



Cấu trúc và chức năng của tế bào Procaryot

Bởi:

Ngô Tự Thành

Mở đầu

Như chúng ta biết, tế bào của mọi cơ thể sống đều thuộc một trong hai loại: tế bào chưa có nhân điển hình, hay tế bào procaryot (procaryotic cells), và tế bào có nhân điển hình, hay tế bào eucaryot (eucaryotic cells).

Thuộc về các cơ thể procaryot có vi khuẩn (bacteria) tức vi khuẩn thật (eubacteria) và vi khuẩn cổ (archeobacteria hay archaea). Còn thuộc về các cơ thể eucaryot có tảo, nấm, động vật nguyên sinh, tất cả thực vật và mọi động vật. Như vậy khái niệm “vi sinh vật” chỉ hàm ý là những cơ thể có kích thước hiển vi chứ không hàm ý gì về mặt phân loại, hoặc về hệ thống học vốn dựa trên cơ sở cấu trúc và chức năng của tế bào. Vi sinh vật bao gồm các cơ thể thuộc cả hai nhóm, procaryot và eucaryot.

Sự khác nhau rõ ràng nhất giữa chúng là ở chỗ các tế bào procaryot có hình thái đơn giản hơn nhiều so với eucaryot và không có một nhân thật sự - tức nhân được bao quanh bởi một màng nhân; trái lại, tế bào eucaryot thường lớn hơn, phức tạp hơn về hình thái, và nhất là có nhân được bao quanh bởi màng nhân.

Ngoài ra còn hàng loạt sự khác biệt nữa giữa hai loại tế bào, được nêu trong bảng 1.

Bảng 1. So sánh các tế bào procaryot và eucaryot

Đặc tính	Tế bào procaryot	Tế bào eucaryot
- Tổ chức của vật chất di truyền		
* Nhân thật sự (có màng bao quanh)	Không có	Có
* AND phức tạp, liên kết với histon	Không có	Có

Cấu trúc và chức năng của tế bào Procaryot

* Số lượng nhiễm sắc thể	1 ^a	> 1
* Các intron trong các gen	Hiếm	Phổ biến
* Nucleolus(plasmosom)	Không có	Có
* Sự phân bào gián phân	Không xảy ra	Có xảy ra
- Tái tổ hợp di truyền	Truyền một phần AND, theo một hướng	Thông qua giảm phân và sự kết hợp các giao tử
- Các ti thể	Không có	Có
- Các hạt lục lạp	Không có	Có
- Màng sinh chất chứa sterol	Thường không có ^b	Có
- Tiên mao	Kích thước dưới hiển vi, cấu tạo bằng một sợi	Kích thước hiển vi, có màng, thường gồm 20 vi quản xếp theo kiểu 9 + 2
- L ưới nội chất	Không có	Có
- Bộ máy Golgi	Không có	Có
- Thành tế bào	Thường phức tạp về hoá học, chứa peptidoglican ^e	Đơn giản hơn về hoá học và không chứa peptidoglican
- Những khác biệt trong các cơ quan tử đơn giản hơn		
* Các ribosom	70S	80S
* Các lysosom và peroxisom	Không có	Có
* Các vi quản	Không có hoặc Hiếm	Có
* Bộ khung tế bào	Có thể không có	Có
- Sự biệt hoá	Ở mức chưa cao	Ở mức cao, thành mô và các cơ quan
- Một trong các chức năng: N ₂ ->N hữu cơ, NO ₃ - > N ₂ , sinh metan	Có ở một số loài	Không có

Cấu trúc và chức năng của tế bào Procaryot

- Khả năng dùng chất vô cơ làm nguồn năng lượng duy nhất	Có ở một số loài	Không có
--	------------------	----------

a. Có thể có thêm thông tin di truyền trên các plasmit.

b. Chỉ có các Mycoplasma và các vi khuẩn dinh dưỡng metan (Methanotrophs) có chứa các sterol. Các Mycoplasma không thể tổng hợp các sterol và đòi hỏi được cung cấp. Nhiều procaryot chứa các hopanoit.

c. Các Mycoplasma và Archaea không có thành tế bào chứa peptidoglican.

Qua bảng 1 và hình 1 có thể khái quát hoá sự khác nhau và giống nhau giữa hai loại tế bào ấy như sau:

- Các tế bào procaryot không có nhân điển hình được bao bọc bởi màng nhân, còn các tế bào eucaryot thì có. Đây là sự khác nhau quan trọng nhất.

- Hầu hết các tế bào procaryot nhỏ hơn và đơn giản hơn cả về cấu trúc lẫn chức năng so với loại tế bào kia. Chúng nhỏ bằng khoảng các ty thể hoặc các lạp thể của eucaryot.

Sự đơn giản về cấu trúc của các procaryot thể hiện ở chỗ chúng không có nhiều cơ quan tử có màng bao quanh, còn sự đơn giản về chức năng thể hiện ở chỗ không có hai cơ chế phân bào gián phân và giảm phân, đơn giản về tổ chức của vật liệu di truyền, thiếu vắng nhiều quá trình phức tạp vẫn diễn ra ở các tế bào eucaryot.

Hình 1. Sơ đồ một tế bào procaryot (a) và eucaryot (b)

a) Sơ đồ lát cắt dọc của một tế bào vi khuẩn. Cm: màng sinh chất, Cp: sinh chất, Ge: tiên mao, Gly: hạt glycogen, Ka; vỏ bọc, Li: Các giọt lipid, N: nucleus, PHB: axit poly- β -hydroxybutyric, Pi: pili, Pl: plasmit, Po: các hạt polyphosphat, Rd: các ribosom và polysom, S: Các giọt lưu huỳnh, Zw: thành tế bào.

b) Sơ đồ lát cắt dọc của một tế bào thực vật. Chl: Các lạp thể, Cm: màng sinh chất, Cp: sinh chất, Di: thể lưới (dictyosom), ER: lưới nội chất, Ex: bóng tiết (exocytose); Li: các giọt lipid, Mi: ti thể, Mt: các vi quản, N: nucleus hoặc nhân, Rb: các ribosom, Tü: lỗ nhỏ trên thành tế bào, V: các không bào, Zw: thành tế bào.

Tuy nhiên sự giống nhau, sự thống nhất về sinh hoá ở mức độ phân tử giữa hai loại tế bào cũng rất hiển nhiên:

- Chúng được tạo thành từ những hợp phần sinh hoá giống nhau.

Cấu trúc và chức năng của tế bào Procaryot

- Mã di chuyển của chúng là giống nhau, trừ một vài loại lệ.
- Sự biểu hiện các thông tin di truyền chứa trong ADN của chúng cũng giống nhau.
- Các nguyên lý của trao đổi và các con đường trao đổi chất quan trọng của chúng là giống nhau.
- Do vậy, bên dưới sự khác nhau sâu sắc, rõ rệt về cấu trúc và chức năng của hai loại tế bào, chúng ta vẫn nhìn thấy sự thống nhất thậm chí còn sâu sắc, cơ bản hơn, giữa chúng: đó là sự nhất quán ở mức độ phân tử, sự nhất quán này là cơ sở cho mọi quá trình sống trên hành tinh này.

Trong thực tiễn, khái niệm procaryot được dùng theo nghĩa chung, bao gồm cả vi khuẩn thật (eubacteria) và vi khuẩn cổ (archeobacteria hay archaea); khái niệm vi khuẩn (bacteria) thường để chỉ vi khuẩn thật.

Khái quát về cấu trúc của tế bào procaryot

Kích thước, hình dạng và sự sắp xếp các tế bào

Có một quan niệm phổ biến cho rằng những cơ thể nhỏ và đơn giản như procaryot thì khá đơn điệu về hình dạng và kích thước. Điều đó chỉ là một mặt của vấn đề. Mặt thứ hai là, chúng cũng khá đa dạng về hình thái và kích thước, do sự khác nhau về bản chất di truyền và cả do điều kiện sinh thái nữa (hình 2, 3, 4, 5).

Về hình dạng, có hai nhóm chính là vi khuẩn hình cầu, hay cầu khuẩn (coccus, cocci) và vi khuẩn hình que hay trực khuẩn (rocl, bacillus, bacilli).

Các cầu khuẩn thì khác nhau về sự sắp xếp các tế bào như sau:

- Song cầu khuẩn (diplococcus, diplococci) là những cầu khuẩn mà khi phân chia chúng không rời nhau, do đó tạo thành một cặp tế bào (Neisseria, hình 5).
- Liên cầu khuẩn (streptococcus, streptococci) là những cầu khuẩn mà sau nhiều lần phân chia trên cùng một mặt phẳng các tế bào không tách rời nhau. Đó là trường hợp của các chi Streptococcus, Enterococcus, và Lactococcus (hình 2b).
- Tụ cầu khuẩn (Staphylococcus, Staphylococci) là những cầu khuẩn phân chia theo những mặt phẳng bất kỳ do đó tạo thành những chùm tế bào giống như chùm nho (Staphylococcus, hình 2a).
- Vi cầu khuẩn (micrococcus, micrococci), thì thường phân bào trong hai mặt phẳng để tạo thành các khối vuông gồm bốn tế bào (micrococcus).

Cấu trúc và chức năng của tế bào Procaryot

- Ở chi *Sarcina*, các cầu khuẩn phân chia tế bào trong ba mặt phẳng, do đó tạo thành nhóm hình khối gồm tám tế bào.

Các trực khuẩn thì khác nhau về một vài đặc điểm:

- Tỷ lệ giữa chiều dài với chiều rộng: có những trực khuẩn ngắn đến mức trông gần giống cầu khuẩn, nên có thể gọi là cầu - trực khuẩn (côccbacilli).

- Hình dạng của đầu mút tế bào: phẳng, cong, hình đầu điều xì gà, đầu xẻ đôi.

- Sự sắp xếp tế bào: nhiều trực khuẩn có tế bào đứng riêng rẽ, một số khác thì xếp tế bào thành chuỗi. *Bacillus megaterium* có tế bào to và xếp chuỗi dài (hình 2c).

- Dạng cong của tế bào: một số ít trực khuẩn có dạng cong như dấu phẩy hoặc như một vòng xoắn không hoàn toàn, đó là trường hợp của chi *Vibrio* (hình 2e).

Sự đa dạng về hình thái của vi khuẩn còn thể hiện ở các trường hợp sau đây:

- Xạ khuẩn (*Actinomycetes*) rất thường tạo những sợi dài – filaments, micelia (hình 3a).

- Nhiều vi khuẩn có dạng giống những trực khuẩn dài xoắn lại, được gọi là các xoắn khuẩn (*Spirillum*) nếu chúng là rắn chắc, và gọi là xoắn thể (*Spirochetes*) nếu chúng là mềm dẻo (hình 2d, 3c, 4a, 4b).

- *Hypomicrobium* có dạng oval đến dạng quả lê (hình 3d) thì tạo thành một chồi ở đầu nút của một sợi dài.

- Có những vi khuẩn khác thì tạo thành những cuống không sống, như *Gallionella* chẳng hạn (hình 3f).

- Một số ít vi khuẩn có dạng dẹt, ví dụ những khuẩn dẹt sống trong các hồ muối, do Anthony E. Walsby phát hiện (hình 3e). Chúng sống như những hộp dẹt hình vuông tới chữ nhật, kích thước 2 x 2-4 μ m, dày chỉ có 0,25 μ m.

- Cuối cùng, có những vi khuẩn có hình dạng không cố định, hay không có hình dạng đặc trưng (hình 3b). Bọn này được gọi là có tính đa hình (pleomorphic), thậm chí mặc dù chúng có thể, giống như *Corynebacterium*, thường có dạng giống trực khuẩn.

Về kích thước, vi khuẩn cũng rất khác nhau theo thứ tự từ nhỏ đến lớn, có thể kể:

- Nhỏ nhất và mới được biết đến gần đây nhất, là các “vi khuẩn cỡ nano” (nanobacteria) hay còn gọi là các vi khuẩn siêu nhỏ, có đường kính từ 0,2 μ m đến dưới 0,05 μ m. Một số chúng đã được nuôi cấy thành công, còn hầu hết chúng chỉ là những vật thể giống như vi khuẩn và có kích thước hiển vi mà thôi. Người ta từng quan niệm rằng tế bào chỉ có

Cấu trúc và chức năng của tế bào Procaryot

thể nhỏ đến mức có đường kính 0,14 μm – 0,20 μm , nhưng gần đây người ta đã phát hiện thấy nhiều vi khuẩn nano còn nhỏ hơn thế. Một số nhà vi sinh vật học cho rằng các vi khuẩn nano là những vật thể nhân tạo. Dĩ nhiên cần có thêm nhiều nghiên cứu nữa để làm sáng tỏ ý nghĩa của những dạng sống này.

- Vi khuẩn có kích thước quen thuộc là *Escherichia coli*, với kích thước trung bình là 1,1 – 1,5 μm chiều rộng x 2,0 – 6,0 μm chiều dài.

- Một số ít vi khuẩn thì khá to, ví dụ một số xoắn thể đôi khi dài tới 500 μm (nửa milimet!) và một vi khuẩn lam – *Oscillatorria* – có đường kính tới 7 μm (tương đương hồng cầu của máu).

- Một vi khuẩn khổng lồ, *Epulopiscium fishelsoni*, sống trong ruột của một loài cá, thì có kích thước tới 600 x 80 μm , nghĩa là xấp xỉ một đầu gạch nổi! (hình 6a). Gần đây hơn, đã phát hiện một vi khuẩn còn to hơn thế, sống trong tầng lắng đọng của đại dương, có tên gọi là *Thiomargarita namibiensis*, với đường kính 100 – 700 μm (hình 6b). Như vậy một số ít vi khuẩn còn lớn hơn cả một tế bào eucaryot trung bình (một tế bào thực vật hay động vật điển hình có đường kính từ 10 đến 50 μm).

Sự tổ chức của tế bào procaryot

Các tế bào procaryot có các cấu trúc rất khác nhau. Những chức năng chủ yếu của chúng được tóm tắt trong bảng 2 và được minh hoạ một phần ở hình 7. Không phải mọi cấu trúc đều có mặt ở mỗi chi vi khuẩn. Ngoài ra, các tế bào gram âm và gram dương cũng khác nhau về thành tế bào. Tuy vậy, các tế bào procaryot vẫn có những đặc tính chung về cấu trúc cơ bản và về các hợp phần quan trọng nhất.

Bảng 2. Chức năng của các cấu trúc ở tế bào procaryot

Cấu trúc	Chức năng	Có mặt ở
1. Nucleoit	* Nơi chứa vật liệu di truyền (ADN)	a
2. Màng sinh chất	* Hàng rào thẩm chọn lọc* Ranh giới cơ học của tế bào* Vận chuyển chất dinh dưỡng và chất thải* Nơi diễn ra nhiều quá trình trao đổi chất (hô hấp, quang hợp)* Phát hiện các tín hiệu môi trường đối với hoá ứng động (chemotaxis)	a
3. Thành tế bào	* Tạo hình thể tế bào.* Tránh cho tế bào khỏi bị tan trong môi trường loãng.	c

Cấu trúc và chức năng của tế bào Procaryot

4. Ribosom	* Tổng hợp protein	a
5. Khoang chu chất	* Chứa các enzym thuỷ phân* Liên kết các protein cho sự thu nhận và chế biến chất dinh dưỡng	b
6. Tiên mao	* Cơ quan di động của tế bào	b
7. Tiêm mao (tua)	* Cơ quan bám.* Cơ quan ghép đôi.	b
8. Không bào khí	* Phao làm nổi tế bào trong các môi trường nước	b
9. Vỏ bọc và lớp nhày	* Đề kháng sự thực bào.* Bám vào các bề mặt.	b
10. Các thể ứn nhập	* Dự trữ nguồn cacbon, nguồn photpho và các chất khác	b
11. Nội bào tử	* Dạng đề kháng để sống sót qua các điều kiện khắc nghiệt	b

Các tế bào procaryot là đơn giản hơn nhiều so với các tế bào eucaryot. Điều này sẽ được thấy rõ hơn sau khi tìm hiểu về tế bào eucaryot trong chuyên đề tiếp theo (chuyên đề “Cấu trúc và chức năng của tế bào eucaryot”).

Bạn có biết? Bạn nghĩ gì? NHỮNG VI KHUẨN KÌ DỊ

Với những vi sinh vật thường gặp xung quanh, chúng ta thường nghĩ rằng các tế bào procaryot, tức vi khuẩn, là nhỏ hơn các vi sinh vật eucaryot (ví dụ nấm men tảo). Chúng ta cũng đã biết rằng các tế bào procaryot sinh trưởng nhanh hơn nhiều so với hầu hết tế bào eucaryot và ở chúng không có những hệ thống vận chuyển phức tạp có dạng bong hay túi như ở eucaryot (đọc thêm về tế bào eucaryot). Chúng ta cũng thừa nhận rằng chúng phải nhỏ bé, một phần bởi vì sự khuếch tán chất dinh dưỡng vào tế bào là chậm, phần khác vì có như thế thì tỉ lệ diện tích bề mặt/ khối lượng mới cao.

Thế rồi, những quan niệm ấy bắt đầu lung lay, khi một vi sinh vật khổng lồ hình điều xì gà, được phát hiện trong ruột của một loài cá ở Biển Đỏ (*Acanthurus nigrofuscus*): năm 1985, trong công bố của mình về phát triển nói trên, các tác giả Fishelson, Montgomery

và Myrberg cho rằng đó là một sinh vật thuộc giới Protista. Sau đó vào năm 1993, bằng cách so sánh trình tự ARNr để nhận dạng vi sinh vật nói trên, mà ngày nay có tên gọi *Epulopiscium fishelsoni*, Esther Angert, Kendall Clemens và Norman Pace đã cho biết rằng vi sinh vật này là một procaryot có quan hệ với chi vi khuẩn gram dương *Clostridium*.

Khi ấy người ta thấy bất ngờ về kích thước của *E. fishelsoni* (từ chữ Latin *epulum* - bữa tiệc, và *piscium* - cá): 80 x 60µm, thông thường dài 200 đến 500µm (hình b). Như vậy vi khuẩn này có khối lượng gấp một triệu lần so với *Escherichia coli*! Mặc dầu kích thước khổng lồ như vậy, nó vẫn có cấu trúc tế bào kiểu procaryot. Nó di động với tốc độ khoảng hai lần chiều dài cơ thể/ 1 giây (khoảng 2,4cm/phút) nhờ cá tiên mao kiểu vi khuẩn phủ khắp bề mặt tế bào. Khối sinh chất của nó chứa các nucleoit lớn và nhiều ribosom như ở một tế bào lớn phải có. *Epulopiscium* dường như đã vượt quá giới hạn về kích thước do sự khuếch tán quy định, nhờ có một lớp ngoài là màng tế bào được cuộn chặt. Điều đó làm tăng bề mặt tế bào và do đó làm tăng cường sự vận chuyển chất dinh dưỡng.

Epulopiscium có lẽ được lan truyền giữa các vật chủ của nó thông qua sự nhiễm phân cá và thức ăn của cá. Vi khuẩn này có thể bị loại trừ bằng cách làm cho con cá vật chủ bị đói trong thời gian vài ngày. Nếu những con cá con chưa bị nhiễm. Đáng chú ý là điều này không xảy ra ở các con cá trưởng thành.

Tuy vậy vi khuẩn nói trên vẫn chưa phải là to nhất, nó mới chỉ bằng 1% so với vi khuẩn *Thiomargarita namibiensis* được Heidi Schulz tìm thấy trong tầng lắng đọng của biển ở vùng bờ biển Namibia vào năm 1997. Vi khuẩn này có hình cầu, đường kính từ 100µm đến 750µm, thường tạo thành các chuỗi tế bào, trong các bao nhầy. Một không bào chiếm tới khoảng 98% tế bào và chứa chất lỏng giàu nitrat; bao quanh không bào này là một lớp chất nguyên dày 0,5 µm – 2,0µm chứa đầy các hạt lưu huỳnh. Lớp chất nguyên sinh này có độ dày đúng như các hậu hết vi khuẩn và đủ mỏng cho các tốc độ khuếch tán vẫn diễn ra ở vi khuẩn. Nitrat được dùng làm chất nhận điện tử đối với quá trình oxy hoá lưu huỳnh và sản sinh năng lượng.

Như vậy, với sự phát hiện ra hai procaryot khổng lồ nói trên thì quan niệm phân biệt procaryot với eucaryot dựa theo kích thước tế bào đã không còn đứng vững. Những procaryot vừa nhắc đến là lớn hơn nhiều so với một tế bào eucaryot bình thường. Ngoài ra, một số tế bào eucaryot được “phát hiện lại” rằng chúng có kích thước nhỏ hơn so với người ta thường vẫn tưởng. Ví dụ điển hình là *Nanochlorum eukaryotum*, có đường kính chỉ 1- 2 µm. Hiện nay nó được xác định rằng đó là eucaryot thực sự, với một nucleus, một chloroplast và một ty thể. Sự hiểu biết của chúng ta về những nhân tố giới hạn kích thước tế bào procaryot cần phải được xem xét lại. Quan niệm rằng các tế bào lớn là tế bào eucaryot và nhỏ là procaryot không thể đứng vững được nữa.

Câu hỏi:

1. Sự khác nhau căn bản giữa tế bào procaryot và tế bào eucaryot là gì?
2. Những sự khác nhau giữa chúng?
3. Sự phát triển ra những vi khuẩn lớn hơn tế bào eucaryot bình thường, và những tế bào eucaryot nhỏ 1 – 2 μm đường kính, nói lên điều gì?
4. Các tế bào procaryot có thể có những hình dạng đặc trưng nào, kích thước của chúng ra sao.
5. Chúng có thể tụ tập với nhau theo những cách nào?
6. Vẽ sơ đồ một tế bào vi khuẩn và ghi chú những cấu trúc quan trọng của nó.

Các màng của tế bào procaryot

Đại cương

Mọi cơ thể sống đều nhất thiết phải có các màng. Các tế bào phải tương tác theo một cách nào đó với môi trường của chúng, đó có thể là môi trường bên trong của các cơ thể đa bào, hoặc môi trường bên ngoài thay đổi nhiều hơn và nhiều rủi ro hơn. Các tế bào không những phải có khả năng thu nạp chất dinh dưỡng và loại bỏ chất thải, mà còn phải duy trì mọi thành phần nội bào ở trạng thái ổn định và có tổ chức cao để tồn tại trước những thay đổi ở bên ngoài. Màng sinh chất (plasma membrane) bao bọc chất nguyên sinh, ở cả tế bào procaryot và tế bào eucaryot. Tế bào tiếp xúc với môi trường chủ yếu tại đây và như vậy màng này chịu trách nhiệm về nhiều mối quan hệ với thế giới bên ngoài. Để hiểu chức năng của màng thì cần phải biết cấu trúc của nó, nhất là cấu trúc của màng sinh chất.

Màng sinh chất

Trong các màng bao giờ cũng có nhiều loại protein và nhiều loại lipid, với tỷ lệ rất khác nhau giữa các loài. Nếu so với các màng ở eucaryot thì màng sinh chất của vi khuẩn thường chứa nhiều protein hơn, có lẽ vì chúng thực hiện nhiều chức năng mà màng các cơ quan tử của tế bào eucaryot thực hiện.

Hầu hết các lipid nào liên kết với màng thì có cấu trúc bất đối xứng, với một đầu phân cực và một đầu không phân cực (hình 8) và được gọi là lưỡng cực. Các đầu phân cực thì tương tác với nước (ưa nước, hydrophilic); các đầu không phân cực (kỵ nước, hydrophobic) thì không tan trong nước và có xu thế kết hợp với một đầu kỵ nước khác. Đặc tính này của các lipid làm cho chúng có khả năng tạo thành một lớp kép ở trong các màng. Các bề mặt ngoài có tính ưa nước, còn các đầu kỵ nước thì được giấu vào bên trong, cách ly với nước ở xung quanh. Trong số các lipid lưỡng cực như vậy có rất nhiều phospholipid (hình 8).

Thành phần lipid của các màng vi khuẩn thay đổi theo nhiệt độ duy trì được trạng thái lỏng của mình trong quá trình sinh trưởng. Ví dụ, những vi khuẩn sinh trưởng ở các

nhật độ thấp thì phải chứa các axit béo có điểm nóng chảy thấp trong photpholipit ở màng của chúng.

Các màng của vi khuẩn thường khác với các màng của eucaryot ở chỗ chúng không chứa các sterol, như cholesterol chẳng hạn (hình 9a). Tuy nhiên, nhiều loại màng của vi khuẩn chứa các phân tử với các cấu trúc giống sterol nhưng có 5 vòng, được gọi là các hopanoit (hình 9b) và trong các hệ sinh thái thì có một lượng khổng lồ các chất này. Các tính toán cho biết rằng tổng lượng các hopanoit trong các tầng lắng đọng ở mọi thủy vực là khoảng 10^{11-12} tấn, xấp xỉ tổng lượng cacbon hữu cơ trong tất cả các cơ thể sống (10^{12} tấn). Có bằng chứng cho thấy rằng các hopanoit đã góp phần đáng kể vào sự hình thành dầu mỏ. Các hopanoit được tổng hợp từ cùng những tiền chất của các steroid. Giống như các steroid ở eucaryot, các hopanoit có lẽ làm ổn định màng vi khuẩn – các lipit của màng được sắp xếp thành hai lớp phân tử có các đầu kỵ nước đối diện nhau (hình 10)

So với các màng của eucaryot thì các màng của procaryot có hai lớp lipit tương đối đồng đều nhau. Ở eucaryot các lipit ở lớp đơn phía ngoài khác với các lớp đơn phía trong. Mặc dù hầu hết các lipit trong các lớp đơn hỗn hợp nhau một cách tự do, nhưng vẫn có những tiểu vùng khác nhau về thành phần lipit và protein. Ví dụ có những mảng lipit nào đó giàu cholesterol và có những lipit chứa nhiều axit béo bão hoà, như một số sphingolipit chẳng hạn. Các mảng lipit trùm ngang lớp lipit kép của màng và các lipit trong các lớp đơn liền kề tương tác với chúng. Những mảng lipit này có lẽ tham gia vào rất nhiều quá trình của tế bào, chẳng hạn sự di động, sự truyền tín hiệu. Các mảng này cũng có thể liên quan đến sự xâm nhập và sự lắp ghép của một số virut.

Đặc biệt, các màng của nhiều vi khuẩn cổ khác với màng vi khuẩn thật ở chỗ có lớp đơn chứa các phân tử lipit chiếm hầu như toàn bộ bề dày của màng, thay vì lớp kép.

Các màng tế bào là những cấu trúc rất mỏng, chỉ dày khoảng 5-10nm và chỉ có thể được nhìn thấy dưới kính hiển vi điện tử. Bằng các kỹ thuật hiện đại, người ta thấy rằng nhiều loại màng, trong đó có màng sinh chất, có cấu tạo bên trong phức tạp. Những hạt hình cầu nhỏ nhìn thấy trong các màng này có lẽ là những protein của màng, chúng nằm ở giữa lớp lipit kép của màng (hình 11).

Mô hình cấu trúc màng được thừa nhận rộng rãi nhất là mô hình khảm lỏng của S.Jonathan Singer và Garth Nicholson (hình 10). Theo mô hình này thì có hai loại protein của màng. Các protein phụ thì gắn lỏng lẻo với màng và có thể dễ dàng bị loại bỏ. Chúng tan trong các dung dịch nước và chiếm 20 – 30% tổng lượng protein của màng. Phần còn lại, 70-80%, là các protein thiết yếu của màng. Chúng không dễ dàng được tách chiết khỏi và không tan trong các dung dịch nước.

Các protein thiết yếu, giống như các lipit của màng, có tính lưỡng cực: những vùng kỵ nước của chúng được vùi vào trong lớp lipit kép, còn những phần ưa nước thì nhô ra

khôì mặt bề mặt của màng (hình 10). Một số protein này thậm chí rất lớn, nằm xuyên qua toàn bộ bề dày của lớp lipit kép. Các protein thiết yếu có thể dịch chuyển một chút so với bề mặt màng nhưng không thể quay lộn đầu đuôi hoặc xoay quanh trục của nó, ở trong lớp lipit.

Ở bề mặt ngoài của các protein trong màng sinh chất cũng thường có những cacbohydrat đính vào và có lẽ chúng có những chức năng quan trọng nào đó.

Hình ảnh trên đây là về màng tế bào biểu thị một hệ thống bất đối xứng và có tổ chức cao, cũng như có tính linh động và năng động. Các màng tế bào có cấu trúc và chức năng rất khác nhau. Những sai khác này là lớn và có tính đặc trưng đến mức các đặc điểm của màng có thể được dùng như những đặc điểm về nhận biết vi khuẩn.

Màng sinh chất của các tế bào procaryot phải hoàn thành hàng loạt chức năng như:

- Duy trì khối sinh chất, nhất là ở những tế bào không có thành, và ngăn cách nó với xung quanh.
- Hoạt động như một hàng rào thẩm chọn lọc, nghĩa là chỉ cho phép các ion và phân tử nào đó đi qua (vào và ra khỏi tế bào). Như vậy nó tránh sự thất thoát các hợp phần quan trọng của tế bào do sự rò rỉ.
- Tang cường sự vận chuyển một số chất những chất không thể tự vận chuyển xuyên qua màng. Các hệ thống vận chuyển tích cực này ở trong màng thực hiện sự hấp thụ chất dinh dưỡng, sự loại bỏ các chất thải, sự tiếp các protein.
- Tại màng diễn ra nhiều quá trình trao đổi chất quan trọng như: hô hấp, quang hợp, tổng hợp các lipit và các hợp phần của thành tế bào và có lẽ cả một số quy trình liên quan đến nhiễm sắc thể.
- Chứa những phân tử tiếp nhận đặc biệt, giúp tế bào phát triển và các hoá chất của môi trường xung quanh để có đáp ứng phù hợp.

Rõ ràng, màng sinh chất là một bộ phận thiết yếu của vi sinh vật.

Để hiểu thêm về màng, có thể đọc thêm các chuyên đề thâm thấu, sự vận chuyển các chất qua màng.

Các hệ thống màng ở trong lòng khối sinh chất

Sinh chất của các tế bào procaryot không chứa các quan tử có màng phức tạp kiểu như ty thể (mitochondria) hoặc lục lạp (chloroplasts), nhưng vẫn có thể có một vài kiểu cấu trúc màng.

Kiểu cấu trúc màng phổ biến nhất là mesocom (mesosome). Đó là những phần của màng tế bào chìm sâu vào trong khối sinh chất, có dạng túi (bọng), ống, hoặc tấm dẹt (hình 12

và 16). Chúng thường có mặt ở vi khuẩn gram dương cũng như có mặt cả ở nhóm gram âm.

Các mesosom thường được nhìn thấy ở gần vách ngang của các vi khuẩn đang phân chia và đôi khi có vẻ như chúng dính vào nhiễm sắc thể. Như vậy chúng có thể liên quan đến sự tạo nên thành tế bào trong quá trình phân bào, hoặc chúng có vai trò trong sự sao chép nhiễm sắc thể và phân phối nhiễm sắc thể bản sao và các tế bào con.

Tuy nhiên, hiện nay nhiều nhà vi khuẩn học cho rằng các mesosom không phải là những cấu trúc tự nhiên của tế bào, chúng xuất hiện do sự xử lý hoá học tế bào nhằm soi kính hiển vi điện tử. Có lẽ chúng là những phần của màng tế bào có sự khác biệt về hoá học và bị đứt ra bởi hoá chất dùng để xử lý tế bào.

Một kiểu màng khác, khác hẳn mesosom, cũng tồn tại ở nhiều vi khuẩn (hình 13). Đó là những màng sinh chất gấp khúc nhiều lần và chiếm một khoảng lớn trong tế bào như ở nhiều vi khuẩn quang hợp (vi khuẩn lam, vi khuẩn tía), hoặc như ở các vi khuẩn có cường độ hô hấp mạnh như vi khuẩn nitrat hoá.

Những màng này cũng có thể tụ tập lại thành các bóng hình cầu, bóng dẹt, hoặc các màng hình ống. Có lẽ nhờ sự gấp nếp này mà màng có được bề mặt rộng lớn để có thể hoạt động trao đổi chất mạng hơn.

Câu hỏi:

1. Mô tả bằng sơ đồ có ghi chú và bằng lời, mô hình khám lỏng của màng tế bào.
2. Liệt kê các chức năng của màng sinh chất.
3. Vai trò của lipit của màng đối với đời sống vi khuẩn?
4. So sánh màng tế bào của tế bào procaryot với tế bào eucaryot, của vi khuẩn cổ với vi khuẩn thật.
5. Hãy nói về các hopanoid.
6. Thảo luận về bản chất, cấu trúc của các chức năng có thể có của mesosom
7. Các cấu trúc nội sinh chất khác của vi khuẩn, không kể mesosom?

Khối chất nguyên sinh

Đại cương

Chất nguyên sinh của tế bào procaryot khác với các tế bào eucaryot ở chỗ không chứa các cơ quan tử gắn với màng tế bào.

Khối chất nguyên sinh (cytoplasmic matrix) là khối chất nằm giữa màng sinh chất và nucleoit; nó chứa nhiều nước (70% khối lượng).

Qua kính hiển vi điện tử, thường thấy chất nguyên sinh chứa các ribosom (ribosomes) và có tổ chức cao (hình 14). Các protein đặc biệt được sắp xếp ở những vị trí đặc biệt, ví dụ ở cực của tế bào và tại nơi mà tế bào sẽ phân chia. Như vậy, mặc dù vi khuẩn có thể không có bộ khung tế bào thực sự, nhưng chúng có một hệ thống tương tự như thế, có bản chất protein, nằm trong khối chất nguyên sinh và nhờ thế mà tế bào có hình dạng nhất định.

Màng sinh chất và mọi cấu trúc được bao bọc trong nó hợp thành cái gọi là thể nguyên sinh (protoplast); như vậy khối chất nguyên sinh chính là phần chủ yếu của protoplast.

Các thể ẩ nhập (Inclusion Bodies)

Đó là những hạt chất hữu cơ hoặc vô cơ có mặt trong khối chất nguyên sinh, thường được nhìn thấy rõ dưới kính hiển vi quang học.

Những hạt này thường được tế bào dùng như những kho dự trữ chất dinh dưỡng hữu cơ, vô cơ và dự trữ năng lượng, và cũng làm giảm áp suất thẩm thấu trong tế bào bằng cách liên kết các phân tử thành dạng hạt.

Một số loại hạt ẩ nhập không có màng bao bọc mà nằm tự do trong bào chất, đó là:

- Các hạt polyphosphat (polyphosphate).
- Các hạt xyanophycin (cyanophycin).
- Một số hạt glycogen (glycogen).

Một số loại hạt ẩ nhập khác thì có màng bao quanh, màng này dày khoảng 2-4mm, là màng đơn và không phải là màng kép đỉnh hình. Các ví dụ là:

- Các hạt poly- β -hydroxybutyrat (hydroxybutyrate).
- Một số hạt glycogen.
- Một số hạt lưu huỳnh
- Những cacboxysom (carboxysomes).
- Các không bào khí.

Màng của các thể ẩ nhập có thành phần hoá học khác nhau: một số có bản chất protein, một số khác chứa lipid.

Như trên đã nói, các thể ẩ nhập được dùng để dự trữ dinh dưỡng và năng lượng, nên số lượng của chúng thay đổi theo trạng thái dinh dưỡng của tế bào. Ví dụ các hạt polyphosphat sẽ cạn kiệt nếu tế bào sống ở các môi trường nước ngọt vốn nghèo photphat.

Dưới đây đề cập tóm tắt một số thể ẩ nhập quan trọng.

Cấu trúc và chức năng của tế bào Procaryot

- Các hạt glycogen và các hạt poly- β -hydroxybutyrat (PHB) là những nguồn dự trữ cacbon để tế bào sinh ra năng lượng và thực hiện sinh tổng hợp. Nhiều vi khuẩn cũng dự trữ cacbon dưới dạng các giọt mỡ.
- Glycogen là một polyme (polymer) của các đơn vị glucozơ, đó là những chuỗi dài được tạo thành bởi các liên kết α (1- \rightarrow 6) glycosit (hình 15).

Poly- β -hydroxybutyrat (PHB) gồm những phân tử hydroxybutyrat nối với nhau bằng các cầu nối este giữa các nhóm cacboxyl của các phân tử liên kế.

Thông thường thì mỗi loài vi khuẩn chỉ chứa một trong hai loại polyme nói trên, nhưng các vi khuẩn quang dưỡng thì chứa cả hai.

Các hạt poly- β -hydroxybutyrat có kính 0,2 – 0,7 μ m dễ nhận biết, được nhuộm màu bằng thuốc nhuộm Sudan đen để quan sát dưới kính hiển vi quang học, chúng cũng dễ nhìn thấy dưới kính hiển vi điện tử (hình 16).

So với PHB, glycogen được bố tán mát hơn trong khối chất nguyên sinh, dưới dạng các hạt nhỏ các đường kính 20 – 100nm và thường chỉ được nhìn thấy qua kính hiển vi điện tử. Nếu các tế bào chứa nhiều glycogen thì phép nhuộm bằng dung dịch iodine sẽ làm cho chúng bắt màu nâu - đỏ.

- Các hạt xyanophycin là dự trữ nitơ ở vi khuẩn lam (hình 18a) được cấu tạo từ các polypeptit lớn chứa những lượng gần bằng nhau của arginin và axit aspartic. Các hạt này thường đủ lớn để nhìn thấy qua kính hiển vi quang học.

- Cacboxysom là những hạt dự trữ về enzym ribulozơ 1,5 – biphosphat cacboxylazơ (ribulose –1,5 – biphosphat carboxylase) và có thể là một vị trí của sự cố định CO₂. Chúng có mặt ở nhiều vi khuẩn lam, nhiều vi khuẩn nitrat hoá, và nhiều Thiobacillus. Các hạt này là những khối đa diện có đường kính khoảng 100nm.

- Các không bào khí, một loại thể ẩn nhập hữu cơ đáng chú ý nhất, có vai trò của những phao – làm cho tế bào nổi hẳn lên bề mặt hoặc ở gần bề mặt môi trường nước. Các không bào này có mặt ở nhiều vi khuẩn lam, vi khuẩn quang hợp màu tía và màu lục và ở một số vi khuẩn ở nước khác – như Halobacterium và Thiothrix.

Vai trò trên đây của các không bào khí được minh hoạ sinh động qua một thực nghiệm đơn giản mà ấn tượng sau đây. Các vi khuẩn lam trong một chai nước đầy và nút chặt vẫn có thể nổi, nhưng nếu đập vỡ nút chai bằng búa chẳng hạn thì chúng chìm ngay xuống đáy. Việc kiểm tra các vi khuẩn trước và sau thí nghiệm này cho thấy rằng sự tăng áp suất đột ngột đã làm vỡ các không bào khí, cũng tức là làm vỡ các “phao” của chúng.

Các không bào khí là một cấu trúc gồm nhiều cấu trúc nhỏ, hình trụ rỗng được gọi là các bóng khí (hình 17). Các thành của các bóng khí chứa lipid và chỉ bao gồm một protein

nhỏ duy nhất. Các dưới đơn vị của protein này được xếp với nhau để tạo thành một hình trụ kín, cứng, rỗng và không thấm nước, nhưng các khí của không khí đi qua. Những vi khuẩn có không bào khí có thể tự nổi ở độ sâu cần thiết – phù hợp với cường độ ánh sáng, nồng độ oxy và nồng độ chất dinh dưỡng. Chúng tự chìm xuống bằng cách đơn giản làm vỡ các bóng khí, còn muốn nổi lên thì cần phải tạo thành các bóng khí mới.

Các thể ần nhập vô cơ bao gồm:

- Các hạt polyphotphat hoặc các hạt volutin (hình 18a), là những dự trữ photphat hoặc dự trữ năng lượng của nhiều vi khuẩn.

Polyphotphat là một polyme không phân nhánh của các ortophotphat liên kết với nhau bằng các cầu nối este. Như vậy các hạt volutin là những dự trữ photphat - một hợp phần quan trọng của các cấu trúc tế bào như các axit nucleic chẳng hạn. Ở một số vi khuẩn, các hạt volutin còn là dự trữ năng lượng.

Các hạt volutin đôi khi còn có tên là các hạt đổi màu (metachromatic granules): chúng có màu đỏ hay các màu xanh khác nhau tùy theo được nhuộm bằng xanh metylen hay bằng xanh toluidin, theo thứ tự.

- Các hạt lưu huỳnh, là kho dự trữ lưu huỳnh tạm thời là một số vi khuẩn (hình 18b). Ví dụ, vi khuẩn quang hợp màu tía có thể sử dụng sunfua hydro (hydrogen sulfide) làm chất cho điện tử trong quá trình quang hợp và tích lũy lưu huỳnh sinh ra, trong khoang chu chất hoặc trong những giọt nhỏ đặc biệt của sinh chất.

- Thể từ tính (magnetosome), là một loại thể ần nhập không có chức năng dự trữ mà là để tự định hướng trong những vùng có từ tính của trái đất. Thể này chỉ có ở một số ít vi khuẩn (Đọc chuyên mục Bạn có biết? Bạn nghĩ gì?, bài Các nam châm sống). Trong các thể này có chứa sắc ở dạng quặng sắt từ.

Bạn có biết? Bạn nghĩ gì? CÁC NAM CHÂM SỐNG

Các vi khuẩn không những có thể đáp ứng với các nhân tố hoá học của môi trường, như chúng ta đã biết, mà còn đáp ứng với các nhân tố khác nữa. Một ví dụ hấp dẫn các vi khuẩn nước có đáp ứng với từ tính (aquatic magnetotactic bacteria), chúng có khả năng tự định hướng trong vùng có từ trường của trái đất. Hầu hết những vi khuẩn này có chứa những chuỗi nội bào của các hạt có từ tính (Fe_3O_4) hay còn gọi là các thể từ tính (magnetosomes), với đường kính khoảng 40 – 100nm (hình 19a,b); những vi khuẩn này cũng thường được bao bọc bởi một màng ngoài (hình 19a).

Một số loài khác, sống trong môi trường có lưu huỳnh, thì có các thể từ tính có bản chất là greigit (greigite, Fe_3S_4) và pyrit (pyrite, FeS_2).

Vì rằng mỗi hạt quặng sắt nói trên là một nam châm nhỏ xíu nên trên các vi khuẩn ở bắc bán cầu thì đuôi thể từ tính của mình để xác định hướng bắc và hướng đáy của thủy vực, để bơi xuống sâu tới tầng lắng đọng giàu dinh dưỡng hoặc tự định vị ở độ sâu tối ưu trong các môi trường nước ngọt và nước biển. Các vi khuẩn có đáp ứng từ tính ở nam bán cầu nói chung cũng xác định nam và hướng đáy theo cách như vậy.

Điều thú vị là các thể từ tính cũng có mặt ở não của chim, cá ngừ California, cá heo, rùa xanh và động vật khác, có lẽ giúp vào chuyển động bay hơi của chúng. Như vậy, động vật cũng có nhiều tập tính giống với của vi khuẩn và những sự giống nhau này là nhiều hơn những gì chúng tưởng tượng trước đây.

Các ribosom (Ribosomes)

Đó là những cơ quan tử làm nhiệm vụ tổng hợp protein. Chính tại đây thông tin vốn được mã hoá trong ARN thông tin (mRNA) được dịch mã thành protein.

Dưới kính hiển vi điện tử có độ phóng đại thấp, các ribosom gắn lỏng lẻo với màng sinh chất. Các ribosom nằm trong khối chất nguyên sinh thì tổng hợp các protein được giữ trong tế bào, còn các ribosom gắn với màng chất thì tổng hợp các protein để được đưa ra bên ngoài tế bào.

Chuỗi polypeptit mới được tạo thành thì cuộn (= gấp) khúc lại để có hình dạng cuối cùng của nó ngay khi được tổng hợp tại ribosom, hoặc không lâu sau khi được tổng hợp xong. Hình dạng của mỗi protein phụ thuộc vào trình tự các axit amin của nó. Có những protein đặc biệt được gọi là chất “chăm sóc” (chaperones), làm nhiệm vụ trợ giúp chuỗi polypeptit đặc biệt được gọi là chất “chăm sóc” (chaperones), làm nhiệm vụ trợ giúp chuỗi polypeptit trong quá trình cuộn khúc để tạo thành các cấu hình riêng của mình. Sự tổng hợp protein, bao gồm rất nhiều hoạt động của các ribosom và các chaperon thì vượt quá khuôn khổ của mục này nên không được đề cập ở đây.

Cần lưu ý rằng các ribosom của tế bào procaryot thì nhỏ hơn của tế bào eucaryot. Chúng thường được gọi là các ribosom 70S, có kích thước 14-15x20nm, có trọng lượng phân tử khoảng 2,7 triệu và được hợp thành bởi một tiểu phần 50S và một tiểu phần 30S. Chữ S trong các con số nói trên biểu thị đơn vị Svedberg. Đó là đơn vị của hệ số lắng, một đơn vị đo tốc độ lắng trong ly tâm; một hạt càng di chuyển nhanh khi bị ly tâm thì giá trị Svedberg của nó hay hệ số lắng của nó càng lớn. Hệ số lắng là một hàm số của trọng lượng phân tử của hạt, hàm số của khối lượng hạt ấy. Các hạt càng nặng và càng rắn chắc thì thường có trị số Svedberg lớn hơn và lắng nhanh hơn. Các ribosom trong khối chất nguyên sinh của tế bào eucaryot là những ribosom 80S với đường kính khoảng 22nm. Mặc dù khác nhau về kích thước, cả ribosom của tế bào procaryot cũng như eucaryot đều được cấu thành bởi một dưới đơn vị lớn và một dưới đơn vị nhỏ.

Câu hỏi:

1. Mô tả vắn tắt bản chất và chức năng của khối chất nguyên sinh.
2. Hỏi tương tự cho ribosom.
3. Protoplast là gì?
4. Các tế bào procaryot có những loại thể ảm nhập nào, chức năng của chúng là gì?
5. Không bào khí là gì, liên hệ giữa cấu trúc và chức năng của nó?

Nucleoit (Nucleoid)

Thể nhiễm sắc của các tế bào procaryot nằm tại một vùng có hình dạng không cố định được gọi là nucleoit; tên này đồng nghĩa với: thể nhân (nuclear body), thể chất nhiễm sắc thể (chromatin body) và vùng nhân (nuclear region).

Có thể coi vùng nhân này tương đương với nhân (thực sự) ở các tế bào eucaryot, nucleus tức một cơ quan tử có màng bao bọc, trong đó có các thể nhiễm sắc (từ 2 thể trở lên). Sự khác biệt về cách đóng gói vật liệu di truyền này được coi là sự khác biệt lớn nhất giữa các tế bào procaryot và eucaryot.

Thông thường, mỗi tế bào procaryot chứa một vòng xoắn kép duy nhất của axit deoxyribonucleic (ADN), nhưng một số vi khuẩn thì lại có thể nhiễm sắc ở dạng ADN không đóng vòng kín. Ngoài ra, gần đây người ta còn biết thêm rằng một số vi khuẩn như *Virio cholerae* có hơn thể nhiễm sắc.

Mặc dù về ngoài của các nucleoit ở các vi khuẩn là khác nhau tùy theo phương pháp cố định và phương pháp nhuộm, nhưng qua ảnh hiển vi điện tử đều thấy ở chúng có các sợi (hình 16) và có lẽ chúng đều là ADN.

Ngoài những hình ảnh thông thường của nucleoit qua kính hiển vi quang học sau khi nhuộm bằng thuốc nhuộm Feulgen đặc hiệu với ADN, còn có thể thấy những hình ảnh đặc biệt sau đây, thấy qua kính hiển vi quang học hoặc điện tử.

- Có nhiều hơn 1 nucleoit trong mỗi tế bào vi khuẩn, nếu đó là tế bào đang phân chia sau khi vật liệu di truyền được nhân đôi (hình 20a).
- Nucleoit có những phần nhô ra, chĩa tua tủa ra xung quanh hướng vào khối sinh chất (hình 20b,c); đó là trường hợp ở những tế bào đang sinh trưởng mạnh. Có lẽ những phần nhô ra này chứa ADN đang được phiên mã mạnh để tạo thành ARN thông tin (mRNA).

Nucleoit tiếp xúc với mesosom hoặc với màng sinh chất. Hình ảnh này có được vào những quan sát tỉ mỉ qua hiển vi điện tử. Người ta cũng quan sát được các màng gắn với các nucleoit tách rời. Những hiện tượng đó chứng tỏ rằng ADN của vi khuẩn được gắn với các màng tế bào và rằng các màng tế bào có liên quan đến sự phân chia ADN và các tế bào con trong quá trình phân bào.

Cấu trúc và chức năng của tế bào Procarýot

Các nucleoit có thể được tách nguyên vẹn ra khỏi các màng để phân tích thành phần hoá học. Chúng gồm 60% ADN, 30% ARN và 10% protein, tính theo trọng lượng. Ở *Escherichia coli*, một trực khuẩn dài 2 - 6µm mà vẫn nằm gọn trong nucleoit, nghĩa là ADN ấy phải được cuộn lại rất chặt.

AND được xoắn chặt (hình 21), có lẽ là mở ARN và các protein của nucleoit (các protein này khác với các protein thuộc loại histon ở nhân của tế bào eucaryot).

Hình ảnh về một vùng nhân (nucleoit) ở mọi vi khuẩn như trên, bất kể giai đoạn phát triển hay mức độ phân chia, sẽ khác đi trong hai ngoại lệ sau đây thuộc planctomycetes (nhóm vi khuẩn này chồi).

- Ở chi *Pirellula*, nucleoit dạng sợi cùng với các hạt giống như ribosom tạo thành một vùng, *pirellulosom* (*pirellulosome*), được bao bởi một màng đơn.
- Ở *Gemmata obscuriglobus* thì thể nhân được bao bọc bởi một màng kép (hình 22).

Ngoài ra còn chưa rõ những màng này có chức năng gì và hai ngoại lệ vừa kể là phổ biến đến mức nào.

Các plasmit (Plasmids)

Ở một số vi khuẩn có những phân tử ADN xoắn kép, thường đóng vòng, nằm ngoài thể nhiễm sắc và thường không gắn với màng sinh chất, đó là các plasmit.

Các plasmit có thể tồn tại và sao chép không phụ thuộc vào thể nhiễm sắc, hoặc có thể được nhập làm một với thể nhiễm sắc. Dù thể nào đi nữa thì chúng vẫn được truyền cho các tế bào con (đôi khi một số tế bào con không nhận được plasmit trong quá trình phân bào).

Các plasmit là không cần thiết đối với sinh trưởng và sinh sản của tế bào chứa nó, mặc dù chúng có thể mang những gen làm cho tế bào có một ưu thế chọn lọc như:

- Có tính kháng thuốc.
- Có những khả năng mới về trao đổi chất.
- Có tính gây bệnh.
- Có một số đặc tính khác.

Vì các plasmit thường di chuyển từ vi khuẩn này sang vi khuẩn khác nên các đặc tính như kháng thuốc chẳng hạn có thể lan truyền trong quần thể.

Câu hỏi.

1. Nêu khái niệm về nucleoit.

2. Mô tả bằng lời và bằng hình vẽ, hình ảnh của nucleoit ở hai mức độ: quan sát qua kính hiển vi quang học và hiển vi điện tử. Qua đó nêu nên sự khác nhau về nucleoit giữa tế bào bình thường và tế bào sinh trưởng mạnh.
3. Có mối liên quan gì giữa nucleoit với màng tế bào?
4. Những nucleoit nào là đặc biệt nhất, vì sao?
5. Plasmid là gì, cấu trúc và chức năng của nó?

Thành tế bào procaryot

Đại cương

Thành tế bào là một lớp vừa tương đối cứng, vừa mềm dẻo, co dãn, nằm ngay bên ngoài màng tế bào, mà bộ khung của nó là peptidoglycan hay còn gọi là murein. Mọi vi khuẩn đều có thành tế bào, trừ Mycoplasma và một số vi khuẩn cổ (archae bacteria).

Nhờ có thành tế bào mà vi khuẩn có hình dạng cố định, có độ cứng, không bị tan do áp suất thẩm thấu, không bị tác động của nhiều chất độc. Nhiều vi khuẩn gây bệnh có được tính gây bệnh là nhờ những hợp phần nào đó trong thành tế bào. Tuy nhiên thành tế bào cũng là đích tấn công của một số chất kháng sinh, như penicilin chẳng hạn.

Như đã đề cập ở một đoạn trên đây, Mycoplasma là một ngoại lệ, chúng không có thành tế bào (vì không tổng hợp được tiền chất peptidoglycan). Chính vì vậy chúng không bị hệ miễn dịch với penicilin nhưng rất dễ bị tan do sức thẩm thấu và do tá động của các chất tẩy rửa. Ngoài ra, cũng do không có thành tế bào, những vi khuẩn này có tính đa hình: chúng có thể có hình cầu hoặc hình quả lê với đường kính 0,3 – 0,8µm, nhưng cũng có thể có hình sợi phân nhánh hoặc hình xoắn (hình 23). Một số Mycoplasma, như M.genitalium chẳng hạn, có một cấu trúc tận cùng đặc biệt, nhô ra từ tế bào và khiến cho tế bào có hình chai hình quả lê. Cấu trúc này giúp nó bám vào các tế bào eucaryot.

Về phần các vi khuẩn cổ, thành của chúng khác hẳn thành của các procaryot còn lại về cấu trúc là thành phần hoá học, chủ yếu là do không chứa peptidoglycan mà thay vào đó là các protein, các glycoprotein, hoặc các polysaccarit.

Trở lại với thành tế bào của hầu hết các vi khuẩn. Do sự khác nhau về thành tế bào, các vi khuẩn được chia thành hai nhóm chính dựa theo kết quả của phép nhuộm Gram, do Christian Gram đưa ra từ năm 1884: Các vi khuẩn bắt màu tím được gọi là vi khuẩn gram dương, còn những vi khuẩn bắt màu hồng hoặc đỏ là gram âm. Sự khác nhau thật sự về cấu trúc giữa hai nhóm vi khuẩn này được sáng tỏ nhờ kính hiển vi điện tử truyền qua:

- Thành tế bào vi khuẩn gram dương là một lớp peptidoglycan (tức murein) duy nhất dày 20 – 80nm, có tính đồng nhất, nằm phía ngoài màng sinh chất (hình 24).

Cấu trúc và chức năng của tế bào Procaryot

- Trong khi đó, thành tế bào gram âm là rất phức tạp. Nó là một lớp peptidoglycan dày 2-7nm mà phía ngoài nó còn một màng ngoài dày 7-8nm. Khoảng không gian giữa màng sinh chất và màng ngoài được gọi là khoang chu chất (periplasmic space).

Đôi khi ở vi khuẩn gram dương cũng thấy có một khoảng trống tương tự nhưng nhỏ hơn, nằm giữa màng sinh chất và thành tế bào và cũng được gọi là khoang chứa chất.

Tất cả các cấu trúc bên ngoài màng sinh chất thường được gọi là vỏ hay vỏ tế bào (cell envelope).

Gần đây có những bằng chứng cho thấy khoang chu chất có thể chứa đầy một mạng lưới lỏng lẻo của peptidoglycan. Có thể khoang đó là một khoang chứa đầy gel hơn là chứa chất lỏng. Vật chất của khoang chu chất được gọi là chu chất (periplasm). Các tế bào gram dương, nếu không có một khoang chu chất rõ ràng và riêng biệt thì vẫn có thể chứa chu chất.

Kích thước khoang chu chất của vi khuẩn gram âm là từ 1 đến 71nm. Theo các nghiên cứu mới đây thì khoang này có thể chiếm tới 20 – 40% tổng khối lượng tế bào (30 – 70nm), nhưng cần có thêm nhiều nghiên cứu để đưa ra con số chính xác.

Nếu phá vỡ hoặc loại bỏ cẩn thận thành tế bào mà không làm hư hại màng sinh chất nằm bên dưới nó thì có thể thu được các enzym và các protein khác của chu chất.

Nếu phá vỡ hoặc loại bỏ cẩn thận thành tế bào mà không làm hư hại màng sinh chất nằm bên dưới nó thì có thể thu được các enzym và các protein khác của chu chất.

Khoang chu chất của vi khuẩn gram âm chứa:

- Các protein thủy phân, tấn công các axit nucleic và các phân tử photphoryl hoá.
- Các protein liên kết, tham gia vận chuyển vật chất tế bào.
- Các protein vận chuyển điện tử (ở vi khuẩn phản nitrat hoá và vi khuẩn hoá thu dưỡng vô cơ).
- Các enzym tham gia tổng hợp peptidoglycan.
- Các enzym làm cải biến các chất độc có hại cho tế bào.

Về phần các vi khuẩn gram dương, như đã đề cập, chúng không có khoang chu chất rõ ràng và có lẽ không có nhiều loại protein của chu chất. Bù lại, chúng tiết ra những enzym tương ứng với các enzym của chu chất ở vi khuẩn gram âm. Những enzym được tiết ra bên ngoài tế bào này được gọi là các enzym ngoại bào (exoenzymes). Một số enzym khác được giữ lại trong chu chất và gắn vào màng sinh chất.

Sau đây chúng ta đề cập chi tiết hơn về cấu trúc của peptidoglycan - bộ khung của thành tế bào vi khuẩn, về cấu trúc của thành tế bào gram dương và gram âm.

Cấu trúc của peptidoglycan

Bộ khung của thành tế bào procaryot là peptidoglycan. Peptidoglycan (tức murein) là một polyme khổng lồ gồm ba loại đơn vị cấu trúc.

- Hai dẫn xuất từ đường là:

- N-acetylglucosamin (NAG)
- Axit N-acetylmuramic (lactyl ete của N-acetylglucosamin) (NAM)

- Hai dẫn xuất từ đường này xen kẽ nhau thành chuỗi (-NAG-NAM-NAG-NAM-...)

- Tetrapeptit của bốn loại axit amin khác nhau, ba trong số đó không có mặt trong các protein: axit D-glutamic, axit meso – diaminopimelic và D- alanin; axit amin còn lại là L-alanin. Sự có mặt của các D- axit amin có tác dụng chống sự tấn công của các peptidase.

Các đơn vị cấu trúc của peptidoglycan ở hầu hết các vi khuẩn gram âm và nhiều vi khuẩn gram dương được trình bày ở trên hình 25. Phần chính của polyme này là những chuỗi trong đó các gốc N- acetylglucosamin và axit N-acetylmuramic xen kẽ nhau. Mỗi chuỗi tetrapeptit (của 4 axit amin thuộc 4 loại kể trên) nối vào nhóm cacboxyl của axit N-acetylmuramic. Ở nhiều vi khuẩn thì tại vị trí thứ ba trong chuỗi ấy không phải là axit meso – diaminopimelic mà là một axit diamin khác, thường là L- lisin (hình 26).

Peptidoglycan như thế này là đặc trưng cho *Escherichia coli*, cho hầu hết vi khuẩn gram âm và nhiều vi khuẩn gram dương. NAG là N-acetylglucosamin, NAM là Axit N-acetylmuramic (NAG có axit lactic được nối vào bằng liên kết ete). Chuỗi bên tetrapeptit gồm các axit D- alanin và L-amin xen kẽ nhau, axit meso- diaminopimelic được liên kết thông qua L-cacbon của nó.

Các phần của peptidoglycan gồm ba loại đơn vị cấu trúc nói trên thì được nối với nhau qua các liên kết ngang giữa các peptit. Thường thì nhóm cacboxyl của D-alanin ở tận cùng của một chuỗi peptit của polysaccarit này được kết nối trực tiếp với nhóm amin của axit diaminopimelic thuộc chuỗi peptit của polysaccarit khác, nhưng liên kết này cũng có thể được thay bằng một cầu nối peptit (hình 27). Hầu hết peptidoglycan của thành tế bào gram âm không có cầu nối peptit.

Nhờ các liên kết ngang giữa các peptit thuộc các polysaccarit khác nhau mà cái túi peptidoglycan trở nên khổng lồ và có dạng mạng lưới dày đặc (hình 28). Những túi này được tách riêng ra từ các vi khuẩn gram dương và chắc chắn đến mức giữ được hình dạng và tính toàn vẹn của chúng (hình 29), mà vẫn mềm dẻo và co giãn, không giống như xenlulozơ. Chúng cũng phải có các lỗ nhỏ để cho các phân tử khí có thể chui qua.

Thành tế bào vi khuẩn gram dương

Thông thường thì thành tế bào vi khuẩn gram dương là dày, thống nhất, cấu tạo chủ yếu bằng peptidoglycan chứa các cầu peptit (hình 29 và 30). Tuy nhiên thành tế bào gram dương cũng thường chứa một lượng lớn các axit teichoic, đó là những polyme của glyxerol hoặc ribitol trong đó các monome được liên kết với nhau nhờ các gốc photphat (hình 30 và 31). Các axit amin như D-alamin hoặc ác đường như glucozo được gắn vào các nhóm glyerol và ribitol. Các axit teichoic được nối vào chính peptidoglycan nhờ liên kết cộng hoá trị với nhóm hydroxyl của axit N-axetylmuramic hoặc nối vào các lipit màng sinh chất; trong trường hợp sau, chúng được gọi là các axit lipoteichoic. Các axit teichoic thường nhô lên bề mặt của peptidoglycan và vì chúng mang điện tích âm, nên cũng làm cho thành tế bào gram dương mang điện tích âm.

Chức năng của axit teichoic còn chưa được biết rõ, nhưng có lẽ chúng rất cần thiết cho việc duy trì cấu trúc của thành tế bào. Các axit teichoic không có mặt ở vi khuẩn gram âm.

Các vi khuẩn Staphylococcus và hầu hết vi khuẩn gram dương có một lớp gồm các protein ở bề mặt của peptidoglycan của thành tế bào. Những protein này tham gia vào tương tác giữa tế bào và môi trường. Một số protein được liên kết không cộng hoá trị bằng cách gắn với peptidoglycan, với các axit teichoic, hoặc với các thụ thể khác. Ví dụ, các protein của lớp S liên kết không cộng hoá trị với các polyme nằm rải rác khắp trong thành tế bào.

Các enzym tham gia tổng hợp mới và thay thế peptidoglycan có lẽ cũng tương tác không cộng hoá trị với thành tế bào.

Các protein khác thì liên kết cộng hoá trị với peptidoglycan. Nhiều protein liên kết cộng hoá trị của các vi khuẩn gram dương gây bệnh có những vai trò như:

- Tăng cường sự bám vào mô chủ
- Ngăn cản sự opsonin hoá, và
- Phong toả sự thực bào.

Ở các Staphylococcus, những protein ở bề mặt này được liên kết cộng hoá trị với cầu pentaglyxin của peptidoglycan. Một enzym có tên là sortazo có nhiệm vụ xúc tác sự gắn của các protein bề mặt vào peptidoglycan của vi khuẩn gram dương. Các sortazow được gắn vào màng sinh chất của tế bào vi khuẩn.

Thành tế bào vi khuẩn gram âm

Ở phần trên, qua hình 24 đã thấy ngay rằng các thành tế bào vi khuẩn gram âm là phức tạp hơn nhiều so với của vi khuẩn gram dương. Tầng peptidoglycan mỏng kề ngay phía

ngoài màng sinh chất có thể chỉ chiếm không quá 5-10% trọng lượng của thành tế bào. Ở *E. coli*, tầng peptidoglycan này dày khoảng 2nm và chỉ gồm 1-2 lớp.

Màng ngoài nằm phía tầng peptidoglycan mỏng (hình 32 và 33). Lớp protein có màng có lượng nhiều nhất có tên là Brau's lipoprotein, đó là một lipoprotein nhỏ liên kết cộng hoá trị với tầng peptidoglycan nằm phía dưới nó và đầu kỵ nước của nó thì được vùi sâu vào màng ngoài. Màng ngoài và tầng peptidoglycan gắn với nhau nhờ lipoprotein này chặt đến mức chúng có thể cùng được tách khỏi tế bào như một hợp phần vậy.

Một cấu trúc khác có thể góp phần vào độ rắn chắc của thành tế bào vi khuẩn gram âm và giữ cho màng ngoài ở đúng vị trí của nó, là vùng dính nhau (adhesive site). Màng ngoài và màng sinh chất có lẽ trực tiếp dính vào nhau tại nhiều vùng trên thành tế bào gram âm. Ở những tế bào *E. coli* bị co nguyên sinh (plasmolyzed), có thể nhìn thấy những vùng tiếp xúc giữa hai màng này. Những vùng dính nhau ấy có thể là những vùng tại đó hai màng trực tiếp dính vào nhau hoặc có thể tại đó hai màng thực sự dung hợp với nhau. Người ta cho rằng các chất có thể đi vào tế bào qua những vùng dính nhau này chứ không đi xuyên qua chu chất.

Có lẽ các hợp phần khác thường nhất của màng ngoài là các lipopolysaccarit của nó (LPSs). Những phân tử lớn và phức tạp này chứa cả lipit cũng như cacbohydrat và gồm ba phần:

- Lipit A
- Phần cơ bản là polysaccarit, và
- Chuỗi bên O.

LPS từ *Salmonella typhimurium* đã được nghiên cứu kỹ, cấu trúc chung của nó được mô tả trên hình 34.

Cơ chế nhuộm Gram

Như chúng ta biết, hầu hết vi khuẩn đều thuộc một tổng hai nhóm dựa theo kết quả bắt màu của chúng trong phép nhuộm Gram: các vi khuẩn gram dương bắt màu tím và các vi khuẩn gram âm bắt màu đỏ hoặc hồng, mặc dù chúng được nhuộm trong cùng một phép nhuộm. Mặc dầu đã có những giải thích khác nhau về hiện tượng này nhưng rất có thể chúng bắt màu khác nhau như vậy là do thành tế bào của chúng có bản chất vật lý khác nhau. Nếu tế bào gram dương bị lấy mất thành tế bào thì chúng trở thành gram âm. Bản thân peptidoglycan thì không bắt màu, mà nó chỉ có tác dụng ngăn cản không cho thuốc nhuộm tím kết tinh thoát ra khỏi tế bào đã bị nhuộm. Theo quy trình nhuộm Gram thì đầu tiên vi khuẩn được nhuộm bằng tím kết tinh rồi được xử lý bằng iodin để tăng cường sự giữ thuốc nhuộm. Sau đó khi các vi khuẩn gram dương được tẩy màu bằng cồn etanol thì có thể cồn làm co thắt các lỗ của tầng peptidoglycan dày. Như vậy phức hệ thuốc nhuộm – iodin được giữ lại trong giai đoạn tẩy màu ngăn ngừa và do vậy vi khuẩn

gram dương giữ được màu tím. Trong khi đó, tầng peptidoglycan của vi khuẩn gram âm thì rất mỏng, không có nhiều liên kết ngang và có những lỗ to hơn. Ngoài ra, việc xử lý bằng cồn còn tách được lipit ra khỏi thành tế bào gram âm do đó làm cho thành này càng rộng hơn. Vì những nguyên nhân vừa kể, cồn có tác dụng loại bỏ phức hệ tím kết tinh – iodin ra khỏi vi khuẩn gram âm.

Thành tế bào và sự bảo vệ chống áp suất thẩm thấu bất lợi.

Thông thường, thành tế bào có vai trò bảo vệ vi khuẩn chống lại sự phá huỷ do áp suất thẩm thấu. Các chất hoà tan được tập trung ở sinh chất của vi khuẩn nhiều hơn so với ở hầu hết các nơi sinh sống của vi khuẩn vốn là nhược trương (hypotonic). Trong quá trình thẩm thấu (osmosis), nước đi xuyên qua các màng có tính thấm chọn lọc như màng sinh chất chẳng hạn, từ các dung dịch loãng (nồng độ nước cao hơn) tới các dung dịch đậm đặc hơn (nồng độ nước thấp hơn). Như vậy thông thường thì nước đi vào các tế bào vi khuẩn và ừ đó áp suất thẩm thấu có thể đạt tới 20 atm tức 300 pound/inch vuông. Màng sinh chất không thể chống lại những áp suất thẩm thấu lớn như vậy và tế bào sẽ phồng lên rồi bị phá huỷ nếu không có thành tế bào.

Trong những môi trường sống khác, có tính ưu trương (hypertonic) thì các chất tan có nồng độ cao hơn so với ở bên trong tế bào. Khi ấy nước đi ra khỏi tế bào khiến cho tế bào chất co lại và tách ra khỏi tế bào. Hiện tượng này được gọi là sự co nguyên sinh (plasmolysis) và được ứng dụng để bảo quản thực phẩm: nhiều vi sinh vật không thể sinh trưởng trong thực phẩm khô và trong mứt quả vì chúng bị co nguyên sinh.

Để chứng minh vai trò của thành tế bào trong việc bảo vệ vi khuẩn chống lại sự tan do áp suất thẩm thấu, chúng ta hãy xử lý tế bào bằng lysozym hoặc penicilin. Enzym lysozym và cacbon số bốn của N-acetylglycosamin Còn penicilin thì ngăn cản sự tổng hợp chuỗi tetrapeptit của peptidoglycan. Do đó chỉ những vi khuẩn đang sinh trưởng thì mới bị giết chết bởi penicilin. Ở trạng thái nghỉ (bào tử), hoặc ở trạng thái nguyên sinh trưởng do điều kiện môi trường, vi khuẩn sẽ thoát chết dưới tác dụng của chất kháng sinh này. Nếu cho vi khuẩn tiếp xúc với penicilin trong một dung dịch đẳng trương (isotonic) thì vi khuẩn gram dương bị biến đổi thành các thể nguyên sinh (prôtoplast). Các protoplast này tiếp tục sinh trưởng bình thường trong môi trường đẳng trương mà vẫn hoàn toàn không có thành tế bào. Còn về phần các vi khuẩn gram âm, chúng vẫn giữ được màng ngoài của mình sau khi trải qua xử lý bằng penicilin; khi ấy chúng được gọi là các thể hình cầu (spheroplast) bởi vì một phần thành tế bào của chúng được giữ lại. Các protoplast và spheroplast có tính mẫn cảm thẩm thấu: nếu chúng được đưa vào một dung dịch loãng, chúng sẽ bị tan do dòng nước đi vào tế bào không được kiểm soát (hình 35).

Thành tế bào là bộ phận thiết yếu đối với hầu hết vi khuẩn, còn một số vi khuẩn khác thì lại không có nó. Chẳng hạn, các Mycoplasma thì không có thành và do vậy mẫn cảm với áp suất thẩm thấu, thế mà vẫn thường có thể sinh trưởng trong các môi trường loãng hoặc trong đất, vì màng sinh chất của chúng vững chắc hơn các màng sinh chất khác.

Nguyên nhân chính xác của hiện tượng này còn chưa được biết rõ, tuy rằng người ta cho rằng các sterol có mặt trong các màng của nhiều loài có thể làm cho các màng này vững chắc thêm. Vì không có một thành tế bào cứng, nên các Mycoplasma thường thuộc loại đa hình (pleomorphic) tức là có khả năng thay đổi hình dạng.

Câu hỏi

1. Định nghĩa thành tế bào của các tế bào procaryot?
2. Hãy nói rõ những trường hợp ngoại lệ về thành tế bào của các cơ thể procaryot.
3. Phân biệt tế bào gram âm và gram dương.
4. Mô tả peptidoglycan bằng lời và bằng sơ đồ.
5. Định nghĩa hoặc mô tả: khoang ngoài, khoang chu chất, chu chất, vỏ, axit teichoic, vùng dính nhau, lipopolysaccarit và protein tạo lỗ.
6. Giải thích vai trò của thành tế bào trong việc bảo vệ tế bào khỏi bị tan và hãy chỉ rõ vai trò ấy bằng thực nghiệm. Các protoplast và spheroplast là gì?

Sự tiết protein ở các tế bào procaryot

Đại cương

Trong phần 7 chúng ta đã biết rằng thành tế bào procaryot là một phức hợp chắc khỏe và thường rất dày. Nhiều cấu trúc quan trọng ở mặt bên ngoài thành tế bào, như sẽ được thảo luận trong phần 9. Ngoài ra, các tế bào procaryot thường tiết ra hàng loạt protein, đưa chúng vào môi trường xung quanh. Như vậy, vi khuẩn và vi khuẩn cổ phải có khả năng vận chuyển các protein từ khối chất nguyên sinh xuyên qua cả màng sinh chất và thành tế bào.

Tuỳ theo hệ thống phân loại, có ít nhất năm hoặc sáu cách tiết protein khác nhau ở các tế bào procaryot. Trong phần này chúng ta sẽ mô tả vắn tắt bốn cách tiết protein quan trọng nhất: kiểu phụ thuộc Sec, kiểu II, kiểu I hoặc kiểu ABC, và kiểu III.

Sự tiết protein theo kiểu phụ thuộc Sec

Kiểu phụ thuộc Sec, đôi khi còn được gọi là kiểu tiết chung (general secretion pathway, GSP), là kiểu phổ biến nhất và nhờ nó mà các protein được vận chuyển xuyên qua màng sinh chất. Protein sắp sửa được tiết, tức tiền protein (preprotein) có một peptit tín hiệu (signal peptide) ở axit amin tận cùng của nó, tức ở đầu tận cùng N. Peptit tín hiệu loại bỏ sự gấp khúc của phân tử protein sau khi nó được tổng hợp ở ribosom và được bộ máy Sec nhận biết một cách đặc hiệu. Khi các tiền protein này được tổng hợp ở ribosom thì các chaperon dính vào chúng. Các chaperon giữ các tiền protein không bị gấp khúc lại và giúp chúng đi tới bộ máy vận chuyển - tức translocon. Ở E.coli các chaperon được dùng nhiều nhất cho sự vận chuyển của SecB và hạt nhận biết tín hiệu (signal recognition particle, SRP). SecB có mặt ở các vi khuẩn gram âm, còn SRP thấy có mặt ở

mọi procaryot. SecB gắn với hợp phần SecA của translocon và tiền protein được chuyển sang cho SecA. Trong những trường hợp khác, phức hợp SRP-tiền protein dịch chuyển tới một thể tiếp nhận SRP. Sau đó tiền protein được nhả ra nhờ sự thủy phân GTP và tiền protein liên kết với translocon, có lẽ là với SecA như trước. Có bằng chứng cho thấy rằng sự dịch chuyển của các protein có thể bắt đầu trước khi chúng được tổng hợp xong hoàn toàn ở các ribosom. Sau khi tiền protein đã gắn vào translocon thì nó được vận chuyển xuyên qua màng.

Translocon của vi khuẩn gồm một phức hợp protein màng được gọi là SecYEG (hình 36a). SecA có thể được tách rời, và các protein khác (SecD, SecE). SecYEG có lẽ giữ vai trò tạo nên một kênh xuyên qua màng để tiền protein đi qua. SecA nhận ra và liên kết với SecYEG, SecE và tiền protein. Nó hoạt động như một mô-đê dịch chuyển tiền protein xuyên qua màng bằng cách thủy phân ATP. Lực đẩy proton (proton motive force, PMF) thường làm tăng tốc độ dịch chuyển (đọc thêm PMF).

Vi khuẩn cổ thì không khỏi màng sinh chất thì peptidoglycan được loại bỏ nhờ một enzym có tiền chung là peptidoglycanase. Sau khi protein gấp khúc để có cấu hình cần thiết, rồi các cầu nối disulfua được tạo thành, nếu cần thiết.

Một số protein được tổng hợp để trở thành những protein của màng sinh chất. Những lipoprotein này có lẽ có một peptidoglycanase tín hiệu riêng, khác với các protein khác, nhưng vẫn được vận chuyển tới cùng một translocon. Thay vì dịch chuyển ra ngoài tế bào, chúng vùi vào trong màng hoặc “thả neo” ở đó.

Sự tiết protein theo kiểu II

Theo kiểu II này, các protein sau khi đã dịch chuyển tới chu chất (thường là nhờ sự tiết theo kiểu phụ thuộc Sec) thì được tiết ra ngoài xuyên qua màng ngoài. Kiểu II thấy có ở nhiều vi khuẩn gây bệnh và là kiểu quan trọng nhất trong số các kiểu tiếp “tiếp xúc” từ chu chất vốn có ở nhiều vi khuẩn gram âm.

Các vi khuẩn gây bệnh tiết protein theo kiểu II là *Erwinia carotovora*, *Pseudomonas aeruginosa* và *Vibrio cholerae*. Các protein được tiết theo kiểu II ở chúng là các xenlulazơ, các pectinazơ, các proteazơ, các lipazơ, độc tố cholera và các protein của pili.

Hệ thống tiết kiểu II rất phức tạp và chứa tới 12 – 14 protein, hầu hết chúng có lẽ là những protein thiết yếu của màng.

Sự tiết protein theo kiểu I (kiểu ABC)

Nhiều hệ thống tiết phụ thuộc Sec là những thành viên của một họ và hệ thống vận chuyển có tên gọi là họ cassette liên kết ATP (ATP-binding cassette family, họ ABC). Hệ

thông kiểu I hay hệ thống tiết ABC dùng để tiết các protein như: các độc tố (ví dụ như α -hemoysin), các proteazơ, các lipazơ và các peptit đặc biệt.

Theo kiểu I (hình 36b), sự tiết protein xảy ra chỉ qua một giai đoạn mà xuyên qua cả hai màng. Các protein được tiết thường chứa tín hiệu tiết ở cacbon tận cùng. Các hệ thống này thủy phân ATP để điều khiển sự dịch chuyển của cá protein được tiết. Chúng có hai vùng kỵ nước vùi vào trong màng, và hai vùng ưa nước gắn với ATP. Protein dịch đẩy proton đều là cần thiết cho sự tiết theo kiểu I.

Ở các vi khuẩn gram âm như E.Coli chẳng hạn, một protein là nhiệm vụ liên kết màng sinh chất với màng ngoài, trong quá trình vận chuyển. Một protein khác, ví dụ TolC (một trime) thì tạo thành kênh xuyên qua mang ngoài; TolC thực hiện vai trò này ở một số hệ thống tiết kiểu I, ít ra là như vậy.

Sự tiết protein theo kiểu III

Hệ thống tiết kiểu III có ở nhiều vi khuẩn gram âm gây bệnh và được dùng để tiết các yếu tố độc và “tiêm” chúng vào các tế bào thực vật và động vật chủ. Quá trình tiết và tiêm này được tăng cường nhờ sự tiếp xúc giữa vi khuẩn và tế bào chủ. Ngoài ra, một tín hiệu hoạt hoá, như nồng độ thấp của ion canxi cũng làm cho sự tiếp diễn có hiệu quả.

Hệ thống tiết kiểu III bao gồm khoảng 20 protein khác nhau. Hệ thống kiểu III của Salmonella typhimurium mô tả trên hình 36c là một ví dụ, và gồm các phần như sau:

- Phần mảnh như một kim tiêm, nhô ra khỏi bề mặt tế bào.
- Phần gốc hình trụ, nối liền màng ngoài với màng sinh chất và trông hơi giống thể gốc của tiên mao.

Cả hai phần tạo thành một kênh để qua đó các protein được tiết ra ngoài và được tiêm vào tế bào chủ.

Hệ thống kiểu III thấy có ở các vi khuẩn như Salmonella, Yersinia, Shigella, E.Coli, Bordeteella, Pseudomonas aeruginossa và Erwinia. Nó được dùng để tiết bốn loại protein khác nhau:

- Các protein cần thiết cho quá trình tiết (ví dụ các protein tạo thành bộ phận “kim tiêm”, như đã nhắc tới ở trên.
- Các chất điều chỉnh quá trình tiết.
- Các protein làm nhiệm vụ tăng cường sự “tiêm” protein được tiết vào tế bào đích, và
- Các protein “gây hiệu quả”, chúng làm thay đổi các chức năng của tế bào chủ.

Các protein gây hiệu quả đôi khi là các enzym và chúng có thể có nhiều chức năng, ví dụ:

- Hoạt động như những độc tố đối với tế bào chủ.
- Ức chế sự thực bào
- Kích thích sự tổ chức lại bộ khung của tế bào.
- Gây ra hiện tượng apoptosis.

Thông thường các protein nào sẽ được tiết ra thì được gắn với cá chaperon nhằm chức năng của chúng còn chưa được biết tới. Những chaperon này có thể trao các protein cho hệ thống tiết, giữ các protein ở trạng thái thích hợp để có thể tiết ra ngoài, hoặc ngăn ngừa sự kết hợp với các protein khác trước khi chúng được tiết ra ngoài.

Vai trò của các hệ thống tiết kiểu III trong tính độc của vi khuẩn sẽ được thảo luận kỹ hơn trong một chuyên đề khác.

Các bộ phận bên ngoài thành tế bào

Đại cương

Không phải mọi loại vi khuẩn đều có các bộ phận này. Những cấu trúc ấy có các chức năng khác nhau như: bảo vệ, bám vào giá thể, hoặc có chức năng vận động (di chuyển). Dưới đây chúng ta thảo luận về một số cấu trúc ấy.

Vỏ bọc (capsule), lớp nhầy (slime layer), và lớp S

Vỏ bọc và lớp nhầy là một lớp vật chất ở bên ngoài thành tế bào của một số vi khuẩn. Lớp vật chất này có các tên gọi khác nhau tùy theo cấu trúc của nó.

- Nếu lớp này có tổ chức tốt và bám chặt bên ngoài thành tế bào thì nó được gọi là vỏ bọc (capsule).
- Nếu nó là một vùng vật chất khuếch tán từ tế bào ra, không có tổ chức rõ ràng và dễ bị lấy đi khỏi tế bào, thì đó là một lớp nhầy (slime layer).

Đôi khi vỏ bọc và lớp nhầy đều được gọi là glycocalyx (hình 37), tức là một mạng lưới polysaccarit bên ngoài bề mặt vi khuẩn và bề mặt các tế bào khác.

Các vỏ bọc và lớp nhầy thường có bản chất polýccrit, nhưng cũng có thể là các chất. Ví dụ, *Bacillus anthracis* có vỏ bọc cấu tạo bằng axit poly-D-glutamic. Các vỏ bọc có thể nhìn thấy rõ qua kính hiển vi quang học nếu được nhuộm âm bản hoặc nhuộm bằng các thuốc nhuộm đặc hiệu hiệu (hình 37a); chúng cũng có thể được nghiên cứu qua kính hiển vi điện tử (hình 37b).

Các vỏ bọc là không cần thiết cho sự sinh trưởng và sinh sản của vi khuẩn được nuôi trong phòng thí nghiệm. Tuy nhiên chúng mang lại nhiều lợi thế cho vi khuẩn đang tồn tại trong tự nhiên, như:

- Đề kháng sự thực bào trong cơ thể chủ. Trường hợp của Streptococcus pneumoniae là một ví dụ kinh điển. Khi vi khuẩn này không có vỏ bọc, nó dễ dàng bị phá huỷ và không gây bệnh, còn những biến thể có vỏ bọc thì nhanh chóng làm cho chuột nhiễm chúng bị chết.
- Đề kháng sự khô hạn, do trong vỏ bọc có nhiều nước.
- Lợi trừ các vi rút và hầu hết các chất độ kỵ nước như chất tẩy rửa chẳng hạn.
- Giúp vi khuẩn bám vào bề mặt các vật cứng trong các môi trường nước hoặc bám vào các bề mặt của mô động vật, mô thực vật (hình 38).
- Giúp vào sự di chuyển ở vi khuẩn di động theo kiểu trượt (gliding bacteria) vốn thường hay tiết ra chất nhầy.

Đọc chuyên mục **Bạn có biết? Bạn nghĩ gì?** Bài VI KHUẨN CHUYỂN ĐỘNG TRƯỢT NHƯ THỂ NÀO?

Cũng tìm đọc thêm về chủ đề Quan hệ giữa polysaccarit ở bề mặt vi khuẩn với sự thực bào và sự sinh trưởng của chúng ở cơ thể chủ.

Nhiều vi khuẩn gram dương và gram âm có một lớp cấu trúc đều đặn trên bề mặt của chúng, được gọi là lớp S. Ở các vi khuẩn cổ thì lớp S cũng rất phổ biến và có thể là cấu trúc chắc chắn duy nhất bên ngoài màng sinh chất.

Lớp S trông giống lớp gạch lát nền nhà và có bản chất là protein hoặc glycoprotein (hình 39). Nó gắn trực tiếp với màng ngoài của vi khuẩn gram âm và gắn với bề mặt peptidoglycan ở vi khuẩn gram dương.

Lớp S có thể có một hay nhiều vai trò trong số sau đây:

- Bảo vệ tế bào chống lại những thay đổi về ion và pH.
- Chống lại những bất lợi về áp suất thẩm thấu.
- Chống lại các enzym.
- Chống lại vi khuẩn ăn môi Bdellovibrio.
- Giúp vào việc duy trì hình dạng và độ cứng của vỏ.
- Có thể tăng cường sự bám dính tế bào và các bề mặt.
- Có lẽ bảo vệ một số vi khuẩn gây bệnh chống lại tác dụng của bổ thể và chống lại sự thực bào, do đó góp phần vào tính độc của những vi khuẩn này.

Bạn có biết? Bạn nghĩ gì? VI KHUẨN CHUYỂN ĐỘNG TRƯỢT NHƯ THỂ NÀO?

Các chuyển động trượt khác nhau nhiều về cách thức và tốc độ (từ khoảng 2 đến trên 600µm/phút). Các vi khuẩn như Myxococcus và Flexibacterr thì trượt theo hướng song song với trục dọc của tế bào. Còn những vi khuẩn khác, ví dụ Saprospira thì di chuyển

theo kiểu xoáy đình vít, còn *Simonsiella* thì thậm chí chuyển vuông góc với trục dọc của tế bào.

Beggiatoa, vi khuẩn lam và một số vi khuẩn khác thì quay xung quanh trục dọc của chúng trong khi trượt, nhưng không phải bao giờ chúng ta cũng nhìn thấy như vậy. Nhiều vi khuẩn thì uốn lượn hoặc cũng xoáy “điều luyện” như khi chúng trượt đi. Sự đa dạng về chuyển động trượt như vậy có thể cho thấy rằng có nhiều thức di chuyển. Điều khẳng định này được củng cố thêm bằng hiện tượng một số cơ thể chuyển động trượt (gliders), ví dụ *Cytophaga*, *Glexibacter* và *Flavobacterium* làm di chuyển hoặc làm chuyển dịch rất chậm các hạt ấy. (Nghĩa là, không phải mọi vi khuẩn chuyển động trượt có thể làm di chuyển nhanh các hợp phần của bề mặt tế bào). Mặc dù chất nhầy là cần thiết cho chuyển động trượt nhưng hình như nó không trực tiếp đẩy vi khuẩn tiến về phía trước. Có lẽ nó gắn vi khuẩn vào giá thể và bôi trơn bề mặt để làm cho dễ chuyển động hơn.

Người ta giải thích chuyển động trượt bằng nhiều cơ chế khác nhau:

- Ở nhiều vi khuẩn trượt, các sợi sinh chất gắn vào vỏ của chúng. Ở *Oscillatoria* có lẽ những sợi này có khả năng co giãn để tạo ra những làn sóng của màng ngoài, do đó gây ra chuyển động của tế bào.
- Trong vỏ của nhiều vi khuẩn khác thì có những phức hợp protein giống như những cái vòng, tức là những bộ phận quay giống các thể gốc của tiên mao. Những bộ phận này có thể quay và làm di chuyển vi khuẩn về phía trước.
- Ở một số loài khác nữa thì các tua kiểu IV có thể co lại và làm cho vi khuẩn di chuyển.
- Ở *Myxococcus xanthus* thì có bằng chứng cho thấy rằng những khác biệt về sức căng bề mặt tế bào là nguyên nhân gây ra chuyển động. Vi khuẩn này có thể tiết ra một chất hoạt dịch ở đình phía sau tế bào (đối diện với hướng chuyển động), chất này làm sức căng bề mặt tại đây. Sức căng bề mặt ở phía trước là lớn hơn, sẽ lôi tế bào về phía trước. Gần đây người ta thấy rằng có chất nhầy phun ra từ những miệng ống hẹp ở xung quanh các đình tế bào *Myxococcus*. Một số tác giả cho rằng gel chất nhầy nói trên trương phồng lên ở nước xung quanh tế bào và đẩy tế bào đi.
- *Myxococcus* cũng chuyển động trượt theo một cách khác nữa: các tua của chúng kéo dài ra và co ngắn lại để làm cho tế bào trượt đi.

Tua (Fimbriae) và lông (pili)

Tua (fimbria, fimbriae) và những phần phụ ngắn, mảnh, trông giống như lông, mảnh hơn tiên mao (flagellum) và không có vai trò trong sự di động của tế bào, tồn tại ở nhiều vi khuẩn gram âm.

Mặc dù nhiều người không phân biệt hai thuật ngữ tua (fimbria, fimbriae) và lông (pili), nhưng ở đây chúng ta phân biệt tua và lông giới tính (sex pili). Một tế bào có thể có tới 1000 tua, dày đặc khắp bề mặt; tuy nhiên vì những tua này rất nhỏ nên chỉ có thể nhìn thấy qua kính hiển vi điện tử (hình 40). Có lẽ đó là những ống mảnh, (đường kính 3 – 10nm, dài vài μm), được cấu tạo bằng những đơn vị protein xếp xoắn.

Về chức năng của các tua

- Một vài loại tua làm nhiệm vụ bám dính tế bào vào các bề mặt rắn, như bề mặt đá trong các dòng suối hoặc bề mặt mô cơ thể chủ.

- Các tua typ IV có mặt ở một hoặc cả hai đầu của tế bào. Ngoài tác dụng để vi khuẩn bám vào các bề mặt trên, chúng cũng góp phần vào chuyển động “xoay đing vít” ở những vi khuẩn như *Pseudomonas aeruginosa*, *N.gonorrhoeae* và một số chủng *E.coli*. Chuyển động này là gián đoạn, nhát gừng, đạt khoảng vài micromet mỗi lần và thường được nhìn thấy trên các bề mặt rất ẩm. Có những bằng chứng cho thấy các tua co lại mạnh để làm di chuyển những vi khuẩn này.

- Các tua typ IV có lẽ cũng tham gia một vài kiểu chuyển động trượt ở vi khuẩn nhầy (*Myxobacteria*).

- Đọc thêm chuyên mục **Bạn có biết? Bạn nghĩ gì?** Bài “VI KHUẨN CHUYỂN ĐỘNG TRƯỢT NHƯ THẾ NÀO?”

Các lông giới tính (Sex pili)

Mỗi tế bào vi khuẩn nếu có lông giới tính thì có từ 1-10 cái, giống như những phần phụ và khác với các tua ở những điểm sau đây:

- Thường lớn hơn các tua (đường kính khoảng 9 – 10nm).
- Được xác định về mặt di truyền bởi các nhân tố giới tính hay còn gọi là các plasmid tiếp hợp.
- Là cần thiết đối với sự tiếp hợp của vi khuẩn.
- Một số virus của vi khuẩn bám đặc hiệu vào các thụ thể (receptors) trên các lông giới tính vào lúc bắt đầu chu kỳ sinh sản của chúng/

Các tiên mao và khả năng di động của vi khuẩn

Tiên mao (flagellum, flagella) là cơ quan di động của hầu hết những vi khuẩn nào có khả năng di động. Đó là những phần phụ dài và mảnh như những sợi chỉ nhô ra từ màng sinh chất và thành tế bào, và hoạt động như một động cơ. Đó là những cấu trúc mảnh và cứng có kích thước khoảng 20nm chiều rộng và 15 hoặc 20 μm chiều dài. Vì các tiên mao mảnh như vậy nên không thể quan sát trực tiếp chúng dưới kính hiển vi quang học; muốn quan sát dưới kính hiển vi quang học thì phải nhuộm chúng bằng các kỹ thuật

Cấu trúc và chức năng của tế bào Procaryot

nhuộm đặc biệt nhằm làm cho chúng trương nở to lên. (*Đọc thêm chủ đề Soi kính hiển vi và làm tiêu bản hiển vi*).

Cấu trúc chi tiết của một tiên mao chỉ có thể được nhìn thấy qua kính hiển vi điện tử (hình 40).

Sự phân bố, sắp xếp các tiên mao trên tế bào là không giống nhau giữa các loài vi khuẩn:

- Các vi khuẩn đơn mao (monotrichous) có một tiên mao và có thể:

- Ở một đỉnh của tế bào, khi ấy vi khuẩn được gọi là vi khuẩn đơn mao đỉnh (polar flagellum bacterium, hình 41a)
- Ở hai đỉnh của tế bào, vi khuẩn được gọi là lưỡng mao đỉnh (amphitrichous bacterium).

- Các vi khuẩn chùm mao (lophotrichous) có một chùm tiên mao ở một hoặc ở hai đỉnh tế bào (hình 41b).

- Các vi khuẩn chu mao (peritrichous) có cá tiên mao phân bố khắp bề mặt tế bào (hình 41c).

Cách phân bố, sắp xếp các tiên mao trên tế bào là một đặc điểm quan trọng để nhận dạng vi khuẩn.

Siêu cấu trúc của tiên mao

Dưới kính hiển vi điện tử truyền qua, chúng ta thấy tiên mao của vi khuẩn gồm ba phần:

- Phần dài nhất và dễ nhận thấy nhất là sợi (filament), bắt đầu từ bề mặt tế bào, ra phía ngoài tới đỉnh sợi.
- Phần vùi vào tế bào, được gọi là thể gốc (basal body) và
- Đoạn ngắn và cong, nối liền sợi với thể gốc, có tác dụng như một bộ phận nối (hook) có tính mềm dẻo.

Sợi là một ống hình trụ rỗng, cứng, cấu tạo bằng một protein duy nhất có tên là flagelin (flagellin), với hpân tử lượng từ 30.000 đến 60.000.

Một số vi khuẩn có bao xung quanh mỗi tiên mao. Đó là trường hợp *Bdellovibrrio* và *Virrio cholerae*. Bao của *Bdellovibrrio* có dạng màng, còn của *V.cholerae* thì có bản chất lipopolyacrit.

Thể gốc và bộ phận nối thì khác hẳn sợi (hình 42). Thể giới là phần phức tạp nhất của tiên mao (hình 42 và 43) và có sự khác nhau giữa vi khuẩn gram âm và gram dương:

- Ở E.coli và hầu hết vi khuẩn gram âm, thể gốc có bốn vòng cùng bao quanh một phần hình trụ ở trung tâm, tính từ phía ngoài tế bào vào trong và các vòng L, P, S và M. Hai vòng L và P gắn với các tầng lipopolysaccharit và peptidoglycan, theo thứ tự. Vòng M tiếp xúc với màng sinh chất.
- Ở vi khuẩn gram dương, thể gốc chỉ có hai vòng, vòng ngoài có thể tiếp giáp với peptidoglycan, còn vòng trong - với màng sinh chất.
- Ở vi khuẩn gram dương, thể gốc chỉ có hai vòng, vòng ngoài có lẽ tiếp giáp với peptidoglycan, còn vòng trong - với màng sinh chất.

Bộ phận nổi thì hơn to hơn sợi và được cấu tạo từ những loại protein khác nhau.

Sự tổng hợp tiên mao

Quá trình này rất phức tạp, liên quan đến ít nhất khoảng 20 – 30 gen, gồm:

- Gen mã hoá cho flagelin,
- Các gen mã hoá cho protein của bộ phận nổi.
- Các gen mã hoá cho các protein của thể gốc.

Hai nhóm gen này gồm khoảng 10 gen hoặc nhiều hơn nữa.

- Các gen khác liên quan đến sự kiểm soát cấu trúc hoặc kiểm soát chức năng của tiên mao.

Sự phức tạp còn ở chỗ tế bào điều chỉnh hoặc xác định vị trí chính xác của các tiên mao như thế nào và điều này thì chưa được biết đến.

Sự tái sinh tiên mao

Vi khuẩn có thể bị mất tiên mao và có thể tái sinh phần sợi mất ấy. Sự vận chuyển các hợp phần của tiên mao diễn ra nhờ một bộ máy nằm trong thể gốc; bộ máy vận chuyển này có quan hệ chặt chẽ với hệ thống tiết protein kiểu II vẫn được dùng để tiết các yếu tố độc. Có lẽ các đơn vị của flagelin được vận chuyển thông qua phần thân rỗng bên trong của sợi tiên mao. Khi tới đỉnh thì chúng tụ tập tự phát với nhau theo hướng của một mũ sợi đặc biệt khiến cho sợi dài ra ở đỉnh chứ không phải ở gốc (hình 44).

Sự tổng hợp sợi tiên mao là một ví dụ rất hay về sự tự lắp ghép. Các thông tin cần thiết cho cấu trúc của sợi có mặt ngay trong các đơn vị của flagelin.

Ngoài tiên mao còn có những cấu trúc khác được hình thành một cách tự phát thông qua sự liên kết của các hợp phần của chúng mà không cần tác dụng của các enzym hoặc ủa các yếu tố khác.

Cơ chế chuyển động bằng tiên mao

Nguyên tắc chung của chuyển động bằng tiên mao là: sợi tiên mao cứng và xoắn quay làm cho tế bào chuyển động, giống như chuyển động của chân vịt tàu thủy. Những vi khuẩn đột biến với ác tiên mao thẳng hoặc có các bộ phận nối quá dài hoặc quá ngắn (những thể đột biến có nhiều bộ phận nối – polyhook mutants) đều không thể bơi được. Nếu vi khuẩn được gắn vào một phiến kính bằng các kháng thể của protein của phần sợi hoặc của phần nối thì thân tế bào quay xung quanh tiên mao đứng yên. Nếu các hạt polystyren – latex được gắn vào các tiên mao thì các hạt này quay rất nhanh: mô tơ của E.coli quay 270 vòng một giây, còn của *Vibrio alginolyticus* là 1100 vòng một giây.

Chi tiết của sự chuyển động bằng tiên mao được mô tả như sau:

- Hướng quay của tiên mao quy định cách di chuyển của vi khuẩn. Các tiên mao đơn độc ở đỉnh tế bào ngược chiều kim đồng hồ (nếu nhìn từ phía ngoài tế bào) trong suốt thời gian tế bào tiến về phía trước bằng cách quay chậm theo chiều kim đồng hồ. Sợi tiên mao xoắn quay làm đẩy tế bào tiến đi từng đoạn, còn tiên mao thì như được kéo lên ở đằng sau (hình 45). Các vi khuẩn đơn mao đình dừng lại và quay đều lại bằng cách đổi chiều quay của tiên mao. Các vi khuẩn chu mao thì hoạt động theo cách gần giống như trên. Để tiến về phía trước, các tiên mao quay ngược chiều kim đồng hồ. Do sự quay như vậy, các tiên mao trở nên cong ở những phần nối của chúng để tạo thành một bó các sợi quay, làm đẩy tế bào về phía trước. Khi các tiên mao quay theo chiều kim đồng hồ thì bó của chúng tự mở ra và tế bào quay đầu ngược lại.
- Vì các vi khuẩn bơi được là nhờ sự quay các tiên mao cứng của chúng nên phải có một số loại mô tơ ở gốc của sợi tiên mao. Một cái cán nhô ra từ phần nối và kết thúc ở vòng M vốn có thể quay tự do trong màng sinh chất (hình 46). Ở các vi khuẩn gram dương, có lẽ vòng S được gắn vào thành tế bào và không quay. Các vòng P và L của vi khuẩn gram âm sẽ hoạt động như một cái đệm đối với cái cán đang quay. Có một vài bằng chứng cho rằng thể gốc là một cấu trúc thụ động và quay trong phức hệ protein vùi vào màng, rất giống như cái rôto của một động cơ điện, quay ở trung tâm một vòng của nam châm điện electromagnets (tức là stato).
- Thể gốc quay như thế nào, tức cơ chế chính xác của sự quay này còn chưa được biết rõ. Hình 46 là một bức tranh chi tiết hơn về thể gốc ở vi khuẩn gram âm. Phần rôto của động cơ này có lẽ chủ yếu gồm một ống trụ, một vòng M và một vòng C nối với nó ở phía màng sinh chất của thể gốc. Hai vòng này được cấu tạo bằng một số loại protein:
- Fli G là đặc biệt quan trọng để khôi phục sự quay của tiên mao.
- Mot A và Mot B là hai protein quan trọng nhất ở phần stato của động cơ: chúng tạo thành một kênh proteon xuyên qua màng sinh chất, đồng thời Mot B cũng móc phức hệ Mot với tầng peptidoglycan của thành tế bào.

Có những bằng chứng cho thấy MotA và Fli G tương tác trực tiếp trong quá trình quay của tiên mao. Ở procaryot, sự quay này được điều khiển trực tiếp bởi ATP như đối với tiên mao của eucaryot.

Tiên mao là một “dụng cụ” bởi rất hiệu quả của tế bào. Đối với vi khuẩn thì bơi hoàn toàn là một “nhiệm vụ”, bởi vì nước ở xung quanh chúng thì “bao la” và “đặc quánh” hư rĩ đường (mật mía) vậy. Nghĩa là tế bào phải “khona” nước bằng “mũi khoan” của nó là những tiên mao hình xoắn hay hình cái khoan nút lie. Nếu hoạt động của tiên mao ngừng lại thì tế bào cũng đứng ngay tại chỗ không di chuyển được nữa. Mặc dù môi trường có sức cản lớn như vậy, các vi khuẩn vẫn có thể bơi từ 20 đến gần 90 μm /giây, tương đương với từ 2 đến 100 chiều dài của tế bào/giây. Trong khi đó một người chạy rất nhanh chỉ có thể chạy được đoạn đường gấp 5 lần chiều cao cơ thể trong một giây.

Ngoài sự quay của tiên mao, vi khuẩn còn có những cách vận động khác:

- Các khuẩn xoắn (xoắn khuẩn, Spirochetes) là những vi khuẩn hình xoắn di chuyển nhờ những chất nhầy nhớt, bằng những chuyển động uốn khúc và xoay của một sợi đặc biệt quấn theo hướng trục tế bào, gồm những tiên mao đặc biệt.
- Nhiều vi khuẩn khác thì di động theo kiểu trượt (gliding mibility). Đó là trường hợp của vi khuẩn lam (Cyanobacteria), vi khuẩn nhầy (Myxobacteria), các Cytophaga và một số Mycoplasma. Mặc dù không có những cấu trúc bên ngoài tế bào chuyên trách về chuyển động theo kiểu trượt, những vi khuẩn này vẫn có thể di chuyển trên cách bề mặt cứng với tốc độ tới 3 μm /giây.

Đọc thêm chuyên mục **Bạn có biết? Bạn nghĩ gì?** Bài VI KHUẨN CHUYỂN ĐỘNG TRƯỢT NHƯ THỂ NÀO?

Câu hỏi

1.a) Nêu những đặc điểm chủ yếu và những chức năng chủ yếu của bốn hệ thống tiết protein.

b) Hệ thống tiết protein phụ thuộc Sec và hệ thống tiết kiểu I hoạt động như thế nào?

2. Mô tả vắn tắt: các vỏ bọc, các lớp nhầy, các glycocalyx và các lớp S. Chức năng của chúng là gì?

3. Phân biệt các tua với pili giới tính và nêu chức năng của chúng.

4. Thảo luận các vấn đề sau đây:

- Các kiểu phân bố tiên mao ở vi khuẩn.
- Cấu trúc tiên mao và sự tổng hợp chúng.

- Tiên mao hoạt động như thế nào để làm cho vi khuẩn di chuyển được?

Hoá ứng động (chemotaxis)

Không phải bao giờ vi khuẩn cũng bơi không có mục đích. Trong nhiều trường hợp chúng bơi hướng tới nơi có chất dinh dưỡng như các đường, axit amin v.v... hoặc bơi tách xa các chất có hại và các chất thải của chúng. Ngoài ra, vi khuẩn còn đáp ứng với những yếu tố của môi trường như nhiệt độ, ánh sáng, trọng trường... (Xem chuyên mục **Bạn có biết? Bạn nghĩ gì?**, bài CÁC NAM CHÂM SỐNG). Chuyển động hướng tới các chất có ích và tránh xa các chất có hại được gọi là hoá ứng động (chemotaxis). Tập tính này rõ ràng có lợi cho vi khuẩn.

Dưới đây là một thực nghiệm để quan sát hoá ứng động. Một ống nhỏ kiểu mao quản chứa đầy chất có ích cho vi khuẩn được nhúng vào một huyền dịch vi khuẩn. Khi chất này khuếch tán từ đầu mao quản vào huyền dịch, vi khuẩn tụ tập tới đầu ống và bơi được lên phía trên ống. Số lượng vi khuẩn trong ống sau một khoảng thời gian ngắn phản ánh mức độ hấp dẫn của chất trong ống và tốc độ hoá ứng động. Các hoá ứng động dương tính và âm tính cũng có thể được khảo sát bằng các nuôi cấy trên đĩa petri (hình 47). Nếu vi khuẩn được cấy vào phần giữa của một đĩa thạch chứa một chất hấp dẫn thì chúng sẽ làm cạn kiệt vùng đó, rồi bơi ra phía ngoài ngược chiều của gradien hấp dẫn mà chúng đã tạo nên. Trong trường hợp ngược lại, nếu một khoanh giấy thấm một chất có hại được đặt vào một đĩa thạch bán lỏng chứa sẵn vi khuẩn, thì các vi khuẩn này sẽ bơi ra xa vùng chất độc hại ấy, do đó tạo nên một vùng trong suốt xung quanh khoanh giấy (hình 48).

Các vi khuẩn có thể đáp ứng với những nồng độ rất thấp của chất hấp dẫn (từ 10^{-8} M đối với một số loại đường), mức độ đáp ứng của chúng tăng theo nồng độ chất hấp dẫn. Còn đối với các chất có hại thì thông thường chúng chỉ cảm nhận được ở những nồng độ cao hơn. Nếu một chất hấp dẫn và một chất cần phải tránh xa cùng có mặt thì vi khuẩn sẽ so sánh hai tín hiệu này để có đáp ứng đối với hoá chất nào có nồng độ gây ra đáp ứng.

Các chất hấp dẫn và các chất cần phải tránh xa được vi khuẩn phát hiện nhờ các hoá thụ thể (chemoreceptors). Đó là những protein đặc biệt có nhiệm vụ liên kết với các chất và chuyển những tín hiệu này tới những hợp phần khác của hệ thống cảm nhận hoá chất (chemosensing). Cho tới nay người ta biết được khoảng 20 hoá thụ thể dùng để nhận ra các chất hấp dẫn và 10 hoá thụ thể dành cho các chất cần phải tránh xa. Những protein của hoá thụ thể này có thể nằm ở khoang chu chất hoặc ở màng sinh chất. Một số thụ thể tham gia vào những giai đoạn đầu của sự vận chuyển đường vào tế bào.

Tập tính hoá ứng động của vi khuẩn đã được nghiên cứu bằng kính hiển vi dõi theo sự di động (tracking microscope), là loại kính hiển vi có khả năng tự động giữ một vi khuẩn riêng lẻ trong tầm nhìn dù nó đang di động. Trong một môi trường không có gradien hoá học, E.coli và các vi khuẩn khác di chuyển một cách ngẫu nhiên. Một vi khuẩn di chuyển theo đường thẳng hoặc hơi cong, tức một quãng đường nào đó, trong một vài

giây, sau đó nó sẽ dừng lại và di chuyển “dò dẫm” theo hướng khác. Sau khi di chuyển dò dẫm như vậy, nó di chuyển theo một hướng khác (hình 49). Khi vi khuẩn đã tiếp xúc với một gradient của chất hấp dẫn, nó ít di ngược lại hơn, tức là có quãng đường dài hơn, trong lúc đi ngược gradien này, trái lại, nó thường xuyên di ngược trở lại với nhịp độ thông thường, nếu nó đang đi xuôi chiều gradien đó. Kết quả là vi khuẩn đi ngược gradien của chất hấp dẫn. Tập tính được định hình nhờ những thay đổi nhất thời về nồng độ hoá chất: vi khuẩn so sánh môi trường hiện thời của nó trước thì sự dũi “dò dẫm” giảm xuống và quãng đường đi được là dài hơn. Trong trường hợp của chất cần phải tránh xa thì nó đáp ứng theo cách ngược lại: tần xuất đi ngược lại giảm xuống (quãng đường đi được dài ra nếu vi khuẩn đang đi xuôi gradien, nghĩa là đang đi xa dần khỏi chất cần tránh xa).

Mặc dù ứng động – tức chuyển động có hướng - của vi khuẩn là có thật, nhưng nên nhớ rằng đó chỉ là trường hợp đặc biệt. Nếu môi trường sống của vi khuẩn là ổn định, thì vi khuẩn có xu thế di chuyển ngẫu nhiên. Nghĩa là, có một trật tự ngẫu nhiên của các quãng đường đi được, sau đó là sự chuyển “dò dẫm”. Nếu vi khuẩn đi được một quãng đường theo hướng của các điều kiện được cải thiện, thì sự “dò dẫm” giảm xuống sao cho tế bào có xu thế di chuyển ưa thích. Có thể nói rằng sự di chuyển ngẫu nhiên theo hướng thiên về hướng của chất hấp dẫn và tránh xa các chất cần tránh. Các tế bào riêng lẻ không chọn một hướng cụ thể nào. Thay vào đó, chúng xác định xem có nên tiếp tục hướng đang đi hay không.

Cơ chế hoá ứng động ở E. coli

Chúng ta đã biết rằng các vi khuẩn nói chung bơi về phía trước do sự quay tiên mao ngược chiều kim đồng hồ, còn sự lộn về phía sau là do sự quay tiên mao thuận chiều kim đồng hồ. Vì khuẩn phải có khả năng đáp ứng với những gradient theo cách sao cho chúng quần tụ trong những vùng giàu dinh dưỡng và có nồng độ oxy thích hợp, đồng thời tránh những chất có hại.

E. coli có bốn hoá thụ thể khác nhau, mỗi loại nhận biết một chất hoặc một nhóm chất sau đây:

- Serin
- Aspartat và maltoza
- Riboza và galactoza
- Các dipeptit.

Các hoá thụ thể này thường được gọi là các proten hoá ứng động tiếp nhận methyl-accepting chemotaxis. MCPs). Có lẽ chúng nằm trong các mảng thường ở đỉnh của một tế bào hình que như E.coli. Các MCP không gây ảnh hưởng trực tiếp đến hoạt động quay của tiên mao nhưng gây tác động thông qua nhiều protein. Kết quả là toàn bộ quá trình này gây ra một đáp ứng của môơ trong vòng dưới 200 phần ngàn (1/5) giây.

Cơ chế phân tử của hoá ứng động là rất phức tạp. Cơ chế này liên quan đến những thay đổi cấu hình không gian của protein, liên quan đến sự methyl hoá protein, sự photphoryl hoá protein CheA được sự photphoryl hoá nhờ ATP. Protein được photphoryl hoá này có thể nhường photphat của nó cho protein CheY, chất này sau đó tương tác với protein “công tác” FliM tại gốc tiên mao để làm quay tiên mao theo chiều kim đồng hồ, do đó làm cho tế bào lộn ngược lại. Ngược lại, nếu chất dinh được gắn vào một MCP, thì sẽ gây ra sự tách photphat ra khỏi CheA, làm cho tiên mao quay ngược chiều kim đồng hồ và tế bào tiến về phía trước. Nếu không có mặt các chất hấp dẫn và các chất độc hại, thì hệ thống sẽ duy trì những mức độ trung gian của photphat trong CheA và trong CheY. Điều này làm cho tế bào di chuyển một cách ngẫu nhiên bình thường. Nói một cách chung nhất, hệ thống hoá ứng động có một protein cảm nhận (“giác quan”) có thể được photphoryl hoá. Protein được photphoryl hoá này sau đó gây ra sự photphoryl hoá một protein khác để gây ra đáp ứng. Như chúng ta sẽ thấy về sau trong các chuyên đề khác, hệ thống này được gọi là một hệ thống photphoryl hoá có hai hợp phần. Những chi tiết phân tử của hệ thống có hai hợp phần này. Tuy nhiên, ngay ở đây cần chú ý rằng: Vi khuẩn có một cơ chế tương tự như cơ chế hoá ứng động, để đáp ứng với những nhân tố khác của môi trường, như oxy (khi ứng động, aerotaxis), ánh sáng (quang ứng động, phototaxis), nhiệt độ (nhiệt ứng động thermotaxis) và áp suất thẩm thấu (thẩm thấu ứng động, osmotaxis).

Đọc thêm về hệ thống photphoryl hoá có hai hợp phần.

Nội bào tử (Endospore) của vi khuẩn

Đó là một cấu trúc dạng nghỉ, có tính đề kháng đặc biệt, của một số vi khuẩn gram dương. Các nội bào tử phát triển bên trong các tế bào sinh dưỡng của một số chi như: Bacillus và Clostridium (các trực khuẩn) Sporosarcina (các cầu khuẩn) và những chi khác. Những cấu trúc này cực kỳ bền vững trước những điều kiện bất lợi của môi trường như nhiệt độ cao, bức xạ tử ngoại, bức xạ gama, các hoá chất sát khuẩn, sự khô hạn và sự thiếu dinh dưỡng. Trong thực tế, một số nội bào tử vẫn còn sống khoảng 100000 năm và các bào tử của xạ khuẩn (không phải là các nội bào tử thực sự) được tìm thấy ở trạng thái còn sống trong bùn đã 7500 năm tuổi. Do các nội bào tử có tính đề kháng và vì rằng một số vi khuẩn có khả năng sinh nội bào tử là những tác nhân gây bệnh nguy hiểm, nên các nội bào tử có ý nghĩa thực tiễn lớn trong vi sinh vật học thực phẩm, vi sinh vật học công nghiệp và y vi sinh vật học. Điều này liên quan đến sự khử trùng các dung dịch và các đồ vật cứng. Nội bào tử thường sống sót qua sự đun sôi hàng giờ, vì vậy người ta thường dùng các nồi hấp (autoclaves) để khử trùng nhiều vật liệu.

Nội bào tử cũng có ý nghĩa về mặt lý thuyết. Vì rằng vi khuẩn tạo ra những thực thể phức tạp này theo một cách rất “khoa học” trong khoảng thời gian vài giờ, cho nên sự tạo thành bào tử là vô cùng thích hợp để nghiên cứu sự tạo thành những cấu trúc sinh học phức tạp. Trong môi trường sống tự nhiên, nội bào tử giúp tế bào sống sót trong điều kiện khô hạn hoặc thiếu dinh dưỡng. Ngoài ra, do sức đề kháng mạnh của bào tử

đối với các điều kiện bất lợi, một số nhà khoa học cho rằng chúng là những mầm sống đầu tiên trên trái đất, và chúng đến từ ngoài trái đất. Đọc thêm chuyên mục **Bạn có biết? Bạn nghĩ gì?**, Bài Bào Tử và vấn đề nguồn gốc sự sống.

Nội bào tử có thể được nghiên cứu qua kính hiển vi quang học cũng như kính hiển vi điện tử. Vì các bào tử không cho hầu hết các thuốc nhuộm thấm qua, nên chsung ta thường nhìn thấy chúng là những vùng không bắt màu trong tế bào vi khuẩn được nhuộm bằng xanh metylen và bằng các thuốc nhuộm khác dùng để nhuộm đơn vị khuẩn. Các thuốc nhuộm riêng cho bào tử được dùng để làm cho chúng được nhìn thấy rõ.

Vị trí của bào tử trong tế bào chứa nó, tức là trong thể mang bào tử (sporangium) thường khác nhau từ loài này sang loài khác, do đó thường được xem xét để nhận biết vi khuẩn. Các bào tử có thể nằm ở giữa tế bào, nằm hơi lệch về một đỉnh tế bào, hoặc nằm hẳn ở một đỉnh (hình 50). Đôi khi bào tử lớn đến mức nó làm tế bào chứa s nó phình to ra.

Cấu trúc của nội bào tử, như thấy qua ảnh hiển vi điện tử, là rất phức tạp. (hình 51). Qua đó có thể phân biệt các cấu trúc sau đây:

- Vỏ ngoài bào tử (exosporium), mỏng và có cấu tạo tính vi,
- Áo bào tử (spore coat) nằm bên trong vỏ ngoài, được cấu tạo bằng một vài lớp protein và có thể rất dày. Nó không cho nhiều phân tử chất độc đi qua và chịu trách nhiệm về tính đề kháng hoá chất của bào tử. Áo bào tử cũng có thể chứa các enzym liên quan đến sự nảy mầm của bào tử.
- Vỏ (coretx), có thể chiếm tới một nửa khối lượng bào tử, nằm bên trong vỏ bào tử. Nó được cấu tạo từ peptidoglycan có ít liên kết ngang hơn sơ với phần này của tế bào dinh dưỡng.
- Thành tế bào của bào tử (spore cell uall), hoặc thành của lõi (corewall), nằm phía trong vỏ và bao bọc lấy thể nguyên sinh chất (protoplast).
- Thể nguyên sinh chất của bào tử, tức lõi của bào tử (protoplast, hoặc core) có chứa những cấu trúc tế bào bình thường như các ribosom và một nucleoit nhưng không có hoạt động trao đổi chất.

Người ta chưa biết chính xác vì sao nội bào tử bền như vậy đối với sức nóng và các tác nhân gây chết khác. Có tới 15% trọng lượng khô của bào tử là axit dipicolinic (hình 52) tạo phức với các ion canxi, axit này có trong lõi bào tử. Trong một thời gian dài người ta từng nghĩ rằng axit dipicolinic là nguyên nhân trực tiếp của tính bền nhiệt. Tuy nhiên sau đó đã phân lập được các thể đột biến bền nhiệt mà không chứa axit này. Canxi góp phần vào tính đề kháng đối với sức nóng ẩm, với các tác nhân oxy hoá và đôi khi với sức nóng khô. Có lẽ, canxi – dipicolinat thường làm bền các axitnucleic của bào tử. Mới đây đã phát hiện thấy trong nội bào tử có các protein nhỏ, được chuyên hoá, liên kết với AND, hoà tan trong axit. Chúng liên kết dày đặc với AND của bào tử và bảo vệ nó khỏi bị làm hại do sức nóng, bức xạ, sự khô cạn và các hoá chất.

Cấu trúc và chức năng của tế bào Procarýot

Sự mất nước của protoplast là rất quan trọng đối với tính bền nhiệt. Vỏ (cortex) có thể làm mất nước của protoplast bằng cách thẩm thấu, do vậy bảo vệ nó tránh tác hại của cả sức nóng và bức xạ.

Áo bào tử (coat) hình như cũng bảo vệ bào tử chống các enzym và các hoá chất, như hydro peroxid chẳng hạn.

Cuối cùng, nội bào tử chứa một số enzym sửa chữa AND. AND được sửa chữa trong khi bào tử nảy mầm và sinh trưởng mạnh lên sau khi lõi đã hoạt động trao đổi chất trở lại.

Tóm lại, tính bền nhiệt của nội bào tử có lẽ là do một số nhân tố sau đây:

- Canxi - dipicolinat và sự làm bền AND do protein tan trong axit
- Sự mất nước của protoplast
- Áo bào tử
- Sự sửa chữa AND
- Tính ổn định hơn của các protein của tế bào ở những vi khuẩn thích ứng để sinh trưởng ở nhiệt độ cao, và
- Các nhân tố khác.

Sự tạo thành bào tử (sporogenesis hay sporulation) thường bắt đầu khi sinh trưởng ngừng do thiếu các chất dinh dưỡng. Đó là một quá trình phức tạp và có thể được chia thành bảy giai đoạn (hình 53)

- Giai đoạn I: Hình thành một sợi dạng trục của chất nhân.
- Giai đoạn II: Màng tế bào gấp khúc vào trong để bao lấy phần AND và sinh ra vách ngang của tiền vào bào tử (forespore).
- Giai đoạn III: Màng tiếp tục sinh trưởng và bao bọc lấy bào tử non trong một màng thứ hai.
- Giai đoạn IV: Vỏ được đặt xuống phía dưới, trong khoảng không giữa hai màng; cả canxi và axit dipicolinic được tích lũy.
- Giai đoạn V: Sau đó, các áo protein được hình thành xung quanh vỏ.
- Giai đoạn VI: Sự chín (thành thực, maturation) của bào tử.
- Giai đoạn VII: các enzym phân huỷ thể mang bào tử (sporangium) để giải phóng bào tử.

Sự tạo thành bào tử kéo dài khoảng 10 giờ ở *Bacillus megaterium*.

Sự biến đổi các bào tử (dạng nghỉ) thành các tế bào sinh dưỡng (hoạt động) là một quá trình phức tạp không kém sự hình thành bào tử và gồm ba giai đoạn:

- Sự hoạt hoá.
- Sự nảy mầm và

- Sự sinh trưởng mạnh.

Thông thường, một nội bào tử không nảy mầm hoàn hảo, thậm chí trong một môi trường giàu dinh dưỡng, trừ khi nó được hoạt hoá. Sự hoạt hoá là một quá trình chuẩn bị cho các bào tử nảy mầm và là kết quả của những xử lý như đun nóng chẳng hạn. Sau đó bào tử nảy mầm, thoát khỏi trạng thái nghỉ. Sự nảy mầm được nhận biết qua sự trương (phồng) lên của bào tử, sự vỡ hoặc tiêu biến của áo bào tử, sự mất tính kháng nhiệt và kháng các điều kiện bất lợi khác, mất tính chiết quang, sự giải phóng các hợp phần của bào tử và sự tăng hoạt tính trao đổi chất. Nhiều chất trao đổi bình thường hoặc chất dinh dưỡng (các axit amin và các đường) có thể gây ra sự nảy mầm của bào tử đã được hoạt hoá. Sau giai đoạn nảy mầm bào tử sinh trưởng mạnh. Proteoplast của bào tử tạo thành những hợp phần mới, nhô ra khỏi những phần còn lại của áo bào tử và phát triển trở lại thành một vi khuẩn hoạt động (hình 54).

Bạn có biết? Bạn nghĩ gì ? BÀO TỬ VÀ VẤN ĐỀ NGUỒN GỐC SỰ SỐNG

Có hai nhóm giả thuyết chính về nguồn sự sống trên trái đất. Một nhóm giả thuyết phổ biến ở thế kỷ 19 cho rằng sự sống trên trái đất bắt nguồn từ các hành tinh khác trong vũ trụ. Nhóm giả thuyết thứ hai được biết đến vào đầu thế kỷ 20, trong đó có thuyết của Aleksandr Ivanovitch Oparine (người Nga), cho rằng sự sống bắt nguồn từ vật chất vô cơ trên trái đất.

Mới đây, nhà thiên văn học người Anh, Fred Hoyle, đã làm sống lại những giả thuyết của thế kỷ 19, dựa trên nghiên cứu của ông về sự hấp thụ bức xạ do các đám bụi trong khoảng giữa các vì sao. Hoyle cho rằng các hạt bụi nói trên đã từng là những tế bào sống, chúng đã bị phân huỷ, và rằng buổi bình minh của sự sống trên trái đất được bắt đầu từ sự “cập bến” vào trái đất của nội bào tử vi khuẩn đã sống sót trải qua cuộc hành trình của chúng trong vũ trụ.

Gần đây nhất, Peter Weber và J. Mayo Greenberg ở Trường Đại học Leiden (Hà Lan) đã nghiên cứu sự sống sót của nội bào tử của *Bacillus subtilis* trong điều kiện độ chân không rất cao, nhiệt độ thấp, bức xạ tử ngoại. Các số liệu của họ cho thấy có lẽ các nội bào tử trong một đám mây phân tử ở khoảng giữa các vì sao có thể sống sót trong khoảng thời gian từ 4,5 đến 45 triệu năm. Các đám mây phân tử di chuyển trong vũ trụ với vận tốc đủ để vận chuyển vào các bào tử giữa các hệ mặt trời trong khoảng thời gian nói trên. Mặc dù những kết quả này không chứng tỏ rằng sự sống bắt nguồn từ ngoài trái đất, nhưng chúng phù hợp với dự đoán cho rằng các vi khuẩn có thể có khả năng “du hành” giữa các hành tinh nào đủ điều kiện cho sự sống.

Câu hỏi:

1. Mô tả cấu trúc của nội bào tử của vi khuẩn qua một sơ đồ chú thích
2. Mô tả vấn đề sự tạo thành bào tử và sự nảy mầm bào tử.

3. Bào tử có vai trò gì đối với vi khuẩn sinh ra nó?
4. Giải thích tính bền nhiệt của bào tử.

TÓM TẮT

Tổng quan về cấu trúc của tế bào procaryot

- Vi khuẩn có thể có hình cầu (cocci), hình que (bacilli), hình xoắn, hoặc hình sợi chỉ; chúng có thể tạo các chuỗi, các thân; thậm chí chúng có thể không có hình dạng đặc trưng (pleomorphic).
- Các tế bào vi khuẩn có thể quần tụ với nhau sau khi phân bào, để tạo thành các cặp, các chuỗi và các đám, với hình dạng và kích thước khác nhau.
- Tất cả vi khuẩn đều không có nhân thực sự, (tức thuộc loại procaryot) và có cấu trúc đơn giản hơn các tế bào eucaryot là những tế bào có nhân thật sự. Bảng 2 tóm tắt các chức năng chủ yếu của các cấu trúc của vi khuẩn.

2. Các màng tế bào procaryot

- Màng sinh chất và hầu hết các màng khác được cấu tạo bằng một lớp lipid kép, trong đó các protein xuyên màng được vùi vào. Các protein ngoại vi thì được gắn lỏng lẻo hơn vào các màng.
- Màng sinh chất có thể lõm vào bên trong tế bào để tạo nên một số cấu trúc đơn giản, như bộ máy quang học, bộ máy hô hấp và cỡ lẽ là cả mesosom nữa.

Khối chất nguyên sinh

Khối chất nguyên sinh chứa các thể ần nhập và các ribosom.

Nucleoit

Vật liệu di chuyển của tế bào procaryot nằm trong một vùng được gọi là nucleoit và thường không có màng bao quanh.

Thành tế bào procaryot

- Hầu hết vi khuẩn có thành tế bào ở bên ngoài màng sinh chất, để tạo hình dáng cho chúng và bảo vệ chúng khỏi tác hại của áp suất thẩm thấu.
- Thành tế bào vi khuẩn có thành phần hoá học phức tạp và chứa peptidoglycan hay còn gọi là murein.
- Các vi khuẩn được sắp xếp vào một trong hai nhóm gram dương và gram âm trên cơ sở khác nhau về cấu trúc của thành tế bào và kết quả của phép nhuộm Gram.

Cấu trúc và chức năng của tế bào Procarýot

- Thành tế bào gram dương có một tầng dày, đồng nhất của peptidoglycan và các axit teichoic. Thành tế bào gram âm có một tầng peptidoglycan mỏng được bao quanh bởi một màng ngoài phức tạp chứa các lipopolysaccharit (LPSs) và những hợp phần khác.
- Một số vi khuẩn, ví dụ các Mycoplasma không có thành tế bào.

Sự tiết protein ở các procarýot

Các tế bào procarýot có thể tiết các protein ra ngoài nhờ một số hệ thống tiết khác nhau.

Các hợp phần bên ngoài thành tế bào

- Đó là các cấu trúc như: vỏ (capsule), tua (fimbriae) và lông giới tính (sex pili).
- Nhiều vi khuẩn có thể di chuyển, thường là nhờ các cơ quan tử hình sợi có tác dụng như một động cơ, được gọi là các tiên mao.
- Các loài vi khuẩn khác nhau về số lượng và sự phân bố các tiên mao.
- Sợi tiên mao là một sợi xoắn cứng, nó quay như một chân vịt của tàu thủy hoặc cánh quạt của máy bay để đẩy vi khuẩn đi trong nước.

Hoá ứng động (chemotaxis)

Các vi khuẩn di động có thể đáp ứng với những gradien của chất hấp dẫn hay chất có hại. Hiện tượng này được gọi là hoá ứng động.

Nội bào tử của vi khuẩn

Một số vi khuẩn sống sót trong những điều kiện bất lợi của môi trường, nhờ sự tạo thành nội bào tử, là một cấu trúc dạng nghỉ, đề kháng với sức nóng, với sự khô hạn và nhiều hoá chất.

Câu hỏi suy luận và ôn tập

1. Liệt kê các cấu trúc chủ yếu của tế bào procarýot đã được đề cập trong chuyên đề này và mô tả vắn tắt các chức năng của từng cấu trúc.
2. Một số nhà vi sinh vật học tin rằng sinh chất có liên quan đến sự tổng hợp ADN trong quá trình sinh sản của vi khuẩn. Hãy chứng minh điều này.
3. Hãy thảo luận về một cơ chế có thể có của sự bắt màu khác nhau giữa vi khuẩn gram dương và gram âm, dựa trên sự khác nhau về cấu trúc và về hoá học giữa hai loại thành tương ứng.
4. Sự tự lắp ghép là gì tầm quan trọng của nó đối với tế bào.
5. Vi khuẩn có thể tạo nội bào tử như thế nào.

Câu hỏi suy luận – phê phán

1. Hãy đưa ra một mô hình về cấu tạo của một tiên mao trong màng của một vi khuẩn gram dương. Mô hình này sẽ cần phải thay đổi như thế nào để diễn tả cấu tạo của một tiên mao ở màng của vi khuẩn gram âm?
2. Nếu anh (chị) không có kính hiển vi, anh (chị) sẽ làm gì để biết được một tế bào là tế bào procaryot hay tế bào eucaryot? Biết rằng cơ thể đó có thể được nuôi dễ dàng trong phòng thí nghiệm.
3. Tầng peptidoglycan của vi khuẩn được ví như tấm áo giáp phép bằng các mảnh kim loại mặc bên trong tấm áo giáp liền của hiệp sĩ thời trung cổ. Nó vừa có tác dụng bảo vệ, vừa linh hoạt (không cứng nhắc). Anh (chị) có thể mô tả những cấu trúc khác trong sinh học mà có chức năng tương tự? Những cấu trúc ấy có thể được thay thế hoặc cải tiến như thế nào để không cản trở sinh trưởng của cơ thể mang nó?