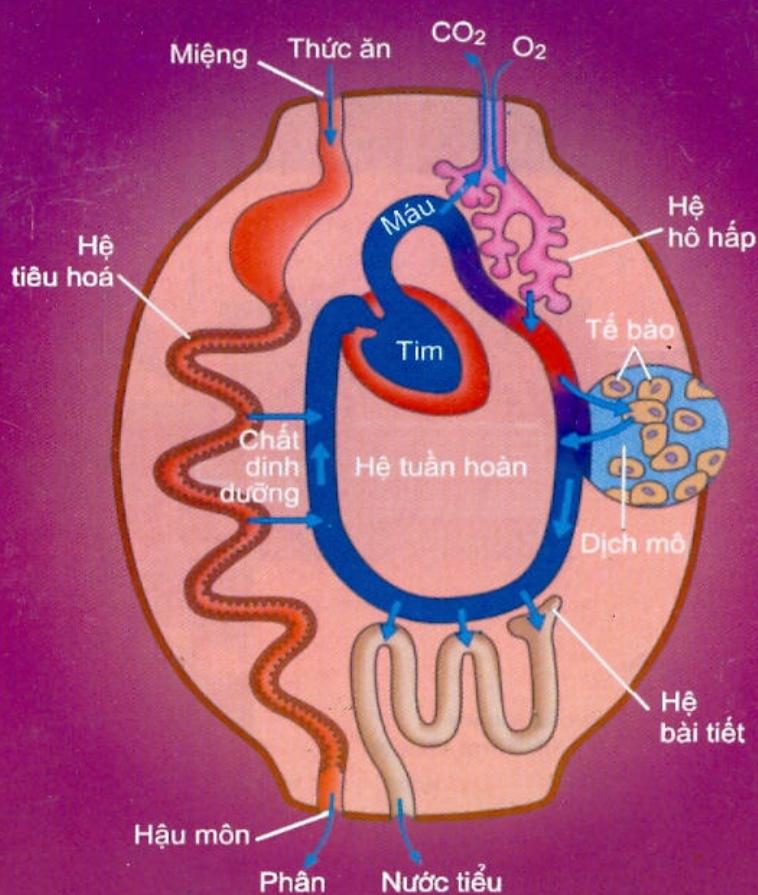


SINH LÝ HỌC

và NGƯỜI ĐỘNG VẬT



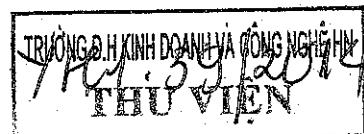
THƯ VIỆN
HUBT
NHA XUẤT BẢN GIÁO DỤC VIỆT NAM
TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

PGS. TS. NGUYỄN NHƯ HIỀN
ThS. NGUYỄN HỒNG HẠNH

SINH LÝ HỌC NGƯỜI VÀ ĐỘNG VẬT

(Dùng cho sinh viên Cao đẳng, Đại học chuyên ngành Sinh học,
Công nghệ Sinh học và Giáo viên Sinh học Trung học phổ thông)

(Tái bản lần thứ hai)



**Công ty Cổ phần sách Đại học - Đạу nghề – Nhà xuất bản Giáo dục Việt Nam
giữ quyền công bố tác phẩm.**

04 – 2009/CXB/474 – 2117/GD

Mã số : 7K719y9 – DAI



ĐỜI NÓI ĐẦU

Sinh lý học Người và Động vật là chuyên ngành về khoa học sự sống nghiên cứu hoạt động chức năng của cơ thể động vật và con người ở mức độ tế bào, mô, cơ quan, hệ cơ quan và toàn bộ cơ thể. Cơ thể sinh vật là một thể thống nhất, vì vậy nghiên cứu chức năng luôn liên hệ đến cấu trúc từ mức độ phân tử, tế bào, mô, cơ quan và hệ cơ quan trong mỗi tương quan theo cấp bậc lệ thuộc nhau. Cấu trúc của cơ thể cũng như các hoạt động chức năng của chúng luôn liên hệ mật thiết với các điều kiện của môi trường và được hình thành trong quá trình tiến hoá lâu dài của sự sống. Cũng vì vậy ngày nay môn học Sinh lý động vật còn có tên gọi là Sinh học chức năng động vật (Animal function Biology).

Sinh học hiện đại đã chứng minh rằng tế bào là đơn vị tổ chức cơ bản của cơ thể sống về mặt cấu trúc và chức năng, vì vậy để hiểu được hoạt động chức năng của cơ thể cần thiết phải nghiên cứu sinh lý tế bào. Cách đây trên 100 năm, nhà Sinh lý học Nga V. Timiriazev đã từng phát biểu: Sinh lý cơ thể thực chất là Sinh lý tế bào. Vì vậy cần thiết phải có hiểu biết về sinh lý tế bào trước khi nghiên cứu sinh lý các hệ cơ quan của cơ thể.

Sách có thể dùng làm tài liệu học tập cho sinh viên các Trường Cao đẳng và Đại học, đồng thời có thể dùng làm tài liệu tham khảo cho các giáo viên và học sinh Trung học phổ thông về kiến thức sinh học tế bào và sinh học cơ thể được dạy ở lớp 10 và lớp 11.

Cuốn sách có thể còn nhiều thiếu sót, tác giả mong nhận được ý kiến đóng góp của độc giả để hoàn thiện hơn trong những lần tái bản. Mọi ý kiến đóng góp xin gửi về: Công ty Cổ phần Sách Đại học – Dạy nghề, Nhà Xuất bản Giáo dục, 25 Hàn Thuyên, Hà Nội.



CÁC TÁC GIẢ

MỤC LỤC

Lời nói đầu 3

Phân một: SINH LÝ TẾ BÀO

Chương 1: Chuyển hoá vật chất và năng lượng của tế bào	7
I– Sự sử dụng năng lượng của tế bào	7
II– Chuyển hoá vật chất trong tế bào	10
III– Hô hấp tế bào. Phân giải glucozơ	21
IV– Phân giải lipit, protein và axit nucleic	27
Câu hỏi ôn tập	28

Chương 2: Màng sinh chất.

Trao đổi chất và trao đổi thông tin qua màng	29
I– Khái niệm về màng sinh chất	29
II– Mô hình phân tử của màng sinh chất	30
III– Vận chuyển vật chất qua màng	33
IV– Trao đổi thông tin qua màng	40
Câu hỏi ôn tập	44

Chương 3: Chu kỳ tế bào và sinh sản tế bào 45 |

I– Các thời kỳ của chu kỳ tế bào	45
II– Sự điều chỉnh chu kỳ tế bào	48
III– Phân bào nguyên nhiễm	61
IV– Phân bào giảm nhiễm	66
V– Khác biệt phân bào giảm nhiễm và phân bào nguyên nhiễm	72
Câu hỏi ôn tập	72

Phân hai: DINH DƯỠNG VÀ TIÊU HOÁ

Chương 4: Dinh dưỡng	73
I– Phương thức dinh dưỡng	73
II– Sự trao đổi chất và năng lượng trong cơ thể	79
III– Bệnh và sai lệch trong trao đổi chất	83
Câu hỏi ôn tập	85

Chương 5: Hệ tiêu hoá 86 |

I– Hệ cơ quan tiêu hoá và hoạt động của cơ quan tiêu hoá	86
II– Hệ tiêu hoá ở người	90
III– Tiến hoá thích nghi của hệ tiêu hoá ở động vật ăn cỏ	95
IV– Sai lệch và bệnh tiêu hoá	98
Câu hỏi ôn tập	100



Phần ba: TRAO ĐỔI KHÍ VÀ VẬN CHUYỂN CHẤT

<i>Chương 6: Trao đổi khí và vận chuyển khí</i>	101
I– Hô hấp tế bào và trao đổi khí	101
II– Cơ quan hô hấp	104
III– Sự vận chuyển O ₂ và CO ₂ trong cơ thể	109
IV– Các bệnh liên quan đến phổi	113
Câu hỏi ôn tập	113

<i>Chương 7: Sự vận chuyển chất trong cơ thể. Hệ tuần hoàn</i>	114
I– Hệ tuần hoàn phản ánh chung loại phát sinh	114
II– Hoạt động của các cơ quan tuần hoàn	119
III– Máu và chức năng của máu	128
IV– Bệnh và sai lệch về máu	136
V– Bệnh và sai lệch về tim mạch	138
Câu hỏi ôn tập	140

Phần bốn: NỘI CÂN BẰNG VÀ BÀI TIẾT

<i>Chương 8: Nội cân bằng</i>	141
I– Khái niệm và ý nghĩa của nội cân bằng	141
II– Thải loại các chất dư thừa chứa nitơ	146
III– Vai trò của hệ đệm trong điều hòa pH của nội môi	149
IV– Vai trò của gan trong sự chuyển hóa các chất.....	150
Câu hỏi ôn tập	151

<i>Chương 9: Hệ bài tiết</i>	152
I– Các chất thải và cơ quan bài tiết	152
II– Các cơ quan bài tiết	153
III– Bệnh và sai lệch ở hệ tiết niệu	162
Câu hỏi ôn tập	164

Phần năm: CẢM ỨNG Ở ĐỘNG VẬT

<i>Chương 10: Cảm ứng vận động. Hệ xương – cơ</i>	165
I– Hệ xương	166
II– Hệ cơ	167
III– Sai lệch và bệnh về xương và cơ	178
Câu hỏi ôn tập	180

<i>Chương 11: Đáp ứng Bảo vệ chống bệnh tật</i>	181
I– Các nguyên nhân bệnh	181
II– Đáp ứng bảo vệ của cơ thể	183
III– Hệ miễn dịch của cơ thể	185
IV– Các phản ứng miễn dịch không đặc hiệu	187
V– Các phản ứng miễn dịch đặc hiệu	188
Câu hỏi ôn tập	190



<i>Chương 12: Điều chỉnh bằng thể dịch. Hệ nội tiết</i>	191
I– Hệ nội tiết (endocrine system).....	191
II– Bệnh và sai lệch về hệ nội tiết	195
Câu hỏi ôn tập	198
<i>Chương 13: Thu nhận thông tin. Hệ cơ quan cảm giác</i>	199
I– Cơ quan cảm giác.....	199
II– Bệnh và sai lệch về mắt và tai.....	207
Câu hỏi ôn tập	207
<i>Chương 14: Điều chỉnh bằng thần kinh. Hệ thần kinh</i>	208
I– Đại cương về hệ thần kinh. Tiến hoá của hệ thần kinh ở động vật.....	208
II– Cơ sở tế bào của hệ thần kinh. Nơron và xinap	209
III– Xung thần kinh và dẫn truyền xung thần kinh	211
IV– Thần kinh trung ương.....	222
V– Thần kinh ngoại biên.....	234
VI– Bệnh và sai lệch của tuỷ sống và não	238
Câu hỏi ôn tập	241
<i>Chương 15: Tập tính động vật</i>	242
I– Tập tính là gì? Các loại tập tính	242
II– Một số tập tính ở động vật và người.....	242
III– Cơ sở thần kinh của tập tính	246
Câu hỏi ôn tập	247
Phần sáu: SINH SẢN, SINH TRƯỞNG VÀ PHÁT TRIỂN	
<i>Chương 16: Hệ sinh sản</i>	248
I– Hai phương thức sinh sản.....	248
II– Các đặc điểm sinh dục thứ phát	255
III– Hệ cơ quan sinh dục	258
IV– Sự thụ tinh, phát triển phôi thai, sự sinh đẻ	267
V– Sai lệch và bệnh quái thai	277
Câu hỏi ôn tập	279
<i>Chương 17: Sinh trưởng và phát triển ở động vật</i>	280
I– Mối quan hệ giữa sinh trưởng và phát triển ở động vật.....	280
II– Sự sinh trưởng và phát triển không qua biến thái	283
III– Sự sinh trưởng và phát triển qua biến thái	285
IV– Ảnh hưởng của các yếu tố bên trong.....	285
V– Ảnh hưởng của các yếu tố bên ngoài	290
VI– Khả năng điều khiển sự sinh trưởng và phát triển ở động vật và người	291
Câu hỏi ôn tập	292
Tài liệu tham khảo	294



SINH LÝ TẾ BÀO

PHẦN
MỘT

Chương 1

CHUYỂN HOÁ VẬT CHẤT VÀ NĂNG LƯỢNG CỦA TẾ BÀO

Tế bào sống cũng như cơ thể sống muốn tồn tại và phát triển cần tiêu thụ năng lượng. Tế bào tuân theo quy luật bảo tồn năng lượng, nghĩa là tế bào không tự tạo ra năng lượng cũng không làm mất năng lượng mà tế bào chỉ chuyển hoá năng lượng từ dạng này sang dạng khác mà thôi. Tế bào được xem như cỗ máy chuyển hoá năng lượng vạn năng. Ví dụ, tế bào cây xanh có thể chuyển hoá quang năng thành năng lượng hoá học tích trong các phân tử hữu cơ. Tế bào động vật có thể chuyển hoá hoá năng trong thành công năng (vận động cơ), thành điện năng (dẫn truyền thần kinh), tế bào vi khuẩn có thể chuyển hoá hoá năng thành quang năng (phát huỳnh quang).

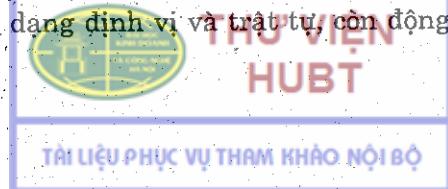
I – SỰ SỬ DỤNG NĂNG LƯỢNG CỦA TẾ BÀO

1. Năng lượng là gì?

Khi chúng ta nâng một hòn đá lên cao là chúng ta đã thực hiện một công, và chúng ta phải tiêu thụ năng lượng. Như vậy năng lượng được định nghĩa như là khả năng hoàn thành một công. Công là lực tạo nên chuyển động một đối tượng chống lại lực đối lập. Chúng ta nâng được hòn đá là nhờ lực cơ chống lại lực trọng trường.

2. Các dạng năng lượng

Người ta phân biệt hai dạng năng lượng: *thể năng* và *động năng*. Thể năng là năng lượng ở dạng định vị và trật tự, còn động năng là dạng năng

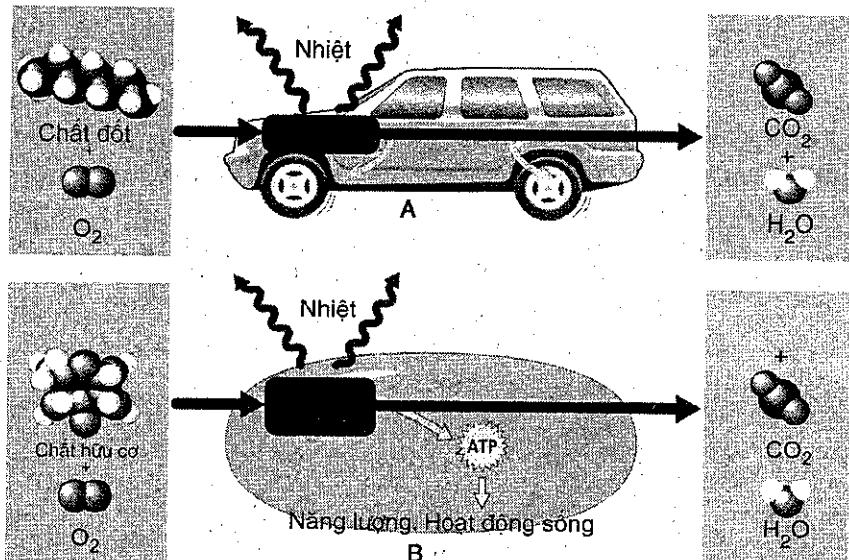


lượng vận động. Khi vận động viên trượt tuyết leo bộ lên đỉnh núi anh ta đã biến nồng lượng tích trong chất dinh dưỡng (thể năng) thành nồng lượng vận động cơ bắp (động năng), nồng lượng này không mất đi khi anh ta lên đến đỉnh núi mà lại chuyển thành thể năng và khi anh ta buông mình trượt xuống núi, thể năng lại biến thành nồng lượng vận động tức là động năng.

Chúng ta so sánh hoạt động của chiếc ôtô với hoạt động của tế bào theo sơ đồ ở hình 1.1 sẽ thấy điểm giống nhau và khác nhau trong việc chuyển hóa nồng lượng và sử dụng nồng lượng trong chiếc ôtô và trong tế bào.

– Điểm giống nhau: Đối với ôtô cũng như đối với tế bào, nhiên liệu đều được oxy hóa để cung cấp nồng lượng cho hoạt động của ôtô (nổ máy chạy ôtô), của tế bào (ví dụ co cơ), đồng thời sinh nhiệt và sản phẩm cuối cùng đều là H_2O và CO_2 .

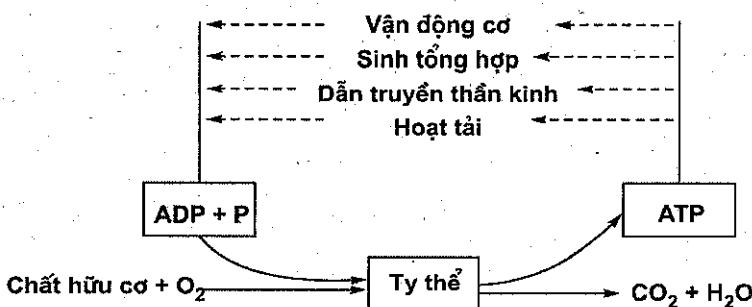
– Điểm khác nhau: Quá trình đốt cháy trong ôtô chỉ xảy ra một phản ứng, số nhiệt sản ra rất lớn ($>100^\circ C$, sờ vào máy sẽ bị bỏng) và hiệu suất sinh công chỉ đạt tối đa 25%; trong khi đó đối với tế bào, sự hô hấp bao gồm nhiều phản ứng kế tiếp, nồng lượng được trích ra từ từng phần và được tích vào ATP để sử dụng. Chính vì vậy mà tế bào không bị đốt cháy (chỉ giữ ở nhiệt độ $37^\circ C$) và đạt hiệu suất chuyển hóa nồng lượng rất cao, 40%.



Hình 1.1. Sơ đồ chuyển hóa năng lượng trong xe ôtô (A) và trong tế bào (B)

Các chất hữu cơ tích thể năng (dạng hóa năng) và khi chúng bị phân giải qua quá trình hô hấp tế bào, năng lượng được giải phóng và được sử dụng để thực hiện các chức năng sống như co cơ, dẫn truyền thần kinh, hoạt tải, tổng hợp chất,... Như trên sơ đồ hình 1.1.B và hình 1.2, ta thấy

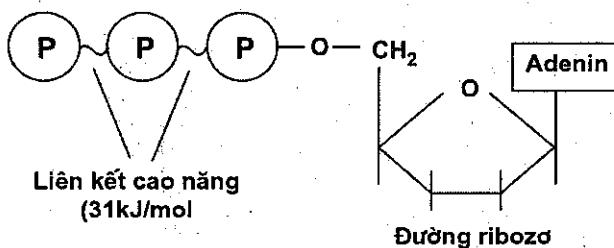
năng lượng được giải phóng không được dùng ngay mà phải tích vào trong phân tử ATP rồi mới được dùng. ATP là chất tích luỹ năng lượng phổ biến nhất để tế bào có thể sử dụng ngay. Người ta nói ATP là *đồng tiền năng lượng* của tế bào với ý nghĩa ATP là dạng năng lượng được tiêu dùng ngay hằng ngày như tiền tệ vậy.



Hình 1.2. Sơ đồ chuyển hóa năng lượng và sử dụng năng lượng của tế bào

3. Cấu trúc của ATP

ATP là tên viết tắt của hợp chất hữu cơ *adenozintriphosphat* là chất được cấu tạo gồm bazơ adenin, đường ribozơ và ba nhóm phosphat (hình 1.3). Liên kết phosphat thứ hai và thứ ba là phần tích luỹ năng lượng và khi các nhóm phosphat này bị tách ra, năng lượng sẽ được giải phóng.

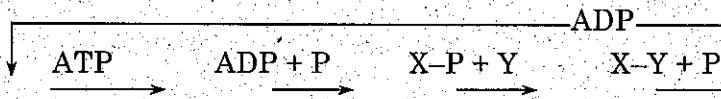


Hình 1.3. Cấu trúc hóa học của ATP

4. Chu kỳ chuyển hóa ATP – ADP – ATP

Khi tế bào sử dụng ATP như là chất cung cấp năng lượng thì ATP bị phân giải nhờ enzym thành ADP và P, nhóm phosphat không mất đi mà sẽ liên kết với chất thực hiện chức năng (ví dụ protein hoạt tải, protein co cơ, hoặc chất tham gia phản ứng là chất X ở sơ đồ hình 1.4) và khi hoạt động chức năng đã được hoàn thành thì nhóm phosphat lại liên kết với ADP để tạo thành ATP nhờ nguồn năng lượng tạo ra từ các phản ứng giải phóng năng lượng.





Hình 1.4. Sơ đồ chu kỳ chuyển hóa ATP \leftrightarrow ADP

II- CHUYỂN HOÁ VẬT CHẤT TRONG TẾ BÀO

Sự chuyển hóa vật chất trong tế bào bao gồm tất cả các phản ứng diễn ra trong tế bào và cơ thể sống. Các phản ứng này bao gồm hai quá trình: đồng hoá và dị hoá.

1. Đồng hoá và dị hoá

a) Quá trình đồng hoá

Quá trình đồng hoá là quá trình tổng hợp các chất phức tạp từ những chất đơn giản để tạo thành những chất hữu cơ đặc trưng, ví dụ: tổng hợp tinh bột từ glucozơ, tổng hợp protein từ các axit amin, tổng hợp axit nucleic từ các nucleotit,... Các chất hữu cơ được tổng hợp đều tích luỹ thể năng cần cho các quá trình sống.

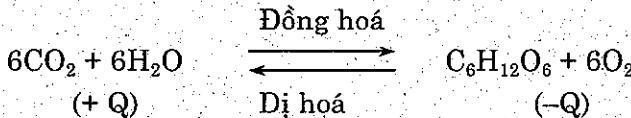
b) Quá trình dị hoá

Quá trình dị hoá là quá trình phân giải các chất phức tạp thành các chất đơn giản hơn và khi đó các liên kết hoá học bị phá vỡ, thể năng chuyển thành động năng, ví dụ, tinh bột phân giải thành glucozơ, protein phân giải thành axit amin, axit nucleic phân giải thành nucleotit.

c) Mối tương quan giữa đồng hoá và dị hoá

Hai quá trình đồng hoá và dị hoá là ngược nhau và mâu thuẫn nhưng thống nhất.

Sơ đồ sau chỉ ra điểm mâu thuẫn nhưng thống nhất giữa đồng hoá và dị hoá.

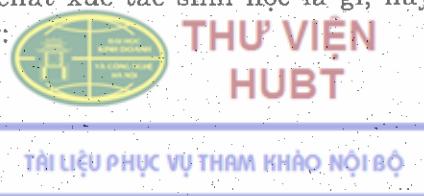


Để các quá trình đồng hoá và dị hoá có thể xảy ra trong tế bào sống thì cần thiết phải có sự tham gia của các chất xúc tác sinh học là các enzym.

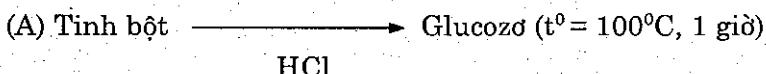
2. Enzym. Chất xúc tác sinh học

a) Khái niệm về chất xúc tác sinh học

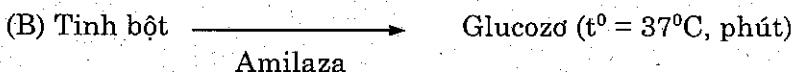
Để hiểu được chất xúc tác sinh học là gì, hãy xem xét và so sánh 2 hiện tượng sau đây:



– Trong bình cầu đựng 200ml hồ tinh bột ta cho thêm 5ml HCl và đun sôi trong 1 giờ. Tinh bột đã bị phân giải thành glucozơ (A):



– Khi ta nhai cơm (tinh bột) dưới tác động của enzym amilaza, tinh bột cũng biến đổi thành glucozơ nhưng chỉ trong vài phút:



HCl và amilaza đều là chất xúc tác. Chúng đều có tác dụng xúc tác cho phản ứng phân giải tinh bột thành các phân tử glucozơ. HCl là chất axit vô cơ đóng vai trò là chất xúc tác cho phản ứng phân giải tinh bột trong điều kiện nhiệt độ 100°C với thời gian 1 giờ.

Amilaza là chất hữu cơ có bản chất là protein do cơ thể sống tiết ra có tác dụng xúc tác cho phản ứng phân giải tinh bột ở nhiệt độ 37°C chỉ trong thời gian 1 phút. Amilaza được gọi là chất xúc tác sinh học hay là *enzym*.

Như vậy enzym là chất xúc tác sinh học có bản chất là protein do tế bào sinh ra có tác động xúc tác các phản ứng xảy ra nhanh trong các điều kiện sinh lý bình thường của cơ thể sống và bản thân enzym không thay đổi khi phản ứng hoàn thành.

Thuật ngữ *enzym* được nhà sinh lý học người Đức Vilgelm Kuner đặt tên vào năm 1878 là xuất xứ từ tiếng Hy Lạp – *enzyme* (*en* – là ở trong, *zime* – là nấm men), bởi vì enzym là chất xúc tác sinh học đầu tiên được nghiên cứu ở Nấm men, do tế bào Nấm men tiết ra có tác dụng tạo nên sự lên men (lên men rượu) và lúc đầu được gọi là *chất men* (*fermen* – từ thuật ngữ *fermentation* – là sự lên men). Ngày nay trong nhiều tài liệu vẫn gọi enzym là fermen.

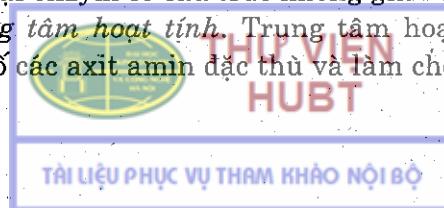
b) Bản chất và cấu trúc của enzym

– Bản chất hoá học của enzym:

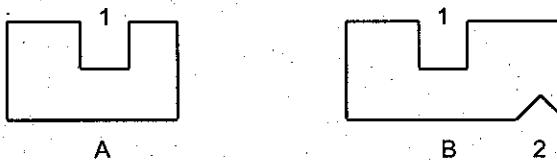
Enzym là hợp chất hữu cơ phức tạp có bản chất hoá học thuộc protein được tổng hợp trong tế bào và có vai trò xúc tác các phản ứng hoá học xảy ra nhanh trong điều kiện sinh lý bình thường của cơ thể mà bản thân enzym không thay đổi thành phần khi tham gia phản ứng. Do đó enzym có thể được quay vòng sử dụng nhiều lần.

– Cấu trúc của enzym:

+ Enzym là protein nên có cấu trúc phức tạp, đặc biệt là cấu trúc hình thù không gian. Mỗi loại enzym có cấu trúc không gian đặc thù, đặc biệt là vùng được gọi là *trung tâm hoạt tính*. Trung tâm hoạt tính của enzym được cấu tạo bởi một số các axit amin đặc thù và làm cho trung tâm có thù



hình không gian đặc thù phù hợp với cấu trúc của cơ chất mà enzym xúc tác. (Hình 1.5.A).



Hình 1.5. Sơ đồ cấu trúc không gian của enzym

- A. Enzym với trung tâm hoạt tính (1)
- B. Enzym với trung tâm hoạt tính (1) và trung tâm điều chỉnh (2)

+ Hình thù không gian của trung tâm hoạt tính có thể bị thay đổi, ví dụ, bị đột biến và sẽ dẫn đến làm thay đổi chức năng của enzym.

+ Nhiều enzym, ngoài trung tâm hoạt tính còn có thêm trung tâm phụ được gọi là *trung tâm điều chỉnh*, có tác dụng điều chỉnh hình thù của trung tâm hoạt tính (hình 1.5B).

Đối với một số enzym, ngoài thành phần protein còn có một số chất khác tham gia. Các chất đó được gọi là *coenzym*, ví dụ một số ion, một số vitamin.

c) *Apoenzyme* và *coenzym*

Nhiều enzym ngoài thành phần protein còn có thêm thành phần khác không phải là protein. Thành phần protein của enzym được gọi là *apoenzyme*, còn thành phần không phải protein được gọi là *cofactor*. Cofactor thường liên kết cố định hoặc tạm thời với trung tâm hoạt tính của enzym và cần thiết cho hoạt động xúc tác của enzym. Chất cofactor có thể là chất vô cơ và thường là các ion kim loại như sắt, đồng, kẽm, niken, magiê, mangan,... Chất cofactor có thể là chất hữu cơ, thường là các vitamin. Trường hợp này chất cofactor được gọi là *coenzym*. Các cofactor rất cần thiết cho hoạt động của enzym vì vậy trong thành phần dinh dưỡng của cây trồng, vật nuôi và con người cần phải có đủ các nguyên tố vi lượng và vitamin.

d) *Phân loại enzym*

– Tên gọi enzym:

+ Người ta thường gọi enzym theo phản ứng mà chúng xúc tác hoặc theo cơ chất mà chúng tác động và thêm vào đuôi *aza*, ví dụ, các enzym xúc tác phản ứng thuỷ phân (có sự tham gia của nước) là *enzym thuỷ phân* (*hydrolaza*); hoặc theo cơ chất mà chúng tác động, ví dụ, *xenlulaza* phân giải xenlulozơ, *lipaza* phân giải lipit, *proteaza* phân giải protein.

+ Ngoại lệ, nhiều enzym vẫn được gọi theo tên người ta đã đặt cho chúng khi mới phát hiện, ví dụ pepsin (enzym phân giải protein trong dạ dày).



THƯ VIỆN
HUBT

– Phân loại enzym:

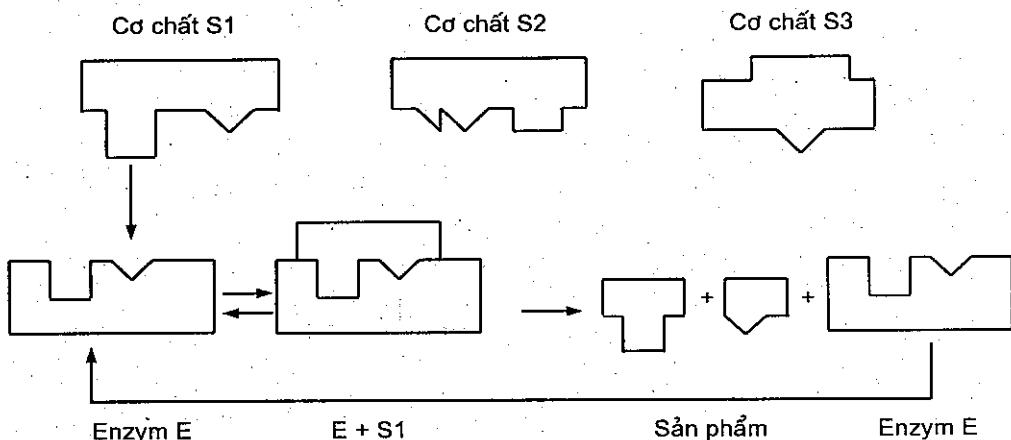
Người ta cũng căn cứ vào phản ứng hóa học và cơ chất mà enzym xúc tác để phân loại enzym. Tuy vậy càng ngày càng có nhiều loại enzym được phát hiện cho nên sự đặt tên và phân loại enzym khá tùy tiện. Bảng sau đây chỉ ra cách phân loại enzym đã được công ước quốc tế công nhận:

Loại enzym	Loại phản ứng được xúc tác
Oxireductaza	Xúc tác các phản ứng oxy hóa – khử, nghĩa là chúng vận chuyển các nguyên tử hydro hoặc điện tử từ cơ chất của chúng sang các phân tử nhận.
Transferaza	Xúc tác sự vận chuyển các nhóm nhỏ các nguyên tử từ cơ chất này sang cơ chất khác.
Hydrolaza	Tác động làm đứt gãy các liên kết hóa học bằng thuỷ phân.
Liaza	Xúc tác sự nối thêm một nhóm mới vào cơ chất bằng cách làm gãy nối đôi. Ngược lại chúng cũng có thể xúc tác tạo nối đôi.
Isomeraza	Xúc tác sự tái phân bố các nguyên tử trong cơ chất, nghĩa là làm biến đổi đồng phân này thành đồng phân khác (cần có nước).
Ligaza	Xúc tác tạo liên kết hóa học mới có sử dụng năng lượng từ ATP. Ligaza xúc tác sự tổng hợp nên các cacbohydrat, protein và các đại phân tử khác.

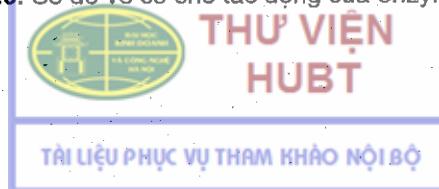
e) *Hoạt động của enzym*

– Cơ chế tác động của enzym:

Sơ đồ ở hình 1.6 thể hiện cơ chế tác động của enzym (E) đối với cơ chất (S1). Tại sao enzym E không có tác động đối với các cơ chất S2 và S3 mà chỉ có tác động đối với cơ chất S1?



Hình 1.6. Sơ đồ về cơ chế tác động của enzym



Enzym có vai trò giảm năng lượng hoạt hoá của phản ứng hóa học bằng cách tạo ra các phản ứng trung gian. Như ở sơ đồ hình 1.6 ta thấy enzym E liên kết với cơ chất S1 tạo thành phức hệ E+S1 theo kiểu phù hợp thù hình như chìa khoá và ổ khoá và sau khi phản ứng được hoàn thành enzym được giải phóng không thay đổi và có thể tiếp tục tham gia phản ứng.

- Sự phù hợp thù hình:

+ Mỗi enzym có thù hình không gian đặc thù (vùng *trung tâm hoạt tính*) phù hợp với cấu trúc cơ chất mà nó xúc tác. Hiện tượng xảy ra theo 3 bước: (1) cơ chất được liên kết với trung tâm hoạt tính của enzym bằng liên kết ion yếu tạo nên phức hệ *enzym – cơ chất* ($E + S$), (2) sản phẩm của phản ứng được hình thành, (3) enzym được giải phóng và có thể được sử dụng lại.

+ Đối với một số enzym, ngoài trung tâm hoạt tính còn có vùng đặc trưng khác được gọi là *trung tâm điều chỉnh*, trung tâm điều chỉnh liên kết với trung tâm hoạt tính và làm cho trung tâm hoạt tính biến đổi thù hình phù hợp với cơ chất.

+ Đối với các enzym có cofactor thì chỉ khi cofactor liên kết với enzym thì thù hình của enzym mới phù hợp với cơ chất. Bằng cách sử dụng cofactor và trung tâm điều chỉnh khiến cho hoạt động của enzym được điều hòa linh hoạt, đáp ứng mọi tình huống của tế bào.

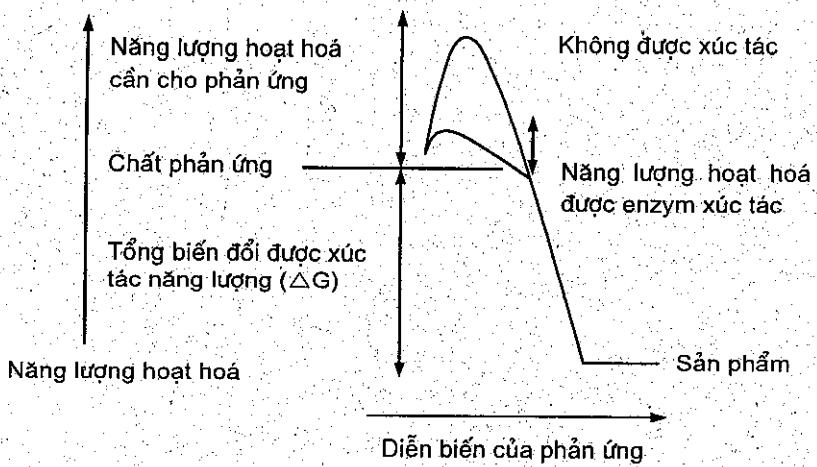
- Giảm năng lượng hoạt hoá:

Enzym có thể hoạt động được trong điều kiện nhiệt độ thấp của tế bào là vì enzym đã tác động làm giảm năng lượng hoạt hoá của phản ứng. Trong bất kỳ phản ứng hóa học nào, các phân tử tham gia phản ứng phải nhận được một số năng lượng từ xung quanh trước khi phản ứng có thể xảy ra. Năng lượng này được gọi là *năng lượng hoạt hoá*. Nhiều phản ứng có thể xảy ra trong điều kiện nhiệt độ bình thường vì năng lượng cần thiết luôn có đủ. Tuy nhiên trong nhiều trường hợp khác, năng lượng hoạt hoá là “lực cản” làm phản ứng chậm lại hoặc bị ngừng. Có thể vượt qua lực cản này bằng cách tăng nhiệt độ và áp suất để tăng tốc sự vận động của các phân tử tham gia phản ứng, và như thế làm tăng năng lượng động học của chúng và làm chúng dễ va chạm vào nhau. Phản ứng cũng được tăng tốc nếu có enzym. Bằng cách liên kết với cơ chất và làm thay đổi hình dạng của chúng, enzym làm giảm năng lượng cần thiết cho phản ứng, tức là làm giảm năng lượng hoạt hoá của phản ứng, tạo điều kiện cho phản ứng xảy ra trong điều kiện nhiệt độ và áp suất bình thường của cơ thể sống (hình 1.7).



THƯ VIỆN
HUST

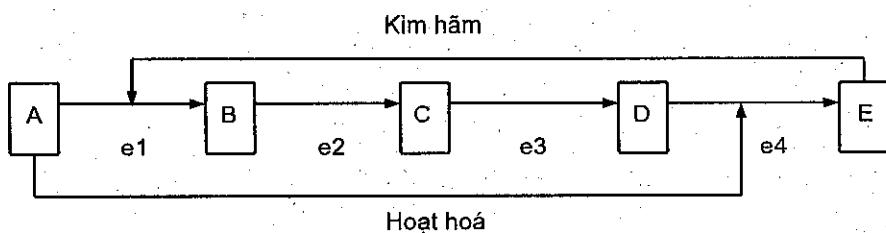
TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ



Hình 1.7. Năng lượng hoạt hoá và hoạt động xúc tác của enzym

f) Sự điều hoà hoạt động của enzym

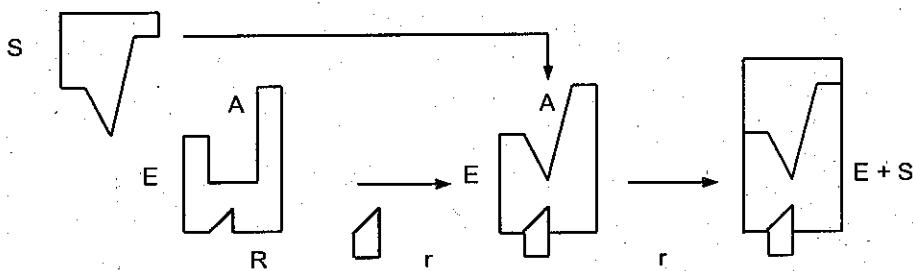
- Hoạt động của enzym được điều hoà bằng nhiều cơ chế:
 - Sự định khu và phân bố hoạt động của enzym:
 - Mỗi loại enzym có tác động đặc thù cho mỗi loại cơ chất và mỗi loại phản ứng vì vậy chúng cần được định khu và phân bố hoạt động đúng chỗ. Các enzym hoạt động ngoại bào, ví dụ, *pepsin* (phân giải protein) hoạt động trong dạ dày, nhưng chúng lại được sản sinh ra trong tế bào, do đó chúng có thể phá hủy tế bào. May mắn là tế bào sản sinh ra chúng ở dạng tiền enzym là *pepsinogen* không có hoạt tính và chỉ khi được tiết vào dạ dày nơi có độ pH axit thì chúng mới biến thành *pepsin* ở dạng hoạt tính.
 - Trong tế bào, nhiều enzym được phân vùng hoạt động bằng cách định khu bao gói lại. Ví dụ, rõ nhất là các enzym thuỷ phân được bao gói trong lizoxom. Nếu màng lizoxom bị hỏng, các enzym được giải phóng ra tế bào chất, chúng sẽ phân hủy toàn bộ tế bào (trường hợp tự tiêu hoặc bệnh lý).
 - Nhiều enzym hoạt động kèm nhau theo dây chuyền được sắp xếp trật tự trên các màng nội bào. Ví dụ, rõ nhất là các hệ enzym của ty thể và lục lạp.
 - Điều hoà hoạt động theo mối liên hệ ngược:
 - Nhiều hệ enzym hoạt động phối hợp theo kiểu dây chuyền nối tiếp nhau. Các sản phẩm trung gian hoặc sản phẩm cuối cùng của dây chuyền sẽ là nhân tố hoạt hoá, hoặc kìm hãm các enzym của phản ứng trước đó, hoặc sau đó của dây chuyền. Kiểu điều hoà hoạt động như thế được gọi là điều hoà theo mối liên hệ ngược (hình 1.8).



Hình 1.8. Điều hoà hoạt động của enzym theo cơ chế mối liên hệ ngược.
A. Cơ chất ban đầu; E. Sản phẩm cuối cùng; B. C. D. Sản phẩm trung gian;
e1, e2, e3, e4: các enzym

– Điều hoà dị hình không gian (allosteric):

Như chúng ta đã biết, muốn cho enzym hoạt động thì điều cần thiết là enzym phải có hình thù của trung tâm hoạt tính phù hợp với cấu hình của cơ chất mà nó xúc tác. Bằng cách điều chỉnh hình thù trung tâm hoạt tính của mình enzym có thể ở trạng thái hoạt động hoặc bất hoạt. Cơ chế điều hoà bằng cách như vậy được gọi là điều hoà *dị hình không gian*. Thường thì trung tâm hoạt tính được điều chỉnh thay đổi hình thù thông qua trung tâm điều chỉnh hay còn được gọi là trung tâm điều hoà dị hình (allosteric) bằng cách liên kết với các nhân tố điều chỉnh (hình 1.9).



Hình 1.9. Điều hoà hoạt tính enzym theo cơ chế dị hình không gian
S. Cơ chất; E. Enzym; A. Trung tâm hoạt tính; R. Trung tâm điều chỉnh; r. Chất điều
chỉnh; E + S. Phức hệ enzym – cơ chất

g) Tính chất và vai trò của enzym

– Tính chất của enzym:

+ Hoạt tính mạnh:

So sánh hoạt tính xúc tác của enzym *catalaza* với hoạt tính xúc tác của sắt khi xúc tác phân giải H_2O_2 để thấy rõ hoạt tính mạnh của enzym so với chất xúc tác vô cơ. Một phân tử catalaza chỉ cần một giây đã phân giải được một lượng H_2O_2 mà một phân tử sắt phải phân giải trong thời gian 300 năm.

Hoạt tính mạnh của enzym thường được biểu hiện bằng số *vòng quay*



**THƯ VIỆN
HUBT**

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

(turnover number), tức là số phân tử cơ chất được chuyển hóa trong thời gian 1 giây bởi 1 phân tử enzym (bảng 1.1). Ví dụ, số vòng quay của enzym *cacbonic anhydrazo* là 4×10^5 , có nghĩa là mỗi phân tử enzym có khả năng chuyển hóa 400.000 phân tử CO_2 và H_2O thành H_2CO_3 trong 1 giây. Enzym *cacbonic anhydrazo* đóng vai trò quan trọng trong sự loại trừ CO_2 , là sản phẩm độc của sự trao đổi chất. Đa số enzym có số vòng quay vào khoảng 1000 – 10.000.

Bảng 1.1. Chức năng và số vòng quay của một số enzym

Enzym	Chức năng	Số vòng quay
Chymotripxin	Phân giải protein	1×10^2
Penixilinaza	Phân giải penixilin	2×10^3
Cacbonic anhydrazo	Xúc tác phản ứng: $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{H}_2\text{CO}_3$	4×10^5
Catalaza	Phân giải: $2\text{H}_2\text{O}_2 \rightarrow 2\text{H}_2\text{O} + \text{O}_2$	4×10^7

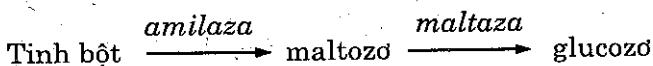
+ Tính chuyên hoá:

Các enzym khác nhau về tính chuyên hoá, nghĩa là đặc thù đối với cơ chất mà chúng tác động.

Đa số enzym có tính chuyên hoá tuyệt đối, ví dụ enzym ureaza chỉ phân giải urê mà không tác động lên bất cứ chất nào khác. Một số enzym có tính chuyên hoá tương đối, nghĩa là có thể tác dụng lên nhiều cơ chất có cấu trúc gần giống nhau.

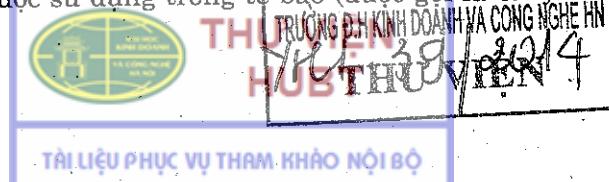
- Sự phối hợp hoạt động giữa các enzym:

Trong tế bào, các enzym hoạt động theo kiểu dây chuyền, nghĩa là sản phẩm của phản ứng do enzym trước đó xúc tác sẽ là cơ chất cho phản ứng do enzym sau tác động. Ví dụ, trong hạt lúa mạch đang nảy mầm, amilaza phân giải tinh bột thành maltозe và maltaza sẽ phân giải tiếp maltозe thành glucozo.



h) Định khu của enzym trong tế bào

Trong tế bào, enzym có thể ở dạng hoà tan trong tế bào chất, ví dụ, các enzym của quá trình đường phân; hoặc được định khu trong các bào quan của tế bào, ví dụ các enzym thuỷ phân có trong lisoxom, các enzym oxy hoá – khử của chu trình Krep có trong ty thể. Enzym được tổng hợp trong tế bào trên các riboxom và được sử dụng trong tế bào (được gọi là enzym nội bào).

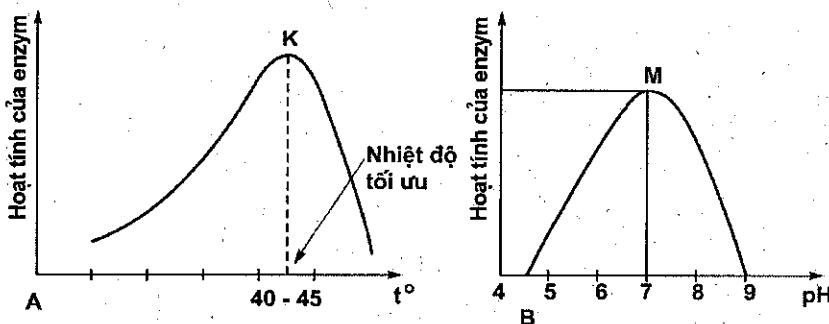


hoặc được tiết ra khỏi tế bào vào môi trường ngoại bào (được gọi là enzym ngoại bào). Ví dụ, Vi khuẩn và Nấm thường tiết ra các enzym ngoại bào để phân giải các chất dinh dưỡng. Động vật thường tiết ra các enzym ngoại bào như amilaza, pepsin,... vào ống tiêu hoá để tiêu hoá thức ăn.

i) Vai trò của enzym trong trao đổi chất của tế bào

Vai trò của enzym trong cơ thể sống có thể tóm tắt ở 2 điểm:

- Ảnh hưởng của nhiệt độ và pH trong tế bào:



Hình 1.10. Các nhân tố nhiệt độ (đồ thị A), độ pH (đồ thị B) gây ảnh hưởng đến hoạt tính của enzym. K; M. Hoạt tính tối ưu của enzym

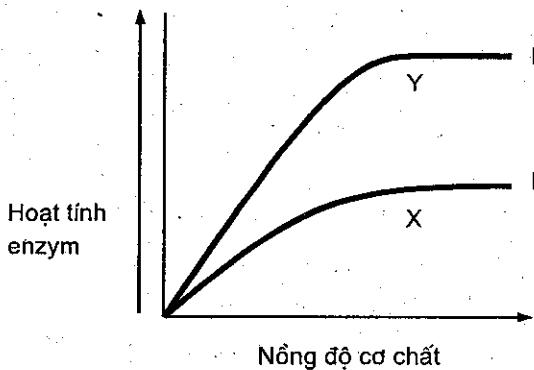
Đối với enzym amilaza có hoạt tính tối đa ở pH = 7 (trung tính). Nếu dung dịch trở nên axit (dưới 7 đến 4), hoặc trở nên kiềm (từ 7 đến 9) hoạt tính của enzym bị giảm. Ở độ pH 4 và 9, enzym mất hoạt tính. Nhiều enzym hoạt động tốt trong điều kiện pH axit mạnh (ví dụ pepsin và rennin trong dạ dày), hoặc pH kiềm mạnh (ví dụ các enzym trong ruột non). Nếu độ pH tối ưu bị thay đổi sẽ dẫn đến kìm hãm hoặc phá hủy enzym.

- Nồng độ cơ chất:

Cơ chất là chất mà enzym tác động xúc tác. Ví dụ, tinh bột là cơ chất của enzym amilaza. Khi nồng độ cơ chất tăng thì hoạt tính của enzym tăng theo, nhưng còn tùy thuộc vào nồng độ của enzym.

Đồ thị ở hình 1.11 chỉ ra nồng độ của cơ chất ảnh hưởng đến hoạt tính của enzym.

Khởi đầu khi nồng độ cơ chất tăng thì hoạt tính của enzym tăng cho đến



Hình 1.11. Ảnh hưởng của nồng độ cơ chất lên hoạt tính của enzym (ở nhiệt độ 20°C)

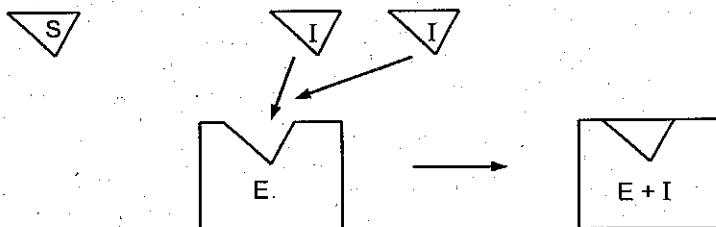
điểm X (của đồ thị I). Về sau khi nồng độ cơ chất vẫn tăng nhưng hoạt tính của enzym không tăng. Tại sao vậy? Bởi vì tất cả phân tử enzym đã no, hoặc được sử dụng hết trong cùng thời gian. Ví dụ, một phân tử enzym có thể tác động lên 10 phân tử cơ chất và sản sinh ra 10 phân tử sản phẩm trong 1 giây. Nếu có mặt 50 phân tử enzym thì chúng chỉ tác động lên 500 phân tử cơ chất và chỉ có 500 phân tử sản phẩm được sản sinh trong 1 giây (ở điểm X trên đồ thị I). Về sau dù nồng độ cơ chất có tăng cao nhưng nồng độ enzym cũng chỉ là 50 phân tử cho nên hiệu suất hoạt động của enzym không thể tăng thêm vì số phân tử enzym là có hạn (nhân tố hạn chế). Trong trường hợp nồng độ enzym tăng cao (ví dụ 100 phân tử) thì hiệu suất hoạt động cũng được tăng cao (sản sinh ra 1000 sản phẩm trong 1 giây – điểm Y ở đồ thị II). Khi đạt điểm hoạt tính tối đa (điểm Y), hoạt tính của enzym sẽ không tăng thêm nữa vì bị hạn chế bởi nồng độ enzym dù nồng độ cơ chất vẫn tăng.

k) Các chất ức chế enzym

Hoạt tính của enzym có thể bị ức chế bởi tác động của nhiều chất khác nhau. Thường có hai loại ức chế:

– Các chất ức chế cạnh tranh:

Các chất này thường có cấu tạo hoá học và hình dạng khá giống với cơ chất. Khi có mặt cả cơ chất và chất ức chế sẽ xảy ra sự cạnh tranh về trung tâm hoạt tính và dẫn đến kìm hãm hoạt động của enzym. Ví dụ, trường hợp của enzym succinatdehydrogenaza, là enzym xúc tác một trong nhiều phản ứng chuyển hoá năng lượng trong tế bào. Cơ chất của chúng là axit succinic và khi axit succinic bị enzym xúc tác, chúng sẽ biến thành axit fumaric. Axit malonic là chất ức chế cạnh tranh có tác động kìm hãm enzym vì chúng có cấu tạo giống với axit succinic nên tạm thời chiếm lĩnh trung tâm hoạt tính của enzym (hình 1.12). Bởi vì khi hình thành phức hệ enzym – chất ức chế thì chất ức chế (axit malonic) không bị biến đổi nên phức hệ enzym – chất ức chế rất bền vững và như vậy không còn trung tâm cho cơ chất nữa. Một lượng nhỏ chất ức chế cũng đã làm giảm mạnh tốc độ của phản ứng. Để khắc phục cần phải làm giảm nồng độ chất ức chế.



Hình 1.12. Sự ức chế cạnh tranh kim hãm hoạt tính của enzym

S. Cơ chất; E. Enzym; A. Trung tâm hoạt tính; I. Chất ức chế;
 $E + I$. Phức hệ enzym – chất ức chế, trung tâm hoạt tính bị chiếm bởi chất ức chế

– Các chất ức chế không cạnh tranh:

Các chất này khác với các chất ức chế cạnh tranh ở chỗ chúng không kết hợp với trung tâm hoạt tính của enzym và không chịu ảnh hưởng của nồng độ cơ chất. Các chất ức chế không cạnh tranh thường là các ion kim loại nặng, như ion thuỷ ngân (Hg^{2+}) và bạc (Ag^+). Các chất này kết hợp với phân tử enzym gây nên các biến đổi gián tiếp hình thù trung tâm hoạt tính, làm cho nó không còn phù hợp với cấu hình của cơ chất. Nhiều chất độc như các muối arsen hoặc xyanit có tác động như thế.

m) Một số ứng dụng của enzym trong sản xuất và đời sống

– Sử dụng enzym:

Enzym là sản phẩm được sử dụng phổ biến nhất trong sản xuất và đời sống của con người. Enzym được sử dụng trong nông nghiệp, y dược và công nghiệp từ công nghiệp thực phẩm, công nghiệp dệt, làm giấy, công nghiệp hoá chất, mỹ phẩm, bột giặt,... (bảng 1.2).

Bảng 1.2. Công dụng và nguồn sản sinh một số enzym

Loại enzym	Công dụng	Nguồn sản sinh
α -amilaza	Thuỷ phân tinh bột (CN thực phẩm, CN dệt, CN giấy).	<i>Aspergillus oryzae</i> <i>Bacillus licheniformis</i> <i>Bacillus amyloliquefaciens</i>
Xenlulaza	Chế biến rau quả.	<i>Aspergillus sp.</i> <i>Trichoderma reesei</i> <i>Penicillium sp.</i>
Glucoamilaza	Sản xuất xirô gluco.	<i>Aspergillus niger</i> <i>Rhizopus sp.</i>
Glucoisomeraza	Sản xuất xirô fruco.	<i>Actinoplanes microsouriensis</i> . <i>Streptomyces sp.</i>
Lactaza	Thuỷ phân đường lacto.	<i>Saccharomyces sp.</i>
Lipaza	Cải tiến hương vị bơ, phomat, xử lý dầu mỡ, sản xuất bột tẩy rửa, xà phòng,...	<i>Asperillus sp.</i> <i>Mucor sp.</i> <i>Rhyzopus sp.</i>
Pectinaza	Chiết xuất và làm trong nước hoa quả.	<i>Aspergillus niger</i> .
Penixilin amidaza	Sản xuất penixilin bán tổng hợp.	<i>Bacillus megaterium</i> . <i>Escherichia coli</i> .
Proteaza kiềm	Sản xuất bột tẩy rửa, xà phòng.	<i>B. licheniformis</i>
Proteaza trung tính	Làm nở bột mì, lên men rượu.	<i>B. amyloliquefaciens</i>
Proteaza axit	Sản xuất phomat	<i>Endothea parasitica</i> <i>Mucor miechei</i>
Pullunaza	Sản xuất xirô, đường	<i>Klebsiella pneumoniae</i> <i>B. acidopullulyticus</i> .

Ngoài ra enzym còn được sử dụng trong nghiên cứu sinh học và y dược. Công nghệ gen đã sử dụng các enzym restricaza và ligaza như dùng cù cắt nối ADN tạo nên các gen tái tổ hợp. Enzym ADN-polymeraza được sử dụng trong kỹ thuật PCR để nhân bản ADN. Một số enzym được dùng để chẩn đoán bệnh và điều trị bệnh như các enzym như ureaza, nucleaza, asparaginaza,...

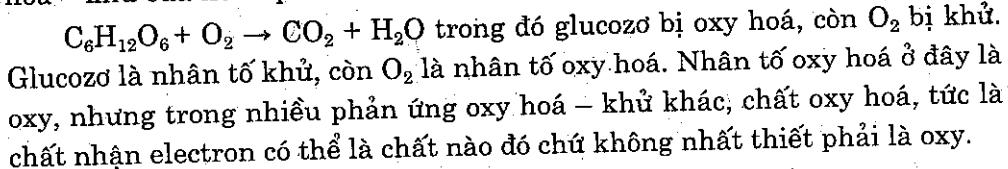
– Sản xuất enzym:

Ngày nay enzym đã được sản xuất ở quy mô công nghiệp bằng quá trình nuôi cấy vi sinh vật trên dây chuyền tự động trong các lò phản ứng sinh học. Người ta đã sử dụng công nghệ gen để tạo ra nhiều giống vi sinh vật, để chuyển gen nhằm mục đích tạo nhiều sản phẩm enzym đáp ứng nhu cầu sử dụng trong sản xuất và đời sống. Nhiều loại enzym được sản xuất với khối lượng lớn như: *proteaza* từ vi khuẩn – 500 tấn/năm, *glucoamilaza* – 300 tấn/năm, α -*amilaza* – 300 tấn/năm, *glucoisomeraza* – 50 tấn/năm.

III- HÔ HẤP TẾ BÀO. PHÂN GIẢI GLUCOZO

Tế bào sống phân giải các chất hữu cơ chứa thể năng để tổng hợp ATP là dạng năng lượng sử dụng cho các quá trình sống như tổng hợp chất, sinh trưởng, phát triển, sinh sản,... Quá trình chuyển hóa năng lượng đó được gọi là sự hô hấp tế bào. Chất hữu cơ cung cấp năng lượng có thể là cacbohydrat, lipit, protein,... nhưng trong đa số tế bào glucozo là nhiên liệu phổ biến nhất, cho nên ở đây ta xem xét sự phân giải glucozo như là mô hình chung của hô hấp tế bào.

Quá trình phân giải glucozo là quá trình oxy – hóa khử bao gồm các phản ứng hoá học trong đó có sự chuyển electron từ chất phản ứng này sang chất phản ứng khác. Trong phản ứng oxy hoá – khử, sự giải phóng electron từ một chất nào đó được gọi là *sự oxy hoá*, còn sự nhận electron bởi một chất nào đó được gọi là *sự khử*. Chất cho (mất) electron (bị oxy hoá) được gọi là *nhân tố khử* (reducing agent), còn chất nhận electron (bị khử) được gọi là *nhân tố oxy hoá* (oxidizing agent). Ví dụ, phản ứng oxy hoá – khử của hô hấp là:



Quá trình hô hấp tế bào gồm 3 giai đoạn diễn ra kế tiếp nhau:

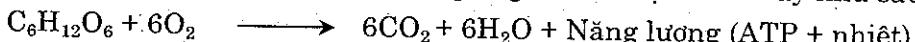
– Đường phân là giai đoạn phân giải glucozo thành axit piruvic.



– Chu trình Krep là giai đoạn oxy hoá – khử axit piruvic để giải phóng electron.

– Chuỗi chuyển electron và tổng hợp ATP.

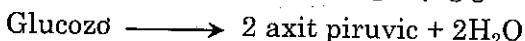
Phương trình chung của sự phân giải glucozơ được trình bày như sau:



Năng lượng được giải phóng từ phân giải glucozơ được tế bào sử dụng để tổng hợp ATP từ ADP + P, một phần năng lượng được biến thành nhiệt. Để hiểu được quá trình chuyển hoá năng lượng trên đây ta xem xét 3 giai đoạn của hô hấp tế bào.

1. Đường phân

Đường phân là giai đoạn thứ nhất trong sự phân giải glucozơ, trong đó một phân tử glucozơ (6 cacbon) bị oxy hoá phân giải thành 2 phân tử axit piruvic (3 cacbon), một phần năng lượng giải phóng được tế bào tích vào ATP.



4 ATP được hình thành, nhưng 2 ATP bị sử dụng cho quá trình, vì vậy sản sinh được 2 ATP. Đồng thời 4 electron được giải phóng và NAD⁺ (nicotinamidadenindinucleotit) bị khử thành NADH:



Thực ra quá trình đường phân rất phức tạp gồm 10 giai đoạn (10 phản ứng) diễn ra trong bào tương, mỗi giai đoạn được xúc tác bởi enzym đặc thù, nhưng kết quả là qua đường phân tế bào sản sinh được 2 ATP và 2 NADH. Ta thấy không có CO₂ được sản sinh trong đường phân. Đường phân có thể xảy ra với sự thiếu vắng oxy hoặc với sự có oxy. Khi có oxy, axit piruvic sẽ đi vào chu trình Krep để tiếp tục quá trình phân giải. Đối với vi khuẩn ký khí thì đường phân (được gọi là sự lên men) là giai đoạn duy nhất để giải phóng năng lượng và tích chúng vào ATP, ví dụ sự lên men rượu, lên men axit lactic.

2. Chu trình Krep

Trong trường hợp có oxy, axit piruvic sẽ xâm nhập vào chất nền ty thể. Ở đây nhờ hệ enzym có trong chất nền của ty thể, axit piruvic sẽ bị tiếp tục oxy hoá – khử và năng lượng được giải phóng sẽ được chuyển hoá vào ATP. Đầu tiên 2 axit piruvic chuyển hoá thành 2 axetyl coenzym A (axetyl CoA) và sản sinh ra 2 CO₂ và 2 NADH. Tiếp theo 2 axetyl CoA đi vào chu trình axit citric (hay còn gọi là chu trình axit tricacboxilic hay là chu trình Krep vì do ông Hans Krep phát hiện đầu tiên). Được gọi là chu trình axit citric vì sản phẩm đầu tiên từ sự oxy hoá axetyl CoA là axit



citric và sản phẩm cuối cùng cũng là axit citric. Chu trình axit citric diễn ra trong chất nền ty thể gồm 8 giai đoạn (phản ứng) và được xúc tác bởi 8 enzym đặc thù và kết quả là năng lượng được giải phóng được tích vào 2 ATP, 8 electron được giải phóng trong đó 6 electron sẽ khử 6 NAD⁺ thành 6 NADH và 2 electron sẽ khử 2 FAD⁺ (flavinadenindinucleotit) thành 2 FADH₂, đồng thời giải phóng 4 CO₂. Kết quả của chu trình Krep là 2 phân tử axit piruvic bị oxy hoá – khử sẽ sản sinh được 2 ATP. Số năng lượng còn lại được tích trong 6 NADH và 2 FADH₂.

3. Quá trình oxy – phosphorin hoá

Quá trình oxy – phosphorin hoá là quá trình chuyển hoá năng lượng tích trong NADH và FADH₂ vào trong ATP thông qua chuỗi chuyển electron và tổng hợp ATP được thực hiện ở màng trong của ty thể.

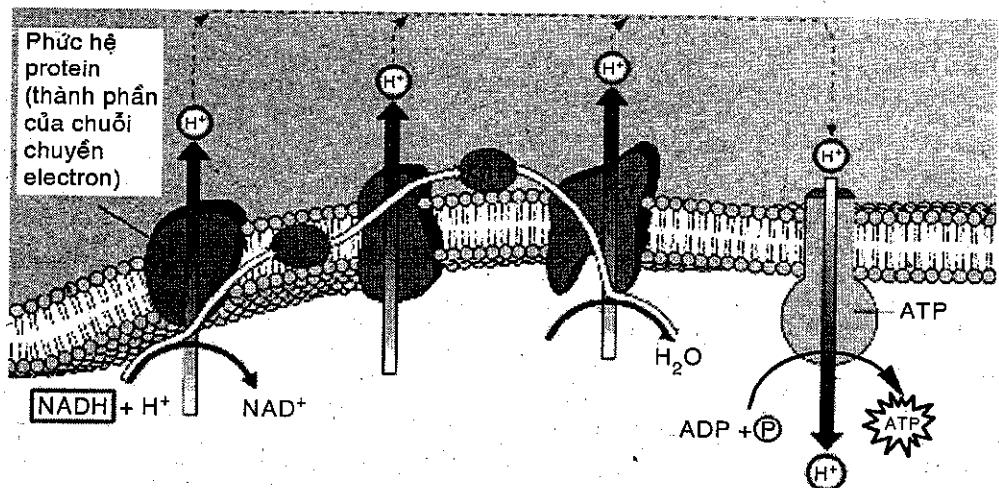
a) Chuỗi chuyển electron

Chuỗi chuyển electron bao gồm 4 phức hệ đa protein định vị ở màng trong của ty thể (được gọi theo thứ tự từ I – IV) (hình 1.13). Màng trong của ty thể tạo nên các mào do đó làm tăng diện tích của màng dẫn tới tăng cao số lượng chuỗi chuyển electron chứa trong màng lên hàng nghìn chuỗi/một ty thể. Các chất chuyên electron đóng vai trò như những chất nhận và cho electron. Ta đã biết là qua quá trình đường phân và chu trình Krep, các electron được giải phóng đã được tích vào NADH và FADH₂ có mặt trong chất nền. NADH sẽ chuyên electron cho flavoprotein FMN (được gọi theo tên của nhóm không phải của protein là FMN – flavin mononucleotit) có trong phức hệ I. Trong phức hệ I, FMN sẽ chuyên electron cho protein Fe – S (protein chứa sắt và lưu huỳnh), protein Fe – S sẽ chuyên electron cho ubikinon Q. Ubikinon Q là chất nhận electron (không phải protein) có mặt trong màng nhưng thường không chứa trong phức hệ. Một mặt khác FADH₂ chuyên electron cho protein Fe – S của phức hệ II, protein Fe – S lại chuyên electron cho ubikinon Q. Dòng electron từ ubikinon Q được chuyên cho các chất của phức hệ III bao gồm các cytocrom b, c1, tiếp đó electron được chuyên qua cytocrom c (một protein không nằm trong màng mà ở dạng hòa tan trong chất nền cạnh màng) đến phức hệ IV bao gồm các cytocrom a và a3 (còn được gọi là cytocrom oxidaza). Cytocrom là những protein có chứa nhóm hem chứa Fe (giống hem của hemoglobin của máu), nhờ nguyên tử Fe chúng có khả năng nhận electron và chuyên electron. Cuối cùng cytocrom a3 chuyên electron cho oxy. Oxy là người nhận electron cuối cùng trong chuỗi chuyên electron. Oxy liên kết với hydro tạo nên nước H₂O. Mục đích của dãy chuyên electron là kìm hãm tốc độ “rời năng lượng” của electron từ NADH



THƯ VIỆN
HUST

và FADH₂ đến oxy, từ đó năng lượng trong electron được giải phóng từ từng phần nhỏ một qua nhiều chặng của chuỗi. Nếu như năng lượng trong electron giải phóng từ NADH và FADH₂ được chuyển ngay cho oxy sẽ xảy ra “bùng nổ nhiệt” đốt cháy tế bào. Một vấn đề đặt ra là qua quá trình chuyển electron, năng lượng được giải phóng từ từng phần một, nhưng số năng lượng này sẽ được tích vào ATP như thế nào? Sự tổng hợp ATP được kèm theo chuỗi chuyển electron và diễn ra nhờ phức hệ protein – enzym ATP – sintetaza (được gọi là phức hệ F0 – F1) khu trú trong màng trong của ty thể theo cơ chế hoá thẩm thấu.



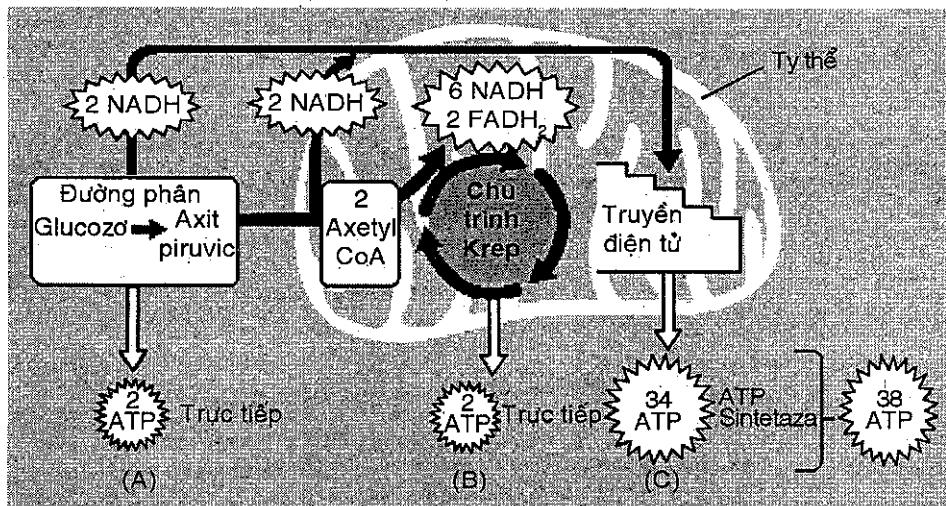
Hình 1.13. Các thành phần của chuỗi hô hấp được định vị trên màng trong của ty thể

b) *Sự tổng hợp ATP. Cơ chế hoá thẩm thấu*

Sự tổng hợp ATP được kèm theo chuỗi chuyển electron nhờ phức hệ ATP – sintetaza trong màng trong (màng của mào) ty thể. ATP – sintetaza hoạt động như một bơm ion H⁺. Sự chuyển electron qua chuỗi tạo nên lực để vận tải proton (H⁺) từ chất nền qua màng vào xoang gian màng và như vậy đã tạo nên gradien H⁺ (sai khác nồng độ H⁺) giữa hai phía đối lập của màng trong (giữa xoang gian màng và xoang chất nền), tức là tạo nên điện thế màng. Lực điện thế màng này tạo nên dòng H⁺ từ xoang gian màng đi xuyên qua phức hệ ATP – sintetaza vào chất nền và là động lực thúc đẩy ATP – sintetaza hoạt động tổng hợp ATP từ ADP và P có trong chất nền. Cơ chế này được gọi là cơ chế *hoá thẩm thấu* (chemiosmosis) của sự tổng hợp ATP trong màng ty thể (được Peter Mitchell phát kiến và ông đã được giải thưởng Nobel vào năm 1978). ATP – sintetaza là phức hệ protein gồm 2 đơn vị cấu thành. Một đơn vị gồm nhiều polypeptit tạo thành. Một đơn vị tạo nên cái cuống nằm trong màng trong, một đơn vị khác tạo nên cái mũ nằm nhô ra trong xoang nền (vì vậy ATP – sintetaza có dạng hình nấm với kích

thuốc khoảng 11nm). Khi có dòng H^+ đi từ xoang gian màng vào chất nền xuyên qua phần cuống tạo nên lực làm xoay phần cuống (hoạt động như một máy rotor nano), đồng thời làm xoay phần mũ hoạt động như một chiếc bàn xoay thu hút ADP và P liên kết với nhau tạo nên ATP.

Sơ đồ ở hình 1.14 chỉ ra sự sản sinh ATP của đường phân, chu trình Krep và chuỗi chuyển electron kèm theo sự tổng hợp ATP



Hình 1.14. Sơ đồ ba giai đoạn của hô hấp tế bào

4. Hiệu suất sử dụng năng lượng của hô hấp tế bào

Qua 3 quá trình: đường phân, chu trình Krep và chuỗi chuyển electron kèm theo sự tổng hợp ATP, chúng ta thấy:

- Phân tử glucozô bị phân giải qua nhiều giai đoạn và năng lượng được giải phóng đã được tích vào ATP.
 - Qua đường phân tạo nên 2 ATP và 2 NADH.
 - Qua chu trình Krep tạo nên 2 ATP, 8 NADH và 2 FADH₂.
 - Qua chuỗi chuyển electron, các electron tích trong NADH và FADH₂ được chuyển qua chuỗi chuyển electron và với cơ chế hoá thám thấu đã tạo nên từ 32 đến 34 ATP.
 - Tổng kết lại tổng số ATP được tạo ra là: 2 ATP (từ đường phân) + 2 ATP (từ chu trình Krep) + 32 hoặc 34 ATP (từ chuỗi chuyển electron và tổng hợp ATP nhờ ATP-sintetaza) = 36 hoặc 38 ATP. Đạt hiệu suất 36 hay 38 ATP là tùy thuộc vào loại tế bào. Ví dụ, đối với tế bào nơron hiệu suất là 36 ATP còn đối với tế bào gan hoặc tế bào cơ tim đạt 38 ATP.
 - Hiệu suất chuyển hóa năng lượng của quá trình hô hấp là: một mol

glucozo khi bị phân giải sẽ giải phóng 686 kCal. Số năng lượng cần tích vào ATP là 7,3 kCal/mol. Như vậy trong 38 ATP đã tích được: $38 \times 7,3 = 277,4$ kCal. Hiệu suất chuyển hóa năng lượng sẽ là: $(277,4/686) \approx 0,4$. Như vậy có khoảng 40% năng lượng được chuyển hóa từ glucozo sang ATP. Khoảng 60% năng lượng còn lại được chuyển thành nhiệt (ví dụ, cơ thể chúng ta sử dụng một phần số nhiệt năng để duy trì thân nhiệt ở 37°C), số còn lại bị thoát ra môi trường.

5. Quá trình lên men (fermentation)

Như trên đây ta đã thấy, sự phân giải glucozo đến tận cùng để tổng hợp ATP xảy ra với sự có mặt của oxy như là chất nhận electron cuối cùng. Nếu không có oxy thì quá trình oxy – phosphorin hoá bị đình trệ. Tuy nhiên có nhiều dạng tế bào oxy hoá chất hữu cơ để tích luỹ ATP không cần đến oxy, đó là sự lên men. Ta đã biết, qua quá trình đường phân glucozo bị oxy hoá phân giải thành 2 phân tử piruvat (piruvat là dạng ion hoá của axit piruvic) không cần đến oxy (cần nhớ là sự oxy hoá không nhất thiết phải phản ứng với oxy mà là sự giải phóng electron và proton từ một chất nào đó). Như vậy ở đây chất nhận electron (nhân tố oxy hoá) là NAD^{+} chứ không phải oxy. Chất NAD^{+} khi nhận electron (nhận proton) sẽ biến thành NADH (nhân tố khử), một số năng lượng được giải phóng được sử dụng để tổng hợp 2 phân tử ATP. Nếu có oxy, piruvat sẽ được tiếp tục oxy hoá trong ty thể. Sự lên men là một trường hợp biến đổi của quá trình đường phân trong điều kiện thiếu oxy (ky khí). Trong điều kiện không có oxy, piruvat không đi vào quá trình oxy – phosphorin hoá mà sẽ bị biến đổi thành các sản phẩm cuối cùng khác nhau: ancol (sự lên men rượu) hoặc axit lactic (sự lên men axit lactic).

a) **Sự lên men rượu** là sự lên men trong đó sản phẩm cuối cùng là ancol (rượu ethanol). Quá trình lên men rượu bao gồm đường phân tạo ra piruvat, sau đó piruvat chuyển hóa thành axetaldehit (2C) với sự giải phóng CO_2 . Tiếp theo axetaldehit bị khử bởi NADH để tạo thành ethanol và tái sinh NAD^{+} . NAD^{+} được tái sử dụng cho đường phân tiếp tục. Đa số vi khuẩn, nấm men thực hiện sự lên men rượu trong điều kiện ky khí để tích luỹ năng lượng vào ATP. Con người sử dụng vi khuẩn và nấm men trong công nghệ lên men sản xuất rượu bia, làm bánh mì,...

b) **Sự lên men axit lactic** là sự lên men trong đó sản phẩm cuối cùng là axit lactic. Trong sự lên men axit lactic, piruvat bị khử trực tiếp bởi NADH để tạo thành axit lactic với sự giải phóng CO_2 . Sự lên men axit lactic quan sát thấy ở một số vi khuẩn và nấm, chúng được sử dụng trong công nghệ sản xuất phomat, sữa chua.

Đối với cơ thể người, trong tế bào cơ khi thiếu oxy, quá trình đường phân sẽ chuyển thành quá trình lên men axit lactic và khi đó piruvat sẽ chuyển thành axit lactic. Axit lactic là chất độc tích luỹ nhiều trong cơ thể gây nên mệt mỏi và đau đớn (ví dụ khi ta chạy nước rút 100m, leo nhanh cầu thang nhiều bậc), nhưng bình thường axit lactic được chuyển chở đến gan nhờ dòng máu, trong gan chúng lại được chuyển hoá thành piruvat để cơ thể sử dụng.

c) So sánh sự lên men với hô hấp tế bào

– Giống nhau:

+ Đều thông qua quá trình đường phân để phân giải glucozơ thành piruvat và tổng hợp được 2 phân tử ATP.

+ Đều sử dụng chất NAD⁺ làm chất nhận electron để tạo thành NADH.

– Khác nhau:

+ Trong cơ chế oxy hoá NADH thành NAD⁺: Đối với lên men, chất nhận electron cuối cùng là piruvat (trong sự lên men axit lactic), hoặc là axetaldehit (trong sự lên men rượu). Trái lại, đối với hô hấp chất nhận electron cuối cùng là oxy.

+ Trong cơ chế chuyển hoá năng lượng: Đối với hô hấp, sự chuyển electron từ NADH sang oxy không chỉ để khôi phục NAD⁺ mà còn là động lực để tạo được nhiều ATP hơn. Nếu so sánh hiệu suất chuyển hoá năng lượng, thì hô hấp sản sinh số lượng ATP nhiều hơn 19 lần so với lên men (38 ATP/2 ATP).

d) Tiến hoá của đường phân

Có thể xem đường phân là dạng chuyển hoá năng lượng cổ sơ nhất. Các cơ thể nhân sơ đầu tiên (xuất hiện cách đây khoảng 3,5 tỷ năm) sinh sống trong điều kiện chưa có oxy (oxy trong khí quyển chỉ xuất hiện khi xuất hiện các vi khuẩn lam cách đây khoảng 2,5 – 2,7 tỷ năm), chúng sử dụng đường phân để tạo ATP không cần đến oxy. Đường phân được thực hiện trong tế bào chất không cần đến bào quan. Các cơ thể nhân sơ hiện nay tiếp tục sử dụng đường phân ở dạng lên men, còn cơ thể nhân chuẩn sử dụng đường phân như là giai đoạn đầu tiên của quá trình hô hấp tế bào.

IV- PHÂN GIẢI LIPIT, PROTEIN VÀ AXIT NUCLEIC

Ngoài glucozơ các chất hữu cơ khác như lipit, protein và axit nucleic cũng được tế bào phân giải để cung cấp năng lượng thông qua ATP.



1. Phân giải lipit

Dưới sự tác dụng của các enzym lipaza, lipit được phân giải thành glicerol và axit béo. Glycerol cũng như axit béo được biến đổi rồi đi vào chu trình Krep để tạo năng lượng ATP.

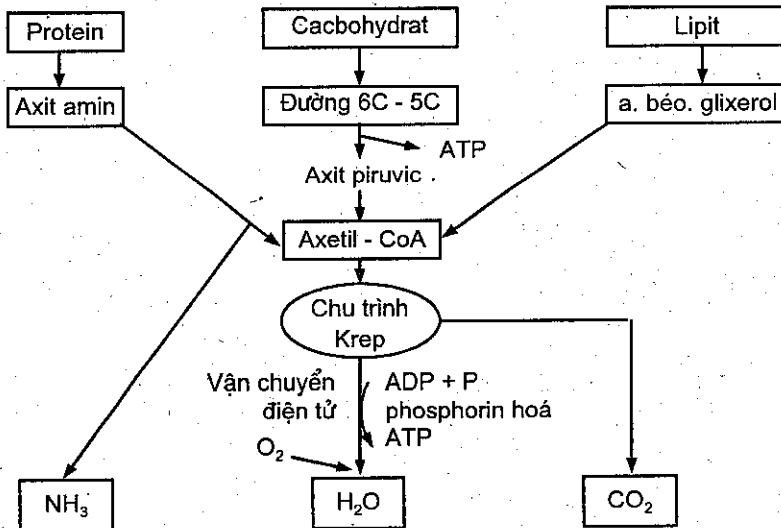
2. Phân giải protein

Dưới tác dụng của các enzym thuỷ phân, protein bị phân giải thành các axit amin. Axit amin bị biến đổi rồi đi vào chu trình Krep để tạo năng lượng ATP.

3. Phân giải axit nucleic

ADN cũng như ARN được các enzym phân giải thành các nucleotit. Nucleotit bị biến đổi rồi đi vào chu trình Krep để tạo ra năng lượng ATP.

Có thể tóm tắt các quá trình phân giải các chất qua sơ đồ sau (hình 1.15):



Hình 1.15. Sơ đồ phân giải protein, cacbohydrat, lipit

CÂU HỎI ÔN TẬP

1. Trình bày phương thức sử dụng năng lượng trong tế bào.
2. Nêu bản chất của enzym và vai trò của enzym.
3. Trình bày cơ chế tác động của enzym.
4. Nêu các nhân tố gây ảnh hưởng đến hoạt tính của enzym.
5. Trình bày các giai đoạn của hô hấp tế bào và hiệu suất tích lũy năng lượng vào ATP.
6. So sánh men và hô hấp hiếu khí.

Chương 2

MÀNG SINH CHẤT. TRAO ĐỔI CHẤT VÀ TRAO ĐỔI THÔNG TIN QUA MÀNG

I— KHÁI NIỆM VỀ MÀNG SINH CHẤT

1. Màng sinh học chung (Biological membrane – unit membrane)

Màng sinh học là siêu cấu trúc có cấu tạo màng lipoprotein – là cấu tạo tiền thân của tất cả hệ thống màng của tế bào. Người ta giả thiết rằng, trong quá trình hình thành và tiến hóa của tế bào thì giai đoạn xuất hiện lớp màng lipoprotein để khu trú, cô lập các đại phân tử axit nucleic và protein với môi trường thành hệ thống riêng biệt là giai đoạn khởi đầu bắt buộc nhưng vẫn giữ sự trao đổi chất, năng lượng và thông tin với môi trường (hệ thống mở).

2. Màng sinh chất và màng nội bào

Màng sinh học xuất hiện đầu tiên là màng sinh chất (plasma membrane) bao quanh khối tế bào chất có chứa các phân tử hữu cơ (axit nucleic, protein,...) (tế bào Prokaryota).

Trong quá trình tiến hoá, màng sinh chất phân hoá vào khối tế bào chất tạo nên hệ thống màng nội bào phân chia tế bào chất thành nhiều ô, buồng tạo nên hệ bào quan phức tạp (mạng lưới nội chất, phức hệ Golgi, lizoxom, peroxyxom, màng nhân,...) (tế bào Eucaryota). Hệ bào quan phức tạp ở Eucaryota bảo đảm thực hiện các chức năng sống một cách có trật tự và hiệu quả cao theo không gian và thời gian.

Hệ thống màng sinh học (màng sinh chất và màng nội bào) đều có diện cấu tạo chung:

– Màng lipoprotein có độ dày từ 7 – 10nm, có thành phần họe gồm lipit (25 – 75%) và protein (25 – 75%). Ngoài ra còn có cacbohydrat (5 – 10%).

– Lipit chủ yếu là phospholipit tạo thành lớp kép xếp theo kiểu đầu ưa nước quay ra ngoài và vào trong, còn đầu kỵ nước quay lại với nhau. Protein phân bố rất đa dạng và linh hoạt trong lớp lipit kép. Các cacbohydrat



thường liên kết với lipit hoặc protein ở mặt ngoài màng. Hàm lượng lipit, protein và cacbohydrat cũng như cách sắp xếp của chúng trong màng tùy thuộc vào chức năng của màng, chúng ta sẽ xem xét ở các phần sau.

Màng sinh chất của tế bào nhân chuẩn cũng có cấu tạo chung như màng sinh chất của tế bào nhân sơ nhưng được phân hóa phức tạp hơn.

II– MÔ HÌNH PHÂN TỬ CỦA MÀNG SINH CHẤT

1. Thành phần hoá học của màng

Màng sinh chất cũng như các màng nội bào khác (màng mạng lưới nội chất, màng bộ máy Golgi, màng ty thể, màng lục lạp, màng lisozom, màng không bào, màng nhân,...) đều có cấu tạo gồm lipit, protein và cacbohydrat, trong đó lipit và protein là chủ yếu (chiếm trên 90% khối lượng khô của màng) nên được gọi là màng lipoprotein.

Lipit có trong màng chủ yếu là phospholipit, ngoài ra còn có cholesterol. Protein có trong màng gồm nhiều loại có chức năng rất khác nhau.

2. Mô hình phân tử của màng

Màng sinh chất là màng rất mỏng có độ dày khoảng 7,5 – 10nm bao quanh tế bào chất như hàng rào ổn định. Vấn đề đặt ra là các phân tử lipit, protein, cacbohydrat được sắp xếp như thế nào ở trong màng để tạo nên đặc tính chức năng của màng là vừa có tính ổn định, vừa có tính mềm dẻo đáp ứng được chức năng đa dạng của màng trong đời sống của tế bào và của cơ thể. Từ những năm 40 của thế kỷ XIX, hai ông H. Davson và J. Danielli đã đề xuất mô hình phân tử của màng sinh chất, trong đó các phân tử phospholipit sắp xếp thành một lớp kép theo kiểu đầu ưa nước quay ra ngoài và vào trong còn đuôi kỵ nước thì quay lại với nhau, tạo nên cái khung liên tục bao quanh tế bào. Các phân tử protein sắp xếp thành hai lớp trong và ngoài kẹp lấy khung lipit (được gọi là mô hình bánh kẹp thịt – sandwich).

Mô hình “bánh kẹp thịt” giải thích được tính ổn định của màng nhưng không giải thích được đặc tính mềm dẻo của màng khi thực hiện các chức năng rất đa dạng của màng, do đó không được công nhận.

Từ năm 1972, hai ông J. Singer và G. Nicolson đã đề xuất mô hình “khảm động” của màng và được công nhận là phù hợp với thực tế cấu tạo của màng đối với các dạng tế bào và giải thích được tính vừa ổn định cao, đồng thời có tính linh hoạt cao để đáp ứng được chức năng đa dạng của màng (hình 2.1), trong đó lớp phospholipit kép tạo nên cái khung liên tục của màng, còn các phân tử protein phân bố rải rác (khảm) trong khung, xuyên qua khung,



THƯ VIỆN
HUBT

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

hoặc bám ở rìa trong và rìa ngoài của màng. Tính chất “động” của màng tức là màng không chỉ có tính ổn định mà còn có tính mềm dẻo linh hoạt là do tính chất “động” của các phân tử lipit và protein có trong màng.

a) Lipit của màng (hình 2.1)

Lipit có trong màng chủ yếu là *phospholipit* và *cholesterol*. Chúng tạo nên cái khung ổn định của màng, đồng thời chúng tham gia tạo nên tính mềm dẻo của màng.

– Các phân tử phospholipit có thể tự quay, dịch chuyển ngang, dịch chuyển trên dưới (dịch chuyển flip – flop).

– Khi các phân tử phospholipit có đuôi hydrocacbon (ky nước) ở trạng thái no (có nối đơn trong đuôi hydrocacbon – CH₂– CH₂– CH₂– CH₂– CH₂– ...) màng có tính bền vững; còn khi đuôi hydrocacbon có nối đôi – CH₂– CH = CH– CH₂– màng sẽ có tính lỏng lẻo.

– Trong khung lipit, các phân tử cholesterol sắp xếp xen kẽ vào giữa các phân tử phospholipit tạo thêm tính ổn định của khung. Khi tỷ lệ phospholipit/ cholesterol → cao → màng mềm dẻo, còn khi tỷ lệ này thấp (nếu nhiều cholesterol) màng sẽ bền chắc. Vì vậy khi thành mạch máu tích chứa nhiều cholesterol sẽ cứng chắc, gây nên xơ vữa mạch.

Nhờ tính chất linh hoạt của khung lipit nên màng có thể thay đổi tính thấm khi nhiệt độ môi trường thay đổi để đáp ứng với các hoạt động thích nghi của tế bào (chịu đựng nhiệt độ lạnh của mùa đông – màng trở nên lỏng và mềm dẻo hơn, chịu đựng nhiệt độ nóng của mùa hè – màng trở nên đặc và cứng chắc hơn,...).

b) Protein của màng (hình 2.1)

Protein có trong màng rất đa dạng, chúng phân bố “khảm” vào khung lipit. Ví dụ, người ta đã phát hiện trong màng sinh chất của hồng cầu có đến 50 loại protein khác nhau. Màng sinh chất của các loại tế bào khác nhau chứa các loại protein khác nhau thực hiện nhiều chức năng đa dạng. Người ta phân biệt loại *protein xuyên màng* và loại *protein rìa màng*.

– Protein xuyên màng là những protein nằm xuyên qua khung lipit (một lần hoặc nhiều lần). Phần ky nước của protein (gồm các axit amin ky nước tạo nên xoắn α) nằm trong khung lipit, còn đầu ưa nước thì thò ra phía ngoài khung (phía môi trường hoặc phía tế bào chất).

– Protein rìa màng là những protein bám vào mặt ngoài hoặc mặt trong của màng.

Các phân tử protein màng tham gia tạo nên tính chất “động” của màng.

Các phân tử protein cũng có thể thay đổi vị trí và hình thù không gian làm cho màng có tính linh hoạt và mềm dẻo cao (động).

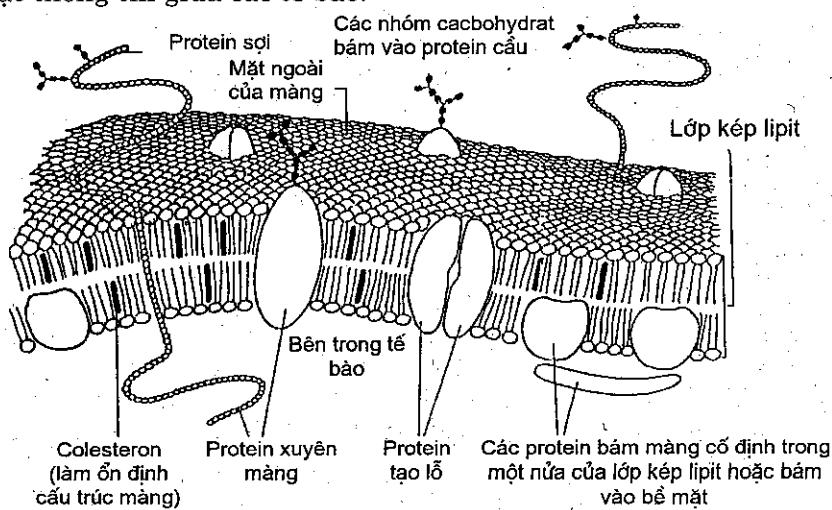
– Protein trong màng có nhiều chức năng:



- + Chức năng vận chuyển chất qua màng: Protein tạo nên *kênh vận chuyển* (channel protein). Protein đóng vai trò *chất mang* (transporter). Protein tạo nên các *bơm ion* có vai trò vận chuyển chủ động các ion qua màng.
- + Chức năng enzym. Nhiều protein màng có hoạt tính enzym, chúng xúc tác các phản ứng xảy ra trong màng hoặc trong tế bào chất.
- + Chức năng thu nhận và truyền đạt thông tin: Các protein *thu quan* (receptor) có trong màng có thù hình đặc trưng, có khả năng liên kết với các chất thông tin hóa học (ví dụ hormon) để kích thích, hoặc ức chế các quá trình trong tế bào, đáp ứng được thay đổi của môi trường.
- + Chức năng nhận biết tế bào: Nhiều protein màng (thường là glicoprotein) đóng vai trò "*chất đánh dấu*" (marker) để các tế bào cùng loại hoặc khác loại nhận biết nhau.
- + Chức năng nối kết: Nhiều protein màng đóng vai trò nối kết các tế bào trong mô thành một khối ổn định.
- + Chức năng neo màng: Nhiều protein liên kết với các protein sợi hoặc các vi sợi trong tế bào chất do đó tạo nên sự ổn định và bền chắc của màng.

c) Cacbohydrat của màng (hình 2.1).

– Các phân tử cacbohydrat thường liên kết với phospholipit (glicolipit) hoặc protein (glicoprotein) phân bố ở mặt ngoài màng tạo nên tính bất đối xứng của màng, tham gia tạo nên khái niệm *chất nền ngoại bào* (extracellular matrix) giữa các tế bào trong mô của cơ thể đa bào. Chất nền ngoại bào không chỉ có chức năng dính kết các tế bào trong mô mà còn có chức năng truyền đạt thông tin giữa các tế bào.



Hình 2.1. Mô hình khảm động của màng sinh chất



THƯ VIỆN
HUBT

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

Đối với tế bào động vật, tuy không có thành tế bào có cấu trúc rõ rệt như tế bào thực vật nhưng có lớp áo (cell coat) được gọi là *chất nền ngoại bào* (extracellular matrix) được cấu tạo gồm proteoglycan do tế bào chế tiết. Proteoglycan được cấu tạo từ lõi protein liên kết với carbohydrate tạo nên các nhánh bên. Proteoglycan của chất nền ngoại bào liên kết chặt chẽ với các protein và glicoprotein của màng sinh chất. Chất nền ngoại bào có vai trò quan trọng trong việc liên kết các tế bào ở cạnh nhau tạo nên mô, trao đổi chất và truyền đạt thông tin giữa các tế bào với nhau.

III– VẬN CHUYỂN VẬT CHẤT QUA MÀNG

Màng sinh chất có chức năng định khu tế bào thành hệ thống cách ly với môi trường, nhưng là hệ thống mở, nghĩa là luôn trao đổi vật chất năng lượng và thông tin với môi trường. Đó cũng là lý do tồn tại và phát triển của hệ thống sống. Màng sinh chất kiểm soát sự vận chuyển chất và trao đổi thông tin giữa tế bào và môi trường.

1. Sự vận chuyển vật chất qua màng

Màng sinh chất là màng có tính thẩm chọn lọc, nghĩa là màng có khả năng điều chỉnh sự vận chuyển các chất đi vào và đi ra tế bào tùy theo nhu cầu sống của tế bào. Các chất cũng như các phân tử được vận chuyển qua màng vào trong tế bào cũng như ra ngoài tế bào theo 3 phương thức: thụ động, chủ động và nhập bào – xuất bào.

a) Vận chuyển thụ động

– Sự vận chuyển thụ động các chất qua màng là sự vận chuyển không tiêu phí năng lượng ATP và theo gradien nồng độ.

– Các chất được vận chuyển thụ động qua màng là tùy thuộc vào bản chất lý hoá của bản thân các chất đó và còn tùy thuộc vào cấu trúc của màng. Người ta phân biệt 2 dạng vận chuyển thụ động:

+ Các chất được vận chuyển trực tiếp qua màng không cần sự giúp đỡ của các protein màng (thường được gọi là permeaza). Các chất càng bé càng dễ dàng vận chuyển qua màng. Các chất phân cực và chất tích điện khó đi qua màng. Các chất hòa tan trong lipit dễ dàng vận chuyển qua màng.

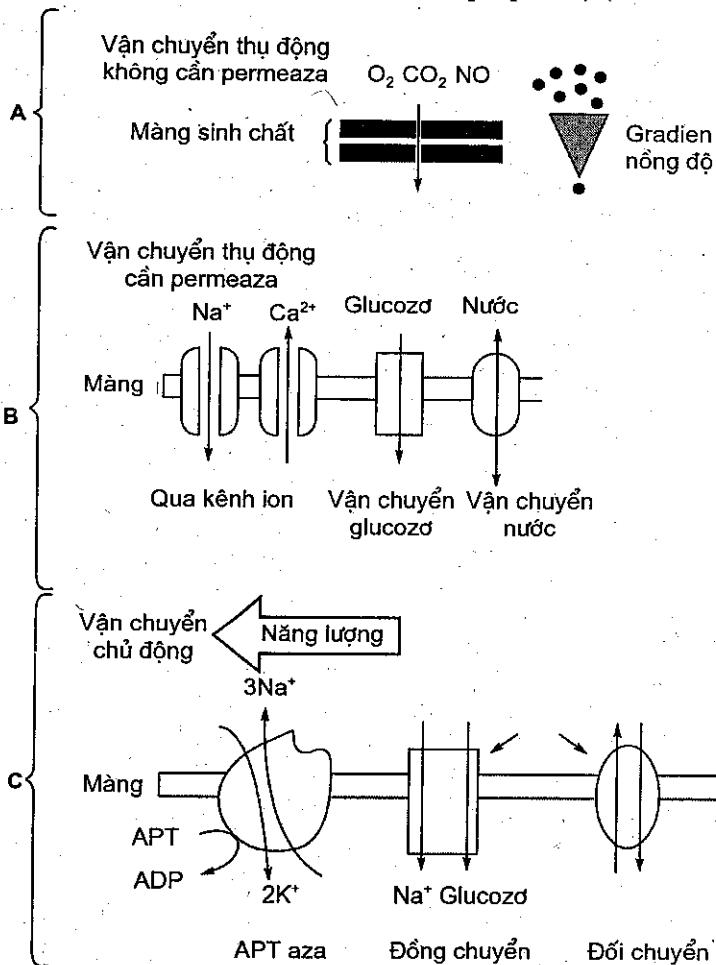
Ví dụ, các chất bé không phân cực như O₂, CO₂, NO,... được vận chuyển trực tiếp qua màng (xem hình 2.2), còn các chất bé như các ion có mang điện tích khó qua màng, hoặc các chất phân cực như H₂O, glucozơ, axit amin,... khó đi qua màng.

+ Các chất tích điện (các ion), các phân tử phân cực được vận chuyển qua màng nhờ sự giúp đỡ của các protein màng. Sự vận chuyển kiểu này



THƯ VIỆN
HUST

được gọi là *sự vận chuyển dễ dàng*. Ví dụ, các ion được vận chuyển qua các *kênh ion* (ion channel) do protein tạo nên được gọi là protein tạo kênh (ví dụ kênh vận chuyển Na^+ , kênh vận chuyển Ca^{2+} , ...). Các phân tử nước, glucozơ, axit amin,... là các chất phân cực được vận chuyển qua màng nhờ các protein mang (transporter) (ví dụ glucozơ được vận chuyển nhờ protein *GLUT*, nước được vận chuyển nhờ protein *aquaporin*) (xem hình 2.2).

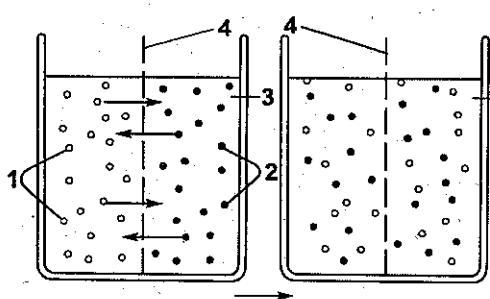


Hình 2.2. Sự vận chuyển thụ động (A và B), và sự vận chuyển chủ động (C) qua màng sinh chất

- A. Các phân tử bé như O_2 , CO_2 , NO ,... được vận chuyển trực tiếp qua màng theo gradien nồng độ không cần tiêu thụ năng lượng; B. Các ion như Na^+ , Ca^{2+} ,... được vận chuyển qua màng thông qua các kênh ion; các phân tử như glucozơ, nước,... được vận chuyển qua màng nhờ các protein mang (permeaza) không cần tiêu thụ năng lượng; C. Vận chuyển chủ động các ion (Na^+ , K^+), các phân tử (glucozơ) ngược với gradien nồng độ cần phải tiêu thụ năng lượng ATP.

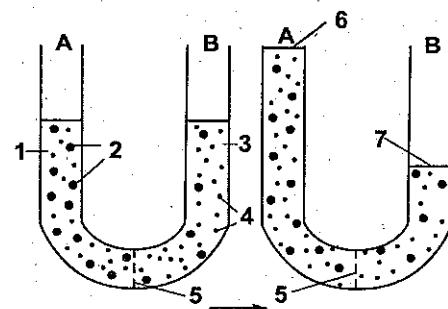
Các chất hoà tan, nước được vận chuyển qua màng nhờ hiện tượng khuếch tán và thẩm thấu.

Các chất hoà tan trong nước sẽ được vận chuyển qua màng theo gradien nồng độ (từ nơi nồng độ cao đến nơi nồng độ thấp) được gọi là sự khuếch tán (diffusion) (hình 2.3A). Nước thẩm qua màng theo gradien áp suất thẩm thấu (từ nơi có thể nước cao đến nơi có thể nước thấp) được gọi là sự thẩm thấu (osmosis) (hình 2.3B).



Hình 2.3A. Hiện tượng khuếch tán

1. Sunphat đồng (các hạt trắng);
2. Iodua kali (các hạt đen);
3. Nước; 4. Màng thẩm



Hình 2.3B. Hiện tượng thẩm thấu

1. Dung dịch đường 11%;
2. Phân tử đường; 3. Dung dịch đường 5%;
4. Phân tử nước; 5. Màng thẩm chọn lọc;
- 6, 7. Mực nước giữa ống A và B

Tuỳ theo áp suất thẩm thấu của dung dịch trong đó tế bào sống, người ta chia dung dịch thành 3 loại khác nhau: dung dịch đẳng trương, ưu trương và nhược trương.

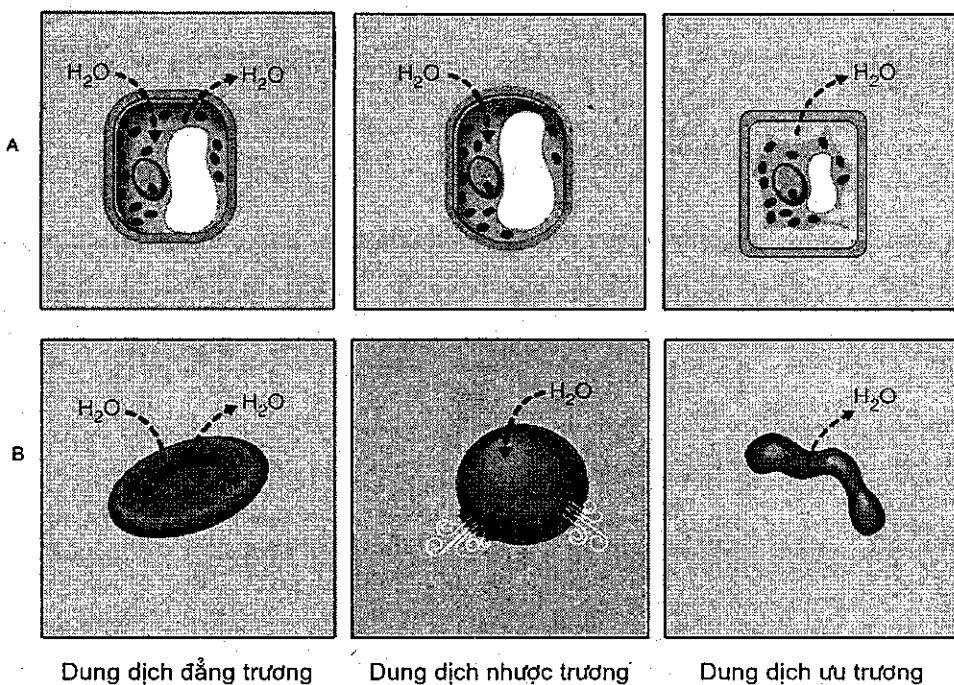
– *Dung dịch đẳng trương* là dung dịch có áp suất thẩm thấu bằng áp suất thẩm thấu của tế bào sống trong đó.

– *Dung dịch ưu trương* là dung dịch có áp suất thẩm thấu lớn hơn áp suất thẩm thấu của tế bào sống trong đó.

– *Dung dịch nhược trương* là dung dịch có áp suất thẩm thấu bé hơn áp suất thẩm thấu của tế bào sống trong đó.

Trong dung dịch đẳng trương lượng nước đi ra và vào tế bào như nhau nên tế bào không thay đổi. Trong dung dịch nhược trương nước sẽ đi vào tế bào làm thể tích tế bào tăng cao, trương phồng lên: đối với tế bào động vật vì không có thành xenlulozơ cứng nên chúng có thể bị vỡ tan ra (ví dụ khi để hồng cầu trong dung dịch nhược trương chúng sẽ bị vỡ ra, được gọi là hiện tượng tiêu huyết), còn đối với tế bào thực vật có thành cứng xenlulozơ nên nước vào trong tế bào chúng không bị vỡ tan, mà tế bào chất và không bào tăng thể tích tạo nên súc trương. Súc trương có vai trò quan trọng đối với nhiều hoạt động sinh lý của cơ thể thực vật. Trong dung dịch

ưu trương, nước sẽ đi ra khỏi tế bào làm cho thể tích của tế bào giảm, tế bào co lại, thường được gọi là hiện tượng co nguyên sinh (hình 2.4).



Dung dịch đẳng trương Dung dịch nhược trương Dung dịch ưu trương

Hình 2.4. Hiện tượng co nguyên sinh ở tế bào thực vật
(A) và hiện tượng tiêu huyệt ở tế bào động vật – hồng cầu người (B)

b) Vận chuyển chủ động

Sự vận chuyển chủ động là sự vận chuyển các chất qua màng thông qua các permeaza (kênh hoặc chất mang) của màng ngược với gradien nồng độ và có tiêu thụ năng lượng ATP (hình 2.2.C). Tế bào thường sống trong các môi trường có nồng độ chất hoà tan rất khác nhau nên phương thức vận chuyển chủ động là phương thức chủ yếu để tế bào có thể duy trì được cân bằng nội môi, cân bằng nội môi với môi trường ngoài cũng như hấp thụ được các chất cần thiết và thải bỏ các chất thừa hoặc độc hại. Bình thường tế bào phải chi phí khoảng 10 – 20% số năng lượng ATP cho sự vận chuyển chủ động qua màng. Nếu sự trao đổi chất và trao đổi năng lượng ngừng trệ thì sự vận chuyển chủ động bị đình chỉ và các chất vào ra tế bào thụ động theo gradien nồng độ. Cũng vì vậy mà cá, ếch nhái sống trong nước ao, hồ, sông không bị trương phồng, nhưng khi chúng chết, tế bào cơ thể tích đầy nước và trương phồng lên vì cơ thể của chúng không còn sản sinh năng lượng để chống lại thế nước.

Sự vận chuyển chủ động các ion được thực hiện nhờ permeaza có hoạt



THƯ VIỆN
HUST

tính ATPaza (có khả năng phân giải ATP để sử dụng năng lượng cho vận chuyển), được gọi là *bơm ion*, có vai trò vận chuyển các ion qua màng ngược với gradien nồng độ ion. Trong màng có các bơm ion Na^+ , bơm K^+ , bơm Cl^- , bơm H^+ , bơm Ca^{2+} ,...

Sự vận chuyển nhờ kênh hoặc nhờ protein mang có thể là thụ động hoặc chủ động và có thể xảy ra theo kiểu *đơn chuyển* (uniport), *đồng chuyển* (symport) hoặc *đối chuyển* (antiport). Đơn chuyển là vận chuyển chất nào đấy theo chỉ một hướng vào hoặc ra. Đồng chuyển là vận chuyển hai chất đồng thời theo một hướng (ví dụ vận chuyển chủ động glucoz kèm theo vận chuyển thụ động ion Na^+), còn đối chuyển là vận chuyển một chất vào, một chất ra theo hướng ngược nhau (ví dụ vận chuyển thụ động Na^+ vào trong tế bào đồng thời bơm ion H^+ ra khỏi tế bào).

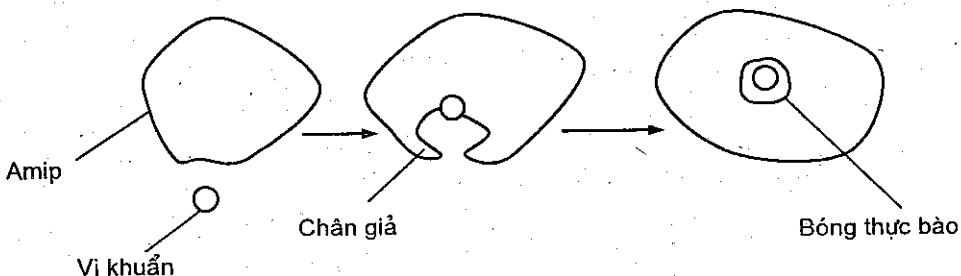
c) *Sự nhập – xuất bào*

Đối với các phân tử lớn hoặc các thể rắn, hoặc lỏng thì tế bào sử dụng hình thức nhập bào để chuyển tải chúng vào trong tế bào, và hình thức xuất bào để chuyển tải chúng ra khỏi tế bào (hình 2.5).

– *Sự nhập bào:*

Tùy thuộc vào bản chất của phân tử được vận chuyển và trạng thái biến đổi của màng, người ta phân biệt 3 dạng nhập bào sau đây:

+ *Sự thực bào* (phagocytosis – từ tiếng Hy Lạp *phagein* là ăn, *cytos* là tế bào) là trường hợp phần tử được vận chuyển vào tế bào ở dạng các phân tử rắn (ví dụ mẩu thức ăn, con vi khuẩn,...), và màng sinh chất biến đổi hình thành chân giả bao lấy phân tử chất rắn tạo thành bóng nhập bào (hay bóng thực bào) (hình 2.5 và hình 2.6). Các tế bào amip, các đại thực bào, các bạch cầu đơn nhân, các bạch cầu đa nhân,... đều là những tế bào có khả năng tích cực thực bào các vi khuẩn để tiêu diệt chúng.



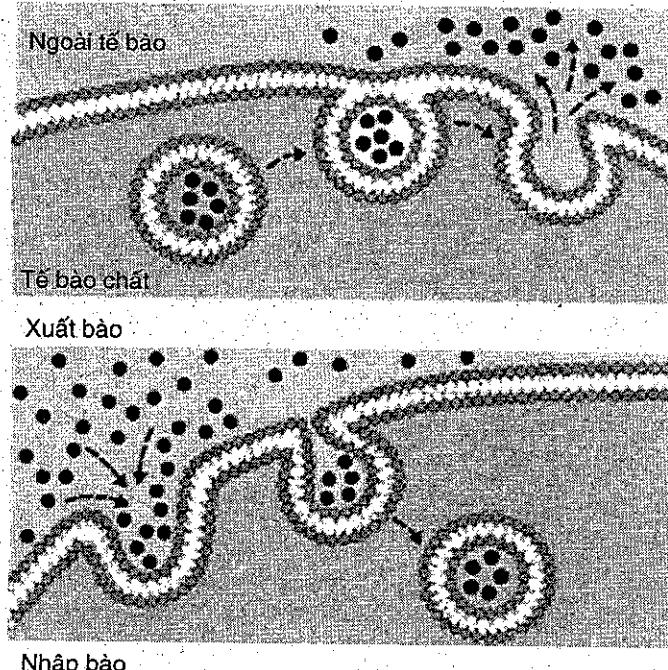
Hình 2.5. *Sự thực bào ở amip*

+ *Sự ẩm bào* (pinocytosis – từ tiếng Hy Lạp *pinein* là uống, *cytos* là tế bào) là trường hợp phân tử được nhập vào tế bào là giọt lỏng. Màng tế bào biến đổi bao lấy giọt lỏng và tạo thành bóng ẩm bào.



Các bóng thực bào và bóng ẩm bào được chuyên chở đến cácлизоком và được tiêu hoá bởi các enzym củaлизоком.

+ **Sự nhập bào thông qua thụ quan:** Trong trường hợp này chất vận chuyển được gọi là chất gắn (ligand) vì nó phải gắn với thụ quan màng (receptor) là proгликопrotein đặc trưng có trong màng. Chất vận chuyển gắn với thụ quan thành phức hợp, màng biến đổi lõm vào và bao lấy phức hợp tạo thành bong nhập bào. Bóng nhập bào được bao thêm lớp áo bằng protein sợi. Chất được vận chuyển sẽ được giải phóng ra tế bào chất còn bong cùng thụ quan sẽ được màng tái sử dụng.



Hình 2.6. Hiện tượng xuất bào và nhập bào

– **Sự xuất bào:**

Hiện tượng xuất bào là hiện tượng tế bào bài xuất, chế tiết ra ngoài các chất, hoặc phân tử bằng cách hình thành các bong xuất bào (chứa các chất hoặc phân tử đó), các bong này liên kết với màng, màng sẽ thay đổi và bài xuất các chất, hoặc phân tử ra ngoài (hình 2.6).

Như vậy trong hiện tượng nhập bào và xuất bào đòi hỏi phải có sự biến đổi và tái tạo lại màng và tiêu thụ năng lượng.

2. Sự phân hoá của màng chất

Trong cơ thể đa bào nhiều loại tế bào có màng sinh chất phân hoá về

cấu trúc và biến dạng thành các phức hệ cấu tạo thích nghi với các chức năng khác nhau như: tăng cường mối liên hệ giữa các tế bào ở cạnh nhau, tăng cường hấp thụ, chế tiết, dẫn truyền,...

a) *Tăng cường mối liên kết giữa các tế bào cạnh nhau*

Trong mô đa bào, các tế bào liên kết với nhau qua khoảng gian bào. Khoảng gian bào được giới hạn bởi màng của các tế bào cạnh nhau và chứa đầy các phân tử protein có chức năng kết dính các tế bào với nhau, gọi là adherin – là một glicoprotein. Chất dịch gian bào đóng vai trò cơ học giữ cho các tế bào ổn định trong tổ chức mô học, đồng thời cũng đóng vai trò tích cực trong các hoạt động của tế bào như trao đổi chất, di chuyển và sinh sản,...

Qua khoảng gian bào, màng các tế bào cạnh nhau được liên kết với nhau nhờ các nối kết gian bào (intracellular junction), ở vùng nối kết gian bào có sự thay đổi về cấu tạo và hình dạng của màng sinh chất, có sự tham gia của các protein liên kết và sự tạo thành phức hệ phức tạp các vi sợi actin trong tế bào chất.

Tùy tính chất và cấu tạo, người ta phân biệt hai loại nối kết gian bào.

– Các cầu nối gian bào hay nối kết thông thường (junction – gap):

Các cầu nối gian bào là những nối kết giữa hai tế bào cạnh nhau mà ở đó hai màng sinh chất tiếp cận nhau sát đến nỗi không thể phân biệt được hai màng vì khoảng gian bào chỉ hẹp có 2 – 3nm, như thế các cầu nối thông thường giữa hai tế bào, tạo nên bởi bảy lớp gồm 4 lớp ưa nước và 3 lớp ghét nước. Các cầu nối có được là nhờ sự liên kết của protein – connexin tồn tại trong màng của cả hai tế bào,

Cầu nối gian bào cho phép hai tế bào cạnh nhau trao đổi chất một cách trực tiếp, nhanh chóng và nhờ cầu nối mà các tế bào cạnh nhau có được sự hợp tác trong trao đổi chất. Ví dụ, AMP vòng có thể qua cầu nối gian bào từ tế bào này vận chuyển sang tế bào khác, do đó tăng cường nhanh chóng sự phân giải glicogen để giải phóng glucozơ vào máu.

– Các nối kết vững chắc hay thể nối (hay thể dây chằng) (desmosome): là kiểu nối kết trong đó có sự thay đổi hình dạng màng sinh chất, có sự tham gia của protein liên kết và cả sự tham gia của phức hệ vi sợi tế bào chất làm cho nối kết ổn định và vững chắc. Kiểu nối kết này có vai trò tăng cường độ liên kết giữa hai tế bào cạnh nhau về cơ học và qua phần nối kết không có sự trao đổi chất giữa hai tế bào.

– Các nối kết tế bào chất hay cầu nối sinh chất (plasmodesma): Ở tế bào thực vật, ngoài màng sinh chất, còn được bao bởi thành xenlulozơ, vì vậy, để bảo đảm độ liên kết và trao đổi giữa các tế bào ở cạnh nhau, có cầu



trúc nối kết plasmodesma. Ở đây màng sinh chất và thành xenlulozơ thay đổi và tạo nên những cầu nối tế bào chất, qua đó hai tế bào có thể trao đổi chất trực tiếp cho nhau.

b) Tăng cường hấp thụ và chế tiết

Ở một số tế bào phân hoá như tế bào biểu mô ruột, tế bào ngoại tiết, màng sinh chất cùng tế bào chất ở phần đỉnh tế bào đã bị biến đổi tạo thành các *vi mao* (microvilli) là những phần lồi của màng kéo theo tế bào chất như kiểu lông nhỏ.

– *Vi mao* có đường kính từ 80 – 100nm và chiều dài 0,6 – 0,8 μ m, mỗi tế bào biểu mô ruột có tới 3000 *vi mao* phủ lấy phần đỉnh tế bào (trước đây với kính hiển vi quang học, lớp *vi mao* được mô tả như là "nếp viền"). *Vi mao* được bao bởi lớp màng sinh chất có độ dày 9 – 11nm, bên trong là tế bào chất chứa bó sợi gồm 10 – 50 sợi actin có vai trò nâng đỡ *vi mao*. Với cấu tạo *vi mao*, bề mặt tiếp xúc của màng được tăng lên và sự hấp thụ của tế bào được tăng lên nhiều lần (trên 1mm² bề mặt biểu mô ruột có đến 200 triệu *vi mao*).

Đối với nhiều loại tế bào biểu mô, màng sinh chất ở phần nền thường là phẳng, nhưng đối với một số loại, ví dụ tế bào biểu mô ống thận có vai trò tích cực trao đổi chất thì màng sinh chất lõm sâu vào khối tế bào chất tạo thành những ô cách nhau và trong các ô chứa nhiều ty thể. Sự phân ô rất phát triển ở các tế bào của tuyến ngoại tiết như tuyến mang tai, tuyến muối của bọn chim biển. Sự phân ô làm tăng diện tích bề mặt của màng đáp ứng sự vận chuyển tích cực của các chất (ví dụ bọn chim biển thường uống nước biển và cần phải bài xuất một lượng muối rất lớn ra khỏi tế bào).

IV- TRAO ĐỔI THÔNG TIN QUA MÀNG

Tất cả các cơ thể sống, dù là đơn bào hoặc đa bào đều có khả năng trao đổi thông tin với môi trường nghĩa là chúng có thu nhận các tín hiệu đặc trưng của môi trường và đáp ứng theo phương thức bảo đảm sự tồn tại và sinh sản của loài. Ví dụ: Nấm men *Saccharomyces cerevisiae* nhận biết nhau thông qua chất pheromon đặc trưng để tiếp hợp với nhau (sinh sản hữu tính); mắt ong có các thụ quan nhạy cảm với tia tử ngoại, do đó chúng có thể phân biệt các dấu hiệu trên cánh hoa để nhận ra hoa có mật, trong lúc mắt chúng ta không thể nhận biết được. Đối với thực vật cũng vậy, tế bào thực vật có các thụ quan có khả năng nhận biết các thay đổi quan trọng của môi trường, đặc biệt là sự thay đổi trong nồng độ các hormon sinh trưởng, sự tổn thương của lá do sâu, hoặc sự thay đổi độ dài của ngày khi mùa đông đến.



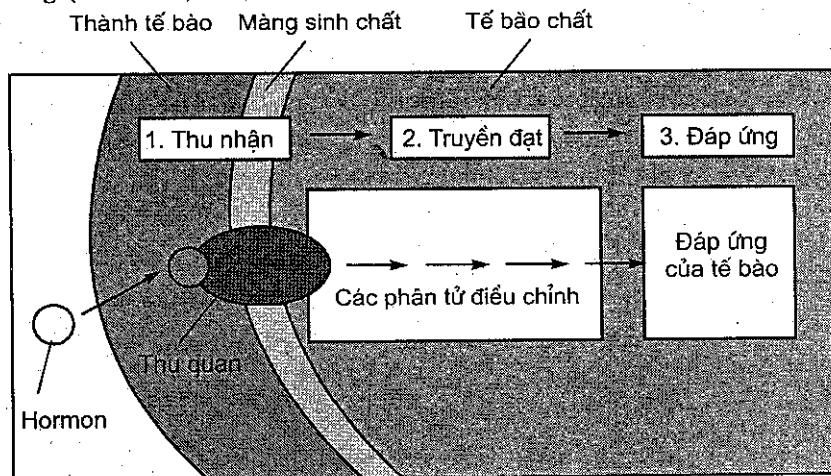
THƯ VIỆN
HUBT

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

Đối với kích thích cần phải đáp ứng thì các thụ quan có trong tế bào sẽ thu nhận kích thích đó. Khi thu nhận được kích thích, thụ quan sẽ phát động hàng loạt phản ứng sinh hoá để truyền đạt thông tin từ khâu nhận đến khâu đáp ứng kích thích thông qua *con đường truyền đạt thông tin*.

1. Con đường truyền đạt thông tin

Con đường truyền đạt thông tin gồm 3 khâu: thu nhận, truyền đạt và đáp ứng (hình 2.7).



Hình 2.7. Sơ đồ con đường truyền đạt thông tin

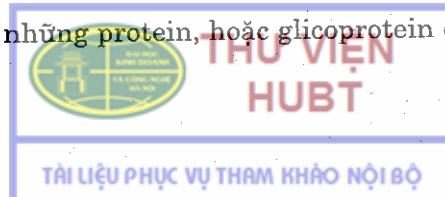
Màng sinh chất thu nhận thông tin được mã hoá bằng các tín hiệu khác nhau (ví dụ các hormon đặc thù) nhờ các protein đặc trưng khu trú trong màng, đóng vai trò là các *thụ quan màng* (membrane receptor), vì vậy tế bào có khả năng đáp ứng kịp thời đổi với tác động của các nhân tố môi trường. Sự truyền tín hiệu qua màng có vai trò đặc biệt quan trọng đối với hoạt động cơ và thần kinh của động vật.

a) Các thông tin

Các thông tin đến từ môi trường, hoặc đến từ các tế bào khác thường ở dạng các tín hiệu hoá học. Đó có thể là chất hoà tan trong nước như các chất vô cơ (ion Ca^{2+} , ...), các chất hữu cơ (axit amin, peptit, ...), các kháng nguyên, các hormon, các nhân tố sinh trưởng, các chất trung gian thần kinh. Đó có thể là các chất hoà tan trong lipit như các hormon steroid (cortisol, estrogen, testosterone, progesterone, ...). Đó có thể là các gốc tự do ở dạng khí ví dụ oxit nitơ (NO).

b) Thụ quan màng

Thụ quan màng là những protein, hoặc glicoprotein đặc trưng khu trú



trong màng. Chúng có khả năng thay đổi hình thù không gian và liên kết đặc trưng với các chất mang tín hiệu thông tin (thường được gọi là chất gắn – ligand). Thủ quan màng có tính đặc trưng đối với chất gắn và khi phức hệ thủ quan – chất gắn được hình thành, chúng sẽ phát động những hiệu quả sinh lý như: mở các kênh ion để vận chuyển các ion, kích hoạt các enzym, hoạt hoá các protein trong dây chuyền trao đổi chất của tế bào hoặc hoạt hoá các gen.

2. Cơ chế truyền đạt thông tin qua màng

a) Các chất hòa tan trong nước

Đa số các chất hoá học trung gian, các hormon, các chất trung gian thần kinh đều hòa tan trong nước. Chúng có tính đặc trưng và không thể trực tiếp đi qua màng. Chúng được các tế bào đích thu nhận nhờ các thủ quan đặc trưng khu trú trong màng và hoạt động theo những cơ chế sau: (hình 2.8).

– Chất gắn (ví dụ hormon adrenalin) liên kết với thủ quan màng đặc trưng (thủ quan của adrenalin). Thủ quan là protein xuyên màng có đầu thò ra ngoài, có tác dụng liên kết đặc trưng với chất gắn.

– Thông tin được truyền qua chất trung gian là *protein G* khu trú trong màng kèm với thủ quan (có tên gọi là protein G bởi vì protein này được hoạt hoá bởi GTP (guanozintriphasphat)).

– Protein G khi được hoạt hoá sẽ phát động chuỗi phản ứng chức năng của tế bào như: điều hoà điện thế màng (mở hoặc đóng kênh ion), kích hoạt (hoặc ức chế) các phản ứng sinh hoá liên quan đến sự sinh trưởng và tăng sinh tế bào, làm hoạt hoá các gen. Thường có nhiều loại protein G: loại Gs có tác động hoạt hoá, còn loại Gi có tác động ức chế các phản ứng chức năng của tế bào.

+ Nhiều trường hợp protein G không trực tiếp tác động đến các phản ứng chức năng của tế bào mà tác động gián tiếp qua các chất trung gian (những chất này được gọi là chất thông tin thứ hai, vì chất gắn là chất thông tin thứ nhất). Một trong những chất trung gian phổ biến và được nghiên cứu nhiều là *AMP vòng*. Protein G sẽ hoạt hoá enzym adenincyclaza hoặc enzym kinaza, các enzym này sẽ chuyển hoá ATP → AMP vòng. Đến lượt mình AMP vòng kích hoạt các phản ứng chức năng của tế bào. Ví dụ, adrenalin tác động thông qua AMP vòng kích hoạt các enzym xúc tác phản ứng phân giải glicogen thành glucozơ làm tăng nồng độ glucozơ trong máu (hình 2.8).

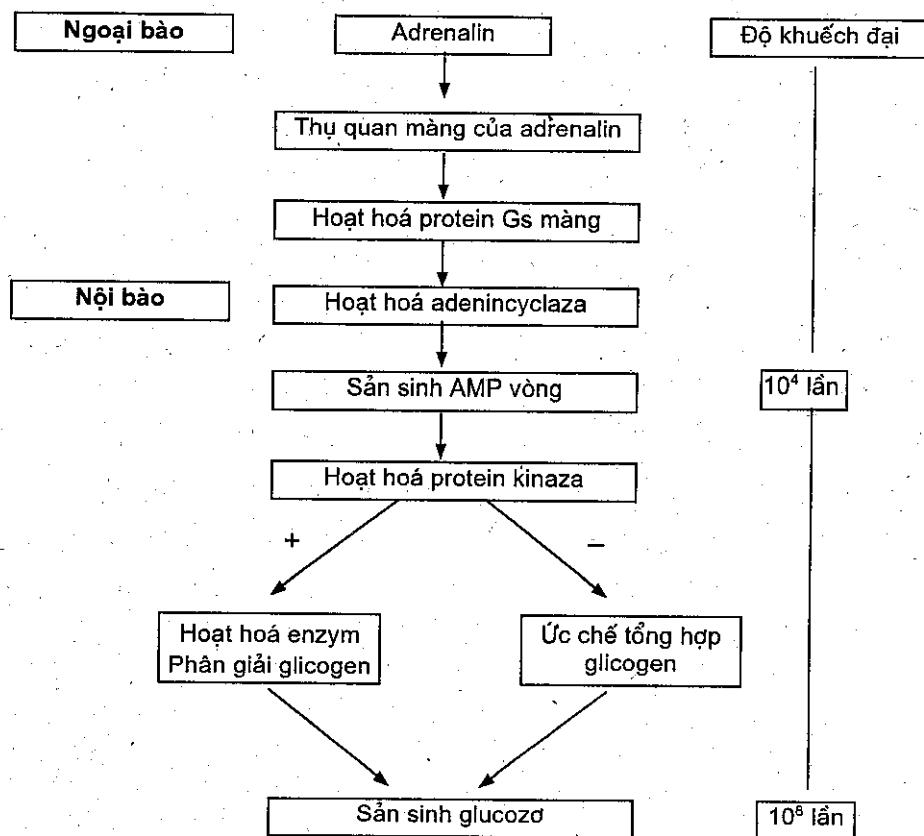
Ngoài AMP vòng, các chất trung gian có thể là các chất khác như



THƯ VIỆN
HUST

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

GMP vòng, NO, Ca^{2+} , ... Mục đích của sự tạo thành các chất trung gian (chất thông tin thứ hai) là để khuếch đại lượng thông tin làm tăng hoạt các phản ứng chức năng lên nhiều lần. Ví dụ, với lượng 1 phân tử adrenalin sẽ kích thích sản sinh ra 10^4 phân tử AMP vòng, và sản sinh ra 10^8 phân tử glucozơ từ glicogen.



Hình 2.8. Cơ chế hoạt động của thụ quan màng (đối với adrenalin)

– Nhiều thụ quan màng là protein xuyên qua màng có đầu ngoài đặc trưng với chất gắn, còn đầu trong thò vào tế bào chất có chức năng như là enzym có hoạt tính của kinaza. Khi chất gắn (ví dụ hormon insulin) liên kết với thụ quan (thụ quan insulin) thì phần enzym kinaza của thụ quan trở nên có hoạt tính, cả phức hệ thụ quan – insulin sẽ được nhập bào và tạo ra bong nhập bào đi sâu vào tế bào để kích hoạt các phản ứng chuyển hoá glucozơ (biến đổi glucozơ thành glicogen) làm giảm lượng glucozơ trong máu. Các thụ quan insulin có nhiều trong màng tế bào gan, tế bào cơ với số lượng từ 10^2 đến 10^5 trên mỗi tế bào.



– Hoạt động thu nhận thông tin và truyền thông tin nhờ các thụ quan màng được tế bào điều chỉnh để thích nghi với trạng thái của tế bào cũng như với thay đổi của môi trường. Sự nhạy cảm với thông tin sẽ được tăng cao khi số lượng các thụ quan tăng, hoặc khi thụ quan được biến đổi ở trạng thái gắn kết với chất mang thông tin (chất gắn). Sự thiếu hoặc sai lệch trong phân tử thụ quan (sự thu nhận thông tin bị ức chế khi số lượng thụ quan giảm, hoặc khi thụ quan ở trạng thái không gắn kết với chất mang thông tin) sẽ gây trục trặc trong việc thu nhận và truyền đạt thông tin, do đó dẫn đến tình trạng bệnh lý. Ví dụ, bệnh đái tháo đường tip II (thường phát triển ở tuổi sau 40) có nguyên nhân sai lệch trong thụ quan của insulin nên insulin không truyền đạt được thông tin để phát huy tác dụng làm giảm lượng glucozơ trong máu (khác với đái tháo đường tip I là dạng có nguyên nhân thiếu hakan insulin do tế bào β của đảo tuy không sản xuất được insulin do sai lệch di truyền – được xuất hiện khi còn trẻ).

b) Các chất hòa tan trong lipit

Trường hợp các chất mang thông tin là các chất hòa tan trong lipit, ví dụ các hormon steroid, vitamin D, retinoit,... sẽ được vận chuyển qua màng và vào trong tế bào chất của tế bào. Ở đây chúng sẽ liên kết với các protein thụ quan nội bào tạo thành phức hệ hormon – thụ quan nội bào. Phức hệ này sẽ đi vào nhân tế bào và có tác động hoạt hoá các gen. Ví dụ, hormon *ecdison* xâm nhập và tế bào tuyến nước bọt ruồi quả có tác dụng hoạt hoá các gen trong nhiễm sắc thể khổng lồ tạo nên ARN và protein gây tác động biến thái dài thành nhộng. Hormon *testosteron* xâm nhập vào tế bào sẽ hoạt hoá các gen sản sinh enzym và protein gây phát triển các tính trạng sinh dục thứ phát ở nam giới.

CÂU HỎI ÔN TẬP

1. Vẽ mô hình "khảm động" của màng sinh chất.
2. Trình bày tính chất động của màng sinh chất.
3. Nêu các hình thức vận chuyển thụ động qua màng. Cho ví dụ.
4. Trình bày cơ chế vận chuyển chủ động qua màng. Cho ví dụ.
5. Nêu các hình thức nhập bào.
6. Trình bày con đường truyền đạt thông tin của tế bào.
7. Vẽ sơ đồ truyền đạt thông tin của hormon adrenalin.



Chương 3

CHU KỲ TẾ BÀO VÀ SINH SẢN TẾ BÀO

I – CÁC THỜI KỲ CỦA CHU KỲ TẾ BÀO

1. Khái niệm về chu kỳ tế bào

Một trong những đặc tính cơ bản của cơ thể sống là đặc tính sinh sản, tức là khả năng tự sinh ra cơ thể giống mình. Đặc tính sinh sản của cơ thể có cơ sở ở sự phân bào. Từ năm 1855, R. Virchow đã khẳng định “cũng giống như động vật được sinh ra chỉ từ động vật, thực vật chỉ sinh ra thực vật, tế bào chỉ được sinh ra từ tế bào có trước” (*Omnis cellula e cellula*). Năm 1882, W. Flemming phát hiện ra hiện tượng phân bào có tơ (mitosis) sau khi tế bào đã trải qua một thời gian sinh trưởng. Về sau các nhà tế bào học phát hiện ra phân bào được xen kẽ với thời gian sinh trưởng theo từng chu kỳ.

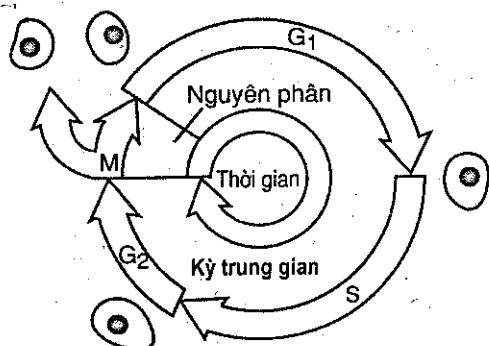
Chu kỳ tế bào (cell cycle) là thời gian diễn ra kể từ thời điểm tế bào được hình thành nhờ phân bào của tế bào mẹ và kết thúc bởi sự phân bào để hình thành tế bào mới. Như vậy thời kỳ *phân bào* được xen kẽ bởi thời kỳ giữa các lần phân bào được gọi là *gian kỳ*.

2. Các thời kỳ của chu kỳ tế bào (hình 3.1)

Người ta chia chu kỳ tế bào ra hai thời kỳ chính:

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

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



Hình 3.1. Chu kỳ tế bào



THƯ VIỆN
HUST

Trong cơ thể đa bào, các tế bào sinh dưỡng (tế bào soma) được biệt hoá khác nhau để thực hiện chức năng khác nhau, cho nên thời gian kéo dài của chu kỳ sống của chúng có nhiều thay đổi không giống nhau, đặc biệt là gian kỳ. Ví dụ, tế bào ruột phân bào hai lần qua một ngày, tế bào gan phân bào hai lần qua một năm, còn tế bào nơron ở cơ thể trưởng thành hầu như không phân bào mà gian kỳ kéo dài cho đến khi tế bào chết hoặc cơ thể chết. Trung bình chu kỳ sống của đa số tế bào kéo dài từ 8 giờ đến 100 ngày, trong đó thời gian của gian kỳ là thay đổi, còn thời gian của phân bào là ổn định, chỉ chiếm khoảng 1 giờ.

a) Gian kỳ

Trong gian kỳ, tế bào thực hiện các chức năng trao đổi chất, các hoạt động sống khác nhau, tổng hợp ARN, ADN, các protein, các enzym,... và chuẩn bị cho phân bào. Tuỳ theo đặc điểm chức năng, người ta chia gian kỳ ra 3 giai đoạn, hay là pha liên tiếp nhau: giai đoạn G1 (gap 1), giai đoạn S (synthesis) và giai đoạn G2 (gap 2) (hình 3.1). Thời gian kéo dài của gian kỳ tuỳ thuộc vào thời gian của 3 pha G1 + S + G2, đặc biệt tuỳ thuộc vào G1 vì ở các loại tế bào khác nhau thì thời gian G1 là rất khác nhau, còn giai đoạn S và G2 tương đối ổn định.

- Pha G1:

Pha G1 được tiếp ngay sau phân bào khi tế bào con được hình thành.

+ Thời gian của G1:

Thời gian của G1 kéo dài từ ngay sau khi tế bào được tạo thành do phân bào, cho đến khi bắt đầu pha S là pha tổng hợp ADN. Thời gian của G1 tuỳ thuộc vào chức năng sinh lý của tế bào, ví dụ đối với tế bào phôi thì thời gian của G1 = 30 phút đến 1 giờ, đối với tế bào gan động vật có vú G1 = 1 năm, còn đối với tế bào nơron G1 có thể kéo dài suốt đời sống cơ thể. Đối với tế bào ung thư, thời gian của G1 bị rút ngắn rất nhiều. Người ta còn phân biệt pha G0 là pha trong đó tế bào đi vào trạng thái biệt hoá lâu dài, hoặc vĩnh viễn, hoặc thoái hoá.

Khi kết thúc G1, tế bào có đi vào pha S và G2 để vào kỳ phân bào hay không là tuỳ thuộc vào các điều kiện môi trường. Vào cuối pha G1 có một thời điểm được gọi là điểm chốt (check point), điểm R.

Nếu tế bào vượt qua điểm R chúng tiếp tục đi vào pha S. Nhân tố điều chỉnh để vượt qua thời điểm R vào S là phức hệ protein được gọi là Cdk - cyclin gồm có cyclin D, cyclin E và enzym kinaza phụ thuộc cyclin, trong đó cyclin đóng vai trò điều chỉnh, nghĩa là chỉ khi cyclin liên kết với kinaza thì enzym kinaza mới thể hiện hoạt tính phát động các phản ứng của chu kỳ tế bào. Pha G1 là pha sinh trưởng của tế bào vì trong pha này



THƯ VIỆN
HUST

xảy ra sự tổng hợp các ARN và protein. Đối với các tế bào biệt hoá thì tế bào không vượt qua R mà đi vào quá trình biệt hoá tế bào để tạo nên các dòng tế bào sinh dưỡng (tế bào soma) khác nhau có chức năng khác nhau (được gọi là pha G0).

+ Tổng hợp chất trong pha G1:

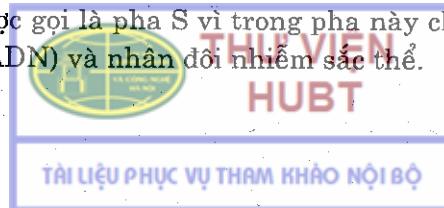
Trong pha G1, số lượng nhiễm sắc thể chứa hàm lượng ADN là ổn định (ví dụ ở người là $2n = 46$ nhiễm sắc thể, chứa hàm lượng ADN là 6×10^9 cặp nucleotit). Mỗi một nhiễm sắc thể chứa một phân tử ADN liên kết với histon và ở pha G1 các sợi nhiễm sắc của nhiễm sắc thể ở trạng thái hoạt động, nghĩa là tổng hợp các ARN (phiên mã) và tổng hợp protein (dịch mã). Cũng vì vậy, người ta xem pha G1 là pha sinh trưởng của tế bào và thực hiện hoạt động sinh lý khác nhau. Khi phiên mã, thì các gen chứa trong vùng chất nhiễm sắc thực (euchromatine) (có chứa các codon gồm bộ ba deoxiribonucleotit) sẽ được phiên mã để tổng hợp nên phân tử mARN (mang các codon gồm bộ ba ribonucleotit) và như vậy mã của một protein nào đó (trình tự các codon) trong ADN đã được "phiên" sang mARN. Phân tử mARN sẽ đi ra tế bào chất đến riboxom, ở đây các tARN mang các axit amin lắp ráp thành chuỗi polypeptit (protein) có trình tự axit amin đúng theo trình tự các codon của mARN. Protein được hình thành và sẽ được tế bào chuyên chở đến nơi tế bào cần hoặc chế tiết ra ngoài.

Các tế bào phôi sớm thường có chu kỳ ngắn, chỉ khoảng 30 phút đến 1 giờ bởi vì ở chúng không có pha G1. Các nhân tố của G1 cần thiết cho sự tái bản ADN ở pha S đã được chuẩn bị trước và có sẵn trong tế bào chất của tế bào trứng.

Trong quá trình phát triển phôi thai, ở pha G1, các gen trong hệ gen hoạt hoá khác nhau và sẽ tổng hợp nên các protein đặc thù và từ đó tạo nên các dòng tế bào soma biệt hoá trong các mô và cơ quan khác nhau của cơ thể. Trong cơ thể trưởng thành, trong các mô vẫn tồn tại các *tế bào gốc* (stem cells) là những tế bào vẫn giữ khả năng sinh trưởng, phân bào và sản sinh ra các tế bào biệt hoá của mô. Ví dụ, trong tuỷ xương có dòng tế bào gốc máu có tiềm năng phân bào và cho ra các tế bào máu như hồng cầu, bạch cầu các loại.

- Pha S:

Pha S là pha tiếp theo pha G1 nếu tế bào vượt qua được điểm hạn định R. Trong pha G1, tế bào đã chuẩn bị điều kiện cho pha S: vào cuối pha G1 tế bào tổng hợp một loại protein đặc trưng là *cyclin A* và được tích luỹ trong nhân tế bào. Protein cyclin A cùng với kinaza sẽ xúc tiến sự tái bản ADN (hình 3.1). Được gọi là pha S vì trong pha này chủ yếu xảy ra sự tổng hợp ADN (tái bản ADN) và nhân dồi nhiễm sắc thể.



Protein cyclin A (nhân tố hoạt hoá tổng hợp ADN) tác động cho tới cuối pha S thì biến mất.

Thời gian kéo dài của pha S tương đối cố định (ví dụ, đối với động vật có vú thường kéo dài từ 6 đến 8 giờ). Sự tổng hợp ADN mới có cấu trúc và đặc tính giống với ADN cũ nên được gọi là sự tái bản ADN. Sau pha S, hàm lượng ADN và số lượng nhiễm sắc thể đã được nhân đôi, ví dụ, đối với tế bào người sẽ có 46×2 nhiễm sắc thể chứa hàm lượng ADN là 12×10^9 cặp nucleotit.

– Pha G2:

Tiếp theo pha S là pha G2, thời gian của G2 ngắn từ 4 – 5 giờ (đối với động vật có vú). Trong pha G2, các ARN và protein được tổng hợp chuẩn bị cho phân bào. Cuối pha G2 một protein được tổng hợp là *cyclin B* và được tích luỹ trong nhân cho đến tiền kỳ phân bào. Cyclin B hoạt hoá enzym kinaza và đóng vai trò quan trọng trong việc thực hiện quá trình phân bào như sự tạo thành các vi ống tubulin để tạo thành thoi phân bào. Chất colchicin có tác dụng ức chế sự tạo các vi ống gây ức chế phân bào. Người ta thường sử dụng các chất vinblastin và vincristin chiết xuất từ cây dừa cạn làm thuốc chống ung thư vì chúng cũng có tác động ức chế sự tạo thành vi ống ở G2, do đó không tạo thành thoi phân bào ở M dẫn đến ức chế sự phân bào của các tế bào ung thư.

b) *Phân bào*

Tiếp theo pha G2 là pha M, là thời kỳ tế bào mẹ phân chia thành 2 tế bào con. Sự phân bào là phương thức sinh sản của tế bào, đồng thời là phương thức qua đó tế bào mẹ truyền thông tin di truyền chứa trong ADN (đã được nhân đôi qua pha S) cho hai tế bào con. Sự phân bào cùng với sự tổng hợp các chất nội bào và gian bào là cơ sở của sự tăng trưởng của các mô, các cơ quan và cơ thể đa bào.

II– SỰ ĐIỀU CHỈNH CHU KỲ TẾ BÀO

Chu kỳ tế bào gồm nhiều giai đoạn diễn ra kế tiếp nhau theo một lịch trình thời gian xác định ở các loại tế bào khác nhau cũng như các cơ thể khác nhau là nhờ có sự điều chỉnh hoạt động của toàn bộ chu kỳ. Nghiên cứu cơ chế điều chỉnh chu kỳ tế bào không chỉ có tầm quan trọng trong nghiên cứu sinh học sinh sản mà còn có tầm quan trọng trong nghiên cứu bệnh học đặc biệt là bệnh học ung thư. Sự điều chỉnh chu kỳ tế bào về nguyên lý chung diễn ra theo những cơ chế giống nhau ở cơ thể đơn bào



cũng như cơ thể đa bào. Những năm gần đây người ta đã phát hiện được cơ sở phân tử của cơ chế điều chỉnh chu kỳ tế bào.

1. Một hệ thống trung tâm phát động các quá trình cần thiết của chu kỳ

Để hiểu được cơ chế điều chỉnh của chu kỳ tế bào, ta hãy xem xét tế bào như là một chiếc máy giặt quần áo. Chức năng giặt quần áo của máy gồm nhiều công đoạn nối tiếp nhau: lấy nước cùng bột giặt, vò quần áo, xả nước bẩn, vắt khô. Mỗi công đoạn diễn ra trong một thời gian nhất định và nối tiếp nhau. Cũng giống như vậy, chu kỳ tế bào cũng gồm nhiều giai đoạn nối tiếp nhau như: sinh trưởng, nhân đôi ADN, phân bào. Mỗi giai đoạn diễn ra trong một thời gian nhất định và nối tiếp nhau. Giai đoạn trước phải được hoàn thành mới có thể tiếp theo giai đoạn sau và điều kiện của giai đoạn sau cũng đã được chuẩn bị trong giai đoạn trước. Trong cả hai trường hợp: chu kỳ tế bào và máy giặt đều có nhân tố điều chỉnh trung tâm khiến cho các quá trình xảy ra liên tiếp nhau theo trình tự, theo thời gian, trong đó nhân tố điều chỉnh hoạt động như một chiếc đồng hồ quy định nên thời gian hoạt động mỗi quá trình (giai đoạn) thông qua các *điểm chốt* (check points). Điểm chốt thể hiện cơ chế điều chỉnh theo mối liên hệ ngược, nghĩa là sự hoàn thành quá trình trước là điều kiện phát động cho quá trình sau. Tuy nhiên, cơ chế điều chỉnh của chu kỳ tế bào phức tạp hơn nhiều, bởi vì các nhân tố điều chỉnh như chúng ta đã biết là các phức hợp sinh hoá phức tạp hoạt động trong mối tương quan với nhau, và với môi trường nội bào và ngoại bào.

Hệ thống điều chỉnh chu kỳ tế bào gồm các phức hệ sinh hoá tác động theo chu kỳ và đó là các phức hệ protein hoạt động tương tác theo kiểu kích thích và ức chế, phối hợp với các quá trình tiền thân cần thiết cho sự nhân đôi ADN và phân ly của ADN. Trong chu kỳ hệ thống điều chỉnh đến lượt mình lại được kiểm tra bởi các “phanh”, có tác động phanh hãm chu kỳ ở các điểm chốt đặc biệt.

Như vậy khi các quá trình tiền thân đã hoàn thành là điều kiện cần cho sự khởi động quá trình tiếp theo của chu kỳ, nhưng cũng có thể bị ách lại ở các điểm chốt. Hệ thống “phanh” rất quan trọng bởi vì nó cho phép kiểm tra hệ thống điều chỉnh của chu kỳ bởi các tín hiệu đến từ môi trường.

Các tín hiệu của môi trường tác động lên hệ thống điều chỉnh bởi hai điểm chốt chủ yếu: một ở giai đoạn G1 ngay trước khi vào giai đoạn S, và một điểm chốt ở G2, là điểm mà ở đó hệ thống điều chỉnh thực hiện quá trình có tác động khởi động sự phân bào ở M. Đối với các tế bào không đi vào phân bào thì chu kỳ bị phanh ngay ở điểm chốt ở G1.

Đối với tế bào nấm men, điểm chốt ở G1 thường được gọi là điểm xuất phát – điểm S (start point), còn đối với tế bào động vật, điểm chốt này được gọi là điểm hạn định – điểm R (restriction point).

2. Hệ thống điều chỉnh chu kỳ – phức hệ các protein – kinaza

Nhiều nghiên cứu trên các đối tượng khác nhau như nấm men, tế bào phôi sớm, tế bào động vật có vú trong nuôi cấy *invitro* đều chứng minh rằng, hệ thống điều chỉnh chu kỳ tế bào là gồm hai họ protein chủ yếu. Họ thứ nhất là các *kinaza phụ thuộc cyclin* – Cdk (cyclin dependant kinase) có tác dụng phát động các quá trình tiền thân bằng cách gây phosphorin hoá nhiều protein đặc trưng tại gốc serin và threonin. Họ protein thứ hai là các protein đặc biệt được gọi là *cyclin* (được gọi như thế vì chúng xuất hiện theo chu kỳ tế bào – cell cycle), các cyclin đóng vai trò kiểm tra hoạt tính phosphorin hoá của Cdk đối với các protein đích.

Khi cyclin liên kết với Cdk thành một phức hệ thì Cdk ở trạng thái hoạt tính và khi cyclin tách khỏi Cdk thì Cdk không có hoạt tính. Như vậy bằng cơ chế tổng hợp và phân giải protein cyclin cùng với cơ chế tạo phức hệ và giải thể phức hệ cyclin – Cdk tế bào điều chỉnh chu kỳ sống của mình. Có thể có nhiều loại cyclin khác nhau nhưng người ta xếp chúng vào hai loại chủ yếu là các *cyclin mitosis* là các cyclin liên kết với Cdk trong giai đoạn G2 và cần thiết để tế bào đi vào mitosis, và loại *cyclin G1* là các cyclin liên kết với Cdk trong giai đoạn G1 và cần thiết cho tế bào đi vào giai đoạn S.

Người ta cho rằng, đối với nấm men chỉ có một loại Cdk hoạt động ở cả 2 điểm chốt G1 và G2; còn đối với động vật có vú có thể có nhiều loại Cdk khác nhau, mỗi loại tác động cho một điểm chốt.

Sự hoạt hoá và không hoạt hoá của Cdk trong mỗi giai đoạn của chu kỳ thể hiện sự chuyển giai đoạn của chu kỳ và cũng là thể hiện hiệu quả của hệ điều chỉnh lên chu kỳ bằng cách phát động các phản ứng dẫn tới sự chuyển sang giai đoạn kế tiếp sau đó của chu kỳ. Sự hình thành phức hệ cyclin – Cdk ở G1 cho phép tế bào chuyển từ G1 sang S và sự hình thành phức hệ cyclin – Cdk ở G2 cho phép tế bào chuyển từ G2 sang giai đoạn M. Để hiểu rõ hơn cơ chế điều chỉnh trên đây, người ta đã phân tích và lý giải bằng các nghiên cứu trên nhiều đối tượng khác nhau.

3. Chu kỳ của tế bào phôi sớm và vai trò của MPF

Đối với các tế bào có chu kỳ chuẩn thì tế bào phải trải qua G1 là giai đoạn sinh trưởng đủ dài mới chuyển sang giai đoạn S để nhân đôi hàm



THƯ VIỆN
HUBT

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

lượng ADN, và chỉ sau khi quá trình nhân đôi ADN hoàn thành thì tế bào mới bước vào giai đoạn G2 và M để phân bào. Như vậy chu kỳ chuẩn phải kéo dài trong một thời gian đủ dài để hoàn thành các giai đoạn cần thiết trước khi phân bào và hệ thống điều chỉnh của chu kỳ hoạt động thích ứng với thời gian đó.

Các tế bào của phôi ở giai đoạn phát triển sớm của nhiều động vật có chu kỳ bất thường: chúng phân bào rất nhanh và bỏ qua giai đoạn sinh trưởng G1 và như vậy đòi hỏi sự hoạt động của hệ điều chỉnh phải thích ứng với trạng thái đó, nghĩa là cho phép tế bào trong thời gian ngắn nhất phải hoàn thành được các quá trình tối ưu cần thiết là nhân đôi hê gen và phân ly hê gen về 2 tế bào con.

Các nhà nghiên cứu đã sử dụng phôi sớm của ếch Châu Phi (*Xenopus*) để xem xét hệ thống điều chỉnh như vậy.

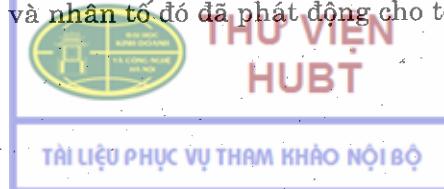
Tế bào trứng của ếch là một tế bào rất lớn, đạt đường kính khoảng 1mm, chứa một nhân bé nhưng chứa tế bào chất với khối lượng 100.000 lần nhiều hơn tế bào bình thường, bởi vì trong tế bào chất của trứng chứa nhiều chất dinh dưỡng cần thiết đủ cho sự phát triển của trứng đến giai đoạn nòng nọc.

Noãn bào (ovocyte – tiền thân của tế bào trứng) sau khi đã qua meiosis I, trong đó số lượng nhiễm sắc thể đã giảm thành đơn bội (n) và như chúng ta đã biết, đặc trưng cho meiosis là có một lần nhân đôi ADN nhưng trải qua 2 lần meiosis (I và II). Sự sinh trưởng của noãn bào để tích luỹ các chất dinh dưỡng trải qua thời gian rất dài, vì vậy tiến trình meiosis bị ách lại ở pha G2 của chu kỳ chuẩn.

Để noãn bào có thể vượt qua điểm chốt để hoàn thành chu kỳ và trở thành trứng chín, đòi hỏi phải có hormon tác động đến noãn bào.

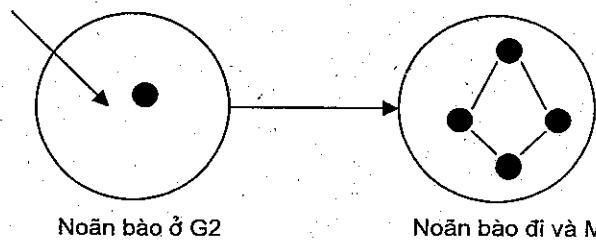
Khi trứng được thụ tinh, trứng nhanh chóng phân bào nguyên nhiễm liên tục cho ra một phôi có hàng nghìn tế bào bé mà không cần tăng trưởng và điều kiện cần độc nhất là tổng hợp và nhân đôi ADN qua một chu kỳ. Chu kỳ phân bào đầu tiên kéo dài khoảng 90 phút, nhưng 11 chu kỳ phân bào tiếp theo với khoảng cách chỉ 30 phút và trong khoảng 7 giờ đã hình thành phôi với 2^{12} (4096) tế bào con. Mỗi chu kỳ bao gồm giai đoạn M → 15 phút và gian kỳ kéo dài 15 phút đủ để nhân đôi ADN, như vậy coi như không có G1 và G2.

Nhân tố điều chỉnh có trong tế bào chất kiểm tra cửa đi vào M. Vấn đề đặt ra là tại sao các tế bào phôi lại vượt qua được các điểm chốt G1 và G2 để đi vào M nhanh như vậy? Hai thí nghiệm chủ yếu cho phép người ta giả thiết là có nhân tố tồn tại trong tế bào chất của tất cả các tế bào đang ở trạng thái phân chia, và nhân tố đó đã phát động cho tế bào đi vào M.



Thí nghiệm thứ nhất sử dụng các noãn bào của ếch đang bị ách lại ở G2 của meiosis I tức là không đi được vào M. Người ta tiêm tế bào chất của trứng ếch đã chín nhưng chưa thụ tinh vào trong noãn bào đang ở giai đoạn G2 của meiosis I bị ách lại ở G2, thì noãn bào này sẽ chuyển vào M để tiếp tục hoàn thành phân bào và trở thành tế bào trứng chín. Nhân tố có hoạt tính đó có trong tế bào chất được đặt tên là *nhân tố phát động trứng chín* – MPF (Maturation Promoting Factor) cũng là nhân tố phát động mitosis, hoặc meiosis (Mitosis Promoting Factor – MPF), bởi vì, nhiều thí nghiệm đã chứng minh, chính MPF cũng là nhân tố phát động để tế bào vượt qua điểm chốt G2 để tiến vào M (hình 3.2).

Tiêm tế bào chất của trứng chín



Hình 3.2. Thí nghiệm tiêm tế bào chất của trứng ếch đã chín có chứa MPF vào noãn bào ếch ở giai đoạn G2 của meiosis I

Thí nghiệm thứ hai được tiến hành với các tế bào động vật có vú *invitro*. Vì tế bào động vật có vú rất bé (từ 10 – 30 μ m) nên khó sử dụng phương pháp tiêm, cho nên thông thường người ta nuôi cấy *invitro* chung nhau các tế bào ở các giai đoạn khác nhau của chu kỳ, tạo điều kiện cho chúng hoà hợp lẫn nhau (bằng phương pháp lai tế bào soma). Ví dụ, đem các tế bào đang ở giai đoạn M (giai đoạn phân bào) nuôi chung với tế bào ở giai đoạn G1, hoặc giai đoạn S, hoặc giai đoạn G2 thì các tế bào này (đều ở giai đoạn nào của G) cũng sẽ đi vào giai đoạn M, thể hiện ở chỗ nhân của chúng có xu thế cô đặc, xoắn ngắn lại giống như nhiễm sắc thể của các tế bào đang ở giai đoạn phân bào.

Như vậy nhân tố MPF không chỉ có tác dụng phát động để vượt qua điểm chốt G2 và có thể cũng là nhân tố phát động vượt qua điểm chốt ở G1 cho phép tế bào đi vào S.

Thí nghiệm chứng minh rằng, đối với tế bào phôi ếch sớm thì hoạt tính của MPF được tăng cao ở giai đoạn phân bào và giảm bớt ở giai đoạn gian kỳ theo chu kỳ đỉnh cao 30 phút, như vậy hoạt tính phân bào là tùy thuộc vào hoạt tính của MPF. Nhiều thí nghiệm loại bỏ nhân cũng chứng

minh rằng, hoạt tính của MPF là đến từ tế bào chất và không phụ thuộc vào sự có hay không của quá trình nhân đôi ADN trong nhân. Nhưng khi quá trình tổng hợp protein ở G1 bị ức chế thì hoạt tính của MPF và cả tiến trình phân bào cũng bị ức chế, như vậy hoạt tính của MPF là có liên quan mật thiết đến sự tổng hợp protein đặc trưng trong gian kỳ. Để chứng minh, người ta thí nghiệm với phôi sớm của cầu gai có chu kỳ tế bào giống phôi sớm của ếch. Sử dụng phương pháp đánh dấu bằng phóng xạ (S^{35} methionin) để theo dõi sự tổng hợp protein qua các chu kỳ tế bào, người ta chứng minh rằng, một loại protein đặc biệt được tích luỹ theo tiến trình của chu kỳ: trong giai đoạn gian kỳ chúng được tích luỹ nhiều cho tới giai đoạn phân bào ở bước chuyển trung kỳ – hậu kỳ và sau đó giảm đi đột ngột, và vì vậy người ta đặt tên cho loại protein này là cyclin. Như vậy tồn tại một số cyclin, khi hàm lượng của chúng đạt tới ngưỡng nào đó sẽ tác động hoạt hoá MPF và khi chúng bị phân hủy sẽ làm mất hoạt MPF và ức chế phân bào.

Tuy nhiên, hoạt tính của MPF không chỉ phụ thuộc vào cyclin mà còn phụ thuộc vào sự tác động của một số protein khác nữa, và cyclin chỉ được xem là một phần của phức hệ, đóng vai trò điều chỉnh hoạt tính của protein kinaza (Cdk) trong phức hệ MPF.

Có nhiều loại (có thể có 5 loại) cyclin tác động qua chu kỳ tế bào khi liên kết với Cdk.

Như chúng ta đã nêu ở trên, phức hệ MPF gồm 2 cấu thành là cyclin đóng vai trò điều chỉnh, cấu thành kia là Cdk (protein kinase) đóng vai trò là enzym kinaza là phần mang hoạt tính. Cdk sẽ thể hiện hoạt tính phosphorin hoá các protein khác cần thiết cho chu kỳ tế bào bao gồm các protein – enzym có vai trò tái bản mā, các protein làm co đặc nhiệm sắc thể, làm phân hủy màng nhân (tác động đến tấm lamina), tạo thoi phân bào,...

Một quá trình quan trọng nhất đòi hỏi phải có đủ thời gian xảy ra trước khi mitosis là sự tái bản ADN phải được hoàn thành, như vậy phải có cơ chế kiểm tra ngược đến từ ADN đang được tái bản nhằm ngăn hệ thống kiểm tra tích cực làm cho tế bào tiến vào M và như vậy ngăn chặn không cho tế bào rơi vào tình trạng nguy hiểm “phân bào tự diệt” (vì không đủ lượng ADN để phân cho 2 tế bào con). Thế mà ở phôi ếch sớm, trong các chu kỳ tế bào đầu tiên diễn ra trong khoảng 30 phút đầu hầu như bỏ qua G1 và G2, như vậy không có tín hiệu kiểm tra ngược. Người ta cho rằng, ở đây các điều kiện cho sự tái bản ADN đã có đầy đủ từ môi trường dinh dưỡng trong tế bào trứng đủ để thực hiện 12 chu kỳ phân bào mà không cần chuẩn bị trước và sau thời gian đó, cơ chế kiểm tra ngược sẽ



THƯ VIỆN
HUST

hoạt động giống như ở chu kỳ tế bào chuẩn. Ngoài ra, còn tồn tại cơ chế kiểm tra tác động ức chế tái bản ADN xảy ra nhiều lần nếu như ADN đó đã được tái bản qua một chu kỳ trước khi vào M.

4. Điều chỉnh chu kỳ tế bào động vật có vú

a) Điều chỉnh chu kỳ diễn ra phức tạp và đa dạng

Đối với động vật có vú cũng như các cơ thể đa bào phức tạp khác được đặc trưng bởi sự phát triển cá thể (ontogenesis) là quá trình đa giai đoạn diễn ra theo thời gian, theo đó từ hợp tử thông qua sự tăng sinh tế bào và biệt hoá tế bào sẽ hình thành các mô, các cơ quan và cơ thể toàn vẹn đặc trưng cho loài về kiểu hình và kiểu gen. Sự sinh sản và biệt hoá tế bào được kiểm soát bởi một mạng lưới tín hiệu đến từ các tế bào của mô, của các cơ quan trong cơ thể, từ môi trường và phối hợp với các tín hiệu nội bào để điều chỉnh sự tăng trưởng và phát triển theo đúng chương trình phát triển kiểu gen. Như vậy chu kỳ tế bào và cơ chế điều chỉnh chu kỳ là không như nhau đối với các tế bào biệt hoá khác nhau của cơ thể.

Các tế bào sớm sinh sản rất nhanh, chu kỳ tế bào ngắn, trong lúc đó các tế bào biệt hoá của cơ thể trưởng thành rất khác nhau về thời gian kéo dài của chu kỳ, của từng giai đoạn của chu kỳ. Đối với tế bào gốc trong mô luôn được đổi mới như biểu mô ruột, da, mô tuỷ xương đỏ, chúng luôn phân bào để thay thế các tế bào bị mất đi. Đối với tế bào của các mô đã trưởng thành thì chúng thường dừng lại ở giai đoạn G1 để biệt hoá thành các tế bào đặc trưng cho mô, như mô gan, mô thận, mô cơ, mô thần kinh và người ta bảo chúng ở giai đoạn G0. Trong điều kiện nào đó, các tế bào đã biệt hoá của các mô (ví dụ tế bào gan, tế bào limpho, nguyên sợi bào,...) có thể trở về G1, hoàn thành chu kỳ và đi vào sinh sản, và sau đó lại đi vào biệt hoá khi ở giai đoạn G1. Ví dụ, tế bào gan ở phần gan bị cắt sẽ trở về G1 và sẽ phân bào cho ra các tế bào gan mới để tái sinh lại phần gan bị cắt. Hoặc như tế bào limpho khi có kích thích của kháng nguyên sẽ trở về G1 và sẽ phân bào, sau đó biệt hoá cho ra các tế bào có thẩm quyền miễn dịch (tế bào limpho B, tế bào limpho T).

Có loại tế bào như tế bào nơron sau khi được biệt hoá chuyển vào G0 thì chúng ở trạng thái đó để thực hiện chức năng dẫn truyền thần kinh suốt đời. Có loại tế bào như hồng cầu ở động vật có vú, sau khi được biệt hoá, mất nhân chứa Hb thì chúng chỉ hoạt động một thời gian và sẽ bị chết đi.

Các nhà nghiên cứu rất khó quan sát cụ thể sự sinh trưởng và sinh



THƯ VIỆN
HUBT

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

sản của tế bào động vật *invivo* (trong cơ thể). Đa số các nghiên cứu về sự điều chỉnh sự sinh sản của tế bào động vật có vú và người được tiến hành với các tế bào nuôi cấy *invitro*. Như vậy có một số khó khăn nhất định, các tế bào được tách ra từ các mô đem nuôi cấy *invitro* do trong điều kiện thuận lợi chúng chỉ phân bào trong một số lần nhất định (ví dụ tế bào người là khoảng 50 chu kỳ) sau đó chúng ngừng phân bào đi vào thoái hoá và chết. Điều lý thú là có một số tế bào (đặc biệt là ở Gặm nhấm) không đi vào thoái hoá mà sẽ phân bào vô hạn định trở thành các tế bào bất tử và tạo thành một dòng tế bào riêng. Đó là những tế bào đột biến, chúng cũng giống như các tế bào đột biến được tách ra từ các mô ung thư (ví dụ tế bào Hela – tế bào tách ra từ mô ung thư dạ con của chị Henrietta Lack bị ung thư dạ con chết từ năm 1950). Những dòng tế bào bất tử này được nuôi cấy *invitro* trong tất cả các phòng thí nghiệm sinh học và y tế dược học, cung cấp cho các nhà nghiên cứu một mô hình thực nghiệm rất có ích cho sinh học, y dược nói chung và cho các nghiên cứu về chu kỳ tế bào nói riêng.

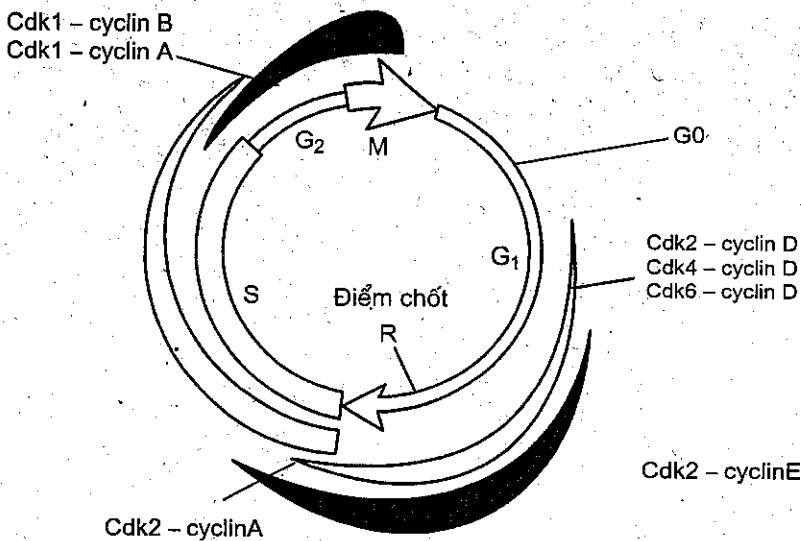
b) Nhiều loại Cdk tham gia điều chỉnh chu kỳ

Nhiều nghiên cứu đã chứng minh rằng, khác với nấm men là bọn chỉ sinh sản một loại Cdk tham gia điều chỉnh chu kỳ, thì ở tế bào động vật có vú có nhiều loại Cdk tham gia điều chỉnh chu kỳ. Theo nguyên tắc hoạt động của các Cdk ở trong tế bào động vật có vú, có thể phân ra các loại Cdk1, Cdk2, Cdk3, Cdk4, Cdk5 và Cdk6 (theo thứ tự phát hiện ra chúng).

Cũng giống như nấm men *S. cerevisiae*, tế bào động vật có vú cũng sử dụng nhiều loại cyclin tham gia điều chỉnh hoạt tính Cdk, trong đó cyclin A và B có tác động trong giai đoạn S và G2, 3 loại cyclin D (D1, D2, D3) và cyclin E có tác động ở giai đoạn G1 tương tự như ở nấm men *S.cerevisiae* (hình 3.3).

Các loại cyclin khác nhau liên kết với các loại Cdk khác nhau tạo thành các phức hệ có tác dụng điều chỉnh chu kỳ ở các giai đoạn khác nhau. Ví dụ, phức hệ Cdk4 – cyclin D và Cdk6 – cyclin D với Cdk2 – cyclin E tác động ở G1. Phức hệ Cdk2 – cyclin A tác động ở giai đoạn S. Các phức hệ Cdk1 – cyclinA và phức hệ Cdk1 – cyclinB tác động ở giai đoạn G2 và M (hình 3.3). Khi có nhân tố sinh trưởng, các phức hệ Cdk – cyclin sẽ kích thích các tế bào đang ở giai đoạn G0 trở lại G1 và vượt qua G1 để hoàn thành chu kỳ. Trong môi trường nuôi cấy *invitro*, khi thiếu nhân tố sinh trưởng thì tế bào ở giai đoạn G0 không sản xuất Cdk và cyclin.





Hình 3.3. Tác động của phức hợp Cdk – cyclin điều chỉnh chu kỳ tế bào động vật có vú

c) Nhân tố sinh trưởng và vai trò của chúng

Trong nhiều năm các nhà nghiên cứu đã không thành công nuôi cấy các tế bào động vật *invitro* mặc dù người ta tạo được môi trường nuôi cấy vô trùng có chứa đầy đủ các chất dinh dưỡng cần thiết. Chúng sẽ không sinh trưởng và không sinh sản nếu như người ta không cho thêm vào môi trường nuôi cấy "chất huyết thanh" (serum), là dịch được chiết xuất từ máu sau khi để máu ngưng kết. Các tế bào sống trong môi trường không có serum thì chúng sẽ không phân bào mà chuyển sang trạng thái G0. Người ta đã chứng minh chất cần thiết có trong serum là những protein rất đặc trưng, được gọi là *nhân tố sinh trưởng* (Growth factor) và chúng tác động với một nồng độ rất bé (vào khoảng 10^{-9} đến $10^{-11}M$).

Một trong những nhân tố sinh trưởng đầu tiên được xác định là nhân tố sinh trưởng từ tiểu cầu, được gọi là PDGF (Platelet-Derived Growth Factor). Lúc đầu người ta sử dụng huyết tương (plasma) cho vào môi trường thì tế bào không sinh trưởng, sinh sản, nhưng nếu ta thay thế bằng serum thì chúng nhanh chóng sinh sản, bởi vì khi người ta chế tạo huyết tương bằng cách tách bỏ các tế bào máu trước khi chúng chưa kịp ngưng kết. Khi máu ngưng kết, các tiểu cầu sẽ tiết ra nhân tố PDGF vào serum. Khi người ta tách chiết các chất PDGF trực tiếp từ tiểu cầu thì chúng cũng có tác dụng kích thích sinh sản tế bào. PDGF là một loại protein được tiết ra từ các bong tiết có trong tiểu cầu, chúng có tác dụng

kích thích sự sinh sản của tế bào để tái sinh các mô bị hỏng trong cơ thể, ví dụ sự hàn gắn và tạo sẹo vết thương trong cơ thể.

Hiện nay người ta biết được trên 50 chất có tác động như nhân tố sinh trưởng và chúng còn được gọi là chất *mitogen*, vì chúng kích thích phân bào (mitosis). Các tế bào đáp ứng lại với các nhân tố sinh trưởng thông qua các *thụ quan màng đặc trưng* (membrane receptor). Ngoài các nhân tố sinh trưởng là protein thì một số loại phân tử khác cũng có vai trò như thế, ví dụ hormon steroid. Chúng tác động bằng cách liên kết với các thụ quan nội bào (trong tế bào chất hoặc trong nhân). Người ta thường chia các nhân tố sinh trưởng thành hai loại: loại đặc trưng rộng và loại đặc trưng hẹp. Loại đặc trưng rộng, ví dụ như PDGF và EPGR (nhân tố sinh trưởng biểu bì – epidermal growth factor) là loại tác động lên nhiều dạng tế bào – thần kinh giao, tế bào biểu mô,... Trong lúc đó, loại đặc trưng hẹp, ví dụ như erythropoietin chỉ tác động kích thích sinh sản dòng hồng cầu.

Các nhân tố sinh trưởng tác động lên tế bào theo nhóm và rất đa dạng, có thể là kích thích hoặc ức chế sự sinh sản của tế bào tuỳ thuộc theo nồng độ và tuỳ trường hợp, chúng có thể tác động lên sinh sản, biệt hoá hoặc di cư của tế bào trong cơ thể đa bào.

Đối với chu kỳ tế bào động vật có vú, điểm chốt ở G1 (được gọi là điểm R – restriction point) tương tự điểm S ở nấm men là điểm chốt quan trọng mà tế bào cần vượt qua để vào giai đoạn S và hoàn thành chu kỳ (G1 kéo dài từ 14 – 16 giờ, S kéo dài từ 6 – 8 giờ, G2 từ 1 – 2 giờ và M kéo dài khoảng 1 giờ). Tất nhiên như ta đã biết, trong cơ thể, các quần thể tế bào biệt hoá khác nhau có thời gian chu kỳ khác nhau. Đa số bị dừng lại ở G1 và chuyển sang trạng thái G0 tạm thời (như tế bào gan, tế bào biểu mô, biểu mô ruột, tế bào limpho,...) hoặc vĩnh viễn (như tế bào nơron, tế bào cơ). Người ta thường gọi G0 là giai đoạn nghỉ – giai đoạn “ngủ đông”, hoặc đi vào thoái hoá của tế bào, thực chất tế bào không nghỉ hoàn toàn mà giảm cường độ hoạt động tổng hợp protein, nhiều khi chỉ còn 20% và thực hiện các chức năng của mô, cơ quan mà tế bào đó là thành viên.

d) Các điểm chốt của chu kỳ và cơ chế tác động điều chỉnh của MPF

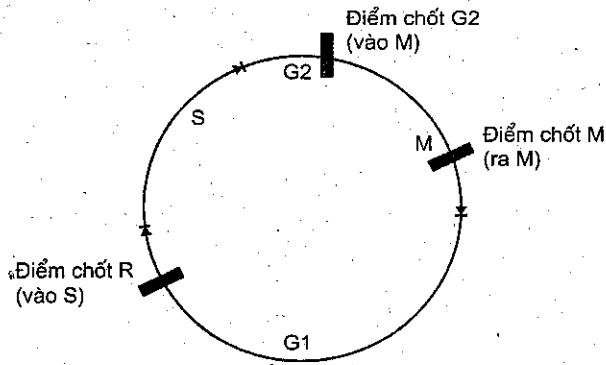
Như trên đã nói, sự điều chỉnh chu kỳ tế bào theo thời gian chuyển từ giai đoạn trước sang giai đoạn sau xảy ra ở các điểm kiểm tra (control points) hay còn gọi là *điểm chốt* (check points). Cơ chế kiểm tra ở điểm chốt là cơ chế kiểm tra theo mối liên hệ ngược, nghĩa là công việc ở giai đoạn sau chỉ được bắt đầu khi công việc của giai đoạn trước đó đã hoàn thành, cũng có nghĩa là công việc sẽ xảy ở giai đoạn sau đã được chuẩn bị đầy đủ, tiền đề cần thiết diễn ra ở giai đoạn trước đó. Nếu như công việc



của giai đoạn trước chưa hoàn thành thì dẫn đến đình chỉ sự chuyển sang giai đoạn sau và tế bào phải kéo dài và ở lại giai đoạn trước đó cho đến khi công việc giai đoạn được hoàn tất.

Tác động lên điểm chốt có các tín hiệu nội bào và các tín hiệu đến từ các tế bào và các mô khác trong cơ thể cũng như tín hiệu đến từ môi trường.

Người ta thường phân biệt ba điểm chốt quan trọng: đó là điểm chốt từ G1 sang S [ở nấm men được gọi là điểm xuất phát S (start), còn ở động vật bậc cao được gọi là điểm hạn định R (restriction)], khi tế bào vượt quá được điểm chốt G1 chúng sẽ đi vào S để tổng hợp ADN. Điểm chốt thứ hai là điểm chốt G2 để kiểm tra cửa vào M của tế bào, và điểm chốt thứ 3 là điểm chốt M ở thời kỳ từ trung kỳ chuyển sang hậu kỳ phân bào thường được gọi là điểm cửa ra của phân bào, nghĩa là khi tế bào vượt qua điểm này sẽ hoàn tất phân bào và đi vào G1 tiếp tục chu kỳ mới (hình 3.4).



Hình 3.4. Các điểm chốt của chu kỳ tế bào

– **Điểm chốt G1** báo hiệu rằng quá trình ở G1 đã được hoàn tất như quá trình tăng trưởng, quá trình chuẩn bị cho sự tái bản ADN. Như vậy điểm chốt G1 rất quan trọng và đối với các tế bào có chu kỳ chuẩn và liên tục thì điểm chốt G1 là điểm kiểm tra các quá trình diễn ra ở G1 mà khi hoàn tất sẽ phát động sự tái bản ADN và tiếp tục chu kỳ để vào S. Đối với các tế bào bị ách lại ở G1, các nhân tố sinh trưởng GF (Growth Factor) cũng như các chất kích thích phân bào (mitogen) thường tác động lên điểm chốt G1. Chúng phát động sự hoạt hoá của các gen mã hoá cho nhiều protein, nhiều enzym có tác động đáp ứng sớm của tế bào, trong đó có các gen mã hoá cho các nhân tố phiên mã, ví dụ như c-Fos, c-Jun. Các protein và enzym của đáp ứng sớm sẽ kích thích hoạt hoá các gen của giai đoạn đáp ứng chậm, trong đó quan trọng nhất là các gen mã hoá cho các nhân tố phiên mã E2F.

Một số gen khác trong đáp ứng chậm, là các gen mã hoá cho các dạng cyclin của G1 và một phần của S như cyclin D, E và A, các gen mã hoá cho các dạng Cdk tác động trong G1 và S như Cdk2, Cdk4 và Cdk6.

Nhân tố phiên mã E2F có tác động kích thích sự phiên mã các gen mã hoá cho các protein và enzym cần thiết cho sự tái bản ADN. Khi tế bào chưa vượt qua điểm chốt G1 thì E2F bị ức chế do liên kết với các protein ức chế, ví dụ protein Rb. Khi protein Rb bị phosphorin hoá nhờ các phức hệ kinaza (tức MPF) như Cdk4/6 – cyclin D và Cdk2 – cyclin E thì E2F được giải phóng, chúng sẽ tác động cùng với Cdk2 – cyclin A lên hệ tái bản ADN, và như vậy G1 được chuyển vào S.

Nhiều nguyên nhân gây tác động làm tế bào bị ách lại ở G1. Ví dụ, khi phân tử ADN bị hư hỏng do các tác nhân phóng xạ, hoặc hoá chất thì tế bào bị ách lại ở G1 cho tới khi các hư hỏng đó được sửa chữa. Sự ách lại ở G1 là để phòng ngừa sự tái bản các ADN bị đột biến sẽ dẫn đến đột biến trong các tế bào con.

Người ta đã phát hiện ra *protein p53* (gọi như vậy vì nó có khối lượng 53kD) có vai trò ức chế tế bào người ở G1 khi có sự hư hỏng ADN. Khi protein không hoạt động, các tế bào với hư hỏng ADN sẽ vượt qua G1 vào S để tái bản ADN, hoàn thành chu kỳ và sẽ cho ra các tế bào con có thể chuyển dạng thành tế bào ung thư. Vì vậy người ta gọi gen mã hoá cho protein p53 là *gen ức chế ung thư* (tumor suppressor gene).

Trong trường hợp bình thường, protein p53 là một nhân tố phiên mã, chúng rất không bền vững, vì vậy chúng tồn tại với lượng rất ít vừa đủ để bám vào yếu tố kiểm tra tương ứng của ADN và hoạt hoá sự phiên mã. Sự hư hỏng ADN làm bền vững hoá protein p53 và do đó nồng độ của chúng tăng cao, chúng sẽ tích cực kích thích phiên mã. Một trong các gen được chúng kích thích phiên mã là gen mã hoá cho protein ức chế CIP p21 là protein ức chế hoạt tính của phức hệ cyclin – kinaza. CIP p21, liên kết và ức chế tất cả Cdk – cyclin ở động vật có vú và kết quả là các tế bào bị ách lại ở G1 (hoặc G0) cho tới khi ADN hư hỏng đã được sửa chữa và nồng độ p53 và CIP p21 giảm xuống.

Nếu ADN bị hư hại quá nặng thì protein p53 sẽ hoạt hoá các gen dẫn đến quá trình tự chết của tế bào (apoptosis). Quá trình apoptosis là quá trình tự chết của tế bào theo chương trình xảy ra một cách bình thường trong quá trình phát triển cá thể ở động vật đa bào. Đối với động vật có xương, số protein p53 có vai trò đáp ứng lại các hư hỏng nặng của ADN bằng cách tự chết là để ngăn ngừa sự đột biến ADN có thể sẽ dẫn đến phát triển các tế bào ung thư. Những tế bào chứa đột biến gen p53 ở cả hai alen (p53) sẽ vượt qua G1 để vào S khi ADN bị hư hỏng nhẹ và sẽ không tự chết đi khi ADN bị hư hỏng nặng và như vậy trường hợp khi các tế bào đó bị hư hỏng ADN, chúng vẫn vượt qua G1 vào S và ADN bị hư hỏng vẫn tái bản tạo ra đột biến và tái sắp xếp lại ADN dẫn đến phát triển ung thư.



HUST

Hậu quả của đột biến trong gen p53 là ví dụ điển hình trong ý nghĩa của điểm chốt của chu kỳ tế bào đối với sức khoẻ của động vật và con người chúng ta.

– **Điểm chốt G2** báo hiệu là các quá trình cần thiết cho sự phân bào phải được hoàn tất như sự tái bản ADN, sự đóng đặc và tăng xoắn của sợi nhiễm sắc, sự tạo thành các vi ống chuẩn bị cho sự tạo thành thoi phân bào, thì tế bào mới vượt qua chốt để vào tiền kỳ của phân bào. Nếu các quá trình đó chưa được hoàn tất, hoặc có xảy ra sự hư hỏng ADN thì tế bào cũng bị ách lại ở G2 và không vào được M, như vậy là để ngăn chặn không để xảy ra sự hư hỏng trong hệ gen của thế hệ tế bào con cháu.

Phức hệ Cdk1 – cyclin A và Cdk1 – cyclin B phát huy tác dụng trong G2 và cả ở trong M. Hoạt tính của chúng cũng được điều chỉnh bởi các protein ức chế và bởi sự phosphorin hoá nhờ các kinaza và giải phospho nhờ các phosphataza.

Phức hệ Cdk1 – cyclin (A và chủ yếu là B) của G2 khi được hoạt hoá sẽ phosphorin hoá các protein đóng vai trò chủ yếu trong sự cô đặc và tăng xoắn sợi nhiễm sắc (như protein condensin), các protein có vai trò tạo nên các vi ống của thoi phân bào (như các tubulin), các protein có vai trò trong sự phân giải và tái tạo màng nhân (như các lamin),...

– **Điểm chốt của giai đoạn M** ở vào trung kỳ chuyển sang hậu kỳ. Nếu các quá trình như tan rã màng nhân, tạo thoi phân bào và các trung tiết (túc tâm động) bám gắn nhiễm sắc thể vào sợi của thoi,... chưa hoàn tất thì tế bào bị ách lại ở trung kỳ. Chất colchicin có tác dụng ức chế sự trùng hợp hoá vi ống tubulin dẫn đến không tạo được thoi phân bào, do đó tế bào bị ách lại ở trung kỳ tạo nên các tế bào đa bội và hậu kỳ, mạt kỳ không xảy ra.

Phức hệ Cdk – cyclin còn có tác động hoạt hoá phức hệ APC (Anaphase Promoting Complex) là phức hệ có tác động làm cho hậu kỳ, mạt kỳ được tiếp diễn, đồng thời cũng có tác động làm phân giải cyclin để tế bào con ra khỏi M vào G1.

Khi APC được phosphorin hoá nhờ phức hệ Cdk–cyclin, chúng sẽ có hoạt tính và sẽ tác động làm ubiquitin hoá để các protein ức chế hậu kỳ (ví dụ, protein cohesin có vai trò gắn hai nhiễm sắc tử với nhau ở tâm động) bị phân giải bởi proteaxom, do đó các nhiễm sắc tử tách khỏi nhau và vận chuyển về hai cực nhờ sự giải trùng hợp các vi ống của sợi thoi. Khi các cyclin chưa bị phân hủy thì phức hệ Cdk – cyclin sẽ tác động để tái tạo lại màng nhân, cũng như tác động gây co thắt eo phân bào (do tác động phosphorin hoá protein miozin – actin) làm cho tế bào bị phân thành hai.



THƯ VIỆN
HUST

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

Vào mạt kỳ, APC sẽ tác động làm ubiquitin hoá cyclin và cyclin bị phân giải nhờ proteaxom. Nồng độ cyclin giảm, Cdk mất hoạt tính và tế bào ra khỏi mitosis.

III– PHÂN BÀO NGUYÊN NHIỄM

Người ta phân biệt hai phương thức phân bào là: *phân bào nguyên nhiễm* (nguyên phân–mitosis) và *phân bào giảm nhiễm* (giảm phân – meiosis).

Ngoài ra người ta còn quan sát thấy dạng phân bào được gọi là *trực phân* (amitosis) và *nội phân* (endomitosis) là các biến thể của nguyên phân. Dạng phân bào trực phân đặc trưng cho các tế bào đã biệt hoá cao, các tế bào bệnh lý, các tế bào bị tác hại đang đi vào quá trình thoái hoá.

Trong *trực phân*, nhân được phân đôi một cách đơn giản, không xuất hiện nhiễm sắc thể và thoi phân bào (vì vậy còn được gọi là phân bào không tơ – amitosis); nhiều khi nhân phân thành hai nửa không đều nhau, hoặc phân thành nhiều mảnh, mọc chồi (trực phân bệnh lý, hoặc bị tác hại). Tế bào chất có thể được phân đôi cùng với nhân, hoặc không phân chia tạo thành tế bào hai nhân hoặc đa nhân (ví dụ tế bào gan).

Nội phân (endomitosis) là một dạng biến đổi của nguyên phân, trong đó ADN và nhiễm sắc thể được nhân đôi nhưng không phân chia về các tế bào con mà ở lại trong tế bào, do đó tạo thành tế bào *đa bội* (polyploide) có số nhiễm sắc thể tăng cao nhiều lần. Trong trường hợp các sợi nhiễm sắc được nhân đôi nhiều lần (do nhân đôi của ADN) nhưng số lượng nhiễm sắc thể không đổi sẽ dẫn đến hiện tượng đa sợi (polytenisation) và tạo nên *nhiễm sắc thể đa sợi* (polyten chromosome) quan sát thấy ở nhiều bọn sâu bọ, ví dụ, ruồi quả.

1. Đặc điểm của phân bào nguyên nhiễm

Phân bào nguyên nhiễm còn gọi là gián phân, hoặc phân bào có tơ (tên gọi trước đây để phân biệt với dạng phân bào trực phân hay là phân bào không tơ là dạng phân bào bệnh lý không xuất hiện thể nhiễm sắc và thoi), là dạng phân bào phổ biến cho tất cả các dạng tế bào nhân thật, có những đặc điểm sau đây:

- Phân bào nguyên nhiễm là dạng phân bào phổ biến ở Eucaryota.
- Kết quả của phân bào hình thành 2 tế bào con có chứa số lượng nhiễm sắc thể giữ nguyên như tế bào mẹ (cho nên có tên là phân bào nguyên nhiễm).
- Xuất hiện nhiễm sắc thể và phân chia nhiễm sắc thể về 2 tế bào con.



- Xuất hiện trong tế bào chất bộ máy phân bào, tức là thoi phân bào, có vai trò hướng dẫn các nhiễm sắc thể con di chuyển về 2 cực tế bào.
- Trong tiến trình phân bào, màng nhân và hạch nhân biến mất và lại được tái tạo ở 2 tế bào con.

2. Các kỳ của phân bào

Quá trình phân bào diễn ra theo 5 kỳ liên tiếp nhau, bắt đầu thời gian tiếp theo pha G2 của gian kỳ và kết thúc khi hình thành 2 tế bào con.

Sự phân nhân (caryokinesis) là tiến trình phân đôi của nhân, bao gồm 4 kỳ là kỳ đầu (hay tiền kỳ), kỳ giữa (hay trung kỳ), kỳ sau (hay hậu kỳ) và kỳ cuối (hay mat kỳ). Còn sự phân tế bào chất (cytokinesis) là tiến trình phân đôi tế bào chất, tiếp theo sự phân nhân để chia thành hai tế bào con.

Trong thực tế, trong tế bào sống rất khó phân biệt giới hạn chuyển tiếp giữa các kỳ. Mỗi kỳ được đặc trưng bởi cấu trúc, tập tính của nhiễm sắc thể, bộ máy phân bào, màng nhân,...

a) Kỳ đầu (Prophase)

Kỳ đầu được tiếp theo sau pha G2 của gian kỳ. Rất khó phân biệt một cách chính xác điểm chuyển tiếp này, các hiện tượng đặc trưng cho kỳ đầu là:

– Hình thành nhiễm sắc thể: Chất nhiễm sắc ở gian kỳ bao gồm các sợi nhiễm sắc đã được nhân đôi qua pha S tạo thành hai nhiễm sắc tử chị em đính với nhau ở trung tiết, trở nên xoắn và cô đặc lại hình thành các nhiễm sắc thể kép, thấy rõ dưới kính hiển vi thường, có số lượng và hình thái đặc trưng cho loài.

Mỗi một nhiễm sắc thể kép gồm 2 nhiễm sắc tử chị em (sister chromatides) được đính với nhau ở vùng được gọi là trung tiết (centromere). Hai nhiễm sắc tử chị em trong một nhiễm sắc thể kép mà ta thấy rõ ở kỳ đầu chứng tỏ rằng nhiễm sắc thể đã được nhân đôi qua pha S.

– Màng nhân và hạch nhân có nhiều thay đổi: Hạch nhân giảm thể tích, phân rã và biến mất. Tấm lamina của màng nhân bị phân giải, màng nhân đứt ra thành nhiều đoạn và biến thành các bóng không bào bể phân tán trong tế bào chất, tạo điều kiện cho nhiễm sắc thể di chuyển ra ngoại vi tế bào.

– Hình thành bộ máy phân bào: Như ta đã biết, đa số tế bào động vật có trung thể gồm 2 trung tử (centriole) và vùng quanh trung tử (pericentriole), qua pha S trung tử được nhân đôi tạo thành 2 đôi trung tử con. Mỗi đôi trung tử con trở thành trung thể mới. Do sự hoạt hoá của



**THƯ VIỆN
HUBT**

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

chất quanh trung tử, các đơn hợp tubulin trong tế bào chất trùng hợp hoá thành các vi ống tubulin. Các vi ống xếp phóng xạ quanh trung tử mới tạo thành sao phân bào (aster). Hai sao di chuyển về 2 cực tế bào. Giữa 2 sao, các vi ống phát triển sắp xếp thành hệ thống sợi có dạng hình thoi, được gọi là thoi phân bào. Cấu tạo nên thoi có hai dạng sợi (vi ống) chạy từ sao của cực này đến cực kia. Các vi ống cực (hay sợi cực) chạy liên tục từ cực này đến cực kia, còn các vi ống tâm động (hay sợi tâm động) là các sợi nối với tâm động của nhiễm sắc thể kép. Đến cuối kỳ đầu, khi màng nhân biến mất, thì bộ máy thoi có hai sao đã được hình thành.

Như ta đã biết, ở tế bào thực vật không quan sát thấy trung tử, nhưng ở vùng cạnh nhân vẫn có vùng đậm đặc tương tự vùng quanh trung tử và vai trò của chúng là hoạt hoá sự trùng hợp tubulin để tạo thành thoi phân bào ở tế bào thực vật (vì vậy được gọi là phân bào không sao).

b) Kỳ giữa (Metaphase)

Kỳ giữa được bắt đầu khi màng nhân tiêu biến thành các bong nhô phân tán trong tế bào chất quanh thoi phân bào. Thoi phân bào được hình thành lúc đầu ở vùng cạnh màng nhân, khi màng nhân biến mất thì nó di chuyển chiếm ngay vị trí trung tâm. Các nhiễm sắc thể kép mang trung tiết (centromere) là nơi đính 2 nhiễm sắc tử. Trung tiết phân hoá thành tâm động (kinetochore) có cấu tạo gồm trung tiết ở giữa và 2 tấm protein 2 bên kẹp lấy trung tiết (có kích thước khoảng 1 μ m) và đính với các sợi tâm động của thoi. Qua tâm động, nhiễm sắc thể kép đính với các sợi tâm động của thoi. Các nhiễm sắc thể kép xếp trên mặt phẳng xích đạo nằm thẳng góc với trục của thoi tạo nên cái gọi là tấm trung kỳ. Mặt phẳng xích đạo cắt giữa hai nhiễm sắc tử chị em của nhiễm sắc thể kép.

c) Kỳ sau (Anaphase)

Đặc điểm của kỳ sau là sự tách đôi của 2 nhiễm sắc tử chị em khỏi nhau và trở thành nhiễm sắc thể con độc lập, sự tách của 2 nhiễm sắc tử chị em là do sự tách rời của 2 trung tiết. Mỗi nhiễm sắc tử mang một trung tiết riêng và 2 trung tiết đính với nhau nhờ protein cohesin. Bước vào kỳ sau, cohesin bị phân giải và 2 trung tiết tách khỏi nhau, mỗi nhiễm sắc tử có một tâm động riêng đính với sợi tâm động. Tất cả các nhiễm sắc tử chị em cùng tách khỏi nhau trở thành thể nhiễm sắc con và cùng thời gian di chuyển về hai cực nhờ sự co ngắn của sợi tâm động (do sự giải trùng hợp của vi ống tubulin) phối hợp với sự kéo dài của các sợi cực và hẹp lại của thoi. Người ta đã tính được tốc độ di chuyển về cực của nhiễm sắc thể con khoảng 1 μ m trong 1 phút.



d) Kỳ cuối (Telophase)

Trong kỳ này các nhiễm sắc thể con đã di chuyển tới hai cực, giãn xoắn, dài ra và biến dạng trở thành chất nhiễm sắc. Thoi phân bào biến mất, đồng thời hình thành màng nhân bao quanh chất nhiễm sắc. Hạch nhân được tái tạo và 2 nhân con được hình thành trong khối tế bào chất chung.

e) Phân tế bào chất (Cytokinesis)

Sự phân tế bào chất được bắt đầu từ cuối kỳ sau hoặc đầu kỳ cuối và diễn ra suốt kỳ cuối. Ở tế bào động vật, sự phân tế bào chất được bắt đầu bởi sự hình thành một eo thắt ở vùng xích đạo ở vùng giữa tế bào. Sự hình thành eo thắt và lõm sâu của eo tiến tới cắt đôi tế bào chất là do sự hình thành 1 vòng co rút ở vùng xích đạo được cấu tạo bởi vi sợi actin. Khi vòng sợi actin co rút kéo theo phần màng sinh chất lõm thắt vào trung tâm và khi màng nối với nhau sẽ phân tách tế bào chất thành 2 nửa, mỗi nửa chứa 1 nhân con. Mặt phẳng phân cắt tế bào chất thẳng góc với trục của thoi phân bào.

Ở kỳ sau, các bào quan như ty thể, lục lạp, mạng lưới nội chất,... được phân về 2 tế bào con. Nói chung trong thời kỳ phân bào, các hoạt động tổng hợp chất, hoạt động sinh lý của tế bào bị đình chỉ, hoặc giảm bớt nhằm phục vụ cho sự phân bào.

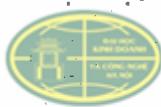
3. Thời gian của các kỳ và sự điều chỉnh phân bào

Trong cơ thể đa bào ở các quần thể tế bào đổi mới, nghĩa là các quần thể mà ở đó các tế bào luôn được đổi mới nhờ tế bào gốc duy trì một nhịp điệu phân bào ổn định. Bình thường đối với động vật có vú, chu kỳ tế bào kéo dài từ 10 giờ đến 20 giờ thì thời gian phân bào kéo dài khoảng 1 giờ. Tuy nhiên, thời gian của M không phụ thuộc vào thời gian của chu kỳ. Thời gian của chu kỳ có thể dài hơn nhiều nhưng thời gian của M tương đối ổn định.

Kỳ đầu thường kéo dài từ 10 đến 15 phút, kỳ giữa kéo dài từ 25 đến 30 phút. Thời gian của kỳ sau là ngắn nhất, chỉ kéo dài từ 5 đến 8 phút, còn kỳ cuối diễn ra trong khoảng 20 đến 25 phút.

Để xác định nhịp điệu phân bào của một chủng quần tế bào, người ta xác định chỉ số phân bào hay chỉ số mitos (mitotic index). Chỉ số mitos được tính bằng số phần nghìn của số tế bào đang phân bào (tổng cộng số tế bào ở các kỳ phân bào) trên 1.000 tế bào quan sát được với kính hiển vi thường.

Thật ra, để tính toán xác định được thời gian của các pha trong chu kỳ tế bào không phải là một việc đơn giản. Với phương pháp đánh dấu phóng



THƯ VIỆN
HUBT

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

xạ và máy phân tích huỳnh quang tự động, người ta đã xác định được tương đối thời gian của các pha trong chu kỳ tế bào ở một số chủng quần tế bào được nghiên cứu, đặc biệt là ở động vật có vú mà ta đã nêu ở các phần trên đây. Chắc chắn rằng, ở các dạng tế bào biệt hoá khác nhau, ở các chủng quần tế bào khác nhau, dưới ảnh hưởng của các nhân tố điều chỉnh khác nhau, chu kỳ sống và nhịp điệu phân bào của chúng biến đổi rất linh hoạt, rất khác nhau.

Khi đề cập đến các nhân tố kiểm tra sự phân bào, người ta thấy một nhân tố quyết định là tế bào phải trải qua pha S, nghĩa là ADN và nhiễm sắc thể phải được nhân đôi: như ta đã biết ở phần trên, tế bào ở pha G1 muốn đi vào pha S phải vượt qua điểm R ở cuối pha G1. Như vậy, sự điều chỉnh phân bào phụ thuộc vào sự điều chỉnh chu kỳ tế bào nói chung, trong đó có rất nhiều nhân tố nội bào và ngoại bào tham gia, đặc biệt là hệ protein cyclin và kinaza (xem phần điều chỉnh chu kỳ tế bào).

Vượt qua pha G2 cũng là điều kiện cần cho sự phân bào, vì trong pha G2, tế bào tổng hợp các protein cần thiết cho sự phân bào, đặc biệt sự trùng hợp hoá các tubulin để tạo thành vi ống. Chất ức chế trung kỳ colchicin ức chế sự trùng hợp các vi ống, do đó ức chế sự tạo thoi phân bào và tế bào dừng lại ở kỳ giữa. Sự chuyển tiếp từ pha G2 vào pha M còn tùy thuộc vào protein là cyclin B, có tác dụng hoạt hoá một kinaza, tạo điều kiện cho việc hình thành thoi và sự tiêu biến màng nhân.

Người ta đã phát hiện nhiều nhân tố ức chế sự phân bào: đó có thể là hoá chất hoá học, hoặc các bức xạ có tác động trực tiếp, hoặc gián tiếp lên sự phân bào, có thể tác động lên sự tái bản ADN, lên sự tạo thành thoi, lên nhiễm sắc thể, hoặc lên sự phân tách chất. Các chất kháng sinh, ví dụ, actinomycin D, daunomycin, nogalomycin có tác dụng liên kết với ADN, do đó ức chế sự tổng hợp ADN. Các chất cycloheximid, puromycin ức chế sự tổng hợp protein bằng cách tác động lên riboxom. Streptomycin ức chế tế bào ở pha G2. Các chất chống chuyển hoá (antimetabolite) như chất alkylant, các thuốc nhuộm đều có tác động ức chế, hoặc làm sai lệch sự tái bản ADN dẫn đến ức chế phân bào.

Các chất có nguồn gốc thực vật như colchicin, colcemid, podophylin, vinblastin,... đều có tác dụng ức chế sự tạo thành thoi phân bào, tế bào dừng lại ở kỳ giữa do đó tạo thành các nhân đa bội. Nhiều chất có tác động lên nhiễm sắc thể làm đứt gãy nhiễm sắc thể, hoặc phân ly không chính xác về 2 cực, ví dụ các chất yperit, các bức xạ ion hoá,... Lithium, cysteamin, cytochalasin ức chế sự phân tách chất dẫn đến tạo thành tế bào đa nhân.



IV- PHÂN BÀO GIẢM NHIỄM

1. Sinh sản vô tính và sinh sản hữu tính

a) Sinh sản vô tính

Sinh sản vô tính đặc trưng cho các vi khuẩn, các động vật đơn bào, nhiều loài thực vật và động vật. Các hình thức sinh sản vô tính tuy đa dạng như phân đôi, nảy chồi, tái sinh từ các bộ phận cơ thể,... nhưng đều có cơ sở là hiện tượng phân bào nguyên nhiễm, qua đó một cơ thể mẹ (hoặc tế bào mẹ) sinh ra những cơ thể con (hoặc tế bào con) giống mẹ về mặt di truyền. Trong cơ thể đa bào như thực vật và động vật, các mô tăng trưởng và đổi mới nhờ sự sinh sản vô tính của tế bào (phân bào nguyên nhiễm). Sự sinh đôi cùng trứng ở người có thể xem là một hình thức sinh sản vô tính, vì một trứng được thụ tinh có bộ nhiễm sắc thể $2n$ qua phân bào nguyên nhiễm cho ra tế bào con (2 phôi bào) giống nhau, và từ mỗi tế bào con này phát triển thành cơ thể riêng biệt giống hệt nhau về mặt di truyền.

Sinh sản vô tính là phương thức sinh sản đơn giản, cho phép tăng nhanh số lượng cá thể trong môi trường sống nhất định, nhưng đặc tính di truyền không được thay đổi qua nhiều thế hệ, điều đó không tạo nên đa dạng di truyền cho chọn lọc tự nhiên.

b) Sinh sản hữu tính

Sự xuất hiện sinh sản hữu tính là bước tiến hóa lớn của sinh vật. Nó đảm bảo cho sự xuất hiện đa dạng di truyền bằng cách tổ hợp hai genom của 2 cá thể trong loài vào một cá thể mới, đồng thời qua các thế hệ sinh sản hữu tính tái tổ hợp lại genom của các cá thể thế hệ tiếp theo.

Trong sinh sản hữu tính xảy ra sự xen kẽ thế hệ đơn bội và lưỡng bội. Phân bào giảm nhiễm bảo đảm cho sự hình thành thế hệ tế bào đơn bội (các giao tử) và qua thụ tinh, 2 tế bào đơn bội hòa hợp với nhau tạo thành hợp tử lưỡng bội, và đổi với cơ thể đa bào, hợp tử lưỡng bội phát triển thành cơ thể. Phương thức sinh sản hữu tính đơn giản xuất hiện ở một số vi khuẩn, động vật đơn bào, tảo,... ở động vật và thực vật bậc cao, hình thức sinh sản hữu tính phức tạp hơn nhiều, đòi hỏi sự phân hoá giới tính ở cơ thể bố mẹ, có cơ quan sinh sản chứa các tế bào sinh dục. Thông qua phân bào giảm nhiễm tạo thành các giao tử đực và cái. Tuy ở các loài khác nhau, chu kỳ sinh sản diễn ra khác nhau nhưng cơ chế và bản chất của phân bào giảm nhiễm diễn ra giống nhau theo một số đồ chung.



**THƯ VIỆN
HUBT**

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

2. Sơ đồ chung của phân bào giảm nhiễm

Qua phân bào giảm nhiễm, các tế bào con có số lượng thể nhiễm sắc giảm đi 1/2 so với tế bào mẹ (do từ meio là 1/2).

Phân bào giảm nhiễm gồm 2 lần phân bào diễn ra theo sơ đồ sau:

Meiosis →	Kỳ đầu I →	Leptonema
	Meiosis I →	Zygonema Pachinema Diplonema Diakinesis
	Kỳ giữa I	
	Kỳ sau I	
	Kỳ cuối I	
	Kỳ chuyển tiếp (Interkinesis)	
	Kỳ đầu II	
	Kỳ giữa II	
Meiosis II →	Kỳ sau II	
	Kỳ cuối II	

a) Phân bào giảm nhiễm I

Phân bào giảm nhiễm I được gọi là lần phân bào giảm nhiễm thực thụ, vì qua lần phân bào I, hai tế bào con được tạo thành có số lượng thể nhiễm sắc đơn bội kép; còn lần phân bào II được gọi là phân bào cân bằng diễn ra giống mitosis, trong đó một tế bào đơn bội kép phân chia thành hai tế bào đơn bội (các giao tử).

Phân bào giảm nhiễm I có thời gian kéo dài và rất phức tạp, đặc biệt là kỳ đầu I có thể kéo dài tới hàng ngày, hàng tháng thậm chí hàng năm.

Kỳ đầu I được phân thành 5 giai đoạn tùy theo tập tính của nhiễm sắc thể:

– Giai đoạn bó hoa (Leptonema): xuất hiện các sợi nhiễm sắc xoắn, co ngắn, có mang trung tiết, sắp xếp định hướng thành hình bó hoa và dính vào màng nhân.

– Giai đoạn tiếp hợp (Zygonema): sự sắp xếp có định hướng của các sợi nhiễm sắc tạo điều kiện cho sự tiếp hợp cặp đôi của cặp nhiễm sắc thể tương đồng. Cặp nhiễm sắc thể tương đồng là cặp gồm 1 chiếc có nguồn gốc từ bố và 1 chiếc có nguồn gốc từ mẹ. Sự tiếp hợp của các cặp tương đồng xảy ra rất chính xác: mỗi trung tiết tiếp hợp tương ứng với nhau, các



về tiếp hợp tương ứng, trong đó các gen tiếp hợp tương ứng với nhau. Sự tiếp hợp tương ứng, chính xác này chuẩn bị cho sự trao đổi chéo xảy ra ở giai đoạn tiếp theo.

– Giai đoạn trao đổi chéo (Pachinema): được đặc trưng bởi hiện tượng *trao đổi chéo* (crossing over) giữa 2 nhiễm sắc thể trong cặp tương đồng. Mỗi nhiễm sắc thể lúc này gồm 2 nhiễm sắc tử chị em đính với nhau qua trung tiết (đã được nhân đôi qua pha S của gian kỳ).

Như vậy 1 cặp tiếp hợp gồm 2 nhiễm sắc thể tương đồng được gọi là *lưỡng trì* (bivalent), nhưng vì 1 nhiễm sắc thể lại gồm 2 nhiễm sắc tử chị em nên còn được gọi là *tứ tử* (tetrad). *Sự trao đổi chéo xảy ra giữa các nhiễm sắc tử không phải là chị em của cặp tương đồng*. Qua sự trao đổi chéo, các nhiễm sắc tử không phải chị em trao đổi các đoạn cho nhau – tức là trao đổi gen cho nhau giữa nhiễm sắc thể bố và mẹ, là quá trình được gọi là *tái tổ hợp di truyền* (genetic recombination).

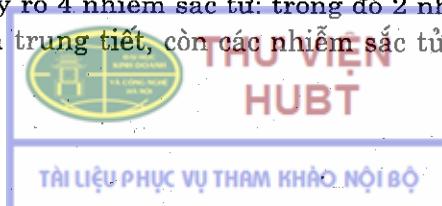
Sự tiếp hợp (synapsis) và sự trao đổi chéo xảy ra là nhờ sự tạo thành phức hệ tiếp hợp (synapsis complex) ngay từ giai đoạn Zygōnema. Phức hệ tiếp hợp bao gồm 1 trực protein ở trung tâm và 2 giải protein ở 2 bên dính kết với nhiễm sắc tử. Sự trao đổi chéo xảy ra được là nhờ hoạt động của nút tái tổ hợp (recombination nodule) có cấu trúc hình cầu hoặc ellip, có đường kính khoảng 90nm chứa 1 tập hợp protein. Ở vùng trao đổi chéo có xảy ra sự tổng hợp bổ sung một số lượng ADN.

Sự trao đổi chéo xảy ra ở đoạn nào của thể nhiễm sắc sẽ được biểu hiện rõ ở giai đoạn tiếp theo với các dạng *bắt chéo* (chiasma) khi các nhiễm sắc thể trong cặp tương đồng tách khỏi nhau.

Giai đoạn Pachinema có thể kéo dài hàng ngày.

– Giai đoạn sợi đôi (Diplonema): Đặc trưng bởi sự phân ly của các cặp tương đồng. Phức hệ tiếp hợp biến mất. Hai thành viên của cặp tương đồng trong lưỡng trì tách khỏi nhau, tuy nhiên chúng vẫn còn dính nhau ở một vài điểm được gọi là *bắt chéo* (chiasma). Bắt chéo chính là vùng mà ở đó 2 nhiễm sắc thể tương đồng trao đổi gen cho nhau. Trong noãn bào (oocyte), giai đoạn diplonema có thể kéo dài đến hàng tháng, hoặc hàng năm vì lẽ rằng, ở giai đoạn này nhiễm sắc thể giãn xoắn, tạo nên dạng nhiễm sắc thể đặc biệt được gọi là *nhiễm sắc thể chổi bóng đèn* (lampbrush chromosome) có vai trò tổng hợp ARN, và từ đó tổng hợp các chất định dưỡng cần thiết để tạo noãn hoàng cho trứng trong giai đoạn sinh trưởng.

– Giai đoạn sợi xoắn (Diakinesis): Đặc trưng của giai đoạn này là các thể nhiễm sắc ngừng tổng hợp ARN, xoắn lại, cô đặc và dày lên. Trong mỗi nhóm tử tử ta thấy rõ 4 nhiễm sắc tử: trong đó 2 nhiễm sắc tử chị em vẫn dính với nhau qua trung tiết, còn các nhiễm sắc tử không phải chị em có



trao đổi chéo thì đính với nhau qua điểm chéo. Điểm chéo là bằng chứng về tế bào học của hiện tượng trao đổi chéo và hoán vị gen giữa 2 nhiễm sắc tử không phải chị em của cặp tương đồng. Do sự hình thành các điểm chéo nên ta thấy các dạng khác nhau của các cặp lưỡng trị: dạng chữ X (khi có 1 bắt chéo), dạng O (khi có 2 bắt chéo) và dạng số 8 khi có 3 bắt chéo.

Các nhiễm sắc thể tách khỏi màng nhân. Màng nhân, hạch nhân biến mất. Xuất hiện thoi và sao phân bào. Khi kỳ đầu I kết thúc, tế bào chuyển vào kỳ giữa I, kỳ sau I, kỳ cuối I và phân tế bào chất để hoàn thành phân chia I tạo ra 2 tế bào đơn bội. Sự giảm nhiễm từ $2n$ kép (với ý nghĩa là 4 nhiễm sắc tử của 2 nhiễm sắc thể tương đồng) thành n kép (với ý nghĩa là 2 nhiễm sắc tử chị em của 1 nhiễm sắc thể bố hoặc mẹ) là do cơ chế sắp xếp ở kỳ giữa I và phân ly ở kỳ sau I của các thành viên trong cặp tương đồng.

Ở kỳ giữa I, mỗi thành viên với 2 nhiễm sắc tử chị em của cặp tương đồng xếp song song với mặt phẳng xích đạo theo cách xếp đối mặt với nhau, trung tiết đính với các sợi của thoi và như vậy cả 2 thành viên xếp thẳng góc với trực của thoi và mỗi thành viên đối mặt với 1 cực. Mặt phẳng xích đạo cắt dọc giữa 2 nhiễm sắc thể tương đồng sẽ là mặt phẳng phân ly ở kỳ sau I.

Ở kỳ sau I, mỗi thành viên của cặp tương đồng với 2 nhiễm sắc tử chị em vẫn đính nhau ở trung tiết sẽ di chuyển về mỗi cực tế bào và qua kỳ cuối I, tế bào chất được phân đôi tạo thành 2 tế bào con: trong đó mỗi tế bào con chỉ chứa thành viên chỉ là của bố, hoặc chỉ là của mẹ (nghĩa là mang bộ đơn bội), nhưng mỗi thành viên vẫn có 2 nhiễm sắc tử (vì vậy nên gọi là *đơn bội kép*), do đó cần có lần phân bào II để phân chia nhiễm sắc tử chị em về 2 tế bào cháu mang số nhiễm sắc thể *đơn bội*.

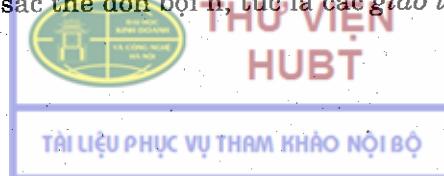
b) Phân bào giảm nhiễm II

Thường thường tiếp theo phân bào I, hai tế bào con trải qua 1 kỳ chuyển tiếp rất ngắn, trong đó không có sự nhân đôi ADN và nhiễm sắc thể, rồi chuyển sang phân bào II.

Lần phân bào II cũng trải qua các kỳ: kỳ đầu II, kỳ giữa II, kỳ sau II, kỳ cuối II và phân tế bào chất để tạo thành 2 tế bào cháu mang nhiễm sắc thể đơn bội. Người ta nói lần phân bào II là phân bào cân bằng và nó tương tự với phân bào mitosis vì sự phân ly ở kỳ sau II giống hệt với mitosis, nghĩa các yếu tố phân ly là 2 nhiễm sắc tử chị em tách khỏi nhau và di chuyển về 2 cực theo mặt phẳng cắt dọc giữa 2 nhiễm sắc tử chị em.

So với tiến trình phân bào I thì phân bào II xảy ra nhanh chóng với thời gian chỉ chiếm 1 – 10% của cả tiến trình giảm phân.

Kết quả là qua 2 lần phân bào, từ 1 tế bào $2n$ kép đã tạo nên 4 tế bào chứa số lượng nhiễm sắc thể đơn bội n , tức là các giao tử.



3. Nhiễm sắc thể chổi bóng đèn (lampbrush chromosome)

Khi nghiên cứu phân bào giảm nhiễm của noãn bào ếch ở giai đoạn Diplonema, người ta quan sát thấy dạng nhiễm sắc thể có cấu tạo đặc biệt, được gọi là *nhiễm sắc thể chổi bóng đèn*. Nhiễm sắc thể chổi bóng đèn có thể đạt tới kích thước $d = 20 - 40\mu\text{m}$ và $l = 0,5\mu\text{m}$ có cấu trúc giống cái chổi để lau chùi bóng đèn thấp bằng dầu hoả (nên có tên gọi chổi bóng đèn – lampbrush), hoặc giống cái chổi ống nghiệm. Nhiễm sắc thể gồm 2 sợi trực xếp theo hình số 8 mang các vòng bên mà số lượng đạt tới hàng vạn chiếc. Nếu quan sát dưới kính hiển vi điện tử thì sợi trực gồm 2 sợi nhiễm sắc ở dạng xoắn, còn các vòng bên là các sợi nhiễm sắc mở xoắn. Trong các vòng bên mở xoắn, các đơn vị hoạt động của gen đang tích cực tổng hợp nên ARN phục vụ cho việc tổng hợp các chất cần thiết cho sự phát triển của tế bào trứng về sau này.

Nhiễm sắc thể chổi bóng đèn không chỉ được quan sát thấy ở noãn bào của giai đoạn tiền kỳ I ở con cái bơn ếch nhái mà còn quan sát thấy ở cả tinh bào con đực tại giai đoạn tiền kỳ I của rất nhiều nhóm động vật không xương sống như nhuyễn thể, tôm, cua, côn trùng, loại nhiễm sắc thể này cũng tìm thấy ở noãn bào cá, lưỡng thê, chim, có vú và người. Người ta cũng tìm thấy nhiễm sắc thể dạng chổi bóng đèn ở cả thực vật bậc thấp và thực vật bậc cao. Điều đó chứng tỏ, tổ chức vòng bên của sợi nhiễm sắc (looped domains) được xem như là đơn vị tổ chức của hoạt động gen trong nhiễm sắc thể.

4. Vai trò của phân bào giảm nhiễm

a) Phân bào giảm nhiễm – tạo giao tử

Khâu tạo thành giao tử mang bộ đơn bội nhiễm sắc thể của quá trình sinh sản hữu tính. Khi 2 giao tử đực và giao tử cái thụ tinh hòa hợp để tạo thành hợp tử, bộ lưỡng bội được khôi phục do đó bảo đảm sự ổn định bộ nhiễm sắc thể qua các thế hệ nhờ sự luân phiên – phân bào giảm nhiễm (n) – thụ tinh (2n) – phân bào giảm nhiễm (n) – thụ tinh (2n),...

Nếu không có phân bào giảm nhiễm thì theo đà thụ tinh qua các thế hệ, bộ nhiễm sắc thể của loài sẽ tăng từ $2n \rightarrow 4n \rightarrow 8n, \dots$

b) Ý nghĩa tiến hóa của phân bào giảm nhiễm

Phối hợp với thụ tinh (tức là sinh sản hữu tính) để tạo nên đa dạng di truyền một cách có quy luật và tất yếu, làm cơ sở cho chọn lọc tự nhiên mở ra những hướng tiến hóa muôn màu muôn vẻ của Eucaryota. Sự đa dạng di truyền có được là do hiện tượng tái tổ hợp di truyền đem lại. Đối với cơ



THƯ VIỆN
HUBT

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

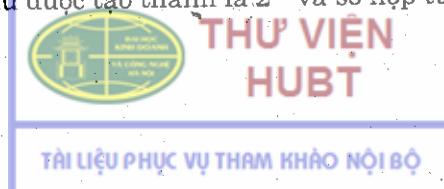
thể đơn bội cũng như tế bào lưỡng bội, sinh sản vô tính bằng phân bào nguyên nhiễm thì qua các thế hệ, genom vẫn giữ nguyên không đổi, nghĩa là không có biến dị di truyền, hoặc có biến dị thì chúng xảy ra ngẫu nhiên (do tác nhân bên trong hoặc do tác nhân môi trường) không theo quy luật, vì vậy ít tạo được đa dạng di truyền, do đó hạn chế sự tiến hoá. Để khắc phục thiếu sót này, ở Prokaryota và ở Eukaryota bậc thấp đã xuất hiện hiện tượng tiếp hợp giữa 2 cá thể qua đó 2 nhiễm sắc thể của 2 cá thể có thể trao đổi gen cho nhau với mục đích đổi mới genom của mình tạo ra đa dạng di truyền. Có thể xem đó là hình thức sinh sản hữu tính sơ khai. Sự sinh sản hữu tính tiến hoá theo phương cách phối hợp phân bào giảm nhiễm – bảo đảm điều kiện cho sự trao đổi gen ngay trong cùng một tế bào dòng tế bào sinh dục và thụ tinh – bảo đảm sự tái tổ hợp lại toàn bộ genom của cá thể.

– **Sự trao đổi chéo:**

Sự trao đổi gen qua phân bào giảm nhiễm giữa 2 cặp nhiễm sắc thể tương đồng bảo đảm sự đổi mới thành phần gen trong từng nhiễm sắc thể của bố và cả của mẹ. Sự trao đổi chéo xảy ra trong giai đoạn tiền kỳ I là nhờ sự tiếp hợp chính xác của 2 nhiễm sắc thể tương đồng nhờ phức hệ tiếp hợp, có sự tổng hợp thêm ADN cần thiết và hoạt động của các protein nhồi SSB protein (protein gây bất ổn định ADN); Rec A protein cũng như các enzym đặc trưng cho quá trình trao đổi gen giữa 2 đoạn ADN tương đồng. Nhờ hiện tượng trao đổi chéo, các giao tử được hình thành qua phân bào giảm nhiễm mang genom khác biệt với genom của thế hệ giao tử trước đó. Số lượng giao tử khác biệt nhau xuất hiện qua meios tùy thuộc vào sự phân ly độc lập của các thành viên trong cặp tương đồng, tức là tùy thuộc vào số đơn bội (n): Ví dụ, nếu $n = 2$ thì số giao tử khác biệt nhau sẽ là 4, nếu $n = 3$ thì số giao tử khác biệt sẽ là 8. Khái quát chung, số giao tử khác biệt được tạo thành sẽ bằng 2^n – ví dụ ở người $n = 23$ thì qua meios sẽ tạo ra số lượng giao tử khác biệt nhau là 2^{23} .

– **Sự tái tổ hợp lại toàn bộ genom của hợp tử khi thụ tinh:**

Khi thụ tinh, có sự hoà hợp genom của giao tử đực và giao tử cái tạo thành 1 genom chung đặc trưng cho cơ thể tương lai. Sự tổ hợp 2 genom này xảy ra một cách tự do và sự đa dạng di truyền của chúng tùy thuộc vào số giao tử tham gia tổ hợp. Nếu $n = 2$ thì số giao tử khác biệt là 4 và số hợp tử đa dạng sẽ là $4 \times 4 = 16$. Nếu $n = 3$ thì số giao tử sẽ là 8 và số hợp tử sẽ là $8 \times 8 = 64$. Khái quát hoá ta có số nhiễm sắc thể đơn bội là n thì số giao tử khác biệt là 2^n và số hợp tử đa dạng là $= 2^n \times 2^n$. Ví dụ, ở người, số giao tử khác biệt nhau được tạo thành là 2^{23} và số hợp tử đa dạng là $2^{23} \times 2^{23}$.



V– KHÁC BIỆT PHÂN BÀO GIẢM NHIỄM VÀ PHÂN BÀO NGUYÊN NHIỄM

Sự khác biệt chủ yếu giữa sự phân bào giảm nhiễm và phân bào nguyên nhiễm theo các đặc điểm sau (bảng 3).

Bảng 3. Khác biệt giữa phân bào nguyên nhiễm và giảm nhiễm

Mitosis	Mitosis
Đặc trưng cho tất cả các dạng tế bào.	Chỉ đặc trưng cho tế bào sinh dục đi vào quá trình chín để tạo giao tử.
Tế bào con có bộ nhiễm sắc thể như tế bào mẹ ($2n \rightarrow 2n$)	Tế bào con có bộ nhiễm sắc thể giảm đi $1/2$ ($2n \rightarrow n$)
Gồm 1 lần nhân đôi ADN và nhiễm sắc thể và 1 lần phân chia.	Phức tạp hơn, gồm 1 lần nhân đôi ADN và nhiễm sắc thể nhưng có 2 lần phân chia: I và II.
Gian kỳ giữa 2 lần phân bào nguyên nhiễm có nhân đôi ADN và nhân đôi nhiễm sắc thể.	Kỳ chuyển tiếp giữa phân chia I và phân chia II không có sự nhân đôi ADN và nhiễm sắc thể.
Kỳ đầu ngắn, không có tiếp hợp và trao đổi chéo.	Kỳ đầu I kéo dài (hàng tháng, hàng năm), có tiếp hợp và trao đổi chéo giữa 2 nhiễm sắc thể tương đồng.
Kỳ sau: Yếu tố phân ly về 2 cực là 2 nhiễm sắc tử chị em của 1 nhiễm sắc thể kép, phân ly khỏi nhau, mỗi nhiễm sắc tử đi về một cực.	Kỳ sau I: Yếu tố phân ly là thành viên trong cặp tương đồng. Mỗi thành viên là nhiễm sắc thể bố hoặc mẹ (với 2 nhiễm sắc tử chị em) phân ly khỏi lưỡng trì và di chuyển về 2 cực.
Phương thức sinh sản vô tính, vẫn giữ nguyên genom không đổi qua các thế hệ.	Phương thức sinh sản hữu tính: bảo đảm khâu tạo thành giao tử. Nhờ tái tổ hợp di truyền tạo nên đa dạng trong genom qua các thế hệ.

CÂU HỎI ÔN TẬP

1. Vẽ sơ đồ chu kỳ tế bào và trình bày các hiện tượng xảy ra trong G1, S, G2 và M.
2. Trình bày cơ chế phân tử của điều chỉnh chu kỳ tế bào.
3. Trình bày các pha của nguyên phân và cơ chế bảo tồn bộ nhiễm sắc thể $2n$.
4. Trình bày các pha của giảm phân I và cơ chế giảm nhiễm từ bộ lưỡng bội thành bộ đơn bội.
5. Trình bày sai khác giữa giảm phân I và giảm phân II.
6. Làm bảng so sánh nguyên phân với giảm phân.



Chương 4

DINH DƯỠNG

I—PHƯƠNG THỨC DINH DƯỠNG

Động vật là sinh vật dị dưỡng, chỉ có thể tồn tại và phát triển nhờ các chất hữu cơ có sẵn dưới dạng thức ăn lấy từ môi trường ngoài, đó là các dạng hợp chất hữu cơ phức tạp từ các cơ thể khác. Chúng phải trải qua một quá trình chuyển hóa trung gian mới tạo thành các hợp chất hữu cơ đơn giản, dễ hòa tan và được tế bào hấp thụ như là những chất dinh dưỡng. Đó là quá trình tiêu hóa thức ăn. Tùy theo phương thức tiêu hóa thức ăn, người ta chia động vật thành 3 loại: động vật ăn cỏ, động vật ăn thịt và động vật ăn tạp. *Động vật ăn cỏ* như trâu, bò, dê, cừu, ốc sên, cào cào ăn chủ yếu các thức ăn gồm tảo và thực vật (những cơ thể tự dưỡng). *Động vật ăn thịt* như hổ, báo, nhện, rắn ăn các động vật khác. *Động vật ăn tạp* như gián, gấu, con người,... ăn thực vật cũng như các động vật khác. Mỗi loài động vật đều có những cơ cấu thích nghi có khả năng săn bắt và xử lý thức ăn. Phần lớn các loài động vật có thể sử dụng các nguồn thức ăn khác nhau trong trường hợp thức ăn chính không săn được. Ví dụ, trâu, bò và hươu, nai là những động vật ăn cỏ, song chúng vẫn có thể ăn các động vật nhỏ như côn trùng và giun, hoặc trứng chim kèm theo các thức ăn chủ yếu là cỏ và lá cây. Đa số động vật ăn thịt có thể ăn được cả thực vật chứa trong dạ dày của con mồi. Tất cả các động vật còn ăn các vi sinh vật có trong thức ăn của chúng.

Mặc dù các loại thức ăn và cách ăn của động vật là khác nhau, nhưng thức ăn của chúng phải thỏa mãn 3 nhu cầu dinh dưỡng sau: cung cấp năng lượng cho hoạt động của tế bào và cơ thể; cung cấp nguyên liệu hữu cơ cho quá trình sinh tổng hợp (bộ xương cacbon để tổng hợp các phân tử đặc thù cho mình); cung cấp các chất dinh dưỡng cần thiết như các axit amin, các vitamin mà cơ thể động vật không thể tự tổng hợp được.



THƯ VIỆN
HUST

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

1. Nhu cầu năng lượng

Động vật cũng như tất cả cơ thể sống khác đều sử dụng năng lượng từ dạng ATP để thực hiện sự trao đổi chất, các hoạt động sống khác nhau và điều hoà nhiệt. Cơ thể động vật tích luỹ ATP nhờ quá trình oxy hoá các hợp chất hữu cơ như cacbohydrat, lipit và protein. Bình thường, glucozơ là nhiên liệu chủ yếu để cung cấp năng lượng. Khi lượng glucozơ nhiều chúng được chuyển hoá thành glicogen là dạng dự trữ trong gan và cơ. Khi cần thiết, cơ thể sẽ chuyển hoá glicogen thành glucozơ. Lượng glucozơ trong máu luôn ổn định và được điều chỉnh nhờ các hormon. Nhiên liệu còn được dự trữ trong chất béo tích trong các mô mỡ. Chất béo tích luỹ nhiều năng lượng hơn so với cacbohydrat và protein, 1 gam chất béo bị oxy hoá cho số năng lượng gấp đôi so với oxy hoá 1 gam cacbohydrat hoặc protein. Khi cơ thể bị đói, thiếu nguồn năng lượng cacbohydrat và lipit, cơ thể phải sử dụng protein của cơ thể (trong cơ, trong các mô,...) như là nguồn nhiên liệu, hệ cơ bị giảm khối lượng, não bị thiếu protein, có thể dẫn đến thiếu dinh dưỡng và chết. Trái lại, tình trạng dư thừa dinh dưỡng có thể dẫn đến hậu quả xấu, ví dụ, bệnh béo phì. Khi chúng ta ăn nhiều chất béo, cơ thể có xu thế tích luỹ chúng vào các mô mỡ, còn khi chúng ta ăn nhiều chất bột, cơ thể có xu thế oxy hoá chúng, vì vậy sự tăng thể trọng thường là hậu quả trực tiếp của sự dư thừa chất béo trong bữa ăn.

2. Nhu cầu chất dinh dưỡng

Ngoài nhu cầu về nhiên liệu để sản sinh ATP thì cơ thể động vật còn có nhu cầu về nguyên liệu cần thiết cho quá trình sinh tổng hợp. Để xây dựng các phân tử chất hữu cơ phức tạp cần cho sự phát triển và sinh sản, cơ thể động vật phải thu nhận được các chất hữu cơ (tạo bộ xương cacbon) từ thức ăn. Từ nguồn cacbon hữu cơ (như chất đường) và nguồn chất nitơ hữu cơ (từ các axit amin) do sự phân giải, tiêu hoá protein, cơ thể động vật xây dựng nên nhiều phân tử hữu cơ khác nhau: cacbohydrat, lipit, protein và axit nucleic cần thiết cho hoạt động sống của mình.

Ngoài các nhiên liệu và nguyên liệu làm bộ xương cacbon thì trong thức ăn của động vật cần phải có đủ các *chất dinh dưỡng cần thiết*. Đó là những nguyên liệu sẵn có từ thức ăn mà bản thân cơ thể động vật không thể tự mình tổng hợp từ nguyên liệu thô. Một số chất dinh dưỡng cần thiết này là cần cho tất cả các động vật, còn một số chất khác chỉ cần cho một số loài. Ví dụ, vitamin C là chất dinh dưỡng cần thiết cho con người, động vật linh trưởng, một số loài chim và rắn, nhưng lại không cần thiết cho đa số các loài khác.



Khi động vật không được cung cấp đầy đủ một, hoặc nhiều chất dinh dưỡng cần thiết thì nó sẽ bị suy dinh dưỡng. Ví dụ, gia súc hoặc các động vật ăn cỏ khác có thể bị thiếu chất khoáng nếu người ta chăn thả chúng trên những cánh đồng mà đất ở đó thiếu chất khoáng chủ yếu. Tình trạng suy dinh dưỡng là phổ biến hơn so với tình trạng thiếu dinh dưỡng trong các quần thể người, và kể cả những người thừa dinh dưỡng (ví dụ như những người béo phì) vẫn có thể bị suy dinh dưỡng.

Có 4 loại chất dinh dưỡng cần thiết là: các axit amin không thay thế, các axit béo không thay thế, các vitamin và các chất khoáng.

a) Axit amin không thay thế

Cơ thể động vật cần có đủ 20 loại axit amin để xây dựng nên protein cơ thể, nhưng chúng chỉ có thể tự tổng hợp được khoảng một nửa số axit amin này, thậm chí khi trong thức ăn của chúng có đủ nguồn nitơ hữu cơ. Những axit amin mà cơ thể không thể tự tổng hợp được mà chỉ có thể lấy từ thức ăn ở dạng có sẵn được gọi là các *axit amin không thay thế*. Đối với người trưởng thành, có 8 loại axit amin không thay thế là: valin, lóxin, izolóxin, metionin, triptophan, treonin, lizin, phenilalanin (đối với trẻ em còn có thêm histidin); đối với đa số các loài động vật thì những axit amin nêu trên cũng là các axit amin không thay thế.

Khi trong thức ăn thiếu một hoặc nhiều axit amin không thay thế sẽ dẫn đến một dạng suy dinh dưỡng gọi là *thiếu đạm*. Đây là dạng suy dinh dưỡng phổ biến nhất ở các nước nghèo. Những nạn nhân suy dinh dưỡng thường là trẻ em, chúng có thể lớn song chậm phát triển về thể chất và trí tuệ. Tình trạng suy dinh dưỡng thiếu đạm nêu trên có thể bắt nguồn từ nguyên nhân trẻ thôi bú mẹ và không được nuôι dưỡng đầy đủ. Nguồn thức ăn có chứa đủ các axit amin không thay thế gồm thịt, trứng, phomat, sữa, bơ và các sản phẩm có nguồn gốc động vật. Nguồn protein trong các sản phẩm động vật là đầy đủ, có nghĩa là chúng cung cấp đầy đủ tất cả các axit amin không thay thế. Đa số protein thực vật là không đầy đủ vì chúng thiếu một hoặc nhiều loại axit amin không thay thế. Ví dụ, ngô thiếu lizin và triptophan. Nhiều người do hoàn cảnh kinh tế khó khăn chỉ ăn chủ yếu một loại lương thực nào đó (ví dụ như ngô, gạo, lúa mì, hoặc khoai tây), tuy có đủ lượng calo cần thiết nhưng họ vẫn bị thiếu đạm. Vì vậy, để khắc phục tình trạng trên thì cần phối hợp nhiều nguồn lương thực khác nhau trong bữa ăn để có đủ các loại axit amin không thay thế.

b) Chất béo không thay thế

Cơ thể động vật có thể tự tổng hợp phần lớn các chất béo mà chúng cần đến. Những axit béo không thay thế là những axit béo mà cơ thể động



vật không thể tự tổng hợp được, ví dụ như một số axit béo chưa no. Đối với cơ thể người đó là *axit linoleic*. Loại axit béo này cần thiết để tổng hợp các phospholipit là loại lipit chủ yếu có trong màng tế bào. Đối với người và các động vật, khẩu phần thức ăn bình thường đã có đủ các loại axit béo không thay thế nên ít khi xảy ra tình trạng thiếu hụt chất béo.

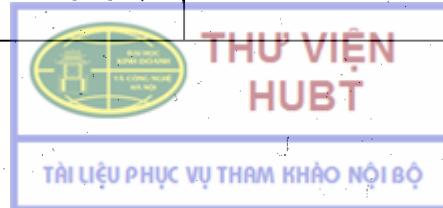
c) Vitamin

Vitamin là các phân tử hữu cơ cần có trong khẩu phần thức ăn với lượng rất nhỏ so với axit amin và axit béo không thay thế. Hàng ngày, lượng vitamin cần được cung cấp từ khoảng 0,01 – 100mg là đủ. Song, sự thiếu hụt vitamin có thể gây nên nhiều tình trạng nghiêm trọng.

Cho tới nay, người ta đã xác định được 13 loại vitamin cần thiết cho cơ thể người. Chúng thực hiện nhiều chức năng sinh lý quan trọng khác nhau. Người ta chia vitamin thành 2 nhóm: nhóm vitamin tan trong nước và nhóm vitamin tan trong chất béo (bảng 4.1).

Bảng 4.1. Các vitamin cần thiết cho cơ thể người

Vitamin	Nguồn vitamin chủ yếu	Một số chức năng quan trọng trong cơ thể	Các hội chứng do thiếu hoặc quá thừa vitamin
Các vitamin tan trong nước			
Vitamin B ₁ (thiamin)	Thịt lợn, cây họ đậu, lạc, rau, các loại ngũ cốc.	Coenzym có tác dụng tách CO ₂ từ các hợp chất hữu cơ.	Bệnh beriberi (do rối loạn thần kinh; thiếu máu, gầy mòn).
Vitamin B ₂ (riboflavin)	Các sản phẩm từ sữa, thịt, rau.	Thành phần của các coenzym FAD và FMN.	Thương tổn ở da như rách mép.
Niacin	thịt, hạt, ngũ cốc.	Thành phần của các coenzym NAD ⁺ và NADP ⁺ .	Tổn thương da và ống tiêu hoá, rối loạn thần kinh; tổn thương gan.
Vitamin B ₆ (piridoxin)	Quả, thịt, hạt.	Coenzym hoạt động trong chuyển hoá axit amin.	Dễ bị kích động, co cơ, co giật, thiếu máu; mất cân bằng, tê chân, điều chỉnh kém.
Axit pantothenic	Đa số thức ăn: thịt, sản phẩm từ sữa, ngũ cốc,....	Thành phần của coenzym A.	Mệt mỏi, tê, ngứa chân tay.
Axit folic (folaxin)	Thực vật xanh, cam, chanh, quả, rau củ, ngũ cốc, cây họ đậu.	Coenzym trong chuyển hoá axit nucleic và axit amin.	Thiếu máu, tổn thương ống tiêu hoá; không biểu hiện sự thiếu hụt B ₁₂ .



Vitamin B ₁₂	Thịt, trứng, sản phẩm từ sữa.	Coenzym hoạt động trong chuyển hóa axit nucleic; sự chín của hồng cầu.	Thiếu máu, rối loạn thần kinh.
Biotin	Rau, quả, cây họ đậu.	Coenzym tham gia quá trình tổng hợp chất béo, glicogen và axit amin.	Viêm da dạng vẩy, rối loạn cơ thần kinh.
Vitamin C (axit ascorbic)	Quả, rau, đặc biệt là cam, chanh, súp lơ, bắp cải, cà chua, ớt xanh.	Tác động trong tổng hợp collagen (trong xương, sụn); chất chống oxy hoá có tác dụng khử độc và tăng cường hấp thụ sắt.	Bệnh Scobut (thoái hoá da, răng, mạch máu), mệt mỏi, làm vết thương chậm lành, làm suy yếu miễn dịch; gây rối loạn tiêu hoá.
Các vitamin tan trong chất béo			
Vitamin A (retinol)	Tiền vitamin A (Beta – caroten) có trong rau, quả có màu xanh đậm hoặc màu vàng cam; retinol có trong các sản phẩm từ sữa.	Thành phần của các sắc tố mắt, duy trì biểu mô, chống oxy hoá; chống tổn thương màng tế bào.	Rối loạn thị giác; da khô, đóng vẩy; đau đầu, dễ bị kích động, nôn mửa, rụng tóc; mờ mắt, tổn thương gan và xương.
Vitamin D	Các sản phẩm làm từ sữa, lòng đỏ trứng (Vitamin D được tổng hợp trong da người khi phơi nắng).	Giúp hấp thụ và sử dụng canxi và phospho; kích thích sinh trưởng xương.	Còi xương ở trẻ em, loãng xương ở người lớn; tổn thương não, tim mạch và thận.
Vitamin E (tocopherol)	Dầu thực vật, quả hạch, hạt giống.	Chất chống oxy hoá; chống tổn thương màng tế bào.	Chưa biết rõ ở người, có thể gây thiếu máu.
Vitamin K (philokinon)	Thực vật xanh, chè (cũng có thể được vi khuẩn trong ruột già tổng hợp).	Quan trọng trong sự đông máu.	Rối loạn đông máu; thiếu máu, tổn thương gan.

d) Chất khoáng

Chất khoáng là chất dinh dưỡng vô cơ có nhu cầu với hàm lượng rất ít từ 1mg đến 2500mg một ngày (bảng 4.2). Cũng như nhu cầu về vitamin, nhu cầu về chất khoáng thay đổi tùy loài động vật. Cơ thể người và các động vật có xương sống khác có nhu cầu canxi và phospho với một lượng lớn để xây dựng và duy trì bộ xương. Canxi cũng cần thiết cho sự hoạt động bình thường của hệ thần kinh và cơ, còn phospho là thành phần của ATP và axit nucleic. Sắt có trong thành phần của các cytocrom hoạt động



THƯ VIỆN
HUST

trong hô hấp tế bào và trong hemoglobin chứa trong hồng cầu. Magiê, sắt, kẽm, đồng, mangan, selen, molipden là các cofactor của nhiều enzym. Ví dụ, magiê có trong enzym phân giải ATP. Cơ thể động vật có xương sống cần iot để tạo hormon tuyến giáp có tác dụng điều chỉnh tốc độ trao đổi chất. Natri, kali và clo rất quan trọng đối với sự hoạt động và duy trì cân bằng thẩm thấu giữa tế bào và dịch ngoại bào.

Đa số người tiêu thụ nhiều muối ăn hơn nhu cầu. Tiêu thụ dư thừa muối, hoặc các chất khoáng khác có thể gây nên sự rối loạn cân bằng nội môi và dẫn đến ngộ độc. Ví dụ, ăn quá nhiều natri có thể làm tăng huyết áp, tiêu thụ quá nhiều sắt sẽ gây tổn thương ở gan.

Bảng 4.2. Nhu cầu về các chất khoáng của cơ thể người

Chất khoáng	Nguồn chất khoáng chủ yếu	Một số chức năng chủ yếu trong cơ thể	Hội chứng do thiếu hụt chất khoáng
Canxi (Ca)	Các sản phẩm từ sữa, thực vật xanh, đậu.	Tạo răng và xương, đông máu, hoạt động cơ, thần kinh.	Sinh trưởng chậm, xương nhẹ.
Phospho (P)	Các sản phẩm từ sữa, thịt, ngũ cốc.	Tạo xương và răng, cân bằng axit – bazơ, tổng hợp nucleotit.	Mệt mỏi, thiếu chất khoáng trong xương, canxi.
Sulfua (S)	Nhiều loại protein	Thành phần của một số axit amin.	Hội chứng thiếu hụt chất đạm.
Kali (K)	Thịt, các sản phẩm từ sữa, rau, quả, hạt, ngũ cốc.	Cân bằng axit – bazơ, cân bằng nước, hoạt động thần kinh.	Nhược cơ, liệt, hôn mê, trụy tim.
Clo (Cl)	Muối ăn.	Cân bằng axit – bazơ, tạo dịch vị, hoạt động thần kinh, cân bằng thẩm thấu.	Chuột rút, chán ăn.
Natri (Na)	Muối ăn.	Cân bằng axit – bazơ, cân bằng nước, hoạt động thần kinh.	Chuột rút, chán ăn.
Magiê (Mg)	Ngũ cốc, rau xanh.	Cofactor, sản sinh ATP.	Rối loạn hệ thần kinh.
Sắt (Fe)	Thịt, trứng, rau, ngũ cốc, đậu.	Thành phần của hemoglobin và các chất truyền điện tử trong chuyển hóa năng lượng; cofactor của enzym.	Thiếu máu do thiếu sắt, mệt mỏi, suy yếu miễn dịch.
Fluor (Fl)	Nước uống, chè, hải sản.	Duy trì cấu trúc của xương và răng.	Sâu răng.



THƯ VIỆN
HUBT

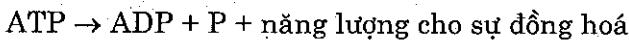
Kẽm (Zn)	Thịt, hải sản, ngũ cốc.	Thành phần của một số enzym tiêu hoá và một số protein.	Lớn chậm, viêm da dạng vẩy, yếu sinh sản, yếu miễn dịch
Đồng (Cu)	Hải sản, hạt, đậu, nội quan.	Cofactor của enzym trong chuyển hoá sắt, tổng hợp melanin, vận chuyển electron.	Thiếu máu, biến đổi trong xương và tim mạch.
Mangan (Mn)	Quả, hạt, rau, chè, ngũ cốc.	Cofactor của enzym.	Xương và sụn bất bình thường.
Iot (I)	Hải sản, các sản phẩm từ sữa, muối iot.	Thành phần của hormon tuyến giáp.	Bướu cổ (phình tuyến giáp).
Coban (Co)	Thịt, các sản phẩm từ sữa.	Thành phần của vitamin B ₁₂ .	Không gây nên hội chứng trừ khi thiếu B ₁₂ .
Selen (Se)	Hải sản, thịt, ngũ cốc.	Cofactor của enzym, hoạt động chống oxy hoá khi phối hợp với vitamin E.	Đau cơ, suy yếu cơ tim.
Crom (Cr)	Men bia, gan, hải sản, thịt, rau.	Tham gia vào chuyển hoá glucozơ và năng lượng.	Chuyển hoá glucozơ yếu.
Moliđen (Mo)	Đậu, ngũ cốc, rau.	Cofactor của enzym.	Rối loạn bài tiết các hợp chất chứa nitơ.

II– SỰ TRAO ĐỔI CHẤT VÀ NĂNG LƯỢNG TRONG CƠ THỂ

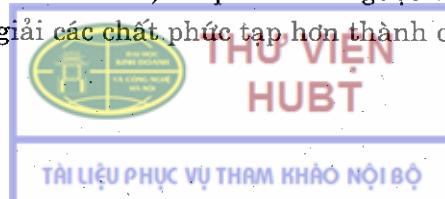
1. Sự trao đổi chất

Trao đổi chất (metabolisme) là tập hợp tất cả các phản ứng hoá học diễn ra trong cơ thể sống thể hiện ở hai quá trình đối lập nhưng thống nhất là quá trình đồng hoá và quá trình dị hoá.

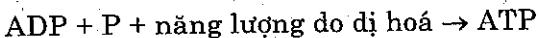
a) **Quá trình đồng hoá** (anabolisme) là quá trình bao gồm các phản ứng tổng hợp các chất phức tạp hơn từ các chất đơn giản hơn. Phản ứng tổng hợp đòi hỏi phải cung cấp năng lượng từ ATP do các phản ứng dị hoá cung cấp. ATP bị phân giải thành ADP và phosphat và số năng lượng được giải phóng sẽ được dùng cho quá trình đồng hoá.



b) **Quá trình dị hoá** (catabolisme) là quá trình ngược với đồng hoá, bao gồm các phản ứng phân giải các chất phức tạp hơn thành các chất đơn giản



hơn kèm theo giải phóng năng lượng. Số năng lượng được giải phóng do di
hoá thường được tích vào phân tử ATP qua sự tổng hợp ATP từ ADP và P.



ATP là dạng năng lượng vận năng, là nguồn năng lượng trực tiếp được
sử dụng cho tất cả hoạt động sống của tế bào và cơ thể như tổng hợp chất,
hoạt tải qua màng, co cơ, dẫn truyền thần kinh,...

Chúng ta sẽ xem xét sự trao đổi chất của các chất dinh dưỡng như
cacbohydrat, lipit và protein trong cơ thể, từ đó chúng ta có hiểu biết và áp
dụng tốt hơn các kiến thức về dinh dưỡng học trong việc giữ gìn sức khoẻ.

c) *Sự di hoá các cacbohydrat*

Trong tế bào, nguồn cacbohydrat đi vào quá trình di hoá chủ yếu là
glucоз. Tế bào phân giải glucоз thành CO_2 và H_2O để lấy năng lượng
tích vào ATP để sử dụng. Quá trình phân giải glucоз diễn ra trong tế bào
gồm ba giai đoạn: đường phân, chu trình Krep và hệ chuyển điện tử.

– Đường phân (glycolysis):

Đường phân là sự chuyển hoá glucоз thành axit piruvic gồm 9 phản
 ứng, xảy ra trong tế bào chất của tế bào không cần đến O_2 và kết quả là
 phân tử glucоз có 6 carbon bị phân giải thành 2 phân tử axit piruvic
 chứa 3 carbon. Qua đường phân, năng lượng được tích vào hai phân tử
 ATP và 2 nguyên tử hydro (2H) được giải phóng. Nếu trong tế bào thiếu
 O_2 thì con đường kỵ khí sẽ tiếp tục và axit piruvic sẽ chuyển hoá thành
 axit lactic và được gọi là sự nén men lactic. Trong trường hợp tế bào có đủ
 lượng O_2 thì sự hô hấp hiếu khí sẽ diễn ra. Các phân tử axit piruvic sẽ
 được vận chuyển vào chất nền của ty thể để tiếp tục giai đoạn của chu
 trình Krep. Trong trường hợp chúng ta hoạt động mạnh, nhanh, hệ cơ
 không thu nhận đủ lượng O_2 , axit lactic sẽ tích luỹ trong cơ gây mệt và
 đau cơ.

– Chu trình Krep:

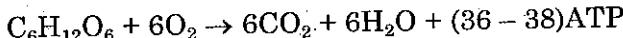
Chu trình Krep bao gồm hàng loạt phản ứng xảy ra trong chất nền ty
 thể theo một chu trình, nghĩa là bắt đầu và kết thúc cùng một loại phân
 tử là axit citric (axit citric là sản phẩm của chu trình, vì vậy chu trình
 Krep còn có tên gọi là chu trình axit citric). Kết quả là khi phân giải
 2 phân tử axit piruvic đã cho ra 6 phân tử CO_2 , một số năng lượng được
 giải phóng được tích vào 2 phân tử ATP và có 10 nguyên tử hydro mang
 năng lượng cao được giải phóng. Các phân tử CO_2 được chuyển vào máu và
 đến phổi tiết ra ngoài. Các nguyên tử hydro được các chất vận chuyển
 hydro chuyển tới hệ chuyển điện tử. Có hai chất vận chuyển hydro: đó là
 chất NAD (nicotinamidadenindinucleotit) và FAD (flavinadenindinucleotit),

chất NAD (trong thành phần có vitamin niacin) sẽ nhận hydro để trở thành chất NADH. Chất FAD (trong thành phần có viatmin riboflavin – B2) sẽ nhận hydro để trở thành FADH.

– Chuỗi chuyển điện tử và tổng hợp ATP:

Thông qua quá trình đường phân và chu trình Krep chỉ có khoảng 10% năng lượng được giải phóng từ phân tử glucozơ là được tích vào ATP. Số nguyên tử hydro (H) mang năng lượng cao được giải phóng qua quá trình đường phân (2H) và chu trình Krep (10H) sẽ được NADH và FADH chuyển vào chuỗi chuyển điện tử định khu trong màng trong và màng mào răng lược của ty thể. Chuỗi chuyển điện tử bao gồm các chất có khả năng nhận và chuyển điện tử. Thông qua các phản ứng trong chuỗi, các điện tử (e^-) từ nguyên tử hydro được tách ra và tạo ra ion hydro (H^+). Năng lượng được giải phóng dùng để hoạt tải các H^+ qua màng tạo nên điện thế màng và tạo điều kiện cho các phức hệ ATP sintetaza (là các hạt hình nấm định khu trong màng trong) tổng hợp ATP từ ADP và P. Khi có một đôi H^+ hoạt tải qua màng, mỗi phức hệ ATP – sintetaza sẽ tổng hợp 1 phân tử ATP. Cơ chế chuyển điện tử, hoạt tải H^+ kèm theo tổng hợp ATP được khái quát hoá thành thuyết hoá thẩm thấu (chemiosmotic theory), là khái niệm sinh học hiện đại cho ta hiểu biết các quá trình sống ở mức độ điện tử và phân tử.

Trong chuỗi chuyển điện tử, phân tử O_2 là phân tử nhận điện tử cuối cùng. Nguyên tử oxy ($1/2O_2$) sẽ liên kết với H^+ để tạo thành H_2O . Đây cũng chính là khâu thể hiện vai trò của O_2 trong quá trình hô hấp hiếu khí. Nếu thiếu O_2 thì cả dây chuyển điện tử bị đình trệ và sản sinh ATP của ty thể bị ngưng trệ. Kết quả là qua chuỗi chuyển điện tử có 32 – 34 phân tử ATP được tổng hợp, cộng thêm 2 phân tử ATP của đường phân và 2 phân tử ATP của chu trình Krep, như vậy tổng số có 36 – 38 phân tử ATP được hình thành khi một phân tử glucozơ bị phân giải thành CO_2 và H_2O .



Đạt hiệu suất 36 hoặc 38ATP là tùy thuộc vào loại tế bào. Ví dụ, đối với tế bào nơron hiệu suất là 36 ATP, còn đối với tế bào gan hoặc tế bào cơ tim hiệu suất đạt 38 ATP. Hiệu suất năng lượng tích vào ATP qua hô hấp tế bào đạt khoảng 40%, còn 60% năng lượng được giải phóng từ phân giải glucozơ sẽ biến thành nhiệt được cơ thể sử dụng duy trì thân nhiệt, số còn lại bị thải ra môi trường.

d) *Sự đồng hóa các cacbohydrat*

Glucozơ được cơ thể sử dụng để tổng hợp glicogen diễn ra trong gan và cơ. Glicogen là dạng dự trữ glucozơ đặc trưng cho các tế bào động vật. Trong gan người lớn chứa khoảng 100g glicogen, còn trong cơ có khoảng



300 – 400g glicogen. Số lượng glicogen dự trữ này đủ cung cấp glucozơ cho cơ thể sử dụng trong một số giờ hoạt động tích cực. Trong trường hợp nguồn dự trữ glicogen cạn kiệt do thiếu ăn, đói, cơ thể có khả năng tổng hợp glucozơ từ các axit amin và glicerol. Khi đó mỡ sẽ bị phân giải cho ra axit béo và glycerol. Các protein trong cơ sẽ bị phân giải cho các axit amin. Glycerol và axit amin được chuyển vào gan để chuyển hóa thành glucozơ.

e) Đồng hóa và dị hóa các chất béo

Có đến 98% năng lượng dự trữ của cơ thể là tích trong chất béo. Dự trữ năng lượng trong glicogen chỉ chiếm 1%.

Tế bào mỡ chứa đầy các phân tử triglycerit. Chúng phân bố khắp cơ thể và khi cần, triglycerit bị dị hóa và phân giải thành glycerol và 3 axit béo. Glycerol được chuyển hóa thành axit piruvic sẽ đi vào ty thể trong chu trình Krep và chuỗi truyền điện tử sẽ sản xuất ATP. Axít béo được phân giải thành các nhóm axetyl, 2 – cacbon. Mỗi nhóm axetyl được xử lý qua chu trình Krep và hệ truyền điện tử để sản xuất ATP.

Quá trình đồng hóa chất béo bao gồm quá trình biến đổi các carbohydrate và protein thành các triglycerit. Chất béo được chuyển vào mô mỡ ở dạng dự trữ.

f) Đồng hóa và dị hóa protein

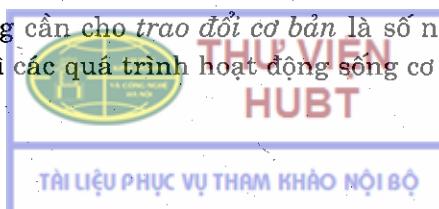
Trong tế bào, các phân tử protein đi vào quá trình dị hóa và bị phân giải thành các axit amin, các axit amin có thể được xử lý qua quá trình đường phân và chu trình Krep để sản xuất ATP khi cơ thể cần thiết. Trong quá trình dị hóa các axit amin, đầu tiên các nhóm amin bị tách ra và biến thành amoniac (NH_3) rất độc đối với cơ thể. Để bảo vệ tế bào, gan đã chuyển hóa amoniac thành urê được chuyển tới thận để bài tiết ra ngoài cùng nước tiểu.

Quá trình đồng hóa protein bao gồm sự tổng hợp các axit amin không thể thay thế từ sản phẩm của chu trình Krep thả ra bằng cách gắn thêm nhóm amin vào các chất đó. Quá trình đồng hóa protein còn bao gồm sự tổng hợp các protein đặc thù diễn ra trên riboxom theo mã di truyền trong phân tử mARN.

2. Sự sử dụng năng lượng trong cơ thể

Có ba phương thức sử dụng năng lượng trong cơ thể: (1) năng lượng cung cấp cho trao đổi cơ bản (basal metabolisme); (2) năng lượng cung cấp cho hoạt động cơ lý, (3) năng lượng cung cấp cho quá trình tiêu hóa thức ăn.

– Năng lượng cần cho trao đổi cơ bản là số năng lượng tối thiểu phải chi phí để duy trì các quá trình hoạt động sống cơ bản như hoạt tải, co bóp



tim, hô hấp, duy trì thân nhiệt, cơ trương, duy trì hoạt động của não. Mức tiêu phí năng lượng trao đổi cơ bản trong một giai đoạn nhất định được đánh giá bằng *chỉ số trao đổi cơ bản* (basal metabolic rate – BMR). Hàng ngày BMR chiếm từ 60 – 70% số năng lượng chung cần cho cơ thể. Ví dụ, 2000 calo là số năng lượng cần cho một cá nhân duy trì hoạt động sống thì có đến 1200 tới 1400 calo là tiêu phí cho trao đổi cơ bản. BMR thay đổi tùy cá thể, tuỳ tuổi (giảm dần), tuỳ giới tính (ở đàn bà thấp hơn đàn ông), tuỳ thành phần cơ thể (có khối lượng cơ lớn, BMR tăng), tuỳ thân nhiệt (thân nhiệt tăng, BMR tăng và ngược lại), tuỳ nhiệt độ môi trường (khi trời nóng hoặc lạnh, BMR tăng), tuỳ có chửa (tăng), tuỳ bệnh tật (BMR tăng khi bị stress, BMR giảm khi sốt,...).

– *Hoạt động cơ lý* là các hoạt động của hệ cơ xương để vận động như đi lại, lao động tay chân khi nội trợ, nhảy múa, chơi đùa, bơi, đi xe đạp, chúng chiếm từ 20 – 30% số calo chúng và tuỳ thuộc vào loại hình, cường độ và thời gian kéo dài của các hoạt động đó.

– *Hoạt động tiêu hoá* cần tiêu phí một số năng lượng cho quá trình tiêu hoá và hấp thụ chất dinh dưỡng trong ống tiêu hoá, thường chiếm khoảng 10% tổng số năng lượng của hai loại hình hoạt động trên.

Tuỳ theo cân nặng, loại hình, cường độ và thời gian hoạt động của cá nhân cần có sự cân bằng giữa tiêu phí năng lượng của cơ thể với chất dinh dưỡng đưa vào cơ thể qua bữa ăn. Ăn quá nhiều, tiêu phí năng lượng ít sẽ tăng cân béo phì; ăn ít, tiêu phí năng lượng nhiều sẽ sút cân và gầy yếu.

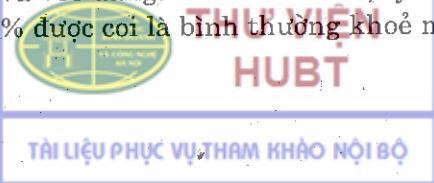
III – BỆNH VÀ SAI LỆCH TRONG TRAO ĐỔI CHẤT

1. Thiếu vitamin

Các triệu chứng bệnh lý khi thiếu vitamin thường xảy ra với các dân cư các nước kém phát triển, nhất là ở vùng nông thôn miền núi nghèo do thiếu dinh dưỡng, đặc biệt là đối với trẻ em (xem bảng 5.1)..

2. Bệnh béo phì

Khi khối lượng cơ thể tăng vượt quá khối lượng bình thường trên 20% thì đã mắc bệnh béo phì (obesity). Khối lượng bình thường của cơ thể do nhiều nhân tố quy định như lứa tuổi, bộ khung xương và cấu thành cơ thể. Cấu thành cơ thể tuỳ thuộc vào khối lượng cơ xương. Các nghiên cứu y khoa chứng minh rằng, khối lượng mỡ là chỉ số đặc trưng nhất để đánh giá thể trạng sức khoẻ và vóc dáng. Đối với đàn bà, tỷ lệ mỡ đạt 20 – 25%, với đàn ông đạt 15 – 18% được coi là bình thường khoẻ mạnh.



Có hai tác nhân gây ảnh hưởng nên bệnh béo phì: di truyền và môi trường. Các nghiên cứu về cặp song sinh cùng trứng đã chứng minh nguồn gốc di truyền của bệnh béo phì.

Ngoài ra còn do tác nhân môi trường như ăn quá nhiều thức ăn béo bổ, tính hay nhậu, tính ăn cho khoái khẩu cũng như các tập tục xã hội, văn hoá khác. Có một chế độ dinh dưỡng đúng đắn hợp lý, tập thể thao thể dục thường xuyên là biện pháp tốt nhất để hạn chế bệnh béo phì.

3. Bệnh chán ăn (anorexia nervosa)

Thường xảy ra với các cô gái từ 10 – 18 tuổi (tần số gấp 1/250). Họ luôn tự cảm thấy phải hạn chế ăn uống cả khi đói.

Kết quả là BMR bị giảm, sụt cân, gầy mòn, cơ tim yếu, huyết áp thấp, mất kinh nguyệt. Nếu để kéo dài không chữa trị có thể nguy hiểm đến tính mạng. Tại các nước phát triển, một thời thượng “người mẫu” gầy yếu, mảnh mai,... càng làm phát triển bệnh chán ăn trong tầng lớp thiếu nữ. Cần có tư vấn và tâm lý dinh dưỡng kịp thời để phòng và chữa trị bệnh chán ăn.

4. Biến đổi theo tuổi

Nhu cầu về dinh dưỡng và trao đổi chất biến đổi đáng kể qua quá trình phát triển của cơ thể từ thai nhi đến tuổi già. Khi thai nhi còn trong bụng mẹ, sự dinh dưỡng của thai hoàn toàn do cơ thể mẹ cung cấp. Từ khi sinh cho đến tuổi còn bú (12 tháng tuổi) sức khoẻ của em bé tuỳ thuộc vào dinh dưỡng của mẹ, nếu người mẹ bị suy dinh dưỡng, trong khẩu phần thiếu hụt protein, sẽ gây hậu quả lâu dài về sau cho em bé, nhất là trong giai đoạn 18 tháng tuổi. Vì ở giai đoạn 18 tháng tuổi, tế bào não vẫn tiếp tục phát triển và não sẽ được hoàn thiện, sau đó các tế bào sẽ ngừng sinh sản. Nếu không cung cấp đầy đủ nhu cầu về axit amin, não sẽ bị ảnh hưởng và sẽ dẫn tới các sai lệch về thần kinh, về khả năng học tập, tư duy. Kinh tế đời sống chưa cao lại cứ sinh đẻ không có kế hoạch thì hậu quả “tồn vong” không chỉ riêng ai mà cho cả một dân tộc!

Từ tuổi thiếu nhi đến tuổi thanh niên và trưởng thành là giai đoạn cơ thể sinh trưởng và phát triển mạnh về thể chất và tinh thần, đáp ứng các hoạt động học tập, lao động, hoạt động xã hội, nếu bị thiếu hụt chất dinh dưỡng, thiếu hụt calo sẽ gây ảnh hưởng trực tiếp đến tốc độ sinh trưởng của cơ thể, đến khả năng học tập, lao động và hay bị ốm đau bệnh tật. Đến giai đoạn tuổi già, nhu cầu về các chất dinh dưỡng cơ bản vẫn thế nhưng về lượng và tỷ lệ có khác so với tuổi trẻ. Người già ít vận động hơn, BMR



THƯ VIỆN
HUBT

sẽ giảm dần, nhu cầu về calo chung ít hơn, đặc biệt trong chế độ dinh dưỡng, cần giảm mạnh chất béo và tăng cường một số vitamin (C, B₁₂) và muối vô cơ (canxi, sắt), vì ở người già sự chế tiết dịch tiêu hoá và hấp thu đều giảm.

CÂU HỎI ÔN TẬP

1. Liệt kê nhu cầu dinh dưỡng của người về axit amin, vitamin và chất khoáng.
2. Liệt kê các vitamin cần thiết và vai trò của chúng.
3. Liệt kê các chất khoáng cần thiết và vai trò của chúng.
4. Trình bày cơ chế chuyển hóa cacbohydrat, lipit và protein.
5. Trình bày các phương thức sử dụng năng lượng.



Chương 5

HỆ TIÊU HOÁ

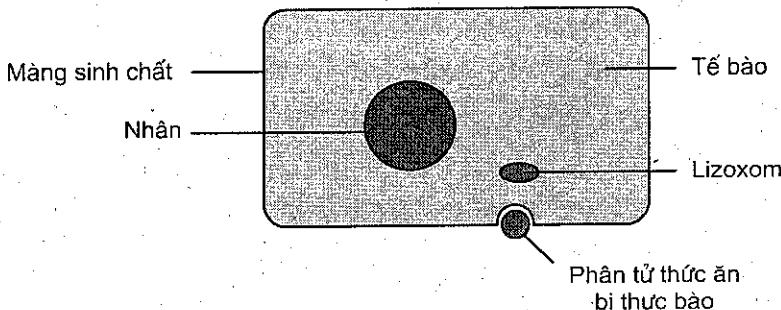
I- HỆ CƠ QUAN TIÊU HOÁ VÀ HOẠT ĐỘNG CỦA CƠ QUAN TIÊU HOÁ

1. Hai hình thức tiêu hoá

Như chúng ta đã biết, động vật thuộc cơ thể dị dưỡng. Chúng tiêu hóa thức ăn chứa các chất hữu cơ phức tạp (cacbohydrat, lipit, protein, axit nucleic) nhờ các enzym do các tế bào của chúng tiết ra. Để tránh cho sự phân giải các chất hữu cơ của bản thân, quá trình tiêu hoá (chủ yếu là quá trình biến đổi hoá học) ở động vật thường diễn ra trong những xoang riêng biệt tạo nên hệ tiêu hoá của cơ thể. Có 2 hình thức tiêu hoá là: tiêu hoá nội bào và tiêu hoá ngoại bào.

a) Tiêu hoá nội bào

Tiêu hoá nội bào là sự phân giải các chất hữu cơ xảy ra trong tế bào trong những xoang riêng biệt gọi là *lizoxom*. Nhiều tế bào có khả năng thu nhận các phân tử hữu cơ thông qua hiện tượng thực bào, hoặc uống bào để tạo thành các thể thực bào và thể uống bào. Các thể thực bào và thể uống bào bị hòa hợp với lizoxom và bị phân giải bởi các enzym thuỷ phân có trong lizoxom. Động vật đơn bào, một số động vật đa bào đơn giản (ví dụ như hải miên) tiêu hoá thức ăn bằng phương thức tiêu hoá nội bào (hình 5.1).



Hình 5.1. Tiêu hoá nội bào nhờ lizoxom ở tế bào động vật

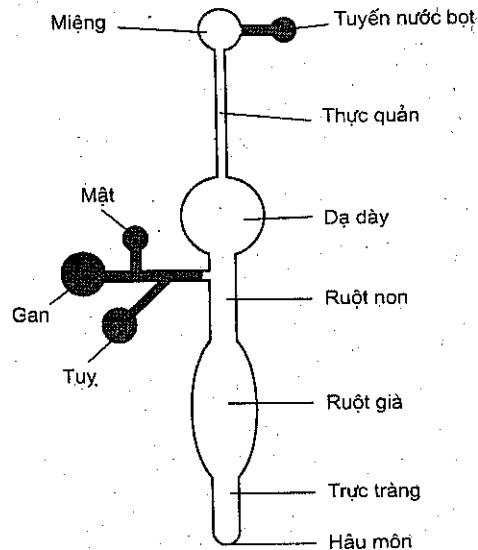
b) Tiêu hoá ngoại bào

Đối với đa số động vật đa bào, ngoài hình thức tiêu hoá nội bào còn có



hình thức tiêu hoá ngoại bào. Đó là hình thức biến đổi thức ăn ở ngoài tế bào trong những xoang riêng biệt tạo thành hệ tiêu hoá. Nhờ có hình thức tiêu hoá ngoại bào trong ống tiêu hoá riêng biệt, cơ thể mới có thể tiêu hoá được các thức ăn lớn.

Ống tiêu hoá có thể được cấu tạo đơn giản gồm một xoang với đầu vào và ra chung nhau được gọi là *xoang tuần hoàn tiêu hoá*, có chức năng vừa tiêu hoá thức ăn, vừa phân phối chất dinh dưỡng cho toàn bộ cơ thể. Ví dụ, ruột khoang (thuỷ túc) có xoang tuần hoàn tiêu hoá như vậy. Xoang được lót bởi các tế bào tuyến có khả năng tiết ra enzym để tiêu hoá thức ăn, các tế bào có roi có khả năng thực bào. Các bong thực bào sẽ được tiêu hoá bằng hình thức tiêu hoá nội bào. Các vật liệu dư thừa được thải ra ngoài qua lỗ chung. Nhiều loài giun dẹt cũng tiêu hoá bằng xoang tiêu hoá tuần hoàn. Đa số động vật như giun tròn, giun đốt, nhuyễn thể, da gai và dây sống đều có ống tiêu hoá phức tạp gồm nhiều phần. Ví dụ ở động vật có vú có hệ tiêu hoá gồm có ống tiêu hoá phân thành các phần như miệng, thực quản, dạ dày, ruột non, ruột già, hậu môn và các tuyến tiêu hoá như tuyến nước bọt, túi mật, tuyến gan, tuyến tuy (hình 5.2).



Hình 5.2. Sơ đồ ống tiêu hoá và các tuyến tiêu hoá ở động vật có vú

2. Quá trình tiêu hoá

Động vật là sinh vật dị dưỡng nghĩa là chúng phải sử dụng và tiêu hoá các thức ăn hữu cơ sẵn có từ các cơ thể thực vật hoặc động vật khác. Quá trình tiêu hoá ở các động vật ăn thịt, ăn thực vật và ăn tạp diễn ra tương tự nhau, bao gồm 4 quá trình liên quan và hỗ trợ cho nhau. Đó là quá trình biến đổi cơ học, quá trình biến đổi hoá học, quá trình hấp thụ và quá trình đào thải.

a) Quá trình biến đổi cơ học

Đây là giai đoạn đầu của quá trình xử lý thức ăn. Thức ăn của động vật thường ở dạng các cơ thể hoặc bộ phận của cơ thể cần được cắt, xé, nghiền, b López nhuyn thành các phần tử nhỏ hơn, tạo điều kiện thuận lợi

cho quá trình biến đổi hoá học. Ví dụ, ở động vật có vú, quá trình biến đổi cơ học chủ yếu thực hiện ở khoang miệng (nhờ răng) và thành cơ ở dạ dày.

b) Quá trình biến đổi hóa học

Đây là giai đoạn 2 trong quá trình xử lý thức ăn, là quá trình phân giải thức ăn thành những phân tử bé nhỏ để cơ thể có thể hấp thụ được. Các nguyên liệu hữu cơ trong thức ăn chứa chất đậm, chất béo, chất đường (cacbohydrat) ở dạng tinh bột và polysaccharit. Động vật không thể sử dụng trực tiếp các đại phân tử như thế do hai lý do: (1) các đại phân tử (polyme) rất lớn nên không thể đi xuyên qua màng tế bào để vào trong tế bào; (2) các đại phân tử có trong thức ăn không tương đồng và lạ đối với cơ thể động vật. Cơ thể động vật chỉ có thể tạo nên các đại phân tử của cơ thể chúng từ các đơn phân tử (monome). Ví dụ, con ruồi và con người đều tổng hợp các đại phân tử protein đặc trưng của mình từ cùng 20 loại axit amin, vì vậy chúng đều phải phân giải các loại protein thức ăn thành axit amin.

Quá trình tiêu hoá hoá học phân giải các đại phân tử thành các đơn phân tử và sau đó các đơn phân này được hấp thụ vào trong tế bào, chúng được dùng làm nguyên liệu cho các quá trình tổng hợp nên các đại phân tử đặc thù, hoặc làm nhiên liệu cho quá trình sản xuất ATP. Cụ thể, các đường phức tạp và đường đôi được phân giải thành các đường đơn, chất béo được phân giải thành axit béo và glicerol, protein được phân giải thành axit amin và axit nucleic được phân giải thành nucleotit. Ví dụ, ở động vật có vú, các quá trình biến đổi hóa học được thực hiện ở trong ống tiêu hoá nhờ các enzym thuỷ phân có trong dịch tiêu hoá do các tuyến tiêu hoá tiết ra (tuyến nước bọt, tuyến tuy và tuyến ruột). Ngoài ra, gan tiết mật tuy không có enzym nhưng cũng góp phần nhũ tương hoá chất béo và tạo môi trường thuận lợi cho hoạt động của các enzym tiêu hoá ở ruột.

c) Quá trình hấp thụ chất dinh dưỡng

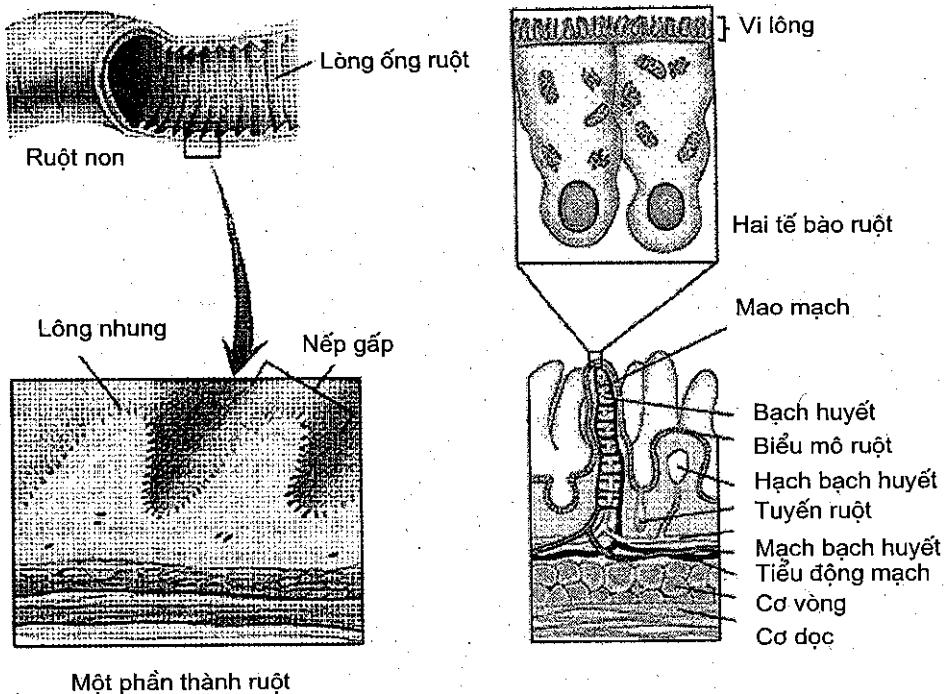
Quá trình hấp thụ là giai đoạn thứ 3 trong quá trình tiêu hoá thức ăn, thể hiện ở chỗ, các tế bào động vật hấp thụ các đơn phân (các axit amin, đường đơn,...) từ ống tiêu hoá, đặc biệt là ruột non. Ruột non có cấu tạo thích nghi tăng cao bề mặt hấp thụ.

Bề mặt hấp thụ của ruột được tăng lên rất nhiều nhờ các nếp gấp của niêm mạc ruột. Lớp biểu mô của niêm mạc uốn lượn tạo nên các *lông ruột* (lông nhung). Các tế bào của biểu mô lông ruột có các lông cực nhỏ (*vi lông* – do màng sinh chất tạo thành) nằm trên bề mặt của tế bào (hình 5.3). Cấu tạo lông nhung và vi lông làm tăng bề mặt hấp thụ của ruột lên nhiều lần (ở người, bề mặt hấp thụ của ruột tăng lên gấp 600 – 1000 lần



THƯ VIỆN
HUBT

so với bề mặt của ống ruột) tạo điều kiện để cơ thể hấp thụ được nhiều và hết các chất dinh dưỡng.



Hình 5.3. Cấu tạo của thành ruột

– Cơ chế hấp thu:

Các chất dinh dưỡng được hấp thụ qua màng tế bào lông ruột theo cơ chế khuếch tán (như glicerol, axit béo, vitamin tan trong dầu), hoặc theo cơ chế vận chuyển tích cực (như glucozo, axit amin).

– Sự vận chuyển các chất hấp thu:

Các chất được hấp thụ qua màng ruột sẽ được vận chuyển về tim để được phân phối đến các tế bào của cơ thể theo 2 con đường: đường bạch huyết và đường máu.

– Theo con đường bạch huyết: Axit béo và glicerol sau khi thẩm qua màng tế bào lông ruột sẽ được tổng hợp thành lipit. Phần lớn lipit được vận chuyển vào các mao mạch bạch huyết trong lông ruột, rồi theo mạch bạch huyết ngược để trở về tim, qua tĩnh mạch đòn trái và tĩnh mạch chủ trên (một phần nhỏ lipit có mạch cacbon ngắn được hấp thụ theo đường máu). Các vitamin tan trong dầu cũng được hấp thụ và vận chuyển theo con đường này.

– Theo con đường máu: Các axit amin, các đường đơn và các vitamin

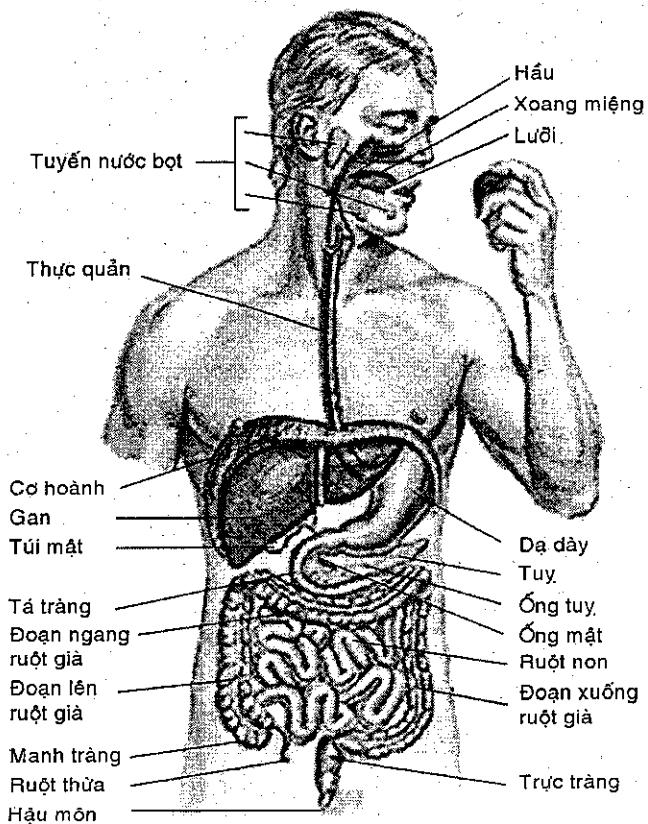
còn lại, muối khoáng và nước薪水 khi hấp thụ sẽ được vận chuyển theo các mao mạch máu, theo các tĩnh mạch ruột, qua gan và tĩnh mạch chủ dưới để về tim, nhờ đó gan đã xử lý và điều chỉnh nồng độ các chất trong máu được ổn định.

d) Quá trình đào thải

Đây là giai đoạn cuối cùng của quá trình tiêu hoá thể hiện ở chỗ những nguyên liệu không được tiêu hoá và không được hấp thụ sẽ bị đào thải ra khỏi ống tiêu hoá ở dạng phân. Phân thường được hình thành trong phần cuối của ruột là ruột già và được tích trữ trong phần cuối của ruột già là trực tràng và được thải ra ngoài qua hậu môn.

II- HỆ TIÊU HOÁ Ở NGƯỜI

Chúng ta xem xét chức năng của ống tiêu hoá và các tuyến tiêu hoá của người (hình 5.4).



Hình 5.4. Hệ tiêu hóa của người

THƯ VIỆN
HUBT

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

1. Ông tiêu hoá

a) Xoang miệng, họng và thực quản

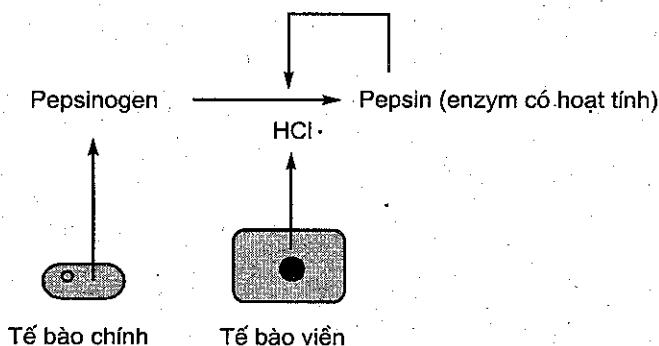
Quá trình tiêu hoá cơ học và hoá học thức ăn được bắt đầu trong xoang miệng. Trong xoang miệng, răng có chức năng biến đổi cơ học, cắn, nhai, nghiền thức ăn. Tùy theo chế độ ăn cỏ, ăn thịt hoặc ăn tạp, các động vật có bộ răng phân hoá khác nhau. Lưỡi có chức năng vị giác và xử lý thức ăn thành viên thức ăn và đẩy thức ăn xuống thực quản. Thanh quản là ngã ba nối xoang miệng, thực quản và phế quản. Khi nuốt thức ăn, nắp thanh quản (epiglottis) đóng, khí quản và thức ăn chỉ có thể xuống thực quản. Thức ăn sẽ được chuyển xuống dạ dày nhờ sự co rút nhu động của cơ trơn có trong thực quản. Trong xoang miệng, thức ăn được tiêu hoá hóa học nhờ các enzym do tuyến nước bọt tiết ra.

b) Dạ dày

Dạ dày là nơi tích luỹ thức ăn và tiếp tục quá trình biến đổi cơ học và hoá học thức ăn. Dạ dày thường có dung tích rất lớn, chứa thức ăn và dịch vị. Thành dạ dày có hệ cơ trơn co bóp để nhào trộn thức ăn. Dịch vị có độ axit cao, pH bằng khoảng 2, có thể làm tiêu định sắt. Do đó, axit của dịch vị có tác động ngâm mủn các phần tử thức ăn thô rắn. Ngoài ra, độ axit còn có tác dụng tiêu diệt đa số vi khuẩn theo thức ăn vào dạ dày. Độ pH thấp của dịch vị còn tạo điều kiện để các enzym dịch vị hoạt động. Độ pH thấp của dịch vị còn làm biến tính các protein, tạo điều kiện dễ dàng cho sự xúc tác của enzym. Vấn đề đặt ra là, tại sao các tế bào của thành dạ dày không bị các enzym trong dịch vị phân giải? *Thứ nhất*, các enzym phân giải protein có trong dịch vị dạ dày, ví dụ *pepsin* do các *tế bào chính* của thành dạ dày tiết ra ở dạng không hoạt tính *pepsinogen*. Độ axit của dịch vị là do trong dịch vị có nhiều axit clohydric HCl được các *tế bào viền* của biểu mô thành dạ dày tiết ra. HCl có tác động biến đổi pepsinogen thành pepsin chỉ ở trong xoang của dạ dày. Một khi pepsinogen đã được axit hoạt hoá thành pepsin với hàm lượng đủ lớn thì pepsin có tác dụng ức chế quá trình hoạt hoá pepsinogen (mối liên hệ ngược âm) (hình 5.5). *Thứ hai*, thành dạ dày được lót bởi một lớp chất nhày (mucus) do các *tế bào tuyến nhày* của thành dạ dày tiết ra có tác dụng bảo vệ. Hơn nữa, các tế bào biểu mô của thành dạ dày luôn bị bong đi và thay thế bằng sự tăng sinh tế bào. Lớp tế bào biểu mô thành dạ dày được thay thế mới trong vòng 3 ngày. Các *tế bào tuyến* của biểu mô dạ dày còn tiết ra hormon *gastrin* có tác động kích thích tiết dịch vị của dạ dày.



THƯ VIỆN
HUST



Hình 5.5. Sơ đồ hoạt hoá pepsinogen thành pepsin

Loét và ung thư dạ dày thường xảy ra ở lớp biểu mô dạ dày và chủ yếu do vi khuẩn *Helicobacter pylori* chống chịu được độ axit của dịch vị. Khi được chữa trị bằng kháng sinh, tình trạng loét và ung thư dạ dày có thể còn xấu hơn nếu như pepsin và axit tiêu hủy lớp biểu mô dạ dày nhanh hơn sự tăng sinh của biểu mô.

Sau khi bị biến đổi cơ học và hóa học, thức ăn trong dạ dày biến đổi thành dịch dinh dưỡng (nhũ cháo) có tính axit. Bình thường dạ dày được đóng kín cả phía trên (cơ thắt tâm vị) và phía dưới (cơ thắt môn vị). Khi có những viên thức ăn vào dạ dày, lỗ trên của dạ dày được mở ra khi thức ăn đi xuống. Trong trường hợp dịch dinh dưỡng trong dạ dày trào lên thực quản sẽ gây nên hiện tượng “ợ nóng”. Nếu hiện tượng này xảy ra thường xuyên và kéo dài có thể dẫn đến phát triển khối u ở thực quản. Khi lỗ dưới dạ dày mở, dịch dinh dưỡng từ dạ dày sẽ được vận chuyển vào ruột non. Thức ăn được tiêu hóa hết trong dạ dày sau khi ăn từ khoảng 2 đến 6 giờ.

c) Ruột non

Ruột non ở người có độ dài khoảng 6 mét và là phần ống tiêu hóa dài nhất và có đường kính bé hơn so với ruột già. Trong ruột non, đa số thức ăn được tiêu hóa hóa học nhờ enzym và được hấp thụ vào máu và bạch huyết. Trong thành ruột non có hệ thống cơ trơn khi co bóp tạo nhu động ruột, có tác động di chuyển thức ăn xuống phía dưới. Phần đầu của ruột non là *tá tràng* là nơi tiêu hóa quan trọng nhất vì ở đó có đổ vào ống tuy và ống mật. Đa số chất dinh dưỡng như axit amin, đường đơn, axit béo,... và phần lớn nước được hấp thụ qua ruột non.

d) Ruột già

Ruột già (colon) là phần ống tiêu hóa tiếp theo ruột non. Ruột già có một nhánh nhô ra được gọi là *manh tràng* (cecum). So với các động vật khác, manh tràng ở người tương đối bé, bằng ngón tay, được gọi là *ruột tịt*.

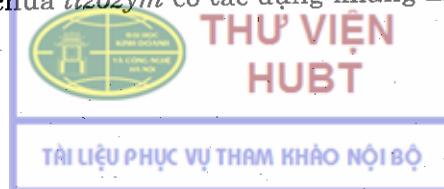
(appendix) không có chức năng tiêu hoá. Tuy nhiên, các mô limpho trong ruột tịt có thể tham gia vào quá trình miễn dịch. Ruột già ở người dài khoảng 1,5 mét. Chức năng chủ yếu của ruột già là hấp thụ lại nước trong dịch dinh dưỡng. Có khoảng 7 lít dịch được tiết vào ống tiêu hoá trong một ngày, nhiều hơn lượng nước uống vào. Phần lớn nước được hấp thụ lại khi các chất dinh dưỡng được hấp thụ trong ruột non. Ruột già tiếp tục hấp thụ lại phần nước mà chưa được hấp thụ lại ở ruột non. Ruột non và ruột già hấp thụ lại khoảng 90% nước có trong ống tiêu hoá.

Thức ăn không được tiêu hoá trong phần ruột già bị biến đổi, trở lên rắn hơn do sự hấp thụ lại nước. Trong trường hợp bị nhiễm khuẩn hoặc virut, nước không được hấp thụ lại bởi cơ thể. Đó là nguyên nhân của tình trạng ỉa chảy. Trái lại, hiện tượng táo bón là khi phân di chuyển trong ruột già quá chậm và nước bị hấp thụ lại quá nhiều, do đó phân bị đóng cục. Trong phần ruột già có nhiều vi khuẩn có hại sinh sống. Một trong những loại vi khuẩn phổ biến sống trong ruột già của người là *E. coli*. Sự hiện diện của *E. coli* trong các nguồn nước ô nhiễm là một chỉ tiêu đánh giá mức độ ô nhiễm của nguồn nước. Các vi khuẩn sống trong ruột nhờ các chất hữu cơ sẵn có. Các khí, kể cả khí metan (CH_4) và hydro sulfua (H_2S) có trong ruột già là sản phẩm chuyển hoá của vi khuẩn. Một số vi khuẩn trong ruột già sản sinh ra vitamin như biotin, axit folic, vitamin K và một số vitamin B. Cơ thể hấp thu những vitamin này vào máu, đó cũng là nguồn bổ sung vitamin cho cơ thể. Phân chứa vi khuẩn cũng như xenlulozơ và những vật liệu khác chưa bị tiêu hoá. Mặc dù các sợi xenlulozơ không có giá trị về năng lượng đối với cơ thể chúng ta, nhưng sự có mặt của chúng trong bữa ăn đã giúp cho sự vận chuyển thức ăn qua ống tiêu hoá một cách dễ dàng hơn và trong nhiều trường hợp giúp ngăn chặn phát triển khối u ở ruột già,...

2. Tuyến tiêu hoá

a) Tuyến nước bọt

Sự có mặt của thức ăn trong xoang miệng gây kích thích tuyến nước bọt tiết ra nước bọt. Tuy nhiên trước khi ăn, nước bọt được tiết ra do nhiều kích thích khác nhau như mùi, vị thức ăn. Hàng ngày tuyến nước bọt của người tiết ra hơn 1 lít nước bọt. Nước bọt là chất dịch có chứa glicoprotein gọi là *mucin*, có tác dụng bảo vệ niêm mạc xoang miệng không bị sây sát và làm nhuyễn, bôi trơn các viên thức ăn cho dễ nuốt. Nước bọt còn chứa các dung dịch đậm đà trung hoà độ axit trong miệng nên có tác dụng bảo vệ răng. Nước bọt còn chứa *lizozym* có tác dụng kháng khuẩn theo thức ăn vào miệng.



Chức năng quan trọng của nước bọt là thuỷ phân tinh bột (từ thức ăn thực vật) và glicogen (từ thức ăn động vật) nhờ enzym *amilaza* (còn gọi là ptialin). Dưới tác động của amilaza, các đường phức tạp được chuyển hoá thành đường đôi maltozo.

b) Tuyến tuy

Tuyến tuy là tuyến tiêu hoá rất quan trọng vì chúng sản sinh bicacbonat và một số enzym thuỷ phân. Bicacbonat tác động như một chất đậm làm trung hoà độ axit của dịch dinh dưỡng từ dạ dày đến. Các enzym do tuy tiết ra gồm có các *proteaza* (thuỷ phân protein), *amilaza* (thuỷ phân chất đường), *lipaza* (thuỷ phân chất béo), *nucleaza* (thuỷ phân axit nucleic) (Bảng 5.1). Các enzym được tiết vào phần tá tràng của ruột non ở dạng không có hoạt tính. Ví dụ như *kimotripsin* là proteaza chưa có hoạt tính. Sau khi được tiết vào xoang tá tràng, kimotripsin được biến thành dạng hoạt tính là *tripsin*.

Bảng 5.1. Biến đổi hóa học trong hệ tiêu hoá người nhờ enzym

	Tiêu hoá cacbohydrat	Tiêu hoá protein	Tiêu hoá axit nucleic	Tiêu hoá chất béo
Xoang miệng	Đường đa (tinh bột, glicogen) Đường đôi (saccarozơ, lactozơ) Amilaza nước bọt ↓ Maltozơ			
Dạ dày		Protein Pepsin ↓ Polypeptit		
Xoang ruột non	Đường đa Amilaza tuy. ↓ Maltozơ đường đôi	Polypeptit Tripsin tuy. ↓ Polypeptit bé hơn Cacboxipeptidaza ↓ Axit amin	ADN, ARN Nucleaza tuy. ↓ Nucleotit	Giot mỡ Muối măt Vi giọt măt Lipaza tuy. ↓ Glycerol, axit béo, glicerit
Biểu mô ruột non	Disaccaridaza ↓ Đường đơn	Peptit Dipeptidaza, cacboxipeptidaza, aminopeptidaza ↓ Axit amin	Nucleotidaza Nucleozit Nucleozidaza; phosphataza ↓ Bazơ nitơ, đường, phosphat	



c) Gan và mật

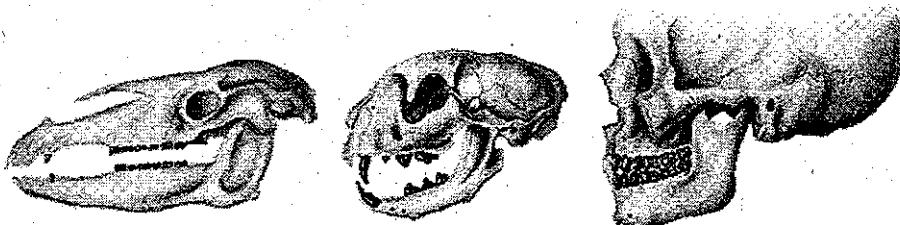
Gan có nhiều chức năng khác nhau đối với cơ thể. Chức năng tiêu hoá của gan thể hiện ở chỗ: gan sản sinh ra mật, là một hỗn hợp nhiều chất được tích luỹ trong túi mật sau đó theo ống mật tiết vào tá tràng. Mật không chứa enzym tiêu hoá nhưng chứa muối mật (là một loại steroid được sản sinh ở gan từ cholesterol) có tác động làm nhũ tương hoá mỡ, biến đổi những giọt mỡ lớn thành những vi giọt mỡ rất nhỏ (có đường kính chỉ 1µm) tạo thuận lợi cho tác động của enzym lipaza tiêu hoá chất béo, biến chúng thành glicerol và axit béo hấp thụ được qua ruột. Mật còn chứa các sắc tố là sản phẩm của sự phân hủy hồng cầu trong gan. Những sắc tố này sẽ bị đào thải cùng với phân. Sỏi mật là do ống mật và túi mật tích luỹ quá nhiều cholesterol và canxi.

III– TIẾN HOÁ THÍCH NGHI CỦA HỆ TIÊU HOÁ Ở ĐỘNG VẬT ĂN CỎ

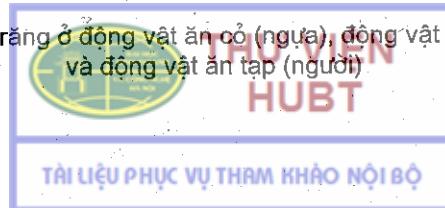
Thành phần chủ yếu trong thức ăn của động vật ăn cỏ là xylulose, thành phần chất đạm và chất béo tương đối ít. Nói chung, hàm lượng chất dinh dưỡng trong thức ăn thực vật là ít nên lượng thức ăn cần cung cấp phải đủ nhiều, do đó nơi chứa thức ăn phải đủ lớn và ruột phải đủ dài để bảo đảm cho quá trình tiêu hoá và hấp thụ thuận lợi hơn, nhằm cung cấp đủ chất dinh dưỡng cho nhu cầu của cơ thể.

1. Biến đổi cơ học

Cơ quan nghiên thức ăn ở động vật ăn cỏ chủ yếu là hàm răng có bề mặt nghiên rộng và nhiều nếp men răng cứng. Cấu tạo của răng thay đổi tùy loài động vật và thích nghi với loại thức ăn. Đối với động vật ăn thịt, các răng sắc nhọn có tác dụng cắn xé. Đối với động vật ăn cỏ thì răng có hình bàn cối để xay nghiên, đối với động vật ăn tạp vừa có răng sắc nhọn và răng nghiên (hình 5.6). Đối với động vật không có răng thì tiêu hoá cơ học xảy ra trong dạ dày cơ chắc và khỏe như ở chim (gà, vịt thường ăn thêm sạn đá để tăng sức nghiên thức ăn).



Hình 5.6. Hàm răng ở động vật ăn cỏ (ngựa), động vật ăn thịt (sư tử), và động vật ăn tạp (người)



Quá trình biến đổi làm mềm thức ăn còn được thực hiện trong xoang miệng và dạ dày.

– Đối với động vật nhai lại có dạ dày phức tạp như trâu, bò, hươu, nai, cừu,... lúc ăn chúng chỉ nhai qua loa rồi nuốt ngay, tranh thủ lấy được nhiều thức ăn, sau đó mới “q lên” nhai kỹ lại lúc nghỉ ngơi ở một chốn an toàn.

– Đối với động vật có dạ dày đơn như ngựa và động vật gặm nhấm (thỏ, chuột), chúng nhai kỹ hơn động vật nhai lại.

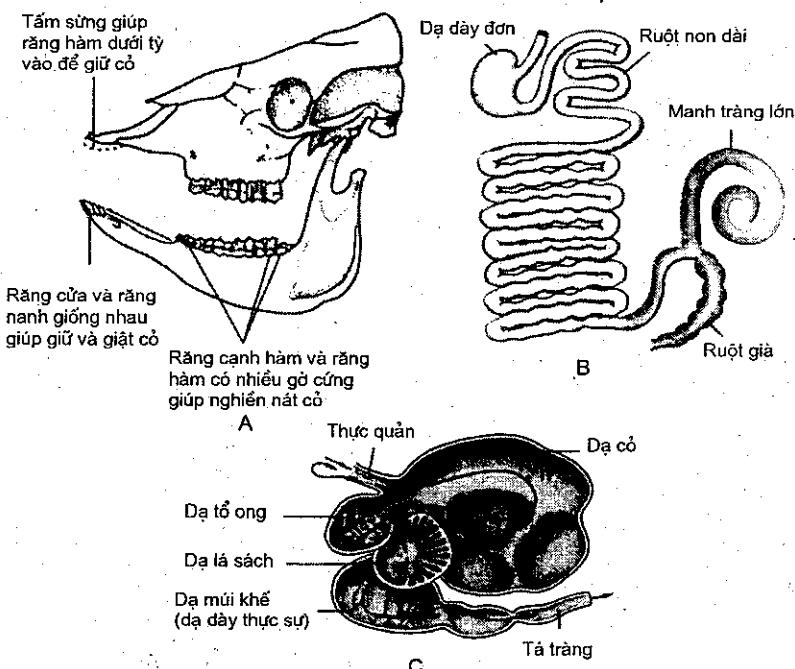
– Đối với các loài chim ăn hạt, không có răng mà có mỏ dùng để mổ hạt và nuốt ngay, ních thức ăn đầy diều để tiêu hóa dần. Trong diều không có dịch tiêu hóa mà có dịch nhày để làm trơn và mềm thức ăn, giúp cho sự tiêu hóa dễ dàng hơn ở phần sau của ống tiêu hóa.

2. Biến đổi hóa học và biến đổi sinh học

Thức ăn chỉ được lưu lại một thời gian ngắn trong miệng rồi được chuyển xuống dạ dày, ruột. Tại đây, thức ăn được biến đổi cả về mặt cơ học, hóa học và đặc biệt còn chịu sự *biến đổi sinh học*.

– Đối với động vật nhai lại:

Động vật nhai lại như trâu, bò có bộ răng và dạ dày thích nghi với chế độ ăn cỏ và nhai lại thức ăn. Dạ dày được chia làm 4 ngăn là dạ cỏ, dạ tổ ong, dạ lá sách và dạ mũi khế (dạ dày chính thức) (hình 5.7A và C).



Hình 5.7. A. Răng của trâu; B. Dạ dày và ruột của thỏ;

C. Dạ dày bốn ngăn của trâu

Thức ăn như cỏ, thân ngô hoặc rơm rạ được thu nhận và nhai qua loa rồi nuốt vào dạ cỏ là ngăn lớn nhất (150dm^3 ở bò). Tại đây, thức ăn được nhào trộn với nước bọt. Khi dạ cỏ đã đầy thức ăn, con vật ngừng ăn và từng búi thức ăn được ợ lên miệng để nhai kỹ lại (nhai lại). Đây là quá trình biến đổi cơ học chủ yếu và quan trọng đối với thức ăn xenlulozơ. Chính thời gian thức ăn lưu lại tại dạ cỏ đã tạo điều kiện cho hệ vi sinh vật ở đây phát triển mạnh, gây nên sự biến đổi sinh học đối với thức ăn giàu xenlulozơ.

Thức ăn sau khi đã được nhai kỹ với lượng nước bọt tiết ra sẽ được nuốt vào dạ dày cùng với một lượng lớn vi sinh vật, qua dạ tổ ong đến dạ lá sách để hấp thụ bớt nước và sau đó chuyển sang dạ múi khế. Tại đây, thức ăn cùng với vi sinh vật chịu tác động của HCl và các enzym trong dịch vị. Chính vi sinh vật là nguồn cung cấp phần lớn protein cho nhu cầu của cơ thể vật chủ.

Như vậy quá trình tiêu hoá ở dạ dày của động vật nhai lại được bắt đầu bằng quá trình biến đổi cơ học, biến đổi sinh học, tiếp đó là quá trình biến đổi hoá học diễn ra ở dạ múi khế và ruột, tương tự như ở các động vật khác.

– Đối với các động vật có dạ dày đơn:

Động vật có dạ dày đơn như ngựa, thỏ,... quá trình biến đổi nhờ vi sinh vật không xảy ra trong dạ dày mà xảy ra trong manh tràng (ruột tịt), sau khi thức ăn đã được tiêu hoá một phần ở dạ dày và ruột. Đối với nhóm động vật này, manh tràng rất phát triển và được coi như dạ dày thứ hai, chứa một lượng lớn vi sinh vật. Chính tại đây, sự biến đổi sinh học đối với xenlulozơ được thực hiện nhờ vi sinh vật (hình 5.7B).

– Đối với chim ăn hạt và gia cầm:

Thức ăn được chuyển từ diều xuống dạ dày tuyến và dạ dày cơ (mẽ). Dạ dày tuyến tiết dịch tiêu hoá. Các hạt bị lớp cơ khỏe và chắc của dạ dày cơ nghiền nát và được thẩm dịch tiêu hoá do dạ dày tuyến tiết ra, sẽ biến đổi một phần sau đó chuyển xuống ruột. Tại ruột, thức ăn tiếp tục biến đổi nhờ các enzym có trong dịch tiêu hoá do các tuyến gan, tuyến tuy và tuyến ruột tiết ra.

3. Sự hấp thụ thức ăn đã tiêu hoá

Quá trình tiêu hoá diễn ra trong các cơ quan tiêu hoá ở động vật có thể khác nhau về chi tiết, song sản phẩm cuối cùng đều là các chất hữu cơ đơn giản, có thể hấp thụ qua màng ruột, sau đó được vận chuyển đến các tế bào, bảo đảm mọi hoạt động sống và phát triển của cơ thể giống như ở các động vật khác.



IV – SAI LỆCH VÀ BỆNH TIÊU HÓA

Ống tiêu hoá là nơi tiếp xúc trực tiếp với môi trường, thường xuyên chịu tác động của các tác nhân gây nguy hiểm như vi khuẩn, các chất độc hại, hoặc do cách ăn uống, chế độ dinh dưỡng.

1. Loét dạ dày và loét tá tràng

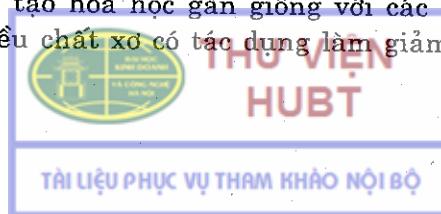
Đó là trường hợp lớp liêm mạc dạ dày, hoặc phần đầu tá tràng bị phá huỷ. Khi bị loét thường gây đau rát phần trên bụng, dưới ngực, và loét thường do tiết quá nhiều HCl và quá ít chất nhầy. Nguyên nhân gây loét có thể do hút thuốc lá, ăn uống quá nhiều chất kích thích như cà phê, rượu, chất cay, hoặc do các stress tình cảm,... Một số thuốc uống như aspirin, ibuprofen khi dùng thời gian lâu có thể kích thích niêm mạc dạ dày và gây loét. Vi khuẩn có thể gây loét dạ dày. Nếu không được chữa trị, loét có thể ăn sâu và gây thủng dạ dày rất nguy hiểm vì vi khuẩn cùng thức ăn có thể tràn vào ổ bụng gây viêm nhiễm.

2. Tiêu chảy du lịch (travelers diarrhea)

Rất phổ biến đối với khách du lịch. Trong phần ruột già có cư trú một số vi khuẩn không gây hại, trong đó có chủng *Escherichia coli*. Mỗi một vùng cư dân thường có một chủng *E. coli* quen thuộc, khách du lịch đến từ nước khác khi ăn thức ăn, thức uống có thể nhiễm phải chủng *E. coli* lạ khác với chủng thường xuyên cư trú trong ruột già, do đó niêm mạc ruột già bị kích thích và rối loạn, dẫn đến vừa tiết thêm nước vào ruột, vừa không hấp thu được nước từ nhu chắp làm cho phân bị lỏng và tiêu chảy. Nếu khách du lịch ở lâu dài sẽ quen dần và hết tiêu chảy.

3. Thoát vị khe (hiatal hernia) xảy ra khi phần thượng vị của dạ dày thoát trồi lên qua khe (nơi thực quản đổ vào dạ dày qua lỗ mở cơ hoành) vào xoang ngực, vì vậy thực quản bị di lên cao vào xoang ngực không đóng kín nên dịch vị tràn lên thực quản gây đau ngực như kiểu đau tim.

4. Ung thư kết tràng và trực tràng (colon cancer, rectum cancer) là hai dạng ung thư rất phổ biến và gây tử vong nhiều nhất. Nguyên nhân có thể do di truyền. Ở người, phát hiện được nhóm gen đặc trưng tham gia trực tiếp gây nên hai dạng ung thư này (chiếm khoảng 15%). Chế độ ăn uống cũng có vai trò trong việc gây ung thư, nhất là những người quen ăn nhiều mỡ và ít ăn rau. Ăn nhiều mỡ gây tiết nhiều mật vào ruột. Axit mật có cấu tạo hóa học gần giống với các chất gây ung thư. Rau, quả, hạt, có nhiều chất xơ có tác dụng làm giảm tác động của axit mật



lên lớp niêm mạc ruột già. Ung thư kết tràng và trực tràng nếu được chẩn đoán sớm và chữa trị tốt, sẽ nâng tỷ lệ sống tới 90%.

5. Viêm gan (Hepatitis)

Viêm gan là thuật ngữ dùng chung để chỉ sự viêm ở gan do virut, hoá chất hoặc thuốc dược phẩm gây nên. Các tác nhân trên gây phá huỷ tế bào gan, làm rối loạn chức năng của gan, vì vậy viêm gan là rất nguy hiểm.

6. Xơ gan (Liver Cirrhosis) là biểu hiện trạng thái gan đang thoái hoá dần dần. Những tế bào gan chết được thay thế bằng các mô sẹo không có chức năng. Suy dinh dưỡng, viêm gan mãn tính ký sinh trùng và hoá chất độc đều có thể gây xơ gan. Người nghiện rượu lâu ngày có thể mắc bệnh xơ gan. Gan là cơ quan khử độc nhiều hoá chất độc kể cả rượu. Trong quá trình khử độc, nhiều tế bào gan bị chết và chúng sẽ được thay thế, nhưng khi dùng quá nhiều và lâu dài gan sẽ bị quá tải, các tế bào chết nhiều và chúng bị thay thế bởi mô liên kết sợi và tích nhiều mỡ trong đó gây xơ gan.

7. Sỏi mật là trường hợp túi mật và ống mật chứa các cấu trúc cứng. Sỏi mật xuất hiện và phát triển khi lượng cholesterol trong mật quá dư thừa lắng kết lại kéo theo canxi và muối mật. Đàn bà bị sỏi mật nhiều gấp ba lần so với đàn ông. Chữa trị sỏi mật có thể bằng phẫu thuật, bằng các thuốc làm tan sỏi. Để phòng sỏi mật bằng chế độ ăn nghèo mỡ và nghèo cholesterol.

8. Sai lệch và biến đổi theo tuổi

Thai nhi ở trong bụng mẹ được bảo vệ bởi cơ thể mẹ chống sự thâm nhập của vi khuẩn và các tác nhân khác. Sau khi sinh, hệ tiêu hoá tiếp xúc với nhiều tác nhân gây hại như virut, vi khuẩn, nấm, động vật, thực vật đơn bào,... Trẻ sơ sinh bú sữa mẹ chứa nhiều kháng thể giúp tiêu diệt các vi khuẩn có hại và phát triển hệ vi khuẩn vô hại tại ruột già. Trẻ em tuổi bú sữa, dạ dày ngoài sự chế tiết HCl và pepsinogen còn chế tiết nhiều enzym renin và lipaza. Renin có tác dụng làm vón sữa tạo điều kiện cho pepsin tiêu hoá protein trong sữa. Lipaza tiêu hoá lipit của sữa. Khi trẻ em thôi bú sữa, ăn thức ăn rắn nhiều hơn thì dạ dày ngưng chế tiết renin và lipaza.

Những sai lệch biến đổi theo tuổi trong hệ tiêu hoá khó phân biệt các loại sai lệch và biến đổi do chế độ ăn, do bệnh tật, do stress, do hút thuốc,... Theo tuổi, càng về già thì các lớp cấu tạo của ống tiêu hoá (lớp

niêm mạc, lớp cơ) càng mỏng đi và hoạt động kém hiệu quả như tiết dịch tiêu hoá, nhu động dạ dày và ruột kém nhịp nhàng và chậm dần, hấp thu các chất kém sút, do đó không bảo đảm đủ chất dinh dưỡng cần thiết cho cơ thể.

CÂU HỎI ÔN TẬP

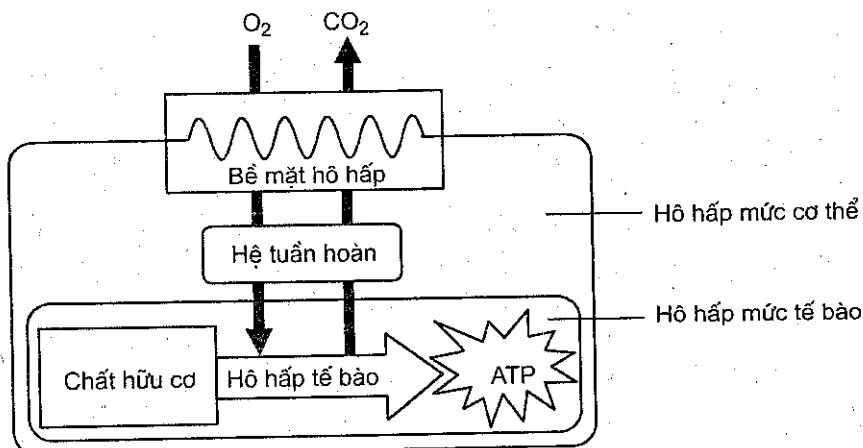
1. Nêu sai khác giữa tiêu hoá nội bào và tiêu hoá ngoại bào.
2. Trình bày các giai đoạn của quá trình tiêu hoá.
3. Trình bày quá trình tiêu hoá hoà học trong xoang miệng và ống tiêu hoá.
4. Nêu các tuyến tiêu hoá và vai trò của chúng.
5. Nêu các đặc điểm thích nghi của cơ quan tiêu hoá ở động vật ăn thịt và động vật ăn cỏ.



*Chương 6***TRAO ĐỔI KHÍ VÀ VẬN CHUYỂN KHÍ****I— HÔ HẤP TẾ BÀO VÀ TRAO ĐỔI KHÍ****1. Hô hấp tế bào**

Hô hấp tế bào là quá trình chuyển hóa năng lượng tích trong chất hữu cơ thành năng lượng tích trong phân tử ATP, là dạng năng lượng cung cấp cho tất cả các hoạt động sống của tế bào và cơ thể. Sự hô hấp tế bào xảy ra trong ty thể của tế bào động vật cần được cung cấp O_2 , và sản phẩm cuối cùng của quá trình hô hấp là CO_2 cần được đào thải. Quá trình thu nhận O_2 từ môi trường ngoài và đào thải CO_2 ra khỏi cơ thể được gọi là sự trao đổi khí hay là sự hô hấp ngoài (hình 6.1).

Môi trường hô hấp
(không khí hoặc nước)



Hình 6.1. Sự trao đổi và vận chuyển khí trong quá trình sản sinh năng lượng sinh học



**THƯ VIỆN
HUST**

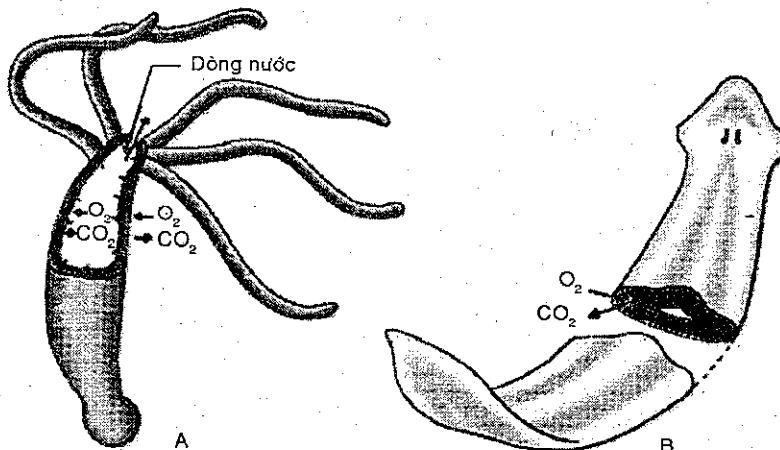
2. Sự trao đổi khí

– Đối với động vật đơn bào và động vật đa bào đơn giản, sự trao đổi khí (thu nhận O₂ và đào thải CO₂) được thực hiện nhờ quá trình khuếch tán qua màng sinh chất của tế bào.

– Đối với động vật đa bào phức tạp, các tế bào của cơ thể không thể lấy O₂ và đào thải CO₂ trực tiếp từ môi trường, mà phải thông qua một hệ thống cơ quan hô hấp đã được chuyên hoá tùy mức độ tổ chức của cơ thể.

Nguồn oxy cung cấp cho cơ thể là oxy có trong không khí đối với động vật ở cạn và oxy hòa tan trong nước đối với động vật ở nước. Oxy có trong không khí với hàm lượng khoảng 21%. Đại dương, ao hồ, sông ngòi hòa tan lượng oxy ít hơn nhiều (ít hơn khoảng 30 lần). Sự trao đổi khí được thực hiện trên bề mặt hô hấp của cơ quan hô hấp thông qua sự khuếch tán.

Hiệu suất khuếch tán tỷ lệ thuận với bề mặt hô hấp và tỷ lệ nghịch với bình phương quãng đường đi của các phân tử khí tới bề mặt hô hấp. Kết quả là bề mặt hô hấp thường mỏng và có bề mặt trao đổi lớn để tăng hiệu suất trao đổi khí tối đa. Hơn nữa, tất cả tế bào sống của cơ thể phải được tẩm mìn trong môi trường nước để duy trì sự hoạt động của màng sinh chất của chúng. Như vậy, bề mặt hô hấp của động vật ở cạn cũng như ở nước đều phải luôn ẩm để O₂ và CO₂ trước khi khuếch tán qua bề mặt hô hấp phải được hoà tan trong nước. Cấu trúc của bề mặt hô hấp tùy thuộc chủ yếu vào kích thước của cơ thể và tùy thuộc vào môi trường sống của chúng ở nước hay ở cạn, nhưng cũng còn tùy thuộc vào nhu cầu trao đổi chất của cơ thể. Ví dụ, động vật đẳng nhiệt thường có bề mặt hô hấp lớn hơn so với động vật biến nhiệt cùng kích cỡ.



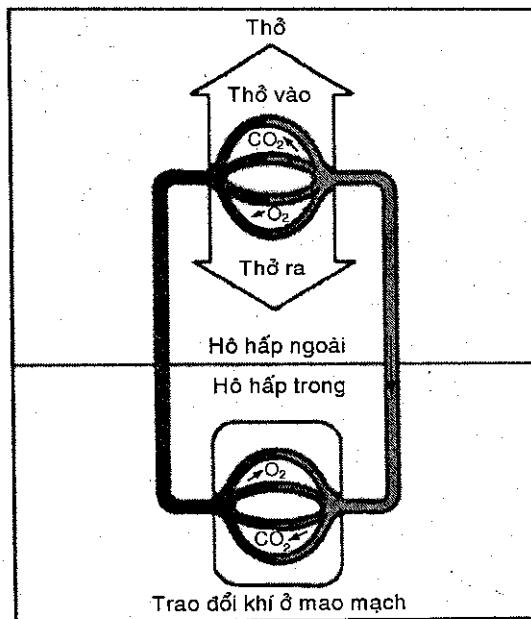
Hình 6.2. Trao đổi khí ở động vật không xương sống

A. Thuỷ tảo; B. Giun đất

– Sự trao đổi khí có thể được thực hiện trên toàn bộ bề mặt cơ thể như ở các động vật đơn bào hay các động vật đa bào đơn giản như hải miên, ruột khoang, giun dẹt (hình 6.2). Các động vật sống trong môi trường nước có tỷ lệ diện tích /thể tích lớn. Chúng có thể sử dụng bề mặt toàn cơ thể để trao đổi khí mà không cần có hệ tuần hoàn để vận chuyển. Mọi tế bào nằm không xa bề mặt cơ thể, do vậy oxy dễ dàng được khuếch tán đến cung cấp cho mọi tế bào.

Đối với đa số động vật, bề mặt cơ thể không tiếp xúc với môi trường hô hấp thì bề mặt hô hấp là lớp biểu mô ẩm, mỏng lót cơ quan hô hấp ngăn cách môi trường hô hấp với máu của hệ tuần hoàn có chức năng vận chuyển khí cho cơ thể.

Trao đổi khí giữa bề mặt cơ thể và môi trường ngoài được gọi là *hở hấp ngoài*, còn trao đổi khí giữa các tế bào trong cơ thể và mao mạch được gọi là *hở hấp trong* (hình 6.3).



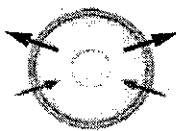
Hình 6.3. Hở hấp ngoài và hở hấp trong

– Một số động vật sử dụng toàn bộ bề mặt cơ thể để trao đổi khí. Côn trùng có *hệ thống ống khí* phân bố từ bề mặt vào sâu trong cơ thể và cung cấp khí đến các tế bào của cơ thể. Mang ngoài có ở một số động vật sống trong môi trường nước, và được cung cấp mạch máu làm tăng bề mặt trao đổi khí. Cá có các *mang* phân nhánh và có mạch máu phát triển ở vùng hâu. Các động vật có xương sống sống trên cạn, thở bằng khí có *phổi* là các túi trao đổi khí bên trong cơ thể (hình 6.4).



THƯ VIỆN
HUST

CẮT NGANG CƠ THỂ



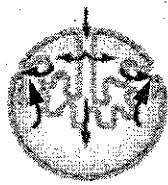
a) Trao đổi khí qua bề mặt cơ thể
(ở động vật không xương sống, lưỡng cư)



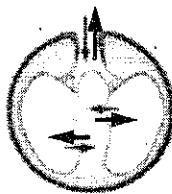
b) Trao đổi khí qua ống khí
(ở côn trùng)



c) Trao đổi khí qua màng ngoài
(ở động vật không xương sống, nòng lọc)



d) Trao đổi khí qua mang
(ở các động vật sống ở nước)



e) Trao đổi khí qua phổi
(ở động vật có xương sống)

Chú thích:
→ = Vận chuyển CO₂
— = Vận chuyển O₂

Hình 6.4. Các phương thức trao đổi khí ở các động vật khác nhau

– Một số động vật sử dụng bề mặt da của chúng như là cơ quan hô hấp. Ví dụ, giun đất có da ẩm và sự trao đổi khí xảy ra nhờ hiện tượng khuếch tán qua bề mặt da. Ngay dưới bề mặt da của giun đất có mạng lưới mao mạch dày đặc. Bởi vì bề mặt hô hấp luôn được giữ ẩm cho nên giun đất cũng như một số động vật khác thở bằng da (lưỡng cư) có thể sống được trong nước và những nơi ẩm ướt.

Những động vật thở bằng da ẩm thường có kích thước nhỏ và cơ thể chúng thường dài hoặc dẹp để tăng bề mặt hô hấp so với khối lượng cơ thể. Đối với da số động vật có cơ quan hô hấp, thì bề mặt hô hấp thường có cấu tạo gấp nếp và phân nhánh để tăng bề mặt trao đổi khí. Ba dạng cơ quan hô hấp thường gặp ở đa số động vật là *mang* (động vật ở nước), *ống khí* và *phổi* (động vật ở cạn).

II – CƠ QUAN HÔ HẤP

1. Trao đổi khí ở động vật ở nước. Mang

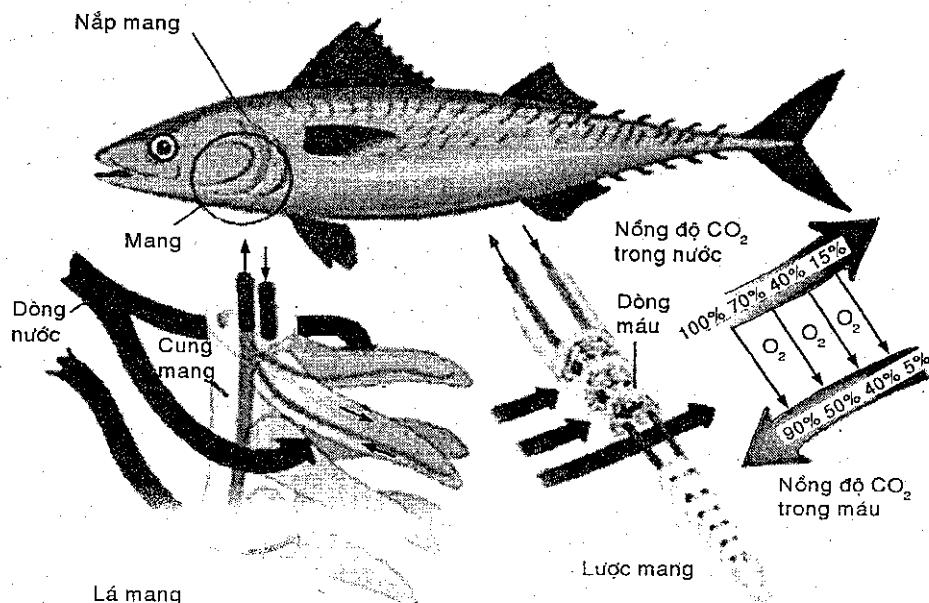
Mang là phần bề mặt cơ thể được gấp nếp và treo lơ lửng trong nước. Đối với một số động vật không xương sống như sao biển, mang của chúng có cấu tạo đơn giản và được phân bố gần như trên khắp cơ thể. Nhiều loài giun đốt có mang giống hình củ nhô ra từ mỗi đốt của cơ thể hoặc một đám lông dài, hình lông vũ ở phần đầu hoặc đuôi. Mang của các loài nhuyễn thể, giáp xác cũng như các động vật khác thường có ở vị trí nhất định của



THƯ VIỆN
HUBT

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

cơ thể. Tổng diện tích bề mặt hô hấp của mang thường lớn hơn diện tích bề mặt cơ thể của chúng. Khi dòng nước chảy qua bề mặt gấp gấp nếp của mang, nước chuyển động ngược với dòng máu trong mao mạch. Khi dòng máu chảy qua các lược mang và thu nhận oxy, do máu tiếp xúc với nước có nồng độ oxy cao. Điều đó làm tăng hiệu suất cho quá trình trao đổi khí và được gọi là dòng chảy ngược chiều (hình 6.5).



Hình 6.5. Trao đổi khí qua mang ở cá

Nước là môi trường hô hấp vừa thuận lợi vừa bất lợi. Bề mặt hô hấp luôn luôn được giữ ẩm, tuy nhiên, nồng độ O₂ trong nước thấp và nước có muối và nóng hơn nên lượng O₂ hòa tan ít hơn (nước trong môi trường nước mặn hay nước ngọt đều chỉ chứa khoảng 4 – 8ml O₂ hòa tan). Do đó, mang phải có nhiều thách thức để thu nhận đủ O₂ cần thiết. Một trong những quá trình giúp mang thu nhận nhiều O₂ là sự thông khí, làm tăng cường dòng nước trên bề mặt hô hấp. Nếu không có sự thông khí, ở quanh mang có thể xuất hiện vùng có nồng độ O₂ thấp và nồng độ CO₂ cao, làm giảm hiệu suất trao đổi khí của mang. Tôm có phần phụ giống mái chèo có tác dụng tạo nên dòng nước chảy qua mang. Mang cá được thông khí bởi dòng nước đi vào từ miệng, qua khe hở ở thanh quản, chảy qua mang, và ra khỏi cơ thể. Do nước là môi trường đặc hơn so với không khí và có chứa ít O₂, cho nên đa số cá phải tiêu phí nhiều năng lượng để thông khí ở mang.

Sự phân bố mao mạch trong mang cá làm tăng cường sự trao đổi khí và giảm tiêu phí năng lượng cho sự thông khí. Dòng máu trong mao mạch di theo hướng ngược với dòng nước qua mang, cũng làm tăng hiệu suất trao đổi khí.



THƯ VIỆN
HUBT

Mang không thích hợp đối với động vật ở cạn. Bề mặt hô hấp rộng và ẩm khi tiếp xúc với không khí ở trên cạn, sẽ bị mất nước do bốc hơi, và mang sẽ xẹp thành sợi mảnh và nếu không được giữ trong nước lâu dài thì chúng sẽ dính lại với nhau không thể trao đổi khí được. Vì vậy đa số động vật ở cạn che giấu bề mặt hô hấp của chúng vào trong cơ thể và chỉ mở ra không khí qua các ống hẹp.

2. Trao đổi khí ở động vật ở cạn

Không khí là môi trường hô hấp thuận lợi hơn so với nước vì có hàm lượng oxy cao (khoảng 210ml O₂/lít không khí). Hơn nữa, O₂ và CO₂ khuếch tán trong không khí nhanh hơn trong nước, bề mặt hô hấp trải rộng ra trong không khí không cần thiết phải có sự thông khí. Như vậy, cơ thể sẽ thu nhận được nhiều O₂ và thải nhiều CO₂ qua bề mặt hô hấp. Đối với động vật ở cạn khi thông khí thì tiêu phí năng lượng ít hơn vì không khí nhẹ hơn và dễ chuyển động hơn so với nước và bởi vì thể tích không khí cần đưa vào cơ thể chứa lượng O₂ tương đương là ít hơn so với thể tích nước. Nhưng cùng với sự thuận lợi kể trên sẽ xuất hiện vấn đề: bề mặt hô hấp lớn và ẩm thì thường xuyên bị mất nước vào không khí do sự bốc hơi nước. Sự mất nước giảm đi do bề mặt hô hấp gấp nếp nhiều lần trong cơ thể. Cơ quan hô hấp của hầu hết các động vật ở cạn thường gấp nhất là *phổi*, còn đối với côn trùng thì cơ quan hô hấp là hệ *ống khí*.

a) Hệ thống ống khí ở côn trùng

– Hệ ống khí của côn trùng gồm nhiều ống khí nhỏ phân bố khắp cơ thể, do đó làm tăng cao bề mặt hô hấp. Ống khí lớn nhất được gọi là khí quản, mở ra ngoài cơ thể. Còn các ống khí nhỏ nhất thì phân bố quanh các tế bào, tại đây khí được trao đổi nhờ khuếch tán qua biểu mô ẩm lót ở phần cuối của hệ ống khí. Bởi vì cơ thể côn trùng có những tế bào ở gần môi trường hô hấp, trực tiếp trao đổi khí nên ở côn trùng, hệ tuần hoàn không tham gia vào quá trình trao đổi khí.

– Đối với côn trùng nhỏ, sự khuếch tán qua ống khí giúp hấp thu đủ lượng O₂ và thải loại CO₂ để hỗ trợ cho hô hấp tế bào. Những côn trùng lớn có nhu cầu năng lượng nhiều hơn thường thông khí qua hệ thống ống khí theo các nhịp điệu vận động của cơ thể làm các ống khí phồng lên và dẹp xuống giống như cái ống thổi. Côn trùng khi đang bay có tốc độ trao đổi chất rất cao, tiêu thụ lượng O₂ gấp 10 – 200 lần nhiều hơn so với khi nó không bay. Đối với những côn trùng bay, sự co và duỗi cơ xen kẽ làm cho cơ thể côn trùng dẹp và dài ra, do đó làm cho không khí được bơm nhanh qua hệ thống ống khí. Các tế bào cơ của côn trùng bay chứa nhiều ty thể



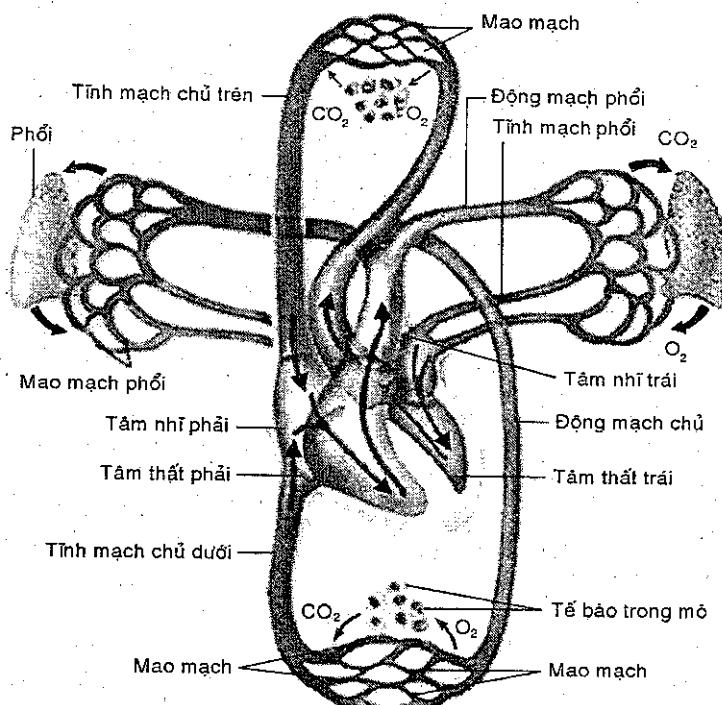
THƯ VIỆN
HUBT

để hỗ trợ cho quá trình trao đổi chất với tốc độ cao, và các ống khí sẽ cung cấp một lượng O_2 rất lớn cho sự hô hấp tế bào trong các ty thể.

b) Phổi ở động vật ở cạn

Không giống hệ thống ống khí phân nhánh khắp cơ thể côn trùng, phổi trong cơ thể các động vật ở cạn thường định vị ở một phần của cơ thể. Do bề mặt phổi không tiếp xúc trực tiếp với tất cả các mô và cơ quan trong cơ thể, mà gián tiếp tiếp xúc với các mô và cơ quan thông qua hệ tuần hoàn có chức năng vận chuyển khí từ phổi đến các mô và cơ quan của cơ thể. Phổi có một hệ thống dày đặc các mao mạch nằm phía dưới lớp biểu mô phổi, có chức năng trao đổi khí giữa phổi và máu. Các động vật hô hấp bằng phổi gồm có nhện, ốc sên cạn và các động vật có xương sống.

Trong các động vật có xương sống, lưỡng cư có phổi tương đối nhỏ nên bề mặt hô hấp không lớn (có những lưỡng cư không hô hấp bằng phổi), hô hấp phụ thuộc chủ yếu vào sự khuếch tán qua các bề mặt trao đổi khí khác. Ví dụ, da ếch bổ sung cho quá trình trao đổi khí qua phổi. Ngược lại, phần lớn bò sát (và chim) và các động vật có vú chủ yếu trao đổi khí qua phổi. Trong hình 6.6 biểu diễn sự trao đổi khí qua phổi và mô thông qua mao mạch của hệ tuần hoàn. Sự lưu thông khí qua phổi là nhờ cơ hô hấp (cơ liên sườn và cơ hoành) co giãn làm thay đổi thể tích của khoang thân.

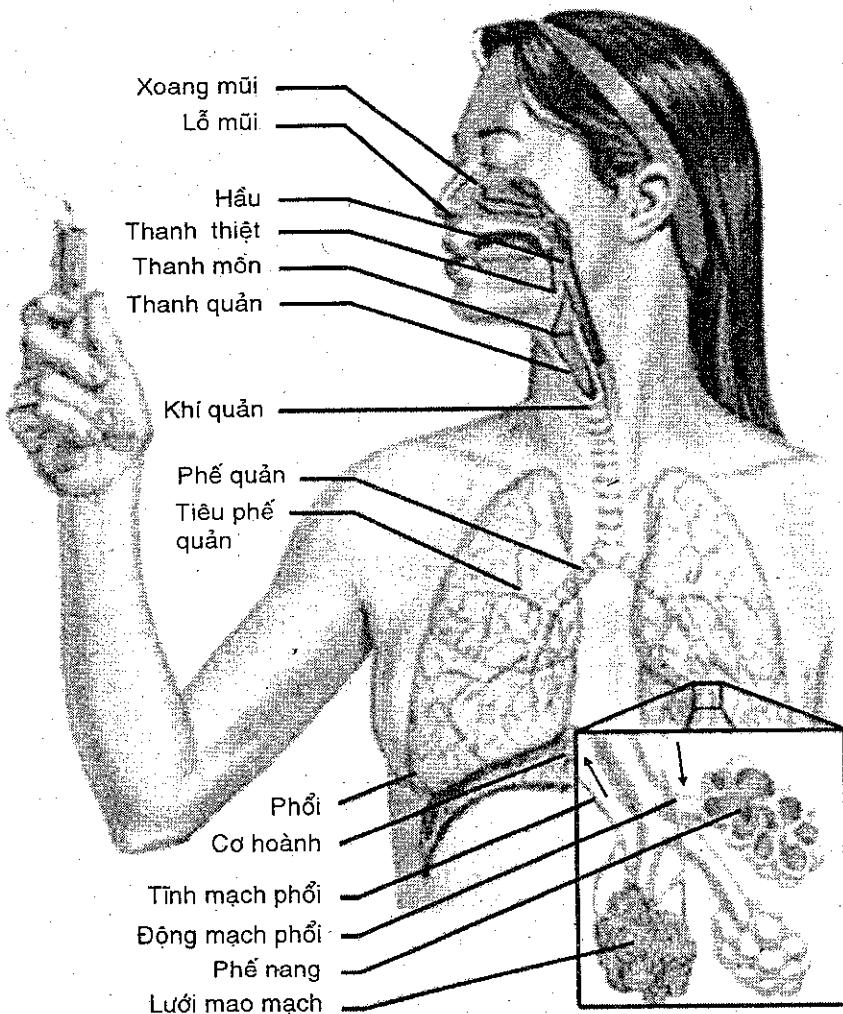


Hình 6.6. Sự trao đổi khí ở phổi và ở mô



THƯ VIỆN
HUBT

Phổi người gồm hai *phế quản*, phế quản lại phân nhánh thành nhiều *tiểu phế quản*, ở phía cuối tiểu phế quản là một nhóm túi nhỏ được gọi là *phế nang*. Bao xung quanh các phế nang là lưới mao mạch. Phế nang là vị trí tại đó diễn ra sự trao đổi khí. Các ống hô hấp được lót bởi biểu mô có lông, khi các lông chuyển động sẽ tạo nên dòng chảy có chức năng quét các phần tử lạ ra khỏi phổi (hình 6.7).

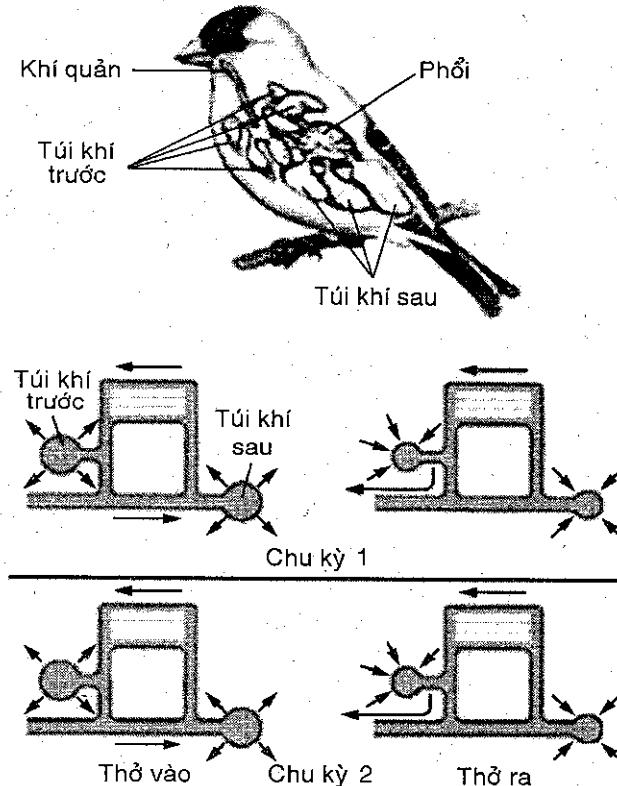


Hình 6.7. Cấu tạo hệ hô hấp ở người

Đối với chim thích nghi với đời sống bay, phổi nằm dính sát vào hốc sườn, không thể thay đổi thể tích theo sự thay đổi thể tích của khoang thân, thì sự thông khí ở phổi được thực hiện nhờ sự co giãn của hệ thống



túi khí thông với phổi. Khi chim bay, theo sự co giãn của cơ sườn làm túi khí phồng và xẹp giúp cho không khí lưu thông qua các ống khí ở phổi diễn ra liên tục theo một chiều nhất định, kể cả lúc hít vào lẫn khi thở ra, bảo đảm cho không khí không đọng lại trong phổi (hình 6.8).



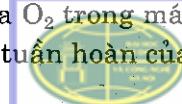
Hình 6.8. Trao đổi khí qua phổi và túi khí ở chim

Khi không khí được hít vào, sẽ đi qua phổi để đến các túi khí sau. Tiếp theo quá trình hít vào là thở ra, dòng khí trong lần thở ra này qua phổi thẳng góc với dòng máu. Tại phổi, oxy đi từ không khí hít vào đến máu, còn cacbon dioxit ra khỏi máu và được thải ra ngoài. Khi dòng khí mới được thở vào, khí từ phổi sẽ đi đến các túi khí trước. Trong lần thở ra tiếp theo, khí được thở ra ngoài.

III– SỰ VẬN CHUYỂN O₂ VÀ CO₂ TRONG CƠ THỂ

1. Sắc tố hô hấp

Độ hòa tan thấp của O₂ trong máu là một vấn đề khó khăn cho sự vận chuyển khí O₂ trong hệ tuần hoàn của động vật. Giả sử tất cả O₂ vào trong



THƯ VIỆN
HUST

cơ thể chúng ta được hoà tan trong máu, và khi tập thể dục với cường độ cao, một người cần phải tiêu thụ gần 2 lít O₂/phút và toàn bộ O₂ được chuyên chở từ phổi đến mô đều qua dòng máu. Nhưng trong điều kiện nhiệt độ và áp suất bình thường của cơ thể thì chỉ có 4,5ml O₂ hoà tan trong 1 lít máu. Nếu 80% O₂ là hoà tan trong máu được chuyên chở đến các mô thì tim phải bơm 555 lít máu trong một phút, điều này không thể thực hiện được. Thực tế, đa số O₂ được vận chuyển bằng cách liên kết O₂ với một loại protein được gọi là “sắc tố hô hấp”. Sắc tố hô hấp thường được tích trữ trong những tế bào đặc biệt và được vận chuyển cùng với dòng máu. Nhờ có sắc tố hô hấp mà lượng O₂ được vận chuyển trong dòng máu tăng cao (khoảng 200ml O₂/1 lít máu ở động vật có vú). Đối với người tập thể dục với cường độ nêu trên, cần tiêu thụ O₂ với hiệu suất 80%, thì tim họ chỉ cần bơm với tốc độ 12,5 lít máu/phút.

2. Vận chuyển O₂

Có nhiều loại sắc tố hô hấp khác nhau trong cơ thể động vật. Ví dụ, sắc tố hô hấp *hemocyanin* thường có màu xanh, có ở các loài chân khớp và thân mềm, là protein có chứa đồng là thành phần liên kết với O₂. Sắc tố hô hấp ở đa số động vật có xương sống cũng như nhiều động vật không xương sống là protein *hemoglobin*, thường có màu đỏ. Đối với động vật có xương sống hemoglobin được tích chứa trong hồng cầu.

Hemoglobin là protein gồm 4 chuỗi polypeptit (2 chuỗi alpha và 2 chuỗi beta). Mỗi chuỗi liên kết với một nhân *hem* có chứa một nguyên tử sắt ở trung tâm của nhân *hem*. Nguyên tử sắt liên kết với O₂, do đó mỗi phân tử hemoglobin có thể vận chuyển 4 phân tử O₂. Cũng giống như các sắc tố hô hấp khác, hemoglobin liên kết và giải phóng O₂ bằng cách thu nhận O₂ từ mang, hoặc phổi và chuyên chở O₂ đến cung cấp cho các mô của cơ thể.

Hiệu suất thu nhận, vận chuyển và cung cấp O₂ tùy thuộc vào áp suất từng phần của CO₂ và O₂ ở phổi và ở mô, và độ pH của máu.

3. Vận chuyển CO₂

Hemoglobin cũng tham gia vào vận chuyển CO₂ trong dòng máu và tham gia tạo tính đậm cho huyết tương, cụ thể là giữ ổn định độ pH máu, để không gây hại cho cơ thể. Chỉ khoảng 7% lượng CO₂ do tế bào thải ra được vận chuyển trong dung dịch huyết tương của máu. Khoảng 23% lượng CO₂ liên kết với các nhóm amin của hemoglobin, còn 70% CO₂ được



THƯ VIỆN
HUST

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

vận chuyển trong dòng máu ở dạng bicacbonat (HCO_3^-). CO_2 thải ra từ quá trình hô hấp được khuếch tán vào huyết tương của máu, sau đó vào hồng cầu. Trong hồng cầu, đầu tiên, CO_2 phản ứng với nước (được xúc tác bởi enzym cacbonic anhydraza) và tạo nên axit cacbonic (H_2CO_3). Sau đó axit cacbonic phân ly thành ion H^+ và HCO_3^- . Đa số ion H^+ liên kết với hemoglobin và các protein khác để duy trì độ pH ổn định của máu. Lượng HCO_3^- sẽ được khuếch tán vào trong huyết tương và được chuyên chở đến phổi. Khi máu chảy qua phổi, HCO_3^- lại được chuyển hóa thành CO_2 và CO_2 sẽ khuếch tán ra khỏi dòng máu vào không khí trong phổi.

4. Cơ chế thích nghi sử dụng O_2 ở một số động vật

a) *Động vật chạy nhanh*

Đối với một số động vật chạy rất nhanh, ví dụ linh dương có gạc phân nhánh sống ở đồng cỏ Bắc Mỹ, nơi mà chúng đã cư trú cách đây hơn 4 triệu năm. Loài linh dương này có thể chạy với vận tốc đến 100km/giờ. Mặc dù vận tốc tối đa của chúng không bằng vận tốc tối đa của loài báo gepa, loài linh dương này có thể duy trì tốc độ chạy của nó khá lâu và chạy nước rút với tốc độ 110km/giờ trong khoảng 10 phút và giữ vận tốc trung bình khoảng 65km/giờ.

Loài linh dương này làm thế nào mà duy trì được tốc độ chạy nhanh như vậy trong một thời gian khá dài? Thông qua sự tăng cường các cơ chế trao đổi chất sinh lý bình thường liên quan đến việc cung cấp nhiều O_2 cho các cơ hay thông qua các cơ chế sử dụng năng lượng hiệu quả hơn? Qua các nghiên cứu cho thấy, loài linh dương này tiêu thụ O_2 gấp 3 lần so với những động vật có cùng kích thước. Thông thường, nếu động vật có kích thước càng lớn thì tốc độ tiêu thụ $\text{O}_2/1\text{g}$ khối lượng cơ thể sẽ giảm. Ví dụ, 1g mô của một con chuột tiêu thụ lượng O_2 trong một ngày bằng lượng O_2 mà 1g mô của một con voi tiêu thụ trong một tháng. Điều đáng ngạc nhiên là lượng O_2 mà 1g mô của linh dương (nặng khoảng 50kg) lại bằng lượng O_2 tiêu thụ bởi 1g mô của một con chuột nhắt (nặng khoảng 10g).

Khi so sánh các đặc tính sinh lý của linh dương với loài dê nhà (cùng kích thước) thích nghi với việc leo trèo trên đá hơn là chạy nhanh, người ta thấy rằng tốc độ tiêu thụ O_2 tối đa của linh dương nhanh gấp 5 lần so với dê. Tại sao vậy? Linh dương có bề mặt trao đổi khí ở phổi lớn hơn, và có công suất bơm của tim lớn hơn 5 lần, có khối cơ phát triển hơn và có ty thể



THƯ VIỆN
HUST

lớn hơn với số lượng nhiều hơn so với dê nhà. Hơn nữa, linh dương luôn duy trì nhiệt độ trong cơ cao hơn so với dê nhà. Những ưu thế thích nghi trên là kết quả của chọn lọc tự nhiên giúp cho linh dương thoát hiểm khỏi các loài ăn thịt khi chúng sống trên các đồng cỏ rộng lớn của Bắc Mỹ hàng triệu năm nay.

b) *Động vật lặn*

Đa số động vật trao đổi khí một cách liên tục, nhưng đôi khi chúng phải thay đổi môi trường hô hấp, chẳng hạn như chúng phải lặn xuống nước sâu để săn mồi. Phần lớn chúng ta dù có là những thợ lặn chuyên nghiệp thì không thể ở dưới nước lâu quá 2 hoặc 3 phút và không thể lặn xuống dưới nước sâu quá 20m. Song, loài hải cẩu Weddell ở Nam Cực có thể lặn sâu 200 – 500m và ở trong nước đến khoảng 20 phút (có khi đến một tiếng đồng hồ). Một số loài thú biển, rùa biển và cá voi có thể lặn sâu hơn. Voi biển có thể lặn sâu 1.500m trong 2 tiếng đồng hồ. Voi biển có thể ở dưới nước liên tục 40 ngày mà chỉ cần ngoi lên thở trong thời gian chưa đầy 6 phút.

Sự thích nghi của các động vật lặn sâu là chúng tích trữ một lượng lớn O₂. So với con người, hải cẩu có thể tích trữ lượng O₂/1kg thể trọng nhiều hơn 2 lần. O₂ chủ yếu được tích luỹ trong máu và cơ. Đối với chúng ta, có khoảng 36% lượng O₂ được tích luỹ trong phổi và 51% tích luỹ trong máu. Còn loài hải cẩu thì chỉ tích luỹ 5% O₂ trong phổi rất bé của chúng, còn lượng O₂ trong máu lại chiếm đến 70%. Hải cẩu có thể tích máu/1kg thể trọng nhiều gấp 2 lần so với người. Một đặc điểm thích nghi khác là lá lách của hải cẩu rất lớn, có thể tích luỹ được 24 lít máu. Lá lách của chúng có thể co rút khi chúng lặn để tăng cường lượng máu cung cấp O₂. Động vật lặn có hàm lượng protein myoglobin cao trong hệ cơ để tích luỹ O₂. Hải cẩu có thể tích luỹ 25% O₂ trong cơ (người chỉ tích luỹ 13%).

Động vật lặn khi bắt đầu lặn không chỉ tích luỹ lượng O₂ nhiều mà còn có những thích nghi để bảo tồn O₂. Chúng bơi lặn rất nhẹ nhàng, hoạt động cơ ít, và thay đổi độ chìm nổi của cơ thể để di chuyển lên xuống trong nước một cách thụ động. Nhịp tim và tốc độ tiêu thụ O₂ giảm trong thời gian lặn và có nhiều cơ chế điều chỉnh sự vận chuyển của máu tới não, tuỷ sống, mắt, tuyến trên thận và nhau thai (khi con vật mang thai). Máu cung cấp cho cơ bị hạn chế và hoàn toàn ngừng nếu chúng lặn rất lâu. Khi lặn với thời gian lâu hơn 20 phút, cơ của hải cẩu tiêu thụ O₂ dự trữ trong myoglobin và tổng hợp ATP bằng quá trình lên men thay cho hô hấp hiếu khí.



THƯ VIỆN
HUBT

IV– CÁC BỆNH LIÊN QUAN ĐẾN PHỔI

Bệnh	Nguyên nhân	Triệu chứng
Viêm phế quản	Do nhiễm khuẩn hoặc virut hoặc do lông của lớp biểu mô bị phá huỷ.	Ho nặng kéo dài.
Xơ nang	Dịch tiết dày lên.	Nghẽn phổi và viêm nhiễm; hoạt động tiêu hoá kém.
Khí thũng phổi	Sự mất đi các sợi đàn hồi xung quanh phế nang làm cho các phế nang phồng lên.	Ho, mệt, khó thở, thở khò khè.
Ung thư phổi	Do hít phải khói thuốc lá hoặc amiăng.	Sốt, ho ra máu, khản giọng, thở khò khè.
Viêm màng phổi	Sự viêm của ống hô hấp do nhiễm khuẩn.	Đau ngực, sốt, ho khan.
Viêm phổi	Sự viêm tiểu phế quản và phế nang do nhiễm vi khuẩn hoặc virut.	Mệt mỏi, sốt, ho ra máu, đau ngực, khó thở.
Hội chứng kiệt sức hô hấp (ở trẻ em)	Thiếu chất nhày trong phổi ở trẻ sơ sinh.	Trẻ không thở được.
Viêm họng do vi khuẩn Streptococcus	Nhiễm khuẩn ở họng	Sưng và đau họng, sốt.
Hội chứng đột tử ở trẻ sơ sinh	Chưa rõ tác nhân gây bệnh.	Trẻ đột nhiên ngừng thở.
Lao phổi	Phổi bị nhiễm khuẩn.	Sốt, ho, gầy yếu.

CÂU HỎI ÔN TẬP

- Phân biệt hô hấp ngoài với hô hấp tế bào.
- Mô tả con đường trao đổi O₂ và vận chuyển của O₂ từ không khí đến ty thể của tế bào.
- So sánh các phương thức trao đổi khí ở động vật.
- Trình bày cơ chế trao đổi khí ở mang cá.
- Trình bày cơ chế trao đổi khí ở phổi người.
- Trình bày đặc điểm hệ hô hấp của chim.



Chương 7

SỰ VẬN CHUYỂN CHẤT TRONG CƠ THỂ HỆ TUẦN HOÀN

Tất cả các cơ thể đều phải trao đổi vật chất và năng lượng với môi trường, và sự trao đổi này diễn ra ở mức độ tế bào. Tế bào luôn được bao quanh bởi dung dịch nước. Các chất cần thiết như các chất dinh dưỡng và oxy được vận chuyển qua màng sinh chất vào tế bào chất, còn các sản phẩm thừa của trao đổi chất như CO_2 được vận chuyển ra khỏi tế bào qua màng sinh chất. Đối với cơ thể đơn bào thì sự trao đổi diễn ra trực tiếp với môi trường ngoài (nước biển hoặc nước ngọt). Trong cơ thể đa bào, đa số các tế bào không thể trao đổi trực tiếp với môi trường ngoài mà phải thông qua hệ thống cơ quan đặc biệt để trao đổi và vận chuyển các chất. Ví dụ, mang cá có diện tích trao đổi khí lớn với môi trường nước. Một mạng lưới mao mạch nhỏ nằm gần với mặt ngoài của mang. Oxy hòa tan trong nước sẽ khuếch tán qua lớp biểu bì của mang và vào trong dòng máu, ngược lại CO_2 khuếch tán từ trong máu vào dòng nước. Cá cũng như các động vật khác có cơ quan có chức năng trao đổi vật chất với môi trường và có cơ quan vận chuyển chứa dịch lỏng (máu và dịch mô) phân bố khắp cơ thể được gọi là hệ tuần hoàn.

I- HỆ TUẦN HOÀN PHẢN ẢNH CHỦNG LOẠI PHÁT SINH

Sự vận chuyển bằng khuếch tán chỉ vận chuyển được các chất theo khoảng cách ngắn, không có hiệu quả khi vận chuyển theo khoảng cách dài. Ví dụ, để vận chuyển glucozơ từ ống tiêu hoá, hoặc vận chuyển oxy từ phổi tới não. Sự khuếch tán không có hiệu quả đối với khoảng cách lớn hơn vài milimét vì thời gian cần thiết để một chất khuếch tán từ nơi này đến nơi khác là tỷ lệ thuận với bình phương khoảng cách vận chuyển. Chẳng hạn, để vận chuyển cùng lượng glucozơ khuếch tán đi $100\mu\text{m}$ thì cần phải mất 1 giây, 1mm cần 100 giây và 1cm thì cần đến 3 giờ. Hệ tuần hoàn giải quyết vấn đề này bằng cách bảo đảm các chất được vận chuyển theo khoảng cách xa một cách nhanh chóng. Hệ tuần hoàn có chức năng liên kết môi trường dịch mô của tế bào và dịch cơ thể với cơ quan thực hiện sự trao đổi khí, cơ quan hấp thụ chất dinh dưỡng và cơ quan thải chất dư thừa. Ví dụ, trong phổi của động vật có vú oxy từ không khí hít vào sẽ



**THƯ VIỆN
HUBT**

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

được khuếch tán qua lớp biểu mô mỏng của phế nang để vào dòng máu, còn CO₂ thì khuếch tán từ máu qua biểu mô phế nang vào khí thở ra. Sự vận động của dòng chất dịch trong hệ tuần hoàn do tác động của tim sẽ nhanh chóng mang máu giàu oxy đến các phần của cơ thể. Vì dòng máu trong các mao mạch phân bố khắp các mô của cơ thể, cho nên các chất sẽ được trao đổi giữa dòng máu và dịch mô bao quanh tế bào.

1. Hệ tuần hoàn của động vật không xương sống

Hệ tuần hoàn của động vật không xương sống rất đa dạng, tùy thuộc vào kích thước và hình dạng của cơ thể. Mỗi trường sống khác nhau cũng gây ra sự biến đổi tiến hóa của hệ tuần hoàn.

a) Xoang tiêu hoá – tuần hoàn

Những động vật đơn giản như hải miên và ruột khoang chưa có hệ tuần hoàn thực sự. Thành cơ thể của chúng chỉ gồm 2 lớp tế bào bao lấp một xoang ở trung tâm gọi là xoang tiêu hoá tuần hoàn. Xoang này được dùng vừa để tiêu hoá vừa để phân phối các chất cho cơ thể. Các chất dịch trong xoang được thông với môi trường nước ở bên ngoài qua một lỗ duy nhất. Và như vậy, cả hai lớp mô ở ngoài và ở trong thành của cơ thể đều tiếp xúc trực tiếp với chất dịch của xoang. Sự tiêu hoá được bắt đầu trong xoang và các chất dinh dưỡng được hấp thụ trực tiếp tại các tế bào của lớp trong và được khuếch tán vào lớp ngoài ở một khoảng rất ngắn.

Ruột khoang và đa số giun dẹt đều có xoang tiêu hoá – tuần hoàn với một lỗ thông với bên ngoài. Xoang tiêu hoá có mọc nhánh vào trong các phần của cơ thể, tạo điều kiện cho sự khuếch tán của các chất được dễ dàng hơn.

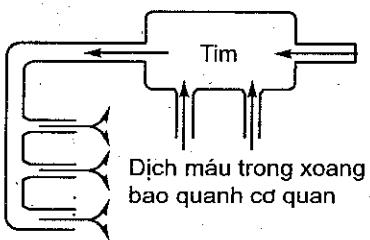
b) Hệ tuần hoàn hở và hệ tuần hoàn kín

Đối với các động vật có cấu tạo phức tạp hơn, gồm nhiều lớp tế bào thì xoang tiêu hoá – tuần hoàn không đủ để vận chuyển các chất cho toàn bộ cơ thể, bởi vì khoảng cách khuếch tán quá lớn để có thể phân phối nhanh chóng các chất dinh dưỡng và thải loại các chất thừa. Cơ quan tuần hoàn được phát triển phức tạp hơn gồm 2 dạng: hệ tuần hoàn kín và hệ tuần hoàn hở. Cả hai hệ tuần hoàn này gồm có 3 thành phần cơ bản sau đây: *dịch tuần hoàn* (máu), *hệ thống ống* (mạch máu) để phân phối máu đi toàn bộ cơ thể và *một bơm bằng cơ* (tim). Tim có tác dụng đẩy máu bằng cách sử dụng năng lượng trao đổi chất để làm tăng áp suất thuỷ tĩnh của dòng máu. Áp suất này giảm dần theo dòng máu từ khi máu ra khỏi tim, và giảm dần theo dòng máu đi và trở về tim. Áp suất này là động lực vận chuyển máu trong hệ tuần hoàn. Đối với côn trùng và các động vật chân khớp khác, và đa số nhuyễn thể có hệ tuần hoàn hở (hình 7.1A) qua đó máu trực tiếp thẩm quanh các cơ quan. **TÌM VIỆN HUBT** đây không có sự cách biệt giữa

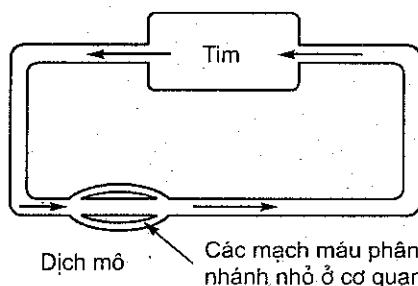


máu và dịch mô, và dịch cơ thể hỗn hợp này được gọi là “dịch máu” (hemolymph). Có một hoặc nhiều tim bơm dịch máu vào trong một hệ thống xoang (sinus) bao quanh các cơ quan. Tại đây, xảy ra sự trao đổi của các chất giữa dịch máu và tế bào của cơ thể. Đối với côn trùng và các chân khớp khác, tim là một ống dài nằm ở mặt lưng. Khi tim co bóp, nó sẽ bơm dịch máu vào các mạch, chảy vào các xoang. Khi tim giãn sẽ thu dịch máu trở về tim qua các lỗ thông ở tim. Chuyển động của cơ thể làm nén các xoang giúp cho sự tuần hoàn của dịch máu.

Trong hệ tuần hoàn kín (hình 7.1B), máu chỉ giới hạn trong các mạch và cách ly với dịch mô. Hệ tuần hoàn kín có nhiều tim bơm máu vào trong một mạch lớn, từ đó phân thành các mạch nhỏ phân bố vào các cơ quan. Các chất khuếch tán từ máu vào dịch mô và vào tế bào. Giun đất, mực, bạch tuộc và tất cả các động vật có xương sống đều có hệ tuần hoàn kín. Hệ tuần hoàn kín với áp suất máu cao, do đó sự vận chuyển máu cung cấp chất dinh dưỡng cho nhu cầu trao đổi chất cao trong các mô và tế bào của các động vật lớn hơn và hoạt động nhiều hơn thì hiệu quả hơn. Ví dụ, trong các loài nhuyễn thể thì chỉ có các loài mực và bạch tuộc hoạt động tích cực có hệ tuần hoàn kín. Mặc dù tất cả các động vật chân khớp đều có hệ tuần hoàn hở, nhưng những động vật giáp xác lớn, như tôm hùm và cua, có hệ thống động mạch và tĩnh mạch cũng như có cơ quan bơm máu phụ giúp duy trì áp suất máu. Các hệ tuần hoàn kín phát triển nhất ở động vật có xương sống.



Hình 7.1A. Hệ tuần hoàn hở



Hình 7.1B. Hệ tuần hoàn kín

2. Hệ tuần hoàn của động vật có xương sống

Con người và các động vật có xương sống khác có hệ tuần hoàn kín gọi là hệ tim mạch. Bình thường, tim có một hoặc hai tâm nhĩ, là xoang thu nhận máu trở về tim và một hoặc hai tâm thất là xoang từ đó máu được bơm ra khỏi tim.

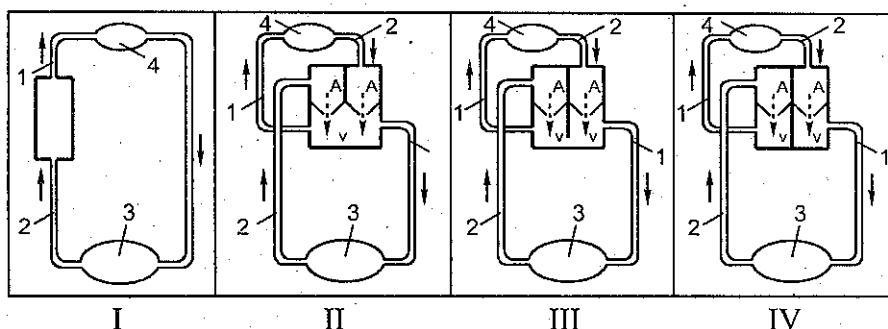
– Động mạch, tĩnh mạch và mao mạch là 3 loại mạch máu chủ yếu, trong cơ thể người có tổng số chiều dài khoảng 100.000km. Động mạch mang máu từ tim đến tất cả các cơ quan trong cơ thể. Trong các cơ quan, động mạch được phân nhánh thành nhiều nhánh nhỏ gọi là các tiểu động mạch, là những mạch nhỏ cung cấp máu cho mao mạch.

– Mao mạch là những mạch có kích thước hiển vi, rất mảnh, với thành mạch có nhiều lỗ. Mao mạch tạo thành *mạng mao mạch* thâm nhập vào các mô. Các chất khác nhau, kể cả các khí hoà tan được vận chuyển qua thành mao mạch bằng khuếch tán giữa mạch máu và dịch mô.

– Ở đầu cuối tận cùng, mao mạch quy tụ thành các tiểu tĩnh mạch, và các tiểu tĩnh mạch sau đó hợp lại thành tĩnh mạch lớn. Tĩnh mạch đưa máu trở về tim. Cần chú ý rằng, động mạch và tĩnh mạch được phân biệt bởi hướng đi của máu trong mạch chứ không phải là tính chất của máu trong mạch. Tất cả các động mạch mang máu từ tim đến các mao mạch còn tĩnh mạch đưa máu từ mao mạch trở về tim. Trường hợp ngoại lệ là tĩnh mạch cửa gan, mang máu từ mạng mao mạch trong hệ tiêu hoá đến mạng mao mạch trong gan. Dòng máu từ gan qua tĩnh mạch gan để đưa máu về tim.

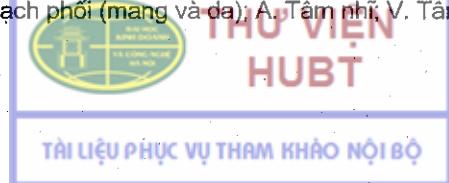
– Hệ thống tim mạch ở các động vật có xương sống khác nhau có thể có cấu tạo sai khác với sơ đồ chung và tùy thuộc vào hiệu suất trao đổi chất của cơ thể nói chung. Nói chung, động vật có hiệu suất trao đổi cao sẽ có hệ tuần hoàn phức tạp hơn và có tim hoạt động khoẻ hơn so với động vật có trao đổi chất thấp. Tương tự, trong cơ thể động vật, sự phức tạp về cấu tạo và số lượng mạch máu trong từng cơ quan là tương ứng với nhu cầu về trao đổi chất của cơ quan đó. Có lẽ sự sai khác cơ bản trong sự thích nghi của hệ tim mạch giữa các động vật là có liên quan đến sự hô hấp bằng mang của các động vật ở nước so với sự hô hấp bằng phổi của các động vật sống trên cạn.

Tiến hoá của hệ tuần hoàn động vật có xương sống thể hiện ở sơ đồ hình 7.2 và hình 7.3.



Hình 7.2. Sơ đồ hệ tuần hoàn ở động vật có xương sống

- I. Hệ tuần hoàn ở cá; II. Hệ tuần hoàn ở lưỡng cư; III. Hệ tuần hoàn ở bò sát;
IV. Hệ tuần hoàn ở chim và thú; 1. Động mạch; 2. Tĩnh mạch; 3. Lưới mao mạch nội quan;
4. Lưới mao mạch phổi (mang và da); A. Tâm nhĩ; V. Tâm thất.

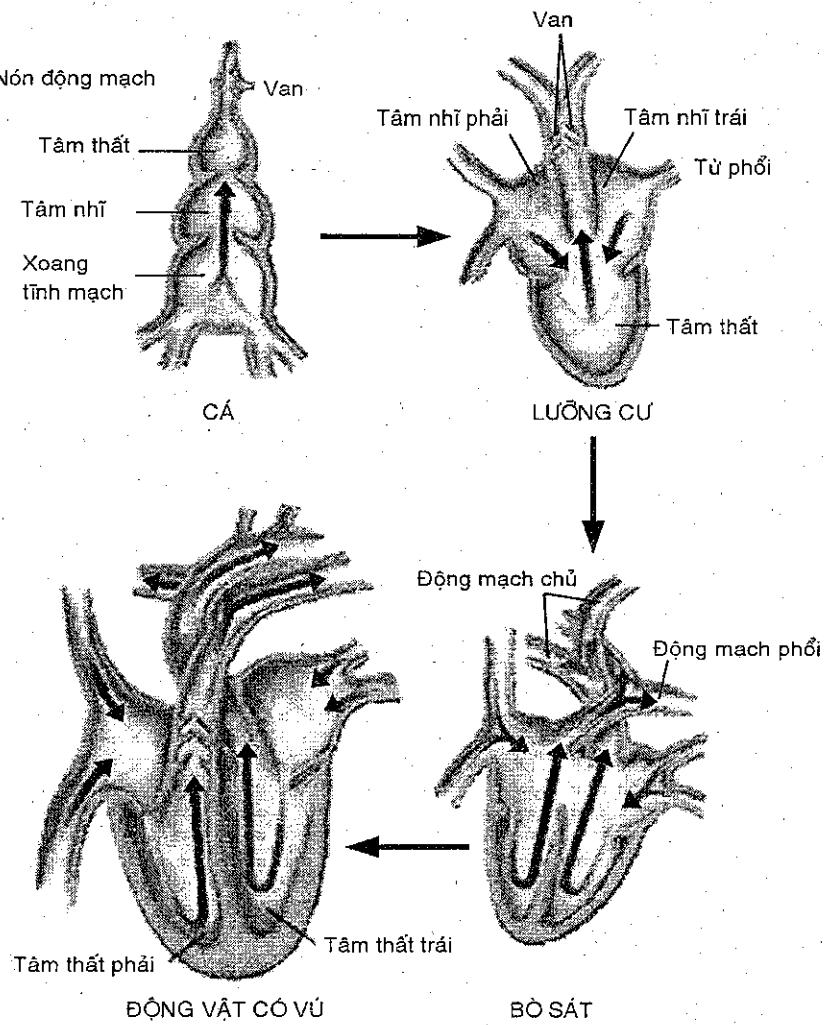


+ Hệ tuần hoàn ở cá: Tim có hai ngăn là tâm thất và tâm nhĩ. Hệ mạch chỉ có một vòng đơn giản.

+ Hệ tuần hoàn ở lưỡng cư: Tim có ba ngăn gồm hai tâm nhĩ và một tâm thất chung. Hệ mạch có 2 vòng tuần hoàn. Tâm thất chứa máu pha (máu giàu O₂ và máu nghèo O₂).

+ Hệ tuần hoàn ở bò sát: Thằn lằn, rắn, rùa có tim ba ngăn. Tuy nhiên, tâm thất đã có vách ngăn (một phần) để giảm thiểu máu pha. Chỉ riêng cá sấu có vách ngăn tim thành 2 tâm thất tách biệt.

+ Hệ tuần hoàn ở chim và động vật có vú: Tim 4 ngăn, và có vách ngăn ngăn cách hoàn toàn máu giàu O₂ và máu nghèo O₂.



Hình 7.3. Tiến hóa tim ở động vật có xương sống

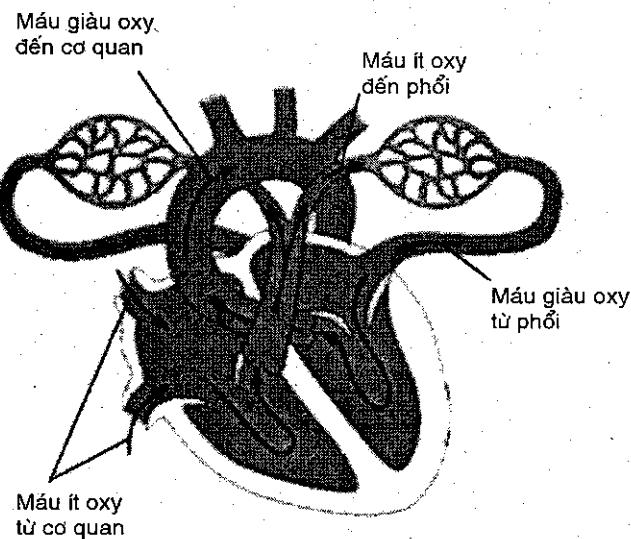
II– HOẠT ĐỘNG CỦA CÁC CƠ QUAN TUẦN HOÀN

Để có thể hiểu được hoạt động của hệ tuần hoàn, chúng ta xem xét hệ tuần hoàn ở người. Máu cùng với mạch máu và tim tạo nên hệ tuần hoàn. Tim là cơ quan có tác dụng như cái bơm, khi cò bóp sẽ đẩy máu chảy trong các mạch máu. Hệ tuần hoàn là hệ kín vì máu chảy liên tục và “tuần hoàn” từ tim đến các mao mạch trong các mô và lại trở về tim (hình 7.4). Hằng ngày có đến 300 lít máu tuần hoàn qua tim và qua mạch máu. Cùng với hệ tim mạch còn có hệ bạch huyết có nhiệm vụ vận chuyển chất dịch từ mô đến hệ tuần hoàn.

1. Mạch máu. Hoạt động của hệ mạch. Đường thông thương của máu

Trong cơ thể chúng ta có đến 600.000 dặm (1 dặm = 444,44m) chiều dài mạch máu vận chuyển máu phân phôi máu cho toàn cơ thể. Mạch máu gồm các ống to nhỏ khác nhau có ba chức năng chính là: phân phôi máu đến toàn bộ cơ thể; thực hiện sự trao đổi chất và khí giữa máu và tế bào của mô; và tham gia điều hoà dòng máu đến mô và cơ quan. Để thực hiện các chức năng đó, có ba loại mạch máu nối với nhau: động mạch, mao mạch và tĩnh mạch.

Hệ mạch bao gồm các động mạch, tĩnh mạch, nối với nhau qua các mao mạch. Máu được vận chuyển trong hệ mạch đi nuôi cơ thể tuần theo các quy luật vật lý liên quan chặt chẽ đến áp suất đẩy máu, lưu lượng máu chảy và vận tốc máu, sức cản của mạch,... (hình 7.4).



Hình 7.4. Con đường của dòng máu



THƯ VIỆN
HUST

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

a) *Động mạch (Artery)*

Động mạch là mạch mang máu từ tim đi. Đường kính động mạch thay đổi càng đi xa phân nhánh và nhỏ dần. Lớn nhất là *động mạch chủ* (aorta) xuất phát từ tim có đường kính gần 2,5cm. So với tĩnh mạch, thành động mạch dày hơn để chịu được áp suất khi tim co bóp. Thành động mạch được cấu tạo gồm ba lớp: *Lớp nội mạc* là lớp trong cùng, là một lớp tế bào biểu mô dẹt, chúng là lớp lót trong của tất cả các loại mạch máu và tim; *lớp giữa* gồm cơ trơn và mô liên kết đàn hồi, khi cơ co tạo nên sự co mạch, còn khi cơ giãn tạo nên sự giãn mạch; *lớp ngoài* bọc ngoài mạch gồm mô liên kết có tác dụng bảo vệ.

Càng đi xa tim động mạch phân nhánh càng nhỏ dần đến độ nhỏ nhất được gọi là *động mạch nhỏ* có đường kính dưới 100 μm . Lớp cơ trơn của động mạch nhỏ rất phát triển và rất co giãn để điều hoà dòng máu vào mô dưới sự điều khiển của hệ thần kinh giao cảm và hormon, đáp ứng thích nghi với các điều kiện của môi trường và của cơ thể. Cuối cùng các động mạch nhỏ nối với các mạch vô cùng nhỏ là các *mao mạch*.

b) *Mao mạch (capillary)*

– Mao mạch là những mạch có đường kính trung bình 8 μm và thành dày 0,2 μm được cấu tạo chỉ bởi lớp tế bào biểu mô. Cơ thể con người có khoảng 100.000km mao mạch tạo thành mạng lưới mao mạch phân bố đến hầu hết các mô. Mao mạch là nơi thực hiện sự trao đổi chất và khí giữa máu và dịch mô tức là trao đổi qua lớp tế bào biểu mô. Các chất trong máu như các chất dinh dưỡng, khí O₂ khuếch tán qua mao mạch vào dịch mô, ngược lại các sản phẩm thải và khí CO₂ khuếch tán từ dịch mô vào máu. Ngoài ra áp suất máu đóng vai trò quan trọng trong sự vận chuyển nước qua thành mao mạch. Áp suất máu do sự bơm máu của tim gây nên, từ động mạch đến các động mạch nhỏ áp suất máu giảm dần và trong mao mạch là rất thấp, tuy nhiên vẫn lớn hơn áp suất của dịch mô và vì vậy chất dịch (chủ yếu là nước và các chất hoà tan bé) từ máu được lọc qua mao mạch vào dịch mô. Các tế bào máu và protein huyết tương được giữ lại trong máu. Do đó áp suất thẩm thấu của máu lớn hơn dịch mô, kết quả là một số nước lại thẩm thấu vào mao mạch. Tuy nhiên lượng nước trong dịch mô là quá nhiều và chúng được vận chuyển vào các mao mạch bạch huyết tạo thành dịch bạch huyết và được vận chuyển theo các mạch bạch huyết để đổ vào các tĩnh mạch.



THƯ VIỆN
HUBT

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

- Các tế bào bạch cầu có thể chui qua thành mao mạch vào dịch mô nhờ chuyển động amip.
- Lượng máu chảy qua mao mạch được điều chỉnh bởi các cơ thắt mao mạch có ở phần bắt đầu của đa số mao mạch.

e) Tĩnh mạch (Vein)

Sau khi đã trao đổi các chất và khí với mô, máu từ các mao mạch đổ vào các *tĩnh mạch nhỏ* (venule), từ các tĩnh mạch nhỏ máu đổ vào các tĩnh mạch lớn hơn là tĩnh mạch và trở về tim. Thành tĩnh mạch cũng có cấu tạo gồm ba lớp như động mạch nhưng lớp cơ trơn ở giữa và lớp ngoài mỏng hơn vì chứa ít cơ và mô liên kết hơn.

Vì áp suất máu trong tĩnh mạch giảm đi nhiều và để chiến thắng động lực (nhất là đối với các tĩnh mạch phần dưới tim) máu chảy về tim phải được hỗ trợ bằng ba cơ chế: tĩnh mạch có các van ngăn không cho máu chảy ngược chiều (phát triển ở tĩnh mạch chân tay), sự co rút của các cơ xương (bao quanh tĩnh mạch) và sự phối hợp với động tác thở (nhất là đối với các tĩnh mạch vùng ngực).

2. Tim và hoạt động của tim

Tim to bằng nắm tay, nặng khoảng 250 – 300g và nằm trong lồng ngực ngay sau xương ức và giữa 2 phổi. Tim được cấu tạo từ cơ tim và có sức co bóp rất khoẻ và dẻo dai. Bình thường tim co và giãn khoảng 75 lần trong 1 phút, nghĩa là 4500 lần đập trong 1 giờ và 100.000 lần đập trong một ngày. Suốt đời chúng ta, tim đập liên tục không hề nghỉ. Hơn nữa khi cần thiết như khi luyện tập vận động mạnh, khi bị nguy hiểm, khi bị stress,... tim tăng cường nhịp đập để đáp ứng đòi hỏi của cơ thể.

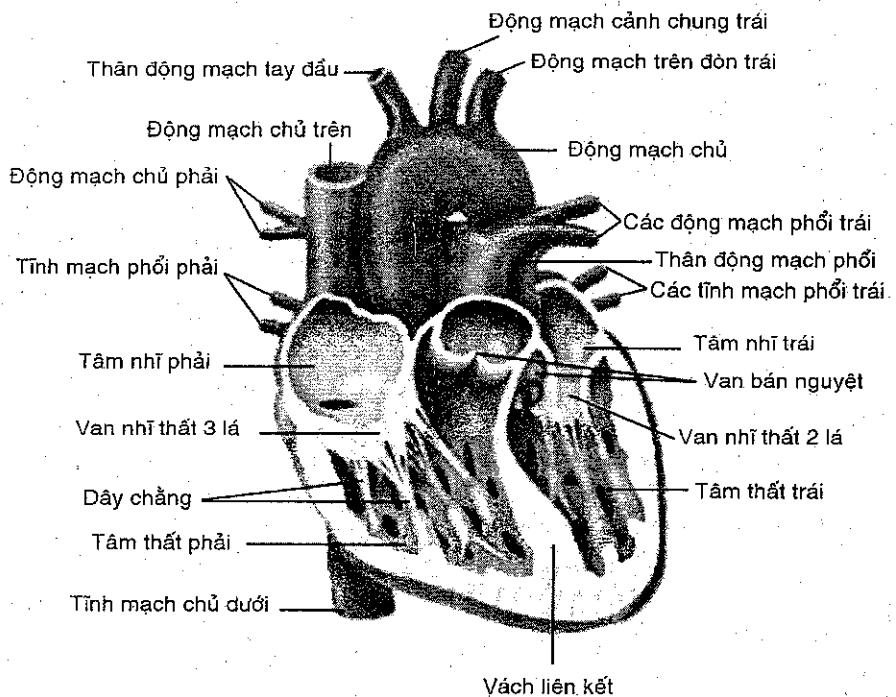
a) Cấu tạo của tim (hình 7.5)

Tim gồm có vách tim chia tim thành bốn buồng: hai *tâm nhĩ* và hai *tâm thất*. Vách tim được cấu tạo bởi ba lớp: *lớp nội tâm mạc* (endocardium) là lớp biểu mô lót các buồng tim và là lớp liên tục với lớp nội mạc lót các thành mạch máu, *lớp cơ tim* (myocardium) là lớp ở giữa dày nhất được cấu tạo từ cơ tim (xem phần trên), khi chúng co bóp buồng tim bé lại và đẩy máu đi theo mạch ra cơ thể, *lớp ngoại tâm mạc* (pericardium) là lớp mỏng ngoài cùng gồm biểu mô và mô liên kết gắn chặt vào lớp cơ tim. Tim được bao bởi *bao tim* (pericardium) và giữa tim và bao tim là xoang quanh tim



có chứa chất dịch có tác dụng tránh ma sát khi tim co bóp. Khi bao tim bị viêm, chúng có thể dính vào lớp ngoại tâm mạc gây đau đớn khi tim co bóp. Có bốn buồng tim: hai tâm nhĩ và hai tâm thất. Tâm nhĩ phải và tâm thất phải thông với nhau và hoàn toàn ngăn cách bởi một vách bằng cơ với tâm nhĩ trái và tâm thất trái (cũng thông nhau).

Ở đầu cuối tận cùng, mao mạch quy tụ thành các tiểu tĩnh mạch, và các tiểu tĩnh mạch sau đó hợp lại thành tĩnh mạch lớn. Tĩnh mạch đưa máu trở về tim. Cần chú ý rằng, động mạch và tĩnh mạch được phân biệt bởi hướng đi của máu trong mạch chứ không phải là tính chất của máu trong mạch. Tất cả các động mạch mang máu từ tim đến các mao mạch, còn tĩnh mạch đưa máu từ mao mạch trở về tim. Trường hợp ngoại lệ là tĩnh mạch cửa gan, mang máu từ mạng mao mạch trong hệ tiêu hoá đến mạng mao mạch trong gan. Dòng máu từ gan qua tĩnh mạch gan để đưa máu về tim.



Hình 7.5. Cấu tạo của tim người

Máu chảy từ tâm nhĩ trái → tâm thất trái → động mạch phổi → phổi đến tĩnh mạch phổi
 → tâm nhĩ trái → tâm thất trái → động mạch chủ tới cơ quan → tĩnh mạch chủ trở về từ cơ quan

b) *Hoạt động của tim*

– Tim hoạt động như hai cái bơm riêng biệt. Tâm nhĩ phải và tâm thất phải bơm máu tĩnh mạch (nghèo oxy) đi đến phổi còn tâm nhĩ trái và tâm thất trái bơm máu động mạch (giàu oxy) đi đến các mô (hình 7.5). Giữa tâm nhĩ phải và tâm thất phải có van 3 lá, giữa tâm nhĩ trái và tâm thất trái có van 2 lá, ở cửa vào của tĩnh mạch phổi và ở cửa ra của động mạch chủ đều có van hình bán nguyệt. Các van được cấu tạo từ mô liên kết và có tác dụng ngăn không cho dòng máu chảy ngược chiều. Trên hình 6.6 biểu diễn cách thức hoạt động của van và con đường tuần hoàn của động mạch và tĩnh mạch qua tim.

– *Nhịp tim* hay chu kỳ tim (cardiac cycle) gồm lần giãn và co của tim (tim đập) diễn ra nối tiếp nhau. Trong một phút tim đập 75 lần như vậy, mỗi lần đập (nhịp tim) kéo dài 0,8 giây. Nhịp tim gồm *tâm trương* (diastole) kéo dài 0,4 giây trong đó tâm nhĩ và tâm thất đều giãn thu máu đổ về tim vào tâm nhĩ rồi vào tâm thất; *tâm thu nhĩ* (atrial systole) kéo dài 0,1 giây trong đó có cả hai tâm nhĩ cùng co đẩy máu hết vào tâm thất, *tâm thu thất* (ventricular systole) kéo dài 0,3 giây trong đó có cả hai tâm thất cùng co đẩy máu ra khỏi tim. Máu không đi ngược về tâm nhĩ được vì các van nhĩ – thất đã đóng lại. Tiếng đập “lụp” “đụp” của tim là do sự đóng các van tim, khi hai van nhĩ – thất đóng lại khi tâm thất co sẽ gây ra một tiếng đập “lụp”, còn khi hai van bán nguyệt đóng khi tâm thất giãn ra sẽ gây tiếng đập “đụp”. Sử dụng ống nghe ta dễ dàng nghe được tiếng tim đập. Trong trường hợp các van có khuyết tật, đóng không kín, một số máu vẫn chảy ngược sẽ gây ra “tiếng thổi” của tim, trường hợp nặng sẽ gây nguy hiểm cần được phẫu thuật để thay van tim.

– Cơ tim hoạt động theo quy luật “*tất cả hoặc không có gì*”. Khi kích thích ở cường độ dưới ngưỡng, cơ tim hoàn toàn không co bóp nhưng khi kích thích cường độ ngưỡng, cơ tim đáp ứng bằng co tối đa và nếu kích thích ở cường độ trên ngưỡng cũng không làm tim co mạnh hơn nữa.

Tim được nuôi dưỡng bằng hệ mạch riêng của mình được gọi là *hệ mạch vành* gồm các dạng động mạch vành, tĩnh mạch vành và lưỡi mao mạch.

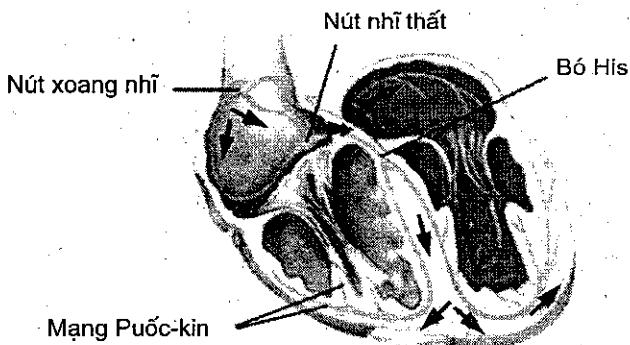
c) *Điều hòa hoạt động của tim*

– Hệ dẫn truyền tự động:

Bản thân tim có chứa *hệ thống tế bào cơ* được gọi là *hệ dẫn truyền*



có tác động phát động và dẫn truyền các xung động điện để phổi hợp co của cơ tim. Hệ dẫn truyền gồm các nút: *nút xoang nhĩ* nằm ở thành tâm nhĩ phải là nơi phát nhịp và quyết định tim đập nhanh hay chậm, kích thích từ nút xoang nhĩ lan truyền qua tâm nhĩ, tạo nên co bóp và tâm thu nhĩ đẩy máu vào tâm thất; *nút nhĩ thất* nằm ở thành dưới tâm nhĩ phải, nút này được nối với các sợi dẫn truyền là *bó Hiss* nằm trong vách ngăn, bó Hiss phân nhánh về hai thành tâm thất bằng các *sợi Purkinje* (hình 7.6). Xung động được truyền từ nút nhĩ thất theo bó Hiss lan tỏa vào các sợi Purkinje tới thành cơ tim tâm thất tạo nên co bóp của tâm thất là tâm thu thất đẩy máu vào tĩnh mạch phổi và động mạch chủ (xem hình 6.9).



Hình 7.6. Hệ dẫn truyền của tim người

– Điện tâm đồ (electrocardio – gram – ECG) là biểu đồ ghi lại các sóng thể hiện nhịp tim và hoạt động của tim. Dùng phương pháp điện tâm đồ để chẩn đoán tình trạng hoạt động của tim khi bình thường cũng như khi bệnh lý.

– Lưu lượng tim (cardiac output) là khối lượng máu được tim thất bơm đi trong một phút. Lưu lượng tim được quyết định bởi hai nhân tố. Tần số đập của tim, tức là số lần đập trong một phút, và khối lượng máu bơm đi qua mỗi lần đập. Người lớn khi nghỉ ngơi tim đập 75 lần một phút và mỗi lần đập bơm đi 70ml máu, như vậy lưu lượng tim sẽ là: $75 \times 70\text{ml} = 5250\text{ml/phút}$.

Bình thường tim đập 75 lần trong một phút, nhưng khi cơ thể hoạt động mạnh, nhu cầu về O_2 tăng cao; tim sẽ đập nhanh hơn, mạnh hơn, đẩy nhiều máu tuần hoàn qua cơ thể.



**THƯ VIỆN
HUBT**

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

Ở trẻ sơ sinh tần số nhịp tim lớn hơn nhiều (120 – 140 nhịp/ phút). Trẻ càng lớn nhịp tim càng giảm. Ở đa số động vật, nhìn chung số nhịp tim tỷ lệ nghịch với khối lượng cơ thể (bảng 7.1).

Bảng 7.1. Nhịp tim ở một số động vật

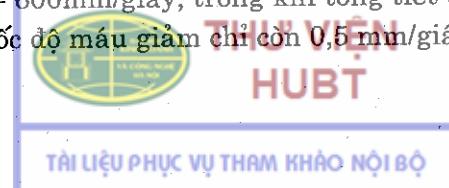
Động vật	Nhịp tim/ phút	Động vật	Nhịp tim/ phút
Voi	25 – 40	Chó	70 – 80
Ngựa	30 – 45	Mèo	110 – 130
Trâu	40 – 50	Thỏ	220 – 270
Bò	50 – 70	Chuột	720 – 780
Cừu, dê	70 – 80	Dơi	600 – 900
Lợn	60 – 90	Gà, vịt	240 – 400

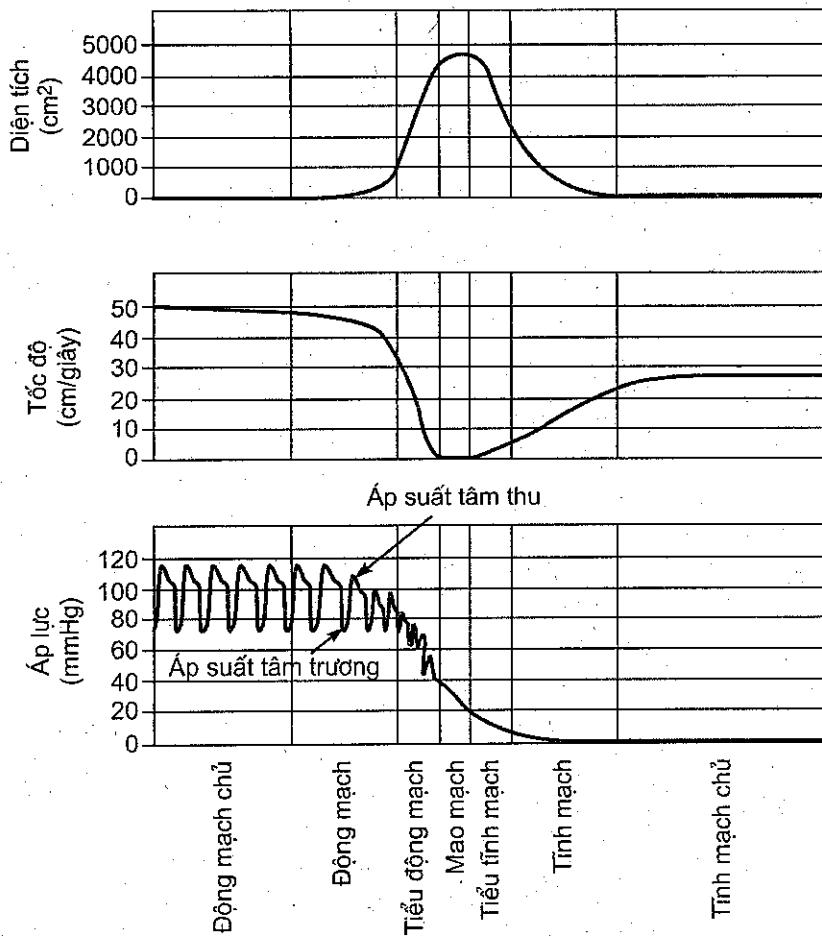
Để tăng được lưu lượng tim đáp ứng nhu cầu hoạt động của cơ thể, điều chủ yếu là phải tăng tần số đập của tim. Sự điều hòa này được điều khiển bởi hệ thần kinh tự động và bởi hormon epinephrine. Trung tâm thần kinh tự động điều khiển nhịp tim nằm trong hành não và có dây thần kinh liên hệ với tim (dây số X) khi bị kích thích sẽ gửi xung động với các nút và cơ tim làm tăng tần số đập của tim. Trung tâm có liên hệ với các vùng cảm giác của não, vì vậy khi ta quá xúc cảm như khi sợ hãi, lo lắng,... đều làm tăng nhịp đập tim. Epinephrine là hormon do tuyến trên thận tiết ra đi vào máu tới tim sẽ kích thích nút xoang nhĩ làm tim co bóp nhanh hơn và mạnh hơn.

– Tốc độ máu:

Máu chảy nhanh hay chậm lẹ thuộc vào tiết diện mạch và chênh lệch huyết áp giữa các đoạn mạch. Nếu tiết diện nhỏ, chênh lệch huyết áp lớn, máu sẽ chảy nhanh và ngược lại, máu sẽ chảy chậm (hình 7.7).

Máu chảy nhanh nhất trong động mạch và chậm nhất trong các mao mạch, đảm bảo cho sự trao đổi chất giữa máu với các tế bào của cơ thể vì động mạch có tiết diện nhỏ hơn nhiều so với tổng tiết diện rất lớn của các mao mạch. Chẳng hạn ở người, tiết diện của động mạch chủ là $5 - 6\text{cm}^2$, tốc độ máu ở đây là $500 - 600\text{mm/giây}$, trong khi tổng tiết diện của mao mạch lên tới 6200cm^2 nên tốc độ máu giảm chỉ còn $0,5\text{ mm/giây}$.





Hình 7.7. Mối tương quan giữa tốc độ của dòng máu, tiết diện ngang của mạch máu và áp suất của máu. Tốc độ của dòng máu giảm đáng kể trong tiểu động mạch và máu chảy chậm nhất trong mao mạch do tăng tổng tiết diện của mạch máu. Áp suất của dòng máu (áp lực chính đẩy máu từ tim đến hệ thống mao mạch) cao nhất ở động mạch

d) Huyết áp

Khi tâm thất co và máu được bơm vào mạch nó sẽ tạo ra một lực chống lại thành mạch được gọi là huyết áp. Người ta sử dụng máy đo huyết áp (sphygmomanometer) để đo huyết áp bằng hai chỉ số: huyết áp tâm thu là huyết áp khi tâm thất co và huyết áp tâm trương là huyết áp khi tâm thất giãn. Đối với người trưởng thành khoẻ mạnh, huyết áp bình thường là: 120mm Hg huyết áp tâm thu (huyết áp cực đại), và 80mm Hg huyết áp tâm trương (huyết áp cực tiểu).

– Tim đập nhanh và mạnh làm tăng huyết áp; tim đập chậm, yếu làm hạ huyết áp.



THƯ VIỆN
HUBT

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

– Càng xa tim, huyết áp càng giảm. Ở người bình thường huyết áp ở động mạch chủ là 120 – 140mmHg, ở động mạch lớn là 110 – 125mmHg, ở động mạch bé giảm dần huyết áp là do sự ma sát của máu với thành mạch và giữa các phần tử máu với nhau khi vận chuyển.

– Nếu huyết áp cực đại lớn quá 150mmHg và kéo dài, đó là chứng huyết áp cao. Nếu huyết áp cực đại thường xuống dưới 80mmHg thì đó là chứng huyết áp thấp.

3. Điều hòa hoạt động tim mạch

a) Điều hòa hoạt động tim

Ngoài hệ dẫn truyền tự động của tim nằm ngay trong tim, tim còn chịu sự điều khiển của trung ương giao cảm và đối giao cảm qua các dây thần kinh tương ứng. Dây giao cảm làm giảm nhịp và sức co tim (tim đập chậm và yếu).

b) Sự điều hòa hoạt động hệ mạch

Tùy theo nhu cầu trao đổi chất từng lúc và ở từng nơi mà sự phân phối máu có những thay đổi: co thắt mạch ở những nơi cần ít máu và giãn nở mạch ở những bộ phận cần nhiều máu, đang hoạt động. Sự điều hòa hoạt động của các mạch như trên là có sự tham gia của các nhánh thần kinh sinh dưỡng: nhánh giao cảm gây co mạch, nhánh đối giao cảm lại làm giãn mạch.

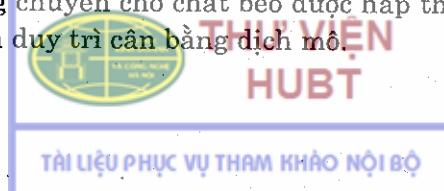
c) Phản xạ điều hòa hoạt động tim mạch

Nhờ các xung thần kinh từ các thụ quan áp lực và thụ quan hoá học (áp thụ quan và hoá thụ quan) nằm ở cung chủ động mạch và xoang động mạch cổ (xoang cảnh) theo các sợi hướng tâm về trung khu vận mạch trong hành tuỷ, từ đó sự điều hòa hoạt động tim mạch để điều chỉnh áp suất, vận tốc máu cho phù hợp với yêu cầu của các cơ quan trong cơ thể.

Chẳng hạn khi huyết áp giảm hoặc khi nồng độ khí CO₂ trong máu tăng, tim sẽ đập nhanh và mạnh, mạch co lại làm áp lực máu tăng và máu chảy mạnh. Khi lượng máu cung cấp cho não không đủ làm tăng cường hoạt động của tim và co mạch ở các khu vực không hoạt động để dồn máu cho não.

4. Hệ bạch huyết (Lymphatic system)

– Thông với hệ tuần hoàn còn có hệ bạch huyết gồm các mạch chứa dịch lỏng không màu gọi là *mạch bạch huyết* và các *hạch bạch huyết*. Hệ bạch huyết có chức năng chuyên chở chất béo được hấp thu từ ruột, bảo vệ cơ thể chống bệnh tật và duy trì cân bằng dịch mồ.



– Vì lượng máu qua mao mạch là vô cùng lớn nên lượng dịch trong máu thấm ra ngoài mạch máu phải được bù lại trong một ngày là khoảng 4 lít. Khoảng 85% dịch có trong máu thấm qua mao mạch vào dịch mô sẽ được trả lại máu qua tĩnh mạch, 15% còn lại sẽ trả lại mạch máu thông qua các mạch của hệ bạch huyết. Tuy thành mao mạch rất khó thấm thấu đối với các phân tử lớn, nhưng vẫn có một số protein đi qua thành mao mạch vào dịch mô và chúng trả lại máu thông qua hệ bạch huyết. Dịch mô thấm vào mạch bạch huyết nhờ sự khuếch tán qua mao mạch bạch huyết nằm xen kẽ với các mao mạch của máu. Khi dịch mô đi vào trong mạch bạch huyết thì được gọi là *dịch bạch huyết* (lymph). Thành phần của dịch bạch huyết giống với dịch mô. Hệ bạch huyết đưa dịch bạch huyết trở về hệ tuần hoàn ở vị trí gần chỗ tĩnh mạch chủ nối với tâm nhĩ phải.

– Dọc theo các mạch bạch huyết có các *hạch bạch huyết* có vai trò lọc bạch huyết khỏi các nhân tố gây bệnh như virut và vi khuẩn. Các hạch bạch huyết có vai trò trong miễn dịch của cơ thể. Trong hạch bạch huyết có mô liên kết chứa nhiều bạch cầu có chức năng bảo vệ. Khi bị nhiễm trùng chúng tăng sinh rất nhanh, do đó hạch bạch huyết bị mềm và phồng lên.

– Các mạch bạch huyết được bắt đầu từ mạng lưới các mao mạch bạch huyết nằm giữa các tế bào của mô. Các mao mạch bạch huyết có nhiệm vụ hấp thụ các dịch mô thừa do mao mạch thải ra (Hằng ngày có đến 2 – 3 lít). Các mao mạch bạch huyết đổ vào các mạch bạch huyết có cấu tạo gần giống tĩnh mạch, có nhiệm vụ vận chuyển bạch huyết đổ vào hệ tuần hoàn. Dọc theo các mạch bạch huyết có các hạch bạch huyết (lymph nodes) có chứa nhiều đại thực bào và tế bào limpho có nhiệm vụ tiêu diệt các vi khuẩn, virut, hoặc các tế bào ung thư di căn có trong dịch bạch huyết.

– Các mạch bạch huyết tập trung bạch huyết vào hai mạch lớn là mạch ngực và mạch bạch huyết về hệ tuần hoàn qua tĩnh mạch dưới đòn.

III– MÁU VÀ CHỨC NĂNG CỦA MÁU

Trong các mạch của hệ tuần hoàn có chứa chất dịch gọi là máu. Đối với động vật không xương sống có hệ tuần hoàn mở, máu (dịch máu) không khác với dịch mô. Tuy nhiên, đối với động vật có xương sống thì máu chảy trong hệ mạch kín, máu được xem như là mô liên kết lỏng.

1. Thành phần và chức năng của máu

Trong máu gồm có chất dịch lỏng gọi là *huyết tương* (plasma) và các *tế bào máu* trôi lơ lửng trong huyết tương. Các yếu tố tế bào chiếm khoảng 45% thể tích của máu, khi được ly tâm sẽ lắng đọng xuống đáy ống thành



một lớp cặn màu đỏ. Lớp bên trên trong suốt và có màu vàng nhạt chính là huyết tương (hình 7.8).

a) Huyết tương

– Huyết tương là phần dịch lỏng của mô máu, chứa khoảng 90% nước và các chất hòa tan. Phần lớn là các muối vô cơ ở dạng các ion hòa tan, thường được gọi là các chất điện ly của máu. Nồng độ tổng hợp của các ion này có vai trò quan trọng trong việc duy trì cân bằng thẩm thấu của máu. Một số ion đóng vai trò chất đệm cho máu. Máu người có độ pH là 7,4. Chức năng hoạt động bình thường của cơ và thần kinh phụ thuộc vào hàm lượng ion chủ yếu có trong dịch mô, phản ảnh hàm lượng của chúng có trong máu.

– Trong huyết tương còn chứa nhiều chất hữu cơ khác nhau như các chất dinh dưỡng hữu cơ, các hormon. Một loại chất hữu cơ hòa tan quan trọng trong huyết tương máu là các protein huyết tương. Các protein này là những chất đệm để điều hoà độ pH của máu, giúp duy trì cân bằng thẩm thấu giữa máu và dịch mô, tham gia duy trì độ nhớt của máu.

Một số protein huyết tương có vai trò chuyên chở lipit. Vì lipit không hòa tan trong nước nên chúng chỉ được vận chuyển trong dòng máu khi liên kết với protein. Một loại protein khác được gọi là *immunoglobulin* hay là kháng thể có chức năng chống virut, vi khuẩn và các tác nhân lạ khác xâm nhập vào cơ thể. Ngoài ra, một loại protein huyết tương khác gọi là *fibrinogen* là nhân tố đông máu giúp ngăn cản sự mất máu khi cơ thể bị tổn thương.

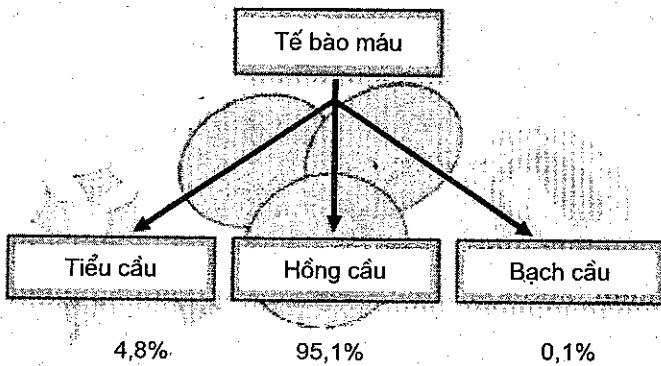
– Khi huyết tương bị lấy hết fibrinogen được gọi là huyết thanh. Huyết tương chứa một số lượng lớn các chất khác bao gồm các chất dinh dưỡng, các sản phẩm dư thừa của chuyển hoá, các khí hô hấp và nhiều loại hormon. Huyết tương máu và dịch mô có thành phần giống nhau. Tuy nhiên, huyết tương có chứa lượng protein cao hơn so với dịch mô (vì màng mao mạch khó thẩm thấu đối với protein)

b) Các tế bào máu

Có hai loại tế bào máu: *hồng cầu* có chức năng chuyên chở oxy và *bạch cầu* có chức năng bảo vệ. Ngoài ra, còn có *tiểu cầu* là những mảnh vụn tế bào có chức năng trong quá trình đông máu (hình 7.9).



Hình 7.8. Các thành phần của máu

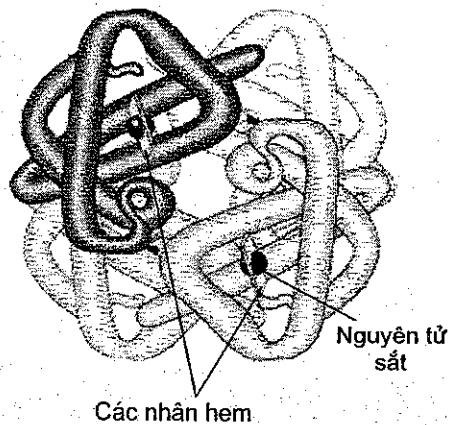


Hình 7.9. Các yếu tố tế bào của máu người

– Hồng cầu:

+ Trong máu, hồng cầu có số lượng nhiều nhất. Ví dụ, trong 1ml (hay 1mm³) máu người chứa 4,5 – 5 triệu hồng cầu và tổng số hồng cầu trong 5 lít máu là 22,5 – 25 nghìn tỷ. Cấu tạo của hồng cầu rất thích nghi với chức năng của chúng. Chức năng chủ yếu của hồng cầu là chuyên chở oxy và phụ thuộc vào sự khuếch tán của oxy rất nhanh qua màng sinh chất của hồng cầu. Hồng cầu của người có cấu tạo hình đĩa lõm 2 mặt, có đường kính khoảng 7 – 8μm. Kích thước bé và lõm hai mặt của hồng cầu tạo nên tổng diện tích của toàn bộ hồng cầu là rất lớn. Tổng diện tích màng hồng cầu trên một thể tích máu nhất định càng lớn thì lượng oxy khuếch tán càng nhanh. Hồng cầu của động vật có vú và con người là mất nhân nên chúng chứa được nhiều hemoglobin để chuyên chở oxy. Hồng cầu không chứa ty thể, nên chúng sản sinh ATP chủ yếu thông qua con đường trao đổi chất kỳ khí. Nếu hồng cầu có nhân và trao đổi chất hiếu khí thì nó sẽ tiêu thụ mất nhiều lượng oxy. Chúng chuyên chở. Nếu hồng cầu còn có nhân, hoặc có hình cầu, hoặc hình trứng thì đó đều là biểu hiện sai lệch dẫn đến bệnh thiếu máu.

+ Mặc dù kích thước bé nhưng mỗi hồng cầu chứa tới 250 triệu phân tử hemoglobin. Mỗi phân tử hemoglobin được cấu tạo gồm 4 chuỗi polypeptit: 2 chuỗi α và 2 chuỗi β liên kết với 4 nhân hem chứa 4 nguyên tử sắt (hình 7.10) có thể liên kết với 4 phân tử oxy, do đó một hồng cầu có thể chuyên chở khoảng 1 tỷ phân tử oxy.



Hình 7.10. Cấu trúc của hemoglobin



+ Người ta đã chứng minh rằng hemoglobin cũng liên kết với oxit nitric (NO). Khi hồng cầu chảy qua lưới mao mạch của da, mang và phổi thì oxy sẽ khuếch tán vào trong hồng cầu và hemoglobin liên kết cả với O₂ và NO. Tại lưới mao mạch của cơ quan, hemoglobin giải phóng oxy cung cấp cho các tế bào. Khí NO có tác dụng làm giãn thành mao mạch giúp cho sự giải phóng oxy từ mao mạch vào tế bào dễ dàng hơn.

– Bạch cầu:

Máu chứa tới 5 dạng bạch cầu khác nhau: tế bào mono, bạch cầu trung tính, bạch cầu ưa kiềm, bạch cầu ưa axit và tế bào limpho. Chức năng của bạch cầu là đấu tranh bảo vệ cơ thể. Ví dụ, tế bào mono và bạch cầu trung tính là những tế bào thực bào, có khả năng bắt và tiêu hoà vi khuẩn cũng như các mảnh vụn của các tế bào chết. Tế bào limpho thường có hai loại là tế bào limpho B và tế bào limpho T. Chúng có chức năng đáp ứng miễn dịch chống lại những tác nhân lạ. Các tế bào bạch cầu luôn chui ra khỏi thành mạch và ngao du trong dịch mô cũng như là dịch bạch huyết. Tại đó, chúng bắt đầu đấu tranh chống lại các tác nhân gây bệnh. Bình thường trong 1ml máu người chứa khoảng 5 – 10 nghìn bạch cầu, nhưng khi bảo vệ cơ thể, số lượng của chúng tăng lên tạm thời.

– Tiểu cầu và chống mất máu:

Tiểu cầu (platelets) có trong máu là những mảnh tế bào chứ không phải là tế bào nguyên vẹn. Chúng có với số lượng từ 200.000 – 400.000 trong 1 milimet khối máu. Chúng có kích thước rất bé từ 2 – 4µm và có nguồn gốc từ loại tế bào rất lớn, được gọi là tế bào nhân lớn (megacaryocyte) phát sinh từ các tế bào nguồn trong tuỷ đẻ xương. Tiểu cầu có vai trò rất quan trọng trong quá trình chống mất máu khi mạch máu bị hỏng.

+ Khi mạch máu bị tổn thương máu sẽ chảy ra ngoài và khi đó có hai cơ chế chống sự mất máu. Các tiểu cầu dính nhau lại tạo thành cái nút bịt kín lỗ đó lại, tiếp theo là máu đông đặc lại ở phần vết thương làm chắc thêm nút bịt, ngăn cản máu chảy ra ngoài.

+ Sự đông máu ở vết thương là một quá trình phức tạp gồm nhiều phản ứng liên tiếp và có đến 12 nhân tố đông máu tham gia. Quá trình dính kết tiểu cầu thành nút bịt cũng như quá trình đông máu không xảy ra trong dòng máu mà chỉ xảy ra ở chỗ vết thương khi mạch bị hỏng. Khi mạch máu hoặc mô cạnh đó bị thương, các tiểu cầu chế tiết ra chất hoạt hoá *protrombin* (*protrombin activator*). Với sự có mặt của các ion Ca²⁺, chất hoạt hoá sẽ tác động chuyển *protrombin* (là protein có trong huyết tương nhưng ở dạng không hoạt hoá) thành *trombin* là enzym ở dạng hoạt hoá:



Activator

Protrombin → Trombin

(Protein không hoạt hoá) (Enzym hoạt hoá)

Đến lượt mình trombin xúc tác chuyển hoá fibrinogen dạng hoà tan thành fibrin dạng sợi.

Trombin

Fibrinogen dạng hoà tan → Fibrin dạng sợi

Các sợi fibrin dài và không hoà tan sẽ liên kết tạo thành mạng lưới chụp lấy các tiểu cầu, các tế bào máu,... tạo thành cục máu đông ở vết thương tạo thành cái nút ngăn máu chảy ra ngoài mạch, quá trình trên xảy ra trong 60 giây. Tiếp theo, các tiểu cầu trong cục máu co rút, có tác động kéo hai đầu mạch bị thương đến sát nhau để bịt lỗ nhỏ lại. Quá trình này có thể kéo dài 60 phút. Cuối cùng các sợi fibrin bị phân huỷ bởi enzym plasmin là dạng hoạt động của plasminogen.

Nếu thiếu hoặc sai lệch một trong 12 nhân tố đông máu thì sự đông máu cầm máu sẽ không diễn ra. Nhiều bệnh có liên quan đến sự mất máu, trong đó bệnh ưa chảy máu (hemophilia), chỉ cần một vết dứt bé cũng gây mất máu dẫn tới tử vong vì máu không đông để tạo thành cục.

Bệnh ưa chảy máu có liên quan đến di truyền là do có sai lệch trong một hoặc vài gen nằm trên nhiễm sắc thể X có liên quan đến các nhân tố đông máu.

2. Các nhóm máu ABO và Rh

Việc xác định nhóm máu có tầm quan trọng trong truyền máu. Các nhóm máu được quy định bởi các kháng nguyên đặc thù có trong màng sinh chất của hồng cầu. Các protein có trong màng sinh chất của tế bào đóng vai trò như kháng nguyên, chúng thường khu trú trên bề mặt màng sinh chất như một chất đánh dấu. Nhờ chất đánh dấu này mà tế bào của hệ miễn dịch phân biệt được các tế bào của bản thân mình với tế bào lạ, ví dụ tế bào của người khác hoặc vi sinh vật. Nếu tế bào lạ xâm nhập vào cơ thể thì các protein trên màng sinh chất của chúng (các kháng nguyên – antigens) sẽ kích thích hệ miễn dịch của cơ thể chúng ta sản sinh ra các kháng thể (antibody). Kháng thể sẽ liên kết với kháng nguyên và làm trung hoà độc tính của chúng. Các kháng thể là γ -globulin hoà tan trong huyết tương. Phản ứng liên kết giữa kháng thể – kháng nguyên là rất đặc trưng.

a) Nhóm máu ABO

Để việc truyền máu có kết quả cần phải xác định nhóm máu, tức là phải biết được các kháng nguyên bề mặt hồng cầu của cả người cho và



THƯ VIỆN
HUBT

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

người nhận. Có hai loại kháng nguyên quy định nên các nhóm máu ABO, hai loại kháng nguyên đó có tên gọi là A và B. Mỗi chúng ta đều có một nhóm máu được di truyền quy định, tức là mang các gen quy định tổng hợp nên kháng nguyên A hay B. Nếu mang gen quy định kháng nguyên A, máu thuộc nhóm máu A; nếu mang gen quy định kháng nguyên B, máu thuộc nhóm máu B. Nếu mang cả hai gen thì máu thuộc nhóm máu AB, còn nếu thiếu cả hai gen, tức là không có cả kháng nguyên A và B thì máu thuộc nhóm máu O.

– Trong huyết tương có chứa các kháng thể tương ứng. Trong huyết tương người thuộc nhóm máu A có chứa kháng thể B; người thuộc nhóm máu B có chứa kháng thể A; người thuộc nhóm máu O trong huyết tương có cả hai loại kháng thể A và B; còn người thuộc nhóm máu AB trong huyết tương không có hai loại kháng thể A và B.

– Để cho sự truyền máu không gây hậu quả xấu phải lựa chọn nhóm máu tương hợp giữa người cho và người nhận, tức là phải dựa trên phản ứng giữa kháng nguyên và kháng thể (bảng 7.2).

Ví dụ, người cho máu thuộc nhóm máu A, tức là hồng cầu của họ có mang kháng nguyên A, khi truyền máu đó cho người nhận có nhóm máu A thì không có gì xảy ra (được) vì người nhận không có kháng thể A trong huyết tương – nghĩa là không có phản ứng giữa kháng nguyên và kháng thể nên hồng cầu người nhận không bị ngưng kết; còn khi người nhận có nhóm máu B thì sự truyền máu sẽ xảy ra hậu quả nguy hiểm (không được) vì trong huyết tương người nhận có chứa kháng thể A, các kháng thể A này sẽ phản ứng liên kết với các kháng nguyên A của máu người cho làm hồng cầu cho bị ngưng kết thành các cục máu làm nghẽn tắc mạch máu gây nguy hiểm. Các trường hợp khác (bảng 7.2) xảy ra “được” hay “không” cũng dựa trên cơ chế như vậy. Nhóm máu AB được gọi là nhóm nhận vạn năng, vì người có nhóm máu AB có thể nhận máu từ người thuộc bất kỳ nhóm máu nào. Còn nhóm máu O được gọi là nhóm máu cho vạn năng, vì người có nhóm máu O có thể cho máu cho người thuộc bất kỳ nhóm máu nào.

Bảng 7.2. Khả năng được và không được khi truyền máu giữa người cho và người nhận

Nhóm máu cho	Nhóm máu nhận			
	A	B	AB	O
A	được	không	được	không
B	không	được	được	không
AB	không	không	được	không
O	được	được	được	được



THƯ VIỆN
HUBT

b) Nhóm máu Rh

Ngoài các kháng nguyên A và B, trên bề mặt hồng cầu còn có loại kháng nguyên Rh cũng là một loại protein đóng vai trò quan trọng trong truyền máu. (Rh- viết tắt của Rhesus – tên gọi khỉ Rhesus là động vật đầu tiên phát hiện kháng nguyên này). Đối với người có mang gen quy định kháng nguyên này được gọi là Rh – dương (Rh^+), còn người không mang gen sẽ không có kháng nguyên này được gọi là Rh – âm (Rh^-). Những người Rh^+ không bao giờ có kháng thể Rh trong máu, trái lại người Rh^- bình thường không sản sinh kháng thể Rh nhưng khi bị kích thích – khi được truyền máu từ người Rh^+ – thì sẽ sản sinh kháng thể Rh và khi đó sẽ xảy ra phản ứng giữa kháng nguyên – kháng thể dẫn tới ngưng kết hồng cầu. Thường thì lần truyền máu đầu tiên, phản ứng chưa kịp xảy ra vì lượng kháng thể sản sinh ra còn ít, vì vậy chưa có gì nguy hiểm; nhưng nếu sự truyền máu được lặp lại thì lần này lượng kháng thể sản sinh ra nhanh và nhiều đủ để xảy ra phản ứng làm ngưng kết hồng cầu gây nguy hiểm cho tính mạng người nhận. Trong thời gian người phụ nữ mang thai, phôi hoặc thai nhi sản xuất ra kháng nguyên Rh, tuy máu mẹ và máu thai nhi không bị trộn lẫn nhưng trong thời gian cuối kỳ chửa, hoặc khi để có thể có một số máu của con trộn lẫn vào máu mẹ và khi đó sẽ có vấn đề về người mẹ thuộc Rh^- và thai nhi Rh^+ . Lần chửa đẻ đầu tiên chưa có vấn đề gì xảy ra vì lượng kháng thể trong máu mẹ chưa đủ gây ra phản ứng với kháng nguyên trong máu thai nhi, nhưng đến lần chửa đẻ tiếp theo, máu mẹ sẽ có lượng kháng thể nhiều và khi vào trong máu thai nhi thì khi đó phản ứng giữa kháng thể mẹ và kháng nguyên thai nhi sẽ xảy ra và máu thai nhi bị ngưng kết dẫn tới tình trạng thiếu máu nặng hoặc tử vong thai nhi. Phản ứng có thể xảy ra trong cơ thể mẹ nhưng không gây nguy hiểm vì hệ mạch máu của mẹ to khoẻ hơn nhiều so với hệ mạch máu của thai nhi.

3. Tế bào gốc và sự thay thế các tế bào máu

Các yếu tố tế bào của máu (hồng cầu, bạch cầu và tiểu cầu) luôn bị mất đi và được thay thế thường xuyên. Ví dụ, hồng cầu chỉ tồn tại trong dòng máu từ 3 – 4 tháng và sau đó bị phá hủy do bị thực bào trong gan và lách. Các enzym sẽ phân hủy các đại phân tử của các tế bào máu già cỗi thành các đơn phân, và các đơn phân này cùng các đơn phân từ các chất dinh dưỡng lại được dùng để tổng hợp các đại phân tử mới (ví dụ như các axit amin). Phần lớn các nguyên tử sắt từ hemoglobin bị phân hủy sẽ được dùng để xây dựng các phân tử hemoglobin mới.

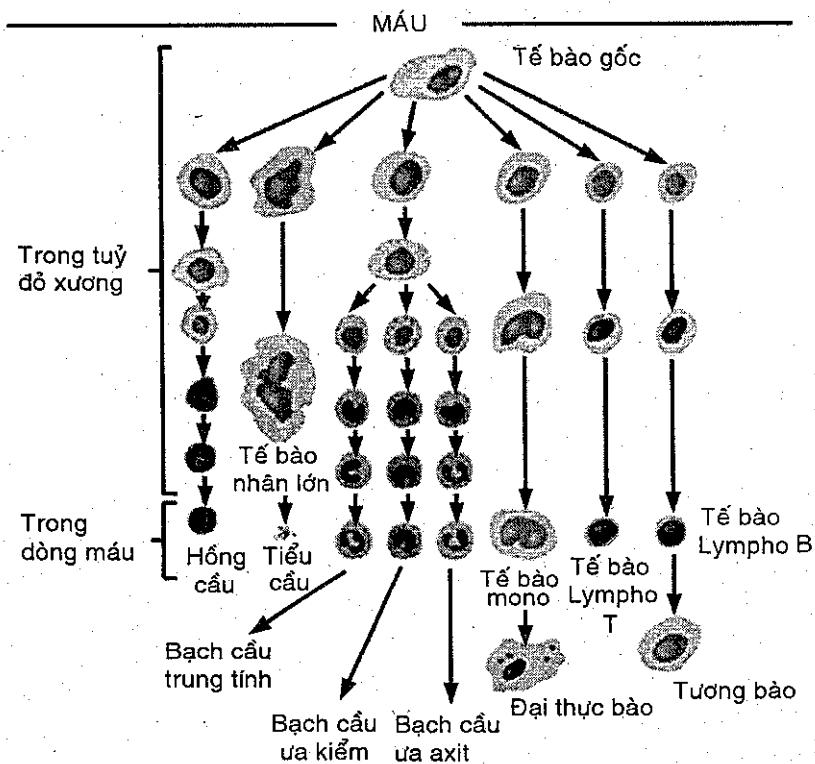
Hồng cầu, bạch cầu và tiểu cầu có cùng nguồn gốc từ chủng quan tế bào đa tiềm năng được gọi là tế bào gốc có trong tuỷ xương, đặc biệt là



THƯ VIỆN
HUBT

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

xương sườn, xương sống, xương ức và xương chậu. Tế bào gốc đa tiềm năng là những tế bào có khả năng phân bào và biệt hoá cho ra các tế bào máu khác nhau (hình 7.11).



Hình 7.11. Sự hình thành các yếu tố tế bào của máu

Hàm lượng oxy được máu cung cấp cho cơ thể có vai trò điều chỉnh sự sản sinh hồng cầu theo cơ chế mối liên hệ ngược âm. Nếu mô không được cung cấp đầy đủ oxy, thận sẽ tổng hợp và tiết ra hormon erythropoietin (EPO) có tác dụng kích thích sản sinh hồng cầu trong tuỷ xương. Nếu máu cung cấp oxy nhiều hơn nhu cầu của mô thì lượng EPO sẽ giảm và giảm sản sinh hồng cầu.

Các bác sĩ thường sử dụng EPO tổng hợp để điều trị cho các bệnh nhân thiếu máu khi lượng hemoglobin ít hơn bình thường. Một số vận động viên thường lạm dụng EPO để làm tăng lượng hồng cầu khi thi đấu. Việc này bị Liên đoàn Thể thao Olympic quốc tế cấm sử dụng. Trong năm 2002, một số vận động viên do sử dụng loại thuốc này nên đã bị tước huy chương vàng trong kỳ thế vận hội mùa đông diễn ra tại thành phố Salt Lake ở Mỹ. Công nghệ tế bào gốc đã tách chiết các tế bào gốc đa năng từ

tuỷ xương và nuôi cấy chúng trong phòng thí nghiệm, và các tế bào này đã được sử dụng để điều trị một số bệnh ở người, ví dụ ung thư máu.

IV– BỆNH VÀ SAI LỆCH VỀ MÁU

1. Thiếu máu (Anemia)

Thiếu máu là bệnh thể hiện khi khả năng chuyên chở O₂ của máu bị giảm. Nguyên nhân dẫn tới thiếu máu cơ thể là do giảm số lượng hồng cầu, giảm lượng hemoglobin trong hồng cầu, hoặc do sản xuất các hemoglobin không bình thường. Cả ba nguyên nhân trên đều thể hiện các triệu chứng giống nhau như mệt mỏi, đau yếu, thở gấp khi cố gắng làm việc gì đó. *Thiếu máu dinh dưỡng* (nutritional anemia) là do chế độ ăn thiếu sắt, cơ thể không sản xuất đủ lượng hemoglobin. Phụ nữ cần ăn nhiều thực phẩm chứa sắt vì thường bị mất nhiều máu qua kỳ kinh nguyệt. *Thiếu máu do chảy máu* (hemorrhagic anemia) là do mất quá nhiều máu khi bị thương hoặc chảy máu do ung thư. *Thiếu máu bất sản* (aplastic anemia) là do tuỷ đẻ xương không sinh sản đủ lượng hồng cầu. Số lượng bạch cầu và tiểu cầu cũng bị giảm. Nguyên nhân có thể do phóng xạ ion hoá, do hoá chất độc hoặc do ung thư bạch cầu (leukemia). *Thiếu máu ác tính* (pernicious anemia) là do thiếu vitamin B12, hoặc thiếu các nhân tố nội tại giúp hấp thụ B12 từ ruột. B12 cần thiết cho sự sản xuất hồng cầu trong tuỷ đẻ xương. *Thiếu máu hồng hình liềm* (sickle – cell anemia) là sai lệch do di truyền. Người bệnh mang gen sai lệch do đó tổng hợp hemoglobin sai lệch và làm cho hồng cầu biến dạng thành hình lưỡi liềm dẫn tới giảm khả năng chuyên chở O₂.

2. Ngộ độc monoxit cacbon (CO)

Chất khí CO là khí rất độc có trong không khí ô nhiễm do cháy rùng, đốt củi, đốt than, đốt xăng dầu,... Khi ta hít phải khí CO, khí CO vào máu và liên kết với nguyên tử sắt của hemoglobin làm cho hemoglobin không liên kết được với O₂. Vì áp lực của CO với hemoglobin so với O₂ lớn gấp 200 lần, có nghĩa là dù với lượng rất ít, CO vẫn gây ảnh hưởng xấu đến khả năng chuyên chở O₂ của hồng cầu và với thời gian dài bị ngộ độc CO, tuy với lượng ít vẫn có thể dẫn tới hôn mê và tử vong.

3. Ung thư bạch cầu (Leukemia)

Ung thư bạch cầu là loại ung thư thể hiện ở sự sinh sản vô tổ chức các loại bạch cầu chưa chín hoặc bất thường, chúng không tạo thành u



THƯ VIỆN
HUBT

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

mà chảy trong huyết tương hoặc xâm nhập vào các mô. Có dạng ung thư ác tính và ung thư mãn tính. Ung thư bạch cầu ác tính phát triển rất nhanh nếu không kịp thời chữa trị thì tính mệnh chỉ tính hằng tháng, còn dạng mãn tính phát triển chậm hơn, tử vong sau vài năm nếu không chữa trị. Các triệu chứng kèm theo ung thư bạch cầu thể hiện ở chỗ: rất dễ bị nhiễm trùng, vì bạch cầu không hoạt động, thiếu máu vì có kèm theo giảm số lượng hồng cầu và chảy máu trong vì giảm lượng tiểu cầu trong máu.

Điều trị ung thư bạch cầu bằng phóng xạ, hoặc hoá chất, hoặc bằng cấy ghép tủy đẻ xương.

4. Tăng sinh tế bào (Monnucleosis)

Bệnh tăng sinh tế bào mono thể hiện ở chỗ tăng cao số lượng tế bào mono và tế bào limpho, các tế bào limpho bị biến dạng to ra rất giống tế bào mono. Nguyên nhân bệnh là do nhiễm virut Epstein – Barr. Bệnh rất hay lây và thường lây qua hôn nhau. Triệu chứng thể hiện sau 30 – 40 ngày như sốt, mệt mỏi, đau họng và viêm các hạch bạch huyết.

5. Nhiễm độc máu

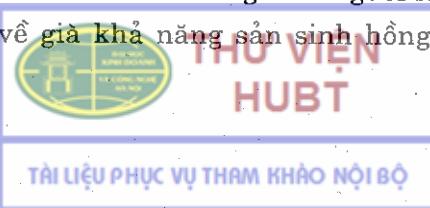
Nhiễm độc máu hay còn gọi là nhiễm trùng máu (septicemia) là trường hợp vi sinh vật, ví dụ vi khuẩn xâm nhập vào máu và phát triển chiến thắng sức đề kháng của cơ thể. Gây độc có thể là bản thân vi khuẩn, hoặc là các độc tố do vi khuẩn tiết ra. Nhiễm trùng máu có thể do vết thương, nhổ răng, nhiễm trùng hệ tiết niệu, bong nặng,... Thường được điều trị bằng kháng sinh.

6. Thay đổi theo tuổi

– Trong giai đoạn phôi và thai nhi, khi xương chưa phát triển thì cơ quan tạo máu chủ yếu là gan và lá lách. Về sau và khi sinh hệ xương đã phát triển thì tủy đẻ xương là nơi sản sinh ra các tế bào máu.

– Ở giai đoạn phôi và thai nhi, hemoglobin có cấu tạo phân tử khác với hemoglobin người lớn. Do sự khác biệt trong thành phần axit amin nên hemoglobin thai nhi có ái lực mạnh với O₂ do đó có sự trao đổi O₂ tích cực đáp ứng nhu cầu của thai. Sau khi sinh, cơ thể ngưng sản xuất hemoglobin thai, mà thay thế bằng sản xuất các hemoglobin người lớn.

– Theo tuổi, càng về già khả năng sản sinh hồng cầu, bạch cầu và



tiểu cầu càng giảm dần. Trong điều kiện bình thường không ảnh hưởng đến số lượng tế bào máu trong máu nhưng khi bị thương mất máu thì sự tạo máu không đủ mạnh để thay thế kịp số máu mất đi, do đó đối với người già khi bị thương, bị mổ xé dễ xảy ra mất máu, thiếu máu và dễ nhiễm trùng.

V– BỆNH VÀ SAI LỆCH VỀ TIM MẠCH

Hệ tuần hoàn có nhiều cơ quan có liên quan đến nhiều hệ khác, do đó các sai lệch trong hệ tuần hoàn nhanh hoặc chậm sẽ ảnh hưởng đến hoạt động của hệ và cơ thể. Ví dụ, tình trạng huyết áp cao và tích luỹ nhiều cholesterol trong động mạch sẽ gây ảnh hưởng xấu hàng chục năm về sau, trái lại các sốc tuần hoàn có thể gây nguy hiểm tức thì, hoặc trong thời gian ngắn.

1. Sốc tuần hoàn (circulatory shock)

– Sốc tuần hoàn xảy ra khi dòng máu tới các mô bị giảm hẳn. Các chấn thương ngoài, hoặc trong gây chảy máu và làm giảm khối lượng máu, dẫn tới sốc giảm khối lượng (hypovolemic shock). Khối lượng máu có thể bị giảm tới 15 – 20%, huyết áp hạ nhanh, mạch đập yếu hẳn dẫn tới phá hủy nhiều chức năng của máu, gây nguy hiểm tính mạng.

– Trong sốc quá mẫn (anaphylactic shock) do tác động của chất độc (dó vi khuẩn hoặc phản ứng dị ứng do phấn hoa, thức ăn hoặc thuốc uống, tiêm,...) các mạch máu bị giãn ra, máu tụ lại trong tĩnh mạch không đổ về tim được, do đó làm giảm khối lượng máu bơm tới cơ quan.

2. Huyết áp cao (hypertension)

Huyết áp có thể tăng cao khi lao động nặng, khi nhiệt độ cao, hoặc khi ta quá cảm xúc, nhưng khi nghỉ ngơi thư giãn, huyết áp sẽ trở lại bình thường. Trong trường hợp huyết áp giữ mãi ở mức cao là đã bị huyết áp cao. Trên 90% trường hợp huyết áp cao, có nhiều nguyên nhân, trong đó các nguyên nhân do di truyền và môi trường cùng phối hợp tác động. Những người bị huyết áp cao được chữa trị bằng chế độ ăn giảm natri, giảm chất béo, giảm khối lượng cơ thể, không hút thuốc, không uống rượu, tăng cường luyện tập thể dục, dưỡng sinh, tránh các stress. Nếu bằng các liệu pháp phối hợp đó mà huyết áp không giảm thì cần chữa trị bằng thuốc thích hợp.



3. Colesterol và xơ cứng động mạch (Arteriosclerosis)

– Hàm lượng cholesterol cao trong máu có liên quan đến các bệnh tim mạch. Khi cholesterol trong huyết tương cao hơn 200 miligam trong 100 mililit huyết tương thì cholesterol sẽ tích lại thành lớp phía mặt trong động mạch gây nguy hại cho sự tuần hoàn máu bởi vì chúng làm hẹp lòng mạch, giảm thiểu dòng máu, tăng cao huyết áp, thành mạch giảm tính đàn hồi, gây huyết áp cao và làm hỏng lớp biểu mô thành mạch máu dẫn đến dễ dàng tạo các cục máu vón. Các cục máu có thể nong rộng mạch làm cho mạch bị trương phồng, hoặc tách ra trôi theo mạch đến các mạch bé gây ra hiện tượng tắc mạch, làm ngưng trệ dòng máu và dẫn tới đột quy khi xảy ra ở động mạch não, hoặc động mạch vành tim.

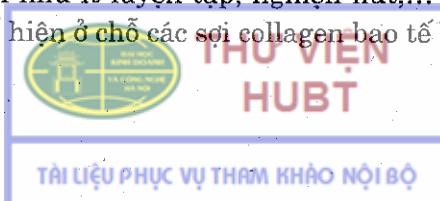
– Xơ cứng động mạch là trường hợp vừa có tích luỹ lớp cholesterol vừa giảm độ đàn hồi của thành mạch. Thường lệ thì xơ cứng động mạch phát triển theo tuổi già, nhưng thật ra nó đã bắt đầu từ tuổi trẻ và phát triển từ từ cho tới suốt cuộc đời. Từ tuổi 30 đã có nhiều người có biểu hiện xơ cứng động mạch trong đó có nhân tố di truyền, hàm lượng cholesterol trong máu cao, béo phì, huyết áp cao, đái đường, chế độ ăn uống quá nhiều cholesterol, nghiện thuốc,...

4. Nhồi máu cơ tim (myocardial infarction – MI)

Nhồi máu cơ tim thể hiện khi dòng máu tới nuôi cơ tim đột nhiên bị ngưng trệ. Thiếu O₂ cơ tim sẽ chết, tim không đủ sức co bóp đẩy máu nuôi cơ thể. Nguyên nhân là các động mạch vành tim tích luỹ các lớp cholesterol trở lên xơ cứng, tắc nghẽn không cung cấp đủ máu nuôi cơ tim. Người bị xơ cứng mạch vành tim khi lao động quá căng thẳng, hoặc khi quá xúc cảm thường dẫn tới nhồi máu cơ tim phải dùng thuốc *nitroglycerin* có tác dụng làm giãn các mạch vành tim, hoặc dùng ống thông vào mạch vành để nong rộng mạch vành, hoặc phẫu thuật cấy ghép tĩnh mạch lấy từ đoạn tĩnh mạch chân ghép vào mạch vành tim.

5. Biến đổi tim mạch theo tuổi

Hoạt động của hệ tim mạch cũng biến đổi theo tuổi, nhưng thật khó phân biệt hiện tượng nào là do tuổi hay do di truyền, hoặc do điều kiện môi trường. Ví dụ, tích luỹ lớp cholesterol và xơ cứng động mạch phát triển theo tuổi, nhưng cũng có thể do di truyền hoặc do nhân tố môi trường như do chế độ ăn uống, do thói quen như ít luyện tập, nghiện hút,... Khi chúng ta già thì tim cũng già theo thể hiện ở chỗ các sợi collagen bao tế bào tim dày thêm



mất tính đàn hồi, tim bị cholesterol hoá. Dưới 56 tuổi tim chứa 46% cơ tim và chỉ có 17% collagen. Đến tuổi 75 tim chỉ còn 27% cơ tim, còn collagen chiếm tới 36%. Do cơ tim bị giảm tim hoạt động yếu dần. Sau tuổi 20, khối lượng máu do tim bơm đi giảm 1% qua một năm vì lượng cơ tim bị giảm dần theo tuổi. Vì vậy người có tuổi thường mau mệt khi trời nắng nóng hoặc phải lao động nặng nhọc. Biện pháp để tăng sức co bóp của tim là luyện tập sức khoẻ thường xuyên, kể cả người già ngoài 60 cũng chưa muộn.

CÂU HỎI ÔN TẬP

1. Vẽ sơ đồ so sánh hệ tuần hoàn kín và hệ tuần hoàn hở.
2. Vẽ sơ đồ hệ tuần hoàn của cá, lưỡng cư, bò sát, có vú. Nêu các đặc điểm tiến hoá.
3. Vẽ sơ đồ tim người và cơ chế hoạt động của tim.
4. Trình bày cơ chế điều hoà hoạt động tim mạch.
5. Nêu cấu trúc và vai trò của hemoglobin.
6. Liệt kê các yếu tố bào máu và vai trò của chúng.
7. Trình bày cơ chế đông máu.
8. Vẽ sơ đồ phát sinh các yếu tố tế bào máu.
9. Nêu các nhóm máu ABO và cơ chế truyền máu.
10. Hệ bạch huyết khác hệ mạch máu ở những đặc điểm nào?



NỘI CÂN BẰNG VÀ BÀI TIẾT

Chương 8

NỘI CÂN BẰNG

I— KHÁI NIỆM VÀ Ý NGHĨA CỦA NỘI CÂN BẰNG

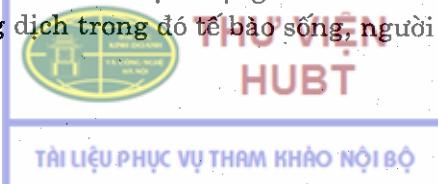
Các hệ thống sống dù ở mức độ nào, chỉ tồn tại và phát triển khi môi trường bên trong luôn duy trì được sự cân bằng và ổn định, gọi tắt là nội cân bằng. Sự cân bằng và ổn định đó bao hàm sự cân bằng khối lượng nước, cân bằng về nồng độ các chất như glucozơ, các ion, các axit amin, các chất béo, các muối khoáng,... để duy trì áp suất thẩm thấu, huyết áp và độ pH của môi trường bên trong (nội môi) được ổn định, đảm bảo cho sự tồn tại và thực hiện được chức năng của các tế bào của cơ thể.

1. Điều hoà áp suất thẩm thấu

Cơ thể động vật luôn phải điều hoà nhiệt, điều hoà thành phần các chất dịch của của cơ thể. Sự điều hoà chất dịch trong cơ thể phụ thuộc vào sự cân bằng giữa sự thu nhận và sự bài xuất nước và các chất hoà tan. Sự điều hoà áp suất thẩm thấu phụ thuộc vào cơ chế kiểm tra sự vận chuyển của các chất hoà tan giữa dịch nội môi với môi trường ngoài, đồng thời với sự điều hoà lượng nước thẩm thấu kèm với các chất hoà tan. Cơ thể động vật cũng cần bài xuất các sản phẩm dư thừa độc hại của quá trình trao đổi chất.

a) *Sự thẩm thấu*

Tất cả các động vật đều phải thực hiện điều hoà thẩm thấu: theo thời gian, lượng nước thu nhận vào và bài xuất phải được điều hoà cân bằng. Nếu lượng nước vào quá nhiều, tế bào sẽ bị trương phồng và vỡ ra. Ngược lại, nếu thiếu nước, tế bào sẽ bị teo lại và chết. Nước được vận chuyển vào tế bào và thoát ra khỏi tế bào nhờ hiện tượng thẩm thấu. Tùy thuộc vào áp suất thẩm thấu của dung dịch trong đó tế bào sống, người ta phân biệt:



– Dung dịch đẳng trương là dung dịch có áp suất thẩm thấu cân bằng áp suất thẩm thấu của tế bào. Lượng nước đi vào và ra khỏi tế bào cân bằng nên tế bào không thay đổi trạng thái.

– Dung dịch ưu trương là dung dịch có áp suất thẩm thấu lớn hơn áp suất thẩm thấu của tế bào. Nước sẽ từ tế bào thoát ra dung dịch, khiến tế bào teo lại vì mất nước.

– Dung dịch nhược trương là dung dịch có áp suất thẩm thấu bé hơn áp suất thẩm thấu của tế bào. Nước sẽ từ dung dịch đi vào tế bào làm cho tế bào trương phồng và có thể vỡ ra.

b) Điều hòa thẩm thấu ở động vật

– Tùy theo khả năng điều hòa áp suất thẩm thấu, người ta phân biệt động vật thành 2 dạng sau đây:

+ *Động vật thích nghi thẩm thấu* là những động vật mà cơ thể của chúng không thể điều hòa được áp suất thẩm thấu nội môi, bởi vì áp suất thẩm thấu nội môi của chúng giống như áp suất thẩm thấu của môi trường. Vì vậy, nước đi vào và ra khỏi cơ thể chúng cân bằng. Những động vật này thường sống trong môi trường nước có thành phần hóa học ổn định, do đó áp suất nội môi của cơ thể chúng rất ổn định.

+ *Động vật điều hòa thẩm thấu* là những động vật luôn phải điều chỉnh áp suất thẩm thấu nội môi trong cơ thể, vì chất dịch cơ thể của chúng không đẳng trương với chất dịch của môi trường. Như vậy, động vật điều hòa thẩm thấu cần phải thải bớt lượng nước thừa nếu chúng sống trong môi trường nhược trương, hoặc phải thu nhận thêm nước nếu chúng sống trong môi trường ưu trương.

Động vật điều hòa áp suất thẩm thấu có thể sống trong môi trường mà động vật thích nghi thẩm thấu không thể tồn tại được, chẳng hạn như môi trường nước ngọt và môi trường trên cạn. Khả năng điều hòa áp suất thẩm thấu giúp cho các động vật ở biển duy trì áp suất thẩm thấu nội môi tuy áp suất này chênh lệch với áp suất thẩm thấu của nước biển. Để điều hòa áp suất thẩm thấu nội môi thì cơ thể cần tiêu phí nhiều năng lượng. Ví dụ, đối với loài tôm biển và những loài giáp xác nhỏ sống trong vùng có độ muối cao phải tiêu phí tới 30% năng lượng chuyển hoá cho sự điều hòa áp suất thẩm thấu nội môi. Tuy nhiên đa số động vật thích nghi thẩm thấu cũng như động vật điều hòa thẩm thấu không chịu được sự biến động môi trường ngoài quá lớn được gọi là “động vật hẹp muối” (stenohaline); trái lại, “động vật rộng muối” (euryhaline) là những động vật có thể sống được trong môi trường có áp suất thẩm thấu biến động lớn. Ví dụ, nhiều loài cá hồi là các động vật rộng muối. Diễn hình hơn là cá rô phi *Tilapia*



THƯ VIỆN
HUBT

mossambica. Loài cá này vừa có thể sống trong nước ngọt vừa có thể sống trong nước có nồng độ muối cao gấp đôi nồng độ muối của nước biển.

– Sau đây, ta sẽ xem xét kỹ hơn về sự thích nghi của các động vật biển, động vật nước ngọt và động vật sống trên cạn.

+ Động vật biển:

Động vật hình thành và phát triển đầu tiên trong môi trường nước biển, và hiện tại số lượng loài động vật sống ở biển còn nhiều hơn số lượng loài động vật sống trong nước ngọt và trên cạn. Đa số các động vật không xương sống ở biển đều là các động vật thích nghi thẩm thấu. Tổng áp suất thẩm thấu nội môi của cơ thể chúng cân bằng với áp suất thẩm thấu của nước biển. Song, chúng khác với nước biển về nồng độ của đa số chất tan có trong cơ thể chúng mà không có trong nước biển. Do vậy, kể cả động vật thích nghi với áp suất thẩm thấu của môi trường ngoài thì vẫn phải điều hòa thành phần các chất hòa tan trong nội môi.

Ngoài ra, các động vật có xương sống và một số động vật không xương sống sống ở biển là những động vật điều hòa thẩm thấu. Đối với những động vật này, nước biển mặn hơn so với dịch nội môi và nước có xu hướng thoát ra khỏi cơ thể do thẩm thấu. Các loài cá xương ở biển, ví dụ như cá tuyết, là nhược trướng so với nước biển nên luôn bị mất nước do thẩm thấu và thu nhận nhiều muối do khuếch tán từ nước biển và từ thức ăn. Cá điều hòa cân bằng lượng nước mất đi bằng cách uống một lượng nhiều nước biển, mang của chúng loại thải nhiều muối NaCl; trong mang có những tế bào đặc biệt có khả năng vận chuyển tích cực các ion Cl⁻ cùng với ion Na⁺. Thận của cá biển loại thải một lượng rất lớn ion canxi, magiê và sunphat và chỉ bài xuất rất ít nước ra ngoài môi trường.

Cá mập và đa số cá sụn có áp suất thẩm thấu nội môi thấp hơn so với nước biển nên muối có xu hướng khuếch tán vào cơ thể chúng, đặc biệt qua mang. Thận của chúng có thể bài tiết một số muối và phần muối còn lại được bài xuất bởi tuyến trực tràng hoặc qua phân. Không giống như cá xương và mặc dù áp suất thẩm thấu nội môi thấp, cá mập và các cá sụn không bị mất nước nhiều do thẩm thấu liên tục bởi vì cơ thể của chúng duy trì urê với nồng độ cao (sản phẩm chuyển hóa chất của protein và axit nucleic). Các chất hữu cơ hòa tan khác như oxit trimethylamine (TMAO) có tác dụng bảo vệ protein không bị hư hỏng bởi urê (vì vậy khi ăn thịt cá mập, hoặc cá sụn thì cần phải ngâm và rửa nước để loại trừ urê trước khi nấu). Tổng số nồng độ chất hòa tan trong dịch cơ thể của cá mập và cá sụn khác (muối, urê, các hữu cơ hòa tan khác) làm cho dịch nội môi của chúng hơi ưu trương so với nước biển. Do đó, nước biển vào cơ thể cá mập và các



THƯ VIỆN
HUST

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

cá sụn qua thẩm thấu và thúc ăn (cá mập không uống nước), và lượng nước này được bài xuất ra khỏi cơ thể qua nước tiểu.

+ **Động vật nước ngọt:**

Cơ chế điều hoà áp suất thẩm thấu ở động vật nước ngọt đối lập với cơ chế điều hoà ở động vật biển. Động vật nước ngọt luôn phải thu nhận nước do thẩm thấu và mất muối do khuếch tán bởi vì áp suất thẩm thấu nội môi của chúng luôn cao hơn so với môi trường. Tuy vậy, dịch cơ thể của đa số động vật nước ngọt có nồng độ chất hoà tan thấp hơn nhiều so với động vật nước biển. Đó là một kiểu thích nghi với môi trường nước ngọt có nồng độ muối thấp. Ví dụ, dịch cơ thể của những loài nhuyễn thể ở biển có nồng độ chất hoà tan cao hơn so với dịch cơ thể của các loài nhuyễn thể nước ngọt. Sự chênh lệch nhỏ giữa áp suất thẩm thấu giữa dịch cơ thể và áp suất thẩm thấu của môi trường nước ngọt dẫn tới giảm thiểu năng lượng cần tiêu tốn để điều hoà thẩm thấu.

Nhiều động vật nước ngọt kể cả cá đều duy trì cân bằng nước bằng cách bài tiết một lượng nước lớn qua nước tiểu. Muối bị thải loại trong quá trình khuếch tán và qua nước tiểu thường được bù lại qua thức ăn và thu nhận qua mang nhờ các tế bào clo trong mang có chức năng hoạt tái ion Cl^- và kéo theo cả ion Na^+ .

Cá hồi và các loài cá rộng muối khác di cư từ nước biển vào nước ngọt và ngược lại để sinh sản phải chịu đựng sự thay đổi rất nhanh về áp suất thẩm thấu của môi trường. Trong nước biển, cá hồi cũng giống như các cá biển khác điều hoà áp suất thẩm thấu bằng cách uống nước biển và bài tiết nước dư thừa qua mang. Khi chúng di cư vào nước ngọt, chúng ngừng uống nước và bắt đầu thải nước tiểu loãng qua thận, và mang của chúng bắt đầu thu nhận muối từ môi trường – giống như những loài cá chỉ sống hoàn toàn trong môi trường nước ngọt.

- **Động vật chịu hạn:**

Sự mất nước có thể khiến cho đa số động vật chết, song một số loài động vật không xương sống trong các ao hồ tạm thời có thể mất gần hết lượng nước trong cơ thể mà vẫn sống sót trong trạng thái ngủ khi ao hồ trở nên khô hạn. Sự thích nghi này được gọi là sống không có nước (anhidrobiosis). Ví dụ, bọ chét (tardigrade) là động vật không xương sống có kích thước cơ thể khoảng 1mm, ở trạng thái hoạt động và có nước thì cơ thể chứa 85% nước, nhưng chúng có thể chịu hạn và tồn tại trong trạng thái không hoạt động với khoảng 2% lượng nước trong cơ thể; chúng khô như hạt bụi và tồn tại được hơn cả chục năm. Nhưng khi có nước, thì chỉ trong một phút chúng tích luỹ nước, chuyển động và bắt đầu kiếm ăn.

Các động vật chịu hạn có nhiều đặc điểm thích nghi để duy trì hoạt động của màng tế bào. Nhiều nghiên cứu đã chứng minh rằng, cơ thể động vật chịu hạn chứa hàm lượng lớn chất đường, đặc biệt là đường đôi *trehaloz* có vai trò bảo vệ tế bào bằng cách thế chỗ của các phân tử nước liên kết với màng tế bào và protein. Nhiều côn trùng tồn tại được trong băng đá mùa đông cũng sử dụng trehaloz làm chất bảo vệ cho màng tế bào.

– Động vật ở cạn:

Nguy cơ bị mất nước là vấn đề sống còn đối với động, thực vật ở cạn. Chúng ta sẽ bị chết khi cơ thể bị mất khoảng 12% lượng nước; động vật có vú sống trong môi trường khô cạn, như lạc đà, khi mất khoảng 24% lượng nước vẫn tồn tại được. Các thích nghi làm giảm lượng nước mất đi là vấn đề sống còn đối với động vật ở cạn. Ví dụ, đối với thực vật ở cạn có lớp sáp cutin, cơ thể nhiều động vật ở cạn có lớp vỏ kitin (sâu bọ), vỏ đá vôi (ốc sên cạn), lớp vẩy sừng keratin hoặc lông (động vật có xương sống ở cạn) có tác dụng ngăn cản sự mất nước. Nhiều động vật ở cạn, đặc biệt là động vật ở sa mạc, đều là động vật ăn đêm bởi vì về đêm thì nhiệt độ thấp và độ ẩm cao là điều kiện thuận lợi giúp giảm thiểu sự bốc hơi nước khỏi cơ thể động vật.

Mặc dù có những thích nghi như vậy, đa số động vật ở cạn đều bị mất nhiều nước qua bề mặt ẩm trong cơ quan trao đổi khí, hay qua nước tiểu, qua phân, hoặc qua da. Động vật ở cạn duy trì cân bằng nước bằng cách uống và ăn các thức ăn ẩm, và bằng sử dụng nước trao đổi chất (nước sản sinh từ hô hấp tế bào). Một số động vật, như chim và bò sát ăn sâu bọ ở sa mạc, có nhiều thích nghi để giảm thiểu sự bốc hơi nước. Chuột túi Kanguru mất rất ít nước nên chúng có thể hồi phục 90% lượng nước mất đi chỉ bằng nước tạo ra do trao đổi chất, 10% còn lại lấy từ thức ăn. Khi nghiên cứu sự thích nghi của động vật với môi trường sa mạc, các nhà nghiên cứu sinh lý đã phát hiện thấy rằng, nhờ các đặc tính hình thái đơn giản, chẳng hạn như lông lạc đà mà chúng có thể giữ được một lượng nước lớn.

2. Biểu mô vận chuyển

– Vai trò chính của sự điều hoà thẩm thấu là duy trì thành phần của tế bào chất, song đa số động vật có thể duy trì các thành phần tế bào chất một cách gián tiếp thông qua điều hoà các thành phần của dịch nội môi. Côn trùng và các động vật khác có hệ tuần hoàn hở, chất dịch này gọi là dịch máu. Đối với động vật có xương sống và các động vật khác có hệ tuần



hoàn kín, tế bào nằm giữa dịch gian bào được kiểm tra thông qua thành phần của máu. Sự duy trì thành phần dịch mô là tùy thuộc vào một số cấu trúc từ mức độ tế bào, mô cho tới mức cơ quan phức tạp như thận ở động vật có xương sống.

– Đối với đa số động vật có nhiều dạng biểu mô vận chuyển khác nhau, đó là một lớp, hoặc nhiều lớp tế bào biểu mô đặc biệt, có chức năng điều hòa sự vận chuyển của các chất hoà tan cần thiết để duy trì áp suất thẩm thấu cũng như loại thải các chất dư thừa. Biểu mô vận chuyển kiểm tra sự vận chuyển các chất hoà tan đặc biệt với số lượng và chiều hướng xác định. Một số biểu mô vận chuyển thường tiếp xúc trực tiếp với môi trường ngoài, còn một số khác thì lót các ống nối với mặt ngoài qua một lỗ thoát. Như vậy, biểu mô vận chuyển tạo nên hàng rào ngăn cách giữa các mô và môi trường bao quanh. Các chất vận chuyển giữa cơ thể và môi trường bắt buộc phải đi qua màng tế bào có tính thẩm chọn lọc của biểu mô vận chuyển.

– Đối với đa số động vật, biểu mô vận chuyển tạo thành hệ thống ống phức tạp với diện tích rất lớn. Ví dụ, tuyến muối của các loài chim biển có chức năng loại thải NaCl dư thừa ra khỏi máu. Chim hải âu thường sống hằng tháng, hằng năm trên biển, thu nhận thức ăn và nước uống từ đại dương, chúng có thể uống nước biển vì chúng có tuyến muối ở mũi tiết ra chất dịch mặn hơn nước biển. Do đó, mặc dù chim uống nước biển sẽ thu nhận nhiều muối, nhưng chim thu được số nước cần thiết. Trái lại, nếu chúng ta uống phải nước biển, thì để loại bỏ được lượng muối dư thừa ra khỏi cơ thể, chúng ta phải uống lượng nước ngọt nhiều hơn so với lượng nước biển uống vào.

– Cấu trúc phân tử của màng sinh chất chọn lọc các chất và hướng vận chuyển các chất hoà tan qua biểu mô vận chuyển. Ngược với tuyến bài tiết muối, biểu mô vận chuyển ở mang của cá nước ngọt sử dụng cơ chế vận chuyển chủ động để thu nhận muối từ môi trường nước vào máu. Biểu mô vận chuyển trong cơ quan bài tiết thường có hai chức năng: duy trì cân bằng nước và thải loại chất dư thừa của quá trình trao đổi chất.

II- THẢI LOẠI CÁC CHẤT DƯ THỪA CHÚA NITO

Đối với động vật, các chất dư thừa gây ảnh hưởng lên cân bằng nội môi. Quan trọng nhất là các sản phẩm chứa nitơ, là các sản phẩm do sự phân giải protein và axit nucleic. Khi cơ thể phân giải các đại phân tử này

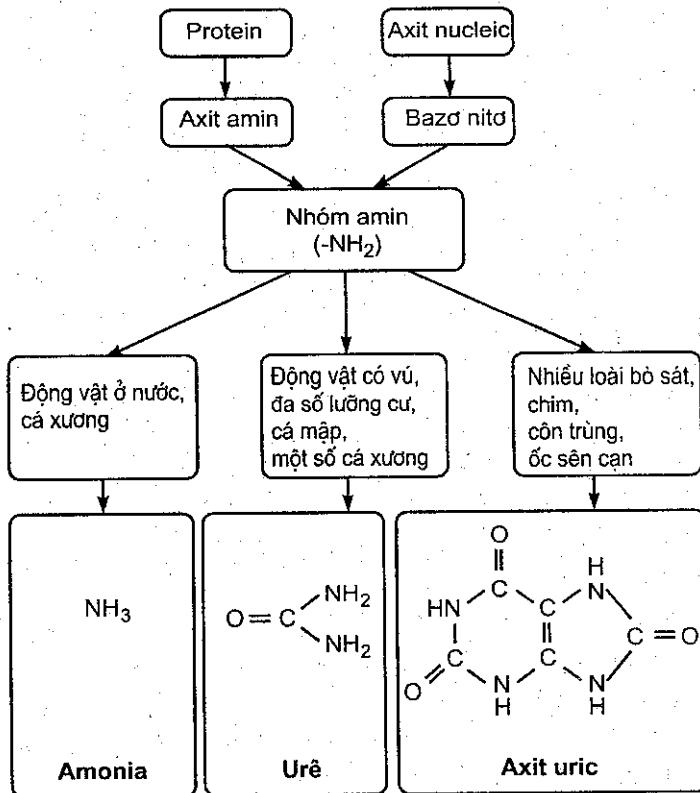


THƯ VIỆN
HUST

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

để lấy năng lượng, hoặc chuyển hóa thành cacbohydrat và mỡ sẽ tạo nên amonia (NH_3) là một chất rất độc đối với cơ thể. Một số động vật bài tiết amonia trực tiếp, nhưng đa số loài thường chuyển hóa amonia thành những hợp chất khác ít độc hại hơn.

Động vật thường bài tiết chất dư thừa chứa nitơ ở ba dạng sau: amonia, urê và axit uric (hình 8).



Hình 8. Các sản phẩm bài tiết chứa nitơ của động vật

1. Amonia

Vì động vật chỉ chịu được nồng độ amonia loãng, cho nên khi bài tiết amonia cần phải tiêu phì rất nhiều nước để hòa tan chất này (amonia là chất hòa tan tốt trong nước). Do vậy, phương thức bài tiết amonia thường thấy ở các động vật ở nước. Phân tử amonia dễ dàng đi qua màng sinh chất và dễ dàng khuếch tán vào môi trường nước xung quanh. Đối với đa số động vật không xương sống, sự bài tiết amonia xảy ra trên toàn bộ bề mặt cơ thể. Đối với cá, amonia được bài xuất ở dạng các ion ammonium (NH_4^+) thông qua biểu mô của mang, còn thận chỉ bài tiết một lượng nhỏ



các chất dư thừa chứa nitơ. Đối với cá nước ngọt, biểu mô ở mang thu nhận Na^+ từ nước để thải NH_4^+ giúp duy trì nồng độ Na^+ trong dịch cơ thể cao hơn so với nồng độ Na^+ ở môi trường ngoài.

2. Urê

Mặc dù sự bài tiết amonia ở động vật thuỷ sinh là bình thường, song lại không thích hợp lăm đỗi với các động vật sống trên cạn. Vì amonia rất độc nên nó chỉ được vận chuyển và bài tiết trong một lượng lớn dung dịch loãng, và đa số các động vật sống trên cạn và nhiều loài sống ở biển (có xu hướng mất nước ra môi trường do thẩm thấu) thường không có đủ nước để hoà tan amonia. Ngược lại, các loài động vật có vú, đa số lưỡng cư trưởng thành, cá mập, một số cá xương ở biển và rùa biển thường bài tiết urê, là một chất được tạo ra trong gan thông qua chu trình trao đổi chất kết hợp amonia với cacbon dioxit. Hệ tuần hoàn vận chuyển urê đến cơ quan bài tiết là thận.

Urê là chất ít độc hơn amonia 100 nghìn lần, do đó cho phép động vật vận chuyển và tích trữ urê một cách an toàn với nồng độ cao. Hơn nữa, các động vật bài tiết urê có nhu cầu nước ít hơn so với các động vật bài tiết amonia vì lượng nước mất đi khi bài tiết nitơ dưới dạng urê là ít hơn khi bài tiết dưới dạng amonia.

Tuy nhiên, để bài tiết urê thì động vật phải tiêu tốn nhiều năng lượng để chuyển hoá amonia thành urê. Những động vật vừa sống trên cạn, vừa sống dưới nước thì loại thải nitơ cả dưới dạng amonia (tiết kiệm năng lượng) và dưới dạng urê (giảm sự mất nước do bài tiết). Thực tế, nhiều loài lưỡng cư thường loại thải nitơ chủ yếu dưới dạng amonia khi chúng ở giai đoạn nòng nọc và khi trưởng thành, sống trên cạn thì chúng lại bài xuất nitơ dưới dạng urê.

3. Axit uric

Côn trùng, ốc sên cạn, nhiều bò sát, chim bài tiết nitơ chủ yếu dưới dạng axit uric. Cũng giống urê, axit uric ít độc hơn. Nhưng không giống amonia và urê, axit uric khó hoà tan trong nước và được bài tiết ở dạng đặc sệt với một lượng nước ít hơn và do đó, lượng nước mất đi ít hơn. Điều này có lợi cho động vật vì cơ thể chúng mất ít nước hơn, song ngược lại chúng phải tiêu phí nhiều năng lượng để chuyển hoá amonia thành axit uric hơn là để chuyển hoá amonia thành urê.

Nói chung, sự bài tiết các sản phẩm nitơ tùy thuộc vào loài động vật và môi trường sống của chúng. Ví dụ, các loài rùa cạn sống ở nơi khô



THƯ VIỆN
HUST

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

thường bài tiết axit uric, còn các loài rùa ở nước thì bài tiết amonia và urê. Đối với một số loài, các cá thể có thể chuyển đổi dạng chất bài tiết tùy theo điều kiện môi trường. Ví dụ, một số loài rùa bình thường bài tiết urê sẽ chuyển sang bài tiết axit uric khi nhiệt độ tăng cao và thiếu nước. Lượng sản phẩm chứa protein được bài tiết luôn kéo theo sự tiêu phí năng lượng và tùy thuộc vào loại thức ăn mà động vật tiêu thụ. Đối với động vật đang nhiệt ăn nhiều thức ăn hơn thì bài tiết nhiều sản phẩm chứa nitơ hơn trên một đơn vị thể tích so với động vật biến nhiệt. Các động vật ăn thịt tạo nhiều năng lượng từ thức ăn protein, do đó bài tiết nhiều sản phẩm nitơ hơn so với động vật tạo nguồn năng lượng chủ yếu từ lipit hoặc carbohydrate.

III – VAI TRÒ CỦA HỆ ĐỆM TRONG ĐIỀU HOÀ pH CỦA NỘI MÔI

Sự thay đổi pH của nội môi dù rất nhỏ cũng có thể gây nên những biến đổi lớn đối tế bào, nên cần phải có sự điều hoà pH của nội môi (tức là điều hoà cân bằng axit – bazơ). Đối với con người, độ pH trung bình của máu dao động trong khoảng 7,35 – 7,45. Hệ thống đệm giúp duy trì độ pH nội môi tương đối ổn định, bảo đảm mọi hoạt động sống của tế bào.

Chất đệm là chất có khả năng lấy đi ion H^+ hoặc ion OH^- khi các ion này xuất hiện trong môi trường nội môi và làm cho pH của môi trường thay đổi rất ít.

Trong cơ thể có các hệ đệm chủ yếu là hệ đệm bicacbonat, hệ đệm phosphat và hệ đệm proteinat.

1. Hệ đệm bicacbonat: $NaHCO_3/H_2CO_3$ (hay HCO_3^-/CO_2)

Đây là hệ đệm không có khả năng đệm tối đa nên không phải là hệ đệm tối ưu. Tuy nhiên, hệ đệm bicacbonat vẫn đóng vai trò quan trọng vì nồng độ của cả hai thành phần của hệ đệm đều có thể được điều chỉnh và tốc độ điều chỉnh pH của hệ đệm này rất nhanh:

- Nồng độ CO_2 được phổi điều chỉnh.
- Nồng độ bicacbonat được thận điều chỉnh.

2. Hệ đệm phosphat: Na_2HPO_4/NaH_2PO_4 ($HPO_4^{2-}/H_2PO_4^-$)

Hệ đệm này đóng vai trò đệm quan trọng trong dịch ống thận và phosphat tập trung nhiều ở ống thận, nên nó có khả năng đệm tối đa ở vùng này. Tuy nhiên, nồng độ hệ đệm phosphat chỉ bằng 1/6 hệ đệm bicacbonat nên không có vai trò quan trọng trong điều chỉnh pH của nội môi nói chung.



3. Hệ đệm proteinat

Các protein của hệ đệm có các gốc axit tự do – COOH có khả năng phân ly thành $-COO^-$ và H^+ , đồng thời cũng có gốc kiềm $-NH_3OH$ phân ly thành NH_3^+ và OH^- . Do đó, protein có thể hoạt động như những hệ thống đệm để điều chỉnh cả độ axit hoặc bazơ tùy môi trường ở thời điểm đó. Hệ đệm proteinat là một đệm mạnh của cơ thể.

IV– VAI TRÒ CỦA GAN TRONG SỰ CHUYỂN HOÁ CÁC CHẤT

Gan có vai trò quan trọng trong điều chỉnh ổn định nồng độ các thành phần chất có trong huyết tương, đặc biệt là nồng độ glucozơ và protein huyết tương.

1. Điều hòa glucozơ huyết tương (điều hòa đường huyết)

– Sau bữa ăn, gan nhận nhiều glucozơ từ tĩnh mạch của gan. Lượng glucozơ tăng lên sẽ được gan điều chỉnh bằng cách biến đổi thành glicogen. Glicogen được dự trữ trong gan và cơ. Phần glucozơ dư thừa sẽ được chuyển thành mỡ và được chuyển tới dự trữ trong các mô mỡ. Sự điều chỉnh này đảm bảo cho nồng độ glucozơ trong máu duy trì tương đối ổn định.

– Sau khi thức ăn đã tiêu hóa hết, sự tiêu thụ năng lượng cho hoạt động của các cơ quan làm lượng glucozơ máu có xu hướng giảm, nên sẽ được gan bù đắp bằng cách chuyển hóa glicogen dự trữ thành glucozơ. Đồng thời gan cũng tạo ra những phân tử glucozơ mới từ các hợp chất hữu cơ khác như axit lactic được giải phóng từ cơ và glicerol được sản sinh từ quá trình phân hủy mỡ và đôi khi từ các axit amin. Tham gia vào điều hòa glucozơ của gan có: các hormon insulin và glucagon do tuyến tụy tiết ra; các hormon cortizol và adrenalin do tuyến thận tiết ra.

– Bệnh tiểu đường:

+ Bệnh này còn được gọi là đái tháo đường, có nguyên nhân là do sự thiếu hụt hormon insulin, do đó glucozơ trong máu không được chuyên chở vào tế bào. Kết quả là trong máu tích quá nhiều glucozơ (hàm lượng glucozơ trong máu người bệnh lên đến 800mg/100ml máu so với mức bình thường là 80 – 110mg/100ml). Ngoài hàm lượng glucozơ trong máu cao, các triệu chứng khác gồm: có glucozơ trong nước tiểu; đi tiểu nhiều và hay khát nước; giảm thể trọng vì phải dùng mỡ thay glucozơ để lấy năng lượng. Nếu không chữa trị có thể dẫn tới hủy hoại các mạch máu nhỏ và mao mạch.

+ Phân biệt hai loại bệnh tiểu đường: tip I và tip II.



THƯ VIỆN
HUBT

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

* Tiểu đường tip I còn gọi là tip trẻ hay tip *phụ thuộc insulin*, thường xuất hiện và phát triển trong giai đoạn thiếu niên (từ 10 đến 16 tuổi) khi các tế bào beta của đảo tuy ngưng tiết insulin. Bệnh nhân hàng ngày phải tiêm insulin và có chế độ ăn uống đặc biệt. Tiểu đường tip I chỉ có ở khoảng 10% số bệnh nhân bị tiểu đường. Bệnh có thể do hiện tượng tự miễn dịch gây hủy hoại tế bào beta.

* Tiểu đường tip II (chiếm 90%) là bệnh của người lớn trên tuổi 40 và là tip *không phụ thuộc insulin*. Hàm lượng insulin chế tiết không bị thiếu nhưng tế bào đích thiếu thụ quan màng đối với insulin, do đó insulin không phát huy được tác dụng. Chữa trị bệnh tiểu đường tip II không cần tiêm insulin, mà chủ yếu cần kiểm soát chế độ ăn uống, luyện tập và duy trì thể trọng thích hợp. Tiểu đường tip II có liên quan đến di truyền và gia đình.

Vì bệnh tiểu đường gây hủy hoại mạch máu và dây thần kinh ngoại biên nên người bị bệnh này có nguy cơ bị đột quy tim gấp 2 lần, bị bệnh thận gấp 17 lần, bị mù gấp 25 lần và bị ung thư gấp 10 lần so với người bình thường.

2. Điều hòa protein trong huyết tương

Do đa số các dạng protein trong huyết tương như fibrinogen, các globulin và albumin được sản sinh và bị phân hủy trong gan nên gan có thể điều hòa nồng độ của chúng. Albumin là một loại protein có nhiều nhất trong số các protein huyết tương. Albumin có tác dụng như một hệ đệm và giữ vai trò đặc biệt quan trọng trong việc làm tăng áp suất thẩm thấu của huyết tương cao hơn so với áp suất thẩm thấu của dịch mô, giúp giữ nước và giúp cho các dịch mô thẩm thấu lại máu. Nếu rối loạn chức năng gan, protein huyết tương giảm, áp suất thẩm thấu giảm, nước bị út lại trong các mô sẽ gây nên hiện tượng phù nề.

CÂU HỎI ÔN TẬP

1. Làm bảng so sánh ba dung dịch đẳng trương, nhược trương và ưu trương.
2. Nêu các cơ chế điều hòa áp suất thẩm thấu ở động vật khác nhau.
3. Trình bày cơ chế thải loại các sản phẩm dư thừa chứa nitơ.
4. Nêu vai trò của các hệ đệm.
5. Nêu vai trò của gan trong điều hòa và chuyển hóa các chất.



Chương 9

HỆ BÀI TIẾT

I- CÁC CHẤT THẢI VÀ CƠ QUAN BÀI TIẾT

– Qua quá trình trao đổi chất, nhiều sản phẩm dư thừa chưa được cơ thể dùng ngay có thể được biến thành dạng dự trữ, ví dụ khi dư thừa glucozo thì glucozo được chuyển thành dạng dự trữ là glicogen ở gan và cơ, khi dư thừa chất béo sẽ được chuyển vào dự trữ ở mô mỡ,... Những sản phẩm dư thừa không dự trữ được, hoặc những sản phẩm độc hại, vô ích cần được bài tiết ra khỏi cơ thể.

– Các chất thải cần được bài tiết có thể là nhiệt, khí CO₂ do quá trình hô hấp thải ra, có thể là các chất vô cơ thừa, các sản phẩm chứa nitơ độc hại, có thể là các chất độc như thuốc dược phẩm, thuốc trừ sâu,... và có thể là cả H₂O dư thừa,...

+ Khí CO₂: Quá trình hô hấp thải ra nhiệt và CO₂. Sự điều hoà nhiệt chủ yếu do da. Khí CO₂ được đưa vào máu và bài tiết qua phổi. Một phần CO₂ được bài tiết qua nước tiểu ở dạng ion cacbohydrat (HCO₃⁻).

+ Các sản phẩm chứa nitơ: Sự chuyển hoá các axit amin và nucleotit thường tạo thành các sản phẩm chứa nitơ có tính độc hại. Ví dụ, sự khử amin các axit amin sẽ tạo thành amonia (NH₃) là độc, vì chúng được chuyển tới gan và được gan chuyển hoá thành urê → H₂N – CO – NH₂, là phân tử ít độc hại hơn 100.000 lần so với amonia.

Urê được chuyên chở, tích luỹ và bài tiết qua nước tiểu. Tuy nhiên nếu urê bị tích luỹ nhiều trong máu sẽ gây nên chứng tăng urê huyết (uremia) gây buồn nôn, nôn, chóng mặt và nặng có thể bị hôn mê.

+ Các sản phẩm dư thừa: Các ion rất cần cho cơ thể sống nhưng khi dư thừa chúng trở thành chất thải cần được bài tiết ra ngoài. Các ion có mặt trong dịch cơ thể như natri (Na⁺), kali (K⁺), bicacbonat (HCO₃⁻), hydro (H⁺), canxi (Ca²⁺), clo (Cl⁻), sunphat (SO₄²⁻) và phosphat (PO₄³⁻). Các ion nhiều nhất là ion Na⁺, K⁺ và Cl⁻ là rất quan trọng trong sự duy trì áp suất thẩm thấu của dịch thể và duy trì điện thế màng cho tất cả tế bào cơ thể. Các ion khác như HCO₃⁻ và HPO₄²⁻ có vai trò duy trì độ pH của dịch thể.

+ Nước vào cơ thể bằng thức ăn, đồ uống, hoặc được tạo thành qua



THƯ VIỆN
HUBT

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

quá trình trao đổi chất khi dư thừa cũng cần được thải bớt. Nước và các ion dư thừa có thể bài tiết qua da, nhưng chủ yếu là qua đường tiết niệu.

+ Các chất độc: Bilirubin là sắc tố vàng tạo thành từ sự phân huỷ hemoglobin. Bilirubin được gan tách khỏi máu và được tiết ra cùng với mật qua đường tiêu hoá.

Các chất độc khác như hormon, kháng sinh, chất thuốc, hoặc chất trừ sâu được gan khử độc và một số chất được bài tiết qua nước tiểu.

+ Nước tiểu (urine): Nước tiểu là dịch bài tiết khỏi cơ thể qua đường tiết niệu. Nước tiểu gồm 95% là nước và 5% là chất thải hòa tan. Nước tiểu được tạo thành trong thận, tích luỹ tại bàng quang và bài tiết ra ngoài niệu đạo. Thành phần hoá học của nước tiểu thay đổi hàng ngày tuỳ thuộc vào chế độ ăn, uống, hoạt động và tình trạng sức khoẻ. Lượng nước tiểu bài xuất hàng ngày có thể từ 1 – 2 lít tuỳ thuộc vào lượng nước, muối ta uống vào cơ thể và tuỳ thuộc vào huyết áp.

Phân tích nước tiểu (urinalysis) bằng phương pháp hoá học và hiển vi cho phép ta phát hiện được các biến đổi, sai lệch trong trao đổi chất dẫn tới các triệu chứng bệnh lý.

II– CÁC CƠ QUAN BÀI TIẾT

Tham gia chức năng bài tiết các chất thải ra khỏi cơ thể có nhiều cơ quan: da, phổi, gan, ruột già, hạch limpho, lách và thận.

– Da bài tiết mồ hôi qua đó bài tiết nhiệt, nước và các muối. Phổi bài tiết CO₂ và nước cũng như một phần nhiệt.

– Lách và hạch bạch huyết tham gia lọc sạch và dọn sạch máu và bạch huyết bằng phương thức thực bào; dọn sạch các vi khuẩn, hồng cầu hỏng và chuyển tới các cơ quan bài tiết khác.

– Gan đóng vai trò khử độc và bài tiết các chất thông qua hệ tiết niệu.

– Ruột già và bài tiết phân và nước.

Tuy nhiên cơ quan đặc thù làm chức năng bài tiết là *thận*. Thận cùng với các phần phụ như niệu quản, bàng quang và niệu đạo tạo nên *hệ tiết niệu* (urinary) là hệ có chức năng bài tiết nước tiểu và điều hoà cân bằng nội môi.

1. Quá trình bài tiết

Mặc dù hệ bài tiết ở các động vật khác nhau là khác nhau, nhưng sự sản sinh dịch nước tiểu là một quá trình giống nhau và bao gồm nhiều giai đoạn (hình 9.1).



a) Giai đoạn lọc

Dịch cơ thể (máu, dịch thể xoang, dịch bạch huyết) được tập trung và được lọc qua màng thẩm thấu của lớp biểu mô vận chuyển. Các tế bào máu cũng như các phân tử lớn như protein được giữ lại trong máu, còn nước và các chất hòa tan bé (muối, đường, axit amin, sản phẩm dư thừa chứa nitơ) được lọc vào trong ống của hệ bài tiết. Chất dịch có trong ống bài tiết được gọi là dịch lọc.

b) Giai đoạn tái hấp thu

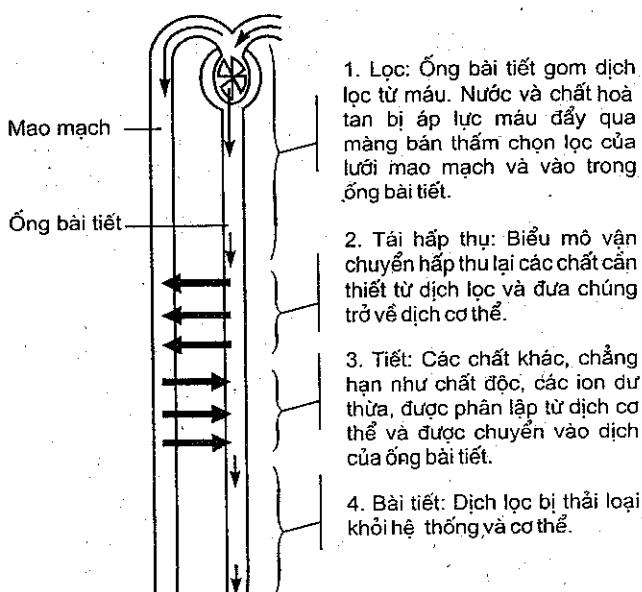
Vì trong dịch lọc còn chứa nhiều chất cần thiết cho nên chúng cần được tái hấp thu lại. Bằng cơ chế vận chuyển chủ động các chất như glucozo, một số axit amin, một số muối,... được đưa trở lại dịch cơ thể. Các chất không cần thiết, hoặc độc hại được giữ lại trong dịch lọc để tiếp tục xử lý.

c) Giai đoạn chế tiết

Các sản phẩm không cần thiết (một số muối, các chất độc) được tiếp tục hấp thu bằng cơ chế chủ động vào dịch lọc. Nước cũng được hấp thu hoặc tái hấp thu vào hoặc ra khỏi dịch lọc.

d) Giai đoạn bài tiết

Dịch lọc được gom vào các ống tiết và được bài xuất ra ngoài cơ thể.



Hình 9.1. Chức năng của hệ bài tiết. Sơ đồ hệ bài tiết động vật có xương sống



THƯ VIỆN
HUBT

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

2. Cấu tạo và hoạt động của hệ bài tiết

Tuy ở các động vật khác nhau, hệ bài tiết có cấu tạo khác nhau nhưng chúng đều dựa trên nguyên tắc tập hợp một mạng lưới ống phức tạp (được gọi là thận) với diện tích trao đổi chất lớn để có thể lọc và vận chuyển nước, các chất hoà tan và các sản phẩm dư thừa. Qua quá trình tiến hoá, người ta phân biệt 3 dạng thận:

a) Nguyên thận (*protonephridia*)

Giun dẹt có hệ bài tiết đơn giản gọi là nguyên thận. Nguyên thận gồm một mạng lưới ống kín một đầu (không có lỗ mở vào trong cơ thể). Các ống nhỏ được phân nhánh khắp cơ thể và mỗi một nhánh nhỏ nhất được tận cùng bằng một tế bào được gọi là *tế bào ngọn lửa*. Tế bào ngọn lửa chứa một túm lông hướng vào lòng ống. Túm lông này vận động giống như ngọn lửa. Sự chuyển động của túm lông làm cho nước và chất hoà tan trong dịch mô được lọc qua tế bào ngọn lửa để vào trong hệ thống ống. Khi dịch lọc (nước tiểu) đầy ống sẽ được thải qua lỗ thận. Nước tiểu mà giun dẹt nước ngọt tiết ra rất loãng, giúp tạo sự cân bằng thẩm thấu với nước của môi trường. Các ống này sẽ hấp thụ phần lớn chất hoà tan trước khi nước tiểu được bài xuất.

Hệ thống tế bào ngọn lửa của giun dẹt nước ngọt có chức năng chủ yếu là điều hoà thẩm thấu; phần lớn các chất dư thừa trong chuyển hoá được khuếch tán qua bề mặt cơ thể của con vật hoặc được bài xuất trong xoang tuần hoàn – tiêu hoá và được bài tiết qua miệng. Tuy nhiên, đối với một số giun dẹt ký sinh, cơ thể của chúng là đẳng trương so với môi trường thể dịch của vật chủ thì nguyên thận có chức năng chủ yếu là bài tiết các sản phẩm nitơ. Nguyên thận còn tìm thấy ở nhiều động vật khác như luân trùng, một số giun đốt, ấu trùng thân mềm và cá lưỡng tiêm.

b) Trung thận (*metanephridia*)

Khác với nguyên thận, trung thận là hệ thống ống bài tiết có lỗ mở vào dịch cơ thể để thu gom được nhiều dịch. Trung thận thường có ở đa số giun đốt, kể cả giun đất. Mỗi đốt của giun đều chứa một đôi trung thận gồm các ống nằm trực tiếp trong dịch thể xoang và được bao bởi lưới mao mạch. Mỗi trung thận có lỗ mở và lỗ được bao đầy lông, được gọi là miệng thận. Dịch cơ thể đi qua miệng thận vào trong hệ thống ống thận và được tích trữ trong bong đái và bài tiết ra ngoài qua lỗ thận. Trung thận của giun đất có hai chức năng là bài tiết và điều hoà thẩm thấu. Khi nước tiểu chuyển dịch theo lòng ống, đa số các chất hoà tan được tái hấp thu qua lớp biểu mô vận chuyển của ống thận trở lại máu trong mao mạch. Các sản phẩm dư thừa chứa nitơ được giữ lại trong ống thận và được bài tiết ra ngoài. Giun đất sống ở những nơi ẩm ướt thường thu nhận nước nhờ thẩm

thấu qua da. Trung thận có vai trò giữ cân bằng nước bằng cách bài tiết nước tiểu loãng.

c) Các ống thận Malpighi

Côn trùng và các loài chân khớp ở cạn khác có cơ quan bài tiết gọi là ống thận Malpighi có chức năng bài tiết các sản phẩm nitơ cũng như chức năng điều hoà thẩm thấu. Các ống Malpighi mở thông với ống tiêu hoá, còn đầu kia bịt kín và nằm trong huyết dịch của cơ thể. Nước mang theo các chất hoà tan vào lòng ống thận, qua thẩm thấu và được chuyển vào trực tràng. Tại trực tràng, đa số chất hoà tan được tái hấp thu trở về huyết dịch. Nước cũng được hấp thu lại và chỉ có các sản phẩm chứa nitơ ở dạng axit uric không hoà tan được bài tiết ra ngoài cùng phân. Cơ chế giữ nước hiệu quả của hệ bài tiết ở côn trùng là một trong những đặc điểm thích nghi quan trọng đối với đời sống trên cạn.

d) Thận ở động vật có xương sống

Thận của động vật có xương sống có hai chức năng là điều hoà thẩm thấu và bài tiết. Cũng giống hệ bài tiết của đa số động vật khác, thận của động vật có xương sống cũng được cấu tạo từ nhiều ống thận. Cá miếng tròn là động vật có dây sống nguyên thuỷ có thận phân đốt gồm các ống tiết có cấu tạo giống với tổ tiên phân đốt của động vật có xương sống. Tuy nhiên, thận của đa số động vật có xương sống là cơ quan chắc, không phân đốt, chứa nhiều ống thận sắp xếp có trật tự. Mạng lưới mao mạch chỉ liên kết với một phần của ống thận, còn các phần khác của ống có nhiệm vụ tạo nên nước tiểu để bài xuất ra khỏi cơ thể. Đối với các lớp có xương sống khác nhau, thận của chúng được tiến hoá thích nghi với môi trường sống.

3. Thận của động vật có vú

Hệ tiết niệu của động vật có vú gồm hai quả thận và các phần phụ khác. Hai quả thận nằm ở hai bên cột sống. Thận có hai chức năng: lọc máu tạo thành nước tiểu và điều hoà thể tích, áp suất thẩm thấu, độ pH của máu và dịch thể.

a) Cấu tạo của thận

Ta lấy ví dụ về thận của người để nghiên cứu cấu trúc thận của động vật có vú.

– Thận người có hình hạt đậu, dài khoảng 10cm và rộng khoảng 7cm. Chúng được bao phủ bởi một lớp mỏng và dính lỏng lẻo với thành lưng bằng mô liên kết.



THƯ VIỆN
HUBT

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

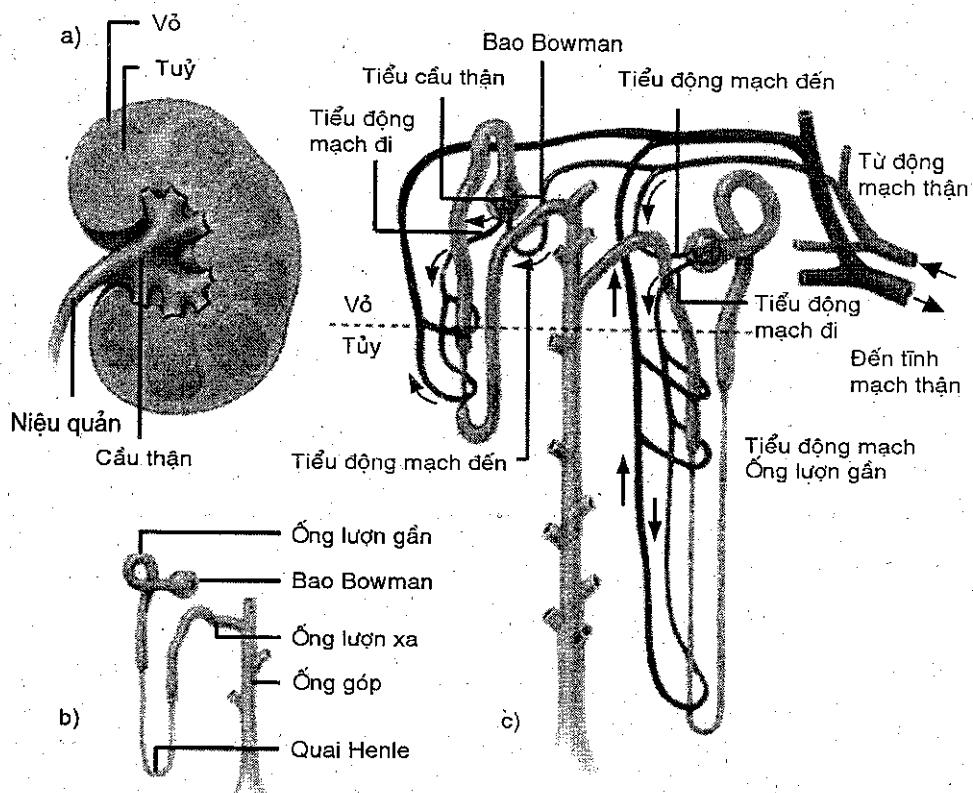
– Trên lát bô dọc thấy rõ hai vùng: lớp vỏ ở ngoài có màu đỏ sẫm và lớp tuỷ phía trong màu nhạt hơn và trong cùng là bể thận có màu trắng.

+ Bể thận là nơi chứa nước tiểu dồn về từ hàng ngàn ống góp thu gom nước tiểu, được hình thành từ hàng triệu ống sinh niệu hay nephron phân bố trong lớp vỏ và lớp tuỷ của thận (hình 9.2a).

+ Từ bể thận, nước tiểu chảy qua niệu quản vào bàng quang và cuối cùng được thải ra ngoài qua niệu đạo.

Một quả thận của người có ít nhất một triệu ống sinh niệu hay nephron với tổng chiều dài đạt tới 80km. Nhiều nephron đổ vào một ống góp chung (hình 9.2b). Nước tiểu từ thận chảy qua niệu quản vào bàng quang và cuối cùng được thải ra ngoài qua niệu đạo.

– Toàn bộ hệ thống ống dẫn nối với nhau từ ống sinh niệu cho tới khi ra bên ngoài được gọi là đường tiết niệu (hình 9.2).



Hình 9.2. Cấu trúc của thận người

- a) Cắt dọc quả thận trái; b) Cấu trúc của một nephron;
c) Mối liên hệ giữa mạch máu với nephron



b) Cấu trúc của nephron và sự tạo thành nước tiểu

Nephron (ống sinh niệu) là đơn vị chức năng của thận, là một cái ống phức tạp nằm trong vùng lớp vỏ và lớp tuỷ của thận. Nephron được bắt đầu từ *bao Bowman* có dạng hình chén bao lấy một mạng lưới mao mạch được gọi là *quản cầu* (glomerulus). Quá trình hình thành nước tiểu được bắt đầu từ quản cầu và bao Bowman. Tiếp bao Bowman là *ống lượn gần* có dạng cuộn khúc, tiếp theo là *quai Henle* gồm nhánh đi xuống và nhánh đi lên. Vùng thứ ba của nephron là *ống lượn xa* tiếp theo nhánh đi lên của quai Henle. Các ống lượn xa của nhiều nephron cùng đổ chung vào *ống gộp*. Các ống gộp tập trung nước tiểu vào vùng *bể thận*. Nephron giàu mạng mao mạch. Có hai loại mạng lưới mao mạch của nephron. Mạng thứ nhất tạo nên quản cầu là do các mao mạch đến từ động mạch thận. Các mao mạch cuộn thành quản cầu nằm trong bao Bowman, từ quản cầu các mao mạch đi ra phân nhánh tạo thành mạng lưới mao mạch thứ hai bao quanh ống lượn gần, quai Henle và ống lượn xa và cuối cùng tập trung về tĩnh mạch thận (hình 9.2c).

Quản cầu nhận máu dưới áp lực cao từ một nhánh của động mạch thận và dịch lỏng từ dòng máu bị đẩy vào bao Bowman nhờ quá trình gọi là lọc áp lực hay siêu lọc. Sở dĩ áp lực lọc cao là do: *thứ nhất*, động mạch thận phân nhánh trực tiếp từ động mạch chủ nên máu chảy đến thận với một áp lực khá cao; *thứ hai*, tiểu động mạch ly tâm rời mỗi quản cầu có thể co lại, do vậy nó trở nên hẹp hơn động mạch hướng tâm và tạo nên một cái “cổ chai” đối với dòng máu. Hiện tượng này tạo nên một áp lực cực đại ở bên trong quản cầu chứ không phải phía sau quản cầu.

Quá trình di chuyển của dịch lỏng vào trong lòng ống sinh niệu được trợ giúp bởi sự sắp xếp đặc biệt của các tế bào ở chỗ nối giữa tế bào biểu mô của bao Bowman và tế bào nội mô của mao mạch. Các tế bào nội mô của mao mạch có nhiều lỗ nhỏ li ti, cho phép máu chảy vào tiếp xúc trực tiếp với lớp màng đáy ở bên dưới. Lớp màng này là hàng rào chắn duy nhất giữa máu và khoang nephron, song các tế bào biểu mô, hay còn gọi là các tế bào có chân giả (podocytes) vẫn cho các chất siêu lọc đi qua. Màng đáy hoạt động như một hàng rào chắn chọn lọc, chỉ cho nước và các chất hòa tan có khối lượng phân tử dưới 68.000 Dalton đi qua. Do đó, tất cả các thành phần của huyết tương đều có thể đi qua màng đáy trừ các phân tử protein và tạo thành một thứ dịch gọi là *dịch lọc quản cầu* (bảng 9).



THƯ VIỆN
HUBT

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

Bảng 9. Lượng nước và các chất hoà tan trong huyết tương so với trong dịch lọc quản cầu và nước tiểu trong vòng 24 giờ

Các chất	Lượng trong 180 lít huyết tương	Lượng trong dịch lọc quản cầu/ngày	Lượng tái hấp thu/ngày	Lượng trong nước tiểu/ngày
Nước (lít)	180	180	178 – 179	1 – 2
Các chất hoà tan (gam)				
Các protein	7000 – 9000	10 – 20	10 – 20	0
Natri (Na^+)	540	540	537	3
Clo (Cl^-)	630	630	625	5
Bicacbonat (HCO_3^-)	300	300	299,7	0,3
Glucоз	180	180	180	0
Urê	53	53	28	25
Kali (K^+)	28	28	24	4
Axit uric	8,5	8,5	7,7	0,8
Creatin	1,4	1,4	0	0

Bảng 9 cho thấy nước và nhiều chất hoà tan trong dịch lọc quản cầu được tái hấp thu trở lại vào huyết tương của máu. Khoảng 1% lượng nước huyết tương bị thải qua nước tiểu cùng các chất dư thừa và độc hại.

Sự hình thành và bài tiết nước tiểu được thực hiện bởi ba quá trình: (1) lọc qua quản cầu, (2) tái hấp thu từ ống thận và (3) bài tiết qua ống:

Sự lọc qua quản cầu:

Máu khi chảy qua quản cầu sẽ được lọc qua thành mao mạch vào bao Bowman. Thành mao mạch gồm rất nhiều lỗ do đó làm tăng cao sức thẩm thấu lên hàng 100 lần. Một lượng dịch lỏng của máu trong đó có chứa H_2O , urê, các ion, các chất dinh dưỡng và cả các protein phân tử bé thẩm qua thành mao mạch quản cầu vào bao Bowman. Các tế bào máu, các protein lớn không qua được thành mao mạch sẽ được giữ lại trong máu. Dịch lọc qua quản cầu được gọi là dịch lọc quản cầu (glomerular filtrat). Trong hai quả thận, cứ một phút đã lọc tới 125ml dịch lọc và nếu cơ thể bài tiết ra ngoài dịch lọc quản cầu thì có thể sẽ lâm vào tình trạng mất nước và chết đói, vì trong dịch lọc chứa nhiều H_2O và các chất dinh dưỡng cần thiết.

Sự lọc qua quản cầu không đòi hỏi tế bào thận phải tiêu phí năng lượng vì sự lọc diễn ra do áp suất máu trong quản cầu luôn luôn cao hơn so với dịch lọc. Trường hợp nếu có sự thay đổi trong áp suất máu quản cầu



làm ảnh hưởng đến sự lọc, các tế bào thận sẽ tiết chất hoà học làm thay đổi độ lớn của mao mạch quản cầu, qua đó điều hoà lượng máu và áp suất lọc cần thiết ổn định.

Sự tái hấp thu H_2O các chất dinh dưỡng và các ion qua ống:

Khi dịch lọc quản cầu vận chuyển qua các phần của ống thì có đến 99% các chất được tái hấp thu từ dịch lọc vào máu của mạng lưới mao mạch bao quanh ống. Kết quả là nước, các chất dinh dưỡng và các ion được hấp thu lại vào máu và nước tiểu được hình thành. Sự tái hấp thu xảy ra ở cả ba vùng ống và cả ở phần ống福音, tuy nhiên tái hấp thu nhiều nhất là đoạn ống lượn gần. H_2O được tái hấp thu do thẩm thấu, urê được tái hấp thu theo khuếch tán. Các chất dinh dưỡng như glucozơ, các axit amin được tái hấp thu nhờ hoạt tải. Các ion được tái hấp thu theo khuếch tán hoặc hoạt tải. Các tế bào biểu mô lót ống thận có cấu tạo thích nghi cho sự tái hấp thu như có các vi mao để tăng cường bề mặt hấp thu, giàu ty thể để cung cấp ATP cho hoạt tải.

Sự bài tiết qua ống:

- Nhiều chất hoà học có trong máu không đi vào dịch lọc quản cầu, mà lại được bài xuất từ máu vào các phần ống qua hệ mạng lưới mao mạch bao quanh ống. Đó là các chất độc, chất lạ và cả các ion và chất quá thừa thãi cần được bài xuất ra ngoài. Các chất này được đưa vào dòng nước tiểu do dịch lọc tạo nên để bài tiết ra ngoài.

- Khi máu và dịch thể bị pha loãng (khi ta uống quá nhiều nước) thì sự tái hấp thu ion diễn ra mạnh hơn, tái hấp thu nước ít hơn và nước tiểu sẽ loãng hơn. Trái lại, khi máu và dịch thể đặc quá (khi mất nước, uống ít nước) thì tái hấp thu nước diễn ra mạnh hơn, còn tái hấp thu ion diễn ra yếu hơn, do đó nước tiểu đặc hơn. Như vậy tái hấp thu nước và các ion là phương thức tham gia điều hoà lượng nước và muối của dịch thể.

- Sự tái hấp thu nước và muối từ phần ống được kiểm soát bởi hai hormon *aldosterol* và hormon *chống bài niệu* (antiidiuretic hormon – ADH).

+ Aldosterol là hormon do lớp vỏ tuyến thận tiết ra, khi chúng có mặt trong máu, tất cả các ion natri được tái hấp thu từ dịch lọc vào lại máu. Khi trong máu không có aldosterol, một số natri được giữ lại và bài tiết theo nước tiểu. Nồng độ natri thấp trong máu là nguyên nhân làm cho tuyến thận tiết aldosterol vào máu.

+ Hormon chống bài niệu có tác dụng tăng cường tái hấp thu nước từ phần ống xa và ống福音. Hormon này do tuyến yên tiết ra và được kiểm soát bởi dưới đồi (hypothalamus), và chúng có vai trò điều hoà hàm lượng nước trong máu. Nếu lượng nước trong máu quá ít, hormon được tiết ra,



THƯ VIỆN
HUBT

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

nước được tái hấp thu mạnh hơn và khi đó nước tiểu thải ra rất đặc và ít. Nếu máu quá nhiều nước, hormon không được tiết ra, nước tái hấp thu ít hơn, khi đó nước tiểu nhiều và loãng. Rượu ức chế sự tiết hormon chống bài niệu, còn cà phê lại ức chế tác động của hormon chống bài niệu và tăng tái hấp thu natri, như vậy cả rượu và cà phê đều gây ra hiện tượng bài xuất nước tiểu loãng, ngăn ngừa hiện tượng tích nhiều nước thừa gây phù thũng cơ thể, gây nguy hiểm cho người có bệnh tim, huyết áp cao,...

Sự bài tiết nước tiểu:

– Nước tiểu từ bể thận sẽ đi theo hai niệu quản đổ vào tích trữ tại bàng quang và được bài xuất ra ngoài qua niệu đạo. Khi bàng quang (hay bọng đái) tích luỹ khoảng 250ml nước tiểu sẽ gây kích thích lên các thụ quan cảm giác định vị trong thành bàng quang. Các xung động sẽ được truyền về tuỷ sống và não bộ thông qua hệ điều chỉnh thần kinh thực vật, các cơ trơn thành bàng quang co rút tự động làm tăng áp suất, tự động bài xuất nước tiểu ra khỏi bàng quang. Đó là phản xạ đi tiểu một cách tự động không theo ý muốn.

Tuy nhiên não bộ có khả năng điều khiển theo ý muốn phản xạ đi tiểu thông qua hệ cơ thắt của niệu đạo. Sự “nhịn đái” là quá trình học tập từ tuổi sơ sinh cho đến 3 tuổi. Hiện tượng “đái dầm” phổ biến ở trẻ em và người già là do thiếu kiểm soát phản xạ đi tiểu tự động của não.

c) *Thận tham gia chức năng cân bằng nội môi (homeostatic function)*

Ngoài chức năng tạo nước tiểu và bài tiết nước tiểu, thận còn có vai trò quan trọng trong việc duy trì cân bằng nội môi.

– Thận duy trì cân bằng nước tiểu và huyết áp:

Thông qua phương thức tái hấp thu nước và các ion qua ống thận và hệ thống hormon aldosterol và ADH cũng như renin và angiotensin II có trong máu (xem phần trên), thận đóng vai trò duy trì cân bằng nước trong máu và dịch thể và duy trì huyết áp bình thường.

Renin là enzym, do các tế bào định vị cạnh ống lượn xa và mao mạch vào quản cầu tiết vào máu. Renin làm hoạt hoá hormon angiotensin II trong máu, đến lượt mình angiotensin II kích thích tuyến trên thận chế tiết aldosterol vào máu.

– Thận điều hoà nồng độ các chất điện ly và độ pH:

+ Các chất điện ly (electrolytes), đó là các ion có trong tế bào cũng như trong dịch mô và máu. Trong dịch mê (ngoài tế bào) thì nhiều các ion Na^+ , Cl^- , HCO_3^- ; trong lúc đó, trong tế bào lại nhiều các ion K^+ , Mg^{2+} , H_2PO_4^- và nhiều protein tích điện âm. Nồng độ và sự phân bố của các ion trong và ngoài tế bào tạo nên điện thế màng có tầm quan trọng trong hoạt động



THỦY VIỆN
HUST

sống của tế bào, đặc biệt là đối với tế bào cơ tim và nơron. Các ion Na^+ và K^+ có thể thiếu khi tiết nhiều mồ hôi, khi nôn mửa, tiêu chảy,... và thường gây mệt mỏi, chuột rút, buồn nôn và đau tim.

+ Bằng phương thức tái hấp thu các ion qua ống thận, thận tham gia trực tiếp điều chỉnh nồng độ các ion, đặc biệt là Na^+ và K^+ trong máu và dịch mô thông qua sự kiểm soát của hormon aldosterol.

+ Thận tham gia duy trì độ pH ổn định ở mức 7,35 – 7,45 cho máu và các dịch mô bằng cách bài xuất H^+ và NH_4^+ qua nước tiểu. Trong nước tiểu có hệ đậm phosphat ngăn ngừa sự axit hoá có thể gây hại cho thận vì dịch lọc chứa các ion H^+ cao hơn 1000 lần so với máu. Hệ đậm (H_2PO_4^-) trong nước tiểu sẽ phản ứng với các ion H^+ làm trung hoà nước tiểu, không còn gây độc hại cho mô thận.

d) *Thận tham gia điều hòa tạo hồng cầu và vitamin D*

Thận tiết ra enzym có tác dụng hoạt hoá hormon erythropoietin. Erythropoietin kích thích sản sinh tế bào hồng cầu trong tuỷ xương. Ngoài ra thận cùng với da và gan đã chuyển hoá cholesterol thành vitamin D ở dạng hoạt hoá.

III– BỆNH VÀ SAI LỆCH Ở HỆ TIẾT NIÊU

Thận và bàng quang là hai cơ quan thường bị sai lệch và bệnh. Triệu chứng thường thấy là đi tiểu đau, tiểu tiện bất thường, đái "dắt", đái dầm, đái ra máu. Khi cả hai thận đều bị viêm nhiễm sẽ rất nguy hiểm. Phép phân tích hoá học và hiển vi nước tiểu là phương pháp chẩn đoán hữu hiệu các bệnh và sai lệch về hệ tiết niệu.

1. Sỏi thận

Sỏi thận là trầm tích của oxalat, axit uric, phosphat canxi trong vùng bể thận càng ngày càng rắn và to dần. Khi sỏi rơi vào niệu quản, hoặc niệu đạo gây rát, chảy máu và rất đau. Sỏi thận phổ biến trong cư dân vùng nhiệt đới, nơi đây da tiết nhiều mồ hôi do đó phải tăng tái hấp thu nước làm cho nước tiểu trong bể thận quá đặc. Những người ít vận động, hay nằm và ngồi một chỗ càng dễ bị sỏi thận. Chữa trị sỏi thận đầu tiên phải tăng cường uống nước, kết hợp siêu âm để tán sỏi nát ra và được bài xuất theo nước tiểu.

2. Viêm quản cầu thận

Các phần của hệ tiết niệu đều có thể bị viêm do nhiễm khuẩn, do dị



ứng hoặc ngộ độc. Nguy hiểm nhất là viêm quản cầu (glomerulonephritis) do nhiễm khuẩn. Các quản cầu bị tác động của chất độc do vi khuẩn tiết ra sẽ bị viêm và trở nên dễ bị thủng thấu và để cho cả protein lớn, tế bào hồng cầu vào dịch lọc nước tiểu. Viêm quản cầu sẽ được chữa trị khi nguồn nhiễm khuẩn bị triệt tiêu, nhưng khi viêm trở thành mãn tính được gọi là bệnh Bright sẽ gây nhiều hậu quả xấu.

3. Viêm ống tiết niệu

Bàng quang, niệu quản và niệu đạo đều có thể bị viêm và thường xảy ra, đặc biệt là đối với đàn bà, vì ở đàn bà niệu đạo thường ngắn nên vi khuẩn, nấm men dễ dàng xâm nhập bàng quang gây viêm. Vào tuổi 30, có trên 20% đàn bà bị viêm ống tiết niệu, vì vậy các bà cần phải thường xuyên tắm rửa, uống nhiều nước và tăng cường tiêu tiện để chống viêm.

4. Suy thận (renal failure)

Khi sự lọc quản cầu bị trực trặc, hoặc bị thoái hoá kèm theo giảm lượng nước bài xuất là bị suy thận. Suy thận cấp tính xảy ra khi bị sỏi thận, hoặc các bệnh ở quản cầu, nhưng cũng có xảy ra sau khi bị mất máu hoặc do bệnh tim. Suy thận mãn tính phát triển chậm hơn và kéo theo viêm quản cầu lâu dài. Khi có trên 90% số ống thận bị phù axit hoá, urê, kali trong máu cao, số lượng hồng cầu giảm vì giảm erythropoietin. Bệnh nhân bị suy thận mãn tính được chữa trị bằng *máy thẩm phân huyết* (hemodialysis), hoặc ghép thận. Phương pháp thẩm phân huyết bằng một máy được gọi là máy thận nhân tạo là phương pháp lọc máu, tức là tách khỏi máu các chất thải độc hại.

5. Ung thư bàng quang

Ung thư bàng quang là loại ung thư hay gặp, đứng thứ tư đối với đòn ông và thứ chín đối với đàn bà. Đi đại nhiều lần và đại ra máu là triệu chứng ung thư bàng quang. Dùng phương pháp nội soi có thể phát hiện khối u trong bàng quang. Những người nghiện thuốc lá có tần số bị ung thư bàng quang gấp hai lần người thường. Liệu pháp cắt bỏ, hoá chất và chiếu xạ là các liệu pháp tốt nếu được kết hợp với chẩn đoán sớm.

6. Biến đổi của hệ tiết niệu theo tuổi

Khi mới sinh hai thận em bé chỉ nặng khoảng 40 – 50g. Thận lớn rất nhanh, sau 6 tháng tăng gấp đôi và sau 1 năm tăng gấp 3 lần. Đến tuổi



30, thận đạt khối lượng tối đa đạt chừng 270g một quả thận. Ở trẻ em, khối lượng dịch lọc chỉ đạt 60ml/phút, bằng 1/2 so với người lớn.

Đến tuổi trung niên, khối lượng thận giảm dần và đến tuổi 90 giảm đến 30% khối lượng thận, 50% số lượng quản cầu thận và kéo theo giảm khối lượng nước tiểu được lọc. Có đến 65% người già trên 60 tuổi thường hay đi đái đêm và nhiều người bị đái dầm, nhất là đối với các bà lão.

CÂU HỎI ÔN TẬP

1. Trình bày các giai đoạn của quá trình bài tiết.
2. Thận có những chức năng gì?
3. Vẽ sơ đồ nephron và nguyên tắc lọc nước tiểu.
4. So sánh sai khác nước tiểu với huyết tương.



CẢM ỨNG Ở ĐỘNG VẬT

Động vật cũng như thực vật có khả năng cảm nhận và đáp ứng lại các kích thích của môi trường bên trong và bên ngoài cơ thể, đảm bảo cho cơ thể động vật tồn tại và phát triển. Tuy nhiên, cảm ứng ở thực vật thường diễn ra chậm và biểu hiện bằng các cử động dinh dưỡng hoặc sinh trưởng; còn cảm ứng ở động vật cũng là sự phản ứng lại những tác động của môi trường để tồn tại và phát triển, nhưng phản ứng diễn ra nhanh hơn nhờ hoạt động của hệ cơ xương và hệ cảm giác thần kinh. Để đáp ứng lại các tác động của môi trường, động vật đa bào thường phân hoá các hệ cơ quan sau đây:

- Hệ cơ quan thụ cảm có chức năng tiếp nhận kích thích.
- Hệ cơ quan phân tích và tổng hợp thông tin.
- Hệ thần kinh có chức năng quyết định hình thức và mức độ phản ứng.
- Hệ cơ và tuyến tiết có chức năng thực hiện phản ứng để đáp ứng lại các kích thích.

Như vậy để cảm ứng, động vật có hệ cơ quan thụ cảm, hệ thần kinh, hệ cơ (hoặc tuyến). Trong đó, hệ thần kinh đóng vai trò chủ đạo. Mức độ tiến hoá của hệ thần kinh quyết định khả năng cảm ứng ở động vật.

Chương 10

CẢM ỨNG VẬN ĐỘNG. HỆ XƯƠNG – CƠ

Đa số động vật đáp ứng lại kích thích của môi trường một cách chủ động bằng sự chuyển động. Ví dụ, con rắn có thể bò trên cát nhờ sự chuyển động nhịp nhàng của hệ cơ thân, con người đi và chạy nhờ sự co cơ của thân và tứ chi. Nói chung, đa số động vật không xương sống và có xương sống đều chuyển động bằng co cơ. Ví dụ, một con muỗi bay là do sự co rút của hệ cơ bay, một con giun đất chuyển động được trong đất là do sự chuyển động của cơ thân thể của chúng. Sự chuyển động của động vật chủ yếu là nhờ hệ cơ và hệ xương.



THƯ VIỆN
HUBT

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

I- HỆ XƯƠNG

Sự vận động của động vật được thực hiện thông qua lực của các cơ tác động lên hệ xương. Đối với giới động vật, có ba hệ xương: hệ xương thuỷ tinh, hệ xương ngoài và hệ xương trong.

1. Hệ xương thuỷ tinh

Hệ xương thuỷ tinh thường thấy ở các động vật không xương sống thân mềm, chẳng hạn như giun đất và súsa. Trong trường hợp này, xoang chứa dịch được bao quanh bởi những sợi cơ tạo ra áp lực của chất dịch khi cơ co. Ví dụ, đối với giun đất, sự co cơ vòng bắt đầu ở phía trước và ép cơ thể để áp suất chất dịch đẩy con giun về phía trước. Sự co cơ dọc sẽ đảm nhiệm việc đẩy phần còn lại của cơ thể.

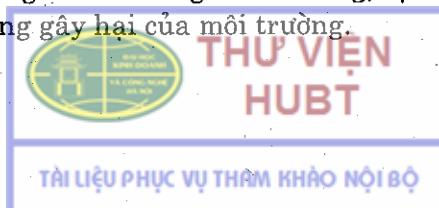
2. Hệ xương ngoài

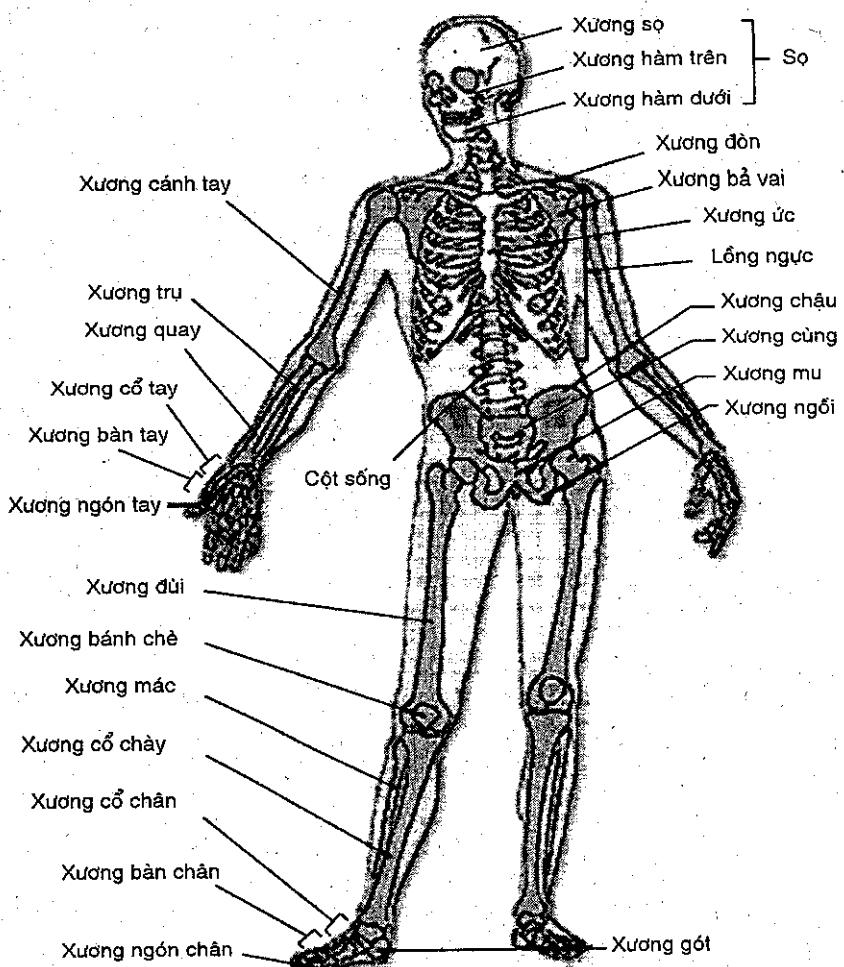
Hệ xương ngoài bao quanh cơ thể như một vỏ bao ngoài cơ thể của đa số động vật. Động vật chân khớp, như giáp xác và côn trùng, có hệ xương ngoài cấu tạo từ *kitin* (là một loại polysaccharit). Động vật với bộ xương ngoài không thể có kích thước lớn vì nếu thế thì bộ xương ngoài sẽ phải dày hơn và nặng hơn, để cơ thể động vật không bị xẹp xuống khi nó lớn lên. Nếu côn trùng có kích thước bằng con người thì bộ xương ngoài của chúng phải rất dày và rất nặng. Điều này khiến chúng khó vận động được.

Đối với một số giáp xác ví dụ như tôm hùm, bộ xương ngoài được thấm thêm muối canxi và trở nên cứng chắc hơn. Đối với một số chân khớp có bộ xương ngoài thường có hiện tượng lột xác tạo điều kiện cho sự sinh trưởng và sau mỗi lần lột xác thì bộ xương được tái tạo lại.

3. Hệ xương trong

Hệ xương trong thường có ở động vật có xương sống và động vật da gai, là nơi bám của các cơ vận động. Động vật da gai có bộ xương trong gồm những tấm xương cứng dưới da. Tấm xương cấu tạo từ các tinh thể cacbonat magiê và cacbonat canxi, và được bao bởi các sợi protein. Đối với sao biển, các tấm xương này liên kết với nhau một cách lỏng lẻo, nên sao biển có thể thay đổi các cánh tay của nó. Động vật có xương sống có bộ xương bằng sun hoặc xương, gồm nhiều xương đơn lẻ được khớp với nhau một cách linh hoạt, tạo thuận lợi cho sự vận động (hình 10.1). Hơn nữa, khác với hệ xương kitin, hệ xương của động vật có xương sống được cấu tạo từ tế bào và mô sống có khả năng sinh trưởng, tự sửa chữa và tái sinh, đáp ứng với các tác động gây hại của môi trường.



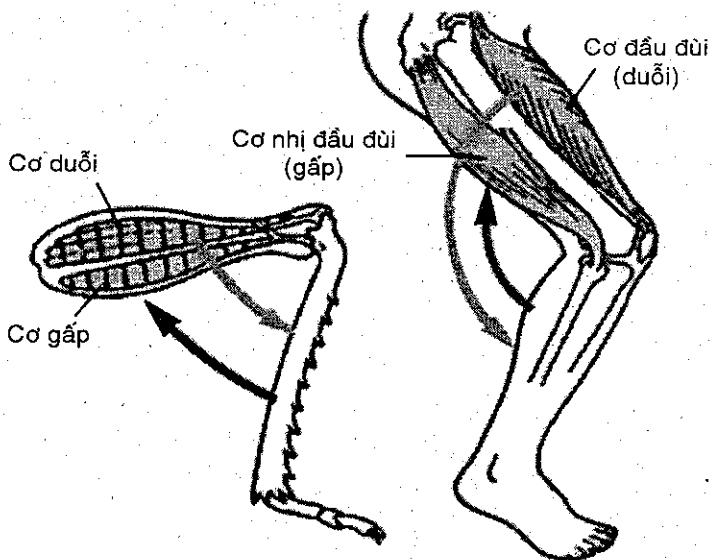


Hình 10.1. Bộ xương trong của người. Các xương và khớp nối

II– HỆ CƠ

Ở mức độ tế bào, tất cả cử động của động vật đều dựa trên một trong hai hệ thống co rút và đều tiêu thụ năng lượng để chuyển động các sợi protein. Hai hệ thống chuyển động tế bào là chuyển động của *vi ống* và chuyển động của *vi sợi*. *Vi ống* là cơ sở chuyển động của lông và roi, còn *vi sợi* là cơ sở chuyển động amip cũng như chuyển động co cơ. Hoạt động của cơ là luôn luôn co rút và cơ chỉ có thể giãn ra một cách thụ động. Như vậy, khả năng chuyển động của một phần cơ thể theo hướng đối lập đòi hỏi cơ phải được nối liền với xương theo từng cặp đối

lập, trong đó mỗi thành viên của cặp hoạt động đối lập với thành viên kia. Ví dụ, khi ta gấp và duỗi cẳng chân có sự hoạt động đối lập của cơ nhị đầu đùi và cơ tứ đầu đùi nằm ở hai phía của xương đùi, điểm khớp nối của đầu gối hoạt động giống như điểm tựa của đòn bẩy. Con châu chấu khi gấp và duỗi càng phải sử dụng cơ gấp và cơ duỗi ở hai phía đối lập nhau (hình 10.2).



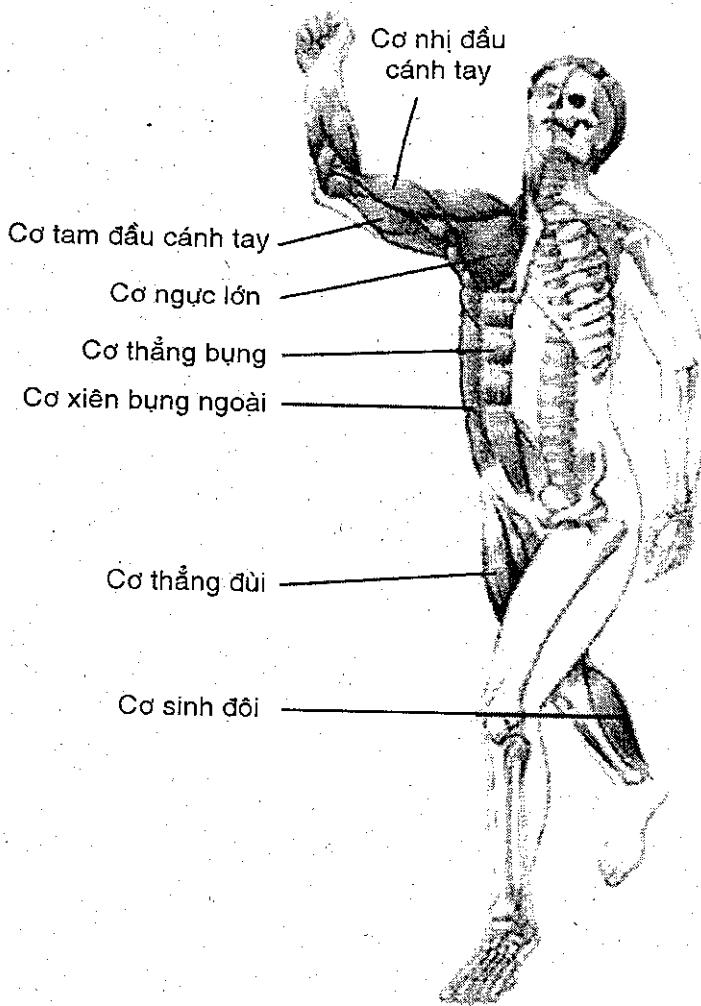
Hình 10.2. Hoạt động của cặp cơ đối lập
(cơ gấp và cơ duỗi) ở châu chấu và ở người

Để hiểu được hoạt động của cơ, chúng ta nghiên cứu cấu trúc và cơ chế co cơ của cơ xương ở động vật có xương sống.

1. Cơ xương ở động vật có xương sống

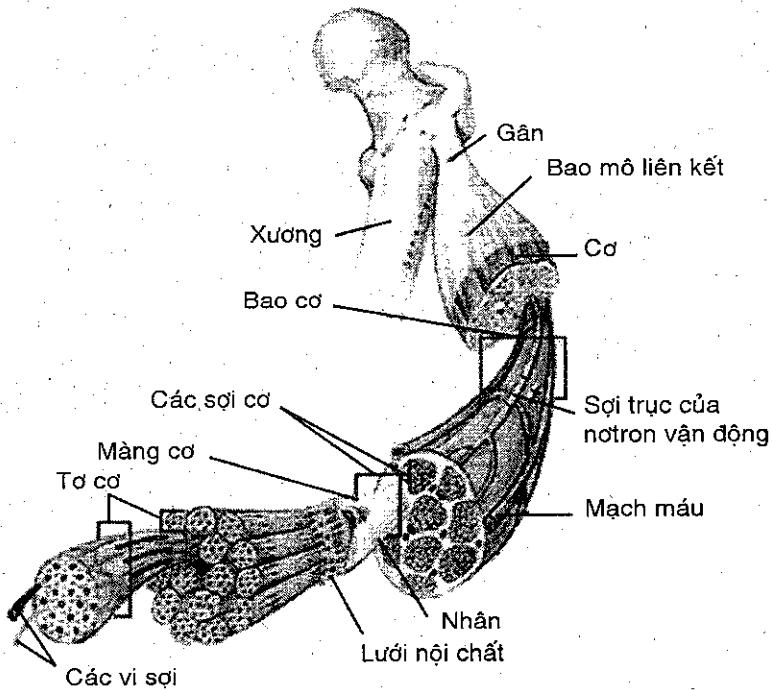
a) Cấu trúc của cơ xương

– Cơ xương của động vật có xương sống còn được gọi là cơ vân, bám vào xương và chịu trách nhiệm cho cử động của xương, có cấu tạo từ hệ thống gồm những đơn vị cấu tạo sợi có kích thước nhỏ dần. Cơ của động vật có xương sống bao gồm một bó những sợi cơ dài chạy song song với chiều dài của cơ. Mỗi *sợi cơ* là một hợp bào có nhiều nhân, cho thấy nó được cấu tạo từ sự kết hợp của nhiều tế bào phôi. Một sợi cơ đến lượt mình lại gồm nhiều sợi rất bé được gọi là *tơ cơ* (myofibril) được sắp xếp dọc sợi cơ (hình 10.3).



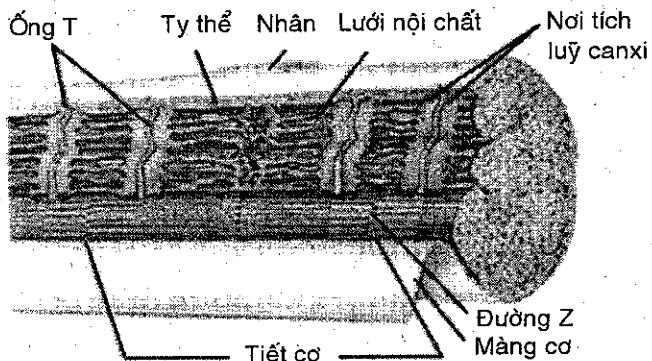
Hình 10.3. Cấu trúc của cơ vân ở động vật có xương sống

– Tơ cơ đến lượt nó lại được cấu tạo từ hai loại *vi sợi* (myofilament): một loại *vi sợi mảnh* và một loại *vi sợi dày*. Loại vi sợi mảnh có đường kính khoảng 5 – 7nm là gồm *vi sợi actin* liên kết với *sợi protein tropomiozin* cuộn xoắn quanh nhau. *Vi sợi dày* có kích thước lớn hơn (khoảng 10nm) là *vi sợi miozin*. Trong tơ cơ, các *vi sợi actin* và *vi sợi miozin* xếp xen kẽ nhau tạo cho *sợi cơ xương* có tính đặc thù là *cấu tạo vân ngang nhạt* (tạo nên *dĩa I*) và *vân ngang đậm* (tạo nên *dĩa A*) xen kẽ nhau, do đó *cơ xương* thường được gọi là *cơ vân* (hình 10.4).



Hình 10.4. Cấu trúc siêu hiển vi của tiết cơ cơ vận

Về thực chất, đĩa I chỉ gồm các vi sợi mảnh (actin), còn đĩa A gồm vi sợi dày (miozin) và cả vi sợi mảnh (actin). Mỗi đơn vị lặp lại gồm một đĩa A và hai nửa đĩa I được gọi là một tiết cơ (sarcomere), hay là một đơn vị cơ cơ bản của cơ. Các ranh giới của một tiết cơ, được gọi là các đường Z, là đường nối các vi sợi mảnh của đĩa I với nhau và tạo thành các vạch quan sát thấy dưới kính hiển vi. Trong đĩa A, vùng chỉ gồm các vi sợi dày được gọi là giải H (hình 10.5). Sự sắp xếp các sợi dày và mảnh như vậy chính là cơ sở để giải thích sự co cơ.

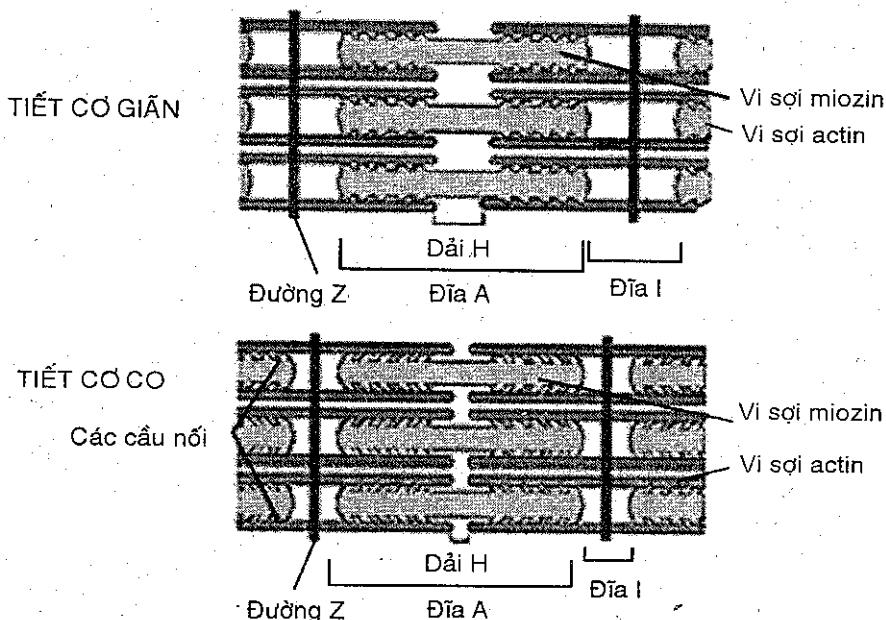


Hình 10.5. Cấu trúc siêu hiển vi của tiết cơ cơ vận

b) Hoạt động của cơ. Cơ chế co cơ

– Mô hình sợi trượt của hiện tượng co cơ:

Theo mô hình này, cả vi sợi mảnh và vi sợi dày đều không thay đổi về chiều dài khi các tiết cơ co ngắn lại, mà các vi sợi sẽ trượt lên nhau theo chiều dọc các sợi, làm tăng sự xen kẽ giữa các vi sợi. Kết quả là vùng chỉ có vi sợi mảnh (đĩa I) và vùng chỉ có sợi dày (dải H) co lại (hình 10.6).



Hình 10.6. Cấu trúc siêu hiển vi của tiết cơ giãn và tiết cơ co

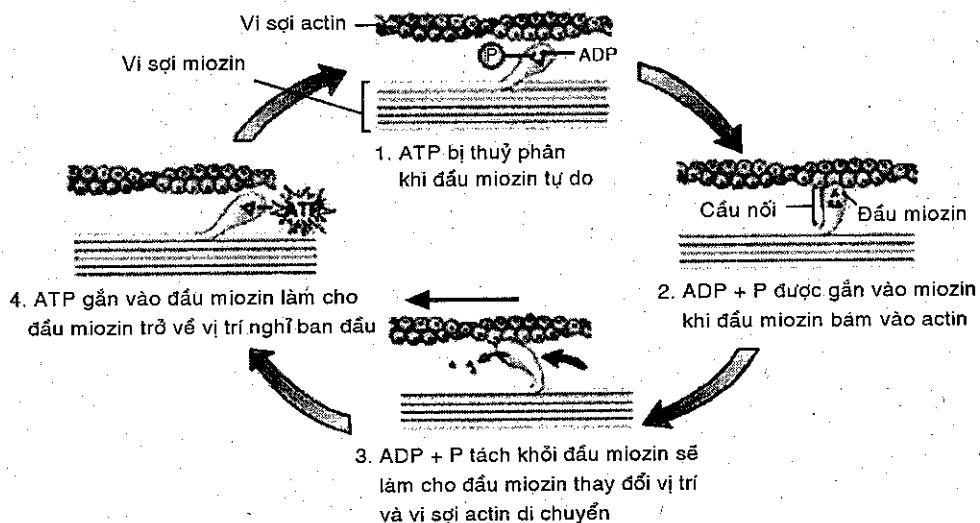
– Cơ chế phân tử của co cơ:

Sự trượt của các vi sợi dựa trên sự tương tác giữa các phân tử actin và miozin – những phân tử cấu tạo nên các vi sợi mảnh và các vi sợi dày. Mỗi phân tử miozin gồm một phần “đuôi” dài và một phần “đầu” tròn vươn ra ngoài. Phần đuôi bám vào các đuôi của những phân tử miozin khác tạo thành vi sợi dày. Phần đầu là vị trí trung tâm của các phản ứng sinh năng lượng cho các quá trình co cơ, bởi vì phần đầu có hoạt tính enzym ATPaza có khả năng gắn với ATP và thuỷ phân ATP thành ADP và gốc phosphat. Sự thuỷ phân ATP sẽ từng bước làm cho miozin liên kết với actin tạo thành phức hệ *actomiozin*, hình thành cầu ngang và kéo vi sợi mảnh về trung tâm của tiết cơ. Cầu ngang này bị phá vỡ khi một phân tử ATP mới bám vào đầu tự do khác sẽ thuỷ phân một phân tử ATP mới và bám vào một vị trí bám mới trên phân tử actin khác.



THƯ VIỆN
HUBT

tiếp theo trên vi sợi mảnh (hình 10.7). Mỗi một trong khoảng 350 đầu của vi sợi dày hình thành và tái hình thành khoảng 5 cầu nối trong một giây, kết quả làm cho các vi sợi chuyển động trượt lên nhau.



Hình 10.7. Mối tương tác giữa actin và miozin trong co cơ

– Năng lượng co cơ:

Một sợi cơ điển hình ở trạng thái nghỉ chỉ chứa đủ lượng ATP cho một số lần co cơ. Năng lượng cần cho quá trình co cơ lặp lại nhiều lần được dự trữ trong hai thành phần khác: creatin phosphat và glicogen. Creatin phosphat có thể nhanh chóng tạo ra ATP bằng cách chuyển nhóm phosphat cho phân tử ADP. Phần dự trữ creatin phosphat còn lại đủ để duy trì co cơ khoảng 15 giây. Glicogen bị chuyển hóa thành glucozơ, glucozơ được sử dụng để tổng hợp ATP thông qua con đường đường phân hoặc hô hấp hiếu khí. Sử dụng glucozơ từ nguồn glicogen dự trữ của sợi cơ, con đường đường phân có thể duy trì co cơ trong khoảng 1 phút, còn hô hấp hiếu khí có thể duy trì co cơ trong khoảng gần một giờ đồng hồ.

– Vai trò của ion Ca^{2+} và các protein điều hoà:

Một sợi cơ co khi bị kích thích bởi một nơron vận động. Khi sợi cơ ở trạng thái nghỉ, các vị trí gắn miozin trên vi sợi mảnh bị che khuất bởi các protein điều hoà gọi là *tropomiozin*. Để sợi cơ co được thì những vị trí gắn miozin của vi sợi mảnh phải được giải phóng khỏi tropomiozin, mà điều đó chỉ xảy ra khi các ion Ca^{2+} bám vào một tập hợp gồm những protein điều hoà khác, gọi là phức hợp *troponin*, là phức hệ điều khiển sự chuyển dịch

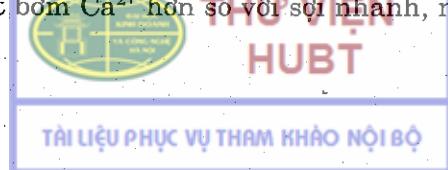
vị trí của tropomiozin trên sợi mảnh. Khi ion Ca^{2+} bám vào phức hợp troponin thì sẽ làm cho phức hợp tropomiozin – troponin thay đổi, để lộ ra các vị trí gắn miozin trên vi sợi mảnh. Khi trong bào tương có ion Ca^{2+} , các vi sợi dày và mảnh sẽ trượt lên nhau và sợi cơ sẽ co. Khi nồng độ ion Ca^{2+} giảm thì các vị trí bám miozin của actin sẽ bị tropomiozin chiếm chỗ và che khuất, khiến cho sự co cơ ngừng lại.

– Kích thích dẫn đến co cơ ở cơ xương là một điện thế hoạt động của nơron vận động truyền từ nơron này đến sợi cơ qua khe xinap giữa nơron vận động và sợi cơ. Màng cuối xinap của nơron vận động giải phóng ra các phân tử trung gian thần kinh axetylcolin, làm khử cực sợi cơ và khiến cho tế bào cơ sinh ra một điện thế hoạt động. Điện thế hoạt động này truyền sâu vào bên trong sợi cơ, dọc theo những chỗ gấp của màng sinh chất, gọi là hệ thống ống T. Các ống T liên kết chặt chẽ với lưới nội chất của sợi cơ. Khi sợi cơ ở trạng thái nghỉ thì màng của lưới nội chất bơm Ca^{2+} từ bào tương vào trong lưới nội chất để tích luỹ Ca^{2+} . Khi sợi cơ tạo ra một điện thế hoạt động, các kênh Ca^{2+} của màng lưới nội chất được mở ra và bơm Ca^{2+} vào bào tương. Các ion Ca^{2+} liên kết với phức hợp troponin dẫn đến làm co sợi cơ. Sự co cơ ngừng lại khi mạng lưới nội chất bơm Ca^{2+} ra khỏi bào tương, và tropomiozin che khuất vị trí bám miozin của vi sợi mảnh.

– Một số bệnh gây nên bại liệt là sự truyền kích thích của nơron vận động đến các sợi cơ xương bị ngăn cản. Chất độc tiết ra bởi vi khuẩn *Clostridium botulinum* thường có trong thức ăn nhiễm trùng gây nên bại liệt cơ do ức chế quá trình giải phóng axetylcolin từ nơron vận động. Người ta thường sử dụng chất độc đó để tiêm vào cơ mặt để loại bỏ vết nhăn ở mặt trong “liệu pháp Botox”. Bệnh nhược cơ nặng (Myasthenia gravis) là một bệnh tự miễn dịch, trong đó cơ thể người bệnh sinh ra các kháng thể chống lại thụ quan của axetylcolin nằm trên màng sợi cơ. Số lượng thụ quan giảm đi và sự dẫn truyền qua xinap từ nơron vận động tới các sợi cơ kém hiệu quả hơn.

c) Các dạng sợi cơ vân

Tất cả các sợi cơ vân đều co rút khi bị kích thích bởi điện thế hoạt động của nơron vận động, nhưng tốc độ co rút khác nhau tùy dạng sợi cơ. Sự khác biệt này chủ yếu phụ thuộc vào tốc độ thuỷ phân ATP của các đầu miozin (ATPase). Dựa vào tốc độ co cơ, người ta phân biệt các sợi cơ thuộc các loại co nhanh và co chậm. Các sợi co nhanh được sử dụng cho sự co rút mạnh, nhanh, trong thời gian ngắn. Còn các sợi co chậm thường có trong các cơ duy trì tư thế cơ thể thì thường co trong thời gian dài. Sợi chậm có ít lưới nội chất hơn, và ít bơm Ca^{2+} hơn so với sợi nhanh, nhưng các ion Ca^{2+}



được duy trì trong bào tương lâu hơn. Những nguyên nhân trên đây làm cho các sợi co chậm có thời gian co dài hơn 5 lần so với sợi nhanh.

– Một tiêu chí khác để phân loại sợi cơ là con đường chuyển hoá mà sợi cơ sử dụng để sản sinh ATP. Những sợi cơ chủ yếu hô hấp hiếu khí được gọi là *sợi oxy hoá*, còn những sợi sử dụng con đường đường phân để sản sinh ATP được gọi là các *sợi đường phân*. Những sợi oxy hoá được cấu tạo thích nghi với sự sử dụng nguồn năng lượng chủ yếu. Chúng có nhiều ty thể, giàu mạch máu và có nhiều protein tích trữ oxy là myoglobin – là sắc tố màu đỏ nâu trong thịt gia cầm và cá, có khả năng liên kết với oxy chắc hơn so với hemoglobin. Vì vậy, nó lấy được oxy từ máu hiệu quả hơn. Tất cả những sợi cơ đường phân đều là sợi cơ co nhanh, còn các sợi oxy hoá có thể là sợi co nhanh hoặc co chậm. Như vậy, căn cứ vào cả hai tính chất là tốc độ co cơ và tốc độ tổng hợp ATP, người ta phân biệt ba dạng sợi cơ chủ yếu sau đây: sợi oxy hoá chậm, sợi oxy hoá nhanh và sợi đường phân nhanh (Bảng 10).

Bảng 10. Các loại sợi cơ vân

	Sợi oxy hoá chậm	Sợi oxy hoá nhanh	Sợi đường phân nhanh
Tốc độ co	Chậm	Nhanh	Nhanh
Hoạt tính ATPaza của miozin	Chậm	Nhanh	Nhanh
Con đường tổng hợp ATP chủ yếu	Hô hấp hiếu khí	Hô hấp hiếu khí	Đường phân
Tốc độ mồi	Chậm	Trung bình	Nhanh
Đường kính sợi	Bé	Trung bình	Lớn
Ty thể	Nhiều	Nhiều	Ít
Mao mạch	Nhiều	Nhiều	Ít
Lượng myoglobin	Cao	Cao	Thấp
Màu sắc	Đỏ	Từ đỏ đến hồng	Trắng

Đa số cơ xương của người chứa cả ba loại sợi cơ, tuy nhiên cơ mắt và cơ bàn tay không có các sợi oxy hoá chậm. Trong các cơ có lẫn sợi chậm và sợi nhanh thì tỷ lệ giữa các loại sợi này được quyết định bởi yếu tố di truyền. Những sợi cơ như vậy khi được sử dụng nhiều lần và lâu dài thì các sợi đường phân nhanh có thể phát triển thành các sợi oxy hoá nhanh. Do các sợi oxy hoá nhanh có quá trình mồi chậm hơn so với những sợi



THƯ VIỆN
HUBT

đường phân nhanh, toàn bộ cơ có khả năng chống lại hiện tượng mồi hiệu quả hơn.

2. Cơ xương, cơ tim và cơ trơn

Đối với động vật có xương sống, ngoài cơ xương đã mô tả ở trên còn có hai loại cơ khác là cơ tim và cơ trơn.

– Cơ tim:

Cơ tim chỉ cấu tạo nên tim. Giống như cơ xương, cơ tim thuộc loại cơ vân, tuy nhiên khác với cơ vân ở chỗ, các sợi cơ tim có tính tích điện và khác về các đặc tính của màng tế bào cơ. Trong khi các sợi cơ xương không sản sinh điện thế hoạt động nếu không có kích thích từ nơron vận động, thì các tế bào cơ tim có các kênh ion trong màng sinh chất, do đó dẫn đến sự giải phân cực màng khi không có tác động của hệ thần kinh. Điện thế hoạt động của các tế bào cơ tim kéo dài lâu hơn 20 lần so với các sợi cơ xương và đóng vai trò chủ đạo trong sự kiểm tra thời gian co rút của tim. Các màng sinh chất của những tế bào cơ tim nằm cạnh nhau liên kết với nhau nhờ các đĩa liên kết, tạo nên sự dẫn truyền điện trực tiếp giữa các tế bào cơ tim. Như vậy, điện thế hoạt động bắt đầu từ một tế bào trong một phần của tim sẽ nhanh chóng lan tỏa sang các tế bào cơ tim khác, làm cho toàn bộ tim co rút.

– Cơ trơn:

Cơ trơn có chủ yếu trong thành các cơ quan rỗng, ví dụ như các thành mạch máu và thành ống tiêu hoá. Khác với cơ vân, cơ trơn gồm các tế bào cơ trơn riêng lẻ, không có cấu tạo vân ngang vì các vi sợi actin và miozin của chúng không xếp xen kẽ dọc theo chiều dài của tế bào cơ. Thay vào đó, các vi sợi dày xuyên qua tế bào chất, còn các vi sợi mảnh liên kết với nhau tạo thành thể đặc và bám vào màng sinh chất. Trong tế bào cơ trơn, các vi sợi miozin không liên kết đặc thù với các vi sợi actin, hơn nữa tế bào cơ trơn không có phức hệ troponin và hệ thống ống T, lưỡi nội chất của chúng không phát triển. Cơ trơn co rút tương đối chậm và co với thời gian dài hơn so với cơ vân. Một số cơ trơn co rút chỉ khi có sự kích thích từ nơron của hệ thần kinh tự động. Những cơ trơn khác có thể sản sinh điện thế hoạt động không cần kích thích từ nơron vận động mà do sự dẫn truyền điện từ các tế bào cơ trơn khác.

Động vật không xương sống có các tế bào cơ tương tự như tế bào cơ trơn và cơ vân như của động vật có xương sống. Hệ cơ xương của động vật chân khớp gần giống với hệ cơ xương của động vật có xương sống. Tuy nhiên, cơ bay của côn trùng có khả năng co rút nhịp nhàng và độc lập, làm



cho cánh của chúng cử động nhanh hơn so với khi có điện thế hoạt động đến từ hệ thần kinh. Hơn nữa, các vi sợi dày của cơ côn trùng có chứa loại protein được gọi là *paramiozin* có khả năng duy trì co cơ trong thời gian rất dài song tiêu phí ít năng lượng.

3. Các dạng chuyển động của động vật

Hoạt động chuyển động là vấn đề sống còn của động vật. Để tìm kiếm thức ăn, động vật phải chuyển động trong môi trường không khí, nước, đất. Mặc dù *hải miên* sống tĩnh tại nhưng chúng luôn luân co rút các roi (cơ quan vận động) để tạo nên dòng nước và bắt những con mồi bé nhỏ. Động vật ruột khoang sống tĩnh tại có nhiều xúc tu để bắt mồi. Đa số động vật sống chuyển động và tiêu thụ phần lớn năng lượng để săn bắt mồi, để lẩn trốn kẻ thù và để cặp đôi sinh sản. Các dạng vận động của động vật rất đa dạng. Đa số động vật biết bơi. Trên cạn và dưới đáy đại dương và ao, hồ, động vật bò, di, chạy, nhảy. Một số ít động vật biết bay, chẳng hạn như côn trùng, chim, một số động vật có vú. Nhiều bò sát cổ biết bay sống cách đây hàng chục triệu năm. Tất cả các dạng chuyển động đòi hỏi tiêu phí năng lượng để thắng được hai lực là lực ma sát và trọng lực. Năng lượng tiêu thụ được cung cấp từ ATP lấy từ quá trình hô hấp tế bào.

a) Chuyển động dưới nước – bơi

Môi trường nước là môi trường đậm đặc hơn so với không khí nên chiến thắng được lực ma sát là vấn đề chủ yếu đối với các động vật ở nước. Đa số động vật ở nước có dạng hình thoi, thích nghi với chuyển động bơi nhanh. Nhiều côn trùng và động vật có xương sống sử dụng chân như những chiếc bơi chèo để bơi. Một số động vật như mực, một số xoang tràng bơi theo kiểu phản lực, bằng cách lấy nước và phun nước nhanh và mạnh ra ngoài. Cá mập và cá xương bơi bằng chuyển động vận động cơ thể và đuôi theo kiểu lắc ngang; còn cá voi và các động vật có vú ở nước thì vận động thân và đuôi theo kiểu lên xuống.

b) Chuyển động trên cạn

– Trên cạn các động vật đi, chạy, nhảy hoặc bò phải có khả năng tự nâng đỡ cơ thể và chiến thắng trọng lực. Khi động vật ở cạn chuyển động thì các cơ chi của chúng phải tiêu phí năng lượng để tạo lực đẩy và để giữ cho cơ thể không bị ngã xuống. Đối với sự chuyển động ở trên cạn thì lực co rút của cơ và sức chống đỡ của bộ xương là quan trọng hơn nhiều so với hình dạng cơ thể. Các động vật có xương sống khác nhau có nhiều kiểu chuyển động thích nghi khác nhau với môi trường trên cạn. Ví dụ, kanguru có các cơ chi sau lớn và mạnh tạo điều kiện chuyển động nhảy

theo kiểu hoạt động của lò xo. Nhiều động vật ở cạn cũng chuyển động theo kiểu lò xo. Chi của côn trùng, của chó và chân của người có khả năng tích luỹ năng lượng khi đi hoặc chạy.

Sự duy trì cân bằng cơ thể là điều kiện quan trọng để chuyển động đi, chạy, nhảy. Kanguru có đuôi lớn thích nghi duy trì cân bằng cơ thể của chúng trong các bước nhảy và tạo nên dạng kiêng ba chân với hai chân sau khi con vật ngồi, hoặc chuyển động chậm. Tương tự, các động vật bốn chân như mèo, chó hoặc ngựa khi đi đều phải có ba chân chạm đất. Những động vật đi bằng hai chân như người và chim khi đi thì phải có ít nhất một phần của bàn chân chạm đất. Khi động vật chạy thì bốn chân (hoặc hai chân) có thể nâng lên khỏi mặt đất trong thời gian rất ngắn; còn khi chạy nhanh, cần phải duy trì tư thế cơ thể thẳng đứng khi chân chạm đất.

Trong chuyển động bò, cơ thể con vật tiếp xúc với nền đất, con vật cần chiến thắng lực ma sát. Giun đất chuyển động bằng những cử động lượn sóng nhịp nhàng. Rắn và trăn bò bằng cách uốn lượn toàn bộ cơ thể. Rắn và trăn nhờ sự co cơ đặc biệt có thể dựng cơ thể lên và tung thân khỏi mặt đất.

c) *Chuyển động bay*

Chiến thắng trọng lực là vấn đề chủ yếu của chuyển động bay vì cánh phải nhẹ để chiến thắng trọng lực. Hình dạng cánh là yếu tố quan trọng đối với hoạt động bay. Động vật bay có khối lượng cơ thể nhẹ từ vài gam đối với côn trùng, đến khoảng 20kg đối với những loài chim lớn. Động vật bay có cấu tạo cơ thể thích nghi làm giảm khối lượng cơ thể. Ví dụ, chim không có bóng dáy và răng, một buồng trứng tiêu giảm. Thân chim có dạng hình thoi có tác dụng giảm ma sát của không khí khi bay.

d) *Năng lượng chuyển động*

Năng lượng tiêu thụ cho chuyển động phụ thuộc vào dạng chuyển động, khối lượng cơ thể và điều kiện môi trường. Động vật chạy tiêu thụ nhiều năng lượng trên một đơn vị khoảng cách chuyển động (mét) hơn so với động vật bơi cùng khối lượng, vì khi đi và chạy cần chiến thắng trọng lực nhiều hơn. Chuyển động bơi ít tiêu phí năng lượng nhất. Động vật bay tiêu phí nhiều năng lượng hơn động vật bơi và động vật chạy có cùng khối lượng. Động vật có khối lượng cơ thể lớn chuyển động kém hiệu quả hơn so với động vật bé nhỏ. Ví dụ, một con ngựa nặng 450kg tiêu thụ ít năng lượng trên một kg thể trọng hơn so với con mèo nặng 4kg chuyển động cùng khoảng cách. Như vậy, động vật bé tiêu thụ năng lượng cho chuyển động nhiều hơn động vật lớn.



III– SAI LỆCH VÀ BỆNH VỀ XƯƠNG VÀ CƠ

1. Các sai lệch và bệnh về xương

Có nhiều sai lệch và bệnh về xương và mô xương, nguyên nhân do di truyền, do kém hoạt động của gen, do suy dinh dưỡng, do nhiễm trùng, do ung thư,... Một số bệnh chủ yếu sau đây:

a) Bệnh loãng xương (Osteoporosis)

Bệnh loãng xương có nguyên nhân do thiếu canxi và phospho trong chất xương. Dàn bà sau tuổi mãn kinh thường bị loãng xương, vì sau tuổi đó (khoảng tuổi 50) lượng hormon sinh dục nữ estrogen bị giảm không đủ kích hoạt các tế bào tạo xương, do đó lượng canxi của xương thiếu hụt dần (có thể giảm tới 30%). Bộ xương trở nên yếu và dễ bị gãy, cột sống bị chùng lại gây gù lưng và cong lưng. Tập thể dục, chế độ ăn uống nhiều canxi và trị liệu bằng estrogen có thể chữa trị được. Theo tuổi về già, bệnh loãng xương cũng phát triển, được gọi là loãng xương già.

b) Bệnh viêm xương khớp (Osteoarthritis)

Bệnh viêm xương khớp thường có ở người già ngoài 60, thể hiện các khớp động bị viêm. Trường hợp viêm trầm trọng thường gấp ở dàn bà nhiều hơn dàn ông ba lần. Qua quá trình sử dụng, nhiều các khớp động, các khớp sụn bị dày lên làm bao khớp hạn chế cử động của xương, gây đau đớn.

Tuy nhiên khi bị chấn thương, nhiễm trùng,... có thể dẫn tới làm viêm xương khớp. Người ta cũng giả thiết rằng, gen đóng vai trò nhất định gây nên bệnh viêm xương khớp.

c) Bệnh thấp khớp (Rheumatoid arthritis)

Bệnh thấp khớp là bệnh do thoái hoá các khớp gây nên, gặp ở dàn ông và dàn bà như nhau. Triệu chứng thể hiện là đau ở khớp, khớp trở nên cứng, khó cử động, có thể gặp bất kỳ ở trường hợp nào kể cả thanh niên, thiếu niên, tuy nhiên thường phát triển nặng ở tuổi già. Nguyên nhân bệnh là do viêm màng hoạt dịch và thoái hoá lớp sụn bọc. Khi bị nặng, sụn có thể hỏng hoàn toàn gây cứng khớp, rất đau và không cử động được. Các khớp bé như ngón tay và ngón chân thường bị nhiều hơn so với các khớp lớn.

Bệnh thấp khớp được liệt kê vào bệnh tự miễn dịch, trong đó các kháng thể “nhận nhầm” và công kích các mô của bản thân gây ra viêm. Bệnh thấp khớp khó chữa khỏi, trường hợp nặng có thể phải phẫu thuật để thay thế bằng khớp nhân tạo.



**THƯ VIỆN
HUBT**

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

d) Biến đổi xương theo tuổi

- Từ khi sinh cho đến tuổi già bộ xương và các xương chịu nhiều biến đổi. Xương được hình thành và phát triển ở thai nhi trước khi sinh và tiếp tục cho đến sau tuổi lên 10.
- Đến tuổi trưởng thành, bộ xương đạt được độ lớn ổn định, tuy vẫn tiếp tục được biến đổi và đổi mới.
- Nhân tố di truyền cũng như điều kiện môi trường đều có vai trò nhất định trong quá trình phát triển của xương. Sự hoạt động của hệ cơ và thần kinh cũng góp phần vào phát triển của xương.
- Theo tuổi về già, có hai quá trình thể hiện sự thoái hóa của xương, đó là: giảm lượng canxi và phospho trong xương; các tế bào tạo xương mất dần hoạt tính chế tiết các protein sợi. Từ đó làm cho xương vừa kém chắc vừa kém đàn hồi, vì vậy xương người già dễ bị chấn thương và dễ bị gãy.

2. Các sai lệch và bệnh về cơ

a) Chuột rút

Hiện tượng chuột rút (muscle cramps) tuy không nguy hiểm nhưng thường xảy ra khi các cơ xương co rút lâu dài. Chuột rút do nhiều nguyên nhân khác nhau nhưng đối với người khoẻ mạnh bình thường, chuột rút xảy ra là do cơ hoạt động quá sức, quá căng thẳng, làm thay đổi trong tế bào cơ như thiếu ATP, mất nước, nồng độ ion giảm và tích luỹ nhiều axit lactic. Dùng liệu pháp xoa bóp, bấm huyệt có thể chữa trị chuột rút.

b) Giãn cơ

Khi cử động, luyện tập không đúng phương pháp thường bị sai lệch, được gọi là giãn cơ khi một cơ nào đó căng mạnh quá và một số sợi cơ bị xé rách tách ra khỏi các sợi khác, có thể gây giập mạch, chảy máu và đau đớn.

c) Bong gân

Bong gân là khi gân bị viêm hoặc gân bị giập, rách, thường xảy ra ở đầu gối, cổ chân, khuỷu tay, cổ tay,... vì gân chứa rất ít mạch máu, lại xảy ra ở những khớp thường xuyên cử động nên bong gân rất khó và lâu hồi phục.

d) Loạn dưỡng cơ (muscular dystrophy)

Loạn dưỡng cơ là bệnh về cơ mang tính di truyền do sai lệch gen. Một số bệnh loạn dưỡng cơ dẫn đến teo cơ và cơ được thay thế bằng mô liên kết. Các triệu chứng bệnh bắt đầu thể hiện từ tuổi lên hai và tiếp diễn cho đến khi bệnh nhân chết vì rối loạn cơ hô hấp và rối loạn cơ tim. Nhiều nghiên



THƯ VIỆN
HUST

cứu đã chứng minh rằng, gen sai lệch đã tác động lên bệnh co cơ do nguyên nhân là các ion canxi liên tục bị thoát ra khỏi mạng lưới nội sinh chất của tế bào cơ.

e) Biến đổi cơ theo tuổi già

Từ tuổi 30 trở đi, các cơ xương bắt đầu giảm khối lượng. Các tế bào cơ trở nên bé hơn vì chứa càng ít các sợi actin và miozin. Một số tế bào cơ bị chết. Theo tuổi già, số lượng tế bào thần kinh điều khiển các cơ bị giảm, hàm lượng axetylcholin cũng bị giảm và kết quả là cơ giảm khối lượng và giảm lực co. Phương pháp luyện tập, dưỡng sinh là liệu pháp tốt nhất để chống bệnh già và duy trì hoạt động tốt của cơ và xương.

CÂU HỎI ÔN TẬP

1. Nêu sự khác nhau giữa 3 loại mô cơ: cơ xương, cơ tim và cơ vân.
2. Vẽ sơ đồ cấu trúc siêu hiển vi của một tiết cơ vân.
3. Trình bày cơ chế co cơ.
4. Tại sao cơ bàn tay và cơ mặt co nhanh nhưng mau mệt?



Chương 11

ĐÁP ỨNG BẢO VỆ CHỐNG BỆNH TẬT

I– CÁC NGUYÊN NHÂN BỆNH

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

1. Các nguyên nhân môi trường của bệnh tật

a) Do thiếu một chất hóa học hay một điều kiện quan trọng

Động vật dị dưỡng cần phải nhận những thức ăn từ rất nhiều nguồn khác nhau. Bệnh có thể xuất hiện nếu như thiếu, hoặc cung cấp không đầy đủ bất kỳ một chất cần thiết nào đấy. Các bệnh này được gọi là các bệnh thiếu hụt. Chúng bao gồm các dạng của bệnh suy dinh dưỡng, thiếu hụt protein và các bệnh thiếu hụt vitamin.

b) Do có một chất độc hay một tình trạng nhiễm độc

Tất cả các loài sinh vật đều có thể bị nhiễm độc và xuất hiện tổn thương trong một môi trường không thuận lợi. Tại các nước phát triển, người dân thường bị tác động bởi các tác nhân có hại như các chất phụ gia trong thức ăn, chì trong xăng, các chất thải công nghiệp và mức độ phóng xạ cao. Hơn nữa còn có những mối nguy hiểm do con người tự gây ra cho mình, ví dụ như hút thuốc lá, nghiện ma túy và nghiện rượu. Các bệnh nghề nghiệp bao gồm bệnh bụi phổi thường thấy ở những người công nhân mỏ than, mỏ đá, một số thể bệnh máu trắng cùng nhiều căn bệnh không nghiêm trọng khác.

c) Do ký sinh trùng

Các sinh vật gây bệnh được gọi là các tác nhân gây bệnh, chúng có thể được chia thành các vi sinh vật bao gồm các vi khuẩn, virut, động vật nguyên sinh, nấm và các loài lớn hơn, ví dụ như loài giun. Theo dự tính hàng năm có tới 2 triệu người chết vì sốt rét. Đây chỉ là một trong số rất nhiều bệnh của con người do ký sinh trùng gây ra.



2. Các nguyên nhân bên trong của bệnh tật

a) Các dị tật di truyền

Bệnh di truyền thường là kết quả của các đột biến gen, ảnh hưởng đến sự sản xuất enzym hay các protein khác. Ví dụ, như bệnh galactoz huyết xuất hiện khi cơ thể không tạo ra enzym galactoz-1-phosphat uridyl transferaza. Enzym này giúp cho con đường chuyển hóa được diễn ra bình thường, biến galactoz thành glucoz sử dụng trong quá trình hô hấp. Khi thiếu enzym, chất trung gian của dãy phản ứng là lactoz-1-phosphat tập trung lại trong máu, gây tổn thương gan và làm chậm phát triển về trí tuệ. Loại bỏ hoàn toàn lactoz (từ sữa và các sản phẩm của sữa) và galactoz trong thức ăn có thể giúp cho các trẻ em mắc bệnh vẫn phát triển bình thường được.

Những bất thường về gen khác bao gồm bệnh phenil niệu (PKU) có ảnh hưởng tới chuyển hoá axit amin phenilalanin, bệnh thiếu máu hồng cầu hình liềm và các bệnh có liên kết với giới tính khác như bệnh ưa chảy máu và bệnh mù màu,... đều có liên quan tới đột biến gen. Những bất thường của nhiễm sắc thể cũng gây ra các bệnh như hội chứng Đao (Down), hội chứng Tocno (Turner) và hội chứng Claiphento (Klinefelter).

b) Những đột biến soma

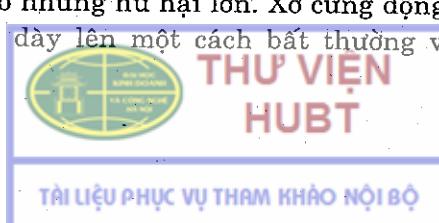
Đây là những biến đổi trong ADN của các tế bào soma. Những đột biến này không di truyền và thường xuất hiện do bị nhiễm các chất độc hoặc do sai lầm ngẫu nhiên trong quá trình tái bản ADN trước khi tế bào phân chia. Trong khi cơ thể có các cơ chế sửa chữa ADN tổn thương một cách hoàn hảo thì một số đột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

c) Các bệnh tự miễn

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

d) Các bệnh do tuổi già

Cơ thể khi về già có nhiều bộ phận và cơ quan bị thoái hoá. Đặc biệt là hệ tuần hoàn dễ có những hư hại lớn. Xơ cứng động mạch là quá trình mà thành động mạch dày lên một cách bất thường với những tế bào cơ dị



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

Cũng cần phải nhấn mạnh là, nhiều bệnh không phải do chỉ một nguyên nhân, mà xuất hiện do sự kết hợp của nhiều yếu tố, ví dụ như bệnh tự miễn có thể khởi phát từ một nhiễm trùng do virut hay ăn quá nhiều cholesterol, hoặc do các yếu tố di truyền có thể thúc đẩy sự phát triển của bệnh xơ cứng động mạch.

Động vật có nhiều cơ chế đáp ứng để bảo vệ cơ thể chống lại bệnh tật.

II- ĐÁP ỨNG BẢO VỆ CỦA CƠ THỂ

– Vi khuẩn và các virut là các ký sinh trùng gây bệnh quan trọng nhất đối với động vật và con người. Chúng được truyền từ vật chủ này sang vật chủ khác qua các hệ thống tiêu hoá, hô hấp và sinh dục, hoặc đôi khi trực tiếp qua da. Mỗi khu vực này đều có một số cơ chế bảo vệ quan trọng, ngăn chặn hay giảm bớt sự xâm nhập của các vi sinh vật.

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

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

– Hệ thống hô hấp rất dễ bị tấn công. Nhiều loại vi khuẩn và virut có



THƯ VIỆN
HUST

thể chịu đựng được sự khô hanh và đů nhô và nhẹ để có thể phân tán trong không khí. Diễn hình là nhiễm trùng được truyền đi qua những giọt bệnh phẩm từ người này sang người khác – ho và hắt hơi sẽ giúp cho bệnh lan rộng. Để chống lại các sinh vật này, khí quản, phế quản và các tiểu phế quản có lớp biểu mô có lông rung và các tế bào sản sinh ra chất nhày. Các hạt bụi và vi khuẩn thường bị lớp chất nhày này giữ lại và nhờ hoạt động của lông rung, chúng bị đẩy ra ngoài với tốc độ 1 – 3cm một giờ. Khi ra đến thành sau hầu, khối chất nhày cùng vi khuẩn sẽ bị nuốt xuống dạ dày, sẽ bị phân hủy bởi tác động của axit và các enzym của dạ dày. Khi nhiễm trùng, số lượng chất nhày tăng lên và chuyển động đi lên của chất nhày được tăng cường bởi ho và hắt hơi. Các tác nhân gây bệnh thường xuyên qua được tuyến phòng thủ này có thể đến được lòng phế nang, nhưng ở đây có các tế bào đại thực bào bảo vệ bằng cách bắt và tiêu hoá chúng.

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

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

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

Hội chứng suy giảm miễn dịch mắc phải hay AIDS gây ra bởi một loại virut, lần đầu tiên được Luc Montagnier phân lập và mô tả tại Viện Pasteur tại Paris vào tháng 3 năm 1983 và hiện nay gọi là virut gây suy giảm miễn dịch ở người (HIV). Virut thường tấn công một dạng tế bào T, dạng tế bào này rất quan trọng đối với chức năng bình thường của hệ miễn dịch và làm cho nạn nhân không còn khả năng bảo vệ cơ thể chống lại bệnh tật. Bệnh AIDS giai đoạn muôn gây cái chết tất yếu. Virut HIV lần đầu tiên được phát hiện trong số những người dân ông đồng tính luyến ái ở Châu Âu và ở Mỹ, nhưng hình như chúng bắt nguồn từ Châu Phi. Sự

giao hợp bằng đường hậu môn giữa những người đàn ông đồng tính luyến ái chỉ là một cách lan truyền virut mà thôi. Ở Châu Phi và Châu Á, sự giao hợp khác giới là con đường truyền bệnh chủ yếu và rõ ràng rằng virut HIV có thể truyền cho phụ nữ qua tinh trùng và cho nam giới qua dịch tiết âm đạo. Sự sử dụng lại những kim tiêm nhiễm virut vào dưới da do tiêm chích ma túy, hoặc truyền máu nhiễm virut đã làm cho bệnh ngày càng lan rộng hơn trong dân chúng.

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

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

III – HỆ MIỄN DỊCH CỦA CƠ THỂ

1. Hệ thống bạch huyết

Chức năng chủ yếu của hệ bạch huyết là tạo ra các loại ống dẫn dịch mô dư thừa mà không phải nhờ đến các mao mạch máu. Sự lưu thông trong hệ thống bạch huyết diễn ra theo một chiều và bắt đầu từ các ống



dẫn nhỏ kín dầu bao gồm các mạch nhũ chấp ruột non ở ống tiêu hoá và các mao mạch bạch huyết ở các mô khác. Các ống nhỏ này lại kết hợp với nhau để tạo nên các mạch lớn hơn, gọi là mạch bạch huyết. Dòng bạch huyết chảy chậm và thường chảy khi các mạch bạch huyết bị dồn ép do các cơ gần đó co. Cũng như ở tĩnh mạch, ở đây cũng có các van ngăn cho bạch huyết không chảy ngược trở lại. Cuối cùng, các mạch bạch huyết ở khắp nơi trong cơ thể kết hợp lại với nhau để tạo nên hai ống lớn là ống bạch huyết phải và ống ngực, chúng lần lượt dẫn bạch huyết đổ vào tĩnh mạch dưới đòn trái và phải.

2. Các hạch bạch huyết

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

3. Các tác bào

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

Hai dạng tế bào limpho khác nhau này có thể phân biệt được dựa vào sự phát triển của chúng từ các tế bào mầm ở trong gan, lách và tuỷ xương của phôi. Các tế bào mầm phân chia để tạo ra hai nhóm tế bào limpho, sau đó chúng hòa vào dòng máu. Một nhóm được gọi là các tế bào limpho T hay các tế bào T, chúng đi đến tuyến ức và tăng sinh ở đó trước khi đến các mô limpho khác. Nhóm thứ hai được gọi là các tế bào limpho B hay các



THƯ VIỆN
HUST

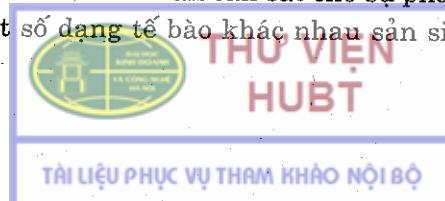
TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

tế bào B, chúng đi đến những vị trí tương tự bằng những con đường khác nhau mà cho đến nay chưa giải thích được. Điều quan trọng là ở chỗ có hai quần thể tế bào limpho riêng biệt mà mỗi quần thể lại góp phần khác nhau đối với phản ứng miễn dịch.

IV – CÁC PHẢN ỨNG MIỄN DỊCH KHÔNG ĐẶC HIỆU

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

– Tiếp theo thực bào là sự sửa chữa hoàn toàn của mô nhưng có thể có áp xe (abscess) hay hình thành u hạt. Ở áp xe là một cái túi chứa mủ được bao quanh bởi tổ chức xơ. Đôi khi nó không thể liền được nếu không chủ động dẫn lưu mủ ra ngoài. U hạt có cấu trúc như bình thường, chỉ có điều nó chứa các vi sinh vật còn sống. Ví dụ, như các vi khuẩn lao có khả năng sống trong bạch cầu trung tính và có thể tồn tại một cách an toàn trong cơ thể nếu như chúng nằm bên trong u hạt. Các phản ứng như đã mô tả, chỉ xuất hiện bên trong mô tổn thương nhưng còn có các phản ứng không đặc hiệu khác. Thực ra tất cả các nhiễm trùng đều làm tăng thân nhiệt và gây ra sốt. Phản ứng này gây ra bởi yếu tố gây sốt, một chất protein giải phóng ra từ bạch cầu trung tính trong quá trình viêm. Yếu tố này tác động lên vùng dưới đồi não, điều chỉnh tạm thời “bộ điều nhiệt” của cơ thể, đồng thời cũng kích thích gan tăng hấp thu sắt từ huyết tương và nhờ đó làm chậm sự sinh sản của vi khuẩn, vì đa số vi khuẩn cần sắt cho sự phân chia tế bào. Sự nhiễm virut làm cho một số dạng tế bào khác nhau sản sinh ra *interferon*.



Chất này được giải phóng vào vòng tuần hoàn và sau đó tác động lên các tế bào khác làm cho chúng có miễn dịch với sự tấn công của virut. Interferon kích thích tế bào sản sinh ra các protein chống virut. Các protein này can thiệp vào sự sao mã ADN và phiên mã ARN của virut. Interferon hiện nay đang là một đối tượng nghiên cứu của công nghệ y dược, bởi vì việc sử dụng nó như một loại thuốc đã tạo ra những khả năng to lớn trong việc điều trị các bệnh do virut và một số dạng ung thư.

V– CÁC PHẢN ỨNG MIỄN DỊCH ĐẶC HIỆU

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

– Nhìn chung, *kháng nguyên* là những chất lạ có bản chất protein hay polysaccarit có trên bề mặt của các vi khuẩn gây bệnh. Kháng nguyên kích thích sự sản sinh ra kháng thể của nó và sau đó sự kết hợp giữa kháng nguyên và kháng thể đặc hiệu, cuối cùng sẽ dẫn đến sự phá hủy vi khuẩn. Một loại tế bào limpho chỉ có thể sản xuất ra một loại kháng thể. Do đó, để bảo vệ cơ thể chống lại tất cả các dạng bệnh, cần phải có hàng nghìn dạng tế bào limpho khác nhau, mỗi dạng tế bào có thể nhận ra và phản ứng lại với một loại kháng nguyên riêng biệt. Vậy thì tất cả các dạng tế bào khác nhau này được hình thành như thế nào thì hiện nay vẫn còn là một điều bí ẩn.

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

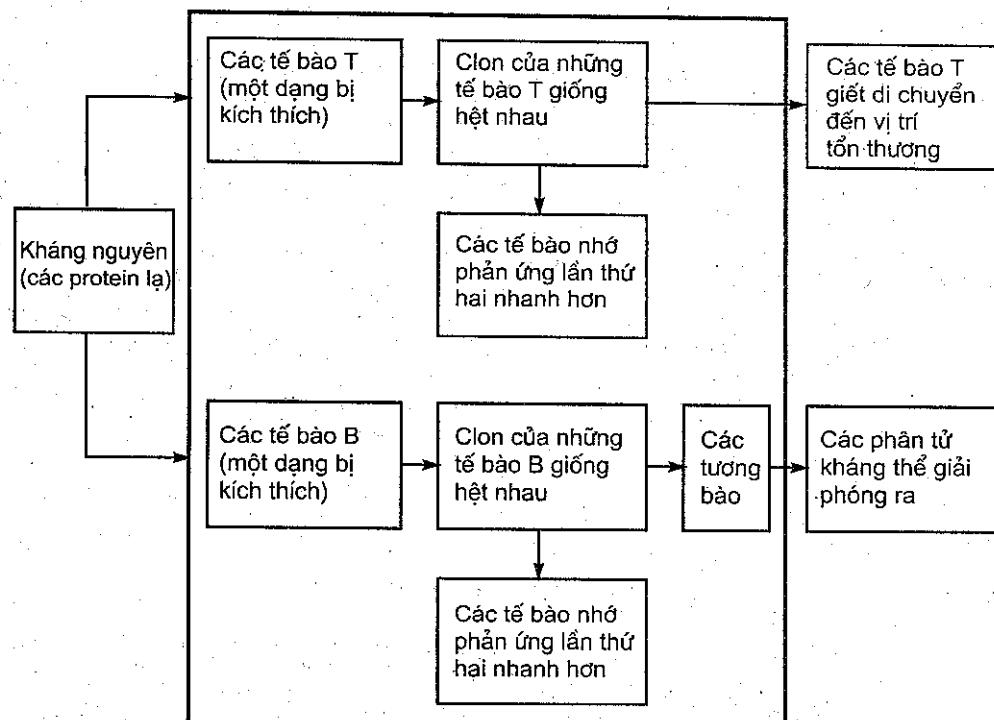
– Khi các tế bào B bị kích thích, chúng cũng tăng trưởng to ra và sinh sản để tạo ra các clon theo cách tương tự như các tế bào T, nhưng các tế



THƯ VIỆN
HUBT

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

bào của clon lại tiếp tục biệt hoá để tạo thành các *tương bào*, chúng ở lại trong mô limpho. Chúng có mạng lưới nội chất hạt rất phát triển và có khả năng sản sinh ra kháng thể với tốc độ khoảng 2000 phân tử một giây đối với mỗi tế bào. Tốc độ sản xuất này được duy trì trong vài ngày, sau đó tương bào chết đi. Các kháng thể di vào dòng máu và có rất nhiều tác dụng khác nhau từ phá hủy hay làm tan vi khuẩn tới cố định opsonin, trong đó các kháng thể gắn với bề mặt của một vi khuẩn làm cho nó mẫn cảm hơn với đại thực bào (hình 11).



Hình 11. Sự kích thích và hình thành các clon tế bào T và B

Các tế bào nhớ của mỗi clon vẫn nằm trong mô limpho, do đó lần xuất hiện thứ hai của kháng nguyên cùng loại, sẽ tạo ra một phản ứng sinh kháng thể nhanh và mạnh hơn rất nhiều. Đôi khi phản ứng đối với sự xuất hiện lại của kháng nguyên rất nguy hiểm, bởi vì nó tạo ra một phản ứng dị ứng, như trong trường hợp dị ứng thời tiết.

Sự có mặt của các kháng thể tuần hoàn trong máu và của các tế bào nhớ trong các mạch limpho tạo ra một sự bảo vệ kéo dài, hay là sự miễn dịch chống lại bệnh tật. Miễn dịch như vậy hiện nay thường được tạo ra nhờ *tiêm vaccine* (vaccine), trong đó các vi khuẩn chết hay giảm độc lực, hoặc các kháng nguyên tinh khiết phân tách ra từ chúng, được tiêm vào

trong cơ thể. Chúng kích thích các tế bào limpho tương ứng tương tự như các tác nhân gây bệnh còn sống. Người được tiêm vacxin bình thường không thể nào mắc được căn bệnh đó, và một điều nữa cũng rất quan trọng đó là họ không thể truyền bệnh đó cho người khác. Do đó, các chiến dịch tiêm chủng hàng loạt có thể loại trừ hoàn toàn một căn bệnh. Bệnh ho gà hiện nay đã được loại trừ hoàn toàn bằng cách dùng vacxin và thế giới đang cố gắng loại trừ bệnh viêm não. Rất nhiều căn bệnh nguy hiểm, ví dụ như lao và bạch cầu đang được chế ngự một cách có hiệu quả trong dân chúng nhờ tiêm phòng vacxin.

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

CÂU HỎI ÔN TẬP

1. Liệt kê các nguyên nhân gây bệnh.
2. Trình bày các cơ chế đáp ứng bảo vệ cơ thể chống bệnh tật bằng con đường thể dịch.
3. Trình bày các cơ chế đáp ứng bảo vệ cơ thể chống bệnh tật bằng con đường trung gian tế bào.
4. Miễn dịch đặc hiệu khác miễn dịch không đặc hiệu ở những điểm nào?



Chương 12

ĐIỀU CHỈNH BẰNG THỂ DỊCH. HỆ NỘI TIẾT

Để tồn tại và phát triển, cơ thể đòi hỏi phải có sự phối hợp và điều hòa hoạt động của các mô, cơ quan, hệ cơ quan trong nội bộ cơ thể, cũng như cơ thể với những yếu tố biến đổi của môi trường sống tự nhiên cũng như xã hội. Có hai phương thức điều hòa và điều chỉnh: điều hòa và điều chỉnh bằng các chất hóa học, được gọi là hormon do các tuyến nội tiết chế tiết; điều hòa và điều chỉnh nhờ cơ quan cảm giác và hệ thần kinh. Hai phương thức trên hoạt động phối hợp và bổ sung cho nhau.

I- HỆ NỘI TIẾT (ENDOCRINE SYSTEM)

Hệ nội tiết bao gồm nhiều tuyến nội tiết nằm rải rác trong cơ thể và có chức năng tiết ra hormon có tác động điều hòa và điều chỉnh nhiều quá trình hoạt động sinh lý của cơ thể.

1. Các tuyến nội tiết

Tuyến nội tiết (endocrine gland) là tuyến tiết ra hormon đi thẳng vào máu không thông qua ống tiết. Đó là hai đặc điểm để phân biệt tuyến nội tiết với tuyến ngoại tiết (exocrine gland), là tuyến tiết có ống tiết và các sản phẩm tiết theo ống tiết để tiết ra ngoài như tuyến mồ hôi, tuyến nước bọt, tuyến sữa,...

Trong cơ thể người có khoảng 10 tuyến nội tiết (bảng 12.1). Một số cơ quan có chức năng nội tiết như tuyến tuy gồm phần đảo tuy tiết ra insulin và glucagon; tuyến úc tiết ra thymosin, tinh hoàn tiết ra testosteron, buồng trứng tiết ra estrogen và progestin, dạ dày tiết ra secretin, thận tiết ra erythropoietin,... (bảng 12.1 và 12.2).

Bảng 12.1. Các tuyến nội tiết tiết ra các hormon và tác động của chúng

Tuyến nội tiết	Hormon	Bản chất hóa học	Tác động chủ yếu
Dưới đồi (Hypothalamus)	Hormon giải phóng và hormon úc chế		Kiểm soát sự chế tiết các hormon của tuyến yên



THƯ VIỆN
HUBT

Tuyến yên (Pituitary)	Hormon tăng trưởng (GH). Hormon kích tuyến giáp (TSH). Hormon kích vỏ thận ACTH. Hormon kích nang trứng (FSH). Hormon tạo thể vàng (LH). Prolactin. Hormon kích sắc bào	Protein Glicoprotein Peptit Glicoprotein Protein Peptit	Điều hòa trao đổi chất và tăng trưởng. Kích thích tuyến giáp chế tiết thyroxin. Kích thích vỏ tuyến thận. Kích thích phát triển buồng trứng và tinh hoàn. Làm rung và phát triển thể vàng. Kích thích tuyến vú phát triển. Tăng cường sắc tố da.
2.Thuỷ sau	Hormon kháng bài liệtu (ADH). Oxitoxin	Peptit Peptit	Tăng cường tái hấp thu nước ở ống thận. Kích thích co bóp cơ trơn dạ con và tuyến vú.
Tuyến cạnh giáp (Parathyroid gland)	Parathyroit	Peptit	Tăng cường canxi trong máu.
Tuyến giáp (Thyroid gland)	Thyroxin Canxitonin	Axit amin Peptit	Điều hòa trao đổi chất. Tăng cường canxi trong xương giảm canxi trong máu.
Tuyến tuy (đảo tuy Langheran)	Insulin Glucagon	Protein Peptit	Giảm glucozơ trong máu. Tăng glucozơ trong máu.
Tuyến thận (Adrenal gland)			
1. Vỏ thận	Glucocorticoid. Aldosterol	Steroit Steroit	Ảnh hưởng lên sự trao đổi gluxit, lên quá trình viêm. Điều hòa nồng độ Na^+ , K^+ và nước.
2. Tuỷ thận	Androgen và estrogen. Epinephrin và norepinephrin.	Steroit Axit amin	Gây ảnh hưởng ở phụ nữ. Tăng nhịp tim, nhịp thở và các phản ứng trả lời nhanh.
Tinh hoàn (Testes)	Testosteron	Steroit	Kích thích sinh tinh trùng, phát triển các đặc điểm giới tính nam.
Buồng trứng (Ovary)	Estrogen và progesteron	Steroit	Kích thích phát triển trứng, các đặc điểm giới tính nữ, chu kỳ kinh nguyệt, phục hồi phát triển niêm mạc tử cung.



THƯ VIỆN
HUBT

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

Bảng 12.2. Các cơ quan có kèm chức năng nội tiết tiết ra hormon và vai trò

Cơ quan	Hormon	Bản chất	Tác động
Tuyến tùng (Pineal gland)	Melatonin	Amin	Điều hoà nhịp điệu ngày đêm.
Tuyến úc (Thymus)	Thymosin		Kích thích phát triển tế bào lim pho - T
Nhau thai	Kích dục tố nhau thai (HCG) Estrogen, progesteron	Glicoprotein Steroit	Duy trì tồn tại của thể vàng. An thai.
Dạ dày, ruột	Gastrin Secretin Colecystokinin	Peptit Peptit Peptit	Kích thích giải phóng pepsinogen và HC1. Kích thích tuy chế tiết hydrocacbonat natri. Kích thích chế tiết mật.
Thận	Erythropoetin	Glicoprotein	Tăng cường tạo hồng cầu.
Các mô	Prostaglandin	Axit béo	Điều hoà co cơ trơn và quá trình viêm.

2. Hormon. Bản chất và cơ chế tác động

Có đến 50 hormon đặc trưng khác nhau hoạt động trong cơ thể. Chúng được các tuyến nội tiết, các cơ quan hoặc các mô chế tiết vào máu vận chuyển đến mạng lưới mao mạch và được giải phóng vào khoang gian bào và sẽ tác động đặc trưng lên các tế bào đích. Các *thụ quan* (receptor) định khu trên màng sinh chất, hoặc trong tế bào sẽ liên kết đặc trưng với hormon và từ đó hormon thể hiện vai trò điều hoà, điều chỉnh của mình thông qua các phản ứng sinh hoá. Về bản chất hoá học, người ta phân biệt hai loại hormon: hormon không thuộc steroit và hormon steroit.

a) Hormon không thuộc steroit

Loại hormon này có bản chất hoá học là phospholipit, glicoprotein hoặc peptit, axit amin (xem bảng 12.1). Các hormon này có đặc tính hòa tan trong nước và không khuếch tán trực tiếp qua màng tế bào. Khi tác động, chúng liên kết đặc thù với các thụ quan protein của màng sinh chất của các tế bào đích. Chúng làm hoạt hoá các enzym của tế bào từ đây kích

thích sản sinh ra chất *thông tin thứ hai* (second messenger) (hormon được xem là chất thông tin thứ nhất). Chất thông tin thứ hai phổ biến nhất là *AMP vòng*, chúng tác động hoạt hoá các enzym trong tế bào chất, từ đây phát động các phản ứng sinh hoá làm biến đổi hoạt động của tế bào. Tốc độ tác động xảy ra nhạnh hàng giây hoặc hàng phút.

b) Hormon steroid

– Hormon steroid là những hormon thuộc lipit và có nguồn gốc từ cholesterol. Chúng không liên kết với thụ quan màng sinh chất và vì chúng là lipit nên dễ dàng khuếch tán qua màng sinh chất vào trong tế bào.

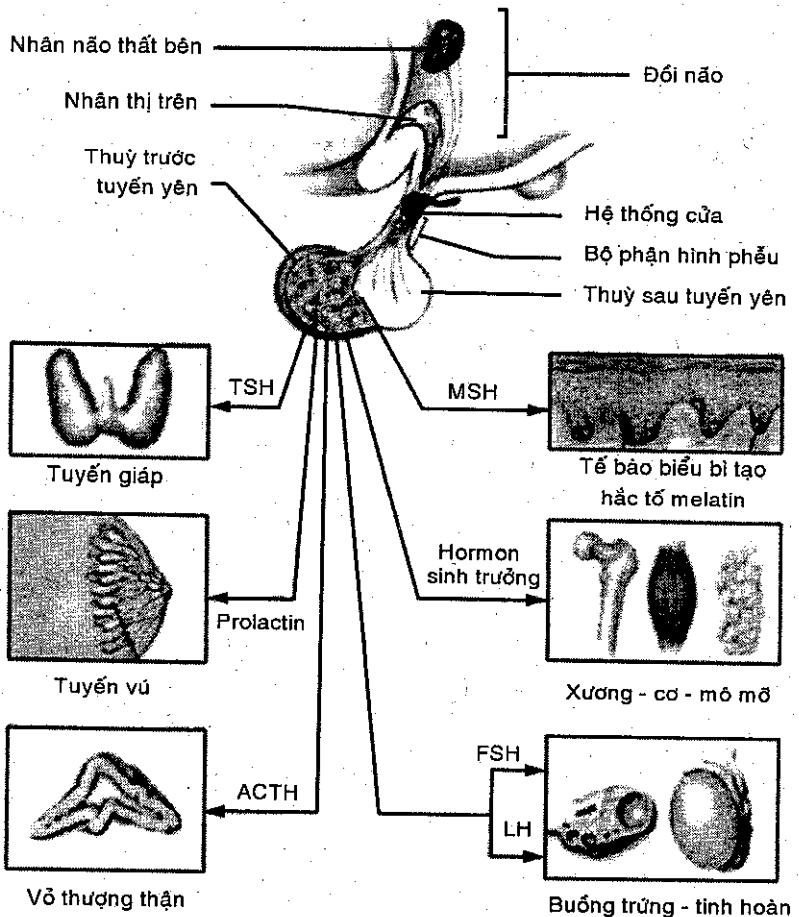
– Hormon sẽ liên kết với phân tử thụ quan đặc trưng trong tế bào chất hoặc nhân. Phức hệ hormon – thụ quan sẽ liên kết với các đoạn đặc trưng của ADN và hoạt hoá các gen phiên mã và kết quả là các protein đặc trưng được tổng hợp. Tác động của hormon steroid hoạt hoá các gen có thể kéo dài hàng giờ, hàng ngày đáp ứng kịp thời nhu cầu về protein của tế bào cơ thể.

c) Điều hoà sự chế tiết hormon

– Bởi vì hormon với một lượng rất ít có tác động thay đổi hoạt động của tế bào và cơ thể cho nên sự điều hoà lượng hormon chế tiết đóng vai trò quan trọng. Sự tổng hợp và tiết hormon được điều chỉnh bởi cơ chế *mối liên hệ ngược âm*, nghĩa là tín hiệu hậu quả do tác động của hormon gây ra trong tế bào đích được dùng làm tín hiệu ức chế sự chế tiết hormon đó. Đây là cơ chế tự điều chỉnh bảo đảm cho cơ thể luôn có lượng hormon thích hợp trong trường hợp cần thiết. Ta hãy xét trường hợp điều chỉnh lượng canxi trong máu bởi tuyến cận giáp. Khi hàm lượng canxi giảm, tuyến cận giáp tiết ra hormon parathyroit. Hormon này kích thích các tế bào xương giải phóng canxi vào máu, hàm lượng canxi trong máu tăng cao hơn mức bình thường sẽ là tác nhân ức chế tuyến cận giáp chế tiết parathyroit, và hàm lượng canxi được giữ ở mức ổn định.

– Sự chế tiết hormon còn được điều hoà bởi thần kinh, cụ thể bởi phần *dưới đồi não* (hypothalamus). Dưới sự tác động điều chỉnh của hệ thần kinh, dưới đồi não chế tiết các nhân tố có tác động điều chỉnh sự chế tiết hormon của *tuyến yên*, là tuyến quan trọng nhất và đến lượt mình tuyến yên chế tiết các hormon có tác động điều chỉnh hoạt động của các tuyến nội tiết khác như tuyến giáp, tuyến thận, tinh hoàn, buồng trứng,... (hình 12).





Hình 12. Tác động điều chỉnh của đồi não
đối với hoạt động của các tuyến nội tiết khác

II– BỆNH VÀ SAI LỆCH VỀ HỆ NỘI TIẾT

Bởi vì hệ nội tiết và hormon do tuyến nội tiết tiết ra đóng vai trò điều chỉnh hoạt động của nhiều cơ quan, cho nên các sai lệch trong hệ có ảnh hưởng rất lớn đối với cơ thể. Chúng ta xem xét một vài bệnh và sai lệch chủ yếu.

1. Bệnh tiểu đường

Bệnh tiểu đường còn gọi là đái tháo đường, là do nguyên nhân thiếu hụt hormon insulin, do đó glucozơ trong máu không được chuyên chở vào tế bào. Kết quả là trong máu tích quá nhiều glucozơ, hàm lượng glucozơ trong máu người bệnh lên đến 800mg/100ml máu (mức bình thường chỉ là



THƯ VIỆN
HUST

80 – 110mg/100ml). Ngoài hàm lượng glucozơ trong máu cao, các triệu chứng bao gồm: có glucozơ trong nước tiểu, đi tiểu nhiều và khát nước, giảm thể trọng vì phải dùng mỡ thay glucozơ để lấy năng lượng. Nếu không chữa trị có thể dẫn tới huỷ hoại các mạch máu nhỏ và mao mạch.

Phân biệt hai loại tiểu đường: tip I và tip II. (Xem IV – Vai trò của gan trong sự chuyển hoá các chất – Chương 8. Nội cân bằng).

2. Stress và ảnh hưởng của stress đối với cơ thể

Hàng ngày trong đời sống của chúng ta thường xảy ra các phản ứng xúc cảm mạnh như khi thuyết trình trước đám đông, khi thi, khi quá bức tức, đau đớn,... hoặc khi trời quá nóng hoặc quá lạnh, khi bị đói quá, bị thương, bị bệnh. Những phản ứng đó của cơ thể đối với các đe doạ nguy hiểm được gọi là phản ứng stress. Trong quá trình bị stress có sự tham gia của hệ nội tiết và hệ thần kinh gây ra các triệu chứng được gọi là *hội chứng thích nghi* (general adaptation syndrome – GAS) bao gồm phản ứng báo động, phản ứng đề kháng và phản ứng kiệt sức.

a) **Phản ứng báo động** xảy ra khi tác nhân gây stress truyền tới vùng dưới đồi não, nơi kiểm soát mọi phản ứng stress của cơ thể. Dưới đồi não gây tác động lên hệ giao cảm của hệ thần kinh tự động và qua đó kích thích phần tuỷ trên thận chế tiết *epinephrin* và *norepinephrin* vào máu, kết quả dẫn đến các phản ứng nhanh thể hiện tăng cao nhịp tim, huyết áp và tần số hô hấp, tăng dòng máu đến não và cơ, tăng phân giải glicogen ở gan để cung cấp nhiều glucozơ cho quá trình tạo năng lượng, đáp ứng hoạt động nhanh mạnh của cơ thể. Các phản ứng gián tiếp như giảm máu tối đa vào ống tiêu hoá nhằm giảm bớt tiêu phí năng lượng.

Tất cả phản ứng trên dẫn tới làm thay đổi cân bằng nội môi và tạo nên tình trạng “quá tải”. Phản ứng stress trả lời nhanh và ngắn hạn có lợi cho cơ thể và khi tình trạng đe doạ nguy hiểm qua đi thì hoạt động cơ thể trở lại bình thường. Nhưng nếu nguy hiểm còn tiếp tục kéo dài thì các phản ứng stress dài hạn như phản ứng đề kháng và phản ứng kiệt sức xảy ra.

b) **Phản ứng đề kháng** là phản ứng stress dài hạn hay là stress mãn tính. Trong đời sống hiện đại nhiều nỗi lo lắng về thất nghiệp, ly hôn, va chạm nghề nghiệp, gia đình, bạn bè, bệnh tật nguy hiểm (tim mạch, ung thư, AIDS) tác động hàng ngày, hàng tháng hàng năm gây ra các phản ứng stress dài hạn.

Dưới đồi não chế tiết các hormon gây kích thích thuỷ trước tuyến yên giải phóng các hormon *ACTH*, *TSH* và *GH* (xem bảng 12.1). Những hormon này tác động chuyển hoá mỡ dự trữ và protein thành glucozơ do



THƯ VIỆN
HUBT

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

đó tăng lượng ATP cần cho hoạt động của tế bào, ATCH kích thích vỏ thận tiết cortisol nhằm hạn chế phản ứng viêm và giảm sưng, giảm đau đớn. Sự tăng cường chế tiết cortisol có thể gây nguy hiểm vì chúng làm giảm các phản ứng miễn dịch. Khi chúng ta sống với stress dài hạn, chúng ta dễ bị nhiễm trùng, ung thư và các bệnh tự miễn dịch, bởi vì ở đây có sự liên quan chặt chẽ giữa hệ nội tiết, hệ thần kinh và hệ miễn dịch.

c) **Phản ứng kiệt sức** là phản ứng stress dài hạn dẫn đến làm cạn kiệt dự trữ năng lượng, giảm sức hoạt động của cơ quan và giảm khả năng đề kháng với bệnh tật. Ví dụ, vỏ tuyến thận bị kích thích thái quá làm chúng kiệt sức không thể điều chỉnh được lượng ion cần thiết, các ion natri thừa quá nhiều và các ion kali lại quá thiếu. Mất cân bằng ion sẽ gây ảnh hưởng đến sức khoẻ và có thể gây tử vong.

Trong đời sống hiện đại, để đề phòng và chữa trị stress chúng ta có thói quen lạm dụng các thuốc an thần và các dược phẩm chống stress khác nhau gây nhiều tác dụng phụ xấu. Uống rượu, hút thuốc, tiêm chích ma tuý để giải sầu, chống stress đã không giải được sầu não, stress, mà còn làm stress phát triển nặng hơn và đã gây ra bao hậu quả xấu cho xã hội. Chỉ có cuộc sống lành mạnh, giác ngộ về ý thức, chan hoà với gia đình và xã hội, luyện tập thể lực, dưỡng sinh, có chế độ ăn uống hợp lý, kiêng rượu, thuốc lá,... mới đem lại cho chúng ta sự bình yên trong cơ thể và tâm hồn và đó là trị liệu để phòng và chống stress tốt nhất.

3. Biến đổi hệ nội tiết theo tuổi

– Theo tuổi có một số biến đổi trong một số tuyến nội tiết, đặc biệt trong sự phát triển tuyến sinh dục nam và nữ.

Sau khi sinh cho đến tuổi dậy thì, tinh hoàn cũng như buồng trứng chưa chế tiết các hormon sinh dục. Đối với nữ, từ tuổi dậy thì cho đến tuổi mãn kinh buồng trứng chế tiết estrogen và progesteron theo chu kỳ kinh nguyệt (xem phần sau). Đến kỳ mãn kinh (thường từ 45 – 55 tuổi) trứng ngừng phát triển, hết kinh nguyệt và ngừng chế tiết các hormon estrogen và progesteron dẫn đến nhiều thay đổi trong cơ thể và tâm lý như: giảm lông nách, bẹn, giảm bô ngực, giảm tuyến nhòn ở da, giảm canxi trong xương gây loãng xương.

Đối với nam sau tuổi 40, sự chế tiết testosterone của tinh hoàn cũng giảm dần.

– Tuyến cận giáp, tuyến trên thận và đảo tuy trước tuổi 30 đối với nam và trước tuổi 50 đối với nữ kích thước được tăng dần và sau đó giữ thế ổn định về kích thước và lượng hormon chế tiết ra.



- Tuyến ức có nhiều thay đổi theo tuổi, chúng phát triển ở tuổi trẻ và giảm dần theo tuổi và đến 60 thì ngưng chế tiết hormon, do đó tuổi già sức miễn dịch bị giảm.
- Tuyến yên không thay đổi kích thước theo tuổi, do đó sự chế tiết các hormon TSH, ACTH và ADH không thay đổi.
- Hormon tăng trưởng (GH) bị giảm ở tuổi 60.
- Sự tiết thyroxin của tuyến giáp không thay đổi theo tuổi, trong lúc đó sự chế tiết canxitonin bị giảm theo tuổi dẫn đến tình trạng loãng xương ở người già.

CÂU HỎI ÔN TẬP

1. Hormon là gì?
2. Trình bày cơ chế tác động của hormon không thuộc steroid.
3. Trình bày cơ chế tác động của hormon steroid.
4. Liệt kê các hormon chủ yếu: nguồn gốc, bản chất và chức năng sinh lý của chúng.
5. Vẽ sơ đồ điều chỉnh của dưới đồi và tuyến yên đối với hoạt động hormon của cơ thể.
6. Stress là gì? Stress gây ảnh hưởng gì đối với cơ thể? Nêu các biện pháp chống stress?



Chương 13

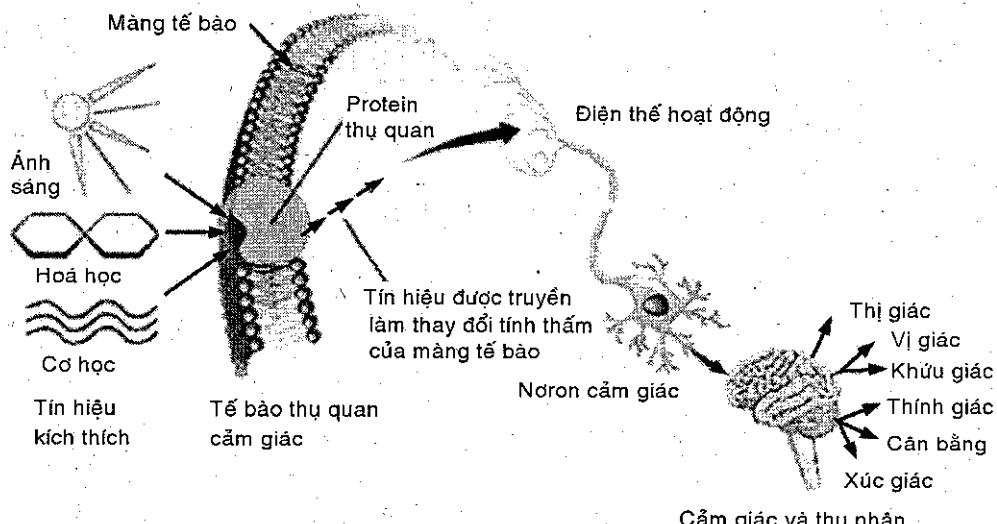
THU NHẬN THÔNG TIN. HỆ CƠ QUAN CẢM GIÁC

I- CƠ QUAN CẢM GIÁC

Một trong những khâu quan trọng của cơ chế điều hoà và điều chỉnh là cơ thể phải nhận biết được các thông tin báo hiệu sự thay đổi trong nội bộ cơ thể cũng như của môi trường. Cơ thể sử dụng các tế bào đặc biệt gọi *thu quan cảm giác* (sensory receptor) để nhận biết các thông tin đó.

Các *thu quan cảm giác trong* là các tế bào thụ quan khu trú trong các nội quan như mạch máu, cơ, dây chằng, khớp nối,... thu nhận thông tin về các thay đổi huyết áp, thân nhiệt, nồng độ O₂ và CO₂, về hoạt động tiêu hoá, vận động sức trương缩, về tư thế của thân và chi,...

Các *thu quan cảm giác ngoài* thu nhận thông tin về các thay đổi điều kiện môi trường như các cảm giác tiếp xúc, áp lực, đau, nóng, lạnh, mùi, vị, nhìn, nghe và thăng bằng.



Hình 13.1. Thu quan ghi nhận tín hiệu và biến đổi thành điện thế màng và được truyền bằng xung thần kinh về trung ương thần kinh để xử lý và trả lời

Thụ quan cảm giác ngoài có thể là các đầu tận cùng của sợi nhánh của tế bào thần kinh phân bố trong da như các thụ quan cảm giác áp lực, đau, nóng, lạnh. Chúng có thể là tập hợp các tế bào đặc biệt khu trú ở vị trí nhất định như các thụ quan cảm giác mùi trong xoang mũi; thụ quan vị giác trong các gai vị giác ở lưỡi; thụ quan thính giác và cân bằng ở tai; thụ quan thị giác trong võng mạc của mắt,...

Tín hiệu thông tin dù ở dạng hoá học, âm, ánh sáng, nhiệt, áp lực,... đều được thụ quan ghi nhận và biến đổi thành tín hiệu điện thế màng và được truyền bằng xung thần kinh về trung ương thần kinh để xử lý và trả lời. Ví dụ, khi có lửa chạm vào tay, các thụ cảm giác nóng bị kích thích, chúng chuyển hóa tín hiệu nhiệt thành tín hiệu điện thế màng hoạt động (xem thêm phần sau) và được truyền về tuỷ sống và não bộ để xử lý, và trả lời bằng hoạt động co cơ thụt tay lại, tránh xa ngọn lửa (hình 13.1).

1. Thụ quan cảm giác đau

Thụ quan cảm giác đau phân bố trong da, trong các nội quan, thu nhận các kích thích áp suất, hoá học, nhiệt độ và truyền xung động về não, và được nhận cảm bằng sự đau. Sự đau đến từ nội quan như từ các thụ quan trong cơ xương, cơ tim thường kết hợp với sự đau đến từ da vì các xung động được dẫn truyền về não qua tuỷ sống bởi cùng một con đường.

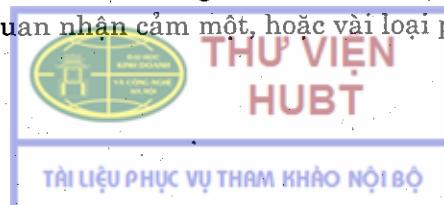
Các thụ quan căng cơ có trong cơ xương và dây chằng, khớp nhận biết các tình trạng căng và trương lực của hệ cơ và truyền về não cho ta cảm giác căng đau, mỏi và ta phải thay đổi tư thế cho phù hợp.

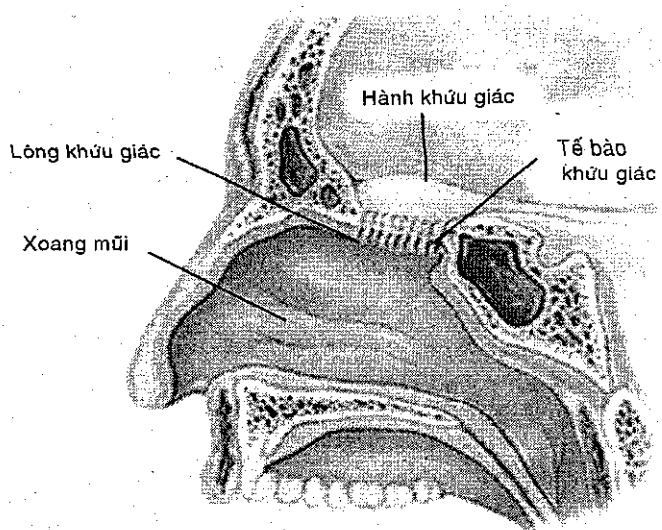
2. Thụ quan cảm giác mùi vị

Cảm giác mùi, vị là do các kích thích hoá học tác động lên các thụ quan khứu giác phân bố trong xoang mũi và các thụ quan vị giác phân bố ở lưỡi.

– Trong xoang mũi có khoảng 10 triệu tế bào thụ quan khứu giác phân bố trong lớp biểu mô lót xoang mũi. Các tế bào thụ quan có chứa các lông khứu giác thò ra ngoài trong lớp màng nhày của xoang mũi. Các chất hoá học ở dạng khí vào xoang mũi sẽ hòa tan vào lớp màng nhày và tác động đến các lông khứu giác, và xung động được truyền về não để xử lý và nhận biết (hình 13.2).

Mặc dù chúng ta có khả năng phân biệt khoảng 10.000 mùi nhưng thực tế chúng ta chỉ có khoảng 1.000 nhóm thụ quan, như vậy có thể là một nhóm thụ quan nhận cảm một, hoặc vài loại phân tử mùi.





Hình 13.2. Cấu trúc của các thụ quan khứu giác phân bố trong xoang mũi.

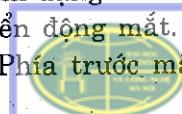
– Các thụ quan vị giác định khu trong các gai vị giác lưỡi. Có khoảng 500 gai vị giác phân bố ở đầu lưỡi, hai bờ lưỡi và phần sau lưỡi và một ít ở vùng giữa của lưỡi. Các tế bào thụ quan nằm trong gai vị giác đều có lông vị giác có khả năng liên kết với các chất hoá học hòa tan trong dịch nước bọt. Các xung động được truyền về não làm ta nhận biết được vị của chất. Thường ta phân biệt bốn loại vị giác là vị ngọt nhận biết do các thụ quan ở phần đầu lưỡi; vị mặn nhận biết do các thụ quan ở hai bờ lưỡi phía trước; vị chua nhận biết do các thụ quan ở hai bờ phía sau; và vị đắng nhận biết do các thụ quan ở phần sau của lưỡi. Tuy nhiên mỗi loại thụ quan đều có cảm nhận các vị giác khác và đó là tính đa cảm giác của các thụ quan vị giác.

3. Cơ quan thị giác. Mắt

Mắt là cơ quan thị giác, là một cấu trúc phức tạp chứa tế bào thụ quan thu nhận các tín hiệu ánh sáng, và các phần phụ có tác dụng điều hoà và tập trung ánh sáng cùng các cấu trúc khác có tác dụng bảo vệ.

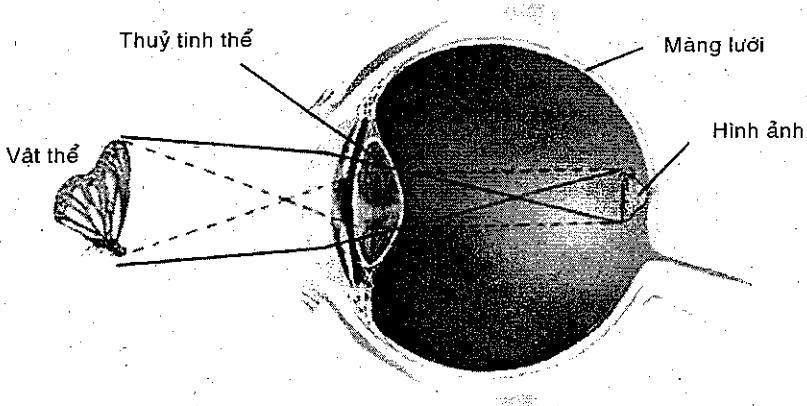
a) Cấu trúc của mắt người (hình 13.3)

Đặc điểm của Người là có hai mắt định khu ở phía trước trên mặt phẳng thẳng đứng của cơ thể. Mỗi mắt là một khối cầu có kích thước 2,5cm được cấu tạo gồm ba lớp: *màng cứng* (sclera) là lớp mô liên kết có tác dụng giữ vững hình dạng cầu mắt, có chức năng bảo vệ mắt và là nơi bám các cơ làm chuyển động mắt. “Tròng trắng” là một phần thấy được của lớp màng cứng. Phía trước mắt, màng cứng tạo nên lớp trong suốt



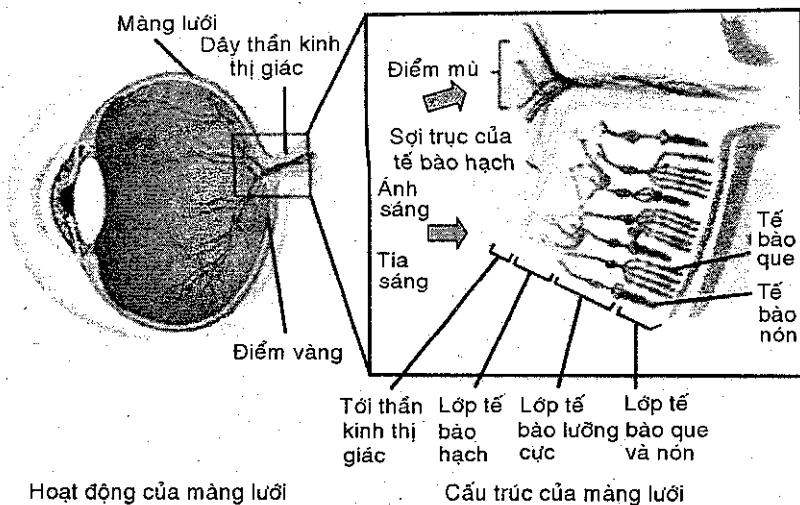
THƯ VIỆN
HUBT

được gọi là *giác mạc* (cornea) cho phép ánh sáng đi vào phía trong. Dưới lớp màng cứng là lớp *màng nuôi* (choroid) có chứa sắc tố đen để hấp thụ ánh sáng tán xạ làm cho ảnh rõ nét hơn, chúng chứa nhiều mạch máu để nuôi dưỡng mắt. Phía trước mắt màng nuôi biến đổi thành *mống mắt* (lòng đen) (iris) và *thể mi* (ciliary body). Mống mắt có sắc tố và cơ trơn có tác dụng co hẹp, hoặc mở rộng đồng tử hay là *con ngươi* (pupil) nhằm điều chỉnh lượng ánh sáng vào mắt. Sự co các cơ trơn mống mắt được kiểm soát bởi hệ thần kinh tự động. Thể mi có chứa các cơ trơn và dây chằng đính vào thuỷ tinh thể, và khi cơ trơn làm thay đổi hình dạng thuỷ tinh thể cho phép tạo hình ảnh đúng vị trí trên võng mạc. *Thuỷ tinh thể* (lens) là cấu trúc gồm protein sợi có đặc tính đàn hồi và trong suốt, nó chia mắt thành hai buồng chứa dịch trong suốt. Buồng trước bao gồm dịch nước, buồng sau chứa dịch đặc là dịch thuỷ tinh có tác dụng giữ vững hình dạng của cầu mắt. Lớp màng trong cùng là *màng lưới* hay *võng mạc* (retina) là lớp màng chứa các tế bào thụ quan ánh sáng. Võng mạc chứa ba lớp tế bào: lớp tế bào nón và tế bào que, lớp tế bào lưỡng cực và lớp tế bào hạch (hình 13.4).



Hình 13.3. Cấu trúc của mắt người

Tế bào que và **tế bào nón** là các tế bào thụ quan thị giác và được gọi theo đốt ngoài của tế bào. Tế bào que có chức năng cảm nhận ánh sáng tối, mờ, không cảm nhận màu sắc và không tạo chi tiết hình ảnh. Tế bào nón có chức năng cảm nhận ánh sáng màu sắc và tạo hình ảnh chi tiết. Lớp tế bào que và nón nằm phía ngoài võng mạc và như vậy ánh sáng phải đi qua thuỷ tinh thể, qua dịch thuỷ tinh, qua màng nuôi, qua lớp tế bào lưỡng cực và tế bào hạch mới tới được lớp tế bào thụ quan. Chúng thu nhận các photon và biến chúng thành điện thế màng và các xung được truyền về não theo dây thần kinh thị giác (hình 13.4).



Hình 13.4. Cấu trúc của mắt người và hoạt động của màng lưới

Trong võng mạc có khoảng 120 triệu tế bào que và có cấu trúc đặc biệt. Phần đốt ngoài của tế bào que chứa các cấu trúc hình đĩa xếp chồng lên nhau có cấu tạo màng lipoprotein và do màng sinh chất biến đổi gấp nếp tạo thành. Trong màng chứa hàng triệu phân tử sắc tố ánh sáng là *rodopsin*. Rodopsin được cấu tạo gồm protein *opsin* và sắc tố *retinal*, là một dẫn xuất của vitamin A. Tế bào que thích nghi thụ cảm ánh sáng tối và rodopsin rất nhạy cảm với ánh sáng. Với một lượng photon rất bé đủ kích thích rodopsin phân ly thành opsin và retinal và dẫn đến làm thay đổi tính thấm của màng và tạo nên điện thế hoạt động.

Tế bào nón hoạt động trong điều kiện ánh sáng ban ngày và có khoảng 6 triệu tế bào trong màng lưới. Có ba loại tế bào nón nhạy cảm với ba dạng ánh sáng có bước sóng khác nhau tương ứng với màu xanh da trời (445nm), xanh lá cây (535nm), và đỏ (570nm). Trong tế bào nón, sắc tố vẫn là retinal nhưng có đến ba dạng protein tương ứng với ba màu khác nhau trên đây.

Các xung từ các tế bào que và nón truyền qua lớp tế bào lưỡng cực và tế bào hạt và tập trung vào dây thần kinh thị giác. Phần màng lưới, nơi dây thần kinh tập trung không có tế bào que cũng như nón, vì vậy không có hình ảnh, được gọi là *điểm mù*.

Tế bào nón so với tế bào que tuy kém nhạy cảm với ánh sáng hơn song hình ảnh do tế bào nón tạo nên chi tiết hơn được gọi là nhìn tinh. Có một vùng bé của màng lưới chỉ chứa các tế bào nón (khoảng 2000) được gọi là *điểm vàng* (*fovea centralis*) là điểm mà ở đó tạo ra sự nhìn tinh nhất, rõ nhất.

Bệnh mù màu là bệnh mang tính di truyền thể hiện khi người bệnh không có khả năng phân biệt một màu nào đó. Nguyên nhân là do thiếu các sắc tố trong tế bào nón. Hay gấp là dạng mù đỏ và màu lục. Bệnh mù màu có nguyên nhân sai lệch trong gen liên kết giới tính nằm trên nhiễm sắc thể X và thường gặp ở nam nhiều hơn ở nữ, và ở người Châu Âu nhiều hơn Châu Á và Châu Phi.

b) *Hội tụ ánh sáng và tạo hình ảnh*

Ánh sáng phản xạ từ một đối tượng nào đó được hội tụ qua thuỷ tinh thể và tạo nên hình ảnh trên màng lưới. Bình thường mắt người có thể nhìn thấy các vật ở cách mắt 10cm trở lên là do mắt có khả năng điều tiết độ lồi của giác mạc và thuỷ tinh thể, để thay đổi khả năng hội tụ ánh sáng phù hợp sao cho hình ảnh luôn được tạo nên ở màng lưới. Khi nhìn đối tượng gần, thuỷ tinh thể phồng lồi thêm, và khi nhìn đối tượng xa, thuỷ tinh thể dẹp lại. Nếu thuỷ tinh thể mất khả năng hội tụ thì hình ảnh không tạo đúng trên màng lưới, ta sẽ nhìn thấy hình ảnh mờ không rõ nét. Thuỷ tinh thể thay đổi được độ lồi là do sự co rút của các cơ của thể mi. Khi ta đọc sách nhiều hay nhìn kỹ vật gì lâu các cơ co rút lâu dài làm ta mỏi mắt.

Bệnh cận thị (myopia) thể hiện khi nhăn cầu quá dài, ảnh các vật ở xa sẽ ở phía trước màng lưới, do đó nhìn không rõ, người bệnh cần đeo kính cận (với thấu kính lõm) để điều chỉnh ảnh nằm đúng trên màng lưới khi nhìn vật ở xa. Trường hợp *viễn thị* (hyperopia) xuất hiện khi nhăn cầu quá ngắn, ảnh các vật ở gần sẽ ở sau màng lưới, do đó nhìn không rõ. Người bị viễn thị phải đeo kính viễn (với thấu kính lồi) để chỉnh cho hình ảnh nằm đúng trên màng lưới khi nhìn các vật ở gần. Trường hợp mặt giác mạc không đều thì ánh sáng vào mắt bị phát tán và kết quả là nhiều tia sáng không hội tụ đúng trên màng lưới và do đó ảnh bị mờ. Đó là trường hợp *loạn thị* (astigmatism) và phải đeo kính đặc biệt để điều chỉnh hội tụ của các giác mạc.

Về già các tế bào ở trung tâm thuỷ tinh thể bị chết và thuỷ tinh thể càng kém đàn hồi, giảm khả năng điều tiết dẫn đến tình trạng *lão thị* (presbyopia) ở người có tuổi và phải đeo kính viễn hai tròng. Trường hợp đục thuỷ tinh thể (cataract) xuất hiện khi thuỷ tinh thể mất tính chất trong suốt. Tuỳ theo mức độ đục và được chữa trị bằng phẫu thuật và thay bằng thuỷ tinh thể nhân tạo.

4. Cơ quan thính giác – Tai

Tai là cơ quan thính giác đồng thời là cơ quan giữ thăng bằng cho cơ thể. Các thụ quan thính giác và thụ quan thăng bằng khu trú trong tai.

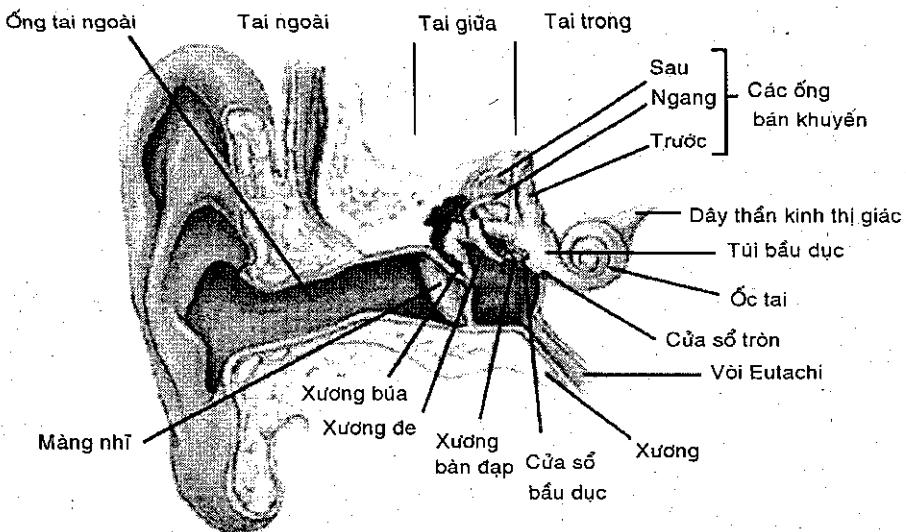


THƯ VIỆN
HUST

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

a) Cấu trúc của tai (hình 13.5)

Tai gồm ba phần có cấu tạo và chức năng khác nhau: tai ngoài, tai giữa và tai trong.



Hình 13.5. Cấu trúc của tai người

– *Tai ngoài* gồm *vành tai* và *ống tai ngoài*, dài khoảng 2,5cm và hướng tới *màng nhĩ*, ngăn cách tai ngoài với tai giữa. Tai ngoài đóng vai trò hướng và dẫn sóng âm về phía màng nhĩ. Lối vào ống tai ngoài có mọc nhiều lông kết hợp với chất dịch do tuyến bã ở ống tai tiết ra (ráy tai) có tác dụng ngăn ngừa các hạt bụi và vi khuẩn xâm nhập vào tai. Sóng âm sẽ tác động làm giao động màng nhĩ và được chuyển vào tai giữa.

– *Tai giữa* là khoang chứa đầy không khí nối với hâu qua *vòi Eustachi* có tác dụng cân bằng áp suất khi thay đổi độ cao. Trong tai giữa có chứa ba xương bé dính với nhau với màng nhĩ: *xương búa* (malleus), *xương đe* (incus) và *xương bàn đạp* (stapes).

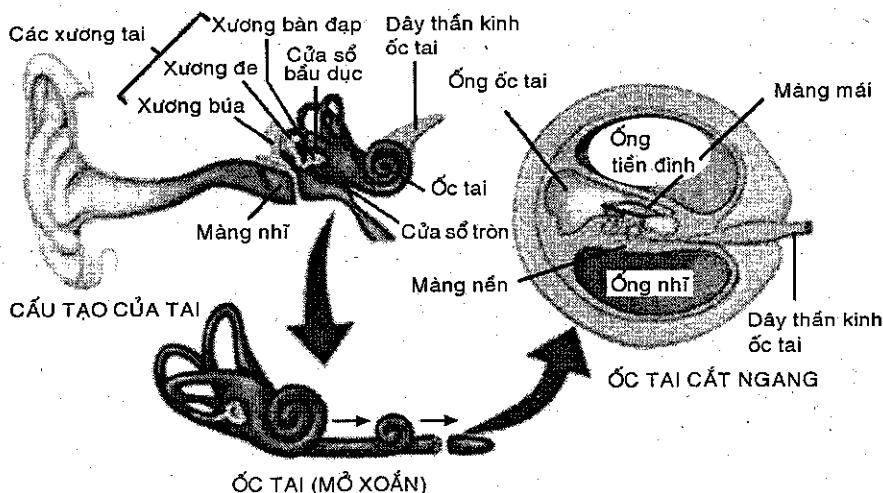
Khi các xương này chuyển động (do dao động màng nhĩ gây nên) chúng truyền các dao động cơ học vào tai trong qua cửa sổ bầu dục.

– *Tai trong* là nơi chứa các thụ quan của tai tạo nên hệ thống ống dẫn xoắn ốc được gọi là *mê đạo* (cochlea) định khu trong xương thái dương của hộp sọ. Mê đạo gồm ba loại ống dẫn có chứa nội dịch lỏng; ba *ống bán khuyên*, *túi tròn* và *túi bầu dục*, và một ống cuộn xoắn ốc gọi là *ốc tai*. Giữa mê đạo và khoang thái dương có khe hở và chứa đầy ngoại dịch lỏng. Mê đạo tiếp xúc với tai giữa, qua hai cửa sổ: cửa sổ bầu dục và cửa sổ tròn. Trong ốc tai có chứa *cơ quan Corti* là nơi chứa các tế bào thụ quan thính giác. Các tế bào thụ quan là những tế bào có lông tơ (có khoảng 16.000 tế



THƯ VIỆN
HUBT

bào) định khu trong *màng nền* của cơ quan Corti. Các lông tơ của tế bào thụ quan được tiếp xúc với *màng máu* ở phía trên (hình 13.6).



Hình 13.6. Cấu trúc của ốc tai và cơ quan thăng bằng

b) Đường truyền sóng âm và thính giác

– Các sóng áp lực nhận được ở cửa sổ bầu dục đầu tiên được truyền tới ngoại dịch tai trong và truyền vào cơ quan Corti làm giao động màng nền và màng máu. Các lông tơ của các tế bào thụ quan tiếp nhận các giao động và chuyển hoá thành điện thế màng và thành xung thần kinh theo dây thần kinh thính giác về trung ương thần kinh để xử lý và nhận biết.

– Tai người nghe được các âm thanh với tần số từ 20 đến 20.000 giao động trong 1 giây, tức là 20 đến 20.000 hertz (Hz) (đơn vị Hz tương ứng 1 giao động sóng âm trong 1 giây).

– Tai người nghe được các âm thanh cao thấp khác nhau vì cấu tạo của màng nền có độ đàn hồi khác nhau phù hợp với tần số giao động khác nhau.

– Để đo độ ôn người ta sử dụng đơn vị decibel (db). Độ ôn trên 80db có thể gây huỷ hoại các lông tơ của tế bào thụ quan Corti và dẫn tới điếc.

5. Tai là cơ quan thăng bằng

– Tham gia chức năng thăng bằng có các túi bầu dục, túi tròn và các ống bán khuyên. Túi bầu dục và túi tròn tham gia vào cân bằng tĩnh, tức là giúp cho cơ thể giữ được tư thế tuỳ theo trọng lực. Trong túi có chứa các cụm tế bào thụ quan có lông tơ nằm trong túi dịch keo có chứa các tinh thể cacbonat canxi được gọi là *đá tai* (otoliths). Khi tư thế đầu thay đổi, các đá tai chuyển động gây chuyển động khói dịch keo và tác động lên các lông tơ

tạo điện thế màng hoạt động ở các tế bào thụ quan và xung động được truyền về não theo dây thần kinh thị giác.

– Các ống bán khuyên chịu trách nhiệm về thăng bằng động là thăng bằng khi cơ thể vận động. Ba ống bán khuyên được sắp xếp theo ba mặt phẳng khác nhau. Ở phần nền của mỗi ống chứa tế bào thụ quan có lông tơ nhúng trong chất dịch keo. Khi ta chuyển động sẽ gây ra chuyển động của dịch lỏng chứa trong ống bán khuyên, chuyển động này tác động lên khối dịch keo và truyền đến các lông tơ và tạo các xung động. Xung động được truyền về não theo dây thần kinh thính giác. Não sẽ xử lý và trả lời bằng cách điều khiển các cơ, chỉnh lại tư thế và giữ thăng bằng cho cơ thể.

II– BỆNH VÀ SAI LỆCH VỀ MẮT VÀ TAI

1. Tăng nhãn áp (glaucoma)

Ngoài các bệnh cận thị, loạn thị, đục thủy tinh thể,... đã đề cập ở phần trên thì bệnh tăng nhãn áp là bệnh đáng quan tâm. Bệnh xuất hiện khi các dịch trong buồng trước của nhãn cầu quá nhiều gây tăng áp lực và chèn ép các mao mạch cung cấp máu cho màng lưới, do đó các tế bào của màng lưới sẽ bị chết và dẫn đến mù khi về già. Bệnh được điều trị bằng thuốc hoặc phẫu thuật.

2. Viêm tai giữa (otitis media)

Bệnh viêm tai giữa rất phổ biến ở trẻ em hơn là người lớn, vì các em có vòi Eustachi còn ngắn và nằm ngang nên khi bị nhiễm khuẩn ở hầu, vi khuẩn dễ dàng xâm nhập vào gây viêm nhiễm tai giữa, tích đầy dịch và mủ, đẩy căng màng nhĩ gây đau đớn. Viêm nhiễm kéo dài có thể làm hỏng các xương tai, ảnh hưởng xấu đến thính giác.

3. Điếc

Điếc có thể do nhiều nguyên nhân: hỏng màng nhĩ hoặc xương tai, khi bị viêm nhiễm, hoặc hỏng các lông tơ của tế bào thụ quan khi chịu tác động lâu dài của tiếng ồn trên 80db. Bằng phương pháp cấy ghép bộ vi xử lý vào vùng dưới da sau vành tai, có thể giúp người bệnh khôi phục thính giác.

CÂU HỎI ÔN TẬP

1. Trình bày con đường thu nhận, truyền và đáp ứng các tín hiệu kích thích.
2. Trình bày cấu trúc và chức năng của mắt.
3. Tế bào nón và tế bào que trong võng mạc có chức năng gì?
4. Trình bày cấu trúc và chức năng của tai.



Chương 14

ĐIỀU CHỈNH BẰNG THẦN KINH. HỆ THẦN KINH

I- ĐẠI CƯƠNG VỀ HỆ THẦN KINH. TIẾN HOÁ CỦA HỆ THẦN KINH Ở ĐỘNG VẬT

Hệ thần kinh có cấu trúc rất phức tạp nhưng nguyên tắc hoạt động lại rất đơn giản: thu nhận tín hiệu và phát tín hiệu kích thích từ các thụ quan cảm giác, xử lý phân tích các tín hiệu và phát thông tin trả lời qua hoạt động của cơ và tuyến tiết.

Tùy theo mức độ tiến hoá và khả năng phản ứng của động vật, người ta phân biệt ba dạng thần kinh sau:

1. Hệ thần kinh dạng lưới

Hệ thần kinh dạng lưới thường thấy ở các động vật có cơ thể đối xứng toả tròn, thuộc ngành ruột khoang (ví dụ như thuỷ tucus) (hình 14.1A). Các tế bào thần kinh nằm rải rác trong cơ thể và liên hệ với các tế bào cảm giác tạo thành mạng lưới. Phản ứng kiểu thần kinh mạng lưới tuy nhanh và kịp thời nhưng chưa hoàn toàn chính xác vì khi bị kích thích ở bất kỳ điểm nào của cơ thể thì đều gây ra phản ứng toàn thân.

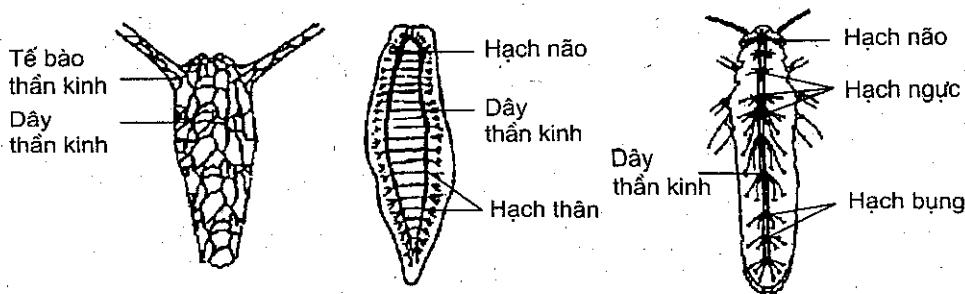
2. Hệ thần kinh dạng chuỗi hạch

Hệ thần kinh dạng chuỗi hạch thường thấy ở động vật không xương sống có cơ thể đối xứng hai bên như giun dẹt, giun tròn, chân khớp. Các tế bào thần kinh tập trung lại tạo thành các hạch thần kinh chạy dọc cơ thể. Các hạch thần kinh được nối với nhau bởi các dây thần kinh tạo thành chuỗi hạch nằm dọc theo chiều dài cơ thể (hình 14.1B). Mỗi hạch thần kinh là trung tâm điều khiển hoạt động của một vùng cơ thể xác định. Động vật tiến hoá cao như chân khớp, các hạch thần kinh phân hoá thành hạch não, hạch ngực và hạch bụng; trong đó, hạch não phát triển lớn hơn hẳn so với các hạch khác. Hạch não tiếp nhận kích thích từ các giác quan và điều khiển các hoạt động phức tạp một cách chính xác hơn (hình 4.1C).



**THƯ VIỆN
HUBT**

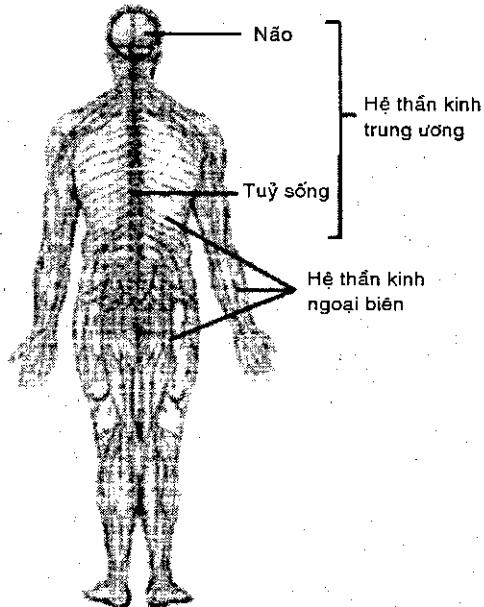
TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ



Hình 14.1. Hệ thần kinh dạng lưới của thuỷ tucus (A);
hệ thần kinh chuỗi hạch của giun đét (B) và của châu chấu (C)

3. Hệ thần kinh dạng ống

Hệ thần kinh dạng ống thường gặp ở động vật có dây sống như cá lưỡng tiêm, cá, lưỡng cư, bò sát, chim và thú. Hệ thần kinh dạng ống nằm ở mặt lưng cơ thể, có sự phân hoá rõ ràng, bao gồm các bộ phận: bộ phận tiếp nhận kích thích, dẫn truyền kích thích và phản ứng (thần kinh ngoại biên), bộ phận phân tích và tổng hợp (trung ương thần kinh gồm não và tuỷ sống), do đó bảo đảm tính chính xác cao trong sự phối hợp các phản ứng đáp ứng lại kích thích (hình 14.2).



Hình 14.2. Hình thần kinh dạng ống ở người

II – CƠ SỞ TẾ BÀO CỦA HỆ THẦN KINH. NORON VÀ XINAP

Đơn vị cấu tạo nên hệ thần kinh là các tế bào thần kinh. Có hai loại tế bào thần kinh: các *noron* (neuron) và các tế bào *thần kinh đệm* (neuroglia). Noron là tế bào đảm nhiệm chức phận chủ yếu của hệ thần kinh, còn các tế bào thần kinh đệm đóng vai trò nâng đỡ bảo vệ cho noron.

1. Noron – đơn vị hoạt động của hệ thần kinh

Noron được cấu tạo gồm *thân tế bào* và các phần lồi tế bào chất được gọi là *sợi*. Thân tế bào (cell body) có cấu trúc điển hình của tế bào gồm màng

sinh chất, tế bào chất chứa mạng lưới nội chất, ty thể, phức hệ Golgi, riboxom và nhân tế bào và hạch nhân. Các quá trình tổng hợp protein, chuyển hóa năng lượng và tổng hợp ATP diễn ra trong thân tế bào.

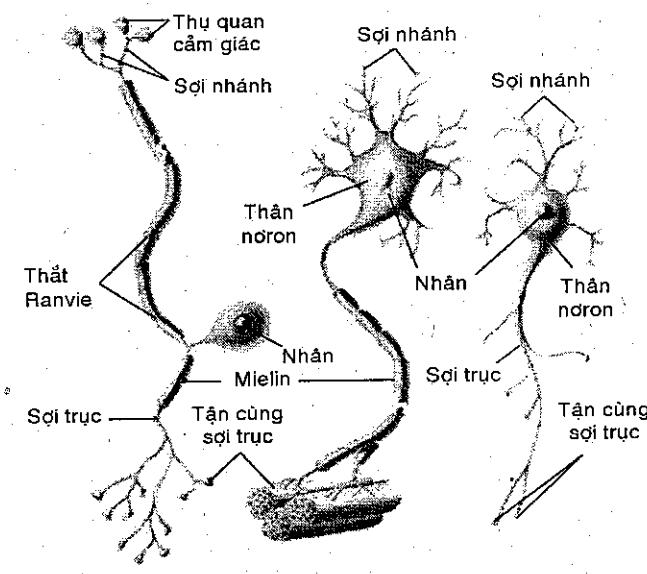
Từ thân tế bào phát đi các phân lồi kéo dài của tế bào chất cùng màng sinh chất tạo nên 2 loại sợi: *sợi nhánh* (dendrite) và *sợi trực* (axon). Một nơron có thể có nhiều sợi nhánh và thường chỉ có một sợi trực. Người ta phân biệt 2 loại sợi: sợi không có bao mielin và sợi có bao mielin. Tùy theo chức năng, người ta phân biệt 3 dạng nơron: *nơron cảm giác*, *nơron vận động* và *nơron liên hợp* (bảng 14.1 và hình 14.3). Người ta đã ước tính trong não người có tới 100 tỷ (10^{11}) nơron, trong đó có khoảng 90% là nơron liên hợp.

Bảng 14.1. Các loại nơron, vị trí và chức năng của chúng

Nơron	Đặc điểm	
	Vị trí	Chức năng
Cảm giác	Mắt, tai, da	Thu nhận thông tin về cơ thể và về môi trường bên ngoài; truyền xung động từ thụ quan cảm giác đến trung ương thần kinh.
Vận động	Não và tuỷ sống	Kích thích các cơ và tuyến; dẫn truyền xung động từ trung ương thần kinh tới cơ và tuyến.
Liên hợp	Não và tuỷ sống	Tổng hợp thông tin, dẫn truyền xung động giữa các nơron trong trung ương thần kinh.

Sợi nhánh dẫn truyền xung động từ các nơi về thân nơron, còn sợi trực dẫn truyền xung động từ thân nơron tới các nơi. Ngoài nơron, trong mô thần kinh còn có các *tế bào thần kinh đệm* (neuroglia) có vai trò dinh dưỡng và nâng đỡ bảo vệ.

Trong thần kinh ngoại biên các sợi trực thường được bao bởi bao mielin có tác dụng cách ly và tăng cường



**THƯ VIỆN
HUBT**

Hình 14.3. Các loại nơron

dẫn truyền xung động và tham gia vào sự tái sinh sợi trực. Bao mielin là kết quả của sự biến đổi của màng sinh chất của các tế bào Soan. Các tế bào Soan thuộc các tế bào thần kinh đệm, chúng phân bố dọc theo sợi trực và trong quá trình phát triển, màng sinh chất của chúng quấn nhanh sợi trực nhiều vòng tạo nên bao mielin. Các tế bào Soan nằm cách nhau một khoảng thắt không có mielin gọi là thắt Ranvie. Trong các sợi trực có bao mielin, xung động được truyền với vận tốc 120m/s trong lúc đó sợi không có mielin vận tốc chỉ là 2 – 3m/s. Trong thần kinh trung ương, các tế bào thần kinh đệm là *tế bào ít nhánh* (oligodendrocyte), tạo bao mielin cho một số sợi trực, tuy nhiên chúng không có tác dụng tham gia tái sinh cho các sợi trực khi sợi trực bị đứt hay bị huỷ hoại. Vì vậy các dây thần kinh trong thần kinh trung ương không có khả năng tái sinh và khi não và tuỷ sống bị tổn thương sẽ dẫn tới mất hẳn chức năng dẫn truyền thần kinh.

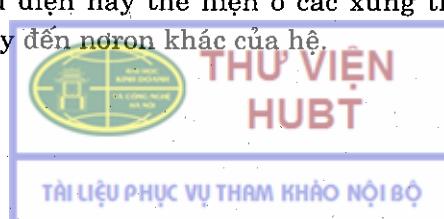
2. Xinap (synapse)

Trong hệ thần kinh, các nơron liên hệ với nhau hoặc với các mô khác (mô cơ) thông qua cấu trúc được gọi là *xinap* tạo nên một mạng lưới thần kinh thông tin liên lạc vô cùng phức tạp. Người ta đã tính được mỗi nơron tuỷ sống có thể tiếp nhận 10.000 xinap, nơron vỏ não tiếp nhận 40.000 xinap và nơron tiểu não tiếp nhận khoảng 100.000 xinap, nhờ đó mà hệ thần kinh thực hiện được chức năng điều hoà phối hợp hoạt động trong nội bộ cơ thể cũng như giữa cơ thể với môi trường sống.

Một xinap thường gồm ba phần: phần *trước xinap* là tận cùng sợi trực, phần *sau xinap* là tận cùng sợi nhánh hoặc màng tế bào cơ. Giữa hai phần trước và sau xinap có khe hẹp được gọi là *khe xinap*. Trong phần trước xinap có nhiều *bóng xinap* chứa các *chất trung gian thần kinh* (neurotransmitter) đóng vai trò là tín hiệu hoá học, có tác dụng kích thích các tế bào nơron sau xinap khi chúng được giải phóng ra. Người ta tìm thấy khoảng 50 chất trung gian thần kinh khác nhau. Trong màng sinh chất của các nơron sau xinap có chứa các thụ quan màng liên kết đặc thù với các chất trung gian thần kinh.

III– XUNG THẦN KINH VÀ DẪN TRUYỀN XUNG THẦN KINH

Chức năng của hệ thần kinh là nhận biết các thông tin ở dạng các tín hiệu hoá học, âm thanh, ánh sáng, áp lực,... và chuyển mã thành các tín hiệu điện. Các tín hiệu điện này thể hiện ở các xung thần kinh và được dẫn truyền từ nơron này đến nơron khác của hệ.



1. Hoạt tính điện của nơron

a) Điện thế màng

Thân nơron cũng như các sợi nhánh và sợi trực của nơron đều được bao bởi màng sinh chất và qua màng thực hiện sự trao đổi chất giữa nơron với môi trường. Do sự phân bố của các ion ở trong và ở ngoài màng tạo nên **điện thế màng**. Các tế bào động vật như tế bào cơ, tế bào thần kinh đều có điện thế màng đo được vào khoảng -60 đến -80mV. (Dấu âm (-) chỉ ra rằng phía trong tế bào tích điện âm so với phía ngoài tế bào). Điện sinh học bao gồm **điện thế nghỉ** (điện tĩnh) và **điện thế hoạt động** (điện động). Điện thế nghỉ có ở tế bào không bị kích thích. Ví dụ, tế bào cơ đang giãn, tế bào thần kinh không bị kích thích. Khi nơron bị kích thích, nơron đáp ứng lại bằng sự thay đổi điện thế màng được gọi là điện thế hoạt động. Như vậy điện thế hoạt động có ở tế bào bị kích thích và đáp ứng lại kích thích.

b) Điện thế nghỉ

- Điện thế nghỉ:

Điện thế màng của tế bào thần kinh không hoạt động dẫn truyền được gọi là điện thế nghỉ. Điện thế nghỉ của nơron vào khoảng 70mV. Điện thế nghỉ được duy trì do 3 cơ chế: (1) Hoạt động của các bom Na^+ , K^+ ; (2) Tính thấm khác nhau của màng tế bào đối với các ion khác nhau; (3) Sự có mặt trong bào tương của các anion (các ion âm) – các protein và các phosphat hữu cơ thường tích điện âm và không ra khỏi tế bào. Ví dụ, đối với nơron của động vật có vú, trong dịch ngoại bào nồng độ ion Na^+ là 150mM (milimol), còn nồng độ ion K^+ là 5mM. Trong bào tương nồng độ Na^+ là 15mM và nồng độ K^+ là 150mM (hình 14.4).

Như vậy, tỷ lệ giữa nồng độ Na^+ giữa dịch ngoại bào và bào tương là $150: 15 = 10$ và tỷ lệ giữa nồng độ K^+ giữa dịch ngoại bào và bào tương là $5: 150 = 1/30$ (chưa kể các gradien của các anion khác). Gradien Na^+ và K^+

Bào tương	Màng sinh chất	Dịch ngoại bào
$[\text{Na}^+]$ 15mM	-	$[\text{Na}^+]$ 15mM
$[\text{K}^+]$ 150mM	-	$[\text{K}^+]$ 5mM
$[\text{Cl}^-]$ 10mM	-	$[\text{Cl}^-]$ 120mM
$[\text{A}^-]$ 100mM	-	Màng sinh chất

Hình 14.4. Gradien ion qua màng sinh chất của tế bào nơron động vật có vú. Nồng độ ion Na^+ và Cl^- trong dịch ngoại bào cao hơn trong bào tương. Trái lại, ion K^+ trong bào tương nhiều hơn trong dịch ngoại bào. Trong bào tương chứa nhiều anion hữu cơ (A^-). Kết quả là phía bào tương (trong màng) tích điện âm, phía dịch ngoại bào (ngoài màng) tích điện dương



THƯ VIỆN
HUBT

được duy trì nhờ bơm $\text{Na}^+ - \text{K}^+$. Giả sử ta dùng chất độc để ức chế hoạt động của bơm $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ thì gradien biến mất và điện thế nghỉ không tồn tại.

Thật ra, để duy trì điện thế nghỉ không chỉ có sự tham gia của bơm $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ mà còn có hai nhân tố quan trọng đã kể ở trên: tính thấm của màng sinh chất đối với ion Na^+ và K^+ là khác nhau (kênh ion K^+ thường được mở nhiều hơn so với kênh Na^+). Bình thường màng có tính thấm đối với ion K^+ cao hơn so với ion Na^+ . Hơn nữa, tuy các ion K^+ và Na^+ đóng vai trò chủ yếu nhưng vai trò của các ion khác như ion Cl^- và ion Ca^{2+} cũng rất quan trọng, cũng như các anion hữu cơ khác có trong bào tương.

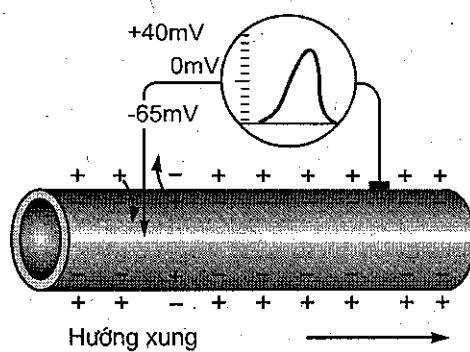
- Đo điện thế màng:

Người ta có thể đo điện thế màng bằng cách dùng 2 vi điện cực nối với một điện kế cực nhạy, đặt một điện cực phía ngoài màng và một cực xuyên qua màng cắm sâu vào bào tương của sợi trực. Kim của điện kế sẽ lệch đi một khoảng chứng tỏ có sự chênh lệch điện tích giữa trong và ngoài màng. Ở trạng thái nghỉ, mặt trong của màng (trong bào tương) tích điện âm (-) và mặt ngoài tích điện dương (+). Đó là điện thế màng hay là điện thế nghỉ (diện tĩnh) (hình 14.5). Trị số điện thế nghỉ ghi được khoảng -70mV .

c) Điện thế hoạt động

Khi bị kích thích, điện thế màng bị thay đổi từ điện thế nghỉ sang điện thế hoạt động (diện động) và đo được $+40\text{mV}$ (hình 14.5). Sử dụng máy giao động ký, người ta đã ghi được đồ thị điện thế hoạt động (hình 14.5 và hình 14.6).

Sự chuyển từ điện thế nghỉ sang điện thế hoạt động, chủ yếu là do sự vận chuyển của các ion Na^+ và ion K^+ qua màng. Trong màng sinh chất của tế bào nơron (cũng như của sợi trực) có nhiều kênh ion có cổng đóng mở (chủ yếu là các kênh Na^+ và K^+), điện thế màng của chúng có thể thay đổi đáp ứng với các kích thích bằng cách mở hoặc đóng. Khi bị kích thích với cường độ đủ mạnh (đạt tới ngưỡng), thì tính thấm của màng nơron ở nơi bị kích thích thay đổi. Kênh Na^+ mở rộng, do đó Na^+ từ dịch ngoại bào ô ạt tràn qua màng vào trong bào tương trong khoảnh khắc (1ms) gây nên sự *khử cực rồi đảo cực* (ngoài màng tích điện âm và trong màng tích điện dương).

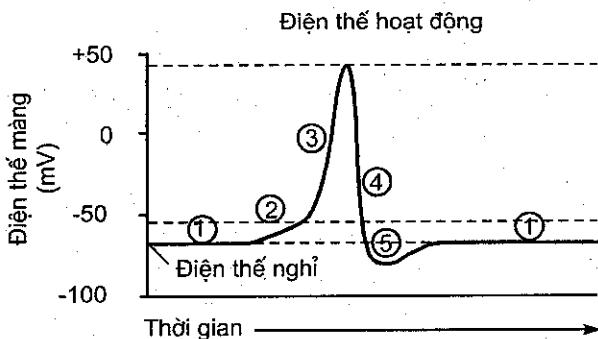


Hình 14.5. Cách đo điện thế màng. Điện thế tĩnh và điện thế hoạt động

Tiếp đến sau đó, kênh Na^+ bị đóng lại và kênh K^+ mở ra, ion K^+ tràn qua màng ra dịch ngoại bào, gây nên sự tái phân cực (ngoài màng tích điện dương và trong màng tích điện âm). Quá trình biến đổi trên đây làm xuất hiện điện thế hoạt động (xung thần kinh).

– Đồ thị điện thế hoạt động (hình 14.6):

Điện thế hoạt động gồm các giai đoạn chủ yếu sau đây:



Hình 14.6. Đồ thị điện thế hoạt động. Vai trò của các kênh ion có cổng đóng mở trong sự hình thành điện thế hoạt động

+ Giai đoạn khử cực (2): Chênh lệch điện thế ở hai bên màng tế bào giảm nhanh, từ -70mV đến 0mV .

+ Giai đoạn đảo cực (3): bên trong màng trở nên tích điện dương so với ngoài màng tích điện âm ($+35\text{mV}$)

+ Giai đoạn tái phân cực (4): Khôi phục lại sự chênh lệch điện thế giữa hai bên màng tế bào (trở về -70mV)

– Cơ chế hình thành điện thế hoạt động:

+ Giai đoạn khử cực: Khi bị kích thích, tính thấm của màng thay đổi, kênh Na^+ được mở nên ion Na^+ khuếch tán từ ngoài vào phía trong màng. Do các ion Na^+ tích điện dương, nên khi vào làm trung hoà điện tích âm trong bào tương, dẫn đến sự chênh lệch điện thế ở hai bên màng giảm nhanh, từ -70mV đến 0mV .

+ Giai đoạn đảo cực: Các ion Na^+ tiếp tục đi vào không chỉ đủ để trung hoà điện tích âm trong bào tương mà còn dư thừa, dẫn đến làm cho bào tương tích điện dương ($+35\text{mV}$) so với bên ngoài màng tích điện âm.

+ Giai đoạn tái phân cực: Do bên trong màng lúc này tích điện dương, nên tính thấm của màng đối với Na^+ giảm, kênh Na^+ đóng lại. Tính thấm của màng đối với K^+ lúc này tăng lên, kênh K^+ mở ra. Vì vậy, các ion K^+ khuếch tán từ trong ra ngoài màng làm cho bên ngoài màng trở nên tích điện dương so với bên trong tích điện âm. Và như vậy đã khôi phục lại điện thế nghỉ ban đầu (-70mV).

Cả ba giai đoạn trên kéo dài khoảng 3 – 4ms. Đề thi hình 14.6 chứng tỏ rằng cả hai kênh Na^+ và K^+ đều tham gia vào hình thành điện thế hoạt động. Cả hai kênh đều được mở khi màng bị khử cực, nhưng chúng đáp ứng một cách độc lập với nhau và theo thứ tự: kênh Na^+ mở trước, còn kênh K^+ mở ra sau.

Mỗi kênh Na^+ có hai cổng hoạt động theo kiểu đóng mở. Cả hai cổng phải mở thì Na^+ mới có thể khuếch tán qua màng.

(1) Ở trạng thái điện thế nghỉ, đối với đa số kênh Na^+ thì cổng hoạt động đóng, trong khi cổng không hoạt động mở ra. Sự khử cực của màng làm cho các cổng hoạt động mở ra nhanh, còn cổng không hoạt động đóng lại từ từ. Mỗi kênh K^+ chỉ có một cổng hoạt động. Ở trạng thái điện thế nghỉ, cổng của kênh K^+ đóng lại. Khi khử cực, cổng của kênh K^+ mở ra từ từ.

Đặc tính của các kênh nêu trên tham gia tạo ra điện thế hoạt động như thế nào?

(2) Khi kích thích gây khử cực màng tế bào, các cổng hoạt động của một số kênh Na^+ mở ra và ion Na^+ khuếch tán vào tế bào nhiều hơn. Dòng ion Na^+ gây ra sự khử cực, làm mở các cổng hoạt động trên nhiều kênh Na^+ hơn, khiến cho Na^+ vào trong tế bào nhiều hơn.

(3) Một khi kích thích quá ngưỡng, xảy ra mối liên hệ ngược dương, làm điện thế màng đạt tới gần mức cao nhất của điện thế hoạt động của pha gia tăng (gần đến giá trị năng lượng hoạt hoá của Natri).

(4) Tuy nhiên, có hai hiện tượng ngăn cản điện thế hoạt động đạt được mức độ cao nhất:

(a) Các cổng hoạt động của kênh Na^+ đóng lại, ngăn cản dòng ion Na^+ vào tế bào; và (b) Cổng hoạt động của đa số kênh K^+ mở ra, làm cho K^+ tràn ra ngoài nhanh.

Cả hai sự kiện trên nhanh chóng làm cho điện thế màng trở về mức năng lượng hoạt hoá của K^+ (trạng thái điện thế nghỉ) của pha giảm.

(5) Thực ra, ở pha cuối của điện thế hoạt động (còn được gọi là pha tái phân cực quá mức – undershoot), tính thấm của màng đối với ion K^+ cao hơn tính thấm của màng đối với ion K^+ ở trạng thái điện thế nghỉ, nên điện thế màng đạt gần giá trị năng lượng hoạt hoá của K^+ chứ không phải là điện thế nghỉ, trong đó điện thế ghi được âm tính hơn so với điện thế nghỉ bình thường. Hiện tượng tái phân cực quá mức dần mất đi cho đến khi điện thế nghỉ được hồi phục. Thực ra tham gia vào duy trì điện thế nghỉ cũng như tạo ra điện thế hoạt động còn có vai trò của bơm $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ khi chúng hoạt động với sự tiêu thụ năng lượng ATP, chúng sẽ bơm 3 ion



THƯ VIỆN
HUST

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

Na^+ ra ngoài và vận chuyển 2 ion K^+ vào trong bào tương ngược với gradien nồng độ. Hơn nữa sự khử cực và đảo cực không chỉ do sự vận chuyển của ion Na^+ từ ngoài vào trong bào tương mà còn do sự khuếch tán của các ion Na^+ từ vị trí đảo cực đến vị trí phía trước chưa được khử cực (hình 14.7).

Các cổng hoạt động của kênh K^+ cuối cùng sẽ đóng lại và điện thế hoạt động trở về điện thế nghỉ. Các cổng không hoạt động của các kênh Na^+ vẫn đóng trong pha giảm và đầu pha tái phân cực quá mức. Kết quả là, nếu lần khử cực thứ hai xảy ra trong giai đoạn này, thì không thể tạo ra điện thế hoạt động. Một khoảng “thời gian chết” tiếp theo sau điện thế hoạt động và trong thời gian đó điện thế hoạt động thứ 2 không thể bắt đầu được gọi là *giai đoạn trơ*. Khoảng thời gian này sẽ tạo ra một giới hạn về tần số tối đa cho các điện thế hoạt động tiếp theo. Các giai đoạn trơ này giữ vai trò rất quan trọng vì chúng ảnh hưởng đến tần số các xung động thần kinh truyền đi. Tần số cực đại của các xung thần kinh bình thường vào khoảng 100 xung/giây. Nếu kích thích xảy ra trong khoảng thời gian trơ thì tần số cực đại không thể đạt tới 100.

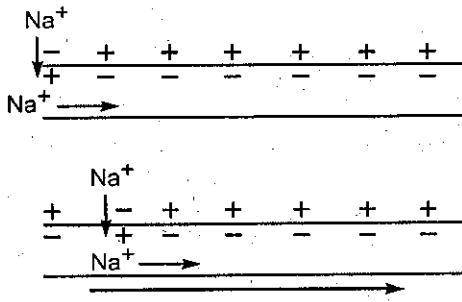
2. Sự dẫn truyền xung thần kinh

a) Dẫn truyền xung thần kinh trên sợi trực không có bao mielin

– Xung thần kinh xuất hiện ở nơi bị kích thích sẽ lan truyền dọc theo sợi trực. Bản thân xung thần kinh (diện động) không chạy trên sợi trực mà nó chỉ kích thích vùng màng kế tiếp ở phía trước làm thay đổi tính thấm của màng ở vùng này và làm xuất hiện xung thần kinh tiếp theo, và cứ tiếp tục như vậy trên suốt dọc sợi trực (hình 14.7).

– Xung thần kinh chỉ gây nên sự thay đổi tính thấm ở vùng màng phía trước, còn phía sau nơi điện động vừa sinh ra thì màng đang ở vào giai đoạn trơ tuyệt đối nên không tiếp nhận kích thích do điện động vừa hình thành ở phía trước gây nên.

Nếu kích thích ở giữa sợi trực thì xung thần kinh truyền đi theo cả hai chiều kể từ điểm xuất phát.



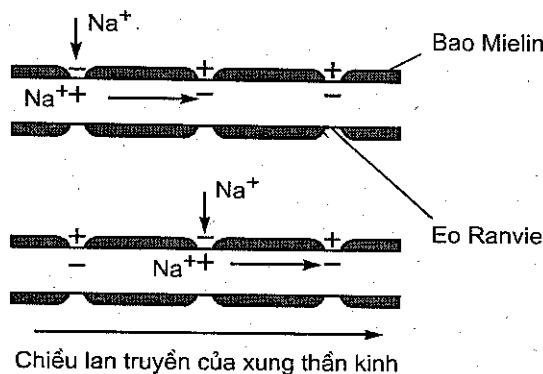
Chiều lan truyền của xung

Hình 14.7. Dẫn truyền xung động ở sợi trực không có bao mielin

b) Dẫn truyền xung thần kinh trên sợi trực có bao mielin

Trên sợi trực có bao mielin thì sự lan truyền xung thần kinh được

thực hiện theo lối “nhảy cóc” từ eo Ranvier này sang eo Ranvier khác, vì giữa hai eo Ranvier, sợi trục bị bao bằng bao mielin có tính chất cách điện (hình 14.8). Sự thay đổi tính thấm của màng chỉ xảy ra tại các eo. Sự lan truyền theo kiểu này ở sợi trục có bao mielin nhanh hơn rất nhiều so với sự lan truyền trên sợi trục không có bao mielin (có thể gấp trăm lần), mặt khác lại tiết kiệm được năng lượng hoạt động của bom $\text{Na}^+ - \text{K}^+$. Sợi trục của nơron ở động vật có xương sống thường có bao mielin, do đó tuy sợi trục có đường kính bé nhưng có tốc độ dẫn truyền lớn. Vì vậy hệ thần kinh của chúng có mạng lưới sợi thần kinh vô cùng nhiều, đáp ứng cơ chế điều chỉnh thần kinh nhanh chóng kịp thời với thay đổi của môi trường sống.



Hình 14.8. Dẫn truyền xung động ở sợi trục có bao mielin

c) Dẫn truyền xung thần kinh qua xinap

– Khi một điện thế hoạt động được lan truyền đến tận cùng sợi trục thì nó được truyền từ nơron này sang nơron khác thông qua xinap. Một số xinap, còn được gọi là *xinap điện*, có các liên kết thông thường trực tiếp. Những liên kết này cho phép dòng điện được truyền trực tiếp từ tế bào này sang tế bào khác. Đối với một số động vật không xương sống và đa số động vật có xương sống, xinap có vai trò phối hợp hoạt động của các nơron có vai trò trong các phản xạ tập tính định hướng không gian và nhanh. Ví dụ, các xinap nối liền với các sợi trục rất lớn của các loài giáp xác giúp chúng có phản xạ bắt mồi nhanh.

– Đại đa số xinap là *xinap hoá*, là các xinap có chứa các *chất trung gian thần kinh* (neurotransmitter) trong nơron trước xinap. Nơron trước xinap tổng hợp các chất trung gian thần kinh và tích trữ chúng trong những bong xinap tập trung ở tận cùng xinap của tế bào thần kinh. Có thể có đến hàng chục nghìn tận cùng xinap liên hệ với thân nơron và các sợi nhánh của nơron sau xinap. Khi một điện thế hoạt động lan truyền đến tận cùng xinap, nó giải phân cực màng tận cùng, làm mở các kênh Ca^{2+}



THƯ VIỆN
HUBT

trong màng trước xinap. Các ion Ca^{2+} khuếch tán vào trong tế bào chất của phần tận cùng của sợi trục làm cho nồng độ Ca^{2+} tăng lên, dẫn đến làm cho bóng xinap hòa nhập với màng tận cùng và các chất trung gian thần kinh được giải phóng vào khe xinap nhờ xuất bào. Khe xinap là một khe hẹp ngăn cách nơron trước xinap với nơron sau xinap. Các chất trung gian thần kinh sẽ tác động lên tế bào sau xinap bằng cách trực tiếp hoặc gián tiếp.

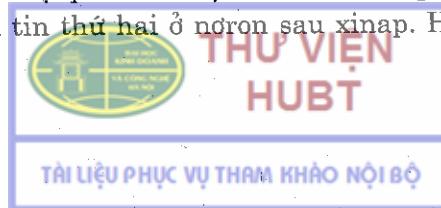
– Thông tin thần kinh sẽ bị biến đổi ít nhiều ở xinap hoá học nhiều hơn so với xinap điện. Một số nhân tố có thể gây ảnh hưởng đến lượng chất trung gian thần kinh được giải phóng vào khe xinap. Sự biến đổi như vậy giúp cho động vật có khả năng thay đổi phản xạ tập tính của mình để đáp ứng với sự biến đổi của điều kiện môi trường và đó cũng là cơ sở cho khả năng học tập và trí nhớ ở động vật bậc cao.

– Sự dẫn truyền trực tiếp qua xinap:

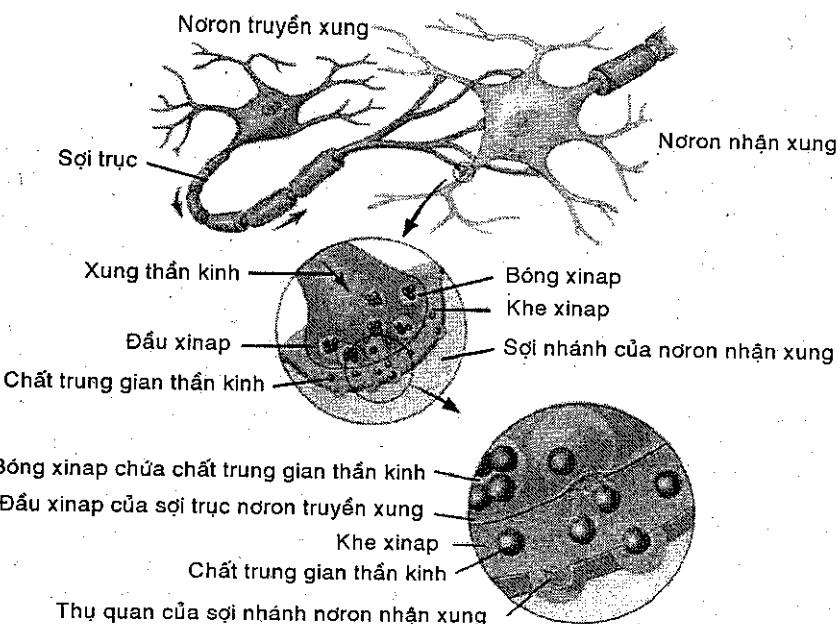
Đối với đa số xinap hoá, thì màng sau xinap có chứa các *kênh ion thụ quan có cổng* có khả năng liên kết với chất trung gian thần kinh, nằm thành nhóm và đối diện với màng trước xinap. Khi các chất trung gian thần kinh liên kết với các thụ quan của kênh, kênh sẽ mở ra và các ion khuếch tán qua các kênh nằm trên màng sau xinap. Cơ chế dẫn truyền tín hiệu nêu trên được gọi là sự dẫn truyền trực tiếp qua xinap. Kết quả là tạo nên một điện thế sau xinap, tức là sự thay đổi điện thế màng của nơron sau xinap. Đối với một số xinap, chất trung gian thần kinh liên kết với kênh Na^+ và kênh K^+ do đó làm khuếch tán các ion Na^+ và K^+ . Khi các kênh này mở, màng sau xinap bị giải phân cực khi điện thế màng đạt giá trị giữa nồng lượng hoạt hoá của kali và natri. Sự hoạt hoá của các kênh Na^+ và kênh K^+ ở màng sau xinap dẫn đến sự phân cực và khử cực. Và như vậy, xung thần kinh được xuất hiện và truyền đi. Các chất trung gian thần kinh sau khi hoàn thành chức năng sẽ bị phân giải ở khe xinap, hoặc được tái sử dụng bởi nơron trước xinap bằng cách vận chuyển trở lại và tích trữ lại trong bóng xinap để tái sử dụng. Ví dụ, chất trung gian thần kinh *axetilcolin* bị phân hủy bởi enzym *axetilcolinesteraza* có trong khe xinap, còn chất *serotonin* được tái sử dụng.

– Sự dẫn truyền gián tiếp qua xinap (hình 14.9):

Trong sự dẫn truyền trực tiếp qua xinap, chất trung gian thần kinh liên kết trực tiếp với kênh ion và làm mở kênh. Trong sự dẫn truyền gián tiếp qua xinap, chất trung gian thần kinh liên kết với thụ quan có trong màng nhưng không phải là thành phần của kênh ion. Phức hệ *chất trung gian thần kinh – thụ quan* sẽ hoạt hoá con đường dẫn truyền tín hiệu thông qua chất truyền tin thứ hai ở nơron sau xinap. Hiệu ứng dẫn truyền gián



tiếp qua xinap diễn ra chậm hơn nhưng kéo dài hơn so với hiệu ứng dẫn truyền trực tiếp. Ví dụ, chất trung gian thần kinh norepinephrin gắn với thụ quan của nó tạo thành một phức hệ chất trung gian thần kinh – thụ quan, phức hệ này sẽ hoạt hoá protein G, đến lượt mình protein G sẽ hoạt hoá enzym *adenylylxyclaza*, là enzym chuyển hoá ATP thành AMP vòng. AMP vòng là chất thông tin thứ hai có tác động hoạt hoá enzym *kinaza A*. Enzym này phosphoryl hoá các kênh ion nằm trên màng sau xinap, làm mở hoặc đóng kênh. Bằng sự khuếch đại hiệu ứng con đường dẫn truyền thông tin, một phân tử chất trung gian thần kinh liên kết với một thụ quan có tác động làm mở hoặc đóng rất nhiều kênh ion của màng sau xinap.



Hình 14.9. Cơ chế dẫn truyền gián tiếp qua xinap

– Các chất trung gian thần kinh và tác động của chúng (bảng 14.2).

Bảng 14.2. Một số chất trung gian thần kinh chủ yếu đã được nghiên cứu

Chất trung gian	Chức năng	Nơi chế tiết
Axetylcolin	Kích thích cơ xương, kích thích hoặc ức chế các phản ứng của cơ thể.	Trung ương thần kinh, thần kinh ngoại biên, liên kết cơ – thần kinh.
Dẫn xuất của axit amin Norepinephrin	Kích thích hoặc ức chế.	Trung ương thần kinh, thần kinh ngoại biên.

Dopamin	Chủ yếu kích thích, có thể ức chế ở một số phần của cơ thể.	Trung ương thần kinh, thần kinh ngoại biên.
Serotonin	Chủ yếu ức chế.	Trung ương thần kinh.
Axit amin GABA (axit gamma aminobutyric)	Ức chế	Trung ương thần kinh, liên kết cơ – thần kinh ở động vật không xương sống.
Glyxin	Ức chế	Trung ương thần kinh.
Glutamat	Kích thích	Trung ương thần kinh, liên kết cơ – thần kinh động vật không xương sống.
Aspartat	Kích thích	Trung ương thần kinh.
Peptit thần kinh Chất P	Kích thích	Trung ương thần kinh, thần kinh ngoại biên.
Met – enkephalin (một loại endorphin)	Chủ yếu ức chế	Trung ương thần kinh.

Mỗi một loại chất trung gian thần kinh liên kết với thụ quan riêng của mình, nhưng có một số chất trung gian thần kinh có đến hàng tá thụ quan khác nhau, mỗi một phức hệ tạo nên các hiệu ứng khác nhau trong nơron sau xinap. Các dược phẩm thường tác động lên các thụ quan đặc trưng và là cơ sở khoa học trong điều trị các bệnh thần kinh.

+ Axetilcolin:

Đây là một trong những chất trung gian thần kinh phổ biến nhất đối với động vật có xương sống cũng như không xương sống. Trong hệ thần kinh trung ương của động vật có xương sống, chúng có thể gây nên tác động ức chế hoặc kích thích tùy loại thụ quan. Trong xinap cơ – thần kinh, axetilcolin liên kết với thụ quan của kênh thụ quan có cổng trong tế bào cơ, gây nên điện thế hưng phấn sau xinap theo cách truyền thông tin trực tiếp. Chất nicotin cũng liên kết với các thụ quan như thế có trong thần kinh ngoại biên và một phần của thần kinh trung ương. Hiệu ứng sinh lý và tâm lý của nicotin là do nó có khả năng liên kết với thụ quan của axetilcolin. Trong cơ tim của động vật có xương sống, axetilcolin được tiết ra từ nơron đối giao cảm làm hoạt hoá protein G, gây nên 2 hiệu ứng: ức chế enzym adenylylxyclaza và mở các kênh K⁺ trên màng tế bào cơ. Cả 2 hiệu ứng này làm giảm sức co và tần số co của các tế bào cơ tim.

+ Dẫn xuất của các axit amin:



Các chất trung gian này thường gây tác động dẫn truyền gián tiếp qua xinap, chủ yếu đối với hệ thần kinh trung ương. Tuy nhiên, norepinephrin cũng có tác động đối với hệ thần kinh ngoại biên. Dopamin và serotonin được tiết ra ở nhiều vị trí trong não và tác động lên giấc ngủ, tính khí, sự tập trung và học tập. Sự mất cân bằng của các chất trung gian thần kinh này liên quan đến một số bệnh thần kinh. Ví dụ, bệnh Parkinson là loại bệnh có liên quan đến sự thiếu hụt dopamin trong não. Một số thuốc có hoạt tính an thần như LSD và mescaline thường gây nên hiệu ứng ảo giác do chúng liên quan với thụ quan của dopamin và serotonin trong não. Bệnh trầm cảm thường được chữa trị bằng thuốc giúp làm tăng nồng độ của chất trung gian thần kinh dẫn xuất của axit amin trong não như norepinephrin hoặc serotonin. Ví dụ, thuốc prozac có tác dụng làm tăng cường tác dụng của serotonin bằng cách ức chế quá trình hấp thụ lại serotonin về nơron trước xinap sau khi chất này đã được giải phóng ra.

+ Axit amin và peptit:

Bốn axit amin có tác dụng như là chất trung gian thần kinh trong hệ thần kinh trung ương là: GABA, glyxin, glutamat và aspartat. GABA là chất trung gian thần kinh ở hầu hết các xinap ức chế ở trong não, vì nó sản sinh ra điện thế ức chế sau xinap bằng cách làm tăng tính thấm của màng sau xinap đối với ion Cl^- . Một số peptit, những chuỗi axit amin ngắn, là các chất trung gian thần kinh. Đa số nơron giải phóng một hoặc nhiều peptit cũng như các chất trung gian thần kinh không phải là peptit. Nhiều peptit được sản sinh bởi sự biến đổi từ protein sau dịch mã. Ví dụ, chất proenkephalin gồm 267 axit amin được cắt thành 4 chuỗi peptit gọi là met-enkephalin có chứa 5 axit amin, hoặc bị cắt thành các chuỗi peptit khác. Nói chung, các peptit tác động theo con đường dẫn truyền tín hiệu.

+ Chất P:

Là peptit có vai trò chủ yếu là gây kích thích, có tác dụng điều hoà cảm giác đau, ngược lại, endorphin có chức năng an thần, làm giảm cảm giác đau. Các nhà hóa học thần kinh Candace Pert và Solomon Snyder ở trường Đại học Y khoa Johns Hopkins, vào những năm 1970 đã phát hiện ra thụ quan đặc trưng của morphin và heroin trong nơron của não. Các nghiên cứu về sau đã chứng minh rằng các *chất gây nghiện* liên kết với những thụ quan này bằng cách bắt chước endorphin – chất được sản sinh trong não trong những giai đoạn stress về thể chất hoặc tinh thần, chẳng hạn như khi sinh con. Ngoài tác dụng làm giảm đau, endorphin còn làm giảm lượng nước tiểu do nó kích thích tiết ADH, là hormon bài niệu, ức chế hô hấp, tạo ra sự hung phấn và nhiều hiệu ứng khác. Một loại



THƯ VIỆN
HUST

endorphin do thùy trước tuyến yên tiết ra (là một loại hormon) tác động lên các vùng nhất định của não là một ví dụ về sự phối hợp kiểm tra giữa hệ thần kinh và hệ nội tiết.

+ Các chất khí:

Giống như các loại tế bào khác, một số nơron của trung ương thần kinh và thần kinh ngoại biên ở động vật có xương sống chế tiết ra các chất khí hoà tan như oxit nitric (NO) và cacbon monoxit (CO) có tác dụng như chất điều chỉnh cục bộ. Ví dụ, trong quá trình hưng phấn giao hợp ở đàn ông, một số nơron chế tiết NO vào mô dương cứng của dương vật. Để đáp ứng lại, các tế bào cơ trơn trong thành mạch máu của mô dương cứng của dương vật sẽ giãn ra, làm cho mạch máu mở rộng, dẫn đến tích tụ nhiều máu trong mô xốp của dương vật, tạo ra sự cương cứng. Thuốc Viagra có tác dụng làm tăng khả năng tạo và duy trì sự cương cứng thông qua việc ức chế enzym có tác dụng làm chậm hiệu ứng giãn cơ của NO.

CO được tổng hợp bởi enzym hem oxigenaza, có ở một số nơron nào đó trong não và thần kinh ngoại biên. Trong não, CO điều chỉnh sự giải phóng các hormon dưới đồi não. Trong hệ thần kinh ngoại biên, chúng lại đóng vai trò là các chất trung gian thần kinh ức chế, gây nên hiệu ứng quá phân cực của các tế bào cơ trơn của ruột.

Không giống các chất trung gian thần kinh điển hình, NO và CO không được tích trữ trong các bống xinap; các tế bào sẽ tổng hợp chúng khi có nhu cầu. Các khí này khuếch tán vào trong tế bào đích bên cạnh và gây nên sự thay đổi, và bị phân hủy – tất cả chỉ diễn ra trong vài giây. Trong đa số các tế bào đích, kể cả tế bào cơ trơn, NO có tác dụng như nhiều loại hormon, gây kích thích enzym bám màng tổng hợp chất truyền tin thứ hai, gây nên tác động trực tiếp lên quá trình trao đổi chất của tế bào.

IV– THẦN KINH TRUNG ƯƠNG

Để hiểu được cấu trúc và hoạt động của hệ thần kinh, chúng ta xem xét hệ thần kinh của người. Hệ thần kinh của người gồm hai phần: hệ thần kinh trung ương (TKTU) và hệ thần kinh ngoại biên (TKNB).

TKTU gồm *tuỷ sống* và *não bộ*, bộ phận điều khiển trung tâm và có chức năng thu nhận, xử lý phân tích tất cả các thông tin và phát thông tin trả lời. Não bộ còn là trung khu hoạt động thần kinh cao cấp như học tập, trí nhớ, tư duy,...



THƯ VIỆN
HUBT

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

1. Cấu trúc và chức năng của tuỷ sống

– Tuỷ sống được xem là cửa bộ phận thần kinh trung ương, đồng thời là bộ phận nối thần kinh não bộ với não bộ. Tuỷ sống có cấu tạo một dây đặc gồm các nơron có bao mielin và nơron không bao mielin, nó to bằng ngón tay út, khoảng 2cm, và kéo dài từ nền sọ cho tới đốt sống lưng số 1, khoảng 45cm. Tuỷ sống được bảo vệ bởi cột xương sống.

Bao quanh tuỷ sống có màng mỏng (meninges) và có chứa dịch não tuỷ, có nguồn gốc từ huyết tương. Từ tuỷ sống có 31 đôi dây thần kinh tuỷ sống đi ra qua các lỗ giữa hai đốt sống xếp cạnh nhau. Mỗi dây thần kinh từ tuỷ sống đi ra bằng hai rẽ: rẽ trước là rẽ vận động và rẽ sau là rẽ cảm giác, sau đó hai rẽ nhập thành dây thần kinh hỗn hợp. Rẽ sau có phần phình được gọi là hạch rẽ sau, trong đó có chứa các thân nơron cảm giác.

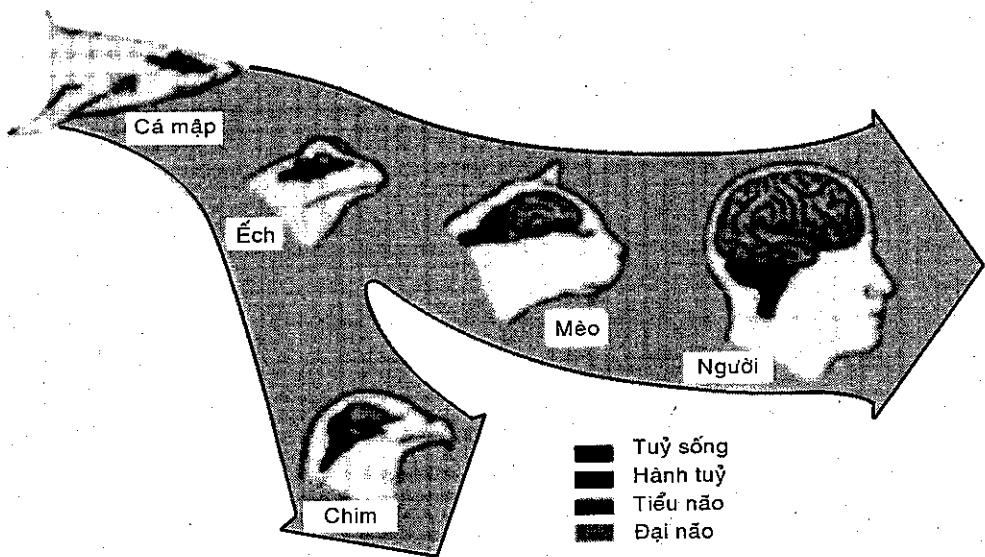
– Lát cắt ngang tuỷ sống (hình 14.15, phần Thần kinh ngoại biên) cho ta thấy tuỷ sống có ống trung tâm chứa dịch não tuỷ. Bao quanh ống trung tâm là chất xám có hình con bướm có hai sừng sau, hai sừng trước và hai sừng bên. Chất xám chứa các thân nơron vận động khu trú ở sừng trước và sừng bên. Sừng sau chứa các dây cảm giác và các xinap nối các dây cảm giác và nơron vận động. Bao quanh chất xám và chất trắng chứa rất nhiều bó dây thần kinh dài có bao mielin. Các bó đi lên mang xung cảm giác đến não, còn các bó đi xuống tạo các xinap với các nơron vận động tạo các phản xạ vận động tại các giác quan.

Tuỷ sống được xem là thuộc TKTU vì tại tuỷ sống có chứa các nơron vận động nên tuỷ sống có thể thực hiện các phản xạ đơn giản như các phản xạ đầu gối, phản xạ da,...

2. Cấu trúc và chức năng của não

Não là tổ chức thần kinh trung ương cao nhất của cơ thể. Não tham gia điều chỉnh tất cả các hoạt động của cơ thể. Não là nơi tiếp nhận, xử lý, phân tích các thông tin từ các thụ quan cảm giác và trả lời có ý thức bằng hoạt động hệ cơ xương. Não tham gia và duy trì cân bằng nội môi – các chức năng diễn ra tự động, vô ý thức như nhịp tim, nhịp thở, tiêu hoá, tuần hoàn, huyết áp,... Não là trung khu các hoạt động thần kinh cao cấp như học tập, trí nhớ, nhận thức, tâm linh,... Sự tiến hoá của động vật có xương sống thể hiện rõ ràng nhất ở tiến hoá của não bộ (hình 14.10).





Hình 14.10. Tiến hoá của não bộ của động vật có xương sống

– Não người lớn nặng khoảng 1300g, tuy nhiên có thay đổi tuỳ cơ thể và tuỳ giới tính. Cùng lứa tuổi, não nam giới nặng hơn não nữ giới từ 10 – 17%, có thể do cơ thể nam lớn hơn nữ. Khi so sánh theo chủng tộc và giới tính không thấy có mối liên quan trực tiếp giữa trí thông minh và khối lượng não.

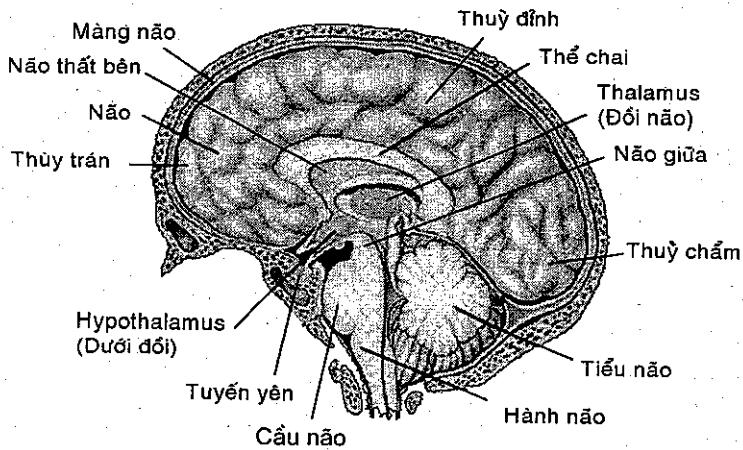
– Người ta ước lượng não chứa tới 25 đến 100 tỷ nơron, và mỗi nơron được nối với 10.000 xinap và như vậy trong não có đến hàng ngàn tỷ mối liên hệ và chắc chắn là não là cơ quan có tổ chức phức tạp nhất và quan trọng nhất của cơ thể.

Não bộ gồm ba phần: *não sau*, *não giữa* và *não trước* có chức năng đặc thù nhưng có liên hệ lẫn nhau và hoạt động như một thể thống nhất. Não được liên hệ với toàn bộ cơ thể qua tuỷ sống, qua các dây thần kinh sọ não.

a) *Cấu trúc và chức năng của não sau*

Não sau là phần não nối với tuỷ sống có chức năng là trung khu của các hoạt động sống cồn cơ bản của cơ thể. Não sau bao gồm *hành não*, *tiểu não*, *cầu não* và *thể lưỡng* (hình 14.11).





Hình 14.11. Sơ đồ cắt dọc của não người

– Hành não (medulla):

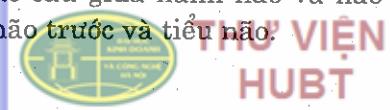
Hành não là phần não sau nối tiếp ngay với tuỷ sống. Hành não là nơi các dây thần kinh vận động từ não trước đi qua và bắt chéo đổi lập hai bên trái phải, do đó xảy ra hiện tượng não phải kiểm soát các vận động của bên trái cơ thể và ngược lại. Trong hành não chứa các trung khu điều chỉnh co bóp tim, trung khu điều chỉnh hô hấp và thu nhận tín hiệu cảm giác về hàm lượng O₂ và CO₂, cũng như độ axit trong máu và phát xung để điều chỉnh nhịp tim và nhịp hô hấp. Trong hành não còn có trung khu vận mạch điều chỉnh độ to nhỏ của mạch và lượng máu phân phối cho cơ quan. Các trung khu điều chỉnh các hoạt động phối hợp có liên quan đến sự ho, sụt sút, hắt hơi và náu đều nằm trong hành não.

– Tiểu não (cerebellum):

Tiểu não nằm tiếp sau hành não và gồm hai bán cầu tiểu não, có chức năng điều hoà phối hợp các cử động và thăng bằng của cơ thể. Lớp vỏ tiểu não chứa nhiều tế bào, đặc biệt là tế bào Purkinje, mỗi tế bào có 100.000 xinap với các nơron khác. Tiểu não điều hoà các cử động khéo léo như khiêu vũ, làm xiếc. Tiểu não nhận các xung cảm giác từ rất nhiều thụ quan: thụ quan căng dây chằng, khớp, thụ quan thăng bằng của tai trong, thụ quan thị giác từ võng mạc. Khi say rượu, khi xúc cảm, buồn nôn hay khi bị nhiễm trùng tai trong đều gây ảnh hưởng lên hoạt động của tiểu não, làm cho ta choáng váng, mất thăng bằng.

– Cầu não (Pons):

Cầu não là phần bắc cầu giữa hành não và não giữa, là nơi nối giữa hành não với não giữa, não trước và tiểu não.



– Thể lưỡi (reticular formation):

Thể lưỡi gồm các nơron tạo thành lưới bao quanh một phần hành não và cầu não. Chúng có chức năng cảm giác và vận động và là trung khu của ngủ và thức. Các thuốc gây ngủ chắc chắn là có tác động đến thể lưỡi. Khi thể lưỡi bị chấn thương hoặc bị nhiễm trùng thường dẫn tới hôn mê, mất ý thức.

b) Cấu trúc và chức năng của não giữa

Não giữa nằm trên cầu não và nối não sau với não trước, là phần não bé nhất. Thông qua các dây sọ não, não giữa điều chỉnh các cử động mắt và độ mở con ngươi (đồng tử). Chúng điều chỉnh phối hợp các cử động của đầu với ánh sáng và tiếng động. Sự thiếu hụt chất trung gian dopamin trong não giữa có liên quan đến tác động run vô ý thức – *bệnh Parkinson*. Bệnh thường xuất hiện ở người trên 55 tuổi và phát triển dần từ run tay đến lúc lắc chân và đầu, và có thể dẫn tới liệt cơ bắt đầu từ cơ mặt. Điều trị bằng thuốc *L-dopa* có thể làm giảm bớt triệu chứng run tay.

c) Cấu trúc và chức năng của não trước

Não trước bao gồm *đồi não*, *dưới đồi*, *hệ limbic* và *vỏ não* (hình 4.3). Não trước là phần quan trọng nhất của não, ngoài chức năng điều khiển tổ hợp tất cả các hoạt động của các nội quan, phần vỏ não còn là các trung tâm hoạt động tinh thần, ngôn ngữ, tư duy trừu tượng, ...

– Đồi não và dưới đồi:

+ Đồi não (hay là đồi thị) (thalamus) là trạm nối tiếp đầu tiên về cảm giác. Chúng nhận tín hiệu từ các nơron cảm giác và truyền xung cho các phần đặc thù của vỏ não nơi cần xử lý và phân tích thông tin. Các xung cảm giác đau, nóng lạnh, áp lực từ các thụ quan được chuyển về đồi não nhưng ta chỉ nhận biết chúng xảy ra ở đâu khi được chuyển về vỏ não. Phối hợp với thể lưỡi, đồi não giúp cho việc điều hòa trạng thái thức ngủ. Người ta cho rằng, khi ta ngủ là do các trung khu này chế tiết ra *serotonin*.

+ Dưới đồi (hypothalamus) nằm giữa đồi não và tuyến yên (pituitary gland). Đồi não là trung khu quan trọng trong việc điều chỉnh trạng thái cân bằng nội môi. Chúng thu nhận các xung cảm giác, ánh sáng, âm thanh, mùi vị, nhiệt, hàm lượng glucozơ trong máu, huyết áp, đói khát và thông qua liên hệ với thần kinh tự động, dưới đồi điều chỉnh nhịp tim, huyết áp, co bóp bọng đái. Dưới đồi có liên hệ với tuyến yên và điều chỉnh hoạt động chế tiết hormon của tuyến yên. Trong dưới đồi có trung khu đói giúp ta biết cảm giác đói cần ăn và trung khu no giúp ta biết cảm giác no. Ngoài ra còn có trung khu khát giúp ta biết khi nội dịch quá đậm đặc cần phải uống nước; trung khu nóng lạnh giúp ta duy trì thân nhiệt bình thường. Nhờ các trung khu trên, dưới đồi giúp duy trì cân bằng nội môi cho cơ thể.



– Hệ limbic (limbic system) (hình 14.12).

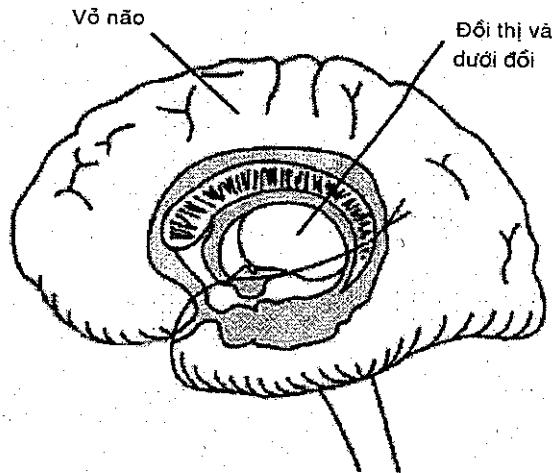
Hệ limbic là tập hợp nơron khu trú trên đồi não và dưới vỏ não. Hệ limbic liên kết các hoạt động tinh thần có ý thức của não với các hoạt động vô thức của não sau và não giữa. Hệ limbic đóng vai trò quan trọng trong hình thành các xúc cảm sâu sắc như thiện chí, thoả mãn, khoái cảm tình dục, lo sợ, đau khổ,... Các thông tin về các xúc cảm trên được lưu giữ (trí nhớ) trong các trung khu của hệ. Vì hệ limbic vừa là

trung khu của xúc cảm và trí nhớ nên các trạng thái xúc cảm được tích giữ luôn hiện về với chi tiết đầy đủ, phong phú. Các xúc cảm về mùi cũng được truyền qua hệ limbic và được giữ lại như một kỷ niệm, thích hoặc ghét về một mùi thơm, đặc biệt có thể ghi lại trong ta kỷ niệm khó quên về một con người, một địa danh nào đó.

– Vỏ não (cerebellum) (hình 14.11 và 14.13):

Vỏ não là phần lớn nhất và phát triển nhất của não. Vỏ não thực hiện chức năng thần kinh cấp cao thể hiện sai khác cơ bản giữa con người và động vật ở đặc điểm: con người có khả năng liên lạc bằng hình tượng, sử dụng ngôn ngữ, tư duy, tính toán, hành động quyết đoán, xúc cảm có ý thức... Vỏ não cũng là trung khu của các hoạt động và điều chỉnh có ý thức và của ý chí, nghị lực.

Vỏ não gồm hai bán cầu não bao trùm hết các phần não khác, hai bán cầu não được phân cách bởi rãnh dọc sâu. Lớp ngoài cùng của vỏ não dày 2 – 4mm là lớp vỏ (cerebral cortex) chỉ chiếm 25% thể tích não nhưng chứa tới gần 75% tổng số nơron của não. Vì lớp vỏ chủ yếu chứa các thân nơron và giàu mao mạch nên có màu xám – đỏ được gọi là *chất xám* của não. Nằm dưới lớp vỏ là *chất trắng* gồm các sợi nhánh và sợi trực có bao mielin. Hai bán cầu não được nối với nhau bởi *thể chai* (corpus callosum) là tập hợp các nơron và là nơi liên hệ giữa hai bán cầu não. Trong quá trình phát triển phôi và thai, phần chất xám phát triển rất nhanh so với chất trắng, do đó làm cho bề mặt vỏ não gấp nếp tạo thành các cuộn và rãnh. Các rãnh lớn chia vỏ não thành các thùy. Có năm thùy não là: thùy trán, thùy thái dương, thùy chẩm và thùy insula (xem hình 14.18).



Hình 14.12. Hệ limbic

• Thuỷ não được phân chia thành các khu vực có chức năng nhất định như cảm giác, vận động và hoạt động “tinh thần”.

+ Khu cảm giác (sensory areas) là nơi thu nhận và xử lý phân tích các xung động từ các nơron cảm giác, được định khu trong các thuỷ đặc biệt, ví dụ, khu cảm giác ánh sáng ở trong thuỷ chẩm, khu cảm giác âm thanh, mùi vị ở thuỷ thái dương.

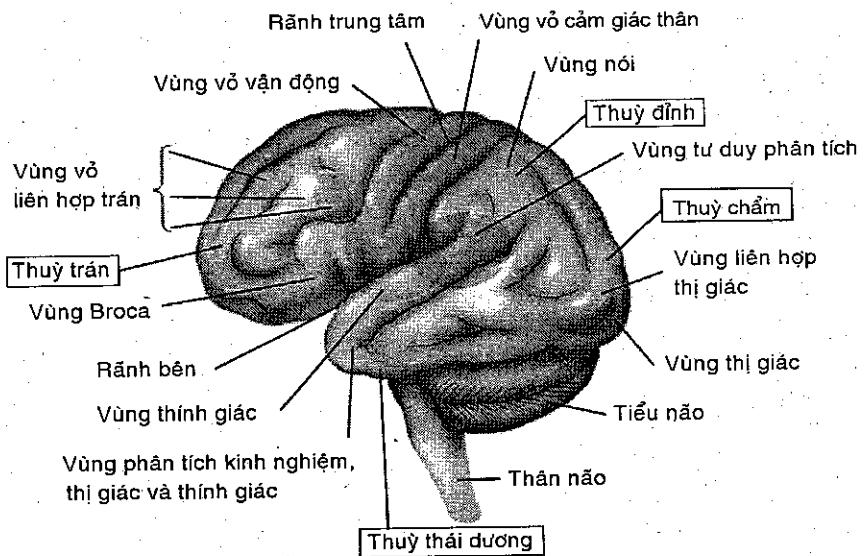
+ Khu cảm giác sơ cấp (primary sensory) là cuộn não lớn ở trong thuỷ đỉnh thu nhận cảm giác của phần lớn vùng cơ thể như ở môi, lưỡi, răng, đầu ngón tay ngón chân, cơ quan sinh dục,...

+ Khu vận động (motor areas) là nơi phát sinh các xung truyền theo dây thần kinh vận động tới các cơ đặc trưng.

+ Khu vận động sơ cấp (primary motor area) nằm trong cuộn não của thuỷ trán, kiểm soát sự phối hợp vận động của mỗi miền cơ thể, đặc biệt là các cử động chính xác và khó khăn.

+ Khu liên hợp (association area) là nơi tổ hợp các thông tin cảm giác và vận động, đồng thời là trung khu của các hoạt động thần kinh cao cấp như sự tư duy suy đoán, hành động quyết đoán, tích trí nhớ, tính cách cá nhân và trí thông minh, tức là những cái mà ta hay gọi là hoạt động trí tuệ, tinh thần.

Khu liên hợp phân bố ở các thuỷ não khác nhưng một số khu liên hợp chỉ tìm thấy ở một bán cầu não.



Hình 14.13. Phân vùng chức năng của não. Các vùng cảm giác, vận động và liên hợp. Mỗi bên của vỏ não được chia thành bốn thuỷ, mỗi thuỷ có chức năng riêng, đặc trưng. Một số vùng liên hợp ở não trái có chức năng khác với chức năng của các vùng liên hợp ở não phải

– Sự sai khác giữa hai bán cầu não:

+ Trong quần thể người có đến 10% *thuận tay trái*, như vậy có nghĩa là người thuận tay trái, có bán cầu não phải chiếm ưu thế hơn so với não trái trong các hoạt động cử động tinh vi (như trên ta đã biết là do sự bắt chéo của các bó thần kinh vận động ở hành não nên não trái kiểm soát và vận động thuộc nửa phải cơ thể và ngược lại), do đó họ thích sử dụng tay trái và chân trái hơn. So sánh với người *thuận tay phải* thì não người thuận tay trái có bán cầu não trái chứa thuỷ định và thuỷ chẩm hẹp hơn, và trong bán cầu não phải của họ chứa thuỷ trán hẹp hơn.

+ Về phương diện chức năng, bán cầu não trái kiểm soát các quá trình logic và liên tiếp nhau có thể biểu đạt bằng từ hoặc số. Ví dụ, khi ta đọc một trang sách ta sử dụng não trái để đọc và hiểu các ngôn từ và ý tưởng được trình bày. Não trái thiên về toán và khoa học và khi ta nói hoặc viết ta phát huy não trái nhiều hơn. Đối với người lớn, khi bị tổn thương bán cầu não trái thường dẫn đến khuyết tật trong ngôn ngữ, trong khả năng nói và đọc.

+ Bán cầu não phải thể hiện khả năng âm nhạc và nghệ thuật của não, chúng giúp ta phân biệt các thông tin thị giác và giọng nói. Các âm thanh đặc biệt như tiếng gió thổi, tiếng mưa rơi, tiếng sóng vỗ, giọng chim hót đều được xử lý ở não phải.

Các thông tin thị giác như hình dạng vật thể, vị trí vật thể trong không gian cũng được xử lý ở não phải. Nhờ não phải mà ta cảm nhận được bức tranh đẹp, mỹ cảnh của các hiện tượng cũng như nhận biết khuôn mặt của bạn bè và người thân thuộc.

+ Sự khác nhau giữa bán cầu não phải và trái thể hiện giữa các cá thể khác nhau trong quần thể biểu đạt qua các hoạt động nghề nghiệp, xã hội và tính cách.

3. Sự sai khác giới tính của não

Nam và nữ sai khác về hành vi và ứng xử, về tính cách, về khả năng, về ý thích đã từ lâu được quan sát, chứng minh và tranh cãi. Những sai khác đó có cơ sở trên sự sai khác của não. Dưới đây ta xem xét một số sai khác trong hoạt động của não ở nam giới và nữ giới.

a) Đặc thù của não nữ giới

Nữ hơn hẳn nam trong việc truyền cảm bằng lời nói, điệu bộ và nét mặt. Nhìn chung nữ biết nói và biết đọc sớm hơn nam. Nữ học tiếng dễ và có khả năng hơn nam trong việc sử dụng văn phạm và phát âm. Nữ nhìn tinh hơn trong cả bóng tối, ngửi mùi vị tinh hơn và nghe thính hơn so với nam. Từ tuổi thiếu nhi, con gái sử dụng đôi tay khéo léo hơn, trong may vá và chơi trò chơi



so với con trai. Có thể là nữ sử dụng cả hai bán cầu não với mức như nhau. Nhiều nghiên cứu não sau khi chết đã chứng minh não nữ có *thể chai* rộng hơn, do đó mối liên hệ giữa hai bán cầu não được tăng cường hơn. Khi nghiên cứu hoạt tính điện trong não người sống chứng tỏ não nữ sử dụng cả hai bán cầu não như nhau trong hoạt động nói và nhìn, trong biểu đạt cảm xúc và trong nhận thức hình dạng không gian của các vật thể.

b) *Đặc thù của não nam giới*

Nhìn chung nam có khả năng giải quyết nhanh các vấn đề toán học, có khả năng định hướng không gian và từ hình chiếu hai chiều dự đoán nhanh cấu trúc ba chiều của vật thể. Con trai sử dụng phổi hợp tay – mắt giỏi hơn và kiểm soát sự cử động của nhiều nhóm cơ chính xác hơn. Trong ánh sáng, nam nhìn tinh hơn nữ (mắt con trai, lỗ tai con gái) nhưng tầm nhìn ngoại vi kém hơn. Nam cảm nhận tốt hơn về phổi cảnh, về vị trí tương đối của các vật gần và xa. Nam, nhất là người thuận tay phải sử dụng bán cầu não trái nhiều hơn, ưu thế hơn cho hoạt động nói; bán cầu não phải nhiều hơn cho hoạt động nhìn, nhận dạng không gian và biểu đạt cảm xúc.

Những sai khác giới tính có cơ sở phân tử và tế bào trong tổ chức não hay là được giáo dục trong môi trường xã hội. Câu trả lời chung sẽ là: cả hai, tổ chức não và môi trường đều đóng vai trò trong sự hình thành sai khác giới tính.

c) *Nguồn gốc của sai khác giới tính*

Sự sai khác giới tính được quy định bởi các nhân tố sinh học như yếu tố di truyền khi thụ tinh tạo thành trứng. Trứng mang nhiễm sắc thể XX sẽ phát triển thành nữ, trứng mang nhiễm sắc thể XY sẽ phát triển thành nam. Trong quá trình phát triển phôi, dưới ảnh hưởng của estrogen của mẹ và của phôi, mầm mô sinh dục sẽ phát triển thành cơ quan sinh dục nữ với não nữ; dưới ảnh hưởng của testosteron, mầm mô sinh dục sẽ phát triển thành cơ quan sinh dục nam với não nam. Các hormon sinh dục đã gây ảnh hưởng lên sự phát triển não. Là một cá thể, mỗi một chúng ta đều tự nhận thức về tâm sinh lý rằng “tôi là nữ” hoặc “tôi là nam”. Như vậy xác định giới tính không chỉ được quy định bởi nhân tố sinh học mà còn do các nhân tố quy định *tính hướng giới*, tức là sự luyến ái khác giới (giữa nam với nữ), hoặc đồng giới (giữa nam với nam, giữa nữ với nữ). Trong não, trung khu xác định giới và trung khu quy định tính hướng giới là khác nhau. Nhiều trường hợp sự xác định giới tính trái ngược với giới tính sinh học, ví dụ một cơ thể nam về mặt sinh học, lại có thể được xác định là nữ, bởi vì khi phôi nam đang phát triển nó sản xuất vừa đủ testosteron tác động phát triển cơ quan sinh dục nam nhưng lại quá ít để hình thành não

nam và não của phôi phải chịu tác động của estrogen do mẹ tiết ra dẫn tới hình thành não nữ, và như vậy ở mức độ ít hay nhiều, trong cơ thể nam lại chứa não nữ và xác định giới tính nữ.

Tình trạng đối lập đó cũng có thể xảy ra với phôi nữ khi tuyến trên thận bị sai lệch tiết ra quá nhiều testosteron (hay do cơ thể mẹ chuyển đến quá nhiều) sẽ dẫn đến phát triển não nam và khi đó sự xác định giới tính nam trong cơ thể nữ.

4. Bảo vệ não

Não là mô mềm dễ bị huỷ hoại, vì vậy cần được bảo vệ. Trước tiên não được bảo vệ bởi hộp sọ do các xương sọ liên kết với nhau. Trong lớp vỏ xương, não được bao bởi ba lớp được gọi là *màng não* (khi bị viêm gây lên chứng viêm màng não). Lớp ngoài cùng là *màng cứng* là lớp mô liên kết dai, tiếp là lớp *màng nhện* giàu mạch máu cung cấp máu cho não, dưới màng nhện là khoang nhện chứa dịch não tuỷ có tác dụng như một cái đệm giảm xóc. Lớp trong cùng là lớp *màng mềm* chứa nhiều mao mạch cung cấp máu cho não ngay phía dưới. Trong não có bốn xoang gọi là *não thất* chứa đầy *dịch não tuỷ* thông với dịch ống tuỷ, cũng như thông với dịch trong khoang nhện. Dịch não tuỷ là dịch lọc từ huyết tương máu có vai trò ổn định nội môi cho não. Khi dịch não tuỷ bị tích chứa nhiều gây *úng thuỷ não* (hydrocephalus). Ngoài ra não còn được bảo vệ về mặt chuyển hoá. Nhờ sự cấu tạo đặc biệt của lớp biểu mô thành mao mạch và các *tế bào sao* (tế bào thần kinh đệm) bao lấy mạch cho nên các chất gây nguy hiểm cho não như protein, lipit, urê và kháng sinh không thể xâm nhập vào não, trái lại các chất cần thiết cho não như glucozơ, oxy, các ion Na^+ , K^+ dễ dàng vận chuyển vào não qua hàng rào máu não.

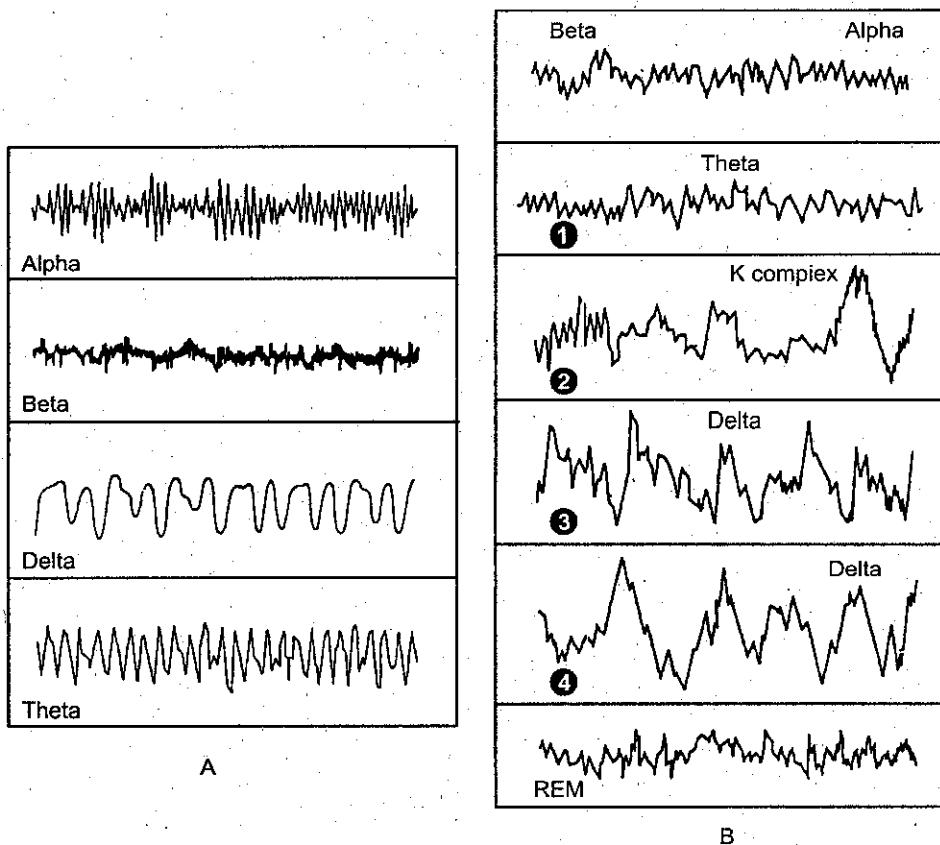
5. Hoạt động điện của não. Điện não đồ

– Trước đây để nghiên cứu não, người ta phải sử dụng phương pháp phẫu thuật não người chết; ngày nay nhờ tiến bộ của khoa học kỹ thuật, người ta có thể nghiên cứu não người sống không cần phẫu thuật mà bằng các kỹ thuật hiện ảnh như kỹ thuật chụp X – quang kết hợp vi tính (computerized tomography – CT), kỹ thuật chụp phát xạ positron (positron emission tomography – PET), hoặc kỹ thuật tạo ảnh cộng hưởng từ (magnetic resonance imaging – MRI),... cho phép nghiên cứu cấu trúc và chức năng khu vực não, hoạt tính trao đổi chất cả mô não cũng như phát hiện các u và khuyết tật khác.

– Để nghiên cứu hoạt tính điện của não, người ta sử dụng kỹ thuật điện não đồ (electroencephalogram). Các sóng não được ghi trên màn dao động thành biểu đồ điện não (electro – encephalogram – EEG). Điện não đồ thay



đổi tùy theo trạng thái hoạt động, tập tính, thức, ngủ, ốm đau hoặc bị chấn thương. Nếu mất hoạt tính điện, điện não đồ thẳng là tín hiệu báo hiệu chết não. Có bốn trạng thái sóng não: sóng alpha có tần số 8 – 10 chu kỳ/ giây – thể hiện trạng thái yên tĩnh, thư giãn và thức với hai mắt nhắm lại. Sóng alpha sẽ mất khi ngủ và não chuyển sang sóng theta (từ 3 – 7 chu kỳ/giây) là sóng não trẻ con và người lớn khi ngủ. Sóng delta (từ 1 – 5 chu kỳ/giây) là trạng thái ngủ sâu của người lớn và trẻ con thức. Khi sóng delta có ở người lớn thức là biểu hiện não bị tổn thương. Sóng beta (từ 18 – 25 chu kỳ/giây) là sóng hoạt động khi thức, khi não thu nhận xử lý thông tin hoặc suy nghĩ tự duy, ví dụ khi đọc sách, viết thư,... (hình 14.14A).



Hình 14.14. Điện não đồ

- A. Điện não đồ lúc thức và lúc ngủ với các sóng beta, alpha, delta, theta;
- B. Điện não đồ thể hiện 4 giai đoạn ngủ (1, 2, 3, 4), và ngủ theo chu kỳ REM

6. Học tập và trí nhớ

Con người có khả năng học tập và để học tập cần có trí nhớ. Học tập là quá trình thu nhận thông tin mới hoặc sáng tạo sự áp dụng mới dựa trên

thông tin đã có sẵn. Trí nhớ là thu nhận tích luỹ và tái hiện thông tin. Cả hai quá trình học tập và trí nhớ của trung khu trong hệ limbic của não trước, nhưng trí nhớ chủ yếu được tích luỹ trong vỏ não và một phần trong tiểu não. Có hai giai đoạn trí nhớ: trí nhớ ngắn hạn và trí nhớ dài hạn. Khi thông tin được lưu lại trong vài giây hoặc vài giờ được gọi là ngắn hạn, còn khi thông tin được lưu lại hàng ngày, hàng năm, hoặc suốt cuộc đời là dài hạn.

Tất cả thông tin đi vào não đầu tiên được lưu giữ là trí nhớ ngắn hạn và sau đó diễn ra quá trình củng cố và một số trí nhớ ngắn hạn chuyển sang dài hạn. Phần não hippocampus của hệ limbic tham gia vào quá trình củng cố thông tin. Trong quá trình tích luỹ thông tin, hoạt động của não có nhiều thay đổi như sản xuất nhiều protein và tích luỹ trong nơron, sự hình thành các xinap mới giữa các nơron, và tăng cường tác động của mối liên hệ các chất trung gian thần kinh giữa các nơron. Nhiều nghiên cứu hiện nay đã chứng minh rằng, trí nhớ được tích luỹ dựa trên cơ sở toàn bộ mạng lưới nơron và xinap hoạt động phối hợp dẫn tới sản sinh ra hiệu ứng toàn cảnh ba chiều ứng với trí nhớ đó.

Tất cả các vùng não – não trước, não giữa và não sau đều có khả năng tích giữ trí nhớ, trong đó bao gồm cả các vùng cảm giác, vận động. Tất nhiên các dạng trí nhớ khác nhau được tích giữ trong tiểu não rất kỹ và có liên quan đến các xúc cảm cá nhân.

Sự ôn tập và sử dụng thường xuyên các thông tin tạo khả năng tăng cường củng cố trí nhớ và trí nhớ ngắn hạn được ghi lại và chuyển thành trí nhớ dài hạn.

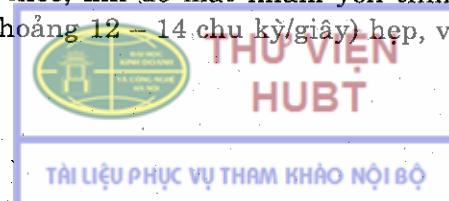
7. Giấc ngủ và giấc mơ

Khi chúng ta đọc một trang sách, chúng mệt và buồn ngủ và ta tự bảo: hãy chợp mắt một tí cho “não nghỉ ngơi”! Chợp mắt một tí là ý tốt nhưng não chẳng nghỉ ngơi. Khi chúng ta ngủ, một số cơ quan giảm hoạt động, nhưng não không nghỉ ngơi như ta tưởng. Trong giấc ngủ, hoạt động điện của não có thay đổi nhưng không giảm đi, dòng máu đến não và sự sử dụng oxy cũng không giảm. Bản chất của giấc ngủ cũng như giấc mơ vẫn còn là điều bí ẩn gây nhiều tranh cãi. Sử dụng phương pháp điện não đồ (EEG) để tìm hiểu thì xác định được giấc ngủ gồm bốn giai đoạn (hình 14.14B):

– *Giai đoạn 1* bắt đầu khi ta có cảm giác chao đảo như đang trôi vào giấc ngủ, nhịp tim và nhịp thở giảm dần, mắt quay tròn. Trong não các sóng alpha chậm và chuyển sang các sóng theta.

Giai đoạn 1 kéo dài khoảng 5 phút hoặc ít hơn.

– *Giai đoạn 2* tiếp theo, khi đó mắt nhắm yên tĩnh, điện não đồ có sóng dạng “thoi ngủ” (khoảng 12 – 14 chu kỳ/giây) hép, và các sóng “phức



hệ K" rộng và cao. Giai đoạn 2 kéo dài đến nửa đêm và giấc mơ thường xảy ra trong giai đoạn này.

– *Giai đoạn 3* là giai đoạn ngủ hoàn toàn trong đó nhịp tim, huyết áp, nhịp thở giảm và các cơ giãn. Trong khoảng nửa giờ sóng não là sóng delta chậm và rộng.

– *Giai đoạn 4* là giai đoạn ngủ sâu, nhịp tim và nhịp thở giảm đến mức thấp nhất. Điện não đồ ở dạng sóng delta nhanh.

Những người bị bệnh mất ngủ rất khó đạt đến giai đoạn 4. Người già ngủ với giai đoạn 3 và 4 ngắn hơn và giai đoạn 1 và 2 dài hơn so với người trẻ.

Bình thường chỉ sau một giờ giấc ngủ chuyển từ giai đoạn 1 sang giai đoạn 4. Nhưng giấc ngủ có thể chuyển lại từ giai đoạn 3 sang giai đoạn 2 và về 1, sau đó lại lặp lại chu kỳ trong suốt thời gian ngủ. Khi giấc ngủ quay về giai đoạn 1 của mỗi chu kỳ là thời gian xảy ra giấc mơ mạnh và sống động kéo theo cử động mắt mạnh và giật được gọi là ngủ cử động mắt nhanh (rapid eye movement sleep – REM). Trong thời gian REM, nhịp tim và nhịp thở tăng lên, cơ thân thể giãn hoàn toàn hoặc hơi cử động. Trong giấc ngủ của trẻ nhỏ, 50% là ngủ REM còn đối với người lớn ngủ REM chỉ chiếm 15%. Mỗi giấc ngủ của REM kéo dài từ 10 – 15 phút. Có thể ngủ REM là giai đoạn cần thiết cho não cung cố trí nhớ. Các sóng não ở giai đoạn REM có dạng răng cưa rất giống với beta (hình 14.4). Nhịp điệu thức ngủ của con người cũng là nhịp điệu sinh học. Như cầu ngủ của từng cá nhân có thể thay đổi từ 2 – 3 giờ cho đến 9 hoặc 10 giờ trong ngày. Mặc dù bản chất chức năng của giấc ngủ chưa được làm sáng tỏ, tất cả chúng ta đều thấy có nhu cầu phải ngủ xen kẽ với thời gian hoạt động. Một phần đời người là giấc ngủ.

Khi thói quen về thời gian ngủ bị thay đổi bởi nghề nghiệp, bởi thi cử, bởi các cuộc vui chơi cuối tuần, hoặc thay đổi địa điểm sẽ làm chúng ta mệt nhọc khi chúng ta phải chuyển sang trạng thái thức ngủ mới chưa quen, và theo thời gian chúng ta sẽ quen dần. Các phần não như dưới đồi và hành não cùng tuyến tùng sẽ giúp chúng ta điều chỉnh chu kỳ thức – ngủ. Chu kỳ thân nhiệt ít nhiều trùng với nhịp điệu thức – ngủ. Vào buổi tối khi ta lạnh, ta buồn ngủ; và vào buổi sáng khi ta ấm, ta thường thức giấc.

V– THẦN KINH NGOẠI BIÊN

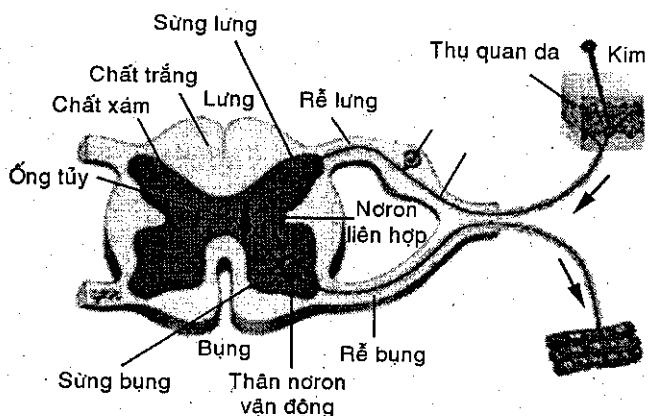
TKNB gồm các tế bào và dây thần kinh phân bố trong cơ thể ngoài tuỷ sống và não bộ, chúng có chức năng liên lạc giữa TKTU với các mô và cơ quan của cơ thể. TKNB được chia thành *bộ phận thể* (somatic) gồm các dây thần kinh liên lạc giữa da và cơ xương với TKTU, và *bộ phận tự động* (autonomic) (hay còn gọi là bộ phận thực vật – vegetatif) gồm các dây thần kinh liên lạc giữa cơ trơn, cơ tim và tuyến tiết với TKTU. Dây thần kinh

được cấu tạo bởi các phần mọc dài của tế bào thần kinh (nơron) xếp song song và được bao bởi mô liên kết. Có ba loại dây thần kinh: *dây thần kinh cảm giác* truyền xung động về TKTU, *dây thần kinh vận động* truyền xung động từ TKTU đến các tác quan (cơ và tuyến) và *dây thần kinh hỗn hợp* chứa cả hai loại cảm giác, vận động.

Cả hai thành phần đều sử dụng các dây thần kinh sọ não và các dây thần kinh tuỷ sống. Có 12 đôi dây sọ não (được đánh số từ I – XII) liên hệ trực tiếp với não và 31 dây thần kinh tuỷ sống liên hệ trực tiếp với tuỷ sống.

1. Thần kinh ngoại biên thể

– Bộ phận thần kinh ngoại biên thể thực hiện sự liên lạc với các cơ xương, với các thụ quan cảm giác da, bao gồm các nơron vận động và nơron cảm giác. Khi có kích thích tại các thụ quan cảm giác, các xung sẽ được dẫn truyền về tuỷ sống và các nơron vận động của tuỷ sống sẽ gửi các xung đến các cơ xương. Một kiểu nhận và trả lời như vậy được gọi là *phản xạ thể* (somatic reflexes). Phản xạ thể là phản xạ xảy ra nhanh, tự động không phụ thuộc vào não bộ, không cần học tập và do tuỷ sống thực hiện. Ví dụ, khi tay ta chạm vào đinh nhọn, vào ngọn lửa tức thì tay rút lại. Các phản xạ thể xảy ra theo một trật tự gọi là *cung phản xạ* (reflex arcs) gồm năm khâu: từ thụ quan, qua nơron cảm giác, qua sinapse, qua nơron vận động và cuối cùng là tác quan (hình 14.15).



Hình 14.15. Cung phản xạ: nhận kích thích từ da, dẫn truyền kích thích về tuỷ sống, phân tích xử lý kích thích ở tuỷ sống, trả lời kích thích bằng co cơ

– Người ta thường phân biệt *phản xạ bẩm sinh* (phản xạ không điều kiện), trong đó cung phản xạ đơn giản. Kiểu phản xạ này tuy đáp ứng nhanh song hạn chế trong trường hợp kích thích của môi trường luôn thay đổi. Các *phản xạ có điều kiện* là phản xạ có cung phản xạ phức tạp, thường



**THƯ VIỆN
HUST**

quan sát thấy ở động vật bậc cao. Nhờ có các phản xạ có điều kiện, cơ thể của động vật có khả năng thích ứng với các thay đổi của môi trường.

Các phản xạ thể xảy ra nhanh kịp thời đáp ứng tình thế tuy không có sự tham gia của não, nhưng vì tuỷ sống có đường liên hệ với não nên não vẫn nhận biết những gì đã xảy ra vì các xung được dẫn truyền về não để phân tích xử lý và trả lời như: vứt định nhọn, chăm sóc vết thương,...

2. Thần kinh ngoại biên tự động (hay còn gọi là thực vật)

– Thần kinh ngoại biên tự động là phần bao gồm các nơron vận động có trách nhiệm truyền các xung từ TKTU tới các nội quan. Các xung cảm giác từ thụ quan được truyền về TKTU là do các nơron của bộ phận thần kinh thể. Các phản xạ của thần kinh tự động điều khiển cơ trơn, cơ tim và các tuyến, chúng xảy ra một cách tự động, vô ý thức nhằm điều hoà trạng thái cân bằng nội môi của cơ thể. Để thực hiện được mục đích đó, bộ phận thần kinh tự động gồm hai phần hoạt động đối lập và phối hợp là *phân giao cảm* (sympathetic) và *phân đối giao cảm* (parasympathetic) (hình 14.16). Trái với bộ phận thần kinh ngoại biên thể, bộ phận giao cảm và đối giao cảm có đến hai loại nơron vận động, một loại nơron khu trú trong chất xám tuỷ sống, và một loại nơron tập hợp thành các hạch ở ngoài phân bố thành hai dãy hạch giao cảm nằm song song hai phía tuỷ sống và các hạch đối giao cảm phân bố gần các tác quan (bảng 14.3 và hình 14.16).

Bảng 14.3. So sánh con đường vận động thể và con đường vận động tự động

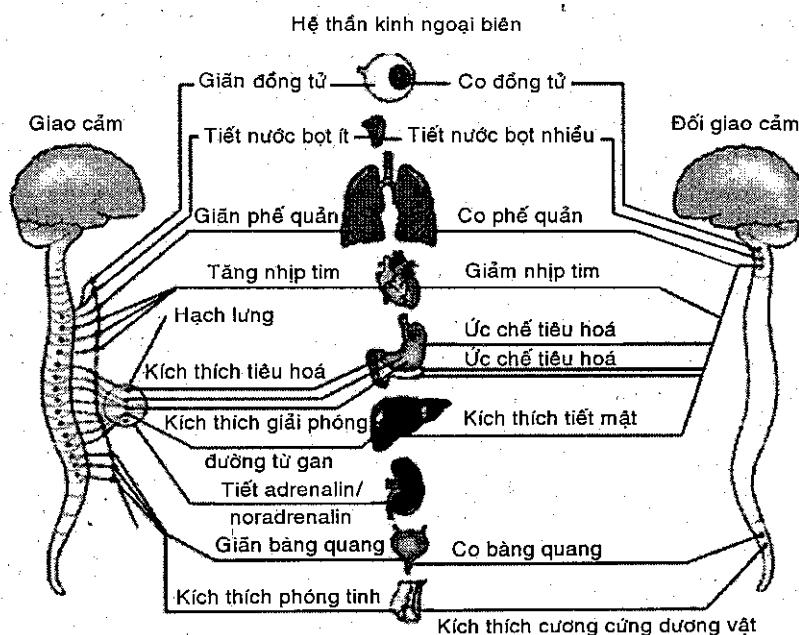
Đặc điểm	Con đường vận động thể	Con đường vận động tự động	
		Giao cảm	Đối giao cảm
1. Mức độ ý thức	Có ý thức	Không có ý thức	Không có ý thức
2. Số nơron trong một lần truyền tín hiệu.	1	2 (dây trước hạch ngắn hơn dây sau hạch).	2 (dây trước hạch dài hơn dây sau hạch).
3. Vị trí của dây vận động và các dây thần kinh tuỷ sống.	Phần lớn là các dây não bộ	Dây tuỷ sống.	Dây não bộ và dây tuỷ sống cùng.
4. Chất trung gian thần kinh.	Axetylcolin	Norepinephrin.	Axetylcolin.
5. Cơ quan tác động.	Cơ xương	Cơ trơn, cơ tim, tuyến.	Cơ trơn, cơ tim, tuyến.

– Bộ phận giao cảm bắt nguồn từ tuỷ sống vùng ngực và thắt lưng có tác động tăng cường hoạt động nội quan trong tình trạng khẩn cấp, ví dụ tăng nhịp đập tim, nhịp thở phổi, tăng giãn mạch máu,...

– Bộ phận đối giao cảm có nguồn gốc từ phần dưới não và từ miền cùng của tuỷ sống, chúng có tác động ngược với phần giao cảm nhằm giảm bớt độ căng thẳng. Sự điều chỉnh đó thực hiện qua các chất trung gian do nơron vận động thứ hai chế tiết giải phóng. Nơron giao cảm tiết *norepinephrin* còn nơron đối giao cảm chế tiết *axetylcolin* (bảng 14.4).

Bảng 14.4. Tác động của hệ giao cảm và đối giao cảm

	Giao cảm	Đối giao cảm
Dạng hoạt động chất trung gian	Chuẩn bị cho cơ thể hoạt động	Giảm bớt căng thẳng
Tác động nội quan	Norepinephrin	Axetylcholin
Tim	Tăng nhịp tim	Giảm nhịp tim
Phổi	Giãn phế quản nhỏ	Co phế quản nhỏ
Ruột	Giảm nhu động	Tăng nhu động
Mạch ống tiêu hoá	Co	Giãn
Tuyến nước bọt	Giảm tiết	Tăng tiết
Tuỷ trên thận	Tiết epinephrin và norepinephrin	Không có tác động
Mạch máu cơ xương	Giãn	Không có tác động
Mạch máu da	Co	Không có tác động
Cơ dương lông	Co	Không có tác động
Tuyến mồ hôi	Tăng tiết	Không có tác động



Hình 14.16: Tác động của hệ giao cảm và đối giao cảm



THƯ VIỆN
HUBT

VI- BỆNH VÀ SAI LỆCH CỦA TUÝ SỐNG VÀ NÃO

Người ta đã phát hiện nhiều bệnh và khuyết tật trong hệ thần kinh, nhất là ở tuỷ sống và não, và vì hệ thần kinh có vai trò điều chỉnh tất cả hoạt động của cơ thể lên hư hỏng trong hệ thường dẫn đến những tổn thất nghiêm trọng. Ví dụ chỉ cần các nơron của tuỷ sống bị viêm sẽ làm liệt các cơ xương. Ngoài các tác nhân virut và vi khuẩn, tuỷ sống và não rất nhạy cảm với các độc tố như rượu, thuốc lá, chì,... Thiếu oxy; thiếu vitamin, đặc biệt B₁ và B₁₂ có thể gây tác hại nghiêm trọng cho não.

1. Bệnh xơ cứng đa dạng (Multiple sclerosis)

Xơ cứng đa dạng là làm hỏng bao mielin quanh nơron trong tuỷ sống và não. Không có bao mielin, các xung dẫn truyền chậm lại và kết quả là các nơron vận động không nhận được các xung kịp thời, gây tình trạng yếu cơ, cử động không được phối hợp và mất thăng bằng. Hoạt động của các nội quan cũng bị ảnh hưởng như nhu động dạ dày, ruột, co bóp bóng đáy, cử động của mắt,... Nguyên nhân có thể là do virut gây phản ứng tự miễn dẫn đến phá huỷ các bao mielin.

2. Viêm tuỷ sống (Polio)

Bệnh viêm tuỷ sống do nhiễm virut Polio, các nơron vận động trong chất xám của tuỷ sống bị huỷ hoại dẫn đến yếu cơ và liệt các cơ do chúng điều khiển. Sự liệt cơ kéo dài thường xuyên vì các nơron của tuỷ sống và não không có khả năng tái sinh và bệnh nhân không có cảm giác nơi bị liệt, vì virut không gây hại cho nơron cảm giác. Tiêm vaccine phòng polio có hiệu quả 100%.

3. Viêm não (Encephalitis)

Viêm não do một chủng virut truyền cho người bởi ve, muỗi đốt. Triệu chứng thể hiện: đau đầu, sốt, đau cơ, buồn ngủ, co giật và hôn mê.

4. Bệnh dại (Rabies)

Bệnh dại do virut dại truyền từ các động vật bị dại như chó mèo cho người. Virut phát triển trong não làm chết tế bào não và gây các triệu chứng như quá hoạt, mất định hướng, sợ sáng, đau đớn, bại liệt và hôn mê. Chữa trị bằng tiêm vaccine theo nhiều đợt.

5. Chấn thương não

Chấn thương não do các va chạm mạnh ở đầu gây đứt mạch máu làm



chảy máu và làm ứ máu. Chảy máu và ứ máu dẫn tới tích máu giữa sọ và mô mềm của não và ép chặt mô não, có thể gây mất trí nhớ trong một thời gian.

6. Tai biến mạch máu não

Não rất giàu mạch máu cung cấp O₂, glucozơ và tế bào não rất nhạy cảm với O₂ và nhanh chóng chết khi thiếu O₂. Cung cấp máu và O₂ bị thiếu khi thành mạch bị xơ cứng, mất tính đàn hồi, khi có các vón mờ trong máu, mạch máu có thể bị đứt hoặc tắc nghẽn gây chết tế bào não và dẫn đến tai biến mạch máu não. Tai biến mạch máu não ở não sau rất nguy hiểm vì các trung khu hô hấp và tim bị huỷ hoại.

7. Ung thư não

Ung thư não nguyên phát, tức là ung thư do chính mô não gây nên là ít gặp hơn so với ung thư thứ phát là ung thư gây nên do sự xâm nhập của các tế bào u di căn từ các u khác nhau của cơ thể. Gần 50% số u não là u lành nhưng khi chúng phát triển có thể gây cho vùng não đó tổn thương về chức năng. Điều trị ngăn chặn u bằng hoá chất và chiếu xạ liệu pháp. Triệu chứng thể hiện tùy vùng não bị u, nhưng triệu chứng chung là đau đầu và có thể kèm theo ảnh hưởng đến thị giác, thính giác, nói, cảm xúc và hoạt động trí tuệ.

8. Động kinh (Epilepsy)

Động kinh là hội chứng não mãn tính thường gặp với tần suất 1/200 người ở Mỹ, thể hiện đặc thù ở hiện tượng co giật cơ kéo dài vài giây hoặc vài phút. Sự co giật gây nên do cơ đột nhiên nhận được xung quá tải từ các cụm nơron vận động trong não vì chúng hoạt động bất bình thường. Kết quả là người bị động kinh nghe và nhìn sự vật không như thực trạng, nét mặt bất thường, lâng tai và nhìn chằm chằm vào chỗ trống, mất ý thức, không kiểm soát được tiểu tiện, đại tiện và co giật mạnh. Có nhiều nguyên nhân gây động kinh như do u não, viêm nhiễm, rối loạn trao đổi chất, ngộ độc rượu hoặc chấn thương não. Điện não đồ có dạng rối loạn đặc thù.

9. Mất trí tuổi già (senile dementia)

Mất trí tuổi già là hội chứng phát triển ở tuổi già. Ở Mỹ có khoảng 10% người già trên 65 tuổi mất trí. Một trong các chứng mất trí tuổi già là bệnh Alzheimer. Hiện tại ở Mỹ có đến 4 triệu người mắc bệnh này và hàng năm gây tử vong hàng 100.000 người. Triệu chứng nguyên phát của bệnh



thể hiện ở tính hay quên, mất định hướng và tiến triển tối giản khả năng đọc và tính toán. Ở giai đoạn nặng bệnh nhân bị lẩn, không nói, không nhận ra bạn bè và người thân, đi vu vơ, quá xú cảm vì hoang tưởng và cuối cùng say ngủ và hôn mê. Bệnh nhân thường chết do các triệu chứng kèm theo như viêm phổi. Nghiên cứu các bệnh nhân sau chết cho thấy có sự thay đổi trong não như xoang não to ra, khối lượng não giảm 30%, giảm tế bào não, lớp vỏ não rất mỏng, cuộn não hẹp, rãnh não to, rộng. Bằng phương pháp chụp hình PET não bệnh nhân, cho thấy sự giảm hoạt tính trao đổi chất ở thùy trán và thùy thái dương của vỏ não, có thể do giảm thiểu số nơron ở các thùy đó. Trong hệ limbic, nơi trí nhớ được cung cấp, có nhiều nơron bất thường tích các sợi protein và chất căn bã amiloit. Điều đó chứng tỏ có sự giảm thiểu sản xuất các enzym có vai trò sản sinh ra axetylcolin là chất trung gian được hệ limbic sử dụng.

Nguyên nhân chính của bệnh Alzheimer chưa biết rõ, nhưng các độc tố từ môi trường, các virut hoạt tính chậm, giảm thiểu dòng máu não, rối loạn trong vận tải cholesterol và cả đột biến gen đều có vai trò trong bệnh nguyên.

10. Biến đổi của não theo tuổi

– Trong giai đoạn thai và sau khi sinh 18 tháng tuổi thì tất cả tế bào não đã được hình thành. Tế bào não nhanh chóng tăng trưởng về kích thước và các phân sợi nhánh, sợi trực tạo thành xinap liên hệ với nhau. So với não người lớn, não trẻ sơ sinh có ít cuộn và rãnh hơn, nhưng đã chiếm tới 12% khối lượng cơ thể. Sau một tuổi, khối lượng não tăng gấp đôi và ở tuổi lên 6 đã đạt 90% khối lượng não người lớn.

– Theo tuổi, não bị giảm thiểu kích thước vì các nơron sau khi được hình thành không còn khả năng phân bào. Qua quá trình hoạt động, do bệnh tật hay bị thương, nơron bị hỏng, bị huỷ hoại và không được thay thế. Người ta ước lượng là ở người lớn hằng ngày có khoảng 100.000 nơron mất đi, và như vậy qua hoạt động bình thường trong đời sống não giảm khoảng 10%. Miền chất xám của não bị giảm nhiều hơn. Các vùng vỏ não, đặc biệt là thùy trán và thùy thái dương có thể giảm tới 50% ở tuổi 90. Não người già có cuộn não bé hơn và rãnh to hơn.

Trong não người già tích luỹ nhiều sắc tố vàng – lipofuxin và vai trò của chúng chưa được làm sáng tỏ.

Vì não người già bị giảm số lượng nơron nên khả năng hoạt động trí tuệ cũng bị giảm. Người già nhận thức kích thước, hình dạng các vật chậm, khó đánh giá khoảng cách, phản ứng với các kích thích và quyết đoán chậm. Khả năng diễn đạt, học tập và tích luỹ thông tin giảm dần



THƯ VIỆN
HUBT

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

nhưng với mức độ ít hơn và giữa các cá nhân có sự khác nhau. Nhiều người già vẫn tiếp tục sự nghiệp hoạt động trí tuệ và làm việc cho đến cuối đời. Người già thường bị giảm trí nhớ ngắn hạn hơn là trí nhớ dài hạn, và thích ôn lại những kỷ niệm đã qua hơn là tích luỹ thông tin mới. Nghiên cứu nêu những người bị giảm trí nhớ nhiều hoặc mất trí, khối lượng não của họ bị giảm hơn 20%.

CÂU HỎI ÔN TẬP

2. Vẽ sơ đồ hệ thần kinh dạng lưới, dạng chuỗi hạch và dạng ống. Nêu đặc điểm tiến hoá của các dạng thần kinh này.
3. Vẽ cung phản xạ gồm nơron cảm giác, nơron liên hợp và nơron vận động.
4. Thế nào là điện thế hoạt động. Trình bày cơ chế điện của dẫn truyền xung động thần kinh.
5. Trình bày dẫn truyền xung động qua xinap.
6. Tại sao xung thần kinh dẫn truyền qua sợi có mielin lại nhanh gấp nhiều lần so với sợi không có mielin?
7. Trình bày chức năng của các phần não bộ.
8. Làm bảng so sánh chức năng thần kinh ngoại biên thể và thần kinh ngoại biên tự động.
9. Làm bảng so sánh chức năng của hệ giao cảm và đối giao cảm.
10. Trình bày những đặc điểm sai khác về giới tính của hoạt động não.



Chương 15

TẬP TÍNH ĐỘNG VẬT

I—TẬP TÍNH LÀ GÌ? CÁC LOẠI TẬP TÍNH

Tập tính ở động vật là chuỗi những phản ứng trả lời lại kích thích của môi trường bên trong cũng như bên ngoài cơ thể, nhờ đó mà động vật tồn tại và phát triển.

Tập tính được phân biệt thành hai nhóm chính dựa vào đặc điểm của tập tính của động vật. Đó là tập tính bẩm sinh và tập tính thứ sinh (tập tính có được do học tập trong đời sống).

1. Tập tính bẩm sinh

Tập tính bẩm sinh là những hoạt động cơ bản của cơ thể động vật mà ngay từ khi sinh ra đã có, không cần qua học hỏi và rèn luyện. Tập tính bẩm sinh mang tính bản năng, được di truyền từ bố mẹ, không thay đổi và không chịu ảnh hưởng của điều kiện và hoàn cảnh sống.

2. Tập tính thứ sinh

Tập tính thứ sinh là loại tập tính được hình thành trong quá trình sống do học tập, hoặc do có sự bàn giao, hoặc ảnh hưởng giữa các cá thể cùng loài. Đối với các động vật với bậc tiến hóa càng cao thì loại tập tính này càng được thể hiện nhiều.

3. Tập tính hỗn hợp

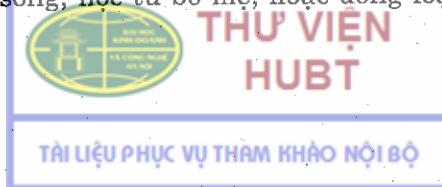
Ngoài hai loại tập tính kể trên còn có thể kể đến một loại tập tính khác. Đó là *tập tính hỗn hợp*, là sự phối hợp giữa tập tính bẩm sinh và tập tính thứ sinh. Ví dụ, hoạt động rình mồi và phóng luôi bắt mồi của loài còc là các tập tính bẩm sinh, song hoạt động tránh con mồi (chẳng hạn như ong bò vẽ) lại là tập tính thứ sinh.

II—MỘT SỐ TẬP TÍNH Ở ĐỘNG VẬT VÀ NGƯỜI

1. Tập tính ở động vật

a) Tập tính kiếm mồi và săn mồi

Các tập tính này chủ yếu là các tập tính thứ sinh, được hình thành trong quá trình sống, học từ bố mẹ, hoặc đồng loại, hoặc qua trải nghiệm



của bản thân. Đối với các động vật ăn thịt, hình ảnh, mùi của con mồi hay âm thanh do con mồi tạo ra (như tiếng sột soạt của cành lá khi con mồi chạm phải, tiếng kêu của con mồi) dẫn đến tập tính rình mồi, rượt đuổi con mồi để tấn công và vô mồi. Trái lại đối với con mồi, khi phát hiện ra kẻ thù nguy hiểm thì có tập tính lẩn trốn, bỏ chạy hoặc tự vệ. Đối với động vật ở các bậc tiến hóa càng cao với hệ thần kinh càng phát triển thì các tập tính càng phong phú và phức tạp. Để tồn tại và phát triển, các động vật có nhu cầu tìm kiếm thức ăn nói chung và săn mồi riêng. Đó cũng chính là các tập tính bảo đảm cho sự sống còn của các loài động vật.

b) Tập tính sinh sản

Động vật cũng như mọi sinh vật khác chỉ có thể duy trì được nòi giống thông qua sinh sản. Các tập tính sinh sản phần lớn là các tập tính bẩm sinh, mang tính bản năng. Tập tính sinh sản thường bao gồm nhiều phản ứng động kế tiếp nhau, thể hiện dưới dạng chuỗi phản xạ. Phản xạ khởi đầu là do một kích thích của môi trường ngoài như thời tiết (nhiệt độ, độ ẩm), ánh sáng, âm thanh,... tác động vào các giác quan (như thị giác, thính giác, khứu giác, xúc giác,...) hay do kích thích từ môi trường bên trong như tác động của các hormon sinh dục gây nên hiện tượng chín sinh dục và chuẩn bị cho sự sinh sản (hiện tượng ve vãn, khoe mẽ, tỏ tình, xây tổ, ấp trứng, chăm sóc và bảo vệ con non ở nhiều loài chim).

c) Tập tính bảo vệ vùng lãnh thổ

Chiếm giữ và bảo vệ lãnh thổ là một biểu hiện tập tính quan trọng ở giới động vật, từ các động vật bậc thấp đến các nhóm động vật bậc cao. Chẳng hạn, các động vật thuộc lớp Thú dùng các chất tiết ra từ tuyến thơm, nước tiểu,... để đánh dấu và xác định vùng lãnh thổ của chúng. Chúng chiến đấu với những kẻ xâm phạm đến lãnh thổ của chúng bằng các trận giao tranh quyết liệt để bảo vệ nguồn thức ăn và nơi ở. Ngoài ra, đấu tranh bảo vệ lãnh thổ cũng là cơ hội để lựa chọn bạn tình. Con cái thường chọn con đực chiếm được vùng lãnh thổ tốt nhất, vì con đực có khả năng bảo vệ vùng lãnh thổ như vậy chắc chắn phải khỏe, có nguồn gen tốt và sẽ sản sinh thế hệ con khỏe mạnh, giúp duy trì và phát triển nòi giống.

d) Tập tính di cư

Đây là tập tính rất phức tạp, thể hiện trong hiện tượng di cư của một số loài chim, cá,... Những loài này thường di cư định kỳ hàng năm theo mùa. Khi mùa đông đến, do thời tiết lạnh giá và do thiếu thức ăn



nên nhiều loài chim ở phương Bắc thường vượt qua hàng ngàn, hàng vạn cây số để di cư về phương Nam ấm áp với thức ăn phong phú. Song đến mùa xuân, chúng lại quay trở lại phương Bắc. Ví dụ, ở Việt Nam, các đàn sếu, ngỗng trời và vịt trời di cư đến vào khoảng tháng 11, nhưng đến tháng 3 năm sau, chúng lại bay đi hầu hết. Trong mùa sinh sản, một số loài cá biển như cá trích, cá mồi,... di cư vào cửa sông để đẻ trứng, rồi lại quay về biển.

e) Tập tính học tập

Nhiều tập tính của động vật hình thành và biến đổi được là do học tập. Có nhiều hình thức học tập khác nhau. Dưới đây là một số hình thức học tập:

+ Quen nhòn: Đây là hình thức học tập đơn giản nhất. Động vật phớt lờ, không trả lời kích thích lặp lại nhiều lần nếu những kích thích đó không kèm theo sự nguy hiểm nào. Ví dụ, mỗi khi có bóng đèn từ trên cao ập xuống, gà con vội vàng chạy đi ẩn nấp, nếu bóng đèn lặp lại nhiều lần mà không kèm theo nguy hiểm nào thì gà con sẽ không chạy đi ẩn nấp nữa.

+ In vết: Tập tính này có ở nhiều loài động vật. Ví dụ, ngay sau khi mới nở, chim non có "tính bám" và đi theo các vật chuyển động mà chúng nhìn thấy trước tiên, thường là chim mẹ. Tuy nhiên, nếu không có bố mẹ, chim non có thể "in vết" những con chim khác loài, con người hay bất cứ vật chuyển động nào khác. Tập tính in vết có hiệu quả nhất ở giai đoạn động vật mới được sinh ra vài giờ đồng hồ cho đến hai ngày, sau giai đoạn đó, hiệu quả in vết thấp hẳn.

- Điều kiện hoá: Tập tính này có hai dạng: điều kiện hoá đáp ứng (kiểu Pavlov) và điều kiện hoá hành động (kiểu Skinner).

+ Điều kiện hoá đáp ứng là sự hình thành mối liên kết mới trong hệ thần kinh trung ương dưới tác động của các kết hợp kích thích đồng thời. Ví dụ, I. Pavlov làm thí nghiệm vừa đánh chuông, vừa cho chó ăn. Sau một số lần phối hợp như vậy, chỉ cần nghe tiếng chuông, chó đã tiết nước bọt. Sở dĩ như vậy là do hệ thần kinh trung ương đã hình thành mối liên hệ thần kinh mới dưới tác động của 2 kích thích đồng thời.

+ Điều kiện hoá hành động là hình thức học "thử và sai". Đây là kiểu liên kết một hành vi của động vật với một phần thưởng, hoặc phạt, và tiếp sau đó động vật chủ động lặp lại các hành vi đó. Ví dụ, B.F. Skinner thả chuột vào lồng thí nghiệm. Trong lồng có một cái bàn đạp gắn với thức ăn. Khi chuột chạy trong lồng và đạp phải bàn đạp thì thức ăn rơi ra. Sau một số lần ngẫu nhiên đạp phải bàn đạp và có thức ăn, mỗi khi thấy đói, chuột chủ động chạy đến bàn đạp lấy thức ăn.



THƯ VIỆN
HUBT

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

+ Học ngầm: Đây là kiểu học một cách không có ý thức, không biết rõ là mình đã học được. Sau này, khi có nhu cầu thì kiến thức đó tái hiện giúp động vật giải quyết được tình huống tương tự. Ví dụ, nếu thả chuột vào một khu vực có rất nhiều đường đi, nó sẽ chạy đi thăm dò tìm hiểu đường đi lối lại. Nếu sau đó, người ta cho thức ăn vào, con chuột đó sẽ tìm đường đến nơi có thức ăn nhanh hơn nhiều so với những con chuột chưa đi thăm dò đường đi ở khu vực đó. Còn đối với động vật hoang dã, những nhận thức về môi trường xung quanh giúp chúng nhanh chóng tìm được thức ăn và tránh loài săn mồi.

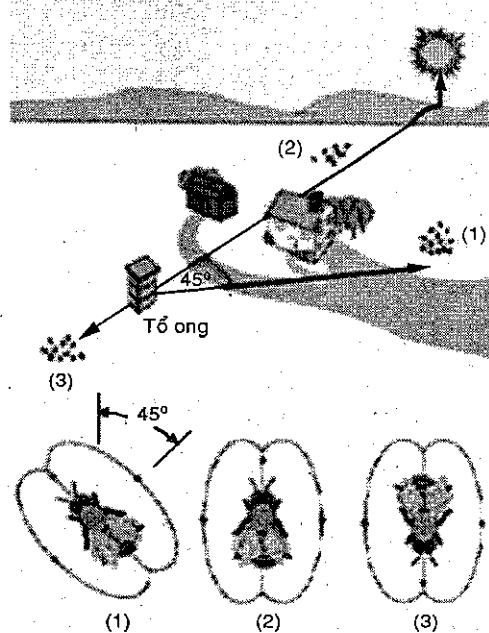
+ Học khôn: Tập tính này là sự phối hợp các kinh nghiệm cũ để tìm ra cách giải quyết những tình huống mới. Học khôn có ở động vật có hệ thần kinh rất phát triển như động vật thuộc bộ Linh trưởng và người. Ví dụ, tinh tinh biết cách xếp các thùng gỗ chồng lên nhau để lấy chuối trên cao. Các động có xương sống khác không thuộc bộ Linh trưởng không có khả năng làm như vậy.

f) Tập tính xã hội (tập tính sống bầy đàn)

Nhiều động vật như côn trùng, cá, chim, động vật có vú sống thành xã hội trong đó có mối quan hệ giữa các cá thể và nhóm cá thể tạo nên tập tính xã hội. Tập tính xã hội bao gồm nhiều loại tập tính như: tập tính thông báo, tập tính thú bậc, tập tính vị tha, tập tính hợp tác, tập tính ích kỷ,...

- Tập tính thông báo:

Các cá thể, các nhóm cá thể trong quần thể có thể thông báo cho nhau bằng nhiều tín hiệu đặc trưng khác nhau như pheromon (xã hội loài kiến, mối,...), âm thanh (nhiều loài chim,...) hay vũ điệu (nhiều loài ong, điển hình là loài ong mật *Apis mellifera*). Mỗi tổ ong có từ 30 nghìn đến 40 nghìn cá thể, trong đó nhiều nhất là ong thợ, chúng có nhiệm vụ tìm kiếm thức ăn, xây dựng và bảo vệ tổ. Ong thợ có khả năng bay xa nhiều cây số để tìm kiếm mật hoa và phấn hoa của nhiều



Hình 15. (1), (2), (3) thể hiện điệu nhảy của ong tương ứng với vị trí của thức ăn nó tìm thấy so với vị trí của tổ và mặt trời



**THƯ VIỆN
HUBT**

loài cây khác nhau. Khi một con ong thợ tìm thấy nguồn thức ăn, nó sẽ thông báo cho các con ong thợ khác bằng điệu nhảy đặc trưng (hình 15).

– Tập tính thứ bậc:

Trong mỗi bầy đàn đều có sự phân chia thứ bậc. Ví dụ, trong mỗi đàn gà, bao giờ cũng có một con thống trị các con khác (con đầu đàn), con này có thể mổ bất kỳ con nào trong đàn. Con thứ hai có thể mổ tất cả những con còn lại, trừ con đầu đàn, và sau đó là con thứ ba,...

Các đàn hươu, nai, khỉ, voi bao giờ cũng có con đầu đàn. Các con được xếp vị trí cao nhô vào tính hung hăn và thường thắng trận trong các trận đấu với các con khác. Trong một đàn, các con đầu đàn giành quyền ưu thế hơn về thức ăn và sinh sản.

– Tập tính vị tha:

Đây là tập tính hy sinh quyền lợi của bản thân, thậm chí cả tính mạng vì lợi ích sinh tồn của bầy đàn. Ví dụ, ong thợ lao động cần mẫn suốt cả cuộc đời chỉ để phục vụ cho sự sinh sản của ong chúa, hoặc khi có kẻ đến phá tổ, chúng lăn xả vào chiến đấu và hy sinh cả tính mạng của mình để bảo vệ tổ.

2. Tập tính ở người

Cũng như các động vật khác, con người cũng có những tập tính bẩm sinh với bộ não phát triển hơn hẳn bất kỳ động vật nào khác. Thông qua quá trình giáo dục, học tập và rèn luyện, con người đã xây dựng được những tập tính mới, những thói quen tốt và có khả năng úc chế, không thể hiện những tập tính bẩm sinh không còn phù hợp với xã hội văn minh. Chẳng hạn như con người có thể nhịn đói tiêu trong những hoàn cảnh tế nhị.

III– CƠ SỞ THẦN KINH CỦA TẬP TÍNH

– Cơ sở thần kinh của tập tính là các phản xạ. Phản xạ thực hiện được là nhờ cung phản xạ. Khi số lượng các xinap trong cung phản xạ tăng lên thì mức độ phức tạp của tập tính cũng tăng lên.

– Các tập tính bẩm sinh là tập hợp các phản xạ không điều kiện, trong đó trình tự của các phản xạ này trong hệ thần kinh đã được gen quy định sẵn từ khi sinh ra. Nghĩa là cứ có kích thích thì các động tác xảy ra liên tục theo một trình tự xác định. Tập tính bẩm sinh thường rất bền vững và không thay đổi.

– Các tập tính học tập là các phản xạ có điều kiện. Quá trình hình thành tập tính học tập chính là quá trình hình thành các mối liên hệ mới



THƯ VIỆN
HUBT

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

giữa các nơron. Sự hình thành các mối liên hệ mới giữa các nơron là cơ sở để giải thích tại sao tập tính học tập có thể thay đổi.

Sự hình thành tập tính học tập ở động vật phụ thuộc vào mức độ tiến hoá của hệ thần kinh (mức độ tổ chức hệ thần kinh là đơn giản hay phức tạp) và tuổi thọ của chúng.

– Một số tập tính của động vật như tập tính sinh sản, ngủ đông là kết quả phối hợp của các hoạt động của hệ thần kinh và hệ nội tiết. Ví dụ, tập tính ve vãn, tập tính cặp đôi vào mùa sinh sản ở chim và thú.

CÂU HỎI ÔN TẬP

1. Tập tính là gì?
2. Trình bày cơ sở thần kinh của tập tính.
3. Liệt kê các dạng tập tính ở động vật và con người.



Chương 16

HỆ SINH SẢN

I—HAI PHƯƠNG THỨC SINH SẢN

Sinh sản là đặc điểm cơ bản của sinh vật. Sinh sản là sinh ra những cơ thể giống mình: con giun sinh ra con giun; cây hoa hồng sinh ra cây hoa hồng; con gà sinh ra con gà; con người sinh ra con người,... Con giun, cây hoa, con gà, con người đều có phân giới tính đực và cái để nhận biết nhau cặp đôi để sinh sản. Cây hồng con được mọc từ hạt, hạt là kết quả của sự tham gia của cả hoa đực và hoa cái, đó là sinh sản hữu tính. Nhưng cây hồng cũng được mọc từ một mầm cành, không cần có sự tham gia của hoa và hạt. Bạn ngắt một mầm lá cây bồng giâm xuống đất, chỉ vài hôm sau từ lá đã mọc ra cây bồng con, đó là sinh sản vô tính. Như vậy, tùy theo phương thức tạo thành thế hệ sau, người ta phân biệt 2 dạng sinh sản: sinh sản vô tính và sinh sản hữu tính.

1. Sinh sản vô tính

Nguyên sinh vật (động vật đơn bào, tảo), Nấm, Thực vật và Động vật là những sinh vật có khả năng sinh sản bằng cả 2 phương thức vô tính và hữu tính.

— Một con trùng lông *Paramecium* có thể sinh sản vô tính bằng cách tự phân đôi cho ra 2 con trùng lông giống hệt nhau. Tảo đơn bào *Chlamydomonas*, Nấm men đơn bào *Saccharomyces*, tự mình có thể sinh sản vô tính bằng cách phân đôi để cho ra các thế hệ con cháu giống hệt mình. Các cơ thể đa bào như Tảo lục đa bào *Ulva*, Nấm đa bào, Thực vật cũng như Động vật đều có khả năng sinh sản vô tính từ các tế bào, mô hoặc bộ phận của cơ thể. Kiểu sinh sản vô tính như vậy ở cơ thể đa bào được gọi là *sinh sản sinh dưỡng*. Kiểu sinh sản sinh dưỡng rất phổ biến trong giới thực vật. Các nhà trồng trọt từ lâu đã biết sử dụng phương pháp



THƯ VIỆN
HUBT

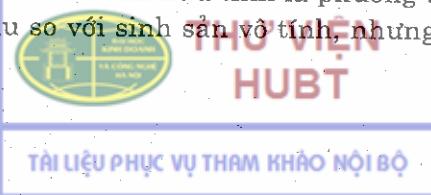
TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

sinh sản sinh dưỡng để nhân nhanh các giống cây trồng như: trồng khoai bắp củ, trồng mía bắp lóng, trồng táo, cam bưởi bắp giâm cành, chiết cành,... Các bạn dễ dàng trồng cây cảnh sống đời chỉ bằng một mẩu lá nhỏ. Đối với động vật, phổ biến là hiện tượng tái sinh các mô và bộ phận cơ thể để hàn gắn vết thương, tái tạo lại phần đã mất (con thằn lằn để thoát khỏi kẻ thù bằng cách đứt đuôi nhưng nhanh chóng mọc lại đuôi mới), còn kiều sinh sản vô tính để tạo nên cả một cơ thể mới thì hiếm hơn và chỉ có ở động vật bậc thấp. Thuỷ tucus (*Hydra*), một dạng động vật bậc thấp sống trong nước, có khả năng sinh sản vô tính bằng cách mọc chồi, chồi lớn dần và tách khỏi cơ thể mẹ thành con thuỷ tucus con. Đỉa phiến *Planaria* nếu bị chặt ra nhiều đoạn thì mỗi đoạn có khả năng sinh ra con đỉa phiến mới. Sao biển cũng có khả năng sinh sản vô tính như vậy. Ngày xưa cư dân vùng biển thường giết sao biển bằng cách chặt nhỏ chúng thành nhiều mảnh và vứt xuống biển để chúng chết. Nhưng oái ăm thay, chúng không những không bị tiêu diệt mà lại sinh sôi nảy nở nhiều hơn. Mỗi mảnh thân sao biển có khả năng sinh sản sinh dưỡng cho ra con sao biển mới. Đối với động vật bậc cao như thú và con người, không quan sát thấy sinh sản sinh dưỡng như ở Thực vật và Động vật bậc thấp, nhưng hiện tượng sinh đôi cùng trứng có thể xem là phương thức sinh sản vô tính.

– Phương thức sinh sản vô tính là phương thức sinh sản đơn giản phổ biến ở cơ thể đơn bào, cơ thể đa bào bậc thấp và thực vật. Sinh sản vô tính tạo được nhiều thế hệ trong một thời gian ngắn làm cho cá thể thích nghi nhanh với môi trường. Nhưng vì chỉ có một cá thể tham gia nên không có phân hoá giới tính đực cái và không tạo được đa dạng di truyền, do đó bị hạn chế về khả năng tiến hoá.

2. Sinh sản hữu tính

Trái với sinh sản vô tính, sinh sản hữu tính là phương thức sinh sản tiến hoá hơn, ưu thế hơn thể hiện ở chỗ có hai cá thể (đực và cái) tham gia, do đó thế hệ con cái là tổ hợp của yếu tố di truyền của con đực và con cái, nghĩa là tạo nên đa dạng di truyền trong các thế hệ sau khiến cho chúng càng ngày càng tiến hoá đa dạng. Học thuyết tiến hoá của Dacuyn đã chứng minh là: thực chất của chọn lọc tự nhiên là sự sống còn của các cá thể sinh vật thích nghi với môi trường không chỉ ở một thế hệ mà ở nhiều thế hệ của loài nối tiếp nhau, hay nói một cách khác là chúng không chỉ có sống sót, thích nghi mà phải sinh sản ra thế hệ sau. Có thể nói, nếu không có sinh sản hữu tính thì không có sự tiến hoá và đa dạng của sinh vật trên Trái Đất này. Phương thức sinh sản hữu tính là phương thức sinh sản tiến hoá hơn, xuất hiện về sau so với sinh sản vô tính, nhưng đã xuất hiện rất



sớm và cũng được tiến hoá ngày càng phức tạp mà đỉnh cao là động vật có vú và con người.

a) *Sự tiếp hợp ở động vật đơn bào*

Hiện tượng tiếp hợp được xem là hình thức sinh sản hữu tính sơ khai quan sát thấy ở một số động vật đơn bào.

Đối với động vật đơn bào là sinh vật nhân chuẩn, chúng thường sinh sản vô tính, nhưng hiện tượng tiếp hợp cũng được quan sát thấy ở một số bon, ví dụ ở trùng lông *Paramecium*. Trùng lông bình thường sinh sản vô tính bằng cách phân đôi. Nhưng thỉnh thoảng 2 con trùng lông tiếp hợp với nhau và thông qua lỗ tiếp hợp, 2 nhân bé trao đổi vật chất di truyền cho nhau, và sau đó chúng tách rời khỏi nhau và mỗi cá thể tiếp tục sống và phân chia vô tính cho ra các con trùng lông con. Các con trùng lông con này có cơ cấu di truyền khác bố mẹ chúng và như vậy đã tạo nên đa dạng di truyền trong quần thể làm cho quần thể có sức sống mạnh hơn, dễ dàng thích nghi với môi trường sống luôn thay đổi. Các con trùng lông có khả năng tiếp hợp có phân hoá giới tính không? Cũng tương tự như *E. coli*, ở trùng lông tuy chưa phân biệt đực cái, nhưng cũng có nhân tố F quy định cho sự tiếp hợp. Ngày nay các nhà di truyền học phân tử đã phát hiện thấy nhân tố F được quy định bởi ADN, tức là bởi gen.

b) *Sinh sản hữu tính ở động vật đơn bào*

Nhiều động vật đơn bào có quá trình sinh sản vô tính và sinh sản hữu tính xen kẽ nhau. Ví dụ, trùng bào tử *Plasmodium vivax*. Trùng bào tử *Plasmodium* ký sinh trong máu người và là tác nhân gây nên bệnh rết. Côn trùng truyền bệnh là muỗi *Anopheles*. Muỗi cái hút máu người bị bệnh sốt rét. Trùng bào tử có trong máu sẽ vào cơ thể muỗi. Trong cơ thể muỗi, trùng bào tử sinh sản hữu tính bằng cách: một số bào tử sẽ biến thành các giao tử đực (có đuôi) và một số bào tử biến thành các giao tử cái (không có đuôi). Giao tử đực kết hợp thụ tinh với giao tử cái tạo thành hợp tử lưỡng bội. Hợp tử lưỡng bội giảm phân cho ra các bào tử đơn bội. Khi muỗi cái đốt hút máu ai đó, các bào tử sẽ theo vào dòng máu người đó và như vậy họ đã bị lây nhiễm ký sinh trùng sốt rét. Trong cơ thể người, bào tử xâm nhập vào gan, sinh sản vô tính ở trong gan cho ra rất nhiều trùng bào tử. Các trùng bào tử vào dòng máu ký sinh trong hồng cầu, phá vỡ hồng cầu gây nên các cơn sốt cho bệnh nhân.

3. Sinh sản hữu tính ở cơ thể bậc cao

Đối với sinh vật đa bào, phương thức sinh sản hữu tính đã tiến hoá và phức tạp hơn nhiều, bao gồm nhiều giai đoạn như: giai đoạn tạo giao tử

đực (tinh trùng) và giao tử cái (trứng), giai đoạn thụ tinh tạo hợp tử, giai đoạn phát triển phôi và giai đoạn con trưởng thành sinh dục phân hoá giới tính đực và cái.

Chúng ta xem xét sinh sản hữu tính ở con người để có thể hiểu rõ các giai đoạn nêu trên đây.

a) Giai đoạn tạo tinh trùng và tạo trứng

– Như phân trên ta đã xem xét, tinh trùng được tạo ra trong tinh hoàn của nam giới và trứng được tạo ra trong buồng trứng của nữ giới thông qua quá trình phân bào giảm nhiễm. Trong sự sinh sản vô tính, các cơ thể đơn bào cũng như đa bào sinh sản bằng phân bào nguyên nhiễm (mitosis), qua đó hình thành các tế bào con (từ đó hình thành cơ thể con) có bộ nhiễm sắc thể vẫn giữ nguyên như tế bào mẹ (cơ thể mẹ có $2n$ nhiễm sắc thể sẽ cho ra các tế bào và cơ thể $2n$ nhiễm sắc thể như mẹ). Đối với sự phân bào giảm nhiễm thì khác hẳn. Thông qua phân bào giảm nhiễm, các tế bào sinh dục nguyên thuỷ mang $2n$ nhiễm sắc thể (ở người là 46) sẽ cho ra các giao tử mang số nhiễm sắc thể bị giảm đi một nửa, nghĩa là $n = 23$. Như vậy tinh trùng cũng như tế bào trứng là những tế bào đơn bội $n = 23$.

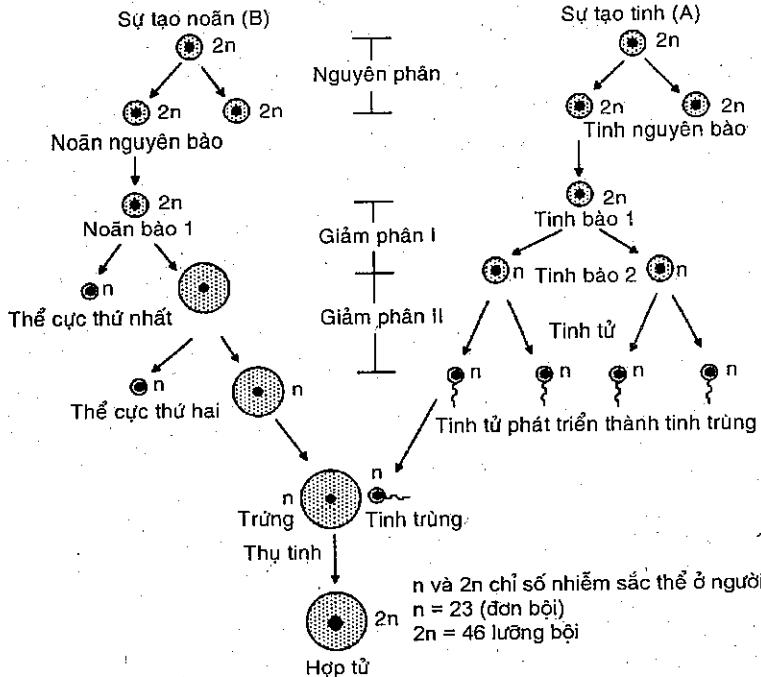
Tại sao cần phải giảm số nhiễm sắc thể từ $2n \rightarrow n$ ở giao tử. Đó là đòi hỏi của cơ chế sinh sản hữu tính. Như ta đã biết, sinh sản hữu tính đòi hỏi phải có sự tham gia của 2 cá thể đực và cái (tức là 2 tế bào tinh trùng và trứng) để tạo đa dạng di truyền, nhưng vẫn phải giữ ổn định bộ nhiễm sắc thể $2n = 46$ qua thế hệ con cháu. Rõ ràng là, nếu tinh trùng và trứng đều mang $2n = 46$ thì khi thụ tinh sẽ tạo nên hợp tử $\rightarrow 2n (46) + 2n (46) = 4n = 92$ nhiễm sắc thể. Cứ như thế, thế hệ tiếp theo sẽ cho ra các cháu $\rightarrow 4n + 4n = 8n = 184$ nhiễm sắc thể và thế hệ chắt $\rightarrow 8n + 8n = 16n = 368$ nhiễm sắc thể... Điều này không thể xảy ra vì như thế số lượng nhiễm sắc thể trong cơ thể sinh vật sẽ tăng lên đến vô cực. Thiên nhiên đã tìm ra lối thoát để giữ ổn định số nhiễm sắc thể của loài trong sinh sản hữu tính thông qua phương thức phân bào giảm nhiễm để tạo các giao tử. Tế bào sinh dục ở bố mẹ ($2n = 46$) \rightarrow giảm phân \rightarrow giao tử ($n = 23$) \rightarrow thụ tinh \rightarrow hợp tử ($n + n = 2n = 46$). Như vậy trước khi các cá thể bố mẹ kết hợp với nhau (thụ tinh) để tạo hợp tử cho ra thế hệ con, bắt buộc phải có giảm phân để tạo ra các giao tử mang n nhiễm sắc thể.

– Quá trình tạo giao tử đực (tinh trùng) ở nam giới được gọi là sự tạo tinh (spermatogenesis) diễn ra trong tinh hoàn. Từ một tinh nguyên bào qua giảm phân sẽ cho ra 4 tinh trùng mang $n = 23$ nhiễm sắc thể (hình 16.1A). Sự sinh tinh xảy ra liên tục trong suốt cuộc đời đàn ông kể từ tuổi dậy thì, vì vậy số lượng tinh trùng được sinh ra là nhiều vô kể. Mỗi lần



xuất tinh, trong 5ml tinh dịch có đến hàng trăm triệu tinh trùng. Tinh trùng được phát hiện lần đầu tiên từ năm 1671 bởi nhà nghiên cứu người Hà Lan Lewensoek khi ông quan sát một giọt tinh dịch người dưới kính hiển vi, ông đã phải kinh ngạc thốt lên: ôi những động vật tí hon mà số lượng trong một giọt đã đông hơn dân số cả nước Hà Lan! Tinh trùng là một tế bào có cấu tạo rất đặc trưng: có đầu chỉ chứa nhân đơn bội ($n = 23$ NST), không có tế bào chất, có đuôi dài khoảng $150\mu\text{m}$ giúp cho tinh trùng vận chuyển trong âm đạo và ống dẫn trứng để gặp trứng. Hình dạng đầu và đuôi tinh trùng đều được sử dụng làm chỉ tiêu để đánh giá sức sinh sản của nam giới. Những đàn ông có quá ít tinh trùng (dưới 20 triệu một lần xuất tinh), tinh trùng có đầu dị dạng, hoặc tinh trùng không có đuôi đều vô sinh.

– Quá trình tạo giao tử cái (trứng) ở nữ giới được gọi là sự sinh trứng diễn ra trong buồng trứng. Từ một noãn nguyên bào qua giảm phân sẽ cho ra 4 tế bào $n = 23$, nhưng 3 tế bào bé (được gọi là thể cực) sẽ bị thoái hoá, chỉ có một tế bào lớn phát triển thành trứng với $n = 23$ nhiễm sắc thể (hình 16.1B). Trong buồng trứng nữ giới có đến 300.000 – 400.000 noãn nguyên bào nhưng suốt đời người phụ nữ chỉ sản sinh ra từ 300 – 400 trứng mà thôi.



Hình 16.1. Sơ đồ quá trình tạo tinh (A) và tạo trứng (B)

– Đối với phụ nữ, sự chín trứng và rụng trứng chỉ xảy ra ở tuổi dậy thì và chỉ kéo dài đến tuổi mãn kinh, với chu kỳ 28 ngày (chu kỳ kinh nguyệt 28 ngày). Trứng là một tế bào đơn bội với $n = 23$ NST, có cấu tạo đặc biệt: rất lớn (đạt tới 100 – 200 μm), có nhiều tế bào chất cung cấp chất dinh dưỡng và năng lượng cho hợp tử phát triển đến giai đoạn phôi làm tổ trong dạ con người mẹ.

Tầm quan trọng của giảm phân không chỉ tạo nên giao tử có n nhiễm sắc thể mà còn ở chỗ tạo nên các giao tử đa dạng di truyền do sự hoán vị gen giữa nhiễm sắc thể bố và nhiễm sắc thể mẹ. Sự đa dạng di truyền trong hệ gen của thế hệ con cái còn do sự phân ly độc lập của các cặp gen – alen về các giao tử và sự tổ hợp tự do của các giao tử khi thụ tinh để tạo thành hợp tử. Sự tạo nên đa dạng di truyền ở các thế hệ sau chính là ưu thế của sinh sản hữu tính so với sinh sản vô tính. Con người hơn 6 tỷ người trên Trái Đất này không ai giống ai là kết quả của sự sinh sản hữu tính. Trường hợp trẻ sinh đôi (sinh ba, sinh bốn) cùng trứng đều có kiểu gen giống nhau là kết quả của sinh sản vô tính (các nhà phôi thai học xem sự sinh đôi cùng trứng ở con người là sinh sản vô tính).

b) Giai đoạn thụ tinh tạo hợp tử

– Thụ tinh là sự kết hợp giữa tinh trùng và trứng đơn bội tạo thành hợp tử luồng bội. Hợp tử là một tế bào chứa nhân lưỡng bội $2n$ do bố đóng góp n NST và mẹ đóng góp n NST. Vì tinh trùng và tế bào trứng có hệ gen rất đa dạng nên khi chúng tổ hợp tự do sẽ tạo nên các hợp tử đa dạng về cơ cấu di truyền. Người ta đã tính toán được là cứ qua mỗi thế hệ, số giao tử đa dạng sẽ là 2^n và số hợp tử đa dạng sẽ là $2^n \times 2^n$ (trong đó n là số NST đơn bội). Đối với con người, độ đa dạng của hợp tử đạt tới $2^{23} \times 2^{23}$, cũng có nghĩa là thế hệ con, thế hệ cháu,... đều sai khác với nhau và với cha mẹ, ông bà,... Sự tạo nên thế hệ sau mang tính đa dạng di truyền do sự biến đổi tổ hợp tạo nên qua sinh sản hữu tính là nguyên liệu chủ yếu của chọn lọc tự nhiên và tiến hoá của sinh vật cũng như của con người.

– Thụ tinh ngoài và thụ tinh trong:

+ Đối với các cơ thể sinh sản hữu tính bậc thấp, tinh trùng và trứng được giải phóng ra ngoài cơ thể vào môi trường và sự thụ tinh xảy ra trong môi trường (thường là môi trường nước) được gọi là thụ tinh ngoài. Ví dụ, cá chép sống trong ao, đến mùa sinh sản, cá cái đẻ trứng vào nước ao, cá đực phóng tinh vào nước nơi có trứng, tinh trùng sẽ bơi vòng quanh để gặp được trứng và trứng được thụ tinh tạo nên hợp tử. Sự thụ tinh ngoài thường không an toàn vì có nhiều kẻ thù ăn trứng, hoặc môi trường không ổn định luôn thay đổi ngăn cản sự thụ tinh và phát triển phôi. Các sinh



THƯ VIỆN
HUST

vật thụ tinh ngoài bù đắp bằng cách để rất nhiều trứng, ví dụ cá có thể để hàng triệu trứng một lứa. Hơn nữa sự thụ tinh ngoài đòi hỏi môi trường thích hợp gây bất tiện cho sinh vật. Ví dụ, cá hồi sống ở biển, đến mùa sinh sản, cá cái phải làm cuộc di cư dài hàng nghìn km về đầu ngọn suối, nơi có môi trường nước ngọt thích hợp cho sự phát triển phôi. Cá con nở ra lại phải làm cuộc di chuyển trở về biển khơi. Trong cuộc hành trình dài dằng dặc đầy gian khổ đó không biết bao nhiêu cá bố mẹ và cá con đã hy sinh vì sự nghiệp bảo tồn nòi giống!

+ Cũng vì vậy mà đối với các loài sinh vật tiến hoá hơn, sự thụ tinh cũng như phát triển phôi thai xảy ra trong cơ thể con cái. Điều đó bảo đảm an toàn cho sự sinh sản nhưng lại kéo theo bao nhiêu phức tạp. Ví dụ, đối với con người, sự thụ tinh xảy ra ở trong ống dẫn trứng của đàn bà. Như vậy đàn ông phải có cơ quan giao cấu là dương vật và đàn bà có cơ quan tiếp nhận dương vật là âm đạo để có thể tiếp nhận tinh trùng và tinh trùng phải bơi vào ống dẫn trứng gấp tế bào trứng. Trong ống dẫn sinh dục của đàn bà tinh trùng cử động và tiến theo đường thẳng, khác với tinh trùng cá thụ tinh trong nước cử động quay vòng. Trong môi trường nước, nếu tinh trùng cá cử động tiến theo đường thẳng thì xác suất gặp được trứng là rất ít, ngược lại nếu tinh trùng người cử động quay vòng sẽ chỉ quanh quẩn trong âm đạo đàn bà, không bao giờ gặp được trứng ở mảnh phần trên cùng của ống dẫn trứng. Tính cử động đặc trưng của từng loại tinh trùng thích nghi với môi trường thụ tinh là do đặc tính cấu tạo của đuôi tinh trùng.

- Cơ chế của thụ tinh:

Sự thụ tinh là một quá trình rất phức tạp, nhưng cơ bản là sự gặp gỡ của tinh trùng với trứng, sau đó có sự xâm nhập của đầu tinh trùng vào trong trứng và cuối cùng là sự kết hợp của 2 nhân đơn bội thành một nhân lưỡng bội của hợp tử. Một lần ái ân, đàn ông xuất tinh vào âm đạo đàn bà khoảng 5ml tinh dịch chứa hàng trăm triệu tinh trùng, chúng thi nhau bơi ngược dòng chảy của dịch âm đạo lên tối đa con và lên tận ống dẫn trứng. Thường thường trong cuộc chạy đua này chỉ có khoảng 1/100 – 1/1.000 tinh trùng tiến được vào ống dẫn trứng, nơi có thể gặp trứng để thụ tinh. Điều đặc biệt là tuy có rất nhiều tinh trùng bị hấp dẫn bám quanh màng tế bào trứng (do chất hấp dẫn fertilizin của trứng tiết ra), nhưng chỉ có một tinh trùng là may mắn xâm nhập được vào trứng, còn các tinh trùng khác đành bỏ cuộc và chịu làm vật hy sinh để cung cấp chất dinh dưỡng. Các nhà phân sinh học đã phát hiện ra rằng, trong số tinh trùng bám vào màng trứng, một tinh trùng đã sử dụng thể đinh giải phóng hệ enzym có tác động xuyên thủng màng trứng để đầu tinh trùng xâm nhập vào trong trứng.



THƯ VIỆN
HUBT

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

Tuy nhiên tế bào trứng cũng không thụ động mà tích cực phối hợp bằng cách tạo nên núm thụ tinh, là phần lồi của màng trứng ôm chặt lấy đầu tinh trùng và như vậy tạo thuận lợi cho tinh trùng xâm nhập nhanh chóng vào trong trứng. Khi đầu đã vào sâu trong trứng thì phần đuôi tinh trùng bị đứt bỏ lại ở ngoài. Tế bào trứng nhanh chóng tạo nên một lớp màng mới được gọi là màng chống thụ tinh có tác dụng ngăn chặn các tinh trùng khác không cho chúng xâm nhập vào trứng. Đối với đa số động vật cũng như con người là đơn thụ tinh, nghĩa là chỉ có một tinh trùng thụ tinh với tế bào trứng. Một vấn đề làm đau đầu các nhà phân sinh học là trong thực tế chỉ có một tinh trùng thụ tinh với trứng thì tại sao thiên nhiên lại lãng phí sản xuất ra hàng triệu tinh trùng và trong số đó chỉ có một số ít tiến được vào ống dẫn trứng, và chỉ cần có một tinh trùng là được sử dụng. Trong thực tiễn lâm sàng nếu tinh trùng đàn ông ít hơn 20 triệu trong một lần xuất tinh được xem là vô sinh. Đã có nhiều nghiên cứu, nhiều cách lý giải nhưng cho tới nay vẫn chưa làm sáng tỏ vấn đề này. Các nhà toán học cho rằng: sinh vật cũng chịu tác động của quy luật xác suất. Bất kỳ ở đâu kể cả trong cơ thể sống, thiên nhiên luôn luôn thích chơi trò rút thăm!

Các nhà sinh học, các nhà chăn nuôi, các nhà y học và nhân học nghiên cứu rất kỹ quá trình và cơ chế thụ tinh ở vật nuôi và con người không chỉ nhắm mục đích tăng năng suất vật nuôi, bảo vệ sinh sản con người mà còn nhắm mục đích điều khiển giới tính theo ý muốn.

II– CÁC ĐẶC ĐIỂM SINH DỤC THỨ PHÁT

Nam khát nữ yếu ở các đặc điểm giới tính nguyên phát: nam có tinh hoàn và các ống sinh dục như ống dẫn tinh, dương vật; còn ở nữ có buồng trứng, ống dẫn trứng, dạ con, âm đạo, âm hộ là những đặc điểm tối cần thiết bảo đảm cho sự sinh sản. Thế nhưng các đặc điểm này khó nhận biết, mà trong sự sinh sản hữu tính thì sự nhận biết nhau và gặp nhau giữa con đực và con cái cùng loài là bước đầu cần thiết cho quá trình sinh sản. Đó là sự khác biệt giới tính ở các đặc điểm ngoại hình dễ nhận biết, được gọi là tính trạng sinh dục thứ phát.

Trước hết ta hãy xem xét vấn đề khác biệt giới tính đực, cái về các tính trạng sinh dục thứ phát trong thế giới động vật.

1. Đặc điểm sinh dục thứ phát ở động vật không xương sống

Ở các loài động vật không xương sống bậc thấp, sự phân hoá giới tính chưa rõ ràng, nhưng càng tiến hoá thì sự khác biệt giới tính càng rõ ràng,



đặc biệt là ở bọn chân khớp. Ví dụ, đối với loài *bọ hươu* (cerfvolant), con đực to hơn con cái, có hàm dưới rất phát triển và rất khỏe. Đối với *ruồi quả*, là đối tượng được dùng để nghiên cứu về di truyền, cũng dễ phân biệt ruồi đực với ruồi cái, ruồi đực có “lược sinh dục” ở các chi trước mà con cái không có, phần cuối bụng con đực có màu đen, còn cuối bụng con cái có màu xám. Những bà nội trợ đi chợ mua cua đều dễ dàng phân biệt *cua đực* và *cua cái* nhờ ở sự khác biệt của mai bụng (mai bụng của cái rộng và tròn, các đoạn được phân ra rõ rệt khớp động với nhau, trong lúc đó mai bụng của đực có dạng tam giác, các đoạn khớp chặt với nhau) và đặc biệt là đôi càng rất lớn của cua đực. Đối với nhiều loài côn trùng, con đực và con cái khác hẳn nhau và người ta nhầm tưởng chúng thuộc 2 loài khác nhau. Ví dụ, bọ *Bopyre* sống ký sinh trong đầu con tôm, con cái có kích thước khá lớn, khoảng 8mm, trong lúc đó con đực thì rất bé, chỉ dài khoảng 1mm và có hình dạng khác hẳn con cái và sống ngay trong phần bụng của con cái.

Trường hợp đối với loài giun biển *Bonellia* còn đặc biệt hơn ở chỗ: con cái rất lớn, có thân hình quả mận và một vòi dài tới 20cm được chế làm đôi; trong lúc đó con đực rất bé chỉ 1–2mm, mình bao đầy lông tơ và sống ký sinh trong vòi con cái. Sự thích nghi lạ lùng này thật là tiện lợi cho sự sinh sản của chúng.

2. Đặc điểm sinh dục thứ phát ở động vật có xương sống

a) Đối với loài cá

Cá đực và cá cái thường khác nhau về kích thước cơ thể, về hình dạng và về màu sắc. Đối với một số loài, sự khác nhau giữa cá đực và cá cái chỉ xuất hiện vào mùa sinh sản. Ví dụ, ở cá tuế (*Phoxinus levis*) vào mùa sinh sản (tháng ba), cá đực mọc ra các sừng ở phía lưng, vùng bụng, gốc vây đuôi và quanh miệng chuyển thành màu đỏ sẫm. Người ta nói là chúng “mặc áo cưới” để cho con cá cái nhận biết và quyến rũ cá cái. Sự khác biệt giữa cá đực và cá cái thấy rõ nhất ở các loài cá cảnh. Người nuôi cá quý nhất vẻ đẹp về hình dạng và màu sắc của cá đực. Ví dụ, cá kiếm đực ở phía dưới vây đuôi có “lưỡi kiếm” dài màu vàng, có riềng đen. Cá “thần tiên” (*Betta splendens*) con đực có màu sắc rất đẹp với tất cả gam màu từ đỏ sẫm đến tím, vì vậy các nhà say mê cá cảnh mới đặt cho chúng cái tên “thần tiên”. Đặc biệt ở loài cá *Edriolychnus*, con đực rất bé sống trong nắp mang của cá cái và được cá cái nuôi sống. Sống “cắp kẽ” có đôi như vậy thật thuận tiện cho việc tiết tinh dịch thụ tinh cho trứng đỡ mất công tìm gặp cá cái. Đó cũng là đặc điểm về tập tính sinh sản, cũng giống như ở nhiều loài, cá đực có tập tính xây tổ và bảo vệ tổ để cá con phát triển trong đó.



b) Đối với các loài chim

Có lẽ về sai khác giới tính thì loài chim là điển hình nhất. Chúng ta hàng ngày dễ dàng nhận thấy sự sai khác giữa chim trống với chim mái ở hình dạng, màu sắc bộ lông, ở giọng hót, giọng gáy, giọng gù,...

Bạn thử quan sát chú gà trống: mào khía dựng đứng đỏ tươi, hai mồng thịt hai bên má chúa đầy máu; bộ lông gà trống trông thật đẹp, lông đuôi có seo vền cao, lông cánh lông cổ màu sắc sắc sỡ; hơn thế nữa diệu bộ gà trống đi, chạy thật oai vệ với 2 chiếc cựa dài nhọn hoắt, tiếng gáy o... o... vang rền thôn xóm, luôn sẵn sàng tấn công các á gà mái.

Con công đực không chỉ có bộ lông đặc biệt diêm dúa, mà khi làm tình chú múa xòe bộ lông, cánh lông đuôi như những chiếc quạt xòe lóng lánh màu sắc khiến các á công mái chết mê chết mệt.

Nước ta có nhiều loài chim quý hiếm, con đực có bộ lông nhiều màu sắc rất đẹp như các loài trĩ, vẹt, hồng hoàng,... có tiếng hót mê hồn như khướu, nhồng, yểng, họa mi,... Đối với một số loài chim khác, ví dụ loài *Phalaropus fulicarius*, ngược lại, con chim mái có bộ lông bóng bẩy, còn con trống có bộ lông tối xỉn. Hơn thế nữa, con trống lại có tập tính ấp trứng và chăm sóc chim non. Một vài loài chim có tập tính mặc "áo cưới" trong mùa sinh sản, ví dụ loài sẻ Châu Phi (*Pylomelana franciscana*), con trống bình thường có bộ lông không khác gì con mái, nhưng đến mùa sinh sản, bộ lông chim trống biến đổi thành màu da cam xen lẫn đỏ tươi, mỏ chuyển sang đen nhánh và khi chú xòe bộ lông làm tình với chim mái trông thật tình tứ và quyến rũ.

c) Đối với các loài thú

Ở các loài thú, con đực và con cái khác nhau ở nhiều đặc điểm như kích thước cơ thể, bộ lông, bộ sừng, bộ răng,... Sư tử đực có bờm, hươu đực có sừng, hải cẩu đực, lợn lòi đực có răng nanh dài khỏe lòi ra ngoài. Một số loài như cừu, dê, chồn có tuyến gây mùi đặc biệt có tác dụng quyến rũ bạn tình. Nói chung con đực thường khỏe hơn, hung hăng hơn, giọng kêu, tiếng rống mạnh mẽ gây ấn tượng.

Đối với con người, đàn ông khác đàn bà ở nhiều đặc điểm sinh dục thứ phát như: đàn ông có râu, ria mép, có giọng nói trầm ồm ồm, hệ cơ và xương phát triển mạnh hơn, nhưng khung chậu hẹp hơn, tuyến vú không phát triển, hệ mõ dưới da ít hơn,... Đàn bà thon thả, lưng eo, mông nở, ngực dày đầy mỡ căng tròn, giọng thanh cao vút,... Hơn thế nữa, đàn bà còn tự trang điểm cho mình môi son, má phấn, áo quần màu sắc, vòng kiềng vàng bạc lóng lánh,... làm tăng độ sao khát giới tính và quyến rũ đàn ông.



THƯ VIỆN
HUST

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

Sự phân hoá giới tính là yếu tố cần thiết cho sự sinh sản của sinh vật cũng như của con người, cần thiết cho sự duy trì và tiếp tục của loài qua nhiều thế hệ. Sự phân hoá giới tính thể hiện ở *tính trạng sinh dục nguyên phát* (nam có cơ quan sinh dục nam, nữ có cơ quan sinh dục nữ) để tạo nên tinh trùng và trứng, tạo điều kiện cho tinh trùng gặp và thụ tinh với trứng tạo hợp tử, tạo điều kiện cho hợp tử phát triển thành cá thể. Sự phân hoá giới tính còn thể hiện ở các *tính trạng sinh dục thứ phát* (khác biệt về ngoại hình) như là dấu hiệu để cho 2 giới dục, cái khác nhau dễ nhận biết nhau, tìm gặp nhau tạo điều kiện cho tinh trùng thụ tinh với trứng. Sự phân hoá giới tính chỉ quan sát thấy đối với các cơ thể sinh sản hữu tính, còn đối với cơ thể sinh sản vô tính thì không có phân hoá đặc cái.

III- HỆ CƠ QUAN SINH DỤC

Để hiểu được cấu trúc và chức năng của cơ quan sinh dục, hãy xem xét cơ quan sinh dục của người.

1. Cơ quan sinh dục nam, sự tạo tinh trùng

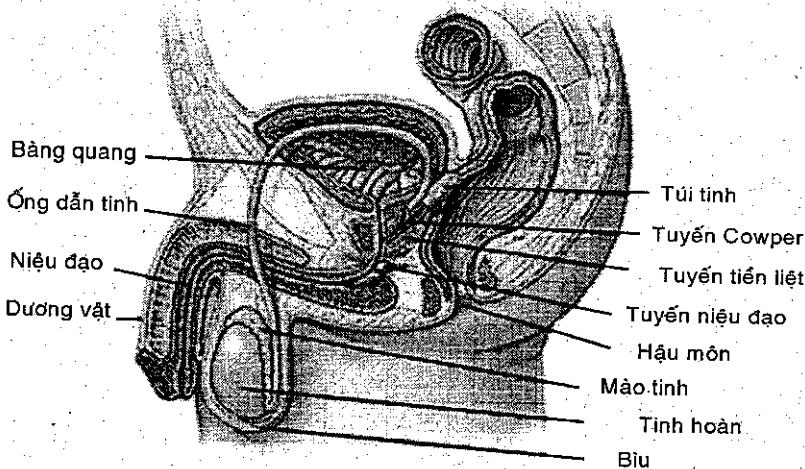
Cơ quan sinh dục nam gồm hai phần: phần trong và phần ngoài. Phần trong cơ thể có các tuyến sinh dục và đường dẫn tinh; phần ngoài cơ thể có bìu và dương vật (hình 16.2).

a) Tinh hoàn

– Tinh hoàn (testis) là tuyến sinh dục chủ yếu (hình 9.1), gồm có một đôi nằm trong một túi nhỏ gọi là bìu (Scrotum). Đây là một túi da do thành cơ thể tạo nên có màu sẫm hơn so với phần da xung quanh. Tinh hoàn có hai chức năng chủ yếu: sản sinh ra tinh trùng và sản sinh ra *testosteron*, một hormon nam quan trọng, có tác dụng phát triển các đặc điểm giới tính thứ phát như râu, tiếng nói trầm của đàn ông, sự phân phôi các lớp mỡ dưới da,... Tại bìu, nhiệt độ hơi thấp hơn nhiệt độ cơ thể, đó là điều kiện thuận lợi cho sự sản sinh ra tinh trùng.

– Mỗi tinh hoàn có hình dạng bên ngoài gần giống như hạt mít, dài chừng 3cm. Tinh hoàn được bao bọc bên ngoài bằng một màng liên kết màu trắng đục, gồm hai lớp: lớp ngoài là thứ liên kết sợi chắc; lớp trong là một màng liên kết sợi xốp giàu mạch máu. Tinh hoàn được cấu tạo bởi nhiều *ống sinh tinh* xếp uốn khúc, tinh trùng được sinh ra trong các ống này. Các ống sinh tinh kết hợp với nhau và tạo thành các ống xoắn cuộn của *mào tinh hoàn*. Mào tinh hoàn nối với các *ống dẫn tinh* và tiếp đó là đường tiết niệu đi ra ngoài qua *niệu đạo*. Giữa các ống sinh tinh là các *tế bào mô kẽ* có vai trò tiết ra các hormon sinh dục nam.

– Có ba loại tuyến phụ hỗ trợ cho sự sinh sản của tinh trùng: *tiền liệt tuyến*, *tuyến Cowper* và các *túi tinh dịch*. Các tuyến này có nhiệm vụ bổ sung các enzym và các chất dinh dưỡng cho tinh trùng, tạo nên một thứ dịch lỏng như sữa gọi là *tinh dịch* (hình 16.2).



Hình 16.2. Cơ quan sinh dục của nam giới

b) Dương vật (penis)

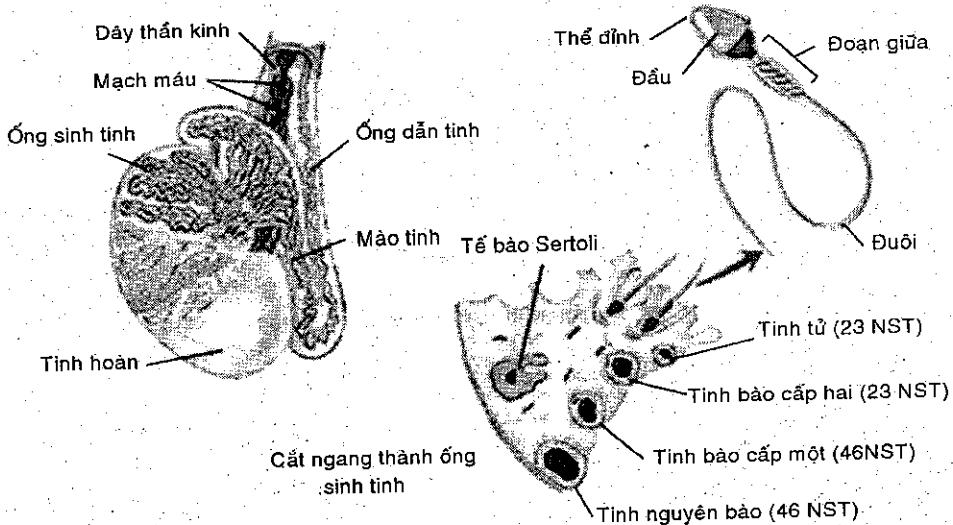
– Dương vật, bộ phận có chức năng xuất niệu và đưa tinh dịch vào trong cơ quan sinh sản của phụ nữ. Dương vật được phân biệt thành hai phần: phần gốc ở sau dính với bìu và hai háng, phần còn lại là thân, tận cùng bởi *quy đầu* (glans), tại đây có lỗ đái. Phía bên ngoài quy đầu có lớp da bao bọc gọi là bao quy đầu (preputium).

– Thân của dương vật được cấu tạo bởi ba thể hình thoi xốp, mặt trên là hai thoi thể hang (corpora cavernosa penis); phía dưới ống đái là một thoi thể xốp (corpus spongium penis). Các thoi này có màng bọc bằng mô liên kết sợi chắc. Trong các thoi này có các thể hang (cavernu) là các xoang rỗng nhỏ. Khi bị kích thích tình dục, các tổ chức mô xốp trên chứa đầy máu làm cho dương vật cương cứng và dễ dàng phóng tinh dịch chứa đầy tinh trùng vào cơ quan sinh sản nữ.

c) Sự tạo tinh (hình 16.3)

– Các tế bào tinh trùng được tạo ra do sự phân chia nhiều lần của các tế bào mầm hay còn gọi là *tinh nguyên bào* (spermatogonia), chúng nằm trên một chiêu dài tổng cộng hơn 170m của các ống sinh tinh ở mỗi tinh hoàn. Từ tuổi dậy thì trở đi có khoảng 300 triệu tinh trùng được sản sinh

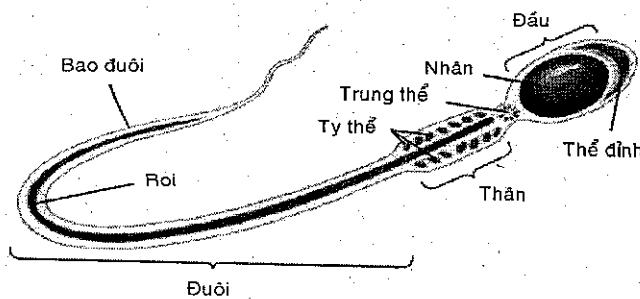
ra mỗi ngày. Các tế bào mầm phân bào nguyên nhiễm thường xuyên diễn ra tại vùng sinh sản của các ống sinh tinh – đó là lớp tế bào sinh sản nằm sát thành của mỗi ống sinh tinh. Sự tạo tinh bắt đầu khi một tế bào mầm di chuyển ra khỏi lớp này, phát triển to ra và hình thành một *tinh bào bậc một*. Tiếp đó là sự phân bào giảm nhiễm với hai lần phân bào liên tiếp. Lần phân chia thứ nhất tạo ra một cặp tế bào gọi là *tinh bào bậc hai*, lần phân chia thứ hai tạo thành bốn *tinh tử* (spermatid) hay tiền tinh trùng.



Hình 16.3. Các ống sinh tinh và sự tạo tinh

– Toàn bộ quá trình trên đây, các tế bào phân chia luôn nằm trong “tế bào nuôi” đặc biệt, đã được biệt hoá độ cao và gọi là *tế bào Sertoli*. Các tế bào này hoạt động với chức năng vừa là hàng rào chắn, vừa là cấu trúc trung gian vận chuyển chất giữa các tế bào đang phân chia và mạch máu nằm phía ngoài ống sinh tinh. Các tinh tử được biệt hoá và kết thúc sự phát triển biến thành *tinh trùng* (Spermatozoon) trong khi vẫn bám chặt với tế bào Sertoli (hình 16.3).

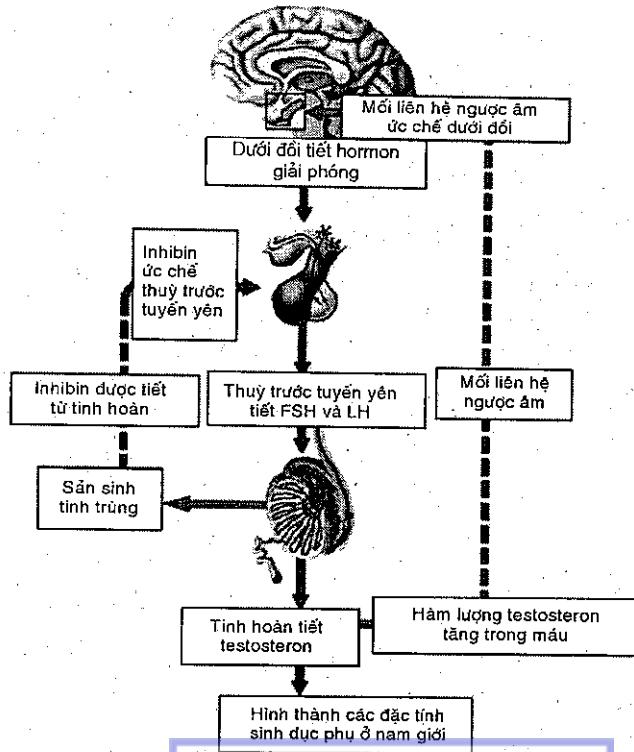
– Tinh trùng có cấu trúc đặc thù gồm ba vùng riêng biệt: vùng đầu, vùng giữa, vùng đuôi. Vùng đầu hép và hình bầu dục, chứa nhân và một mủ chứa đầy enzym, gọi là *thể đỉnh*, giúp cho việc phân huỷ lớp vỏ tế bào trứng để nhân tinh trùng có thể đi vào trứng trong quá trình thụ tinh. Đoạn giữa của tinh trùng có nhiều ty thể, tập trung thành từng vòng quanh trục, đây là nơi sản sinh ra năng lượng cho hoạt động bơi của tinh trùng. Vùng đuôi của tinh trùng có cấu tạo bởi các ống siêu vi rất giống với cấu trúc của lông roi. Chuyển động quát mạnh của đuôi roi giúp cho tinh trùng tiến nhanh phía trước với vận tốc 4 mm/giây (hình 16.4).



Hình 16.4. Cấu trúc của tinh trùng

và chỉ hạn chế trong những giai đoạn nhất định. Nhiệt độ cao hơn 40 độ sẽ ức chế sự sinh sản tinh trùng. Đầu tiên tinh trùng được sản sinh ra chưa hoạt động, về sau chúng được vận chuyển theo ống sinh tinh đến mào tinh hoàn nhờ áp lực gây ra do sự sản sinh liên tục các tế bào mới, nhờ tinh dịch trong các ống sinh tinh, và nhờ sự chuyển động nhu động của cơ trơn thành ống. Tinh trùng được dự trữ trong mào tinh hoàn và ở đây nó sẽ thành thực hoàn toàn.

– Sự tạo tinh được điều chỉnh bởi các hormon của dưới đồi, tuyến yên và tinh hoàn hoạt động theo mối liên hệ ngược (hình 16.5).



Hình 16.5. Sự sản sinh tinh trùng dưới tác động của hormon

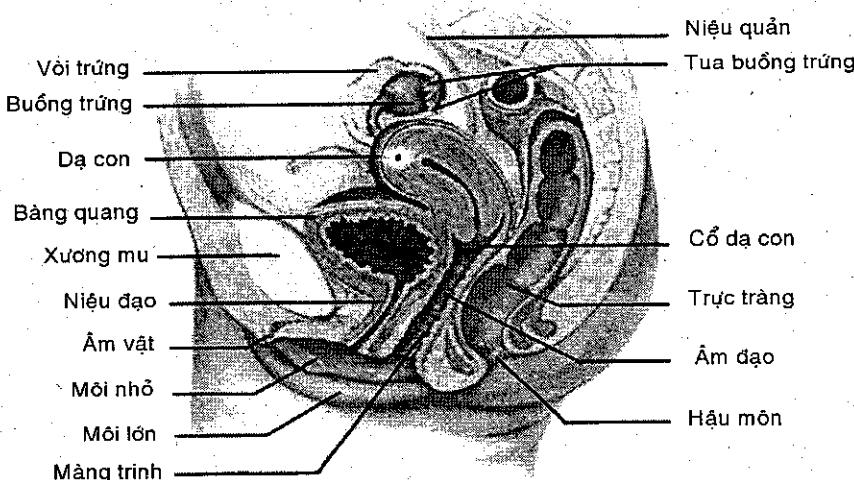
– Sự phát triển của tinh trùng kể từ lần phân chia đầu tiên, cho đến khi trở thành tinh trùng hoàn thiện mất khoảng 72 ngày. Ở nam giới, sự sinh tinh diễn ra liên tục, nhưng ở một số động vật có vú khác, có thể xuất hiện theo mùa

2. Cơ quan sinh dục nữ, sự tạo trứng và chu kỳ kinh nguyệt

Cơ quan sinh dục nữ gồm có hai phần: phần trong và phần ngoài, phần trong gồm *buồng trứng*, *ống dẫn trứng* (*vòi tử cung*), *tử cung* (*dạ con*) và *âm đạo*, tất cả nằm trong hố chậu bé giữa bụng đái và trực tràng. Phần ngoài gồm âm vật, các môi lớn và môi bé che âm môn và lỗ đái, các tuyến của tiền đình âm đạo (hình 16.6).

a) Buồng trứng (ovarium)

Buồng trứng là tuyến sinh dục nữ giới. Buồng trứng có hai chức năng: sản sinh ra trứng, nuôi dưỡng tế bào trứng chín và sản sinh những hormon sinh dục nữ, có ảnh hưởng tới những đặc điểm giới tính nữ và tới chức năng của tử cung. Buồng trứng gồm một đôi nằm trong hố chậu bé ở hai bên tử cung. Khi đến tuổi dậy thì, buồng trứng ở người con gái có hình bầu dục dài khoảng 3 – 4cm, nặng 5 – 6g.



Hình 16.6. Cơ quan sinh dục nữ giới

Người phụ nữ từ 35 tuổi trở đi, buồng trứng giảm kích thước dần dần, từ 45 – 50 tuổi, tắt kinh nguyệt thì nó teo lại. Buồng trứng treo vào tử cung bằng dây chằng và bằng một nếp của màng lót khoang bụng, gọi là mạc treo buồng trứng. Mạch máu và dây thần kinh đi vào buồng trứng qua mạc treo này. Bên ngoài buồng trứng được bọc bởi một màng liên kết sợi chắc. Bên trong buồng trứng gồm hai phần là phần vỏ và phần tuỷ, đều có mô liên kết sợi xốp phát triển, tạo nên một loại chất đệm đối với các yếu tố cấu tạo khác của buồng trứng. Trong phần tuỷ có nhiều mạch máu nên mô đệm xốp hơn phần vỏ. Phần vỏ đặc biệt quan trọng đối với chức

năng sinh sản. Quá trình trứng chín xảy ra ở phần vỏ. Ngay dưới lớp màng liên kết của buồng trứng, lúc đầu có những tế bào trứng non. Mỗi tế bào trứng non này được bao bọc bởi một lớp tế bào nang trứng. Cấu trúc này được gọi là *nang trứng (bao noãn) nguyên thuỷ* (Folliculi primarii). Đến tuổi trưởng thành, đa số chúng bị thoái hoá đi, chỉ còn lại chừng mươi phát triển thành *nang trứng trưởng thành* (Folliculus ovaricus vesiculosus) chứa tế bào trứng chín có khả năng thụ tinh được.

b) *Sự tạo trứng*

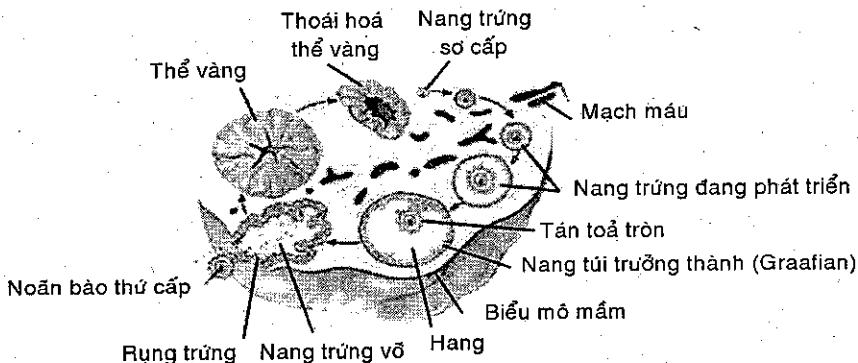
– Sự tạo trứng ở buồng trứng của người phụ nữ không diễn ra liên tục trong suốt cuộc đời. Trẻ sơ sinh gái đã có tất cả các *noãn bào bậc một*, chúng đều có tiềm năng trở thành *tế bào trứng*. Ở nữ giới khoảng 28 ngày lại có một trứng chín. Quá trình chín của một nang trứng diễn ra như sau: lớp tế bào nang trứng bao quanh tế bào trứng lúc đầu chỉ có một lớp tế bào, về sau phân chia thành nhiều lớp tế bào có trạng thái hình hạt (Stratum granulosum). Trong quá trình trứng lớn, các tế bào nang trứng tiêu biến dần làm xuất hiện giữa nang một xoang chứa đầy dịch nang (liquor folliculi). Các lớp tế bào còn lại trở thành màng bọc ngoài của một chỗ dày hẳn nên chứa tế bào trứng (ovum). Nang trứng nguyên thuỷ đã biến thành một nang trứng trưởng thành. Bao bọc nang trứng là một lớp màng mỏng và trong suốt. Khối mô liên kết ở xung quanh nang trứng cũng dày lên, tác dụng như một màng bảo vệ. Giữa lớp màng trong suốt và màng bảo vệ có hệ thống mao mạch dày đặc.

– Trong quá trình chín của trứng, noãn bào bậc một to ra hàng trăm lần so với kích thước ban đầu của nó. Tế bào trứng nhận các chất dinh dưỡng từ các tế bào hạt, chúng tiết dịch và tăng trưởng xung quanh noãn bào. Các noãn bào bậc một liên hệ với các tế bào nang trứng nguyên thuỷ thông qua rất nhiều các chồi bào tương, các chồi này xuyên qua các màng trong suốt. Các tế bào này có chức năng giống các tế bào Sertoli và có thể điều hòa sự vận chuyển các chất vào trong noãn bào từ hệ mao mạch và các tế bào tiết dịch.

– Khi nang trứng lớn lên, một lớp tế bào mới là vỏ nang được hình thành ở xung quanh và phía ngoài nang trứng. Các tế bào của vỏ nang trứng phát triển từ mô liên kết của buồng trứng nhưng lại tiết ra hormon sinh dục nam – *testosteron*. Hormon này sau đó khuếch tán vào các tế bào hạt bao quanh các noãn bào. Tại đây dưới tác dụng của enzym *aromataza*, nó biến thành hormon sinh dục nữ là *oestrogen*. Toàn bộ nang trứng chín căng phồng như một quả bóng, lúc này các tế bào hạt vẫn tiếp tục tiết dịch vào nang. Ngay trước khi trứng rụng, cấu trúc trên có thể thấy dưới dạng



một chỗ lồi lên trên bề mặt của buồng trứng. Vào giai đoạn này xảy ra sự phân chia giảm nhiễm lần thứ nhất, *noãn bào bậc một* phân chia để thành hai tế bào mới gọi là *noãn bào bậc hai*, mỗi tế bào chứa 23 nhiễm sắc thể kép (đơn bội kép). Trong quá trình phân chia này, mặc dù nhiễm sắc thể đã được phân chia đều nhau, nhưng bào tương thì không. Một trong hai noãn bào bậc hai sẽ trở thành trứng, nó chiếm gần như toàn bộ phần tế bào chất và chất dinh dưỡng, trong khi đó noãn bào bậc hai còn lại gần như chỉ có nhân và rất ít tế bào chất. Tế bào này được gọi là *thể cực* và là thể cực thứ nhất trong hai thể cực hình thành trong quá trình tạo trứng. Lần phân chia giảm nhiễm thứ hai diễn ra sau khi thụ tinh, đây là giai đoạn cuối cùng của quá trình tạo trứng. Kết quả là trứng vẫn giữ nguyên kích thước, còn thể cực được tạo ra ở lần phân chia này cũng giống như lần đầu đều bị thoái hoá (hình 16.7). Buồng trứng của người phụ nữ trưởng thành chứa những nang trứng ở các giai đoạn phát triển khác nhau. Nang trứng trưởng thành (nang Graafian) nằm sát ngay màng bọc thành ngoài của buồng trứng. Khi màng bọc này tách ra, màng bọc của nang trứng cũng rách ra thì tế bào trứng, dịch trứng, dịch nang và một số tế bào nang trứng cũng bị rơi vào khoang lót rồi lọt vào vòi tử cung.



Hình 16.7. Quá trình hình thành nang trứng trưởng thành (chứa noãn bào thứ cấp) và hình thành thể vàng

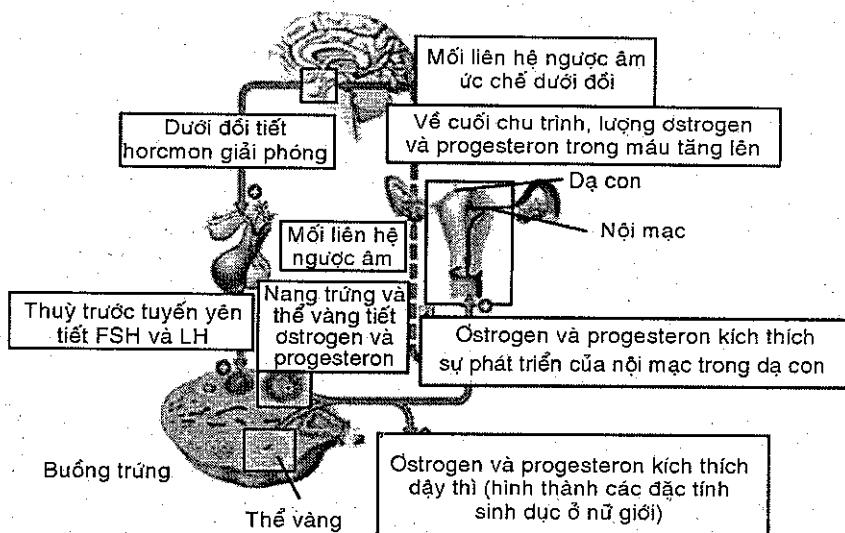
– Nơi màng của nang trứng rách ra, về sau khép miệng lại. Những tế bào bao noãn (tế bào hạt, màng trong suốt) còn lại trong nang phân chia mãnh liệt thành một khối tế bào mới choán đầy nang và trở thành *thể vàng* (corpus luteum). Thể vàng tồn tại tùy thuộc vào trường hợp tế bào trứng trong vòi tử cung có được thụ tinh hay không.

Trường hợp không thụ tinh, thể vàng tồn tại một thời gian ngắn. Thể vàng thoái hóa dần rồi tiêu biến. Trường hợp trứng được thụ tinh thì thể vàng lớn lên về kích thước và tồn tại cho tới khi sinh nở. Suốt thời gian có

thai, thể vàng có tác dụng như một tuyến nội tiết tiết ra hormon sinh dục progesteron.

c) Chu kỳ kinh nguyệt

Quá trình tế bào trứng chín xảy ra trong nang trứng và trong buồng trứng. Khi tế bào trứng chín, nó thoát khỏi buồng trứng và lọt vào ống dẫn trứng. Một quá trình như vậy xảy ra hàng tháng theo một chu kỳ trung bình 28 ngày. liên quan tới quá trình trứng chín có những biến đổi trong cơ thể người phụ nữ, đặc biệt là những biến đổi ở tử cung. Những biến đổi này theo chu kỳ, gọi là *chu kỳ kinh nguyệt*. Những thay đổi diễn ra trong chu kỳ kinh nguyệt xuất hiện là do những thay đổi mang tính chất chu kỳ về nồng độ của các hormon kích dục tố (gonadotropin), theo một hệ thống tự điều hòa và thường xuyên kèm theo các cơ chế liên hệ ngược (hình 16.8).



Hình 16.8. Các hiện tượng xảy ra trong chu kỳ kinh nguyệt
dưới tác động của hormon

– Hoạt động của các cơ quan sinh dục và sự sản sinh ra hormon sinh dục chịu sự kiểm soát của thuỷ trước tuyến yên. Những hormon này là *hormon kích thích nang trứng* (FSH) và *hormon tạo thể vàng* (LH) (luteinizing hormone) có tác dụng thúc đẩy trứng phát triển và rụng khỏi buồng trứng. Bản thân tuyến yên lại chịu sự điều hoà của dưới đồi (hypothalamus). Dưới đồi chế tiết các *nhân tố giải phóng* (releasing factors) có tác dụng kích thích tuyến yên chế tiết các kích dục tố FSH và LH. Đối với đa số phụ nữ, chu kỳ kinh nguyệt thay đổi trong khoảng từ 24 – 34 ngày, trung bình là 28 ngày. Có thể phân chia chu kỳ kinh nguyệt thành hai thời kỳ là *giai đoạn các hiện tượng diễn ra trong buồng trứng và*

giai đoạn các hiện tượng diễn ra trong tử cung. Cùng với những biến đổi về tế bào trứng là sự biến đổi về hoạt động sản sinh ra các loại hormon. Người ta gọi giai đoạn trước khi rụng trứng là *pha nang trứng* và sau khi rụng trứng là *pha thể vàng*.

Việc xem xét hai pha này ở buồng trứng và tử cung như sau đây:

+ Các hiện tượng diễn ra trong buồng trứng:

• *Pha nang trứng*

Có một thời kỳ kéo dài 14 ngày, các hormon FSH và LH tác động qua lại với nhau làm cho trứng chín và làm cho buồng trứng tiết estrogen. Ở nang trứng, hormon LH làm cho các tế bào vỏ nang tiết *testosteron*, và FSH hoạt hoá các enzym aromataza trong tế bào hạt để chuyển *testosteron* thành *estrogen* có mối liên hệ ngược dương tính đối với vùng não dưới đồi, kích thích quá trình sản xuất ra hormon LH và FSH diễn ra vào ngày thứ 14 và là nguyên nhân trực tiếp của sự rụng trứng. Nồng độ LH tăng cao, kích thích các enzym gây vỡ nút màng vỏ buồng trứng và gây rụng trứng.

• *Pha thể vàng*

Sau khi trứng rụng, các tế bào nang trứng còn lại phân chia mảnh liệt tạo một khối vỏ nang là thể vàng có vai trò mới như là một tuyến nội tiết, tiết ra hormon *progesteron* bổ sung vào với estrogen. Cả hai hormon này có mặt trong máu đã có tác dụng tới vùng dưới đồi ngược hẳn so với việc chỉ có tác dụng của riêng estrogen. Sự phối hợp của hai hormon trên tác dụng theo mối liên hệ ngược âm tính lên vùng dưới đồi, thể hiện ở chỗ gây ức chế tiết ra các nhân tố giải phóng, do đó làm giảm mạnh nồng độ hormon LH và FSH. Kết quả là kìm hãm sự chín của nang trứng tiếp theo, khi có sự tồn tại của thể vàng.

Nếu như trứng không được thụ tinh thì thể vàng sẽ teo đi trong vòng 10 ngày kể từ sau khi rụng trứng và chu kỳ kinh nguyệt được lặp lại. Nếu trứng được thụ tinh thì hoạt động của thể vàng được duy trì trong suốt thời kỳ có thai. Nguyên nhân thể vàng được duy trì là do hormon của nhau thai tiết ra, gọi là *kích dục tố nhau thai người* (HCG) (human chorionic gonadotropin). Sự có mặt của HCG trong nước tiểu của người phụ nữ chứng tỏ là đã có thai và do đó chính là phương pháp đơn giản để chẩn đoán có thai.

+ Các hiện tượng diễn ra trong tử cung:

• *Pha nang trứng*.

Trong pha này, sự tăng nồng độ estrogen kích thích sự phát triển cơ trơn thành tử cung, tăng cường lớp biểu mô tuyến cơ trơn thành tử cung

từ 2mm lên tới 8mm, các mạch máu tập trung tại lớp niêm mạc tử cung. Tất cả những diễn biến đó là để chuẩn bị tiếp nhận phôi đang phát triển.

• Pha thể vàng

Sau khi trứng rụng, hormon progesteron có tác dụng duy trì lớp biểu mô tuyến tử cung phát triển, tổng hợp và dự trữ glicogen. Khi trứng lọt vào khoang tử cung, sẽ tới làm tổ vào lớp trên màng nhày và tiếp tục phát triển thành bào thai ở dạ con.

Nếu tế bào trứng không thụ tinh thì sau khi lọt vào khoang tử cung và ở đó một thời gian nó sẽ bị thải ra ngoài. Thời kỳ này mạch máu ở tử cung vỡ ra, tuyến nhày hoạt động mạnh và tiết một lượng lớn dịch nhày, biểu mô của màng nhày cũng bong ra từng chỗ. Các thành phần trên trộn thành thứ dịch kinh nguyệt chảy ra ngoài qua âm đạo và kéo theo cả tế bào trứng không thụ tinh. Các hormon progesteron và oestrogen giảm nồng độ xuống rất nhanh làm cho cổ tử cung và niêm mạc tử cung co lại trong những ngày cuối cùng của chu kỳ 28 ngày. Thời kỳ hành kinh thường kéo dài từ 3 đến 5 ngày, trung bình là 4 ngày. Dịch kinh nguyệt ra nhiều nhất vào ngày thứ hai rồi giảm dần, mỗi lần kinh nguyệt người phụ nữ mất khoảng 50cm^3 máu kinh. Sự thay đổi nồng độ progesteron và oestrogen còn ảnh hưởng tới các phần khác của đường sinh dục. Các tế bào tuyến ở biểu mô cổ tử cung tiết ra chất nhày để bôi trơn âm đạo.

Vòng kinh nguyệt bắt đầu xuất hiện ở người con gái vào tuổi dậy thì, thường từ 13 – 15 tuổi và kéo dài khoảng 40 – 50 tuổi.

IV– SỰ THỤ TINH, PHÁT TRIỂN PHÔI THAI, SỰ SINH ĐẺ

1. Sự thụ tinh

– Tập tính sinh sản của động vật cực kỳ phức tạp, bởi vì nó liên quan đến hành vi ve vãn phát triển ở mức độ cao cộng với những cơ chế sinh lý giúp cho sự gặp gỡ và hợp nhất giữa trứng và tinh trùng tạo thành *hợp tử*. Sự thụ tinh được bắt đầu từ hành động đưa tinh trùng vào đường sinh sản của phụ nữ và gọi đó là *sự giao hợp*. Giao hợp có liên quan tới sự kích thích các thụ cảm xúc giác ở quy đầu dương vật. Kích thích này gây ra một loạt phản xạ tự động bao gồm sự tăng nhịp tim, nhịp thở và huyết áp. Ở phụ nữ, máu dồn vào âm vật và vú, núm vú và âm vật trở lên cương cứng. Lớp màng lót âm đạo nhăn lại và bắt đầu tiết chất nhày. Ở nam giới, các động mạch trong mô xốp của dương vật giãn ra, thể xốp chứa đầy máu và trở lên cương cứng. Tại đầu dương vật, một lượng nhỏ chất nhày được tiết ra từ các tuyến ở đây.



THƯ VIỆN
HUST

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

– Các phản xạ tự động trên đều được kiểm soát bởi trung khu thần kinh cao cấp ở não bộ. Do vậy, ý nghĩ, quang cảnh, âm thanh hay chỉ cần trí nhớ cũng gây ra sự kích thích về tình dục và những hiện tượng sinh lý khác có liên quan tới nó. Ở nam giới cũng như ở nữ giới, đỉnh cao của sự kích thích tình dục được gọi là sự khoái lạc đều có thể đạt được.

– Sự khoái lạc của nam giới trùng với giai đoạn phóng hay xuất tinh. Phóng tinh là một phản xạ tuỷ sống trong đó các ống dẫn tinh và các tuyến phụ (tiền liệt, tuyến Cowper, và các túi tinh) phóng mạnh các chất chứa vào niệu đạo bằng một loạt các co bóp nhanh của các cơ. Các tuyến phụ sản sinh ra tinh dịch chứa đường đơn và nhóm chất gọi là *prostaglandin*. Các thành phần này kết hợp và hòa loãng với tinh trùng để tạo nên *tinh dịch* xuất ra ngoài. Ở người, mỗi lần xuất khoảng 5cm³ tinh dịch. Sự khoái lạc ở phụ nữ đặc trưng bởi sự co cơ tử cung và âm đạo. Khoái lạc của nữ giới không phải là điều kiện bắt buộc cho quá trình thụ tinh.

– Khi xuất tinh, tinh trùng được phóng thẳng vào cổ tử cung. Tại đây chúng được định hướng song song với những chuỗi phân tử dài trong chất nhày của tử cung. Điều này giúp cho tinh trùng luôn luân đi đúng hướng. Trong vòng 5 phút nó có thể đến được vị trí thụ tinh trong lòng ống dẫn trứng, nhanh hơn nhiều so với việc nó tự bơi. Sự vận chuyển của tinh trùng trong đường sinh dục nữ chủ yếu là nhờ sự co bóp của tử cung và ống dẫn trứng.

– Các chất tiết ở tuyến phụ của nam giới có chức năng tham gia vào việc vận chuyển tinh trùng. Môi trường kiềm (pH = 7,3) của tinh dịch đã trung hoà môi trường axit (pH = 3,8) của đường sinh dục nữ và những đường đơn chứa trong tinh dịch cung cấp nhiên liệu cho hô hấp tế bào của tinh trùng, cần thiết cho chuyển động bơi của nó. Người ta cho rằng *prostaglandin* của tinh dịch làm tăng co bóp tử cung, ống dẫn trứng và đó chính là sự vận chuyển thụ động tinh trùng.

– Trong số hàng trăm triệu tinh trùng được phóng ra của một lần xuất tinh, chỉ có vài nghìn tinh trùng có thể đến được ống dẫn trứng và chỉ vài trăm tinh trùng là đến được với trứng. Sự thụ tinh phụ thuộc vào sự gặp nhau của hai loại giao tử. Các tinh trùng được kích hoạt cho sự thụ tinh nhờ môi trường axit của tử cung và buồng trứng. Ở đầu của tinh trùng xuất hiện các lỗ nhỏ dưới tác động của axit, qua đó các enzym của thể đĩnh được giải phóng. Quá trình này gọi là quá trình *kích hoạt tinh trùng*. Các enzym phân huỷ của thể đĩnh giúp cho tinh trùng chuyển động giữa các tế bào hạt và màng trong suốt. Khi tinh trùng đến được trứng, nó kết hợp với màng tế bào trứng và chuyển động từ từ vào trong tế bào chất để lại cái đuôi ở phía ngoài. Sự xâm nhập của tinh trùng vào tế bào trứng



THƯ VIỆN
HUBT

đã kích thích sự phân bào giảm nhiễm lần thứ hai và là lần cuối cùng của nhân tế bào trứng. Sự thụ tinh kết thúc khi nhân tế bào trứng kết hợp với nhân của tinh trùng và tạo nên hợp tử mang số lượng nhiễm sắc thể lưỡng bội là 46. Chỉ có một tinh trùng có thể xuyên vào trứng. Cơ chế của việc ngăn chặn không cho nhiều tinh trùng xuyên vào trứng như sau:

Tế bào tinh trùng gây ra những thay đổi trong màng sinh chất khi chúng xâm nhập vào làm tăng cường việc giải phóng ion Ca^{2+} trong tế bào chất của trứng, sự tăng đột ngột của ion Ca^{2+} gây ra phản ứng vỏ, trong đó các chất túi tiết trong tế bào chất của trứng sẽ chuyển động về phía màng sinh chất và kết hợp với màng sinh chất, giải phóng các chất chứa trong đó vào khoảng trống giữa trứng và màng trong suốt. Các enzym có mặt trong chất tiết này sẽ làm biến đổi màng trong suốt tạo nên lớp màng ngăn cản thụ tinh, do đó các tế bào tinh trùng khác không thể xâm nhập vào được nữa.

– Sự thụ tinh diễn ra trong khoảng thời gian tương đối ngắn. Sau khi ra khỏi cơ thể nam giới, tinh trùng có thể sống được 48 giờ trong đường ống cơ quan sinh sản nữ, trong khi đó, trứng chỉ có thể được thụ tinh trong khoảng 10 – 15 giờ sau khi rụng và chỉ ở phần trên của ống dẫn trứng mà thôi.

2. Sự phát triển của phôi, thai

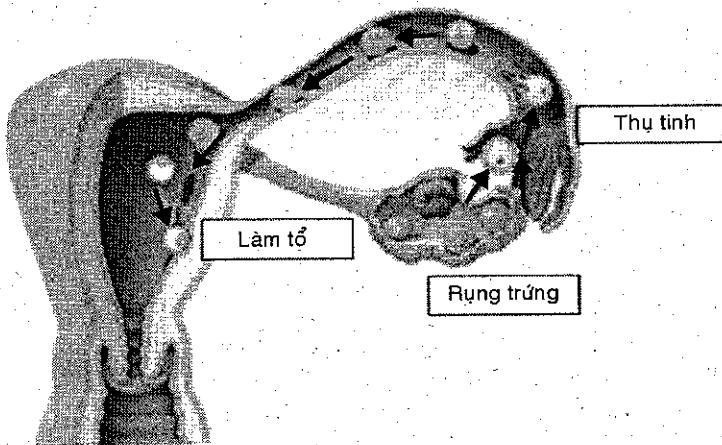
a) Giai đoạn phôi

– Khi di chuyển theo ống dẫn trứng đến tử cung, hợp tử phân chia vài lần qua một quá trình gọi là *sự phân cắt*. Kết quả tạo ra khối tế bào hình cầu (*phôi đầu*) và trong giai đoạn này không có sự tăng về kích thước phôi.

– Sự biệt hoá tế bào diễn ra ngay khi bắt đầu có 20 tế bào, trong đó có một số tế bào lớn hơn các tế bào khác tham gia hình thành nền thân phôi và một số tế bào hình thành nền màng phôi và nhau thai. Trung tâm của khối tế bào đầu xuất hiện xoang chứa dịch lỏng và ít lâu sau nó trở thành một quả cầu rỗng chứa đầy dịch bên trong. Giai đoạn này gọi là *túi phôi* (*phôi nang*). Ở một phía của túi phôi có một nút lồi ra tạo nên bởi một nhóm tế bào mà sau này sẽ trở thành phôi. Lớp mỏng bên ngoài tế bào còn gọi là màng đệm, được cấu tạo bởi các *dưỡng bào* với chức năng là gắn túi phôi vào thành tử cung.

Quá trình diễn ra trong vòng 7 ngày đầu tiên kể từ sau khi thụ tinh. Túi phôi tự do trong dịch bên trong tử cung, cùng lúc này niêm mạc tử cung tiếp tục tăng sinh dưới ảnh hưởng của hai loại hormon là *ostrogen* và *progesteron*.





Hình 16.9. Quá trình rụng trứng, thụ tinh và làm tổ

– Sau ngày thứ 7, túi phôi bắt đầu làm tổ trong tử cung (hình 16.9).

– Các dường bào bám vào mặt trong của niêm mạc tử cung nhanh chóng phân chia và phát triển giữa các tế bào niêm mạc tạo nên một sự liên hệ mật thiết giữa các mô của phôi và của mẹ. Những lông nhung dường bào lập tức lan rộng và túi phôi bị chìm sâu vào trong niêm mạc tử cung và cuối cùng nó được bao bọc bởi các tế bào niêm mạc giàu chất dinh dưỡng và hấp thu chất dinh dưỡng, oxy từ những tế bào này. Về sau nó phát triển thành một cấu trúc chuyên hoá gọi là *nhau thai*, đảm bảo chức năng dinh dưỡng và trao đổi khí của thai.

– Vùng phôi tiếp tục phân chia và biệt hoá: Một cấu trúc hình đĩa xuất hiện với ba lớp mô khác nhau gọi là các *lá phôi*. Mỗi lá phôi sẽ cho ra một hệ thống mô riêng biệt: *lá phôi ngoài* (còn gọi là ngoại phôi bì) phát triển và hình thành da, hệ thống thần kinh. *lá phôi trong* (hay nội phôi bì) phát triển để hình thành nền ruột, còn *lá phôi giữa* (hay trung phôi bì) tạo mô cơ, mô liên kết bao gồm xương, sụn và máu.

– Một số cấu tạo được sinh ra từ phôi: Đầu tiên là màng ối hay *túi ối*, giống hình quả bóng, nó phát triển như kéo dài ra của lá phôi ngoài, ngăn cách phôi với dường bào của màng đệm. *Xoang ối* là một xoang kín, chứa đầy *dịch ối*, có tác dụng tựa một cái đệm giảm xóc để bảo vệ thai non. Màng phôi thứ hai phát triển từ nội phôi bì gọi là *túi noãn hoàng* lớn hơn túi ối, nhưng túi ối tiếp tục phát triển và cuối cùng trùm kín hoàn toàn cả túi noãn hoàng. Lúc này lông nhung dường bào và màng đệm vẫn tiếp tục phát triển để tạo thành nhau thai.

– Nhau thai của người là một hệ thống đan xen giữa mô mẹ và mô thai. Nó hình thành khi lớp dường bào ăn sâu vào các tế bào của niêm mạc



**THƯ VIỆN
HUBT**

và sau đó phá vỡ các mao mạch của cơ thể mẹ. Lông nhung dưỡng bào ăn sâu vào các xoang máu chứa đầy máu của cơ thể mẹ. Các dưỡng bào sinh ra một chất chống đông, có tác dụng ngăn chặn không cho máu trong các xoang đông lại. Năm tuần sau khi làm tổ, nhau thai đã hình thành gần như đầy đủ và các mạch máu phát triển từ lá phôi của phôi đã xâm nhập vào lông nhung dưỡng bào để hình thành lông nhung đệm, là nơi diễn ra quá trình trao đổi chất giữa phôi và cơ thể mẹ. Các mạch máu này nối với tim và hệ thống tuần hoàn đang phát triển của phôi qua *dây rốn*.

b) *Giai đoạn thai nhi*

– Cuối tháng thứ hai, tất cả các hệ thống mô của phôi đã được hình thành. Lúc này dài chừng 2,5cm gọi là *thai nhi*. Trong suốt thời kỳ có thai kéo dài 40 tuần, thai lấy các chất dinh dưỡng và oxy từ máu mẹ, thải CO₂, urê sang cho mẹ. Sự vận chuyển các chất sẽ được dễ dàng khi một phần dưỡng bào của màng đệm được phá huỷ, giúp cho máu của thai nhi tiến gần tới máu của mẹ. Oxy và CO₂ khuếch tán giữa thai và mẹ phụ thuộc vào sự chênh lệch về nồng độ, oxy khuếch tán vào tuần hoàn thai nhi, còn CO₂ khuếch tán ra khỏi thai. Sự vận chuyển các chất dinh dưỡng và các chất cặn bã được điều hoà một cách chủ động qua màng nhau thai và do đó nó đòi hỏi cần phải chi phí năng lượng cho các dưỡng bào.

– Nhau thai cho phép các phân tử nhỏ đi qua nhưng lại là hàng rào chắn đối với protein và các phân tử lớn khác, không cho các phân tử lớn này từ thai nhi đi vào máu mẹ. Điều này đảm bảo cho việc ngăn cản hệ thống miễn dịch của cơ thể mẹ sản sinh ra kháng thể chống lại thai nhi, giống như hệ thống miễn dịch của cơ thể mẹ loại bỏ bất kỳ một chất lạ nào khác.

– Tuy nhiên vẫn có ngoại lệ đối với nguyên tắc này, đó là trường hợp *yếu tố Rhesus (Rh)* của máu. Nếu như kháng nguyên của thai nhi là Rh đi vào máu mẹ có Rh (-) thì sẽ tạo ra các kháng thể kháng Rh. Cùng với các kháng thể của mẹ, kháng thể kháng Rh sẽ đi qua nhau thai từ mẹ đến thai nhi và phá huỷ hồng cầu của thai nhi gây ra *bệnh huyết tán* ở trẻ sơ sinh. Song, việc truyền các kháng thể này cũng có ích lợi, bởi vì chúng đem lại miễn dịch thụ động chống lại một loạt các tác nhân gây bệnh mà cơ thể mẹ vốn có. Do đó, trẻ em được bảo vệ không bị bệnh nhiễm trùng trong những tháng đầu tiên của cuộc sống cho đến khi hệ thống miễn dịch của chúng được phát triển một cách đầy đủ.

– Nhau thai là hàng rào chắn đối với nhiều chất gây hại, nhưng một số chất gây hại như một số chất hoá học, các tác nhân gây bệnh có thể từ mẹ đi sang thai nhi được. Các chất này gồm có chì, DDT (thuốc diệt côn



THƯ VIỆN
HUST

trùng), nicotin trong thuốc lá, ma tuý, virut như virut bệnh rubeon (Rubella). Thực tế đã có nhiều đứa trẻ sinh ra mắc hội chứng “trầm mặc” là con của những người mẹ nghiện rượu, hoặc ma tuý.

– Chức năng của tử cung trong việc nuôi dưỡng thai nhi được duy trì suốt thời kỳ có thai là do sự có mặt của hai hormon là progesteron và oestrogen. Như phần trên đã trình bày, hai tháng đầu, thể vàng của buồng trứng được duy trì nhờ HCG tiếp tục tiết ra progesteron và oestrogen. Bản thân HCG được tiết ra bởi các dưỡng bào của thai nhi. Sau ba tháng, nhau thai bắt đầu tiết ra progesteron và oestrogen, dần dần nó là cơ quan tiết chủ yếu hormon này. Như vậy nhau thai đảm nhiệm một loạt các chức năng: Cơ quan dinh dưỡng, bài tiết, trao đổi khí, là hàng rào ngăn chặn bệnh tật và cũng là nơi tiếp nhận các yếu tố miễn dịch, hoạt động như một tuyến nội tiết tiết ra hormon điều hòa sự phát triển thai.

– Khi phôi còn có dạng hình đĩa đơn giản, tất cả mặt dưới được mở ra và quay về xoang túi noãn hoàng. Khi thành cơ thể được tạo thành thì ruột trước và ruột sau sẽ tách khỏi túi noãn hoàng, nhưng vẫn liên hệ với túi qua một cuống. Màng ối phát triển quanh phôi và cuối cùng noãn hoàng và cuống phôi ép lại thành một ống hình túi là *cuống rốn* (trong đó có màng niệu và mạch máu). Giai đoạn này phôi đã được bốn tuần kể từ khi bắt đầu phát triển.

– Phôi có thể di động tự do trong xoang ối đầy dịch. Sau hai tháng tuổi có thể phân biệt hình dạng người của phôi. Mắt bắt đầu phân hoá, các mầm mắt, tai và mũi đã thấy rõ. Tay và chân đã phát triển, lúc đầu chỉ là hình bối chèo bé nhưng dần dần xuất hiện các ngón. Trước đó, ở tuần lễ thứ năm thấy rõ đuôi, bắt đầu ngắn lại và do móng phát triển nên che khuất đuôi. Khi thai đã dịch chuyển xuống phía dưới bụng và các khe mang được thấy rõ ở tuần thứ tư thì nay mang biến mất dần và vùng cổ xuất hiện. Mầm các nội quan cũng lần lượt xuất hiện và trong bảy tháng còn lại các cơ quan chủ yếu được tăng sinh về kích thước, hoàn thiện các chi tiết cấu trúc.

– Đến tháng thứ ba, chiều dài của phôi tới 7,5cm, tháng thứ năm là 25cm và đến cuối tháng thứ 9 đạt gần 50cm. Ở tháng thứ ba, móng tay và chân bắt đầu xuất hiện. Lúc này có thể xác định được giới tính của thai nhi. Sang tháng thứ tư, mặt đã có dạng mặt người.

– Ở tháng thứ năm, đầu và toàn thân mọc đầy lông. Sang tháng thứ sáu lông mũi và lông mày xuất hiện.

– Tháng thứ 7 da của thai đỏ và nhăn nheo, lúc thai nằm trong giống như cụ già. Trong suốt tháng thứ 8 và 9 lớp nước dưới da được tích



THƯ VIỆN
HUBT

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

luỹ và do đó da đỡ nhăn nheo. Tú chi đã tròn lại, móng đã mọc lòi ra khỏi ngón, lông trên thân rụng đi, thai trở nên bình thường và chuẩn bị để thoát ra ngoài.

3. Sự đẻ

– Sự đẻ là quá trình mà thai nhi đã phát triển đầy đủ được đưa ra khỏi tử cung. Ở người mẹ, sinh đẻ thường xuất hiện từ tuần 38 tới tuần 42 sau khi thụ thai, trung bình vào khoảng 40 tuần, tử cung co bóp liên tục hàng giờ, hàng ngày, thậm chí hàng tuần trước khi sinh để chuẩn bị tống thai ra, nó giúp cho thai quay đầu xuống dưới, do đó đầu thai nằm sát ngay trên cổ tử cung. Khởi đầu, sự co bóp nhịp nhàng của tầng cơ từ đỉnh tử cung và lan dần xuống dưới cổ tử cung. Sự co bóp này tăng dần về biên độ và tần số làm cho cổ tử cung mở, đường kính độ mở đạt tới 10cm. Trong cùng lúc thì túi ối vỡ ra và dịch ối chảy ra ngoài âm đạo, được gọi là hiện tượng “vỡ ối”. Các co bóp mạnh của tử cung kèm theo sự co chủ động các cơ thành bụng của người mẹ có tác dụng đẩy đứa trẻ qua cổ tử cung vào âm đạo. Nhau thai vẫn còn bám lấy thai nhi qua dây rốn khi đứa trẻ đang được đẩy ra ngoài. Sau đó, những mạch máu của thai nhi và của mẹ ở nhau thai đều co hoàn toàn và nhau thai bị tách ra khỏi thành tử cung, nó bị đẩy ra ngoài do sự co bóp tiếp tục của tử cung.

– Các cơ chế khơi mào cho sự đẻ cho đến nay chưa được hiểu biết đầy đủ, nhưng rõ ràng thai nhi giữ vai trò chủ yếu trong việc định ngày sinh cho nó. Giai đoạn trước khi sinh, tuyến yên đang phát triển của chính thai nhi tiết ra *hormon hướng tuyến trên thận* (ACTH – adrenocorticotrophic hormone), nó tác động lên tuyến thận của thai nhi làm tiết ra một hormon thứ hai thuộc nhóm *glucocorticoids*. Hormon thứ hai này tác động qua nhau thai tạo nên những thay đổi về hormon trong cơ thể mẹ. Sự co bóp của tử cung chủ yếu do *hormon oxytoxin* gây ra. Các *prostaglandin* cũng có mặt trong máu trong suốt quá trình sinh, nó cũng tham gia vào việc gây ra sự co bóp của tử cung. Rất có thể nguyên nhân kích thích sự đẻ bởi hoạt động của hormon là từ sự giảm mạnh và tiết hormon progesteron diễn ra vài ngày trước khi sinh. Đứa trẻ sau khi sinh gấp một biến cố lớn nhất là phải thích nghi với môi trường mới đây thử thách. Trong chốc lát đứa trẻ đã mất đi chỗ dựa cho chân tay của mình trước đây là dịch ối, mất đi nguồn cung cấp chất dinh dưỡng và oxy qua máu, hơi ấm và sự bảo vệ trực tiếp của môi trường tử cung, phổi của đứa trẻ vốn vẫn xep chứa đầy dịch, nay bắt đầu nhận không khí. Quá trình chuyển hóa của cơ thể bắt đầu phải sử dụng một lượng lớn mỡ và glicogen dự trữ để sinh nhiệt. Tuy nhiên, những biến đổi lớn của trẻ sơ sinh lại là máu và hệ tuần hoàn kèm



theo những biểu hiện bên ngoài của sự độc lập. Khi phổi và hệ thống tiêu hoá của trẻ thực hiện các chức năng trước đây ở bào thai do nhau thai đảm nhiệm thì hai vòng tuần hoàn phải được khép kín. Đầu tiên là *lỗ liên nhĩ* (*lỗ bầu ở vách liên nhĩ*) của tim và cầu động mạch Botan (*ductus Botalli*) nối động mạch phổi với động mạch chủ được đóng kín lại.

– Trong thời gian còn là thai nhi, cấu tạo trên có vai trò lớn trong sự tuần hoàn của máu bào thai. Trong tử cung, bào thai không thở bằng phổi, sự hấp thụ chất dinh dưỡng bằng đường ruột chưa thực hiện. Chất dinh dưỡng và oxy qua nhau thai vào nuôi thai được lấy từ cơ thể mẹ theo tĩnh mạch rốn và dẫn vào bào thai, tĩnh mạch này nằm trong cuống rốn, khi về gần tới gan thì tách thành hai nhánh, một nhánh đổ vào tĩnh mạch cửa gan, nhánh kia đổ vào tĩnh mạch chủ dưới có tên gọi là *cầu tĩnh mạch Aranti*. Ở đoạn này về tim của tĩnh mạch chủ dưới, máu trộn lẫn giữa máu giàu dinh dưỡng, oxy với máu tĩnh mạch của thai nhi nên gọi là máu pha. Khi về tới tâm nhĩ phải, máu qua lỗ bầu sang tâm nhĩ trái để xuống tâm thất trái. Một phần dòng máu được dồn xuống tâm thất phải và bị đẩy lên động mạch phổi. Dòng máu này không lên phổi, vì phổi chưa hoạt động và lại bị đưa sang động mạch chủ qua cầu nối Botan. Khi đứa trẻ được sinh ra, phổi bắt đầu hoạt động, động mạch, tĩnh mạch rốn bị ngừng hoạt động, do đó các cầu tạo đều được đóng kín để trở thành hai vòng tuần hoàn độc lập nhau. Bản thân sắc tố hemoglobin bên trong hồng cầu của máu trẻ sơ sinh cũng có sự thay đổi sâu sắc. Hemoglobin thai có áp lực đối với oxy cao hơn nhiều so với hemoglobin của người trưởng thành, đều đã giúp cho việc thu nhận oxy từ máu mẹ sang máu thai nhi. Tuy nhiên, đặc tính này lại trở nên bất tiện cho việc trao đổi oxy với không khí. Do đó *hemoglobin bào thai* (*HbF*) được thay thế ngay trong những tuần đầu của trẻ sơ sinh bằng *hemoglobin người lớn* (*HbA*).

4. Hiện tượng sinh đôi hay cùng sinh

a) Phân loại các kiểu đa phôi

– Đa phôi một hợp tử (còn gọi là đa phôi cùng trứng):

Đây là một dạng đa phôi do một trứng của mẹ thụ tinh với một tinh trùng của bố tạo thành một hợp tử duy nhất, rồi từ một hợp tử này sẽ phân chia thành hai hay nhiều phôi. Do từ một hợp tử tạo thành hai cơ thể có kiểu gen hoàn toàn giống nhau (đồng nhất vật chất di truyền). Các cơ thể đa phôi cùng trứng luôn luôn cùng giới và rất giống nhau về hình thái bên ngoài cũng như các tính chất sinh lý, hoá sinh, bệnh lý bên trong. Chẳng hạn giống nhau về màu tóc, màu mắt, màu da, dạng cấu tạo dạng

tóc, dạng lông mi, lông mày, dạng mũi, nếp môi, vành tai, nếp vân da, nhóm máu, diện nãø, khả năng mắc bệnh.

– Đa phôi nhiều hợp tử (sinh 2 hoặc 3 con trở nên):

Đây là dạng sinh đôi, sinh ba do sự thụ tinh đồng thời của hai hoặc nhiều tế bào trứng với 2 hoặc 3 tinh trùng riêng rẽ tạo thành hai hay nhiều hợp tử khác nhau. Những hợp tử này phát triển thành hai hoặc nhiều cơ thể riêng biệt, có kiểu gen khác biệt nhau. Những trẻ em cùng sinh khác trứng, thực chất là anh em, chị em nhưng được sinh đồng thời. Chúng có thể cùng hoặc khác giới tính. Mọi sự khác nhau giống nhau chỉ như anh, chị, em ruột mà thôi.

b) *Tần số đẻ đa phôi*

Sự liên quan đến tuổi và thể trạng của người mẹ: đa số trường hợp đẻ đa phôi ở người mẹ đã đứng tuổi. Chẳng hạn, quần thể người Pháp thấy tỷ lệ đẻ đa phôi khác hợp tử tăng tỷ lệ với sự tăng tuổi mẹ từ lúc thành niên tới 37 tuổi, nhưng tuổi 38 lại giảm. Trường hợp đẻ đa phôi cùng hợp tử lại không phụ thuộc vào tuổi người mẹ. Người ta giải thích hiện tượng trên bằng cơ chế trao đổi hormon theo tuổi. Sự chín hai trứng đồng thời được kích thích bởi tuyến yên, còn folliculin ức chế sự chín của trứng. Theo sự phát triển của tuổi kèm theo sự rối loạn của các hormon này, từ đó tạo điều kiện để sinh ra các trẻ sinh đôi khác trứng. Các nghiên cứu đã xác định rằng, người phụ nữ có bản chất di truyền cao lớn để sinh đôi nhiều hơn những người phụ nữ nhỏ bé (chẳng hạn ở Châu Phi có nhiều người đẻ sinh đôi hơn Nhật Bản), việc sử dụng hormon sinh dục cũng gây đẻ đa phôi; nguyên nhân di truyền: có khuynh hướng di truyền về đẻ sinh đôi ở một số gia đình, di truyền theo phái mẹ và theo gen lặn (liên kết giới tính).

c) *Phương pháp phân biệt kiểu sinh đôi (hoặc song sinh) cùng và khác trứng*

Người ta dựa vào hàng loạt đặc điểm về số lượng và chất lượng để phân biệt trẻ sinh đôi cùng hay khác trứng. Một số nét lớn để phân biệt:

– Trẻ sinh đôi cùng trứng bắt buộc cùng giới, trẻ khác trứng có thể cùng hoặc khác giới.

– Trẻ sinh cùng trứng có một màng đệm chung, trẻ sinh khác trứng có màng đệm khác nhau.

– Trẻ sinh cùng trứng khi ghép mô thì luôn luôn thành công.

– Có sự giống nhau ở trẻ sinh đôi cùng trứng và sự khác nhau ở trẻ sinh đôi khác trứng về nhiều tính trạng. Thông thường, chọn những tính trạng di truyền rõ rệt, ít bị biến đổi dưới ảnh hưởng của các nhân tố môi



trường, thuộc những tính trạng này có nhóm máu, sắc tố mắt, da và tóc, nếp vân tay, chân. Trong đó phản ứng cấy ghép mô là phương pháp có thể kết luận một cách chính xác nhất.

d) Các ứng dụng của việc nghiên cứu trẻ sinh đôi

Do đặc điểm về mối quan hệ di truyền cá thể của cơ thể sinh đôi cùng trứng và sinh đôi khác trứng như đã trình bày ở phần trên, nên qua tính toán, so sánh độ biểu hiện các tính trạng của cặp sinh đôi cùng trứng với độ biểu hiện tính trạng của các cặp sinh đôi khác trứng, người ta nghiên cứu xác định được những tính trạng, những bệnh di truyền của cơ thể, mức độ di truyền, phát hiện những biến dị xảy ra do điều kiện môi trường, các nhân tố cụ thể của môi trường làm tăng lên hoặc giảm đi sự biểu hiện của tính trạng hoặc bệnh di truyền đã có trước, mối tương quan giữa các đặc điểm và chức năng,... Một bệnh hoặc một tính trạng di truyền nào đó có thể biểu hiện ở một trong hai thành viên của cặp sinh đôi (không tương hợp), ở các cặp sinh đôi cùng trứng nếu tương hợp càng lớn thì tính quyết định của yếu tố di truyền càng kém và như vậy vai trò của điều kiện môi trường càng có ý nghĩa quan trọng.

5. Thụ tinh trong ống nghiệm (TTTON)

– Nếu vòi tử cung (Fallopia) bị hư hoàn toàn, tinh trùng quá ít và các trường hợp vô sinh mà không tìm được lý do đều có thể được chữa trị với phương pháp thụ tinh trong ống nghiệm (TTTON). Nguyên tắc của phương pháp là nuôi trứng (noãn bào) trong ống nghiệm rồi đưa tinh trùng vào thụ tinh. Khi hợp tử phát triển sẽ cấy lại vào tử cung của mẹ.

– Khởi đầu vào năm 1799, nước Anh đã thực hiện thành công công việc thụ tinh nhân tạo cho con người với phương pháp đơn giản là bơm tinh trùng vào tử cung người phụ nữ. Năm 1884, ở Hoa Kỳ cũng thực hiện thành công việc thụ tinh nhân tạo với việc sử dụng tinh trùng của người cho nặc danh. Năm 1949, tác giả John Roch đã tiến hành thử nghiệm với 138 noãn bào được thụ tinh trong ống nghiệm, nhưng các phôi này chỉ phát triển thành $2 \div 3$ tế bào nên không cấy được vào tử cung. Thành công nhất của phương pháp TTTON là của hai tác giả: bác sĩ sản khoa Patrick Steptoe và tiến sĩ sinh học Robert Edwards làm việc tại Phòng thí nghiệm Sinh học ở Cambridge (Anh). Khởi đầu, vào những năm 60 của thế kỷ XX, hai tác giả trên đã thực hiện TTTON ở người, rồi cấy vào dạ con của mẹ, nhưng không thành công. Mặc dù vậy nhưng kết quả nghiên cứu thu được các điều kiện để TTTON cho người rất thuyết phục, hai ông đã được giải Nobel Y học năm 1965. Đến năm 1966, các bài viết chính thức của họ đã



THƯ VIỆN
HUST

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

được công bố. Năm 1971, Steptoe tạo được 12 noãn phát triển đến mức phôi nang. Nhưng do nuôi cấy kéo dài, nên phôi đã bị chết. Đến năm 1976, phôi cấy phát triển vào được tổ, nhưng không may thai lại phát triển ở ngoài dạ con nên phải huỷ bỏ. Vào tháng 11 năm 1977, hai ông đã thụ tinh trong ống nghiệm cho một số noãn bào. Khi cấy 32 phôi vào tử cung của 32 người phụ nữ đã có 4 phôi làm tổ. Kết quả là ngày 25 – 7 – 1978, cô bé Louise Brown đã chào đời an toàn tại nhà bảo sinh Oldham ở ngoại ô London, kể đó là cháu bé Allistair,... Những thành tựu của Y học trong việc khắc phục hiện tượng vô sinh bằng phương pháp TTTON ở người có thể tóm tắt như sau:

- + Năm 1982, bé gái Aniandien ra đời tại Paris.
- + Năm 1987, thành công ở Bỉ, người cha vô sinh.
- + Năm 1993, thành công trong việc chữa trị bệnh di truyền cho phôi trước khi cấy vào tử cung.
- Năm 1977, thành công với noãn đông lạnh.

Cho đến năm 1998 đã có tới 200.000 con người sinh ra theo cách TTTON. Ở người Việt Nam, ngày 30 – 4 – 1998 đã có 3 trường hợp sinh ra an toàn, phôi là kết quả của việc thụ tinh trong ống nghiệm tại bệnh viện Từ Dũ, Thành phố Hồ Chí Minh.

– Đối với động vật mọi chuyện còn đi xa hơn rất nhiều với việc tạo ra con cừu Dolly bằng phương pháp “nhân bản” vô tính (1997). Năm 1998, ở Hawaii đã tạo ra dãy chuột 50 con cùng genom và nhiều nhà khoa học tuyên bố sẽ nhân bản vô tính con người,... Đến đây, nhân loại bắt đầu hoảng sợ, người ta không rõ nếu nhân bản vô tính con người thành công thì nhân loại sẽ đi đến đâu? Cả thế giới đều quyết liệt chống việc “sinh sản vô tính” ở con người.

V – SAI LỆCH VÀ BỆNH QUÁI THAI

– Trong một trăm trẻ sơ sinh thì có một trường hợp sai lệch nào đó, ví dụ có môi thỏ, thiếu ngón chăn hoặc các cung đốt sống dính liền.

Một số quái thai mang đặc tính di truyền, một số khác là do tác động của nhân tố ngoại cảnh, các thực nghiệm trên côn trùng và động vật có vú đã chứng minh rằng tia Ronghen, tia cực tím, thay đổi nhiệt độ, tia phóng xạ và nhiều hóa chất (hữu cơ và vô cơ), đều có khả năng gây biến đổi quá trình phát triển của phôi.

– Tính đặc trưng của các dị dạng là ở chỗ tùy thuộc vào giai đoạn phát triển của phôi bị tác động của các nhân tố có hại chứ ít phụ thuộc vào bản



chất của các nhân tố gây hại. Chẳng hạn tia Ronghen, hormon, coctizone và thiếu oxy đều gây nên các dị dạng giống nhau: gây ra mồi thỏ và mõm chó, nếu cho các nhân tố này tác động vào cùng một giai đoạn phát triển của phôi và động vật thí nghiệm. Trong quá trình phát triển, có những giai đoạn khủng hoảng, lúc mà một cơ quan nào đó đang phát triển nhanh chóng và rất nhạy cảm với tác động của môi trường.

– Những sai lệch và bệnh của phôi thai hay trẻ sơ sinh được gọi chung là *dị dạng bẩm sinh*. Dị dạng bẩm sinh gồm những bất thường hình thái rất khác nhau, có thể thấy ngay lúc sơ sinh và cả những trường hợp chưa phát hiện được lúc sinh. Những dị dạng này có nguyên nhân là do di truyền hoặc không di truyền, chúng gây nên rối loạn phát triển phôi, nghĩa là tai biến xảy ra trong lúc trứng đang làm tổ ở tử cung, hoặc khi tạo thành các lá phôi, tức là ngày thứ 15 hoặc ngày thứ 40 sau khi thụ tinh. Như trên đã trình bày, mỗi giai đoạn phát triển của phôi, có thời kỳ khủng hoảng tương ứng của từng cơ quan. Chẳng hạn tim dễ bị biến đổi trong những ngày thứ 20 đến 40, hệ thần kinh từ ngày 15 đến 25 còn các chi từ ngày thứ 24 đến ngày thứ 36.

Sau giai đoạn phôi đến giai đoạn bào thai. Trong giai đoạn này, nếu có các tác động nguy hại đến bào thai sẽ gây biến dạng của cơ quan đã hình thành, hoặc gây nên rối loạn sự tạo mô và loạn sản. Nếu tác động tới não sẽ dẫn đến bệnh của não.

Những dị dạng nhỏ không ảnh hưởng tới tuổi thọ và sinh hoạt. Một số khác gây chết sớm (quái thai) hoặc tàn phế. Việc xác định những nguyên nhân gây nên dị dạng bẩm sinh là rất quan trọng, để có phương pháp phòng tránh, làm hạ tỷ lệ người bị tật nguyên cho xã hội và giảm nỗi đau khổ cho các gia đình.

- Những dị dạng lúcsinh có thể chia làm hai loại khác nhau:
 - + Loại dị dạng gây nên những cấp cứu sơ sinh:
 - * Thoát vị hành bẩm sinh làm cản trở hô hấp của trẻ sơ sinh.
 - * Hẹp thực quản và tắc ống tiêu hoá, dị dạng hậu môn, trực tràng (như không có lỗ hậu môn, hẹp hay bịt trực tràng).
 - * Chuyển chỗ những mạch máu lớn và hôi chứng Fallop đòi hỏi can thiệp cấp cứu, giảm sản tim trái.
 - * Thành bụng không phát triển: thoát vị rốn, lộn bàng quang, cơ bụng không phát triển.
 - + Loại dị dạng ảnh hưởng đến tương lai của đứa trẻ:
 - * Những hôi chứng nhiều dị dạng (đa dị dạng) ảnh hưởng đến tương lai của sự sống, hoạt động thần kinh và sự thích ứng.



THƯ VIỆN
HUBT

* Cơ quan sinh dục ngoài không phân biệt giới tính.

Một số dị dạng bẩm sinh thường gặp như sau:

• Hỗn hợp là do các sợi cơ trơn phì đại và có thể do tăng số lượng sợi cơ.

• Sứt môi và nứt khẫu cái: có các yếu tố di truyền là đột biến gen gây nên hội chứng kèm theo sứt môi, như sứt môi nứt khẫu cái kèm bàn tay bàn chân hình càng tôm,... hoặc do bất thường nhiễm sắc thể, chẳng hạn trisomi nhóm D. Nếu do đa nhân tố thì tật có khuynh hướng gia đình, tỷ lệ trường hợp cao ở sinh đôi một hợp tử (khoảng 40%) so với sinh đôi hai hợp tử (khoảng 7%).

Các yếu tố di truyền bao gồm một số dược phẩm như: thalidomid, meclozin, bệnh rubeon hay người mẹ bị tiểu đường. Mẹ mang thai nếu bị xuất huyết tử cung trong những tháng đầu đồng thời với nhiễm độc thai nghén thường hay để con sứt môi.

• Vô não: Dấu hiệu đặc biệt của vô não là thiếu vòm sọ, đỉnh đầu chỉ là một khối não vô tổ chức, thường bị xuất huyết được bao phủ bằng một màng trong suốt, mắt lồi, tai biến dạng. Thai vô não có thể bị đẻ non trước 28 tuần. Tỷ lệ đẻ non cao, trên 90% thai bị chết lúc sinh.

Còn nhiều kiểu dị dạng khác nhưng phần lớn có tần số thấp và ở những cơ quan trong thường không phát hiện được vào thời điểm lúc sinh. Chẳng hạn dị dạng thông liên thất, thông liên nhĩ, hẹp động mạch chủ, còn ống Botan,... Nhiều dị dạng chỉ phát hiện được lúc mổ tử thi, vì chúng không biểu hiện thành hội chứng.

CÂU HỎI ÔN TẬP

1. So sánh sinh sản vô tính và sinh sản hữu tính.
2. Trình bày cấu tạo và chức năng của tinh hoàn.
3. Trình bày cấu tạo và chức năng của buồng trứng.
4. So sánh sự tạo tinh và tạo trứng.
5. Vẽ sơ đồ điều chỉnh của hormon trong sự tạo tinh và tạo trứng.
6. Trình bày các hiện tượng xảy ra trong chu kỳ kinh nguyệt và tác động của hormon.
7. Trình bày cơ chế của thụ tinh.
8. Trình bày các giai đoạn phát triển phôi thai.
9. Sinh đới cùng trứng và sinh đới khác trứng khác nhau ở những điểm nào?
10. Phương pháp thụ tinh trong ống nghiệm đem lại lợi ích gì?



Chương 17

SINH TRƯỞNG VÀ PHÁT TRIỂN Ở ĐỘNG VẬT

I – MỐI QUAN HỆ GIỮA SINH TRƯỞNG VÀ PHÁT TRIỂN Ở ĐỘNG VẬT

Cơ thể động vật được hình thành do kết quả của quá trình sinh trưởng và phát triển của hợp tử theo thời gian. Quá trình sinh trưởng và phát triển của động vật gồm nhiều giai đoạn kế tiếp nhau dài hoặc ngắn, đơn giản hay phức tạp tùy thuộc vào loài động vật và tuỳ thuộc vào điều kiện sống của chúng.

1. Khái niệm về sinh trưởng

Sự sinh trưởng là sự gia tăng kích thước cũng như khối lượng cơ thể động vật (cả ở mức độ tế bào, mô, cơ quan và toàn bộ cơ thể) theo thời gian. Ví dụ: sự tổng hợp và tích luỹ chất làm tế bào tăng kích thước, sự phân bào làm tăng số lượng tế bào và tăng kích thước mô, kích thước cơ quan làm cho cơ quan và cơ thể lớn lên.

Tốc độ sinh trưởng của các mô, cơ quan khác nhau trong cơ thể diễn ra không giống nhau. Ví dụ: ở người, thân và chân, tay sinh trưởng nhanh hơn so với đầu; đầu của thai nhi 2 – 3 tháng tuổi dài bằng $1/2$ cơ thể, đến 5 tháng tuổi bằng $1/3$, khi sinh bằng $1/4$ và đến tuổi 16 – 18 chỉ còn bằng $1/7$ cơ thể.

Tốc độ sinh trưởng của động vật là chỉ tiêu quan trọng trong nghề chăn nuôi.

2. Khái niệm về phát triển

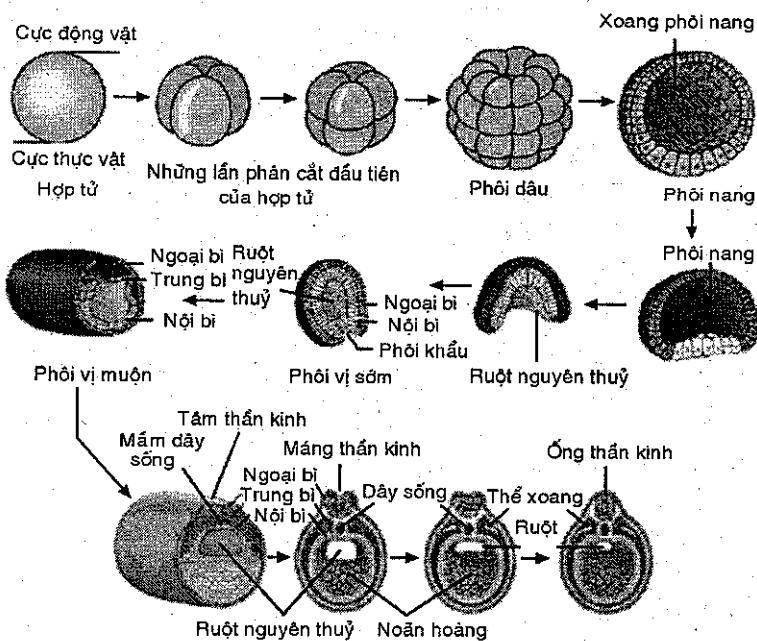
Khác với sự sinh trưởng, sự phát triển của động vật là sự biến đổi theo thời gian về hình thái và sinh lý của các tế bào, mô, cơ quan và cơ thể từ hợp tử thành cơ thể trưởng thành là giai đoạn cơ thể phát dục (có khả năng sinh sản). Ví dụ, ở người, hợp tử qua 8 ngày phát triển thành phôi vì làm tổ trong dạ con người mẹ với các lớp tế bào khác nhau, sau đó phát triển thành phôi thần kinh với mầm các cơ quan và qua 9 tháng 10 ngày hình thành em bé với tất cả các cơ quan, đến tuổi dậy thì (13 – 14 tuổi) hình thành cơ thể trưởng thành có khả năng sinh sản.

Người ta phân biệt hai giai đoạn phát triển chính là: *giai đoạn phôi* và *giai đoạn hậu phôi*.



a) Giai đoạn phôi

Giai đoạn này gồm nhiều giai đoạn kế tiếp nhau: giai đoạn *phân cắt trứng* (trứng phân chia tạo nên phôi gồm nhiều tế bào giống nhau), giai đoạn *phôi nang* (phôi gồm lớp các tế bào khác nhau bao lấy xoang trung tâm), giai đoạn *phôi vị* (phôi gồm ba lá phôi có nhiều tế bào khác nhau), giai đoạn *mầm cơ quan* (phôi gồm nhiều tế bào biệt hoá khác nhau, tạo nên các mô khác nhau là mầm của các cơ quan) (hình 17.1).



Hình 17.1. Sự phát triển phôi từ hợp tử qua phân cắt đến phôi dâu, phôi nang, phôi vị và phôi thần kinh ở động vật có xương sống

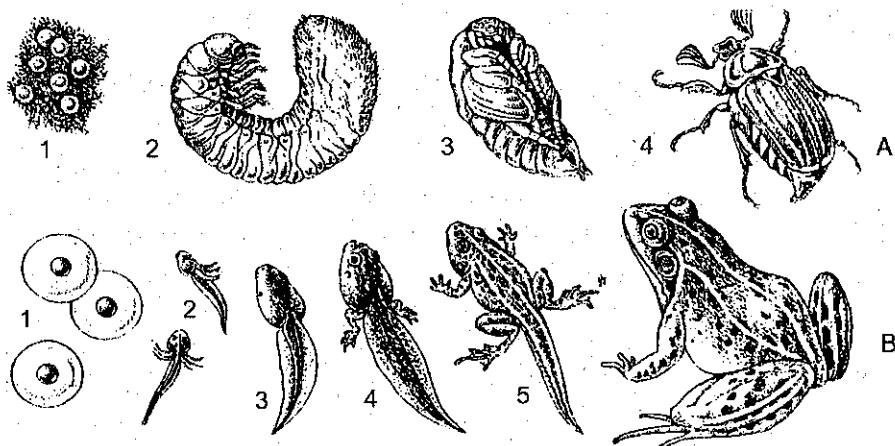
Đa số động vật đều sinh sản hữu tính và giai đoạn lưỡng bội chiếm ưu thế trong chu kỳ sống. Đối với đa số loài, tinh trùng là những tế bào bé, mang roi, có khả năng vận động để thụ tinh với tế bào trứng là tế bào lớn hơn, không vận động để tạo nên giao tử lưỡng bội. Giao tử qua quá trình phát triển gồm các giai đoạn phân cắt tạo phôi nang, phôi vị thông qua sự nguyên phân và biệt hoá tế bào phát triển thành cơ thể đa bào một cách trực tiếp, hoặc thông qua sự biến thái (qua giai đoạn ấu trùng). Tất cả các cơ thể đa bào đều được hình thành từ hợp tử thông qua sự phát triển và quá trình phát triển chịu sự điều khiển của các gen được gọi là nhóm *homeobox*. Tuy nhiên đối với động vật, có họ gen *homeobox* đặc trưng được gọi là các *gen Hox*. Các nhà khoa học giả thiết rằng các họ gen này đóng vai trò chủ đạo trong nhóm cơ thể đa bào nhân thực tiến

hoá thành động vật. Các họ gen Hox đóng vai trò quan trọng trong sự phát triển phôi của động vật, có vai trò kiểm tra sự biểu hiện của hàng chục đến hàng trăm gen khác.

Họ gen Hox có vai trò kiểm tra sự phân bào và biệt hoá tế bào tạo nên các cấu trúc hình thành đặc trưng cho động vật. Đối với bọ biển là động vật nguyên thuỷ nhất, các gen Hox điều chỉnh sự hình thành tạo nên các kênh dẫn nước trong thành cơ thể, từ đó tạo nên cấu trúc và hình thái của bọ biển. Đối với các động vật có cấu trúc phức tạp hơn thì họ gen Hox phức tạp hơn nhờ sự nhân bản tạo nên một tập hợp gen đa năng có chức năng điều chỉnh sự phát triển. Đối với các động vật đối xứng hai bên (đa số động vật có xương sống, côn trùng), các họ gen Hox điều chỉnh sự tạo thành trực trước – sau cũng như sự phát triển của các phần cơ thể. Cơ thể côn trùng và cơ thể con người đều chịu sự chi phối về mặt di truyền của các gen Hox đối với sự phát triển mặc dù chúng đã phân hoá cách nhau nhiều trăm triệu năm trong quá trình tiến hoá.

b) Giai đoạn hậu phôi

Giai đoạn này cũng bao gồm nhiều giai đoạn kế tiếp nhau. Tuỳ theo sự khác biệt trong sự biến đổi con non thành con trưởng thành, người ta phân biệt hai kiểu phát triển: phát triển *không qua biến thái*, trong đó con non mới nở đã giống con trưởng thành (gà và động vật có vú); phát triển *qua biến thái*, trong đó con non mới nở (được gọi là ấu trùng) chưa giống con trưởng thành mà phải trải qua nhiều sự biến đổi về hình thái và sinh lý mới đạt được cơ thể trưởng thành (động vật chân khớp và ếch nhái) (hình 17.2).



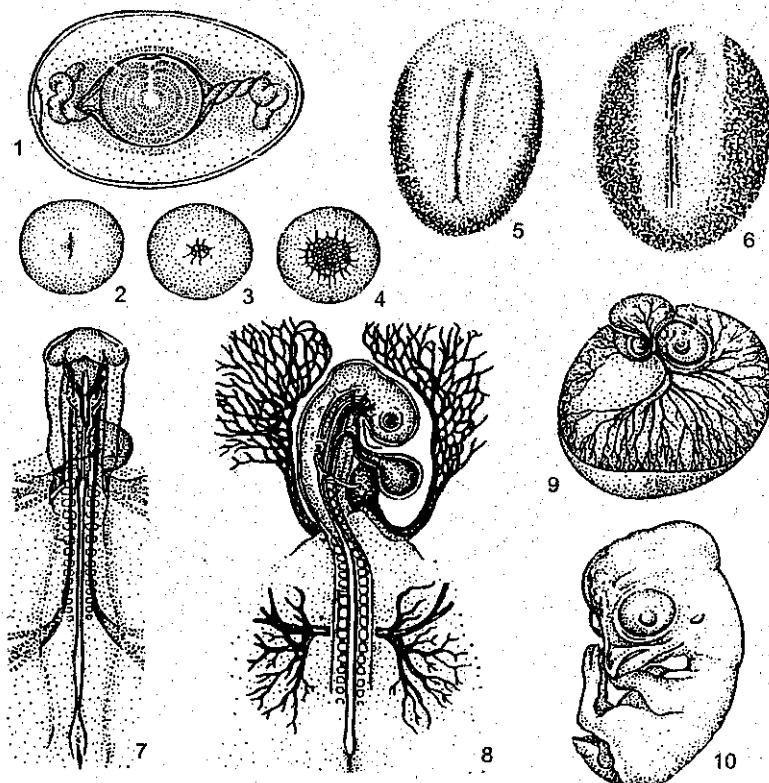
Hình 17.2. Sơ đồ sự phát triển hậu phôi

- A . Bọ cánh cứng: 1. Trứng; 2. Sâu; 3. Nhộng; 4. Bọ trưởng thành.
B. Ếch: 1. Trứng; 2 – 3. Nòng học; 4 – 5. Nòng học đang biến thái thành ếch

3. Mối quan hệ giữa sinh trưởng và phát triển

Quá trình sinh trưởng và quá trình phát triển có quan hệ mật thiết với nhau, đan xen lẫn nhau và luôn liên quan đến môi trường sống. Quá trình sinh trưởng là tiền đề cho quá trình phát triển. Ví dụ, nòng nọc phải lớn đạt kích thước nào đó mới biến thành ếch, cơ thể ếch phải đạt kích thước nhất định mới có khả năng phát dục và sinh sản, ngược lại cơ thể trước tuổi phát dục lớn rất nhanh, sau tuổi phát dục tốc độ sinh trưởng sẽ chậm lại. Tốc độ sinh trưởng cũng diễn ra không đồng đều ở các giai đoạn phát triển khác nhau. Ví dụ, ở người sinh trưởng nhanh nhất khi thai nhi đạt 4 tháng tuổi và ở tuổi dậy thì. Sinh trưởng tối đa của cơ thể đạt ở tuổi trưởng thành và tuỳ thuộc vào mỗi loài động vật. Ví dụ, thạch sùng dài khoảng 10cm; trăn dài tới 10m; gà Ri đạt khối lượng 1,5kg, còn gà Hồ có thể trọng tới 3 – 4kg.

II – SỰ SINH TRƯỞNG VÀ PHÁT TRIỂN KHÔNG QUA BIẾN THÁI



Hình 17.3. Các giai đoạn phát triển không qua biến thái ở gà
1. Trứng gà; 2 – 3 – 4. Địa phôi đang phân cát; 5 – 6. Hình thành các lá phôi;
7 – 8. Hình thành mầm cơ quan; 9 – 10. Hình thành cơ quan ở gà con

Sự sinh trưởng và phát triển không qua biến thái có ở một số động vật không xương sống và đa số động vật có xương sống (cá, chim, bò sát, động vật có vú và con người).

Quan sát sự sinh trưởng và phát triển của gà, bao gồm giai đoạn phát triển phôi (từ hợp tử → gà con trong trứng) và giai đoạn hậu phôi (gà con mới nở → gà trưởng thành sinh dục: gà trống hoặc mái) chúng ta thấy gà con mới nở giống gà trưởng thành về cấu tạo cơ thể, chỉ khác là có kích thước bé hơn (hình 17.3).

III– SỰ SINH TRƯỞNG VÀ PHÁT TRIỂN QUA BIẾN THÁI

1. Sự sinh trưởng và phát triển qua biến thái ở ếch nhái

– Sự phát triển của ếch qua biến thái từ ấu trùng (nòng nọc sống trong nước, có mang ngoài để hô hấp và có đuôi để bơi) thành ếch sống trên cạn có phổi để hô hấp và có 4 chân để nhảy (hình 17.2B). Sự biến đổi nòng nọc thành ếch là một quá trình biến đổi ở mức độ phân tử, tế bào, mô và cơ quan, đòi hỏi có các nhân tố tác động mà quan trọng nhất là tác động của hormon tuyến giáp. Nếu ta đem cắt bỏ tuyến giáp của nòng nọc thì nòng nọc không biến đổi thành ếch, còn nếu cho thêm hormon tuyến giáp vào nước thì những con nòng nọc nhanh chóng biến thành những con ếch bé tí xíu chỉ bằng con ruồi.

– So sánh sai khác giữa nòng nọc và ếch về hình thái và lối sống để thấy rõ sự biến thái từ nòng nọc thành ếch. Nòng nọc sống ở nước, có đuôi để bơi, có mang ngoài để thở trong nước. Nòng nọc mất đuôi, mang ngoài, phát triển phổi, mọc chi và biến thành ếch sống trên cạn.

2. Sự sinh trưởng và phát triển qua biến thái ở chân khớp

– Sự phát triển qua biến thái của bọ cánh cứng, bướm, ruồi, muỗi,... trải qua giai đoạn con non hoàn toàn khác con trưởng thành (giai đoạn sâu và nhộng ở cánh cứng (hình 17.2A); giai đoạn dài và nhộng ở ruồi; giai đoạn cung quăng ở muỗi,...) được gọi là *sự biến thái hoàn toàn*. Đối với một số chân khớp như châu chấu, tôm cua, ve sầu,... thì giai đoạn ấu trùng giống con trưởng thành nhưng để trở thành cơ thể trưởng thành chúng phải trải qua nhiều lần *lột xác*. Sự phát triển của chúng thuộc kiểu *biến thái không hoàn toàn*.

– Sự phát triển qua biến thái ở chân khớp cũng được điều chỉnh bởi hormon biến thái (ecdison) và hormon lột xác (juvenin).

– Sự phát triển qua biến thái mang tính thích nghi để duy trì sự tồn tại của loài đối với điều kiện khác nhau của môi trường sống. Sâu bướm có bộ hàm

thích nghi ăn lá cây, còn bướm có bộ vòi thích nghi hút nhựa, mật hoa. Sâu là, giai đoạn dinh dưỡng để tích luỹ chất cần cho sự biến thái thành bướm, bướm là giai đoạn trưởng thành sinh dục để trứng để duy trì thế hệ của loài.

IV- ẢNH HƯỞNG CỦA CÁC YẾU TỐ BÊN TRONG

Sự sinh trưởng và phát triển ở động vật chịu ảnh hưởng tác động của nhiều yếu tố, trong đó có yếu tố bên trong cơ thể (đặc tính di truyền hay đặc điểm loài, giới tính, hormon,...) và yếu tố của môi trường sống (như thức ăn, khí hậu, nơi ở,...).

1. Tính di truyền

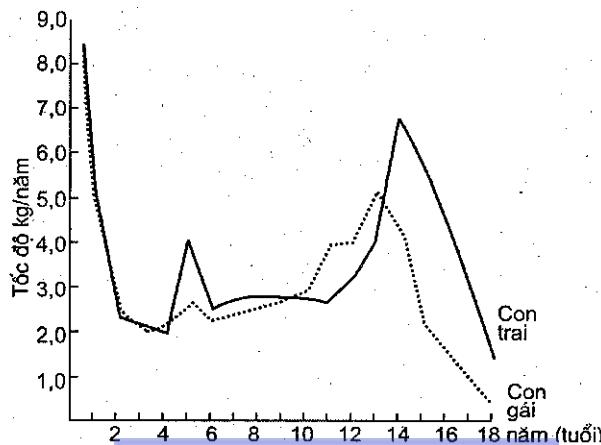
Mỗi cá thể động vật đều có những đặc điểm về sinh trưởng và phát triển đặc trưng cho loài, do tính di truyền quyết định. Hai đặc điểm dễ thấy nhất là tốc độ lớn và giới hạn lớn (giới hạn về kích thước và giới hạn về thời gian).

Người ta đã phát hiện được hệ thống gen chịu trách nhiệm điều khiển sự sinh trưởng và phát triển của động vật. Bệnh già trước tuổi (bệnh nhân đã biểu hiện già ở tuổi thiếu nhi) là do sai lệch trong hệ gen.

2. Giới tính

Trong cùng một loài, sự sinh trưởng và phát triển của con đực và con cái có thể khác nhau. Thường thì con cái có tốc độ lớn nhanh hơn và sống lâu hơn.

Ví dụ: mỗi chúa lớn rất nhanh, cơ thể dài gấp đôi và nặng gấp 10 lần so với mỗi đực. Chúng có thể đẻ 6000 trứng mỗi ngày. Mỗi linh và mỗi thỏ thì rất bé và không có khả năng sinh sản. Ở người con trai và con gái tốc độ sinh trưởng cũng không giống nhau (hình 17.4).



Hình 17.4. Tốc độ sinh trưởng ở người
THI VIỆN
HUBT

3. Các hormon sinh trưởng và phát triển

Điều hòa sự phát triển phôi và đặc biệt là hậu phôi có hàng loạt hormon phối hợp tác động như các hormon biến thái (ecdison, juvenin, tiroxin,...), các hormon kích dục điều hòa sự chín trưởng và rụng trứng (FSH, LH), các hormon sinh dục điều hòa sự dậy thì, sự động dục, sự mang thai (testosteron, oestrogen, progesteron,...).

a) Hormon điều hòa sinh trưởng: Các hormon quan trọng nhất trong sự điều hòa sinh trưởng ở người là hormon sinh trưởng (GH) và tiroxin.

– Hormon sinh trưởng được tiết ra từ thuỷ trước tuyến yên và có tác dụng tăng cường quá trình tổng hợp protein trong tế bào, mô và cơ quan, do đó tăng cường quá trình sinh trưởng của cơ thể, nhưng hiệu quả sinh trưởng còn phụ thuộc vào loại mô và giai đoạn phát triển của chúng. Ví dụ: GH làm cho xương trẻ em dài ra, nhưng đối với xương của người lớn nó không có tác dụng. Đối với người lớn tăng tiết GH sẽ sinh ra bệnh to đầu xương chi.

– Hormon tiroxin được sản sinh ra từ tuyến giáp, tác dụng làm tăng tốc độ chuyển hoá cơ bản, do đó tăng cường sinh trưởng. Ở trẻ em, nếu thiếu tiroxin sẽ làm cho xương và mô thần kinh sinh trưởng không bình thường và do đó có thể gây ra bệnh đần độn. Đối với người lớn, tiroxin không có tác dụng như vậy vì xương và hệ thần kinh đã sinh trưởng đầy đủ.

b) Hormon điều hòa sự phát triển

– Điều hòa sự biến thái:

Sự phát triển biến thái ở sâu bọ thường được điều hòa bởi hai loại hormon là *ecdison* và *juvenin* được tiết ra từ tuyến ngực.

Tùy theo mức độ tác động khác nhau của hai loại hormon này mà sâu bọ có kiểu biến thái hoàn toàn (bướm) hoặc kiểu biến thái không hoàn toàn (châu chấu).

– Điều hòa sự tạo thành các tính trạng sinh dục thứ sinh:

Động vật cũng như con người ở giai đoạn trưởng thành, sinh dục của con đực và con cái khác nhau không chỉ về cơ quan sinh dục (con đực có tinh hoàn, con cái có buồng trứng) mà còn khác nhau về nhiều đặc điểm hình thái và sinh lý, được gọi là tính trạng sinh dục thứ sinh. Ví dụ: hươu đực có sừng, sư tử đực có bờm; đàn ông có râu, giọng nói trầm, cơ phát triển,...



**THƯ VIỆN
HUBT**

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

Các tính trạng sinh dục thứ sinh được điều hoà bởi hai loại hormon sinh dục là *oestrogen* (hormon sinh dục cái do buồng trứng tiết ra có tác dụng điều hoà phát triển các tính trạng sinh dục cái) và *testosteron* (hormon sinh dục đực do tinh hoàn tiết ra có tác dụng điều hoà phát triển các tính trạng sinh dục đực).

– Điều hoà chu kỳ kinh nguyệt:

Đối với động vật bậc cao và người đến tuổi trưởng thành sinh dục thì khả năng sinh sản thường được biểu hiện ở chu kỳ sinh sản (ở động vật được gọi là chu kỳ động dục, ở người được gọi là chu kỳ kinh nguyệt) là do có sự biến đổi trong cơ quan sinh dục xảy ra theo chu kỳ. Độ dài của chu kỳ thay đổi tùy loài động vật. Ví dụ: đối với chó một năm có hai chu kỳ, đối với con người chu kỳ diễn ra liên tục kéo dài 28 ngày.

+ Tuổi dậy thì: Đối với con người, tuổi dậy thì là giai đoạn phát triển, trong đó trẻ em đã phát triển thành người lớn có khả năng sinh sản. Đối với nữ vào khoảng 13 – 14 tuổi, đối với nam 14 – 15 tuổi. Đến tuổi dậy thì, dưới tác dụng của các hormon sinh dục, cơ thể có nhiều biến đổi trong cơ quan sinh dục cũng như xuất hiện các đặc điểm sinh dục thứ sinh.

* Chu kỳ kinh nguyệt và điều hoà chu kỳ kinh nguyệt:

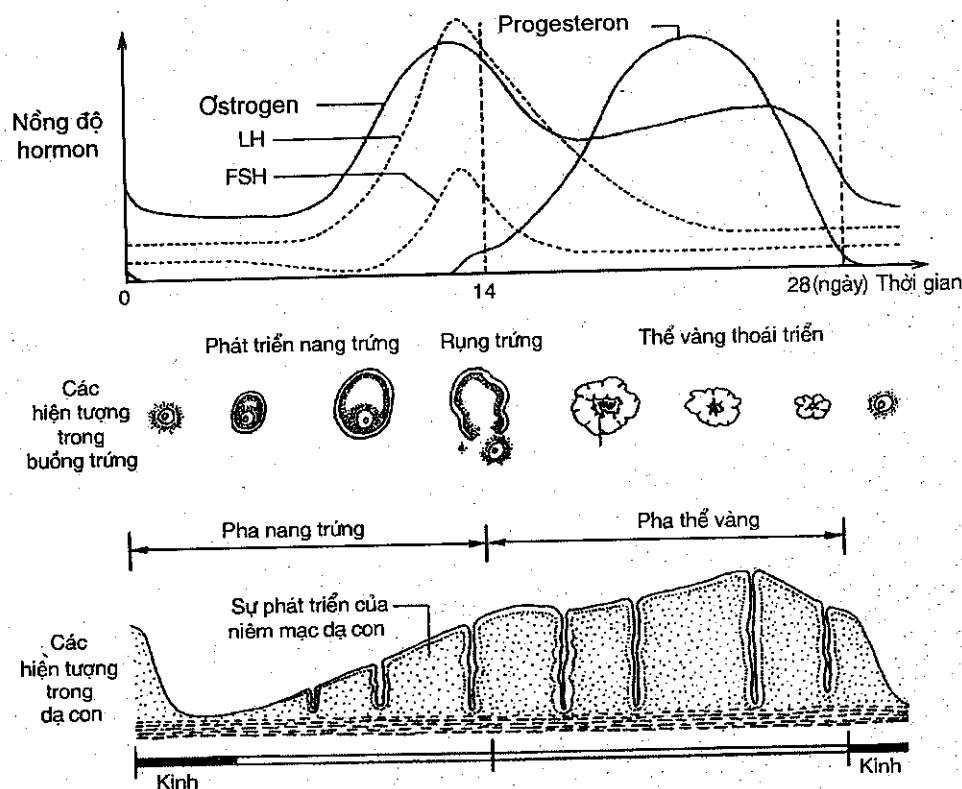
Chu kỳ kinh nguyệt thường kéo dài trong khoảng từ 21 – 31 ngày, trung bình là 28 ngày và khi bắt đầu có kinh phải 3 năm sau mới ổn định. Thời kỳ có kinh (máu xuất từ thành dạ con) kéo dài khoảng 3 – 5 ngày. Thời gian có kinh và lượng máu xuất ra tuỳ thuộc vào từng cá nhân, nhưng thường gây ra các biến đổi về tâm, sinh lý như rối loạn xúc cảm, mệt mỏi,... Chế độ ăn uống, tình trạng sức khoẻ, lối sống,... gây ảnh hưởng đến chu kỳ kinh nguyệt không đều hoặc tắt kinh, do đó có thể ảnh hưởng xấu đến sức khoẻ và chức năng sinh sản.

* Nhiều loại hormon gây tác động đến chu kỳ kinh nguyệt. Sơ đồ hình 17.5 cho thấy *hormon kích nang trứng* (FSH) và *hormon tạo thể vàng* (LH) do tuyến yên tiết ra phối hợp với hormon *oestrogen* có tác động kích thích phát triển nang trứng và gây rụng trứng xảy ra trong 14 ngày đầu của chu kỳ kinh nguyệt. Trứng được giải phóng khỏi nang trứng vào khoảng ngày thứ 14 và nang trứng biến thành thể vàng. Thể vàng tiết ra hormon progesteron, progesteron phối hợp với *oestrogen* có tác dụng ức chế sự tiết ra FSH và LH của tuyến yên. Nếu như trứng không được thụ tinh thì thể vàng teo đi trong vòng 10 ngày kể từ sau khi trứng rụng và chu kỳ kinh nguyệt lại được lập lại. Đồng thời với sự



THƯ VIỆN
HUST

biến đổi trong buồng trứng thì trong dạ con cũng diễn ra nhiều biến đổi. Dưới tác động của progesteron và estrogen, niêm mạc dạ con dày, phồng lên tích đầy máu trong mạch chuẩn bị cho sự làm tổ của phôi trong dạ con. Trong trường hợp trứng không được thụ tinh, sẽ không có phôi làm tổ thì niêm mạc dạ con bị bong đi và máu được bài xuất ra ngoài, gây nên hiện tượng có kinh (xảy ra từ ngày thứ nhất đến ngày thứ năm kể từ đầu chu kỳ). Trường hợp có phôi làm tổ, nhau thai sẽ được hình thành và sẽ tiết ra *hormon kích dục nhau thai* (HCG) có tác dụng duy trì thể vàng tiết ra progesteron, do đó trong thời kỳ mang thai không có trứng chín và rụng trứng.



Hình 17.5. Sơ đồ các hiện tượng trong chu kỳ kinh nguyệt

4. Tuổi dậy thì. Tránh thai và bệnh tật

Dậy thì đến ở tuổi nào? Các nhà y học cho rằng đối với nữ tuổi dậy thì được tính kể từ khi xuất hiện kinh nguyệt lần đầu tiên (khoảng 13 – 14



**THƯ VIỆN
HUBT**

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

tuổi), còn đối với nam kể từ khi xuất tinh lần đầu tiên (khoảng 14 – 15 tuổi). Tuổi dậy thì còn tuỳ thuộc vào dân tộc (Châu Á sớm hơn Châu Âu), nơi sinh sống (thành thị sớm hơn nông thôn), mức sống (bây giờ sớm hơn so với trước đây).

Theo điều tra của Viện Khoa học Giáo dục Việt Nam (VIE88/PO9) năm 1990 thì tuổi dậy thì đối với nữ: năm 1967 ở thành phố là 15,6 tuổi, ở nông thôn là 16,22 tuổi; năm 1988 ở thành phố là 13,1 tuổi và ở nông thôn là 14,5 tuổi.

Cá biệt do sự phát triển sớm hoặc chậm của hệ hormon sinh dục tuổi dậy thì có thể đến sớm hơn hoặc muộn hơn bình thường. Trong trường hợp này nếu có sự rối loạn trong phát triển cơ thể hoặc tâm, sinh lý thì cần đề phòng trường hợp bệnh tật.

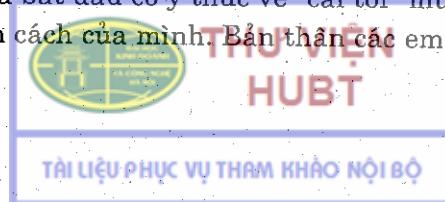
Đến tuổi dậy thì, cơ thể nam cũng như nữ có những thay đổi gì? Ta hãy xem bảng sau đây:

Nam	Nữ
Tinh hoàn, dương vật to ra.	Buồng trứng, da con, âm hộ to ra.
Bắt đầu sản sinh tinh trùng.	Bắt đầu rụng trứng, có kinh nguyệt.
Mọc lông nách, mọc lông mu, mọc râu.	Mọc lông nách, mọc lông mu.
Thanh quản nở rộng, giọng trầm.	Vú phát triển, mông to ra. Giọng thanh.
Thay đổi về tâm, sinh lý.	Thay đổi về tâm sinh lý.

Vậy đến tuổi dậy thì các em có những biến đổi gì về tâm, sinh lý làm cho các em vừa là "trẻ con", vừa là "người lớn"?

a) *Sự phát triển đột lập nhưng thống nhất*

Do tác động mạnh của hormon, cơ thể phát triển mạnh nhanh nhưng chưa được hài hoà giữa các cơ quan, bộ phận. Cơ tim phát triển đột xuất, tim hoạt động mạnh, nhanh nhưng vẫn có thể thiếu máu cục bộ gây nên chóng mặt, nhức đầu, mệt mỏi. Sự hưng phấn của vỏ não nhiều khi quá mức không được ức chế gây cho các em không tự làm chủ được mình, biểu hiện ở tính cách bất thường: khi thì trầm ngâm; khi thì xúc cảm mãnh liệt (ở nữ), hoặc có phản ứng vô cớ, có hành vi bạo lực (ở nam). Các em còn trẻ con hồn nhiên nhưng đã bắt đầu có ý thức về "cái tôi" muốn tự khẳng định mình, khẳng định nhân cách của mình. Bản thân các em, nhà trường cũng



như gia đình cần quan tâm để hướng các em phát triển nhân cách đúng hướng, tránh được các sai lệch không đáng có.

b) *Sự hình thành giới tính*

Dưới sự tác động của hormon sinh dục, các đặc điểm giới tính nam, nữ được hình thành cả về mặt hình thái cơ thể cũng như về tâm, sinh lý. Các cảm xúc giới tính được hình thành. Đó là sự xúc cảm trước bạn khác giới, nhu cầu đòi hỏi tình dục theo bản năng, nhưng nhiều khi lại muốn che đậy bằng sự e thẹn ngượng ngùng. Bản thân các em phải tự tìm hiểu mình để tự điều chỉnh cuộc sống để sống lành mạnh, nhằm mục đích học tập tốt, rèn luyện tốt, tránh sa ngã trong tình yêu, tình dục dễ dẫn đến phá hoại cuộc đời tốt đẹp của mình. Gia đình cũng như nhà trường và xã hội cần có biện pháp giáo dục thích hợp để giúp đỡ các em.

c) *Khả năng sinh sản*

Đến tuổi dậy thì tức là tuổi có khả năng sinh sản nhưng cơ thể các em vẫn ở vào tuổi vị thành niên, nghĩa là chưa chín muồi về sinh dục, chưa ổn định về mặt tâm, sinh lý và chưa đủ hiểu biết để làm bố và làm mẹ, vì vậy cần có giáo dục về giới tính, về vệ sinh kinh nguyệt, về hôn nhân gia đình, về tránh thai,... tạo điều kiện cho các em vượt qua được giai đoạn khủng hoảng của tuổi dậy thì, để trở thành người lớn với đúng nghĩa của nó.

V– ẢNH HƯỞNG CỦA CÁC YẾU TỐ BÊN NGOÀI

1. Yếu tố thức ăn

Thức ăn là yếu tố quan trọng gây ảnh hưởng đến tốc độ sinh trưởng và phát triển của động vật qua các giai đoạn.

Nuôi lợn thịt ở giai đoạn cai sữa, nếu tăng hàm lượng lizin trong khẩu phần ăn từ 0,45% lên 0,85% lợn sẽ lớn nhanh hơn (tăng trọng từ 80g/ngày lên 210g/ngày, tăng gần 3 lần). Chăn nuôi gia súc, gia cầm với thức ăn thiếu vitamin, thiếu nguyên tố vi lượng thì vật nuôi sẽ bị còi và sản lượng kém.

2. Yếu tố môi trường khác

Các yếu tố môi trường như lượng O₂, CO₂, nước, muối khoáng, ánh sáng, nhiệt độ, độ ẩm,... đều gây ảnh hưởng lên sinh trưởng và phát triển



THƯ VIỆN
HUTECH

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

của động vật. Nồng nọc chỉ có thể lớn và phát triển trong môi trường nước. Cá sống trong các vực nước bị ô nhiễm, nồng độ oxy ít sẽ chậm lớn, không sinh sản. Cá rô phi lớn nhanh nhất ở nhiệt độ 30°C , nếu nhiệt độ xuống quá 18°C chúng sẽ ngừng lớn và ngừng đẻ. Các chất độc hại, chất gây đột biến và gây quái thai đều có tác động làm sai lệch sự phát triển và gây nên quái thai.

VI- KHẢ NĂNG ĐIỀU KHIỂN SỰ SINH TRƯỞNG VÀ PHÁT TRIỂN Ở ĐỘNG VẬT VÀ NGƯỜI

1. Cải tạo vật nuôi

Động vật là nguồn thực phẩm và nguyên liệu cho đời sống con người. Từ lâu con người đã tận dụng các hiểu biết về quy luật sinh trưởng và phát triển của vật nuôi để tìm ra các biện pháp cải tạo sự sinh trưởng và phát triển của chúng, nhằm mục tiêu tạo ra những giống vật nuôi cho năng suất cao nhất, trong thời gian ngắn nhất.

a) *Cải tạo giống di truyền*

Bằng phương pháp lai giống kết hợp với kỹ thuật thụ tinh nhân tạo, công nghệ phôi nhằm tạo ra các giống vật nuôi có năng suất cao, thích nghi với điều kiện địa phương. Ví dụ: lai lợn I với lợn ngoại tạo ra giống I lai, tăng khối lượng xuất chuồng từ 40kg (I thuần) lên 100kg (I lai).

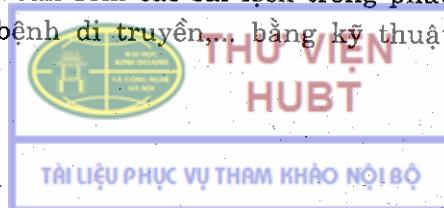
b) *Cải thiện môi trường*

Cải thiện môi trường sống thích hợp tối ưu cho từng giai đoạn sinh trưởng và phát triển của vật nuôi, nhằm thu được sản phẩm tối đa với chi phí tối thiểu. Như sử dụng thức ăn nhân tạo chứa đủ chất dinh dưỡng, cải tạo chuồng trại, sử dụng chất kích thích sinh trưởng, hormon,...

2. Cải thiện dân số và kế hoạch hóa gia đình

a) *Cải thiện dân số*

Ngoài những biện pháp cải thiện đời sống kinh tế và văn hoá nhằm nâng cao chất lượng dân số, người ta đã áp dụng nhiều biện pháp tư vấn và kỹ thuật y, sinh học hiện đại trong công tác bảo vệ bà mẹ và trẻ em. Ví dụ: phương pháp chẩn đoán sớm các sai lệch trong phát triển phôi thai, chẩn đoán thai mang bệnh di truyền, bằng kỹ thuật siêu âm, "chọc



màng ối" hoặc "sinh thiết nhau thai", để phát hiện các sai lệch về hình thái (quái thai), các đột biến nhiễm sắc thể (ví dụ bệnh Đao).

Phương pháp thụ tinh trong ống nghiệm, sử dụng tế bào gốc,... đã góp phần chữa các bệnh vô sinh, các sai lệch bệnh lý trong quá trình phát triển của trẻ sơ sinh.

b) Kế hoạch hoá gia đình

Để góp phần vào chiến lược dân số và kế hoạch hoá gia đình, dựa trên cơ sở các hiểu biết về quá trình sinh sản, người ta đã áp dụng nhiều biện pháp kiểm soát sự sinh đẻ (còn gọi là biện pháp tránh thai). Mỗi một biện pháp đều có mặt ưu điểm và nhược điểm thể hiện ở bảng sau:

Biện pháp tránh thai	Tác động và hiệu quả
Bao cao su (codom).	Ngăn cản không cho tinh trùng xâm nhập vào dạ con. Hiệu quả: 90%.
Vòng tránh thai.	Ngăn cản sự làm tổ của phôi ở dạ con. Hiệu quả: 90%.
Thuốc diệt tinh trùng.	Diệt tinh trùng.
Viên tránh thai (uống, cấy dưới da).	Ức chế rụng trứng.
Phẫu thuật đình sản: – Thắt ống dẫn tinh. – Thắt ống dẫn trứng.	– Ngăn cản tinh trùng vào dạ con. – Ngăn cản trứng vào vòi dẫn trứng.
An toàn tự nhiên: – Giai đoạn an toàn. – Xuất tinh ngoài.	Tránh tinh trùng gặp trứng: – Không có trứng rụng. – Ngăn cản tinh trùng gặp trứng.

CÂU HỎI ÔN TẬP

1. Quá trình phát triển gồm những giai đoạn nào? Nêu đặc điểm của mỗi giai đoạn.

2. Nêu sự khác nhau giữa phát triển không qua biến thái và phát triển qua biến thái, biến thái hoàn toàn và không hoàn toàn.

3. Tại sao nuôi cá rô phi, người ta thường thu hoạch cá sau một năm nuôi, khi cá đạt khối lượng từ 1,5 – 1,8kg mà không nuôi kéo dài tới năm thứ ba khi cá có thể đạt tới khối lượng tối đa 2,5kg?

4. Sự sinh trưởng được điều hòa bởi những hormon nào?

5. Nếu biết người bị bệnh lùn do thiếu GH thì cần tiêm GH ở giai đoạn nào? Tại sao?



6. Sự biến thái của sâu bọ được điều hòa bởi những hormon nào?
7. Nếu ta đẽm cắt bỏ tuyến giáp của nòng nọc thì nòng nọc có biến thành ếch được không? Tại sao?
9. Tuổi dậy thi có những đặc điểm gì và do tác động của những hormon nào?
10. Nếu một số yếu tố của môi trường gây ảnh hưởng đến sinh trưởng và phát triển của động vật và con người.
11. Nếu các biện pháp cải tạo giống vật nuôi.
12. Nếu các biện pháp phòng tránh thai chủ yếu để bảo đảm kế hoạch hóa gia đình.



TÀI LIỆU THAM KHẢO

1. Nguyễn Như Hiền, 2006. *Giáo trình Sinh học tế bào*. Nhà xuất bản Giáo dục. Hà Nội.
2. Nguyễn Như Hiền, 2007. *Giáo trình Sinh học cơ thể*. Nhà xuất bản Giáo dục. Hà Nội.
3. Nguyễn Như Hiền, Chu Văn Mẫn. 2002. *Sinh học Người*. Nhà xuất bản Khoa học và Kỹ thuật. Hà Nội.
4. Nguyễn Như Hiền, 2005. *Sinh học đại cương*. Nhà xuất bản Đại học Quốc gia Hà Nội.
5. Nguyễn Như Hiền. Lê Đình Lương. Đái Duy Ban, 2005. *Những phát minh trong khoa học sự sống*. Nhà xuất bản Khoa học và Kỹ thuật. Hà Nội.
6. Nguyễn Mộng Hùng, 1993. *Bài giảng Sinh học phát triển*. Nhà xuất bản Khoa học và Kỹ thuật. Hà Nội.
7. Đỗ Ngọc Liên, 2004. *Miễn dịch học cơ sở*. Nhà xuất bản Đại học Quốc gia Hà Nội.
8. Trần Duy Nga (Chủ biên), 2005. *Giáo trình Sinh lý Người và Động vật*. Nhà xuất bản Giáo dục. Hà Nội.
9. Albert B., D. Bray, J. Lewis, M. Raff, K. Roberts, J. Watson, 1994. *Molecular Biology of the Cell*. 3rd ed. Garland Publishing, Inc. New York.
10. Blaustein M.P., Kao P.Y., Matteson D.R, 2004. *Cellular Physiology*. Elsevier, Inc. USA. New York.
11. Campbell N.A., Reece J.B, 2005. *Biology*. 7th ed. Pearson. Benjamin Cummings. New York.
12. Berthet. J, 2006. *Dictionnaire de Biologie*. De Boeck. Paris.
13. Gilbert S. F, 2000, *Developmental Biology*. 6th ed. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts.
14. Lodish H., D. Baltimore, A. Berk, S. L. Zipursky, P. Matsudaria, J. Darnell, 2001. *Molecular Cell Biology*. 5th ed. Scientific American Books. New York.



THƯ VIỆN
HUBT

TÀI LIỆU PHỤC VỤ THAM KHẢO NỘI BỘ

15. Phillip W.D, Chilton T. J, 1991. *A Level Biology*. Oxford Universiti Press. London.
16. Pollard T. D., Earnshaw W. C, 2004. *Cell Biology*. Saunders. An Imprint of Elsevier. Philadelphia.
17. Raven. P.H, Jonhson G.B, 1999. *Biology*. 5th ed. WCB Mc Graw Hill. New York.
18. Sperelakis. N, 2001. *Cell Physiology*. 3th ed. Academic Press. New York.
19. Shier D., Butler J, Lewis R. 2004, *Human Anatomy ang Physiology*. 10th ed. Mc Graw- Hill. Higher Education. New York.



Chịu trách nhiệm xuất bản:

Chủ tịch HĐQT kiêm Tổng Giám đốc NGÔ TRẦN ÁI
Phó Tổng Giám đốc kiêm Tổng biên tập NGUYỄN QUÝ THAO

Biên tập nội dung và sửa bản in:

NGUYỄN HỒNG ÁNH

Trình bày bìa:

HOÀNG MẠNH DỨA

Chế bản:

ĐINH XUÂN DŨNG

SINH LÝ HỌC NGƯỜI VÀ ĐỘNG VẬT

Mã số: 7K719y9 - DAI

In 1.000 bản (QĐ : 33), khổ 16 x 24 cm. In tại Nhà in Hà Nam.

Địa chỉ: Số 29, Quốc lộ 1A, P. Quang Trung, TP. Phủ Lý, Hà Nam.

Số ĐKKH xuất bản : 04 - 2009/CXB/474 - 2117/GD.

In xong và nộp lưu chiểu tháng 6 năm 2009.

