mục đích của chiến lược này là nhằm đạt được sự phát triển bền vững.

“*Cứu lấy Trái Đất*” đề ra một chiến lược đầy đủ, rõ ràng và rộng rãi trên toàn thế giới, nhằm mục đích tạo ra những thay đổi trong cách sống hiện nay để xây dựng một xã hội loài người bền vững. Các nguyên tắc của một xã hội bền vững đều có liên quan với nhau và hỗ trợ lẫn nhau. “*Cứu lấy Trái Đất*” đề ra ba nguyên tắc có nội dung như sau:

Tôn trọng và quan tâm đến cuộc sống cộng đồng

Nguyên tắc này đề cập tới trách nhiệm phải quan tâm đến người khác và các hình thức khác của cuộc sống trong hiện tại và tương lai. Đây là một nguyên tắc thuộc về đạo đức, nhân bản. Điều đó có nghĩa rằng sự phát triển ở nước này không được làm thiệt hại đến quyền lợi của những nước khác và thế hệ mai sau.

Cải thiện chất lượng của cuộc sống con người.

Mỗi dân tộc đều có những mục tiêu trong việc phát triển. Tuy vậy, đều nhằm xây dựng một cuộc sống lành mạnh, có một nền giáo dục tốt, có đủ tài nguyên cho một cuộc sống vừa phải, có quyền tự do về chính trị, được bảo đảm an toàn và không có bạo lực.

Tóm lại mục đích thực sự của việc phát triển chính là cải thiện chất lượng của cuộc sống con người.

Bảo vệ sức sống và tính đa dạng của Trái Đất.

Sự phát triển trên cơ sở bảo vệ, đòi hỏi phải có những hành động thận trọng để bảo vệ được cấu trúc, chức năng và tính đa dạng của những hệ thống thiên nhiên của Trái Đất mà loài người hoàn toàn phụ thuộc vào đó. Điều đó có nghĩa là:

\* Phải bảo vệ hệ thống nuôi dưỡng sự sống

Hệ thống này là những quá trình sinh thái nuôi dưỡng và bảo tồn sự sống. Nó điều chỉnh khí hậu, nước và không khí trong lành, điều hòa dòng chảy, chu chuyển các yếu tố cơ bản, kiến tạo và cải tạo đất trồng nhằm làm cho các hệ sinh thái luôn luôn hồi phục.

**\* Phải bảo vệ tính đa dạng sinh học**

Bảo vệ tính đa dạng sinh học không những chỉ là tất cả các loài động vật, thực vật, cùng các tổ chức sống khác, mà còn bao gồm bảo vệ nguyên vẹn vốn gen di truyền có trong mỗi loài và các dạng sinh thái khác nhau.

**\* Phải bảo đảm chắc chắn việc sử dụng bền vững các tài nguyên tái tạo**

Bao gồm đất, động vật hoang dã và động vật nuôi, rừng, bãi chăn thả, đất trồng trọt, các hệ sinh thái nước mặn và nước ngọt... Sử dụng bền vững và trong phạm vi cho phép nhằm bảo đảm khả năng phục hồi của nguồn tài nguyên.

Sau tuyên bố của hội nghị Liên hợp quốc về môi trường con người, thông qua tại Stockholm này 16/6/1972 thì hội nghị thượng đỉnh của Liên hợp quốc về môi trường và phát triển họp tại Rio de Janeiro từ ngày 3 đến 14/6/1992, lại một lần nữa khẳng định lại và tìm cách phát huy tuyên bố Stockholm. Tại hội nghị này các nguyên thủ quốc gia của hầu hết các nước trên hành tinh và các nhà hoạt động môi trường đã thống nhất ra một bản tuyên bố gồm 27 nguyên tắc đề cập một cách toàn diện và hệ thống các vấn đề nhằm phát triển bền vững trên Trái Đất.

Việt Nam cũng không ngoài quy luật chung của thế giới, những vấn đề môi trường luôn luôn gắn liền với quá trình phát triển kinh tế xã hội. Sau hơn 30 năm chiến tranh tàn phá và do khai thác không hợp lý đã dẫn tới tài nguyên thiên nhiên bị suy giảm nghiêm trọng. Đất nước chúng ta đang đứng trước thử thách về môi trường, đặc biệt là trong giai đoạn hiện nay – thời kỳ đổi mới nền kinh tế. Luật bảo vệ môi trường của nước ta ra đời là cơ sở pháp lý cao nhất để đáp ứng những yêu cầu đó và các biện pháp bảo vệ tốt môi trường Việt Nam. Nội dung của *Kế hoạch quốc gia bảo vệ môi trường* bao gồm:

1. Giáo dục môi trường và nâng cao nhận thức về môi trường phổ cập ở mọi cấp học và trong nhân dân, nhằm tạo nên một đội ngũ chuyên gia trong lĩnh vực môi trường, làm cho nhân dân nhận thức đầy đủ môi trường là sự nghiệp chung của mọi người, cần phải ra sức bảo vệ nó.

2. Xây dựng hệ thống cơ quan quản lý môi trường từ cấp trung ương xuống các địa phương để thực hiện chức năng nhà nước trong việc lập kế hoạch, đề xuất chính sách, xây dựng tiêu chuẩn môi trường, ban hành biện pháp kiểm soát môi trường.

3. Xây dựng chính sách, luật pháp về môi trường gắn luật môi trường với các luật pháp hiện hành khác liên quan đến vấn đề môi trường. Ưu tiên xây dựng các chính sách và luật pháp thích ứng về môi trường. Phải đảm bảo, cân nhắc tới các yếu tố môi trường khi lập kế hoạch cho các dự án phát triển kinh tế – xã hội, nhất là việc sử dụng tổng hợp trong quá trình công nghiệp hóa.

4. Thiết lập hệ thống quan trắc quốc gia để thu nhập số liệu về biến động của môi trường. Các trạm quan trắc này phải được trang bị tốt về máy móc thiết bị, để bảo đảm thực hiện tốt chức năng của mình.

5. Tổ chức nghiên cứu về môi trường. Hoạt động nghiên cứu khoa học về môi trường cần tập trung vào giải quyết những vấn đề cấp bách về kiểm soát ô nhiễm và bảo vệ môi trường, phát triển tài nguyên thiên nhiên theo hướng lâu bền. Trong nghiên cứu cần đẩy

manh hợp tác quốc tế vì vấn đề môi trường hiện nay không giới hạn ở một quốc gia, nó mang tính chất.

## Chương 10

# Cơ sở phân tử và tế bào của di truyền

### Mục tiêu:

Sau khi học xong chương này, sinh viên sẽ có khả năng:

- Trình bày được các khái niệm về gen, hệ gen và mã di truyền.
- Trình bày được mô hình và cơ chế tái bản ADN.
- Trình bày được mô hình và cơ chế phiên mã ADN → ARN.
- Trình bày được mô hình và cơ chế dịch mã ADN → mARN → Protein.
- Trình bày được cấu tạo hiển vi và phân tử của thể nhiễm sắc.
- Trình bày được kiểu nhân, bộ thể nhiễm sắc của người.

### 10.1 ADN – vật chất mang thông tin di truyền

ADN (Axit Deoxyribonucleic) là hợp chất đại phân tử cấu tạo nên các gen và thể nhiễm sắc – là vật chất quy định đặc tính di truyền và biến dị của cơ thể sống.

Chúng ta sẽ xem xét qua lịch sử mà các nhà sinh vật học đã khám phá ra ADN là vật chất di truyền.

#### 10.1.1 Nhân tố chuyển dạng của Griffith

Năm 1928, nhà sinh vật học người Anh, ông Federick Griffith đã công bố các kết quả thí nghiệm về sự chuyển dạng (transformation) ở vi khuẩn gây bệnh viêm phổi (*Streptococcus pneumoniae*). Ông sử dụng 2 chủng vi khuẩn, một chủng gây bệnh viêm phổi và một chủng không gây bệnh – chủng lạnh. Chủng gây bệnh có đặc tính gây bệnh và có vá bảo vệ, còn chủng lạnh không gây bệnh và không có vá. Ông giết chết vi khuẩn bằng nhiệt độ cao và đem trộn lẫn các vi khuẩn gây bệnh đã giết chết với các vi khuẩn lạnh còn sống và đem tiêm vào chuột. Chuột bị bệnh viêm phổi và trong máu chuột tìm thấy các vi khuẩn gây bệnh sống. Ông kết luận rằng các chủng lạnh đã chuyển dạng thành các chủng gây bệnh do nhân tố nào đó (nhân tố quy định bệnh và di truyền) đã chuyển từ chủng bệnh sang chủng lạnh và biến chủng lạnh thành chủng gây bệnh. Các chủng gây bệnh do bị chuyển dạng sinh sản ra con cháu đều mang tính gây bệnh. Nhưng Griffith chưa phát hiện được bản chất hoá học của nhân tố chuyển dạng.

Phải đợi đến năm 1944, các nhà sinh vật học với rất nhiều nghiên cứu khoa học khác nhau mới chứng minh được nhân tố chuyển dạng của Griffith là ADN.

Avery và các cộng tác viên tại Viện Nghiên cứu Rockefeller (Mỹ) đã tiến hành nhiều thí nghiệm tỷ mỉ và chính xác trên các đối tượng vi khuẩn mà Griffith đã nghiên cứu và chứng

minh dứt điểm rằng nhân tố do Griffith giả định có bản chất là ADN, nghĩa là ADN của vi khuẩn gây bệnh đã chuyển sang cho vi khuẩn lành, biến vi khuẩn lành thành vi khuẩn gây bệnh có vá bảo vệ.

### 10.1.2 Thí nghiệm của A. Hershey và M. Chase

Năm 1952, hai nhà sinh vật học người Mỹ là Alfred Hershey và Martha Chase đã tiến hành nhiều thí nghiệm rất tỉ mỉ và tài tình trên đối tượng thực khuẩn thể (bacteriophage) T2 là virus ký sinh trong vi khuẩn E. coli. Bằng phương pháp tách phần ADN và protein của virus riêng biệt nhau và đánh dấu phóng xạ ADN bằng photpho phóng xạ, và đánh dấu protein bằng sulphua phóng xạ, đồng thời gây nhiễm cho E. coli bằng virus có mang ADN và protein đánh dấu, các ông đã chứng minh rằng chỉ có ADN virus xâm nhập vào tế bào vi khuẩn và gây bệnh cho vi khuẩn vì virus tạo được vá protein của mình (không có dấu phóng xạ) và sinh sản ra nhiều virus T2 phá huỷ tế bào vi khuẩn. Khi đem tiêm trực tiếp ADN của T2 vào E. coli thì E. coli bị lây nhiễm, còn tiêm protein của T2 vào E. coli thì E. coli không bị lây nhiễm.

Như vậy, các ông đã khẳng định vật chất di truyền của virus là ADN. Nhiều virus có vật chất di truyền là ARN, ví dụ virus gây bệnh khảm thuốc lá, virus HIV v.v... Trong những năm 50, nhiều thí nghiệm phân tách ARN và protein cũng đã chứng minh rằng ARN là vật chất mang thông tin di truyền.

Cũng trong năm 1952, các nhà khoa học đã quan sát thấy hiện tượng được gọi là tải nạp (transduction) – là hiện tượng chuyển tải ADN từ cơ thể này sang cơ thể khác một cách gián tiếp và càng khẳng định vai trò của ADN trong đặc tính di truyền của cơ thể.

Từ khi phát hiện ra ADN là vật chất di truyền thì cần phải tìm hiểu bản chất và cấu trúc của phân tử ADN.

### 10.1.3 Mô hình cấu trúc phân tử của ADN

Như phần trên ta đã biết ADN và ARN đều là axit nucleic. Chúng được cấu tạo gồm nhiều đơn vị (monomere) được gọi là nucleotit. Các nucleotit liên kết với nhau theo tuyến tính tạo nên mạch trùng hợp (polymere) được gọi là mạch polynucleotit.

Năm 1953, nhà sinh học người Mỹ là James D. Watson và nhà vật lý người Anh Francis Crick, căn cứ vào cấu tạo hoá học của ADN và ảnh chụp tinh thể ADN bằng phương pháp nhiễu xạ Rongen (do Maurice Wilkins và Franklin Rosalind nghiên cứu) đã công bố mô hình cấu trúc phân tử ADN được giới khoa học công nhận và năm 1962 hai ông đã được nhận giải thưởng Nobel về công trình đó.

Theo mô hình cấu tạo phân tử ADN của Watson và Crick thì phân tử ADN là sợi xoắn kép gồm 2 mạch đơn deoxyribonucleotit xoắn với nhau quanh một trục trung tâm tưởng tượng, trong đó hai tay thang dọc ở phía ngoài là các liên kết đường – photphat, còn nằm phía trong là các bậc thang – là các liên kết hydro giữa các bazơ nitơ của hai mạch theo nguyên tắc bổ sung: A-T và C-G (xem hình 1.1 phần 1).

Sợi xoắn kép ADN theo nguyên tắc bổ sung của Watson và Crick không chỉ chứng minh cho công thức của Ewin Chargaff tìm ra trước đây là  $(A+T)/(C+G) = 1$ . Điều này có nghĩa là trong phân tử ADN, tổng số các nucleotit A và T luôn luôn bằng C và G, đồng thời cũng là cơ sở cấu trúc cho các đặc tính quan trọng của phân tử ADN như là phân tử tích thông tin di truyền, là phân tử có đặc tính tự tái bản để truyền thông tin di truyền qua các thế hệ. ADN còn

là phân tử có đặc tính phiên mã từ đó dịch mã để biểu hiện các tính trạng di truyền trong mỗi thể hệ cơ thể.

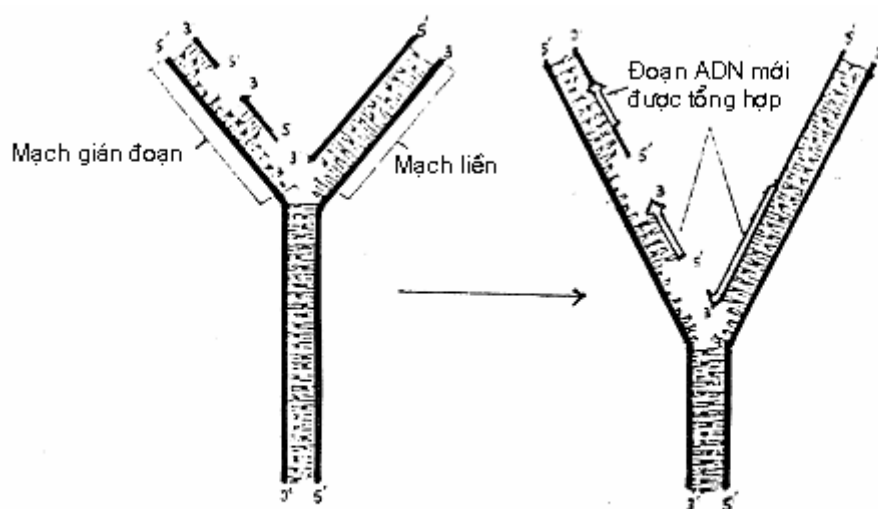
### 10.1.4 Sự tái bản của ADN

Một trong những đặc tính của cơ thể sống là đặc tính tự sinh sản ra những cơ thể mang các tính trạng hình thái và sinh lý giống bố mẹ. Đặc tính đó dựa trên đặc tính tự tái bản (replication) của phân tử ADN qua đó một phân tử ADN mẹ đã sinh sản ra 2 phân tử ADN con giống hệt ADN mẹ và thông qua cơ chế phân bào 2 phân tử ADN con được phân ly về 2 tế bào con, do đó mà 2 tế bào con mang đặc tính di truyền như tế bào mẹ.

#### 10.1.4.1 Đặc tính của sự tái bản ADN

Sự tái bản của ADN bảo đảm tính chính xác của sự sao chép mã di truyền từ phân tử ADN mẹ sang các phân tử ADN con là nhờ các cơ chế đặc biệt.

- Sự tái bản của ADN dựa trên nguyên tắc khuôn và bổ xung, nghĩa là mỗi mạch đơn ADN được dùng làm khuôn theo đó các deoxyribonucleotit (A, C, T, G) được lắp ráp theo nguyên tắc bổ xung (A lắp với T, C lắp với G và ngược lại). Vì vậy, trong sợi xoắn kép ADN con có trình tự sắp xếp các nucleotit giống như sợi ADN mẹ.
- Sự tái bản ADN mang tính nửa bảo tồn nghĩa là sợi ADN con mang một mạch đơn ADN cũ (mạch khuôn) và một mạch đơn ADN mới (mạch mới được tổng hợp).
- Sự tái bản ADN mang tính định hướng và diễn ra theo hai hướng ngược nhau, vừa liên tục vừa gián đoạn, nghĩa là sự tổng hợp mạch mới chỉ diễn ra theo hướng 3' – 5' (tức là từ đầu 3' đến đầu 5' của mạch khuôn) và vì lẽ rằng trong sợi kép ADN, hai mạch đơn ADN xoắn theo hai chiều ngược nhau nên sự tổng hợp diễn ra theo cả hai hướng ngược nhau (một mạch theo hướng 3' – 5', mạch kia theo hướng 5' – 3'). Trong hai mạch khuôn, thì một mạch được dùng để tổng hợp mạch mới một cách liên tục (gọi là mạch dẫn đầu hay mạch liền - leading strand), còn mạch kia tổng hợp gián đoạn (gọi là mạch chậm hay mạch gián đoạn - lagging strand) nghĩa là tổng hợp từng đoạn ADN ngắn và sau đó mới được khâu lại tạo thành mạch ADN hoàn chỉnh (xem hình 1.1).



Hình 1.1. Cấu trúc trục tái bản. Hai ADN con được tổng hợp theo hướng từ đầu 5' đến đầu 3'. ADN được tổng hợp ở mạch gián đoạn tức nhiều đoạn ngắn

#### 10.1.4.2 Cơ chế và mô hình của sự tái bản ADN

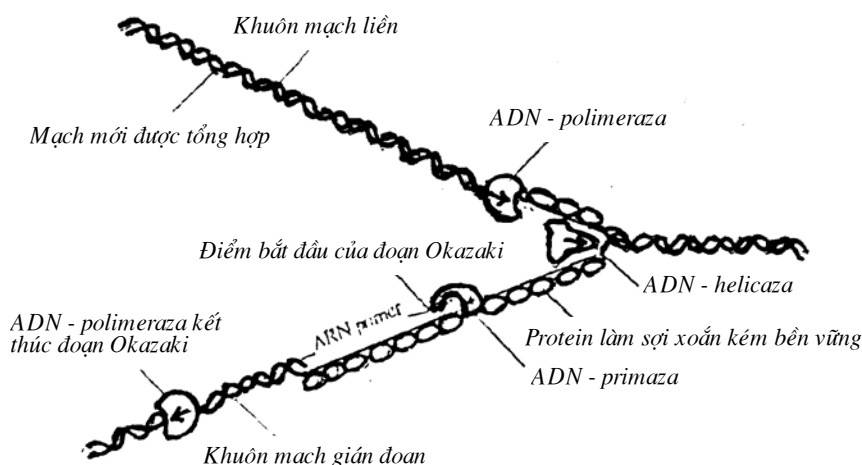
Có nhiều loại protein và enzym tham gia vào quá trình tái bản ADN:

- Phức hệ replixom (replisome) là một phức hệ đa enzym gồm có:
  - +Enzym helicaza có tác động (phối hợp với một protein gây bất ổn định được gọi là SSB) mở xoắn và tách đôi sợi ADN kép;
  - +Primoxom (primosome) gồm enzym và một số protein có trách nhiệm tổng hợp các đoạn ARN mồi (ARN primer).
  - +Các enzym ADN polimeraza I và II có vai trò trùng hợp các deoxyribonucleotit thành mạch ADN.
  - +Enzym ATPaza có vai trò thủy phân ATP.
- Enzym ADN- polimeraza II.
- Enzym topoisomeraza có tác dụng như enzym ligaza dùng để khâu các đoạn ADN lại với nhau.

Các enzym ADN polimeraza ngoài tác dụng trùng hợp - xúc tác tổng hợp mạch ADN mới, còn có hoạt tính enzym exonucleaza cắt mạch ADN từ đầu tự do (trong lúc các endonucleaza lại cắt ADN từ các điểm nằm bên trong sợi) và chúng có tác dụng sửa sai – phát hiện và cắt bỏ những bazơ kết cặp sai giúp cho quá trình tái bản được chính xác.

Phân tử ADN của vi khuẩn là sợi xoắn kép có dạng vòng. Bước vào quá trình tái bản, phân tử ADN đính vào mesoxom (phần lâm vào của màng sinh chất) ở điểm khởi đầu cho sự tái bản, ở vùng này có gen khởi đầu (initiator gene). Sự tái bản bắt đầu từ điểm khởi đầu. Do sự mở xoắn và tách hai mạch nên ở điểm khởi đầu xuất hiện “con mắt tái bản” ở dạng vòng tròn gồm hai mạch đơn nối liền với sợi xoắn ở hai điểm gọi là điểm tăng trưởng hay điểm chẻ đôi, từ đây sợi kép sẽ tiếp tục mở xoắn và tách ra ở cả hai đầu. Ở điểm tách ra của hai mạch tạo nên cái chẻ ba (gồm hai mạch đơn nối với sợi kép) được gọi là chẻ ba tái bản (replication fork)- xem hình 1.1). Sự lắp ráp các deoxyribonucleotit diễn ra trong chẻ ba, dùng các mạch đơn ADN mẹ làm khuôn. Sự mở xoắn và tách hai mạch đơn là do enzym helicaza tác động, đồng thời các protein gây bất ổn định SSB (single- strand binding protein là protein bám mạch đơn) bám vào mạch đơn ngăn không cho chúng xoắn lại với nhau, để chúng có thể làm khuôn tổng hợp mạch mới. Sự xoắn và tách đôi hai mạch đòi hỏi cung cấp năng lượng từ ATP. ATP được thủy phân cho ra ADP và P và năng lượng nhờ enzym ATPaza của replixom (xem hình 1.2).





**Hình 1.2. Một số protein chính tham gia tái bản ADN**

Cứ mỗi lần ADN mở xoắn thì lại làm tăng thêm xoắn ở sợi kép tiếp theo ngay trước enzym helicaza. Sự tăng xoắn có thể dẫn tới làm đứt gãy ADN. Enzym topoisomeraza tác động như một nhân tố làm dẫn xoắn bằng cách cắt các đoạn ADN quá xoắn để chúng dẫn xoắn và khâu nối lại suốt trong tiến trình hoạt động của helicaza.

Các ADN polimeraza không có khả năng khởi đầu cho việc tổng hợp mạch ADN mới. Để khởi đầu cho việc tổng hợp ADN, đòi hỏi phải có một đoạn ARN mỗi gồm 10 ribonucleotit (ARN primer). Về sau đoạn mỗi bị tiêu hủy và sẽ bị ADN thế chỗ. Đoạn ARN mỗi được tổng hợp nhờ enzym primaza (ARN polimeraza phụ thuộc ADN) ngay từ khi khởi đầu tái bản khi xuất hiện “con mắt tái bản”. Vì lẽ rằng hai mạch ADN xếp song song ngược chiều cho nên tiến trình lắp ráp các mạch ADN từ hai mạch khuôn là không giống nhau. Mạch khuôn có hướng 3’- 5’ sẽ được tổng hợp trước và liên tục và mạch ADN mới được hình thành có hướng 5’- 3’ mạch này được gọi là mạch liên. Đối với mạch ADN khuôn thứ hai có hướng 5’- 3’ diễn ra chậm hơn và diễn ra gián đoạn, nghĩa là tổng hợp từng đoạn ADN và sau đó được khâu nối lại. Mạch ADN mới này có hướng 3’- 5’ được gọi là mạch gián đoạn (xem hình 1.1).

Tiến trình tổng hợp ADN mạch liên tục diễn ra ngay sau khi đoạn ARN mỗi được tổng hợp (cùng trên khuôn của mạch ADN 3’- 5’) có hướng 5’- 3’, do đó ADN polimeraza III nhận biết đầu 3’-OH của đoạn mỗi, bắt đầu xúc tác lắp ráp các deoxyribonucleotit và tạo nên mạch ADN mới có hướng 5’- 3’ bổ sung với mạch khuôn. Đoạn mỗi bị cắt bỏ và bị tiêu hủy bởi exonucleaza.

Tiến trình tổng hợp ADN mạch gián đoạn diễn ra trên mạch ADN khuôn thứ hai. Vì lẽ rằng mạch ADN khuôn thứ hai có hướng 5’- 3’ nên sự tổng hợp diễn ra gián đoạn và phức tạp hơn và chậm hơn so với mạch dẫn đầu. Nhờ xúc tác của enzym ARN-polimeraza phụ thuộc ADN (1 loại primaza) đoạn ARN mỗi thứ 1 được tổng hợp, enzym ADN polimeraza III nhận biết đầu 3’- OH của ARN – mỗi bắt đầu tổng hợp một đoạn ADN (có khoảng 2000 nucleotit) được gọi là đoạn Okazaki (xem hình 1.1). Đoạn ARN mỗi thứ 1 bị thủy phân bởi ADN - polimeraza (tác động như exonucleaza). Tiếp theo trên khuôn của ADN, đoạn ARN mỗi thứ 2 được tổng hợp và tiếp theo đó ADN - polimeraza tổng hợp đoạn Okazaki thứ 2, đoạn mỗi thứ 2 bị cắt bỏ. Đoạn Okazaki thứ nhất được khâu nối với đoạn Okazaki thứ 2. Tiến trình cứ tiếp diễn như thế cho đến khi kết thúc sự tái bản - các đoạn Okazaki được khâu nối với nhau nhờ enzym ligaza thành mạch ADN liên tục.

Về cơ bản thì sự tái bản ADN ở Eucaryota cũng giống với Procaryota. Tuy nhiên, ở Eucaryota ADN liên kết với histon để tạo thành nucleoxom và tạo thành các sợi nhiễm sắc nhiều cấp phức tạp cho nên quá trình tái bản ADN diễn ra phức tạp hơn và có vài điểm khác biệt.

#### 10.1.4.3 Các đơn vị tái bản (Replicon)

Đối với Procaryota chỉ tồn tại một điểm khởi đầu tái bản và quá trình tái bản diễn ra theo hai chiều ngược nhau xuất phát từ điểm đó. Như vậy, ở Procaryota chỉ là một đơn vị tái bản. Đối với tế bào Eucaryota phân tử ADN vô cùng dài nếu như chỉ có một đơn vị tái bản thì thời gian tái bản phải kéo dài tới 76 ngày, trên thực tế thời gian tái bản chỉ kéo dài 6-8 giờ (tốc độ tái bản ADN xảy ra ở mức độ 2  $\mu$ m/phút). Điều đó nói lên rằng ở ADN của Eucaryota tồn tại nhiều đơn vị tái bản (replicon). Mỗi replicon có chiều dài từ 40- 400  $\mu$ m. Mỗi replicon có điểm khởi đầu tái bản riêng của mình. Tiến trình tái bản trong từng replicon cũng diễn ra giống như ở Procaryota nghĩa là theo nguyên tắc khuôn bổ sung, có định hướng, theo hai chiều ngược nhau, liên tục và gián đoạn.

Khi tất cả các replicon đã được tái bản, các replicon liên thông với nhau và khi đó hai sợi ADN được hình thành.

## 10.2 Từ ADN đến ARN và đến Protein – Sự biểu hiện thông tin di truyền

Như ta đã biết, phân tử ADN là vật chất mang thông tin di truyền và thông tin di truyền được di truyền từ thế hệ bố mẹ đến thế hệ con cái thông qua sự tái bản ADN và phân ly ADN về các tế bào con qua phân bào.

ở mỗi cơ thể nhất định, thông tin di truyền được thể hiện ra ở các tính trạng hình thái và sinh lý - được gọi là kiểu hình (phenotype). Các tính trạng hình thái như độ lớn cơ thể, màu sắc, hình dạng, cũng như các tính trạng sinh lý và tập tính như trao đổi chất, trao đổi năng lượng, tính chịu nhiệt, ưa sáng v.v. đều do protein quy định. Như vậy, phải có mối liên hệ giữa ADN và protein. Sinh học phân tử đã cho chúng ta biết dòng thông tin từ ADN đến protein phải thông qua ARN hay còn gọi là giáo lý trung tâm của Crick:

ADN  $\rightarrow$  ARN  $\rightarrow$  Protein

Cấu tạo đặc thù của protein được quy định bởi cấu tạo đặc thù của ADN hay nói một cách khác mã của protein được quy định bởi mã của ADN và được gọi là mã di truyền (genetic code). Quá trình từ ADN  $\rightarrow$  ARN được gọi là sự phiên mã (transcription) và quá trình từ ARN  $\rightarrow$  Protein là sự dịch mã (translation).

### 10.2.1 Khái niệm về gen

Từ năm 1865 G. Mendel khi công bố các quy luật di truyền đã giả định rằng đặc tính di truyền được quy định bởi các “nhân tố” có ở bố mẹ và được di truyền lại cho thế hệ con cái. Các nhân tố đó quy định các tính trạng kiểu hình như độ lớn của cây, màu sắc hoa, dạng quả, hạt v.v... Sau năm 1900 tức là sau khi tái phát hiện các quy luật Mendel, các nhà di truyền gọi các nhân tố Mendel là gen (gene) và được xác định như là đơn vị chức năng quy định tính di truyền của cơ thể sống và học thuyết thể nhiễm sắc của di truyền thì xác định rằng gen được chứa trong các thể nhiễm sắc.

Nhưng gen có bản chất hoá học là gì? Cấu trúc của gen ra làm sao? Mối tương quan giữa gen và protein đến tính trạng diễn ra như thế nào? Đó là những vấn đề mà suốt 60 năm của thế

kỷ 20 mới được làm sáng tỏ. Như ta đã biết phải đến năm 1944 cho đến những năm 1950, các nhà sinh vật học mới chứng minh dứt điểm rằng gen có bản chất là ADN.

Còn mối tương quan giữa gen và protein thì ngay từ năm 1909, nhà vật lý người Anh là A. Garrod khi nghiên cứu bệnh sai lệch về trao đổi chất là Alkaptonuria (bệnh thể hiện trong nước tiểu có chứa alkapton do đó nước tiểu có màu đá sậm) đã giả thiết rằng gen quy định tính trạng thông qua phân tử enzym xúc tác các phản ứng sinh hoá. Mãi đến những năm 1940, hai nhà di truyền học người Mỹ là G. Beadle và E. Tatum khi nghiên cứu trên nấm mốc *Neurospora crassa* đã đưa giả thuyết: một gen – một enzym. Nhưng vì enzym chỉ là một loại protein, cho nên các nhà sinh học phân tử đã xác định một gen – một mạch polypeptit.

Theo quan điểm hiện đại thì gen được xác định là một đoạn ADN chứa mã quy định cho một polypeptit. Nhưng khái niệm gen được mở rộng hơn ở chỗ người ta phân biệt: gen cấu trúc - đoạn ADN có chứa mã để tổng hợp polypeptit, gen điều chỉnh, gen vận hành v.v... là các đoạn ADN đóng vai trò điều chỉnh hoạt động của gen cấu trúc. Ngoài ra còn có các gen rARN và tARN là các đoạn ADN chứa mã cho các rARN và tARN. Như vậy, cấu tạo của gen và tổ chức của hệ gen (genome) - tập hợp tất cả gen và ADN của một cơ thể là vô cùng phức tạp.

### 10.2.2 Tổ chức của hệ gen (Genome)

Có thể xem hệ gen là một tập hợp tất cả ADN của một cơ thể trong đó bao gồm cả ADN tạo nên các gen cấu trúc, các gen rARN và tARN, các ADN điều chỉnh cùng tất cả các loại ADN khác. Cơ thể đơn bội ( $n$ ) có chứa một genome, cơ thể lưỡng bội ( $2n$ ) chứa hai genome bao gồm genome của bố và genome của mẹ.

Hàm lượng ADN trong genome ở các cơ thể khác nhau là rất khác nhau và tổ chức của genome phản ánh mức độ tiến hoá của loài.

#### 10.2.2.1 Độ lớn của gen

Độ lớn của hệ gen được đánh giá bằng hàm lượng ADN chứa trong tế bào thể hiện ở số lượng đôi nucleotit. Ví dụ đối với vi khuẩn ADN chứa khoảng  $0,7 \times 10^6$  đến  $10^7$  đôi nucleotit mã hoá khoảng vài trăm đến hàng nghìn gen. Đối với tế bào Eucaryota, hệ gen của chúng chứa tới 108 (ở nấm, tảo, động vật đơn bào) cho tới 1011 đôi nucleotit (thực vật và động vật đa bào) tức là vào khoảng 10.000 gen cho tới hàng triệu gen. Người ta không thấy có sự tương ứng giữa hàm lượng ADN với độ phức tạp của cơ thể ở các bậc tiến hoá. Ví dụ như bọ chân khớp ở mức độ tiến hoá cao có tổ chức cơ thể phức tạp có hàm lượng ADN giao động trong khoảng từ 108-1010 đôi nucleotit tương tự với bọ động vật đơn bào. Trong nhóm lưỡng thể, hàm lượng ADN giao động từ 109-1011 đôi nucleotit. Đối với con người ở đỉnh cao của tiến hoá hàm lượng ADN trong tế bào  $2n$  cũng chỉ có  $6 \times 10^9$  đôi nucleotit.

Đối với Eucaryota, tiến hoá của hệ gen không thể hiện ở số lượng ADN và số lượng gen, mà chính là ở tính đa dạng và tính tổ chức của hệ gen.

Nếu tính trung bình một gen có độ lớn khoảng 1500 – 1800 đôi nucleotit thì tế bào con người chứa khoảng hàng triệu gen mã hoá cho hàng triệu protein khác nhau. Nhưng theo đánh giá của các nhà sinh học thì cơ thể con người có khoảng 100000 loại protein khác nhau và chỉ được mã hoá trong khoảng 35.000 đến 40.000 gen trong hệ gen. Như vậy tại sao lại có một hàm lượng ADN khổng lồ?

#### 10.2.2.2 Sự đa dạng của hệ gen

Hệ gen của Eucaryota có tổ chức rất đa dạng và phức tạp gồm:

Các gen cấu trúc (structure gene) là các gen mã hoá cho polypeptit khi phiên mã sẽ cho ra mARN và khi dịch mã cho ra protein. Có loại gen cấu trúc khi phiên mã cho ra mARN được dùng làm khuôn để dịch mã ngay. Có loại gen cấu trúc trong trình tự nucleotit có chứa các đoạn intron xen kẽ với đoạn exon (được gọi là gen khảm). Các gen cấu trúc khảm khi phiên mã sẽ cho ra các tiền mARN. Các tiền mARN sẽ bị xử lý, chế biến để cắt bỏ các đoạn intron và nối các đoạn exon tạo nên mARN chín – chứa các codon qui định axit amin. Trong gen cấu trúc còn chứa các đoạn promotor, silencer hoặc enhancer là các đoạn chứa nucleotit có vai trò điều hoà sự phiên mã; các đoạn nucleotit báo hiệu sự khởi đầu và đoạn nucleotit báo hiệu kết thúc phiên mã.

Các gen điều chỉnh (regular genes) là các gen chứa các đôi nucleotit có vai trò điều chỉnh sự phiên mã của các gen cấu trúc và điều chỉnh sự phát triển cá thể (thông qua sự phiên mã và dịch mã hoặc không).

Các gen rARN và tARN là những gen chứa các đôi nucleotit khi phiên mã sẽ cho ra các rARN và tARN tương ứng.

Các gen có thể ở trạng thái đơn bản hoặc lặp nhiều bản, ví dụ gen mã hoá histon có tần số lặp từ 20-1000 bản.

Tồn tại nhiều đoạn có trình tự nucleotit lặp với tần số lặp từ 3 đến 100000 lần. Đoạn nucleotit lặp hoặc chỉ chứa vài đôi nucleotit hoặc 300 đôi nucleotit hay nhiều hơn và có khi chiếm 40-50% bộ gen. Các đoạn lặp ngắn thường phân bố xen kẽ vào các gen cấu trúc. Có ý kiến cho rằng các cụm nucleotit lặp xen kẽ đóng vai trò điều hoà và tổ hợp hoạt động của các gen cấu trúc.

Đặc tính tổ chức của hệ gen thể hiện ở chỗ:

- Gen đơn bản và gen lặp bản tức gồm nhiều bản giống nhau.
- Nhiều gen thân thuộc liên kết thành họ gen đa gen. Các họ đa gen này cũng rất đa dạng nhưng đều thể hiện vai trò tổ hợp trong hoạt động của hệ gen đáp ứng nhu cầu của cơ thể trong quá trình sinh trưởng và phát triển.

Có họ đa gen mã hoá cho các họ protein có vai trò cấu trúc và chức năng như actin, tubulin, collagen, keratin, protein màng nuôi, một số protein huyết tương, hemoglobin, một số protein màng, histon, protein non hoàng và protein kháng thể.

Có họ đa gen không mã hoá cho protein mà là các gen chỉ phiên mã - đó là các gen rARN và tARN.

Sự định khu và sắp xếp của các họ đa gen trong bộ gen rất đa dạng. Các gen cùng họ có thể giống nhau và xếp liên tiếp cạnh nhau như các gen rARN hoặc có thể là các gen khác nhau xếp liên tiếp cạnh nhau như các gen mã hoá cho globin của hemoglobin; hoặc có thể là các gen khác nhau định khu ở trong các thể nhiễm sắc khác nhau ví dụ họ gen – actin, họ gen – tubulin.

Giữa các gen trong họ gen có các đoạn nucleotit đệm xen kẽ vào. Các đoạn đệm có thể phiên mã hoặc không, nhưng không được dịch mã.

- Các gen định khu trong thể nhiễm sắc theo trình tự của các nucleotit xếp nối tiếp thẳng hàng liên tục, nhưng có rất nhiều gen sắp xếp theo kiểu nối ghép (split) tức có xen kẽ các đoạn intron (là đoạn nucleotit được phiên mã nhưng không được dịch mã) với đoạn exon (đoạn nucleotit được phiên mã và dịch mã). Ví dụ gen mã hoá cho

vitellogenin A có đến 33 đoạn intron. Các gen có chứa các đoạn intron xen kẽ được gọi là gen phân tán hoặc gen khảm.

Kiểu tổ chức theo gen phân tán có vai trò quan trọng trong việc thực hiện cơ chế điều hoà hoạt động của gen, cũng như có vai trò trong tiến hoá.

- Trong tổ chức của hệ gen, các nhân tố điều chỉnh hoạt động của gen được tăng cường theo con đường đa dạng hoá không chỉ tăng cường các yếu tố điều hoà tại chỗ – các đoạn ADN sắp xếp trước gen, xen kẽ trong gen mà còn bằng sự sắp xếp các gen theo định khu không gian (không tuyến tính) để tổ hợp sự điều hoà cũng như tổ hợp lại các gen sẵn có tạo nên các gen mới.

### 10.2.3 MÃ di truyền

Mã di truyền (genetic code) là mã của ngôn ngữ protein được mã hoá bởi ngôn ngữ axit nucleic, hay nói một cách cụ thể hơn là trình tự các axit amin trong mạch polypeptit của protein được quy định bởi trình tự của các nucleotit trong mạch polynucleotit của ADN.

Để xây dựng nên polypeptit cần đến 20 loại axit amin, trong lúc đó cấu tạo nên mạch polynucleotit chỉ có 4 dạng nucleotit là A, T (U), G, C.

Các nhà di truyền học phân tử đã giả thiết rằng mã di truyền là mã bộ ba (tripled code) nghĩa là trình tự của một bộ ba (một codon) nucleotit quy định cho trình tự một axit amin. Như vậy sẽ có  $4^3 = 64$  codon tương ứng với 20 axit amin. Nhưng bộ ba (codon) nào quy định axit amin nào thì phải đến năm 1961 nhà sinh vật học người Anh là M. Nirenberg lần đầu tiên đã chứng minh bằng thực nghiệm rằng mã di truyền là mã bộ ba và đã tìm ra codon đầu tiên mã hoá cho axit amin phenilalanin là bộ ba UUU. Những năm sau đó, các codon mã hoá cho 20 axit amin đều được xác định (xem bảng 1.1).

Người ta đã phát hiện ra rằng mã di truyền là mã thoái hoá nghĩa là một axit amin có thể tương ứng với nhiều mã ví dụ: tương ứng với Phenilalanin có 2 mã, với valin có 4 mã và với Leucin có đến 6 mã (xem bảng 1.1). They quy định trong bảng mà người ta ký hiệu codon bằng 3 ribonucleotit, ví dụ UUU hoặc UUC mã cho phenilalanin, vì khi tổng hợp protein ADN được phiên mã thành khuôn mARN theo nguyên tắc bổ sung tức là U-A và C-G.

Ngoài ra trong 64 mã còn có mã khởi đầu (mã AUG vừa là mã của Methionin, vừa là mã khởi đầu) và mã kết thúc là 3 mã UAA, UAG, và UGA là mã báo hiệu sự khởi đầu và kết thúc mạch polynucleotit được tổng hợp trên khuôn mARN.

Mã thoái hoá nói lên tính dự trữ và thích nghi của cơ thể để hạn chế bớt tác hại của đột biến xảy ra làm sai lệch mã dẫn đến hư hỏng protein.

Mã di truyền có tính vạn năng nghĩa là tất cả các cơ thể sống từ vi khuẩn cho đến thực vật, động vật và cả con người đều sử dụng cùng một bộ mã chung. Bằng thực nghiệm người ta đã chuyển gen từ cơ thể này sang cơ thể khác và gen đó vẫn được phiên mã và dịch mã tổng hợp nên protein do gen đó mã hoá. Tính vạn năng của mã chứng tỏ rằng mã xuất hiện rất sớm trong quá trình tiến hoá và tất cả các cơ thể sống có chung cơ sở phân tử và nguồn gốc phát sinh.

### 10.2.4 Sự phiên mã (transcription)

Sự phiên mã của ADN có thể diễn ra trong tất cả các pha của gian kỳ. Sự phiên mã là sự tổng hợp các phân tử mRNA cũng như rARN và tARN từ ADN theo nguyên tắc bổ xung (A-U và C-G) diễn ra trong nhân.

Cấu trúc gen:

Theo quan niệm chính thống ta có thể xem gen là một đoạn của phân tử ADN chứa các codon mã hoá cho mRNA tức cho mạch polypeptit (protein). Nhưng theo nghĩa rộng thì các đoạn ADN chứa mã cho các tARN và rARN cũng được gọi là gen. Gen có cấu tạo phức tạp và đa dạng. Gen bao gồm các đoạn intron (tức là đoạn ADN không chứa mã với nghĩa là không có vai trò dịch mã tuy được phiên mã nằm xen vào các đoạn exon (tức đoạn chứa mã được phiên mã và được dùng để dịch mã). Gen có chứa đoạn khởi đầu và đoạn kết thúc tức là điểm khởi đầu và điểm kết thúc cho sự phiên mã. Phía trước điểm khởi đầu có đoạn promoter là vùng để liên kết với ARN- polymeraza có nhiệm vụ xúc tác sự phiên mã. Đến lượt mình promoter được hoạt hoá nhờ đoạn enhancer nằm phía trước nó.

Bảng 1.1 - Tự điển mã di truyền (ghi theo mã ARN)

	U	C	A	G				
Bazo thứ nhất	U	UUU } Phe	UCU } Ser	UAU } Tyr	UGU } Cys	U C A G		
		UUC } Leu		UCC } Ser			UAC } Két thúc	UGC } Két thúc
		UUA } Két thúc		UCA } Két thúc			UAA } Két thúc	UGA - Két thúc
		UUG } Két thúc		UCG } Két thúc			UAG } Két thúc	UGG - Trp
	C	CUU } Leu	CCU } Pro	CAU } His	CGU } Arg	U C A G		
		CUC } Leu		CCC } Pro			CAC } Gln	CGC } Arg
		CUA } Két thúc		CCA } Pro			CAA } Két thúc	CGA } Arg
		CUG } Két thúc		CCG } Pro			CAG } Két thúc	CGG } Arg
	A	AUU } Ile	ACU } Thr	AAU } Asn	AGU } Ser	U C A G		
		AUC } Ile		ACC } Thr			AAC } Lys	AGC } Arg
		AUA } Két thúc		ACA } Thr			AAA } Két thúc	AGA } Arg
		AUG-Met và khởi đầu		ACG } Thr			AAG } Két thúc	AGG } Arg
	G	GUU } Val	GCU } Ala	GAU } Asp	GGU } Gly	U C A G		
		GUC } Val		GCC } Ala			GAC } Glu	GGC } Gly
		GUA } Val		GCA } Ala			GAA } Két thúc	GGA } Gly
		GUG } Val		GCG } Ala			GAG } Két thúc	GGG } Gly

Các ARN – polymeraza:

ARN - polymeraza là enzym có vai trò phiên mã, nghĩa là xúc tác sự tổng hợp các ARN (mARN, tARN và rARN) trên khuôn của một mạch ADN. Sự tổng hợp ARN diễn ra theo chiều 3'- 5' và được xác định bởi promoter. ở Bacteria người ta chỉ tìm thấy một dạng ARN-polymeraza với trọng lượng phân tử 500.000 D chứa nhiều mạch polypeptit (ví dụ ở E.coli có đến 5 mạch).

ở Eucaryota có đến 3 dạng ARN- polimeraza, mỗi dạng có vai trò riêng, đó là các dạng ARN- polimeraza I, II và III.

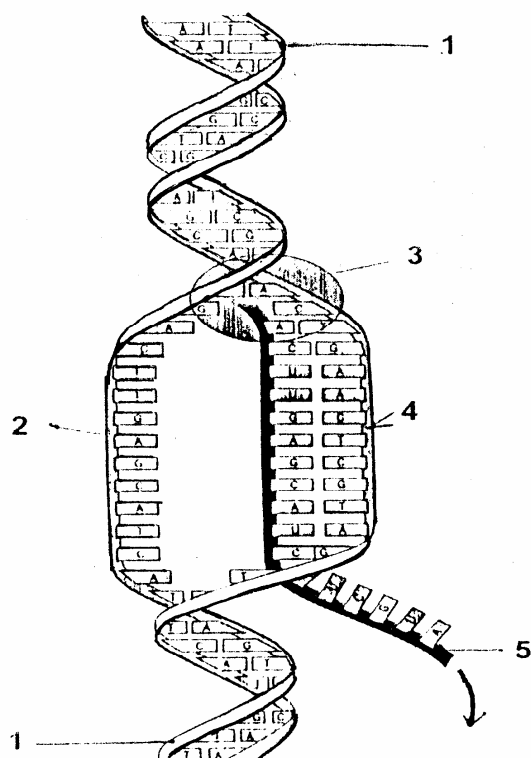
- ARN- polimeraza I có vai trò tổng hợp các rARN (trừ rARN 5S).
- ARN- polimeraza II có vai trò phiên mã các mARN.
- ARN- polimeraza III có vai trò tổng hợp các tARN và rARN 5S.

Trong tế bào động vật có vú người ta đã tính được có khoảng 40.000 phân tử ARN- polimeraza I, 40.000 phân tử ARN- polimeraza II và khoảng 20.000 phân tử ARN- polimeraza III.

Cơ chế phiên mã:

Sự tổng hợp ARN mang tính chọn lọc cao. Trong tế bào Eucaryota khoảng 1% các trình tự nucleotit trong ADN được phiên mã thành ARN phục vụ cho hoạt động của tế bào. Tham gia quá trình phiên mã ngoài các ARN- polimeraza còn có các nhân tố khác đóng vai trò điều chỉnh. Các nhân tố đó thường là các protein axit. Bắt đầu phiên mã là sự acetyl hoá các histon đưa đến biến đổi trong cấu trúc của nucleoxom. Do sự acetyl hoá dạng histon bát hợp (octamere) đã biến thành histon tứ hợp (tetramere) hoặc nửa nucleoxom. Sợi ADN dẫn vòng và được nối lóng.

Promoter được nhận biết bởi các ARN - polimeraza nhờ một hoặc nhiều protein liên kết với ADN ở đoạn promoter. Promoter trở thành hoạt động khi đã liên kết với protein (được gọi là nhân tố phiên mã), thì ARN - polimeraza gắn vào promoter và bắt đầu phiên mã từ điểm khởi đầu và di chuyển dọc theo sợi ADN đã được tháo xoắn, và bằng cách dùng một mạch ADN làm khuôn theo nguyên tắc bổ sung, các ribonucleotit được lắp ráp thành mạch ARN kéo dài theo hướng 5'- 3' cho đến điểm kết thúc; phân tử ARN được tổng hợp tức thì được tách khỏi ADN. ARN- polimeraza cũng tách khỏi ADN (xem hình 1.3) sự kéo dài và kết thúc mạch ARN đòi hỏi có sự tham gia của các nhân tố điều chỉnh.



Sự điều chỉnh hoạt động của gen (phiên mã) có thể do yếu tố cấu trúc gen như các enhancer, promoter, v.v... là những đoạn ADN có khả năng liên kết với các nhân tố điều chỉnh- là các protein điều chỉnh để trở thành hoạt động hoặc ức chế. Các nhân tố điều chỉnh hoạt động của gen không chỉ là hệ thống các protein rất đa dạng của nhân và nhiễm sắc thể mà đó có thể là các nhân tố ngoại bào như các sản phẩm trao đổi chất, các hormon v.v...

Mạch ARN mới được tổng hợp bao gồm cả ARN được phiên từ các exon và intron vì vậy được gọi là bản phiên khởi thủy. Bản phiên khởi thủy này phải được xử lý chế biến (ARN processing) thành các ARN có hoạt tính chức năng trước khi được tế bào sử dụng (các mRNA, tARN và rARN). Trong nhân tế bào dưới tác dụng của enzym exonucleaza các đoạn intron của mRNA khởi thủy bị cắt bỏ và sau đó các đoạn exon được khâu nối lại với nhau nhờ enzym ligaza và tạo thành mRNA chín có hoạt tính chức năng nghĩa là dùng để dịch mã khi được chuyển đến ribosom.

### 10.2.5 Sự dịch mã (Translation)

Sự dịch mã là sự tổng hợp protein cũng có thể xảy ra ở các pha khác nhau của gian kỳ.

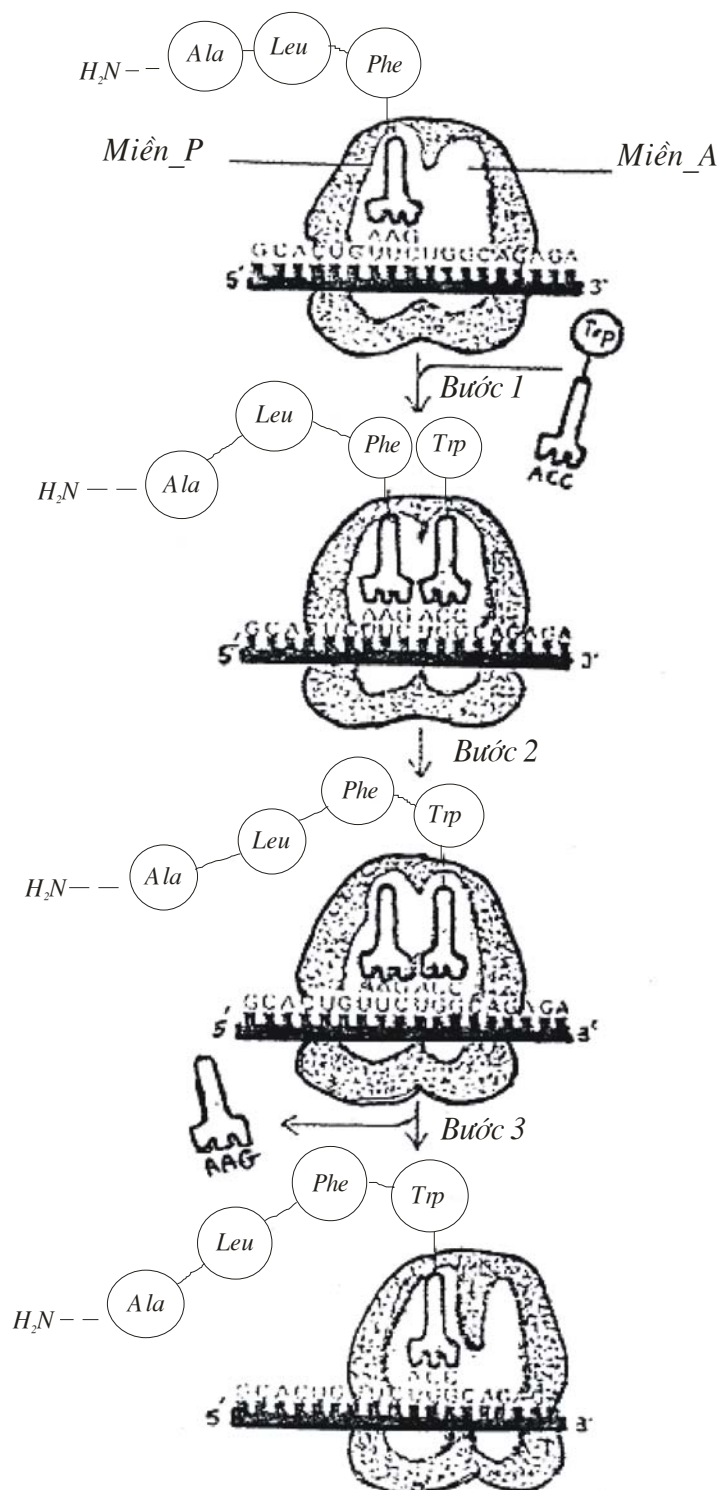
Protein là chất trùng hợp mang tính đặc trưng loài, đặc trưng cho cá thể và đặc trưng cho tế bào. Sự đặc trưng này được thể hiện trong cấu trúc cấp 1 của protein, tức là trình tự sắp xếp của các đơn hợp - các axit amin cấu tạo nên protein đó. Trình tự sắp xếp của các axit amin trong mạch polypeptit (protein) được mã hoá bằng trình tự sắp xếp của các nucleotit trong



mạch polynucleotit (ADN) - Mã như vậy được gọi là mã di truyền - tức là một bộ ba (hay là codon) nucleotit trong ADN qui định cho 1 axit amin trong polypeptit và như vậy trình tự các codon trong mạch polynucleotit qui định nên trình tự các axit amin trong mạch polypeptit. Có đến 64 codon ứng với 20 loại axit amin. Như vậy, 1 axit amin có thể có nhiều codon tương ứng. Kiểu mã như thế gọi là mã thoái hoá. Mã di truyền là vạn năng - nghĩa là áp dụng cho tất cả các cơ thể sống. Do ADN chứa trong nhiễm sắc thể định khu trong nhân tế bào cho nên mã chứa trong ADN sẽ được phiên mã thành mã chứa trong mARN- qua xử lý và chế biến, mARN được chuyên chở đến riboxom trong tế bào chất, ở đây mARN được dùng làm khuôn để lắp ráp các axit amin thành protein nhờ các tARN và các nhân tố khác nữa.

#### Cơ chế tổng hợp protein

- Vai trò của tARN. Mỗi axit amin tương ứng với vài tARN; phân tử tARN liên kết với axit amin đặc trưng nhờ enzym amino - axil - tARN synthetaza. Có 20 amino - axil - tARN synthetaza đặc trưng cho 20 axit amin. Đầu tiên amino- axil- tARN synthetaza liên kết với axit amin đặc trưng cho riêng mình thành một phức hợp - phức hợp này liên kết với tARN đặc trưng qua đầu 3' với axit amin của phức hợp, tARN nhận biết được axit amin đặc trưng cho mình là nhờ enzym amino- axil- tARN- synthetaza, còn liên kết giữa tARN với axit amin đòi hỏi tiêu phí năng lượng từ ATP. Khi tARN đã liên kết với axit amin (amino-axil-tARN) thì enzym được giải phóng và amino axil tARN chuyển đến bên A của riboxom trong đó anticodon của tARN phù hợp- bổ xung với codon của mARN, nghĩa là đúng codon của axit amin được mã hoá (xem hình 1.5).

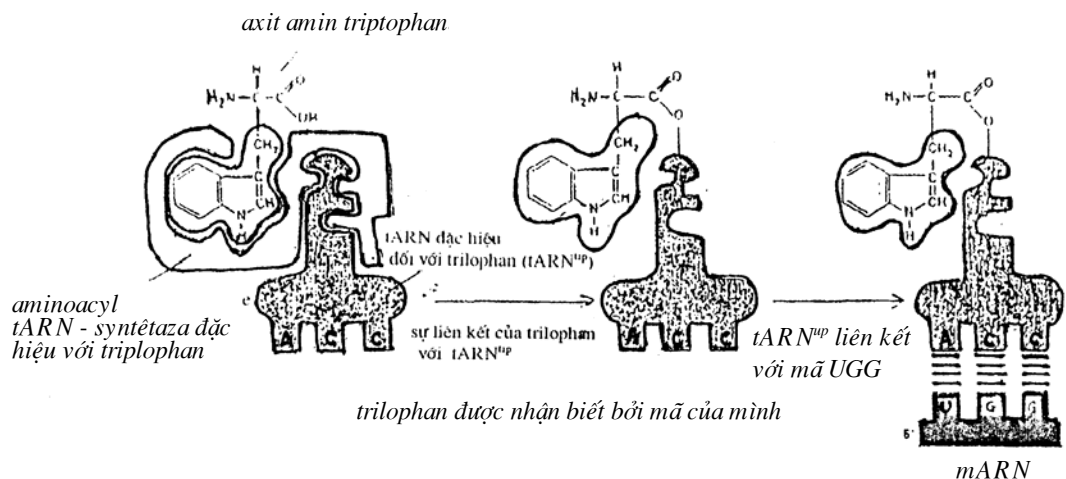


Hình 1.4.  
Quá trình tổng hợp protein

- Vai trò của riboxom. Sự lắp ráp các axit amin để tạo thành mạch polypeptit được thực hiện trên riboxom gồm 3 giai đoạn:

+Giai đoạn khởi đầu bao gồm sự hình thành phức hệ khởi đầu do sự liên kết của mRNA với đơn vị nhỏ 40S của riboxom (nhờ nhân tố F3 và ion  $Mg^{2+}$ ) trong đó codon khởi đầu (codon AUG mã hoá cho methionin) được liên kết bổ sung với anticodon của methionin tARN. Đối với tế bào Eucaryota thì codon khởi đầu là methionin còn đối với tế bào procaryota là N-Formyl - methionin. Methionin tARN kết hợp anticodon UAC với codon AUG nhờ nhân tố F19, F2, và GTP và liên kết vào bên P của đơn vị nhỏ 60S của riboxom.

+Giai đoạn kéo dài. Trong tiến trình kéo dài sự lắp ghép các axit amin thành mạch polypeptit bao gồm sự hình thành liên kết peptit giữa các axit amin và sự chuyển dịch. Các amino axil - tARN lần lượt chuyên chở các axit amin vào bên A (hay miền A) trong đó anticodon của tARN phù hợp với codon tiếp theo của mRNA - ví dụ codon tiếp theo AUG là GCA (codon của alanin) chẳng hạn thì alanin - tARN sẽ đến đậu ở bên A và anticodon CGU sẽ khớp với codon GCA. Sự liên kết này đòi hỏi phải có mặt các nhân tố của sự kéo dài là EF1 và GTP. Với sự xúc tác của enzym peptidyl - transferaza và sự có mặt của ion  $K^{+}$ , liên kết peptit giữa methionin - alanin được hình thành. Sau đó nhờ nhân tố EF2 và GTP tARN mang methionin được giải phóng, đồng thời riboxom chuyển dịch theo sợi mRNA với khoảng cách 1 codon và alanin- tARN được chuyển sang bên P, và amino axil tARN tiếp theo vào đậu ở bên A ứng với codon của nó (xem hình 1.5). Sự hình thành liên kết peptit và chuyển dịch của riboxom xảy ra liên tục, các tARN được giải phóng và lại quay vòng chuyên chở các axit amin tương ứng vào bên A và kết quả là kết thúc sự tạo thành mạch polypeptit.



Hình 1.5. Sơ đồ quá trình dịch mã

+Giai đoạn kết thúc: diễn ra khi riboxom dịch chuyển đến codon kết thúc dịch mã là UAA hoặc UGA hoặc UAG (đây là 3 codon kết thúc dịch mã chung cho tất cả mRNA). Mạch polypeptit được giải phóng nhờ nhân tố giải phóng RF và GTP và riboxom phân giải thành hai đơn vị nhỏ và phân tử mRNA cũng được giải phóng nhưng có thể được dùng lại để tổng hợp những phân tử protein khác. Các protein mới được tổng hợp sẽ được kiến tạo thành các cấu trúc cấp 2, cấp 3 v.v... là cấu trúc thù hình không gian đặc thù để thực hiện các chức năng của chúng trong tế bào.

## 10.3 Thử nghiệm sắc của tế bào – tổ chức chứa ADN

### 10.3.1 Hình dạng, kích thước và số lượng thể nhiễm sắc

Thể nhiễm sắc quan sát được ở trung kỳ thường có dạng hình chấm hoặc hình que và thường có kích thước vào khoảng 0,2 $\mu$ m đến 3 $\mu$ m đường kính và 0,2 $\mu$ m đến 50  $\mu$ m chiều dài. Ví dụ thể nhiễm sắc ở người, cái bé nhất là thể nhiễm sắc số 21 và 22 có kích thước  $L = 1,5\mu\text{m}$ ; còn chiếc lớn nhất là thể nhiễm sắc số 1 có  $L = 10\mu\text{m}$ . Về kích thước thì ở các tế bào khác nhau là không giống nhau, nhưng chúng đặc trưng cho các tế bào và cá thể của cùng một loài. Tuy nhiên, có trường hợp trong các mô khác nhau của cùng một cơ thể có sự biến đổi về hình dạng và kích thước thể nhiễm sắc để thích nghi với chức năng của một giai đoạn phát triển. Ví dụ trong tế bào của mô tuyến nước bọt ấu trùng bọ 2 cánh như ruồi quả chằng hạn (*Drosophila*) người ta quan sát thấy các thể nhiễm sắc khổng lồ có kích thước đạt tới  $l = 300\mu\text{m}$  và  $d = 20\mu\text{m}$  nghĩa là lớn gấp hàng chục lần so với thể nhiễm sắc bình thường có ở các mô khác của cơ thể ruồi (xem hình 1.6).

Về số lượng thể nhiễm sắc thì đó là 1 chỉ tiêu đặc trưng cho loài và bộ thể nhiễm sắc. Theo quy luật chung, mỗi một cá thể trong cùng một loài có số lượng thể nhiễm sắc đặc trưng cho loài đó. Ví dụ:

Người (*Homo sapiens*)  $2n = 46$ .

Khỉ Gori (*Gorilla gorila*)  $2n = 48$ .

Khỉ Maca (*Macaca rhesus*)  $2n = 42$ .

Ếch (*Rana sp*)  $2n = 26$ .

Ruồi quả (*Drosophila melanogaster*)  $2n = 8$ .

Cà chua (*Lycopersicum solanum*)  $2n = 24$ .

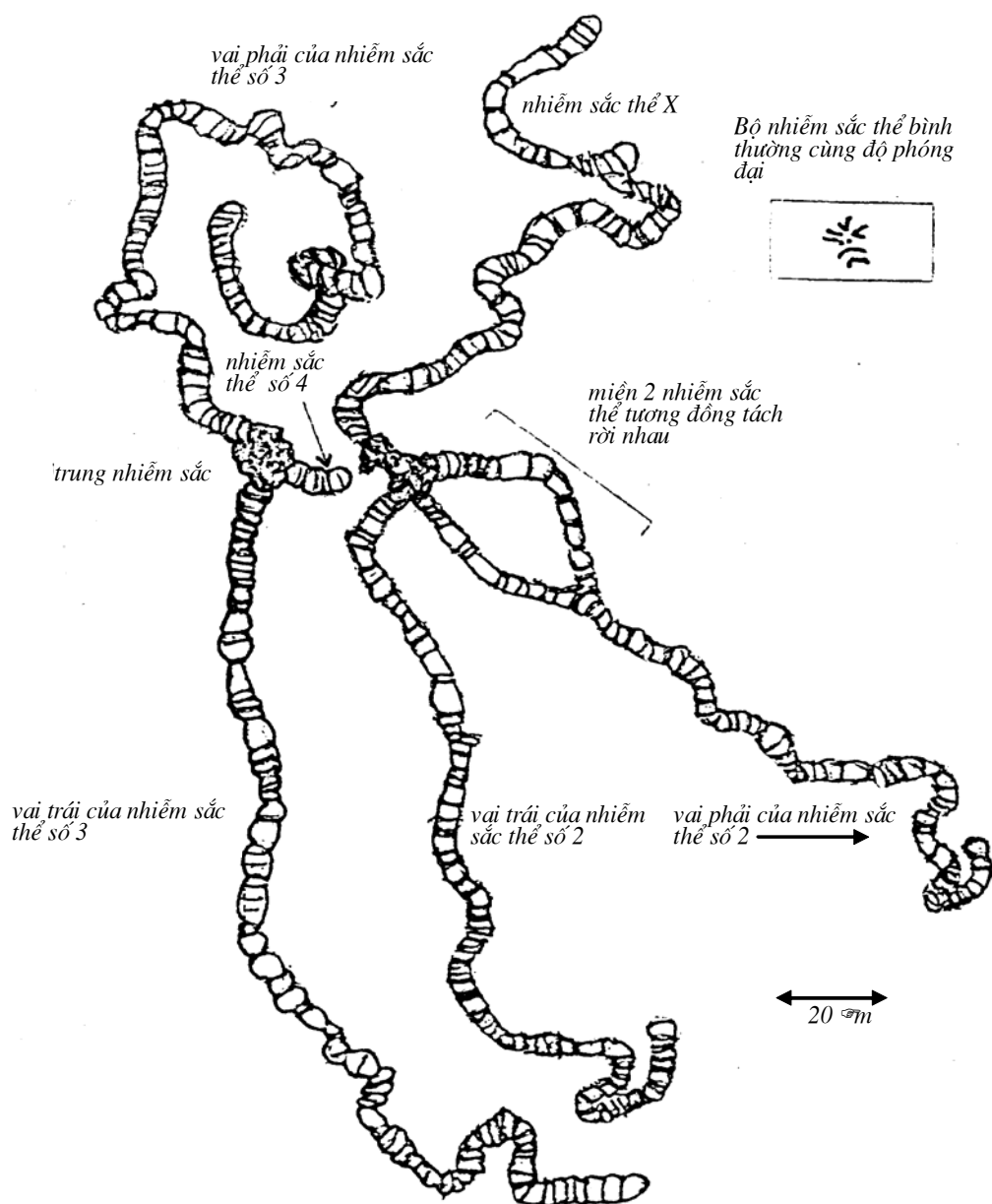
Lúa mì mềm (*Triticum vulgare*)  $2n = 42$ .

Đậu (*Pisum sativum*)  $2n = 14$ .

Ngô (*Zea mays*)  $2n = 20$ .

Tuy nhiên, ta không thể máy móc dựa vào số lượng thể nhiễm sắc để đánh giá mức độ tiến hoá của các loài vì lẽ rằng các cơ thể ở mức độ tiến hoá cao nhất lại có số lượng thể nhiễm sắc ít hơn (ví dụ: người có 46 thể nhiễm sắc, trong khi đó số lượng thể nhiễm sắc ở khỉ Gori là 48 và gà có đến 78 thể nhiễm sắc), cũng giống như hàm lượng ADN tuy có tính ổn định loài nhưng chưa thể hiện tính logic của bậc thang tiến hoá. Vấn đề là cần phải xem xét mức độ tổ chức và hoạt động của hệ gen trong ADN và trong thể nhiễm sắc.

Số lượng thể nhiễm sắc còn đặc trưng cho bộ thể nhiễm sắc. Người ta phân biệt:



Hình 1.6. Sơ đồ chi tiết bộ nhiễm sắc thể khổng lồ ở tuyến nước bọt *Drosophila*

- Bộ đơn bội (haploid) ký hiệu là  $n$  đặc trưng cho các tế bào, cơ thể đơn bội cũng như các tế bào sinh dục chín (các giao tử) ở cơ thể sinh sản hữu tính. Ví dụ ở người, tinh trùng và tế bào trứng có  $n = 23$  nhiễm sắc thể.
- Bộ lưỡng bội (diploid) ký hiệu  $2n$  đặc trưng cho các tế bào và cơ thể lưỡng bội. Trong cơ thể sinh sản hữu tính các tế bào soma có chứa  $2n$  thể nhiễm sắc. Ví dụ ở người  $2n = 46$  là tập hợp 23 thể nhiễm sắc của tinh trùng và 23 thể nhiễm sắc của tế bào trứng sau khi thụ tinh tạo thành hợp tử có  $2n = 46$ .
- Như vậy, trong cơ thể lưỡng bội, thể nhiễm sắc tồn tại thành từng cặp (một từ bố và một từ mẹ) được gọi là cặp thể nhiễm sắc tương đồng, cặp được hình thành từ lúc thụ tinh ( $2n$ ) và phân ly lúc phân bào giảm nhiễm ( $n$ ).

- Bộ đa bội (polyploid), đặc trưng cho tế bào và cơ thể đa bội. Số thể nhiễm sắc được tăng lên theo bội số của  $n$ . Ví dụ tam bội  $3n$  (triploid), tứ bội  $4n$  (tetraploid).

Nhiều trường hợp các loài trong 1 giống (genus) có số thể nhiễm sắc tạo thành dãy đa bội, và người ta phân biệt số đơn bội khởi nguyên là  $X$  từ đó hình thành các dạng đa bội.

Ví dụ: ở lúa mì (Triticum) có dãy đa bội là:

Triticum monococum  $2n = 14$  ( $n = 7$ )

Triticum dicocum  $2n = 28$  ( $n=14$ )

Triticum vulgare  $2n = 42$  ( $n = 21$ )

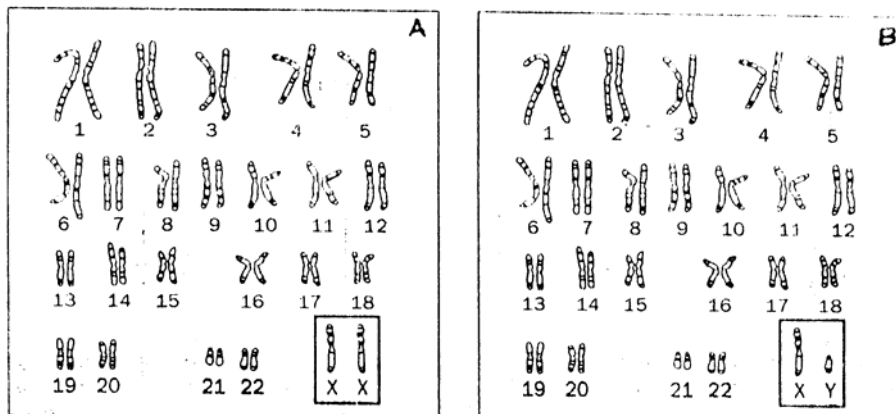
Trong đó số đơn bội xuất phát từ  $x = 7$

Hiện tượng đa bội thường thấy ở thực vật, còn ở động vật ít có trường hợp đa bội. ở ếch người ta quan sát thấy có trường hợp bát bội  $8n = 104$  thể nhiễm sắc. ở động vật có vú trường hợp đa bội quan sát thấy ở chuột đồng (*Cricetus cricetus*). Nói chung ở động vật bậc cao tế bào hoặc mô đa bội thể hiện tình trạng bệnh lý.

Người ta quan sát thấy chu kỳ xoắn của thể nhiễm sắc thay đổi qua chu kỳ tế bào. ở gian kỳ các sợi nhiễm sắc ở trạng thái mở xoắn ở nhiều mức độ khác nhau và tồn tại ở dạng chất nhiễm sắc. ở tiền kỳ của mitosis các sợi nhiễm sắc trở nên xoắn hơn, do đó bị đông đặc và co ngắn lại, đến trung kỳ thấy rõ nhất và ở trạng thái xoắn tối đa (so với đầu tiền kỳ độ co ngắn gấp 2,5 lần) và đến cuối kỳ sẽ được giải xoắn để bước vào gian kỳ của tế bào con ở trạng thái các sợi chất nhiễm sắc mở xoắn – trạng thái chất nhiễm sắc. Sự giải xoắn hoặc xoắn lại của thể nhiễm sắc là có liên quan đến chức năng của chúng.

### 10.3.2 Cấu trúc hiển vi và siêu hiển vi của thể nhiễm sắc

#### 10.3.2.1 Thể nhiễm sắc thường và thể nhiễm sắc giới tính



Hình 1.7. Caryotip của nam (A), của nữ (B)

Trong bộ lưỡng bội thường tồn tại nhiều cặp tương đồng, ví dụ ở người có 23 cặp tương đồng, trong cặp 2 thành viên (1 thể nhiễm sắc từ bố, 1 từ mẹ) giống nhau về hình dạng và kích thước. Những cặp như thế được gọi là thể nhiễm sắc thường (autosome). Ngoài ra còn có 1 cặp mà 2 thành viên khác nhau về hình dạng, kích thước hoặc trạng thái hoạt động được gọi là thể nhiễm sắc giới tính (sex chromosome). Ví dụ ở người có 22 cặp thể nhiễm sắc thường và 1 cặp (cặp thứ 23) là thể nhiễm sắc giới tính. ở nam giới, cặp thể nhiễm sắc giới tính là XY,

còn ở nữ giới là XX (xem hình 1.7). Cặp thể nhiễm sắc giới tính là cơ sở di truyền để xác định giới tính và xác định tính di truyền liên kết giới tính ở đa số cơ thể sinh sản hữu tính.

### 10.3.2.2 Trung tiết (Centromere)

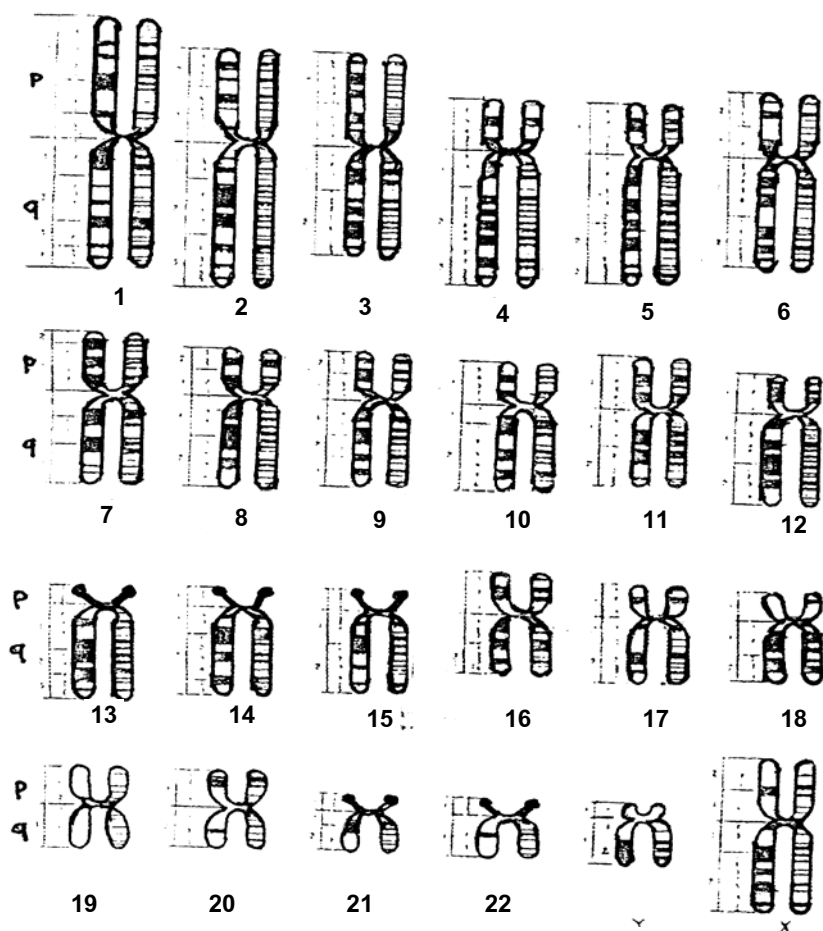
Trung tiết là cấu trúc định khu trên chiều dọc thể nhiễm sắc ở vùng được gọi là eo thắt cấp 1. ở trung kỳ ta dễ dàng quan sát thấy trung tiết vì trung tiết là nơi 2 nhiễm sắc tử dính kết với nhau. ở trung kỳ sớm trung tiết phân hoá thành 2 tâm động (kinetochore) để dính với các sợi tâm động của thoi phân bào ở cả 2 phía đối mặt với 2 cực. Nghiên cứu về sinh học phân tử cho biết vùng trung tiết được cấu tạo gồm đoạn ADN chứa khoảng 110 – 120 đôi nucleotit, trong đó giàu A:T (>90%) có khả năng liên kết với protein của sợi tâm động của thoi phân bào tạo thành tâm động.

Trung tiết chia thể nhiễm sắc thành hai vế, chiều dài của hai vế phụ thuộc vào vị trí trung tiết. Người ta thành lập chỉ số trung tiết (centromere index Ic) để xác định vị trí của trung tiết và phân loại các thể nhiễm sắc.

P: chiều dài vế ngắn.

Q: chiều dài vế dài.

- a. Thể nhiễm sắc tâm mút (acrocentric chromosome) có trung tiết ở đầu mút của vế ngắn.
- b. Thể nhiễm sắc cận mút (telocentric chromosome) có trung tiết ở gần đầu mút của vế ngắn.
- c. Thể nhiễm sắc cận tâm (submetacentric chromosome) có trung tiết ở gần chính giữa, (vế P ngắn hơn vế Q).
- d. Thể nhiễm sắc cân tâm (metacentric chromosome) có trung tiết ở chính giữa chia 2 vế bằng nhau.



Hình 1.8. Bản đồ băng của bộ nhiễm sắc thể người

### 10.3.2.3 Điểm nút (Telomere)

Mỗi thể nhiễm sắc chứa 1 phân tử ADN liên kết với protein tạo thành các sợi nhiễm sắc xoắn, gấp khúc chạy suốt thể nhiễm sắc. Đầu tận cùng của phân tử ADN ở đầu tận cùng của thể nhiễm sắc được gọi là điểm nút. Điểm nút có cấu trúc và thành phần nucleotit đặc thù gồm những đoạn lặp TTAGGG (ở tế bào soma của người có 500 – 3000 đoạn lặp như thế và bị bớt dần theo tuổi trưởng thành). Vai trò của điểm nút là ngăn cản không cho các thể nhiễm sắc trong bộ thể nhiễm sắc dính kết lại với nhau đồng thời tham gia vào sự điều chỉnh tần số phân bào. Khi bị xử lý bằng tia X thì các đoạn đứt gãy thường dính kết với nhau.

### 10.3.2.4 Các băng nhiễm sắc (Chromosome bands)

Bằng kỹ thuật nhuộm cắt băng (nhuộm bằng các chất huỳnh quang hoặc nhuộm màu kết hợp với xử lý bằng enzym hoặc bằng nhiệt sẽ làm xuất hiện các băng trên thể nhiễm sắc), người ta phân biệt các băng Q, C, G, hoặc R. Sự phân bố của các băng thể hiện đặc tính của từng thể nhiễm sắc trong bộ cũng như giữa các loài khác nhau.





Hình 1.9. Bộ nhiễm sắc thể người  $2n = 46$

Sự hiện diện và phân bố của các băng ở thể nhiễm sắc trung kỳ có thể là sự phản ánh kiểu tổ chức thành nhóm đơn vị của sự hoạt hoá gen. Ví dụ băng C là tương ứng với vùng chứa chất dị nhiễm sắc ổn định chứa ADN lặp liên kết rất chặt với các protein axit. Băng C thường phân bố ở vùng quanh trung tiết.

#### 10.3.2.5 Cấu trúc siêu vi của thể nhiễm sắc

Trong thể nhiễm sắc, ADN liên kết với protein tạo nên cấu trúc sợi xoắn nhiều cấp được gọi là sợi nhiễm sắc. Sợi nhiễm sắc cơ bản có đường kính 11nm là chuỗi hạt cườm được gọi là sợi nucleoxom (nucleosome fiber). Mỗi hạt cườm là một nucleoxom có kích thước 11nm dạng khúc giò gồm lõi được cấu tạo bởi 8 phân tử histon (2H2A, 2H2B, 2H3, và 2H4); sợi xoắn kép ADN cuốn xung quanh lõi histon với vòng (chứa khoảng 146 đôi nucleotit). Các nucleoxom nối với nhau qua sợi xoắn kép ADN dài khoảng 60 nucleotit. Các sợi nucleoxom 11nm gấp khúc, cuộn lại nhờ các histon H1 để tạo thành các sợi nhiễm sắc lớn hơn có đường kính 30nm được gọi là sợi solenoid (solenoid fiber).

ở cấp độ các sợi có đường kính 300nm, sợi 30nm sẽ gấp khúc tạo nên các vòng bên (looped domains) chứa khoảng 20.000 – 80.000 cặp nucleotit và có kích thước khoảng 300nm. Các sợi 300nm sẽ cuộn lại tạo nên các sợi nhiễm sắc ở cấp độ lớn hơn từ 700nm đến 1400nm tức là các nhiễm sắc tử và thể nhiễm sắc thấy rõ ở trung kỳ của phân bào (xem hình 1.9 và 2.8). Nhiều tác giả cho rằng cấu trúc vòng bên là đơn vị hoạt động của gen và thể hiện rõ nhất ở các cấu trúc vòng bên của thể nhiễm sắc khổng lồ (giant chromosome) hoặc thể nhiễm sắc chổi bóng đèn (lampbrush chromosome). Ngoài protein histon, trong thể nhiễm sắc còn có các protein axit, chúng rất đa dạng về thành phần và chức năng nhưng chủ yếu là đóng vai trò tham gia điều hòa hoạt động của gen.

Như vậy ở Eucaryota, cấu trúc thể nhiễm sắc không chỉ là giá thể chứa ADN mà là tổ chức trong đó gen và hệ gen hoạt động một cách có hiệu quả cao nhất đáp ứng sự tồn tại và phát triển của cơ thể.

Trong các tế bào soma và tế bào sinh dục nguyên thủy, thể nhiễm sắc tồn tại thành cặp  $2n$  (ví dụ người  $2n = 46$ ) gồm một chiếc từ bố và một chiếc từ mẹ ( $n=23$ ) do đó dẫn đến các locut gen định vị trên thể nhiễm sắc đều tạo thành cặp gen – alen, chúng phân ly qua phân bào giảm nhiễm và tái tổ hợp qua thụ tinh. Trong tế bào soma, gen-alen phối hợp hoạt động theo quy luật nhất định để tạo nên các tính trạng của cơ thể (Xem phần sau).

Trong mỗi thể nhiễm sắc được phân hoá thành các cấu trúc có vai trò nhất định như vùng chất nhiễm sắc thực (eurochromatine), vùng chất dị nhiễm sắc (heterochromatine), vùng trung tiết (centromere) hay tâm động.

Trong bộ thể nhiễm sắc cũng được phân hoá thành các cặp thể nhiễm sắc thường (autosome) và cặp thể nhiễm sắc giới tính (gonosome), các thể nhiễm sắc có thể kèm và chứa vùng NOR – nơi định khu các gen rARN.

## 10.4 Học thuyết thể nhiễm sắc của Di truyền

### 10.4.1 Thí nghiệm của T. Morgan

Từ năm 1910 các nhà di truyền học giả thiết rằng các nhân tố di truyền Mendel là gen. Gen định khu trong thể nhiễm sắc bởi vì tập tính của thể nhiễm sắc qua phân bào nguyên nhiễm, phân bào giảm nhiễm, thụ tinh thể hiện tập tính của gen, tức là của nhân tố di truyền Mendel qua các thế hệ. Nhưng các nhà di truyền tế bào cần chứng minh bằng thực nghiệm là các gen định khu và liên kết với thể nhiễm sắc.

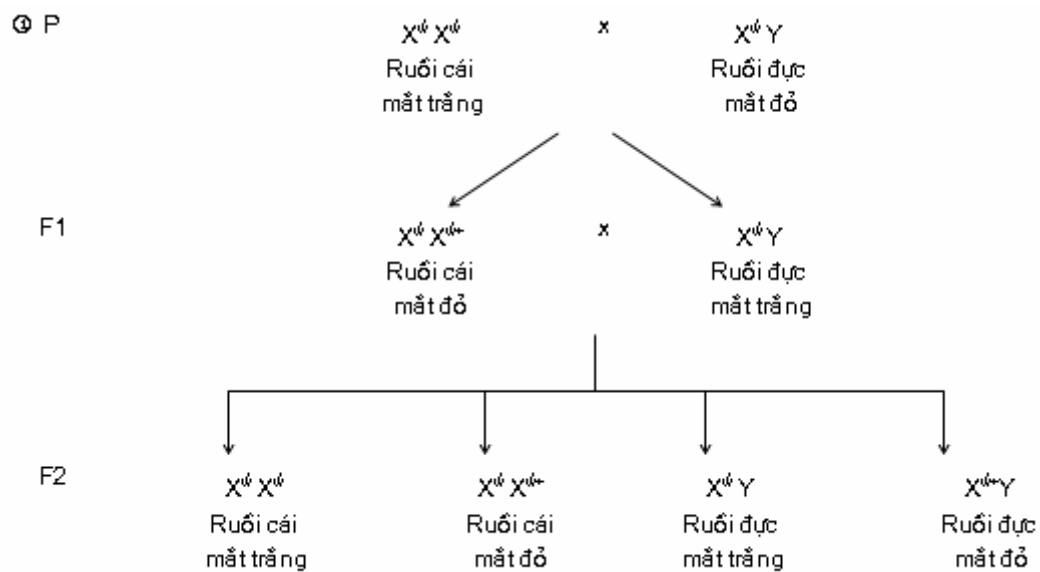
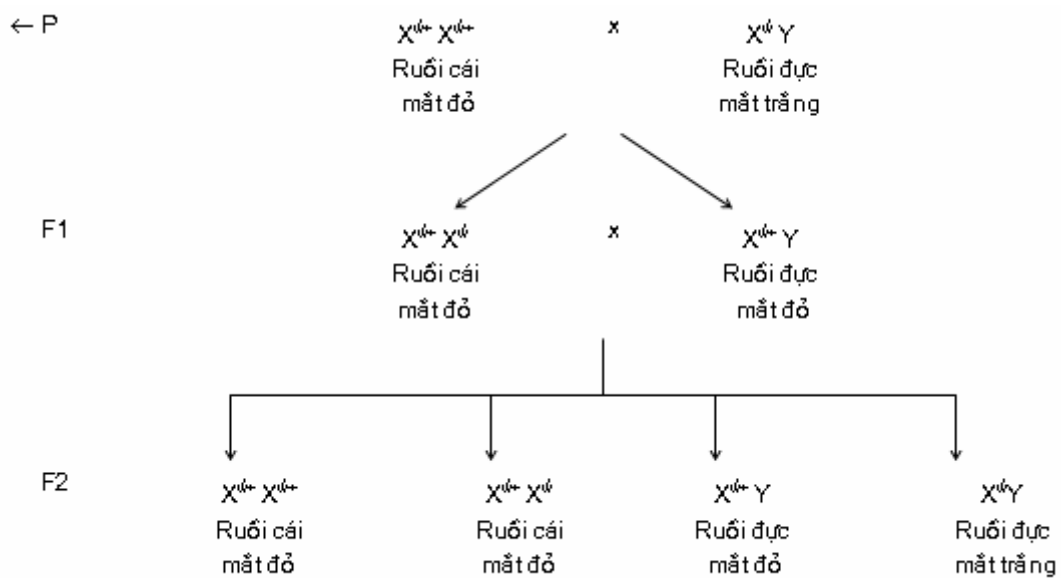
Thomas H.Morgan từ năm 1909 đã tiến hành nghiên cứu vôi đối tượng ruồi quả (*Drosophila melanogaster*). Ruồi quả là đối tượng thí nghiệm lý tưởng về di truyền học bởi vì chúng dễ nuôi trong phòng thí nghiệm, chúng sinh sản nhanh vì vậy trong thời gian ngắn có thể quan sát được nhiều thế hệ con cháu. Hơn nữa, tế bào của chúng chỉ chứa 4 đôi thể nhiễm sắc ( $2n=8$ ) trong đó có 3 đôi thể nhiễm sắc thường (autosome) và 1 đôi thể nhiễm sắc giới tính (gonosome) đối với ruồi đực là XY và đối với ruồi cái là XX, do đó dễ dàng phân tích kiểu nhân (caryotype) của chúng. Một trong các đặc tính rất quý của ruồi là qua các thế hệ con cháu rất dễ quan sát thấy thể đột biến về màu mắt, dạng cánh v.v... Bằng nhiều thí nghiệm rất tỷ mỉ, Morgan đã chứng minh rằng đột biến về màu mắt ở ruồi quả là có liên quan đến thể nhiễm sắc thể X và giả thiết là gen qui định màu mắt là định khu trong thể nhiễm sắc X.

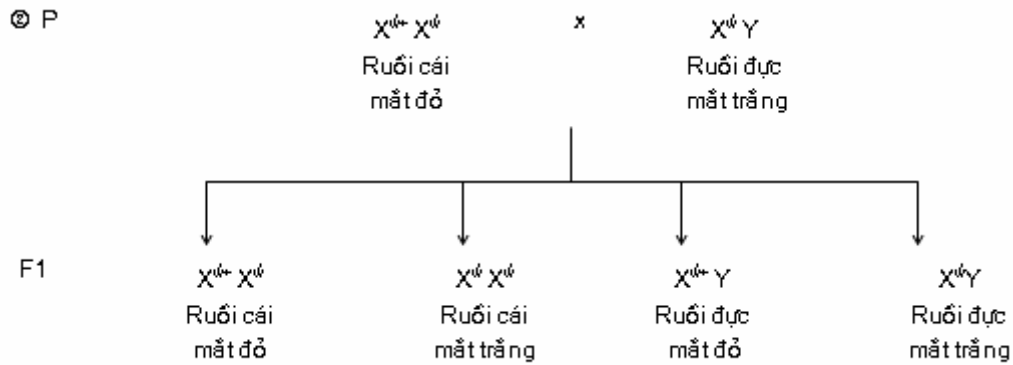
Khi quan sát trong các chủng quần ruồi quả Morgan thấy có nhiều ruồi đực mang mắt trắng trong lúc ruồi dạng đại mang mắt đá. Ruồi đực mắt trắng là dạng đột biến: khi đem lai ruồi đực mắt trắng với ruồi cái mắt đá (dạng đại) thì cho F1 toàn ruồi mắt đá. Như vậy, mắt trắng là tính trạng lặn so với tính trạng mắt đá. Khi đem lai các ruồi F1 mắt đá với nhau Morgan quan sát thấy sự phân tính đặc biệt ở F2: tất cả ruồi cái đều có mắt đá, trong số ruồi đực có 1/2 là mắt đá và 1/2 là mắt trắng. Morgan đã giả định là ở ruồi quả, tính di truyền của màu mắt là có liên quan đến thể nhiễm sắc giới tính cụ thể là gen qui định màu mắt định khu trong thể nhiễm sắc X. Như vậy, gen qui định màu mắt có 2 alen: alen W là alen đột biến (lặn) và alen đại W<sup>+</sup> (trội).

ở ruồi cái XX nếu mang cả 2 alen W<sup>+</sup> W sẽ là ruồi cái mắt đá (vì alen W<sup>+</sup> trội qui định mắt đá). Nếu chúng mang 2 alen W W sẽ là ruồi cái mắt trắng (vì alen W là lặn qui định mắt trắng).

ở ruồi đực XY vì X không có alen tương ứng (thường được gọi là bán hợp tử - hemizygot) cho nên ruồi đực chỉ cần mang một alen  $W^+$  sẽ có mắt đỏ và khi mang một alen  $W$  sẽ có mắt trắng.

Ta hãy xem xét các công thức lai mà Morgan đã thí nghiệm dưới đây sẽ thấy rõ giả thiết của Morgan:

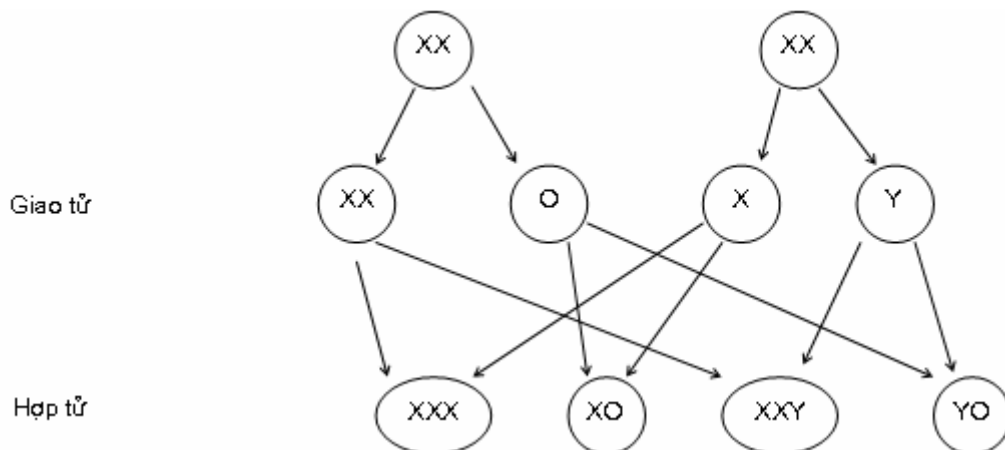




Di truyền các tính trạng do các gen định khu trong thể nhiễm sắc thể giới tính được gọi là di truyền liên kết giới tính. Ở Người di truyền các tính trạng bệnh mù màu, bệnh hay chảy máu v.v... đều liên kết giới tính, tức là các gen qui định các bệnh đó đều định khu trong thể nhiễm sắc X.

#### 10.4.2 Thí nghiệm của C.B.Bridges

Học trò của Morgan là ông Bridges đã tiến hành nhiều thí nghiệm với ruồi quả mắt đá và mắt trắng đã phát hiện ra hiện tượng không phân ly của thể nhiễm sắc X qua giảm phân. Trường hợp bình thường khi giảm phân 2 thể nhiễm sắc X sẽ phân ly vào tế bào trứng đơn bội nghĩa là mỗi tế bào trứng chứa một thể nhiễm sắc X, còn các thể nhiễm sắc XY sẽ phân ly vào tinh trùng (chứa X) và tinh trùng (chứa Y), và khi thụ tinh sẽ cho ra ruồi cái XX và ruồi đực XY. Nhưng khi giảm phân bất bình thường thì cả 2 thể nhiễm sắc XX sẽ không phân ly và sẽ cho ra một loại tế bào trứng có 2 thể nhiễm sắc thể XX và 1 loại tế bào trứng không có thể nhiễm sắc X và như vậy khi thụ tinh sẽ cho ra loại hợp tử có kiểu gen XXY và loại hợp tử có kiểu gen XO hoặc với hợp tử có kiểu gen XXX và hợp tử với kiểu gen YO.



Bridges đã quan sát thấy ruồi cái XXX mà trong đó có 1  $X^{w+}$  sẽ là ruồi cái mắt đá, ruồi cái với  $X^w X^w + Y$  hoặc  $X^w + X^w + Y$  sẽ là ruồi cái mắt trắng. Ruồi với kiểu gen  $X^w + O$  sẽ là ruồi đực mắt đá và hữu thụ. Còn các ruồi có kiểu gen YO tuy là ruồi đực nhưng không có sức sống và chết sớm.

Bridges gọi hiện tượng không phân ly của thể nhiễm sắc qua giảm phân là có liên quan đến các tính trạng do các gen định khu trong thể nhiễm sắc tương ứng, tuy ông chưa nghiên cứu được nguyên nhân của hiện tượng.

Về sau các nhà nghiên cứu di truyền đã chứng minh rằng ở người cũng xảy ra hiện tượng không phân ly thể nhiễm sắc qua giảm phân và do đó tạo ra các dạng lệch bội (aneuploide) không chỉ đối với các thể nhiễm sắc thể giới tính (XO và XXY) mà còn đối với các thể nhiễm sắc thường (ví dụ thể ba nhiễm sắc 21- gây hội chứng Down-xem phần sau) và một trong những nguyên nhân là tuổi đời người mẹ quá cao (trên 35 tuổi).

### 10.4.3 Các quy luật phân ly và phân ly độc lập, tổ hợp tự do của Mendel đều có cơ sở thể nhiễm sắc

Mendel trình bày các thí nghiệm và các quy luật di truyền từ 1865 nhưng sau 35 năm, năm 1900 mới được tái phát hiện bởi H.de Vries, C. Correns và E. Tschermak, và mới được công nhận rộng rãi, bởi vì chỉ sau những năm 1880 các nhà nghiên cứu mới phát hiện ra thể nhiễm sắc và tập tính của thể nhiễm sắc được tạo thành cặp tương đồng ở bố mẹ ( $2n$ ) và phân ly vào giao tử ( $n$ ) rồi được kết hợp lại ở hợp tử ( $2n$ ) khi thụ tinh.

Nhân tố di truyền mà Mendel giả định là thành cặp ở bố mẹ, chúng cùng tồn tại và quy định nên các tính trạng nhưng không hoà lẫn vào nhau mà phân ly và lại được tổ hợp lại ở thế hệ sau. Các nhân tố di truyền được Mendel giả định về sau này được gọi là gen (Johansen - 1909). Ví dụ 1 cặp thể nhiễm sắc tương đồng, trong đó một chiếc (bố) mang alen A và chiếc kia (mẹ) mang alen a. Cơ thể bố mẹ  $2n$  có thể là AA (đồng hợp trội), aa (đồng hợp lặn) và Aa (dị hợp) khi phân ly sẽ cho ra A và a, và khi tổ hợp sẽ lại cho ra AA, aa hoặc Aa. Đó là qui luật phân ly của Mendel khi nghiên cứu với 1 cặp gen - alen. Nếu 2 cặp gen - alen định khu trong 2 cặp thể nhiễm sắc tương đồng khác nhau thì chúng sẽ phân ly độc lập và tổ hợp tự do theo qui luật 2 của Mendel.

Ví dụ cặp gen - alen Aa ở trong một cặp thể nhiễm sắc tương đồng và cặp gen-alen Bb ở trong một cặp thể nhiễm sắc tương đồng khác thì chúng sẽ phân ly độc lập và tổ hợp tự do (nghĩa là không phụ thuộc vào nhau) khi tạo giao tử và hình thành hợp tử, nghĩa là sẽ tạo nên 4 loại giao tử AB, ab, Ab, aB và 16 loại hợp tử.

Một điều kiện cần cho qui luật 2 là 2 cặp gen - alen A\_a và B\_b phải ở trong 2 cặp thể nhiễm sắc tương đồng khác nhau.

Hiện tượng di truyền liên kết nghĩa là di truyền các tính trạng được qui định bởi các gen cùng định khu trong một thể nhiễm sắc đã được W. Bateson và R.Punnet nghiên cứu từ đầu thế kỷ 20 trên đối tượng cây đậu ngọt. Họ đã chứng minh được rằng gen qui định màu hoa và gen qui định độ dài hạt phân được di truyền không độc lập tức không tuân theo định luật phân ly độc lập của Mendel. Về sau, T.Morgan và học trò của ông là H.Sturtevant đã chứng minh rằng hiện tượng di truyền liên kết cũng như di truyền do hoán vị gen đều có liên quan đến thể nhiễm sắc. Di truyền liên kết là do các gen cùng định khu trong cùng một thể nhiễm sắc cho nên qua giảm phân sẽ cùng nhau phân ly về giao tử, còn di truyền do hoán vị gen (hay di truyền liên kết không hoàn toàn là do có sự hoán vị gen giữa hai thể nhiễm sắc tương đồng ở tiền kỳ của giảm phân I).

Dựa trên các nghiên cứu về di truyền liên kết và di truyền hoán vị, người ta đã chứng minh rằng trong tế bào số thể nhiễm sắc thì ít (ví dụ ở ruồi quả  $2n=8$ ) trong lúc đó số lượng gen thì rất nhiều (ví dụ ở ruồi quả có khoảng 4.000-10.000 gen). Vì vậy, trong một thể nhiễm sắc chứa rất nhiều gen. Các gen định khu trong cùng một thể nhiễm sắc được sắp xếp theo dãy dọc liên tiếp nhau tạo thành một nhóm liên kết (ví dụ ở ruồi quả có  $n = 4$  tức có 4 nhóm liên kết và dựa vào hiện tượng di truyền liên kết và di truyền hoán vị, người ta đã thành lập được bản đồ thể hiện vị trí các gen định vị trong một thể nhiễm sắc theo các dãy dọc).

Ngày nay, di truyền học phân tử đã chứng minh rằng mỗi một thể nhiễm sắc chứa một phân tử rất dài và chứa các gen sắp xếp theo dãy dọc liên tục tức là theo trình tự sắp xếp của các nucleotit trong mạch phân tử ADN và với kỹ thuật giải trình tự nucleotit hệ gen, người ta đã xây dựng được bản đồ gen (gene map) của rất nhiều cơ thể kể cả người.

## Chương 11

# BIẾN DỊ DI TRUYỀN

### MỤC TIÊU:

*Sau khi học xong chương này, sinh viên sẽ có khả năng:*

- Phân biệt được hiện tượng thường biến và biến dị di truyền.
- Trình bày được hiện tượng đột biến gen, đột biến thể nhiễm sắc và biến dị tái tổ hợp.
- Trình bày được các dạng đột biến gen và hậu quả của chúng. Cơ sở phân tử của đột biến gen.
- Trình bày được hiện tượng đột biến cấu trúc thể nhiễm sắc, mất đoạn, lặp đoạn, đảo đoạn, chuyển đoạn và hậu quả.
- Mô tả được bộ thể nhiễm sắc và đột biến số lượng thể nhiễm sắc.
- Trình bày được khái niệm đa bội, lệch bội và hậu quả.
- Trình bày được nguyên nhân cơ bản của đột biến, các tác nhân gây đột biến.
- Trình bày được khái niệm biến dị di truyền.

### 11.1 ĐẶC TÍNH BIẾN DỊ CỦA CƠ THỂ

Cơ thể sống không chỉ có đặc tính di truyền tức là đặc tính thể hiện ở cơ thể con cái có tính trạng giống bố mẹ, nhưng đồng thời còn có các đặc tính biến dị thể hiện ở chỗ cơ thể con cái có nhiều tính trạng khác bố mẹ. Các nhà di truyền học phân biệt 2 loại biến dị là thường biến (modification) và biến dị di truyền (genetic variation).

#### 11.1.1 Thường biến

Thường biến là các biến dị biểu hiện ra ở kiểu hình do tác động của điều kiện môi trường. Nó thể hiện mức phản ứng của kiểu gen đối với điều kiện môi trường. Thường biến không di truyền cho con cháu.

Ví dụ cá bơn sống ở nền cát đen có màu sẫm, khi chuyển sang sống ở nền cát trắng da chúng trở nên có màu sáng. Thường biến thường mang tính thích nghi với môi trường.

#### 11.1.2 Biến dị di truyền

Biến dị di truyền là các biến đổi trong kiểu gen có thể được biểu hiện hoặc không ra kiểu hình. Nguyên nhân có thể do ngẫu nhiên hoặc do cơ chế tái tổ hợp trong hệ gen hoặc do tác động của các tác nhân gây đột biến lên ADN hoặc thể nhiễm sắc, như tác nhân hoá học, vật lý và virut.

Biến dị di truyền có thể xảy ra trong tế bào soma hoặc trong tế bào sinh dục. Nếu xảy ra trong tế bào soma sẽ gây biến dị đối với tế bào, mô và cơ thể (ví dụ gây ung thư). Nếu xảy ra trong tế bào sinh dục sẽ di truyền cho các thế hệ con cháu.

Các nhà di truyền học phân biệt 3 dạng biến dị di truyền:

Đột biến gen hay là đột biến điểm là những biến đổi trong cấu trúc của phân tử ADN.

Đột biến thể nhiễm sắc là những biến đổi trong cấu trúc và số lượng thể nhiễm sắc.

Đột biến tái tổ hợp (genetic recombination) với nghĩa chính thống là những biến đổi trong ADN và thể nhiễm sắc gây ra do cơ chế hoán vị gen giữa hệ gen của bố và mẹ qua tiền kỳ phân bào giảm nhiễm I, do sự phân li độc lập và tổ hợp tự do của hệ gen bố và mẹ (gen – alen) qua sự tạo giao tử và qua sự tạo hợp tử khi thụ tinh (xem phần trên).

Tuyệt đại đa số cơ thể sống đều sinh sản theo phương thức hữu tính nghĩa là có xảy ra biến dị tái tổ hợp qua mỗi thế hệ và vì lẽ rằng số lượng gen và số lượng thể nhiễm sắc của cơ thể là rất lớn nên tần số đột biến tái tổ hợp là rất lớn.

Nếu một cơ thể có số lượng gen là  $x$ , số thể nhiễm sắc đơn bội là  $n$  thì đột biến tái tổ hợp qua mỗi thế hệ có thể xảy ra với tần số  $2^x \times 2^n \times 2^n$ . Vì vậy, đột biến tái tổ hợp là nguyên liệu chủ yếu của chọn lọc tự nhiên cho quá trình tiến hoá.

Vì đột biến tái tổ hợp không chỉ xảy ra qua quá trình sinh sản hữu tính mà sự tổ hợp lại các gen hoặc thể nhiễm sắc có thể xảy ra trong nội bộ một thể nhiễm sắc, hoặc trong nội bộ hệ gen (được gọi là tái tổ hợp soma) cho nên các nhà di truyền học quan niệm hiện tượng tái tổ hợp di truyền là rất phổ biến.

## 11.2 ĐỘT BIẾN GEN

Đột biến gen còn được gọi là đột biến điểm là những biến đổi trong cấu trúc của gen thể hiện ở sự thay thế nucleotit này bằng một nucleotit khác, hoặc mất đi hoặc thêm vào một hay một số nucleotit trong gen.

Đột biến gen có thể xảy ra trong tất cả các gen của tất cả cơ thể sống. Đột biến gen cũng như đột biến thể nhiễm sắc dẫn đến hình thành các biến dị di truyền mới và từ đó tạo cho cơ thể có nhiều khả năng thích nghi với các biến đổi của môi trường.

### 11.2.1 Đột biến gen có thể là đột biến soma hay là đột biến mầm

Đột biến soma xảy ra trong các tế bào soma ở bất kỳ giai đoạn nào của quá trình phát triển của cơ thể đa bào. Hậu quả của đột biến gen soma và khả năng biểu hiện của chúng thành các tính trạng biến dị là tùy thuộc vào trạng thái trội lặn của gen, vào dạng tế bào mà gen biểu hiện, vào thời gian của chu kỳ tế bào và chu kỳ sống của cơ thể. Đột biến mầm là các đột biến xảy ra trong dòng tế bào sinh dục là những tế bào có khả năng phân bào giảm nhiễm để tạo nên các giao tử và thông qua giao tử các đột biến được di truyền cho thế hệ sau.

Đột biến soma gây nên các biến đổi kiểu hình thể hiện ở mức độ tế bào, mức độ mô hoặc cơ quan trong thế hệ một cá thể chứ không truyền cho thế hệ sau qua giao tử, ví dụ cam có lỗ

rón (navel orange) mềm ngon và táo ngọt lịm (delicious apple) đều là những thể đột biến soma. Người ta phải sử dụng phương pháp sinh sản sinh dưỡng như ghép cành, chiết cành để nhân giống chúng.

Đối với động vật và con người các đột biến soma thường gây nên các hư hỏng ở mức độ tế bào, mô hoặc cơ quan nào đó ví dụ như ung thư.

### 11.2.2 Đột biến gen là ngẫu nhiên hoặc cảm ứng

Đột biến gen ngẫu nhiên là đột biến gây nên bởi nguyên nhân chưa biết rõ, có thể là do sự sai lệch trao đổi chất trong tế bào có thể là do tế bào không tự sửa chữa hết các sai sót xảy ra trước hoặc trong quá trình tái bản mã.

Đột biến cảm ứng là những đột biến xảy ra do tác động của cá tác nhân gây đột biến (mutagens) như tác nhân vật lý, hoá học làm biến đổi phân tử ADN.

Trong thực tế thật khó phân biệt các đột biến ngẫu nhiên và đột biến cảm ứng. Các nhà di truyền học thường phân tích các đột biến và so sánh chúng ở mức độ quần thể. Nếu người ta cho xử lý quần thể với một tác nhân gây đột biến nào đó mà tần số đột biến tăng lên mức 99 trên 100 đột biến có mặt trong quần thể thì đột biến đó là đột biến cảm ứng. Các nhà nghiên cứu thường sử dụng thống kê sinh học để tính toán so sánh các tần số đột biến cảm ứng với tần số đột biến ngẫu nhiên trong các quần thể được tác động bởi các tác nhân gây đột biến với các quần thể không có tác động bởi tác nhân gây đột biến thử nghiệm.

Các đột biến ngẫu nhiên xuất hiện không thường xuyên, tuy nhiên tần suất của chúng có thể thay đổi từ gen này đến gen khác, từ cơ thể này đến cơ thể khác. Người ta đã tính toán được tần số xuất hiện các đột biến ngẫu nhiên đối với các gen khác nhau là ở mức  $10^{-7}$  đến  $10^{-10}$  đối với một đôi nucleotit và đối với một thể hệ. Nếu ta đem so sánh tần số đột biến đối với một đôi nucleotit với một gen thì tần số đột biến ở mức  $10^{-4}$  đến  $10^{-7}$  (vì trung bình 1 gen chứa khoảng 1000 đôi nucleotit). Vì lẽ rằng ở các cơ thể bậc cao số gen là rất lớn nên tần số đột biến là ở mức đáng kể.

### 11.2.3 Đột biến là quá trình ngẫu nhiên không có tính thích nghi

Chúng ta rất quen biết với hiện tượng nhờn thuốc ở côn trùng có hại khi xử lý bởi các loại thuốc diệt sâu hoặc vi khuẩn gây bệnh khi xử lý bởi kháng sinh. Trong quá trình tác động giữa cá thể và thuốc đã xuất hiện cá thể đột biến có đặc tính kháng thuốc. Học thuyết tiến hoá cho chúng ta biết rằng tiến hoá là kết quả của đột biến và chọn lọc tự nhiên. Như vậy bản chất của đột biến là gì? có phải đột biến là hoàn toàn ngẫu nhiên và môi trường là yếu tố duy trì các đột biến có sẵn? Hay là đột biến được định hướng bởi nhân tố môi trường? Nhiều nghiên cứu thực nghiệm và khảo sát trong tự nhiên tiến hành trên đối tượng vi khuẩn và cơ thể đa bào đã chứng minh rằng đột biến di truyền luôn xảy ra trong quần thể và nhân tố môi trường đã chọn lọc các đột biến có sẵn và tính thích nghi kiểu hình là kết quả của chọn lọc tự nhiên trên cơ sở các đột biến sẵn có trước đó và như vậy đột biến không hề được định hướng và không mang sẵn tính thích nghi.

### 11.2.4 Đột biến là quá trình thuận nghịch

Như chúng ta đã biết nếu đột biến xảy ra đối với gen kiểu dại sẽ sản sinh ra alen đột biến và kết quả sẽ cho ra kiểu hình đột biến bất thường. Alen đột biến lại có thể đột biến nghịch để trở lại kiểu hình dại ban đầu, như vậy đột biến có tính thuận nghịch.



Đột biến gen kiểu đại để tạo nên gen cho kiểu hình đột biến được gọi là đột biến tiến (forward mutation). Nhiều khi sự xác định phân biệt kiểu hình đại và kiểu hình đột biến chỉ là tương đối và có thể xem chúng chỉ là hai kiểu hình khác nhau nhưng là bình thường, ví dụ các nhà di truyền cho rằng các alen qui định màu mắt nâu và xanh ở người đều là kiểu đại. Nhưng ở mức độ nào đó trong quần thể đại đa số cá thể đều có mắt nâu thì alen qui định màu mắt xanh lại được xem là alen đột biến.

Khi đột biến thứ 2 làm khôi phục lại kiểu hình ban đầu đã bị mất đi do đột biến trước đó thì quá trình đó được gọi là đột biến ngược (reverse mutation).

### 11.2.5 Hậu quả kiểu hình của đột biến gen

Đột biến gen gây nên nhiều thay đổi trong kiểu hình của cơ thể từ mức độ phân tử có thể phát hiện bằng kỹ thuật sinh hoá tinh vi, cho đến mức độ cấu tạo hình thái hoặc gây chết cơ thể. Một gen là một đoạn trình tự các đôi nucleotit của ADN mã hoá cho một polypeptit nào đó của cơ thể. Bất kỳ đột biến nào đó xảy ra trong một gen nào đó sẽ sản sinh ra alen mới của gen đó. Nếu gen chứa đột biến gây ra hậu quả bé và được phát hiện chỉ bằng kỹ thuật đặc biệt thì được gọi là đồng gen (isoalleles). Các đột biến khác được gọi là alen không (null alleles) khi alen mang đột biến hoàn toàn không hoạt động. Nếu gen mang các đột biến này hoạt động theo yêu cầu của sự phát triển cơ thể thì cá thể mang các đột biến này ở trạng thái đồng hợp sẽ không sống sót. Những đột biến như thế được gọi là đột biến lặn gây chết (recessive lethals). Các đột biến có thể là trội (dominant) hoặc lặn (recessive). Đối với các cơ thể đơn bội như virus và vi khuẩn cả hai dạng đột biến trội và lặn đều có thể phát hiện được bởi hậu quả kiểu hình do chúng gây nên ở cơ thể. Còn đối với cơ thể lưỡng bội như cây lúa, ruồi quả hay con người thì chỉ có các đột biến lặn ở trạng thái đồng hợp mới thể hiện ra ở kiểu hình đột biến. Như vậy, trong cơ thể lưỡng bội các thể đột biến lặn sẽ không thể nhận biết được nếu cơ thể ở trạng thái dị hợp vì chúng không gây nên sự thể hiện kiểu hình. Tuy nhiên, các đột biến liên kết giới tính là ngoại lệ bởi vì chúng sẽ biểu hiện ra kiểu hình khi ở trạng thái bán hợp tử (hemizyote) trong các cá thể dị giao tử (ví dụ cá thể đực ở ruồi quả hoặc người; cá thể cái ở bướm hoặc chim). Những đột biến gây chết lặn liên kết với X sẽ làm thay đổi tỷ số giới tính ở thế hệ con bởi vì các cá thể bán hợp tử mang gen đột biến lặn sẽ không sống sót.

### 11.2.6 Đa số các đột biến đều có hại và lặn

Kết luận đó của các nhà di truyền học khi nghiên cứu khảo sát trên hàng nghìn đột biến khác nhau là căn cứ vào sự hiểu biết về sự kiểm tra di truyền sự trao đổi chất và với nhiều kỹ thuật phát hiện các đột biến. Sự trao đổi chất bao gồm trình tự các phản ứng hoá học trong đó mỗi một giai đoạn được xúc tác bởi các enzym đặc trưng được mã hoá bởi một hay nhiều gen. Đột biến trong các gen này sẽ dẫn tới ức chế một khâu nào đó trong quá trình trao đổi chất. Sự thay đổi trong trình tự các nucleotit của gen dẫn tới thay đổi trong trình tự các axit amin của polypeptit do đó dẫn đến các sản phẩm không hoạt tính chức năng. Đó là hậu quả thường thấy khi có đột biến gen.

Vì lẽ rằng mã di truyền là thoái hoá nghĩa là một axit amin được mã hoá bởi nhiều codon, cho nên có nhiều đột biến gen không gây hậu quả kiểu hình cho cơ thể, do đó người ta gọi chúng là các đột biến trung tính (neutral mutation). Hơn nữa vai trò của các axit amin trong polypeptit không như nhau, ví dụ các axit amin tạo nên trung tâm hoạt tính của enzym là rất quan trọng do đó nếu đột biến xảy ra ở các codon mã hoá cho các axit amin đó sẽ gây hậu quả tác hại lớn hơn so với các axit amin khác.

Khi nghiên cứu các sai lệch hemoglobin ở người, các nhà di truyền đã chứng minh tính chất gây hại của các đột biến. Người bình thường khoẻ mạnh có hồng cầu chứa hemoglobin A, trong lúc đó người bị bệnh thiếu máu hồng cầu hình liềm có hồng cầu chứa hemoglobin S.

Hemoglobin A chứa 2 mạch globin  $\alpha$  và 2 mạch globin  $\beta$ . Mỗi mạch  $\alpha$  gồm 141 axit amin, còn mỗi mạch  $\beta$  chứa 146 axit amin. Khi so sánh mạch  $\beta$  của hemoglobin A với mạch  $\beta$  của hemoglobin S người ta thấy có sự sai khác thể hiện ở chỗ trình tự axit amin ở vị trí số 6 ở mạch  $\beta$  của hemoglobin A là axit glutamic đã bị thay thế bởi valin ở mạch  $\beta$  của hemoglobin S. Trong lúc đó 2 mạch  $\alpha$  ở cả 2 hemoglobin A và S hoàn toàn giống nhau. Như vậy, chỉ do sai lệch một axit amin trong hàng trăm axit amin đã dẫn đến sai lệch trong polypeptit, trong tế bào (hồng cầu hình lưỡi liềm) và cả cơ thể (bị bệnh thiếu máu). Sự thay thế axit glutamic trong hemoglobin A bằng valin trong hemoglobin S là do đột biến trong các codon mã hoá cho axit amin này nghĩa là do sự thay thế nucleotit A bởi nucleotit T dẫn đến codon:  $\frac{GAG}{CTC}$  (mã hoá cho axit glutamic), đột biến thành codon  $\frac{GTG}{CAC}$  (mã hoá cho valin).

Người ta đã phát hiện được hàng trăm dạng hemoglobin sai lệch do sự thay đổi trong mạch  $\beta$  và thường là do sự thay thế chỉ một axit amin nghĩa là do đột biến trong một codon của gen mã hoá cho mạch  $\beta$ . Ví dụ về sai lệch hemoglobin ở người đã chứng minh rằng đột biến gen là quá trình biến đổi trong cấu trúc của gen và thường là sự biến đổi một hoặc vài đôi nucleotit dẫn đến làm thay đổi trình tự của các axit amin trong polypeptit – Sự thay đổi trong cấu trúc protein đến lượt mình dẫn đến làm thay đổi kiểu hình của cơ thể và cơ thể đó được gọi là thể đột biến (mutant).

Đột biến gen có thể gây hậu quả ức chế một hay vài khâu trong quá trình trao đổi chất do đó dẫn đến làm thay đổi kiểu hình mà ở người thể hiện nhiều bệnh khác nhau vì lẽ rằng đột biến một hay vài gen dẫn đến sự bất hoạt của gen do đó không sản sinh ra enzym (hoặc sản sinh enzym không hoạt tính) dẫn đến ức chế các khâu của quá trình trao đổi chất dẫn đến gây bệnh, ví dụ bệnh phenylxeton niệu (làm chậm phát triển trí não) là do có đột biến lặn trong các gen mã hoá cho các enzym có chức năng chuyển hoá phenylalanin - tyrosin.

### 11.2.7 Đột biến gây chết có điều kiện

Bệnh bạch tạng là do thiếu sắc tố melanin trong da, tóc, mắt gây nên do sai lệch trong các enzym có vai trò chuyển hoá tyrosin thành melanin. Bệnh bạch tạng là bệnh di truyền lặn theo thể nhiễm sắc thường, vì vậy nếu ở trạng thái dị hợp vẫn có màu da bình thường.

Đột biến gây chết có điều kiện là những đột biến gây chết cho cơ thể mang đột biến chỉ trong điều kiện giới hạn nào đó của môi trường, còn khi ở trong điều kiện khác (được gọi là điều kiện chấp nhận) sẽ tồn tại và phát triển. Nghiên cứu các đột biến gây chết có điều kiện cho phép các nhà di truyền học phát hiện và xác định được sự đột biến của gen cần nghiên cứu vì hậu quả của đột biến sẽ thể hiện ở sự thiếu hẳn sản phẩm có hoạt tính của gen đó ở cá thể đơn bội. Đột biến mang đặc tính gây chết có thể tồn tại và phát triển trong các điều kiện chấp nhận và các hiểu biết về chức năng của protein do gen đó mã hoá có thể xác định được khi chúng không thể hiện trong các đột biến có điều kiện giới hạn. Người ta đã sử dụng các đột biến có điều kiện để nghiên cứu làm sáng tỏ nhiều quá trình sinh học như quá trình phát triển cá thể, quá trình quang hợp v.v..., hoặc để thành lập bản đồ gen của cơ thể.

Ba thể đột biến gây chết có điều kiện được nghiên cứu nhiều nhất là:

Thể đột biến trợ dưỡng (auxotrophic mutants).

Thể đột biến cảm nhiệt (temperature-sensitive mutants).

Thể đột biến cảm ức chế (suppressor-sensitive mutants).

Các nhà di truyền học sử dụng phương pháp phân tích các đột biến gây chết có điều kiện cũng như các đột biến nói chung để làm sáng tỏ nhiều giai đoạn của quá trình phát triển cá thể, quá trình chuyển hoá các chất, quá trình hoạt hoá và điều chỉnh hoạt hoá của gen.

### 11.2.8 Cơ sở phân tử của đột biến gen

Như ta đã biết đột biến gen là đột biến xảy ra do có sự sai lệch trong ADN của gen. Sự sai lệch đó gây nên do sự thay thế nucleotit (được gọi là đột biến thay thế) hoặc do sự mất nucleotit (được gọi là đột biến mất), hoặc do sự thêm nucleotit (được gọi là đột biến thêm) trong mạch ADN cấu tạo nên gen.

Đột biến thay thế (substitutions) được gọi là đột biến chuyển (transition) là trường hợp một purin này bị thay thế bởi purin khác (ví dụ thay thế A bởi G hoặc ngược lại), pirimidin này bởi pirimidin khác (ví dụ thay thế T bởi C hoặc ngược lại), hay được gọi là đột biến chuyển ngược (transversions) là trường hợp một purin bị thay thế bởi một pirimidin hoặc ngược lại (ví dụ thay thế A bởi C, thay thế C bởi A; hoặc thay thế G bởi T, thay thế T bởi G).

Cơ chế của các đột biến thay thế có thể là:

Do sự biến dạng của ADN dẫn tới sự bắt cặp bổ sung sai và do các sai sót khi lắp ráp nucleotit do ADN - polymeraza thực hiện

Do sự dịch chuyển các nguyên tử hydro dẫn tới tạo thành các dạng tautomer của nucleotit và dẫn tới sự lắp ráp sai lệch các cặp khác víi A-T và G-C.

Do sự thay đổi hoá học của các nucleotit. Người ta phát hiện được các nucleotit ở dạng thay đổi hoá học như 5-methylcytosin là do sự methyl hoá cytosin bởi enzym methylaza của tế bào. Vì 5-methyl cytosin khi bị khử amin đã chuyển hoá thành thymin do đó dẫn tới sự bắt cặp sai G-T.

Các đột biến mất hoặc đột biến thêm xảy ra là do sự mất đi hoặc thêm vào một hoặc vài nucleotit trong quá trình tái bản ADN. Các đột biến này thường làm thay đổi trình tự sắp xếp của nucleotit trong ADN do đó làm sai lệch các codon, vì vậy còn được gọi là đột biến dịch khung (frameshift mutations). Các đột biến dịch khung thường gây nên các hậu quả thể hiện ở sự tổng hợp các protein không có hoạt tính.

Ba dạng đột biến gen: đột biến chuyển, đột biến chuyển ngược, đột biến dịch khung đều có nguyên nhân là sự sai lệch trong ADN của gen, là sự trục trặc trong bộ máy tái bản ADN, là sự kém hiệu quả của bộ máy sửa chữa ADN sửa chữa không hết các sai sót xảy ra trước và trong quá trình tái bản ADN và cũng là do các tác động của các tác nhân gây đột biến có trong môi trường sống như các bức xạ tử ngoại, bức xạ ion hoá, nhiệt hoặc các chất hoá học gây đột biến v. v...

## 11.3 ĐỘT BIẾN THỂ NHIỄM SẮC (CHROMOSOME BERRATION)

Các nhà di truyền học tế bào bằng kỹ thuật phân tích kiểu nhân (caryotype) ở nguyên phân (mitosis) và giảm phân (meiosis) của nhiều cơ thể thường và cơ thể đột biến đã phát hiện

ra các đột biến thể nhiễm sắc. Các đột biến đó có thể là các sai lệch về số lượng thể nhiễm sắc trong bộ hoặc là các sai lệch về cấu trúc của từng thể nhiễm sắc trong bộ.

### 11.3.1 Đột biến về số lượng thể nhiễm sắc

Mỗi một loài có số lượng thể nhiễm sắc ổn định trong bộ thể nhiễm sắc (ploidy) - cơ thể chứa bộ thể nhiễm sắc với số lượng ổn định của loài được gọi là chuẩn bội (euploid). Ví dụ ở Người bộ chuẩn bội của bộ đơn bội  $n = 23$  và chuẩn bội của bộ lưỡng bội  $2n = 46$ . Số lượng thể nhiễm sắc trong bộ có thể bị biến đổi sai lệch so với bộ chuẩn bội. Khi số lượng thể nhiễm sắc trong bộ tăng lên theo bội số của  $n$  - người ta gọi là bộ đa bội (polyploid) (ví dụ  $3n, 4n$ ), còn khi số lượng thể nhiễm sắc thay đổi nhiều hơn hay ít hơn một vài thể nhiễm sắc - người ta gọi là bộ lệch bội (aneuploid).

#### Đa bội (polyploid)

Hiện tượng đa bội là hiện tượng khi số lượng thể nhiễm sắc trong bộ tăng lên theo bội số của  $n$  ( $3n, 4n...$ ) là hiện tượng thường xuyên quan sát thấy ở thực vật và hiếm thấy ở động vật. Khoảng có 1/2 số loài thực vật hiện biết được là các loài đa bội. Đối với cây thảo thì có đến 2/3 loài là đa bội. Đa số các loài thực vật đa bội đều có thể sinh sản bằng sinh dưỡng (sinh sản vô tính). Đối với động vật là các cơ thể có phương thức sinh sản hữu tính là chủ yếu cho nên hiện tượng đa bội là hiếm, chắc chắn là có liên quan đến cơ chế sinh sản hữu tính, tức liên quan đến giảm phân và thụ tinh vì các bộ đa bội qua giảm phân đều cho ra các giao tử mất cân bằng về bộ thể nhiễm sắc nên sẽ tạo ra các hợp tử kém sức sống hoặc chết.

Thường các cơ thể đa bội có tế bào lớn hơn, chứa các chất hữu cơ nhiều hơn, do đó các cây đa bội có cơ thể, cơ quan kể cả cơ quan như hạt, quả, củ to hơn và chứa nhiều chất hữu cơ hơn, vì vậy các dạng đa bội được các nhà chọn giống và trồng trọt quan tâm đặc biệt.

Các cây lương thực quý như lúa mì, khoai tây; cây thực phẩm như cà chua, chuối, dâu tây; cây công nghiệp như cà phê, bông, dâu tằm; các cây cảnh như hồng, cúc, tulip, v.v... đều là các cây đa bội.

Người ta thường phân biệt 2 dạng đa bội là đa bội cùng nguồn hay là tự đa bội (autopolyploid) và đa bội khác nguồn hay là dị đa bội (allopolyploid). Dạng tự đa bội là do hiện tượng nội phân (endomitosis) tạo nên, tức là trường hợp tế bào đã trải qua giai đoạn S - hàm lượng ADN đã được nhân đôi và số lượng thể nhiễm sắc đã gấp đôi nhưng không xảy ra hiện tượng phân bào dẫn tới sự tăng bội số thể nhiễm sắc trong bộ và vì chúng có cùng nguồn gốc nên được gọi là đa bội cùng nguồn và còn được gọi là đa bội mitosis. Ví dụ 1 cơ thể có kiểu gen  $2n = 4$  (AABB) trải qua giai đoạn S, sau khi thể nhiễm sắc tăng gấp đôi và không phân ly, chúng ở lại trong nhân và tạo nên dạng đa bội  $4n = 8$  (AAAABBBB).

Các mô khác nhau trong cơ thể đa bào có thể tự đa bội hoá với mục đích phục vụ cho cơ thể đa bào ví dụ mô rễ dự trữ chất dinh dưỡng. Nhờ phương pháp sinh sản sinh dưỡng từ các mô hoặc từ cơ quan đa bội có thể cho ra các cây đa bội.

Dạng dị đa bội có nguồn gốc lai từ 2 loài khác nhau tức là phải thông qua sinh sản hữu tính (thông qua giảm phân và thụ tinh) nên được gọi là đa bội khác nguồn hoặc đa bội meiosis. Ví dụ 1 loài có kiểu gen  $2n = 2$  (AA) và một loài khác có kiểu gen  $2n = 2$  (BB), qua giảm phân do phân ly không cân bằng nên có thể cho ra các loại giao tử khác nhau và khi tạo hợp tử sẽ hình thành các cơ thể dị đa bội  $4n = 4$  (AABB) hoặc  $3n = 3$  (AAB) (hoặc ABB). Các cơ thể dị đa bội có thể sinh sản sinh dưỡng cho ra các cơ thể thế hệ sau đều là dị đa bội và trường hợp này được gọi là song lưỡng bội (amphidiploid).

Mặc dù các dạng đa bội có nhiều đặc tính cao về về năng suất nhưng chúng thường bất thụ khi sinh sản hữu tính, bởi vì qua giảm phân thường tạo nên các giao tử không cân bằng về bộ thể nhiễm sắc (giao tử mang bộ thể nhiễm sắc lệch bội), nếu các giao tử này được thụ tinh sẽ tạo nên các hợp tử chết. Ví dụ, 1 loài tam bội  $3n$  khi giảm phân lần I có thể tạo nên các tiếp hợp ở dạng lưỡng trị (bivalent), nhưng cũng có thể là tam trị (trivalent) hoặc đơn trị (univalent) và qua giảm phân II sẽ tạo nên các giao tử không cân bằng từ 0 cho đến  $3n$ . Hợp tử do các giao tử không bằng tạo ra sẽ không có sức sống và thường chết. Vì vậy, trong chọn giống người ta phổ biến và nhân giống cây đa bội bằng phương pháp sinh dưỡng (trồng bằng chiết cành, ghép cành, đâm củ v.v...) hoặc bằng công nghệ nhân bản vô tính.

Tuy vậy, cũng có nhiều dạng đa bội có khả năng sinh sản hữu tính, đó là những dạng đa bội qua giảm phân hình thành các giao tử cân bằng hoặc các cơ thể lai đa bội không cân bằng tuy bất thụ nhưng qua sự nhân đôi thể nhiễm sắc chúng trở thành đa bội cân bằng và sẽ hữu thụ. Ví dụ, nếu ta đem lai 2 loài lưỡng bội  $2n$  gần gũi là AA và BB ta sẽ được con lai  $2n$  (AB) bất thụ, vì khi giảm phân A không thể bắt cặp tiếp hợp với B. Khi bộ nhiễm sắc thể  $2n$  của con lai nhân đôi sẽ cho ra dạng tứ bội  $4n$  (AABB). Vì vậy, qua giảm phân các thể nhiễm sắc tương đồng là AA và BB sẽ bắt cặp tiếp hợp và sẽ cho ra các giao tử cân bằng (AB), từ đó sẽ tạo nên hợp tử  $4n$  (AABB) hữu thụ. Một trong nhiều ví dụ điển hình là loài lúa mì lục bội  $6n = 42$  hiện nay (*Triticum aestivum*) được hình thành bằng con đường như vậy.

Khi lai 2 loài lúa mì lưỡng bội  $2n = 14$  là AA với loài  $2n = 14$  là BB sẽ cho ra lúa mì lưỡng bội  $2n = 14$  là AB sẽ bất thụ, nhưng cơ thể lai AB sẽ nhân đôi thể nhiễm sắc để tạo dạng tứ bội  $4n = 28$  là AABB. Khi dạng tứ bội này lai với dạng lưỡng bội  $2n = 14$  là DD sẽ tạo ra dạng tam bội  $3n = 21$  là ADB sẽ bất thụ, nhưng khi chúng nhân đôi thể nhiễm sắc tạo ra dạng lúa mì lục bội  $6n = 42$  là AABBDD sẽ hữu thụ.

Hiểu rõ cơ chế hình thành các dạng đa bội cùng đặc tính của chúng các nhà di truyền và chọn giống đã thành công trong việc lai tạo các giống đa bội thực nghiệm có ý nghĩa kinh tế cao. Ngay từ năm 1920 nhà nghiên cứu di truyền tế bào người Nga là Karpechenko đã chỉ ra rằng bằng phương pháp lai thực nghiệm nhiều loài khác nhau có thể tạo ra các loài đa bội hữu thụ. Ví dụ, ông đã tạo ra giống cải mới hoàn toàn tứ bội  $4n = 36$  được đặt tên là Raphanobrassica, do lai giữa 2 loài lưỡng bội  $2n = 18$  là loài cải củ *Raphanus sativus* với loài cải *Brassica oleracea*.

Các nhà thực nghiệm đã kết hợp phương pháp lai với phương pháp tự tạo đa bội bằng sử dụng hoá chất gây đột biến ví dụ dùng chất colchicine là chất alkaloid chiết xuất từ cây *Colchicum autumnale*. Chất colchicine có tác dụng ức chế sự tạo thành thoi phân bào do đó nó ức chế phân bào cho nên tạo ra tế bào và cơ thể tự đa bội và bằng phương pháp sinh sản sinh dưỡng người ta có thể nhân giống nhanh các cây đa bội. Ví dụ, từ năm 1940 J.O.Beasley đã thành công tạo ra loại bông *Gossypium* sp tứ bội  $4n = 52$  có năng suất cao. Đem lai bông châu Âu  $2n = 26$  với bông mỹ  $2n = 26$ , ông thu được bông lai  $2n = 26$  bất thụ. Đem xử lý bông lai với cochincine ông thu được bông tứ bội  $4n = 52$  hữu thụ.

Bằng phương pháp lai và gây đột biến thực nghiệm các nhà chọn giống đã tạo được nhiều giống cây trồng đa bội có năng suất cao đáp ứng nhu cầu lợi ích của nông nghiệp.

Đối với động vật và con người ít khi quan sát thấy cơ thể đa bội và chỉ quan sát thấy đa bội trong các mô hoặc tế bào và đa số có liên quan đến bệnh lý. Ví dụ, tế bào ung thư thường là đa bội.

#### Lệch bội (Aneuploid)

Hiện tượng lệch bội xảy ra khi có sự thay đổi số lượng thể nhiễm sắc ở một cặp nào đó dẫn đến thay đổi làm tăng thêm hoặc bớt đi một số thể nhiễm sắc trong bộ. Ví dụ, bộ chân bội  $2n = 46$ , khi có một cặp nào đó không phải là 2 mà là 3 ta sẽ có lệch bội  $2n + 1 = 47$  và khi có 1 cặp nào đó không phải là 2 mà chỉ là 1 ta sẽ có lệch bội  $2n - 1 = 45$ . Trường hợp khi một thể nhiễm sắc bị mất hẳn 1 cánh vẫn được xem là lệch bội.

Trường hợp lệch bội được phát hiện đầu tiên là ở cà độc dược (*Datura stramonium*). Loài lưỡng bội  $2n = 24$  có 12 cặp thể nhiễm sắc. Người ta quan sát thấy có đến 12 dòng đột biến khác nhau. Khi nghiên cứu bộ thể nhiễm sắc của 12 dòng đột biến đều có liên quan đến thể ba ( $2n+1$ ) của một trong 12 cặp thể nhiễm sắc (tức  $24+1=25$ ).

Như vậy, dạng lệch bội  $2n + 1$  được gọi là thể ba (trisomi) tức là trường hợp có một cặp thể nhiễm sắc trong bộ bị tăng lên 3, được xem là ưu bội (hyperplod). Trường hợp  $2n-1$  tức là trong bộ có 1 cặp chỉ còn 1 thể nhiễm sắc được gọi là thể đơn (monosomi) và được xem là nhược bội (hypoploid).

Các nhà nghiên cứu di truyền tế bào người đã phát hiện nhiều trường hợp lệch bội và có liên quan đến nhiều hội chứng bệnh. Ví dụ, ở Người từ năm 1866 Langdon Down đã quan sát thấy hội chứng ngu đần được gọi là hội chứng Down. Hội chứng Down được quan sát thấy với tần số 1/700 trẻ sơ sinh và là hội chứng do sai lệch thể nhiễm sắc bất gặp cao nhất. Hội chứng lâm sàng thể hiện ở chỗ: cơ thể thấp bé, đầu bé, cằm dẹt, lỗ mũi rộng, lưỡi dày có xu thế thò ra ngoài, vành tai biến dạng, ngón tay ngắn biến dạng, đường vân tay thay đổi rõ rệt, nhược cơ, tăng động khớp và chậm phát triển trí tuệ. Năm 1959, Lejeune đã lần đầu tiên mô tả cơ sở thể nhiễm sắc của hội chứng Down có bộ thể nhiễm sắc lệch bội thể ba ở thể nhiễm sắc 21 và như vậy  $2n$  của họ là  $2n+1=47$  trong đó cặp 21 có đến ba chiếc thay vì hai chiếc như bình thường. Một trong những nguyên nhân là tuổi mẹ đã quá cao (từ 35 đến 44 tuổi) gây ảnh hưởng đến sự không phân ly của cặp thể nhiễm sắc 21 về giao tử, vì vậy có giao tử chứa 2 thể nhiễm sắc và khi chúng thụ tinh với giao tử bình thường chứa 1 nhiễm sắc thể sẽ tạo thành hợp tử chứa thể ba về thể nhiễm sắc 21.

Hiện tượng thể ba ở người còn quan sát thấy ở các cặp thể nhiễm sắc khác trong bộ. Ví dụ thể ba 18 (hội chứng Edwards), thể ba 13 (hội chứng Patau), v.v...

Thể ba không chỉ gặp ở các cặp thể nhiễm sắc thường mà còn gặp ở thể nhiễm sắc giới. Ví dụ hội chứng Klinefelter gặp ở nam giới (được mô tả bởi H.F.Klinefelter năm 1942) có kiểu gen  $2n+1=47$ , trong đó cặp thể nhiễm sắc giới có 3 chiếc là XXY (được Jacob và Strong chứng minh năm 1959). Trong trường hợp hội chứng siêu nam thì kiểu gen là XYY. Người ta cũng quan sát thấy hội chứng thể ba đối với nữ giới có kiểu gen là XXX. Các chàng trai XYY và các cô gái XXX đa số sinh con bình thường.

Các hội chứng thuộc thể đơn ( $2n-1$ ) cũng quan sát thấy ở Người. Ví dụ hội chứng Turner (do H. Turner mô tả vào năm 1938) quan sát thấy ở nữ giới. Năm 1959 Ford đã xác định các cô gái bị hội chứng Turner có kiểu gen  $2n-1=45$  trong đó thể đơn thuộc thể nhiễm sắc X (kiểu gen X0). Người bệnh thường thấp bé, thừa da ở gáy, mặt hình tam giác, mi sụp, mép sệ, lem cào, tai thấp, tuyến sinh dục không phát triển và vô sinh. Trong nhân tế bào niêm mạc miệng không có thể Barr với kiểu gen X0, còn đối với kiểu gen thể ba XXX thì trong nhân tế bào niêm mạc miệng có đến 2 thể Barr. Như vậy, căn cứ vào test thể Barr người ta có thể xác định được các thể ba XXX, XYY và thể đơn X0. Đối với hội chứng “tiếng mèo kêu” (người bệnh phát ra tiếng giống tiếng mèo kêu) thì kiểu gen  $2n=46$  nhưng vẫn được các nhà di truyền Người liệt kê vào hội chứng thể đơn 5p (Monosomi 5p) vì có một thể nhiễm sắc số 5 bị mất đi 1 cánh là cánh p.

### 11.3.2 Đột biến cấu trúc thể nhiễm sắc

Mỗi một loài được đặc trưng không chỉ bởi số lượng thể nhiễm sắc trong bộ mà còn đặc trưng bởi cấu trúc của từng thể nhiễm sắc của bộ. Ví dụ, loài *Drosophila melanogaster* có 4 cặp thể nhiễm sắc trong đó có một thể nhiễm sắc giới tính (sex chromosomes) và ba cặp thể nhiễm sắc thường (autosomes) gồm 2 cặp thể nhiễm sắc cân tâm (metacentric chromosomes) và một cặp thể nhiễm sắc hình chấm bé, còn loài *Drosophila virilis* có sáu cặp thể nhiễm sắc trong đó có một cặp giới tính và bốn cặp thể nhiễm sắc thường mút tâm (acrocentric chromosomes) và một cặp thể nhiễm sắc thường hình chấm. Như vậy, các loài thuộc cùng một chi có thể có số lượng và cấu trúc thể nhiễm sắc thể khác nhau, và trong quá trình tiến hoá đã xảy ra sự sắp xếp và tổ chức lại bộ thể nhiễm sắc. Các nhà di truyền tế bào thường xác định các dạng đột biến cấu trúc thể nhiễm sắc sau đây:

#### Mất đoạn (deletion)

Là trường hợp một đoạn nào đó của thể nhiễm sắc bị đứt ra và mất đi và hậu quả là thể nhiễm sắc bị mất đi một số gen (ADN) mà đoạn đó chứa. Ví dụ, một thể nhiễm sắc có các đoạn ABCDGHG, khi bị đứt gãy ở giới hạn đoạn E và G thì sẽ gây mất đoạn GH và thể nhiễm sắc chỉ còn lại các đoạn ABCDE và đoạn bị mất là đoạn GH. Nếu đoạn mất là đoạn cuối của thể nhiễm sắc sẽ không có tâm động ví dụ đoạn GH nên thường không phân ly được về hai cực và sẽ bị phân huỷ, còn khi thể nhiễm sắc bị đứt và mất cả hai đoạn mút thì hai đầu sẽ dính liền với nhau tạo nên thể nhiễm sắc vòng. Tùy theo đoạn mất có chứa nhiều gen quan trọng hay không sẽ gây ảnh hưởng nhiều hay ít đến sự biểu hiện tính trạng của cơ thể. Tùy theo độ dài của đoạn mất, người ta chia đoạn mất lớn, đoạn mất vừa đoạn mất bé. Đoạn mất lớn thường gây chết cho cơ thể. đoạn mất vừa sẽ gây chết ở trường hợp đồng hợp tử và có khả năng sống ở trường hợp dị hợp tử. Đoạn mất nhỏ có thể tồn tại ở trạng thái đồng hợp và gây ảnh hưởng lên kiểu hình giống với đột biến gen nhưng sai khác ở chỗ chúng không có tính đột biến ngược chiều.

Hậu quả ảnh hưởng lên kiểu hình của mất đoạn được xác định bởi các nguyên nhân sau:

1. Mất hẳn chức năng của một số gen.
2. Thay đổi số lượng vật chất di truyền (ADN).
3. Phá huỷ sự cân bằng gen và điều chỉnh trong hệ gen.

Tế bào và cơ thể có mất đoạn lớn thường gây ảnh hưởng tới sự hoạt động chức năng của tế bào và sự phát triển của phôi do đó gây chết tế bào và cho cơ thể.

Người ta có thể phát hiện các mất đoạn nhờ các phương pháp nghiên cứu tế bào học qua kiểu nhân (caryotype) hoặc phương pháp di truyền học qua lai thể đột biến với kiểu dại.

#### Nhân đoạn hoặc thêm đoạn (duplication)

Là trường hợp một đoạn nào đó của thể nhiễm sắc được nhân lên gấp đôi hoặc nhiều lần. Đoạn được nhân lên có thể ở bất cứ vị trí nào hoặc chen vào giữa hoặc ở phần cuối thể nhiễm sắc. Các nhà di truyền tế bào cho rằng nhân đoạn có ý nghĩa quan trọng đối với tiến hoá vì lẽ rằng các kiểu gen được phức tạp hoá là do hiện tượng nhân đoạn thể nhiễm sắc. Ví dụ, thể nhiễm sắc ABCDEGHG khi có thêm đoạn EG sẽ trở thành ABCDEGEGH. Hiện tượng nhân đoạn có thể xảy ra do sự nhân lên của một đoạn nào đó trong thể nhiễm sắc hoặc do hai thể nhiễm sắc tương đồng bắt cặp và trao đổi đoạn cho nhau, kết quả 1 thể nhiễm sắc mất đoạn và một thể nhiễm sắc tương ứng thêm đoạn. Cơ thể có nhân đoạn ít bị ảnh hưởng hơn so với mất đoạn, tuy nhiên, nếu đoạn thêm lớn sẽ gây ảnh hưởng đến sức sống của cơ thể. Hiện tượng

nhân đoạn được nghiên cứu nhiều ở ruồi quả, ví dụ đột biến Barr (có mắt hình sọc ngang) là do nhân đoạn ở đoạn 16A trong thể nhiễm sắc X. Ở ruồi quả các đột biến trội cánh nhiều lông (Hairy Wing) hoặc đột biến mắt bé (Asteroid) đều do hiện tượng nhân đoạn gây nên.

#### Đảo đoạn (inversion)

Là trường hợp một đoạn nào đó của cơ thể nhiễm sắc bị đứt và quay ngược  $180^\circ$  rồi nối lại dẫn đến thay đổi sự sắp xếp của gen trong đoạn đó. Ví dụ, thể nhiễm sắc ABCDEGH khi bị đảo đoạn ở DEG sẽ trở thành ABCGEDH. Đảo đoạn có thể xảy ra do sự di chuyển của các gen nhảy (transposons) từ thể nhiễm sắc này sang thể nhiễm sắc khác. Như vậy, để xảy ra đảo đoạn phải có hai điểm đứt, còn khi chỉ có một điểm đứt ở đoạn mút có thể xảy ra tuy rất hiếm hiện tượng đảo đoạn ở phần mút thể nhiễm sắc. Người ta phân biệt 2 dạng đảo đoạn:

1. Đảo đoạn ngoại tâm (đảo đoạn không đối xứng) là trường hợp đoạn đảo không bao gồm tâm động.

2. Đảo đoạn quanh tâm (đảo đoạn đối xứng) là trường hợp đoạn đảo có mang tâm động.

Đảo đoạn có thể ở trạng thái đồng hợp tử hoặc dị hợp tử. Khi ở trạng thái đồng hợp tử hoặc bán bán hợp tử thì đảo đoạn thường gây ảnh hưởng chết cho cơ thể vì lẽ rằng làm thay đổi vị trí của các gen (hiệu ứng vị trí) và đứt gãy thể nhiễm sắc sẽ dẫn tới gây chết.

Khi ở trạng thái dị hợp tử thì đảo đoạn gây nên một số thay đổi về di truyền và tế bào, do đó người ta có thể dễ dàng phát hiện ra đoạn đảo. Khi có đảo đoạn ngoại tâm sẽ không làm thay đổi vị trí 2 vé, còn khi có đảo đoạn quanh tâm sẽ dẫn đến thay đổi vé của thể nhiễm sắc, có thể biến thể nhiễm sắc mút tâm (acrocentric chromosome) thành thể nhiễm sắc cân tâm (metacentric chromosome) và ngược lại.

Trong các quần thể thực vật (ví dụ lúa mạch) hoặc động vật (ruồi quả) thường gặp ở các dạng đảo đoạn với tần số cao, tuy nhiên đa số đều ở trạng thái đồng hợp nên không gây chết. Trong trường hợp đảo đoạn ở trạng thái dị hợp người ta có thể phát hiện được chúng bằng phương pháp di truyền học hoặc tế bào học.

#### Chuyển đoạn (translocation)

Là hiện tượng thay đổi trong cấu trúc thể nhiễm sắc khi một thể nhiễm sắc có đoạn bị đứt và được nối kết vào một thể nhiễm sắc khác không tương đồng. Ví dụ, có 2 thể nhiễm sắc không tương đồng là ABCDEGH và A'B'C'D'E'G'H', khi có chuyển đoạn chéo ở đoạn EG và E'G' ta sẽ có 2 thể nhiễm sắc chuyển đoạn là ABCDE'G'H và A'B'C'D'EGH'. Chuyển đoạn có thể xảy ra do sự di chuyển của các gen nhảy từ một thể nhiễm sắc này sang thể nhiễm sắc khác. Hậu quả của chuyển đoạn là làm thay đổi nhóm gen liên kết trong cơ thể nhiễm sắc. Người ta phân biệt các dạng chuyển đoạn sau đây:

Chuyển đoạn chéo là trường hợp có sự chuyển một đoạn của một thể nhiễm sắc này sang một thể nhiễm sắc khác và xảy ra trao đổi chéo các đoạn giữa 2 thể nhiễm sắc không tương đồng (có khi có thể là giữa 2 thể nhiễm sắc tương đồng).

Chuyển đoạn đơn tâm và chuyển đoạn hai tâm. Chuyển đoạn đơn tâm là khi đoạn chuyển vẫn giữ nguyên thứ tự các locut như cũ so với tâm động, còn chuyển đoạn hai tâm là khi đoạn chuyển quay  $180^\circ$  so với tâm động.

Chuyển đoạn đối xứng và không đối xứng: chuyển đoạn đối xứng là trường hợp sau khi nối các đoạn chuyển sẽ tạo nên hai thể nhiễm sắc đơn tâm, còn chuyển đoạn không đối xứng là khi nối các đoạn chuyển sẽ tạo nên một thể nhiễm sắc hai tâm và một thể nhiễm sắc không có tâm động.



Chuyển đoạn thể nhiễm sắc và chuyển đoạn nhiễm sắc tử là trường hợp chuyển đoạn xảy ra ở mức thể nhiễm sắc toàn vẹn khi chưa được nhân đôi, hoặc xảy ra ở mức nhiễm sắc tử (tức là thể nhiễm sắc đã được nhân đôi cho ra các nhiễm sắc tử).

Chuyển đoạn nê là khi đoạn chuyển được nối xen vào đoạn giữa thể nhiễm sắc.

Chuyển đoạn bên là khi đoạn chuyển từ một thể nhiễm sắc này được nối vào bên cạnh thể nhiễm sắc khác.

Chuyển đoạn vòng là khi có sự chuyển đoạn của ba thể nhiễm sắc khác nhau xảy ra theo kiểu thay thế đoạn chuyển chứ không phải trao đổi chéo.

Như vậy, hiện tượng chuyển đoạn xảy ra rất đa dạng và người ta rất khó phát hiện và phân biệt. Đối với thực vật chuyển đoạn có thể gây chết hoặc có sức sống, nhưng đối với động vật (ruồi quả) thì chuyển đoạn thường gây chết cho hợp tử hoặc ở giai đoạn phôi sớm.

Các nhà di truyền tế bào thường sử dụng các đột biến cấu trúc thể nhiễm sắc để lập bản đồ gen. Ví dụ, căn cứ vào đột biến chuyển đoạn chéo giữa thể nhiễm sắc số 14 với thể nhiễm sắc X ở Người các nhà di truyền học đã xác lập được gen HPRT (gen mã hoá cho enzym hypoxantin photphoribosyl transferaza) là định khu trong vế dài của thể nhiễm sắc X. Một trong những thành tựu đáng chú ý của di truyền y học gần đây là sự phát hiện ra gen gây nên hội chứng nhược cơ Duchen ở Người là gen DMD (Duchene muscular dystrophy). Hội chứng nhược cơ Duchen là bệnh thần kinh cơ rất nguy hiểm. Bệnh bắt đầu từ 6 tuổi và thường chết ở tuổi từ 12 – 20. Các nhà di truyền tế bào học đã phát hiện bệnh là do đột biến chuyển đoạn của thể nhiễm sắc thể X sang thể nhiễm sắc số 5 và khi nghiên cứu so sánh thể nhiễm sắc thể X bình thường bất hoạt với thể nhiễm sắc thể X bị chuyển đoạn trở thành hoạt động, họ đã xác định được vị trí định khu của gen DMD ở vùng P21 của thể nhiễm sắc X.

### 11.3.3 Các nhân tố gây đột biến thể nhiễm sắc

Các nhân tố gây đột biến thể nhiễm sắc có thể là nhân tố vật lý như bức xạ ion hoá, bức xạ tử ngoại, nhiệt v.v..., có thể là nhân tố hoá học.

Có nhiều dạng bức xạ tác động lên tế bào và cơ thể trong điều kiện tự nhiên và trong điều kiện invitro như tia tử ngoại, tia Ronghen, tia  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ , các proton, các neutron. Khi tế bào và cơ thể bị chiếu xạ, nhiều quá trình thay đổi đảo ngược và không đảo ngược xảy ra như sự hoại tử nhân, dính kết thể nhiễm sắc, phân đoạn thể nhiễm sắc, hình thành nhân không lò, tế bào đa nhân, sai lệch phân li nhiễm sắc thể về nhiều cực tạo nên các tế bào lệch bội v.v...

Tần số và đặc tính của các đột biến thể nhiễm sắc tùy vào liều chiếu xạ và vào giai đoạn của chu kì tế bào bị chiếu xạ tức là tùy vào giai đoạn G1, giai đoạn khi thể nhiễm sắc chưa nhân đôi và ở giai đoạn G2 và phân bào là giai đoạn mà ở đó thể nhiễm sắc đã được nhân đôi. Tần số và mức độ đột biến thể nhiễm sắc còn tùy thuộc vào thời gian chiếu xạ. Tác hại của chiếu xạ gây nên các đứt gãy thể nhiễm sắc do đó gây nên các mất đoạn (deletion) và qua thời gian chiếu xạ sẽ xảy ra các đột biến khác như nhân đoạn, đảo đoạn, và chuyển đoạn. Tác hại của chiếu xạ cũng có thể gây nên các trao đổi đoạn giữa các thể nhiễm sắc do đó tạo nên các đột biến chuyển đoạn. Đặc tính nhạy cảm phóng xạ của các cơ thể khác nhau thì khác nhau, ví dụ liều gây chết đối với một số khuẩn là  $6 \cdot 10^6$  r, còn đối tượng động vật chỉ vài trăm r.

Để gây được đột biến thể nhiễm sắc ở thực vật bậc cao (ví dụ đối với Vicia và Lilium) chỉ cần chiếu xạ với liều 20 r là đủ, còn đối với động vật đơn bào có roi chiếu xạ với liều 20000 r vẫn chưa gây được đột biến. Đối với các mô khác nhau tính nhạy cảm với chiếu xạ cũng khác nhau, ví dụ mô tủy đá xương nhạy cảm hơn mô dịch hoàn.

Đột biến thể nhiễm sắc có thể được gây nên do các nhân tố hoá chất. Ngày nay người ta đã phát hiện nhiều loại hoá chất là tác nhân gây đột biến như chất iprit, ethylenimin, glixidol, formaldehit, urethan, chlorit aluminium, các hoá chất trừ sâu, diệt cá, các hoá chất dùng trong công nghiệp hoá mỹ phẩm, công nghiệp hoá thực phẩm và công nghiệp nhuộm màu.

Vụ nổ bom nguyên tử của Mỹ tại Hiroshima và Nagasaki năm 1945 và chất độc màu da cam (chất diệt cá 2,4 D và 2,4,5 T có chứa doixin) mà Đế quốc Mỹ sử dụng trong cuộc chiến tranh xâm lược Việt Nam đã gây cho nhân dân Nhật Bản và nhân dân Việt Nam những hậu quả nặng nề về quái thai, ung thư cũng như đột biến thể nhiễm sắc qua nhiều thế hệ.

## Chương 12

# CÁC PHƯƠNG THỨC DI TRUYỀN VÀ CÁC QUY LUẬT MENDEL

### MỤC TIÊU:

*Sau khi học xong chương này, sinh viên sẽ có khả năng:*

- Trình bày được các định luật Mendel (Quy luật phân ly, Quy luật phân ly độc lập) và cơ sở tế bào học của các quy luật Mendel.
- Trình bày được các phương thức di truyền bổ sung cho quy luật Mendel.

### 12.1 CÁC QUY LUẬT CỦA MENDEL

#### 12.1.1 Gregor Mendel và cây đậu vườn

Gregor Mendel (1822 – 1884) một nhà toán học vừa là thực vật học đã tiến hành các nghiên cứu về di truyền học trên đối tượng là các cây đậu vườn (*Pivus sativus*) là cơ thể sinh sản hữu tính có nhiều tính trạng dễ quan sát và dễ trồng, sinh trưởng nhanh và có thể tự thụ phấn trong tự nhiên, nhưng có thể cho chúng giao phấn nhân tạo khi thí nghiệm do đó có thể biết rõ nguồn gốc xuất xứ của cây bố mẹ.

Thành công của Mendel không chỉ ở chỗ chọn cây đậu vườn làm đối tượng nghiên cứu nhưng còn ở chỗ chọn các tính trạng để theo dõi quan sát qua nhiều thế hệ trong các phép lai. Các tính trạng được quan sát từ các bố mẹ *thuần chủng* nghĩa là con cháu sinh ra đều mang tính trạng giống bố mẹ, ví dụ, bố mẹ mang tính trạng hoa đỏ thì các thế hệ con cái cũng chỉ mang hoa đỏ. Các tính trạng được ông nghiên cứu là các tính trạng thể hiện thành *cặp sai khác tương phản*, ví dụ, hoa tím tương phản với hoa trắng, cây cao → cây thấp, hạt vàng → hạt xanh, hạt tròn → hạt nhăn, quả xanh → quả vàng.

Trong nhiều năm dày công nghiên cứu thực nghiệm và ví sự phân tích các dữ liệu bằng phương pháp toán học, G. Mendel đã công bố công trình của mình vào năm 1865 về phương

thức và quy luật di truyền bằng thí nghiệm lai cây đậu vườn. Nhưng vào thời Mendel các quy luật Mendel chưa được công nhận vì chưa có cơ sở tế bào học, cơ sở thể nhiễm sắc và phân bào giảm nhiễm và thụ tinh và mãi đến năm 1900 các quy luật Mendel mới được tái phát hiện và được công nhận rộng rãi nhờ 3 nhà nghiên cứu là Correns, Tchermark và De Vrie. G. Mendel được xem là người đặt nền móng cho khoa di truyền học ở thế kỉ 19 và sự phát triển nhanh chóng của di truyền học ở thế kỉ 20 cả về lý thuyết và ứng dụng thực tiễn trong chọn giống cây trồng vật nuôi cũng như y học.

Bản chất các quy luật Mendel đã làm sáng tỏ được các phương thức di truyền từ thế hệ bố mẹ đến thế hệ con cái. Đặc tính di truyền có cơ sở là “*nhân tố di truyền*”, các nhân tố này (bây giờ được gọi là *gen*) chịu trách nhiệm quy định các tính trạng và được truyền từ thế hệ này qua các thế hệ khác. Ở bố mẹ các nhân tố đó tồn tại thành cặp và được phân li tổ hợp, ở các thế hệ sau một cách có quy luật và quy định nên các tính trạng di truyền.

### 12.1.2 Quy luật phân li (Principle of segregation)

Trước khi tìm hiểu các quy luật di truyền của Mendel, cần xác định rõ các khái niệm và thuật ngữ thường dùng của các nhà di truyền học.

*Con lai* (hybrid) là con của *sự lai* (cross) giữa hai bố mẹ mang 2 tính trạng khác nhau - được gọi là thế hệ P (parental). Thế hệ con lai thứ nhất được gọi là  $F_1$  (Filial) và con lai thế hệ thứ hai được gọi là  $F_2$ .

*Kiểu hình* (phenotype) là tập hợp tất cả các tính trạng của một cơ thể được biểu hiện, ví dụ như hoa tím, hoa trắng, hạt trơn, hạt nhăn,...

*Kiểu gen* (genotype) là cơ cấu di truyền của cơ thể qui định cho kiểu hình, kiểu gen thường được biểu diễn ở dạng *gen* và *alen* là 2 gen của cùng một locut định vị ở cùng vị trí của hai thể nhiễm sắc tương đồng. Ví dụ gen A sẽ có alen tương ứng là a.

Alen A (viết bằng chữ hoa) qui định tính trạng trội là tính trạng được biểu hiện ra kiểu hình khi có mặt alen đó trong kiểu gen (ví dụ màu hoa tím).

Alen a (viết bằng chữ thường) qui định tính trạng lặn (ví dụ tính trạng hoa trắng) là tính trạng biểu hiện ra kiểu hình (hoa trắng) chỉ khi có mặt cả 2 alen trong kiểu gen. Sự tổ hợp giữa 2 alen A và a sẽ cho ta các kiểu gen sau: AA, aa, hoặc Aa.

Kiểu gen AA được gọi là *đồng hợp trội* (dominant homozygote) vì mang cả 2 alen trội và kiểu hình được biểu hiện sẽ là tính trội, ví dụ hoa tím.

Kiểu gen Aa được gọi là *dị hợp* (heterozygote) vì mang một alen trội là A và một alen lặn là a và kiểu hình được biểu hiện là tính trội (hoa tím).

Kiểu gen aa được gọi là *đồng hợp lặn* (recessive homozygote) vì mang cả 2 alen lặn và kiểu hình được biểu hiện là tính trạng lặn (hoa trắng).

Đối với kiểu gen Aa thì tuy có mặt alen lặn là a nhưng kiểu hình hoa trắng không được biểu hiện.

Khi Mendel thực hiện thí nghiệm lai giữa hai bố mẹ cây đậu vườn thuần chủng về một cặp tính trạng tương phản nào đó, ví dụ hoa tím và hoa trắng (được gọi là phép lai đơn hoặc lai một cặp tính trạng) thì ông thu được ở thế hệ lai  $F_1$  các con lai chỉ thể hiện một trong 2 tính trạng của bố mẹ (chứ không phải cả 2) → đó là tính trạng trội, ví dụ lai giữa bố mang hoa tím

vii mẹ mang hoa trắng (hoặc bố → hoa trắng, mẹ → hoa tím) thì thế hệ con lai F<sub>1</sub> toàn hoa tím. Tính trạng tím là tính trạng trội, xem sơ đồ lai sau đây:

P (thuần chủng) → Hoa tím × Hoa trắng



F<sub>1</sub> →

tất cả hoa tím

Khi ông đem các cây bố và mẹ ở F<sub>1</sub> (toàn hoa tím) lai với nhau ông thu được các con lai ở thế hệ F<sub>2</sub> theo tỷ lệ 3 hoa tím và một hoa trắng theo sơ đồ sau:

P (F<sub>1</sub>)

Hoa tím × Hoa tím



F<sub>2</sub>

3/4 Hoa tím : 1/4 Hoa trắng

Thí nghiệm với 7 cặp tính trạng tương phản ông đều quan sát thấy hiện tượng tương tự và ông đã đưa ra giả thiết để giải thích hiện tượng đó. Ông cho rằng các tính trạng (hoa tím-trắng, cây cao – thấp,...) đều do các “nhân tố” quy định, các nhân tố tạo thành cặp ở bố (mẹ), chúng được phân li vào giao tử và lại được tổ hợp thành cặp ở thế hệ con cháu. Ở thế hệ P thuần chủng hoa tím thì cả hai nhân tố đều là nhân tố quy định hoa tím, trái lại ở thế hệ P thuần chủng hoa trắng thì cả 2 nhân tố đều là nhân tố quy định màu hoa trắng.

Ở thế hệ F<sub>1</sub> các cây lai sẽ chứa 2 nhân tố → (nhân tố → tím từ bố và nhân tố → trắng từ mẹ hoặc ngược lại) nhưng chỉ thể hiện một tính trạng là hoa tím vì nhân tố tím là trội so với nhân tố trắng là lặn.

Ở thế hệ F<sub>2</sub> các cây lai mang cả tính trạng tím và trắng chứng tỏ nhân tố trắng không mất đi ở thế hệ F<sub>1</sub> mà chúng ở trạng thái lặn vì có mặt nhân tố tím, còn ở F<sub>2</sub> khi cả 2 nhân tố đều là trắng chúng sẽ quy định màu hoa trắng của 1/3 cây ở F<sub>2</sub>. Mendel đã tổng kết phương thức di truyền lai đơn tính thành quy luật sau: *Cặp nhân tố (cặp alen) ở thế hệ bố mẹ được phân li vào giao tử và sẽ được tổ hợp lại khi thụ tinh.*

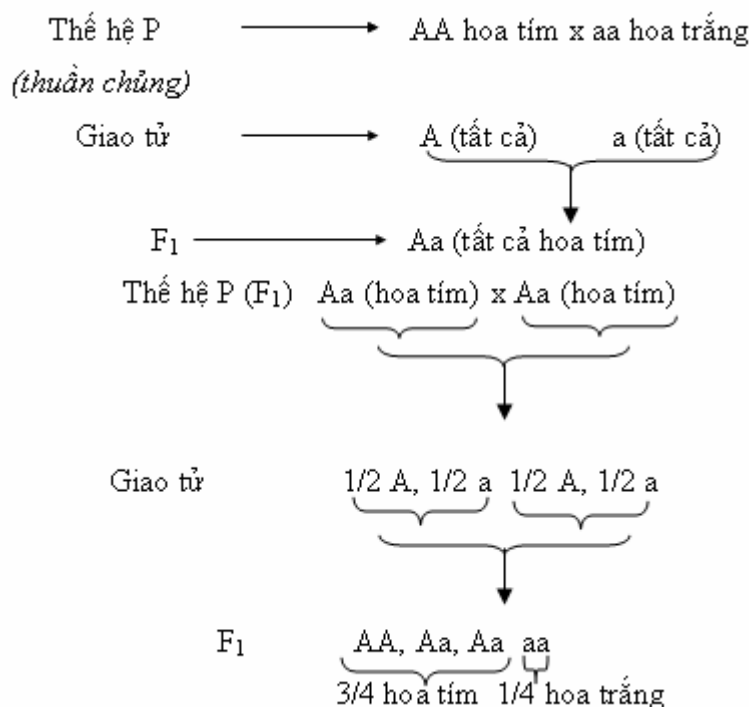
Kể từ khi có học thuyết thể nhiễm sắc và học thuyết gen, các nhà di truyền học dễ dàng giải thích được quy luật Mendel. Nhân tố mà Mendel giả thiết là gen. Các gen định khu trong thể nhiễm sắc. Ở cơ thể thế hệ bố mẹ, thể nhiễm sắc tồn tại thành cặp tương đồng (2n) và gen tồn tại thành cặp alen. Khi tạo thành giao tử cặp thể nhiễm sắc tương đồng phân ly và kéo theo alen phân ly về giao tử. Khi thụ tinh các giao tử kết hợp thành hợp tử thì cặp thể nhiễm sắc tương đồng và cặp alen lại được tái lập. Cặp alen sẽ quy định tính trạng của cơ thể con lai.

Ví dụ: màu hoa tím do alen A qui định.

màu hoa trắng do alen a qui định.

Ở cơ thể P thuần chủng hoa tím cặp alen sẽ là AA và P thuần chủng hoa trắng cặp alen sẽ là aa.

Và sơ đồ lai đơn tính sẽ được biểu diễn như sau:



Ở thế hệ F<sub>1</sub> tất cả con lai đều có kiểu hình hoa tím giống kiểu hình của bố nhưng có kiểu gen khác với bố là Aa. Như vậy, tính trạng hoa tím do alen A quy định là trội và tính trạng hoa trắng do alen a quy định là lặn.

Ở thế hệ F<sub>2</sub> kiểu gen có 3 kiểu là 1AA, 2Aa và 1aa nhưng kiểu hình chỉ có 2 là tím và trắng theo tỷ lệ 3:1 vì 1AA và 2Aa đều quy định hoa tím (3) và chỉ có aa quy định hoa trắng (1).

Các nhà di truyền thường sử dụng ô vuông Punet (do ông R. Punnett đề xuất) để biểu diễn sơ đồ lai như sau:

		Giao tử	
		A	a
Giao tử	A	AA (hoa tím)	Aa (hoa tím)
	a	Aa (hoa tím)	aa (hoa trắng)

Kiểu gen:  
1AA, 2Aa, 1aa  
Kiểu hình:  
3 Hoa tím, 1 hoa trắng

Kiểu gen AA được gọi là đồng hợp trội

Kiểu gen aa được gọi là đồng hợp lặn

Kiểu gen Aa được gọi là dị hợp.

### 12.1.3 Quy luật phân ly độc lập (Principle of independent assortment)

Khi Mendel thực hiện thí nghiệm phép lai với các cây đậu mang 2 cặp hoặc nhiều cặp tính trạng tương phản (còn gọi là phép lai kép – ví dụ cây hạt vàng – trơn và cây hạt xanh- nhăn) ông thu được ở thế hệ F<sub>1</sub> các cây lai đều đồng tính tức là tất cả đều có hạt vàng-trơn, nhưng đến thế hệ F<sub>2</sub> ông thu được các cây theo tỷ lệ:

9/16 cây hạt vàng-trơn

3/16 cây hạt vàng-nhăn

3/16 cây hạt xanh-trơn

1/16 cây hạt xanh-nhăn

Nếu như các cặp nhân tố vàng-trơn và xanh-nhăn phân ly liên kết cùng nhau vào giao tử thì kết quả ở  $F_2$  phải cho ra 3/4 cây hạt vàng-trơn và 1/4 cây hạt xanh-nhăn, nhưng kết quả thực nghiệm lại cho ra kết quả là chỉ có 9/16 cây hạt vàng-trơn và 1/16 cây hạt xanh-nhăn giống với thế hệ bố mẹ, và đồng thời lại cho 3/16 cây hạt vàng-nhăn và 3/16 cây hạt xanh-trơn khác hẳn bố mẹ. Như vậy, cặp nhân tố vàng-trơn và xanh-nhăn đã phân ly về giao tử độc lập và không phụ thuộc vào nhau.

Quy luật 2 của Mendel được phát biểu như sau:

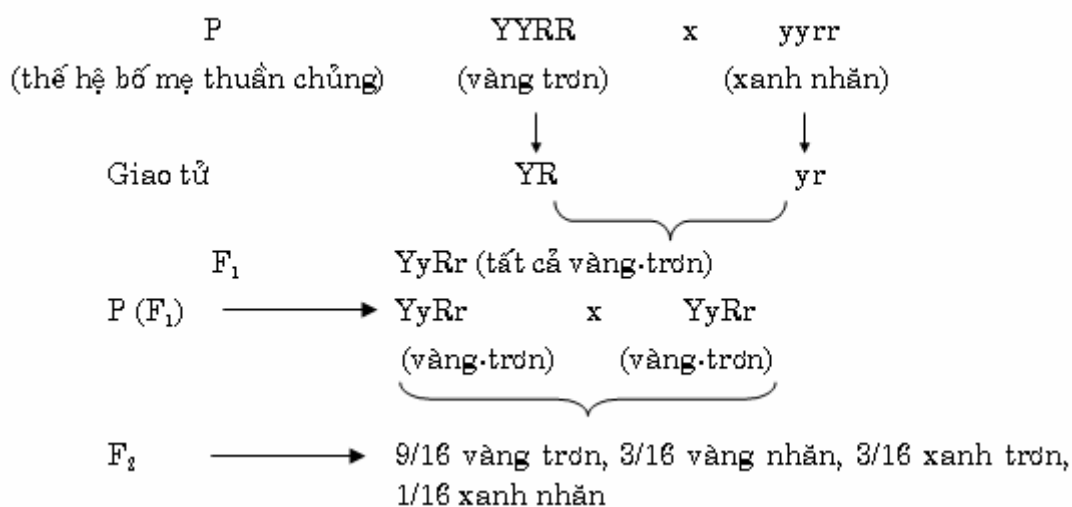
**“Mỗi cặp nhân tố (cặp alen) sẽ phân li độc lập, không phụ thuộc vào các cặp nhân tố khác trong quá trình tạo giao tử”.**

Ví dụ ta quy định: hạt vàng do alen Y (trội)

hạt xanh do alen y (lặn)

hạt trơn do alen R (trội)

hạt nhăn do alen r (lặn)



Để thấy rõ tỷ lệ kiểu hình và kiểu gen ta biểu diễn sơ đồ lai bằng ô Punet sau đây:

Giao tử

♂ &	YR	YR	Yr	yr
YR	YYRR	YyRR	YYRr	YyRr

Giao tử

	vàng-trơn	vàng-trơn	vàng-trơn	vàng-trơn
YR	YyRR vàng-trơn	YyRR Xanh-trơn	YyRr vàng-trơn	yyRr xanh-trơn
Yr	YYRr vàng-trơn	YyRr vàng-trơn	YYrr vàng-nhăn	Yyrr vàng-nhăn
Yr	YyRr vàng-trơn	yyRr xanh-trơn	Yyrr vàng-nhăn	yyrr xanh-nhăn

16 → Kiểu hình (9:3:3:1)      9 → Kiểu gen

9/16 vàng-trơn → 1/9 YYRR, 2/9 YyRR, 2/9 YYRr, 4/9 YyRr

3/16 vàng-nhăn → 1/3 YYrr, 2/3 Yyrr

3/16 xanh-trơn → 1/3 yyRR, 2/3 yyRr

1/16 xanh-nhăn → 1 yyrr

Như vậy, khi hình thành giao tử ngoài 2 loại giao tử chứa alen YR và yr còn 2 loại giao tử chứa các alen yR và Yr là do sự phân li không phụ thuộc của cặp alen Yy đối với cặp Rr, và do sự tổ hợp của 4 loại giao tử đó tạo nên 16 kiểu hình phân li theo tỷ lệ 9:3:3:1 tức là  $(3:1)^2$  → bình phương tỷ lệ phân li ở trường hợp lai đơn theo 2 cặp tính trạng.

Lai đơn:      hạt vàng x hạt xanh → tỷ lệ phân li 3 vàng, 1 xanh

                  hạt trơn x hạt nhăn → tỷ lệ phân li 3 trơn, 1 nhăn

Lai kép: hạt vàng - trơn x hạt xanh - nhăn → tỷ lệ phân li →  
 $(3 \text{ vàng} + 1 \text{ xanh}) \times (3 \text{ trơn} + 1 \text{ nhăn}) = 9 \text{ vàng-trơn} + 3 \text{ vàng-nhăn} + 3 \text{ xanh-trơn} + 1 \text{ xanh-nhăn}$

Nếu lai 3 cặp tính trạng ta có :  $(3 + 1)^3 = 27 + 9 + 9 + 9 + 3 + 3 + 3 + 1 = 64$

Tổng quát nếu lai n cặp tính trạng ta có tỷ lệ phân li kiểu hình  $(3 + 1)^n$

#### 12.1.4 Lai phân tích

Trong cơ thể các cặp alen phối hợp với nhau xác định nên tính trạng của cơ thể:

Cặp alen YY xác định hạt vàng

Cặp alen yy xác định hạt xanh

Cặp alen Yy xác định hạt vàng

Như vậy, tính trạng hạt vàng có thể do cặp YY hoặc Yy. Để phân biệt được và xác định được kiểu gen của một kiểu hình nào đó người ta sử dụng *phép lai phân tích* (testcross) bằng cách lai kiểu hình của kiểu gen chưa biết với kiểu hình có kiểu gen đồng hợp lặn. Ví dụ, ta muốn xác định kiểu gen của cây hạt vàng ta đem cây hạt vàng lai với cây hạt xanh, nếu con lai đều là cây hạt vàng thì đó là kiểu gen đồng hợp trội (YY), nếu trong thế hệ con lai có xuất hiện cây hạt xanh, thì đó là kiểu gen dị hợp (Yy) ta xem sơ đồ lai sau đây:

Lai phân tích:

a/ P → cây hạt vàng ×	cây hạt xanh
Y?	↓      (yy)

$F_1 \rightarrow$  tất cả cây hạt vàng  
 Kết luận  $\rightarrow$  cây hạt vàng có kiểu gen YY  
 $b/P \rightarrow$  cây hạt vàng  $\times$  cây hạt xanh  
 $Y?$   $\downarrow$  (yy)  
 $F_1 \rightarrow$  cây hạt vàng, cây hạt xanh  
 Kết luận  $\rightarrow$  cây hạt vàng có kiểu gen Yy

### 12.1.5 Quy luật xác suất

Mendel đã sử dụng các quy luật xác suất vào việc phân tích các nghiên cứu di truyền. Ông thấy rõ rằng sự phân li của các cặp alen trong quá trình tạo giao tử và sự tái tổ hợp của các alen khi thụ tinh tạo hợp tử là tuân theo quy luật xác suất. Khi phân tích các kết quả nghiên cứu ông đã thực hiện một số mẫu rất lớn và tính toán theo thống kê xác suất. Để xác lập được tỷ lệ phân li khi lai đơn ông đã phân tích 6022 mẫu cây đậu hạt vàng và 2001 mẫu cây đậu hạt xanh  $\rightarrow 6022 : 2001 = 3,01 : 1$ ; và 5474 mẫu cây hạt tròn và 1850 cây hạt nhăn  $\rightarrow 5474 : 1850 = 2,96 : 1$ .

Trong phép lai các cây lai dị hợp  $F_1$  với nhau, ví dụ bố Yy sẽ cho các giao tử với xác suất  $1/2 Y$  và  $1/2 y$ , mẹ Yy cũng sẽ cho các giao tử với xác suất  $1/2 Y$  và  $1/2 y$  và khi thụ tinh sẽ cho ta các cây lai yy với xác suất  $1/2 y \times 1/2 y = 1/4 yy$ , các cây lai YY với xác suất  $1/2 Y \times 1/2 Y = 1/4 YY$ . Như vậy, đã tuân theo *qui luật tính nhân*: xác suất của các hiện tượng hợp phân là tích số của các hiện tượng riêng lẻ độc lập. Để tính xác suất của các kiểu gen dị hợp ở  $F_2$  ta áp dụng *quy luật tính cộng* cho rằng: xác suất của hiện tượng được thể hiện bằng 2 hoặc nhiều cách khác nhau là tổng số của các xác suất riêng lẻ. Alen trội Y có thể đến từ bố và alen lặn y có thể đến từ mẹ và ngược lại, như vậy xác suất dị hợp Yy ở  $F_2$  sẽ là  $1/4 + 1/4 = 1/2$ .

Áp dụng quy luật xác suất trong phép lai nhiều tính trạng ta có thể dự đoán được kết quả xuất hiện các con lai, ví dụ khi ta lai giữa các cá thể dị hợp về 3 cặp alen là Aa, Bb, Cc thì xác suất xuất hiện con lai với kiểu gen aabbcc sẽ là bao nhiêu? Nếu lai đơn từng cặp gen ta có:

$Aa \times Aa \rightarrow$  xác suất con lai aa là  $1/4$

$Bb \times Bb \rightarrow$  xác suất con lai bb là  $1/4$

$Cc \times Cc \rightarrow$  xác suất con lai cc là  $1/4$ .

Vì khi phân li về giao tử, mỗi cặp alen là hiện tượng độc lập cho nên có thể áp dụng quy luật tính nhân để tính xác suất hình thành các con lai với kiểu hình aabbcc như sau:

$1/4 aa \times 1/4 bb \times 1/4 cc = 1/64 aabbcc$ .

## 12.2 CÁC PHƯƠNG THỨC DI TRUYỀN BỔ SUNG CHO QUI LUẬT MENDEL

Hai quy luật Mendel mà ta đã xem xét là thể hiện phương thức di truyền của các cơ thể sinh sản hữu tính với  $2n$  thể nhiễm sắc có chứa các locut gen gồm 2 alen tương ứng. Hơn nữa chúng chỉ là một số phương thức di truyền rất cơ bản nhưng chưa thể bao gồm vào giải thích được nhiều đặc tính di truyền vốn rất phức tạp của cơ thể sống như tính đa dạng về màu hoa của thực vật, màu lông-da của động vật... Trong thế kỷ XX các nhà di truyền học



không chỉ làm sáng tỏ các qui luật Mendel bằng cơ sở tế bào và phân tử mà còn phát hiện nhiều phương thức di truyền bổ sung thêm các qui luật Mendel. Ta xem xét các phương thức di truyền bổ sung trong đó.

### 12.2.1 Tính trội không hoàn toàn

Tính trội quan sát được ở thế hệ  $F_1$  ở cơ thể dị hợp tử chỉ là một biểu hiện của mối tương tác giữa 2 alen khi chúng ở dạng dị hợp. Mối tương tác giữa alen trội và alen lặn trong cơ thể dị hợp còn biểu hiện ra ở trạng thái *trội không hoàn toàn* và trạng thái *đồng trội*.

Trạng thái trội không hoàn toàn thể hiện khi ta đem lai 2 cơ thể thuần chủng mang 2 cặp tính trạng tương phản thì con lai  $F_1$  mang tính trạng trung gian. Ví dụ, đem lai cây hoa mâm chó hoa đỏ (AA) với cây hoa mâm chó hoa trắng (aa) thì ở  $F_1$  ta thu được tất cả cây hoa mâm chó có hoa màu hồng (màu trung gian) và ở  $F_2$  ta thu được 1/4 cây hoa đỏ, 2/4 cây hoa hồng, 1/4 cây hoa trắng.

Hiện tượng trội không hoàn toàn cũng quan sát thấy ở người, ví dụ ở người đồng hợp trội về gen H (HH) sẽ có số lượng các thụ quan màng LDL gấp đôi so với người dị hợp (Hh) và người đồng hợp lặn về gen đó (hh) sẽ không có thụ quan màng LDL. Thụ quan LDL chịu trách nhiệm liên kết với phân tử LDL (Low-density Lipoprotein) → là phân tử chuyên chở cholesterol trong dòng máu đến tế bào. Ở người đồng hợp lặn (hh) không có thụ quan LDL nên cholesterol tích lại trong dòng máu với hàm lượng 5 lần nhiều hơn bình thường dẫn đến *hội chứng tăng cao cholesterol* (hypercholesterolemia) có thể bị đột quỵ tim từ tuổi lên 2. Đối với người dị hợp (Hh) có thụ quan LDL với số lượng chỉ bằng 1/2 người bình thường đồng hợp trội (HH), do đó trong máu của họ chứa hàm lượng cholesterol cao gấp đôi bình thường và họ cũng bị chứng tăng cao cholesterol thể hiện ở chỗ bị xơ cứng mạch, bị nghẽn mạch do tích cholesterol trong thành mạch và họ cũng có thể bị đột quỵ tim. Trong quần thể người dạng tăng cao cholesterol dạng đồng hợp lặn (hh) thường gặp với tần số rất thấp (1 trên một triệu người), còn dạng dị hợp (Hh) gặp với tần số rất cao (1 trên 500 người).

### 12.2.2 Hiện tượng đa alen và tính đồng trội

Trong thí nghiệm của Mendel ta theo dõi chỉ 2 alen đối với một gen, ví dụ gen quy định tính trạng hoa tím, hoa trắng chỉ có alen A và alen a. Trong thực tế đối với một gen có thể có 3 hoặc nhiều hơn alen tương ứng, tuy mỗi cá thể chỉ mang một cặp alen nhưng ở các cá thể khác nhau trong quần thể một gen có nhiều alen và sẽ tạo nên các cặp alen khác nhau. Trường hợp một gen có nhiều hơn 2 alen được gọi là *đa alen* (multiple alleles).

Ví dụ, gen quy định nhóm máu ABO ở người là đa alen. Có 3 alen là  $I^A$ ,  $I^B$  và i quy định các nhóm máu ABO và do sự tổ hợp của chúng sẽ tạo nên 6 cặp alen (là  $I^A I^A$ ,  $I^B I^B$ ,  $I^A I^B$ ,  $I^A i$ ,  $I^B i$  và ii) qui định 4 nhóm máu là O, A, B và AB thể hiện ở bảng sau đây:

Kiểu hình Nhóm máu	Kiểu gen	Kháng thể trong máu	Ngưng kết giữa các nhóm (Có, không)			
			O	A	B	AB
O	ii	Anti-A Anti-B	Không	Có	Có	Có
A	$I^A I^A$ , $I^A i$	Anti-B	Không	Không	Có	Có

B	$I^{B B}, I^{B i}$	Anti-A	Không	Có	Không	Có
AB	$I^{A B}$	Không có	Không	Không	Không	Không

Các chữ chỉ nhóm máu A, B, AB hoặc O là để chỉ có mặt của chất hydrat cacbon là chất A và chất B trên bề mặt hồng cầu. Nhóm A → có chất A, nhóm B → có chất B, nhóm AB → có cả A và B, còn nhóm O → không có cả A và B.

Alen  $I^A$  và  $I^B$  là trội (qui định sự có mặt của chất A và B tương ứng) còn alen  $i$  là lặn (không qui định sự có mặt của chất A và B).

Trong máu người có chứa các kháng thể chống lại các chất hydrat cacbon A và B, (A và B được xem là chất kháng nguyên), vì vậy khi trộn lẫn các nhóm máu sẽ xảy ra ngưng kết khi có phản ứng giữa kháng thể – kháng nguyên tương ứng. Đó cũng là cơ sở để xác định nhóm máu ABO và truyền máu.

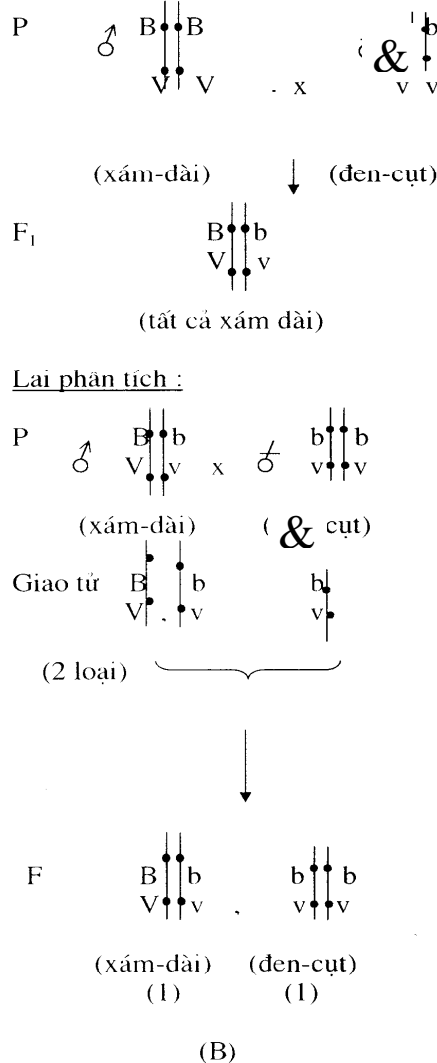
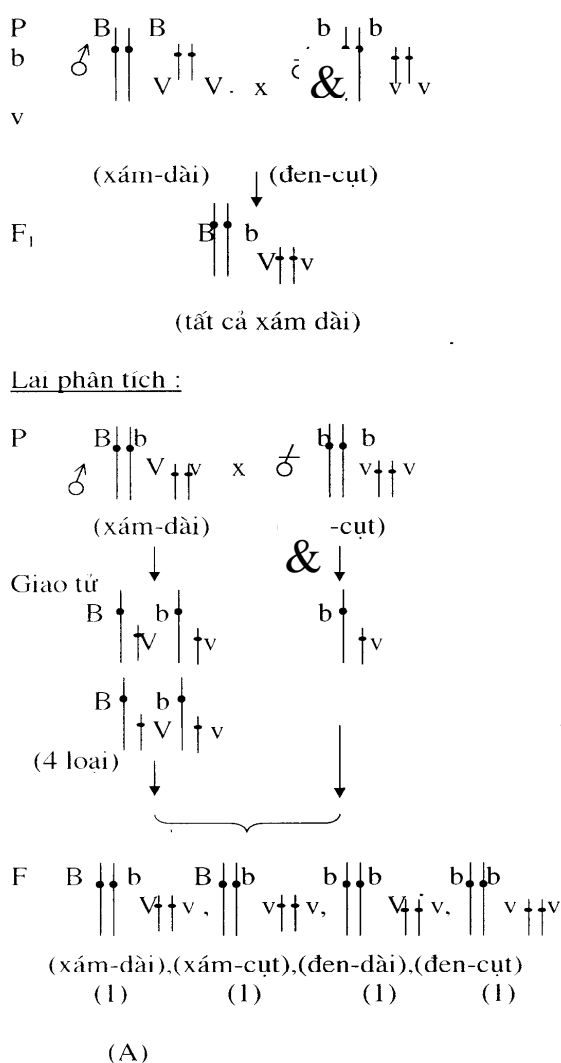
Alen  $I^A$  và  $I^B$  đều là các alen trội và chúng thể hiện tính *đồng trội* (codominant) khi ở trạng thái dị hợp  $I^A I^B$ , nghĩa là người mang kiểu gen đó có cả chất A và chất B trên bề mặt hồng cầu và thuộc nhóm máu AB.

### 12.2.3 Hiện tượng liên kết gen (Gene linkage)

Năm 1908, hai nhà sinh học người Anh là William Bateson và Reginald Punnet (người sáng lập ô Punnet) đã phát hiện phương thức di truyền không phù hợp với quy luật Mendel. Trên đối tượng cây đậu ngọt với các cặp tính trạng màu hoa (tím - trắng) và dạng hạt phấn (dài - tròn), các ông thấy ở thế hệ  $F_2$  không phân ly theo tỷ lệ 9:3:3:1 như thí nghiệm của Mendel, mà theo tỷ lệ khác trong đó dạng pha trộn (khác bố, mẹ là dạng hoa tím- hạt tròn và hoa trắng- hạt dài) có tỷ lệ ít hơn nhiều (21+21 so với 71+71 trên 381 cây).

Nhà di truyền học người Mỹ Thomas Hunt Morgan vào năm 1910 trên đối tượng ruồi quả (*Drosophila melanogaster*) khi lai với 2 cặp tính trạng tương phản là thân xám – thân đen và cánh dài–cánh cụt ông thu được ở  $F_1$  toàn ruồi thân xám–cánh dài, chứng tỏ các alen qui định thân xám và cánh dài là trội. Khi ông tiến hành lai phân tích dùng ruồi đực  $F_1$  lai với ruồi cái đồng hợp lặn thân đen – cánh cụt, ông thu được 1/2 số ruồi có thân xám cánh dài và 1/2 số ruồi có thân đen cánh cụt. Điều này chứng tỏ rằng 2 cặp gen-alen trên không phân ly độc lập như qui luật Mendel vì nếu chúng phân ly độc lập sẽ tạo thành các dạng giao tử hỗn hợp và sẽ tạo các con lai hỗn hợp là thân xám - cánh cụt và thân đen – cánh dài (xem hình 3.1 A). Morgan và học trò của ông đã giải thích hiện tượng đó cũng như hiện tượng ở cây đậu ngọt là gen B qui định thân xám-trội và gen V qui định tính trạng cánh dài-trội cùng định khu trong cùng một thể nhiễm sắc và các gen b (qui định thân đen-lặn) và v (qui định cánh cụt lặn) cùng định khu trong một thể nhiễm sắc (xem hình 3.1B). Còn khi xảy ra hiện tượng phân li độc lập thì các gen B và V cũng như các gen b và v phải ở trong các thể nhiễm sắc khác nhau (xem hình 3.1 A).

Gen B và V cùng ở trong 1 thể nhiễm sắc (và gen b, v cùng ở trong 1 thể nhiễm sắc tương đồng) được gọi là gen liên kết và khi phân ly vào giao tử chúng sẽ phân ly cùng nhau và sự di truyền các tính trạng do các gen đó qui định được gọi là di truyền liên kết. Vì lẽ rằng số thể nhiễm sắc trong cơ thể thì ít và số gen thì rất nhiều, cho nên mỗi một thể nhiễm sắc chứa rất nhiều gen, chúng tạo thành nhóm liên kết. Ví dụ ở ruồi quả có  $n = 4$  có 4 nhóm liên kết.



Hình 3.1: Sơ đồ lai so sánh phân li độc lập (A) và liên kết (B)

(A) - Gen B, V và b, v ở 2 thể nhiễm sắc sẽ phân ly độc lập.

(B) - Gen B, V cùng ở trong 1 thể nhiễm sắc và b, v cùng ở trong 1 thể nhiễm sắc sẽ phân ly liên kết.

### 12.2.4 Hiện tượng hoán vị gen và tái tổ hợp di truyền

Cũng chính T. H. Morgan khi thí nghiệm với ruồi quả nhưng ông cho ruồi cái F<sub>1</sub> thân xám - cánh dài lai với ruồi đực thân đen - cánh cụt thuần chủng (lai phân tích), ông thu được kết quả khác hẳn với 4 kiểu hình phân phối theo tỷ lệ sau:

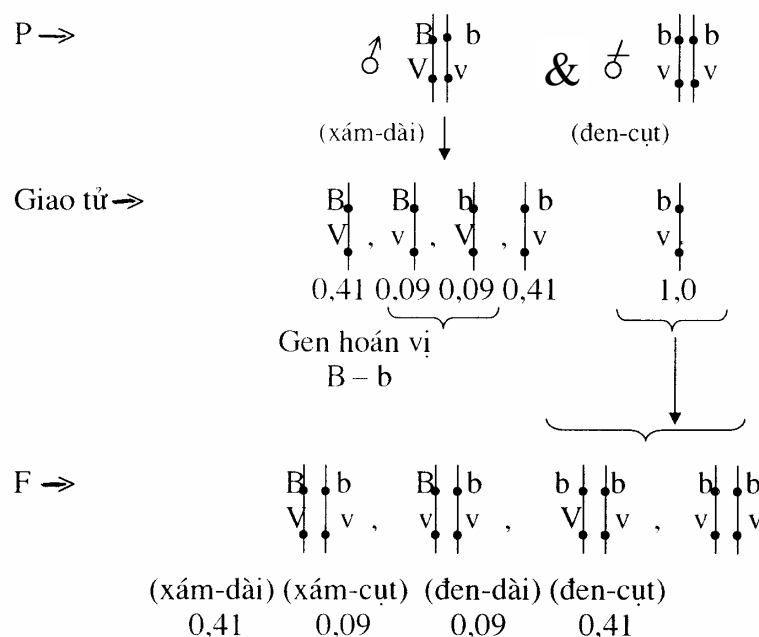
Ruồi thân xám-cánh dài = 0,41

Ruồi thân đen-cánh cụt = 0,41

Ruồi thân xám-cánh cụt = 0,09

Ruồi thân đen-cánh dài = 0,09

Kiểu phân ly này giống với trường hợp phân ly độc lập vì xuất hiện kiểu hình hỗn hợp khác bố, mẹ là ruồi thân xám - cánh cụt và ruồi thân đen - cánh dài nhưng với tỷ lệ ít hơn nhiều (0,9). Trong trường hợp này khi tạo giao tử ruồi cái  $F_1 \left( \frac{BV}{bv} \right)$  đã cho ra 4 loại giao tử là BV, bv, Bv, bV nhưng không theo tỷ lệ 1:1:1:1 mà theo tỷ lệ 0,41: 0,41: 0,09 : 0,09. Morgan cho rằng trong trường hợp này các gen B và V cũng như b và v đã liên kết không hoàn toàn là do có sự trao đổi chéo dẫn đến hoán vị gen qua phân bào giảm nhiễm tạo giao tử giữa 2 gen tương ứng B và v, cho nên mới xuất hiện 2 loại giao tử hỗn hợp là Bv và bV (mỗi loại chiếm 9%) (xem hình 3.2)



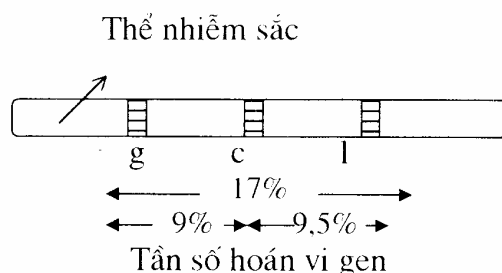
Hình 3.2: Sơ đồ lai phân tích khi có hoán vị gen

Sự trao đổi chéo và hoán vị gen xảy ra trong quá trình phân bào giảm nhiễm ở mức giữa các nhiễm sắc tử không phải chị em của cặp tương đồng dẫn đến sự biến đổi trong ADN và thể nhiễm sắc được gọi là *biến dị tổ hợp* vào tạo nên tính tổ hợp di truyền (xem phần trên). Trường hợp trên đây hoán vị gen chỉ xảy ra trong quá trình tạo giao tử cái và chỉ xảy ra giữa 1 cặp nhiễm sắc tử cho nên tạo ra 2 loại giao tử hoán vị là Bv và bV, còn 2 loại giao tử kia vẫn là giao tử liên kết là BV và bv. Tỷ lệ % các loại giao tử phụ thuộc vào tần số hoán vị. Tần số hoán vị được tính bằng tỷ lệ % các cá thể mang giao tử hoán vị. Ví dụ, trong thí nghiệm trên các cá thể ruồi thân xám-cánh cụt (9%) và ruồi thân đen-cánh dài (9%) thì tần số hoán vị = 9% + 9% = 18%. Hoán vị gen có thể xảy ra trong quá trình tạo giao tử đực hoặc có thể xảy ra cả ở đực và cái.

Trong trường hợp thí nghiệm với cây đậu vườn của Bateson và Punnet sự liên kết gen không hoàn toàn là do có hoán vị gen với tần số 11%  $\left[ \frac{(21 + 21)}{381} \right]$ .

Căn cứ vào hiện tượng liên kết gen và hoán vị gen, T. H. Morgan cùng với học trò của ông là Alfred H. Sturterant là những người đầu tiên xác định được các locut gen trong thể nhiễm sắc và đề xuất cách thức xây dựng bản đồ gen được gọi là *bản đồ liên kết* (Linkage map) (xem hình 3.3), trong đó thể hiện vị trí tương đối của các gen trong thể nhiễm sắc của

nhóm liên kết. Đơn vị bản đồ là 1% hoán vị gen hoặc được biểu thị bằng đơn vị Morgan. Một đơn vị Morgan biểu thị 100% hoán vị gen, như vậy 1% hoán vị gen được tính bằng 1 centiMorgan (1cM), và 10% hoán vị gen = 1dM.



Hình 3.3. Bản đồ liên kết gen

Hình 3.3. Dùng tần số hoán vị để lập bản đồ của 3 gen lặn liên kết là gen g (thân đen), gen c (mắt đá tía) và gen l (cánh cụt) ở ruồi quả.

Ngày nay với kỹ thuật lai tế bào soma và kỹ thuật gen để lập bản đồ gen đã xác nhận cách lập bản đồ của Morgan là đúng đắn.

### 12.2.5 Di truyền liên kết giới tính

Di truyền liên kết giới tính do T. H. Morgan phát hiện khi thí nghiệm lai ruồi quả cái mắt đá với ruồi quả đực mắt trắng và lai Ruồi quả cái mắt trắng với ruồi quả đực mắt đá đã phát hiện ra rằng tỷ lệ phân ly ở F<sub>2</sub> khác hẳn với quy luật Mendel và có liên quan đến thể nhiễm sắc giới tính (xem thêm phần trên -> cơ sở thể nhiễm sắc của di truyền), cụ thể các gen alen quy định màu mắt định khu trong thể nhiễm sắc X và vì ở ruồi cái có XX nên gen có alen, còn ở ruồi đực XY gen sẽ không có alen tương ứng, do đó ruồi đực chỉ cần có 1 alen đã thể hiện tính trạng và không phân ly theo quy luật Mendel như đối với các gen-alen định khu trong các cặp thể nhiễm sắc thường tương đồng.

Như vậy, di truyền liên kết giới tính là di truyền của các tính trạng do các gen quy định định khu trong thể nhiễm sắc giới tính.

Ở Người, *bệnh mù màu* (color blindness) không phân biệt râm màu đá và màu lục là bệnh có liên kết giới tính do gen qui định định khu trong thể nhiễm sắc X. Bệnh mù màu thường gặp ở nam giới. Bệnh *ưa chảy máu* (hemophilia) cũng là bệnh liên kết giới tính lặn do gen quy định nằm trong thể nhiễm sắc X.

### 12.2.6 Sự tương tác giữa các gen

Trong các thí nghiệm của Mendel ta thấy mỗi một tính trạng được quy định bởi một gen, ví dụ gen Y qui định màu vàng, gen y quy định màu xanh của hạt đậu, gen R quy định dạng trơn, gen r quy định dạng nhăn của hạt. Nhưng trong nhiều trường hợp một gen có thể quy định cho nhiều tính trạng và ngược lại một tính trạng có thể do nhiều gen quy định. Đó là thể hiện mối tương tác của các gen trong hệ gen trong quá trình hình thành các tính trạng.

#### 12.2.6.1 Tính đa hiệu của gen (Pleiotropy)

Trong trường hợp một gen gây ảnh hưởng lên nhiều tính trạng được gọi là tính đa hiệu của gen. Ví dụ ở người bệnh thiếu máu hồng cầu hình liềm thể hiện ở nhiều triệu chứng khác



nhuộm sắc như nhau, nhưng khác nhau ở chỗ noãn chứa nhiều tế bào chất còn hạt phấn thì hầu như không có tế bào chất.

Đối với các cơ thể sinh sản hữu tính dị giao tử- giao tử đực khác giao tử cái ở chỗ giao tử cái chứa rất nhiều tế bào chất, và trong tế bào chất chứa các bào quan như ty thể, lục lạp là các bào quan có chứa ADN (xem phần trên). ADN bào quan không chỉ khác biệt với ADN (thể nhiễm sắc) chứa trong nhân ở chỗ là ADN trần dạng vòng mà còn ở chỗ chúng không tạo thành cặp tương đồng và như vậy gen không có alen, cũng vì vậy mà sự di truyền của chúng không tuân theo quy luật phân ly của Mendel.

Đối với động vật khi ta dùng lừa cái lai với ngựa đực ta được con lai là con lạc đà, còn dùng lừa đực lai với ngựa cái ta được con lai là con la. Hai con vật lai này rất khác nhau về nhiều tính trạng. Đối với cơ thể dị giao tử di truyền tế bào chất còn được gọi là di truyền theo mẹ.

Di truyền tế bào chất được áp dụng rộng rãi trong công tác chọn giống cây trồng, vật nuôi, cũng như trong pháp y và công nghệ di truyền.

## Chương 13

# CƠ SỞ DI TRUYỀN CỦA TIẾN HÓA

### MỤC TIÊU:

*Sau khi học xong chương này, sinh viên sẽ có khả năng:*

- Trình bày được bản chất và yếu điểm của học thuyết tiến hóa của Darwin.
- Trình bày được khái niệm di truyền quần thể.
- Trình bày được tiến hóa vi mô và các nguyên nhân dẫn đến tiến hóa vi mô.
- Trình bày được biến dị di truyền và chọn lọc tự nhiên.
- Trình bày được khái niệm loài sinh học và cơ chế hình thành loài và đa dạng sinh học.
- Trình bày được khái niệm biến dị và chọn lọc tự nhiên trong quần thể người.
- Trình bày nguồn gốc sự sống và tiến hóa của hệ gen.

### 13.1 HỌC THUYẾT TIẾN HÓA CỦA DARWIN

Charles Darwin (1809-1882), nhà tự nhiên học người Anh sau nhiều năm đi nghiên cứu thực địa bằng con tàu Beagle qua các miền duyên hải Nam Mỹ và đặc biệt là ở quần đảo Galapagos, khảo sát rất nhiều về tính đa dạng của hệ thực vật và động vật và sau nhiều năm nghiên cứu phân tích, tư duy đã xuất bản cuốn sách "*Nguồn gốc các loài*" vào năm 1859 trong đó trình bày học thuyết tiến hóa của ông. Sự ra đời của học thuyết tiến hóa không chỉ là cuộc cách mạng trong khoa học tự nhiên mà cả trong văn hóa và tư duy triết học, vì vậy F. Engel đã đánh giá học thuyết tiến hóa là một trong ba phát kiến vĩ đại của thế kỷ 19. Học thuyết tiến

hóa của Darwin đã bác bỏ luận điểm sai lầm về sự bất biến của loài và đa dạng loài là do Thượng đế tạo nên và giải thích tính đa dạng của cơ thể sống (tính thích nghi và xuất hiện loài mới) bằng cơ chế chọn lọc tự nhiên dựa trên hai sự kiện chủ yếu:

Các loài có xu thế sản sinh ra nhiều con cái nhưng do hạn chế của điều kiện môi trường (thức ăn, nơi ở...) nên chỉ có một số là tồn tại và sinh sản (đấu tranh sinh tồn).

Có sự biến dị trong các cá thể của loài. Cá thể nào mang đặc tính thích nghi với điều kiện sống sẽ được chọn lọc tồn tại và sinh sản (chọn lọc tự nhiên).

Thuyết tiến hóa của Darwin giải thích cơ chế của tiến hóa thích nghi là chọn lọc tự nhiên và biến dị trong quần thể, nhưng chưa thể giải thích được cơ chế hình thành loài mới, chưa làm sáng tỏ được bản chất của biến dị và quá trình xuất hiện biến dị. Phải chờ đến những năm đầu của thế kỷ 20 các nhà tiến hóa luận đã kết hợp học thuyết tiến hóa của Darwin với học thuyết di truyền thành lập nên học thuyết tiến hóa tổng hợp.

## 13.2 CƠ SỞ DI TRUYỀN CỦA TIẾN HÓA

### 13.2.1 Biến dị di truyền trong quần thể

Quần thể (population) là đơn vị sinh học bé nhất chịu tác động của tiến hóa. Nghiên cứu quá trình và phương thức di truyền ở mức độ quần thể là đối tượng của di truyền học quần thể (population genetics). Khái niệm chủ yếu của di truyền quần thể là *vốn gen* (gene pool) là tập hợp tất cả các gen-alen của tất cả các cá thể trong quần thể. Vốn gen của quần thể là nguồn dự trữ cho sự rút thăm (tái thành lập) kiểu gen của các thế hệ cá thể tương lai của quần thể. Nguồn gốc biến dị di truyền trong vốn gen của quần thể là đột biến và biến dị tổ hợp.

Đột biến ở mức độ ADN và thể nhiễm sắc đều có thể dẫn đến tạo nên những alen mới trong vốn gen và chúng có thể được chọn lọc bởi môi trường và phổ biến trong quần thể. Đối với các cơ thể có vòng đời ngắn như vi khuẩn thì đột biến tuy là nguồn biến dị di truyền duy nhất nhưng chúng nhanh chóng được phổ biến trong quần thể.

Đối với các cơ thể sinh sản hữu tính như thực vật và động vật thì biến dị tổ hợp được tạo nên qua quá trình phân bào giảm nhiễm và thụ tinh sẽ dẫn đến sự hình thành nhiều tổ hợp di truyền đa dạng và phong phú trong quần thể.

Đột biến và biến dị tổ hợp là những quá trình xảy ra ngẫu nhiên và xác suất không mang tính chọn lọc và thích nghi, nhưng nhân tố môi trường đã chọn lọc chúng và phổ biến chúng trong quần thể.

### 13.2.2 Phân tích vốn gen. Công thức Hardy-Weinberg

Năm 1908 nhà toán học Anh là Hardy và bác sĩ người Đức là Weinberg khi phân tích vốn gen của quần thể qua các thế hệ đã đề ra qui luật cho rằng *trong điều kiện xác định, đối với một quần thể đủ lớn có giao phối ngẫu nhiên tần số gen-alen (tần số kiểu gen) không đổi qua các thế hệ*. Qui luật đó được biểu diễn bởi công thức:

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1$$

trong đó p là tần số của gen và q là tần số của alen tương ứng. Ví dụ, trong quần thể có gen A (trội) và alen a (lặn) thì kiểu gen của quần thể sẽ là AA, aA, Aa và aa.



Tần số của gen A là p và tần số kiểu gen AA là  $p \times p = p^2$ .

Tần số của alen a là q và tần số kiểu gen aa là  $q \times q = q^2$ .

Tần số kiểu gen Aa + aA = 2pq.

Trong quần thể mỗi cá thể chỉ mang một cặp alen vì vậy  $p + q = 1$  và tần số kiểu gen  $(p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2 = 1$ .

Ví dụ, trong một quần thể cây hoa, alen A qui định màu hoa đỏ (trội) và alen a (lặn) qui định màu hoa trắng. Tần số alen A là  $p = 80\%$  hay là 0,8, như vậy tần số alen a là  $q = 0,2$ . Tần số kiểu gen AA là  $p^2 = 0,8 \times 0,8 = 0,64$ , tần số kiểu gen aa là  $q^2 = 0,2 \times 0,2 = 0,04$  và tần số kiểu gen Aa sẽ là  $2pq = 2 \times 0,8 \times 0,04 = 0,32$ . Như vậy vốn gen của quần thể có tần số là  $0,64 + 0,32 + 0,04 = 1$ .

Công thức Hardy-Weinberg thể hiện trạng thái cân bằng của quần thể. Trạng thái cân bằng của quần thể chỉ đạt được trong điều kiện xác định như sau:

Không có tác động của đột biến, của phiêu bạt gen, của dòng gen.

Không có tác động của chọn lọc tự nhiên.

Có sự giao phối ngẫu nhiên nghĩa là các kiểu gen có cùng độ thụ tinh và sức sống như nhau.

Đối với quần thể người có thể áp dụng công thức Hardy-Weinberg để tính số phần trăm người mang gen qui định bệnh di truyền. Ví dụ, bệnh Phenylketon niệu (Phenylketonuria) là bệnh di truyền thể hiện ở chỗ cơ thể không phân giải được phenylalanin do đó làm cho bệnh nhân bị kém phát triển về trí tuệ. Theo thống kê ở Mỹ có 1/10000 ca em bé sinh ra bị bệnh. Bệnh do alen lặn qui định và như vậy tần số các cá thể mang bệnh là  $q^2 = 0,0001$  và tần số của alen lặn sẽ là  $q = \sqrt{0,0001} = 0,01$ , và tần số của alen trội là  $p = 1 - q = 1 - 0,01 = 0,99$ . Ta hãy tính tần số các cá thể dị hợp mang alen bệnh. Tần số kiểu gen dị hợp là  $2pq = 2 \times 0,99 \times 0,01 = 0,0198$ . Như vậy có khoảng 2% dân Mỹ có mang alen gây bệnh Phenylketon niệu. Những người dị hợp mang alen bệnh không thể hiện bệnh nhưng có thể di truyền gen bệnh cho con cháu. Thống kê và đánh giá được tần số các alen gây bệnh di truyền nguy hiểm trong quần thể cho phép đề ra các dự án dự phòng và bảo vệ sức khỏe cộng đồng một cách hữu hiệu.

### 13.2.3 Tiến hóa vi mô (Microevolution)

Học thuyết tiến hóa hiện đại phân biệt hai quá trình tiến hóa là tiến hóa vi mô và tiến hóa vĩ mô.

Tiến hóa vi mô (còn gọi là tiến hóa nhỏ) là quá trình tiến hóa diễn ra trong đơn vị sinh học bé nhất là quần thể và như vậy có thể xác định *tiến hóa vi mô là sự biến đổi tần số kiểu gen trong quần thể*.

Một quần thể không tiến hóa là quần thể trong đó vẫn giữ cân bằng Hardy-Weinberg nghĩa là vốn gen luôn giữ ổn định qua các thế hệ. Như vậy, muốn có tiến hóa phải có sự biến đổi trong vốn gen của quần thể. Trong tự nhiên ít khi quần thể giữ được cân bằng di truyền bởi vì quần thể luôn bị tác động của nhiều nhân tố gây nên sự biến đổi vốn gen của quần thể dẫn đến quá trình tiến hóa nhỏ. Thường có 4 nguyên nhân gây nên tiến hóa nhỏ:

*Biến dị di truyền.* Biến dị di truyền dẫn đến làm thay đổi vốn gen của quần thể, làm tăng hoặc làm giảm tần số alen nào đấy hoặc làm xuất hiện những alen mới. Những biến dị này có được di truyền và phổ biến qua các thế hệ hay không là còn tùy thuộc vào nhân tố chọn lọc tự nhiên và thông qua sinh sản.

*Hiện tượng phiêu bạt gen (genetic drift).* Hiện tượng phiêu bạt gen thường xảy ra trong quần thể nhỏ với số lượng cá thể ít và dẫn tới mất cân bằng Hardy-Weinberg, cũng vì vậy mà để có cân bằng thì quần thể phải đủ lớn.

Các cá thể trong thế hệ sau được truyền thụ kiểu gen từ thế hệ trước với tần số gen-alen một cách ngẫu nhiên và theo qui luật xác suất nghĩa là để có được tần số của thế hệ sau càng giống thế hệ trước thì quần thể phải càng lớn. Quần thể càng bé thì độ sai lệch về tần số càng lớn và dẫn đến mất cân bằng trong vốn gen. Ví dụ, trong một quần thể cây hoa đá, hoa trắng chỉ có tất cả 10 cây với vốn gen có tần số alen A (đỏ) là  $p = 0,7$  và tần số alen a (trắng) là  $q = 0,3$  trong đó chỉ có 5 cây là sinh sản và cho ra thế hệ sau 10 cây với tần số  $p = 0,5$  và  $q = 0,5$ , đến thế hệ thứ 3 thì chỉ có 2 cây là sinh sản và cho ra 10 cây với tần số  $p = 1$  và  $q = 0$ . Như vậy, alen a đã bị loại ra khỏi quần thể.

Cơ chế tiến hóa do sự biến đổi vốn gen trong quần thể bé tuân theo qui luật xác suất (may mắn) được gọi là *phiêu bạt gen*. Phiêu bạt gen có thể làm giảm độ biến dị của quần thể dẫn đến sự bảo tồn các dạng thích nghi hẹp. Phiêu bạt gen cũng có thể tác động sáng tạo dẫn đến tạo nên tiến hóa phân ly hình thành các quần thể mới ví dụ ở các đảo, các hồ cô lập v.v...

*Dòng gen (gene flow).* Cân bằng Hardy-Weinberg đòi hỏi quần thể phải có vốn gen cô lập với các quần thể khác. Trong tự nhiên các quần thể không hoàn toàn cô lập mà luôn luôn có sự trao đổi gen giữa các quần thể (dòng gen) thông qua sự di cư hoặc nhập cư của các cá thể hoặc giao tử hữu thụ từ một quần thể này sang một quần thể khác. Sự di cư hoặc nhập cư dẫn tới làm thay đổi vốn gen của quần thể. Ví dụ với quần thể hoa đá, hoa trắng đã dẫn, nếu có trận gió mạnh thổi mang theo toàn phần hoa trắng vào vườn cây hoa bên cạnh sẽ dẫn tới làm tăng tần số gen a trong quần thể cây hoa của vườn.

Đối với quần thể người trong thời hiện đại sự di cư, nhập cư diễn ra trên tất cả quốc gia và dòng gen là nhân tố quan trọng trong sự tiến hóa vi mô của các quần thể Người trước đây sống biệt lập.

#### *Chọn lọc tự nhiên.*

Phiêu bạt gen, dòng gen và đột biến đều là nguyên nhân của tiến hóa vi mô nhưng tác động của chúng không nhất thiết dẫn đến thích nghi với môi trường nếu như những biến đổi đó không được chọn lọc và di truyền cho các thế hệ sau. Chỉ có chọn lọc tự nhiên mới tạo nên tiến hóa thích nghi. Như vậy, đặc tính thích nghi của sinh vật không mang tính mục đích luận mà tiến hóa thích nghi là sự phối hợp giữa cái ngẫu nhiên là biến dị trong vốn gen với cái tất yếu là chọn lọc tự nhiên tức là sự sống còn của các cá thể sinh sản hiệu quả nhất (cho nhiều con cháu hữu thụ ở các thế hệ sau). Quan niệm “*đấu tranh sinh tồn*” và “*tồn tại của cá thể thích nghi nhất*” của Darwin về chọn lọc tự nhiên phải hiểu là sự đóng góp của một cá thể này vào vốn gen của thế hệ tương lai nhiều hơn so với các cá thể khác. Nếu chỉ có thích nghi với môi trường mà không để lại con cháu hữu thụ cho thế hệ tương lai thì cũng không thể có tiến hóa. Như vậy, sinh sản ra nhiều con cháu hữu thụ là vấn đề cốt lõi của chọn lọc tự nhiên. Chọn lọc tự nhiên thường thể hiện tác động theo 3 phương thức: chọn lọc định hướng, chọn lọc phân ly và chọn lọc ổn định.

Để thấy rõ được vai trò của chọn lọc tự nhiên ta hãy xem xét 3 trường hợp sau đây trong di truyền quần thể người:

*Di truyền bệnh thiếu máu hồng cầu hình liềm.* Trong quần thể người Mỹ gốc da đen châu Phi có đến 1/ 500 người bị bệnh. Bệnh do alen lặn gây nên, như vậy chỉ có những người đồng hợp về alen lặn mới thể hiện bệnh. Có khoảng 1 trường hợp trong 11 người Mỹ da đen mang alen bệnh ở trạng thái dị hợp tuy họ không thể hiện bệnh nhưng họ có thể truyền alen bệnh cho con cháu. Một vấn đề đặt ra là tại sao alen bệnh lại rất phổ biến trong quần thể người Mỹ gốc châu Phi so với quần thể người Mỹ nói chung? Các nhà di truyền học tiến hóa giải thích rằng ở châu Phi nhiệt đới alen bệnh là alen đột biến (do sự đột biến trong codon của axit glutamic biến thành codon của valin trong gen mã hóa cho mạch beta của hemoglobin) vừa có hại và vừa có lợi. Nếu ở trạng thái đồng hợp chúng sẽ gây nên bệnh, nhưng những người mang alen ở trạng thái dị hợp có khả năng chống chịu bệnh sốt rét là bệnh rất phổ biến ở các vùng nhiệt đới. Nghiên cứu sự phân vùng của alen bệnh thiếu máu hồng cầu hình liềm trên thế giới cho thấy tần số của chúng tăng cao trùng hợp với vùng phân vùng tăng cao của bệnh sốt rét. Trong các quần thể người ở vùng nhiệt đới alen lặn đơn thường gặp với tần số từ 0,2 đến 20%, như vậy tần số alen đồng hợp lặn sẽ là  $q^2 = 0,2 \times 0,2 = 0,04$  tức là có 4% dân số bị bệnh hồng cầu hình liềm và tử vong và tần số người dị hợp  $2pq = 0,8 \times 0,2 = 0,32$ , có nghĩa là trong dân số có đến 32% mang gen dị hợp không thể hiện bệnh nhưng có khả năng chống chịu bệnh sốt rét. Những người không mang gen bệnh tuy không bị bệnh thiếu máu nhưng dễ dàng bị muỗi sốt rét tấn công và bị bệnh sốt rét. Như vậy, alen lặn tuy có hại nhưng đã được chọn lọc và phổ biến trong quần thể.

*Bệnh tim mạch.* Bệnh tim mạch là bệnh rất nguy hiểm và rất phổ biến hiện nay. Những nghiên cứu về di truyền tiến hóa cho thấy rằng bệnh do chế độ dinh dưỡng kết hợp với cơ cấu di truyền do con người thừa hưởng từ tổ tiên xa xưa của mình. Bệnh thể hiện nhiều nhất ở những nước phát triển cao như Mỹ, châu Âu với chế độ dinh dưỡng giống với cư dân của các bộ lạc người tiền sử dinh dưỡng chủ yếu bằng thịt thú rừng bỏ béo nên cơ thể tích nhiều mỡ. Quá trình chọn lọc tự nhiên trong thời kỳ đói rét đã chọn lọc những cá thể thích nghi tích nhiều mỡ được sống sót và tồn tại, vì vậy tập tính đó được di truyền lại cho đến ngày nay (tất cả chúng ta hầu như ai cũng thích ăn chất béo bổ) và khi có điều kiện môi trường là dinh dưỡng quá nhiều chất béo bổ thì dễ phát sinh bệnh tim mạch.

*Tính kháng thuốc kháng sinh của vi khuẩn gây bệnh.* Nền Y học hiện đại sử dụng chất kháng sinh làm thuốc để điều trị các bệnh nhiễm trùng là một kỳ tích trong sự nghiệp bảo vệ sức khỏe con người. Nhưng chúng ta cũng đang đứng trước một vấn đề nan giải là trong quá trình sử dụng thuốc đã làm xuất hiện những chủng quần vi khuẩn kháng thuốc. Tính kháng thuốc được xuất hiện do chọn lọc tự nhiên cũng giống như tính kháng thuốc trừ sâu xuất hiện ở bọ sâu bọ có hại, là do có sự chọn lọc các cá thể đột biến trong chủng quần.

Vi khuẩn (thường xuyên xuất hiện với tần số rất cao) chống chịu được với tác động của thuốc. Các cá thể đột biến có khả năng tiết ra các enzym có tác động phân hủy thuốc hoặc sử dụng thuốc như là nguồn dinh dưỡng. Tính kháng thuốc của vi khuẩn gây bệnh cũng như của sâu bọ gây hại mùa màng đang đặt ra những vấn đề cấp bách cho y tế công cộng.

#### 13.2.4 Tiến hóa vĩ mô

Tiến hóa vĩ mô hay là tiến hóa lớn (macroevolution) là quá trình hình thành loài mới và các bậc phân loại trên loài tạo nên đa dạng sinh học trên quả đất.

Tiến hóa vi mô thể hiện đặc tính thích nghi có thể dẫn đến hình thành loài mới theo trục tuyến cùng một hướng nghĩa là từ một loài cũ sẽ hình thành chỉ một loài mới và như vậy không tạo nên đa dạng loài. Tiến hóa theo kiểu phân nhánh tức là từ một loài cũ có thể hình

thành nhiều loài mới và như vậy sẽ tạo nên đa dạng loài và là kiểu tiến hóa chủ yếu để tạo nên hàng triệu loài như hiện nay.

**Định nghĩa về loài.** Khái niệm loài sinh học đã được Ernst Mayr xác định từ năm 1927 là quần thể hoặc nhóm quần thể trong đó các cá thể có tiềm năng giao phối lẫn nhau trong điều kiện tự nhiên và sản sinh ra con cái hữu thụ. Các cá thể khác loài không thể giao phối với nhau hoặc có thể giao phối nhưng không cho con cái hữu thụ. Ví dụ tất cả các cá thể người trên quả đất đều thuộc loài *Homo sapiens* và có khả năng kết hôn với nhau và sinh con cháu hữu thụ, còn con Người và khỉ Simpanzê thuộc hai loài khác nhau vì chúng không thể giao phối với nhau. Ngựa và lừa là hai loài khác nhau vì con của chúng là con lai là bất thụ. Như vậy, sự cách ly sinh sản đã ngăn cản sự trao đổi gen giữa các loài và giữ cho vốn gen của loài được cách ly. Tất nhiên định nghĩa về loài chỉ áp dụng cho các cơ thể sinh sản hữu tính và không thể áp dụng cho các cơ thể sinh sản vô tính như vi khuẩn chẳng hạn.

Sự cách ly sinh sản có thể xảy ra ở giai đoạn tiền hợp tử hoặc ở giai đoạn hậu hợp tử. Cách ly tiền hợp tử bao gồm cách ly về thời gian: khác nhau về thời kỳ chín sinh dục, khác nhau về sinh sản theo mùa, hoặc do cách ly địa lý do ngăn cách núi sông, hoặc do cách ly tập tính như tập tính sinh dục không giống nhau, hoặc do cách ly cơ học như cấu tạo cơ quan sinh dục không phù hợp với nhau, hoặc do cách ly giao tử trong đó giao tử đực và giao tử cái không thể thụ tinh với nhau. Sự cách ly sinh sản xảy ra ở giai đoạn hậu hợp tử là giai đoạn sau thụ tinh và giai đoạn phát triển phôi thai bao gồm hợp tử và phôi thai không có sức sống hoặc con lai bất thụ, ví dụ con lai bất thụ là con lai giữa ngựa và lừa.

### 13.3 NGUỒN GỐC SỰ SỐNG, TIẾN HÓA CỦA HỆ GEN

#### 13.3.1 Nguồn gốc sự sống

Từ thời cổ đại cho đến ngày nay khi thảo luận về xuất xứ của cơ thể sống có hai giả thuyết:

Giả thuyết ngẫu nhiên hay là vô sinh (abiogenesis) cho rằng cơ thể sống được xuất hiện từ vật chất vô cơ, ví dụ từ bùn đất có thể xuất hiện giun dế, từ thịt thối xuất hiện vi khuẩn, từ đồng rác xuất hiện bọ, chuột.

Giả thuyết hữu sinh (biogenesis). Đến thế kỷ XIX với những thí nghiệm tài tình của mình L.Pasteur đã bác bỏ thuyết vô sinh và chứng minh rằng cơ thể sống được sinh ra từ cơ thể sống có sẵn từ trước chứ không thể từ chất vô cơ. Quan điểm của Pasteur được các nhà khoa học ủng hộ vì nó đúng với thực tế thế giới sống hiện nay, vì trong điều kiện hiện nay sự sống chỉ xuất hiện từ sự sống có trước. Nhưng quan điểm hữu sinh đã bị các nhà duy tâm siêu hình lợi dụng để ủng hộ cho thuyết sáng tạo ra thế giới hữu sinh là do Thượng đế vì học thuyết hữu sinh không thể giải thích được sự sống đầu tiên là xuất xứ từ đâu.

Học thuyết hiện đại về nguồn gốc sự sống cho rằng sự sống có nguồn gốc vừa vô sinh vừa hữu sinh. Trong điều kiện của quả đất hiện nay sự sống chỉ có thể xuất hiện bằng con đường hữu sinh nghĩa là từ những cơ thể sống có trước. Vi khuẩn được sinh ra từ vi khuẩn có sẵn chứ không phải từ thịt thối, thịt thối chỉ là thức ăn của vi khuẩn. Giun đất được sinh ra từ giun đất bố mẹ có trước, đất chỉ là nơi cư trú và thức ăn cho giun. Đồng rác bản thủ chỉ là nơi cư trú của chuột, bọ, còn chuột, bọ được sinh ra từ chuột, bọ bố mẹ có trước. Nhưng trong quá trình tiến hóa lịch sử của quả đất trải qua trên 4 tỷ năm thì sự sống đầu tiên được xuất hiện

một cách vô sinh nghĩa là từ vật chất vô cơ dưới tác động của những quá trình lý hóa trong điều kiện tiền sử của quả đất trải qua 4 giai đoạn:

Giai đoạn tổng hợp vô sinh các chất hữu cơ đơn hợp. Trong điều kiện của quả đất cách đây trên 4 tỷ năm dưới tác động của các lực tự nhiên như bức xạ tử ngoại, chớp điện v.v... các chất vô cơ trong khí quyển và thủy quyển nguyên thủy kết hợp với nhau tạo nên các chất hữu cơ đơn hợp như các axit amin, các nucleotit là những hợp chất cần thiết để xây dựng nên sự sống. Năm 1953, Stanley Miller một sinh viên 23 tuổi của trường Đại học Chicago đã thực hiện thí nghiệm nổi tiếng tổng hợp được các chất hữu cơ đơn giản như các axit amin từ những chất vô cơ giống với thành phần khí quyển cổ xưa của quả đất (ammonia, hydro, methan và hơi nước) trong một chiếc bình có phóng tia lửa điện. Nhiều năm sau trong nhiều phòng thí nghiệm các nhà khoa học đã lặp lại thí nghiệm của Miller đã tổng hợp được đủ 20 loại axit amin, một số chất glucit, lipit và các nucleotit và cả ATP. Những năm gần đây các nhà khoa học cũng đã phát hiện các chất hữu cơ có trong các mảnh thiên thạch, trong các đám mây khí giữa các vì sao.

Giai đoạn tổng hợp vô cơ các chất trùng hợp đại phân tử. Các nhà khoa học giả thiết rằng giai đoạn trùng hợp các đại phân tử như axit nucleic, protein xảy ra một cách ngẫu nhiên trong môi trường nước trên nền đất sét-cát của các vực nước từ các chất hữu cơ do nước mưa dẫn tới. Các axit amin liên kết với nhau tạo thành peptit đơn giản rồi protein, các nucleotit liên kết với nhau tạo thành đầu tiên là ARN và về sau là ADN. Nhiều thí nghiệm với mô hình làm thấm ngập các dung dịch các chất hữu cơ đơn hợp trên nền cát, đất sét nóng và khi nhiệt làm bốc hơi nước các chất hữu cơ tạo thành lớp và liên kết ngẫu nhiên tạo thành chất trùng hợp ví dụ các polypeptit.

Giai đoạn hình thành các phân tử tự tái bản. Đặc tính cơ bản nhất của sự sống là tính tự sinh sản thể hiện ở tính tự tái bản của phân tử ADN. Nhiều dẫn liệu đã chứng minh rằng phân tử tự tái bản xuất hiện đầu tiên là ARN không cần có sự tham gia của enzym. Bằng thực nghiệm người ta đã chứng minh rằng phân tử ARN ngắn có thể được tạo thành từ các ribonucleotit một cách ngẫu nhiên mà không cần có sự xúc tác của enzym (protein) và có thể là chúng tự xúc tác lẫn nhau một khi đã xuất hiện nhiều dạng ARN khác nhau. Hiện nay các nhà nghiên cứu đã tìm thấy nhiều dạng ARN đóng vai trò xúc tác trong tế bào và gọi chúng là ribozym. Trong quá trình tiến hóa về sau vai trò tích thông tin di truyền được chuyển cho ADN và mối quan hệ giữa ADN-ARN và protein được thành lập.

Giai đoạn hình thành tế bào nguyên thủy. Đặc tính tổ chức tế bào thể hiện ở mối tương tác giữa các đại phân tử chủ yếu là giữa ADN-ARN và Protein trong một không gian cô lập khỏi môi trường xung quanh bằng lớp màng lipit. Đó là hình ảnh của một tổ chức tế bào nguyên thủy. Những thực nghiệm trong phòng thí nghiệm đã chứng minh rằng các giọt được gọi là "coaxecva" có thể được hình thành ngẫu nhiên từ các dung dịch các chất trùng hợp và được bao bởi lớp màng lipit cô lập với môi trường (giả thuyết coaxecva của Oparin về nguồn gốc sự sống). Các giọt tiền tế bào này có thể tích lũy năng lượng, sinh trưởng và phân chia và chịu tác động của chọn lọc tự nhiên và trong quá trình tiến hóa tiếp theo sẽ hình thành nên dạng tế bào nguyên thủy giống như tế bào Procaryota. Dạng tế bào Eucaryota được hình thành bằng con đường phức tạp hóa cấu trúc do sự tự phân hóa các bào quan như mạng lưới nội chất, phức hệ Gongi, màng nhân v.v... Hoặc do sự cộng sinh để hình thành các bào quan có chức năng chuyển hóa năng lượng như ty thể và lục lạp.

### 13.3.2 Tiến hóa của hệ gen

Gen như ta đã biết có bản chất là ARN hoặc ADN là đơn vị tích thông tin di truyền được tập hợp thành tổ chức hệ gen (genome). Gen cũng như hệ gen được xuất hiện và tiến hóa trong quá trình tiến hóa của sự sống. Như phần trên đã nói có thể là phân tử ARN xuất hiện trước về sau mới chuyển nhiệm vụ tích thông tin di truyền cho ADN còn ARN chỉ đóng vai truyền đạt thông tin di truyền. Hiện nay còn tồn tại nhiều virus sử dụng ARN để tích thông tin di truyền ví dụ virus khảm thuốc lá, virus HIV v.v... Trong quá trình ký sinh dung hợp trong tế bào vật chủ virus HIV có thể phiên mã ngược từ ARN thành ADN để tích thông tin di truyền của chúng. Đối với virus và Procaryota chúng có ADN là phân tử mạch đơn hoặc mạch kép ở dạng trần không liên kết với histon, có cấu tạo vòng và búi với hàm lượng tương ứng với số lượng gen chứa trong đó. Ví dụ thực khuẩn thể MS2 có ARN mạch đơn chứa 3569 nucleotit tạo nên 4 gen, thực khuẩn thể X174 có mạch đơn ADN chứa 5386 nucleotit tạo nên 11 gen. Virus có nhiều gen nhất là thực khuẩn thể T2 ADN của chúng chứa tới 150 gen. Đối với Procaryota thì hàm lượng ADN và số lượng gen nhiều hơn, ví dụ vi khuẩn *E. coli* có mạch kép ADN chứa 4,64 triệu đôi nucleotit tạo nên khoảng 3500-4000 gen. Đối với Eucaryota thì cấu trúc của gen và tổ chức của hệ gen phức tạp hơn nhiều. Trong lúc Procaryota có ADN trần và hệ gen đơn bội (gen không có alen tương ứng) thì Eucaryota có ADN ở dạng mạch kép thẳng luôn liên kết với histon tạo thành thể nhiễm sắc và tồn tại ở dạng lưỡng bội (gen có alen tương ứng). Gen cũng như hệ gen ở Eucaryota có cấu trúc rất phức tạp. Hàm lượng ADN rất lớn và không tương ứng với số lượng gen chứa trong đó. Số lượng gen nhiều khi chỉ chiếm từ 10%-20% hàm lượng ADN. Gen có cấu tạo ngoài những đôi nucleotit mã hóa cho axit amin còn chứa các nucleotit đóng vai trò hỗ trợ và điều chỉnh hoạt động của gen, ở cơ thể tiến hóa càng cao thì yếu tố này càng nhiều, cũng vì vậy mà có một nghịch lý là ở Eucaryota hàm lượng ADN không tương ứng với số lượng gen mà cơ thể có và tuy rằng số lượng gen là tăng theo mức độ tiến hóa và độ phức tạp của cơ thể nhưng hàm lượng ADN thì không thể hiện qui luật đó. Ta hãy xem một vài ví dụ: Nấm men *Saccharomyces* chứa hàm lượng đơn bội ADN là 12,1 triệu đôi nucleotit có khoảng 6000 gen, ruồi quả *Drosophila* chứa hàm lượng đơn bội ADN là 140 triệu đôi nucleotit nhưng số gen chỉ có khoảng 10.000-20.000 và con Người đỉnh cao nhất của tiến hóa chứa hàm lượng đơn bội 3 tỷ đôi nucleotit nhưng số gen chỉ có khoảng 35.000 gen mà thôi (theo tài liệu công bố trong tạp chí *Science* Vol.291.Feb.2001), nghĩa là chỉ hơn gấp đôi so với ruồi quả. Trong lúc đó bọ ếch nhái lại chứa hàm lượng rất cao, cao hơn nhiều so với động vật có vú. Ví dụ ếch *Rana esculenta* có ADN đơn bội đạt tới 15 tỷ đôi nucleotit nhiều gấp 5 lần so với con người và đặc biệt là con Salamandra (một loài ếch nhái có đuôi) có hàm lượng ADN đơn bội đạt tới 90 tỷ đôi nucleotit nghĩa là gấp 6 lần so với ếch (cùng một lớp) và 30 lần so với con người. Như vậy, rõ ràng rằng không thể dùng hàm lượng ADN để đánh giá mức độ tiến hóa của các cơ thể mà phải căn cứ vào cấu trúc của gen và tổ chức của hệ gen của chúng. Hy vọng rằng khi hệ gen của các cơ thể được giải mã hoàn toàn các nhà tiến hóa luận sẽ lý giải được nghịch lý đã nêu.

Hệ gen của Eucaryota là lưỡng bội, thể nhiễm sắc tồn tại thành cặp tương đồng và gen có alen tương ứng. Cấu trúc của thể nhiễm sắc cũng rất phức tạp, được phân hóa thành thể nhiễm sắc thường và thể nhiễm sắc giới tính, vùng tâm động (centromere), vùng cùng tiết (telomere), vùng NOR (vùng chứa các gen rARN) v.v... Tổ chức như thế thể hiện phương thức đa dạng hóa cơ cấu di truyền (genotip) của cơ thể và đa dạng hóa cấu trúc và chức năng của cơ quan kiểu hình (phenotip).