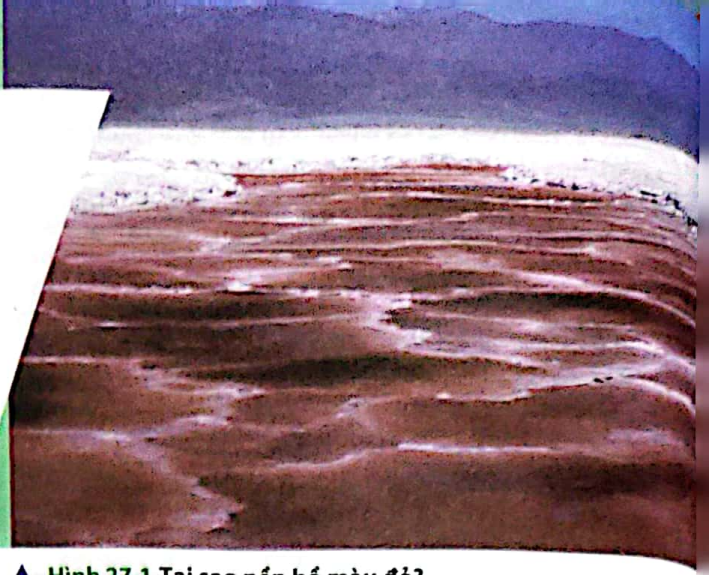


27

Vi khuẩn và vi sinh vật cổ



▲ Hình 27.1 Tại sao nền hồ màu đỏ?

CÁC KHÁI NIỆM THEN CHỐT

- 27.1 Những đặc điểm thích nghi về cấu trúc và chức năng góp phần vào sự thành công của sinh vật nhân sơ
- 27.2 Sinh sản nhanh, đột biến và tái tổ hợp di truyền làm tăng đa dạng di truyền ở sinh vật nhân sơ
- 27.3 Các đặc điểm thích nghi rất đa dạng về chuyển hoá và dinh dưỡng không ngừng được tiến hoá ở các sinh vật nhân sơ
- 27.4 Hệ thống học phân tử làm sáng tỏ phát sinh chủng loại của sinh vật nhân sơ
- 27.5 Các sinh vật nhân sơ đóng vai trò quyết định trong sinh quyển
- 27.6 Các sinh vật nhân sơ có cả tác động có lợi và có hại lên con người

TỔNG QUAN

Bạc thầy về thích nghi

Sau mùa hè với những trận mưa lớn, hồ Owens ở California có thể chứa nước rất nóng và mặn, những loại nước này có thể làm khô và bong da của bạn khi tiếp xúc trực tiếp. Nồng độ muối có thể lên tới 32%, cao hơn 9 lần so với nồng độ muối của nước biển. Mặc dù trong điều kiện khắc nghiệt như vậy, nhưng nền màu đỏ sáng của hồ trong **Hình 27.1** là do các sinh vật gây nên chứ không phải là do những nguyên tố khoáng hay các yếu tố không sống khác. Những sinh vật nào có thể sống trong điều kiện khắc nghiệt đến vậy, và làm thế nào các sinh vật có thể sống được trong đó?

Màu hồng của hồ có được là do hàng nghìn tỷ tế bào *Halobacterium*, một sinh vật nhân sơ đơn bào trong siêu giới vi sinh vật cổ. Nó là một trong số ít sinh vật sống trong hồ. Loài vi sinh vật cổ này có sắc tố đỏ bacteriorhodopsin ở màng. Sắc tố này sử dụng năng lượng ánh sáng để tổng hợp ATP. *Halobacterium* là một trong những sinh vật chịu muối cao nhất trên Trái Đất, nó phát triển mạnh trong các môi trường mặn, mặn đến mức làm khô và giết chết các tế bào khác. Vi sinh vật cổ này bù lại lượng nước trong tế bào bị mất bằng cách bơm ion (K^+) hoặc các ion khác vào trong tế bào cho tới khi nồng độ các ion trong tế bào cân bằng với nồng độ ion ngoài tế bào.

Cũng như *Halobacterium*, nhiều sinh vật nhân sơ khác là những sinh vật thích nghi tốt. Có thể kể ra một vài loại điển hình sau: *Deinococcus radiodurans* có thể sống ở bức xạ 3 triệu rads (cao hơn 3.000 lần so với liều gây chết ở người) và *Picrophilus oshimae* có thể sinh trưởng ở pH 0,03 (nồng độ acid có thể hoà tan kim loại). Những cơ thể nhân sơ khác, sống trong điều kiện cực lạnh hoặc cực nóng và một số thậm chí còn được tìm thấy trong lớp đá sâu 3,2 km dưới mặt đất.

Các loài sinh vật nhân sơ cũng rất thích nghi với những môi trường sống bình thường – như trong đất và nước, nơi mà hầu hết các loài khác được tìm thấy. Khả năng thích ứng với rất nhiều loại môi trường giúp giải thích tại sao sinh vật nhân sơ là các cơ thể phổ biến nhất trên Trái Đất: Tổng sinh khối của sinh vật nhân sơ nhiều hơn ít nhất 10 lần so với sinh khối của toàn bộ sinh vật nhân thực và số lượng sinh vật nhân sơ trên một nắm đất màu mỡ nhiều hơn tổng số người đã từng sống. Trong chương này, chúng ta sẽ nghiên cứu sự thích nghi, đa dạng, tác động sinh thái và tầm quan trọng đối với con người của những cơ thể nhỏ bé nhưng kỳ diệu này, những sinh vật tạo nên hai trong số ba siêu giới của sự sống.

KHÁI NIỆM

27.1

Những đặc điểm thích nghi về cấu trúc và chức năng góp phần vào sự thành công của sinh vật nhân sơ

Như chúng ta đã bàn luận trong Chương 25, các cơ thể đầu tiên sống trên Trái Đất được cho là sinh vật nhân sơ. Trong suốt lịch sử tiến hoá dài của chúng, những quần thể nhân sơ đã và đang là đối tượng của chọn lọc tự nhiên trong rất nhiều điều kiện môi trường khác nhau. Kết quả của quá trình này là tạo nên sự đa dạng rất lớn về khả năng thích nghi được tìm thấy ở các sinh vật nhân sơ ngày nay.

Trong phần này và các phần tiếp theo, chúng ta sẽ nghiên cứu về sinh học các cơ thể nhân sơ. Đa số các sinh vật nhân sơ là đơn bào, tuy nhiên, một số loài kết hợp thành tập đoàn tạm thời hoặc tập đoàn mãi mãi. Các tế bào nhân sơ có đường kính đặc trưng dao động từ

0,5-5 μm , nhỏ hơn nhiều so với đường kính của các tế bào nhân thực 10-100 μm . Một trường hợp ngoại lệ cần ghi nhận là tế bào nhân sơ khổng lồ, *Thiomargarita namibiensis*, có đường kính khoảng 750 μm và có thể nhìn thấy bằng mắt thường. Các tế bào nhân sơ có rất nhiều hình dạng khác nhau. Ba dạng hình thái phổ biến nhất là hình cầu (cocci), hình que (bacilli) và hình xoắn (Hình 27.2). Mặc dù các vi

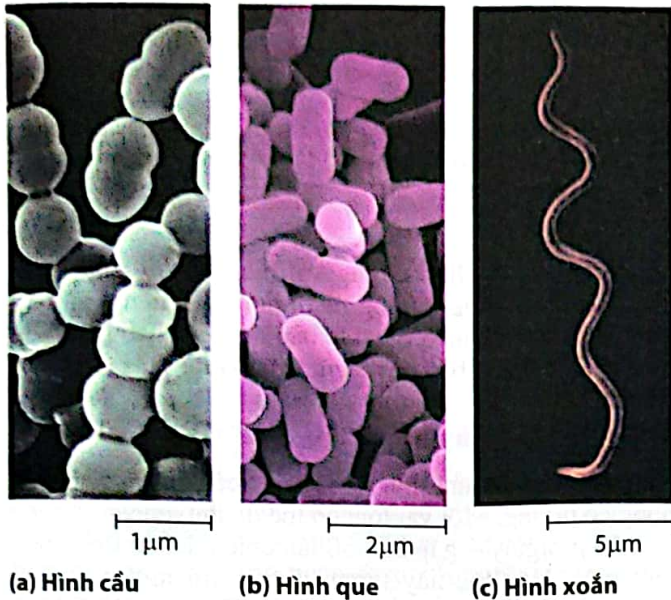
sinh vật nhân sơ là đơn bào và nhỏ bé, nhưng chúng được tổ chức tốt và thực hiện tất cả các chức năng sống trong một tế bào duy nhất.

Cấu trúc bề mặt tế bào

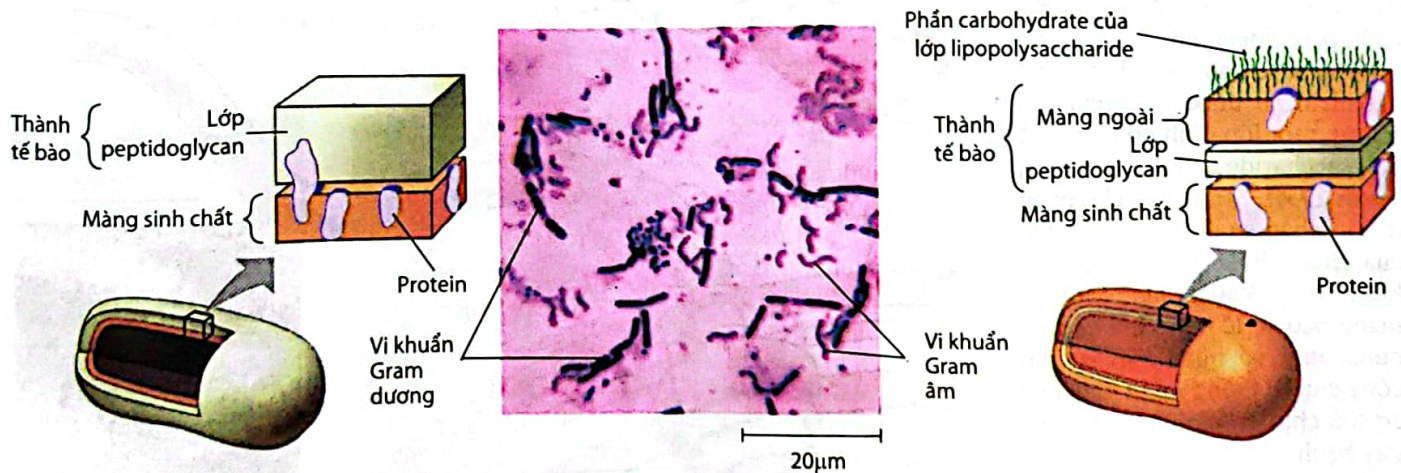
Một đặc điểm quan trọng của gần như tất cả các tế bào sinh vật nhân sơ là thành tế bào, nó duy trì hình dạng của tế bào, bảo vệ tế bào và giúp tế bào không bị nổ trong môi trường nhược trương (xem Chương 7). Trong môi trường ưu trương, hầu hết các tế bào sinh vật nhân sơ bị mất nước và co tách khỏi thành tế bào (co nguyên sinh), cũng giống như các tế bào có thành khác. Sự mất nước trầm trọng ức chế sự sinh sản của tế bào. Do đó, muối được sử dụng để bảo quản thức ăn bởi vì nó làm cho các sinh vật nhân sơ mất nước.

Thành tế bào của sinh vật nhân sơ khác với thành tế bào sinh vật nhân thực ở thành phần phân tử, và cấu trúc. Như các bạn đã đọc ở Chương 5, thành tế bào nhân thực thường được tạo thành từ cellulose hoặc chitin. Trái lại, hầu hết thành tế bào vi khuẩn chứa **peptidoglycan**, một mạng lưới đa phân tử của các dạng biến đổi của đường liên kết chéo với nhau bởi chuỗi polypeptide ngắn. Kết cấu khung phân tử này bao bọc toàn bộ tế bào vi khuẩn và là nơi bám của các phân tử khác trên bề mặt tế bào. Thành tế bào vi sinh vật cổ chứa nhiều loại polysaccharide và protein nhưng không có peptidoglycan.

Sử dụng kỹ thuật có tên là **nhuộm Gram**, được phát triển trong thế kỷ XIX, bởi nhà vật lý người Đan Mạch Hans Christian Gram, các nhà khoa học có thể phân loại rất nhiều các loài vi khuẩn thành 2 nhóm dựa trên sự khác biệt về thành phần thành tế bào. **Vi khuẩn Gram dương** có thành đơn giản hơn với một lượng tương đối lớn peptidoglycan (Hình 27.3a). Vi khuẩn Gram âm có ít peptidoglycan hơn nhưng có cấu trúc phức tạp hơn, với một màng ngoài chứa lipopolysaccharide (carbohydrate liên kết với lipid) (Hình 27.3b).



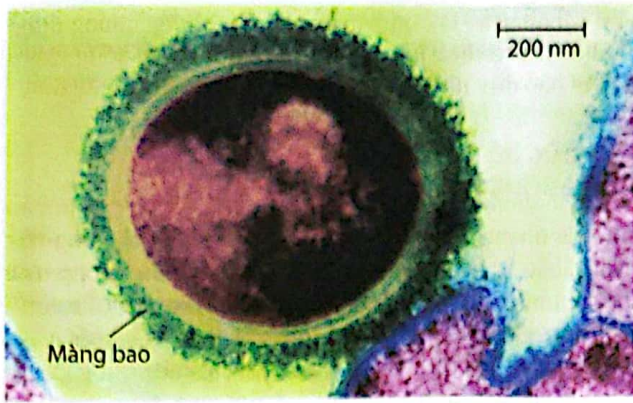
▲ Hình 27.2 Những hình dạng phổ biến nhất của sinh vật nhân sơ. (a) Hình cầu có thể dạng đơn (coccus) hoặc dạng đôi (diplococci), thành chuỗi (streptococci) và tập hợp lại như chùm nho (staphylococci). (b) Hình que có thể đơn bào (bacillus) hoặc thành chuỗi (streptobacillus). (c) Các sinh vật nhân sơ dạng xoắn bao gồm xoắn khuẩn, thay đổi từ phẩy khuẩn tới dạng xoắn dài hay xoắn thể (được trình bày ở đây), hay có dạng khoan nút chai (ảnh SEM nhuộm màu).



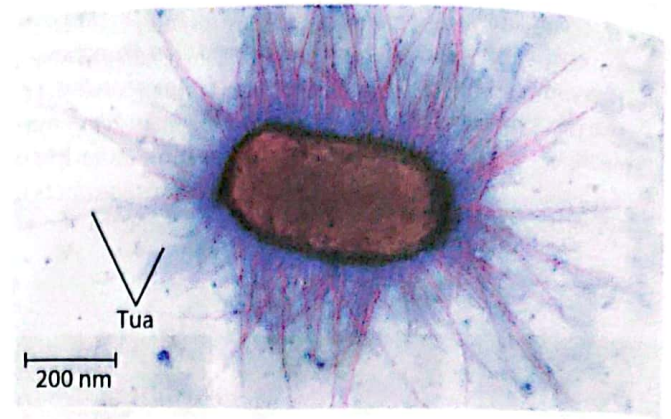
(a) Gram dương. Các vi khuẩn Gram dương có thành tế bào dày, được tạo thành từ peptidoglycan. Hợp chất này giữ màu tím kết tinh trong tế bào chất. Việc rửa bằng cồn không loại bỏ được tím kết tinh, ngăn chặn màu đỏ safranin.

(b) Gram âm. Các vi khuẩn Gram âm có lớp peptidoglycan mỏng hơn và nằm ở giữa màng sinh chất và màng ngoài. Màu tím kết tinh dễ dàng bị rửa trôi khỏi tế bào chất và tế bào có màu hồng hoặc đỏ.

▲ Hình 27.3 Nhuộm Gram. Đầu tiên, mẫu được nhuộm bằng tím kết tinh và iodine, sau đó được rửa bằng cồn và cuối cùng được nhuộm với thuốc nhuộm màu hồng như safranin. Cấu trúc của thành tế bào vi khuẩn xác định sự bắt màu thuốc nhuộm (LM).



▲ **Hình 27.4 Màng bao.** Màng polysaccharide bao quanh vi khuẩn *Streptococcus* giúp vi khuẩn có thể dính với các tế bào trong đường hô hấp — trong hình chụp dưới TEM màu là 1 tế bào amidan.



▲ **Hình 27.5 Tua.** Số lượng lớn các phần phụ này cho phép một số sinh vật nhân sơ bám vào các bề mặt hoặc vào các sinh vật nhân sơ khác (TEM màu).

Nhuộm Gram là một công cụ rất hữu ích trong y học để xác định nhanh liệu vết nhiễm có phải do vi khuẩn Gram âm hay Gram dương. Thông tin này có ứng dụng điều trị. Phần lipid của lớp lipopolysaccharide trong thành của rất nhiều vi khuẩn gram âm là độc, gây sốt hoặc gây sốc. Hơn nữa, màng ngoài của một vi khuẩn Gram âm giúp bảo vệ tế bào khỏi hàng rào bảo vệ của cơ thể. Vi khuẩn Gram âm có xu hướng kháng lại kháng sinh tốt hơn vi khuẩn Gram dương do lớp màng ngoài ngăn cản thuốc vào trong tế bào. Tuy nhiên, một số loài vi khuẩn Gram dương (ví dụ *Mycobacterium tuberculosis* gây bệnh lao) có những chủng độc có khả năng kháng với một hay nhiều loại kháng sinh.

Hiệu quả của một số kháng sinh như penicillin là do sự ức chế các liên kết chéo trong peptidoglycan của chúng. Kết quả là làm cho thành tế bào không hoạt động chức năng, đặc biệt là đối với các vi khuẩn Gram dương. Những thuốc này tiêu diệt rất nhiều vi khuẩn gây bệnh mà không có tác dụng phụ với tế bào người, do tế bào người không chứa peptidoglycan.

Thành tế bào của nhiều sinh vật nhân sơ được bao phủ bởi **màng**, một lớp dính có bản chất polysaccharide hoặc protein (**Hình 27.4**). Màng này cho phép tế bào nhân sơ dính vào cơ chất của chúng hoặc vào các cá thể khác trong khuẩn lạc. Một số màng bảo vệ tế bào khỏi sự mất nước, một số ngăn cản sự tấn công của hệ thống miễn dịch của cơ thể chủ lên sinh vật nhân sơ gây bệnh.

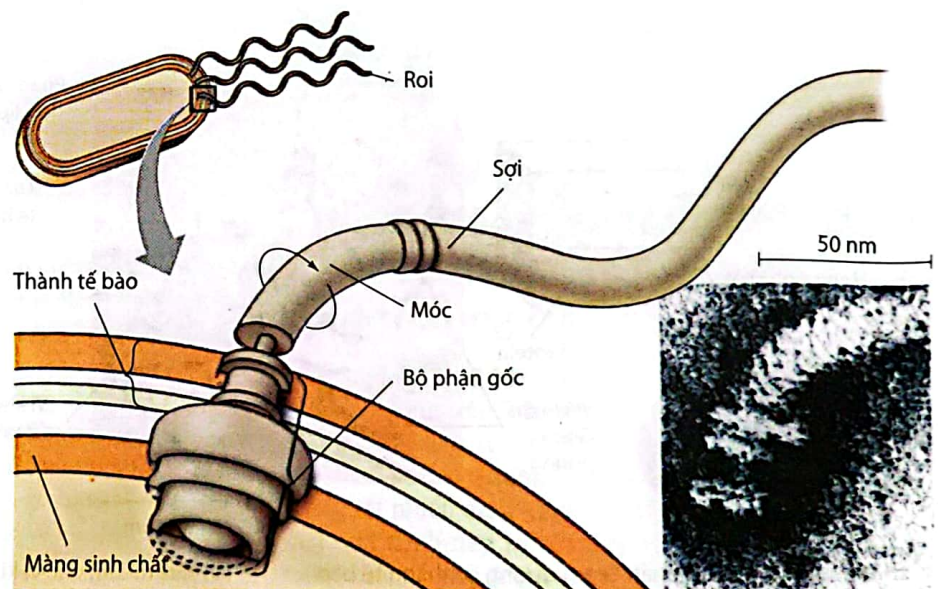
Một số tế bào nhân sơ bám trên cơ chất hoặc bám vào nhau bằng các phần phụ giống lông, có bản chất là protein được gọi là các **tua** (*fimbria*) (**Hình 27.5**); các tua cũng được biết tới là các **lông dính**. Vi khuẩn gây bệnh lậu *Neisseria gonorrhoeae* sử

dụng các tua để dính chúng với màng nhầy của tế bào chủ. Các tua thông thường ngắn hơn và nhiều hơn **lông giới tính**, phần phụ kéo hai tế bào lại gần nhau trước khi truyền DNA từ tế bào này sang tế bào kia.

Khả năng di chuyển

Khoảng gần một nửa sinh vật nhân sơ có khả năng chuyển động có hướng. Một vài loài có thể di chuyển với vận tốc trên 50 μm /giây – gấp hơn 50 lần chiều dài cơ thể, trong một giây. Vận tốc này tương đương với một người có chiều cao 1,7 m có thể chạy được 306 km (190 dặm) trong một giờ.

Trong rất nhiều cấu trúc tham gia vào quá trình di chuyển của sinh vật nhân sơ, roi là phổ biến nhất (**Hình 27.6**). Roi có thể phân bố rời rạc khắp cơ thể hoặc tập trung ở một hoặc cả hai đầu của tế bào. Roi của sinh vật nhân sơ có kích thước bằng 1/10 roi của tế bào nhân thực



▲ **Hình 27.6 Roi của sinh vật nhân sơ.** Động cơ của roi ở sinh vật nhân sơ là một bộ máy gốc, một hệ thống các vòng được gắn với thành tế bào và màng sinh chất (TEM). Bơm chủ động (sử dụng ATP) vận chuyển protons ra khỏi tế bào và sự khuếch tán trở lại của các protons vào tế bào tạo ra lực cho bộ máy gốc uốn cong phần móc. Phần móc được gắn với một sợi được cấu tạo từ các chuỗi flagellin, một dạng protein cầu. (Sơ đồ này cho thấy các cấu trúc roi đặc trưng cho vi khuẩn Gram âm).

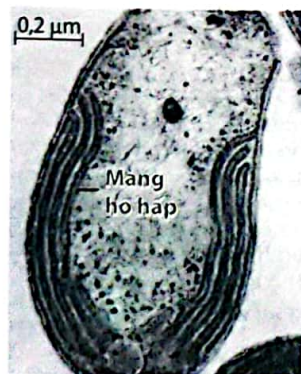
và không được bao phủ bởi phần kéo dài của màng sinh chất (xem Hình 6.24 và 6.25 để ôn lại roi ở sinh vật nhân thực). Roi của các sinh vật nhân sơ cũng rất khác so với roi của sinh vật nhân thực về thành phần phân tử và cơ chế đẩy.

Trong một môi trường tương đối đồng nhất, những sinh vật nhân sơ có roi có thể chuyển động ngẫu nhiên. Tuy nhiên, trong một môi trường biến đổi, rất nhiều sinh vật nhân sơ thể hiện sự **hướng động**, chuyển động ra xa hoặc tiến lại nguồn kích thích. Ví dụ, các sinh vật nhân sơ thể hiện hướng hoá thay đổi cách chuyển động để đáp ứng các tác nhân hoá học. Chúng có thể chuyển động lại gần nguồn dinh dưỡng hoặc oxygen (hướng hoá dương) hoặc là chuyển động xa các vật chất độc (hướng hoá âm). Chúng ta cùng nhau xem xét phương thức chuyển động của vi khuẩn *Escherichia coli*, loài vi khuẩn được nghiên cứu rất kỹ và được gọi là “con chuột nhà của phòng thí nghiệm sinh học phân tử”. Năm 2003, các nhà khoa học tại Trường Đại học Princeton và Viện Curie ở Paris đã chỉ ra rằng các tế bào *E. coli* riêng lẻ thể hiện hướng hoá dương đối với các tế bào khác cùng loài, thuận lợi cho sự hình thành khuẩn lạc.

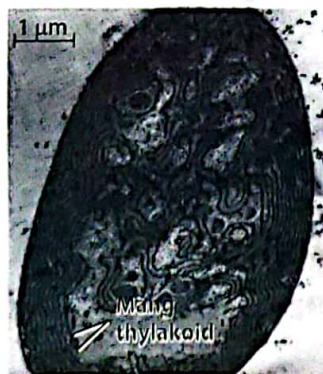
Tổ chức bên trong tế bào và tổ chức hệ gene

Các tế bào của sinh vật nhân sơ đơn giản hơn tế bào nhân thực về cả cấu trúc bên trong và tổ chức hệ gene (xem Hình 6.6). Tế bào nhân sơ thiếu các khoang phức tạp được tìm thấy ở tế bào nhân thực. Tuy nhiên, một số tế bào nhân sơ có màng chuyên hoá thực hiện chức năng trao đổi chất (**Hình 27.7**). Các màng này thường là phần gấp lại của màng sinh chất.

Hệ gene của sinh vật nhân sơ khác biệt với hệ gene của sinh vật nhân thực về cấu trúc và trong hầu hết các trường hợp là ít DNA hơn. Ở đa số sinh vật nhân sơ, hệ gene bao gồm một nhiễm sắc thể vòng, có ít protein hơn so với nhiễm sắc thể dạng thẳng của sinh vật nhân thực (**Hình 27.8**). Khác với sinh vật nhân thực, sinh vật nhân sơ thiếu màng bao quanh nhân; nhiễm sắc thể của chúng nằm trong **vùng nhân**, một vùng tế bào chất sáng hơn so với vùng xung quanh trong ảnh chụp dưới kính hiển vi

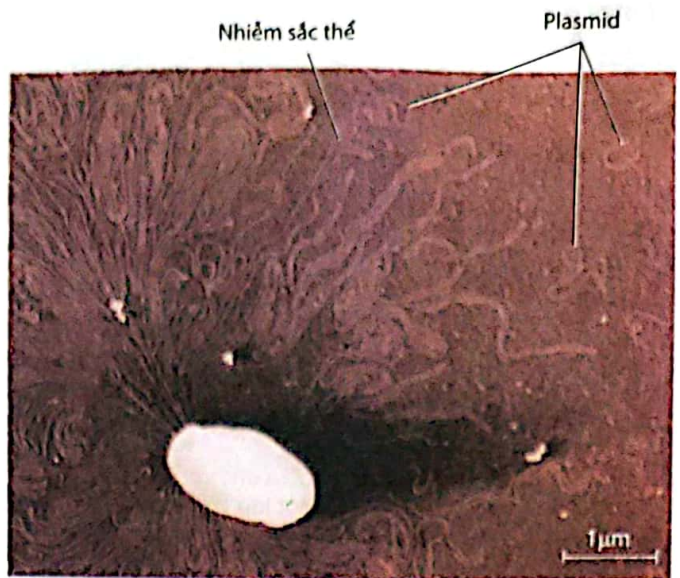


(a) Sinh vật nhân sơ hiếu khí



(b) Sinh vật nhân sơ quang hợp

▲ **Hình 27.7 Các màng chuyên hoá của sinh vật nhân sơ.** (a) Sự gấp nếp của màng sinh chất, dấu vết của các mào ty thể, chức năng trong hô hấp tế bào ở một số sinh vật nhân sơ hiếu khí (TEM). (b) Sinh vật nhân sơ quang hợp được gọi là vi khuẩn lam có màng thylacoid, rất giống với màng của lục lạp (TEM).



▲ **Hình 27.8 Một nhiễm sắc thể của sinh vật nhân sơ và các plasmid.** Vòng mảnh, nhỏ vây quanh tế bào *E. coli* bị vỡ này là các phần của nhiễm sắc thể lớn dạng vòng (TEM được tạo màu). 3 plasmid của tế bào, những vòng DNA nhỏ hơn nhiều cũng được thể hiện.

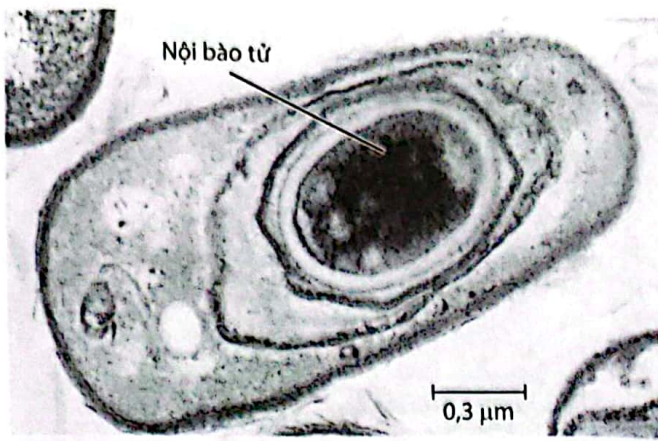
điện tử. Ngoài nhiễm sắc thể duy nhất, một tế bào sinh vật nhân sơ đặc trưng có thể có nhiều vòng DNA nhỏ hơn nhiều có khả năng nhân lên độc lập được gọi là **plasmid** (xem Hình 27.8), hầu hết các plasmid chỉ chứa một vài gene.

Như đã giải thích ở Chương 16 và 17, sự sao chép DNA, phiên mã và dịch mã là những quá trình giống nhau về cơ bản giữa tế bào nhân sơ và nhân thực, mặc dù có một vài điểm khác biệt. Ví dụ ribosome của tế bào nhân sơ nhỏ hơn 1 chút so với ribosome ở tế bào nhân thực và khác nhau về thành phần protein và RNA của chúng. Những khác biệt này cho phép một số kháng sinh như erythromycin và tetracycline gắn vào ribosome và ngăn chặn quá trình tổng hợp protein trong tế bào nhân sơ nhưng không ảnh hưởng đến tế bào nhân thực. Kết quả là chúng ta có thể sử dụng các kháng sinh này để tiêu diệt vi khuẩn mà không có hại cho bản thân mình.

Sinh sản và thích nghi

Sinh vật nhân sơ rất thành công trong khả năng sinh sản nhanh ở môi trường thích hợp. Bằng cách phân đôi tế bào (xem Hình 12.11), một tế bào nhân sơ phân chia thành 2 tế bào, những tế bào này sau đó phân chia thành 4, 8, 16 và cứ như vậy. Trong những điều kiện tối thích, rất nhiều sinh vật nhân sơ cứ 1-3 tiếng lại phân chia, một số loài có thể sinh ra thế hệ mới chỉ trong thời gian 20 phút. Nếu sự sinh sản liên tục theo tốc độ này, một tế bào nhân sơ có thể tạo ra một khuẩn lạc có khối lượng nặng hơn Trái Đất chỉ trong vòng 3 ngày!

Tất nhiên, trong thực tế sự sinh sản của các tế bào nhân sơ là được giới hạn. Các tế bào thường thiếu dinh dưỡng bổ sung, bị nhiễm độc với các chất thải của trao đổi chất của chính chúng, cạnh tranh với các vi sinh vật khác, hoặc là làm thức ăn cho các sinh vật khác. Do vậy, thông thường *E. coli* có thể phân chia trong chu kỳ 20 phút trong điều kiện lý tưởng, nhưng phân chia đặc trưng hơn là 12 đến 24 tiếng một lần trong ruột của người.



▲ **Hình 27.9** Một nội bào tử. *Bacillus anthracis*, vi khuẩn gây bệnh than, sinh nội bào tử (TEM). Một lớp vỏ bảo vệ dày của nội bào tử giúp nó tồn tại trong đất nhiều năm.

Nhưng dù tế bào phân chia 20 phút một lần hay vài ngày 1 lần, thì sự sinh sản ở tế bào nhân sơ thu hút được sự chú ý bởi 3 đặc điểm quan trọng trong sinh học: *chúng nhỏ bé, chúng sinh sản bằng phân đôi, và chúng có thời gian thế hệ ngắn*. Kết quả là quần thể nhân sơ có thể bao gồm nhiều nghìn tỷ tế bào – nhiều hơn rất nhiều so với các quần thể của nhân thực đa bào như thực vật và động vật.

Khả năng tồn tại của một số sinh vật nhân sơ trong điều kiện khó khăn cũng góp phần vào thành công của chúng. Một số sinh vật nhân sơ như *Halobacterium* có những sự thích nghi về mặt hoá sinh, một số khác có các thích nghi về cấu trúc. Một vài vi khuẩn phát triển các tế bào chống chịu gọi là **nội bào tử** khi nguồn dinh dưỡng cần thiết bị thiếu (**Hình 27.9**). Tế bào ban đầu tạo ra một bản sao nhiễm sắc thể và vây quanh nhiễm sắc thể này bằng một thành chắc chắn, tạo nên nội bào tử. Nước được loại bỏ khỏi nội bào tử và trao đổi chất của nó dừng lại. Phần còn lại của tế bào ban đầu bị phân rã, để lại nội bào tử. Hầu hết các nội bào tử rất bền và có thể tồn tại trong nước sôi; để tiêu diệt các bào tử này đòi hỏi thiết bị thí nghiệm gia nhiệt đến 121°C trong áp suất cao. Trong những môi trường kém thân thiện, các nội bào tử có thể duy trì trạng thái ngủ nhưng vẫn sống tới hàng trăm năm, có khả năng hút ẩm và phục hồi trao đổi chất khi điều kiện môi trường được cải thiện.

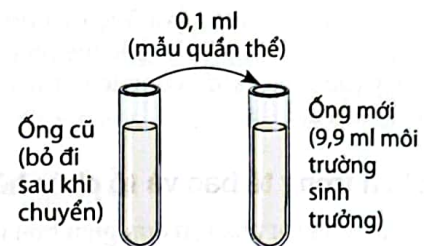
Cuối cùng, một phần vì thời gian thế hệ ngắn, các quần thể sinh vật nhân sơ có thể tiến hoá về căn bản trong một thời gian ngắn. Ví dụ, trong một nghiên cứu đáng chú ý trải qua 20.000 thế hệ (khoảng 8 năm) tiến hoá, Vaughn Cooper và Richird Lenski của Trường Đại học bang Michigan đã ghi nhận được sự tiến hoá thích nghi của các quần thể vi khuẩn (**Hình 27.10**). Khả năng thích nghi nhanh của sinh vật nhân sơ với các điều kiện mới là một thực tế nổi bật cho thấy mặc dù cấu trúc tế bào của chúng đơn giản hơn rất nhiều so với các tế bào nhân thực, các sinh vật nhân sơ không nguyên thủy hơn hay thấp kém hơn theo nghĩa tiến hoá. Thực chất chúng tiến hoá rất cao: Trong hơn 3,5 tỷ năm, các quần thể sinh vật nhân sơ đã đáp ứng thành công với rất nhiều dạng thách thức của môi trường. Như chúng ta sẽ thấy, một lý do cho sự tiến hoá này là các quần thể của chúng hội tụ ở mức độ cao về đa dạng di truyền, nhờ đó sự chọn lọc có thể diễn ra.

▼ Hình 27.10 Tìm hiểu

Sinh vật nhân sơ có thể tiến hoá nhanh để đáp ứng với thay đổi của môi trường hay không?

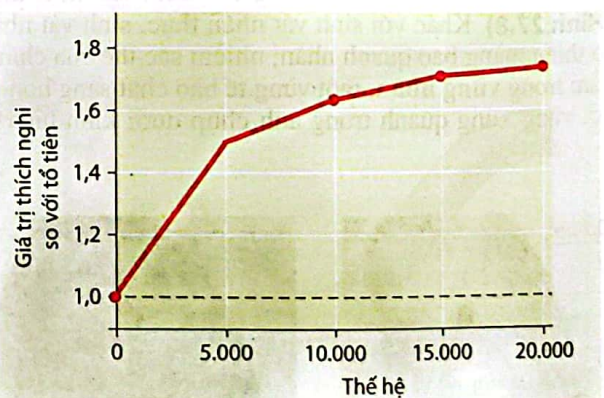
THÍ NGHIỆM Vaughn Cooper và Richird Lenski của Trường Đại học bang Michigan đánh giá khả năng thích nghi của các quần thể *E. coli* với môi trường mới. Họ đã thiết lập 12 quần thể khác nhau, mỗi quần thể được hình thành từ 1 tế bào từ một chủng *E. coli* vô tính và theo dõi các quần thể này qua 20.000 thế hệ (3.000 ngày). Để duy trì nguồn cung cấp nguyên liệu, mỗi ngày các nhà nghiên cứu phải thực hiện hàng loạt cấy truyền. Họ chuyển 0,1 ml của mỗi quần thể sang một ống nghiệm mới chứa 9,9 ml môi trường sinh trưởng sạch. Môi trường sinh trưởng sử dụng trong suốt quá trình thí nghiệm là môi trường đầy thách thức với vi khuẩn vì chứa ít glucose và các nguyên liệu cần thiết khác.

Cấy truyền liên tiếp hằng ngày



Các mẫu được chuyển ra từ 12 quần thể nghiên cứu theo chu kỳ và cho sinh trưởng trong sự cạnh tranh với tổ tiên chung ở điều kiện thí nghiệm (ít glucose).

KẾT QUẢ Giá trị thích nghi của các quần thể thí nghiệm được đo bằng tốc độ sinh trưởng của mỗi quần thể, tăng nhanh trong 5.000 thế hệ đầu tiên (2 năm) và chậm hơn nhiều trong 15.000 thế hệ tiếp theo. Đồ thị dưới đây thể hiện giá trị thích nghi trung bình của 12 quần thể.



KẾT LUẬN Các quần thể *E. coli* vô tính tiếp tục tích lũy các đột biến có lợi trong 20.000 thế hệ, cho phép tiến hoá nhanh khả năng thích nghi trong môi trường mới của chúng.

NGUỒN V. S. Cooper and R. E. Lenski, The population genetics of ecological specialization in evolving *Escherichia coli* populations, *Nature* 407: 736-739 (2000).

ĐIỀU GÌ NẾU? Hãy gợi ý các chức năng có thể của các gene mà trình tự hoặc biểu hiện của nó bị thay đổi do các quần thể thí nghiệm đã tiến hoá trong môi trường có nồng độ glucose thấp.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 27.1

1. Hãy nêu và giải thích ít nhất hai sự thích nghi cho phép sinh vật nhân sơ tồn tại trong môi trường quá khắc nghiệt đối với các sinh vật khác.
2. So sánh tổ chức hệ gene và tổ chức tế bào của sinh vật nhân sơ và nhân thực
3. **ĐIỀU GÌ MỚI?** Các nhà nghiên cứu phát hiện ra nội bào tử của vi khuẩn trong bùn ở đáy hồ đã bị ô nhiễm công nghiệp trong vòng 50 năm. Bùn này được tích tụ thành lớp theo năm, do đó tuổi của một nội bào tử có thể được ước tính theo lớp bùn chứa chúng. Hãy dự đoán nội bào tử khoảng 40 đến 150 năm tuổi có thể sinh trưởng như thế nào nếu được đặt trong bình tam giác chứa môi trường dinh dưỡng cùng với chất ô nhiễm.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM

27.2

Sinh sản nhanh, đột biến và tái tổ hợp di truyền làm tăng đa dạng di truyền ở sinh vật nhân sơ

Như chúng ta đã trao đổi ở Phần 4, sự biến đổi di truyền là tiên quyết cho chọn lọc tự nhiên xảy ra trong quần thể. Sự thực là các sinh vật nhân sơ biểu hiện một phổ các đặc điểm thích nghi rất rộng vì thế các quần thể của chúng phải có sự biến đổi di truyền đáng kể - và quả đúng như vậy. Ví dụ, một gene RNA ribosome của hai chủng *E. coli* khác nhau nhiều hơn so với gene ribosome của người và thú mỏ vịt. Trong phần này, chúng ta sẽ kiểm tra 3 nhân tố góp phần làm tăng mức độ đa dạng di truyền cao ở sinh vật nhân sơ: sinh sản nhanh, đột biến và tái tổ hợp di truyền.

Sinh sản nhanh và đột biến

Ở các loài sinh sản hữu tính, sự tạo thành các allele mới do đột biến là rất hiếm ở bất kỳ một gene riêng biệt nào. Thay vào đó, hầu hết các biến đổi di truyền trong quần thể hữu tính là kết quả của sự tổ hợp của các allele có sẵn trong quá trình giảm phân và thụ tinh (xem Chương 13). Sinh vật nhân sơ không có sinh sản hữu tính, do đó nhìn thoáng qua, sự biến đổi di truyền rộng rãi của chúng có thể gây hoang mang. Tuy nhiên, xét kỹ hơn thì thấy các quần thể nhân sơ có lượng lớn các biến đổi di truyền là do sự sinh sản nhanh và đột biến.

Hãy xem xét một sinh vật nhân sơ sinh sản bằng phân đôi tế bào. Sau các lần phân chia, hầu hết tế bào con cháu đều giống với tế bào ban đầu về di truyền. Tuy nhiên, do các đột biến thêm, mất, và thay thế cặp base nitrogen trong phân tử DNA của chúng, một số tế bào con cháu có thể khác biệt về di truyền. Xác suất của một đột biến

ngẫu nhiên xảy ra trong một gene đã biết của *E. coli* là 1×10^{-7} trong một lần tế bào phân chia. Nhưng trong số 2×10^{10} tế bào *E. coli* mới được hình thành mỗi ngày trong ruột người, có gần $(2 \times 10^{10}) \times (1 \times 10^{-7}) = 2.000$ vi khuẩn có đột biến ở gene đó. Tổng số đột biến khi tất cả 4.300 gene của *E. coli* được ước tính là $4.300 \times 2.000 = 9$ triệu mỗi ngày trong cơ thể người chủ.

Một điểm rất quan trọng là các đột biến mới, mặc dù ở mỗi cá thể là hiếm, có thể làm tăng mức độ đa dạng di truyền trong loài như *E. coli*, loài có thế hệ ngắn và kích thước quần thể lớn. Đến lượt mình, sự đa dạng này dẫn tới sự tiến hoá nhanh: Các cá thể được trang bị tốt hơn về mặt di truyền thích nghi môi trường tại chỗ sẽ có khả năng tồn tại và sinh sản mạnh hơn so với những cá thể kém thích nghi khác.

Tái tổ hợp di truyền

Mặc dù những đột biến mới là nguồn biến đổi chính trong các quần thể sinh vật nhân sơ, nhưng sự đa dạng được bổ sung từ tái tổ hợp di truyền, tổ hợp DNA từ hai nguồn. Ở sinh vật nhân thực, các quá trình sinh sản hữu tính là giảm phân và thụ tinh kết hợp DNA từ hai cá thể trong một hợp tử. Nhưng sự giảm phân và thụ tinh không xảy ra ở sinh vật nhân sơ. Thay vào đó, ba quá trình khác là biến nạp, tải nạp và tiếp hợp có thể mang DNA từ các cá thể nhân sơ khác nhau lại với nhau.

Biến nạp và tải nạp

Trong biến nạp, kiểu gene và có thể cả kiểu hình của một tế bào nhân sơ bị thay đổi do thu nhận DNA ngoại lai từ môi trường quanh tế bào. Ví dụ, một chủng vi khuẩn không gây hại của *Streptococcus pneumoniae* có thể được chuyển thành tế bào gây bệnh viêm phổi nếu chúng được đặt vào trong môi trường chứa các tế bào chết bị vỡ của các chủng gây bệnh (xem Hình 16.2). Sự biến nạp xảy ra khi một tế bào không gây bệnh tiếp nhận một đoạn DNA mang allele quy định tính gây bệnh. Allele ngoại lai này sau đó sẽ được kết hợp với nhiễm sắc thể của tế bào, thay thế cho allele không gây bệnh trao đổi đoạn DNA tương đồng. Tế bào bây giờ trở thành dạng tái tổ hợp: nhiễm sắc thể của nó chứa DNA có nguồn gốc từ hai tế bào khác nhau.

Rất nhiều năm sau khi hiện tượng biến nạp được phát hiện ở các chủng trong phòng thí nghiệm, hầu hết các nhà sinh học nghĩ rằng quá trình này quá hiếm và ngẫu nhiên để đóng vai trò quan trọng trong quần thể vi khuẩn tự nhiên. Nhưng từ đó, các nhà nghiên cứu đã biết rằng nhiều vi khuẩn có protein bề mặt tế bào, có thể nhận biết DNA từ các loài có họ hàng gần gũi và vận chuyển nó vào trong tế bào. Khi đã ở trong tế bào, DNA ngoại lai có thể kết hợp vào trong hệ gene nhờ trao đổi DNA tương đồng.

Trong dịch mã, thực khuẩn thể (còn được gọi là phage, virus nhiễm vi khuẩn) mang các gene của vi khuẩn từ một tế bào chủ này sang tế bào chủ khác; tải nạp là một dạng truyền gene theo hàng ngang (xem Chương 26). Đối với hầu hết thực khuẩn thể, tải nạp là kết quả ngẫu nhiên trong một chu kỳ sinh sản của thực khuẩn

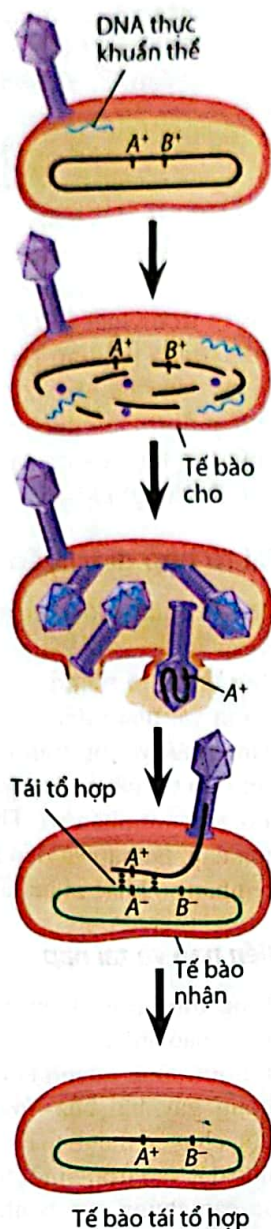
1 Thực khuẩn thể nhiễm vào một tế bào vi khuẩn có A⁺ và B⁺

2 DNA của tế bào chủ (màu nâu) bị bẻ gãy thành đoạn, và DNA và protein của thực khuẩn thể được tạo thành. Đây là tế bào cho.

3 Một đoạn DNA của vi khuẩn (trong trường hợp này là một đoạn DNA chứa allele A⁺) có thể được đóng bao trong vỏ capsid của thực khuẩn thể.

4 Thực khuẩn thể với allele A⁺ từ tế bào cho nhiễm vào một tế bào nhận chứa allele A⁻, B⁻ và sự tái tổ hợp giữa DNA của tế bào cho (màu nâu) và DNA của tế bào nhận (màu xanh lục) xảy ra ở 2 nơi (dây chấm điểm).

5 Kiểu gene của tế bào tái tổ hợp (A⁺B⁻) khác so với kiểu gene của cả tế bào cho (A⁺B⁺) và tế bào nhận (A⁻B⁻).

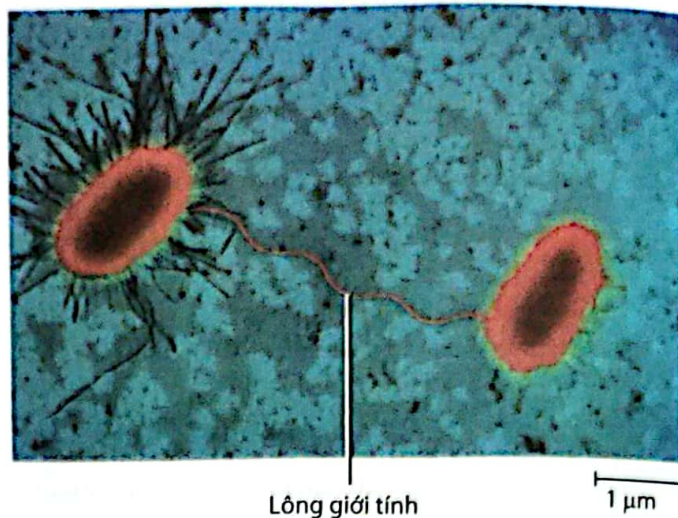


▲ **Hình 27.11 Tái nạp.** Thực khuẩn thể đôi khi mang các đoạn ngẫu nhiên của nhiễm sắc thể vật chủ chứa các gene của vi khuẩn, từ một tế bào cho sang một tế bào nhận. Sự tái tổ hợp có thể dẫn đến những DNA được chuyển từ ngoài vào có thể sáp nhập vào hệ gene của tế bào nhận.

thể (Hình 27.11). Một virus mang DNA vi khuẩn có thể không có khả năng sinh sản vì nó thiếu vật chất di truyền của chính nó. Tuy nhiên, virus này có khả năng gắn vào một vi khuẩn khác (vi khuẩn nhận) và tiêm vào vi khuẩn này mảnh DNA thu được từ vi khuẩn đầu tiên (vi khuẩn cho). Tiếp đó, một số mảnh DNA này có thể thay thế vùng tương đồng của nhiễm sắc thể của tế bào nhận bằng tái tổ hợp di truyền. Trong trường hợp đó, nhiễm sắc thể của tế bào nhận trở thành một tổ hợp DNA từ hai nguồn tế bào và thế là tái tổ hợp di truyền đã diễn ra.

Sự tiếp hợp và plasmid

Trong một quá trình được gọi là tiếp hợp, vật chất di truyền được truyền giữa hai tế bào vi khuẩn (cùng loài



▲ **Hình 27.12 Sự tiếp hợp vi khuẩn.** Tế bào *E. coli* cho (bên trái) kéo dài lông sinh sản nối với tế bào nhận. Hai tế bào sẽ được kéo lại gần nhau, cho phép tạo cầu tiếp hợp giữa chúng (không thể hiện trong hình). Thông qua cầu này, tế bào cho sẽ truyền DNA đến tế bào nhận (TEM nhuộm màu).

ĐIỀU GÌ NẾU? Trong một môi trường thay đổi nhanh, quần thể nào có thể thành công hơn, quần thể bao gồm những cá thể có khả năng tiếp hợp hay không có khả năng tiếp hợp? Giải thích?

hay khác loài) gần với nhau tạm thời. Sự truyền DNA là theo một chiều: Một tế bào cho DNA, và tế bào khác nhận. Tế bào cho sử dụng lông giới tính để gắn vào tế bào nhận (Hình 27.12). Sau khi gắn với một tế bào nhận, mỗi lông giới tính co rút, kéo hai tế bào lại gần nhau, rất giống với một cái móc kéo. Sau đó, một cầu tiếp hợp tạm thời được tạo thành giữa hai tế bào, tạo ra con đường truyền DNA.

Trong hầu hết các trường hợp, khả năng hình thành lông giới tính và cho DNA trong quá trình tiếp hợp là do có một đoạn DNA đặc biệt được gọi là nhân tố F (chữ F từ fertility – khả năng sinh sản). Nhân tố F bao gồm khoảng 25 gene, hầu hết là cần thiết cho sự hình thành lông giới tính. Nhân tố F có thể tồn tại hoặc ở dạng plasmid hoặc như một đoạn DNA trong nhiễm sắc thể của vi khuẩn.

Nhân tố F như là một plasmid Nhân tố F dạng plasmid được gọi là plasmid F. Các tế bào mang plasmid F được gọi là các tế bào F⁺, là các tế bào cho DNA trong tiếp hợp. Các tế bào không chứa nhân tố F, được gọi là F⁻, là các tế bào nhận DNA trong tiếp hợp. Trạng thái F⁺ là trạng thái có thể truyền theo nghĩa là một tế bào F⁺ có thể chuyển một tế bào F⁻ thành tế bào F⁺ nếu như một bản sao toàn bộ plasmid F⁺ được truyền qua nó (Hình 27.13a).

Nhân tố F trong nhiễm sắc thể Các gene trong nhiễm sắc thể có thể được truyền trong quá trình tiếp hợp khi nhân tố F của tế bào cho được tích hợp vào trong nhiễm sắc thể. Một tế bào với nhân tố F được gắn vào nhiễm sắc thể của nó được gọi là tế bào Hfr (tần số tái tổ hợp cao – High frequency of recombination). Cũng như một tế bào F⁺, một tế bào Hfr có chức năng là tế bào cho trong tiếp hợp với một tế bào F⁻ (Hình 27.13b). Khi DNA nhiễm sắc thể từ một tế bào Hfr đi vào trong tế bào F⁻, các vùng tương đồng trên nhiễm sắc thể của Hfr và F⁻ có thể giống hệt, cho phép các đoạn DNA của chúng được trao đổi.

được: Các chủng gây bệnh kháng kháng sinh trở nên phổ biến hơn, làm cho việc điều trị một số bệnh nhiễm khuẩn khó khăn hơn. Vấn đề trở nên tồi tệ hơn bởi sự thật là rất nhiều plasmid R cũng như là plasmid F có các gene mã hoá lông giới tính và có khả năng truyền plasmid từ một tế bào vi khuẩn sang tế bào khác bằng tiếp hợp. Làm cho vấn đề tồi tệ hơn nữa, một số plasmid R mang rất nhiều gene kháng nhiều loại kháng sinh khác nhau.

thành các hợp chất hữu cơ khác. Kết hợp các khả năng trên về nguồn năng lượng và nguồn carbon dẫn đến 4 cách thức dinh dưỡng chính được miêu tả ở đây và tóm tắt trong **Bảng 27.1**.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 27.2

1. Những đặc điểm nào của sinh vật nhân sơ giúp bổ sung thêm một lượng đáng kể biến dị di truyền cho quần thể qua mỗi thế hệ?
2. Hãy phân biệt ba cơ chế truyền DNA từ một tế bào vi khuẩn sang một tế bào khác.
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Nếu một vi khuẩn không gây bệnh có khả năng kháng một số kháng sinh, liệu chủng này có là nguy cơ cho sức khỏe con người? Giải thích. Thông thường, sự tái tổ hợp di truyền trong quần thể vi khuẩn tác động như thế nào đến việc phát tán các gene kháng kháng sinh?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

1. **Sinh vật quang tự dưỡng** là các cơ thể quang hợp thu năng lượng ánh sáng để tiến hành tổng hợp các hợp chất hữu cơ từ CO_2 hoặc các hợp chất carbon vô cơ khác như bicarbonate (HCO_3^-). Vi khuẩn lam và nhiều nhóm sinh vật nhân sơ khác là quang tự dưỡng, cũng như thực vật và tảo.
2. **Sinh vật hoá tự dưỡng** cũng chỉ cần các hợp chất như CO_2 làm nguồn carbon. Tuy nhiên, thay vì sử dụng ánh sáng là nguồn năng lượng, chúng oxy hoá các chất vô cơ như hydrogen sunfide (H_2S), ammonia (NH_3), hoặc các ion ferro (Fe^{2+}). Kiểu dinh dưỡng này chỉ có ở một số sinh vật nhân sơ.
3. **Sinh vật quang dị dưỡng** sử dụng năng lượng ánh sáng nhưng bắt buộc phải thu carbon từ dạng hữu cơ. Kiểu dinh dưỡng này chỉ có ở một số sinh vật nhân sơ biển và ưa mặn.
4. **Sinh vật hoá dị dưỡng** phải tiêu thụ các phân tử hữu cơ để thu cả năng lượng và carbon. Kiểu dinh dưỡng này rất phổ biến ở sinh vật nhân sơ. Nấm, động vật, đa số sinh vật nguyên sinh và thậm chí một số thực vật ký sinh là hoá dị dưỡng.

KHÁI NIỆM

27.3

Các đặc điểm thích nghi rất đa dạng về chuyển hoá và dinh dưỡng không ngừng được tiến hoá ở các sinh vật nhân sơ

Những cơ chế được bàn luận ở các phần trước-sinh sản nhanh, đột biến và tái tổ hợp di truyền-tạo nên nguồn biến dị di truyền phong phú trong các quần thể sinh vật nhân sơ. Sự biến dị này được phản ánh trong sự thích nghi dinh dưỡng ở sinh vật nhân sơ. Cũng như các sinh vật khác, sinh vật nhân sơ có thể được chia ra thành các loại khác nhau về kiểu dinh dưỡng- chúng lấy năng lượng như thế nào và nguồn carbon nào được sử dụng để tạo ra các phân tử hữu cơ làm nên các tế bào. Sự đa dạng dinh dưỡng ở các sinh vật nhân sơ lớn hơn so với sinh vật nhân thực. Mỗi một dạng dinh dưỡng quan sát được ở sinh vật nhân thực đều thấy ở sinh vật nhân sơ cộng thêm một số dạng dinh dưỡng đặc trưng cho sinh vật nhân sơ.

Các cơ thể hấp thu năng lượng từ ánh sáng được gọi là quang dưỡng, và các cơ thể hấp thu năng lượng từ các hợp chất hoá học được gọi là hoá dưỡng. Các cơ thể chỉ cần các hợp chất vô cơ như CO_2 làm nguồn carbon được gọi là tự dưỡng. Trái lại, các cơ thể dị dưỡng đòi hỏi ít nhất một chất dinh dưỡng hữu cơ như glucose để hình

Vai trò của oxygen trong chuyển hoá

Chuyển hoá ở sinh vật nhân sơ cũng thay đổi liên quan đến oxygen. Các sinh vật hiếu khí bắt buộc sử dụng O_2 cho hô hấp tế bào (xem Chương 9) và không thể sinh trưởng khi không có O_2 . Mặt khác, các sinh vật kỵ khí bắt buộc bị độc bởi O_2 . Một số sinh vật kỵ khí bắt buộc chỉ sống bằng lên men; một số khác lấy năng lượng hoá học bởi hô hấp kỵ khí, trong đó các chất không phải là O_2 như ion nitrate (NO_3^-), hoặc ion sulfate (SO_4^{2-}) nhận electron ở đầu cuối của chuỗi truyền electron. Các sinh vật kỵ khí không bắt buộc sử dụng O_2 nếu môi trường có oxygen nhưng cũng có thể tiến hành hô hấp kỵ khí hoặc lên men trong một môi trường kỵ khí.

Bảng 27.1 Các kiểu dinh dưỡng chính

Kiểu dinh dưỡng	Nguồn năng lượng	Nguồn carbon	Các kiểu sinh vật
Tự dưỡng			
Quang tự dưỡng	Ánh sáng	CO_2	Sinh vật nhân sơ quang hợp (ví dụ: vi khuẩn lam); thực vật, một số sinh vật nguyên sinh (ví dụ: tảo)
Hoá tự dưỡng	Chất vô cơ	CO_2	Một vài sinh vật nhân sơ (ví dụ: <i>Sulfolobus</i>)
Dị dưỡng			
Quang dị dưỡng	Ánh sáng	Hợp chất hữu cơ	Một vài sinh vật nhân sơ (ví dụ: <i>Rhodobacter</i> , <i>Chloroflexus</i>)
Hoá dị dưỡng	Hợp chất hữu cơ	Hợp chất hữu cơ	Nhiều sinh vật nhân sơ (ví dụ: <i>Clostridium</i>) và sinh vật nguyên sinh; nấm, động vật; một số thực vật

Chuyển hoá nitrogen

Nitrogen cần thiết để tổng hợp các amino acid và acid nucleic trong tất cả các cơ thể sống. Trong khi các sinh vật nhân thực chỉ có thể thu nhận nitrogen từ một số hợp chất chứa nitrogen nhất định, thì các sinh vật nhân sơ có thể chuyển hoá nitrogen theo nhiều cách khác nhau. Ví dụ, một số vi khuẩn lam và một số vi sinh vật sinh methane (một nhóm vi sinh vật cổ) chuyển hoá nitrogen khí quyển (N_2) thành ammonia (NH_3), một quá trình được gọi là **cố định nitrogen**. Sau đó các tế bào có thể kết hợp các nitrogen được cố định này thành các amino acid và các phân tử hữu cơ khác. Về mặt dinh dưỡng của chúng, các vi khuẩn lam cố định nitrogen là một trong số những cơ thể tự dưỡng khi chúng chỉ cần ánh sáng, CO_2 , N_2 , nước và một vài khoáng chất để sinh trưởng.

Sự cố định nitrogen bởi các sinh vật nhân sơ có một ảnh hưởng lớn tới các cơ thể khác. Ví dụ, các sinh vật nhân sơ cố định nitrogen có thể làm tăng nitrogen dễ hấp thu cho thực vật. Thực vật không thể sử dụng nitrogen khí quyển nhưng có thể sử dụng các hợp chất nitrogen do sinh vật nhân sơ tạo nên từ ammonia. Chương 55 bàn luận về vấn đề này và các vai trò chủ yếu khác của sinh vật nhân sơ trong chu trình nitrogen trong các hệ sinh thái.

Hợp tác chuyển hoá

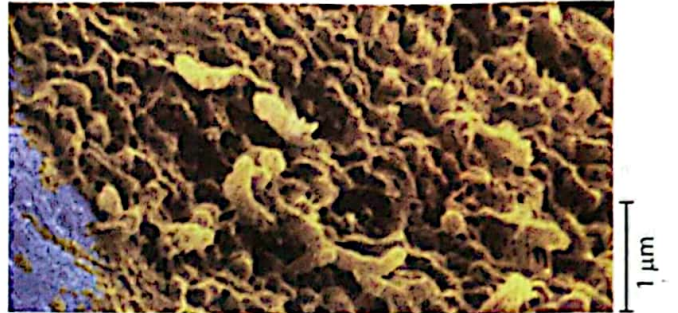
Sự hợp tác giữa các sinh vật nhân sơ cho phép chúng sử dụng các tài nguyên của môi trường mà khi các tế bào riêng lẻ không thể sử dụng được. Trong một vài trường hợp, sự hợp tác này xảy ra giữa các tế bào đặc biệt của một khuẩn lạc. Chẳng hạn, vi khuẩn lam, *Anabaena* có các gene mã hoá cho protein sử dụng trong quang hợp và cố định nitrogen nhưng một tế bào đơn lẻ không thể tiến hành cả hai quá trình này tại cùng một thời điểm. Lý do là quang hợp tạo ra O_2 làm bất hoạt các enzyme cố định nitrogen. Thay vì tồn tại dạng tế bào riêng biệt, *Anabaena* tạo thành các khuẩn lạc dạng sợi (**Hình 27.14**). Hầu hết các tế bào trong một sợi chỉ tiến hành quang hợp, trong khi một số ít các tế bào chuyên hoá được gọi là các **tế bào dị hình** chỉ cố định nitrogen. Mỗi một tế bào dị hình được bao quanh bởi thành tế bào dày, ngăn cản O_2 được sinh ra trong quá trình quang hợp của các tế bào bên cạnh đi vào tế bào này. Các mối liên hệ giữa các tế bào cho phép tế bào dị hình chuyển các phân tử nitrogen được cố định sang các tế bào bên cạnh và nhận lại carbohydrate.

Sự kết hợp trao đổi chất giữa các loài nhân sơ thường xảy ra trên bề mặt của các khuẩn lạc và được biết đến là **màng sinh học** (**Hình 27.15**). Các tế bào trong màng sinh học tiết ra các phân tử tín hiệu để tuyển dụng các tế bào bên cạnh làm cho các khuẩn lạc sinh trưởng. Các tế bào cũng tạo ra các protein gắn các tế bào với nhau và với cơ chất. Các kênh trong màng sinh học cho phép các chất dinh dưỡng đi đến các tế bào bên trong và chất thải được thải ra ngoài. Màng sinh học làm hư hỏng các thiết bị y tế và công nghiệp, nhiễm vào sản phẩm, góp phần vào sự phá huỷ rừng và gây ra nhiều vấn đề sức khỏe nghiêm trọng, gây thiệt hại hàng tỷ đô la mỗi năm.

Trong một ví dụ khác về sự kết hợp giữa các sinh vật nhân sơ, các vi khuẩn sử dụng lưu huỳnh tồn tại cùng với vi sinh vật cổ tiêu thụ methane trong một tập hợp dạng cầu ở nền đại dương. Các vi khuẩn dùng như sử dụng các chất thải của vi sinh vật cổ như các hợp chất hữu cơ và hydrogen. Đến lượt mình, các vi khuẩn tạo ra các hợp



▲ **Hình 27.14** Sự hợp tác trao đổi chất trong một khuẩn lạc sinh vật nhân sơ tập đoàn. Trong sợi vi khuẩn lam *Anabaena*, các tế bào dị hình cố định nitrogen, trong khi các tế bào khác tiến hành quang hợp (LM). *Anabaena* được tìm thấy trong nhiều hồ nước ngọt.



▲ **Hình 27.15** Một màng sinh học. Khối màu vàng trong ảnh SEM này là các màng bám răng, một màng sinh học bao gồm nhiều loài vi khuẩn hình thành trên bề mặt răng.

chất làm tăng khả năng tiêu thụ methane của vi sinh vật cổ. Sự hợp tác này có phân nhánh toàn cầu: Mỗi năm, các vi sinh vật cổ này tiêu thụ khoảng 300 tỷ kilogram methane, một nguồn khí chính góp phần vào hiệu ứng nhà kính (xem Chương 55).

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 27.3

1. Phân biệt bốn phương thức dinh dưỡng chính? Phương thức nào là chỉ có ở sinh vật nhân sơ?
2. Một vi khuẩn chỉ cần amino acid methionine như một nguồn dinh dưỡng hữu cơ và sống trong các hang động không có ánh sáng. Vi khuẩn này sử dụng phương thức dinh dưỡng nào? Giải thích.
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Miêu tả những gì bạn có thể ăn trong một bữa ăn thông thường nếu con người cũng giống như vi khuẩn lam có thể cố định nitrogen.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 27.4

Hệ thống học phân tử làm sáng tỏ phát sinh chủng loại của sinh vật nhân sơ

Cho đến cuối của thế kỷ XX, các nhà phân loại học sinh vật nhân sơ đã dựa trên các đặc điểm hình thái như hình dạng, khả năng di chuyển, phương thức dinh dưỡng và

phản ứng với thuốc nhuộm Gram. Các đặc điểm này vẫn có giá trị trong một vài trường hợp như là định loại nhanh các vi khuẩn gây bệnh phân lập được từ máu của một bệnh nhân. Nhưng khi nghiên cứu phát sinh chủng loại của sinh vật nhân sơ, sự so sánh các đặc điểm này không thể hiện được một lịch sử tiến hoá rõ ràng. Tuy nhiên, việc ứng dụng hệ thống học phân tử để điều tra phát sinh chủng loại của sinh vật nhân sơ đã dẫn đến một số kết luận ấn tượng.

Bài học từ hệ thống học phân tử

Như đã thảo luận ở Chương 26, các nhà vi sinh vật học đã bắt đầu so sánh các trình tự của gene sinh vật nhân sơ vào những năm 1970. Sử dụng tiểu phần RNA ribosome như một dấu hiệu nhận biết các mối quan hệ tiến hoá, Carl Woese và các cộng sự của ông đã kết luận rằng rất nhiều sinh vật nhân sơ đã từng được định loại là vi khuẩn nhưng thực tế lại có mối quan hệ họ hàng gần với sinh vật nhân thực hơn và thuộc vào một siêu giới riêng của chúng: Vi sinh vật cổ. Các nhà vi sinh vật học đã phân tích một lượng dữ liệu di truyền lớn hơn - trong một vài trường hợp là toàn bộ hệ gene và đã kết luận rằng một số nhóm phân loại truyền thống như là vi khuẩn lam là một nhánh đơn phát sinh. Tuy nhiên, các nhóm khác như vi khuẩn Gram âm được phân bố ở vài nhánh khác nhau. **Hình 27.16** thể hiện một giả thuyết về mối quan hệ phát sinh chủng loại của một số đơn vị phân loại lớn trong sinh vật nhân sơ dựa trên hệ thống học phân tử.

Một bài học từ việc nghiên cứu phát sinh chủng loại của các sinh vật nhân sơ là sự đa dạng di truyền của các sinh vật này rất lớn. Khi các nhà nghiên cứu bắt đầu giải trình tự của sinh vật nhân sơ, họ chỉ có thể điều tra những loài có khả năng sinh trưởng trên môi trường nuôi cấy trong phòng thí nghiệm - một phần nhỏ trong số các loài sinh vật nhân sơ. Trong những năm 1980, Norman Pace

của Đại học Colorado đã đi đầu trong việc sử dụng phản ứng khuếch đại gene (PCR; xem Chương 20) để phân tích các gene của sinh vật nhân sơ được thu trực tiếp từ môi trường sống của chúng (như là từ các mẫu đất hoặc nước). Những triển vọng di truyền này ngày nay đã được sử dụng rộng rãi và mỗi năm bổ sung những nhánh mới vào cây phát sinh sự sống. (Một số nhà nghiên cứu cho rằng một vài nhánh nhất định đại diện cho những giới hoàn toàn mới). Trong khi khoảng 6.300 loài sinh vật nhân sơ được đặt tên khoa học, theo một số tính toán, một nắm đất ước tính có thể chứa 10.000 loài sinh vật nhân sơ. Các bạn có thể thấy tại sao nghiên cứu toàn bộ sự đa dạng này đòi hỏi sẽ mất nhiều năm.

Một bài học quan trọng khác từ hệ thống học phân tử là ý nghĩa rõ ràng của sự truyền gene theo chiều ngang trong quá trình tiến hoá của sinh vật nhân sơ. Trải qua hàng triệu năm, các sinh vật nhân sơ đã giành được các gene từ các loài, thậm chí có quan hệ xa và ngày nay chúng vẫn tiếp tục làm việc đó. Kết quả là, những phân đáng kể của hệ gene của nhiều sinh vật nhân sơ là thể khảm các gene du nhập từ các loài khác. Như chúng ta thấy trong Chương 26, sự truyền các gene theo chiều ngang làm lu mờ vị trí gốc của cây sinh giới. Mặc dù vậy, rõ ràng là rất sớm trong lịch sử sự sống, các sinh vật nhân sơ phân nhánh thành hai dòng chính, vi sinh vật cổ và vi khuẩn (xem Hình 27.16).

Vi sinh vật cổ



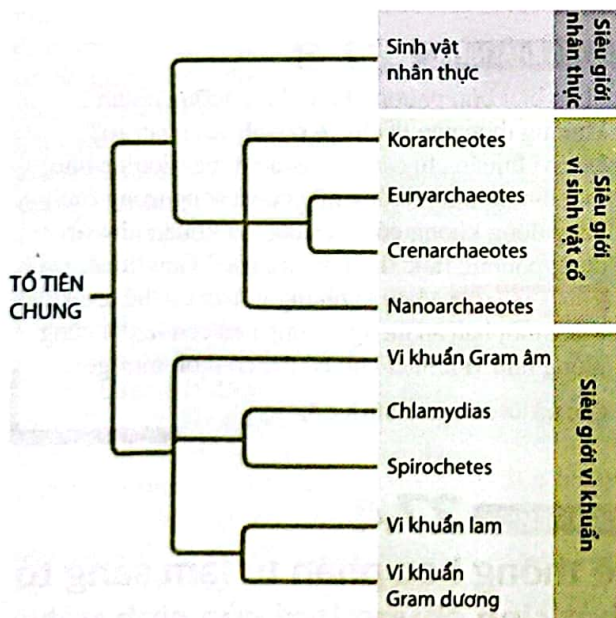
Các vi sinh vật cổ có một vài đặc điểm chung với vi khuẩn và các sinh vật nhân thực khác (**Bảng 27.2**). Tuy nhiên, các vi sinh vật

cổ cũng có rất nhiều đặc điểm riêng, vì chúng ta cho rằng đằng sau một đơn vị phân loại là một con đường tiến hoá tách biệt rất lâu dài.

Những sinh vật nhân sơ đầu tiên được xác định thuộc siêu giới Vi sinh vật cổ sống trong các môi trường cực đoan, nơi mà ít sinh vật khác có thể tồn tại ở đó. Những sinh vật này được gọi là **sinh vật ưa cực**, nghĩa là yêu các điều kiện cực đoan và bao gồm các sinh vật cực ưa muối và cực ưa nhiệt.

Các **sinh vật cực ưa muối** sống trong môi trường có độ mặn cao như Hồ Great Salt, Biển Chết, hồ Owens (xem Hình 27.1). Một vài loài chỉ là chịu muối, trong khi các loài khác lại đòi hỏi một môi trường mặn hơn nước biển vài lần (môi trường có độ mặn 3,5%). Ví dụ, các protein và thành tế bào của *Halobacterium* có các đặc điểm không bình thường có thể tăng cường chức năng trong các môi trường cực kỳ mặn nhưng lại làm cho các sinh vật này không có khả năng tồn tại khi nồng độ muối giảm xuống dưới 9%.

Các **sinh vật cực ưa nhiệt** phát triển mạnh trong các môi trường rất nóng (**Hình 27.17**). Ví dụ, các vi sinh vật cổ thuộc chi *Sulfolobus* sống trong các suối nước nóng giàu lưu huỳnh, nóng tới 90°C. Ở những nhiệt độ cao như vậy, các tế bào của hầu hết các sinh vật chết do DNA của chúng không tồn tại được ở dạng chuỗi kép, và nhiều protein bị biến tính. *Sulfolobus* và các vi sinh vật ưa nhiệt khác tránh được số phận đó do DNA và protein của chúng đã có những đặc điểm thích nghi. Những đặc điểm thích nghi này làm cho chúng ổn định ở điều kiện nhiệt độ cao. Một vi sinh vật cực ưa nhiệt sống gần các lỗ phun nước nóng dưới biển sâu ở Thái Bình Dương,



▲ **Hình 27.16** Một cây phát sinh chủng loại đơn giản hoá của sinh vật nhân sơ. Cây phát sinh chủng loại này được xây dựng dựa trên các dữ liệu phân tử nêu bật mối quan hệ giữa các nhóm sinh vật nhân sơ chính được thảo luận trong chương này. Trong siêu giới sinh vật cổ, sự sắp xếp các korarcheotes và nanoarcheotes vẫn còn chưa sáng tỏ.

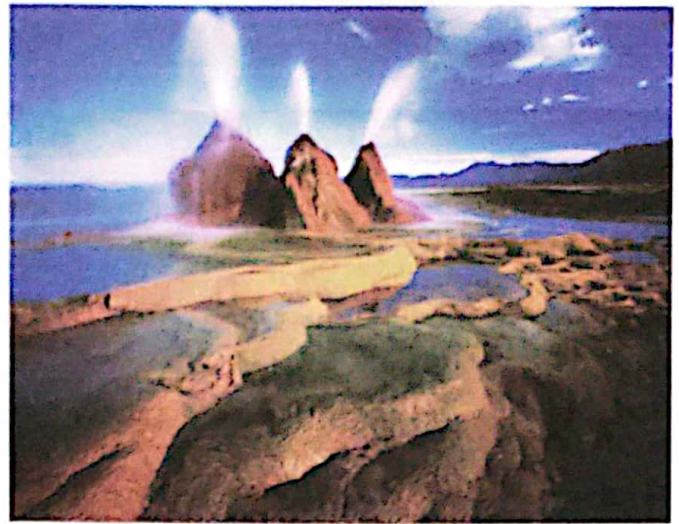
Bảng 27.2 So sánh giữa ba siêu giới của sự sống

ĐẶC ĐIỂM	SIÊU GIỚI		
	Vi khuẩn	Vi sinh vật cổ	Nhân thực
Màng nhân	Không	Không	Có
Màng các bào quan	Không	Không	Có
Peptidoglycan trong thành tế bào	Có	Không	Không
Lipid màng	Hydrocarbon không phân nhánh	Một số hydrocarbon phân nhánh	Hydrocarbon không phân nhánh
RNA polymerase	Một loại	Vài loại	Vài loại
Amino acid khởi đầu cho quá trình tổng hợp protein	Formyl-methionin	Methionin	Methionin
Intron trong gene	Rất hiếm	Có ở một số gene	Có
Đáp ứng với kháng sinh streptomycin và chloramphenicol	Sinh trưởng bị ức chế	Sinh trưởng không bị ức chế	Sinh trưởng không bị ức chế
Protein histone kết hợp với DNA	Không	Có ở một số loài	Có
Nhiễm sắc thể vòng	Có	Có	Không
Sinh trưởng ở nhiệt độ > 100°C	Không	Một số loài	Không

Geogemma barossii, được biết đến một cách không chính thức là chủng 121, do nó có thể nhân đôi tế bào thậm chí ở 121°C. Một vi sinh vật cực ưa nhiệt khác, *Pyrococcus furiosus*, được sử dụng trong công nghệ sinh học như nguồn enzyme DNA polymerase trong kỹ thuật PCR (xem Chương 20).

Các vi sinh vật cổ khác sống trong các môi trường ôn hoà hơn. Một số trong nhóm này bao gồm các vi sinh vật sinh methane, một nhóm vi sinh vật cổ được đặt tên theo cách duy nhất mà chúng hấp thu năng lượng: Chúng sử dụng CO₂ để oxy hoá H₂, giải phóng methane như sản phẩm phế thải. Trong số những vi sinh vật kỵ khí nghiêm ngặt nhất, vi sinh vật sinh methane bị gây độc bởi O₂. Mặc dù một vài vi sinh vật sinh methane sống trong môi trường cực, như là sâu hàng kilomet dưới nước đá ở Greenland, một số khác sống trong các đất ngập nước và các đầm lầy, nơi mà các vi sinh vật khác đã tiêu thụ toàn bộ O₂. Các túi khí được tìm thấy trong những môi trường trên là methane được tạo thành bởi những vi sinh vật cổ này. Các loài vi sinh vật sinh methane khác sống trong môi trường yếm khí trong ruột của trâu, mối, và các động vật ăn cỏ khác, đóng vai trò quan trọng trong dinh dưỡng của các động vật này. Các vi sinh vật sinh methane cũng có ứng dụng quan trọng như các sinh vật phân huỷ thuận lợi trong xử lý nước thải.

Nhiều vi sinh vật cực chịu mặn và tất cả các vi sinh vật sinh methane đã được biết là vi sinh vật cổ trong nhánh Euryarchaeota (theo tiếng Hy Lạp eury là rộng,



▲ Hình 27.17 Các vi sinh vật cực ưa nhiệt. Khuẩn lạc màu vàng và da cam của sinh vật nhân sơ ưa nhiệt sinh trưởng trong suối nước nóng ở Nevada.

? Những enzyme của các sinh vật ưa nhiệt này khác như thế nào so với các enzyme trong các cơ thể khác?

chỉ phổ rộng các nơi ở của các sinh vật nhân sơ này). Các vi sinh vật cổ euryarchaeotes cũng bao gồm một số sinh vật ưa nhiệt, mặc dù hầu hết các loài ưa nhiệt thuộc vào nhóm thứ 2, Crenarchaeota (*Cren* có nghĩa là suối, như suối nước nóng). Gần đây, các kết quả thăm dò về di truyền học đã chỉ rõ, nhiều loài thuộc vi sinh vật cổ euryarchaeotes và crenarchaeotes không phải là các vi sinh vật ưa các điều kiện cực trị. Những vi sinh vật cổ này tồn tại ở những nơi từ đất trang trại cho tới lảng cận của hồ đến nước bề mặt đại dương.

Những phát hiện mới tiếp tục cập nhật bức tranh về phát sinh chủng loại của vi sinh vật cổ. Năm 1996, khi thu mẫu ở suối nước nóng ở Vườn Quốc gia Yellowstone các nhà nghiên cứu đã phát hiện các vi sinh vật cổ có vẻ không thuộc về hai nhóm Euryarchaeota và Crenarchaeota. Họ đã xếp các vi sinh vật cổ này vào một nhóm mới, Korarchaeota (theo tiếng Hy Lạp, *koron* nghĩa là người đàn ông trẻ). Năm 2002, trong khi nghiên cứu các dòng nước nóng chảy dọc bờ biển Iceland các nhà khoa học đã phát hiện được các tế bào vi sinh vật cổ với đường kính chỉ 0,4 µm dính vào một crenarchaeote lớn hơn nhiều. Hệ gene của vi sinh vật cổ nhỏ này là một trong những hệ gene nhỏ bé nhất trong tất cả các sinh vật được biết chỉ chứa khoảng 500.000 cặp base. Phân tích di truyền chỉ ra rằng sinh vật nhân sơ này thuộc vào nhóm thứ 4 của vi sinh vật cổ, được gọi là Nanoarchaeota (tiếng Hy Lạp *nanos* là nhỏ xíu). Chưa đầy một năm sau khi nhóm này được đặt tên, 3 trình tự DNA khác từ các loài thuộc Nanoarchaeote được phân lập: một từ suối nước nóng trong Vườn Quốc gia Yellowstone, một từ suối nước nóng ở Siberia, và một từ dòng nước nóng ở Thái Bình Dương. Do triển vọng vẫn còn tiếp tục, dường như là cây trong Hình 27.16 sẽ còn có nhiều thay đổi.

Vi khuẩn



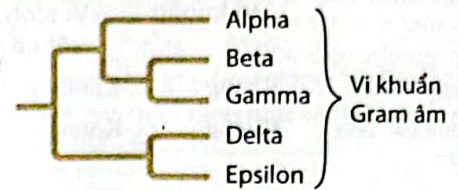
Giới nhân thực
Giới vi sinh vật cổ
Giới vi khuẩn

Xem xét **Hình 27.18** trong hai trang tiếp theo để có một cái nhìn rõ hơn về một số nhóm vi khuẩn chính. Vi khuẩn bao gồm chủ yếu các sinh vật nhân sơ mà con người để ý tới, từ những loài

Khảo sát Các nhóm vi khuẩn chính

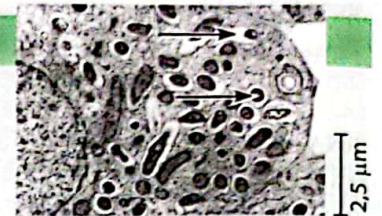
VI KHUẨN GRAM ÂM (PROTEOBACTERIA)

Nhóm lớn và đa dạng của các vi khuẩn Gram âm này bao gồm các cơ thể quang tự dưỡng, hoá tự dưỡng và dị dưỡng. Một số vi khuẩn Gram âm là kỵ khí, trong khi các vi khuẩn khác là hiếu khí. Các nhà hệ thống học phân tử hiện nay đã nhận biết được 5 phân nhóm của vi khuẩn Gram âm; cây phát sinh chủng loại ở bên phải thể hiện mối quan hệ của chúng dựa trên dữ liệu phân tử.



Phân nhóm: Alpha Proteobacteria

Rất nhiều loài vi khuẩn trong phân nhóm này liên kết chặt chẽ với các sinh vật chủ nhân thực. Ví dụ, các loài *Rhizobium* sống trong nốt sần rễ cây họ Đậu, ở đó các vi khuẩn này chuyển hoá N_2 khí quyển vào các hợp chất mà thực vật chủ có thể sử dụng để tạo nên protein. Các loài trong chi *Agrobacterium* tạo ra các khối u ở thực vật; các nhà kỹ thuật di truyền sử dụng những vi khuẩn này để mang các DNA lạ vào trong hệ gene của các cây nông nghiệp (xem Hình 20.25). Như đã giải thích ở Chương 25, các nhà khoa học giả thiết rằng các ty thể đã tiến hoá từ proteobacteria dạng alpha qua con đường nội sinh.



Rhizobium (mũi tên) bên trong tế bào rễ cây họ Đậu (TEM)

Phân nhóm: Beta Proteobacteria

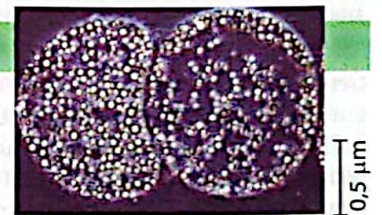
Phân nhóm đa dạng về mặt dinh dưỡng này bao gồm *Nitrosomonas*, một chi vi khuẩn đất có vai trò quan trọng trong chu trình nitrogen bằng cách oxy hoá amonium (NH_4^+), tạo thành nitrite (NO_2^-) như một sản phẩm phế thải.



Nitrosomonas (TEM màu)

Phân nhóm: Gamma Proteobacteria

Các thành viên tự dưỡng của phân nhóm này bao gồm các vi khuẩn lưu huỳnh như *Thiomargarita namibiensis*. Vi khuẩn này lấy năng lượng bằng cách oxy hoá H_2S , tạo thành lưu huỳnh như sản phẩm phế thải (các hình cầu nhỏ trong hình ở bên phải). Một số vi khuẩn Gram âm dạng gamma gây bệnh; như *Legionella* gây bệnh viêm phổi, *Salmonella* gây ngộ độc thức ăn, và *Vibrio cholerae* gây bệnh tả. *Escherichia coli*, một cư dân trong đường ruột của người và các thú khác, bình thường không gây bệnh.



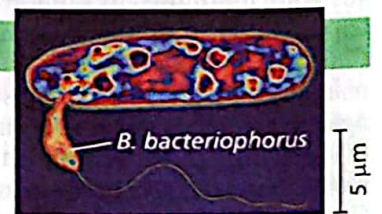
Thiomargarita namibiensis chứa chất thải lưu huỳnh (LM)

Phân nhóm: Delta Proteobacteria

Phân nhóm này bao gồm các vi khuẩn tiết chất nhầy myxobacteria (bên trái). Khi đất khô hoặc thức ăn khan hiếm, các tế bào tụ hợp lại thành một thể quả. Thể quả này giải phóng ra các bào tử nhầy có sức chống chịu. Các tế bào này tạo thành các khuẩn lạc mới trong các môi trường thích hợp. *Bdellovibrios* (bên phải) là các vi khuẩn Gram âm dạng delta bám vào các vi khuẩn khác, chuyển động với tốc độ $100 \mu m/giây$ (ngang bằng với một người chạy $600 km/giờ$) và khoan vào trong con mồi của chúng bằng cách quay tròn 100 vòng/giây.



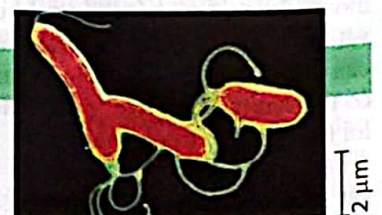
Thể quả của *Chondromyces crocatus*, một vi khuẩn nhầy (SEM)



Bdellovibrio bacteriophorus tấn công một vi khuẩn lớn hơn (TEM màu)

Phân nhóm: Epsilon Proteobacteria

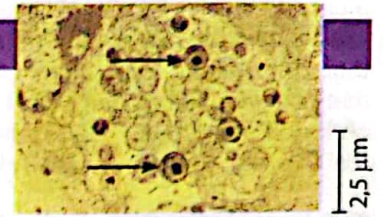
Hầu hết các loài trong phân nhóm này là gây bệnh cho người và các động vật khác. Vi khuẩn Gram âm dạng epsilon bao gồm *Campylobacter* gây bệnh ngộ độc máu và nhiễm trùng ruột non, và *Helicobacter pylori* gây bệnh loét dạ dày.



Helicobacter pylori (TEM màu)

CHLAMYDIAS

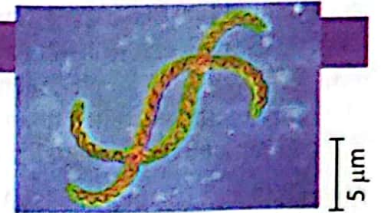
Những sinh vật ký sinh này chỉ có thể tồn tại trong tế bào động vật, phụ thuộc vào chủ của chúng về nguồn tài nguyên cơ bản như ATP. Thành tế bào vi khuẩn Gram âm chlamydia là không bình thường ở chỗ chúng không có peptidoglycan. Loài *Chlamydia trachomatis* là tác nhân gây mù phổ biến nhất trên thế giới và cũng là tác nhân gây bệnh viêm niệu đạo, bệnh truyền nhiễm theo đường sinh dục phổ biến nhất ở Mỹ.



Chlamydia (mũi tên) trong một tế bào động vật (TEM màu)

XOẮN KHUẨN (SPIROCHETES)

Các cơ thể dị dưỡng hình xoắn này di chuyển theo hình xoắn ốc trong môi trường sống bằng cách quay những sợi giống như roi ở bên trong tế bào. Nhiều spirochetes sống tự do, nhưng một số loài khác là những kẻ ký sinh gây bệnh nổi tiếng: *Treponema pallidum* gây bệnh giang mai, và *Borrelia burgdorferi* gây bệnh Lyme (xem Hình 27.21).



Leptospira, một loại spirochete (TEM màu)

VI KHUẨN LAM (CYANOBACTERIA)

Những cơ thể tự dưỡng này là những sinh vật nhân sơ duy nhất có thể quang hợp giải phóng oxygen giống thực vật. (Thực tế là, lục lạp có thể đã được tiến hoá từ một vi khuẩn lam nội cộng sinh; xem Chương 25.) Cả vi khuẩn lam dạng đơn độc và vi khuẩn lam sống tập đoàn đều rất phổ biến ở bất kỳ đâu có nước, cung cấp một lượng thức ăn khổng lồ cho các hệ sinh thái nước ngọt và hệ sinh thái biển. Một số tập đoàn dạng sợi có các tế bào chuyên hoá để cố định nitrogen, quá trình kết hợp N_2 khí quyển vào trong các hợp chất hữu cơ có thể được sử dụng trong sự tổng hợp amino acid và các phân tử hữu cơ khác (xem Hình 27.14).



Hai loài của *Oscillatoria*, vi khuẩn lam dạng sợi (LM)

VI KHUẨN GRAM - DƯƠNG

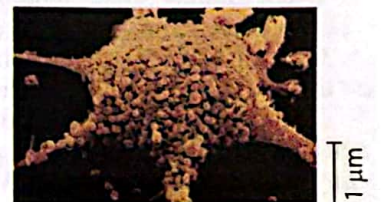
Các vi khuẩn Gram dương là đối thủ với các vi khuẩn Gram âm về đa dạng. Các loài trong phân nhóm xạ khuẩn (actinomycetes) (theo tiếng Hy Lạp, *mykes* là nấm, vì thế những vi khuẩn này đã một lần được xác định nhầm), tạo thành các khuẩn lạc chứa các chuỗi tế bào phân nhánh. Hai loài xạ khuẩn gây bệnh lao và phong. Tuy nhiên, đa số các xạ khuẩn là các loài sống tự do chúng phân huỷ hợp chất hữu cơ trong đất; các chất tiết của chúng một phần tạo nên mùi của đất giàu dinh dưỡng. Các loài ở đất trong chi *Streptomyces* (ảnh trên) được các công ty dược phẩm nuôi cấy làm nguồn sản xuất nhiều loại kháng sinh, bao gồm streptomycin.

Ngoài các xạ khuẩn dạng tập đoàn, các vi khuẩn Gram dương bao gồm nhiều loài đơn độc như *Bacillus anthracis* (xem Hình 27.9), loài này gây bệnh than, và *Clostridium botulinum* gây ngộ độc thịt. Nhiều loài như *Staphylococcus* và *Streptococcus*, cũng là các vi khuẩn Gram dương.

Mycoplasmas (ảnh dưới) là những vi khuẩn duy nhất được biết tới là không có thành tế bào. Chúng cũng là nhỏ nhất trong số tất cả các tế bào được biết đến với đường kính nhỏ tới 0,1 μm, chỉ lớn hơn ribosome khoảng 5 lần. Mycoplasmas có hệ gene nhỏ đáng kể - ví dụ, *Mycoplasma genitalium*, chỉ có 517 gene. Nhiều mycoplasma là các vi khuẩn sống tự do trong đất, nhưng một số khác gây bệnh.



Streptomyces, nguồn của nhiều loại kháng sinh (TEM màu)



Hàng trăm mycoplasma phủ lên một nguyên bào sợi của người (SEM màu)

gây bệnh viêm họng và bệnh lao tới những loài có lợi được sử dụng để sản xuất phô mai hoặc sữa chua. Mỗi phương thức chuyển hoá chất và dinh dưỡng chính đều có ở các vi khuẩn, và thậm chí một nhóm phân loại nhỏ các vi khuẩn có thể bao gồm các loài biểu hiện nhiều phương thức dinh dưỡng khác nhau. Như chúng ta sẽ thấy, khả năng chuyển hoá đa dạng của các vi khuẩn và vi sinh vật cổ khiến những sinh vật nhỏ bé này có tác động rất lớn lên Trái Đất và sự sống trên Trái Đất.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 27.4

1. Hãy giải thích hệ thống học phân tử đã góp phần như thế nào cho sự hiểu biết của chúng ta về phát sinh chủng loại của sinh vật nhân sơ?
2. Những kết quả di truyền đóng góp như thế nào cho sự hiểu biết của chúng ta về phát sinh chủng loại và đa dạng của sinh vật nhân sơ?
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Sự phát hiện ra các loài vi khuẩn sinh methane có liên quan đến sự tiến hoá của con đường chuyển hoá nói lên điều gì?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 27.5

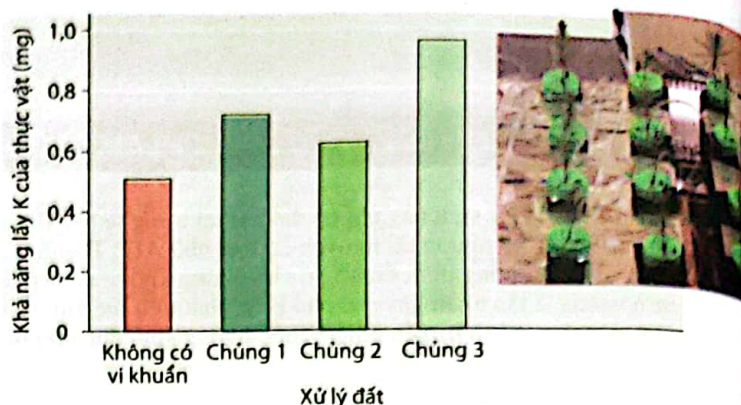
Các sinh vật nhân sơ đóng vai trò quyết định trong sinh quyển

Nếu con người biến mất khỏi Trái Đất vào ngày mai, cuộc sống trên Trái Đất có thể sẽ thay đổi với nhiều loài, nhưng ít loài có thể sẽ bị tuyệt chủng. Trái lại, các sinh vật nhân sơ rất quan trọng đối với sinh quyển và nếu chúng mất đi, khả năng tồn tại của nhiều loài sẽ rất nhỏ.

Tái sử dụng các chất hoá học

Các nguyên tử tạo thành các phân tử hữu cơ trong tất cả vật chất sống đã từng là các vật chất vô cơ trong đất, không khí và nước. Sớm hay muộn, những nguyên tử này sẽ trở lại nơi đó. Các hệ sinh thái phụ thuộc vào sự quay vòng liên tục của các nguyên tố hoá học giữa các thành phần sống và không sống của môi trường, và các sinh vật nhân sơ đóng một vai trò chính trong quá trình này. Ví dụ, các sinh vật nhân sơ hoá dị dưỡng có chức năng như các **sinh vật phân huỷ**, phân giải các xác chết, xác thực vật và các sản phẩm phế thải, và do vậy tạo nên nguồn carbon, nitrogen và các nguyên tố khác cho các sinh vật. Không có những hoạt động của sinh vật nhân sơ và các sinh vật phân huỷ khác như nấm, tất cả sự sống sẽ dừng lại. (Xem Chương 55 để có những bàn luận chi tiết về các chu trình hoá học).

Các sinh vật nhân sơ cũng chuyển hoá các hợp chất vô cơ thành dạng có thể hấp thụ được bởi các sinh vật khác. Ví dụ, các sinh vật nhân sơ tự dưỡng sử dụng CO_2 để tạo nên các hợp chất hữu cơ, các phân tử này sau đó được chuyển qua các chuỗi thức ăn. Vi khuẩn lam tạo ra O_2 khí quyển, và một loạt các sinh vật nhân sơ cố định N_2 khí quyển thành dạng mà các sinh vật khác có thể sử dụng để tạo khung của các phân tử protein và acid nucleic. Trong một số điều kiện, sinh vật nhân sơ có thể làm tăng giá trị dinh dưỡng mà thực vật đòi hỏi cho sinh trưởng như là nitrogen, phosphorus và potassium (**Hình 27.19**). Các



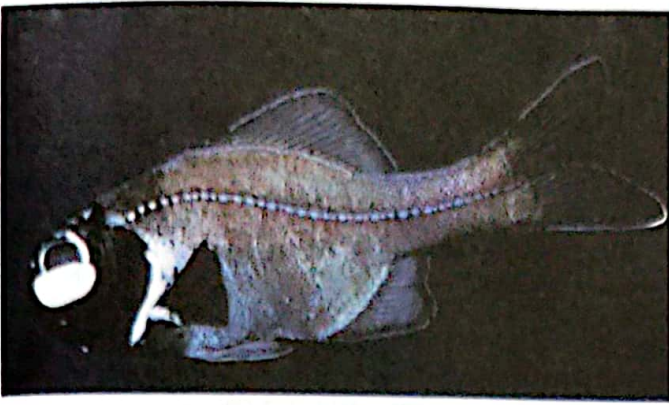
▲ Hình 27.19 Tác động của vi khuẩn lên giá trị dinh dưỡng của đất. Các hạt thông mọc trên đất đã được bổ sung một trong 3 chủng vi khuẩn *Burkholderia glathei* hấp thụ nhiều kali hơn các hạt mọc trên đất không có vi khuẩn nào. Các kết quả khác (không đưa ra) đã chỉ ra rằng chủng số 3 đã làm tăng lượng K được giải phóng từ các tinh thể khoáng vào trong đất.

ĐIỀU GÌ NẾU? Hãy ước tính lượng K hấp thụ trung bình ở các hạt trồng trong đất có vi khuẩn. Bạn kỳ vọng lượng trung bình này sẽ là bao nhiêu nếu các vi khuẩn không có ảnh hưởng đến nguồn dinh dưỡng?

sinh vật nhân sơ cũng có thể làm giảm nguồn dinh dưỡng quan trọng của thực vật; điều này xảy ra khi sinh vật nhân sơ 'huy động' các chất dinh dưỡng để tổng hợp các phân tử trong các tế bào của chúng. Do đó, các sinh vật nhân sơ có thể có tác động phức tạp đến nồng độ dinh dưỡng của đất. Trong môi trường biển, một nghiên cứu năm 2005 đã thấy một vi sinh vật cổ trong nhóm Crenarchaeota có thể thực hiện quá trình nitrit hoá, một bước quan trọng trong chu trình nitrogen (xem Hình 55.14). Các vi sinh vật cổ thuộc Crenarchaeota thống trị đại dương bởi số lượng, với một ước tính khoảng 10^{28} tế bào. Sự phong phú tuyệt đối của các sinh vật này gợi ý rằng chúng có thể có một tác động rộng lớn tới chu trình nitrogen toàn cầu; các nhà khoa học đang tìm hiểu vấn đề này.

Các mối quan hệ sinh thái

Các sinh vật nhân sơ đóng một vai trò trung tâm trong nhiều tác động qua lại về mặt sinh thái. Xét mỗi **quan hệ cộng sinh**, một mối quan hệ sinh thái trong đó hai loài sống trong sự tiếp xúc gần gũi với nhau. Các sinh vật nhân sơ là nhỏ bé, và chúng thường tạo các tập hợp cộng sinh với các cơ thể lớn hơn nhiều. Thông thường, cơ thể lớn trong mối quan hệ cộng sinh được biết đến như là **thể chủ**, và cơ thể nhỏ hơn được biết tới là **thể cộng sinh**. Có rất nhiều trường hợp trong đó một sinh vật nhân sơ và **thể chủ** của nó tham gia vào **mối quan hệ hỗ sinh**, một sự tương tác sinh thái giữa hai loài trong đó cả hai đều có lợi (**Hình 27.20**). Trong các trường hợp khác, sự tác động qua lại tạo thành dạng **quan hệ hội sinh**, một mối quan hệ sinh thái trong đó một loài có lợi trong khi loài kia không bị hại hoặc lợi. Ví dụ, hơn 150 loài vi khuẩn sống trên bề mặt cơ thể bạn, phủ lên nhiều phần da của bạn với gần 10 triệu tế bào trên một centimet vuông. Một vài trong số những loài này là hội sinh: Bạn cung cấp cho chúng thức ăn như dầu được thải ra từ các lỗ trên cơ thể, và nơi ở, trong khi chúng không gây hại hoặc làm lợi cho bạn. Cuối cùng, một số sinh vật nhân sơ tồn tại trong **mối quan hệ ký sinh**, một mối quan hệ sinh thái trong đó một thể ký sinh ăn các phần tế bào, các mô hoặc dịch



▲ **Hình 27.20** Hồ sinh: “đầu sáng vi khuẩn”. Thể hình ovan phát sáng dưới mắt của cá phát sáng (*Photoblepharon palpebratus*) là một cơ quan mang các vi khuẩn phát quang sinh học. Cá sử dụng ánh sáng để thu hút con mồi và ra tín hiệu cho bạn tình. Vi khuẩn nhận được dinh dưỡng từ cá.

của thể chủ; các sinh vật ký sinh có hại nhưng thường không giết chết vật chủ của chúng, ít nhất là không ngay lập tức (không giống như sinh vật ăn thịt). Các sinh vật ký sinh gây bệnh được biết đến như những **sinh vật gây bệnh**, nhiều trong số chúng là sinh vật nhân sơ. (Chúng ta sẽ bàn luận chi tiết hơn về quan hệ hồ sinh, hội sinh và ký sinh ở Chương 45.)

Nhiều sinh vật nhân thực-bao gồm cả bạn-phụ thuộc vào các sinh vật nhân sơ hồ sinh. Đường ruột của con người là nhà của khoảng 500 đến 1.000 loài vi khuẩn; Số tế bào của chúng nhiều hơn tất cả các tế bào trong cơ thể người tới 10 lần. Các loài khác nhau sống trong các phần khác nhau của đường ruột, và chúng khác nhau về khả năng sử dụng các thức ăn khác nhau. Nhiều trong số các loài này là sinh vật hồ sinh, tiêu hoá thức ăn mà đường ruột của chúng ta không phân giải được. Năm 2003, các nhà khoa học ở đại học Washington ở St. Louis đã công bố hệ gene hoàn chỉnh đầu tiên của một trong số những sinh vật hồ sinh đường ruột này, *Bacteroides thetaiotaomicron*. Hệ gene bao gồm một dãy lớn các gene liên quan đến sinh tổng hợp carbohydrate, vitamin và các chất dinh dưỡng cần thiết khác của con người. Các tín hiệu từ vi khuẩn này kích hoạt các gene của con người tạo ra mạng lưới mạch máu ruột cần thiết để hấp thụ các phân tử dinh dưỡng. Các tín hiệu khác cảm ứng tế bào người sản xuất ra các hợp chất kháng vi sinh vật nhưng không nhạy cảm với *B. thetaiotaomicron*. Hoạt động này có thể làm giảm kích thước của các quần thể khác, loài cạnh tranh, do đó có lợi cho cả *B. thetaiotaomicron* và người chủ.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 27.5

1. Giải thích như thế nào, mặc dù nhỏ bé, các sinh vật nhân sơ có thể được xem là khổng lồ trong tác động chung lên Trái Đất và sự sống của trên đó.
2. Giải thích mối quan hệ giữa con người và *B. thetaiotaomicron* là một ví dụ của hồ sinh như thế nào.
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Nếu bạn đột nhiên và bất ngờ thay đổi chế độ ăn, điều đó sẽ có thể ảnh hưởng như thế nào tới đa dạng của các loài sinh vật nhân sơ sống trong đường ruột của bạn?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM

27.6

Các sinh vật nhân sơ có cả tác động có lợi và có hại lên con người

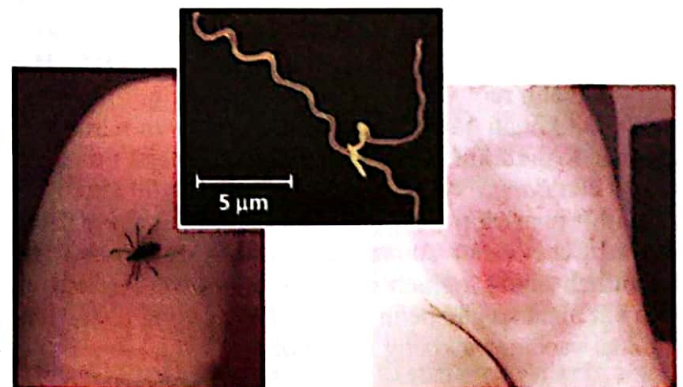
Mặc dù những sinh vật nhân sơ được biết rõ nhất có xu hướng là các vi khuẩn gây bệnh ở người, nhưng những sinh vật gây bệnh này chỉ đại diện cho một phần nhỏ các loài vi sinh vật nhân sơ. Nhiều sinh vật nhân sơ khác có tác động tích cực với con người, và một số đóng vai trò chủ yếu trong nông nghiệp và công nghiệp.

Vi khuẩn gây bệnh

Tất cả các sinh vật nhân sơ gây bệnh được biết đến cho đến nay, đều là vi khuẩn, và chúng xứng đáng với sự nổi tiếng xấu của chúng. Vi khuẩn gây ra khoảng một nửa trong tất cả các bệnh ở người. Khoảng 2 triệu người chết mỗi năm do bệnh viêm phổi gây ra bởi *Mycobacterium tuberculosis*. Và 2 triệu người khác chết mỗi năm do bệnh tiêu chảy gây ra bởi nhiều loại vi khuẩn.

Một số bệnh vi khuẩn được truyền bởi các loài khác, như bọ chét hoặc ve. Ở Mỹ, bệnh truyền nhiễm bởi côn trùng phổ biến nhất là bệnh Lyme, bệnh này gặp với tần suất khoảng 15.000 đến 20.000 người mỗi năm (**Hình 27.21**). Được gây ra bởi một vi khuẩn bám trên các con ve sống trên hươu, nai hoặc chuột đồng, bệnh Lyme có thể tạo ra viêm khớp suy nhược, bệnh tim, và rối loạn thần kinh nếu không được chữa trị.

Các sinh vật nhân sơ gây bệnh thường gây bệnh bằng cách tạo ra các chất độc là ngoại độc tố hay nội độc tố. Ngoại độc tố là các protein được tiết ra bởi một vài vi khuẩn và các cơ thể khác. Bệnh tả, một bệnh tiêu chảy nguy hiểm được gây ra do ngoại độc tố được tiết ra bởi *Vibrio cholerae*. Ngoại độc tố kích thích các tế bào ruột giải phóng ion chloride vào trong ruột, và nước đi theo bằng cách thẩm thấu. Trong một ví dụ khác, bệnh gây chết tiềm tàng, bệnh ngộ độc thịt (botulism) được gây ra bởi độc tố thần kinh, một ngoại độc tố được tiết ra bởi vi khuẩn Gram âm *Clostridium botulinum*, do chúng lên men nhiều loại thức ăn, bao gồm cả thịt, hải sản và rau đóng hộp không đúng quy cách. Giống như các ngoại độc



▲ **Hình 27.21** Bệnh Lyme. Các con ve thuộc chi *Ixodes* phát tán bệnh bằng cách truyền những xoắn khuẩn *Borrelia burgdorferi* (SEM màu). Một vết phát ban có thể phát triển tại vị trí ve cắn; vết phát ban có thể rộng, hình tròn (như trên hình) hoặc không rõ ràng.

tổ khác, độc tố botulinum có thể gây ra bệnh thậm chí khi không có vi khuẩn tạo ra chúng trong thức ăn. Trong một trường hợp như thế, 8 người bị nhiễm độc sau khi ăn cá muối không chứa bất kỳ một vi khuẩn *C. botulinum* nào, nhưng chứa độc tố thần kinh. Mặc dù vi khuẩn này không tồn tại nữa, ở một số khâu trong quá trình chế biến cá, vi khuẩn đã có khả năng sinh trưởng và tiết ra độc tố.

Các nội độc tố là các thành phần lipopolysaccharide của lớp màng ngoài của vi khuẩn Gram âm. Trái với các ngoại độc tố, các nội độc tố chỉ được giải phóng khi vi khuẩn chết và thành tế bào của chúng bị vỡ. Các ví dụ về vi khuẩn sinh nội độc tố bao gồm các loài trong chi *Salmonella*, bình thường chúng không có ở các động vật khoẻ mạnh. *Salmonella typhi* gây sốt thương hàn, và một vài loài *Salmonella* khác, một số trong chúng thường được tìm thấy ở gia cầm, gây nhiễm độc thức ăn.

Từ thế kỷ XIX, hệ thống vệ sinh được cải thiện trong thế giới công nghiệp hoá đã làm giảm đáng kể sự đe dọa của các khuẩn gây bệnh. Các kháng sinh đã cứu rất nhiều người và giảm nguy cơ mắc bệnh. Tuy nhiên, sự kháng kháng sinh hiện nay đang tiến hoá ở nhiều chủng vi khuẩn. Như bạn đã đọc trước đây, sự sinh sản nhanh của vi khuẩn cho phép các gene có khả năng đề kháng nhân lên nhanh trong các quần thể vi khuẩn như là kết quả của chọn lọc tự nhiên, và các gene này có thể phát tán sang các loài khác bằng cách truyền gene theo chiều ngang.

Chuyển gene theo chiều ngang cũng có thể phát tán các gene có tính độc, biến vi khuẩn bình thường không độc thành vi khuẩn gây bệnh nguy hiểm. Lấy *E. coli* làm ví dụ, là sinh vật cộng sinh không có hại trong đường ruột của con người, nhưng những chủng gây bệnh gây ra bệnh tiêu chảy ra máu đã xuất hiện. Một trong những chủng nguy hiểm nhất được gọi là O157:H7, là mối đe dọa toàn cầu; chỉ tính ở Mỹ đã có 75.000 trường hợp nhiễm O157:H7 mỗi năm, thường là từ các sản phẩm hoặc thịt bò bị nhiễm. Trong năm 2001, các nhà khoa học đã giải trình tự hệ gene của O157:H7 và so sánh với hệ gene của chủng lành K-12. Họ đã phát hiện ra rằng 1387 trong số 5416 gene của O157:H7 không có phần tương ứng ở K-12. Nhiều trong số 1387 gene này được tìm thấy ở các vùng nhiễm sắc thể chứa trình tự DNA có mối liên quan với DNA của thực khuẩn thể. Điều này gợi ý rằng ít nhất một vài trong số 1387 gene đã kết hợp vào trong hệ gene của O157:H7 thông qua chuyển gene theo chiều ngang nhờ trung gian thực khuẩn thể (xem Hình 27.11). Một số gene chỉ được tìm thấy trong O157:H7 mang tính độc, bao gồm các gene mã hoá các sợi dính cho phép O157:H7 gắn vào thành ruột và lấy các chất dinh dưỡng.

Các vi khuẩn gây bệnh tạo ra một nguy cơ tiềm tàng như các loại vũ khí của chủ nghĩa khủng bố. Ví dụ, nội bào tử của *Bacillus anthracis* được gửi qua thư khiến 18 người hít phải và phát triển thành bệnh than trong đó 5 người bị chết (xem Chương 26). Những sự kiện này đã kích thích những nghiên cứu tăng cường về các loài vi sinh vật nhân sơ gây bệnh trong niềm hy vọng phát triển các loại vaccine và kháng sinh mới.

Sinh vật nhân sơ trong nghiên cứu và trong công nghệ

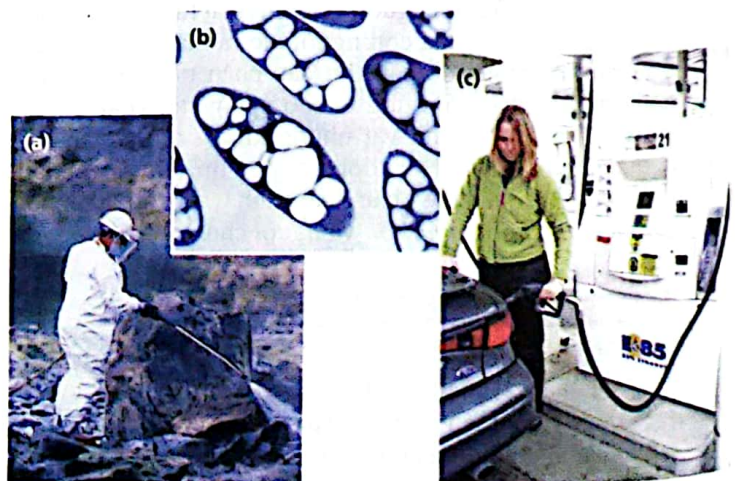
Trên phương diện tích cực, chúng ta gặt hái nhiều lợi ích từ khả năng chuyển hoá của cả vi khuẩn và vi sinh vật cổ. Ví dụ, từ lâu con người đã sử dụng vi khuẩn để

chuyển hoá sữa thành phomat và sữa chua. Trong những năm gần đây, những hiểu biết nhiều hơn của chúng ta về sinh vật nhân sơ đã dẫn đến sự bùng nổ của các ứng dụng mới trong công nghệ sinh học; hai ví dụ là việc sử dụng *E. coli* trong tách dòng gene và vi khuẩn *Agrobacterium tumefaciens* trong việc tạo ra các thực vật chuyển gene như gạo vàng (xem Chương 20).

Các sinh vật nhân sơ là các tác nhân chủ yếu trong **cải tạo sinh học**, sự sử dụng các sinh vật để loại bỏ các chất ô nhiễm từ đất, không khí, hoặc nước. Ví dụ, các vi khuẩn kỵ khí và vi sinh vật cổ phân huỷ các hợp chất hữu cơ trong nước thải, chuyển hoá thành vật chất có thể chôn được hoặc làm phân bón sau khi khử trùng bằng hoá học. Những ứng dụng về cải tạo sinh học bao gồm làm sạch dầu tràn (**Hình 27.22a**) và kết tủa các vật chất phóng xạ (như uranium) khỏi nước ngầm.

Vi khuẩn có thể sớm trở nên nổi bật trong một ngành công nghiệp lớn: plastic. Trên toàn cầu, mỗi năm có khoảng 350 tỷ pounds plastic được sản xuất từ dầu mỏ và được sử dụng để làm đồ chơi, thùng chứa, chai đựng nước giải khát, và rất nhiều thứ khác. Những sản phẩm này phân huỷ chậm chạp, tạo ra những vấn đề về môi trường. Ngày nay, vi khuẩn có thể được sử dụng để tạo ra các plastic tự nhiên (**Hình 27.22b**). Ví dụ, một số vi khuẩn tổng hợp một dạng polyester được biết tới là PHA (polyhydroxyalkanoate), và chúng sử dụng để tích trữ năng lượng hoá học. Khi các vi khuẩn này được nuôi bằng đường chế biến từ ngô, PHA do chúng sản xuất có thể được chiết, tạo thành dạng hạt, và được sử dụng để tạo ra các loại plastic bền và có thể phân huỷ sinh học được.

Nhờ kỹ thuật di truyền, con người ngày nay có thể biến đổi vi khuẩn để sản xuất vitamin, kháng sinh, hormone và các sản phẩm khác (xem Chương 20). Các nhà nghiên cứu đang tìm kiếm làm giảm sự sử dụng nhiên liệu hoá thạch bằng các vi khuẩn biến đổi gene, chúng có thể tạo ra cồn từ các dạng sinh khối khác nhau bao gồm phế thải nông nghiệp, loài cây mềm - loài cây gỗ mọc nhanh như cây liễu, và ngô (**Hình 27.22c**). Một ý tưởng cấp



▲ **Hình 27.22** Một vài ứng dụng của sinh vật nhân sơ.

(a) Phun phân bón lên một vùng đất nhiễm dầu kích thích sự sinh trưởng của các vi khuẩn tại chỗ có thể chuyển hoá dầu, làm tăng quá trình phân giải tự nhiên tới 5 lần. (b) Những vi khuẩn tổng hợp và dự trữ PHA. PHA có thể được tách và dùng để làm các sản phẩm plastic có thể phân huỷ sinh học. (c) Nghiên cứu hiện nay nhằm phát triển các vi khuẩn sản xuất cồn (E-85) làm nhiên liệu rất hiệu quả từ các sản phẩm thực vật tái tạo được.

tiến về các vi khuẩn bị biến đổi đến từ Craig Venter, viện trưởng Viện nghiên cứu di truyền (The Institute of Genetic Research - TIGR). Venter và các đồng nghiệp của ông đã cố gắng tạo một "nhiễm sắc thể tổng hợp" cho vi khuẩn – thực tế là tạo ra loài mới từ đầu. Họ hy vọng sẽ thiết kế các vi khuẩn có thể hoàn thành những nhiệm vụ đặc biệt như là tạo ra lượng lớn khí hydrogen để giảm sự phụ thuộc vào các nhiên liệu hoá thạch. Tuy nhiên, một số nhà khoa học đã thắc mắc liệu phương pháp này có những tác động có hại ngoài dự tính.

Sự hữu dụng của các sinh vật nhân sơ chủ yếu xuất phát từ sự đa dạng về dinh dưỡng và chuyển hoá của chúng. Tất cả sự linh hoạt trong chuyển hoá đã tiến hoá trước khi xuất hiện các cấu trúc mới đánh dấu sự tiến hoá của sinh vật nhân thực mà chúng ta dành phần còn lại của phần này cho những cấu trúc đó.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM

27.6

1. Hãy nêu ít nhất hai cách mà các sinh vật nhân sơ có ảnh hưởng dương tính tới bạn hiện nay.
2. Chất độc của vi khuẩn gây bệnh gây nên triệu chứng làm tăng cơ hội cho vi khuẩn phát tán từ vật chủ này sang vật chủ khác. Liệu thông tin này có giúp bạn biết được độc tố đó là loại ngoại độc tố hay nội độc tố? Giải thích.
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Ngoài việc truyền gene theo hàng ngang, hãy đưa ra một giả thuyết khác để giải thích chủng vi khuẩn *E. coli* O157:H7 có gene mà chủng K-12 không có. Làm thế nào có thể kiểm tra được giả thuyết của bạn?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

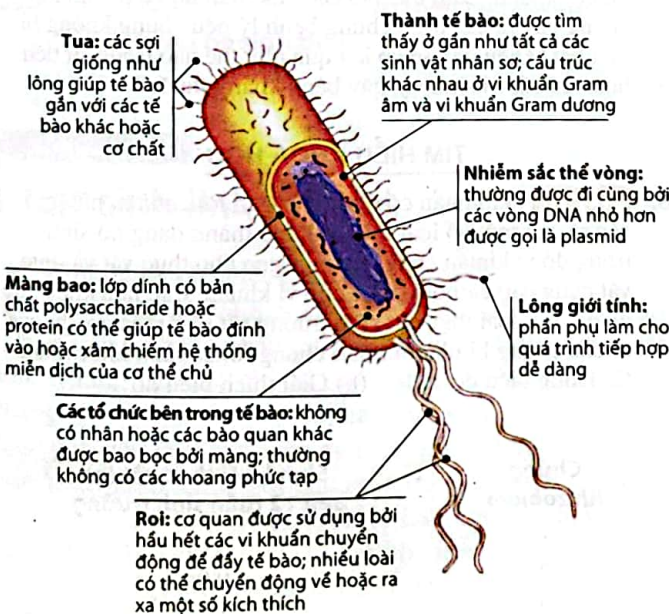
Ôn tập chương

27

TÓM TẮT CÁC KHÁI NIỆM THEN CHỐT

KHÁI NIỆM 27.1

Những đặc điểm thích nghi về cấu trúc và chức năng góp phần vào sự thành công của sinh vật nhân sơ (tr. 556-561)



KHÁI NIỆM 27.2

Sinh sản nhanh, đột biến và tái tổ hợp di truyền làm tăng đa dạng di truyền ở các sinh vật nhân sơ (tr. 561-564).

- **Sinh sản nhanh và đột biến** Do các sinh vật nhân sơ thường sinh sản rất nhanh nên các đột biến có thể nhanh chóng làm gia tăng các biến dị di truyền của một quần thể, giúp quần thể nhanh chóng tiến hoá thích nghi.
- **Tái tổ hợp di truyền** Sự đa dạng di truyền ở sinh vật nhân sơ cũng có thể tăng lên bởi tái tổ hợp DNA từ hai tế bào khác nhau (ở vi khuẩn, nhờ biến nạp, tải nạp hoặc tiếp hợp). Bằng cách chuyển các allele có lợi như những allele kháng kháng sinh, tái tổ hợp di truyền có thể đẩy mạnh sự tiến hoá thích nghi trong các quần thể sinh vật nhân sơ.

KHÁI NIỆM 27.3

Các đặc điểm thích nghi rất đa dạng về chuyển hoá và dinh dưỡng không ngừng được tiến hoá ở các sinh vật nhân sơ (tr. 564-565)

- Những ví dụ về bốn kiểu dinh dưỡng – quang tự dưỡng, hoá tự dưỡng, quang dị dưỡng và hoá dị dưỡng – được tìm thấy ở sinh vật nhân sơ.
- **Vai trò của oxygen trong chuyển hoá** Các sinh vật hiếu khí bắt buộc cần O_2 , các sinh vật kỵ khí bắt buộc bị độc bởi O_2 , và các sinh vật kỵ khí không bắt buộc có thể tồn tại khi có hoặc không có O_2 .
- **Chuyển hoá nitrogen** Các sinh vật nhân sơ có thể chuyển hoá một loạt các hợp chất chứa nitrogen. Một số có thể chuyển nitrogen khí quyển thành ammoni trong một quá trình gọi là sự cố định nitrogen.
- **Hợp tác chuyển hoá** Rất nhiều sinh vật nhân sơ phụ thuộc vào các hoạt động trao đổi chất của các sinh vật nhân sơ khác. Ở vi khuẩn lam, *Anabaena*, các tế bào quang hợp và các tế bào cố định nitrogen trao đổi các sản phẩm chuyển hoá với nhau. Một số sinh vật nhân sơ tạo thành các lớp màng sinh học phủ trên bề mặt rất đặc trưng và bao gồm nhiều loài.

KHÁI NIỆM 27.4

Hệ thống học phân tử làm sáng tỏ phát sinh chủng loại của sinh vật nhân sơ (tr.565-570)

- ▶ **Bài học từ hệ thống học phân tử** Hệ thống học phân tử dẫn tới sự phân loại phát sinh chủng loại của sinh vật nhân sơ, cho phép các nhà phân loại học định loại những nhóm chính mới.
- ▶ **Vi sinh vật cổ** Vi sinh vật cổ chia sẻ một vài đặc tính nhất định với vi khuẩn và một vài đặc điểm với sinh vật nhân thực. Một số vi sinh vật cổ như các sinh vật cực ưa nhiệt và cực ưa mặn, sống trong những môi trường cực đoan. Các vi sinh vật cổ khác bao gồm đa số các sinh vật sinh methane và các loài trong đất, hồ và đại dương sống trong các môi trường ôn hoà.
- ▶ **Vi khuẩn** Các kiểu dinh dưỡng đa dạng có trong những nhóm vi khuẩn chính. Hai nhóm lớn nhất là vi khuẩn Gram âm và các vi khuẩn Gram dương.

KHÁI NIỆM 27.5

Các sinh vật nhân sơ đóng vai trò quyết định trong sinh quyển (tr. 570-571)

- ▶ **Tái sử dụng các chất hoá học** Sự phân giải bởi các sinh vật nhân sơ dị dưỡng và các hoạt động tổng hợp của các sinh vật nhân sơ tự dưỡng và cố định nitrogen góp phần vào sự tái sử dụng vật chất trong các hệ sinh thái.
- ▶ **Các mối quan hệ sinh thái** Rất nhiều sinh vật nhân sơ có mối quan hệ cộng sinh với một cơ thể chủ; các mối quan hệ giữa các sinh vật nhân sơ và sinh vật chủ của chúng dao động từ hỗ sinh sang hội sinh tới ký sinh.

KHÁI NIỆM 27.6

Các sinh vật nhân sơ có cả tác động có lợi và có hại lên con người (tr. 571-573)

- ▶ **Vi khuẩn gây bệnh** Các vi khuẩn gây bệnh gây ra những bệnh đặc trưng bằng cách giải phóng các ngoại độc tố và đó là những vũ khí tiềm tàng của chủ nghĩa khủng bố. Truyền gene theo hàng ngang có thể phát tán các gene mang tính độc sang các chủng lành.
- ▶ **Sinh vật nhân sơ trong nghiên cứu và trong công nghệ** Các thí nghiệm liên quan đến vi khuẩn như *E. coli* và *A. tumefaciens* đã dẫn tới những tiến bộ quan trọng trong công nghệ DNA. Các sinh vật nhân sơ có thể được sử dụng trong cải tạo sinh học, sản xuất các plastic phân huỷ sinh học được, và tổng hợp các vitamin, kháng sinh và các sản phẩm khác.

KIỂM TRA KIẾN THỨC CỦA BẠN

TỰ KIỂM TRA

1. Biến dị di truyền trong quần thể vi khuẩn không thể là kết quả từ
 - a. tái nạp.
 - b. biến nạp.
 - c. tiếp hợp.
 - d. đột biến.
 - e. giảm phân.
2. Các sinh vật quang tự dưỡng sử dụng
 - a. ánh sáng là nguồn năng lượng và CO_2 là nguồn carbon.
 - b. ánh sáng là nguồn năng lượng và methane là nguồn carbon.
 - c. N_2 là nguồn năng lượng và CO_2 là nguồn carbon.
 - d. CO_2 là nguồn năng lượng và nguồn carbon.
 - e. H_2S là nguồn năng lượng và CO_2 là nguồn carbon.
3. Câu nào sau đây là không đúng?
 - a. Vi sinh vật cổ và vi khuẩn có các lipid màng khác nhau.
 - b. Cả vi sinh vật cổ và vi khuẩn đều thiếu bào quan có màng bao bọc.

- c. Các thành tế bào của vi sinh vật cổ không có peptidoglycan
 - d. Chỉ có vi khuẩn có histone kết hợp với DNA
 - e. Chỉ một số vi sinh vật cổ sử dụng CO_2 để oxy hoá H_2 , giải phóng methane.
4. Đặc điểm sinh học nào sau đây của sinh vật nhân sơ bao gồm sự hợp tác chuyển hoá giữa các tế bào?
 - a. phân đôi tế bào
 - b. sự tạo thành nội bào tử
 - c. sự giải phóng nội độc tố
 - d. các màng sinh học
 - e. quang tự dưỡng
 5. Nhóm sinh vật nhân sơ nào không phù hợp với các thành viên của nó?
 - a. Proteobacteria – nhiều vi khuẩn Gram âm
 - b. Vi khuẩn Gram dương – các cơ thể cộng sinh trong rễ cây họ Đậu
 - c. Spirochetes – các cơ thể dị dưỡng hình chuỗi xoắn
 - d. Chlamydias – các cơ thể ký sinh nội bào
 - e. Vi khuẩn lam – các cơ thể quang tự dưỡng đơn bào hoặc tập đoàn
 6. Quang tổng hợp giống như thực vật giải phóng O_2 xảy ra ở
 - a. vi khuẩn lam.
 - b. chlamydias.
 - c. vi sinh vật cổ.
 - d. xạ khuẩn.
 - e. vi khuẩn hoá tự dưỡng.

Đáp án cho câu hỏi trắc nghiệm có trong Phụ lục A.

LIÊN HỆ VỚI TIẾN HOÁ

7. Các nhân viên y tế trên toàn thế giới lo lắng về sự kháng kháng sinh ở vi khuẩn gây bệnh. Ở các bệnh nhân bị nhiễm các chủng không kháng kháng sinh của vi khuẩn gây bệnh lao, các kháng sinh có thể làm giảm triệu chứng trong một vài tuần. Tuy nhiên, mất nhiều thời gian hơn nhiều để chữa trị khi các bệnh nhân không tiếp tục điều trị khi vẫn bị nhiễm khuẩn. Làm thế nào các vi khuẩn lại có thể nhanh chóng gây ra các triệu chứng bệnh lý nếu chúng không bị diệt hết? Điều này sẽ có kết quả như thế nào trong sự tiến hoá của các vi sinh vật gây bệnh kháng thuốc?

TÌM HIỂU KHOA HỌC

8. **HÃY VẼ** Vi khuẩn cố định nitrogen *Rhizobium* nhiễm các rễ của một số loài thực vật, tạo thành dạng nốt sinh trong đó vi khuẩn cung cấp nitrogen cho thực vật và thực vật cung cấp carbohydrate cho vi khuẩn. Các nhà khoa học đã đo một loài thực vật sinh trưởng tốt như thế nào khi các rễ của chúng bị nhiễm bởi 6 chủng *Rhizobium* khác nhau.
 - (a) Vẽ biểu đồ
 - (b) Giải thích biểu đồ

Chủng <i>Rhizobium</i>	Sinh khối thực vật (g) sau 12 tuần sinh trưởng
1	0,91
2	0,06
3	1,56
4	1,72
5	0,14
6	1,03

Nguồn: J. J. Burdon et al., Variation in the effectiveness of symbiotic associations between native rhizobia and temperate Australian *Acacia*: within species interactions, *Journal of Applied Ecology*, 36:398-408 (1999).

Lưu ý: Khi không có *Rhizobium*, sau 12 tuần sinh trưởng, các cây *Acacia* có sinh khối khoảng 0,1g.