

# CHƯƠNG 6: KHÁI QUÁT VỀ CÁC BÀO QUAN

## A. KHÁI QUÁT VỀ TẾ BÀO

### I. Đặc điểm cơ bản

- Tế bào là đơn vị cơ sở, cấu trúc và chức năng của sự sống
- Tế bào là nơi diễn ra mọi hoạt động sống của cơ thể
- Tế bào được hình thành từ tế bào khác (quá trình sinh sản của tế bào)

II. **Vai trò** : Là nơi diễn ra mọi hoạt động sống của tế bào, thực hiện các quá trình điều hòa và phản ứng trao đổi chất.

### III. Học thuyết tế bào

- Nội dung : Mọi sinh vật đều được cấu tạo từ tế bào, các tế bào đều được sinh ra từ các tế bào sống trước nó. Tế bào là đơn vị tổ chức cơ bản của cơ thể sống.

### IV. Tế bào nhân sơ: các loài vi khuẩn

- Chưa có nhân hoàn chỉnh, không có màng nhân
- Không có hệ thống nội màng và các bào quan có màng bao bọc. Các chức năng của các bào quan như ti thể hay lục lạp được thực hiện trên chính màng sinh chất.
- Bào quan chỉ có ribosome
- Kích thước nhỏ = 1/10 tế bào nhân thực, đơn giản
- Không có khung xương định hình tế bào
- Đa phần có thành tế bào từ peptidoglycan
- 3 vùng cấu trúc chính, bao gồm:
  - + Các protein bám trên bề mặt tế bào như tiên mao (flagella), tiên mao, hay lông nhung (pili).
  - + Vỏ tế bào bao gồm capsule, màng sinh chất và thành tế bào.
  - + Vùng tế bào chất có chứa ADN genome, các thể vẩn (inclusion body) và các ribosome.

### V. Tế bào nhân thật:

- Nhân được bao bọc bởi lớp màng, chứa NST và nhân con
- Có hệ thống nội màng chia các khoang riêng biệt, có các bào quan có màng bao bọc.
- Các bào quan: nhân tế bào, lưới nội chất (trơn, hạt), bộ máy Golgi, ty thể, trung thể, peroxisome, lục lạp, không bào, bộ khung xương tế bào, lysosome, túi tiết, ribosome,...
- Kích thước lớn hơn, phức tạp hơn
- Có khung xương định hình tế bào.
- Không có thành tế bào, vỏ nhày, lông.
- Có 2 loại tế bào nhân thực chính:
  1. **Tế bào động vật**:
    - Chia thành 4 loại: tế bào máu, tế bào biểu mô, tế bào cơ, tế bào thần kinh
    - Không có thành tế bào, không bào nhỏ (tiêu hóa) hoặc tiêu biến, không có lục lạp
    - Có lysosome, trung thể, một số có lông roi

## 2. Tế bào thực vật:

- Gồm 3 phần chính: thành tế bào, không bào, tế bào chất
- Thành tế bào từ xenlulozo có các cầu sinh chất
- Không bào trung tâm lớn, phát triển
- Không có trung thể nhưng có trung tâm tổ chức vi ống (MTOC)
- Có lục lạp để quang hợp

## B. CÁC BÀO QUAN KHÔNG THUỘC HỆ THỐNG NỘI MÀNG

### I. Lục lạp - Ti thể

#### 1. Khái quát chung

- **Ty thể:** Là vị trí hô hấp của tế bào, đó là quá trình trao đổi chất sinh ra ATP bằng cách chiết rút năng lượng từ đường, chất béo và các nhiên liệu khác với sự trợ giúp của oxi
- **Lục lạp:** Được tìm thấy trong tế bào thực vật, là các vị trí quang hóa; chuyển hóa năng lượng mặt trời thành năng lượng hóa học bằng cách hấp thụ ánh sáng mặt trời và dùng nó để điều khiển sự tổng hợp các chất hữu cơ từ CO<sub>2</sub> và H<sub>2</sub>O

#### 2. Ty thể

##### a) Cấu trúc

- Ty thể được tìm thấy gần như ở mọi tế bào nhân thực bao gồm thực vật, động vật, nấm và hầu hết protist. Thậm chí ở một số ngoại lệ như ký sinh trùng đường ruột người Giardia và một số protist, các nghiên cứu gần đây đã xác định được các bào quan có quan hệ gần gũi mà có lẽ được tiến hóa từ ty thể.
- Một số tế bào chỉ có một ty thể lớn nhưng thường thì tế bào có hàng trăm, thậm chí hàng nghìn ty thể
- Ty thể dài khoảng 1-10 um.
- Ty thể vận động vòng quanh, thay đổi hình dạng của chúng và kết hợp lại hoặc phân chia thành hai
- Ty thể được bao bọc bởi hai lớp màng, mỗi lớp kép phospholipid với một tập hợp các protein chuyên biệt:
  - + Lớp màng ngoài nhẵn
  - + Lớp màng trong lồi lõm với những gập nếp được gọi là các mào (cristae). Vì có bề mặt gập nếp nhiều nên các mào làm cho màng trong ty thể có diện tích bề mặt lớn, tăng hiệu quả cho sự hô hấp tế bào ( ví dụ về sự phù hợp giữa cấu trúc và chức năng). Đối với ty thể tế bào gan điển hình, diện tích màng trong lớn gấp 5 lần màng ngoài. Tỷ lệ này cũng biến thiên đa dạng, và đối với những ty thể trong các tế bào có nhu cầu năng lượng ATP cao như tế bào cơ thì chúng lại gập nếp mạnh mẽ tạo nên nhiều mào hơn. Những nếp màng này được khảm bằng hàng loạt thể cầu nhỏ, gọi là hạt F1 hay oxysome. Đây không hẳn là những nếp gập đơn giản tạo ra khi màng trong lồi vào chất nền, mà chúng còn có khả năng tác động đến tổng thể chức năng hóa thẩm thấu.
- Các lớp màng chia ty thể thành hai khoang:
  - + Khoang thứ nhất là khoang giữa hai lớp màng, một vùng hẹp nằm giữa màng trong và màng ngoài.

- + Khoang thứ hai chứa chất nền ty thể, được bao bọc bởi màng trong.
- Vì màng ngoài cho phép những phân tử nhỏ dễ dàng khuếch tán tự do, nên nồng độ của các phân tử này, như ion và đường, ở khoang gian màng tương tự tại tế bào chất. Trong khi đó, những protein lớn lại cần phải có trình tự tín hiệu đặc hiệu mới được vận chuyển xuyên thấu màng ngoài, vì vậy hàm lượng protein tại khoang gian màng có sự khác biệt so với ngoài tế bào chất. Ví dụ một loại protein tập trung trong xoang theo cách này có tên là cytochrome.
- Chất nền chứa nhiều loại enzyme khác nhau, cũng như DNA ty thể và các ribosome. Các enzyme trong chất nền xúc tác một số giai đoạn của quá trình hô hấp tế bào. Các protein khác hoạt động chức năng trong quá trình hô hấp tế bào, bao gồm các enzyme tạo nên ATP, được tạo ra ở màng trong.

#### b) Chức năng

- Sản sinh năng lượng ATP: Vai trò chính yếu của ty thể là sản xuất ATP
- Màng ngoài ty thể có nhiều lỗ được tạo bởi các protein, đủ lớn để cho phép nhiều ion và các phân tử lớn đến cỡ một protein nhỏ có thể đi qua. Ngược lại, màng trong ty thể có tính kém hơn nhiều, rất giống với màng sinh chất. Màng trong cũng mang nhiều protein liên quan đến vận chuyển điện tử và sản xuất ATP. Màng trong bao bọc chất nền ty thể, nơi chu trình Krebs tạo ra các điện tử đi từ phức hệ protein này đến phức hệ protein khác trên màng trong. Trong quá trình vận chuyển điện tử các protein tham gia đẩy H<sup>+</sup> từ chất nền ra ngoài khoang giữa hai màng. Điều này tạo ra một gradient điện hóa mà một hệ gọi là ATP synthase dùng để tổng hợp ATP. Cuối cùng chuỗi vận chuyển điện tử, chất nhận điện tử là oxy và cuối cùng tạo thành nước.
- Cân bằng nội môi canxi: Sự trao đổi canxi bởi ty thể là dòng chảy canxi vào và ra khỏi ty thể, một quá trình quan trọng đối với điều hòa chuyển hóa và sự chết của tế bào.

### 3. **Lục lạp**

#### a) Cấu trúc

- Tất cả lục lạp đều có ít nhất ba hệ thống màng: màng lục lạp ngoài, màng lục lạp trong và hệ thống thylakoid. Loại lục lạp nguồn gốc từ quá trình nội cộng sinh thứ cấp có thể xuất hiện thêm vài lớp màng bao quanh bên cạnh hệ thống ba màng này.
- Phía trong lớp màng kép lục lạp là chất nền stroma, một chất dịch gần với trạng thái gel (nhớt), tạo nên phần lớn sinh khối cho lục lạp, và chứa trong đó những cấu trúc trôi nổi khắp khối dịch.
- Lục lạp có ít nhất ba hệ thống màng riêng biệt, và một loạt các cấu trúc được tìm thấy trong chất nền stroma.
- Màng kép lục lạp cũng thường bị so sánh với màng kép ty thể.

*Đây là một sự so sánh bất hợp lý:*

+ Màng trong ty thể được sử dụng để tạo ra cơ chế ngăn cách hình thành nên một gradient giúp các bơm proton hoạt động cũng như phục vụ quá trình phosphoryl hóa oxy hóa sản xuất hoạt chất cao năng ATP.

+ Còn trong lục lạp, cấu trúc tương đương với chức năng màng trong ty thể lại là hệ thống màng thylakoid. Có đôi chút khác biệt, hướng gradient vận

chuyển  $H^+$  ở lục lạp lại ngược lại so với ty thể (ở ty thể,  $H^+$  từ xoang gian màng đi vào chất nền; còn ở lục lạp,  $H^+$  từ xoang thylakoid tổng ra chất nền).

- Ngoài ra, về mặt chức năng, màng trong lục lạp chỉ được quy định tham gia một số công đoạn chuyển hóa và tổng hợp vài chất, hoàn toàn không tương ứng với vai trò màng trong ty thể.

#### i/ Màng lục lạp ngoài

- Màng lục lạp ngoài là một màng bán thấm cho phép những phân tử nhỏ và ion khuếch tán dễ dàng.
- Không thể thẩm thấu được những protein kích thước lớn, vì vậy những chuỗi polypeptide lục lạp tổng hợp trong tế bào chất phải lưu thông thông qua phức hệ TOC, hay translocon màng lục lạp ngoài, tiếng Anh: translocon on the outer chloroplast membrane.
- Các màng lục lạp đôi lúc nhô ra tế bào chất tạo nên cấu trúc stromule, tiếng Anh: stroma-containing tubule (nghĩa đen: ống chứa dịch stroma). Stromule rất hiếm thấy trong lục lạp, nhưng thông dụng hơn nhiều ở các loại lạp thể khác như sắc lạp và lạp bột trong cánh hoa và hệ rễ. Mục đích chúng tồn tại có thể để làm tăng diện tích bề mặt lục lạp phục vụ quá trình vận chuyển các chất qua màng, điển hình ở việc chúng thường tỏa nhánh và thông kết với mạng lưới nội chất. Luôn xuất hiện và phát triển liên tục, stromule có vai trò không thể thiếu trong lạp thể tế bào thực vật.

#### ii/ Xoang gian màng và thành peptidoglycan

Bình thường, lục lạp tảo lục lam có một xoang gian màng dày (lớp thành peptidoglycan) khoảng 10–20 nanomet nằm giữa hai màng lục lạp trong và ngoài. Nó tương đương thành tế bào peptidoglycan của tổ tiên là vi khuẩn lam, cũng nằm giữa hai màng lipid kép của chúng. Loại lục lạp này được gọi là muroplast (từ tiếng Latin "mura", có nghĩa là "thành, tường"). Còn những nhóm lục lạp khác đã thoái hóa đi lớp thành này, để lại một không gian rộng gọi là xoang gian màng choán giữa màng trong và màng ngoài lục lạp.

#### iii/ Màng lục lạp trong

- Giáp với chất nền stroma
- Quản lý sự lưu thông vật chất ra vào lục lạp. Sau khi thông qua phức hệ TOC trên màng lục lạp ngoài, những polypeptide phải tiếp tục xuyên qua phức hệ TIC (translocon on the inner chloroplast membrane hay translocon màng lục lạp trong), được đặt trên màng trong lục lạp.

Ngoài việc quản lý quá trình vận chuyển các chất, màng lục lạp trong còn là nơi tổng hợp các axit béo, lipid và sắc tố carotenoid.

#### iv/ Mạng lưới ngoại vi

- Một số lục lạp có loại cấu trúc mạng lưới ngoại vi lục lạp (chloroplast peripheral reticulum). Nó thường tìm thấy trong lục lạp của thực vật C4, dù đôi lúc cũng có mặt trong thực vật hạt kín C3 hay thậm chí cả một số loài hạt trần.
- Mạng lưới ngoại vi lục lạp là một mê cung cấu thành từ những ống và túi nối tiếp nhau liên kết với màng trong lục lạp, phát triển lần vào stroma. Vai trò của

nó được cho là giúp tăng diện tích bề mặt lục lạp, hỗ trợ quá trình vận chuyển các chất qua màng giữa stroma và tế bào chất.

v/ Stroma (chất nền)

Stroma là chất dịch kiềm tính giàu protein lấp đầy không gian giữa màng lục lạp trong và hệ thống thylakoid, tương ứng với bào tương tổ tiên—vi khuẩn lam. Chứa cpDNA (DNA lục lạp), ribosome lục lạp, hệ thống thylakoid, cùng với những giọt plastoglobuli, các hạt tinh bột và nhiều loại protein. Stroma còn là nơi xảy ra chu trình Calvin, cố định CO<sub>2</sub> và chuyển hóa thành đường.

vi/ Ribosome lục lạp

Lục lạp có loại ribosome riêng, được sử dụng để tổng hợp nên một lượng nhỏ protein của chúng. Ribosome lục lạp bằng 2/3 kích thước ribosome tế bào nhân thực (khoảng 17 nm so với 25 nm). Quá trình dịch mã ở lục lạp phức tạp hơn nhiều so với vi khuẩn, vì vậy mà ribosome của chúng cũng sẽ có những chức năng chuyên biệt, không có ở ribosome vi khuẩn. Những RNA ribosome trong tiểu phần nhỏ ở vài loại lục lạp Chlorophyta và euglenoid thiếu đi những vị trí xác nhận trình tự Shine-Dalgarno, được coi là cần thiết để khởi đầu dịch mã ở phần lớn lục lạp và sinh vật nhân sơ. Sự thiết sót này hiếm khi quan sát thấy trong sinh vật nhân sơ và những nhóm lục lạp thể khác.

vii/ Plastoglobuli

- Plastoglobuli là những giọt hình cầu chứa lipid và protein đường kính khoảng 45–60 nanomet. Được bao phủ bởi một lớp màng lipid đơn. Plastoglobuli tìm thấy ở tất cả lục lạp, nhưng nhiều hơn trong những lục lạp bị mất cân bằng oxy hóa, hay "có tuổi" và chuẩn bị chuyển thể thành lão lạp (gerontoplast).
- Plastoglobuli chứa cả protein cấu trúc và enzyme, tham gia tổng hợp lipid và trao đổi chất. Chúng cũng chứa nhiều loại lipid, bao gồm plastoquinone, vitamin E, carotenoid và chlorophyll.

viii/ Hạt tinh bột

- Có rất nhiều trong lục lạp, thường chiếm khoảng 15% thể tích bào quan. Là những hạt tích lũy tinh bột, và không có màng bao bọc.
- Các hạt tinh bột liên tục sản sinh và lớn lên suốt ngày trong lúc lục lạp vận hành tổng hợp chất đường. Đêm, chúng được tiêu thụ một phần làm nhiên liệu cho quá trình hô hấp và sau đó xuất vào mạch rây
- Lục lạp trưởng thành, hiếm khi có trường hợp một hạt tinh bột bị phân giải hoàn toàn cho quá trình hô hấp, hay chuyển đến các cơ quan dự trữ theo dòng mạch rây một hạt tinh bột nguyên vẹn mới sinh.

ix/ Rubisco

- Là enzyme chịu trách nhiệm chính cho sự cố định cacbon trong lục lạp.
- Chất nền stroma chứa nhiều loại protein, trong số đó, protein phổ biến và quan trọng nhất chính là Rubisco, thậm chí cũng có thể là protein dồi dào nhất hành tinh. Rubisco là một enzyme có khả năng cố định CO<sub>2</sub> thành đường. Ở thực vật C<sub>3</sub>, rubisco có mặt trong tất cả lục lạp, còn ở thực vật C<sub>4</sub>, nó chỉ chứa trong những dạng lục lạp tế bào bao bó mạch, nơi xảy ra chu trình Calvin.

#### x/ Pyrenoid

Lục lạp ở một số loại rêu sừng và tảo chứa cấu trúc gọi là pyrenoid. Nó không tìm thấy được ở thực vật bậc cao. Pyrenoid là những thể hình cầu và khúc xạ mạnh, là tụ điểm tích lũy tinh bột. Chúng gồm có một ma trận dày đặc electron và bao bởi hai mảng tinh bột hình bán cầu. Tinh bột được tích lũy khi pyrenoid trưởng thành. Với cơ chế tập trung cacbon trong tảo, enzyme rubisco cũng tìm thấy trong các pyrenoid. Dù vậy, tinh bột vẫn có thể tích lũy quanh pyrenoid ngay cả khi CO<sub>2</sub> khan hiếm.

#### xi/ Cấu trúc grana

- Những hạt bé li ti màu xanh trong lục lạp
- Những chồng thylakoid phẳng dẹt tạo nên grana, và cả những phiến gian thylakoid stroma nối kết các chồng grana khác nhau.
- Những dải xen kẽ sáng-tối, dày 8,5 nanomet.
- Theo mô hình thylakoid xoắn tròn ốc, grana là một chồng gồm các túi tròn dẹp thylakoid grana.
- Mỗi granum có thể chứa từ hai đến một trăm thylakoid, còn 10–20 là con số phổ biến nhất. Bao quanh grana là những thylakoid stroma (phiến gian hay tấm gian). Vòng tròn ốc của thylakoid stroma xoắn theo một góc 20–25°, kết nối với thylakoid grana tương ứng thông qua những khe liên kết.

#### xii/ Thylakoid

- Thylakoid, là những cấu trúc dạng túi nhỏ có màng bao liên kết với nhau, đây là nơi xảy ra phản ứng sáng của quá trình quang hợp. Từ nguyên thylakoid xuất phát từ tiếng Hy Lạp thylakos, nghĩa là "cái túi".
- Khảm trên màng thylakoid là những phức hệ protein quan trọng thực hiện những phản ứng sáng phục vụ quá trình quang hợp. Quang hệ II và quang hệ I là hai trong số chúng, chứa những phức hệ hấp thụ ánh sáng cấu tạo từ các sắc tố chlorophyll và carotenoid, chúng hấp thụ năng lượng ánh sáng và sau đó sử dụng để kích hoạt các electron thành dạng hoạt động. Những phân tử trong màng thylakoid tiếp tục dùng những electron kích hoạt này cho việc bơm ion H<sup>+</sup> vào xoang thylakoid, làm giảm độ pH và gây axit hóa. ATP synthase là một phức hệ protein lớn khác, có khả năng khai thác gradient nồng độ (sự chênh lệch nồng độ) của ion H<sup>+</sup> giữa chất nền và xoang thylakoid, nhằm sản sinh năng lượng ATP bằng cách lợi dụng dòng chảy H<sup>+</sup> từ xoang khuếch tán trở lại chất nền.
- Thylakoid gồm có hai loại: thylakoid grana và thylakoid stroma. Thylakoid grana là những túi dẹp xếp lên tạo nên chồng grana, còn thylakoid stroma là những phiến gian tiếp xúc với chất nền stroma.

#### xiii/ Hệ thống thylakoid

Là một tập hợp những túi có màng bao rất linh động gọi là thylakoid, nơi có diệp lục (chlorophyll) và xảy ra phản ứng sáng của quá trình quang hợp. Trong phần lớn lục lạp thực vật có mạch, các thylakoid sắp xếp thành những chồng gọi

là grana, ngoài ra, ở một số lục lạp thực vật C4 và tảo, thylakoid còn tự do trôi nổi trong chất nền stroma.

b) Chức năng

i/ Miễn dịch tự nhiên ở thực vật

- Lục lạp tham gia vào quá trình miễn dịch của thực vật
- Có ý gây sai hỏng chức năng quang hợp, sản xuất các chủng chất hoạt động có oxy dẫn đến đáp ứng siêu nhạy, đưa tế bào bị tấn công vào chu trình chết

ii/ Quang hợp

- Là quá trình biến đổi năng lượng ánh sáng thành năng lượng hóa học, và dùng nó để sản xuất ra những chất đường.
- Nước và cacbon dioxide là những chất tham gia quang hợp, còn đường và khí oxy là những sản phẩm giải phóng nhờ vào nguồn năng lượng ánh sáng.
- Quang hợp gồm hai giai đoạn: phản ứng sáng (pha sáng), giai đoạn mà nước bị phân li bài xuất ra oxy, và phản ứng tối (pha tối) hay chu trình Calvin, giai đoạn tổng hợp chất đường từ cacbon dioxide. Hai pha này kết nối với nhau thông qua những chất mang năng lượng là adenosine triphosphate (ATP) và nicotinamide adenine dinucleotide phosphate (NADP+).

**4. So sánh ty thể và lục lạp**

a) Giống nhau

- Đều có một lớp màng kép bao quanh.
- Đều có nguồn gốc từ sinh vật nhân sơ theo lý thuyết nội cộng sinh, cho thấy ty thể và lục lạp từng là những vi khuẩn bị hòa hợp theo tiến trình nhập bào với tế bào nhân thực sơ khai.
- Đều sở hữu DNA vòng riêng, mã hóa cho một số enzyme xúc tác các phản ứng hóa học đặc trưng của hai bào quan.
- Đều chứa ribosome 70S, trong đó gồm hai tiểu phần 50S và 30S, phục vụ quá trình dịch mã tổng hợp protein.
- Đều có mặt enzyme ATP synthase, sử dụng năng lượng giải phóng từ dòng chảy proton khuếch tán để thực hiện quá trình phosphoryl hóa ADP thành ATP (vì vậy, thêm một điểm giống nhau nữa là cả hai đều có thể tổng hợp ATP).
- Đều có chuỗi chuyền điện tử nhúng trong màng trong và màng thylakoid của ty thể và lục lạp tương ứng.
- Cả hai bào quan này đều có những chu trình hóa học trong đó chất nhận ban đầu được tái sinh vào cuối chu trình. Trong ty thể, chu trình Krebs xảy ra sau khi oxaloacetate tái sinh ở cuối phản ứng. Trong lục lạp, chu trình Calvin xảy ra sau khi ribulose biphosphate (RuBP) tái sinh ở cuối phản ứng.

b) Khác nhau

- Có sự khác biệt rõ ràng về cấu trúc bên trong giữa ty thể và lục lạp. Trong ty thể, màng trong uốn khúc lún sâu vào chất nền tạo thành các mào. Trong lục lạp, lơ lửng trong chất nền là hệ thống thylakoid với sự hiện diện của những túi dẹp tròn

thylakoid grana xếp chồng lên nhau tạo thành grana, cùng với các phiến gian thylakoid stroma giúp kết nối các grana với nhau.

- Ty thể thực hiện quá trình hô hấp tế bào (dị hóa), còn lục lạp thực hiện quá trình quang hợp (đồng hóa). Như vậy, về mặt tổng thể, các phản ứng hóa học xảy ra trong mỗi bào quan là khác nhau và ngược lại nhau.
  - + Phương trình hô hấp tế bào:  $C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O + Q$  (năng lượng: ATP + nhiệt)
  - + Phương trình quang hợp:  $6CO_2 + 12H_2O \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6H_2O + 6O_2$  (xúc tác: năng lượng ánh sáng, sắc tố)
- Ty thể được tìm thấy trong tất cả tế bào động vật và thực vật. Còn lục lạp chỉ tìm thấy trong những tế bào xanh ở thực vật, chẳng hạn như các tế bào mô giậu và mô xốp (mô khuyết) của lá. Đây là những tế bào tham gia vào quá trình quang hợp. Còn trong những tế bào khác của thực vật, như tế bào rễ, thì không chứa lục lạp.
- Lục lạp chứa đựng trong mình những sắc tố như chlorophyll a, chlorophyll b và carotenoid. Còn ty thể thì không có bất cứ sắc tố nào.
- Phức hệ ATP synthase ở ty thể và lục lạp được định vị theo những hướng khác nhau. ATP synthase trong ty thể đính ở màng trong, với dòng proton chảy từ xoang gian màng vào chất nền. Còn ATP synthase trong lục lạp đính ở màng thylakoid, với dòng proton chảy từ xoang thylakoid ra lại chất nền.
- Những chất nhận điện tử trong ty thể và lục lạp là khác nhau. Trong khi ty thể có  $NAD^+$  và  $FAD^+$ , lục lạp lại có  $NADP^+$ .
- Nguồn năng lượng sản sinh nên ATP trong ty thể và lục lạp là khác nhau. Trong ty thể, năng lượng này xuất phát từ quá trình oxy hóa của glucose, nên được gọi là quá trình phosphoryl hóa oxy hóa. Trong lục lạp, năng lượng này đến từ ánh sáng, nên được gọi là quá trình quang phosphoryl hóa.
- Ty thể hoạt động cả ngày lẫn đêm. Còn lục lạp phải có ánh sáng thì chúng mới hoạt động.
- Trong chuỗi chuyền điện tử: Chất nhận điện tử cuối cùng ở ty thể là khí oxy, trong khi đó, ở lục lạp là  $NADP^+$ .
- Trong ty thể, nguồn gốc của các điện tử nói chung xuất phát từ đường glucose (cũng có thể là những chất khác tùy theo con đường phân giải). Trong lục lạp, nguồn gốc của các điện tử lại đến từ quá trình quang phân li nước xảy ra tại quang hệ II. Nước ( $H_2O$ ) đã bị chia nhỏ để giải phóng 2 proton ( $H^+$ ), 2 electron và một phân tử oxy.
- Ty thể xuất ra cacbon dioxit từ các phản ứng khử cacbon. Còn lục lạp xuất ra oxy từ quá trình quang phân li nước như đã nói ở trên.

## II. **Bộ khung xương**

- Bộ khung xương cấu tạo từ 3 loại sợi chính: vi sợi, sợi trung gian, vi ống.
- Chức năng chính:
  - + Định hình cấu trúc tế bào
  - + Di chuyển của tế bào
  - + Phân bào



- + Nhập bào
- + Vận chuyển bào quan

Đặc tính	Vi ống	Vi sợi	Sợi trung gian
Cấu trúc	Ống rỗng, 13 tiền sợi (protofilament)	Hai chuỗi actin quấn vào nhau	Protein sợi
Đường kính	25nm, phần rỗng 15nm	7nm	8-10nm
Tiểu đơn vị	$\alpha$ -tubulin, $\beta$ -tubulin	actin	protein thuộc họ keratin
Chức năng chính	Kháng sức ép, cử động	Chịu sức căng, cử động	Chịu sức căng, giữ vị trí nhân

## 1. Vi sợi (Microfilament)

### a) Cấu trúc

- Vi sợi là các sợi hình que, rắn chắc, có đường kính khoảng 7nm.
- Vi sợi còn được gọi là sợi actin vì chúng được cấu tạo từ các phân tử actin, một loại protein hình cầu.
- Có 3 đồng phân actin:  $\alpha$ -actin,  $\beta$ -actin,  $\gamma$ -actin, ở động vật có xương sống, bốn đồng phân actin nằm trong các loại tế bào cơ đặc hiệu, 2 đồng phân nằm trong các loại tế bào còn lại. 6 đồng phân này chỉ khác nhau khoảng 25/375 aa của toàn bộ pr.
  - + Alpha-actin tham gia cấu trúc cơ bắp
  - + Beta-actin được làm giàu trong vỏ tế bào và mép dẫn đầu của các tế bào di động
  - + Gamma-actin là thành phần sợi trong sợi chịu lực

### b) Chức năng

- Duy trì hình dạng tế bào (chịu lực căng)
- Thay đổi hình dạng tế bào
- Co cơ
- Vận động của tế bào (như chân giả)
- Phân chia tế bào (hình thành rãnh phân cắt)

## 2. Sợi trung gian (Intermediate filament)

### a) Cấu trúc

- Được gọi là sợi trung gian vì nó có đường kính trung bình từ 8-10nm
- Sợi trung gian được tìm thấy ở hầu hết tế bào của sinh vật nhân chuẩn
- Được tổng hợp từ protein

- Được chia thành 5 loại với 3 dạng cấu trúc chính

i/ Cơ chế hình thành

- Sợi monomer là chuỗi polypeptide xoắn alpha đặc hiệu được phiên mã.
- Dimer được tạo thành khi 2 monomer xoắn với nhau theo cấu trúc coiled coil.
- 2 Dimer xếp lệch nhau theo cấu trúc đôi song để tạo thành tetramer

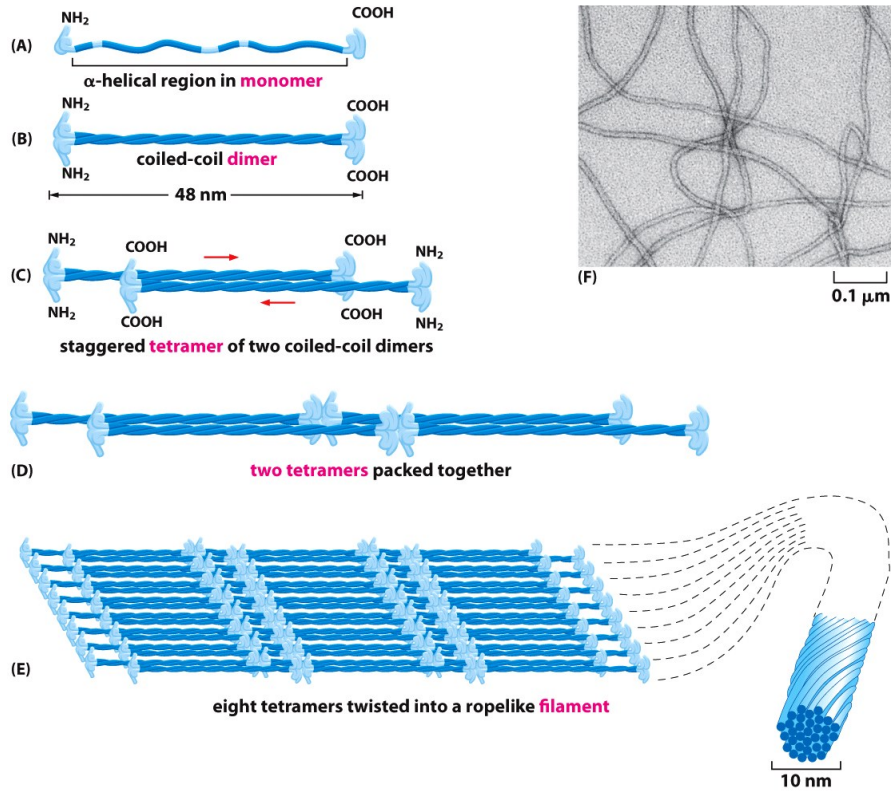


Figure 17-3 Essential Cell Biology 3/e (© Garland Science 2010)

b) Chức năng

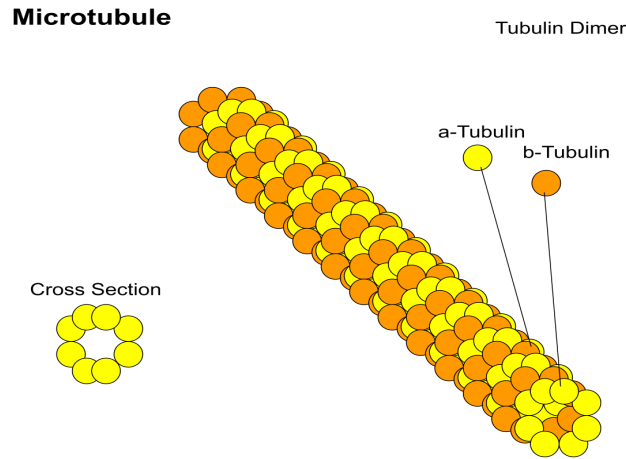
- Bảo vệ tế bào khỏi bị tổn thương trước tác động cơ học
- Neo giữ nhân và một số bào quan khác
- Hình thành các phiến lót màng nhân

3. Vi ống (Microtubulin)

a) Cấu trúc

- Mỗi tiền sợi tạo thành bởi các dimer gồm 2 tiểu phần  $\alpha$ -tubulin và  $\beta$ -tubulin (chuỗi protein khác nhau vài axit amin được tổng hợp từ gen) bởi tương tác không cộng hóa trị Van der Waals.
- $\alpha$ -tubulin liên kết với GTP nằm lọt giữa vùng nối của tiểu phần  $\alpha$  và  $\beta$  nên ko bị thủy phân,  $\beta$ -tubulin liên kết với GTP nằm trên bề mặt dimer có thể thủy phân tạo thành GDP
- Đầu gồm các tiểu phần  $\alpha$ -tubulin lộ ra của các tiền sợi là đầu (-), đầu còn lại gồm các tiểu phần  $\beta$ -tubulin lộ ra là đầu (+)
- Vi ống có cấu trúc hình ống rỗng ở giữa, chiều dài có khi đạt tới 2,5 $\mu$ m, đường kính từ 150 - 300 $\text{\AA}$ , lòng ống rộng từ 100 - 200 $\text{\AA}$ , thành ống dày 40 - 60 $\text{\AA}$ , gồm 10-15 tiền sợi (protofilament)

- Bên cạnh  $\alpha$  và  $\beta$  tubulin còn có  $\gamma$ -tubulin, bằng cách liên kết với một số protein, trở thành thành phần tạo mầm để tổng hợp vi ống mới, đồng thời neo giữ đầu vi ống (thường là ở đầu -)
- Các protein liên kết như Cep192 thu hút  $\gamma$ -TuRC đến cực trung tâm hoặc trục chính, tuy nhiên sự tạo mầm này chưa được nghiên cứu kỹ.



#### b) Chức năng

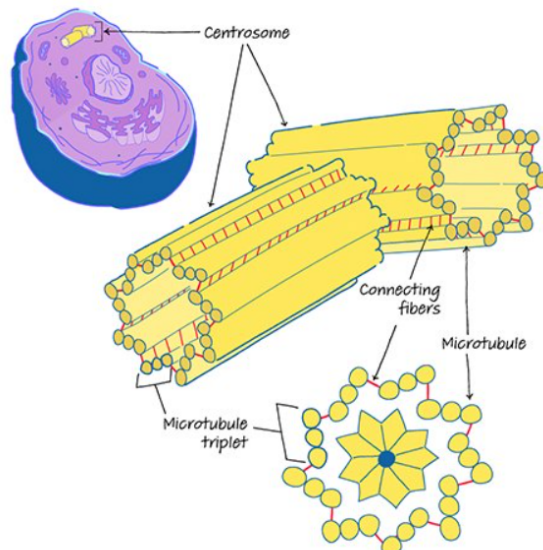
- Duy trì hình dạng tế bào
- Vận động tế bào (như lông rung hoặc lông roi)
- Chuyển động của nhiễm sắc thể trong quá trình phân chia tế bào
- Chuyển động của các bào quan

### III. Trung tử - Trung thể - Mtoc

#### 1. Trung thể - Trung tử

##### a) Cấu trúc

- Trung thể là cấu trúc MTOC (trung tâm vi ống) trong tế bào động vật.
- Gồm hai trung tử mẹ và con xếp vuông góc liên kết với nhau bằng interconnecting fibers, mỗi trung tử gồm 9 bộ 3 vi ống (ở phôi ruồi giấm chỉ có 2 ống và ở tinh trùng giun tròn chỉ có 1 ống)
- Xung quanh trung tử là thành phần các protein đang được nghiên cứu kỹ lưỡng



b) Chức năng

***Hoạt động của trung thể trong nguyên phân:***

- Kì đầu của quá trình, hình thành sao nguyên phân tiến về 2 cực của tế bào nhờ có hoạt động của protein lưỡng cực kinesin-5, các vi ống đang trộn lẫn cũng tách nhau ra
- Các vi ống từ hai cực bắt đầu lắp ráp nhanh chóng, tìm kiếm ngẫu nhiên khoảng trống trong tế bào chất bắt lấy vùng gắn thoi của NST
- Kì sau được kích hoạt bởi phức hệ APC/C, phức hệ này hoạt hóa dẫn đến phá hủy cohesin gắn giữa 2 cromatit làm tách chúng ra
- Ngoài ra, một số vi ống tự do (không liên kết với NST) liên kết với nhau gián tiếp qua các protein sau khi phân chia vật chất di truyền thì làm thêm nhiệm vụ phân chia các bào quan, chất tế bào đến tế bào mới

**2. MTOC (MicroTubule Organization Center)**

Thực vật và nấm không có trung thể, trung tử như động vật nên chúng sử dụng cấu trúc MTOC để điều khiển, điều phối các vi ống, được quản lý bởi vỏ nhân trong suốt quá trình nguyên phân. Nấm men sử dụng cấu trúc SPB (Spindle pole body) để làm nhiệm vụ này.

Có nhiều cơ chế hình thành hệ thống thoi vô sắc, tùy thuộc vào loài và vào loại tế bào. Hầu hết các tế bào động vật đều hình thành hệ thống thoi vô sắc dựa vào trung thể và các protein thuộc họ MTOC. Ở tế bào đã biệt hóa, hoạt tính MTOC ở trung thể bị mất đi, được cho là có thể được thúc đẩy nhiều quá trình, trong phiên mã, nổi RNA, biệt hóa protein tại trung thể và những sửa đổi sau dịch mã làm thay đổi khả năng tạo mầm hoặc neo các vi ống của trung thể. Tuy nhiên, hầu hết các dữ liệu hiện tại cho thấy rằng biệt hóa protein trung tâm là hình thức điều chỉnh chủ yếu.