

Chương 1

TẾ BÀO

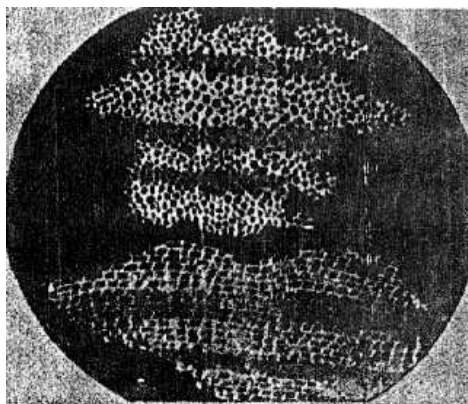
I. Khái niệm tế bào

Tế bào là đơn vị cơ sở của sự sống, bao gồm vật chất sống và không sống, tác động qua lại với nhau và thống nhất với nhau bởi ba quá trình: Chuyển hoá vật chất, chuyển hoá năng lượng và chuyển hoá thông tin. Các đặc tính sống chỉ biểu hiện đầy đủ, thống nhất, đồng bộ, hài hoà ở mức tổ chức tế bào và ở các mức độ tổ chức cao hơn.

Ở giai đoạn rất sớm của sự tiến hoá sự sống, đã chỉ ra rằng, trạng bị cơ bản, bắt buộc được thiên nhiên chọn lọc, đó phải là tế bào. Sự sống được bắt đầu thể hiện dưới dạng hình thái cấu tạo tế bào nguyên thủy, cực kỳ đơn giản, tương tự các dạng tiền thân tế bào.

Trong quá trình tiến hoá từ tế bào sinh vật tiền nhân (prokaryota) đến tế bào sinh vật nhân thực (eucaryota), tế bào cấu tạo ngày càng phức tạp, phân hoá nhiều bào quan với các chức năng chuyên biệt khác nhau, đạt đến mức chuyên hoá hình thái đa dạng và chức năng cao, phong phú.

Thuật ngữ tế bào (cellula, tiếng la tinh có nghĩa là căn buồng nhỏ) được Robert Hooke người Anh đưa ra vào thế kỷ 17. Ông là người đầu tiên sử dụng kính hiển vi quang học, quan sát các lát cắt mỏng nút chai, thấy có nhiều ô nhỏ giống như tổ ong, mỗi ô nhỏ ông gọi là tế bào (hình 1). Thực ra, các ô mà ông quan sát được ở mảnh bần nút chai, chỉ là vách bao quanh tế bào thực vật đã chết. Sau này ông đã nhận biết được tế bào ở những mô thực vật khác và thấy các ô tế bào sống đều chứa đầy chất "dịch". Trải qua hai thế kỷ, nhờ kính hiển vi ngày càng hoàn thiện, người ta ngày càng chú ý tới chất nguyên sinh và thể vùi của nó. Người ta cho rằng chất nguyên sinh là phần chính của tế bào, còn vách là



Hình 1: Cấu tạo hiển vi lát cắt vi phẫu miếng bần .

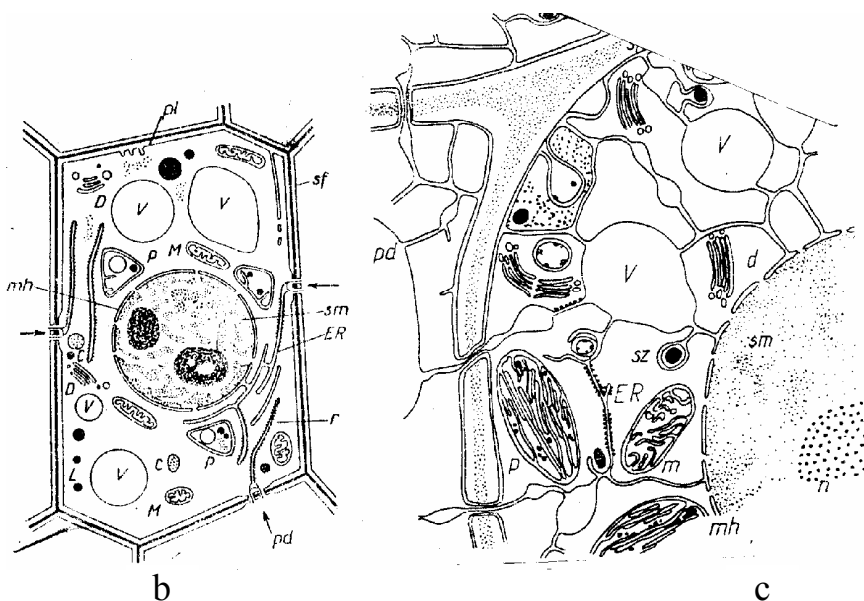
Hình của Robert Hooke trong cuốn sách "Hình hiển vi" của ông xuất bản năm 1665. Trong cuốn sách này Hooke đã mô tả nhiều đối tượng trong số các đối tượng mà ông đã nghiên cứu bằng kính hiển vi do ông thiết kế

là phần chính của tế bào, còn vách là

sản phẩm tiết từ chất nguyên sinh của tế bào thực vật, cũng như tế bào nấm. Tế bào động vật thường không có vách.

Chất nguyên sinh có nghĩa là thành phần sống bao gồm tế bào chất, các bào quan và nhân. Năm 1880, Hanstein đưa ra thuật ngữ "thể nguyên sinh" để chỉ một đơn vị chất nguyên sinh chứa trong tế bào. Như vậy, tế bào thực vật, tế bào nấm là thể nguyên sinh có vách bao bọc bên ngoài, còn thể nguyên sinh của tế bào động vật không có vách bao bọc bên ngoài.

Những nghiên cứu về sau, người ta đã khám phá được các thành phần của thể nguyên sinh. Năm 1831, Robert Brown đã phát hiện nhân trong tế bào. Năm 1846 Hugo Von Mohl đã tìm thấy có sự khác nhau giữa chất nguyên sinh và dịch tế bào, năm 1862 Kolliker đã phân biệt được tế bào chất bao quanh nhân. Tiếp theo là những khám phá về nhiều chi tiết hiển vi và siêu hiển vi khác nhau, đầu tiên với kính hiển vi quang học như các lập thể, ty thể, nhiễm sắc thể, phân bào nguyên phân, giảm phân ... và sau này ở thế kỷ 20 với kính hiển vi điện tử như ribôxôm, mạng lưới nội chất, ADN, gen ... được phát minh.



Hình 2. Sơ đồ cấu tạo hiển vi (b) và siêu hiển vi (c) tế bào thực vật

sf = vách tế bào, pd= sợi liên bào, pl = màng ngoại chất; ER = mạng lưới nội chất; sm = nhân tế bào; mh = màng kép nhân; r = ribôxôm; n = hạch nhân; m = ti thể; sz = thể cầu; d = dictyoxôm; P = lục lạp; v = không bào; L = lipit.

Người ta phân biệt trong tế bào có hai nhóm thành phần: chất nguyên sinh và không phải chất nguyên sinh. Theo thói quen, người ta mô tả những thành phần của nhóm chất nguyên sinh là chất sống, còn nhóm thành phần không phải chất nguyên sinh là chất không sống. Rõ ràng là không thể vạch ra một ranh giới rõ rệt giữa thành phần sống và không sống, bởi vì trong tế bào, có thể chuyển hoá từ chất không sống trở thành chất sống và ngược lại, mặt khác trong tế bào, thành phần chất nguyên sinh tác động qua lại với thành phần không phải chất nguyên sinh tạo nên sự sống của tế bào.

Như vậy, tế bào có thể xác định như một thể nguyên sinh có hoặc không có vách bao bọc, có liên quan với các hoạt động sống của tế bào.

Ở tế bào sinh vật tiền nhân, "nhân", nhiễm sắc thể ở trạng thái phân tán chưa có màng kép nhân bao bọc đó là tế bào nhân sơ, ở tế bào sinh vật nhân thực, các nhiễm sắc thể được bao bọc trong màng kép nhân, đó là tế bào nhân chuẩn (nhân thực).

Trong quá trình phát triển, một số tế bào, mô có nhiều hơn một nhân như trường hợp của các tế bào cộng bào hay hợp bào, chẳng hạn như ở một số tảo và nấm. Thể bào tử của nấm bậc cao, tế bào thường có hai nhân, mô, phôi nhũ của một số cây Hạt kín hoặc phôi của hạt trần có nhiều nhân. Trạng thái nhiều nhân cũng có thể xảy ra trong quá trình phát triển của tế bào có kích thước lớn như sợi hoặc ống nhựa mủ. Người ta cho rằng ở một số cấu trúc nhiều nhân, mỗi nhân được tế bào chất bao bọc xung quanh gọi là "sinh vị" và toàn bộ cấu trúc này là một tổ hợp của các đơn vị chất nguyên sinh gọi là cộng bào. Còn trường hợp thể bào tử nấm nhầy nhiều nhân, do các tế bào một nhân hợp lại với nhau gọi là hợp bào.

II. Thành phần, cấu tạo của tế bào

1. Hình dạng và kích thước tế bào

Hình dạng và kích thước của tế bào thực vật nhân thực rất đa dạng. Trừ cơ thể có diệp lục nhân thực đơn bào (Protista), và một số lớn thực vật bậc thấp đại đa số trường hợp cơ thể thực vật đa bào (plantae), phân hóa nhiều loại mô khác nhau, vì vậy có nhiều loại tế bào với hình dạng và chức năng khác nhau.

Tế bào mô phân sinh thường nhỏ, chứa đầy chất nguyên sinh, dưới kính hiển vi quang học thường không thấy được không bào. Sự không bào hóa đi cùng với sự sinh trưởng của tế bào. Hình dạng và kích thước tế bào là đặc trưng cho từng loại mô cấu tạo nên cơ thể hoặc cho các cơ thể khác nhau.

Tế bào mô phân sinh thường có hình khối nhiều mặt (14, 16, 18 mặt). Trong quá trình sinh trưởng, từ các tế bào mô phân sinh, phân hóa thành hai kiểu: Kiểu tế bào mô mềm (parenchyma) có chiều dài, chiều rộng không khác nhau mấy đặc trưng cho mô mềm dự trữ, mô mềm vỏ v.v..., ngược lại, kiểu tế bào hình thoi (prosenchyma) có chiều dài gấp nhiều lần chiều rộng, đặc trưng cho các mô dẫn truyền, các tế bào sợi thuộc mô cứng v.v...

Độ lớn tế bào cũng rất khác nhau, thông thường từ $10\mu\text{m}$ – $100\mu\text{m}$. Cũng có tế bào đạt được $200\mu\text{m}$ hoặc hơn, có thể thấy được mắt thường. Tế bào nhân thực có kích thước lớn hơn tế bào nhân sơ, do tế bào chất phân hóa nhiều bào quan khác nhau (xem hình 2).

2. Thành phần cấu tạo của tế bào

2.1. Vách tế bào

2.1.1. Thành phần hóa học của vách tế bào

Sự có mặt vách xenluloza của tế bào bao phủ lên bề mặt màng ngoại chất là một trong những đặc trưng để phân biệt các tế bào thực vật và tế bào động vật. Ngoại lệ, thực vật cũng có tế bào không có vách xenluloza (các giao tử) và tế bào động vật có vách tương tự vách xenluloza (các tế bào bao Hài tiêu). Vách sơ cấp là thành phần không thuộc chất nguyên sinh, nhưng nó cũng có sự tăng trưởng và phân hoá. Theo một số nhà nghiên cứu, thì tế bào chất vẫn thâm nhập vào vách khi còn đang sinh trưởng và phân hoá. Vách tế bào làm cho hình dạng của tế bào và kết cấu mô hết sức phong phú, nó có chức năng nâng đỡ, bảo vệ tế bào sống hay tế bào đã chết (mô cứng, quản bào, mạch thông). Vì vậy, mà người ta xem vách tế bào như bộ khung sườn bên ngoài của tế bào, chúng giúp thực vật ở cạn chống lại sự tác động của lực cơ học, bảo vệ sinh học, chống mất nước ... Để thực hiện chức năng nâng đỡ thì thực vật tiến hành theo hai cách, ở hai loại tế bào khác nhau.

+ Đối với những tế bào sống, sự xuất hiện đồng thời hai đặc tính cấu tạo: vách xenluloza bao bọc xung quanh nguyên sinh chất và không bào chứa dịch tế bào nằm trong thể nguyên sinh, không phải là ngẫu nhiên, mà có mối tương quan sinh lý chặt chẽ với nhau của tế bào, nó tạo ra một hệ thống thẩm thấu có hiệu lực, tác dụng tương hỗ với vách xenluloza đàn hồi, gây sức trương cho tế bào ở các cơ quan còn non. Đặc trưng cấu tạo này, còn có mối quan hệ phụ thuộc với lối sống tự dưỡng và làm cho thực vật đa bào trở nên cứng rắn, nhờ vậy, khi thực vật tiến lên cạn, cơ thể có thể vươn mình đứng thẳng lên được trong không khí.

+ Đối với những tế bào chết, do vách tế bào dày lên gấp bội, bảo đảm cho các cơ quan có độ cứng rắn, thực hiện chức năng nâng đỡ. Vách tế bào còn giữ vai trò trong một số hoạt động hấp thu, thoát hơi nước, di chuyển và tiết.

Trong quá trình hình thành vách, có nhiều chất hoá học khác nhau, tham gia cấu tạo vách nhằm thực hiện chức năng bảo vệ và nâng đỡ có hiệu quả. Chúng ta có thể phân biệt ba nhóm chính sau đây:

- Cơ chất (matrix) là những chất không định hình, nó có nhiều trong màng sơ cấp như pectin, hemixenluloza.

- Chất xây dựng bộ khung sườn của vách. Những chất sắp xếp trong mạng tinh thể, có dạng sợi. Phân tử xenluloza là chất cơ sở chủ yếu để cấu trúc nên bộ khung sườn ngoài, nằm trong cơ chất của vách. Còn đối với Nấm thì kitibioza là chất chủ yếu tạo nên bộ khung sườn của vách.

- Chất tẩm trong và tẩm ngoài là những chất vô định hình, hình thành chậm hơn so với cơ chất và bộ khung sườn của vách. Chất tẩm trong là chất bám vào khoảng trống ở trong bộ khung sườn của vách tế bào. Những chất này có ảnh hưởng quan trọng đến tính chất lý hoá của vách. Chẳng hạn chất tẩm trong là linhin gọi là vách hoá gỗ. Nếu chất tẩm trong là suberin gọi là vách hoá bần, để bảo vệ sinh học, chống mất nước, cách nhiệt, cách điện với môi trường ngoài. Chất tẩm ngoài là chất bám trên bề mặt phía ngoài của vách tế bào biểu bì hoặc là chất sáp để chống thấm nước và thoát hơi nước. Ngoài ra, còn có các chất tẩm ngoài khác xuất hiện trong quá trình hình thành vách tế bào.

Đứng về phương diện hình thái, vách tế bào quy định những hình dạng đặc trưng cho từng loại tế bào và mô, là cơ sở để phân loại mô. Do đó khi tế bào bước vào giai đoạn chuyên hoá bao giờ cũng đi cùng với sự biến đổi vách. Vì vậy, khi mới phát minh tế bào, thì người ta lầm tưởng, vách tế bào là thành phần cơ bản cấu tạo nên tế bào thực vật. Sau này người ta xác định được chất nguyên sinh là thành phần chính cấu tạo nên tế bào. Ở thế kỉ 20, việc nghiên cứu vách tế bào có những ứng dụng quy mô công nghiệp như xenluloza và những dẫn xuất của chúng, nhờ có sự phát triển những kỹ thuật mới và hoàn thiện trong việc nghiên cứu tế bào. Những thí nghiệm vi hoá trên các nguyên liệu vách đã tinh vi, chính xác hơn và việc sử dụng kính hiển vi phân cực, tia X, kính hiển vi điện tử đã trở thành hiện thực để nghiên cứu cấu trúc siêu hiển vi của vách tế bào.

2.1.2. Cấu tạo hiển vi và siêu hiển vi của vách sơ cấp và thứ cấp tế bào thực vật nhân thực.

+ Ở thực vật, mỗi tế bào trong cùng một mô, đều có vách riêng của nó và kết dính với các tế bào bên cạnh bởi chất gian bào. Những tế bào non thường có vách mỏng hơn tế bào đã phát triển đầy đủ. Ở một số tế bào của mô mềm vách hầu như dày thêm không đáng kể, khi tế bào ngừng phát triển. Trên cơ sở phát triển về cấu trúc, người ta phân biệt ba phần trong các vách tế bào thực vật. Chất gian bào (gọi là phiến giữa) nằm giữa các vách cạnh nhau. Vách sơ cấp (8-14% xenluloza) và vách thứ cấp (30-50% xenluloza) nằm tiếp giáp với nhau, nghĩa là vách thứ cấp nằm giữa vách sơ cấp và chất nguyên sinh.

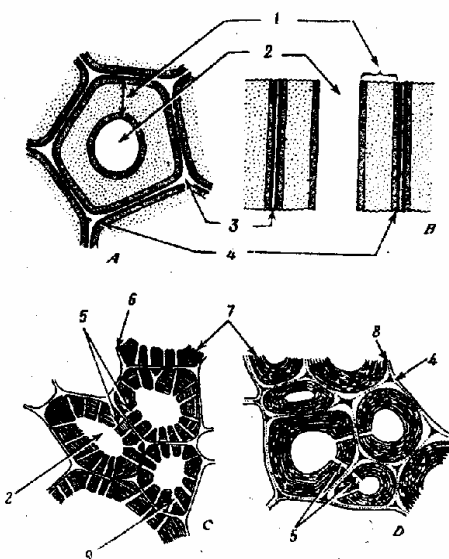
Phiến giữa thường là chất vô định hình, đẳng hướng. Thành phần chủ yếu là hợp chất pectic và có thể kết hợp với canxi. Ở các mô gỗ, phiến giữa thường được hoá gỗ. Trong thời gian sinh trưởng thứ cấp, chất gian bào và vách sơ cấp khó phân biệt với nhau. Vì vậy vách sơ cấp và hợp chất gian bào nằm giữa hai tế bào cạnh nhau đều xuất hiện như một đơn vị gọi là phiến giữa. Thuật ngữ phiến giữa kép có thể dùng trong trường hợp lớp chất gian bào bị lu mờ, nhưng khi nó dùng với nghĩa cấu trúc chập ba thành một đơn vị (lớp gian bào với hai vách sơ cấp cạnh nhau) hoặc chập năm (lớp gian bào, hai vách sơ cấp, hai vách thứ cấp).

Hình 3. Vách tế bào thứ cấp

Loại cấu trúc vách thông thường ở những tế bào với các lớp vách thứ cấp trong các lát cắt ngang (A) và dọc (B).

Các lớp vách được phân loại theo quan niệm của Kerr và Bailey (Arnold. Arboretum Jour.15,1934) C, D- tế bào với vách thứ cấp và các lỗ đơn. C- các thể cứng từ một lát cắt ngang của quả Cydonia (mộc qua). D- Sợi libe từ một lát cắt ngang của thân Nicotiana (thuốc lá) C- x420; D- x 325; (C,D x 560)

1- vách thứ cấp 3 lớp; 2- Khoảng tế bào; 3- Chất gian bào; 4- vách sơ cấp; 5- Cặp lỗ đơn 6- Phiến giữa (chấm nhỏ); 9- Lỗ phân nhánh; 7 = vách thứ cấp; 8 = phiến giữa.

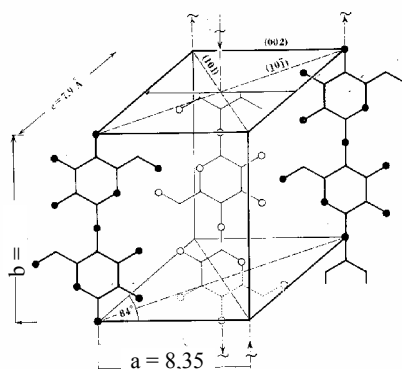


+ Vách sơ cấp là vách được hình thành đầu tiên trong tế bào đang phát triển, là vách có mặt trong tất cả các loại tế bào. Trong vách sơ cấp, cơ chất là pectin, hemixenluloza. Chất xây dựng bộ khung của vách là xenluloza ở trạng thái tinh thể. Nó có thể hoá gỗ, hoặc hoá bản. Vách sơ cấp trải qua một quá trình sinh trưởng bề mặt liên tục hay gián đoạn, bởi sự sinh trưởng theo chiều dày kết hợp với nhau. Nếu vách sơ cấp dày, nó thường biểu hiện sự phân lớp rõ. Vách sơ cấp thường được liên kết với chất nguyên sinh. Những thay đổi xảy ra ở vách sơ cấp là thuận nghịch, có thể giảm bớt chiều dày, các chất hoá học có thể bị loại trừ hoặc thay thế bằng chất khác. Ví dụ, vách tế bào của tầng phát sinh libe gỗ, có chiều dày thay đổi theo mùa và vách sơ cấp của nội nhũ ở một số hạt thường bị tiêu hoá trong thời gian nảy mầm.

+ Vách thứ cấp là vách bao giờ cũng xuất hiện liên tiếp theo vách sơ cấp. Vách thứ cấp có thành phần chủ yếu là xenluloza (chiếm 50%) hoặc là hỗn hợp của xenluloza và hemixenluloza. Nó có thể biến đổi do chất tẩm là linhin hay suberin. Vách thứ cấp của quản bào, mạch gỗ hay sợi thường phân thành ba lớp và lớp trong cùng đôi khi chỉ bao gồm một dải xoắn ốc. Giữa các lớp, có thể khác nhau về vật lý hoá học. Số lượng lớp có thể ít hơn ba hoặc nhiều hơn ba. Chức năng chính của vách là bảo vệ lý, hoá học và sinh học. Các tế bào có vách thứ cấp của quản bào, mạch gỗ, sợi ... thường không có thể nguyên sinh và thường phân hoá xảy ra một chiều không thể đảo ngược. Những tế bào khác có vách thứ cấp, còn thể nguyên sinh hoạt động như tế bào đá, tia libe, các tế bào mô mềm libe. Sự phân loại vách sơ cấp và thứ cấp do Kerr và Bailey (1934) đề xướng và được sử dụng rộng rãi nhưng vẫn còn chưa thích hợp (xem hình 3).

+ Cấu tạo siêu hiển vi của bộ khung sườn vách tế bào

- **Xenluloza** là chất chủ yếu xây dựng bộ khung sườn của vách tế bào, nó được sắp xếp thành mạng tinh thể đặc trưng. Xenluloza là hợp chất đa trùng phân polysaccharit, có công thức tổng quát là $(C_6H_{10}O_5)_n$. Haworth đã xác định thành phần cấu tạo hoá học của phân tử xenluloza. Đơn phân glucoza là dạng vòng cạnh gọi là piranoza, nó không nằm trong một mặt phẳng như sơ



Hình 4. Mạng tinh thể cơ sở của xenluloza I

đồ của Haworth, mà là dạng cong nằm trong khối không gian. Do đó, các góc piranoza không gây ra một sức căng bề mặt lớn như vòng piranoza nằm trong một mặt phẳng. Vì vậy không tiêu tốn nhiều năng lượng để duy trì cấu trúc đó. Trong phân tử xenluloza các đơn phân tử β -Dglucoza liên kết với nhau và hai đơn phân tử β -D glucoza cạnh nhau liên kết với nhau, quay một góc ngược nhau 180° và hình thành một disaccharit gọi là xenlobioza - đơn vị cấu tạo nên phân tử xenluloza. Để làm sáng tỏ cấu tạo phân tử xenluloza, không chỉ các nhà hoá học, mà còn có đóng góp của các nhà khoa học nghiên cứu chúng với tia Ronghen. Chiều dài phân tử xenluloza được cấu tạo bởi những độ dài của những nhóm giống nhau gọi là chu kì sợi, mỗi chu kì sợi dài $10,3A^\circ$, cũng tương ứng với độ dài của xenlobioza. Từ đó, người ta xác định được độ dài đơn phân β -D glucoza là $5,15A^\circ$, chiều rộng là $7,35A^\circ$, chiều dày $3,2A^\circ$. Trên cơ sở những số liệu này, người ta tính được chiều dài, chiều rộng, chiều dày của phân tử xenluloza. Chẳng hạn phân tử xenluloza cấu tạo vách thứ cấp của sợi gai, gồm 8000 đơn phân glucoza trùng phân với nhau. Vì vậy, độ dài phân tử xenluloza của nó dài $4\mu m$. Với phương pháp tương tự, người ta tính được độ dài phân tử xenluloza trong vách sơ cấp gồm 1500 - 3000 đơn phân glucoza.

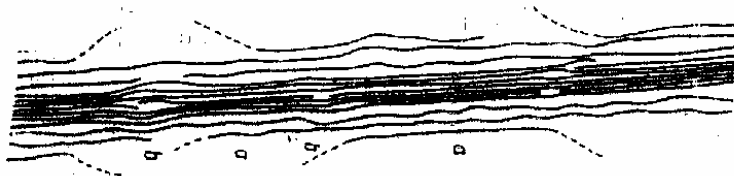
- Cấu tạo tinh thể xenluloza: Theo các nhà nghiên cứu tia Ronghen thì các phân tử xenluloza được sắp xếp thành mạng tinh thể. Mạng tinh thể gồm một hệ vô hạn các ô mạng cơ sở hình hộp còn gọi là tinh thể cơ sở sắp xếp kín trong không gian. Tinh thể cơ sở có đối xứng monoklin được cấu tạo như sau: (hình 4).

Những phân tử xenluloza sắp xếp song song với trục b, trên trục này mỗi chu kì sợi đều giống nhau, dài $10,3A^\circ$. Độ dài này cũng giống như độ dài của chu kì sợi và độ dài của xenlobioza. Như vậy, từng đơn vị xenlobioza sắp xếp trên trục b của tinh thể cơ sở, trên trục a có cạnh $8,35A^\circ$, trên trục c có độ dài là $7,9A^\circ$. Góc beta hợp thành bởi hai trục a và b là 84° . Từng xenlobioza sắp xếp trên 4 cạnh dài nhất của tinh thể cơ sở, song song với trục b còn đơn vị xenlobioza nằm ở mặt giữa các tinh thể cơ sở hơn một xenlobioza (xenlobioza + $1/2$ đơn phân glucoza). Những vòng piranoza nằm trong một mặt phẳng được xác định bởi hai trục a và b, đồng thời chúng cũng song song với nhau. Những disaccharit nằm trên mặt giữa của tinh thể cơ sở quay một góc 180° ngược với các disaccharit nằm trên các cạnh dài. Để duy trì mạng tinh thể xenluloza cần có ba loại lực, những lực này có trong mỗi quan hệ phụ thuộc với ba chiều không gian của tinh thể nguyên tố. Những đơn phân của glucoza liên hệ với nhau nhờ các liên kết cộng hoá trị, trong hướng chiều dài của trục b, tức là theo hướng chiều

dài của phân tử xenluloza. Trong hướng trục a, xuất hiện những liên kết hydro được tạo thành giữa các nguyên tử oxy của các chuỗi bên cạnh, khoảng cách giữa chúng là $2,5A^0$. Trên trục c, xuất hiện những lực tác dụng tương hỗ gọi là lực van der Waals. Theo Frey wyssling (1955) thì những liên kết ít được hình thành trong hướng đồng nhất gần với trục c. Cấu tạo không gian của mạng lưới tinh thể xenluloza như trên, bảo đảm cho vách xenluloza có độ bền cơ học lớn, và không thể đơn giản giải thích bằng các liên kết cộng hoá trị chính. Cấu tạo tinh thể cơ sở trên đây thuộc loại xenluloza tự nhiên còn gọi là xenluloza I. Ngoài ra còn có xenluloza thuỷ phân. Thành phần hoá học của hai loại xenluloza này giống nhau, nhưng chỉ khác nhau trong cấu trúc tinh thể. Xenluloza thuỷ phân không chứa nước tinh thể như xenluloza I. Cấu tạo tinh thể cơ sở xenluloza thuỷ phân, còn gọi là xenluloza II như sau: Trên trục b, mỗi chu kì sợi là $10,3A^0$, trục a là $8,14A^0$, trục c là $9,14A^0$, góc beta là 62^0 . Như vậy, xenluloza II khác với xenluloza I không những hình dạng mà còn kích thước nữa.

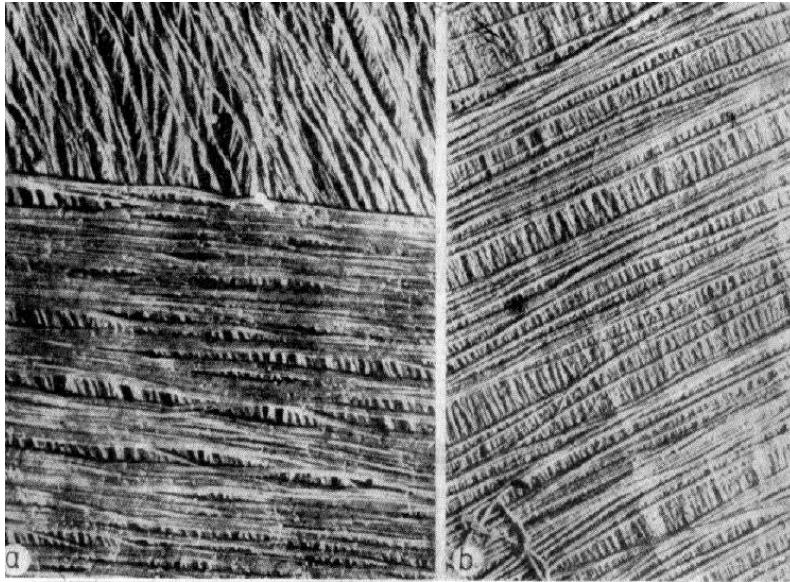
- Mixen xenluloza (sợi cơ sở)

Trong vách tế bào thực vật, tồn tại các phân tử tinh thể nhỏ bé, không thể quan sát dưới kính hiển vi quang học, gọi là mixen. Đó là những chuỗi phân tử xenluloza sắp xếp một cách chặt chẽ, song song với nhau trong mạng tinh thể, nhưng nó tiếp tục kéo dài ra ngoài mạng tinh thể bằng cách nối liền với các mixen bên, còn gọi là paramixen một dạng cận tinh thể, sắp xếp lộn xộn. Tiếp theo mixen bên là tinh thể mixen, chúng sắp xếp nối tiếp nhau trong sợi cơ sở. Như vậy, mixen xenluloza bao gồm những bó tinh thể cơ sở xenluloza hợp với nhau. Khoảng giữa các mixen này có các chuỗi phân tử xenluloza thuộc dạng cận tinh thể nối liền nhau với các mixen tinh thể, tạo thành sợi cơ sở hay mixen xenluloza (hình 5). Chúng có hình trụ dài hay nói đúng hơn có dạng phiến mỏng, chiều rộng trung bình từ $60 - 70A^0$, có trường hợp đạt tới $100A^0$, chiều dày khoảng $30 - 50A^0$, chiều dài tối thiểu $600A^0$, tối đa đạt tới hàng nghìn A^0 .



Hình 5. Sơ đồ của một phần sợi cơ sở chạy dọc. Từng sợi chạy dọc biểu thị phân tử xenluloza. a. là mixen, b. là paramixen

- **Sợi bé xenluloza:** những sợi bé xenluloza được xem như là những đơn vị xây dựng siêu hiển vi đặc trưng nhất của bộ khung sườn xenluloza. (H.6)

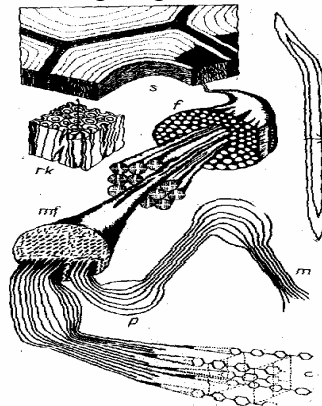


Hình 6. Trong lát cắt ngang siêu vi phẫu thấy rõ sự sắp xếp có định hướng của các sợi bé của loài *Cladophora prolifera* (a) và *Cladophora rupestris* (b). Ảnh hiển vi điện tử x 15.000 lần (Frei và Preston, 1961)

Trong vách tế bào, người ta không thể thấy được chiều dài tận cùng của các sợi bé. Sau khi rửa nước và thủy phân với axit phù hợp thì làm xuất hiện màu trắng đục và đem quan sát dưới kính hiển vi điện tử, người ta có thể xác định được kích thước các sợi bé: Chiều rộng vào khoảng $50 - 100\text{\AA}$, chiều dài từ hàng trăm đến hàng nghìn \AA (hình 6). Trong sợi bé có 4 - 6 sợi cơ sở. Những sợi bé tập hợp lại thành bó và tạo thành sợi lớn (hình 7)

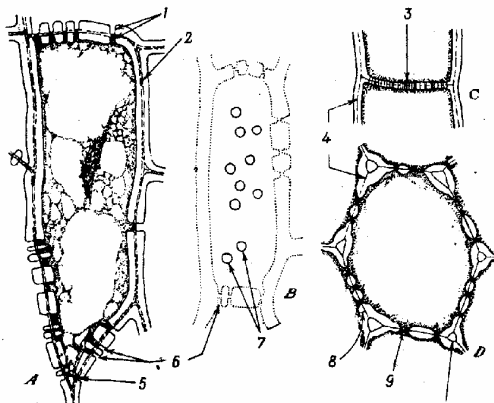
Hình 7: Cấu tạo vách tế bào một sợi gai theo hình vẽ hiển vi và siêu hiển vi.

r = sợi gai cắt dọc; rk = một phần sợi gai; s = một phần vách của sợi gai; f = sợi lớn; mf = sợi bé; m = mixen; p = paramixen; c = mạng tinh thể được sắp xếp bởi các phân tử xenluloza.



3.1.3. Đường lưu thông giữa các tế bào – các lỗ của vách tế bào

+ **Lỗ**: vách thứ cấp của tế bào thường đặc trưng bởi sự có mặt của các chỗ lõm hoặc các hốc bởi sự khác nhau về chiều sâu, chiều rộng và các chi tiết cấu trúc. Những hốc đó gọi là lỗ (hình 8). Các vách sơ cấp cũng có chỗ lõm, nhưng khác với lỗ ở vách thứ cấp về cấu trúc và sự phát triển, nên chúng được gọi là lỗ sơ cấp, bởi vì khi nhìn lát cắt trên bề mặt, những chỗ lõm tập hợp thành một chuỗi. Trong những tế bào ít chuyên hoá, chỉ có vách sơ cấp, trên đó có các vùng lỗ sơ cấp có thể biến đổi, nhưng không đáng kể. Ngược lại, tế bào chuyên hoá hơn, vùng lỗ sơ cấp biến đổi nhiều. Trong các vùng lỗ sơ cấp, vách tương đối mỏng, nhưng liên tục qua các vùng lỗ. Mặt khác, các sợi liên bào chỉ xuyên qua được các vùng lỗ sơ cấp, do sự dày lên của vách thứ cấp không liên tục, mà thường gián đoạn tại vùng lỗ sơ cấp, nhưng khó phân biệt vách sơ cấp và vách thứ cấp dưới kính hiển vi quang học. Về định nghĩa lỗ của vách thứ cấp, thường người ta không những chỉ đề cập tới hốc và còn phần sơ cấp nằm ở đáy hốc. Vì vậy, lỗ

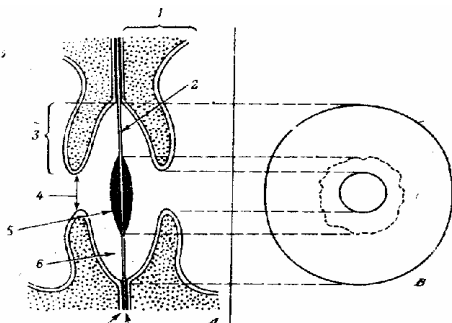


Hình 8. Các vùng lỗ sơ cấp có lỗ đơn và sợi liên bào

A, B- Các tế bào tia với vách thứ cấp (để trống trong hình vẽ) từ một lát cắt xuyên tâm của gỗ táo. Các lỗ đơn và cặp lỗ nhìn qua lát cắt và bề mặt.

C, D- Các tế bào mô mềm không có vách thứ cấp từ thân thuốc lá. Sợi liên bào phân tán khắp vách ở C và giới hạn vào các vùng lỗ sơ cấp ở D (A, B x865; C x 420; D x 325; C, D theo Livingston, Amer. Jour. Bot, 22, 1935)

1- Cặp lỗ đơn; 2- Phiến giữa kép; 3- Vách với các sợi liên bào; 4-Phiến giữa; 5- Màng lỗ; 6- Khoảng lỗ; 7- Lỗ nhìn qua bề mặt; 8- Vách sơ cấp; 9- Sợi liên bào ở vùng lỗ sơ cấp; 10- Khoảng gian bào.



Hình 9. Cặp lỗ viền của Pinus, nhìn qua lát cắt (A) và bề mặt (B)

bao gồm hốc và màng lỗ. Hai lỗ chính được phân biệt ở vách thứ cấp là lỗ đơn và lỗ viền. Lỗ viền khác lỗ đơn ở chỗ, vách thứ cấp tạo thành vòm trên hốc lỗ và lỗ mở của nó thu hẹp dần vào phía trong khoang tế bào (hình 9). Các lỗ đơn, vách thứ cấp không tạo thành vòm. Nếu lỗ của vách tế bào này, nằm

đối diện với vách tế bào kề sát bên cạnh gọi là cặp lỗ (hình 8). Màng lỗ nói chung cho cả hai lỗ của một cặp lỗ và bao gồm hai vách sơ cấp và chất gian bào. Hai lỗ viền tạo ra cặp lỗ viền, hai lỗ đơn tạo ra cặp lỗ đơn. Nếu đối diện một lỗ viền với một lỗ đơn thì gọi là cặp lỗ nửa viền. Nếu một lỗ đối diện với khoang gian bào thì gọi là lỗ tịt. Đôi khi cũng gặp hai hoặc nhiều lỗ đối diện với một lỗ ở tế bào bên cạnh thì gọi là lỗ kép một phía. Các lỗ đơn có thể tìm thấy ở các mô mềm, sợi gỗ, tế bào đá ... Lỗ viền có thể quan sát ở quản bào, mạch gỗ, sợi gỗ.

+ **Đường lưu thông giữa các tế bào hay sợi liên bào.** Dưới kính hiển vi quang học và với kỹ thuật đặc thù, người ta có thể quan sát sợi liên bào có cấu trúc hình sợi, chiều rộng từ 1-2 μ m, kéo dài từ tế bào chất đến vách tế bào, nối liền với các tế bào khác của cơ thể thực vật, tạo thành một tổng thể của khối nguyên sinh chất của toàn bộ cơ thể. Sợi liên bào có thể quan sát ở Tảo đỏ, Rêu, Quyết, thực vật có hạt. Ở vách tế bào biểu bì, các sợi liên bào chạy dài ra phía ngoài tiếp xúc với môi trường ngoài gọi là sợi nổi ngoài. Các sợi liên bào có thể tập trung thành nhóm ở vùng lỗ sơ cấp hoặc phân bố khắp nơi trên vách và có thể đếm được các sợi liên bào. Mạng lưới nội chất đường như nối liền với sợi liên bào. Theo các nhà nghiên cứu, các đầu ống nhỏ của mạng lưới nội chất đi qua các sợi liên bào. Sợi liên bào hình thành trong thời gian phân bào và cũng có thể hình thành theo một cách khác.

Chức năng của sợi liên bào có liên quan vận chuyển các vật liệu và dẫn truyền kích thích, cũng là nơi cho phép vi rút chuyển từ tế bào này qua tế bào khác. Các giác mút của cây kí sinh cũng có sợi liên bào, liên quan đến sự vận chuyển chất dinh dưỡng và vi rút từ cây chủ hoặc ngược lại (hình 8).

2.2. Màng sinh chất

2.2.1. Đại cương về màng sinh chất

Tế bào là đơn vị cơ bản của mọi sinh vật (trừ vi rút), có khả năng tự sinh sản tức là khả năng tái tạo lại chính bản thân mình, đó là đặc tính quan trọng nhất, kì diệu nhất của cơ thể sống, không có ở vật thể không sống. Bất kỳ tế bào nào cũng được bao bọc xung quanh bởi màng sinh chất (plasmalema). Trong tế bào, màng sinh chất chiếm vị trí ưu thế, chúng không chỉ xác định ranh giới tế bào, còn gọi là màng ngoại chất mà còn xác định những ranh giới các bào quan và các không bào. Tất cả các loại màng sinh chất đều có cấu trúc ba lớp: hai lớp ưa osmic và một lớp kỵ osmic chúng chỉ khác nhau tỷ lệ thành phần hoá học và bản chất các phân tử protein, lipid và glucit cấu tạo nên chúng.

Màng sinh chất trước hết là màng chắn vật lý, ngăn cách hai môi trường khác nhau - môi trường sống bên trong và môi trường ngoài tế bào - để bảo vệ, mặt khác, chúng có vai trò quan trọng trong việc vận chuyển các chất, vận chuyển thông tin, trao đổi năng lượng giữa tế bào với môi trường ngoài tế bào cũng như bảo đảm các mối quan hệ bên trong tế bào.

2.2.2. Thành phần hóa học và cấu tạo phân tử của màng sinh chất

Ngay từ thế kỷ XIX, Overton đưa ra giả thuyết cấu trúc màng sinh chất là màng lipid và đã nêu ra các quy luật Overton về tính thấm của màng. Từ đó Mikcalit đã nghiên cứu tính thấm của màng ngoại chất.

+ Thành phần hoá học

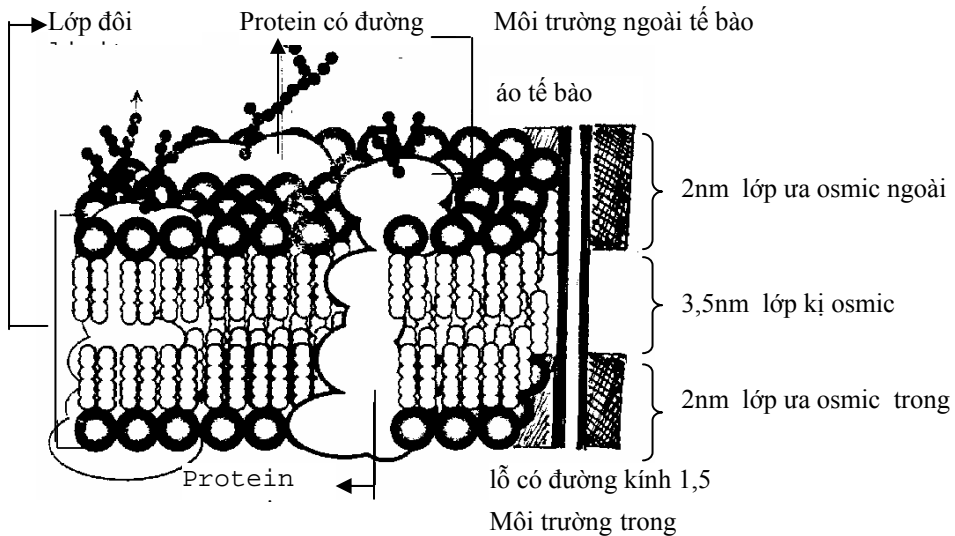
Phân tích thành phần hoá học, màng sinh chất của nhiều kiểu tế bào khác nhau, đều có lipid, protein và glucit, nhưng tỷ lệ phần trăm của ba loại này khác nhau ở mỗi kiểu tế bào, do chức năng của chúng khác nhau

Thông thường lipid có 3 loại chủ yếu: Photphatit, cholesterol và glycolipit. Chúng là những chất lưỡng cực: đầu kỵ nước không phân cực nằm ở giữa đầu ngược lại ưa nước có phân cực quay ra phía ngoài. Photpholipit là thành phần cấu trúc màng. Chúng thường có ba loại photphatit - ethanolamin, photphatit- serin, photphatit cholin. Thành phần lipid của mỗi lớp màng ngoại chất rất thay đổi. Các phân tử lipid của lớp ngoài thường bão hoà hơn và tại đó có các nhóm amin tận cùng ($-NH_2$) của các phân tử protein nội vi. Lớp ngoài cũng thường có glycolipit, chiếm khoảng 5% của các phân tử lipid. Lớp trong chủ yếu là photpholipit. Gangliosit là những glycolipit phức tạp nhất chứa một hay nhiều đơn phân axit sialic (axit N-acetylneuraminic hay NANA), của glucoza, của galactoza hay của N-acetylgalactosamin. Tính bất đối xứng trong sự phân bố chuỗi hydrocarbon và của các nhóm cực của các đầu photpholipit, dẫn đến sự tích điện âm ở mặt trong của màng ngoại chất. Trong màng ngoại chất, người ta quan sát thấy một tỷ lệ giống nhau cho tất cả các màng (Glyxeraldehit - 3P - deshydrogenaza, ATPaza, protein, kinaza ...) và các protein đặc thù khác nhau (các protein kênh, các protein kinaza, clathrin, spectrin, polypeptit 5. Thành phần các protein giữa hai lớp lipid của màng ngoại chất có khác nhau. Những protein thường là những glycoprotein tham gia vào sự vận động, vận chuyển các chất, sự truyền thông tin, giữ bản sắc của tế bào.

+ Cấu tạo phân tử của màng sinh chất

Màng được cấu tạo một lớp đôi lipid (photpholipit là dồi dào nhất) trong chúng các protein hình cầu ghét nước xen vào gọi là protein nội vi

và những protein ưa nước gọi là protein ngoại vi nằm trên bề mặt lớp đôi lipid (Hình 10). Các phân tử lipid của mỗi lớp có trục nằm thẳng góc với bề mặt của lớp kép, các đầu ưa nước phân cực quay ra ngoài và nằm trong môi trường nước, trong khi đó các đuôi ghét nước không phân cực quay về phía giữa của lớp đôi lipid, cách xa các phân tử nước. Các protein màng có tỷ trọng lớn phân phối đều đặn hay tập trung thành khối giữa các phân tử lipid. Các protein có dạng hình gậy hoặc hình cầu. (H.10)

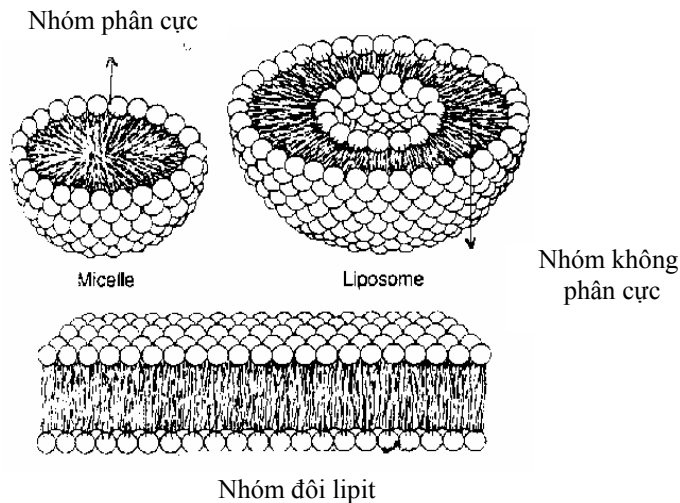


Hình 10: Sơ đồ không gian ba chiều của màng ngoại chất. Các glycolipid, các vi sợi actin dưới màng không được thể hiện ở đây

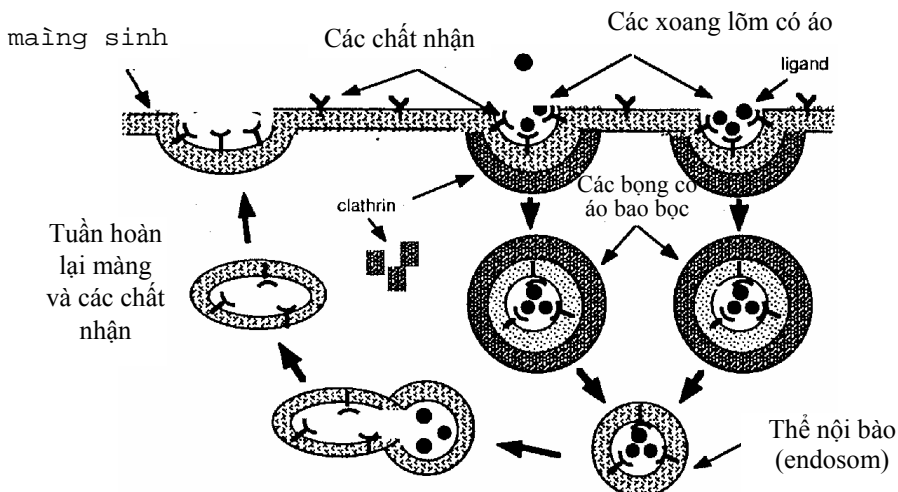
Các loại phân tử protein và lipid ở mặt ngoài và mặt trong của màng có sự khác nhau, làm cho các mặt tế bào trở nên không đối xứng và làm cho màng phân cực với sự tăng thêm tích điện âm ở mặt trong.

Sự tác động qua lại không cộng hoá trị giữa các phân tử cấu tạo nên màng, và sự chuyển động nhiệt của các phân tử lipid dẫn đến sự chuyển động liên tục của các phân tử màng. Vì vậy, màng ngoại chất không phải là cấu trúc tĩnh mà là màng thể khảm lỏng (theo Singer và Nicholson năm 1972). Sự vận động của các phân tử cấu tạo màng đã được chứng minh bằng thực nghiệm. Với việc nghiên cứu màng nhân tạo được cấu tạo chỉ một lớp lipid, người ta biết được các đặc tính lý hoá của chúng. Tiếp theo người ta nghiên cứu màng nhân tạo với hai lớp lipid, cho thấy đầu phân cực hướng vào nước và đuôi kỵ nước không phân cực hướng vào giữa màng. Sự hình thành tấm photpholipid hai lớp là quá trình tự động lắp ráp, có sự tác động qua lại của lớp này và lớp khác (hình 10). Qua thực nghiệm, người ta thấy màng photpholipid hai lớp, các mạch hydrocacbon vẫn chuyển động

thường xuyên tạo ra dòng lỏng hai chiều, mặc dù các phân tử vẫn giữ được cấu trúc hai lớp, chúng có thể thể di chuyển ngang, dọc theo một phía của màng. Các phân tử có thể di chuyển quay tròn. Sự dời chỗ của một phân tử lipid có thể đạt 10^7 lần/giây. Trong điều kiện bình thường mỗi phân tử photpholipit di chuyển ngang qua bề mặt tế bào nhân thực trong vài giây. Phân tử lipid có thể di chuyển từ mặt ngoài vào mặt trong hay ngược lại gọi là di chuyển bập bênh hay Flip - Flóp. Nhờ vậy, các phân tử protein nằm trên lớp kép lipid cũng di chuyển theo bề mặt của màng. Nhờ có trạng thái lỏng của màng sinh chất, mà chúng tự động khép lại thành túi kín, không để nội chất chảy ra ngoài, nó cũng làm cho màng ngoại chất có tính linh động cao, dễ thay hình đổi dạng, mà tế bào không bị vỡ ra. (H.11)



Hình 11. lát cắt ngang của 3 kiểu cấu tạo mà các photpholipit có thể tạo thành trong dung dịch nước



Hình 12: Nhập bào các đại phân tử bởi các chất nhận

Cuối cùng sự dung hợp màng là một hiện tượng quan trọng của tế bào. Các túi lipit có thể nhập vào nhau, khi đó hai màng nối liền nhau thành tấm liên tục chung của túi lớn. Nhờ đó, vật chất từ bộ phận này có thể di chuyển sang chỗ khác như trong các hiện tượng xuất bào và nhập bào đưa các đại phân tử hay các phân tử lớn từ ngoài tế bào vào trong tế bào như trường hợp uống bào (pinocytose) hay thực bào (phagocytose) (H.12)

2.2.3.. Chức năng của màng sinh chất

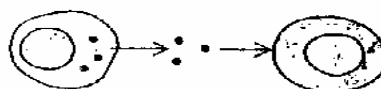
+ Các phân tử lipit xác định cấu trúc căn bản của màng sinh chất, còn các phân tử protein thực hiện các chức năng đặc hiệu của màng sinh chất. Tế bào tác động qua lại giữa tế bào với môi trường bên ngoài tế bào và giữa các tế bào của cơ thể đa bào.

Màng tế bào không đơn giản là một cái túi chứa các chất phức tạp, cũng không chỉ giới hạn là một vỏ học cơ học tạo ra hình dáng tế bào. Màng sinh chất có vai trò cực kỳ quan trọng trong việc điều chỉnh thành phần của dịch nội bào vì các chất dinh dưỡng, các sản phẩm tiết hoặc các chất thải bã đi vào hoặc đi ra khỏi tế bào đều phải qua sự kiểm soát ngặt nghèo của màng ngoại chất. Màng không cho phép một số chất không cần thiết lọt vào, nhưng lại cho phép các chất cần thiết cho sự sống của tế bào đi vào. Các tế bào hầu như lúc nào cũng được môi trường nước bao bọc. Điều này khẳng định lại, tế bào sống nguyên thủy bắt đầu xuất hiện trong môi trường nước. Môi trường nước có thể là nước ngọt hay nước biển (sinh vật đơn bào) hay dịch mô hoặc huyết tương (chất lỏng bao xung quanh tế bào) động thực vật đa bào ở cạn.

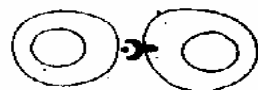
Chức năng quan trọng hàng đầu của màng ngoại chất là điều hoà sự trao đổi chất, các chất di chuyển vào hoặc ra tế bào đều phải qua vật cản là màng sinh chất và màng ngoại chất của mỗi loại tế bào có chức năng chuyên biệt để cho các chất nào đi qua, với tốc độ nào và theo hướng nào. Tế bào thực hiện kiểm tra bằng hai cách: sử dụng quá trình khuếch tán, thẩm thấu và sự vận chuyển tích cực các chất vào hoặc ra khỏi tế bào. Khả năng đi qua màng của một chất không chỉ phụ thuộc vào kích thước phân tử mà còn phụ thuộc điện tích, vào độ hoà tan của các phân tử trong chất béo.

Ngoài ra, ở các sinh vật đa bào còn có những mối liên hệ giữa các tế bào chủ yếu ở ba dạng: (H13)

Các tín hiệu thông tin tác động lên màng



Phân tử thông tin gắn lên màng



Lỗ nối liên bào



Hình 13. Tóm tắt các mối liên hệ giữa các tế bào

- Các tế bào tiết những chất hoá học ra ngoài, đi đến các tế bào tiêu điểm thành những tín hiệu tác động lên màng.

- Những tế bào có các phân tử thông tin gắn ở màng, tác động đến màng những tế bào kế cận.

- Các cầu liên bào trên màng (những lỗ nối giữa hai màng tế bào kề nhau) nối trực tiếp tế bào chất của những tế bào kề nhau.

Tóm lại cấu tạo màng sinh chất nói riêng và các loại màng của các bào quan trong tế bào nói chung, chúng là màng sinh chất rất tinh vi và có nhiều tính chất mà vật liệu do con người chế tạo hiện nay khó sánh kịp. Chỉ với vài lớp phân tử màng có tính thẩm chọn lọc cao, tính đàn hồi cao, cách điện, cách nhiệt cao. Ví dụ, màng ti thể dày 80\AA chịu điện thế 200mV tính ra là 200.000V/cm . Diện tích màng của tế bào rất lớn, bảo đảm mặt bằng rộng cho nhiều quá trình trao đổi chất trên màng tế bào. Bề mặt tế bào không những phân biệt các chất khác nhau, mà còn nhận biết lẫn nhau, có quan hệ khi tiếp xúc với nhau. Có enzym chỉ có hoạt tính, khi gắn vào màng tế bào, số khác khi gắn vào màng tế bào sẽ mất hoạt tính.

2.3. Tế bào chất (Cytoplasm)

Tế bào chất là thành phần cơ bản bao xung quanh nhân, không bào và chứa các thể ẩn nhập, bao gồm hai phần khác nhau: Thể trong suốt (hyaloplasma) không có cấu trúc và thể hình thái có cấu trúc (morphoplasma) được bao bọc bên ngoài bởi màng sinh chất trừ trung thể hay còn gọi là trung tâm tổ chức của vi quản, không có màng sinh chất bao quanh các trung thể. Như chúng ta đã biết, các sinh vật có cấu trúc hoá học rất phức tạp, từ những chất đơn giản đến các đại phân tử sinh học. Tuy nhiên, chỉ các chất hoá học phức tạp chưa đủ để có hoạt động sống, chúng phải được tổ chức lại trong các phức hệ phân tử của nhiều bào quan với những chức năng chuyên biệt khác nhau để hình thành tế bào nhân thực. Đó là sự khác biệt rất cơ bản giữa tế bào sinh vật nhân sơ và tế bào sinh vật nhân thực.

2.3.1. Tính chất lý học và thành phần hóa học của tế bào chất

+ Thể trong suốt là thành phần không có hình thái cấu trúc của tế bào chất, nó là nền đồng nhất, trong suốt chứa mạng lưới tua vách. Thể trong suốt tương ứng với bào tương (cytosol) ở trạng thái sol, nghĩa là nếu sau khi ly tâm siêu tốc phân hoá, phần nổi lên trên cùng là bào tương (cytosol). Thể trong suốt có tổ chức nếu chứa bộ khung sườn tế bào, ngoài ra nó có thể chứa thể vùi như lập tạo bột, hạt alorôn, giọt dầu và các sản phẩm trao đổi chất cuối cùng.

- Thành phần thể trong suốt:

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

Ngoài protein, trong thể trong suốt còn có các loại ARN như ARN_t, ARN_m chiếm 10% ARN của tế bào. Trong thể trong suốt còn có sự hiện diện của các chất như glucit, axit amin, nucleosit, nucleotit và các ion. Thành phần trên nền đồng nhất có các hạt dầu, hạt tinh bột với số lượng thay đổi và có thể mang từ vùng này sang vùng khác tùy hoạt tính của tế bào.

- Chức năng thể trong suốt: thể trong suốt giữ nhiều chức năng quan trọng như:

- Nền môi trường, làm nơi thực hiện các phản ứng trao đổi chất của tế bào, là nơi gặp nhau của các chuỗi phản ứng trao đổi chất. Sự biến đổi trạng thái vật lý của thể trong suốt có thể ảnh hưởng đến hoạt động của tế bào.
- Nơi thực hiện một số quá trình điều hoà hoạt động của các chất.
- Nơi chứa các vật liệu dùng cho các phản ứng tổng hợp các đại phân tử sinh học như glucit, axit amin, các nucleotit.
- Nơi dự trữ các chất năng lượng như glucit, lipid, glycogen.

2.3.2. Cấu tạo hiển vi và siêu hiển vi của tế bào chất

2.3.2.1. Bộ khung trong tế bào

Bộ khung trong tế bào bao gồm các vi sợi actin, myosin, các sợi trung gian, và các vi quản là hệ thống cấu trúc bên trong tế bào tạo thành mạng lưới không gian ba chiều trong tế bào chất, cần cho sự định hình

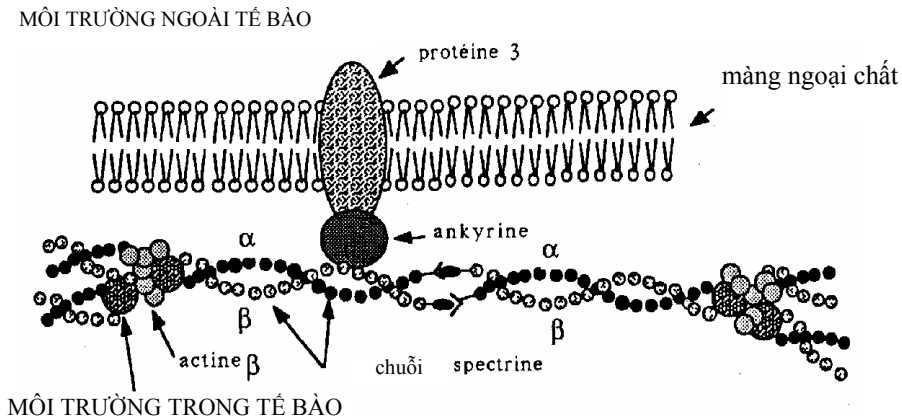
Thể sao có trong các tế bào động vật, thực vật đơn bào bao gồm các trung tử, khối vật chất vô định hình bao quanh trung tử và các vi quản thể sao phát ra từ trung thể. Nó có chức năng kiểm tra sự định vị của các bào quan trong tế bào và tác động qua lại với màng.

Các thoi phân bào của động vật và thực vật đơn bào được hình thành từ trung thể, còn ở thực vật bậc cao các thoi phân bào được hình thành từ các cực phân bào và có thể xem cực phân bào là trung thể không có trung tử.

Các vi quản còn có vai trò dịch các thông tin hoocmôn và tham gia sự phân phối các chất nhận của màng.

+ **Các vi sợi:** các vi sợi có đường kính thay đổi từ 3 - 8nm và có trong tất cả các tế bào.

Các sợi actin nhỏ, có đường kính 8nm, là các phân tử protein được tạo nên do sự đa trùng phân trong các điều kiện nồng độ cao của Mg^{++} . Đó là các sợi đa trùng phân rất mảnh, dài xoắn vào nhau như dây thừng. Đôi khi các sợi actin được kết hợp với sợi myosin, nó cũng là những sợi dài giống sợi actin, nhưng ở một đầu có mấu lồi khi myosin biến hình có thể làm các sợi trượt tương đối với nhau (hình 15). Khả năng của một sợi này vận động tương đối so với sợi kia là cơ sở của nhiều kiểu vận động như sự di chuyển của các tế bào nấm nhầy, amíp, sự hình thành thể sinh màng, sự eo thắt tế bào khi phân chia. Các vận động này sẽ ngừng lại nếu tế bào bị xử lý bởi chất cytochalasin B, làm biến tính sợi actin. Các vi sợi chỉ có actin đóng vai trò cấu trúc, chúng tạo nên khung sườn tế bào, duy trì hình dạng tế bào. Các vi sợi làm thành từng bó hay thành từng tấm nằm dưới màng sinh chất. Các vi sợi có cấu tạo gần giống với các actin bởi vì chúng nhận biết bởi các kháng thể chống actin. Có khoảng vài chục protein có khả năng liên kết với các vi sợi. Chẳng hạn như myosin, villin, spectrin ... Một số protein có mặt trong tất cả các kiểu tế bào, một số khác chỉ có mặt trong các tế bào chuyên hoá đặc thù. Chúng có các chức năng khác nhau như điều chỉnh sự lắp ráp của các vi sợi, cấu tạo bó, néo các vi sợi với các vùng đặc thù của màng.



Hình 15 Sơ đồ các vi sợi của bộ khung sườn tế bào chất

Spectrin là một kiểu protein kéo dài làm thành 2 chuỗi α , β (trọng lượng phân tử bằng 240Kda, 220 Kda, quấn vào nhau. Bộ khung sườn gắn với màng bởi protein néo là ankyrin, nó liên kết với chuỗi β của spectrin, đầu khác liên kết với protein màng gọi là protein 3.(hình 15)

+ **Các sợi trung gian**, có đường kính từ 8 - 14nm. Chúng được cấu tạo từ các phân tử không đều, có dạng sợi chỉ, trọng lượng phân tử thay đổi giữa 40 - 200Kda. Các protein này tập trung giữa chúng để hình thành các chất đa trùng phân vững bền hơn vi quản và vi sợi. Các sợi trung gian có sự phân bố theo sự phân bố của vi quản. Chúng có trong các mô chuyên hoá đặc thù.

+ **Mạng lưới tua vách** là mạng lưới không gian ba chiều nằm trong tế bào chất mà các vi sợi khác nhau và các bào quan được định vị trên chúng.

2.2.3.2. Các bào quan dạng màng và hạt

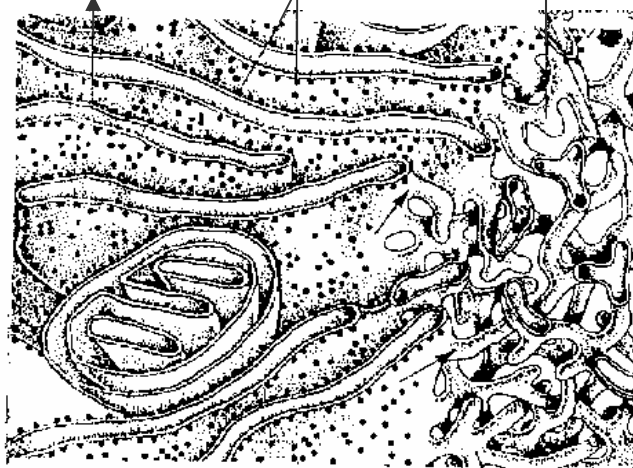
Các bào quan dạng màng và hạt thuộc hệ thống cấu trúc nội bào, phân hoá trong tế bào chất, gồm những màng có chức năng khác nhau, nhưng chúng đều liên thông trực tiếp hay gián tiếp với nhau qua những túi vận chuyển. Hệ thống các cấu trúc màng nội bào có quan hệ với màng ngoại chất và có nguồn gốc từ chúng.

2.2.3.2.1. Mạng lưới nội chất và riboxôm

Mạng lưới nội chất là một hệ thống túi dẹp có trong tất cả tế bào nhân thực. Mạng lưới nội chất được tạo ra từ một màng duy nhất là một phiến mỏng, kéo dài liên tục, gấp nếp nhiều lần, phân nhánh phức tạp, bao

thành các khoang rỗng trong màng kéo thành mạng lưới chiếm hơn một nửa số lượng màng trong tế bào. Các khoang trống trong màng được gọi là tia của lưới nội chất hay túi chứa, chúng chiếm 10% thể tích của tế bào (hình 16). Màng của lưới nội chất tách các tia với thể trong suốt. Ngược lại, các tia của lưới nội chất và bộ máy Golgi tách nhau bởi hai màng. Mạng lưới nội chất chia ra làm hai loại: mạng lưới trơn và có hạt. Trên bề mặt mạng lưới có hạt có nhiều riboxôm. (H.16)

Mạng lưới nội chất có hạt riboxôm. Mạng lưới nội chất trơn



Hình 16. Sơ đồ không gian ba chiều của mạng lưới nội chất có hạt và mạng lưới nội chất trơn

Hai mũi tên chỉ ra sự liên thông thương giữa mạng lưới nội chất có hạt và mạng lưới nội chất trơn.

- Mạng lưới nội chất có hạt có tỷ lệ protit/lipit cao hơn màng ngoại chất, cholesterol chiếm tỷ lệ thấp, nên màng của chúng linh động hơn. Phosphatidylcholin chiếm trên 50%. Màng mạng lưới nội chất có hạt có các enzym như gluco-6-phosphataza, nucleositphotphataza, glucôsytransferaza, chúng tham gia vào các quá trình thủy phân. Ở các tế bào tổng hợp protein mạnh thì số lượng riboxôm nhiều. Sự tổng hợp các phân tử protein cấu tạo màng ngoại chất và màng các bào quan đều liên quan đến mạng lưới nội chất có hạt. Mạng lưới nội chất có hạt cũng tổng hợp phospholipit và cholesterol tham gia cấu tạo nên màng ngoại chất hoặc không ngừng đổi mới chúng.

- Mạng lưới nội chất không hạt có lượng cholesterol và phosphatidylcholin cao hơn, chiếm trên 50% tổng số lipit. Trên màng và trong túi có chứa chiều enzym tổng hợp các lipit phức tạp. Các tuyến nhòn là nơi

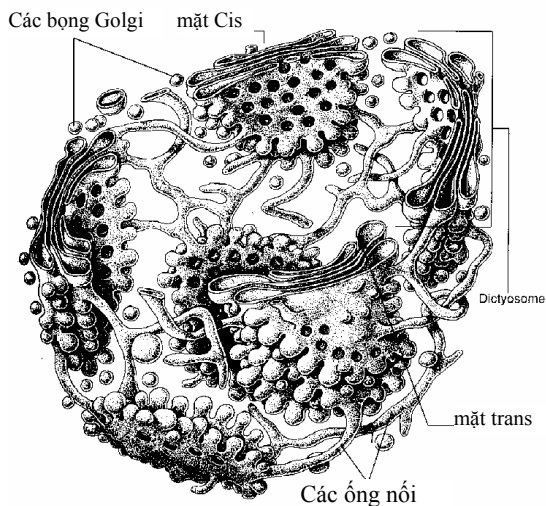
tổng hợp các lipid mạnh nhất, ở đó có nhiều mạng lưới nội chất không hạt. Chức năng của mạng lưới nội chất không hạt là tổng hợp phospholipid, các axit béo.

Tóm lại, mạng lưới nội chất là trung tâm sản xuất protein, lipid và chuyển sang bộ máy Golgi để biến đổi và phân phối đến các nơi khác trong tế bào.

- Riboxôm là phức hệ phân tử, tạo thành các hạt bé, nơi tổng hợp các mạch polypeptit. Mỗi riboxôm gồm hai phân đơn vị: một lớn và một nhỏ. Mỗi đơn vị là phức hợp gồm ARN_r, các enzym và các protein cấu trúc. Ở sinh vật tiền nhân (riboxôm 70S) gồm hai phân đơn vị 50S và 30S. Phân đơn vị lớn gồm 2 phân tử ARN_r và có 35 protein, phân đơn vị nhỏ có ARN_r và khoảng 20 protein. Các đơn vị này khi lắp ráp lại với nhau thì sẽ có một cấu trúc hoạt tính, có khả năng tổng hợp protein. Ở sinh vật nhân thực, riboxôm 80S được lắp ráp từ hai phân đơn vị 40S và 60S. Các riboxôm 80S gắn vào mạch ARN_m tạo thành polyxôm. Ở nhiều tế bào thì những đơn vị chức năng có hiệu quả để tổng hợp protein là nhóm có 5-6 riboxôm hoặc poliriboxôm. Khi không thực hiện tổng hợp, các phân đơn vị tách rời ra trong tế bào chất. Ở E.coli có gần 6.000 riboxôm. Người ta thấy rằng, kích thước riboxôm của vi khuẩn rất giống với riboxôm có trong ty thể, lục lạp. Nhìn chung riboxôm từ sinh vật thấp đến bậc cao khá đồng nhất về cấu tạo và thành phần hoá học đặc biệt là protein, nhưng ARN - riboxôm có thể có giao động lớn.

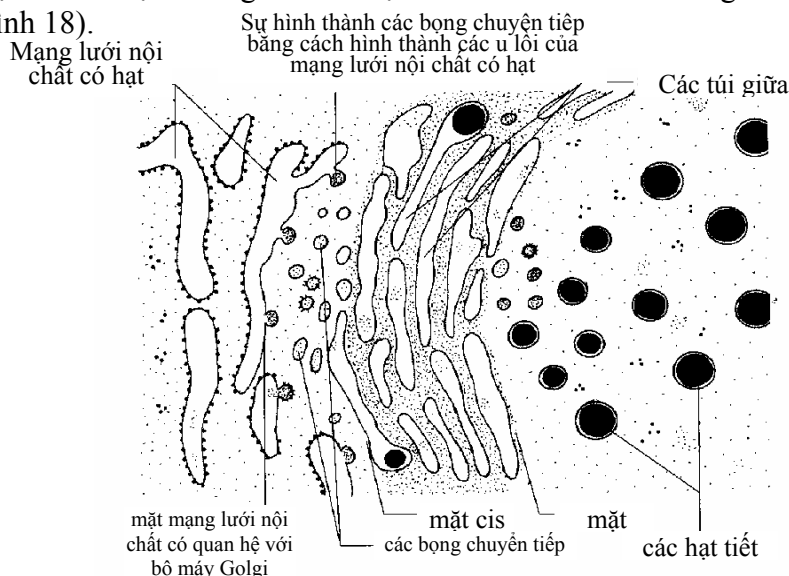
2.2.3.2.2. Bộ máy Golgi (Golgi apparatus hay Golgi complex)

Bộ máy Golgi được phát hiện từ năm 1898 bởi Golgi. Nó thường nằm gần nhân tế bào hay ở cạnh trung thể. Bộ máy Golgi bao gồm các dictyosom mà mỗi dictyosom gồm nhiều túi nhỏ đẹp, được giới hạn bởi một màng, xếp chồng lên nhau không có riboxôm (hình 17). Mỗi dictyosom thường gồm 4-6 túi nhỏ có đường kính gần 1µm là đơn vị hoạt



Hình 17. Sơ đồ cấu tạo không gian 3 chiều của bộ máy Golgi. Cấu trúc siêu hiển vi bộ máy Golgi của tế bào động vật có vú. Các dictyosom khác nhau được nối với nhau, bởi các ống nối bằng cách hợp nhất các túi ở mặt trans để cấu tạo nên bộ máy Golgi. Cách sắp xếp này được làm sáng tỏ bởi Rambourrg

động của bộ máy Golgi. Trong một tế bào các dictyosom nối với nhau bởi các ống để cấu tạo nên bộ máy Golgi. Ở tế bào thực vật, bộ máy Golgi chỉ có một dictyosom, nên bộ máy Golgi ở tế bào thực vật còn gọi là dictyosom. Các bong tròn nhỏ, đường kính 50nm, có màng bao bọc, nằm rải rác xung quanh các chồng túi của bộ máy Golgi. Mỗi dictyosom có hai mặt: mặt cis và mặt trans giữa các mặt đó có các bể chứa chồng lên nhau: (xem hình 18).



Hình 18: Các cực khác nhau của các dictyosôm

- Mặt cis (mặt lồi) quay về phía mạng lưới nội chất và các bong chuyển từ mạng lưới nội chất sang. Màng mạng lưới nội chất có hạt có quan hệ với mặt cis và thường không có riboxom.

- Mặt trans (mặt lõm) có quan hệ với các bong có vỏ bọc, với bong trơn và với các không bào tiết.

Các túi dẹp các bộ máy Golgi làm nhiệm vụ biến đổi, chọn lọc và đóng gói các đại phân tử sinh học mà sau đó được tiết ra ngoài hay được vận chuyển đến các bào quan khác.

Nhiệm vụ của bộ máy Golgi là hoàn tất một số công việc của mạng lưới nội chất. Các protein từ mạng lưới nội chất chuyển sang có thể được biến đổi tiếp tục (glucô hoá, sulfat hoá, photphorin hoá ...) Bộ máy Golgi cũng biến đổi glycan và cho chúng thoát ra qua các túi nhờn. Các bong nhỏ làm nhiệm vụ vận chuyển vật liệu giữa bộ máy Golgi và các thành phần khác của tế bào.

2.2.3.2.3. Các vi thể: Peroxysom và Glyoxysom

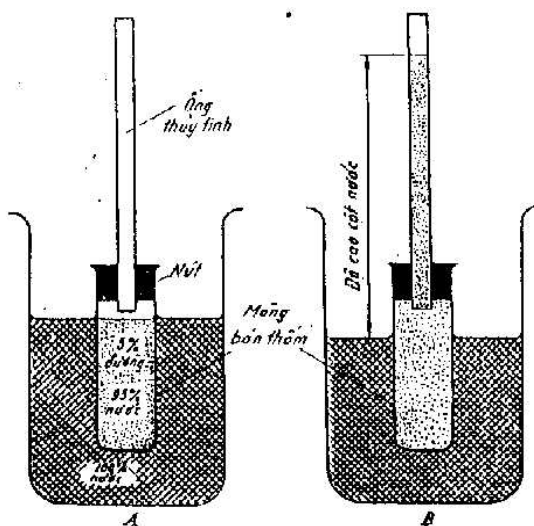
- Peroxysom có cấu tạo túi cầu nhỏ, đường kính 0,2 - 0,5 μ m, chỉ bao bọc một màng đơn như lysoxom. Trong quá trình trao đổi chất một số phản ứng oxy hoá trong tế bào làm phân huỷ các axit amin, các lipid hình thành nên nước oxy già và nhiều chất độc khác. Trong peroxysom chứa các enzym oxy hoá tự sản sinh và xúc tác cho các phản ứng oxy hoá phân huỷ các chất độc, các H_2O_2 .

- Glyoxysom: là một vi thể khác chứa các enzym phân huỷ lipid thực vật thành đường nuôi cây con. Bào quan này chỉ có ở thực vật. Có thể nói glyoxysom là peroxysom của thực vật.

2.3.3. Tính chất sinh lý của tế bào chất

+ Tính thẩm

Nồng độ các chất tập trung bên trong tế bào cao hơn môi trường ngoài. Nếu không có màng bao bọc giữ lại, các chất bên trong sẽ khuếch tán ra môi trường bên ngoài. Như vậy, màng tế bào là vật cản duy trì trật tự hoá học trong tế bào, ngoài ra, các chất đi qua lại màng, cần có năng lượng tự do. Màng gọi là màng thẩm có chọn lọc hay bán thẩm khi các phân tử chất này qua được mà phân tử chất khác không qua được. Sự di chuyển của một dung môi thường là nước qua màng thẩm chọn lọc từ chỗ có nồng độ các chất thấp hơn gọi là sự thẩm thấu. Nồng độ đường ví dụ 5% trong ống có màng bán thẩm bao bọc gọi là nồng độ thẩm thấu (hình 19).



Hình 19: Thẩm thấu và áp suất thẩm thấu

A. Để dung dịch đường 5% vào túi làm bằng màng bán thấm (ví dụ bằng xelofan) treo trong nước. Các phân tử đường lớn hơn và vì vậy không thể đi qua màng xelofan.

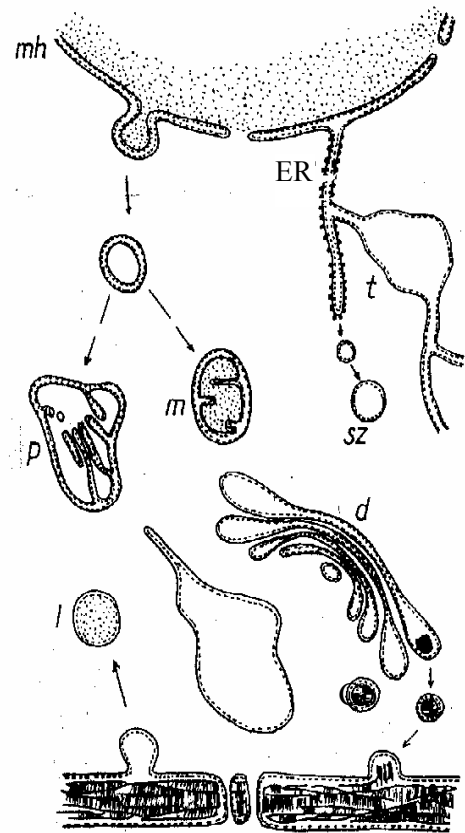
B. Khi đạt cân bằng, áp suất cột nước trong ống bằng đúng với áp suất thẩm thấu của dung dịch đường và dùng làm mức đo áp suất ấy.

Nước sẽ di chuyển từ chỗ nồng độ thẩm thấu thấp vào chỗ có nồng độ cao hơn. Nồng độ thẩm thấu phụ thuộc tổng các phân tử hoà tan trong một đơn vị thể tích, trong trường hợp có nhiều chất khác nhau hoà tan. Nước di chuyển qua màng bán thấm về phía có nồng độ dung dịch cao hơn do áp suất thẩm thấu. Áp suất của cột nước trong ống được dùng làm mức đo áp suất thẩm thấu của dung dịch đường. Dung dịch đường có nồng độ cao hơn sẽ có áp suất thẩm thấu cao hơn.

Thẩm tích và thẩm thấu chỉ là hai dạng đặc biệt của khuếch tán là những hiện tượng rất căn bản cho hoạt động sống của tế bào. Thẩm tích là sự khuếch tán của các phân tử hoà tan qua màng bán thấm. Nếu tế bào rơi vào môi trường có nồng độ thẩm thấu cao hơn gọi là dung dịch ưu trương, nước sẽ đi ra ngoài tế bào, làm tế bào co lại. Nếu tế bào nằm trong dung dịch nhược trương có nồng độ thẩm thấu thấp hơn tế bào, nước vào trong tế bào làm phồng lên. Dung dịch có nồng độ thẩm thấu bằng với nồng độ thẩm thấu của tế bào gọi là đẳng trương. Môi trường sống của nhiều tế bào, nhất là dịch cơ thể thường đẳng trương. Nhiều chất di chuyển vào và ra khỏi tế bào chỉ nhờ khuếch tán đơn giản. Tốc độ khuếch tán phụ thuộc vào kích thước, hình dạng của phân tử, vào điện tích của chúng và nhiệt độ. Khi nhiệt độ tăng, các phân tử chuyển động nhanh hơn và tốc độ khuếch tán tăng.

+ Sự vận chuyển có chọn lọc của các phân tử

Sự tham gia với số lượng lớn của lipid vào cấu trúc màng, giải thích vì sao các phân tử nhỏ của các chất tan trong lipid có thể



Hình 20. Nguồn gốc của hệ thống màng sinh chất tế bào, mh= màng kép nhân; ER=màng lưới nội chất; sz= thể cầu; pl=màng ngoại chất; t= màng nội chất; i=thể khởi sinh; m= ty thể; p= lạp thể; d=dictyosom; Go= bọng Golgi; l=lizosom

khuyết tán vào và ra khỏi tế bào, nhưng sự thấm qua màng của các chất không tan trong lipid thì lại phụ thuộc vào các protein màng.

Màng tế bào tương đối không thấm đối với phần lớn các phân tử lớn phân cực. Điều này là một ưu thế vì đa số các chất chuyển hoá trong tế bào đều phân cực, không thấm qua màng, ngăn chúng thoát ra ngoài bằng khuếch tán.

2.4 Các bào quan của tế bào

Các bào quan này có chức năng chuyển hoá năng lượng, bao gồm hai bào quan: ty thể và các lục thể. Ty thể có trong tất cả các tế bào nhân thực và các lục thể đặc biệt là lục lạp chỉ có ở thực vật, đều có chức năng biến đổi năng lượng thành dạng hữu ích để hoạt hoá các phản ứng của tế bào. Cả hai bào quan này đều có hình thái đặc biệt, đều chứa bên trong một số lớn cấu trúc màng. Các màng này đóng vai trò quyết định trong hoạt động chuyển hoá năng lượng của hai bào quan này. Thứ nhất, chúng là điểm tựa cơ học cho sự vận chuyển điện tử để biến đổi năng lượng của các phản ứng oxy hoá. Thứ hai chúng bao bọc nhiều cấu trúc bên trong chứa các enzym xúc tác các phản ứng khác của tế bào. Ngoài ra cả hai có bộ máy di truyền độc lập riêng, đó là phân tử ADN vòng giống như vi khuẩn, và có nguồn gốc tiến hoá giống nhau. Về vấn đề này có 2 quan điểm:

- Quan điểm phát triển: Trong quá trình phát triển và tiến hoá của tế bào nhân thực, các bào quan năng lượng hình thành từ màng nhân. Màng nhân eo thắt tạo thành thể khởi sinh (i). Từ thể khởi sinh sẽ phân hoá thành hai dạng bào quan: ty thể, lục thể (hình 20).

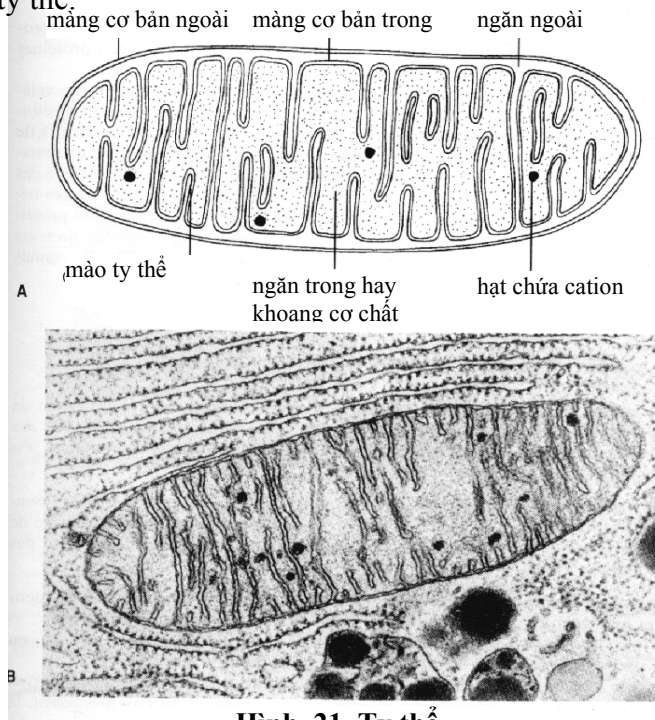
- Quan điểm cộng sinh: trong quá trình tiến hoá của tế bào nhân thực, vi khuẩn xoắn cộng sinh với tế bào nhân thực nguyên thủy và biến đổi thành ty thể. Còn lục lạp là kết quả của quá trình tăng trưởng về khối lượng của ty thể, mào gà đứt ra và biến đổi thành hệ thống thylakoit trên cơ sở hình thành các sắc tố quang hợp dưới tác dụng của ánh sáng mặt trời.

2.4.1. Ty thể

Ty thể có hình dáng và kích thước giống tế bào vi khuẩn tức là hình trụ kéo dài, có đường kính 0,5 - 1µm. Nó gồm các phần sau (hình 21A, B):

- + Chất nền (matrix): là phần chất choán bên trong của ty thể. Chất nền chứa một hỗn hợp rất đậm đặc của hàng trăm enzym, gồm các enzym

cần cho oxy hoá piruvat, các axit béo và trong chu trình axit citric. Nó chứa các bản sao của ADN và các enzym khác nhau cần cho sự biểu hiện của các gen ty thể.



Hình 21. Ty thể

A. Sơ đồ cấu tạo ty thể

B. Ảnh siêu hiển vi ty thể

+ **Màng trong:** màng trong được xếp lại nhiều nếp nhăn gọi là mào gà, làm tăng diện tích của màng. Nó chứa các protein với ba chức năng:

- Thực hiện các phản ứng oxy hoá trong chuỗi hô hấp.
- Một phức hợp enzym có tên ATP synthetaza tạo ra ATP trong cơ chất.
- Các protein vận chuyển đặc biệt điều hoà sự đi qua các chất ra ngoài hoặc vào trong chất nền. Vì có thang điện hoá, bộ máy của ATP synthetaza được thiết lập xuyên qua màng này do chuỗi hô hấp, nên điều quan trọng là màng không thấm đối với các phân lớn ion nhỏ.

+ **Màng ngoài:** nhờ một protein tạo một kênh quan trọng, nên màng ngoài bị thấm bởi các phân tử nhỏ hơn hay bằng 10.000 dalton. Các protein khác bao gồm các enzym tham gia tổng hợp lipid trong ti thể và các

enzim chuyển hoá lipid sang dạng tham gia trao đổi chất và tiếp theo trong matrix.

+ Khoảng giữa màng, chứa nhiều enzym sử dụng ATP do matrix đưa ra để phosphoryl hoá các nucleotit khác.

Ty thể là trung tâm năng lượng của tế bào. Quá trình phân huỷ hiếu khí các thức ăn kèm theo tổng hợp ATP được gọi là hô hấp tế bào. Hô hấp tế bào là quá trình trải qua nhiều bước do enzym xúc tác, nhờ đó tế bào chiết rút năng lượng từ polysaccharit, lipid, protein và các chất hữu cơ khác. Toàn bộ quá trình dị hoá từ khi thu nhận các chất dinh dưỡng đến sự phân huỷ hoàn toàn, có thể chia thành ba giai đoạn:

- Giai đoạn phân giải các chất đa trùng phân thành các chất đơn giản như protein thành a.amin, polysaccharit thành glucoza, lipid thành axit béo và glyxerol. Các phản ứng này xảy ra do sự xúc tác của enzym ở các mô dự trữ, thể vùi.

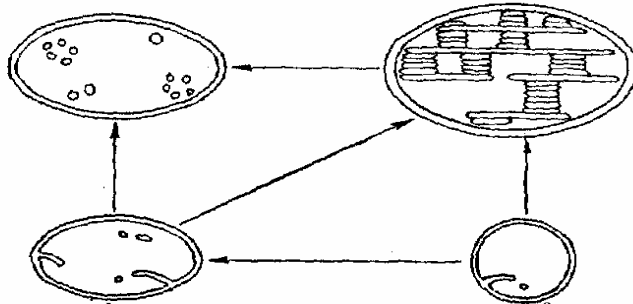
- Giai đoạn phân giải ở tế bào chất. Các chất đơn giản sẽ đi vào tế bào và chịu sự phân giải mạnh hơn ở tế bào chất như glucoza với quá trình đường phân biến thành pyruvat để xâm nhập vào ti thể. Trong ty thể pyruvat được chuyển hoá thành nhóm axetyl của hợp chất axetyl - coenzim A. Các glyxerol của lipid được chuyển hoá thành photphoglyxeraldehit rồi thành pyruvat. Các axit béo được chia cắt thành từng đoạn 2C để gắn vào thành axetyl -coenzim A. Các axit amin có nhiều cách chuyển hoá khác nhau: Một số axit amin chuyển thành pyruvat, một số axit amin khác chuyển thành axetyl -CoA, số axit amin khác chuyển thành chất tham gia chu trình Krebs.

- Sự biến đổi năng lượng xảy ra trong ty thể, nhóm axetyl của axetyl -CoA qua chu trình axit citric (chu trình Krebs) và hệ thống chuyển điện tử được oxy hoá hoàn toàn để thành CO_2 , H_2O . Trong quá trình oxy hoá cuối cùng tạo ra $34\text{ATP} + 2\text{ATP}$ (của đường phân), có tất cả 36ATP . Mỗi ATP cung cấp 7,3Kcal. Phân tử glucoza chứa năng lượng tự do khoảng 670kcal/mol, sự phân giải glucoza chỉ tích lũy được 270kcal/mol dạng năng lượng sinh học chiếm 39% năng lượng ban đầu của glucoza, 61% năng lượng còn lại được toả ra ở dạng nhiệt góp phần thúc đẩy nhanh các phản ứng khác nhau trong tế bào, một số nhiệt phế thải ở dạng entropie.

2.4.2. Lạp thể

Trong các tế bào của phần lớn thực vật đều có lạp thể - là một thể nhỏ mà ở đó diễn ra sự tổng hợp hoặc tích lũy các chất hữu cơ. Ở thực vật

bậc thấp chỉ chứa một hoặc hai lục lạp có hình dạng khác nhau và khác với lục lạp có dạng bầu dục của thực vật bậc cao, có tên gọi là sắc thể, trên chúng có hạch tạo bột để tổng hợp tinh bột. Mặc dù các lục lạp thể có khác nhau về hình thái cấu trúc và chức năng, chúng có quan hệ với nhau qua sự hình thành cấu trúc mầm (tiền lục lạp thể) ở các mô phân sinh, và một loại lục lạp có thể biến đổi thành loại lục lạp khác (hình 22).



Hình 22. Sơ đồ quan hệ phát sinh giữa các lục lạp thể: phía dưới là tiền lục lạp thể và vô sắc lục lạp; phía trên là lục lạp và sắc lục lạp

Sự phân loại lục lạp thường dựa vào sự có mặt có sắc tố, chiếm ưu thế hay không có sắc tố như lục lạp không màu là lục lạp không có sắc tố, lục lạp màu là lục lạp chứa nhóm sắc tố carotenoit chiếm ưu thế, lục lạp chứa nhóm sắc tố chlorophin chiếm ưu thế và có vai trò sinh lý trong quang hợp, sử dụng được năng lượng ánh sáng mặt trời.

+ **Lục lạp:** Lục lạp điển hình có dạng hình thấu kính, đường kính gần $5\mu\text{m}$ và dày $1\mu\text{m}$. Mỗi tế bào có từ 20 - 100 lục lạp, chúng có thể lớn lên và phân chia theo kiểu trực phân như ty thể. Lục lạp không đơn giản chỉ là cái túi chứa đầy chlorophin mà điều rất quan trọng của lục lạp là hệ thống cấu trúc màng. Chúng có màng ngoài rất dễ thấm, màng trong rất ít thấm, trong đó chứa nhiều protein vận chuyển đặc biệt và một khoảng không gian hẹp nằm giữa hai màng trong và ngoài. Màng trong bao quanh một vùng không xanh lục được gọi là stroma tương tự như chất nền (matrix) của ty thể. Stroma chứa các enzym, các riboxom, ARN và ADN. Có sự khác nhau quan trọng giữa tổ chức của các ti thể và lục lạp. Màng trong của lục lạp không xếp thành mào gà và không chứa chuỗi chuyền điện tử. Ngược lại, hệ thống quang hợp hấp thụ ánh sáng, chuỗi chuyền điện tử và ATP synthetaza đều chứa trong màng thứ ba tách ra từ màng thứ hai. Màng thứ ba hình thành một tập hợp các túi dẹp có hình đĩa gọi là các thylakoit mà tại đó các phân tử sắc tố quang hợp được tổng hợp dưới tác dụng của ánh sáng mặt trời. Lớp phân tử chlorophin cũng như carotenoit và lớp phân tử photpholipit nằm giữa protein, có một diện tích

khá lớn. Ngoài ra, cấu trúc lớp có thể dễ dàng chuyển năng lượng từ phân tử protein này đến phân tử bên cạnh. Người ta cho rằng ánh sáng của mỗi thylakoit này được nối với ánh sáng của thylakoit khác, chúng xác định một thành phần cấu trúc gọi là khoảng trong thylakoit được tách ra với stroma bởi màng của thylakoit. Các thylakoit được xếp chồng lên nhau tạo thành một phức hợp cấu trúc hạt (grana). Các phân tử diệp lục nằm trên màng thylakoit của grana, nên ta thấy lá cây, thân non, quả non ... có màu xanh.

Lục lạp là đơn vị cơ năng quang hợp nhờ đó mà năng lượng ánh sáng mặt trời thu nhận nhờ sắc tố chlorophin và sử dụng để khử các chất vô cơ (CO_2 và H_2O ...) thành cacbonhydrat và O_2 . Thực chất của quang hợp là sự chuyển hoá năng lượng ánh sáng thành năng lượng hoá học ở dạng liên kết phân tử. Các phản ứng quang hợp có vai trò quan trọng là dự trữ năng lượng, mà năng lượng này được thu nhận từ vũ trụ để duy trì sự sống.

Quang hợp được thực hiện ở bào quan lục lạp của tế bào. Quá trình được thực hiện gồm hai pha chủ yếu:

- Pha sáng thu nhận và tích trữ năng lượng ở dạng ATP và NADPH xảy ra ở màng thylakoit. Nó sử dụng 48 photon ánh sáng nhờ các phức hợp enzym và cấu trúc tinh vi của lục lạp, để quang phân ly 12 phân tử nước, thải ra 6O_2 , tích trữ được 12 NADPH_2 và 18ATP, trong số đó có 6ATP được sử dụng cho tế bào.

- Pha tối xảy ra ở stroma, nó sử dụng 18 ATP và 12 NADPH_2 của pha sáng để tổng hợp chất hữu cơ theo chu trình Calvin.

+ **Lạp màu:** các lạp màu có hình dạng khác nhau: kéo dài, phân thùy, có góc cạnh, hình cầu, thường có màu vàng hoặc màu cam thuộc nhóm carotenoit. Các lạp màu có các thể vùi như: tinh thể carotenoit, các cầu nhỏ hiển vi và siêu hiển vi, các bó sợi siêu hiển vi. Carotin trong các lạp màu cả rất đầu tiên giống như các hạt nhỏ nhưng về sau chúng kết tinh thành dải, dạng phiến hoặc xoắn ốc. Đến nay, người ta vẫn chưa biết các tinh thể trưởng thành có màng kép lạp hay không. Sự phát triển của các lạp màu với thể vùi hình cầu, hình sợi từ các lục lạp thường kéo theo sự phá huỷ của các hạt grana. Các lạp màu còn phát triển từ các lạp không màu.

+ **Lạp không màu:** Các lạp không màu không phải là một nhóm lạp xác định rõ ràng. Chúng có ở những tế bào trưởng thành không bị phơi ra ngoài ánh sáng như ở tuỷ thân, các cơ quan dưới đất. Chúng chưa được

phân hoá rõ ràng từ các lap chưa trưởng thành của các tế bào mô phân sinh. Các lap của biểu bì thường không mang chất màu và được xếp vào nhóm lap không màu. Lap không màu thường xuất hiện như những khối nguyên sinh chất nguyên sinh, hình dạng có thể thay đổi hay bền vững. Chúng thường tụ tập gần nhân. Các lap không màu được chuyển hoá như những thể dự trữ tinh bột và được coi là lap bột. Lap dầu cũng là lap không màu có chức năng dự trữ các chất dạng lipid. Các chất béo không chỉ được phát sinh từ các lap dầu mà còn trực tiếp từ tế bào chất.

+ Nguồn gốc của các lap

Trong sự phát triển cá thể tế bào của mô phân sinh, có các lap nhỏ không có cấu trúc hoặc có cấu trúc hết sức đơn giản nhưng thường có một hạt tinh bột, gọi là các tiền lap thể. Từ tiền lap thể hình thành các lap khác nhau (hình 22). Trong các lap, các ADN vòng chúng tiến hành sao mã và phân chia theo kiểu trực phân.

Theo chủng loại phát sinh các lap có hai quan điểm khác nhau:

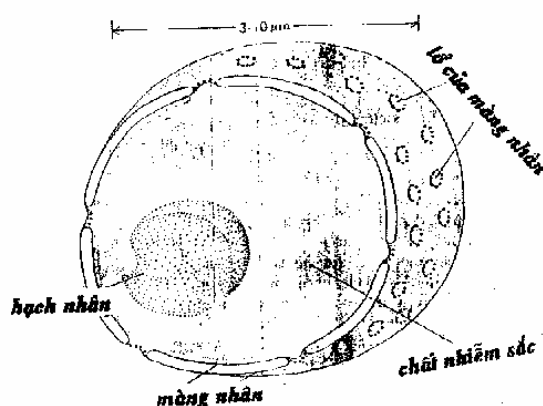
- Quan điểm phát triển: trong quá trình tiến hoá từ sinh vật tiền nhân đến sinh vật nhân thực, các lap được phân hoá trong tế bào chất, để thực hiện các chức năng quang hợp, dự trữ ...

- Quan điểm cộng sinh: các lap thể có nguồn gốc từ ty thể. Ty thể tăng trưởng, các mào răng lược tách khỏi màng trong và phát triển thành các grana. Cũng có người cho rằng, bào quan lục lap là kết quả cộng sinh của tế bào vi khuẩn lam với tế bào sinh vật nhân thực.

2.5. Nhân tế bào

2.5.1. Số lượng, hình dạng kích thước nhân

Ở sinh vật chưa có cấu tạo tế bào như vi rút, nhiễm sắc thể là đại phân tử ADN hay ARN thuần khiết, chúng chỉ có chức năng sinh sản và mã hoá cho vỏ protein để bảo vệ chúng. Ở sinh vật tiền nhân, nhiễm sắc thể chỉ là phân tử ADN thuần khiết, dạng vòng, nằm trong tế bào chất, chưa được bao bọc trong màng kép nhân. Ở sinh vật nhân thực, do



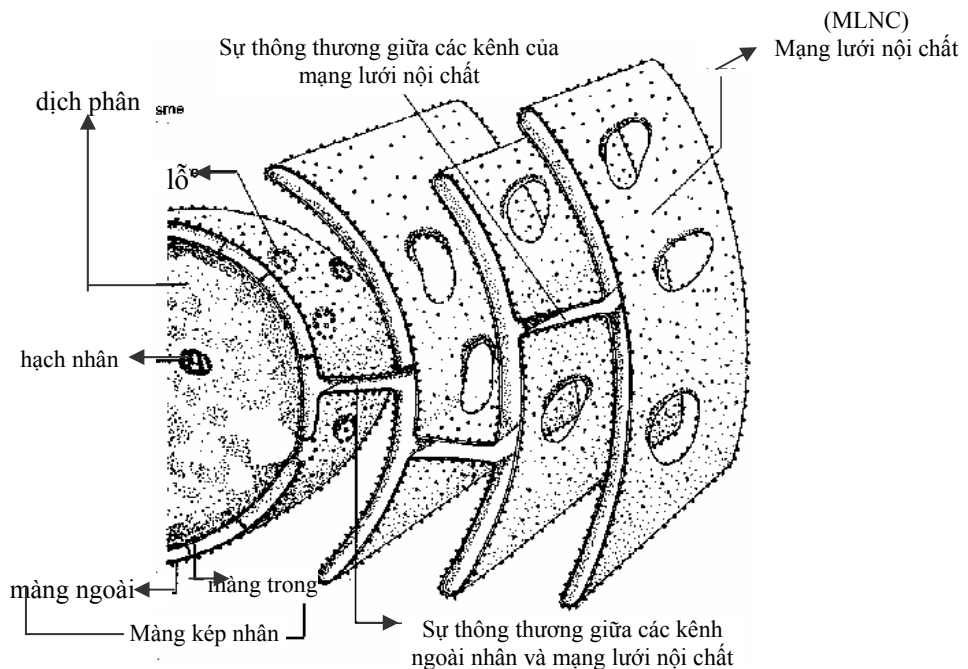
Hình 23. Nhân tế bào

các nhiễm sắc thể được khu trú trong màng kép nhân, nhờ đó mà bào quan nhân được hình thành (hình 23).

Nhân có hình dạng khác nhau: bầu dục, hình cầu v.v..., kích thước cũng không giống nhau từ $5\mu\text{m}$ - $50\mu\text{m}$. Tế bào thường có một nhân nhưng cũng có nhiều nhân. Tế bào non nhân thường nằm giữa, tế bào già nhân bị dồn ra phía màng.

2.5.2. Thành phần cấu tạo của nhân

Nhân là bào quan lớn nhất dễ nhìn thấy dưới kính hiển vi quang học, chiếm khoảng 10% thể tích của tế bào, nhưng nó chứa hầu như toàn bộ ADN của tế bào (95%) (hình 23). Hai cấu trúc nhân được hình thành đó là hạch nhân và các sợi nhiễm sắc hay còn gọi là sợi thể nhân nằm trong dịch nhân được bao quanh bởi màng kép nhân. Đó là bước nhảy vọt về cấu trúc nhân mà có thể thấy được trong pha gian kỳ của tế bào mô phân sinh hoặc trong tế bào mô vĩnh viễn.



Hình 24. Sơ đồ không gian 3 chiều của nhân

+ **Màng kép nhân:** màng kép nhân là ranh giới giữa nhân và chất tế bào, nó gồm hai màng cơ sở giống như hai màng đơn của lưới nội chất. Màng nhân và mạng lưới nội chất liên nhau (hình 24). Mạng lưới nội chất

nối liền với các tế bào khác nhau qua sợi liên bào, vì vậy hình như có một hệ thống màng liên tục tồn tại giữa nhân và các tế bào khác. Tính đồng nhất của màng kép nhân với mạng lưới nội chất được xác định bằng những quan sát siêu hiển vi trong quá trình phân bào có tơ. Cuối kì trước và kì giữa màng kép nhân bị tách ra thành các đoạn nhỏ mà không thể phân biệt được với mạng lưới nội chất. Ở kì cuối, các bong tương tự với mạng lưới nội chất hợp nhất lại bao quanh các nhiễm sắc thể và hạch nhân. Dưới kính hiển vi quang học, có thể quan sát được "màng nhân", giới hạn giữa tế bào chất và nhân. Màng này thấy được dưới kính hiển vi quang học là do các chất dị nhiễm sắc nối liền với màng kép nhân qua các sợi lamina tương tự như các sợi của bộ khung sườn tế bào. Màng kép nhân có màng ngoài tiếp giáp với tế bào chất và màng trong tiếp giáp với các sợi lamina, do đó mà nó không tiếp xúc trực tiếp với các sợi nhiễm sắc. Giữa hai màng này, có một khoảng không bao quanh nhân, Trên màng kép nhân có các lỗ mở, tạo ra sự thông thương giữa nhân và tế bào chất, cho phép vận chuyển các chất nội sinh và ngoại sinh theo hai chiều: nhân - tế bào chất và tế bào chất - nhân. Nó có vai trò trong việc điều hoà các ARN và các protein giữa nhân và tế bào chất.

+ **Dịch nhân:** Số lượng dịch nhân lớn, có cấu trúc hạt. Tỷ lệ protein trong tế bào chất cao hơn trong nhân. Một trong những khác nhau quan trọng về mặt hoá học giữa nhân và tế bào chất là dựa vào bản chất và lượng các axit nucleic giữa hai thành phần này của chất nguyên sinh. ADN và các đơn vị thông tin di truyền tích giữ trong chúng là đặc điểm riêng biệt của nhân và được coi là trung tâm di truyền. ARN trong tế bào chất thường phong phú hơn trong nhân.

+ **Chất nhân**

- **Sợi nhiễm sắc và nhiễm sắc thể**

Trong gian kì các nhiễm sắc thể tháo xoắn tạo thành mạng lưới bao gồm các sợi nhiễm sắc (sợi thể nhân) là nhiễm sắc thể của pha gian kì để sao mã ADN và phiên mã ARN_m, ARN_t, ARN_r. Số lượng ADN trong mỗi nhân tùy thuộc vào mức độ bội thể trong cơ thể. Trong thời gian phân bào, ADN cuộn lại. Tổ chức vật chất di truyền như thế có ưu điểm lớn, nhờ nó mà số đơn vị phân ly giảm đi, sự phân ly có hiệu quả hơn giảm bớt nguy cơ phân ly sai và sửa sai của các đơn vị di truyền, nếu như các đơn vị di truyền này tồn tại riêng rẽ. Mặt khác các đơn vị di truyền nằm trong nhiễm sắc thể bảo đảm sự tương tác và kiểm tra lẫn nhau mà hình thành các quy luật di truyền Mendel và các quy luật di truyền Mendel bổ sung. Những ưu điểm di truyền này, do chọn lọc tự nhiên tạo nên và không thể có ở các

đơn vị di truyền tồn tại độc lập với nhau. Như vậy, nhiễm sắc thể là phức hợp các đơn vị di truyền, là sản phẩm của quá trình tiến hoá, có giá trị chọn lọc cao.

Sợi nhiễm sắc là chất nhuộm màu mạnh bởi các chất nhuộm kiềm và nucleoprotein là chất cấu thành chủ yếu của sợi nhiễm sắc. Chất nhiễm sắc thể hiện các vùng có các sợi ADN xoắn mạnh mà nó cấu tạo nên các hạt nhiễm sắc còn gọi là dị nhiễm sắc. Còn những đoạn tháo xoắn, ít bắt màu nằm giữa các đoạn dị nhiễm sắc là nhiễm sắc thực. Ở thời kì phân bào, các sợi thể nhân bện xoắn mạnh tạo thành nhiễm sắc thể pha phân bào, chúng có hình dáng và kích thước đặc trưng ở kì giữa, gồm hai nhiễm sắc thể con dính với nhau ở eo sơ cấp, lúc này màng nhân khuếch tán vào tế bào chất. Nhiễm sắc thể gồm có ADN, các protein histon giữ vai trò cốt lõi trong việc cuộn lại phân tử ADN và các protein không histon. Cả ba thành phần này gộp lại, tạo nên sợi nhiễm sắc ở pha gian kì. Sợi ADN dài quấn quanh các protein histon tạo nên nucleosom là đơn vị cấu trúc của nhiễm sắc thể. Nếu như chúng xoắn lại ở pha phân bào, thì tạo thành nhiễm sắc thể có cấu trúc gồm các phần: nhiễm sắc thể thực, dị nhiễm sắc thể, eo sơ cấp, thể cuối, eo thứ cấp, và thể kèm chỉ có ở nhiễm sắc thể hạch nhân.

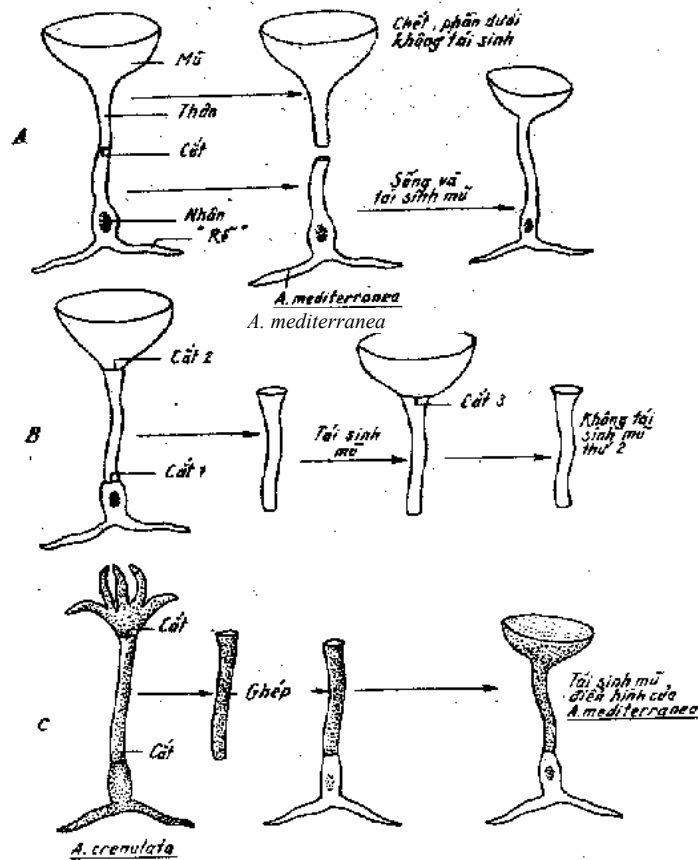
Trong quá trình phân bào, các tập tính của nhân có nhiều thay đổi, kèm theo sự xuất hiện bộ máy phân bào, để phân phối các nhiễm sắc thể vào các tế bào con.

+ **Hạch nhân:** hạch nhân là thể nội nhân điển hình có mặt trong nhân ở pha gian kì, chúng thường biến mất trong thời gian phân bào và đến kì cuối thì hình thành lại ở eo thứ cấp của nhiễm sắc thể hạch nhân. Hạch nhân có hình bầu dục hoặc hình cầu, nhuộm màu đậm, là bộ máy sản xuất riboxom: các ARN_r, được tổng hợp, ngưng tụ ngay trong nhân với các protein riboxom để hình thành các riboxom. Nó được tạo nên nhờ các cuộn ADN từ nhiều nhiễm sắc thể góp chung lại. Nhưng theo M. Maillet, hạch nhân gồm có hai phần: sợi nhiễm sắc có dạng trắng lưới liềm bao xung quanh hạch nhân và có các hạt đậm, đồng nhất mà kích thước của chúng không đều (trung bình từ 1 - 2µm) trong các tế bào bình thường (hình 23). Nếu phá huỷ hạch nhân bằng tia Rơngren hoặc tia tử ngoại thì sự phân chia tế bào bị ức chế.

2.5.3. Chức năng của nhân

Chức năng quan trọng của nhân tế bào là chứa thông tin di truyền. Sự phân chia đều đặn nhiễm sắc thể về các tế bào con đảm bảo sự chia đều

thông tin di truyền cho các thế hệ sau của các tế bào soma, hay tạo ra các tế bào sinh sản hữu tính hoặc sinh sản vô tính bằng bào tử.



Hình 25. Các thí nghiệm của Hemelink chứng minh nhân *Acetabularia* tiết ra chất cần thiết để tái sinh ra mũ.

Nhân cần thiết cho các quá trình trao đổi chất mà trước hết là tiến hành sao mã ADN, phiên mã các ARN và để tổng hợp các protein cấu trúc đặc biệt là các protein enzym là công cụ phân tử để thực hiện các chức năng tế bào. Màng kép nhân cũng có vai trò điều hoà các ARN và các protein. Do vậy nhân là trung tâm điều khiển mọi hoạt động sống của tế bào, bảo đảm cho sự sinh trưởng, phát triển, sinh sản của tế bào. Tế bào mất nhân, có thể tiếp tục tổng hợp protein nhưng không thể sinh sản và duy trì sự sống của tế bào lâu dài được. Hemelink tiến hành thực nghiệm trên loài tảo biển đơn bào *Acetabularia mediterranea*. Loài tảo biển này

cao 5cm, có sự phân hoá thành các phần mũ, cuống, rễ giả nhưng nhân nằm ở phần rễ giả. Khi ghép đoạn cuống không nhân của loài này lên phần rễ giả của loài khác thì mũ mọc trên đoạn cuống không nhân phụ thuộc vào nhân của loài rễ giả có nhân. Trên cơ sở những thí nghiệm ấy, Hemeling kết luận rằng, nhân sinh ra một chất nào đấy cần cho việc tạo mũ. Chất này phân tán bằng cách khuếch tán theo cuống đi lên phía trên và kích thích tạo mũ (hình 25).

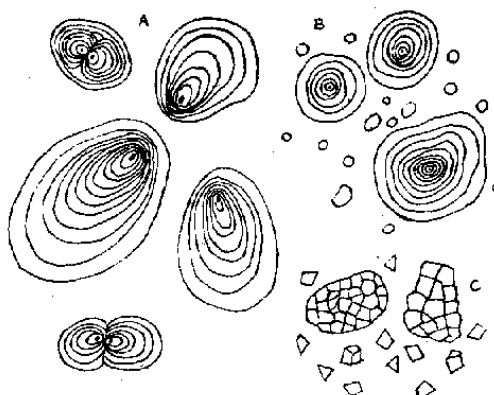
2.6. Các thể ẩn nhập trong tế bào

Các thành phần không phải chất nguyên sinh là sản phẩm trao đổi chất của thành phần nguyên sinh, nằm trong tế bào chất như không bào chứa dịch tế bào, các hạt tinh bột, hạt aloron, các giọt dầu và các sản phẩm trao đổi chất cuối cùng như các tinh thể vô cơ, chúng nằm vùi trong tế bào chất nên gọi là thể vùi hay thể ẩn nhập. Vách tế bào là sản phẩm trao đổi chất của thành phần nguyên sinh, nhưng nó nằm ngoài màng sinh chất, nên không được coi là một thành phần của tế bào chất. Các thành phần nguyên sinh và không phải chất nguyên sinh (trừ các sản phẩm bài tiết, các tinh thể vô cơ) là các thành phần cơ bản của tế bào thực vật chúng tác động qua lại với nhau tạo ra tế bào sống.

Thể ẩn nhập là các sản phẩm thứ sinh được tạo ra do tổng hợp thứ cấp hoặc do sự phân giải qua sự trao đổi chất trong đời sống tế bào. Chúng là những sản phẩm dự trữ hay thải bỏ thường có cấu trúc đơn giản hơn chất nguyên sinh. Các sản phẩm thứ sinh được nghiên cứu nhiều nhất là các hạt tinh bột, xenluloza, chất béo, protein ... và chất vô cơ ở dạng tinh thể và các chất hữu cơ thuộc sản phẩm phân giải như tanin, nhựa, gôm, cao su, ancaloit mà chức năng của chúng chưa được hiểu biết đầy đủ. Các chất thứ sinh nằm trong không bào, trong vách tế bào và có thể phối hợp với các thành phần của chất nguyên sinh tế bào.

2.6.1. Hạt tinh bột

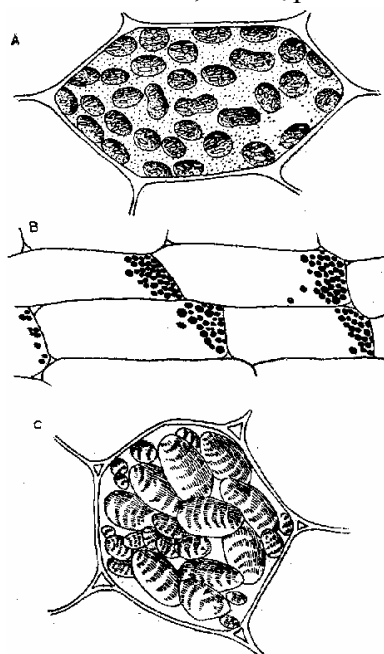
Hạt tinh bột là những chất tổng hợp thứ sinh chính của chất nguyên sinh, tinh bột tồn tại như một nguyên liệu dự trữ trong thể nguyên sinh, chất này có những phân tử chuỗi dài mà những đơn vị cơ bản của chúng là gốc glucoza, mất một phân tử



Hình 26. Các hạt tinh bột (theo Vante và Sirecopxki)
A. Ở khoai tây, B : ở lúa mì, C = ở lúa kiều mạch

nước và có công thức $C_6H_{10}O_5$.

Các phân tử tinh bột đều có cấu tạo từ một số lớn các nhóm monosaccharit, kết hợp với nhau thành chuỗi dài và thẳng (amiloza) hoặc phân nhánh (amilopectin). Các phân tử tinh bột của các loại khác nhau, đều có công thức phân tử tổng quát là $(C_6H_{10}O_5)_n$. Các lap không màu có chức năng tổng hợp các tinh bột thứ cấp để dự trữ, gọi là lap bột. Những thay đổi hình thái, kích thước của các hạt tinh bột thường rất đa dạng, có thể sử dụng chúng để góp phần xác định đặc tính các loài cây (hình 26). Chẳng hạn kích thước hạt tinh bột khoai tây là $70 - 100\mu m$, lúa mì là $30 - 40\mu m$, ngô là $12 - 18\mu m$ và hình thái cấu tạo rất khác nhau. Các hạt tinh bột ở nhiều cây có sự phân lớp đồng tâm rõ rệt, vì sự luân phiên các lớp khúc xạ nhiều hay ít do sự ngậm nước hay không ngậm nước của các phân tử tinh bột. Các lớp này sắp xếp



Hình 27. Các dạng tinh bột
(theo Môlichu)

- A. Tinh bột đồng hóa trong tế bào rêu
B. Tinh bột vận chuyển trong tế bào thân đậu xanh.
C. Tinh bột dự trữ trong củ khoai tây
và rễ, mô mềm của các cơ quan dự trữ như thân, rễ, củ, thân hành ...
(H.27)

quanh một cái rón mà vị trí của chúng ở trung tâm hoặc lệch tâm. Các hạt bán kép có hai hay nhiều rón nhưng nằm chung trong một màng của lap không màu. Tinh bột phổ biến trong cơ thể thực vật nhưng thường có trong mô mềm dự trữ của hạt, mô mềm của các mô dẫn thứ cấp ở thân

2.6.2. Hạt alorôn

Hạt alorôn là thành phần chính trong chất nguyên sinh, nhưng chúng cũng tồn tại như những chất thứ sinh, tạm thời không hoạt động, xem như là chất dự trữ. Chúng tồn tại ở dạng kết tinh hoặc vô định hình. Protein vô định hình có thể tạo ra các chất định hình hoặc vô định hình như ở Tảo, Nấm, noãn cầu hạt trần. Protein kết tinh phối hợp những thuộc tính keo, vì vậy chúng có dạng tinh thể. Protein vô định hình quen thuộc là gluten, nó là một chất liên kết với tinh bột ở nội nhũ lúa mì, ở nhiều hạt, phôi nhũ, nội nhũ hoặc ngoại nhũ có chứa protein dự trữ ở dạng

hạt aloron. Các hạt này có thể là đơn hoặc có chứa các thể vùi dạng cầu (á cầu) và dạng tinh thể của protein. Những dạng tinh thể protein hình khối lập phương có trong tất cả tế bào mô mềm ở vùng ngoại vi củ khoai tây (hình 28). Nguồn gốc của các thể vùi protein đã được nghiên cứu chủ yếu bằng cách theo dõi sự phát triển các hạt aloron, protein đầu tiên nằm trong không bào, protein cô đặc lại chuyển thành aloron.

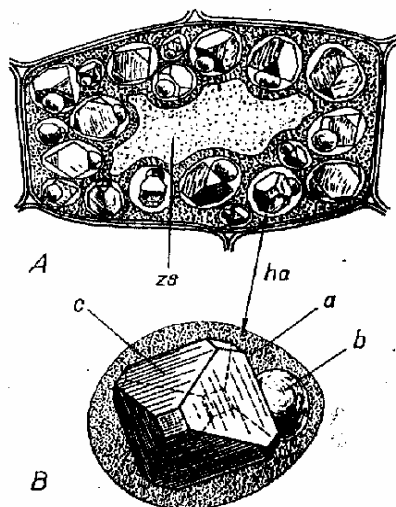
2.6.3. Giọt dầu

Chất chất dầu phân bố rộng rãi trong cơ thể cây và chúng tồn tại với một lượng nhỏ trong tế bào cây. Thuật ngữ chất béo không chỉ dùng để diễn đạt các este của axit béo với glyxerol mà còn liên quan với những chất được tập hợp dưới tên lipid. Dầu được coi là chất béo lỏng. Các chất sáp, suberin và cutin có bản chất là chất béo và thường xuất hiện như những chất bảo vệ ở trong và trên vách tế bào. Phosphatit và sterol cũng có liên quan với chất béo. Chất béo và dầu là các thể vùi, thường là nguyên liệu dự trữ trong hạt, bào tử, phôi, trong các tế bào mô phân sinh và đôi khi nằm trong mô vĩnh viễn. Chúng xuất hiện như những thể rắn hoặc thông thường là những giọt nhỏ kích thước khác nhau hoặc phân tán vào tế bào chất hoặc được tập hợp thành khối lớn. Về mặt nguồn gốc, chất béo hoặc hình thành trong tế bào chất (không bào dầu) hoặc hình thành trong lục lạp không màu (lạp dầu).

Tinh dầu là một chất dễ bay hơi, có mùi thơm, thường thấy phổ biến trong cây như ở Tùng bách, chúng có trong tất cả các mô của các loài cây khác, chúng chỉ phát triển ở cánh hoa, vỏ quả, lá hoặc trong quả.

2.6.4. Tanin

Tanin là một nhóm các chất phenol, thường có liên quan với glucosit. Với nghĩa hẹp, tanin chỉ là một loại hợp chất phenol đặc biệt, có trong lượng phân tử cao. Những chất khan nước của tanin như phlobaphen là những chất vô định hình có màu vàng, màu đỏ hoặc màu nâu. Chúng xuất hiện như những khối hạt nhỏ, thô hoặc mịn hoặc như các thể vùi kích



Hình 28. Tế bào dự trữ của phôi nhũ hạt thầu dầu (*Ricinus communis*)

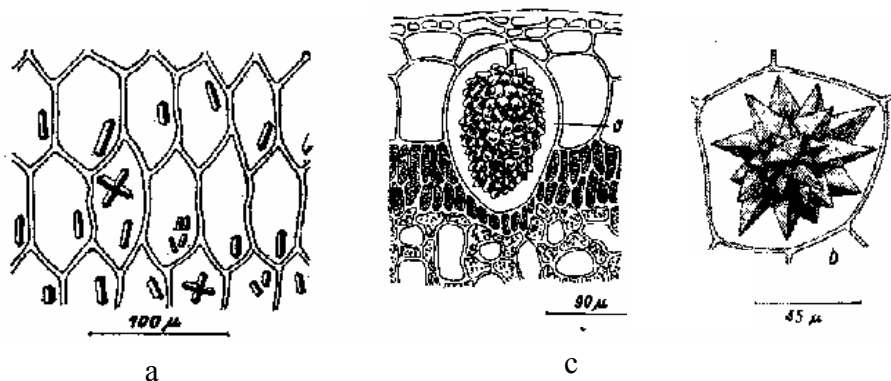
(A): Zs=không bào dầu; ha = hạt aloron; a = cơ chất; b = á cầu; c = á tinh thể

thước khác nhau. Tanin đặc biệt phong phú trong nhiều lá cây có ở phloem và chu bì của thân, rễ, ở quả chưa chín, có ở vỏ hạt và các khối u bệnh lý như các mụn cây. Tuy nhiên, dường như không có mô nào là không có tanin hoàn toàn và chúng còn tìm thấy ở mô phân sinh của các cây một lá mầm, thường rất nghèo tanin. Ở các tế bào riêng lẻ, tanin nằm trong nguyên sinh chất và cũng có thể xâm nhập vào vách chẳng hạn như mô bản. Trong chất nguyên sinh, tanin là một thành phần thông thường của không bào hoặc ở trong tế bào chất ở dạng giọt nhỏ và những giọt này hợp lại với nhau.

Về chức năng, tanin được giải thích như những chất bảo vệ nguyên sinh chất chống lại sự khô héo, thối rữa hoặc hư hại do động vật, hoặc như những chất dự trữ gắn liền với sự trao đổi chất của tinh bột theo một phương thức chưa xác định nào đó, như những chất chống oxy hoá và như những chất keo bảo vệ và giữ vững tính đồng nhất của tế bào.

2.6.5. Tinh thể canxi oxalat và các chất vô cơ khác

Tinh thể này thường thấy ở các không bào. Một số tinh thể canxi oxalat hình thành trong tế bào biểu bì, hay tế bào mô mềm. Một số tinh thể khác hình thành trong dị tế bào. Còn một số tinh thể của chúng lắng đọng trong vách tế bào. Các tinh thể thường nhỏ hơn tế bào chứa chúng, hoặc lấp đầy toàn bộ tế bào, thậm chí còn làm biến dạng tế bào. Các tinh thể hình kim thường nằm trong các tế bào dị hình lớn, khi trưởng thành là những tế bào chết, chứa đầy chất nhầy, có phồng lên, nhưng vách tế bào vẫn mỏng nên tế bào có thể bị vỡ và các tinh thể hình kim bị tống ra ngoài. Các tinh thể canxi oxalat có thể kết tinh đồng đều khắp mô hoặc bị giới hạn vào một vùng mô. Canxi cacbonat ít khi thấy tồn tại ở những tinh thể có hình dạng rõ rệt. Nang thạch và tinh thể canxi cacbonat nằm trong mô mềm và biểu bì. Ở mô biểu bì, chúng có thể tạo ra ở lông hoặc ở các nang thạch tế bào đã tăng trưởng. Silic được lắng đọng hầu hết trong vách tế bào, nhưng đôi khi hình thành trong khoang tế bào. Silic thường tồn tại ở dạng vô định hình (hình 29).



Hình 29 Sự tạo thành các tinh thể

a= các tinh thể oxalat canxi ở vẩy hành; b= sự hình thành tinh thể oxalat canxi có dạng búi ở xương rồng vót; c= tinh thể cacbonat canxi ở tế bào ha bì lá đa.

2.7. Không bào và dịch tế bào

Không bào là khoảng không gian được hiện ra trong tế bào chất như những túi chứa nước và các chất tan hoặc tích chứa nước do tế bào thải ra. Không bào được bao quanh màng nội chất. Các tế bào nhân thực có nhiều loại không bào tương ứng với chức năng khác nhau như ở nguyên sinh động vật có không bào co bóp, không bào tiêu hoá, không bào dự trữ thức ăn. Ở tế bào thực vật, có các không bào thẩm thấu, không bào đậm (hạt alorôn, không bào dầu (giọt dầu), chúng còn gọi là không bào thực phẩm. Tất cả các không bào của cùng một tế bào hoặc một cơ thể được coi như là một hệ thống gọi là hệ thống không bào.

Thành phần chính của không bào chứa dịch tế bào của thực vật là nước và các chất hoà tan khác như muối, đường đơn, axit hữu cơ và những hợp chất hoà tan khác như protein, các chất béo, tanin, các loại anthoxyan hay các nhóm sắc tố đỏ có trong dung dịch của không bào tạo ra màu sắc của hoa, quả, lá mùa thu. Chúng tạo ra dung dịch thật hoặc trạng thái keo trong không bào. Những chất có mặt trong không bào, được liệt vào những chất thứ sinh. Chúng có thể là chất dự trữ được dùng vào các hoạt động sống, hoặc những sản phẩm cuối cùng của trao đổi chất. Có hai loại không bào: loại tương đối kiềm thường nhuộm màu cam đỏ nhạt với đồ trung bình và loại axit rõ rệt, màu đỏ lam nhạt. Nồng độ của dịch tế bào thay đổi và khi một chất tích lũy quá độ hoà của nó thì có thể kết tinh được. Nồng độ có thể tăng lên khi các hạt khô. Nếu ta đặt tế bào vào dung dịch ưu trương, sẽ dẫn tới hiện tượng co nguyên sinh của tế bào. Các

không bào thay đổi hình dạng và kích thước gắn liền với giai đoạn phát triển và trạng thái trao đổi chất trong tế bào. Ở các tế bào trưởng thành có một không bào duy nhất nằm trung tâm tế bào, ngược lại tế bào chất và nhân nằm sát vách tế bào. Ở các tế bào mô phân sinh không bào thường nhiều và nhỏ, nhưng ở một số tế bào mô phân sinh của tầng sinh mạch, có một hệ thống không bào lớn. Không bào nhỏ bé của tế bào mô phân sinh tăng về kích thước qua hoạt động sống hoặc chứa các sản phẩm trao đổi chất cuối cùng. Độ nhớt dịch tế bào có thể kết hợp với sự có mặt của chất keo, đôi khi chúng xuất hiện dạng gel thụ động. Không bào có chứa các hợp chất tanin thường có độ nhớt cao. Ở các tế bào mô phân sinh, không bào thường nhiều và nhỏ, nhưng nó tăng kích thước qua sự hấp thụ nước và dần dần hợp lại với nhau, khi tế bào lớn lên và già đi. Như vậy, sự tăng trưởng của một tế bào thực vật thường kéo theo sự tăng số lượng dịch tế bào và mở rộng vách của nó. Chất nguyên sinh của nó có thể phát triển về số lượng.

III. Sự phân bào (Sự sinh sản tế bào)

Có thể phân thành hai nhóm phân bào: trực phân và gián phân. Gián phân được phân chia thành hai loại: phân bào nguyên nhiễm và giảm nhiễm. Trong đời sống của cơ thể thực vật, các cách phân bào ấy có giá trị khác nhau. Phân bào trực phân hay còn gọi là phân bào không tơ, xảy ra ở sinh vật tiền nhân hoặc ở một số mô như phôi nhũ hoặc nội nhũ, nhằm làm tăng nhanh số lượng tế bào trong một thời gian ngắn. Phân bào nguyên nhiễm và giảm nhiễm còn gọi là phân bào có tơ thường xảy ra ở tế bào sinh vật nhân thực, chúng có cấu trúc nhiễm sắc thể và quá trình phân bào, tạo ra sự đa dạng các tế bào thể (soma) và tế bào sinh sản (germen), nghĩa là tạo được sự đa dạng nguyên liệu làm cho quá trình tiến hoá nhanh hơn.

Cơ sở phân tử của sự sinh sản là sự tái bản ADN, cơ sở tế bào học của sự sinh sản là sự phân bào. Đứng về phương diện sinh sản để hình thành cơ thể con thì có ba loại sinh sản: sinh sản vô tính bằng bào tử, sinh sản hữu tính và sinh sản vô tính sinh dưỡng.

1. Sự phân bào trực phân

Đó là hình thức phân bào của sinh vật tiền nhân hay tế bào của một số mô thuộc sinh vật nhân thực mà tế bào chất và “nhân” bị thắt ngang tách đôi như tế bào vi khuẩn, còn ở các tế bào nội nhũ, phôi nhũ cũng như tế bào mô bị thương... nhân kéo dài chia đôi cùng với tế bào chất. Phân bào trực phân có thể xảy ra sự tái bản ADN một lần hay nhiều lần, hoặc ADN không tăng lên trong pha gian kì, nhưng do không có thoi vô sắc nên tế bào chất và nhân trực tiếp eo thắt ở giữa tạo ra hai tế bào con. Mỗi tế

bào con, chứa số lượng nhiễm sắc thể bằng nhau hoặc không bằng nhau. Sự phân bào không có thoi vô sắc có thể phân chia nhân, nhưng tế bào chất không phân chia, dẫn tới tế bào có nhiều nhân.

2. Sự phân bào gián phân

Sự phân bào gián phân bao gồm sự phân bào nguyên nhiễm và giảm nhiễm. Đặc trưng của phân bào gián phân hình thành bộ máy phân bào để phân phối các nhiễm sắc thể về hai cực của tế bào con và chỉ xảy ra ở tế bào sinh vật nhân thực.

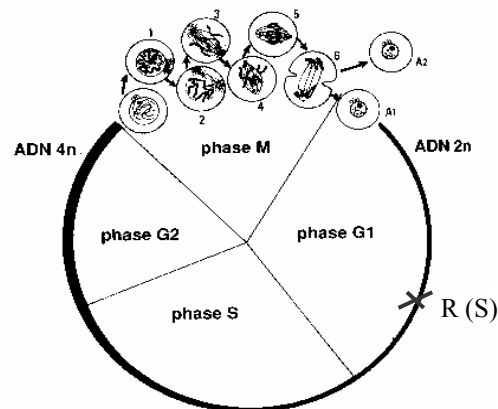
2.1. Sự phân bào nguyên nhiễm

Phân bào nguyên nhiễm ở thực vật chỉ xảy ra ở các tế bào của mô phân sinh, ở các tế bào nguyên bào tử, và ở một số tế bào mô vĩnh viễn duy trì khả năng phân chia, mà các tế bào con nhận đúng một số lượng nhiễm sắc thể, kiểu nhiễm sắc thể và các đặc tính hình thái, sinh lý giống tế bào mẹ.

Mỗi chu kỳ phân bào nguyên nhiễm gồm có hai pha: gian kỳ và kỳ phân chia (M). Kỳ phân chia gồm: pha phân chia nhân (caryodièrese), tiếp theo là pha phân chia tế bào chất (cytodièrese). Chu kỳ phân bào là toàn bộ những thay đổi hình thái, cấu tạo mà một tế bào phải trải qua trong lúc hình thành tế bào con (hình 30).

2.1.1. Gian kỳ

Gian kỳ là pha dài nhất mà nó được bắt đầu khi kết thúc kỳ cuối của pha phân chia. Gian kỳ gồm pha G_1 , pha S, và pha G_2 . Thời gian của gian kỳ này thay đổi tùy theo điều kiện sinh lý của các kiểu tế bào. Nếu chu kỳ tế bào kéo dài 23 giờ, thì gian kỳ chiếm mất 22 giờ còn kỳ phân chia chiếm gần 1 giờ. Vì vậy chức năng của pha gian kỳ nhằm tổng hợp các vật liệu cần thiết để sản sinh ra các tế bào con. (H.30)



Hình 30. Chu kỳ tế bào

Trong chu kỳ tế bào, tế bào trải qua các pha: G_1 , S, G_2 và pha M. Pha M hoàn thành bởi 2 tế bào con A_1 và A_2 mà chúng có thể có sự phát triển như nhau. Đường đậm biểu thị số lượng ADN trong mỗi pha.

Pha M: 1 = pha trước, 2 và 3 = tiền pha giữa
4 = pha giữa, 5 = pha sau; 6 = pha cuối.

+ Pha G_1 : Pha G_1 còn gọi là pha tăng trưởng, là sự kiện quan trọng nhất trong gian kì. Pha này có ba sự kiện chính:

* Chín; hoạt động; già

* Bước vào vùng phân bào mới

* Bước vào pha Go, pha nghỉ hay pha phân hoá

- Thời gian của pha này: tùy theo bản chất của tế bào (tế bào phôi pha G_1 một giờ, tế bào ung thư thì rất ngắn). Ngược lại, thời gian của pha G_1 kéo dài đến nỗi giương như dừng lại, không chuyển vào pha S, kí hiệu của pha này là Go (ở các tế bào chuyên hoá của mô vĩnh viễn).

- Điểm tới hạn hay điểm khởi sự. Cuối pha G_1 , tế bào có thể:

• bước vào pha Go: tế bào bước vào vùng chuyên hoá

• đi vào pha S để tiếp tục bước vào pha phân chia. Trong thực tế, ngay khi tế bào bước ra khỏi pha G_1 , nó liên tục đi vào các pha S, G_2 , kì phân chia (M), bất chấp môi trường ngoài như thế nào. Nó có một điểm không quay trở lại hay điểm tới hạn (R) hay còn gọi là điểm bắt đầu (S) nghĩa là qua khỏi điểm R hay điểm S, tế bào bắt buộc đi vào liên tục các pha khác của chu kì tế bào, cho dù điều kiện môi trường xảy ra như thế nào. Điểm S được khám phá ở tế bào nấm men nuôi cấy và nó cũng có ở tất cả các tế bào nhân thực, nằm ở vị trí cuối pha G_1 , còn gọi là điểm R.

- Chức năng của các tế bào pha G_1 . Tế bào mới được hình thành chứa một lượng ADN đặc trưng cho từng loài, tương ứng trong tế bào $2n$ hoặc n (soma). Ở giai đoạn này, các nhiễm sắc thể được hình thành bởi một sợi nhiễm sắc (chromatin) xoắn hoặc không xoắn. Trong pha này, mỗi nhiễm sắc thể được hình thành một phân tử ADN xoắn kép liên kết với các histon. Đầu pha G_1 , các tế bào con vừa được phân chia, vì vậy khối lượng tế bào con bằng $1/2$ tế bào mẹ. Trong pha này, các tế bào con phải tổng hợp các enzym và các phân tử trước khi bước vào pha M.

Pha G_1 là pha tổng hợp, trong pha này sự tái bản ADN không thể xảy ra. Mỗi gen tổng hợp các phân tử ARN_r , ARN_t , ARN_m . Các protein được tổng hợp bởi các axit amin (chuỗi các axit amin quyết định cấu trúc đặc thù và các chức năng của mỗi protein). Trong pha G_1 , sự tổng hợp ARN_m , bảo đảm sản xuất protein cần thiết cho sinh trưởng của tế bào (ADN chịu trách nhiệm tổng hợp ARN chứa trong nhiễm sắc thể).

+ Pha S hay pha sao chép ADN

- Sự khởi động pha S. Pha này xảy ra nhờ có các tín hiệu rất chính xác. Khi hợp nhất tế bào pha S với tế bào pha G_1 hay pha G_0 , nhân của tế bào G_0 hay G_1 chuyển thành nhân của tế bào pha S, như vậy, tín hiệu sản xuất bởi tế bào pha S gây ra sự phân bào của tế bào G_0 và G_1 . Ngược lại, các tín hiệu của tế bào pha S không có tác dụng đối với tế bào pha G_2 . Các tín hiệu pha S được sản xuất trong tế bào chất, có khả năng kích thích tế bào pha G_1 hay pha G_0 , được gọi là chất hoạt hoá pha S. Khi ADN được tái bản, thì sự tái bản mới ADN được đình chỉ hoàn toàn trong các nhiễm sắc thể.

- Yếu tố ngăn chặn chuyển từ pha G_1 đến pha S. Protein $P_{53}cdc_2$ (enzim kinaza của chu kì phân bào) ngăn chặn tái bản của ADN, đặc biệt ngăn chặn sự tái bản hỗn loạn. Enzim này có trong pha G_1 dưới dạng của pha S.

- Các yếu tố cho phép đi từ pha G_1 đến pha S và yếu tố khởi sự bắt đầu

Các protein cyclin (cyclin A, B ...) được tiết ra trong suốt chu kì tế bào và đạt được tối đa ở pha M: bằng cách liên kết với enzym kinaza cdk_2 , chúng cho phép chuyển sang pha S. Vai trò quan trọng được tác động bởi enzym kinaza cdk_2 được thể hiện bởi protein Cip1 (protein ức chế cdk_2). Protein này làm thành một phức hệ với cdk_2 mà nó ức chế hoạt động protein kinaza và ngăn chặn đi từ pha G_1 đến pha S. Yếu tố cdk_2 không đủ để khởi động đi từ pha G_1 đến pha S. Nó phải thêm vào các yếu tố cytokin (yếu tố tăng trưởng) với một tỷ lệ dinh dưỡng đủ cũng như protein $P_{53}cdc_2$ (cdc là gen của chu kì phân chia tế bào, chịu trách nhiệm tổng hợp protein có trọng lượng phân tử 53 dalton) với điều kiện, protein này được photphorin hoá và liên kết với protein G_1 . Vì vậy nó trở thành yếu tố khởi sự bắt đầu (SPF). Các yếu tố sinh trưởng, cùng với sự hoạt hoá protein kinaza của chúng và sự tác động của chúng lên sự tổng hợp protein, cho phép di chuyển từ pha G_1 đến pha S. Nếu những điều kiện như thế không tập hợp đầy đủ, tế bào chuyển qua pha G_0 . Ngay khi SPF được thiết lập, tế bào không chỉ đi vào pha S mà còn tiếp tục đi vào kì phân chia (M) với điều kiện số lượng yếu tố khởi sự phân bào đầy đủ [Facteur promoteur de la mitose (MPF)].

+ Pha G_2

- Các đặc tính của pha G_2 : pha này ngắn, kéo dài từ 4-5 giờ, bắt đầu ngay sự tái bản ADN vừa hoàn thành. Tế bào thường chứa một số lượng gấp đôi ADN: Đó là tế bào lưỡng bội ($2n.2$) hoặc đơn bội ($n.2$). Pha này chuẩn bị cho pha phân bào: một số yếu tố được tổng hợp, đặc biệt là

yếu tố gây xoắn nhiễm sắc thể (yếu tố tham gia vào sự xoắn các sợi nhiễm sắc thành nhiễm sắc thể phân bào). Có lẽ nó xảy ra sự photphorin hoá các histon H_1 . Trong một số tế bào, pha G_2 có thể kéo dài hơn. Chẳng hạn như tế bào biểu bì. Sự tổng hợp ARN, protein vẫn được tiếp tục trong pha này. Protein cyclin B ở tế bào nhân thực vẫn được tiếp tục tổng hợp. Nó được tích lũy trong nhân ở trạng thái nghỉ, cũng như trong nhân phân bào kì trước. Nếu cyclin B đem tiêm vào tế bào gian kì, xảy ra sự sắp xếp lại cấu trúc bộ khung trong tế bào, tương tự như bộ khung được quan sát ở thời kì đầu của kì phân bào.

- Khởi sự kì phân bào: khởi sự kì phân bào có các yếu tố điều khiển phân bào. Một tế bào của kì phân bào (M), được hợp nhất với tế bào pha G_1 , đưa đến sự xoắn nhiễm sắc thể sớm, phân tán màng kép nhân. Tế bào pha G_1 có những đặc tính của tế bào kì phân chia (M). Trong tế bào kì phân chia tồn tại một yếu tố rất có hiệu lực, có thể làm thay đổi tập tính của nhân: đó là yếu tố khởi sự phân bào [Facteur promoteur de la mitose (MPF)].

Yếu tố khởi sự phân bào (MPF) được hình thành từ dạng của kì phân bào $P_{34}cdc_2$ (cdc_2 : gen của chu kì phân bào, chịu trách nhiệm tổng hợp protein có trọng lượng phân tử 34d) bởi sự photphorin hoá và liên kết với một cyclin khác, cyclin B ở tế bào sinh vật nhân thực. Cyclin B được tiết ra với nồng độ thấp tăng dần trong suốt gian kì và tăng lên đột ngột đầu kì phân chia.

Sự tăng từ từ MPF trong gian kì xảy ra bởi có sự xúc tác. Tỷ lệ tối đa của MPF đạt được ở đầu pha M. MPF hoạt hoá photphatase mà nó chịu trách nhiệm giải photphorin hoá cho MPF và vì vậy trở nên hoạt động hơn. Tế bào gian kì chưa có thể tiến hành phân bào, do nồng độ MPF không đủ để khởi động phân bào.

Cuối kì phân chia tế bào, cyclin B bị phân huỷ và dẫn đến kết thúc chu kì phân bào. Khi chu kì phân bào mới bắt đầu thì $P_{34}cdc_2$ sẽ tìm thấy lại dưới dạng pha S.

2.1.2. Kì phân chia (M - Mitose)

- + Kì phân chia có chức năng phân phối bằng nhau lượng ADN giữa hai tế bào con, nhưng quá trình phân phối ADN rất phức tạp, vì những lý do sau đây:

- ADN được phân phối giữa nhiều nhiễm sắc thể (các sợi nhiễm sắc)

- Các nhiễm sắc thể được tách khỏi tế bào chất bởi màng kép nhân.
- Các bào quan trải qua các thay đổi.
- + Pha phân bào có liên quan đến
 - Tất cả các yếu tố nhân: sự phân nhân (caryodiérèse)
 - Tất cả các yếu tố tế bào chất: sự phân tế bào chất (cytodiérèse)
- + Nó được đặc trưng bởi:
 - Sự xoắn các nhiễm sắc thể mà chúng tập trung lại, rồi thì tách ra với số lượng bằng nhau để phân phối cho hai tế bào con.
 - Sự hình thành các vi quản phân bào trong tế bào chất (thoi phân bào) mà nó có vai trò điều khiển sự vận động của các nhiễm sắc thể.
 - Sự biến mất màng kép nhân
 - Sự cấu tạo lại nhân cho mỗi tế bào con cuối pha phân bào.
- + **Kỳ đầu:** thời gian của kì này từ 10 - 15 phút.
 - Các hiện tượng xảy ra trong nhân. Cuối pha S, mỗi nhiễm sắc thể được hình thành hai sợi nhiễm sắc (sợi thể nhân) cong queo, xen lẫn vào nhau, nối liền nhau qua tâm động. Trong khi đó tế bào trở nên chiết quang hơn, histon I gây ra sự xoắn nhiễm sắc thể. Vì vậy, nhiễm sắc thể to ra, ngắn lại và có thể quan sát được dưới kính hiển vi quang học. Mỗi nhiễm sắc thể gồm hai nhiễm sắc thể con nối liền với nhau ở tâm động nằm trong eo sơ cấp. Mỗi nhiễm sắc thể xích gần màng nhân, tạo ra một khoảng không gian rỗng trong nhân. Hạch nhân giảm kích thước và biến mất hoàn toàn: ADN hạch nhân liên kết với eo thứ cấp của nhiễm sắc thể. Màng nhân phân cắt thành các bọt nhỏ, màng của các bọt này còn giữ được sự liên kết với một trong ba protein lamina được photphorin hoá, trong khi đó hai kiểu protein lamina khác lẫn vào tế bào chất.
 - Các hiện tượng xảy ra trong tế bào chất: trong lúc này tế bào chất của tế bào thực vật, hình thành hai cực phân bào, có thể xem các cực phân bào chỉ là đám vật chất vô định hình tương tự như trung thể không có trung tử. Từ các cực này, các vi quản của thoi phân bào hình thành.
 - Cuối kì đầu hay tiền pha giữa. Cuối pha này, màng kép nhân hoàn toàn phân rã và các bọt của nó phân tán vào tế bào chất. Các vùng đỉnh thoi là các trung tâm tổ chức, có vai trò chủ yếu trong sự phân hoá các vi quản. Sự phân hoá của các vùng đỉnh thoi tiếp tục diễn ra: Chúng biến đổi thành một đĩa, rồi thì thành vòng bầu dục ba chiều, có đường kính 0,5µm,

dày 1µm. Vì vậy, chúng trở nên hoạt động và bảo đảm trùng phân các vi quản mà hướng của các vi quản này nằm thẳng góc với trục của nhiễm sắc thể. Các nhiễm sắc thể sắp xếp thẳng góc với các vi quản của thoi phân bào, mỗi vùng dính thoi đối diện với một trong hai cực phân bào. Các nhiễm sắc thể di chuyển về phía mặt phẳng xích đạo của tế bào. Các ty thể tụ tập ở phần giữa tế bào.

+ **Kỳ giữa:** Các nhiễm sắc thể kì giữa được xoắn mạnh nhất: các vùng dính thoi đối diện với hai cực phân bào. Thoi phân bào được cấu tạo bởi toàn bộ các vi quản.

- Các vi quản cực mà 70% của các vi quản này chạy từ cực phân bào này đến cực phân bào khác, 30% dừng lại bên này hoặc bên kia của mặt phẳng xích đạo.

- Các vi quản dính thoi mà một đầu của chúng néo trên các vùng dính thoi (cực dương), đầu khác nằm trong khối vật chất của các cực phân bào (cực âm).

+ **Kỳ sau:** Kỳ này kéo dài từ 5 - 8 phút. Đặc trưng của kì sau là các nhiễm sắc thể được phân thành hai lô giống nhau. Trong thực tế, mỗi nhiễm sắc thể con được cá thể hoá thành một nhiễm sắc thể độc lập. Mỗi nhiễm sắc thể tương đồng di chuyển về một trong hai cực của tế bào. Thoi phân bào kéo dài ra và trở nên hẹp hơn: các vi quản dính thoi ngắn lại do sự giải trùng phân ở đầu cực dương của chúng, gây sự di chuyển các nhiễm sắc thể tương đồng của chúng đi về một trong hai cực của tế bào.

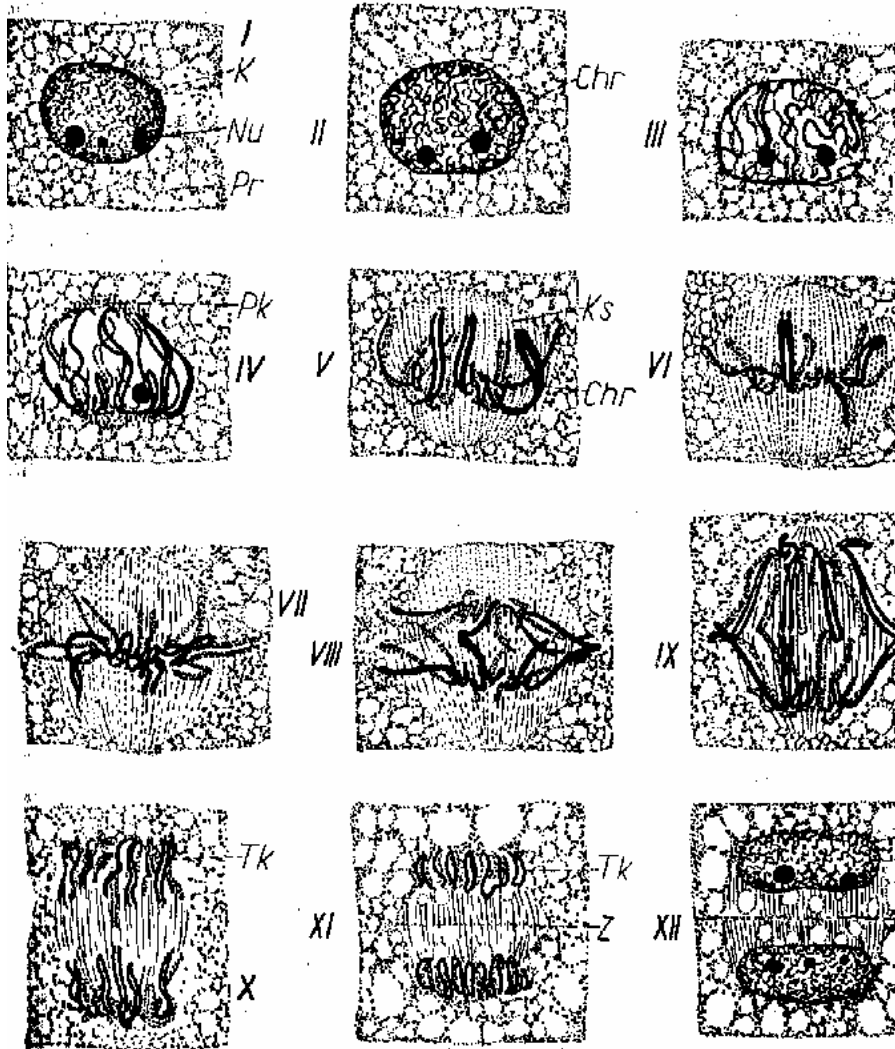
- Sự phân chia tế bào chất. Tế bào chất được phân chia thành hai phần chứa hai nhân con, nó được bắt đầu cuối pha sau, do hình thành rãnh phân chia (thể sinh màng) trên màng ngoại chất.

+ **Kỳ cuối:**

Kì kéo dài trong 20 phút. Kì cuối được bắt đầu khi sự di chuyển nhiễm sắc thể dừng lại ở hai cực tế bào và chúng tập trung lại thành khối đặc nhiễm sắc thể. Nhân bắt đầu cấu tạo lại. Đó là một loại kì trước diễn ra ngược lại. Các nhiễm sắc thể trở nên ít chặt, chúng tháo xoắn. Màng kép nhân được cấu tạo lại từ các đoạn dính chặt vào nhiễm sắc thể và từ mạng lưới nội chất mà chúng phân tán trong pha phân bào, tồn tại dưới dạng các bong bóng nằm phía ngoài các thoi.

Cuối chu kì phân bào, các hạch nhân xuất hiện lại từ các tổ chức hạch nhân của một vài nhiễm sắc thể có eo thứ cấp. Đồng thời màng ngoại

chất và vách xenluloza hình thành để tách hai tế bào con ra khỏi tế bào mẹ (hình 30).



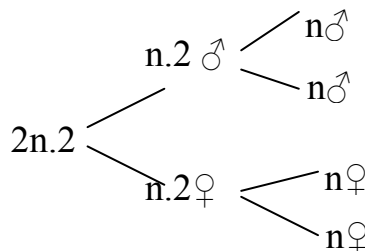
Hình 31. Phân bào nguyên nhiễm

I= gian kì; II-IV = pha trước; V-VI = pha giữa; VII - X= pha sau; XI-XII= pha cuối;
 Pr = tế bào chất; K = nhân ; Nu= hạch nhân; Chr = nhiễm sắc thể; Pk = cực phân bào;
 Ks= thoi phân bào; z = mặt phẳng xích đạo; Tk = nhân tế bào con đang hình thành.

- Sự hình thành thể sinh màng và vách xenluloza: một vòng vi sợi bao quanh phần giữa tế bào và co thắt lại. Vòng vi sợi này được trùng phân bởi các phân đơn vị actin dưới màng ngoại chất. Vòng này nằm ở phần giữa tế bào, xung quanh miền của đĩa xích đạo trước đây. Bằng cách phân cắt, nó kéo theo sự hình thành màng ngoại chất trong sự vận động khép kín, tương tự sự vận động tấm chắn sáng của máy ảnh. Thoi phân bào thắt hẹp lại bởi sự hình thành của màng ngoại chất để tách hai tế bào con. Các ti thể được phân phối một cách ngẫu nhiên cho hai tế bào con. Các dictyosom mang các vật liệu vách tế bào được tổng hợp trong chúng bồi đắp lên hai phía của thể sinh màng. Các tế bào con được tách ra. Như vậy pha cuối được kết thúc.

2.2. Phân bào giảm nhiễm

Phân bào giảm nhiễm tạo ra các tế bào sinh sản vô tính bằng bào tử ở trong túi bào tử (thực vật). Sự ổn định số lượng nhiễm sắc thể trong các thế hệ kế tiếp nhau được bảo đảm nhờ sự phân bào giảm nhiễm. Sự giảm nhiễm bao gồm hai lượt phân chia tế bào, vì vậy, số lượng nhiễm sắc thể của các tế bào con giảm đi một nửa, ta có thể biểu diễn bằng công thức như sau:



Như vậy, bào tử chứa một nửa số nhiễm sắc thể của tế bào mẹ lưỡng bội. Trong thụ tinh, các giao tử kết hợp với nhau thì số lượng nhiễm sắc thể lưỡng bội lại được khôi phục.

Trong phân bào giảm nhiễm, các nhiễm sắc thể tương đồng tiếp hợp với nhau, làm cơ sở cho sự đổi mới tiến hoá của các gen và đa dạng sinh học.

Sự giảm phân, trải qua hai lần phân bào kế tiếp nhau: giảm phân I và giảm phân II. Trong mỗi lần phân bào đều có 4 kì giống như nguyên phân, nhưng thời gian của các kì ấy, đặc biệt kì trước của lần giảm phân I, xảy ra rất khác với lần giảm phân II. Gian kì của giảm phân I rất dài để tổng hợp vật liệu cho cả hai lần phân bào giảm nhiễm.

2.2.1. Giảm nhiễm lần I

+ Kì trước: kì này thương kéo dài rất lâu, để tiện nghiên cứu người ta chia 5 giai đoạn nhỏ:

- Giai đoạn sợi mảnh (Leptonem). Bắt đầu bện xoắn sợi nhiễm sắc để tạo thành nhiễm sắc thể dài, mảnh.

- Giai đoạn sợi tiếp hợp (Zigonem). Các nhiễm sắc thể tương đồng bắt cặp với nhau rất chính xác, đặc hiệu, tạo thành một bó gồm bốn nhiễm sắc thể giống nhau và tiếp hợp với nhau. Chúng gồm hai bộ đơn bội, một của bố và một của mẹ và bắt đầu trao đổi chéo với nhau.

- Giai đoạn sợi thô (Pachinem). Giai đoạn này kết thúc sự tiếp hợp các nhiễm sắc thể. Trong thời kì này, nhiễm sắc thể to lên một cách rõ rệt. Trong giai đoạn sợi thô, các hạch nhân trông còn rất rõ, chúng dính vào nhiễm sắc thể tổ chức hạch nhân (eo thứ cấp). Trong giai đoạn này, có thể trong cả giai đoạn sợi mảnh và tiếp hợp, ở một mức độ nào đó, sự kết nạp những tiền chất của ADN vẫn tiếp tục, có liên quan với sự trao đổi chéo xảy ra chủ yếu trong giai đoạn này.

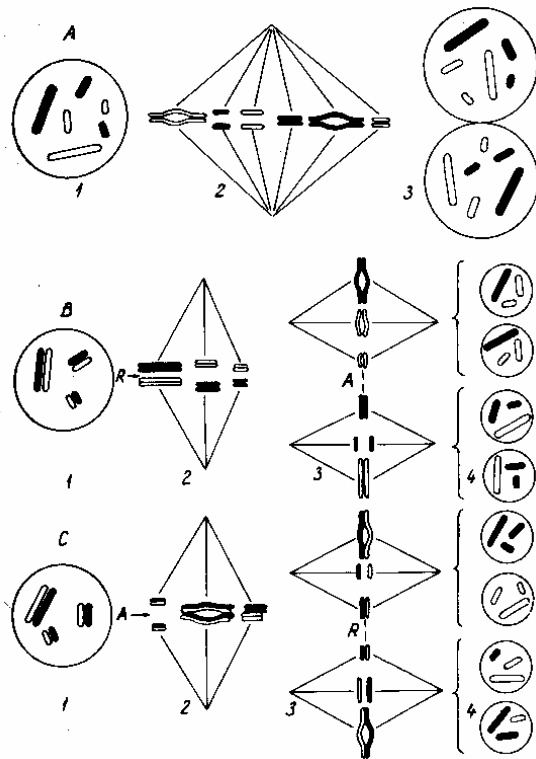
- Giai đoạn sợi kép (Diplonem). Giai đoạn này bắt đầu từ khi các nhiễm sắc thể tương đồng tách nhau, do giảm lực hấp dẫn, có thể thấy rõ mỗi nhiễm sắc thể gồm hai nhiễm sắc thể con và như vậy, mỗi bó gồm bốn nhiễm sắc thể con. Sự tách rời của các nhiễm sắc thể tương đồng không kết thúc hoàn toàn, vẫn còn liên kết với nhau theo chiều dài của chúng ở một vài đoạn. Kết quả là, một bó bộ bốn có dạng chữ thập, nếu có một điểm tiếp xúc, có dạng nút, nếu có hai điểm tiếp xúc và nhiều nút nếu có nhiều điểm tiếp xúc. Chỗ tiếp xúc, liên kết với nhau được gọi là chéo, là biểu hiện về cấu trúc của sự trao đổi chéo di truyền. Số lượng các chéo và vị trí của chúng, phụ thuộc vào hình dáng và cả về chiều dài nhiễm sắc thể. Những nhiễm sắc thể dài, thường có các chéo lớn hơn những nhiễm sắc thể ngắn, kể cả những nhiễm sắc thể ngắn nhất cũng tạo ra tối thiểu một chéo. Ở một số loài các chéo chủ yếu nằm gần các mút của nhiễm sắc thể, gọi là những mút chéo. Trong giai đoạn sợi kép, các nhiễm sắc thể xoắn mạnh, ngắn lại, nhờ vậy, mà chúng có thể chuyển động được trong tế bào nhỏ bé. Kích thước hạch nhân nhỏ đi nhiều. Giai đoạn sợi kép có thể kéo dài lâu hơn so với các giai đoạn khác.

- Giai đoạn phân cách đôi (Diakines). Đặc điểm của giai đoạn này là các nhiễm sắc thể to hơn, ngắn lại, hạch nhân biến mất hoặc tách rời khỏi các nhiễm sắc thể tạo ra chúng. Bó nhiễm sắc thể bộ bốn phân cách đôi, phân bố đều trong nhân, chỗ liên kết các nhiễm sắc thể tương đồng trong giai đoạn này, đa số nằm gần mút. Các nhiễm sắc thể bé có dạng hình cầu, còn ở chỗ tiếp xúc của các nhiễm sắc thể tương đồng, thì chỉ căn cứ vào vết

tích của các chéo trước. Ở các nhiễm sắc thể to hơn, có vài chéo thì sự chuyển về nút không bao giờ thực hiện đầy đủ (hình 32).

Hình 32. Sơ đồ so sánh sự thay đổi nhiễm sắc thể trong quá trình phân bào nguyên phân và giảm phân

A = nguyên phân,
B = giảm phân
R = giảm nhiễm



+ Kì giữa: Kì này có đặc trưng là màng nhân biến mất, sự hình thành thoi phân bào kết thúc. Các bộ bốn nằm giữa hai cực của thoi. Trước khi nhiễm sắc thể tách rời nhau, giữa các miền gần thoi của nhiễm sắc thể tương đồng, xuất hiện sự di chuyển các nhiễm sắc thể về hai cực.

+ Kì sau: Kì này có đặc điểm, các nhiễm sắc thể nằm ở mặt phẳng xích đạo, bắt đầu chuyển về các cực thoi. Mỗi nhiễm sắc thể được cá thể hoá gồm hai nhiễm sắc thể con đi về các cực đối lập. Vì thế ở mỗi cực có một bộ nhiễm sắc thể đơn bội kép, chứa lượng ADN bằng 2C.

+ Kì cuối: Có đặc điểm hình thành màng nhân và có sự khuếch tán các nhiễm sắc thể kèm theo sự hoá xốp cấu trúc xoắn của chúng như ở ngô, rau trai. Nhưng ở kì cuối không nhất thiết phải có trong chu kì giảm

nhiễm. Nhưng dù giảm phân xảy ra theo phương thức nào đi nữa, thì pha chuyển tiếp giữa hai lần phân bào giảm nhiễm vẫn không có sự sao mã. Cũng có thể không có pha chuyển tiếp, nếu có, người ta giả định có sự phiên mã ARN bổ sung cho lần giảm nhiễm II.

2.2.2. Giảm nhiễm lần II

Quá trình giảm nhiễm lần I, khi một trong hai nhân đã chứa lượng ADN bằng 2c. Nhờ có các nhiễm sắc thể gồm hai nhiễm sắc thể con đã đi về hai cực mà hình thành 4 nhân đơn bội hàm lượng ADN của mỗi nhân bằng 1c (hình 39a).

Có thể phân biệt giảm phân lần II với phân bào nguyên nhiễm như sau:

- Bộ nhiễm sắc thể đơn bội
- Thời kì tổng hợp ADN không xảy ra trước sự phân bào giảm nhiễm lần II
- Thường các nhiễm sắc thể con đứng xa nhau và không tạo ra dây xoắn liên kết. Mỗi nhiễm sắc thể con có thể hoàn toàn khác về mặt di truyền so với khi nó bắt đầu giảm nhiễm. Tuy nhiên điều này còn phụ thuộc là đã có bao nhiêu chéo phát sinh trên chiều dài của một nhiễm sắc thể con và vì sự hình thành các chéo là sự phản ánh về cấu trúc của quá trình trao đổi chéo di truyền mà khi kết thúc giảm phân, các nhiễm sắc thể con có thể tổ hợp alen rất khác nhau. Vì có sự giảm số lượng nhiễm sắc thể xảy ra trong lần giảm phân I nên có thể phân biệt với giảm phân lần II có tính chất của nguyên phân và dẫn đến tách rời các nhiễm sắc thể con cũng như các tế bào con lúc kết thúc sự phân bào giảm nhiễm.