

Sinh học

TẬP MỘT



W.D. PHILLIPS – T.J. CHILTON



NHÀ XUẤT BẢN GIÁO DỤC

W.D. PHILLIPS AND T.J. CHILTON

SINH HỌC

Tập một

Người dịch : NGUYỄN BÁ - NGUYỄN MỘNG HÙNG

TRỊNH HỮU HÀNG

HOÀNG ĐỨC CỰ - PHẠM VĂN LẬP

NGUYỄN XUÂN HUẤN - MAI ĐÌNH YÊN

Người hiệu đính : NGUYỄN MỘNG HÙNG

(Tái bản lần thứ bảy)

NHÀ XUẤT BẢN GIÁO DỤC

A. Level

BIOLOGY

W.D.PHILLIPS AND T.J.CHILTON

OXFORD UNIVERSITY PRESS

1991

LỜI NÓI ĐẦU

A. Level (Advanced Level), trình độ Cao đẳng, một cấp học ở Anh thi lấy chứng chỉ gần giống với chứng chỉ Đại học đại cương ở nước ta. Với ý nghĩa đó, chúng tôi chọn cuốn A. Level Biology, "Sinh học - Trình độ cao đẳng" của W. D. Phillips và T.J. Chilton, Nhà xuất bản Trường đại học tổng hợp Oxford, để làm tài liệu học tập cho giáo trình Sinh học Đại cương ở Trường đại học Tổng hợp Hà Nội trước đây, nay là Đại học Quốc gia Hà Nội.

Tài liệu ngắn gọn, đầy đủ, gồm :

Bài mở đầu (Bài 1: Nguyễn Mộng Hùng dịch) và 5 phần, tất cả 63 bài:

Phần A : Sinh học tế bào và hoá sinh học (10 bài, từ bài 2 đến bài 11), Nguyễn Mộng Hùng và Hoàng Đức Cự dịch.

Phần B : Sinh lý học - Chức năng của cơ thể (24 bài, từ bài 12 đến bài 35), Trịnh Hữu Hằng và Hoàng Đức Cự dịch.

Phần C : Di truyền học và sự tiến hoá (7 bài, từ bài 36 đến bài 42), Phạm Văn Lập dịch.

Phần D : Nguồn gốc và tính đa dạng của sự sống (12 bài, từ bài 42 đến bài 54). Nguyễn Xuân Huân và Nguyễn Bá dịch.

Phần E : Sinh thái học (9 bài, từ bài 55 đến bài 63), Mai Đình Yên dịch.

Mỗi bài đều có mục tiêu học tập rõ ràng, nội dung được trình bày theo các mục ngắn gọn, dễ hiểu. Hình vẽ minh hoạ rõ ràng và dễ hiểu. Để tiện cho việc học tập, và vì lí do dịch thuật, chúng tôi chia nội dung sách thành 2 tập : Tập 1 gồm 3 phần đầu (5 bài về Sinh lý thực vật, từ bài 31 đến bài 35 theo số thứ tự của nguyên bản, chúng tôi chuyển sang tập 2 ; do đó các bài 36, 37, 38, 39, 40, 41, 42 theo thứ tự của nguyên bản, chúng tôi đổi lại là 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, để phù hợp với số thứ tự của tập 1), tương ứng với chương trình Sinh học I và Sinh học II của chúng ta ; tập 2 gồm 2 phần còn lại tương ứng với chương trình Sinh học III. Nguyễn Mộng Hùng hiệu đính chung.

Chúng tôi nhận thấy rằng tài liệu này dùng tốt không chỉ cho sinh viên Đại học Đại cương và sinh viên các trường Cao đẳng các ngành khoa học về sự sống mà còn rất bổ ích cho các giáo viên trường Trung học. Xin trân trọng giới thiệu với bạn đọc.

Trong việc dịch và in tài liệu này chắc chắn còn có nhiều thiếu sót. Rất mong có sự góp ý kiến của Quý vị.

Hà Nội, tháng 2 năm 1997

Giáo sư NGUYỄN BÁ

CHỦ NHIỆM KHOA SINH HỌC

TRƯỜNG ĐẠI HỌC KHTN - ĐẠI HỌC QUỐC GIA HÀ NỘI

CHỦ TỊCH HỘI NHỮNG NGƯỜI GIẢNG DẠY SINH HỌC VIỆT NAM

1. VỀ CÁCH SỬ DỤNG CUỐN SÁCH

1.1. CẤU TRÚC

Tại sao bạn lại cần một cuốn sách giáo khoa ? Có thể bạn sẽ đọc không bỏ sót trang nào cuốn sách *Sinh học - chương trình nâng cao* này, nhưng có lẽ bạn sẽ đọc các phần theo hướng dẫn của thầy dạy, hoặc lục tìm trong sách các thông tin cần cho một đề tài, hoặc để tìm câu trả lời cho một vấn đề đặc biệt.

Sinh học - trình độ cao được viết nhằm đáp ứng các yêu cầu đó và có thể được dùng tốt hơn như một cuốn sách tham khảo chứ không như một giáo trình cứng nhắc. Mục tiêu chính là làm đơn giản hoá quá trình tiếp thu kiến thức và hiểu biết của học viên theo các chương trình mới về *Sinh học - trình độ cao*. Bài mở đầu này trình bày sơ lược cấu trúc cuốn sách và hướng dẫn cách sử dụng sao cho có hiệu quả nhất.

Các phần

Cuốn sách được chia ra làm năm phần như sau :

Phần A : *Sinh học tế bào và Hoá sinh*. Phần này mô tả cấu trúc hoá học của các đại phân tử quan trọng có trong cơ thể sống và liệt kê các cấu trúc tế bào thấy được dưới kính hiển vi điện tử. Cần phải nghiên cứu trước tiên các bài 2-7 trong chương trình nâng cao này. Hai bài 8 và 9 cùng mô tả quá trình sinh tổng hợp protein theo một trình tự logic và đồng thời cũng là khởi điểm để nghiên cứu các bài về di truyền học. Các bài 10, 11 tổng quan các chu trình hoá sinh của hô hấp và quang hợp, dựa trên các khái niệm đã có trong các bài trước và cũng sẽ được nghiên cứu nhiều nữa trong các bài sau, khi chúng ta đã quen với cấu trúc và sinh lý của động và thực vật.

Phần B : *Sinh lý học*. Đây là phần lớn nhất của cuốn sách, gồm có 24 bài, chúng liên hệ giữa cấu trúc và chức năng trong quá trình sinh lý cơ bản. Để minh hoạ cho các quá trình này, các ví dụ được lấy chủ yếu từ động vật có vú hoặc thực vật có hoa. Việc đưa các ví dụ này là có cân nhắc kỹ. Vì thật khó mà hiểu được các khái niệm và các quá trình có trong sự vận chuyển các khí hô hấp ở động vật không xương sống, ví dụ như ở chân đốt hoặc chân đầu, nếu không mô tả trước đó những phức tạp về hệ tuần hoàn của chúng. Các so sánh như thế là quan trọng để xác định mức độ hiểu biết, tuy nhiên một khi chúng ta biết tốt mọi chi tiết của một hệ thống thì ta cũng dễ dàng tìm hiểu các hệ thống khác.

Phần C : *Di truyền và tiến hoá*. Tiến hoá là một chủ đề liên kết quan trọng nhất trong nghiên cứu Sinh học. Phần này phát triển các quan niệm tiến hoá thông qua các nguyên tắc di truyền. Hiểu biết kỹ lưỡng về di truyền sẽ giúp ta nắm được xuất xứ của các biến dị và giải thích hiệu quả của chọn lọc tự nhiên. Các bài 40, 41 thảo luận xem các loài mới xuất hiện như thế nào và tại sao các loài hiện có lại khác nhau. Điều quan trọng là phải xác định được là hai quá trình đó tách biệt nhau cả về logic và cả về chức năng. Bài 42 kết thúc phần này bằng một tổng quan về các bằng chứng tiến hoá.

Phần D : *Nguồn gốc và sự đa dạng của sự sống*. Thật lý thú và đáng giá khi ta biết đôi chút về cấu trúc và phương thức sống của các cơ thể khác nhau. Chúng tôi dùng sơ đồ phân loại 5 -

Giới ở đây nhằm nhấn mạnh mối quan hệ tiến hoá giữa các nhóm khác nhau. Sẽ được thảo luận chi tiết các vấn đề liên quan đến sự tăng kích thước cơ thể, sự ưu việt của cơ cấu thể xoang, các thích ứng tạo thuận lợi cho việc chiếm lĩnh các nơi ở trên cạn.

Phần E : Sinh thái học. Sinh thái học có liên quan đến tương tác các cá thể sinh vật với xung quanh, và đến tương tác giữa các quần thể và các loài sinh vật khác nhau. Phần này trình bày về bản chất của hệ sinh thái và cho các ví dụ về các kỹ thuật nghiên cứu sinh thái.

Các bài

Năm phần của cuốn sách được chia thành các bài. Mỗi bài đều ngắn và chỉ cần khoảng một giờ để đọc.

Mỗi bài bắt đầu bằng phần *mục tiêu* xác định rõ nhiệm vụ của bạn. Phải đọc phần này trước tiên, luôn luôn nhớ lại để kiểm tra hiểu biết của bạn khi đọc bài. Các mục tiêu được chọn cẩn thận để nhấn mạnh những gì là quan trọng. Sử dụng chúng không chỉ để kiểm tra tiến bộ của bạn mà còn như chỉ dẫn để ghi chép lại.

Với cơ cấu cuốn sách như vậy, thứ tự các đề mục cũng khá linh hoạt. Nhiều thầy giáo thích dùng phương pháp so sánh cho các vấn đề như dinh dưỡng, trao đổi hoặc vận chuyển khí. Làm việc này rất dễ, chỉ cần chọn ra các bài thích hợp từ các phần khác nhau. Mặt khác, một số đề cương lại hạn chế việc học các chức năng này ở động vật có vú hoặc thực vật có hoa. Cũng tương tự, các đề cương khác lại nhấn mạnh cho các nhóm sinh vật khác nhau.

Chỉ dẫn các thuật ngữ

Phần chỉ dẫn các thuật ngữ là đặc biệt cho Sinh học - nâng cao. Phần này chủ yếu là chỉ dẫn để tham khảo trong sách, tuy nhiên cũng cho các định nghĩa đơn giản cho một số thuật ngữ cơ bản. Thêm vào đó bạn thấy các giải thích những thuật ngữ vật lý và hoá học.

Chỉ dẫn sẽ giúp bạn như là nguồn tư liệu để tập viết. Ví dụ ở sau chữ "bộ xương" sẽ có chỉ các phần chính của cuốn sách mà mô tả về cấu trúc và chức năng của bộ xương người. Bạn cũng sẽ tìm thấy chỉ dẫn tới bộ xương của chân dẫu, giun đất, và mô đồ ở thực vật. Ví dụ cho một đề tài để tập viết như "Hãy thảo luận về lợi thế và bất lợi thế của bộ xương trong và bộ xương ngoài", bạn có thể nhanh chóng và dễ dàng tìm ra nguồn tư liệu.

1.2. CHƯƠNG TRÌNH VÀ THI

Sinh học - nâng cao phù hợp với *trọng tâm* chương trình của các Hội đồng chấm thi của Anh (Wales) và Bắc Ailen. Trọng tâm này chiếm 60% toàn bộ chương trình. Có các sai khác đáng kể giữa các Hội đồng về nội dung các phần còn lại. Mặc dù khuôn khổ cuốn sách có hạn chúng tôi vẫn cố gắng cho thêm các nội dung này. Cuốn sách này cũng dùng được cho các học viên Sinh học Người - trình độ nâng cao, Sinh học Xã hội, Trình độ AS và các trình độ cao hơn.

Hãy hỏi thầy giáo về tên chương trình và tên Hội đồng chấm thi. Nhận bản sao chương trình trực tiếp từ Hội đồng và sao các bài thi cho hai hoặc ba năm tới (có thể tìm địa chỉ các Hội đồng ở cuối phần Chỉ dẫn thuật ngữ). Cần phải quan tâm đến việc nhận các chương trình cho các chứng chỉ. Chương trình cho biết một cách chính xác xem bạn cần phải chuẩn bị kiến thức gì để thi.

Làm quen với khuôn khổ thi cử của Hội đồng mà bạn chọn sẽ làm bạn tự tin và phát huy tốt hơn. Mặc dù đề cương chứng chỉ không dài lắm, nhưng nhiều trường vẫn không có đủ để cho các học viên của mình.

Các câu hỏi ở cuối mỗi phần có mục đích kiểm tra kiến thức và hiểu biết về các vấn đề đã đọc. Tất cả các Hội đồng thi đều đòi hỏi các kỹ năng toán, kể cả đồ họa và giải thích các đồ thị và biểu đồ. Các câu hỏi được chọn để kiểm tra các mức kỹ năng đó. Các thuật ngữ thống kê cũng có trong phần Chỉ dẫn các thuật ngữ.

1.3. QUÁ TRÌNH HỌC

Kế hoạch hàng tuần

Sinh học nâng cao là một chương trình khó. Để thành đạt bạn cần phải cố gắng ngay từ đầu. Tính kiên trì là rất quan trọng. Hãy lập kế hoạch hàng tuần. Hãy làm các việc như :

1. Kiểm tra xem các ghi chép trên lớp có cẩn thận và đầy đủ không.
2. Đọc các bài tương ứng trong *Sinh học nâng cao*.
3. Kiểm tra kiến thức qua sử dụng các trả lời ngắn, giải thích hoặc các câu hỏi từ các bài thi.
4. Kiểm tra xem ghi chép các bài thực tập có cẩn thận và đầy đủ không.

Cố gắng tạo cho mình hứng thú với Sinh học bằng cách đọc các báo hoặc các tạp chí như *New Scientist* hay *Scientific American*, luôn có trong đa số các trường. Lợi ích của phương pháp này sẽ được các thầy giáo củng cố thêm.

Thực tập

Thực tập là một bộ phận thiết yếu của chương trình Sinh học nâng cao. Không thể đưa vào những hướng dẫn cho các bài thực tập do khuôn khổ cuốn sách và do còn phụ thuộc vào trang thiết bị ở các cơ sở khác nhau. Tìm hiểu yêu cầu của hội đồng thi và nhờ các thầy giáo giúp về kỹ năng thực hành.

Ôn tập

Nếu bạn luôn theo kịp được chương trình học, việc ôn tập sẽ không có khó khăn gì.

1. Hãy lập một thời khoá biểu ôn tập cho tới tận khi thi.
2. Chia chương trình thành các đề mục.
3. Hãy xác định các ý chính và các ý phụ cho mỗi đề mục.
4. Qua vở ghi và phần mục tiêu của *Sinh học nâng cao* hãy viết tóm tắt về mỗi ý đó.
5. Hãy tập sự với các đề thi cũ, tin chắc là bạn đã quen hân với chương trình thi của Hội đồng đã chọn.

Dù bạn có ôn tập, hiểu biết và thích thú sinh học, kết quả thi tùy thuộc vào lao động kiên trì trong suốt khoá học.

Phần A : SINH HỌC TẾ BÀO VÀ HÓA SINH HỌC

2. THÀNH PHẦN HÓA HỌC CỦA CÁC CƠ THỂ SỐNG

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này bạn có thể :

- Xác định được thể nào là nguyên tố sinh học và xếp thứ tự các nguyên tố sinh học chính theo số lượng có từ nhiều tới ít trong các cơ thể sống.
- Mô tả cấu trúc của phân tử nước và nhận xét về sự tương tác các phân tử nước trong nước lỏng và nước đá.
- Giải thích được tại sao nước lại là một dung môi tốt.
- Viết được các định nghĩa thể nào là axit, bazơ, pH và các đệm pH (kiểm tra các định nghĩa của bạn trong phần "giải thích các thuật ngữ" ở cuối sách).
- Liệt kê các tính chất vật lý quan trọng về mặt sinh học của nước.
- Giải thích được tại sao cacbon lại là nguyên tố cơ bản của các hệ thống sống.
- Kể tên được bốn lớp chủ yếu của các đại phân tử quan trọng và các đơn vị cơ sở mà chúng tạo nên.

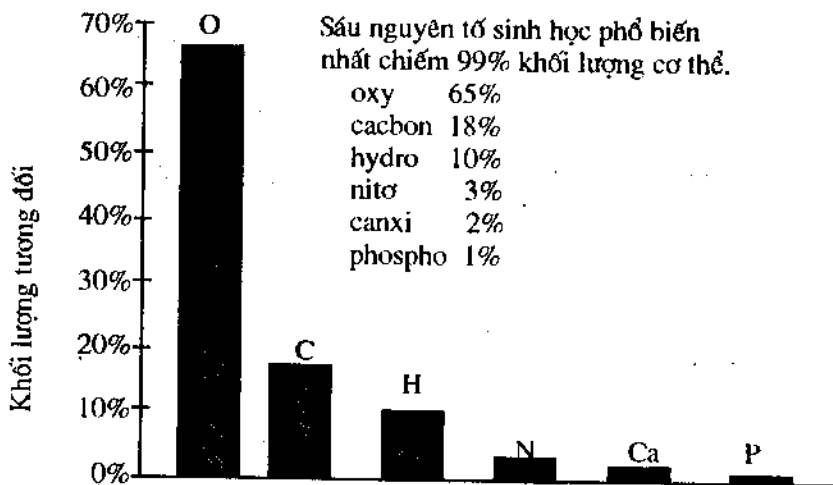
2.1. CÁC NGUYÊN TỐ SINH HỌC

Có tới hàng trăm các phản ứng hóa học xảy ra để duy trì các hoạt động sống ngay cả ở những cơ thể đơn giản nhất. Vì thế, thật ngạc nhiên khi thấy là trong số 92 nguyên tố hóa học có trong tự nhiên, chỉ có 16 là thường được sử dụng để cấu thành nên các hợp chất hóa học để tạo nên các cơ thể sống. Mười sáu nguyên tố này và một vài nguyên tố nữa tìm thấy trong các sinh vật đặc biệt được gọi là *các nguyên tố sinh học*.

Trong cơ thể người, chỉ 6 nguyên tố sinh học đã chiếm 99% toàn bộ khối lượng cơ thể như trình bày trong hình 2.1. Ở đây cũng liệt kê các nguyên tố sinh học thường gặp khác.

Dù oxy, cacbon, hydro và nitơ là những nguyên tố thường gặp nhất trong môi trường, chúng có trong cơ thể sống với tỷ lệ rất khác nhau. Ví dụ cacbon chiếm 0,03% vỏ quả đất, nhưng lại chiếm tới 20% khối lượng cơ thể sống. Mặt khác, một vài nguyên tố ví dụ như silic (chiếm 27,7% vỏ quả đất) quả là rất phổ biến nhưng lại gặp rất ít trong cơ thể sống.

Điều mà cả 16 nguyên tố này gặp ở tất cả các cơ thể sống và điều mà tỷ lệ chúng khác biệt so với giới vô cơ chứng tỏ rằng nguyên tố sinh học không phải tập hợp lại ngẫu nhiên mà mỗi nguyên tố có các tính chất đặc biệt để chúng thích hợp làm cơ sở cho sự sống.



Các nguyên tố sinh học khác (khoảng 1%) - kali (0,35%), lưu huỳnh (0,25%), clo (0,16%), natri (0,15%), magie (0,05%), sắt (0,004%), đồng (vết), mangan (vết), kẽm (vết), iot (vết).

Hình 2.1. Thành phần các nguyên tố sinh học cấu tạo nên cơ thể người.

2.2. CÁC PHÂN TỬ NƯỚC, NƯỚC VÀ NƯỚC ĐÁ

Phần lớn oxy và hydro có trong cơ thể sống là ở dạng nước. Nước chiếm khoảng 75% khối lượng đa số các tế bào, tuy nhiên tỷ lệ nước cũng phụ thuộc vào sự có mặt của nguyên liệu khung, ví dụ như xương. Trong các cơ thể không có mô cứng, tỷ lệ thường vào khoảng 75%, còn trong cơ thể người là khoảng 60%.

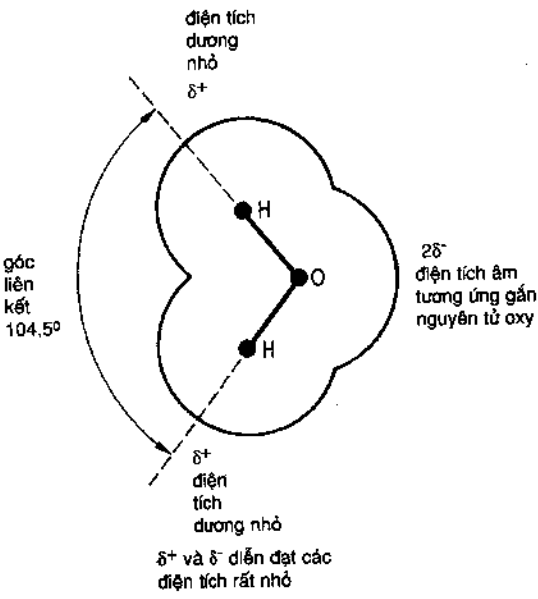
Nước là một hợp chất hoá học độc nhất có rất nhiều tính chất quan trọng, chủ yếu là do phương thức liên kết giữa oxy và hydro tạo nên. Mỗi nguyên tử hydro góp một điện tử vào đôi điện tử chung với nguyên tử oxy để hình thành nên cái gọi là liên kết cộng hoá trị. Như minh hoạ trên hình 2.2 ba nguyên tử hợp thành phân tử nước không nằm trên một đường thẳng, hai nguyên tử hydro hình thành hai mối liên kết với oxy tạo một góc mà phương pháp nhiễu xạ tia X đo được là $104,5^\circ$ (các bạn tìm hiểu kỹ thuật này ở phần "giải thích các thuật ngữ" ở cuối sách).

Hạt nhân của nguyên tử oxy có điện tích dương mạnh nên nó có xu hướng kéo điện tử bật khỏi nguyên tử hydro bé hơn, và như vậy nó ưu thế hơn trong mối liên kết cộng hoá trị. Kết quả là phân tử nước có điện tích dương gần mỗi nguyên tử hydro và có điện tích âm ở khu vực gần với nguyên tử oxy. Những phân tử như thế gọi là những phân tử phân cực. Chính do có các phân tử phân cực mà nước có nhiều những tính chất dị thường.

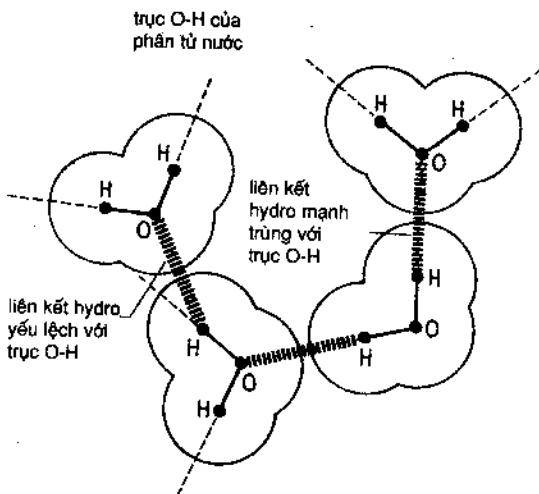
Do phân cực, các phân tử hấp dẫn nhau. Điều đó giải thích tại sao nước lại ở thể lỏng trong nhiệt độ và áp suất bình thường. Hợp chất khác, cũng cấu tạo từ hydro và nguyên tố nhóm VI của bảng tuần hoàn, như sulphua hydro, H_2S lại ở thể khí vì các phân tử của chúng không phân cực và không hấp dẫn nhau mạnh như ở nước. Sự hấp dẫn tĩnh điện giữa các phân tử nước tạo nên mối liên kết yếu gọi là liên kết hydro. Liên kết này mạnh nhất khi nó nằm trên đường thẳng qua trục O-H của phân tử nước bên cạnh (xem hình 2.3). Sự hấp dẫn tĩnh điện cũng xảy ra khi lệch với trục O-H tuy nhiên mối liên kết hydro lúc này yếu hơn.

Trong nước đóng băng, toàn bộ các liên kết đều là mạnh cực đại và do đó các phân tử đều phân bố trong một cấu trúc mạng lưới chuẩn. Trong nước lỏng, có tới 80% phân tử có mối liên kết

hydro như thế với các phân tử tách biệt choán giữa các phức hợp lớn hơn. Sự sắp xếp ngẫu nhiên các phân tử nước tự do trong nước lỏng làm cho chúng xếp gần nhau hơn so với trong cấu trúc mạng. Do đó nước đá có cấu trúc thưa hơn và nó nổi trên mặt nước lỏng. Nước có tỷ trọng lớn nhất ở 4°C : Trong khi nhiệt độ mặt thoáng có thể thay đổi, thì nước ở độ sâu của các đại dương luôn giữ ổn định ở nhiệt độ này.



Hình 2.2. Sắp xếp các nguyên tử trong phân tử nước



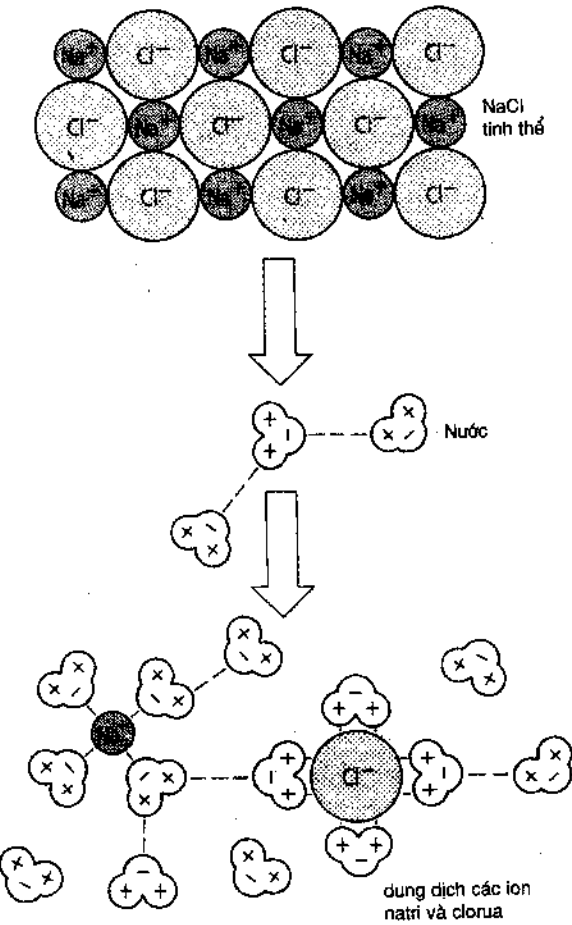
Hình 2.3. Liên kết hydro giữa các phân tử nước

2.3. CÁC DUNG DỊCH

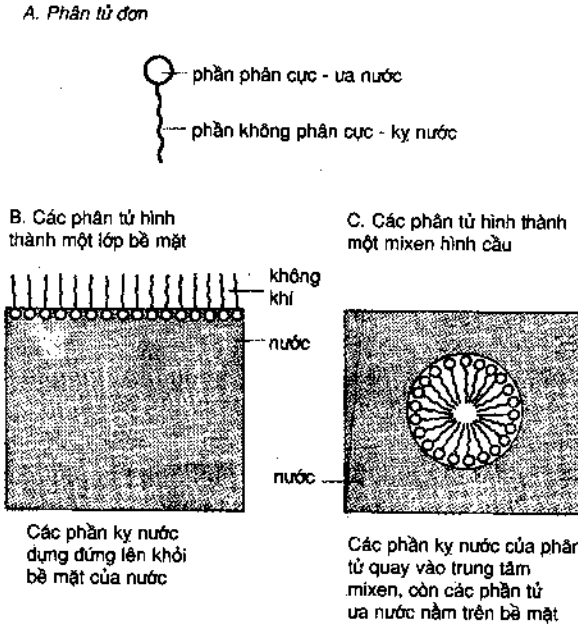
Nước là một dung môi cực tốt. Lý do chính là vì phân tử nước có thể tạo các liên kết hydro với các phân tử của chất tan. Muối ăn, natri clorua hầu như không tan trong các chất lỏng không phân cực như cloroform nhưng lại dễ dàng tan trong nước. Các cụm phân tử nước phân cực bao quanh ion natri và clo trong mạng muối và hình thành các liên kết hydro với chúng. Như vậy sức liên kết này mạnh hơn sự hấp dẫn tĩnh điện của mạng tinh thể (hình 2.4). Khi đi vào dung dịch mỗi ion được bao bọc bởi các phân tử nước và do đó mà gọi là các ion hydrat hoá.

Nước cũng sẵn sàng hoà tan rất nhiều các chất hữu cơ không phải ion, như đường chẳng hạn, vì chúng chứa các nhóm bên phân cực. Các phân tử nước tạo các liên kết hydro với các nhóm này do đó mà hoà tan chúng. Cũng như vậy các phân tử nước có thể hợp quanh các đại phân tử, ví dụ như protein để hình thành nên một loại dung dịch gọi là dung dịch keo. Như trình bày trên hình 2.5, dung dịch keo tương đối loãng khi các phân tử tan khuếch tán đều khắp dung dịch. Sự phân bố như thế gọi là sol. Ngược lại, các đại phân tử có thể liên kết với nhau, tạo nên một mạng lưới thưa hạn chế sự chuyển động của các phân tử tan. Trong trường hợp này dung dịch keo trở nên quánh, đông kết và được gọi là gel. Một số keo có khả năng biến đổi thuận nghịch từ trạng thái sol (keo) sang trạng thái gel (đông).

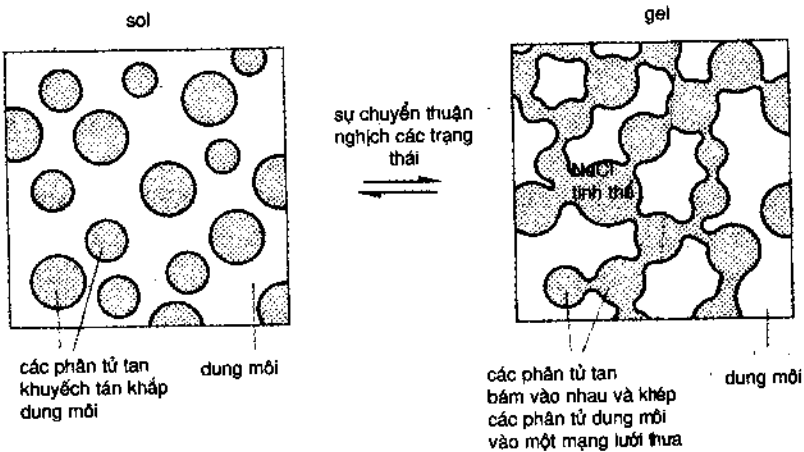
Nguyên sinh chất của các tế bào về bản chất là dung dịch keo. Khả năng biến đổi từ sol sang gel có thể là quan trọng trong sự vận động của tế bào như amíp và bạch cầu. Sự đông máu cũng là sự biến đổi từ sol sang gel (xem bài 18).



Hình 2.4. Hoạt động làm tan của phân tử nước



Hình 2.6. Các phân tử có hoạt tính bề mặt (detergent) và nước

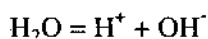


Hình 2.5. Hai dạng keo

Một số các phân tử hữu cơ, kể cả các detergent và phospholipit (thành phần chủ yếu của các màng tế bào) có cả các phần phân cực và các phần không phân cực. Phần phân cực dễ dàng tan trong nước và do đó gọi là ưa nước (hydrophilic). Ngược lại, phần không phân cực lại không tan và được gọi là phần kỵ nước. Các phân tử như thế có thể hình thành một lớp mỏng trên bề mặt nước hoặc có thể khuếch tán dưới dạng các phân tử nhỏ bé hình cầu gọi là mixen (micelles) (xem hình 2.6). Trong mỗi mixen, các phần không phân cực tập hợp lại ở trung tâm, còn các phần phân cực phân bố ở ngoại vi và ở đây chúng có liên kết hydro với các phân tử nước. Chi tiết về cấu trúc màng tế bào được trình bày ở bài 6.

2.4. AXIT, BAZO VÀ pH

Trong một lượng nước nhất định, một tỷ lệ nhỏ nhưng xác định các phân tử nước phân ly để hình thành các ion. Điều đó xảy ra khi nguyên tử hydro từ một phân tử nước này chuyển sang cho nguyên tử oxy của phân tử nước khác. Phản ứng này sinh ra ion hydroxyl (OH^-) và ion hydroxon (H_3O^+). Mỗi một ion hydroxon có thể coi là ion hydro (H^+) hợp với phân tử nước thành một đơn vị. Ion hydro trong nước thường tồn tại dưới dạng phức hợp này và ít khi nằm riêng rẽ. Tuy nhiên để đơn giản hoá và cho tiện người ta viết phương trình của phản ứng ion hoá như sau :



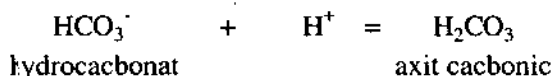
Nước tinh khiết chứa một số lượng tuyệt đối các ion H^+ và OH^- . Tuy nhiên, các chất tan trong nước thường ảnh hưởng tới cân bằng ion H^+ và OH^- . Ví dụ các chất axit làm tăng số ion H^+ trong dung dịch và các chất kiềm kết hợp với các ion H^+ và do đó lấy chúng khỏi dung dịch. pH của dung dịch được xác định dưới dạng :

$$\text{pH} = -\log_{10}[\text{H}^+]$$

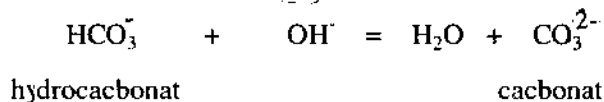
Ở đây $[\text{H}^+]$ là nồng độ ion H^+ tính bằng phân tử gam trên lít.

(Nếu các thuật ngữ hoá học hoặc các thuật ngữ khác mà bạn chưa quen lắm, bạn có thể tìm trong phần giải thích các thuật ngữ ở cuối sách). Theo cách tính đó, pH biến thiên từ 0 - 14. Nước tinh khiết có pH = 7, gọi là pH trung tính, dung dịch axit có pH nhỏ hơn 7, và dung dịch bazơ có pH lớn hơn 7. Axit mạnh, như axit clohydric (HCl) phân ly gần như hoàn toàn khi tan trong nước, trong khi đó dung dịch axit yếu, như axit cacbonic (H_2CO_3) nhiều phân tử ở dạng không phân ly.

Một số dung dịch, mà gọi là dung dịch đệm pH, ổn định được các biến đổi pH, và như vậy pH của dung dịch luôn duy trì không đổi. Ví dụ như ion hydrocacbon có thể kết hợp với ion H^+ :



hoặc với các ion OH^-



Bằng cách đó, ion H^+ và OH^- cho vào dung dịch mà chứa ion hydrocacbonat sẽ bị hấp thụ và không ảnh hưởng được với pH vốn có. Trong các cơ thể sống các dung dịch đệm gồm có các ion phosphat (H_2SO_4), axit amin và protein. Hoạt động của axit amin được giải thích ở bài 4.

2.5. NƯỚC TRONG CƠ THỂ SỐNG

Cái quan trọng chủ yếu của nước đối với cơ thể sống ở chỗ nó là dung môi. Bằng cách hoà tan nhiều hợp chất của cơ thể, thậm chí cả những phân tử lớn như protein, nước tạo môi trường cho các phản ứng hoá học xảy ra. Vai trò của nước trong chuyển hóa quả là tối quan trọng.

Bảng 2.1. Các đặc tính lý học của nước.

Đặc tính	Ví dụ về tầm quan trọng sinh học
Tỷ trọng	Khi di chuyển, nước làm giá đỡ tốt cho các cơ thể ở nước
Sức căng mặt ngoài	Màng mặt thoáng vững chắc cho phép các cơ thể nhỏ bám vào bên trên hoặc treo bên dưới màng
Mao dẫn	Vì chúng phân cực, nên các phân tử nước bám vào nhiều loại bề mặt, do đó nước có thể đi vào các khoảng không gian rất nhỏ bé, ví dụ như khoảng giữa các tế bào, thậm chí thắng cả trọng lực. Hiện tượng đó gọi là sự hút mao mạch hay <i>mao dẫn</i> và có thể có vai trò trong sự vận chuyển nước trong các bó dẫn của thân cây.
Tính chịu nén	Nước không thể nén được. Điều đó quan trọng trong các hệ vận chuyển và là phương thức nâng đỡ cho các cơ thể có bộ xương "thủy tĩnh".
Nhiệt dung đặc trưng	Nhiệt dung lớn của nước có nghĩa là cơ thể lấy và mất nhiệt chậm chạp, điều này có lợi cho việc điều hoà nhiệt
Nhiệt bay hơi	Nhiệt lượng bay hơi lớn cho phép làm lạnh nhanh cơ thể bằng bay mồ hôi
Tính dẫn điện	Nước tinh khiết có độ dẫn điện thấp, nhưng các ion hoà tan làm cho tế bào chất dẫn điện tốt, điều đó quan trọng cho việc hoạt động chức năng của nhiều tế bào, ví dụ như tế bào thần kinh.

Nước cũng tham gia trực tiếp vào các phản ứng hoá học như các chất phản ứng. Có một loại phản ứng quan trọng gọi là phản ứng *thủy phân*, trong trường hợp các phân tử lớn bị phân ly thành các phân tử đơn giản hơn khi được thêm nước. Quá trình ngược lại gọi là phản ứng *ngưng tụ*, khi các phân tử lớn hơn được lắp ráp từ các phân tử nhỏ hơn khi bị lấy mất nước. Gần như toàn bộ các phân tử lớn sinh ra trong trao đổi chất là được tạo nên bằng phương pháp ngưng tụ.

Các đặc tính vật lý cũng như các đặc tính hoá học của nước là xuất xứ từ bản chất phân cực của các phân tử nước. Một số các đặc tính đó là nguyên nhân làm cho nó quan trọng được tóm lược trong bảng 2.1.

2.6. CÁC HỢP CHẤT CACBON

Cacbon chiếm 18% khối lượng cơ thể người. Nó tạo hàng trăm các hợp chất khác nhau. Mỗi hợp chất có một vai trò đặc trưng trong chuyển hóa và sự sống của cơ thể. Các hợp chất này quan trọng tới mức mà các hệ thống sống được gọi là các hệ thống nền cacbon.

Trừ một vài ngoại lệ, như dyoxyt cacbon và các cacbonat, các hợp chất của nguyên tố cacbon được gọi là các hợp chất hữu cơ. Người ta biết hơn hai nghìn hợp chất như vậy.

Cacbon có số nguyên tử là 6 và mỗi nguyên tử có hai điện tử ở lớp thứ nhất, bốn điện tử ở lớp thứ hai và cũng là lớp ngoài cùng. Như vậy mỗi nguyên tử có 4 điện tử để góp và mỗi nguyên tử có thể hình thành 4 mối liên kết cộng hoá trị với các nguyên tử khác, đó là với hydro, oxy và nitơ và đặc biệt quan trọng là với nguyên tử cacbon khác.

Bảng 2.2. Năng lượng liên kết

Mối liên kết	Năng lượng liên kết tính bằng Kilojun trên phân tử gam (kJ/mol ⁻¹)
C - C (nối đơn)	345
C = C (nối đôi)	610
C - H	413
C - N	304
C - O	358
H - H	435
N - N	163
O - O	146

Lực liên kết có thể khác nhau tùy thuộc vào sự liên kết của nó với phân tử nào. Nói chung, nguyên tử nhỏ tạo lực mạnh hơn. Như trên bảng 2.2 chỉ rõ, các liên kết có cacbon đều đặc biệt mạnh. Do năng lượng liên kết lớn nên cacbon hình thành các hợp chất cực kỳ bền vững. Năng lượng đặc biệt cao cho các liên kết cacbon - cacbon chứng tỏ là các nguyên tử cacbon có thể hình thành các cấu trúc chuỗi hoặc các vòng bền vững. Đôi khi chuỗi hoặc vòng có chứa các nguyên tố khác như nitơ và oxy. Lực liên kết C-N và C-O đủ mạnh để làm cho các phân tử tạo nên được bền vững.

Bảng 2.3. Các đại phân tử có trong tế bào

Các lớp	Chứa các nguyên tố	Các đơn vị cơ bản	Các đại phân tử
Hydrat cacbon	C, H, O	monosaccarit	polysaccarit
Protein	luôn luôn có : C, H, O, N đôi khi có : S, P	axit amin	polypeptit-protein
Lipit	luôn luôn có : C, H, O, đôi khi có : N, P	glyxerol, axit béo	mỡ, dầu, sáp (steroit các nhóm sắc tố)
Axit nucleic	C, H, O, N, P	đường pentoz nhóm phosphat các gốc (bazơ) hữu cơ các nucleotit	ARN (axit ribonucleic) ADN (axit dezoxiribonucleic)

Không phải ngẫu nhiên mà hydro, oxy và cacbon chiếm tới 95% khối lượng chất sống. Các nguyên tố này là 4 nguyên tố bé nhất trong Bảng Tuần hoàn mà có thể hình thành các liên kết cộng hoá trị cả trong trường hợp cùng một nguyên tố (C-C) và cả trong trường hợp hai nguyên tố khác nhau (C-H) liên kết với nhau. Hydro có thể hình thành 1, oxy - 2, nitơ - 3 và cacbon - 4 liên kết cộng hoá trị.

Các hợp chất hữu cơ trong tế bào là một hỗn hợp của vô vàn các phân tử nhỏ và các phân tử lớn gọi là các **đại phân tử**. Có 4 loại phân tử quan trọng như thấy trong bảng 2.3.

Từng loại sẽ được mô tả trong từng Bài riêng (hydrat cacbon - Bài 3, protein - Bài 4, lipit - Bài 6, axit nucleic - Bài 8). Các steroid và các nhóm sắc tố có liên quan có thể sẽ hợp lý hơn khi được xem xét cùng với lipit.

Nhiều phân tử nhỏ có trong tế bào, như glucos và các axit amin, là các đơn phân của các đại phân tử. Mặt khác, một số phân tử nhỏ cũng có chức năng riêng.

Adenozin triphosphat (ATP) hoạt động như chất dự trữ năng lượng hoá học và có thể sử dụng trực tiếp trong hoạt động tế bào; các phân tử nhỏ khác hoạt động như những vật mang, vận chuyển điện tử, ion hoặc các phân tử nhỏ từ chỗ này sang chỗ khác trong tế bào. Một số khác lại là các **cofactor** của các enzym và bảo đảm cho sự hoạt động chính xác của nó. (Hoạt động này sẽ được giải thích trong Bài 5). Thực vật thường có khả năng tạo cho mình các cofactor từ những nguyên liệu thô, ngược lại, động vật lại cần phải đưa vào cơ thể, ví dụ như các vitamin, dưới dạng thức ăn.

2.7. CÁC CHẤT VÔ CƠ

Các chất đơn giản nhất có trong tế bào là các ion vô cơ lấy từ môi trường bên ngoài. Các ion mang điện tích dương gọi là các cation cần thiết cho cơ thể sống bao gồm: canxi (Ca^{2+}), kali (K^+), natri (Na^+), magie (Mg^{2+}) và ion sắt (Fe^{2+} hoặc Fe^{3+}). Các nguyên tố vết như đồng, mangan và kẽm cũng tạo các cation. Các ion mang điện tích âm được gọi là các anion. Phospho có mặt dưới dạng các ion phosphat (H_2PO_4^-), lưu huỳnh như các ion sulphat (SO_4^{2-}), Clo như các ion clorit (Cl^-), iot như các ion iodit (I^-). Cá biệt có các cơ thể cần một lượng vết các nguyên tố như molybden và coban.

Các ion này có vô số chức năng và sẽ được thảo luận trong các Bài khác. Các nguyên tố vô cơ cần có trong thức ăn của người được thống kê trong bảng 12.3.

3. CÁC HYDRAT CACBON

Mục tiêu :

Sau khi nghiên cứu bài này, bạn có thể :

- Mô tả tóm tắt chức năng của các hydrat cacbon trong cơ thể sống.
- Giải thích các thuật ngữ monosaccarit, disaccarit và polysaccarit.
- Phân biệt các đường aldoz với ketoz.
- Vẽ biểu đồ minh hoạ 3 đồng phân của glucoz và phân biệt các dạng vòng α và β .
- Mô tả các liên kết glycozit như một ví dụ về phản ứng ngưng tụ.
- Mô tả cấu trúc maltoz, lactoz, saccaroz và phân biệt các liên kết glycozit 1-4 và 1-2.
- Giải thích các đặc tính và công dụng của tinh bột, glicogen và xelluloz tùy theo cấu trúc phân tử của chúng.

Liệt kê các phép thử (test) hoá học thông dụng cho các dạng hydrat cacbon khác nhau.

3.1. MỞ ĐẦU

Chương này nói về cấu trúc hoá học và chức năng của đường và các hydrat cacbon khác là thành phần quan trọng của hệ thống sống.

Tất cả các hydrat cacbon đều chứa các nguyên tố hoá học cacbon, hydro và oxy. Nguyên tử của các nguyên tố này thường kết hợp lại để tạo các phân tử có công thức tổng quát là $C_x(H_2O)_y$ trong đó x và y là những biến số (thí dụ như $C_6H_{12}O_6$, $C_{12}H_{22}O_{11}$). Như vậy cho dù số cacbon có là bao nhiêu, hydro và oxy luôn có với tỷ lệ 2 : 1 như trong phân tử nước.

Chức năng quan trọng nhất của hydrat cacbon là dự trữ và cung cấp năng lượng. Trong quang hợp, năng lượng ánh sáng được chuyển sang năng lượng hoá học dự trữ dưới dạng các hydrat cacbon. Ở thực vật chúng được dùng như nhiên liệu của hô hấp, năng lượng giải phóng lại cấp cho các phản ứng của chuyển hoá. Kết quả là thực vật có thể sản xuất các axit amin, protein và các chất khác cần cho sinh trưởng. Hydrat cacbon phức có trong thực vật bao gồm tinh bột là dạng dự trữ năng lượng dài ngày và xelluloz là nguyên liệu cấu trúc chính của thành tế bào thực vật.

Khi nguyên liệu thực vật được ăn, năng lượng hoá học dự trữ của nó được chuyển sang động vật. Quá trình chuyển này có thể tiếp diễn từ động vật này sang động vật khác và do đó dù con vật có ăn trực tiếp hay không, tất cả động vật kết cục đều phụ thuộc vào các hydrat cacbon của thực vật. Cũng như thực vật, động vật sử dụng các đường đơn, như glucoz, là nguyên liệu chính cho hô hấp và các đường phức, như glycogen là chất dự trữ năng lượng. Với tính chất là nguyên liệu cấu trúc, hydrat cacbon không quan trọng lắm đối với động vật, tuy nhiên đôi khi cũng được sử dụng ở dạng đặc biệt như vỏ kitin ở côn trùng.

Tóm lại, hydrat cacbon đơn hoạt động như nguồn năng lượng, còn hydrat cacbon phức như chất dự trữ năng lượng hoặc nguyên liệu cấu trúc. Thêm vào đó một số hydrat cacbon là bộ phận không thể thiếu được cho các cấu trúc của axit nucleic (sẽ mô tả trong Bài 8).

3.2. CẤU TRÚC CƠ BẢN CỦA CÁC ĐƯỜNG ĐƠN (MONOSACCARIT)

Các phân tử hydrat cacbon rất khác nhau về kích thước, nhưng lại chẳng khó khăn gì khi phân loại chúng. Có ba nhóm chính, gọi là đường đơn (monosaccarit), đường đôi (disaccarit) và đường phức (polysaccarit). Monosaccarit là nhóm các đường đơn và mỗi phân tử có từ 3 đến 10 nguyên tử cacbon. Đường đôi với mỗi phân tử chứa hai đơn vị đường đơn kết hợp với nhau. Trong phân tử đường phức, nhiều đơn vị đường đơn kết hợp để hình thành chuỗi.

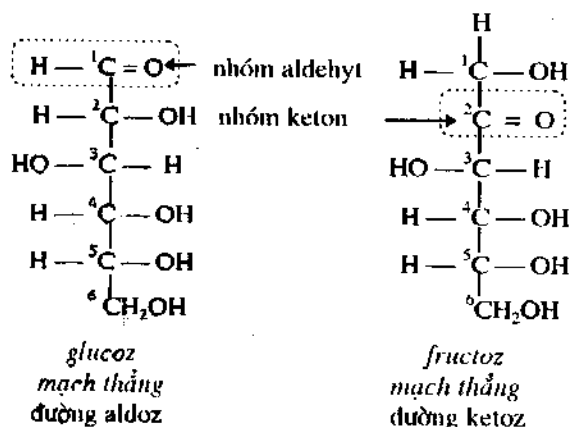
Đường đơn thường phân loại theo số nguyên tử cacbon có trong chúng. Các loại quan trọng nhất cho cơ thể sống là đường 3 cacbon, gọi là trioz, đường 5 cacbon hay pentoz và đường 6 cacbon gọi là hexoz.

Trong mỗi nhóm, các nguyên tử kết hợp với nhau có thể theo các cách khác nhau, thường hình thành các cấu trúc hoá học khác nhau dù là số các nguyên tử cacbon, hydro và oxy vẫn như nhau. Các dạng cấu trúc này được gọi là các đồng phân cấu trúc. Một trong số các kiểu đồng phân quan trọng nhất đó là glucos và fructoz như thấy trên hình 3.1. Cả hai loại đường này đều chứa 6 nguyên tử cacbon và có công thức tổng quát là $C_6H_{12}O_6$. Thêm vào đó, mỗi phân tử chứa một nguyên tử oxy có nối đôi ($=O$) với hoạt tính hoá học mạnh và làm cho phân tử có tính chất hoá học đặc trưng. Ở phân tử glucos, nguyên tử này nằm ở đầu của mạch cacbon, ở đây nó tham gia hình thành nhóm aldehyt $H-C=O$. Còn trong fructoz, oxy nối đôi nối với nguyên tử cacbon thứ hai của mạch, hình thành nhóm ketoz $C=O$.

Hai loại đồng phân này sẽ cho hai dãy đường đơn có tính chất hoá học hơi khác biệt. Dãy aldoz gồm có các đường như glyxeraldehyt, riboz, glucos và galactoz chứa nhóm aldehyt. Dãy ketoz gồm có dihydroaxeton, fructoz và các đường khác chứa nhóm keton.

Các nhóm aldehyt lẫn keton đều hoạt động như các tác nhân khử mạnh, có nghĩa là chúng có khuynh hướng nhường điện tử cho các nguyên tử và phân tử của các chất khác. Kết quả là tất cả các đường đơn và đa số đường

đôi có tính khử và được gọi là đường khử. Các đường đó được phát hiện trong dịch chiết mô bằng cách đun nóng với tác nhân thử chuẩn gọi là dung dịch Benedict. Dung dịch có chứa ion Cu^{2+} , nó sẽ bị khử thành ion Cu^+ tạo tủa màu đỏ gạch của oxyt đồng một khi có mặt đường khử.



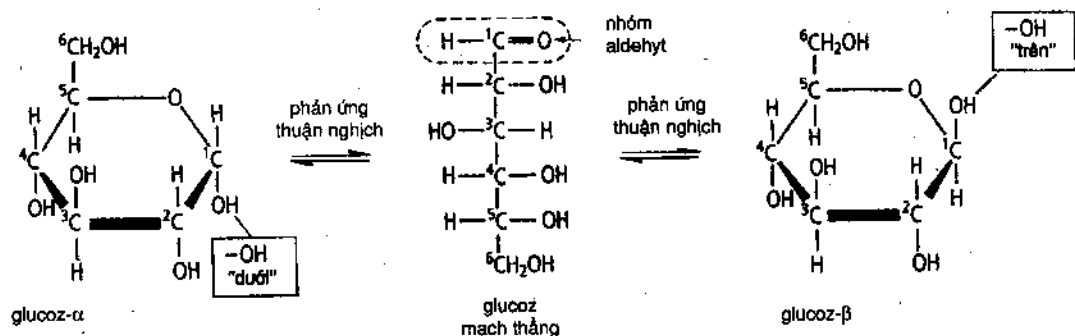
Hình 3.1. Cấu trúc hoá học của glucos và fructoz

3.3. CẤU TRÚC VÒNG CỦA CÁC ĐƯỜNG ĐƠN (MONOSACCARIT)

Đa số các phân tử đường pentoz và hexoz có thể tồn tại dưới dạng vòng cùng với dạng chính có mạch thẳng. Đó là đặc tính rất quan trọng của hoá học hydrat cacbon vì cấu trúc vòng là các đơn phân cần thiết cho việc tạo các đường phức.

Bột khô glucos tồn tại chủ yếu dưới dạng mạch thẳng. Tuy nhiên, khi phân tử glucos hoà tan trong nước, nó hình thành hai cấu trúc vòng khác nhau như trình bày trên hình 3.2. Các cấu trúc này trong dung dịch thì bền vững hơn, do đó, khi cân bằng, hầu như toàn bộ phân tử là dạng vòng, với dạng mạch thẳng là dạng trung gian tạm thời.

Để cho tiện, các nguyên tử cacbon trong mạch thẳng của glucos được đánh số thứ tự bắt đầu từ đầu có nhóm aldehyt. Sự đánh số này cũng áp dụng cho hai cấu trúc vòng. Nguyên tử cacbon số 1 ở đầu bên phải của phân tử, số 2 và số 3 gần hơn, và xa hơn là 5 và 6 nằm phía trên của vòng.



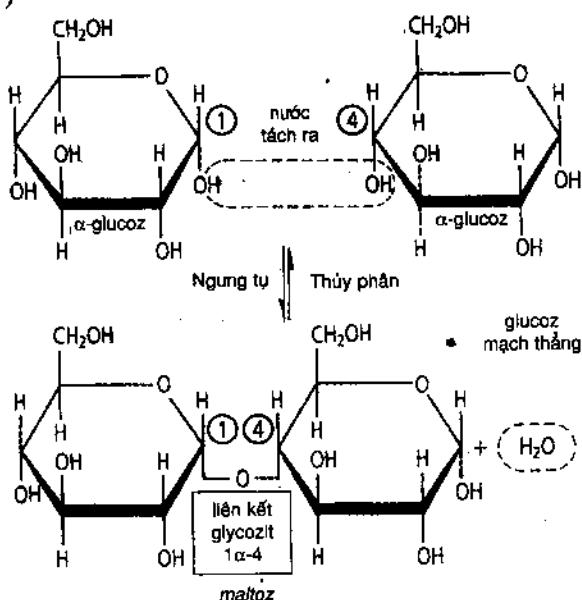
Hình 3.2 Ba cấu trúc khác biệt của glucos

Vẽ theo cách này, cấu trúc của glucos- α và glucos- β chỉ khác về vị trí của nhóm $-\text{CH}$ và $-\text{H}$ nối với nguyên tử cacbon số 1. Trong glucos- α -OH được vẽ bên dưới vòng, còn trong glucos- β nó ở bên trên vòng. Sự khác biệt tưởng như không đáng kể nhưng như bạn sẽ thấy trong bài này, hai cấu trúc này phản ứng rất khác nhau khi tạo các đơn phân của đường phức.

Có hai monosaccarit khác cũng tạo vòng, đó là fructoz và galactoz. Fructoz tạo vòng 5 nhánh, trong khi đó galactoz tạo vòng 6 nhánh. Điều này khác với glucos ở chỗ có sự bố trí khác nhau của nhóm "trên" và "dưới" vòng.

3.4. CÁC ĐƯỜNG ĐÔI (DISACCARIT)

Các disaccarit là đường mà cấu tạo từ hai đơn vị monosaccarit kết hợp lại để hình thành một phân tử đơn nhất, chúng thường gặp như chất trung gian trong quá trình đứt gãy hoặc tổng hợp các polysaccarit. Ví dụ như mantoz được thấy trong ống tiêu hoá của người như sản phẩm đầu tiên của sự tiêu hoá tinh bột, và sau đó được gãy tiếp thành glucos để hấp thụ vào cơ thể và sử dụng cho quá trình hô hấp. Các disaccarit cũng có thể bị đứt gãy. Mantoz gồm hai phân tử glucos- α kết hợp với nhau bởi một liên kết glycozit. Trong cơ thể sống, mỗi liên kết



Hình 3.3. Sự tạo maltos

này hình thành qua một số bước, mỗi bước lại do một enzym thực hiện, tuy nhiên, như ta thấy ở hình 3.3 kết quả chung cuộc là lấy đi một phân tử nước. Phản ứng loại này gọi là phản ứng **ngưng tụ** và rất quan trọng trong việc tổng hợp nhiều phân tử phức tạp, thí dụ như các disaccarit, polysaccarit, axit nucleic và các protein. Trong quá trình ngược lại, khi các phân tử phức có thể đứt gãy thành các hợp phần của chúng, được gọi là phản ứng **thủy phân** và đòi hỏi phải phụ thêm nước.

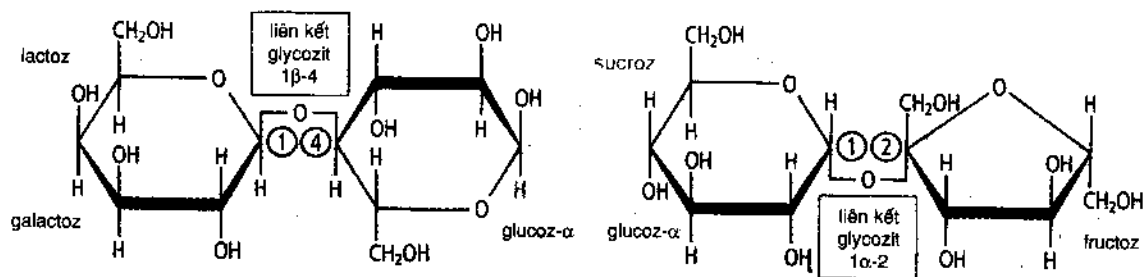
Để biểu diễn cấu trúc phân tử mantoz và các disaccarit khác, công thức cấu tạo của các hợp phần monosaccarit được đơn giản hoá bằng cách bỏ chữ C cho nguyên tử cacbon ở bên trong vòng và các nhóm bên được biểu diễn là liên kết với cacbon. Để biểu diễn các polysaccarit, công thức còn được đơn giản hoá hơn nữa bằng cách bỏ đi gần hết các nhóm quan trọng nhất. Hệ thống đánh số các nguyên tử cacbon cho monosaccarit vẫn được sử dụng và do đó sự liên kết giữa các đơn vị hợp phần vẫn được diễn đạt chính xác.

Chú ý là không phải tất cả các liên kết glycozit đều như nhau, tồn tại các số kiểu khác nhau, tùy thuộc vào cấu trúc vòng đặc biệt của các monosaccarit hợp phần. Trong mantoz, nguyên tử cacbon số 1 của glucoz thứ nhất liên kết qua vị trí (có nghĩa là phía dưới vòng) với nguyên tử cacbon số 4 của glucoz thứ hai, và như vậy người ta nói maltoz chứa liên kết glycozit $1\alpha-4$. Để dễ hiểu có thể tưởng tượng các phân tử glucoz ở đây như các đồng tiền nối nhau ở trạng thái "ngửa".

Hình 3.4 minh họa cấu trúc của hai disaccarit quan trọng khác. Lactoz, thấy trong sữa của động vật có vú, gồm các phân tử galactoz nối tiếp nhau bằng liên kết glycozit $1\beta-4$. Liên kết này làm quay hướng của hợp phần thứ hai và trong trường hợp này làm nó "nằm sấp" so với trạng thái "nằm ngửa" của glucoz thứ hai của maltoz. Theo cách so sánh với "đồng tiền", liên kết $1\beta-4$ nối các phân tử theo phương thức liên tiếp đầu với đuôi.

(Để ý là trong lactoz một nhóm $-CH_2OH$ nằm trên với một nhóm nằm dưới phân tử).

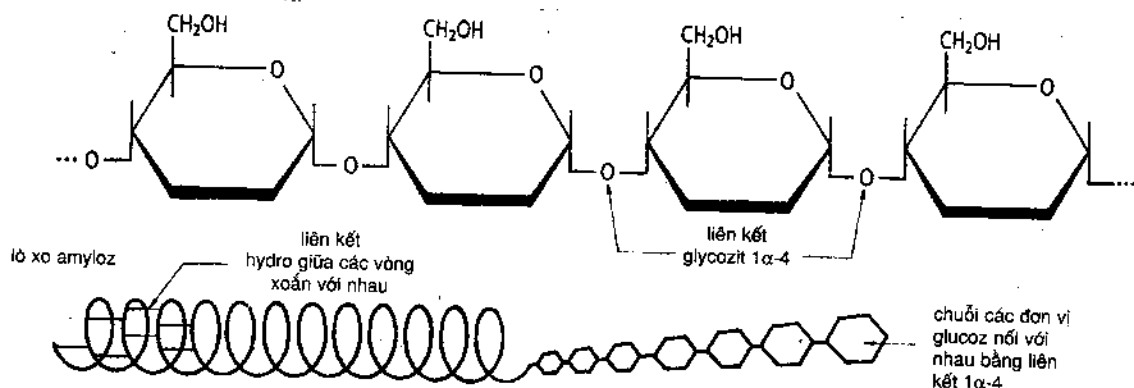
Đường mía (sucroz) cấu tạo từ glucoz và fructoz liên kết với nhau bằng liên kết glycozit $1\alpha-2$. Mỗi liên kết đặc biệt này ảnh hưởng đến tính chất hoá học của các monosaccarit hợp phần và làm mất tính khử của chúng. Đường mía là loại đường không khử thông dụng duy nhất và để có được phản ứng Benedict dương tính nó phải được thủy phân thành các monosaccarit. Ở nhiều loài thực vật, sucroz được dùng để vận chuyển các chất dự trữ thường từ lá tới các bộ phận khác của cây. Nó được chiết từ mía và củ cải đường và quan trọng đối với con người, là chất ngọt cũng như là nguyên liệu để sản xuất rượu etylic.



Hình 3.4. Các polysaccarit và liên kết glycozit

3.5 CÁC POLYSACCARIT

một đoạn của phân tử amyloz

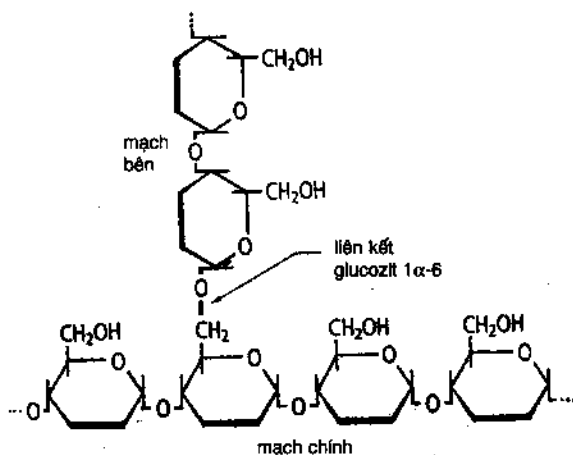


Hình 3.5 Cấu trúc amyloz

Polysaccarit là các hydrat cacbon phức với phân tử rất lớn gồm các chuỗi những đơn vị monosaccarit liên kết với nhau. Chúng không có vị ngọt như đường, hoặc không tan trong nước hoặc chỉ hình thành các dung dịch keo. Như vậy chúng có thể tích tụ nhiều mà không ảnh hưởng tới sự chuyển hoá bình thường và được sử dụng rộng rãi làm nguyên liệu dự trữ và cấu trúc. Các polysaccarit quan trọng nhất là **tinh bột**, **glycogen** và **xelluloz**.

Tinh bột là nguyên liệu lương thực dự trữ chính của thực vật. Nó không phải đơn chất mà là hỗn hợp các chuỗi thẳng các phân tử polysaccarit gọi là **amyloz** và chuỗi phân nhánh các phân tử của polysaccarit thứ hai gọi là **amylopectin**.

Một đoạn cấu trúc phân tử của amyloz được trình bày ở hình 3.5. Các phân tử như thế gọi là các trùng phân vì nó gồm một chuỗi các đơn phân giống nhau. Các đơn phân trong trường hợp này tất cả đều là phân tử glucos. Chúng nối nhau bằng liên kết $1\alpha-4$, và như thế tất cả các đơn phân glucos đều ở vị trí "ngửa". Cấu hình đó làm cho phân tử amyloz, với 250 - 300 đơn vị glucos, có dạng xoắn bền vững và gọi là **cấu hình xoắn lò xo** (helix). Mỗi bước xoắn gồm 6 đơn vị glucos và được duy trì bằng **liên kết hydro** giữa các vòng xoắn kế bên. May mắn là, khoảng không gian giữa các xoắn (helix) có kích thước phù hợp để cho các phân tử iot tương tác với các đơn vị glucos làm thay đổi chút ít vị trí của chúng. Sự thay đổi này tạo nên một phức hợp màu xanh đặc trưng làm cơ sở cho phép thử tinh bột bằng iot.



Hình 3.6 Sự phân nhánh của amylopectin.

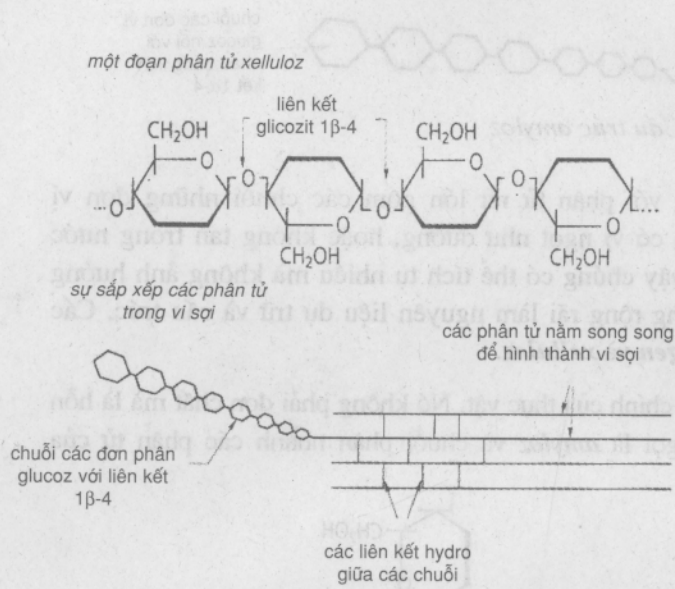
Amylopectin chỉ khác với amyloz ở chỗ nó cấu trúc phân nhánh. Như thấy trên hình 3.6 mỗi nhánh bắt đầu bằng liên kết glicozit $1\alpha-6$. Và cứ qua khoảng 24 - 30 đơn vị glucos lại có một nhánh và do đó có sự tăng lên ghê gớm số liên kết để bắt đầu nối mỗi nhánh mới và đồng thời cũng là

chỗ để cho enzym cắt nhánh. Amylopectin chiếm tới 80% tinh bột, nó nhanh chóng được tổng hợp cũng như phân ly (bằng enzym amylaz) để bảo đảm cho cơ thể thực vật một lượng đường đơn cần thiết.

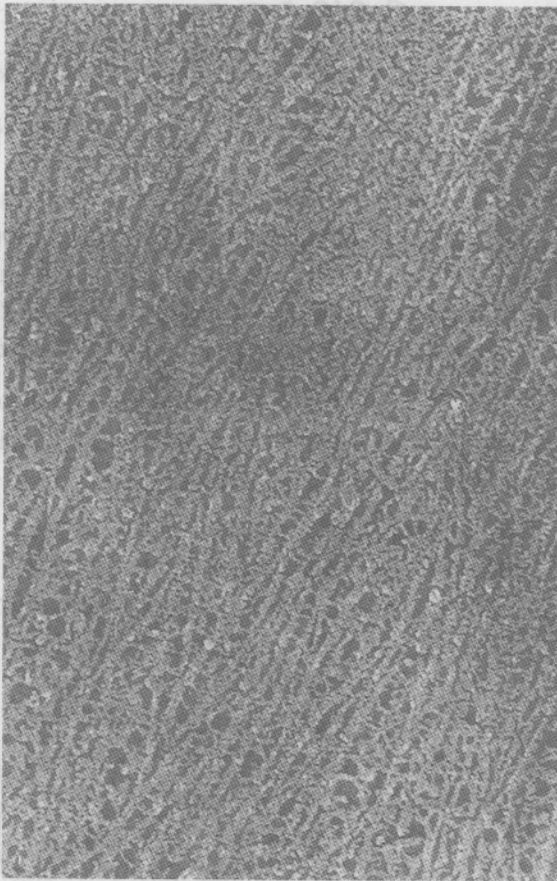
Tinh bột là nguyên liệu dự trữ lý tưởng vì nó không khuếch tán ra khỏi tế bào và gần như không có hiệu ứng thẩm thấu. Nó được dự trữ dưới dạng những liên hợp lớn các phân tử và gọi là các hạt tinh bột. Chúng thấy cả trong lục lạp (cloroplast) hoặc trong các cấu trúc chuyên hoá như mầm và củ khoai tây. (Xem hình 3.7).

Glycogen là polysaccarit dự trữ phần lớn ở động vật. Nó có cấu trúc phân tử rất giống amylopectin nhưng phân nhánh mau hơn qua khoảng mỗi 8 - 12 đơn vị glucos. Nó thấy trong gan và cơ.

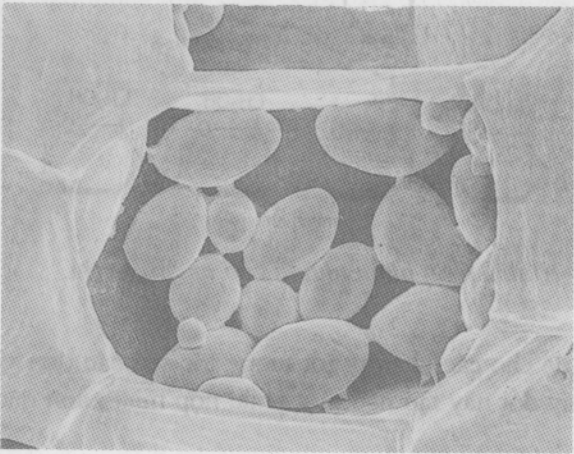
Một đoạn phân tử xelluloz



Hình 3.8. Cấu trúc của xelluloz



Hình 3.9. Ảnh hiển vi điện tử chỉ rõ các vi sợi xelluloz trong thành tế bào cây xanh



Hình 3.7. Ảnh chụp qua kính hiển vi điện tử quét các hạt tinh bột trong các tế bào củ khoai tây

Xelluloz có nhiều hơn tất cả các hợp chất hữu cơ khác của cơ thể sống, vì đó là nguyên liệu cấu trúc chính của thành tế bào thực vật. Cũng như amyloz và amylopectin, xelluloz là chất trùng hợp (polymer) từ các đơn phân glucoz, tuy nhiên, như trình bày trên hình 3.8 các đơn phân này nối với nhau bằng liên kết $1\beta-4$ làm cho các đơn phân glucoz luân phiên nhau một "sắp" lại một "ngửa". Sự thay đổi tương đối nhỏ này đã dẫn đến sự thay đổi lớn về tính chất của polysaccarit thu được. Các phân tử xelluloz với số đơn vị glucoz là 300 - 15000 không xoắn cuộn được mà nằm như một cái băng duỗi thẳng. Cấu trúc này phát huy hiệu lực cho các liên kết hydro giữa các phân tử nằm song song với nhau và hình thành nên bó dài dưới dạng *vi sợi* (microfibril). Các sợi này không hoà tan và là một hợp chất cấu trúc lý tưởng. Như minh hoạ trên hình 3.9 trong thành tế bào cây xanh, các vi sợi xelluloz sắp xếp dưới dạng các lớp xen phủ, và như thế tạo nên một cấu trúc rất dai và chắc. Đôi khi thành tế bào còn được củng cố bằng một nguyên liệu gọi là **lignin**. Chất này chèn vào khoảng không giữa các vi sợi xelluloz.

Nguyên liệu cấu trúc của bộ xương ngoài ở côn trùng cũng là dẫn xuất của hydrat cacbon và gọi là kitin. Như xelluloz, đây là một chất trùng hợp từ các đơn vị glucoz với liên kết $1\beta-4$, nhưng khác với glucoz trong xelluloz ở đây có một nhóm $-OH$ được thay thế bằng một nhóm phức $-HC.CO.CH_3$. Sự khác biệt này cho thấy là ở đây giữa các chuỗi còn có nhiều liên kết hydro hơn và làm cho kitin rất dai và cực bền.

3.6 CÁC PHÉP THỬ HOÁ HỌC CHO HYDRAT CACBON

Các phép thử thông thường dùng để xác định các hydrat cacbon khác nhau được liệt kê ở bảng 3.1.

Bảng 3.1. Các phép thử hoá học hydrat cacbon

Hydrat cacbon	Phép thử	điều kiện	kết quả
Đường khử glucoz frutoz	Dung dịch Benedict	Nghiền mẫu mô với một chút nước, lọc, cho 2 cm ³ dịch chiết vào ống nghiệm, thêm 2 cm ³ dung dịch Benedict, đun nóng tới 95°C trong 2 phút	Đổi màu hoặc cho kết tủa màu đỏ gạch
maltoz lactoz	Dung dịch Fehling 1 và 2	Cho 1cm ³ dung dịch Fehling 1 và 1cm ³ dung dịch Fehling 2 vào 2 cm ³ dịch chiết mô, đun lên 95°C trong 2 phút	Đổi màu hoặc cho kết tủa màu đỏ gạch
Đường không khử sucroz (đường mía)	Dung dịch Benedict	Thử như với đường khử sẽ không cho phản ứng. Đun nóng 2 cm ³ dịch chiết mô tươi với 1 cm ³ dung dịch HCl loãng để thủy phân đường mía thành các đường đơn, trung hoà bằng NaOH, làm phép thử như với đường khử	Đổi màu hoặc cho kết tủa màu đỏ gạch
Tinh bột	Iot trong dung dịch KI	Nhỏ dung dịch lên mẫu mô làm nát với nhiệt độ trong phòng	Màu xanh đen
Glycogen	Iot trong dung dịch KI	Nhỏ dung dịch lên mẫu mô làm nát với nhiệt độ trong phòng	Màu đỏ tím
Xelluloz	Dung dịch Schultz	Cho lát cắt mô vào dung dịch và đưa lên kính hiển vi quang học để xem	Màu tím
Lignin	Dung dịch phloroglucin axit hoá	Cho lát cắt mô vào dung dịch và xem dưới kính hiển vi quang học	Màu đỏ sáng

4. CẤU TRÚC PROTEIN

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này bạn có thể :

- Mô tả ngắn gọn các loại protein khác nhau đồng thời nêu lên được một số chức năng của chúng.
- Viết công thức tổng quát của axit amin.
- Nhận xét về phân loại cũng như tầm quan trọng của nhóm -R của các axit amin.
- Mô tả vai trò đệm của axit amin.
- Viết phương trình về sự hình thành liên kết peptit và định nghĩa các thuật ngữ dipeptit, tripeptit và polypeptit.
- Phân biệt các cấu trúc bậc một, hai, ba và bốn của các phân tử protein.
- Mô tả xoắn α và phiến gấp nếp β như các ví dụ về cấu trúc bậc hai trong các phân tử protein sợi.
- Mô tả cấu trúc của myoglobin và hemoglobin như các ví dụ về cấu trúc bậc ba và bốn trong các protein dạng hạt.
- Liệt kê các loại liên kết hoá học khác nhau tham gia duy trì cấu trúc protein.
- Giải thích sự biến tính (denaturation) xảy ra như thế nào và phân biệt được biến tính và hồi tính (renaturation).
- Liệt kê các phép thử hoá học thông thường cho các protein.

4.1. CÁC LOẠI PROTEIN VÀ CHỨC NĂNG

Protein chiếm một nửa các hợp chất cacbon có trong cơ thể sống. Mặc dù có chung nhiều nét cơ bản, sự cấu tạo chúng cực kỳ linh hoạt và do đó các protein cá biệt có các chức năng chuyên hoá rất khác nhau.

Tất cả protein đều là chất trùng hợp (polymer) từ các đơn phân gọi là axit amin, chúng kết hợp với nhau thành một mạch dài và mạch này lại có thể xoắn cuộn hoặc gấp theo nhiều cách. Có thể phân biệt hai nhóm protein tùy theo sự sắp xếp của các mạch. Ở **protein sợi**, các mạch duỗi thẳng và do đó các phân tử dài như sợi dây. Một phần do thế mà các protein sợi có chiều hướng không tan và bền vững với biến động của nhiệt độ và pH. Các tính chất này làm cho protein sợi trở nên các **nguyên liệu cấu trúc** lí tưởng; ví dụ quan trọng là collagen và elastin (protein chủ yếu của da và mô liên kết) và keratin (trong tóc, sừng, móng và lông).

Nhóm lớn thứ hai là các **protein dạng hạt** hay **viên**, ở đây các mạch gấp cuộn lại theo các cách rất phức tạp để tạo nên phân tử dạng viên tròn. Các protein này dễ dàng hoà tan để tạo dung dịch keo và thường nhạy cảm với sự thay đổi nhiệt độ và pH. Protein viên mới là protein hoạt động chính của quá trình trao đổi chất. Nói cách khác, chúng thực thi nhiều nhiệm vụ chuyên hoá đảm bảo cho toàn cơ thể hoạt động như một thể thống nhất. Nhiều protein viên là enzym (còn gọi là men), chúng hoạt động như các chất xúc tác đặc hiệu, làm thay đổi tốc độ của đa số các phản ứng

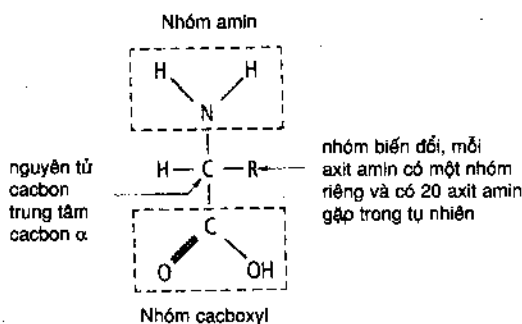
hóa học của cơ thể. Người ta đã tách và tinh chế được hơn 2000 enzym. Chúng đặc biệt quan trọng vì chúng tạo nên các phương thức bình thường để thực hiện các thông tin di truyền chứa trong nhân (sẽ thảo luận ở bài 5).

Các protein viên cũng hoạt động như các hoocmon, kháng thể, sắc tố máu, sắc tố cảm quan, tác nhân đông máu. Một số protein này, cũng như rất nhiều enzym, không thể hoạt động khi không được đính với một cấu tử không phải protein mà gọi là nhóm prostetic (nhóm tiền tố). Các protein như thế gọi là các protein phức hợp, trong số này có hemoglobin, sắc tố của các tế bào hồng cầu của máu. Các phân tử hemoglobin có thể vận chuyển oxy vì chúng chứa một nhóm prostetic gọi là **nhóm hem** như một bộ phận không thể thiếu trong cấu trúc của chúng. Mỗi nhóm hem chứa một nguyên tử sắt, tạo liên kết không bền vững với phân tử oxy để đưa nó tới được các mô (sự vận chuyển oxy được mô tả chi tiết trong bài 18).

Tóm lược các vai trò chính của protein, ta có thể nói là các protein sợi thường hoạt động như các nguyên liệu cấu trúc, các protein viên và các protein phức tạp hoạt động như các **thành phần chức năng** quan trọng của trao đổi chất. Đôi khi protein cũng còn có vai trò làm **nguyên liệu dự trữ** như ở trong các hạt hoặc trứng. Phần dưới đây sẽ xem xét vấn đề về cấu trúc đặc biệt của protein để thích ứng với các chức năng khác nhau. Trước tiên ta nghiên cứu các đơn vị cơ bản cấu thành protein : các axit amin.

4.2. CÁC AXÍT AMIN

Các axit amin là đơn phân của tất cả các protein và có công thức tổng quát như thấy trên hình 4.1.



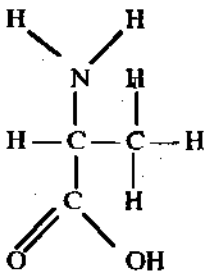
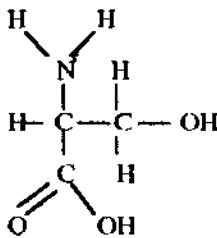
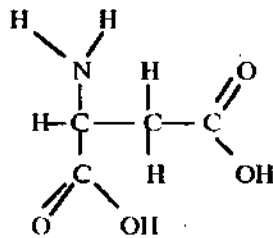
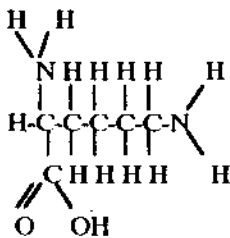
Hình 4.1. Công thức tổng quát của axit amin.

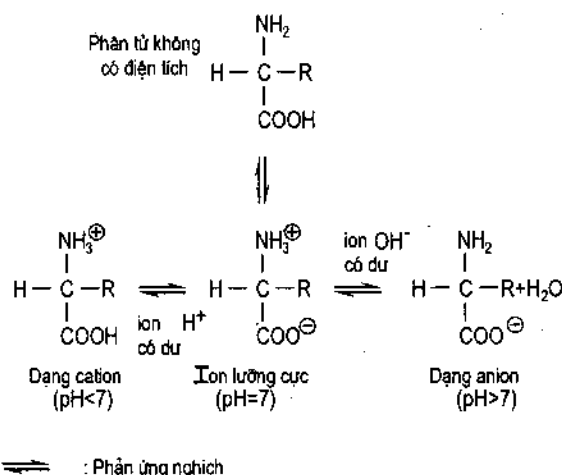
Ở đây ta thấy nguyên tử cacbon trung tâm (gọi là nguyên tử cacbon α), nối với các nhóm -H , -NH_2 (**amin**), -COOH (**cacboxyl**) và cũng nối với nhóm biến đổi gọi là **nhóm -R**. Các nhóm hydro, amin và cacboxyl là các phần cố định trong protein của tất cả các axit amin. Tất cả các axit amin (và do đó tất cả các protein) đều phải chứa các nguyên tố hóa học **cacbon, hydro, oxy và nitơ**. Nhóm -R có cấu trúc khác nhau cho mỗi trong số 20 axit amin có chức năng sinh học quan trọng và xác định các cá tính hóa học của chúng. Hai axit amin có chứa lưu huỳnh như một bộ phận của nhóm -R .

Phân loại nhóm -R

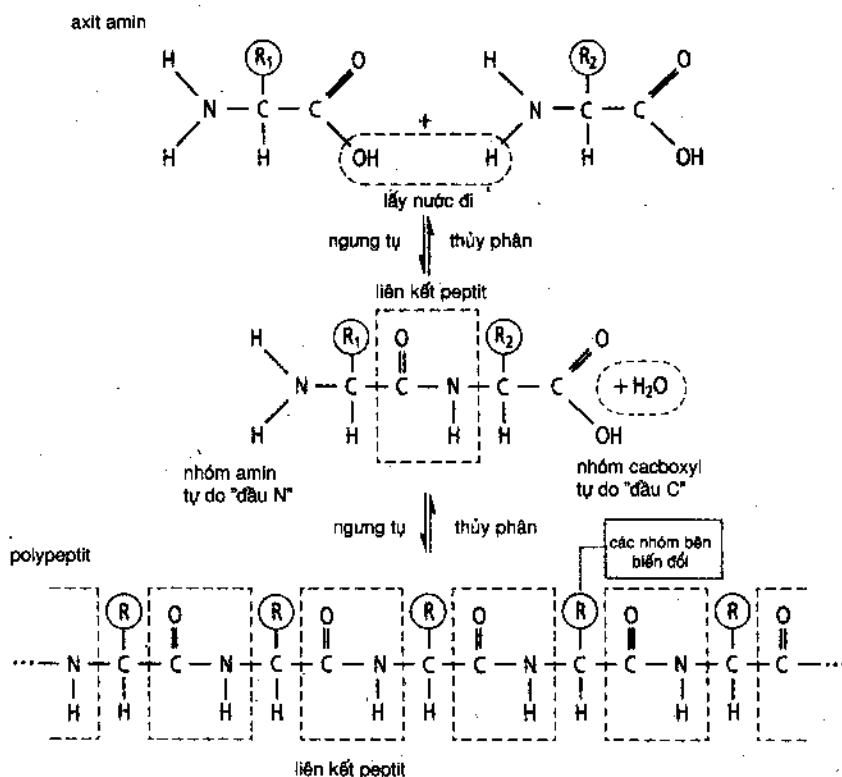
Tuỳ theo nhóm -R mà người ta phân ra 4 loại axit amin (xem bảng 4.1). Nhóm hydrocarbon **không phân cực** có trong nhóm -R của alanin, valin và một vài axit amin khác. Sự có mặt với một tỷ lệ lớn các axit amin này làm cho phân tử protein không tan và ít hoạt tính, chúng thường thấy trong các protein cấu trúc như collagen. Mặt khác, các axit amin với các nhóm -R **bazơ** hoặc **axit** hình thành các ion tích điện âm hoặc dương và ưa nước (hydrophilic). Kết quả là các protein chứa chúng dễ tan trong nước. Trong protein viên, các nhóm tích điện này rất quan trọng trong việc hình thành các liên kết giữa các đoạn khác nhau của protein để duy trì ổn định hình dạng của phân tử. Các axit amin với các nhóm -R **phân cực** không mất hoặc lấy điện tử để hình thành ion nhưng cũng làm tăng tính tan và tạo các liên kết hydro giữa các mạch.

Bảng 4.1. Phân loại các axit amin theo các nhóm -R

Axit amin với các nhóm -R không phân cực	Axit amin với nhóm -R phân cực	Axit amin với nhóm -R axit (tích điện âm)	Axit amin với nhóm -R bazơ (tích điện dương)
Ví dụ : analin 	Ví dụ : serin 	Ví dụ : axit aspartic 	Ví dụ : lyzin 
Các axit amin khác trong nhóm này : valin, leucin, izoleucin, prolin, phenylalanin, tryptophan, metionin	Các axit amin khác trong nhóm này : glyxin, treonin, xystein, tyrozin, asparagin, glutamin	Các axit amin khác trong nhóm này : axit glutamic	Các axit amin khác trong nhóm này : arginin, histidin



Hình 4.2. Dạng ion của các phân tử axit amin



Hình 4.3. Sự hình thành dipeptit và polypeptit

Các nhóm amin và cacboxyl

Trong khi nhóm -R thay đổi ở các axit amin khác nhau, nhóm amin và cacboxyl lại là chung cho tất cả. Các nhóm này quan trọng vì hai lí do. Thứ nhất, như thấy trong hình 4.2, chúng có khuynh hướng phân li khi hoà tan trong nước làm cho nhiều axit amin trở thành các **ion lưỡng cực** vì mỗi ion đều chứa các nhóm COO^- và NH_3^+ tích điện trái ngược nhau. Các ion này làm cho dung dịch các axit amin có hiệu ứng "đệm", có nghĩa là các dung dịch này chống lại sự biến đổi pH và giữ cho pH ổn định hoặc gần với trung tính. Điều này xảy ra được vì các nhóm tích điện của axit amin được hình thành một cách thuận nghịch, và có thể phân ly nữa khi các điều kiện bị biến đổi, đồng thời loại trừ H^+ hoặc OH^- khi chúng có dư. Các axit amin, protein, ion phosphat và các ion hydrocacbonat có vai trò quan trọng như các chất đệm cho dịch mô và tế bào chất của đa số tế bào, giữ cho pH luôn trong một khoảng giá trị hẹp cần thiết cho sự trao đổi chất bình thường và cho sự hoạt động chính xác của các enzym.

Chức năng thứ hai của các nhóm amin và cacboxyl là hình thành mối liên kết mà gọi là các **liên kết peptit**, nối các axit amin với nhau để tạo chuỗi mạch. Như minh hoạ trên hình 4.3, quá trình hoá học tổng quát là phản ứng ngưng tụ đưa tới hình thành mối liên kết gọi là **liên kết peptit**. Chú ý là trong hệ thống sống, phản ứng hình thành nên mối liên kết này thường xảy ra một cách gián tiếp qua một số bước mà mỗi bước lại được kiểm soát bởi một enzym riêng. Hai axit amin kết hợp thành một phân tử gọi là dipeptit, ba sẽ hình thành tripeptit và v.v... Các chuỗi dài chứa tới 500 hoặc hơn nữa các axit amin theo một trật tự nào đó thì được gọi là polypeptit. Trên thực tế có một sự biến đổi vô hạn về thứ tự các axit amin và người ta biết có vô vàn các cấu trúc polypeptit khác nhau. Để tạo protein, các polypeptit này phải xoắn cuộn theo các cách mà sẽ mô tả trong bài sau.

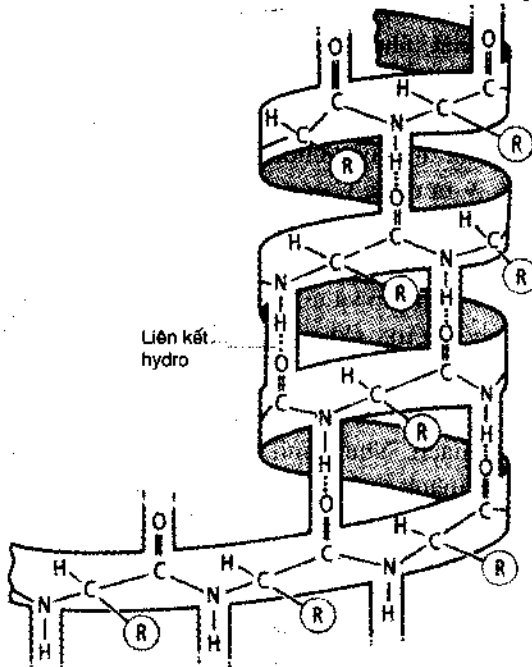
4.3. CẤU TRÚC CÁC PHẦN TỬ PROTEIN

Người ta xem *cấu trúc bậc một* của protein là thứ tự các axit amin có trong phân tử. Thứ tự này là tối quan trọng vì qua tương tác giữa các bộ phận khác nhau (có thể dự đoán trước) của mạch protein, thứ tự đó quy định hình dạng lập thể của phân tử protein và do đó mà mọi đặc tính của nó. Cấu hình đó rõ ràng là rất quan trọng trong các enzym vì cấu hình sẽ quyết định xem enzym có phù hợp với cơ chất hay không và do đó mà enzym có hoạt động được hay không.

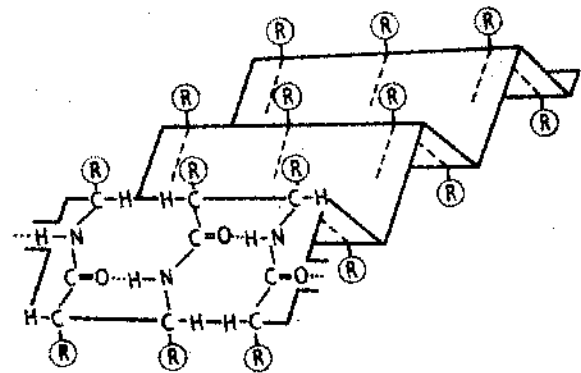
Cấu trúc bậc hai nói về sự sắp xếp đều đặn các mạch polypeptit của phân tử protein. Trong khi cấu trúc bậc một được xác định bằng phân tích hoá học thì cấu trúc bậc hai thường được nghiên cứu bằng kĩ thuật tinh thể học tia X, có nghĩa là nghiên cứu bằng cách cho tia X đi qua tinh thể các protein đã tinh chế. Bằng cách đó, khi đi qua, tia X sẽ bị làm lệch và phân tán bởi tinh thể và có thể ghi lại trên tấm giấy ảnh các hình dạng đặc trưng. Qua xử lý toán học, cấu trúc của protein có thể suy ra từ các kiểu ảnh mà nó tạo nên, protein đầu tiên được nghiên cứu thành công bằng phương pháp này là các protein sợi như keratin (thấy trong tóc, lông và móng), collagen (thấy trong da) và fibroin (thấy trong tơ tằm). Các protein này có thể dễ dàng tạo tinh thể và có cấu trúc lập thể đều đặn và tương đối đơn giản.

Dạng thông thường nhất của cấu trúc bậc hai, lần đầu tiên được phát hiện ở keratin, minh hoạ trên hình 4.4. Ở đây mạch polypeptit tạo một xoắn thưa có dạng các vòng lò xo đều đặn gọi là xoắn α . Sự vặn mạch để tạo xoắn có lẽ chủ yếu là nhờ các liên kết bên của nguyên tử cacbon α của các axit amin, chứ không phải nhờ mối liên kết luôn bền chắc là liên kết peptit. Trong xoắn, các nhóm $C=O$ và $N-H$ thuộc các vùng liên kết peptit được kéo gần lại nhau và hình thành vô số các liên kết hydro. Chúng giữ các xoắn với nhau và làm cho cấu trúc trở nên ổn định. Ở nhiều protein sợi, các xoắn còn bện lại với nhau kiểu dây thừng và làm cho sợi chịu lực khoẻ hơn.

Hình 4.5 cho thấy loại khác nhau của cấu trúc bậc hai mà ở đây mạch polypeptit được kéo dài và nằm song song với liên kết hydro. Cấu trúc này được gọi là *phiến gấp nếp β* và thấy ví dụ như ở fibroin là protein chính của tơ tằm mà con tằm dùng để kéo kén của chúng.



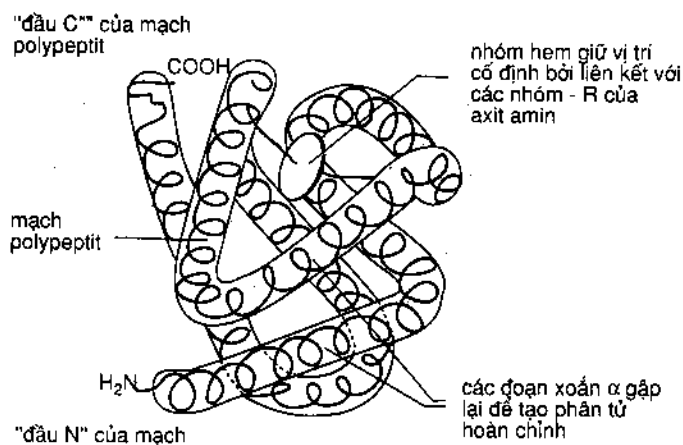
Hình 4.4 Cấu trúc bậc hai - xoắn α



Hình 4.5 Cấu trúc bậc hai - tấm gấp nếp β

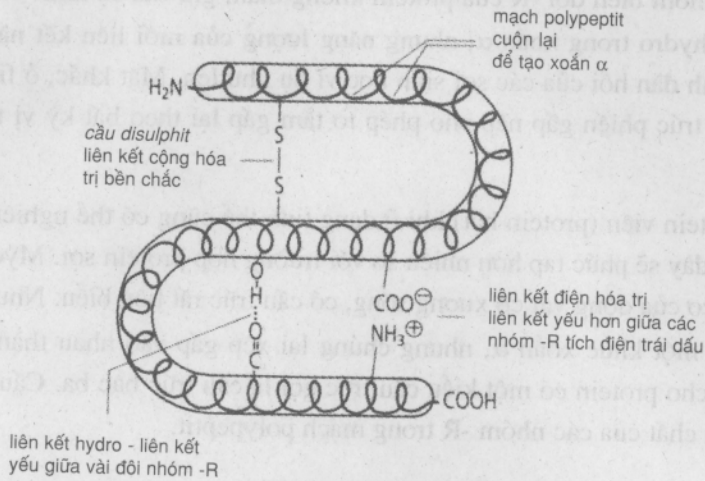
Cả hai cấu trúc bậc hai này đều tạo nên bởi liên kết hydro giữa các khu vực liên kết peptit của mạch polypeptit. Nhóm biến đổi -R của protein không tham gia vào sự hình thành cấu trúc bậc hai. Có nhiều liên kết hydro trong xoắn α , nhưng năng lượng của mỗi liên kết này cho phép giải thích ở mức phân tử tính đàn hồi của các sợi sinh học ví dụ như len. Mặt khác, ở fibrion, các mạch đã được kéo căng: cấu trúc phẳng gấp nếp cho phép tơ tằm gấp lại theo bất kỳ vị trí nào nhưng sẽ đứt nếu bị kéo căng.

Cấu trúc của protein viên (protein hạt) khi ở dạng tinh thể cũng có thể nghiên cứu bằng phản xạ tia X, tuy nhiên ở đây sẽ phức tạp hơn nhiều so với trường hợp protein sợi. Myoglobin, một sắc tố mang oxy có trong cơ của động vật có xương sống, có cấu trúc rất tiêu biểu. Như thấy trong hình 4.6, mỗi phân tử chứa một khúc xoắn α , nhưng chúng lại xếp gấp vào nhau thành một cục. Quá trình xếp gấp này làm cho protein có một kiểu cấu trúc gọi là cấu trúc bậc ba. Cấu trúc này lại đặc biệt phụ thuộc vào tính chất của các nhóm -R trong mạch polypeptit.



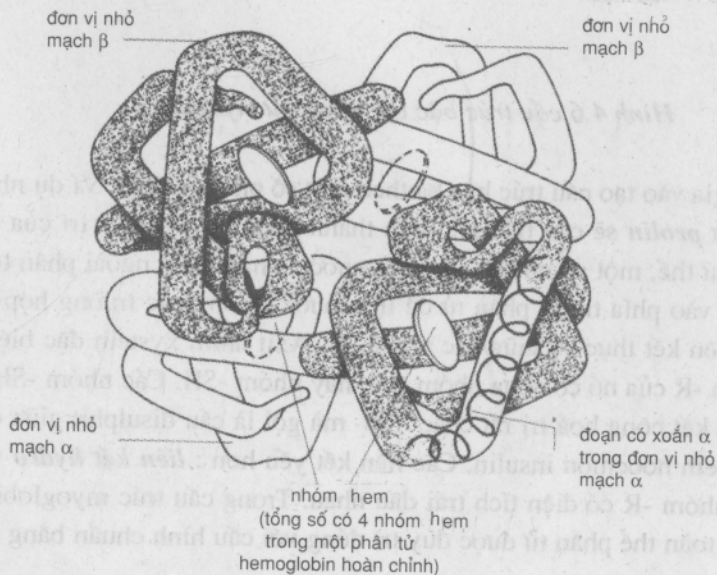
Hình 4.6 cấu trúc bậc ba - phân tử myoglobin

Nhóm -R tham gia vào tạo cấu trúc bậc ba theo một số phương thức. Ví dụ nhóm -R của một số axit amin giống như *prolin* sẽ cản trở việc hình thành xoắn và do đó vị trí của chúng xác định điểm gấp. Tương tự như thế, một số nhóm -R rất ưa nước và nằm phía ngoài phân tử, trong khi các nhóm kỵ nước lại chui vào phía trong phân tử để trốn nước. Trong các trường hợp khác, như thấy trên hình, đây là các liên kết thực sự giữa các nhóm -R. Axit amin xystein đặc biệt quan trọng về khía cạnh này, vì nhóm -R của nó có chứa nhóm tiol, hay nhóm -SH. Các nhóm -SH có thể liên kết để hình thành mỗi liên kết cộng hoá trị rất chắc -S-S- mà gọi là cầu disulphit giữa các mạch, ví dụ như trong phân tử protein hormone insulin. Các liên kết yếu hơn : *liên kết hydro* và *liên kết điện hoá trị* thấy giữa các nhóm -R có điện tích trái dấu nhau. Trong cấu trúc myoglobin không có cầu disulphit và do đó toàn thể phân tử được duy trì đúng với cấu hình chuẩn bằng các liên kết yếu này.



Hình 4.7 Các liên kết hoá học sử dụng để duy trì cấu trúc bậc ba trong phân tử protein.

Một số protein còn cho thấy cái gọi là **cấu trúc bậc bốn**, có nghĩa là chúng gồm hai hoặc nhiều hơn các mạch polypeptit khác nhau phối hợp với nhau để tạo phức hợp protein lớn hơn. Cấu trúc của hemoglobin thấy trong hình 4.8 minh họa cho điều đó. Phân tử chứa hai đôi đơn vị nhỏ gọi các **mạch α** và các **mạch β** tương ứng. Mỗi mạch giống với một phân tử riêng rẽ của myoglobin và chứa một nhóm hem kết hợp thuận nghịch với oxy. Tuy nhiên, thứ tự axit amin của mạch α và β khác nhau đôi chút làm cho hai mạch có hình dạng hơi khác nhau để chúng có thể ăn khớp với nhau và tạo nên một cấu trúc bền vững. Đây là kết quả của nhiều tương tác yếu giữa các nhóm -R kể cả sự hình thành liên kết hydro mà không có cầu disulphit hoặc bất kỳ một liên kết hoá trị nào giữa các đơn vị nhỏ.



Hình 4.8. Cấu trúc bậc 4 - phân tử hemoglobin

4.4. BIẾN TÍNH VÀ HỒI TÍNH

Đa số protein bị mất hoạt tính sinh học và nói là bị biến tính trong các điều kiện nhiệt độ và pH không thuận lợi. Biến tính có thể xảy ra ở nhiệt độ 50 - 70°C. Nó thường không ảnh hưởng tới các liên kết cộng hoá trị hoặc các cầu disulphit nhưng các liên kết hydro yếu và điện hoá trị thì bị gãy và như thế mạch polypeptit bị tháo gỡ để hình thành các vòng cuộn thưa ngẫu nhiên. Hình dạng phức tạp của protein bị mất đi và không hoạt động được bình thường nữa.

Khi lòng trắng trứng gà bị đun nóng, các phân tử protein albumin chứa trong đó bị biến tính và các mạch polypeptit trở nên rối loạn làm cho sự biến đổi trở nên không đảo ngược được. Tuy nhiên, trong nhiều trường hợp sự biến tính là một quá trình thuận nghịch và các tính chất của protein có thể khôi phục lại khi đưa nó quay trở về các điều kiện bình thường. Quá trình này gọi là *sự hồi tính*, khi các phân tử protein đã duỗi xoắn, lại cuộn trở lại thành cấu hình bình thường của nó. Từ đó mà rõ ràng là thứ tự các axit amin tự thân đã đủ để xác định cấu hình của toàn bộ phân tử protein. Như vậy, bằng cách điều chỉnh thứ tự này, nguyên liệu di truyền trong nhân tế bào có khả năng kiểm soát sự tổng hợp của nhiều enzym và các protein khác mà quá trình sống phải phụ thuộc. Đây là một luận điểm rất quan trọng sẽ được nói tới trong các chương sau của phần này.

4.5. CÁC PHÉP THỬ HOÁ HỌC CHO PROTEIN.

Có hai phép thử thông dụng để phát hiện protein. Cả hai được liệt kê trong bảng 4.2.

Bảng 4.2. Các phép thử hoá học cho protein.

PHÉP THỬ	ĐIỀU KIỆN	KẾT QUẢ
Thuốc thử Millon (dung dịch nitrat thủy ngân và axit nitric)	Cho 1 cm ³ thuốc thử vào 2 cm ³ dịch chiết mô trong ống nghiệm, đun tới 95°C trong 2 phút.	Kết tủa đỏ hoặc hồng
Phản ứng Biure	Cho 2 cm ³ dung dịch KOH vào ống nghiệm có 2 cm ³ dịch chiết mô, cho thêm 1 - 2 giọt sulphat đồng và lắc.	Màu tím.

5. CÁC ENZYM VÀ SỰ TRAO ĐỔI CHẤT

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này bạn có thể :

- Nêu được hai vai trò cơ bản của enzym trong các hoạt động sống.
- Mô tả các cơ chế cơ bản của hoạt động enzym và phân biệt giữa "giả thiết khoá và chìa khoá" với quan niệm "phù hợp do cảm ứng".
- Định nghĩa thế nào là năng lượng hoạt hoá và giải thích tại sao sự giảm năng lượng hoạt hoá lại quan trọng cho hoạt động xúc tác của enzym.
- Phác hoạ đồ thị về sự phụ thuộc giữa nhiệt độ và tốc độ phản ứng của một enzym điển hình và giải thích đồ thị.
- Cũng tương tự, phác hoạ và nhận xét về mối tương quan giữa pH và tốc độ phản ứng.
- Giải thích sự biến đổi về nồng độ cơ chất và nồng độ enzym ảnh hưởng như thế nào tới tốc độ phản ứng do enzym kiểm soát.
- Phân biệt giữa ức chế cạnh tranh và ức chế không cạnh tranh và cho ví dụ về các chất ức chế enzym cho mỗi loại.
- Nêu những nét chính về vai trò các cofactor của enzym.
- Thảo luận về một số phương thức kiểm soát và điều chỉnh hoạt động enzym.
- Giải thích tên gọi và phân loại enzym, đồng thời liệt kê 6 loại enzym chủ yếu.

5.1. CÁC CƠ CHẾ CƠ BẢN CỦA HOẠT ĐỘNG ENZYM

Bất kỳ lúc nào trong tế bào sống cũng có hàng trăm phản ứng hoá học xảy ra. Các phản ứng này cung cấp năng lượng và duy trì sự cung cấp rất nhiều chất cần thiết cho tăng trưởng và tái tạo. Sự kiện nổi bật ở đây là các phản ứng điều phối toàn bộ quá trình *chuyển hoá* có được là nhờ vào sự sản xuất các chất đặc biệt mà gọi là **enzym**. Mục đích của bài này là nêu lên bản chất và đặc tính của các enzym này đồng thời giải thích vai trò của chúng trong sự điều chỉnh quá trình trao đổi chất.

Tất cả các enzym đều là các protein viên (hình cầu) và trong giới hạn tế bào chúng có hai vai trò cơ bản :

1. Chúng hoạt động như các chất xúc tác rất đặc hiệu, tăng lên ghê gớm tốc độ các phản ứng hoá học mà nếu không có xúc tác thường xảy ra quá chậm.
2. Chúng cho một cơ chế kiểm soát các phản ứng hoá học cá biệt, số lượng enzym có mặt sẽ xác định tốc độ của phản ứng tương ứng.

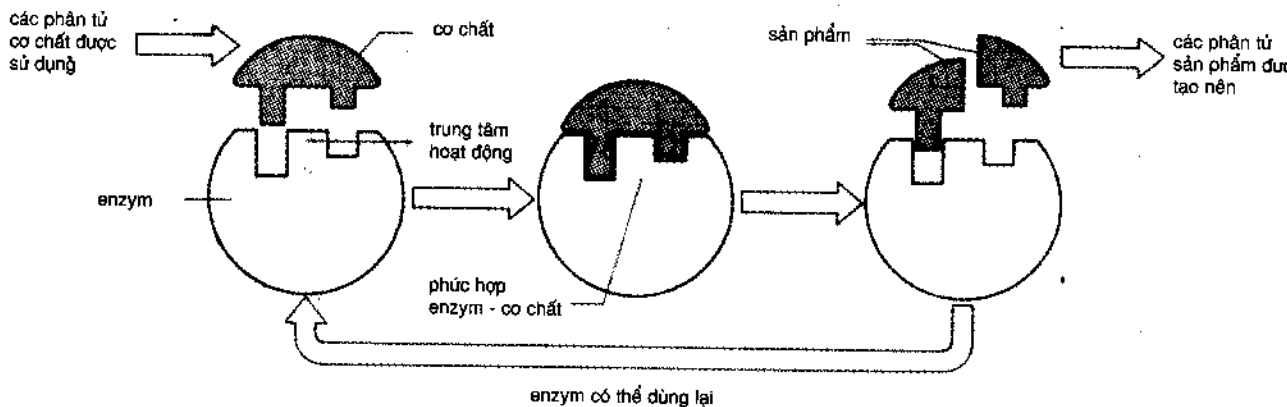
Bạn có thể thấy trong hình 5.1 là tính đặc hiệu của hoạt động enzym có được là do mỗi enzym có một cấu hình lập thể xác định và nó ăn khớp với các phân tử phản ứng hay các **cơ chất**. Bước đầu tiên của bất kỳ phản ứng nào có enzym xúc tác là sự hình thành mối liên kết đặc hiệu giữa các phân tử gọi là **phức hợp enzym - cơ chất**. Điều này có thể được vì cấu hình của enzym phù hợp với cơ chất qua một khu vực tương đối lớn gọi là **trung tâm hoạt động** của enzym. Khi các phân tử enzym và cơ chất quay đúng hướng cần thiết và va chạm với nhau, cơ chất được bám vào và tạm thời giữ ở vị trí của trung tâm hoạt động. Lúc này phân tử enzym và cơ chất tương tác với nhau như thế nào đó để cho xảy ra phản ứng hoá học trong cơ chất và các sản phẩm thích hợp được tạo ra. Liên sau đó, các sản phẩm rời khỏi trung tâm hoạt động và enzym lại được hoàn toàn

tự do để sẵn sàng kết hợp với các phân tử cơ chất mới.

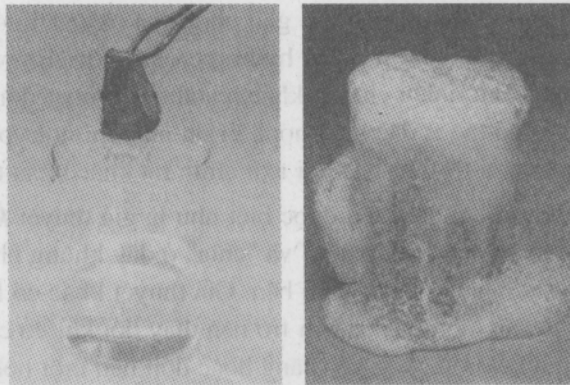
Trình tự diễn biến các sự kiện có thể lặp đi lặp lại rất nhanh. Ví dụ gây cảm xúc mạnh là sự hoạt động của enzym *catalaz*. Catalaz thấy trong mô cơ thể của nhiều loại động vật và thực vật, nó chuyên phân huỷ phân tử hydro peroxit (H_2O_2) để giải phóng ra oxy và nước (xem hình 5.2). Mỗi phân tử enzym có thể kết hợp với 100000 phân tử hydro peroxit một giây và làm cho tốc độ phản ứng tăng lên 10000 lần. Giống như nhiều enzym khác, catalaz chỉ hoạt động với một cơ chất duy nhất, tuy nhiên một vài enzym có thể ít đặc hiệu hơn. Ví dụ như chimotrypsin cắt đứt các liên kết peptit bằng thủy phân ở rất nhiều vị trí giữa các đôi axit amin rất khác nhau trong mạch polypeptit.

Cơ chế hoạt động enzym mô tả bên trên được biết như là giả thuyết *khoá* và *chìa khoá*, tuy thế khái niệm này chỉ có giá trị tương đối. "Khóa" và "chìa" ở đây không phải cấu trúc cố định mà tương tác với nhau kèm theo sự thay đổi của cả hai bên. Giả thuyết khác có lẽ hay hơn, gọi là "*phù hợp do cảm ứng*", có nghĩa là cấu hình của enzym trở nên thay đổi khi cơ chất bám vào trung tâm hoạt động. Đồng thời quá trình kết hợp cũng kéo căng hoặc dồn nén một hoặc một vài mối liên kết hoá học trong phân tử cơ chất làm cho phản ứng hoá học trở nên dễ dàng hơn nhiều. Khi các sản phẩm tách ra, enzym lại quay về với hình dáng bình thường.

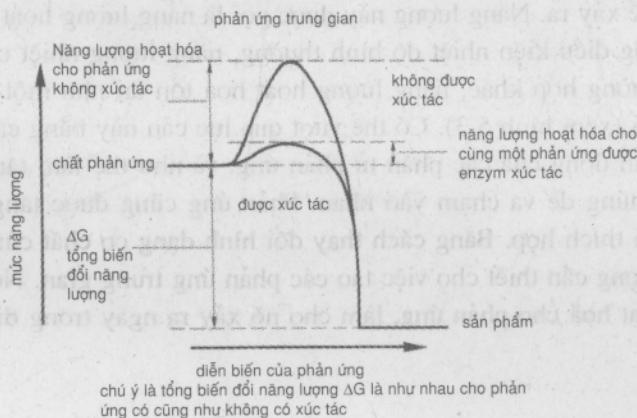
Hoạt động phù hợp do phản ứng có thể giải thích rõ hơn trong khái niệm về sự ảnh hưởng của nó tới năng lượng hoạt hoá của phản ứng mà nó kiểm soát. Trong bất kỳ phản ứng hoá học nào, các phân tử thành viên phải nhận được một số năng lượng nhất định từ xung quanh cho tới trước khi phản ứng có thể xảy ra. Năng lượng này được gọi là năng lượng hoạt hoá. Với nhiều loại phản ứng vẫn xảy ra trong điều kiện nhiệt độ bình thường, năng lượng nhiệt cần thiết luôn có đủ, tuy nhiên trong nhiều trường hợp khác, năng lượng hoạt hoá tồn tại như một "lực cản" làm phản ứng chậm hoặc ngừng lại (xem hình 5.3). Có thể vượt qua lực cản này bằng cách tăng nhiệt độ và áp suất để tăng tốc sự vận động của các phân tử phản ứng, và như thế làm tăng năng lượng động học của chúng và làm chúng dễ va chạm vào nhau. Phản ứng cũng được tăng tốc nếu có enzym hoặc chất xúc tác nào đó thích hợp. Bằng cách thay đổi hình dạng cơ chất của mình, các phân tử enzym làm giảm năng lượng cần thiết cho việc tạo các phản ứng trung gian. Nói cách khác, chúng làm giảm năng lượng hoạt hoá cho phản ứng, làm cho nó xảy ra ngay trong điều kiện nhiệt độ và áp suất bình thường.



Hình 5.1. Cơ chế cơ bản của hoạt động enzym



Hình 5.2. Hoạt động của enzym catalaz



Hình 5.3. Năng lượng hoạt hoá và hoạt động xúc tác

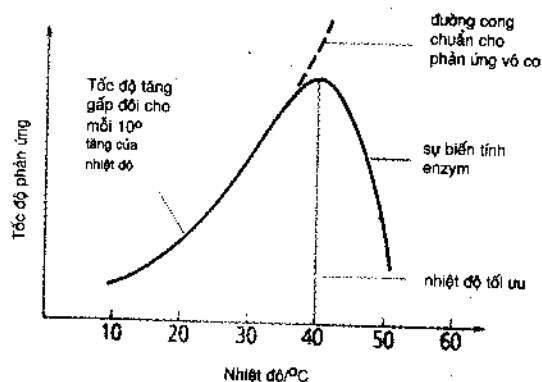
5.2. CÁC TÁC NHÂN ẢNH HƯỞNG TỚI CÁC PHẢN ỨNG DO ENZYM KIỂM SOÁT

Các phản ứng do enzym kiểm soát có một số đặc tính quan trọng có liên quan tới cơ chế hoạt động của enzym như đã mô tả bên trên và đặc biệt liên quan tới sự kiện tất cả các enzym là protein. Sự ảnh hưởng của nhiệt độ, pH, nồng độ cơ chất và enzym, các chất ức chế cũng như các cofactor là có tầm quan trọng sinh học đặc biệt và sẽ được tổng kết dưới đây.

Nhiệt độ

Một tương quan giữa nhiệt độ và tốc độ phản ứng của một enzym điển hình được mô tả ở hình 5.4. Sự tăng ban đầu của tốc độ phản ứng khi nhiệt độ tăng là phù hợp với bất kỳ phản ứng hoá học nào vì năng lượng nhiệt tăng lên sẽ làm tăng năng lượng động học của các phân tử phản

ứng và làm cho tần số va chạm tăng lên. Trong trường hợp này, số phức hợp enzyme - cơ chất được tạo nên nhiều hơn trong một đơn vị thời gian, đồng thời sự xúc tác tăng và số phân tử sản phẩm cũng tăng lên.



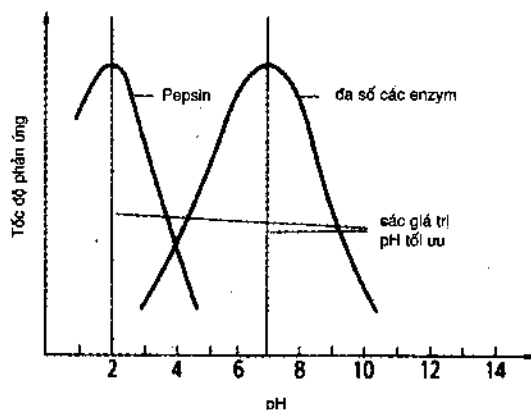
Hình 5.4. ảnh hưởng của nhiệt độ lên tốc độ phản ứng do enzyme kiểm soát.

Với nhiều loại phản ứng, kể cả các phản ứng xúc tác vô cơ, sự tăng này sẽ tiếp diễn vô hạn, tuy nhiên trong phản ứng do enzyme kiểm soát, **nhiệt độ tối ưu** nhanh chóng đạt tới tương ứng với tốc độ cực đại của phản ứng. Cao hơn nhiệt độ tối ưu, tốc độ phản ứng giảm nhanh. Đó là vì phân tử enzyme, cũng như tất cả các protein khác, cấu hình có được là nhờ các lực hấp dẫn yếu, như các liên kết hydro : các liên kết này trở nên không bền khi nhiệt độ cao làm cho enzyme trở nên biến tính. Trung tâm hoạt động mất đi cấu hình chuẩn và không phù hợp được nữa với cơ chất và enzyme không thể hoạt động như chất xúc tác. Đa số enzyme có nhiệt độ tối ưu giữa 40 - 50°C, tuy thế có một số loại chuyên hoá để hoạt động tốt hơn ở trên hoặc dưới khoảng nhiệt độ đó. Ví dụ như một số loài vi khuẩn sống được ở các nguồn nước nóng trên 85°C và có các enzyme đặc biệt bền vững (xem bài 45). Ở thái cực khác, loài cá băng ở Nam cực có enzyme hoạt động có hiệu quả ở -2°C.

pH

Đa số enzyme có pH tối ưu gần với 7, đó cũng là pH bình thường bên trong tế bào. Điều này được minh hoạ trên hình 5.5. Các enzyme hoạt động bên ngoài tế bào thường đòi hỏi nhiều pH khác nhau. Ví dụ rõ rệt là enzyme pepsin thấy trong dịch vị, nó hoạt động tốt trong điều kiện độ axit rất cao với pH khoảng 1 - 2.

Sự lệch với pH tối ưu có thể ảnh hưởng tới hoạt tính enzyme theo một trong hai cách trái ngược nhau. Trong trường hợp khi các vị trí hoặc liên kết hoặc xúc tác trong trung tâm hoạt động có dạng các ion tích điện, một số giá trị pH là ức chế vì nó làm tái kết hợp các ion này. Các nhóm không tích điện tạo nên sẽ không tương tác được với cơ chất và mất đi tính xúc tác của nó. Khả năng thứ hai là do phân tử enzyme có thể thay đổi cấu hình và trở nên biến tính ; điều này dễ xảy ra ở các giá trị pH cực trị khi mà nó làm yếu các lực liên kết các bộ phận của phân tử enzyme với nhau.

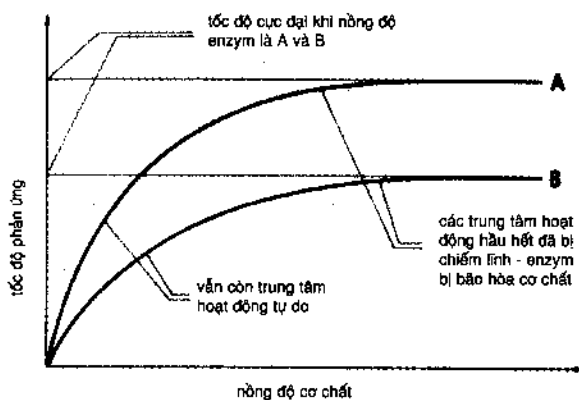


Hình 5.5. Ảnh hưởng của pH tới tốc độ phản ứng do enzym kiểm soát.

Nồng độ cơ chất và nồng độ enzym

Tốc độ của đa số các phản ứng do enzym kiểm soát bị thay đổi theo nồng độ cơ chất như trình bày trên hình 5.6. Từ đồ thị A hoặc B bạn có thể thấy là khi nồng độ cơ chất tăng sẽ làm cho tốc độ phản ứng tăng lên tương ứng, nhưng chỉ khi nồng độ cơ chất còn ở mức tương đối thấp. Khi nồng độ cơ chất lớn hơn, tốc độ phản ứng trở nên ít phụ thuộc vào nồng độ cơ chất và tiến tới một cực đại cố định tùy thuộc vào số lượng enzym có mặt. Có thể giải thích các quan sát này một cách đơn giản. Ở nồng độ cơ chất thấp, nhiều phân tử enzym có trung tâm hoạt động tự do và sự cung cấp hạn chế cơ chất sẽ xác định tốc độ phản ứng. Ở nồng độ cơ chất cao, hầu hết trung tâm hoạt động bị chiếm lĩnh và lúc này số lượng các phân tử enzym lại là yếu tố quy định tốc độ phản ứng. Khi số enzym tăng, tốc độ cực đại cũng theo đó mà tăng lên tương ứng (hiện tượng này có thể thấy khi so sánh đường cong A và B trong hình 5.6).

Trong phạm vi trao đổi chất tế bào, mối tương quan này có tầm quan trọng như những phương thức kiểm soát tốc độ các phản ứng khác nhau - đối với một số phản ứng, nồng độ cơ chất bình thường vẫn là nhân tố quan trọng, thế nhưng với các enzym khác, nồng độ enzym lại là quyết định.



Hình 5.6. Ảnh hưởng của nồng độ cơ chất và nồng độ enzym lên tốc độ của phản ứng do enzym kiểm soát

Các chất ức chế enzym

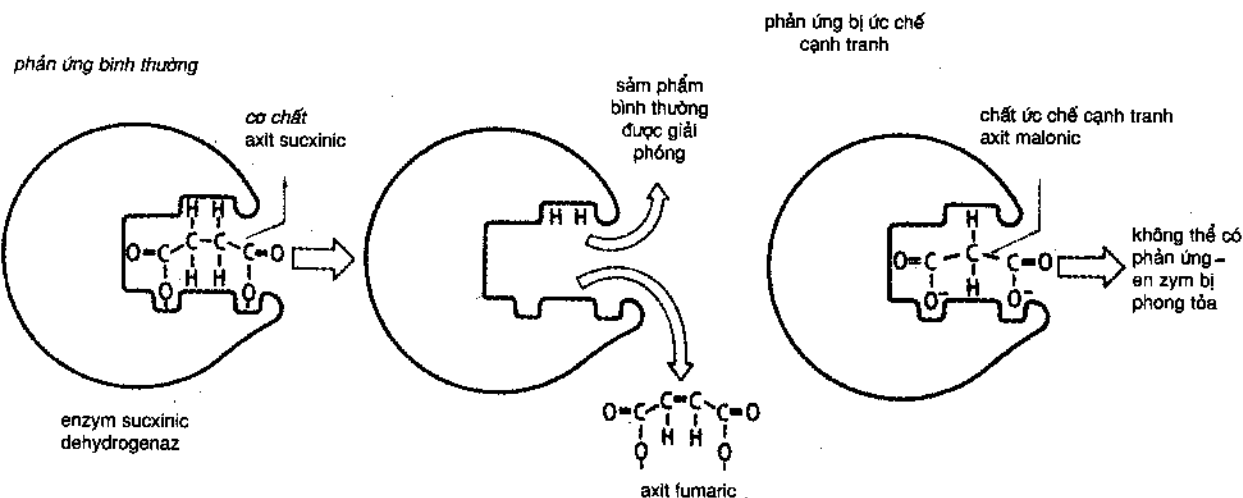
Sự ức chế xảy ra khi hoạt động enzym bị kìm hãm bởi một chất khác. Có hai loại ức chế :

1. Các chất ức chế cạnh tranh

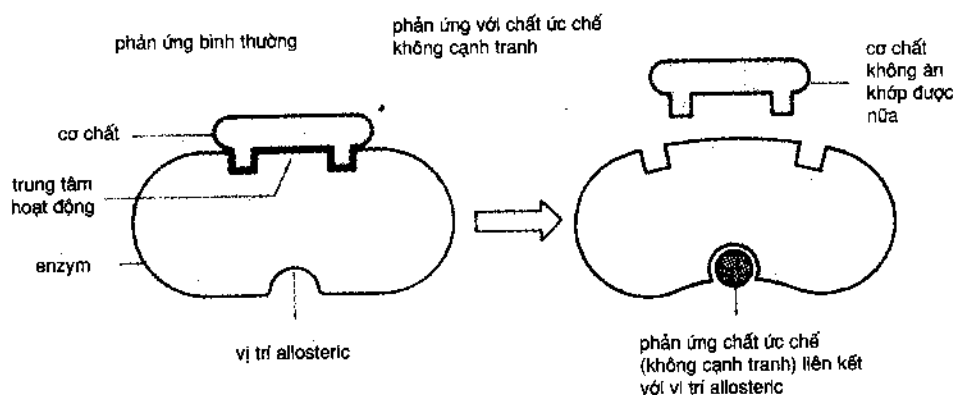
Các chất này có cấu tạo hoá học và cả hình dạng khá giống với cơ chất. Khi có mặt cơ chất và chất ức chế, chúng cạnh tranh nhau trung tâm hoạt động và làm cho hoạt động xúc tác của enzym bị hãm lại. Để ví dụ về ức chế cạnh tranh có thể lấy trường hợp enzym *succinic dehydrogenaz*, nó xúc tác một trong nhiều bước của quá trình giải phóng năng lượng ở trong tế bào. Như minh hoạ trên hình 5.7, cơ chất bình thường của enzym là axit succinic, nó biến thành axit fumaric khi bị lấy đi hai nguyên tử hydro. Enzym giải phóng các sản phẩm và rồi được dùng lại. *Axit malonic* tác động như chất ức chế cạnh tranh enzym này bằng cách tạm thời chiếm lĩnh trung tâm hoạt động giống như axit succinic. Sai khác ở chỗ là axit malonic không bị biến đổi. Trong phản ứng đặc biệt này, phức hợp enzym - chất ức chế sẽ bền vững hơn là phức hợp enzym - cơ chất. Đó có nghĩa là hai chất cạnh tranh nhau không cân sức - một lượng nhỏ chất ức chế cũng làm giảm mạnh tốc độ phản ứng vì các phân tử chất ức chế bám vào enzym lâu hơn. Các chất ức chế cạnh tranh không có một ảnh hưởng lâu bền tới phân tử enzym và sự ức chế do chúng gây nên có thể khắc phục bằng cách giảm nồng độ chất ức chế.

2. Các chất ức chế không cạnh tranh

Các chất này khác với các chất ức chế cạnh tranh ở chỗ chúng không kết hợp với trung tâm hoạt động của enzym và không chịu ảnh hưởng của nồng độ cơ chất. Loại phổ biến nhất là các ion kim loại nặng, như các ion thủy ngân (Hg^{2+}) và bạc (Ag^+). Các chất này kết hợp với phân tử enzym gây những biến đổi gián tiếp tới hình dạng của trung tâm hoạt động, làm cho nó không thể tương tác được với cơ chất (xem hình 5.8). Sự ảnh hưởng xuất hiện khi phản ứng hoá học xảy ra ở một khu vực thứ nhất trên phân tử protein làm thay đổi hình dạng và tính chất của khu vực thứ hai, được gọi là *hiệu ứng dị khối* (allosteric). Nhiều chất độc như các muối acsen hoặc xyanit tác động theo cách như thế, tuy nhiên thật sai lầm nếu nghĩ rằng tất cả các chất ức chế không cạnh tranh đều là chất độc. Ngược lại, sự liên kết chất ức chế ở vị trí allosteric cho ta một phương thức quan trọng để điều chỉnh hoạt tính enzym. Một số phân tử enzym có vị trí allosteric dành cho *chất hoạt hoá* bám vào và nhờ đó enzym mới có cấu hình chuẩn để hoạt động. Các chất hoạt hoá đó cũng quan trọng trong sự điều chỉnh hoạt động enzym.



Hình 5.7 Sự ức chế cạnh tranh enzym.



Hình 5.8 Sự ức chế không cạnh tranh enzym.

Các cofactor enzym

Nhiều enzym không thể hoạt động chính xác khi thiếu một chất nhỏ hơn, không phải protein, mà gọi là cofactor. Nó có mặt bên trong giới hạn của trung tâm hoạt động. Như chỉ rõ trên hình 5.9, cofactor thường hoạt động như cái "cầu" giữa enzym và cơ chất, nó thường tham gia trực tiếp vào phản ứng hoá học của quá trình xúc tác. Đôi khi cofactor cung cấp cho nguồn năng lượng hoá học thúc đẩy phản ứng mà không thể thì phản ứng khó hoặc không thể xảy ra.

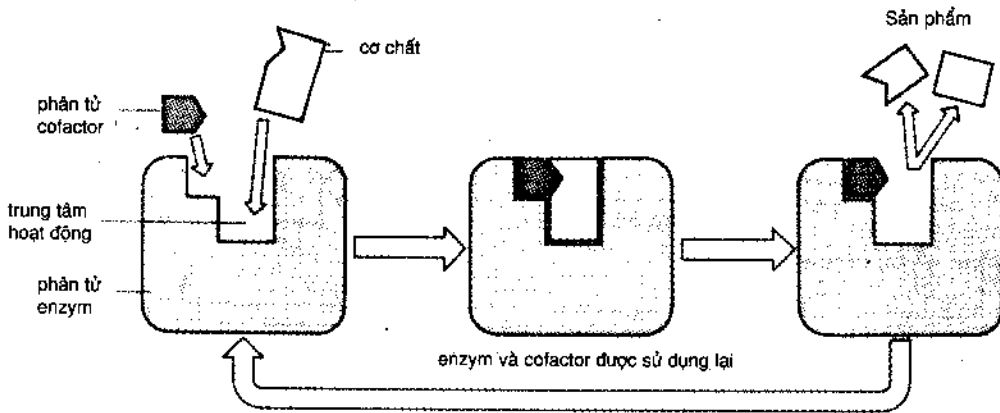
Một số enzym cần các ion kim loại là cofactor - ví dụ như Mg^{2+} , Fe^{2+} , và ion của các nguyên tố vết như Zn^{2+} và Cu^{2+} . Khác thế, cofactor có thể là các phân tử hữu cơ nhỏ. Các chất này được gọi là **coenzym** và thường có quan hệ mật thiết với các **vitamin**, các vitamin là nguyên liệu thô để tạo nên coenzym. Cần chỉ một lượng nhỏ vitamin vì giống như các enzym, các chất coenzym cũng có thể dùng đi dùng lại, quay vòng nhiều lần. Đôi khi, coenzym liên kết cộng hoá trị với enzym ở trạng thái khá bền vững và hình thành nên nhóm tiền tố - (prostetic) của protein phức hợp. Tuy thế khoảng 80% enzym là những protein tinh khiết chỉ gồm các mạch polypeptit, các coenzym cần có chỉ liên kết hờ và ngắn hạn khi enzym thực hiện chức năng xúc tác của chúng.

Tất cả các factor nói trên giúp ta giải thích được thế nào là enzym cá biệt và chúng hoạt động như thế nào trong tế bào. Ngay trong tế bào đơn giản, cần phải có hàng trăm các enzym khác nhau và tất cả chúng đều phải được điều chỉnh và điều phối cái nọ với cái kia, làm sao để chúng hoạt động chỉ ở đâu và khi nào cần tới chúng. Điều đó xảy ra như thế nào, đó là vấn đề vô cùng quan trọng vì khả năng tự kiểm soát là chiếc chìa khoá đặc trưng cho các hệ thống sống. Một vài cơ chế sẽ được mô tả ở các phần sau.

5.3 SỰ ĐIỀU CHỈNH HOẠT TÍNH ENZYM

Một số enzym có khả năng phá hoại nếu nó trở nên có hoạt tính không đúng chỗ, và như vậy cần thiết phải có các túi chứa bao gói lại. Ví dụ pepsin là một enzym tiêu hoá protein rất mạnh và có thể phá huỷ các cấu trúc nội bào. Đúng thế, các tế bào dạ dày sản xuất ra pepsin dưới dạng không có hoạt tính, gọi là pepsinogen. Chất này được giải phóng khỏi tế bào và chỉ có hoạt tính khi rơi vào nơi **axit mạnh**. Các tế bào lót xoang dạ dày được bảo vệ khỏi axit và enzym bằng một lớp

nhảy và do đó sự tiêu hóa thức ăn có thể diễn ra rất an toàn. Có nhiều tế bào sản xuất các enzym tương tự nhưng không bài xuất ra ngoài mà giữ lại trong tế bào. Sự phá hủy tế bào không xảy ra do các enzym được đóng gói trong một cấu trúc màng gọi là lysozom (sẽ nói tới đầy đủ ở Bài 7).



Các phân tử cơ chất không phù hợp hoàn toàn với trung tâm hoạt động và sẽ không có hoạt động xúc tác nếu không có phân tử cofactor

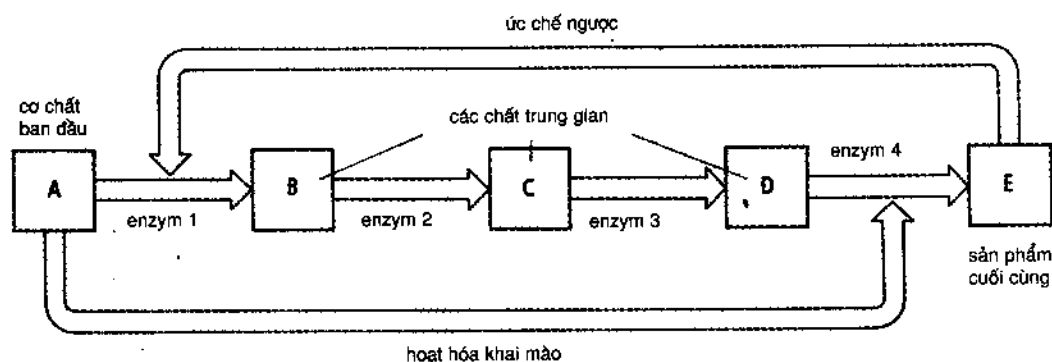
Hình 5.9. Hoạt động của cofactor enzym

Nguyên tắc khác ta thấy trong trường hợp một dãy các phản ứng hóa học xảy ra theo một trật tự đặc biệt để hoàn thành một chu trình trao đổi chất như hô hấp hoặc quang hợp. Các enzym kế tiếp nhau để kiểm soát các phản ứng này thường có mặt gần sát nhau theo một sự **phân bố không gian** chính xác sao cho cơ chất được "truyền tay" từ enzym này sang enzym khác. Bằng cách đó sản phẩm của một bước này trong chu trình sẽ chuyển sang enzym xúc tác bước tiếp sau. Đa số enzym không bơi tự do trong "súp" tế bào chất mà bám vào các hệ thống màng bên trong tế bào theo một sự phân bố đặc hiệu và có trật tự. Ty thể và lục lạp (xem bài 10 và 11) cho những ví dụ rõ rệt về điều đó.

Sự phân bố chính xác làm tăng lên tính hữu hiệu nhưng không phải là cơ chế cần phải có để điều chỉnh kiểu "**động thái**" theo thời gian. Chu trình enzym có thể được điều chỉnh theo cách mềm dẻo hơn tùy theo sự có mặt các chất khác có trong tế bào: hai khả năng được minh họa trên hình 5.10. Khi sản phẩm cuối cùng của dãy các phản ứng bắt đầu tích lũy, cả chu trình để tạo nên nó có thể bị đóng lại bằng một quá trình mà gọi là **sự ức chế ngược**. Sản phẩm cuối cùng hoạt động như chất ức chế không cạnh tranh cho một enzym ở đầu dãy và hoạt tính enzym bị phong tỏa vì phân tử sản phẩm liên kết tại vị trí allosteric. Phương thức điều chỉnh thứ hai có thể có là sự tích tụ cơ chất gây nên một phản ứng đặc biệt làm mở chu trình. Đó gọi là **sự hoạt hóa khai mào** và cũng nhờ vào các vị trí allosteric, tuy thế, các phân tử bám vào thường hoạt hóa nhiều hơn là ức chế enzym. Các cơ chế loại này là quan trọng vì chúng giúp tế bào sử dụng tốt nhất những cơ chất có mặt.

Mức cuối cùng của điều hòa enzym được thực hiện nhờ các thông tin di truyền chứa trong nhân tế bào. Khi hoạt động của các enzym cá biệt và chu trình bị biến đổi bởi các tác nhân khác, các gen có trong nhân kết cục sẽ điều chỉnh để cho enzym nào sẽ được tổng hợp

nên và do đó xác định giới hạn trao đổi chất của tế bào. Các chi tiết hơn nữa về loại điều chỉnh này sẽ nói tới trong chương 9, nhưng các bạn bây giờ cũng bắt đầu có thể hiểu là các hệ thống trao đổi chất của tế bào nó tinh vi và phức tạp đến đâu.



Hình 5.10 Sự điều chỉnh các chu trình enzym

5.4 ĐẶT TÊN VÀ PHÂN LOẠI ENZYM

Các enzym cá biệt thường có tên kết thúc bằng -az, những thí dụ thông thường như maltaz và sucras, tác động lên đường đôi maltos và sucroz, amylaz tác động lên tinh bột. Các tên này được gọi hơi tùy tiện và khi ngày càng có nhiều enzym được phát hiện, sự thống kê hoá việc đặt tên và phân loại enzym trở nên cần thiết. Sáu nhóm chính của enzym được liệt kê trong bảng 5.1 và hiện nay đã được công ước quốc tế công nhận và tất cả các enzym đều được đặt tên theo sự phân loại này.

Bảng 5.1 Sự phân loại quốc tế của enzym.

LOẠI ENZYM	LOẠI PHẢN ỨNG ĐƯỢC XÚC TÁC
Oxidoreductaz	Các enzym này xúc tác các phản ứng oxy hoá - khử có nghĩa là chúng vận chuyển các nguyên tử hydro hoặc điện tử từ cơ chất của chúng sang các phân tử nhận.
Transferaz	Các nhóm nhỏ các nguyên tử được vận chuyển từ cơ chất này sang cơ chất khác.
Hydrolaz	Các enzym này làm đứt gãy các liên kết hoá học bằng thủy phân.
Lyaz	Các enzym này nối thêm một nhóm mới vào cơ chất bằng cách làm gãy nối đôi. Ngược lại nó cũng có thể xúc tác tạo nối đôi.
Izomeraz	Chúng xúc tác sự tái phân bố các nguyên tử trong cơ chất, có nghĩa là chúng thay đổi đồng phân này thành đồng phân khác.
Ligaz	Các enzym này gây tạo liên kết hoá học mới ; năng lượng từ ATP sẽ cần cho sự tạo liên kết mới. Ligaz giúp cho sự tổng hợp nên hydrat cacbon, protein và các đại phân tử khác.

6. CÁC LIPIT VÀ MÀNG TẾ BÀO

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu xong Bài này bạn có thể :

- Vẽ công thức cấu trúc của glyxerol và phân biệt được axit béo no với axit béo chưa no.
- Giải thích được tại sao các axit béo và glyxerol lại kết hợp với nhau để tạo nên phân tử mỡ và dầu.
- Kể ra một số chức năng của mỡ, dầu và sáp trong các hệ thống sống.
- Liệt kê các phép thử hoá học thông thường để xác định mỡ và dầu.
- Mô tả cấu trúc của phân tử phospholipit và giải thích các thuật ngữ ưa nước và kỵ nước.
- Giải thích cấu trúc của lớp kép lipit.
- Liệt kê các chức năng của một số chất steroid quan trọng.
- Vẽ và mô tả mô hình cấu trúc màng sinh chất của Davson - Danielli và giải thích tại sao ngày nay người ta lại bác bỏ nó.
- Vẽ và mô tả mô hình khảm động về cấu trúc màng sinh chất.
- Thảo luận về sự khuếch tán, vận chuyển chủ động và xuất nhập bào như các phương thức vận chuyển các chất qua màng sinh chất.

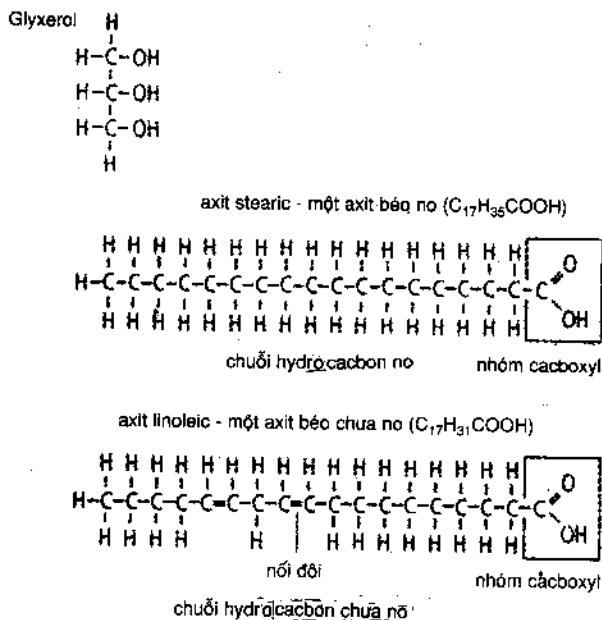
6.1. MỠ VÀ DẦU

So với hydrat cacbon, lipit là một tập hợp chất hỗn tạp hơn và có nhiều chức năng khác nhau trong hệ thống sống. Tuy nhiên có thể xem chúng là một nhóm vì về cấu trúc phân tử tất cả chúng đều chứa một tỷ lệ cao nhóm CH_2 . Điều đó có nghĩa rằng *các lipit ít hoà tan trong nước* và có tính tan cao trong các dung môi không phân cực như etanol và cloroform. Như vậy, khi tế bào được nghiền trong các dung môi không phân cực, các chất lipit sẽ cùng được chiết ra. Các loại lipit quan trọng nhất gồm có dầu, mỡ, sáp, phospholipit và các steroid như cholesterol.

Mục đích của Bài này là mô tả cấu trúc và chức năng của các loại lipit khác nhau và giải thích tại sao hai trong số đó là phospholipit và cholesterol lại có vai trò quan trọng trong việc tạo các màng tế bào. Một vài chức năng quan trọng hơn của màng tế bào được gọi là "màng sinh chất" cũng sẽ được thảo luận.

6.2 MỠ, DẦU VÀ SÁP

Các phân tử mỡ, dầu và sáp có chứa các nguyên tố hoá học cacbon, hydro và oxy. Cũng giống như các nguyên tố tạo hydrat cacbon, tuy nhiên với tương quan số lượng rất khác nhau ở mỡ và dầu : đặc biệt trong mỡ có lượng oxy ít hơn cả. Điều đó làm giảm số nhóm phân cực OH trong phân tử mỡ và giúp ta giải thích sự ít hoà tan của chúng trong nước.



Hình 6.1. Các tiểu đơn vị hoá học của mỡ và dầu

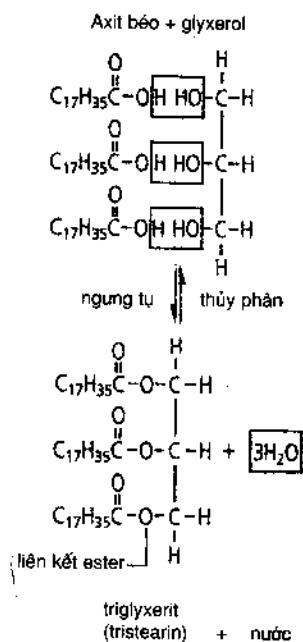
Mỡ và dầu được cấu tạo từ hai đơn vị nhỏ cơ bản, gọi là các *axít béo* và *glyxerol*. Cấu trúc của những đơn vị nhỏ này được minh họa trên hình 6.1. Tất cả các phân tử axít béo đều gồm có nhóm cacboxyl - COOH, gắn vào đầu chuỗi hydrocacbon. Chuỗi gồm từ 4 đến 24 nguyên tử cacbon và thường là thẳng, không phân nhánh mặc dù chúng có thể là *no* hoặc *chưa no*. Chuỗi no chứa nhóm CH₂ lặp đi lặp lại nối với nhau bằng mỗi nối đơn, ví dụ như trong phân tử axít *stearic*, còn các chuỗi chưa no chứa các nối đôi ở dạng các nhóm - CH = CH -, ví dụ như trong axít *linoleic*.

Các cấu trúc gọi là *mono-*, *di-* và *triglyxerit* được hình thành khi chỉ một phân tử glyxerol liên kết với 1, 2 hoặc 3 tiểu đơn vị axit béo. Như chỉ rõ trong hình 6.2, cấu trúc đặc trưng cho mỡ và dầu được hình thành khi phản ứng ngưng tụ xảy ra giữa nhóm rượu (-OH) của phân tử glyxerol và nhóm -COOH của 3 phân tử axit béo. (Trong các hệ thống sống, cần phải qua một vài bước phản ứng có enzym xúc tác). Mỗi liên kết mới hình thành phù hợp với công thức tổng quát cho ester, và được viết là $R-COOR'$, R và R' có thể thay cho bất kỳ nhóm hữu cơ nào, các liên kết này được gọi là các liên kết ester. Mặc dù 3 axit béo thường là giống nhau, tổ hợp các loại khác nhau có thể xảy ra và tạo nên vô số các cấu trúc triglyxerit khác nhau.

Mỡ được xác định như các triglyxerit ở thể rắn với nhiệt độ trong phòng và thường chỉ chứa các axit béo no. Dầu ở thể lỏng với nhiệt độ trong phòng và thường chứa các axit béo chưa no. Sáp cũng chứa các liên kết ester nhưng mỗi phân tử chỉ chứa một đơn vị nhỏ axit béo liên kết với một rượu mạch dài thay cho với glyxerol.

Mỡ và dầu có chức năng như là những nguyên liệu dự trữ rất tốt, một phần do khả năng ít hoà tan trong nước, một phần do vô số các liên kết C-C và C-H đặc trưng cho cấu trúc của chúng. Những liên kết này chứa một nguồn năng lượng hoá học dự trữ rất lớn, nó có thể được giải phóng và sử dụng khi tế bào cần đến. Với ý đó cần phải nhận thấy rằng dầu và mỡ cho khoảng 38 KJ/gam, trong khi hydrat cacbon dùng để dự trữ năng lượng chỉ cho 17 KJ/gam. Ở nhiều loại cơ thể, mỡ có thể được tích lũy khi có thừa các chất giàu năng lượng khác và nó có thể thực hiện thêm các chức năng như cách nhiệt và bảo vệ cơ học cho các cơ quan mềm. Mỡ, dầu và đặc biệt là sáp được sử dụng như vật "chống thấm nước" cho bề mặt bên ngoài của cả động và thực vật, thường là để giảm sự mất nước.

Có hai phép thử thông thường để xác định mỡ và dầu, như trình bày trong bảng 6.1.



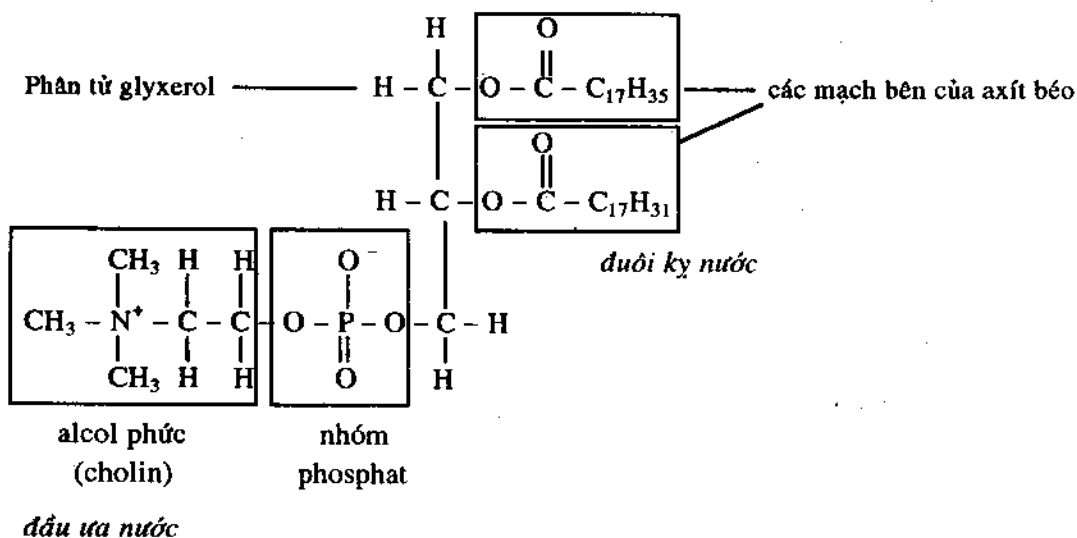
Hình 6.2. Sự tạo triglycerit

Bảng 6.1. Các phép thử hoá học cho mỡ và dầu

PHÉP THỬ	ĐIỀU KIỆN	KẾT QUẢ
Phép thử nhũ	Nghiền mẫu mô trong etanol để hoà tan dầu mỡ bất kỳ. Lọc và đổ 2cm ³ dịch chiết vào 2cm ³ nước trong ống nghiệm	Hình thành nhũ tương màu trắng sữa
Sudan 3	Cho lát cắt mô vào dung dịch thuốc trên lam để xem dưới kính hiển vi hoặc cho thuốc vào mẫu sau đó tráng nước.	Các cấu trúc chứa lipid nhuộm màu đỏ.

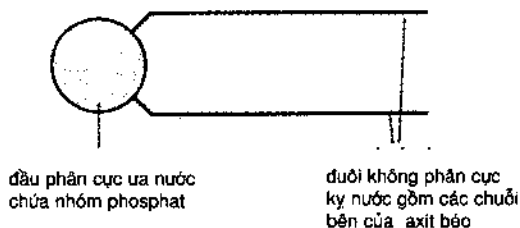
6.3. CÁC PHOSPHOLIPIT

Phospholipit là nhóm lipid quan trọng nhất vì cùng với protein chúng là thành phần cốt yếu của tất cả các màng tế bào. Phospholipit điển hình có cấu trúc mô tả trong hình 6.3. Trong hình chỉ rõ hai phân tử axit béo liên kết với một phân tử glyxerol giống như trong mỡ và dầu, vị trí thứ ba của phân tử glyxerol được liên kết với **nhóm phosphat**, nhóm này nối glyxerol với một alcol phức.

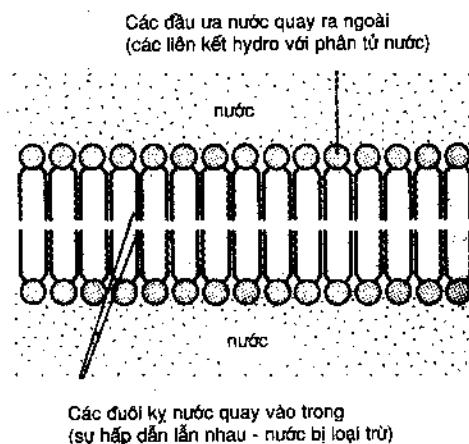


Hình 6.3. Cấu trúc một phân tử phospholipit (phosphatidylcolin)

Trong phân tử mỡ, các chuỗi hydro cacbon không phân cực của các axit béo hấp dẫn nhau và kết quả là chúng cùng nằm theo một hướng. Tuy nhiên, liên kết C-C thứ hai trong phân tử glycerol có thể bị quay vặn, và như thế trong phân tử phospholipit, nhóm phosphat phân cực mạnh chỗi ra theo chiều ngược với hai chuỗi bên của axit béo (xem hình 6.3). Điều này làm cho phân tử phospholipit có hình dạng và các tính chất khác với phân tử mỡ. Đầu phân tử có chứa nhóm phosphat *ưa nước*, nói cách khác, nó phân cực và sẵn sàng tan trong nước. Đầu kia với các mạch bên của axit béo *kỵ nước*, tức là nó không phân cực và không tan. Các phân cực phospholipit được biểu diễn giản lược trong hình 6.4.



Hình 6.4. Sơ đồ giản lược phân tử phospholipit



Hình 6.5. Cấu trúc lớp kép phospholipit

Khi phospholipit được trộn với nước, chúng có thể hình thành lớp bề mặt và mixen giống như trường hợp các phân tử detergent (như đã thảo luận ở Bài 2). Một kiểu phân bố phân tử quan trọng hơn cả là cấu trúc lớp kép như minh họa trong hình 6.5. Cấu trúc gồm hai

lớp các phân tử phospholipit quay lưng vào nhau. Các đầu ưa nước quay ra ngoài và tạo các liên kết hydro với các phân tử nước xung quanh, các đầu kỵ nước hấp dẫn lẫn nhau và quay vào trong. Từng phân tử có thể chuyển động từ phía này sang phía kia một cách hoàn toàn tự do bên trong các lớp của chính bản thân nó, do đó cấu hình như vậy là “động” chứ không phải “tĩnh”. Tuy nhiên, sự phân bố lớp kép là bền vững và không dễ bị phá vỡ. Mặc dù có biến đổi về các thành phần chi tiết, lớp kép là cơ sở cấu trúc cho tất cả các loại màng tế bào.

6.4. CÁC STEROIT

Khác với các nhóm lipit khác, cấu trúc phân tử sterol có chứa các nguyên tử kết vòng. Trước hết phải kể đến cholesterol, thành phần lipit quan trọng thứ hai của nhiều màng tế bào. Cholesterol thấy rất nhiều trong cơ thể, trong khi các steroid khác lại chỉ có với một số lượng nhỏ. Các chất này được sử dụng không phải để làm thành phần cấu trúc mà hoạt động như các hormone hoặc vitamin. Bảng 6.2 liệt kê một số steroid quan trọng.

Bảng 6.2. Một số steroid quan trọng

STEROIT	CHỨC NĂNG
Colesterol	Thành phần chính của màng tế bào, nguyên liệu thô cho nhiều steroid khác.
Các axit mật	Dưới dạng các muối mật, chúng giúp cho sự nhũ tương hoá mỡ trong quá trình tiêu hoá (Bài 12).
Các corticosteroid	Các hormone sản xuất ở vùng vỏ của tuyến trên thận - chúng tham gia vào các phản ứng stress (Bài 25).
Oestrogen, progesteron	Các hormone sinh dục ở con cái động vật có vú (Bài 29).
Testosteron	Hormone sinh dục ở con đực động vật có vú (Bài 29).
Canxiferol (vitamin D ₂)	Kích thích sự hấp thụ canxi và phosphat từ ruột non (Bài 12).
Ecdison	Hormone gây lột xác ở côn trùng (Bài 49).

Hiếm gặp các chất steroid ở thực vật

6.5. CẤU TRÚC CÁC MÀNG TẾ BÀO

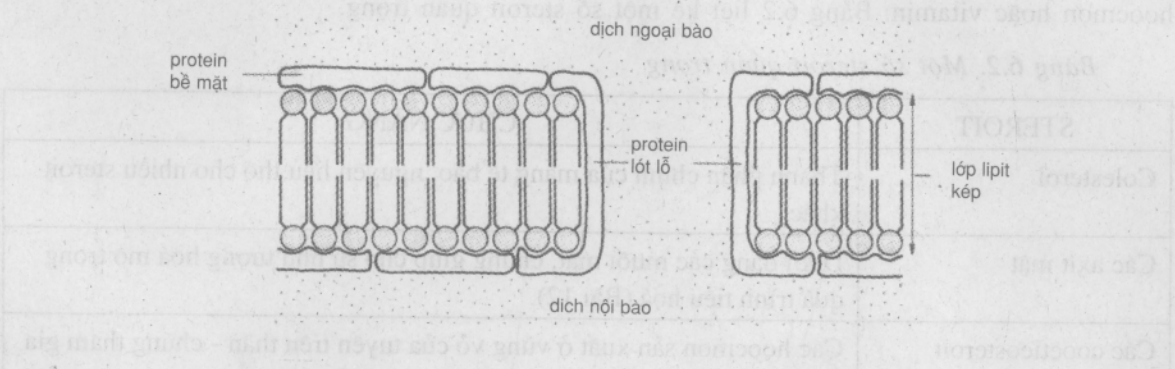
Hiểu biết thêm về cấu trúc phân tử và tính chất của phospholipit cho ra một vài đầu mối về bản chất xác thực của màng tế bào. Màng bao bọc tế bào hay màng sinh chất là đặc biệt quan trọng khi tính đến một số các dẫn liệu thực nghiệm, người ta đã giả định ra một số cấu trúc khả dĩ. Mục tiêu của phần này là đánh giá hai trong số các mô hình cấu trúc đó gọi là mô hình Davson - Danielli và mô hình khảm động.

Mô hình Davson - Danielli

Tế bào hồng cầu trương lên và vỡ ra khi cho vào nước, phần màng sinh chất còn lại gọi là “bóng” và có thể tách biệt khỏi với các phần khác của tế bào. Phân tích hoá học tiểu phần màng thu được cho thấy rằng màng này chứa khoảng 40% lipit 0 - 10% hydrat cacbon và 50 - 60% protein (lượng hydrat cacbon ở đây hình thành các nhóm tiền tố (prostetic) cho các protein mà không có ý nghĩa cấu trúc trực tiếp). Các tính toán dựa trên sự phân tích nói lên rằng số lượng lipit ở đây là vừa đủ để tạo cấu trúc lớp kép cho toàn bộ mặt ngoài tế bào. Phát

hiện này đưa tới sự hình thành mô hình **Davson - Danielli** về cấu trúc màng sinh chất, như đã minh hoạ trên hình 6.6. Ở đây màng là một lớp kép lipit liên tục với các protein ở lớp bề mặt của cả hai mặt trong ngoài giữ cho các phân tử lipit có một sự phân bố bền vững hơn. Để giải thích về tính thấm, màng được giả định là có các kênh, được lót bởi protein, hay các "lỗ".

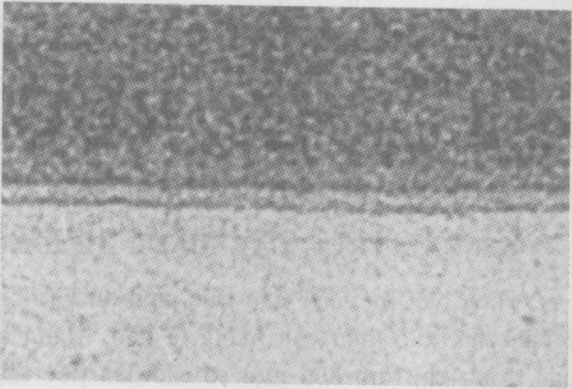
Mô hình đơn giản này được công bố dựa trên các nghiên cứu hiển vi điện tử về cấu trúc màng. Như giải thích trong phần "thuật ngữ" công cụ này cho phép phóng đại lên gần 250.000 lần hoặc hơn nữa. Với kỹ thuật nhuộm thích hợp, màng sinh chất luôn luôn hiện ra dưới dạng 2 vạch đậm cách nhau một khoảng nhỏ. Như thấy rõ trên ảnh hiển vi điện tử thuộc hình 6.7, cả kích thước khoảng giữa hai vạch (biểu hiện các đuôi kỵ nước của các phân tử phospholipit) lẫn bề dày của các vạch đậm (biểu hiện các đầu ưa nước và lớp protein) đều phù hợp với mô hình Davson - Danielli.



Hình 6.6. Mô hình Davson - Danielli về cấu trúc màng sinh chất.

Mô hình khảm động

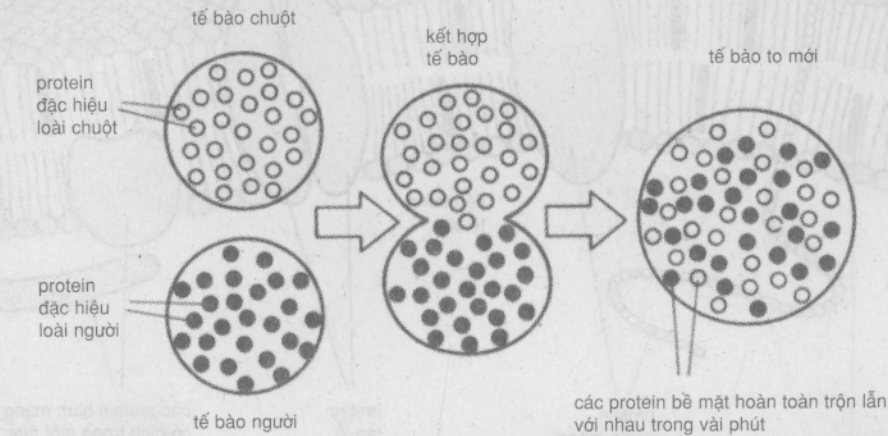
Gần đây, những dẫn liệu thu thập được đã cho những hiểu biết mới về tính chất của màng và đưa tới sự phát triển một mô hình cải tiến về cấu trúc màng sinh chất. Người ta đặt vấn đề nghi vấn ý kiến cho rằng màng là một cấu trúc cứng nhắc và cho mô hình mới là tiện lợi hơn, vì cho phép giải thích được hàng loạt các tính chất của màng. Ta sẽ thảo luận hai khía cạnh quan trọng của những hiểu biết mới này. Thứ nhất là về tính "động" của cấu trúc màng.



Hình 6.7. Ảnh hiển vi điện tử màng sinh chất.

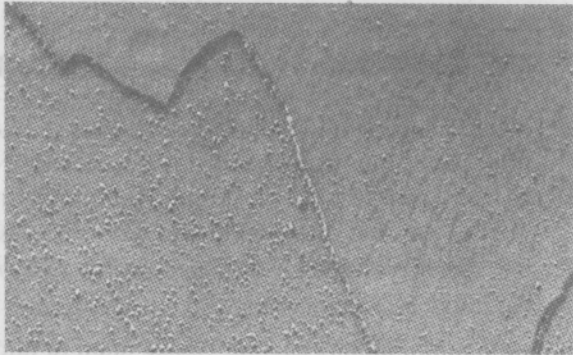
Màng của nhiều loài sinh vật có mang các **protein đặc hiệu loài** như là một bộ phận trong cấu trúc của chúng. Trong những điều kiện nhất định, người ta có thể làm cho tế bào người và tế bào chuột (mang các protein khác nhau rõ rệt) kết hợp với nhau để hình thành một tế bào lớn đơn nhất. Trong trường hợp này, mô hình Davson - Danielli sẽ tiên đoán là các protein đặc hiệu loài sẽ nằm ở hai phần đối lập của tế bào mới. Tuy nhiên như thấy trên hình 6.8, các protein màng không bị hãm cứng nhắc ở một vị trí mà có thể di động tự do. Kết quả

là protein người và chuột hoàn toàn trộn đều với nhau chỉ trong vài phút. Khía cạnh thứ hai là các dẫn liệu thu được qua kỹ thuật chuẩn bị tiêu bản cho hiển vi điện tử, gọi là **kỹ thuật khắc lạnh**. Miếng mô nhỏ được làm lạnh đột ngột trong nitơ lỏng (-180°C) và bửa đôi trong chân không. Một màng cực mỏng cacbon và platin được cho lắng đọng lên bề mặt mô. Cuối cùng mô được cho tiêu hết đi bằng enzym và để lại âm bản (bản khắc) cacbon - platin phản ánh đúng (đối xứng gương) như cấu trúc của bề mặt bị bửa gãy. Về nguyên tắc kỹ thuật hoàn toàn giống như trường hợp in lại dấu chân người. Nghiên cứu hiển vi điện tử các bản khắc màng này cho kết quả như thấy trên hình 6.9. Mặt bửa gãy trong trường hợp này qua ngang màng sinh chất, tách riêng hai nửa của lớp kép lipid và lộ ra các protein màng như các "mẫu lồi" trong cấu trúc màng.

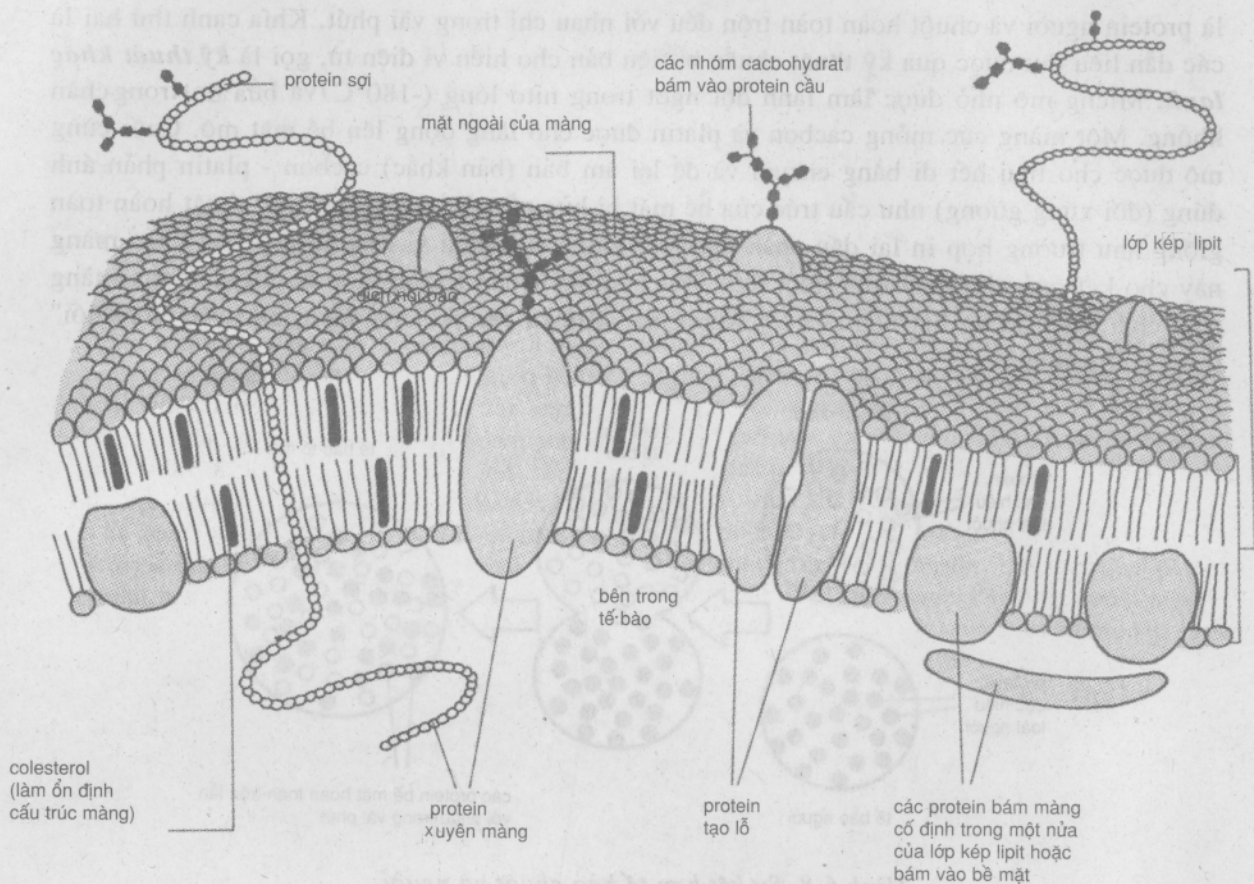


Hình 6.8. Sự kết hợp tế bào chuột và người.

Từ các quan sát này, người ta đưa ra mô hình mới về cấu trúc màng sinh chất và gọi là mô hình khảm động. Mô hình này được minh họa trên hình 6.10. Vẫn thấy lớp kép lipid làm khung cho màng, tuy nhiên ở đây được biết là các phân tử phospholipit có thể di động tự do với điều kiện giữ nguyên hướng phân bố trong một nửa lớp kép của chúng. Cholesterol (có với một tỷ lệ nhỏ) hạn chế ở một mức độ nhất định sự di chuyển của phospholipit và do đó có chiều hướng tạo sự ổn định cho cấu trúc màng. Protein màng bao gồm cả loại cầu và loại sợi. Một số được gọi là protein xuyên màng, chạy thẳng qua màng và có cả đầu ngoại bào lẫn đầu nội bào. Các protein khác gọi là protein bám màng cố định ở một nửa của lớp kép hoặc chỉ bám vào bề mặt màng. Đa số protein có thể chuyển dịch sang bên nhưng vẫn được giữ trong màng bằng các lực hấp dẫn. Lực này xuất hiện giữa các nhóm kỵ nước -R của axit amin chồi ra từ protein với các đuôi kỵ nước của các phân tử lipid.



Hình 6.9. Ảnh hiển vi điện tử bản khắc lạnh từ màng sinh chất.



Hình 6.10. Mô hình khảm động về cấu trúc màng sinh chất

6.6. CHỨC NĂNG CỦA MÀNG SINH CHẤT

Chức năng chính của màng sinh chất tế bào là hoạt động như một hàng rào cản chọn lọc giữa môi trường bên trong và bên ngoài tế bào. Nói cách khác, màng điều chỉnh sự vận chuyển vật chất vào và ra tế bào. Quá trình vận chuyển này cần cho tế bào để cung cấp nguyên liệu và thoát đi các chất thải. Sự vận chuyển này có thể bao gồm nhiều cơ chế khác nhau, từ **khuếch tán đơn giản** đến các phương thức phức tạp của **vận chuyển chủ động**.

Sự khuếch tán là phương thức thông thường để tế bào nhận vào hoặc cho ra các phân tử nhỏ như oxy hoà tan, dioxyt cacbon và các phân tử nước. Các ion nhỏ như Na, K và Cl cũng có thể đi qua màng tế bào. Khuếch tán dựa hoàn toàn vào sự khác biệt nồng độ và các chất luôn di chuyển thuận chiều với "**gradient nồng độ**" tức là từ nồng độ cao về phía nồng độ thấp. Sự di chuyển này xảy ra đơn giản vì các nguyên tử và phân tử luôn ở trạng thái di động ngẫu nhiên liên tục, đưa tới một sự cân bằng nồng độ, thường là khi thiết lập nên sự cân bằng giữa nồng độ hai phía. Khuếch tán có thể xảy ra trực tiếp qua lớp kép lipit, tuy nhiên điều quan trọng hơn ở đây là có lẽ có một số protein trong màng hoạt động như "phụ khuôn vác" hoặc các "kênh" để cho vận chuyển đi qua. Một số kênh có thể luôn mở ra và một số khác có thể mở hoặc đóng, như trong trường hợp các ion đi qua màng các tế bào thần kinh. Tốc độ khuếch tán tỉ lệ thuận với diện tích và trong các

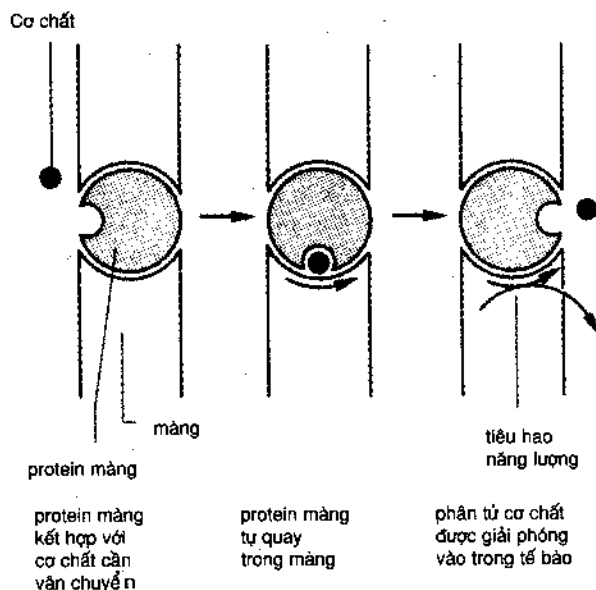
cấu trúc nhỏ như tế bào, ở đây diện tích bề mặt màng là rất lớn trong tương quan với thể tích, và khuếch tán rất quan trọng trong việc trao đổi các chất. Khuếch tán luôn luôn là quá trình thụ động và không đòi hỏi tế bào phải tiêu hao năng lượng.

Tế bào có thể nhận hoặc mất nước qua **thẩm thấu** (osmosis). Quá trình này được xác định như là sự vận chuyển các phân tử nước qua các màng bán thấm. Quan hệ giữa thẩm thấu và khuếch tán được giải thích chi tiết trong Bài 33.

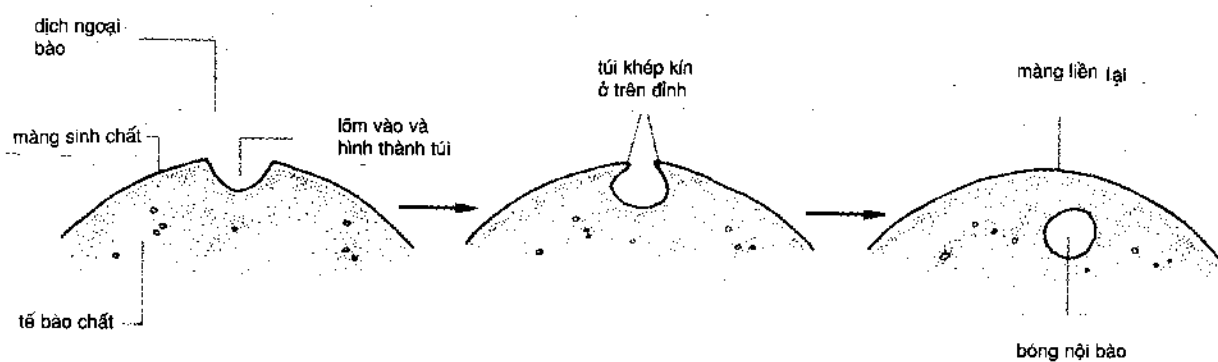
Sự **vận chuyển chủ động** luôn cần có các protein màng, tuy nhiên trong trường hợp này, cần phải tiêu hao năng lượng và các chất thường được vận chuyển ngược với gradient nồng độ. Cơ chế có thể có được minh hoạ trên hình 6.11. Ở đây cho thấy protein - phu khuôn vác tự quay bên trong màng và như vậy đưa chất - hàng hoá từ ngoài vào trong tế bào. Cũng cho kết quả tương tự khi protein màng chỉ thay đổi cấu hình mà không quay trên trục. Đa số tế bào sử dụng năng lượng để bơm ion đi ngược nồng độ và để đưa vào các phân tử hữu cơ như glucôz và axit amin. Vận chuyển chủ động cũng tham gia vào nhiều hoạt động chuyển hoá, ví dụ như hấp thu và tiêu hoá thức ăn, bài tiết và dẫn truyền xung thần kinh.

Dạng vận chuyển quan trọng thứ 3 qua màng được gọi là **xuất nhập bào** (cytosis). Trường hợp vận chuyển vào tế bào thì gọi là **nhập bào** (endocytosis) và trường hợp vận chuyển ra gọi là **xuất bào** (exocytosis). Như đã trình bày trên hình 6.12. Nhập bào xảy ra khi màng tế bào lõm vào tạo các túi kín chứa dịch hoặc nguyên liệu rắn. Túi đó trở thành túi nội bào khi nó khép kín và tách khỏi màng sinh chất. Có hai loại nhập bào: Khi các phân tử lớn, thí dụ như vi khuẩn được nuốt vào tế bào bạch cầu thì quá trình được gọi là sự "**thực bào**", còn khi hình thành chỉ các túi chứa dịch nhỏ thì gọi là sự "**ẩm bào**". Xuất bào là quá trình ngược lại, khi các túi kết hợp với màng sinh chất và đẩy chất chứa ra ngoài tế bào. Một số tế bào lót đường tiêu hoá giải phóng các enzym tiêu hoá bằng cách như vậy.

Ngoài màng sinh chất, tất cả các tế bào còn có các màng bên trong thực hiện thêm nhiều chức năng khác. Một số chức năng quan trọng đó là chia tế bào thành các ngăn khác nhau và cung cấp bề mặt để gắn các enzym. Trong bài sau chúng ta sẽ thảo luận về các màng nội bào sau khi nghiên cứu kỹ các cấu trúc tế bào. Lúc đó chúng ta sẽ thấy màng nội bào cũng quan trọng không kém gì chính màng sinh chất.



Hình 6.11. Cơ chế giả định về sự vận chuyển tích cực



Hình 6.12. Lấy chất qua nhập bào

7. TẾ BÀO VÀ CẤU TRÚC TẾ BÀO

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này bạn có thể :

- Liệt kê ba cấu trúc cơ bản của tất cả các loại tế bào.
- So sánh các tế bào của thực vật với tế bào của động vật về mặt cấu trúc quan sát được dưới kính hiển vi quang học.
- Vẽ và chú thích sơ đồ minh họa cho các cấu trúc tổng quát của các tế bào nhân chuẩn thấy được qua kính hiển vi điện tử.
- Mô tả hệ thống các màng nội bào bao gồm: mạng lưới nội chất hạt, thể Golgi, mạng lưới nội chất trơn và các màng nhân: nhận xét về chức năng của các cấu trúc này trong tế bào sống.
- Nêu những nét chính về cấu trúc và chức năng của từng bào quan sau : lizoxom, nhân, nhân nhỏ, ty thể, lục lạp, sợi siêu vi, ống siêu vi, trung tử, lông rung và roi.
- Lập bảng tổng kết kiến thức của bạn về siêu cấu trúc tế bào.

7.1. MỞ ĐẦU

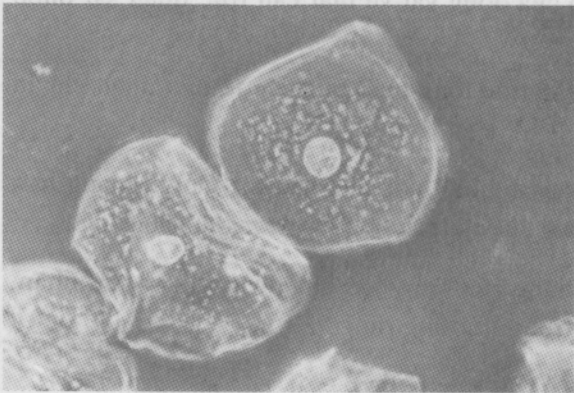
Tất cả các cơ thể sống đều cấu tạo từ tế bào. Nhiều cơ thể đơn giản, thí dụ như vi khuẩn và các động vật nguyên sinh (như con amip) là tế bào đơn, riêng rẽ hay đơn bào. Các cơ thể đa bào thì phức tạp hơn và mỗi cá thể có thể gồm vài chục cho tới nhiều triệu tế bào hoạt động như một thể thống nhất. Thí dụ như cơ thể người có ít nhất 10^{12} tế bào, tất cả các tế bào đều có ba cấu trúc cơ bản :

1. Tất cả các tế bào đều được bao quanh bởi **màng sinh chất**, hoạt động như bức vách ngăn giữa bên trong và bên ngoài tế bào, đồng thời giúp điều hoà các thành phần bên trong tế bào.
2. Tất cả các tế bào đều có **nhân** hoặc **nguyên liệu nhân** chứa thông tin di truyền và chung quy là kiểm soát tất cả các hoạt động tế bào.
3. Tất cả các tế bào đều chứa dịch lỏng hoặc nhớt gọi là **tế bào chất**, trong đó xảy ra các phản ứng chuyển hoá hoá học và là nơi sản xuất ra các enzym, protein và các chất khác cần thiết cho tế bào.

Dưới kính hiển vi quang học có thể thấy cấu trúc này và thêm một số cấu trúc phụ khác, như trình bày trên hình 7.1. Có lẽ các bạn đã quen thuộc với các cấu trúc tế bào ở mức độ này. Tiếc rằng sức phân giải (khả năng phân biệt các chi tiết) của kính hiển vi quang học rất hạn chế, nó cho một độ phóng đại hữu ích cực đại khoảng 1500 lần. Tuy thế kính hiển vi quang học rất cần thiết để nghiên cứu các phương thức mà tế bào tập hợp thành mô và cơ quan, còn cấu trúc thấy bên trong từng tế bào riêng lẻ cho không nhiều thông tin về bộ máy tế bào cơ cấu ra sao để thực hiện các nhiệm vụ khác nhau của chúng. Về phương diện này ta có công cụ lợi hại hơn nhiều, đó là **kính hiển vi điện tử** (xem mô tả ở phần "giải thích các thuật ngữ"). Tuy thế phương pháp này cũng có một số nhược điểm, ví dụ như kỹ thuật nhuộm khá rắc rối và vì

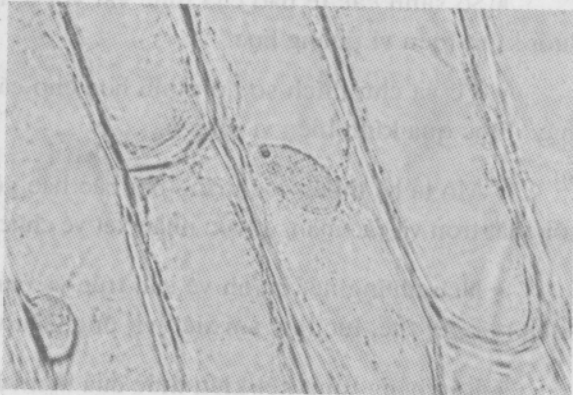
tia điện tử chỉ đi trong chân không nên chỉ nghiên cứu được các mô đã chết. Mặc dù vậy nó cho độ phóng đại hữu ích tới hơn 250.000 lần, và nhờ đó ta có được bức tranh bao quát và rõ ràng về các cấu trúc rất chi tiết của tế bào mà gọi là các *siêu cấu trúc*. Bài này giới thiệu tập hợp các ảnh của cái gọi là tế bào nhân chuẩn điển hình. Tế bào loại này có nhân rõ rệt bao quanh bởi tập hợp hai lớp màng gọi là màng nhân. (Như giải thích trong bài 45, tế bào nhân sơ, như vi khuẩn và vi khuẩn lam có nguyên liệu nhân mà không có nhân chính thức với màng bao quanh).

TẾ BÀO ĐỘNG VẬT



Tế bào biểu bì xoang miệng người (X 1500)

TẾ BÀO THỰC VẬT



Tế bào màng vỏ củ hành (X70)

Đặc tính chung của các tế bào động vật	Đặc tính chung của các tế bào thực vật
1. Có màng tế bào, nhân và tế bào chất	1. Có màng tế bào, nhân và tế bào chất
2. Dị dưỡng	2. Tự dưỡng
3. Nhỏ hơn (đường kính 20μ)	3. Lớn hơn (đường kính 50μ)
4. Hình dạng không nhất định	4. Có hình dạng cố định
5. Thường có khả năng chuyển động	5. Ít khi chuyển động
6. Không có lục lạp	6. Thường có lục lạp
7. Không có không bào dịch	7. Không bào dịch lớn ở trung tâm tế bào
8. Chất dự trữ dưới dạng các hạt glycogen	8. Chất dự trữ dưới dạng các hạt tinh bột
	9. Có vách tế bào bằng xelluloz

Hình 7.1. Cấu trúc tế bào động vật và thực vật dưới kính hiển vi quang học

7.2. CẤU TRÚC SIÊU HIỂN VI CÁC TẾ BÀO NHÂN CHUẨN

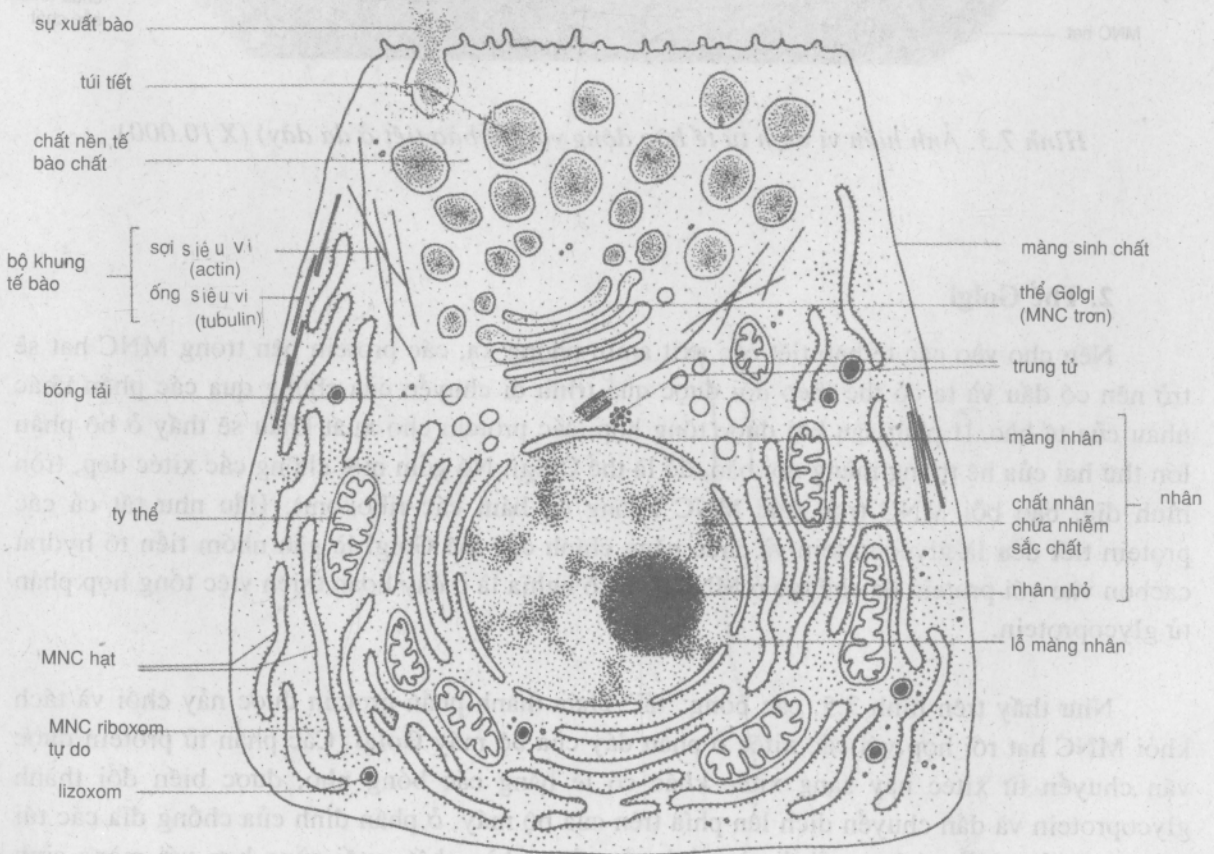
Các cấu trúc quan trọng của tế bào nhân chuẩn được minh họa trên sơ đồ hình 7-2 ; để so sánh chúng ta hãy xem các bức ảnh chụp dưới kính hiển vi điện tử của tế bào động vật và thực vật (hình 7.3 và 7.4).

Bức ảnh hiển vi điện tử đầu tiên về tế bào cho ta một ấn tượng mạnh về cơ cấu tổ chức rất cao của nó. Tế bào chất khác xa so với chất dịch gần như đồng nhất mà trước kia ta thấy. Nhóm thứ nhất là các hệ thống màng, gồm có màng nhân, mạng lưới nội chất, thể Golgi và các cấu trúc dẫn xuất từ chúng. Các phần khác mà không có màng bao quanh gọi là chất nền tế bào chất, nó chứa vô số các bào quan, đặc biệt quan trọng như riboxom, ty thể và lục lạp. Bây giờ ta sẽ xem chi tiết các cấu trúc trên.

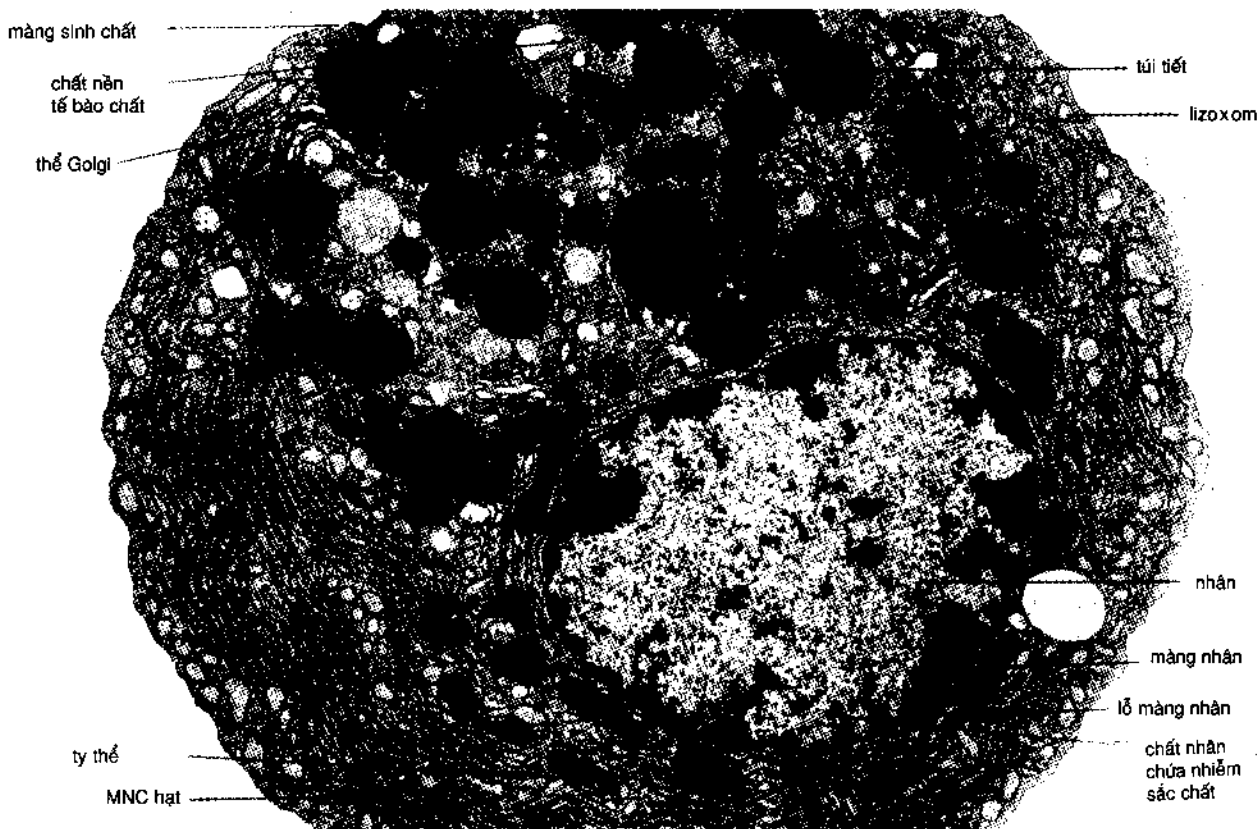
Các hệ thống màng

Tất cả các màng trong tế bào đều có cùng một cấu trúc cơ bản giống như màng sinh chất và về mặt tiến hoá có lẽ cũng xuất xứ từ màng sinh chất. Sự tương đồng này sinh ra ý nghĩ cho rằng tất cả các màng này (đôi khi gọi chung là màng đơn vị) là thông với nhau và làm cho tất cả các xoang (không gian giữa các màng) thông nhau và thông với môi trường ngoại bào. Quan điểm này hiện nay đã được chấp nhận, tuy thế các bộ phận khác nhau của màng vẫn có các cấu trúc và chức năng riêng. Để dễ hiểu ta sẽ xem riêng rẽ từng bộ phận, thế nhưng không được quên rằng chúng nằm trong một cơ cấu thống nhất.

1. Mạng lưới nội chất. Thành phần nội bào chủ yếu của hệ thống màng là mạng lưới nội chất (viết tắt là MNC = màng nội chất). Nó bao gồm hàng loạt các xoang dẹp gọi là các xitéc, các xitéc có màng bao quanh và thường thông với nhau. MNC phát triển rất mạnh ở các tế bào tiết và điều đó gợi ý cho ta biết về một trong các chức năng chủ yếu của nó là sản xuất protein để xuất cảng ra ngoài tế bào. Liên quan tới chức năng này là sự có hạt của đa số mạng lưới nội chất (gọi là MNC hạt) do được khảm bởi các hạt nhỏ gọi là riboxom. Các hạt này bám vào mặt ngoài của MNC và do đó nằm trong chất nền tế bào chất, chúng chịu trách nhiệm về sản xuất protein. Mỗi riboxom ở một thời điểm chỉ chế tạo một phân tử protein bằng cách liên kết các axit amin với nhau, protein này đi qua màng mà vào xoang xitéc. Như vậy các protein xuất xưởng sẽ được tập kết tại các xoang của MNC hạt.



Hình 7.2. Cấu trúc siêu hiển vi tế bào nhân chuẩn

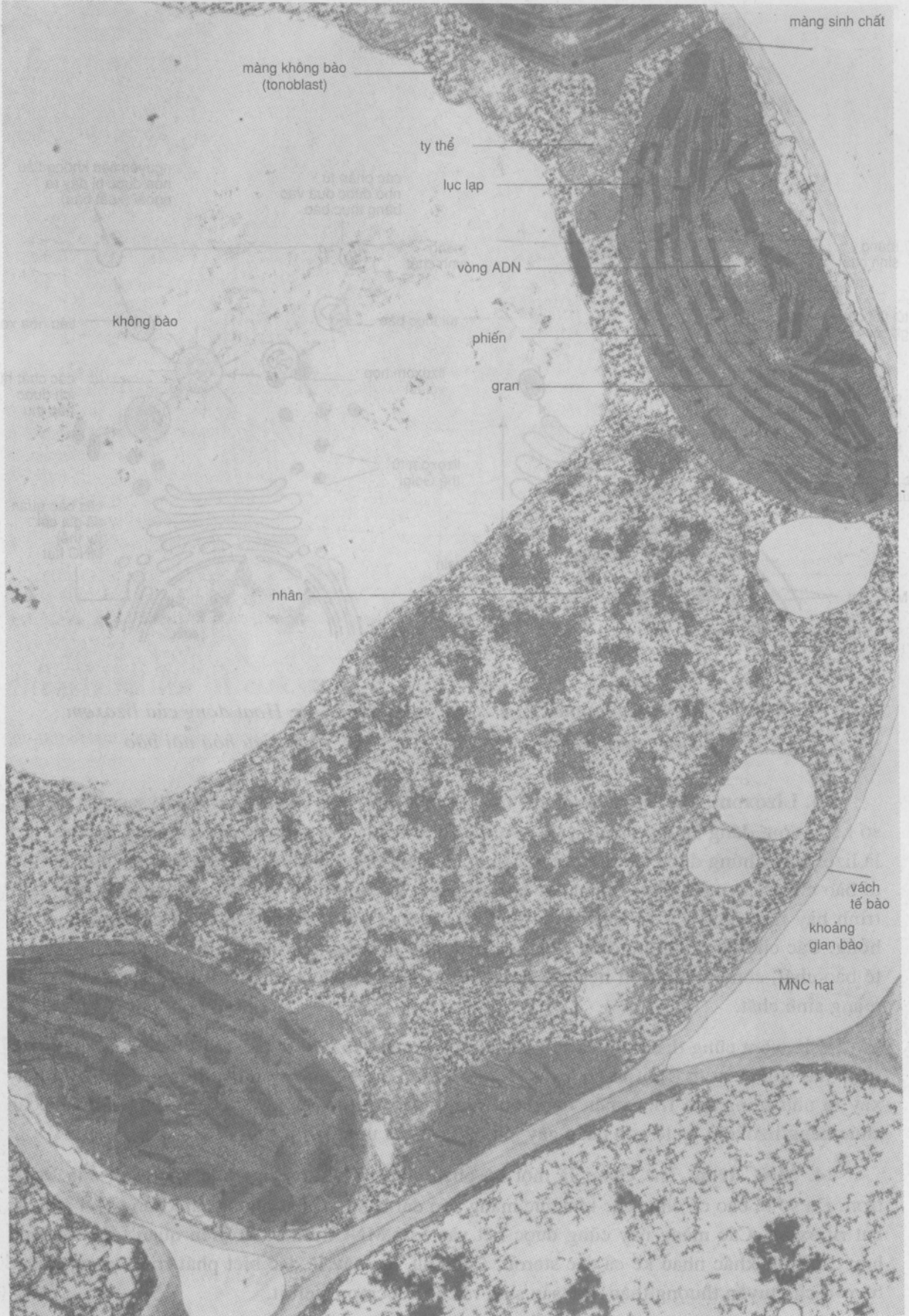


Hình 7.3. Ảnh hiển vi điện tử tế bào động vật (tế bào tiết ở dạ dày) (X 10.000)

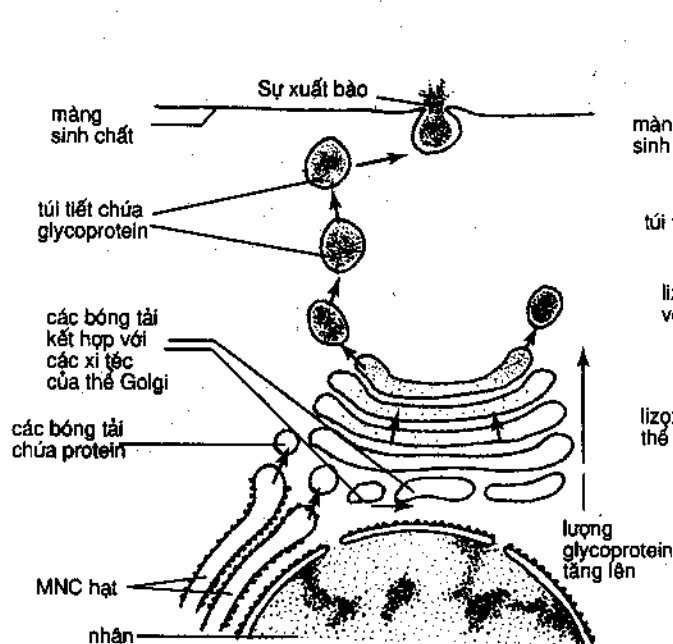
2. Thể Golgi

Nếu cho vào các tế bào tiết các axit amin phóng xạ, các protein bên trong MNC hạt sẽ trở nên có dấu và ta có thể theo dõi được quá trình di chuyển của chúng qua các phần khác nhau của tế bào. Ít phút sau khi được tổng hợp, các protein cho xuất khẩu sẽ thấy ở bộ phận lớn thứ hai của hệ thống màng nội bào, đó là thể Golgi. Nó gồm một chồng các xitéc dẹp, tròn hình đĩa, bao bởi MNC trơn (tức MNC không có bám các riboxom). Hầu như tất cả các protein tiết đều là glycoprotein và chức năng chính của thể Golgi là gắn nhóm tiền tố hydrat cacbon vào với protein đã chế tạo ở MNC hạt, có nghĩa là ở đây hoàn thiện việc tổng hợp phân tử glycoprotein.

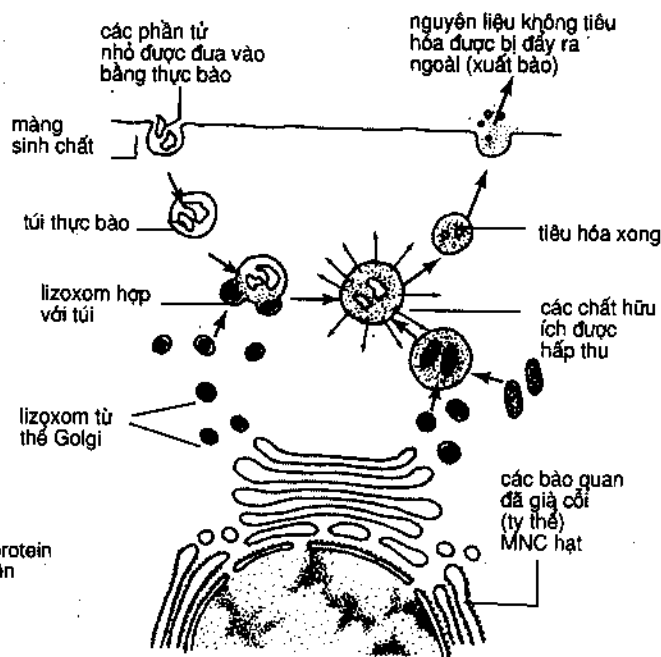
Như thấy trên hình 7.5, các bóng "túi" chứa thành phần protein được nảy chồi và tách khỏi MNC hạt rồi hợp với các xitéc ở phần đáy của bộ máy Golgi. Các phân tử protein được vận chuyển từ xitéc này sang xitéc khác có lẽ bằng các bóng nhỏ, được biến đổi thành glycoprotein và dần chuyển dịch lên phía trên của bộ máy, ở phần đỉnh của chồng đĩa các túi tiết cũng nảy chồi, tách ra rồi đi vào chất nền của tế bào chất, cuối cùng hợp với màng sinh chất và giải phóng chất chứa ra ngoài tế bào (sự xuất bào).



Hình 7.4. Ảnh hiển vi điện tử tế bào thực vật (tế bào mô lá) (X 14.000)



Hình 7.5. MNC hạt và thể Golgi - xuất khẩu glycoprotein



Hình 7.6. Hoạt động của lizoxom - tiêu hoá nội bào

3. Lizoxom. Thể Golgi tham gia vào việc chế tạo thêm các chất như polysaccarit và một số hoocmon, đáng kể như insulin và gastrin. Từ nó cũng tạo nên các túi có màng bao bọc gọi là lizoxom. Chúng được tạo nên theo cách hoàn toàn giống như các túi tiết nhưng thường ở lại tế bào chất. Lizoxom chứa nhiều các enzym mạnh và thực hiện vai trò tiêu hoá nội bào. Như trình bày trên hình 7.6 nó phân huỷ thức ăn vào qua thực bào và tấn công các bào quan đã hỏng. Các chất hữu ích thu được qua tiêu hoá, như axit amin và đường đơn, được hấp thụ bởi tế bào chất, còn các nguyên liệu rắn được thải ra khỏi tế bào khi các túi lizoxom kết hợp với màng sinh chất.

Lizoxom cũng tham gia vào sự phân huỷ các nguyên liệu tế bào sau khi tế bào chết. Quá trình này gọi là sự tự tiêu, nó có lợi với nghĩa là dọn đường cho sự tái sinh mới. Quá trình này xảy ra như trong quá trình biến thái côn trùng hoặc khi con nòng nọc tiêu đuôi. Sự rối loạn chức năng lizoxom có lẽ góp phần gây lên một số loại ung thư.

4. MNC trơn. Thể Golgi là một bộ phận chuyên hoá có cấu trúc xác định của MNC trơn. Đa số tế bào có chứa các khu vực màng kéo dài từ MNC hạt nhưng lại không có bám các hạt riboxom. Các màng này cũng được liệt vào loại MNC trơn và có liên quan tới việc tổng hợp các lipid khác nhau kể cả các steroid. Các khu vực này là đặc biệt phát triển trong các tế bào vỏ của tuyến thượng thận, nơi sản sinh ra các hoocmon steroid.

5. Màng nhân. Màng bọc nhân của các tế bào nhân chuẩn tạo một vách ngăn giữa chất nền tế bào chất và chất dịch trong nhân hay **dịch nhân**. Mặc dù màng nhân có nhiều lỗ thủng xuyên qua (các **lỗ màng nhân**) (xem hình 7.7). Các lỗ này có lẽ được bịt bởi các protein và người ta giả định rằng sự giao thông các chất giữa nhân và tế bào chất được điều chỉnh một cách tích cực.

Xoang nằm giữa hai lớp màng nhân (màng trong và màng ngoài) được thông với các xitéc của MNC hạt. Hai cấu trúc này có các chức năng giống nhau. Mặt tế bào chất của màng nhân thường có bám các hạt riboxom và xoang màng nhân cũng chứa các protein giống như trong MNC.

Rất nhiều quá trình mô tả trên có thể xảy ra được là do các màng của tế bào luôn luôn ở trạng thái hoạt động và biến đổi. Luôn luôn cần phải sản sinh ra các màng mới để thay cho các màng cũ bị hư hại. Nhà máy tổng hợp chính là MNC hạt và sản phẩm được hợp nhất với các màng khác kể cả thể Golgi và với chính màng sinh chất. Các nguyên liệu thải từ các màng sẽ được phân giải và tái sử dụng theo chu trình, do đó mà cấu trúc toàn vẹn và cấu trúc các bộ phận đều duy trì được.



Hình 7.7. Bản khắc lạnh cho thấy các lỗ màng nhân

Các bào quan

Thuật ngữ bào quan dùng để mô tả bất kỳ một cấu trúc hữu hình nào thấy trong tế bào sống. Đa số bào quan có màng bọc riêng bao quanh và màng này có cấu trúc giống như màng sinh chất. Thí dụ như **nhân**, **ty thể**, **lục lạp** và các cấu trúc dẫn xuất từ màng như **lizoxom** hoặc **các túi tiết**.

1. Nhân. Tâm quan trọng của nhân trong việc điều hoà hoạt động tế bào có thể minh hoạ bằng thí nghiệm đơn giản dưới đây ; Amíp đơn bào được cắt làm hai phần, một phần có nhân và một phần không nhân (hình 7.8). Cả hai phần đều co tròn lại và màng sinh chất khôi phục và bao kín tế bào chất. Phần có nhân tăng trưởng phát triển bình thường và sinh sản bằng phân đôi, có nghĩa là nó phân chia và cho hai tế bào con giống hệt nhau về mặt di truyền. Phần không nhân có thể chuyển động, có thể tiếp nhận thức ăn, thế nhưng không có khả năng sản xuất ra enzym để tiêu hoá thức ăn, không tăng trưởng và sinh sản : nó chết sau khi tiêu hết lượng chất dinh dưỡng dự trữ.

Các thí nghiệm loại này chứng tỏ là nhân có hai chức năng chủ yếu : Nó kiểm soát hoạt tính hoá học của tế bào và nó mang thông tin di truyền để truyền cho các tế bào con khi phân bào. Cấu trúc nhân để thực hiện chức năng này là các **nhuộm sắc thể**, mỗi nhiễm sắc thể lại

gồm hàng dãy các "nhân tố" di truyền hay các gen. Về hoá học các gen cấu tạo từ chất gọi là **axít dezoxiribonucleic**. (ADN). Nó liên kết với các protein đặc biệt gọi là histon, và liên hợp đó hình thành nên một nguyên liệu gọi là **nhuộm sắc chất**. Nhuộm sắc chất có bản chất axít, do đó khi chuẩn bị lát cắt mô cho hiển vi quang học, nhân tế bào có thể được nhuộm chọn lọc bằng các thuốc nhuộm kiềm, thí dụ như **xanh metylen**.

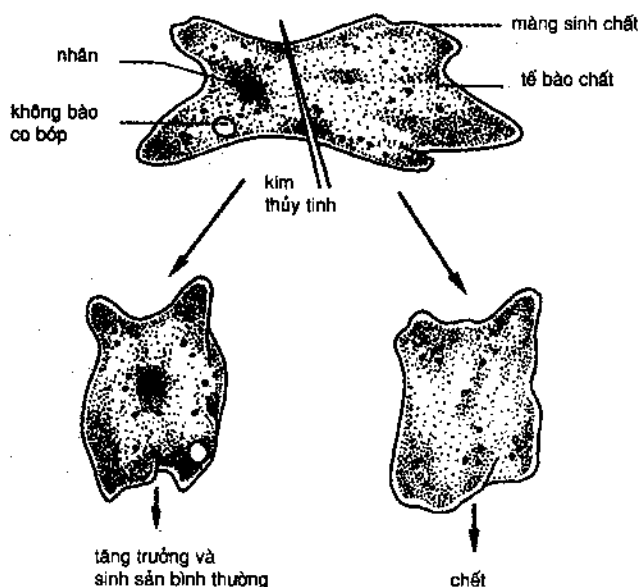
2. Nhân nhỏ. Trong nhân thường có một hoặc vài nhân nhỏ đậm đặc hình cầu. Các cấu trúc này tạo từ loại thứ hai của axít nucleic, gọi là axít nucleic riboz hay **axít ribonucleic ARN**, cộng thêm một ít ADN và protein. Chức năng chính của chúng là tạo riboxom. Mỗi nhân nhỏ sản xuất các tiểu đơn vị để tạo riboxom, các đơn vị nhỏ này đi qua màng nhân ra tế bào chất rồi mới kết hợp với nhau.

Các nhân nhỏ không có màng riêng bao quanh, nó vỡ và tiêu biến khi tế bào phân chia và lại xuất hiện khi các tế bào con đã tách rời nhau.

3. Ty thể. Ty thể là bào quan hình tròn hoặc hình xúc xích, dài 2-5 μ . Nó có trong tất cả các tế bào nhân chuẩn và nó rất quan trọng vì qua quá trình hoá học của **hô hấp** ty thể cung cấp năng lượng cho các hoạt động của tế bào. Nói theo nghĩa hẹp hơn, ty thể sản sinh ra **adenozin triphosphat (ATP)**. Chất này cung cấp năng lượng dưới dạng hữu dụng và đó là năng lượng vạn năng cho tất cả các cơ thể sống. Nhờ có enzym gọi là ATP-az, các tế bào làm gãy mạch ATP ở bất cứ đâu và bất cứ khi nào cần đến.

Cấu trúc của một ty thể được trình bày trên hình 7.9.

Như ta thấy, toàn cấu trúc được bao bởi hai lớp màng. Lớp màng ngoài có mặt trơn bao bọc ty thể, trong khi đó lớp màng trong gấp nếp để hình thành vô số các tấm ăn sâu vào trong lòng ty thể, chúng được gọi là các crista (hay các vách ngăn) của ty thể, nhờ đó làm tăng lên nhiều diện tích bề mặt bên trong ty thể, nơi mà khu trú các enzym hô hấp. Kính hiển vi điện tử có độ phóng đại lớn phát hiện thấy ở màng của các vách có đính vô số các **hạt protein hình nấm**. Như sẽ thảo luận trong bài 10, người ta tin rằng các hạt này có chứa các enzym tạo ATP, phân bố với một trật tự rất nghiêm ngặt để cho chúng có thể hoạt động được chính xác.



Hình 7.8. Thí nghiệm minh họa tầm quan trọng của nhân trong cơ thể đơn bào Amip

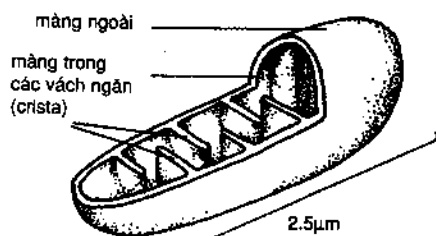
Trong mỗi tế bào, số lượng ty thể dao động từ 50-1000. Các tế bào hoạt động đặc biệt mạnh như cơ và gan có số lượng lớn ty thể, và trong mỗi ty thể số vách ngăn (và do đó số enzym) lại còn nhiều hơn so với các tế bào ít hoạt động ví dụ như tế bào cơ tim. Bên trong tế bào, ty thể phân bố ở chỗ nào cần dùng nhiều năng lượng, thí dụ trong tế bào gan, ty thể nằm chen trong MNC hạt, nơi cần nhiều năng lượng cho tổng hợp protein.

4. Lục lạp. Lục lạp là loại bào quan lớn, có đường kính 4-10 μ . Nó chứa các sắc tố màu xanh lục là *chất diệp lục* (chlorophyl) và thấy trong các tế bào cây xanh. Chức năng của lục lạp là hấp thu năng lượng ánh sáng để quang hợp và qua quá trình này chúng giúp cho cây xanh tạo được các phân tử hydrat cacbon từ các nguyên liệu thô như dioxit cacbon và nước.

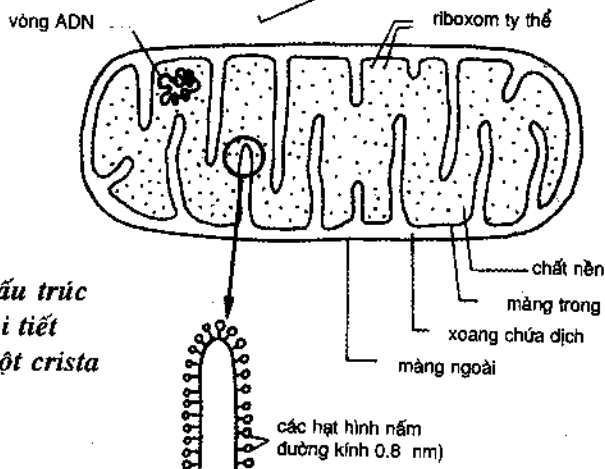
Cấu trúc cơ bản của lục lạp được minh hoạ trên hình 7.10. Giống như ty thể, lục lạp được bao bọc bởi lớp màng kép, tuy nhiên ở đây cả hai màng đều trơn cả. Có thêm các màng bên trong lục lạp, các màng này tạo nên cấu trúc bên trong gồm các *gran* và các *phiến*. Nó bao gồm một lỗ các bao dẹp hình đĩa gọi là *tylacoit* xếp chồng lên nhau giống như cột đồng tiền. Các phiến hình thành nên mạng lưới nối các gran với nhau. Các hạt tinh bột và các hạt khác thấy trong *chất nền* (*stroma*) của lục lạp.

Ty thể và lục lạp có chung nhiều đặc tính quan trọng giúp cho sự hiểu biết quá trình tiến hoá của các sinh vật nhân chuẩn. Ví dụ như cả hai bào quan đều có riêng ADN và riboxom và do đó có thể điều hoà tổng hợp một số protein riêng của chúng. Hơn nữa, chúng có thể phân chia và sinh sản một cách độc

A. Cắt bỏ một phần

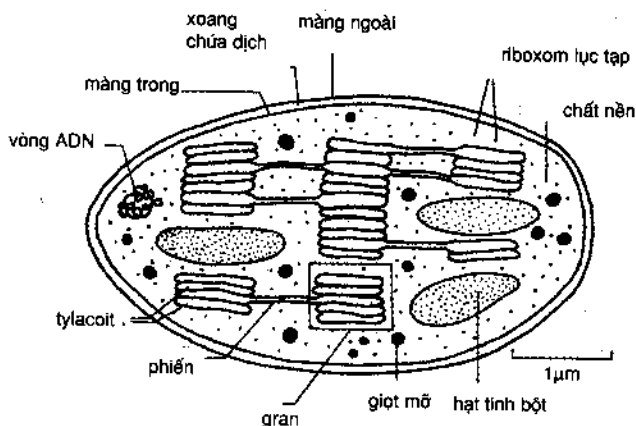


B. Lát cắt



C. Cấu trúc chi tiết một crista

Hình 7.9. Cấu trúc ty thể



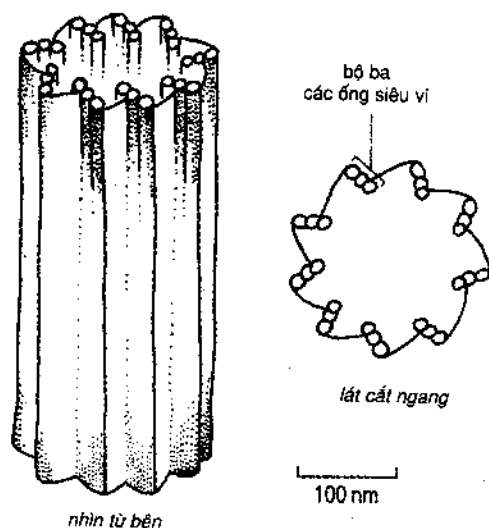
Hình 7.10. Cấu trúc lục lạp

lập với các phần khác của tế bào. Như giải thích trong bài 45, các cứ liệu tích lũy được đã giả định rằng ty thể và lục lạp là cấu trúc nội bào có nguồn gốc là các tế bào nhân sơ, xưa kia đã nhập vào các tế bào nhân chuẩn sơ khai bằng thực bào. Các giả thuyết này đã cho các giải thích đơn giản về cái màng kép của các bào quan này: màng ngoài xuất xứ từ tế bào nhân chuẩn, còn màng trong tương ứng với màng sinh chất của vi khuẩn bị thực bào.

5. Các sợi siêu vi và ống siêu vi. Các sợi siêu vi là các sợi mảnh, đường kính 4-6 nm, cấu tạo từ loại protein gọi là *actin*. Sự có mặt của chúng có liên quan đến sự vận động tế bào kể cả sự tham gia của chúng vào phân bào, nhập bào cũng như vào sự di chuyển của toàn tế bào thí dụ như bạch cầu. Các ống siêu vi là các ống rỗng dài, đường kính khoảng 25 nm. Chúng cấu tạo từ protein *tubulin* và tùy theo sự cần thiết có thể nhanh chóng tập hợp lại hoặc tan rã. Ngược lại với các sợi siêu vi, các ống siêu vi có lẽ cứng hơn và hoạt động như các cấu trúc nâng đỡ trong tế bào, hình thành nên cái giống như bộ khung xương bên trong tế bào và gọi là **bộ khung tế bào**. Các ống siêu vi đôi khi tham gia vận chuyển các chất từ chỗ này đến chỗ khác bên trong tế bào và có thể là thành phần phụ của các bào quan khác.

6. Trung tử, lông rung và roi. Tất cả các bào quan này đều có cấu trúc từ các ống siêu vi.

Tế bào động vật có một đôi trung tử, thường nằm trực giao cái nọ với cái kia ở gần màng nhân. Như thể trên hình 7.11, mỗi trung tử gồm có 9 nhóm ống siêu vi xếp theo hình tròn. Trong mỗi nhóm chỉ có ống thứ nhất là hoàn chỉnh, còn hai ống thứ hai và thứ ba chỉ là các ống chữ U đính thêm vào. Trong quá trình phân bào (mô tả trong bài 31), trung tử phân chia và di chuyển về hai cực đối lập của tế bào và hoạt động như các tiêu điểm cho việc hình thành nhân của các tế bào con. Không thấy có trung tử trong các tế bào thực vật, mặc dù sự phân bào cũng phụ thuộc vào sự tạo thoi giống như ở động vật.



Hình 7.11. Cấu trúc trung tử

Lông rung và roi giống như cái chổi mảnh phát ra từ tế bào và có cấu trúc cơ bản giống với trung tử. Cả lông rung và roi đều tham gia vào sự di động và vận chuyển tế bào. Lông rung thường ngắn hơn roi và hoạt động tập thể trong các nhóm chức năng, trong khi đó roi thường lớn hơn và hoạt động đơn độc. Lông rung thường thấy vô số lót trong các ống của cơ thể nhiều loài động vật, nhờ có hoạt động rung đập mà nó làm lưu thông dịch trong ống. Cơ chế chi tiết của sự vận động lông rung và roi sẽ được mô tả ở phần khác (xem bài 41).

Các cấu trúc mô tả bên trên vẫn chưa bao hàm hết các cấu trúc có trong tế bào. Đa số tế bào còn chứa các loại hạt, không bào và các bào quan không phổ biến khác. Bảng 7.1. tổng kết tất cả các cấu trúc thấy trong tế bào kể cả một số các thành phần phụ này.

Bảng 7.1. Bảng tổng kết về siêu cấu trúc tế bào

Cấu trúc	Mô tả	Chức năng
Hệ màng		
Màng sinh chất	Màng "đơn vị" với cấu trúc khảm không cố định dày 10 nm	Bức rào cản chọn lọc, kiểm soát chất chứa tế bào
MNC hạt	Hệ thống màng nội bào có đính riboxom	Tổng hợp protein để xuất khẩu, vận chuyển nội bào
MNC trơn	Hệ thống màng nội bào không có riboxom	Tổng hợp lipid, kể cả steroid
Thể Golgi	MNC trơn chuyên hoá, tạo một chồng các bao dẹp hình đĩa (các xitéc)	Tổng hợp glycoprotein, polysaccarit và hoocmon, tạo lizoxom
Màng nhân	Màng kép đôi bao quanh nhân	Điều chỉnh sự trao đổi chất giữa nhân và tế bào chất, tổng hợp đôi chút protein
Các bào quan		
Riboxom	Hạt nhỏ có cấu trúc phức tạp, đường kính 25 nm	Tổng hợp protein
Lizoxom	Bao tròn chứa enzym đường kính 500 nm	Tiêu hoá nội bào
Nhân	Bào quan lớn nhất, chứa nhiễm sắc chất (ADN và histon) đường kính 20µm	Điều hoà hoạt động tế bào, mang thông tin di truyền
Ty thể	Bào quan với màng trong và màng ngoài, mang các enzym hô hấp, đường kính 2-5 µm	Sản xuất ATP
Lục lạp	Bào quan chứa sắc tố xanh lục và các enzym quang hợp, có đường kính 4-10 µm	Sản xuất hydrat cacbon từ các nguyên liệu thô (CO ₂ và nước)
Sợi siêu vi	Sợi protein bền chắc đường kính 5 nm	Vận động tế bào
Ống siêu vi	Ống protein (tubulin), đường kính 25 nm	Nâng đỡ nội bào "bộ khung tế bào"
Trung tử	Cấu trúc hình trụ chứa các ống siêu vi, đường kính 200 nm	Phân chia tế bào động vật
Lông rung và roi (bài 41)	Chổi mảnh lõi ra từ bề mặt tế bào, bộ vi ống kiểu 9 + 2	Di động tế bào, vận chuyển các nguyên liệu ngoài tế bào
Vách tế bào xelluloz (bài 32)	Cấu trúc nhiều lớp từ các vi sợi xelluloz có ở thực vật, đường kính 5 µm	Giá đỡ, bảo vệ
Không bào	Không cố định	Dự trữ thức ăn và các chất thải
Các hạt	Không cố định	Dự trữ các hạt tinh bột ở thực vật, glycogen ở động vật

8. CÁC NUCLEOTIT VÀ AXIT NUCLEIC

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này bạn có thể:

- Vẽ và chú thích cho sơ đồ minh họa cấu trúc đại thể của các nucleotit và thảo luận về tầm quan trọng của một trong ba thành phần của nucleotit.
- Mô tả cấu trúc của ATP và giải thích về vai trò làm nguồn năng lượng của nó trong tế bào.
- Mô tả cấu trúc của NAD và giải thích về chức năng truyền hydro như một coenzym trong tế bào.
- Mô tả sự hình thành chuỗi các nucleotit nhờ liên kết đường-phosphat.
- Giải thích về ý nghĩa của sự cặp đôi bazơ và liệt kê các cặp bazơ hình thành trong ADN và ARN.
- Mô tả cấu trúc của ADN và giải thích về sự tái bản ADN.
- Mô tả một nucleoxom và thảo luận về sự liên quan cấu trúc giữa ADN và nhiễm sắc thể.
- Mô tả cấu trúc của mARN, tARN và rARN.

8.1. MỞ ĐẦU

Hydrat cacbon, protein và lipit tạo nên các cấu trúc cơ bản và các bộ phận hoạt động của đa số tế bào, thế nhưng không điều hành được sự hoạt động của chúng. Chức năng này được thực hiện bởi một nhóm phân tử sinh học thứ tư gọi là các axit nucleic. Như tên gọi của chúng đã cho biết là các chất này đầu tiên được phát hiện và xác định ở trong nhân. Mặc dù hiện nay người ta biết chúng có ở cả tế bào chất, thế nhưng tên gọi đó vẫn thích hợp là do vai trò trọng tâm của axit nucleic trong việc điều hoà hoạt động tế bào.

Bài này mô tả bản chất hoá học của các đơn phân gọi là các **nucleotit**, mà từ chúng sẽ tạo nên axit nucleic, đồng thời cũng nói lên tầm quan trọng của một số chất tương tự, kể cả ATP. Tuy nhiên, mục tiêu chính là giải thích cấu trúc của **ADN (axit dezoxiribonucleic)**, và **ARN (axit ribonucleic)**. Kiến thức cơ bản này sẽ cần thiết trước tiên để hiểu được quá trình sinh tổng hợp protein, đó cũng chính là sự hoạt động quan trọng bậc nhất của tế bào, nó sản sinh ra tất cả các enzym cần để kiểm soát quá trình trao đổi chất.

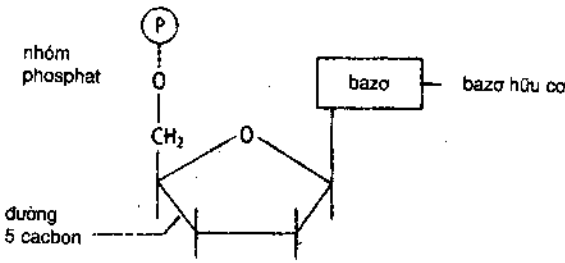
8.2. CÁC NUCLEOTIT

Các nucleotit là đơn phân của tất cả các axit nucleic. Như ta thấy từ hình 8.1 A, mỗi nucleotit gồm ba phần liên kết với nhau. Thứ nhất là **nhóm phosphat**, ký hiệu bằng P (hình 8.1 B). Đây là nhóm quan trọng nhất vì có hoạt tính hoá học mạnh để liên kết với các nhóm mới trong phản ứng ngưng tụ. Nhiều cấu trúc phức tạp có thể được hình thành và các nucleotit có thể liên kết với nhau để tạo chuỗi.

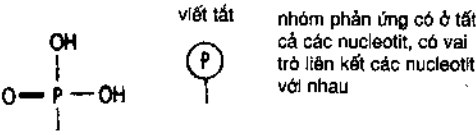
Thành phần thứ hai của nucleotit là phân tử **đường 5 cacbon** (đường pentoz). Trong phân tử ARN, thành phần đường luôn luôn là phân tử riboz, trong khi ở ADN lại là loại phân tử rất gần với riboz là dezoxiriboz (hình 8.1 C). Thành phần đường cũng quan trọng như nhóm phosphat vì nó tham gia liên kết các nucleotit với nhau.

Thành phần thứ ba của mỗi nucleotit là **bazơ hữu cơ** (hay gốc hữu cơ), làm cho mỗi nucleotit có đặc điểm riêng. Bazơ hữu cơ liên kết với vòng đường qua nguyên tử cacbon ở vị trí 1 và tương ứng với gốc R biến đổi của axit amin trong protein. Trong khi protein có 20 nhóm R tương ứng với 20 axit amin khác nhau, axit nucleic chỉ có 5 bazơ hữu cơ khác nhau, đó là **adenin (A), timin (T), guanin (G), xitozin (X) và uraxin (U)**. Trong ADN có 4 bazơ là adenin, timin, guanin và xitozin trong ARN có bộ bốn hơi khác là adenin, guanin, xitozin và uraxin. Các bazơ hữu cơ thuộc hai họ hoá học khác nhau, như thấy trên hình 8.1 D. Bazơ **purin**, như adenin và guanin, có cấu trúc vòng kép, trong khi đó bazơ **pirimidin**, gồm timin, xitozin và uraxin, có cấu trúc vòng đơn. Cả hai loại bazơ đều có cấu trúc vòng chứa cả nguyên tử nitơ lẫn nguyên tử cacbon và làm cho chúng khác hẳn mặc dù có thể tổng hợp chúng từ axit amin.

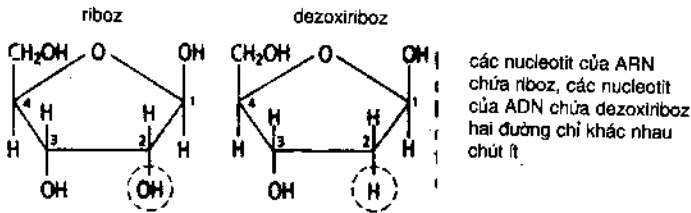
A. Cấu trúc tổng quát của nucleotit



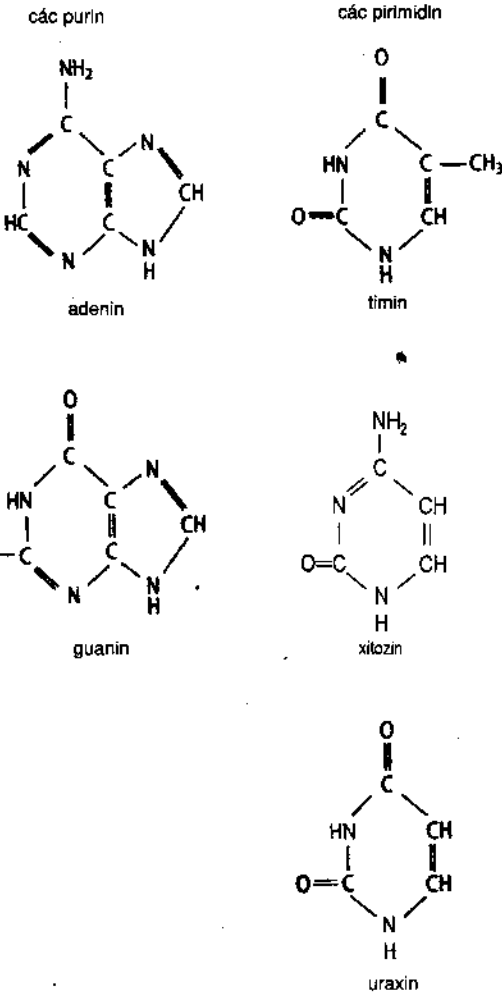
B. Cấu trúc nhóm phosphat



C. Đường 5 cacbon



D. Các bazơ hữu cơ

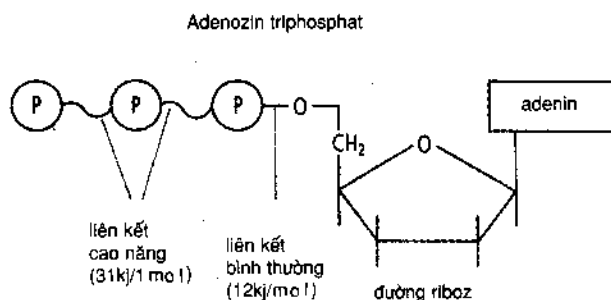


Hình 8.1. Cấu trúc nucleotit

Hợp chất chỉ gồm có đường 5 cacbon với bazơ hữu cơ mà không có nhóm phosphat đôi khi gọi là **nucleozit**. Hợp chất hình thành từ riboz và adenin gọi là **adenozin** và dẫn xuất nucleotit gọi là **adenozin monophosphat (AMP)**. Các tế bào liên tục sản xuất và do đó tạo nên một "kho" các nucleotit dùng để tạo ADN, ARN hoặc một vài chất tương tự.

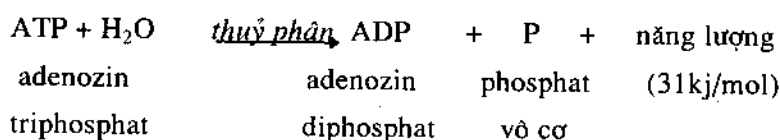
8.3. CÁC CHẤT NUCLEOTIT ĐƠN - ATP VÀ NAD

Các nucleotit có nhiều chức năng quan trọng trong tế bào ngoài vai trò là đơn phân cho các axit nucleic. **Adenozin triphosphat (ATP)** là một thí dụ điển hình.



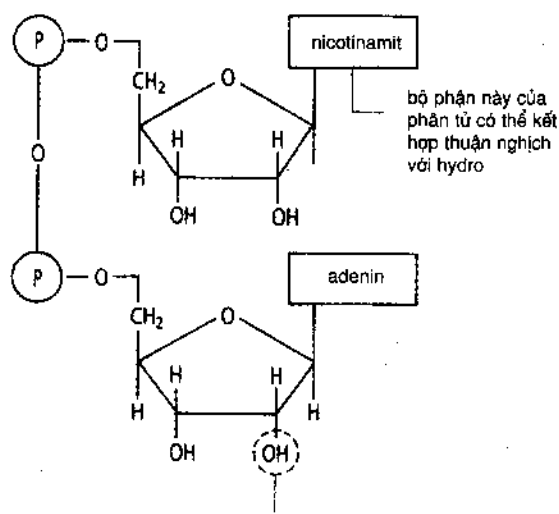
Hình 8.2. Adenozin triphosphat

Như minh hoạ trên hình 8.2, ATP cấu tạo từ phân tử adenozin liên kết với một chuỗi 3 nhóm phosphat. Liên kết hoá học nối phosphat thứ 2 với thứ 3 và với thứ nhất được biết như những **liên kết cao năng** (ký hiệu bằng ~). Khi liên kết này bị gãy do thuỷ phân, một lượng năng lượng lớn hơn được giải phóng như được tổng kết trong phương trình dưới đây:



Mỗi liên kết cao năng là 31 kJ/mol so với khoảng 12 kJ/mol của mỗi liên kết cộng hoá trị của nhóm phosphat thứ nhất với đường riboz.

Bên trong tế bào, sự gãy ATP thường đi đôi với một phản ứng khác cần năng lượng. Kết quả là phần lớn năng lượng giải phóng lại được chuyển thành các liên kết hoá học mới và chỉ một số ít bị mất dưới dạng nhiệt. Trên thực tế, tất cả các hợp chất sinh học có trong tế bào tạo nên được là nhờ năng lượng từ ATP.



NADP khác với NAD do có thêm một nhóm phosphat gắn vào điểm này

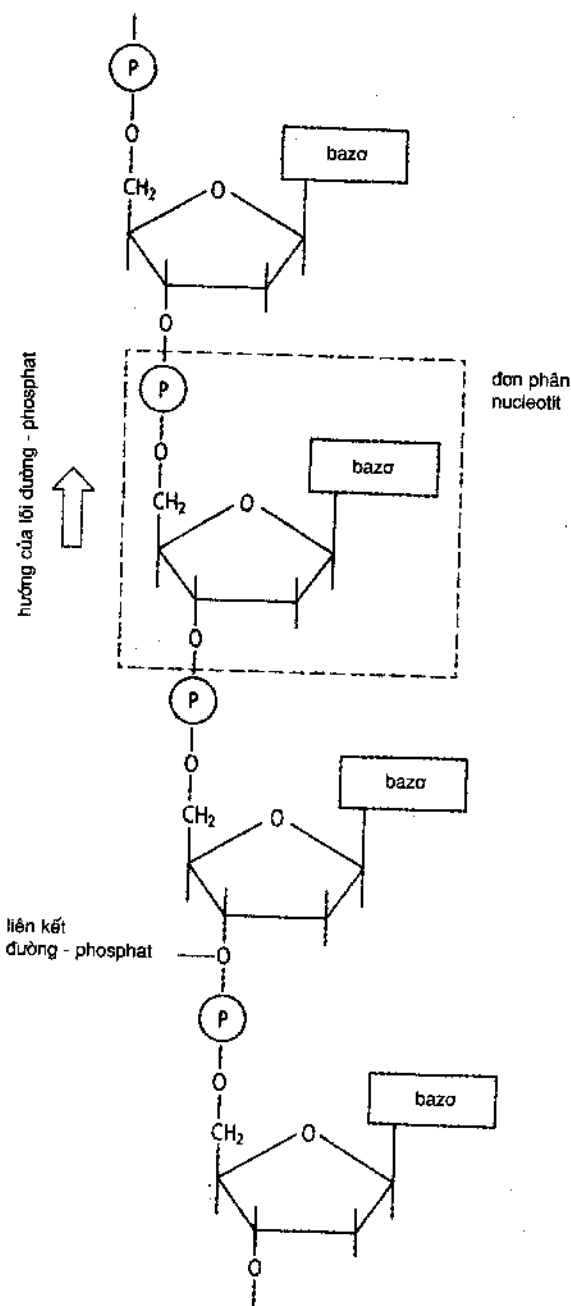
Hình 8.3. Cấu trúc của NAD

Để liên tục có nguồn ATP, tế bào phải thực hiện một quá trình hoá học gọi là hô hấp (được mô tả chi tiết trong bài 10). Trong phòng thí nghiệm, một cách giản đơn có thể giải phóng năng lượng từ hydrat cacbon như glucôz bằng cách đốt nó trong không khí. Tuy nhiên trong tế bào sống, sự phân huỷ glucôz là một quá trình từ từ, phân tử glucôz được tháo dỡ từng bước một. Sự phân huỷ từ từ đòi hỏi phải có một chất thuộc nucleotit gọi là **chất vận chuyển hydro**. Đó là NAD (nicotinamid adenin dinucleotid), NADP (nicotinamid adenin dinucleotid phosphat) và FAD (Flavin adenin dinucleotid). Cấu trúc của NAD được minh hoạ trên hình 8.3 và gồm hai nucleotit liên kết qua các nhóm phosphat. Phần nicotinamid có thể được truyền từ hợp chất này sang hợp chất khác trong tế bào. Do khả năng liên kết với hydro, NAD, NADP, FAD và các chất tương tự hoạt động như các **coenzym** cho các enzym tham gia lấy nguyên tử hydro từ các cơ chất của chúng.

Một số chất bổ sung cho thức ăn gọi là **vitamin** thường cũng cần thiết như các nguyên liệu xuất phát để tạo các coenzym. Thí dụ như **niacin (vitamin B)** cần thiết để tạo NAD và NADP.

8.4. CẤU TẠO AXÍT NUCLEIC

Hai loại mối liên kết giữa các nucleotit riêng rẽ với nhau để tạo nên phân tử axít nucleic. Trong kiểu liên kết thứ nhất, nhóm đường của nucleotit này nối với nhóm phosphat của nucleotit kia. Như minh hoạ trên hình 8.4, kết quả là tạo nên một chuỗi dài đường phosphat liên kết cộng hoá trị với nhau (gọi là **lối đường phosphat**). Cấu trúc của cả ADN và ARN đều là các chuỗi như vậy.



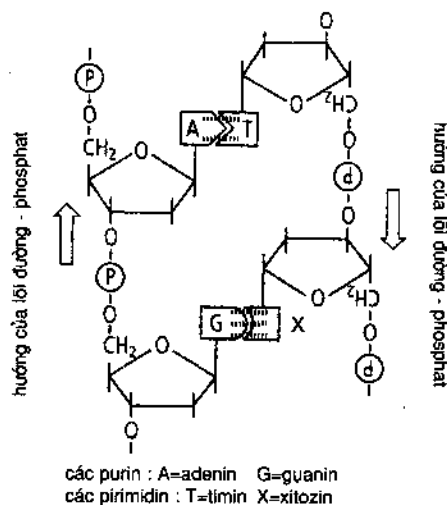
Hình 8.4. Cấu trúc lối của chuỗi axít nucleic

Mỗi liên kết đường-phosphat có thể được dùng để liên kết các nucleotit theo một trật tự hay thứ tự nhất định, và điều đó có tầm quan trọng cốt yếu để quy định nên hình thái và tính chất của các phân tử thu được.

Kiểu liên kết thứ hai giữa các nucleotit gọi là sự **ghép cặp bazơ**. Kiểu này được mô tả trên hình 8.5 và có dạng liên kết hydro giữa các đôi gốc hữu cơ nhô ra từ lõi đường-phosphat của hai sợi axít nucleotit. Sự ghép cặp bazơ làm cho phân tử bền vững và giúp tạo nên cơ cấu lặp thể của axít nucleic.

Có hai hệ quả quan trọng của việc ghép cặp bazơ. Lõi đường-phosphat của hai sợi có thể chạy ngược chiều nhau, và như vậy làm cho các nucleotit nhô ra có thể khớp với nhau. Hệ quả thứ hai là sự ghép cặp chỉ có thể xảy ra được giữa các cặp phù hợp. Trong ADN các cặp ghép là **adenin-timin (A-T)** và **guanin - xitozin (G - X)**. Còn trong phân tử ARN các cặp ghép là **adenin-uraxin (A-U)** và **guanin-xitozin (G-X)**. Trong phân tử ADN adenin và timin liên kết với nhau bằng 2 liên kết hydro, còn guanin và xitozin bằng 3 liên kết hydro. Như vậy không thể có liên kết giữa A với G hoặc X với T.

Như ta thấy trên hình 8.5, trong mỗi cặp bazơ một bazơ thuộc họ purin hai vòng, còn bazơ kia thuộc họ pirimidin một vòng, và như vậy độ dài của tất cả các cặp là như nhau và làm cho khoảng cách giữa hai lõi là không đổi. Liên kết hydro đơn lẻ thì yếu, thế nhưng nó làm cho hai **sợi bổ sung** cho nhau (tức là hai sợi ăn khớp với nhau) và làm cho cấu trúc quan trọng nhất, mà gọi là **chuỗi xoắn kép**, được tạo nên khi hai sợi xoắn vặn cùng nhau. Các khu vực xoắn kép thấy ở cả ADN lẫn ARN.

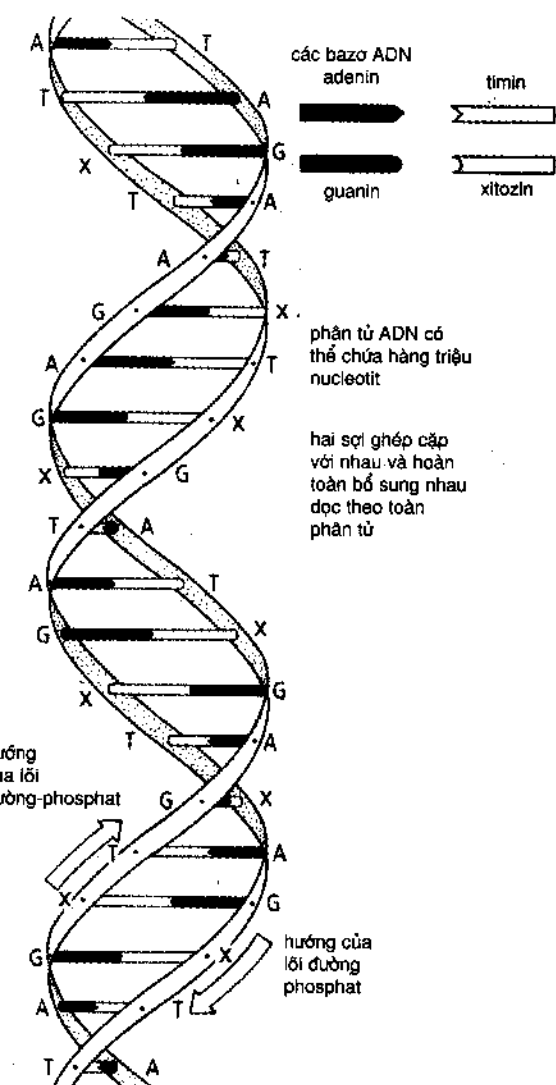


Hình 8.5. Sự ghép cặp trong axít nucleic

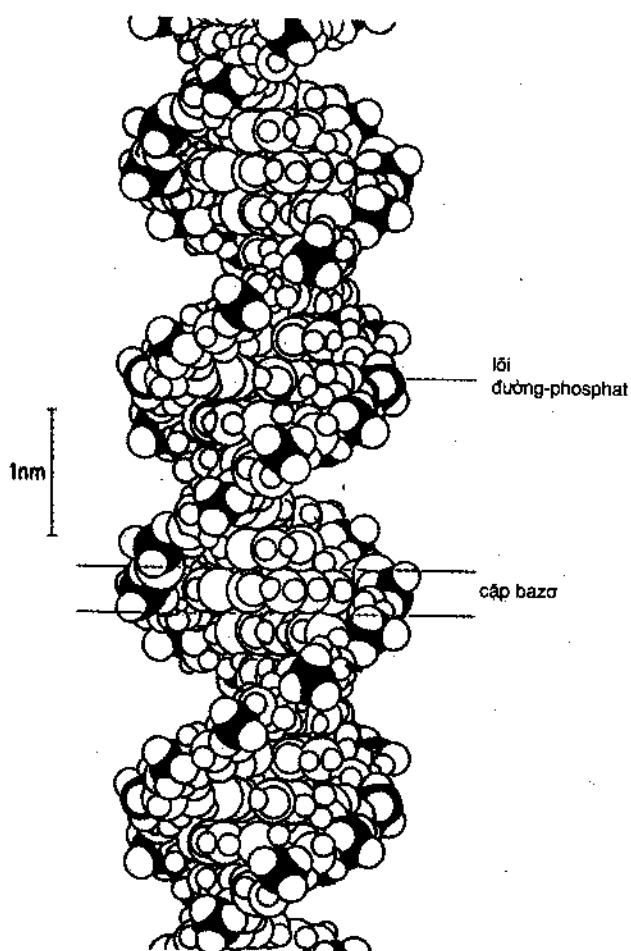
8.5. CẤU TRÚC ADN

Phân tử ADN cấu tạo từ các nucleotit chứa đường 5 carbon - **dezoxiriboz** và luôn luôn là sợi kép. Như minh họa trên hình 8.6, hai sợi là hoàn toàn bổ sung và như vậy toàn bộ phân tử chứa hàng triệu nucleotit được ghép với nhau qua sự ghép cặp. Đồng thời phân tử xoắn lại thành cấu hình xoắn kép. Ta có thể chiêm ngưỡng một cấu trúc toàn thể tuyệt hảo từ hình 8.7

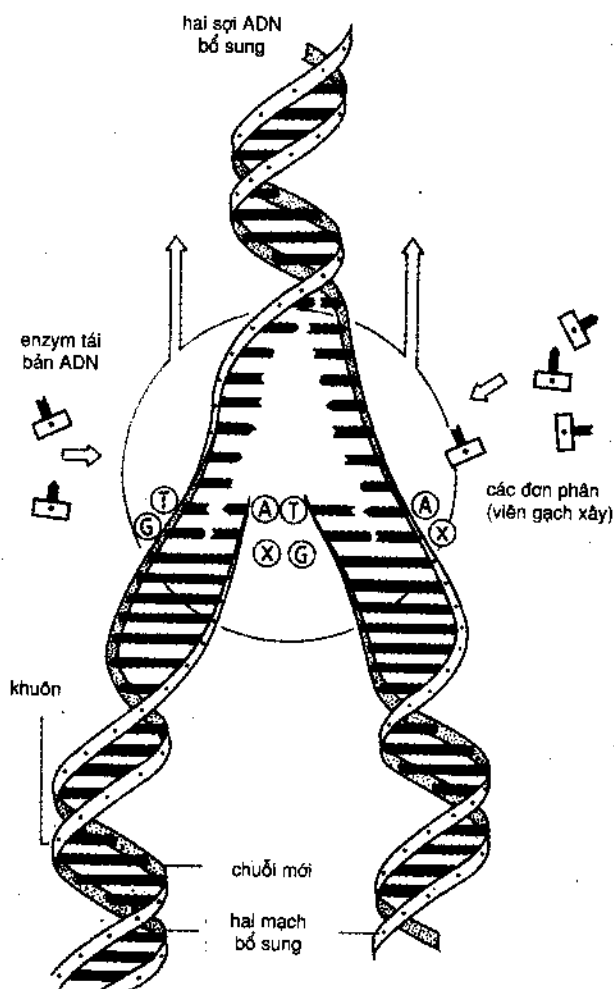
đó là mô hình Watson - Crick của ADN, nó chỉ rõ vị trí của tất cả các nguyên tử trong một đoạn phân tử ADN. Cấu trúc này đầu tiên được xác định nhờ phương pháp phân tích tinh thể bằng kỹ thuật nhiễu xạ tia Ron-ghen, ý nghĩa của mô hình ở chỗ nó giả định được cơ chế mà qua đó một bản sao mới có thể tạo nên được từ phân tử ADN đã cho. Vì hai sợi là hoàn toàn bổ sung cho nhau, mỗi sợi có thể làm khuôn để tạo sợi kia. Nhờ có enzym gọi là ADN polimeraz, các sợi ADN có thể tự sao, hay tái bản, như mô tả trên hình 8.8. Quá trình đó gọi là sự tái bản **bán bảo thủ**, vì một nửa của phân tử mẹ vẫn giữ nguyên hay "**bảo thủ**" trong phân tử mới tạo nên. Sự tái bản là cực kỳ quan trọng vì qua đó mà tế bào khi phân chia có thể truyền sang tế bào con bản sao nguyên vẹn toàn bộ cơ cấu di truyền của nó. Trong chu kỳ tế bào bình thường, ADN thường được nhân đôi và khi các nhiễm sắc thể tách nhau ra trong phân bào, mỗi tế bào con nhận một bộ cơ cấu di truyền giống nhau. Chi tiết hơn về phân bào ta xem trong bài 31.



Hình 8.6. Cấu trúc xoắn kép của ADN



Hình 8.7. Mô hình phân tử lập thể của ADN



Hình 8.8. Tái bản ADN

8.6. ADN VÀ NHIỄM SẮC THỂ

Tổng chiều dài tất cả các phân tử ADN của một tế bào động vật có vú điển hình tính được khoảng 2 mét. Nếu tính chiều dài toàn bộ ADN chứa trong cơ thể người sẽ được một con số khổng lồ là 10 tỷ km. Người ta tin rằng mỗi nhiễm sắc thể trong một tế bào đơn lẻ chỉ chứa một phân tử ADN rất dài, và như vậy 46 nhiễm sắc thể trong một tế bào người tương ứng với 46 phân tử ADN riêng biệt với mỗi phân tử dài khoảng 4 cm.

Để tránh cho nhân trở thành một búi rối hồng bong, các sợi ADN của mỗi nhiễm sắc thể phải được cuộn lại một cách có tổ chức. Đó là chức năng của protein histon, chuyên liên kết với ADN để tạo nên *nhiễm sắc chất* của nhân. Ngày nay người ta biết là ADN với histon hình thành nên các hạt gọi là *nucleoxom*. Cấu trúc nucleoxom được trình bày trên hình 8.9, mỗi hạt gồm một đoạn ADN dài khoảng 200 đối bazơ quấn quanh lõi histon.

Trong tế bào đang tăng sinh mạnh, các nhiễm sắc thể của nhân thường ở dạng một chuỗi dài các hạt nucleoxom. Tuy thế, khi tế bào chuẩn bị phân chia, chuỗi này co cuộn lại hơn nữa

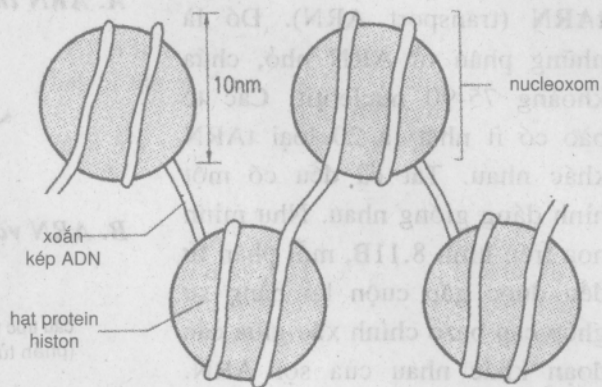
và trở nên thấy được dưới kính hiển vi quang học nhờ cái gọi là quá trình hội tụ. Quá trình này được kiểm soát một phần qua tương tác giữa các protein phi histon, tuy nhiên người ta còn chưa hiểu biết được cặn kẽ về cơ chế này. Trong nhiễm sắc thể đã hoàn toàn hội tụ (Hình 8.10) phân tử ADN tạo vòng và cuộn để hình thành một cấu trúc chỉ dài khoảng $6\mu\text{m}$ và rộng khoảng $0,8\mu\text{m}$. Nói cách khác, nhiễm sắc thể hoàn chỉnh thì ngắn hơn ADN mà nó chứa tới 5000 lần. Các tế bào nhân chuẩn thực hiện sự phân bào với các nhiễm sắc thể ở dạng hội tụ như vậy.

Các nhiễm sắc thể truyền tính di truyền hay "thông tin di truyền" cho các tế bào con và người ta nói rằng nó chứa **nguyên liệu di truyền** của tế bào. ADN đáp ứng tất cả mọi đòi hỏi phải có của nguyên liệu di truyền. Thứ nhất nó là một chất rất bền vững và do đó mà những thông tin ghi mã trong đó luôn luôn được giữ nguyên từ thế hệ này sang thế hệ khác. Thứ hai, ADN có thể tái bản và do đó có thể tạo các bản sao mới cho các tế bào con. Đòi hỏi quan trọng thứ 3 của nguyên liệu di truyền là nó phải có khả năng điều hoà hoạt động tế bào. ADN làm được việc điều hoà này trước tiên bằng cách điều khiển sự tổng hợp protein, và bổ sung thêm vào chức năng này một số loại ARN. Cấu trúc hoá học của chất này sẽ được nêu dưới đây.

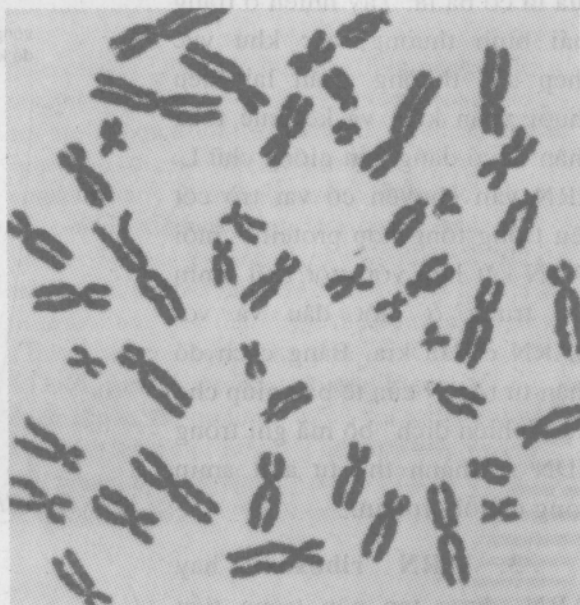
8.7. CẤU TRÚC ARN

Phân tử ARN cấu tạo từ các nucleotit chứa đường 5 cacbon riboz và luôn luôn là **sợi đơn**, mặc dù đôi khi sợi đơn có thể tự gấp lại và cho cấu trúc giống như sợi kép. Tất cả các tế bào chứa 3 loại ARN quan trọng :

1. ARN thông tin hay mRNA (từ chữ messenger ARN), được sản xuất trong nhân qua phiên mã ghi trong ADN, sau đó đi ra tế bào chất, ở đó nó liên kết với riboxom và bắt đầu quá trình tổng hợp protein. Phân tử mRNA có khoảng 75-3000 nucleotit và không gấp cuộn theo một cách đặc biệt nào (Hình 8.11 A).



Hình 8.9. Cấu trúc nucleoxom



Hình 8.10. Các nhiễm sắc thể từ tế bào người

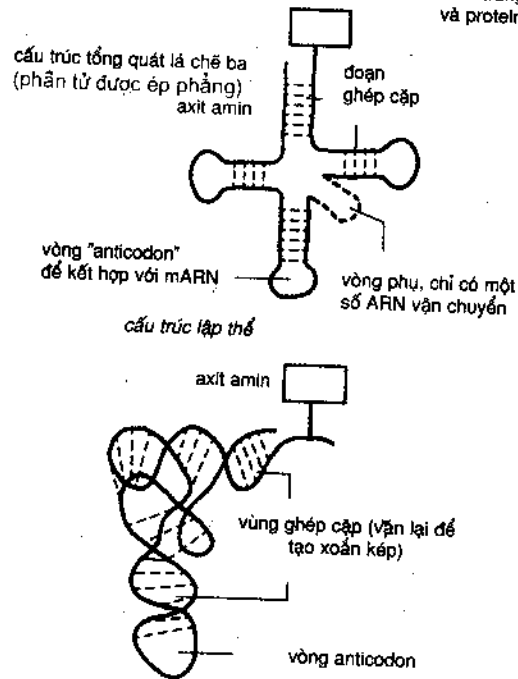
2. ARN vận chuyển hay tARN (transport ARN). Đó là những phân tử ARN nhỏ, chứa khoảng 75-90 nucleotit. Các tế bào có ít nhất là 20 loại tARN khác nhau. Tất cả đều có một hình dáng giống nhau. Như minh họa trên hình 8.11B, mỗi phân tử đều được gấp cuộn lại bằng sự ghép cặp bazơ chính xác giữa các đoạn khác nhau của sợi ARN. Khi phân tử nằm trên mặt phẳng (bị ép dẹp lại) nó có hình chữ ba của lá cỏ ba lá. Tuy nhiên ở trạng thái bình thường, các khu vực ghép cặp thường xoắn lại kiểu chuỗi xoắn kép, và kết cục toàn phân tử có dạng gần giống chữ L. ARN vận chuyển có vai trò cốt yếu trong tổng hợp protein - mỗi tARN kết hợp với một axit amin đặc trưng ở một đầu và với mRNA ở đầu kia. Bằng cách đó phân tử tARN của tế bào giúp cho việc "phiên dịch" bộ mã ghi trong ADN ra thành thứ tự axit amin trong chuỗi protein.

3. ARN riboxom hay rARN, được tạo nên trong tiểu hạch của nhân và là thành phần chủ yếu của riboxom. Có một vài loại rARN và tất cả đều cần cho sự hoạt động chuẩn xác của ARN. Cấu hình chính xác của rARN còn chưa được biết, thế nhưng như phác họa trên hình 8.11C đó là những phân tử rất lớn

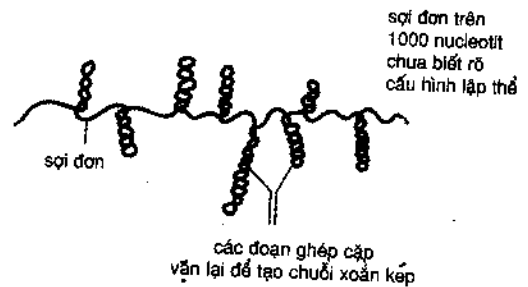
chứa hàng nghìn nucleotit. Mỗi phân tử gồm một sợi đơn với các đoạn ghép cặp tạo đoạn xoắn kép thò ra các bên. Tầm quan trọng của các rARN khác nhau sẽ được thảo luận trong bài 9, khi ta xem chi tiết hơn về cơ chế tổng hợp protein.

A. ARN thông tin

B. ARN vận chuyển



C. ARN riboxom



Hình 8.11. Cấu trúc ARN

9. SỰ TỔNG HỢP PROTEIN

Mục tiêu

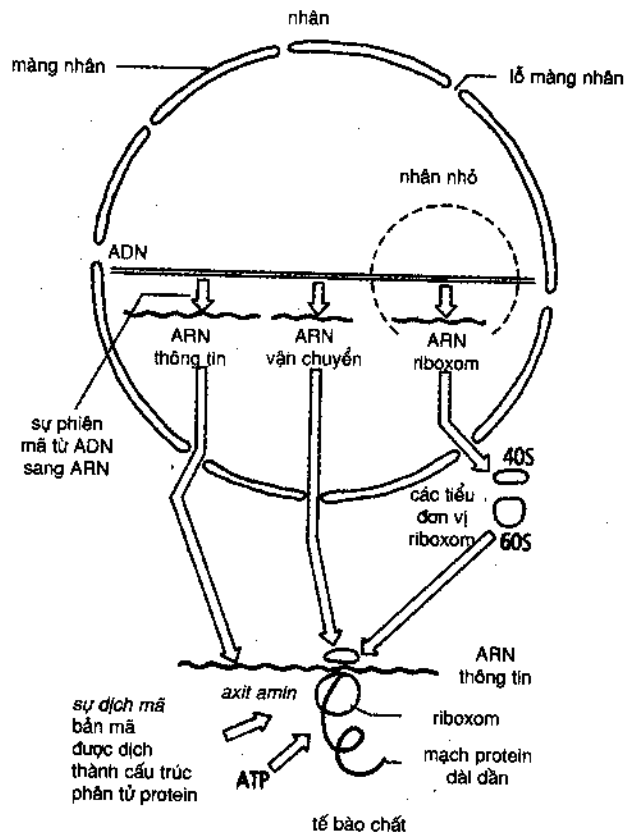
Sau khi nghiên cứu bài này bạn có thể:

- Định nghĩa gen và mô tả cơ cấu di truyền được ghi mã như thế nào trong ADN của một nhiễm sắc thể.
- Mô tả quá trình phiên mã để tạo mRNA.
- Giải thích thuật ngữ "dịch mã" và mô tả vai trò của riboxom và tARN trong quá trình này.
- Nhận xét về ý nghĩa của sự hoạt hoá axit amin và các poliriboxom.
- Giải thích thế nào là "thuyết trung tâm về tổng hợp protein" và mô tả quá trình vận hành dòng thông tin trong tế bào.
- Mô tả hệ thống operon và sự kiểm soát biểu hiện gen trong các tế bào vi khuẩn.

9.1. ADN VÀ MÃ DI TRUYỀN

Như giải thích trong bài 8, cấu trúc hoá học làm cho phân tử ADN bền vững và tạo được bản sao mới của chính nó bằng tái bản. Bài này mô tả xem ADN điều khiển sự tổng hợp protein ra sao. Để giúp các bạn hiểu được quá trình xảy ra, hình 9.1 tổng kết về quan hệ giữa hai giai đoạn chính gọi là **phiên mã** và **dịch mã**. Phiên mã xảy ra trong nhân và là sự sao bộ mã từ ADN sang ARN. Sản phẩm là phân tử mRNA sẽ đi ra tế bào chất. Sự dịch mã xảy ra trong riboxom, nơi mà phân tử protein được hình thành qua giải mã mRNA. Cần phải có tARN, ATP và đủ các axit amin.

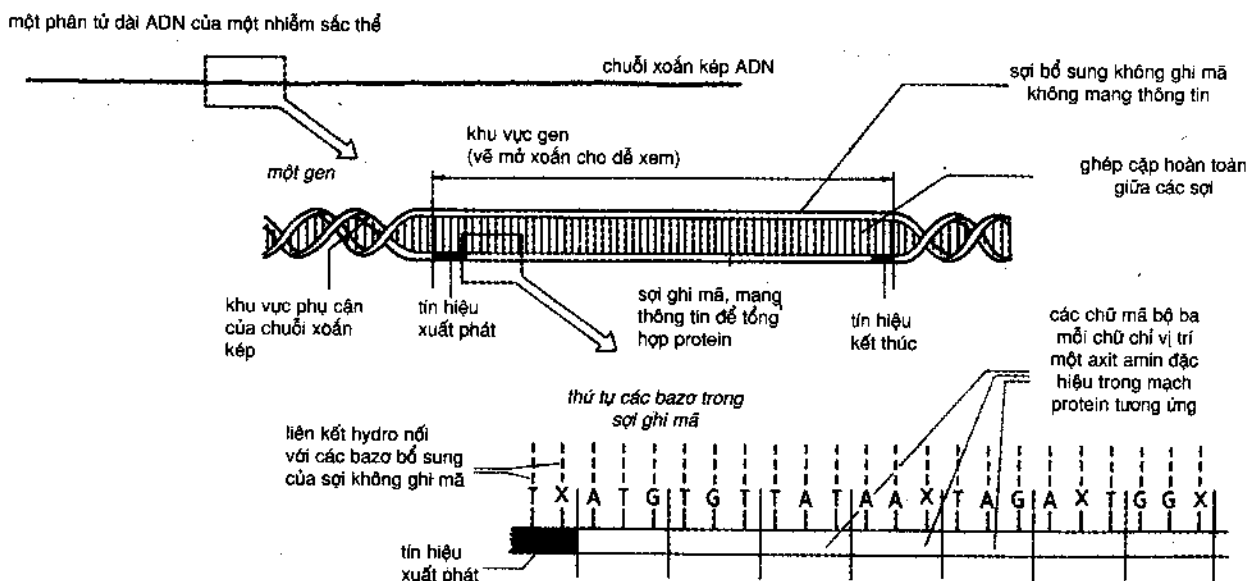
Để mô tả chi tiết quá trình tổng hợp protein, tốt nhất là bắt đầu từ vấn đề là ADN có thể mang thông tin di truyền như thế nào. Điều đó có thể được nếu sử dụng ngôn ngữ phân tử của mã, hay **mã**



Hình 9.1. Tóm lược về tổng hợp protein

di truyền, có nghĩa là các nucleotit trong một sợi ADN tương ứng với các "ký tự mã" cái nối tiếp cái kia giống như bản mã của máy vi tính ghi trên băng từ.

Phân tử ADN dài của một nhiễm sắc thể bao gồm vô số đoạn ngắn hơn gọi là các gen, mỗi gen chứa mã để tạo một protein. Phân tử protein có thể chứa bất kỳ trong số 20 axit amin khác nhau, chúng kết hợp với nhau theo một trình tự chính xác và trình tự đó xác định tính chất của toàn thể phân tử protein. Do đó bản mật mã của mỗi gen phải xác định cho toàn chiều dài của mạch protein với vị trí chính xác của từng axit amin trong nó. Từ hình 9.2 ta có thể thấy rằng, trong giới hạn một gen, bản mật mã chỉ được ghi trên 1 trong 2 sợi của phân tử ADN. Sợi khác đơn giản chỉ là thứ tự các nucleotit bổ sung cần để hoàn thiện phân tử, làm bền vững cấu trúc và tạo nên điều kiện cho tái bản và sửa chữa.



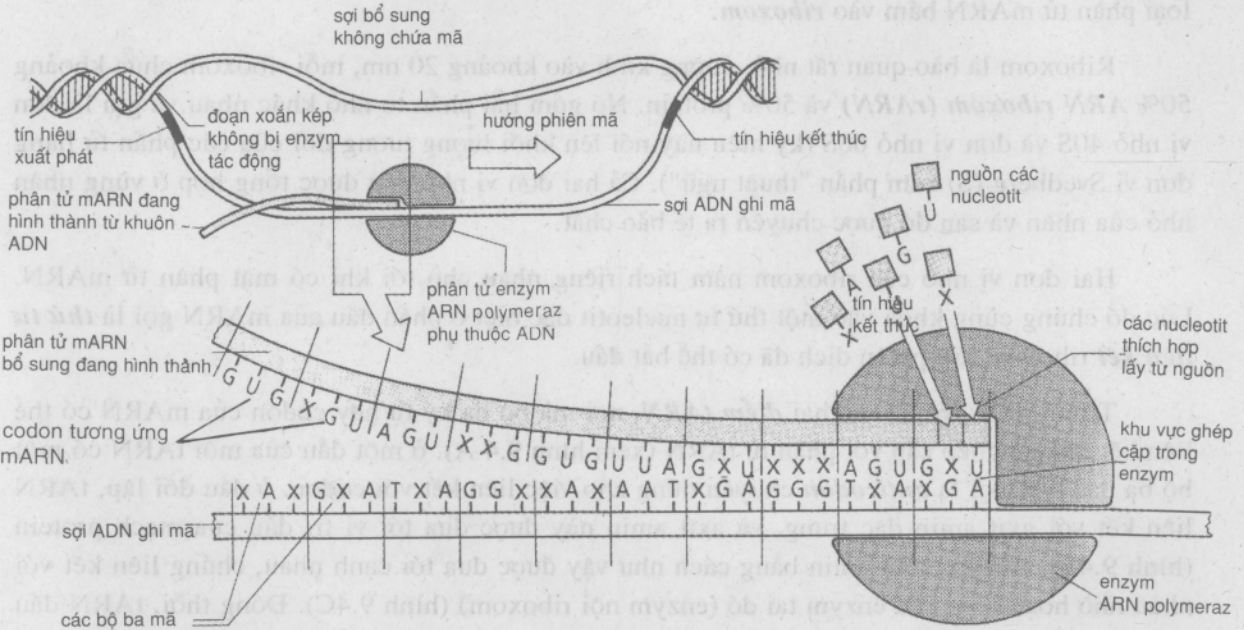
Hình 9.2. Mã hoá thông tin trong ADN

Mỗi gen bắt đầu bằng thứ tự đặc biệt các nucleotit gọi là vùng hay **đoạn khởi động**, làm tín hiệu cho biết nơi "**xuất phát**" và kết thúc với một thứ tự thứ hai gọi là thứ tự "**kết thúc**". Giữa hai thứ tự đó là một chuỗi dài có thể chứa tới 3000 nucleotit tùy theo chiều dài của chuỗi protein tương ứng. Tất cả các nucleotit này đều sắp xếp theo một trình tự xác định sao cho mỗi bazơ hữu cơ biểu diễn một "ký tự" trong ngôn ngữ mã và trực tiếp dẫn đến tổng hợp protein.

Tiếng Anh có 26 chữ cái, các chữ cái có thể kết hợp với nhau để tạo các từ có chiều dài bất kỳ. Trong hệ thống các quy tắc được chấp thuận, các từ này có thể sử dụng để mang nhiều thông tin. "Ngôn ngữ" của tổng hợp protein, thường gọi là mã di truyền bị nhiều hạn chế. Thứ nhất, ở đây chỉ có 4 chữ cái tương ứng với 4 loại bazơ hữu cơ khác nhau thấy trong ADN, đó là adenin (A), timin (T), guanin (G) và xitozin (X). Thứ hai là tất cả các từ đều có độ dài cố định và chỉ gồm có 3 chữ cái, như vậy toàn bộ mã chỉ chứa 64 **bộ ba mã** hay **codon**. Bất kể các hạn chế về từ vựng, mã di truyền có thừa các từ để xác định vị trí cho 20 axit amin khác nhau trong mạch protein và vẫn còn để dư một số từ cho tín hiệu khởi động hoặc kết thúc.

9.2. SỰ PHIÊN MÃ

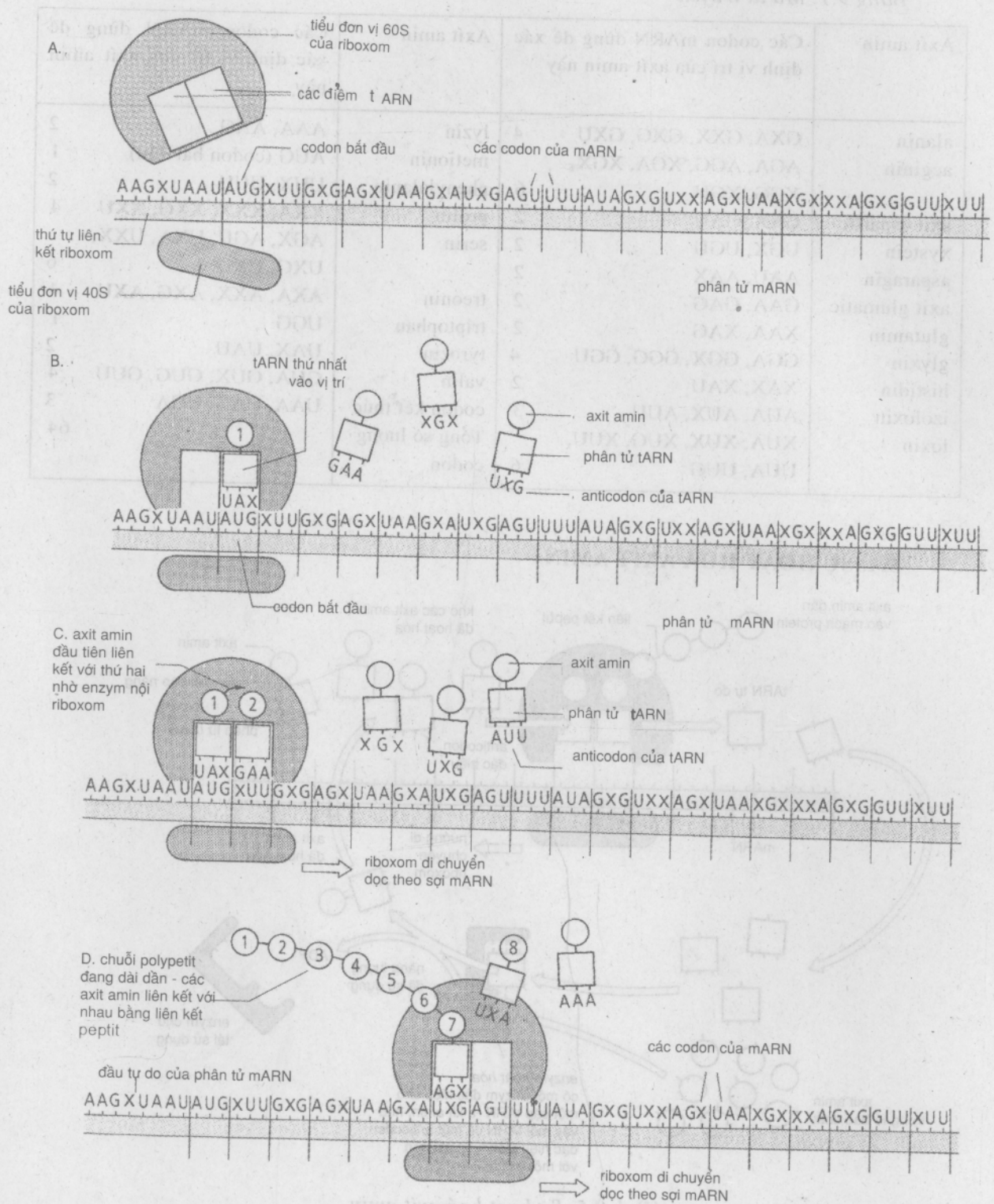
Trừ có một số ngoại lệ, khi một lượng nhỏ ADN có trong các bào quan, còn toàn bộ ADN của tế bào là nằm trong nhân. Tuy thế sự tổng hợp protein xảy ra chủ yếu trong tế bào chất. Điều đó xảy ra được là nhờ có phương thức vận chuyển thông tin ghi mã trong ADN nhiễm sắc thể, qua màng nhân, đi ra tế bào chất để tổng hợp protein ở đó. Chức năng này được thực hiện bởi một loại phân tử ARN gọi là **ARN thông tin** hay truyền tin (messenger ARN - mARN).



Hình 9.3. Sự phiên mã

mARN được tạo nên trong nhân, trực tiếp từ "khuôn" trên sợi ghi mã của phân tử ADN. Quá trình này được gọi là **sự phiên mã (transcription)** vì mã trong ADN được chuyển đổi, "phiên bản" sang phân tử khác loại là mARN. Hình 9.3 cho thấy là sự phiên mã chỉ xảy ra được nhờ enzym **ARN polymeraz phụ thuộc ADN**, nó xúc tác sự liên kết các nucleotit của ARN với nhau thành chuỗi.

Bước thứ nhất của phiên mã xảy ra khi enzym "nhận biết" được thứ tự xuất phát trên sợi ADN ghi mã (nơi gen bắt đầu) và bám vào ADN ở điểm đó. Sự bám đó có lẽ làm gãy các liên kết hydro giữa hai sợi làm cho hai sợi mở xoắn ở đoạn có gen. Lúc này phân tử enzym ARN polymeraz phụ thuộc ADN chạy dọc theo gen và các nucleotit mới, bổ sung với nucleotit của ADN, liên tiếp lắp thêm vào sợi mARN đang dài ra. Khi enzym đi tới bazơ timin, adenin mới được lắp thêm vào phân tử mARN, và tương tự khi đi tới xitozin hay guanin của ADN thì guanin hay xitozin được lắp vào phân tử mARN. Trong mARN không có timin, do đó khi trên khuôn ADN là adenin thì ở mARN sẽ lắp thêm uraxin (U). Sự biến đổi này không thay đổi độ chính xác của phiên mã - mARN thu được hoàn toàn khớp với khuôn ADN và chứa một nội dung mã chính xác tương ứng.

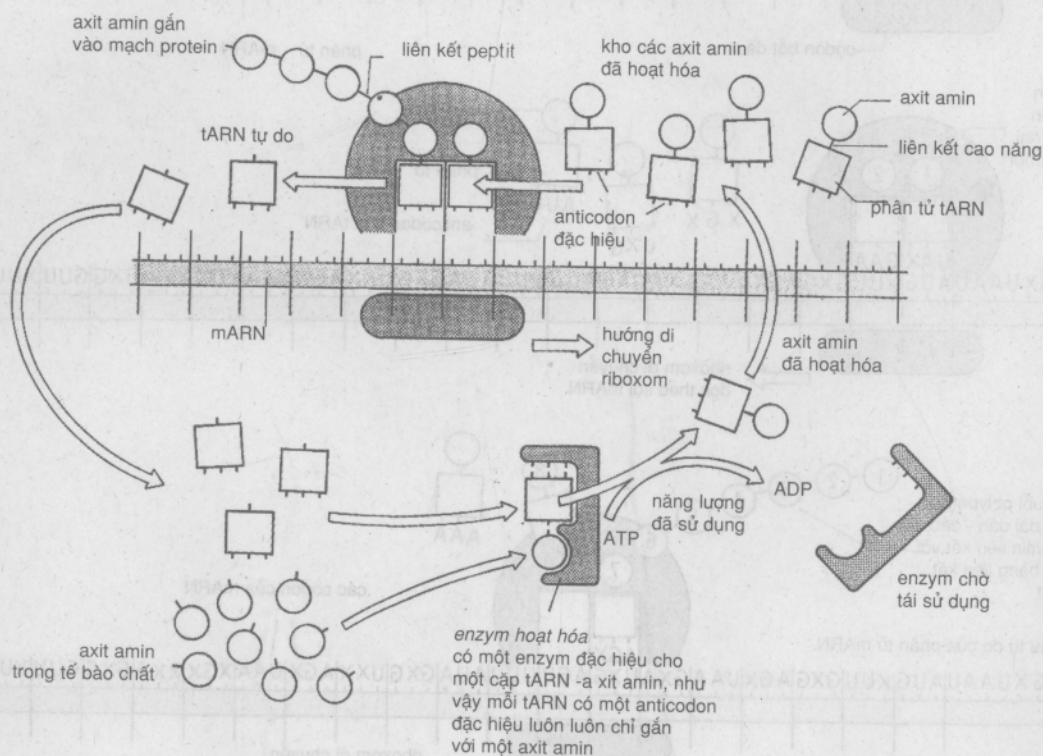


Hình 9.4. Sự dịch mã

Bảng 9.1. Mã di truyền

Axit amin	Các codon mRNA dùng để xác định vị trí của axit amin này	Axit amin	Các codon mRNA dùng để xác định vị trí của axit amin này
alanin	GXA, GXX, GXG, GXU	lyzin	AAA, AAG
acginin	AGA, AGG, XGA, XGX, XGG, XGU	metionin	AUG (codon bắt đầu)
axit aspartic	GAX, GAU	phenylalanin	UUX, UUU
xystein	UGX, UGU	prolin	XXA, XXX, XXG, XXU
asparagin	AAU, AAX	serin	AGX, AGU, UXA, UXX, UXG, UXU
axit glutamic	GAA, GAG	treonin	AXA, AXX, AXG, AXU
glutamin	XAA, XAG	triptophan	UGG
glyxin	GGA, GGX, GGG, GGU	tyrozin	UAX, UAU
histidin	XAX, XAU	valin	GUA, GUX, GUG, GUU
izoloxin	AUA, AUX, AUU	codon kết thúc	UAA, UAG, UGA
loxin	XUA, XUX, XUG, XUU, UUA, UUG	Tổng số lượng codon	64

9.4. SỰ HOẠT HÓA AXIT AMIN



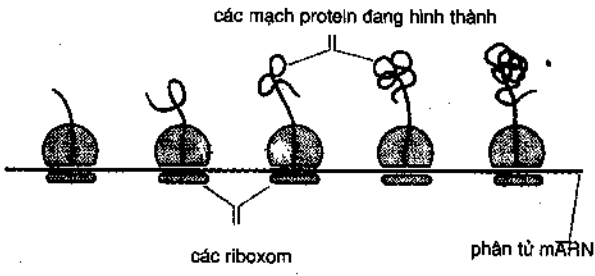
Hình 9.5. Sự hoạt hoá axit amin

Sự tổng hợp protein do mRNA điều khiển có thể diễn ra liên tục, chỉ cần luôn có đủ nguồn phân tử tARN để vận chuyển các axit amin tương ứng. Các phân tử tARN được tổng

hợp trong nhân và liên kết với axit amin ở tế bào chất. Sự liên kết này gọi là sự **hoạt hoá axit amin**. Sự kiện này được trình bày trên hình 9.5. Nó cần có ATP và đòi hỏi enzym đặc hiệu cho mỗi cặp tARN và axit amin tương ứng. Năng lượng liên kết này lớn hơn là năng lượng cần để tạo liên kết peptit và như vậy sự tạo liên kết peptit trong riboxom là một quá trình tự năng lượng, các phân tử tARN giải phóng khỏi riboxom lại được dùng lại và nguồn tARN được quay vòng một cách kinh tế như vậy.

9.5. POLYRIBOXOM

Trong một giới hạn nào đó, phân tử mARN có thể được tái sử dụng vì nó đi qua các riboxom hoàn toàn không bị biến đổi. Phần tự do của phân tử mARN thường liên kết với riboxom thứ hai trước khi phiên dịch kết thúc, tùy thuộc vào độ dài của mARN, sự kiện trên



Hình 9.6. Cấu trúc polyriboxom

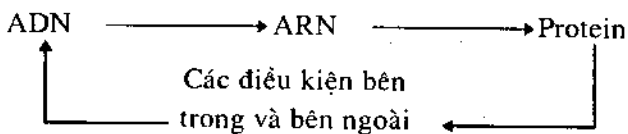
có thể đưa tới sự hình thành một nhóm riboxom gọi là **polyriboxom** hay **polixom**. Như minh hoạ trên hình 9.6, chuỗi protein ở các giai đoạn hoàn thiện khác nhau chỗi ra từ riboxom tùy theo độ dài đoạn đường mà riboxom chuyển dịch được dọc theo sợi mARN. Bằng cách đó polyxom làm tăng tốc độ tổng hợp protein. Trong tế bào nhân chuẩn, từ một phân tử mARN duy nhất có thể tổng hợp được hàng trăm hàng nghìn phân tử protein trước khi phân tử mARN đó tan rã. Tuy thế phân tử mARN cá biệt có thể sống chỉ vài giờ, một cuộc đời quá ngắn ngủi so với các loại ARN khác.

9.6. ĐIỀU HOÀ TỔNG HỢP PROTEIN

Quá trình tổng hợp protein mô tả trên phụ thuộc vào sự truyền thông tin bên trong tế bào. Sự truyền thông tin có thể tóm tắt dưới dạng quy tắc dưới đây:



Trong giai đoạn đầu của sinh học phân tử, quy tắc này cho ta một sự tổng quát thuận tiện và trở nên cái gọi là "**thuyết trung tâm**" về tổng hợp protein. Mới gần đây, người ta thấy rõ ràng sự truyền thông tin không phải là quá trình một chiều và rằng các điều kiện bên trong và xung quanh tế bào có thể ảnh hưởng tới ADN tế bào. Khẳng định mới nhất về dòng thông tin có thể là :



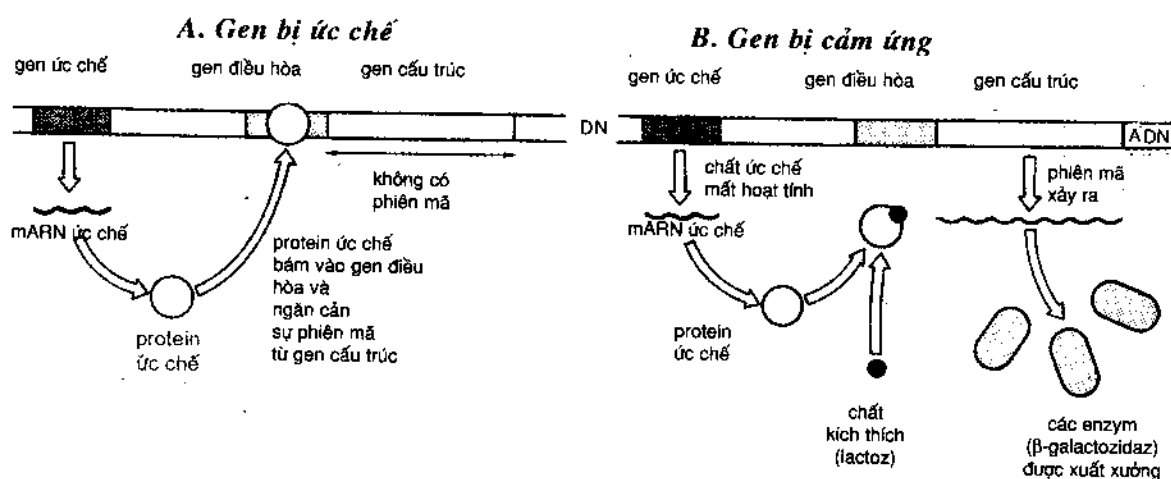
Kiểu vận chuyển này cho ta một sự điều hoà ngược quá trình tổng hợp protein, làm cho tế bào thích ứng được nhanh chóng và có hiệu quả với các hoàn cảnh biến động.

Sự hoạt động của tế bào vi khuẩn *E. coli* minh họa rất rõ rệt cho nguyên tắc này. *E. coli* có thể sinh trưởng tốt trong môi trường "tối thiểu", chỉ chứa glucôz và một vài muối vô cơ. Khi vi khuẩn này được chuyển sang các môi trường khác nhau có chứa đường đôi lactôz, các tế bào nhanh chóng bắt đầu sản xuất enzym mới gọi là β -galactozidaz chuyên làm gãy mối liên kết glicozid 1 β -4 giữa hai đơn phân của lactôz. Các thí nghiệm này cho thấy là β -galactozidaz chỉ được sản xuất khi cần, mặc dù là gen tương ứng luôn luôn có mặt trong nhiễm sắc thể của vi khuẩn. Người ta nói gen của enzym này bị "**cảm ứng**" khi có mặt cơ chất thích hợp.

Hình 9.7 minh họa hệ thống điều hoà nói trên. Nó cho thấy một số gen phối hợp lại thành một đơn vị chức năng gọi là **operon**. Gen thứ nhất của nhóm gọi là **gen ức chế**, cho ra phân tử mARN điều khiển tổng hợp **protein ức chế**. Khi không có cơ chất thích hợp (trong trường hợp này là lactôz), protein ức chế liên kết với ADN của tế bào ở khu vực gen điều hoà (operon). Và sự kiện đó đã phong bế trình tự "xuất phát" của gen cấu trúc tiếp sau và như vậy, khi có mặt protein ức chế sự phiên mã không xảy ra.

Khi có mặt lactôz, nó kết hợp với protein ức chế và tạo nên phức hợp "chất cảm ứng - chất ức chế". Sự kết hợp làm thay đổi cấu hình của protein - ức chế, làm mất hoạt tính của nó và làm nó không bám vào ADN được nữa. Lúc này sự phiên mã xảy ra bình thường và sản xuất ra β -galactozidaz. Mặt khác, khi lượng lactôz giảm đi hoặc là tế bào được đưa lại môi trường tối thiểu, số lượng phức hợp chất cảm ứng - chất ức chế giảm đi và gen cấu trúc lại bị ức chế.

Trong các tế bào nhân chuẩn, cơ chế điều hoà sự biểu hiện gen phức tạp hơn nhiều so với ở vi khuẩn. Trong khi tất cả các tế bào trong một cơ thể cùng chứa một ADN như nhau, các nhóm gen khác nhau có thể được biểu hiện trong các tế bào khác nhau. Như vậy, theo quá trình phát triển, trong các bộ phận khác nhau của cơ thể, một số gen có thể mãi mãi được "mở máy", trong khi các gen khác lại mãi mãi bị ức chế. Quá trình này dẫn đến sự chuyên hoá tế bào và sự "biệt hoá" mô và cơ quan. Mặc dù cơ chế của sự phát triển và biệt hoá còn chưa được hiểu hết, rõ ràng là ADN và thông tin di truyền chứa trong nó là trung tâm của các quá trình này.



Hình 9.7. Operon kiểm soát sự tổng hợp protein

10. SINH HÓA HÔ HẤP

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này, bạn có thể:

- Định nghĩa hô hấp và viết các phương trình hoá học (để tóm tắt) hô hấp hiếu khí, lên men lactic, lên men rượu.
- Phân biệt ba loại phản ứng oxy hoá khác nhau và nêu vai trò của các chất mang hydro.
- Giải thích thế nào là phản ứng đi kèm và viết các phương trình hoá học giải thích sự hình thành ATP và NAD.
- Trình bày ngắn gọn sự đường phân và giải thích các biến đổi của quá trình này trong hô hấp kỵ khí.
- Trình bày ngắn gọn chu trình axit xitric như là nguồn cung cấp ATP và NADH.
- Giải thích cấu trúc ty thể có liên quan như thế nào với các sự kiện sinh hoá của hô hấp và nêu thuyết hoá thẩm liên kết con đường dẫn truyền hydro với tổng hợp ATP.
- Vẽ sơ đồ dòng biểu thị mối liên hệ giữa ba pha của hô hấp hiếu khí dẫn đến tổng hợp ATP.

10.1. CÁC KHÁI NIỆM CƠ BẢN

Hô hấp là quá trình hoá học giải phóng năng lượng từ các hợp chất hữu cơ, thí dụ từ glucos. Mục đích cơ bản của hô hấp là tổng hợp ATP (adenosine triphosphate) từ ADP và phosphat vô cơ. Như đã trình bày trong Bài 8, ATP là đồng tiền năng lượng vạn năng của tế bào dùng để truyền năng lượng tự do từ nơi này đến nơi khác, cung cấp năng lượng để tổng hợp protein và co cơ hoặc để bơm các ion ngược gradien nồng độ.

Ở hầu hết các sinh vật, nếu có oxy thì *hô hấp hiếu khí* xảy ra, biến glucos thành khí cacbonic và nước. Nếu không có oxy hoặc nếu cung cấp không đủ oxy thì xảy ra *hô hấp kỵ khí* và tế bào chỉ phân giải một phần của phân tử glucos, khi đó thường tạo ra *axít lactic* hoặc *rượu*. Một sinh vật như nấm men có thể tồn tại trong thời gian dài khi không có oxy, nhưng sinh vật khác chỉ có thể chịu được sự thiếu oxy tạm thời. Đối với một vài sinh vật như một số loài vi khuẩn đã trình bày trong Bài 45 thì oxy là chất độc và chỉ có thể sống được trong các điều kiện kỵ khí.

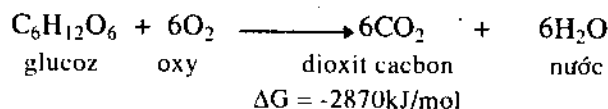
Trước khi trình bày một cách chi tiết về sinh hoá của các kiểu hô hấp khác nhau, cần nắm vững ba khái niệm quan trọng là các *phản ứng cung cấp năng lượng, phản ứng oxy hoá - khử* và *phản ứng đi kèm*.

Các phản ứng cung cấp năng lượng

Trong một số liên kết hoá học, năng lượng được dự trữ một cách hiệu quả hơn so với liên kết khác và năng lượng được giải phóng khi các liên kết bị phá vỡ. Glucos là phân tử

"**giàu năng lượng**" do nó chứa nhiều liên kết C-C, C-H và C-OH có khả năng cung cấp năng lượng. Như đã tóm tắt dưới đây, khi glucoz được sử dụng cho hô hấp hiếu khí, thì các liên kết này bị phá vỡ và được thay thế bằng các liên kết năng lượng thấp hơn nhiều trong khí cacbonic và nước.

Hô hấp hiếu khí :

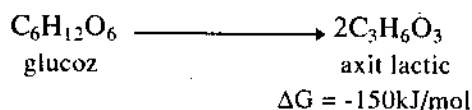


Đại lượng $\Delta G = -2870 \text{ kJ/mol}$ nêu trong phương trình này gọi là **sự biến thiên năng lượng tự do tiêu chuẩn** của phản ứng và là số đo về năng lượng được giải phóng. ΔG có giá trị âm do các chất có mặt ở cuối phản ứng bị mất năng lượng so với các chất có mặt lúc ban đầu.

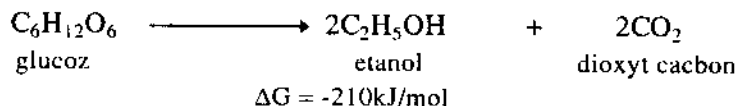
Phản ứng giải phóng năng lượng theo kiểu này gọi là **phản ứng phát năng** (exergonic) chúng luôn luôn có khả năng tiến hành một cách tự phát, mặc dù trong trường hợp glucoz có thể cần nguồn năng lượng ban đầu gọi là **năng lượng hoạt hoá** để thúc đẩy phản ứng xảy ra. Ngược lại, loại phản ứng mà ΔG dương gọi là **phản ứng thu năng** (endergonic) hoặc **phản ứng tiêu thụ năng lượng** và nói chung chúng không thể xảy ra trừ khi nguồn năng lượng bên ngoài được cung cấp liên tục.

Có hai dạng hô hấp kị khí là **lên men lactic** và **lên men rượu**. Chúng đều phát năng nhưng giải phóng ít năng lượng hơn nhiều so với hô hấp hiếu khí và được trình bày theo phương trình sau :

Lên men lactic :



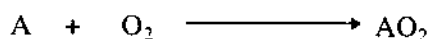
Lên men rượu :



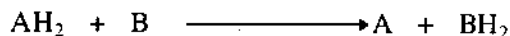
Quá trình oxy hoá - khử

Quá trình hoá học của phản ứng oxy hoá được định nghĩa là quá trình lấy oxy loại hydro hay mất điện tử. Phản ứng ngược lại gọi là phản ứng khử, là quá trình lấy hydro, loại oxy hay thu điện tử. Các thí dụ sau đây minh hoạ ý nghĩa của các định nghĩa này.

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

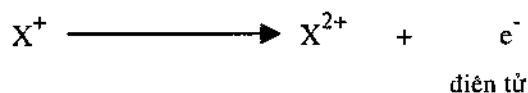


Đồng thời, phản ứng oxy hoá xảy ra khi hydro bị loại ra :



Trong trường hợp này, A bị oxy hoá nhờ chuyển hydro đến một chất thứ hai gọi là B, do đó chất **B** hoạt động như một **chất mang hydro**. Các phản ứng oxy hoá theo kiểu này có ý nghĩa lớn trong hô hấp bởi chúng cho phép loại các nguyên tử hydro khỏi glucôz, đồng thời giải phóng năng lượng dưới dạng có ích. Chất mang hydro quan trọng nhất trong tế bào sống là **nicotinamid adenin dinucleotit (NAD)**. NAD chuyển các nguyên tử hydro từ chất mang này đến chất mang tiếp theo thì năng lượng được giải phóng và có thể được dự trữ dưới dạng ATP. Ở cuối chuỗi, các nguyên tử hydro kết hợp với oxy để tạo ra nước.

Kiểu phản ứng oxy hoá thứ ba kéo theo việc loại một điện tử khỏi ion tích điện:



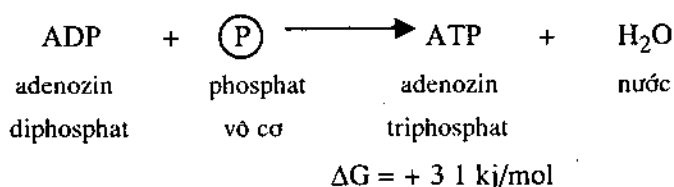
Trong các hệ sinh học, các kiểu phản ứng oxy hoá khác nhau này luôn giải phóng năng lượng, trong khi đó các phản ứng khử thường là **tiêu thụ năng lượng**. Tất cả ba kiểu oxy hoá đều đóng vai trò quan trọng trong quá trình hô hấp để phân giải hoàn toàn phân tử glucôz.

Các phản ứng đi kèm

Đốt cháy glucôz trong oxy là một sự kiện đơn giản nhưng khốc liệt vì tất cả năng lượng đều được giải phóng ngay lập tức. Trái lại, hô hấp là một quá trình dần dần từng bước một, gồm khoảng 30 bước nhỏ và mỗi bước được một enzym riêng điều tiết. Năng lượng chỉ được giải phóng ra mỗi lần một ít và phần lớn năng lượng đó được dùng để hình thành các liên kết hoá học mới.

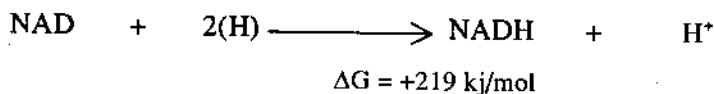
Trong tế bào sống, điều đó có thể đạt được do các phản ứng hoá học thường **đi kèm** với nhau làm cho năng lượng hay phản ứng oxy hoá có thể dùng để thúc đẩy phản ứng tiêu thụ năng lượng hay phản ứng khử xảy ra song song. Có hai loại phản ứng đi kèm rất quan trọng xảy ra trong cả hô hấp hiếu khí và kỵ khí - một loại chuyển năng lượng để hình thành ATP và một dẫn đến tạo NADH (dạng khử của NAD). Thông qua dẫn truyền hydro, tế bào dùng NADH để tổng hợp nhiều hơn ATP, vì thế cuối cùng tất cả năng lượng có ích do hô hấp giải phóng ra được dự trữ dưới dạng ATP.

Sự hình thành ATP đòi hỏi việc chi dùng năng lượng khoảng 31 kJ/mol như trong phản ứng sau :



Do đó tế bào có thể tổng hợp các phân tử ATP bất cứ lúc nào khi phản ứng này có thể đi kèm thành công với bước giải phóng năng lượng trong quá trình phân giải glucôz tạo ra bằng hoặc nhiều hơn 31 kJ.

NAD thường có trong dung dịch lỏng dưới dạng ion tích điện (NAD^+) và dạng khử NADH được tạo ra theo phương trình sau :



Trong quá trình phân giải glucôz, tế bào có thể tạo NADH khi một đôi nguyên tử hydro.

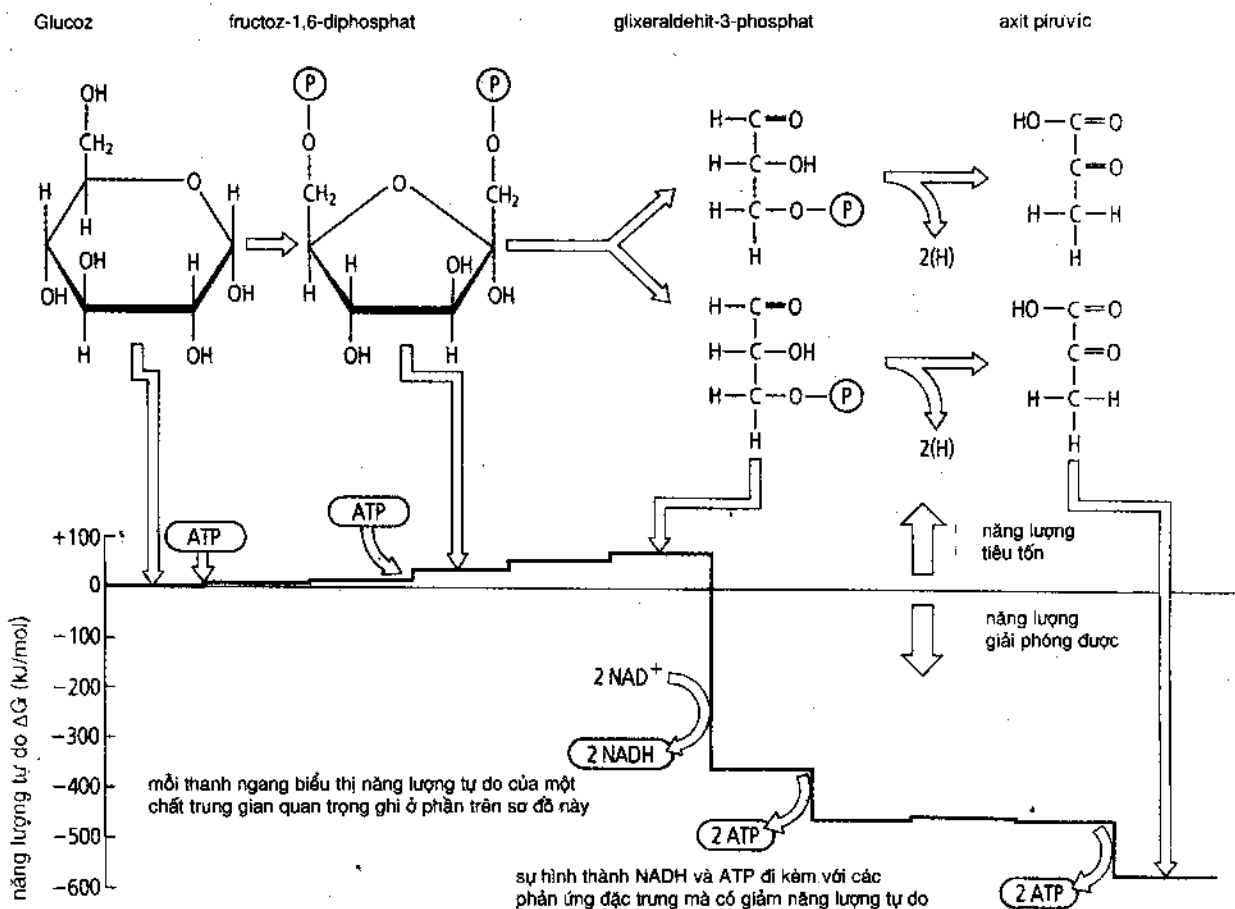
Con đường sinh hóa của hô hấp hiếu khí và kỵ khí dẫn đến giải phóng năng lượng là gần như nhau trừ trường hợp hô hấp kỵ khí ngừng lại trước khi glucôz bị phân giải hoàn toàn. Hô hấp hiếu khí được chia thành ba quá trình riêng rẽ là *đường phân*, *chu trình axit xitric* và *dẫn truyền hydro*. Phần còn lại của Bài này sẽ trình bày ba quá trình trên và giải thích chúng xảy ra như thế nào trong ty thể - bào quan hô hấp cơ bản của tế bào. Khi học bài này chúng ta nên nhớ rằng sản phẩm có ích nhất của hô hấp là ATP và NADH.

10.2. ĐƯỜNG PHÂN

Quá trình *đường phân* hay *phân giải glucôz* có thể xảy ra hầu như trong tất cả cơ thể sống. Hình 10.1 cho thấy một vài bước đầu tiên trong đường phân đòi hỏi được cấp năng lượng dưới dạng ATP. Tế bào dùng ATP để làm tăng năng lượng tự do của phân tử glucôz đồng thời biến đổi glucôz thành chất gọi là *fructoz-1,6-diphosphat*. Fructoz-1,6-diphosphat là một phân tử có hoạt tính mạnh mẽ hơn so với phân tử glucôz và nhờ hoạt động của enzym có thể phân giải thành hai phân tử đường 3-carbon *glixeraldehyt-3-phosphat (G3P)*. G3P bị oxy hóa do loại đi một đôi nguyên tử hydro. Tế bào dùng các nguyên tử hydro để biến NAD⁺ thành NADH (xem hình 10.1). Cần lưu ý rằng phản ứng oxy hóa kéo theo sự biến đổi lớn năng lượng tự do.

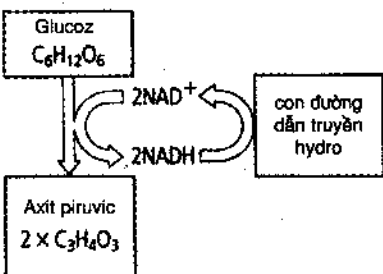
Phần còn lại của đường phân bao gồm các phản ứng biến đổi các phân tử G3P thành phân tử *axít piruvic*. Hai trong số các bước của quá trình này giải phóng đủ năng lượng để tổng hợp ATP cho phản ứng đi kèm. Vì bước này xảy ra cho mỗi phân tử G3P, nên hai phân tử ATP được sử dụng lúc đầu được phục hồi và tổng hợp thêm hai phân tử ATP nữa. Năng suất của đường phân là hai phân tử ATP và hai phân tử NADH khi tế bào phân giải một phân tử glucôz.

Chúng ta sẽ thấy rằng, mặc dù glucôz bị oxy hóa một phần trong quá trình đường phân nhưng lại không có sự tham gia của chính oxy. Dưới điều kiện hiếu khí (hình 10.2A), NADH do đường phân tạo ra được chuyển cho con đường dẫn truyền hydro. Phản ứng này giải phóng NAD⁺ để phản ứng đi kèm quan trọng nhằm loại hydro khỏi G3P có thể tiếp tục. Dưới điều kiện kỵ khí, nghĩa là khi oxy không sẵn có thì con đường dẫn truyền hydro bị ức chế và việc cung cấp NAD⁺ ban đầu của tế bào nhanh chóng dùng hết. Khi điều này xảy ra thì NADH thường nhường hydro để hình thành hoặc *axít lactic* hoặc *rượu etylic* (hình 10.2B và 10.2C), tùy thuộc vào loại hô hấp kỵ khí nào xảy ra. Nhờ đó giải phóng NAD⁺ nhưng làm mất năng lượng đáng kể. Hô hấp kỵ khí là một quá trình lãng phí và tế bào chỉ thu được khoảng 2% năng lượng sẵn có dự trữ trong phân tử glucôz. Riêng tế bào kỵ khí dùng glucôz nhiều gấp 19 lần tế bào hiếu khí để tiến hành cùng loại công việc và giải phóng lượng lớn axít lactic hay rượu etylic dưới dạng các sản phẩm thừa.

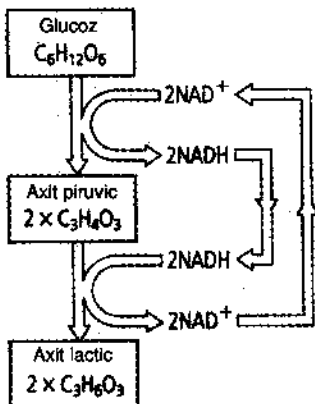


Hình 10.1. Đường phân: các mức năng lượng tự do và những sản phẩm trung gian của phản ứng

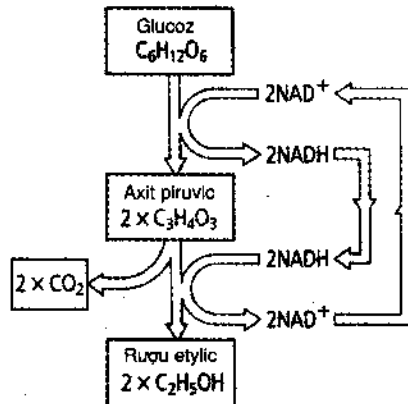
A. hô hấp hiếu khí



B. Sự lên men lactic



C. Sự lên men rượu

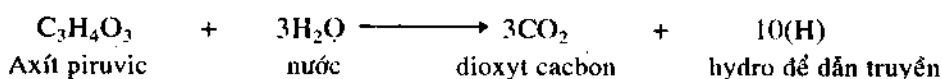


Hình 10.2. Sự quay vòng NAD^+ trong hô hấp hiếu khí và kỵ khí

Tuy nhiên, lên men rượu etylic bằng *nấm men* lại có giá trị lớn trong ngành sản xuất rượu bia. Cũng giống như phần lớn cơ thể sống khác, tế bào nấm men có thể chiết rút khá nhiều năng lượng từ glucôz nếu có mặt oxy. Tuy nhiên các nhà sản xuất rượu thích loại trừ sự xâm nhập của oxy để chỉ cho lên men rượu, nhưng trong điều kiện tự nhiên, tế bào nấm men thường hô hấp hiếu khí. Trong trường hợp này, tế bào nấm men tiến hành phân giải glucôz theo chu trình axit xitric như được trình bày trong phần tiếp theo.

10.3. CHU TRÌNH AXIT XITRIC

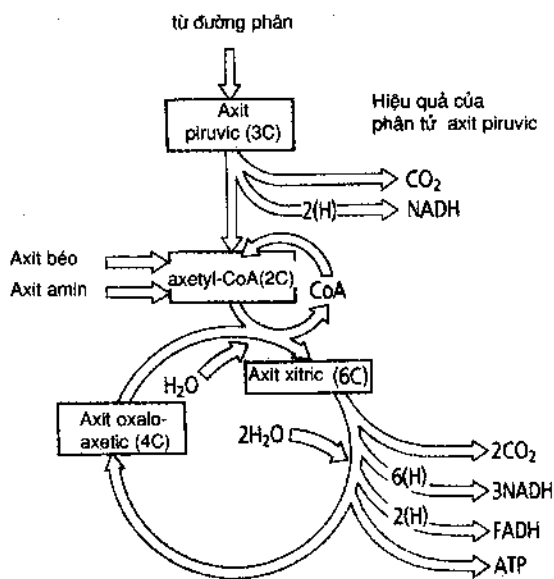
Chu trình axit xitric (cũng gọi là *chu trình Krebs* hay *chu trình axit tricacboxilic*) biến đổi axit xitric nhận được từ quá trình đường phân thành phân tử khí cacbonic và giải phóng nó dưới dạng sản phẩm thừa. Trong quá trình này, tế bào dùng nước và tạo ra các nguyên tử hydro để dẫn truyền đến các chất mang hydro theo phương trình sau:



Hình 10.3 biểu diễn chu trình một cách chi tiết hơn. Ở bước đầu tiên, một phân tử khí cacbonic bị loại khỏi axit piruvic và một đôi nguyên tử hydro được dẫn truyền để tổng hợp NADH. Phần còn lại là đoạn 2-cacbon (CH_3CO) gọi là *nhóm axetil* hay etanoyl. Nhóm này kết hợp với phân tử hữu cơ thuộc họ vitamin gọi là *coenzym A (CoA)* tạo nên một chất có tầm quan trọng sống còn gọi là *axetil-CoA*. Vai trò của CoA được biểu thị trong hình 10.4. Bên trong trung tâm hoạt động của enzym *xitrat sintetaz*, CoA chuyển nhóm axetil 2-cacbon cho phân tử 4-cacbon *axit oxaloaxetic* để tạo nên *axit xitric*.

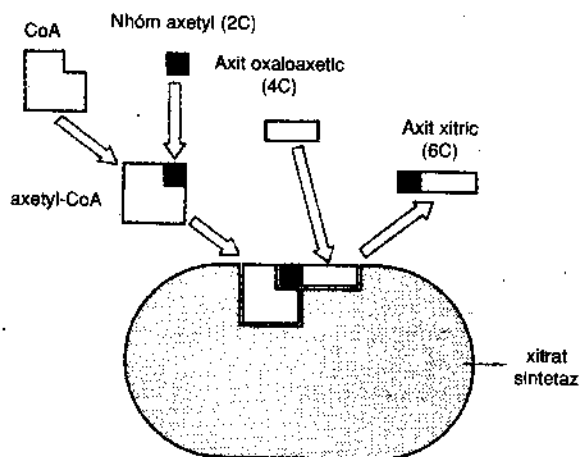
Các bước còn lại trong chu trình axit xitric (hình 10.3) là phân giải từng bước phân tử 6-cacbon axit xitric cho đến khi hình thành lại axit oxaloaxetic để tế bào sẵn sàng lặp lại chu trình với một phân tử mới axetil-CoA.

Một số bước trong chu trình sử dụng nước trong khi đó các bước khác lại giải phóng khí cacbonic. Ở một điểm trong chu trình, ATP được tổng hợp bởi phản ứng đi kèm trong khi đó ở



Hình 10.3. Chu trình axit xitric

một nơi nào đó một số đôi nguyên tử hydro được tách ra và chuyển cho các phân tử chất mang. Tế bào thường dùng NAD^+ , nhưng ở một bước trong chu trình thì nó được thay thế bằng chất mang khác gọi là **FAD (flavin adenin dinucleotit)**. Nói chung chu trình axit xitric dùng 6 phân tử nước và thu 8 phân tử NADH cùng 2 phân tử FADH và 2 phân tử ATP khi tế bào phân giải hoàn toàn một phân tử glucôz. Cần lưu ý rằng mỗi phân tử glucôz thông qua đường phân tạo 2 phân tử axit piruvic để thâm nhập vào chu trình axit xitric.



Hình 10.4. Axetil-CoA và xitrat sintetaz

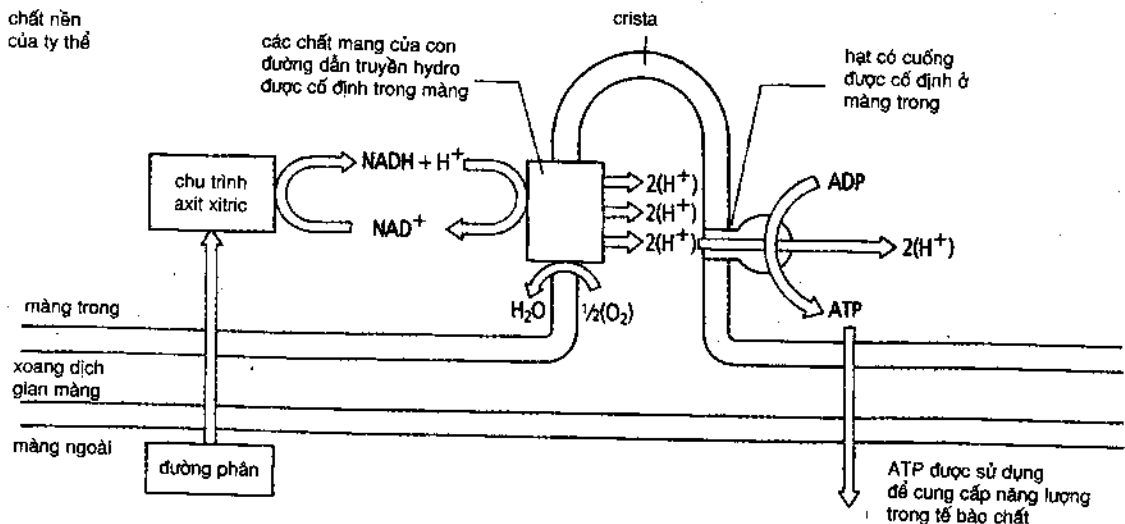
Axetil-CoA có chức năng khâu nối nhiều con đường trao đổi chất khác nhau. Phụ thuộc vào môi trường sống,

tế bào dùng axetil-CoA như là một đơn vị nhỏ để xây dựng các cấu trúc hoá học lớn hơn, cung cấp một phổ rộng các hợp chất cacbon cần cho tế bào. Mặt khác, khi thiếu năng lượng, axit amin từ protein và axit béo từ lipid có thể bị phân giải để cung cấp axetil-CoA dùng trong hô hấp.

10.4. DẪN TRUYỀN HYDRO VÀ TY THỂ

Phản ứng hoá học có thể xảy ra chỉ khi các nguyên tử hay phân tử phản ứng va chạm nhau. Có thể dự đoán được xác suất xảy ra các va chạm đó tùy theo nhiệt độ và nồng độ cơ chất. Do đó, có thể tính toán một cách chính xác tốc độ của phản ứng của các chất hoà tan trong nước. Sự tính toán đó cho thấy vô số phản ứng hô hấp chắc chắn không thể tiến hành nếu khoảng 30 enzym và tất cả các chất trung gian cần thiết đều được hoà tan trong dung dịch tự do.

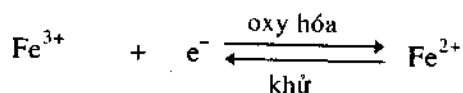
Các phản ứng của hô hấp chỉ xảy ra với điều kiện các enzym hoặc liên kết chặt với nhau để tạo nên các **phức hệ đa enzym** lớn hoặc được cố định gần nhau trong màng ty thể. Trong cả hai trường hợp, các chất trung gian phân giải glucôz được chuyển giao trực tiếp từ enzym này đến enzym tiếp theo và không bao giờ bị phóng thích vào dung dịch tự do. Kết quả là, mỗi phản ứng tiến hành nhanh chóng hơn nhiều so với các phương thức khác. Cho đến nay vẫn chưa hiểu đầy đủ các chi tiết về cách sắp xếp này, nhưng có thể trình bày những nét đặc trưng chủ yếu trong hình 10.5. Hình này trình bày ty thể dưới dạng sơ đồ và nên xem lại hình 7.9 để nhận biết cấu trúc của ty thể.



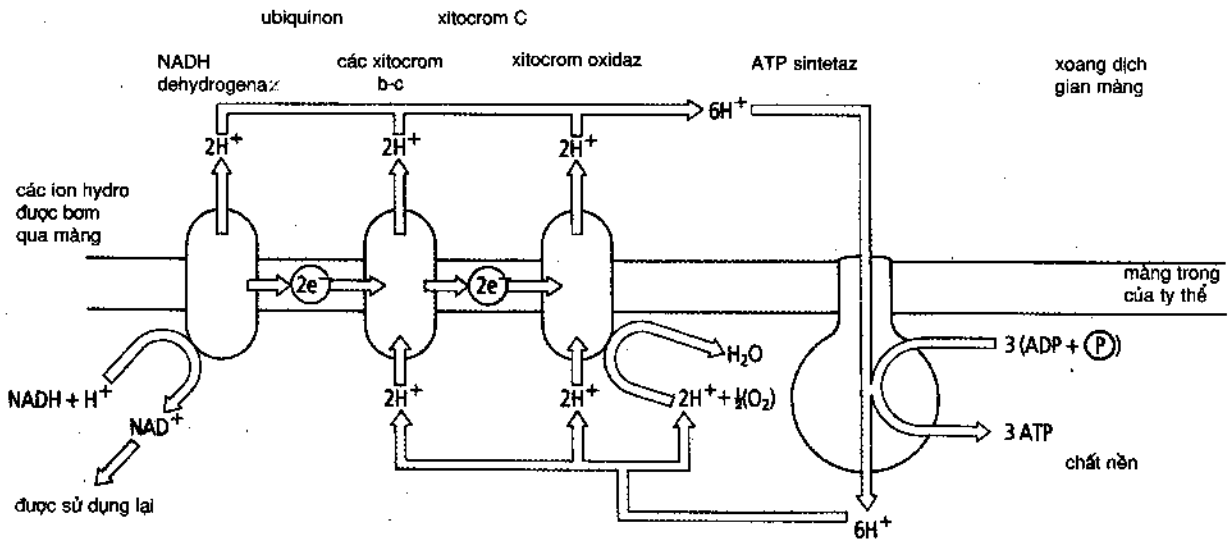
Hình 10.5. Hô hấp và ty thể (thuyết hoá thẩm)

Đường phân xảy ra nhờ các enzym định vị trong tế bào chất, axit piruvic tạo nên khuếch tán vào chất nền (matrix) của ty thể ở đây axit piruvic biến đổi thành axetil-CoA rồi thâm nhập vào chu trình axit xíttric. Màng trong ty thể gắn các phân tử chất mang của **con đường dẫn truyền hydro** và chúng hấp thụ NADH được tạo ra trong phần chất nền. Năng lượng được giải phóng ra không dùng để tổng hợp trực tiếp ATP mà giúp chuyển các ion H^+ ra khỏi chất nền, đi vào xoang dịch gian màng. Quá trình này tạo nên sự khác biệt về pH và một điện thế mạnh hai bên màng trong. Cả hai lực này đẩy các ion H^+ quay trở lại chất nền đi qua vô số các hạt hình nấm (có cuống) cũng định vị ở màng trong ty thể. Mỗi hạt hình nấm tổng hợp một phân tử ATP khi mỗi đôi ion H^+ được đẩy qua. Hệ thống liên hệ sự tổng hợp ATP với dẫn truyền hydro được biết như là **thuyết hoá thẩm** (chemiosmotic theory). Nó là một trong những ý niệm quan trọng nhất trong sinh học hiện đại và cho ta biết những hiểu biết sâu sắc, mới mẻ về chức năng, hoạt động sống của tế bào ở mức độ phân tử.

Hình 10.6 trình bày chi tiết hơn về con đường dẫn truyền hydro. Nó bao gồm một chuỗi các phân tử chất mang ở đầu chuỗi, các nguyên tử hydro từ NADH được chuyển đến enzym gọi là **NADH dehydrogenaz**. Dưới tác động xúc tác của enzym này, NAD^+ được giải phóng và được đưa dùng lại trong chu trình axit xíttric. Đó là bước đầu tiên trong chuỗi luân phiên các phản ứng khử và oxy hoá đi kèm với tổng hợp ATP. NADH dehydrogenaz dẫn truyền điện tử chứ không truyền các nguyên tử hydro hoàn chỉnh cho một chất mang gọi là **ubiquinon**, để lại một số tương ứng các ion H^+ được bơm vào xoang dịch gian màng của ty thể. Ubiquinon lại chuyển điện tử đến nhóm protein quan trọng gọi là xitocrom. Mỗi xitocrom mang một nhóm hem chứa sắt như một hợp phần của cấu trúc xitocrom và khi các điện tử được chuyển từ một phân tử này đến phân tử tiếp theo thì các nguyên tử sắt luân phiên nhau khi thì bị khử khi thì bị oxy hoá theo phương trình sau :



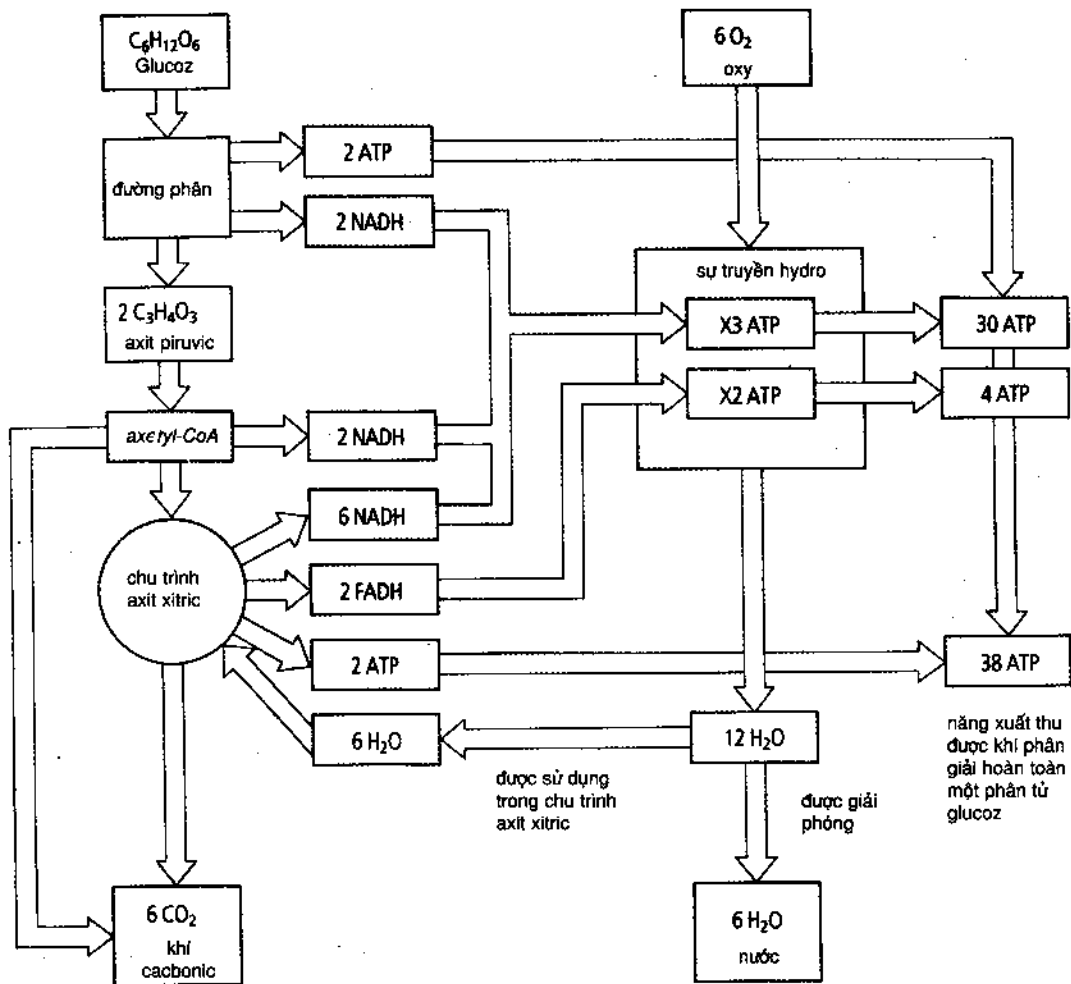
Một số bước trong chuỗi oxy hoá khử giải phóng năng lượng dùng để bơm ion H^+ qua màng. Toàn bộ sáu ion H^+ được bơm qua màng nếu chuỗi chất mang bắt đầu với NADH. Nếu FADH là chất cho hydro thứ nhất thì không đủ năng lượng cho giai đoạn bơm đầu tiên, như vậy chỉ dẫn truyền qua được có 4 ion H^+ .



Hình 10.6. Dẫn truyền hydro và tổng hợp ATP (thuyết hoá thẩm)

Ở cuối chuỗi dẫn truyền, enzym *xitocrom oxidaz* hấp thụ điện tử, cùng với ion H^+ và kết hợp chúng với oxy để hình thành nước. Ở trong chuỗi dẫn truyền, bước cuối cùng này là phản ứng duy nhất trong toàn bộ quá trình hô hấp có oxy tham gia một cách trực tiếp. Tuy nhiên, nếu thiếu oxy để tiến hành bước oxy hoá cuối cùng, thì con đường truyền hydro và chu trình axit xitric hoàn toàn bị ức chế, khiến cơ thể sinh vật chỉ với đường phân kỵ khí như là phương thức duy nhất để giải phóng năng lượng từ chất hữu cơ.

Các ion H^+ được bơm ra ngoài đồng thời thúc đẩy tổng hợp ATP nhờ các hạt hình nấm gắn ở màng trong ty thể có chứa enzym ATP sintetaz. Khi mỗi đôi ion H^+ đi qua, lại một phân tử ATP được tổng hợp. Do đó, nếu chuỗi chất mang bắt đầu bằng NADH thì tổng hợp được ba phân tử ATP, nhưng nếu tế bào dùng FADH, chỉ hình thành hai phân tử ATP. Sự liên hệ giữa vận chuyển hydro với các pha khác nhau của hô hấp hiếu khí được tóm tắt trong hình 10.7.



Hình 10.7. Tóm tắt hô hấp hiếu khí

Bạn cần học kỹ sơ đồ này để hiểu quá trình hô hấp như một tổng thể. Các bước quan trọng nhất trong sơ đồ trên là những bước dẫn đến tổng hợp ATP. Nhìn chung, khi tế bào phân giải một phân tử glucoz thì tạo được 38 phân tử ATP. Thông qua hô hấp hiếu khí, một phân tử gam glucoz cung cấp $38 \times 31 = 1178 \text{ kJ/mol}$ năng lượng có ích cho tế bào. Tuy nhiên quá trình oxy hoá hoàn toàn glucoz cho một hiệu suất năng lượng khoảng 2870 kJ/mol. Rõ ràng các phản ứng đi kèm không cho hiệu quả 100%. Năng lượng "mất mát" được phóng thích dưới dạng nhiệt và có thể hỗ trợ để duy trì cho cơ thể một thân nhiệt ổn định. Hô hấp có một "hiệu quả nhiên liệu" vào khoảng 40% và về khía cạnh này có thể sánh kịp với các nhà máy phát điện tốt nhất chạy bằng dầu. Các động cơ đốt trong có hiệu quả nhiên liệu khoảng 20-25%.

11. SINH HOÁ QUANG HỢP

Mục tiêu

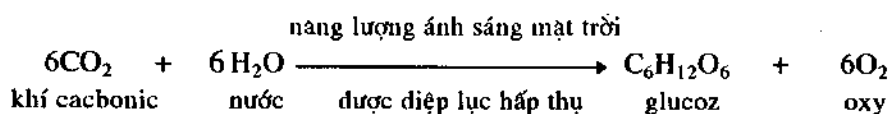
Sau khi nghiên cứu bài này, bạn có thể :

- Viết phương trình tóm tắt về quang hợp.
- Trình bày thí nghiệm đo cường độ quang hợp trong thực vật thủy sinh Elodea và vẽ biểu đồ có ghi chú đầy đủ về thiết bị đã sử dụng.
- Vẽ đồ thị về tốc độ quang hợp theo cường độ ánh sáng ở hai nhiệt độ khác nhau và giải thích tại sao kết quả thu được lại ủng hộ giả thuyết cho rằng quang hợp được tiến hành trong hai giai đoạn.
- Nói rõ các biến đổi hoá học xảy ra trong phản ứng sáng và phản ứng tối của quang hợp và vẽ sơ đồ dòng để tóm tắt mối quan hệ giữa hai quá trình này.
- Mô tả cấu trúc của lục lạp và nêu vai trò của chúng trong quang hợp.
- Giải thích các thuật ngữ : phổ hoạt động và phổ hấp thụ.
- Mô tả các phản ứng sáng của quang hợp và giải thích mối quan hệ của chúng với cơ chế hoá thẩm để tổng hợp ATP.
- Phân biệt giữa phosphorin hoá vòng và không vòng.
- Vẽ và giải thích các sơ đồ dòng về con đường sinh hoá gồm các phản ứng tối của quang hợp.
- Giải thích thuật ngữ điểm bù.
- Giải thích thuật ngữ hô hấp sáng.
- Mô tả ngắn gọn về sinh hoá của quang hợp C_4 và giải thích tại sao con đường này là quan trọng.

11.1. MỞ ĐẦU

Quang hợp là quá trình nhờ đó cây xanh hấp thụ năng lượng ánh sáng mặt trời và biến đổi nó thành năng lượng hoá học tích lũy trong các phân tử hydrat cacbon. Đó là quá trình có ý nghĩa lớn bởi vì trực tiếp hay gián tiếp, quang hợp tạo nên hầu như toàn bộ hợp chất cacbon trong cơ thể sống.

Có thể biểu diễn quá trình quang hợp theo phương trình tóm tắt sau :

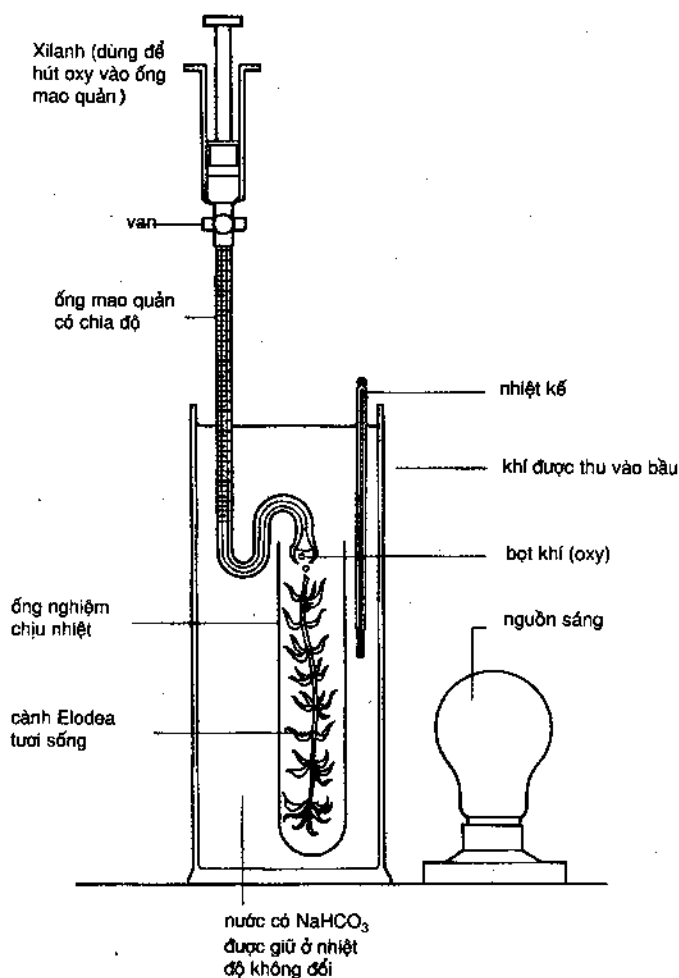


Cần lưu ý rằng phương trình này chính là sự đối chiều của phương trình hô hấp tóm tắt và trong nhiều khía cạnh thì hai quá trình này bổ sung cho nhau. Vậy ta nên xem lại con đường sinh hoá của hô hấp được trình bày trong Bài 10, để hiểu được các con đường tương tự tham gia trong quang hợp.

11.2. CÁC NHÂN TỐ HẠN CHẾ CƯỜNG ĐỘ QUANG HỢP

Phương trình tóm tắt quá trình quang hợp không nói gì về các bước trung gian. Tuy nhiên, nhờ các thí nghiệm đơn giản có thể chứng minh rằng ít ra có hai hệ phản ứng riêng biệt tham gia trong quá trình quang hợp.

Hình 11.1 minh hoạ thiết bị đo cường độ quang hợp của cây thủy sinh *Elodea*. Đặt lộn ngược một nhánh *Elodea* vừa cắt vào trong dung dịch hydrocacbonat natri (NaHCO_3). Dung dịch này đóng vai trò là nguồn cung cấp khí cacbonic. Dưới điều kiện đó và khi được chiếu sáng mạnh, *Elodea* tạo các bọt khí oxy. Từ đầu cuối bị cắt của thân *Elodea*, bọt khí oxy xuất hiện và được thu lại trong bầu ở đáy của máy đo. Từ đó, nhờ ống tiêm có thể hút oxy vào ống mao quản. Thể tích khí thu được trong khoảng thời gian xác định cho ta một số đo trực tiếp về cường độ quang hợp. Có thể nghiên cứu ảnh hưởng của cường độ ánh sáng khác nhau nhờ xê dịch nguồn sáng đến gần hay cách xa máy đo (chú ý rằng cường độ ánh sáng đến cành *Elodea* tỷ lệ nghịch với bình phương khoảng cách từ nguồn chiếu



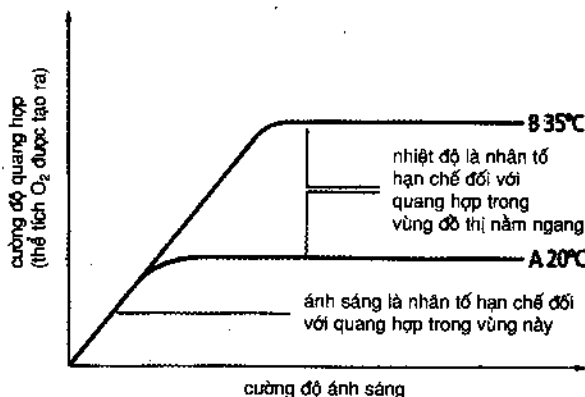
Hình 11.1. Đo tốc độ quang hợp ở cây thủy sinh (*Elodea*)

sáng). Tương tự như vậy, có thể nghiên cứu ảnh hưởng của nhiệt độ nhờ biến đổi nhiệt độ của nước xung quanh.

Kết quả thu được từ hai loại thí nghiệm tiến hành ở các nhiệt độ khác nhau được tóm tắt ở hình 11.2. Từ đồ thị này, ta có thể thấy rằng ở mức chiếu sáng thấp, cường độ quang hợp có thể tăng lên khi tăng cường độ ánh sáng. Điều đó phù hợp với phần dốc nghiêng ban đầu của mỗi một trong hai đồ thị. Ở mức chiếu sáng cao hơn thì đồ thị đạt mức nằm ngang (mức tới hạn - plateau level), biểu thị cường độ quang hợp cực đại có thể đạt được trong điều kiện riêng của thí nghiệm. Khi xuất hiện cực đại này thì dù tiếp tục tăng cường độ ánh sáng, cường độ quang hợp vẫn không thay đổi.

Ở mức chiếu sáng thấp, hai đường biểu diễn trùng nhau. Trong khoảng đồ thị này thì toàn bộ quá trình quang hợp chịu sự chi phối của ánh sáng và vì vậy ánh sáng là nhân tố hạn chế quang hợp. Mặt khác, ở mức chiếu sáng cao hơn, sự khác nhau trong nhiệt độ trở nên quan trọng, trong đó, đồ thị B (35°C) đạt mức nằm ngang cao hơn so với đồ thị A (20°C). Do đó, cường độ quang hợp không còn bị ánh sáng hạn chế nhưng lại phụ thuộc vào nhiệt độ và ở đây, nhiệt độ lại trở thành nhân tố hạn chế. Những quan sát này cho ta cơ sở vững chắc để giả thiết rằng quang hợp xảy ra theo hai giai đoạn riêng biệt. Giai đoạn đầu chỉ bao gồm các phản ứng quang hoá do tốc độ của các phản ứng này phụ thuộc trực tiếp vào cường độ ánh sáng, và không chịu ảnh hưởng của nhiệt độ. Giai đoạn thứ hai thường gồm các phản ứng không quang hoá do enzym điều tiết và chịu ảnh hưởng mạnh của nhiệt độ.

Các thí nghiệm tương tự tiến hành với việc cung cấp lượng khí cacbonic khác nhau cho cây cho thấy rằng ở cường độ ánh sáng thấp thì quang hợp không chịu ảnh hưởng bởi nồng độ khí cacbonic, còn khi đạt tới mức giới hạn ở cường độ ánh



Hình 11.2. Các nhân tố hạn chế đối với quang hợp

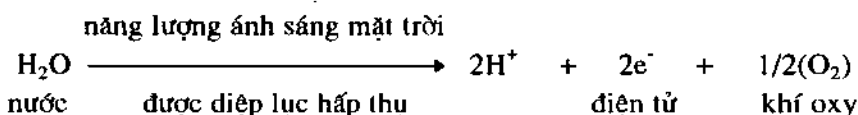
sáng cao hơn, tốc độ quang hợp biến đổi theo phương thức như với nhiệt độ. Từ đó đi đến kết luận rằng khí cacbonic được dùng trong giai đoạn thứ hai của quang hợp, bởi vì giống như nhiệt độ, nồng độ khí cacbonic hoạt động như một nhân tố hạn chế cho giai đoạn thứ hai.

11.3. CÁC PHẢN ỨNG SÁNG VÀ TỐI CỦA QUÁ TRÌNH QUANG HỢP

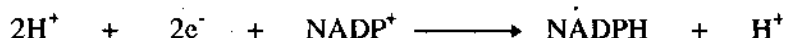
Từ thí nghiệm dùng các nguyên tố **đồng vị phóng xạ** như của cacbon và oxy để "đánh dấu" các chất cần thiết dưới dạng nguyên liệu thô cho quá trình quang hợp, người ta đã có được nhiều bằng chứng cho rằng quang hợp là một quá trình hai giai đoạn. Ví dụ, lúc đầu

người ta cho rằng oxy do quang hợp tạo ra bắt nguồn từ khí cacbonic. Song các thí nghiệm dùng $^{18}\text{O}_2$ (một đồng vị phóng xạ "nặng" của oxy trong đó nguyên tử có khối lượng nguyên tử tương đối là 18 chứ không phải là 16 như ở đồng vị phổ biến của oxy) cho thấy quan niệm trên là không đúng. Cho C^{18}O_2 vào cây, nghĩa là CO_2 được đánh dấu với nguyên tử $^{18}\text{O}_2$, thì tế bào thực vật kết hợp các nguyên tử này vào hydrat cacbon trong khi bổ sung H_2^{18}O cho cây, tế bào giải phóng ^{18}O dưới dạng khí oxy.

Rõ ràng tất cả oxy do quang hợp giải phóng ra là bắt nguồn từ nước theo phương trình sau :



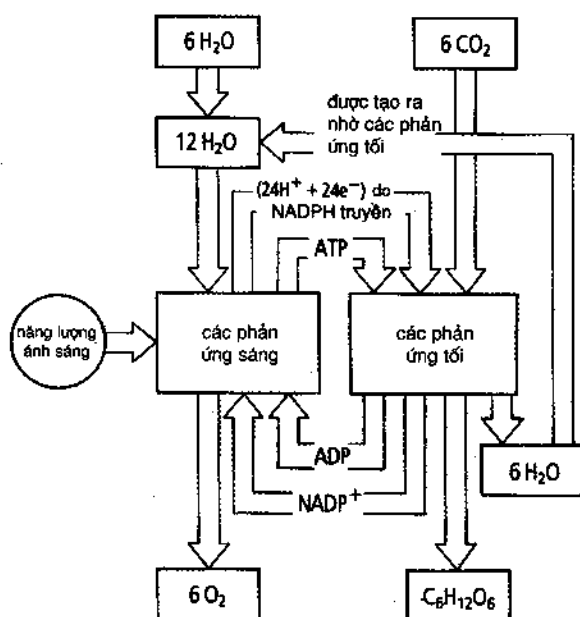
Phản ứng này gọi là **quang phân ly** (light splitting) nước và là biến đổi hoá học chủ yếu trong chuỗi phản ứng gọi là phản ứng sáng của quang hợp. Các phản ứng này cung cấp năng lượng để tổng hợp ATP từ ADP và phosphat vô cơ và cuối cùng chuyển các ion hydro (H^+) và điện tử (e^-) cho NADP (*nicotinamid adenin dinucleotid photphat*) hình thành NADPH :



NADPH có chức năng như là một **chất mang hydro** trong hô hấp. (Bài 8 đã trình bày cấu trúc hoá học của NAD và NADP. NADP chỉ khác với NAD là có thêm một nhóm phosphat).

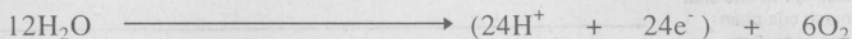
Khí cacbonic - nguyên liệu thô được sử dụng trong loạt phản ứng hoàn toàn riêng biệt gọi là **phản ứng tối** hay **phản ứng tổng hợp** của quang hợp. Các phản ứng này không yêu cầu trực tiếp ánh sáng nhưng dùng năng lượng từ ATP và NADPH để tổng hợp hydratecacbon.

Hình 11.3 tóm tắt mối quan hệ giữa các phản ứng sáng và phản ứng tối do các phương trình riêng rẽ của chúng được cân bằng để tạo nên phương trình chung cho quang hợp như sau :

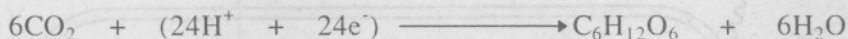


Hình 11.3. Sơ đồ tóm tắt quá trình quang hợp

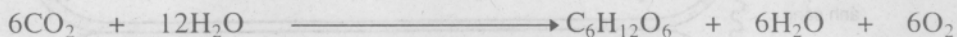
Phản ứng sáng :



Phản ứng tối :



Phản ứng chung :



Trong phương trình này, nước vừa là nguyên liệu vừa là sản phẩm. Điều đó đúng theo cơ chế quang hợp. Song, nước vừa được tạo ra, có thể được quay vòng bên trong cây và yêu cầu thực đối với nước chỉ là $6\text{H}_2\text{O}$. Nếu ta ước lượng nước "dư ra" trên hai phía của phương trình thì ta có phương trình tóm tắt cho quang hợp như đã quen biết trước đây.

Phần còn lại của Bài này sẽ trình bày sinh hoá học của các phản ứng sáng và tối và thảo luận về mối quan hệ giữa lục lạp và quang hợp. Các Bài 38, 39, 40 trình bày chi tiết về cấu trúc lá và các đặc tính thích nghi quang hợp khác của cây.

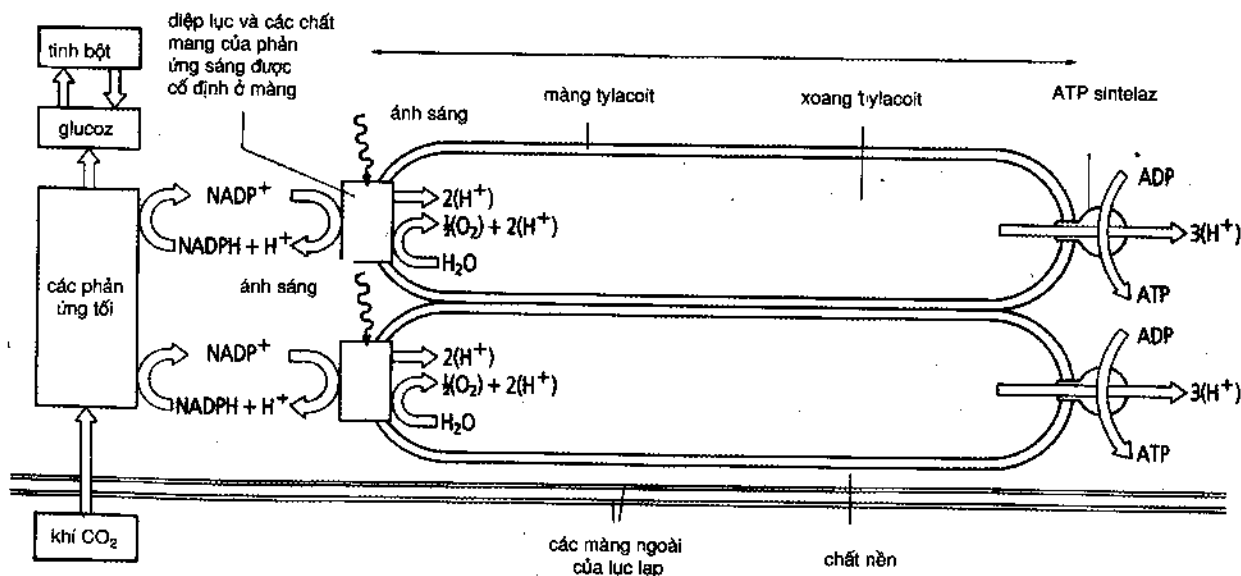
11.4. LỤC LẠP VÀ QUANG HỢP

Lục lạp là bào quan thực hiện quang hợp của tế bào cây xanh. Bài 7 đã trình bày cấu trúc cơ bản của lục lạp. Hình 11.4 là ảnh hiển vi điện tử của lục lạp.



Hình 11.4. Ảnh hiển vi điện tử của lục lạp

Giống như ty thể, lục lạp được bao bọc bằng một cặp màng. Song ở phần dịch bên trong hay **chất nền** (stroma) của lục lạp có thêm một hệ thống gồm các xoang có dạng túi gọi là **tylacoit**. Các tylacoit chồng lên nhau giống như chồng đồng tiền tạo nên cấu trúc gọi là gran và các gran lại nối với nhau bằng các màng gọi là các **phiến** (lamella) (xem hình 7.10).



Hình 11.5. Quang hợp và lục lạp (thuyết hoá thẩm).

Ảnh hiển vi điện tử nhờ kỹ thuật làm đông lạnh (kỹ thuật này đã được trình bày trong Bài 6) cho thấy rằng màng của tylacoit có nhiều hạt lớn phân bố bên trong lớp kép lipid và lồi ra khỏi mặt trong và mặt ngoài. Bằng chứng hoá sinh cho rằng màng tylacoit chứa tất cả các thành phần cần để hấp thụ ánh sáng và thực hiện các phản ứng sáng của quang hợp, trong khi các phản ứng tối được tiến hành trong phần chất nền (stroma). Glucoz do phản ứng tối tạo ra được tích lũy trong các hạt tinh bột. Như vậy bên trong lục lạp có thể có hạt tinh bột.

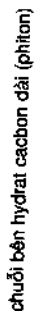
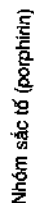
Hình 11.5 biểu thị mối liên quan giữa cấu trúc lục lạp với hoá sinh của quang hợp. Cho đến nay người ta vẫn chưa hiểu đầy đủ về cách sắp xếp này, nhưng quan niệm chung cho rằng các ion H^+ được dẫn truyền vào phần trong của tylacoit nhờ đó tạo nên sự khác biệt về pH và một điện thế mạnh thúc đẩy quá trình tổng hợp ATP. Do đó, sự hình thành ATP phụ thuộc vào cơ chế hoá thẩm rất giống với cơ chế đã sử dụng trong hô hấp. Bằng chứng hiện tại cho thấy cần 3 ion H^+ để tổng hợp một phân tử ATP thay vì 2 như trong trường hợp hô hấp.

11.5. HOÁ SINH CỦA CÁC PHẢN ỨNG

Phản ứng sáng của quang hợp hấp thụ năng lượng ánh sáng mặt trời nhờ sắc tố cảm quang như *diệp lục*, *carotenoid* và *xantophyl*. Các sắc tố này được cố định trong màng tylacoit, nhưng có thể chiết rút nhờ nghiền lá cây trong dung môi thích hợp như axeton, sau đó tách bã lá khỏi dịch chiết rồi cho bay hơi để cô dịch chiết. Có thể tách riêng các sắc tố khác nhau bằng kỹ thuật sắc ký như minh hoạ trong hình 11.6.

Sắc tố quan trọng nhất là *diệp lục a*, có dạng "kẹo que" dẹt như trong hình 11.7. Diệp lục a chứa một nguyên tử magie (Mg) nằm ở trung tâm phân tử. Cấu trúc này cho phép điện tử di chuyển tự do trên bề mặt của phân tử diệp lục chứ không bị cố định ở một chỗ. Kết quả là

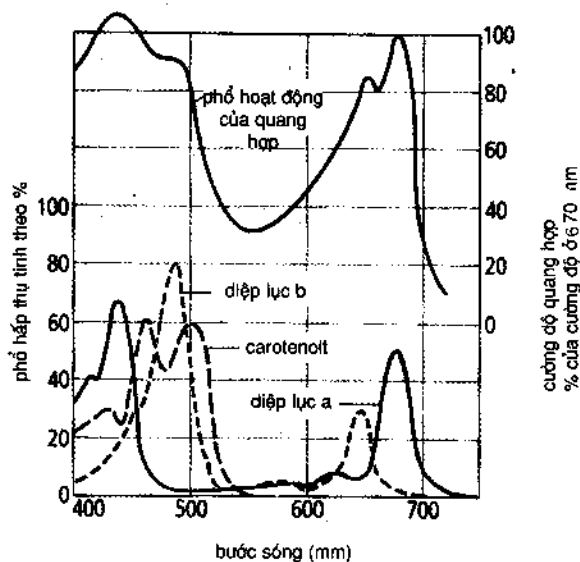
Phân tử có dạng "kẹo que"; nhóm sắc tố (porphyrin) chứa nguyên tử magiê ở trung tâm porphyrin và tương ứng với phần đầu của "kẹo que"; chuỗi bên hydrat cacbon dài thì tương ứng với que



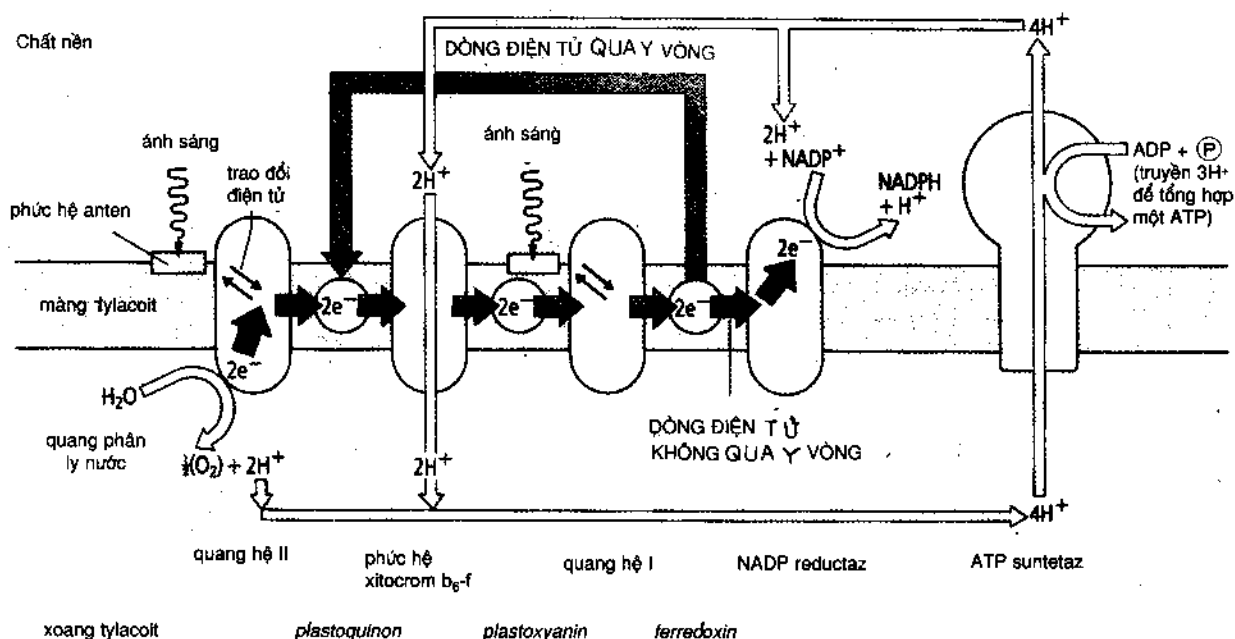
11.7 Cấu trúc của điệp lục a

93

về tầm quan trọng của diệp lục trong quá trình quang hợp của cây. Trong các màng tylacoit, các phân tử diệp lục tập hợp thành từng cụm gồm vài trăm phân tử. Mỗi cụm được gọi là một **phức hệ anten**, hấp thụ ánh sáng trên toàn bộ bề mặt. Các phân tử diệp lục trong phức hệ được sắp xếp theo cách mà dù cho năng lượng ánh sáng nhận được bởi bất kỳ phân tử nào trong phức hệ, nó đều được chuyển chỉ cho một phân tử gọi là **trung tâm hoạt động** của diệp lục. Ánh sáng do một phức hệ anten hấp thụ biến đổi thành dạng có ích khi các điện tử cao năng từ trung tâm hoạt động của diệp lục ở trạng thái kích thích trao đổi với các điện tử năng lượng thấp ở đầu chuỗi phân tử chất mang (hình 11.9).



Hình 11 - 8 So sánh phổ hoạt động của quang hợp với phổ hấp thụ của phân tử sắc tố.



Hình 11.9 Phản ứng sáng của quang hợp (thuyết hoá thẩm).

Từ hình 11.9, ta có thể thấy rằng sau khi hấp thụ năng lượng ánh sáng điện tử đi theo hai con đường khác nhau. Cả hai con đường đều hỗ trợ để bơm các ion H^+ vào xoang Tylacoit. Ở *dòng điện tử không quay vòng*, tế bào dùng năng lượng ánh sáng để quang phân ly nước, cung cấp điện tử để chuyển đến diệp lục và nâng lên mức năng lượng cao hơn. Phức hệ enzym lớn gọi là *quang hệ II* (photosystem II) thực hiện phản ứng này. Từ quang hệ II, điện tử chuyển từ chất mang này đến chất mang tiếp theo dọc theo chuỗi kể cả một phức hệ cảm quang thứ hai gọi là *quang hệ I*. Ở phần cuối của chuỗi, enzym NADP reductaz chuyển điện tử đến $NADP^+$ để tạo ra NADPH. *Plastoquinon*, *plastocyanin* và *ferredoxin* là các phân tử chất mang bé, có chức năng hấp thụ điện tử và chúng có thể di chuyển qua lại khá tự do bên trong màng cho đến khi chúng gặp chất mang khác có khả năng nhận điện tử. Sự vận động này tạo cơ sở cho một dòng điện tử thứ hai gọi là *dòng điện tử quay vòng*. Để cho dòng điện tử này có thể xảy ra thì điện tử từ quang hệ I phải chuyển từ ferredoxin đến plastoquinon trước khi quay lại quang hệ I.

Cả dòng điện vòng và không vòng đều giải phóng năng lượng và nhóm protein xitocrom gọi là *phức hệ xitocrom b_6-f* dùng năng lượng này để bơm ion H^+ qua màng. Nhờ đó tạo nên gradien H^+ , thúc đẩy tổng hợp ATP bằng enzym ATP sintetaz. Nhờ cho thêm một nhóm phosphat và ADP để tổng hợp ATP nên người ta gọi đây là phản ứng phosphoryl hoá. *Phosphoryl hoá vòng* xuất phát từ dòng điện tử quay vòng chỉ tổng hợp ATP, trong khi đó *phosphoryl hoá không vòng* từ dòng điện tử không quay vòng tạo cả ATP và NADPH. Các phản ứng tối của quang hợp cần nhiều ATP hơn so với NADPH vì thế cả hai loại dòng điện tử đều phải xảy ra để cho các chất này được tạo ra với một lượng thích hợp.

11.6. CÁC PHẢN ỨNG TỐI

Phản ứng tối hay *phản ứng tổng hợp* của quang hợp kết hợp các phân tử khí cacbonic để tạo nên glucôz. Quá trình này chuyển các nguyên tử hydro từ NADPH và cần năng lượng dưới dạng ATP.

Hình 11.10 biểu diễn con đường hoá sinh dẫn đến tổng hợp glucôz. Nó được phát minh nhờ cho cây quang hợp với khí cacbonic "đánh dấu" đồng vị phóng xạ ^{14}C . Chiếu sáng huyền dịch tảo đơn bào với chớp sáng ngắn rồi cho huyền dịch vào rượu nóng để giết chết tế bào. Do vậy làm dừng ngay tức thời các phản ứng hoá học và phát hiện được bất kỳ chất nào có hoạt tính phóng xạ có mặt trong con đường quang hợp bằng cách thay đổi thời gian chớp sáng, người ta có thể xác định thứ tự các sự kiện một cách chính xác. Điều đó có nghĩa là các chất nào xuất hiện gần phần đầu con đường thì được hình thành ngay trong chớp sáng ngắn nhất, trong khi đó các chất khác xuất hiện muộn hơn chỉ khi chiếu chớp sáng dài hơn.

Bước đầu tiên trong chuỗi phản ứng là liên kết khí cacbonic vào phân tử đường 5 cacbon *ribulôz-diphosphat (RDP)* nhờ một enzym quan trọng gọi là *ribulôz-diphosphat - cacboxilaz*. Kết quả là hình thành một chất 6 cacbon không ổn định và lập tức tách thành hai phân tử 3 cacbon. Đến lượt mình, chất 3 cacbon lại biến đổi ngay thành *glyxeraldehyl 3 phosphat (G3P)*. Như vậy đã tạo nên một "kho" dự trữ G3P và có thể được tế bào sử dụng theo phương thức khác nhau. Từ G3P có thể tổng hợp glucôz theo con đường ngược với chuỗi đường phân

glucoz trong hô hấp. Mặt khác, tế bào có thể chuyển G3P để hình thành chất béo hay protein, hay có thể phân giải thành axit piruvic và được sử dụng cho hô hấp trong ty thể. Song, quan trọng nhất là phần lớn G3P lại biến đổi thành ribulozo diphosphat khiến cho tế bào có thể hấp thụ nhiều khí cacbonic hơn. Phản ứng này kết thúc một chu trình gồm các sự kiện gọi là *chu trình Calvin*. Glucoz của tế bào có thể dùng cho hô hấp hay dự trữ dưới dạng tinh bột, tùy thuộc vào nhu cầu trao đổi chất đang tiến hành.

11.7 OXY VÀ TRẠNG THÁI CÂN BẰNG KHÍ CACBONIC

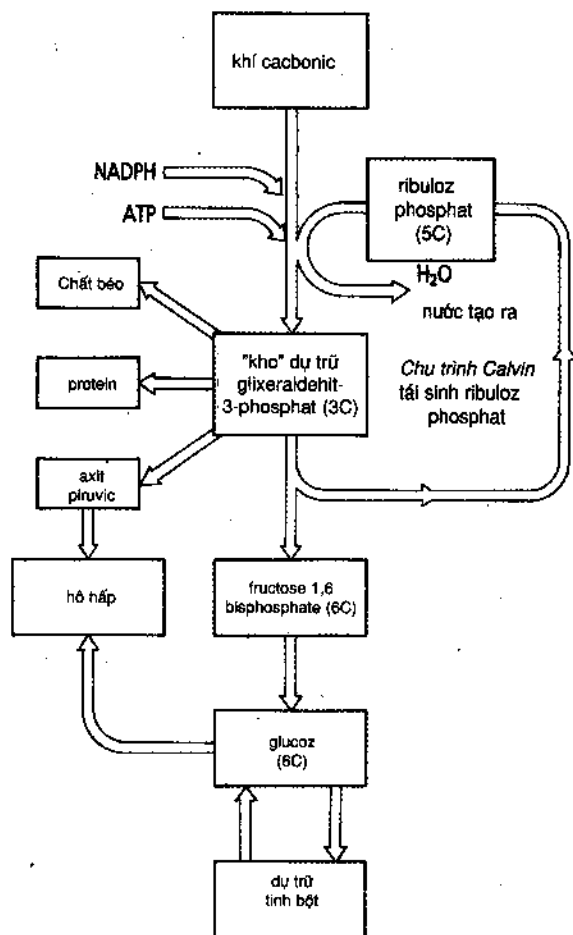
Điểm bù.

Bất kỳ lúc nào hô hấp hiệu khí cũng xảy ra trong ty thể của tế bào thực vật. Kết quả là tế bào tiêu thụ oxy và liên tục sản sinh ra CO_2 . Khi

có ánh sáng mặt trời, lục lạp dùng CO_2 và giải phóng O_2 với tốc độ khá lớn. Do đó, nói chung cây hấp thụ CO_2 và giải phóng O_2 . Trong tối, tình hình là ngược lại.

Nếu tăng từ từ cường độ ánh sáng, đến một mức nào đó sẽ không có sự hấp thụ hay giải phóng O_2 hoặc CO_2 do đó hô hấp và quang hợp hoàn toàn cân bằng nhau, người ta gọi đó là điểm bù. Đối với nhiều thực vật, điểm bù thấy ở cường độ ánh sáng khoảng 2% ánh sáng mặt trời toàn phần. Điểm bù thay đổi theo loài và chịu ảnh hưởng bởi nhiệt độ và nồng độ CO_2 môi trường.

Việc sản xuất glucoz và làm tăng chất thô thực sự chỉ có thể xảy ra khi cường độ ánh sáng ở trên điểm bù.



Hình 11.10. Phản ứng tối của quang hợp

Hô hấp sáng.

Trạng thái cân bằng oxy và CO_2 cũng phụ thuộc vào quá trình đặc biệt gọi là hô hấp sáng.

Như đã giải thích, ribuloz diphosphat (RDP) hoạt động như một chất nhận CO_2 trong giai đoạn đầu của phản ứng tối. RDP và dioxit cacbon trở thành cơ chất cho enzym ribuloz diphosphat cacboxilaz (RDP-cacboxilaz). Một phản ứng tiếp theo biến đổi sản phẩm của phản ứng do RDP-cacboxilaz xúc tác tạo thành G3P.

Đáng tiếc là RDP-cacboxilaz cũng hoạt động như một chất xúc tác cho phản ứng hoàn toàn khác trong đó oxy và RDP lại là cơ chất. Trong trường hợp này, một trong các sản phẩm là một phân tử 2-cacbon phosphoglicolat không biến đổi thành G3P.

Phosphoglicolat được tạo thành chẳng có ích lợi gì cho cây nên nó bị loại bỏ. Bằng một loạt phản ứng, phosphoglicolat bị oxy hoá thành CO_2 , nhưng không sản sinh năng lượng dưới dạng có ích. Hô hấp sáng tiêu thụ oxy và giải phóng CO_2 là một quá trình lãng phí cho cây.

Tương quan giữa mức hô hấp sáng và sự cố định CO_2 (bình thường nhờ RDP cacboxilaz) phụ thuộc vào một vài nhân tố. Oxy là một chất ức chế cạnh tranh enzym. Nói một cách khác, oxy làm giảm hiệu quả của enzym do "cạnh tranh" với cơ chất thông thường để chiếm lấy trung tâm hoạt động của RDP-cacboxilaz. (Hoạt động của các chất ức chế này đã được giải thích trong Bài 5). Bởi thế hô hấp sáng tăng lên khi nồng độ oxy cao hoặc khi nồng độ CO_2 thấp. Cả hai quá trình đều phụ thuộc vào ánh sáng và xảy ra một cách nhanh chóng hơn trong ánh sáng mạnh do lượng ribuloz diphosphat tăng lên.

Người ta ước tính rằng hô hấp sáng làm giảm năng suất tiềm tàng của quang hợp đến 30-40%. Do đó, bất kỳ cơ chế nào hạn chế sự mất mát này thì chắc chắn là rất có lợi cho thực vật.

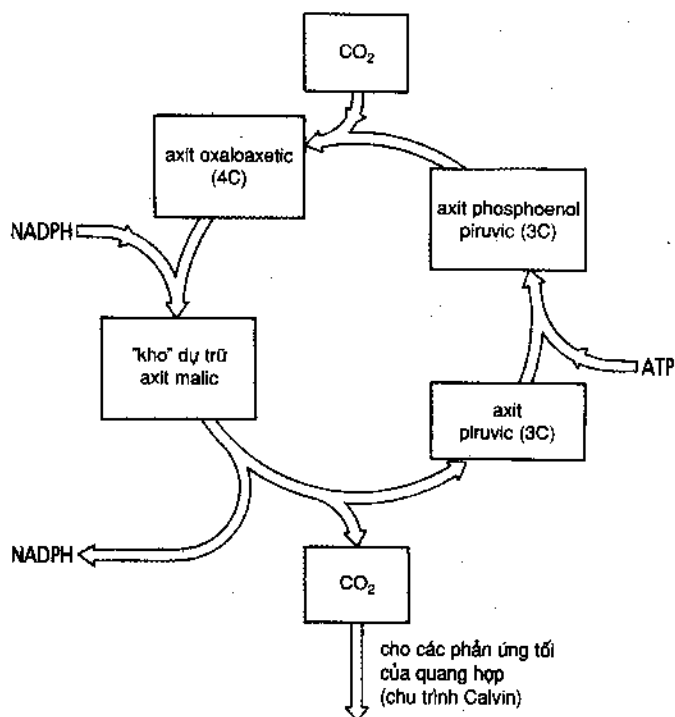
11.8 QUANG HỢP C_3 VÀ QUANG HỢP C_4 .

Thực vật thường kết hợp trực tiếp CO_2 khí quyển với RDP để tạo hợp chất 3-cacbon (cụ thể là G3P) dưới dạng sản phẩm trung gian ổn định đầu tiên trong quang hợp. Đối với phần lớn thực vật từ vùng ôn đới thì đó là phương thức sử dụng CO_2 duy nhất. Do đó những thực vật này được gọi là **thực vật C_3** .

Trong một số thực vật được gọi là **thực vật C_4** còn tồn tại một cơ chế cố định CO_2 thứ vị khác vốn thích nghi với cuộc sống trong các vùng nóng hơn hay vùng nhiệt đới. Trong các cây như vậy, kể cả mía, ngô, các lỗ khí trên lá phần lớn thời gian bị đóng lại để chống mất nước. Cường độ ánh sáng cao nhưng nồng độ CO_2 bên trong cây giảm đến mức rất thấp. Hoàn cảnh như vậy thích hợp cho hô hấp sáng và sự cố định CO_2 bình thường bị tiêu giảm. Tuy nhiên ở đây có thêm một con đường quang hợp khác được bắt đầu khi phân tử CO_2 kết hợp với phân tử 3-cacbon bắt nguồn từ axit piruvic. Chất 3-cacbon này được gọi là **axit phosphoenolpiruvic** kết hợp với CO_2 để tạo nên phân tử 4 cacbon là axit oxaloaxetic thay vì G3P như là chất trung gian ổn định đầu tiên. Theo hình 11.11, axit oxaloaxetic biến đổi thành chất thứ hai gọi là axit malic có vai trò như là kho dự trữ tạm thời CO_2 .

Trong nhiều thực vật C4, axit malic được chuyển từ tế bào này đến tế bào khác và tập trung với nồng độ cao trong các mô riêng biệt, trong đó có thể tiến hành các phản ứng khác của quang hợp với hiệu quả cực đại. Thí dụ, ở lá ngô, axit malic được chuyển từ tế bào thịt lá đến tế bào bao quanh các bó mạch. Ở các bó mạch thường duy trì nồng độ O_2 thấp.

Ở cây sa mạc như xương rồng, lỗ khí mở ban đêm và đóng ban ngày. CO_2 được cố định thành axit malic ban đêm và sử dụng trong ngày khi tế bào tiến hành các phản ứng quang hợp phụ thuộc ánh sáng. Quang hợp C4 hoạt động hiệu quả ở nồng độ CO_2 rất thấp và cường độ ánh sáng rất cao. Trong các điều kiện thích hợp, thực vật C4 tạo nhiều glucôz trên đơn vị diện tích lá và sinh trưởng nhanh chóng hơn nhiều so với thực vật C3.



Hình 11.11. Cố định CO_2 trong quang hợp C4

Phần B : SINH LÝ HỌC - CHỨC NĂNG CỦA CƠ QUAN

12. DINH DƯỠNG VÀ CHẾ ĐỘ ĂN

Mục tiêu :

Sau khi nghiên cứu bài này, bạn có thể :

- Vẽ được biểu đồ phân loại các dạng dinh dưỡng và định nghĩa được các dạng chính.
- Thống kê được các chất chính có mặt trong một chế độ ăn cân đối.
- Hiểu được hydrat cacbon và lipit là các chất cung cấp năng lượng trong chế độ ăn.
- Hiểu được protein và các chất khác trong chế độ ăn là nguyên liệu cho sự tăng trưởng và tái tạo.
- Thống kê được những vitamin chính trong chế độ ăn của con người và khái quát tầm quan trọng của chúng.
- Thống kê được những nguyên tố vô cơ chính có trong chế độ ăn của con người và chức năng của chúng.

12.1. CÁC DẠNG DINH DƯỠNG

Tất cả các cơ thể sống đều phải thu nhận rất nhiều các chất hoá học từ môi trường xung quanh. Những chất này giữ vai trò rất quan trọng trong việc duy trì hoạt động sống, bởi vì mỗi cơ thể đều phải thực hiện một chu trình liên tục phân huỷ và tái tạo ở mức độ phân tử. Các chất cặn bã được đào thải ra khỏi cơ thể và những nguyên liệu mới lúc nào cũng cần có sự sinh trưởng, tái tạo và cung cấp năng lượng. Các dạng dinh dưỡng chính được liệt kê ở hình 12-1 và được mô tả như sau:

Tự dưỡng

Các cơ thể tự dưỡng tiếp nhận năng lượng trực tiếp từ môi trường xung quanh và sử dụng những chất vô cơ đơn giản như dioxit cacbon, nước, muối nitrat và amon để tạo nên những cơ chất sinh học phức tạp cần cho sự sống. Dạng tự dưỡng quan trọng nhất là quá trình quang hợp được thực hiện bởi cây xanh. Các chất giàu năng lượng do cây xanh sản sinh ra sẽ là nguồn dự trữ năng lượng hoá học cho các sinh vật khác khai thác bằng nhiều cách khác nhau. Một dạng khác của tự dưỡng là quá trình hoá tổng hợp ở vi khuẩn, chúng tiếp nhận năng lượng bằng cách oxy hoá các chất vô cơ đơn giản ở môi trường. Ví dụ như đã mô tả trong bài 62 vi khuẩn nitrat hoá giữ vai trò rất quan trọng trong quá trình sinh nitrat bằng cách oxy hoá các ion amon (NH_4^+) thành dạng nitrit (NO_2^-) và nitrat (NO_3^-).

Dị dưỡng

Các cơ thể dị dưỡng tiếp nhận các cơ chất giàu năng lượng bằng cách phân huỷ các hợp chất cacbon thu được từ thân thể các cơ thể khác. Sự phân huỷ này còn gọi là *sự tiêu hoá*, nó còn cung cấp một số chất khác như axit amin, monosaccarit để tạo nên các protein và hydrat cacbon của chính mình. Có vài dạng dị dưỡng khác nhau, mỗi dạng lại có các phương pháp tiếp nhận thức ăn khác nhau.

1. Dinh dưỡng kiểu động vật.

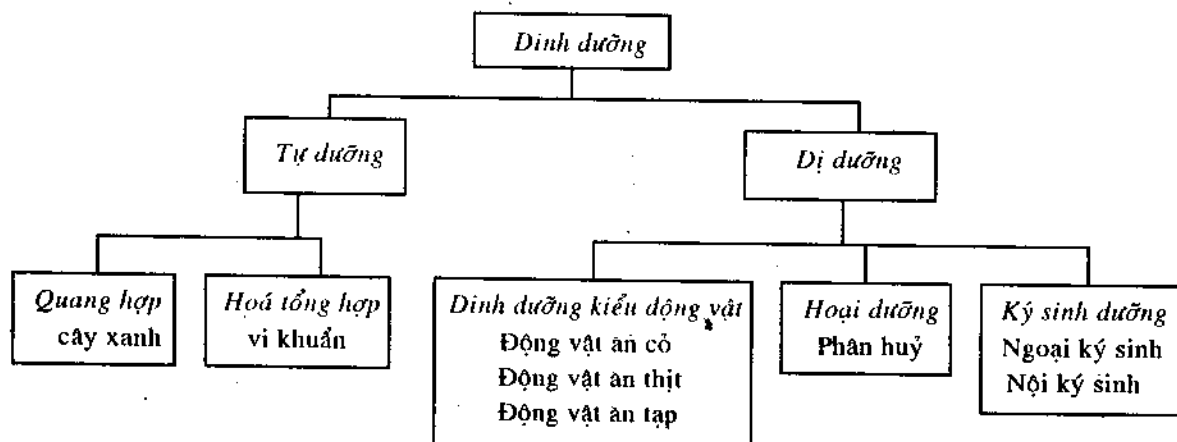
Những cơ thể dinh dưỡng kiểu động vật ăn những thức ăn hữu cơ phức tạp. Khi vào cơ thể chúng được tiêu hoá và tạo ra những cấu phần hoá học nhỏ hơn thuận lợi cho việc hấp thụ.

Đa số động vật dinh dưỡng theo kiểu này. Thỏ, trâu bò và một số súc vật khác sống được chủ yếu là nhờ ăn rau, cỏ nên chúng thường được gọi là *động vật ăn cỏ*. *Động vật ăn thịt* thường ăn con mồi của mình, sau khi bắt và giết nó, một số loài động vật và người có một chế độ ăn hỗn hợp, ăn cả thức ăn có nguồn gốc động vật và thực vật cho nên gọi là *động vật ăn tạp*.

Các loài động vật dinh dưỡng theo kiểu này thuộc loại tiến hoá nhất trong tất cả các loại sinh vật. Cụ thể là chúng có các cơ quan cảm giác rất phát triển, có hệ thống thần kinh dùng để phát hiện và nhận biết thức ăn và có thể chuyển động từ nơi này đến nơi khác để không bao giờ bị chết đói. Việc tìm kiếm thức ăn giữ vai trò rất quan trọng và nhiều đặc điểm tiến hoá của loài động vật có vú sẽ được trình bày trong những bài tiếp theo đây của mục này.

2. Hoại dưỡng. Các sinh vật hoại dưỡng sống chủ yếu nhờ các chất hữu cơ đã chết hoặc hơi thối. Chúng bao gồm các loại nấm và vi khuẩn. Những sinh vật này giải phóng ra các enzym tiêu hoá để phân huỷ các chất hữu cơ có trong môi trường xung quanh chúng và hấp thu các chất hoà tan đơn giản vừa sản sinh ra.

Trong hệ sinh thái tự nhiên, các sinh vật hoại dưỡng giữ vai trò quan trọng vì chúng hoạt động như một *tác nhân phân huỷ* và nhờ đó các chất dinh dưỡng quan trọng được tái sử dụng. Không có hoạt động của các tác nhân phân huỷ, các chất này sẽ tồn tại mãi trong xác động vật và thực vật, rồi sau đó phát tán đi và làm vấy bẩn khắp nơi.



Hình 12-1: Phân loại dinh dưỡng

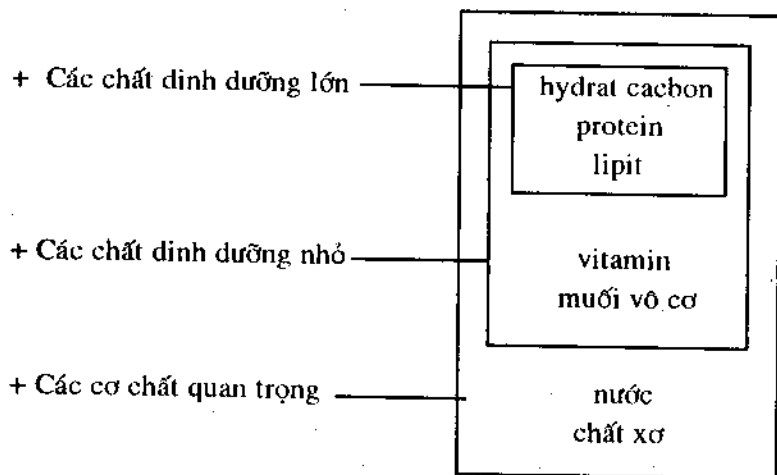
3. Ký sinh dưỡng. Ký sinh trùng là sinh vật lấy thức ăn từ thân thể đang sống của một loài sinh vật khác được gọi là vật chủ. Mối liên quan giữa ký sinh trùng và vật chủ của chúng rất đa dạng. Muỗi hút máu người nên được coi là ký sinh trùng bên ngoài hay là *ngoại ký sinh trùng*. Sự liên quan này chỉ là tạm thời và thoáng qua và dường như không để lại thương tổn nào đáng kể. Trong khi đó ký sinh trùng sốt rét cũng do loại muỗi nói trên truyền thì lại là ký sinh trùng bên trong hay là *nội ký sinh trùng*. Chúng sống thường xuyên trong cơ thể vật chủ và có thể gây ra những tổn thương đáng kể, thậm chí làm chết vật chủ.

Tất cả các sinh vật dị dưỡng cuối cùng đều phụ thuộc vào các sinh vật tự dưỡng như là nguồn chất hữu cơ có sẵn. Trong khi đó các sinh vật tự dưỡng lại dựa vào các tác nhân phân huỷ để được cung cấp thường xuyên những cơ chất đơn giản, cần thiết với tính chất là nguyên liệu. Do có sự tác động qua lại của các dạng dinh dưỡng này mà một chủ thể quan trọng của sinh thái học đã ra đời và nó sẽ được bàn luận một cách chi tiết hơn ở phần E của cuốn sách này.

Phần còn lại của bài giảng này và 3 bài giảng tiếp theo sẽ xem xét những vấn đề dinh dưỡng chủ yếu ở người và động vật có vú, bắt đầu bằng việc xem xét các cơ chất cần thiết cho chế độ ăn của người.

12-2. CHẾ ĐỘ ĂN CÂN BẰNG CỦA NGƯỜI

Một chế độ ăn cân bằng là chế độ ăn có thể cung cấp đầy đủ những chất cần thiết cho sự sinh trưởng và phát triển bình thường, cho sự duy trì cơ thể ở trong trạng thái khoẻ mạnh. Theo quan điểm trên về mặt dinh dưỡng mà nói thì có rất nhiều chế độ ăn thoả mãn yêu cầu này. Trong một chế độ ăn cân bằng nguồn thực phẩm có thể rất khác nhau, nhưng nhóm chất chỉ ra trong hình 12-2 thì bao giờ cũng phải có.



Hình 12-2. Thành phần của một chế độ ăn cân bằng

Các chất dinh dưỡng tham gia trực tiếp vào các phản ứng hoá học của cơ thể và góp phần cho sự sinh trưởng. Các hydrat cacbon, protein, lipit được coi là những chất dinh dưỡng lớn vì chúng được tiếp nhận một số lượng lớn và mỗi chất đều có thể được phân huỷ để cung

cấp năng lượng. Các chất dinh dưỡng cũng là những chất yêu cầu phải được tiêu hoá bằng phản ứng enzym trước khi hấp thu vào trong cơ thể.

Mặc dù *nước* có thể tham gia vào các phản ứng hoá học nhưng nó không được coi là một chất dinh dưỡng. Nó xuất hiện chủ yếu dưới dạng dung môi chứ không phải là nguyên liệu cần thiết cho sự sinh trưởng. *Chất xơ* hay chất sợi là tên gọi của loại chất không thể tiêu hoá được, chủ yếu là xelluloz. Chúng có thể đi qua hệ thống tiêu hoá mà không thay đổi gì. Điều quan trọng là chúng tạo khuôn cho khối thức ăn ở trong ruột, làm cho thức ăn có thể chuyển động dễ dàng nhờ sự co thắt của cơ trơn thành ruột. Mặc dù không có giá trị về mặt dinh dưỡng nhưng chất xơ là thành phần rất quan trọng của một chế độ ăn đầy đủ.

Tất cả các chất dinh dưỡng có trong chế độ ăn của con người đều thực hiện ít nhất một trong ba chức năng chính. Chúng có thể được sử dụng cho hô hấp tế bào, có nghĩa là như một *nguồn năng lượng*, được dùng như các *nguyên liệu cấu trúc* hoặc chúng có thể hoạt động như các *yếu tố điều hoà*. Các yếu tố điều hoà này bao gồm các chất như vitamin, các muối vô cơ, chúng chỉ cần với một số lượng rất nhỏ. Chúng quyết định toàn bộ quá trình sinh trưởng trong khi chúng không phải là các nguyên liệu cấu trúc. Ví dụ như vitamin D rất cần cho sự phát triển của xương bình thường nhưng nó lại không tham gia vào trong cấu trúc xương. Các yêu cầu của một chế độ ăn cân đối được miêu tả trong giới hạn của 3 chức năng chủ yếu này.

12.3. VIỆC CUNG CẤP NĂNG LƯỢNG TỪ CHẾ ĐỘ ĂN

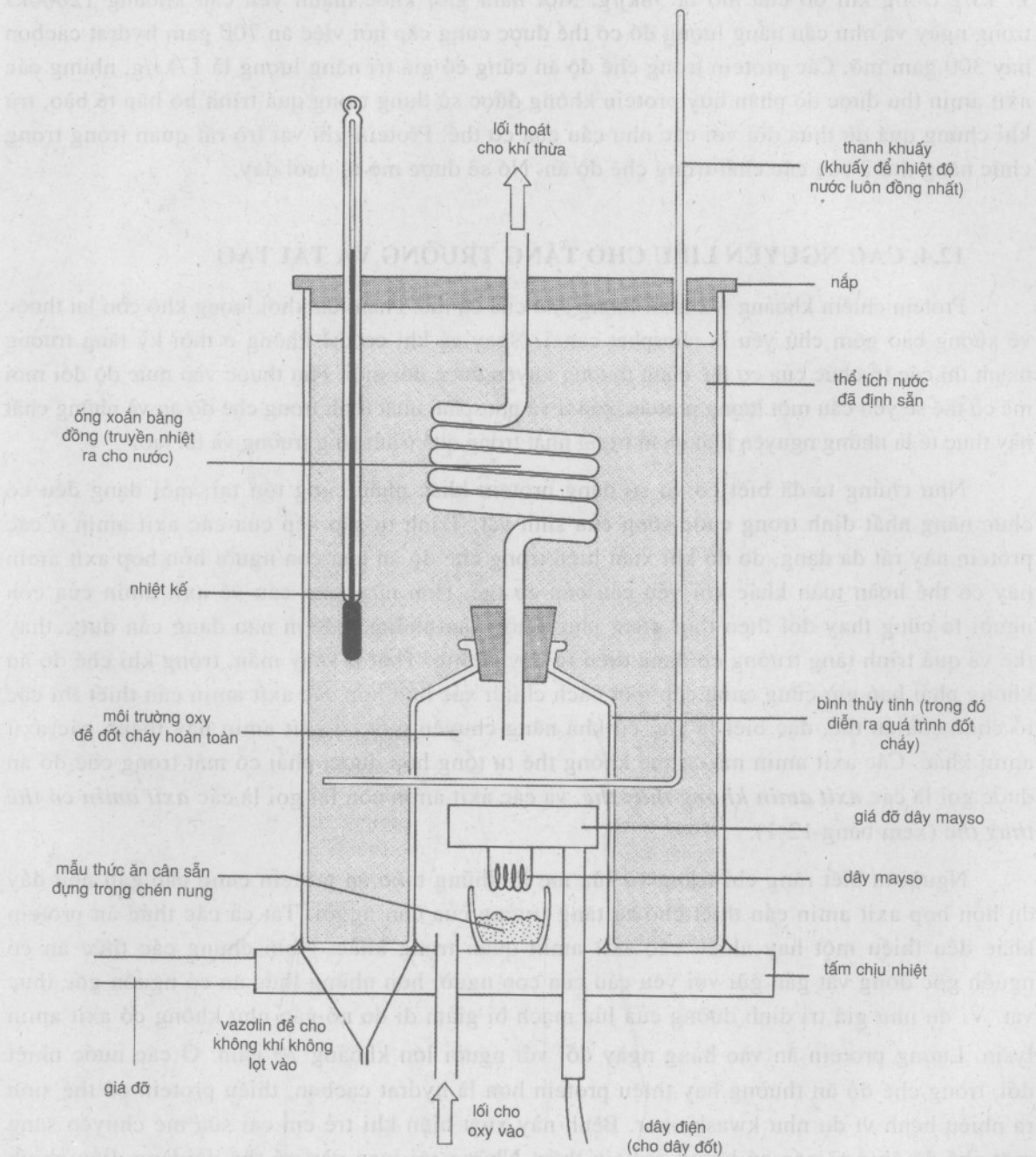
Hydrat cacbon và lipit là những chất chủ yếu được sử dụng cho hô hấp tế bào và sản sinh năng lượng. Các thức ăn chứa hydrat cacbon có thể mua với giá rất rẻ và ở các nước nghèo, chúng cung cấp khoảng 80% toàn bộ năng lượng trong chế độ ăn của con người.

Như đã tìm hiểu trong bài 3, hydrat cacbon bao gồm các đường đơn (monosaccharit) ví dụ như *glucoz* và *fructoz*, các đường đôi (disaccharit) như *maltoz*, *lactoz*, *sucroz* và đường phức (polysaccharit) như *tinh bột*, *glycogen* và *xelluloz*.

Trong số các chất kể trên thì polisaccharit xuất hiện trong chế độ ăn với một lượng lớn. Tinh bột là chất dự trữ hydrat cacbon chủ yếu ở thực vật. Tinh bột chiếm tới 50% khối lượng thức ăn, ví dụ như trong bánh mì hoặc khoảng 20% trong khoai tây. Xelluloz là chất tham gia vào cấu trúc vách tế bào thực vật. Nó không bị phân huỷ trong hệ tiêu hoá của con người nhưng được sử dụng như nguồn năng lượng trong chế độ ăn của các động vật ăn cỏ, ví dụ như cừu và trâu, bò. Sucroz là dạng phổ biến của đường, được sử dụng rộng rãi trong nấu nướng với tư cách là chất làm ngọt. Trong cơ thể tất cả các hydrat cacbon khác nhau này đều được biến đổi thành glucoz, nhiên liệu chủ yếu cho hô hấp tế bào.

Các lipit cũng thường xuất hiện trong các chế độ ăn bao gồm *mỡ* và *dầu*. Chúng có thể được sử dụng cho hô hấp tế bào bằng cách biến đổi thành glucoz hay axetyl-CoA. Cấu trúc hoá học của lipit được mô tả trong bài 6. Các thức ăn như bơ, macgarin, fomat và sữa là những chất chứa nhiều mỡ; trứng, cá, thịt và bánh mì cũng chứa một lượng đáng kể. Dầu chủ yếu có nguồn gốc từ thực vật và được sử dụng trong đun nấu. Ở những nước phát triển, việc sử dụng mỡ và dầu ngày càng tăng và hiện nay chúng cung cấp khoảng 40% nhu cầu năng lượng hàng ngày. Các loại mỡ no làm tăng lượng cholesterol trong máu và đó chính là yếu tố góp phần làm xuất hiện sỏi mật và nhồi máu cơ tim.

Giá trị năng lượng của các loại thực phẩm khác nhau được xác định bằng nhiệt lượng kế (calorimeter), dụng cụ này hoạt động dựa trên nguyên tắc thu nhiệt sản sinh ra trong quá trình đốt cháy thức ăn, và thường trong môi trường có oxy. Sơ đồ thiết kế đơn giản của calorimeter được mô tả trong hình 12.3. Mẫu thức ăn được đưa vào một bình sắt và cho một luồng oxy thổi nhẹ qua máy. Khi nhiệt độ trong bình ổn định, thức ăn được đốt cháy bằng một dây mayso. Khi quá trình đốt cháy đang diễn ra, nước trong các ống dẫn xung quanh được khuấy lên để cho nó nóng đều và



Hình 12.3. Một máy đo nhiệt lượng đơn giản

hiệt độ cuối cùng của nước được đọc qua nhiệt kế. Từ đó trên cơ sở thể tích nước đã biết, lượng nhiệt sản sinh ra có thể tính toán được. Cho đến nay, giá trị nhiệt lượng của thức ăn được đo bằng calo. Một calo là lượng nhiệt cần thiết để đun nóng 1cm^3 nước lên 1°C . Calo có thể thay thế bằng một đơn vị khác là jun (joule). Giá trị nhiệt lượng thường được đo bằng đơn vị kilojun trên gam (kJ/g). Cách đổi đơn vị như sau : $1\text{ calo} = 4,8\text{ jun}$.

Tính toán theo phương pháp này thì hydrat cacbon có giá trị nhiệt lượng trung bình là 17 kJ/g trong khi đó của mỡ là 38 kJ/g . Một nam giới khoẻ mạnh yêu cầu khoảng 12000 kJ trong ngày và nhu cầu năng lượng đó có thể được cung cấp bởi việc ăn 700 gam hydrat cacbon hay 300 gam mỡ. Các protein trong chế độ ăn cũng có giá trị năng lượng là 17 kJ/g , nhưng các axit amin thu được do phân huỷ protein không được sử dụng trong quá trình hô hấp tế bào, trừ khi chúng quá dư thừa đối với các nhu cầu của cơ thể. Protein giữ vai trò rất quan trọng trong chức năng thứ 2 của các chất trong chế độ ăn. Nó sẽ được mô tả dưới đây.

12.4. CÁC NGUYÊN LIỆU CHO TĂNG TRƯỞNG VÀ TÁI TẠO

Protein chiếm khoảng $1/2$ khối lượng khô của cơ thể. Phần lớn khối lượng khô còn lại thuộc về xương bao gồm chủ yếu là phosphat canxi. Ngay cả khi cơ thể không ở thời kỳ tăng trưởng mạnh thì các tổ chức của cơ thể cũng thường xuyên được đổi mới. Phụ thuộc vào mức độ đổi mới mà cơ thể sẽ yêu cầu một lượng protein, canxi và phosphat nhất định trong chế độ ăn và những chất này thực tế là những nguyên liệu quan trọng nhất trong quá trình tăng trưởng và tái tạo.

Như chúng ta đã biết có vô số dạng protein khác nhau cùng tồn tại, mỗi dạng đều có chức năng nhất định trong cuộc sống của sinh vật. Trình tự sắp xếp của các axit amin ở các protein này rất đa dạng, do đó khi xuất hiện trong chế độ ăn của con người hỗn hợp axit amin này có thể hoàn toàn khác với yêu cầu của cơ thể. Hơn nữa, nhu cầu về axit amin của con người ta cũng thay đổi theo thời gian, phụ thuộc vào những protein nào đang cần được thay thế và quá trình tăng trưởng có đang diễn ra hay không. Thật là may mắn, trong khi chế độ ăn không phải bao giờ cũng cung cấp một cách chính xác hỗn hợp các axit amin cần thiết thì các tổ chức của cơ thể, đặc biệt là gan có khả năng chuyển một số axit amin này thành các axit amin khác. Các axit amin mà cơ thể không thể tự tổng hợp được, phải có mặt trong chế độ ăn được gọi là các **axit amin không thay thế**, và các axit amin còn lại gọi là các **axit amin có thể thay thế** (xem bảng 12-1).

Người ta biết rằng chỉ trứng và sữa mẹ là những thức ăn protein cung cấp gần như đầy đủ hỗn hợp axit amin cần thiết cho sự tăng trưởng của con người. Tất cả các thức ăn protein khác đều thiếu một hay nhiều các axit amin quan trọng khác. Nhìn chung các thức ăn có nguồn gốc động vật gần gũi với yêu cầu của con người hơn những thức ăn có nguồn gốc thực vật. Ví dụ như giá trị dinh dưỡng của lúa mạch bị giảm đi do nó gần như không có axit amin lysin. Lượng protein ăn vào hàng ngày đối với người lớn khoảng 70 gam . Ở các nước nhiệt đới, trong chế độ ăn thường hay thiếu protein hơn là hydrat cacbon, thiếu protein có thể sinh ra nhiều bệnh ví dụ như kwashiorkor. Bệnh này xuất hiện khi trẻ em cai sữa mẹ chuyển sang một chế độ ăn ngũ cốc có lượng protein thấp. Những rối loạn này có thể dễ dàng điều chỉnh lại bằng cách bổ sung vào chế độ ăn những thức ăn giàu chất dinh dưỡng.

Sự đổi mới các chất ở trong xương ít hơn sự đổi mới của protein, do đó canxi và phosphat chủ yếu cần một lượng nhỏ trong chế độ ăn. Đối với người lớn, lượng canxi cần thiết cho cơ thể trong một ngày là 500mg. Sữa và bơ là những nguồn canxi tốt nhất. Phosphat có mặt trong tất cả các loại thực phẩm và hiếm khi thiếu hụt trong chế độ ăn. Ngoài việc tham gia vào cấu tạo xương, phosphat còn giữ vai trò quan trọng trong sự tạo ra ATP và axit nucleic, ADN và ARN.

12-5. CÁC YẾU TỐ ĐIỀU HOÀ TRONG CHẾ ĐỘ ĂN

Các yếu tố điều hoà trong chế độ ăn bao gồm vitamin và các muối vô cơ. Vitamin là những hợp chất cacbon khá phức tạp, chúng không được sản sinh ra trong cơ thể nhưng lại rất quan trọng trong quá trình chuyển hoá bình thường. Bảng 12-2 tổng kết những chức năng chính của chúng trong chế độ ăn của con người. Những chức năng khác nhau của các muối vô cơ được thống kê trong bảng 12-3.

Trong bài học này, sau khi phân tích các loại thức ăn khác nhau chúng ta thấy việc xây dựng một chế độ ăn cân bằng, đảm bảo sức khoẻ cho cơ thể là khá dễ dàng. So sánh chế độ ăn này với những gì mà thực tế con người ăn vào thì thấy con người chúng ta không bao giờ tự chọn những chế độ ăn tốt nhất. Vị giác, mùi vị và màu sắc đều ảnh hưởng tới việc lựa chọn thức ăn và những thức ăn ngon cũng có thể không được ăn chỉ vì lý do tôn giáo hay những thành kiến giản đơn. Ở những nước phát triển, quảng cáo và những áp lực xã hội cũng ảnh hưởng tới các tập quán ăn uống ví dụ như : 70% bánh mì bán ở Anh được làm bằng bột mì trắng, trong khi đó bánh mì trắng cho dù có bổ hay thêm một số chất đi chăng nữa thì về mặt dinh dưỡng cũng không tốt bằng bánh mì đen.

Do có nhiều yếu tố có ảnh hưởng đến việc lựa chọn thức ăn, đôi khi những yếu tố này lại mâu thuẫn với nhau mà con người chỉ ăn những thức ăn tương đối tốt chứ họ không chọn những chế độ ăn lý tưởng.

Bảng 12-1 : Các axit amin trong chế độ ăn của con người.

CÁC AXÍT AMIN KHÔNG THAY THẾ	CÁC AXÍT AMIN CÓ THỂ THAY THẾ
- Iơxin - izolơxin - lyzin - metionin - phenylalanin - treonin - triptophan - valin	- alanin - asparagin - axit aspartic - xystein - axit glutamic - glutamin - glysin - prolin - serin - tyrozin
Các axit amin không thay thế chỉ đối với trẻ em : acginin histidin	

Bảng 12.2. Các vitamin trong chế độ ăn của con người

	VITAMIN		TÊN HOÁ HỌC	CHỨC NĂNG TRONG CƠ THỂ	BỆNH GÂY NÊN DO THIẾU HỤT
Hoà tan trong nước	Vitamin nhóm B	B1	Tiamin	Là một phần của coenzym tiamin pyrophosphat tham gia vào hô hấp tế bào.	Beri-beri có những rối loạn về thần kinh và tim.
		B2	Riboflavin	Là một phần của coenzym FAD cần cho chuỗi hô hấp tế bào.	Ariboflavinosis : rối loạn về da và mắt.
		B12	Xyanocobalamin	Coenzym cần cho sự sản sinh hồng cầu.	Bệnh thiếu máu ác tính : có những thay đổi về xương, máu, thần kinh.
		B3	Axít nicotinic ("niacin")	Là một phần của coenzym NAD, NADP tham gia vào chuỗi hô hấp tế bào.	Bệnh PELLAGRA (thiếu vitamin PP) : có những rối loạn về da, ruột và thần kinh.
		C	Axít ascorbic	Chưa biết chính xác.	Bệnh hoại huyết : thoái hoá da, răng, mạch máu.
Hoà tan trong mỡ		A	Retinol	Chỉ biết là có tham gia cấu tạo sắc tố mắt rodopsin.	Bệnh khô mắt.
		D	Colccanxiferol	Tăng cường quá trình hấp thụ canxi ở ruột non, cần thiết cho sự phát triển một cách bình thường của xương.	Bệnh còi xương : xương biến dạng.
		E	Tocopherol	Chưa biết rõ.	Bệnh vô sinh : ở chuột (chưa thấy ở người).
		K	Phylloquinon	Tham gia vào cơ chế đông máu.	Có thể gây xuất huyết.

Bảng 12.3. Các thành phần vô cơ trong chế độ ăn của con người

NGUYÊN TỐ	ION PHỔ BIẾN	CÁC CHỨC NĂNG TRONG CƠ THỂ NGƯỜI
Canxi	Ca^{2+}	Xương chứa một lượng lớn phosphat canxi. Các ion canxi rất cần cho sự ổn định của màng tế bào, là cofactor của một vài enzym, tham gia vào quá trình co cơ và đông máu.
Phospho	H_2PO_4^-	Tạo xương, là thành phần của rất nhiều các phân tử hữu cơ, ADN, ARN, ATP có nhóm phosphat có hoạt tính rất mạnh.
Kali Natri Clo	K^+ Na^+ Cl^-	Các ion này giữ vai trò rất quan trọng trong cân bằng điện tích của các dịch lỏng trong cơ thể. Sự cân bằng này ảnh hưởng tới nhiều quá trình trong đó có quá trình sản sinh ra các xung thần kinh.
Lưu huỳnh	Thường nằm trong các phân tử hữu cơ.	Cầu nối disulphit giữ vai trò rất quan trọng trong cấu trúc protein.
Magie	Mg^{2+}	Cofactor của enzym, tham gia vào quá trình dẫn truyền các xung thần kinh
Sắt	Fe^{2+} , Fe^{3+}	Thành phần của các phân tử hemoglobin và xytocrom.
Iot	I^-	Thành phần của hoocmon tirozin.
Đồng Mangan Kẽm	Cu^{2+} Mn^{2+} Zn^{2+}	Những nguyên tố vết, thường là cofactor của enzym, ví dụ như Cu^{2+} là cofactor của xitocrom oxydaz.

13. HỆ TIÊU HOÁ CỦA NGƯỜI

Mục tiêu

Sau khi học bài này, bạn có thể :

- Vẽ và chú thích sơ đồ các cấu trúc quan trọng của hệ thống tiêu hoá của người.
- Nêu được ba chức năng chủ yếu của hệ thống tiêu hoá.
- Mô tả được cấu trúc của răng người.
- Mô tả được hoạt động của răng, lưỡi và nước bọt đối với thức ăn ở trong miệng.
- Mô tả được quá trình tiêu hoá ở trong dạ dày.
- Vẽ và chú thích sơ đồ cấu trúc mô học thành ruột non thấy dưới kính hiển vi quang học.
- Nêu những quá trình xảy ra trong tiêu hoá và hấp thu thức ăn ở ruột non.
- Nêu được cấu trúc và chức năng của ruột già.
- Phân biệt được sự khác nhau về điều hoà thần kinh và thể dịch của ống tiêu hoá.
- Vẽ bảng tóm tắt tất cả các quá trình tiêu hoá quan trọng diễn ra ở những vị trí khác nhau của ống tiêu hoá.

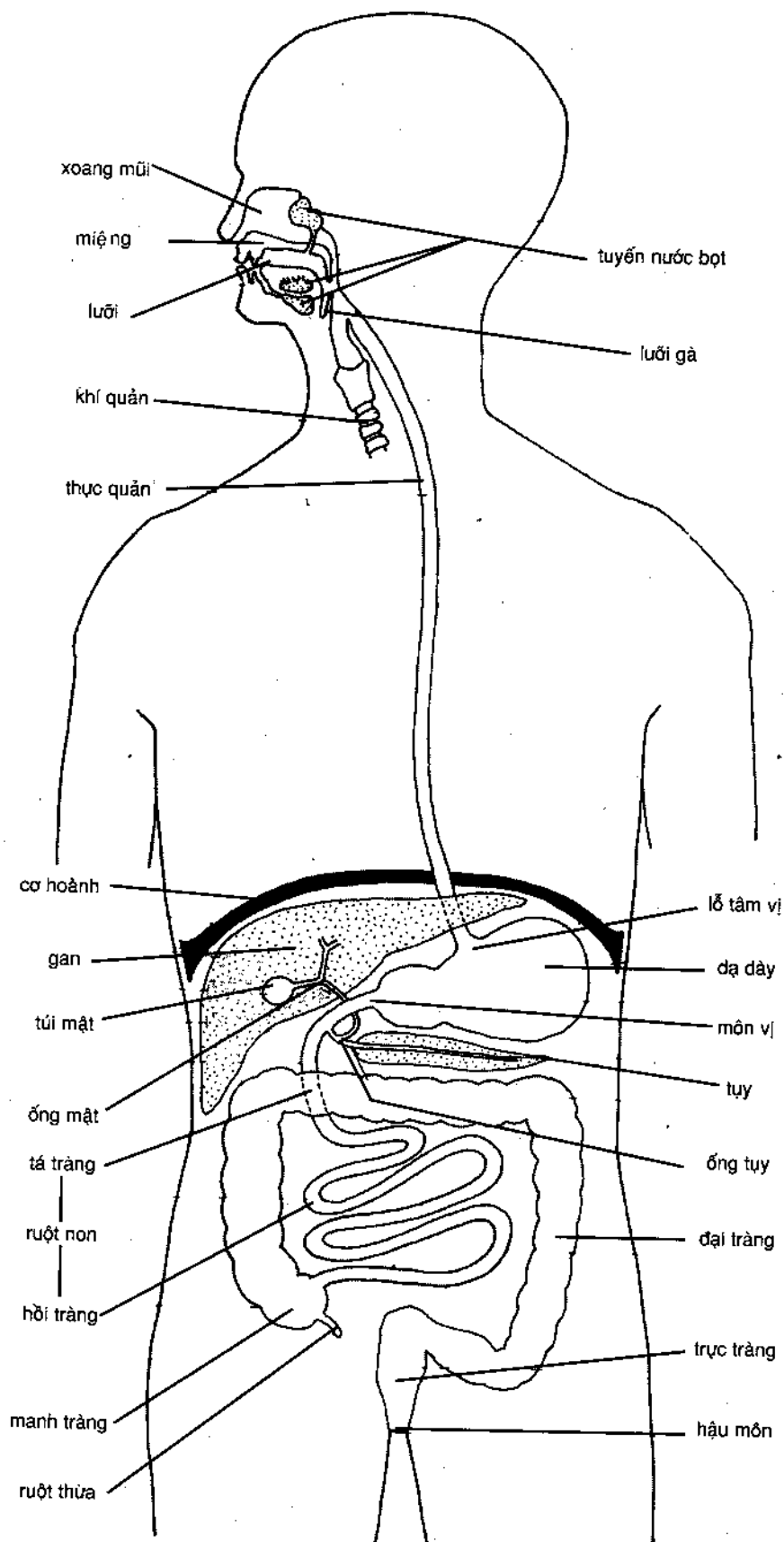
13.1. MỞ ĐẦU

Hệ thống tiêu hoá của người được minh hoạ trong hình 13.1. Nó bao gồm một cái ống dài gọi là **ống tiêu hoá** cùng với các cơ quan có liên quan, ví dụ như gan và tụy. Ống tiêu hoá chạy liên tục từ miệng tới hậu môn và ở người lớn nó dài 4,5 mét. Các phần khác nhau của ống tiêu hoá có chuyên hoá cho những chức năng khác nhau nhưng thành của chúng có một cấu trúc chung.

Chức năng của hệ thống tiêu hoá là xử lý thức ăn bằng con đường **cơ học**. Sau đó là tiêu hoá bằng **hoá học** và cuối cùng là **hấp thu**. Xử lý thức ăn bằng cơ học tức là biến thức ăn thành những phần nhỏ hơn nhưng không làm thay đổi cấu trúc hoá học của nó.

Tiêu hoá bằng hoá học xảy ra khi các phân tử thức ăn lớn không hoà tan, dưới tác dụng của các men tiêu hoá biến thành những phân tử nhỏ hoà tan, có thể hấp thu được, tức là có thể đi xuyên qua thành ống tiêu hoá vào cơ thể. Sự phân chia về chức năng này cũng tương ứng với sự phân chia ống tiêu hoá về mặt giải phẫu. Ví dụ như miệng và đặc biệt là răng thì chuyên về tiêu hoá bằng cơ học trong khi dạ dày và phần đầu của ruột non giải phóng ra những enzym cho tiêu hoá bằng hoá học. Quá trình hấp thu diễn ra ở phần dưới của ống tiêu hoá đặc biệt là **hồi tràng**.

Trong bài này chúng ta lần lượt xem xét các quá trình tiêu hoá đồng thời mô tả các cấu trúc có liên quan đến việc thực hiện các quá trình đó. Thức ăn biến đổi qua nhiều giai đoạn



Hình 13.1. Hệ thống tiêu hoá của người

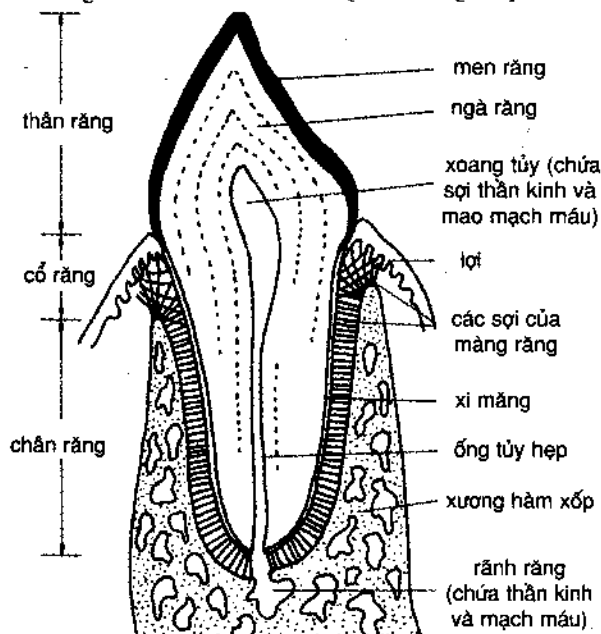
khác nhau nhưng chúng ta cần phải nhớ rằng chức năng chủ yếu quan trọng của tiêu hoá đó là tạo ra những đoạn phân tử nhỏ đến mức có thể hấp thu được. Đối với các chất dinh dưỡng chủ yếu thì quá trình tiêu hoá được hoàn thành khi tất cả các hydrat cacbon được biến đổi thành *monosaccarit*, tất cả các protein thành *axít amin* và tất cả các mỡ và dầu thành *axít béo* và *monoglyxerit* (glyxerol kết hợp với một phân tử axít béo). Các phân tử lớn hơn đại diện cho các giai đoạn chuyển hoá trung gian thì không thể nào hấp thu được. Vitamin và các ion vô cơ thường được hấp thu trực tiếp mà không cần đến những biến đổi hoá học. Chỉ cần một quá trình xử lý cơ học đơn giản đối với thức ăn là cũng đủ để làm cho chúng dễ dàng hấp thu.

13.2. TIÊU HOÁ Ở MIỆNG

Tiêu hoá ở miệng có liên quan với răng, lưỡi và nước bọt.

Răng

Hàm răng của người bao gồm các loại răng khác nhau, răng cửa hình cái đục và răng nanh, 2 loại răng này ở phía trước miệng, tiếp đó là răng cạnh-hàm và răng hàm phẳng hơn, dùng để nghiền thức ăn nằm phía trong. Sự sắp xếp này làm cho hàm răng có tên gọi là *hàm nhiều loại răng*. Ở một số ít các động vật có vú ví dụ như cá heo, chúng có *hàm một loại răng* mang tính chất nguyên thủy hơn tức là bao gồm toàn những răng hình cọc đơn giản. Hàm răng một loại rất phù hợp với những con mồi trơn bởi vì răng hình cọc không có khả năng cắt và nghiền, thức ăn cần phải được nuốt chửng.



Hình 13.2. Lát cắt ngang răng của người

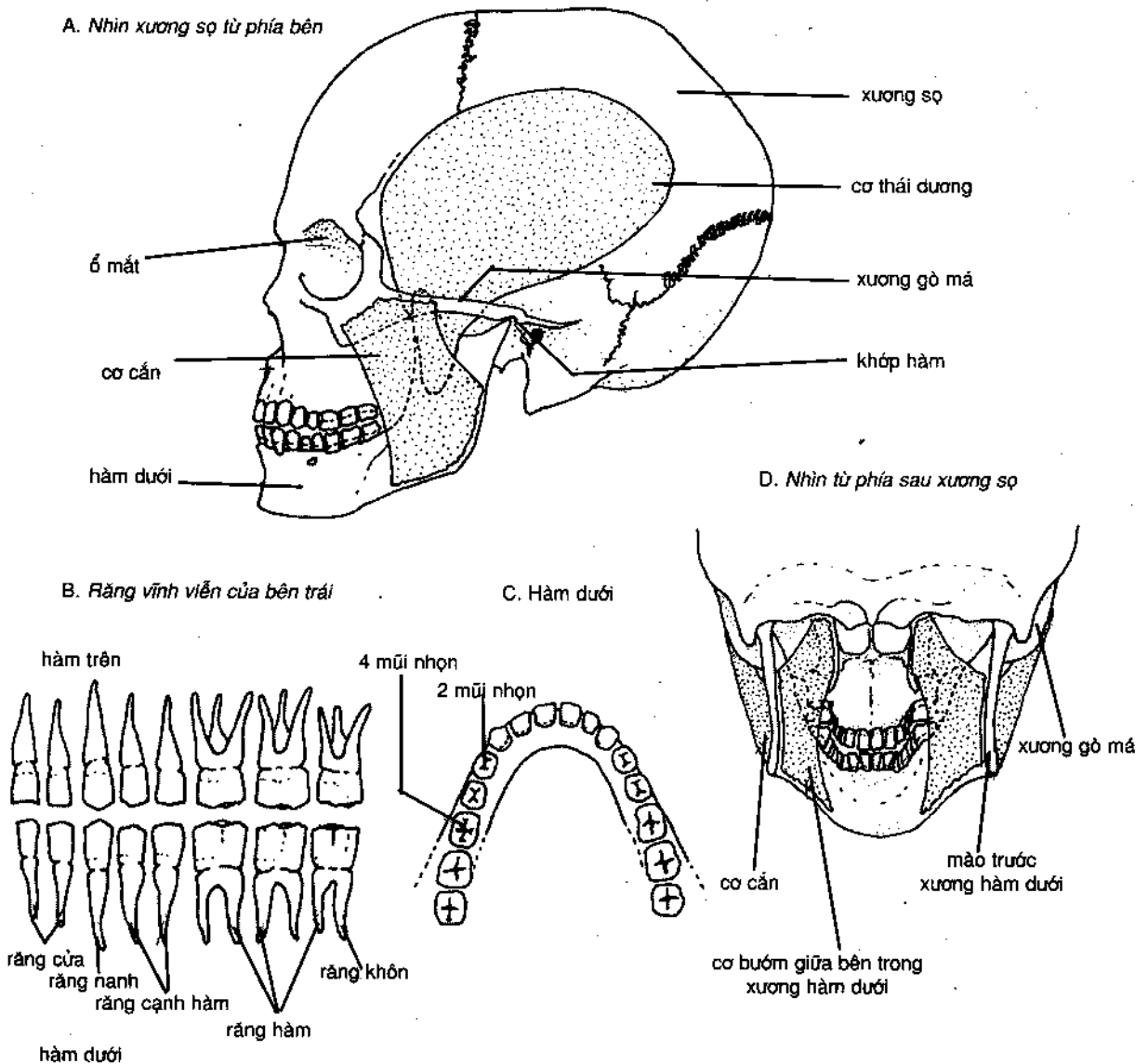
Cấu trúc răng cửa của người được mô tả trong hình 13.2. Cũng giống như răng của tất cả các loài động vật có vú khác, chúng bao gồm nhiều lớp riêng biệt.

1. Men răng. Nó tạo nên lớp ngoài của răng và là chất cứng nhất do sinh giới sản sinh ra. Nó bao gồm chủ yếu là những tinh thể phosphat canxi dài và mảnh, nằm sát cạnh nhau theo một trình tự chính xác. Những tế bào đặc biệt gọi là *nguyên bào men* (ameloblast) sản sinh ra men răng nằm phủ phía ngoài của răng trong quá trình phát triển của nó, do đó chúng sẽ chết khi răng mọc ra ngoài (tức là khi răng nhô lên khỏi lợi). Men răng mà tổn thương thì không thể nào thay thế được, nó rất bền vững, không bị vỡ, không bị cọ sát nhưng có thể bị ăn mòn bởi các axit trong miệng. Các thức ăn có đường kích thích các vi khuẩn sản sinh ra axit trong miệng phát triển và điều đó sẽ làm răng sâu nếu chúng ta không đánh răng sạch sẽ.

2. Ngà răng. Chất này tương tự như xương và hình thành nên phần chính của răng nằm ở bên trong. Nó do các nguyên bào ngà (odontoblast) sản sinh ra và những tế bào này vẫn còn sống khi răng đã phát triển đầy đủ. Ngà răng có khả năng sửa chữa nhưng rất hạn chế. Nó có thể bảo vệ răng nếu như men răng bị nứt hay vỡ.

3. Tuỷ răng. Nằm ở chính giữa của răng, nó bao gồm mô liên kết chứa các sợi thần kinh và mao mạch. Ở răng người, lỗ ở tuỷ răng rất hẹp cho nên người ta thường nói đó là loại răng kín chân.

4. Xi măng. Xi măng là một dạng đặc biệt của xương, nó bao quanh chân răng và giữ cho răng nằm đúng vị trí. Giữa lớp xi măng và xương hàm có lớp màng ngoài răng. Màng này chứa những sợi ngắn hình thành từ protein dạng sợi kéo gọi là collagen. Những sợi này một đầu gắn vào lớp xi măng và đầu kia gắn trực tiếp vào xương. Bằng cách này răng được giữ một cách an toàn và có thể xô dịch một chút trong ổ của nó. Những xô dịch này làm tắt đi những tác động mạnh bất ngờ và làm cho răng đỡ bị vỡ trong quá trình ăn.



Hình 13-3. Sọ và răng người.

Răng người cũng giống như răng của các động vật có vú khác, được thay thế dần trong quá trình sống. 20 răng tạm thời còn gọi là **răng sữa** mọc trong hai năm đầu tiên sau khi sinh. Sự thay thế răng bắt đầu từ năm 6 tuổi. Hàm răng đầy đủ bao gồm 32 **răng vĩnh viễn** - xem hình 13-3.

Răng cạnh hàm có một chân và cũng sẽ thay thế răng sữa ở các vị trí tương ứng. Chúng có hai mũi nhọn nhỏ ở mặt nhai. Răng hàm có hai hoặc ba chân và chỉ xuất hiện với tư cách là răng vĩnh viễn. Tất cả đều có 4 gờ nhọn (những răng hàm trong cùng đôi khi còn gọi là "răng khôn"). Những răng cửa hình dục và răng nanh chỉ có một mũi nhọn.

Hàm dưới ở người chuyển động được nhờ 4 nhóm cơ. Các **cơ thái dương** chạy dưới xương gò má đến hai bên đầu và bám vào khu vực thái dương. Các cơ này thông thường phối hợp với nhau để làm cho xương hàm dưới chuyển động mạnh lên trên. **Cơ cắn** nằm sâu trong má có tác dụng làm cho miệng ngậm lại và làm răng hàm trên và hàm dưới cắn chặt vào nhau. Chuyển động của xương hàm từ bên nọ sang bên kia rất cần cho động tác **nhai** thức ăn, nó chủ yếu do các **cơ bướm giữa** đảm nhiệm. Các cơ này một đầu bám vào mặt trong xương hàm dưới, một đầu bám vào nền xương sọ. Vị trí và hoạt động của chúng có thể nhìn thấy được khi nhìn vào xương sọ từ phía sau (hình 13-3D). Miệng được há ra nhờ các **cơ bướm bên**, chúng kéo xương hàm dưới xuống dựa vào khớp trượt - được hình thành ở chỗ xương hàm dưới khớp với xương sọ.

Lưỡi

Lưỡi là khối cơ tiếp liền với nền hầu ở phần sau của miệng. Nó bao gồm rất nhiều cơ nằm ở bên trong và chức năng chủ yếu của nó trong quá trình tiêu hoá là làm cho thức ăn chuyển động quanh miệng để cho răng có thể nhai thức ăn. Các **nhú vị giác** nằm ở lưỡi giữ vai trò quan trọng trong việc lựa chọn thức ăn, nó kích thích quá trình sản xuất nước bọt theo cơ chế phản xạ.

Nước bọt

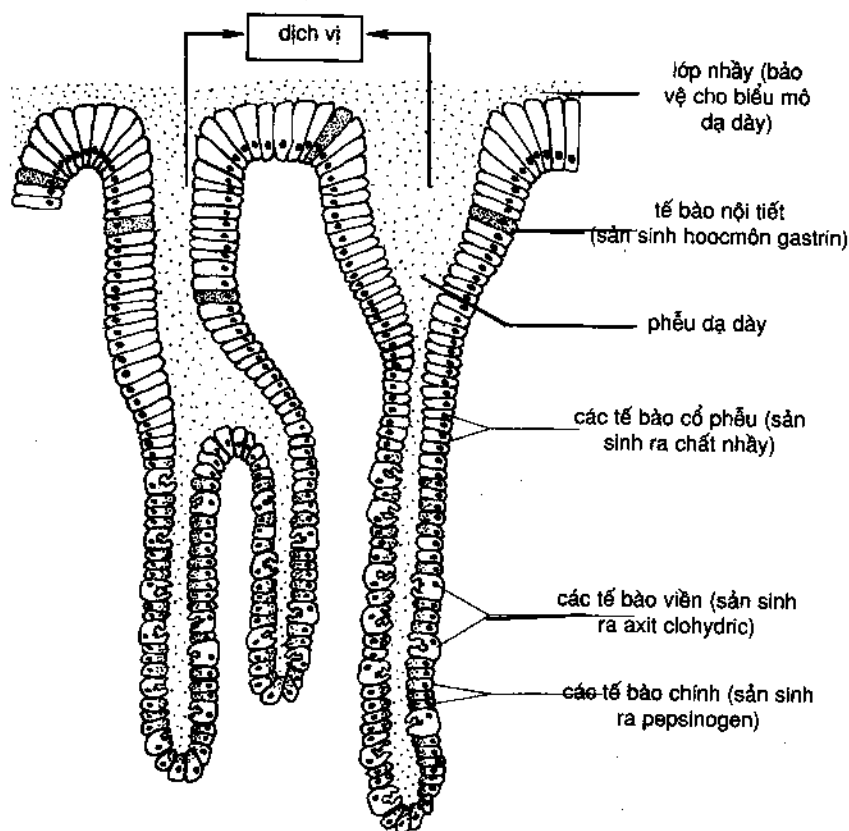
Nước bọt là thứ dịch lỏng do tuyến nước bọt giải phóng ra. Nó được tiết ra liên tục với tốc độ vào khoảng $0,05\text{cm}^3$ trong vòng một phút và thường tăng tiết khi có mặt của thức ăn. Nước trong nước bọt giúp cho việc hoà tan các chất hoà tan có trong thức ăn và chất nhầy mucin có tác dụng bôi trơn khối thức ăn làm cho nó dễ nuốt. Nước bọt gần như trung tính ($\text{pH}=7$), nó chứa một loại men là **amylaz nước bọt** (đôi khi còn gọi là **ptyalin**). Men này tác dụng lên tinh bột có trong thức ăn, biến tinh bột thành maltose. Thức ăn chỉ ở lại trong miệng trong một thời gian ngắn, khi khối thức ăn được nuốt vào dạ dày, nó có hình cầu nhỏ và được gọi là **viên thức ăn**. Amylaz nước bọt tiếp tục hoạt động trong viên thức ăn ngay cả trong môi trường axit của dạ dày ($\text{pH}=2$) cuối cùng khi axit ngấm vào giữa viên thức ăn thì hoạt động của enzym bị ức chế, nhưng lúc này một lượng lớn tinh bột đã được tiêu hoá. Cũng như nhiều dịch tiết khác của cơ thể, nước bọt chứa men **lysozym** có tác dụng ăn mòn màng tế bào vi khuẩn. Khi enzym hoạt động, nó giúp cho răng lưỡi luôn luôn sạch và tránh được các bệnh nhiễm trùng.

Nuốt là một hoạt động phản xạ phức tạp xuất hiện một cách tự động khi viên thức ăn đến được thành sau của miệng. Khối thức ăn được đẩy xuống dọc theo thực quản bằng các sóng cơ gọi là **nhu động** và sau đó xuống dạ dày trong khi các **cơ thắt tâm vị** đang giãn.

13-3. TIÊU HOÁ Ở DẠ DÀY

Dạ dày người là một cái túi hình chữ J, lỗ phía trên đóng mở bằng cơ thắt tâm vị, lỗ phía dưới bằng **cơ thắt môn vị**. Thức ăn ăn vào có thể được lưu lại trong dạ dày vài giờ. Lúc này thức ăn sẽ được nhào trộn bởi các sóng cơ bóp theo nhịp của dạ dày. Các sóng này lan dọc theo dạ dày cứ 20 giây một lần. Đồng thời thức ăn chịu tác dụng của dịch tiêu hoá hay còn gọi là dịch vị do các tuyến ở thành dạ dày sản xuất ra.

Cấu trúc một phần nhỏ của thành dạ dày được minh hoạ trong hình 13-4. Biểu mô bề mặt nhiều chỗ lõm sâu vào bên trong tạo ra rất nhiều tuyến ống gọi là các **phễu dạ dày** (trong 1cm^2 có khoảng 10.000 phễu dạ dày). Trong các phễu này các **tế bào nội tiết** sản xuất ra axit clohydric (HCl) và các **tế bào chính** sản xuất ra **pepsinogen**, các chất này được giải phóng vào trong dịch vị cùng với rất nhiều chất nhầy từ các tế bào cổ quanh miệng của các phễu dạ dày tiết ra. Sự có mặt của thức ăn trong dạ dày kích thích các tế bào nội tiết ở thành dạ dày giải phóng ra hoocmon gastrin. Chất này lưu hành trong máu và quay lại kích thích tiết dịch.



Hình 13-4. Sơ đồ sắp xếp các tế bào ở phễu dạ dày

Môi trường axit của dạ dày làm biến tính protein có nghĩa là nó làm cho các phân tử protein duỗi thẳng ra, do đó thức ăn dễ dàng biến thành những phần nhỏ hơn bởi hoạt động nhào trộn của dạ dày. Đồng thời, HCl biến pepsinogen không hoạt động thành men pepsin hoạt động mạnh bằng cách lấy đi phần phân tử che phủ trên trung tâm hoạt động. Pepsin tác động lên các protein trong thức ăn tạo ra các chuỗi peptit ngắn, thường chứa từ 4 đến 12 axit amin. Các đoạn peptit tách ra chủ yếu là ở giữa chuỗi protein và pepsin được coi như là enzym endopeptidaz. Một số enzym exopeptidaz có ở các phần khác của ống tiêu hoá. Chúng chỉ tác động lên các đầu tận cùng của chuỗi phân tử protein. Lớp chất nhầy rất dày có tác dụng bảo vệ cho khỏi bị tiêu huỷ bởi pepsin.

Hoạt động phối hợp của axit và enzym có tác dụng tiêu diệt vi khuẩn trong thức ăn và tạo ra một **hỗn hợp bán lỏng** gọi là **nhũ chấp**. Các chất trong nhũ chấp mới chỉ được tiêu hoá một phần, do đó có rất ít hoặc gần như không có sự hấp thu các chất dinh dưỡng ở dạ dày. Nhũ chấp đi vào ruột non qua lỗ môn vị với số lượng được điều khiển bằng con đường thần kinh và thể dịch (hoocmon).

13-4. TIÊU HOÁ Ở RUỘT NON

Ruột non của con người là một cái ống cuộn lại, dài 2,75m và đường kính là 4cm. Đó là đoạn quan trọng nhất của ống tiêu hoá đối với quá trình tiêu hoá hoá học và hấp thu.

20cm đầu tiên của ruột non được gọi là **tá tràng**, nó nhận những dịch tiêu hoá từ gan và tụy, đồng thời bản thân nó cũng sinh ra một số enzym riêng. Các dịch này có tác dụng trung hoà axit của dạ dày và nhanh chóng phân huỷ một phần những phân tử thức ăn đã được tiêu hoá thành những đoạn nhỏ hơn thuận lợi cho việc hấp thụ. Ở ống tiêu hóa của người, tá tràng hầu như không có ranh giới với đoạn ruột tiếp theo gọi là **hồi tràng**. So với tá tràng, hồi tràng dài hơn rất nhiều.

Cấu trúc của hồi tràng, như minh hoạ trong hình 13-5, đặc biệt thích hợp cho việc hấp thụ. Biểu mô bề mặt hồi tràng rất lồi lõm và hình thành rất nhiều cấu trúc hình ngón tay gọi là **nhung mao (Villi)**, và hơn nữa, màng của các tế bào biểu mô cũng phát chồi và tạo thành **vi nhung mao (microvilli)**. Các chồi này đã làm tăng bề mặt tiếp xúc với thức ăn trên 600 lần so với một cái ống đơn giản có cùng chiều dài. **Mạch nhũ chấp** ruột non ở trung tâm mỗi nhung mao là một túi ống hẹp, đầu dưới của nó nối với một hay nhiều bạch huyết nằm trong thành của ruột non. Khi cơ ở trong các nhung mao co, dịch lỏng trong các mạch nhũ chấp ruột non được dồn về hệ thống bạch huyết. **Mạng lưới mao mạch** của các nhung mao sẽ đổ về **tĩnh mạch** cửa và từ đó máu sẽ được đổ trực tiếp về gan. Giữa các nhung mao là các tuyến túi hay còn gọi là **hốc Lieberkuhn**. Các dịch ruột bao gồm chất nhầy và enzym do các **tế bào Paneth** tiết ra. Các tế bào này lót phần đáy của hốc Lieberkuhn.

Các cấu trúc này cùng với một lớp cơ mỏng (cơ niêm mạc) hình thành một lớp riêng biệt phía trong hồi tràng gọi là lớp **niêm mạc**. Phía dưới lớp này là lớp **dưới niêm mạc** chứa mạch máu, mạch bạch huyết và các sợi thần kinh. Tiếp theo lớp dưới niêm mạc là một lớp **cơ vòng** rất dày và một lớp **cơ dọc** mỏng hơn. Chúng phối hợp hoạt động với nhau để tạo ra nhu động. Lớp cuối cùng của mô liên kết là **thanh mạc**, nó tạo ra lớp ngoài phủ bên ngoài hồi tràng. Cấu trúc thành lớp này thấy ở tất cả các đoạn của ống tiêu hoá. Thông thường lớp thanh mạc lại

đính với các lá mô liên kết khác mà gọi là *mạc treo*. Chúng có tác dụng giữ cho các phần khác nhau của ống tiêu hoá nằm đúng vị trí trong cơ thể.

Một số lượng đáng kể các quá trình tiêu hoá khác nhau diễn ra ở trong ruột non, có thể tóm tắt như trong bảng 13.1. Bảng tóm tắt này rất có lợi trong việc xem xét quá trình tiêu hoá và hấp thụ các chất dinh dưỡng chủ yếu và các vitamin.

Bảng 13.1. Tổng kết quá trình tiêu hoá trong ống tiêu hoá của người.

DỊCH TIẾT	NGUỒN GỐC	VỊ TRÍ HOẠT ĐỘNG	TÁC DỤNG LÊN HYDRAT CACBON	TÁC DỤNG LÊN PROTEIN	TÁC DỤNG LÊN MỖ VÀ DẦU	CÁC CHỨC NĂNG TIÊU HOÁ KHÁC
(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)
NƯỚC BỌT - amylaz nước bọt - lyzozym - chất nhầy	các tuyến nước bọt	miệng	tinh bột → maltoz			Phá huỷ vách tế bào vi khuẩn Làm trơn khối thức ăn
DỊCH VỊ HCl Pepsin Chất nhầy Yếu tố nội tại	thành dạ dày	Dạ dày		Biến tính protein Pepsinogen → pepsin Protein → các peptit		Bảo vệ niêm mạc dạ dày Hấp thu vitamin B ₁₂
Mật Muối mật Natri hydro-cacbonat	Gan	Ruột non			Nhũ hoá, hình thành các mixen	Trung hoà dịch axit của dạ dày
DỊCH TUY Amylaz Tuy Trypsin Chymotrypsin Cacboxypeptidaz	Tụy	Ruột non	Tinh bột → Maltos	Protein → các peptit Protein → các peptit Các peptit → axit amin		
Lipaz Nucleaz Natri hydrocacbonat					Mỡ → axit béo, monoglyxerit	ADN, ARN thành các nucleotit Trung hoà axit của dạ dày

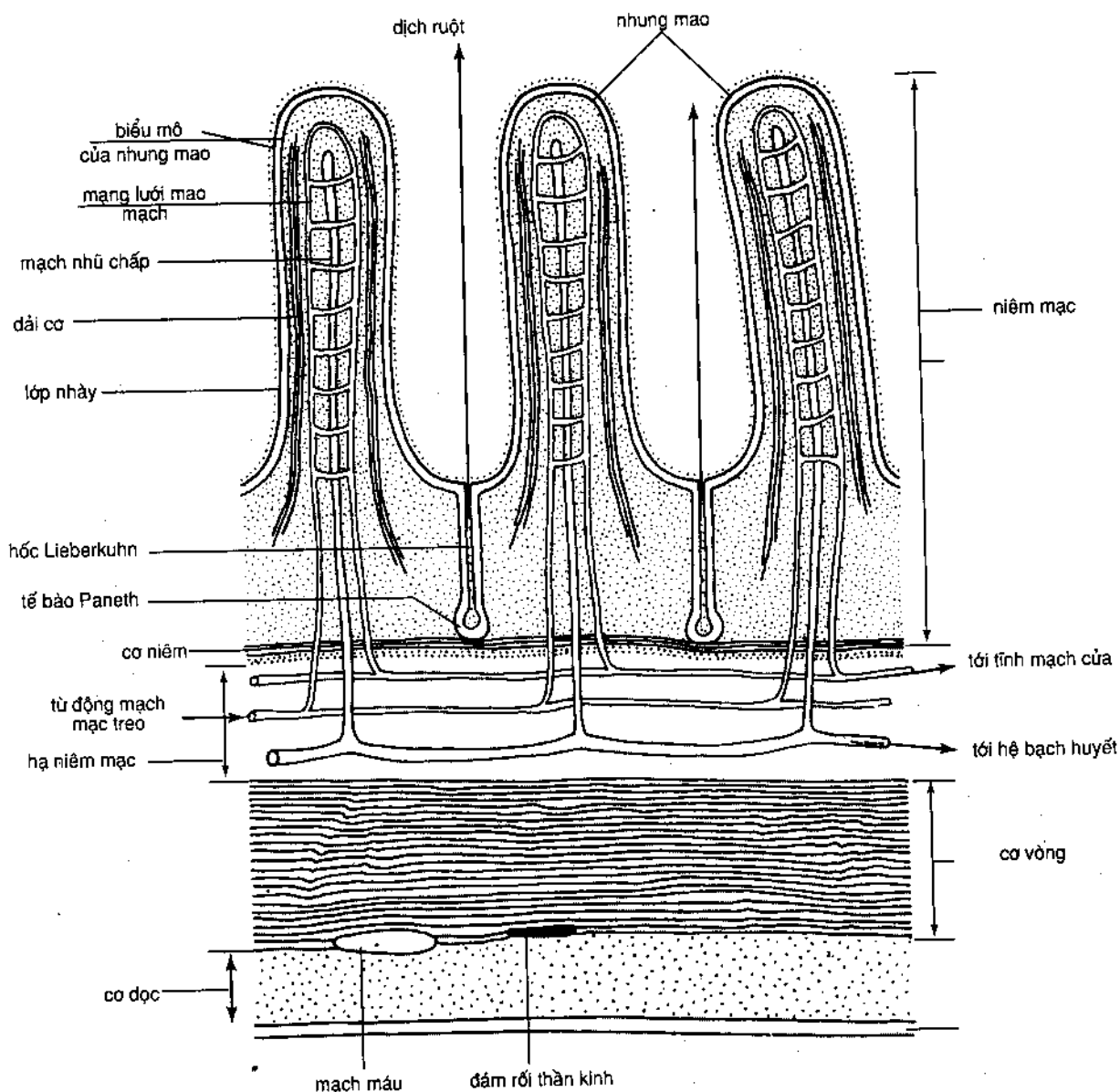
(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)
DỊCH RUỘT	Thành ruột non	Ruột non				
Các disaccaridaz						
Maltaz			Maltoz → 2 glucoz			
Sucraz			Sucroz → glucoz + fructoz			
Lactaz			Lactoz → glucoz + gala ctoz			
Enterokinaz				Trypsinogen → trypsin		
Aminopeptidaz				Các peptit → các axít amin		
Lipaz					Mỡ → axít béo, các monoglyxerit	
Nucleotidaz						Phân huỷ các nucleotit
Chất nhầy						Bảo vệ và làm trơn thức ăn

Các hydrat cacbon

Các hydrat cacbon được tiêu hoá đầu tiên ở miệng bởi hoạt động của amylaz nước bọt, tiếp đó là amylaz tụy có trong dịch tụy. Các polysaccarit được chuyển thành những chuỗi đơn vị glucoz ngắn hơn và các disaccarit mà chủ yếu là maltoz, lactoz, sucroz có thể có mặt trong chế độ ăn. Các enzym disaccaridaz là một phần cấu trúc của màng tế bào biểu mô lót thành ruột non tế bào biểu mô. Các monosaccarit được hình thành bởi các enzym này ngay lập tức kết hợp với các protein vận chuyển đặc hiệu, chúng được vận chuyển tích cực vào nguyên sinh chất của các tế bào biểu mô. Các monosaccarit vừa được hấp thu này đi vào hệ thống mao mạch của nhung mao và được vận chuyển tới gan.

Protein

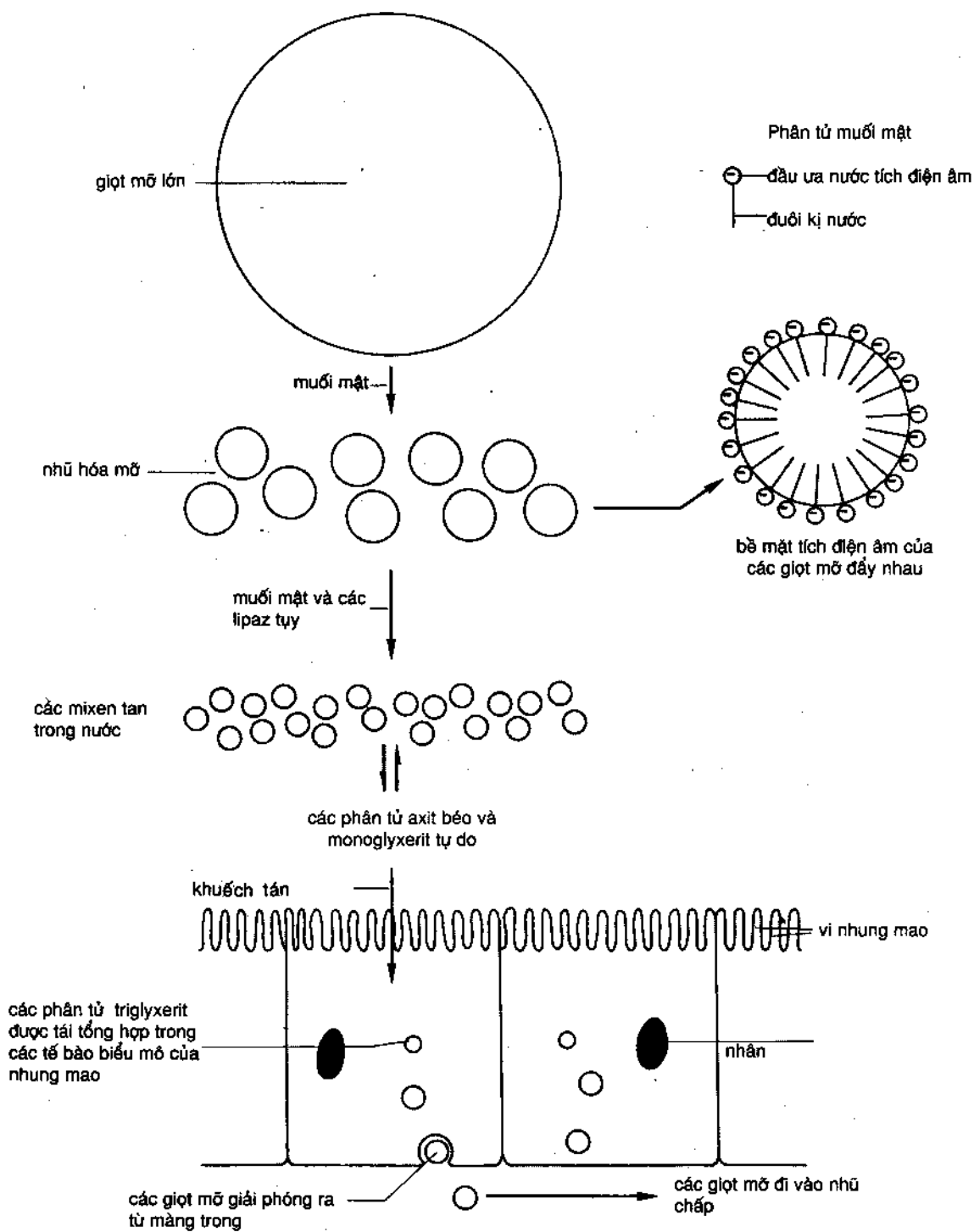
Sự phân huỷ của protein bắt đầu từ pepsin ở dạ dày, tiếp đó đến tá tràng với hoạt động của trypsin và chymotrypsin. Cũng giống như pepsin, các enzym hoạt động mạnh này đầu tiên được giải phóng ra ở dạng không hoạt động. Trysinogen biến thành dạng hoạt động là trypsin nhờ một enzym khác là enterokinaz (các phân tử enterokinaz gắn trên màng các tế bào ở thành ruột non). Trypsin và chymotrypsin là các enzym endopeptidaz, chúng phân huỷ và tạo ra những đoạn protein ngắn ví dụ như dipeptit và tripeptit. Giai đoạn cuối cùng của quá trình tiêu hoá protein có liên quan với các enzym exopeptidaz, cacboxypeptidaz có trong dịch tụy mỗi khi hoạt động lại tách một axít amin từ tận cùng cacboxyl hay tận cùng C của một chuỗi protein, trong khi đó aminopeptidaz nằm ở màng tế bào biểu mô thì lại tách các axít amin tận cùng amino hay N-. Các axít amin tự do sinh ra được vận chuyển tích cực vào nhung mao và sau đó tới các mao mạch để vận chuyển tới gan.



Hình 13.5. Cấu trúc nhìn dưới kính hiển vi của hồi tràng

Mỡ và dầu

Các phân tử triglyxerit của mỡ và dầu không hoà tan được trong nước và đường như cách biệt với các thành phần khác của thức ăn để tạo thành những giọt lớn. Ở đoạn trước tá tràng thì sự tiêu hoá mỡ diễn ra không đáng kể. Các quá trình sau đó được minh hoạ trong hình 13.6. Các **muối mật** được giải phóng từ gan vào trong đường mật. Chúng là những steroid được sản xuất từ cholesterol. Một đầu của phân tử muối mật là đầu kỵ nước có tác dụng hoà tan mỡ trong khi đầu kia chứa nhóm ion âm và hút nước rất mạnh (đầu ưa nước). Tuy nhiên những phân tử muối mật hoà tan trong những giọt mỡ với các nhóm tích điện quay ra ngoài hình thành nên một lớp bề mặt. Khi khuấy lên, những giọt lớn sẽ tan ra thành những giọt nhỏ và chúng không có khả năng kết hợp lại nữa bởi vì bề mặt tích điện bên ngoài của chúng sẽ đẩy nhau. Bằng cách này, các muối mật hoạt động để sản sinh ra các giọt lipid nhỏ (đường kính 1µm) treo lơ lửng trong nước, quá trình này được gọi là quá trình **nhũ hoá mỡ**.



Hình 13.6. Tiêu hoá và hấp thu mỡ

Quá trình nhũ hoá làm tăng đáng kể bề mặt tiếp xúc với enzym lipaz, lúc bấy giờ sẽ phân huỷ triglyxerit để tạo ra axit béo và các phân tử monoglyxerit. Muối mật biến các phân tử này thành các hạt tiểu thể nhỏ li ti (đường kính từ 3 - 10 nm) được gọi là mixen và từ đó các phân tử axit béo và monoglyxerit khuếch tán vào các tế bào biểu mô ở thành ruột non. Bên trong các tế bào biểu mô, các phân tử mỡ triglyxerit được tái tổng hợp lại và các giọt mỡ nhỏ li ti sẽ được vận chuyển vào trong - nơi mà chúng có thể gia nhập vào mạch nhũ chấp của ruột non. Sau khi vận chuyển qua hệ thống bạch huyết, các giọt mỡ đi vào dòng máu gần tĩnh mạch dưới đòn và phân phối ra toàn cơ thể. Phần mỡ dư thừa sẽ được dự trữ trong các tế bào mỡ và hình thành nên lớp mỡ dưới da.

Các vitamin

Đa số các vitamin được hấp thu tích cực bởi các tế bào biểu mô mà không phải qua các biến đổi hoá học. Vitamin B₁₂ (cyanocobalamin) là một trường hợp ngoại lệ thú vị. Vitamin này chỉ được hấp thu cùng với một loại protein đặc biệt là yếu tố nội tại. Yếu tố nội tại được giải phóng ra cùng với chất nhầy bởi các tế bào cổ tuyến ở thành dạ dày, sau đó nó gắn với các tế bào biểu mô ở hồi tràng và kích thích màng tế bào hoạt động nhập bào (đã mô tả kỹ trong bài 6). Bằng cách này phân tử vitamin B₁₂ sẽ đi qua màng tế bào và được hấp thu vào trong cơ thể.

13.5. RUỘT GIÀ

Ruột già của người dài 1,2 mét và có đường kính là 6 cm. Nó được chia thành hai phần là *kết tràng* và *trực tràng*. Chức năng chính của kết tràng là hấp thu nước từ những chất không được tiêu hoá ở bên trong, tập trung chúng lại thành một khối bán cứng gọi là phân. Sự hấp thu nước được thực hiện nhờ quá trình vận chuyển tích cực ion natri ra khỏi kết tràng. Điều đó làm giảm nồng độ các chất hoà tan còn lại trong đại tràng. Chính vì vậy mà nước được hấp thu vào cơ thể bằng áp lực thẩm thấu.

Phân được giữ tạm thời trong trực tràng trước khi được giải phóng ra ngoài qua lỗ hậu môn. Việc giải thoát phân ra khỏi cơ thể được gọi là *đi đại tiện*.

13.6. ĐIỀU HOÀ HOẠT ĐỘNG CỦA ỐNG TIÊU HOÁ

Tất cả các quá trình tiêu hoá khác nhau trong bài này được điều hoà một cách thống nhất, do đó các tế bào của cơ thể có thể được cung cấp đều đặn những nguyên liệu chúng cần. Để đạt được điều này thì phải có hai hệ thống điều hoà riêng biệt. Điều hoà bằng thần kinh quyết định các mức độ đối khác nhau và do đó điều hoà lượng thức ăn ăn vào, nó cũng liên quan đến hoạt động phản xạ, ví dụ như ở phản xạ tiết nước bọt, phản xạ nuốt, phản xạ tiết dịch của các tuyến tiêu hoá và nhu động. Cơ chế điều hoà bằng hoocmon hoạt động chủ yếu để điều hoà các hoạt động có tác dụng chậm của ống tiêu hoá, làm giảm bớt hay tăng cường hoạt động thần kinh, tác động trực tiếp lên tế bào tiết dịch, điều hoà tốc độ sản sinh ra dịch của chúng. Một vài đặc điểm của các cơ chế điều hoà này sẽ được xem xét ở bài 23 và trong bài 15 chúng ta sẽ nghiên cứu tác dụng của chúng đối với gan và tụy. Trong bài sau chúng ta sẽ nghiên cứu xem các cấu trúc cơ bản của hệ thống tiêu hoá ở động vật có vú đã thay đổi như thế nào để phù hợp với các chế độ ăn khác nhau của động vật ăn thịt và động vật ăn thực vật.

14. ĐỘNG VẬT ĂN THỊT VÀ ĐỘNG VẬT ĂN THỰC VẬT

Mục tiêu

Sau khi học xong bài này, bạn có thể:

- Mô tả được răng và xương sọ của động vật có vú ăn thịt (ví dụ như chó) đã thích nghi với việc ăn thịt như thế nào ?
- Mô tả được răng và xương sọ của động vật có vú ăn cỏ (ví dụ như bò) đã thích nghi với việc ăn cỏ như thế nào ?
- Vẽ được sơ đồ minh hoạ cấu trúc của răng hàm thân cao.
- Nêu được những chức năng khác nhau của cơ thái dương, cơ cắn, cơ bướm giữa ở động vật ăn thịt và ăn thực vật.
- Mô tả quá trình tiêu hoá bằng hoá học đối với xelluloz ở động vật ăn cỏ.
- Mô tả mức độ chuyên hoá của ống tiêu hoá ở động vật ăn thịt, động vật nhai lại và không nhai lại.

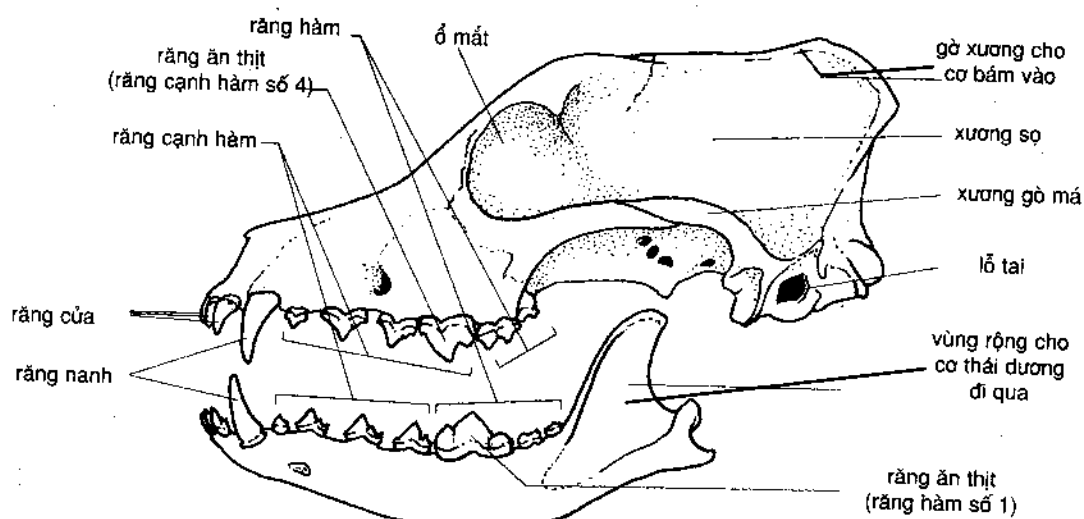
14-1. MỞ ĐẦU

Trong bài 13, cấu trúc và chức năng của hệ thống tiêu hoá ở người đã được mô tả tương đối kĩ. Hệ thống tiêu hoá của người nhìn chung không chuyên biệt lắm, do đó nó có thể chấp nhận (tiêu hoá) rất nhiều loại thức ăn khác nhau. Động vật ăn thịt và động vật ăn cỏ có một hệ thống tiêu hoá chuyên biệt hơn nhiều, do đó chúng chỉ có thể sử dụng những chế độ ăn rất hạn hẹp. **Động vật ăn thịt** thì chuyên ăn thịt:thịt gồm chủ yếu là protein và thành phần hoá học của nó tương tự thành phần hoá học của bản thân cơ thể động vật, nó chỉ cần thức ăn với số lượng rất ít, tiêu hoá thức ăn thì rất dễ dàng nhưng để kiếm được mồi thì rất khó bởi vì các con mồi thường bỏ trốn. **Động vật ăn thực vật** thì chuyên ăn cỏ hoặc ăn các loại thực vật khác nhau. Kiếm ăn thì rất dễ nhưng tiêu hoá thì rất khó, chúng phải ăn một số lượng lớn thức ăn. Sự khác nhau trong chế độ ăn này có ảnh hưởng rất lớn đến cấu trúc của các cơ quan có liên quan đặc biệt là răng và xương sọ.

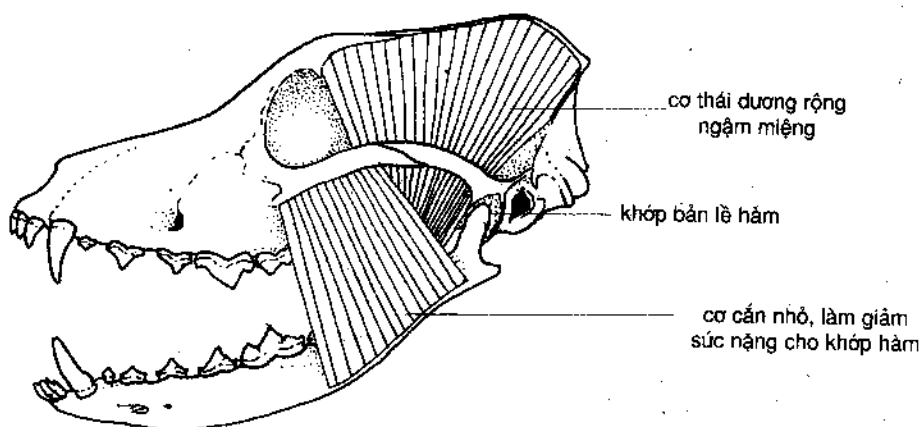
14-2. RĂNG, XƯƠNG SỌ VÀ QUÁ TRÌNH TIÊU HOÁ Ở ĐỘNG VẬT ĂN THỊT

Hình 14-1 mô tả răng và xương sọ của chó rất thích hợp cho loài động vật ăn thịt. Chó nhà không bắt giết con mồi như cha ông của chúng. Cha ông của chúng thuộc loại chó sói vẫn còn mang nhiều đặc điểm ăn thịt điển hình. Ở phía trước miệng có răng cửa hình chêm dùng để gặm, răng có thể giúp cho việc lấy thịt ra khỏi xương một cách dễ dàng. **Răng nanh** được uốn cong và nhô ra rất nhọn được dùng để cắm vào con mồi và giữ mồi cho chặt. Động vật ăn thịt thường giết con mồi bằng động tác vận mạnh con mồi. Hàm của chó tương tự như một cái kéo khoẻ. Các **răng cạnh hàm** và **răng ăn thịt** thì lớn, rất phù hợp với thói quen ăn xương và

có thể cắt thịt thành những mảnh nhỏ hơn. Phía trong miệng **răng hàm** nhỏ và ít được sử dụng. Răng của động vật ăn thịt chỉ có tác dụng cắt thức ăn thành những phần nhỏ hơn để dễ nuốt chứ hầu như không có tác dụng nhai. Mặc dù trong khi ăn, răng có thể tạo ra một lực rất lớn nhưng thức ăn nói chung là mềm, do đó răng cũng không cần phải bảo vệ một cách chắc chắn. Cũng giống như răng người, răng động vật ăn thịt cũng có lỗ chân răng rất nhỏ.



Hình 14.1. Răng và xương sọ của động vật ăn thịt (chó).

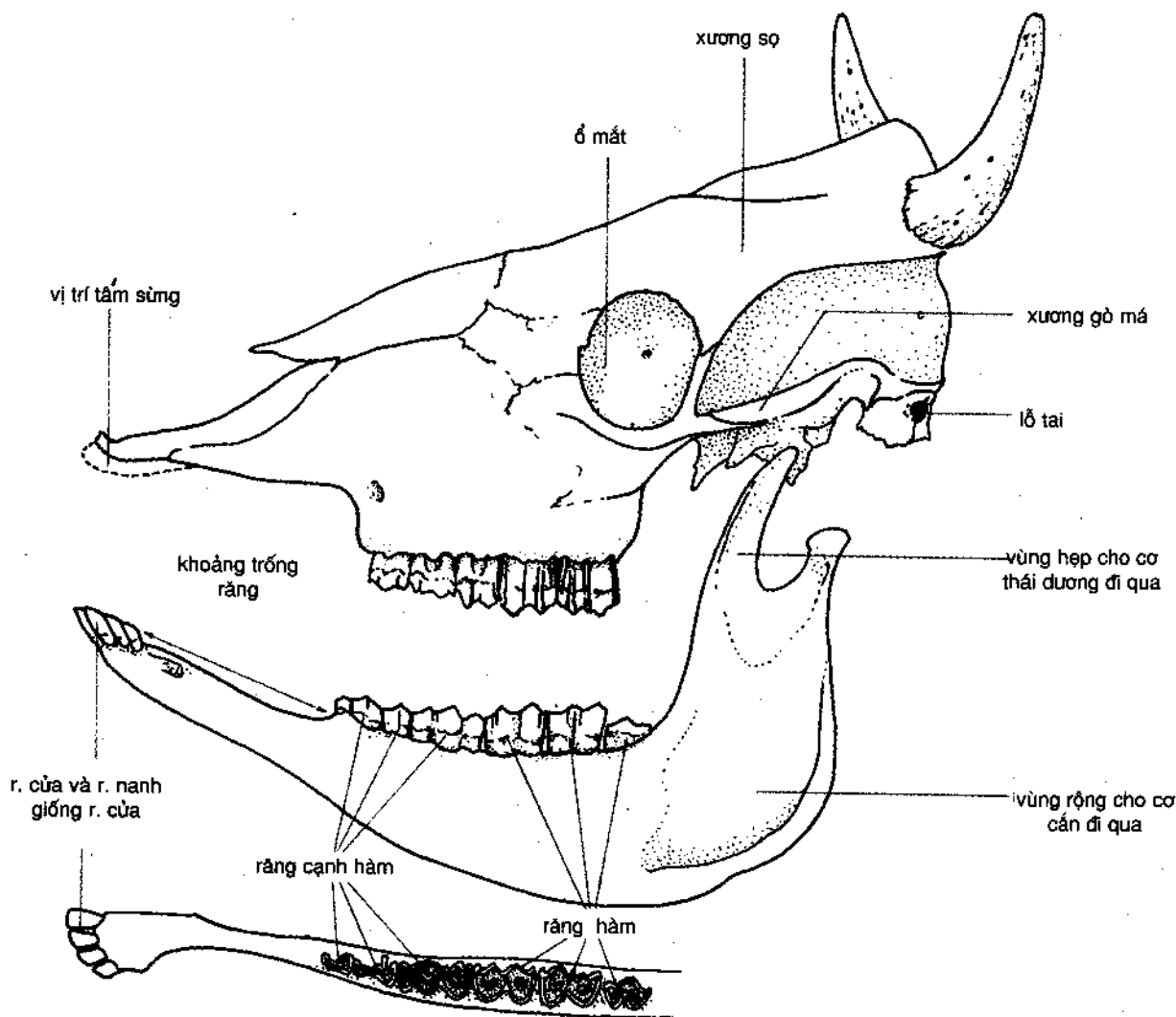


Hình 14.2. Các cơ hàm của động vật ăn thịt (ví dụ của loài chó)

Ở động vật ăn thịt **cơ thái dương** rất lớn (xem hình 14.2) và chạy liên tục từ hàm dưới tới đỉnh của xương sọ, nơi có một cái gờ nhỏ lên để bám. Hình dạng của xương hàm dưới tạo ra cho cơ thái dương một tác dụng đòn bẩy rất lớn, do đó hàm dưới ngậm lại với một lực đáng kể. Cơ cắn và cơ **bướm giữa** kém phát triển hơn, chúng cũng co lại khi xương hàm đóng và có tác dụng kéo xương hàm ra phía trước, bằng cách đó đã làm giảm sức nặng cho khớp hàm. Bản thân khớp này tương tự như một cái bản lề và trong quá trình nhai nó không bị trật ra.

Phần còn lại ở ống tiêu hoá ở chỗ hoàn toàn như ở người nhưng ngắn hơn một chút. Động vật ăn thịt khi đuổi theo con mồi sẽ gặp trở ngại đó là sức nặng của khối thức ăn trong cơ thể do đó chúng thường có xu hướng ăn nhiều vào những lúc không hoạt động, khi đó quá trình tiêu hoá sẽ diễn ra.

14.3. RĂNG, XƯƠNG SỌ VÀ QUÁ TRÌNH TIÊU HOÁ Ở ĐỘNG VẬT ĂN CỎ



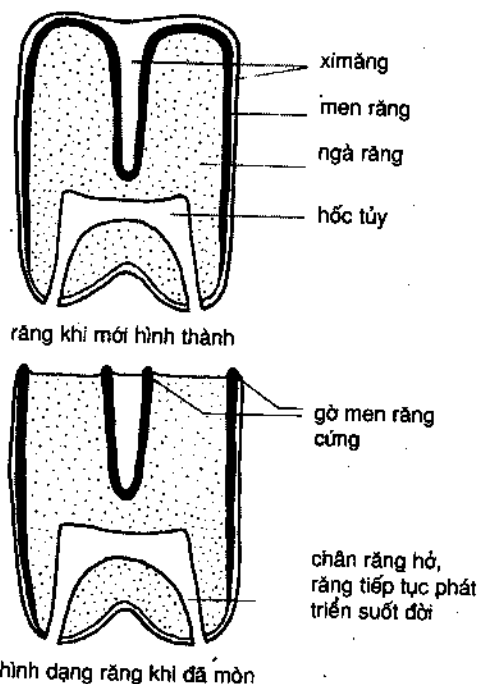
Hình 14-3. Răng và xương sọ của động vật ăn cỏ (ví dụ của bò)

Động vật ăn cỏ có nhiều đặc điểm khác với động vật ăn thịt ở chỗ tiếp nhận và tiêu hoá thức ăn. Răng và xương sọ của bò được minh hoạ trong hình 14.3 là một ví dụ đặc trưng cho động vật ăn cỏ. Phía trước miệng, ở hàm dưới, **răng cửa** và **răng nanh** không có gì khác nhau, chúng đều tì lên tấm sừng của hàm trên, cỏ được gặm đứt còn có thêm sự trợ giúp của lưỡi. Sâu vào trong một chút, tách rời khỏi phần răng trước có một khoảng trống gọi là

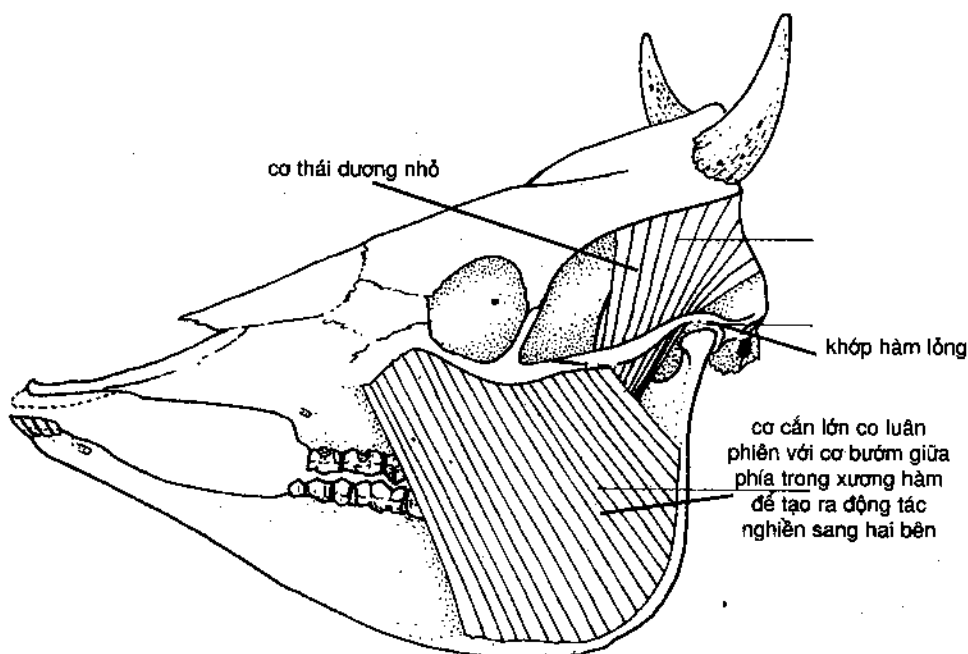
khoảng trống răng, tiếp đó là các răng cạnh hàm và răng hàm dùng để nghiền. Các răng này có cấu trúc rất đặc trưng đáp ứng với các chế độ ăn khác nhau.

Như minh hoạ trong hình 14.4, răng của động vật ăn cỏ có thân rất cao, chân rộng được cung cấp nhiều mạch máu, do đó chúng vẫn tiếp tục phát triển trong suốt cuộc đời. Trong quá trình phát triển mặt ngoài của răng vốn được phủ bởi một lớp xi măng thường bị ăn mòn ở mặt nhai.

Tiếp theo đó, quá trình mài mòn còn tạo ra **những đường gờ của men răng**, ngăn cách với các khu vực mềm hơn của **ngà răng**. Các đường gờ của những răng cạnh nhau chạy từ mặt trước tới mặt sau của miệng, do đó chuyển động bên của hàm sẽ tạo ra động tác nghiền có hiệu quả. Sự bố trí luân phiên giữa các vùng cứng và mềm sẽ tạo ra một kiểu **mặt cối nghiêng** có tác dụng duy trì mặt nghiền rất tốt trong suốt cuộc đời của con vật.



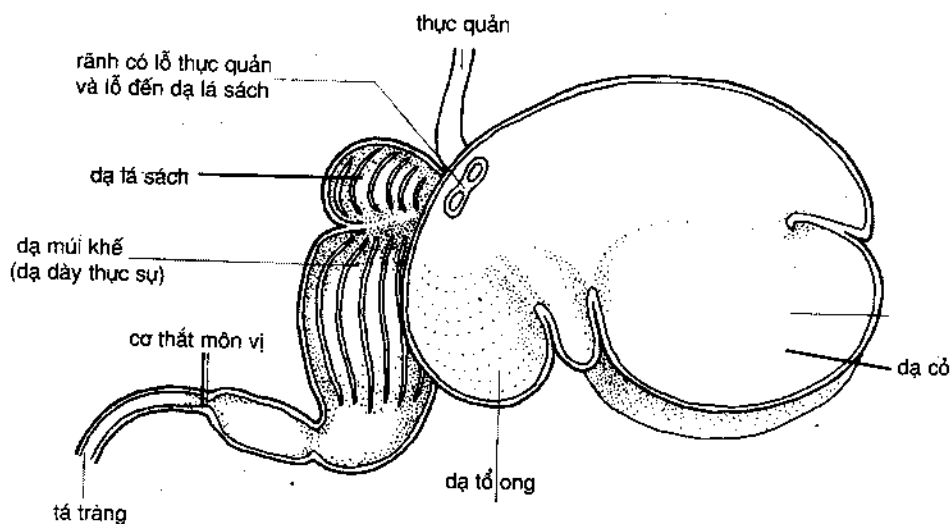
14-4. Cấu tạo của một răng hàm thân cao



Hình 14.5. Cơ hàm ở động vật ăn cỏ (bò)

Các cơ chính để khép hàm lại là *cơ bướm giữa* và *cơ cắn* nằm ở vùng gò má, cả hai nhóm cơ đều bám rộng lên xương hàm dưới và tạo ra một lực đòn bẩy rất lớn so với các cơ *thái dương* nhỏ hơn. Như đã trình bày trong bài 13, các cơ bướm giữa bám vào mặt trong của xương hàm dưới và là các cơ chủ yếu tham gia vào việc tạo ra chuyển động sang bên. Khớp hàm là một khớp rất lỏng. Nhìn từ đằng trước, xương hàm dưới chuyển động theo đường vòng, hoặc ngược hoặc xuôi theo chiều kim đồng hồ do đó mặt ngang của răng nghiêng chéo nhau. Hoạt động nghiêng này đã làm vỡ các tế bào rau cỏ, giải phóng ra các chất chứa trong tế bào, cất thành xelluloz của tế bào thành những mảnh nhỏ. Khoảng trống răng giúp cho lưỡi chuyển thức ăn tới vùng dưới má, và từ đây chuyển cho răng hoạt động. Nhai là chức năng quan trọng nhất của răng động vật ăn cỏ, thiếu nó thì không thể nào có quá trình tiêu hoá hoá học của thức ăn.

Tiêu hoá hoá học đối với xelluloz trong lòng ống tiêu hoá của động vật ăn cỏ diễn ra một cách đáng kể. Như đã miêu tả trong bài 3, xelluloz là loại hydrat cacbon phức hợp bao gồm các đơn vị glucoz liên kết với nhau bằng cầu nối glycozit $1\beta-4$. Các cầu nối này hoàn toàn khác về mặt hình dạng so với các cầu nối $1\alpha-4$ ở tinh bột và glycogen và không bị phân huỷ bởi cùng một loại enzym. Tuy nhiên mặc dù bò và các động vật ăn cỏ khác cùng có men amylaz nhưng chúng hoàn toàn không có tác dụng gì trong tiêu hoá xelluloz. Enzym xellulaz không phải do bò sản sinh ra mà là do các vi sinh vật, chủ yếu là vi khuẩn có rất nhiều ở những khu vực đặc trưng nhất định của ống tiêu hoá. Trong ống tiêu hoá, ôxy rất thiếu do đó vi khuẩn sử dụng xelluloz như là nguyên liệu cho quá trình *hô hấp yếm khí*, và thải ra một số chất khác nhau đặc biệt là axit béo. Các axit béo được hấp thu vào máu của động vật ăn cỏ và biến đổi đi để hình thành các hợp chất hữu cơ khác hay được sử dụng trực tiếp cho quá trình hô hấp hiếu khí trong các mô của động vật - nơi có khá nhiều oxy. Hậu quả của việc sử dụng axit béo cho quá trình hô hấp là bò thường xuyên sống với một nồng độ rất thấp glucoz lưu hành trong máu.



Hình 14-6. Bốn ngăn dạ dày của bò

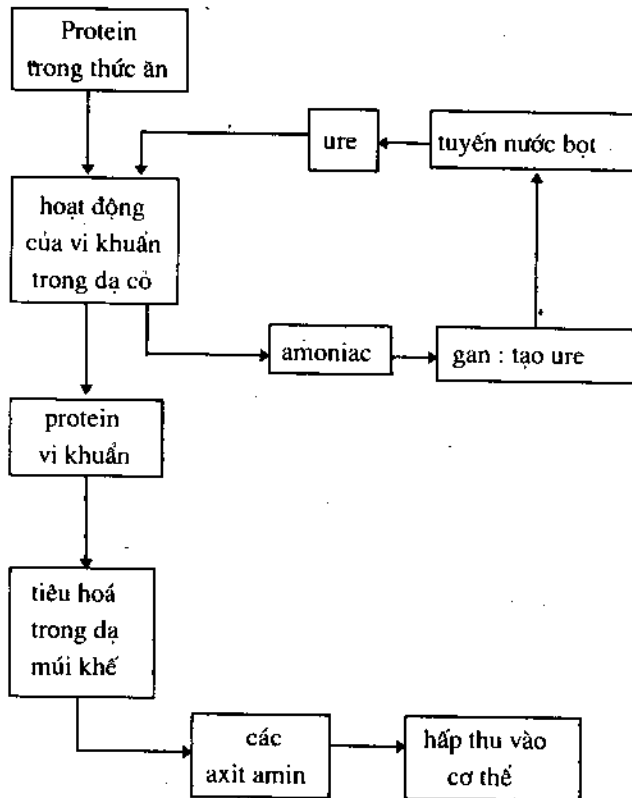
Ở thỏ và ngựa, dạ dày chưa được chuyên hoá, nhưng *kết tràng* và *trực tràng* rất lớn dùng để chứa các vi sinh vật. Sự cấu tạo như vậy dường như không có hiệu quả lắm bởi vì thức ăn ở dạ dày chỉ được tiêu hoá một phần và sự hấp thu ở ruột già là rất hạn chế. Để tận dụng các chất dinh dưỡng còn lại trong thức ăn, những con thỏ thường ăn phân của mình, do đó thức ăn có thể qua đường tiêu hoá lần thứ hai.

Các động vật gặm và ăn cỏ điển hình thường là *động vật nhai lại* ví dụ như cừu và bò. Các động vật này có dạ dày chia thành 4 ngăn (xem hình 14-6). Ba ngăn đầu tiên - dạ cỏ, dạ tổ ong, dạ lá sách là phát triển từ thực quản. Ngăn thứ tư, dạ múi khế, là dạ dày thực sự. Dạ cỏ là một túi lớn có thể tích vào khoảng 150 lít ở bò. Trong giai đoạn một của quá trình tiêu hoá, cỏ được nuốt vào và nhào trộn cùng với nước bọt ở trong dạ cỏ. Khi dạ cỏ đầy cỏ, con vật ngừng ăn và cỏ lại được ợ ra miệng để nhai lại cho kỹ hơn. Quá trình này được gọi là quá trình nhai lại, nó có tác dụng tăng cường tiêu hoá xelluloz và tạo điều kiện cho các vi sinh vật phát triển. 1 cm³ chất chứa trong dạ cỏ có thể chứa tới 10¹¹ vi khuẩn và 10⁶ động vật nguyên sinh.

Thức ăn được tiêu hoá một phần trong dạ cỏ đi qua dạ tổ ong để vào dạ lá sách, nơi hấp thu bớt phần nước quá dư. Khối thức ăn nữa rắn đi vào dạ múi khế và chịu tác dụng của axít clohydric và pepsin như trong trường hợp thức ăn vào trong dạ dày người. Axít và các enzym làm chết và tiêu hoá rất nhiều loại vi khuẩn và quá trình này đã cung cấp một phần lớn nhu cầu protein cho động vật. Như mô tả trong hình 14-7, protein trong chế độ ăn không được sử dụng trực tiếp mà đầu tiên được các vi sinh vật sử dụng, sau đó chúng hoặc là hoà nhập vào protein mới của vi khuẩn hoặc là "khử amin" để giải phóng ra amoniac. Amoniac đi qua cơ thể động vật nhai lại, quay lại ống tiêu hoá dưới dạng ure ở trong nước bọt. Sau đó ure được dùng để tạo ra các protein mới, cuối cùng được tiêu hoá và hấp thu vào trong cơ thể. Bằng cách này các động vật ăn cỏ có thể sử dụng được tốt nhất những chất chứa nitơ và hầu như không có protein nào trong chế độ ăn bị lãng phí đi cả. Phần còn lại của ống tiêu hoá ở động vật nhai lại rất dài nhưng không giúp cho hoạt động của vi khuẩn.

Mối liên quan giữa động vật ăn cỏ và các vi sinh vật là có lợi cho cả đôi bên và đó là một ví dụ điển hình của sự *cộng sinh* (sẽ mô tả trong bài 57). Ngoài việc giúp cho quá trình tiêu hoá các hydrat cacbon và protein, các vi khuẩn trong lòng ống tiêu hoá còn sản sinh ra một vài vitamin nhóm B. Các vitamin này sau đó được hấp thu và được cơ thể vật chủ sử dụng. Các loài động vật khác cũng nhờ các vi khuẩn đường ruột bằng cách tương tự. Ví dụ như các vi khuẩn sống cộng sinh trong ống tiêu hoá của người thì sản sinh ra vitamin K còn trong kết tràng thì chúng có tác dụng nhất định trong việc phân huỷ xelluloz. Tuy nhiên, các động vật ăn cỏ không phải là những động vật duy nhất chuyên về một dạng tiêu hoá. Tương tự như vậy sự chuyên môn hoá của động vật ăn thịt được coi là những biến đổi phù hợp so với những đặc điểm phổ biến ở đa số các động vật có vú và các động vật có xương sống khác.

Ổng tiêu hoá Cơ thể động vật nhai lại



Hình 14-7. Tóm tắt quá trình tiêu hoá protein ở động vật nhai lại

Ở các động vật nhai lại mới sinh ra, dạ múi khế sản xuất ra một loại enzym đặc biệt gọi là **renin** có tác dụng làm đông đặc sữa lại. Điều này rất quan trọng bởi vì nó làm cho sữa giữ lại trong dạ dày lâu hơn và chuẩn bị cho quá trình tiêu hoá hoá học bởi các enzym (ở trẻ em sữa bị đông lại chỉ bằng một axit clohydric do đó enzym renin không xuất hiện).

Trong bài tới chúng tôi sẽ mô tả cấu trúc và chức năng của gan và tụy. Các cơ quan này giữ vai trò rất quan trọng trong quá trình tiêu hoá của tất cả các động vật có xương sống và chúng còn giúp cho việc điều hoà thành phần máu. Do đó hoạt động của gan và tụy có ảnh hưởng đến tất cả các vị trí trong cơ thể. Ở động vật có vú, các chức năng điều hoà này đặc biệt quan trọng.

15. GAN VÀ TỤY

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này, bạn có thể :

- Mô tả được vị trí của gan trong cơ thể con người, vẽ được sơ đồ về mối liên quan của nó tới hệ thống tuần hoàn và ống tiêu hoá.
- Mô tả được chi tiết sự sắp xếp của các tế bào trong các tiểu thùy gan.
- Mô tả được dòng máu đi qua các xoang mao mạch gan và nêu một cách ngắn gọn quá trình hình thành mật.
- Giải thích được quá trình sản xuất và giải phóng mật được điều hoà bằng secretin và cholecystokinin (CCK) như thế nào ? - Định nghĩa được thế nào là cân bằng nội môi.
- Thống kê được những chức năng điều hoà của gan và nêu được các yếu tố chủ yếu có ảnh hưởng đến nồng độ glucos máu.
- Thống kê và giải thích các chức năng ngoại tiết của gan.
- Vẽ được sơ đồ mô tả sự sắp xếp của các tế bào ở trong tụy và nói rõ về quá trình sản xuất dịch tụy và các hoocmon tụy.
- Mô tả ngắn gọn bệnh đái tháo đường.

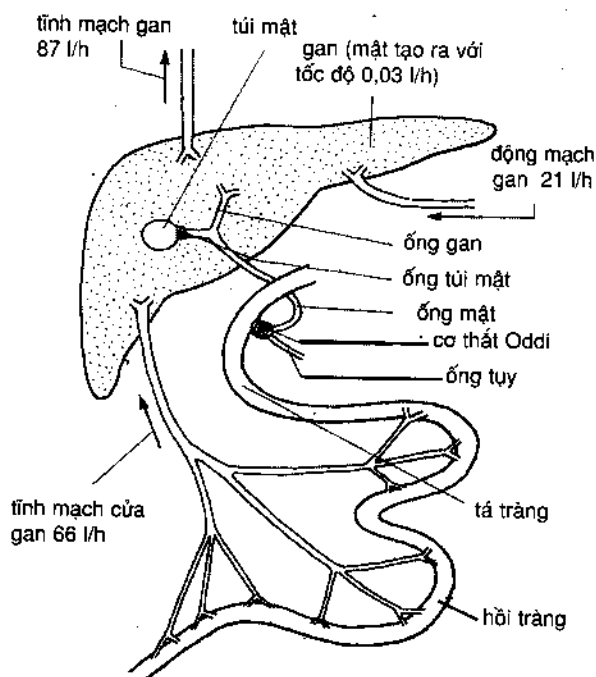
15.1. MỞ ĐẦU

Quá trình tiêu hoá được thực hiện không chỉ bởi một ống tiêu hoá mà còn phụ thuộc vào hoạt động của các cơ quan khác và các tuyến có liên quan. Hai cơ quan quan trọng nhất có liên quan đến ruột là gan và tụy. Các cấu trúc này có chức năng tiêu hoá là chủ yếu nhưng vai trò của chúng không chỉ hạn chế trong quá trình tiêu hoá mà chúng còn thực hiện những chức năng quan trọng khác giúp cho cơ thể hoạt động tốt.

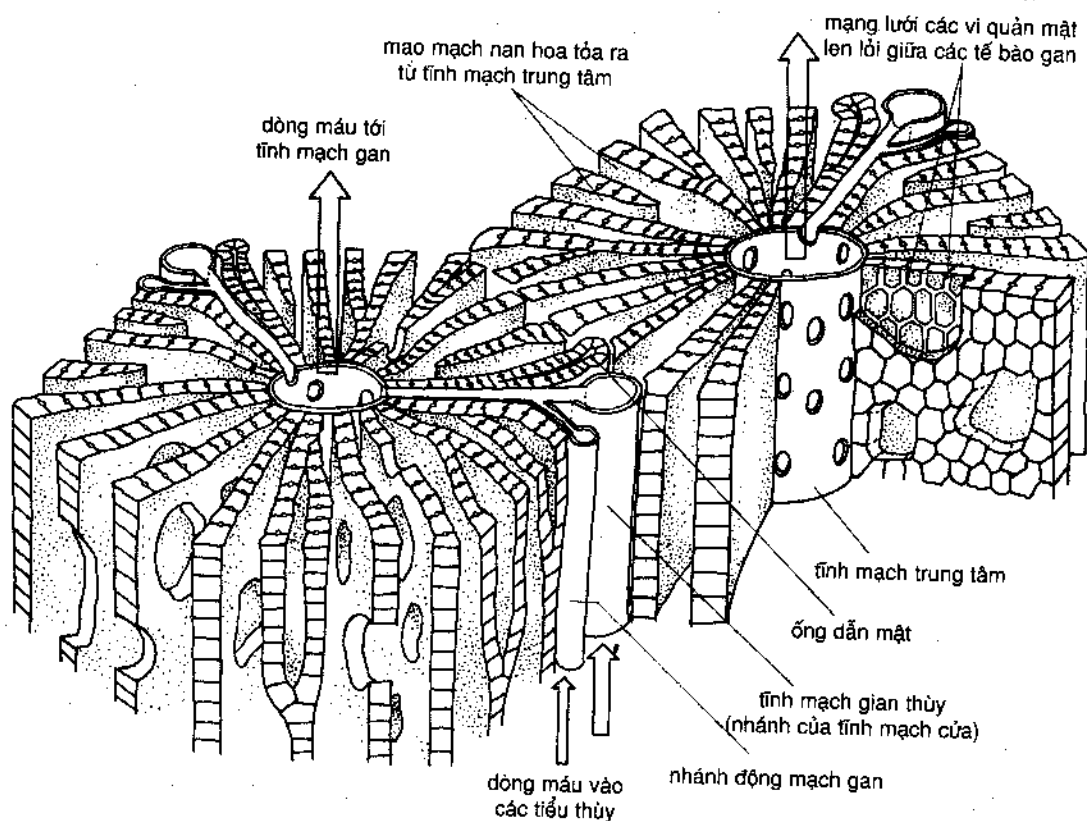
15.2. CẤU TRÚC CỦA GAN

Ở tất cả các loài động vật có xương sống, gan là cơ quan lớn nhất trong cơ thể. Gan người có khối lượng khoảng 1,5 kg, nằm dưới cơ hoành và phía trên của ổ bụng. Mối liên quan của gan với ống tiêu hoá và mạch máu được miêu tả trong hình 15-1. Dòng máu vào gan qua **động mạch gan** với tốc độ gần 21 lít/giờ và qua **tĩnh mạch cửa** với tốc độ gần 66 lít/giờ. Hầu như tất cả lượng nước vào gan theo dòng máu vẫn tiếp tục ở lại trong máu và ra ngoài qua **tĩnh mạch gan**. Tĩnh mạch này chạy trực tiếp tới tĩnh mạch chủ dưới và rồi tới tim. Tuy nhiên rất nhiều chất hoà tan có thể khuếch tán ra hay hấp thu vào dòng máu, do đó thành phần của nó lúc rời gan có thể thay đổi. Một vài chất đi từ gan vào mật, nhưng lượng dịch tham gia vào quá trình này rất nhỏ (chỉ vào khoảng 0,03 lít trong một giờ). Mật chảy xuống theo **ống gan** và có thể dự trữ tạm thời trong **túi mật** trước khi giải phóng ra qua **ống mật**, qua **cơ thắt Oddi** vào tá tràng.

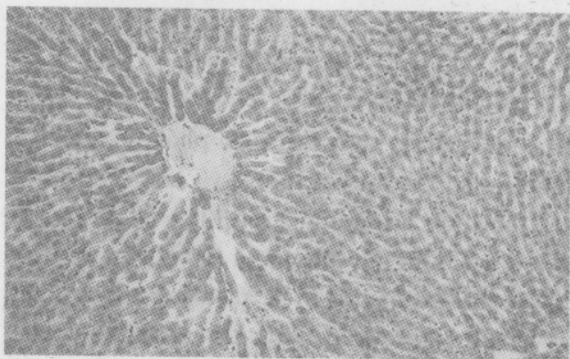
Hình dạng bên ngoài của gan không có gì là quan trọng lắm nhưng bên trong gan có rất nhiều mạch máu phân nhánh và các tế bào gan sắp xếp một cách chính xác tạo nên các cấu trúc riêng biệt gọi là các **tiểu thùy gan**, nằm trong một khung mô liên kết (xem hình 15-2, 15-3 và 15-4). Các **tĩnh mạch gian tiểu thùy** là các nhánh của tĩnh mạch cửa cùng với **tĩnh mạch trung tâm** mỗi tiểu thùy dẫn máu tới tĩnh mạch gan. Toả ra từ tĩnh mạch trung tâm giống như những nan hoa xe đạp là một mạng lưới những mao mạch máu dạng xoang được gọi là **xoang mao mạch (hay mao mạch nan hoa)** của gan. Như mô tả trong hình 15-4 máu vào xoang từ tĩnh mạch cửa và từ động mạch gan, chảy chậm chậm đến tĩnh mạch trung tâm.



Hình 15-1. Sự cung cấp máu cho gan



15-2. Sơ đồ minh họa cấu trúc các tiểu thùy gan



Hình 15-3. Cấu trúc hiển vi một tiểu thủy gan (X1000)

Các tế bào lót thành của xoang tiếp xúc trực tiếp với phần dịch lỏng của máu gọi là huyết tương và diện tích bề mặt của chúng tăng lên rất nhiều bởi các **vi nhung mao**. Giữa các tế bào này và xen vào khe giữa màng của các tế bào nằm cạnh nhau

có các con đường nhỏ được gọi là **vi quản mật**, và mật được tiết vào đó. Không có những chỗ nối trực tiếp giữa đường mật và xoang do đó bất kỳ chất nào tách ra từ máu đều phải qua chất nguyên sinh của tế bào gan trước khi vào mật. Các vi quản mật lại tạo thành một mạng lưới nối thông với nhau đưa mật tới ống dẫn mật nằm ở mô liên kết gian thủy. Mật được sản xuất liên tục và cuối cùng tập trung lại ra khỏi gan và tích trữ ở túi mật.

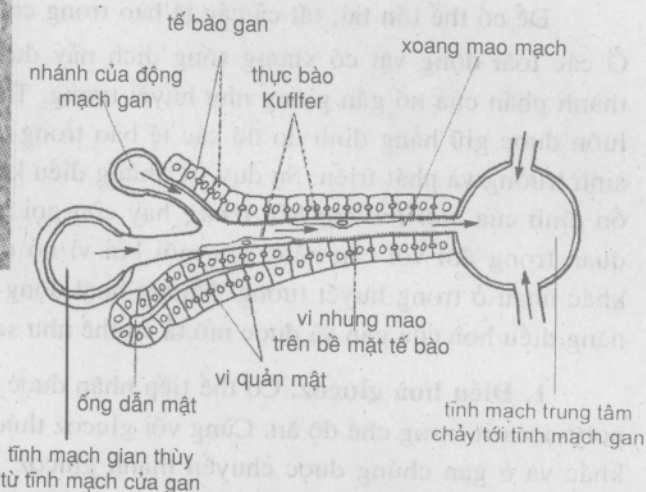
Các xoang máu chứa rất nhiều tế bào Kupffer. Chúng là những tế bào có khả năng thực bào rất mạnh, làm tiêu tan các hồng cầu già và bất kỳ một loại vi khuẩn nào có mặt ở trong đó từ ruột non.

15.3. CÁC CHỨC NĂNG CỦA GAN

Chức năng của gan có thể phân thành 3 nhóm chính như sau:

Chức năng tiêu hoá

Các chức năng tiêu hoá của gan được thực hiện bởi mật. Như đã mô tả trong bài 13, muối mật giữ vai trò đặc biệt quan trọng trong tiêu hoá mỡ và thêm vào đó Natri hydrocacbonat NaHCO_3 giúp cho việc trung hoà axit hydrocloric từ dạ dày vào tá tràng. Việc sản xuất và giải phóng các chất này được điều hoà bởi hai hoocmon chính là secretin và cholecystikin (CCK). Secretin được giải phóng vào dòng máu từ các tế bào nội tiết ở ruột non khi có mặt axit. Và CCK được giải phóng ra do phản ứng với sự có mặt của các axit amin và axit béo. Cả hai hoocmon đều có tác dụng tăng cường quá trình tiết các ion hydrocacbon vào trong mật, trong khi đó CCK kích thích sự co bóp của túi mật và làm cho cơ thắt Oddi (cơ



Hình 15-4. Sự sắp xếp các tế bào ở một phần của tiểu thủy gan

đóng mở lỗ thoát ống mật vào tá tràng) giãn ra. 95% muối mật giải phóng vào ruột được tái hấp thu vào cơ thể và được sử dụng lại. Gan tổng hợp những muối mật mới để thay thế, 5% lượng muối mật bị mất đi khỏi cơ thể qua phân.

Các chức năng điều hoà

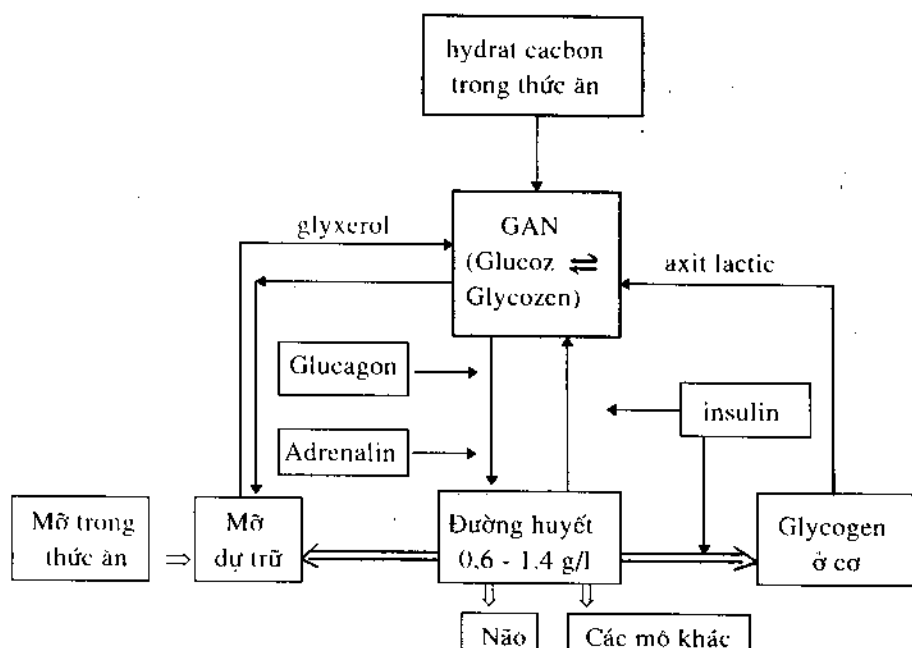
Để có thể tồn tại, tất cả các tế bào trong cơ thể đều phải tắm mình trong một loại dịch. Ở các loài động vật có xương sống dịch này được gọi là dịch mô, nó xuất phát từ máu và thành phần của nó gần giống như huyết tương. Thành phần của huyết tương và của dịch luôn luôn được giữ hằng định do đó các tế bào trong cơ thể luôn có những điều kiện lý tưởng để sinh trưởng và phát triển. Sự duy trì những điều kiện hằng định này được coi là sự duy trì tính ổn định của *môi trường bên trong* hay còn gọi là sự *cân bằng nội môi*. Gan giữ vai trò rất quan trọng đối với cân bằng nội môi bởi vì nó quyết định trực tiếp nồng độ của nhiều chất khác nhau ở trong huyết tương. Những hoạt động này tựu chung lại được nằm trong các chức năng điều hoà của gan và được mô tả cụ thể như sau:

1. **Điều hoà glucôz.** Cơ thể tiếp nhận được glucôz bằng cách tiêu hoá các disaccarit và polysaccarit trong chế độ ăn. Cùng với glucôz thức ăn còn cung cấp hỗn hợp các monosaccarit khác và ở gan chúng được chuyển thành glucôz. Nồng độ glucôz trong máu không phải bao giờ cũng hằng định, nó thay đổi trong khoảng 0,6 - 1,4 g/lít, phụ thuộc vào các điều kiện khác nhau. Sau bữa ăn nồng độ của nó tăng lên, khi nhịn ăn nồng độ của nó giảm xuống. Glucôz là nguồn nguyên liệu duy nhất cho các tế bào chuyên biệt của não và hệ thống thần kinh. Nồng độ glucôz tối thiểu đủ để não và hệ thống thần kinh hoạt động bình thường là 0,6 g/lít.

Nồng độ glucôz được giữ trong giới hạn bình thường bằng các cách khác nhau (xem hình 15 - 5). Sau bữa ăn gan nhận được nhiều glucôz từ tĩnh mạch cửa hơn là từ tuần hoàn chung. Sau đó glucôz có thể được chuyển thành một dạng polysaccarit dự trữ gọi là glycogen. Lượng glycogen hình thành được điều hoà bởi một hoocmon gọi là insulin. Insulin được giải phóng ra từ tụy và tác dụng chủ yếu là tăng cường quá trình vận chuyển glucôz qua màng vào tế bào gan và tế bào cơ. Khoảng 60g glucôz có thể dự trữ dưới dạng glycogen ở trong gan và 150g - ở trong cơ. Vượt quá giới hạn này, lượng glucôz dư thừa sẽ được chuyển thành các phân tử mỡ. Các giọt mỡ rời gan qua tĩnh mạch gan và được dự trữ lại ở các tế bào mỡ, chủ yếu ở dưới da, năng lượng dư thừa được dự trữ dưới dạng mỡ này là một ưu điểm rất lớn đối với hoạt động của con vật vì 1g mỡ có thể tạo ra năng lượng nhiều gấp 2 lần so với hydrat cacbon hay protein.

Trừ giai đoạn ngay sau bữa ăn ra thì gan luôn giải phóng nhiều glucôz hơn là nó tiếp nhận, nó phân huỷ chất dự trữ là glycogen, đồng thời cũng tạo ra những glucôz mới từ các hợp chất hữu cơ khác. Quá trình phân huỷ glucogen được gọi là glycogenolysis và được điều hoà bởi hai hoocmon, glucagon của tụy và adrenalin của các tuyến trên thận. Cả hai hoocmon được giải phóng để đáp ứng lại sự giảm glucôz ở trong máu nhưng sự giải phóng adrenalin có thể được tăng cường thông qua hệ thần kinh, do đó nó có thể làm tăng glucôz máu ở thời điểm stress. Kho glycogen của gan rất hạn chế và nó phải được bổ sung bằng những glucôz mới và quá trình này diễn ra mất vài giờ. Glucôz mới này được tổng hợp chủ yếu từ axit lactic giải phóng ra từ cơ và glyxerol sản sinh ra từ quá trình phân huỷ mỡ. Khi nhịn đói lâu ngày các axit amin cũng được sử dụng. Quá trình tổng hợp các glucôz mới được gọi là gluconeogenesis

và được tăng cường bởi glucagon với tốc độ 180g/ngày. Con đường hoá sinh ngược lại với quá trình đường phân đã được mô tả trong bài 10.



Hình 15.5. Điều hoà glucos máu

2. Điều hoà các axit amin. Các tế bào của cơ thể sử dụng axit amin để tổng hợp protein và axit amin làm nguyên liệu để tạo nên các hợp chất hữu cơ khác. Gan chịu trách nhiệm xử lý các axit amin nhận được từ đường tiêu hoá và đảm bảo duy trì một lượng nhất định của tất cả các axit amin khác nhau trong máu. Một vài axit amin có thể biến sang các axit amin khác, nếu thiếu, và gan cũng có thể tổng hợp axit amin từ glucos và axit béo. Các quá trình biến đổi này có thể thực hiện được bởi vì các con đường hoá sinh dùng để phân huỷ các chất khác nhau này đều dẫn đến một hợp chất trung gian quan trọng là axetyl-CoA. Nhiều chu trình thường là thuận nghịch và axetyl-CoA thường được dùng như là một đơn vị nhỏ trong quá trình tạo nên những hợp chất phức tạp hơn. Tùy từng điều kiện mà axetyl-CoA thu được từ quá trình phân huỷ glucos có thể được sử dụng để tạo ra các axit amin hay axit béo hay axit amin có thể được phân huỷ để tạo ra năng lượng.

Các axit amin dư thừa, không được cơ thể sử dụng ngay thường bị khử amin, có nghĩa là NH_2 hay nhóm amin được tách ra để tạo thành ammoniac. Quá trình này tạo ra rất nhiều các đoạn phần tử khác mà gọi là các keto axit. Chúng có thể chuyển thành axetyl-CoA và sử dụng trực tiếp cho hô hấp tế bào hay chuyển thành glucos hoặc mỡ, phụ thuộc vào nhu cầu của cơ thể. Cơ thể không có khả năng dự trữ các axit amin hay protein dư thừa như là hydrat cacbon và mỡ.

3. Điều hoà protein huyết tương. Huyết tương chứa khoảng 70g/l protein ở dạng keo. Ngoài fibrinogen có tác dụng đông máu, các protein khác như albumin và các loại globulin

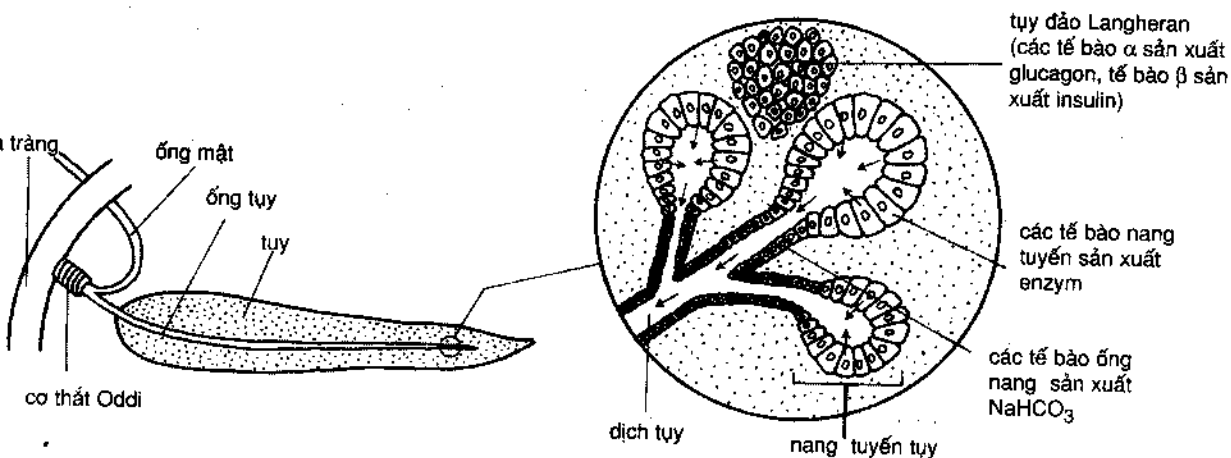
để hình thành một loại sắc tố vàng gọi là **bilirubin**. Bilirubin giải phóng vào trong máu và làm cho huyết tương có màu vàng. **Sắt** được đem đến dự trữ ở gan, trong khi đó protein của phân tử hemoglobin được phân huỷ thành các axit amin. Các tế bào gan tách bilirubin ra khỏi máu và chuyển nó xuống mật hình thành phần lớn các **sắc tố mật**. Các sắc tố mật được giải phóng vào ruột non cùng với mật nhưng chúng không có chức năng tiêu hoá. Dưới tác dụng của các vi khuẩn bilirubin sẽ được chuyển thành stercobilinogen, sắc tố này làm phân có màu vàng đặc trưng.

Các triệu chứng **vàng da** và vàng niêm mạc mắt xuất hiện khi nồng độ bilirubin tăng cao ở trong máu. Điều này xảy ra khi hồng cầu bị phá huỷ quá nhanh, do bệnh gan hay tắc đường dẫn mật. Sự nghẽn tắc này gây ra khi cholesterol tiết ra từ mật tích tụ lại và hình thành các tiểu thể cứng tức là sỏi nằm ngay trong đường dẫn mật.

3. Khử độc. Gan phân huỷ các hoocmon đã sử dụng, thuốc và rất nhiều chất độc thông qua quá trình khử độc. Quá trình này thường bao gồm gắn hay kết hợp các chất độc với các nhóm hữu cơ khác (ví dụ như glyxin hay axit glucuronic). Các nhóm này hoạt động như một phân tử "đánh dấu", chúng làm cho thận có thể nhận biết được các chất độc như là các chất cần bã và thải ra ngoài. Trong một số trường hợp, gan phân huỷ các chất độc trực tiếp thành các chất không độc có thể được dùng trong quá trình chuyển hoá.

Tất cả các chức năng khác nhau này làm cho gan trở thành một cơ quan đa chức năng, một cấu trúc quan trọng nhất trong việc duy trì sự hằng định của nội môi. Có một điều thú vị là phần lớn tính đa chức năng này xuất phát từ các hoạt động của từng tế bào gan riêng lẻ, trong khi đó về tổng thể thì cấu trúc của toàn bộ cơ quan không lấy gì làm phức tạp lắm.

15.4. TỤY

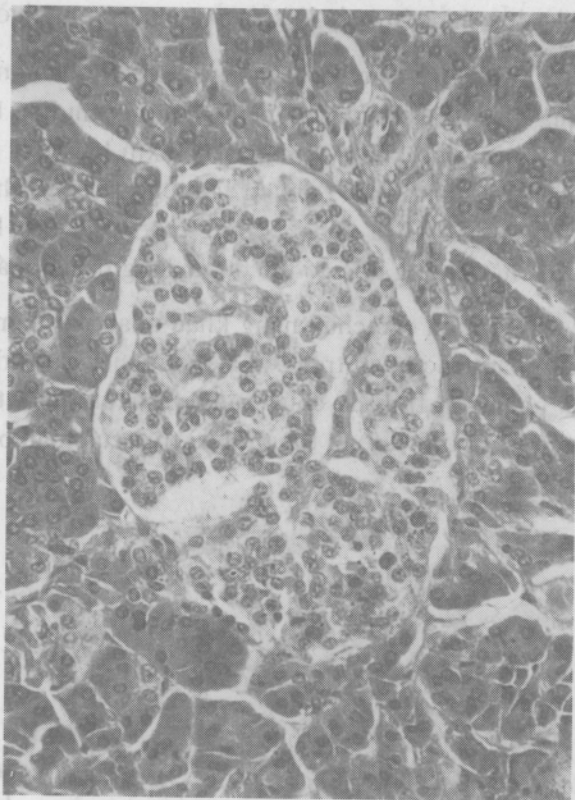


Hình 15.6. Sơ đồ minh họa cấu trúc của tụy

Tụy sản xuất ra các enzym tiêu hoá và các hoocmon. Cấu trúc của nó được minh họa trong hình 15.6 và 15.7.

Các tế bào sản sinh ra enzym của tụy tập trung với nhau lại thành nhóm ở chỗ phình phía cuối của các ống nhỏ - nơi đó chúng hình thành cái gọi là các **nang tụy** giống như chùm nho bao quanh một cái cuống rỗng. Ở tụy của loài động vật có vú, các nang lại tập trung thành nhóm tạo nên các **tiểu thụy**, nằm tách rời với nhau bằng mô liên kết. Tất cả các đường ống đi ra từ các nang cuối cùng đều đổ vào **ống tụy** chính, ở đó nó chứa hỗn hợp các enzym và một số chất khác gọi là **dịch tụy**. Sau đó ống tụy chính lại đổ vào tá tràng. Cũng giống như quá trình giải phóng mật, việc tiết dịch tụy được kích thích (điều khiển) bởi hoạt động thần kinh và các hoocmon là **secretin** và **CCK**. Các tế bào nang sản xuất ra rất nhiều enzym theo yêu cầu của cơ thể, trong khi đó các tế bào lót thành ống của nang tụy lại tạo ra natri hydrocacbonat. Ở người mỗi ngày có 0,5 - 0,8 lít dịch tụy được giải phóng ra.

Giữa các tiểu thụy của tụy có những khối mô nhỏ gọi là **tụy đảo Langheran (Langerhans)**. Trong các tụy đảo này có hai nhóm tế bào chính là **tế bào α** và **tế bào β** . Tế bào α sản xuất hoocmon **glucagon** và tế bào β sản xuất ra **insulin**. Cả hai hoocmon này đều tham gia vào quá trình điều hoà đường máu như đã mô tả ở phần đầu của bài học này. Chúng có tác dụng trái ngược nhau và cơ chế tác dụng "đẩy - kéo" của chúng giúp cho đường máu luôn giữ ở một mức độ ổn định. **Bệnh đái tháo đường** sẽ xuất hiện nếu như thiếu insulin. Các triệu chứng khởi đầu của bệnh đái tháo đường là **tăng đường huyết** có nghĩa là nồng độ đường trong máu tăng cao và xuất hiện đường trong nước tiểu. Nếu như không được điều trị thì một lượng muối và đường sẽ mất đi theo nước tiểu dẫn đến thiếu nước thậm chí có thể dẫn tới hôn mê và chết. Hàng ngày tiêm insulin lấy từ bò, cừu hay được tổng hợp bằng công nghệ di truyền từ vi khuẩn có thể thay thế cho lượng insulin thiếu hụt. Đó chính là biện pháp điều trị đã đem lại cho đa số các bệnh nhân đái tháo đường một cuộc sống tương đối bình thường.



Hình 15-7. Cấu trúc hiển vi của tụy (X750)

Trong cuốn sách này chúng tôi đã mô tả gan, tụy, các đặc điểm chính của ống tiêu hoá và các cấu trúc có liên quan. Một số các kỹ thuật kiểm ăn ở các loài động vật không xương sống sẽ được mô tả trong phần D. Trong phần này chúng ta sẽ nghiên cứu một loạt các sinh vật và mức độ chuyên môn hoá của chúng. Bài 16 mô tả quá trình trao đổi khí, trong khi đó ba bài tiếp theo mô tả các đặc điểm chính của hệ thống tuần hoàn. Cũng giống như hệ tiêu hoá, các hệ thống này góp phần quan trọng cho việc duy trì sự hằng định của nội môi.

16. HÔ HẤP VÀ TRAO ĐỔI KHÍ

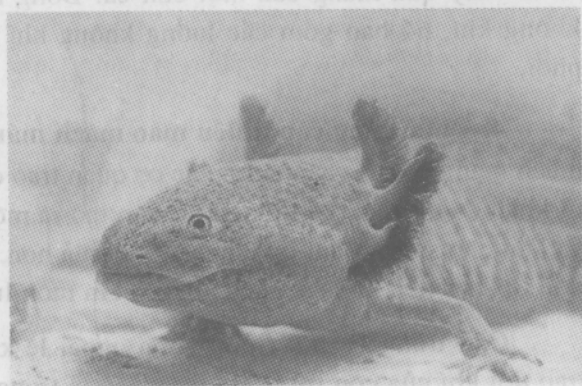
Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này, bạn có thể :

- Phân biệt rõ được hô hấp ngoài và hô hấp trong.
- Kể tên và mô tả những tính chất quan trọng của bề mặt trao đổi khí.
- Mô tả cụ thể cấu trúc của hệ thống trao đổi khí ở cá xương và mô tả sự lưu thông khí.
- Phân biệt giữa dòng chảy song song và dòng chảy ngược chiều, nêu rõ tầm quan trọng của sự chảy ngược chiều trong hệ thống trao đổi khí.
- Mô tả các đặc điểm cấu trúc chủ yếu của hệ thống trao đổi khí ở người và giải thích các cơ chế có liên quan đến quá trình lưu thông khí.
- Vẽ và chú thích sơ đồ minh hoạ cấu trúc vi thể của phổi người.
- Kể tên và mô tả các cơ chế chủ yếu có liên quan đến sự điều hoà trao đổi khí.
- Vẽ sơ đồ của một hô hấp kế và giải thích tại sao máy này được dùng để đo nhịp hô hấp của các loài động vật không xương sống cỡ nhỏ.
- Giải thích được các thuật ngữ thương số hô hấp (RQ) và tốc độ chuyển hoá cơ bản (BMR).

16.1. GIỚI THIỆU

Từ "hô hấp" được dùng để chỉ hai quá trình sinh học riêng biệt. Trước tiên muốn nói đến quá trình giải phóng năng lượng bằng con đường hoá học từ các hợp chất hữu cơ ví dụ như glucôz. Dạng hô hấp này được gọi là **hô hấp trong** và có thể diễn ra theo kiểu ái khí nếu có oxy hoặc kiểu yếm khí nếu không có oxy hay không đủ oxy. Hô hấp ái khí muốn tiếp tục trong các tế bào của cơ thể thì phải duy trì sự cung cấp oxy thường xuyên và khí cacbonic dư thừa phải được đào thải ra ngoài. **Hô hấp ngoài** hay là quá trình thở muốn đề cập đến quá trình trao đổi khí giữa cơ thể và môi trường xung quanh. Rất nhiều cấu trúc và cơ chế hoạt động có liên quan với nội dung của bài này.



Hình ảnh : Mang ngoài của loài lưỡng thê này tạo ra một bề mặt trao đổi khí rất lớn.

16.2. CÁC BỀ MẶT TRAO ĐỔI KHÍ

Các cấu trúc thực hiện quá trình hô hấp ngoài tạo nên **hệ hô hấp** hay **hệ thống trao đổi khí** của cơ thể. Thành phần quan trọng nhất của hệ thống này là bề mặt trao đổi khí, đó là ranh giới ngăn cách giữa môi trường bên ngoài và các tổ chức sống bên trong.

Các chất khí hoà tan chỉ có thể đi qua bề mặt trao đổi khí nhờ quá trình khuếch tán. Các cơ thể đơn bào và đa bào nhỏ có thể tiến hành trao đổi khí trực tiếp qua bề mặt cơ thể bởi vì chúng có diện tích bề mặt khá rộng so với thể tích của chúng. Hơn nữa các chất khí hoà tan có thể khuếch tán rất nhanh tới tất cả các bộ phận ở bên trong cơ thể và ngược lại từ các bộ phận ra bề mặt bởi vì khoảng cách giữa chúng rất nhỏ. Trong khi đó các cơ thể đa bào lớn hơn lại phải có thêm các cấu trúc chuyên biệt đối với việc trao đổi khí. Các cấu trúc này có một số đặc điểm giúp cho quá trình khuếch tán đạt hiệu quả cao hơn, đó là:

1. **Diện tích bề mặt rộng.** Khả năng trao đổi khí của cơ thể với môi trường bên ngoài phụ thuộc trực tiếp vào bề mặt khuếch tán.

2. **Bề mặt ẩm ướt.** Bề mặt ẩm ướt rất cần thiết đối với việc hoà tan các chất khí, cho phép chúng đi qua một cách dễ dàng. Đối với đa số các loài sinh vật sống trên cạn, thực vật cũng như động vật, bề mặt trao đổi khí tất yếu trở thành bề mặt có thể làm tiêu hao nước.

3. **Sự lưu thông khí.** Khí oxy khuếch tán vào trong, ngay lập tức nó bị đẩy sâu vào khỏi bề mặt trao đổi khí. Sự cung cấp oxy từ môi trường bên ngoài sẽ có hiệu quả hơn nếu như không khí hay nước chứa oxy hoà tan thường xuyên được thay thế. Các dòng chảy tạo nên các điều kiện như thế gọi là **sự lưu thông khí**, chúng tạo ra một sự chênh lệch cực đại về nồng độ hay **khuyh độ khuếch tán** ở hai phía của bề mặt trao đổi khí.

Tham gia vào sự lưu thông khí, ở các cơ thể khác nhau có các cấu trúc khác nhau, tuy nhiên thường có sự tham gia của vận động cơ. Dòng khí trao đổi có thể là liên tục hay ngắt quãng: dòng liên tục thường thấy ở các sinh vật sống dưới nước, ví dụ như khi có một dòng nước chảy qua mang của một con cá. Dòng ngắt quãng thường thấy ở các sinh vật hít thở không khí, nó bao gồm các luồng không khí vào và ra các cấu trúc trao đổi khí, ví dụ như phổi.

4. **Được cung cấp nhiều mao mạch máu.** Ở nhiều loài động vật máu chảy qua các mao mạch mang dioxit cacbon tới các cơ quan trao đổi khí và nhanh chóng vận chuyển oxy hoà tan đi khắp cơ thể. Sự lưu thông khí luôn tạo ra một sự chênh lệch về nồng độ của cả hai chất khí và làm cho sự trao đổi qua lại có hiệu quả hơn. Hơn nữa, các mao mạch đi rất gần bề mặt trao đổi khí cho nên khoảng cách khuếch tán luôn luôn là ngắn nhất.

Còn trùng là một trường hợp ngoại lệ không tuân theo quy luật chung này. Hệ thống trao đổi khí của còn trùng (sẽ được mô tả trong bài 49) được gọi là hệ thống khí quản, nó bao gồm các ống được phân nhánh rất nhiều cấp tới tất cả các phần bên trong cơ thể. Vì thế mà các mô của cơ thể trao đổi khí trực tiếp với môi trường bên ngoài.

5. **Các sắc tố hô hấp.** Các sắc tố hô hấp kết hợp một cách thuận nghịch với oxy và làm tăng khả năng vận chuyển oxy của máu lên rất nhiều. Nhờ sự kết hợp này mà oxy tự do không

còn ở trong huyết tương, do đó sự chênh lệch về nồng độ oxy trở nên lớn hơn rất thuận lợi cho việc khuếch tán vào trong máu.

Sắc tố hô hấp phổ biến nhất là **hemoglobin**, thấy ở đa số các loài động vật có xương sống và nhiều loài động vật không xương sống. Các sắc tố tương tự chứa sắt là **hemerythrin** và **clororutorin** thấy ở một vài loài giun đốt, trong khi đó **hemocyanin** chứa đồng thấy ở một vài loài thân mềm và một số loài chân đốt.

Trong những phần tiếp theo của bài này, các hệ thống trao đổi khí hoàn hảo của cá xương và của động vật có vú sẽ được mô tả một cách chi tiết. Khi nghiên cứu các hệ thống này, chúng ta cần phải hiểu được những điểm giống nhau và khác nhau quan trọng giữa các loài động vật biệt hoá chức năng trao đổi khí đối với hai loại môi trường khác nhau là nước và không khí. Nước là môi trường dày đặc trong đó sự khuếch tán diễn ra chậm. Nó còn có chức năng đệm đỡ nhưng lại chứa rất ít oxy hoà tan, thông thường là dưới 1 cm^3 oxy trong 100 cm^3 nước. Trong khi đó không khí chứa 21 cm^3 trong 100 cm^3 và sự khuếch tán rất nhanh (oxy khuếch tán trong không khí nhanh hơn 300.000 lần so với ở trong nước).

16-3. SỰ TRAO ĐỔI KHÍ Ở CÁ XƯƠNG

Lớp cá xương (Class Osteichthyes) là một trong số những động vật sống dưới nước hoạt động mạnh nhất và phát triển nhất. Hiện nay con người ta đã biết hơn 20 nghìn loài khác nhau. Chúng sống ở biển với một số lượng lớn, và đó là nguồn thức ăn chủ yếu của con người. Ngoài ra chúng còn có mặt ở hầu hết các vùng nước ngọt. Sở dĩ lớp cá rất phát triển là vì chúng có một hệ thống trao đổi khí hoàn hảo. Hệ thống này có thể thu lấy 80% oxy từ nước chảy qua.

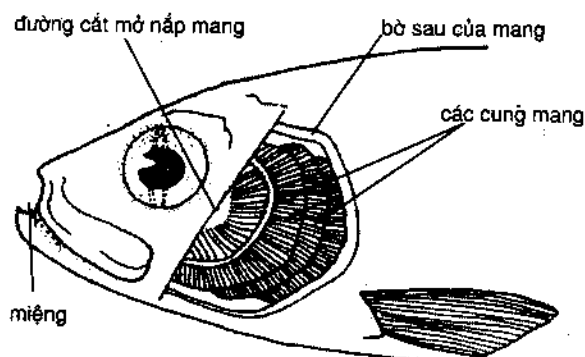
Cấu trúc

Cấu trúc của hệ thống trao đổi khí ở cá mòi, một loại cá xương điển hình được minh hoạ trong hình 16-1. Các cơ quan trao đổi khí là các **cung mang**. Mỗi bên đầu có 4 cung mang, những cung mang này được ngăn cách với nhau bởi các khe giữa các cung mang gọi là các **khe mang** (xem hình 16-1D). Mỗi cung mang đều có một trục xương cong gọi là **xương cung mang** hay là **cung tạng**. Chỗ các khe mang mở vào hầu, từ xương cung mang phát ra nhiều gai mang dài và cứng trông như hình một cái lược. Chúng có tác dụng như một cái rào chắn bảo vệ cho các lá mang mềm mại không bị thức ăn hay các vật thể khác lọt vào và làm hư hại mang. Từ các xương cung mang còn phát ra các que xương nhỏ gọi là các **tia mang** có chức năng đệm đỡ cho các **phiến mang** dẹt. Phía ngoài mang được che phủ bởi **nắp mang**. Một cái riềm nhỏ quanh thành sau của nắp mang có tác dụng như một cái van, nó có thể đóng kín và ngăn không cho dòng nước quay trở lại khoang mang.

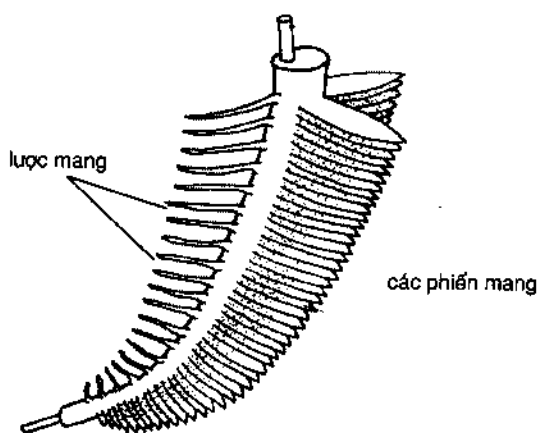
Sự lưu thông khí

Nước sẽ chảy qua các cung mang khi áp lực nước ở trong khoang miệng và khoang hầu lớn hơn áp lực nước ở trong khoang nắp mang (xem hình 16-1D). Ở cá xương, sự chênh lệch về áp lực này có thể do hoạt động của bơm áp lực dương tính, đó là **bơm áp lực khoang miệng**, ở phía trước các cung mang hoặc **bơm áp lực âm tính**- bơm hút nắp mang hoạt động ở phía sau các cung mang.

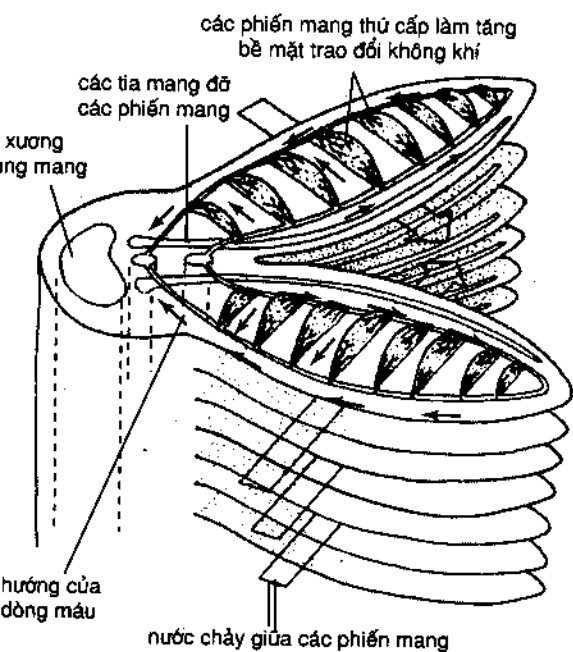
Hai bơm này hoạt động vào các thời điểm khác nhau trong một chu kỳ hô hấp như mô tả trong hình 16-2. **Khi thở vào**, thể tích của hầu tăng lên chủ yếu là do sự co bóp của các cơ, **nền hầu hạ thấp xuống**. Quá trình này làm giảm áp lực nước bên trong khoang miệng do đó nước đi vào qua miệng. Tuy nhiên cũng vào thời điểm đó, nắp mang ở hai bên phình ra, đóng chặt các van nắp mang lại và giảm mạnh áp lực nước ở trong khoang nắp mang. Các hoạt động này tạo ra một lực hút (bơm hút nắp mang), do đó nước liên tục chảy qua các cung mang mặc dù áp lực trong khoang hầu giảm xuống. **Khi thở ra** miệng cá ngậm lại, nền hầu nâng lên rất nhanh tạo ra một áp lực dương tính mạnh (bơm áp lực khoang miệng), áp lực này đẩy nước đi qua khe



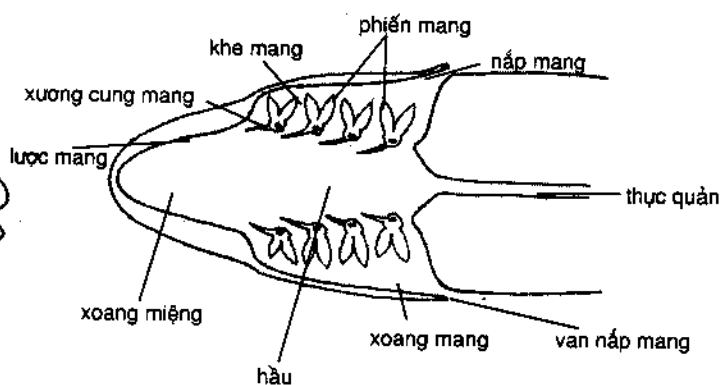
A. Vị trí cung mang



B. Một cung mang



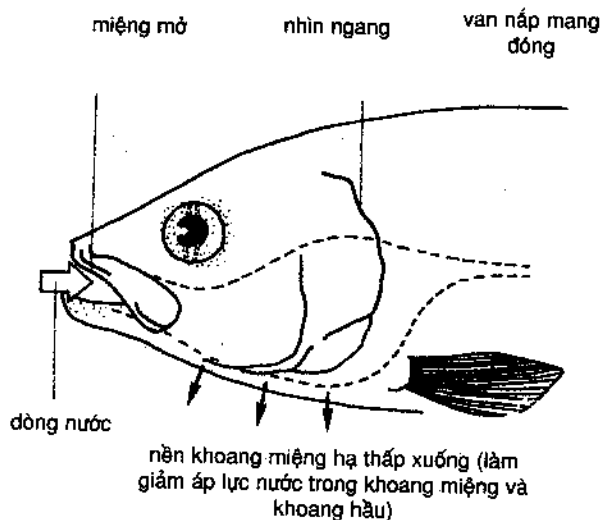
C. Cấu trúc chi tiết các phiến mang



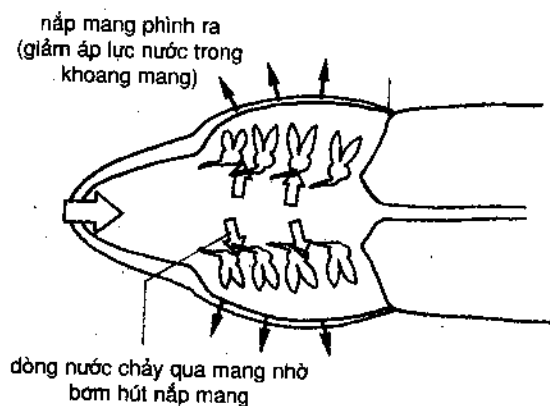
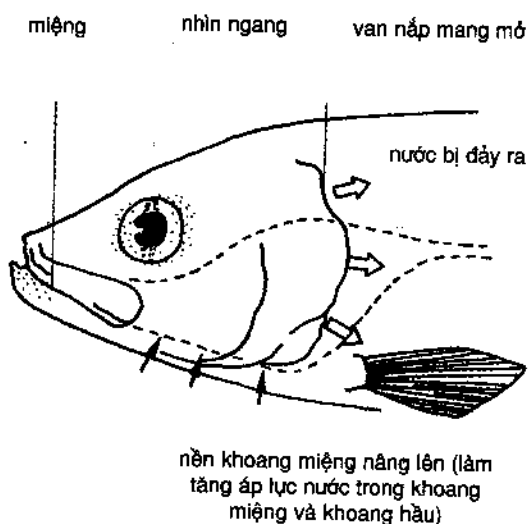
D. Lát cắt qua vùng mang

Hình 16-1. Hệ thống trao đổi khí ở cá xương (Cá mè)

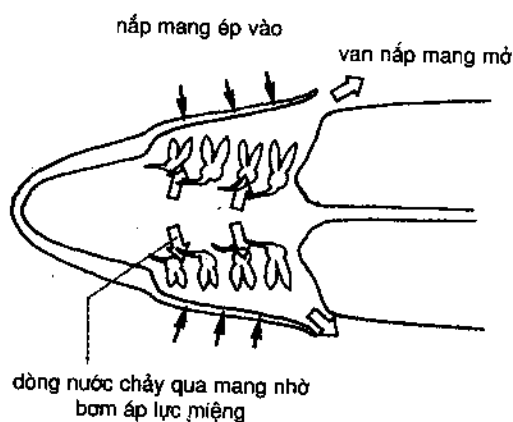
THỞ VÀO



THỞ RA



lát cắt ngang



lát cắt ngang

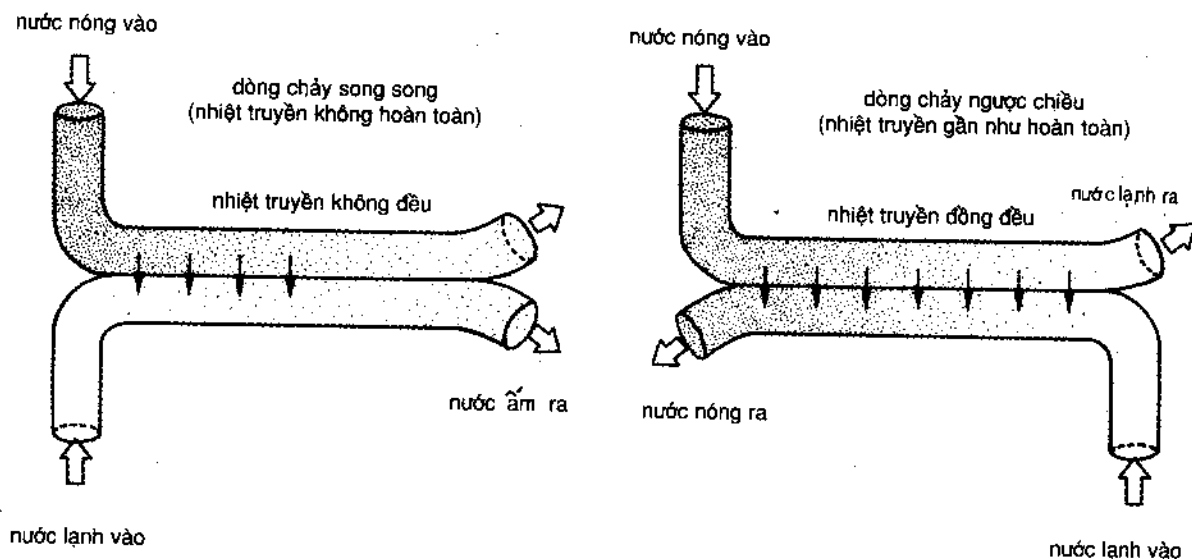
Hình 16.2. Sự lưu thông khí ở mang cá xương

giữa các cung mang. Đồng thời nắp mang lại bị ép vào trong do sự co bóp của cơ. Cơ co bóp cũng làm mở các van nắp mang và đẩy nước ra ngoài. Tác dụng của các hoạt động này làm tăng hiệu quả hoạt động của các lá mang bằng cách duy trì một dòng nước gần như là liên tục.

Trao đổi khí

Cấu trúc chi tiết của các phiến mang được minh họa trong hình 16.1C. Hình vẽ cho thấy hai bộ phiến mang dẹp hay *phiến mang sơ cấp* hướng theo các góc khác nhau tạo thành hình chữ V. Nước chảy qua giữa các phiến mang sơ cấp và tràn vào vô số các *phiến thứ cấp*, nơi

quá trình trao đổi khí diễn ra. Toàn bộ diện tích bề mặt của các phiến thứ cấp thay đổi tùy theo từng loài cá. Diện tích này sẽ là lớn nhất ở các loài to nhất và hoạt động mạnh nhất. Mỗi phiến mang được cung cấp rất nhiều mạch máu từ các **động mạch vào mang**. Oxy khuếch tán vào dòng máu và kết hợp với hemoglobin để hình thành một phức hợp kém bền vững là oxyhemoglobin. Máu đã oxy hoá chứa oxyhemoglobin. Sau đó được tập trung vào động mạch ra mang và cuối cùng chảy đến một mạch máu chính là **động mạch chủ lưng** để phân phối máu đi khắp cơ thể. Máu đã khử oxy lại trở về tim và sau đó lại qua các phiến mang. Kiểu dòng máu này là đặc trưng cho vòng tuần hoàn đơn, sẽ được mô tả tiếp theo trong bài 17.



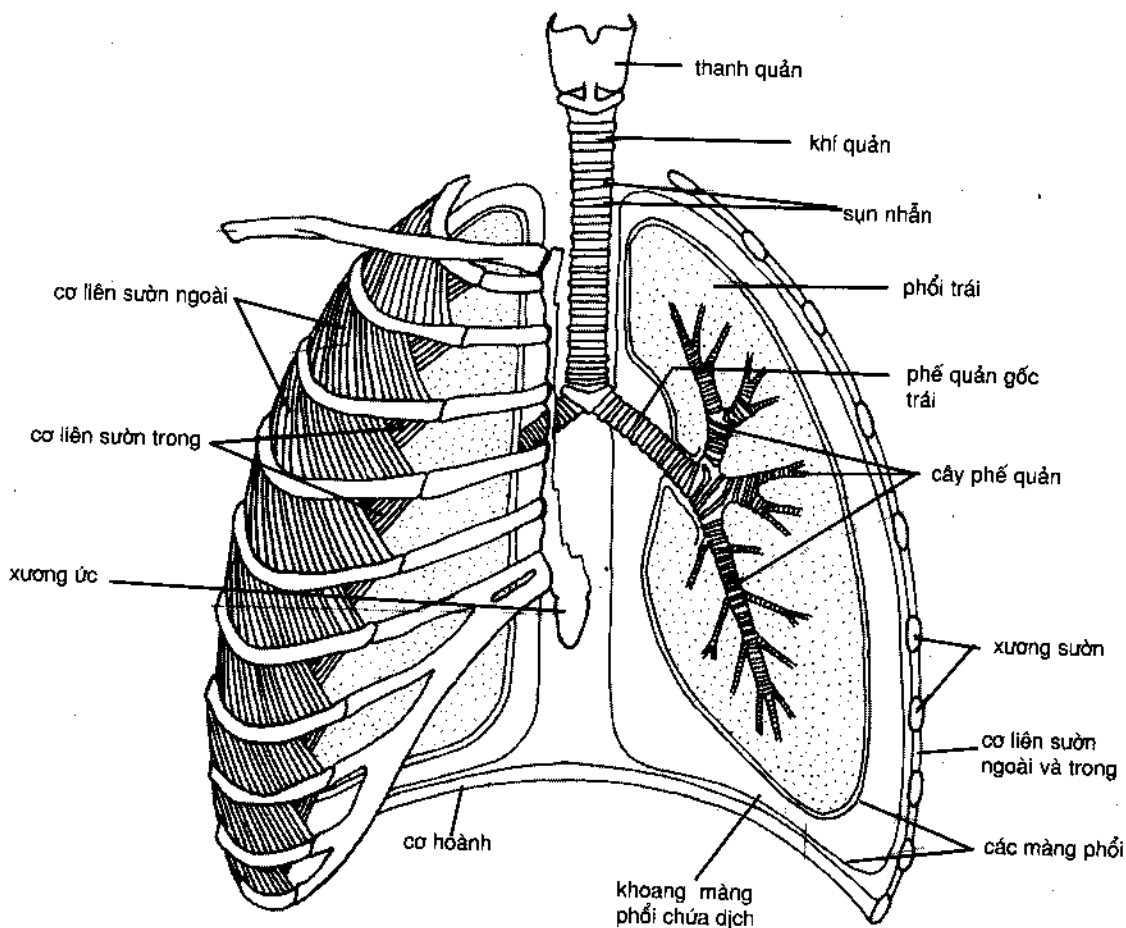
Hình 16.3. Dòng chảy song song và ngược chiều

Có một điều rất quan trọng đó là dòng máu trong các mao mạch của phiến mang thứ cấp luôn ngược chiều với dòng nước qua các bề mặt. Hiện tượng này được gọi là **dòng chảy ngược chiều**, làm cho sự trao đổi khí có hiệu quả hơn so với **dòng chảy song song**, khi mà máu và nước chảy theo cùng một hướng. Chúng ta có thể dễ dàng hiểu được tại sao dòng ngược chiều lại có ý nghĩa quan trọng hơn bằng cách quan sát các hệ thống trong mô hình 16.3. Ở cả hai hệ thống, nhiệt được truyền từ nước chảy trong một ống tới nước chảy trong ống kia phụ thuộc vào sự chênh lệch nhiệt độ giữa hai ống. Trong trường hợp hai dòng chảy song song, sự truyền nhiệt đầu tiên rất nhanh. Tuy nhiên dọc theo đường ống nước nóng sẽ bị nguội đi, trong khi đó nước lạnh ấm lên. Do đó sự truyền nhiệt trở nên chậm hơn rất nhiều và cuối cùng thì dừng lại khi nhiệt của nước trong hai ống tương tự như nhau. Cần chú ý rằng vào thời điểm này thì chỉ có một phần nhiệt được truyền từ ống này sang ống kia. Trong hệ thống khi hai dòng chảy ngược chiều nhau, nước lạnh chảy dọc theo chiều nước dẫn nóng hơn lên, trong khi nước nóng chảy ngược chiều nước lạnh. Theo cách này, một sự chênh lệch nhiệt độ có ích được duy trì suốt dọc chiều dài của ống và hầu như toàn bộ phần nhiệt lượng sẵn có có thể được truyền đi. Rõ ràng là một nguyên tắc tương tự có thể được áp dụng để duy trì một sự chênh lệch nồng độ cực thuận đối với việc tiếp nhận oxy bởi mang của loài cá. Dòng ngược chiều giúp cho một lượng oxy nhiều nhất được vận chuyển từ nước, khuếch tán vào trong mô để rồi được giữ lại trong các mao mạch.

16.4. HỆ THỐNG TRAO ĐỔI KHÍ Ở NGƯỜI

Cấu trúc

Cơ quan trao đổi khí ở người và các loài động vật có vú khác là **phổi**. Phổi như là một túi lồi ra từ khu vực hầu, của ống tiêu hoá và cùng với tim, chúng lấp đầy hầu như toàn bộ khoảng trống ở trong lồng ngực (hình 16.4).



Hình 16.4. Cấu trúc hệ thống trao đổi khí ở người

Phân dẫn khí của hệ thống hô hấp mà qua đó không khí đi vào, bắt đầu từ khoang mũi nơi không khí được sưởi ấm và làm ẩm. Tiếp đó là phân đi qua hầu, đến một hệ thống ống phân nhánh bên trong phổi. Ống lớn nhất là **khí quản**, đường kính thường khoảng 2 cm và dài 10 cm. Khí quản được tăng cường bởi các **sụn hình chữ C** nằm ở thành của nó. Mỗi sụn nằm xung quanh khí quản, hai đầu của nó được ngăn cách với nhau bởi một khe hẹp nằm ở phía lưng. Cấu trúc này làm cho khí quản cực kỳ đàn hồi và có thể phồng lên hay xẹp xuống tùy theo hoạt động của phổi. Hơn nữa, bởi vì hai đầu các sụn khí quản không liên với nhau nên đường kính của khí quản có thể tăng lên khi ho, giúp cho khí quản có thể dễ dàng tổng các vật cản ra ngoài. Ở đỉnh của khí quản nơi tiếp xúc với hầu là **thanh quản**. Cấu trúc này có thể nhìn thấy ở bên ngoài như là "quả táo của Adam" và có hai chức năng quan trọng. Một là nó

hoạt động như là cái van, đóng lại khi nuốt không cho thức ăn vào khí quản. Hai là ở người có một hệ thống điều khiển phức tạp rất phát triển, do đó các *dây âm thanh* ở thanh quản có thể được dùng để phát ra âm thanh. Lưỡi gà - một mẫu mô nhỏ được sụn tăng cường từ hầu hướng ra phía trước, giúp cho thức ăn đi vào thực quản. Tuy nhiên, với mục đích này nó giữ vai trò không quan trọng lắm.

Phía dưới khí quản được chia thành *phế quản gốc* phải và trái, mỗi phế quản gốc lại tiếp tục phân chia thành những ống nhỏ hơn và được tăng cường bởi sụn tương tự như khí quản. Kiểu phân nhánh này không phải là ngẫu nhiên mà có quy luật chung cho mọi người và chia mỗi phổi thành các thùy rõ rệt (chú ý là phổi phải và phổi trái có hình dạng khác nhau do bên trái có tim). Trong mỗi thùy, các đường dẫn khí của cây phế quản tiếp tục phân chia và cuối cùng là các đường ống hẹp không có sụn bao quanh, đường kính dưới 1 mm. Đây là các *phế quản nhỏ*, chúng lại tiếp tục phân chia và cuối cùng kết thúc ở các túi chứa khí nhỏ gọi là *phế nang*. Các phế nang sắp xếp thành từng chùm trông giống như chùm nho và được cung cấp rất nhiều mao mạch, do đó sự trao đổi khí có thể diễn ra một cách dễ dàng. Mặc dù mỗi phế nang chỉ có đường kính 100 - 300 μm nhưng hai phổi người chứa tới hơn 700 triệu phế nang tạo ra một diện tích bề mặt vào khoảng 140m². Để có thể bố trí một diện tích bề mặt rộng đến như vậy, phổi phải có cấu trúc bên trong rất tinh vi và được tăng cường bởi mô liên kết. Phổi khi sờ vào thì khá chắc nhưng thực tế lại rất đàn hồi. Nó có thể nở ra rất nhiều khi không khí tràn vào.

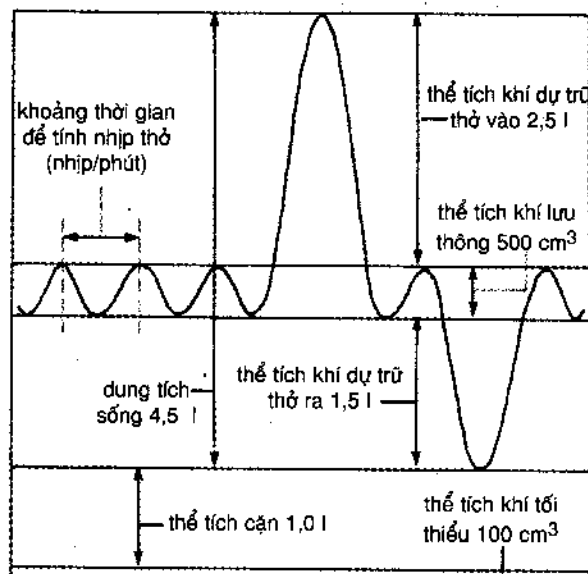
Thông khí

Không khí đi vào phổi khi áp lực không khí bên trong phế nang giảm xuống dưới áp lực khí quyển, đó là động tác thở vào. Quá trình ngược lại, thở ra, xuất hiện khi áp lực không khí bên trong phế nang vượt quá áp lực khí quyển. Bản thân phổi không phải là mô cơ nên những thay đổi về áp lực phải đạt được bằng con đường gián tiếp. Cụ thể là nhờ *khoang màng phổi* bao quanh mỗi phổi (hình 16.4). Mỗi khoang màng phổi gồm có 2 lá màng phổi: lá thành bám chắc vào phía trong thành ngực và dường như tách khỏi phổi khi thể tích của lồng ngực tăng lên, do đó áp lực của *dịch màng phổi* giảm xuống dưới áp lực khí quyển. Sự chênh lệch về áp lực này được truyền tới phổi bởi lá tạng và vì thế mà phổi bị kéo căng ra, chiếm gần như hết khoang lồng ngực. Vai trò của khoang màng phổi trong việc giữ cho phổi nở ra có thể thấy rất rõ khi không khí có áp lực bằng áp lực khí quyển tràn vào khoang màng phổi, ví dụ như khi bị dao đâm vào ngực. Sau khi bị thương phổi lập tức bị xẹp xuống và không thể nào thực hiện được chức năng trao đổi khí nữa.

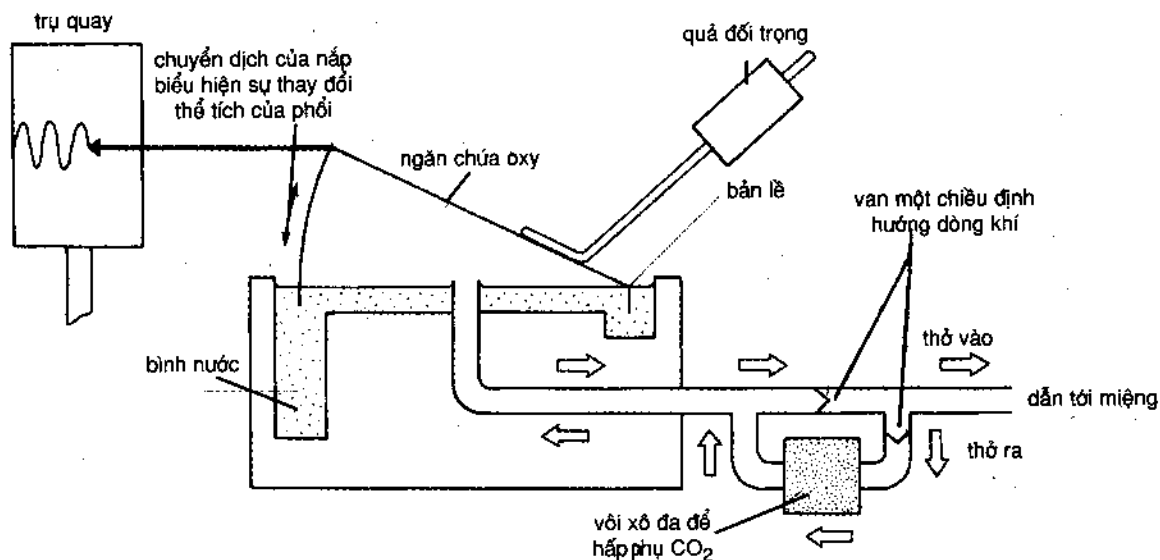
Giờ đây chắc chúng ta đã rõ là trong điều kiện bình thường, những thay đổi về thể tích của lồng ngực được truyền đến phổi qua hai khoang màng phổi. Thông khí phế nang của người vì thế phụ thuộc vào các phương pháp tăng giảm thể tích của lồng ngực. Có hai phương pháp sau đây :

1. **Cơ cơ hoành.** Cơ hoành là một lá hình vòm gồm cơ và mô liên kết ngăn cách lồng ngực với ổ bụng. Khi các sợi cơ co, cơ hoành dẹp xuống và đẩy các tạng trong ổ bụng xuống dưới. Điều này làm tăng thể tích lồng ngực và làm không khí tràn vào đẩy phổi. Khi các sợi cơ giãn ra, cơ hoành có xu hướng quay trở lại dạng vòm một phần do áp lực hướng lên trên của các cơ quan trong ổ bụng và một phần là do các lực đàn hồi có liên quan tới phổi. Như vậy thở ra là một quá trình thụ động, nhất là khi thở yên tĩnh, khi cơ hoành là cơ hoạt động duy nhất.

2. Cơ các cơ gian sườn. Có 2 loại cơ gian sườn nằm ở khoảng giữa các xương sườn, được mô tả trong hình 16.4. Chúng hoạt động chủ yếu khi thở sâu. Khi **cơ gian sườn ngoài** co, các xương sườn được nâng lên và ra ngoài làm tăng thể tích của lồng ngực, do đó các cơ này tham gia vào động tác thở vào. Thở ra một phần là thụ động nhưng có thể được tăng cường bởi sự co của các cơ **gian sườn trong**, có tác dụng làm hạ thấp các xương sườn.



B. Sơ đồ thể tích phổi



A. Hô hấp kế

Hình 16.5. Dùng hô hấp kế để đo thể tích phổi

Những thay đổi về thể tích của phổi trong quá trình thông khí được nghiên cứu khi chúng ta dùng **hô hấp kế** (spiromete) (xem hình 16.5). Nó bao gồm một ngăn chứa oxy nổi trên một bình nước. Nắp của ngăn một phía có bản lề, do đó khi một người dùng máy để thở ra và thở vào, chuyển động của nắp phản ánh một cách chính xác những thay đổi về thể tích

khí trong phổi. Khí cacbonic giải phóng ra được lấy đi bằng cách cho không khí thở ra đi qua vòi xô đa trước khi nó trở về khoang chứa khí. Đường ghi được cho biết mỗi lần thở vào bình thường có khoảng 500cm^3 không khí đi vào đường hô hấp, đây là *thể tích khí lưu thông*. Tuy nhiên chỉ có khoảng 350cm^3 trong số này được dùng để trao đổi khí, còn 150cm^3 không khí bị giữ lại gọi là *thể tích khí chết*, tức là chúng còn nằm lại bên trong các đường dẫn khí đi tới phế nang. Khi thở sâu người ta có thể hít vào thêm 2,5 lít không khí - đó là *thể tích khí dự trữ thở vào* và thở ra thêm 1,5 lít - đó là *thể tích khí dự trữ thở ra*. Như vậy *dung tích sống* sẽ là 4,5 lít, tương ứng với thể tích không khí tối đa có thể trao đổi trong mỗi lần thở. Khi khoang màng phổi còn nguyên vẹn, phổi không thể nào tống ra toàn bộ không khí chứa trong đó, chính vì vậy mà luôn có một thể tích khí cặn vào khoảng 1 lít ở trong phổi. Ngay cả sau khi chết, 100cm^3 không khí gọi là *không khí tối thiểu* vẫn còn lại trong phổi mà không thể nào thoát ra được.

Cấu trúc hiển vi và quá trình trao đổi khí

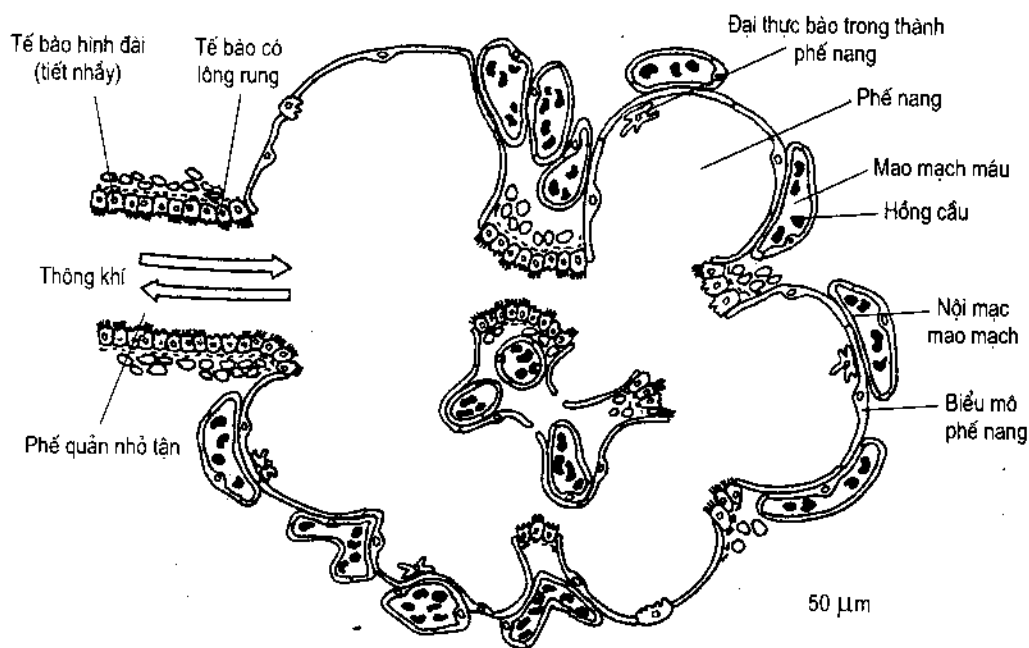
Hình 16-6 mô tả cấu trúc của một phế quản nhỏ tận với các phế nang có liên quan nhìn dưới kính hiển vi. Phế quản nhỏ cũng giống như các đường dẫn khí khác của phổi có thành được lót bởi các tế bào có lông rung và các tế bào hình đài sản sinh ra chất nhầy. Các lông rung luôn duy trì một lớp chất nhầy thường xuyên trên bề mặt do đó bụi bặm và vi khuẩn được giữ lại và đẩy ra họng. Ở đây các chất nhầy lại được nuốt vào và vi khuẩn bị giết bởi các axit và các enzym trong dạ dày. Khỏi từ một liều thuốc lá có thể làm các lông rung không hoạt động được trong vài giờ, do đó những người nghiện thuốc rất hay bị nhiễm khuẩn đường hô hấp. Bề mặt phế nang luôn được giữ sạch sẽ bởi các *đại thực bào*.

Trong quá trình thông khí, không khí trong phế nang chỉ hòa trộn một phần với luồng không khí từ ngoài vào. Tuy nhiên, do oxy trong không khí khuếch tán rất nhanh từ nơi này sang nơi khác, nó tiếp tục đến các phế nang và nồng độ của nó cạnh bề mặt trao đổi khí gần như không đổi (xem bảng 16-1). Oxy hòa tan trong lớp màng ẩm ướt thành phế nang, khuếch tán qua lớp biểu mô, trực tiếp vào các mao mạch. Diện tích bề mặt các mao mạch ở một phổi của người lớn vào khoảng 60m^2 và khoảng cách khuếch tán chỉ là 2-3 μm , nhỏ hơn một nửa đường kính hồng cầu. Trong các mao mạch, oxy kết hợp với hemoglobin trong hồng cầu và được chuyển vận đi rất nhanh. Có

Bảng 16.1. Thành phần các khí trong không khí và trong phế nang

Khí	Không khí	Phế nang
nitơ	78%	75%
oxy	21%	13%
khí cacbonic	0,04%	5%
hơi nước	0,8%	6%

một điều thú vị là, áp lực máu trong các mao mạch phổi luôn rất thấp. Điều này rất quan trọng bởi vì nó làm cho huyết tương không bị thoát ra ngoài và không tập trung lại trong phế nang. Ngoài ra, phế nang còn có một lớp mỏng chứa phân tử các chất hoạt động bề mặt phổi - một loại phức hợp phospholipit-protein, giúp cho phế nang không bị xẹp xuống bằng cách giảm mạnh sức căng bề mặt.

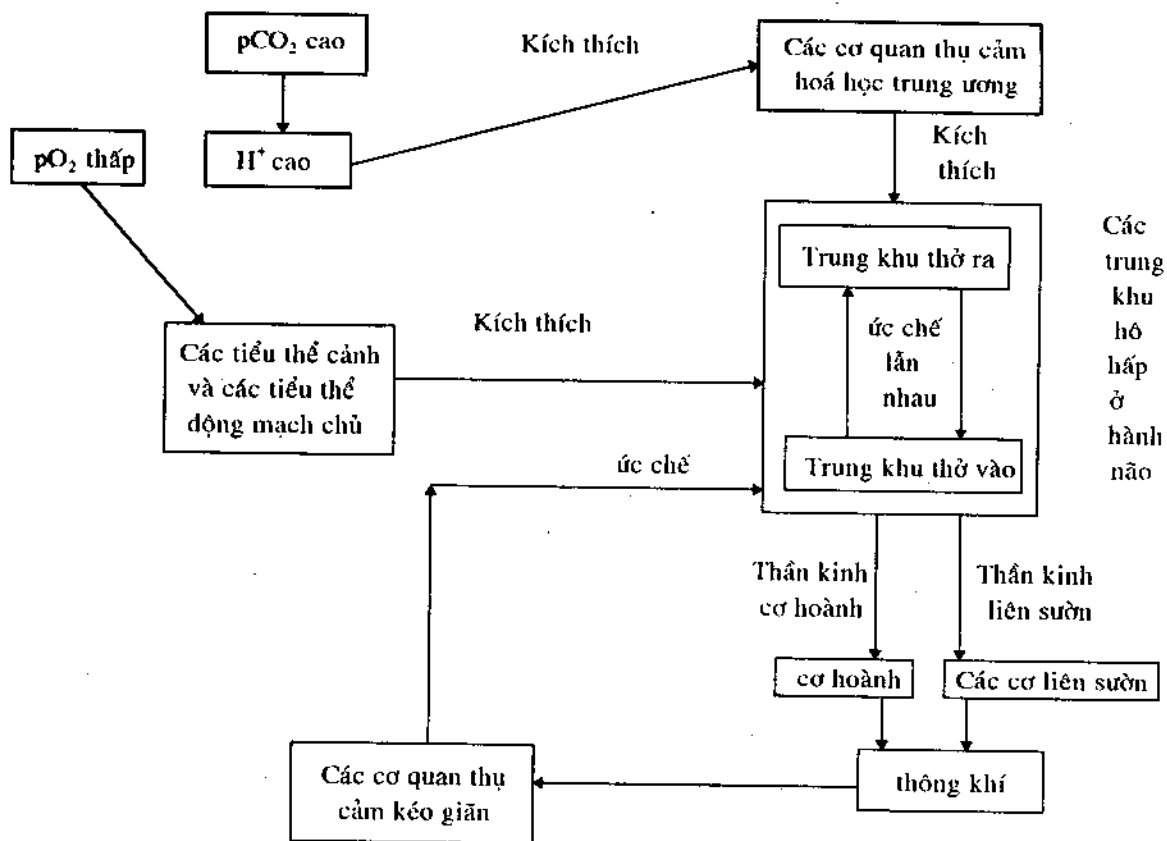


Hình 16.6. Cấu trúc vi thể của phổi người với các phế quản nhỏ tản và phế nang (nhìn dưới kính hiển vi điện tử)

Máu đã oxy hoá từ các mao mạch vào các tĩnh mạch phổi và đến tim trước khi được phân phối đi toàn cơ thể dưới áp lực cao. Máu đã khử oxy trở về từ các mô đến tim lần thứ hai và sau đó được bơm lên phổi qua các động mạch phổi. Kiểu dòng máu này đặc trưng cho vòng tuần hoàn kép thường thấy ở loài động vật có vú và loài chim

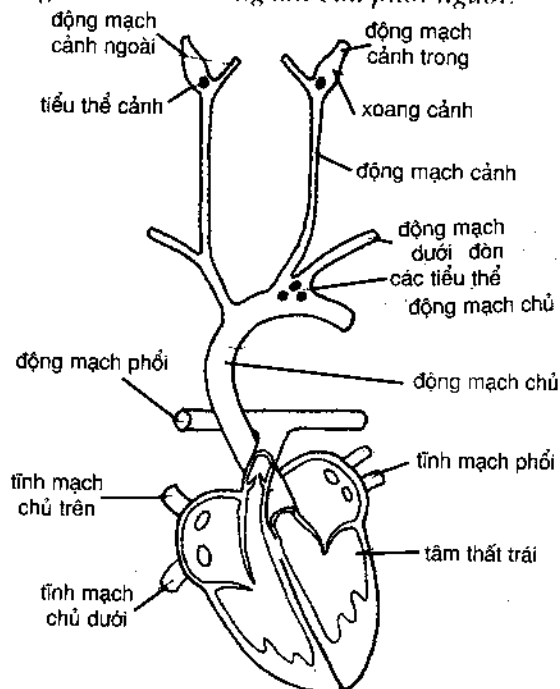
Sự điều hoà các khí hô hấp

Mục tiêu chủ yếu của hệ thống hô hấp là cung cấp oxy cho quá trình hô hấp ái khí diễn ra trong các tế bào của mô và đồng thời lấy đi khí cacbonic. Các tế bào nằm rất xa các cấu trúc trao đổi khí được điều khiển như thế nào để có thể đáp ứng những nhu cầu khác nhau của mô. Ví dụ như khi tập thể dục cơ cần nhiều oxy hơn và tạo ra nhiều khí cacbonic. Điều đó sẽ làm tăng cả thể tích khí lưu thông và tần số thở, nhưng những thay đổi về nhu cầu oxy được truyền đến hệ thống hô hấp như thế nào? Có thể hiểu một vài quá trình có liên quan bằng cách nghiên cứu sơ đồ trong hình 16-7.



Hình 16-7. Sơ đồ mô tả hệ thống điều khiển thông khí của phổi người.

Phần quan trọng nhất trong hệ thống điều hoà này là **trung tâm thở vào nằm ở hành não**. Trung tâm thở vào bao gồm các tế bào thần kinh phát ra những luồng xung động có chu kỳ. Những rung động này theo **dây thần kinh cơ hoành** và **thần kinh liên sườn**, làm cho cơ hoành và cơ liên sườn ngoài tạo ra động tác thở vào. Thở ra như chúng ta vẫn thường nói là một động tác thụ động, nhưng trong một số trường hợp nó được tăng cường bởi các xung thần kinh từ **trung khu thở ra** làm co các cơ liên sườn trong. Các tế bào thần kinh hít vào và thở ra ỨC CHẾ lẫn nhau do đó chúng không thể hoạt động cùng một lúc. Hai



Hình 16.8. Vị trí các tiểu thể cảnh và các tiểu thể động mạch chủ

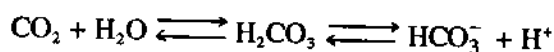
trung khu cùng với nhau điều hòa nhịp hô hấp cơ bản. Nếu như thần kinh hoành và thần kinh liên sườn bị cắt đi, hô hấp ngay lập tức sẽ dừng lại.

Những phần còn lại của hệ thống điều hòa hô hấp có tác dụng biến đổi dạng cơ bản của xung thần kinh sinh ra từ các trung khu này. Chính vì vậy mà hệ thống hô hấp có thể đáp ứng một cách phù hợp với các kích thích nhận được bởi một trong số những cơ quan cảm giác sau đây :

1. Các cơ quan thụ cảm giãn. Trong thành các đường dẫn khí của phổi chứa rất nhiều các cơ quan thụ cảm giãn, chúng hoạt động khi thở vào. Tín hiệu từ các cơ quan này làm ngắt luồng xung động từ trung khu thở vào và vì thế làm cho phổi không giãn nở quá mức.

2. Các tiểu thể cảnh và các tiểu thể động mạch chủ. Vị trí của các tiểu thể này được mô tả trong hình 16-8. Các tiểu thể cảnh quan trọng hơn, nhưng cả hai cấu trúc đều chứa những tế bào *thụ cảm hóa học* đặc hiệu. Các tế bào này có khả năng đáp ứng lại hai dạng kích thích khác nhau. Trước tiên chúng rất nhạy cảm với pO_2 - phân áp oxy hòa tan trong huyết tương, pO_2 thấp kích thích các tế bào nhận cảm và qua hành não làm tăng thông khí của phổi.

Dạng kích thích thứ hai quan trọng hơn đối với các tế bào thụ cảm hóa học đó là pCO_2 - phân áp khí cacbonic. Khí cacbonic hòa tan trong huyết tương để tạo ra axit cacbonic theo phương trình phản ứng sau đây :



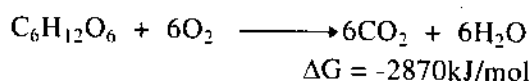
Qua phản ứng cho thấy khi pCO_2 thay đổi, nồng độ ion H^+ cũng thay đổi theo và chính các cơ quan thụ cảm hóa học ở xoang động mạch cảnh đáp ứng lại ion H^+ này. Ngay cả khi nồng độ ion H^+ chỉ hơi tăng lên một chút cũng đã kích thích các tế bào nhận cảm và cũng giống như khi pO_2 thấp, chúng làm tăng quá trình thông khí. Cần chú ý là do các cơ quan thụ cảm rất nhạy cảm với ion H^+ , nên nồng độ khí cacbonic trong máu là yếu tố chủ yếu điều hòa sự trao đổi khí.

3. Các cơ quan thụ cảm hóa học trung ương. Các cơ quan này nằm ở hành não và đáp ứng với các ion H^+ tương tự như các tiểu thể cảnh. Chúng tác động trực tiếp lên các trung khu hô hấp làm tăng quá trình thông khí khi nồng độ ion H^+ bắt đầu tăng lên.

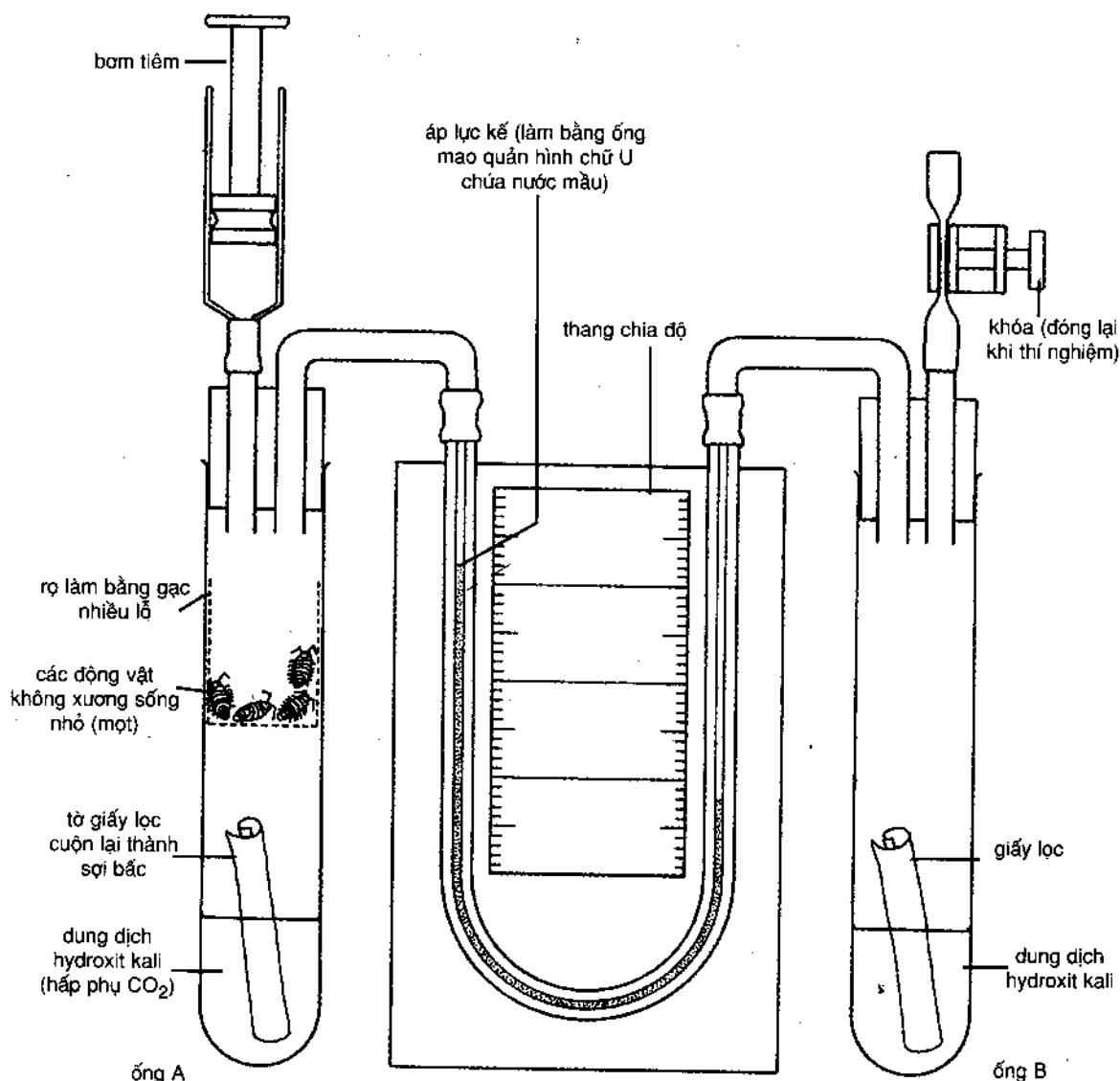
Mặc dù hệ thống mô tả ở trên rất phức tạp nhưng nó chỉ là một phần nhỏ của cơ chế điều hòa cung cấp oxy và lấy đi cacbonic từ các tổ chức của cơ thể. Một loạt các biến đổi song song cũng diễn ra trong hệ thống tuần hoàn, ví dụ như nhịp tim và huyết áp tăng lên khi vận động. Sự tác động qua lại giữa oxy, hemoglobin và dyoxit cacbon có ảnh hưởng tới sự vận chuyển các khí hô hấp và giữ vai trò quan trọng như nhau. Một số quá trình này sẽ được trình bày trong các bài tiếp theo. Tính phức tạp của toàn bộ hệ thống được thể hiện rất rõ khi xem xét đến tầm quan trọng của các phản ứng hóa học của quá trình hô hấp trong việc cung cấp năng lượng cho tất cả các hoạt động sống khác.

16-5. NGHIÊN CỨU THỰC NGHIỆM QUÁ TRÌNH HÔ HẤP

Tốc độ hô hấp của cơ thể thường tương đương với tốc độ hô hấp ái khí diễn ra trong các mô. Phương trình phản ứng của quá trình này diễn ra như sau :

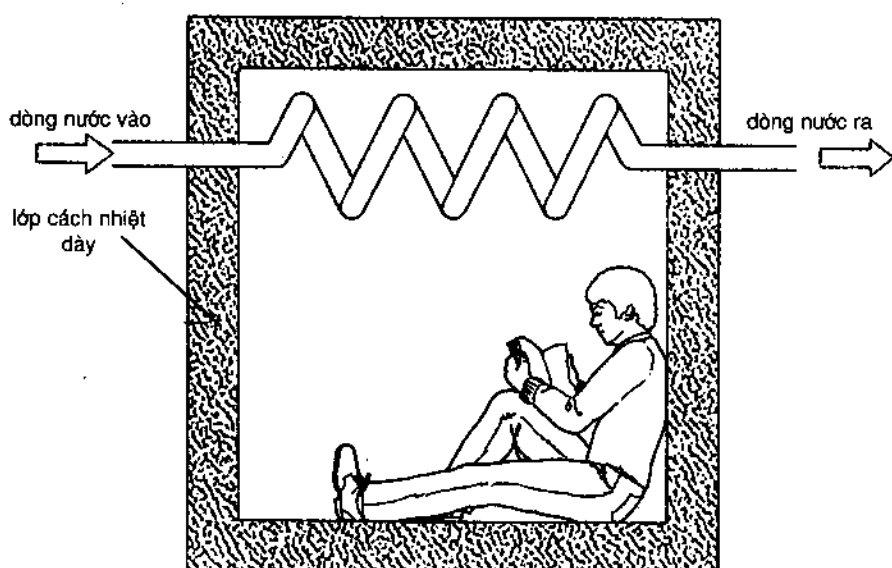


Từ phương trình trên có thể nhận thấy là tốc độ hô hấp có thể tính theo nhiều cách, ví dụ như bằng cách đo tốc độ sử dụng oxy, tốc độ sản sinh ra khí cacbonic hay tốc độ sản sinh năng lượng. Thực tế, lượng oxy tiêu thụ có thể đo được bằng cách sử dụng một dụng cụ được gọi là *hô hấp kế* (respirometer). Với mục đích so sánh, tốc độ hô hấp của các mô khác nhau được thể hiện bằng lượng oxy tiêu thụ trong một đơn vị thời gian bởi một gam mô giữ ở một nhiệt độ không đổi.



Hình 16-9. Hô hấp kế

liên quan với sốt hay bệnh tật. Chuyển hoá cơ bản chịu ảnh hưởng rất lớn bởi hormone tuyến giáp, do đó tăng sinh nhiệt là một trong những triệu chứng đầu tiên của bệnh cường chức năng giáp trạng, tăng tiết hormone thyroïd. Ngược lại chuyển hoá cơ bản giảm thấp dưới mức bình thường khi thiếu hormone tuyến, trường hợp này gọi là bệnh nhược giáp. Chuyển hoá cơ bản cũng phụ thuộc vào nhiệt độ của môi trường bên ngoài và có thể tăng lên trong điều kiện lạnh và giảm đi trong điều kiện nóng. Đây là một trong những cơ chế điều hoà thân nhiệt của cơ thể sẽ được trình bày trong bài 21.



nhiệt lượng sản ra được tính từ sự chênh lệch nhiệt độ giữa dòng nước vào và ra

Hình 16-10. Nhiệt lượng kế đo ở người.

Mô hình một hô hấp kế được minh hoạ trong hình 16-9. Các động vật không xương sống nhỏ hay các mô sống dùng để nghiên cứu được đặt vào trong một cái rọ làm bằng gạc mềm có nhiều lỗ đặt bên trong ống A. Phía dưới rọ có một miếng giấy lọc cuộn tròn nhúng vào trong dung dịch hydroxit kali dùng để tách khí cacbonic từ không khí xung quanh. Điều này có nghĩa là bất kì khí cacbonic nào sản sinh ra do quá trình hô hấp đều bị hấp thụ ngay lập tức, do đó nó không ảnh hưởng tới thể tích không khí bên trong. Tuy nhiên bạn có thể khẳng định khi xem phương trình phản ứng của quá trình hô hấp ái khí, bất kì thay đổi nào về thể tích diễn ra đều do sự sử dụng oxy. Những thay đổi này có thể đo bằng áp lực kế và một thang chia độ. Để tránh sai sót, những dao động nhiệt độ trong quá trình thí nghiệm được giảm tới mức tối thiểu bằng cách nhúng bộ phận trên vào một bình nước có nhiệt độ không đổi. Những thay đổi nhỏ có thể được triệt tiêu nhờ ống B, nó hoạt động như bộ phận điều khiển. Người ta dùng một bơm tiêm để làm cân bằng dịch trong áp lực kế sau mỗi lần đo.

Ở người, mẫu không khí thở ra rất dễ tập trung lại và so sánh với không khí ngoài trời nhờ quá trình phân tích khí. Thể tích không khí đã biết trước tiên cho tiếp xúc với hydroxit kali (để hấp thu khí cacbonic) và sau đó với alkaline pyrogallol (để hấp thu oxy). Những thay đổi về thể tích diễn ra được ghi lại và có thể tính được thành phần gần đúng của mẫu khí. Từ đó thương số hô hấp (RQ) của một người được tính như sau :

$$RQ = \frac{\text{Thể tích khí cacbonic tạo ra}}{\text{Thể tích oxy sử dụng}}$$

Giá trị của thương số hô hấp tính được thay đổi phụ thuộc vào những chất nào được phân huỷ trong quá trình hô hấp. Glucoz có giá trị lý thuyết $RQ = 1$ trong khi đó RQ của mỡ gần bằng 0,7, protein gần bằng 0,8. Trong điều kiện bình thường, RQ của con người trong phạm vi từ 0,8-0,9 điều đó chứng tỏ có một lượng mỡ, protein cũng như hydrat cacbon đã được dùng trong quá trình hô hấp. Giá trị của thương số hô hấp lớn hơn 1,0 khi quá trình hô hấp yếm khí diễn ra.

Một phương pháp khác dùng để nghiên cứu tốc độ hô hấp trong các tổ chức của con người là đo lượng năng lượng trong giải phóng ra trong một đơn vị thời gian. Toàn bộ năng lượng này cuối cùng rời cơ thể dưới dạng nhiệt và có thể thu lại được bằng cách dùng một phương tiện đặc biệt là **hiệt lượng kế** (calorimeter). Nhiệt lượng kế có thể lớn tới mức cho một số người ngồi trong (xem hình 16-10). Nước chảy qua lượng nhiệt kế ấm lên nhờ phần nhiệt lượng sản sinh ra bởi cơ thể, do đó có thể tính được tốc độ sản sinh nhiệt hay tốc độ chuyển hoá của một người, tốc độ này thay đổi trong phạm vi khá rộng tùy thuộc vào trạng thái hoạt động. Nó thấp nhất khi ngủ và nghỉ ngơi nhưng tăng nhiều khi hoạt động.

Phần năng lượng tối thiểu giải phóng ra cần thiết cho việc duy trì các quá trình quan trọng của cơ thể được gọi là **tốc độ chuyển hoá cơ bản (BMR)** và thường được tính bằng kilojun nhiệt lượng giải phóng ra trên một mét vuông diện tích bề mặt cơ thể trong một giờ ($\text{kJ/m}^2/\text{h}$). Chuyển hoá cơ bản được đo trong điều kiện chuẩn khi đối tượng hoàn toàn nghỉ ngơi từ 12-18h sau khi ăn. Đối với nam giới trưởng thành, chuyển hoá cơ bản thường vào khoảng $165\text{kJ/m}^2/\text{h}$ trong khi đó với nữ giới chuyển hoá cơ bản vào khoảng $150\text{kJ/m}^2/\text{h}$. Trẻ em có chuyển hoá cơ bản cao hơn rất nhiều nhưng ở người lớn chuyển hoá cơ bản cao thường

17. HỆ THỐNG TUẦN HOÀN Ở ĐỘNG VẬT

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này, bạn có thể :

- Nêu được những đặc điểm cơ bản của các hệ thống tuần hoàn.
- Phân biệt được hệ thống tuần hoàn kín và hở.
- Mô tả chiều dòng máu ở vòng tuần hoàn kép của chim và động vật có vú.
- Vẽ và chú thích sơ đồ mô tả những đặc điểm cấu trúc quan trọng của tim người.
- Giải thích dòng máu chảy qua tim được điều hòa bởi các van như thế nào ?
- Mô tả cấu trúc và nêu các đặc tính của cơ tim.
- Giải thích hoạt động của tim được điều hòa bởi bộ phát nhịp và các hệ thống dẫn truyền của tim như thế nào ?
- Mô tả ngắn gọn hình ảnh điện tim (ECG) của người.
- Hiểu được mối liên quan giữa cấu trúc của các động mạch nhỏ, mao mạch, tĩnh mạch nhỏ và tĩnh mạch với các chức năng do chúng đảm nhiệm.
- Mô tả được sự hình thành dịch mô và giải thích tại sao nước quay trở lại các mao mạch ở tận cùng tĩnh mạch của vòng tuần hoàn ?
- Vẽ sơ đồ mô tả các cơ chế quan trọng tham gia vào việc điều hòa áp lực động mạch.

17-1. GIỚI THIỆU - SỰ CẦN THIẾT PHẢI CÓ MỘT HỆ THỐNG TUẦN HOÀN

Một cơ thể đa bào lớn cần phải có một hệ thống tuần hoàn, với 3 lý do sau đây :

1. Diện tích bề mặt cơ thể rất nhỏ so với thể tích cho nên sự khuếch tán các chất qua bề mặt cơ thể không thể nào đáp ứng được yêu cầu.
2. Phần lớn mặt ngoài cơ thể phải không thấm nước và có như vậy mới giữ được nước, điều này đặc biệt quan trọng đối với các động vật sống trên cạn.
3. Các khoảng cách bên trong rất lớn gây khó khăn cho sự khuếch tán.

Những vấn đề này có thể khắc phục được trước tiên nhờ sự xuất hiện các cơ quan chuyên biệt có chức năng như trao đổi khí, tiêu hóa và bài tiết và sau đó là sự liên kết các cơ quan này với nhau thông qua hệ thống tuần hoàn. Hệ thống này vận chuyển nhanh chóng các chất từ nơi này sang nơi khác, do đó mỗi cơ quan chuyên biệt kia có thể thực hiện tốt chức năng của mình.

17-2. CÁC DẠNG TUẦN HOÀN

Tất cả các dạng tuần hoàn đều có một số đặc tính cơ bản sau đây :

1. **Dịch tuần hoàn.** Dịch tuần hoàn được gọi là máu, dùng để vận chuyển oxy hoà tan, thức ăn và các sản phẩm dư thừa. Ở nhiều loài động vật còn có những sắc tố đặc biệt ví dụ như hemoglobin để làm tăng khả năng vận chuyển oxy của máu.

2. **Bơm.** Bơm hay là tim tạo ra một sự chênh lệch về áp lực giúp cho máu chảy.

3. **Mạch máu.** Máu một phần được chứa trong các mạch máu, chúng đem máu đi đến các mô rồi trở về tim.

4. **Các van.** Van rất cần thiết để đảm bảo cho dòng máu chảy theo hướng đã định, không cho chảy theo chiều ngược lại. Các van là thành phần cấu trúc quan trọng của tim và có cả ở trong lòng mạch máu, thường ở những chỗ máu chảy chậm dưới áp lực thấp.

Trong hệ thống tuần hoàn, các thành phần này được bố trí sao cho sự trao đổi chất giữa máu và các tế bào của mô diễn ra một cách có hiệu quả. Sự trao đổi này có thể đạt được theo hai cách cơ bản như minh hoạ trong hình 17.1.

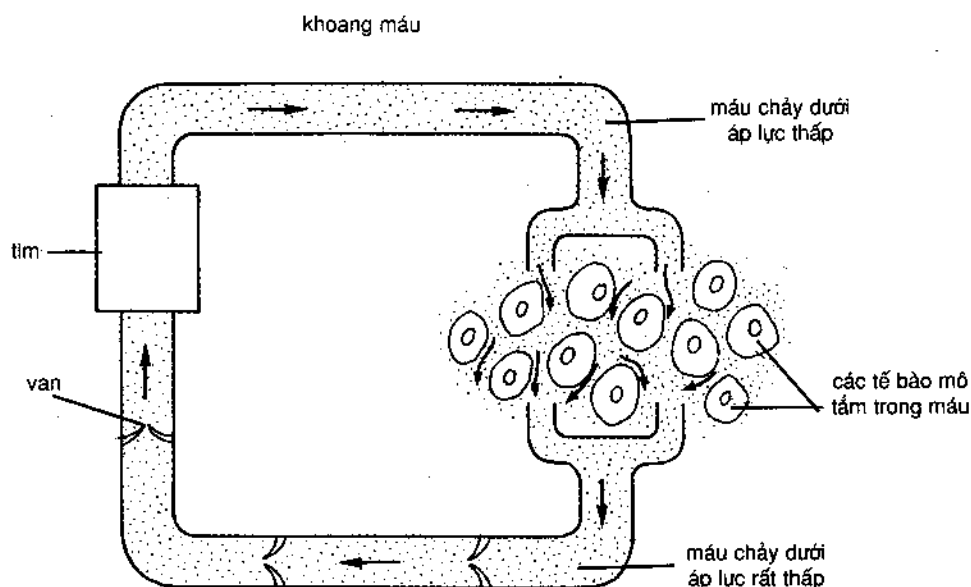
Một số động vật kể các côn trùng và thân mềm, có **hệ thống tuần hoàn mở** (xem hình 17.1A) máu từ tim bơm ra với áp lực khá thấp vào một khoang chính (gọi là **khoang máu** - haemocoel) của cơ thể. Dịch tuần hoàn tiếp xúc trực tiếp với các tế bào, từ từ thẩm qua mô quay trở lại tim bằng hệ thống mạch góp. Điều này chứng tỏ hệ thống tuần hoàn mở không hoàn hảo lắm, do đó nó chỉ thích hợp với các loài động vật nhỏ. Hệ thống tuần hoàn không giữ vai trò quan trọng gì đối với sự trao đổi khí ở côn trùng, các tế bào của cơ thể trao đổi khí trực tiếp với môi trường bên ngoài thông qua hệ thống khí quản (sẽ mô tả trong bài 49). Điều này làm cho sự trao đổi khí diễn ra nhanh hơn rất nhiều, do đó một vài loài côn trùng có thể hoạt động tích cực hơn bình thường.

Hầu hết các loài động vật lớn hơn, kể cả các động vật có xương sống, có **hệ thống tuần hoàn kín**, ở đó máu lưu thông liên tục trong mạng lưới mạch máu. Điều đó tạo ra một áp lực cao và tốc độ chảy của máu sẽ nhanh hơn. Các tế bào của mô không tiếp xúc trực tiếp với máu nhưng lại tắm mình trong **dịch mô**. Dịch mô hình thành từ máu nhờ quá trình lọc qua thành mao mạch. Ở động vật có xương sống, đa số dịch mô quay trở lại các mao mạch với áp lực thấp hơn, nhưng một số được gom vào một hệ thống ống dẫn riêng biệt gọi là các **mạch bạch huyết**. Chúng đem dịch mô trở lại vòng tuần hoàn chung dưới một áp lực chỉ hơi thấp hơn áp lực của dịch mô (xem hình 17.1B). Các hệ thống tuần hoàn được cấu tạo theo kiểu này hoạt động rất có hiệu quả và là nhân tố quan trọng trong quá trình tiến hoá của các loài động vật có xương sống cỡ lớn.

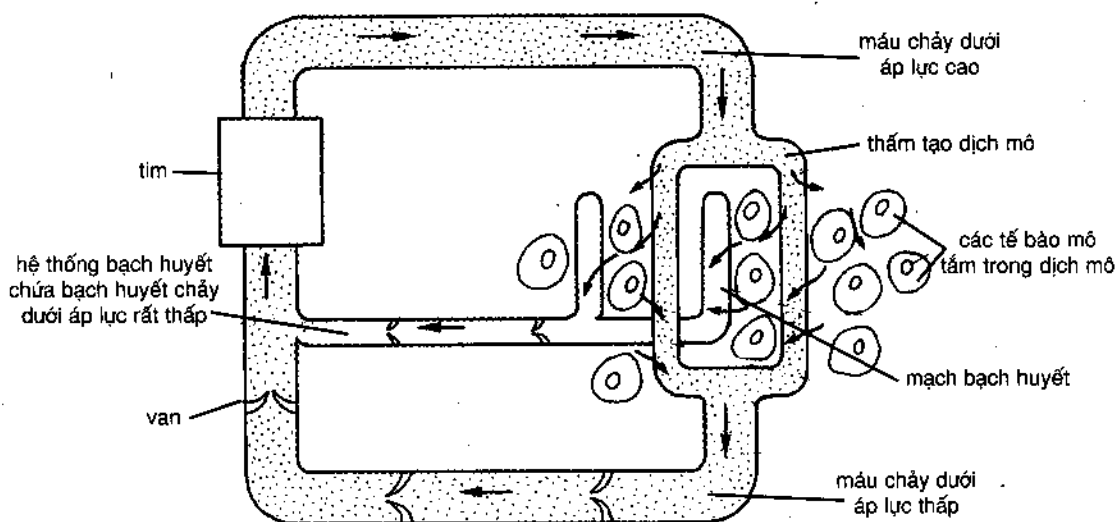
Trong số động vật có xương sống, hệ thống tuần hoàn thay đổi cấu trúc tùy theo các nhu cầu khác nhau của cơ thể. Cá thường được đệm đỡ từ môi trường xung quanh và thường có thân nhiệt như nhiệt độ của môi trường nước. Cả hai yếu tố này đã làm giảm rất nhiều các nhu cầu năng lượng của chúng, do đó mặc dù cá là loài ưa hoạt động nhưng nhu cầu về oxy của chúng thấp hơn động vật có vú rất nhiều. Chính vì vậy mà ở cá tồn tại một dạng đơn giản

của tuần hoàn kín gọi là **tuần hoàn đơn** như minh hoạ trong hình 17.2. Máu do tim tổng ra dưới áp lực cao chảy đến mang qua các **động mạch vào mang**. Máu sau khi được oxy hoá tập trung lại vào các **động mạch ra mang**, chúng gom lại để tạo thành một mạch máu lớn duy nhất gọi là **động mạch chủ lưng**, chảy dọc theo lưng cá. Các nhánh của động mạch chủ lưng trực tiếp đi đến các cơ quan trong cơ thể và sau đó máu đã khử oxy dưới áp lực thấp được tập trung lại trong các khoang chứa máu lớn gọi là **xoang tĩnh mạch**, trong đó máu chảy rất chậm. Các xoang có kích thước lớn là nơi chứa máu và từ đó máu chảy sang tim. Cần chú ý là, ở kiểu tuần hoàn này máu chảy qua tim chỉ một lần trước khi đến các mô của cơ thể.

Ở động vật có xương sống bậc cao hơn có **vòng tuần hoàn kép** trong đó máu đã được oxy hoá từ các cơ quan trao đổi khí trở lại tim lần thứ hai trước khi được phân phối tới các mô của cơ thể. Điều đó làm tăng áp lực máu và tốc độ dòng chảy, vì vậy mà tăng cường phân phối oxy đến các mô. Động vật có vú và chim có một hệ thống tuần hoàn kép phát triển đầy đủ như mô tả trong hình 17.3. Tim bao gồm 4 ngăn, mỗi bên có một **tâm nhĩ** thành mỏng và một **tâm thất** thành dày. Máu đã khử oxy từ các mô của cơ thể được tập trung lại đi vào tâm nhĩ phải. Từ đây máu vào tâm thất phải và được bơm lên phổi qua các **động mạch phổi**. Trong mạng lưới mao mạch phổi, khí cacbon được giải phóng ra và oxy được hấp thu vào. Máu lúc bấy giờ có rất nhiều oxy, nó quay trở lại tim qua các **tĩnh mạch phổi**. Như vậy là **vòng tuần hoàn phổi** đã kết thúc. Phần thứ hai của hệ thống tuần hoàn kép là **vòng tuần hoàn hệ thống**, máu chảy dưới áp lực cao từ tâm thất trái ra **động mạch chủ** để phân phối đi khắp cơ thể. Cuối cùng máu quay trở lại tâm nhĩ phải qua **tĩnh mạch chủ trên** (từ đầu và tay) và **tĩnh mạch chủ dưới** (từ những phần còn lại của cơ thể ví dụ như chân).

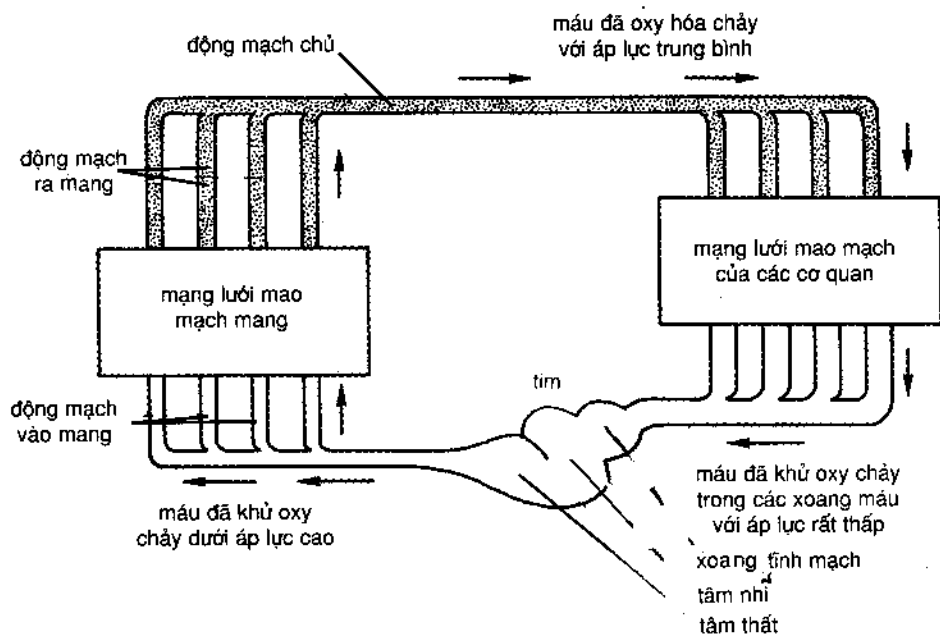


Hình 17.1A. Hệ thống tuần hoàn mở



Hình 17.1B. Hệ thống tuần hoàn kín

Phần còn lại của bài này sẽ mô tả chi tiết hệ thống tuần hoàn kép ở người. Sau khi nghiên cứu nội dung này, chúng ta cần phải hiểu được những cấu trúc và cơ chế tham gia vào hệ thống tiến hoá của động vật có vú cũng như đánh giá được vai trò ổn định nội môi quan trọng của chúng.

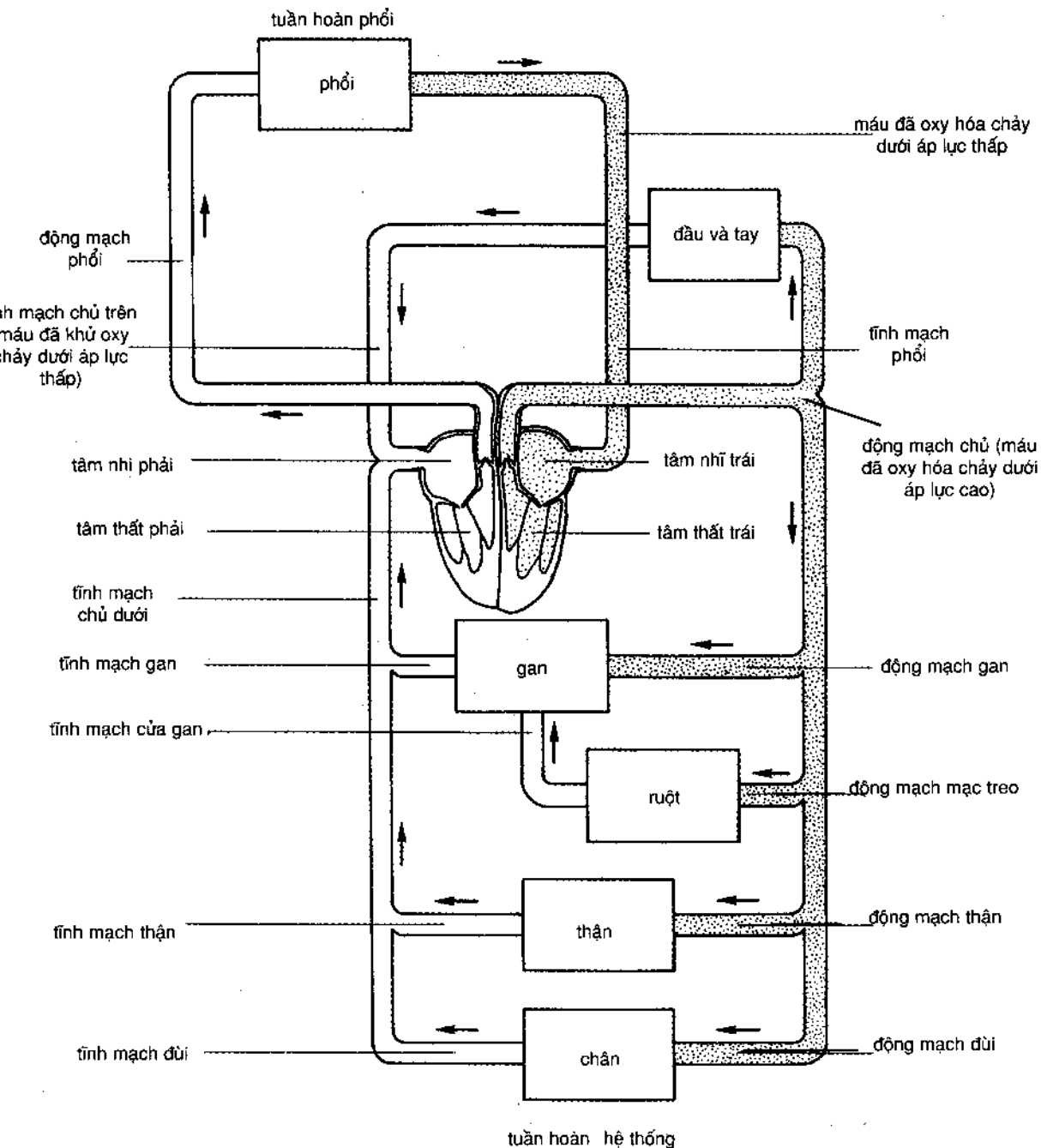


Hình 17.2. Tuần hoàn đơn ở cá

17.3. CẤU TRÚC VÀ HOẠT ĐỘNG CỦA TIM

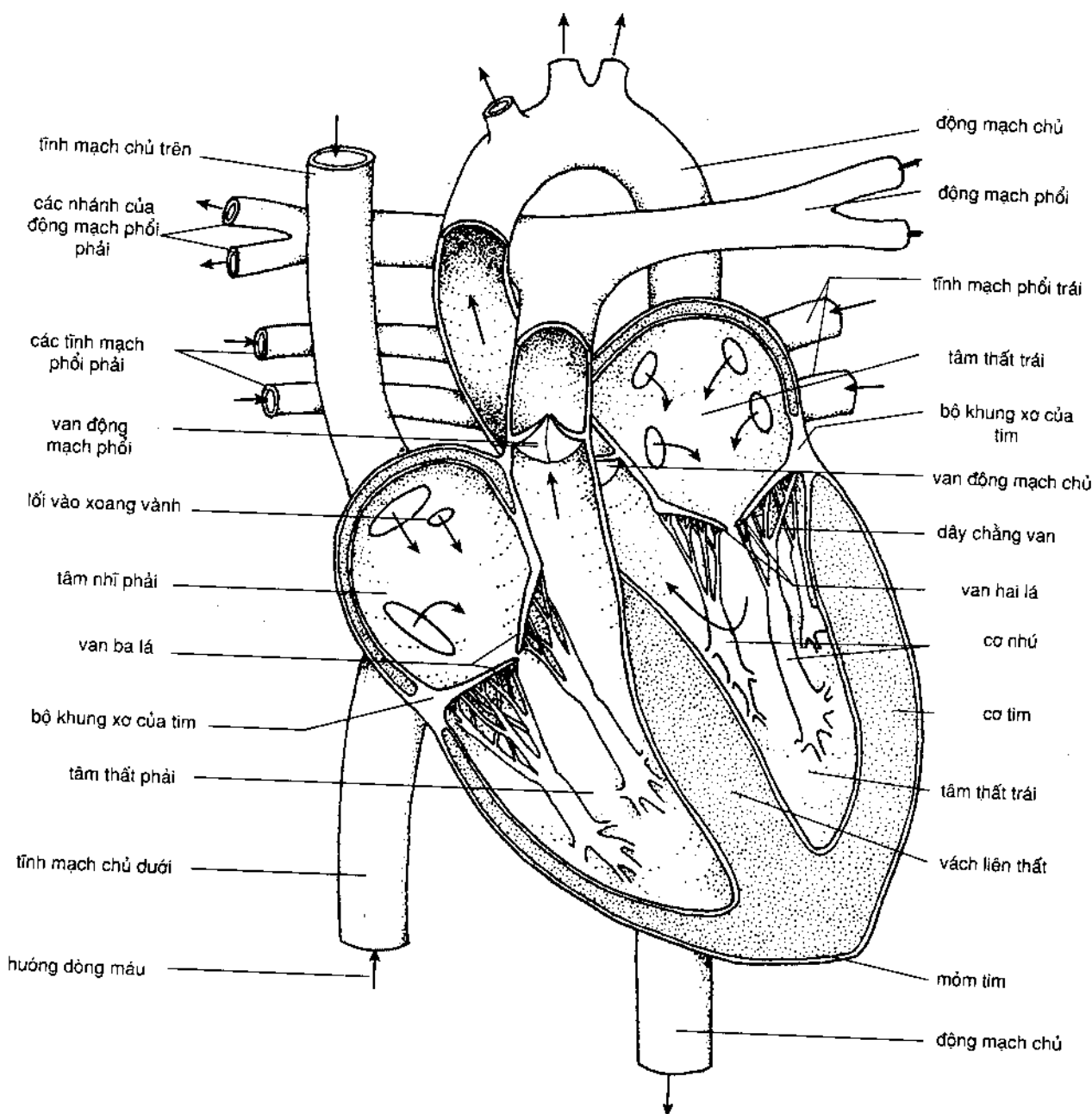
Cấu trúc

Tim người nằm ở lồng ngực trong một khoang có màng gọi là **bao tim** (pericardium). Nó dài khoảng 12 cm và gắn với hình nón. Mỏm tim chệch xuống dưới và sang trái. Mỏm tim nằm rất gần thành ngực ở khoảng liên sườn, giữa xương sườn 5 và 6 ở bên trái, cách đường giữa 8-10 cm. Ở đó ta có thể dễ dàng sờ thấy tim đập. Ở nam giới trưởng thành tim nặng khoảng 300g và ở nữ giới trưởng thành tim nặng khoảng 250 g.



Hình 17-3. Tuần hoàn kép ở chim và động vật có vú

Cấu trúc bên trong của tim được minh hoạ trong hình 17-4. Đây là hình tim nhìn từ phía trước, do đó bên phải của tim tương ứng với tay phải thì được vẽ bên trái. Như ta thấy, 2 tâm nhĩ thành mỏng ở phía trên và 2 tâm thất thành dày hơn ở phía dưới được liên kết với nhau bằng một **bộ khung sợi** từ mô liên kết dày. Cấu trúc này tạo nên một lớp phân chia mỏng giữa phần trên và phần dưới và bị xuyên thủng bởi 4 lá van, bao gồm một **van nhĩ thất** và một **van bán nguyệt** ở mỗi bên. Van nhĩ thất bên trái hay **van hai lá** và van nhĩ thất bên phải hay van ba lá mở ra khi tâm thất giãn. Khi tâm thất co các van này đóng trông giống như một cái dù, tổng máu ra khỏi tim qua hai van bán nguyệt (có thể gọi là **van động mạch chủ** và **van động mạch phổi**). Các dây chằng van và các **cơ nhú** ở mỗi bên giúp cho các van nhĩ



Hình 17-4. Cấu trúc tim người

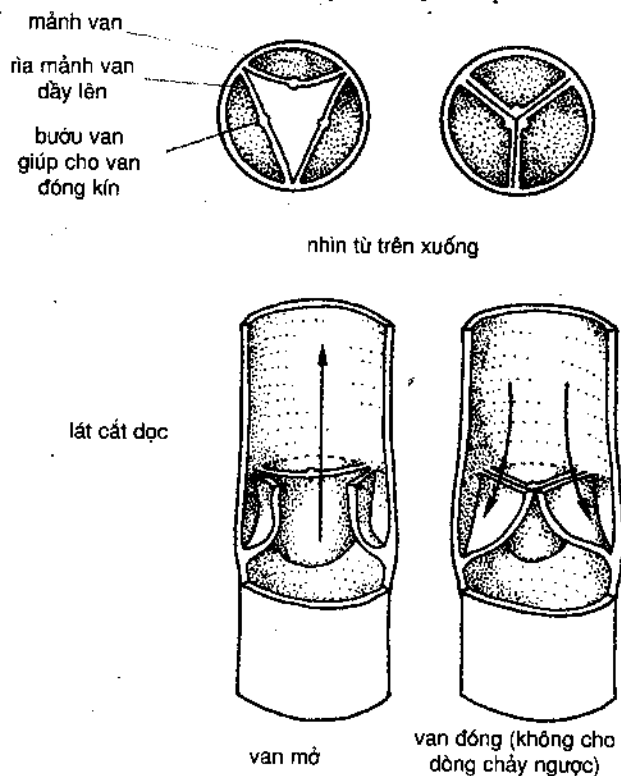
thất không bị "thối tuột lên trên" khi áp lực cao, bởi vì các cơ nhú co đồng thời với tâm thất làm cho các sợi dây dù càng ngày càng ngắn lại. Ở bên phải, dòng máu chảy đến phổi, trong khi đó ở bên trái máu chảy vào động mạch chủ và toả ra vòng tuần hoàn lớn. Hoạt động của các van bán nguyệt được mô tả trong hình 17-5. Mỗi van bao gồm 3 mảnh hình túi rất đàn hồi. Khi dòng máu chảy ra, các mảnh van hơi bị đẩy ra phía thành một chút nhưng ngay sau khi áp lực trong tâm thất giảm xuống, máu bắt đầu chảy ngược lại và các mảnh van chứa đầy máu, lồi vào trong và đóng lại. Rìa tự do của mỗi mảnh van hơi dày lên một chút và có một bướu nhỏ giúp cho các mảnh van đóng rất khít với nhau ở chính giữa.

Thật thú vị là hai nửa của tim không hoàn toàn giống nhau bởi vì áp lực cần thiết giữ cho máu chảy trong vòng tuần hoàn phổi (khoảng 30 mmHg) nhỏ hơn rất nhiều so với áp lực trong vòng tuần hoàn lớn (vào khoảng 120 mmHg). Mặc dù lượng máu bơm ra từ hai tâm thất là như nhau, nhưng thành tâm thất trái dày hơn và khoẻ hơn thành tâm thất phải. Sự khác nhau này ảnh hưởng tới hình dạng của buồng tâm thất, do đó tâm thất phải khi hoạt động thường vận mình sang trái làm cho tim càng mất đối xứng hơn so với hình 17-4. Bạn có thể thấy điều này khi giải phẫu. Sự mất cân xứng như vậy cũng thấy ở động mạch chủ và các động mạch chính khác, chúng có thành dày hơn rất nhiều so với các động mạch phổi. Thông thường áp lực trong các mao mạch phổi rất thấp giúp cho dịch không đọng lại trong các phế nang của phổi.

Cơ tim

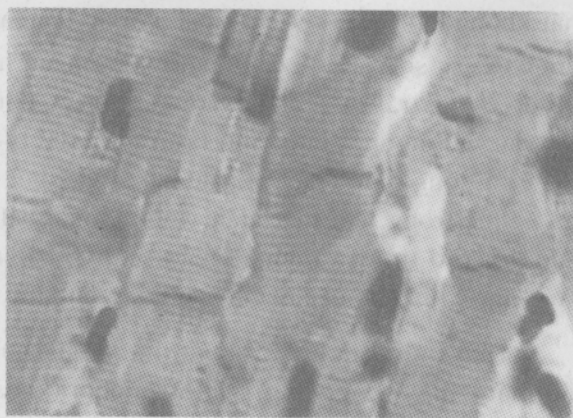
Mô cơ tim là mô được biệt hoá một cách rất đặc biệt để phù hợp với chức năng bơm và chiếm gần 50% trọng lượng của tim. Như minh hoạ trong hình 17-6, các tế bào cơ tim riêng rẽ phân nhánh và nối với nhau bởi các *đĩa xen* hay đĩa nối, tạo nên một mạng lưới liên kết dày đặc với nhau. Như đã mô tả chi tiết trong bài 26, cấu trúc này cho phép các xung điện được truyền rất nhanh từ tế bào này sang tế bào khác, do đó các tế bào đã nối với nhau, co bóp gần như đồng thời với nhau.

Khi bị kích thích, mỗi tế bào cơ tim đều đáp ứng tối đa để tạo ra một co bóp cực đại. Đây gọi là hiệu ứng *tất cả hay là không*. Hơn nữa, các tế bào còn có một *giai đoạn trơ tuyệt đối* dài. Khi đó, chúng hoàn toàn không co bóp lần thứ hai. Điều này rất quan trọng bởi vì nó đảm bảo cho giai đoạn co hay *tâm thu* của tim tách rời hoàn toàn với giai đoạn nghỉ hay *tâm trương* bằng một khoảng thời gian nghỉ ngắn. Trong thì tâm trương, cơ tim giãn ra, các tâm nhĩ và tâm thất tăng thể tích một cách thụ động dưới áp lực của dòng máu chảy vào, chúng chứa đầy máu trước khi bắt đầu lần co bóp tiếp theo.



Hình 17.5. Hoạt động của các van bán nguyệt

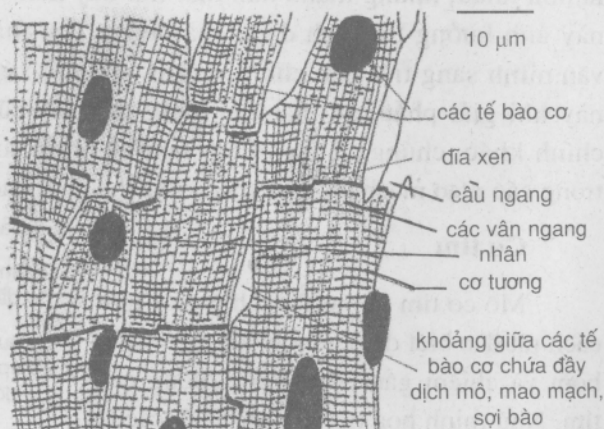
Nhu cầu về oxy rất cao của cơ tim được đáp ứng bởi rất nhiều mao mạch. Khi tim hoạt động, các mao mạch này nhận máu từ một cặp **động mạch vành**. Xuất phát từ động mạch chủ ngay phía trên van động mạch chủ, chúng phân nhánh trên bề mặt của tim, mang máu đã oxy hoá tới tất cả các phần của tim. Máu đã khử oxy được tập trung lại bởi một hệ thống **tĩnh mạch tim**, rồi chảy vào một **xoang vành lớn**, sau đó đổ vào tâm nhĩ phải.



A. Ảnh hiển vi

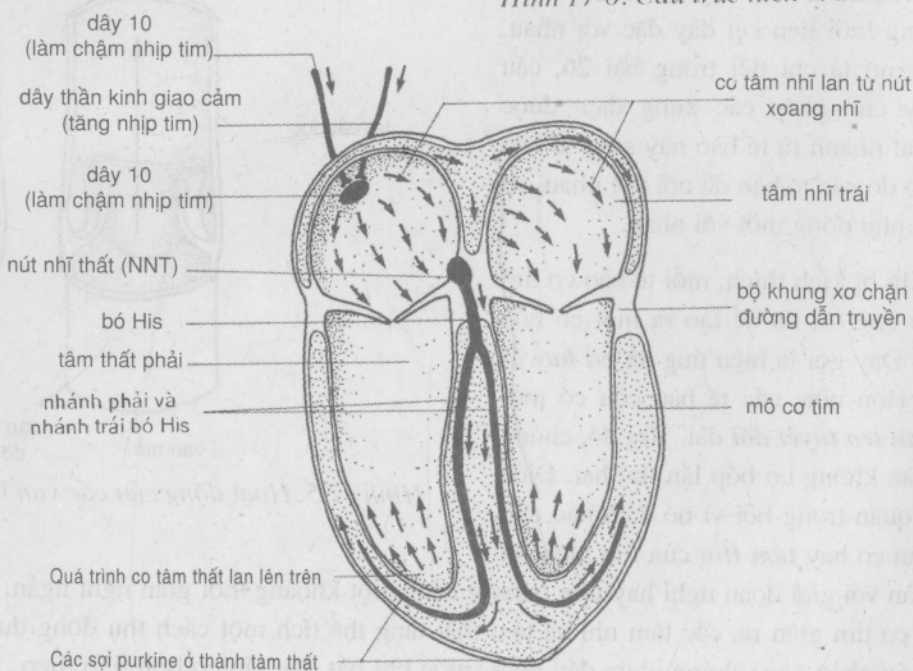
Điều hoà nhịp tim

Nhịp tim của người bình thường vào khoảng 70 lần trong 1 phút. Một lần tim đập mỗi tâm thất tổng ra được khoảng 70 cm³ máu. Như vậy trong một ngày đêm tim đập 100.000 lần và nó bơm được khoảng 7.000 lít máu theo hệ thống tuần hoàn. Trình tự hoạt động diễn ra trong mỗi lần đập của tim được gọi là một **chu chuyển tim** và được điều khiển bởi **bộ phát nhịp** cùng các **hệ thống dẫn truyền** của tim như minh hoạ trong hình 17-7.



B. Sơ đồ

Hình 17-6. Cấu trúc hiển vi mô cơ tim



Hình 17-7. Trung khu phát nhịp và hệ thống dẫn truyền của tim

Nút xoang nhĩ (NXN) là một cụm mô cơ tim chuyên hoá nằm ở thành của tâm nhĩ phải, gần lối vào của tĩnh mạch chủ trên. Thông thường nó là **nơi phát nhịp** đối với toàn bộ các phần còn lại của tim, quyết định tim đập nhanh hay đập chậm. Các tế bào của NXN có thể **tự động hưng phấn**, do đó chúng co bóp theo nhịp mà không cần phải có kích thích. Khi nút xoang nhĩ hoạt động, tim đập bình thường ngay cả khi đã cắt thần kinh chi phối cho nó. Khái niệm về tính tự động hưng phấn rất đơn giản. Nút xoang cũng giống như một cái "đồng hồ", nó tạo nhịp cho những phần còn lại của tim bằng hoạt động của nó.

Kích thích từ nút xoang nhanh chóng lan truyền qua tâm nhĩ tạo ra một co bóp đồng bộ gọi là **tâm nhĩ thu**, đẩy máu vào tâm thất. Co bóp của tâm nhĩ không lan trực tiếp tới tâm thất do lớp mô liên kết xơ trong bộ khung xơ của tim như trên đã trình bày. Do đó hưng phấn phải xuống tâm thất bằng đường **nút nhĩ thất (NNT)** - cụm tế bào chuyên hoá thứ hai nằm ở gần nền tâm nhĩ. Qua những sợi dẫn truyền của nút nhĩ thất nằm trong **bó His** và các **nhánh phải, nhánh trái** của bó His, tín hiệu được truyền xuống đến nền tim. Tại đây tín hiệu lại đi đến mạng lưới các **sợi Purkinje** trong thành tâm thất. Như vậy **tâm thất thu** bắt đầu từ đáy tim, lan lên phía trên và tổng máu từ tâm thất vào động mạch chủ và động mạch phổi.

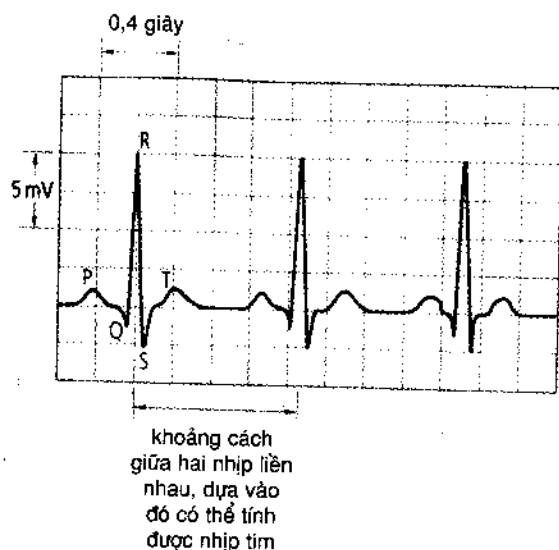
Phương pháp điều hoà nhịp tim này có hai ưu điểm lớn, thứ nhất là tâm nhĩ và tâm thất thu là kết quả hoạt động tổng hợp của rất nhiều sợi cơ, tạo ra hiệu quả bơm cực đại và thứ hai là nó làm cho tâm thất co chậm gần 0,1 giây, đó là thời gian cho phép tâm thất chứa đầy máu hoàn toàn trước khi co.

Điện tâm đồ (ECG)

Hoạt động của tim người có thể được nghiên cứu bằng cách đặt các điện cực kim loại lên mặt ngoài của cơ thể, thường ở chân, tay và ngực. Các tín hiệu điện nhỏ thu được sẽ được khuếch đại lên và cho hiện lên màn hình của osciloscope hoặc có thể ghi trên một băng giấy chuyển động. Đường đi mô tả những thay đổi của điện thế theo thời gian được gọi là **điện tâm đồ**, viết tắt là ECG. Hình ảnh điện tâm đồ bình thường được minh hoạ trong hình 17-8. Mỗi đoạn của điện tâm đồ được đánh dấu bằng chữ cái căn cứ theo mã số quốc tế.

Sóng P biểu hiện hoạt động điện và sự co bóp của tâm nhĩ khi hưng phấn lan truyền ra từ nút xoang.

Phức hợp QRS tương ứng với sự hưng phấn của tâm thất. Sóng T đi sau cùng biểu hiện sự tái cực của tâm thất vào cuối thì tâm thu. Ghi điện tâm đồ là một phương pháp rất tốt đánh giá những thay đổi về nhịp tim và hoạt động của tim. Nó thường được dùng kết hợp với các máy vận động và là một trong những phương pháp chẩn đoán bệnh tim rất có giá trị, nhất là khi có những biến đổi đặc trưng ở trong điện tâm đồ.



Hình 17.8. Điện tâm đồ

17.4. MẠCH MÁU VÀ DÒNG MÁU

Cả áp lực máu và tốc độ dòng máu đều thay đổi rất nhiều. Áp lực cao nhất, xuất hiện trong vòng tuần hoàn lớn là do sự co bóp của tâm thất trái. Cũng giống như tất cả các loại dịch lỏng khác, máu cũng chảy từ nơi có áp lực cao đến nơi có áp lực thấp. Cũng như vậy áp lực thủy tĩnh trong các mạch máu cũng giảm dần và trở nên nhỏ nhất ở các tĩnh mạch lớn và tâm nhĩ của tim. Tốc độ dòng máu cũng thay đổi dọc theo vòng tuần hoàn: nhanh nhất ở động mạch, chậm đi một cách đáng kể ở các mao mạch và lại tăng tốc để trở về tim. Điều này có vẻ hơi kỳ lạ nhưng thực ra đó chỉ là do tổng các tiết diện của mao mạch lớn hơn tĩnh mạch mà thôi.

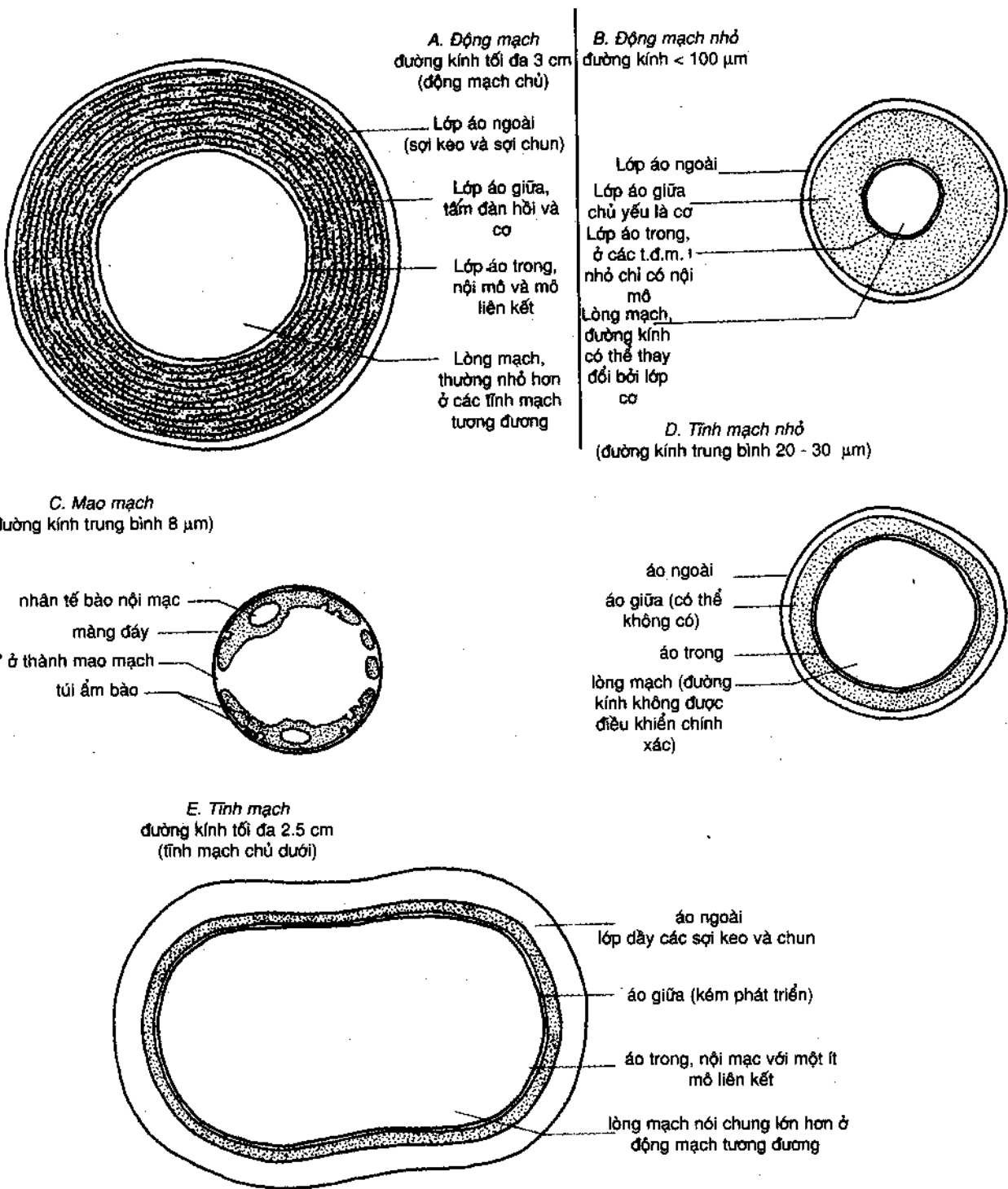
Cấu trúc khác nhau của các mạch máu được minh họa trong hình 17-9, nó phản ánh vị trí của chúng ở trong vòng tuần hoàn và cụ thể như sau :

1. Các động mạch. Động mạch mang máu đi ra từ tim và có thành dày để có thể chịu đựng được áp lực máu ở bên trong. Lớp trong cùng của thành mạch máu gọi là *lớp áo trong* bao gồm một lớp tế bào *nội mô* được tăng cường bởi mô liên kết. Lớp nội mô có ở tất cả các phần khác nhau của hệ thống tuần hoàn bao gồm cả tim, tạo ra một lớp màng trơn nhẵn có tác dụng giảm lực ma sát với dòng máu xuống mức thấp nhất. *Lớp áo giữa* của những động mạch gần tim được cấu tạo từ khoảng 40 tấm đàn hồi, chúng giãn ra dưới áp lực của tim. Ở các động mạch xa tim, nơi áp lực thấp hơn, nhiều sợi đàn hồi được thay thế bởi các tế bào cơ. Lớp ngoài cùng của động mạch được gọi là *lớp áo ngoài*, tạo nên một lớp sợi xơ mỏng che phủ. Năng lượng được dự trữ trong thành của động mạch khi chúng giãn ra ở thì tâm thất thu. Khi tâm thất giãn, van động mạch chủ đóng lại, các sợi đàn hồi ở thành động mạch ngán lại, giải phóng ra năng lượng dự trữ và nhờ đó duy trì được áp lực động mạch ở mức độ cao. Hiện tượng này được gọi là hiện tượng *giảm sóc chun*, nó biến hoạt động bơm ngắt quãng của tim thành một áp lực liên tục giữ cho máu chảy một cách đều đặn.

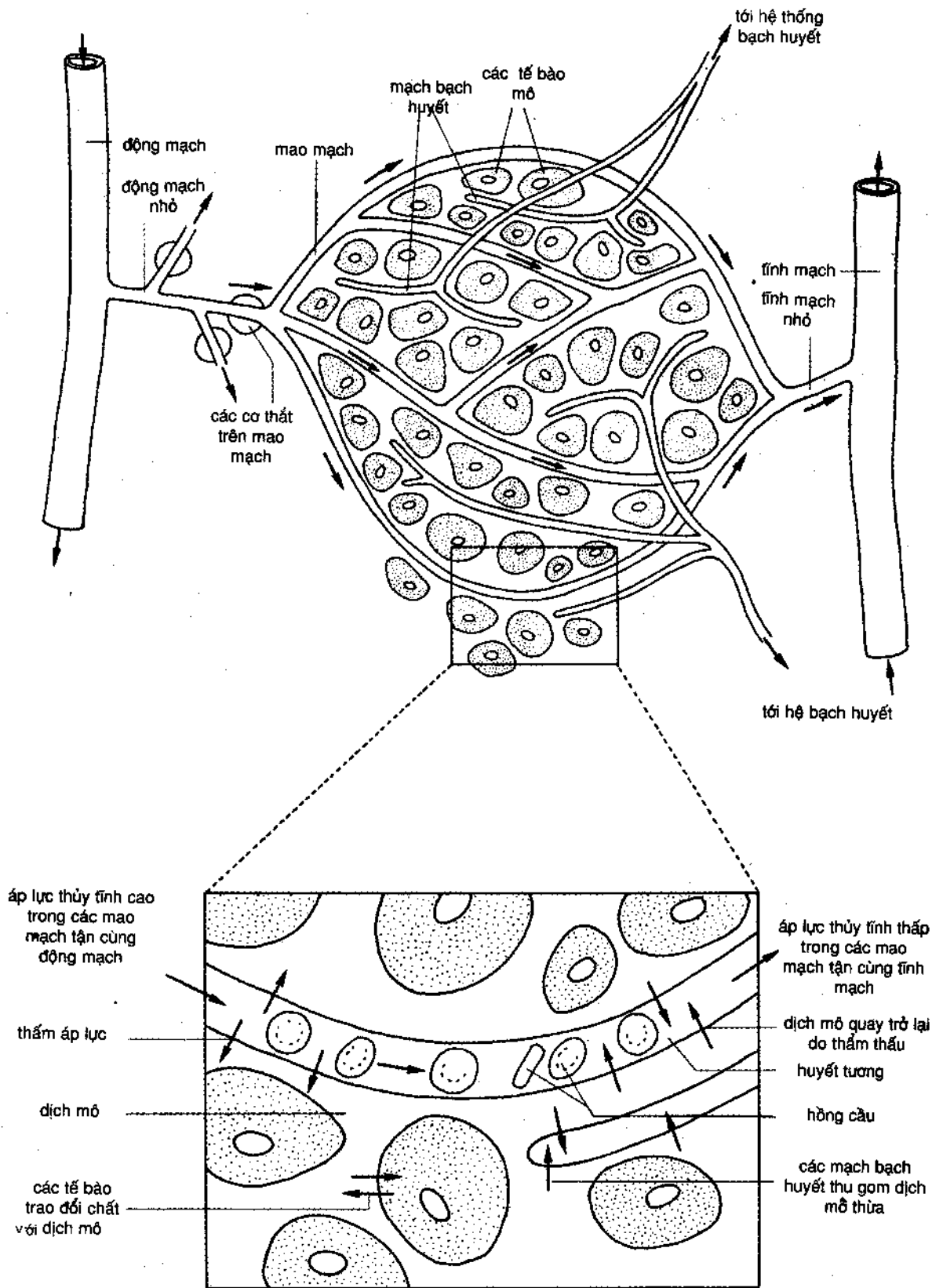
2. Các động mạch nhỏ. Đây là những mạch máu nhỏ có đường kính dưới 100 μm , chúng là kết quả sự phân nhánh nhiều lần của động mạch. Thành của các động mạch nhỏ chứa rất nhiều tế bào cơ, có rất ít hoặc không có mô đàn hồi. Đường kính của các động mạch nhỏ có thể được điều khiển một cách chính xác bởi hoạt động của các dây thần kinh và các hoocmon. Chúng ta sẽ thấy điều này giữ vai trò rất quan trọng trong điều hoà dòng máu đi đến các cơ quan nội tạng của cơ thể. Các cấu trúc thần kinh đi đến các động mạch nhỏ xuất phát từ hệ thống thần kinh giao cảm - một phần của hệ thống thần kinh thực vật điều hoà các chức năng của cơ thể.

3. Các mao mạch. Mao mạch là các mạch máu nhỏ nhất và có số lượng nhiều nhất, đường kính trung bình của chúng là 8 μm và thành mao mạch chỉ dày có 0,2 μm . Cơ thể con người chứa khoảng 100.000 km mao mạch, chúng đi đến hầu hết các mô, do đó không một tế bào nào mà không có mao mạch tiếp cận.

Mao mạch là phần quan trọng nhất trong hệ thống tuần hoàn, chúng là nơi trao đổi chất với các tế bào của mô. Sự trao đổi này diễn ra ở các *lưới mao mạch*, như mô tả trong hình 17-10. Dịch mô bao quanh tế bào được hình thành nhờ quá trình *lọc dưới áp lực* qua thành mao mạch. Thành mao mạch có tác dụng như một màng thấm chọn lọc, cho nước, các chất khí hoà



Hình 17-9. Cấu trúc các mạch máu



Hình 17-10. Sự trao đổi chất ở mạng lưới mao mạch

tan, các ion và các phân tử thức ăn hoà tan đi qua nhưng lại ngăn cản các phân tử lớn hơn ví dụ như protein. Hơn nữa, một số chất nhất định được vận chuyển tích cực nhờ sự chuyển động của các **túi ẩm bào** trực tiếp qua các tế bào nội mô.

Áp lực thủy tĩnh trong các mao mạch lớn hơn nhiều so với trong mô, do đó chúng ta rất dễ hiểu là tại sao dịch mô được hình thành. Có một điều còn chưa được rõ là dịch mô quay trở lại các mao mạch ở tận cùng tĩnh mạch của lưới mao mạch như thế nào. Áp lực thủy tĩnh ở đây cao hơn áp lực dịch mô vậy thì tại sao lại chuyển động theo chiều ngược lại? Thực tế, đó là do huyết tương có nồng độ các phân tử hoà tan cao hơn nhiều so với dịch mô, do đó nước bị kéo vào trong lòng mao mạch nhờ áp lực thẩm thấu. Các phân tử đi kèm chủ yếu là các protein của huyết tương, đặc biệt là **albumin**. Ở tận cùng động mạch của lưới mao mạch, áp lực thủy tĩnh của máu vượt qua tác dụng của áp lực thẩm thấu nhưng ở tận cùng tĩnh mạch tác dụng của áp lực thẩm thấu lại quan trọng hơn, nước có xu hướng vào mạch máu. Các chất khác ví dụ như CO_2 và các sản phẩm dư thừa của quá trình chuyển hoá rời mô, vào mao mạch nhờ quá trình khuếch tán. Một phần nhờ dịch mô đi vào các mạch bạch huyết như trên đã nói.

Lượng máu chảy qua mạng lưới mao mạch được điều hoà tại chỗ bởi nhiều loại tác nhân. Oxy giảm xuống, CO_2 tăng lên làm giãn các tiểu động mạch và các **cơ thắt tiến mao mạch**, do đó có tác dụng tăng cường dòng máu. Nhu cầu chuyển hoá tăng lên của các tế bào mô, ngay lập tức được đáp ứng bởi sự tăng cường cung cấp oxy. Tương tự như vậy, sự tập trung các sản phẩm dư thừa cũng nhanh chóng được loại bỏ.

Một vai trò nữa của mao mạch là cho phép một số dạng bạch cầu di chuyển vào mô. Quá trình này là một phần của hệ thống bảo vệ cơ thể chống lại bệnh tật, sẽ được trình bày trong bài 19.

4. Các tĩnh mạch nhỏ. Đây là các mạch máu nhỏ có đường kính từ 20-30 μm hình thành ở chỗ các mao mạch hợp lại với nhau. Các tĩnh mạch nhỏ đầu tiên không có lớp áo giữa và cũng là vị trí quan trọng đối với sự di chuyển của bạch cầu và với quá trình trao đổi với các mô. Các tĩnh mạch nhỏ lớn hơn có lớp áo giữa mỏng chứa các sợi cơ.

5. Các tĩnh mạch. Tĩnh mạch là các mạch máu lớn giống như các mạch máu khác, chúng có các van ngăn không cho dòng máu chảy ngược lại. Thành tĩnh mạch cũng giống như thành động mạch có 3 lớp áo. Lớp áo trong là các tế bào nội mô, lớp áo giữa và lớp áo ngoài (xem hình 17-9E). Lớp áo giữa của tĩnh mạch chứa sợi và cơ nhưng lớp này mỏng mảnh và yếu hơn so với lớp áo giữa của động mạch. Lớp áo ngoài của tĩnh mạch thường là lớp dày nhất và bao gồm chủ yếu là các sợi collagen với một ít sợi cơ và sợi đàn hồi: lòng tĩnh mạch thường có đường kính lớn hơn lòng các động mạch tương đương, do đó máu ở đây chảy chậm hơn.

17.5. ĐIỀU HOÀ TUẦN HOÀN

Vai trò quan trọng nhất của hệ thống tuần hoàn là đưa oxy hoà tan đến tất cả các cơ quan của cơ thể. Một số cơ quan có thể chịu đựng được thiếu oxy tạm thời nhưng một số khác lại được cung cấp thường xuyên. Não sẽ bị tổn thương không hồi phục, nếu như dòng máu cung cấp cho nó bị ngừng trong vòng 3-4 phút. Vậy thì điều gì sẽ xảy ra khi nhu cầu oxy của một bộ phận cơ thể đột ngột tăng lên. Ví dụ như khi các động mạch nhỏ cơ giãn ra trong quá trình hoạt động, một lượng máu lớn chảy vào cơ từ vòng tuần hoàn chung và điều đó chắc chắn làm giảm áp lực trong hệ thống động mạch và máu đi đến các cơ quan khác trong cơ thể sẽ ít hơn. Điều này được thực hiện nhờ một hệ thống điều hoà, nó điều hoà áp lực động mạch trong một giới hạn hẹp như mô tả trong hình 17-11.

Hai nhân tố chính quyết định áp lực động mạch đó là **lưu lượng tim** và **trở lực của các động mạch nhỏ**. Lưu lượng tim là thể tích máu bơm ra trong một đơn vị thời gian và phụ

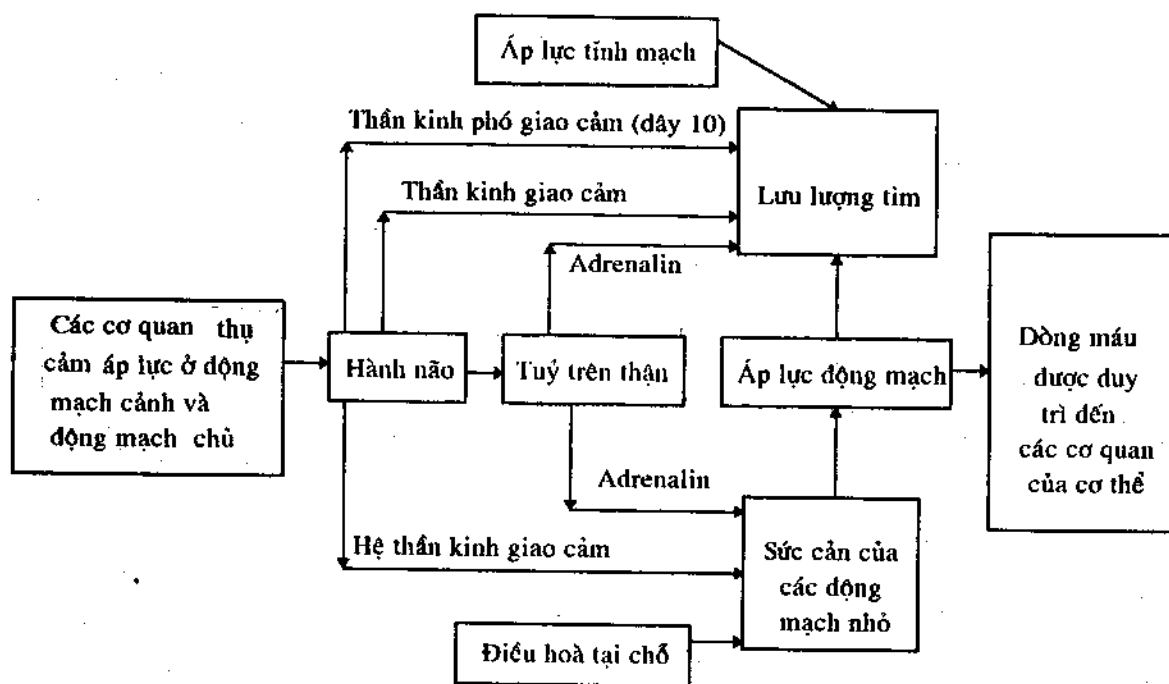
thuộc vào nhịp tim (số lần đập trong một phút) và thể tích tổng máu (thể tích máu bơm ra trong mỗi lần đập). Khi hoạt động, lưu lượng tim tự động tăng lên đó là kết quả của các quá trình sau:

1. Bất kỳ sự giảm áp lực động mạch nào cũng được các **cơ quan thụ cảm áp lực** đặc biệt nằm ở thành động mạch chủ và động mạch cảnh tiếp nhận, chúng gửi xung động đi tới hành não, ức chế hoạt động của dây thần kinh (phó giao cảm) số 10, làm tăng nhịp tim bằng đường dây thần kinh giao cảm.

2. Đồng thời hệ thống thần kinh giao cảm tác động lên tuỷ trên thân, kích thích giải phóng hoocmon adrenalin. Hoocmon này tuần hoàn trong máu và tác động trực tiếp đến tim làm tăng lưu lượng tim.

3. Hoạt động của thần kinh giao cảm, sự co của các cơ xương và sự giãn của các cơ thành động mạch nhỏ (làm cho máu chảy dễ dàng hơn) đều làm tăng huyết áp trong hệ thống tĩnh mạch dẫn đến tim. Do đó các tâm thất chứa đầy máu trong thời kỳ tâm trương và thể tích máu tổng ra trong một lần đập tăng lên. Hoạt động bơm của tim được tăng cường có thể là do cơ tim đáp ứng lại với sự giãn tối đa trong quá trình nghỉ ngơi bằng sự co bóp mạnh hơn khi bị kích thích. Mối liên quan này được gọi là **luật Starling**. Nó giữ một vai trò rất quan trọng, cho phép các trái tim ghép không có thần kinh vẫn có thể đáp ứng phù hợp với các điều kiện khác nhau, giữ cho các mô của bệnh nhân luôn được cung cấp đầy đủ oxy.

Yếu tố thứ hai quyết định áp lực động mạch là trở lực của các động mạch nhỏ tức là sự cản trở dòng máu gây ra bởi sự co hẹp các động mạch nhỏ. Trong quá trình hoạt động đa số các động mạch nhỏ đều co lại trừ các động mạch nhỏ đi tới não, cơ và da. Điều này xảy ra một phần là do hoạt động của thần kinh giao cảm, một phần là do hoạt động của hoocmon trong đó adrenalin giữ vai trò đặc biệt quan trọng.



Hình 17-11. Điều hoà áp lực động mạch.

18. MÁU

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này, bạn có thể :

- Kể được tên các thành phần chính của máu và nêu rõ tầm quan trọng của chúng.
- Kể và mô tả được các chức năng của huyết tương.
- Mô tả được sự phát triển của hồng cầu.
- Trình bày đầy đủ vai trò của hemoglobin trong vận chuyển oxy và giải thích được tác dụng của pH và nhiệt lên đường cong phân ly oxy của hemoglobin.
- Trình bày các cơ chế có liên quan đến vận chuyển dioxit cacbon ở trong máu.
- Mô tả các quá trình có liên quan đến sự phá huỷ hồng cầu.
- Nêu rõ được vai trò của các sắc tố mang oxy khác bao gồm myoglobin và hemoglobin bào thai.
- Kể tên các giai đoạn tham gia vào quá trình ngăn ngừa mất máu.
- Vẽ và giải thích sơ đồ tóm tắt quá trình đông máu.

18.1. GIỚI THIỆU

Dịch lỏng chảy trong hệ thống tuần hoàn được gọi là máu. Ở động vật có vú, các chức năng của máu được chia thành hai nhóm. Các **chức năng vận chuyển** và các chức năng **điều hoà cân bằng nội môi**. Các chức năng vận chuyển có liên quan chủ yếu với sự cung cấp các chất dinh dưỡng và oxy, đồng thời lấy đi các sản phẩm dư thừa từ các tế bào của cơ thể. Các chức năng điều hoà nội môi bao gồm điều hoà dịch mô, điều hoà pH, phân phối nhiệt và bảo vệ cơ thể chống lại bệnh tật. Bài học này sẽ mô tả tất cả các thành phần và chức năng chủ yếu của máu trừ chức năng bảo vệ. Các chức năng bảo vệ sẽ được xem xét cùng với các phương pháp bảo vệ khác của cơ thể, sẽ mô tả trong bài 19.

18.2. CÁC THÀNH PHẦN CỦA MÁU

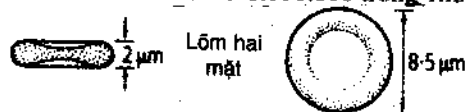
Các thành phần của máu người thường luôn được hoà trộn với nhau nhờ sự chuyển động liên tục trong hệ thống tuần hoàn. Tuy nhiên nếu một mẫu máu (đã được chống đông) được cho vào một ống nghiệm và để đứng, nó sẽ tách ra thành hai thành phần gọi là các **thành phần hữu hình** và **huyết tương**. Các thành phần hữu hình lắng xuống đáy của ống nghiệm tạo nên một lớp màu đỏ chiếm khoảng 45% toàn bộ thể tích máu. Như đã tóm tắt trong bảng 18-1, các thành phần hữu hình bao gồm chủ yếu là **hồng cầu**, một số dạng **bạch cầu** và các mảnh tế bào nhỏ bé gọi là **tiểu cầu**. Bạch cầu và **tiểu cầu** chỉ chiếm khoảng 1% thể tích máu.

Bạch cầu được chia thành hai nhóm chính là **bạch cầu hạt** và **bạch cầu không hạt**. Bạch cầu hạt có một nhân phân thùy không đều nhau và phần bào tương chứa các hạt bắt màu. Như thấy trong bảng 18-4, bạch cầu hạt lại tiếp tục phân thành **bạch cầu trung tính**, **bạch cầu ưa axit** và **bạch cầu ưa bazơ**. Các dạng bạch cầu này được gọi với những cái tên như vậy bởi

Bảng 18-1. Các thành phần của máu

CÁC YẾU TỐ HỮU HÌNH (45% thể tích máu)

HỒNG CẦU 4.000.000-6.000.000 trong 1mm^3 máu



nguồn gốc : tuỷ xương
chức năng : vận chuyển O_2 , CO_2 , đệm pH
thời gian sống : 90 - 120 ngày

BẠCH CẦU

1. Bạch cầu hạt

(i) b.c trung tính 3.000 - 6.000/ mm^3 máu
nhân phân thùy không đều



nguồn gốc : tuỷ xương
chức năng : thực bào các vi khuẩn
thời gian sống : 12 giờ - 3 ngày

các hạt không bắt màu

(ii) b.c ưa axit : 100 - 400/ mm^3 máu
nhân hai thùy



nguồn gốc : tuỷ xương
chức năng : chưa rõ
thời gian sống : 3 - 5 ngày

các hạt lớn bắt màu đỏ

(iii) b.c ưa kiềm : 25 - 200/ mm^3 máu
nhân hình chữ S



nguồn gốc : tuỷ xương
chức năng : phát triển thành các tế bào phì trong mô liên kết.
thời gian sống : 9 - 18 tháng

các hạt lớn màu xanh

2. Bạch cầu không hạt

(i) tế bào lympho : 1.500 - 2.700/ mm^3
tế bào chất không có hạt



nguồn gốc : hệ bạch huyết
chức năng : thực bào, sản xuất kháng thể
thời gian sống : 100 - 300 ngày

nhân tròn

(ii) tế bào mono 100 - 700/ mm^3



nguồn gốc : tuỷ xương
chức năng : phát triển thành đại thực bào mô
thời gian sống : 100 - 300 ngày

nhân hình hạt đậu

TIỂU CẦU : 250.000 - 500.000/ mm^3 máu
vành ngoài sáng



nguồn gốc : tuỷ xương
chức năng : tham gia đông máu và cầm máu
thời gian sống : 8 - 14 ngày

bên trong nhuộm xanh

HUYẾT TƯƠNG (55% thể tích máu)

THÀNH PHẦN

nước (90% huyết tương)

Các chất hoà tan (1 - 2% huyết tương)

Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+}

Cl^- , HCO_3^- , H_2PO_4^-

glucoz, urê, mỡ, axit amin, vitamin

Các protein huyết tương (6 - 8% huyết tương)

các albumin

các globulin

fibrinogen

CHỨC NĂNG

dung môi, vận chuyển nhiệt.

duy trì áp suất thẩm thấu,

đệm pH,

chất dinh dưỡng,

chất thải

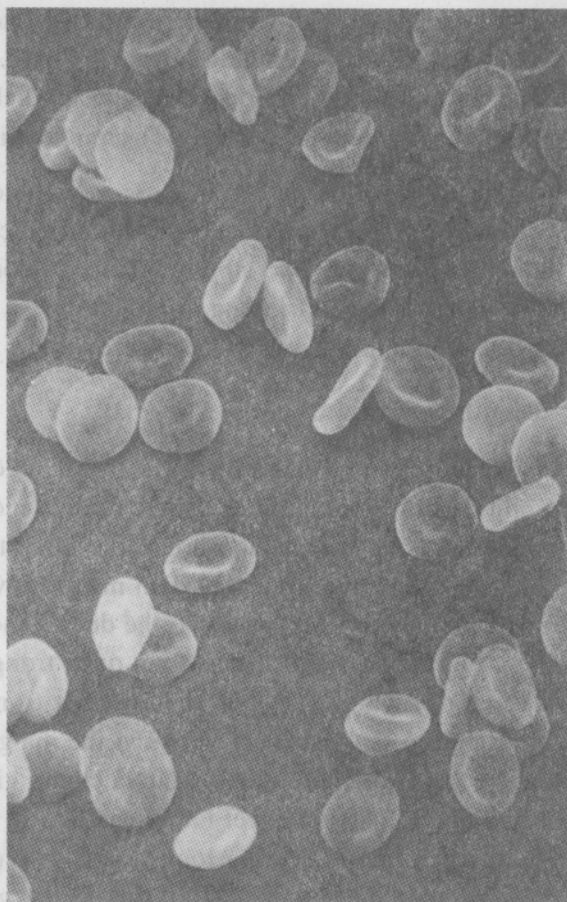
duy trì áp suất thẩm thấu,

đệm pH

bảo vệ, vận chuyển, các hoocmon,

đông máu

vì các hạt của chúng bắt màu khác nhau khi nhuộm tiêu bản máu với **thuốc nhuộm Leishman**, đó là hỗn hợp của một thuốc **nhuộm axit** (eosin) và một thuốc **nhuộm bazơ** (xanh methylen). Các hạt của bạch cầu trung tính không bắt màu trong khi đó các hạt của bạch cầu ưa axit bắt màu đỏ, các hạt của bạch cầu ưa bazơ bắt màu xanh da trời. Hiện nay người ta đã biết các hạt của bạch cầu trung tính chính là các lyzoxom. Chúng chứa các enzym rất mạnh giúp cho quá trình tiêu hoá các vi sinh vật sau khi đã thực bào. Các bạch cầu không hạt có nhân hình tròn hoặc hình hạt đậu, trong bào tương không nhìn thấy hạt. Chúng bao gồm các **tế bào lympho** (lymphocyte) và **mono** (monocyte). Tất cả các dạng bạch cầu đều có liên quan với chức năng bảo vệ cơ thể chống lại bệnh tật, sẽ được trình bày trong bài 19.



Hình 18-1. Ảnh hiển vi điện tử quét hồng cầu

18.3. CÁC CHỨC NĂNG CỦA HUYẾT TƯƠNG

Vận chuyển các chất dưới dạng hoà tan

Thành phần của huyết tương được trình bày trong bảng 18-1. Nước chiếm tới 90% thể tích huyết tương và hoà tan rất nhiều chất tan, do đó chúng được vận chuyển đi khắp vòng tuần hoàn. Các chất bao gồm glucôz, các axit amin và các vitamin tạo nên nguồn nguyên liệu, chúng có thể được các tế bào mô sử dụng tuỳ theo nhu cầu của tế bào, trong khi đó các sản phẩm dư thừa như urê tuần hoàn trong máu cho đến khi được thải ra ngoài nhờ các cơ quan bài tiết.

Một số chất ví dụ như ion và các hoocmon được chuyển vận nhờ các **protein vận chuyển**, các protein này thuộc nhóm **globulin**. Các ion sắt kết hợp với một loại protein đặc biệt là **transferrin**. Transferrin ngăn không cho sắt kết hợp với các thành phần khác của máu và giải phóng nó ở gan dưới dạng hữu ích, ở đây sắt được dự trữ lại và giải phóng cho các tế bào tủy xương, nơi nó được dùng để tạo ra hemoglobin. Tương tự như vậy, các hoocmon vận chuyển đi khắp cơ thể và được các cơ quan đích phù hợp với chúng tiếp nhận. Huyết tương không phải là phương tiện chính để vận chuyển oxy. Chức năng này được thực hiện chủ yếu nhờ hồng cầu. Tuy nhiên, oxy phải được giải phóng ra từ hồng cầu và hoà tan trong huyết

tương trước khi nó có mặt trong dịch mô. Oxy hoà tan đến các tế bào của mô nhờ quá trình khuếch tán. **Dyoxit cacbon tích lũy trong dịch mô.** Oxy hoà tan đến các tế bào của mô nhờ quá trình khuếch tán. **Dy oxit cacbon tích lũy trong dịch mô và khuếch tán theo chiều ngược lại.** Đa số chúng được vận chuyển trong huyết tương dưới dạng ion hydrocacbonat.

Ngoài ra huyết tương còn là dung môi cho các phân tử nhỏ, nước trong huyết tương hoà tan các phân tử protein lớn để tạo thành dung dịch keo (như đã mô tả trong bài 2). Nó còn là một môi trường tốt giúp cho sự di chuyển của hồng cầu và các thành phần hữu hình khác của máu. Hơn nữa, nước có khả năng giữ nhiệt cao và phân phối nhiệt từ các khu vực có hoạt động chuyển hoá mạnh như gan và cơ đi khắp cơ thể.

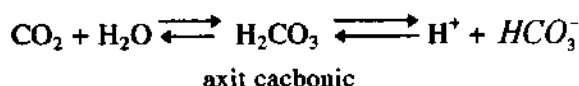
Điều hoà dịch mô

Nồng độ của các chất hoà tan ở trong huyết tương cao hơn rất nhiều so với trong mô. Do đó như đã mô tả trong bài 17, nước từ dịch mô quay trở lại máu ở tận cùng tĩnh mạch các mao mạch của vòng tuần hoàn nhờ áp lực thẩm thấu. Quá trình này phụ thuộc vào sự chênh lệch nồng độ giữa huyết tương và dịch mô. Như vậy nồng độ của huyết tương phải được điều hoà trong một phạm vi rất hẹp để có thể duy trì một trạng thái cân bằng về dịch thích hợp giữa các mô và tuần hoàn. Các chất hoà tan quan trọng nhất trong mối quan hệ này là ***các protein của huyết tương*** và một số ion khác có mặt trong huyết tương. Đa số các dạng protein của huyết tương được sản xuất ra ở gan và vì thế mà gan có thể điều hoà được nồng độ của chúng. Albumin là loại protein có nhiều nhất và chúng giữ vai trò đặc biệt quan trọng trong việc làm tăng áp lực thẩm thấu của huyết tương cao hơn so với dịch mô. Chúng thường không thấm qua thành mao mạch mà ở lại trong lòng mạch, giúp cho nước quay trở lại nhờ áp lực thẩm thấu. Nếu như nồng độ của các protein huyết tương giảm xuống, điều này thường xảy ra khi có những rối loạn về chức năng của gan hay thận hoặc do thiếu dinh dưỡng, tác dụng thẩm thấu này sẽ giảm đi và các mô sẽ bị ứ phù dịch gây nên hiện tượng phù.

Điều hoà pH

Nồng độ của ion H^+ có ảnh hưởng tới rất nhiều các phản ứng hoá học khác nhau và giữ vai trò quan trọng trong việc quyết định hình dạng cũng như hoạt động của các phân tử protein bao gồm cả enzym. Do đó pH là một trong những yếu tố quan trọng nhất có liên quan đến việc điều hoà sự cân bằng nội môi. pH bình thường của huyết tương người và dịch mô là 7,4 và ở một người khoẻ mạnh pH của huyết tương thay đổi không quá 0,04 đơn vị so với trị số này.

Các ion H^+ được hình thành trong cơ thể chủ yếu từ hô hấp ái khí. Quá trình này sinh ra một lượng lớn dioxit cacbon, chúng hoà tan trong các dịch của cơ thể tạo thành axit cacbonic rồi lại phân ly cho ra các ion H^+ :



Trong huyết tương, ***Natri hydrocacbonat, protein và phosphat*** ($H_2PO_4^-$) có tác dụng như là một ***hệ đệm*** pH (xem bài 2), chúng kết hợp tạm thời với các ion H^+ dư thừa và đồng thời giữ cho pH không đổi, ion H^+ được đào thải ra khỏi cơ thể theo hai cách. Một số ion H^+ được

sử dụng khi CO₂ được phổi thải ra ngoài bởi vì quá trình này đi ngược lại những biến đổi hóa học dẫn đến việc sản sinh H⁺. Ngoài ra các ion H⁺ có thể được thận trực tiếp thải ra ngoài, sẽ mô tả trong bài 20.

18.4. Hồng cầu

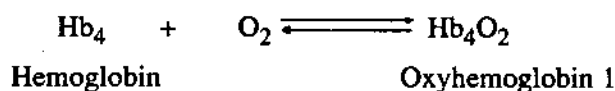
Quá trình phát triển

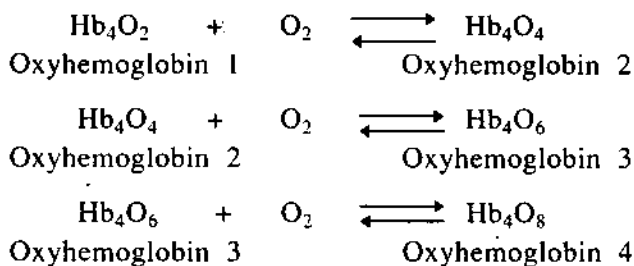
Ở thai người, hồng cầu được hình thành ở túi noãn hoàng, gan và lách. Về sau này, chức năng đó được thực hiện bởi tủy xương và sau khi sinh ra thì tủy xương là nơi duy nhất sản sinh hồng cầu. Ở trẻ em, tủy xương có ở hầu hết các xương nhưng ở người lớn tủy xương chỉ tồn tại ở cột sống, xương ức xương sườn, và đầu các xương dài ở tay và chân. Sự phát triển của hồng cầu gọi là **sự tạo hồng cầu (erythropoiesis)** diễn ra trong khoảng từ 5 đến 9 ngày và được bắt đầu từ các tế bào không biệt hóa gọi là các **tế bào mầm**. Các tế bào này phân chia và sau đó tạo ra một lượng lớn ARN cần thiết cho sự tổng hợp hemoglobin. Khi các tế bào đang phát triển chứa đầy hemoglobin thì quá trình sản sinh ARN dừng lại và nhân tế bào mất đi. Khi hồng cầu trưởng thành đi vào vòng tuần hoàn nó có hình đĩa lõm hai mặt đường kính 8,5μm và không có nhân (xem hình 18-1). Mỗi hồng cầu chứa khoảng 280 triệu phân tử hemoglobin. Lớp màng bao quanh tế bào chứa rất nhiều protein bao gồm một hệ thống enzym. Trên bề mặt hồng cầu còn có các chất glycolipit tạo nên các **kháng nguyên nhóm máu ABO**, sẽ được trình bày trong bài 19.

Tốc độ sản sinh hồng cầu được điều hòa bởi hoocmon **erythropietin** sản sinh ra ở thận. Giảm lượng oxy đi đến các tế bào thận, sẽ giải phóng ra nhiều erythropietin, nhờ đó sẽ kích thích sản sinh thêm nhiều hồng cầu mới. Thông thường số lượng hồng cầu tạo ra tương đương với số lượng hồng cầu bị phân hủy, nhưng nếu một người đến một môi trường hoàn toàn mới, ví dụ như môi trường thiếu oxy ở trên núi cao, thì số lượng hồng cầu sẽ từ từ tăng lên đáp ứng với những nhu cầu của cơ thể. Sự phát triển của hồng cầu cũng phụ thuộc vào các nguồn nguyên liệu, thiếu nguyên liệu sẽ làm giảm quá trình sản sinh hồng cầu làm xuất hiện các triệu chứng của bệnh **thiếu máu**. Thiếu sắt trong chế độ ăn là một trong số những nguyên nhân gây nên căn bệnh này. Một dạng thiếu máu khác là **thiếu máu ác tính** gây ra do thiếu vitamin B₁₂. Vitamin B₁₂ được sử dụng như là một coenzym trong quá trình tổng hợp các axit nucleic.

Vận chuyển oxy

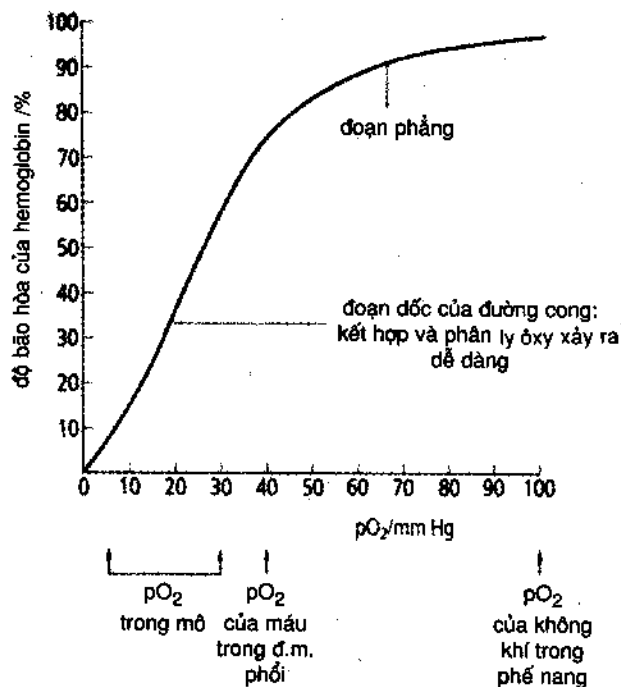
Hơn 98% oxy trong máu được vận chuyển bởi hemoglobin. Mỗi phân tử protein này đều bao gồm 4 tiểu đơn vị, 2 chuỗi anpha (α) và hai chuỗi beta (β), chúng liên kết với nhau để tạo ra một cấu trúc thống nhất. Hơn nữa như đã mô tả ở trong bài 4 mỗi đơn vị nhỏ đều chứa một nhóm sắc tố đặc biệt là nhóm hem với một nguyên tử sắt nằm ở trung tâm của nó. Một nguyên tử sắt liên kết với một phân tử oxy do đó mỗi phân tử hemoglobin có thể kết hợp thuận nghịch với 4 phân tử oxy. 4 dạng oxyhemoglobin khác nhau có thể hình thành theo phương trình phản ứng sau :





Các bước khác nhau trong phản ứng này không phải đều dễ dàng thực hiện ngang nhau. Oxy kết hợp và giải phóng chậm nhất đối với hemoglobin. Các dạng hemoglobin khác kết hợp

với oxy dễ dàng hơn rất nhiều và giữ nó rất lỏng lẻo. Do đó oxyhemoglobin 4 phân ly dễ hơn oxyhemoglobin 3 và v.v. Hiện tượng này tạo nên đường cong hình chữ S, đó là đường cong phân ly oxy của hemoglobin, được minh họa trong hình 18-2. Hình này cho biết tỉ lệ phần trăm bão hoà của dung dịch hemoglobin tức là tỉ lệ phần trăm các vị trí kết hợp đã bị chiếm chỗ làm giảm nồng độ oxy. Nồng độ này được quyết định bởi $p\text{O}_2$, phân áp oxy hoà tan trong dung dịch của môi trường xung quanh. Khi $p\text{O}_2$ rất thấp dưới 10 mmHg đường cong đi lên khá chậm. Trên mức này, đường cong đi lên dốc hơn phản ánh sự kết hợp và giải phóng oxy dễ dàng hơn. Ở đoạn nằm ngang độ bão hoà gần đạt 100%.



Hình 18.2. Đường cong phân ly oxy của hemoglobin (ở $\text{pH} = 7,4$ và 38°C)

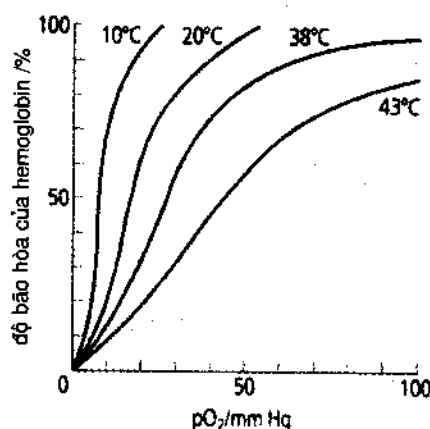
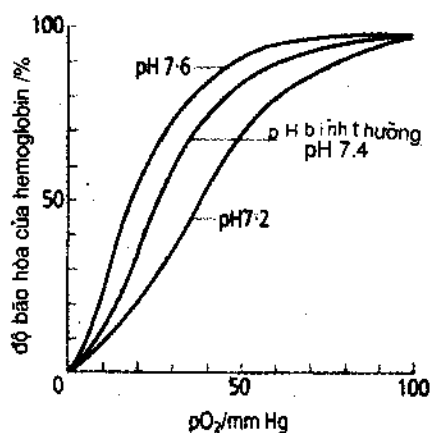
Không khí trong phổi có $p\text{O}_2$ vào khoảng 100 mmHg, cao hơn nhiều so với $p\text{O}_2$ trong máu vào phổi từ các động mạch phổi, thường chỉ vào khoảng 40mmHg. Vì thế oxy hoà tan khuếch tán nhanh qua thành phế nang vào trong huyết tương và sau đó vào trong tế bào hồng cầu nơi chúng kết hợp với hemoglobin. Quá trình khuếch tán được tăng cường bởi sự tiếp xúc trực tiếp giữa thành phế nang và mao mạch máu (mô tả trong bài 16) và bởi hình đĩa lõm hai mặt của hồng cầu. Hình này tạo cho hồng cầu có một diện tích bề mặt rất rộng so với thể tích của nó và góp phần làm cho sự trao đổi chất qua màng tế bào diễn ra nhanh hơn.

Thật thú vị là hình đĩa lõm hai mặt cũng bảo vệ cho hồng cầu không bị vỡ tức là không bị huyết tán khi nồng độ thẩm thấu của huyết tương thay đổi. Nếu kéo màng hồng cầu ra thì rất dễ rách, do đó nếu một hồng cầu hình cầu được cho vào một dung dịch loãng thì ngay lập tức nó sẽ bị vỡ ra. Thế nhưng do hình dạng của nó như vậy nên hồng cầu có thể hút nước và trương lên, làm cân bằng nồng độ của các chất hoà tan giữa bên trong và bên ngoài tế bào mà

không phải kéo giãn tế bào quá mức. Vì thế mà hồng cầu có thể chịu đựng được một phạm vi nồng độ bên ngoài rất rộng, mặc dầu chúng sẽ vỡ ra nếu thả trực tiếp vào nước.

A. Tác dụng của pH (nhiệt độ = 38°C)

B. Tác dụng của nhiệt độ (pH = 7.4)



pH trong dịch mô chịu ảnh hưởng của CO₂, tích tụ CO₂ làm giảm pH, dịch đường cong phân ly sang phải, và do đó giải phóng nhiều oxy hơn. Tác dụng kiểu này của CO₂ gọi là hiệu ứng Bohr.

Hình 18.3. Tác dụng của pH và nhiệt độ lên đường cong phân ly oxy của hemoglobin

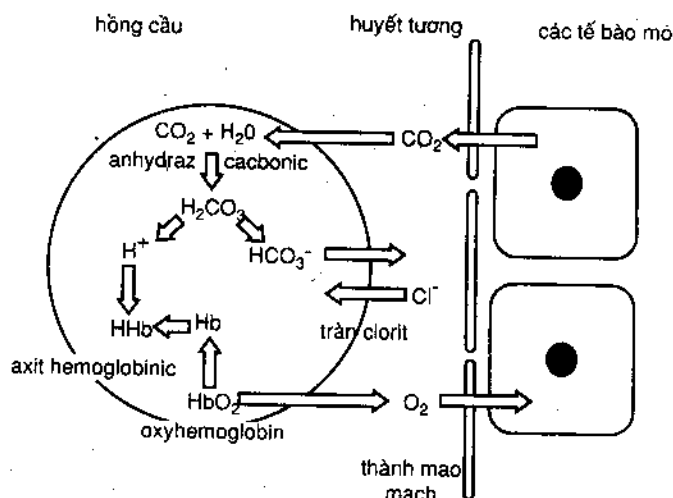
Khi rời phổi, máu hầu như bão hoà oxy và vận chuyển một lượng oxy tương đương với 200cm³ oxy dạng khí trong một lít máu. Chỉ khoảng 3cm³ trong số này được hoà tan trong huyết tương, phần còn lại được vận chuyển dưới dạng oxyhemoglobin ở trong phổi. pO₂ bình thường trong phổi tương ứng với phía bên phải của đường cong phân ly oxy (xem hình 18-2). Như vậy thì nếu pO₂ phế nang giảm xuống, thường xảy ra khi tập thể dục, thì lượng oxy vận chuyển trong máu chỉ giảm đi một chút. Việc cung cấp oxy cho mô cơ thể được duy trì một cách dễ dàng bằng cách tăng tốc độ dòng máu qua phổi.

pO₂ trong mô thay đổi trong phạm vi rất rộng từ 5-30mmHg, tùy thuộc vào nhu cầu oxy. Khi oxy được sử dụng, phân áp oxy giảm xuống làm cho oxyhemoglobin trong máu các mao mạch phân ly, như vậy oxy được giải phóng thêm ra và chúng có thể được các tế bào mô sử dụng. Chú ý là pO₂ thấp trùng với đường thấp nhất của đường cong phân ly do đó pO₂ chỉ giảm nhẹ đã giải phóng một lượng lớn oxy. Hơn nữa, hình dạng của đường cong cũng bị thay đổi bởi pH, pH giảm xuống khi có mặt nhiều CO₂, và bởi những thay đổi của nhiệt độ, nhờ đó mà các mô hoạt động mạnh có thể nhận được lượng oxy tối đa từ dòng máu chảy qua. Các mối liên hệ này được minh họa trong hình 13-8. Tác dụng của CO₂ được gọi là **hiệu ứng Bohr** do nhà bác học Bohr phát hiện ra. Cơ chế của hiệu ứng này được giải thích ở phần tiếp theo.

Vận chuyển CO₂

Vận chuyển CO₂ có liên quan chặt chẽ với sự vận chuyển oxy. Quá trình này được minh họa trong hình 18.4 CO₂ tạo ra trong các tế bào của mô sẽ hoà tan trong dịch mô và khuếch tán qua các mao mạch vào trong máu và cuối cùng đi đến từng tế bào hồng cầu. Như đã trình

bày ở trên, CO_2 phản ứng với nước để tạo nên axit cacbonic ở trong huyết tương. Bên trong hồng cầu, quá trình này được tiến hành rất nhanh bởi enzym anhydrat cacbonic. Khi máu chảy qua các mao mạch mô, enzym hoạt động và sinh ra một lượng lớn axit cacbonic, axit này ngay lập tức phân li để tạo thành các ion H^+ và các ion hydrocacbonat (HCO_3^-). Đa số các ion hydrocacbonat khuếch tán trở lại huyết tương. Dòng HCO_3^- ra ngoài này nhanh chóng được cân bằng ở dòng ion Cl^- vào trong, hiện tượng này được gọi là sự **tràn clorit**. Chú ý là số lượng ion chuyển động theo mỗi hướng là cân bằng nhau, do đó sự phân bố về điện tích là không thay đổi. Các ion H^+ tạo ra bên trong hồng cầu kết hợp với hemoglobin để tạo ra một axit rất yếu gọi là axit hemoglobinic.



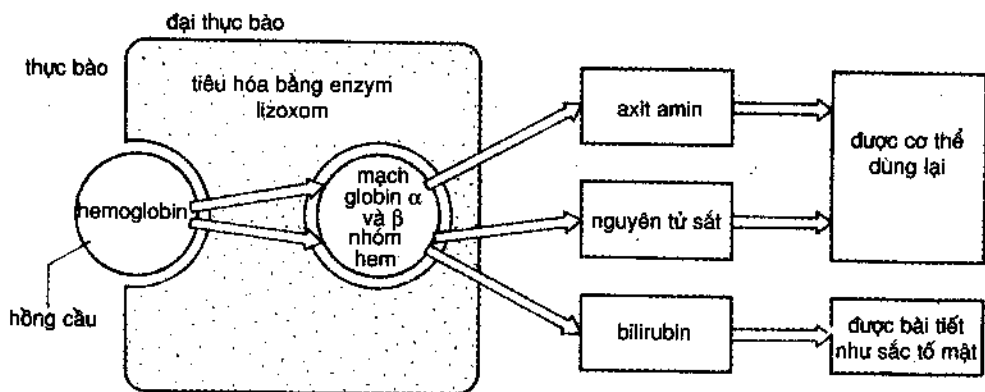
Hình 18.4. Vận chuyển dioxit cacbon trong máu

Phản ứng này sử dụng mất một số hemoglobin ở bên trong hồng cầu làm cho oxyhemoglobin tiếp tục phân ly. Như vậy tổng số lượng ion H^+ sẽ làm tăng lượng oxy giải phóng ra. Điều này giải thích cho hiệu ứng Bohr, nói lên mối liên quan giữa sự tăng nồng độ CO_2 với sự tăng cường oxy đến các mô.

Sự phá huỷ hồng cầu

Hồng cầu người có khoảng thời gian tồn tại từ 90 đến 120 ngày. Chúng không phân chia bởi vì không có nhân và lưới nội chất hạt, chúng không thể tạo ra các enzym mới hay các protein cấu trúc. Do đó chúng phải được huỷ đi. Các hồng cầu khi về già được nhận biết và cuối cùng bị huỷ đi bởi các đại thực bào. Các đại thực bào thường phát triển từ các monoxyt ở trong dòng máu và tìm thấy ở khắp cơ thể nhưng chủ yếu là ở gan, lách và tủy xương, các cơ quan này tạo nên hệ thống lưới - nội mô của cơ thể.

Khi một hồng cầu bị phá huỷ, hemoglobin của nó bị phân huỷ bởi các enzym của lyzoxom như mô tả ở hình 18.5. Protein hay globin của hemoglobin bị phân huỷ thành các axit amin, sau này chúng có thể được sử dụng lại. Các nguyên tử sắt được tách ra khỏi từng nhóm hem và đi vào huyết tương, ở đó chúng kết hợp với transferrin và tuần hoàn cho đến khi tới gan. Ở đây sắt được hấp thụ một cách có chọn lọc và được dự trữ ở dạng kết hợp với một chất mang protein thứ hai là ferritin. Sắt từ ferritin có thể được huy động theo yêu cầu và được chuyển tới tủy xương để tạo ra các hồng cầu mới. Sản phẩm phân huỷ của nhóm hem giải phóng ra từ đại thực bào là một sắc tố màu đỏ, đó là bilirubin. Bilirubin tạo ra màu vàng của huyết tương. Nó tuần hoàn trong máu cho đến khi bị các tế bào gan tách ra khỏi máu như đã mô tả trong bài 15. Cuối cùng bilirubin được đào thải ra khỏi cơ thể dưới dạng các sắc tố mật.



Hình 18.5. Phá hủy hồng cầu bởi các đại thực bào của mô

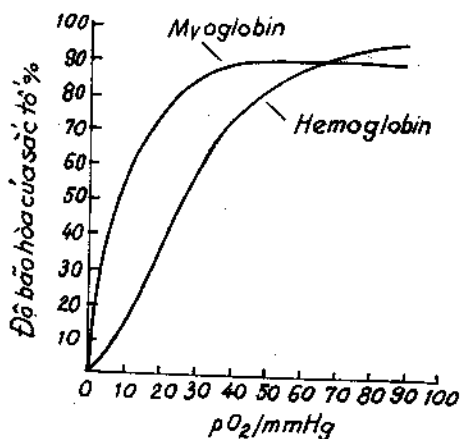
18.5. CÁC SẮC TỔ MANG OXY KHÁC

Trong cơ thể con người hemoglobin chỉ xuất hiện trong máu và trong tuỷ xương, nơi hồng cầu phát triển. Một sắc tố mang oxy thứ hai gọi là myoglobin có rất nhiều ở trong cơ. Như đã mô tả trong bài 4, mỗi phân tử myoglobin bao gồm một nhóm hem gắn với một chuỗi protein và globin. Một phân tử trọn vẹn chỉ bao gồm một đơn vị như vậy chứ không phải là 4 đơn vị của hemoglobin. Tuy nhiên, có một sự khác nhau quan trọng trong đường cong phân ly oxy ở dung dịch chứa phân tử myoglobin như minh họa trong hình 18.6.

Như đã biết oxy gắn với myoglobin chặt hơn rất nhiều và chỉ giải phóng ra khi pO_2 rất thấp, chính vì vậy myoglobin là sắc tố có lợi nhất trong quá trình hoạt động tích cực khi mà oxy từ máu không đủ đi đến các cơ. Khi hoạt động, pO_2 giảm xuống đến 0 và oxy tách ra khỏi myoglobin, sự hô hấp ưa khí vẫn tiếp tục. Myoglobin góp phần đáng kể vào hoạt động của cơ trong một thời gian dài. Khi nguồn dự trữ oxy bị cạn kiệt, cơ bắt đầu hô hấp yếm khí và tạo ra axit lactic.

Sự cần thiết phải có một loại sắc tố khác để vận chuyển oxy xuất hiện khi có thai. Oxy cần phải được vận chuyển qua nhau thai đến các thai đang phát triển.

Để thực hiện nhiệm vụ này, hemoglobin bào thai có cấu trúc phân tử bao gồm các protein globin khác nhau gọi là các chuỗi γ . Một phân tử hemoglobin bào thai bao gồm hai chuỗi α và hai chuỗi γ thay cho hai chuỗi α và hai



Myoglobin giải phóng ôxi khi pO_2 ở mức thấp và có tác dụng như kho dự trữ ôxi ở trong cơ

Hình 18.6. Đường cong phân ly oxy của hemoglobin và myoglobin

chuỗi β như ở hemoglobin người lớn. Biến đổi này làm cho đường cong phân ly oxy của hemoglobin bào thai chuyển sang trái, giống như trường hợp của myoglobin. Do hemoglobin bào thai kết hợp với oxy chặt chẽ hơn so với hemoglobin của người lớn, nên oxy có thể dễ dàng chuyển từ mẹ sang con. Sau khi sinh một số lượng lớn hồng cầu bị huỷ đi và dần dần được thay thế bởi những tế bào mới chứa hemoglobin người lớn. Điều này đôi khi gây ra các triệu chứng vàng da gây ra bởi sự tăng bilirubin trong máu.

Các hemoglobin bất thường bao gồm **hemoglobin S**, gây ra bệnh di truyền **thiếu máu hồng cầu hình liềm**. Các chuỗi β của hemoglobin S có một sự thay đổi duy nhất trong trật tự sắp xếp bình thường của 146 axit amin. Axit glutamic ở vị trí thứ 6 của chuỗi β bình thường được thay thế bằng valin. Biến đổi này tương ứng với một sự thay thế một bazơ duy nhất trong một phân tử ADN mã hoá cho các chuỗi beta. Hemoglobin S trở nên không hoà tan khi pO_2 thấp và kết tinh lại làm biến dạng hồng cầu. Các hồng cầu bị biến dạng làm tắc nghẽn các mao mạch, làm giảm dòng máu lưu thông và tổn thương mô. Thiếu máu hồng cầu hình liềm là một bệnh khá phổ biến ở những khu vực lưu hành bệnh sốt rét, lý do tại sao sẽ được giải thích trong bài 39. Bệnh **Thalassemia α và β** là những bệnh di truyền tương tự, chúng gây ra do giảm một phần hay hoàn toàn khả năng sản xuất ra các chuỗi α và β bình thường.

Nhiều loại sắc tố mang oxy khác thấy ở một số loài động vật có xương sống và không có xương sống, thậm chí có ở một số loài thực vật. Những thay đổi nhỏ trong cấu trúc phân tử của chúng bảo đảm cho các dạng bình thường của các sắc tố này thực hiện những chức năng đặc biệt với hiệu quả tối đa.

18-6. NGĂN CHẶN MÁT MÁU

Ngăn chặn mất máu, gọi là **sự cầm máu**, giữ vai trò rất quan trọng trong chức năng bình thường của hệ thống tuần hoàn. Thậm chí ngay cả khi không có tổn thương bên ngoài, các mao mạch và các mạch máu nhỏ bị đứt do áp lực, làm cho máu chảy ra ngoài mô. Các cơ chế cầm máu sẽ bịt kín ngay các lỗ dò lại và giữ cho máu chỉ chảy trong hệ thống tuần hoàn. Nếu không có cầm máu, cơ thể động vật sẽ chết trong vòng một vài ngày do bị chảy máu trong. Hiện tượng này được nghiên cứu ở loài chuột cống khi bị đánh độc warfarin. Warfarin có tác dụng chống lại sự cầm máu, do đó chuột sẽ chảy máu cho đến chết bởi tác dụng kết hợp của rất nhiều tổn thương bên trong.

Các khâu trong quá trình ngăn chặn mất máu được thống kê như dưới đây: ba khâu đầu tiên tác động với nhau có tác dụng hàn các mao mạch nhỏ lại trong một vài giây. Sự sửa chữa tiếp theo mang một tính chất bền vững hơn được thực hiện nhờ quá trình đông máu

1. **Co mạch.** Khi bất kì một mạch máu nào bị tổn thương, mạch máu sẽ co lại ngay lập tức để hạn chế dòng máu chảy. Còn ở các động mạch nhỏ sự co mạch diễn ra hoàn toàn. Sự co mạch ban đầu được tăng cường ở giai đoạn tiếp theo bởi các chất hoá học giải phóng ra từ các tiểu cầu.

2. **Đính nội mạc lại.** Cấu trúc bề mặt của các tế bào nội mô mao mạch bị thay đổi đi khi bị tổn thương, do đó các tế bào co lại và dính chặt vào với nhau, bít các mạch máu nhỏ lại, thậm chí cả khi những sự co ban đầu bắt đầu giảm đi.

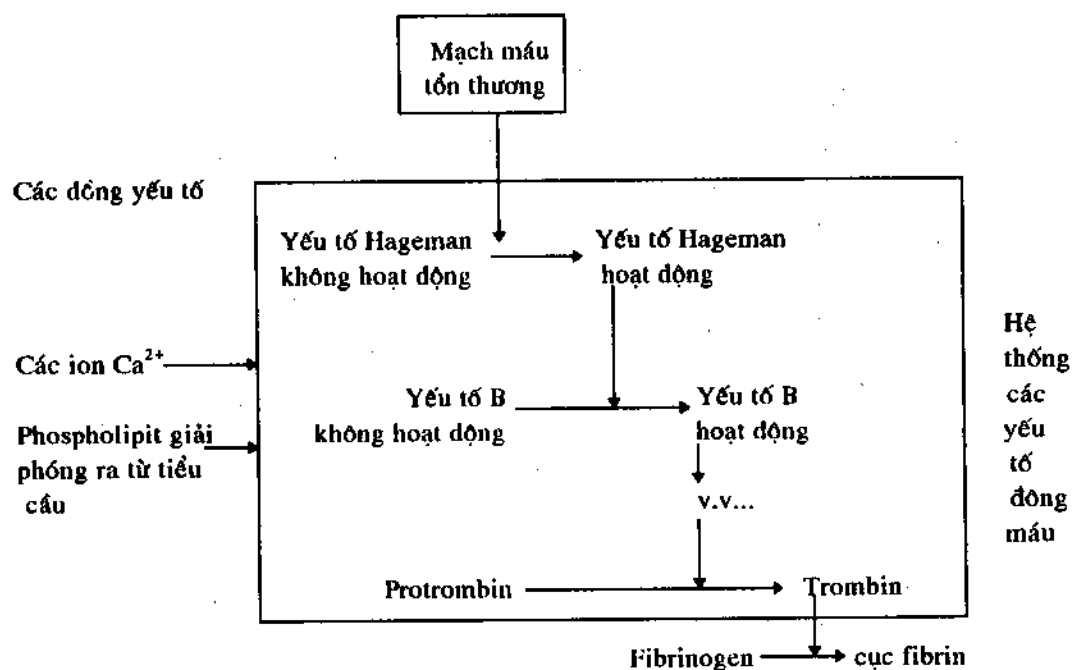
3. Hình thành nút tiểu cầu. Tiểu cầu là những mảnh tế bào nhỏ đường kính 2-4 μ m bao gồm một vùng ngoài màu sáng bao quanh, một vùng hạt ở bên trong. Chúng không thể nào kết dính được với lớp nội mô trơn nhẵn lót thành mạch máu, nhưng nếu lớp nội mô bị tổn thương để lộ ra các sợi collagen của lớp mô liên kết nằm bên dưới, các tiểu cầu dính lại với nhau để tạo nên một khối bán cứng, nút lòng mạch máu lại. Đồng thời các chất hoá học của hạt tiểu cầu giải phóng ra làm cho càng nhiều tiểu cầu bám vào nút đó và tiếp theo đó gây co mạch. Nút tiểu cầu hình thành rất nhanh, nhưng lại rất yếu về cơ học, do đó nó được thay thế bằng một khối máu đông lớn hơn, như sẽ được mô tả trong phần tiếp theo.

4. Đông máu. Các khâu quan trọng nhất trong quá trình đông máu được tổng kết trong hình 18-7. Đông máu được hình thành khi một loại protein hoà tan của huyết tương và fibrinogen được biến thành các chuỗi fibrin không hoà tan. Các chuỗi fibrin này tạo nên một tấm lưới giữ lại tất cả các thành phần hữu hình của máu, và biến chúng từ dạng dung dịch chảy tự do sang loại gel cứng. Sự hình thành fibrin được xúc tác bởi enzym *thrombin*, thrombin thường không có mặt ở trong máu và chỉ xuất hiện sau khi mạch máu tổn thương. Như chúng ta có thể thấy trên sơ đồ, việc sản xuất thrombin không xuất hiện trực tiếp mà nó thường đi sau một chuỗi các phản ứng có liên quan với nhau. Các phản ứng này có liên quan với các *yếu tố đông máu* có bản chất protein của huyết tương, đa số chúng được sản xuất ở gan. Ở mỗi khâu, dạng không hoạt động của một số enzym được biến thành dạng hoạt động, nó lại xúc tác cho bước tiếp theo của chuỗi phản ứng. Một số enzym cần ion Ca^{2+} như một đồng yếu tố. Các enzym khác cần các phospholipid giải phóng ra từ tiểu cầu khi tiểu cầu tập trung lại tạo thành nút tiểu cầu. Vitamin K không hoạt động như một đồng yếu tố, nhưng rất cần thiết cho quá trình tổng hợp prothrombin và các yếu tố đông máu khác. Trong cơ thể quá trình đông máu thường chỉ giới hạn ở khu vực lân cận của mạch máu tổn thương. Hiện tượng này có thể là do huyết tương và mô còn chứa các enzym khác nữa. Chúng bất hoạt một số các yếu tố đông máu gần như ngay sau khi chúng hình thành. Trái với quan niệm trước kia, ngày nay người ta cho rằng không khí không có ảnh hưởng gì tới quá trình đông máu.

5. Sự co cục máu. Sau khi đã hình thành, cục máu đông giảm kích thước của nó bằng một quá trình gọi là co cục máu. Tác dụng này phụ thuộc vào tiểu cầu, chúng thò ra các chân bào tương và dính vào các chuỗi fibrin. Bào tương của tiểu cầu chứa các dải protein có thể co rút được. Khi co, chúng kéo các sợi fibrin lại gần với nhau để tạo nên một cục máu đông chắc hơn. Fibrin cuối cùng bị phân hủy bởi enzym plasmin. Enzym này được tạo ra từ dạng không hoạt động của nó là plasminogen. Đầu tiên khi quá trình đông máu diễn ra, plasmin hoạt động rất chậm trong lòng cục máu, hòa tan dần fibrin và sửa chữa hoàn toàn mạch máu tổn thương.

Các bệnh có liên quan đến sự ngăn chặn mất máu bao gồm các thể của bệnh ưa chảy máu hemophilia, trong đó máu rất khó đông. Bệnh xuất hiện khi thiếu bất kỳ một trong số các yếu tố đông máu có bản chất protein quan trọng thường có mặt trong huyết tương. Dạng phổ biến nhất của bệnh gây ra bởi một gen lặn có liên quan với giới tính, sẽ được trình bày trong bài 38.

Tăng đông máu sẽ dẫn tới *huyết khối* hay tắc mạch. Điều này đặc biệt nghiêm trọng khi các biến chứng trên có ảnh hưởng tới sự cung cấp máu cho tim hay não.



Vitamin K cần cho sự tổng hợp protrombin và các yếu tố đông máu khác của huyết tương

Hình 18.7. Tóm tắt cơ chế đông máu.

19. BẢO VỆ CƠ THỂ CHỐNG BỆNH TẬT

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này, bạn có thể :

- Kể được các nguyên nhân bên trong và bên ngoài chủ yếu của bệnh tật và nêu ví dụ cho mỗi trường hợp.
- Mô tả được các tuyến phòng thủ thứ nhất bảo vệ cơ thể chống lại bệnh tật và tóm tắt các phương pháp bảo vệ đó dưới dạng sơ đồ.
- Mô tả cấu trúc của hệ thống bạch huyết, vẽ và chú thích sơ đồ của một hạch bạch huyết.
- Kể tên các tác bào của hệ thống miễn dịch và giải thích sự khác nhau trong quá trình phát triển của tế bào lympho T và tế bào lympho B.
- Mô tả các phản ứng miễn dịch không đặc hiệu của cơ thể bao gồm vai trò của phản ứng viêm, thực bào, sốt và sản sinh interferon.
- Mô tả cấu trúc của các phân tử kháng thể và định nghĩa kháng nguyên.
- Giải thích vai trò của tế bào lympho T và tế bào lympho B trong phản ứng miễn dịch đặc hiệu.
- Giải thích quá trình miễn dịch được tạo ra bởi vacxin như thế nào và phân biệt giữa miễn dịch chủ động và thụ động.
- Mô tả hệ thống nhóm máu ABO và Rhesus.

19.1. GIỚI THIỆU - CÁC NGUYÊN NHÂN CỦA BỆNH

Thông thường cơ thể được duy trì trong tình trạng khoẻ mạnh bởi rất nhiều các quá trình khác nhau, chúng góp phần làm ổn định nội môi. Bệnh xuất hiện khi sự ổn định của nội môi bị rối loạn hay không bình thường. Những rối loạn của nội môi gây ra bằng những cách khác nhau và được thống kê như dưới đây:

Các nguyên nhân môi trường của bệnh tật

1. Thiếu một chất hoá học hay một điều kiện quan trọng. Các sinh vật sống tự dưỡng nhận năng lượng và các nguyên liệu cơ bản từ môi trường xung quanh nhưng các sinh vật dị dưỡng cần phải nhận những thức ăn có sẵn từ rất nhiều nguồn khác nhau. Bệnh có thể xuất hiện nếu như thiếu bất kỳ một chất cần thiết nào hay chúng được cung cấp không đầy đủ. Các bệnh này được gọi là các *bệnh thiếu hụt*. Chúng bao gồm các dạng của bệnh suy dinh dưỡng, thiếu hụt protein và các bệnh thiếu vitamin (xem bảng 12.2).

2. Do có một chất độc hay một tình trạng nhiễm độc. Tất cả các loài sinh vật đều có thể bị nhiễm độc và xuất hiện tổn thương trong một môi trường không thuận lợi. Ở những nước phát triển, người dân thường xuyên phải chịu đựng các chất phụ gia trong thức ăn, chì trong xăng, các chất thải công nghiệp và mức độ phóng xạ cao. Hơn nữa còn có những mối

nguy hiểm do con người tự gây ra cho mình, ví dụ như hút thuốc lá, nghiện ma túy và nghiện rượu. Các bệnh nghề nghiệp bao gồm bệnh bụi phổi thường thấy ở những người công nhân mỏ than, mỏ đá, một số thể bệnh máu trắng cùng nhiều căn bệnh không nghiêm trọng khác.

3. Do ký sinh trùng. Các sinh vật gây bệnh được gọi là các tác nhân gây bệnh, chúng có thể được chia thành các vi sinh vật bao gồm các vi khuẩn, virus, động vật nguyên sinh, nấm và các loài lớn hơn, ví dụ như loài giun đẹt. Theo dự tính hàng năm có tới 2 triệu người chết vì sốt rét. Đây chỉ là một trong số rất nhiều bệnh của con người do ký sinh trùng gây ra. Các bạn sẽ hiểu chi tiết về cuộc sống của loài ký sinh trùng sốt rét trong bài 46 và những mô tả các loài ký sinh trùng khác trong bài 45, 46, 47, 48 và 52.

Các nguyên nhân bên trong của bệnh tật

1. Các dị tật di truyền. Bệnh di truyền thường là kết quả của các đột biến gen, ảnh hưởng đến sự sản xuất enzym hay các protein khác. Ví dụ như **bệnh galactoz huyết** xuất hiện khi cơ thể không tạo ra enzym **galactoz-1-phosphat uridyl transferaz**. Enzym này giúp cho con đường chuyển hoá được diễn ra bình thường, biến galactoz thành glucos sử dụng trong quá trình hô hấp. Khi vắng mặt nó, chất trung gian của lactoz-1-phosphat tập trung lại trong máu, gây tổn thương gan và làm chậm phát triển về trí tuệ. Ở Anh, trẻ sơ sinh thường xuyên được kiểm tra bệnh tật bằng cách trích vào gót chân trẻ, nặn ra một giọt máu, sau đó kiểm tra xem có enzym hay không. Loại bỏ hoàn toàn lactoz (từ sữa và các sản phẩm của sữa) và galactoz trong thức ăn có thể giúp cho các trẻ em mắc bệnh vẫn phát triển bình thường được.

Những bất thường về gen khác bao gồm bệnh **phenylketonuria (PKU)** có ảnh hưởng tới chuyển hoá axit amin phenylalanin, bệnh **thiếu máu hồng cầu hình liềm** và các bệnh có liên kết giới tính khác như bệnh **ua chảy máu** và bệnh **mù màu**. Những bất thường của thể nhiễm sắc cũng gây ra các bệnh như **hội chứng Đào (Down)**, **hội chứng Tơ-nơ (Turner)** và **hội chứng Claiphentơ (Klinefelter)** sẽ được mô tả kỹ hơn trong bài 38.

2. Những đột biến xoma. Đây là những biến đổi trong ADN của các tế bào xoma. Những đột biến này không di truyền và thường xuất hiện do bị nhiễm các chất độc hoặc do sai lầm ngẫu nhiên trong quá trình tái bản ADN trước khi tế bào phân chia. Trong khi cơ thể có các cơ chế sửa chữa ADN tổn thương một cách hoàn hảo thì một số đột biến xoma gây ra những biến đổi vĩnh viễn trong phân tử ADN làm cho hoạt động của tế bào mất bình thường. Sự phân chia tế bào không kiểm soát nổi của một số dạng tế bào ung thư dẫn đến sự hình thành khối u là một ví dụ điển hình.

3. Các bệnh tự miễn. Các tế bào của hệ thống miễn dịch thường chỉ tấn công các chất lạ nhưng đôi khi chúng bị rối loạn chức năng và tấn công các mô của cơ thể mình gây ra bệnh tự miễn. Số lượng bệnh tự miễn của con người ngày càng tăng bao gồm các bệnh thiếu máu, bệnh đái đường, bệnh xơ cứng rải rác, cường chức năng tuyến giáp và một số bệnh về cơ và thận.

4. Các bệnh do tuổi tác. Cơ thể có khả năng tự sửa chữa một cách đáng kể, nhưng khi về già nhiều bộ phận của cơ thể bị thoái hoá. Đặc biệt là hệ tuần hoàn dễ có những hư hại lớn. Sơ cứng động mạch là quá trình mà thành động mạch dày lên một cách đáng kể với những tế bào cơ dị thường và những chỗ lắng đọng chất béo. Đó là nguyên nhân đầu tiên của bệnh nhồi

máu cơ tim và tai biến mạch máu não. Một bệnh khác xuất hiện do thành mạch yếu, đó là bệnh phình mạch, mạch máu có thể vỡ ra và gây tử vong. Đối với hệ thống tiêu hoá, sự yếu các cơ thường dẫn đến việc hình thành những túi ruột nhỏ gọi là túi thừa, chúng thường bị nhiễm trùng và dẫn đến những rối loạn về tiêu hoá và hấp thu thức ăn. Các bệnh này và nhiều bệnh khác có thể xem như là các bệnh do tuổi tác, chúng không thể nào tránh khỏi được trong cuộc sống hàng ngày. Tiến triển của chúng đôi khi bị chặn lại nhờ tập thể dục và chú ý thích đáng đến chế độ ăn nhưng chúng không thể nào khỏi hẳn được.

Cũng cần phải nhấn mạnh là nhiều bệnh không phải do chỉ một nguyên nhân, mà xuất hiện do sự kết hợp của nhiều yếu tố, ví dụ như bệnh tự miễn có thể khởi phát từ một nhiễm khuẩn do virút hay ăn quá nhiều cholesterol hoặc do các yếu tố di truyền có thể thúc đẩy sự phát triển của bệnh xơ cứng động mạch. Phần còn lại của bài này sẽ giải thích tất cả các cơ chế bảo vệ cơ thể chống lại bệnh tật. Các cơ chế này bao gồm rất nhiều hàng rào chắn ở bên ngoài ngăn không cho vi sinh vật xâm nhập vào cơ thể và một hệ thống miễn dịch hoàn hảo ở bên trong, nó thanh toán hết các tế bào đã bị "già cỗi" hay bị tổn thương của cơ thể, giúp cơ thể chống lại bệnh ung thư cũng như chống nhiễm tất cả các loại ký sinh trùng khác.

Các tuyến bảo vệ thứ nhất

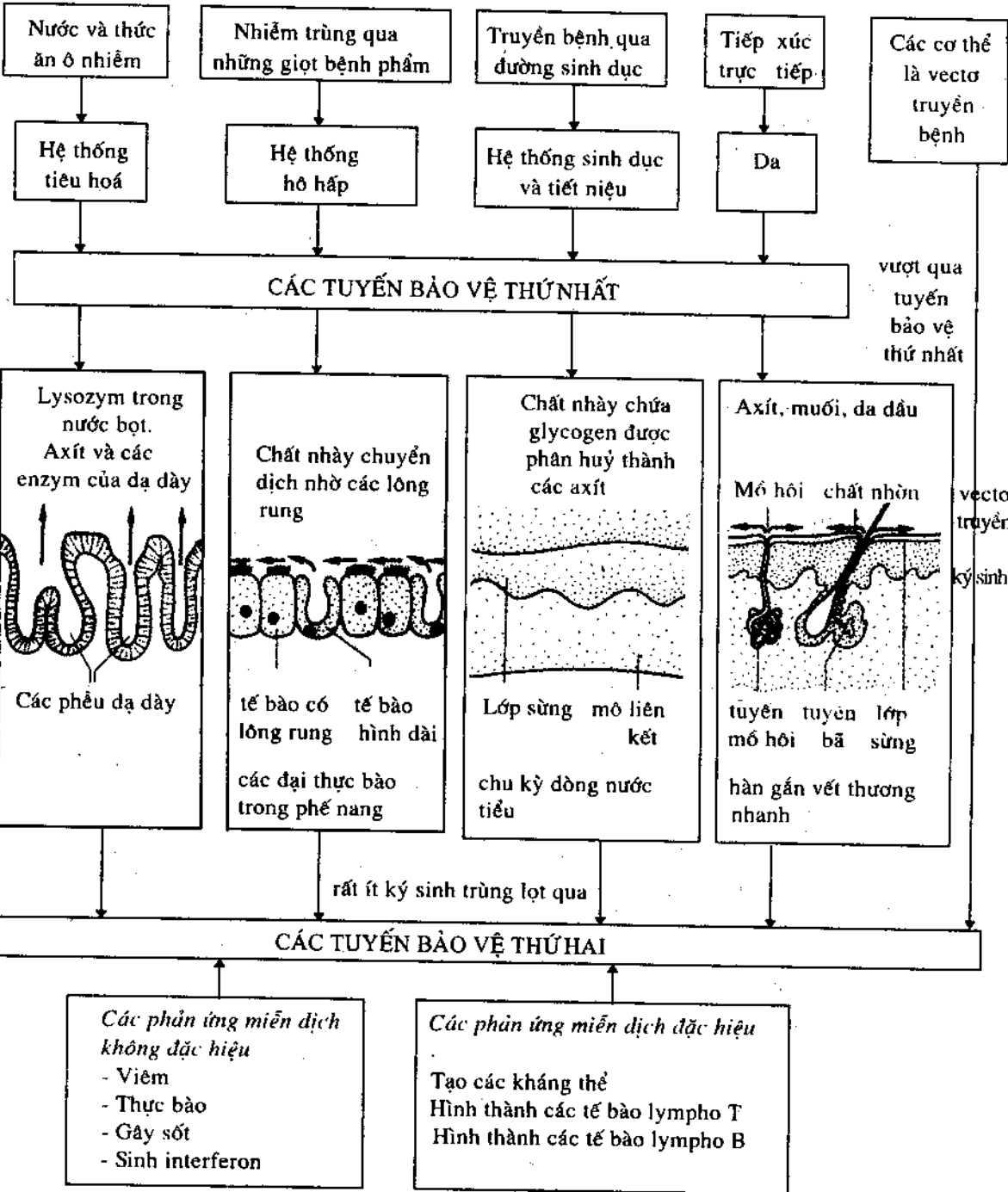
Vi khuẩn và các virút là các ký sinh trùng quan trọng nhất của con người. Chúng được truyền từ vật chủ này sang vật chủ khác qua các hệ thống tiêu hoá, hô hấp và sinh dục, hoặc đôi khi trực tiếp qua da. Mỗi khu vực này đều có một số cơ chế bảo vệ quan trọng, ngăn chặn hay giảm bớt sự xâm nhập của các vi sinh vật. Các cơ chế này tạo nên các tuyến phòng thủ đầu tiên của cơ thể như đã tóm tắt trong hình 19.1.

Hệ thống tiêu hoá được bảo vệ chống lại các ký sinh trùng xâm nhập vào cơ thể qua thức ăn, nước uống bằng enzym *lysozym* có trong nước bọt. Lysozym tấn công vào các hydrat cacbon polysaccarit của thành tế bào vi khuẩn và giết chết vi khuẩn bằng cách phá vỡ chúng ra. Đồng thời vi khuẩn và các tác nhân gây bệnh tiềm tàng khác bị mắc kẹt trong đám chất nhầy và bị hoà trộn với thức ăn, sau đó bị nuốt vào trong dạ dày. Chỉ có những tác nhân gây bệnh bền vững nhất mới có thể chịu đựng được các enzym thuỷ phân protein rất mạnh và nồng độ axit cao ở trong dạ dày.

Bệnh tả, bệnh thương hàn và nhiễm độc thức ăn là những ví dụ về các bệnh do vi khuẩn ở trong thức ăn, nước uống gây ra. Bệnh lỵ amíp, gây ra bởi loài động vật đơn bào *Entamoeba histolytica*, cũng lây truyền theo đường này. Các sinh vật lớn hơn có ảnh hưởng tới hệ thống tiêu hoá đó là loài sán dây (*Taenia solium*) sống trong cơ thể người, sẽ được mô tả trong bài 47. Đa số các nhiễm trùng đường tiêu hoá đều có thể điều trị được bằng cách dùng thuốc.

Hệ thống hô hấp rất dễ bị tấn công. Nhiều loại vi khuẩn và virút có thể chịu đựng được sự khô hanh và đủ nhỏ và nhẹ để có thể bay đi trong không khí. Điển hình là nhiễm trùng được truyền đi qua những giọt bệnh phẩm từ người này sang người khác - ho và hắt hơi sẽ giúp cho bệnh lan rộng. Để chống lại các sinh vật này, khí quản, phế quản và các tiểu phế quản có lớp biểu mô có lông rung và các tế bào hình ly rượu sản sinh ra chất nhầy. Các hạt bụi và vi khuẩn thường bị lớp chất nhầy này giữ lại và nhờ hoạt động của lông rung, chúng bị đẩy ra ngoài với tốc độ 1 - 3 cm trong một giờ. Khi ra đến thành sau hầu, chất nhầy bị nuốt

xuống, các sinh vật bị chất nhầy giữ lại sẽ phải chịu tác động của axit và các enzym của dạ dày. Khi nhiễm trùng, số lượng chất nhầy tăng lên và chuyển động đi lên của chất nhầy được tăng cường bởi ho và hắt hơi. Các tác nhân gây bệnh xuyên qua được tuyến phòng thủ này có thể đến được lòng phế nang nhưng ở đây có các tế bào đại thực bào bảo vệ.



Hình 19.1. Tóm tắt các cơ chế bảo vệ cơ thể chống lại bệnh tật

Lao, bạch hầu, viêm phổi và ho gà là những bệnh do vi khuẩn truyền qua những giọt bệnh phẩm, trong khi đó các bệnh do virut thì bao gồm bệnh cúm và cảm lạnh.

Hệ thống sinh dục và tiết niệu của nam và nữ được bảo vệ bởi niêm mạc và dòng nước tiểu chảy thành chu kỳ sẽ cuốn trôi đi tất cả vi khuẩn. Sự phát triển của vi khuẩn bị ức chế bởi pH axit và nồng độ các chất hoà tan trong nước tiểu cao. Ở phụ nữ, thành âm đạo luôn ẩm ướt, nó chứa glycogen và chất này bị phân huỷ thành axit lactic bởi các vi khuẩn vô hại thường tồn tại một cách tự nhiên ở khu vực này. Điều đó làm cho pH giảm xuống, có tác dụng ngăn chặn sự phát triển của các dạng vi khuẩn khác, các tác nhân gây bệnh tiềm tàng.

Các bệnh truyền qua đường sinh dục hay các bệnh hoa liễu bao gồm lậu và giang mai cũng do vi khuẩn gây ra, còn bệnh *herpes sinh dục* thì lại do virut. Dùng các kháng sinh như penixilin là một biện pháp điều trị có hiệu quả bệnh lậu và giang mai mặc dù có thể có những biến chứng nghiêm trọng như vô sinh nếu như bệnh không được điều trị sớm. Hiện nay chưa có biện pháp điều trị bệnh herpes sinh dục.

Hội chứng suy giảm miễn dịch mắc phải hay AIDS gây ra bởi một loại virut, lần đầu tiên được Luc Montagnier phân lập và mô tả tại viện Pasteur ở Pari vào tháng 3 năm 1983 và hiện nay gọi là *virut gây suy giảm miễn dịch ở người (HIV)*. Virut thường tấn công một dạng tế bào T, dạng tế bào rất quan trọng đối với chức năng bình thường của hệ thống miễn dịch và làm cho nạn nhân không có khả năng bảo vệ cơ thể chống lại bệnh tật. Bệnh AIDS giai đoạn muộn gây cái chết tất yếu. Virut HIV lần đầu tiên được phát hiện trong số những người đàn ông đồng tính luyến ái ở châu Âu và ở Mỹ nhưng hình như chúng bắt nguồn từ châu Phi. Sự giao hợp bằng đường hậu môn giữa những người đàn ông đồng tính luyến ái chỉ là một cách lan truyền virut mà thôi. Ở châu Phi, sự giao hợp khác giới là phương pháp truyền bệnh chủ yếu và rõ ràng rằng virut HIV có thể truyền cho phụ nữ qua tình trùng và cho nam giới qua dịch tiết âm đạo. Sử dụng lại những kim tiêm nhiễm virut vào dưới da và truyền máu nhiễm virut đã làm cho bệnh ngày càng lan rộng hơn trong dân chúng. Người ta dự tính rằng có ít nhất 1 triệu người dân châu Phi sẽ chết vì AIDS trong những năm sắp tới. Ở tất cả các nước cần phải tiến hành các biện pháp khẩn cấp để ngăn chặn sự lan rộng của bệnh AIDS cho đến khi tìm ra biện pháp điều trị.

Da là hàng rào chắn có hiệu quả nhất chống lại sự xâm nhập của vi sinh vật chủ yếu do lớp ngoài vững chắc bao gồm các tế bào chết ép chặt với nhau gọi là *lớp sừng* của biểu bì. Như đã giải thích trong bài 21, các tế bào này chứa đầy những protein dạng sợi là keratin và dính chặt với nhau tạo thành vảy da, chúng thường xuyên bong ra khỏi bề mặt. Lớp sừng của biểu bì luôn được giữ mềm mại và không thấm nước nhờ lớp chất nhờn giải phóng ra từ các *tuyến bã*. Đây là hỗn hợp dầu chứa các axit béo không no, nó giúp cho một số loại vi khuẩn có ích phát triển. Vi khuẩn giải phóng các axit như là các sản phẩm trung gian của quá trình chuyển hoá và làm cho da có pH đặc trưng trong khoảng từ 3-5. Mồ hôi có chứa lysozym - một enzym kháng khuẩn cũng thấy ở trong nước bọt. Da nguyên vẹn hoàn toàn không thấm nước nhưng da tổn thương thì rất dễ bị tấn công và cần phải được sửa chữa lại. Điều này thực hiện được là nhờ các cơ chế đông máu và sự liền sẹo vết thương.

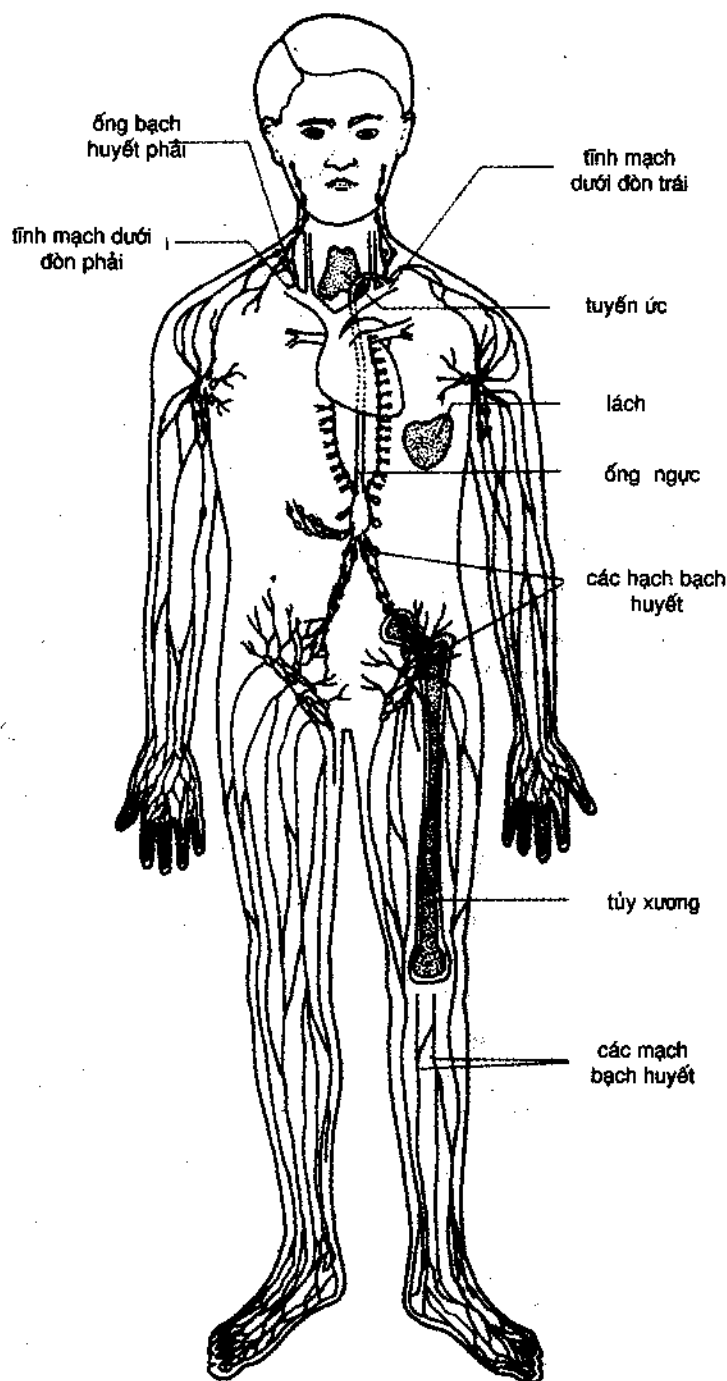
Da thường có tác dụng kém hiệu quả hơn trong việc chống lại các sinh vật lớn, ví dụ như muỗi, ve. Chúng dùng vòi của chúng xuyên qua lớp ngoài của da để hút máu. Thông thường các động vật chân đốt hút máu này hoạt động như là các vector cho các loài ký sinh khác, như trong trường hợp muỗi *Anopheles* truyền bệnh sốt rét. Các ký sinh trùng truyền bệnh theo cách này có rất nhiều thuận lợi, bởi vì chúng có thể xâm nhập rất dễ dàng qua các tuyến phòng thủ đầu tiên của cơ thể, xâm nhập trực tiếp vào dòng máu, nơi đó chúng có thể sinh sản rất nhanh trước khi các tuyến phòng thủ thứ hai được huy động hoàn toàn. Các bệnh có liên quan đến vector truyền bệnh là những bệnh nguy hiểm nhất của con người và là những bệnh khó kiểm soát nhất.

Những phần tiếp theo sẽ mô tả các cơ chế tạo ra tuyến phòng thủ thứ hai của cơ thể gọi là *hệ thống miễn dịch*.

19.2. HỆ THỐNG MIỄN DỊCH

Hệ thống bạch huyết

Đặc điểm chung của hệ thống bạch huyết được mô tả trong hình 19-2. Chức năng chủ yếu của hệ thống này là tạo ra các loại ống dẫn dịch mô dư thừa mà không phải nhờ đến các mao mạch máu (xem hình 17-10). Sự lưu thông trong hệ thống bạch huyết diễn ra theo một chiều và bắt đầu từ các ống nhỏ kín đầu bao gồm các **mạch nhũ chấp** ruột non ở ống tiêu hoá và các mao mạch bạch huyết ở các mô khác. Các ống nhỏ này lại kết hợp với nhau để tạo nên các mạch lớn hơn gọi là **mạch bạch huyết**. Dòng bạch huyết chảy chậm và thường chảy khi các mạch bạch huyết bị dồn ép do các cơ gần đó co. Cũng như ở tĩnh mạch, ở đây cũng có các van ngăn cho bạch huyết không chảy ngược trở lại. Cuối cùng, các mạch bạch huyết ở khắp nơi trong cơ thể kết hợp lại



Hình 19.2. Các nét đại thể về hệ bạch huyết

với nhau để tạo nên hai ống lớn là **ống bạch huyết phải** và **ống ngực**, chúng lần lượt dẫn bạch huyết đổ vào tĩnh mạch dưới đòn trái và phải.

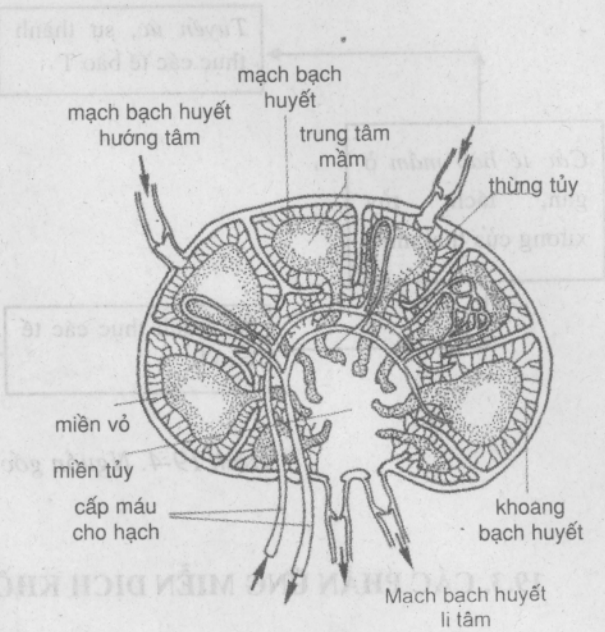
Các hạch bạch huyết

Đây là những cấu trúc hình bầu dục hay hình hạt đậu, xuất hiện cách quãng dọc theo các mạch bạch huyết, thường ở chỗ nối của một số **mạch bạch huyết hướng tâm** (xem hình 19-3). Trong mỗi hạch có một lớp vỏ ngăn cách chứa các **nang bạch huyết** và một **vùng tuỷ** ở trung tâm. Ở trung tâm mỗi nang có một vùng nhạt màu hơn gọi là **trung tâm mầm**, nơi đó các tế bào lympho mới được sản sinh ra. Ở vùng tuỷ, các tế bào lympho tạo nên các dải gọi là **thừng tuỷ**. Bạch huyết chảy vào hạch bạch huyết thấm qua mạng lưới các sợi vào xoang giữa các nang bạch huyết. Các mạng lưới này lọc hết vi khuẩn và các vật lạ khác. Bạch huyết sau đó được tập trung vào một hay nhiều **mạch bạch huyết ly tâm**.

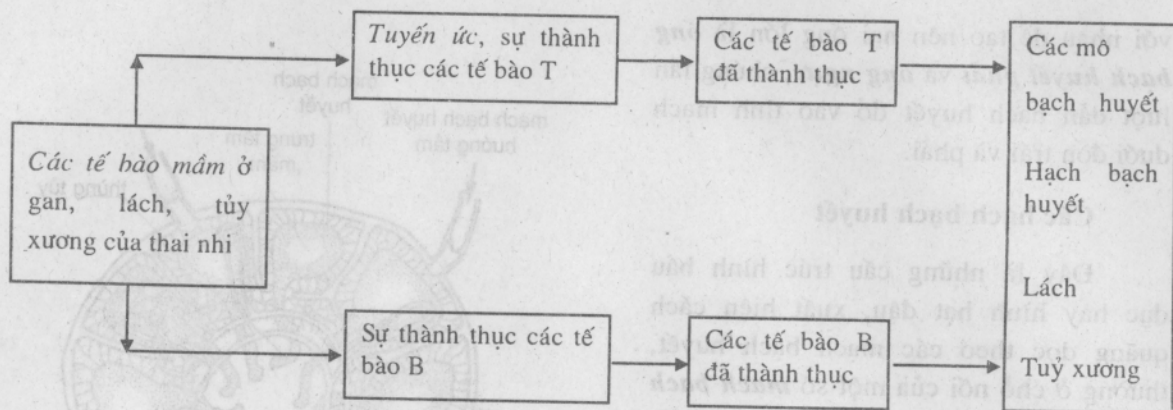
Các tác bào

Các tác bào của hệ thống bạch huyết bao gồm các **bạch cầu hạt** có nghĩa là bạch cầu trung tính, bạch cầu ưa axit và bạch cầu ưa bazơ và **bạch cầu không hạt** bao gồm bạch cầu lympho và bạch cầu mono (xem bảng 18-1). Tất cả các tế bào này đều có liên quan đến chức năng bảo vệ cơ thể chống lại bệnh nhưng chúng có các vai trò khác nhau. Các bạch cầu hạt và bạch cầu mono có liên quan đến các phản ứng **miễn dịch không đặc hiệu**. Điều đó có nghĩa là, chúng đáp ứng lại với các kích thích nói chung ví dụ như với sự giải phóng các chất hoá học từ mô tổn thương hơn là với các dạng tác nhân gây bệnh cụ thể. Mặt khác các tế bào lympho làm trung gian cho các **phản ứng miễn dịch đặc hiệu** bao gồm cả việc sản sinh ra kháng thể.

Hai dạng tế bào lympho khác nhau này có thể phân biệt được dựa vào sự phát triển của chúng từ các tế bào mầm ở trong gan, lách và tuỷ xương của phôi. Như đã minh hoạ trong hình 19-4, các tế bào mầm phân chia để tạo ra hai nhóm tế bào lympho, sau đó chúng hoà vào dòng máu. Một nhóm được gọi là các tế bào **lympho T** hay các **tế bào T**, chúng đi đến **tuyến ức** và tăng sinh ở đó trước khi đến các mô lympho khác. Nhóm thứ hai được gọi là các **tế bào lympho B** hay các **tế bào B**, chúng đi đến những vị trí tương tự bằng những con đường khác nhau mà cho đến nay chưa giải thích được. Điều quan trọng là ở chỗ có hai quần thể tế bào lympho riêng biệt mà mỗi quần thể lại góp phần khác nhau đối với phản ứng miễn dịch.



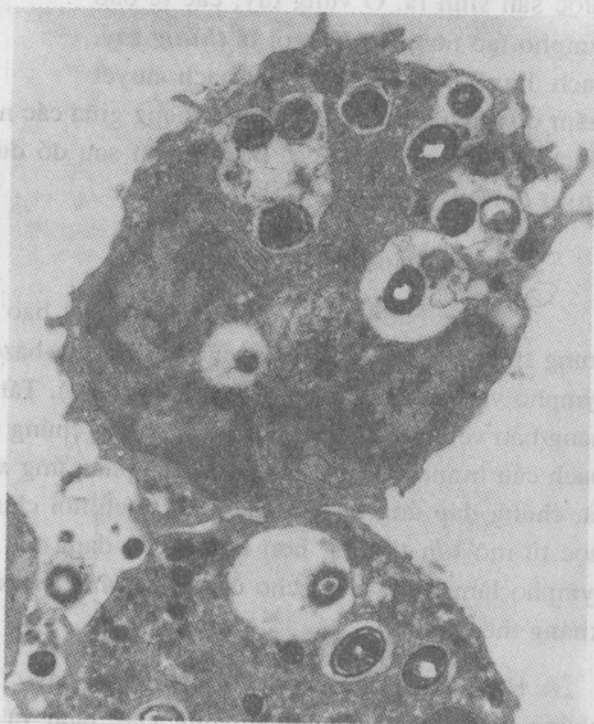
19-3. Cấu trúc một hạch bạch huyết



Hình 19-4. Nguồn gốc các tế bào T và B

19.3. CÁC PHẢN ỨNG MIỄN DỊCH KHÔNG ĐẶC HIỆU

Khi bất kỳ một vi khuẩn nào xuyên qua được các phòng tuyến bảo vệ thứ nhất của cơ thể, nó ngay lập tức gây ra một loạt thay đổi dẫn đến **phản ứng viêm** ở lối vào. Một trong những thay đổi quan trọng nhất đó là giải phóng histamin từ các **tế bào phi** (mast cells), và các tế bào khác của mô liên kết. Histamin gây giãn mạch tại chỗ và tăng tính thấm của thành mạch máu làm cho các protein đi vào trong dịch mô. Các mô tổn thương trương lên khi phản ứng viêm phát triển, tác dụng của histamin được tăng cường bởi các chất trung gian hoá học khác bao gồm các **kinin** và các protein **bổ thể** hình thành trong huyết tương. Các chất hoá học này thu hút bạch cầu trung tính bằng một quá trình gọi là **hoá ứng động**. Bạch cầu trung tính đầu tiên dính vào thành của các mạch máu tổn thương và sau đó xâm nhập vào mô bằng cách lách giữa các tế bào nội mô lót thành mạch máu. Trong các mô, chúng tấn công cả vi khuẩn và các tế bào mô tổn thương, bao bọc chúng trong những không bào của bào tương (xem hình 19-5). Trong những không bào, vi khuẩn thường bị giết và bị tiêu hoá bởi các enzym của lysozom. Vi khuẩn chết, các tế bào của mô và bạch cầu trung tính có thể tập trung lại thành mủ ở chỗ tổn thương.

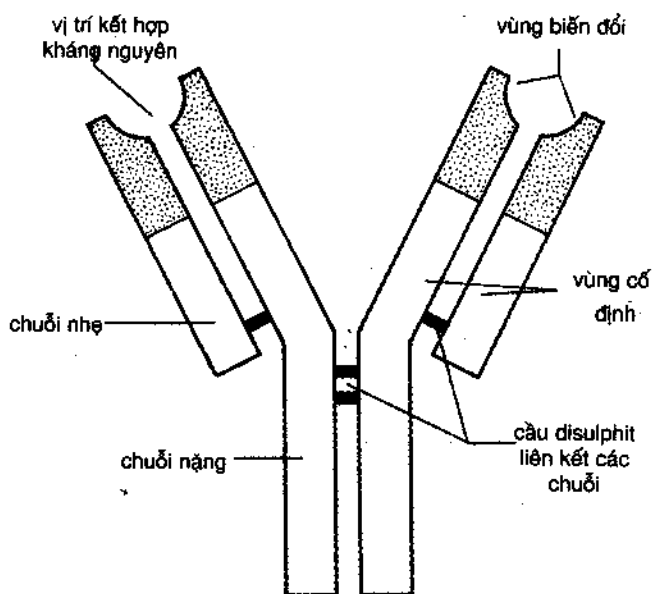


Hình 19-5. Ảnh hiển vi điện tử cho thấy một bạch cầu trung tính đang thực bào vi khuẩn

Tiếp theo thực bào là sự sửa chữa hoàn toàn của mô nhưng có thể có **áp xe** (abscess) hay hình thành u hạt. Ổ áp xe là một cái túi chứa mủ được bao quanh bởi tổ chức xơ. Đôi khi nó không thể liền được nếu không chủ động dẫn lưu mủ ra ngoài. U hạt có cấu trúc như bình thường, chỉ có điều nó chứa các vi sinh vật còn sống. Ví dụ như các vi khuẩn lao có khả năng sống trong bạch cầu trung tính và có thể tồn tại một cách an toàn trong cơ thể nếu như chúng nằm bên trong u hạt. Các phản ứng như đã mô tả, chỉ xuất hiện bên trong mô tổn thương nhưng còn có các phản ứng không đặc hiệu khác. Thực ra tất cả các nhiễm trùng đều làm tăng thân nhiệt và gây ra sốt. Phản ứng này gây ra bởi **yếu tố gây sốt**, một chất protein giải phóng ra từ bạch cầu trung tính trong quá trình viêm. Yếu tố này tác động lên vùng dưới đồi não, điều chỉnh tạm thời "bộ điều nhiệt" của cơ thể, đồng thời cũng kích thích gan tăng hấp thu sắt từ huyết tương và nhờ đó làm chậm sự sinh sản của vi khuẩn vì đa số vi khuẩn cần sắt cho sự phân chia tế bào. Các nhiễm khuẩn virus làm cho một số dạng tế bào khác nhau sản sinh ra **interferon**. Chất này được giải phóng vào vòng tuần hoàn và sau đó tác động lên các tế bào khác làm cho chúng có miễn dịch với sự tấn công của vi khuẩn. Interferon kích thích tế bào sản sinh ra các protein chống virus. Các protein này can thiệp vào sự phiên mã ADN và ARN của virus. Interferon hiện nay đang là một đối tượng nghiên cứu, bởi vì việc sử dụng nó như một loại thuốc đã tạo ra những khả năng to lớn trong điều trị các bệnh do virus và một số dạng ung thư.

19. CÁC PHẢN ỨNG MIỄN DỊCH ĐẶC HIỆU

Các phản ứng miễn dịch đặc hiệu phụ thuộc vào sự sản sinh ra các **kháng thể** bởi các tế bào lympho. Mỗi kháng thể là một protein hình chữ Y có cấu trúc như minh hoạ trong hình 19.6. Phân tử kháng thể bao gồm 4 chuỗi polypeptit, trong đó có hai **chuỗi nặng** và hai **chuỗi nhẹ** liên kết với nhau bởi các cầu nối disulphit. Một phần cấu trúc của các chuỗi là cố định, nhưng các phần gần đầu mút của hai nhánh chữ Y lại biến đổi và tạo nên các **vị trí kết hợp** có khả năng phản ứng với các chất hoá học khác mà gọi là các **kháng nguyên**. Điều này xảy ra theo cách tương tự như khi một enzym kết hợp với một cơ chất của nó.



Nhìn chung, kháng nguyên là những chất "lạ" có bản chất protein hay hydrat cacbon polysaccarit có trên bề mặt của các vi khuẩn xâm lấn. Kháng nguyên kích thích sự sản sinh ra kháng thể của nó và sau đó sự kết hợp giữa kháng nguyên và kháng thể đặc hiệu, cuối cùng sẽ dẫn đến sự phá huỷ vi khuẩn. Có một điều khá ngạc nhiên là một loại tế bào

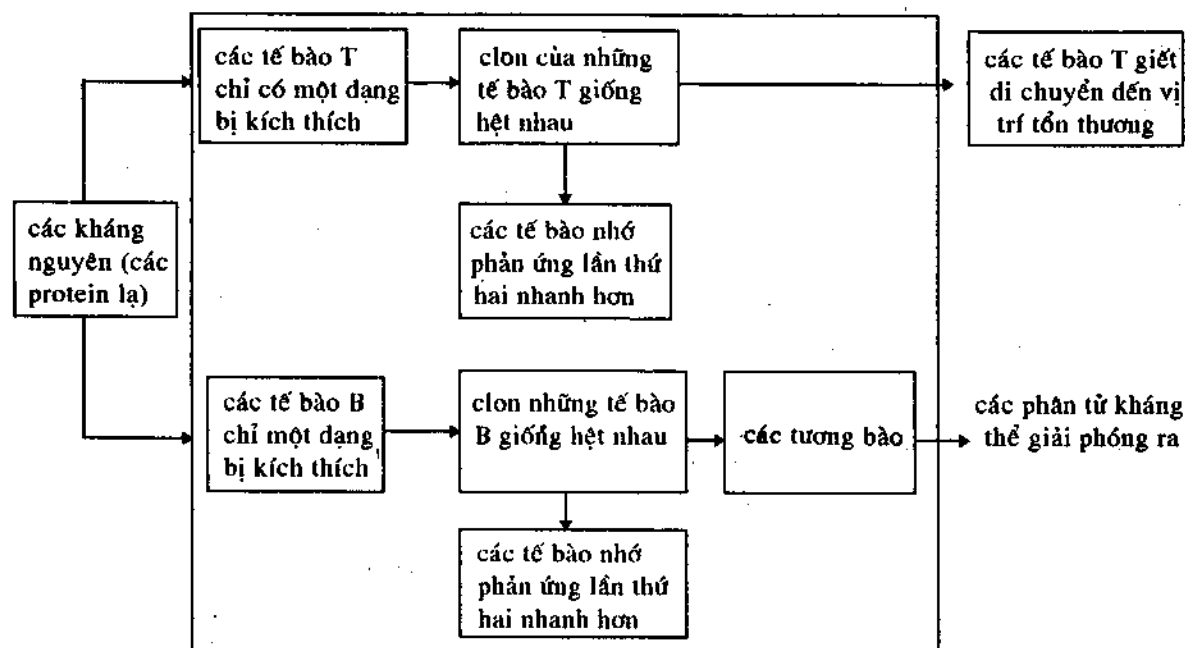
Hình 19.6. Cấu trúc một phân tử kháng thể

lympho chỉ có thể sản xuất ra một loại kháng thể. Do đó để bảo vệ cơ thể chống lại tất cả các dạng bệnh, cần phải có hàng nghìn dạng tế bào lympho khác nhau, mỗi dạng tế bào có thể nhận ra và phản ứng lại với một loại kháng nguyên riêng biệt. Vậy thì tất cả các dạng tế bào khác nhau này được hình thành như thế nào thì hiện nay vẫn còn là một điều bí ẩn.

Khi một tế bào lympho T bị kích thích bởi kháng nguyên tương ứng, nó phình to ra và sau đó phân chia rất nhanh để tạo ra một loạt các tế bào giống nhau về mặt di truyền gọi là một clon. Các tế bào trong clon sản sinh ra kháng thể nhưng kháng thể vẫn còn dính trên bề mặt tế bào, không được giải phóng ra. Thay vào đó các tế bào T lúc bấy giờ được gọi là các **"tế bào T giết"** di chuyển đến khu vực tổn thương, ở đó chúng tấn công trực tiếp các vi khuẩn, giải phóng ra các chất hoá học giết chết các tác nhân gây bệnh. Các chất hoá học tương tự cũng thu hút thêm các tế bào lympho và các đại thực bào (xem hình 19.7).

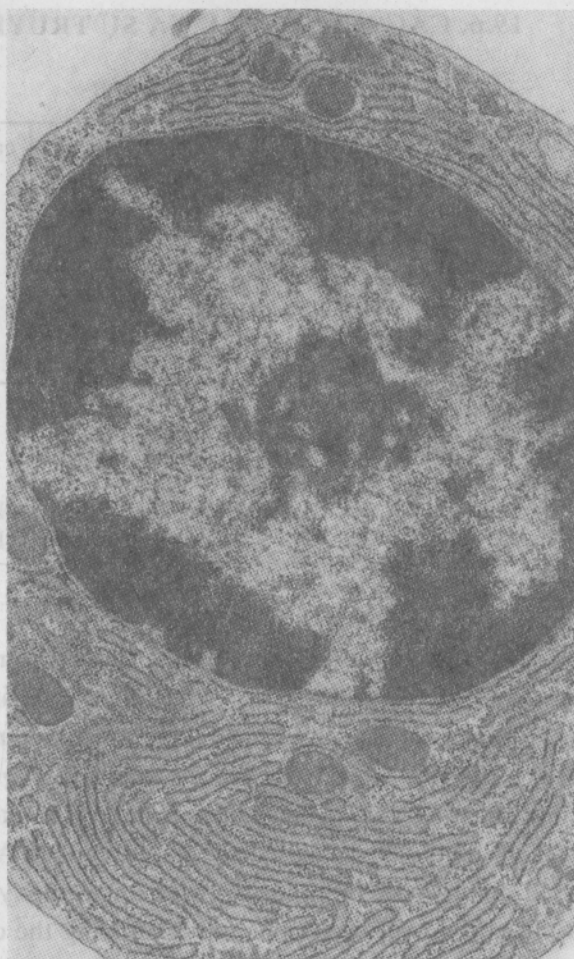
Khi các tế bào B bị kích thích, chúng cũng phình to ra và sinh sản để tạo ra các clon theo cách tương tự như các tế bào T, nhưng các tế bào của clon lại biệt hoá tiếp theo để tạo thành các **tương bào**, chúng ở lại trong mô lympho. Chúng có mạng lưới nội chất hạt rất phát triển (xem hình 19.8) và biệt hoá để sản sinh ra kháng thể với tốc độ khoảng 2000 phân tử trong một giây đối với mỗi tế bào. Tốc độ sản xuất này được duy trì trong vài ngày, sau đó tương bào chết đi. Các kháng thể đi vào dòng máu và có rất nhiều tác dụng khác nhau từ phá huỷ hay làm tan vi khuẩn tới **cố định opsonin**, trong đó các kháng thể gắn với bề mặt của một vi khuẩn, làm cho nó mắc cảm hơn với đại thực bào. Các **tế bào nhớ** của mỗi clon vẫn nằm trong mô lympho, do đó lần xuất hiện thứ hai của kháng nguyên cùng một loại, sẽ tạo ra một phản ứng nhanh và mạnh hơn rất nhiều. Đôi khi phản ứng đối với sự xuất hiện lại của kháng nguyên rất nguy hiểm, bởi vì nó tạo ra một phản ứng **dị ứng**, như trong trường hợp dị ứng thời tiết.

Các mô bạch huyết : hạch bạch huyết, máu, tủy xương



Hình 19.7. Sự kích thích các tế bào T và B

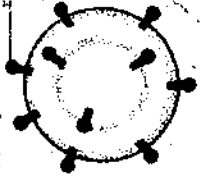
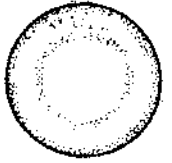
Sự có mặt của các kháng thể tuần hoàn trong máu và của các "tế bào nhớ" trong các mạch lympho tạo ra một sự bảo vệ kéo dài hay là **sự miễn dịch** chống lại bệnh tật. Miễn dịch như vậy hiện nay thường được tạo ra nhờ tiêm vaccin (vaccine), trong đó các vi khuẩn chết hay giảm độc lực hoặc các kháng nguyên tinh khiết phân tách ra từ chúng, được tiêm vào trong cơ thể. Chúng kích thích các tế bào lympho tương ứng tương tự như các tác nhân gây bệnh còn sống. Người được tiêm vaccin bình thường không thể nào mắc được căn bệnh đó, và một điều nữa cũng rất quan trọng đó là họ không thể truyền bệnh đó cho người khác. Do đó các chiến dịch tiêm chủng hàng loạt có thể loại trừ hoàn toàn một căn bệnh. Bệnh ho gà hiện nay đã được loại trừ hoàn toàn bằng cách dùng vaccin và thế giới đang cố gắng loại trừ bệnh viêm não. Rất nhiều căn bệnh nguy hiểm ví dụ như lao và bạch cầu đang được chế ngự một cách có hiệu quả trong dân chúng.



Hình 19.8. ảnh hiển vi điện tử cấu trúc một tương bào

Dùng vaccin sẽ tạo ra một phản ứng gọi là **miễn dịch chủ động**, có nghĩa là cơ thể sản sinh ra kháng thể của chính bản thân mình chống lại một kháng nguyên nào đó. Một dạng khác của miễn dịch gọi là **miễn dịch thụ động**, trong đó các kháng thể có sẵn đi vào dòng máu được lấy từ một cá thể khác. Điều này thường xảy ra một cách tự nhiên qua nhau thai từ người mẹ đến người con và là một phương tiện bảo vệ quan trọng cho đứa trẻ trong những tháng đầu của cuộc sống. Miễn dịch thụ động cũng được tạo ra một cách chủ động bằng cách tiêm những kháng thể đặc hiệu chứa trong huyết thanh được lấy từ máu người, ngựa hoặc bò. Các kháng thể dưới dạng huyết thanh được dùng để điều trị cho những người bị những căn bệnh nặng, ví dụ như bệnh ngộ độc thịt, viêm gan virus và bệnh dại, tạo ra một sự bảo vệ thường xuyên. Miễn dịch thụ động chỉ tồn tại trong một thời gian ngắn bởi vì các kháng thể phân huỷ chậm ở trong dòng máu và cơ thể không có gì để thay thế được.

19.6. CÁC NHÓM MÁU VÀ SỰ TRUYỀN MÁU

	nhóm A	nhóm B	nhóm AB	nhóm O
hồng cầu	kháng nguyên A 	kháng nguyên B 	các kháng nguyên A và B 	không có các kháng nguyên A và B 
huyết tương	kháng thể kháng B 	kháng thể kháng A 	không có cả kháng thể kháng A lẫn kháng B	có cả hai kháng thể kháng A và kháng B 

Hình 19.9. Các nhóm máu ABO

Việc phân loại nhóm máu dựa trên sự có mặt của một số chất cố định ở trên màng hồng cầu. Các chất này có thể tác dụng như các kháng nguyên khi truyền máu từ người này sang người khác. Quan trọng nhất là các **kháng nguyên ABO** có bản chất glycolipit. Như mô tả trong hình 19.9, ở một người chỉ mang **kháng nguyên A** được gọi là nhóm máu A, những người có hồng cầu mang **kháng nguyên B** được gọi có nhóm máu B, trong khi đó những người có hồng cầu mang cả các kháng nguyên A và B là có nhóm máu AB. Nếu như hồng cầu không mang cả kháng nguyên A lẫn kháng nguyên B thì người đó có nhóm máu O. Trong mỗi trường hợp, huyết tương chứa những kháng thể chống lại các kháng nguyên nhóm máu không có trên hồng cầu. Ví dụ như nhóm máu A chứa các kháng thể **kháng B**, nhóm máu B chứa kháng thể **kháng A**. Nhóm máu AB không có kháng thể nào và nhóm máu O chứa cả hai kháng thể kháng A và kháng B. Có điều lạ là, việc sản sinh ra các kháng thể kháng A và kháng B được quyết định về mặt di truyền và không phụ thuộc vào sự xuất hiện của kháng nguyên. Lý do xuất hiện kháng thể cho đến nay chưa được rõ.

Nguyên tắc truyền máu được tóm tắt trong bảng 19.1. Nếu như truyền nhóm máu không phù hợp, ví dụ như nhóm máu B được truyền cho một người có nhóm máu A thì sẽ có một phản ứng ngay lập tức, trong đó các kháng thể trong máu người nhận tấn công hồng cầu của người cho. Điều này sẽ làm cho hồng cầu **ngưng kết** tức là chúng dính lại với nhau thành từng khối, làm tắc nghẽn các mạch máu, tổn thương thận, thậm chí có thể chết người. Phản ứng song song trong đó kháng thể của người cho máu tấn công hồng cầu của người nhận cũng xuất hiện, nhưng số lượng các phân tử kháng thể được truyền nhỏ tới mức tác dụng này có thể bị bỏ qua.

Trong thực tế máu thuộc những nhóm phù hợp với nhau thường được dùng để truyền. Trước khi truyền bao giờ cũng phải thử máu không chỉ với nhóm máu ABO mà còn với nhóm máu **Rh - rhesus**. Yếu tố "rhesus" lần đầu tiên được phát hiện trong máu của loài khỉ rhesus, nó cũng là một kháng nguyên có thể có mặt trên màng hồng cầu. Một người mang kháng nguyên được gọi là có **rhesus dương tính** (Rh^+) trong khi đó một người không có kháng

nguyên gọi là *rhesus âm* tính (Rh⁻). Ở Anh 85% dân số có Rh⁺. Sự xuất hiện máu Rh⁺ trong máu của người có Rh⁻ sẽ tạo ra các kháng thể kháng Rh. Điều này có thể xuất hiện khi một bà mẹ có Rh⁻ mang thai có Rh⁺. Nếu các kháng nguyên Rh từ thai đi qua nhau thai thì cơ thể mẹ sẽ sản sinh ra các kháng thể có khả năng phá huỷ hồng cầu của thai. Những ảnh hưởng nghiêm trọng có thể xảy ra, nhất là khi có thai lần thứ hai hoặc hơn nữa đối với các kháng thể kháng Rh còn lại trong máu người mẹ. Thật may mắn là hồng cầu của thai nhi thường không qua được nhau thai, do đó các kháng thể của mẹ thường không được hình thành.

Bảng 19.1. Truyền máu và nhóm máu ABO

Nhóm máu của bệnh nhân	Các kháng thể có trong huyết tương của bệnh nhân	Các nhóm máu có thể dùng để truyền
A	kháng B	A, O
B	kháng A	B, O
AB	—	A, B, AB, O
O	kháng A, kháng B	O

Việc cấy ghép cơ quan từ một người này sang một người khác khó thực hiện hơn truyền máu rất nhiều, bởi vì các cơ quan ghép như tim hay thận chứa nhiều kháng nguyên hơn cả huyết tương hay bề mặt hồng cầu, do đó chúng thường bị hệ thống miễn dịch của cơ thể đào thải. Trong phẫu thuật ghép các cơ quan, điều này một phần được khắc phục bằng việc *chọn mô ghép* một cách hết sức cẩn thận, đối chiếu các kháng nguyên của người cho và người nhận càng chính xác càng tốt và bằng việc sử dụng các *thuốc ức chế miễn dịch*. Các kỹ thuật này có hiệu quả nhất đối với các trường hợp ghép thận. Phần trong suốt của mắt không có phản ứng miễn dịch, lý do tại sao sẽ được giải thích trong bài 24. Do đó ghép thủy tinh thể và giác mạc vẫn có thể thực hiện được ngay cả ở những người không phù hợp với nhau về mặt kháng nguyên.

20. BÀI TIẾT VÀ ĐIỀU HOÀ ÁP SUẤT THẨM THẤU

Mục tiêu

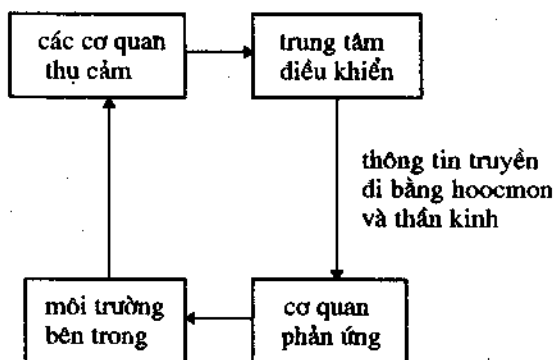
Sau khi nghiên cứu bài này, bạn có thể :

- Hiểu và giải thích được các thuật ngữ cân bằng nội môi, sự cân bằng động, chức năng bài tiết và điều hoà áp suất thẩm thấu.
- Kể tên các chất tiết chủ yếu của cơ thể sống và nói rõ chúng được tạo ra bằng cách nào.
- Vẽ và chú thích sơ đồ minh hoạ cấu trúc và hình giải phẫu bên trong thận của động vật có vú và một ống sinh niệu (nephron).
- Mô tả chi tiết quá trình siêu lọc qua màng đáy của bao Bowman.
- Mô tả quá trình tái hấp thu và nói rõ vai trò của cơ chế nhân nồng độ ngược dòng trong quá trình tái hấp thu nước.
- Nói rõ vai trò của cơ quan thụ cảm áp suất thẩm thấu, cơ quan thụ cảm áp lực, hoocmon kháng niệu (ADH) và aldosteron trong việc điều hoà nước và cân bằng muối.
- Mô tả những sự thích nghi đặc biệt của cá, các loài động vật có vú sống ở sa mạc và các loài thực vật ra hoa đối với sự điều hoà áp suất thẩm thấu.

20.1. SỰ CÂN BẰNG NỘI MÔI

Thuật ngữ *cân bằng nội môi* được dùng để chỉ môi trường bên trong cơ thể luôn được duy trì một cách ổn định. Khái niệm này đặc biệt có ý nghĩa đối với các cơ thể đa bào bởi vì chỉ có những cơ thể này mới có thứ dịch nằm trong cơ thể, ngăn cách với môi trường bên ngoài. Loại dịch này được gọi là *dịch ngoại bào* hay dịch mô, nó tạo nên một môi trường bên trong cơ thể cung cấp các chất cho các tế bào.

Nhờ có cân bằng nội môi các cơ thể đa bào gặp rất nhiều thuận lợi, nó tạo ra cho các tế bào của cơ thể một điều kiện tương đối hằng định, do đó chúng có thể chịu đựng được những thay đổi rộng của môi trường bên ngoài, trong khi đó những cơ thể đơn bào vẫn còn phụ thuộc vào những thay đổi nhỏ nhất trong môi trường của chúng. Sự hằng định của nội môi có liên quan với sự điều hoà của nhiệt độ, nồng độ thẩm thấu và thành phần của dịch mô. Môi trường xung quanh luôn biến đổi, có



Hình 20.1. Các thành phần của hệ thống điều hoà sự cân bằng động nội môi

thể hoạt động và sự điều chỉnh liên tục diễn ra. Các cơ chế điều hoà nội môi là một hệ thống động, nó hoạt động để tạo ra một trạng thái cân bằng, được mô tả như là trạng thái **cân bằng động**. Quá trình cân bằng hoá này có liên quan với ba nhóm cơ quan chức năng, như mô tả trong hình 20.1. Như đã biết, các cơ quan thụ cảm thường xuyên tiếp nhận những biến đổi của môi trường bên trong cơ thể và truyền thông tin đến **trung tâm điều khiển**. Trung tâm này phát động một phản ứng điều chỉnh bằng cách gửi đi các tín hiệu thần kinh hay hoocmon. Tác dụng của những tín hiệu này lên **cơ quan đáp ứng** và sau đó đến dịch mô một lần nữa lại được các **cơ quan thụ cảm** thu nhận và tạo ra mối liên hệ ngược (feedback), do đó phản ứng điều chỉnh sẽ dừng lại khi các điều kiện tối ưu được phục hồi.

Một số cơ chế điều hoà nội môi quan trọng nhất đã được mô tả trong bài 15, đó là sự duy trì nồng độ đường máu. Nội dung chủ yếu của bài này là nói về sự cân bằng nước và các chất hoà tan ở trong cơ thể. Hai quá trình chính có liên quan đến việc duy trì cân bằng này là quá trình **bài tiết** và **điều hoà áp suất thẩm thấu**. Bài tiết là lấy đi khỏi cơ thể những sản phẩm cặn bã của quá trình chuyển hoá và những chất vượt quá nhu cầu của cơ thể. Điều hoà áp suất thẩm thấu là quá trình điều hoà lượng nước và các chất hoà tan trong dịch mô, do đó nồng độ điện giải luôn ở mức phù hợp. Những cơ chế và cấu trúc thực hiện các quá trình này có liên quan chặt chẽ với nhau và sẽ được mô tả ở những phần sau.

20.2. CÁC CHẤT ĐƯỢC BÀI TIẾT

Các cơ chất thường xuyên được tế bào của cơ thể tiếp nhận bằng cách hấp thu từ dịch ngoại bào hay là các sản phẩm của quá trình chuyển hoá. Tương tự như vậy, một số chất hoá học cũng xuất hiện quá nhiều ở trong chế độ ăn. Một số chất thì có lợi nhưng một số khác thì không có lợi, thậm chí còn độc, cần phải được đào thải ra ngoài. Đó là **các chất được bài tiết**. Các chất bài tiết chủ yếu của loài động vật có vú, nguồn gốc và kết cục của chúng sẽ được mô tả dưới đây :

1. Dioxit cacbon. Dioxit cacbon được hình thành trong tất cả các tế bào của cơ thể, nó là sản phẩm dư thừa của quá trình hô hấp ái khí. Như đã mô tả trong bài 18, dioxit cacbon khuếch tán vào dịch mô rồi vào máu. Tại đó, một loạt các phản ứng thuận nghịch đã làm cho nó được vận chuyển đi khắp cơ thể, cuối cùng đến phổi. Ở phổi, phần lớn dioxit cacbon của cơ thể được bài tiết vào các khoảng không khí phế nang, còn một phần nhỏ sẽ đi theo con đường khác và được bài tiết ra ở thận dưới dạng ion hydrocacbonat (HCO_3^-).

2. Các chất thải nitơ từ chuyển hoá protein. Các axit amin dư thừa trong thức ăn không được cơ thể giữ lại mà chúng bị gan phân huỷ thông qua quá trình **khử amin** (đã mô tả đầy đủ trong bài 15). Trong quá trình này nhóm amin $-\text{NH}_2$ chứa nitơ của mỗi phân tử axit amin được tách ra và **amoniac** hình thành. Chất này có độc tính rất cao và cần được đào thải ngay lập tức.

Các sinh vật nhỏ như amip hay hydra có thể bài tiết amoniac bằng một sự khuếch tán giản đơn qua bề mặt cơ thể, nhưng đa số các loài động vật lớn hơn phải biến amoniac thành các chất ít độc hơn, ví dụ như ure, nó tuần hoàn trong máu trước khi được bài tiết ra ngoài. Ở các loài động vật có vú, ure được hình thành ở gan bởi một loạt các phản ứng của chu trình oocnithin. Nó nhập vào dòng máu và cuối cùng được tiết ra ở thận, một phần nhỏ ure được tiết

ra ở tuyến mồ hôi. Các loài sinh vật khác, chủ yếu là các loài côn trùng, một vài loài bò sát và tất cả các loài chim bài tiết ra axit uric. Đây là một chất rắn, không hoà tan, do đó việc đào thải nó gần như không cần nước.

3. Nước và các ion vô cơ. Nước vào cơ thể bằng đường uống, đường ăn và cũng là một sản phẩm của quá trình hô hấp ái khí. Các ion vô cơ cũng có trong thức ăn và được hấp thu ở ruột non. Lượng nước và các ion vô cơ trong cơ thể được điều hoà bởi thận. Thận điều hoà nồng độ áp suất thẩm thấu của máu, đồng thời bài tiết các chất cặn bã và các chất dư thừa. Da cũng bài tiết nước và các ion vô cơ bằng cách ra mồ hôi nhưng đây chỉ là chức năng thứ yếu so với chức năng điều hoà nhiệt (như mô tả trong bài 21) và không phải là phương pháp điều hoà áp suất thẩm thấu.

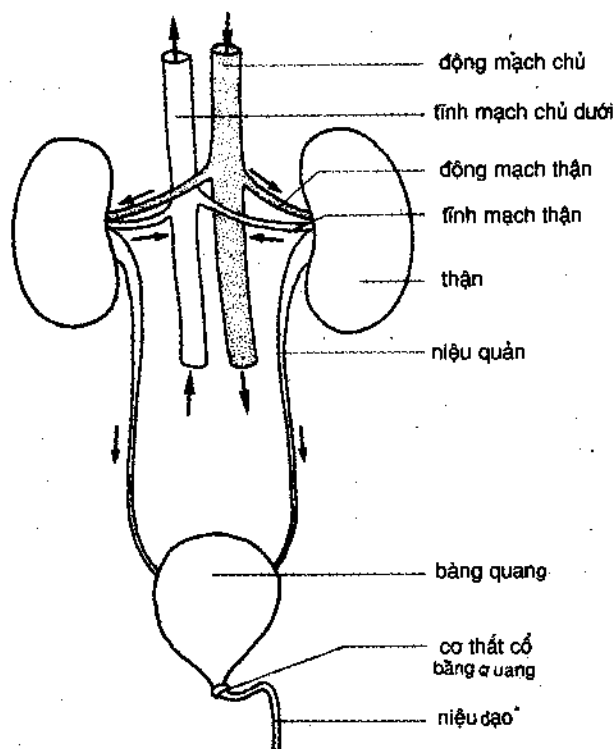
4. Bilirubin. Bilirubin là sắc tố vàng, được tạo ra từ quá trình phân huỷ hemoglobin. Như mô tả trong bài 15, chất này được tế bào gan tách ra khỏi máu và được tiết ra cùng với mật.

5. Các sản phẩm của quá trình khử độc. Các hoocmon, kháng sinh như penixilin, các loại thuốc khác và nhiều chất độc được tách ra khỏi tuần hoàn chung và được gan khử độc. Một vài chất tạo ra được bài tiết ở thận.

20.3. Thận của động vật có vú

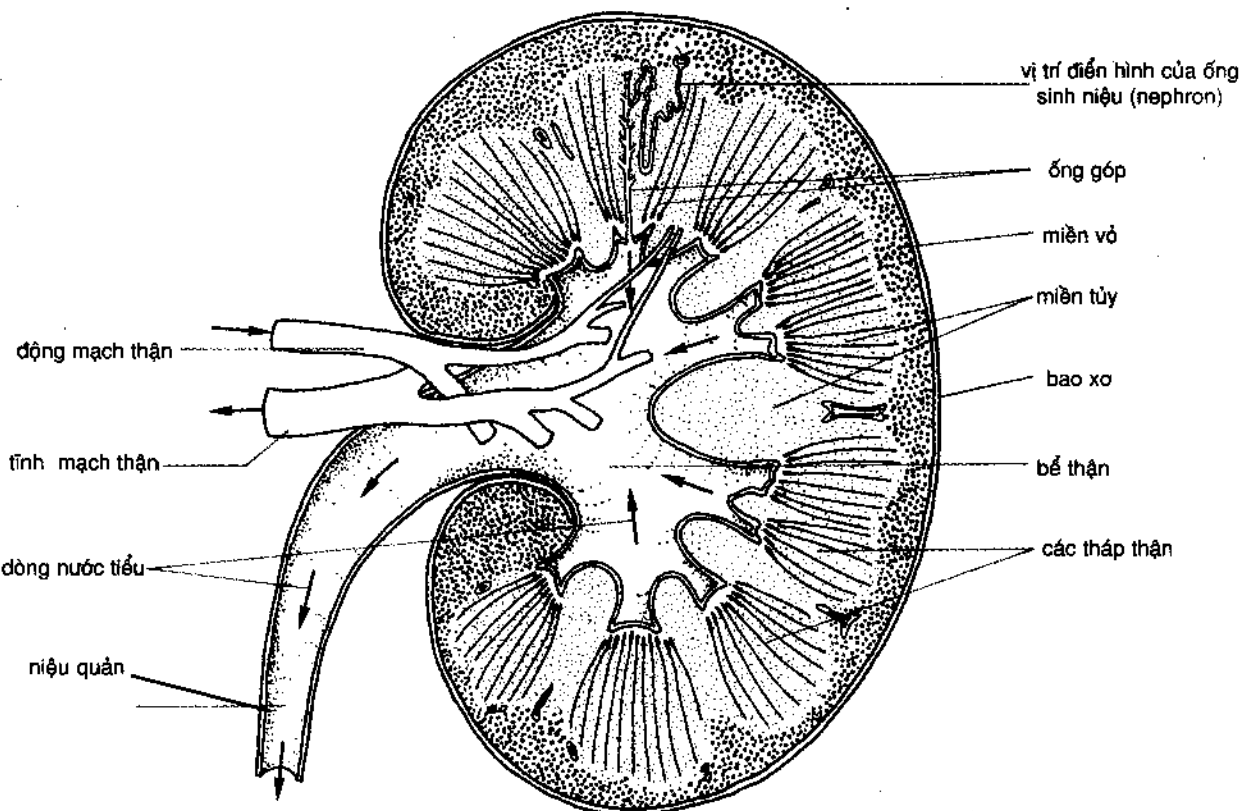
Hai quả thận của động vật có vú mới chỉ tạo nên một phần của hệ thống tiết niệu, xem hình 20.2. Chúng nằm hai bên cột sống. Thận người có hình hạt đậu, dài khoảng 12 cm và rộng khoảng 7 cm. Chúng được bao phủ bởi một lớp mỡ và dính lỏng lẻo với thành lưng bằng mô liên kết.

Cấu trúc bên trong của thận động vật có vú được minh hoạ trong hình 20.3. Nếu một quả thận tươi bị cắt dọc thì các vùng khác nhau có thể nhìn thấy rất rõ. *Lớp vỏ* ngoài có màu đỏ sẫm, trong khi phía trong là *lớp tuỷ* có màu nhạt hơn, vùng *bể thận* thì màu trắng. Bể thận là nơi chứa nước tiểu đổ về từ hàng ngàn *ống góp* nằm ở vùng *thấp thận*. Một quả thận của người có ít nhất một triệu *ống sinh niệu* hay *nephron*. Mỗi đơn vị lại được nối với một ống góp. Nước tiểu từ thận chảy qua niệu quản vào *bàng quang* và cuối cùng được thải ra ngoài qua *niệu đạo*. Toàn bộ hệ thống ống dẫn nối với nhau từ ống sinh niệu cho tới khi ra bên ngoài được gọi là *đường tiết niệu*.



Hình 20.2. Giải phẫu đại thể hệ bài tiết người

Các nephron là những đơn vị chức năng của thận. Như sơ đồ minh hoạ trong hình 20.4, khu vực đầu tiên của mỗi nephron nằm ở vùng vỏ thận và bao gồm một cấu trúc hình cái chén gọi là **bao Bowman** bao quanh một mạng lưới mao mạch dày đặc gọi là **cầu thận**. Cầu thận nhận máu dưới áp lực cao từ một nhánh của động mạch thận và dịch lỏng từ dòng máu bị đẩy vào bao Bowman nhờ quá trình gọi là **lọc áp lực** hay **siêu lọc**. Sở dĩ áp lực lọc cao là có hai lý do. Thứ nhất là động mạch thận phân nhánh trực tiếp từ động mạch chủ do đó máu

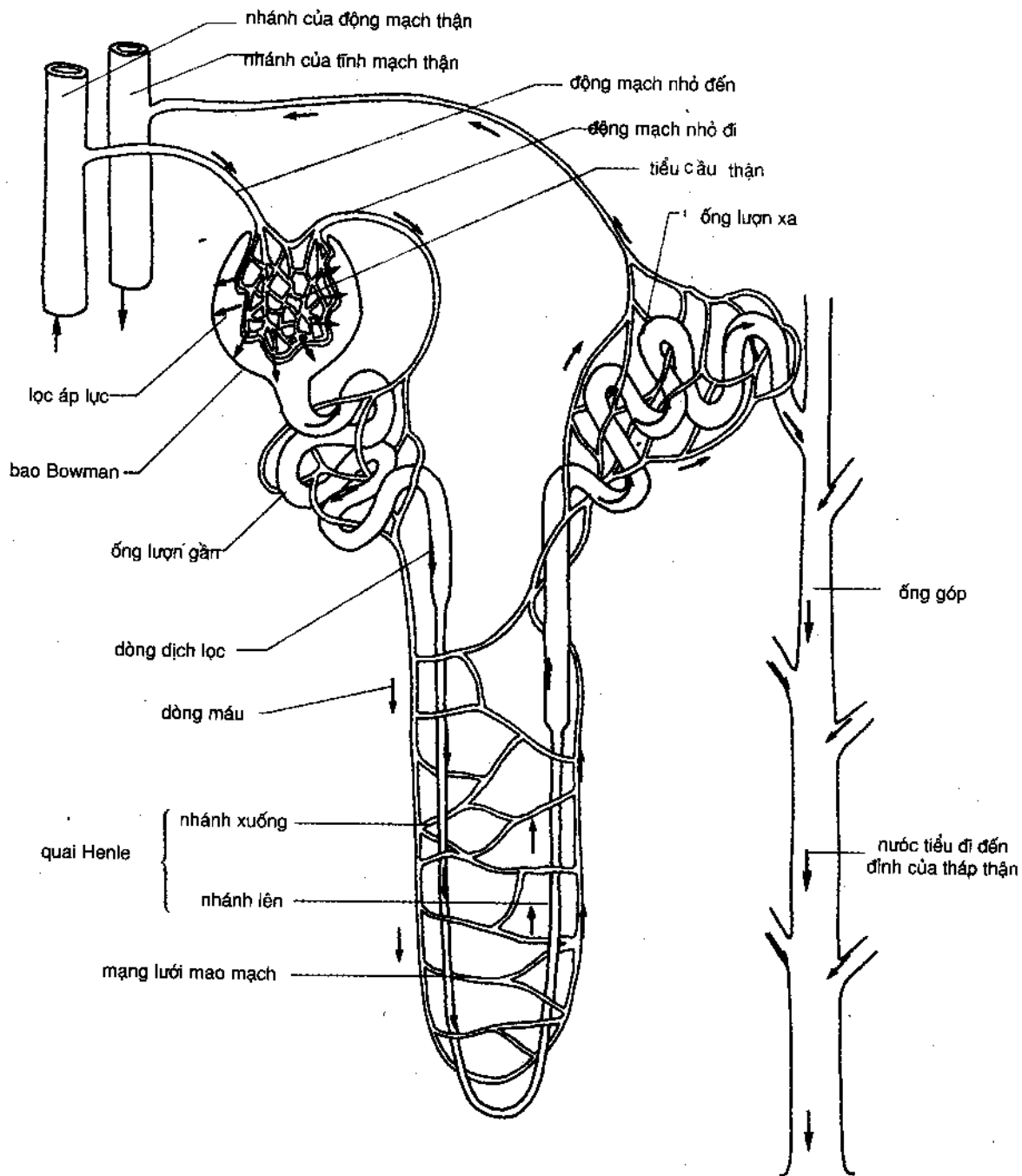


Hình 20.3. Lát bổ dọc thận người

chảy đến thận với một áp lực khá cao. Thứ hai là tiểu động mạch ly tâm rời mỗi cầu thận có thể co lại, do đó nó trở nên hẹp hơn động mạch nhỏ hướng tâm và như vậy tạo nên một cái "cổ chai" đối với dòng máu. Hiện tượng này tạo nên một áp lực cực đại ở bên trong cầu thận chứ không phải phía sau cầu thận.

Quá trình di chuyển của dịch lỏng vào trong lòng ống sinh niệu được trợ giúp bởi sự sắp xếp đặc biệt của các tế bào ở chỗ nối giữa tế bào biểu mô của bao Bowman và tế bào nội mô của mao mạch. Cấu trúc chi tiết của chỗ nối này được minh hoạ trong hình 20.5. Như đã thấy, các tế bào nội mô của mao mạch bị xuyên thủng bởi các lỗ nhỏ li ti, chúng cho phép máu chảy vào tiếp xúc trực tiếp với lớp **màng đáy** ở bên dưới. Lớp màng này là hàng rào chắn duy nhất giữa máu và khoang nephron. Còn đối với các tế bào biểu mô hay những **tế bào có chân giả** (podocytes), chúng vẫn cho các chất siêu lọc đi lại tự do qua các chân của chúng. Màng

đáy hoạt động như một hàng rào chắn chọn lọc, chỉ cho nước và các chất hoà tan có khối lượng phân tử dưới 68.000 đi qua. Do đó tất cả các thành phần của huyết tương đều có thể đi qua màng đáy trừ các phân tử protein và tạo thành một thứ dịch gọi là **dịch lọc cầu thận** (xem bảng 20.1).

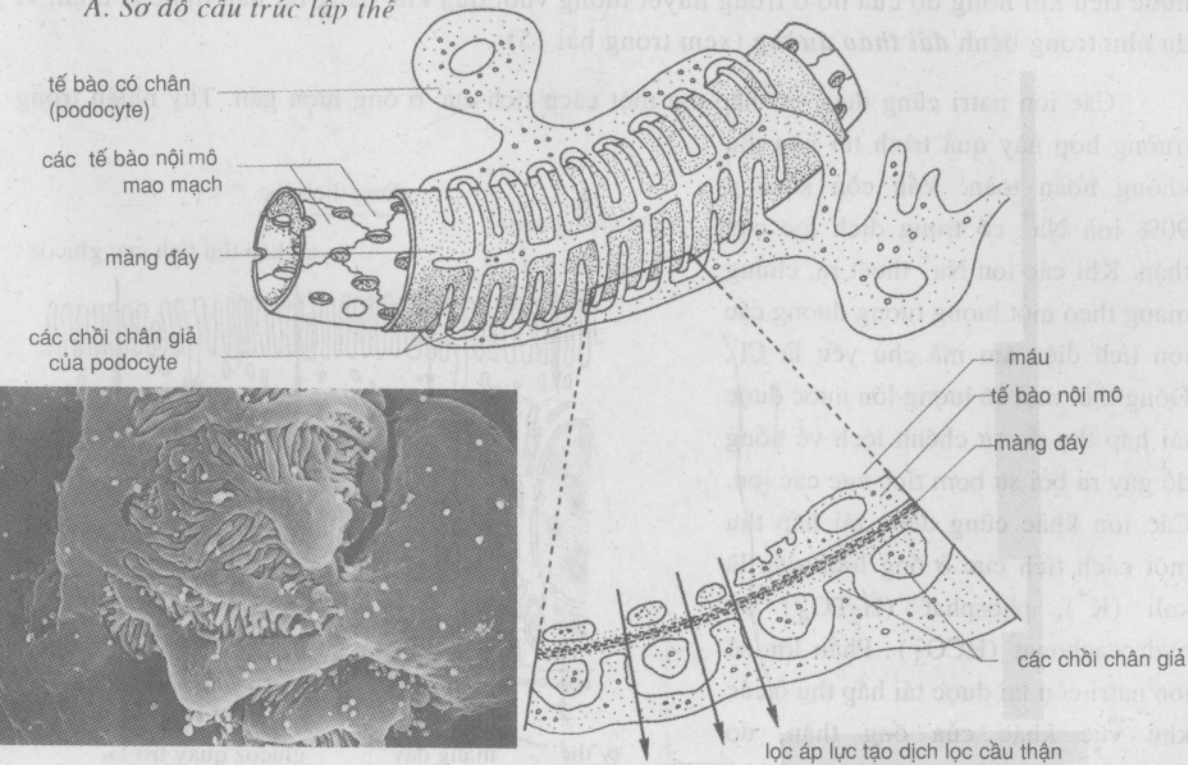


Hình 20.4. Sơ đồ cấu trúc một nephron

Bảng 20.1. Lượng nước và các chất hoà tan trong huyết tương so với trong dịch lọc cầu thận và nước tiểu trong vòng 24 giờ

CÁC CHẤT	SỐ LƯỢNG TRONG 180 LÍT HUYẾT TƯƠNG	SỐ LƯỢNG TRONG DỊCH LỌC CẦU THẬN/NGÀY	SỐ LƯỢNG TÁI HẤP THU/NGÀY	SỐ LƯỢNG TRONG NƯỚC TIỂU/NGÀY
nước (lít)	180	180	178 - 179	1 - 2
Các chất hoà tan (gam)				
các protein	7000 - 9000	10 - 20	10 - 20	0
natri (Na ⁺)	540	540	537	3
clo (Cl ⁻)	630	630	625	5
hydro cacbonat (HCO ₃)	300	300	299,7	0,3
glucoz	180	180	180	0
ure	53	53	28	25
kali (K ⁺)	28	28	24	4
axit uric	8,5	8,5	7,7	0,8
creatin	1,4	1,4	0	0

A. Sơ đồ cấu trúc lập thể



C. Ảnh HVĐTQ các podocyte

B. Chi tiết về cấu trúc tế bào

Hình 20.5. Cấu trúc lớp ngăn cách giữa máulnephron

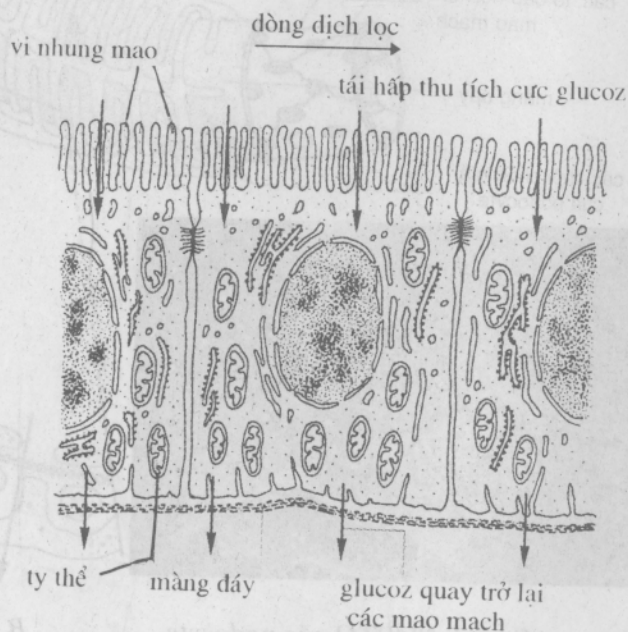
20.4. QUÁ TRÌNH TÁI HẤP THU BỞI CÁC ỐNG THẬN

Hai thận của người lớn lọc khoảng 60 lít máu trong một giờ và tạo ra dịch lọc cầu thận với tốc độ gần 7,5 lít một giờ. Thế nhưng chỉ có 0,07 lít nước tiểu được hình thành. Thể tích đó chưa đạt được 1 % dịch lọc cầu thận. Như vậy ít nhất 99% nước trong dịch lọc cầu thận được **tái hấp thu** từ các ống thận trở lại dòng máu. So sánh dịch lọc cầu thận và thành phần của huyết tương và nước tiểu (bảng 20.1) cho thấy rất nhiều chất hoà tan được tái hấp thu trở lại. Một khác một số chất khi đi qua ống thận lại có nồng độ cao hơn, do đó chúng bị thải ra ngoài khi đi tiểu.

Quá trình tái hấp thu các chất hoà tan

Glucos có trong dịch lọc cầu thận được tái hấp thu một cách tích cực ở **ống lượn gần** của nephron. Quá trình tái hấp thu ở khu vực này thực hiện được là nhờ cấu trúc của các tế bào biểu mô thành ống thận (xem hình 20.6). Các tế bào này có những **vi nhung mao** trên bề mặt, chúng làm tăng bề mặt tiếp xúc với các chất chứa trong ống thận. Các tế bào này còn chứa rất nhiều ty thể, có khả năng cung cấp năng lượng. Quá trình tái hấp thu có liên quan với các phân tử chất mang đặc hiệu nằm ở màng tế bào biểu mô. Glucos được vận chuyển sang phía đối lập của tế bào và ở đó nó sẽ được hấp thu bởi các mao mạch xung quanh ống thận. Glucos được tái hấp thu hoàn toàn trong điều kiện bình thường và chỉ xuất hiện trong nước tiểu khi nồng độ của nó ở trong huyết tương vượt quá khả năng tái hấp thu của thận, ví dụ như trong bệnh **đái tháo đường** (xem trong bài 15).

Các ion natri cũng được tái hấp thu một cách tích cực ở ống lượn gần. Tuy nhiên trong trường hợp này quá trình tái hấp thu không hoàn toàn. Vẫn còn khoảng 90% ion Na^+ có trong dịch lọc cầu thận. Khi các ion Na^+ thoát ra, chúng mang theo một lượng tương đương các ion tích điện âm mà chủ yếu là Cl^- . Đồng thời một số lượng lớn nước được tái hấp thu do sự chênh lệch về nồng độ gây ra bởi sự bơm tích cực các ion. Các ion khác cũng được tái hấp thu một cách tích cực ở ống lượn gần là kali (K^+), phosphat (H_2PO_4^-) và hydrocacbonat (HCO_3^-). Phần lớn số ion natri còn lại được tái hấp thu ở các khu vực khác của ống thận, do đó thông thường có 540 gam/ngày được bài tiết ra. Phần lớn ure có trong dịch lọc cầu thận vẫn ở lại trong ống thận, chỉ có một số là bị mất đi, chúng



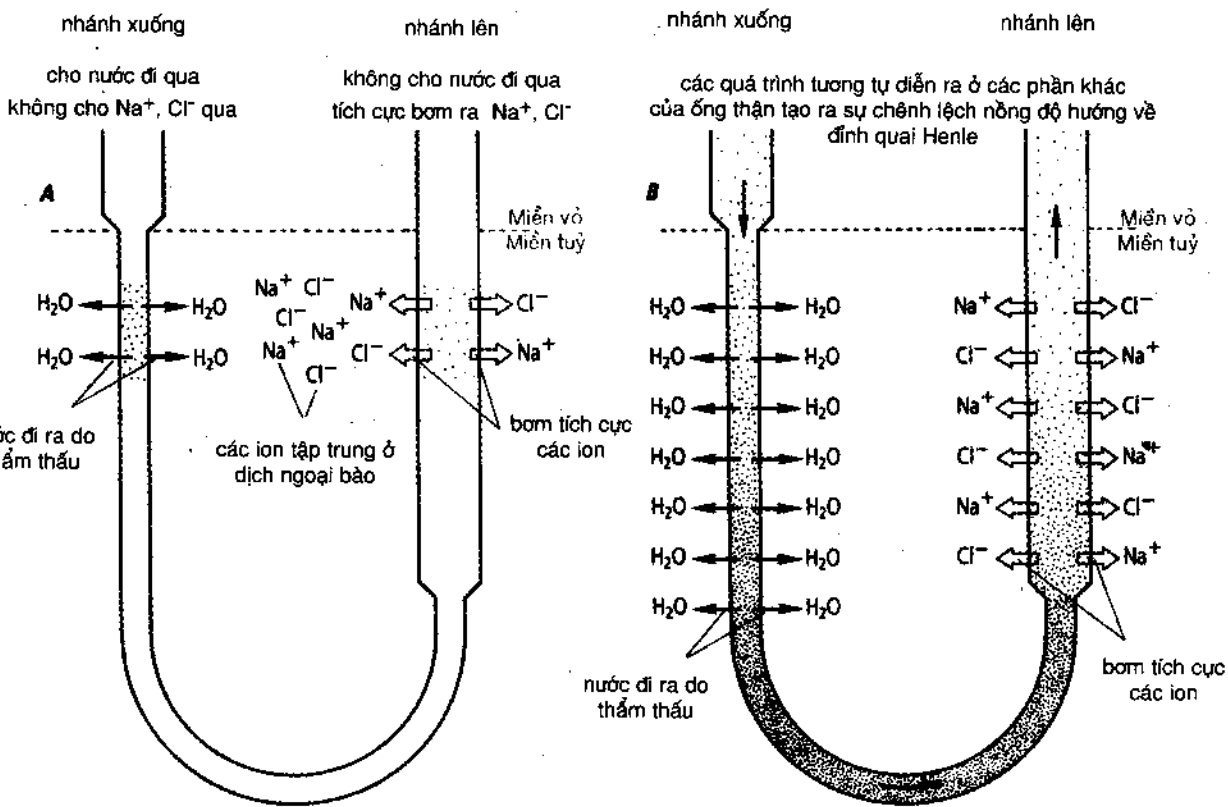
Hình 20.6. Siêu cấu trúc tế bào ống thận

khuyết tán thụ động ra ngoài. Một số chất bao gồm một số chất độc và thuốc như penixilin đi ngang qua tế bào biểu mô theo chiều ngược lại tức là chúng được vận chuyển từ mao mạch và ống thận để rồi bài tiết ra ngoài.

Quá trình tái hấp thụ nước

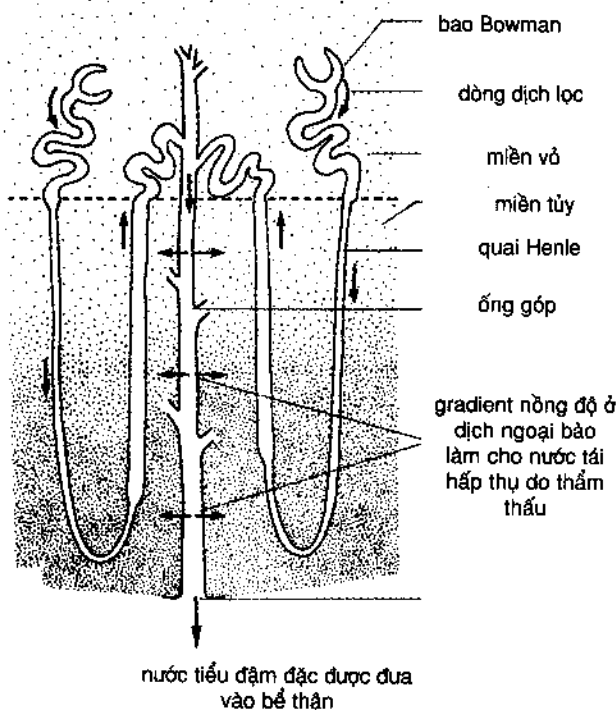
Đa số các khu vực của ống thận có liên quan (bằng cách này hay cách khác) với quá trình tái hấp thụ nước. Để hiểu được các cơ chế có liên quan này, chúng ta cần phải nhớ rằng nước luôn di chuyển *thụ động* từ nơi có nồng độ thấp tới nơi có nồng độ cao hơn. Điều đó có nghĩa là nước có xu hướng đi theo các ion được vận chuyển tích cực. Và còn một điều quan trọng nữa là tốc độ di chuyển của nước phụ thuộc vào khả năng tái hấp thụ của ống thận. Ống lượn gần và nhánh xuống của *quai Henle* cho nước qua lại tự do nhưng nhánh lên của quai Henle, *ống lượn xa* và ống góp hạn chế sự thấm qua của nước dưới sự điều khiển của hoocmon. 85 - 90% nước được tái hấp thụ ở khu vực ống lượn gần. Đây là quá trình *tái hấp thụ bắt buộc* và xuất hiện là do hai lý do sau đây : Thứ nhất là dịch lỏng và các chất hoà tan thoát ra khỏi máu vào trong cầu thận, trong khi các phân tử protein huyết tương vẫn còn ở lại. Điều này làm cho máu có vẻ đậm đặc hơn, do đó nó có thể hấp thụ nước nhờ áp suất thẩm thấu nếu như xung quanh ống thận có một mạng lưới mao mạch phong phú. Thứ hai là bơm tích cực các ion natri ở ống lượn gần làm tăng áp suất thẩm thấu của các mô xung quanh và nước lại được tái hấp thụ nhờ áp suất thẩm thấu.

Phần lớn lượng nước còn lại được tái hấp thụ ở ống lượn xa hay từ các ống góp. Đó là kết quả của một cơ chế quan trọng sẽ được giải thích dưới đây.



Hình 20.7. Cơ chế nhận nồng độ ngược dòng

Nếu đem phân tích các chất chứa trong ống thận ở những thời điểm khác nhau, người ta nhận thấy các chất chứa trong ống lượn gần có nồng độ giống như dịch mô xung quanh hơn cả. Mặt khác các chất ở trong ống lượn xa có nồng độ thấp hơn, trong khi nước tiểu có nồng độ cao hơn dịch mô. Từ đó có thể đi đến kết luận là : 1) Dịch lọc bị pha loãng ở trong quai Henle và 2) Nước bị rút ra khỏi nước tiểu khi nó đi qua thành ống góp. Để giải thích hiện tượng này cần phải hiểu cái gọi là *cơ chế nhận nồng độ ngược dòng* của nephron như mô tả dưới đây. Hệ thống này dựa trên cơ chế bơm tích cực, nó bơm các ion Na^+ và Cl^- ra khỏi nhánh lên của quai Henle. Tác dụng này được minh họa trong hình 20.7 và sẽ rất dễ hiểu nếu như chúng ta xem xét từng giai đoạn một.



Hình 20.8. Sự tái hấp thụ nước ở ống góp

1. Hãy tưởng tượng là dịch lỏng

ở trong quai Henle không chuyển động. Khi các ion Na^+ và Cl^- được bơm ra khỏi nhánh lên, chúng tập trung lại ở dịch ngoại bào. Nước có xu hướng theo các ion ra ngoài ống thận nhưng nó bị ngăn lại bởi vì nhánh lên ít cho nước đi qua. Thế nhưng nhánh xuống lại cho nước ra tự do nhưng lại ngăn cản Na^+ và Cl^- . Tuy nhiên, nước vẫn bị kéo ra bởi áp suất thẩm thấu làm cho dịch ở bên trong nhánh xuống trở nên đậm đặc hơn.

2. Bây giờ chúng ta hãy xem xét điều gì xảy ra khi một bộ phận mới của dịch lọc cầu thận đi vào trong ống thận và bắt đầu chảy quanh quai Henle. Khi dịch chảy theo nhánh xuống nước vẫn tiếp tục bị kéo ra, do đó các chất trong lòng ống thận càng ngày càng trở nên đậm đặc. Mặt khác, ở nhánh lên bơm tích cực các ion làm cho dịch bên trong trở nên loãng hơn. Kết quả của hiện tượng này là tạo ra một nồng độ cực đại ở đỉnh của quai Henle ở trong lòng ống thận cũng như ở dịch ngoại bào.

Các hiện tượng trên rất quan trọng, như đã chỉ ra trong hình 20-8. Kết hợp hoạt động của một số quai Henle sẽ tạo ra một sự chênh lệch về nồng độ rất lớn ở bên trong thận với nồng độ cao nhất ở vùng tủy, gần đỉnh của các tháp thận. Chính nồng độ cao này sẽ làm cho một số lượng lớn nước được tái hấp thụ từ các ống góp nhờ áp suất thẩm thấu, làm cho nước tiểu đi qua bị cô đặc lại.

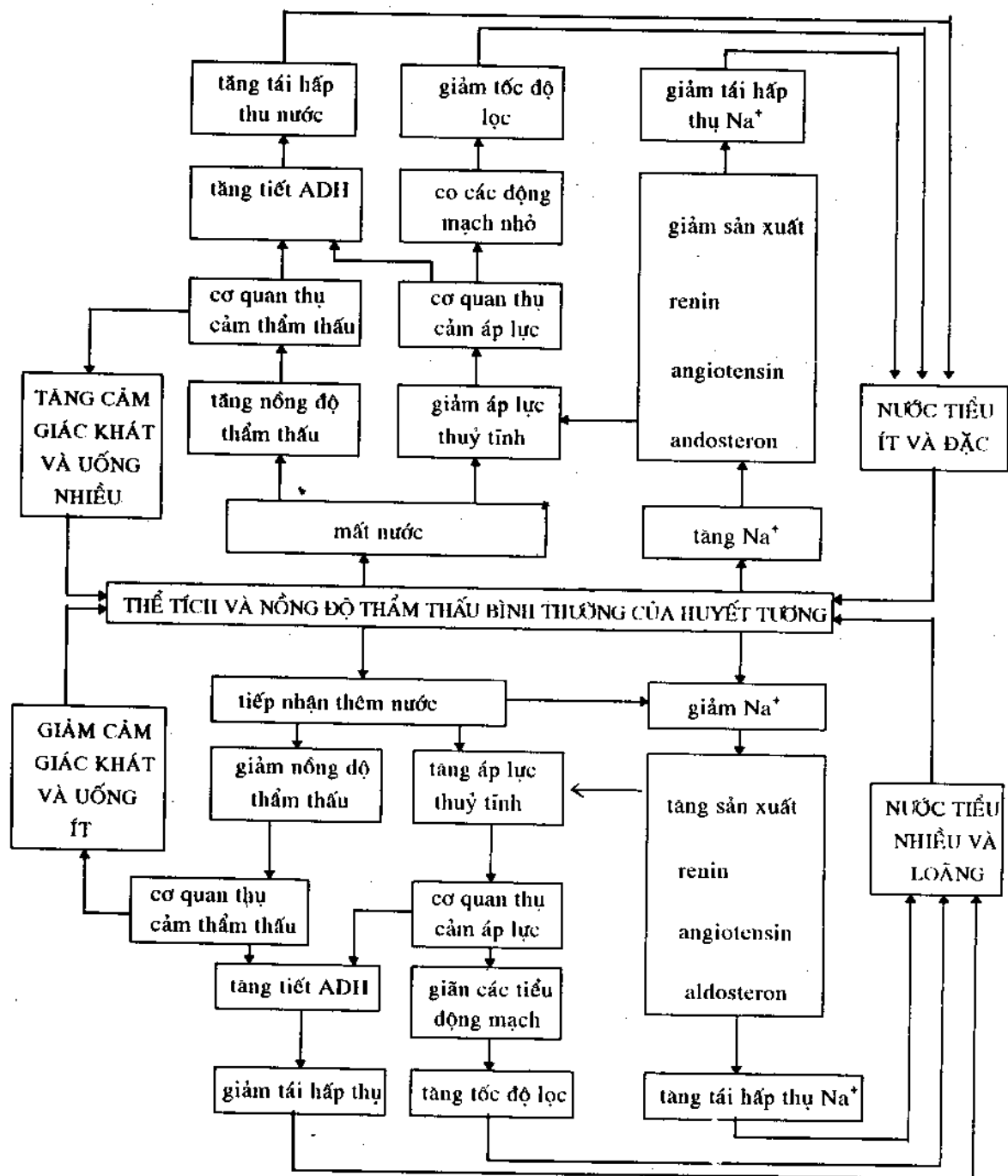
Khả năng tạo ra nước tiểu cô đặc đã cho phép cơ thể sinh vật không bị mất nhiều nước và đó là một sự thích nghi rất tốt đối với cuộc sống trên cạn. Trong số các loài động vật có xương sống, chỉ có chim và động vật có vú mới có quai Henle là một phần cấu trúc của thận và có khả năng cô đặc nước tiểu theo cách này. Ở động vật có vú, lượng nước tái hấp thụ từ các ống góp được điều hoà một cách chính xác, qua đó giúp cho cơ thể có một biện pháp điều hoà áp suất thẩm thấu quan trọng.

20-5 ĐIỀU HOÀ ÁP SUẤT THẨM THẤU Ở ĐỘNG VẬT CÓ VÚ

Điều hoà áp suất thẩm thấu ở động vật có vú đảm bảo cho thể tích huyết tương, nồng độ của các chất hoà tan trong huyết tương và trong dịch mô luôn hằng định. Quá trình này được tiến hành đồng thời bằng hai cách, đó là điều hoà lượng nước và điều hoà lượng muối tiếp nhận và mất đi khỏi cơ thể. Qua phân tích nước và muối vào và ra khỏi cơ thể hằng ngày (xem hình 20-2) người ta thấy quá trình hình thành nước tiểu giữ vai trò rất quan trọng trong việc đào thải nước và muối. Và cũng chẳng có gì là ngạc nhiên khi phát hiện ra là người và các loài động vật có vú điều hoà áp suất thẩm thấu chủ yếu bằng điều hoà thể tích và nồng độ nước tiểu. Các cơ chế quan trọng có liên quan với điều hoà áp suất thẩm thấu được mô tả trong hình 20-9.

Bảng 20-2. Lượng nước, muối vào và ra hàng ngày đối với một người lớn.

	VÀO		RA	
Nước cm ³ /ngày	Từ thức ăn	2500	Không khí thở ra	400
	Do oxy hoá hydro trong thức ăn	500	Mồ hôi	900
			Phân	200
			Nước tiểu	1500
	Toàn bộ	3000	Toàn bộ	3000
Muối gam/ ngày	Thức ăn	10,5	Mồ hôi	0,25
			Phân	0,25
			Nước tiểu	10,00
	Toàn bộ	10,5	Toàn bộ	10,5



Hình 20-9. Tóm tắt cơ chế có liên quan với sự điều hoà áp lực thẩm thấu ở động vật có vú.

Điều hoà nước

Hai yếu tố chủ yếu có liên quan tới lượng nước ra ngoài theo nước tiểu là nồng độ thẩm thấu của huyết tương và áp suất thủy tĩnh của máu. Nước thường xuyên mất đi khỏi cơ thể qua

mồ hôi và không khí thở ra, nếu không được bù đắp, thể tích huyết tương sẽ giảm, nồng độ thẩm thấu của huyết tương tăng lên và giảm huyết áp (xem hình 20-9). Những thay đổi sẽ làm tăng tiết **hoocmon kháng niệu** (ADH) từ thùy sau của tuyến yên. Hoocmon này có tác dụng làm tăng tính thấm của ống lượn xa và ống góp đối với nước do đó làm tăng tái hấp thu nước. Tăng tiết ADH là một phản ứng tự động có liên quan đến hai loại thụ quan : đó là **cơ quan thụ cảm thẩm thấu** nằm ở vùng dưới đồi và **cơ quan thụ cảm áp lực**. Các cơ quan thụ cảm thẩm thấu đáp ứng lại sự tăng nồng độ thẩm thấu của huyết tương và kích thích sản xuất ra ADH thông qua các cấu trúc có liên quan với tuyến yên. Đồng thời các cơ quan thụ cảm thẩm thấu còn tác động lên các trung khu điều khiển của vùng dưới đồi, làm tăng cảm giác khát. Các cơ quan thụ cảm áp lực nằm ở nhiều khu vực trong hệ thống tuần hoàn và giữ vai trò quan trọng trong điều hoà huyết áp (bài 17). Hoạt động của chúng tăng lên khi huyết áp cao và giảm đi khi huyết áp thấp. Giảm hoạt động sẽ làm co toàn bộ các động mạch nhỏ. Khi co động mạch nhỏ thân sẽ làm giảm dòng máu tới thận do đó giảm dịch lọc cầu thận. Một nhóm cơ quan thụ cảm áp lực nằm ở thành tâm nhĩ trái, chúng tạo ra xung ức chế quá trình sản sinh ADH. Khi huyết áp giảm, tác dụng ức chế này mất đi và ADH sản sinh ra nhiều hơn. Mặt khác huyết áp tăng là do tăng thể tích huyết tương và thường chúng tổ huyết tương đã bị pha loãng. Bằng cách ức chế tiết ADH, các cơ quan thụ cảm ở thành tâm nhĩ làm tăng lượng nước ra ngoài theo nước tiểu, giảm thể tích huyết tương và làm cho nồng độ huyết tương luôn ở mức bình thường.

Bệnh **đái tháo nhạt** xuất hiện là do giảm sản sinh ADH, thường do tổn thương vùng dưới đồi. Khi đó nước tiểu thải ra rất nhiều và rất loãng. Cân bằng nước, muối của cơ thể được duy trì chủ động bằng cách điều hoà lượng nước, muối vào hơn là ra.

Điều hoà muối

Nồng độ muối trong huyết tương và trong dịch mô mặc dù chịu ảnh hưởng gián tiếp của ADH nhưng vẫn nằm dưới sự kiểm soát trực tiếp của hoocmon **aldosteron** sinh ra từ vỏ trên thận. Như đã chỉ ra trong hình 20-9, aldosteron được tiết ra khi nồng độ muối trong máu giảm nó kích thích tái hấp thu Na^+ ở ống lượn và ống góp.

Chuỗi các quá trình dẫn đến tăng tiết aldosteron được bắt đầu bằng sự giảm thể tích huyết tương, kết quả tất yếu của sự thiếu muối. Ở thận, các tế bào đặc biệt lót thành tiểu động mạch đáp ứng lại sự giảm thể tích này bằng cách giải phóng ra một enzym gọi là **renin** vào trong máu. Renin xúc tác cho phản ứng biến đổi **angiotensinogen** - một protein ở trong máu thành **angiotensin** và khi có mặt chất này trong máu sẽ làm cho aldosteron được giải phóng ra từ vỏ thượng thận. Angiotensin cũng ảnh hưởng tới đường kính của các tiểu động mạch và còn tác động tới não, gây ra cảm giác khát.

Khi cơ thể bị thiếu muối kéo dài, các thụ quan thẩm thấu không còn kích thích được tuyến yên, do đó ADH được sản xuất ra ít hơn và nước tiểu đi ra nhiều và loãng. Bằng cách này cơ thể duy trì được áp suất thẩm thấu bằng cách giảm thể tích dịch. Khi ra mồ hôi cả nước và muối đều bị mất đi nhưng thường chỉ có nước được bù lại. Do đó có thể gây ra hiện tượng chuột rút, hậu quả của giảm nồng độ ion Na^+ trong dịch mô dưới mức cần thiết cho hoạt động của cơ.

Uống quá nhiều nước hay ăn quá nhiều muối làm tăng số lượng nước tiểu để loại trừ hiện tượng dư thừa. Mặc dù cơ thể con người có thể chịu đựng được một lượng nước khá lớn tăng lên trong cơ thể nhưng lại không có khả năng ấy trong việc bài tiết muối dư thừa. Đó là bởi vì muối được thải ra dưới dạng hoà tan và ngay cả khi đậm đặc nhất, nước tiểu con người chỉ có thể chứa khoảng 5 gam muối trong một lít nước. Điều đó giải thích tại sao những người thuỷ thủ mắc cạn không thể sống nổi bằng cách uống nước biển. Nước biển chứa khoảng mười gam muối trong một lít do đó cứ uống một lít nước biển cần phải đi ra hai lít nước tiểu mới loại trừ hết lượng muối dư thừa.

20-6 NHỮNG THÍCH NGHI ĐẶC BIỆT ĐỂ ĐIỀU HOÀ ÁP SUẤT THẨM THẤU

Cá

Việc duy trì nồng độ thẩm thấu hằng định ở trong dịch mô cũng là một điều quan trọng đối với các sinh vật sống dưới nước, những loài cần phải trao đổi chất với môi trường nước xung quanh. Ví dụ như trao đổi khí ở cá cần phải có một diện tích bề mặt rộng qua đó sự khuếch tán diễn ra. Tuy nhiên theo quan điểm của việc điều hoà áp lực thẩm thấu, mang cá là một bộ phận mở, qua đó nước có thể vào ra tùy theo sự chênh lệch về áp suất thẩm thấu giữa dịch bên trong và bên ngoài cơ thể.

Do thẩm thấu cá nước ngọt luôn tiếp nhận nước từ môi trường xung quanh và do đó cần phải loại trừ lượng nước dư thừa. Quá trình này được thực hiện nhờ sự siêu lọc với tốc độ lớn qua rất nhiều cầu thận, tạo ra một số lượng lớn nước tiểu cực kỳ loãng. Nước tiểu tạo ra chủ yếu là nước bởi vì muối được tái hấp thu một cách tích cực ở các ống thận. Muối bị mất đi rất ít đó là nhờ cơ chế hấp thu tích cực ở mang. Thận không giữ vai trò quan trọng trong việc tiết các chất thải có nguồn gốc nitơ bởi vì chúng chủ yếu bị loại trừ dưới dạng amoniac bằng cách khuếch tán qua bề mặt của mang.

Cá biển thường có dịch mang loãng hơn so với môi trường bên ngoài và có xu hướng mất nước đi do thẩm thấu. Hiện tượng này có thể được coi là "khát nước sinh lý" và cần phải có các cơ chế giữ nước có hiệu quả. Các cơ chế này hoàn toàn khác nhau ở cá biển chủ yếu như sẽ mô tả dưới đây :

1. **Cá sụn.** Cá sụn ví dụ như cá mập và cá chó có khả năng chịu được nồng độ urê trong máu cao hơn 150 lần so với các loài động vật có xương sống khác. Điều này tạo ra nồng độ thẩm thấu trong máu cao hơn và có thể giảm sự chênh lệch áp suất thẩm thấu ở mang xuống tới không. Ngoài sự tái hấp thu urê không bình thường, chức năng thận của chúng cũng giống như động vật có vú.

2. **Cá xương.** Cá xương ví dụ như cá thu và cá mòi thay thế lượng nước mất đi qua mang bằng việc uống nước biển, do đó cơ thể chúng cần phải có các cơ chế chống lại lượng muối dư thừa. Cơ chế quan trọng nhất là sự bài tiết tích cực muối dư thừa diễn ra ở mang, đó là đảo ngược sự bơm muối có ở cá xương nước ngọt. Thận của loài cá xương nước mặn thải ra rất ít nước và thường có ít cầu thận. Các sản phẩm dư thừa được bài tiết ra một cách chọn lọc từ máu ở các tế bào ống thận và sự siêu lọc không diễn ra. Một hậu quả nữa của hiện tượng khát sinh lý đó là không có khả năng bài tiết các sản phẩm dư thừa có nguồn gốc nitơ ví dụ

như amoniac. Amoniac là một chất độc cần phải được hoà loãng bằng một số lượng lớn nước để đào thải ra ngoài. Để tránh bị độc, amoniac được biến thành chất không độc là treimetylamin oxyt, chất này được thận thải ra ngoài. Loài cá xương di cư, ví dụ như cá chình, cá hồi có thể thay đổi môi trường bên ngoài, từ nước mặn sang nước ngọt và ngược trở lại. Khả năng này của chúng cho đến nay vẫn còn được hiểu rất ít, nhưng người ta đã biết có hai bộ gen riêng biệt tham gia vào việc điều hoà thẩm thấu.

Những động vật có vú sống ở sa mạc

Các loài động vật có vú sống ở sa mạc có khả năng kiểm soát được lượng nước mất đi trong môi trường sống khô cằn. Ví dụ như lạc đà có một số biến đổi sinh lý đặc trưng đối với cuộc sống sa mạc. Nó có thể ăn thức ăn khô và một lần có thể uống một lượng nước tương đương với 33% trọng lượng cơ thể của nó. Sự hấp thụ nước từ ống tiêu hoá diễn ra rất chậm để tránh hiện tượng hoà loãng máu. Cần phải chú ý rằng các quá trình hoá học của hô hấp tạo ra rất nhiều nước. Ở lạc đà, "nước hô hấp" (bù thêm vào lượng nước ở trong thức ăn) nhiều tới mức mà trong mùa đông, là mùa có các loại cây xanh, lạc đà không cần phải uống. Trong khi đó vào mùa hè lạc đà thỉnh thoảng mới uống. Bướu của lạc đà là nơi dự trữ mỡ, nó có thể tăng chuyển hoá để tạo ra nước khi thiếu.

Một biến đổi quan trọng nữa, rất phổ biến ở nhiều loài động vật có vú sống ở sa mạc có liên quan tới quai Henle và các ống góp của thận. Chúng dài hơn rất nhiều so với các loài động vật có vú khác và có thể tạo ra nước tiểu với đậm độ cao. Mặc dù đã thích nghi với việc giữ nước, cơ chế trên cũng làm tăng khả năng của lạc đà trong việc bài tiết muối, do đó lạc đà có thể uống nước muối (tới 75% nước biển). Cũng như các loài nhai lại khác (bài 14), sự bài tiết các chất có nguồn gốc nitơ giảm đi do urê được bài tiết vào trong ống tiêu hoá. Vi khuẩn trong dạ cỏ chuyển urê thành protein, sau đó protein được sử dụng như thức ăn.

Những loài thực vật ra hoa

Cũng giống như tất cả các sinh vật khác sống trên mặt đất, các loài thực vật ra hoa sống trên cạn đều phải giữ nước để tồn tại. Nước bị mất qua lá trong quá trình trao đổi khí và lượng nước vào cũng luôn được duy trì để đáp ứng nhu cầu vận chuyển các chất của thực vật cũng như duy trì cấu trúc.

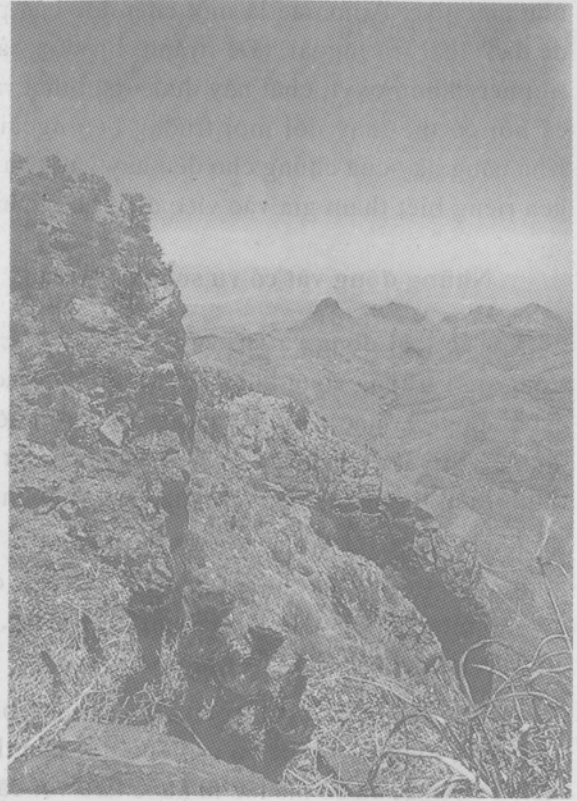
Nhìn chung thực vật có thể kiểm soát lượng nước mất đi nhờ đóng và mở khí khổng của chúng tùy theo điều kiện bên ngoài. Trong trường hợp cơ thể thực vật có quá nhiều nước, các tuyến thải nước đặc biệt gọi là hydrathod có thể xuất hiện (mô tả trong bài 32). Trong thời kỳ khô hạn, thực vật có thể ngừng hoạt động hay chết nhưng những hạt giống có thể dormancy khi các điều kiện thuận lợi xuất hiện. Sự khát sinh lý xuất hiện mỗi khi đất đóng băng, các loài cây gỗ và cây bụi sống trong vùng khí hậu ôn đới sống qua được mùa đông là nhờ rụng lá, bằng cách đó chúng có thể giảm lượng nước mất đi tới mức tối thiểu.

Cây có thể phân thành 3 nhóm tùy theo sự thích nghi của chúng đối với việc giữ nước :

1. Nhóm trung sinh. Đây là những cây sống ở khu vực thường xuyên được cung cấp nước. Chúng có thể rụng lá vào mùa đông hoặc chết đi khi gặp hạn hán nhưng nhìn chung bề mặt lá của chúng không thích ứng lắm với việc giữ nước (xem hình 20-10a).



Hình 20-10A. Cây trung sinh, cây hoa hướng dương.



Hình 20-10B. Cây chịu hạn, cây xương rồng.



Hình 20-10C. Cây chịu mặn, cây nước.

2. Nhóm chịu hạn. Đây là những thực vật đã có những biến đổi đối với việc giữ nước và đã được biệt hoá đối với cuộc sống trong những vùng khí hậu khô và nóng, những vùng mà mặt đất có thể bị hạn hán trong một thời gian dài. Ví dụ điển hình nhất của nhóm chịu hạn là cây xương rồng. Lá của chúng giảm đi để hình thành các gai không có tác dụng quang hợp trong khi đó thân cây phình ra nhờ các mô trữ nước (xem hình 20-10B). Rễ của chúng rất sâu để tìm tới các nguồn nước dưới lòng đất hoặc toả rộng để đón các giọt nước mưa rơi. Mặt ngoài của lá có một lớp biểu bì dày, không hoặc có rất ít khí khổng. Một số loài của nhóm chịu hạn còn có những biểu hiện thích nghi về sinh lý cũng như về cấu trúc. Ví dụ như cây xương rồng có một dạng quang hợp đặc biệt (mô tả trong bài 11) nó cho phép xương rồng chỉ mở khí khổng vào ban đêm.

3. Nhóm ưa muối. Đây là những cây đã có nhiều biến đổi để có thể chịu đựng được hiện tượng khát sinh lý do sống ở những vùng có nhiều muối quanh bờ biển. Ví dụ như nhiều dạng cây đước (mangrove). Với một vài đặc điểm giống như loài chịu hạn đã nói ở trên. Chúng thường có những sự thích nghi sinh lý để có thể chịu đựng muối cao và để hấp thu nước chống lại sự chênh lệch về nồng độ không có lợi.

Thực vật cũng giống như các loài động vật có khả năng điều hoà cân bằng nội môi. Khả năng này làm cho chúng có thể chịu được những thay đổi lớn hơn của môi trường và từ đó có thể phân bố trên một vùng sinh thái rộng hơn. Đó là một đặc điểm phổ biến đối với tất cả các loài sinh vật đã tiến hoá. Mức độ ổn định của nội môi càng lớn thì sinh vật càng dễ thích ứng với môi trường và phạm vi phân bố của chúng càng rộng. Trong bài tiếp theo sẽ mô tả một dạng điều hoà nội môi khác đó là khả năng điều hoà thân nhiệt.

21. DA VÀ ĐIỀU HOÀ THÂN NHIỆT

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này, bạn có thể :

- Phân biệt được các loài động vật biến nhiệt và hằng nhiệt, giải thích được những ưu, khuyết điểm trong sự thích nghi khác nhau của chúng.
- Giải thích được quá trình sinh nhiệt có ý nghĩa là gì.
- Mô tả những phương thức trao đổi nhiệt với môi trường bên ngoài bao gồm bức xạ, dẫn truyền, đối lưu và bay hơi.
- Mô tả được các chức năng của vỏ nhiệt và lõi nhiệt của cơ thể.
- Giải thích được tầm quan trọng của tỷ lệ giữa diện tích bề mặt và thể tích cơ thể đối với việc điều hoà thân nhiệt.
- Thống kê được các chức năng chủ yếu của da người.
- Vẽ và chú thích sơ đồ mô tả cấu trúc chi tiết của da người.
- Mô tả cấu trúc và chức năng của các thành phần da bao gồm biểu bì, chân bì, các cơ quan cảm giác, nang lông, tuyến bã và tuyến mồ hôi.
- Vẽ được sơ đồ tóm tắt các cơ chế điều hoà thân nhiệt ở người và giải thích các cơ chế này hoạt động như thế nào.
- Nêu được những ví dụ điển hình về sự thích nghi của các loài động vật sống trong các môi trường nóng và lạnh.

21.1. CÁC LOÀI ĐỘNG VẬT HẰNG NHIỆT VÀ BIẾN NHIỆT

Nhiệt độ không khí tự nhiên thay đổi trong khoảng từ -60°C hay thấp hơn ở các vùng cực tới khoảng 55°C ở vùng sa mạc Sahara. Nhiệt độ của nước trên bề mặt đại dương thay đổi từ -2°C ở Bắc cực và Nam cực tới khoảng 35°C ở những khu vực nông thuộc vịnh Péc-xic (Persian). Một vài sinh vật đã thích nghi với cuộc sống trong môi trường cực kỳ lạnh, trong khi đó một số khác lại thích nghi để có thể chịu đựng được những điều kiện nóng. Giới hạn thấp để có hoạt động kéo dài vào khoảng -2°C . Giới hạn trên đối với đa số các loài sinh vật là khoảng 40°C và một phần được quyết định bởi tính bền nhiệt của các enzym và có thể cũng bởi sự nóng chảy của các lipid trong cơ thể. Như đã giải thích trong bài 5, đa số các enzym đều bị biến tính hoàn toàn ở nhiệt độ 50°C mặc dù một số enzym khác bền vững hơn, ví dụ như trong trường hợp vi khuẩn phát triển ở trong nước có nhiệt độ 85°C ở các suối nước nóng.

Các sinh vật dùng hai biện pháp khác nhau để tồn tại trong những điều kiện cực nóng và cực lạnh, để cạnh tranh với các loài sống ở những khu vực ít biến đổi hơn. Một nhóm được gọi là các động vật biến nhiệt (ectotherm hay poikilotherm) - lấy nhiệt cho cơ thể chúng chủ yếu

từ môi trường xung quanh và thích nghi sinh lý để có thể chịu đựng được một phạm vi nhiệt độ cơ thể rất rộng. Các cơ thể đơn bào, thực vật, nấm, các động vật không xương sống và nhiều loài động vật có xương sống bao gồm cả cá, ếch nhái và bò sát đều thuộc những sinh vật biến nhiệt. Nhiệt độ bên trong cơ thể đơn bào thường ngang bằng với nhiệt độ môi trường, nhưng các sinh vật biến nhiệt lớn có khả năng duy trì nhiệt độ cơ thể của chúng cao hơn môi trường xung quanh một vài độ nhờ các hoạt động tập tính. Đây là kiểu **điều nhiệt theo tập tính**. Ví dụ như một con kỳ nhông muốn sưởi ấm vào sáng sớm thường phơi mình ra nắng, hấp thu nhiệt lượng từ những tia nắng mặt trời. Vào ban ngày để tránh nhiệt độ cơ thể tăng cao quá mức nó ngẩng đầu lên quay về phía mặt trời hoặc đi tìm bóng râm. Bằng cách này con kỳ nhông có thể giữ cho nhiệt độ cơ thể của nó gần với nhiệt độ cực thuận đối với hoạt động của nó ở trong ngày. Tuy nhiên khi đêm đến, cơ thể của nó mất dần nhiệt và con kỳ nhông trở nên lười nhác, nó chuyển động chậm chạp và lờ đờ.

Các động vật **hằng nhiệt** (endotherm hay homoiotherm) tạo ra từ bên trong cơ thể phần lớn nhiệt độ cho cơ thể của chúng và có những cơ chế sinh lý duy trì một nhiệt độ cơ thể hằng định. Người ta gọi đó là **sự điều nhiệt sinh lý**. Chỉ có chim và động vật có vú mới thuộc vào nhóm này. Ưu điểm chính của hằng nhiệt đó là cung cấp các điều kiện gần như là cực thuận đối với những phản ứng có enzym tham gia. Do đó sự chuyển hoá của cơ thể có thể rất tinh vi và phức tạp. Các động vật hằng nhiệt có các cơ chế điều hoà cân bằng nội môi hiệu quả nhất và có mức điều hoà nội môi lớn nhất đối với các chức năng cơ thể của chúng. Ví dụ như cơ và thần kinh hoạt động tốt nhất ở nhiệt độ 35-40°C. Quá trình phối hợp hoạt động và cảm giác cũng được tăng cường ở nhiệt độ này, cho phép các động vật hằng nhiệt trở thành các thú săn mồi có hiệu quả hoặc là những động vật ăn cỏ có khả năng tránh không bị bắt. Mặt khác, các động vật hằng nhiệt yêu cầu phải có một lượng năng lượng đi vào cơ thể lớn hơn rất nhiều so với các động vật biến nhiệt và chúng buộc phải dành nhiều thời gian để tìm kiếm thức ăn. Thông thường tối thiểu khoảng 80% năng lượng giải phóng ra từ thức ăn được dùng để duy trì nhiệt độ cơ thể. Ở nơi cư trú khi mà thức ăn khan hiếm, ví dụ như ở sa mạc các động vật biến nhiệt cạnh tranh một cách rất thành công với các động vật hằng nhiệt, chúng không được coi là những động vật nguyên thủy hay những động vật thích nghi kém.

21.2. THU VÀ MẤT NHIỆT

Để giữ cho nhiệt độ cơ thể nằm trong giới hạn tồn tại, cơ thể cần phải giữ được mối cân bằng giữa thu nhiệt và mất nhiệt. Nhiệt được sinh ra trong các mô của cơ thể như là kết quả của quá trình hô hấp và các phản ứng giải phóng năng lượng. Đó là quá trình **sinh nhiệt** và là nguồn nhiệt chủ yếu đối với các động vật hằng nhiệt. Tốc độ sản sinh nhiệt được gọi là tốc độ chuyển hoá của cơ thể (xem bài 16). Nhiệt có thể mất đi hay thu được qua các lớp bề mặt của cơ thể bằng các cách sau đây :

1. Bức xạ. Bức xạ nhiệt là một quá trình trong đó năng lượng dưới dạng bức xạ điện từ của những bước sóng hồng ngoại phát ra từ một bề mặt nóng và đi theo các hướng khác nhau. Lượng nhiệt phát ra hay thu vào phụ thuộc vào nhiệt độ của bề mặt và các đặc điểm khác như màu sắc, chất liệu. Một bề mặt có màu xám nhận và mất nhiệt bằng con đường bức xạ rất nhanh trong khi đó một bề mặt có màu sáng hấp thu và phát nhiệt ra rất chậm. Không khí hầu như không hấp thu bức xạ nhiệt và là một vật cản đối với việc truyền nhiệt từ vật này sang vật khác.

Các động vật biến nhiệt hấp thụ năng lượng mặt trời phát ra trực tiếp bằng việc phơi nắng hay gián tiếp từ đá và các vật thể khác. Một số loài kỳ nhông có thể thay đổi màu da của chúng bởi các tế bào sắc tố. Các tế bào này giãn ra để tạo ra một bề mặt xám màu vào sáng sớm và co lại tạo thành một màu sáng hơn ở trong ngày. Các động vật hằng nhiệt thường mất nhiệt bằng bức xạ. Ví dụ như trong những điều kiện bình thường có khoảng 60% toàn bộ nhiệt mất đi của một con người diễn ra theo cách này.

2. Dẫn truyền. Sự dẫn truyền nhiệt xuất hiện giữa các vật thể diễn ra qua sự tiếp xúc trực tiếp. Không khí là chất truyền nhiệt kém nhưng nước là một chất truyền nhiệt tốt, do đó truyền nhiệt bằng cách dẫn truyền là phương pháp trao đổi nhiệt quan trọng nhất đối với các loài động vật sống dưới nước. Nhiều loài động vật sống trên cạn tăng cường mất nhiệt trong những điều kiện nóng bằng cách ngâm mình trong nước. Dẫn truyền có thể là một phương pháp trao đổi nhiệt quan trọng đối với các loài động vật biến nhiệt sống trên cạn qua tiếp xúc trực tiếp với đất, nhưng sự mất nhiệt bằng con đường dẫn truyền của các loài động vật hằng nhiệt sống trên cạn thường rất nhỏ.

3. Đối lưu. Đối lưu xuất hiện khi một dòng không khí hay nước chảy qua bề mặt của cơ thể. Không khí được cơ thể một động vật sống trên cạn sưởi ấm bay lên cao và thường xuyên được thay thế bằng luồng không khí mát hơn. Lông vũ, lông mao và quần áo giữ lại một lớp không khí thường xuyên bên cạnh cơ thể do đó ở các động vật hằng nhiệt đối lưu thường chỉ là một phương pháp trao đổi nhiệt thứ yếu.

4. Bay hơi. Một cơ thể không thể nào thu được nhiệt bằng bay hơi nhưng bay hơi lại là một phương pháp mất nhiệt quan trọng ở đa số các loài động vật sống trên cạn. Sự thay đổi trạng thái từ lỏng sang hơi cần phải có một lượng năng lượng nhất định gọi là **nhiệt lượng ẩn của bay hơi**. Khi nước bay hơi khỏi bề mặt cơ thể, năng lượng cần thiết được lấy đi khỏi các mô của cơ thể. Nhiệt lượng ẩn này thay đổi cùng với nhiệt độ của da nhưng ở 30°C thì cứ một cm^3 nước bay hơi lấy đi 2,45 KJ nhiệt lượng và tạo ra một hiệu ứng làm lạnh đáng kể.

Cả loài động vật hằng nhiệt và biến nhiệt đều có xu hướng hạn chế mất nước xuống mức tối thiểu nhưng cả hai đều có thể tăng mất nhiệt bằng bay hơi ví dụ như bằng thở gấp trong những điều kiện quá nóng. Lượng nhiệt mất đi bằng bay hơi thường chiếm khoảng 35-40% toàn bộ nhiệt, nhưng con số này có thể tăng lên rất nhiều trong điều kiện nóng bức.

Cơ thể động vật có thể được coi là có hai phần, phần lõi nhiệt ở trung tâm trong đó nhiệt được sinh ra và giữ lại, phần vỏ nhiệt ở bên ngoài bao gồm da và các mô nằm ở nông. Lượng nhiệt mất đi hay thu được qua lớp vỏ phụ thuộc vào bản chất và bề dày của nó và cũng phụ thuộc vào tỷ lệ giữa diện tích bề mặt cơ thể so với thể tích. Các cơ thể nhỏ, có diện tích bề mặt lớn hơn một cách tương đối so với thể tích, khác với cơ thể lớn và vì thế sự trao đổi nhiệt với môi trường xung quanh chúng nhanh hơn rất nhiều.

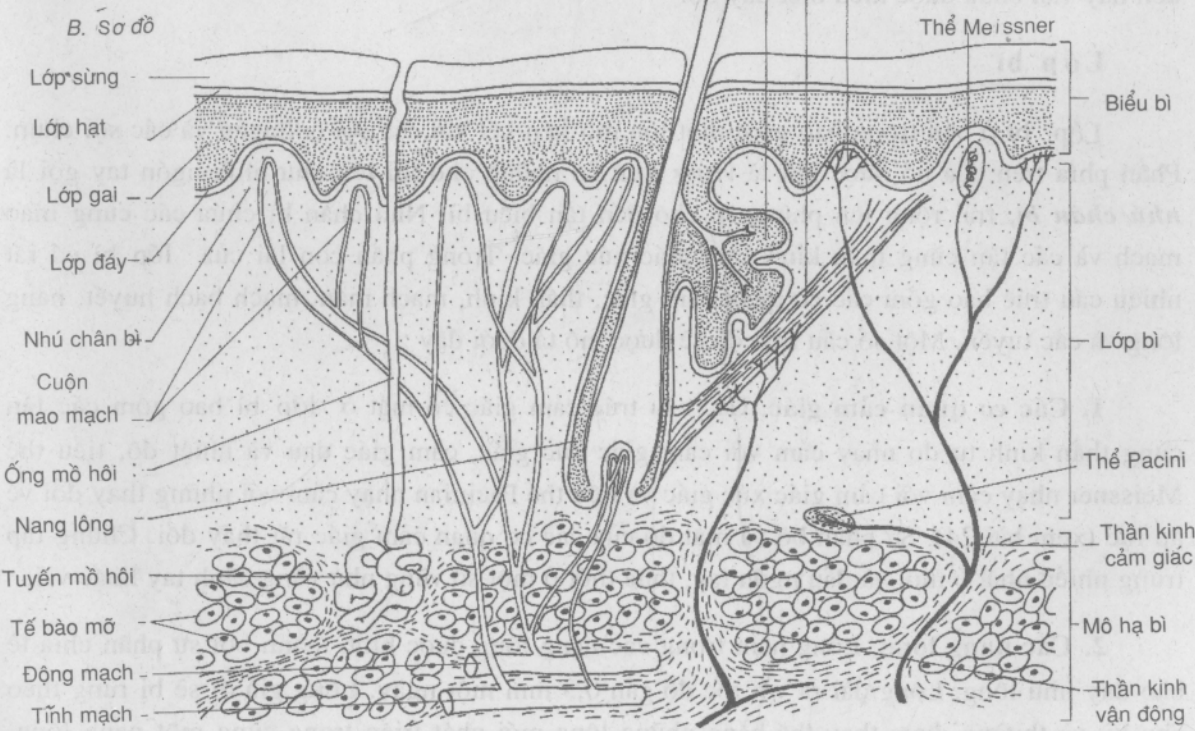
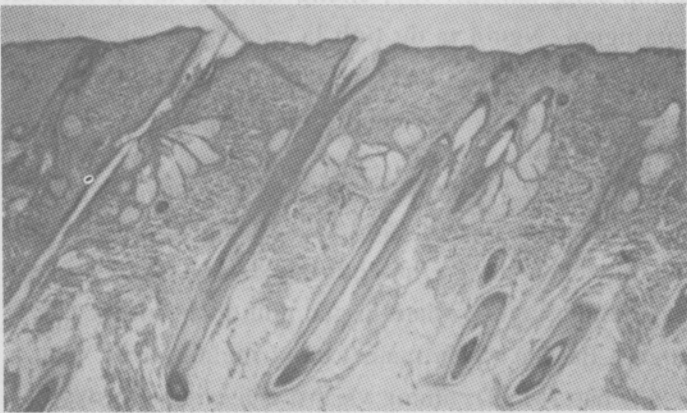
Ở các loài hằng nhiệt, sự điều hoà thân nhiệt có liên quan đến những thay đổi đặc điểm của vỏ nhiệt, làm tăng hay giảm mất nhiệt. Cơ quan quan trọng nhất của sự điều nhiệt ở các loài động vật có vú là da. Cấu trúc của da người được mô tả trong phần tiếp theo và cần phải được hiểu rõ trước khi trình bày các cơ chế sinh lý trong điều hoà thân nhiệt ở người và các loài động vật có vú khác.

21.3. DA NGƯỜI

Da của người lớn có diện tích bề mặt vào khoảng 2 m². Bề dày của nó thay đổi từ 0,5 mm ở đa số các khu vực tới 3 mm ở gót chân. Da rất dai và đàn hồi tạo ra một sự bảo vệ về cơ học cho các mô ở bên dưới. Hơn nữa, nó là diện cảm giác chủ yếu, nó sản sinh ra vitamin D, che chắn cho cơ thể khỏi bức xạ cực tím có hại, ngăn không cho vi khuẩn và các vi sinh vật khác xâm nhập (chức năng bảo vệ này được mô tả trong bài 19). Da giữ vai trò rất quan trọng trong điều hoà thân nhiệt.

Hai khu vực ngăn cách nhau là *biểu bì* và *chân bì* rất dễ nhận thấy ở một lát cắt theo chiều thẳng đứng của da người (xem hình 21.1).

A. Ảnh hiển vi quang học



Hình 21-1. Cấu trúc hiển vi da người

Biểu bì

Biểu bì là lớp ngoài cùng, gắn chặt với chân bì - lớp mô liên kết nằm bên dưới và bản thân nó bao gồm một vài lớp tế bào. **Lớp đáy** gấp nếp lồi lõm nhiều lần bao gồm chỉ một lớp tế bào có khả năng phân chia. Sự phân chia tạo ra các tế bào mới, chúng bị đẩy lên phía trên và dần dần đi qua các lớp còn lại trước khi bị tróc đi khỏi bề mặt của da. Cả lớp đáy và **lớp gai** chứa từ 8-10 lớp tế bào và tạo nên lớp mầm của da. Tiếp theo là lớp tế bào thứ 3 - **lớp hạt**, nó bao gồm một vài lớp tế bào dẹt chứa các hạt **ketatohyalin**. Nhân của những tế bào này bắt đầu tan ra khi keratohyalin trước nhất biến thành **eleidin ở lớp sáng** (stratum lucidum) và cuối cùng thành lớp protein **keratin** không thấm nước, chúng lấp đầy các tế bào của lớp ngoài cùng là **lớp sừng**. Các tế bào chết hình dẹt của lớp sừng tạo nên vảy, chúng thường xuyên tróc đi. Phần lớn bụi trong gia đình là vảy da của người. Người ta dự tính là các tế bào biểu bì của người mất khoảng 27 ngày để có thể di chuyển từ lớp nền da đến bề mặt, do đó phụ thuộc vào bề dày của nó mà toàn bộ biểu bì có thể được thay thế trong khoảng thời gian này.

Màu của da do các sắc bào (melanocyte) nằm ở dưới hay ở giữa các tế bào đang phân chia của lớp đáy quyết định. Sắc tố đen melanin tạo ra bởi các tế bào này được các tế bào trong các phần còn lại của biểu bì hấp thu, che chắn cho cơ thể khỏi bức xạ cực tím. Số lượng các tế bào sắc tố ở những người thuộc các chủng tộc khác nhau thì gần như nhau, nhưng các tế bào này hoạt động mạnh hơn ở những người da đen và da màu. Lượng melanin sản xuất ra tăng lên bởi các hormone kích thích các sắc bào (MSH), nhưng vai trò của hormone này cho đến nay vẫn chưa được hiểu biết đầy đủ.

Lớp bì

Lớp bì ở bên trong bao gồm một lớp mô liên kết với các sợi collagen và các sợi chun. Phần phía trên của nó được gọi là **vùng nhú** có những chỗ lồi lên như hình ngón tay gọi là **nhú chân bì**, trải rộng lên phía trên cho đến tận biểu bì. Nhú chân bì chứa các cung mao mạch và các tận cùng thần kinh cảm giác xúc giác. Trong phần còn lại của lớp bì có rất nhiều cấu trúc bao gồm các cơ quan cảm giác, thần kinh, mạch máu, mạch bạch huyết, nang lông và các tuyến. Một số cấu trúc đó sẽ được mô tả dưới đây :

1. **Các cơ quan cảm giác.** Các cấu trúc cảm giác có mặt ở lớp bì bao gồm các tận cùng thần kinh tự do nhạy cảm với cảm giác xúc giác, cảm giác đau và nhiệt độ, tiểu thể Meissner nhạy cảm với cảm giác xúc giác và tiểu thể Pacinian nhạy cảm với những thay đổi về áp lực (xem bài 24). Sự phân bố và mật độ của các cơ quan cảm giác rất thay đổi. Chúng tập trung nhiều nhất ở môi và đầu ngón tay, thưa thớt ở một số vùng như vùng cánh tay hoặc vai.

2. **Các nang lông.** Lông nằm trong các nang lông được hình thành bởi sự phân chia tế bào đáy nhú lông. Lông dài ra với tốc độ gần 0,3 mm một ngày. Lông già đi sẽ bị rụng theo chu kỳ và thường được thay thế bằng những lông mới phát triển trong cùng một nang lông. Bệnh hói là do mất đi nhiều các nang lông hoạt động. Nang lông nằm chéo góc so với bề mặt

của da nhưng được gắn với những dải cơ gọi là **cơ dựng lông**. Các cơ này có thể co để giữ cho thân lông dựng đứng trên bề mặt của da tạo ra hiện tượng "nổi da gà". Lông trên mình hoàn toàn không có tác dụng trong điều hoà thân nhiệt ở người, nhưng ở động vật, lớp lông mao dựng lên giữ lại một lớp không khí dày hơn có tác dụng như một lớp ngăn cách giảm mất nhiệt.

3. Các tuyến bã. các tuyến bã thường thấy ở bên trong nang lông và tiết ra một thứ dịch dạng dầu gọi là bã nhờn. Nó giúp cho lông và bề mặt của da không thấm nước và luôn mềm mại. Nó còn có thể có tác dụng ngăn ngừa sự phát triển của các vi khuẩn có hại.

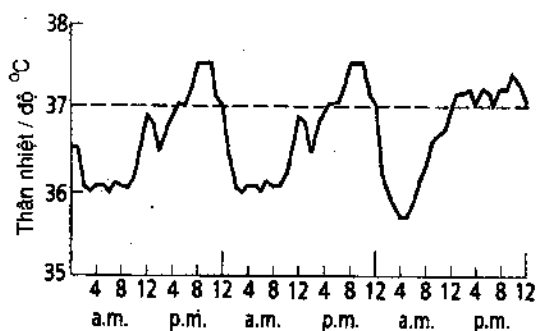
4. Các tuyến mồ hôi. Có hai loại tuyến mồ hôi đó là tuyến apocrine và tuyến eccrine.

Chúng có chức năng hoàn toàn khác nhau. Các tuyến apocrine thấy nhiều ở da vùng hớ nách, vùng háng của người và xung quanh núm vú, chúng tiết ra một thứ dịch trắng nhờ nhờ chứa các chất hoá học gọi là pheromon.

Ở nhiều loài động vật có vú, pheromon được dùng như là các tín hiệu hoá học để đánh dấu lãnh thổ hay thu hút bạn tình và ở người một cách vô thức có thể nó cũng giữ vai trò đó. Mùi hôi của cơ thể thường bay ra khi chất tiết apocrin bị vi khuẩn phân huỷ. Thật buồn cười là mùi này đôi khi phải dùng nước hoa át đi nhưng nước hoa lại chứa chất tiết pheromon lấy từ các tuyến apocrine của các loài động vật có vú khác. Các tuyến apocrin ở tai ngoài có biến đổi đi đôi chút và tạo ra **ráy tai**.

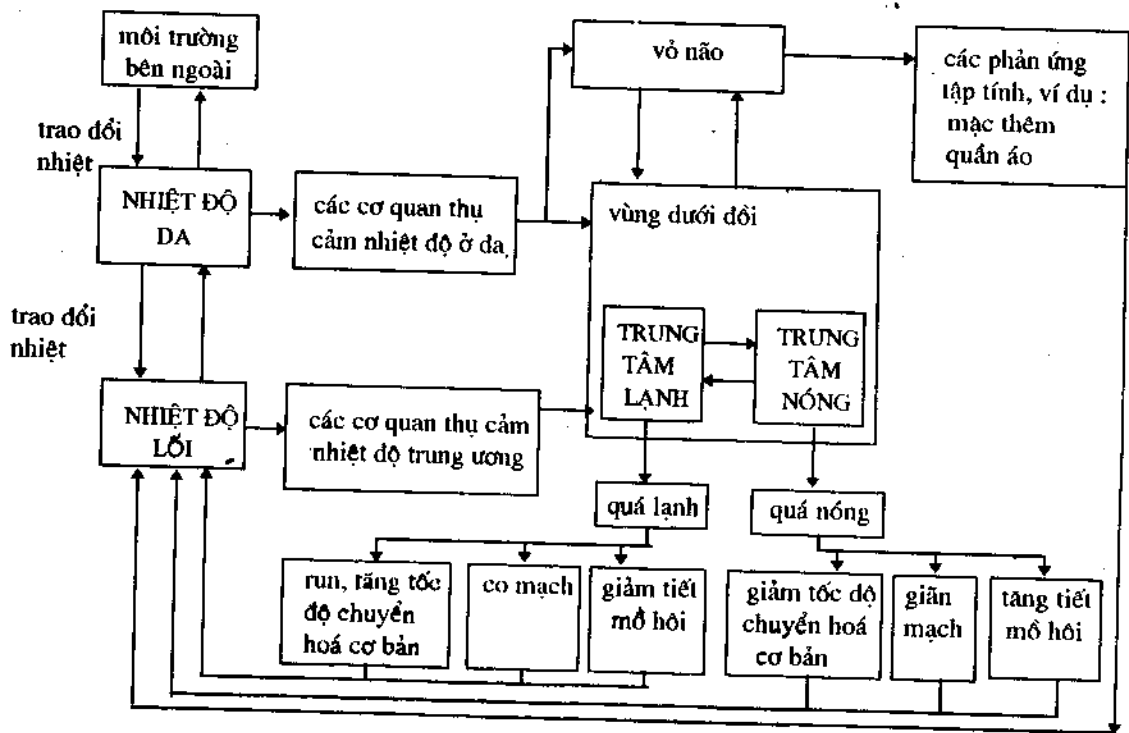
Các tuyến eccrine tạo ra một thứ dịch lỏng gọi là mồ hôi. Các tuyến này có rất nhiều ở da người nhưng không có ở da số các loài động vật có vú có lông, trừ những diện ma sát như bàn tay, bàn chân của loài tinh tinh và loài khỉ.

Dưới lớp chân bì là một lớp mô hạ bì chứa rất nhiều tế bào mỡ. Các tế bào này tích mỡ lại và tạo nên một lớp ngăn cách quan trọng ngăn cho cơ thể không bị mất nhiệt và còn là một tấm đệm bảo vệ cơ thể khỏi những tác động cơ học.



Hình 21-2. Biến thiên thân nhiệt người trong ngày. a.m = sáng, p.m = chiều

21-4. ĐIỀU HOÀ NHIỆT ĐỘ CƠ THỂ

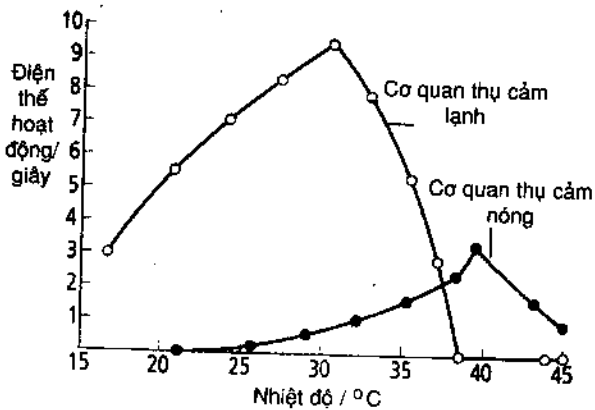


Hình 21-3. Tóm tắt sự điều hoà nhiệt độ của cơ thể con người.

Người lớn bình thường duy trì lõi nhiệt của cơ thể trong phạm vi $36-37,5^{\circ}\text{C}$. Tuy nhiên cũng tùy theo từng người ví dụ trẻ em thường có nhiệt độ cơ thể cao hơn nam giới. Thay đổi nhiệt độ trong ngày trong phạm vi $1,5^{\circ}\text{C}$ có thể thấy ở bất kỳ một người bình thường nào (xem hình 21-2). Nhiệt độ phần lõi cơ thể luôn giữ trong phạm vi này bất chấp những thay đổi nhiệt độ của môi trường bên ngoài nhờ những cơ chế điều hoà chính xác. Điều này đặc biệt quan trọng trong việc ngăn ngừa nhiệt độ cơ thể quá cao. Đa số con người ta lên cơn co giật ở nhiệt độ 41°C trong khi đó nhiệt độ cơ thể trên 43°C là gây tử vong.

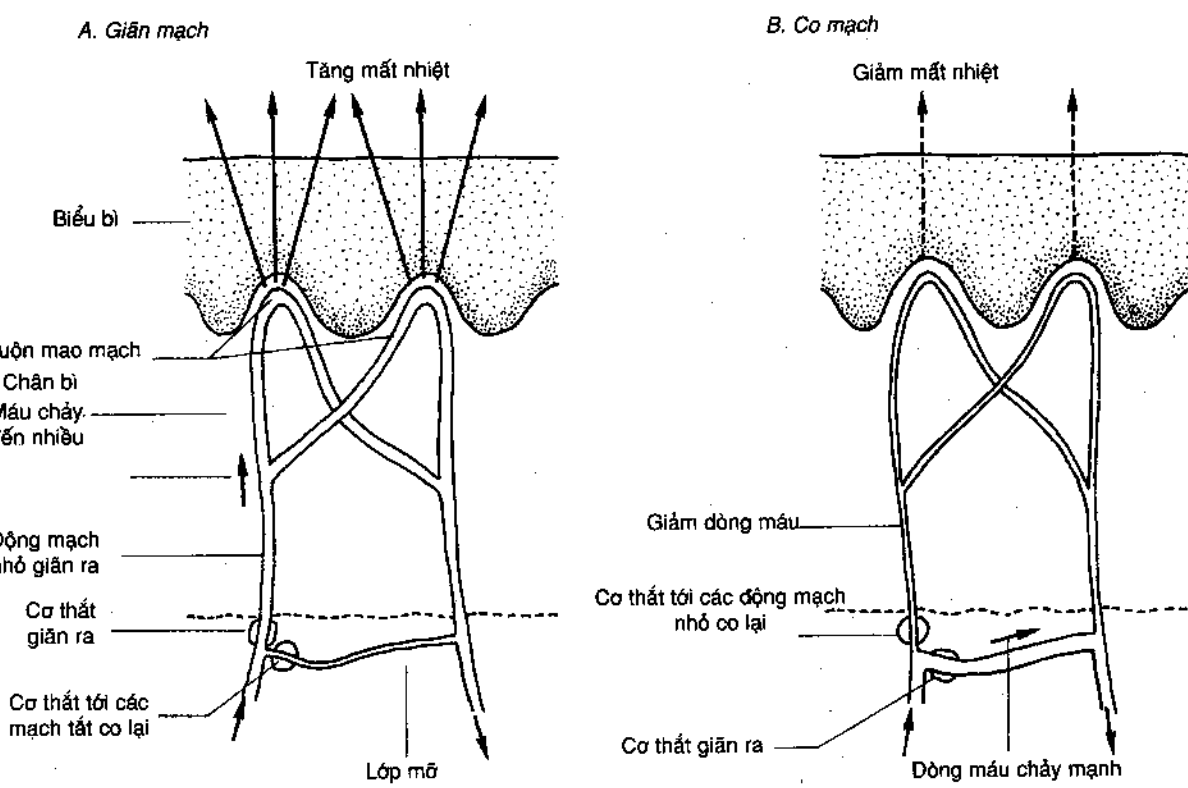
Các cơ chế điều hoà thân nhiệt ở người được tóm tắt trong hình 21-3. Bất kỳ lúc nào thì cân bằng giữa thụ nhiệt và mất nhiệt đều phải được duy trì. Điều này có thể đạt được bằng cách tăng sinh nhiệt khi trời lạnh và điều hoà tốc độ mất nhiệt khỏi cơ thể.

Những điều chỉnh này thực hiện được là nhờ nhiệt độ của cơ thể thường xuyên được các cơ quan cảm giác nhiệt gọi là các cơ quan thụ cảm nhiệt độ tiếp nhận. Có hai dạng cơ quan thụ cảm nhiệt ở da (xem hình 21-4).



Hình 21-4. Phản ứng của các cơ quan thụ cảm lạnh và nóng

Các cơ quan thụ cảm về lạnh có đáp ứng cực đại ở nhiệt độ 30°C, trong khi đó các cơ quan thụ cảm nóng có đáp ứng cực đại vào khoảng 40°C. Tín hiệu từ các cơ quan thụ cảm này được truyền đến vùng dưới đồi và vùng vỏ não gây ra cảm giác lạnh và nóng (xem hình 21-3). Nhiệt độ của phần lõi cơ thể được các cơ quan thụ cảm nhiệt độ trung ương nằm ở vùng dưới đồi tiếp nhận.



Hình 21.5. Giãn mạch và co mạch

Các cơ quan thụ cảm này phản ứng lại đối với những thay đổi nhiệt độ của máu chảy qua. Vùng dưới đồi là nơi được coi là chứa hai trung khu điều hoà nóng và lạnh nằm riêng rẽ, trung khu này ức chế hoạt động của trung khu kia, do đó chúng không thể nào hoạt động cùng một lúc. Phụ thuộc vào các tín hiệu đến cơ quan cảm giác, hai trung tâm có thể tạo ra một loạt các phản ứng tương ứng như sẽ trình bày dưới đây:

1. Sinh nhiệt. Các phản ứng hoá học của quá trình chuyển hoá tạo ra nhiệt lượng, đặc biệt là ở trong các cơ quan hoạt động mạnh như gan. Lượng nhiệt giải phóng ra theo cách này không thể nào thấp hơn một mức năng lượng tối thiểu gọi tốc độ chuyển hoá cơ bản (xem bài 16). Mặt khác, sinh nhiệt được tăng cường bởi quá trình co cơ khi hoạt động. Sự co cơ nhanh và lặp lại liên hồi gọi là sự run và là một biện pháp có hiệu quả trong việc giúp cho cơ thể tránh tụt nhiệt độ trong điều kiện lạnh.

Tốc độ chuyển hoá còn bị ảnh hưởng của hoocmon, đáng chú ý là adrenalin và tyroxin. Các hoocmon này có thể có một phần vai trò trong điều chỉnh dài hạn hay trong sự thích nghi với những điều kiện mới nhưng chúng có vai trò rất ít trong các phản ứng ngắn hạn.

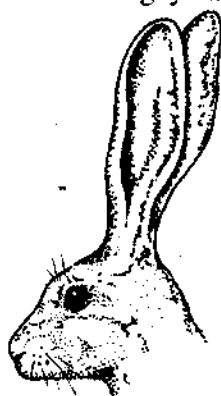
2. Giãn mạch và co mạch. Nhiệt độ truyền từ phần lõi nhiệt của cơ thể đến các lớp bề mặt chủ yếu bằng đường máu. Trong những điều kiện nóng, các động mạch nhỏ đi đến các cung mao mạch của da giãn ra cho phép một lượng máu lớn chảy qua. Phản ứng này được gọi là giãn mạch (xem hình 21.5B). Như đã thấy, các động mạch nhỏ dẫn đến các cung mao mạch co lại bởi các cơ thất làm cho máu chảy qua những mạch tắt nằm ở lớp dưới da. Bằng cách đó hầu như nhiệt không bị mất đi. Ở một vài phần của cơ thể, máu chảy đến da có thể giảm tới 99%, ví dụ như trong trường hợp ngón tay bị lạnh.

3. Ra mồ hôi. Sự mất nhiệt bằng con đường bay hơi từ bề mặt của da xuất hiện thường xuyên bởi sự khuếch tán của nước qua da. Lượng nước cơ thể mất đi khoảng $600 - 800 \text{ cm}^3$ một ngày và được gọi là **ra mồ hôi không cảm thấy**. Trong điều kiện nóng, mất nhiệt bằng con đường bay hơi được tăng cường bởi sự tiết mồ hôi từ các tuyến. Mồ hôi là một dung dịch rất loãng chứa muối urê và axit lactic. Trong điều kiện cực nóng một ngày có thể ra đến 12 lít mồ hôi và bay hơi khỏi bề mặt cơ thể. Bằng cách điều chỉnh lượng mồ hôi, lượng nhiệt mất đi luôn được kiểm soát bất chấp những thay đổi nhiệt độ của môi trường bên ngoài. Khi nhiệt độ bên ngoài vượt quá nhiệt độ của phần lõi, bay hơi trở thành phương pháp mất nhiệt duy nhất. Trong điều kiện khô hanh, một người có thể chịu đựng được nhiệt độ 120° mà nhiệt độ ở vùng lõi không bị tăng lên. Mặt khác, nếu không khí oi bức, sự bay hơi giảm đi hay ngừng lại nhiệt độ cơ thể tăng lên rất nhanh, ngang bằng với nhiệt độ của môi trường bên ngoài trong phạm vi từ $40 - 55^\circ\text{C}$.

Các cơ chế sinh lý của sự điều hoà nhiệt là những ví dụ điển hình của sự ổn định nội môi. Cũng giống như các cơ chế có liên quan với sự điều hoà áp suất thẩm thấu, các cơ chế này hoạt động và tạo ra một sự cân bằng động trong khi các điều kiện xung quanh luôn thay đổi. Hãy xem lại hình 21.3 và xác định lại các cơ quan thụ cảm, trung tâm điều hoà và các tác quan có liên quan. Các tác quan biến đổi nhiệt độ phần lõi của cơ thể, tạo ra sự kiểm soát ngược chiều hay một cung đóng như đã trình bày trong bài 20.

21.5. THÍCH NGHI SỐNG TRONG KHÍ HẬU NÓNG

Nhiệt độ bề mặt của cát trong vùng sa mạc Sahara có thể thay đổi từ 0°C vào nửa đêm đến 55°C vào giữa trưa. Rất ít sinh vật có thể chịu đựng được phạm vi nhiệt độ rộng như vậy. Đa số các động vật sống ở sa mạc có thể sống được là nhờ hạn chế hoạt động của chúng khi điều kiện thời tiết không thái quá. Ví dụ như chuột túi là loài động vật hoạt động chủ yếu về đêm. Ban ngày chúng thường nằm trong hang sâu, nơi mà nhiệt độ gần như không đổi.



A. Thỏ rừng lớn (*Lepus alleni*) sống ở Arizona



B. Thỏ rừng lớn đuôi đen (*L. californicus*) sống ở vùng Oregon



C. Thỏ có giấy di tuyết (*L. americanus*) sống ở Columbia thuộc nước Anh



D. Thỏ bắc cực (*L. arcticus*) sống ở vùng đông bắc vĩnh cửu

Hình 21.6. Biến đổi kích thước của tai ở loài thỏ rừng sống ở những vùng khí hậu khác nhau

Nhiều loài động vật có vú lớn hơn như lạc đà có lớp lông dày không thấm nước. Lớp lông này màu nhạt có tác dụng phản xạ nhiệt và cho phép nước bay hơi khỏi bề mặt của da, do đó nhiệt độ da giảm xuống. Tác dụng tương tự đôi khi cũng có thể đạt được bằng cách tăng diện tích bề mặt. Đó chính là lý do tại sao loài voi có tai lớn và các loài thỏ rừng thích nghi với những vùng khí hậu khác nhau lại có tai to nhỏ khác nhau (xem hình 21.6). Trong cả hai trường hợp, tai là nơi trao đổi nhiệt rất quan trọng. Có rất nhiều ví dụ về những thay đổi tương tự về kích thước và màu sắc của cơ thể theo khí hậu.

Các động vật biến nhiệt tránh nhiệt độ cao quá mức cũng theo cách tương tự. Một số loài bò sát và côn trùng đã thích nghi tốt với cuộc sống sa mạc, ở đó tốc độ chuyển hoá thấp giúp cho chúng có thể sống trong một khoảng thời gian dài mà không cần thức ăn. Các loài thực vật ở sa mạc như xương rồng về mặt điều hoà nhiệt thì chúng thích nghi rất kém, nhưng chúng lại thích nghi cao đối với sự giảm mất nước (xem bài 20).

21.6. THÍCH NGHI SỐNG TRONG KHÍ HẬU LẠNH

Các loài động vật có vú sống trong vùng khí hậu rất lạnh thường được ngăn cách với môi trường bởi một lớp mỡ dưới da rất dày. Khả năng giữ nhiệt của chúng thường được tăng cường bởi hình dáng và kích thước của cơ thể, chúng làm cho tỷ lệ giữa diện tích bề mặt và thể tích của cơ thể nhỏ đi. Ví dụ như cá voi, hải cẩu và gấu bắc cực có thân mình tròn trĩnh, bao gồm một lớp vỏ cách nhiệt ở bên ngoài bao phủ một phần lõi rất lớn ở bên trong. Những động vật không thích nghi theo cách này không thể nào sống được qua những mùa lạnh nhất, nếu như chúng không di cư sang những vùng ấm hơn hay phải ngủ đông.

Ngủ đông làm giảm đáng kể nhu cầu năng lượng của cơ thể và làm cho con vật có thể sống được khi không có thức ăn. Ngủ đông thấy ở một số nhóm động vật có vú bao gồm các loài ăn sâu bọ như nhím, các động vật gặm nhấm, dơi và gấu. Ở các loài động vật **ngủ đông sâu**, nhiệt độ cơ thể giảm xuống gần điểm đóng băng và cơ thể ngủ trong một khoảng thời gian dài, chúng tồn tại nhờ nguồn glycogen và mỡ dự trữ. Ở các loài động vật ngủ đông nông có nhiệt độ phần lõi cao hơn và thức dậy nhiều lần hơn, chúng thường ăn các thức ăn trước đây đã kiếm được và dự trữ ở trong tổ hay trong hang.

Những thay đổi về độ dài ngày và khí hậu làm xuất hiện những thay đổi về hormone, chúng làm giảm quá trình chuyển hoá và gây ra hiện tượng ngủ đông. Loài thú nửa chuột nửa sóc bắt đầu ngủ đông ở nhiệt độ dưới 16°C . Khi chuột ngủ, nhiệt độ phần lõi của nó dao động trong khoảng từ $30 - 35^{\circ}\text{C}$, nhưng khi nhiệt độ bên ngoài giảm xuống dưới không, tốc độ chuyển hoá giảm xuống rất nhanh. Run và phản ứng co mạch bị ức chế, nhiệt độ của cơ thể giảm xuống tới khoảng 4°C . Ở mức độ này cơ thể đạt được một sự hằng định của nội môi, do đó không khi nào nhiệt độ của phần lõi giảm xuống dưới 0°C cả.

Ích lợi của việc ngủ đông ở các loài động vật đôi khi cũng được áp dụng đối với người trong việc làm lạnh mô. Ví dụ như thận và tim dùng để ghép phải được làm lạnh, do đó chúng có thể sống được lâu hơn. Các tế bào của cơ thể thường bị huỷ khi đóng băng bởi vì cấu trúc của chúng sẽ bị vỡ ra khi đóng băng. Trong một số trường hợp, ví dụ như cất giữ tinh trùng, vấn đề này có thể được khắc phục bằng cách cho thêm glycerol vào.

22. NƠN VÀ XYNAP

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này, bạn có thể:

- Nêu được một cách ngắn gọn tầm quan trọng của nơon và xynap.
- Nêu được các đặc điểm cấu trúc cơ bản của nơon.
- Vẽ và chú thích một sơ đồ nơon vận động của động vật có xương sống và mô tả cấu trúc, chức năng các bộ phận chính của nó.
- Nói rõ vai trò của tế bào Soan (Schwann) trong việc hình thành bao myelin và chức năng của các tế bào thần kinh đệm.
- Mô tả hoạt tính điện của các nơon và kể tên theo trình tự các pha của một xung thần kinh.
- Mô tả sự truyền xung thần kinh ở những axon có myelin và không có myelin.
- Mô tả về hàm lượng ion ở bên trong và bên ngoài nơon, và sự liên quan về tính thấm của màng nơon với điện thế nghỉ và khi có xung kích thích.
- Mô tả được vai trò của bơm Na^+ , K^+ .
- Vẽ và chú thích sơ đồ của một tận cùng xynap điển hình, giải thích về sự dẫn truyền xung qua xynap.

22.1. GIỚI THIỆU

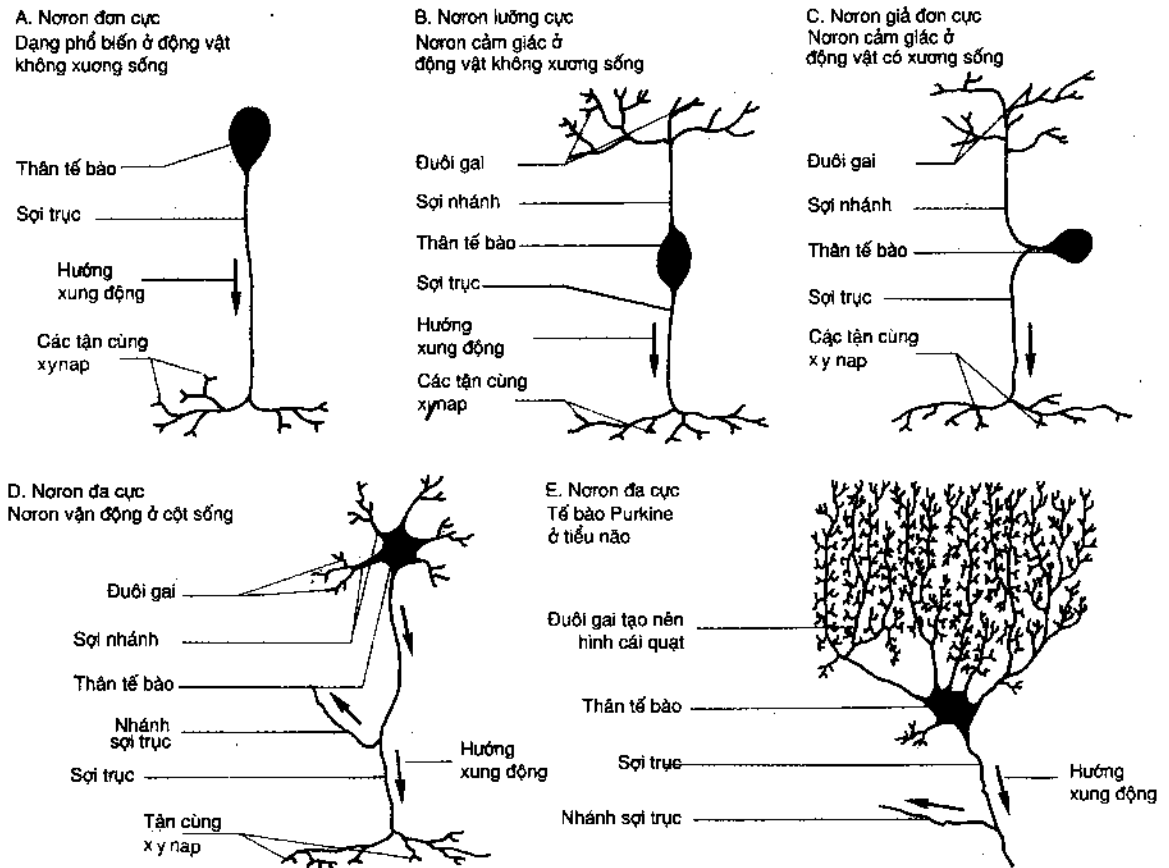
Đây là bài đầu tiên đề cập đến các hệ thống điều hoà của cơ thể tức là **hệ thần kinh** và **nội tiết**. Việc mô tả các hệ thống quan trọng và lý thú này sẽ được tiến hành theo trình tự, bắt đầu từ hệ thần kinh và cụ thể là từ các tế bào riêng rẽ góp phần cấu tạo nên hệ thần kinh. Hoạt động đơn giản nhất của hệ thần kinh ở bất kỳ loài vật nào cũng phụ thuộc vào sự truyền các tín hiệu điện gọi là các **xung thần kinh** đến hay đi ra khỏi những bộ phận khác nhau của cơ thể. Sự truyền tín hiệu này có liên quan với từng tế bào mang thông tin - đó là các nơon và các cấu trúc nhỏ bé là các **xynap**, chúng cho phép các xung thần kinh được truyền từ nơon này sang nơon khác. Bất kỳ cung phản xạ thần kinh nào dù đơn giản hay phức tạp cũng đều được cấu tạo từ một số nơon nối với nhau qua các xynap. Mục đích của bài học này là cung cấp những hiểu biết cơ bản về những bộ phận khác nhau đó.

22.2. CẤU TRÚC CƠ BẢN CỦA NƠON

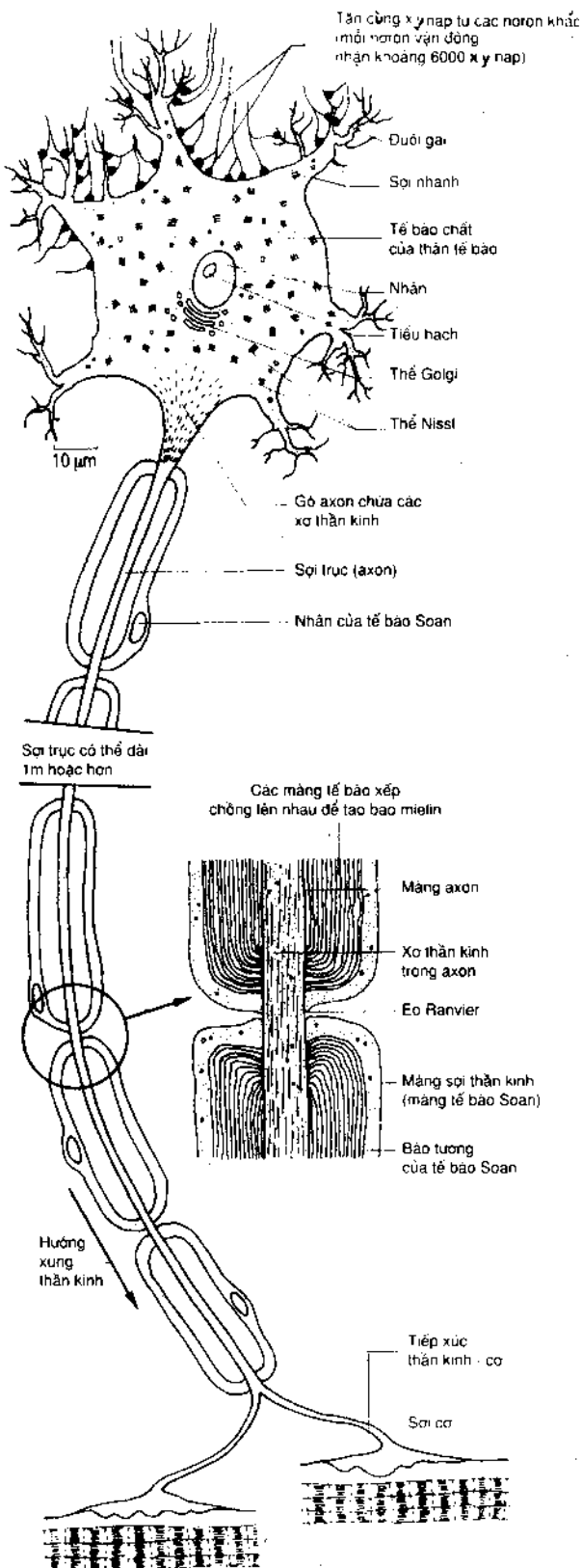
Đặc điểm cấu trúc nổi bật nhất của nơon là trong khi các nhánh của chúng có đường kính chỉ khoảng vài micromet thì có một số nhánh lại rất dài. Chiều dài này phụ thuộc vào vai trò của chúng trong hệ thần kinh. Ví dụ như các **nơon vận động** của động vật có xương sống dẫn truyền các xung thần kinh từ tuỷ sống tới các cơ khác nhau của cơ thể, qua đó điều hoà hoạt động của cơ. Do đó khi các điểm chi phối ở xa thì các nơon vận động phải có những sợi

rất dài. Ở các động vật lớn, neuron vận động có thể dài 1 mét hoặc hơn. Các neuron vận động chỉ phối các cơ ở chân con hươu cao cổ là một ví dụ điển hình về chiều dài. Các **neuron cảm giác** dẫn truyền các xung động từ cơ quan cảm giác tới tủy sống cũng thường là những tế bào có sợi dài. Mặt khác những sợi của neuron trung gian nối một trung khu này với một trung khu khác trong hệ thần kinh lại có thể rất ngắn.

Kích thước và hình dạng của neuron thuộc các loại khác nhau thay đổi khá nhiều. Hình 22.1 mô tả một số dạng neuron. Mặc dù rất đa dạng nhưng người ta vẫn xác định được một vài đặc điểm phổ biến trong cấu trúc của neuron. Những đặc điểm này được mô tả và chú thích trong hình 22.1A. Mỗi neuron đều có một chỗ phình to ra gọi là **thân tế bào** có chứa nhân. Mọc ra từ thân tế bào là một số nhánh to tam gọi là các **sợi thần kinh**. Hầu như tất cả các neuron đều có một **sợi trục (axon)** - đó là sợi dài nhất trong số các nhánh mọc ra. Axon giữ vai trò rất quan trọng bởi vì nó là nhánh duy nhất của neuron mang xung thần kinh ra khỏi thân tế bào. Mỗi xung động được axon dẫn truyền từ điểm xuất phát đến điểm tận cùng xác định. Đôi khi axon cũng phân ra vô số nhánh (gọi là **nhánh sợi trục**, hay **nhánh axon**), do đó xung thần kinh một neuron có thể đến nhiều tận cùng khác nhau. Đầu cuối của các axon và các nhánh axon lại có thể chia tiếp ra để tạo thành vô số các nhánh nhỏ hơn, mỗi nhánh đều tận cùng bằng một cục phình nhỏ. Những chỗ phình ra này là các **tận cùng xynap**, chúng nối với một neuron khác tạo thành một đường dẫn, do đó các xung động có thể được truyền từ một neuron sang một neuron-bên cạnh.



Hình 22.1. Các dạng hình thái neuron

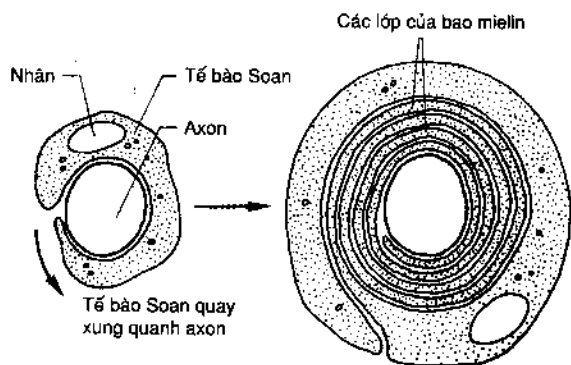


Hình 22-2. Cấu trúc một nơron vận động
ở động vật có xương sống

Nơron chỉ có một axon duy nhất đi ra khỏi tế bào gọi là **nơron đơn cực**. Như mô tả trong hình 22-1, một số nơron khác có thêm các nhánh nữa và gọi là các **sợi nhánh (dendron)**. Trong hình 22-1B có thể thấy một nơron lưỡng cực có một axon và một sợi nhánh. Trong khi đó nơron vận động của động vật có xương sống là **nơron đa cực**, trong hình 22-1D có thể thấy nó có một axon với một số sợi nhánh. Nhìn chung mỗi sợi nhánh lại tiếp tục phân chia để tạo thành các nhánh nhỏ hơn gọi là **đuôi gai (dendrit)**. Các nhánh nhỏ này tiếp xúc với các tận cùng xynap xuất phát từ nơron khác và do đó tạo thành các vùng nhận cảm của nơron.

Vai trò của đuôi gai và các cấu trúc khác sẽ được giải thích một cách chi tiết hơn qua việc lấy nơron vận động ở động vật có xương sống mô tả trong hình 22-2 làm ví dụ. Thân tế bào của nơron vận động nằm ở tuỷ sống và từ đó một sợi axon dài và mảnh mọc dài ra, cuối cùng đến cơ tương ứng.

Như chúng ta đã thấy, các đuôi gai và bề mặt của thân tế bào nơron vận động đều nhận được những thông tin từ rất nhiều các tận cùng xynap của các nơron khác nhau. Thực tế có khoảng



Hình 22-3. Sự phát triển bao myelin

6.000 xynap. Mỗi xynap đều có tác động lên nơron vận động. Mỗi xynap riêng lẻ chỉ có một tác dụng rất nhỏ, nhưng tín hiệu từ tất cả các xynap khác nhau, tập cộng lại với nhau và quyết định liệu nơron vận động sẽ hoạt động hay là không, tức là liệu nó có sản sinh ra xung thần kinh của chính bản thân nó hay không. Sự **tập cộng** các tín hiệu đầu vào từ các xynap nhận được của các đuôi gai tập trung chủ yếu lên một khu vực đặc biệt của thân tế bào gọi là **gò axon**. Khu vực này là khu vực khởi đầu cho việc sản sinh ra xung thần kinh. Khi các tín hiệu đầu vào từ các xynap kết hợp với nhau và đạt một mức độ nhất định được gọi là **ngưỡng**, các xung động điện xuất hiện ở gò axon và sau đó nhanh chóng truyền dọc theo axon với tốc độ khoảng 100 m/s đến các cơ sau một khoảng thời gian rất ngắn. Nhiều nơron của động vật có xương sống, bao gồm cả các nơron vận động, dẫn truyền các xung thần kinh này nhanh hơn rất nhiều so với đa số các nơron của động vật không xương sống. Đó là nhờ sự có mặt của **bao myelin** ở xung quanh axon. Bao này được hình thành từ các tế bào **Soan** chuyên hoá. Như đã chỉ ra trong hình 22-3, trong quá trình phát triển các tế bào Soan quay quanh axon tạo nên một "cái bánh ga tô cuộn" bao gồm các lớp màng tế bào xếp chồng lên nhau. Hỗn hợp lipid-protein của màng tế bào này được gọi là myelin và tầm quan trọng về chức năng của nó là ở chỗ nó là một lớp cách điện tốt. Bao myelin không liên tục mà nó bị ngắt quãng bởi những khoảng rộng 1 mm gọi là eo **Ranviê (Ranvier)**, chỗ đó axon không được bọc. Bao myelin giữa hai eo Ranviê được hình thành bởi một tế bào Soan và bản thân các eo này giúp cho việc truyền các xung thần kinh được nhanh hơn.

Xung thần kinh sẽ chạy dọc theo axon của nơron vận động đến các cơ chi phối, ở đó sẽ có một sự tiếp xúc xynap được gọi là "các bản tận cùng" hay chỗ **tiếp xúc thần kinh-cơ**. Hiệu quả dẫn truyền ở các xynap này là làm cho cơ co. Qua tiếp xúc thần kinh cơ, cuối cùng nơron vận động thực hiện chức năng của nó là điều hoà hoạt động cơ.

Để duy trì các chức năng dẫn truyền xung động như mô tả ở trên, các nơron phải có một số cấu trúc bên trong đặc hiệu. Các cấu trúc này giúp cho quá trình chuyển hoá của nơron, chúng cho phép chỉ một nhân ở thân tế bào có thể điều hoà chuyển hoá đối với toàn bộ các đuôi gai và sợi axon dài. Các cấu trúc đặc biệt này bao gồm các **hạt** hay các **thể Nissl** ở trong thân tế bào, các **xơ thần kinh** ở trong toàn bộ phần bào tương. Mỗi hạt Nissl bao gồm các màng lưới nội sinh chất hạt, nó làm cho nơron hoạt động rất tích cực trong việc tổng hợp protein, sản xuất ở trong thân tế bào tất cả các protein cần thiết cho bất kỳ một vị trí nào trong tế bào. Sự vận chuyển các protein này và các chất khác sản sinh ra ở trong thân tế bào dường như được thực hiện bởi các xơ thần kinh. Cả protein (từ những hạt Nissl) và glycolipit (từ thể Golgi) đều được chứa trong các túi nhỏ có màng trước khi được vận chuyển đi.

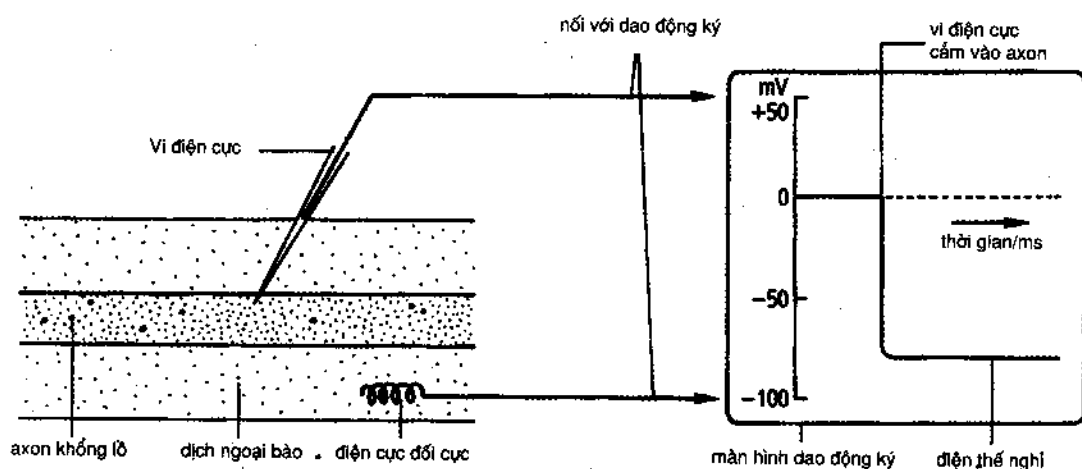
Nơron là thành phần chức năng quan trọng nhất của hệ thần kinh, thế nhưng chúng không phải là những tế bào duy nhất. Cùng với mạch máu và mô liên kết còn có rất nhiều các tế bào thần kinh đệm gọi là **neuroglia**. Trong khi một số tế bào này, ví dụ như các tế bào Soan, có những chức năng đặc hiệu thì đa số chúng hình như chỉ là các tế bào "đệm đỡ", là chỗ dựa về mặt cơ học cũng như chuyển hoá cho mạng lưới nơron dẫn truyền các xung thần kinh.

22.3. HOẠT TÍNH ĐIỆN CỦA CÁC NƠRON

Cho tới nay xung thần kinh được mô tả sơ bộ như là một tín hiệu điện. Khâu đầu tiên trong việc tìm hiểu sâu hơn về xung thần kinh là nghiên cứu hoạt tính điện của các nơron. Các hoạt tính điện này được nghiên cứu bằng cách sử dụng các điện cực nhỏ xíu gọi là các **vi điện cực**.

Dạng phổ biến nhất của các vi điện cực là một pipet rất nhỏ bằng thủy tinh chứa đầy một dung dịch muối, ví dụ như muối kali clorua. Các tín hiệu điện do vi điện cực tiếp nhận thường được khuếch đại lên sau đó đưa đến một **dao động ký** (oscilloscope). Ở đó tín hiệu sẽ xuất hiện trên màn hình dưới dạng có thể nhận thấy được. Đường kính của đầu một điện cực thủy tinh thường nhỏ hơn $1\text{ }\mu\text{m}$ và bằng những kỹ thuật nhất định, nó được đưa vào bên trong thân tế bào hay axon của bất kỳ một neuron nào có kích thước phù hợp. Thân tế bào của mọi neuron vận động ở động vật có xương sống có đường kính khoảng $50\text{--}70\text{ }\mu\text{m}$ và do đó đủ lớn để người ta đưa vi điện cực vào. Tuy nhiên các neuron lớn nhất thường gặp ở một số loài động vật không xương sống, đặc biệt là loài thân mềm. Ví dụ như ở loài mực có một số **neuron khổng lồ** với axon có đường kính $1000\text{ }\mu\text{m}$ ($= 1\text{ mm}$) và dài vài cm. Những axon này đã góp phần một cách đáng kể đối với việc tìm hiểu về xung thần kinh.

Hình 22-4 mô tả một thí nghiệm đơn giản được thực hiện bằng cách dùng sợi axon khổng lồ của con mực (sợi axon này thông thường được cắt ra và đặt vào trong một dung dịch tùy theo mục đích nghiên cứu). Vi điện cực được gắn vào một bộ vi thao tác, nó được điều chỉnh cho đến khi xuyên vào axon. Khi kỹ thuật thành công, sẽ có một thay đổi ngay trên màn hình oscilloscop, chứng tỏ rằng vi điện cực đã đưa được vào vùng tích điện âm. Thực tế thì toàn bộ phía trong axon tích điện âm, do đó luôn có một sự khác nhau về điện thế ở màng của axon. Chính vì vậy mà người ta ghi được điện thế âm ổn định thường khoảng -70 mV . Điện thế ổn định này được gọi là **điện thế nghỉ** và các cơ chế nằm sau nó sẽ giữ một vai trò quyết định trong việc sản sinh ra xung động. Trước khi tìm hiểu sâu về các cơ chế này, tốt nhất chúng ta hãy tìm hiểu thêm một chút về bản chất điện của xung.



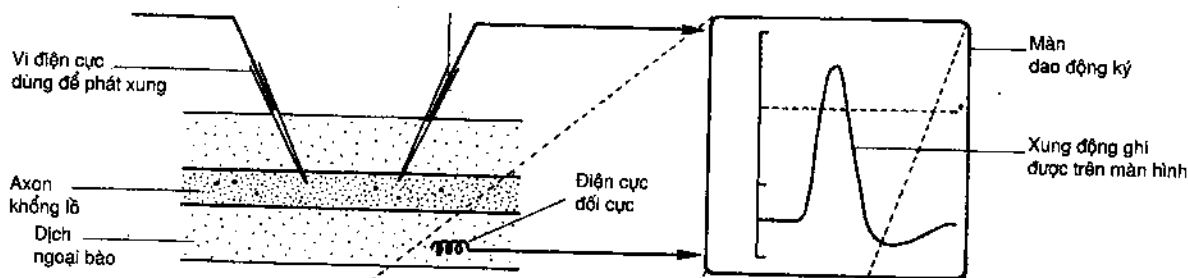
Hình 22-4. Ghi hoạt tính điện của axon khổng lồ ở loài mực

Axon có thể tạo ra xung động nếu như một vi điện cực thứ hai cũng được đưa vào axon và sau đó dùng để dẫn xung điện tới axon. Các xung nhỏ âm tính và dương tính được gọi là các **kích thích dưới ngưỡng** không tạo ra xung động, nhưng khi cường độ của các xung dương tính tăng lên thì sẽ đạt được một giá trị **ngưỡng**. Trên giá trị ngưỡng này, mỗi xung kích thích

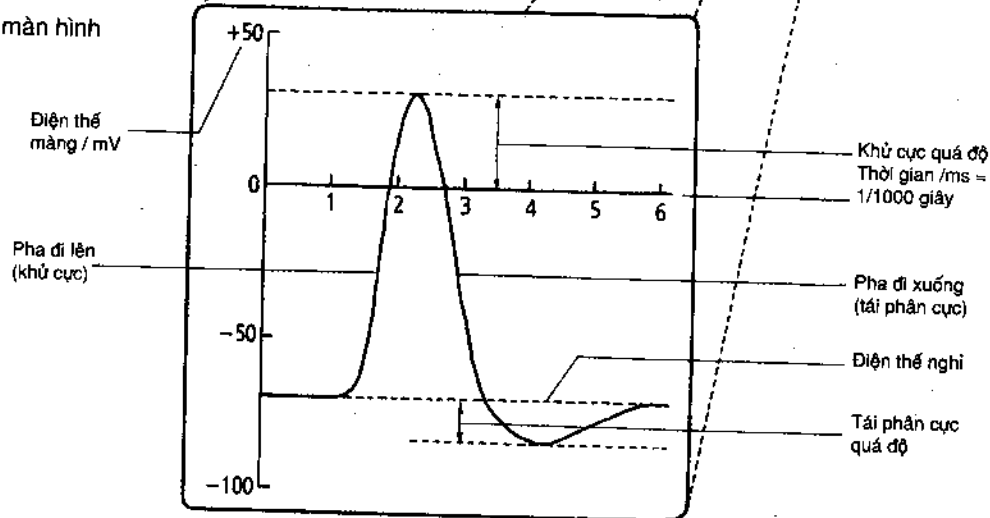
sẽ tạo ra phản ứng tuân theo qui luật "**tất cả hoặc không có gì**" ở axon, làm tăng các hoạt tính điện và gọi là một xung thần kinh. Xung động nhanh chóng lan truyền dọc theo axon từ điểm bắt đầu của nó dưới dạng các sóng điện. Có một điều quan trọng là cường độ và hình dạng luôn hằng định, do đó các tín hiệu điện mặc dù đã đến được đầu tận cùng của axon mà không hề thay đổi.

Hình 22-5 mô tả các hoạt tính điện được ghi lại ở một điểm bất kỳ của axon khi xung động chạy qua. Xung động được bắt đầu bằng một pha **khử cực**, trong đó sự chênh lệch về

A. Phương pháp thí nghiệm



B. Chi tiết trên màn hình



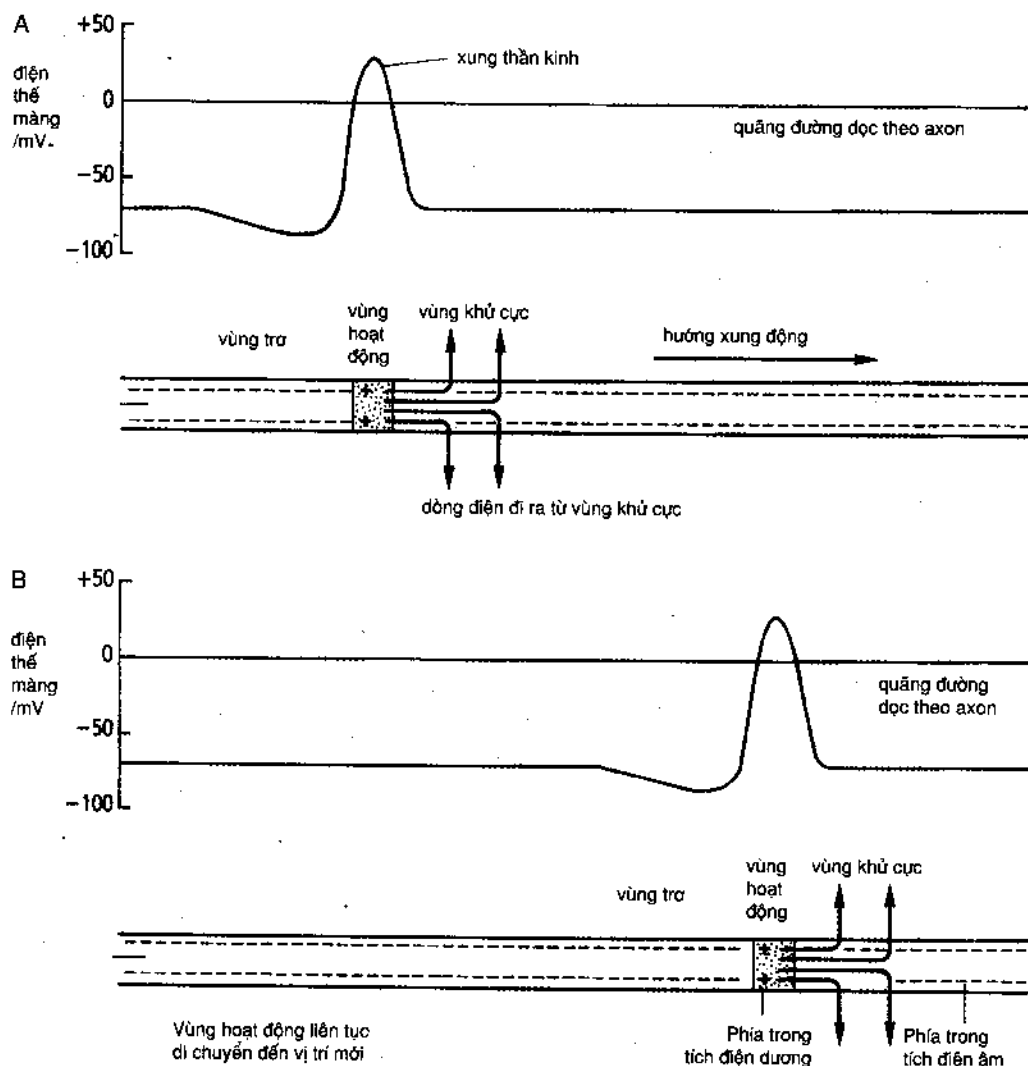
Hình 22.5. Các xung động ghi được từ axon không lộ của loài mực

điện thế hai bên màng axon giảm xuống. Sau đó điện thế hai bên màng axon trở nên đảo ngược, đó là hiện tượng **khử cực quá độ** (overshoot), phía trong của axon trở nên tích điện dương. Tiếp đó là **pha tái phân cực** và tiếp theo dẫn tới hiện tượng **tái phân cực quá độ** (undershoot), trong đó điện thế ghi được sẽ âm tính hơn so với điện thế nghỉ bình thường. Hiện tượng tái phân cực quá độ dần dần bị mất đi cho đến khi điện thế nghỉ được hồi phục. Trong giai đoạn sớm của thời kỳ tái phân cực quá độ, axon hoàn toàn không có khả năng tạo ra xung thần kinh thứ hai, thậm chí ngay cả khi kích thích mạnh. Đây là **giai đoạn trơ tuyệt đối**. Giai đoạn sau của thời kỳ tái phân cực quá độ gọi là **giai đoạn trơ tương đối**, axon có thể tạo ra một xung động, nhưng chỉ khi có một kích thích có cường độ lớn hơn bình thường. Các giai đoạn trơ này giữ vai trò rất quan trọng, bởi vì chúng ảnh hưởng tới tần số của các xung thần kinh được truyền đi. Tần số cực đại của các xung thần kinh bình thường là khoảng 100 xung/giây, nhưng với một số neuron đặc biệt thì tần số có thể đạt 1000xung/giây.

Xung động của nhiều loài động vật khác nhau có đặc điểm khá giống nhau. Độ dài của một xung là yếu tố hay thay đổi nhất, xung ghi được từ neuron của đa số các loài động vật có xương sống ngắn hơn rất nhiều so với xung của các neuron ở đa số các động vật không xương sống.

22-4. SỰ TRUYỀN CỦA CÁC XUNG THẦN KINH

Thuật ngữ *truyền* muốn nói đến quá trình xung thần kinh chạy dọc theo axon của một neuron mà không giảm cường độ. Ở sợi axon không có myelin ví dụ như axon khổng lồ của loài mực, xung động được truyền đi một cách đều đặn. Quá trình này được minh họa trong hình 22-6.

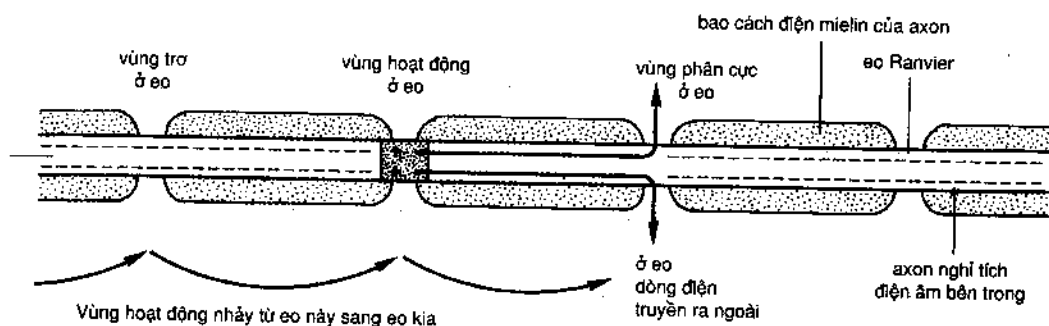


Hình 22-6. Dẫn truyền xung thần kinh ở các axon khổng lồ của loài mực : Dẫn truyền liên tục.

Phần axon tham gia vào dẫn truyền xung động ở bất kỳ một thời điểm nào cũng được coi là có ba vùng. Đầu tiên là **vùng hoạt động**, nơi xung thần kinh đạt tới đỉnh cao của nó. Ở thời điểm này axon tích điện dương ở bên trong. Do đó các dòng điện dương nhỏ (hình thành

bởi các ion trong bào tương của axon) được truyền đến các khu vực tích điện âm ở bên cạnh của axon và truyền ra qua màng axon. Phía trước đỉnh của xung, dòng điện dương này hoạt động như một kích thích, nó sẽ khử cực phần tiếp theo của axon gọi là **vùng khử cực**, đến một mức nào đó nó sẽ đạt và vượt ngưỡng kích thích, lúc đó vùng khử cực sẽ trở nên vùng hoạt động và tự tạo ra xung động. Khi các quá trình tiếp tục diễn ra, xung thần kinh chạy dọc theo axon. Phía sau xung động, ở **vùng trơ tuyệt đối**, axon tạm thời không có khả năng hoạt động, do đó bất kỳ dòng điện nào đi ra từ vùng hoạt động đều không có tác dụng. Đó là lý do tại sao mà xung động được dẫn truyền chỉ theo một hướng từ thân tế bào ra đến axon. Nếu như một axon đang nghỉ ngơi, người ta dùng một vi điện cực kích thích ở một điểm nào đó dọc theo chiều dài của nó, xung thần kinh ngay lập tức sẽ được dẫn truyền đi theo hai hướng bởi vì không có vùng trơ tuyệt đối ngăn cản nó.

Xung động ở một axon không có myelin điển hình thông thường được truyền đi với vận tốc khoảng 1m/giây hoặc nhỏ hơn. **Tốc độ dẫn truyền** có thể tăng lên khi đường kính axon tăng lên. Ở các loài vật, tốc độ là một yếu tố vô cùng quan trọng đối với chúng, ví dụ như trong các phản ứng chạy trốn, các axon khổng lồ rất phát triển. Tuy nhiên các axon khổng lồ của loài mực được sử dụng khi con mực dùng ống xi-phông của nó để đẩy nước chạy trốn. Hệ thống thần kinh của nhiều loài động vật có xương sống khác cũng chứa các axon khổng lồ.



Hình 22-7. Sự truyền xung thần kinh trong axon có bao myelin : sự truyền nhảy cóc

Ở các động vật có xương sống, tốc độ dẫn truyền tăng lên rất nhiều do có chất cách điện bao quanh axon của nhiều neuron. Đó là chức năng của bao myelin. Như mô tả trong hình 22-7, dòng điện chỉ có thể rời axon ở eo Ranvier nơi axon không được bọc. Khu vực giữa hai eo không sản sinh ra xung động, nhưng nó cho phép dẫn truyền dòng điện một cách bình thường như ở trong dây dẫn. Tuy nhiên khoảng cách giữa các eo hầu như rất nhỏ nên xung động nhảy từ khe này tới khe khác khi nó truyền dọc theo axon. Quá trình này được gọi là quá trình **dẫn truyền nhảy cóc** và tốc độ dẫn truyền có thể đạt tới 100m/s hay hơn nữa. Quá trình bọc myelin tạo hiệu quả cao cho cả các axon nhỏ, do đó hệ thống thần kinh của động vật có xương sống có thể chứa nhiều tế bào hơn rất nhiều so với động vật không xương sống. Kết hợp các ưu điểm của tính hiệu quả và tính kinh tế của sự myelin hoá đã cho phép hệ thống thần kinh của động vật có xương sống trở nên cực kỳ hoàn hảo mà hoàn hảo nhất phải kể đến não người.

22-5. CƠ SỞ ION CỦA ĐIỆN THỂ NGHỈ VÀ XUNG THẦN KINH

Cả điện thể nghỉ và xung thần kinh đều phụ thuộc vào sự khuếch tán của một số ion qua màng tế bào thần kinh. Các ion quan trọng nhất trong số các ion là ion kali và ion natri. Bảng 22-1 đã thống kê nồng độ bên trong và bên ngoài của các ion này ở các axon khổng lồ của loài mực. Do những sự khác nhau cơ bản về nồng độ mà ion kali khuếch tán rất mạnh ra khỏi axon, còn ion natri khuếch tán vào trong.

Màng nơron khi nghỉ ngơi hầu như không cho ion natri đi qua, nhưng lại cho ion kali đi qua một cách dễ dàng. Do đó các ion kali có xu hướng khuếch tán ra làm cho phía trong axon tích điện âm. Quá trình khuếch tán này đạt một trạng thái cân bằng tương ứng với điện thế nghỉ. Ở mức điện thế này - thông thường vào khoảng -70 mv, tác dụng của nồng độ cao bên trong đẩy ion K^+ ra trở nên cân bằng do lực hút tĩnh điện giữa các ion K^+ tích điện dương và bên trong tích điện âm.

Bảng 22-1. Nồng độ ion ở một axon của loài mực

Ion	Nồng độ bên trong bào tương (mmol/l)	Nồng độ ở dịch ngoại bào (mmol/l)
Na^+	50	460
K^+	400	10

Khi axon dẫn truyền một xung thần kinh, màng tế bào của nó bỗng nhiên trở nên tăng tính thấm đối với ion Natri. Các ion này nhanh chóng khuếch tán vào trong axon không những làm mất đi điện thế nghỉ mà còn gây ra hiện tượng "khử cực quá độ", khi đó bên trong axon trở nên tích điện dương. Vì những lý do rất phức tạp mà tính thấm của màng axon đối với ion Natri chỉ duy trì được trong một thời gian ngắn. Khi nó bắt đầu giảm xuống thì nhiều ion K^+ đi ra khỏi axon và điện thế nghỉ dần dần lại được phục hồi. Đây là giai đoạn tái phân cực, trong giai đoạn này và giai đoạn "tái phân cực quá độ" có thể được kèm theo, tính thấm đối với ion K^+ của màng tế bào lớn hơn bất kỳ một thời điểm nào khác. Khi nó quay trở lại mức bình thường thì điện thế nghỉ hoàn toàn được khôi phục.

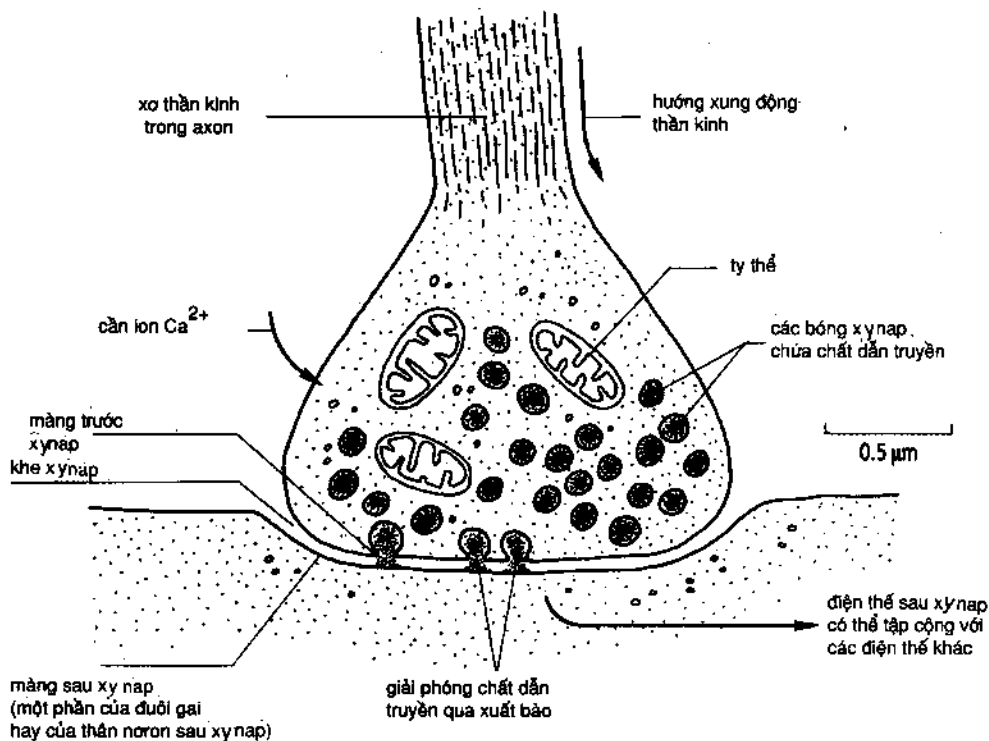
Sau khi có một xung thần kinh đi qua, nơron thu nhận được một số ion Na^+ và mất đi một lượng ion K^+ gần như tương ứng. Với một xung động đơn lẻ thì những thay đổi này không ảnh hưởng đáng kể tới nồng độ ion ở bên trong cũng như bên ngoài nơron. Tuy nhiên nếu có một loạt xung, nồng độ ion sẽ bị ảnh hưởng. Để duy trì các nồng độ thích hợp, màng nơron có một cái bơm được gọi là *bơm trao đổi Na^+ - K^+* (gọi tắt là *bơm Natri*). Bơm yêu cầu năng lượng dưới dạng ATP và bơm ion Na^+ ra khỏi tế bào đồng thời bơm ion K^+ vào trong tế bào. Nhìn chung, một lượng ion tương tự nhau được bơm theo hai phía. Có một điều quan trọng cần phải chú ý là bơm trao đổi Na^+ - K^+ không góp phần trực tiếp cho sự phát sinh ra xung thần kinh. Do đó nếu bơm dừng lại như khi dùng một chất độc chuyển hoá là ouabain, thì axon khổng lồ của loài mực có thể dẫn truyền được hàng nghìn xung động trước khi sự mất các ion K^+ và sự thu được các ion Na^+ đã trở nên quá lớn.

22.6. CÁC XYNAP

Các vị trí tận cùng axon của một neuron tiếp xúc với các neuron khác và với các tế bào cơ được gọi là các xynap. Một xynap điển hình được minh hoạ như trong hình 22-8. Hầu hết các xynap chỉ cho xung động đi một chiều, đó là nhờ các *chất trung gian hoá học* cần thiết cho sự dẫn truyền. Chất trung gian được chứa trong các túi hay các *bóng* nhỏ ở tận cùng trước xynap, khi một xung thần kinh đến đó, một vài túi hoà nhập với màng trước xynap và giải phóng các chất chứa trong đó vào một khe nhỏ gọi là *khe xynap*. Mỗi bóng đều chứa một lượng chất trung gian bằng nhau, lượng chất trung gian này được gọi chung là một "hạt" hay một "lượng tử" chất. Việc giải phóng một "lượng tử" chất trung gian hoá học yêu cầu phải có các ion canxi (Ca^{2+}) và vai trò của chúng cho đến nay vẫn chưa được rõ.

Một trong số những chất trung gian hoá học được biết rõ nhất là *axetylcolin (Ach)*. Khi được giải phóng ra ở tận cùng xynap, nó khuếch tán nhanh qua khe xynap và kết hợp với cơ quan thụ cảm ở màng neuron sau xynap. Kết quả là làm thay đổi tính thấm của màng, làm ion natri đi vào neuron sau xynap, gây khử cực màng neuron và làm xuất hiện *điện thế sau xi náp*. Điện thế này nhỏ hơn và kéo dài hơn so với xung thần kinh. Hơn nữa, điện thế sau xynap không tuân theo quy luật tất cả hay không có gì, mà cường độ lớn nhỏ của nó phụ thuộc vào số lượng chất trung gian hoá học được giải phóng.

Nồng độ Ach tác dụng lên màng sau xynap không duy trì ở mức độ cao được lâu bởi vì khe xynap chứa những enzym *colinesteraz* rất mạnh, chúng nhanh chóng phân huỷ Ach, giúp cho điện thế nghỉ bình thường ở màng sau xynap được hồi phục và "dọn sạch" xynap, do đó xung động tiếp theo mới được truyền qua. Ach ở dạng không hoạt động từ khe xynap nhanh chóng quay trở lại tận cùng trước xynap, ở đó nó sẽ hoạt động trở lại và được tái sử dụng.



Hình 22-8. Cấu trúc một xynap

Tác dụng của Ach giải phóng ra ở xynap là tạo ra sự khử cực màng sau xynap, sản sinh ra xung động ở nơron sau xynap. Các xynap mà có chất trung gian hoá học là Ach gọi là các **xynap kích thích** và gây ra **điện thế kích thích sau xynap** (EPSP). Không phải tất cả các xynap đều thuộc loại kích thích. Cũng tồn tại các xynap **ức chế** sản sinh ra **điện thế ức chế sau xynap** (IPSP), nhưng chúng đòi hỏi chất trung gian hoá học khác. Đa số các nơron nhận các tận cùng xynap hỗn hợp tức là dạng kích thích và ức chế.

Xác định chất trung gian hoá học ở một loại xynap có thể rất khó. Cùng với Ach rất nhiều chất khác cũng được coi là chất trung gian hoá học. Một số chất và tác dụng sơ bộ của chúng được thống kê trong bảng 22-2. Nhiều đặc điểm hoạt động của xynap cho đến nay vẫn còn chưa được hiểu rõ. Ví dụ như chi tiết của cơ chế khi xung thần kinh đến và làm giải phóng chất trung gian hoá học vẫn còn đang là một điều bí ẩn và cả vai trò của xynap trong học hành và trí nhớ nữa. Thế nhưng lý do cơ bản của việc các xynap hoạt động về mặt hoá học thay cho việc tiếp xúc điện trực tiếp giữa các nơron thì đã khá rõ ràng. Đơn giản là các chất trung gian hoá học chỉ cần một lượng nhỏ đã có thể thay đổi màng nơron hiệu quả hơn là kích thích điện trực tiếp do tiếp xúc giữa các tế bào. Hơn nữa tận cùng xynap vô cùng nhỏ bé mà vẫn có hiệu quả. Điều đó có nghĩa là một nơron đơn lẻ có thể nhận xynap từ nhiều nơron khác và qua các tận cùng nơron của nó có thể chuyển thông tin tới rất nhiều nơron khác. Khả năng liên lạc với nhau tạo ra các đường mòn khác nhau dường như là vô hạn. Đây là một trong những lý do chính làm cho hệ thần kinh có thể thực hiện được chức năng xử lý thông tin rất linh hoạt. Một trong những cách nơron sắp xếp thành đường mòn sẽ được đề cập đến trong bài tiếp theo. Bài đó sẽ nói về cơ cấu của toàn bộ hệ thống thần kinh.

Bảng 22-2. Các chất trung gian hoá học

CHẤT	TÁC DỤNG SƠ BỘ
Các chất dẫn truyền dạng colin - Axetylcolin	Kích thích
Các chất dẫn truyền dạng adrenalin - Adrenalin (epinephrine) - Noradrenalin (norepinephrine) - Dopamin - Serotonin (= 5-hydroxy tryptamine)	Kích thích hoặc ức chế Kích thích hoặc ức chế Kích thích hoặc ức chế Kích thích hoặc ức chế
Các axit amin - Axit gamma-amino butylic - Glyxin - Axit glutamic	Ức chế Ức chế Ức chế
Các peptit thần kinh - Chất P - Enkephalin	Kích thích Ức chế

23. CẤU TRÚC VÀ CHỨC NĂNG CỦA HỆ THẦN KINH

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này, bạn có thể :

- Mô tả được mạng lưới thần kinh đơn giản.
- Nêu ngắn gọn các giai đoạn chính trong quá trình tiến hoá của hệ thần kinh phức tạp, bao gồm cả sự hình thành của các hạch, các trung khu thần kinh và não bộ.
- Mô tả ngắn gọn sự phát triển phôi của hệ thần kinh ở động vật có xương sống.
- Vẽ và chú thích sơ đồ mặt cắt ngang tuỷ sống của người và giải thích tầm quan trọng của các cấu trúc ở đó.
- Mô tả các đường thần kinh tham gia vào các phản xạ gấp và duỗi, và nói rõ được chức năng của các tế bào.
- Phân biệt được các phản xạ tuỷ sống và các phản xạ sọ não.
- Vẽ và chú thích được sơ đồ, mô tả đặc điểm bên trong và bên ngoài của não người.
- Kể được tên các vùng quan trọng của não và chức năng của chúng.
- Mô tả cấu trúc của hệ thần kinh thực vật (hệ thần kinh tự động, hệ thần kinh sinh dưỡng), giải thích vai trò của hệ thần kinh giao cảm và phó giao cảm.
- Mô tả các cấu trúc và cơ chế tham gia vào việc bảo vệ hệ thần kinh của động vật có vú và mô tả hàng rào máu não.

23.1. SỰ TIẾN HOÁ CỦA HỆ THẦN KINH

Trong bài 22, cấu trúc của tế bào thần kinh (nơron) đã được đề cập tới. Trong bài này chúng ta nghiên cứu xem các nơron được liên kết với nhau như thế nào để hình thành nên **hệ thần kinh**, hoạt động ở các loài động vật khác nhau.

Hệ thần kinh đơn giản nhất bao gồm các neuron được nối với nhau một cách ngẫu nhiên tạo nên một cấu trúc gọi là **mạng lưới thần kinh**. Các mạng lưới này thường thấy ở ngành Cnidaria hay ruột khoang, nhóm động vật không xương sống bao gồm Hydra, Obelia, loài hoa xuân biển và loài sứa. Khi bề mặt cơ thể của các sinh vật này tiếp xúc với một nơi nào đó thì các xung thần kinh được truyền đi các hướng làm co các tế bào biểu mô cơ ở thành cơ thể, do đó động vật sẽ tránh xa các kích thích. Ở một vài loài ruột khoang có xuất hiện thêm "các đường dẫn truyền qua". Chúng rất cần cho việc điều hoà các hoạt động phức tạp, ví dụ như động tác bơi của loài sứa.

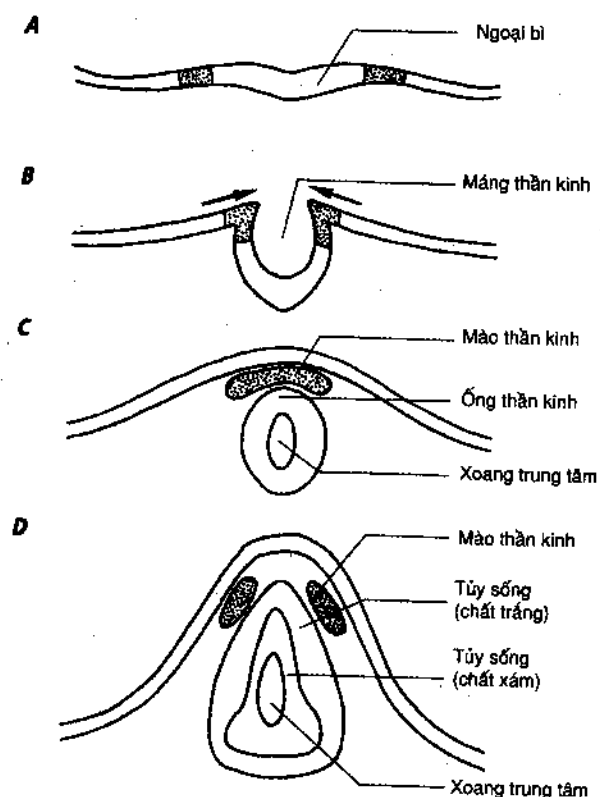
Bước cơ bản tiếp theo trong quá trình tiến hoá từ mạng lưới thần kinh đơn giản là việc thần các tế bào thần kinh tập trung lại thành một cấu trúc gọi là **hạch thần kinh** (ganglion).

Điều này đã làm rút ngắn khoảng cách liên lạc giữa các nơon với nhau, và cho phép hình thành nhiều mối liên hệ qua lại giữa các nơon với nhau hơn. Hơn nữa nó tạo cơ sở cho hai khuynh hướng tiến hoá vô cùng quan trọng của hệ thần kinh là :

1. Sự hình thành các trung khu thần kinh. Đó là quá trình tập trung toàn bộ các hạch thần kinh lại để tạo nên *hệ thần kinh trung ương (HTKTU)* chứa hầu như toàn bộ thân các tế bào thần kinh. HTKTU liên lạc với các cơ quan cảm giác và phần còn lại của cơ thể thông qua các cấu trúc của *hệ thần kinh ngoại biên*, đó là các bó sợi thần kinh hay còn gọi là dây thần kinh. Trong các sợi thần kinh, có sợi mang thông báo đến hệ thần kinh trung ương (các sợi *hướng tâm*), trong khi đó lại có các sợi mang thông tin vận động tới cơ và hạch (các sợi *ly tâm*).

2. Sự hình thành bộ não. Đó là xu hướng ngày càng nhiều cấu trúc tập trung lại ở phía trước cơ thể, hình thành nên một vùng đầu rõ rệt. Đối với hệ thần kinh thì điều đó có nghĩa là số lượng các hạch thần kinh được tăng lên và tập trung lại để hình thành bộ não. Các xung hướng tâm đến não từ các cơ quan cảm giác như mắt, tai và các cơ quan cảm giác hoá học khác nữa mà chúng cũng nằm ở trong đầu.

23.2. CẤU TRÚC CƠ BẢN CỦA HỆ THẦN KINH ĐỘNG VẬT CÓ XƯƠNG SỐNG



Hình 23-1. Sự phát triển phôi của hệ thần kinh động vật có xương sống

Cấu trúc cơ bản của hệ thần kinh động vật có xương sống được hiểu rõ khi ta xem nó trong quá trình phát triển phôi. Như chúng ta thấy trên hình 23-1, hệ thần kinh đầu tiên phát triển từ một nếp gấp của *lá phôi ngoài* hay *ngoại bì* (ectoderm). Nếp gấp này sau đó tạo thành một rãnh sâu và bịt kín ở phía trên đỉnh để hình thành một *ống thần kinh* rỗng chạy dọc theo lưng con vật. Thêm vào đó còn có hai dải mô thần kinh mỏng gọi là *mào thần kinh* nằm cạnh ống thần kinh ở cả hai bên. Trong quá trình phát triển các sợi thần kinh mọc ra từ ống thần kinh và từ thân các tế bào thần kinh ở mào thần kinh. Cuối cùng các sợi này phân bố rộng tới tất cả các phần của cơ thể. Đầu trước của ống thần kinh tạo thành não và các dây thần kinh của nó là *dây thần kinh sọ não*. Phần còn lại của ống thần kinh sẽ phát

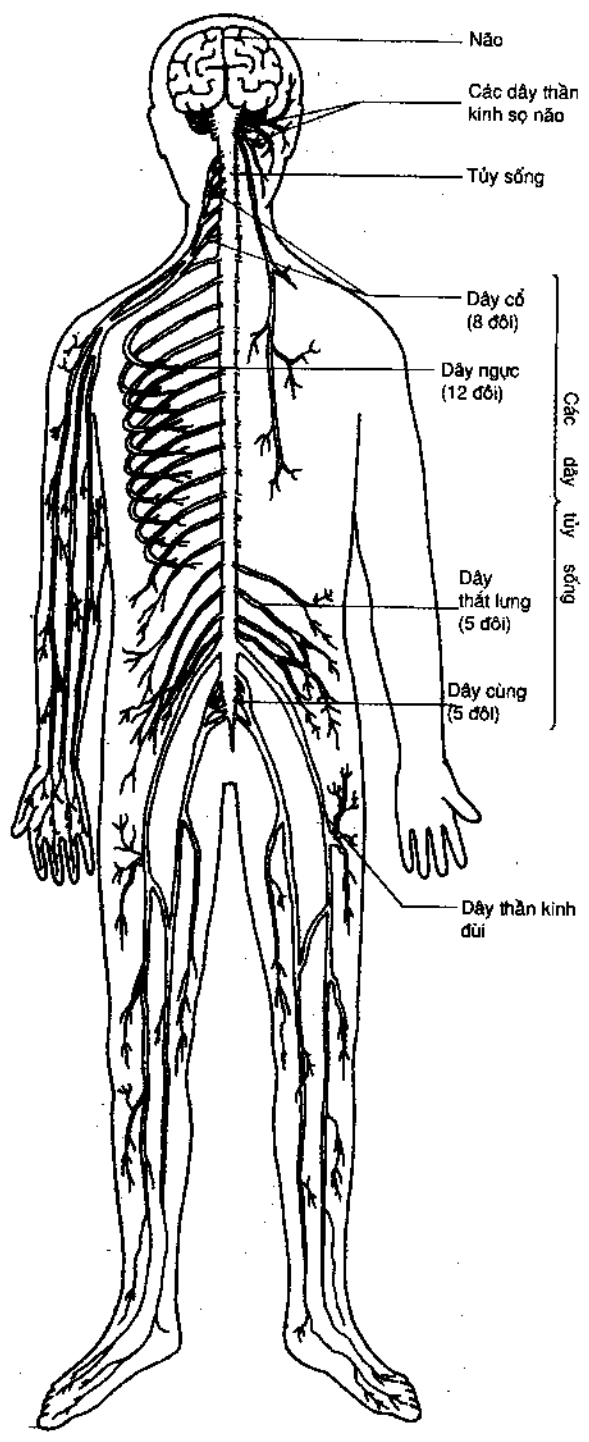
triển thành **tuỷ sống** và dây thần kinh của nó là **dây thần kinh tuỷ sống**. Sự phân bố này được minh hoạ trong hình 23-2.

23.3. CẤU TRÚC CỦA TUỖ SỐNG

Ở người lớn tuỷ sống là một ống chất trắng, bóng, dài 45 cm và có đường kính là 2 cm. Như trong hình 23-3, nó nằm trong **ống tuỷ sống**, đi qua từng lỗ tuỷ của mỗi đốt sống và được xương bao bọc gần như hết cả chiều dài của nó. Các dây thần kinh tuỷ sống mang xung động đến tuỷ sống và ra khỏi nó qua các lỗ nhỏ tạo nên bởi đốt sống xếp cạnh nhau. Kiểu cấu trúc này vẫn mang dấu tích của hệ thần kinh phân đốt. Điều này thể hiện rất rõ trong quá trình phát triển phôi, nhưng ngày càng mờ nhạt đi khi hệ thần kinh càng phát triển.

Mỗi dây thần kinh tuỷ sống đều xuất phát từ tuỷ sống bằng hai rễ thần kinh tách biệt nhau gọi là **rễ trước và rễ sau**, nhưng sau đó nhập lại với nhau. Các dây thần kinh tuỷ sống là các dây pha, nghĩa là mỗi dây đều chứa các sợi thần kinh xuất phát từ các nơron cảm giác và vận động. Các sợi cảm giác chỉ có thể đi vào tuỷ sống qua rễ sau bởi vì các sợi cảm giác trong giai đoạn phát triển mọc ra rất nhanh từ các nguyên liệu mào thần kinh. Ở người lớn, thân các tế bào cảm giác nằm thành nhóm tách biệt với hệ thần kinh trung ương tạo thành một chỗ lồi lên ở sừng sau mỗi đốt sống gọi là **hạch sừng sau**.

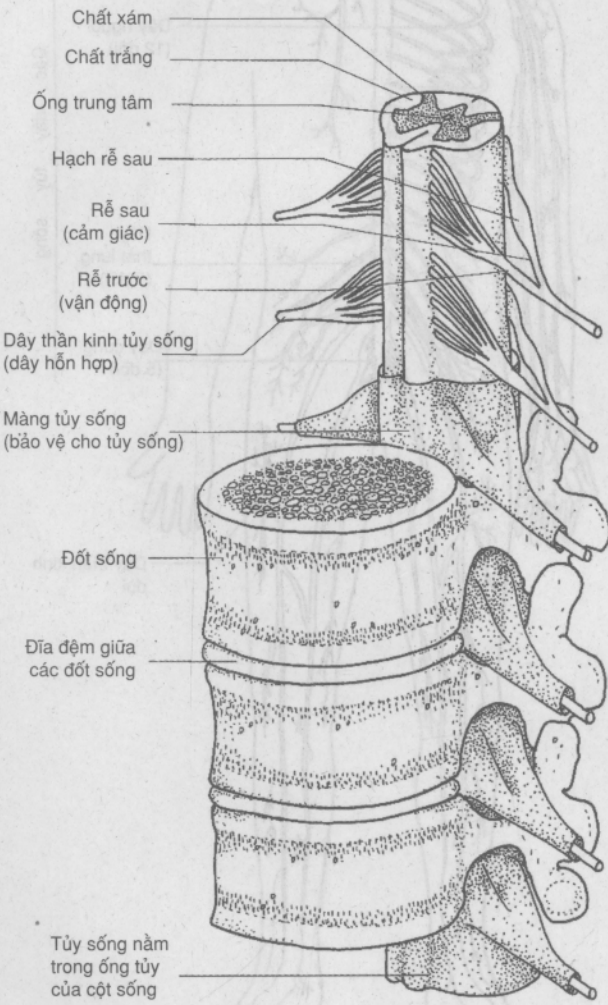
Tất cả các sợi vận động rời tuỷ sống qua rễ trước. Rễ này không có chỗ lồi lên bởi vì các nơron vận động phát triển từ những tế bào nằm ở ống thần



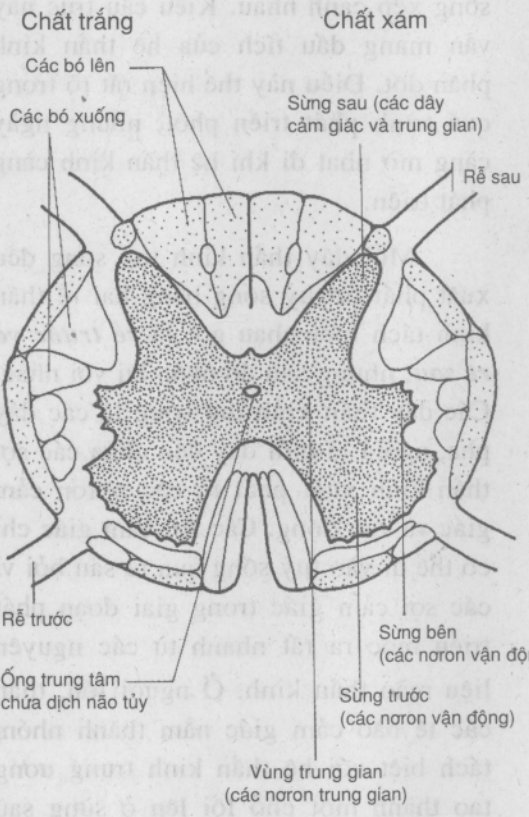
Hình 23-2. Hệ thần kinh động vật có vú

kinh của phổi. Tuy nhiên ở tủy sống của người lớn, thân các nơron vận động nằm tập trung vào một khu vực trung tâm hình con bướm gọi là **chất xám**.

Lát cắt ngang tủy sống người được mô tả trong hình 23-4. Trong chất xám, các nơron vận động khu trú ở khu vực **sừng trước** và **sừng bên**, trong khi đó rất nhiều những nơron trung gian có mặt ở các **khu vực trung gian** và **sừng sau**. Các sợi cảm giác đi vào sừng sau. Các sợi gai (dendrit) và thân tế bào của tất cả các nơron này đều không có vỏ bọc myelin, chúng lộ ra để có thể tạo thành các xynap. Do đó tất cả sự tiếp xúc xynap ở tủy sống đều hình thành trong chất xám.



Hình 23-3. Tủy sống và cột sống



Hình 23-4. Lát cắt ngang tủy sống

Quanh chất xám là khu vực **chất trắng** chứa rất nhiều các sợi thần kinh dài. Rất nhiều sợi trong số này được cách điện bởi vỏ bọc myelin và chính các vỏ bọc đó đã làm cho khu vực

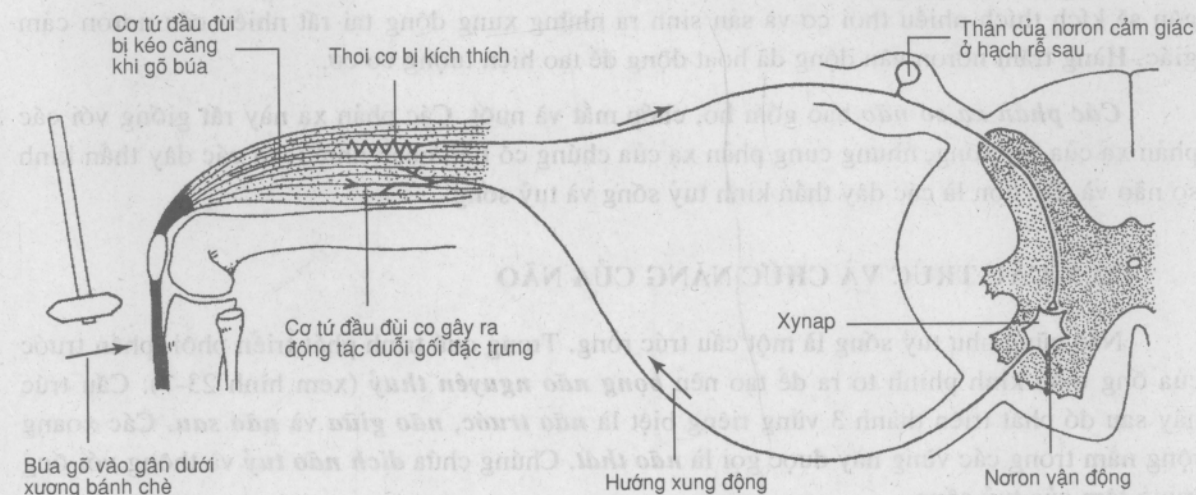
này có màu trắng. Các *sợi đi lên* mang xung động cảm giác đến não, trong khi các *sợi đi xuống* tiếp xúc xynap với các nơron vận động để tạo ra các phản xạ vận động tương ứng. Như đã chỉ ra trong hình 23-4, các sợi đi lên và đi xuống tạo thành các bó, mỗi bó đều có một điểm xuất phát và điểm tận cùng nhất định. Các cấu trúc phát triển ở mức độ cao này góp phần dẫn truyền một cách có hiệu quả những thông tin dựa trên nguyên tắc sao cho khoảng cách liên lạc giữa chúng càng ngắn và càng nhanh càng tốt.

23.4. CÁC PHẢN XẠ TUỖ SỐNG

Trong HTKTU của động vật có xương sống, "các quyết định" đơn giản được thực hiện ở mức độ tuỷ sống, trong khi đó "các quyết định" phức tạp hơn được đưa đến não. Các phản ứng đơn giản nhất mang tính chất nhanh và tự động được gọi là các *phản xạ*.

Một trong những ví dụ quen thuộc nhất của hoạt động phản xạ là phản xạ đầu gối hay *phản xạ đuối* xuất hiện khi gõ nhẹ vào gân đầu gối phía dưới xương bánh chè. Như ta đã thấy trong hình 23-5, các cơ quan cảm giác cho phản xạ này là các *thoi cơ* nằm trong *cơ tứ đầu đùi*. Các thoi cơ này có chứa những thần kinh cảm giác nối với các bó nhỏ của các sợi cơ được bao quanh bởi mô liên kết. Chúng bị kích thích khi cơ đuối ra. Gõ vào gân làm đuối cơ tứ đầu đùi và kích thích các thoi cơ tạo ra một luồng xung động cảm giác chạy về tuỷ sống. Ở đây các nơron cảm giác tiếp xúc xynap trực tiếp với các nơron vận động tương ứng, do đó sau một khoảng thời gian ngắn, cơ tứ đầu đùi co tạo ra phản xạ đầu gối đặc trưng. Do cung phản xạ này chỉ liên quan tới một vài xynap của tuỷ sống nên các phản xạ đuối được coi là *phản xạ đơn xynap*.

Tầm quan trọng của các phản xạ đuối là các cơ của cơ thể có thể điều chỉnh một cách tự động theo các sức nặng đặt lên chúng. Ví dụ một người nhảy từ trên cao xuống mặt đất không bị ngã dúm dúm là nhờ các phản xạ đuối đã tạo ra một sức căng cần thiết cho các cơ ở vùng chân. Các phản xạ đuối cũng giữ một vai trò quan trọng trong điều hoà hoạt động của cơ thể và duy trì trương lực cơ.



Hình 23.5. Phản xạ đơn xynap : phản xạ đầu gối

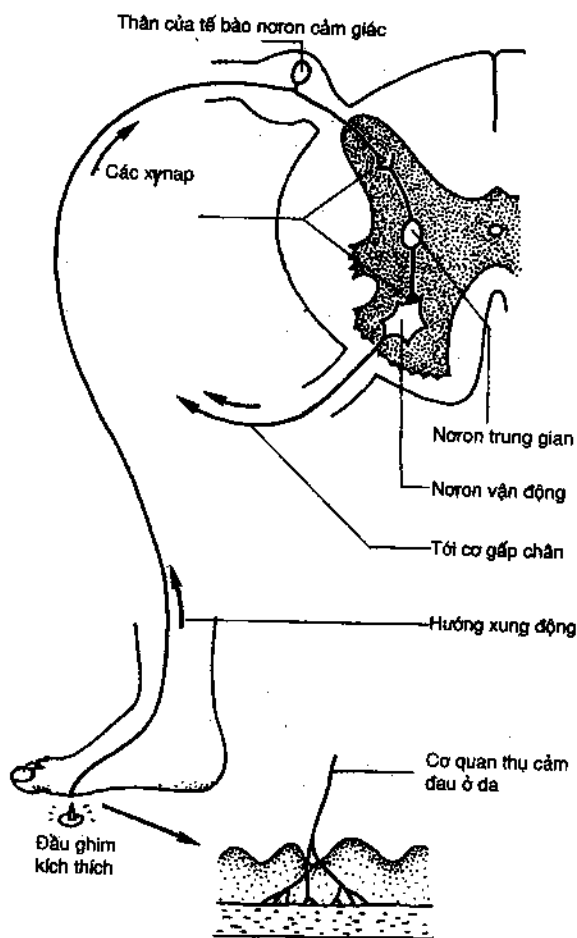
Dạng thứ hai của phản xạ tủy sống được gọi là phản xạ gấp, minh họa trong hình 23-6. Ví dụ nó xảy ra khi một người dẫm phải một cái đinh. Cung phản xạ này thường có liên quan với một hay nhiều nơron trung gian, do đó có thể có một số xynap ở tủy sống tham gia. Các phản xạ gấp được gọi là các **phản xạ đa xynap**. Nhìn chung, khi bất cứ khu vực nào của chân hay tay bị kích thích đau thì toàn bộ chân hay tay đều co lại một cách nhanh chóng. Các phản xạ loại này rõ ràng là có chức năng bảo vệ.

Mặc dù cung phản xạ mô tả ở trên có thể là một chuỗi các tế bào riêng lẻ, nhưng không nên cho rằng phản xạ là một con đường quá đơn giản. Ví dụ như các xung động từ một thoi cơ đến một xynap, hiếm khi tác động lên một nơron vận động riêng lẻ và nơron này lại có tới 6000 xynap từ các nguồn khác nhau. Tương tự như vậy, mỗi nơron vận động lại nối với một số sợi cơ. Do đó nếu chỉ có một nơron hoạt động thì cũng làm cho rất nhiều sợi cơ co. Phản xạ có thể diễn ra bởi vì có rất nhiều nơron ở các cung phản xạ song song và các cung phản xạ kết hợp. Như vậy là chuỗi một gân sẽ kích thích nhiều thoi cơ và sản sinh ra những xung động tại rất nhiều các nơron cảm giác. Hàng trăm nơron vận động đã hoạt động để tạo hiện tượng co cơ.

Các phản xạ sọ não bao gồm ho, chớp mắt và nuốt. Các phản xạ này rất giống với các phản xạ của tủy sống, nhưng cung phản xạ của chúng có liên quan nhiều với các dây thần kinh sọ não và não hơn là các dây thần kinh tủy sống và tủy sống.

23.5. CẤU TRÚC VÀ CHỨC NĂNG CỦA NÃO

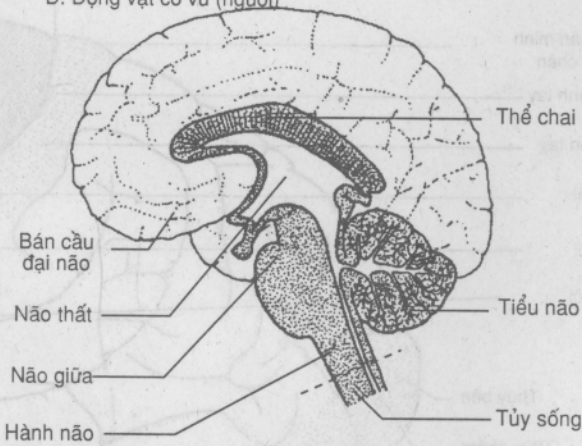
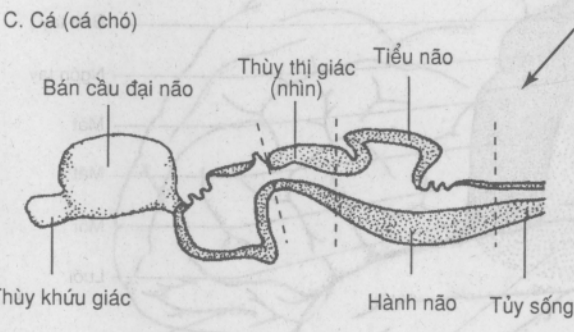
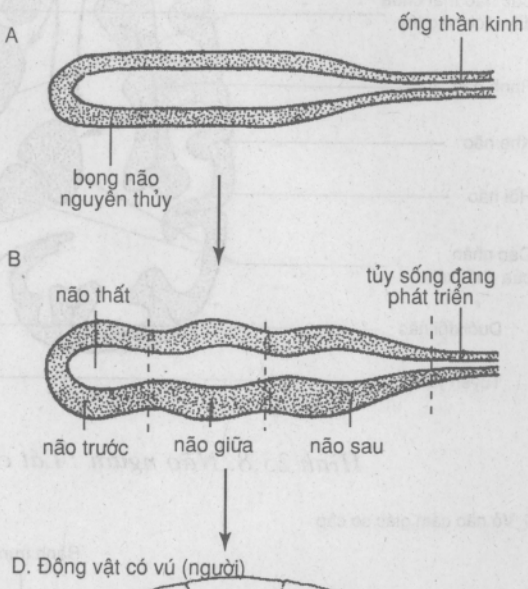
Não cũng như tủy sống là một cấu trúc rỗng. Trong quá trình phát triển phôi, phần trước của ống thần kinh phình to ra để tạo nên **bọng não nguyên thủy** (xem hình 23-7). Cấu trúc này sau đó phát triển thành 3 vùng riêng biệt là **não trước**, **não giữa** và **não sau**. Các xoang rộng nằm trong các vùng này được gọi là **não thất**. Chúng chứa **dịch não tủy** và thông với ống trung tâm của tủy sống.



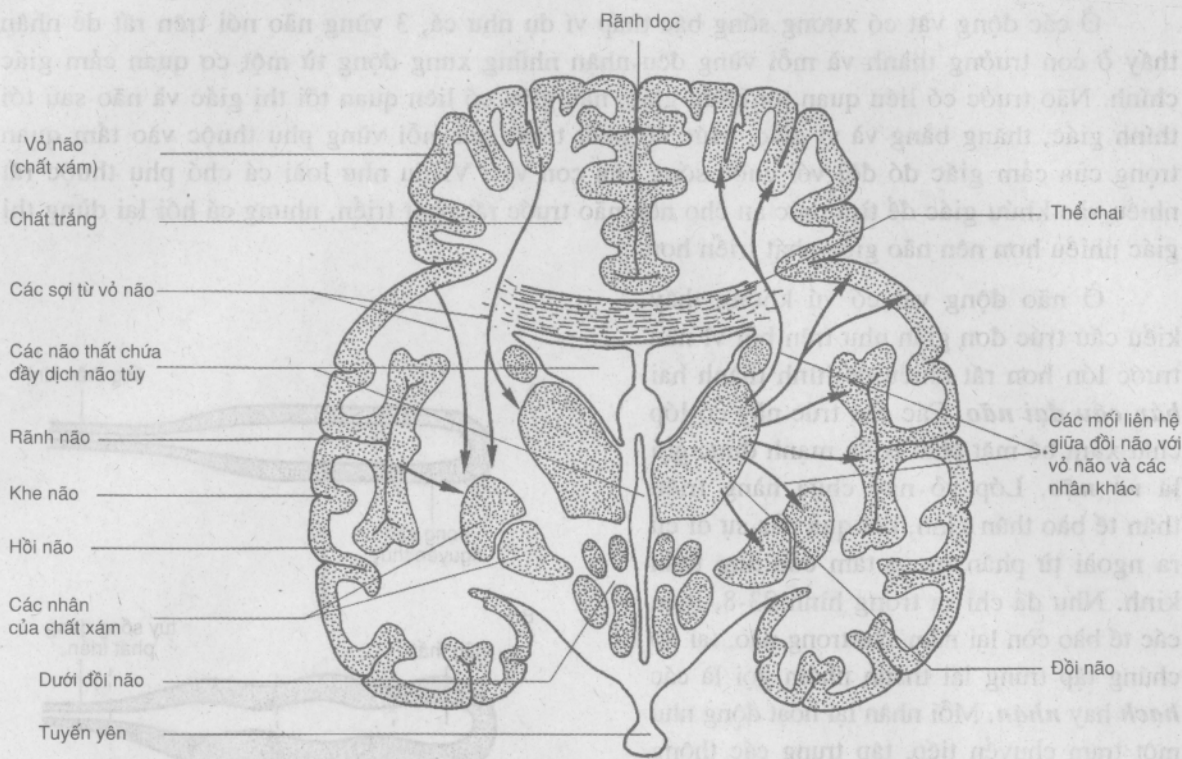
Hình 23.6. Phản xạ đa xynap : phản xạ gấp

Ở các động vật có xương sống bậc thấp ví dụ như cá, 3 vùng não nói trên rất dễ nhận thấy ở con trưởng thành và mỗi vùng đều nhận những xung động từ một cơ quan cảm giác chính. Não trước có liên quan tới khứu giác, não giữa có liên quan tới thị giác và não sau tới thính giác, thăng bằng và vị giác. Mức độ phát triển của mỗi vùng phụ thuộc vào tầm quan trọng của cảm giác đó đối với cuộc sống của con vật. Ví dụ như loài cá chó phụ thuộc rất nhiều vào khứu giác để tìm thức ăn cho nên não trước rất phát triển, nhưng cá hồi lại dùng thị giác nhiều hơn nên não giữa phát triển hơn.

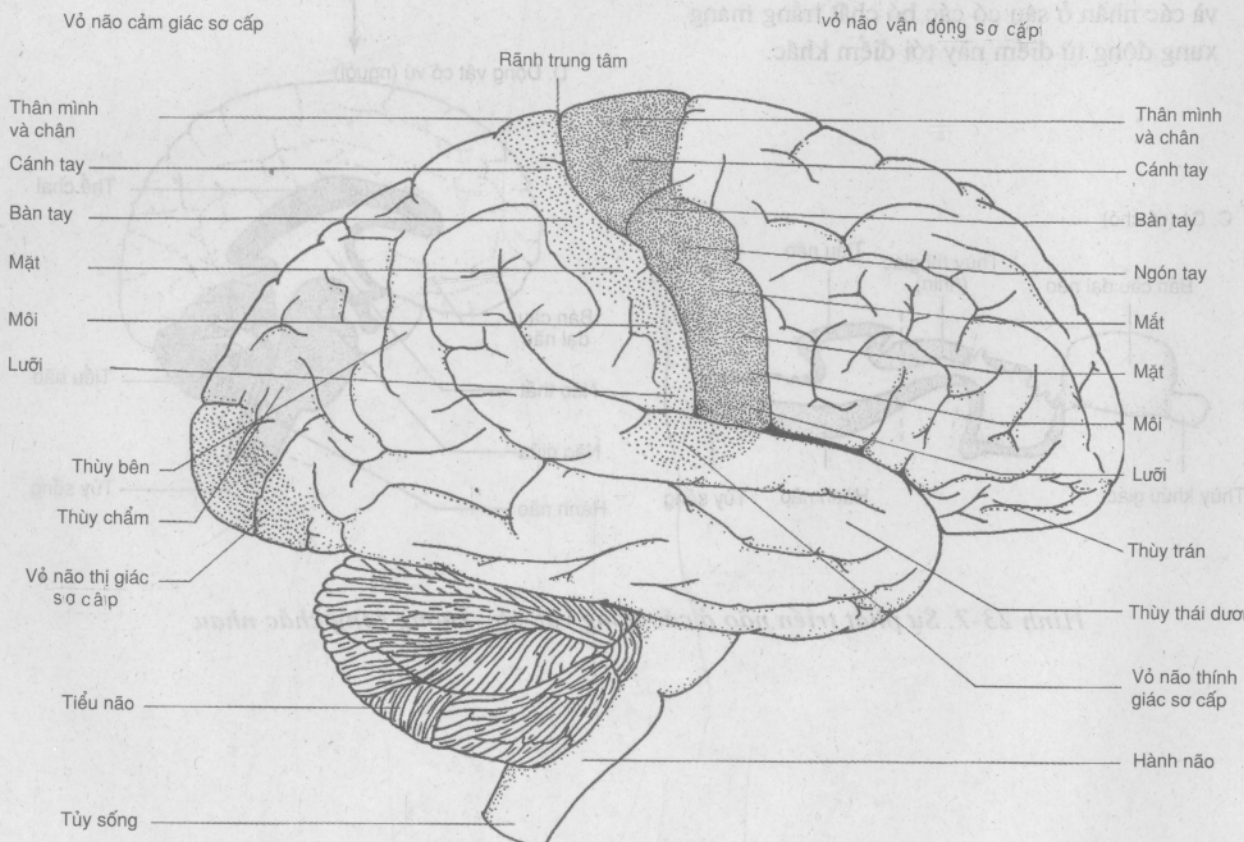
Ở não động vật có vú không thấy kiểu cấu trúc đơn giản như trên bởi vì não trước lớn hơn rất nhiều để hình thành hai **bán cầu đại não**. Các cấu trúc này có lớp chất xám bề mặt phát triển mạnh được gọi là **vỏ não**. Lớp vỏ này chứa hàng triệu thân tế bào thần kinh, kết quả của sự di cư ra ngoài từ phần trung tâm của ống thần kinh. Như đã chỉ ra trong hình 23-8, thân các tế bào còn lại nằm sâu trong não, tại đó chúng tập trung lại thành nhóm gọi là các **hạch** hay **nhân**. Mỗi nhân lại hoạt động như một trạm chuyển tiếp, tập trung các thông tin từ các nguồn khác nhau và gửi xung động tới một số khu vực mới. Giữa vỏ não và các nhân ở sâu có các bó chất trắng mang xung động từ điểm này tới điểm khác.



Hình 23-7. Sự phát triển não ở các động vật có xương sống khác nhau



Hình 23.8. Não người : Lát cắt ngang ở khu vực não trước



Hình 23.9. Não người : mặt ngoài

Cấu trúc của não người được minh hoạ trong hình 23-8 và 23-9. Chức năng của các khu vực chính được mô tả như sau :

1. Vỏ não. Đây là vùng rộng lớn nhất của não động vật có vú, nó chứa tới 90% neuron có mặt trong toàn bộ hệ thần kinh. Não lại được phân chia ra để tạo thành hai bán cầu đại não nối với nhau bởi *thể chai* - một bó chất trắng lớn. Như chúng ta đã thấy, bề mặt của bán cầu đại não được gấp lại rất nhiều lần. Điều đó cho phép thân các tế bào thần kinh nằm gần mặt não có thể trao đổi chất với dịch não tủy. Nếp gấp lên của vỏ não được gọi là *hồi não (gyri)*, nếp gấp xuống rộng hơn được gọi là *khe não (sulci)*. Ở một vài chỗ các rãnh sâu chia các bán cầu thành các *tiểu thùy* riêng biệt.

Một vài khu vực của não có chức năng nhất định. Vùng *vỏ não vận động* sơ cấp nằm ngay trước *rãnh trung tâm*, nó chứa những tế bào có chức năng điều khiển hoạt động vận động. Những tế bào này được sắp xếp theo một trật tự nhất định, do đó chúng tạo nên "bản đồ" các cơ của cơ thể trên bề mặt não. Kích thích điện ở bất cứ điểm nào cũng gây nên vận động của phần cơ thể tương ứng. Vì lý do nào đó cho đến nay người ta chưa biết các bó thần kinh vận động từ vỏ não thường đi đến phía bên kia của cơ thể qua tuỷ sống. Có nghĩa là phía bên trái của não điều khiển các vận động tuỷ ý phía bên phải cơ thể và ngược lại.

Ngay phía sau rãnh trung tâm là *vỏ não cảm giác* sơ cấp nơi các xung động cảm giác hướng tâm từ phía đối bên truyền đến và nó cũng tạo thành "bản đồ" tương tự như trên. Kích thích điện các vùng này sẽ tạo cảm giác đau ở các vùng cơ thể tương ứng. Các khu vực nằm riêng rẽ của vỏ não nhận những tín hiệu có liên quan với thị giác (*vỏ não thị giác sơ cấp*) và thính giác (*vỏ não thính giác sơ cấp*).

Phần còn lại của vỏ não được gọi là *vỏ não liên hợp*, chúng không có mối liên quan rõ ràng với các chức năng khác nhau của cơ thể, mặc dù vẫn có một sự định khu về đại thể. Ví dụ kích thích điện ở bất cứ điểm nào của *vùng ngôn ngữ* ở não người đều không tạo được những âm rõ ràng, nhưng tiếng nói sẽ mất đi nếu những khu vực này bị tổn thương hay bị lấy đi bằng phẫu thuật. Những tín hiệu từ nhiều nguồn khác nhau đi đến vùng vỏ não liên hợp và được xử lý ở đây. Quá trình này thường có liên quan với hoạt động trí tuệ bao gồm sự suy nghĩ, học hành và trí nhớ.

Hai bán cầu đại não về cơ bản là có chức năng giống nhau, nhưng thực ra vẫn có nhiều sai khác rất đáng chú ý. Ở người thuận tay phải, bán cầu trái chứa tất cả các vùng ngôn ngữ quan trọng và người ta nói nó có *ưu thế ngôn ngữ*. Bán cầu này cũng làm cho người có ưu thế tay phải. Bán cầu phải có ưu thế về các chức năng khác, ví dụ khả năng nhận ra đồ vật bằng cảm giác thị giác phức hợp. Tuy nhiên hai bán cầu luôn có xu hướng bổ sung cho nhau về các chức năng chung của toàn cơ thể (ở người thuận tay trái các chức năng ngôn ngữ không do bán cầu trái chịu trách nhiệm mà bán cầu phải sẽ ưu thế về chức năng ngôn ngữ).

2. Đồi não. Đồi não là phần sau của não trước ở loài động vật có xương sống cấp cao, nó xử lý các tín hiệu nhận được từ các cơ quan cảm giác và truyền những thông tin cảm giác lên vỏ não. Phối hợp với *thể lưới*, một vùng chất xám không rõ rệt trong thân não, đồi não giúp cho việc điều hoà trạng thái "thức" của cơ thể. Khi thể lưới hoạt động con người luôn trong trạng thái thức tỉnh. Ngược lại nếu thể lưới bị ức chế thì con người ta sẽ ngủ. Người ta

cho rằng giấc ngủ xuất hiện là do một chất hoá học là serotonin sản sinh ra từ các trung khu ngủ nằm ở thân não.

3. Vùng dưới đồi. Vùng dưới đồi nằm ở phía dưới đồi não và tạo thành đáy của não trước. Đây là một trong số những vùng não quan trọng nhất, nó có 3 chức năng chính :

- Vùng dưới đồi là cầu nối giữa hệ thần kinh và hệ nội tiết. Nó sản sinh ra các hoocmon và nhiều chất khác nữa được gọi là **yếu tố giải phóng**. Các chất này tác động lên tuyến yên làm cho tuyến yên tiết các hoocmon tương ứng.

- Vùng dưới đồi là trung khu điều hoà chính của nội môi. Nó tham gia vào điều hoà cân bằng áp lực thẩm thấu của các dịch lỏng trong cơ thể (bài 20), điều hoà thân nhiệt (bài 21). Nó chứa các trung khu điều hoà cảm giác đói và khát.

- Do có liên quan với các vùng khác của bộ não mà vùng dưới đồi giúp cho việc điều hoà hệ **thần kinh thực vật** (sẽ được mô tả ở cuối bài). Nó điều khiển rất nhiều các hoạt động không tùy ý như tiết mồ hôi, co mạch, nhịp tim, giãn đồng tử và run.

4. Não giữa. Ở các động vật có xương sống bậc thấp, não giữa thường chứa các **thùy thị giác**, đó là trung tâm chính xử lý các tín hiệu thị giác. Ở động vật có vú chức năng này được chuyển cho bán cầu đại não, do đó não giữa hoạt động chủ yếu như là trạm trung chuyển thông tin thị giác.

5. Tiểu não. Tiểu não bao gồm hai bán cầu nằm ở phía lưng của não sau. Nó có chức năng điều hoà thăng bằng và điều hoà trương lực cơ trong những hoạt động chủ động và động tác đứng. Ở động vật có vú, chúng có lớp vỏ rất phát triển, chứa rất nhiều tế bào Purkinje, mỗi tế bào tạo thành khoảng 100.000 synap với các neuron khác. Các đường đến tiểu não xuất phát từ các bộ phận của tai trong có liên quan với thăng bằng, từ các thoi cơ trong các cơ của cơ thể và từ các phần khác của não. Những cử động tùy ý xuất phát từ bán cầu đại não, nhưng tiểu não tham gia tạo ra một chương trình hoạt động chi tiết cho việc thực hiện các cử động này. Nó đồng thời cũng điều hoà hoạt động của các nhóm cơ khác, do đó cơ thể luôn giữ ở trạng thái thăng bằng. Các đường dẫn truyền từ tiểu não đi ra đến các neuron vận động qua các bó đi xuống tủy sống.

6. Hành não. Hành não tạo thành khu vực chuyển tiếp giữa não và tủy sống. Nó chứa những trung khu thần kinh chính điều hoà hoạt động thở và huyết áp.

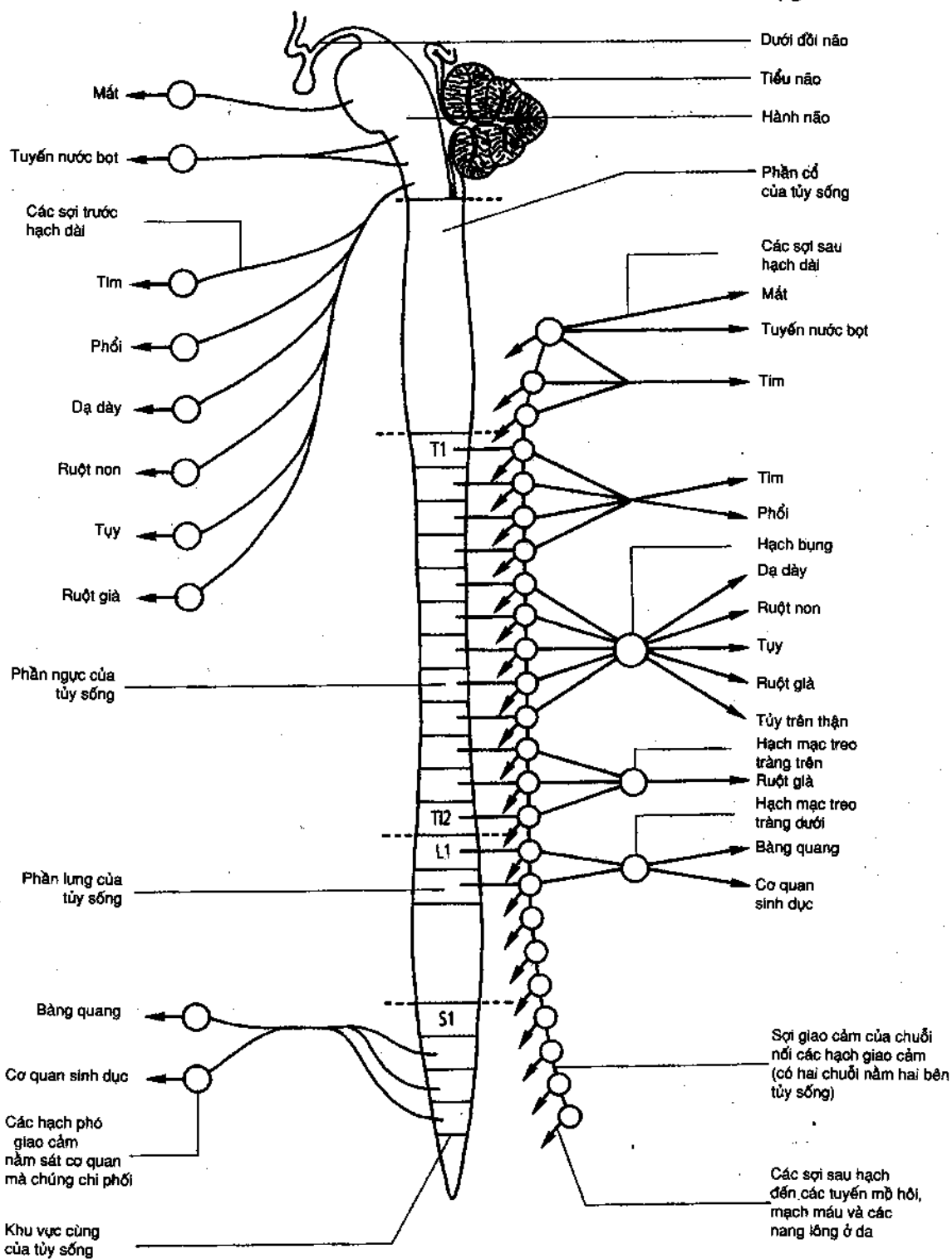
23.6. HỆ THẦN KINH THỰC VẬT

Hệ thần kinh thực vật điều hoà rất nhiều hoạt động không có ý thức của cơ thể, ví dụ như tiêu hoá và tiết mồ hôi. Nó bao gồm gần như toàn bộ những neuron ly tâm, tức là những neuron mang xung động ra khỏi hệ thần kinh trung ương. Cũng theo như tên gọi của nó thì hệ thần kinh thực vật điều hoà hoạt động của chính bản thân nó và chịu sự kiểm soát một phần của hệ thần kinh trung ương. Nó có tác dụng đối với **hệ cơ trơn** và các **tuyến**.

Như chú thích trong hình 23.10, hệ thần kinh thực vật được chia thành hai hệ riêng biệt là **hệ giao cảm** và **phó giao cảm**. Hai hệ này có tác dụng trái ngược nhau ở các cơ quan mà chúng chi phối (xem bảng 23.1). Nhìn chung hệ thống thần kinh giao cảm chuẩn bị cho cơ thể tham gia vào các hoạt động, trong khi đó hệ phó giao cảm có tác dụng làm cho cơ thể bớt căng thẳng.

Hệ phó giao cảm

Hệ giao cảm



Hình 23.10. Hệ thần kinh thực vật

Các hạch chính của hệ thần kinh giao cảm nối với nhau thành những chuỗi dài gọi là **chuỗi hạch thần kinh giao cảm**, chúng chạy song song với tủy sống ở cả hai phía (trong hình 23.10 chỉ vẽ một phía). Các **sợi trước hạch** đi ra từ hệ thần kinh trung ương tới các hạch giao cảm rất ngắn, trong khi đó các **sợi sau hạch** đi tới các cơ quan trong cơ thể thường dài. Hạch bụng nhận những sợi từ các hạch giao cảm ở hai bên tủy sống, nhưng bản thân nó lại là cấu trúc đơn. Axetylcolin là chất trung gian hóa học ở các xynap của hệ thần kinh giao cảm, nhưng **noradrenalin** lại là chất trung gian của các xynap tận cùng nơi tiếp xúc với các tác bào. Do đó hoạt động của hệ thần kinh giao cảm được tăng cường bởi các hoocmon **adrenalin** và **noradrenalin** tuần hoàn trong máu.

Các hạch phó giao cảm nằm gần hay nằm trong thành của các cơ quan mà chúng chi phối, do đó các sợi trước hạch thì dài và các sợi sau hạch rất ngắn. Axetylcolin là chất trung gian hóa học ở tất cả các xynap kể cả các xynap với các tác bào. Hệ phó giao cảm có các đường nối với trung tâm ở thân não và đoạn cuối tủy sống. **Dây thần kinh số 10** là một phần quan trọng của hệ phó giao cảm, nó chi phối tim, phổi và một số cơ quan khác.

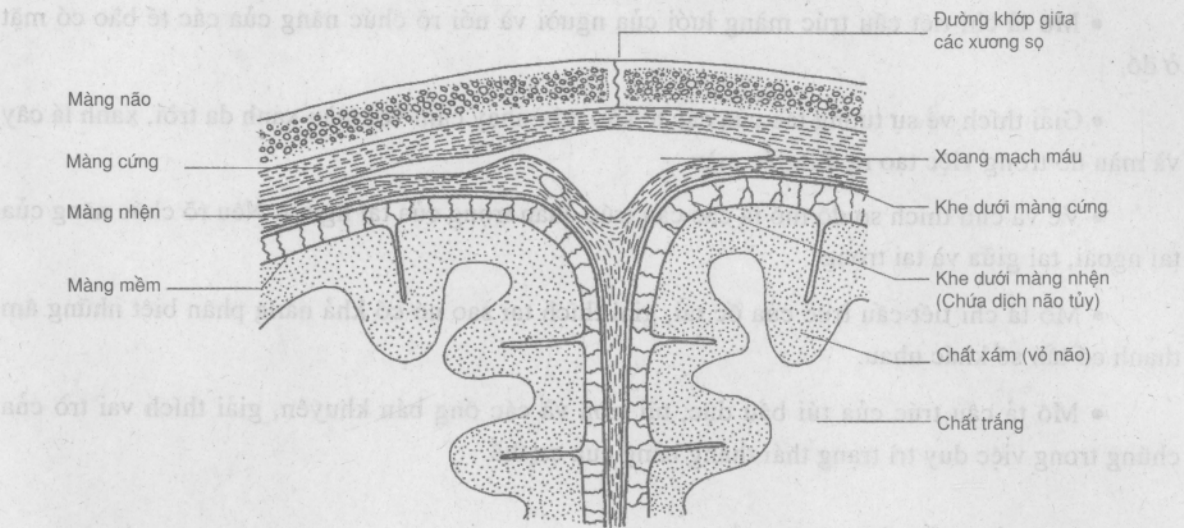
Bảng 23.1. Tác dụng của hệ thần kinh giao cảm và phó giao cảm.

	GIAO CẢM	PHÓ GIAO CẢM
<i>Dạng hoạt động</i>	Chuẩn bị cho cơ thể hoạt động	Giảm bớt căng thẳng
<i>Chất trung gian hóa học cuối cùng</i>	Noradrenalin	Axetylcolin
<i>Tác dụng lên các cơ quan</i>		
Tim	Tăng nhịp tim	Giảm nhịp tim
Phổi	Giãn phế quản nhỏ	Co phế quản nhỏ
Ruột	Giảm nhu động	Tăng nhu động
Mạch máu, ống tiêu hóa	Co	Giãn
Tuyến nước bọt	Giảm tiết	Tăng tiết
Tuyến trên thận	Tiết adrenalin và noradrenalin	Không có tác dụng
Các mạch máu ở cơ xương	Giãn	Không có tác dụng
Mạch máu da	Co	Không có tác dụng
Cơ dựng lông	Co	Không có tác dụng
Các tuyến mồ hôi	Tăng tiết	Không có tác dụng

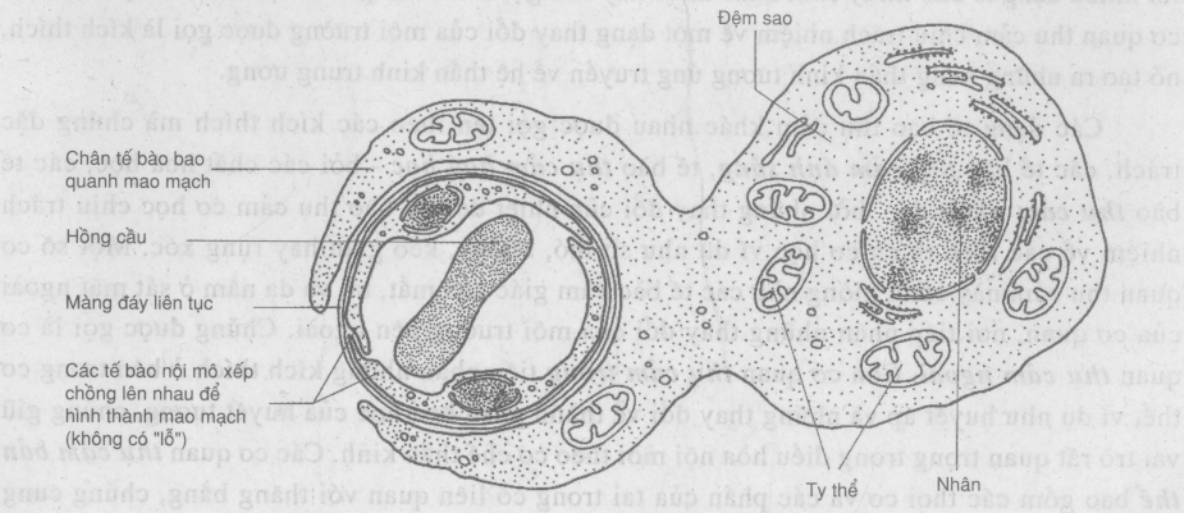
23.7. BẢO VỆ HỆ THẦN KINH

Hệ thần kinh trung ương ở các loài động vật có vú được bảo vệ bằng những cách khác nhau. Trước tiên là được bảo vệ bởi xương sọ và cột sống. Chúng tạo một lớp vỏ ngoài cứng có tác dụng chống lại mọi tác động cơ học mạnh nhất. Trong lớp vỏ xương, như minh họa trong hình 23.11, não còn được bảo vệ bởi 3 loại màng được gọi là màng não (viêm các màng này sẽ làm xuất hiện các triệu chứng của bệnh **viêm màng não**). Lớp màng ngoài cùng được gọi là **màng cứng**, nó tạo nên một lớp vỏ mô liên kết dai nhưng rất mềm bao toàn bộ hệ thần kinh trung ương. Màng cứng được ngăn cách với **màng nhện** bằng **khe dưới màng cứng** rất hẹp. Các mạch máu lớn cung cấp máu cho não đi đến màng nhện và dưới đó là **khoang dưới nhện** chứa dịch não tủy. Lớp này có tác dụng như là một cái đệm giảm sóc phân tán các lực tác dụng trên một điểm ra một khu vực rộng lớn hơn. Lớp màng thứ 3 là **màng mềm**. Nó chứa rất nhiều các mạch máu nhỏ cung cấp máu cho các mô thần kinh nằm ở phía dưới.

Thật thú vị là hệ thống thần kinh thường yêu cầu phải được bảo vệ về mặt chuyển hoá cũng như về cơ học. Ví dụ như não người sử dụng hơn 20% nhu cầu về glucôz và oxy của cơ thể, nhưng nó lại không thể dự trữ những chất này. Hơn nữa nó không thể chịu đựng được nồng độ cao của các chất bình thường vẫn có mặt trong huyết tương. Sự vận chuyển các chất đến não được điều hoà bởi hàng rào máu não như minh hoạ trong hình 23.12. Hình 23.12 là lát cắt ngang của một mao mạch đi qua tổ chức não. Như đã thấy, các tế bào biểu mô chồng lên nhau, cho nên các thành mao mạch không có các lỗ nhỏ như ở các mô khác. Hơn nữa các mao mạch não được bao quanh bởi các chân nhô ra từ các tế bào thần kinh đệm gọi là đệm sao (astrocytes). Có tới 85% toàn bộ bề mặt mao mạch được che phủ theo cách này. Hàng rào máu não ngăn chặn hay hạn chế sự vận chuyển các chất không có liên quan với quá trình chuyển hoá của não bao gồm cả protein, lipit, ure, và kháng sinh. Mặt khác, các chất như glucôz, oxy, ion Na^+ , ion K^+ rất cần cho não nên chúng được vận chuyển qua hàng rào máu não rất nhanh.



Hình 23.11. Bảo vệ hệ thần kinh : các lớp màng não



Hình 23.12. Cơ sở giải phẫu của hàng rào máu não

24. CÁC CƠ QUAN CẢM GIÁC

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này, bạn có thể :

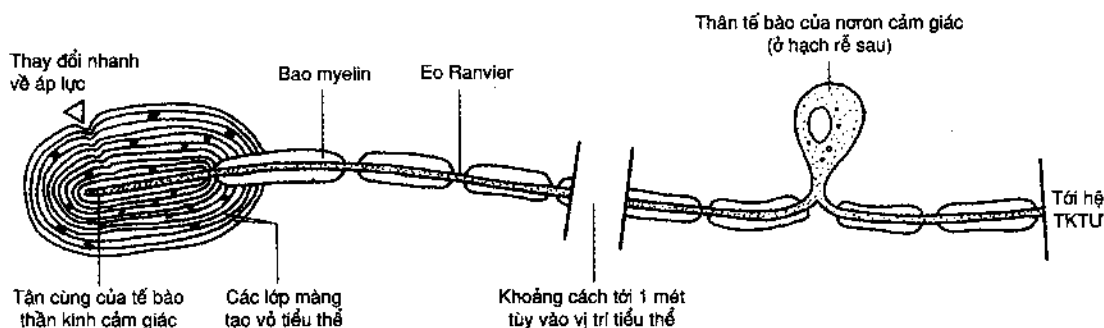
- Thống kê được các loại tế bào nhận cảm khác nhau và mô tả cấu trúc của một cơ quan cảm giác đơn giản (tiểu thể Pacini).
- Vẽ và chú thích sơ đồ mô tả cấu trúc mắt người nhìn theo mặt cắt dọc.
- Mô tả đường đi của ánh sáng trong mắt người, giải thích quá trình điều tiết và sự hội tụ ánh sáng từ những vật ở các khoảng cách khác nhau.
- Mô tả chi tiết cấu trúc màng lưới của người và nói rõ chức năng của các tế bào có mặt ở đó.
- Giải thích về sự tương tác của các tế bào nón nhạy cảm với màu xanh da trời, xanh lá cây và màu đỏ trong việc tạo ra thị giác màu.
- Vẽ và chú thích sơ đồ mô tả các cấu trúc quan trọng của tai người. Nêu rõ chức năng của tai ngoài, tai giữa và tai trong.
- Mô tả chi tiết cấu trúc của ốc tai, giải thích tại sao nó có khả năng phân biệt những âm thanh có tần số khác nhau.
- Mô tả cấu trúc của túi bầu dục, túi tròn và các ống bán khuyên, giải thích vai trò của chúng trong việc duy trì trạng thái thăng bằng của cơ thể.

24.1. CÁC TẾ BÀO THỤ CẢM

Để nhận được thông tin từ môi trường xung quanh, hệ thần kinh trung ương phải dựa vào rất nhiều dạng *tế bào nhạy cảm* khác nhau hay còn gọi là các *cơ quan thụ cảm (receptor)*. Mỗi cơ quan thụ cảm chịu trách nhiệm về một dạng thay đổi của môi trường được gọi là kích thích, nó tạo ra những xung thần kinh tương ứng truyền về hệ thần kinh trung ương.

Các dạng tế bào thụ cảm khác nhau được gọi tên theo các kích thích mà chúng đặc trách, các tế bào *thụ cảm ánh sáng*, tế bào *thụ cảm hoá học* - bởi các chất hoá học, các tế bào *thụ cảm nhiệt độ* - bởi những thay đổi của nhiệt độ. Tế bào thụ cảm cơ học chịu trách nhiệm về các kích thích cơ học ví dụ như sờ mó, áp lực, kéo giãn hay rung xóc. Một số cơ quan thụ cảm này cũng giống như các tế bào cảm giác của mắt, tai và da nằm ở sát mặt ngoài của cơ quan, nơi tiếp nhận những thay đổi của môi trường bên ngoài. Chúng được gọi là cơ quan *thụ cảm ngoài*. Còn cơ quan *thụ cảm trong* tiếp nhận những kích thích ở bên trong cơ thể, ví dụ như huyết áp và những thay đổi về thành phần hoá học của huyết tương, chúng giữ vai trò rất quan trọng trong điều hòa nội môi theo cơ chế thần kinh. Các cơ quan *thụ cảm bản thể* bao gồm các thoi cơ và các phần của tai trong có liên quan với thăng bằng, chúng cung cấp những thông tin có liên quan với tư thế của cơ thể và các chuyển động.

Hình 24.1 mô tả cấu trúc của tiểu thể Pacini, nó là cơ quan thụ cảm áp lực và xúc giác ở da. Phần cơ quan thụ cảm của tiểu thể này nằm ở chính lõi và ở đó cũng là điểm tận cùng của một neuron cảm giác. Những thay đổi nhanh chóng về áp lực được truyền qua màng vào lõi làm tăng tính thấm của ion Natri (Na^+). Dòng ion đi vào trong này sẽ sinh ra sự khử cực và gọi là điện thế receptor hay **điện thế phát sinh**. Nếu như sự khử cực đạt đến ngưỡng thì sẽ xuất hiện các xung thần kinh. Do các tế bào cảm giác bị kích thích trực tiếp nên chúng được gọi là **tế bào thụ cảm sơ cấp**, những thay đổi từ từ về áp lực không tạo ra phản xạ.



Hình 24.1. Tiểu thể Pacini

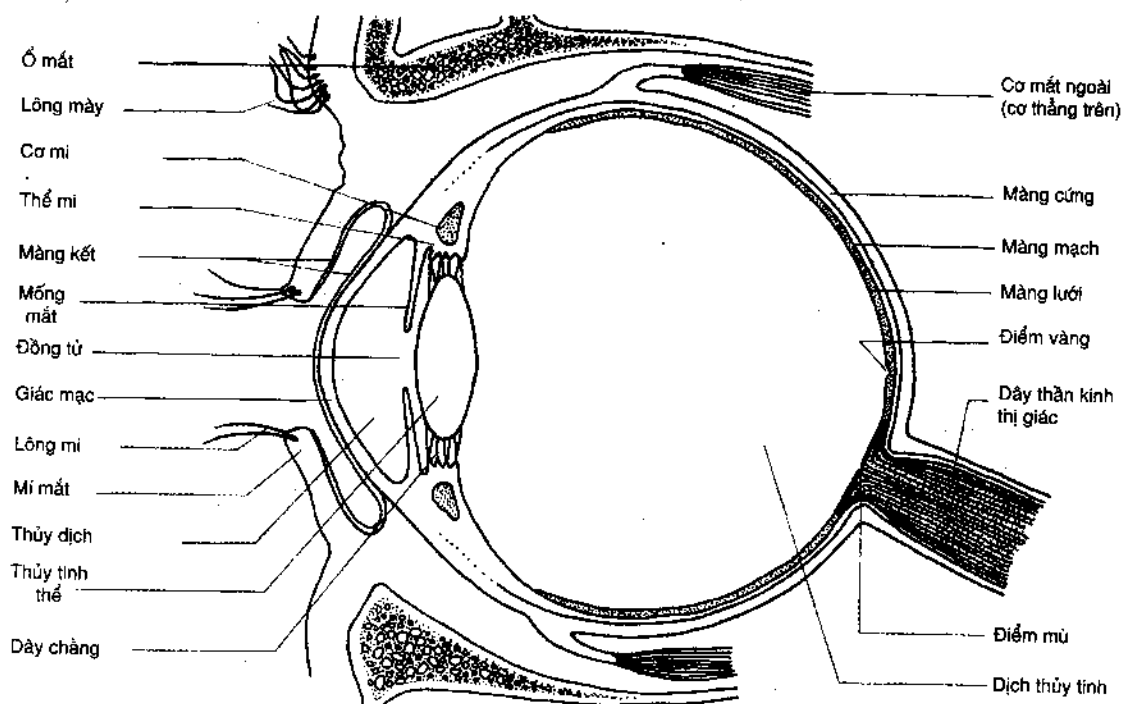
Một tiểu thể Pacini cùng với các cấu trúc có liên quan với nó tạo nên một **cơ quan cảm giác** đơn giản. Các cơ quan cảm giác phức tạp chứa rất nhiều các tế bào nhận cảm, chúng nằm thành nhóm với nhau. Đôi khi đó là các tế bào biểu mô biến dạng thay cho các neuron cảm giác và trong trường hợp này chúng được gọi là các **tế bào thụ cảm thứ cấp**, các tế bào cảm giác có lông ở tai là các tế bào thụ cảm thứ cấp. Phần còn lại của bài học này sẽ mô tả chi tiết về cấu trúc của mắt và tai người.

24.2. MẮT NGƯỜI

Cấu trúc

Cầu mắt của người lớn có đường kính khoảng 2,5 cm và có cấu trúc như minh họa trong hình 24.2. Mỗi mắt được nằm trong một hố xương của xương sọ hay còn gọi là **ổ mắt**. Cầu mắt được gắn vào ổ mắt và được giữ ở đúng vị trí nhờ 6 cơ mắt, chúng làm cho mắt có thể chuyển động được, chuyển động của hai mắt luôn phối hợp với nhau giúp cho hai mắt có thể nhìn rõ hình lập thể của mọi vật.

Như chúng ta đã thấy phía trước mắt được bảo vệ bằng **mì mắt** và **lông mi**. Mì mắt thường nhắm lại theo chu kỳ bằng phản xạ "chớp mắt" và cả khi có luồng ánh sáng, luồng không khí bất ngờ tạt vào mắt và khi chạm vào lông mi. Phía trước của mắt, dưới lông mi là một lớp mô mỏng trong suốt và được gọi là **màng kết**. Lớp này luôn luôn ướt do dịch tiết ra từ các tuyến lệ nằm ở phía trên và ra phía ngoài của mỗi mắt. Dịch này chứa men **lysozym** có tác dụng tiêu diệt vi khuẩn. Sau khi đi qua lớp kết mạc nước mắt được chảy vào khoang mũi qua hệ thống các **ống lệ**. Nước mắt sẽ chảy ra nhiều hơn khi mắt bị kích thích bởi các bụi bẩn, đau mắt hay khi khóc.



Hình 24.2. Cấu trúc của mắt người (cắt dọc)

Bản thân cấu mắt có cấu trúc ba lớp. Lớp ngoài cùng là **màng cứng**, đó là lớp vỏ mô liên kết rất dai màu trắng ngà, đục, phía trước liên tiếp với **màng giác** trong suốt. Lớp giữa hay lớp **màng mạch** chứa rất nhiều mạch máu và liên tiếp với **thể mi**. Thể mi và **thủy tinh thể** được cố định bởi các **dây chằng**, chúng chia khoảng trước mắt thành hai ngăn. Khoảng nhỏ chứa đầy thủy dịch được tiết ra từ thể mi. Dịch này tương tự như huyết tương chỉ khác một điều là chúng chỉ chứa protein dưới dạng vết (rất ít protein) và không có kháng thể. Do đó không có các phản ứng miễn dịch ở khu vực trước mắt, bởi vì nếu không các phản ứng này làm giảm khả năng đi xuyên qua của tia sáng. Nước mắt cung cấp oxy và các chất dinh dưỡng cho giác mạc và thủy tinh thể và lấy đi những sản phẩm dư thừa. Nó luôn tạo ra áp lực và giúp cho việc duy trì hình dạng của mắt, cuối cùng nó được dẫn lưu vào các tĩnh mạch cấu mắt. Tắc các đường dẫn lưu sẽ làm tăng nhãn áp và làm xuất hiện các triệu chứng của bệnh **thiên đầu thống** (glaucoma).

Ngăn phía trong của mắt được lót bởi một lớp thứ ba đó là **màng lưới**. Đây là lớp nhạy cảm với ánh sáng của mắt và những cấu trúc chi tiết của nó sẽ được mô tả một cách ngắn gọn về sau này. Khoảng này chứa đầy **dịch thủy tinh** là một loại dịch keo, trong dịch này có khoảng 90% là nước, một số muối và **axít hyaluronic**; chính axít này tạo nên dạng keo.

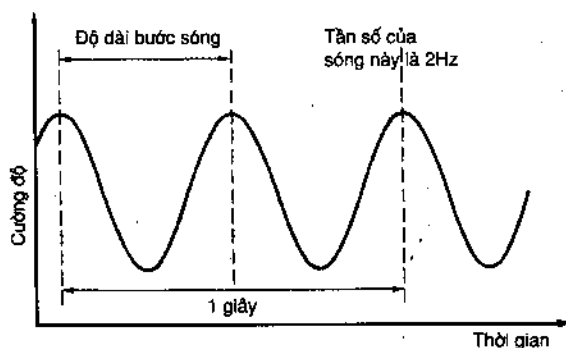
Ở những động vật có xương sống hoạt động về đêm hay sống dưới lòng biển sâu, lớp màng mạch biến đổi đi để tạo thành 1 bề mặt phản xạ hay lớp lót (tapetum) nằm ngay phía dưới màng lưới. Điều này làm tăng độ nhạy thị giác bằng cách phản xạ ánh sáng ngược trở lại mắt và là bằng chứng giải thích tại sao mắt mèo lại sáng khi có ánh sáng của một chiếc ô tô chiếu vào mắt.

Đường đi của ánh sáng

Ánh sáng là một dạng *bức xạ điện từ*, nó được đặc trưng bởi độ dài sóng và tần số (xem hình 24-3) *chiều dài bước sóng* (được đo bằng mét) là khoảng cách giữa hai đỉnh sóng liên tiếp. Tần số (được đo bằng Hertz) là số đỉnh hay số chu kỳ dao động diễn ra trong một giây. Chiều dài sóng của ánh sáng nhìn thấy ở khoảng giữa 400-700 nanomet ($1 \text{ nm} = 10^{-9} \text{ m}$) và trong phạm vi này các chiều dài sóng khác nhau sẽ tạo ra các cảm giác màu khác nhau.

Các sóng ánh sáng thường đi theo đường thẳng nhưng chúng có thể bị *gấp khúc* hay còn gọi là *khúc xạ* khi chúng đi từ một môi trường này sang một môi trường khác, ví dụ như từ không khí vào nước. Mức độ khúc xạ phụ thuộc vào mật độ quang của 2 môi trường và cũng phụ thuộc vào góc mà ánh sáng đi tới bề mặt khúc xạ. Hình dạng khác nhau của các thấu kính tạo ra các hiệu quả khác nhau. *Thấu kính hội tụ* có tác dụng làm cho các tia sáng tập trung lại thành một điểm. Các thấu kính dày và tròn hơn có khả năng hội tụ lớn hơn so với các thấu kính mỏng và dẹt. Mặt khác *thấu kính phân kỳ* có tác dụng làm cho các tia sáng phân ly, không cho chúng tập trung thành một điểm.

Hệ thống quang học trong mắt người tập trung các tia sáng từ môi trường xung quanh để tạo ra một hình ảnh đảo ngược trên màng lưới, đặc biệt là ở phía trên của điểm vàng (fovea) (xem hình 24-5). Như đã thấy sự khúc xạ diễn ra cả ở mặt trước và mặt sau của màng giác và của thủy tinh thể. Màng giác giữ vai trò lớn hơn trong việc khúc xạ các tia sáng, nhưng hình dạng của thủy tinh thể cũng có thể thay đổi để có thể nhìn thấy những vật ở gần cũng như ở xa.



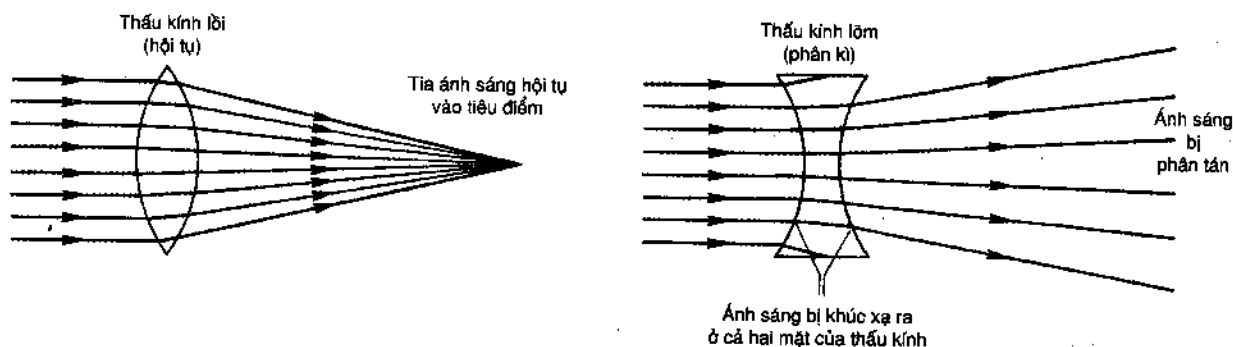
Hình 24.3. Bức xạ điện từ

Quá trình thay đổi khả năng hội tụ của mắt được gọi là sự *điều tiết*, nó diễn ra như sau : Thể mi chứa các *cơ mi* tạo thành một cấu trúc hình nhẫn, do các thành phần bên trong cấu mắt luôn chịu sự tác động của áp lực nên thể mi bị đẩy ra phía ngoài khi cơ mi giãn ra. Do thủy tinh thể bị kéo dẹt ra bởi các dây chằng mà các tia sáng từ các vật ở xa có thể hội tụ ở trên màng lưới. Các ảnh của các vật ở gần cũng có thể hội tụ ở trên màng lưới khi cơ mi co lại. Khi co chúng làm giảm đường kính vòng cơ và kéo thể mi vào trong, nó cũng làm giảm sức căng trên các dây chằng. Do đó thủy tinh thể dần hồi trở nên tròn hơn và khả năng hội tụ của nó tăng lên. Mắt người bình thường có thể điều tiết để nhìn rõ các vật cách mắt khoảng từ 10 cm và xa hơn.

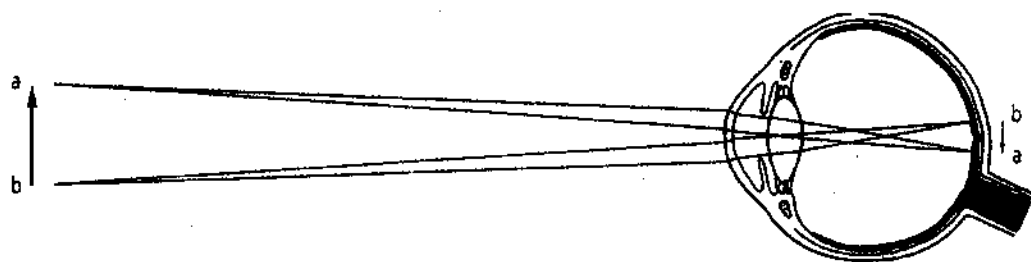
Rất nhiều bệnh về mắt xuất hiện khi các thành phần trong hệ thống quang học không thống nhất với nhau. *Viễn thị* xuất hiện khi cấu mắt quá ngắn so với khả năng hội tụ của thủy tinh thể. Các vật ở xa có thể hội tụ một cách chính xác lên màng lưới, nhưng ngay cả khi thủy tinh thể có độ cong cực đại thì nó cũng không thể hội tụ được những vật ở gần. Dùng thấu

kính hội tụ lắp vào kính, có thể sửa chữa được khuyết tật này. Cận thị xuất hiện khi cầu mắt quá dài so với thủy tinh thể. Những vật ở gần có thể hội tụ tốt, nhưng ngay cả khi các cơ mi giãn hoàn toàn thì thủy tinh thể cũng không thể dẹt tới mức có thể hội tụ các vật ở xa.

Ở những người đứng tuổi, các tế bào ở trung tâm thủy tinh thể thường bị chết và thủy tinh thể trở nên kém đàn hồi hơn, do đó khả năng điều tiết của nó nhìn chung là khó khăn hơn. Hiện tượng này được gọi là sự lão thị ở người già và đôi khi phải dùng kính hai tròng, mỗi mắt đều cần phải có thấu kính hội tụ và phân kỳ. **Đục thủy tinh thể** xuất hiện khi các tế bào của thủy tinh thể mất đi tính chất trong suốt. Tùy theo mức độ đục mà người ta thấy cần phải phẫu thuật để lấy nhân đục đi.



Hình 24-4. Hoạt động của các thấu kính hội tụ và phân kỳ



Hình 24-5. Đường đi của ánh sáng trong mắt người

Lượng ánh sáng vào mắt được điều hoà bởi mống mắt - một mô sắc tố hình nhẫn nằm ở phía trước cầu mắt, chính giữa là đồng tử. Mống mắt chứa những sợi cơ vòng và cơ tia, chúng có thể làm đồng tử co vào hoặc giãn ra tùy từng điều kiện. Khi cường độ ánh sáng tăng lên một cách đột ngột sẽ làm cho đồng tử co ngay lại (phản xạ đồng tử), trong khi đó nếu ánh sáng yếu thì đồng tử lại giãn ra.

Màng lưới

Cấu trúc chi tiết của màng lưới được minh họa trong hình 24-6. Nó được phân thành lớp và bao gồm các loại tế bào khác nhau:

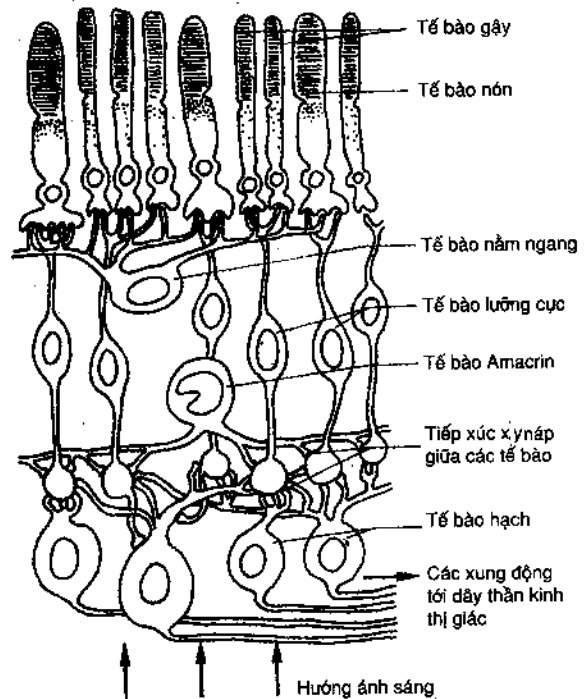
1. Các tế bào cảm quang (thụ cảm ánh sáng). Các tế bào thụ cảm ánh sáng của màng lưới là các tế bào gậy và các tế bào nón. Thật kỳ lạ là các tế bào này nằm rất xa bề mặt màng lưới, do đó ánh sáng phải đi rất xa qua mạng lưới mạch máu bề mặt và tất cả các lớp khác của màng lưới trước khi chúng được tiếp nhận. Hiện tượng này có ở tất cả các loài động vật có xương sống và là kết quả của quá trình hình thành mắt như là sự phát triển của não trong thời kỳ bào thai.

Tế bào gậy : Màng lưới có khoảng 120 triệu tế bào gậy, chúng rất nhạy cảm với cường độ ánh sáng yếu, nhưng không phải là ánh sáng màu, chúng thường được dùng để nhìn vào *ban đêm*. Tế bào gậy có ở tất cả các vị trí của màng lưới trừ điểm vàng.

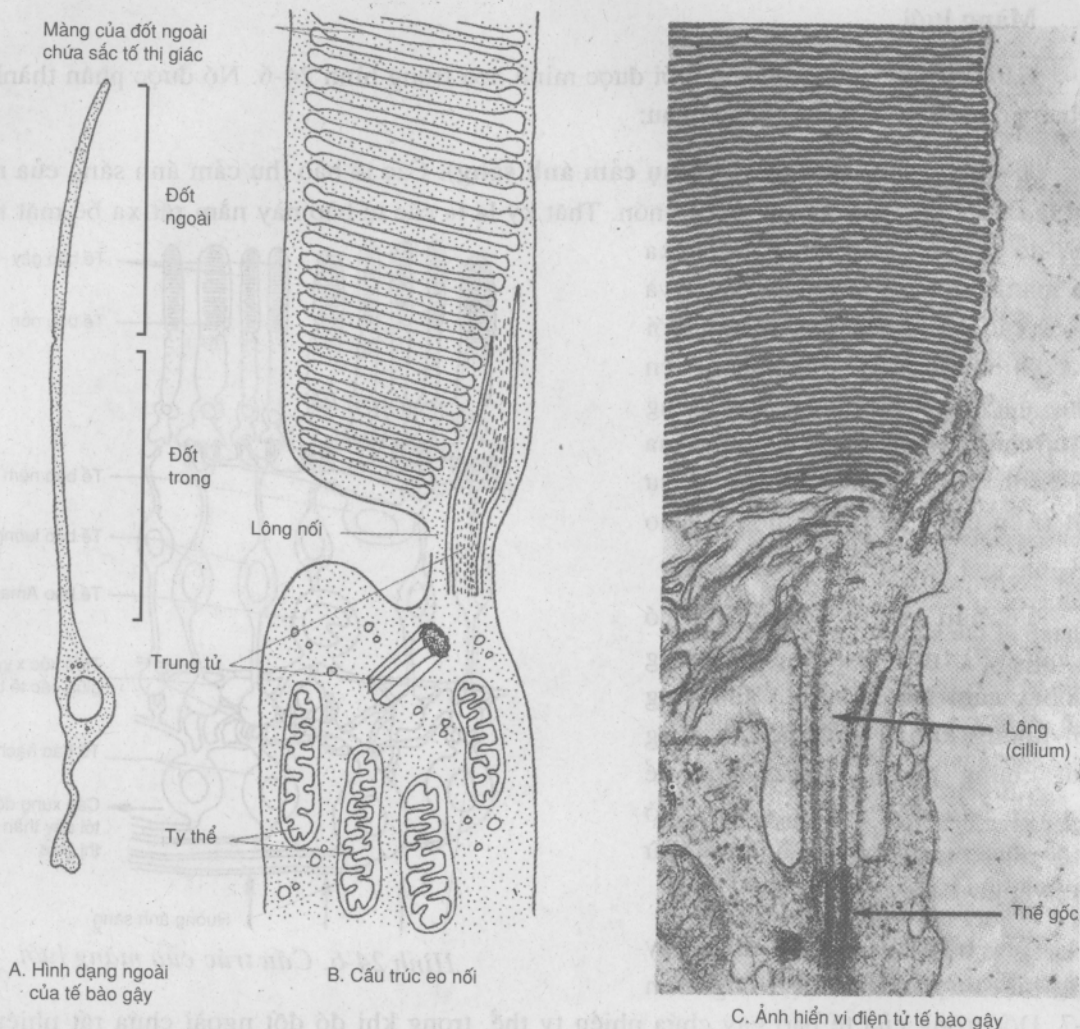
Cấu trúc của một tế bào gậy riêng biệt được minh họa trong hình

24-7. Đốt trong của tế bào gậy chứa nhiều ty thể, trong khi đó đốt ngoài chứa rất nhiều các cấu trúc hình đĩa được bao quanh bởi màng, màng này được hình thành là do màng tế bào gấp nếp vào. Hàng triệu phân tử sắc tố ánh sáng rodopsin bám vào màng làm cho màng rất nhạy cảm với ánh sáng. Mỗi phân tử rodopsin bao gồm phần protein là *opsin* nối với phần không protein là *chromophor*. Trong rodopsin thì chromophor là *retinal*, một dẫn xuất của vitamin A. Khi năng lượng của ánh sáng được phân tử này hấp thụ, nó thay đổi hình dạng và làm cho phân tử rodopsin mất tính ổn định, nó tách ra làm hai phần là opsin và chromophor. Quá trình này sẽ dẫn đến sự thay đổi tính thấm của màng tế bào, tạo ra một tín hiệu điện gọi là *điện thế phát sinh*. Các tín hiệu điện sinh ra bằng cách này được dẫn truyền qua xynap tới các tế bào lưỡng cực và tế bào nằm ngang (xem hình 24-6).

Tế bào nón là các tế bào chịu trách nhiệm về thị giác màu. Chúng hoạt động tốt trong điều kiện ánh sáng ban ngày và tạo ra cảm giác *thị giác ban ngày*. Màng lưới chứa khoảng 5 triệu tế bào nón, trong số đó có 2000 tế bào được sắp xếp cùng với nhau trong điểm vàng. Ở chỗ này không có các mạch máu và các lớp bề mặt của màng lưới đặc biệt mỏng. Hơn nữa các tế bào nón cũng rất nhỏ, đường kính của chúng chỉ khoảng 1 μm , cho nên khu vực này là chỗ tốt nhất giúp cho việc phân biệt các chi tiết. Các vật ở trung tâm của thị trường được hội tụ lên điểm vàng.



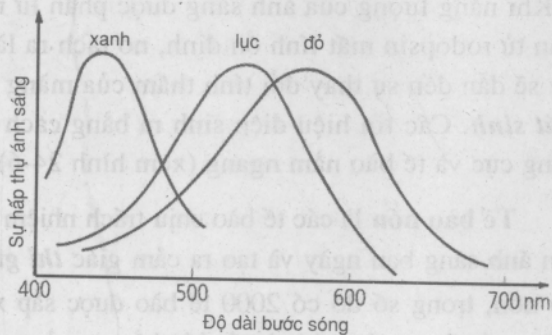
Hình 24-6. Cấu trúc của màng lưới



Hình 24-7. Cấu trúc hiển vi điện tử tế bào gậy

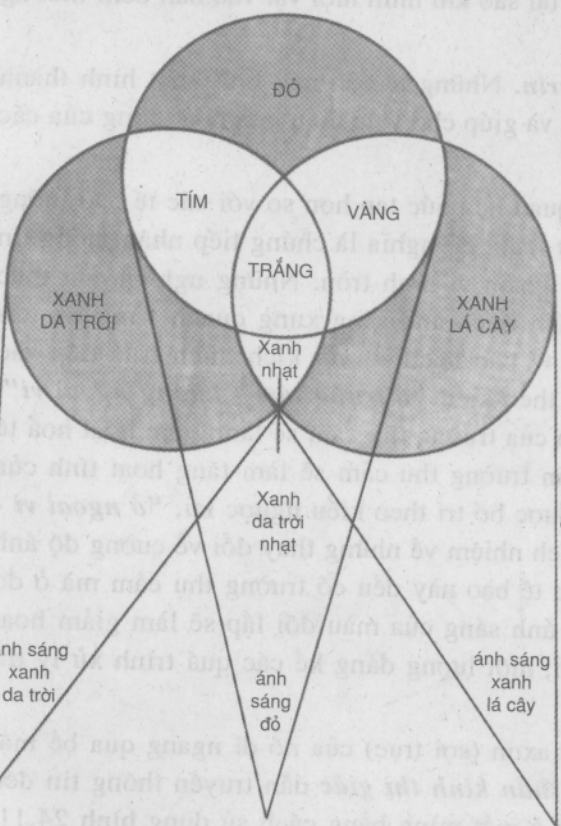
Có ba loại tế bào nón chứa các sắc tố ánh sáng nhạy cảm với các ánh sáng có chiều dài bước sóng khác nhau, tương ứng với các màu **xanh da trời** (445nm), **xanh lá cây** (535nm) và **đỏ** (570nm) - xem hình 24.8. Phần Chromophor của các sắc tố ánh sáng là retinal tương tự như rodopsin nhưng các protein opsin thì lại khác, do đó các phản ứng nhìn chung cũng khác.

Chúng ta nên nhớ là mỗi dạng tế bào nón đều có một khả năng đáp ứng rất rộng, cho nên phạm vi hoạt động của chúng thường bao trùm lên nhau. Điều này rất quan trọng bởi vì nó cho phép



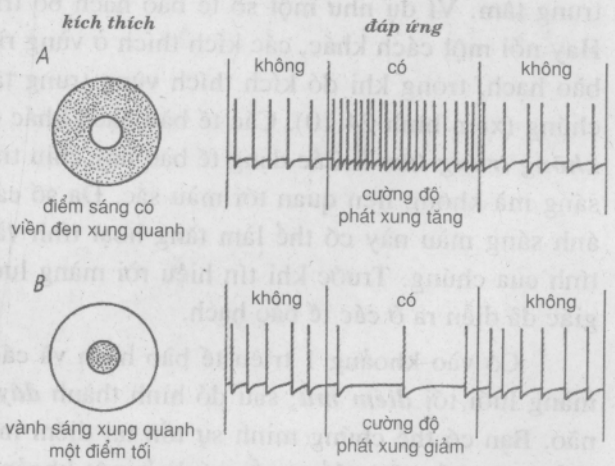
Hình 24-3. Sơ đồ minh họa độ nhạy của ba loại sắc tố khác nhau của tế bào nón ở mắt người

mắt có thể phân biệt được những màu sắc bằng cách so sánh hoạt động của các loại tế bào nón khác nhau. Ví dụ như ánh sáng có chiều dài bước sóng là 550 nm sẽ cùng kích thích các tế bào nón nhạy cảm với màu xanh lá cây và màu đỏ và mắt sẽ nhận thấy màu vàng. Các ánh sáng khác có chiều dài bước sóng khác nhau cũng tạo ra các cảm giác màu khác nhau theo cách tương tự. Có một hiện tượng thú vị trong thị giác màu, đó là với ánh sáng có chiều dài



Hình 24.9. Sự kết hợp màu sắc của ánh sáng đỏ, xanh da trời và xanh lá cây

bước sóng nhất định, có thể tạo ra cảm giác bằng cách kích thích thông qua sự kết hợp của ánh sáng xanh da trời, xanh lá cây theo một tỷ lệ phù hợp - xem hình 24.9. Sự kết hợp ngang bằng nhau của màu xanh lá cây và đỏ sẽ tạo ra cảm giác màu vàng, trong khi đó kết hợp hai màu xanh da trời và đỏ sẽ tạo ra màu tím. Sự kết hợp ba màu xanh da trời, xanh lá cây và màu đỏ theo tỷ lệ tương đương nhau



Hình 24.10. Trường thụ cảm của một tế bào hạch kiểu "có trung tâm - không ngoại vi"

sẽ tạo ra màu trắng. Các màu khác như màu da cam được tạo ra do sự kết hợp không đồng đều nhau của ánh sáng. Các màu khác, ví dụ như màu nâu và màu kim loại như vàng, bạc không thể tạo ra bằng sự kết hợp giản đơn của ánh sáng. Tuy nhiên, chúng thường xuất hiện trong các bức ảnh, trong hình ảnh vô tuyến, ở đó, người ta chỉ sử dụng màu xanh da trời, xanh lá cây và màu đỏ. Chi tiết của sự tiếp nhận những màu sắc này cho đến nay chưa được hiểu biết đầy đủ, nhưng chắc là chúng còn phụ thuộc vào các tế bào khác của màng lưới, những tế bào này sẽ xử lý các thông tin tiếp nhận được từ các tế bào gậy và tế bào nón.

Các dạng mù màu khác nhau xuất hiện là do mất hoàn toàn hoặc thiếu một hay nhiều dạng sắc tố ánh sáng của các dạng tế bào nón khác nhau. Ví dụ như mù màu đỏ - xanh lá cây là không có tế bào nón nhạy cảm với màu đỏ (protanopia) hay do không có tế bào nón nhạy cảm với màu xanh lá cây (deutanopia). Về lý do tại sao mù màu đỏ, xanh lá cây hay gặp ở đàn ông nhiều hơn đàn bà sẽ được giải thích trong bài 38.

2. **Các tế bào lưỡng cực.** Các tế bào lưỡng cực là những neuron tiếp nhận thông tin từ các tế bào cảm thụ ánh sáng và chuyển đến lớp tế bào tiếp theo. Các tế bào lưỡng cực thường nhận tín hiệu từ một vài tế bào gậy, chúng có tác dụng làm cho hình ảnh của một vài vật trong điều kiện ánh sáng yếu vẫn được tiếp nhận. Mặt khác các tế bào nón lưỡng cực chỉ nối với một hay hai tế bào nón cho nên hình ảnh do chúng tiếp nhận thường rõ nét. Sự bố trí như trên đã nói cũng giúp cho chúng ta giải thích tại sao khi nhìn mọi vật vào ban đêm thường lơ mơ và vào ban ngày thường rõ.

3. **Các tế bào nằm ngang và tế bào amacrin.** Những tế bào này linh hoạt hình thành nên những mối liên lạc tiếp theo ở trên màng lưới và giúp cho việc điều hoà hoạt động của các tế bào lưỡng cực và tế bào hạch.

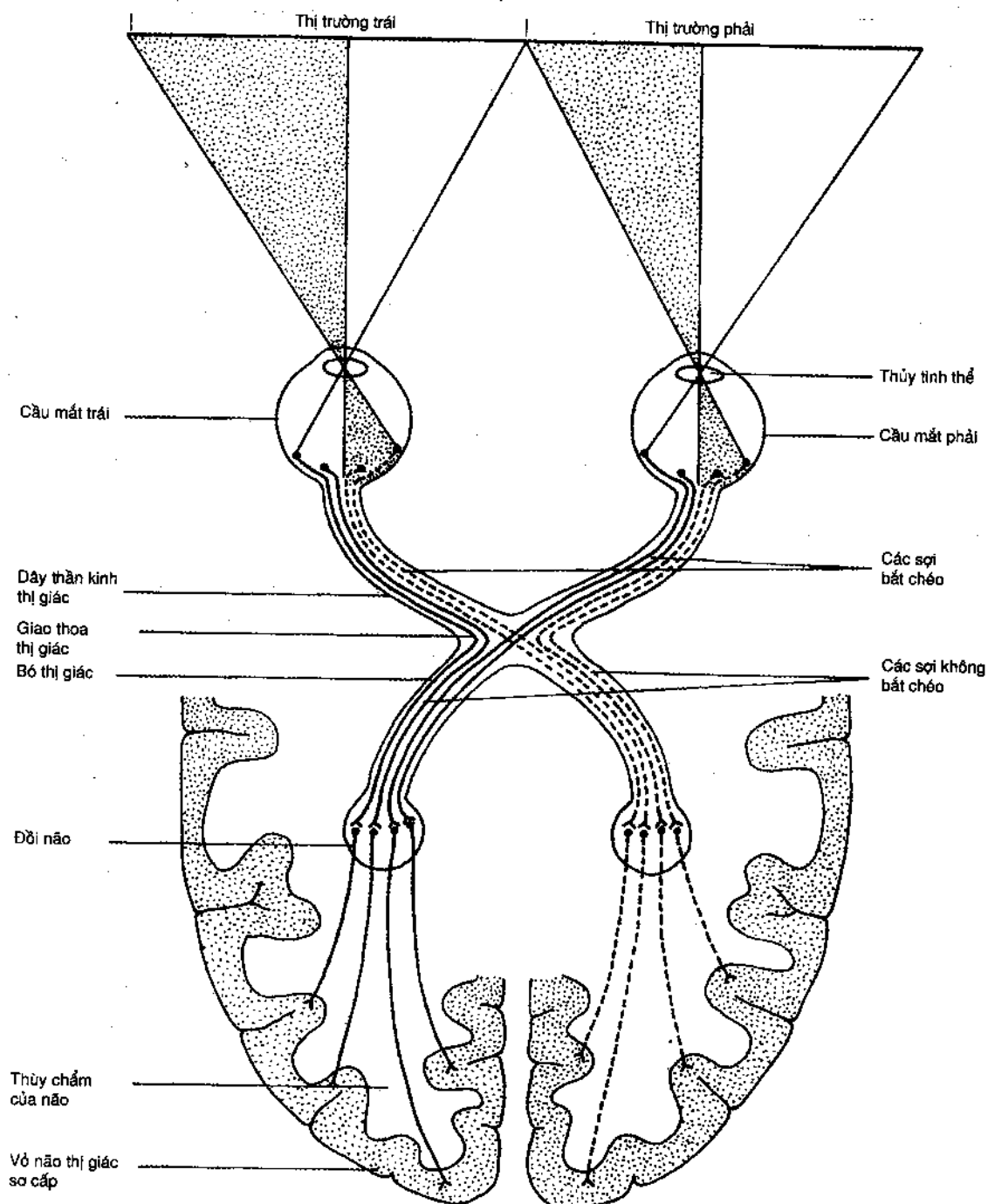
4. **Các tế bào hạch.** Những neuron này có quan hệ phức tạp hơn so với các tế bào lưỡng cực. Điển hình là chúng có **trường thụ cảm hình tròn**, có nghĩa là chúng tiếp nhận thông tin từ một nhóm tế bào thụ cảm ánh sáng nằm trên phạm vi hình tròn. Những nghiên cứu thực nghiệm có sử dụng các vi điện cực cho thấy, kích thích ánh sáng xung quanh vùng rìa của trường thụ cảm có một ảnh hưởng khác lên các tế bào hạch so với kích thích trực tiếp vào trung tâm. Ví dụ như một số tế bào hạch bố trí theo kiểu "**ở trung tâm - không ngoại vi**". Hay nói một cách khác, các kích thích ở vùng rìa của trường thụ cảm sẽ làm giảm hoạt hoá tế bào hạch, trong khi đó kích thích vùng trung tâm trường thụ cảm sẽ làm tăng hoạt tính của chúng (xem hình 24.10). Các tế bào hạch khác được bố trí theo kiểu ngược lại, "**ở ngoại vi - không trung tâm**". Các dạng tế bào này chịu trách nhiệm về những thay đổi về cường độ ánh sáng mà không liên quan tới màu sắc. Đa số các tế bào này đều có trường thụ cảm mà ở đó ánh sáng màu này có thể làm tăng hoạt tính và ánh sáng của màu đối lập sẽ làm giảm hoạt tính của chúng. Trước khi tín hiệu rời màng lưới, một lượng đáng kể các quá trình xử lý thị giác đã diễn ra ở các tế bào hạch.

Có vào khoảng 1 triệu tế bào hạch và các axon (sợi trục) của nó đi ngang qua bề mặt màng lưới tới **điểm mù**, sau đó hình thành **dây thần kinh thị giác** dẫn truyền thông tin đến não. Bạn có thể chứng minh sự tồn tại điểm mù ở mắt mình bằng cách sử dụng hình 24.11. Mắt trái nhắm lại, để quyển sách ở một khoảng cách mắt 30 cm sao cho dấu gạch chéo đối diện thẳng với mắt phải. Mắt phải tập trung lên dấu gạch chéo, đưa trang sách từ từ hướng về phía bạn đến khi dấu tròn "biến mất". Khi hiện tượng này xảy ra tức là hình ảnh dấu tròn rơi đúng vào điểm mù. Bạn có thể cho lặp lại biện pháp này để quan sát kết quả.

Cung phản xạ thị giác tới não được minh hoạ trong hình 24.12. Ở vị trí **bất chéo thị giác**, có một số sợi nhất định từ dây thần kinh thị giác bất chéo sang phía đối diện, do đó mỗi nửa của não nhận được thông tin từ hai mắt. Các sợi của dây thị giác tiếp xúc xynap ở **đồi não** và từ đây các sợi thần kinh toả đến vùng **vỏ não thị giác** nằm ở mặt sau của bán cầu đại não. Vỏ não thị giác bên phải nhận tín hiệu từ phía bên phải của mỗi mắt tương ứng với nửa bên trái của thị trường trong khi đó vỏ não thị giác bên trái nhận tín hiệu từ bên phải của mỗi thị trường.

Ở mỗi một mức độ, quá trình xử lý thông tin thị giác tiếp theo đó đều diễn ra. Đa số các neuron ở đồi não có trường thụ cảm hình tròn tương tự như trường thụ cảm của các tế bào hạch nhưng các phản ứng của chúng thì phức tạp hơn. Ở vùng vỏ não thị giác các tế bào riêng lẻ có thể tiếp nhận được hình ảnh của các đường viền, đường thẳng, nhưng ranh giới và các hình dạng phức tạp khác. Sự tác động qua lại của các tế bào này sẽ làm cho chúng ta nhìn thấy được mọi vật.

Hình 24-11. Sơ đồ phát hiện điểm mù



Hình 24.12. Cung phản xạ thị giác

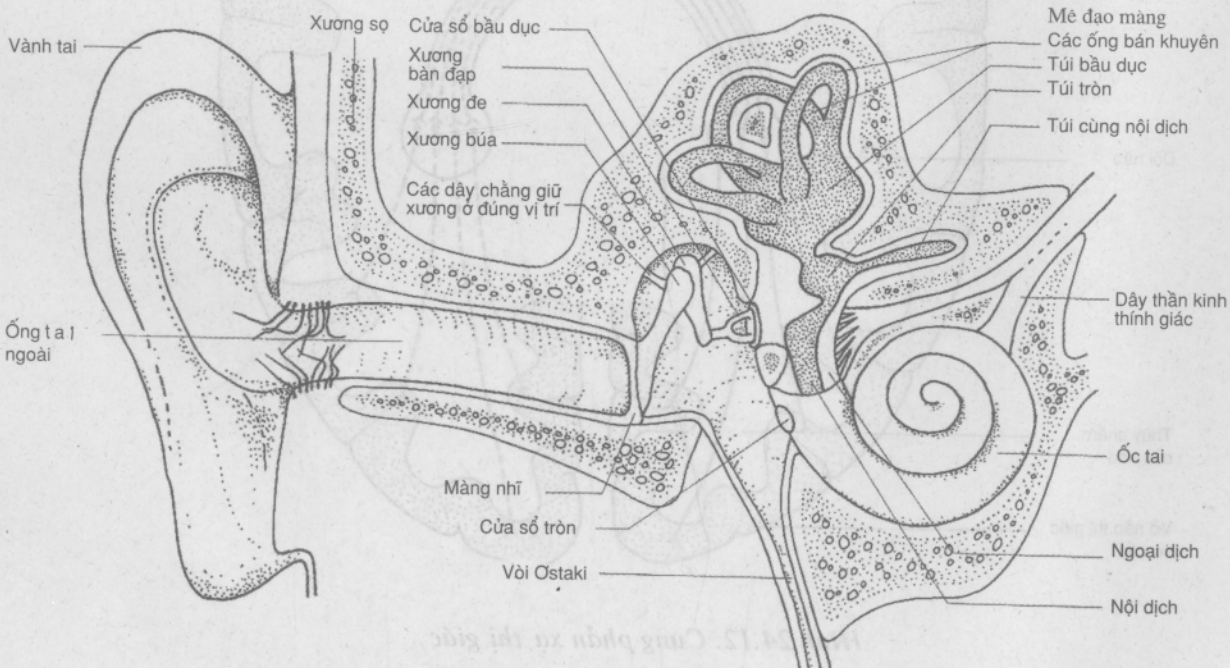
24.3. TAI NGƯỜI

Cấu trúc tai người được minh họa ở trong hình 24.13, để dễ hiểu ta mô tả nó làm ba phần là tai ngoài, tai giữa và tai trong.

1. Tai ngoài. Tai ngoài bao gồm *vành tai* và *ống tai ngoài* - nó hướng tới *màng nhĩ* (hay còn gọi là trống tai). Vành tai ở người chỉ giữ vai trò rất ít trong việc hướng sóng âm về phía màng nhĩ, nhưng ở nhiều loài động vật có vú khác, vành tai khá lớn, nó tạo thành một cái phễu hướng về phía nguồn âm thanh để cho có một độ nhạy cảm cực đại. Lối vào của ống tai ngoài được che phủ bởi rất nhiều lông, chúng ngăn không cho các chất bẩn lọt vào, trong khi đó một biến dạng của các tuyến bã ở tai luôn tiết ra *dầu tai*. Nó bắt dính các hạt bụi, vi khuẩn và làm cho tai luôn sạch và không bị nhiễm khuẩn. Các sóng âm thực ra là các sóng áp lực được truyền đi trong không khí và làm cho màng nhĩ dao động.

2. Tai giữa. Đây là một cái khoang chứa đầy không khí nối với họng qua *vòi Ostaki* (Eustachian). Khi nuốt, lối vào vòi mở ra, nhờ đó mà làm cân bằng áp lực ở hai phía của màng nhĩ và giúp cho nó có thể dao động tự do. Chức năng của tai giữa là truyền những dao động tới tai trong qua cửa sổ bầu dục.

Quá trình truyền dao động này được tiến hành theo phương pháp cơ học. Như chúng ta đã biết dịch của tai trong đặc hơn rất nhiều so với không khí, do đó nó cần nhiều năng lượng hơn thì mới có thể dao động được. Để vượt qua khó khăn này phải sử dụng đến 3 xương của tai giữa là *xương búa*, *xương đe* và *xương bàn đạp*. Ba xương này tạo nên một hệ thống đòn bẩy có tác dụng làm giảm biên độ dao động. Điều quan trọng hơn, đó là chỗ bề mặt của xương bàn đạp tiếp xúc với cửa sổ bầu dục nhỏ hơn rất nhiều so với bề mặt của màng nhĩ. Do đó, so với sóng âm đến tai thì lực tác động trên một đơn vị diện tích truyền tới tai trong được tăng lên gấp 30 lần. Có hai cơ nhỏ bám vào các xương và có tác dụng hạn chế sự di động của những xương này. Các cơ này có một cách tự động để đáp ứng lại với những âm to và bất ngờ (phản xạ thính giác), nhờ đó mà bảo vệ cho tai trong không bị tổn thương.



Hình 24.13. Cấu trúc của tai người

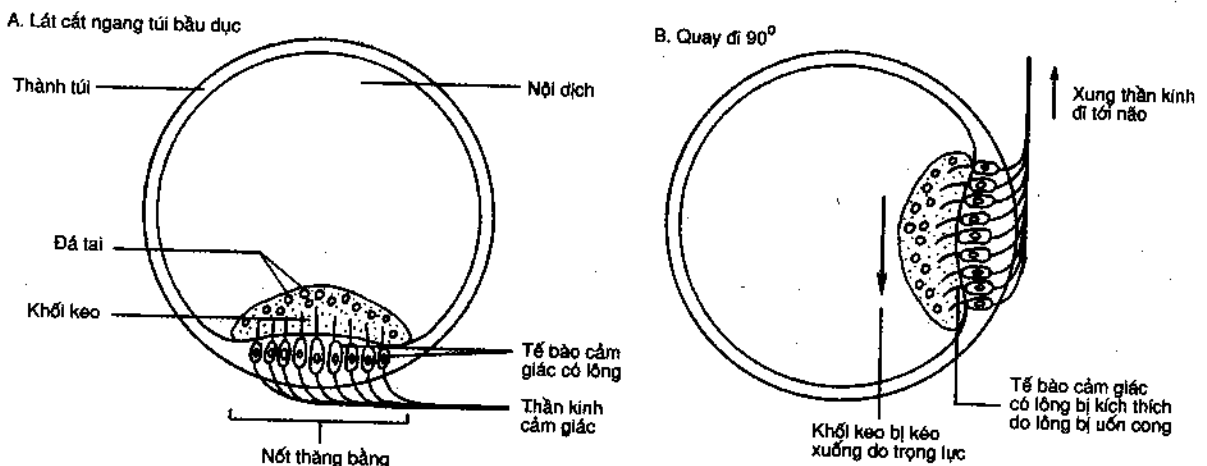
Các sóng áp lực chuyển tới rãnh tiền đình sẽ đi tới rãnh trống hoặc qua màng nền hoặc bằng đường nối là khe tiền đình - màng nhĩ (helicotrema) nằm ở đỉnh của xoắn ốc tai. Cuối cùng các dao động lại được truyền đến cửa sổ tròn, nó lõm vào trong lòng tai giữa, để giải thoát năng lượng của sóng áp lực.

Thăng bằng

Các bộ phận của tai tham gia vào việc giữ thăng bằng đó là các *túi bầu dục*, *túi tròn* và các *ống bán khuyên*. Túi bầu dục và túi tròn tham gia vào sự cân bằng tĩnh, tức là giúp cho cơ thể giữ được tư thế tùy theo sức hút của trái đất. Sở dĩ được như vậy là do mỗi cấu trúc trên đều chứa một cụm các tế bào cảm giác gọi là *nốt thăng bằng* (macula). Như mô tả trong hình 24-15, lông của các tế bào thụ cảm được gắn vào một khối tương tự như keo, nó chứa các hạt cacbonat canxi nhỏ bé hay còn gọi là các đá tai (otolith). Tùy theo tư thế của đầu mà khối keo này có thể bị kéo xuống bởi sức hút của trái đất, nó bẻ cong các lông của tế bào và tạo ra một dạng xung thần kinh tương ứng truyền đến não.

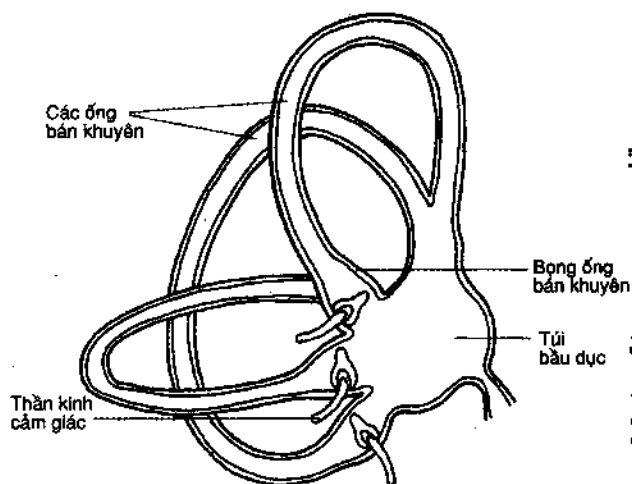
Các ống bán khuyên chịu trách nhiệm về những *cân bằng động*, giữ thăng bằng khi cơ thể hoạt động. Ba ống ở mỗi phía nằm theo các hướng khác nhau và nó chứa đầy nội dịch. Khi cơ thể thực hiện một chuyển động nhanh, dịch này có xu hướng ở lại vị trí ban đầu của nó nhưng nó vẫn hướng về phía các ống bán khuyên. Hiện tượng này xảy ra là do quán tính của dịch và có thể minh họa một cách đơn giản bằng cách sử dụng một tách chè hay cà phê - xoay tròn cái tách sẽ thấy nước ở trong đó đứng nguyên hoặc có chuyển động nhưng rất ít. Theo cách tương tự, mỗi ống bán khuyên chịu trách nhiệm đối với việc gia tốc theo các hướng riêng của nó.

Trong mỗi bong *ống bán khuyên* có một cấu trúc hình nón bao gồm các tế bào thụ cảm có lông và một *cái chỏm keo* (cupula) (hình 24-16). Sự chuyển động của dịch lỏng làm lệch hướng chỏm keo và kích thích các tế bào cảm giác. Các xung động từ các xoang của tất cả các ống bán khuyên giúp cho não có thể phân biệt được sự chuyển động của cơ thể theo ba hướng khác nhau và điều này rất quan trọng đối với sự điều hoà hoạt động cơ. Cuối cùng chúng đến tiểu não nơi sản sinh ra những mệnh lệnh về cơ.

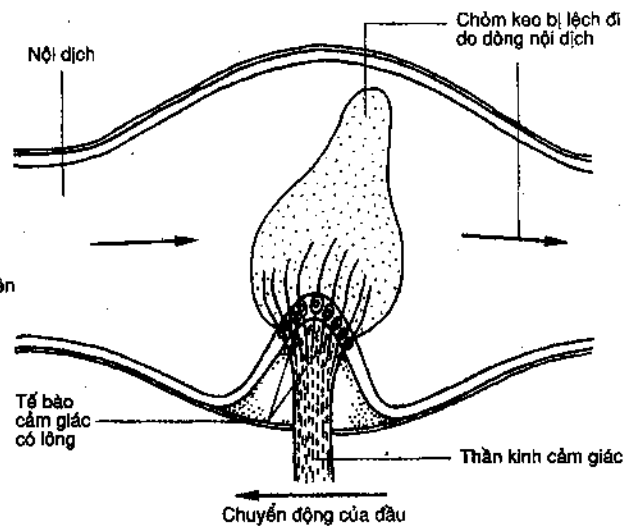


Hình 24-15: Cấu trúc và hoạt động của túi bầu dục và túi tròn

A. Các ống bán khuyên



B. Cấu trúc chi tiết bọng ống bán khuyên



Hình 24-16. Cấu trúc và hoạt động của các ống bán khuyên

25. HỆ THỐNG NỘI TIẾT

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này, bạn có thể :

- Định nghĩa được hoocmon.
- Phân biệt được các tuyến nội tiết và ngoại tiết.
- Kể tên các tuyến nội tiết chính trong cơ thể con người và nói về các hoocmon do chúng sản xuất ra.
- Mô tả hoạt động của adrenalin và noradrenalin trong các phản ứng báo động ngắn hạn đối với trạng thái stress.
- Nêu khái quát hoạt động của các hoocmon ACTH, aldosteron, glucocorticoid trong phản ứng tự vệ dài hạn đối với trạng thái stress.
- Kể tên 3 quá trình có liên quan đến sự tăng trưởng.
- Vẽ và chú thích đường cong tăng trưởng của con người.
- Nêu rõ chức năng của hoocmon tăng trưởng người và của thyroxin.
- Mô tả ngắn gọn cơ chế chất truyền tin thứ hai và cơ chế hoạt hoá gen trong hoạt động của hoocmon.

25.1. GIỚI THIỆU

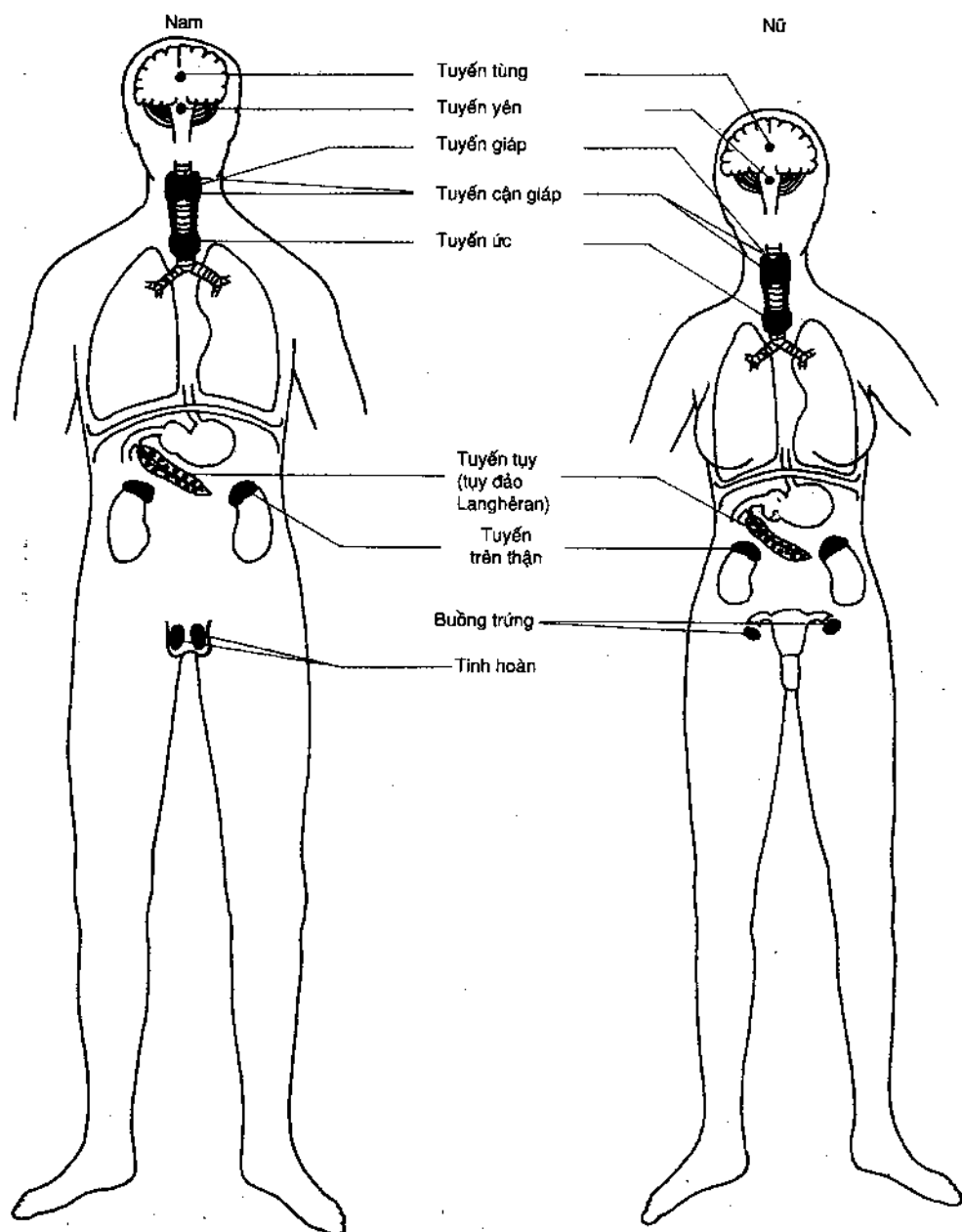
Hoocmon là các chất truyền tin được tạo ra ở một vị trí trong cơ thể và phân tán đi các nơi khác. Về mặt hoá học chúng là các **protein**, **steroid** hay các **amin** hình thành từ các axit amin. Mỗi hoocmon điều hoà hoạt động của một số cơ quan gọi là các **cơ quan đích**. Các cơ quan này phản ứng một cách rất đặc hiệu, trong khi các cơ quan khác không bị ảnh hưởng gì cả. Các hoocmon thực vật có tác dụng điều hoà các hoạt động như lớn lên, ra hoa và đi ngủ của cây. Tác dụng của hoocmon thực vật sẽ được mô tả trong bài 34. Ở động vật những phản xạ tự vệ do hoocmon tạo ra thì diễn ra rất nhanh, tồn tại trong thời gian ngắn và được điều hoà bởi hệ thần kinh.

Trong bài này sẽ mô tả hệ thống sản sinh ra hoocmon hay **hệ thống nội tiết** của con người và sẽ đưa ra 2 ví dụ quan trọng của quá trình điều hoà nội tiết, đó là các phản ứng stress của cơ thể và điều hoà sự tăng trưởng ở người. Ở vài phần khác trong cuốn sách này chúng tôi cũng cung cấp những thông tin tham khảo phù hợp giúp các bạn tìm ra thêm những ví dụ về hoạt động của hoocmon.

25.2. HỆ THỐNG NỘI TIẾT CỦA NGƯỜI

Như đã minh hoạ trong hình 25-1 hệ thống nội tiết của người bao gồm các **tuyến nội tiết** phân tán khắp trên cơ thể. Các tuyến này đều không có ống dẫn, chúng tạo ra một hay nhiều hoocmon và giải phóng trực tiếp vào trong dòng máu (bảng 25-1). Phương thức giải phóng hoocmon này giúp cho chúng ta phân biệt các tuyến nội tiết với các **tuyến ngoại tiết**, ví dụ như tuyến nước bọt hay tuyến dạ dày. Các tuyến ngoại tiết không sản xuất ra hoocmon và thường giải phóng các chất tiết của chúng qua các đường ống, đường dẫn đến các khoang trong cơ thể và đôi khi có thể ra ngoài, ví dụ như trong trường hợp tuyến mồ hôi. Tuyến **tụy** là một trường hợp ngoại lệ vì nó hoạt động vừa như một tuyến nội tiết vừa như một tuyến ngoại tiết. Tụy đảo Langerhan sản xuất ra các hoocmon là insulin và glucagon, trong khi đó các phần còn lại của tụy tạo ra hydro carbonat natri và các enzym, chúng đi qua ống tụy để đổ vào tá tràng.

Tuyến yên hay còn gọi là **tuyến chủ đạo** là một tuyến quan trọng nhất trong cơ thể bởi vì nó điều hoà hoạt động của rất nhiều các tuyến nội tiết khác và tạo ra mối liên quan quan trọng với hệ thống thần kinh. Đó là một cấu trúc nhỏ đường kính khoảng 1-3 cm nằm ở vùng dưới đồi não, nối với vùng dưới đồi bằng một dải ngắn hình phễu. Như mô tả trong hình 25-2, tuyến yên được chia thành *thùy trước* và *thùy sau*. Thùy trước chứa những tế bào sản sinh ra hoocmon, các tế bào này phản ứng với các *yếu tố giải phóng* đặc hiệu từ hypothalamus xuống, các chất này do các neuron đặc hiệu sản xuất ra và khuếch tán vào thùy trước của tuyến yên nơi chúng kích thích việc tạo ra các hoocmon tương ứng. Như chúng ta đã thấy trong bảng 25-1, 5 trong số 7 hoocmon được tạo ra là các hoocmon hướng dưỡng tức là chúng điều hoà hoạt động của các tuyến nội tiết khác.



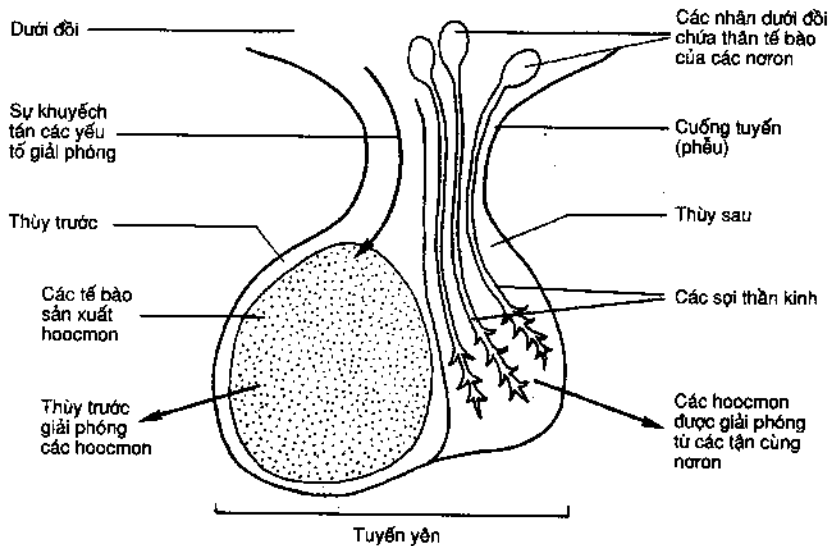
Hình 25.1. Hệ thống nội tiết ở người

Bảng 25-1. Bảng tóm tắt về các hoocmon của người

Tuyến nội tiết	Hoocmon sản xuất ra	Bản chất hóa học	Kiểu tác động	Các tác dụng quan trọng	Bài tham khảo	
(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	
TUYẾN YÊN 1. Thùy trước	Hoocmon tăng trưởng ở người (HGH)	Protein	AMP vòng	Tăng cường tổng hợp protein và giải phóng năng lượng từ các chất béo	Xem trong bài này	
	Hoocmon kích giáp	Glycoprotein	AMP vòng	Kích thích sản xuất và giải phóng hoocmon thyroït	Xem trong bài này	
	Hoocmon kích trên thận	Peptit	AMP vòng	Kích thích sản xuất và giải phóng hoocmon vỏ trên thận	Xem trong bài này	
	Hoocmon kích thích nang trứng (FSH)	Glycoprotein	AMP vòng	Làm cho nang trứng chín và ở nam có tác dụng sản sinh ra tinh trùng	Xem bài 29	
	Hoocmon tạo thể vàng (LH)	Glycoprotein	AMP vòng	Làm cho trứng rụng và kích thích sự phát triển của thể vàng	Xem bài 29	
	Prolactin (PR)	Protein	—	Kích thích sản xuất sữa ở tuyến vú	Xem bài 30	
	Hoocmon kích sắc bào (MSH)	Peptit	AMP vòng	Tăng cường sắc tố da	Xem bài 21	
	2. Thùy sau tuyến yên	Hoocmon kháng niệu (ADH)	Peptit	AMP vòng	Tăng cường tái hấp thu nước ở các ống thận	Xem bài 20
		Oxytoxin	Peptit	—	Tăng co bóp tử cung	Xem bài 30
	TUYẾN TÙNG	Melatonin	Amin	AMP vòng	Có thể có tác dụng ức chế lên buồng trứng	—
TUYẾN GIÁP	Tyroxin	Axit amin	AMP vòng	Tăng chuyển hóa cơ bản, kích thích cho trẻ em lớn tăng cường hấp thu canxi bởi xương	Xem bài này	
	Tyrocanxitonin	Peptit	—		Xem bài 27	
TUYẾN ỨC	Tymosin	Peptit	AMP vòng	Có thể có ảnh hưởng tới các tế bào lympho B	—	
TUYẾN TUY (tụy đảo Langheran)	Insulin	Protein	AMP vòng	Kích thích quá trình hấp thu glucos vào gan và các tế bào cơ, tạo glycogen	Xem bài 15	
	Glucagon	Peptit	—	Làm tăng đường máu, tăng phân huỷ glycogen	Xem bài 15	

(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)
TUYẾN TRÊN THẬN	<i>Mineralcorticoid</i>				
1. Vỏ trên thận	Aldosteron	Steroid	Hoạt hoá gen	Kích thích tái hấp thu ion natri ở các ống thận, giảm tái hấp thu ion kali	Xem bài 20
	<i>Glucocorticoid</i>		Hoạt hoá gen	Làm giảm tác dụng của các phản ứng stress	Xem trong bài này
	Hydrocortison Corticosteron Cortison	Steroid Steroid Steroid			
2. Tuỷ trên thận	Adrenalin 80% Noradrenalin 20%	Amin Amin	Hoạt hoá gen	Tăng nhịp tim và nhịp thở và các phản ứng trả lời nhanh	Xem trong bài này
BUỒNG TRỨNG	Östrogen	Steroid	Hoạt hoá gen	Kích thích phát triển các đặc điểm giới tính nữ, phục hồi lại niêm mạc tử cung	Xem bài 29
	Progesteron	Steroid	Hoạt hoá gen	Kích thích sự phát triển của niêm mạc tử cung chuẩn bị cho sự làm tổ của trứng	Xem bài 29
TINH HOÀN	Testosteron	Steroid	Hoạt hoá gen	Kích thích sự phát triển các đặc điểm giới tính của nam	Xem bài 29
NHAU THAI	Kích dục tổ nhau thai (HCG)	Glycoprotein	Hoạt hoá gen	Duy trì sự tồn tại của thể vàng	Xem bài 29, 30
	Östrogen Progesteron	Steroid Steroid	Hoạt hoá gen	An thai	Xem bài 29
HỆ THỐNG TIÊU HOÁ	Gastrin	Peptit	AMP vòng	Kích thích sản xuất và giải phóng pepsinogen, axit HCl	Xem bài 13
	Secretin	Peptit	—	Kích thích sản xuất ra natri hydrocacbonat bởi tụy	Xem bài 15
	Colexystokinin (CCK)	Peptit	—	Kích thích giải phóng mật	Xem bài 15
THẬN	Erythropoietin	Glycoprotein	—	Tăng cường sản xuất hồng cầu	Xem bài 18
CÁC MÔ CỦA CƠ THỂ	Prostaglandins	Axit béo	—	Các tác dụng tại chỗ	—

Thùy sau tuyến yên không chứa những tế bào có thể sản xuất ra hoocmon nhưng nó nhận những sợi thần kinh từ vùng dưới đồi. Những tận cùng thần kinh này giải phóng ra hai loại hoocmon là hoocmon kháng niệu ADH và oxytocin.



Hình 25-2. Cấu trúc của tuyến yên

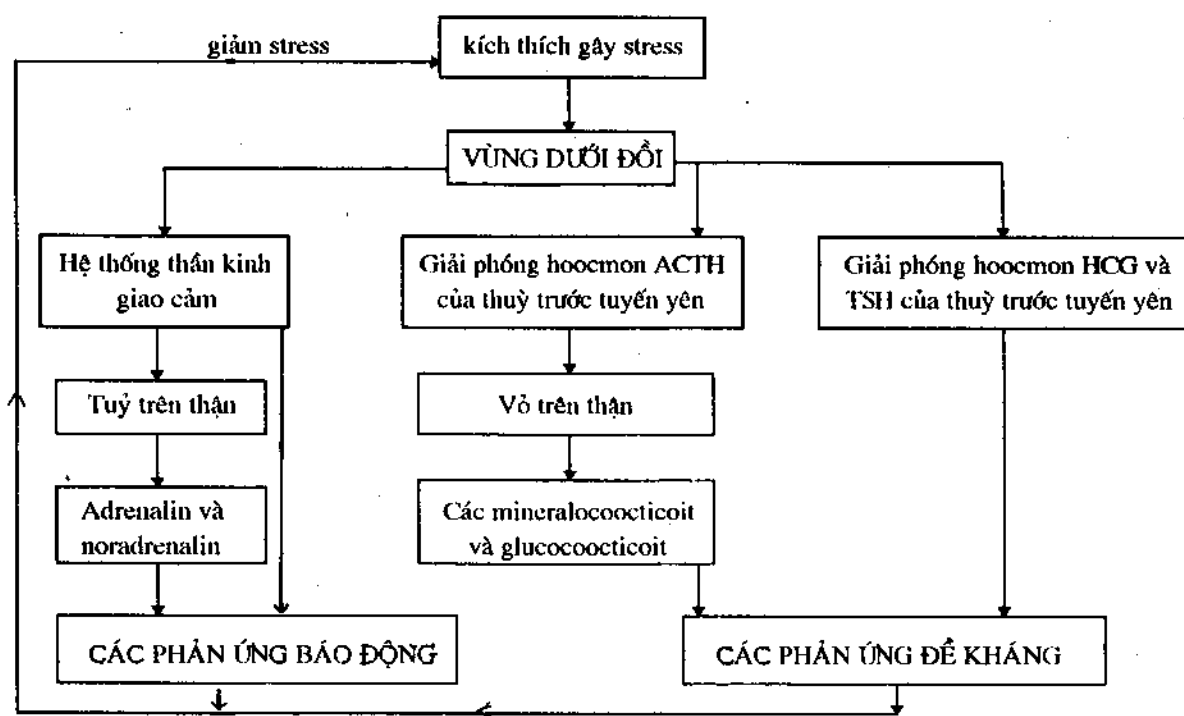
25.3. CÁC PHẢN ỨNG STRESS

Các phản ứng stress của cơ thể con người bao gồm một loạt các phản ứng chuẩn bị cho cơ thể chống lại các yếu tố có hại hay những thay đổi của môi trường. Rất nhiều yếu tố kích thích là các tác nhân gây stress, chúng tạo ra các phản ứng nói trên, từ việc bị thương cho tới tình trạng nhiễm khuẩn bởi các vi sinh vật hay các yếu tố tình cảm như sợ hãi. Ảnh hưởng của từng yếu tố kích thích riêng rẽ cũng thay đổi theo từng người. Bất kỳ thay đổi nào tiếp nhận được như là các tín hiệu sản sinh stress đều được truyền tới vùng dưới đồi, nơi kiểm soát các phản ứng stress của cơ thể. Như đã mô tả trong hình 25-3, các phản ứng này bao gồm các **phản ứng báo động** ngắn hạn, chúng chuẩn bị cho cơ thể phản ứng ngay lập tức và các **phản ứng để kháng** dài hạn, chúng làm cho cơ thể hoạt động dần trở lại trạng thái bình thường.

Các phản ứng báo động

Vùng dưới đồi có tác dụng tăng cường toàn bộ hoạt động của hệ thần kinh giao cảm. Hoạt động này bao gồm những biến đổi quan trọng như đã mô tả trong bài 23. Chúng bao gồm sự tăng nhịp tim, nhịp thở, tăng cung cấp máu cho não và cơ xương, giãn các phế quản nhỏ của phổi và tăng tiết mồ hôi. Những xung thần kinh từ hệ thống thần kinh giao cảm cũng có thể làm tăng giải phóng các hormone **adrenalin** và **noradrenalin** từ **tuyến trên thận**. Các tuyến này thường chỉ dài 5 cm và nằm ngay ở cực trên mỗi thận. Chúng có cấu trúc phân thành lớp bao gồm vùng vỏ ở phía ngoài và vùng tuỷ ở phía trong. Cả hai vùng đều sản xuất ra hormone-adrenalin và noradrenalin là xuất phát từ vùng tuỷ, thông thường hỗn hợp giải phóng ra bao gồm 80% là adrenalin và 20% là noradrenalin. Các chất có tác dụng mạnh này lưu hành

trong máu. Chúng tăng cường mọi hoạt động của hệ thống thần kinh giao cảm và thúc đẩy quá trình phân huỷ glycogen ở gan và tế bào cơ xương. Do đó giải phóng ra một lượng lớn glucos cần thiết cho hô hấp tế bào.



Hình 25.3. Tóm tắt các phản ứng stress

Tất cả các tác dụng này tập hợp lại được gọi là các **phản ứng trả lời nhanh**, chuẩn bị cho cơ thể hành động ngay lập tức. Chúng được phân thành hai loại phản ứng chính. Các phản ứng trực tiếp bao gồm tăng nhịp tim, nhịp thở, giãn các phế quản nhỏ và tăng phân huỷ glycogen. Các phản ứng này thông qua quá trình hô hấp ái khí tạo ra năng lượng rất nhanh chóng giúp cho cơ thể thực hiện được những hoạt động ngoài khả năng bình thường của nó. Các phản ứng gián tiếp như co các mạch máu dẫn tới da và cơ quan tiêu hoá, giảm bớt năng lượng dùng cho các hoạt động, nhưng những hoạt động đó sẽ không góp phần làm giảm bớt được stress.

Các phản ứng đề kháng

Các phản ứng chậm đối với stress xảy ra dưới tác dụng của hoocmon tiết ra từ thùy trước tuyến yên. Các yếu tố giải phóng từ vùng dưới đồi đi xuống kích thích thùy trước tuyến yên sản sinh ra **ACTH (adrenocorticotrophic hormone)**, nó tác dụng lên vỏ trên thận làm tăng tiết **corticoid khoáng và corticoid đường**.

Corticoid khoáng có tác dụng chống lại việc **giảm pH** tức là toan hoá các dịch lỏng trong cơ thể tạo ra do huy động các nguồn năng lượng dự trữ và tăng hô hấp tế bào. Các quá trình này có xu hướng tạo ra ion H^+ . Corticoid quan trọng nhất là aldosteron, nó tác dụng lên

ống thận làm tăng quá trình chuyển ion H^+ sang nước tiểu, nhờ đó mà chúng được đào thải ra khỏi cơ thể (cơ chế của hiện tượng này được mô tả trong bài 20).

Coocticoit đường bao gồm hydrocooetizon, coocticosteron và cooetizon. Các chất này phối hợp với nhau làm tăng phân huỷ protein của cơ thể để hình thành các axit amin và các axit amin này được dùng để tạo ra các enzym mới hoặc có thể chuyển thành glucos cần thiết cho hô hấp tế bào. Các cooeticoit đường còn làm co các mạch máu ngoại vi giúp cho cơ thể duy trì huyết áp và hạn chế mất máu qua vết thương. Cuối cùng các cooeticoit đường có tác dụng làm giảm viêm, hạn chế tổn thương các mô lành. Chính tác dụng chống viêm này của cooeticoit đường đã làm cho chúng và các hợp chất có liên quan trở thành thuốc điều trị ho, các bệnh dị ứng như hen và các bệnh tự miễn khác.

Các phản ứng đề kháng có liên quan với hai hoocmon được giải phóng ra từ thùy trước tuyến yên. Đó là *hoocmon tăng trưởng* (HGH) và hoocmon kích thích tuyến giáp (TSH), nó tác dụng lên tuyến giáp và giải phóng ra tyroxin, HGH làm tăng cung cấp glucos cho hô hấp tế bào và tăng chuyển hoá cơ bản.

Sau một thời gian ngắn các phản ứng đề kháng giảm dần đi và trạng thái bình thường được thiết lập. Tuy nhiên nếu kích thích sản sinh stress vẫn còn tồn tại thì cơ thể có thể vẫn duy trì tình trạng chuyển hoá cơ bản cao, huyết áp cao, nhịp tim đập nhanh trong một thời gian dài. Đó chính là lý do gây tổn thương hệ thống tuần hoàn và ở các nước phát triển đây là yếu tố quan trọng góp phần vào việc làm tăng nguy cơ nhồi máu cơ tim và bệnh xơ vữa động mạch.

25.4. ĐIỀU HOÀ SỰ TĂNG TRƯỞNG Ở NGƯỜI

Sự lớn hay tăng trưởng có liên quan đến 3 quá trình quan trọng đó là :

1. **Tăng khối lượng khô.** Thức ăn và các chất đơn giản tiếp nhận trực tiếp từ môi trường xung quanh được dùng để tạo ra các mô và cơ quan mới.

2. **Phân chia tế bào.** Khi cơ thể sinh vật tăng về kích thước thì để có các tế bào mới cần phải có sự *phân bào nguyên nhiễm* - một dạng phân chia tế bào để tạo ra những tế bào khác giống hệt nhau về di truyền.

3. **Biệt hoá tế bào.** Khi cơ thể sinh vật tăng về kích thước, cấu trúc của nó trở nên phức tạp hơn, vì các mô khác nhau chuyên hoá cho các chức năng khác nhau. Đó chính là nhờ quá trình gọi là *biệt hoá tế bào*.

Sự tăng trưởng của động vật và thực vật về cơ bản là giống nhau tuy nhiên cũng có những sự khác nhau khá quan trọng. Ở thực vật có bộ phận chuyên hoá để tăng trưởng được gọi là *mô phân sinh* và thường tăng trưởng trong suốt cuộc đời của chúng. Những yếu tố điều hoà sự phát triển sẽ được mô tả trong bài 31 và 34. Mặt khác ở động vật quá trình tăng trưởng xuất hiện ở tất cả các phần của cơ thể và dừng lại cho tới khi cơ thể đã trưởng thành và đạt được một kích thước xác định.

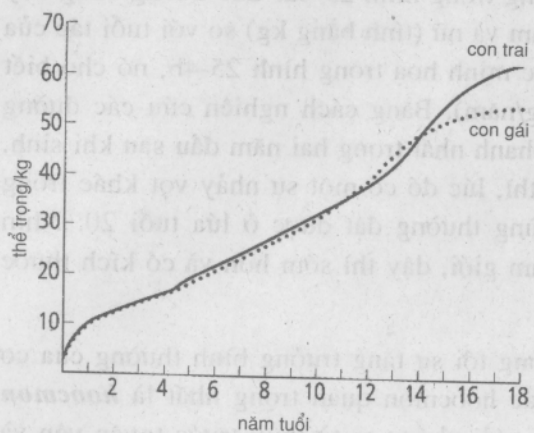
Tốc độ tăng trưởng được xác định tốt nhất bằng đo sự tăng trọng lượng khô của các cơ thể đại diện. Tuy nhiên nếu hàm lượng nước trong cơ thể là tương đối cố định, sự tăng khối lượng cơ thể hay chiều cao là những chỉ số tương ứng của tăng trưởng. Mô hình tăng trưởng của người được minh hoạ bởi đường cong tăng trưởng trong hình 25-4a. Các đường cong này cho biết những thay đổi về khối lượng cơ thể của nam và nữ (tính bằng kg) so với tuổi tác của họ (tính bằng tuổi). Nhóm đường cong thứ hai được minh hoạ trong hình 25-4b, nó cho biết tốc độ tăng trọng tính bằng kg trong một năm (kg/năm). Bằng cách nghiên cứu các đường cong này, có thể khẳng định là cơ thể tăng trưởng nhanh nhất trong hai năm đầu sau khi sinh. Sau đó sự tăng trưởng chậm dần cho đến tuổi dậy thì, lúc đó có một sự nhảy vọt khác trong quá trình tăng trưởng. Kích thước cố định cuối cùng thường đạt được ở lứa tuổi 20. Nhìn chung ở giới nữ khối lượng khi sơ sinh nhỏ hơn nam giới, dậy thì sớm hơn và có kích thước nhỏ hơn khi trưởng thành.

Rất nhiều yếu tố trong chế độ ăn có ảnh hưởng tới sự tăng trưởng bình thường của cơ thể ví dụ như vitamin và các muối vô cơ khác. Các hoocmon quan trọng nhất là **hoocmon tăng trưởng** ở người (HGH) và **tyroxin**. HGH được giải phóng ra từ thùy trước tuyến yên và có tác dụng làm tăng quá trình tổng hợp protein bằng cách kích thích các tế bào của mô sử dụng axit amin. Nó cũng kích thích quá trình phân huỷ mỡ và tổng hợp glucos để giải phóng năng lượng. Tyroxin làm tăng quá trình phân huỷ hydrat cacbon và làm tăng tốc độ chuyển hoá cơ bản. Các hoạt động này nhìn chung có tác dụng tăng cường tăng trưởng, nhưng dạng tăng trưởng và hiệu quả của quá trình tăng trưởng còn phụ thuộc vào từng mô và từng giai đoạn tăng trưởng của nó. Ví dụ như HGH làm cho xương của trẻ dài ra, nhưng nó không có tác dụng này ở người lớn bởi vì đã có những biến đổi ở đầu xương (chi tiết của sự tăng trưởng xương được mô tả trong bài 27).

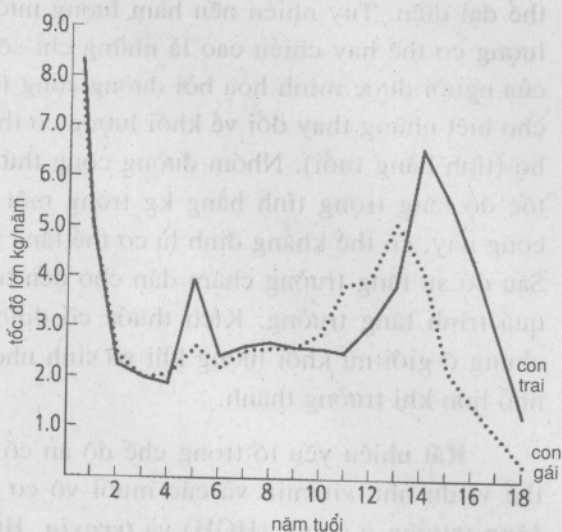
Những sự khác nhau trong phản ứng này giúp cho chúng ta giải thích về sự dư thừa hay thiếu hụt hoocmon ở các lứa tuổi khác nhau. Ở trẻ em, thừa HGH sẽ làm cho xương dài ra một cách bất thường và dẫn đến **bệnh khổng lồ** trong khi đó thiếu HGH sẽ làm cho xương trở nên ngắn và gây ra **bệnh lùn**. Hình 25-5 là những người mắc bệnh khổng lồ do tuyến yên, người bình thường và người lùn. Ở người lớn, tăng tiết HGH sẽ gây ra bệnh **to đầu chi** tức là xương ở bàn tay và bàn chân to ra và xương mặt cũng tăng trưởng bất bình thường.

Những phản ứng tương tự cũng thấy được với tyroxin. Ở trẻ em, thiếu tyroxin sẽ làm cho xương và mô thần kinh tăng trưởng không bình thường và có thể gây ra **bệnh đần độn**. Ở người lớn, xương và hệ thống thần kinh đã tăng trưởng đầy đủ, do đó chúng không chịu ảnh hưởng của tyroxin. Các triệu chứng bệnh thiếu tyroxin hay bệnh nhược giáp là chuyển hoá cơ bản thấp, nhịp tim chậm, huyết áp cao, tăng khối lượng kèm theo phù mô tức là bệnh phù viêm. Sản xuất ra quá nhiều tyroxin hay bệnh cường giáp làm cho chuyển hoá cơ bản cao và xuất hiện các triệu chứng ngược với các triệu chứng của bệnh nhược giáp ví dụ như mạch nhanh, huyết áp thấp, gầy sút cân. Các triệu chứng đặc trưng kèm theo là mắt lồi ra và to lên - bướu tuyến giáp, tuyến giáp có thể to lên tới vài lần so với kích thước bình thường của nó. Trường hợp này thường được gọi là bướu giáp có **lồi mắt** để phân biệt với bướu giáp đơn thuần tức là tuyến giáp cũng to ra như vậy nhưng là do thiếu iot ở trong chế độ ăn.

A. Khối lượng cơ thể



B. Tốc độ tăng trưởng



Hình 25-4. Các đường cong tăng trưởng của người



Hình 25-5. Những người bình thường, mắc bệnh khổng lồ, và bệnh lùn do tuyến yên

25.5. CƠ CHẾ TÁC DỤNG CỦA HOOCMON

Hiện nay người ta đã phát hiện ra hai cơ chế quan trọng về tác dụng của hoocmon.

1. Cơ chế chất truyền tin thứ hai hay AMP vòng

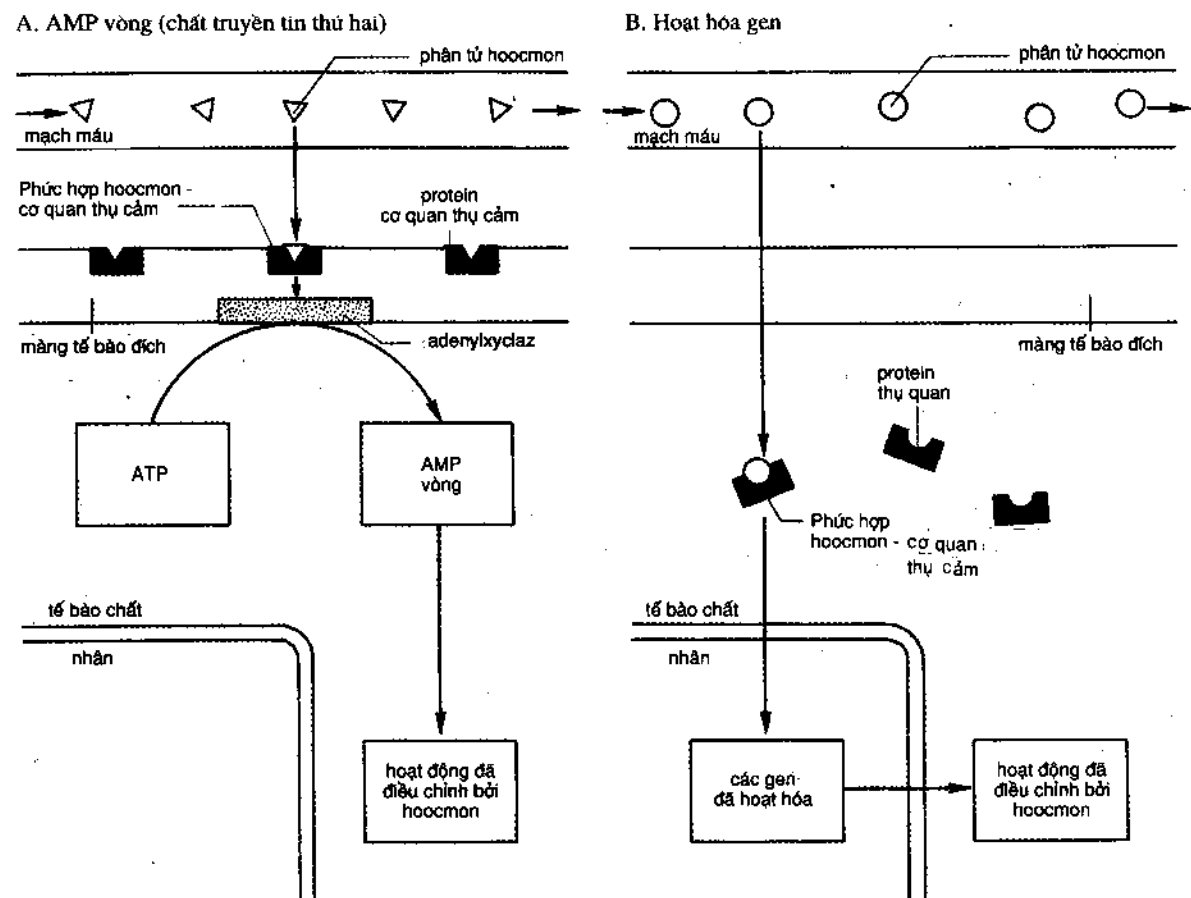
Như mô tả trong hình 25-6A, màng tế bào của cơ quan đích chứa **chất thụ quan** protein - nó nằm lộ ra trên bề mặt tế bào và có thể kết hợp với một hoocmon đặc hiệu. Hoocmon này

hoạt động như là **chất truyền tin thứ nhất**. **Phức hợp hoocmon - thụ quan** sau khi đã hình thành sẽ hoạt hoá một enzym là **adenylcyclaz** cũng nằm ở trên màng tế bào. Enzym này biến ATP thành một chất có liên quan với nó là AMP vòng. Chất này không được sử dụng như một nguồn năng lượng mà là **chất truyền tin nội bào** hay là **chất truyền tin thứ hai** nằm trong tế bào đích. Nó kết hợp với các enzym đặc hiệu để hoặc là ức chế các phản ứng enzym hoặc là tạo điều kiện cho các phản ứng mới. Ví dụ như ở gan và ở cơ xương AMP vòng được hoạt hoá bởi adrenalin, nó ức chế các enzym cần thiết cho việc hình thành glycogen và hoạt hoá các enzym cần thiết cho việc phân giải glycogen, nhờ đó mà nó làm tăng glucôz cần thiết cho hô hấp tế bào.

Rất nhiều hoocmon khác sử dụng AMP vòng như chất truyền tin thứ hai, như tóm tắt trong bảng 25-1.

2. Hoạt hóa gen

Các hoocmon khác bao gồm các steroid tác dụng lên tế bào đích bằng cách như mô tả trong hình 25-6B. Các phân tử hoocmon đi qua màng tế bào và kết hợp với các phân tử **protein thụ quan** đặc hiệu nằm trong bào tương của tế bào. **Phức hợp hoocmon - protein thụ quan** sau khi hình thành sẽ đi vào nhân tế bào và tác dụng trực tiếp lên ADN của tế bào đích, hoạt hoá quá trình phiên mã ARN thông tin từ một gen đặc hiệu. Các tế bào đích sẽ sản sinh ra một protein đặc hiệu và do đó tạo ra những phản ứng phù hợp với tác dụng của hoocmon ban đầu. Chi tiết về quá trình hoạt hoá gen bởi phức hợp hoocmon - protein thụ quan cho tới nay vẫn còn chưa được hiểu rõ hoàn toàn nhưng cơ chế của nó có thể sẽ tương tự như hệ thống operon mô tả trong bài 9. Các bạn cần phải tham khảo bài học này để theo dõi các quá trình mô tả trong hình 9-6 và thay thế phân tử lactôz bằng phân tử hoocmon.



Hình 25-6. Cơ chế tác động hoocmon

26. CẤU TRÚC VÀ CHỨC NĂNG CỦA CƠ

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này, bạn có thể :

- Vẽ và chú thích sơ đồ minh hoạ đặc điểm bên ngoài và cấu trúc chi tiết bên trong của cơ xương.
- Mô tả siêu cấu trúc của từng sợi cơ và giải thích các thuật ngữ sau đây : cơ tương, tơ cơ, màng cơ, ống T, lưới nội chất cơ, tiết cơ, vạch Z, đĩa A, đĩa I, khoảng H.
- Mô tả chi tiết thuyết sợi trượt của quá trình co cơ và giải thích về những thay đổi trong tiết cơ của sợi cơ vân trong quá trình co cơ.
- Mô tả các cơ chế chứng tỏ quá trình co cơ chỉ xuất hiện sau khi có mặt các xung thần kinh ở chỗ tiếp xúc thần kinh - cơ.
- Giải thích xem các đơn vị vận động góp phần vào hoạt động của cơ như thế nào.
- Phân biệt giữa co cơ răng cưa và co trương.
- Mô tả sự khác nhau về cấu trúc của các sợi cơ co nhanh và các sợi cơ co chậm.
- Đánh giá vai trò của creatinphosphat.
- Kể tên các yếu tố tham gia vào sự nợ oxy.
- Lập bảng so sánh các đặc điểm của cơ xương, cơ trơn và cơ tim.

26.1. GIỚI THIỆU

Chuyển động là một đặc điểm cơ bản của cơ thể sống và giữ vai trò đặc biệt quan trọng đối với động vật. Rất nhiều loài động vật chủ động tìm thức ăn, nơi trốn hay tìm bạn đời của mình. Thực vật và các cơ thể đơn bào như Amíp và Thảo trùng (mô tả trong bài 46) có thể chuyển động mà không cần mô cơ, nhưng ở đa số các động vật đa bào đã có mô cơ chuyên hoá. Nó tạo thành 40% khối lượng của cơ thể ở các loài động vật có vú và các loài động vật có xương sống khác.

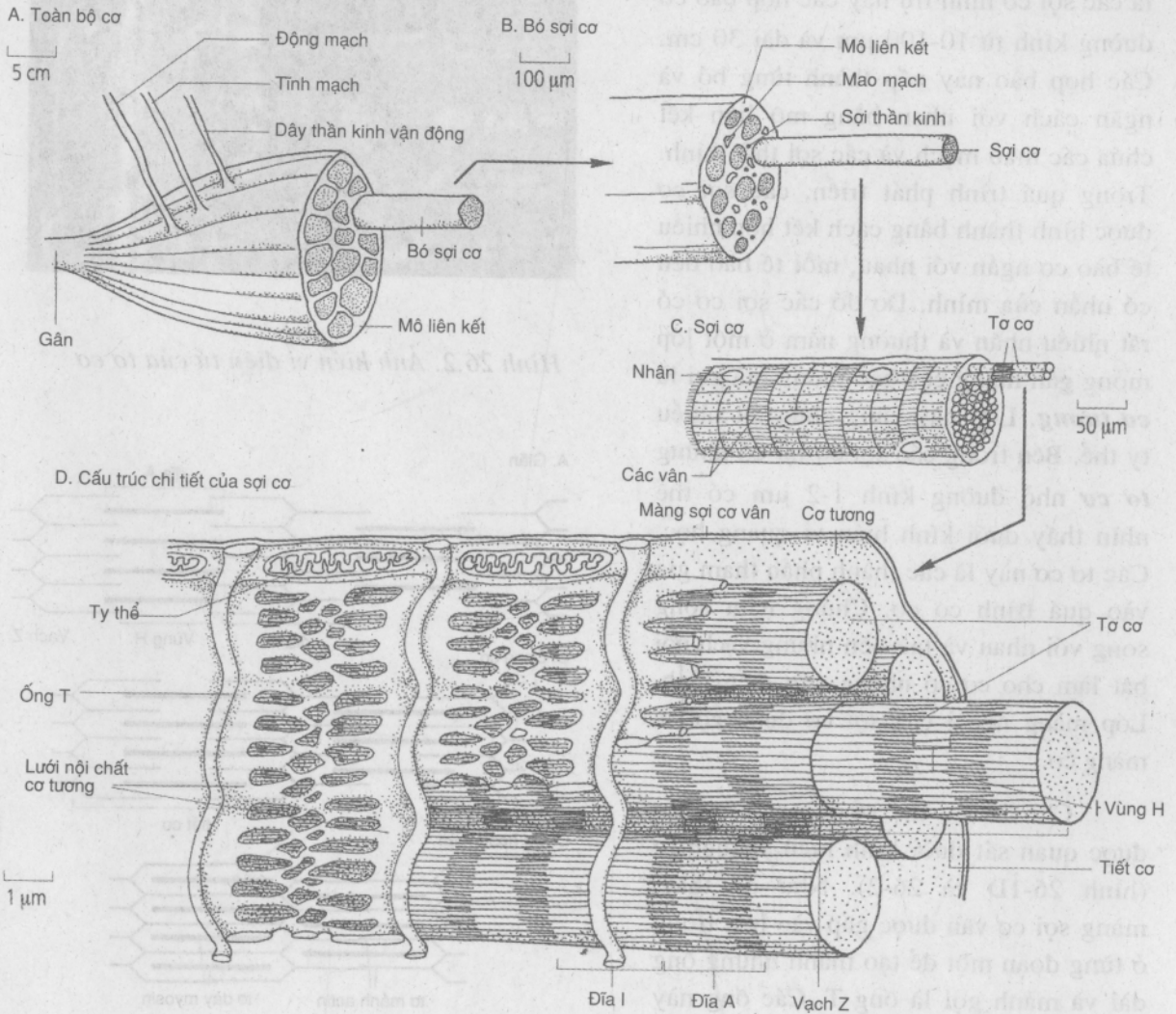
Ở các loài động vật có xương sống, người ta phân ra 3 loại cơ chính. *Cơ xương* thì bám vào xương và thích hợp với những động tác co cơ nhanh và mạnh, làm cho cơ thể vận động. Những động tác này được điều hoà một cách có ý thức từ vỏ não vận động. Cơ trơn thường có mặt ở các cơ quan như ruột non và được điều hoà bằng hệ thần kinh thực vật. Sự co bóp của chúng chậm và lâu hơn ví dụ như nhu động ruột. *Cơ tim* chỉ thấy có ở tim, nó phục vụ cho hoạt động co bóp theo nhịp, tạo ra tác dụng bơm rất có hiệu quả. Trong 3 loại cơ này thì cơ xương chiếm một tỷ lệ nhiều nhất. Trong những bài tiếp theo, cấu trúc và chức năng của nó sẽ được mô tả một cách chi tiết. Mặc dù có những sự khác nhau về cấu trúc nhưng những cơ chế co cơ cơ bản của cơ trơn và cơ tim là tương tự nhau.

26.2. CƠ XƯƠNG

Cấu trúc

Trên cơ thể con người, cơ xương có kích thước rất khác nhau, từ rất nhỏ ví dụ như cơ của tai giữa với chiều dài vài milimet cho tới các cơ rất lớn ở tay và chân có thể dài tới 40-50 cm, thế nhưng chúng cùng có một số đặc điểm quan trọng sau đây:

1. Mỗi cơ đều có một hệ thống cung cấp máu bao gồm một động mạch mang máu có chứa oxy đến cho cơ, một mạng lưới mao mạch nằm sâu trong mô cơ và một tĩnh mạch mang máu không còn oxy ngược trở lên tim.
2. Mỗi cơ đều có riêng một dây thần kinh vận động từ hệ thần kinh trung ương.



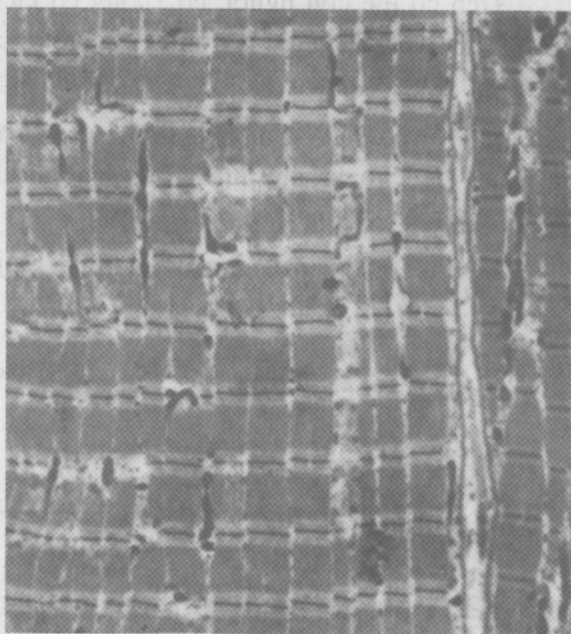
Hình 26-1. Cấu trúc cơ xương

3. Cơ chỉ tạo ra lực khi nó bị kích thích và co lại dưới tác dụng của các xung thần kinh xuất hiện ở dây thần kinh vận động.

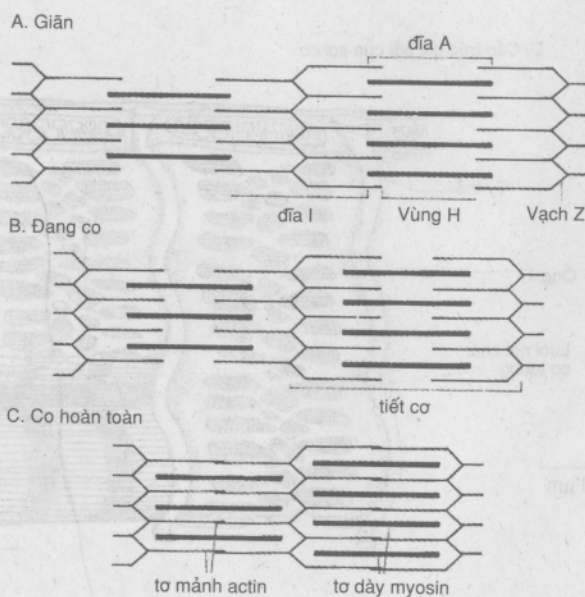
4. Cơ được bao bọc bởi tổ chức liên kết mà ở hai đầu nó kéo dài ra để tạo thành gân. Gân có thể trông như các dây thừng, tiết diện tròn hoặc dẹt và rộng. Nó giúp cho cơ bám vào xương hoặc đôi khi bám vào các cơ khác.

Cấu trúc điển hình của cơ xương được minh họa trong hình 26-1 A, B, C và D. Thành phần quan trọng nhất của cơ là các sợi cơ hình trụ hay các hợp bào cơ đường kính từ 10-100 μm và dài 30 cm. Các hợp bào này xếp thành từng bó và ngăn cách với nhau bằng mô liên kết chứa các mao mạch và các sợi thần kinh. Trong quá trình phát triển, các sợi cơ được hình thành bằng cách kết hợp nhiều tế bào cơ gắn với nhau, mỗi tế bào đều có nhân của mình. Do đó các sợi cơ có rất nhiều nhân và thường nằm ở một lớp mỏng gần màng của bào tương mà gọi là **cơ tương**. Lớp này cũng chứa rất nhiều ty thể. Bên trong các sợi cơ lại có những **tơ cơ** nhỏ đường kính 1-2 μm có thể nhìn thấy dưới kính hiển vi quang học. Các tơ cơ này là các thành phần tham gia vào quá trình co cơ. Chúng nằm song song với nhau và tạo nên những vạch nổi bật làm cho cơ có những **vân** điển hình. Lớp màng ngoài của sợi cơ được gọi là màng cơ.

Chi tiết cụ thể về cấu trúc sợi cơ được quan sát dưới kính hiển vi điện tử (hình 26-1D và 26-2). Như đã thấy, màng sợi cơ vân được gấp vào bên trong ở từng đoạn một để tạo thành những ống dài và mảnh gọi là ống T. Các ống này tiếp xúc chặt chẽ với nhau cùng với mạng lưới nội chất cơ tương phát triển mạnh, chúng phủ lên trên tơ cơ giống



Hình 26.2. Ảnh hiển vi điện tử của tơ cơ



Hình 26.3. Thuyết sợi trượt cả quá trình co cơ

như một cái bít tất lưới. Các vạch của tơ cơ tương ứng với các đơn vị giống nhau gọi là các tiết cơ của sợi cơ vân, mỗi đơn vị dài 2,5 μm . Các đơn vị này nối đuôi với nhau qua các đĩa mỏng là vạch Z hay đĩa Z. Giữa các vạch sẫm ở trung tâm của các đơn vị cạnh nhau có vùng trung tâm màu sáng nhạt gọi là vùng H và ngăn cách với các vạch sẫm bên cạnh bằng các vùng sáng hơn gọi là đĩa I. Vai trò của những vùng này cho đến nay đã được hiểu biết đầy đủ và sẽ được nói rõ trong phần tiếp theo.

Cơ chế co cơ

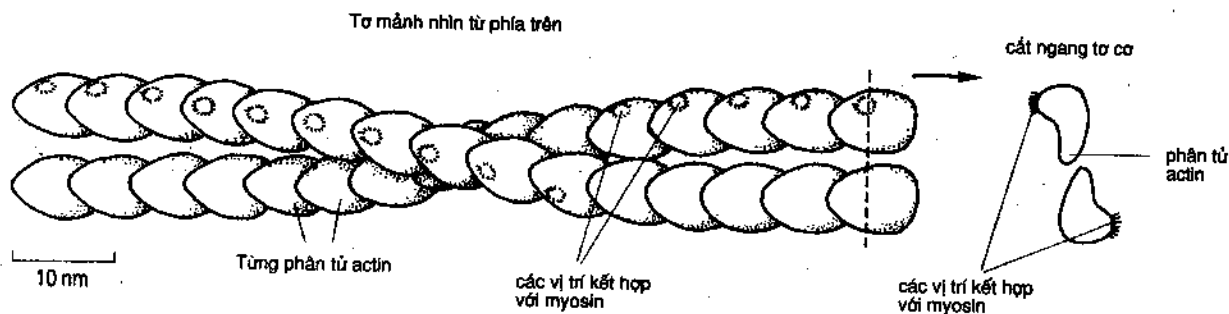
Khi một sợi cơ co, mỗi đơn vị co cơ trong tơ cơ lại ngắn lại. Đó là do sự tương tác phân tử giữa thành phần chủ yếu của đơn vị co cơ là các *tơ mảnh* và *tơ dày* (hình 26-3A). Các tơ mảnh bao gồm chủ yếu là protein *actin* có một đầu gắn với đĩa Z. Chúng là các tơ duy nhất có ở vùng đĩa I của tơ cơ và chống lên các tơ dày nằm ở khu vực đĩa A. Các tơ dày cấu tạo từ loại protein *myosin*. Trong vùng H chỉ có các sợi dây. Kết quả đo sợi cơ co dưới kính hiển vi điện tử cho thấy chiều rộng của vùng H giảm đi trong khi chiều dài của các tơ dày và tơ mỏng vẫn không thay đổi. Như vậy trong khi cơ co các tơ trượt lên nhau như đã mô tả trong hình 26-3B và C. Đó chính là cơ chế của *thuyết sợi trượt* của quá trình co cơ.

Lực tạo ra sự co cơ phụ thuộc vào việc hình thành *cầu nối ngang* giữa các phân tử actin và myosin. Phân tử actin là các protein hình cầu, chúng liên kết với nhau để tạo nên một dải có hai sợi xoắn vào nhau, đó chính là thành phần cơ bản của các sợi mảnh (hình 26-4). Mỗi phân tử actin lại có một chỗ nối đặc hiệu với myosin. Các phân tử myosin thì lớn hơn và có hai *đầu* hình cầu nối với một cái *đuôi* hình sợi dài chứa vùng "bản lề" rất đàn hồi (hình 26-5). Các tơ dày được tạo ra khi đuôi của rất nhiều phân tử myosin liên kết với nhau và các đầu hình cầu của chúng hướng ra ngoài.

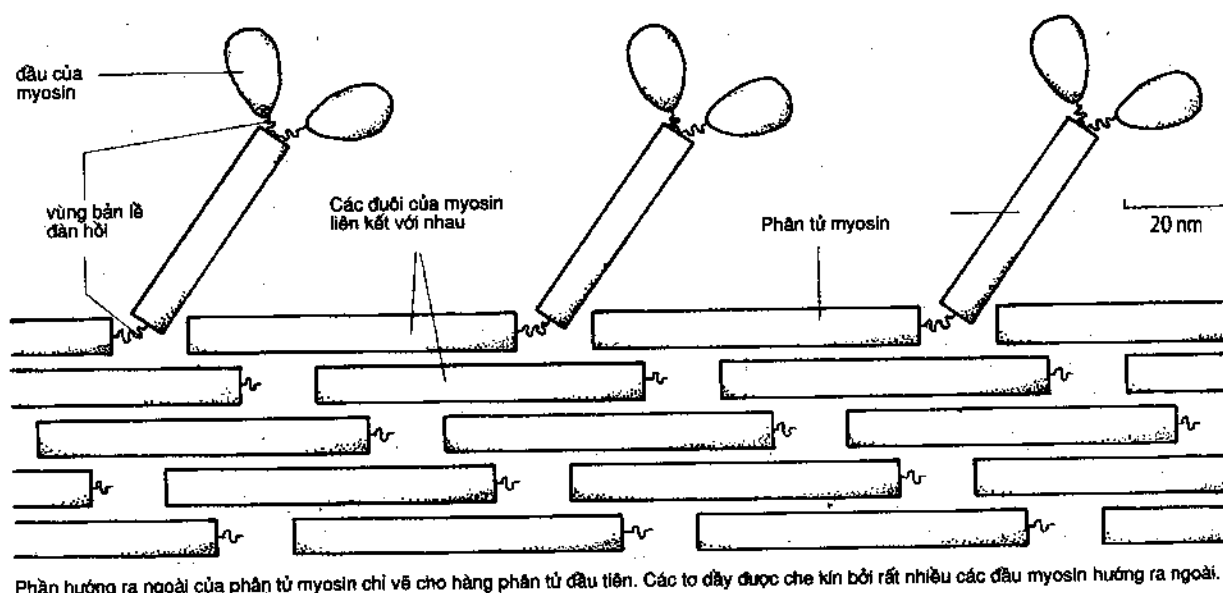
Các cầu nối giữa các sợi được hình thành chỉ khi có mặt ATP (hình 26-6). ATP kết hợp với từng đầu myosin và sau đó bị thủy phân, các sản phẩm của phản ứng tạm thời được giữ lại bởi các đầu myosin. Phản ứng thủy phân làm thay đổi hình dạng của đầu, do đó nó có thể gắn với sợi actin. Ngay sau khi điều đó xảy ra, có một sự thay đổi thứ hai về hình dạng và làm giải phóng ADP và phosphat vô cơ. Như vậy biến đổi này đã tạo lực co cho toàn hệ thống, lực này tạo một năng lượng cơ học để kéo các sợi trượt lên nhau. Trong quá trình co của một sợi cơ, chu kỳ co cơ được lặp lại nhiều lần, đầu phân tử myosin của các tơ dày dạo bước trên các phân tử actin của các tơ mảnh.

Khởi động sự co cơ

ATP không phải là chất duy nhất cần thiết cho quá trình co cơ mà thực tế ion Ca^{2+} cũng rất cần, thiếu Ca^{2+} quá trình co cơ sẽ ngừng lại. Sở dĩ như vậy là do ở các tơ mảnh còn có các protein khác như troponin và tropomyosin. Trong giai đoạn không hoạt động, phân tử của các protein này nằm dọc theo sợi actin và che phủ lên các vị trí kết hợp với myosin, làm cho việc tạo ra các cầu nối ngang là không thể thực hiện được. Ion Ca^{2+} kết hợp với các protein phụ này, xoắn chúng lại do đó làm bộc lộ các vị trí kết hợp (hình 26-7). Chính cơ chế ngoại lệ này đã tạo ra một mối liên quan cần thiết giữa những xung thần kinh vận động và quá trình co cơ.

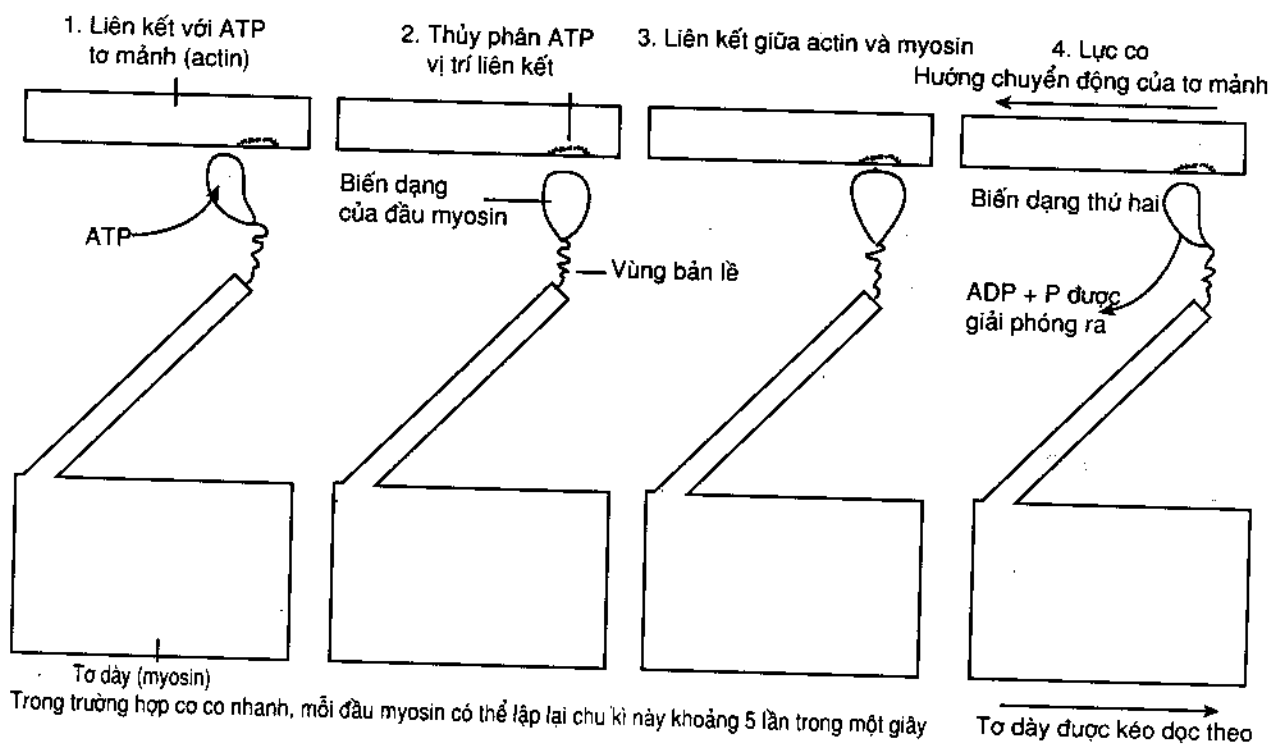


Hình 26.4. Phân tử actin và các tơ mảnh

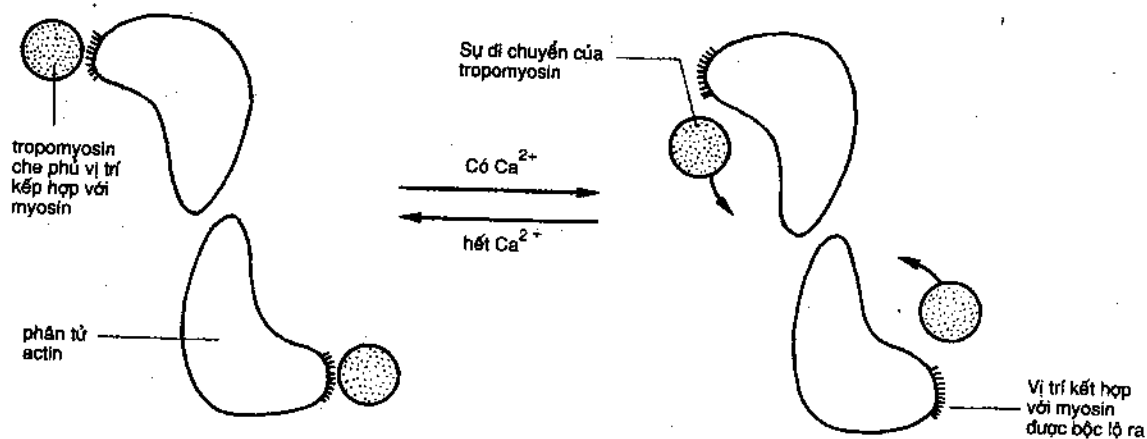


Hình 26.5. Phân tử myosin và các sợi dày

Mỗi một sợi cơ vân đều là một tế bào nhạy cảm với điện, nó nhận những xung thần kinh đi qua xynap gọi là những **tiếp xúc thần kinh - cơ**. Ở những chỗ tiếp xúc này, chất trung gian hoá học **axetylcholin** (Ach) gây ra sự khử cực màng cơ (sarcolemma) và có thể gây ra **điện thế hoạt động** theo nguyên lý tất cả hay không có gì. Điện thế này lan truyền rất nhanh qua các tế bào cơ và được truyền vào trong qua các ống T (xem hình 26.1D), cuối cùng nó đến mạng lưới nội chất cơ nơi chứa nhiều ion Ca^{2+} . Sự có mặt của điện thế hoạt động làm giải phóng các ion này vào trong cơ tương và làm co các tơ cơ. Điện thế hoạt động được dẫn truyền nhanh đến mức tất cả các tiết cơ trong một sợi cơ đều đáp ứng một cách đồng thời. Quá trình co cơ từ từ giảm dần trong khi đó ion Ca^{2+} được bơm trở lại lưới cơ tương.



Hình 26.6. Sự hình thành các cầu nối ngang giữa actin và myosin

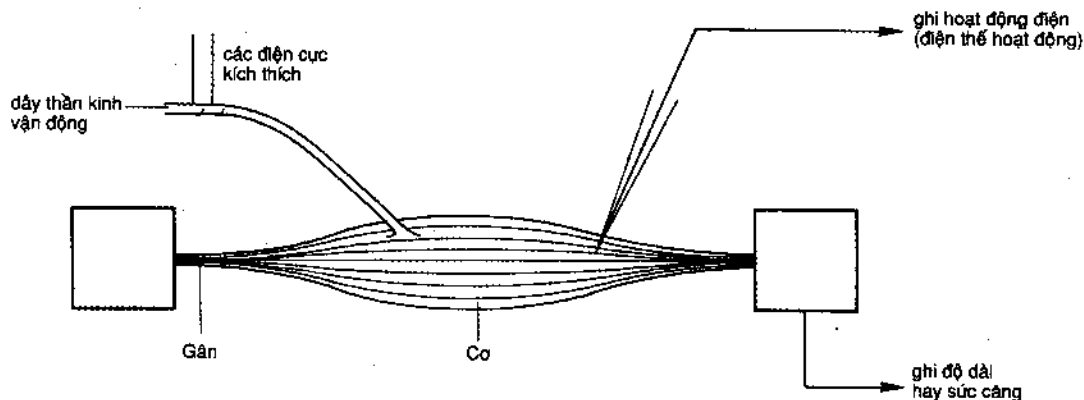


Hình 26.7. Sự hoạt hóa của canxi trong sự co cơ

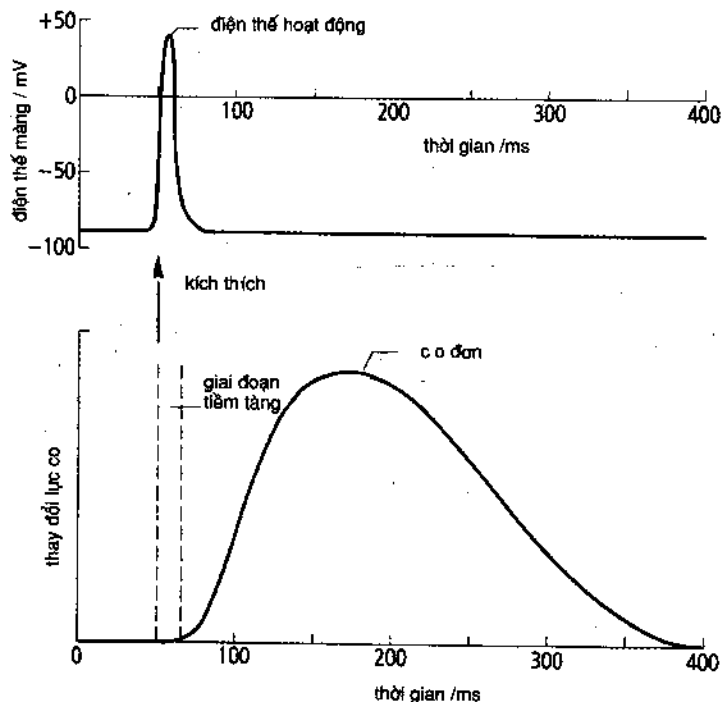
Sinh lý học của quá trình cơ cơ

Hoạt động của toàn bộ cơ phụ thuộc vào tác dụng kết hợp của từng sợi cơ mà chúng được sắp xếp theo các nhóm chức năng. Mỗi sợi cơ co theo nguyên lý tất cả hay không có gì như đã giải thích ở trên, nhưng toàn bộ cơ có thể co một cách đều đặn với sức căng thay đổi dần từng bước. Điều này có thể xảy ra bởi vì cơ nhận xung động từ rất nhiều các neuron vận động khác nhau, mỗi neuron lại gửi nhánh của nó tới từng nhóm các sợi cơ được gọi là một đơn vị vận động. Số lượng các sợi cơ thay đổi từ 150 hoặc hơn nữa cho một đơn vị vận động ở

A. Phương pháp thí nghiệm



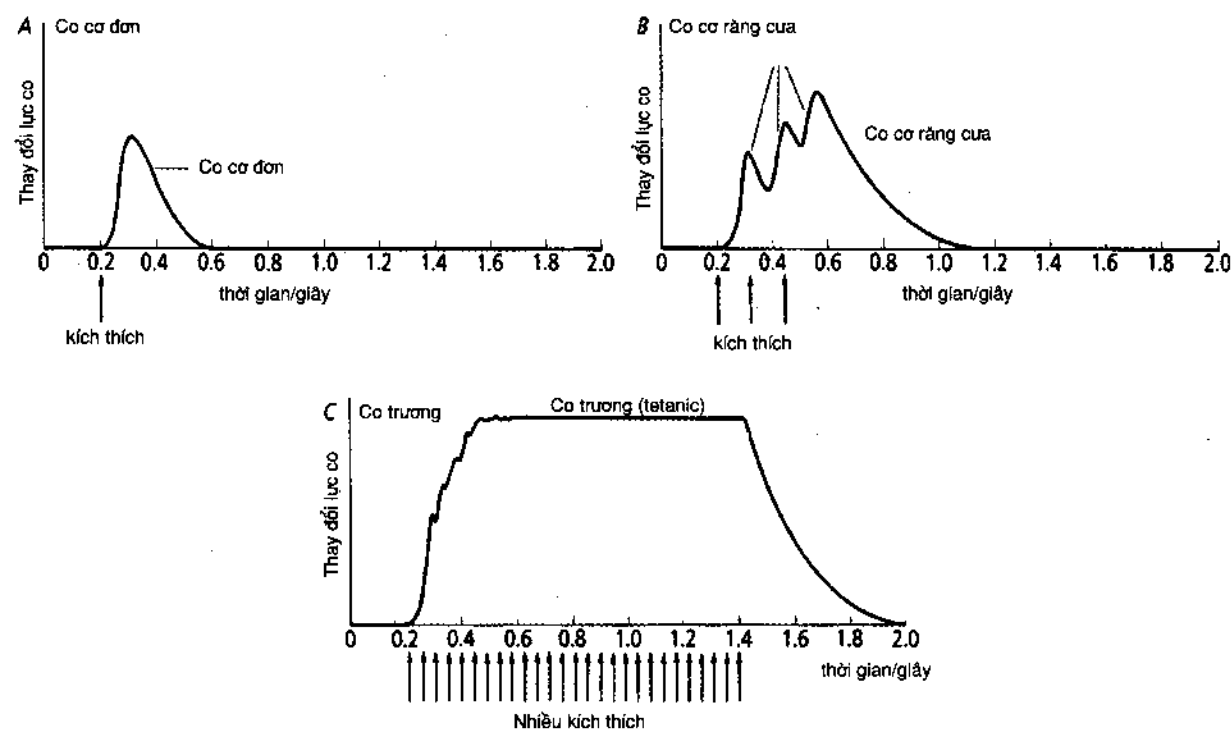
B. Cơ cơ đơn



Hình 26.8. Nghiên cứu hoạt động của một cơ

một cơ lớn và một hoặc hai sợi cơ cho một đơn vị vận động ở cơ mắt người. Chúng không sắp xếp thành một thoi cơ riêng lẻ mà phân tán trong toàn bộ cơ và sẽ co khi neuron vận động tương ứng hoạt động. Tuy nhiên, lực căng của một cơ nào đó phụ thuộc vào số lượng các đơn vị vận động hoạt động. Ở những cơ tham gia vào việc duy trì tư thế chỉ có một ít các đơn vị vận động được sử dụng tại một thời điểm, tạo ra một sức căng chậm và liên tục, nhưng khi cơ thể chuyển động, nhiều đơn vị vận động bắt đầu hoạt động. Sức căng của cơ luôn được các cơ quan cảm giác tiếp nhận, đó là các thoi cơ, nó gửi xung động qua các dây thần kinh cảm giác tới hệ thần kinh trung ương, nơi sẽ điều chỉnh các tín hiệu đầu ra qua neuron vận động. Các phản xạ đuối đã mô tả trong bài 23 chứng tỏ rằng các cơ tự động điều chỉnh gánh nặng đặt lên chúng.

Các đặc tính của cơ xương có thể được nghiên cứu bằng cách tách cẩn thận một cơ ra khỏi cơ thể động vật, ví dụ như cơ ếch. Cơ này được đặt vào trong một dung dịch trung gian phù hợp và được cố định gân, do đó những thay đổi về chiều dài và sức căng của cơ có thể đo được. Muốn cho cơ co, người ta dùng dòng điện có cường độ nhỏ kích thích vào dây thần kinh vận động hay kích thích trực tiếp lên bề mặt của cơ.



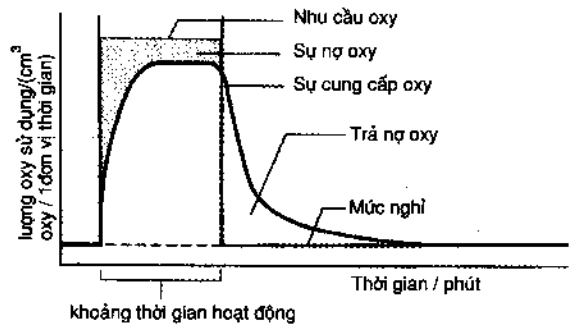
Hình 26.9. Co cơ răng cưa và co trương phẳng.

Phản ứng bình thường đối với một kích thích riêng lẻ là co nhanh và dứt khoát còn gọi là cơ co giật đơn hay *co đơn*. Hình 26.8 cho thấy mối liên quan giữa cơ co giật đơn và hoạt động điện thế gây ra bởi kích thích. Như đã thấy, thời điểm cơ co chậm hơn nhiều so với hoạt động điện thế và trước đó có một giai đoạn tiềm tàng ngắn tương ứng với thời gian cần thiết để giải phóng ion Ca^{2+} và hình thành các cầu nối ngang đầu tiên. Cơ co đạt tới đỉnh cao của nó vào khoảng 100 ms và từ từ giảm xuống khi cơ giãn. Ở cơ xương, kích thích liên tiếp có thể gây ra một loạt các co giật đơn. Chúng *cộng lại* với nhau để tạo ra một kiểu co kéo dài và

khỏe hơn gọi là *co truong*. Hiện tượng này được minh họa trong hình 26.9. Các cơ xương co theo cách này là do có rất nhiều các xung thần kinh xuất hiện ở các dây thần kinh vận động, chúng giúp cho cơ thể chuyển động được. Khả năng tạo ra co truong của cơ phụ thuộc vào giai đoạn trơ tuyệt đối thường ngắn, nhưng ở cơ tim giai đoạn này dài hơn nhiều. Do đó cơ tim không thể nào co truong được và điều đó rất quan trọng đối với đặc tính co bóp nhịp nhàng của tim. Độ dài của một co đơn phụ thuộc vào những sai khác trong cấu trúc của cơ. Ví dụ, ở các cơ co nhanh hay cơ trắng nhạt như cơ mắt người có rất ít các mao mạch máu và mỗi một sợi cơ đều có một mạng lưới nội chất cơ tương đặc biệt phát triển. Điều này làm tăng cường tiếp nhận và giải phóng ion Ca^{2+} , do đó mỗi lần co cơ chỉ kéo dài khoảng 10 ms. Mặt khác ở các cơ co chậm hay cơ đỏ ví dụ như các cơ ở tay và chân, mỗi co đơn kéo dài tới 50 ms hay hơn. Các cơ này có các sợi cơ nhỏ hơn, mao mạch máu và ty thể nhiều hơn, chúng có chứa một lượng lớn sắc tố đỏ myoglobin trong bào tương. Như đã giải thích trong bài 18, các phân tử chất này kết hợp và phân ly thuận nghịch với oxy mà oxy có thể giải phóng ra dưới áp lực thấp. Tuy nhiên myoglobin hoạt động như là một kho dự trữ oxy, nó được dùng để duy trì quá trình hô hấp ái khí khi hoạt động tích cực. Màu đỏ của các cơ chậm là do các mao mạch máu của nó và màu của myoglobin.

Nợ oxy

Việc cung cấp ATP cho cơ co bình thường được duy trì bởi quá trình hô hấp ái khí và bởi một chất được gọi là creatin phosphat, nó hoạt động như là một kho dự trữ ATP. Trong các tế bào cơ nghỉ ngơi, ATP từ quá trình hô hấp tế bào tích tụ lại trong bào tương và chuyển thành creatin phosphat bằng phản ứng :



Hình 26.10. Nợ oxy

Khi ATP trong bào tương được sử dụng hết, phản ứng đi theo chiều ngược lại giải phóng ra các ATP dự trữ, do đó giai đoạn cơ co vẫn có thể tiếp tục được. Khi hoạt động tích cực, nguồn oxy và creatin phosphat cho cơ cuối cùng bị cạn kiệt. Trong trường hợp này ATP được sản sinh ra theo con đường hô hấp yếm khí và tạo thành axit lactic. Axit lactic từ cơ vào máu và được giữ lại ở gan.

Để trở lại trạng thái bình thường, cơ thể cần một lượng lớn oxy. Đó chính là "sự nợ oxy". Trong quá trình chạy, cơ thể vận động viên có thể tạo ra một "sự nợ oxy" lên tới 16 lít. Món nợ này có thể sẽ trả bằng cách tăng cường tiếp nhận oxy trong vòng một giờ tiếp theo đó hoặc có thể lâu hơn nữa. Các kết quả của một thí nghiệm được mô tả trong hình 26-10: như đã thấy sự tiếp nhận oxy tăng lên rất nhanh sau một thời gian chậm chễ ban đầu và tiếp tục ở mức độ cao sau khi đã hoạt động, rồi từ từ trở về trạng thái như lúc nghỉ ngơi. Lượng oxy phụ thêm một phần dùng để khôi phục lại nguồn cung cấp creatin phosphat trong cơ của cơ thể, một phần chuyển axit lactic ngược trở lại axit pyruvic, axit này được dùng cho quá trình hô

hấp ái khí và có thể biến thành glucơz hay dự trữ dưới dạng glycogen ở gan. Sự thiếu hụt oxy từ phía myoglobin càng làm tăng cường thêm cho sự nợ oxy.

Sự chuyển hoá của cơ trơn và cơ tim

Việc so sánh chi tiết giữa cơ xương, cơ trơn và cơ tim được đưa ra trong bảng 26-1. Cần nghiên cứu bảng này một cách cẩn thận và cố gắng tìm ra mối liên quan giữa những đặc điểm chuyên hoá của các dạng cơ khác nhau với những chức năng của chúng trong cơ thể. Mặc dù cơ trơn có cấu trúc đơn giản hơn, không được coi cơ trơn là dạng kém chuyên hoá. Nó rất phù hợp đối với việc duy trì một trương lực thường xuyên mà trong quá trình cơ cơ nó sử dụng ít năng lượng hơn nhiều so với cơ xương. Vai trò của cơ tim trong việc tạo ra nhịp tim được mô tả trong bài 17.

Bảng 26-1. So sánh giữa cơ xương, cơ trơn và cơ tim

	CƠ XƯƠNG	CƠ TRƠN	CƠ TIM
Các tên khác	Cơ vân, cơ co chủ động	Cơ tạng, cơ co không tự chủ	
Cấu trúc	Sợi cơ là hợp bào từ nhiều tế bào cơ, nhiều nhân nằm ở lớp ngoại vi cơ tương	Mỗi sợi cơ là một tế bào, với nhân nằm ở trung tâm, sợi cơ không phân nhánh	Các tế bào cơ riêng rẽ với nhân nằm ở trung tâm, các tế bào phân nhánh và liên kết với nhau qua đĩa ngang
Kích thước	Dài 1 mm - 30 cm đường kính 10 - 100µm	Dài 0,02 - 0,5 mm đường kính 8 - 10 µm	Dài 0,06 - 0,08 mm đường kính 10 - 15µm
Tơ cơ	Dễ thấy	Khó thấy	Dễ thấy
Sinh lý	Co nhanh và mạnh nhưng thời gian ngắn, giai đoạn trơ ngắn nên có co tương	Co chậm và lâu	Co nhanh và lan rộng qua hệ thống dẫn truyền, giai đoạn trơ dài nên không co tương
Điều khiển	Bởi các nơron vận động của hệ TKTU	Bởi các xung động từ hệ thần kinh thực vật, lan truyền từ tế bào này sang tế bào khác	Co bóp theo nhịp tự phát (nhịp cơ), điều hòa bởi hệ thống thần kinh thực vật
Phân bố	Các cơ bám vào xương, các cơ dưới da, cơ hoành	Hệ tiêu hoá, hô hấp, tiết niệu, thành mạch máu, cơ mắt, cơ dựng lông	Chỉ có ở tim

27. BỘ XƯƠNG VÀ SỰ VẬN ĐỘNG

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này, bạn có thể :

- Kể được các chức năng của bộ xương.
- Phân biệt được bộ xương thủy tinh, xương ngoài và xương trong, cho ví dụ về mỗi loại.
- Mô tả được cấu trúc của mô liên kết.
- Vẽ và chú thích sơ đồ mô tả sự sắp xếp các tế bào ở trong sụn và nói rõ hai phương thức phát triển của sụn.
- Vẽ và chú thích sơ đồ mô tả sự hình thành xương từ nguyên bào xương (osteoblast).
- Giải thích vai trò của tế bào tuỷ xương trong việc tái tạo lại xương và mô tả cấu trúc của một xương hoàn chỉnh.
- Phân biệt giữa màng hoá xương và sụn hoá xương.
- Mô tả sự phát triển của những xương dài trong hệ thống xương của người.
- Kể tên các phần chính của bộ xương trục.
- Mô tả cấu trúc và sự chuyên hoá của các đốt sống cổ, ngực và lưng và nói rõ chức năng của đốt sống cùng và cụt.
- Kể tên các bộ phận chính của các xương chi.
- Phân biệt các khớp.
- Vẽ và chú thích sơ đồ khớp hoạt dịch.
- Mô tả cấu trúc của khớp trượt, khớp bán lê, khớp trục, khớp hình elip, khớp yên ngựa, khớp xương tròn và nói rõ các khớp đó nằm ở vị trí nào trên bộ xương người.
- Mô tả hoạt động của các cơ đối kháng trong chuyển động của tay người.
- Nêu rõ ý nghĩa của các động tác gấp, duỗi, dạng, khép, sấp, ngửa.
- Giải thích vai trò của hormone cận giáp (PTH), vitamin D và tyrocanxitonin trong điều hoà canxi máu.
- Hãy nêu các phương pháp chuyển động của cá, động vật có xương sống trên cạn và của chim.

27.1. GIỚI THIỆU

Bộ xương là giá đỡ cho toàn bộ cơ thể, ngoài ra nó còn tham gia vào chức năng bảo vệ, nó hoạt động được là nhờ các lực cơ học, do đó tạo ra sự **chuyển động của cơ thể**. Gần như tất cả các sinh vật đều có bộ xương mặc dù ở một số sinh vật đơn giản không có các chất xương bền vững như xương sụn hay xương thực sự. Có 3 loại xương chính:

1. Bộ xương thủy tinh : là thứ dịch lỏng có đậm độ cao và không thể nén lại được. Nó

tạo nên từ 40 - 70% khối lượng của cơ thể sống và là chỗ tựa cho tất cả các cơ quan bên trong, các tế bào và các bào quan. Do đó bất kỳ dịch lỏng nào nằm trong cơ thể sinh vật đều có chức năng như là bộ xương thủy tĩnh.

Ở cơ thể đơn giản, bộ xương kiểu này thường là các phương tiện chuyển động duy nhất, ví dụ như sự co của các sợi actin ở một bộ phận của amip (mô tả trong bài 46) tạo ra áp lực lên chất dịch ở bên trong, làm cho bào tương của nó chảy ra phía ngoài khi hình thành một chân giả mới. Tương tự như vậy, ở loài giun đất các cơ vòng và cơ tia trên thân tác động lên chất dịch đóng kín trong từng đoạn của cơ thể, tạo ra những thay đổi về hình dạng và từ đó làm cho cơ thể chuyển động. Những ví dụ điển hình của bộ xương thủy tĩnh ở loài động vật có xương sống bao gồm hoạt động của thủy dịch và dịch thủy tinh trong việc duy trì hình dạng của mắt, bao gồm các tác dụng bảo vệ của dịch não tủy và dịch màng ối. Ở các loài thực vật, lực thủy tĩnh được gây ra bởi áp lực trương nguyên sinh (mô tả trong bài 33), nó là chỗ dựa quan trọng và rất cần thiết cho các chuyển động nhanh.

2. Bộ xương ngoài : Đó là lớp vỏ cứng ở bên ngoài ví dụ như lớp vỏ của loài chân đốt và lớp vỏ cuticun dày của loài thân mềm. Lớp vỏ cuticun của loài côn trùng chứa rất nhiều *kitin* - một chất polysaccarit rất chắc, nó hầu như không thấm nước bởi vì có một lớp sáp mỏng nằm ở phía ngoài (xem bài 49). Chính sự kết hợp này đã tạo ra một chất liệu xây dựng đa năng với những đặc điểm cơ học lý tưởng. Các cấu trúc xuất phát từ lớp cuticun như cánh và các phần phụ của miệng cho phép côn trùng có thể sống được trong những hoàn cảnh khác nhau và ăn những chế độ ăn khác nhau. Mặt khác, xương ngoài thích hợp với những sinh vật nhỏ. Với những sinh vật lớn hơn, bộ xương ngoài sẽ dày hơn, nặng hơn và kém hiệu quả hơn. Các loài côn trùng lớn nhất hiện nay dài từ 10 - 15 cm, nhưng đa số các loài khác nhỏ hơn rất nhiều.

3. Bộ xương trong

Một số động vật nguyên sinh thuộc ngành Actinopoda và ngành Foraminifera có xương nằm trong cơ thể mà bản chất là silic (SiO_2), sulphat stronsi (SrSO_4) hay cacbonat canxi (CaCO_3) nhưng nói chung có rất ít loài động vật không xương sống có xương trong. Ngược lại rất nhiều loài thực vật được chống đỡ bằng các bó mạch dẫn (xem hình 31). Ở cây gỗ, các mạch dẫn xilem đã lignin hoá tạo nên một cái lõi cứng, làm cho cây có thể cao tới 80m, ví dụ như ở loài cây gỗ đỏ khổng lồ (*Sequoia*).

Các loài động vật lớn nhất đều là những động vật có xương sống với hệ thống khung chống đỡ bên trong làm bằng xương và sụn. Tất cả các cơ quan và các mô được liên kết với nhau và được hỗ trợ bằng mô liên kết. Phần còn lại của bài này sẽ mô tả cấu trúc và đặc điểm của mô liên kết và giải thích về sự tham gia của nó vào cấu tạo xương người.

27.2. CÁC NGUYÊN LIỆU CỦA XƯƠNG

Mô liên kết :

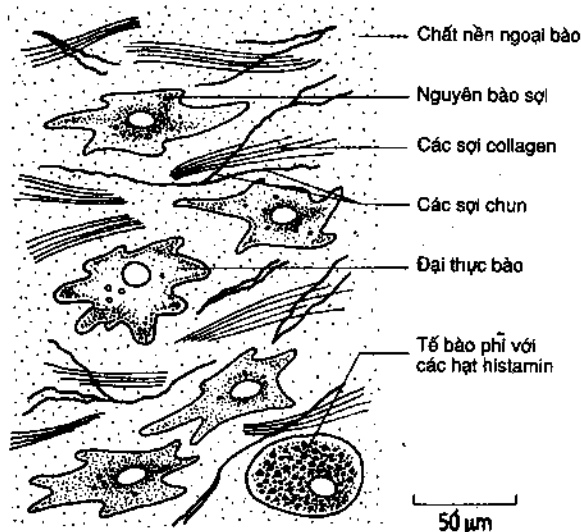
Hình 27.1 mô tả cấu trúc của một dạng mô liên kết phổ biến nhất. Như đã thấy, các tế bào nằm rải rác và được bao quanh bởi hỗn hợp các chất hoá học, đó là chất nền hay **khuôn ngoại bào**. Có một số loại tế bào khác nhau, nhiều nhất là nguyên bào sợi, chúng tiết ra một hỗn hợp các phân tử protein và polysaccarit. Loại protein nhiều nhất là **collagen**, trong khi đó các polysaccarit thì thuộc nhóm **glycosaminoglycan**. Đồng thời các phân tử của các chất này tạo nên một mạng lưới liên kết làm cho chất nền có dạng keo, nhưng nó vẫn cho phép các chất khí hoà tan, các chất dinh dưỡng, hoocmon và các chất hoà tan khác khuếch tán vào. Các sợi collagen

và các sợi chun nằm trong chất keo và làm tăng thêm các đặc tính vật lý của chất keo. Các tế bào còn lại bao gồm các **đại thực bào** - chúng tấn công các vi sinh vật xâm nhập vào cơ thể, các tế bào phôi (mastocyt) giải phóng histamin ra trong quá trình viêm (xem bài 19).

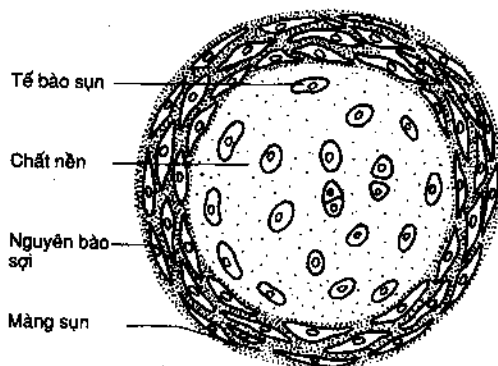
Mô liên kết chiếm một tỷ lệ lớn trong cấu trúc da và là phần liên kết của nhiều cơ quan trong cơ thể. Nó liên kết các cơ quan với nhau và tham gia cấu tạo phổi, gan, hình thành nên một bao bao quanh hệ thống thần kinh. Sụn và xương sẽ được mô tả trong hai phần sau đây là các dạng đặc biệt của mô liên kết.

Sụn

Các tế bào sụn (chondrocyt) sản sinh ra một chất nền đàn hồi bao gồm một mạng lưới các sợi collagen và các sợi chun dày đặc nằm trong một chất keo dai. Mỗi tế bào sụn đều nằm trong hốc của nó ở chất nền và nhận các chất dinh dưỡng bằng cách khuếch tán từ các mao mạch máu ở xa, những mao mạch đó



Hình 27-1. Cấu trúc của mô liên kết



Hình 27.2. Cấu trúc của sụn

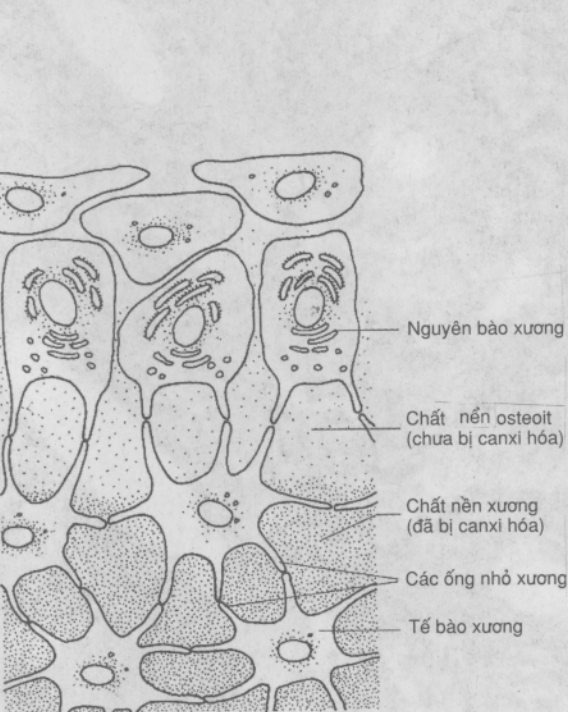
không đi tới chất nền. Sụn thường được bao bọc bởi một lớp mô liên kết chắc chắn gọi là **màng sụn** (xem hình 27.2). Sự phát triển của sụn có thể diễn ra theo hai cách. Tế bào sụn phân chia và tiết ra chất nền mới bên trong sụn, sẽ làm cho sụn phát triển ra từ bên trong, trong khi đó các tế bào sụn mới có thể phát triển từ các nguyên bào sợi có nguồn gốc từ màng sụn ở bề mặt. Màng sụn có tác dụng như một cái áo giúp cho việc xác định hình dạng của cấu trúc tạo ra.

Người ta phân ra ba dạng sụn. **Sụn trong** là dạng sụn nhiều nhất trong cơ thể con người và có màu trắng xanh. Chất nền của nó trong suốt khi nhìn dưới kính hiển vi quang học. Bộ khung phôi của tất cả các loài động vật có xương sống đầu tiên chỉ bao gồm toàn sụn trong, sau này phần lớn chúng được thay thế bằng xương thực sự. Ở người lớn sụn trong thường gặp ở các khớp vận động, ở đầu xương sườn, các mô dờ trong mũi, thanh quản, khí quản, phế quản.

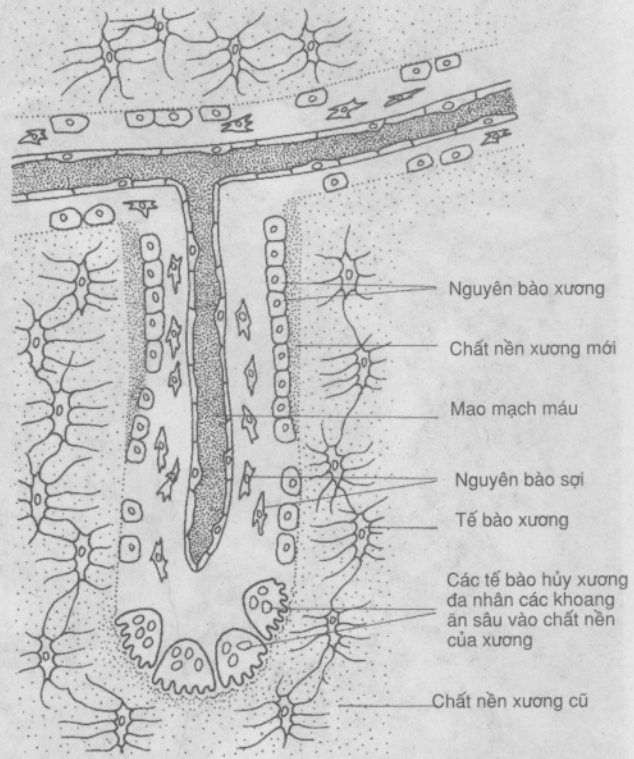
Sụn xơ có chất nền chứa các bó sợi collagen và thấy ở các đĩa đệm giữa các đốt sống. Nó vừa khoẻ vừa vững chắc. **Sụn chun** chứa một tỷ lệ rất lớn các sợi đàn hồi. Nó có ở vành tai và sụn nắp thanh quản.

Xương

Chất nền do các nguyên bào xương (osteoblast) sản sinh ra và được gọi là **chất xương** (osteoid). Nó chứa collagen và protein osteonectin, là nơi để lắng đọng các tinh thể vô cơ. Đầu tiên chất nền osteoit chưa được can xi hoá nhưng các chất khoáng không hoà tan dần dần được tích tụ lại từ máu. Các chất khoáng trong xương phổ biến nhất là hydroxyapatit được hình thành từ canxi và ion phosphat. Chúng có công thức chung là $Ca_{10}(PO_4)_6(OH)_2$ và tạo nên một chất nền tinh thể cực kỳ rắn chắc. Các ion khác bao gồm cacbonat, magie và flo cũng tham gia vào cấu trúc của xương.



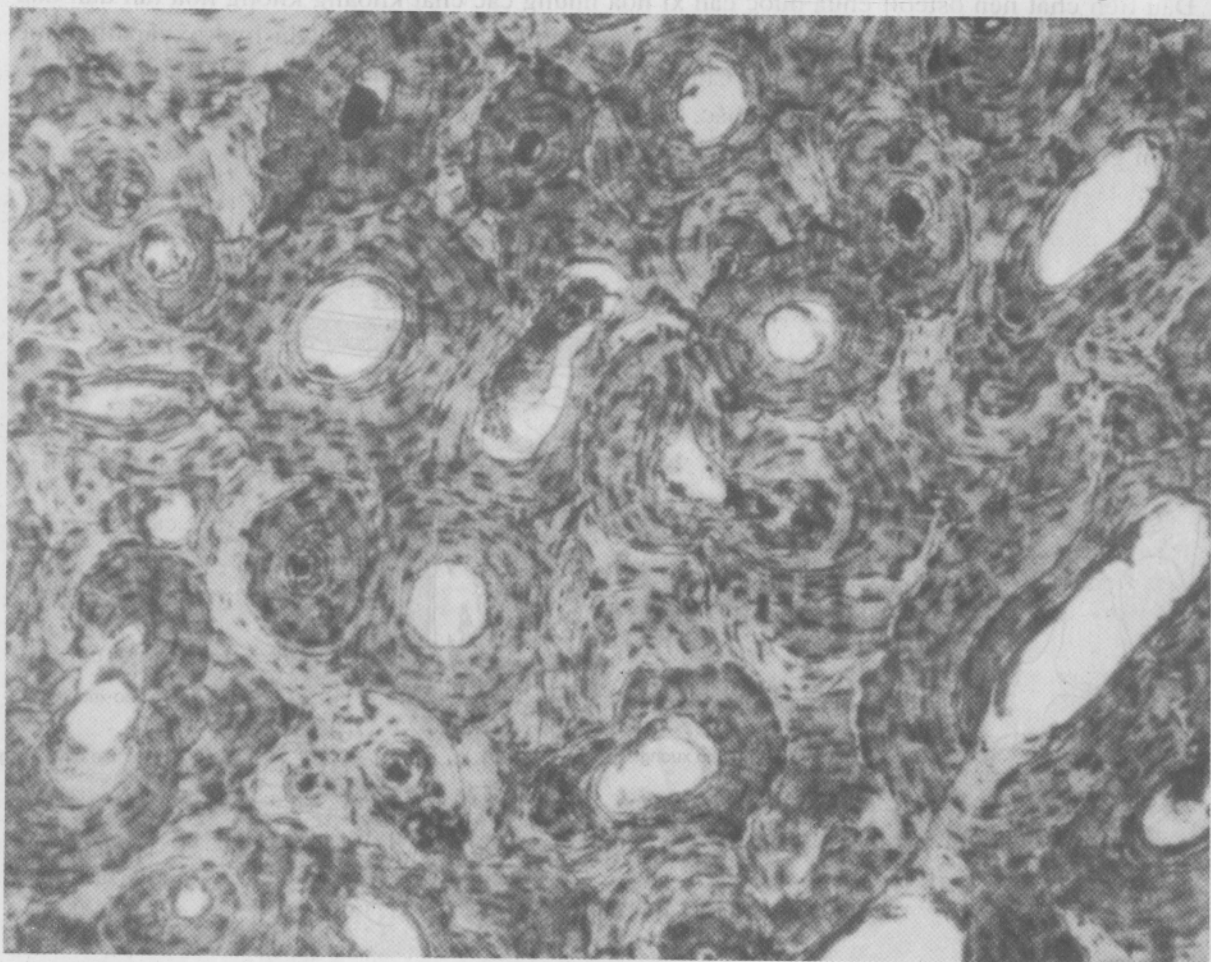
Hình 27.3. Quá trình hình thành xương từ các nguyên bào xương



Hình 27.4. Sự đổi mới của xương bởi các tế bào hủy xương

Một khi đã nằm trong chất nền rắn chắc, các tế bào xương - còn gọi là cốt bào (osteocyt) không thể nào phân chia được nữa. Mỗi tế bào chiếm một hốc nhỏ giống như trong trường hợp của sụn, nhưng không giống các tế bào sụn là các tế bào xương nối với các tế bào bên cạnh bằng các nhánh bào tương nằm trong các ống nhỏ li ti gọi là các vi quản xương.

Mô xương một khi đã hình thành thì trở nên cố định, không có gì thay đổi thêm nữa. Dạng tế bào thứ hai của xương gọi là **tế bào huỷ xương** (osteoclast), nó liên tục phá huỷ chất nền của xương. Tế bào huỷ xương là các tế bào đa nhân lớn tương tự như các đại thực bào. Cũng giống như các đại thực bào khác, chúng phát triển từ monocyct (xem bài 18). Khi hoạt động thành từng nhóm nhỏ, các tế bào huỷ xương đào lỗ trong xương tạo ra các khoang nhỏ, các mao mạch máu xâm lấn vào, các tế bào tạo xương mới được hình thành. Quá trình này được minh hoạ trong hình 27-4. Trong các khoang, chất nền xương mới được hình thành theo những vòng tròn đồng tâm, tạo nên một cấu trúc gọi là hệ thống Havers. Kết quả cụ thể của hoạt động này có thể nhìn thấy một cách rõ ràng qua lát cắt ngang một xương chắc (xem hình 27-5). Chú ý là các khoang mới có chứa các hệ thống **Havers** hoàn chỉnh, trong khi đó các hệ thống được hình thành từ trước có thể bị phá huỷ đi một phần.



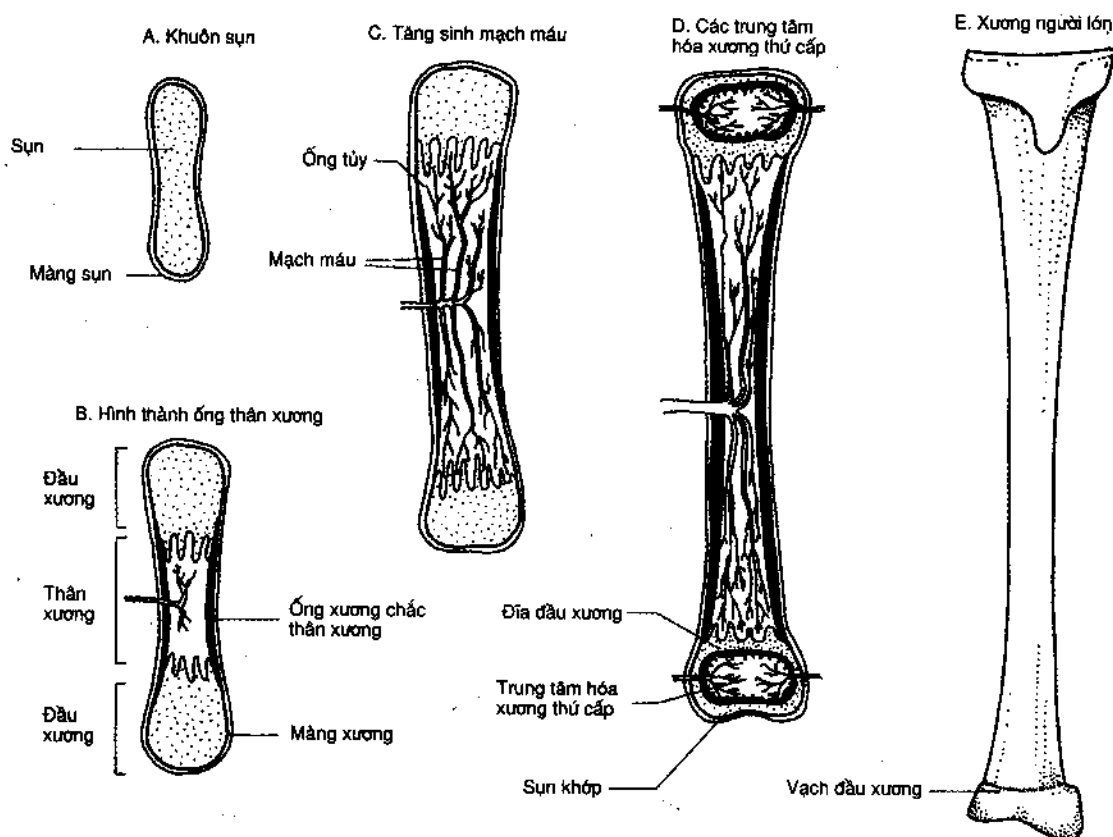
Hình 27-5. Cấu trúc hiển vi của một xương chắc

Người ta còn chưa có được các hiểu biết đầy đủ về các yếu tố tham gia vào việc điều hoà cân bằng giữa quá trình huỷ xương và quá trình tạo xương, nhưng người ta đã biết rằng các tế bào tạo xương và tế bào huỷ xương, có thể phản ứng với các stress cơ học, do đó hình dạng của xương được xác định bằng gánh nặng đặt trên nó. Xương hoạt động thường xuyên thì sẽ rất vững chắc và ngược lại. Bằng cách này xương thường xuyên được đổi mới. Ở các loài động vật có vú trưởng thành, hàng năm có khoảng 5-10% xương được thay thế, nhưng có gì đáng ngạc nhiên khi mỗi người có một bộ xương với kích thước hằng định và tạo ra một sức chống đỡ nhất định cho cơ thể. Nhưng cũng cần phải hiểu rằng điều này chỉ có thể đạt được khi có một cơ chế điều hoà bên trong hoàn hảo. Khi các điều kiện trên thay đổi, kịch biến thì sự tồn tại của các cơ chế này trở nên rõ ràng hơn. Ví dụ trong điều kiện không có trọng lượng, các nhà du hành vũ trụ sẽ bị mất đi một lượng lớn canxi.

27.3. BỘ XƯƠNG NGƯỜI

Sự phát triển

Xương người được hình thành theo 2 cách. Các bản xương sọ mỏng và một số xương khác được hình thành trực tiếp từ các nhóm tế bào tạo xương xuất hiện ở phía trong màng sợi.



Hình 27.6. Sụn hóa xương

Các thanh xương được hình thành từ các dải xương (trabecula) khác nhau, và sau đó chúng liên kết lại với nhau để tạo thành một mạng lưới thưa được gọi là xương xốp. Toàn bộ quá trình này được gọi là sự **màng hoá xương**. Khi các tấm xương sọ tiếp tục phát triển, chúng được biến từ dạng xương xốp sang dạng xương chắc và sẽ đạt được kích thước, hình dạng như của người lớn.

Cách thứ hai của quá trình hình thành xương có liên quan với sự thay thế sụn và được gọi là sự **sụn hoá xương** (xem hình 27-6). Như đã nói ở trên, bộ xương của phôi động vật có xương sống bao gồm chủ yếu là sụn trong. Mỗi miếng sụn được bao quanh bởi một chiếc áo mô liên kết, đó là màng sụn có tác dụng như một cái "khuôn" để tạo xương.

Sự hoá xương của các xương dài, thí dụ như các xương tay và chân, bắt đầu khi các mạch máu xâm nhập vào màng sụn ở đoạn giữa thân (diaphys) của khuôn sụn (hình 27-6B). Quá trình này kích thích một số tế bào của màng sụn biến thành tế bào tạo xương. Những tế bào tạo xương này sẽ tạo ra một bao xương chắc ở vùng thân xương. Lớp vỏ mô liên kết đang phát triển lúc này gọi là **màng xương**. **Trung tâm hoá xương sơ cấp** nằm ở trong thân xương và ngày càng bị các mạch máu và tế bào tạo xương xâm lấn (hình 27-6C). Chất nền của sụn dần dần bị canxi hoá bởi sự tập trung rất nhiều canxi và phosphat, nhưng lại bị phá huỷ bởi các tế bào huỷ xương, tạo ra các khoảng trống mà sau đó tạo nên các ống tuỷ. Sụn tiếp tục phát triển về cả hai phía làm cho xương dài ra. Phần lớn sụn sau đó được thay thế bằng xương xốp.

Ở các loài động vật có vú, các **trung tâm hoá xương thứ cấp** phát triển ở các **đầu xương**, thực tế là ở đầu sụn của các xương dài. Các trung tâm này có thể hoá xương hoàn toàn trừ một lớp sụn mỏng được gọi là các **đĩa sụn đầu xương** ngăn cách đầu xương với thân xương và trừ một lớp sụn khớp mỏng. Sự sắp đặt như vậy giúp cho các đầu tròn của xương có sức chống chịu khoẻ nhưng làm cho xương vẫn có thể tăng liên tục về chiều dài (hình 27-6D). Đường kính thân xương tăng lên, đó là nhờ sự đổi mới thường xuyên và do màng xương luôn tạo các lớp xương mới. Khi trưởng thành, bề dày của đĩa sụn đầu xương giảm xuống, đầu xương và thân xương hoà nhập hoàn toàn với nhau và tấm đầu xương chỉ còn là một vết mờ và gọi là **vết đầu xương** (xem hình 27-6E và hình 27-7). Sự hoá xương của tất cả xương trên cơ thể con người thông thường kết thúc vào lứa tuổi 25.

Cấu trúc

Bộ xương của một người đàn ông trưởng thành được minh hoạ trong hình 27-8. Chúng tôi sẽ mô tả cấu trúc của nó thành 2 phần :

1. Bộ xương trục. Bộ xương trục bao gồm xương sọ, cột sống, xương ức và xương sườn. Sọ người bao gồm **hộp xương sọ** và **xương mặt**. Các bản xương sọ khớp với nhau tạo nên một cái hộp hoàn toàn kín, nó che chở và bảo vệ cho não. Mặt bao gồm các xương tham gia bảo vệ cho mắt và cũng là chỗ bám cho các cơ làm cử động hàm dưới trong quá trình nhai (mô tả trong bài 13).

Cột sống được cấu tạo từ 33 xương nhỏ, hay các **đốt sống**, như mô tả trong hình 27-9A. Mỗi đốt sống được cấu tạo từ một **thân đốt sống** dày chịu lực, một **cung đốt sống** và tổng số có bảy gai nhô ra. Thân của các đốt sống cạnh nhau được gắn vào với nhau qua các đĩa đệm rất

Các thanh xương được hình thành từ các dải xương (trabecula) khác nhau, và sau đó chúng liên kết lại với nhau để tạo thành một mạng lưới thưa được gọi là xương xốp. Toàn bộ quá trình này được gọi là sự **màng hoá xương**. Khi các tấm xương sọ tiếp tục phát triển, chúng được biến từ dạng xương xốp sang dạng xương chắc và sẽ đạt được kích thước, hình dạng như của người lớn.

Cách thứ hai của quá trình hình thành xương có liên quan với sự thay thế sụn và được gọi là sự **sụn hoá xương** (xem hình 27-6). Như đã nói ở trên, bộ xương của phôi động vật có xương sống bao gồm chủ yếu là sụn trong. Mỗi miếng sụn được bao quanh bởi một chiếc áo mô liên kết, đó là màng sụn có tác dụng như một cái "khuôn" để tạo xương.

Sự hoá xương của các xương dài, thí dụ như các xương tay và chân, bắt đầu khi các mạch máu xâm nhập vào màng sụn ở đoạn giữa thân (diaphys) của khuôn sụn (hình 27-6B). Quá trình này kích thích một số tế bào của màng sụn biến thành tế bào tạo xương. Những tế bào tạo xương này sẽ tạo ra một bao xương chắc ở vùng thân xương. Lớp vỏ mô liên kết đang phát triển lúc này gọi là **màng xương**. **Trung tâm hoá xương sơ cấp** nằm ở trong thân xương và ngày càng bị các mạch máu và tế bào tạo xương xâm lấn (hình 27-6C). Chất nền của sụn dần dần bị canxi hoá bởi sự tập trung rất nhiều canxi và phosphat, nhưng lại bị phá huỷ bởi các tế bào huỷ xương, tạo ra các khoảng trống mà sau đó tạo nên các ống tuỷ. Sụn tiếp tục phát triển về cả hai phía làm cho xương dài ra. Phần lớn sụn sau đó được thay thế bằng xương xốp.

Ở các loài động vật có vú, các **trung tâm hoá xương thứ cấp** phát triển ở các **đầu xương**, thực tế là ở đầu sụn của các xương dài. Các trung tâm này có thể hoá xương hoàn toàn trừ một lớp sụn mỏng được gọi là các **đĩa sụn đầu xương** ngăn cách đầu xương với thân xương và trừ một lớp sụn khớp mỏng. Sự sắp đặt như vậy giúp cho các đầu tròn của xương có sức chống chịu khoẻ nhưng làm cho xương vẫn có thể tăng liên tục về chiều dài (hình 27-6D). Đường kính thân xương tăng lên, đó là nhờ sự đổi mới thường xuyên và do màng xương luôn tạo các lớp xương mới. Khi trưởng thành, bề dày của đĩa sụn đầu xương giảm xuống, đầu xương và thân xương hoà nhập hoàn toàn với nhau và tấm đầu xương chỉ còn là một vết mờ và gọi là **vết đầu xương** (xem hình 27-6E và hình 27-7). Sự hoá xương của tất cả xương trên cơ thể con người thông thường kết thúc vào lứa tuổi 25.

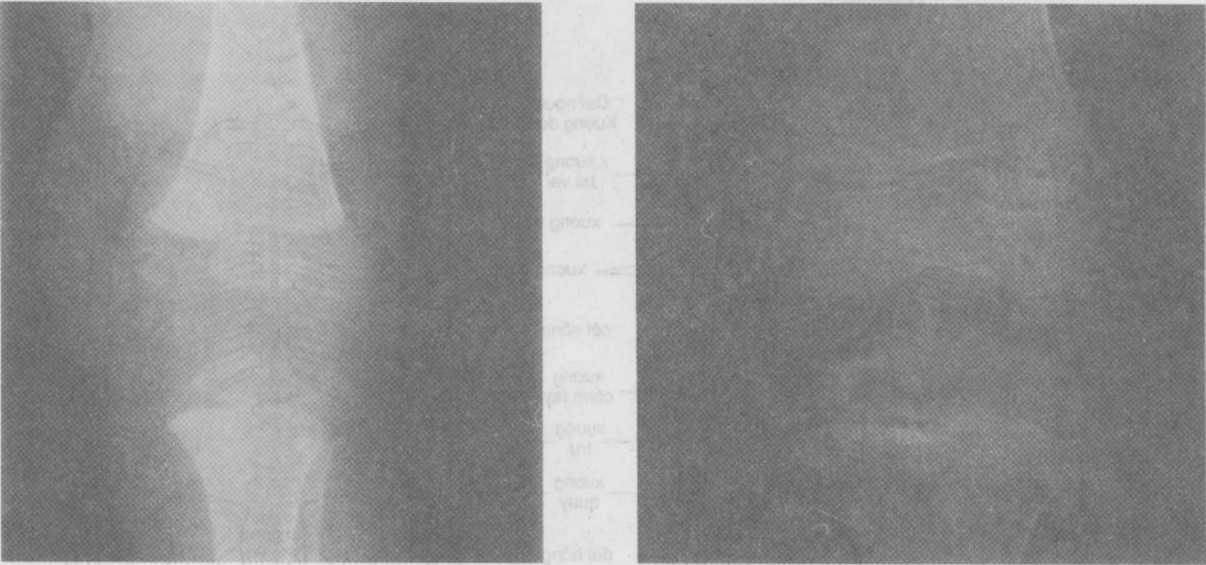
Cấu trúc

Bộ xương của một người đàn ông trưởng thành được minh hoạ trong hình 27-8. Chúng tôi sẽ mô tả cấu trúc của nó thành 2 phần :

1. Bộ xương trục. Bộ xương trục bao gồm xương sọ, cột sống, xương ức và xương sườn. Sọ người bao gồm **hộp xương sọ** và **xương mặt**. Các bản xương sọ khớp với nhau tạo nên một cái hộp hoàn toàn kín, nó che chở và bảo vệ cho não. Mặt bao gồm các xương tham gia bảo vệ cho mắt và cũng là chỗ bám cho các cơ làm cử động hàm dưới trong quá trình nhai (mô tả trong bài 13).

Cột sống được cấu tạo từ 33 xương nhỏ, hay các **đốt sống**, như mô tả trong hình 27-9A. Mỗi đốt sống được cấu tạo từ một **thân đốt sống** dày chịu lực, một **cung đốt sống** và tổng số có bảy gai nhô ra. Thân của các đốt sống cạnh nhau được gắn vào với nhau qua các đĩa đệm rất

dài làm bang sụn xơ gọi là các *đĩa gian đốt sống*. Tuỷ sống chạy qua một cái lỗ rộng được gọi là *lỗ đốt sống*, nó được bao quanh bởi các cung đốt sống.



A. Năm tháng tuổi

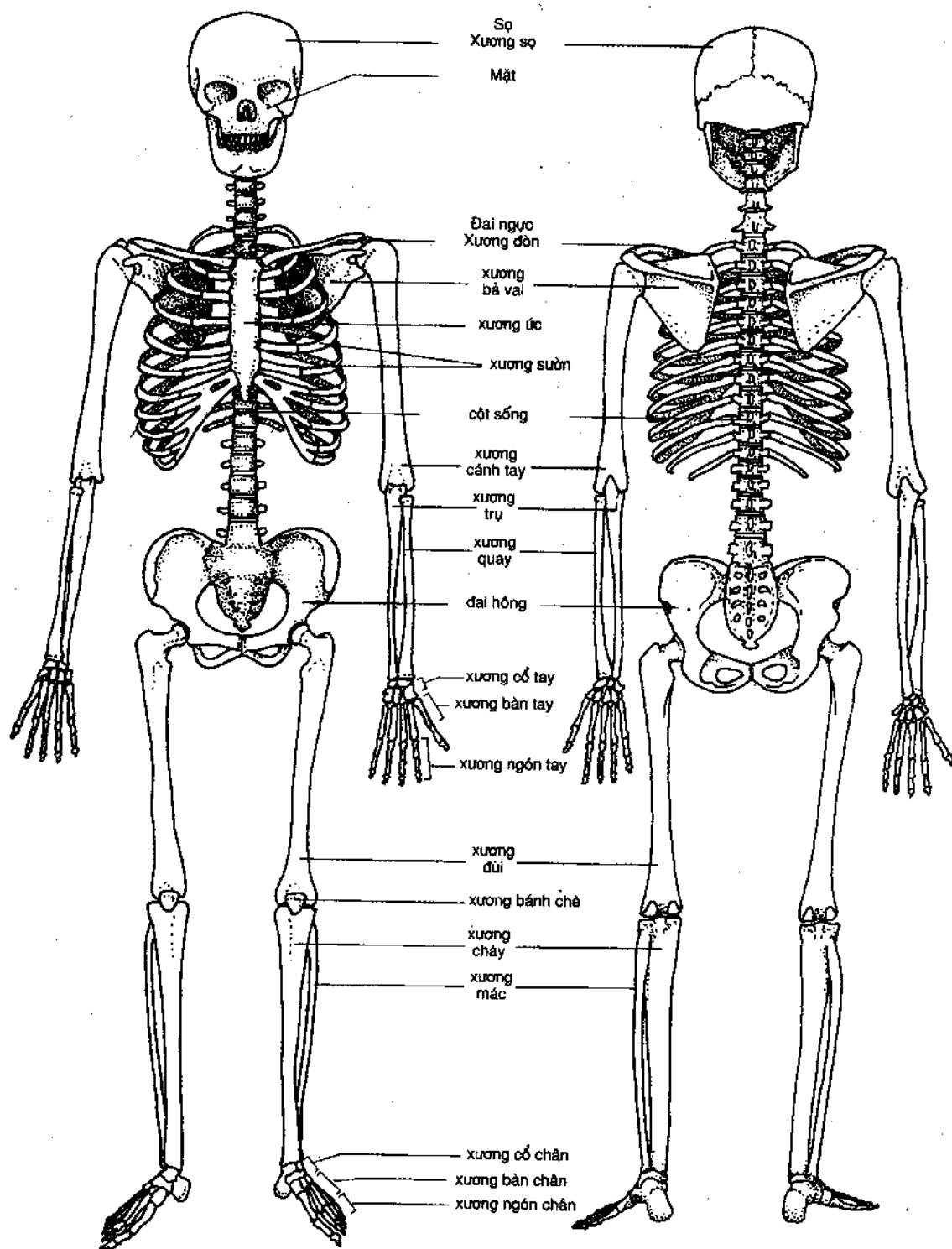
B. Năm tuổi rưỡi

Hình 27.7. Sự phát triển của các xương dài ở chân người

Một đôi *gai ngang* nhô ra từ hai bên của đốt sống, trong khi đó một chiếc *gai sau* mọc ra phía sau. Hơn nữa còn có hai cặp *gai khớp* : các gai khớp trên hướng lên trên, các gai khớp dưới hướng xuống dưới. Ở những đoạn cột sống khác nhau, các gai biến đổi đi để phục vụ cho những mục đích khác nhau.

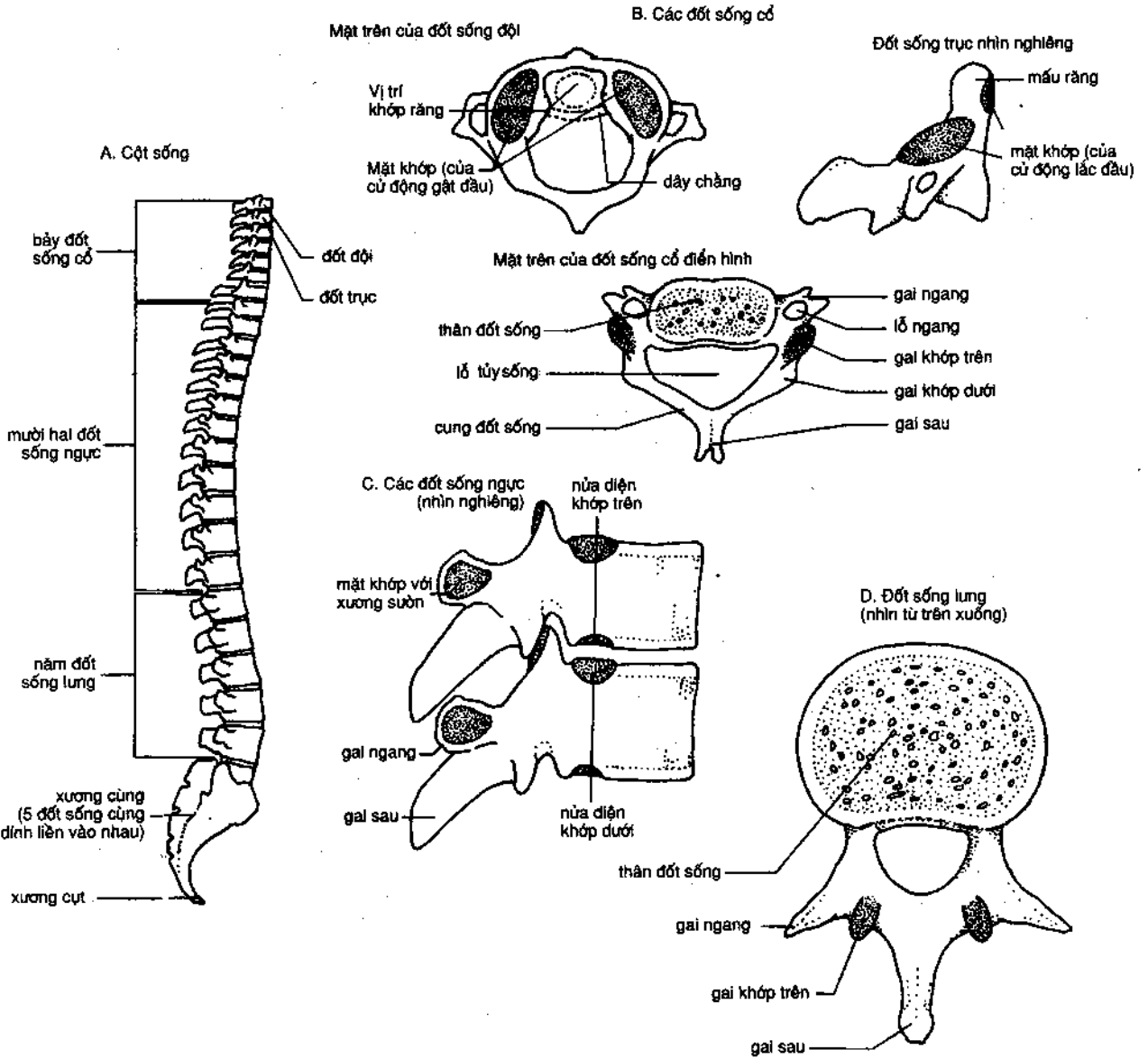
Bẫy đốt sống cổ nhỏ hơn các đốt sống ở các khu vực khác và rất dễ phân biệt bởi vì xuyên qua các gai ngang có các *lỗ ngang*, các lỗ này cho các động mạch và tĩnh mạch đốt sống đi qua. Cùng với các động mạch cảnh nằm ở phía trước cột sống, các mạch đốt sống cũng cung cấp oxy và chất dinh dưỡng cho não, do đó việc bảo vệ cho chúng cũng rất quan trọng. Gai sau của đốt sống ở cổ thường chẻ ra và hình thành gai đôi.

Như mô tả trong hình 27-9B hai đốt sống cổ đầu tiên được gọi là *đốt đội* (atlas) và *đốt trục* (axis), chúng có hình dạng đặc biệt giúp cho đầu có thể chuyển động một cách thoải mái. Mặt sụn rộng của đốt đội cho phép đầu có thể gật lên gật xuống được hay thực hiện động tác "ừ". Một cái chốt cứng, gọi là *mấu hình răng*, từ axis mọc lên cùng với dây chằng xung quanh chui vào nằm trong atlas. Cấu trúc này cho phép đầu có chuyển động quay lắc về hai bên hay động tác "không". Các đốt sống ngực có các gai lưng và gai ngang rất phát triển, nhìn chung chúng nặng hơn và khoẻ hơn các đốt sống cổ. Các gai khớp của chúng khớp lại với nhau sao cho có thể hạn chế được phạm vi của chuyển động xoay. Mặt khớp với xương sườn nằm ở thân và gai ngang của đốt sống, mỗi xương sườn đều có hai mặt khớp. Trong đa số các trường hợp, một trong hai mặt khớp này được tạo thành giữa hai đốt sống gần nhau, như vậy, cả hai đốt sống đều có mặt khớp không hoàn chỉnh và gọi là hai nửa mặt khớp.



Hình 27.8. Bộ xương người

Các đốt sống to nhất và khoẻ nhất trong bộ xương người là các đốt sống lưng nằm tiếp theo với các đốt sống ngực (hình 27-9D). Chúng có các gai sau và các gai ngang ngắn và to tạo ra chỗ bám vững chắc cho các cơ lưng. Các gai khớp tiếp xúc chặt chẽ với nhau làm cho lưng hầu như không thể quay được. Các đốt sống lưng được đỡ bởi xương cùng, đó là một xương trông như cái nêm hình tam giác, do năm đốt sống cùng kết hợp với nhau và nó được gắn chặt vào đai hông. Xương cụt là phần đuôi tận cùng bao gồm bốn đốt sống nhỏ. Nó không có chức năng gì cả và người ta cho rằng đó là vết tích của đuôi, như sẽ được mô tả trong bài 42.



Hình 27.9. Xương cột sống

2. Bộ xương chi. Bộ xương chi bao gồm đai vai, đai hông và tất cả các xương tay và chân khác. Đai vai gắn tay với bộ xương trục, nó bao gồm xương bả vai và xương đòn ở từng bên (xem hình 27-8). Xương bả vai không được nối trực tiếp với phần còn lại của bộ xương, nhưng nó bị các dải cơ rộng bám chặt vào và cố định ở một vị trí. Các cơ này bám vào xương bả vai trên một diện rất rộng. Xương đòn tạo thành khớp với xương bả vai ở một đầu và đầu kia tiếp xúc với xương ức.

Đai hông đỡ cho sức nặng ở phần trên cơ thể và tạo thành khớp với hai chân. Nó bao gồm hai bản xương rộng là **xương chậu** phải và trái, chúng gắn với nhau ở phía trước và kết hợp với xương cùng, xương cụt ở phía sau. Cấu trúc xương như thế này tạo thành một hộp xương vững chắc gọi là khung chậu. Ở phụ nữ, khung chậu rộng hơn và nông hơn nam giới, tạo thành một vị trí thích hợp cho sự phát triển của thai và cho sự sinh đẻ.

Khớp giữa các xương tay và chân và sự chuyển động của chúng sẽ được mô tả ở phần dưới.

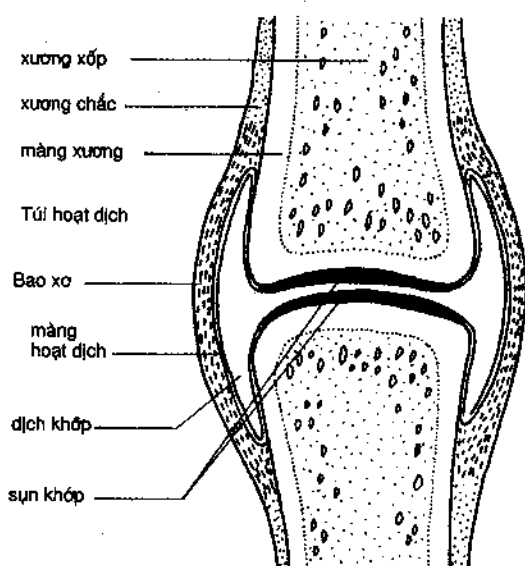
Các khớp

Khớp có ở những chỗ các xương tiếp xúc với nhau. Một số khớp giữ các xương lại với nhau khá chặt, làm cho xương không chuyển động được hoặc chuyển động rất ít. Một số khớp khác lại cấu tạo phù hợp với các chuyển động tự do. Người ta phân ra một vài dạng khớp khác nhau dựa theo cấu trúc của chúng :

1. Khớp xơ. Xương nối với nhau bởi các khớp xơ thường được gắn chặt với nhau bởi các sợi ngấn của mô liên kết. Ví dụ như các khớp hình răng cưa mà gọi là **đường khớp** gắn các xương sọ với nhau và các khớp cố định răng với xương hàm (mô tả trong bài 13).

2. Khớp sụn. Cũng giống như khớp xơ, khớp sụn có thể cử động được rất ít hoặc không. Chất nối trong khớp có thể là sụn hyalin như trong trường hợp sụn nối giữa đầu xương và thân xương đang phát triển. Xương cũng có thể tiếp xúc với nhau qua các sụn xơ. Các khớp này còn nằm ở giữa các đốt sống, nơi có một đệm sụn nhỏ tạo thành một đĩa gian đốt sống và ở khớp mu, nơi các xương chậu gặp nhau ở phía trước khung chậu.

3. Khớp hoạt dịch. Các khớp này chứa một khoang lấp đầy dịch lỏng, có tác dụng giảm sự cọ sát giữa các xương khi chuyển động. Cấu trúc của một khớp hoạt dịch điển hình được mô tả trong hình 27.10. Như đã thấy, khớp được bao quanh bởi một **bao khớp** bao gồm một lớp mô liên kết dày ở phía ngoài được gọi là **bao xơ** và một lớp mỏng ở bên trong là **màng hoạt dịch**. Bao xơ rất chắc nhưng cũng rất đàn hồi. Một vài chỗ của bao xơ có thể hơi



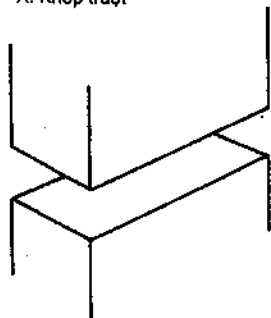
Hình 27.10. Cấu trúc của một khớp hoạt dịch

biến đổi đi để tạo thành các dây chằng giữ các xương gắn lại với nhau. Các dây chằng từ nơi khác đến không tham gia cấu tạo bao xơ nhưng cũng thường có mặt ở khu vực này. Ở trong khớp, màng hoạt dịch tiết ra **dịch khớp** làm trơn mặt khớp và để vận chuyển máu, oxy tới các tế bào của lớp sụn khớp trơn nhẵn phủ đầu xương.

Ở một vài khớp hoạt dịch, các đầu xương không tiếp xúc trực tiếp với nhau mà ngăn cách với nhau bởi một đệm sụn gọi là **đĩa khớp** hay sụn chêm. Cấu trúc này có tác dụng làm giảm mòn khớp, có thể thấy rõ ở khớp gối. Túi thanh dịch là các bao chứa đầy dịch lỏng nằm giữa các xương và các mô khác của cơ thể. Chúng xuất hiện giữa da và xương, nơi mà chuyển động của cơ thể làm cho da và xương cọ sát với nhau và còn thấy ở giữa dây chằng và xương, giữa cơ và xương, giữa gân và xương. Che phủ bên ngoài các túi thanh dịch là lớp mô liên kết và bên trong là màng hoạt dịch. Màng hoạt dịch sản sinh ra dịch bôi trơn lấp đầy khoang trung tâm, làm giảm sự cọ sát và tạo ra một cái đệm giữa các phần chuyển động của cơ thể.

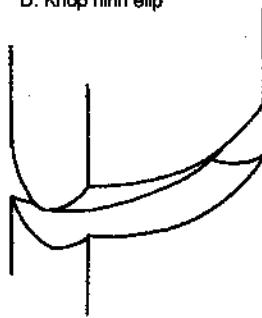
Phạm vi chuyển động của các khớp hoạt dịch được xác định chủ yếu dựa vào hình dạng của đầu xương tạo nên khớp. Người ta đã phân ra 6 dạng khớp hoạt dịch khác nhau, có thể tóm tắt lại trong hình 27.11. Cần phải đọc kỹ các hình này trước khi xem phần tiếp theo.

A. Khớp trượt



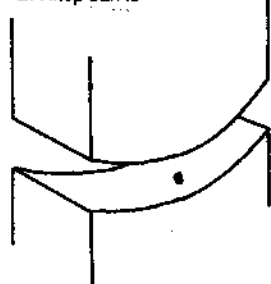
Hai xương có mặt khớp phẳng trượt lên nhau. Khớp trượt thường xuất hiện giữa các xương cổ tay và giữa các xương mắt cá.

D. Khớp hình elip



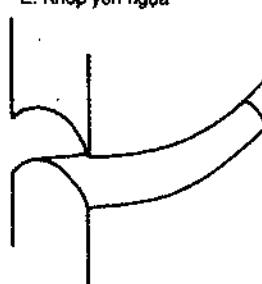
Một đầu khớp hình elip khớp vào một ổ khớp cũng hình elip giúp cho khớp có thể cử động rộng rãi mà không cần phải xoay. Khớp hình elip hình thành ở cổ tay giữa các xương có tay và đầu của xương quay và xương trụ.

B. Khớp bán lồi



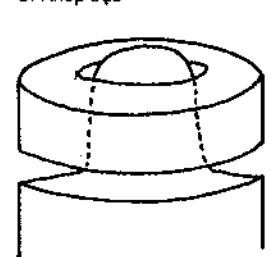
Hình dạng của xương chỉ cho phép chuyển động trên một mặt phẳng. Khớp bán lồi thấy ở khuỷu tay và đầu gối.

E. Khớp yên ngựa



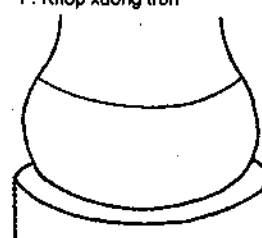
Một xương võng xuống và đầu của xương kia nhô lên tạo thành một cặp bù cho nhau chuyển động có thể diễn ra theo hai hướng. Khớp yên ngựa được thấy ở nền của ngón cái, giữa các xương cổ tay và đốt bàn một.

C. Khớp trục



Một xương quay quanh một cái chốt được tạo thành bởi một xương khác. Khớp giữa đốt đội và đốt trục và khớp ở đầu xương quay gần khuỷu tay là các khớp trục.

F. Khớp xương tròn

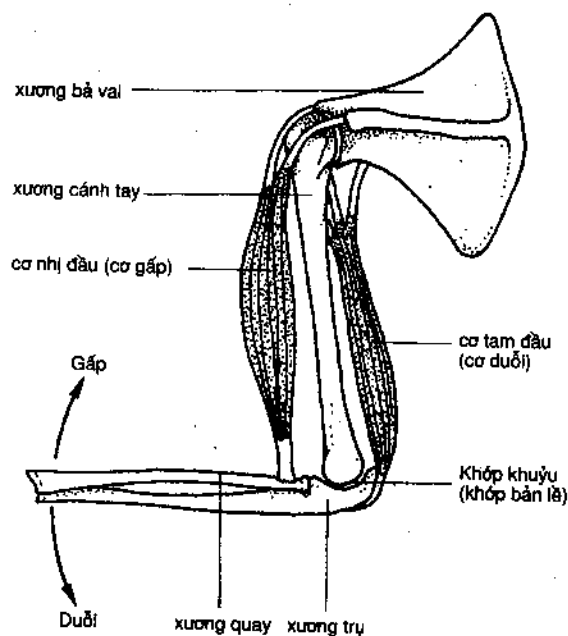


Một đầu xương hình tròn khớp vào ổ khớp hình như cái chén cho phép có thể cử động rộng rãi kể cả động tác xoay. Khớp tròn có ở vùng vai và hông.

Hình 27.11. Các dạng khớp hoạt dịch

Sự vận động

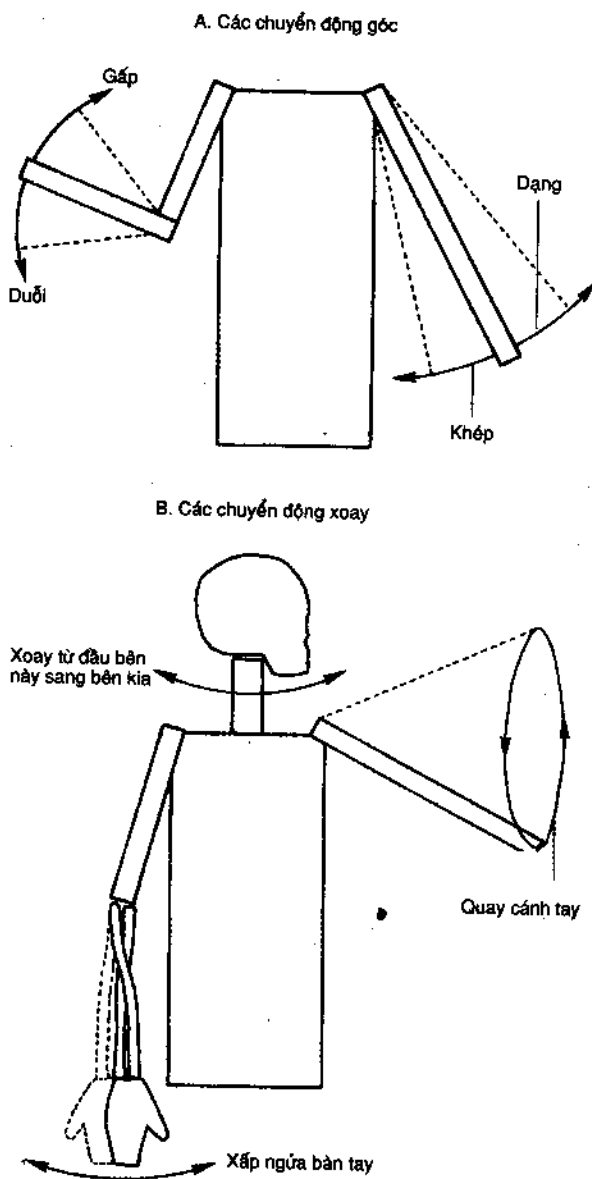
Vận động được tạo ra bởi hoạt động của cơ. Như đã giải thích trong bài 26, cơ co sẽ tạo ra lực có nghĩa là cơ chủ động ngắn lại, nhưng cơ có thể khôi phục lại chiều dài ban đầu của nó bằng cách kéo giãn ra từ hai đầu. Cơ tạo ra sự vận động như vậy ở bất kỳ khớp nào có hai



Hình 27-12. Các xương và cơ của khớp khuỷu

hay nhiều cơ. các cơ này thường bố trí thành từng cặp gọi là những cặp cơ đối kháng, chúng hoạt động theo những hướng khác nhau. Ví dụ như cơ nhị đầu và cơ tam đầu ở cánh tay người là một **cặp cơ đối kháng**. Khi cơ nhị đầu co, cánh tay gấp lại ở khuỷu và vùng cẳng tay được nâng lên. Khi đó động tác co của cơ tam đầu bị ức chế do hoạt động phản xạ, gân của nó bị giãn và cơ dài ra. Sau đó nếu cơ tam đầu co, cánh tay duỗi thẳng ra. Hoạt động đối kháng kiểu như vậy là đặc trưng cho chuyển động của khớp.

Khuỷu tay là một khớp bản lề, nó cho phép chuyển động diễn ra trên một mặt phẳng, do đó chỉ cần một cặp cơ đối kháng là đủ.



Hình 27-13. Các chuyển động của xương người

Các cử động đối lập tạo ra trong trường hợp này được gọi là động tác **gấp** và **duỗi**. Ở các khớp khác có thể có nhiều cặp cơ đối kháng hơn và chuyển động cũng đa dạng hơn. Các **chuyển động góc** (xem hình 27-13A) bao gồm các chuyển động gấp, duỗi, dạng, khép, trong đó khi tay chuyển động ra xa đường giữa của cơ thể thì là dạng, còn hướng ngược lại thì là khép. **Chuyển động xoay** (xem hình 27-13B) có liên quan với đốt đốt và đốt trực trong động tác quay đầu đã mô tả ở trên. Ở tay, sự xoay xương quay thuộc vùng khuỷu tay tạo ra động tác xấp ngửa bàn tay, trong khi đó xoay khớp tròn của vai tạo ra chuyển động **quay tròn** (động tác quay tay) cánh tay có thể quay một vòng hoàn chỉnh. Tất cả các cử động này kết hợp với nhau làm cho tay có thể cử động rất rộng rãi.

Các khớp và cơ ở chân có phạm vi cử động hạn chế hơn, bởi vì vai trò của chân là đi chuyển và nâng đỡ cơ thể. Ví dụ như khớp gối có các dây chằng không cho phép các chuyển động sang bên, và có một "cái khoá" giúp cho đầu gối có thể duỗi ra hoàn toàn trong khi đứng mà không cần phải có sự cố gắng của cơ.

Chức năng điều hoà canxi

Cùng với các chức năng khác, bộ xương con người còn là một kho dự trữ canxi và phospho quan trọng của cơ thể. Nồng độ canxi lưu hành trong máu được điều hoà bởi hai loại hoocmon và bởi vitamin D, được tóm tắt trong hình 27-14. Hoocmon tuyến cận giáp được giải phóng ra từ tuyến khi nồng độ canxi máu giảm dưới mức bình thường là 85-106 mg/lít. Hoocmon cận giáp có ba tác dụng chính :

1. Hoocmon parathyroid (PTH) làm tăng tái hấp thu canxi ở ruột non : điều này có thể đạt được thông qua tác dụng của hoocmon đối với vitamin D. Vitamin D thay đổi cấu trúc hoá học của nó để tạo thành dạng hoạt động. Dạng hoạt động này lưu hành trong máu và được các tế bào ở ruột hấp thu. Các tế bào này được kích thích để sản sinh ra các protein vận chuyển canxi, có tác dụng tăng cường hấp thu các ion canxi từ lòng ruột.

2. PTH tác dụng trực tiếp làm tăng số lượng và hoạt tính của các tế bào hủy xương. Các tế bào này phá huỷ chất nền của xương và giải phóng các ion canxi và phospho vào trong máu.

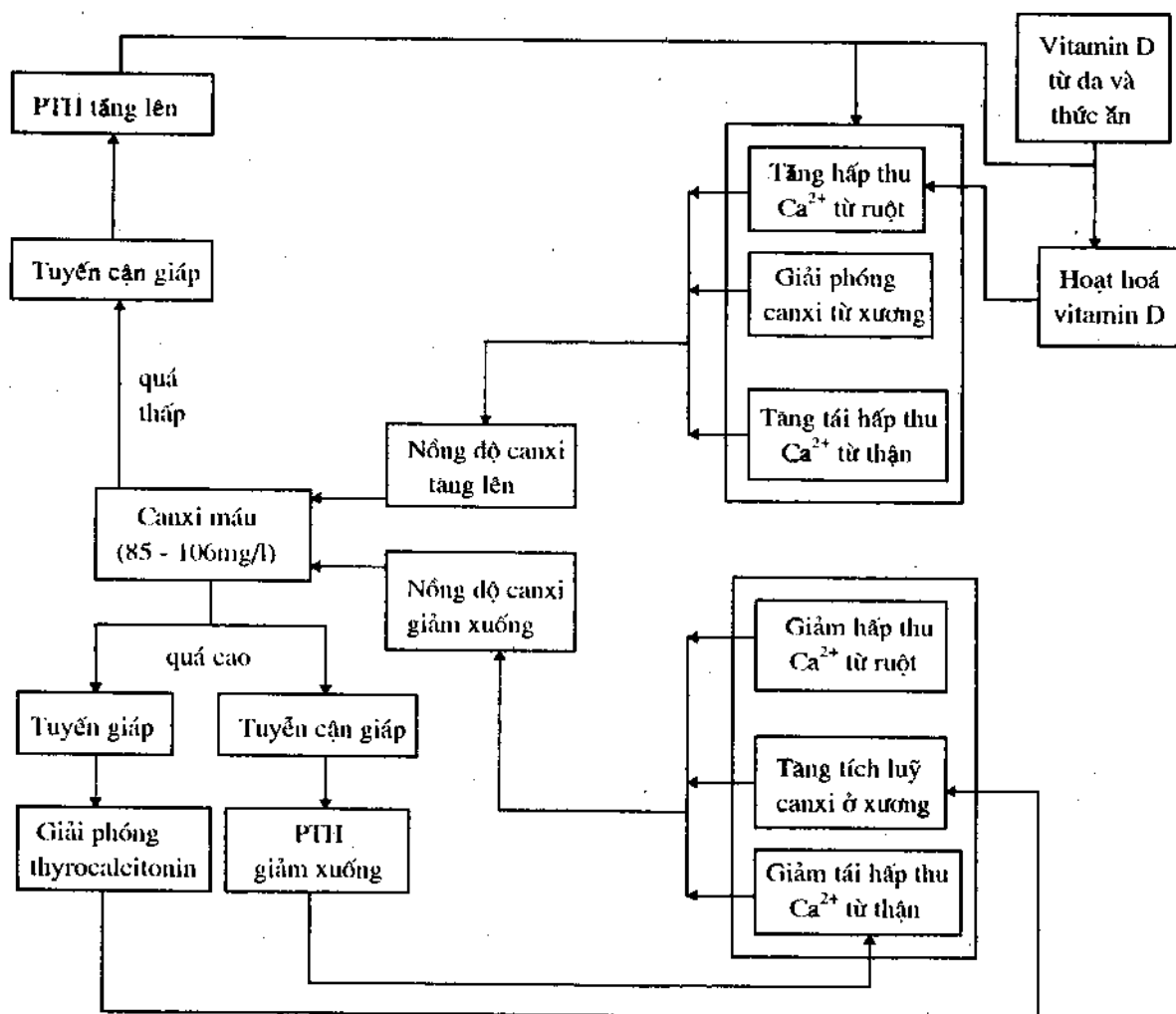
3. PTH làm tăng quá trình tái hấp thu các ion canxi ở các ống thận, do đó canxi đỡ bị mất đi qua nước tiểu.

Các tác dụng này đã duy trì canxi luôn ở mức bình thường.

Hoocmon thứ hai là **thyrocanxitonin** được giải phóng ra khi canxi máu tăng quá phạm vi bình thường. Thyrocanxitonin được sản xuất ra bởi tuyến giáp và có tác dụng ức chế hoạt động của các tế bào hủy xương, tạo điều kiện cho canxi và phospho được dự trữ ở xương. Đồng thời sự sản xuất PTH cũng giảm xuống, do đó sự hấp thu canxi từ ruột và sự tái hấp thu canxi ở thận đều giảm xuống.

Rối loạn chuyển hoá canxi có thể là do thiếu canxi và vitamin D trong chế độ ăn. Ở trẻ em, thiếu vitamin D sẽ làm xuất hiện các triệu chứng của **bệnh còi xương**. Xương mềm do canxi hoá không đầy đủ và rất dễ bị cong, tạo ra những dị dạng nghiêm trọng. Ở người lớn thiếu vitamin D và canxi trong chế độ ăn có thể gây ra một bệnh tương tự gọi là bệnh loãng xương. Đây là một bệnh hiếm gặp, thường xuất hiện ở phụ nữ trong thời kỳ mang thai, khi một lượng lớn canxi được dùng cho sự phát triển thai nhi hoặc thời gian cho con bú, khi một lượng nhất định canxi được theo ra cùng với sữa. Điều trị bệnh còi xương và bệnh loãng

xương thường có liên quan với việc cung cấp vitamin D, canxi và phospho qua thức ăn. Tia cực tím trong ánh sáng mặt trời và các nguồn ánh sáng cực tím nhân tạo khác khi chiếu vào cơ thể cũng làm cho vitamin D được sản xuất ở da.



Hình 27-14. Điều hoà canxi máu bởi hoocmon tuyến cận giáp (PTH) vitamin D và thyrocalcitonin

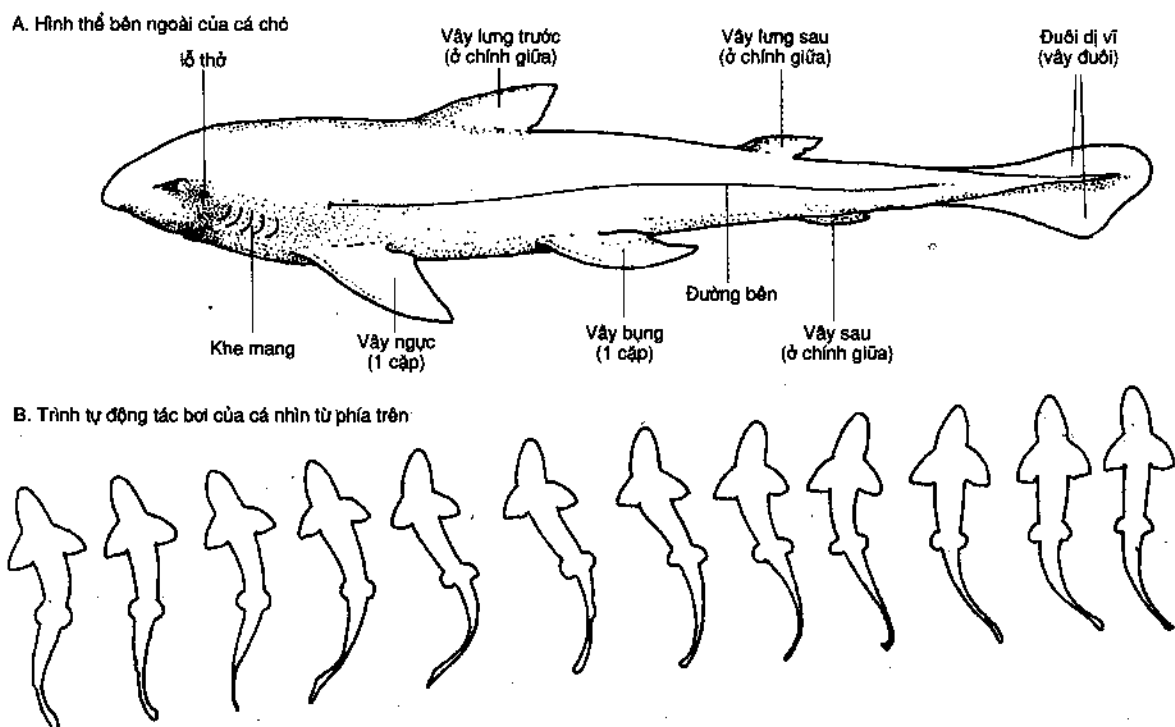
27.4. VẬN ĐỘNG CỦA NHỮNG LOÀI ĐỘNG VẬT CÓ XƯƠNG SỐNG KHÁC

Thật là thú vị so sánh đặc điểm của bộ xương người lớn với bộ xương của các loài động vật có xương sống khác, chúng đều có một sơ đồ cơ thể như nhau và bộ xương được hình thành từ những phần cơ bản giống nhau, nhưng cũng có nhiều điểm khác nhau.

Một số đặc điểm khác nhau này có liên quan đến những thay đổi về môi trường sống, ví dụ như chức năng nâng đỡ và vận động trong nước đòi hỏi phải có sự thích nghi khác với trên đất liền. Tương tự như vậy, bộ xương người thích nghi với sự di chuyển bằng hai chân trong khi đó đa số những loài động vật có vú lại chuyển động bằng 4 chân.

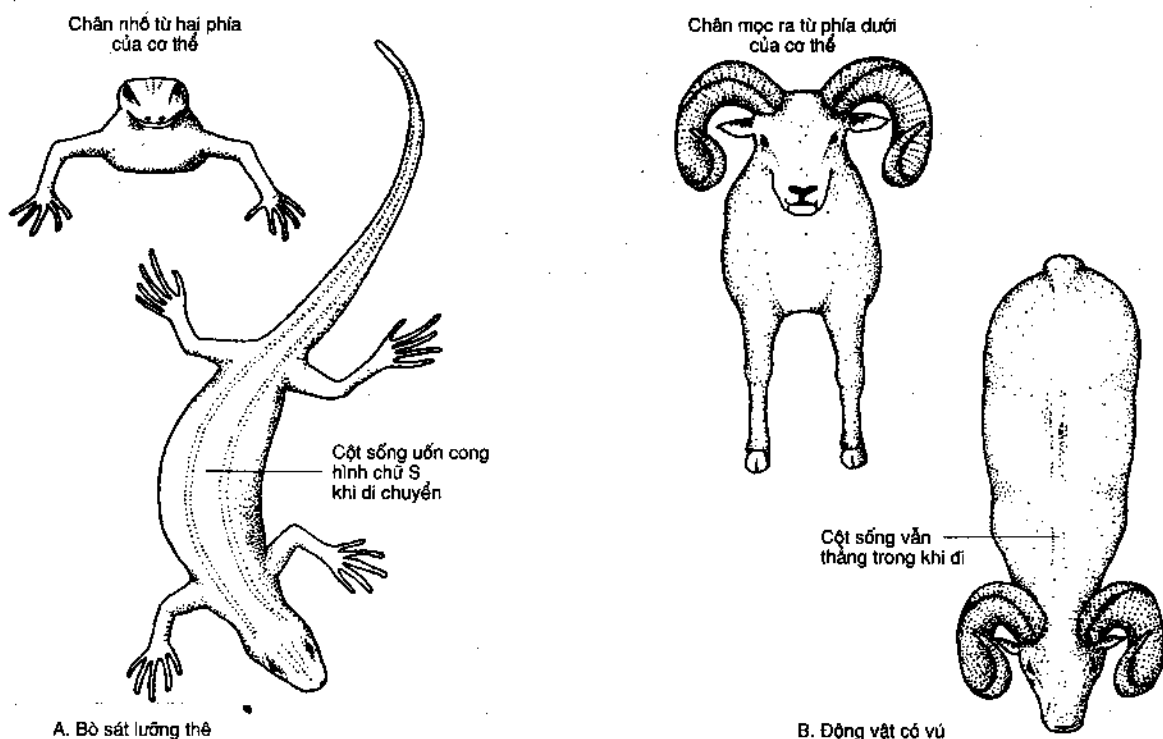
Loài cá luôn được nâng đỡ từ môi trường xung quanh và có hình dáng thuôn. Đa số các loài đều chuyển động về phía trước bằng sự co bóp từng đợt của các cơ chạy dọc theo cơ thể từ trước ra sau, tạo ra một loại chuyển động đặc trưng cong hình chữ S.

Các cơ của cơ thể được bố trí thành từng khối cơ riêng biệt gọi là thể tiết, các thể tiết này lại được gắn với nhau qua mô liên kết. Số lượng và vị trí của các thể tiết tương ứng với vị trí của các đốt sống ở trong cột sống. Mỗi thể tiết cơ đều có riêng một dây thần kinh tuỷ sống và nó có thể co một cách hoàn toàn riêng rẽ. Cột sống là một trụ xương dài bao gồm các đốt sống làm từ sụn hoặc xương. Các đốt sống này không thể thay đổi hình dạng nên chúng giúp cho cơ thể không bị rút ngắn về chiều dài, nhưng các khớp giữa chúng cho phép cột sống có thể uốn cong một cách dễ dàng. Khi các khúc cơ dọc theo một phía của cơ thể co sẽ làm cho cơ thể cong về phía đó. Sự co tuần tự cơ ở hai bên tạo ra chuyển động vẩy đuôi giúp cho cá lao đi trong nước.



Hình 27.15. Động tác bơi ở cá sụn

Chuyển động uốn cong chữ S được thấy rõ ở loài cá sụn, ví dụ như cá chó và cá mập (hình 27-15). Các loài cá này có tỷ trọng hơi cao hơn nước nên chúng phải bơi để khỏi bị chìm. Vây ngực và vây bụng rất rộng gắn với đai ngực và đai bụng giúp cho cá bơi về phía trước và hơi thiên lên phía trên để thắng trọng lực. Hơn nữa, vây đuôi lại có thùy trước rộng, thùy trên nhỏ hơn (gọi là kiểu *dị vĩ*). Hình dạng này khi di động sẽ giúp cho cơ thể được nâng lên cũng như chuyển động về phía trước. Các vây còn lại giúp cho cơ thể luôn luôn ổn định và giúp cho cá luôn luôn chuyển động thẳng về phía trước.

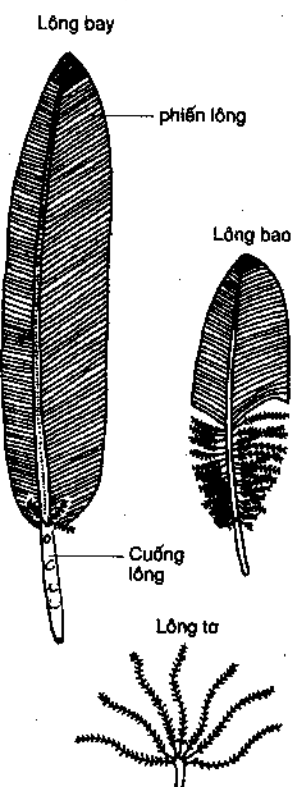
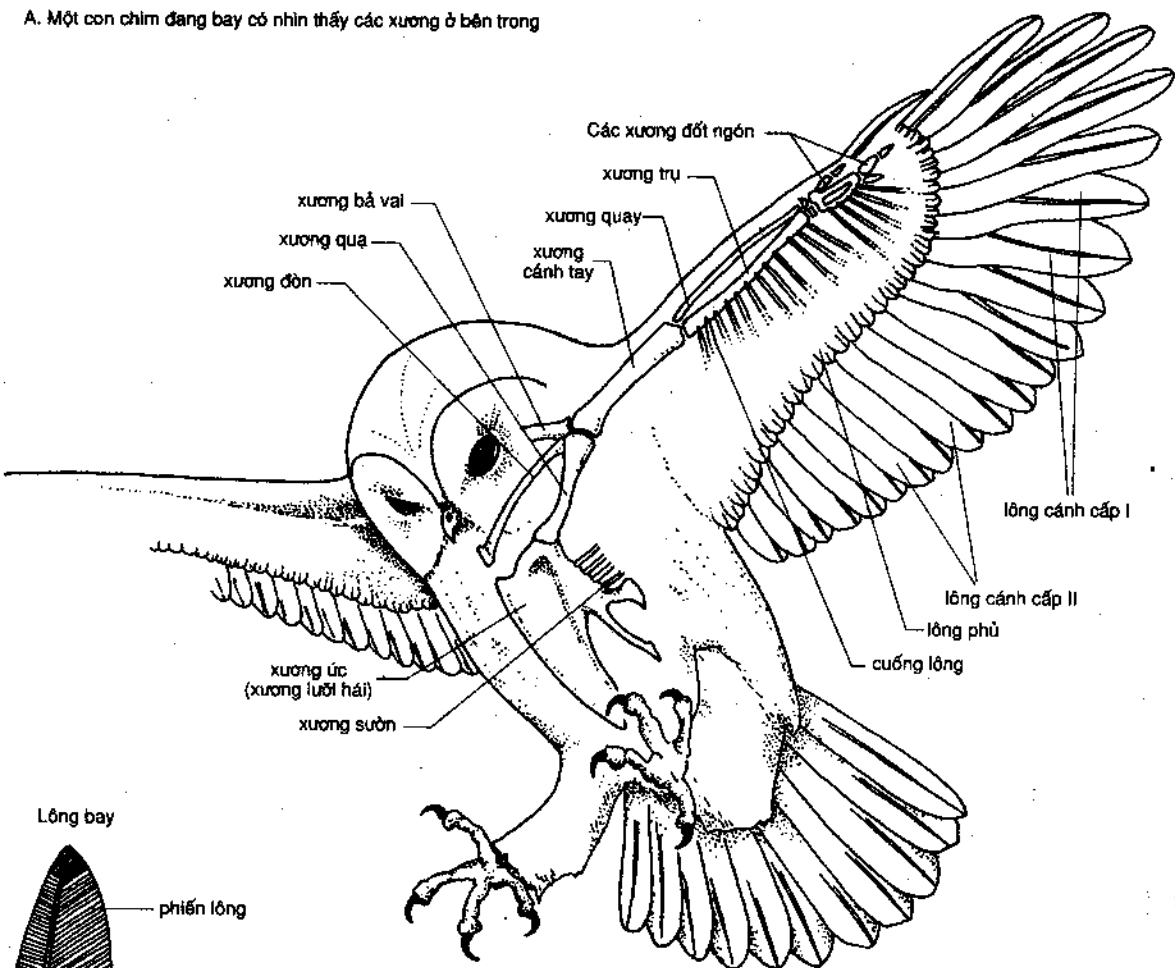


Hình 27.16. Di chuyển ở các loài 4 chân

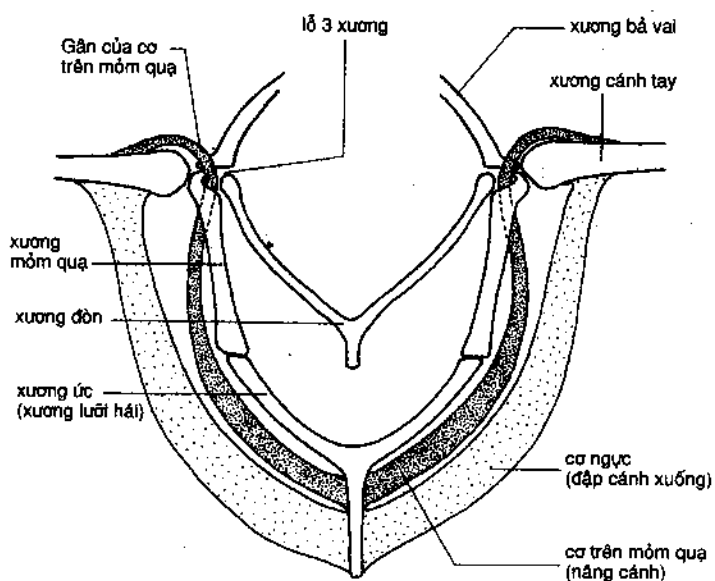
Lớp cá xương - Class Osteichthyes điều hoà tỷ trọng của chúng bằng các túi chứa khí - **bong bóng**, do đó tỷ trọng của cơ thể luôn luôn được cân bằng với môi trường xung quanh. Do đó toàn bộ năng lượng cần thiết cho động tác bơi đều hướng vào chuyển động thẳng. Đuôi của loài cá xương có thủy trên và thủy dưới to bằng nhau (**đồng vĩ**). Chuyển động bên thường chỉ là thứ yếu và đa số lực cơ bóp của cơ được truyền vào trong nước bởi đuôi. Các vây bụng và vây ngực thường ép sát vào thân mình khi bơi nhanh, nhưng chúng thường được dùng để lái. Ở một vài loài, cử động của vây ngực giúp cho cá bơi giạt lùi. Khả năng này là một sự thích nghi rất quan trọng của cá ví dụ như cá bướm, cá sống gần san hô, nó giúp cho cá có thể chuyển động ra hay vào các lỗ hẹp.

Đa số các loài động vật có xương sống trên mặt đất có 4 chân. Ở các loài bò sát và lưỡng cư có 4 chân, chân thường nhô ra từ hai phía của cơ thể (hình 27-16A) và cột sống uốn cong hình chữ S khi chuyển động. Ở các loài động vật có vú (hình 27-16B) chân mọc ra ở phía dưới cơ thể và là cái giá đỡ rất tốt. Sự uốn cong của cơ thể từ bên này sang bên kia giữ vai trò rất ít hoặc không có tác dụng gì trong chuyển động bình thường. Thay vào đó là cột sống ít nhiều cũng được tăng cường vững chắc hơn trong khi đi nhờ vào các cơ bám ở các chi và các đai chi. Ở những động vật có vú phải chạy nhiều thì chiều dài bước chân và sức mạnh của đôi chân được tăng cường bởi sự uốn cong của cột sống, đầu tiên là lên trên ở đầu mỗi bước chân và sau đó là xuống dưới khi 4 chân duỗi thẳng ra. Bằng cách này thì lực tạo ra bởi các cơ lưng được truyền xuống đất.

A. Một con chim đang bay có nhìn thấy các xương ở bên trong



B. Các loại lông



C. Cơ chế bay

Hình 27.17. Sự thích nghi đối với hoạt động bay của loài chim

Ở động vật có xương sống biết bay, sự tiến hoá đã diễn ra ba lần ở các loài bò sát bay, chim và dơi. Sự bay yêu cầu các cơ phải hoạt động nhiều hơn rất nhiều so với bơi, đi và chạy, bởi vì không khí là một chất rất loãng và rất dễ di động. Muốn nâng được cơ thể lên trong không khí cần phải có cánh, cánh phải có bề mặt tiếp xúc với không khí rất rộng và cần phải đập rất khoẻ.

Lông vũ duy nhất chỉ có ở loài chim. Chúng là sự phát triển dài ra của biểu bì, tương tự như vảy của bò sát hay lông của loài động vật có vú và cũng giống như những cấu trúc đó, nó chủ yếu bao gồm từ các sợi protein keratin (sừng). Có 4 loại lông vũ (hình 27-17B). **Lông bay** gồm các lông to của cánh và các lông dài của đuôi. Các phiến lông ở hai bên thân lông chim là một hệ thống các sợi móc lông vào nhau tạo ra một sức cản đáng kể đối với luồng không khí. **Lông bao** là loại lông che phủ phần lớn những khu vực còn lại và làm cho cánh cũng như cơ thể có hình dạng thon. Cánh chim có hình dạng như cánh máy bay giúp tạo ra sức nâng. Giữa các lông phủ là **lông tơ** với các cuống lông ngắn và các tơ rất thưa và **lông sợi** với cuống lông trông như một sợi tóc và một túm lông ở đầu tạo ra một lớp ngăn cách rất tốt, làm giảm sự mất nhiệt (chú ý là chim và các loài động vật có vú khác là các động vật máu nóng hay hằng nhiệt).

Bộ xương của chim được biến đổi khá nhiều để phù hợp với hoạt động bay. Những đặc điểm thích nghi rõ ràng hơn cả đó là đai ngực rất phát triển, xương ức to ra là chỗ bám vững chắc cho các cơ bay. Các cơ ngực tạo ra sức mạnh cho cánh khi đập xuống, trong khi đó các cơ trên mỏm quạ tạo ra sức mạnh cho cánh khi nâng lên. Khi chúng hoạt động, cơ thể được nâng lên bởi vì gân của cơ trên mỏm quạ đi qua một lỗ (gọi là lỗ 3 xương) được hình thành giữa xương bả vai, xương mỏm quạ và xương đòn, nó bám vào mặt trên của xương cánh (hình 27-17C). Số lượng xương ở chi giảm đi so với các loài động vật có xương sống khác, và nhiều xương kết hợp với nhau để tăng cường sức mạnh.

Hình dạng của cánh có ảnh hưởng rất lớn đến tốc độ và kiểu bay. Ví dụ như cánh dài và hẹp của hải âu và các loài chim biển khác rất phù hợp cho động tác lướt mình trong gió, trong khi đó cánh to và rộng của các loài chim đồng ruộng lại thích hợp với kiểu bay đập cánh chậm.

Dơi có sự sắp xếp xương ở cánh hoàn toàn khác (xem hình 42-14), nhưng nó cũng thể hiện một sự thích nghi nhất định với hoạt động bay.

28. CÁC KIỂU TẬP TÍNH

Mục tiêu

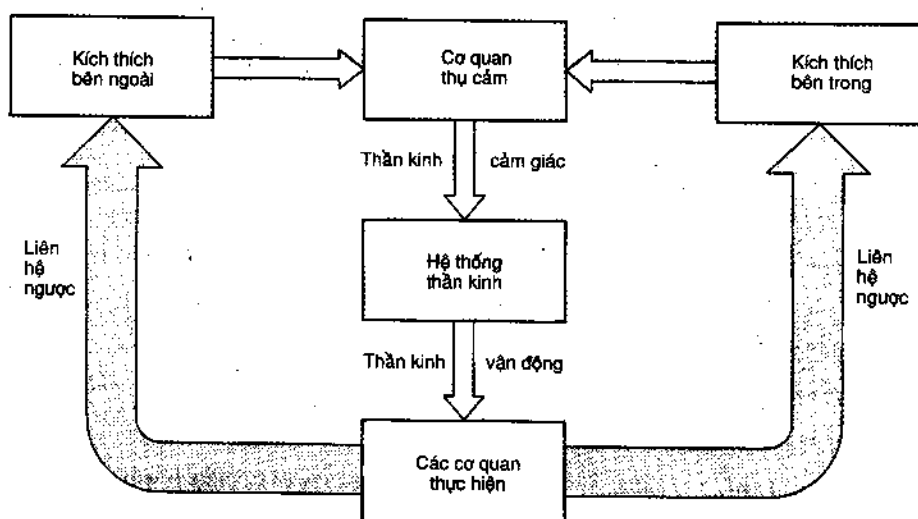
Sau khi nghiên cứu bài này, bạn có thể :

- Vẽ được sơ đồ mô tả mối liên hệ giữa các cơ quan thụ cảm (receptor) và các cơ quan thực hiện (tác quan effector) thông qua hệ thần kinh và nêu rõ tầm quan trọng của mối liên hệ ngược trong điều hoà tập tính.
- So sánh giữa bản năng và "sự học tập", nêu rõ vai trò của hai khái niệm này.
- Cho ví dụ về phản xạ tập tính.
- Liệt kê và giải thích những đặc điểm quan trọng của các kiểu hành động cố định.
- Nêu rõ tầm quan trọng của kích thích tín hiệu và chọn lọc kích thích.
- Định nghĩa được động cơ và hành động.
- Hãy cho ví dụ về nhịp ngày đêm, nhịp thủy triều và nhịp mùa.
- Phân biệt giữa di cư đi về, di cư lặp lại và di cư đi chỗ khác.
- Kể tên được các kích thích bên ngoài dùng để định hướng.
- Mô tả được sự tác động qua lại về tập tính giữa các cá thể có liên quan đến các tín hiệu báo động, tập tính lãnh thổ, tập tính cạnh tranh, tập tính ve mái và sự chăm sóc con cái.
- Mô tả được cách tổ chức "xã hội" và cách liên lạc với nhau của loài ong mật.
- Kể được tên các kiểu học chính và nêu rõ lợi ích của chúng trong đời sống động vật.

28.1. GIỚI THIỆU

Bất kỳ hoạt động nào do cơ thể thực hiện đều là một phần của tập tính. Để cho các hoạt động đó có thể thực hiện được, cơ thể phải có cơ quan nhận cảm (các cơ quan thụ cảm) tiếp nhận các kích thích bên trong và bên ngoài, tức là những thay đổi ở môi trường bên trong và bên ngoài. Cơ thể cũng phải có các cơ quan thực hiện như cơ và tuyến, chúng hoạt động để tạo ra những đáp ứng nhất định. Động vật là những cơ thể dị dưỡng. Điển hình của chúng là có thể chuyển động, chủ động tìm kiếm thức ăn và nơi trốn. Mối quan hệ giữa các cá thể là hết sức cần thiết cho việc sinh sản, cho việc chăm sóc con cái và đôi khi cho các tập tính xã hội. Để có thể đáp ứng được với tất cả các hoạt động này, đa số động vật phải có một hệ thần kinh phát triển, nó sẽ điều hoà tập tính như mô tả trong hình 28-1.

Một khái niệm trong việc hiểu các tập tính đó là mối liên hệ ngược. Như đã thấy, sự biểu hiện tập tính có thể thay đổi các kích thích nhận được, có thể gây ra những thay đổi về tập tính tiếp theo. Ví dụ như sự có mặt của nước có thể kích thích sự uống. Có một điều quan trọng là uống không được diễn ra một cách vô hạn mà phải dừng khi nhu cầu của động vật đã được đáp ứng. Điều này chỉ có thể đạt được nhờ vào mối liên hệ ngược có liên quan với kích thích cơ quan thụ cảm ở miệng và dạ dày. Uống là một yếu tố rất quan trọng trong điều hoà nước của cơ thể, giúp cho duy trì áp lực thẩm thấu của các dịch trong cơ thể luôn hằng định. Nhiều kiểu tập tính khác cũng góp phần vào điều hoà nội môi theo cách tương tự.



Hình 28.1. Vai trò liên hệ của hệ thống thần kinh trong điều hoà tập tính

28.2. "BẢN NĂNG" VÀ "HỌC TẬP"

Trong những năm 1920 và 1930, xuất hiện hai khuynh hướng khác nhau trong nghiên cứu về tập tính, một nhóm nghiên cứu mà gọi là các nhà tập tính học (ethologist) - xuất phát từ những công trình của Lorenz và Tinbergen, đã nghiên cứu các động vật trong môi trường tự nhiên của chúng và cố gắng giải thích bản chất tập tính của chúng. Nhóm thứ hai gọi là các nhà "hành vi học" (behaviourist), trong đó có Watson và Skinner, đa số là các nhà tâm lý học thực nghiệm. Các nhà hành vi học tập trung chủ yếu vào quá trình học tập. Quá trình này đã được nghiên cứu với các điều kiện được kiểm soát hết sức cẩn thận trong phòng thí nghiệm. Chỉ một số loài được dùng để nghiên cứu, đáng chú ý là chuột cống trắng.

Các nhà tập tính học cho rằng nên phân biệt sự khác nhau giữa tập tính *bẩm sinh* hay *bản năng* tức là sinh ra đã có, có tính chất di truyền với tập tính *học được*, có được nhờ kết quả của những kinh nghiệm. Loài côn trùng cung cấp cho ta rất nhiều ví dụ về kiểu tập tính di truyền. Loài ong bắp chày (Eumenes pedunculatus) là một loài ong sống hoàn toàn đơn độc. Các con đực và con cái thường xuất hiện vào mùa hè. Sau khi giao phối, con cái bắt đầu xây dựng tổ hình một cái bình từ những hạt cát mịn hay từ bùn được nhào trộn với nước bọt và gắn trên cây thạch thảo hoặc một loài cây tương tự. Trong tổ con cái sẽ đẻ một quả trứng. Một vài con sâu sau khi đã bị làm tê liệt, được mang đến tổ làm thức ăn cho con ong đang phát triển. Cuối cùng, tổ được gắn lại và con cái bay đi để xây dựng tổ mới. Trình tự giao phối, làm tổ, đẻ trứng, săn mồi mang về tổ được thực hiện mà không cần phải dạy hay được học từ trước. Do đó hoàn toàn có thể kết luận là tập tính này được quyết định do di truyền. Chu kỳ cuộc sống của côn trùng quá ngắn ngủi nên không thể thử nghiệm và sửa sai lầm để học tập trong một thời gian dài được. Nhìn chung, đa số các kiểu tập tính phức tạp đều được lập trình sẵn theo kiểu này.

Trong khi đó, các loài động vật có vú khi sinh ra thường rất yếu đuối và phải được cha mẹ nuôi nấng, cho ăn và bảo vệ. Tập tính của chúng phát triển chậm vì chúng phải học qua kinh nghiệm và qua các động tác mẫu. Giai đoạn phát triển kéo dài cho phép các kiểu tập tính phức tạp có thể khá linh hoạt, do đó động vật có thể điều chỉnh tập tính của nó cho phù hợp với các điều kiện khác nhau.

Dựa trên những quan sát như vậy, các nhà tập tính học đã xác định bản năng là kiểu tập tính di truyền phức tạp, nó có thể biểu hiện ở những cá thể riêng lẻ. Tập tính bản năng có thể được khởi động bằng một kích thích đơn giản và nói chung không linh hoạt. Học tập là cách biến đổi tập tính qua kinh nghiệm. Đại đa số các động vật chủ yếu dựa vào bản năng, trong đó học tập là một yếu tố quan trọng trong cuộc sống chỉ ở một số loài. Các nhà hành vi học đã phản đối sự giải thích này và cho rằng học tập có ảnh hưởng rất lớn đối với sự phát triển của đa số các dạng tập tính động vật.

Việc phân tích chi tiết các kiểu hành vi đã không ủng hộ cho cả hai quan điểm trên. Vịt trời con đáp ứng một cách chọn lọc với tiếng kêu của những con vịt trời trưởng thành ngay từ lúc mới nở, và như vậy người ta rất dễ coi tập tính này là "bản năng", được xác định về mặt di truyền. Tuy nhiên, một con vịt khi còn là phôi muốn phát triển bình thường thì phải tạo điều kiện cho nó nghe được những âm thanh của chính bản thân nó cũng như của những con vịt con khác, ngay cả khi nó còn ở trong vỏ trứng. Tương tự như vậy, tập tính mèo đuổi chuột thông thường được mô tả như là bản năng, nhưng nó có rất nhiều chuyển động của cơ thể mà phải qua học hành và luyện tập. Nó cũng yêu cầu phải có một sự phát triển bình thường của mắt, não và cơ. Việc đánh giá sự sẵn mỗi của động vật với bao nhiêu phần trăm là do yếu tố di truyền, bao nhiêu phần trăm do yếu tố môi trường là không thể thực hiện được.

Rõ ràng là tất cả các tập tính đều chịu ảnh hưởng của yếu tố di truyền của cơ thể và bởi môi trường xung quanh. Một khi đã chấp nhận điều này thì sẽ thật là vô nghĩa và sai lầm nếu như chúng ta tìm cách phân loại một tập tính cho là mang tính bản năng, tức là có nguồn gốc đơn thuần do di truyền hay đơn thuần do học tập. Cố gắng phân chia tập tính theo cách này sẽ làm cản trở chứ không phải giúp cho việc tìm hiểu các cơ chế của tập tính. Có một điều quan trọng hơn là phát hiện xem các kiểu tập tính phát triển như thế nào và nghiên cứu chức năng thích nghi của chúng trong việc giúp cho cơ thể tồn tại.

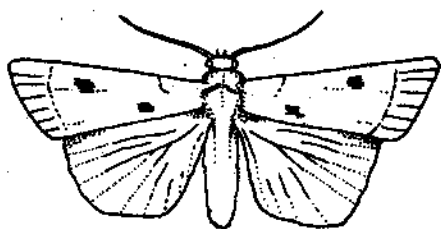
28.3. CÁC PHẢN XẠ, CÁC KIỂU HÀNH ĐỘNG RÁP KHUÔN VÀ CHỌN LỌC KÍCH THÍCH

Đứng trên quan điểm này, sẽ thật là dễ hiểu nếu như chúng ta coi tập tính là phương tiện cung cấp những giải pháp kinh tế cho vấn đề sống còn. Cũng giống như các đặc điểm khác của sinh vật có liên quan với vấn đề sống còn, thì tập tính là đối tượng của quá trình tiến hoá. Sẽ chẳng có gì đáng ngạc nhiên khi động vật thường tạo ra các tập tính có hiệu quả, với sự tham gia ít nhất của các cơ quan, ví dụ như các cơ quan cảm giác và hệ thống thần kinh.

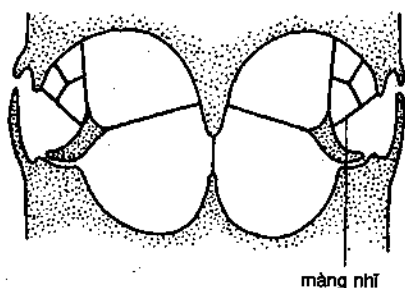
Chúng ta hãy xem xét một ví dụ về tập tính của một loài bướm đêm. Loài dơi thường sản sinh ra các sóng siêu âm dùng để phát hiện con mồi ví dụ như bướm. Ở một số loài bướm, tập tính chạy trốn của bướm đã được tiến hoá. Tập tính đó như sau :

Khi con dơi còn ở xa, bướm phản ứng lại tín hiệu siêu âm bằng cách bay theo một kiểu bất bình thường, do đó sự định vị con mồi bằng siêu âm sẽ trở nên khó khăn hơn. Nếu như đã trốn thoát khỏi dơi, bướm lại bay trở lại bình thường. Tuy nhiên nếu như dơi đã đến gần, âm thanh do nó phát ra có cường độ lớn, bướm cuộn cánh lại và rơi thẳng xuống đất. Sự kết hợp tất cả các phản ứng này giúp cho bướm không bị ăn thịt, nhưng phương tiện cảm giác nào đã giúp cho bướm phản ứng theo cách này ? Các loài bướm đêm có cơ quan nghe được gọi là cơ quan màng nhĩ nằm ở giữa ngực và bụng (hình 28-2). Ở mỗi phía thân có một màng nhĩ,

A. Hình thể bên ngoài của loài bướm đêm

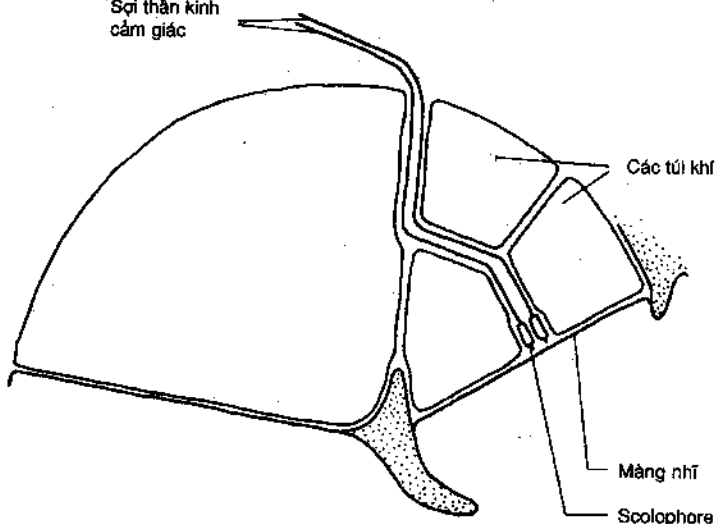


B. Lát cắt ngang đốt bụng đầu tiên



màng nhĩ

Sợi thần kinh
cảm giác



Các túi khí

Màng nhĩ

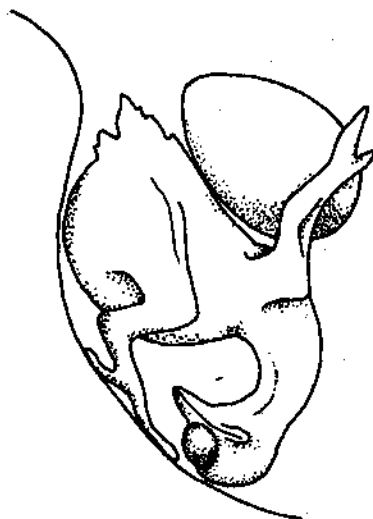
Scolophore

C. Chi tiết của cơ quan màng nhĩ

Hình 28.2. Các cơ quan màng nhĩ của loài bướm đêm

nó dao động với những âm thanh có tần số từ 3000 Hz - 100.000 Hz. Dao động của màng nhĩ được phát hiện bởi hai cấu trúc nhận cảm gọi là scolophore, mỗi scolophore chứa một tế bào nhận cảm. Các tế bào này có axon đi tới hệ thần kinh trung ương của bướm. Hai tế bào nhận cảm này có ngưỡng đáp ứng khác nhau. Một hoặc cả hai tế bào sẽ đáp ứng phụ thuộc vào cường độ âm thanh, với độ nhạy cực đại vào khoảng 13 nghìn đến 16 nghìn Hz. Sự phản ứng được quyết định bởi số lượng scolophore hoạt động mà bản chất là hoàn toàn tự động hay phản xạ. Như vậy, chỉ cần hai tế bào cảm giác ở mỗi phía và một quá trình xử lý tối thiểu ở trung ương là có thể có được một đáp ứng có hiệu quả.

Các phản xạ ở các loài động vật khác nhau thường có một chức năng bảo vệ tương tự như nhau, rất quan trọng trong việc giúp cho cơ thể tồn tại trong một môi trường thuận lợi. **Hướng động** (taxes) và **tăng động** (kineses) là những



Hình 28.3. Các kiểu hành động rập khuôn: một con chim cú cu đẩy các trứng chủ nhà ra khỏi tổ mà nó ở nhờ.

đang đơn giản của tập tính dựa trên các phản xạ. Bất kỳ chuyển động nào đến gần hay xa kích thích mà ở đó kích thích rất quan trọng đều gọi là sự hướng động. Nhiều sinh vật chuyển động lại gần kích thích (hướng động dương) hay chuyển động ra xa khỏi kích thích (hướng động âm) như ánh sáng, như nhiệt độ, hoá chất và sức hút trái đất. Euglena và các loài đơn bào quang hợp khác là các loài hướng động dương tính, có nghĩa là nó luôn bơi về phía nguồn sáng kể cả khi có cường độ yếu. Tăng động là sự tăng cường mức độ chuyển động, phụ thuộc vào cường độ kích thích mà không chịu ảnh hưởng của hướng kích thích. Ví dụ như một con mọt gỗ chuyển động chậm trong điều kiện ướt nhưng lại chuyển động rất nhanh trong điều kiện khô ráo.

Những quan sát động vật trong môi trường tự nhiên cho thấy rằng rất nhiều tập tính động vật bao gồm một chuỗi các hành động được gọi là các *kiểu hành động rập khuôn* hay *cố định*. Các kiểu hành động rập khuôn giống như phản xạ nhưng các phản ứng tạo ra thì phức tạp hơn. Các kiểu hành động rập khuôn có các đặc điểm sau đây:

1. Một kiểu hành động rập khuôn bao gồm một chuỗi các hành động thường được thực hiện cùng với nhau, ví dụ như khi quan sát một con chim bồ câu đực ve mái, người ta thấy nó làm một loạt các động tác như kêu cúc cu cúc cu, uốn ngực, gật gật đầu với lông đuôi và lông cánh xoè ra.

2. Khi một kiểu hành động rập khuôn đã bắt đầu rồi thì nó thường được hoàn tất. Khi một con chim cúc cu non được nở ra trước, nó phản ứng lại sự có mặt của các quả trứng chưa nở bằng cách dùng lưng đẩy những quả trứng ra khỏi tổ (xem hình 28-3). Hiện tượng này bắt đầu khi quả trứng chạm vào lưng của con chim cúc cu non. Quả trứng luôn được giữ ở một tư thế do cánh của con chim duỗi ra, nhưng nếu quả trứng lăn tuột khỏi lưng rơi vào trong tổ thì động tác đẩy trứng vẫn tiếp tục lên tới tận mép tổ. Tương tự như vậy, nhiều loài chim làm tổ trên đất khi thấy trứng phía ngoài tổ đã dùng mỏ của chúng để lăn trứng vào trong. Phản ứng này rất rập khuôn, mỏ của chim quặp chặt vào ngực, thậm chí cả khi trứng tuột sang một phía, trong trường hợp này trình tự các hoạt động lại được lặp đi lặp lại cho đến khi trứng được đưa lại hết vào trong tổ.

3. Đặc điểm quan trọng nhất của các kiểu hành động rập khuôn này là chúng đều được tạo ra để đáp ứng lại với kích thích rất đơn giản gọi là *kích thích dấu hiệu* hay *tín hiệu khơi mào*. Điều đó có nghĩa là cơ thể đáp ứng lại một phần rất hạn chế của toàn bộ môi trường ví dụ như trong mùa sinh đẻ, một con chim ngực đỏ (robin) đực bảo vệ lãnh thổ của nó bằng cách tấn công các con đực khác. Kích thích dấu hiệu ở đây là bộ ngực đỏ của kẻ xâm lấn. Con robin đực cũng sẽ tấn công túm lông đỏ ở đầu một sợi dây theo cách tương tự và sẽ phớt lờ một mô hình con chim giống như thật nếu như không có bộ ngực đỏ. Đôi khi một kích thích nhân tạo có thể có hiệu quả hơn một kích thích tự nhiên. Một con chim hải âu nhỏ thường mổ vào chấm đỏ gần đầu mỏ của mẹ mình và chính vì thế mà chim mẹ sẽ mớm mồi cho con. Tinbergen và cộng sự sau khi nghiên cứu phản ứng này đã chỉ ra là chim con mổ nhiều hơn vào một tấm bìa các tông có hình đầu một con chim hải âu có chấm đỏ, trong khi đó nó mổ ít hơn vào mỏ của con chim mẹ khi ta bôi màu che chấm đỏ đi. Những thử nghiệm tiếp theo cho thấy, trong khi chấm đỏ giữ vai trò quan trọng nhất thì các màu khác của mỏ cũng có tác dụng trong phản ứng mổ này. Mỏ dài và mảnh hấp dẫn hơn mỏ ngắn và to. Một khi đã phát hiện ra

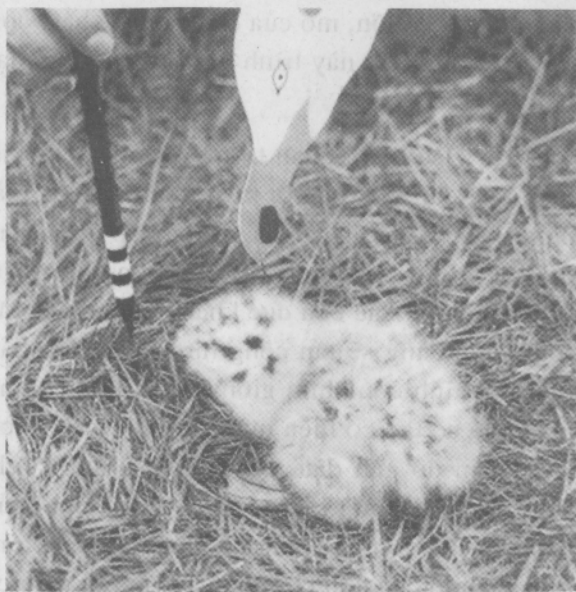
các đặc điểm quan trọng của kích thích đầu hiệu, Tinbergen có thể coi các đặc điểm đó là các kích thích dị thường. Đó là trường hợp của một cái que nhỏ màu đỏ có 3 vạch trắng ở gần đầu. Con hải âu con mổ vào cái que nhiều hơn bất cứ một mô hình nào khác và luôn luôn thích cái que đó hơn nhiều thứ khác người ta đưa cho nó (xem hình 28.4)

4. Nghiên cứu cẩn thận tập tính tương như "thông minh" người ta thường phát hiện thấy tín hiệu khơi mào có thể tham gia vào tập tính này, do đó tập tính có thể biểu hiện không tương xứng với các điều kiện thí nghiệm. Tuy nhiên, các kiểu tập tính rập khuôn có tính chất thích nghi và thường làm tăng cơ hội sống sót của cơ thể sinh vật hay thế hệ con cháu của nó. Cả sự bất biến và cả sự sử dụng kích thích tín hiệu đều không thể giải thích như là sự thích ứng để tăng cường việc sử dụng có hiệu quả hệ thống thần kinh. Dung lượng của hệ thống thần kinh bao giờ cũng có hạn. Do đó, vì giảm số lượng neuron tham gia vào một phản ứng nào đó nên cơ thể phải đáp ứng lại với nhiều tình huống hơn. Điều này hoàn toàn đúng với nhiều loài động vật không xương sống khi mà sự myelin hoá các tế bào thần kinh phát triển kém. Bao cách điện myelin ở hệ thống thần kinh của loài động vật có xương sống đã làm cho các tế bào nhỏ hơn rất nhiều, do đó số lượng tế bào sẽ nhiều hơn và sẽ làm tăng một cách lượng ứng sự hoàn thiện của các phản ứng hành vi.

Cấu trúc và khả năng của cơ quan cảm giác giúp cho việc quyết định phạm vi kích thích mà động vật có thể đáp ứng lại. Đa số các loài động vật đều có khả năng cảm giác khác với con người. Đôi khi, lại có thay đổi đi một ít, ví dụ như trong trường hợp chó có độ thính đối với những âm thanh có tần số cao hơn so với người. Nhưng một số loài đặc biệt lại có cơ quan cảm giác mà con người không có, ví dụ như loài rắn đuôi kền có các cơ quan nằm ở trong hố hai bên đầu, những cơ quan này nhạy cảm với bức xạ hồng ngoại, để rắn phát hiện môi là các động vật có vú nhỏ ở trong bóng tối. Ong mật đáp ứng với ánh sáng phân cực và ánh sáng cực tím, cả hai loại ánh sáng đó con người đều không nhìn thấy.

Mặt khác loài ong lại mù với màu đỏ.

Những hạn chế của cơ quan cảm giác được thể hiện bằng một dạng của sự chọn lọc kích thích, kết quả của sự chọn lọc kích thích này làm cho cơ thể đáp ứng lại với những đặc điểm nhất định của môi trường. Thông tin do các cơ quan cảm giác và hệ thần kinh xử lý tiếp theo đó đã hạn chế phạm vi của những kích thích có hiệu quả. Ví dụ như mắt của loài lưỡng cư được dùng để phát hiện chuyển động, do đó một con môi đang bay nhanh chóng bị phát hiện, bị tiêu diệt. Tuy nhiên, một con cóc có thể bị chết đói khi xung quanh đầy những



Hình 28.4. Các hành động rập khuôn :
gà con mổ vào que có 3 vạch đỏ
nhiều hơn những kích thích khác

con ruồi vừa mới chết không thể bay được. Việc sử dụng các kích thích tín hiệu được giải thích là một dạng chọn lọc kích thích.

28.4. ĐỘNG LỰC

Giả sử người ta đưa cho bạn một gói kem và sau đó bạn ăn nó. Tiếp theo người ta lại đưa cho bạn một cái khác, bạn sẽ đáp ứng lại với lần cho thứ hai này như với lần thứ nhất chứ? Có một điều quan trọng là các kích thích tương tự không phải bao giờ cũng tạo ra phản ứng giống nhau, nói một cách khác, tính phản ứng của cơ thể luôn thay đổi. Động lực là một yếu tố điều hoà tính phản ứng. Sự ham muốn là động cơ cho một dạng hoạt động nhất định. Đó là một sự ham muốn, khát cũng là một sự ham muốn, trong khi đó ham muốn tình dục lại ám chỉ sự sẵn sàng của cơ thể đối với hoạt động tình dục.

Động cơ có thể xuất hiện từ những kích thích bên trong, ví dụ như các hoocmon được các tuyến sinh dục sản xuất ra tuần hoàn trong máu và tác động lên các phần khác nhau của não bộ, nó kích thích tập tính sinh dục. Tuy nhiên, không phải tất cả các hoạt động của một con vật đều xuất phát từ những kích thích bên ngoài và bên trong nhất định. Hệ thần kinh thường xuyên hoạt động và chứa rất nhiều các tế bào phát nhịp, chúng phát ra những xung động, thậm chí cả khi không có kích thích. Ở các loài động vật có vú, những tế bào này quyết định kiểu hoạt động hô hấp và có liên quan đến việc điều hoà "trạng thái thức". Chúng có thể cũng rất quan trọng trong việc làm xuất hiện tập tính tìm mồi và các dạng khác của tập tính trong trường hợp không có các kích thích ngay lập tức.

28.5. TẬP TÍNH THEO NHỊP

Hầu như tất cả các cơ thể đều có các chu kỳ nhất định hay nhịp nhất định ảnh hưởng tới chuyển hoá và tập tính của chúng. Những thay đổi trong hoạt động, giấc ngủ, ăn uống, nhiệt độ cơ thể và các quá trình khác thường kèm theo chu kỳ khoảng 24 giờ và được gọi là nhịp ngày đêm (tiếng la tinh circa là khoảng, dies là ngày). Rõ ràng sẽ rất thuận lợi cho cơ thể hoạt động khi thức ăn có sẵn và có ít kẻ thù. Một số loài động vật ban ngày, nghĩa là chúng hoạt động chủ yếu vào ban ngày. Những động vật ăn cỏ lớn như sơn dương và ngựa vằn, là những thú kiếm ăn ban ngày điển hình. Những động vật đêm chỉ hoạt động về đêm, chúng bao gồm rất nhiều loài sống trên sa mạc và những loài khác như dơi, cú. Chúng được tiến hoá theo một cơ chế đặc biệt để định hướng và săn mồi trong bóng tối. Còn có một số loài khác như một số loài động vật có vú nhỏ lại kiếm ăn vào lúc tranh tối tranh sáng, chúng hoạt động mạnh nhất vào lúc hoàng hôn và bình minh.

Một số những nhịp này xuất phát từ những thay đổi của môi trường xung quanh, nhưng thông thường các nhịp này xuất hiện bởi những cơ chế bên trong, được gọi là đồng hồ sinh học. Trong điều kiện phòng thí nghiệm, đa số các cơ thể vẫn tiếp tục thể hiện chu kỳ hoạt động lặp đi lặp lại nhưng ít nhiều không rõ ràng, giai đoạn "chạy tự do" của nhịp này thường ngắn hơn hoặc dài hơn 24 giờ. Do đó các cơ thể ở trong phòng thí nghiệm dần dần sẽ mất đi các tập tính theo nhịp vốn có ở môi trường bên ngoài. Đây là bằng chứng hùng hồn cho cơ chế

điều hoà bên trong. Mặt khác, kích thích bên ngoài như ánh sáng và bóng tối rất cần thiết giữ cho các nhịp đồng bộ, cho phép điều chỉnh về mùa theo độ dài ngày.

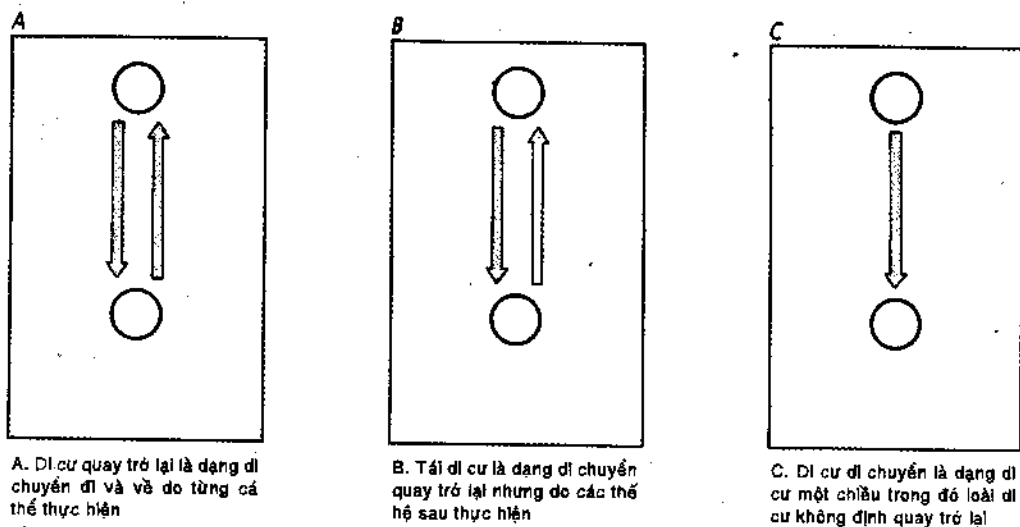
Không phải tất cả các nhịp đều có chu kỳ thời gian là 24 giờ, các sinh vật vùng triều có các chu kỳ liên quan với thủy triều. Cua rời hang của mình đi kiếm ăn khi nước thủy triều thấp, có nghĩa là hai lần trong 24 giờ, trong khi đó ở nhiều loài khác, thời gian đẻ trứng của chúng trùng với lúc triều cường, cứ 14 ngày một lần. Đôi khi cũng có những thay đổi theo mùa trong việc đẻ trứng tạo ra chu kỳ năm.

Loài cá lauresthes là một loài cá nhỏ, đẻ trứng trên bờ biển California từ tháng ba đến tháng 9 vào ban đêm, khi nước thủy triều lên cao nhất. Lúc đẻ rộ, xuất hiện hàng ngàn con cá bạc nhỏ. Mỗi con cái lại kèm theo một vài con đực, chúng bơi cùng với sóng để tràn vào bờ. Con cái đào hố trong cát và đẻ vào đó 1000-3000 trứng, sau đó trứng được thụ tinh bởi tinh trùng của con đực. Khi thủy triều bắt đầu hạ xuống, cá lại bơi ra biển. Trứng phát triển trong cát bùn cho đến khi nở, và khi thủy triều lên, cá con bắt đầu bị trôi đi. Chu kỳ hàng năm của tập tính sinh sản rất phổ biến ở các loài sống trong vùng khí hậu ôn đới và nó giúp cho các con nhỏ được sinh ra đúng vào lúc thức ăn có sẵn.

28.6. DI CƯ VÀ ĐỊNH HƯỚNG

Di cư là một hoạt động di chuyển từ một nơi này sang một nơi khác. Việc phân biệt thành ba loại di cư như mô tả trong hình 28-5 sẽ rất có lợi. Di cư quay trở lại (hình 28-5A) tức là cá thể di chuyển theo hai chiều đi và về. Khoảng cách đôi khi cũng rất ngắn, ví dụ như trong trường hợp chuyển động hàng ngày của loài sinh vật phù du từ mặt nước biển vào ban ngày tới lớp nước sâu và ban đêm. Mặt khác loài nhạn biển di cư giữa cực bắc và cực nam trong một chuyến đi vòng tròn là 40 nghìn km, chúng bay liên tục không nghỉ và phải mất tới 8 tháng cho một chu kỳ di cư hàng năm. Tái di cư (hình 28-5B) là sự di cư quay trở lại, nhưng được thực hiện bởi thế hệ sau. Một ví dụ điển hình nhất là loài bướm chúa *Danaus plexippus* sống ở Bắc Mỹ. Các thí nghiệm đã chỉ ra rằng, vào khoảng 60% con trưởng thành sinh ra ở vùng Hồ Lớn vào cuối mùa hè, và đầu mùa thu chúng di cư 2000-3000 km để trốn tránh mùa đông đến những nơi thuộc Mexico và bang Texas. Ở đây bướm chúa không hoạt động và co cụm lại với nhau thành một số lượng lớn ở các cây phù hợp, chúng chỉ bay vào những ngày trời ấm. Sự kết bạn bắt đầu vào tháng hai và sau đó có một cuộc di cư chậm chạp về phương bắc. Đa số các con trưởng thành bị chết trong khi di chuyển chưa được xa và thế hệ con cháu của chúng sẽ hoàn thành cuộc di cư trở về vùng Hồ Lớn. Không phải tất cả những con bướm chúa đều di cư, ở hầu hết các khu vực, bướm chúa tập trung lại thành các nhóm nhỏ, ngủ đông trong những cây rỗng dưới lớp vỏ cứng. Dạng thứ ba của di cư được gọi là di cư di chuyển (hình 28-5C) là dạng di chuyển một chiều, giúp cho sinh vật định cư ở một khu vực mới. Các côn trùng bay yếu, ví dụ như rệp rừng di cư theo các luồng không khí.

Di cư thường có liên quan với các chu kỳ tập tính và những thay đổi của điều kiện bên ngoài, những điều kiện đó đã làm xuất hiện tập tính di cư. Một điều quan trọng hơn là giải thích bằng cách nào các cơ thể sinh vật định hướng xa với độ chính xác cao như vậy. Loài chim nhạn sống ở Châu Âu (*Hirundo rustica*) đã di cư qua mùa đông để đến miền Trung và Bắc Phi, nhưng một số cá thể quay trở lại trong vòng vài năm đến các tổ ban đầu của nó ở khu



Hình 28.5. Các dạng di cư khác nhau

tháp hay một gờ mái của một ngôi nhà nước Anh. Nhiều loài chim di cư khác cũng di cư một cách khá kỳ công. Nói một cách chính xác thì sự di cư cho đến nay chưa được biết đến đầy đủ và dường như không có lời giải thích giản đơn duy nhất. Một vài loài chim định hướng được nhờ quan sát mặt trời và có thể bù trừ được vị trí luôn thay đổi của mặt trời ở trong ngày. Những loài di cư ban đêm thường dùng mặt trăng để định hướng theo cách tương tự. Các loài chim lớn lướt trên các luồng khí ấm sinh ra từ mặt đất, do đó chúng không bao giờ bay ra mặt nước. Các loài chim di cư từ châu Á và châu Âu bay ngang qua địa trung hải tới châu Phi luôn men theo một trong số những địa điểm như mũi Gibraltar ở phía tây và Bosphorus ở phía đông. Những dấu hiệu có thể nhìn thấy được như bờ biển và các dãy núi cũng có thể rất quan trọng. Những nghiên cứu tỉ mỉ về tập tính của loài bồ câu nhà cho thấy : bồ câu rất nhạy cảm với từ trường và có thể dùng từ trường trái đất để định hướng. Ví dụ như bồ câu được nhốt trong hộp bằng nhôm và được đem đến một nơi khác và thả ra, hộp nhôm không ảnh hưởng gì đến từ trường, do đó bồ câu có thể định hướng được về chuồng một cách dễ dàng. Trong khi đó những con bồ câu được mang đi trong hộp sắt, do bị ảnh hưởng của từ trường nên không thể nào làm được như vậy. Độ nhạy với từ trường có thể thấy ở nhiều loài sinh vật khác nhau như vi khuẩn, côn trùng cánh cứng, ốc sên, cá, kỳ nhông, một vài loài chim và động vật có vú. Trong đa số các trường hợp, cần phải tìm hiểu thêm về mức độ mà cảm giác từ trường góp phần vào việc định hướng như thế nào.

Ở những sinh vật sống dưới nước, các kích thích như nhiệt độ nước, độ chảy xiết và hướng dòng nước chảy, thành phần hoá học của nước rất quan trọng. Cá hồi từ biển quay trở lại những dòng sông nước ngọt nơi chúng đẻ trứng. Chúng có thể tìm thấy những nhánh sông nhất định của mình bằng cách phát hiện những chất hoá học đặc hiệu của mình, hay còn gọi là "ngửi", nhưng chúng không thể nào định hướng được, nếu như lỗ mũi chúng bị tắc.

28.7. SỰ TÁC ĐỘNG QUAY LẠI GIỮA CÁC CÁ THỂ

Nhiều tập tính của sinh vật đã giúp cho sự tồn tại của bản thân chúng, nhưng chọn lọc tự nhiên cũng ủng hộ những tập tính giúp cho thế hệ con cháu của chúng sống sót. Các tập tính này thường liên quan đến sự tác động qua lại giữa các cá thể.

1. Các tín hiệu báo động. Những tín hiệu báo động như tiếng kêu báo động của loài chim đen, liếng vỗ của đuôi hải ly trên mặt nước, sự phô bày những đốm lông màu hay trắng của loài động vật có vú, tất cả những tín hiệu đó đều báo trước cho các cá thể gần đó biết có thú săn mồi đang đến. Mạng sống của các cá thể phát tín hiệu thường bị nguy hiểm, thế nhưng thế hệ con cháu của chúng sẽ có lợi. Tín hiệu báo động của nhiều loài chim tương tự như nhau và chim thường phản ứng lại với những tín hiệu báo động của một loài chim khác.

2. Tập tính lãnh thổ. Lãnh thổ là một khu vực được bảo vệ chống lại những bọn xâm phạm cùng loài. Các con đực của nhiều loài bao giờ cũng thiết lập lãnh thổ trước mùa giao phối. Kích thước của lãnh thổ, khoảng thời gian được bảo vệ rất thay đổi phụ thuộc vào khả năng cung cấp thức ăn cho các thế hệ con phát triển. Loài chim đen ở trong rừng có một lãnh thổ khá rộng, trong khi đó loài hải âu và nhiều loài chim biển tranh nhau chỗ làm tổ và thiết lập một lãnh địa nhỏ chỉ rộng có vài mét.

A. Động tác đe dọa nghiêng trái

B. Động tác chịu khuất phục



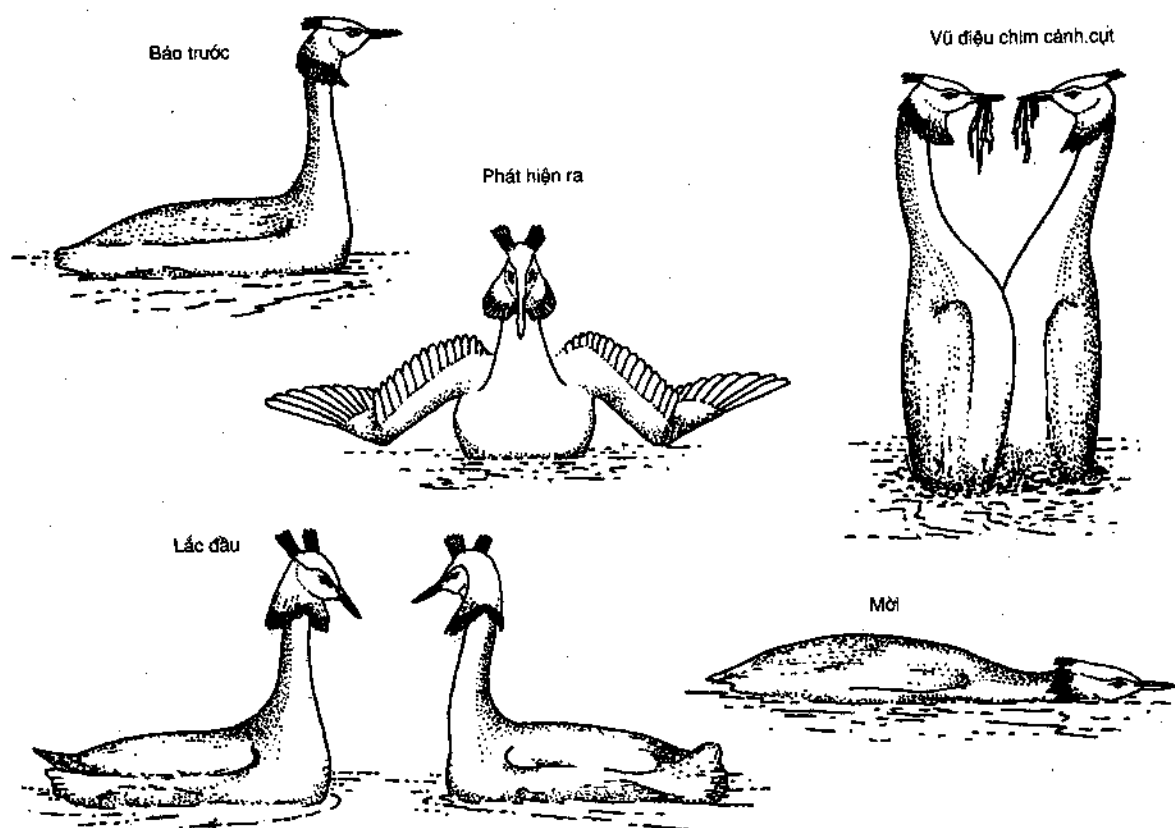
Hình 28.6 Các động tác của một con chim hải âu

3. Tập tính thách đấu. Tập tính thách đấu bao gồm các hình thức đe dọa. Thông thường tập tính này có liên quan với sự bảo vệ lãnh thổ hay sự tranh giành con cái của những

con đực. Chim hải âu đực phản ứng lại với sự có mặt của một con đực khác bằng cách làm điệu bộ nghiêng về bên trái (xem hình 28-6A). Một khi lãnh thổ đã được xác định, điệu bộ này thường có tác dụng ngăn chặn sự xâm nhập của đối phương. Đối phương có thể làm một điệu bộ khác, ví dụ như điệu bộ phục tùng (xem hình 28.6B) trước khi rút lui. Tuy nhiên, nếu như ranh giới lãnh thổ không rõ ràng hoặc như đối phương không chịu rút lui thì chúng có thể tấn công lẫn nhau. Thông thường, cuộc tấn công diễn ra rất ngắn và kẻ yếu hơn phải rút lui trong khi chưa bị thương nặng. Điệu bộ đe dọa và rút lui là những kiểu hành động rập khuôn, chúng tác động như là các kích thích tín hiệu tạo ra những tập tính tương ứng ở những cá thể khác.

Có một điều quan trọng là cuộc đánh nhau giữa các cá thể bao giờ cũng chỉ là hình thức. Loài nai mình đỏ tham gia vào các cuộc thử sức trông thì ghê gớm nhưng đối phương hiếm khi bị thương nặng. Cuộc thi có tác dụng chứng tỏ con đực nào khoẻ nhất, sung sức nhất sẽ là con sinh sản tốt nhất. Các con đực quá hung hăng thường sẽ bị thương nặng và sẽ kém hiệu quả hơn trong việc kết bạn với những con hươu cái, do đó sẽ có ít con hơn so với những con đực kém hung hăng.

4. Tập tính ve vãn. Việc giao phối giữa các cá thể cùng loài là rất quan trọng trong việc tạo ra một thế hệ con cháu khoẻ mạnh, sinh sản và thích nghi tốt. Màn trình diễn khi ve vãn giữ vai trò rất quan trọng, nó làm cho việc giao phối được chắc chắn hơn và hạn chế sự phí



Hình 28.7. Tập tính ve vãn của loài chim lặn lớn có mào.

phạm giao tử. Hình thức ve vãn của loài chim mào, *Podiceps cristatus*, được minh hoạ trong hình 28-7 là một ví dụ điển hình. Mỗi thành phần của màn trình diễn là một kiểu hành động lặp khuôn và hoạt động như một cái đà, một kích thích dấu hiệu cho giai đoạn tiếp theo. Như đã giải thích trong bài 41, màn trình diễn của các loài có quan hệ gần gũi với nhau có kết quả khác nhau, nên việc lai chéo giữa các loài khác nhau là khó có thể xảy ra.

5. Chăm sóc con cái. Các cơ thể bố mẹ dành khá nhiều thời gian vào việc cho con ăn và bảo vệ con của mình, điều này làm giảm cơ hội sống sót của cá thể bố, mẹ. Ví dụ như trong khi dành thời gian để kiếm ăn ngoài trời, chim bố, chim mẹ dễ bị điều hâu hay các loài thú săn mồi khác bắt. Mặt khác sự quan tâm của bố mẹ sẽ làm cơ hội sống sót của con cái tăng lên rất nhiều, điều này thường được chọn lọc tự nhiên ủng hộ.

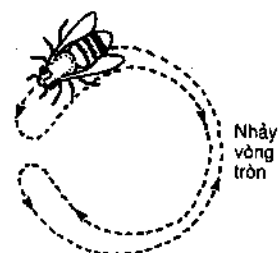
Ta thấy rõ tầm quan trọng của mối quan hệ huyết thống mẹ - con trong tập tính của loài hải âu. Hai con chim bố mẹ sẽ ủ trứng của mình và cho những con mới ra đời ăn, nhưng chắc chắn chúng sẽ tấn công và ăn trứng hay những con nhỏ ở lân cận bên cạnh.

6. Tập tính xã hội. Tập tính xã hội có lẽ phát triển từ sự chăm sóc con cái của những cá thể có liên quan với nhau, sống cùng với nhau, đầu tiên chỉ là nhóm các gia đình, sau đó là các nhóm lớn hơn. Các cơ chế tiến hoá có liên quan được mô tả trong bài 42. Trong bài này, sẽ mô tả tập tính xã hội của loài ong mật.

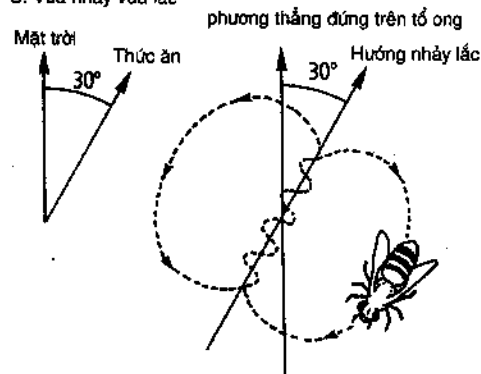
Một tổ ong mật bao gồm một con ong chúa và khoảng 80.000 ong thợ cái bất thụ. Ong đực đôi khi cũng có mặt, chúng giao phối với ong chúa non và ngoài ra không có chức năng gì khác. Ong chúa đẻ khoảng 1.000 trứng một ngày vào các ổ sáp. Ấu trùng phát triển được nuôi trong khoảng 3 ngày bằng một loại dịch tiết được gọi là sữa chúa. Sữa chúa được tiết ra từ các tuyến ở vùng hầu của ong nuôi và 3 ngày sau đó chúng được nuôi bằng hỗn hợp phấn hoa và mật được gọi là bánh mỳ của ong. Sau đó các ổ sáp được bít lại và ấu trùng hoá nhộng và phát triển thành ong thợ trưởng thành sau 12 ngày. Ong thợ tuân theo một trình tự hoạt động nhất định, được quyết định một phần bởi tuổi của chúng và một phần bởi nhu cầu của đàn. Đầu tiên chúng hoạt động như các ong thợ, dọn sạch các ổ sáp trống, cho các ong non ăn. Sau 5 - 7 ngày, sự tiết ra sáp bắt đầu và các ong thợ bít các ổ sáp lại và tạo ra các ổ sáp mới. Những ong thợ già hơn canh gác lối vào của tổ và đi kiếm mồi. Chúng bay ra khỏi tổ để kiếm mật hoa và phấn hoa. Thông thường, ong thợ sống được 3 - 5 tuần trong khi đó ong chúa có thể sống được 5 năm.

Tập tính của cả đàn được điều hoà bằng các nhân tố hoá học gọi là các *pheromon* và các nhân tố này hoạt động

A. Nhảy vòng tròn



B. Vừa nhảy vừa lắc



Hình 28-8. Liên lạc lẫn nhau của loài ong

như các tín hiệu giữa các cá thể. Chất quan trọng nhất trong số các chất này là **chất chúa** do ong chúa tiết và phát tán ra khắp tổ. Các ong thợ phục vụ ong chúa thường xuyên liếm ong chúa và truyền những chất tiết của nó đến các ong thợ khác thông qua sự cho nhau ăn. Chất chúa ức chế sự phát triển buồng trứng của ong thợ và làm xuất hiện các kiểu tập tính phù hợp. Nếu như tổ ong quá lớn, nếu như ong chúa chết thì nguồn cung cấp các chất hoá học mất đi, một số ong thợ bị kích thích để tạo ra những ngán rất lớn dành cho ong chúa và tiếp tục cho ấu trùng bên trong ăn sữa chúa. Ong chúa mới tìm cách đốt chết các ong chúa khác là địch thủ của mình và các ấu trùng ong chúa. Sau đó, ong lại tụ lại thành đàn và thành lập tổ mới.

Một điều thú vị trong hành vi của ong mật đó là khả năng của ong thợ thông báo cho nhau về phương hướng và khoảng cách đến nơi có nhiều mật hoa. Khả năng này đã được con người chú ý hàng trăm năm nay và lần đầu tiên được nghiên cứu chi tiết bởi Karl von Frisch. Cũng giống như những người khác trước ông ta, von Frisch đã quan sát thấy nếu đặt một đĩa nước đường ở gần tổ thì trong vài giờ ong vẫn có thể không phát hiện ra, nhưng khi chỉ một con ong đã sa vào thì chỉ vài phút sau nhiều con ong khác sẽ bay đến. Để phát hiện ra thông tin đã được truyền đi như thế, von Frisch đánh dấu các con ong đã ăn được bằng một chấm màu và quan sát hành vi của chúng khi quay về tổ. Những thí nghiệm kiên trì và cẩn thận của ông hơn 20 năm đã chứng tỏ loài ong có một phương pháp liên lạc với nhau rất kỳ lạ có liên quan với các chuyển động của cơ thể và được xem như là một vũ điệu.

Khi đĩa thức ăn cách xa đàn dưới 50 mét, con ong đầu tiên bay về tổ sẽ tìm cách liên lạc với các con ong thợ khác trên bề mặt thẳng đứng của tổ ong và nó chia sẻ khối thức ăn kiếm được với các con ong thợ đó. Sau đó nó bắt đầu nhảy theo những đường gần như tròn, hết sang phải lại sang trái. Đây là điệu **nhảy vòng tròn** (hình 28-8A) và nó giúp cho các con ong khác bắt đầu đi kiếm ăn ở gần tổ. Mùi thơm bay ra từ thân của con ong đang nhảy sẽ giúp cho các con khác xác định vị trí của nguồn thức ăn. Von Frisch đã phát hiện ra rằng khi đĩa thức ăn được đem ra xa hơn thì ong sẽ nhảy theo điệu **nhảy lắc** (hình 28-8B), nó vừa chạy vừa nhảy ngoằn ngoèo về phía trước. Trong khi chạy, bụng của ong dao động từ bên nọ sang bên kia và phát ra những âm thanh có tần số cao. Kiểu vừa nhảy vừa lắc đã cung cấp những thông tin khác nhau. Góc tạo nên bởi đường chạy của ong với trục thẳng đứng của tổ tương ứng với góc giữa nguồn thức ăn và mặt trời và nó chỉ ra hướng của nguồn thức ăn. Tuy đĩa thức ăn luôn đặt đúng ở một vị trí. Von Frisch nhận thấy là góc của điệu nhảy thay đổi một cách khác nhau trong ngày tương ứng với chuyển động của mặt trời. Khoảng cách giữa các điệu nhảy, số lần lắc, âm thanh phát ra, chiều dài đường chạy sẽ giúp cho sự mô tả về khoảng cách. Mùi hoa ở trên cơ thể và lông của ong sẽ cung cấp những thông tin cần thiết trong việc xác định nguồn thức ăn. Những thí nghiệm gần đây đã khẳng định ong thợ có khả năng đáp ứng lại những thông tin chứa đựng trong điệu nhảy và dùng những thông tin đó để định vị thức ăn.

Xã hội của động vật có xương sống khác nhiều so với xã hội côn trùng ở một số đặc điểm. Cụ thể là không có một sự phân biệt đẳng cấp nghiêm ngặt như ở loài côn trùng. Vị trí của một cá thể trong xã hội của động vật có xương sống không phải cố định mãi mãi mà có thể thay đổi phụ thuộc vào tập tính của các thành viên khác ở trong nhóm. xã hội con người phụ thuộc rất nhiều vào **văn hoá** có nghĩa là những thông tin được truyền từ thế hệ này sang thế hệ khác không phải là do di truyền. Ngôn ngữ phát triển và việc sử dụng các công cụ lao động là những đặc điểm sai khác quan trọng.

28.8. SỰ BIẾN ĐỔI TẬP TÍNH

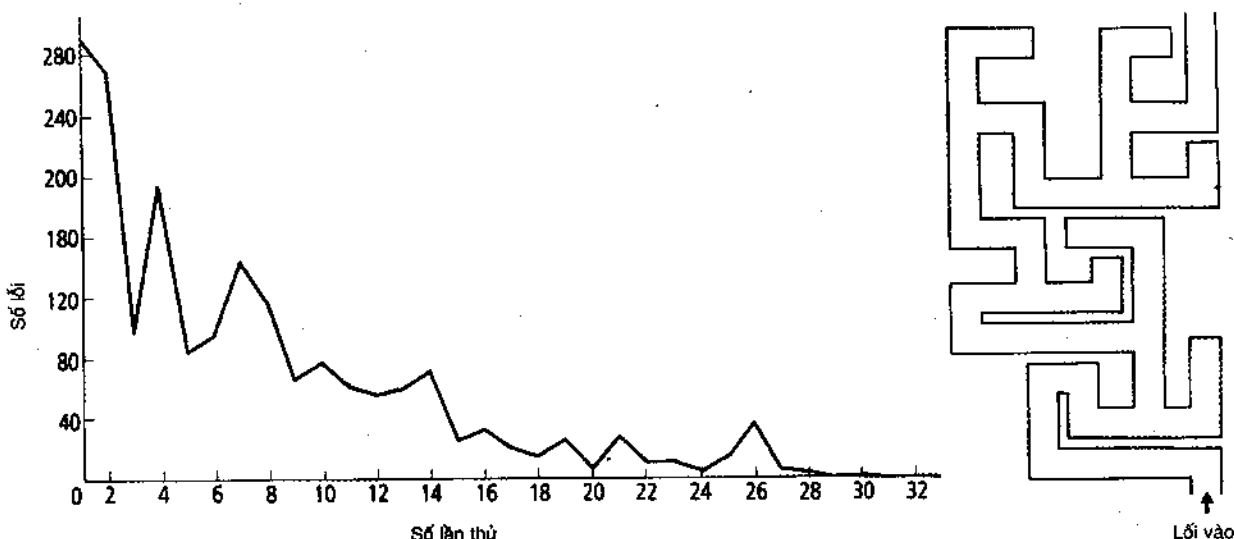
Tập tính của đa số các loài động vật biến đổi theo thời gian. Thông thường đây là kết quả của quá trình phát triển. Ví dụ như cho gà con mới nở mổ vào một vật nhỏ và đánh giá độ chính xác của sự mổ bằng cách đo độ phân tán của các vết mổ; người ta thấy độ chính xác tăng lên nhiều chỉ sau vài ngày tuổi. Độ phân tán cũng giảm đi khi người ta chum mũ lên đầu và đeo lên mắt 2 lăng kính làm cho độ phân tán rộng hơn bình thường rất nhiều; độ phân tán giảm thậm chí cả khi người ta không cho gà con mổ trong những ngày tuổi đầu tiên. Hiện tượng này được coi là quá trình *chín muồi* hay trưởng thành do những biến đổi trong hệ thần kinh - cơ của gà con mà ít bị thay đổi qua kinh nghiệm. Mặt khác nhiều thay đổi trong tập tính lại trực tiếp hình thành từ kinh nghiệm và được gọi là sự học tập.

Khi đọc về các sự học tập khác nhau, nên nhớ rằng khả năng học tập của một con vật, khả năng của nó trong việc học làm một việc gì đó, phụ thuộc vào cấu trúc cơ quan cảm giác và hệ thống thần kinh của nó, điều đó được quyết định chủ yếu bằng di truyền. Học tập đã tạo ra một sự linh hoạt trong cuộc sống của nhiều loài động vật, cho phép chúng đáp ứng lại một cách tốt hơn với môi trường xung quanh.

1. **Quen nhờn.** Cái bóng của một vật hay ập tới bất ngờ làm cho con giun đá, Nereis, chui vào tổ của nó. Tuy nhiên, nếu kích thích cứ sau một khoảng thời gian lại được nhắc lại thì phản ứng này sẽ trở nên không rõ ràng và cuối cùng sẽ biến mất. Đây là một ví dụ về một dạng đơn giản của học tập và được coi là sự quen nhờn. Nhìn chung, sự quen làm cho cơ thể quên đi những kích thích lặp đi lặp lại, những kích thích không có bất kỳ một giá trị hay lợi ích nào đáng kể.

2. **In vết.** Ngay sau khi nở ra, vịt và các loài chim khác thường có xu hướng đi theo những vật chuyển động ở môi trường xung quanh và có một giai đoạn ngắn rất nhạy cảm mà khi đó hình dáng và kích thước của vật có thể được in vết hay ghi lại, do đó chim non thường bám theo những vật đó một cách chọn lọc. Dĩ nhiên, thường những vật chuyển động đầu tiên được nói đến đó là chim mẹ. Rõ ràng việc quen với mẹ là rất có lợi cho chim non. Tuy nhiên, nếu không có bố mẹ, chim con có thể in vết những con chim khác loài, con người hay những vật vô tri. Về sau này, khi đã lớn những con chim này sẽ có khuynh hướng giao phối với các đối tượng đã in vết, mặc dù nó vẫn ưu tiên cho những con cùng loài với chính nó.

3. **Có điều kiện.** Một dạng của có điều kiện gọi là *có điều kiện kinh điển* diễn ra khi một kích thích mới có mặt cùng với những kích thích thông thường đối với một hoạt động phản xạ. Trong những năm đầu của thế kỷ 20, nhà sinh lý học người Nga Paplốp đã nghiên cứu phản xạ tiết nước bọt của loài chó và phát hiện ra rằng, ông có thể dễ dàng làm cho chó tiết nước bọt đáp ứng lại âm thanh của một cái chuông và chó sẽ tạo ra lượng nước bọt tiết ra khi cho thức ăn vào miệng. Trong thí nghiệm này, kích thích mới (cái chuông) được Paplốp gọi là kích thích có điều kiện, nó được đưa ra ngay trước kích thích bình thường (thức ăn) và Paplốp gọi thức ăn là kích thích không điều kiện. Đầu tiên, nước bọt chỉ xuất hiện khi có mặt thức ăn tức là kích thích không điều kiện. Nhưng sau một số lần thử nghiệm, chó bắt đầu tiết nước bọt trước khi thức ăn được đưa ra, cuối cùng chỉ một kích thích có điều kiện cũng có thể tạo ra được phản ứng đầy đủ, lúc này nó được gọi là phản ứng có điều kiện.



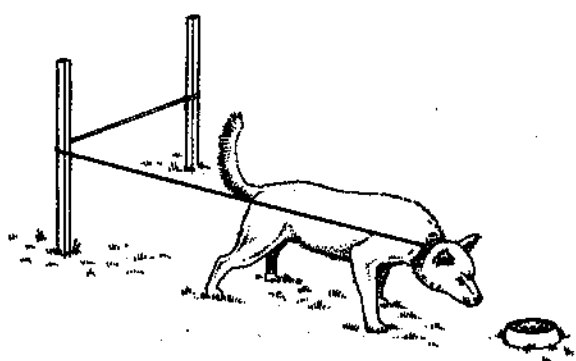
Hình 28.9. Đường cong học tập của loài kiến trong việc tìm hiểu mê lộ khi có thức ăn.

Có điều kiện được củng cố xuất hiện khi một hoạt động nhất định được thưởng (củng cố dương tính) hay bị trừng phạt (củng cố âm tính). Ví dụ như chim ăn côn trùng sẽ nhanh chóng phân biệt được côn trùng nào ăn được và côn trùng nào ăn sẽ bị ngộ độc. Bằng cách tương tự, tập tính "thử nghiệm và sai lầm" của nhiều loài sẽ là những điều bổ ích trong việc nhận biết về môi trường. Sự có điều kiện kinh điển và được củng cố cũng xếp vào loại **học tập liên kết** bởi vì trong mỗi trường hợp, cơ thể hình thành một liên kết mới gắn một kích thích với một phản ứng nhất định. Sự phát triển của liên kết này thường được mô tả thành **đường cong học tập** và được minh họa trong hình 28-9.

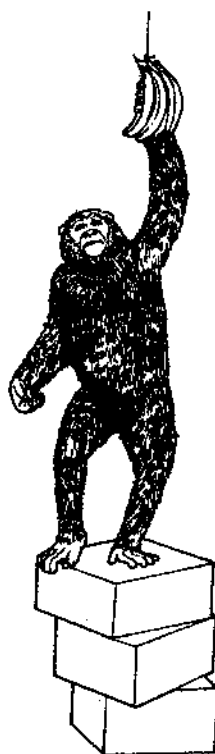
4. Học do tò mò. Khi một con vật, ví dụ như chuột cống, được đặt vào trong mê lộ, nó sẽ "thăm hiểm" mê lộ thậm chí cả khi không có thức ăn. Nếu như sau đó người ta cho thức ăn, nó sẽ tìm đường trong mê lộ nhanh hơn nhiều so với những con chuột không được tập dượt từ trước, mặc dù ở cửa ra vẫn có thức ăn như nhau. Sự khác nhau ở đây là do quá trình học do tò mò. Ở những loài động vật hoang dại, kiến thức về môi trường xung quanh rất quan trọng trong việc giúp các con vật tránh được các thú săn mồi.

5. Học khôn. Quá trình này có liên qua tới khả năng nhớ lại những kinh nghiệm trong

quá khứ và áp dụng chúng trong những tình huống mới. Chỉ có rất ít súc vật có khả năng học khôn. Chó không có khả năng giải quyết một vấn đề đơn giản nếu như không qua thử nghiệm và sai lầm (xem hình 28-10A), nhưng một con hắc tinh tinh khi gặp một trường hợp khó khăn hơn thì lại có khả năng xếp hộp lên để với thức ăn (xem hình 28-10B). Con người là loài duy nhất mà hình thức học khôn được sử dụng rộng rãi.



A. Chó giải quyết một vấn đề đơn giản qua nhiều lần "thử và sai"



B. Hắc tinh tinh có thể xếp hộp lên để với thức ăn

Hình 28-10, Học khôn

29. SỰ SINH SẢN

I. SỰ TẠO GIAO TỬ

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này, bạn có thể :

- Nói lên được những ưu điểm và khuyết điểm của các phương thức sinh sản vô tính và hữu tính.
- Vẽ và chú thích hệ thống sinh dục của nam và nữ.
- Mô tả quá trình sinh tinh, nói rõ vai trò của tế bào Sertoli.
- Vẽ và chú thích sơ đồ mô tả cấu trúc của một tinh trùng.
- Nêu được những chức năng chính của hoocmon testosterone.
- Giải thích được thế nào là các đặc điểm sinh dục thứ cấp.
- Mô tả quá trình tạo trứng và vẽ sơ đồ mô tả sự phát triển của nang trứng.
- Nói rõ vai trò điều hoà của hoocmon đối với sự phát triển của nang trứng và sự chuẩn bị của tử cung trong suốt chu kỳ kinh nguyệt.
- Giải thích vai trò của vùng dưới đồi trong cơ chế điều hoà ngược chu kỳ kinh nguyệt.
- Cho những ví dụ về việc sử dụng các hoocmon giới tính trong y học.

29.1. SINH SẢN VÔ TÍNH VÀ SINH SẢN HỮU TÍNH

Tất cả các sinh vật sớm muộn rồi cũng sẽ chết do đó nếu một loài nào đó muốn không bị diệt vong thì các cơ thể mới phải vẫn tiếp tục được sinh ra. Quá trình này được gọi là *quá trình sinh sản*.

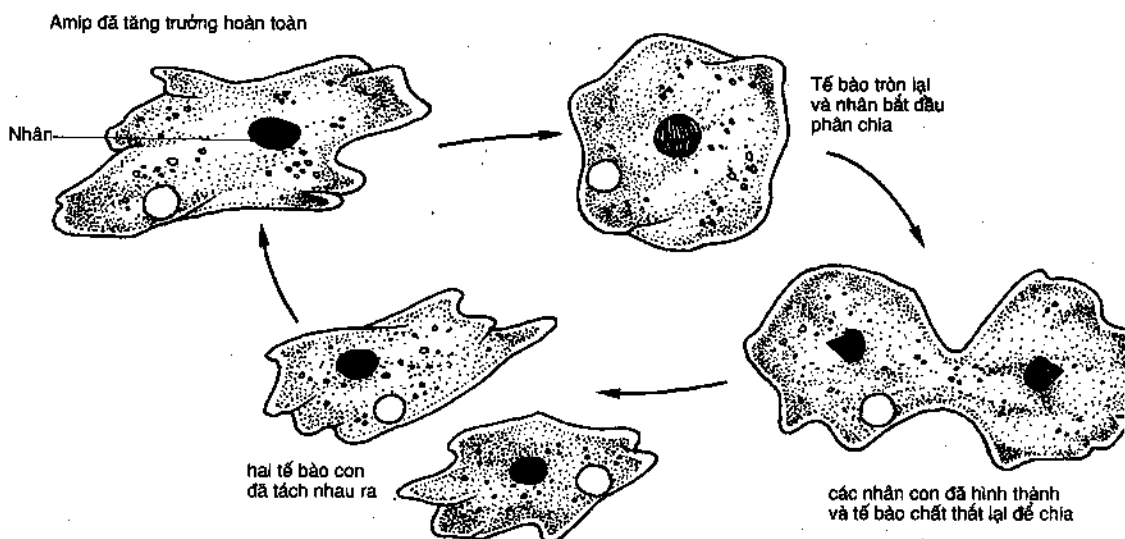
Hình thức sinh sản vô tính xuất hiện ở vi khuẩn, nấm, động vật nguyên sinh, tảo, nhiều loài thực vật và khá nhiều loài động vật. Chỉ cần một cơ thể mẹ và các thế hệ con sinh ra giống hệt mẹ về mặt di truyền và giống hệt nhau. Ở loài amíp, sự sinh sản vô tính diễn ra nhờ sự *phân đôi* sau một giai đoạn tăng trưởng trong đó nhiễm sắc thể được nhân đôi. Cơ thể mẹ tròn lại, nhân được phân chia thành hai phần bằng nhau và sau đó chia đều cho hai tế bào con (hình 29-1). Các tế bào con lại lớn lên và sinh sản theo cách tương tự.

Sinh sản vô tính cho phép số lượng cá thể tăng lên rất nhanh để tận dụng các điều kiện thuận lợi của môi trường. Nội dung này sẽ được trình bày tiếp theo trong bài 56.

Sinh sản hữu tính gặp ở hầu hết các loài sinh vật và là phương pháp sinh sản duy nhất đối với các cơ thể phức tạp như các loài động vật có xương sống. Điển hình đó là sự kết hợp của các tế bào sinh dục đực và cái đã được biệt hoá gọi là *giao tử*, chúng được sản sinh ra từ

hai cơ thể bố mẹ khác nhau. Giao tử đực hay **tinh trùng** là một tế bào nhỏ, di động, nó bơi một cách tích cực về phía giao tử cái lớn hơn đó là **trứng**. Trứng và tinh trùng kết hợp với nhau thông qua quá trình **thụ tinh** để tạo ra một tế bào hợp tử và cuối cùng phát triển thành một cơ thể trưởng thành.

Cả hai dạng giao tử đều hình thành nhờ quá trình phân chia tế bào theo kiểu **giảm phân** tức là số lượng nhiễm sắc thể ở trong nhân tế bào sẽ giảm đi một nửa. Quá trình phân bào giảm nhiễm sẽ được mô tả một cách chi tiết trong bài 36. Nhưng để đáp ứng được những yêu cầu của bài này thì chỉ cần biết kết quả cuối cùng là giảm đi một nửa lượng nhiễm sắc thể của mỗi tế bào. Ví dụ như các tế bào của cơ thể người chứa 46 nhiễm sắc thể nhưng sau khi phân bào giảm nhiễm, trứng và tinh trùng chỉ chứa có 23 nhiễm sắc thể. Tuy nhiên trong quá trình thụ tinh nhân các giao tử lại kết hợp với nhau, do đó số lượng nhiễm sắc thể ban đầu được khôi phục. Bằng cách này mà số lượng nhiễm sắc thể ở thế hệ con cháu tương tự như của bố mẹ và mỗi cá thể mới đều được thừa kế một vài đặc điểm của cha và mẹ.



Hình 29-1. Sự phân đôi ở amip

Sinh sản hữu tính có một thuận lợi rất lớn là thế hệ con cháu tạo ra rất đa dạng về mặt di truyền và làm nguyên liệu tốt cho "chọn lọc tự nhiên". Điều đó có nghĩa là các cá thể nào thích nghi nhất với môi trường xung quanh thì tồn tại và sản sinh thêm nhiều thế hệ con cháu và do đó làm cho loài thích nghi với môi trường của mình.

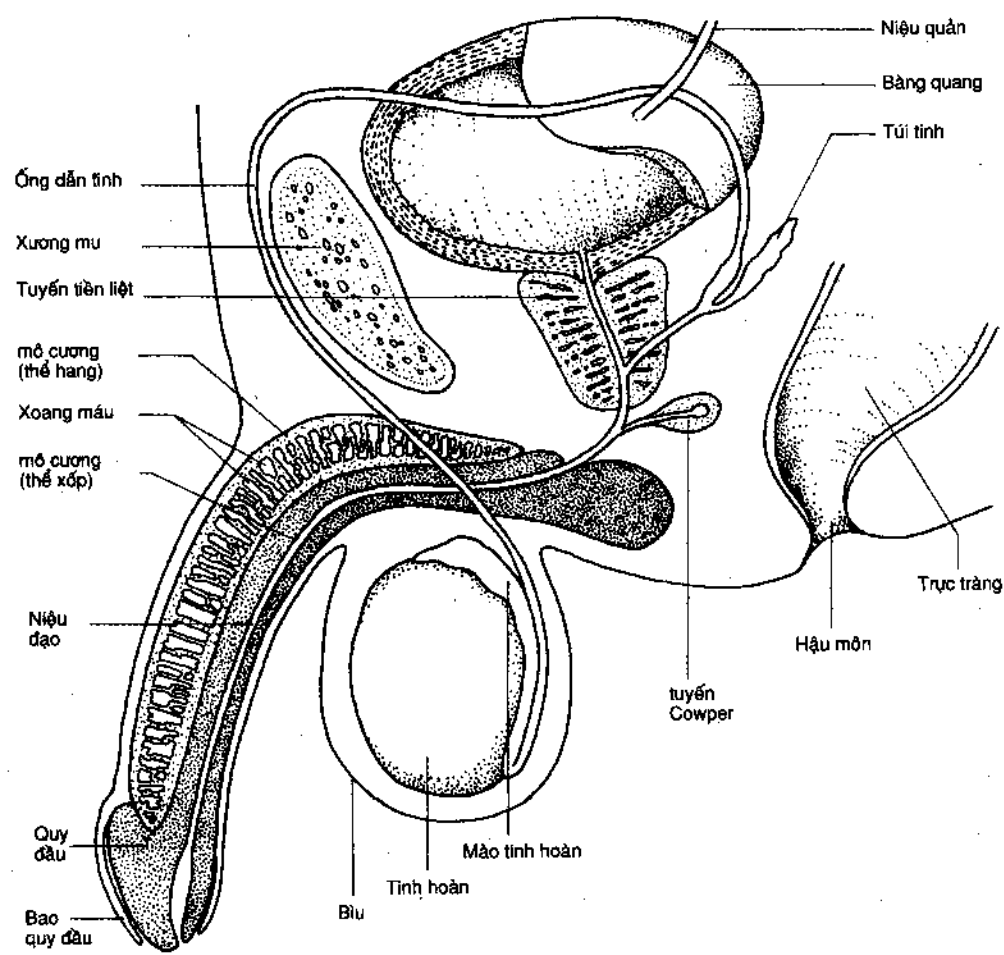
Ở bò sát, chim và động vật có vú, sự sinh sản có liên quan đến việc **thụ tinh trong** tức là tinh trùng và trứng kết hợp với nhau ở bên trong cơ thể con cái. Để có thể thực hiện được điều này, cơ quan sinh sản của con đực phải thực hiện được hai chức năng quan trọng đó là sản sinh tinh trùng (**hay sự sinh tinh**) và chuyển tinh trùng vào cho con cái.

Cơ quan sinh sản của con cái làm nhiệm vụ sản sinh ra tế bào trứng (**sự tạo trứng**) và phải có khả năng tiếp nhận tinh trùng từ con đực, đồng thời phải tạo ra được những điều kiện thuận lợi cho sự thụ tinh diễn ra. Ở đa số các loài động vật có vú, phôi được "gắn" vào tử cung

của con cái, do đó nó có thể được nuôi dưỡng và bảo vệ trong giai đoạn phát triển sớm. Phần còn lại của bài này sẽ mô tả cấu trúc chi tiết của hệ thống sinh dục nam và nữ và giải thích xem mỗi hệ thống sinh dục được biệt hoá như thế nào để thực hiện các chức năng riêng của nó. Bài 30 sẽ mô tả sự giao hợp, sự thụ tinh, sự phát triển phôi và cuối cùng là sự sinh ra một cá thể mới.

29.2. HỆ THỐNG SINH DỤC CỦA NAM GIỚI

Hình 29-2 minh hoạ hệ thống sinh dục của nam giới. Các cấu trúc sản sinh ra tinh trùng là *tinh hoàn*, nó có hai chức năng - sản sinh ra tinh trùng và sản xuất ra *testosteron*, một hoocmon đực rất quan trọng. Tinh hoàn được treo ở phía ngoài cơ thể trong một cái túi được gọi là *bìu*. Nhiệt độ hơi thấp hơn nhiệt độ cơ thể một chút sẽ cực thuận cho sự sản sinh tinh trùng, sự sản sinh tinh trùng bắt đầu ở tuổi dậy thì và còn tiếp tục ở tuổi già. Mỗi tinh hoàn chứa hàng trăm ống nhỏ gọi là *ống sinh tinh*, nơi tạo ra tinh trùng. Các ống này kết hợp với nhau và tạo thành các ống xoắn cuộn của *mào tinh hoàn*. Sau đó mào tinh hoàn nối với *ống*



Hình 29.2. Hệ thống sinh dục của nam giới

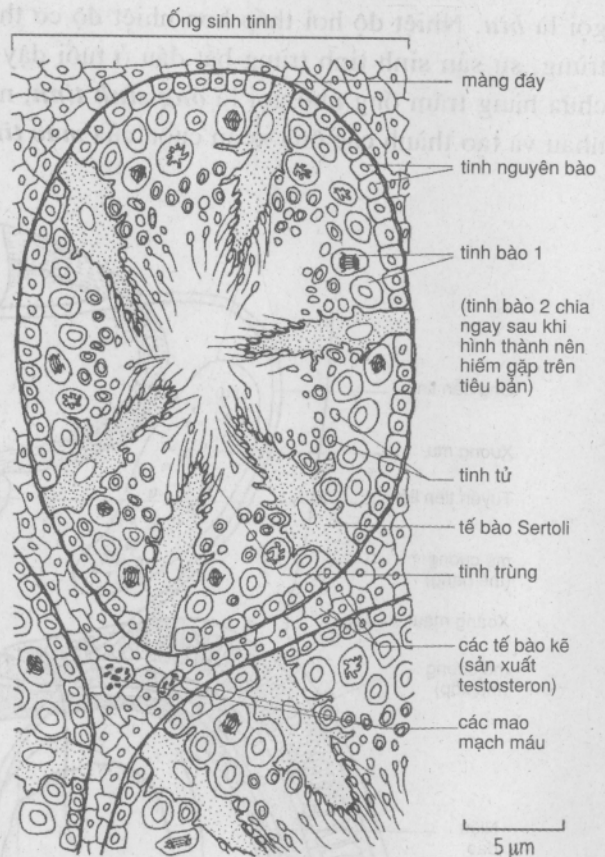
dẫn tinh và tiếp đó là đường tiết niệu đi ra phía ngoài qua **niệu đạo**. Có ba loại **tuyến phụ** có liên quan đến hệ thống này đó là tiền liệt tuyến, tuyến Cowper và các túi tinh dịch. Các tuyến này có nhiệm vụ là bổ sung các enzym và các chất dinh dưỡng cho tinh trùng tạo nên một thứ dịch lỏng như sữa gọi là tinh dịch. Dương vật được dùng để đưa tinh dịch vào trong cơ quan sinh sản của phụ nữ. Khi bị kích thích tình dục, các tổ chức cương xốp chứa đầy máu làm cho dương vật cứng và dựng lên.

Sự tạo tinh

Các tế bào tinh trùng được tạo ra do sự phân chia nhiều lần của các **tế bào mầm**, các **tinh nguyên bào** (spermatogonia), chúng nằm trên suốt chiều dài 170 m hay dài hơn nữa của các ống sinh tinh ở mỗi tinh hoàn. Từ tuổi dậy thì trở đi khoảng 300 triệu tinh trùng được sản sinh ra mỗi ngày. Nguồn cung cấp các tế bào mầm luôn được đảm bảo liên tục bởi vì chúng luôn được sinh ra nhờ sự phân bào nguyên nhiễm và hình thành một **lớp tế bào mầm** nằm sát thành của mỗi ống sinh tinh (hình 29-3). Sự tạo tinh bắt đầu khi một tế bào mầm di chuyển ra khỏi lớp này, phát triển to ra để hình thành một **tinh bào bậc 1**. Tế bào này sau đó phân chia hai lần, lần thứ nhất tạo ra một cặp tế bào gọi là **tinh bào bậc 2**, lần phân chia thứ hai tạo thành 4 **tinh tử** (spermatid) hay tiền tinh trùng. Hai phân chia này diễn ra theo kiểu giảm nhiễm.

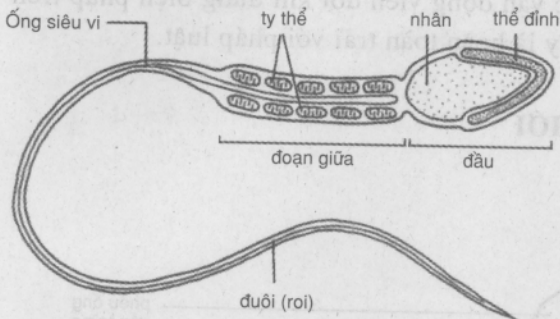
Trong suốt quá trình tạo tinh, các tế bào phân chia luôn nằm trong "giả túc" của một loại "tế bào nuôi" đã biệt hoá gọi là **tế bào Sertoli**, như minh hoạ trong hình 29-3. Các tế bào này hoạt động với chức năng điều khiển, chúng vừa là hàng rào chắn vừa là cấu trúc trung gian vận chuyển giữa các tế bào đang phân chia và mạch máu nằm phía ngoài ống sinh tinh. Các tế bào tinh tử kết thúc sự phát triển của mình bằng cách biến thành tinh trùng chín muồi trong khi vẫn bám chặt với tế bào Sertoli.

Cấu trúc của tinh trùng được minh hoạ trong hình 29-4. Như các bạn thấy, một tinh trùng được phân thành 3 vùng riêng biệt, vùng đầu, vùng giữa và vùng đuôi. Vùng đầu dẹt và hình bầu dục, nó chứa nhân và đội một cái mũ chứa đầy enzym, gọi là **thể đỉnh**, giúp cho nhân tinh trùng có thể đi vào trứng trong quá trình thụ tinh. Đoạn giữa của tinh trùng có liên



Hình 29-3. Các ống sinh tinh và sự tạo tinh

A. Cấu trúc



B. Ảnh hiển vi điện tử quét tinh trùng



Hình 29-4. Cấu trúc của tinh trùng

quan đến sự sản sinh ra năng lượng thể hiện bằng sự có mặt của nhiều ty thể. Sự sắp xếp các ống siêu vi ở vùng đuôi rất giống với sự sắp xếp ở lông rung và lông roi (mô tả trong bài 46). Chuyển động quất mạnh của đuôi giúp cho tinh trùng tiến lên phía trước với tốc độ 4 mm/giây. Đầu tiên, tinh trùng sản sinh ra chưa hoạt động, chúng được đưa tới mào tinh hoàn một cách thụ động nhờ áp lực gây ra bởi sự sản sinh liên tục các tế bào mới, nhờ tinh dịch trong các ống sinh tinh và nhờ sự chuyển động nhu động của cơ trơn thành ống. Tinh trùng được dự trữ trong mào tinh hoàn và ở đó nó sẽ thành thực hoàn toàn. Sự phát triển của tinh trùng kể từ lần phân chia đầu tiên cho đến khi xuất tinh chiếm khoảng 72 ngày, ở đàn ông, sự sinh tinh diễn ra liên tục nhưng ở một số loài động vật có vú khác, nó có thể xuất hiện theo mùa và chỉ hạn chế trong những giai đoạn sinh sản nhất định. Nhiệt độ cao hơn 40°C sẽ ức chế sự sản sinh tinh trùng.

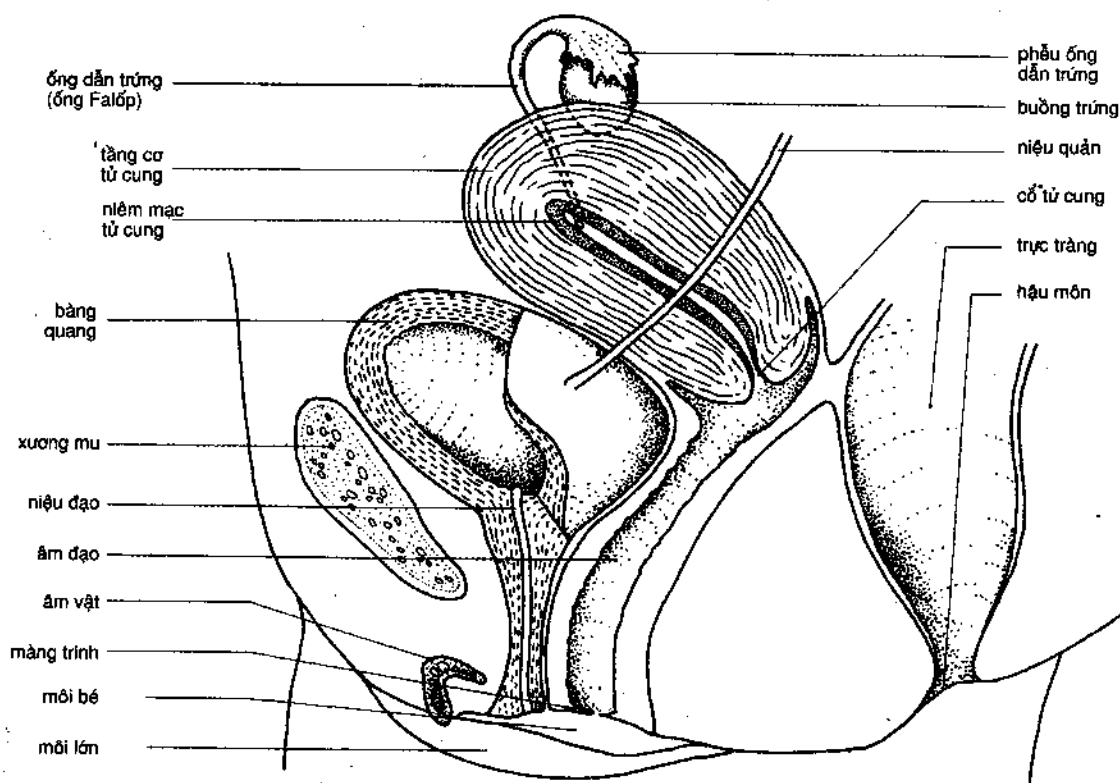
Điều hoà hoocmon của hoạt động sinh dục đực

Chức năng của tinh hoàn được điều hoà bởi các **kích dục tố** (gonadotrophic hormon). Các hoocmon này được sản sinh ra ở thùy trước tuyến yên và bao gồm hoocmon **kích thích nang trứng** (follicle stimulating hormon) (FSH) và hoocmon **kích thích các tế bào kẽ** (ICSH). Đồng thời chúng còn tăng cường sự phát triển và hoạt động của tế bào Sertoli, kích thích các tế bào kẽ nằm ở khoảng giữa các ống sinh tinh tiết ra hoocmon sinh dục nam **testosteron**. Testosteron kích thích sự sản sinh tinh trùng và hoạt hoá các tuyến sinh dục phụ sản sinh ra một chất dịch gọi là **tinh dịch**. Hơn nữa, nó còn tạo ra những điểm đặc trưng cho nam giới gọi là những **đặc điểm sinh dục thứ cấp**. Những đặc điểm này bao gồm sự phát triển của cơ thể, của râu, giọng nói trầm và sự chuyển hoá điển hình của nam giới, tỷ lệ giữa cơ và mỡ.

Testosteron có thể là một hoocmon quan trọng nhất của nam giới nhưng nó không phải là hoocmon duy nhất do cơ thể sản sinh ra. Các hoocmon do vỏ trên thận tiết ra cũng ảnh hưởng tới những đặc điểm sinh dục thứ cấp. Tên chung của các hoocmon sinh dục nam là androgen, trong khi đó tên chung của các hoocmon sinh dục nữ là estrogen. Cả hai nhóm hoocmon này đều có ở các loài động vật có vú, con đực cũng như con cái nhưng với tỷ lệ khác nhau do đó mức độ "tính đực" hay "tính cái" rất thay đổi, tùy thuộc vào sự cân bằng giữa

androgen và estrogen trong cơ thể. Các đặc điểm sinh dục thứ cấp có thể bị thay đổi nếu như chúng ta chủ động thay đổi mối cân bằng này. Các vận động viên đôi khi dùng biện pháp trên để kích thích sự phát triển của cơ, dĩ nhiên điều này là hoàn toàn trái với pháp luật.

29.3. HỆ THỐNG SINH DỤC CỦA NỮ GIỚI



Hình 29-5. Hệ thống sinh dục nữ

Hình 29-5 mô tả hệ thống sinh dục của nữ giới. Tế bào trứng được sản sinh ra ở **buồng trứng** và được rụng vào một cái lỗ hình phễu của **ống dẫn trứng** hay **vòi Fallop** có thành là các nhu mô cơ hình ngón tay và được lót bên trong bởi lớp lông rung tạo một dòng chảy nhẹ. Không có sự nối thông trực tiếp giữa buồng trứng và ống dẫn trứng. Hai ống dẫn trứng là phần kéo dài ra của tử cung. Tử cung có một lớp cơ ở thành rất dày gọi là **tầng cơ tử cung** (myometrium) và một lớp có chức năng dinh dưỡng bên trong chứa đầy mạch máu gọi là niêm mạc hay **nội mạc tử cung** (endometrium). Lỗ dưới của tử cung là ở cổ tử cung, nó tạo nên giới hạn trên của ống **âm đạo**. Lót phía trong âm đạo là các tế bào tuyến tiết dịch, chúng tiết ra các dịch bôi trơn và dịch nuôi dưỡng trong quá trình bị kích thích tình dục. Cho đến tuổi trưởng

thành, âm đạo được che kín gần như hoàn toàn hay một phần bởi một lớp màng mỏng gọi là **màng trinh**, nó thủng ra một lỗ cho kinh nguyệt chảy ra. Lỗ này sẽ rộng ra khi dùng nút đệm phía trong âm đạo. Hoặc màng này có thể rách và chảy máu một chút trong lần giao hợp đầu tiên. Quanh cửa âm đạo ở hai bên có hai cặp nếp lồi được gọi là **môi**. Cặp bên trong được gọi là **môi bé**, cặp ngoài còn gọi là **môi lớn**. Toàn bộ khu vực bao gồm lối vào đường sinh dục và đường tiết niệu cộng với các môi được gọi là **âm hộ**. Phía trên của nó là **âm vật (clitoris)**, đó là một cơ quan cương nhỏ bé tương đồng với dương vật của đàn ông, nó được cấu tạo từ tổ chức xốp, chứa các tận cùng thần kinh, nó sẽ cương lên khi bị kích thích tình dục.

Sự tạo trứng

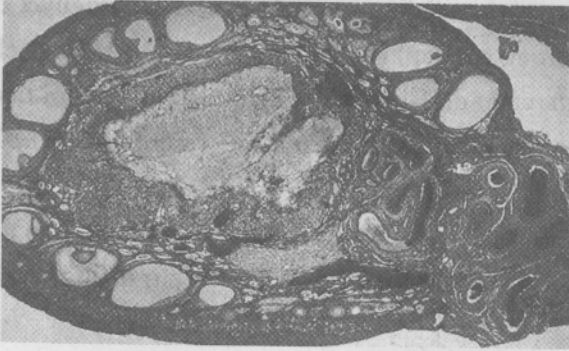
Buồng trứng, cũng như tinh hoàn, đồng thời có hai chức năng là sản sinh ra giao tử và tiết ra hoocmon điều hoà hoạt động sinh dục. Không giống như tinh hoàn, sự sản sinh ra trứng không diễn ra liên tục trong suốt cuộc đời. Thực ra trong cơ thể cái lúc mới đẻ đã có tất cả các noãn bào bậc 1, chúng đều có tiềm năng trở thành tế bào trứng. Chúng được tạo ra bằng cách phân chia và lớn lên của các tế bào mầm gọi là các noãn nguyên bào (oogonia) trong quá trình phát triển của thai nhi. Có khoảng 200.000 noãn bào bậc 1 ở mỗi buồng trứng, trong đó chỉ khoảng 400-500 trứng sẽ phát triển đến giai đoạn chín muồi hay thành thực trong suốt khoảng thời gian sinh sản của người phụ nữ.

Còn một sự khác nhau nữa giữa quá trình tạo trứng (xem trong bài 30 và quá trình sinh tinh, đó là tính chất chu kỳ. Ở nữ giới cứ khoảng 28 ngày lại có một trứng chín. Nó được giải phóng ra khỏi buồng trứng, đó gọi là **sự rụng trứng** và kèm theo là một số những biến đổi khác bao gồm sự chuẩn bị tiếp nhận của niêm mạc tử cung đối với trứng đã được thụ tinh. Chu kỳ này cứ một tháng lặp lại một lần và gọi là **chu kỳ kinh nguyệt**. Các loài động vật có vú khác nhau có độ dài chu kỳ khác nhau. Ví dụ như chó cái thường động dục 2 lần trong một năm. Tên gọi chung của các chu kỳ này là **chu kỳ động dục**. Sự rụng trứng của nữ giới thường xuất hiện vào khoảng giữa của chu kỳ kinh nguyệt. Một trứng thành thực là kết quả của hai tuần phát triển trong buồng trứng như minh hoạ trong hình 29-6. Sự phát triển bắt đầu khi một số noãn bào bậc một tập trung các tế bào hạt lại thành từng cụm nhỏ xung quanh chúng để tạo thành nang trứng. Thông thường chỉ có một nang trứng phát triển đến giai đoạn thành thực để tạo nên một tế bào trứng nhưng đôi khi hai hay nhiều hơn nữa các tế bào trứng có thể thành thực cùng một lúc. Khi điều đó xảy ra sẽ làm cho một hay nhiều trứng rụng và sẽ có một hay nhiều trứng được thụ tinh, kết quả sẽ sinh đôi hay sinh ba. Sinh đôi do kết quả thụ tinh của hai trứng được gọi là **sinh đôi khác trứng** hay khác hợp tử, hai đứa trẻ không giống nhau lắm và có thể khác giới nhau. Trong **sinh đôi cùng trứng** hay đơn hợp tử, hai đứa trẻ giống hệt nhau, xuất phát từ một trứng đã được thụ tinh, nó tách ra sau lần phân cắt thứ nhất để tạo thành hai phôi riêng biệt nhưng giống hệt nhau về mặt di truyền. Sinh đôi cùng trứng bao giờ cũng cùng một giới và trông giống hệt nhau.

Trong quá trình chín của nang trứng, noãn bào bậc 1 to ra vào khoảng 100 lần so với kích thước ban đầu của nó. Nó nhận các chất dinh dưỡng từ các tế bào hạt, chúng tiết dịch và tăng sinh xung quanh noãn bào. Các tế bào này được ngăn cách với các noãn bào bậc 1 bởi một lớp keo dày gọi là **màng sáng** (zona pellucida) (hình 29-6B), nhưng chúng liên lạc với các tế bào trứng nguyên thủy thông qua rất nhiều các chồi bào tương, các chồi này xuyên qua cả màng sáng. Các tế bào hạt giống (các tế bào Sertoli) chức năng của chúng có thể điều hoà sự vận chuyển các chất vào trong noãn bào từ các mạch máu và các tế bào tiết dịch.

Khi nang trứng lớn lên, một lớp tế bào mới gọi là **vỏ nang** được hình thành ở xung quanh và phía ngoài nang trứng (xem hình 29-6C). Các tế bào của vỏ nang trứng phát triển từ mô liên kết của buồng trứng. Thật là kỳ lạ là chúng lại tiết ra hoocmon sinh dục nam testosterone, hoocmon này sau đó khuếch tán vào các tế bào hạt bao quanh các noãn bào, ở đó dưới tác dụng của enzym nó biến thành hoocmon sinh dục nữ là estrogen. Giai đoạn cuối cùng trong sự phát triển của nang trứng là sự nở rộng khoảng trống chứa dịch ở trung tâm gọi là **xoang nang** hay hốc nang, noãn bào trôi bồng bềnh trong đó và được treo bởi một dải tế bào hạt (xem hình 29-6D). Toàn bộ nang trứng căng phồng như một quả bóng trong khi các tế bào hạt vẫn tiếp tục tiết dịch vào trong nang. Ngay trước khi trứng rụng, "quả bóng" này có thể được nhìn thấy dưới dạng một chỗ lồi lên trên bề mặt của buồng trứng. Vào lúc này xảy ra sự phân chia giảm nhiễm lần thứ nhất, noãn bào bậc 1 phân chia để tạo thành hai tế bào mới gọi là **noãn bào bậc 2**, mỗi tế bào chứa 23 nhiễm sắc thể. Trong quá trình phân chia này mặc dù nhiễm sắc thể đã được phân

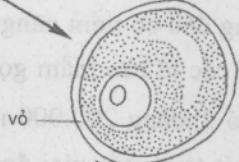
A. Ảnh hiển vi cắt lát buồng trứng



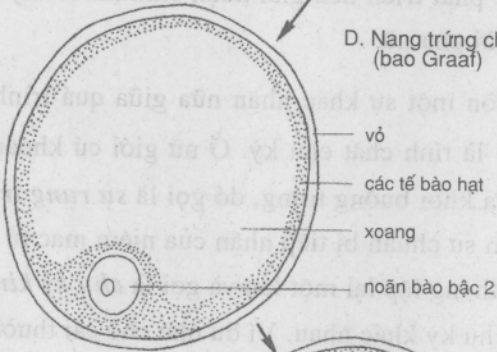
B. Noãn bào và lớp tế bào hạt



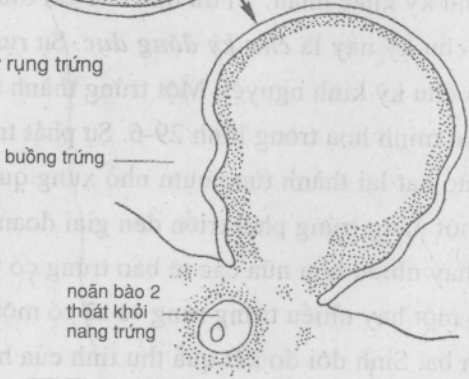
C. Nang trứng có vỏ



D. Nang trứng chín (bào Graaf)

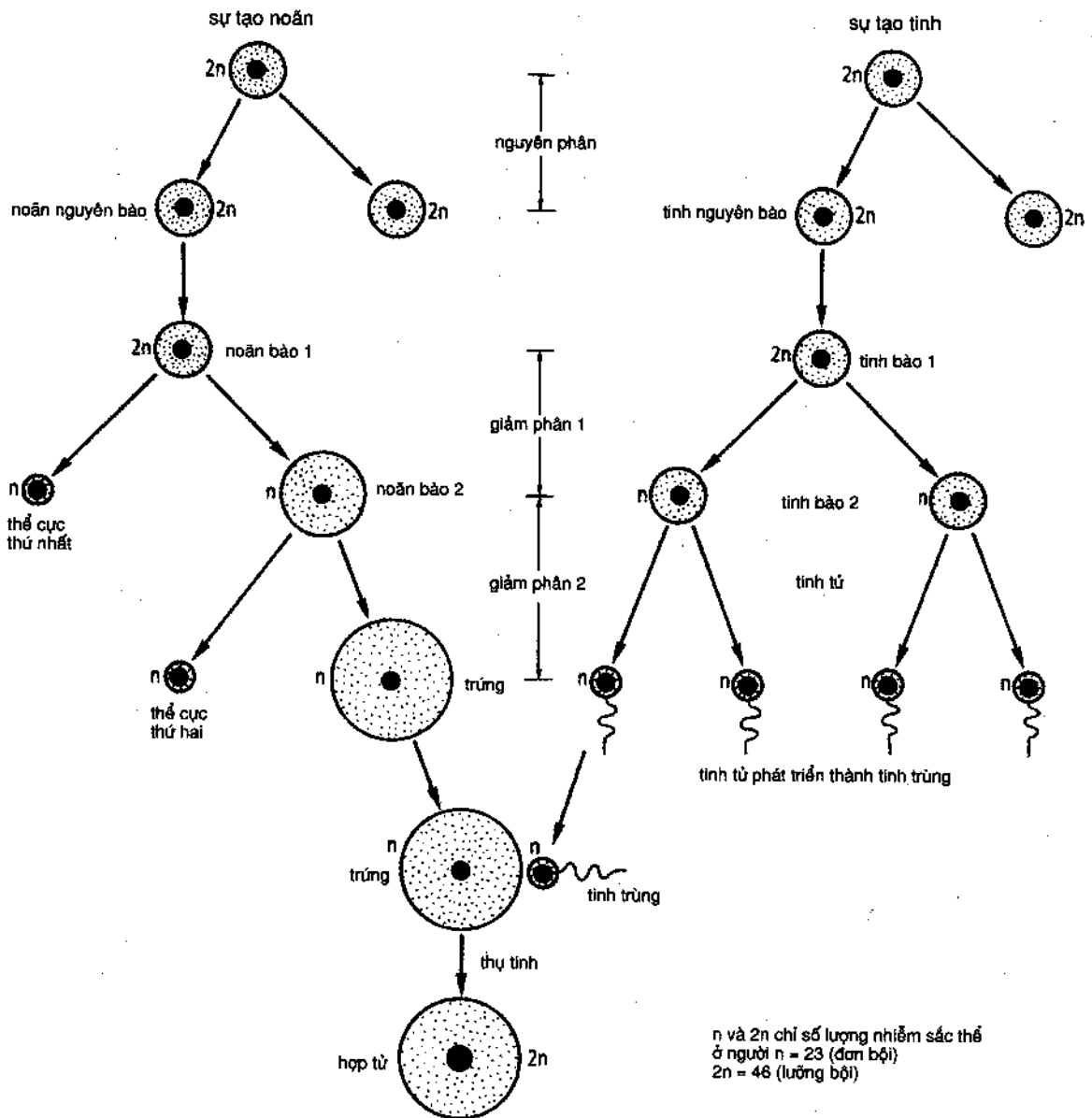


E. Sự rụng trứng



Hình 29-6. Sự phát triển của nang trứng

chia đều nhau nhưng bào tương thì không. Một trong hai noãn bào bậc 2 sẽ trở thành trứng, nó chiếm gần như toàn bộ phần nguyên sinh chất và chất dinh dưỡng, trong khi đó noãn bào bậc 2 kia gần như chỉ gồm có nhân. Tế bào này được gọi là **thể cực** và là thể cực thứ nhất trong số hai thể cực hình thành trong quá trình tạo trứng bởi vì sự phân chia giảm nhiễm lần thứ hai cũng diễn ra theo cách tương tự. Trứng vẫn giữ nguyên kích thước của nó trong suốt quá trình phân chia không đều của bào tương. Lần phân chia thứ hai là giai đoạn cuối cùng của quá trình tạo trứng, nó diễn ra sau khi thụ tinh. Quá trình hình thành của trứng và tinh trùng là hai ví dụ của quá trình tạo giao tử. Chúng được so sánh ở hình 29-7.



Hình 29-7. Tóm tắt quá trình tạo giao tử, so sánh quá trình tạo trứng và quá trình tạo tinh trùng

Sự rụng trứng

Tế bào trứng trong giai đoạn này có thể gọi một cách chính xác hơn là noãn bào bậc 2. Nó được giải phóng khi phía ngoài của buồng trứng nứt ra dọc theo chỗ lồi hình thành khi nang trứng chín. Ở thời điểm rụng trứng, dịch nang trứng chảy ra khỏi nang trứng vào trong ổ bụng mang theo cả tế bào trứng. Màng sáng bao quanh và một số tế bào hạt vẫn còn dính vào đó.

Tế bào trứng chuyển động thụ động vào trong ống dẫn trứng là nhờ sự hoạt động đồng bộ của các lông rung và sự co bóp của cơ thành ống dẫn trứng. Nó di chuyển dọc theo ống dẫn trứng được một phần ba quãng đường thì dừng lại, đó thường là chỗ xảy ra quá trình thụ tinh.

Các tế bào còn lại trong nang sau khi trứng rụng vẫn còn dính ở buồng trứng và giữ một vai trò quan trọng trong quá trình sinh sản. Chúng phát triển to ra và tăng cường hoạt động tiết dịch để sản sinh ra hoocmon *progesteron*. Toàn bộ nhóm tế bào còn lại của nang trứng sẽ trở thành một cấu trúc tương tự như tuyến gọi là *thể vàng*. Người ta gọi như vậy vì tổ chức mỡ màu vàng che phủ lên vết thương sau khi trứng rụng. Nếu như trứng được thụ tinh thì thể vàng vẫn còn hoạt động trong suốt thời kỳ có thai. Nếu như trứng không được thụ tinh thì sau 10 ngày nó ngừng hoạt động.

29.4. ĐIỀU HOÀ HOOCMON CỦA CHU KỲ KINH NGUYỆT

Cũng như ở nam giới, hoạt động của các cơ quan sinh dục và sự sản sinh ra hoocmon sinh dục chịu sự kiểm soát của thủy triều tuyến yên. Một trong số những hoocmon tương tự như các kích dục tố cũng xuất hiện như ở nam giới nhưng với số lượng khác nhau. Ở nữ giới, hoocmon kích thích nang trứng (FSH) và *hoocmon tạo thể vàng* (luteinizing hormone) (LH) có tác dụng tăng cường tiết hoocmon sinh dục, thúc đẩy trứng phát triển và rụng khỏi buồng trứng.

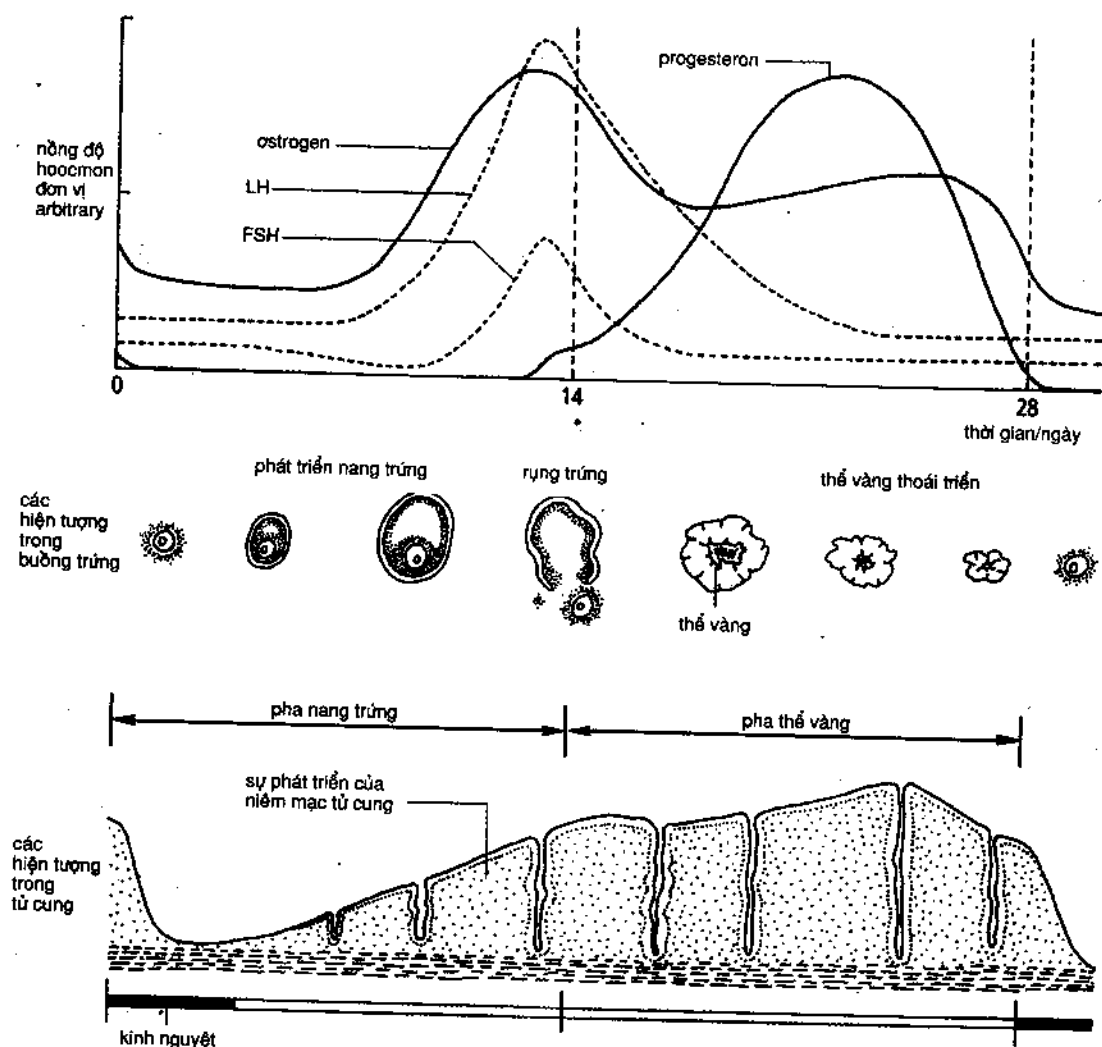
Bản thân tuyến yên lại chịu sự điều hoà của hypothalamus. Hypothalamus lại kích thích giải phóng các kích dục tố dưới tác dụng rất nhiều chất ví dụ như các *yếu tố giải phóng kích dục tố*. Những thay đổi diễn ra trong chu kỳ kinh nguyệt xuất hiện là do những thay đổi mang tính chất chu kỳ về nồng độ của các kích dục tố. Đây là một hệ thống tự điều hoà và thường xuyên kèm theo các cơ chế liên hệ ngược, ví dụ như vùng dưới đồi đáp ứng lại với nồng độ các hoocmon sinh dục nữ estrogen và progesteron trong máu bằng cách sản sinh ra nhiều hơn hay ít đi các yếu tố giải phóng tương ứng tùy theo nhu cầu. Ở đa số phụ nữ, chiều dài của một chu kỳ kinh nguyệt thay đổi trong khoảng từ 24-34 ngày, trung bình là 28 ngày. Một chu kỳ kinh nguyệt trung bình được tóm tắt trong hình 29-8 và có thể được chia thành 2 phần tương đối bằng nhau được gọi là *pha nang* - trước khi trứng rụng và *pha thể vàng* - sau khi trứng rụng. Chúng ta có thể dễ dàng hiểu được trình tự của các hoạt động nếu như so sánh các hiện tượng diễn ra trong buồng trứng và các hiện tượng diễn ra trong tử cung.

Các hiện tượng trong buồng trứng

1. Pha nang trứng : Trong 14 ngày đầu tiên của chu kỳ kinh nguyệt, FSH và LH tác động qua lại với nhau làm cho trứng mau chín và làm cho buồng trứng tiết estrogen. Ở nang trứng, LH làm cho các tế bào vỏ nang tiết testosterone và FSH hoạt hoá các enzym trong tế bào

hạt để chuyển testosterone thành oestrogen. Trong suốt pha nang, nồng độ oestrogen trong máu tăng lên. Oestrogen có mối *liên hệ ngược dương tính* đối với vùng dưới đồi, có nghĩa là nó làm tăng tiết các yếu tố giải phóng và do đó làm tăng quá trình sản xuất LH và FSH ở thùy trước tuyến yên. Sự tăng sản xuất LH và FSH này diễn ra vào khoảng ngày thứ 14 và là nguyên nhân trực tiếp của sự rụng trứng. Nồng độ LH tăng cao kích thích các enzym gây nứt thành buồng trứng và rụng trứng.

2. Pha thể vàng : Sau khi trứng rụng, các nang bào còn lại chuyển sang giữ một vai trò mới, lúc đó chúng trở thành thể vàng và bắt đầu tiết ra hormone progesteron bổ sung vào với oestrogen. Sự có mặt của cả 2 hormone này trong máu có tác dụng tới vùng dưới đồi ngược hẳn so với tác dụng của riêng oestrogen. Sự phối hợp của oestrogen và progesteron có tác dụng *liên hệ ngược âm tính* lên vùng dưới đồi, ức chế việc tiết các yếu tố giải phóng và làm giảm mạnh nồng độ LH và FSH. Không thể có nang trứng phát triển trong khi thể vàng tiếp tục tiết progesteron. Nếu như trứng không được thụ tinh thì thể vàng sẽ teo đi trong vòng 10 ngày kể từ sau khi rụng trứng và chu kỳ kinh nguyệt có thể lặp lại.



Hình 29-8. Tóm tắt các hiện tượng trong chu kỳ kinh nguyệt

Trong trường hợp trứng được thụ tinh thì hoạt động của thể vàng được duy trì trong suốt thời kỳ có thai bởi một hoocmon gọi là *kích dục tố nhau thai người* (human chorionic gonadotrophin) (HCG) do nhau thai tiết ra. Sự có mặt của HCG trong nước tiểu chứng tỏ là đã có thai và đó chính là phương pháp đơn giản để chẩn đoán có thai.

Các hiện tượng trong tử cung

1. Pha nang trứng : Trong pha nang sự tăng nồng độ oestrogen kích thích sự phát triển cơ trơn thành tử cung, tăng cường lớp biểu mô tuyến của tử cung tức là niêm mạc tử cung để chuẩn bị tiếp nhận một cái phôi đang phát triển.

2. Pha thể vàng : Sau khi trứng rụng, progesteron làm cho lớp biểu mô tuyến phát triển, nó tổng hợp và dự trữ glycogen. Hơn nữa có một sự tăng sinh rất mạnh của các mạch máu làm cho niêm mạc tử cung sẵn sàng tiếp nhận trứng vào làm tổ.

Trong điều kiện bình thường, khi không có thai, nồng độ progesteron và oestrogen giảm xuống rất nhanh làm cho cơ tử cung và niêm mạc tử cung co lại trong những ngày cuối của chu kỳ 28 ngày. Một người phụ nữ mất khoảng 50 cm³ máu kinh, đó chính là kết quả của sự co này.

Sự thay đổi nồng độ oestrogen và progesteron còn ảnh hưởng tới các phần khác của đường sinh dục. Các tế bào tuyến ở biểu mô cổ tử cung tiết ra chất nhầy để bôi trơn âm đạo. Oestrogen kích thích các tế bào này sản xuất ra chất nhầy nhưng progesteron lại làm cho chất nhầy trở nên đặc và quánh lại. Ở một số loài động vật có vú, như ở gặm nhấm, sự kiện này có tác dụng tạo ra một nút chất nhầy (nút âm đạo) ngăn chặn không cho vi khuẩn xâm nhập vào tử cung sau khi trứng rụng, vì thế có thể bảo vệ được cho phôi đang phát triển.

Các hoocmon sinh dục nữ tăng cường sự phát triển các đặc điểm sinh dục thứ cấp của nữ giới bao gồm vú và đặc biệt là sự phân bố mỡ và lông trên cơ thể.

Thời kỳ mãn kinh

Khi gần 50 tuổi, buồng trứng của phụ nữ dường như không đáp ứng với nồng độ cao các kích dục tố như FSH và LH. Sự bắt đầu của thời kỳ vô sinh này được gọi là *thời kỳ mãn kinh*. Khi tắt kinh, xuất hiện một sự cân bằng hoocmon mới, trong đó cơ thể người phụ nữ phải qua một loạt những biến đổi khó chịu về sinh lý cũng như về tâm lý. Sự bắt đầu của giai đoạn vô sinh không kèm theo bất kỳ một sự giảm khoái cảm tình dục nào và không có ảnh hưởng tới quan hệ tình dục về sau này. Nam giới không bị mất đi khả năng sinh sản theo cách này, không có sự tương đương về mãn dục ở đàn ông.

Uống thuốc tránh thai

Các viên thuốc tránh thai chứa những chất hoá học tổng hợp có tác dụng tương tự như oestrogen và progesteron. Chúng có mối liên hệ ngược âm tính đối với vùng dưới đồi và ngăn cản sự rụng trứng bằng cách ức chế tiết LH và FSH. Dạng thuốc viên thông thường được dùng hằng ngày, trong suốt ba tuần, bắt đầu từ ngày thứ năm sau khi thấy kinh. Sau đó tạm nghỉ một tuần, trong thời gian đó, sự giảm nồng độ hoocmon sẽ làm cho kinh nguyệt xuất hiện. Bằng cách này chu kỳ kinh nguyệt được duy trì một cách nhân tạo.

Các thuốc thụ thai

Sự phát triển của nang trứng và rụng trứng đôi khi có thể được kích thích ở các buồng trứng "vô sinh" bằng cách tăng nồng độ LH và FSH ở trong máu. Không giống như estrogen và progesteron, các kích dục tố cho đến nay vẫn còn chưa được tổng hợp bằng con đường nhân tạo. Hơn nữa, LH cũng không thể tách chiết được một lượng cần thiết từ các nguồn tự nhiên do đó các kích dục tố nhau thai thường được dùng để thay thế. HCG có tác dụng tương tự như LH và rất dễ thu được từ nhau đàn bà đẻ, FSH xuất hiện với một lượng lớn ở trong máu và trong nước tiểu của những phụ nữ đứng tuổi, sắp sửa bước vào giai đoạn mãn kinh. Nồng độ FSH cao trong giai đoạn này có tác dụng kích thích các buồng trứng suy yếu hoạt động trở lại. FSH có thể tách chiết ra từ máu và nước tiểu của những phụ nữ đang mãn kinh.

30. SỰ SINH SẢN

II. SỰ THỤ TINH, CÓ MANG VÀ ĐẸ

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này, bạn có thể :

- Mô tả được quá trình giao hợp và nêu rõ những biến đổi sinh lý xuất hiện trong lúc khoái lạc.
- Hiểu được cách di chuyển của tinh trùng từ âm đạo đến vị trí thụ tinh.
- Mô tả chi tiết các hiện tượng xảy ra trong quá trình thụ tinh.
- Giải thích các thuật ngữ sau đây: sự phân cắt, túi phôi, sự làm tổ, lông nhung dưỡng bào.
- Nêu được tầm quan trọng của màng đệm, màng ối, túi noãn hoàng và túi niệu.
- Mô tả được cấu trúc của nhau thai.
- Kể được các chức năng của nhau thai.
- Mô tả được các sự kiện đưa tới sự đẻ.
- Vẽ được sơ đồ đơn giản minh hoạ những biến đổi trong tuần hoàn của thai nhi khi đẻ.
- Mô tả được phản ứng tiết sữa và sự điều hoà hoocmon của nó.

30.1. GIỚI THIỆU

Bài 29 mô tả sự hình thành của tinh trùng và trứng, sự điều hoà hoocmon của các quá trình này trong hệ thống sinh dục của người. Bài này mô tả phương pháp mà các giao tử tiếp cận với nhau và sự phát triển tiếp sau đó của trứng đã thụ tinh. Nó còn đề cập đến các hiện tượng kể từ khi thụ tinh cho đến lúc có mang và sinh đẻ kể cả sự chăm sóc của mẹ đối với con.

30.2. SỰ GIAO HỢP

Hành vi sinh sản của động vật có vú cực kỳ phức tạp, bởi vì nó liên quan đến hành vi ve vãn phát triển ở mức độ cao cộng với những cơ chế sinh lý giúp cho sự hợp nhất giữa trứng và tinh trùng. Sự ve vãn có hai tác dụng. Nó làm giảm nguy cơ kết đôi không có lợi, chỉ hạn chế với những con vật khác giới đã trưởng thành và sẵn sàng, vào mùa vụ thích hợp trong năm. Nó còn giúp cho việc lựa chọn những cá thể phù hợp nhất thông qua việc thi đấu lấy bạn tình, do đó thế hệ mới là kết quả của thế hệ cha mẹ đã thích nghi tốt với môi trường xung quanh.

Các yếu tố tâm lý và xã hội trong việc kết bạn giữ vai trò rất quan trọng trong quan hệ sinh sản của người. Tuy nhiên, ở đây chúng tôi muốn đề cập đến một giai đoạn tiếp theo là *sự giao hợp*, đó là hành động đưa tinh trùng vào đường sinh sản của phụ nữ.

Giao hợp có liên quan với sự kích thích các thụ cảm xúc giác ở quy đầu dương vật. Kích thích này sẽ gây ra một loạt các phản xạ tự động bao gồm sự tăng nhịp tim, nhịp thở, và huyết áp. Ở phụ nữ, âm vật và vú cương máu, núm vú và âm vật trở nên cương cứng. Lớp lót âm đạo nhả lại và bắt đầu tiết chất nhầy. Ở nam giới, các tiểu động mạch trong mô xốp của dương vật giãn ra, thể xốp chứa đầy máu và trở nên cương cứng. Đồng thời một lượng nhỏ chất nhầy được tiết ra bởi các tuyến ở đầu dương vật.

Tất cả các phản xạ tự động này đều chịu sự kiểm soát của các trung khu thần kinh cao cấp nằm ở não, do đó ý nghĩ, quang cảnh, âm thanh hay chỉ cần trí nhớ cũng có thể gây ra sự kích thích về tình dục và những hiện tượng sinh lý có liên quan với nó. Ở cả nam và nữ, đỉnh cao của sự kích thích tình dục gọi là sự khoái lạc đều có thể đạt được. Nó có thể được coi là trạng thái giải phóng hoàn toàn về sinh lý và tình cảm có liên quan với sự sung sướng cực độ.

Sự khoái lạc ở nam giới trùng với giai đoạn phóng hay *xuất tinh*. Phóng tinh là một phản xạ tuỷ sống trong đó các ống dẫn tinh và các tuyến phụ (các túi tinh, tuyến Cowper và các tuyến tiền liệt) phóng mạnh các chất chứa trong chúng vào trong niệu đạo bằng một loạt các co bóp nhanh của các cơ. Các tuyến phụ sản sinh ra tinh dịch, nó chứa các đường đơn và một nhóm các chất hoá học gọi là các prostaglandin. Nó kết hợp và hoà loãng với tinh trùng để tạo nên *tinh dịch* xuất ra. Đối với nam giới trung bình mỗi lần xuất ra khoảng 5 cm^3 tinh dịch nhưng số lượng này thay đổi rất nhiều tùy theo từng loài động vật. Loài heo có thể sẽ giữ kỷ lục bởi vì mỗi lần xuất tinh nó phóng ra khoảng 0,5 lít tinh dịch. Sự khoái lạc của phụ nữ được đặc trưng bởi sự co cổ tử cung và âm đạo tương tự như trong trường hợp chúng hoạt động. Không giống như sự khoái cảm của nam giới, khoái cảm ở nữ giới không phải là điều kiện bắt buộc cho quá trình thụ tinh.

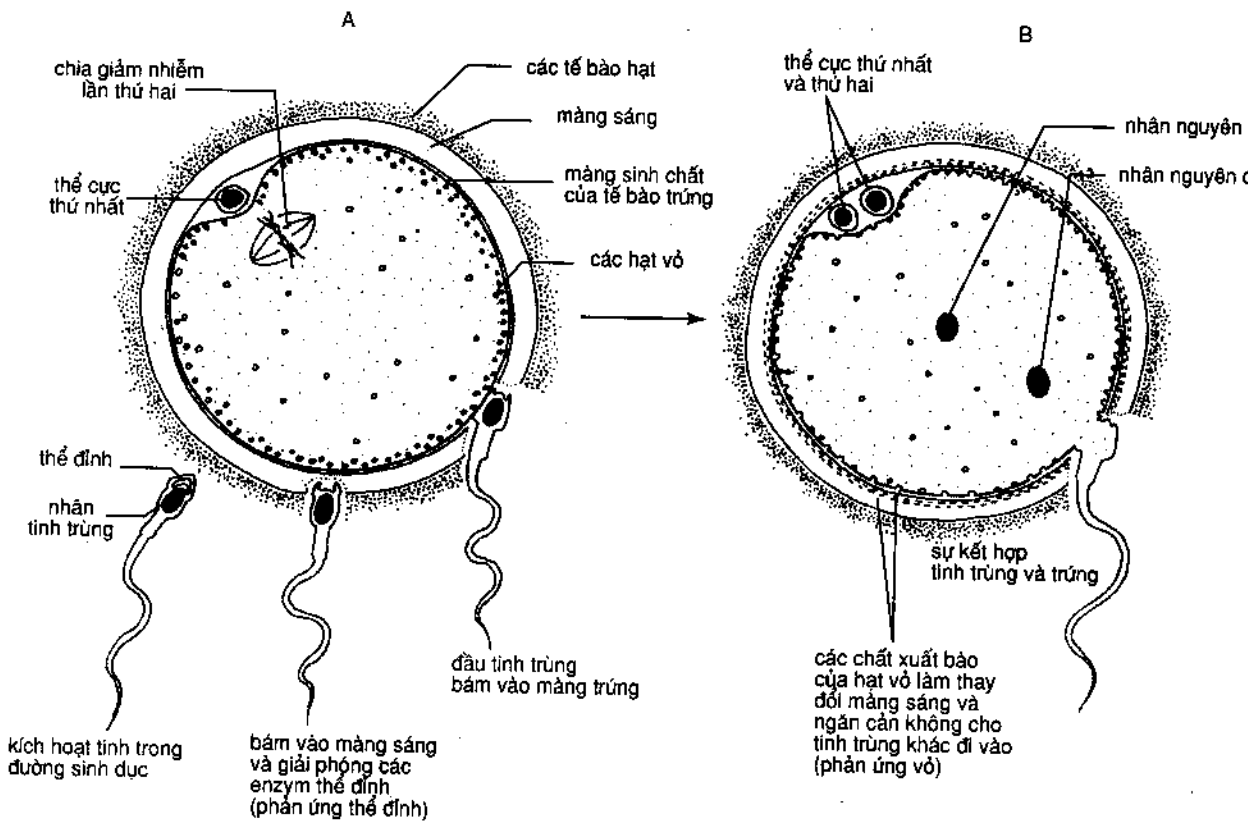
30.3. SỰ VẬN CHUYỂN TINH TRÙNG VÀ QUÁ TRÌNH THỤ TINH

Khi xuất tinh, tinh trùng được bắn thẳng vào cổ tử cung, ở đó chúng được định hướng song song với những chuỗi phân tử dài trong chất nhầy của khu vực này. Điều này giúp cho tinh trùng luôn đi đúng hướng. Tinh trùng có thể đến được vị trí thụ tinh trong lòng ống dẫn trứng trong vòng 5 phút kể từ lúc xuất tinh - nhanh hơn nhiều so với nó có thể tự bơi. Thực tế có lẽ chuyển động bơi tích cực của tinh trùng chỉ quan trọng trong giai đoạn cuối cùng khi tinh trùng xâm nhập vào trong trứng. Sự vận chuyển của tinh trùng qua đường sinh dục nữ chủ yếu là nhờ sự co bóp của tử cung và ống dẫn trứng.

Các chất tiết của các tuyến phụ ở nam giới tức là tinh dịch có chức năng tham gia vào việc vận chuyển tinh trùng. Tính kiềm với $\text{pH} = 7,3$ của tinh dịch đã trung hoà môi trường axit ($\text{pH} = 3,8$) của đường sinh dục nữ và những đường đơn chứa trong tinh dịch cung cấp nhiên liệu cho hô hấp tế bào của tinh trùng, cần thiết cho chuyển động bơi của nó. Hơn nữa người ta cho rằng prostaglandin của tinh dịch làm tăng co bóp của tử cung và ống dẫn trứng và đó chính là sự vận chuyển thụ động tinh trùng.

Trong hàng trăm triệu tinh trùng phóng ra trong một lần xuất tinh chỉ có vài nghìn tinh trùng có thể đến được ống dẫn trứng và chỉ vài trăm là đến được với trứng. Không có bằng chứng chứng tỏ có một sự thu hút về hoá học giữa trứng và tinh trùng. Sự thụ tinh phụ thuộc

vào sự gặp nhau ngẫu nhiên của hai loại giao tử. Các tế bào tinh trùng được kích hoạt cho sự thụ tinh bởi môi trường axit của tử cung và buồng trứng. Môi trường này sẽ tạo ra các lỗ nhỏ ở đầu tinh trùng và qua đó có thể có các enzyme của thể đỉnh giải phóng ra (xem lại hình 29-4). Quá trình này được gọi là quá trình *kích hoạt tinh trùng*.



Hình 30-1. Sự thụ tinh

Những enzyme ở thể đỉnh là những enzyme phân huỷ, chúng giúp cho tinh trùng chuyển động giữa các tế bào hạt và xuyên qua màng sáng (xem hình 30-1A). Khi tinh trùng đến được trứng, nó kết hợp với màng tế bào trứng và chuyển động từ từ vào trong bào tương để lại cái đuôi ở phía sau. Sự xâm nhập của tinh trùng vào tế bào trứng đã kích thích sự phân bào giảm nhiễm lần thứ hai và là lần cuối cùng của nhân tế bào trứng. Nên nhớ rằng trong giai đoạn này, tế bào trứng vẫn là noãn bào bậc 2. Sự phân bào giảm nhiễm lần thứ hai này đã diễn ra theo kiểu phân chia bào tương không đều và làm xuất hiện thể cực thứ hai. Sự thụ tinh kết thúc khi nhân tế bào tinh trùng kết hợp với nhân tế bào trứng và khôi phục lại số lượng nhiễm sắc thể là 46 và tạo nên *hợp tử* (xem hình 30-1B). Chỉ có một tinh trùng có thể xuyên vào trứng. Việc ngăn chặn không cho nhiều tinh trùng xuyên vào trứng (hay sự *đa tinh*) được tiến hành theo cách sau đây: Tế bào tinh trùng gây ra những thay đổi trong màng sinh chất khi chúng xâm nhập vào làm tăng cường giải phóng ion Ca^{2+} trong bào tương của trứng. Sự tăng đột ngột của ion Ca^{2+} gây ra phản ứng vỏ trong đó các túi chất tiết (các hạt vỏ) trong bào tương của trứng sẽ chuyển động về phía màng sinh chất và kết hợp với màng sinh chất, giải

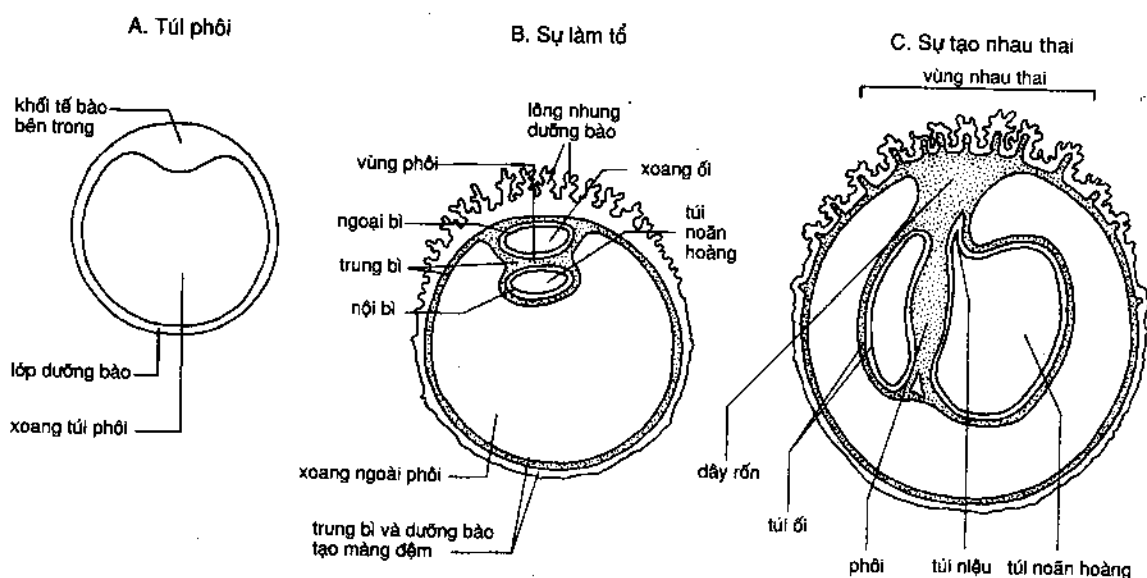
phóng các chất chứa trong đó vào khoảng trống giữa trứng và màng sáng. Các enzym có mặt trong chất tiết này sẽ làm biến đổi màng sáng, do đó các tế bào tinh trùng khác không thể vào được nữa.

Sự thụ tinh có thể diễn ra trong khoảng thời gian tương đối ngắn. Sau khi xuất tinh, tinh trùng có thể sống được 48 giờ, trong khi đó trứng chỉ có thể được thụ tinh trong khoảng 10 - 15 giờ. Hơn nữa để có thể có mang, giao hợp cần phải diễn ra không quá 48 giờ trước khi hoặc 15 giờ sau khi rụng trứng.

30.4. SỰ LÀM TỔ VÀ PHÁT TRIỂN CỦA PHÔI

Khi di chuyển theo vòi trứng đến tử cung, hợp tử phân chia vài lần qua một quá trình gọi là *sự phân cắt*. Sự phân chia này tạo ra một khối hình cầu các tế bào và trong giai đoạn này không có sự tăng về kích thước phôi.

Quá trình biệt hoá tế bào bắt đầu ở giai đoạn có 20 tế bào. Khi đó sẽ thấy một số tế bào lớn hơn các tế bào khác. Ở đây cần phải phân biệt giữa các tế bào hình thành nên thân phôi với các tế bào hình thành nên các màng phôi và nhau thai.



Hình 30-2 Sự hình thành các màng phôi

Trung tâm của khối tế bào bắt đầu xuất hiện xoang chứa dịch lỏng và ít lâu sau nó trở thành một quả cầu rỗng chứa dịch bên trong. Giai đoạn này được gọi là *túi phôi*, ở một phía của túi phôi có một chỗ lõm ra tạo nên bởi một nhóm tế bào mà sau này sẽ trở thành phôi (hình 30-2A). Lớp ngoài mỏng còn lại gọi là *màng đệm* được tạo thành bởi các tế bào gọi là các dưỡng bào mà chức năng của chúng là gắn túi phôi vào thành tử cung. Tất cả sự phát triển này

diễn ra trong vòng bảy ngày đầu tiên kể từ sau khi thụ tinh (ngày thứ 14-21 của chu kỳ kinh nguyệt). Túi phôi trôi tự do trong dịch bên trong tử cung trong khi niêm mạc tử cung tiếp tục tăng sinh dưới ảnh hưởng của progesteron và oestrogen.

Sự làm tổ xuất hiện vào khoảng ngày thứ 7 sau khi thụ tinh, khi đó các dưỡng bào bám vào mặt trong niêm mạc tử cung, nhanh chóng phân chia và phát triển giữa các tế bào niêm mạc tạo nên một sự liên hệ mật thiết giữa mô của phôi và mô mẹ. Những **lông nhung dưỡng bào** này lan rộng và túi phôi bị chìm sâu vào trong niêm mạc tử cung, và cuối cùng được bao bọc bởi các tế bào niêm mạc giàu chất dinh dưỡng. Trong một số tuần đầu tiên, phôi đang phát triển lấy các chất dinh dưỡng bằng cách hấp thu thức ăn và oxy từ những tế bào này, nhưng sau đó ít lâu một cấu trúc chuyên hoá gọi là **nhau thai** đã gánh lấy chức năng dinh dưỡng và trao đổi khí.

Trong khi lông nhung dưỡng bào chìm sâu trong niêm mạc tử cung thì vùng phôi của túi phôi vẫn tiếp tục phân chia và biệt hoá. Đó là một cấu trúc hình đĩa và gồm ba lớp mô khác nhau gọi là **các lá phôi**. Mỗi lá sẽ cho một hệ thống mô riêng khác nhau : Lá phôi ngoài hay **ngoại bì** phát triển và hình thành nên da và hệ thống thần kinh. Lá phôi trong hay **nội bì** phát triển để tạo nên ruột trong khi đó lá phôi giữa hay **trung bì** tạo nên mô cơ, mô liên kết bao gồm xương, sụn và máu.

Có một số túi lõi trông giống hình quả bóng mọc ra từ phôi (xem hình 30-2B và 30-2C). Xuất hiện trước tiên là **màng ối** hay túi ối, nó phát triển như phần kéo dài ra của lá phôi ngoài, ngăn cách phôi với các dưỡng bào của màng đệm. Nó đóng kín một xoang chứa dịch gọi là xoang ối, nó hoạt động như một cái đệm giảm sóc để bảo vệ thai non. Màng phôi thứ hai phát triển từ nội bì phôi. Nó được gọi là **túi noãn hoàng** mặc dù túi noãn hoàng có lúc lớn hơn túi ối, nhưng túi ối vẫn tiếp tục lớn lên và cuối cùng trùm kín hoàn toàn cả túi noãn hoàng (xem hình 30-3A). Lông nhung dưỡng bào và màng đệm vẫn tiếp tục phát triển để tạo thành nhau thai.

Sự phát triển của nhau thai người hoàn toàn khác với những gì quan sát được trên các loài động vật có vú khác. Ở những loài điển hình sự hình thành của nhau thai phụ thuộc vào sự phát triển tiếp của một túi lõi từ nội bì và được gọi là **túi niệu**. Cấu trúc này lớn lên rất nhiều và kết hợp với màng niệu để thay thế nhau thai nguyên thủy mà được hình thành trước đó bởi túi noãn hoàng.

Thật là thú vị khi thấy sự khác nhau giữa các loài thú có nhau thai chính thức và các loài thú có túi với nhau thai sơ đẳng. Thú có túi đẻ ra khi con non chỉ dài có vài cm ; đó là do túi niệu không phát triển và phôi chỉ được đảm bảo bằng nhau thai nguyên thủy với túi noãn hoàng chỉ tồn tại trong một thời gian ngắn.

Nhau thai của người (xem hình 30-3) là một hệ thống đan vào nhau giữa mô mẹ và mô thai. Nó hình thành khi lớp dưỡng bào ăn sâu vào giữa các tế bào của niêm mạc và sau đó phá vỡ các mao mạch của cơ thể mẹ. Lông nhung dưỡng bào nhúng vào các hồ máu hay xoang máu chứa đầy máu mẹ. Các dưỡng bào sinh ra một chất chống đông có tác dụng ngăn chặn không cho máu trong các xoang đông lại. Năm tuần sau khi trứng làm tổ nhau thai đã hình thành khá đầy đủ và các mạch máu phát triển từ lá phôi giữa của phôi đã xâm nhập vào lông

nhưng dưỡng bào để hình thành **lông nhung đệm** là nơi diễn ra quá trình trao đổi nguyên liệu. Các mạch máu này nối với tim và hệ thống tuần hoàn đang phát triển của thai nhi qua **dây rốn**.

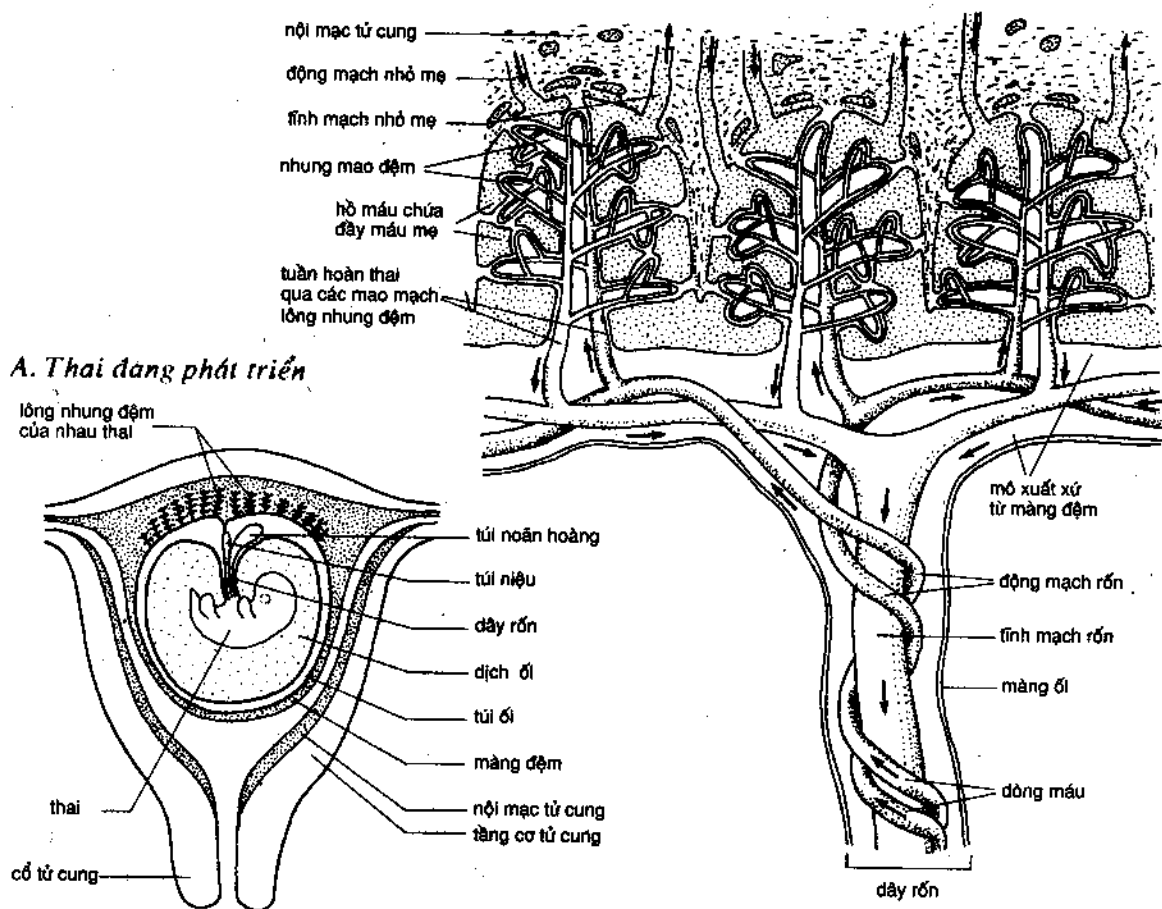
Vào cuối tháng thứ hai tất cả các hệ thống mô chính của phôi đã hình thành. Vào giai đoạn này nó chỉ dài khoảng 2,5 cm và gọi là **thai nhi**. Trong suốt thời kỳ có thai kéo dài 40 tuần, thai lấy các chất dinh dưỡng và oxy từ máu mẹ và thải CO_2 và Urê sang cho mẹ. Sự vận chuyển các chất sẽ được thực hiện dễ dàng hơn bằng cách phá huỷ một phần các dưỡng bào của màng đệm, điều đó giúp cho máu của thai nhi tiến được gần tới máu của mẹ và điều đó cũng rất thuận lợi cho các lông nhung có mặt trên khắp bề mặt của nó. Không có sự tiếp xúc trực tiếp giữa hai hệ thống máu của con và của mẹ. Oxy và CO_2 khuếch tán giữa con và mẹ tùy thuộc vào sự chênh lệch về nồng độ ; oxy khuếch tán vào tuần hoàn thai nhi, CO_2 khuếch tán ra khỏi nó. Sự vận chuyển các chất dinh dưỡng và các chất cặn bã đã được điều hoà một cách tích cực bằng màng nhau thai và yêu cầu chi phí năng lượng cho các dưỡng bào.

Trong khi nhau thai cho các phân tử nhỏ đi qua thì nó lại là hàng rào chắn đối với protein và các phân tử lớn khác, không cho các phân tử lớn này từ thai nhi đi vào dòng máu của cơ thể mẹ. Điều này rất quan trọng bởi vì nó không cho hệ thống miễn dịch của cơ thể mẹ sản sinh ra kháng thể chống lại thai nhi giống như hệ thống miễn dịch của cơ thể loại bỏ bất kỳ một chất ngoại lai khác. Đôi khi có ngoại lệ đối với nguyên tắc này, đó là trong trường hợp có một chất thuộc về nhóm máu được gọi là yếu tố Rhesus (Rh). Như đã giải thích trong bài 19, nếu các kháng nguyên Rh từ thai vào trong máu mẹ Rh(-) thì sẽ tạo ra các kháng thể kháng Rh. Cùng với các kháng thể khác của mẹ, các kháng thể kháng Rh sẽ đi qua nhau thai từ mẹ đến thai nhi và tấn công vào hồng cầu của thai nhi gây ra **bệnh huyết tán ở trẻ sơ sinh**. Mặt khác sự truyền những kháng thể này là bình thường và cần thiết bởi vì chúng đem lại miễn dịch thụ động chống lại một loạt các tác nhân gây bệnh mà cơ thể mẹ đã vốn có. Bằng cách này trẻ em được bảo vệ không bị bệnh nhiễm trùng trong những tháng đầu tiên của cuộc sống cho đến khi hệ thống miễn dịch của chúng được phát triển một cách đầy đủ.

Mặc dầu nhau thai là hàng rào chắn đối với nhiều chất gây hại, một số chất hoá học có hại và các tác nhân gây bệnh có thể từ mẹ đi sang thai nhi được. Các chất nói trên bao gồm các chất độc như chì và DDT, nicotin trong thuốc lá, ma túy và các virus ví dụ như virus sởi của Đức (rubella). Không hiếm những đứa trẻ, con của những bà mẹ nghiện rượu và nghiện ma túy sinh ra đã có những triệu chứng "trầm mặc".

Chức năng dinh dưỡng của tử cung được duy trì trong suốt thời kỳ có thai bởi các hoocmon progesteron và estrogen. Trong hai tháng đầu tiên thể vàng ở buồng trứng bị kích thích bởi HCG để sản sinh ra hai hoocmon trên. HCG được tiết ra bởi các dưỡng bào gắn trên nhau thai. Tuy nhiên sau hai tháng, tự bản thân nhau thai bắt đầu tiết estrogen và progesteron và dần dần trở nên cấu trúc tiết chủ yếu. Nhau thai có một loạt các chức năng : nó là cơ quan dinh dưỡng, bài tiết và trao đổi khí, là hàng rào ngăn bệnh tật và cũng là nơi tiếp nhận các yếu tố miễn dịch. Hơn nữa, nó còn hoạt động như một tuyến nội tiết tiết ra hoocmon điều hoà sự phát triển.

B. Cấu trúc chi tiết nhau thai

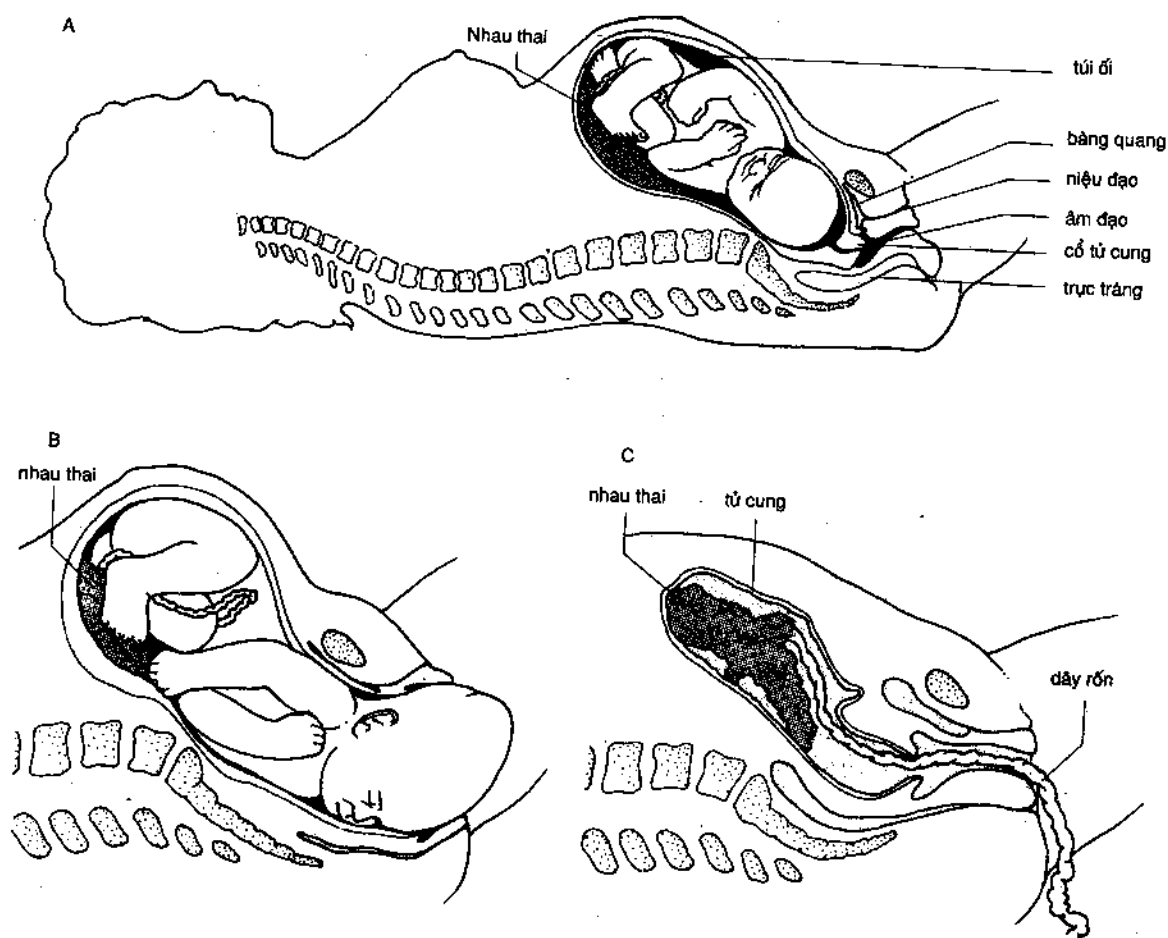


Hình 30-3. Cấu trúc của nhau thai

30.5. SỰ ĐẺ

Sự đẻ là quá trình mà thai nhi đã phát triển đầy đủ được tổng ra khỏi tử cung (xem hình 30-4). Ở người sự sinh đẻ thường xuất hiện từ tuần thứ 38 tới tuần thứ 42 sau khi thụ thai, trung bình vào khoảng 40 tuần. Tử cung co bóp hàng giờ, hàng ngày, thậm chí hàng tuần trước khi sinh để chuẩn bị tổng thai ra, nó giúp cho thai quay đầu xuống dưới, do đó đầu thai nằm sát ngay trên cổ tử cung. Bắt đầu bằng sự co bóp nhịp nhàng của tầng cơ tử đỉnh của tử cung và sau lan xuống dưới. Các co bóp này tăng dần về biên độ và tần số làm cho cổ tử cung mở tới đường kính khoảng 10 cm. Trong giai đoạn này túi ối vỡ ra và dịch ối chảy ra ngoài âm đạo và người ta thường gọi đó là "vỡ ối". Các co bóp mạnh của tử cung kèm theo sự co chủ động các cơ thành bụng của người mẹ có tác dụng đẩy đứa trẻ qua cổ tử cung và âm đạo. Trong giai đoạn này nhau thai vẫn còn bám lấy thai nhi qua dây rốn, nhưng ngay sau khi sinh cả những mạch máu của thai nhi và của mẹ ở nhau thai đều co hoàn toàn và nhau thai tự tách ra khỏi thành của tử cung và được đẩy ra nhờ sự co bóp của tử cung.

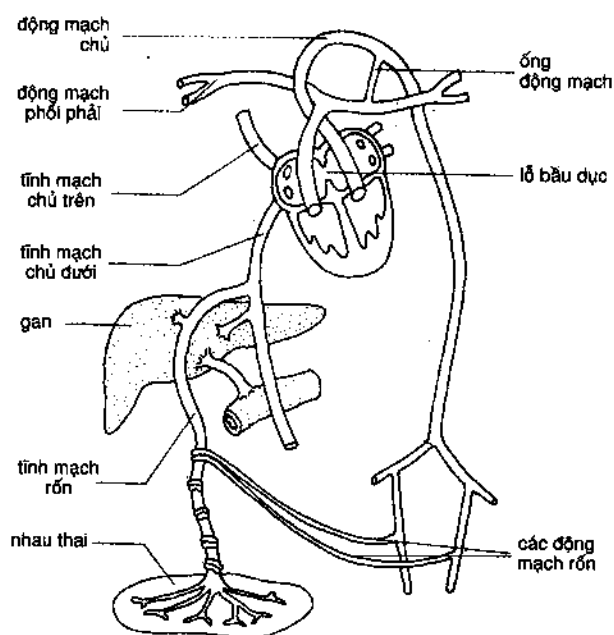
Các cơ chế khơi mào cho sự đẻ cho đến nay chưa được hiểu biết đầy đủ, nhưng rõ ràng là thai giữ vai trò chủ yếu trong việc định ngày sinh cho nó. Trong giai đoạn trước khi sinh, tuyến yên đang phát triển của thai nhi tiết ra hoocmon hướng tuyến trên thận (ACTH), nó tác động lên tuyến trên thận của thai nhi làm tiết ra một hoocmon thứ hai thuộc nhóm glucocorticoid. Hoocmon thứ hai này tác động qua nhau thai gây ra những thay đổi về hoocmon trong cơ thể mẹ. Sự co bóp của tử cung chủ yếu do hoocmon oxytocin gây ra, nó được giải phóng từ thùy sau tuyến yên của cơ thể mẹ. Các prostaglandin cũng có mặt trong máu trong suốt quá trình sinh và cũng chính là nguyên nhân gây ra sự co bóp của tử cung. Có thể là hoạt động của hoocmon kích thích sự đẻ xuất phát từ sự giảm mạnh việc tiết progesteron diễn ra vài ngày trước khi sinh.



Hình 30-4. Các giai đoạn của sự đẻ.

Biến cố lớn nhất của đứa trẻ sau khi sinh là phải thích nghi với một môi trường mới đầy thử thách. Trong vòng vài phút đứa trẻ mất đi chỗ dựa cho chân tay của mình trước đây là dịch ối, mất đi nguồn cung cấp qua máu các chất dinh dưỡng và oxy, hơi ấm và sự bảo vệ trực tiếp của môi trường tử cung. Phổi của nó cho đến khi sinh vẫn xẹp và chứa đầy dịch nay bắt đầu tiếp nhận không khí. Quá trình chuyển hoá của cơ thể bắt đầu phải sử dụng một lượng lớn mỡ và glycogen dự trữ để sinh nhiệt.

Những biến đổi lớn hơn xuất hiện trong máu, hệ thống tuần hoàn và kèm theo những dấu hiệu bên ngoài của sự độc lập. Khi phổi và hệ thống tiêu hóa của trẻ thực hiện các chức năng mà trước đây do nhau thai đảm nhiệm, thì hai kênh tuần hoàn phải được đóng kín lại, đó là **lỗ bầu dục** nối hai tâm nhĩ của tim thai và **ống động mạch** nối động mạch phổi với động mạch chủ. Nguyên nhân của những thay đổi này được giải thích trong hình 30-5. Trong khi mang thai, cả lỗ bầu dục và ống động mạch đều phục vụ đường tuần hoàn tắt không qua phổi, nhưng sau khi sinh chúng cần phải đóng lại để xuất hiện hai vòng tuần hoàn giúp cho sự trao đổi khí được hiệu quả hơn. Một thay đổi diễn ra sau khi sinh cũng xuất hiện ở sắc tố hemoglobin bên trong hồng cầu. Như đã giải thích chi tiết trong bài 18, hemoglobin thai có ái lực cao hơn đối với oxy so với hemoglobin của người lớn, điều đó giúp cho sự vận chuyển oxy từ mẹ sang con. Tuy nhiên điều đó lại bất tiện cho việc trao đổi oxy với không khí và trong một số tuần đầu tiên của cuộc đời, hemoglobin trẻ em được thay thế một cách đáng kể bằng hemoglobin như của người lớn.



Hình 30-5. Những thay đổi trong tuần hoàn thai nhi sau khi sinh.

30-6. CHO CON BÚ VÀ CHĂM SÓC CON

Tất cả các con mẹ của loài động vật có vú đều có thể cho con mình ăn sữa tiết ra từ tuyến vú. Tuyến vú của phụ nữ phát triển dưới ảnh hưởng của estrogen và progesteron. Khi nồng độ các hormone này thay đổi trong chu kỳ kinh nguyệt thì vú cũng thay đổi kích thước một chút. Khi có thai, vú to ra một cách đáng kể, đó là do sự tăng sinh của các mô tiết sữa. Sữa được sản xuất ra từ các tế bào tuyến và được tiết vào nhóm các túi nhỏ được gọi là nang sữa. Các nang nối với nhau bằng các ống dẫn và cuối cùng tập trung vào một điểm ở đầu núm vú.

Sữa được tiết ra từ núm vú do phản xạ kích thích của động tác mút của trẻ. Các cơ quan thụ cảm cảm giác ở núm vú được nối với các dây thần kinh thực vật, có tác dụng tăng cường giải phóng hormone oxytocin ở thùy sau tuyến yên. Oxytocin làm co các cơ nhỏ ở thành ống sữa và mang sữa do đó mà đẩy sữa ra. Mặc dù đây là một phản xạ tự động nhưng nó có thể xuất phát từ các trung khu thần kinh cấp cao của não do đó sữa vẫn có thể tiết ra khi người mẹ nghe thấy con mình khóc.

Sự tiết sữa bị ức chế lúc mang thai, thậm chí cả khi tuyến vú đã phát triển khá lớn, bởi vì việc sản xuất sữa của các tế bào tiết sữa còn yêu cầu phải có sự hoạt động của một hoocmon khác nữa là prolactin. Prolactin được sản xuất ra bởi thùy trước tuyến yên trong thời kỳ có thai nhưng hoạt động của nó bị ức chế bởi nồng độ estrogen và progesteron cao ở thời điểm này nó trở nên hoạt động chỉ ngay trước khi sinh, khi nồng độ của những hoocmon trên giảm xuống.

Sữa đầu tiên mới sản xuất ra được gọi là *sữa non*. Đó là một hỗn hợp rất phong phú của protein, lactoz, bạch cầu, huyết thanh và các kháng thể bảo vệ, đó là nguồn cung cấp tốt nhất các chất bảo vệ giúp cho trẻ thống lại bệnh tật. Sữa người bình thường là một nhũ tương nước chứa mỡ, protein, muối và đường lactoz. Sự tiết sữa còn tiếp tục khi vẫn cho con bú thậm chí trong vòng vài năm, nhưng sự tiết sữa dừng lại ngay sau khi thôi không cho con bú nữa.

Sự chăm sóc con không chỉ là việc cho con ăn và bảo vệ con. Trẻ em cần sự quan tâm của mẹ dài hơn so với các loài động vật có vú khác bởi vì trong thời gian này diễn ra phần lớn quá trình học tập. Đặc biệt quan trọng trong giai đoạn này là sự tiếp nhận ngôn ngữ, đó là kỹ năng giao tiếp giúp cho kiến thức của các thế hệ được tích lũy lại và giúp cho xã hội con người phát triển ở mức cao hơn và phức tạp hơn nhiều so với các loài động vật khác.

Phần C : DI TRUYỀN HỌC VÀ TIẾN HOÁ

31. NHIỆM SẮC THỂ VÀ SỰ PHÂN CHIA TẾ BÀO

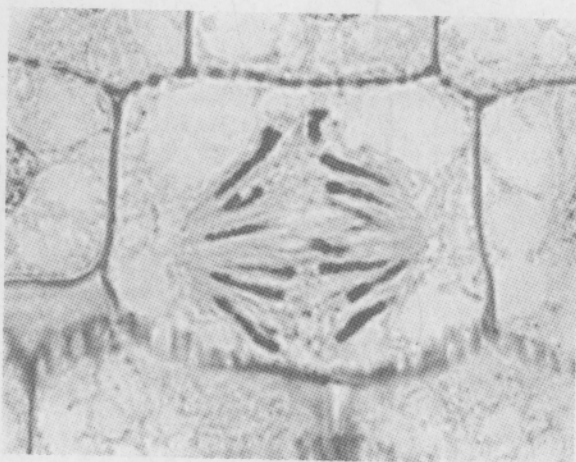
Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này, bạn có thể :

- Giải thích chu kỳ tế bào.
- Mô tả kỳ trung gian và giải thích việc phân chia nó thành các giai đoạn G1, S, G2.
- Vẽ sơ đồ minh hoạ các kỳ của nguyên nhân (phân bào nguyên nhiễm): Kỳ đầu, kỳ trước giữa, kỳ giữa, kỳ sau, kỳ cuối, phân chia tế bào chất.
- Giải thích các sự kiện quan trọng xảy ra trong mỗi giai đoạn phân bào.
- Giải thích các thuật ngữ lưỡng bội và đơn bội.
- Mô tả những nét chính của giảm phân (phân bào giảm nhiễm) dẫn đến việc hình thành giao tử.
- Giải thích sự tiếp hợp và trao đổi chéo.
- Diễn giải một cách ngắn gọn sự tiến hoá của giảm phân.

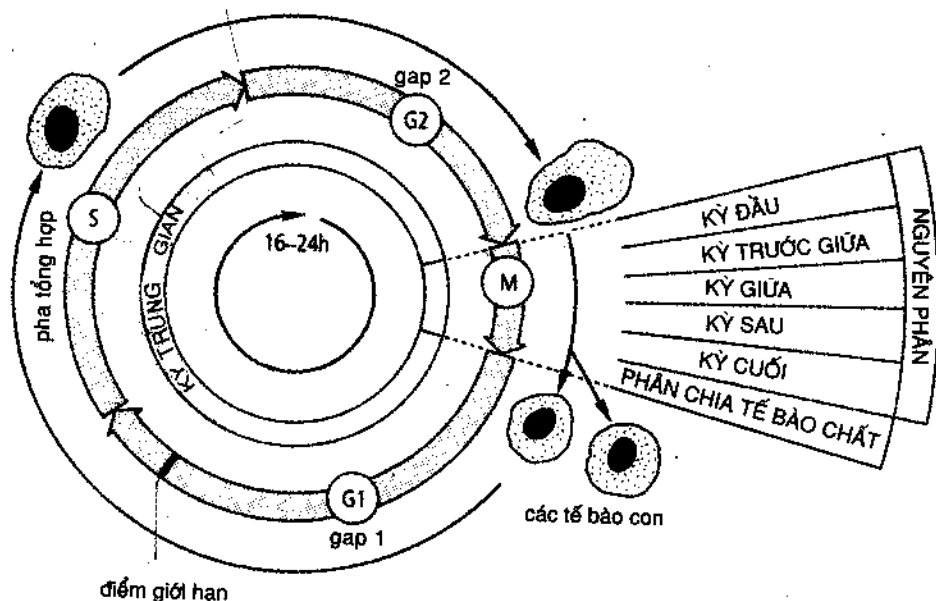
31.1 MỞ ĐẦU

Phân chia tế bào là rất cần thiết cho sự sống còn của mọi cơ thể sống. Sinh sản vô tính và sự sinh trưởng của các tổ chức cơ thể, cả hai đều cần có sự tham gia của nguyên phân, một hình thức phân bào mà nhờ nó các tế bào con được sản sinh ra giống y hệt với tế bào mẹ về mặt di truyền. Sinh sản hữu tính đòi hỏi một kiểu phân bào khác gọi là giảm phân nhờ nó mà có thể tạo ra được các tế bào sinh dục khác nhau về mặt di truyền hay các giao tử. Bài này sẽ mô tả một cách chi tiết các quá trình đó xảy ra trong các tế bào của cơ thể nhân chuẩn.



Nguyên phân trong một tế bào dầu rế hành

31.2 CHU KỲ TẾ BÀO



Hình 31-1. Chu kỳ tế bào

Nhiều tế bào của cơ thể đa bào phải qua một trình tự các giai đoạn nhất định, cuối cùng là phân bào để hình thành nên các tế bào mới. Quá trình đó được gọi là chu kỳ tế bào như ta thấy trên hình 31.1. Các giai đoạn trong chu kỳ tế bào như sau :

Kỳ trung gian

Trong kỳ trung gian, tế bào hoạt động trao đổi chất mạnh và có khả năng tổng hợp các protein cũng như ADN mới. Kỳ trung gian giúp cho tế bào tăng trưởng, thể hiện ở chỗ tăng khối lượng chất khô do các hợp chất hữu cơ mới được sản sinh. Đầu kỳ trung gian nhân của tế bào mới chứa một lượng nhiễm sắc thể cố định. Mỗi nhiễm sắc thể là một phân tử ADN riêng rẽ, rất dài, liên kết với các protein histon để tạo thành một chất bất màu đậm gọi là **chất nhiễm sắc**. Số lượng nhiễm sắc thể trong mỗi tế bào cơ thể của một loài là cố định và đặc trưng cho loài đó. Thí dụ, tế bào cơ thể người chứa 46, tế bào chuột chứa 40, tế bào cây đậu lá rộng chứa 12 nhiễm sắc thể.

Trong nhân tế bào ở kỳ trung gian, các nhiễm sắc thể không co xoắn nên chúng tồn tại ở dạng các sợi dài mảnh vì thế ta chỉ có thể nhìn thấy chúng dưới kính hiển vi điện tử. Các sợi nhiễm sắc thể lúc này bao gồm chủ yếu các **thể nhân (nucleosome)**, là những đoạn ADN dài chừng 200 cặp bazơ, mỗi đoạn quấn quanh một "hạt" protein histon (trình bày trong bài 8).

Tại một thời điểm nhất định, chỉ có một lượng nhỏ ADN của tế bào được sao chép thành các ARN thông tin dùng cho quá trình tổng hợp protein. Trong các vùng sao chép, ADN được giãn xoắn hoàn toàn, do đó quá trình phiên mã có thể xảy ra trong nhân tế bào, còn có một

hoặc nhiều cấu trúc hình cầu gọi là **nhân nhỏ**, chịu trách nhiệm sản sinh ra ARN riboxom, ARN vận chuyển và một số protein riboxom. Mỗi nhân nhỏ được hình thành quanh một vùng đặc biệt của nhiễm sắc thể được gọi là **miền tạo** (hay tổ chức) **nhân nhỏ**.

Kỳ trung gian được chia thành 3 giai đoạn nhỏ là G1 (gap 1), S (synthesis) và G2 (gap 2) như ta thấy trên hình 36.1. Độ dài của G1 rất biến động và chính nó quy định số lần phân chia của tế bào trong các mô khác nhau. Đến cuối giai đoạn G1, chỉ một số tế bào nhất định mới qua điểm khùng hoảng được gọi là điểm giới hạn. Khi qua thời điểm này tế bào mới được quyền tiếp tục hoàn thành chu kỳ tế bào để tạo nên hai tế bào mới mà không quan tâm đến điều kiện ngoại cảnh. Bất cứ tế bào nào không qua điểm giới hạn đều không có khả năng phân chia. Ở hầu hết các sinh vật, những tế bào của các mô đã biệt hoá đều mất khả năng phân chia và phải dừng lại ở giai đoạn G1. Khi những tế bào biệt hoá chết đi, thì chúng sẽ được thay thế bằng những tế bào mới hình thành từ các tế bào chưa biệt hoá, gọi là các **tế bào mầm**.

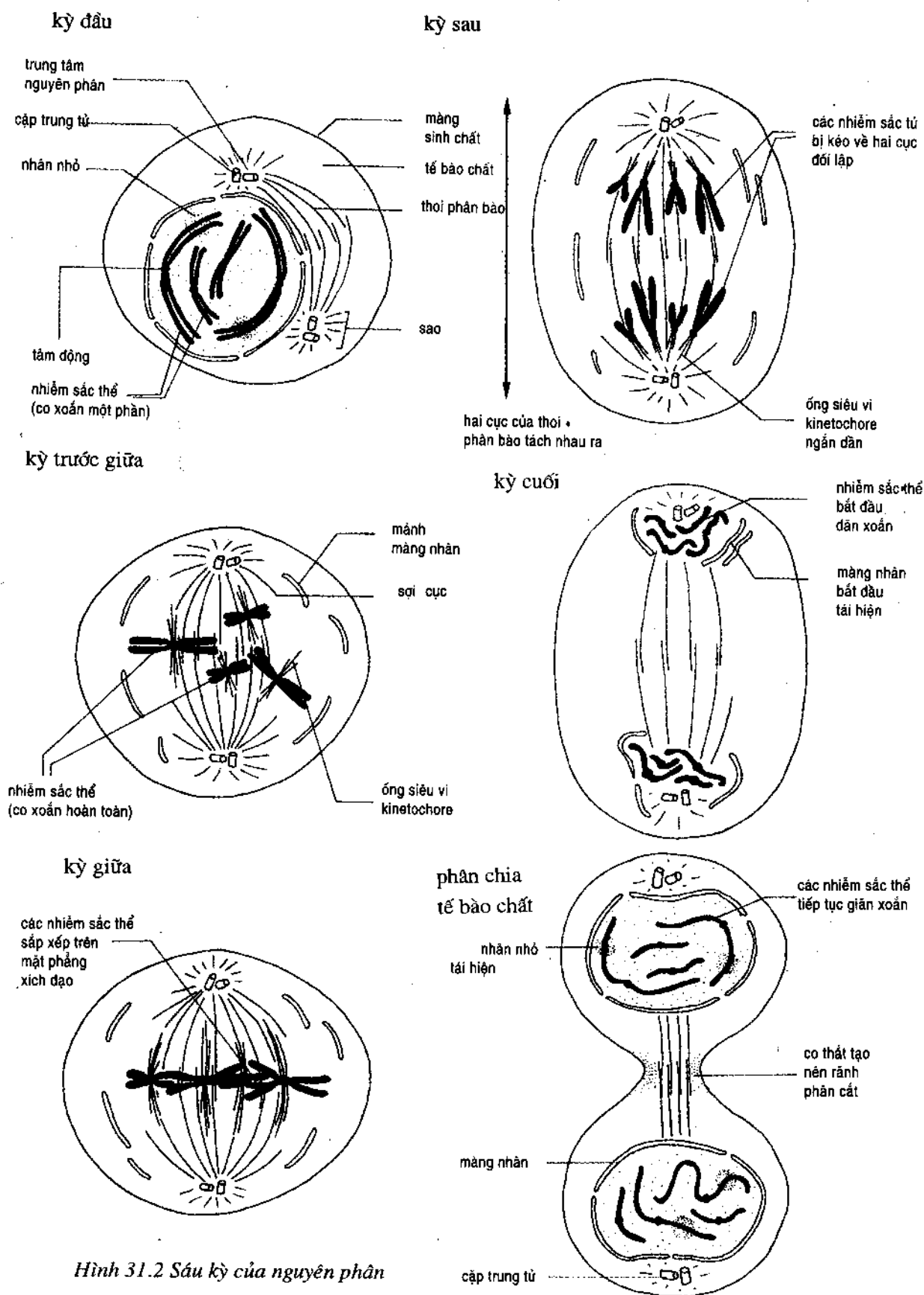
Độ dài của giai đoạn S và G2 ít biến đổi hơn. Có hai sự kiện quan trọng xảy ra trong giai đoạn S hay giai đoạn **tổng hợp**. Một là, toàn bộ ADN của tế bào được **tái bản** theo kiểu bán bảo thủ như đã mô tả ở bài 8. Khi hoàn thành sự tái bản, mỗi nhiễm sắc thể chứa hai phân tử ADN giống hệt nhau, cái nọ nằm cạnh cái kia. Quá trình tái bản này cung cấp hai bộ thông tin di truyền hoàn chỉnh để truyền lại cho các tế bào con. Sự kiện thứ hai là sự nhân đôi **trung tử**, một cấu trúc sau này sẽ đi về hai cực tế bào giúp hình thành nên thoi phân bào mặc dầu chức năng chính xác của chúng còn chưa được biết rõ.

Giai đoạn G2 giúp tế bào chuẩn bị những khâu cuối cùng cho phân bào như tổng hợp **histon** và các **protein của thoi** phân chia.

Kỳ trung gian thường chiếm ít nhất 99% độ dài chu kỳ tế bào. Các sự kiện còn lại tập trung chủ yếu vào quá trình phân bào vốn chỉ kéo dài chừng 1 đến 2 giờ được ký hiệu là **pha M**. Pha phân bào này được chia thành 6 kỳ : **Kỳ đầu, kỳ trước - giữa, kỳ giữa, kỳ sau, kỳ cuối** và cuối cùng là **phân chia tế bào chất**. Khi nói đến nguyên phân người ta thường chỉ kể đến 5 kỳ liên quan giai đoạn phân chia nhân. Kỳ thứ sáu chỉ sự phân chia tế bào chất và sự hình thành nên hai tế bào con. Cũng cần lưu ý là ở nhiều cơ thể như nấm (bài 46), nguyên phân không kèm theo phân chia tế bào chất. Các sự kiện xảy ra trong 6 kỳ trên được tóm tắt trong hình 31.2.

Kỳ đầu

Sự chuyển tiếp từ G2 sang kỳ đầu không phải là một sự kiện được xác định rõ ràng. Các nhiễm sắc thể từ từ co xoắn nên ngắn lại và dầy lên vì thế ta có thể nhìn thấy chúng dưới kính hiển vi quang học. Mỗi nhiễm sắc thể lúc này có thể nhìn thấy rõ gồm hai **nh nhiễm sắc tử** chị em gắn với nhau bằng một cấu trúc gọi là **tâm động** (centromer). Hai nhiễm sắc tử, tương ứng với hai phân tử ADN giống hệt nhau được sản sinh ra trước đó trong giai đoạn S. Mỗi nhiễm sắc tử chứa một phân tử ADN, và phân tử nọ là bản sao chính xác của phân tử kia. Quá trình co xoắn cứ tiếp tục, nhân nhỏ teo lại và cuối cùng biến mất mặc dầu các **miền tạo nhân nhỏ** là những vùng nhiễm sắc thể chịu trách nhiệm tạo nhân nhỏ có thể vẫn tồn tại và nhìn rõ trong suốt quá trình phân bào.



Hình 31.2 Sáu kỳ của nguyên phân

Kỳ đầu cũng còn có điểm đặc trưng với quá trình tạo *ống siêu vi*, sắp xếp chúng thành một cấu trúc mà ta vẫn gọi là *thoi phân bào* (xem hình 31.2).

Bắt đầu vào kỳ đầu, ống siêu vi tế bào chất - những cấu trúc tạo nên bộ khung tế bào (như mô tả trong bài 7) vẫn còn ở trạng thái gầy vụn, nhờ thế mà tế bào có dạng hình cầu. Việc phân rã thoi phân chia như thế, đã cung cấp "nguồn" phân tử *tubulin* để sau này lắp ráp thành các vi ống mới. Những vi ống đầu tiên xuất hiện được gọi là các *sợi cực*. Chúng toả ra từ một đôi *trung tâm phân bào*. Các trung tâm này di chuyển một cách chậm chạp về các cực của tế bào. Ở các tế bào động vật còn có một cấu trúc gọi là *sao* được hình thành ở mỗi đầu của thoi phân bào với các sợi toả ra mọi hướng. Trong mỗi trung tâm phân bào còn có một *đôi trung tử*. Các chức năng chính xác của chúng còn có nhiều nghi vấn, vì trong các thí nghiệm nuôi cấy tế bào, quá trình phân bào vẫn diễn ra bình thường thậm chí cả khi các trung tử bị tia laze huỷ diệt. Trong các tế bào thực vật, trung tâm phân bào không thật rõ nét, ở đây không có sao và trung tử thì hoàn toàn không có. Như vậy trung tử cũng không phải là cấu trúc trực tiếp cần thiết cho việc hình thành thoi phân bào.

Kỳ trước giữa

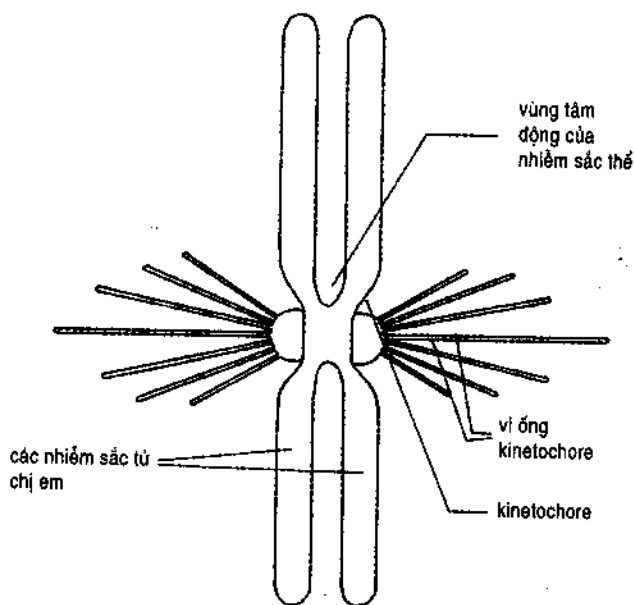
Kỳ trước giữa bắt đầu với sự tan rã đột ngột của màng nhân. Thoi phân bào dần dần tiến về trung tâm tế bào. Tâm động (centromer) của mỗi nhiễm sắc thể hình thành nên *thể động (kinetochore)* (hình 31.3). Các cấu trúc này nằm ở cả hai phía của nhiễm sắc thể, vì thế ống siêu vi của chúng hay *sợi thể động* hướng được về hai phía đối lập và tương tác với thoi phân bào, kích thích sự di chuyển rung động (hay chuyển động rung) của nhiễm sắc thể.

Kỳ giữa

Các nhiễm sắc thể ở vào kỳ này được sắp xếp sao cho tâm động của chúng nằm ở mặt phẳng xích đạo của tế bào. Mặt phẳng sắp xếp các nhiễm sắc thể này được gọi là *phiến trung kỳ*. Các ống siêu vi kinetochore nằm song song với thoi phân bào kéo căng các nhiễm sắc thể về các cực đối lập của tế bào. So với các kỳ khác, kỳ giữa kéo dài khá lâu.

Kỳ sau

Kỳ sau bắt đầu khi kinetochore ở mỗi tâm động đột ngột tách ra. Các sợi kinetochore lúc này trượt về các cực đối lập của thoi phân chia làm tách rời các nhiễm sắc tử. Đồng thời các thoi phân bào dài dần ra. Cơ sở hoá sinh của sự di chuyển này còn chưa được hiểu



Hình 31-3. Nhiễm sắc thể kỳ trước - giữa

biết hoàn toàn. Tuy nhiên, kết quả cuối cùng là hình thành nên hai nhân tế bào con, cái nọ giống y hệt cái kia về mặt di truyền. Lưu ý rằng, cả hai nhân con mỗi nhân đều chứa một nhiễm sắc tử của mỗi nhiễm sắc thể mẹ. Hai nhân hoàn toàn y hệt nhau vì chính mỗi nhiễm sắc tử là phân tử ADN tái bản từ phân tử kia.

Kỳ cuối

Màng nhân hình thành trở lại, các nhiễm sắc thể bắt đầu giãn xoắn. Nhân nhỏ tái xuất hiện.

Phân chia tế bào chất

Sự phân chia tế bào chất đôi khi còn được gọi là sự **phân cắt** là một quá trình phân chia tế bào chất để hình thành nên hai tế bào con. Nó thường được bắt đầu trước khi hoàn tất sự phân chia nhân, mà cụ thể là vào cuối kỳ sau hoặc kỳ cuối. **Rãnh phân cắt** tại mặt phẳng xích đạo của tế bào chất thắt sâu dần cho tới khi tế bào đứt làm đôi (hình 31.2). Lực cần thiết cho quá trình phân cắt này, được sản sinh ra do sự tương tác của actin - myosin giống như trong quá trình co cơ.

31.3. GIẢM PHÂN

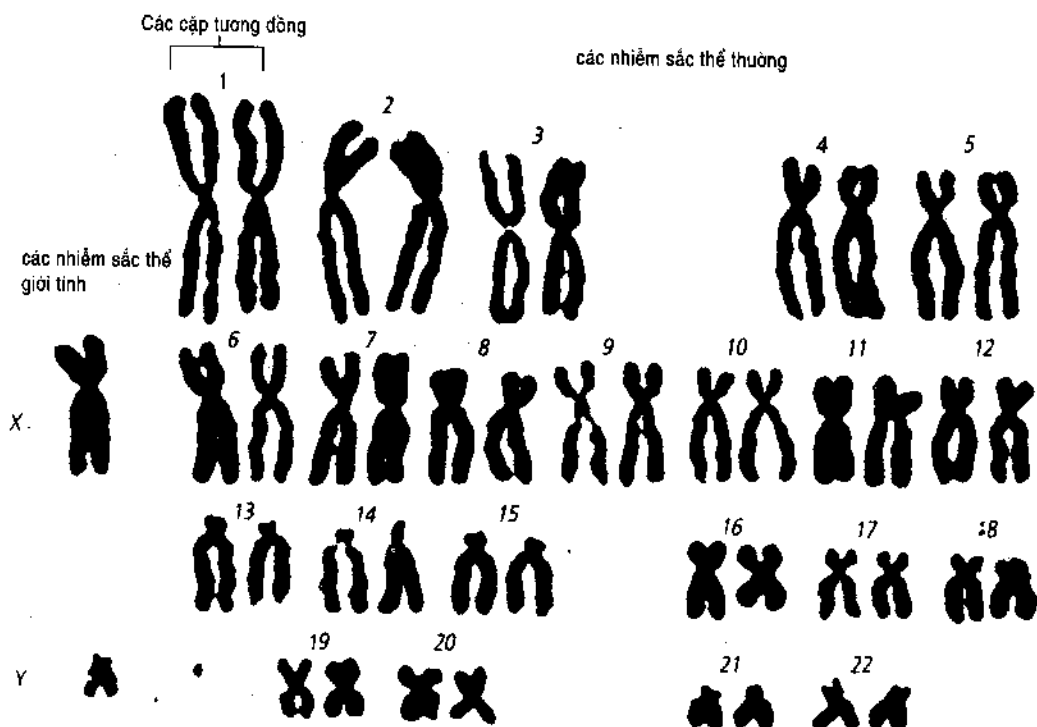
Để hiểu quá trình giảm phân, chúng ta phải hiểu rõ chức năng của nó. Trong khi nguyên phân sản sinh ra các tế bào giống hệt nhau về mặt di truyền, phục vụ quá trình tăng trưởng và sinh sản vô tính, thì giảm phân chỉ có giá trị đối với các cơ thể sinh sản hữu tính. Trừ một số ngoại lệ mà ta sẽ đề cập sau, các tế bào được sản sinh do giảm phân đều là các tế bào sinh dục hay giao tử.

Trong tất cả các tế bào sắp xảy ra giảm phân, bộ nhiễm sắc thể của chúng đều là lưỡng bội ($2n$). Tinh nguyên bào và noãn nguyên bào người chứa 46 nhiễm sắc thể như các tế bào cơ thể bình thường. Những nghiên cứu sâu về bộ nhiễm sắc thể đã phát hiện ra rằng, các nhiễm sắc thể người có thể xếp thành 23 cặp nhiễm sắc thể tương đồng (hình 31.4). Trong đó có hai mươi hai đôi nhiễm sắc thể mà các thành viên của mỗi cặp giống hệt nhau về hình dạng và kích thước. Người ta gọi chúng là các **nhiễm sắc thể thường**. Đôi còn lại là các **nhiễm sắc thể giới tính**. Một điều cần lưu ý là, mặc dầu nhiễm sắc thể giống nhau nhưng hai nhiễm sắc thể tương đồng không nhất thiết phải giống hệt nhau về mặt di truyền. Số lượng nhiễm sắc thể đơn bội trong các giao tử được ký hiệu là n , đúng bằng nửa số lưỡng bội, các giao tử của người, mỗi tế bào đều chứa từng thành viên của 22 đôi nhiễm sắc thể thường, cộng với một nhiễm sắc thể giới tính. Sự kết hợp của các giao tử đực và cái khi thụ tinh giúp phục hồi số lượng nhiễm sắc thể lưỡng bội. Vì thế, các tế bào cơ thể của hậu thế vẫn chứa 46 nhiễm sắc thể.

Hình 31.5. cho thấy sự so sánh giữa giảm phân và nguyên phân, trong đó ta thấy giảm phân gồm hai lần phân bào riêng biệt. Hai lần phân bào này có nhiều nét tương tự, tuy nhiên, trong kỳ đầu của giảm phân I có thêm hai quá trình ảnh hưởng rõ rệt đến kết quả của giảm phân. Đó là :

1. Tiếp hợp

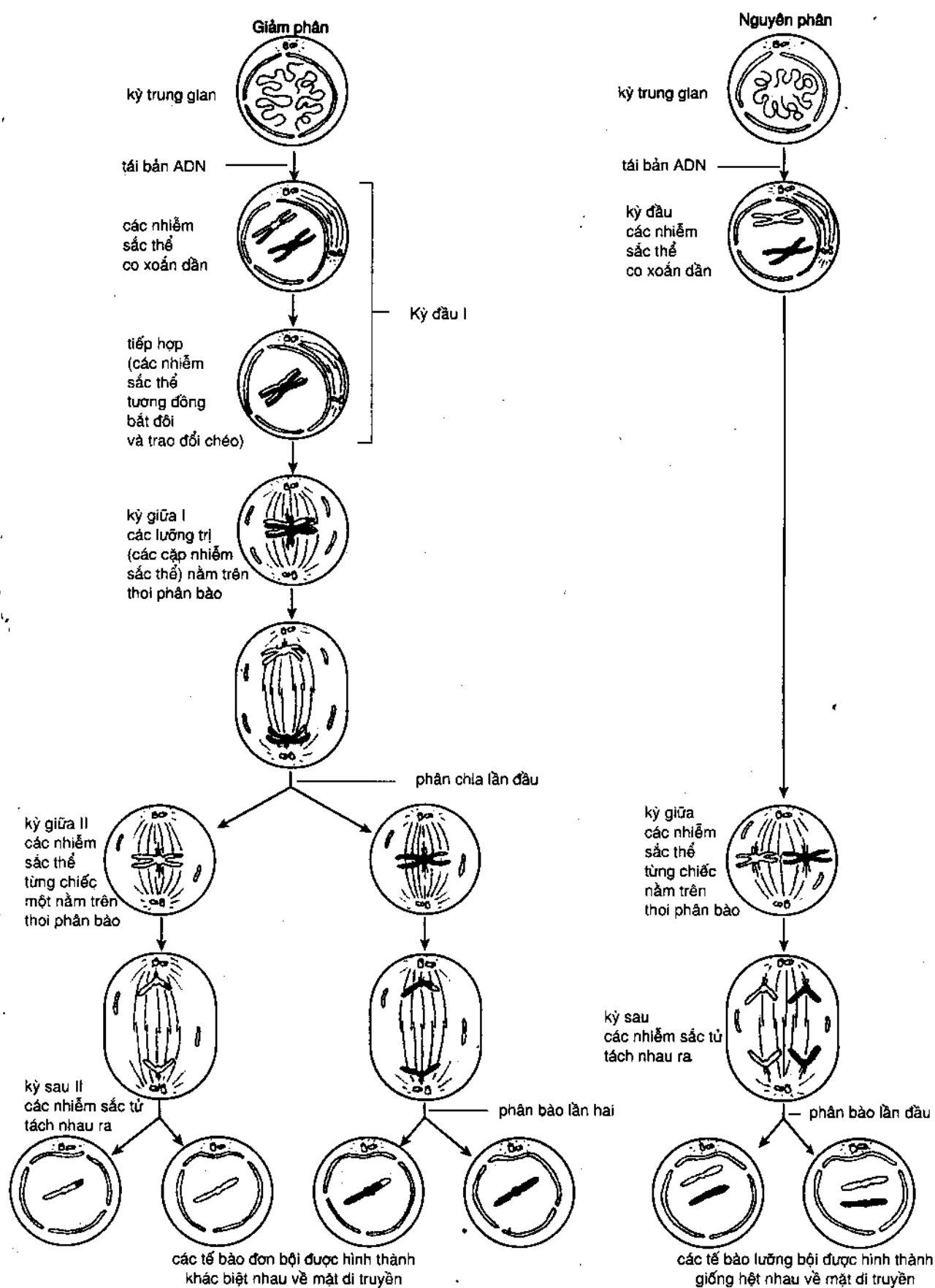
Là sự bắt cặp giữa hai nhiễm sắc thể tương đồng để tạo nên một cấu trúc gọi là **lưỡng trị**. Khi sự tiếp hợp hoàn tất, các nhiễm sắc thể tương đồng được gắn với nhau dọc theo chiều dài của chúng.



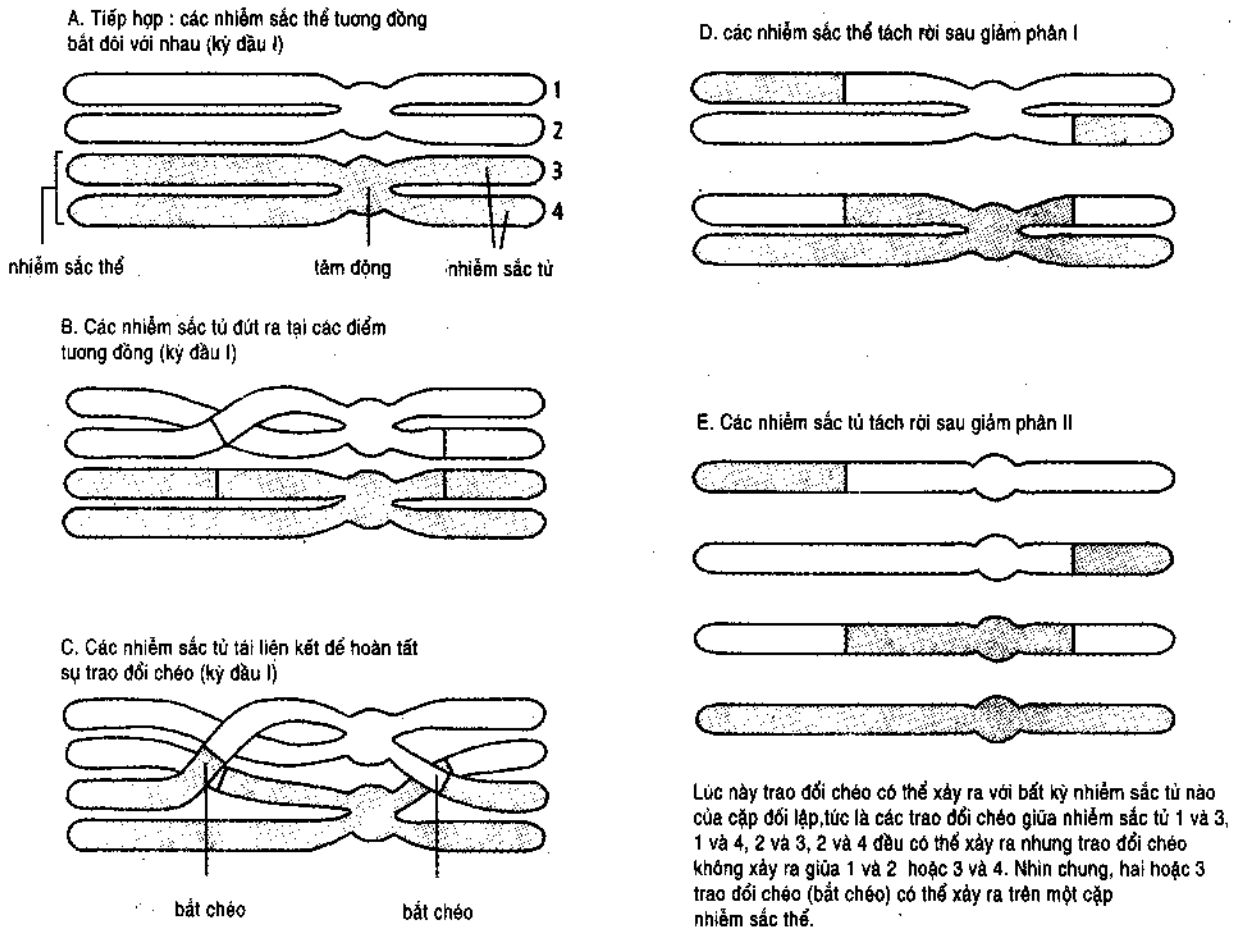
Hình 31.4. Bộ nhiễm sắc thể của nam giới (nhân đồ)

2. Trao đổi chéo

Trao đổi chéo hay sự **hình thành các bất chéo**, xảy ra sau khi nhiễm sắc thể tương đồng tiếp hợp với nhau. Trong quá trình này, các nhiễm sắc tử đứt ra và nối tại các điểm tương ứng. Vì thế, nguyên liệu di truyền được trao đổi giữa các nhiễm sắc tử với nhau (hình 31.6). Trao đổi chéo là một sự kiện ngẫu nhiên dẫn đến tái tổ hợp di truyền và vì thế làm nảy sinh các tổ hợp gen mới. Trao đổi chéo có thể xảy ra bất cứ nơi nào trên nhiễm sắc thể. Nói chung, có 2 hoặc 3 bất chéo được hình thành trên mỗi cặp nhiễm sắc thể người trong quá trình tạo thành giao tử. Các giao tử chứa tổ hợp gen mới được gọi là kiểu **tái tổ hợp**. Kỳ đầu giảm phân I, thường kéo dài vài ngày. Ở cuối giai đoạn này, các nhiễm sắc thể trở nên cuộn xoắn hoàn toàn và **giải tiếp hợp**, do đó chúng chỉ còn dính với nhau ở vị trí bất chéo mà thôi. Các kỳ tiếp theo của giảm phân I làm tách rời các thành viên của từng cặp nhiễm sắc thể tương đồng. Cần lưu ý rằng, ở đây là tách ra nguyên các nhiễm sắc thể, mỗi cái bao gồm 2 nhiễm sắc tử chị em, được phân chia đều cho các tế bào con ngay sau lần phân chia thứ nhất. Lần phân chia thứ hai, được gọi là giảm phân II, rất giống với nguyên phân, giúp phân chia các nhiễm sắc tử để tạo nên 4 tế bào giao tử đơn bội (hình 31.6).



Hình 31.5. So sánh giữa giảm phân và nguyên phân



Hình 31.6. Trao đổi chéo

31.4. SỰ TIẾN HOÁ CỦA GIẢM PHÂN

Trong quá trình tiến hoá, các cơ chế của giảm phân đã tạo ra hàng loạt những điều kiện thuận lợi cho sự tái sắp xếp và truyền thông tin di truyền trong sinh sản hữu tính.

Các tế bào nhân chuẩn đầu tiên sinh sản vô tính và rõ ràng chúng là những tế bào đơn bội. Do vậy, chúng chỉ có mỗi một bản sao của một gen cho mỗi tính trạng. Ở các cơ thể như vậy, mỗi thay đổi hay **đột biến** trong gen sẽ đều trực tiếp ảnh hưởng đến sự sống còn của chúng. Các đột biến bất lợi có thể gây chết, trong khi những đột biến có lợi lại có được ưu thế rõ rệt. Các quần thể sinh vật có các đặc tính có lợi sẽ cạnh tranh với nhau, nhưng ngoại trừ các đột biến lặp lại, sẽ không có cách nào kết hợp được các tính trạng có lợi vào trong cùng một cá thể. Quá trình tiến hoá xảy ra chậm chạp, vì đột biến là một quá trình ngẫu nhiên và các đột biến có lợi thường rất hiếm khi xảy ra. Dung hợp các tế bào đơn bội, có thể làm xuất hiện một kiểu cơ thể mới có hai nhân khác biệt nhau về mặt di truyền. Những cá thể này có thể kết hợp các tính trạng có lợi của các dòng "bố mẹ" và do đó có được một ưu thế chọn lọc rõ rệt. Hơn thế, vì lúc này chúng có hai gen cho một tính trạng nên cơ thể mới sẽ được bảo vệ trước

những đột biến có hại xảy ra sau này. Như vậy, mỗi bản sao của một gen có thể đột biến theo cách khác nhau, mà không sợ làm mất sức sống, để rồi cuối cùng có thể làm xuất hiện một chức năng hữu ích mới, quá trình tương tự như vậy vẫn xảy ra ở các loài nấm, mà nhiều loài trong số đó hiện vẫn tồn tại dưới dạng các cá thể **hai nhân** (bài 46).

Thoạt đầu hai nhân trong một tế bào có thể phân chia riêng biệt, nhưng trong quá trình tiến hoá, hai nhân sau đó dung hợp với nhau vì thế hai bộ nhiễm sắc thể cùng gắn trên một thoi phân bào trong nguyên phân và hình thành nên một cơ thể lưỡng bội thực thụ.

Giảm phân, đầu tiên có thể được tiến hoá nhờ có được sự thích ứng trong việc sản sinh ra hậu thế đơn bội khác biệt nhau về mặt di truyền, có khả năng sinh sản nhanh. Sự dung hợp sau đó của các tế bào đơn bội được gọi là sự **thụ tinh** hay **hợp giao**, hoàn tất một chu kỳ các sự kiện quan sát thấy trong tất cả các sinh vật sinh sản hữu tính. Sự biến đổi về thời gian giảm phân và thụ tinh làm xuất hiện các kiểu chu kỳ sống khác nhau như đã giải thích trong bài 51.

Các bài còn lại của phần này sẽ trình bày ý nghĩa của giảm phân đối với sự di truyền để rồi sau này xem xét tiếp các chủ đề quan trọng của di truyền học quần thể và tiến hoá.

32. CÁC PHƯƠNG THỨC DI TRUYỀN

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này, bạn có thể :

- Mô tả kỹ thuật thực nghiệm mà Mendel đã dùng để lai các dạng đậu vườn khác nhau.
- Phát biểu định luật phân ly và dùng sơ đồ minh họa sự phân ly của các alen để giải thích kết quả của phép lai một tính trạng.
- Nhận xét về mối quan hệ giữa gen và nhiễm sắc thể.
- Giải thích sự cần thiết của phương pháp lai phân tích và cho biết phương pháp này được ứng dụng ra sao.
- Sử dụng ví dụ về sự di truyền nhóm máu ABO ở người để giải thích đa alen (multiple alleles) có nghĩa là gì.
- Định nghĩa alen đột biến và nhận xét về sự di truyền các tính trạng đột biến.
- Phát biểu định luật phân ly độc lập và giải thích cặn kẽ kết quả lai hai tính trạng.
- Định nghĩa ngắn gọn các thuật ngữ được sử dụng sau đây: nhân giống thuần chủng, tính trạng tương phản, trội, lặn, alen, kiểu hình, kiểu gen, đồng hợp tử, locut, đồng trội, tác nhân đột biến, thể mang, kiểu tái tổ hợp.

32.1. GREGO MENDEL (GREGOR MENDEL)

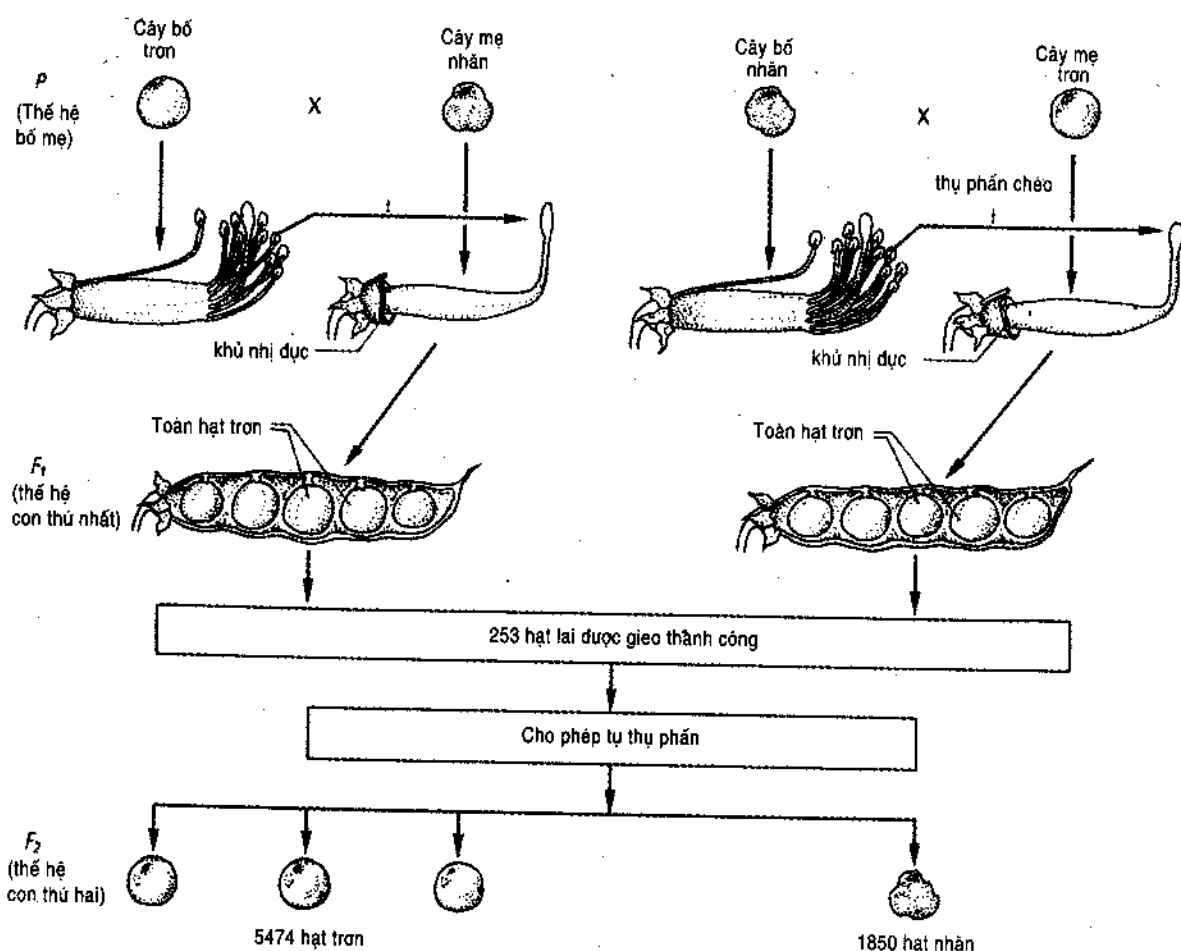
Môn học về phương thức di truyền gọi là *di truyền học*, hàng trăm năm nay đã trở nên rất quan trọng. Từ thời tiền sử của nền nông nghiệp các nhà chọn giống động vật và thực vật đã cố gắng cải tiến các giống cây, con của mình bằng cách *nhân giống có chọn lọc*, nhằm mục đích kết hợp các đặc điểm tốt nhất của các giống hoặc các dạng khác nhau vào một cơ thể. Quá trình đó gọi là quá trình *thuần dưỡng*. Cho đến cuối thế kỷ 19 công việc này vẫn chỉ là một việc làm mò mẫm vì rằng cơ chế di truyền còn chưa được biết rõ.

Các quy luật di truyền cơ bản, đầu tiên được *Grego Mendel* phát hiện ra. Ông là một thầy tu ở Brno (nay thuộc nước cộng hòa Sec). Mendel đã chọn đậu vườn - *Pisum sativum* để nghiên cứu. Bắt đầu từ năm 1856, ông đã tiến hành nhiều thí nghiệm lai các dạng đậu khác nhau. Ông đã thành công rực rỡ trong khi các nhà nghiên cứu trước đó thất bại bởi vì ông đã sáng suốt nêu ra những câu hỏi đúng đắn và cũng vì ông là một người kiên nhẫn và có cách tiếp cận logic.

Cây đậu bình thường vốn là cây tự thụ phấn do đó chúng có thể được duy trì như những dòng thuần chủng, với ý nghĩa là các đặc tính của cây bố mẹ được truyền cho con cái một cách ổn định từ thế hệ này sang thế hệ khác. Mendel đã thụ phấn chéo giữa các dòng thuần chủng khác biệt nhau về các *tính trạng tương phản*. Ví dụ, ông lai dạng hoa đỏ với dạng hoa

trắng, cây cao với cây lùn, cây có hạt trơn với cây có hạt nhăn. Để tránh sự tự thụ phấn, ông cắt bỏ nhị đực trong các hoa còn chưa nở của cây mẹ, sau đó lấy phần đã chín từ hoa của cây bố rắc lên đầu nhụy của từng hoa đã được khử nhị đực. Những hạt đậu tạo thành, gọi là các hạt lai, được thu lượm và dùng để gieo trồng các cây mới trong các năm tiếp theo.

Trong thí nghiệm tóm tắt ở hình 32.1. Menden đã lai hai dạng đậu thuần chủng : dạng hạt trơn với dạng hạt nhăn. Ở thế hệ sau gọi là thế hệ F_1 hay thế hệ con thứ nhất, tất cả đều trơn bất luận chúng được hình thành trên cây mẹ thuộc dạng hạt trơn hay nhăn. Menden thu được 253 hạt lai và gieo thành cây. Những cây này ông để cho chúng ra hoa kết hạt bằng cách tự thụ phấn như thường lệ. Những hạt mới thuộc hàng con cháu của phép lai đầu này được gọi là F_2 hay *thế hệ con thứ hai*. Cả thảy có 7324 hạt trong đó có 5474, gần đúng $3/4$ là hạt trơn và 1850 hạt nhăn.



Hình 32-1. Tóm tắt một trong các thí nghiệm của Menden

Từ một loạt các kết quả tương tự như vậy Menden đã đi đến kết luận quan trọng mà ngày nay chúng ta gọi là **Định luật 1 của Menden** hay **Định luật phân ly**. Định luật này phát biểu rằng các tính trạng của cơ thể được kiểm soát bởi các "nhân tố" mà chúng thường tồn tại thành từng cặp trong tế bào cơ thể còn trong các giao tử lại chỉ có một (ngày nay ta thấy điều đó hoàn toàn đúng vì các tế bào của hầu hết các cơ thể sinh sản hữu tính là lưỡng bội tức

là mang hai bộ nhiễm sắc thể tương đồng, trong khi đó các tế bào giao tử là đơn bội mang một bộ nhiễm sắc thể). Tính trạng xuất hiện ở thế hệ F_1 , hạt trơn trong ví dụ trên, Mendel gọi là tính trạng trội, trong khi đó tính trạng tạm thời không nhìn thấy, hạt nhăn, được gọi là tính trạng lặn.

Các "nhân tố" của Mendel hoàn toàn là giả định, bản chất vật lý của chúng cả trăm năm sau mới được biết đến. Các nhân tố này ngày nay tương ứng với các gen, là đoạn ngắn ADN mang thông tin mã hoá cho một tính trạng. Như đã mô tả trong bài 8 và 9, một gen điển hình mã hoá cho việc hình thành các phân tử ARN thông tin này lại sản sinh ra một protein nhất định. Cây đậu có hàng nghìn protein khác nhau, kể cả các phân tử sắc tố làm cho hoa có màu, tới các enzym tác động lên các chất dự trữ và do đó lên hình thái của hạt.

Dùng chữ S để chỉ gen hạt trơn, s chỉ gen hạt nhăn, ta có thể giải thích kết quả thí nghiệm của Mendel qua hình 32.2. Gen trội trơn và gen lặn nhăn được gọi là **dạng alen** hay các **alen** vì chúng là **các dạng khác nhau của một gen cùng quy định một tính trạng**. Ngoại hình hay **kiểu hình** của cây bố là hạt trơn. Các alen tồn tại theo từng cặp và vì thế dòng thuần chủng hạt trơn có **kiểu gen** tương ứng là SS. Đó là kiểu gen đồng hợp trội. Kiểu gen của cây mẹ thuần chủng hạt nhăn là **đồng hợp lặn** ss.

Các gen	Trơn S Nhăn s	các alen	Bố	Mẹ	
P (bố mẹ)	Kiểu hình		trơn	nhăn	
	Kiểu gen		SS	ss	
Các giao tử			hạt phấn tất cả S	noãn tất cả s	
F ₁ (thế hệ con thứ nhất)	kiểu gen kiểu hình		tất cả Ss tất cả trơn		
F ₁ tự thụ phấn			Ss	X	Ss
Các giao tử			hạt phấn 1/2S 1/2s		noãn 1/2S 1/2s
	Bảng Punnett			các giao tử cái	
			các giao tử đực	1/2S	1/2s
				1/4SS	1/4Ss
			1/2s	1/4Ss	1/4ss
F ₂ (thế hệ con thứ hai)	kiểu gen		1/4SS 1/2Ss		1/4ss
	kiểu hình		3/4 trơn		1/4 nhăn

Hình 32.2. Giải thích thí nghiệm của Mendel

Các giao tử do cây bố mẹ tạo ra chỉ chứa một trong số 2 alen mà thôi. Hạt phấn chứa alen S, noãn chứa s. Kiểu gen của đời con do kết quả của thụ tinh sẽ là Ss. Kiểu gen như vậy

gọi là **dị hợp**. Vì alen trơn là trội, nên hạt sinh ra sẽ trơn và không phân biệt được với các hạt của các cây đồng hợp trội của dòng bố. Alen lặn nhăn hoàn toàn bị che khuất. Do đó khi hạt F_1 dị hợp tử nảy thành cây và phát dục sẽ tạo nên các loại giao tử khác nhau. Sau khi giảm phân một nửa số hạt phấn sẽ chứa alen S và một nửa chứa alen s. Tương tự một nửa số noãn chứa S, một nửa chứa s.

Cho rằng sự thụ tinh xảy ra một cách ngẫu nhiên giữa các kiểu giao tử, ta sẽ có ở F_2 ba kiểu gen khác nhau. Một số cá thể sẽ là đồng hợp trội SS, một số dị hợp Ss, còn một số sẽ là đồng hợp lặn ss. Tỷ lệ các kiểu gen mong đợi có thể xác định một cách tốt nhất nhờ **Bảng Punnett** như minh hoạ trong hình 32.2. Các loại giao tử đực được ghi ở cột phía bên trái của bảng, còn các loại giao tử cái được ghi ở hàng phía trên bảng. Trong phép lai này, bảng Punnett có 4 ô. Chúng ta có thể thấy cơ hội hay xác suất để một giao tử đực mang alen S là $1/2$, và xác suất để một giao tử cái nào đó mang alen S cũng là $1/2$. Khi 2 giao tử kết hợp với nhau thì xác suất để có một kiểu gen SS sẽ là $1/2 \times 1/2 = 1/4$. Tương tự xác suất cho các kiểu gen khác cũng có thể tính được theo cách như vậy. Kết quả xác suất của các kiểu gen khác nhau như sau:

$1/4$ SS, $1/2$ Ss và $1/4$ ss.

Do vậy $3/4$ hạt F_2 là trơn và $1/4$ nhăn. Nói cách khác Menden đã quan sát thấy tỷ lệ phân ly kiểu hình ở F_2 là tương đương 3:1.

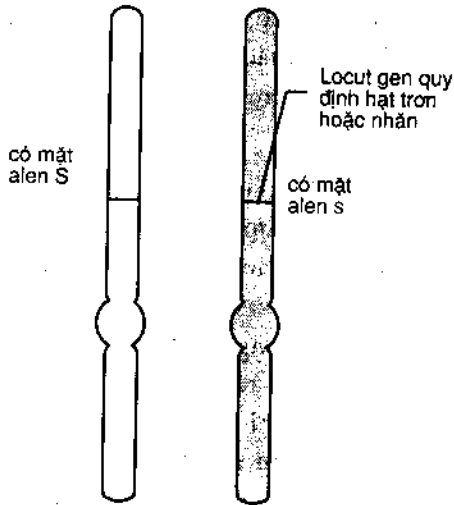
32.2. GEN VÀ NHIỄM SẮC THỂ

Mỗi một tế bào của cây đậu chứa 14 nhiễm sắc thể, gồm 7 cặp nhiễm sắc thể tương đồng. Trên hình 32.3 A cho thấy một trong số các cặp nhiễm sắc thể tương đồng mang alen qui định hạt trơn, hoặc alen qui định hạt nhăn. Các alen này luôn luôn được tìm thấy ở một vị trí xác định trên nhiễm sắc thể gọi là **locut**. Trong trường hợp này có thể có một alen S hoặc s. Trên hình B cho thấy kiểu gen dị hợp Ss.

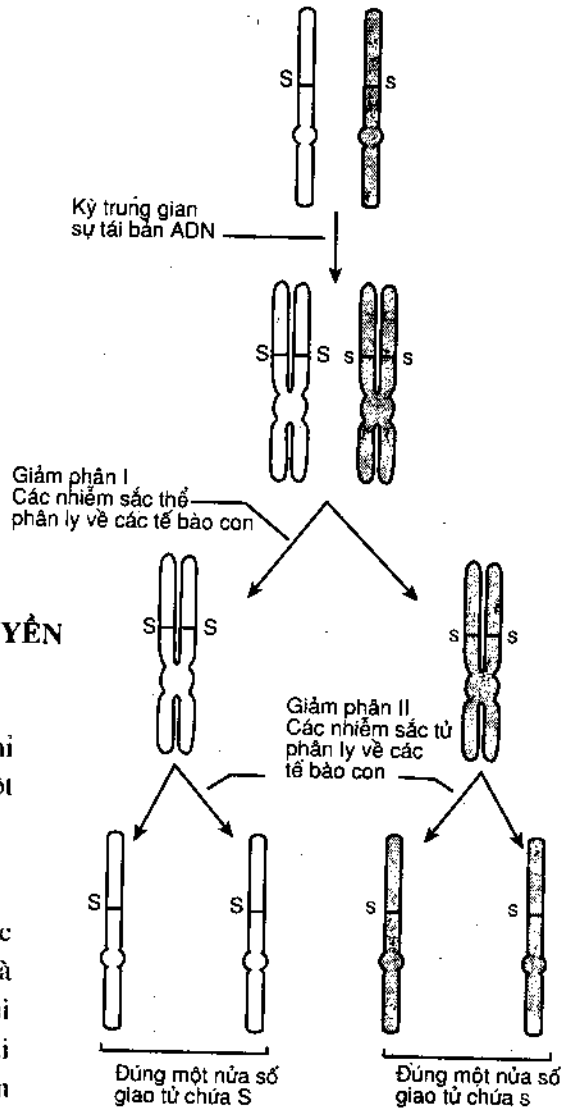
Ta đã từng định nghĩa các alen là những dạng khác nhau của một gen quy định một tính trạng. Hiện nay có thể mở rộng định nghĩa này dưới dạng các alen là những **dạng khác nhau của một gen thuộc một locut nhất định**. Các vùng còn lại của cặp nhiễm sắc thể này và sáu cặp nhiễm sắc thể khác chứa hàng trăm locut gen khác, tất cả đều được sắp xếp theo một trật tự nhất định, mỗi locut có các gen alen riêng. Hình 32.3 B phác hoạ những gì xảy ra đối với cặp nhiễm sắc thể tương đồng và các gen mà nó mang khi giảm phân xảy ra, ví dụ như trong tế bào mẹ hạt phấn. Ở kỳ trung gian trước khi giảm phân, ADN của tế bào tái bản tạo nên 2 bản sao của cả 2 alen S và s.

Giảm phân I tách các đôi nhiễm sắc thể tương đồng về các cực của tế bào và sau đó về hai tế bào khác nhau, trong khi đó giảm phân II lại tách các nhiễm sắc tử, nên rốt cục mỗi giao tử được hình thành chỉ chứa một alen trong một cặp alen gốc. Rõ ràng qua giảm phân một cá thể dị hợp Ss sản sinh ra một nửa số giao tử chứa alen S và một nửa chứa alen s. Do vậy sự vận động nhiễm sắc thể quan sát được hoàn toàn phù hợp với định luật đầu của Menden.

A. Các nhiễm sắc thể tương đồng



B. Sự phân ly



32.3. NHỮNG VÍ DỤ VỀ DI TRUYỀN MỘT TÍNH TRẠNG

Trong phép lai một tính trạng, ta chỉ xem xét một tính trạng do alen của một locut qui định

Lai phân tích

Lai phân tích được tiến hành để xác định kiểu gen của một cá thể nhất định mà ta chưa biết. Thí dụ, ở chuột lang, alen qui định lông đen B là trội so với alen qui định lông nâu b. Kiểu gen đồng hợp lặn bb, có lông nâu, còn đồng hợp tử trội BB và Bb cả hai đều có lông đen và về ngoại hình ta không thể phân biệt được chúng. Đối với nhà chọn giống muốn duy trì dòng thuần chủng lông đen, thì việc có được phương pháp đơn giản để tách hai kiểu gen này là cực kỳ giá trị. Phương pháp lai phân tích được tiến hành bằng cách lai các cá thể lông đen với cá thể đồng hợp lặn bb.

Lưu ý rằng **tất cả các phép lai phân tích đều phải lai với cá thể đồng hợp lặn**. Có hai kết cục có thể xảy ra như minh họa trong hình 32.4.

Hình 32.3 Giải thích sự phân ly nhiễm sắc thể

Nếu cá thể đen đem lai là đồng hợp trội thì tất cả đời con phải đen. Tuy nhiên, nếu cá thể đen đem lai là dị hợp tử thì đời con một nửa sẽ có lông nâu. Chúng ta cũng nên thận trọng

khi giải thích kết quả của phép lai phân tích nếu số lượng cá thể đời con quá ít. Nhưng nếu thậm chí chỉ có một cá thể đời con có lông nâu, thì cũng đủ chứng tỏ rằng cá thể kiểm tra là dị hợp. Mặt khác nếu tất cả lứa đẻ đều đen, thì không nhất thiết cá thể kiểm tra là đồng hợp. Trong phép lai với cá thể dị hợp, xác suất để một cá thể đời con có lông đen là $1/2$. Như vậy xác suất để một lứa đẻ 4 con đen cả sẽ là : $1/2 \times 1/2 \times 1/2 \times 1/2 = 1/16$.

Khi có sự nghi ngờ thì nên lập lại phép lai phân tích. Nếu số con của phép lai là 6 hoặc hơn thì khả năng nhầm lẫn sẽ ít đi nhiều.

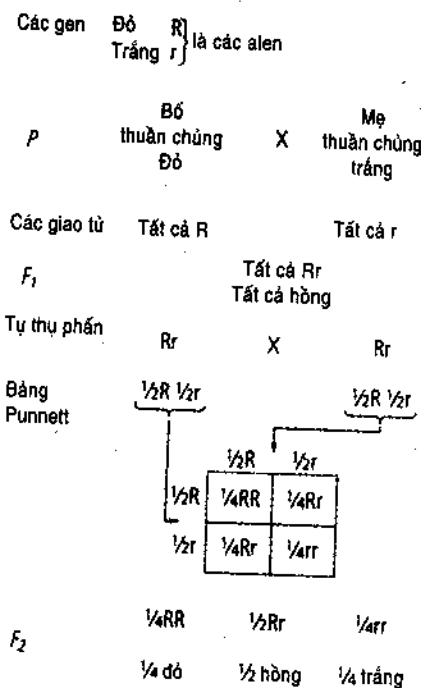
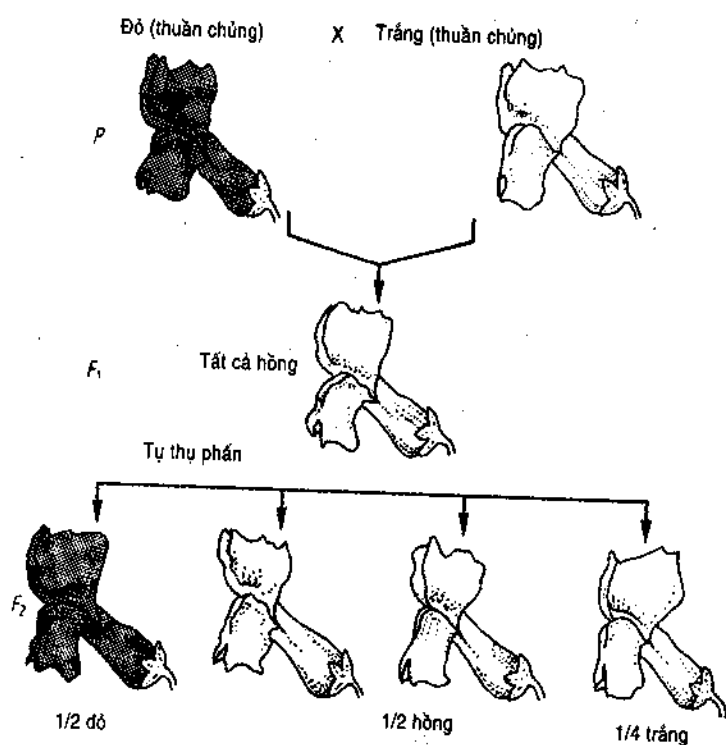
Các gen			các alen		
			đen B nâu b		
A. Các cá thể đen đồng hợp			B. Các cá thể đen dị hợp		
P	bố	mẹ	P	bố	mẹ
	đen	nâu		đen	nâu
	BB	bb		Bb	bb
Các giao tử	tất cả B	tất cả b	Các giao tử	1/2 B 1/2 b	tất cả b
F ₁	tất cả Bb		F ₁	1/2 Bb	1/2 bb
	tất cả đen			1/2 đen	1/2 nâu

Hình 32-4. Ví dụ về một phép lai phân tích

Trội không hoàn toàn

Trong các ví dụ ta đã xem xét từ trước đến giờ, alen trội hoàn toàn che khuất ảnh hưởng của alen không trội, tức alen lặn của nó. Mỗi quan hệ này được gọi là *trội hoàn toàn* và hầu hết các gen đều có kiểu quan hệ như vậy. Tuy nhiên, trong một số ít trường hợp, một alen không hoàn toàn che khuất được alen kia, thì ở cá thể dị hợp cả hai alen đều được biểu hiện.

Hình 32-5 cho ta một ví dụ minh họa liên quan đến sự di truyền màu sắc ở hoa mồm chó, *Antirrhium*. Có hai dạng hoa khá phổ biến, khác biệt nhau về màu sắc : một loại đỏ thuần chủng RR, loại kia trắng thuần chủng rr. Đáng ngạc nhiên là khi lai hai dạng này với nhau tất cả hoa F₁ với kiểu gen tương ứng Rr lại có màu hồng. Cả hai alen đỏ R lẫn alen trắng r cái nó không thôn tính được cái kia. F₁ tự thụ phấn cho F₂ với kiểu phân ly theo quy luật Mendel. Lý do là mỗi giao tử chỉ được một trong số hai alen của một cặp. Tổ hợp các giao tử F₁ sẽ tạo nên ở đời F₂ xấp xỉ $1/4$ số cây có hoa đỏ, $1/2$ cây hoa hồng và $1/4$ cây hoa trắng. ta có thể so sánh tỷ lệ phân ly này với tỷ lệ hạt trơn và nhăn trong hình 32-2. Một ví dụ khác về trội không hoàn toàn là sự di truyền màu lông ở bò. Khi lai giữa dòng bò đỏ với bò trắng đời con thường có màu lông trung gian gọi là lang.



Hình 32-5. Trội không hoàn toàn

Đa alen

Nhóm máu của một người được quy định bởi các alen của một locus. Vì thế mỗi cá thể chỉ mang hai alen trong nhóm máu. Tuy nhiên, locus gen này có tới ba chứ không phải hai alen. Chúng được ký hiệu là A, B và O. Các alen A và B là đồng trội. Nói cách khác cả hai A và B đều trội so với O nhưng chúng không hề trội so với nhau. Do vậy, có bốn nhóm máu với bốn kiểu gen tương ứng được liệt kê trong bảng 32-1. Như chúng ta thấy, nhóm máu A và B có thể được quy định bởi hai kiểu gen khác nhau. Trong khi đó nhóm máu AB và O mỗi loại chỉ do một kiểu gen quy định. Số liệu về nhóm máu thường được sử dụng để giải quyết tranh chấp quyền làm cha. Do vậy chúng ta hãy tự mình thử xét xem các kiểu hôn phối khác nhau sẽ cho những đứa trẻ có nhóm máu như thế nào.

Hệ thống nhóm máu ABO của người cho ta một ví dụ về đa alen. Tuy nhiên, còn có những trường hợp khác, một locus có tới trên ba alen. Đó là trường hợp màu mắt ở ruồi quả *Drosophila* và màu lông ở một số giống chó.

Bảng 32-1. Nhóm máu ABO

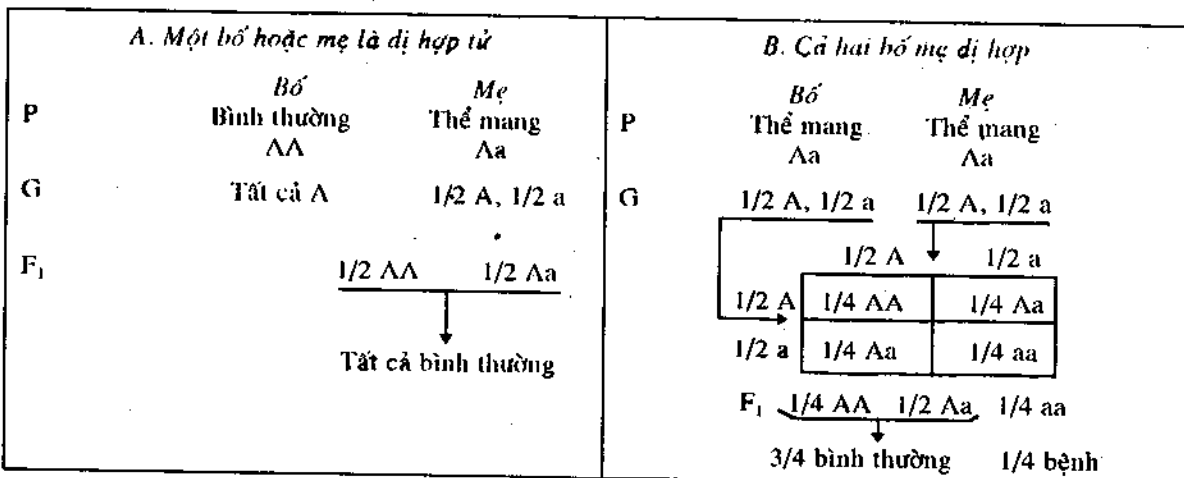
$\left. \begin{matrix} A \\ B \\ O \end{matrix} \right\}$ Các alen	
Nhóm máu (Kiểu hình)	Kiểu gen có thể có
A	AA ; AO
B	BB ; BO
AB	AB
O	OO

Các alen đột biến

Vật chất di truyền thường đặc biệt bền vững và được truyền từ thế hệ này sang thế hệ khác mà không hề bị thay đổi. Đột biến gen được định nghĩa là sự thay đổi ngẫu nhiên xảy ra trong đoạn ADN mã hoá cho một protein nhất định. Trong tự nhiên đột biến gen xảy ra khá hiếm. Tuy nhiên, tần số đột biến gen sẽ cao hơn nhiều khi ta xử lý sinh vật bằng các tác nhân gây đột biến. Các tác nhân như vậy bao gồm tia bức xạ như tia X, tia tử ngoại và các hoá chất như formaldehyt, colchicin và một số thuốc trừ sâu. Đột biến tự nhiên hay nhân tạo luôn là sự kiện ngẫu nhiên. Vì thế, không thể tiên đoán được gen nào trong phân tử ADN sẽ bị đột biến. Gen bị thay đổi gọi là **alen đột biến**, luôn luôn sao chép cùng với ADN bình thường và có thể được truyền cho các thế hệ sau.

Chúng ta nên nhớ rằng, gen điều khiển sự tổng hợp protein bằng cách xác định trật tự axit amin. Do vậy, bất kỳ thay đổi nào trong ADN, đều có thể ảnh hưởng đến trật tự axit amin và qua đó ảnh hưởng tới cấu trúc, đặc tính của protein. Kết quả thường xảy ra là protein được sản sinh sẽ bị khiếm khuyết ở mức độ này hay mức độ khác, hoặc mất chức năng hoàn toàn. Rất hiếm khi protein do alen đột biến quy định, về mặt nào đó lại tốt hơn alen bình thường. Đại đa số trường hợp, các alen đột biến không thể mã hoá cho một protein có chức năng. Do vậy, nhiều alen đột biến là lặn so với các alen bình thường. Các alen đột biến thường có hại hoặc gây chết đối với cá thể khi ở vào trạng thái đồng hợp.

Đối với quần thể người, người ta ước tính rằng các đột biến mới, ở một locut gen tính trung bình sẽ xuất hiện với tần số một trong 50.000 tinh trùng hoặc tế bào trứng. Ví dụ, một alen đột biến lặn *a*, alen này thường được truyền cho thế hệ ở dạng kiểu gen dị hợp tử *Aa*. Các cá thể như vậy được gọi là **thể mang**. Chúng là những cá thể có kiểu hình bình thường, nhưng mang alen đột biến ở dạng dị hợp. Từ tần số đột biến đã biết, ta có thể ước tính trung bình một người mang ít nhất ba alen đột biến lặn ở ba locut gen. Tuy nhiên, vì có hàng nghìn locut khác nhau nên xác suất để hai bố mẹ có cùng một kiểu alen đột biến của cùng một gen là rất nhỏ. Do vậy, phần lớn các cuộc hôn nhân có các alen đột biến tham gia sẽ giống như trên hình 32-6A trong đó một bên bố hoặc mẹ là dị hợp tử *Aa*, còn người kia là đồng hợp tử trội với hai alen bình thường. Tất cả con cái sẽ có kiểu hình bình thường, tuy nhiên một nửa sẽ là các thể mang. Tác dụng có hại của đột biến chỉ bộc lộ khi cả hai bố mẹ là dị hợp tử đối với cùng một alen đột biến (Hình 32-6B).

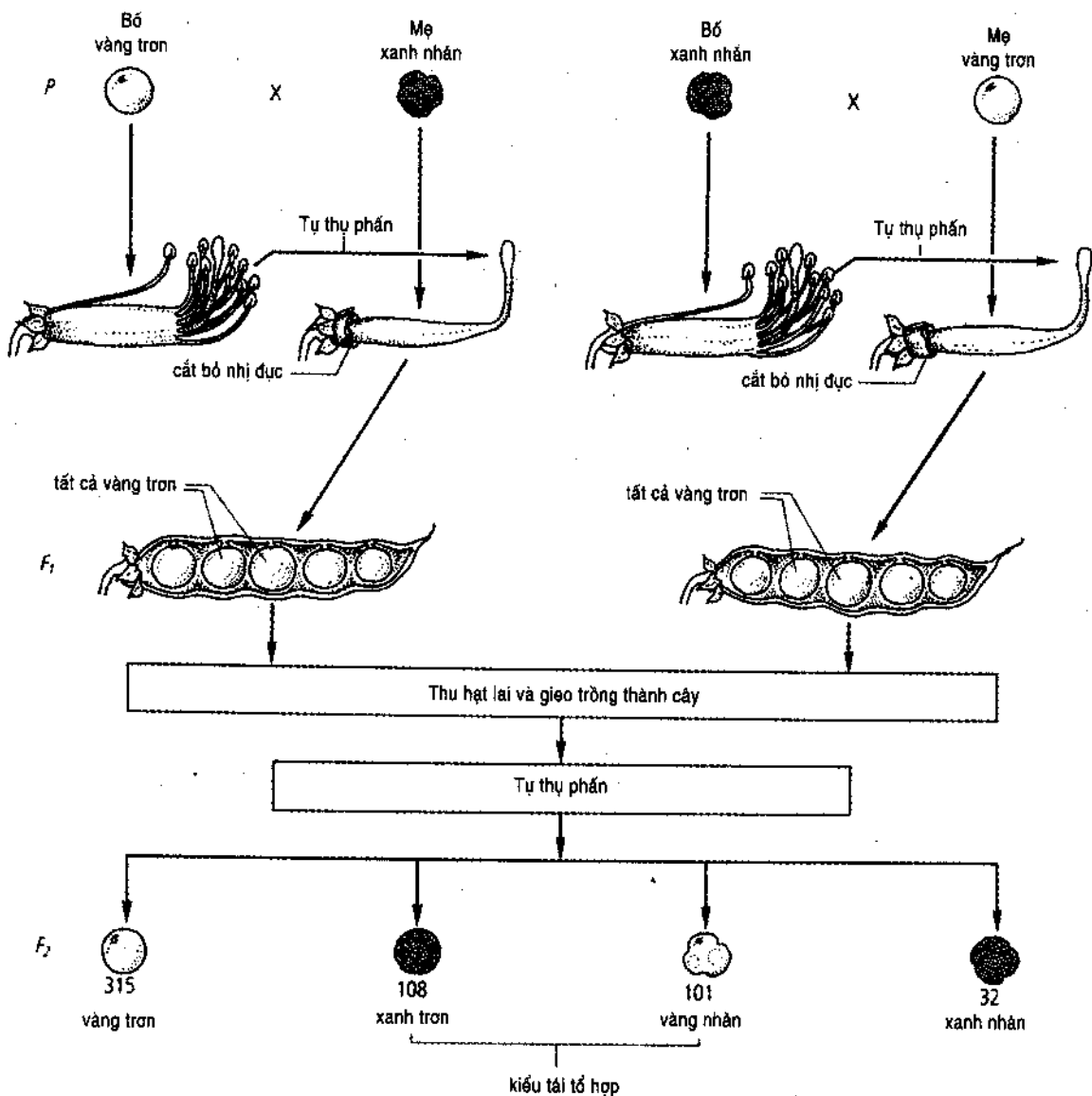


Hình 32-6. Sự di truyền các alen đột biến

Khi điều đó xảy ra, một phần tư hậu thế sẽ là đồng hợp tử lặn aa, và chúng sẽ bị lâm vào một trong vô số các bệnh có thể có. Các bệnh ở người được di truyền theo kiểu này bao gồm *Galactoz huyết* (trình bày tóm lược ở bài 19), *Phenylketon niệu*, và *u xơ nang* (Cystic fibrosis). Có tới 1/2000 trẻ em bị mắc bệnh u xơ nang. Bệnh làm tăng sự hoạt động của các tuyến sản sinh chất nhầy, mồ hôi, dịch tiêu hoá dẫn đến suy giảm tiêu hoá và tắc nghẽn ruột, phế quản làm viêm nhiễm đường hô hấp. Bệnh tiến triển nhanh đến nỗi trong quá khứ ít trẻ mắc bệnh sống sót được đến tuổi trưởng thành.

Một số bệnh hiếm gặp do alen đột biến trội gây nên. Đó là các bệnh *múa giật Huntington* và *Achondroplasia* (chứng vô sụn), gây nên một trong số các chứng bệnh lùn.

32.4. DI TRUYỀN HAI CẤP TÍNH TRẠNG



Hình 32-7. Sự di truyền hai tính trạng

Tỷ lệ các kiểu gen có thể có ở F2 được xác định bằng bảng Punnett (xem hình 32-8). Tỷ lệ phân ly kiểu hình theo lý thuyết là 9: 3: 3:1, hoàn toàn phù hợp với kết quả thí nghiệm của Mendel. Từ những kết quả thu được qua các phép lai khác nhau, Mendel đã khái quát hoá nên *định luật phân ly độc lập* hay còn gọi là *định luật thứ hai của Mendel*. Định luật này phát biểu như sau : *Các alen của các gen thuộc những locut khác nhau phân ly độc lập nhau trong quá trình hình thành giao tử.*

Trong bài tới, chúng ta sẽ xem xét ý nghĩa của các định luật Mendel và một số ngoại lệ quan trọng. Tuy nhiên, trước khi tiếp tục nghiên cứu, chúng ta nên xem lại bài học này cùng bài 31. Vì chúng sẽ cung cấp cho ta những kiến thức cần thiết để nghiên cứu di truyền học và tiến hoá. Những kiến thức trong hai chương này chúng ta nên nắm thật chắc.

33. NHỮNG NGOẠI LỆ ĐỐI VỚI CÁC ĐỊNH LUẬT MENDEN

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này, bạn có thể :

- Mô tả sự di truyền giới tính của ruồi dấm, ở người, chim và giải thích được các thuật ngữ đồng giao tử và dị giao tử.
- Định nghĩa gen liên kết với giới tính và mô tả sự di truyền màu mắt ở *Drosophila* và bệnh máu khó đông (ưa chảy máu) ở người.
- Định nghĩa sự không phân ly nhiễm sắc thể và nêu bản chất của các hội chứng Đào (Down), Claiphentơ (Klinefelter) và Tơcnơ (Turner).
- Nhận xét về nguồn gốc và tầm quan trọng của đa bội thể.
- Phân biệt các đột biến nhiễm sắc thể như : mất đoạn, đảo đoạn, chuyển đoạn và lặp đoạn.
- Nêu ví dụ về các gen ngoài nhân.
- Vẽ sơ đồ minh họa cơ chế nhiễm sắc thể của sự phân ly độc lập và liên kết gen.
- Cho biết liên kết gen được nhận biết ra sao nhờ phép lai phân tích và viết công thức tính các giá trị trao đổi chéo.
- Nhận xét ngắn gọn về cách lập bản đồ nhiễm sắc thể.
- Nêu ví dụ về tính đa hiệu, tương tác gen đơn giản, át chế gen và di truyền đa gen.

33.1. MỞ ĐẦU

Có hai định luật Mendel đã được giới thiệu trong bài trước. Đó là :

. Định luật phân ly : Các tính trạng của một sinh vật được kiểm soát bởi các nhân tố (các gen), các gen này luôn tồn tại thành từng cặp, trừ trường hợp ở các giao tử, mỗi gen chỉ có một bản.

. Định luật phân ly độc lập. Các alen của các gen thuộc những locut khác nhau, phân ly độc lập nhau trong quá trình hình thành giao tử.

Những điều khẳng định trên đây không phải là những "định luật" như các định luật vật lý. Đó chỉ là sự khái quát hoá, đúng cho phần lớn, chứ không phải cho mọi trường hợp. Bài này chúng ta sẽ xem xét những trường hợp ngoại lệ của các quy luật Mendel. Một số thì hiếm gặp, nhưng một số ngoại lệ lại giữ vai trò quan trọng trong cuộc sống của tất cả các sinh vật sinh sản hữu tính.

33.2. NHỮNG NGOẠI LỆ ĐỐI VỚI ĐỊNH LUẬT 1

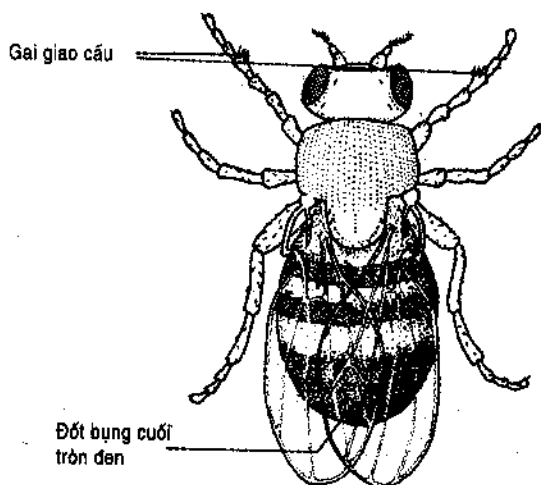
Ở một số loài, cơ chế nhiễm sắc thể qui định giới tính cho ta thấy có các ngoại lệ đối với định luật 1. Vì rằng, một số gen ở sinh vật trưởng thành lại chỉ có một alen chứ không có hai như thường lệ. Sự sai hình nhiễm sắc thể và sự có mặt của các gen ngoài nhân, có thể dẫn đến sự di truyền của các gen không có cặp.

Di truyền giới tính

Nhà di truyền học người Mỹ Mogan (T.H. Morgan) là người đầu tiên sử dụng ruồi quả trong các thí nghiệm di truyền. Các công trình của ông từ năm 1907 đã khẳng định các kết quả của Menden và đã đưa đến một loạt các phát minh mới, nhờ đó ông đã được nhận giải thưởng Noben vào năm 1933. Ruồi quả được nuôi trong các ống nghiệm nhỏ, có khả năng nhân giống nhanh (ở 20°C một thế hệ cần 10 - 15 ngày). Trứng đẻ trên thức ăn tổng hợp phát triển thành ấu trùng sau đó thành nhộng và cuối cùng từ nhộng biến thái thành ruồi trưởng thành. Ruồi đực và cái giao phối với nhau 12 giờ sau khi trưởng thành. Vì thế nếu cần ruồi cái và đực chưa giao phối, ta phải tách chúng trong giai đoạn này.

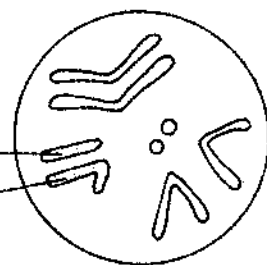
A. Con đực : Đặc điểm bên ngoài

Bộ nhiễm sắc thể



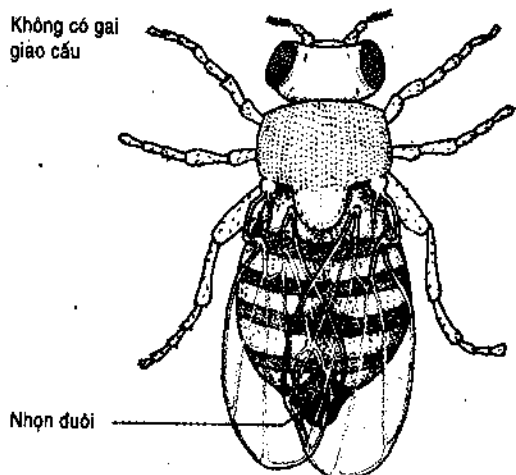
Nhiễm sắc thể giới tính

X
Y



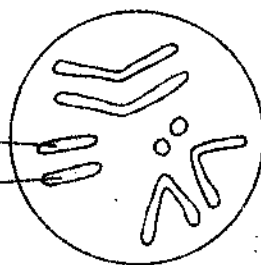
B. Con cái : Đặc điểm bên ngoài

Bộ nhiễm sắc thể



Nhiễm sắc thể giới tính

X
X



Hình 33.1. *Drosophila melanogaster* đực và cái

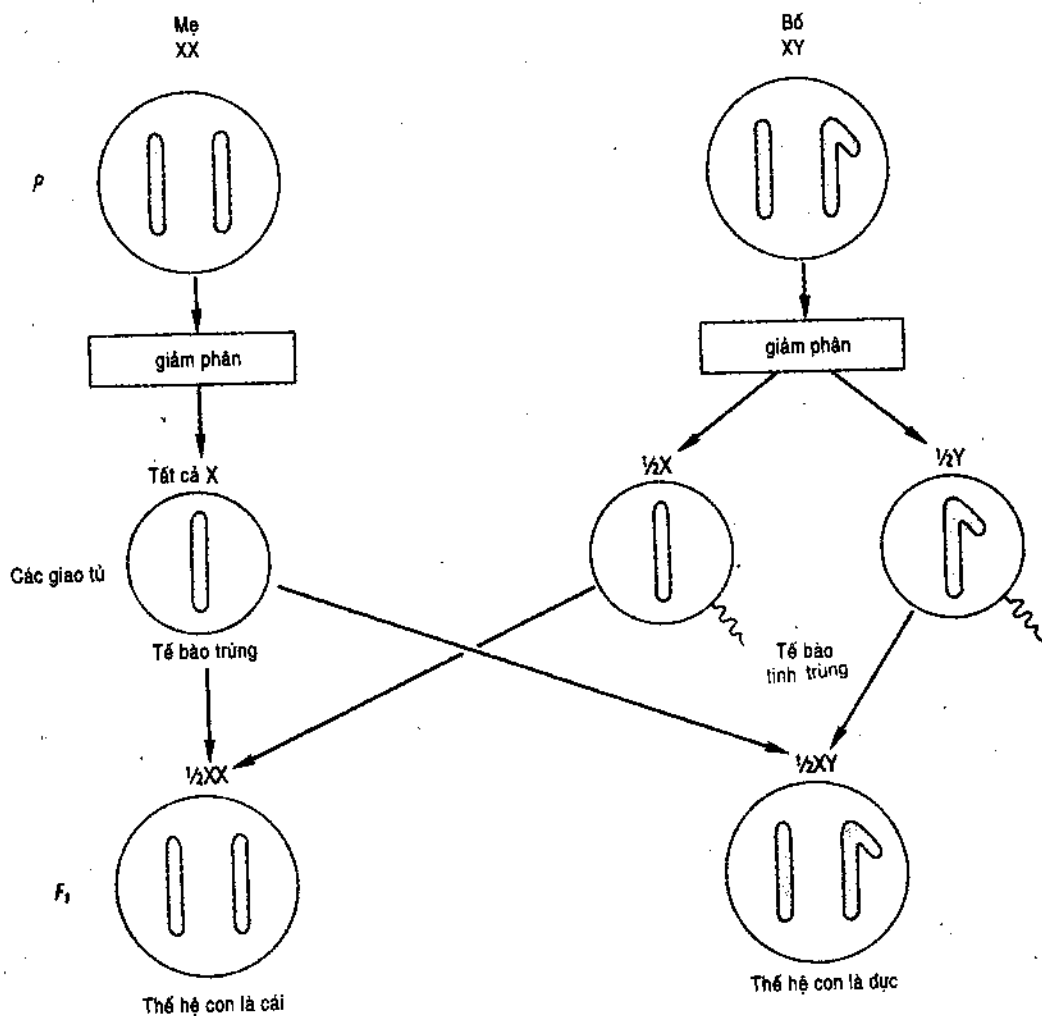
Ngoại hình và bộ nhiễm sắc thể của ruồi đực và cái được trình bày trong hình 33-1. Ruồi đực phân biệt với ruồi cái bằng các đốt đuôi đen tròn và bằng gai giao cấu ở chân trước. Các tế bào của ruồi quả có 4 đôi nhiễm sắc thể. Ba đôi được gọi là **nhiễm sắc thể thường**, các nhiễm sắc thể của từng đôi giống hệt nhau về hình dạng kích thước. Đôi thứ tư là đôi **nhiễm sắc thể giới tính**. Ở con đực, một trong hai nhiễm sắc thể giới tính có dạng hình que được gọi là **nhiễm sắc thể X**, chiếc còn lại có dạng móc gọi là **nhiễm sắc thể Y**. Vì thế, con đực có kiểu XY và về giới tính là dị giao tử. Tế bào con cái chứa cùng số lượng nhiễm sắc thể, (hình 33.1B), nhưng cả hai nhiễm sắc thể giới tính đều có dạng que. Nói cách khác con cái có kiểu XX và là đồng giao tử.

Ta hãy xem điều gì xảy ra khi ruồi đực và cái tạo ra các giao tử qua giảm phân (hình 33-2). Sự phân ly của cặp nhiễm sắc thể giới tính ở con đực sẽ tạo nên 2 loại giao tử, một nửa chứa nhiễm sắc thể X, nửa kia chứa nhiễm sắc thể Y. Các tế bào của ruồi cái chỉ tạo ra một loại giao tử chứa một nhiễm sắc thể X. Do vậy, qua thụ tinh sẽ tạo ra số lượng đực và cái với tỷ lệ ngang nhau trong mỗi thế hệ. Lưu ý rằng, giới tính của đời sau được xác định không phải bằng các gen riêng rẽ, mà là bằng sự sắp xếp đặc biệt của toàn bộ các nhiễm sắc thể. Cơ chế tương tự cũng được tìm thấy ở hầu hết các loài sinh sản hữu tính khác, trong đó có con người (hình 31-4). Đáng ngạc nhiên là ở người, tinh trùng mang nhiễm sắc thể Y sẽ có ưu thế hơn một chút so với tinh trùng mang nhiễm sắc thể X trong việc thụ tinh với trứng. Do vậy, mà con trai được sinh ra nhiều hơn so với con gái. Tuy nhiên, ở nhiều nước phụ nữ thường sống lâu hơn nam giới nên trong toàn quần thể nữ giới nhiều hơn nam. Cũng cần lưu ý thêm nữa là con đực không phải là loài nào cũng là dị giao tử về mặt giới tính. Ở bướm và chim, con đực là đồng giao tử XX, trong khi đó con cái lại có nhiễm sắc thể X và Y.

Gen liên kết với giới tính

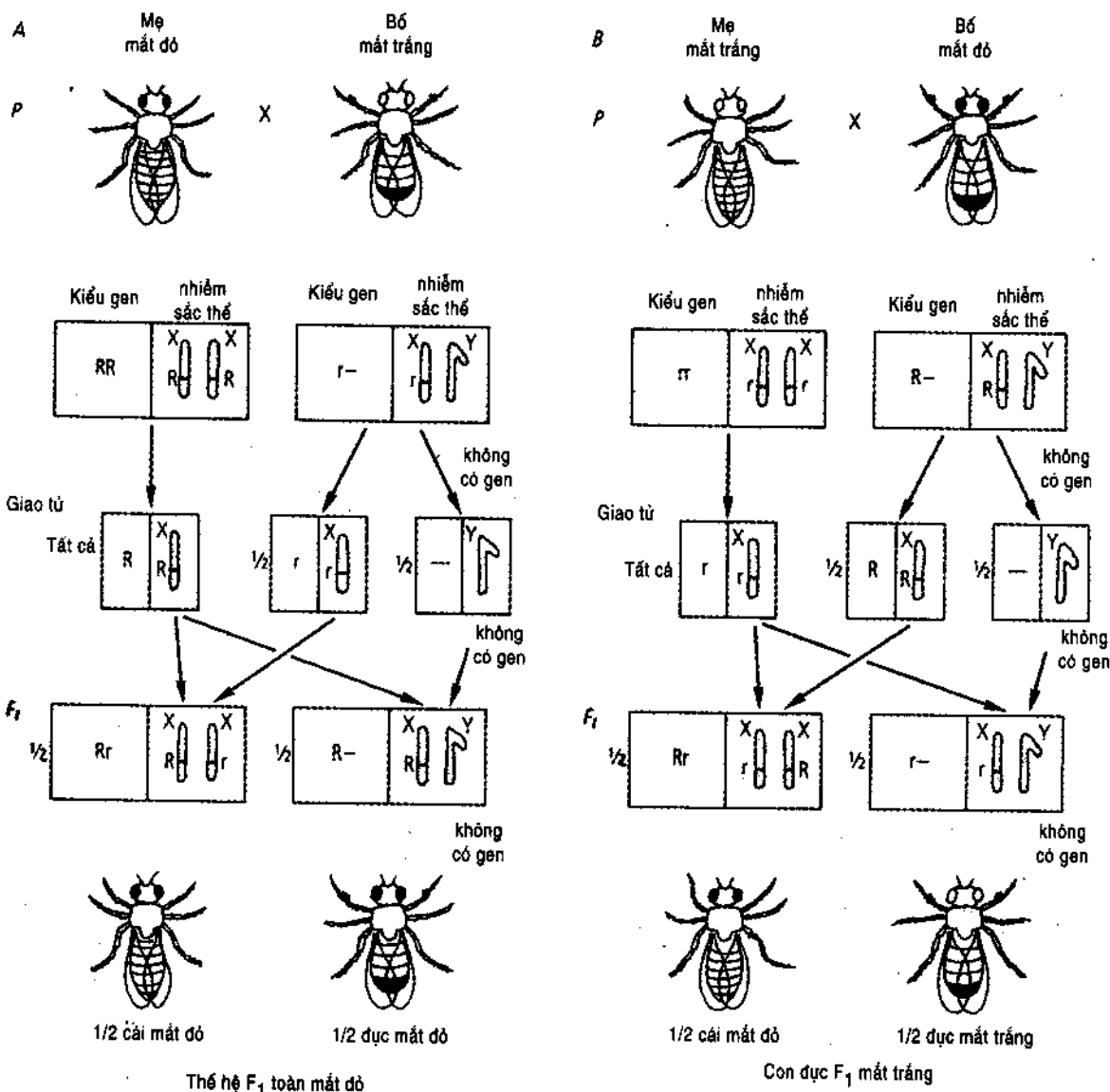
Các gen nằm trên nhiễm sắc thể giới tính được gọi là gen liên kết với giới tính. Một phát hiện lý thú nhất là ở nhiều loài sinh sản hữu tính, nhiễm sắc thể Y nhỏ hơn nhiều so với X hay hoàn toàn không có. Thậm chí nếu có nhiễm sắc thể Y cùng kích thước với X, thì thông thường nhiễm sắc thể Y cũng **trở về mặt di truyền**, hoặc nếu có cũng chỉ mang rất ít gen có chức năng. Ngược lại, nhiễm sắc thể X, có nhiều locut gen mang một loạt các gen quan trọng. Các cá thể XX có hai alen cho một tính trạng trong khi đó cá thể XY chỉ có một gen.

Hình 33.3 cho thấy, kết quả của hai phép lai khác nhau giữa ruồi mắt đỏ và ruồi mắt trắng. Tính trạng này được kiểm soát bởi một gen nằm trong một locut của nhiễm sắc thể X. Alen R quy định mắt đỏ là trội so với alen r quy định mắt trắng. Trong phép lai đầu (hình 33.3A), ruồi mẹ mắt đỏ là đồng hợp tử trội, RR. Tất cả các giao tử của nó đều mang alen R, và được truyền lại cho tất cả hậu thế. Ruồi bố mắt trắng với nhiễm sắc thể X và Y, chỉ có một alen quy định màu mắt nằm trên nhiễm sắc thể X do vậy chỉ truyền qua tinh trùng mang nhiễm sắc thể X mà thôi. Như chúng ta thấy, ở đời con chỉ có ruồi cái nhận được gen r, gen quy định mắt trắng, nên chúng có kiểu gen dị hợp Rr. Vì R trội nên tất cả ruồi cái F_1 có kiểu hình mắt đỏ. Ruồi đực con, nhận được nhiễm sắc thể X duy nhất từ mẹ nên chỉ có một gen. Kiểu gen của chúng được viết là R - và vì vậy, cũng có mắt đỏ như ruồi cái. Trong phép lai nghịch (hình 33.3B), ruồi cái F_1 vẫn là dị hợp tử, nhưng lần này ruồi đực F_1 lại nhận được một alen r từ mẹ. Do đó đực F_1 có kiểu gen r - và kiểu hình mắt trắng.



Hình 33-2. Sự xác định giới tính ở *Drosophila melanogaster*

Có một loạt gen đột biến liên kết với giới tính gây bệnh, được tìm thấy trong quần thể người. Ví dụ các gen quy định các dạng mù màu khác nhau, gen quy định bệnh máu khó đông. Những người bị bệnh này máu khi bị chảy khó đông lại. Họ không có khả năng sản sinh một trong số các nhân tố làm đông máu (đã nói tới trong bài 18) và bởi vậy có khuynh hướng bị chảy máu kéo dài từ các vết thương hoặc chảy máu trong. Alen bình thường của gen H nằm trên nhiễm sắc thể X và trội, so với alen đột biến h. Như đã minh họa trên hình 33.4, phụ nữ có hai alen quy định tính trạng này, vì thế có thể có 3 kiểu gen. May mắn thay, bệnh ưa chảy máu là bệnh hiếm gặp, vì thế đại đa số phụ nữ là đồng hợp trội HH. Chỉ có số ít là thể mang Hh. Những phụ nữ này, bản thân không bị bệnh nhưng có khả năng truyền gen đột biến cho đời con. Trên hình 33.4 cho thấy có ba kiểu hôn phối có thể xảy ra. Phụ nữ bị bệnh có kiểu gen hh, cực kỳ hiếm gặp. Đàn ông chỉ có một alen và vì thế họ hoặc có kiểu gen H - bình thường, hoặc bị bệnh với kiểu gen h-.



Hình 33.3. Các gen liên kết giới tính ở ruồi giấm

A. Các gen Bình thường H
Ưa chảy máu h là các alen

B. Kiểu gen và kiểu hình

ĐÀN BÀ

HH - Bình thường

Hh - Thể mang

hh - Có bệnh

ĐÀN ÔNG

H - Bình thường

h - Có bệnh

(1) Mẹ × Bố

p Bình thường × có bệnh

HH × h-

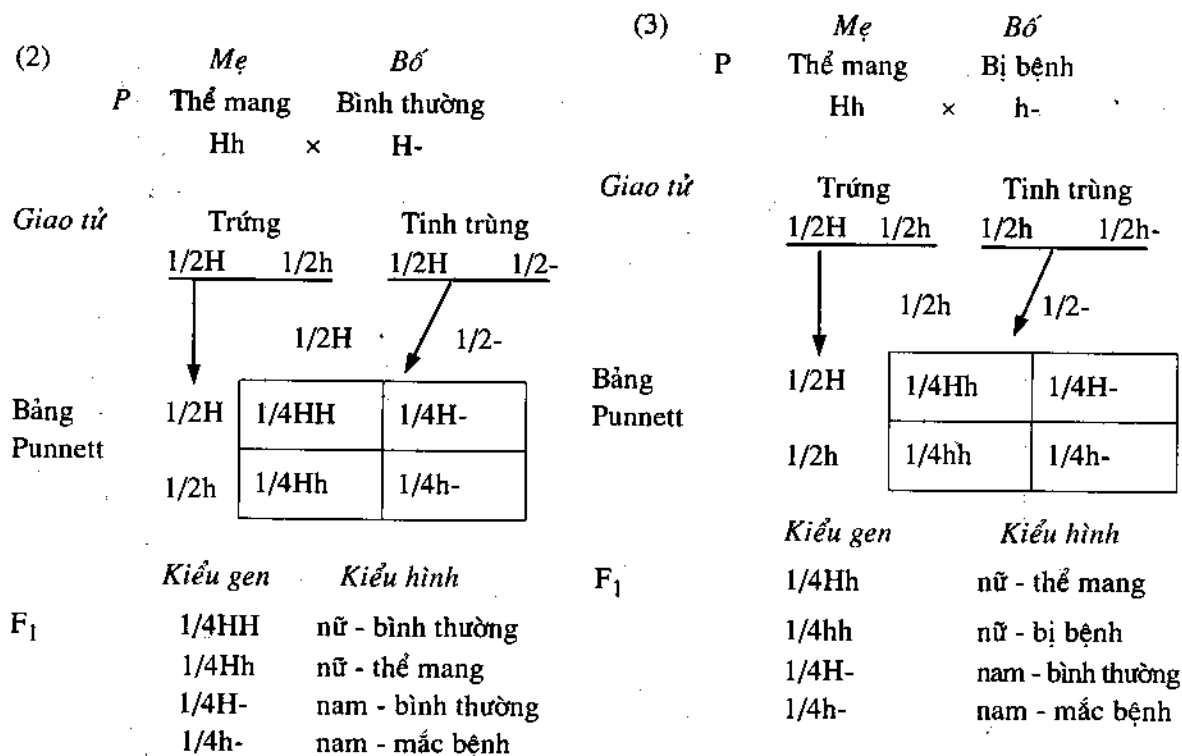
Giao tử Tất cả H 1/2h 1/2-

Kiểu gen

F₁ 1/2 Hh nữ - thể mang

1/2 H- nam bình thường

C. Các phép lai có thể (1, 2, 3)

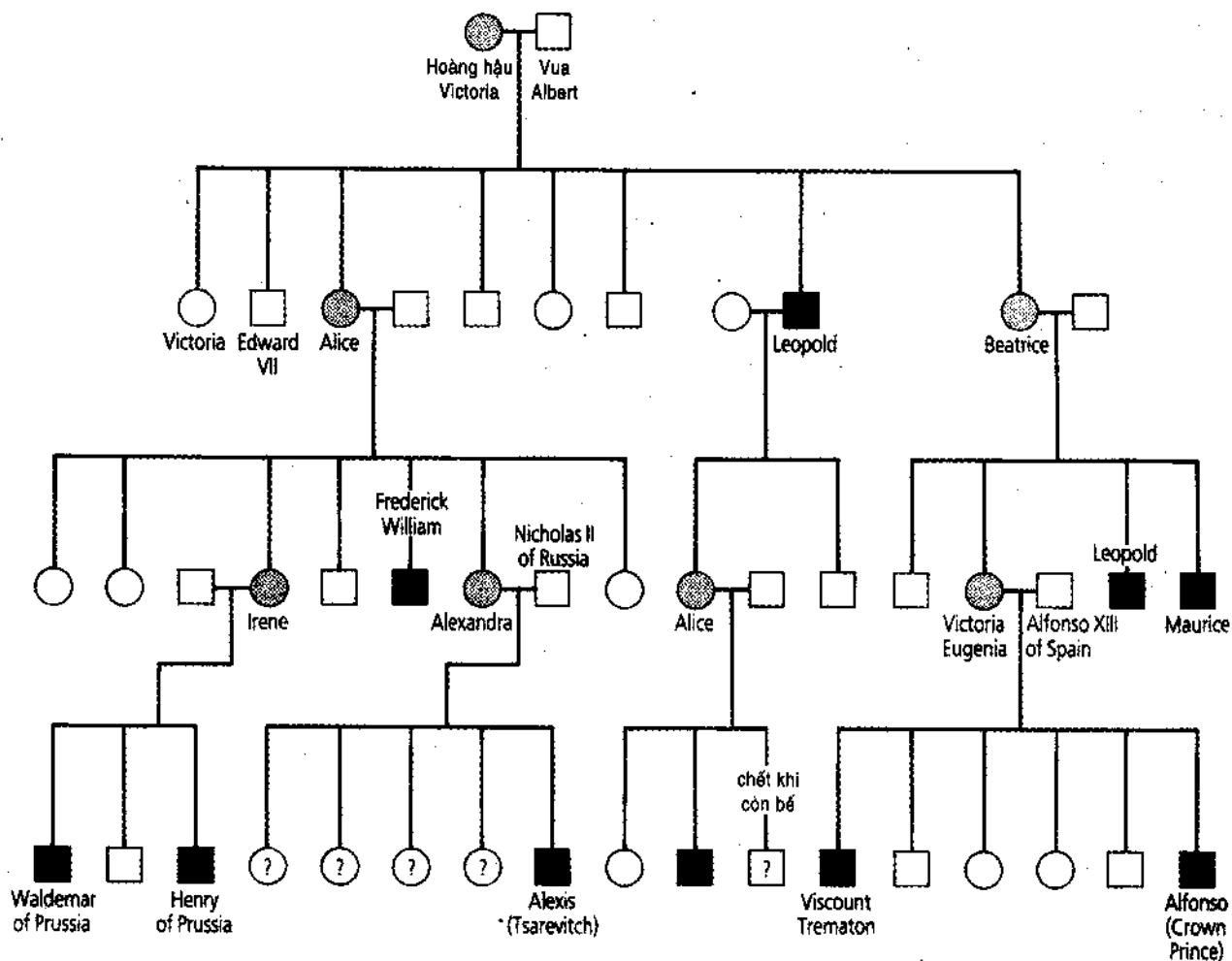


Hình 33.4. Sự di truyền bệnh ưa chảy máu

Hình 33.5 cho thấy một dòng họ bị bệnh ưa chảy máu. Đó là một phả hệ của gia đình hoàng tộc Anh bắt nguồn từ nữ hoàng Victoria. Bản thân nữ hoàng Victoria là một người mang alen quy định máu khó đông. Alen này, chắc hẳn là một đột biến mới phát sinh trong các tế bào sinh dục của một trong hai bố mẹ của bà. Chúng ta có thể theo dõi phả hệ và hãy tự thử tìm kiểu gen thích hợp cho từng cá thể. Dòng họ bắt nguồn từ vua Edward VII không hề bị bệnh.

Các dị thường nhiễm sắc thể

1. Sự không phân ly nhiễm sắc thể. Quá trình giảm phân bình thường đảm bảo cho mỗi giao tử chứa trọn một bộ nhiễm sắc thể đơn bội, chẳng hạn giao tử của người chứa 23 nhiễm sắc thể. Tuy nhiên, đôi khi trong giảm phân, một hoặc nhiều đôi nhiễm sắc thể tương đồng không có khả năng phân ly. Vì thế, một số giao tử sẽ có thừa một hoặc vài nhiễm sắc thể trong khi đó một số khác lại thiếu. Người ta gọi đó là sự **không phân ly nhiễm sắc thể**. Hiện tượng này là nguyên nhân dẫn đến một số các dị thường về nhiễm sắc thể, trong số đó có hội chứng Đào là hội chứng quan trọng nhất. Tần số mắc bệnh Đào ở Châu Âu và Bắc Mỹ là 2/1000 trẻ sơ sinh. Người bị bệnh có bộ mặt và hình dạng cơ thể rất đặc trưng, đồng thời có trí tuệ chậm phát triển. Bệnh gây lên do sự không phân ly của một trong các đôi nhiễm sắc thể nhỏ nhất, đôi **nhiễm sắc thể thứ 21** (xem hình 31.4). Tế bào của bệnh nhân có ba nhiễm sắc thể 21 nên gọi là **thể ba 21** và vì thế họ có tổng số 47 thay vì 46 nhiễm sắc thể. Những phụ nữ trên 40 tuổi thường có nguy cơ cao trong việc sinh con bị hội chứng Đào. Đôi khi bệnh này có thể được phát hiện bằng phương pháp **chọc ối**. Phương pháp chọc ối như sau: Người ta dùng một kim tiêm dài, mảnh hút mẫu nước ối từ tử cung. Mẫu nước ối sẽ có lẫn tế bào thai nhi. Các tế bào sẽ được kiểm tra dưới kính hiển vi để phát hiện hội chứng Đào và giúp bố mẹ quyết định việc phá thai.



CHÚ THÍCH

- nam ua chảy máu
- nam không mắc bệnh
- nữ - thể mang
- nữ - không rõ có là thể mang không
- ? nguồn tin chưa xác định

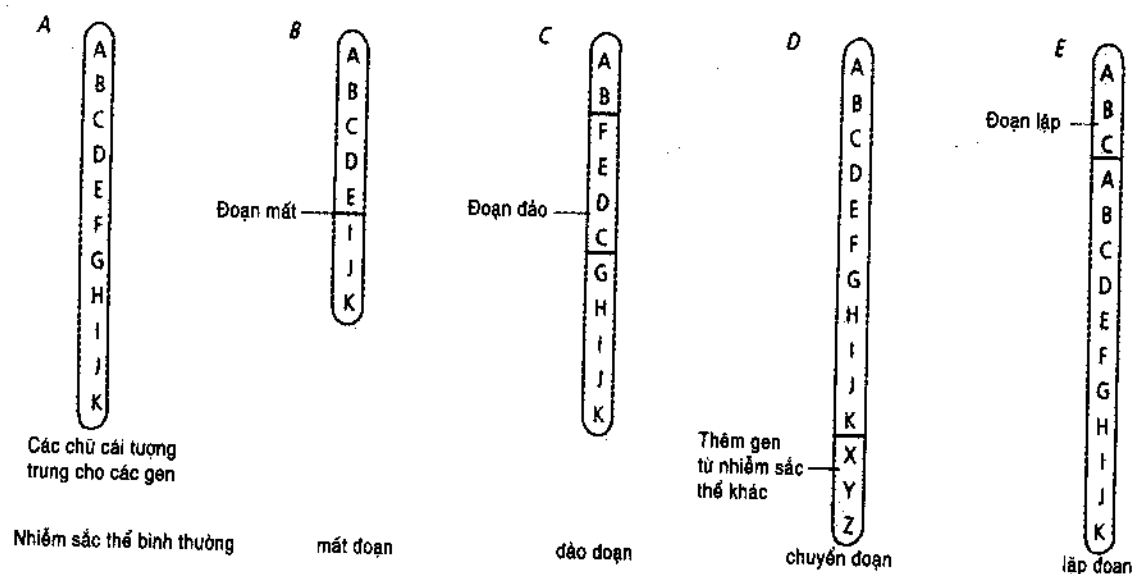
Hình 33-5. Phả hệ bệnh ưa chảy máu

Sự không phân ly của nhiễm sắc thể giới tính, làm xuất hiện hai loại bệnh di truyền chính. Đó là **hội chứng Claiphentơ** và **Tơcnơ**. Tần số hội chứng Claiphentơ là 2/1000 trẻ sơ sinh trai. Người bệnh có thừa một hoặc một vài nhiễm sắc thể giới tính. Kiểu XXY là hay gặp hơn cả. Tuy nhiên kiểu XXYY, XXXY, và XXXXY cũng đã được phát hiện. Về mặt thể lực bệnh nhân hoàn toàn bình thường, nhưng họ không có khả năng sản sinh tinh trùng và vì thế họ bị bất dục. Dân ông có thừa nhiễm sắc thể Y, XYY thường cao hơn người thường và đã có đôi lần người ta cho rằng họ là người hung bạo mặc dầu hiện nay điều này dường như không đúng. Người có 1 nhiễm sắc thể X ký hiệu là XO, hoặc ba nhiễm sắc thể X đều bị hội chứng Tơcnơ. Về ngoại hình họ là nữ, nhưng buồng trứng không phát triển, có thể do những dị thường về thể lực hoặc tâm thần.

Ở thực vật, sự không phân ly, đôi khi không chỉ xảy ra đối với một cặp nhiễm sắc thể tương đồng, mà xảy ra đồng thời với tất cả các đôi nhiễm sắc thể. Kết quả tạo nên các giao tử lưỡng bội. Các giao tử này thụ tinh có thể cho ra các cá thể **tam bội** (3n) hoặc **tứ bội** (4n).

Hiện tượng này gọi là **đa bội thể**. Cây tam bội có thể có khả năng sinh sản vô tính, nhưng chúng thường bất thụ vì các nhiễm sắc thể tương đồng không bắt đôi chính xác ở kỳ đầu của giảm phân I. Tuy nhiên, trong một tế bào tứ bội, bốn nhiễm sắc thể tương đồng của một loài có thể liên kết với nhau tạo nên hai cặp, vì thế giảm phân có thể xảy ra bình thường và sản sinh ra các giao tử lưỡng bội. Điều đó có nghĩa rằng, các thể tứ bội có thể tự sinh sản và kết quả là chúng hình thành nên một loài mới khác biệt với kiểu cha mẹ ban đầu. Đa bội thể giữ một vai trò quan trọng trong sự tiến hoá của nhiều loài thực vật có hoa bao gồm các loài cây trồng như lúa mì. Chúng ta sẽ đề cập đến vấn đề này trong bài 35.

2. Đột biến nhiễm sắc thể. Đột biến nhiễm sắc thể bao gồm các biến đổi về cấu trúc nhiễm sắc thể và do vậy làm thay đổi trật tự gen do chúng mang, mặc dù bản thân gen không bị thay đổi (đột biến gen là một quá trình riêng biệt được xem xét trong bài 32). Những biến đổi hay gặp nhất là sự đứt gãy nhiễm sắc thể và tái liên kết trong quá trình trao đổi chéo ở kỳ đầu I của giảm phân. Kết quả là những phần của một nhiễm sắc thể có thể bị mất hoặc gắn vào nhiễm sắc thể khác. Các kiểu đột biến nhiễm sắc thể có thể có, được trình bày trong hình 33.6. **Mất đoạn** dẫn đến mất các gen và vì thế thường gây chết. Tuy nhiên, **dào đoạn**, **chuyển đoạn** và **lặp đoạn** dẫn đến thay đổi trật tự gen trên nhiễm sắc thể. Những thay đổi như vậy đôi khi có lợi như chúng ta sẽ thấy ở cuối bài này.



Hình 33.6 Đột biến nhiễm sắc thể

Các gen ngoài nhân

Các cơ chế di truyền của Mendel chỉ đúng khi nguyên liệu di truyền tồn tại thành từng cặp nhiễm sắc thể tương đồng trong nhân của các tế bào nhân thực. Tuy nhiên, không phải toàn bộ ADN của tế bào đều nằm trong nhân. Có một lượng nhỏ, nhưng rất quan trọng nằm trong tế bào chất, trong các bào quan của tế bào. Ví dụ ở tế bào gan chuột, ADN ty thể chiếm 1% tổng số ADN. Trong khi đó ở ngô có tới 15% ADN của tế bào nằm ở lục lạp. Người ta biết rằng cả hai ADN ty thể và lục lạp đều chứa nhiều gen chức năng qui định sự tổng hợp protein. Nói cách khác, ty thể và lục lạp sản xuất ra một số protein cho riêng mình trong đó một số rất cần cho sự hô hấp và quang hợp. Các gen này không có trong nhân tế bào và vì thế chúng rất cần cho sự trao đổi chất bình thường.

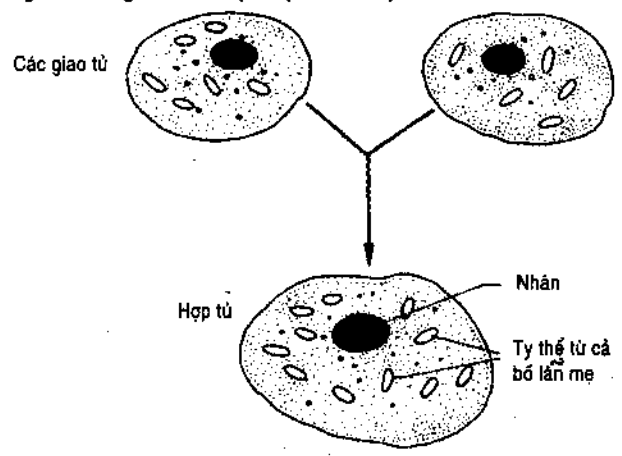
Các bào quan cùng các gen của chúng được truyền cho hậu thế qua tế bào chất của giao tử (Hình 33.7). Rõ ràng là nếu các giao tử giống nhau về kích thước thì cả hai bố mẹ sẽ đều đóng góp gen ngoài nhân, nhưng nếu chúng không giống nhau thì các gen này chỉ được truyền từ một trong hai bố mẹ. Tế bào tinh trùng động vật có vú và hạt phấn thực vật có hoa đóng góp rất ít tế bào chất cho hợp tử, vì thế các cơ quan tử thường được di truyền hoàn toàn theo dòng mẹ.

33.3 NHỮNG NGOẠI LỆ CỦA ĐỊNH LUẬT 2

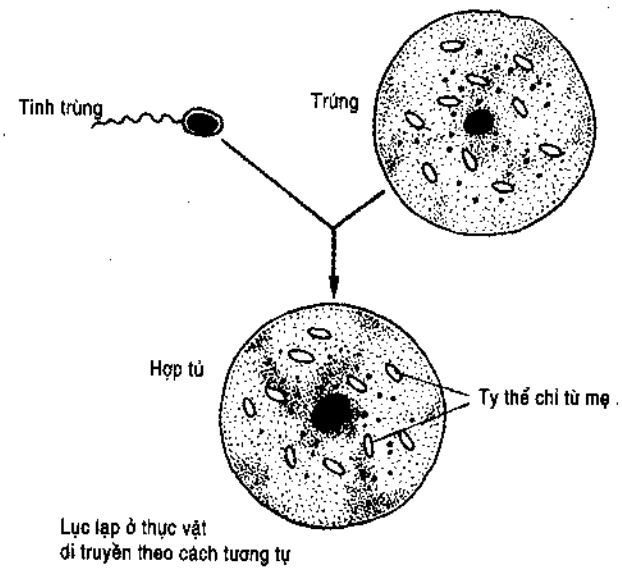
Xem xét cơ chế nhiễm sắc thể của sự phân ly độc lập của các alen là cách tốt nhất giải thích tại sao lại có các ngoại lệ đối với định luật thứ hai của Mendel. Hình 33.8 A cho thấy, hai cặp alen ở các locut trên các nhiễm sắc thể khác nhau. Như chúng ta thấy, sự phân ly nhiễm sắc thể trong giảm phân I, có thể xảy ra theo hai cách. Do đó cá thể dị hợp AaBb sẽ sản sinh ra bốn kiểu giao tử: AB, ab, Ab và aB với tỷ lệ ngang nhau. Lai hai cá thể như vậy với nhau sẽ cho tỷ lệ phân ly kiểu hình 9:3:3:1 đặc trưng cho phép lai hai tính trạng (xem hình 32.8). Mặt khác, mỗi nhiễm sắc thể chứa hàng trăm gen vì thế thường có chuyện hai cặp gen cùng nằm trên một nhiễm sắc thể. Tình huống đó được minh họa trên hình 33.8B. Giả thiết rằng trao đổi chéo không xảy ra, thì chỉ có hai loại giao tử được hình thành mà thôi. Các loài giao tử này sẽ có cùng cách sắp xếp gen như trong bố mẹ.

Các gen trên cùng một nhiễm sắc thể được gọi là liên kết với nhau và có xu hướng di truyền cùng nhau. Chỉ khi trao đổi chéo xảy ra, các giao tử tái tổ hợp với các tổ hợp gen mới, mới được tạo thành (hình 33.8 C). Số lượng giao tử kiểu này phụ thuộc cơ bản vào hai việc: Thứ nhất, khoảng cách giữa các gen trên nhiễm sắc thể; thứ hai, xác suất xảy ra trao đổi chéo giữa chúng. Đối với một loài nhất định, số lượng trao đổi chéo trung bình duy trì khá ổn định vì thế khoảng cách giữa các gen là rất quan trọng. Nếu các gen cách xa nhau, thì trao đổi chéo giữa chúng hay xảy ra, nhưng nếu chúng gần nhau thì trao đổi chéo rất ít khi xảy ra, do đó giao tử tái tổ hợp rất hiếm gặp.

A. Các giao tử cùng kích thước (thí dụ: Nấm men)



B. Các giao tử có kích cỡ khác nhau (thí dụ: lớp thú)

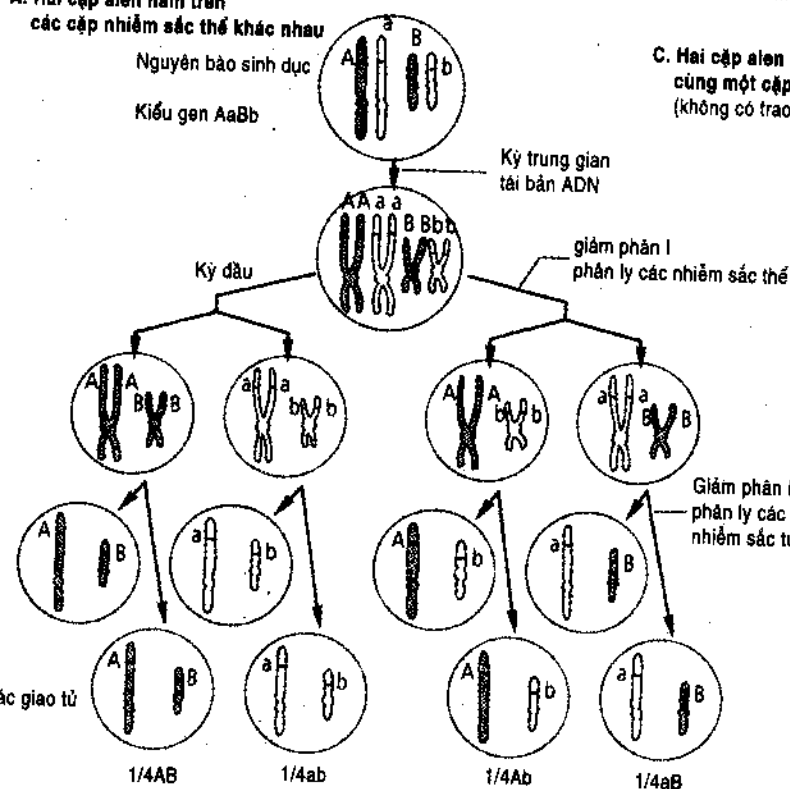


Lục lạp ở thực vật di truyền theo cách tương tự

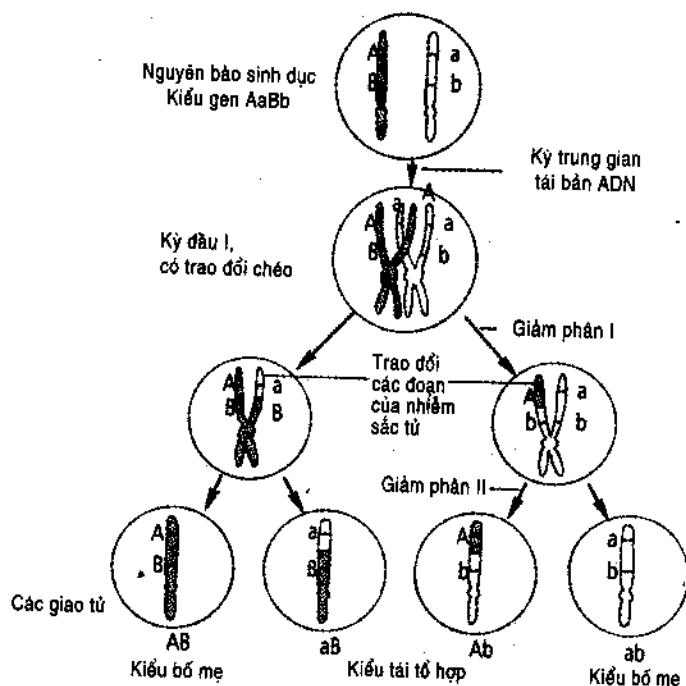
Hình 33-7. Di truyền các gen tế bào chất

Trong các thí nghiệm di truyền, người ta sẽ nghi ngờ các gen liên kết với nhau khi trong phép lai hai tính trạng tỷ lệ kiểu hình thu được khác đáng kể so với tỷ lệ lý thuyết. Liên kết gen có thể được nghiên cứu kỹ hơn nhờ áp dụng phương pháp lai phân tích (đã giải thích trong bài 32). Thí dụ ở ruồi quả cánh dài là trội so với cánh cụt còn mắt đỏ bình thường trội so với mắt tím. Ruồi dị hợp tử về hai tính trạng có thể thu được bằng cách lai các dòng thuần chủng như ta thấy trong hình 33.9.

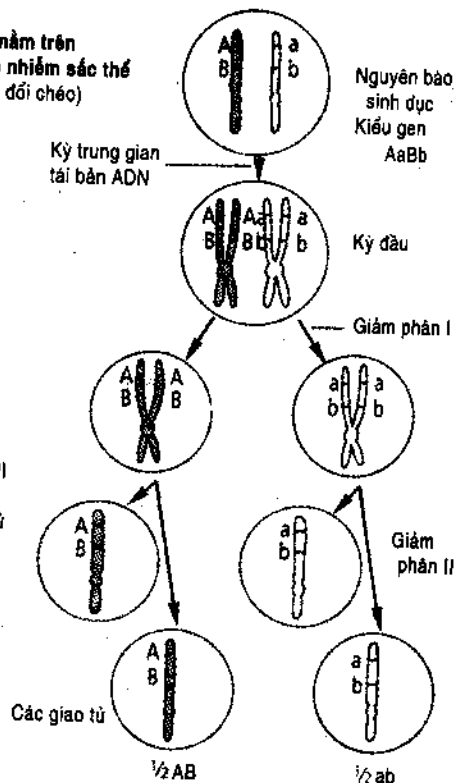
A. Hai cặp alen nằm trên các cặp nhiễm sắc thể khác nhau
Nguyên bào sinh dục
Kiểu gen AaBb



B. Hai cặp alen trên cùng một cặp nhiễm sắc thể (có trao đổi chéo)



C. Hai cặp alen nằm trên cùng một cặp nhiễm sắc thể (không có trao đổi chéo)



Hình 33-8. Cơ sở nhiễm sắc thể của sự phân ly độc lập và sự liên kết gen

liên kết gen, ruồi cái sẽ tạo ra bốn kiểu giao tử với tỷ lệ ngang nhau. Các giao tử cái kết hợp với một kiểu giao tử đực lⁿ, sẽ cho bốn kiểu hình ở đời con theo tỷ lệ 1:1:1:1 (xem hình 33.9 B). Hai kiểu hình dài/tím và cắt/đỏ là các tổ hợp mới không thấy có ở bố mẹ.

Gen	Hình thái cánh		Màu mắt	
	Dài L Cụt l	các alen	Bình thường (đỏ) Tím	N n các alen
A. THU NHẬN CÁC DỊ HỢP TỬ				
	Mẹ	×	Bố	
P	Thuần chủng Dài, đỏ LLNN		Thuần chủng Cụt, tím llnn	
Giao tử	Tất cả LN		Tất cả ln	
F ₁		Tất cả LiNn Tất cả dài, đỏ		
B. LAI PHÂN TÍCH				
	Mẹ	×	Bố	
P	Dị hợp dài, đỏ LiNn		Thuần chủng cụt, tím llnn	
Các giao tử dự đoán	1/4LN, 1/4Ln, 1/4lN, 1/4ln		Tất cả ln	
F ₁	Kiểu gen 1/4LiNn 1/4Llnn 1/4lINn 1/4llnn		Kiểu hình dài, đỏ dài, tím cụt, đỏ cụt, tím	Kiểu bố mẹ Kiểu tái tổ hợp Kiểu tái tổ hợp Kiểu bố mẹ

Hình 33.9. Phương pháp lai phân tích để xác định nhóm liên kết gen.

Các thí nghiệm như vậy được tiến hành bởi các cộng sự của Morgan. Các kết quả thu được từ nhiều cặp lai được tóm tắt dưới đây :

Kiểu hình	Số lượng cá thể đời con
dài/đỏ	1339 kiểu bố mẹ
dài/tím	154 kiểu tái tổ hợp
cụt/đỏ	151 kiểu tái tổ hợp
cụt/tím	1195 kiểu bố mẹ
Tổng cộng	2839

Như ta thấy, kiểu hình tái tổ hợp xuất hiện ít hơn nhiều so với số lượng mong đợi. Đó là một bằng chứng rõ ràng cho thấy các gen nằm trên cùng một nhiễm sắc thể và chúng chỉ bị tách rời nhau do trao đổi chéo. **Tần số trao đổi chéo** hay **giá trị trao đổi chéo (TĐC)** được tính theo công thức :

$$\text{TĐC} = \frac{\text{Số cá thể tái tổ hợp}}{\text{Toàn bộ số cá thể đời con}}$$

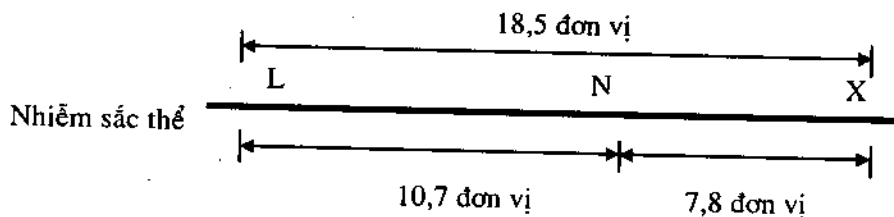
Cần lưu ý là nếu không có liên kết gen thì TĐC trong phép lai phân tích sẽ là 50%. Trong trường hợp này :

$$TĐC = \frac{154 + 151}{2839} \times 100 = 10,7\%$$

Tần số trao đổi chéo đặc biệt hữu ích vì nó cho phép ta xác định trật tự gen trên từng nhiễm sắc thể. Quá trình đó gọi là lập *bản đồ nhiễm sắc thể*. Để minh họa nguyên lý lập bản đồ nhiễm sắc thể, ta hãy lấy số liệu TĐC giữa gen L và N và tưởng tượng có một gen thứ ba gọi là gen X.

Cặp gen	TĐC
L - N	10,7
L - X	18,5
N - X	7,8

Dễ dàng nhận thấy chỉ có một cách sắp xếp gen thoả mãn các giá trị trên, đó là :



Ở *Drosophila melanogaster*, nguyên tắc này được sử dụng để lập bản đồ của hàng trăm gen. Một phát hiện lý thú là tất cả các gen đều thuộc về một nhóm trong **4 nhóm liên kết** gen tương ứng với 4 cặp nhiễm sắc thể tương đồng. Kết quả tương tự cũng nhận thấy ở các sinh vật khác và vì thế đó là bằng chứng rõ rệt cho thấy vai trò chủ yếu của các nhiễm sắc thể trong việc truyền thông tin di truyền.

Một tác dụng quan trọng của liên kết gen là giữ các tổ hợp gen có lợi hoặc các gen có các chức năng liên quan ở lại với nhau. Đột biến thể nhiễm sắc có thể thúc đẩy sự liên kết kiểu như vậy. Các nhóm liên kết chặt chẽ với nhau đôi khi được gọi là các **họ gen** ít nhất cũng có vài trong số các gen chịu trách nhiệm sản xuất các tác nhân đông máu ở người và liên kết với nhau kiểu như vậy và do đó chúng luôn luôn di truyền cùng nhau.

33.4 KIỂU GEN VÀ KIỂU HÌNH

Sinh vật được thừa hưởng hàng trăm gen của cha mẹ chúng. Các gen này góp phần tạo nên kiểu gen chung, hay đôi khi còn gọi là **hệ gen** (genome) của cơ thể. Phần lớn các gen được di truyền theo kiểu Mendel nhưng hình thức di truyền này không thể hiện rõ ở kiểu hình của đời con. Một phần, vì nhiều gen có tính đa hiệu và phần vì các gen thuộc locut khác nhau tương tác với nhau. Phần kết của bài này sẽ nêu một số quá trình như vậy.

1. Hiệu quả đa hiệu : Một gen kiểm soát nhiều tính trạng được gọi là gen đa hiệu. Thí

dự trong một công trình nghiên cứu về chuột thí nghiệm, người ta đã tìm thấy một loạt các dị thường, bao gồm như tim to, tắc phế quản, tắc lỗ mũi, phổi không đàn hồi, đều do một alen đột biến gây nên. Alen bình thường của gen này sản xuất ra một protein cần thiết cho việc hình thành xương sụn. Sở dĩ có một loạt những hư hỏng như vậy, vì sụn là cấu thành quan trọng có mặt trong nhiều cơ quan khác nhau của cơ thể. Xem xét các con đường trao đổi chất bình thường, ta sẽ không lấy gì làm ngạc nhiên khi thấy rằng, hiệu quả đa hiệu như vậy là cực kỳ hay gặp, đến nỗi hiện nay người ta cho rằng hầu hết các gen đều đa hiệu.

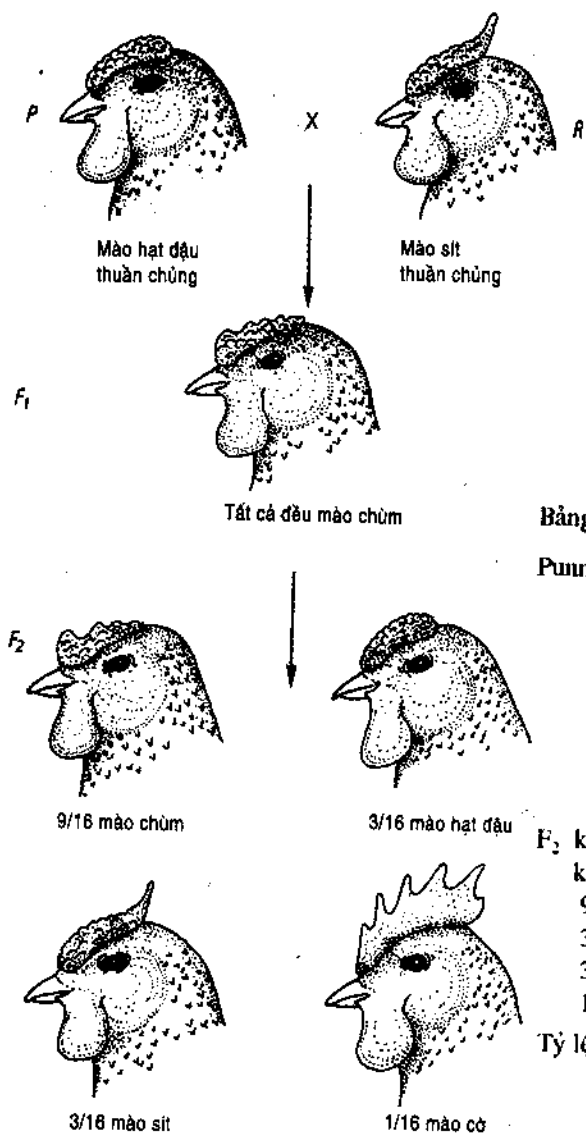
2. Tương tác gen. Tương tác gen ngược hẳn với tính đa hiệu của gen. Tương tác xảy ra khi 2 hay nhiều gen cùng ảnh hưởng tới một tính trạng. Ví dụ có hai cặp gen kiểm soát sự di truyền hình dạng mỏ gà (hình 33.10). Mỏ sít, do một gen trội quy định. Mỏ hạt đậu, lại do một gen trội khác kiểm soát. Khi lai hai dạng gà thuần chủng này với nhau, ở đời con xuất hiện kiểu mỏ mới gọi là mỏ chùm. Lai các cá thể F_1 với nhau, ở đời sau sự phân ly kiểu hình sẽ là 9:3:3:1 trong đó dạng mỏ thứ tư xuất hiện được gọi là mỏ cờ. Để hiểu rõ kết quả phép lai này hơn ta có thể viết ra các kiểu gen quy định bốn dạng mỏ khác nhau từ bảng Punnett ở hình 33-10. Làm thế nào để ta có thể xác định được kiểu gen của gà mái mỏ chùm khi không biết được nguồn gốc bố mẹ của nó ?

3. Át chế. Át chế xảy ra khi alen của một gen ức chế sự hoạt động của alen của một gen khác. Màu lông của chuột được kiểm soát bởi 3 locut gen khác nhau như ta thấy trong bảng 33-1. Locut thứ nhất mang gen trội A, gọi là xám agouti, hoặc mang alen lặn a (không xám agouti). Cá thể agouti có một đoạn vàng gần đỉnh của sợi lông làm ảnh hưởng đến màu sắc chung của bộ lông. Locut thứ hai có gen B hoặc b, chịu trách nhiệm tổng hợp sắc tố đen hoặc nâu. Nếu alen trội C của locut thứ ba quy định màu lông cũng có mặt thì kiểu hình của chuột sẽ được quy định bởi các alen của hai locut kia. tuy nhiên, kiểu gen đồng hợp lặn cc sẽ tạo nên lông trắng hoặc bạch tạng, bất kể alen của hai locut kia là như thế nào. Nói cách khác, alen bạch tạng át chế sự hoạt động của các gen khác.

Bảng 33.1. Sự di truyền màu lông ở chuột nhắt

			Kiểu gen	Kiểu hình
agouti	A	các alen	$A^* B^* C^*$	agouti (xám)
không agouti	a		aa $B^* C^*$	đen
đen	B	các alen	aa bb C^*	nâu
nâu	b		$A^* bb C^*$	Cinnamon
có màu	C	các alen	*** cc	Bạch tạng (trắng)
bạch tạng	c		*, có thể có mặt một trong các alen	

4. Di truyền đa gen. Ở nhiều sinh vật, các tính trạng như chiều cao và khối lượng cơ thể không di truyền theo quy luật Mendel. Thường thì các tính trạng như vậy không thể tách biệt được thành các kiểu hình như hoa đỏ hoa trắng, hạt trơn hạt nhăn hay cao hoặc lùn như ở đậu được. Thay vào đó là một dãy các kiểu hình trung gian như ta thấy trên hình 33-11. Hiện tượng đó được gọi là biến dị liên tục. Sự phân bố các kiểu hình như vậy thường tạo thành đồ thị dạng chuông được gọi là **đồ thị phân bố chuẩn**. Phần lớn dân ông có chiều cao gần với giá trị trung bình, chỉ một số rất ít rất cao hoặc rất lùn. Cách thức di truyền như vậy là kiểu di truyền đa gen điển hình, trong đó nhiều gen cùng tương tác với nhau. Đôi khi số lượng gen quy định một tính trạng có thể xác định được, nhưng nhiều trường hợp thì hoàn toàn không. Một vấn đề nữa là nhiều **tính trạng phân bố chuẩn** bị ảnh hưởng bởi môi trường. Vì thế rất khó phân biệt được ảnh hưởng của kiểu gen với ảnh hưởng của môi trường đến kiểu hình. Tuy nhiên, di truyền đa gen giữ vai trò chủ chốt trong việc mở rộng phổ biến dị nhằm cung cấp nguyên liệu cho quá trình tiến hoá.



gen mào hạt đậu các alen P và P mào sít các alen R và r

Bố
thuần chủng
Mào hạt đậu
PPrr

Mẹ
thuần chủng
Mào sít
ppRR

x

giao tử
tất cả PpRr
tất cả mào chùm

nội phối PpRr x PpRr

giao tử 1/4PR 1/4Pr 1/4pR 1/4pr

Bảng Punnett

	1/4PR	1/4Pr	1/4pR	1/4pr
1/4PR	1/16PPRR	1/16PPRr	1/16PpRR	1/16PpRr
1/4Pr	1/16PPRr	1/16PPrr	1/16PpRr	1/16Pprr
1/4pR	1/16PpRR	1/16PpRr	1/16ppRR	1/16ppRr
1/4pr	1/16PpRr	1/16Pprr	1/16ppRr	1/16pprr

F₂ kiểu gen : xem bảng Punnett

kiểu hình :

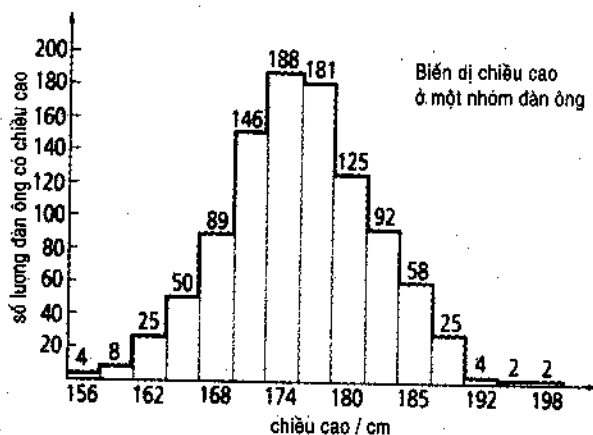
- 9/16 mào chùm
- 3/16 mào hạt đậu
- 3/16 mào sít
- 1/16 mào cờ

Tỷ lệ kiểu hình 9:3:3:1



Hình 33-10. Sự di truyền hình dạng mào ở gà.

Chiều cao tính bằng cm (dựa trên chiều cao của 1000 sinh viên ở độ tuổi 18 - 23)



Hình 33-11. Phân bố chiều cao ở người

34. TIẾN HOÁ, BIẾN DỊ VÀ CHỌN LỌC TỰ NHIÊN

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này, bạn có thể :

- Định nghĩa tiến hoá là gì.
- Giải thích thế nào là sự thích nghi.
- Giải thích sự tạo thành và di truyền các tính trạng tập nhiễm theo quan điểm của học thuyết tiến hoá.
- Giải thích ngắn gọn học thuyết tiến hoá Đacuyn (Darwin) mới.
- Liệt kê các nguồn biến dị và di truyền trong quần thể tự nhiên.
- Trình bày về chọn lọc tự nhiên và sự hoá đen do công nghiệp ở bướm *Biston betularia*.
- Giải thích phương pháp sử dụng định luật Hacđi - Vanbec (Hardy-Weinberg) để tính tần số gen.
- Cho biết cách tính toán ảnh hưởng của chọn lọc tự nhiên lên tần số kiểu gen từ thế hệ này sang thế hệ khác.
- Phát biểu định luật Hacđi - Vanbec.
- Cho các ví dụ về đa hình tạm thời và đa hình cân bằng.
- Mô tả hiệu quả của chọn lọc kiên định, chọn lọc định hướng, chọn lọc cách quãng và nêu ví dụ cho mỗi trường hợp.

34.1. TIẾN HOÁ VÀ SỰ THÍCH NGHI

Các nhà sinh học định nghĩa tiến hoá theo hai cách khác nhau :

1. Tiến hoá là một quá trình thay đổi dần dần, nhờ đó các cá thể của một loài vẫn thích hợp hoặc **thích nghi** với điều kiện môi trường của chúng.
2. Tiến hoá là một quá trình mà kết quả của nó làm xuất hiện loài mới từ các dạng cũ. Quá trình đó được gọi là quá trình **hình thành loài** và nó cho phép giải thích sự xuất hiện của các loài sinh vật mới trong lịch sử của sự sống trên trái đất.

Những kiểu biến đổi mang tính tiến hoá này không phải là thay thế nhau mà chúng bổ sung cho nhau. Cả hai cần phải được giải thích bằng một học thuyết tiến hoá thích hợp. Bài này sẽ phác hoạ học thuyết tiến hoá Đacuyn mới và mô tả các cơ chế chính tạo nên sự thích nghi. Bài 35 xem xét chi tiết hơn về khái niệm loài sinh học.

Sự thích nghi được biểu hiện rõ ở cấu trúc của hầu hết các bộ phận của sinh vật. Chẳng hạn, cánh của chim không chỉ thích hợp về mặt đại thể, mà còn về chi tiết cấu trúc cho việc

bay lượn. Hình dạng cánh nói chung tạo nên sức nâng và khi điều chỉnh thích hợp nó còn giúp ích cho việc cất và hạ cánh cũng như mức độ bay. Các lông vũ bay nhẹ và khoẻ, trong khi đó những lông bao nhỏ hơn tạo nên mặt trơn khí động học. Ngoài ra, các xương hỗ trợ có các thanh chống bên trong làm tăng thêm các đặc tính cơ học mà không phải tăng khối lượng cơ thể. Ở hầu hết các loài chim, các cơ để bay thường rất to, khoẻ và phần lớn khối lượng của nó tập trung gần gốc cánh, nơi các cơ được bám vào xương ức đã được biến dạng một cách đặc biệt. Chúng rất quan trọng khi đặt câu hỏi là tất cả các đặc điểm này đầu tiên được phát triển ra sao, và làm thế nào mà hầu hết các loài chim lại có chung được các đặc tính đó.

34.2. CÁC HỌC THUYẾT TIẾN HOÁ

1. **Sự sáng tạo đặc biệt.** Nhiều tôn giáo cho rằng các loài đều do Chúa tạo nên và chúng đã từng tồn tại một cách không đổi trên trái đất từ thế hệ này sang thế hệ khác. Theo quan điểm này, các đặc điểm thích nghi của cơ thể được truyền lại từ tổ tiên một cách y hệt như lúc mới được tạo ra. Các yếu tố cơ bản của học thuyết này không thể nghiên cứu kiểm nghiệm được. Các học thuyết tiến hóa khác thừa nhận rằng các đặc tính của loài có biến đổi và tất cả các loài hiện nay đều được bắt nguồn từ một số ít kiểu sinh vật đơn giản vốn được hình thành từ các vật chất không sống từ hơn 3000 triệu năm trước.

2. **Sự di truyền của các tính trạng tập nhiễm.** Năm 1809 nhà động vật học người Pháp J.B.Lamac (Jean-Baptiste Lamarck) đã cho xuất bản cuốn *Triết học Động vật*, trong đó ông đã đề xuất cơ chế giải thích sự tiến hoá của các loài cao cấp từ những loài đơn giản hơn. Ông cho rằng : (1) các cơ quan của cơ thể có thể được phát triển và cải tiến khi được sử dụng một cách lặp đi lặp lại, còn nó sẽ bị yếu dần nếu không được sử dụng. (2) Những biến đổi về cấu trúc thu được trong đời sống của sinh vật được truyền lại cho con cái. Thí dụ Lamarck tin rằng cổ dài và chân trước của hươu cao cổ được hình thành do tập quán vật lá cây. Ông cho rằng tổ tiên của hươu cao cổ là loại ngắn cổ nhưng do phải thường xuyên vươn cổ ra để hái lá cây nên qua nhiều thế hệ cổ của chúng được dài thêm ra.

Ở một số khía cạnh nào đó học thuyết này có vẻ hấp dẫn song chưa có được bằng chứng thực nghiệm nào chứng minh. Các đặc tính di truyền của sinh vật được kiểm tra bởi các gen và người ta thấy không có cách nào để cấu trúc của ADN tạo nên các gen lại bị thay đổi để phản ánh các hoạt động của một cá thể.

3. **Học thuyết Đacuyn mới.** Một học thuyết tiến hoá chặt chẽ và có vẻ hợp lý lần đầu tiên được Đacuyn (Charles Darwin, 1809-1882) trình bày một cách chi tiết. Khi còn là một thanh niên ông được cử đi học ngành y tại đại học Edinburgh và sau đó nghiên cứu thần học tại Cambridge. Ông không phải là một sinh viên thành đạt nhưng rất quan tâm đến lịch sử tự nhiên. Năm 1831 được cử đi theo một con tàu thám hiểm HMS Beagle với tư cách là một nhà tự nhiên học ông đã khảo sát hơn mười năm tại Patagonia, Tierra del Fuego, Chile, Peru và nhiều đảo Thái Bình Dương kể cả một số đảo Galapagos. Những nghiên cứu kỹ lưỡng của ông về địa chất và lịch sử tự nhiên của các vùng này làm cho ông tin rằng những thay đổi có tính tiến hoá là hoàn toàn có khả năng xảy ra và sau đó đã dẫn ông tới chỗ đề xuất **chọn lọc tự nhiên** là một cơ chế chính của sự tiến hoá. Học thuyết của ông được công bố trong cuốn

"Nguồn gốc các loài" vào năm 1859 đã dẫn đến một cuộc cách mạng trong suy nghĩ của mọi người và làm chuyển hướng nghiên cứu trong sinh học.

Học thuyết hiện đại của thuyết Đacuyn được gọi là học thuyết Đacuyn mới. Học thuyết này có thể tóm tắt như sau :

a) Các sinh vật sản sinh ra một lượng con cái nhiều hơn số lượng cá thể có thể sống sót. Một con ếch cái *Rana temporaria* sản sinh ra khoảng chừng 2000 trứng, trong số đó rất nhiều trứng được thụ tinh và phát triển thành nòng nọc. Tuy nhiên, ở hầu hết mọi nơi quần thể ếch trưởng thành dường như được duy trì một cách ổn định. Điều đó có nghĩa là mỗi cá thể đời con có một cơ hội sống sót tính trung bình là rất thấp, chỉ khoảng chừng 0,01%. Tất cả các loài sinh sản hữu tính đều sản sinh ra một lượng cá thể con cái rất dư thừa mà phần lớn trong số đó bị chết trước khi đạt đến được độ thành thục sinh dục.

b) Các sinh vật khác nhau về các cách thức ảnh hưởng đến sự sống còn của chúng. Bất cứ nghiên cứu nào về một loài đều phát hiện ra hàng loạt những khác biệt về kích thước, màu sắc, hình dạng, chi tiết cấu trúc, sinh lý mà nhiều cái trong số đó tác động tới sự sống còn của cá thể sinh vật. Nguồn biến dị này cần phải được xem xét.

c) Phần lớn biến dị được kiểm soát bởi các gen. Có hàng ngàn ví dụ về biến dị mà cơ sở di truyền của nó đã được biết. Nhiều tính trạng đó di truyền theo kiểu Mendel, trong khi đó các tính trạng như chiều cao, khối lượng cơ thể phụ thuộc vào sự tương tác giữa các gen và môi trường (tham khảo bài 33).

d) Chọn lọc tự nhiên giúp cho các loài luôn thích nghi. Từ các quan sát trên ta rút ra rằng những sinh vật thích nghi tốt nhất là những cá thể có khả năng sống sót cao và để lại hậu thế. Vì những biến dị là do các gen kiểm soát, nên các cá thể đời sau có khả năng có được những đặc tính có lợi của bố mẹ và lại truyền lại những tính trạng này cho thế hệ tiếp theo. Quá trình đó được gọi là chọn lọc tự nhiên và nó sẽ đảm bảo cho các cá thể của một loài thích nghi được với môi trường sống.

e) Loài mới chỉ được hình thành bằng sự cách li. Chọn lọc tự nhiên bản thân nó không đủ giải thích là loài mới được hình thành ra sao. Loài mới chỉ được hình thành khi các quần thể của một loài bị cách ly và do đó chúng không thể giao phối với nhau. Các quần thể cách li thích nghi với môi trường riêng của mình và có thể phân hoá và cuối cùng hình thành nên loài mới. Có hai phương pháp cách ly khả dĩ đó là *cách li địa lý* và *cách li sinh thái*. Tâm quan trọng của chúng sẽ được bàn tới trong bài 35.

34.3. NGUỒN BIẾN DỊ

Để tiến hoá có thể xảy ra, tất nhiên phải có nguồn biến dị qua đó chọn lọc tự nhiên có thể tác động. Nguồn biến dị quan trọng nhất là đột biến gen và đột biến nhiễm sắc thể. Như đã phác hoạ trong bài 32, đột biến gen là những biến đổi ngẫu nhiên trong trình tự của ADN chịu trách nhiệm mã hoá cho protein. Phần lớn chúng đều có hại, nhưng một số ít lại có lợi vì nó tổng hợp nên được protein mới hoặc các protein được cải tiến hơn.

Đột biến nhiễm sắc thể như đã mô tả trong bài 33 giữ vai trò quan trọng trong quá trình tiến hoá. Những sinh vật đơn giản như vi khuẩn chứa ít hơn nhiều về ADN và số gen so với

các sinh vật nhân thực. Một tế bào người, thí dụ chứa lượng ADN gấp 800 lần so với lượng ADN của E.coli. Sự gia tăng lượng ADN trong tế bào được thực hiện do sự lặp đoạn và chuyển đoạn nhiễm sắc thể và cũng có thể là do kết quả của sự nhiễm virus. Điều đáng ngạc nhiên là chỉ một phần nhỏ trong tổng số ADN của tế bào nhân thực mã hoá cho các protein. Một số vùng còn lại không mã hoá cho protein được xem là có nhiệm vụ tạo thuận lợi cho các đột biến nhiễm sắc thể và như vậy làm tăng tốc độ tiến hoá của các protein.

Với một nguồn gen mới và lượng ADN được gia tăng, sự phân li độc lập của các nhiễm sắc thể, sự trao đổi chéo trong giảm phân giúp tạo nên sự tái tổ hợp gen, đưa tới xuất hiện các giao tử bị biến đổi về mặt di truyền. Vì thế biến dị được truyền lại cho hậu thế. Phần nhiều các loài có được sự thích nghi với việc thụ tinh chéo nhờ đó biến dị di truyền lại được gia tăng hơn nữa.

34-4. HOẠT ĐỘNG CỦA CHỌN LỌC TỰ NHIÊN

Trong các ví dụ sau đây trích từ cuốn *Nguồn gốc các loài*, Đacuyn giải thích các loài hoa thụ phấn nhờ côn trùng được hình thành từ các loài tự thụ phấn ra sao:

"Có lẽ cũng nên đưa ra một ví dụ khác và một sự minh hoạ phức tạp hơn về hoạt động của chọn lọc tự nhiên. Một số cây tiết ra các nhựa ngọt rõ ràng với mục đích loại những gì độc hại khỏi nhựa cây. Việc đó được thực hiện, ví dụ, nhờ các tuyến ở cuống lá phụ của một số cây họ đậu, hoặc ở mặt sau của các lá cây nguyệt quế. Nhựa cây như vậy mặc dầu được tiết ra với một lượng rất nhỏ nhưng rất hấp dẫn côn trùng cho dù việc viếng thăm của côn trùng chẳng mang lại lợi ích gì cho cây. Bây giờ chúng ta hãy giả định rằng nhựa cây hoặc mật hoa được tiết ra trong hoa của một số cây của bất kỳ loài nào đó. Khi côn trùng tìm kiếm mật hoa chúng có thể mang phấn từ hoa nọ sang hoa kia. Các hoa của những cây khác nhau của cùng một loài nhờ vậy có thể thụ phấn chéo nhau. Việc thụ phấn chéo như vậy đã được chứng minh là tạo nên các hạt có ưu thế lai do đó cơ hội tốt hơn để phát triển và tồn tại. Những cây nào sản sinh ra các hoa có tuyến mật hoa lớn hơn, tiết được nhiều mật hoa hơn sẽ dễ được thụ phấn chéo và rốt cục sẽ có được ưu thế hơn so với các dạng địa phương. Những hoa nào có các bao phấn và nhụy sắp xếp như thế nào đó thích hợp cho các loại côn trùng hay viếng thăm sẽ có cơ hội truyền phấn tốt hơn và do đó cũng sẽ có ưu thế hơn".

Lý lẽ kiểu này có thể biện minh cho sức mạnh của chọn lọc tự nhiên, tuy nhiên nó vẫn có điểm yếu là chưa có được các bằng chứng thực nghiệm. Tuy vậy ngay từ thời Đacuyn cũng đã có nhiều nghiên cứu chi tiết nhằm khẳng định vai trò của chọn lọc tự nhiên cũng như các cơ chế của tiến hoá.

Dạng bình thường của loài bướm *Biston betularia* có cánh trắng đốm xám. Màu sắc như vậy giúp chúng ngụy trang rất tốt khi ban ngày chúng phải đậu trên các cành và thân cây phủ địa y có màu giống thế.

Năm 1948 người ta bắt được ở gần Manchester một mẫu bướm thuộc dạng bướm đen, hay dạng melanin mà trước đó chưa gặp bao giờ. Dạng bướm đen này tỏ ra có khả năng ngụy trang tốt hơn trên các cây bị muội đen ở các vùng công nghiệp. Vì thế chúng nhanh chóng mở rộng vùng phân bố, và đến năm 1895, 98% quần thể bướm *Biston betularia* ở Manchester là

dạng bướm đen. Hiện tượng này là **sự hoá đen do công nghiệp** và nó cũng ảnh hưởng tới các loài bướm khác. Hiện nay sự hoá đen đã trở thành phổ biến ở các vùng công nghiệp và các vùng nông thôn bị ô nhiễm. Nó đã được Kettlewell và các cộng sự nghiên cứu khá kỹ qua nhiều năm trời. Bằng các thí nghiệm chọn giống, người ta đã phát hiện ra rằng, kiểu hình đen (melanin) được kiểm soát bằng một gen đột biến trội. Để nghiên cứu vai trò của chọn lọc tự nhiên trong việc truyền bá gen này, điều cần thiết là phải xác định xem các loài thiên địch có thật sự bắt được nhiều loại bướm kém nguy trang hơn hay không. Kettlewell đã nuôi một lượng bướm lớn và tiến hành các thí nghiệm so sánh giữa các vùng trồng rừng (Dean End Wood ở Dorset) không bị ô nhiễm với các vùng trồng rừng bị ô nhiễm nặng (rừng cao su ở Birmingham). Ở cả hai địa phương, hai dạng bướm đen và bình thường được thả với một số lượng như nhau lên các thân cây, nơi các nhà nghiên cứu có thể dễ dàng quan sát chúng từ các nơi trú ẩn. Các loài chim săn mồi bằng mắt, như chim cổ đỏ, chim hét, cùng các loài ăn côn trùng khác là những loài chuyên săn loại bướm này. Trong các vùng nông thôn không bị ô nhiễm, người ta có thể dễ dàng nhận biết được những con bướm đen trên thân cây bằng mắt thường trong khi đó rất khó phát hiện ra các con bướm thường (hình 34-1a). Các con chim đã bắt được tổng số 190 con bướm trong số đó có 164 con bướm đen và chỉ có 26 bướm trắng. Sự khác biệt rõ ràng này cho thấy bướm trắng có ưu thế sống sót cao hơn bướm đen. Mặt khác, trong các vùng bị ô nhiễm do công nghiệp, loại bướm trắng bình thường lại có thể nhận biết rõ ràng trên cây (hình 34-1b). Ở đây các thiên địch bắt được nhiều bướm thường hơn và ưu thế sống sót hoàn toàn bị đảo ngược (hình 34-1).



Hình 34-1. Màu đen công nghiệp ở bướm *Biston betularia*

Trong các thí nghiệm khác, Kettlewell đã thả một số lượng lớn bướm đục của cả hai dạng đã được đánh dấu ở mặt dưới cánh bằng sơn xellulose. Bướm sống sót được bắt lại vào các đêm sau bằng các đèn thủy ngân và các bẫy chứa con cái mới nở, chưa giao phối (các con bướm cái này tiết ra các hormone hấp dẫn con đực). Tỷ lệ bướm bắt được được trình bày trong bảng 34-1. Như chúng ta đã thấy, ở vùng công nghiệp, số lượng bướm bắt lại được lớn hơn, có lẽ ở đây các bẫy được bố trí một cách có hiệu quả hơn. Tuy nhiên, ở cả hai địa điểm, các dạng bướm thích nghi tốt hơn đều bắt được với số lượng gấp đôi so với các dạng kém thích nghi. Điều đó khẳng định ưu thế sống sót của chúng.

Bảng 34-1. Số lượng bướm đục thường và bướm đen, *Biston betularia*, bắt được ở những vùng rừng không bị ô nhiễm và rừng bị ô nhiễm.

	% bắt lại	
	thường	đen
Dorset (không ô nhiễm)	12,5	6,3
Birmingham (ô nhiễm)	13,1	27,5

Tất cả các kết quả này đã giúp ta giải thích được chọn lọc tự nhiên đã ảnh hưởng như thế nào đến tần số bướm đen và bướm thường quan sát được ở các quần thể tự nhiên trong các vùng nói trên. ở Dorset: bướm thường 96,4%; bướm melanin 5,4%, ở Birmingham: bướm thường 10,1%; bướm melanin 89,9%. Điều thú vị là người ta đã có được bằng chứng chứng tỏ rằng số lượng bướm melanin ở các vùng công nghiệp bị giảm đi ít nhiều, kể từ khi đưa ra đạo luật hạn chế ô nhiễm khí quyển vào năm 1956 và 1964.

34.5. TÍNH TẦN SỐ GEN

Khi nghiên cứu các quần thể tự nhiên, thoát đầu có vẻ rất khó ước lượng tỷ lệ tương đối của hai alen trong cùng một cặp. Ví dụ, ở người bệnh u xơ nang (cystic fibrosis) là do một alen đột biến lặn gây nên và bắt gặp với tần số 1 trong 2000 trẻ sơ sinh. Nếu alen bình thường ký hiệu là C, alen đột biến ký hiệu là c thì người bệnh phải có kiểu gen cc. Tuy nhiên, tỷ lệ người có kiểu gen Cc và CC trong quần thể sẽ là bao nhiêu? Câu hỏi này có thể được trả lời nếu ta ứng dụng một thuật toán đơn giản gọi là phương pháp Hacdi-Vanbec.

Để giải thích phương pháp này, ta giả thiết rằng A tồn tại trong quần thể với tần số p, còn alen lặn của nó a, bắt gặp với tần số q. tần số các gen này được tính bằng cách cộng tần số của các alen riêng biệt. Chẳng hạn, trong trường hợp này locut gen đã cho chỉ có hai gen A và a nên $p + q = 1$. Giả thiết rằng A bắt gặp nhiều hơn so với a 9 lần. Vậy thì $p = 0,1$. Bây giờ chúng ta hãy xem điều gì sẽ xảy ra khi các thành viên của quần thể sản sinh ra các giao tử. Các cá thể có kiểu gen AA sẽ chỉ tạo ra một kiểu giao tử A, trong khi đó cá thể có kiểu gen Aa sẽ tạo ra hai kiểu giao tử A và a. Các cá thể aa chỉ được tạo thành từ những giao tử chứa alen a. Tuy nhiên, nếu alen A bắt gặp trong quần thể 9 lần nhiều hơn thì 9/10 số giao tử được tạo ra trong quần thể sẽ chứa A và chỉ có 1/10 số giao tử chứa alen a. Bởi vậy khi thụ tinh xảy ra, xác suất để con nhận được một alen A từ bố sẽ là 0,9. Nếu sự giao phối xảy ra ngẫu nhiên

thì xác suất để cá thể con nhận được alen A từ mẹ cũng là 0,9. Như vậy, xác suất để tạo thành một cá thể AA sẽ là $0,9 \times 0,9 = 0,8$ tức là bằng $p \times q = p^2$. Bằng cách lý luận như vậy, xác suất để tạo ra cá thể có kiểu gen aa sẽ là $q \times q = q^2$. Trong khi đó, xác suất để tạo ra kiểu gen Aa sẽ là $2pq$. Cũng giống như tần số gen, tần số các kiểu gen này cũng được tính bằng tổng các tần số của các kiểu gen riêng lẻ trong quần thể, và do đó $p^2 + 2pq + q^2 = 1$.

Trở lại ví dụ trong phần đầu, chúng ta thấy đối với bệnh u nang, $q^2 = 0,0005$ vì kiểu gen cc bắt gặp với tần số 1/2000. Từ đó tính ra $q = \sqrt{0,0005} = 0,022$. Vì $p + q = 1$ nên suy ra $p = 0,978$. Tổng số các kiểu gen lúc này có thể tính toán được như sau :

Tần số alen C	$p = 0,978$
Tần số alen c	$q = 0,022$
Xác suất tạo ra kiểu gen CC	$p^2 = 0,9565$
Xác suất tạo ra kiểu gen Cc	$2pq = 0,0430$
Xác suất tạo ra kiểu gen cc	$q^2 = 0,0005$

Việc áp dụng phương pháp Hacdi - Vanbec cho thấy, mặc dầu bệnh u xơ nang là một bệnh tương đối hiếm gặp, nhưng có tới 4,3% số người trong quần thể mang alen đột biến.

Phương pháp Hacdi - Vanbec cũng được ứng dụng để tiên đoán ảnh hưởng của chọn lọc tự nhiên. Chúng ta có thể thấy qua ví dụ minh họa sau đây : giả sử tần số ban đầu của hai alen B và b là $p = 0,010$ và $q = 0,990$ đồng thời các cá thể có kiểu hình trội BB và Bb có ưu thế chọn lọc hơn so với cá thể lặn bb (trường hợp này cũng giống với trường hợp bướm đen xuất hiện ở vùng rừng bị ô nhiễm). Nếu ta lại giả thiết rằng 0,2 hay 20% các cá thể BB và Bb sống sót được cho tới khi sinh sản và chỉ có 0,1 hay 10% cá thể bb sống sót cho tới khi sinh sản, thì sự thay đổi tần số gen có thể dễ dàng tính được như sau :

Tần số alen B	$p = 0,010$
Tần số alen b	$q = 0,990$

Kiểu gen trong thế hệ đầu trước khi chọn lọc :

BB	Bb	bb
p^2	$2pq$	q^2
0,0001	0,0198	0,9801

Tỷ lệ sống sót tới khi sinh sản :

0,20	0,20	0,10
------	------	------

Kiểu gen trong thế hệ đầu sau khi chọn lọc :

BB	Bb	bb
0,00002	0,00396	0,09801

Lượng alen B còn lại là :

$$2 \times 0,00002 + 0,00396 = 0,00400$$

Lượng alen b còn gọi là :

$$0,00396 + 2 \times 0,09801 = 0,19998$$

Số lượng các gen còn lại là :

$$2 \times 0,00002 + 2 \times 0,00396 + 2 \times 0,09801 = 0,20398$$

Tần số gen sau khi chọn lọc là :

$$p = \frac{0,00400}{0,20398} = 0,020$$

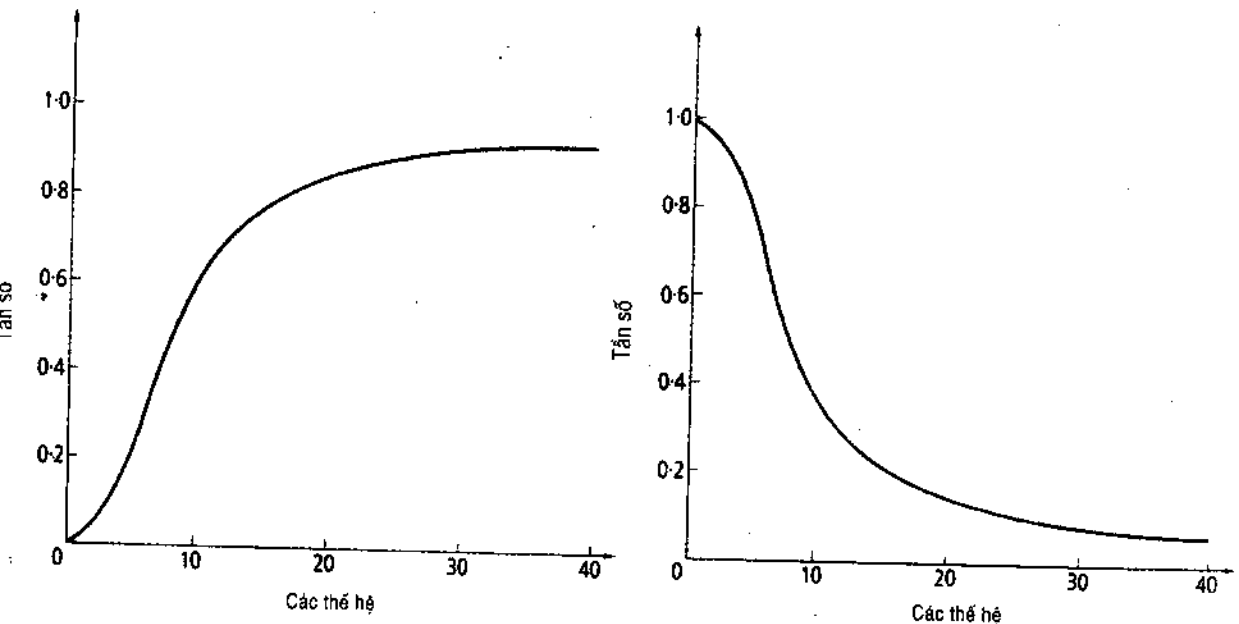
$$q = \frac{0,19998}{0,20398} = 0,980$$

Đó là tần số gen trước khi chọn lọc ở thế hệ thứ hai và chúng có thể được sử dụng để tính tần số gen mong đợi ở thế hệ thứ ba, thứ tư và các thế hệ tiếp theo. Bằng cách như vậy, người ta có thể vẽ nên đồ thị về sự tăng giảm tần số gen qua các thế hệ như trên hình 34-2. Như chúng ta đã thấy, tần số alen B trong quần thể thoát đầu tăng chậm, sau đó tăng nhanh hơn nhiều và cuối cùng lại tăng chậm, làm cho đồ thị có dạng hình cong xích-ma điển hình hay dạng hình cong chữ S. Nếu chọn lọc chống lại bb liên tục xảy ra thì alen b cuối cùng sẽ biến mất khỏi quần thể.

Điều quan trọng cần phải thấy là sự thay đổi về tần số gen tả trên đây là do chọn lọc gây nên. Nếu chọn lọc không chống lại bất kỳ một kiểu gen nào thì tần số gen sẽ không thay đổi qua các thế hệ. ta có thể thấy rõ điều này khi sử dụng phương pháp Hacđi - Vanbec để kiểm tra tần số gen. Điều đó dẫn chúng ta tới một kết luận quan trọng được mọi người biết đến là **định luật Hacđi - Vanbec**. Định luật này phát biểu như sau : *Trong một quần thể giao phối ngẫu nhiên đủ lớn, tần số gen sẽ không thay đổi từ thế hệ này sang thế hệ khác trừ trường hợp có xảy ra hiện tượng chọn lọc, đột biến hoặc di nhập gen*. Quả thực, cách tính của Hacđi - Vanbec đã cho ta bằng chứng toán học chứng tỏ rằng chọn lọc tự nhiên, đột biến và di nhập gen là các nhân tố chính của sự thay đổi mang tính tiến hoá.

A. Sự tăng tần số alen B

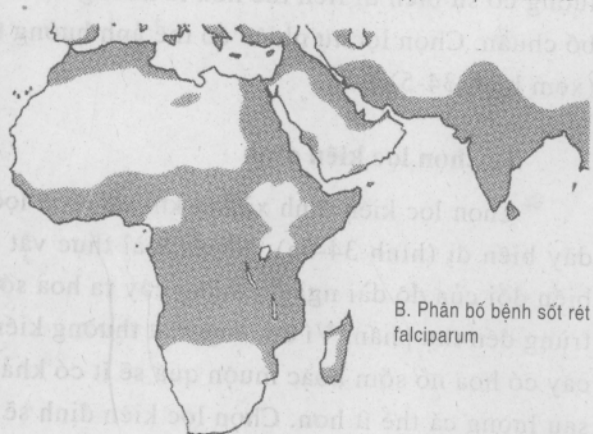
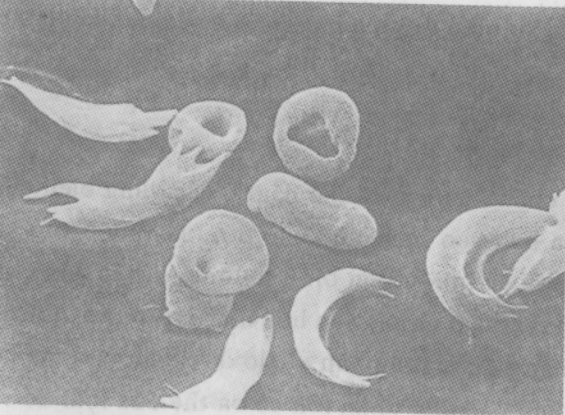
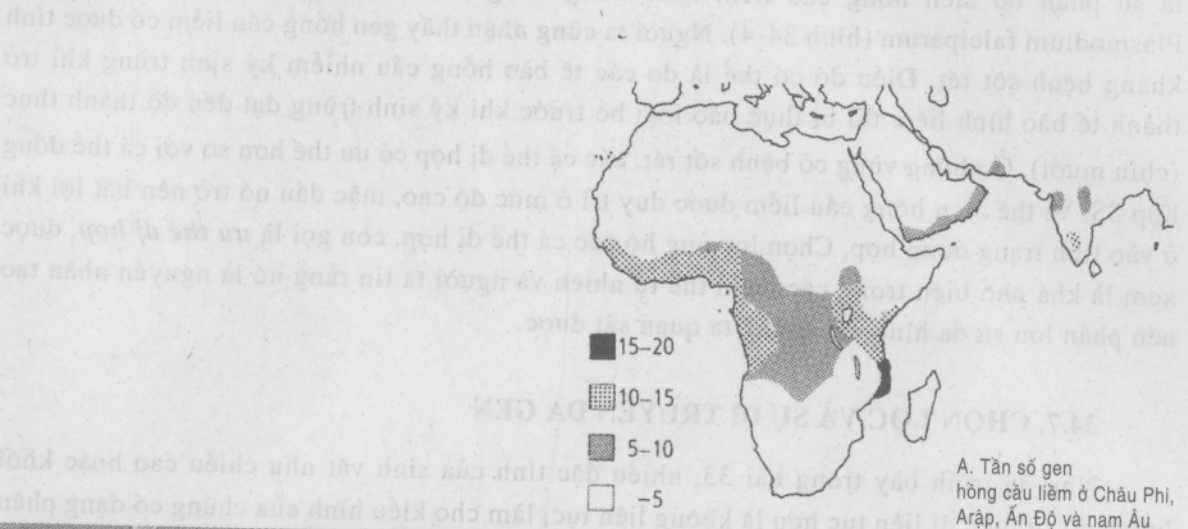
B. Sự tăng tần số alen b



Hình 34.2. Ảnh hưởng của chọn lọc trong việc duy trì một alen đột biến trội, hiếm gặp (số liệu được tính toán theo phương pháp Hacđi - Vanbec).

34.6. ĐA HÌNH TẠM THỜI VÀ ĐA HÌNH CÂN BẰNG

Đa hình được nói tới khi các cá thể của cùng một loài, trong cùng một quần thể, tồn tại ở hai hoặc nhiều dạng khác biệt nhau. Các dạng khác biệt này được gọi là các **dạng hình (morphs)**. Đây là các dạng biến dị kiểu hình của cùng một tính trạng. Ví dụ, bướm thường và bướm melanin là hai dạng hình của màu sắc cơ thể. **Đa hình tạm thời** xảy ra khi có áp lực chọn lọc mạnh, chống lại một trong các dạng hình. Vì thế dạng hình đó sớm muộn sẽ biến mất khỏi quần thể. Trong **đa hình cân bằng**, ngược lại, chọn lọc lại tác động để duy trì các dạng hình một cách ổn định lâu dài.



Hình 34-3. Ảnh hiển vi điện tử quét cho thấy rõ các hồng cầu trong máu bệnh nhân thiếu máu hồng cầu liềm.

Hình 34-4. Sự phân bố của gen gây bệnh hồng cầu liềm và bệnh sốt rét do *Plasmodium falciparum* gây nên.

Phương pháp Haeđi - Vanbec có thể được áp dụng để chứng minh rằng đa hình cân bằng dường như xuất hiện trong trường hợp các tính trạng được kiểm soát bởi một cặp alen riêng lẻ và những cá thể có kiểu gen dị hợp có ưu thế chọn lọc so với các cá thể đồng hợp trội và lặn. Nó có thể lấy ví dụ về bệnh **thiếu máu hồng cầu liềm** ở người (như đã mô tả ở bài 18). Bệnh này do một gen đột biến lặn gây nên. Nó mã hoá cho một hemoglobin bất thường,

hemoglobin S. Loại hemoglobin này trở nên khó tan khi lượng oxy trong máu giảm, do đó chúng gây nên sự biến dạng trong hồng cầu (hình 34-3). Các tế bào hồng cầu bị biến dạng làm tắc nghẽn các mao mạch của cơ thể, dẫn đến huỷ hoại các mô. Vì vậy, bệnh nhân hiếm khi sống sót đến tuổi thành thực sinh dục. Các cá thể dị hợp Ss có tế bào hồng cầu chứa cả hai loại hemoglobin bình thường và hemoglobin S và có biểu hiện tính trạng hồng cầu lưỡi liềm. Bình thường, hồng cầu của họ có khả năng vận chuyển oxy, nhưng trong các điều kiện thiếu oxy, tế bào bị biến thành dạng hồng cầu liềm đặc trưng cho bệnh này. Một sự quan sát lý thú là sự phân bố alen hồng cầu liềm nằm trong vùng phân bố của ký sinh trùng sốt rét *Plasmodium falciparum* (hình 34-4). Người ta cũng nhận thấy gen hồng cầu liềm có được tính kháng bệnh sốt rét. Điều đó có thể là do các tế bào hồng cầu nhiễm ký sinh trùng khi trở thành tế bào hình liềm thì bị thực bào loại bỏ trước khi ký sinh trùng đạt đến độ thành thực (chín muồi). Ở những vùng có bệnh sốt rét, các cá thể dị hợp có ưu thế hơn so với cá thể đồng hợp SS. Vì thế alen hồng cầu liềm được duy trì ở mức độ cao, mặc dầu nó trở nên bất lợi khi ở vào tình trạng đồng hợp. Chọn lọc ủng hộ các cá thể dị hợp, còn gọi là *ưu thế dị hợp*, được xem là khá phổ biến trong các quần thể tự nhiên và người ta tin rằng nó là nguyên nhân tạo nên phần lớn sự đa hình mà chúng ta quan sát được.

34.7. CHỌN LỌC VÀ SỰ DI TRUYỀN ĐA GEN

Như đã trình bày trong bài 33, nhiều đặc tính của sinh vật như chiều cao hoặc khối lượng có sự biến dị liên tục hơn là không liên tục, làm cho kiểu hình của chúng có dạng phân bố chuẩn. Chọn lọc tự nhiên có thể ảnh hưởng tới sự biến dị kiểu này theo ba cách khác nhau (xem hình 34-5).

1. Chọn lọc kiên định

Chọn lọc kiên định xảy ra khi có chọn lọc chống lại các cá thể nằm ở các vùng biên của dãy biến dị (hình 34-5a). Nhiều loài thực vật ra hoa vào một mùa nào đó, tùy thuộc vào sự biến đổi của độ dài ngày. Những cây ra hoa sớm hoặc muộn hơn bình thường, ít hấp dẫn côn trùng đến thụ phấn. Ví dụ, ong mật thường kiếm mật vào những lúc hoa nở rộ. Bởi thế, những cây có hoa nở sớm hoặc muộn quá sẽ ít có khả năng được thụ phấn và do đó để lại cho thế hệ sau lượng cá thể ít hơn. Chọn lọc kiên định sẽ đảm bảo cho phần lớn số cá thể của loài đó ra hoa gần đúng vào một thời điểm trong năm.

Tỷ lệ tử vong ở trẻ em cũng là một ví dụ về chọn lọc kiên định. Khối lượng cơ thể lúc mới sinh tối ưu là 3,6 kg. Trẻ em nào nặng hơn hoặc nhẹ hơn đều dễ bị chết hơn so với trẻ em có khối lượng tối ưu. Bởi vậy, chọn lọc thiên về hướng các trẻ em có trọng lượng trung bình và chống lại các trẻ em có trọng lượng thái quá, mặc dù, do có tiến bộ trong điều trị nên trẻ em loại này sống sót tốt hơn.

2. Chọn lọc định hướng

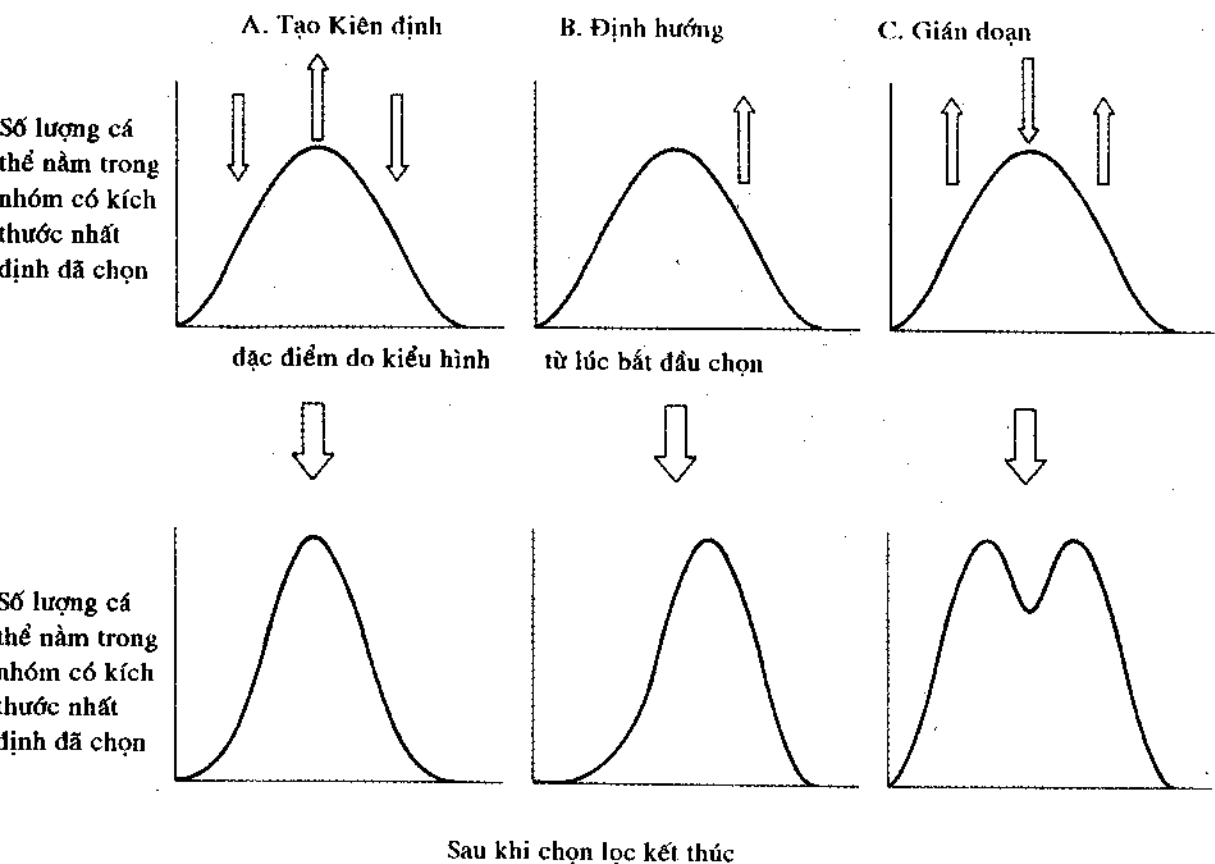
Kết quả của chọn lọc loại này làm thay đổi kiểu hình theo một hướng nào đó (hình 34-5b). Nhiều loại quan hệ con thỏ sản mỗi - con mỗi có lẽ được tiến hoá theo kiểu này. Những

con báo sêta nhanh hơn sẽ vô mỗi tốt hơn, trong khi đó những con linh dương nào chạy nhanh hơn sẽ có cơ hội sống sót cao hơn. Chọn lọc ở đây theo hướng tăng tốc độ.

3. Chọn lọc gián đoạn

Đây là kiểu chọn lọc chống lại các kiểu hình trung gian và thiên về hướng các kiểu hình ở hai thái cực (hình 34-5c). Loại này ít phổ biến hơn mặc dù nó có thể giữ vai trò quan trọng trong sự hình thành loài. Điều này chúng ta sẽ bàn tới trong bài sau.

Có một nghiên cứu rất hấp dẫn mới đây về tập tính đẻ trứng của cá hồi Thái Bình Dương. Loài này chỉ đẻ trứng một lần trong đời và có hai loại cá đực khác nhau. Phần lớn cá đực đều to và hung dữ, chúng đánh nhau rất hăng để tranh giành vị trí gần gũi cá cái. Tuy nhiên, ở nhiều quần thể có một số cá đực với kích thước nhỏ hơn nhiều được gọi là những chú "cún cá" thường ngược dòng sông, lợi dụng kích thước nhỏ bé của mình ẩn náu giữa các tảng đá dưới dòng sông đợi dịp gần gũi với cá cái. Khi cá cái vào sông đẻ trứng, những con đực này phóng tinh và chúng có thể thụ tinh tạo nên tới 40% hậu thế. Các con cá đực có kích thước trung gian đều không cạnh tranh được với cả hai dạng quá to và quá nhỏ kia.



Hình 34.5. Chọn lọc và sự di truyền đa gen

35. SỰ CÁCH LY VÀ NGUỒN GỐC CÁC LOÀI

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này, bạn có thể :

- Định nghĩa khái niệm "vốn gen" và "loài".
- Nhận xét về vai trò của sự cách ly địa lý có thể có trong quá trình tiến hoá các loài chim sẻ của Đacuyn và giải thích sự lan toả thích ứng có nghĩa là gì.
- Mô tả ngắn gọn về sự trôi dạt địa có thể giải thích cho sự phân bố hiện nay của các động vật có vú nhau thai và động vật có vú có túi.
- Phân biệt giữa hình thành loài khác chỗ (allopatric), liền chỗ (parapatric) và cùng chỗ (sympatric).
- Mô tả chi tiết các quá trình này và nhận xét về vai trò tương đối của các quá trình đó.

35.1. LOÀI LÀ GÌ

Thật dễ dàng phân biệt giữa con chó với con mèo, hoặc con chuột với con voi và nói rằng chúng thuộc các loài khác nhau hay thuộc các loại sinh vật khác nhau. Không phải tất cả sự khác biệt giữa các loài đều rõ ràng như nhau mặc dầu các loài trong tự nhiên khác biệt và tách rời nhau. Thật khó đưa ra một định nghĩa hoàn toàn thoả đáng về loài.

Các nhà sinh học thực địa thường sử dụng sự khác biệt về cấu trúc, hình dạng hoặc màu sắc để phân biệt các loài. Nhưng những đặc điểm đó lại không giúp ích gì cho việc xây dựng khái niệm loài nói chung. Con nòng nọc và con cóc, hay con sâu và con bướm là những cá thể thuộc cùng một loài, nhưng sự khác biệt nhìn thấy được giữa chúng lớn hơn rất nhiều so với sự khác biệt giữa các cá thể thuộc các loài khác nhau.

Các chiến dịch phòng trừ sốt rét bằng cách phun thuốc trừ sâu trước kia không thành công là vì đã tấn công nhầm đối tượng. Muỗi *Anopheles maculipennis* thoát đầu được xác định là một loài đơn nhưng sau này người ta tách từ nó ra không ít hơn sáu loài khác nhau, trong khi đó chỉ có ba loài muỗi truyền sốt rét. Muỗi trưởng thành của các loài này rất khó phân biệt nhau mặc dù có sự khác biệt về trứng, tập tính và vị trí sinh sống.

Cách tiếp cận hữu ích hơn nhiều để phân biệt loài không phải dựa trên các đặc điểm cấu trúc, mà là trên ý tưởng về **cộng đồng sinh sản** có cùng cách tiếp cận với cùng loại gen. Tất cả các gen của cùng một loài được gọi là **vốn gen** của loài đó. Có hai định nghĩa về loài được đề xuất :

1. Loài là một nhóm các quần thể thực sự hoặc có tiềm năng giao phối với nhau. Các quần thể này thực sự cách ly sinh sản với các quần thể của nhóm khác.
2. Loài là một cộng đồng sinh sản bao quát nhất và lớn nhất của các cá thể sinh sản hữu tính, thụ tinh chéo và có chung một vốn gen.

Cách thử xem hai kiểu sinh vật thuộc cùng một loài hay không là xem trong tự nhiên chúng có giao phối được với nhau bình thường và tạo ra hậu thế hữu thụ hay không.

Vịt trời, *Anas platyrhynchos* và vịt nhón đuôi, *Anas acuta* là các loài vịt nước ngọt phổ biến nhất ở bắc bán cầu. Khi bị nhốt chung, các loài này giao phối với nhau và tạo ra hậu thế hoàn toàn hữu thụ, thậm chí các thế hệ thứ hai, ba cũng không hề bị mất sức sống. Trong tự nhiên, sự giao phối chéo giữa chúng rất hiếm khi xảy ra, mặc dầu chúng thường làm tổ cạnh nhau. Ngược lại, nhiều loại cóc *Bufo* giao phối hoặc lai với nhau rất thường xuyên, nhưng sản sinh ra đời con bị bất thụ. Trong cả hai trường hợp trên, các cá thể đó đều không đáp ứng định nghĩa về loài, do vậy chúng thuộc các loài riêng biệt. Trong khi đó, bướm *Biston betularia* bình thường và melanin trông rất khác nhau, nhưng chúng giao phối với nhau tự do và tạo ra hậu thế hữu thụ. Vì thế chúng thuộc cùng một loài.

Có một số khó khăn nảy sinh với các quần thể cách ly về mặt địa lý. Thí dụ, chim sẻ nhà Châu Âu, *Passer domesticus* rõ ràng không giao phối với sẻ nhà Bắc Mỹ, vốn được di nhập vào đây từ giữa những năm 1852 và 1860. Mặc dầu hai quần thể này rất giống nhau và người ta không nghĩ chúng thuộc hai loài riêng biệt. Khi khoảng cách thời gian kéo dài tới hàng nghìn hoặc hàng chục nghìn năm thì tình hình không được rõ ràng lắm.

Định nghĩa loài không áp dụng được cho tất cả các loài sinh vật, chẳng hạn amíp là loài chỉ sinh sản bằng phương pháp vô tính. Tuy nhiên, các sinh vật chuyên sinh sản vô tính có lẽ là những ngoại lệ hơn là quy luật. Thậm chí, vi khuẩn cũng có một số phương pháp trao đổi gen cho nhau (bài 40).

Chúng ta cũng nên nhận thức rằng, không giống như các nhóm khác dùng để phân loại sinh vật (bài 39), loài là thực thể sinh học thực sự. Các cá thể làm nên loài, cùng chung một mối quan hệ mà quan hệ này hoàn toàn khác với kiểu quan hệ giữa các giống khác nhau, hoặc giữa các lớp khác nhau. Thực tế không có một định nghĩa về loài nào có thể được áp dụng một cách vạn năng mà không bộc lộ một điểm yếu nào trong khái niệm về loài. Tuy nhiên, các loài mới đã từng tiến hoá và vẫn đang tiến hoá. Các cơ chế của quá trình hình thành loài sẽ được chúng ta xem xét trong phần còn lại của bài này.

35.2. SỰ CÁCH LY ĐỊA LÝ

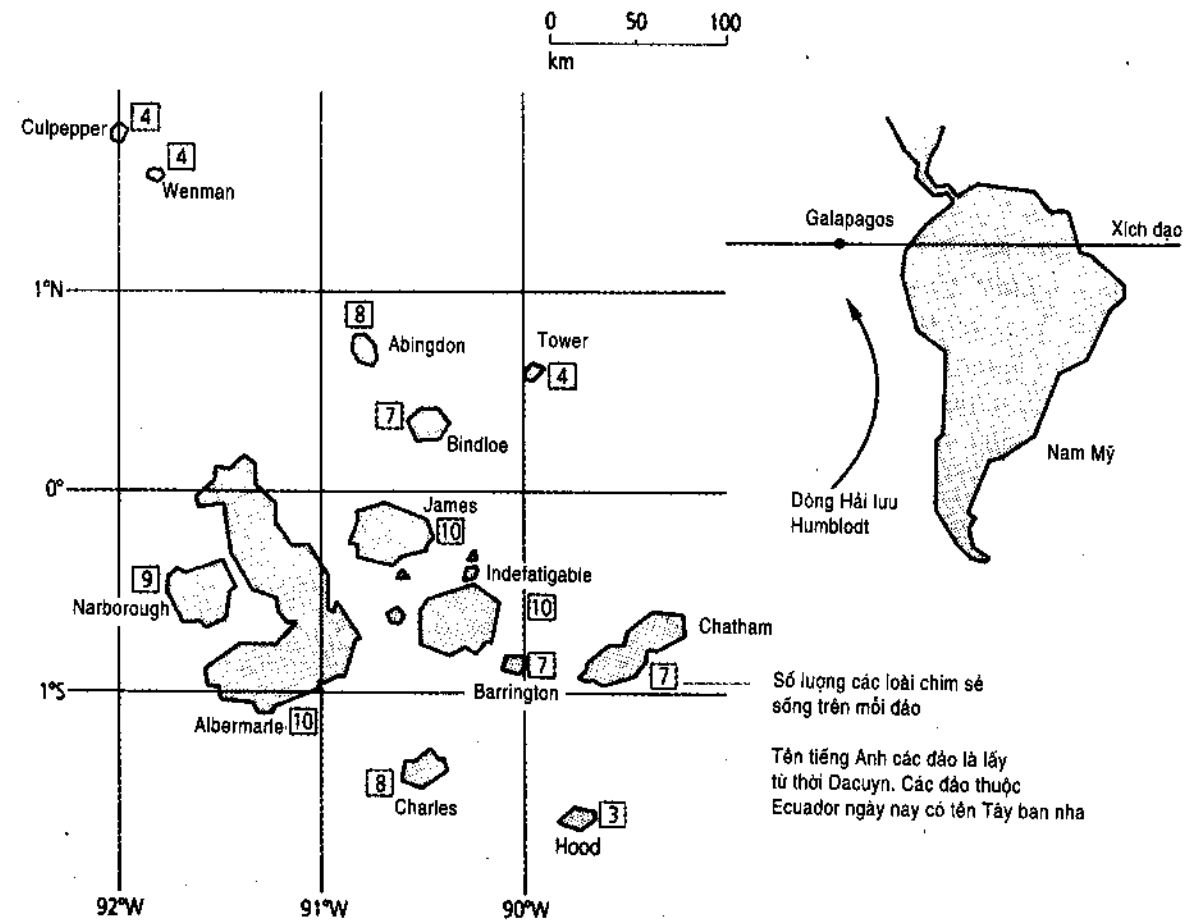
Các hòn đảo của quần đảo Galapagos (hình 35.1) mà Đacuyn đã khảo sát vào năm 1885 nằm ở vùng xích đạo cách bờ biển Ecuador khoảng 100 km và cách vùng đất liền gần nhất về phía tây gần 5000 km. Những đảo này có nguồn gốc núi lửa và người ta tin rằng chúng từ dưới biển chui lên vào khoảng 2.000.000 năm trước. Vì thế, chúng không có một mối quan hệ trực tiếp nào với đất liền của Nam Mỹ. Quả thực cái nền móng dưới biển của các đảo này cũng hoàn toàn tách rời với nền của lục địa bằng một rãnh sâu. Bởi vậy trừ trường hợp do con người di nhập mới đây, tổ tiên của các động vật và thực vật trên đảo chắc hẳn đến đây một cách hoàn toàn ngẫu nhiên. Điều này có thể xảy ra như thế nào ?

Đối với trường hợp các sinh vật trên cạn, thì sự giải thích khả dĩ nhất được xuất phát từ thực tế là các đảo này nằm trên luồng hải lưu Humboldt chảy từ Nam tới Bắc, dọc theo gần như toàn bộ bờ biển Nam Mỹ. Lục địa Nam Mỹ có những vùng rừng rậm nhiệt đới khổng lồ và cũng không có gì lạ khi thảm thực vật, cây cối và các sinh vật khác bị nước mưa cuốn trôi

ra sông ra biển. Có lẽ trong quá khứ đã xảy ra việc các cây cối và động vật bị trôi dạt ra biển và đã trở thành những chủ nhân đầu tiên của các hòn đảo cách biệt này. Có nhiều bằng chứng hỗ trợ cho quan điểm này. Chẳng hạn, số lượng loài được tìm thấy trên đảo là rất hạn chế, đã phản ánh xác suất vượt biển thành công của các loài rất thấp. Ngoài ra thành phần loài trên đảo cũng ủng hộ cho quan điểm trên.

Thí dụ các loài lưỡng thê như ếch nhái, sa giông, kỳ giông, cóc sẽ bị chết khi ra biển nên không thấy tồn tại trên đảo. Tương tự, các loài có vú lớn, chắc sẽ rất khó sống sót sau nhiều tuần hoặc nhiều tháng trôi giạt trên biển nên cũng hoàn toàn không có mặt trên đảo. Mặt khác thằn lằn, những sinh vật có thể sống sót sau một thời gian dài thiếu thức ăn và nước uống, lại là những sinh vật rất phổ biến trên đảo. Chim, côn trùng và dơi, những loài có thể tới đảo được nhờ các cơn dông bão cũng có mặt nơi đây.

Điều lý thú mà Đacuyn phát hiện ra là trong khi tất cả các sinh vật này trên đảo rất giống với các dạng ở đất liền về mặt đại thể thì nhiều loại đã phân ly và hình thành nên các loài mới địa phương đặc thù cho đảo, những loài này không được tìm thấy ở nơi nào khác trên thế giới.



Hình 35-1. Quần đảo Galapagos

Camarhynchus pallidus
sẻ gỗ kiến
(ăn côn trùng)

SẾ CÂY

gai xương rồng

C. heliobates
mangrove finch
(ăn côn trùng)

C. psittacula
(ăn côn trùng lớn)

C. pauper
(ăn côn trùng cỡ vừa phải)

Certhidea olivacea
warbler finch
(ăn côn trùng bay nhỏ)

C. crassirostris
(ăn búp, lá, quả, hạt)

C. parvulus
(ăn côn trùng nhỏ)

Pinaroloxias inornata
(ăn côn trùng)
Sẻ đào dừa

G. scandens
(ăn xương rồng)

G. conirostris
(ăn xương rồng)

Geospiza magnirostris
(ăn hạt)

G. fortis
(ăn hạt)

SẾ MẶT ĐẤT

G. difficilis
(ăn hạt)

Trên đây chỉ là con cái của
mỗi loài, Con đực thường có lưng đen

G. fuliginosa
(ăn hạt)

Hình 35.2. Các loài sẻ Đacuyn

Ví dụ, trong số khoảng 700 loài thực vật có hoa được mô tả có tới 250 là loài địa phương. Các loài động vật địa phương bao gồm rùa khổng lồ, *Geochelone elephantopus* và hai loài kỳ giông, một loại trên cạn, *Conolophus subcristatus* và một loại dưới biển, *Amblyrhynchus cristatus*.

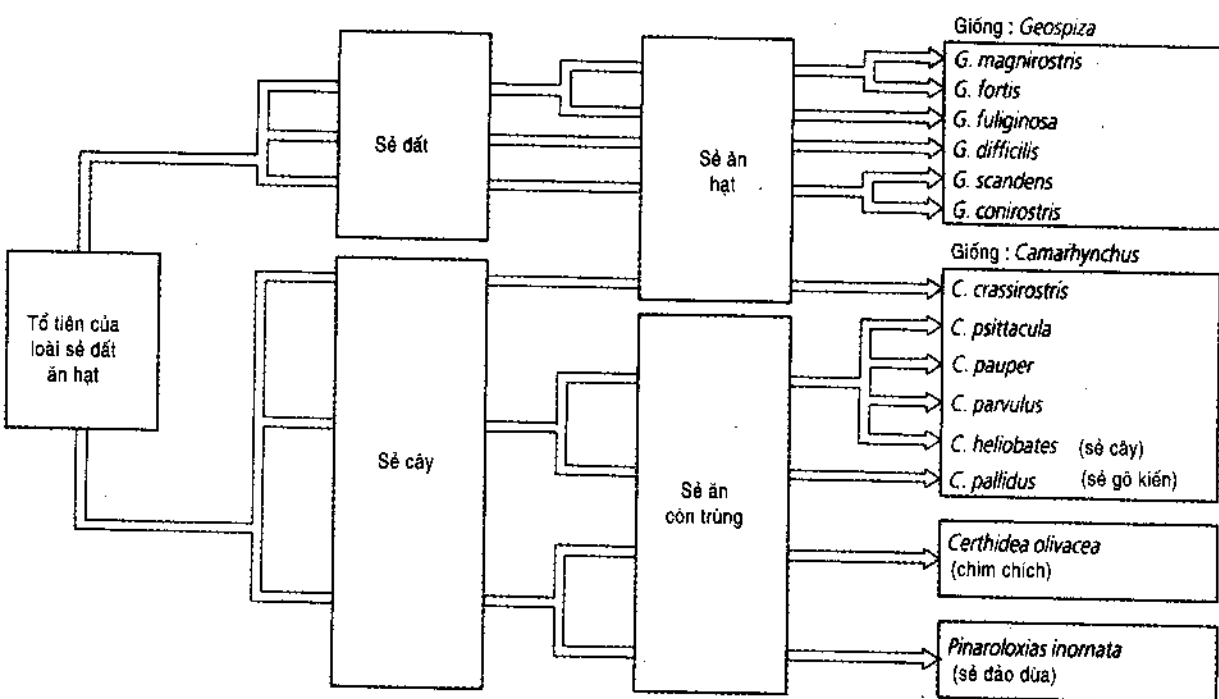
Điều đặc biệt lý thú là các loài *chim sẻ Đacuyn*, một nhóm chim nhỏ đuôi ngắn, có bộ lông màu nâu xám hoặc đen. Có 14 loài được phát hiện (hình 35.2). Chúng rất giống nhau về tập tính sinh sản và giải phẫu bên trong, nhưng lại khác xa nhau về hình dạng mỏ và tập tính ăn uống. Đacuyn giải thích rằng các loài khác nhau này phải bắt nguồn từ một loài tổ tiên chung. Sau khi đến đảo thành công, chim sẻ có lẽ đã toả rộng ra các đảo lân cận và hình thành nên một loạt các quần thể cách ly thích ứng với những điều kiện môi trường riêng biệt. Thoát khỏi sự cạnh tranh với các dạng đất liền, những cá thể của các quần thể cách ly này bắt đầu khai thác nguồn thức ăn mới, và do có được lợi thế này, chúng nhanh chóng sinh sản và hình thành nên các dạng địa phương và sau này hình thành nên các loài riêng biệt.

Những nghiên cứu sâu hơn nhằm khẳng định sự giải thích của Đacuyn về quá trình này được gọi là sự *lan toả thích ứng*. Hình 35.3. đã tóm tắt lịch sử tiến hoá khả dĩ của nhóm loài này.

Loài tổ tiên có lẽ là loài chim sẻ ăn hạt trên mặt đất, đã được tiến hoá theo hai dòng tách biệt, một được gọi là chim sẻ đất (giống *Geospyza* chiếm lĩnh vùng đồng bằng và các vùng ven biển, còn dòng thứ hai là chim sẻ cây (giống *Camarynychus*) chiếm lĩnh vùng rừng núi ẩm ướt sâu trong đảo. Trong số các loài chim sẻ đất hiện nay, có sự khác biệt về kích thước mỏ, cho phép các loài khác nhau tóm được các hạt khác nhau về kích thước một cách dễ dàng. Trong số các loài chim sẻ cây, chỉ còn giữ lại một loài ăn hạt, số còn lại đã chuyển sang chuyên ăn sâu bọ. Chim sẻ gỗ kiến, *Camarynychus pallidus*, giống với chim gỗ kiến Châu Âu về nhiều tập tính nhưng lại không có được lưỡi dài như chim gỗ kiến thực thụ, vì thế chúng sử dụng gai xương rồng để thăm dò các kẽ nứt trên vỏ cây khi có côn trùng chui ra thì chúng vút bỏ gai xương rồng đi để tóm sâu.

Số lượng các loài chim sẻ chiếm lĩnh mỗi đảo được trình bày ở hình 35.1. Như chúng ta thấy, những đảo lớn sẽ có nhiều nơi sinh sống cho các loài khác nhau hơn so với các đảo nhỏ. Một phát hiện lý thú là các đảo cách biệt mặc dầu có ít loài hơn nhưng lại có một tỷ lệ các loài địa phương cao hơn. Thí dụ, có bốn loài được tìm thấy ở Culpepper và Wenman, thì ba loài là độc nhất cho các đảo này. Điều đó khẳng định tầm quan trọng của sự cách ly địa lý trong quá trình tiến hoá của chúng.

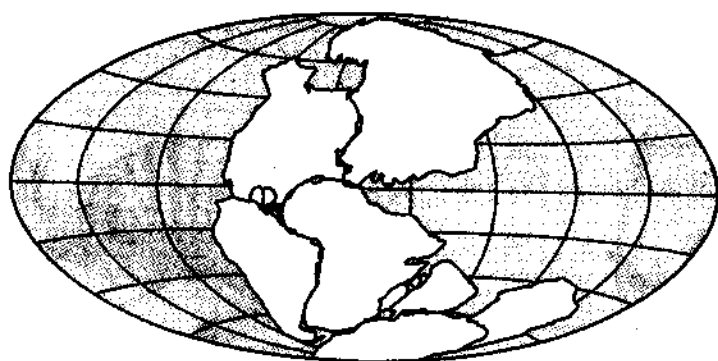
Những phát hiện của Đacuyn trên đảo Galapagos không phải là độc nhất. Nhiều đảo ở đại dương cũng có các loài địa phương của mình. Thí dụ : Các đảo Aldabra, Ascension, Cape Verde, Falklands, Hawaii, Madagascar, Tristan da Cunha, Seychelles và nhiều đảo khác. Các đảo này hoàn toàn cách xa với vùng đất liền gần nhất và chúng vẫn giữ được cách ly suốt một thời gian dài. Tuy nhiên kiểu biến dị tương tự cũng được tìm thấy trên các quần thể của những đảo ít bị cách ly hơn. Nhiều đảo xung quanh nước Anh, mới được hình thành cách đây 5.000 - 10.000 năm do kết quả của sự dâng cao mực nước biển sau lần băng hà cuối cùng. Ở các đảo này, không có các loài địa phương nhưng có những quần thể khác biệt, đặc biệt là của các loài ít có khả năng giao phối với các dạng đất liền. Ví dụ, chuột đồng đuôi dài *Apodemus sylvaticus* có một số dạng khác nhau trên đảo St Kilda, Ouler Hebrides, Shetland và 12 đảo khác của vùng biển Scotland. Chim hồng tước ở đảo St Kilda lớn hơn so với hồng tước ở đất liền và khác biệt nhau chút ít về màu sắc và tiếng hót.



Hình 35.3. Lịch sử tiến hoá của các loài sẻ *Dacrydium*

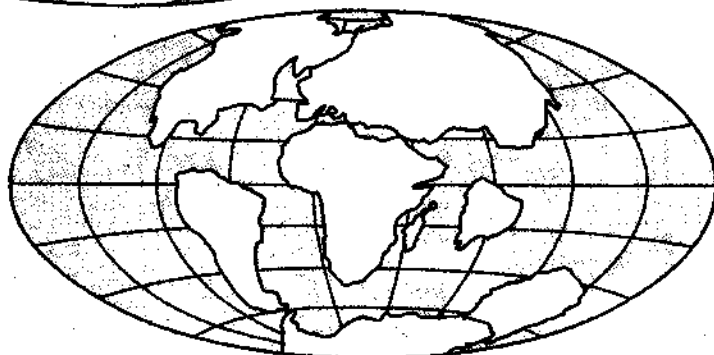
Trên các mức độ khác nhau, sự cách ly địa lý giúp ta giải thích sự phân bố của sinh vật trên các lục địa khác nhau của quả đất. Các bằng chứng địa chất cho thấy các lục địa trên quả đất không cố định ở nguyên vị trí mà chúng được gắn với những tấm địa chất khổng lồ được gọi là **tấm kiến tạo**, chuyển động chậm chạp một cách không gì lay chuyển được. Quá trình đó được gọi là quá trình **trôi giạt lục địa**. Vị trí của các lục địa thay đổi theo lịch sử của trái đất và ngày nay vẫn còn đang thay đổi (hình 35.4). Biên giới giữa các tấm kiến tạo được đánh dấu bởi các dãy núi lửa và sự động đất cũng như các hoạt động của núi lửa tập trung ở các vùng trượt.

Tầm quan trọng của sự di chuyển lục địa này đối với thuyết tiến hoá là ở chỗ sự phân bố của các hoá thạch và các sinh vật ngày nay, có thể liên quan chính xác tới vị trí của lục địa trong quá khứ. Thí dụ, các loài có vú đầu tiên xuất hiện khoảng 250 triệu năm trước vào thời mà các đại lục địa còn dính liền với nhau thành một siêu lục gọi là **Pangaea** (hình 35.4a). Rõ ràng là vì thế chúng phân bố rộng khắp và khi lục địa trôi dạt tách rời nhau, một số quần thể đã bị cách ly. Người ta tin rằng **động vật có vú có túi**, đầu tiên được sinh ra ở Bắc Mỹ vào thời nó còn là bộ phận của siêu lục Pangaea và đã phân tán đến các vùng sau này trở thành Nam Mỹ, Úc và New Zealand. Ở phía Bắc, thú có túi bị **lu mờ đi bởi động vật có vú có nhau** tiến hoá hơn. Tuy nhiên, sự thích ứng lan toả đã tạo ra một phổ biến dị rộng các sinh vật đặc biệt. Nhiều dạng ở Nam Mỹ đã trở nên tuyệt diệt trước sự cạnh tranh của động vật có nhau thai, khi các châu lục Nam, Bắc Mỹ nối lại với nhau và eo Panama hình thành khoảng 2.000.000 năm trước. Tuy nhiên, ở Úc thú có túi và động vật có thú đẻ trứng cổ sơ, được gọi là **động vật đơn huyết** (monotreme) vẫn còn tồn tại.



A. 240 triệu năm trước

Các lục địa còn liền nhau và tạo siêu lục địa gọi là Pangaea

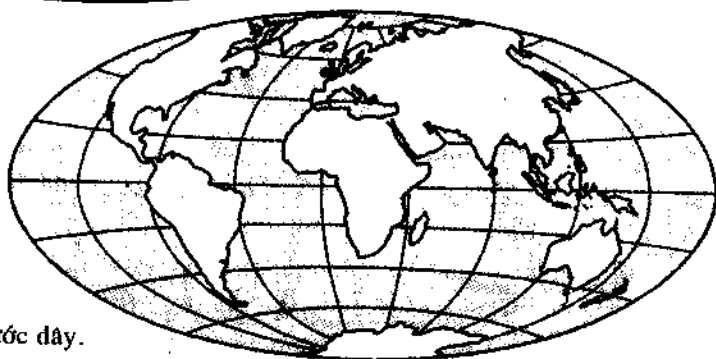


B. 60 triệu năm trước

Các lục địa tách nhau ra : Nam Mỹ và Ấn Độ còn là các đảo

C. Hiện nay

Bắc Mỹ và Nam Mỹ nối lại với nhau ; các lục địa vẫn tiếp tục di chuyển

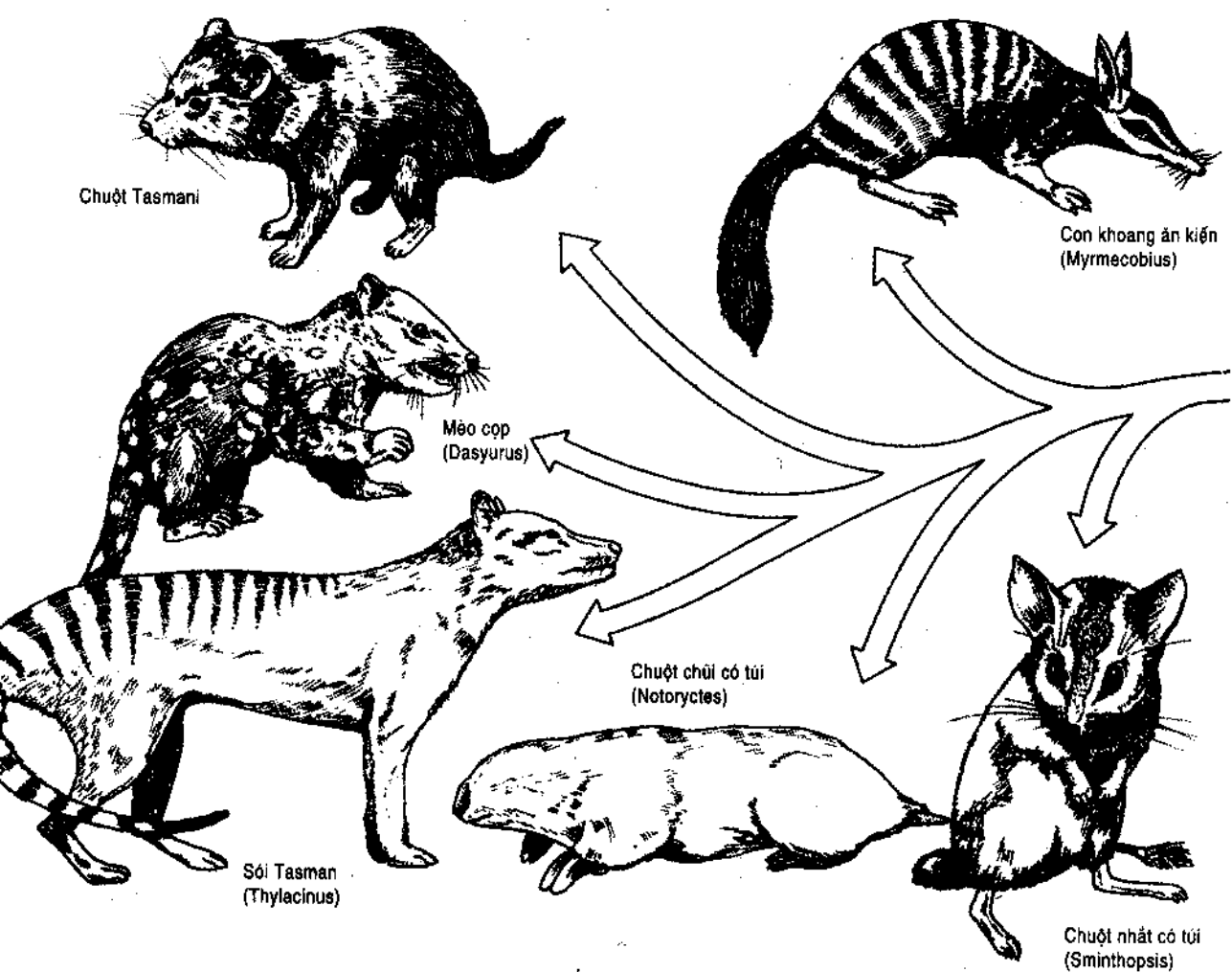


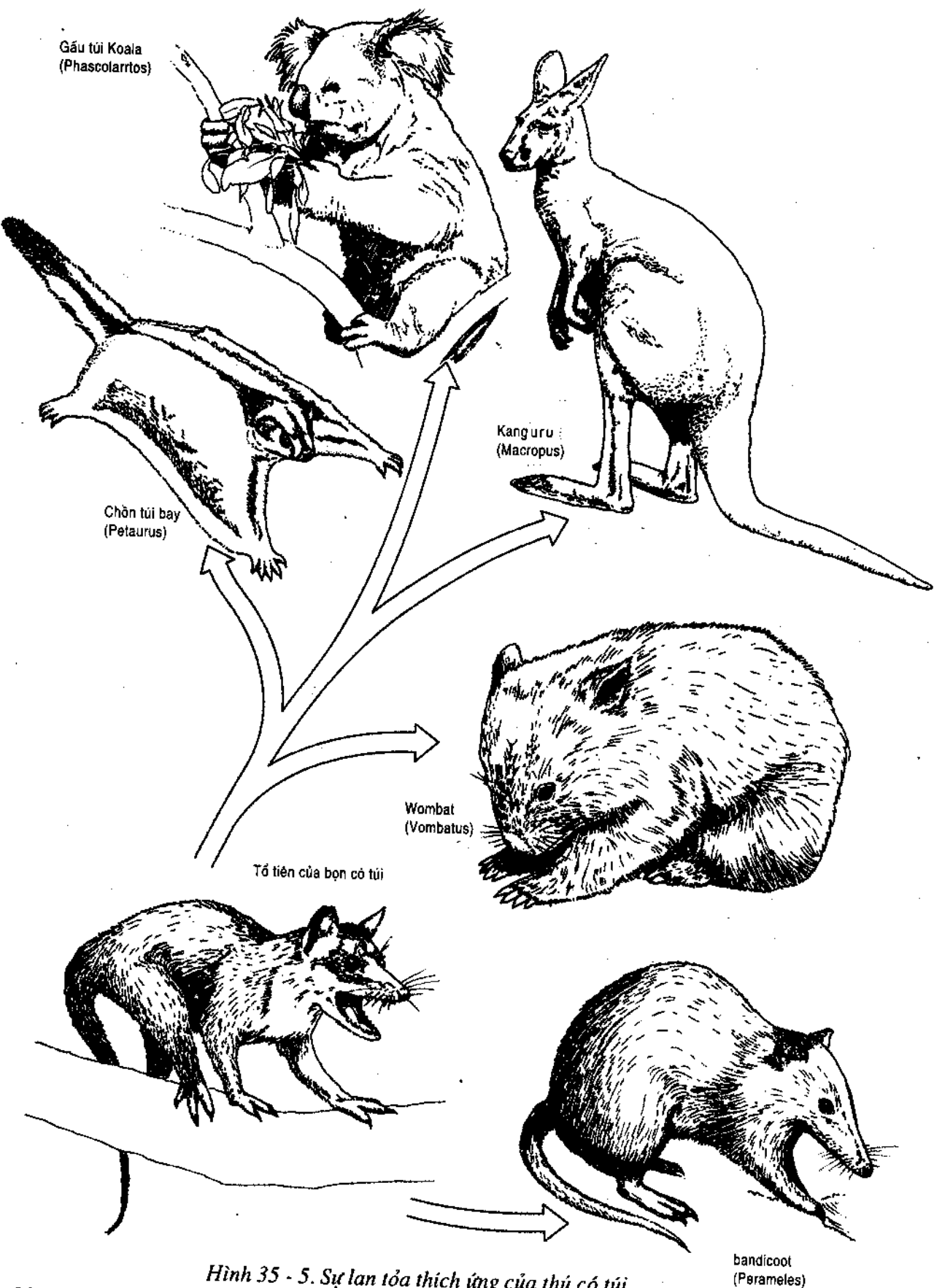
Các bản phác đồ miêu tả các biến động về vị trí các lục địa từ 240 triệu năm trước đây. Các biến động này có thể liên quan đến sự phân bố và tiến hoá của các loài động vật và thực vật

Hình 35-4. Sự trôi giạt lục địa

Điều lý thú là sự chuyên hoá xảy ra trong quá trình tiến hoá của động vật có vú có túi (hình 35.5), thường rất giống với những gì xảy ra với động vật có vú có nhau thai. Đó là một ví dụ về **sự tiến hoá hội tụ** là loại tiến hoá xảy ra khi sự giống nhau giữa các sinh vật là kết quả của chọn lọc tự nhiên và sự thích nghi với cùng điều kiện sinh thái mà không phải là kết quả trực tiếp của việc bắt nguồn từ một tổ tiên chung. Răng của Kanguru được biến đổi thích nghi với việc nghiền thức ăn theo cùng kiểu như đã xảy ra với thú có nhau ăn cỏ. Tuy nhiên, nổi bật hơn là sự giống nhau về hình dáng cơ thể giữa chó sói Tasmania, một loài thú có túi ăn

thịt và loài thú có nhau ăn thịt hoặc giữa chuột chũi có túi và chuột chũi có nhau. Sự giống nhau này có thể giải thích theo nghĩa các cấu trúc đặc biệt là cần thiết cho các kiểu sống đặc biệt. Mặt khác, các giải pháp riêng biệt cho cùng một vấn đề hoàn toàn có thể xảy ra. Kanguru di chuyển bằng hai chân còn cái đuôi giữ cân bằng giúp nó thoát khỏi kẻ thù, trong khi đó ngựa lại được tiến hoá theo một kiểu thích nghi hoàn toàn khác.





Hình 35 - 5. Sự lan tỏa thích ứng của thú có túi

35.3. CÁC CƠ CHẾ HÌNH THÀNH LOÀI

Hai định nghĩa về loài đã nêu trong bài này, mô tả loài là những cộng đồng cách ly sinh sản của những cá thể cùng chung một vốn gen. Định nghĩa này áp dụng cho tất cả các thành viên riêng biệt của cùng một loài và khẳng định cái mà chúng cùng chia sẻ. Trong khuôn khổ của những biến đổi có tính tiến hoá, câu hỏi loài nọ tách biệt khỏi loài kia như thế nào cũng là một vấn đề quan trọng. Câu trả lời là trong khi hai loài có thể có một số gen giống hệt nhau, nhưng toàn bộ vốn gen của một loài không bao giờ y hệt nhau: Mỗi loài có một vốn gen độc nhất, khác hẳn vốn gen của loài khác. Bởi vậy, giải thích nguồn gốc các loài mới, trở thành vấn đề giải thích các hoàn cảnh mà nhờ đó vốn gen của các quần thể trở nên khác biệt nhau. Dựa theo các hoàn cảnh như vậy, người ta phân biệt ra ba kiểu hình thành loài khác biệt nhau, được gọi là hình thành loài *khác chỗ* (Allopatric), *liền chỗ* (Parapatric) và *cùng chỗ* (Sympatric).

Hình thành loài khác chỗ

Hình thành loài khác chỗ (Allopatric: “allo” - nghĩa là khác biệt, “patric” - là địa điểm, vị trí, chỗ ở) xảy ra đối với các quần thể cách ly về mặt địa lý và phụ thuộc vào các cơ chế sau:

1. Sự thích nghi: Không có hai vùng khác biệt nhau về địa lý, lại giống hệt nhau về khí hậu hoặc sinh thái. Vì thế, hai quần thể cách biệt sẽ chịu áp lực chọn lọc khác nhau. Qua chọn lọc tự nhiên, mỗi quần thể trở nên thích ứng với môi trường riêng của mình và trở nên khác biệt với dạng cha mẹ, đặc biệt là nếu có sự cạnh tranh với các sinh vật khác. Đột biến có lợi xuất hiện ở một vùng sẽ không dành cho các cá thể ở vùng khác.

2. Ảnh hưởng của cá thể sáng lập: Con vật đầu tiên chiếm lĩnh một đảo giữa đại dương hoặc các cá thể đầu tiên tràn xuống một vùng mà trước đó chưa có sinh vật nào sinh sống được gọi là những cá thể sáng lập một quần thể mới. Nếu chỉ có một ít cá thể là sáng lập thì chúng có thể mang một bộ chọn lọc các gen không đại diện cho quần thể bố mẹ. Khi điều đó xảy ra thì quần thể mới bắt nguồn từ một số ít cá thể sáng lập này sẽ có vốn gen khác biệt với vốn gen của quần thể bố mẹ. Điều đó được gọi là *ảnh hưởng của kẻ sáng lập*. Chọn lọc tự nhiên, có thể tác động làm tăng cường sự phân ly, làm sản sinh ra một nhóm các cá thể khác biệt ở một vùng mới.

3. Phiêu bạt gen: Tên gọi này được dùng để chỉ những thay đổi ngẫu nhiên về tần số gen trong các quần thể nhỏ. Một gen hiếm gặp ở một quần thể vừa mới được thiết lập (quần thể nhỏ), có thể bị mất hoặc nhân lên và trở thành phổ biến, hoàn toàn vì lý do ngẫu nhiên chứ không phải vì nó có một ưu thế chọn lọc nào đó. Phiêu bạt gen cũng có thể xảy ra trong các quần thể lớn, nếu sự giao phối giữa các cá thể không xảy ra một cách ngẫu nhiên. Một số sinh vật như ốc sên, có tốc độ di chuyển rất hạn chế, vì thế nhóm các cá thể giao phối được với nhau chỉ hạn chế ở một vùng nhỏ của nơi cư trú. Kích thước quần thể có hiệu quả sẽ nhỏ hơn nhiều so với tổng số cá thể. Giống như ảnh hưởng của kẻ sáng lập, phiêu bạt gen có thể giúp sản sinh ra sự phân hoá giữa các quần thể cách ly về địa lý. Trong trường hợp cách ly rất đặc biệt như đối với các đảo Galapagos hoặc trôi dạt lục địa sẽ rất dễ thấy các cơ chế này dẫn đến sự hình thành loài mới ra sao. Tuy nhiên, không phải tất cả hàng triệu loài sinh vật khác nhau

có nơi cư trú cách biệt nhau tới mức như vậy. Sự hình thành các loài khác chỗ có thể giải thích được nguồn gốc của hầu hết các loài hay chỉ giải thích được đối với một số loài? Một phần câu trả lời sẽ có được khi ta xem xét một cách kĩ càng hơn về các điều kiện tự nhiên gây trở ngại cho sự sinh sản. Các dãy núi hoặc sa mạc là các ví dụ hiển nhiên. Tuy nhiên, cũng không rõ thoát đầu nhiều quần thể bị cách li bởi sự thích nghi của chúng đối với nơi ở riêng biệt ra sao. Các loài thực vật thích nghi với đời sống ở vùng cao không thể cạnh tranh với dạng sống ở đồng bằng và có thể được cách ly một cách có hiệu quả với loài tương tự ở một nơi nào khác. Cũng giống như vậy các sinh vật sống ở các vùng sông, thung lũng, rừng núi, đồng cỏ khác nhau, có thể không có khả năng giao phối với nhau bởi vì các nơi ở đó không thích hợp cho sự giao phối giữa chúng. Quả thực loại cách ly địa lý như vậy là cực kỳ phổ biến. Đôi khi các quần thể cách ly chỉ cách biệt nhau vài mét.

Một ví dụ lý thú về sự hình thành loài do cách ly về địa lý ở qui mô nhỏ đã được mô tả ở loài cá chó sa mạc (Pupfish). Loài cá nhỏ này sống trong các suối nước nóng ở vùng sa mạc xung quanh Thung lũng Chết, nằm ở biên giới giữa California và Nevada. Trong kỷ băng hà cuối cùng, vẫn còn tồn tại mối liên hệ thủy sinh giữa các vùng sinh cảnh khác nhau, nhưng rồi trái đất khô dần để lại những quần thể cá cách li. Chúng được tiến hoá thành bốn loài riêng biệt. Một loài, *Cyprinodon diabolis* bị giam cầm ở Hồ Quý, một suối nước nóng sâu 50m. Toàn bộ số cá thể loài chỉ giao động từ 200 đến 800 con.

Để đánh giá được tầm quan trọng nói chung của cách ly địa lý, cần phải thấy rằng sự phân bố của các loài hiện nay có thể rất khác với sự phân bố loài trong quá khứ. Sự thực là nhiều loài có quan hệ họ hàng gần gũi, hiện được tìm thấy trong cùng một địa điểm, không nhất thiết chứng tỏ rằng chúng đã được hình thành ở đó, mà có thể là chúng đã được hình thành do sự cách ly. Sự xuất hiện của loài mới thường gắn với những thay đổi về khí hậu, và những điều kiện liên quan đến các thời kỳ băng hà lặp đi lặp lại. Các quá trình băng hà đó làm tách rời các quần thể, làm cho chúng trở nên biệt lập với nhau, nhưng đôi khi nó cũng loại bỏ các trở ngại tự nhiên cho phép các quần thể vốn bị cách ly trước đó hoà trộn lại với nhau và làm cho các loài mới sống chung cùng một địa điểm. Trừ một số ngoại lệ, hiện có những bằng chứng chứng tỏ rằng, hầu hết, nếu không muốn nói là tất cả các loài đã được hình thành do kết quả của chọn lọc tự nhiên tác động lên các quần thể bị cách ly về địa lý.

Hình thành loài liên chỗ.

Hình thành loài liên chỗ (parapatric: "para" nghĩa là liên kề, "patric" - địa điểm, chỗ ở) xảy ra giữa các quần thể trong các vùng liên kề nhau. Nó khác với hình thành loài khác chỗ là các quần thể phân bố liên nhau này trao đổi gen tự do với nhau.

Những nghiên cứu về loài cỏ thụ phấn nhờ gió, *Agrostis tenuis*, mọc trên phế liệu của mỏ đồng, đã cho ta thấy bằng chứng về sự hình thành loài liên chỗ đã xảy ra ra sao. Một số rất ít cá thể của loài này có khả năng chống chịu được đồng, nên có khả năng mọc trên đất mỏ. Các cá thể này kém phát triển hơn loại cỏ bình thường, khi ở đất thường. Ngược lại, các cá thể bình thường sẽ bị chết nếu rơi vào đất mỏ đồng. Hai dạng này lai với nhau tạo nên đời con kém phát triển ở cả hai sinh cảnh. Trong hoàn cảnh đó, xu hướng giao phối giữa các cá thể cùng loại sẽ được chọn lọc tự nhiên hỗ trợ. Điều này thực sự xảy ra ở mỏ đồng Drws-Y-Coed ở Wales *Agrostis tenuis* mọc trên đất mỏ nở hoa sớm hơn so với dạng mọc trên đất bình

thường. Bởi vậy, sự cách ly sinh sản đã xảy ra mà không cần có một trở ngại nào tồn tại giữa vùng biên giới của hai quần thể, ngăn cản chúng giao phối với nhau.

Hình thành loài cùng chỗ

Hình thành loài cùng chỗ (Sympatric: "Sym" nghĩa là cùng, "patric" là địa điểm, vị trí, chỗ ở) xảy ra khi các sinh vật sinh sống trong cùng một địa điểm, phân tách thành hai hoặc nhiều nhóm cách ly sinh sản mà không cần có sự cách ly về địa lý. Điều đó có thể xảy ra theo hai cách:

1. **Thể đa bội.** Đó là trường hợp các tế bào của sinh vật chứa thêm các bộ nhiễm sắc thể. Người ta gọi đó là các *cá thể tam bội*, *tứ bội* hoặc thậm chí có mức bội thể cao hơn (xem bài 33). **Thể đa bội** giữ vai trò quan trọng trong sự tiến hoá của thực vật có hoa. Dạng thể đa bội chính, dẫn đến hình thành loài mới được gọi là *hiện tượng dị đa bội*. Nó được xảy ra khi các cá thể của hai loài khác nhau, nhưng có quan hệ họ hàng gần gũi ngẫu nhiên lai với nhau. Hậu thế của các phép lai như vậy là những cây có ưu thế lai cao, mặc dù chúng thường bất thụ vì các nhiễm sắc thể của chúng không có khả năng bắt đôi chính xác trong giảm phân. Tuy nhiên, đôi khi xuất hiện một số cây mới với số nhiễm sắc thể lại được tăng gấp đôi. Thường thì những cây này hoàn toàn hữu thụ và chúng hình thành nên loài mới khác biệt với các loài bố mẹ ban đầu. Lúa mì *Triticum aestivum*, là một thể đa bội lai hình thành do sự lai giữa cỏ dại và dạng cỏ trấu. Một số loại cây xuất hiện bằng cách *tự đa bội*, tuy ít xảy ra hơn. Tự đa bội hình thành do các giao tử lưỡng bội của các cá thể thuộc cùng một loài liên kết với nhau tạo nên hậu thế *tứ bội*. Gây tự đa bội nhân tạo, người ta đã thành công trong việc tạo ra các dạng cây trồng có sức sống cao như củ cải đường và cà chua.

2. **Cách ly sinh thái.** Khi một vài cá thể của quần thể giao phối có được một sự thích nghi mới thì có hai điều có thể xảy ra. Hoặc là đặc điểm mới được chọn lọc tự nhiên củng cố và nhân rộng ra cho mọi cá thể, hoặc là nó không được chọn lọc tự nhiên chấp nhận và sớm muộn sẽ bị biến mất khỏi quần thể. Nếu sự phân ly xảy ra thì sự thích nghi mới sẽ trực tiếp dẫn đến cách ly sinh sản đối với những cá thể có được đặc tính đó. Có thể nêu ra một ví dụ loại này liên quan đến sự dinh dưỡng của côn trùng trên các cây chủ khác nhau. Nhiều loài chỉ sống trên một loại cây chủ, mặc dầu các con cái đôi khi cũng đẻ trứng trên các cây khác nhau. Các thí nghiệm cho thấy các con cái sống được và trưởng thành trên các cây chủ mới, thường thích quay trở lại đẻ trứng trên các cây chủ mới hơn là trên các cây chủ bình thường của loài đó. Đời con được tiếp xúc với các điều kiện khác nhau, sau một vài thế hệ rất có thể chúng sẽ có được một phổ thích ứng để đối phó với cây chủ mới. Những cá thể như vậy, được xem như là đã cách ly sinh thái với các cá thể khác của quần thể. Chúng sống trong cùng một vùng nhưng bị cách ly với nhau bởi tập tính dinh dưỡng. Bất kỳ một xu hướng nào giúp cho cá thể có đặc tính mới đó, thích giao phối với nhau hơn là giao phối với các cá thể của loài bố mẹ sẽ được chọn lọc tự nhiên ủng hộ dẫn đến sự phân hoá xảy ra ngày càng sâu sắc hơn. Quá trình tương tự như vậy cũng đã từng xảy ra đối với các loài kí sinh mà nhiều loài trong số đó có các kí chủ đặc thù.

Trong các hoàn cảnh hạn chế như thế, hình thành loài cùng chỗ hoàn toàn có thể xảy ra. Tuy nhiên, rõ ràng là sự cách ly địa lý chắc chắn giữ vai trò quan trọng hơn nhiều trong quá trình tiến hoá.

36. SỰ TOÀN VẬN CỦA LOÀI

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này, bạn có thể :

- Định nghĩa cơ chế cách ly
- Phân biệt giữa cách ly sinh sản và cách ly địa lý
- Mô tả các hoàn cảnh trong đó có các cơ chế cách ly có khả năng tiến triển.
- Cho ví dụ về cách ly lập tính.
- Giải thích ngắn gọn chọn lọc giới tính có nghĩa là gì.
- Nhận xét về tầm quan trọng của các cơ chế tiền giao phối khác.
- Giải thích tại sao các cơ chế hậu giao phối ít khi được hoàn thiện bởi chọn lọc tự nhiên, ngoại trừ trường hợp ngăn cản sự thụ tinh.
- Biên soạn một bảng tóm tắt liệt kê các kiểu cơ chế cách ly khác nhau có thể có.

36.1 CÁC CƠ CHẾ CÁCH LY

Bài 34 và 35 đã giải thích sự xuất hiện của các loài mới. Một điều chưa rõ ràng lắm nhưng không kém phần quan trọng là làm thế nào mà các loài đang tồn tại giữ được sự cách biệt và khác nhau giữa loài nọ với loài kia.

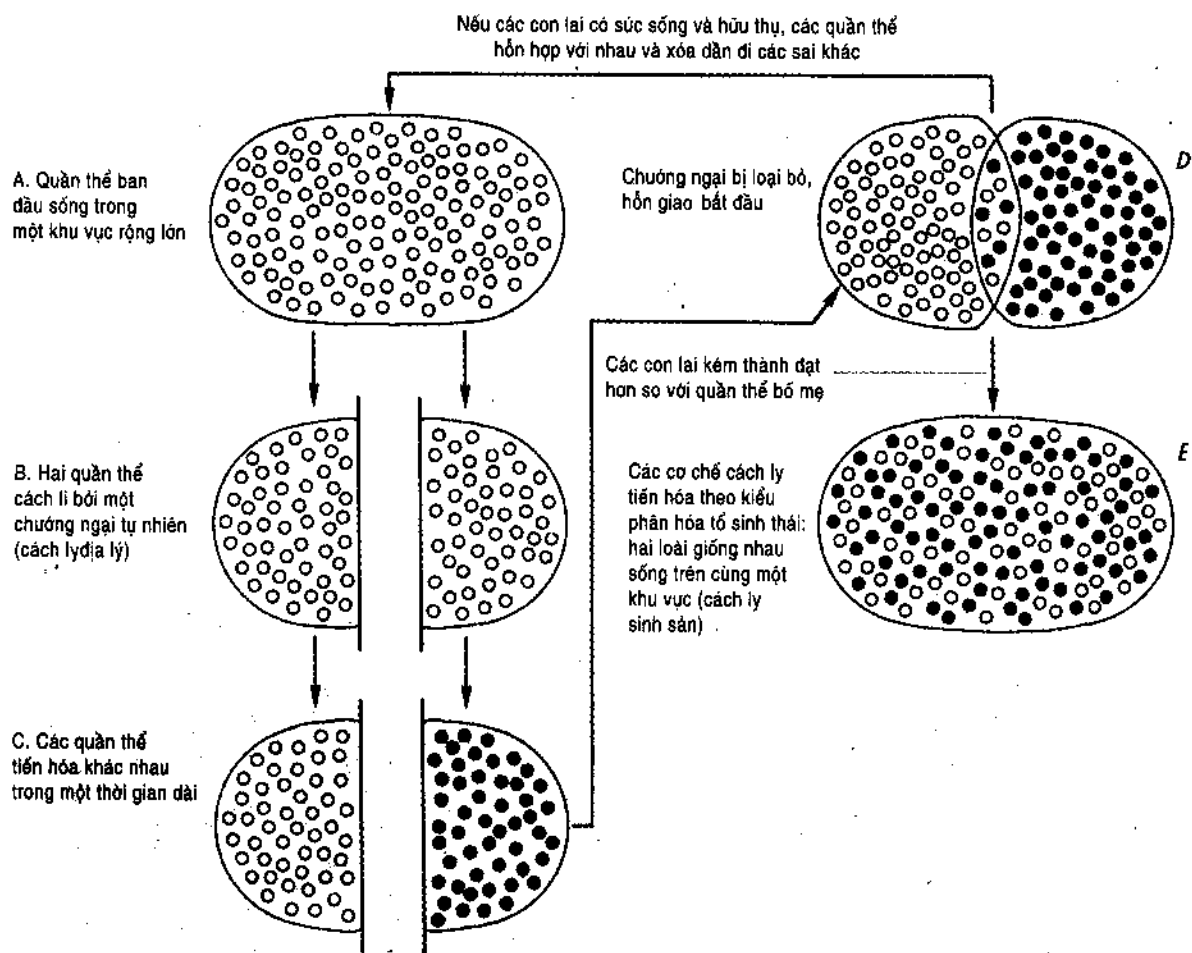
Hàng trăm loài khác nhau, cùng sống loài nọ bên cạnh loài kia trong cùng một sinh cảnh. Tại sao các cá thể của cùng một loài thường chỉ giao phối với nhau mà không giao phối với các cá thể của loài khác ?

Nghiên cứu các cộng đồng tự nhiên cho thấy sự đặc trưng của loài luôn được duy trì bằng một hoặc nhiều *cơ chế cách ly*. Các cơ chế đó *được xem như là các đặc tính sinh học của các cá thể giúp ngăn cản một cách hữu hiệu sự giao phối giữa các loài*.

Chúng ta cũng phải thừa nhận ngay từ đầu là các cơ chế cách ly chỉ thích hợp cho các loài sống trong cùng một vùng. Đáng tiếc là thuật ngữ "cách ly", được dùng để chỉ cho hai kiểu phân cách rất khác nhau được gọi là *cách ly sinh sản* và *cách ly địa lý*.

Hình 36.1 phác họa các giai đoạn trong quá trình tiến hoá hình thành loài mới, giúp ta thấy được sự khác biệt quan trọng giữa hai kiểu cách ly trên. Như chúng ta thấy, một quần thể ban đầu được phân chia bởi một trở ngại tự nhiên, sẽ làm xuất hiện hai quần thể tách biệt để rồi sau đó chúng được tự do tiến hoá theo các cách khác nhau. Khi trở ngại đó được loại bỏ, hình 36.1.d, kết quả sẽ phụ thuộc vào chỗ hai quần thể đó đã khác biệt nhau đến mức nào. Thoạt đầu, có lẽ sự giao phối giữa chúng hay xảy ra. Nếu hai quần thể vẫn còn giống nhau và con lai được tạo ra có sức sống bình thường và hoàn toàn hữu thụ, thì các quần thể sẽ hợp nhất

lại với nhau và sự khác biệt được tích tụ trước đó sẽ bị biến mất. Mặt khác, sau một thời gian dài cách ly, rất có thể sự khác biệt đã trở nên đáng kể và con lai dù có được tạo thành cũng sẽ không có được ưu thế so với các quần thể bố mẹ. Trong hoàn cảnh đó, sẽ có áp lực chọn lọc mạnh hỗ trợ bất kỳ đặc điểm nào làm giảm sự giao phối giữa hai quần thể, như vậy, sẽ có nhiều khả năng để các cá thể của cùng một quần thể giao phối với nhau hơn là giao phối chéo giữa hai quần thể. Các đặc điểm như vậy sẽ nhanh chóng được chọn lọc tự nhiên hoàn thiện và trở thành những cơ chế cách ly giúp giữ vững sự khác biệt giữa các quần thể, mỗi loài đều có khả năng duy trì các đặc điểm thích nghi của riêng mình.



Hình 36-1. Sự hình thành loài mới

Hai loài mới hình thành, sẽ cạnh tranh với nhau về nguồn thức ăn và chỗ ở một cách khốc liệt, bởi vì chúng có quan hệ họ hàng gần gũi nhau. Sự cạnh tranh như vậy có thể sẽ dẫn đến sự diệt vong của một trong hai loài, trừ phi chúng có được kiểu sống hoàn toàn khác nhau. Đó là ý tưởng về sự *phân hóa tổ sinh thái*. Nói một cách ngắn gọn, điều đó ngụ ý rằng, không thể có hai loài chiếm cùng một vị trí sinh thái giống hệt nhau hoặc cùng khai thác nguồn thức ăn theo cùng một kiểu y hệt nhau (hậu quả của sự cạnh tranh sẽ được mô tả kỹ trong bài 57).

36.2 CÁC CƠ CHẾ TIỀN GIAO PHỐI

Bảng 36.1 trình bày sự phân loại các cơ chế cách ly. Các cơ chế tiền giao phối là những cơ chế có tác dụng ngăn cản các cá thể của các loài khác nhau giao phối với nhau, các cơ chế này được chọn lọc tự nhiên hỗ trợ để khỏi làm lãng phí giao tử.

Bảng 36.1. Phân loại các cơ chế cách ly

CƠ CHẾ TIỀN GIAO PHỐI
1. <i>Cách ly tập tính</i> : Tập tính ve vãn đảm bảo cho các cá thể của cùng một loài giao phối với nhau.
2. <i>Cách ly theo mùa</i> : Các mùa giao phối không gối nhau.
3. <i>Cách ly sinh cảnh</i> : Sự ưa thích các sinh cảnh khác nhau, giúp thành viên của các loài khác nhau sống cách biệt nhau.
4. <i>Cách ly cơ học</i> : Các cấu trúc cơ thể của sinh vật, ngăn cản một cách có hiệu quả quá trình truyền giao tử giữa các cá thể thuộc các loài khác nhau.
CƠ CHẾ HẬU GIAO PHỐI
1. <i>Ngăn cản sự thụ tinh</i> : Sự truyền giao tử có thể xảy ra nhưng không có sự thụ tinh.
2. <i>Con lai không có sức sống</i> : Các cơ thể lai chết hoặc tồn tại một cách yếu ớt khó cạnh tranh được với các dạng cha mẹ.
3. <i>Con lai bất thụ</i> : Con lai có thể có sức sống rất tốt, nhưng không có khả năng tạo được các giao tử bình thường.
4. <i>Con lai bị suy thoái</i> : Thế hệ con lai đầu có thể có sức sống và hữu thụ, nhưng các thế hệ tiếp theo sẽ bị suy giảm.

Cách ly tập tính

Có cả loạt các cơ chế tập tính đã được tiến hoá nhằm giữ cho các loài tách biệt nhau. Một số loài sử dụng các chất hoá học để hấp dẫn bạn tình. Ngay cái mới nở của loài tằm tiết ra một lượng nhỏ chất hấp dẫn giới tính hay còn gọi là *pheromon sinh dục*. Chất này được gọi là *bombykol*, gọi theo tên la tinh của tằm - *Bombyx mori* - được phát tán trong không khí. Ngay đực (hình 36.2) có đôi râu hình lông chim với các tế bào thụ cảm có khả năng nhận biết và phản ứng được thậm chí với một phân tử *pheromon*. Thật đáng ngạc nhiên là chỉ những thay đổi rất nhỏ về nồng độ *pheromon* cũng đủ giúp con ngài đực



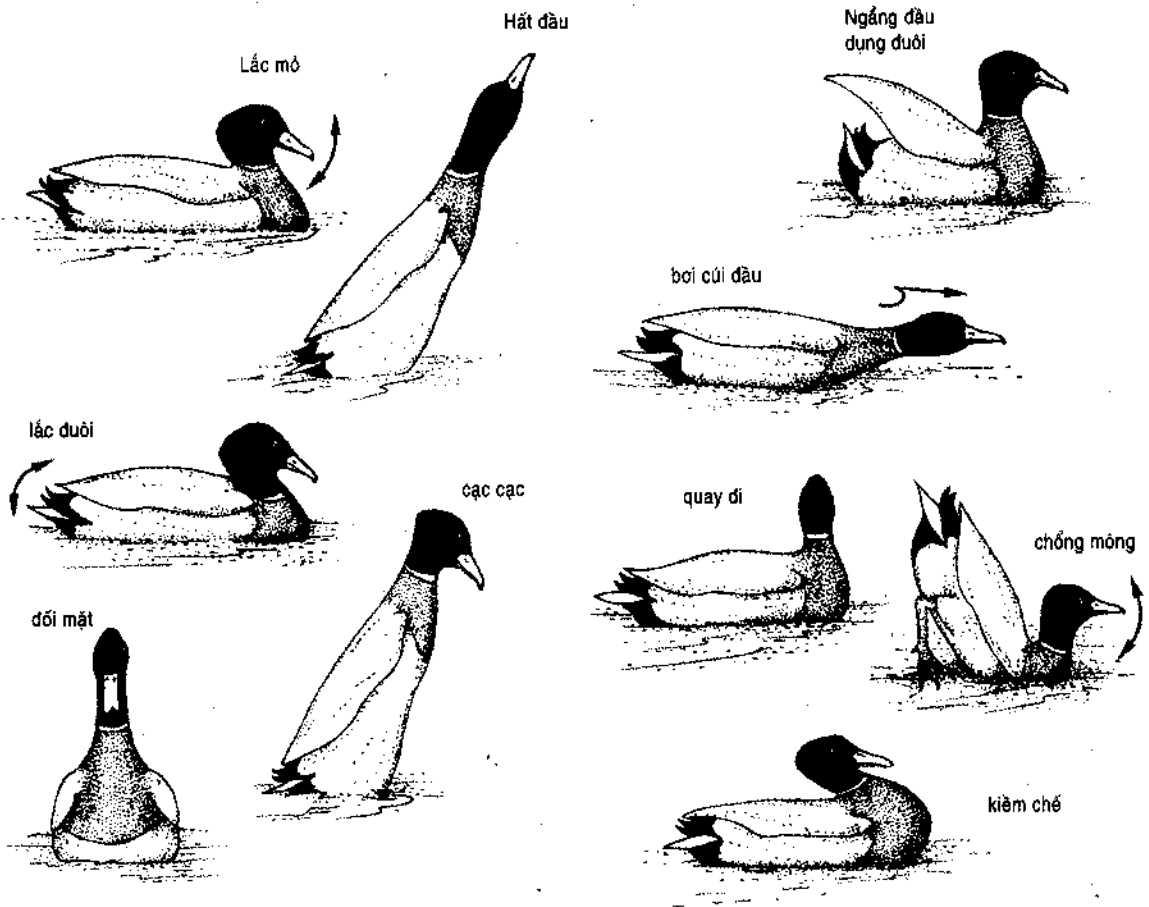
Hình 36.2. Râu của một con ngài đực

tìm đến con cái. Nhiều loại bướm khác cũng sử dụng các tín hiệu hoá học tương tự nhưng mỗi loài lại tạo ra các hương vị riêng để chỉ hấp dẫn riêng các con đực cùng loài mà thôi. *Pheromon* có

hiệu quả đến mức là những con cái mới nở bị nhốt trong lồng có thể được sử dụng để ước tính kích thước quần thể bướm trong những khu vực khác nhau như ta thấy trong trường hợp của bướm *Biston betularia* (bài 34).

Các tín hiệu thị giác và thính giác đều có thể quan trọng như nhau trong việc duy trì sự cách ly sinh sản. Ở các loài như châu chấu, dế và ve sầu, con cái chủ động tìm kiếm con đực nên chúng thường tạo ra các điệu hát đặc thù riêng cho loài mình. Âm thanh có thể được tạo ra bằng cách rung mạnh các bộ phận khác nhau của cơ thể. Thí dụ, dế tạo ra tiếng kêu bằng cách cọ xát các gân cánh, đã được biến đổi một cách đặc biệt trên cánh trước với nhau. Tiếng hót của chim cũng có chức năng tương tự trong việc quyến rũ bạn tình nhưng nó cũng có thể có chức năng bảo vệ lãnh thổ và cũng còn biểu hiện tập tính xã hội.

Tâm quan trọng của tập tính như một cơ chế cách ly đặc biệt có thể thấy rõ trong các động tác gù mái của nhiều loài chim. Hình 36.3 cho thấy mười điệu bộ khác nhau mà các con vịt trời, *Anas platyrhynchos*, thường thể hiện khi tán tỉnh các con mái. Có điều rất thú vị là các điệu bộ này cũng được các con đực của một số loài khác sử dụng thí dụ như loài mòng két, *Anas crecca*, và vịt trời Bắc Mỹ, *Anas strepera*. Tuy nhiên, con đực của các loài này có bộ lông màu sắc sặc sỡ đặc thù cho riêng mình và chúng lặp lại các điệu bộ theo một trật tự hoàn toàn khác vì thế các con cái bình thường chỉ đáp lại các con đực của loài mình mà thôi.



Hình 36.3. Các điệu bộ tỏ tình của một con vịt trời đực

Ở nhiều loài, sự cách ly sinh sản một phần phụ thuộc vào sự *lưỡng hình giới tính*, mỗi giới có các đặc tính riêng của giới mình. Đó là kết quả của sự *chọn lọc giới tính* có nghĩa là chọn lọc tự nhiên đã tác động lên các giới khác nhau một cách khác nhau. Đuôi của chim công và bộ lông đẹp nhưng kỳ quái của chim thiên đường chắc chẳng thể nào làm gia tăng khả năng sống sót của cá thể hay trốn tránh kẻ thù. Tuy nhiên, chọn lọc sẽ luôn củng cố các đặc điểm này làm cho cá thể đó có khả năng để lại nhiều con cái cho thế hệ kế tiếp. Các con đực của nhiều loài khác nhau thường cạnh tranh với nhau về sự chú ý của con cái và những con nào có ngoại hình xấu sẽ để lại số lượng con ít hơn nếu có. Đối với các con cái thì áp lực chọn lọc lại khác hẳn: cơ hội để chúng để lại hậu thế cho thế hệ tiếp theo được gia tăng nhờ cách nguy trang khéo và tập tính nuôi con có hiệu quả.

Cách ly chỗ ở và cách ly về mùa vụ

Kiểu cách ly này rất ít gặp ở động vật nhưng lại rất phổ biến ở thực vật. Các loài có họ hàng gần thường khác biệt nhau về mùa vụ trổ hoa hoặc có nhu cầu khác nhau về kiểu đất hay điều kiện khí hậu. Loài *Silene maritima* mọc ở vùng bờ biển đầy đá trong khi đó loài *Silene vulgaris* lại mọc trên các cánh đồng phẳng và trên các đồng cỏ. Vì vậy, việc lai tạo giữa hai loài này rất hiếm khi xảy ra mặc dầu nếu hai loài lai với nhau vẫn cho ra các con lai hữu thụ. Các nhân tố nói trên đã làm giảm khả năng lai giữa các loài với nhau, nhưng thông thường chúng không phải là các cơ chế cách ly duy nhất.

Cách ly cơ học

Khi nghiên cứu kỹ về giải phẫu của các loài côn trùng thì người ta thường thấy một điều phổ biến là sự khác biệt lớn nhất giữa các loài thể hiện ở cấu trúc cơ quan sinh sản bên ngoài. Phát hiện này làm cho người ta đưa ra lý thuyết "khóa và chìa" mà theo thuyết này thì cơ quan sinh dục của con đực luôn luôn phù hợp với cơ quan sinh dục của con cái cùng loài chứ không bao giờ vừa với cơ quan sinh dục của của các con cái của loài khác. Tuy nhiên, có rất ít bằng chứng trực tiếp ủng hộ học thuyết này và các kiểu tổ tình dục như không bao giờ biến đổi của một loài mới là cơ chế cách ly chính.

Mật khác, cấu trúc cơ học của hoa thường được biến đổi để thích nghi với một loài côn trùng thụ phấn đặc biệt nào đó. Cây tầm ma trắng xỉn, *Lamium album*, chỉ có thể được thụ phấn bởi loài côn trùng có vòi dài như ong và vì thế nó cách ly với loài hoa được thụ phấn bởi các loài côn trùng khác. Tập tính của côn trùng cũng giúp duy trì sự cách ly sinh sản. Thí dụ, ong mật luôn luôn lấy mật hoa từ các loại hoa có kiểu dáng, màu sắc, hoặc mùi thơm mà phớt lờ các loại hoa khác mặc dầu chúng có thể bay đến các loại hoa này vào một ngày khác. Một số loại hoa được thụ phấn bởi chim ruồi hay dơi trong khi đó các loại khác như hoa phong lan ong có hình dáng giống như con cái của các loài côn trùng khác nhau đã đánh lừa được các con đực đến giao phối và qua đó thụ phấn cho chúng. Trong tất cả các trường hợp trên, cấu tạo của hoa luôn thiên về hướng truyền phấn hoa trong cùng một loài mà thôi. Các cơ chế thụ phấn đã được bàn chi tiết trong bài 30.

36.3. CÁC CƠ CHẾ HẬU GIAO PHỐI

Các cơ chế cách ly sau giao phối làm giảm khả năng giao phối thành công giữa các loài. Không giống như cơ chế cách ly tiền giao phối, cơ chế cách này không ngăn cản sự lãng phí giao tử. Trừ một số ít ngoại lệ, các cơ chế cách ly hậu giao phối rất ít có khả năng hoặc gần như không thể được cải thiện bằng chọn lọc tự nhiên.

Ngăn cản sự thụ tinh

Thụ tinh ngoài là rất phổ biến ở các sinh vật thủy sinh. Ở nhiều loài sự cách ly chỗ ở, mùa vụ và tập tính giúp ngăn cản việc lai giữa các loài nhưng đôi khi cũng xảy ra hiện tượng trùng và tinh trùng của các loài khác nhau có mặt cùng nhau. Ngay cả như vậy sự thụ tinh vẫn bị ngăn trở bởi vì trứng vẫn không tạo ra các tín hiệu hóa học phù hợp để hấp dẫn tinh trùng của loài khác và vì vậy tinh trùng không thể chui vào được bên trong trứng. Tình hình tương tự cũng xảy ra khi nhụy của một loài hoa nhận hạt phấn của một loài khác. Các hạt phấn khác loài này không thể nảy mầm hoặc phát triển rất chậm trên nhụy của loài hoa khác.

Ít nhất ở thực vật, các cơ chế ngăn cản sự thụ tinh cũng phải có khả năng được chọn lọc tự nhiên hoàn thiện vì rằng những cơ chế này ngăn cản việc sản sinh ra các hạt không có sức sống. Những cá thể có được các đặc tính này thông thường phải để lại nhiều con cái hơn cho thế hệ kế tiếp.

Suy giảm sự thành đạt của con lai

Khái niệm "thành đạt" ở đây nhằm chỉ khả năng sản sinh ra một số lượng bình thường các con cái khỏe mạnh hữu thụ. Nếu các con lai suy giảm sự hữu thụ hoặc hoàn toàn bất thụ thì chúng sẽ để lại hậu thế với số lượng con cái ít hơn. Các cơ chế này khó được chọn lọc tự nhiên hoàn thiện bởi vì các nỗ lực sinh sản của bố mẹ ban đầu sẽ trở nên lãng phí. Quả thực, có lẽ tốt hơn nên nhìn nhận độ hữu thụ của con lai bị suy giảm và suy thoái con lai chỉ đơn giản là kết quả của sự khác biệt về di truyền giữa các loài đã được tích lũy lại. Một số ít loài được cách ly nhau chỉ bằng các cơ chế như vậy. Các cơ chế cách ly tiền giao phối được chọn lọc tự nhiên ủng hộ rất mạnh và rất có thể là chúng sẽ được bổ sung thêm cho các cơ chế cách ly hậu giao phối nếu việc lai giữa các loài không xảy ra.

37. BẰNG CHỨNG TIẾN HOÁ

Mục tiêu

Sau khi nghiên cứu bài này bạn có thể

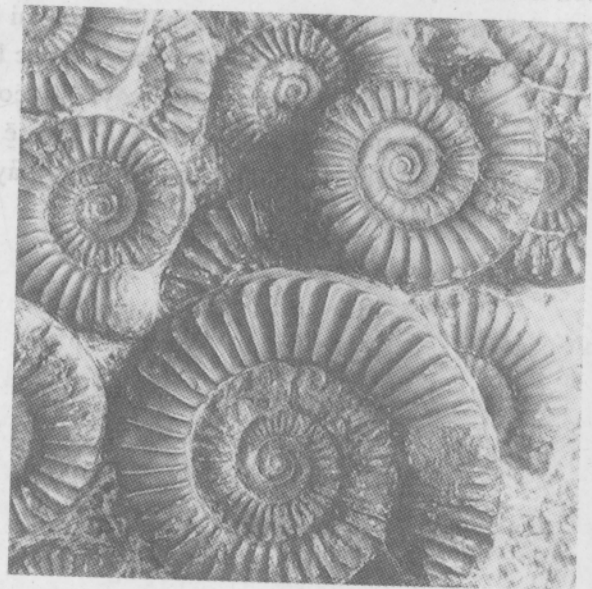
- Phân biệt được giữa bằng chứng tiến hoá trực tiếp và bằng chứng tiến hoá gián tiếp.
- Mô tả các hoá thạch đã được hình thành ra sao và tóm lược những kết luận quan trọng nhất rút ra từ các nghiên cứu về hoá thạch.
- Vạch ra những đặc điểm thích nghi chính có thể quan sát được trong quá trình tiến hoá của ngựa.
- Nêu các ví dụ để giải thích xem những nghiên cứu dưới đây đã cung cấp bằng chứng cho rằng mọi sinh vật đều xuất phát từ một tổ tiên chung ra sao :

- * Phân loại học
- * Sinh học phân tử
- * Giải phẫu so sánh
- * Phôi sinh học
- * Các cơ quan thoái hoá
- * Bằng chứng địa lý - sinh học
- * Chọn lọc nhân tạo

- Nêu các ví dụ về tính ích kỷ, lòng vị tha và tập tính xã hội.
- Giải thích các dạng tập tính xã hội tiên tiến đã được tiến hoá ra sao.

37.1 MỞ ĐẦU

Tiến hoá là một khái niệm quan trọng nhất trong khoa học sinh học bởi vì đó là một chủ đề khâu nối mà thiếu nó thì hàng loạt các sự việc quan sát được sẽ chẳng có ý nghĩa gì. Tiến hoá hiện nay không còn là vấn đề gây tranh cãi nhiều vì đã có nhiều bằng chứng khoa học chứng minh. Tuy nhiên, vẫn còn một số người không muốn công nhận học thuyết tiến hoá chỉ vì lý do tôn giáo. Bài này sẽ trình bày tóm tắt một số các bằng chứng khoa học chủ yếu ủng hộ học thuyết tiến hoá. Bạn có thể tự mình xem xét liệu có bằng chứng ủng hộ học thuyết tiến hoá tốt hơn không.



Những hoá thạch ốc đặc biệt rõ, thấy vô số ở Dorset. Nhóm động vật rất thành đạt ở Đại Trung Sinh, chúng tuyệt diệt cùng thời với bò sát khổng lồ.

37.2 BẰNG CHỨNG LÀ GÌ ?

Có hai loại bằng chứng được dùng để đánh giá các giả thuyết khoa học. Các thám tử tư khi truy tìm kẻ giết người thường nêu các câu hỏi đại loại : kẻ sát nhân đã phạm tội như thế nào ? Ai là những người đáng tình nghi ? v. v... Tử thi và vũ khí của kẻ giết người là bằng chứng trực tiếp cho thấy tội ác đã xảy ra. Bằng chứng gián tiếp có thể gồm các quan sát liên quan đến động cơ và hoàn cảnh dẫn đến tội ác.

Đánh giá một giả thuyết khoa học tất nhiên phải chặt chẽ hơn nhiều, tuy nhiên, người ta vẫn cần cả hai loại bằng chứng trực tiếp và gián tiếp. Giả thuyết khoa học phải đưa ra được các tiên đoán có thể kiểm nghiệm được và các kết quả thí nghiệm thu được phải không được mâu thuẫn với các tiên đoán khoa học của giả thuyết. Bằng chứng trực tiếp cho tiến hoá được bắt nguồn chủ yếu từ những nghiên cứu về hoá thạch. Còn bằng chứng gián tiếp thường liên quan đến các cơ chế tiến hoá như: Tiến hoá đã xảy ra như thế nào ? Và mối quan hệ giữa các loài hiện đang sống với nhau ra sao ? Sẽ hoàn toàn không đúng khi cho rằng các ý tưởng về sự tiến hoá không thể kiểm nghiệm được.

37.3. CÁC HOÁ THẠCH

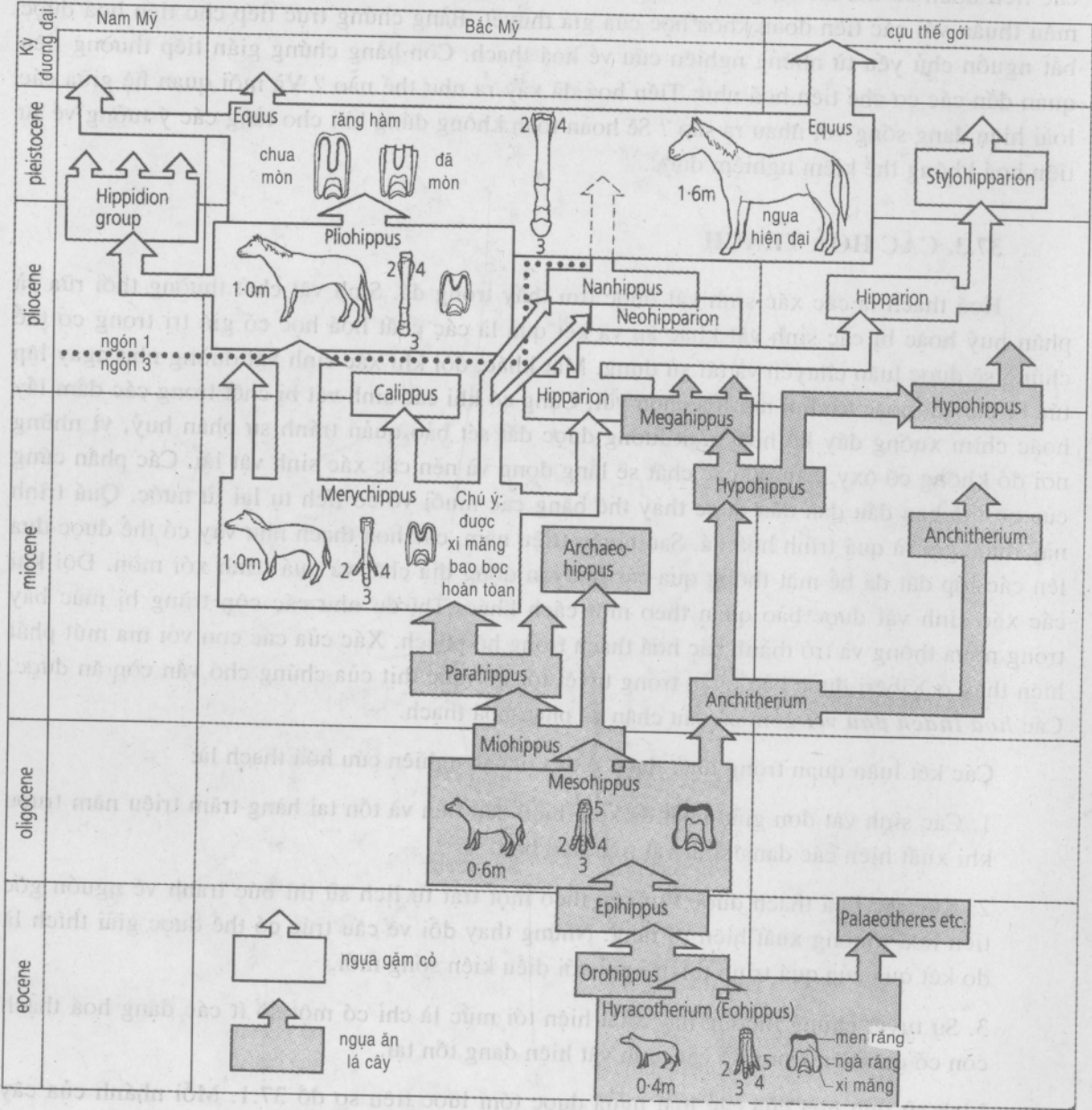
Hoá thạch là các xác sinh vật được tìm thấy trong đá. Sinh vật chết thường thối rữa và phân huỷ hoặc bị các sinh vật khác ăn và kết quả là các chất hoá học có giá trị trong cơ thể chúng sẽ được luân chuyển và tái sử dụng. Mặt khác, đôi khi xác sinh vật dường như ngay lập tức bị đất cát hoặc tro bụi núi lửa chôn vùi. Cũng có khi các sinh vật bị chết trong các đầm lầy hoặc chìm xuống đáy hồ hoặc đại dương được đất sét bảo quản tránh sự phân huỷ, vì những nơi đó không có oxy. Sau đó các chất sẽ lắng đọng và nén các xác sinh vật lại. Các phần cứng của cơ thể ban đầu dần dần được thay thế bằng các muối vô cơ tích tụ lại từ nước. Quá trình này được gọi là quá trình hoá đá. Sau nhiều triệu năm, các hoá thạch như vậy có thể được đưa lên các lớp đất đá bề mặt thông qua các chuyển động địa chất và quá trình xói mòn. Đôi khi các xác sinh vật được bảo quản theo một cách khác. Thí dụ như các côn trùng bị mắc bẫy trong nhựa thông và trở thành các hoá thạch trong hổ phách. Xác của các con voi ma mút phát hiện thấy ở Xibêri được bảo quản trong tuyết tới mức thịt của chúng chó vẫn còn ăn được. Các *hoá thạch dấu vết* gồm cả dấu chân và phân hoá thạch.

Các kết luận quan trọng nhất được rút ra từ các nghiên cứu hoá thạch là:

1. Các sinh vật đơn giản nhất đã xuất hiện đầu tiên và tồn tại hàng trăm triệu năm trước khi xuất hiện các dạng sinh vật tiên tiến hơn.
2. Khi các hoá thạch được sắp xếp theo một trật tự lịch sử thì bức tranh về nguồn gốc tiến hoá thường xuất hiện rõ ràng. Những thay đổi về cấu trúc có thể được giải thích là do kết quả của quá trình thích nghi với điều kiện sống mới.
3. Sự tuyệt chủng thường hay xuất hiện tới mức là chỉ có một số ít các dạng hoá thạch còn có đại diện trong số các sinh vật hiện đang tồn tại.

Lịch sử tiến hoá của các loài ngựa được tóm lược trên sơ đồ 37.1. Mỗi nhánh của cây tiến hoá đại diện cho một giống ngựa, tuy nhiên chỉ có một số giống quan trọng nhất mới

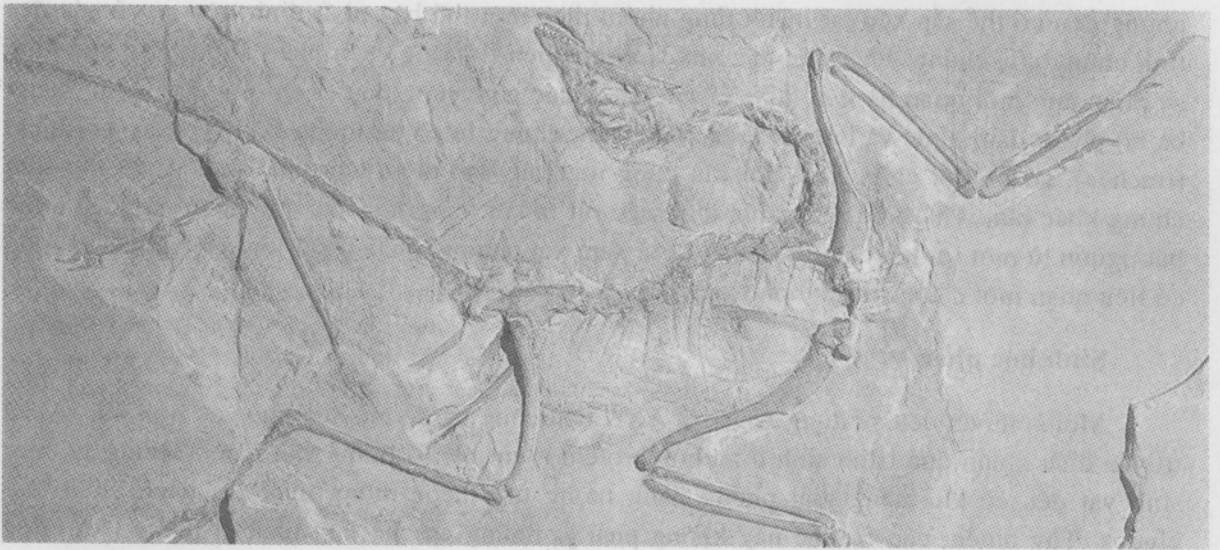
được nêu tên. Các hình ảnh minh họa được xây dựng lại dựa trên các dạng hoá thạch với các chi tiết về các cấu trúc của chân và răng. Ngựa tổ tiên, *Hyracotherium*, là một con vật có kích thước tương đối nhỏ cao chỉ khoảng chừng 0,3 m. Đó là sinh vật của vùng rừng và chúng thường ăn các thực vật mềm và hoa quả. Những thay đổi có thể thấy rõ như kích thước được gia tăng, sự phát triển của răng hàm và việc mất đi các xương chi, tất cả đều có thể liên quan đến sự thay đổi về sinh cảnh từ chỗ ăn lá cây ở vùng rừng sang gặm cỏ ở vùng đất trống. Sự thay đổi về cấu trúc của chân cũng góp phần làm tăng nhanh tốc độ, điều đặc biệt cần thiết cho sự chạy trốn khỏi kẻ thù. Những con ngựa nào vẫn giữ lại các đặc điểm thích nghi cổ xưa rất cực sẽ bị tuyệt chủng vì chúng không thể cạnh tranh với các loài ăn cỏ khác.



Hình 37.1. Sự tiến hoá của ngựa

Tiến hoá của các loài ngựa là một ví dụ rất quan trọng bởi vì rằng có nhiều giai đoạn tiến hoá trung gian còn được lưu giữ trong các hoá thạch. Nó cũng quan trọng bởi vì sự chuyển tiếp từ kiểu chân này sang kiểu chân khác xảy ra khá nhanh và được tách biệt sau một thời gian dài tiến hoá với những thay đổi nhỏ. Nhiều ví dụ tương tự về sự phát triển nhanh chóng ở các nhóm hoá thạch khác chứng tỏ rằng tiến hoá không phải luôn là một quá trình diễn ra từ từ mà có thể thường xuyên xảy ra dưới dạng một loạt các "bước nhảy" cũng giống như cách diễn ra các cuộc cách mạng về công nghệ mới, thí dụ như việc thắp sáng bằng điện nhanh chóng thay thế các công nghệ kém hiệu quả cũ kỹ hơn.

Việc tồn tại các bước chuyển tiếp nhanh của tiến hoá cho phép ta giải thích được hiện tượng tại sao trong các bộ sưu tập về hoá thạch đôi khi lại thiếu các dạng trung gian. Thí dụ mối liên hệ tiến hoá giữa chim và bò sát có thể thấy được qua việc phát hiện ra *Archaeopteryx*, một dạng hoá thạch có cả các đặc điểm của chim và bò sát (xem hình 37.2). Sự tồn tại của các dạng "cầu nối bị biến mất" như vậy là bằng chứng trực tiếp rõ ràng nhất cho tiến hoá.

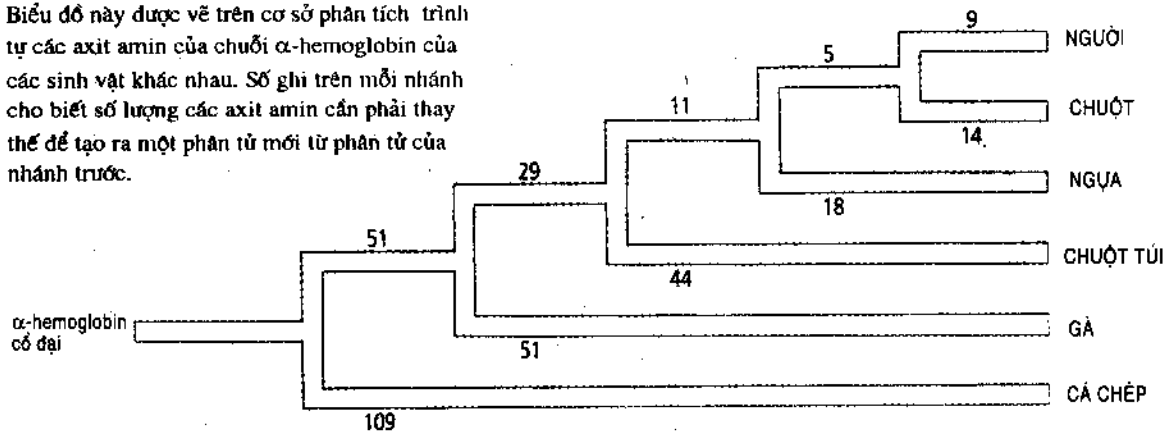


Hình 37.2. Hoá thạch của chim nguyên thủy *Archaeopteryx*

37.4. TỔ TIÊN CHUNG

Phần này sẽ tóm lược các bằng chứng cho thấy các sinh vật đang sống có chung một tổ tiên. Các bằng chứng được xem như là gián tiếp vì chúng ta đã không quan sát trực tiếp được quá trình tiến hoá. Tuy nhiên, nếu các sinh vật hiện đại có các đặc tính không phù hợp với các nguyên lý tiến hoá hoặc không thể giải thích được bằng các quá trình đột biến và chọn lọc tự nhiên thì học thuyết tiến hoá chắc chắn cũng sẽ bị phủ nhận.

Biểu đồ này được vẽ trên cơ sở phân tích trình tự các axit amin của chuỗi α -hemoglobin của các sinh vật khác nhau. Số ghi trên mỗi nhánh cho biết số lượng các axit amin cần phải thay thế để tạo ra một phân tử mới từ phân tử của nhánh trước.



Hình 37.3. Lịch sử tiến hoá có thể có của α -hemoglobin

Phân loại học (taxonomy)

Phân loại học là khoa học về sự phân loại. Mặc dù về mặt chi tiết, các sơ đồ phân loại có khác nhau nhưng có một điểm nổi bật là các sinh vật hiện đang sống mặc dầu đa dạng nhưng đều có thể sắp xếp lại thành từng nhóm theo một thứ bậc nhất định trên cơ sở các đặc tính chung của chúng. Phần lớn các nhà sinh học đều tin rằng cách phân nhóm như vậy thực sự phản ánh mối quan hệ tiến hoá. Ví dụ, tất cả các côn trùng đều có cơ thể được chia thành ba bộ phận: đầu, ngực và bụng với các đặc điểm chung là có hệ thống hô hấp bằng khí quản (trachea), có ba đôi chân, một đôi râu cũng như các đặc điểm cấu tạo, sinh lý và tập tính chung khác nữa. Thật khó mà tránh khỏi việc rút ra kết luận rằng các đặc điểm này đều được bắt nguồn từ một tổ tiên chung. Chúng ta sẽ xem xét phương pháp phân loại và bàn các vấn đề có liên quan một cách chi tiết hơn trong bài 39.

Sinh học phân tử

Mọi sinh vật đều sử dụng ADN và ARN làm công cụ để mã hoá cho các protein. Mã di truyền điều khiển quá trình sinh tổng hợp protein (xem bài 9) là mã vạn năng. Tương tự, mọi sinh vật đều có khả năng giải phóng năng lượng từ glucos thông qua quá trình phân huỷ glucos. Tuy nhiên, các cơ chế này không phải là những cơ chế duy nhất có thể có và cũng không nhất thiết phải là các cơ chế tốt nhất. Thế thì tại sao chúng lại được gìn giữ và bảo tồn trong quá trình tiến hoá? Có lẽ là các mô hình trao đổi chất nhất định có được một cách ngẫu nhiên ở các sinh vật sống đầu tiên được duy trì và cố định lại. Ví dụ, một khi đã thiết lập được một bản mã di truyền thì cũng khó có thể tưởng tượng ra rằng một bản mã di truyền nào khác có thể được tiến hoá khác về cơ bản với bản gốc. Vì thậm chí chỉ một thay đổi nhỏ cũng có thể dẫn đến một loạt các sai sót trong việc tổng hợp protein. Người ta đã phát hiện ra một số ít bộ mã khác thường trong ty thể và ở *Paramecium* nhưng không có một cái nào lại có quá ba bộ khác biệt với bộ mã "vạn năng".

Với sự phát triển của các kỹ thuật phân tích nhanh trình tự axit amin của protein, đã cho ta một cơ hội mới để nghiên cứu tiến hoá. Hình 37.3. cho thấy sơ đồ mô tả lịch sử tiến hoá có

thể có của phân tử α -hemoglobin ở một số loài động vật có xương sống. Sơ đồ này được xây dựng trên sự phân tích bằng máy vi tính các thông tin về trình tự các axit amin của các phân tử hemoglobin. Các số liệu trên các nhánh của cây tiến hoá là các số tối thiểu của các lần thay thế các axit amin cần thiết để tạo nên một phân tử mới từ một phân tử cũ nằm ở trước điểm phân nhánh. Mỗi một lần thay thế một axit amin là kết quả của một đột biến gen gây nên một sự biến đổi ở một cặp bazơ trong trình tự ADN mã hoá cho protein. Điều quan trọng là các bằng chứng về sinh học phân tử này cũng rất phù hợp với bằng chứng phân loại và hoá thạch. Những nghiên cứu về các protein khác như xytocrom cũng cho các kết quả tương tự trên các loài sinh vật khác.

Giải phẫu so sánh

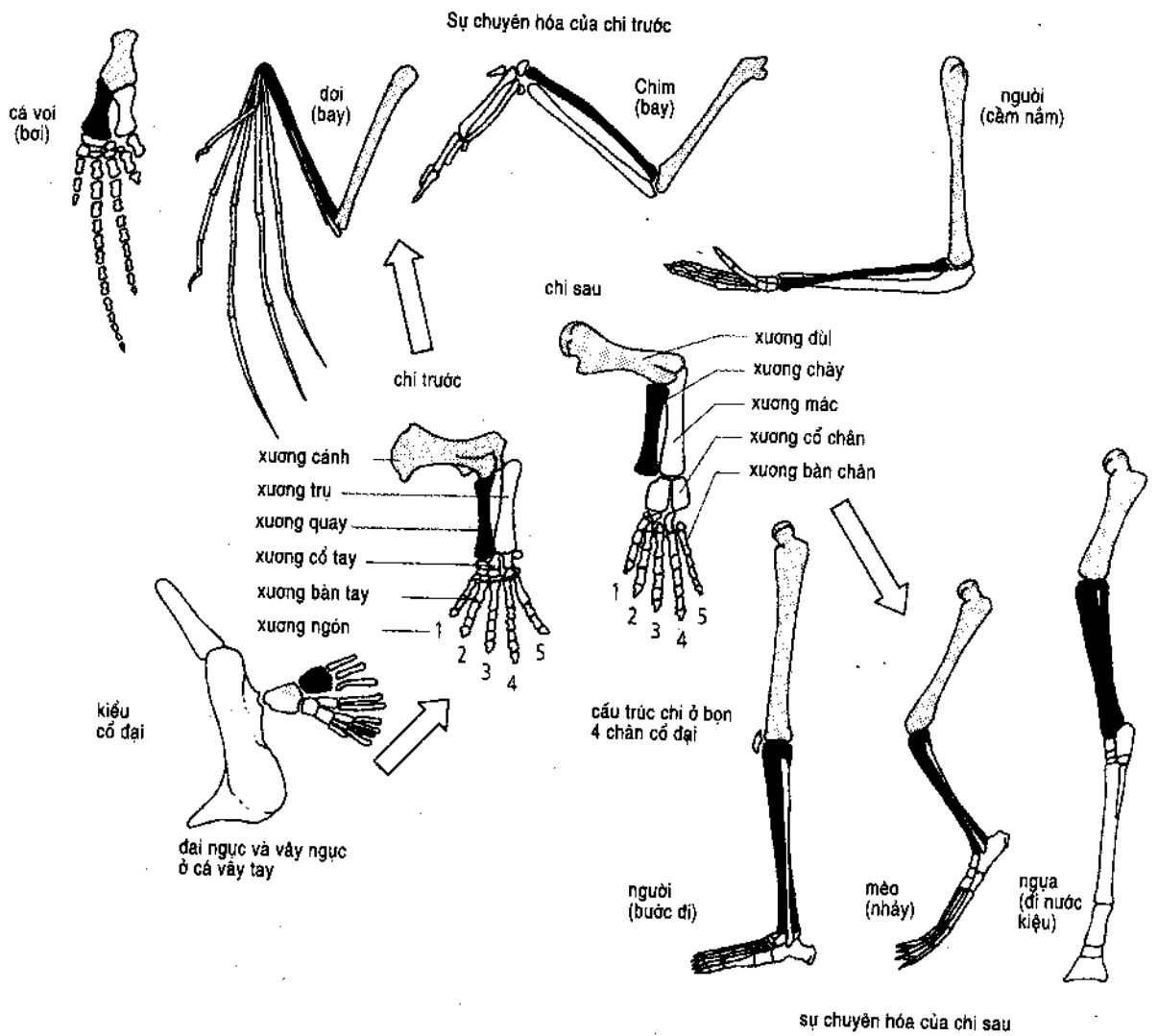
Trong quá trình tiến hoá, chúng ta thấy cùng một cấu trúc thường được thích nghi và phát triển cho một số chức năng khác hẳn nhau. Các bộ phận cấu thành cơ bản của bộ xương động vật có xương sống là chung cho hàng ngàn loài khác nhau nhưng kích thước và hình dạng của từng xương riêng rẽ thì lại có sự dao động rất lớn. Thí dụ, một số xương cung mang (visceral arch) hỗ trợ cho mang ở cá nguyên thủy lại được dùng như xương hàm ở cá xương hoặc xương tai (ossicle) ở động vật có vú. Một số khác lại được biến thành xương sụn hỗ trợ cho lưỡi và hầu.

Hình 37.4 cho thấy các kiểu chuyên hoá chi khác nhau ở động vật có xương sống. Động vật có xương sống trên cạn đầu tiên được xem như tiến hoá từ một nhóm cá vây tay, cá crossopterygian, loại cá có vây bụng và ngực có cấu tạo xương giống như xương chi. Kiểu cấu trúc xương chi của loài lưỡng cư trên cạn đầu tiên và bò sát cũng được kết thúc bởi tất cả các lớp tiến hoá hơn bao gồm cả chim và động vật có vú. Mặc dầu cấu trúc của các xương chi ở các lớp khác nhau có sự dao động lớn do kết quả của sự thích nghi khác nhau nhưng ta thấy rõ ràng giữa các lớp vẫn có những nét đặc thù chung nổi bật.

Có sự biến dị đáng ngạc nhiên ở các loài năm ngón, pentadactyl, mà điển hình là ở gấu trúc khổng lồ. Gấu trúc rất giống với gấu nhưng khác với gấu ở chỗ thức ăn của gấu trúc chỉ toàn là tre trúc. Chúng ăn toàn măng tre và bứt lá tre trúc nhờ "ngón tay cái" rất linh hoạt. Tuy nhiên, "ngón tay cái" của gấu trúc là một ngón thêm ngoài năm ngón bình thường. Ngón tay này được phát triển từ một xương nhỏ trong số các xương cổ tay. Có hàng loạt các ví dụ về sự dung hoà kỳ lạ trong các cấu trúc tương tự như trong trường hợp gấu trúc mà chúng ta chỉ có thể dễ dàng giải thích bằng các đột biến và chọn lọc tự nhiên.

Phôi sinh học

Sự phát triển phôi của động vật có xương sống là đặc biệt đồng nhất. Thí dụ, tất cả các phôi sớm đều có khe mang và túi mang. Tất cả các cấu trúc đó ở cá sau này sẽ phát triển thành mang cá và thành một bộ phận hô hấp quan trọng. Mặt khác, ở động vật có xương sống trên cạn, các khe mang và túi mang dường như biến mất và vì thế chỉ còn lại các dấu vết ở các cá thể động vật có vú trưởng thành là vòi Ostaki và ống tai. Phôi người cũng trải qua các giai đoạn có tim hai ngăn và có đuôi. Sự khác biệt giữa các loài có xương sống chẳng qua là do có sự biến dị. Chắc chắn là có những cơ chế di truyền nào đó đã được truyền lại từ một loài tổ tiên chung và chúng có thể được biến đổi đi ít nhiều chứ không hoàn toàn bị loại bỏ.



Hình 37.4. Sự chuyển hoá các chi ở động vật có xương sống

Cơ quan thoái hoá

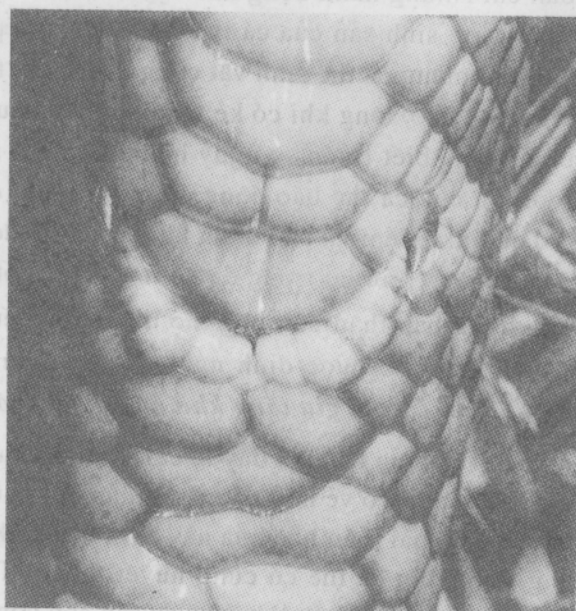
Các cơ quan thoái hoá tồn tại ở cả phôi và trong các sinh vật trưởng thành. Chúng không có chức năng gì mặc dầu trong quá khứ chúng dường như đã có chức năng nào đó. Xương cụt ở người là dấu vết của đuôi không được sử dụng. Ruột thừa, tương ứng với ruột tịt của các loài động vật ăn cỏ, là quá nhỏ để có một chức năng hữu ích nào đó trong quá trình tiêu hoá. Các xương chân thoái hoá cũng được tìm thấy ở các loài rắn (hình 37.5) nhưng chúng chẳng góp phần gì vào sự di chuyển vốn dựa chủ yếu và sự vận động của các xương sườn. Các cấu trúc như vậy có lẽ thể hiện mối quan hệ tiến hoá với các loài trước. Cánh của đà điểu và sự phát triển đôi chút của răng trứng ở trong các phôi của thú có túi cũng là các thí dụ về các cơ quan thoái hoá.

Các bằng chứng địa lý - sinh học

Sự phân bố của các sinh vật hiện nay như chúng ta thấy trong bài 35 là một bằng chứng quan trọng ủng hộ cho học thuyết tiến hoá. Trái đất được phân chia thành các đại lục chính, mỗi vùng này có các dạng sinh vật đặc thù riêng. Sự khác biệt giữa các vùng không thể giải thích chỉ bằng vai trò của khí hậu mà nó là kết quả của sự trôi dạt lục địa mà qua đó đã cách ly các quần thể tổ tiên nguyên thủy với nhau.

Chọn lọc nhân tạo

Chọn lọc có chủ định các sinh vật với các đặc tính nhất định là phương pháp chủ yếu đã được các nhà chọn giống động thực vật dùng hàng bao thế kỷ nay. Chọn lọc nhân tạo làm biến đổi hình dạng của nhiều loài vật nuôi cây trồng. Các giống lúa mạch hiện đại có năng suất cao gấp nhiều lần năng suất của loài hoang dại tổ tiên của chúng. Chọn lọc nhân tạo cũng đã làm tăng năng suất các giống đại gia súc lên một cách đáng kể. Sự đa dạng ghê gớm của các giống chó là những bằng chứng minh hoạ cho ta thấy chọn lọc nhân tạo đã tạo nên sự biến dị lớn đến mức nào. Xét về khía cạnh tiến hoá, những thay đổi như vậy nhanh đến mức đáng kinh ngạc. Với thời gian chỉ cần vài chục hay vài trăm năm đã có thể tạo ra những biến đổi mà tự nhiên cần tới hàng nghìn, thậm chí hàng triệu năm. Chọn lọc nhân tạo đã cho ta mô hình hữu ích về chọn lọc tự nhiên, nó chứng tỏ rằng cơ chế chủ yếu của tiến hoá thực sự tạo ra các biến đổi to lớn về hình dạng.



Hình 37-5. Các xương chân thoái hoá có thể nhìn rõ như những chiếc cựa của con rắn này

37.5. TÍNH ÍCH KỶ, LÒNG VỊ THA VÀ TẬP TÍNH XÃ HỘI

Nếu học thuyết tiến hoá được chấp nhận thì nó phải giải thích được nguồn gốc của tất cả các đặc điểm quan sát được ở các loài. Một trường hợp ngoại lệ nào đó không được giải thích thoả đáng thì học thuyết cũng cần phải được sửa đổi hoặc bị khước từ. Trong phần cuối của bài này chúng ta sẽ xem xét các tập tính của động vật được giải thích ra sao dưới ngôn từ của tiến hoá. Một số dạng tập tính có thể được giải thích tương đối dễ dàng, tuy nhiên nhiều cái lại có vẻ rất khó giải thích hoặc dường như có mâu thuẫn với học thuyết tiến hoá dựa trên chọn lọc tự nhiên.

Tính ích kỷ là nét đặc trưng phổ biến của tập tính ở động vật. Nhiều con chim biển như mòng đầu đen sinh sôi thành những bầy đàn lớn, các tổ của chúng chỉ làm cách nhau chừng một mét. Mặc dù sự tụ tập giúp chúng bảo vệ khỏi các con ăn thịt của loài khác, thế nhưng

chim non mới nở thường có nguy cơ bị chim lớn ở các tổ lân cận ăn thịt. Tương tự, con sư tử đực sau khi chiếm được lãnh thổ mới thường giết chết các con sư tử non là con của con sư tử đầu đàn cũ. Những hành động như vậy có vẻ như được chọn lọc tự nhiên củng cố vì nó là gia tăng khả năng sinh sản của cá thể đực và cho phép chúng để lại nhiều cá thể con cái hơn. Sự hy sinh tính mạng cá thể sinh vật cũng là các tập tính thích nghi. Nhiều con chim nhỏ thường cất tiếng kêu báo động khi có kẻ thù như điều hâu xuất hiện. Hành động như vậy báo cho các con chim khác biết trước sự nguy hiểm nhưng ít nhất cũng làm giảm đi đôi chút cơ hội trốn thoát kẻ thù của cá thể báo động. Tương tự, khi đầu chó đực thường đứng ở vị trí trống trải ngoài đàn làm nhiệm vụ báo động khi có kẻ thù đe dọa. Ong thợ có cái ngòi có ngạnh nên khi đốt ngòi sẽ được giữ lại trong da kẻ thù. Việc đốt kẻ thù là phương tiện bảo vệ hữu hiệu cho cả đàn nhưng bản thân con ong thợ đó sẽ bị chết. Đó là các ví dụ cho lòng vị tha mà trong thuật ngữ sinh học được định nghĩa là *tập tính làm giảm khả năng sống sót của cá thể nhưng đồng thời làm gia tăng khả năng sống sót của cá thể khác*.

Điều rất quan trọng ở đây là cần phải đặt ra câu hỏi lòng vị tha đã được tiến hoá ra sao, vì rằng thoát nhìn có vẻ như nó mâu thuẫn với những nguyên lý cơ bản của chọn lọc tự nhiên. Câu trả lời cho bài toán hóc búa này nằm trong khái niệm *chọn lọc họ hàng*. Đó là kiểu chọn lọc ủng hộ những cá thể có cùng huyết thống. Thí dụ, trong việc săn sóc con cái có thể dễ thấy là một gen góp phần làm cho sự săn sóc con cái của bố mẹ có hiệu quả hơn sẽ được gia tăng về tần số, thậm chí phải trả giá bằng việc giảm khả năng sống sót của cá thể. Cũng theo cách tương tự như vậy, tiếng kêu báo động và tập tính bảo vệ của khi đầu chó sẽ được chọn lọc tự nhiên củng cố và hậu thế của chúng sẽ được hưởng thành quả.

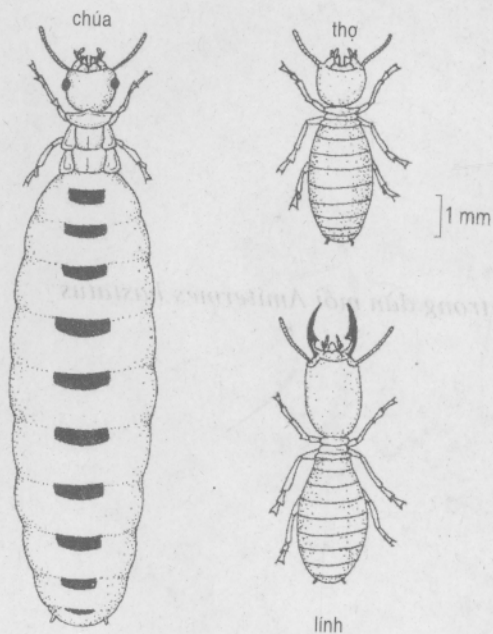
Chúng ta có thể thấy nhiều ví dụ bi thảm về tập tính vị tha ở các loài côn trùng xã hội. Loài mối, *Amitermes hastatus* (hình 37.6), đã xây dựng được hệ thống xã hội rất phát triển nhờ đó việc sinh sản chỉ được thực hiện ở một con đực và một con cái. Mối "vua" và "mối chúa" gốc là những con sáng lập ra cả đàn mối. Nuôi dưỡng ấu trùng, tìm kiếm thức ăn và bảo vệ đàn là chức năng của bọn "mối thợ" và "mối lính". Tập tính của các cá thể này là tập tính vị tha tức là tất cả mạng sống của bọn chúng đều được sử dụng để củng cố những nỗ lực sinh sản của mối vua và mối chúa. Quả thực, để thực thi nhiệm vụ này nên các cơ quan sinh sản ở mối thợ và mối lính không được phát triển vì thế chúng không có khả năng sinh sản. Cứ sau một khoảng thời gian nhất định, một số ấu trùng phát triển thành dạng mối sinh sản có cánh đực và cánh cái. Các cá thể này bay giao phối và sau đó tách ra thành lập đàn mới.

Ngày nay, chúng ta biết rằng những nỗ lực hợp tác như thế về tập tính xã hội là hoàn toàn có thể vì các cá thể hợp thành một đàn là các thành viên cố định của một đại gia đình và bởi vậy chúng có chung nhiều gen. Sự thành đạt trong sinh sản của một đàn về toàn cục sẽ bảo đảm cho nhiều bản sao của các gen này được truyền cho thế hệ sau. Mỗi một cá thể vốn là một phần của đàn bởi vì cũng sẽ góp phần cho sự sống còn của nhiều gen của chính mình bất luận những gen đó có nằm trong những đứa con của chính mình hay không. Nếu các cá thể ích kỷ tự mình sinh sản không cần sự hỗ trợ của đàn thì chúng sẽ có xu hướng để lại số lượng *bản sao các gen của mình ít hơn*. Nói một cách khác, trong hoàn cảnh đặc biệt của tập tính xã hội, các gen quy định các tính trạng tập tính vị tha đôi khi có thể được chọn lọc tự nhiên giữ lại trong khi đó các gen quy định tập tính ích kỷ lại bị chọn lọc tự nhiên đào thải.

Các côn trùng xã hội khác cần phải kể đến là kiến, rệp và ong. Kiến là côn trùng cực kỳ thành đạt trong hệ sinh thái nhiệt đới. Chúng thay thế giun đất làm nhiệm vụ cải tạo đất và phân huỷ lá cây. Cũng không có gì là ngẫu nhiên khi ta thấy những loại côn trùng này được xếp cùng một nhóm, bộ cánh màng (Hymenoptera) và vì thế chúng đều có chung một cơ chế xác định giới tính hơi khác thường. Các con đực đều là đơn bội và được sinh ra từ trứng không được thụ tinh. Trong khi đó con cái là những cá thể lưỡng bội được phát triển từ các trứng đã được thụ tinh. Hậu quả quan trọng là các lính thợ cái bất thụ trong các đàn, mỗi con chỉ có khoảng ba phần tư lượng gen của mình giống với các gen của mẹ. Cái ngưỡng cần phải vượt qua vì sự thành công trong hợp tác của cả đàn vượt quá sự thành công có thể có của từng cá thể tương ứng sẽ thấp hơn ở loài mối là nơi các cá thể tính trung bình có chung một nửa số gen với bố mẹ. Điều đó giúp giải thích tại sao tổ chức xã hội đã được tiến hoá một cách độc lập một vài lần ở bộ cánh màng trong khi đó chỉ lại xảy ra một lần ở các loài mối. Tập tính xã hội của ong mật được mô tả trong bài 28.

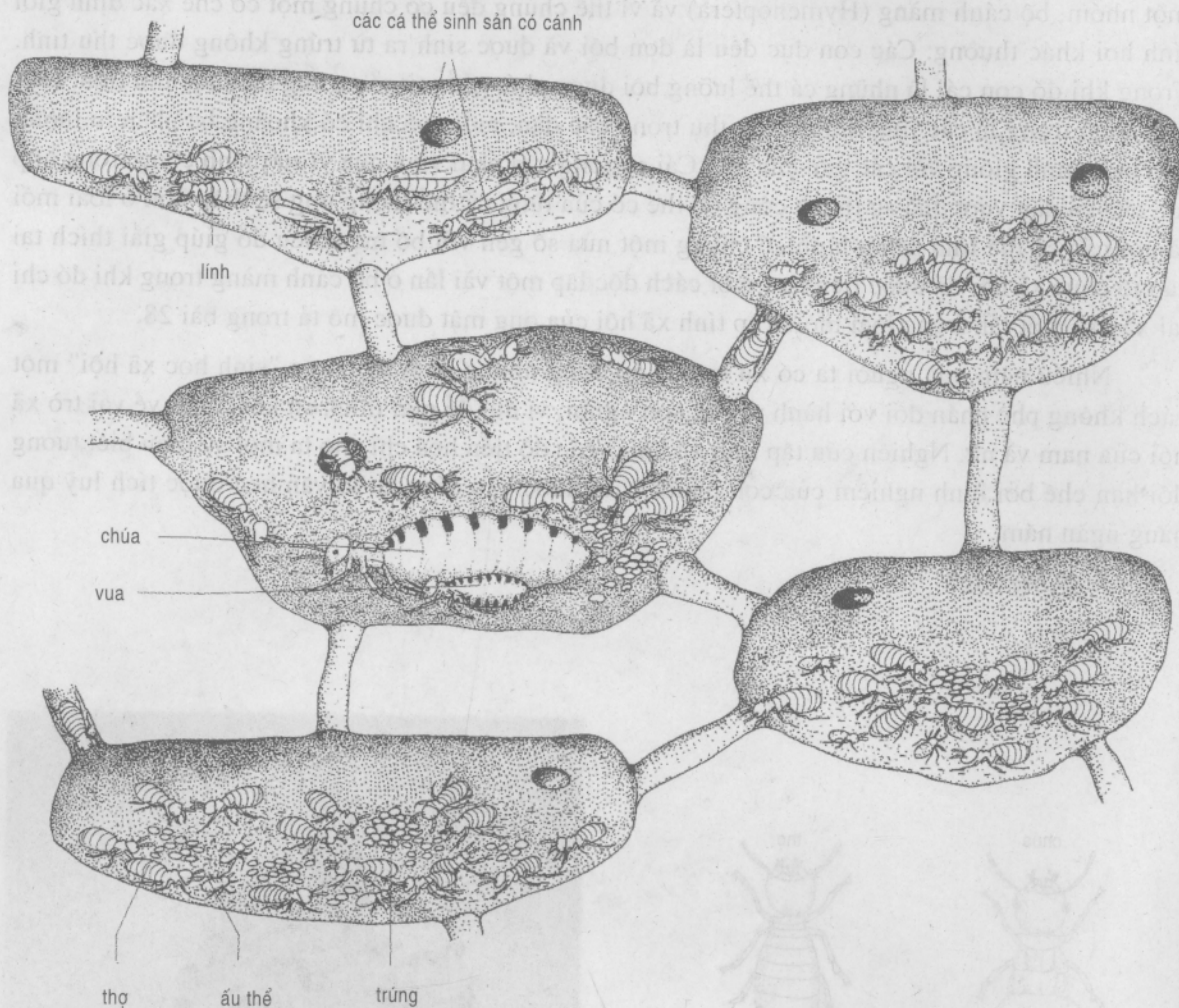
Nhiều năm qua người ta có xu hướng áp dụng những phát hiện của "sinh học xã hội" một cách không phê phán đối với hành vi của con người, ví dụ, để giải thích sự khác biệt về vai trò xã hội của nam và nữ. Nghiên cứu tập tính xã hội ở góc độ tiến hoá chỉ cho ta một sự hiểu biết tương đối hạn chế bởi kinh nghiệm của con người phụ thuộc vào các yếu tố văn hoá được tích lũy qua hàng ngàn năm.

A. Đẳng cấp



C. Ụ mối

B. Trong tổ



Hình 37.6 Tổ mối và các loại thành viên trong đàn mối *Amitermes hastatus*

MỤC LỤC

Trang

1. Về cách sử dụng cuốn sách

4

PHẦN A : Sinh học tế bào và Hóa sinh học

7

2. Thành phần hóa học của các cơ thể sống

7

3. Các hydrat cacbon

15

4. Cấu trúc protein

22

5. Các enzym và sự trao đổi chất

30

6. Các lipid và màng tế bào

39

7. Tế bào và cấu trúc tế bào

49

8. Các nucleotit và axit nucleic

60

9. Sinh tổng hợp protein

69

10. Sinh hóa hô hấp

77

11. Sinh hóa quang hợp

87

PHẦN B : Sinh lý học - chức năng của cơ quan

99

12. Dinh dưỡng và chế độ ăn

99

13. Hệ tiêu hóa của người

108

14. Động vật ăn thịt và động vật ăn thực vật

120

15. Gan và tụy

127

16. Hô hấp và trao đổi khí

135

17. Hệ thống tuần hoàn ở động vật

151

18. Máu

165

19. Bảo vệ cơ thể chống bệnh tật

177

20. Bài tiết và điều hòa áp suất thẩm thấu

190

21. Da và điều hòa thân nhiệt

206

22. Nơron và xináp

216

23. Cấu trúc và chức năng của hệ thần kinh

227

24. Các cơ quan cảm giác

240

25. Hệ thống nội tiết

254

26. Cấu trúc và chức năng của cơ

264

27. Bộ xương và sự vận động

274

28. Các kiểu tập tính

293

29. Sự sinh sản. I - Sự tạo giao tử

309

30. Sự sinh sản. II - Sự thụ tinh, có mang và đẻ

322

PHẦN C : Di truyền học và tiến hóa

31. Nhiễm sắc thể và sự phân chia tế bào

332

32. Các phương thức di truyền

342

33. Những ngoại lệ đối với các định luật Mendel

353

34. Tiến hóa, biến dị và chọn lọc tự nhiên

367

35. Sự cách ly và nguồn gốc các loài

378

36. Sự toàn vẹn của loài

390

37. Bằng chứng tiến hóa

396

Chịu trách nhiệm xuất bản:
Chủ tịch HĐQT kiêm Tổng Giám đốc NGÔ TRẦN ÁI
Phó Tổng Giám đốc kiêm Tổng biên tập VŨ DUONG THUY

Biên tập lần đầu :
BÙI ĐÌNH HỘI - ĐÀO XUÂN LONG

Biên tập tái bản :
TRẦN NGỌC OANH

Biên tập mỹ thuật :
CAO HÒA BÌNH

Trình bày bìa :
ĐẶNG MINH HIỀN

Chế bản :
PHÒNG CHẾ BẢN (NXB GIÁO DỤC)

SINH HỌC - TẬP 1

Mã số: 7K196T5 - TTS

In 3.000 bản (07TK), khổ 19×27cm, tại Nhà máy in Quân đội. Số in: 5089.
Số xuất bản: 21/329-05. In xong và nộp lưu chiểu tháng 3 năm 2005.

TÌM ĐỌC SÁCH THAM KHẢO BỘ MÔN SINH HỌC CỦA NHÀ XUẤT BẢN GIÁO DỤC

1. Lí luận dạy học Sinh học đại cương
Đinh Quang Báo - Nguyễn Đức Thành
2. Phát triển các phương pháp học tập tích cực trong bộ môn Sinh học
Trần Bá Hoàn (Chủ biên)
3. Dạy học giải quyết vấn đề trong bộ môn Sinh học
Nguyễn Văn Duệ,...
4. Tập tính học động vật
Vũ Quang Mạnh
5. Bảo vệ môi trường
Hoàng Đức Nhuận
6. Chuyên đề công nghệ Sinh học
Kiều Hữu Ảnh,...
7. Sinh học (Sách bồi dưỡng giáo viên)
Nguyễn Thị Dung,...
8. Hướng dẫn thí nghiệm thực hành Sinh học 9 bằng thiết bị tự làm
Nguyễn Quang Vinh
9. Thí nghiệm thực hành Sinh học ở trường PTTH
Đào Như Phú
10. Từ điển Sinh học phổ thông
Lê Đình Lương (Chủ biên)
11. Sinh học (Tập hai)
Nguyễn Mộng Hùng,...

Học sinh và giáo viên có thể mua tại các Công ti Sách - Thiết bị trường học ở địa phương hoặc các Cửa hàng của Nhà xuất bản Giáo dục : 81 Trần Hưng Đạo hoặc 57 Giảng Võ - Hà Nội ; 15 Nguyễn Chí Thanh - TP Đà Nẵng ; 231 Nguyễn Văn Cừ - Quận 5 - TP Hồ Chí Minh.



Giá : 37.000 đ