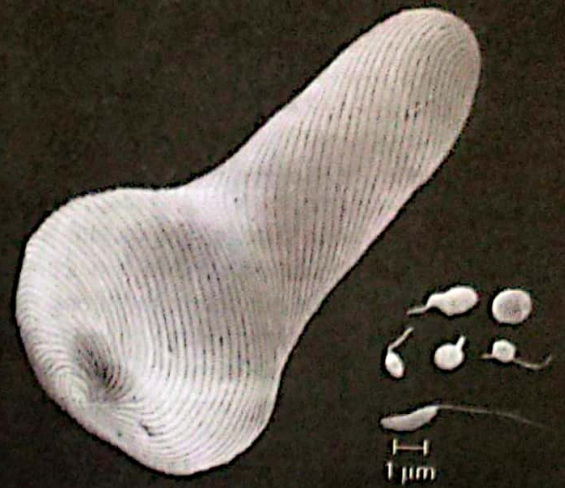


28 Nguyên sinh vật



▲ Hình 28.1 Trong số các sinh vật này, con nào là nhân sơ và con nào là nhân thực?

CÁC KHÁI NIỆM THEN CHỐT

- 28.1 Phần lớn sinh vật nhân thực là các cơ thể đơn bào
- 28.2 Excavata gồm các nguyên sinh vật có ty thể biến đổi và các nguyên sinh vật có một roi bơi duy nhất
- 28.3 Chromalveolata có thể bắt nguồn từ nội cộng sinh bậc hai
- 28.4 Rhizaria là một nhóm nguyên sinh vật rất đa dạng được xác định từ sự giống nhau của DNA
- 28.5 Tảo đỏ và tảo lục là những loài có họ hàng gần gũi nhất với thực vật trên cạn
- 28.6 Unikonta bao gồm các nguyên sinh vật có quan hệ gần với nấm và động vật
- 28.7 Nguyên sinh vật có vai trò then chốt trong các mối quan hệ sinh thái

TỔNG QUAN

Các sinh linh nhỏ bé

Chúng ta vẫn biết phần lớn các sinh vật nhân sơ là rất nhỏ bé, và bạn có thể cho rằng Hình 28.1 mô tả 6 sinh vật nhân sơ và một sinh vật nhân thực rất lớn. Nhưng sự thực chỉ có con vật nằm ngay trên đoạn thẳng ghi độ dài là nhân sơ, các con khác đã được phát hiện gần đây là thành viên của các nhóm nhân thực đơn bào khác nhau, được gọi chung là **nguyên sinh vật**. Các sinh vật nhân thực rất bé nhỏ đã hấp dẫn các nhà khoa học trên 300 năm nay, kể từ khi nhà hiển vi học Hà Lan Antoni van Leeuwenhoek lần đầu tiên để mắt tới chúng. Khi nhìn một giọt nước hồ dưới kính hiển vi thường, ông đã thấy một thế giới hấp dẫn các nguyên sinh vật đơn bào và các sinh vật nhân sơ. Một số nguyên sinh vật di chuyển nhờ roi bơi còn số khác bò nhờ thủy chất quán. Một số có hình như chiếc kèn bé tí xú, số khác giống các hạt châu tí hon. Leeuwenhoek viết về các quan sát của mình "Không có gì thú vị hơn khi hiện ra trước mắt tôi hàng nghìn sinh linh trong một giọt nước bé nhỏ".

Cho đến gần đây, các nhà sinh học nghĩ rằng sau 300 năm quan sát đã phát hiện hết các đại diện chính của các loài nguyên sinh vật đang sống. Nhưng trong thập niên qua, những nghiên cứu về di truyền đã phát hiện kho báu nguyên sinh vật chưa biết trước đây trong thế giới sống dưới kính hiển vi. Như giới thiệu trên Hình 28.1, nhiều loài trong số mới phát hiện này có đường kính cơ thể chỉ 0,5-2 μm , cũng bé như các sinh vật nhân sơ.

Phát hiện gây ngạc nhiên về nhiều loài nguyên sinh vật rất nhỏ bé đã khiến các nhà sinh học nghiên cứu tìm hiểu sự phát sinh chủng loại của nguyên sinh vật. Tất cả nguyên sinh vật vốn được xếp vào một giới duy nhất, giới Nguyên sinh (Protista), nhưng các thành tựu của phân loại học nhân thực đã buộc phải chia nhỏ giới này. Rõ ràng Protista là nhóm đa phát sinh (xem Hình 26.10): một số nguyên sinh vật gần với thực vật, nấm hoặc động vật hơn các nguyên sinh vật khác. Kết quả là phải từ bỏ giới Protista và các dòng nguyên sinh vật khác nhau hiện được coi là các giới độc lập. Nhiều nhà sinh học vẫn còn dùng thuật ngữ *protist*, nhưng chỉ để chỉ các sinh vật nhân thực ngoài thực vật, động vật và nấm.

Trong chương này chúng ta sẽ làm quen với một vài nhóm nguyên sinh vật đáng chú ý nhất. Sẽ đề cập đến sự thích nghi về cấu trúc và sinh hoá và tác động to lớn của chúng đến các hệ sinh thái, đến nông nghiệp, công nghiệp và sức khoẻ của con người.

KHÁI NIỆM

28.1

Phần lớn sinh vật nhân thực là các cơ thể đơn bào

Nguyên sinh vật cùng với thực vật, động vật và nấm là các sinh vật nhân thực, được xếp vào siêu giới Nhân thực (Eukarya), một trong 3 siêu giới của thế giới sống. Khác với tế bào của nhân sơ, tế bào nhân thực có nhân và các bào quan có màng bao bọc như ty thể và bộ máy Golgi. Các bào quan này tạo ra những khu vực riêng biệt để thực hiện những chức năng nhất định, vì thế cấu trúc và tổ

chức của tế bào nhân thực phức tạp hơn nhiều so với cấu trúc và tổ chức của tế bào nhân sơ.

Chúng ta sẽ quan sát sự đa dạng của sinh vật nhân thực ở phần còn lại của phần 5 này, bắt đầu bằng chương nói về Nguyên sinh vật. Cần nhớ rằng sinh vật trong phần lớn các dòng nhân thực là nguyên sinh vật và phần lớn sinh vật nguyên sinh vật là đơn bào. Như vậy, thế giới sống khác với điều mà chúng ta thường nghĩ. Các sinh vật đa bào có kích thước lớn mà chúng ta biết nhiều nhất (thực vật, động vật và nấm) chỉ là đỉnh của một số ít nhánh trên cây sự sống xum xuê (xem Hình 26.21).

Nguyên sinh vật rất đa dạng về cấu trúc và chức năng

Xét bản chất cận phát sinh của nhóm gọi là Nguyên sinh vật, chúng ta không ngạc nhiên là có ít các đặc điểm chung của nguyên sinh vật được kể ra mà không có ngoại lệ. Thực ra, nguyên sinh vật rất đa dạng về cấu trúc và chức năng hơn bất kỳ một nhóm Sinh vật nhân thực nào khác.

Phần lớn nguyên sinh vật là đơn bào, cho dù có một số loài đa bào hoặc tập đoàn. Các nguyên sinh vật đơn bào có thể coi là các sinh vật nhân thực đơn giản nhất, nhưng ở mức tế bào, nhiều nguyên sinh vật rất phức tạp, có tổ chức tế bào tinh vi nhất. Ở sinh vật đa bào, các chức năng sinh học cơ bản được các cơ quan đảm nhiệm. Nguyên sinh vật đơn bào cũng có chừng ấy chức năng cơ bản nhưng do các bào quan đảm nhận. Các bào quan mà nguyên sinh vật sử dụng phần lớn được thảo luận trong Chương 6 bao gồm cả nhân, mạng lưới nội chất, bộ máy Golgi và lysosome. Một vài nguyên sinh vật còn có các bào quan không thấy có ở phần lớn tế bào nhân thực, như không bào co bóp bơm nước thừa ra khỏi tế bào nguyên sinh vật (xem Hình 7.14).

Nguyên sinh vật có cách dinh dưỡng đa dạng hơn các nhóm sinh vật nhân thực khác. Một số nguyên sinh vật là quang tự dưỡng và chứa lục lạp. Một số dị dưỡng, hấp thụ các phân tử hữu cơ hoặc tiêu hoá các vụn thức ăn lớn hơn. Còn số khác, gọi là **tạp dưỡng**, có cả dinh dưỡng bằng quang hợp và dị dưỡng. Quang tự dưỡng, dị dưỡng và tạp dưỡng đã phát sinh độc lập trong nhiều dòng nguyên sinh vật.

Sinh sản và vòng đời cũng thay đổi nhiều ở nguyên sinh vật. Một số nguyên sinh vật chỉ sinh sản vô tính, số khác còn có thể sinh sản hữu tính hoặc ít nhất sử dụng các quá trình hữu tính của giảm phân và thụ tinh. Tất cả 3 kiểu cơ bản của vòng đời hữu tính (xem Hình 13.6) đều gặp ở nguyên sinh vật, tuy có một vài biến dạng không hoàn toàn giống với các kiểu này. Chúng ta sẽ quan sát các vòng đời của một số nhóm nguyên sinh vật muộn hơn trong chương này.

Nội cộng sinh trong tiến hoá của sinh vật nhân thực

Sự đa dạng lớn lao có được hiện nay của nguyên sinh vật đã xuất hiện như thế nào? Có nhiều bằng chứng cho thấy phần lớn sự đa dạng nguyên sinh vật có nguồn gốc từ nội

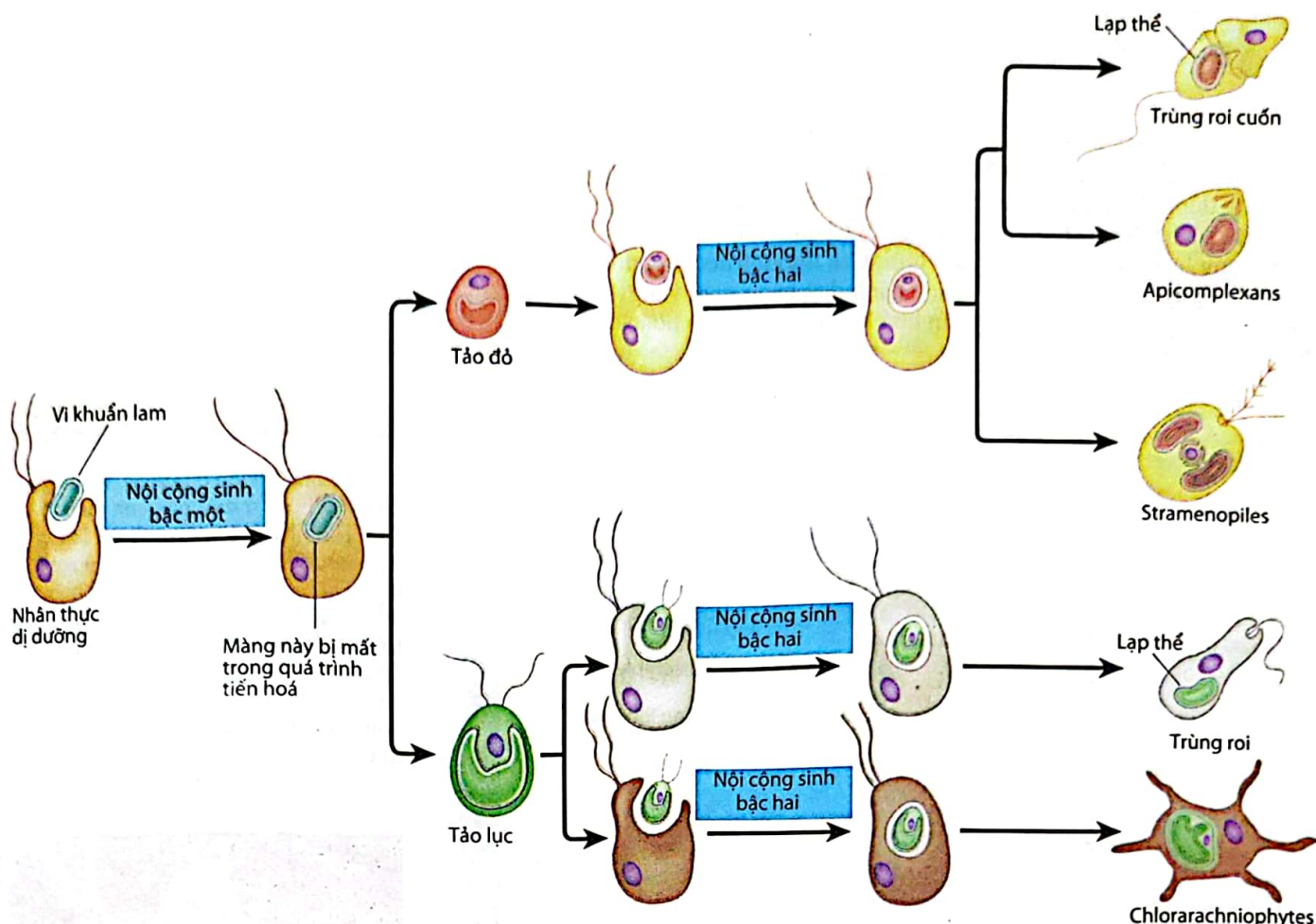
cộng sinh, quá trình mà một số cơ thể đơn bào nuốt các tế bào khác và sau đó các tế bào bị nuốt này biến thành thể nội cộng sinh và cuối cùng thành bào quan của tế bào chủ. Ví dụ, như đã thảo luận trong Chương 25, các dẫn liệu về cấu trúc, sinh hoá và trình tự DNA cho thấy các sinh vật nhân thực đầu tiên có được ty thể nhờ nuốt một tế bào nhân sơ hiếu khí (đặc biệt là một alpha proteobacterium). Tất cả các sinh vật nhân thực được nghiên cứu đều có ty thể hoặc có dấu hiệu cho thấy tổ tiên của chúng đã từng có ty thể, chứng tỏ ty thể đã được hình thành rất sớm.

Nhiều bằng chứng cũng cho thấy muộn hơn trong lịch sử sinh vật nhân thực, một dòng sinh vật nhân thực dị dưỡng đã có được một nội cộng sinh nữa với vi khuẩn lam quang hợp làm xuất hiện lạp thể. Trong sơ đồ thể hiện trên **Hình 28.2**, dòng mang lạp thể này cuối cùng sẽ hình thành tảo đỏ và tảo lục. Các giả thuyết này được chứng minh bằng DNA của gene lạp thể ở tảo đỏ và tảo lục rất giống với DNA của vi khuẩn lam. Hơn thế, lạp thể của tảo đỏ và tảo lục có hai màng bao quanh tương ứng với màng trong và màng ngoài của thể nội cộng sinh vi khuẩn lam gram âm.

Trong một số trường hợp tiến hoá của sinh vật nhân thực, tảo đỏ và tảo lục còn qua lần **nội cộng sinh bậc hai**: chúng bị nuốt vào trong không bào tiêu hoá của sinh vật nhân thực dị dưỡng và chính chúng trở thành thể nội cộng sinh. Ví dụ, nguyên sinh vật có tên gọi là chlorarachniophyta hình như được xuất hiện khi một sinh vật nhân thực dị dưỡng nuốt một tảo lục. Các nhà sinh học cho rằng quá trình này xảy ra tương đối gần về thời gian tiến hoá do tảo lục bị nuốt vào vẫn còn khả năng quang hợp cùng với các lạp thể của nó và còn chứa một nhân thoái hoá bé tí xíu, được gọi là *hình nhân* (nucleomorph). Phù hợp với giả thuyết cho rằng chlorarachniophyta xuất hiện do một sinh vật nhân thực nuốt một sinh vật nhân thực khác, lạp thể của chúng có bốn màng bao quanh. Hai màng bên trong bắt nguồn từ màng trong và màng ngoài của vi khuẩn lam cổ. Màng thứ ba bắt nguồn từ màng sinh chất của tảo bị nuốt, còn màng ngoài cùng bắt nguồn từ không bào tiêu hoá của sinh vật nhân thực dị dưỡng. Ở các nguyên sinh vật khác, thì lạp thể có được lần nội cộng sinh thứ hai lại được bao bọc bởi lớp màng thứ ba, chứng tỏ một trong bốn màng khởi đầu đã bị mất trong quá trình tiến hoá.

Năm siêu nhóm của sinh vật nhân thực

Hiểu biết của chúng ta về lịch sử tiến hoá của nguyên sinh vật rất phong phú trong những năm gần đây. Không chỉ giới Nguyên sinh (Protista) mà cả một số giả thuyết khác đã bị loại bỏ. Ví dụ, trong những năm đầu của 1990 nhiều nhà sinh học cho rằng dòng cổ nhất của sinh vật nhân thực hiện sống là *nguyên sinh vật không có ty thể*, nhóm các sinh vật không ty thể và có ít các bào quan có màng bao bọc hơn so với các nhóm nguyên sinh vật khác. Nhưng các dẫn liệu về cấu trúc và về DNA gần đây không ủng hộ giả thuyết này. Nhiều nguyên sinh vật được gọi là không có ty thể đã được chứng minh là có ty thể – cho



▲ Hình 28.2 Đa dạng của lạp thể do nội cộng sinh bậc hai. Nghiên cứu các sinh vật nhân thực có lạp thể cho thấy tất cả các lạp thể đều bắt nguồn từ vi khuẩn lam gram âm bị một sinh vật nhân thực dị dưỡng tổ tiên nuốt (nội cộng sinh bậc một). Tiếp theo tổ tiên này phân hoá thành tảo đỏ và tảo lục, một số trong chúng lại bị các sinh vật nhân thực khác nuốt (nội cộng sinh bậc hai)

dù ty thể bị tiêu giảm – và một số trong chúng, hiện nay được xếp vào các nhóm khác hẳn. Ví dụ, trùng vi bào tử, trước đây được coi là nguyên sinh vật không có ty thể, nay được xếp vào nấm.

Các thay đổi đang diễn ra trong nhận thức về phát sinh chủng loại của nguyên sinh vật gây nhiều thách thức đối với học sinh và giáo viên. Các giả thuyết về mối quan hệ này là điểm nóng của hoạt động khoa học, luôn có các dẫn liệu mới làm thay đổi nhanh chóng hoặc loại bỏ các tư duy cũ. Trong chương này, các bài luận của chúng ta dựa trên giả thuyết đang được chấp nhận: có 5 siêu nhóm của sinh vật nhân thực được giới thiệu trên **Hình 28.3** trên 2 trang sau. Do chỗ không biết gốc của cây sinh vật nhân thực, cả 5 siêu nhóm được giới thiệu phân ly đồng thời từ một tổ tiên chung. Điều này không chính xác, nhưng hiện chưa biết nhóm nào đã xuất hiện trước để phân ly tiếp thành các nhóm khác. Hơn nữa, cần nhớ rằng trong khi một số nhóm trên **Hình 28.3** đã được các dẫn liệu về hình thái và DNA chứng minh, một số nhóm

khác vẫn đang được tranh luận. Khi đọc chương này, tốt nhất là ít chú ý tới tên riêng của các nhóm mà chú ý nhiều tới tầm quan trọng của chúng và các nghiên cứu đang tiếp diễn sẽ soi sáng các quan hệ của chúng như thế nào.

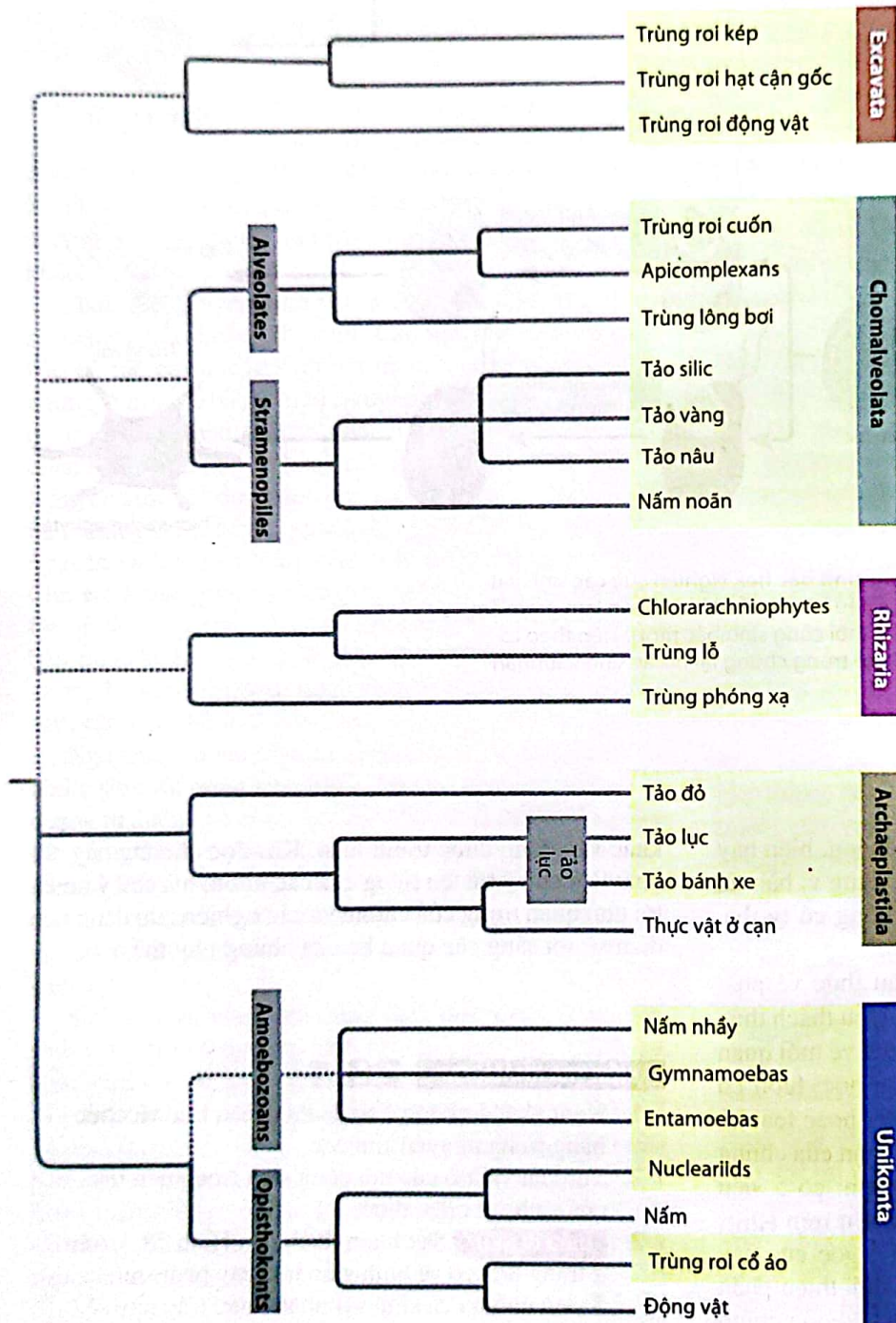
KIỂM TRA KHÁI NIỆM **28.1**

1. Kể ít nhất 4 ví dụ về sự đa dạng cấu trúc và chức năng trong nguyên sinh vật.
2. Tóm tắt vai trò của nội cộng sinh trong tiến hoá của sinh vật nhân thực.
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Sau khi nghiên cứu **Hình 28.3**, trên 2 trang tiếp có vẽ hình giản hoá cây phát sinh của 5 siêu nhóm của sinh vật nhân thực. Cây này sẽ phác hoạ như thế nào nếu Unikonta là nhóm sinh vật nhân thực đầu tiên tách khỏi các sinh vật nhân thực khác.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

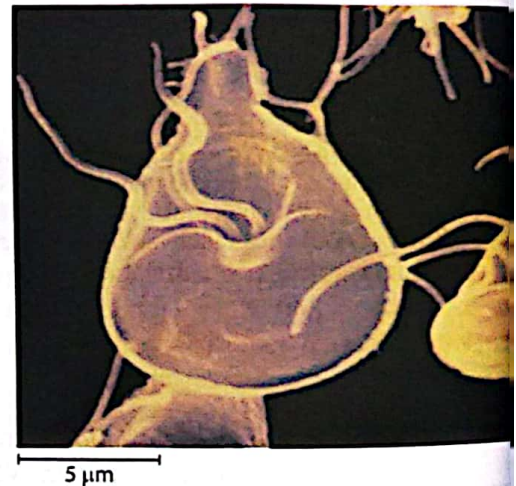
Khảo sát Đa dạng nguyên sinh vật

Giả thuyết về phát sinh chủng loại được trình bày trong cây phía dưới, các nhóm sinh vật nhân thực ở đỉnh của các nhánh là các siêu nhóm, ghi bằng đồng đứng bên phải cây phát sinh. Giới Thực vật (Plantae, thực vật ở cạn), Nấm (Fungi) và Động vật (Animalia) đã từng được ghi nhận trong hệ thống phân loại năm giới. Các nhóm trước đây được xếp vào giới Nguyên sinh (Protista) được đánh dấu bằng màu vàng. Các đường chấm giới thiệu quan hệ tiến hoá không chắc chắn hoặc đang được bàn luận sôi nổi.



Excavata

Một số thành viên của siêu nhóm này có một "hốc" ở một bên của thân tế bào. Hai nhánh lớn (Trùng roi hạt cận gốc, Parabasalida và Trùng roi kép, Diplomonadina) có ty thể biến đổi. Nhánh khác (Trùng roi động vật, Euglenozoa) có roi bơi có cấu trúc khác với roi của các sinh vật khác. Excavata bao gồm các loài ký sinh như *Giardia* cũng như nhiều loài ăn thịt và loài quang tổng hợp.

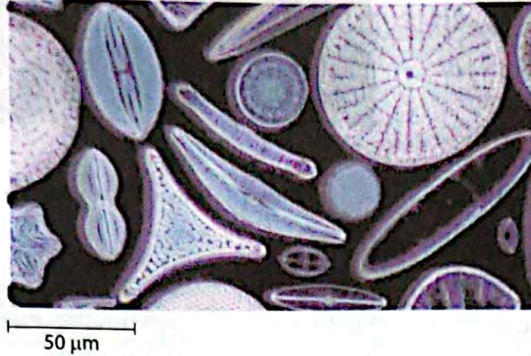


▲ *Giardia intestinalis*, một trùng ký sinh thuộc Trùng roi kép. Trùng roi kép này (SEM) có thể xâm nhập vào người khi uống nước ô nhiễm phân chứa kén của trùng ký sinh. Uống nước này — thậm chí từ suối nước trong — có thể gây bệnh ỉa chảy. Nước đun sôi giết chết trùng ký sinh.

Chromalveolata

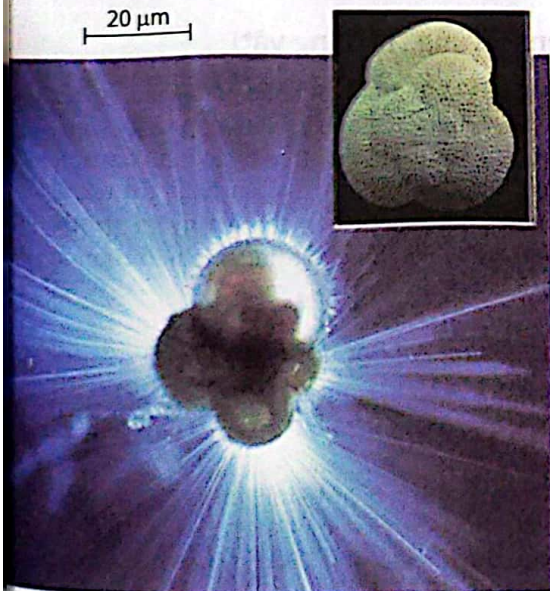
Nhóm này có thể bắt nguồn từ nội cộng sinh bậc hai cổ. Chromalveolata bao gồm một số sinh vật quang hợp quan trọng nhất trên Trái Đất, như các tảo silic được giới thiệu bên cạnh. Nhóm này cũng gồm cả tảo nâu hình thành các "rừng" tảo bẹ dưới nước, các sinh vật gây bệnh quan trọng như *Plasmodium* gây bệnh sốt rét và *Phytophthora*, thủ phạm của nạn đói khoai tây nổi tiếng trong thế kỷ thứ XIX ở Ireland.

► **Đa dạng tảo silic.** Các nguyên sinh vật đơn bào đẹp này là các sinh vật quang tổng hợp quan trọng trong quần xã sinh vật ở nước (LM).



Rhizaria

Nhóm này gồm các loài amíp mà phần lớn chúng có chân giả hình sợi. Chân giả là các phần vươn dài từ bất kỳ phần nào của tế bào, dùng để vận chuyển và bắt mồi.

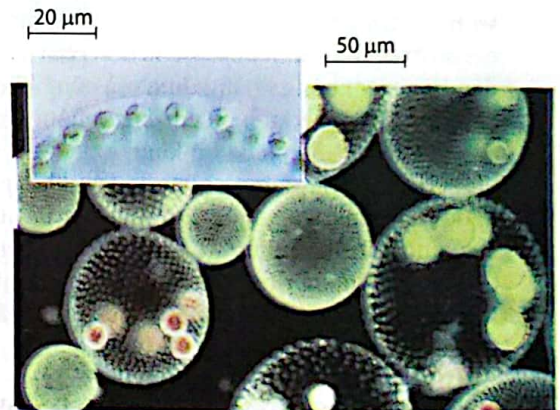


▲ **Globigerina**, một trùng lỗ trong siêu nhóm Rhizaria. Các chân giả hình sợi chui qua các lỗ vỏ (LM). Hình SEM ở góc giới thiệu vỏ cứng của trùng lỗ do chứa CaCO_3 .

Archaeplastida

Nhóm sinh vật nhân thực này gồm tảo đỏ và tảo lục cùng với thực vật trên cạn (giới Thực vật, Plantae, thảo luận trong Chương 29 và 30). Tảo đỏ và tảo lục gồm các loài đơn bào, các loài tập đoàn (như tảo lục *Volvox*) và các loài đa bào. Nhiều loài tảo lớn được gọi dân dã trước đây là "tảo biển" là tảo đỏ hoặc tảo lục đa bào. Nguyên sinh vật trong Archaeplastida gồm các loài quang tổng hợp chính tạo nền cho lưới thức ăn trong một vài quần xã sinh vật nước.

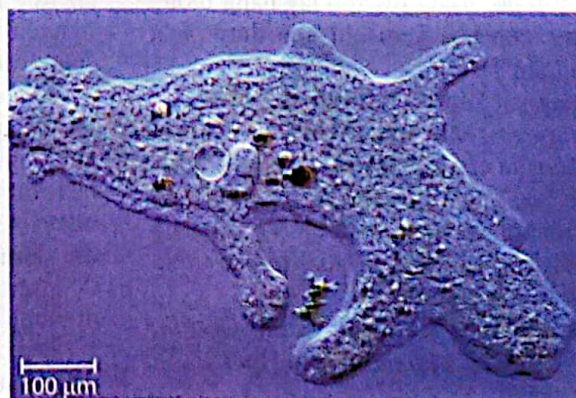
▼ **Volvox**, một tảo lục nước ngọt tập đoàn. Tập đoàn là một cấu trúc có thành gồm hàng trăm tế bào có 2 roi bơi (xem hình phóng to LM) chìm trong khuôn gelatin. Các tế bào thường có dải tế bào chất liên kết với nhau. Nếu tách rời, các tế bào này không thể sinh sản. Các tập đoàn lớn thấy trên hình rất cuộc phóng thích các tập đoàn "con" chứa trong chúng (LM).



Unikonta

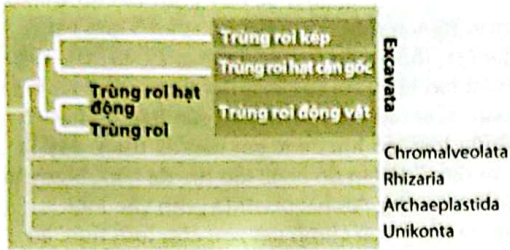
Nhóm sinh vật nhân thực này bao gồm amíp có chân giả thủy hoặc chân giả ống, động vật, nấm và các nguyên sinh vật có quan hệ gần gũi với động vật và nấm. Theo một giả thuyết hiện hành, Unikonta có thể là nhóm sinh vật nhân thực đầu tiên tách khỏi các sinh vật

nhân thực khác (xem Hình 28.23), tuy nhiên giả thuyết này còn chưa được chấp nhận rộng rãi.



◀ **Một amíp thuộc Unikonta.** Con amíp (*Amoeba proteus*) này đang dùng chân giả bao một tảo lục bé.

Excavata gồm các nguyên sinh vật có ty thể biến đổi và các nguyên sinh vật có một roi bơi duy nhất



Bây giờ, sau khi đã làm quen với một vài sắc thái tổng quát của tiến hoá sinh vật nhân thực, chúng ta sẽ quan sát kỹ hơn 5 nhóm nguyên sinh vật lớn đã được giới thiệu trên Hình 28.3.

Chúng ta bắt đầu bằng Excavata, nhánh được đề xuất gần đây do các nghiên cứu về hình thái của bộ khung xương tế bào. Một số thành viên của nhóm rất đa dạng này có “hốc” lấy thức ăn ở một bên của cơ thể.

Excavata bao gồm trùng roi kép, trùng roi hạt cận gốc và trùng roi động vật. Các dẫn liệu phân tử cho thấy mỗi nhóm trong ba nhóm này đều là đơn phát sinh, nhưng các dẫn liệu này không khẳng định mà cũng không phủ định hẳn tính đơn phát sinh của cả siêu nhóm Excavata. Mặc dầu nhiều đặc điểm của bộ khung xương tế bào chỉ có ở nhiều Excavata, nhưng chúng ta vẫn không khẳng định được chúng có nguồn gốc đơn phát sinh hay tổ tiên chung của sinh vật nhân thực đã từng có đặc điểm này. Nhìn chung, còn tương đối ít dẫn liệu chứng minh cho nhánh Excavata, nên nó là siêu nhóm được tranh cãi nhiều nhất trong số 5 siêu nhóm được đề xuất.

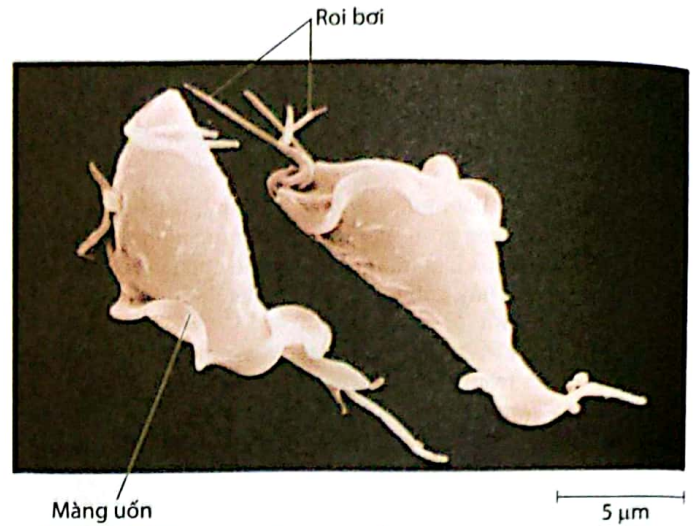
Diplomonads (Trùng roi kép) và Parabasalids (Trùng roi hạt cận gốc)

Nguyên sinh vật thuộc 2 nhóm này thiếu lap thể và có ty thể bị biến đổi (cho đến gần đây chúng được coi là mất hoàn toàn ty thể). Phần lớn trùng roi kép và trùng roi hạt cận gốc sống trong môi trường yếm khí.

Trùng roi kép có thể ty (mitosomes) được coi là do ty thể biến đổi. Bào quan này không có các chuỗi chuyền electron có chức năng và do đó không dùng được oxygen để lấy năng lượng từ các carbohydrates và các phân tử hữu cơ khác. Thay vào đó, trùng roi kép lấy năng lượng bằng các con đường sinh hoá yếm khí như thủy phân glycolysis (xem Chương 9).

Về cấu trúc, trùng roi kép có 2 nhân có kích thước bằng nhau và nhiều roi bơi. Nhớ rằng roi bơi của sinh vật nhân thực là phần kéo dài của tế bào chất chứa các bó vi ống có màng tế bào bọc ngoài (xem Hình 6.24). Chúng hoàn toàn khác với roi bơi của nhân sơ là các sợi kết bằng protein flagellin hình cầu gắn trên bề mặt tế bào (xem Hình 27.6).

Nhiều trùng roi kép sống ký sinh. Ví dụ: *Giardia intestinalis* (còn gọi là *Giardia lamblia*, xem Hình 28.3), ký sinh trong ruột của thú.



▲ **Hình 28.4** Trùng roi hạt cận gốc *Trichomonas vaginalis* (SEM tô màu)

Trùng roi hạt cận gốc cũng có ty thể tiêu giảm, gọi là *hydrogeneosom*. Bào quan này tạo năng lượng bằng hô hấp kỵ khí, giải phóng khí H_2 như một sản phẩm phế thải. Đại diện nổi tiếng của trùng roi hạt cận gốc là *Trichomonas vaginalis*, một trùng ký sinh lan truyền bằng đường quan hệ tình dục, hằng năm gây nhiễm cho khoảng 5 triệu người. *T. vaginalis* di chuyển trong lớp chất nhầy lót ống dẫn sinh dục và ống bài tiết của người nhờ hoạt động của roi bơi và màng uốn (**Hình 28.4**). Ở nữ, nếu độ acid bình thường của âm đạo bị xáo trộn, *T. vaginalis* có thể cạnh tranh thắng thế các vi sinh vật và ký sinh ở âm đạo. *Trichomonas* cũng có thể ký sinh ở niệu đạo của nam nhưng thường không gây triệu chứng. Kết quả nghiên cứu cho thấy *T. vaginalis* đã có được một gene riêng biệt nhờ chuyển đổi gene theo hàng ngang từ một vi khuẩn ký sinh trong âm đạo. Gene này cho *T. vaginalis* khả năng ăn màng nhầy âm đạo và gây bệnh.

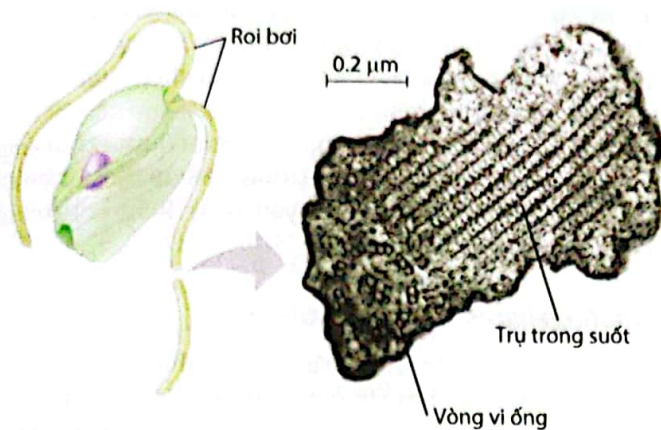
Euglenozoans (Trùng roi động vật)

Trùng roi động vật là một nhánh khác gồm các nguyên sinh vật dị dưỡng ăn thịt, tự dưỡng quang hợp và ký sinh. Đặc điểm hình thái chính để phân biệt các nguyên sinh vật trong nhánh này là có một trụ xoắn hoặc trụ trong suốt chưa rõ chức năng nằm bên trong roi bơi (**Hình 28.5**). Hai nhóm trùng roi động vật được nghiên cứu tốt nhất là Trùng roi hạt động và Trùng roi.

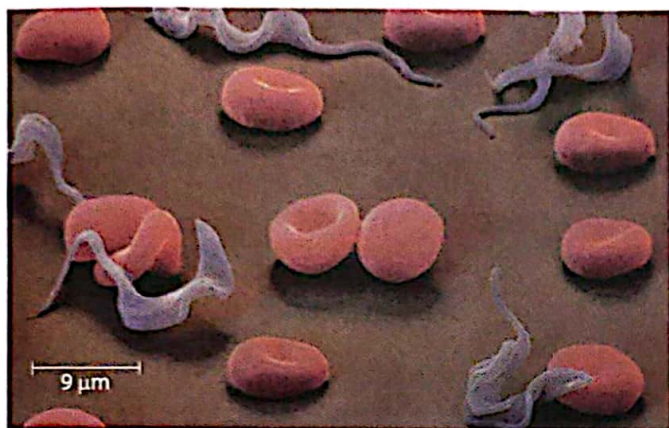
Kinetoplastids (Trùng roi hạt động)

Trùng roi hạt động chỉ có một ty thể lớn chứa một khối có tổ chức DNA gọi là *hạt động* (kinetoplast). Nhóm nguyên sinh vật này bao gồm các loài ăn các nhân sơ sống trong nước ngọt, nước biển và đất ẩm và cả các loài ký sinh động vật, thực vật và các nguyên sinh vật khác. Ví dụ, trùng roi hạt động trong chi *Trypanosoma* gây bệnh ngủ ở người, một bệnh thần kinh dẫn đến tử vong nếu không được điều trị. *Trypanosoma* xâm nhập vào người nếu bị ruồi xê-xê châu Phi là vật chủ trung gian đốt (**Hình 28.6**). *Trypanosoma* cũng gây bệnh chagas, do côn trùng hút máu truyền bệnh, có thể gây suy tim do xung huyết.

Trypanosoma tránh phản ứng miễn dịch bằng “thay đổi kháng nguyên bề mặt” rất hiệu quả. Mặt ngoài của

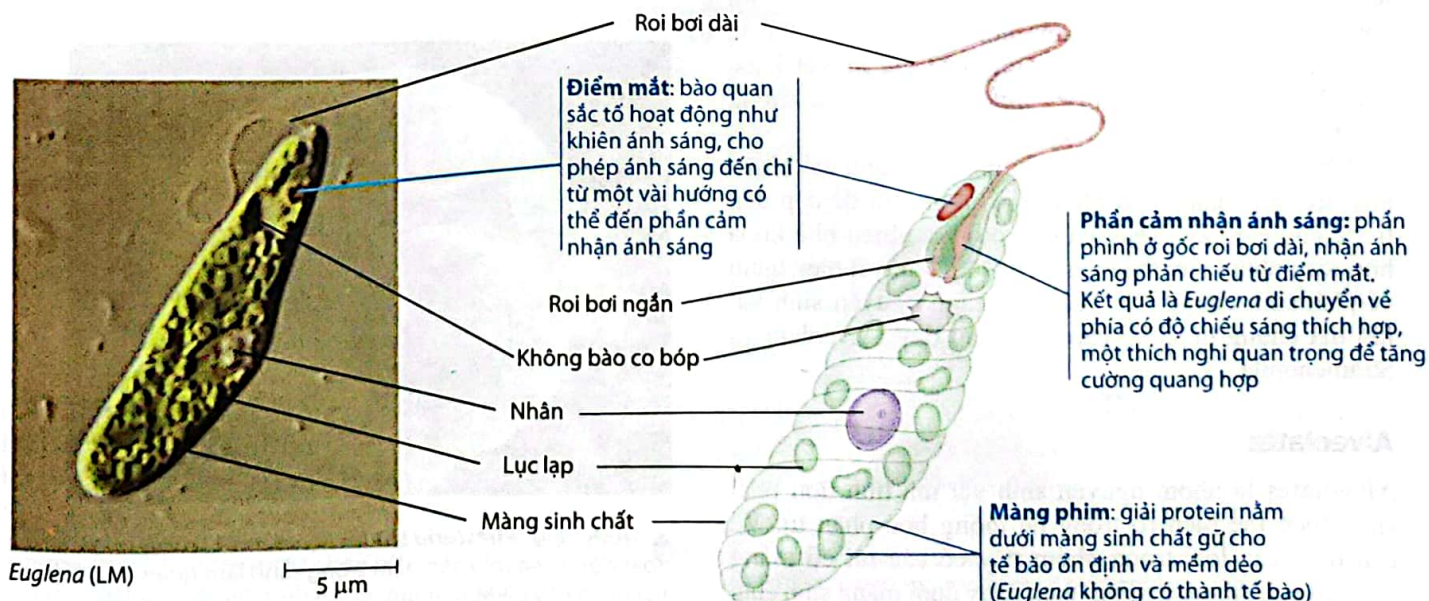


▲ **Hình 28.5** Roi bơi của trùng roi động vật. Phần lớn trùng roi động vật có trụ trong suốt ở bên trong roi bơi (ảnh TEM là bản cắt ngang qua roi bơi). Trụ này nằm dọc theo 9+2 vòng vi ống gặp ở tất cả roi bơi của sinh vật nhân thực (so sánh với Hình 6.24).



▲ **Hình 28.6** *Trypanosoma*, trùng roi hạt động gây bệnh ngủ. Các tế bào hình giải nằm giữa các tế bào hồng cầu là các *Trypanosoma* (SEM tô màu)

▼ **Hình 28.7** *Euglena*, trùng roi thường tìm thấy trong nước ao hồ.



Trypanosoma bọc hàng triệu bản sao của một protein duy nhất. Tuy nhiên, trước khi hệ miễn dịch của vật chủ nhận biết được protein và chuẩn bị tấn công thì các thể hệ mới của *Trypanosoma* chuyển sang một protein bề mặt có cấu trúc phân tử khác. Thay đổi thường xuyên protein bề mặt đã giúp *Trypanosoma* thoát khỏi hệ miễn dịch của vật chủ (xem Hình 43.25). Có khoảng 1/3 hệ gene của *Trypanosoma* dành cho sản xuất protein bề mặt.

Euglenids (Trùng roi)

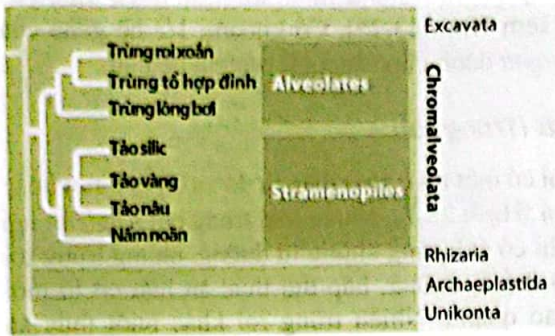
Trùng roi có một túi ở phía đầu, từ đó xuất phát một hoặc hai roi bơi (**Hình 28.7**). Nhiều loài trong chi *Euglena* tạp dưỡng: khi có ánh sáng chúng tự dưỡng, nhưng trong tối chúng có thể dị dưỡng, hấp thụ thức ăn hữu cơ từ môi trường bao quanh. Nhiều trùng roi khác nuốt thức ăn bằng thực bào.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 28.2

1. Vì sao một số các nhà sinh học mô tả ty thể của trùng roi kép và trùng roi hạt cận gốc là “tiêu giảm mạnh”?
2. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Dẫn liệu về trình tự DNA của một trùng roi kép, một trùng roi, một thực vật và một nguyên sinh vật chưa định được tên cho thấy loài chưa định được tên có quan hệ gần nhất với trùng roi kép. Các nghiên cứu tiếp theo cho thấy loài chưa biết này có ty thể có chức năng. Dựa trên các dẫn liệu này, dòng của nguyên sinh vật bí ẩn này có thể tách khỏi các dòng sinh vật nhân thực khác từ điểm nào trên cây phát sinh được giới thiệu trên Hình 28.3? Giải thích.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

Chromalveolata có thể bắt nguồn từ nội cộng sinh bậc hai



Siêu nhóm Chromalveolata là một nhánh nguyên sinh vật lớn rất đa dạng, được thiết lập gần đây dựa trên hai dòng bằng chứng. Thứ nhất, một số (cho dù không phải tất cả) các dẫn liệu về trình tự DNA cho thấy Chromalveolata là một nhóm đơn phát sinh. Thứ hai, một số dẫn liệu ủng hộ giả thuyết cho rằng Chromalveolata xuất hiện trên một tỷ năm trước, khi tổ tiên chung của nhóm nuốt một tảo đỏ quang hợp đơn bào. Do tảo đỏ được coi là bắt nguồn từ nội cộng sinh bậc một (xem Hình 28.2), nguồn gốc của Chromalveolata được coi là nội cộng sinh bậc hai.

Bằng chứng về Chromalveolata bắt nguồn từ nội cộng sinh bậc hai có thuyết phục không? Nhiều loài trong nhánh này có các lap thể mà cấu trúc và DNA cho thấy chúng có nguồn gốc từ tảo đỏ. Một số loài khác có lap thể tiêu giảm hình như biến đổi từ tảo đỏ nội ký sinh. Còn một số loài mất hoàn toàn lap thể, thì một số trong chúng có gene lap thể trong DNA nhân của chúng. Từ các dẫn liệu này nhiều nhà nghiên cứu cho rằng tổ tiên chung của Chromalveolata có lap thể bắt nguồn từ tảo đỏ, nhưng muộn hơn một số dòng tiến hoá trong nhóm bị mất lap thể. Một số nhà nghiên cứu khác nghi vấn cách lập luận này, cho rằng một hệ gene hoàn chỉnh đã được xếp trình tự cho một số Chromalveolata mất lap thể, không thể coi là bắt nguồn từ gene lap thể. Nhìn chung, nguồn gốc nội cộng sinh của Chromalveolata là một giả thuyết thú vị hiện hành, nhưng cũng giống như các giả thuyết khoa học khác, có thể các dẫn liệu mới sẽ cho thấy là không chính xác.

Chromalveolata có thể là nhóm được tranh cãi nhiều nhất trong số năm siêu nhóm mà chúng tôi đề cập đến trong chương này. Ngay cả khi, đối với nhiều nhà khoa học, siêu nhóm này thể hiện tốt nhất giả thuyết hiện hành về phát sinh chủng loại của hai nhánh nguyên sinh vật lớn mà chúng ta sẽ đề cập ngay sau đây: Alveolata và Stramenopila.

Alveolates

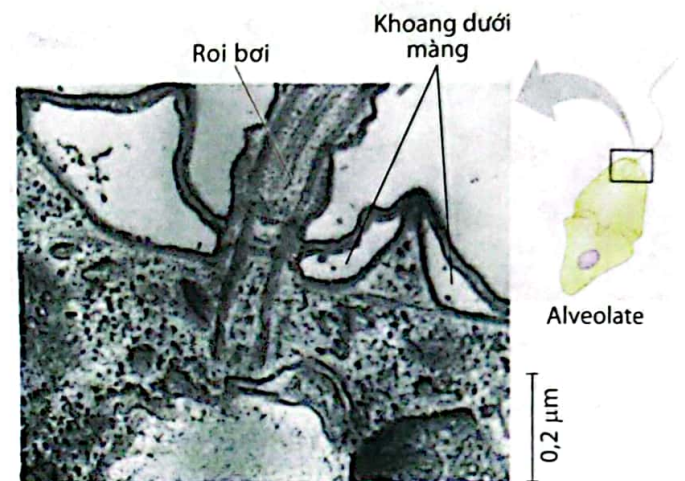
Alveolates là nhóm nguyên sinh vật mà tính đơn phát sinh được thể hiện rõ trong hệ thống học phân tử. Về cấu trúc, các loài trong nhóm này có các túi có màng bọc (alveoli, khoang trống) nằm ngay dưới màng sinh chất

(Hình 28.8). Hiện chưa biết chức năng của các khoang trống này. Các nhà nghiên cứu giả thiết rằng chúng có thể giúp ổn định bề mặt của tế bào hoặc điều chỉnh lượng nước và hàm lượng ion của tế bào.

Alveolata gồm 3 nhóm: một nhóm có roi bơi (trùng roi xoắn), một nhóm ký sinh (trùng tổ hợp đỉnh) và một nhóm nguyên sinh vật di chuyển bằng lông bơi (trùng lông bơi).

Dinoflagellates (Trùng roi xoắn)

Trùng roi xoắn đặc trưng bằng tế bào được gia cố bằng các tấm cellulose. Hai roi bơi nằm trong các rãnh thẳng góc trong “vỏ giáp” này giúp chúng quay tròn Hình 28.9 khi chuyển vận trong nước (từ Hy Lạp *dinos*: quay tít). Trùng roi xoắn là thành phần phong phú trong sinh vật nổi ở cả nước ngọt và biển. Trùng roi xoắn gồm một vài loài quang hợp quan trọng nhất. Tuy nhiên, nhiều trùng roi xoắn quang hợp là tạp dưỡng và khoảng một nửa trùng roi xoắn là dị dưỡng thuần túy.



▲ Hình 28.8 Khoang trống. Các khoang này nằm dưới màng sinh chất là đặc điểm để phân biệt alveolata với các sinh vật nhân thực khác (TEM)



▲ Hình 28.9 *Pfiesteria shumwayae*, một trùng roi xoắn. Hoạt động của roi xoắn nằm trong rãnh làm quay tròn tế bào alveolata này (SEM tô màu).

Trùng roi xoắn nở hoa – thời kỳ tăng trưởng bùng phát của quần thể - đôi khi gây hiện tượng gọi là “thủy triều đỏ” ở vùng nước biển ven bờ. Nở hoa tạo cho nước có màu đỏ nâu hoặc hung đỏ do có sắc tố carotenoid, sắc tố phổ biến nhất trong lớp thể trùng roi xoắn. Độc tố của một số trùng roi xoắn (như của *Karenia brevis* sống trong vịnh Mexico) đã gây chết hàng loạt động vật không xương sống và cá. Người, nếu ăn phải thân mềm tích lũy độc tố cũng bị ngộ độc, có khi chết.

Apicomplexans (Trùng tổ hợp dinh)

Gần như tất cả trùng tổ hợp dinh là ký sinh động vật và một số gây bệnh trầm trọng cho người. Trùng ký sinh lan truyền qua vật chủ là các tế bào gây bệnh bé tỷ xú gọi là trùng bào tử (sporozoite). Gọi là trùng tổ hợp dinh do một đầu (đầu đỉnh, apex) của tế bào trùng bào tử có một tổ hợp các bào quan biệt hoá giúp chui vào tế bào và mô của vật chủ. Mặc dù trùng tổ hợp dinh không quang hợp,

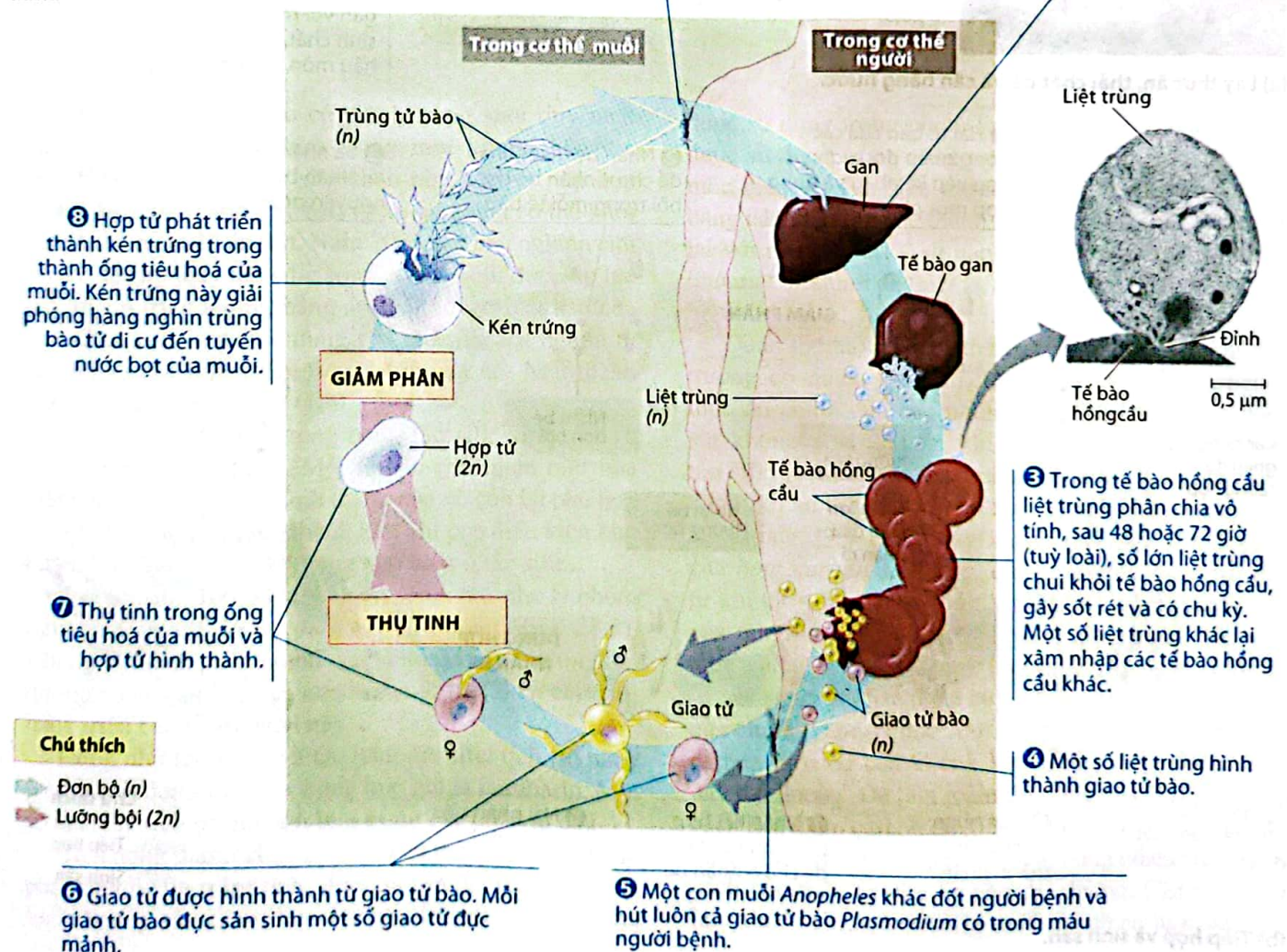
các dẫn liệu gần đây cho thấy vẫn còn giữ lại thể bị biến đổi (lạp thể dinh, apicoplast), rất có thể có nguồn gốc từ tảo đỏ.

Phần lớn trùng tổ hợp dinh có vòng đời phức tạp với 2 giai đoạn sinh sản hữu tính và sinh sản vô tính. Các vòng đời này thường đòi hỏi 2 hoặc nhiều hơn vật chủ. Ví dụ, *Plasmodium*, trùng ký sinh gây bệnh sốt rét sống trong cả muỗi và người (Hình 28.10).

Về mặt lịch sử, bệnh sốt rét đã thay thế bệnh lao là bệnh truyền nhiễm gây chết người nhiều nhất. Tại Hoa Kỳ, bệnh sốt rét đã từng giảm mạnh trong những năm 1960 nhờ thuốc trừ sâu đã hạn chế quần thể truyền bệnh là muỗi *Anopheles* và nhờ thuốc diệt *Plasmodium* trong cơ thể người bệnh. Nhưng việc xuất hiện các chủng kháng thuốc của cả *Anopheles* và *Plasmodium* đã làm bệnh sốt rét phát triển trở lại. Hiện nay mỗi năm có khoảng 300 triệu người ở các nước nhiệt đới bị nhiễm bệnh với khoảng 2 triệu người tử vong.

▼ Hình 28.10 Vòng đời qua hai vật chủ của *Plasmodium*, một trùng tổ hợp dinh gây bệnh sốt rét

❓ Các khác nhau về hình thái giữa trùng bào tử, liệt trùng và giao tử bào do có hệ gene khác nhau hay do khác nhau về biểu hiện của gene? Giải thích.



Việc tìm kiếm các vaccin phòng bệnh sốt rét bị cản trở do *Plasmodium* sống chủ yếu bên trong tế bào, nên ngoài mục tiêu của hệ miễn dịch của vật chủ. Và cũng như *Trypanosoma*, *Plasmodium* thường xuyên thay đổi protein bề mặt. Nhu cầu trị bệnh cấp thiết đã thúc đẩy nỗ lực đầy tham vọng giải trình tự hệ gene của *Plasmodium*. Các nhà nghiên cứu hiện nay đã theo dõi được biểu hiện của phần lớn các gene của trùng ký sinh ở nhiều giai đoạn trong vòng đời. Nghiên cứu này có thể giúp xác định mục tiêu tìm kiếm vaccine. Các kháng sinh tác động lên lập

thể dinh cũng đang được nghiên cứu. Cách tiếp cận này có thể có hiệu quả do lập thể đỉnh, vốn là dẫn xuất của một nội cộng sinh bậc hai từ một nhân sơ, có cách trao đổi chất khác với cách trao đổi chất trong cơ thể người.

Ciliata (Trùng lông bơi)

Trùng lông bơi là một nhóm nguyên sinh vật lớn, đa dạng, được gọi theo lông bơi là phần giúp di chuyển và lấy thức ăn (Hình 28.11a). Lông bơi có thể trùm trên

▼ Hình 28.11 Cấu trúc và chức năng của trùng lông bơi *Paramecium caudatum*.

Paramecium sống thường xuyên trong nước có môi trường nhược thẩm thấu. Không bào co bóp dạng túi tập trung nước thừa từ các ống phóng xạ để tổng đều đặn ra ngoài qua màng sinh chất.

50 µm



Hàng nghìn lông bơi phủ trên bề mặt của *Paramecium*.

Không bào co bóp

Lông bơi dọc theo rãnh miệng hình phễu đưa thức ăn (chủ yếu là vi khuẩn) vào bào khẩu, nơi thức ăn được bao trong không bào tiêu hoá bằng thực bào.

Rãnh miệng

Bào khẩu

Nhân bé

Nhân lớn

Không bào tiêu hoá gắn với Lysosome (không thể hiện trên hình). Trong khi thức ăn được tiêu hoá, không bào di chuyển theo đường vòng trong tế bào. Các chất bã được thải ra ngoài khi không bào gắn với một vùng biệt hoá của màng sinh chất, nơi có chức năng của lỗ hậu môn (bào giang).

(a) Lấy thức ăn, thải chất bã và cân bằng nước.

① Hai tế bào của các dòng ghép đôi tương hợp xếp kế nhau và dung hợp một phần.

② Nhân bé giảm phân để cho 4 nhân bé đơn bội trong mỗi tế bào.

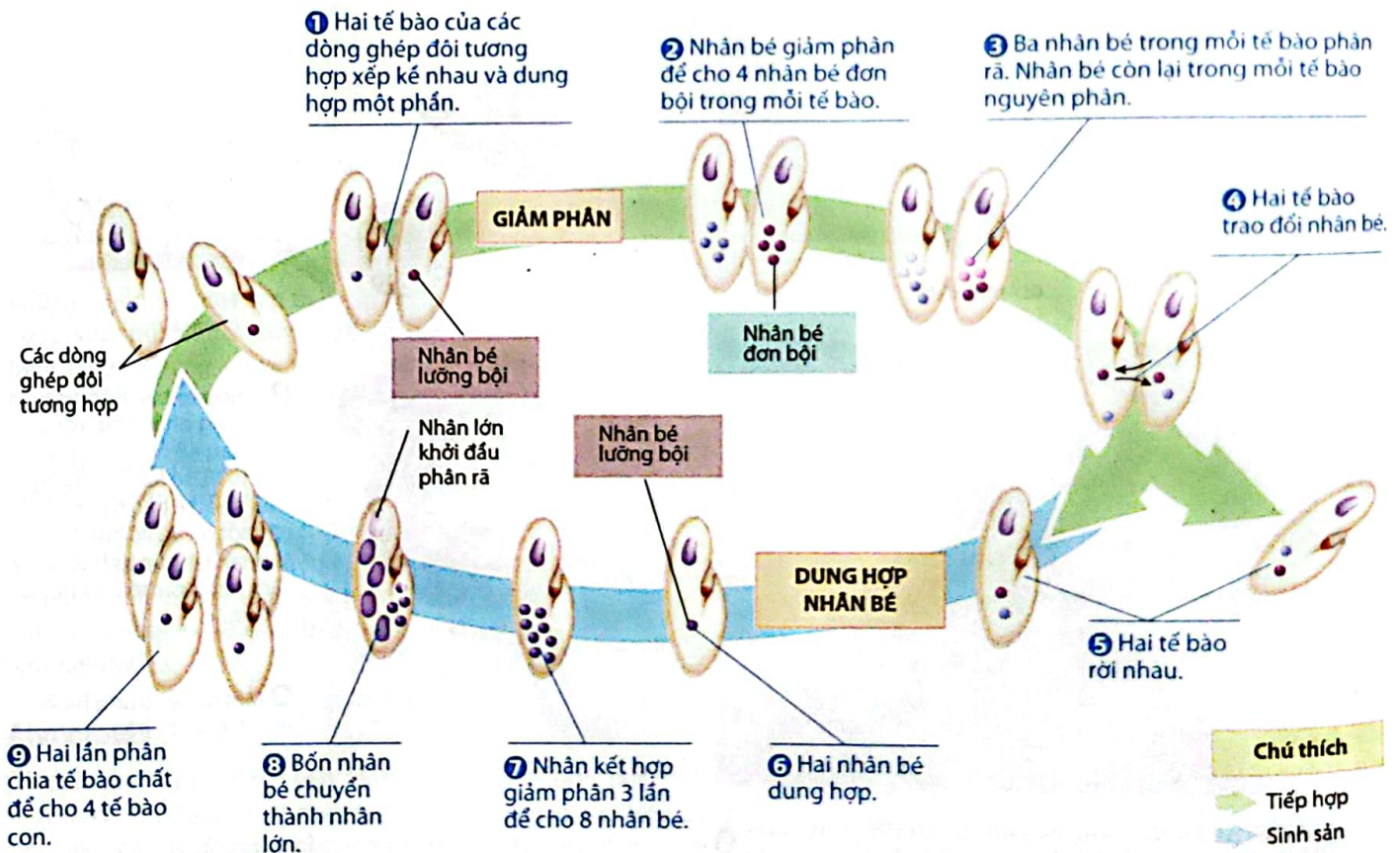
③ Ba nhân bé trong mỗi tế bào phân rã. Nhân bé còn lại trong mỗi tế bào nguyên phân.

④ Hai tế bào trao đổi nhân bé.

⑤ Hai tế bào rời nhau.

Chú thích

→ Tiếp hợp
→ Sinh sản



(b) Tiếp hợp và sinh sản.

toàn bộ bề mặt tế bào hoặc mọc chụm thành dãy hoặc thành chùm. Ở một số loài, các dây lông bơi gắn chặt với nhau, hoạt động phối hợp trong di chuyển. Một số trùng lông bơi khác chạy nhanh nhờ cấu trúc giống như chân do nhiều lông bơi gắn với nhau.

Một đặc điểm khác biệt của trùng lông bơi là có 2 kiểu nhân: nhân bé và nhân lớn. Mỗi tế bào có một hoặc nhiều nhân cho mỗi kiểu. Biến dị di truyền bắt nguồn từ tiếp hợp, quá trình hữu tính trong đó 2 cá thể trao đổi nhân bé đơn bội (**Hình 28.11b**). Trùng lông bơi thường sinh sản vô tính bằng phân đôi, trong quá trình phân đôi nhân lớn của tế bào mẹ bị phân rã và nhân lớn mới được hình thành trong các tế bào con từ các nhân bé của tế bào mẹ. Mỗi nhân lớn chứa đặc trưng nhiều bản sao của hệ gene của trùng lông bơi. Các gene trong nhân lớn kiểm soát chức năng thường xuyên của tế bào như dinh dưỡng, bài tiết và giữ cân bằng nước (xem Hình 28.11a).

Strameopiles

Strameopiles là một nhóm tảo biển bao gồm một số trong các sinh vật quang hợp quan trọng nhất trên hành tinh của chúng ta và một số nhánh sinh vật dị dưỡng. Tên gọi (từ tiếng Latin *stramen*, rơm rạ và *pilos*, lông) lưu ý tới roi bơi đặc trưng của chúng với các lông bên mảnh. Ở phần lớn Strameopila, các roi bơi có lông này thường đi kèm với một roi bơi “trơn” (không có lông) ngắn hơn (**Hình 28.12**).

Diatoms (Tảo silic)

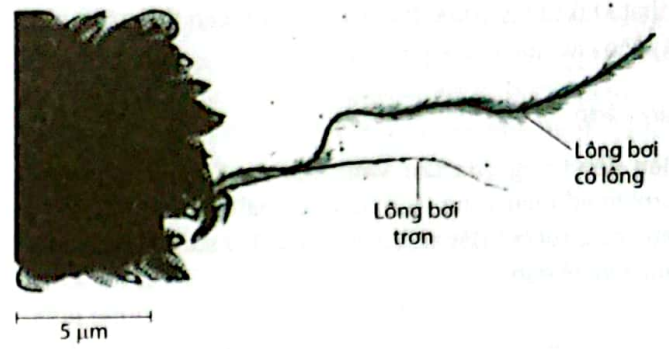
Tảo silic là tảo đơn bào có thành trong suốt duy nhất bằng silicon dioxide chìm trong một khuôn hữu cơ. Thành gồm 2 phần đậy vào nhau như hộp và nắp hộp (**Hình 28.13**). Thành này bảo vệ có hiệu quả cơ thể khỏi hàm nghiền của lũ ăn thịt. Năm 2003 các nhà nghiên cứu ở Đức đã cho thấy tảo silic sống có thể chịu được áp lực lớn tới 1,4 triệu kg/m², bằng áp suất ép lên mặt bàn của một chân voi! Lực chịu đựng của tảo silic bắt nguồn từ các hố và các hốc khảm trên thành của nó. Nếu thành trơn, chịu lực sẽ giảm đi 60%.

Phần lớn thời gian trong năm, tảo silic sinh sản vô tính bằng nguyên phân. Mỗi tế bào con nhận một nửa thành tế bào của mẹ và hình thành nửa vỏ còn lại phù hợp với nó. Một số loài hình thành kén khi gặp điều kiện khó khăn. Sinh sản hữu tính không phổ biến ở tảo silic.

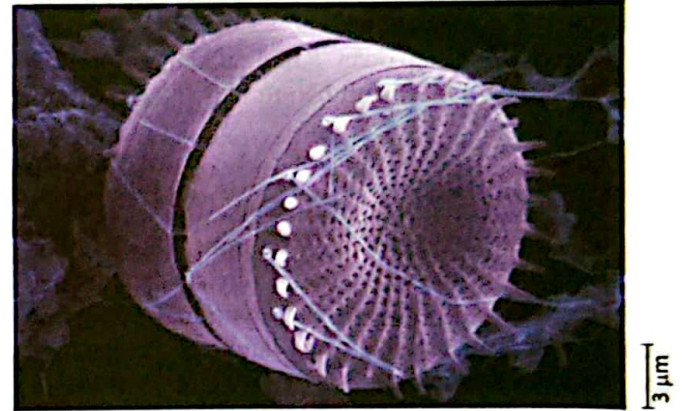
Với khoảng 100.000 loài hiện sống, tảo silic là nhóm nguyên sinh vật có độ đa dạng cao (xem Hình 28.3). Chúng là thành phần chính của sinh vật nổi cả trong đại dương và ao hồ. Một xô nước múc từ mặt biển chứa tới hàng triệu các tảo hiển vi này.

Cũng như tảo vàng và tảo nâu, tảo silic tích trữ năng lượng dưới dạng glucose trùng hợp gọi là laminarin. Một số tảo silic tích trữ năng lượng trong các phân tử dầu.

Tích đọng thành khối tảo silic hoá thạch tạo nên thành phần chính của trầm tích được gọi là đất tảo silic, một loại khoáng sản dùng làm vật liệu lọc rất tốt cũng như



▲ **Hình 28.12** Roi bơi của Stramenopile. Phần lớn Stramenopile, như *Synura petersenii*, có hai roi bơi: một phủ lông bé và một ngắn hơn không phủ lông.



▲ **Hình 28.13** Một tảo silic nước ngọt (SEM tô màu).

được sử dụng trong nhiều lĩnh vực khác. Tảo silic cũng được sử dụng trong công nghệ nano – thiết kế các máy móc hiển vi. Tảo silic tạo nên thành tế bào của chúng bằng cách lắp ráp các thành tố hiển vi ba chiều phức tạp lại với nhau. Các kỹ sư nano nghiên cứu quá trình này như một mô hình để thiết kế các động cơ bé tí xiu và các hệ thống sao chép y học.

Quần thể tảo silic có thể tăng nhanh chóng khi môi trường có nhiều thức ăn. Mặc dầu tảo silic là nguồn thức ăn chính của các nhóm nguyên sinh vật và động vật không xương sống, khi bùng nổ phát triển, nhiều tảo silic sẽ tránh được số phận bị ăn thịt. Khi tảo silic không bị ăn thịt chết đi, cơ thể tảo silic lắng xuống đáy đại dương. Quá trình lắng xuống đáy này là một phần của *bơm carbon sinh học*, quá trình này được bắt đầu từ khi tảo silic quang tổng hợp nhận carbon vào cơ thể của mình từ carbon dioxide trong không khí. Tảo silic lắng xuống đáy đại dương hình như không bị vi khuẩn và các sinh vật khác phân huỷ. Do đó carbon trong thành của chúng không được sinh vật phân huỷ chuyển thành carbon dioxide của không khí mà lại được “bơm vào” đáy đại dương. Để làm giảm độ nóng của Trái Đất bằng cách làm giảm carbon dioxide của khí quyển, một số nhà khoa học ủng hộ xúc tiến việc làm bùng nổ tảo silic bằng cách bón thức ăn như Fe cho đại dương. Các nhà khoa học khác nghi ngờ sự sáng suốt của chiến lược này, lưu

ý thật khó lường trước hệ quả của một can thiệp lớn như vậy lên các quần xã sinh thái.

Tảo vàng

Màu đặc trưng của tảo vàng bắt nguồn từ các sắc tố carotenoid màu vàng và màu nâu của chúng. Tế bào tảo vàng có 2 roi bơi đặc trưng, cả 2 roi đều gắn vào gần một đỉnh của tế bào.

Nhiều tảo vàng là thành phần của sinh vật nổi ở nước ngọt và ở biển. Hầu như tất cả tảo vàng đều quang hợp, một số loài tạp dưỡng. Các loài tạp dưỡng này có thể hấp thụ các hợp chất hữu cơ hoà tan hoặc tiêu hoá các vụn thức ăn, kể cả các tế bào sống (nhân sơ và sinh vật nhân thực) bằng thực bào. Phần lớn các loài đơn bào, nhưng một số như các loài trong chi *Dinobryon* sống trong nước ngọt (Hình 28.14) là tập đoàn. Khi điều kiện môi trường xấu đi, nhiều loài hình thành bào tử bảo vệ có thể sống hàng chục năm.

Tảo nâu

Tảo lớn nhất và phức tạp nhất là tảo nâu. Tất cả chúng đều đa bào và phần lớn sống ở biển. Tảo nâu đặc biệt phổ biến dọc ven biển ôn đới, nơi nước luôn mát. Chúng có màu nâu hoặc màu ôliu đặc trưng là nhờ các carotenoid trong lớp thể của chúng.

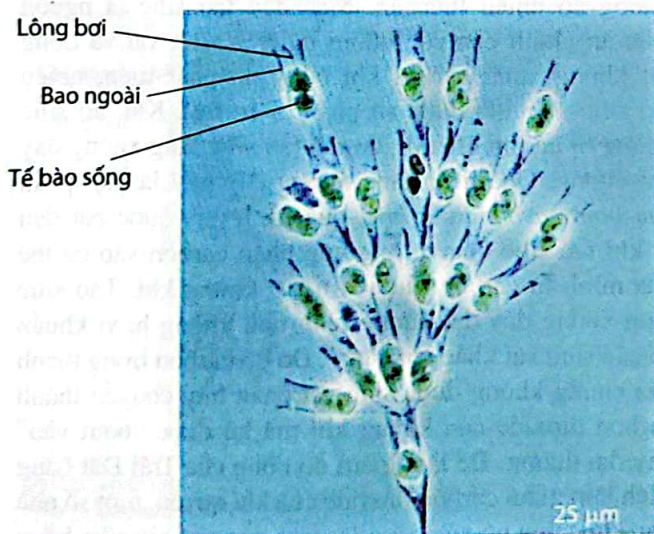
Nhiều loài thường quen gọi là “tảo biển” chính là tảo nâu. (Một số loài lớn, đa bào của tảo đỏ hoặc tảo lục cũng được coi là tảo biển. Chúng ta sẽ quan sát chúng muộn hơn trong chương này). Tảo nâu gồm các loài có cấu trúc đa bào phức tạp nhất trong tất cả tảo, một số thậm chí có cả các mô và cơ quan biệt hoá giống như ở thực vật. Nhưng bằng chứng về hình thái và DNA cho thấy sự giống nhau này được hình thành độc lập trong 2

đồng thực vật và tảo và chỉ là tương tự chứ không phải tương đồng.

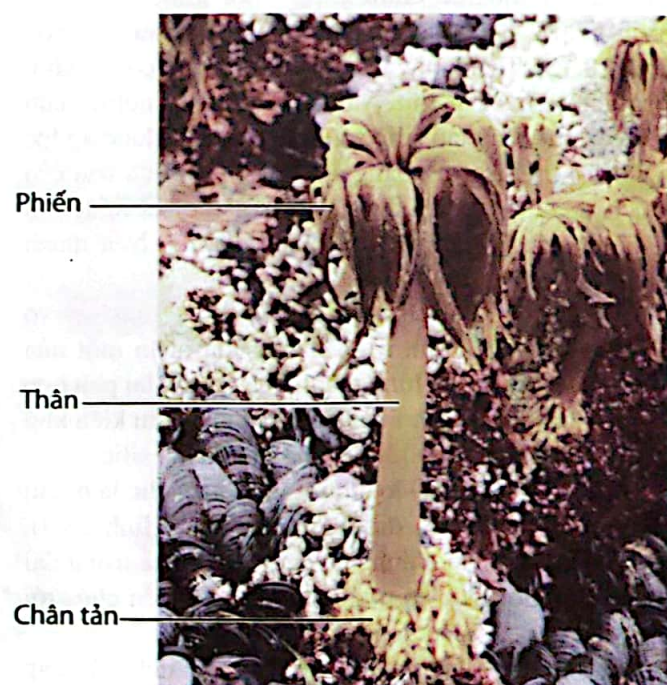
Thuật ngữ *tảo* (*thallus*, bắt nguồn từ chữ Hy Lạp *thallos*, chồi hoặc mầm) để chỉ phần thân của tảo giống của thực vật. Tuy nhiên, khác với thân của thực vật, tảo thiếu các rễ, thân và lá thực sự. Một tản điển hình gồm có **chân tản** giống rễ giúp tảo bám và một **phần thân** giống như thân cây nâng đỡ các **phiến** giống lá (Hình 28.15). Các phiến tạo phần lớn bề mặt quang hợp của tảo. Một số tảo nâu có phao hình bong bóng chứa đầy khí giúp giữ phiến gần với mặt nước. Bên ngoài vùng nước triều lên xuống, ở nơi nước sâu hơn, có loại rong biển khổng lồ sinh sống được gọi là tảo bẹ. Thân của tảo bẹ có thể dài tới 60m – dài hơn nửa chiều dài của sân bóng đá.

Tảo nâu sống trong vùng triều phải đương đầu với sóng và gió dọc theo triều thấp và đương đầu với không khí khô và tia nắng chói chang. Tại những vùng đó, tảo có các đặc điểm thích nghi riêng giúp chúng có thể sống sót. Ví dụ, thành của tảo gồm cellulose và polysaccharides -tạo-gel làm đệm giúp tản chống sóng và giảm khô khi lộ ra trong không khí.

Tảo nâu quan trọng với con người. Một số loài ăn được trong đó có *Laminaria* (“kombu” Nhật Bản) dùng trong món xúp. Ngoài ra chất tạo thạch trong thành tế bào của tảo nâu, gọi là algin, được dùng để làm đặc nhiều chế phẩm thức ăn, kể cả bánh putđinh, kem và rau sống trộn giấm.



▲ Hình 28.14 *Dinobryon*, một tảo vàng tập đoàn sống trong nước ngọt (LM)



▲ Hình 28.15 Tảo biển: thích nghi với cuộc sống ven bờ đại dương. Cây cỏ biển (*Postelsia*) sống trên đá dọc bờ biển của tây bắc Mỹ và tây Canada. Tản của tảo nâu này thích nghi tốt để giữ chắc chân tản trước sức vỗ của sóng.

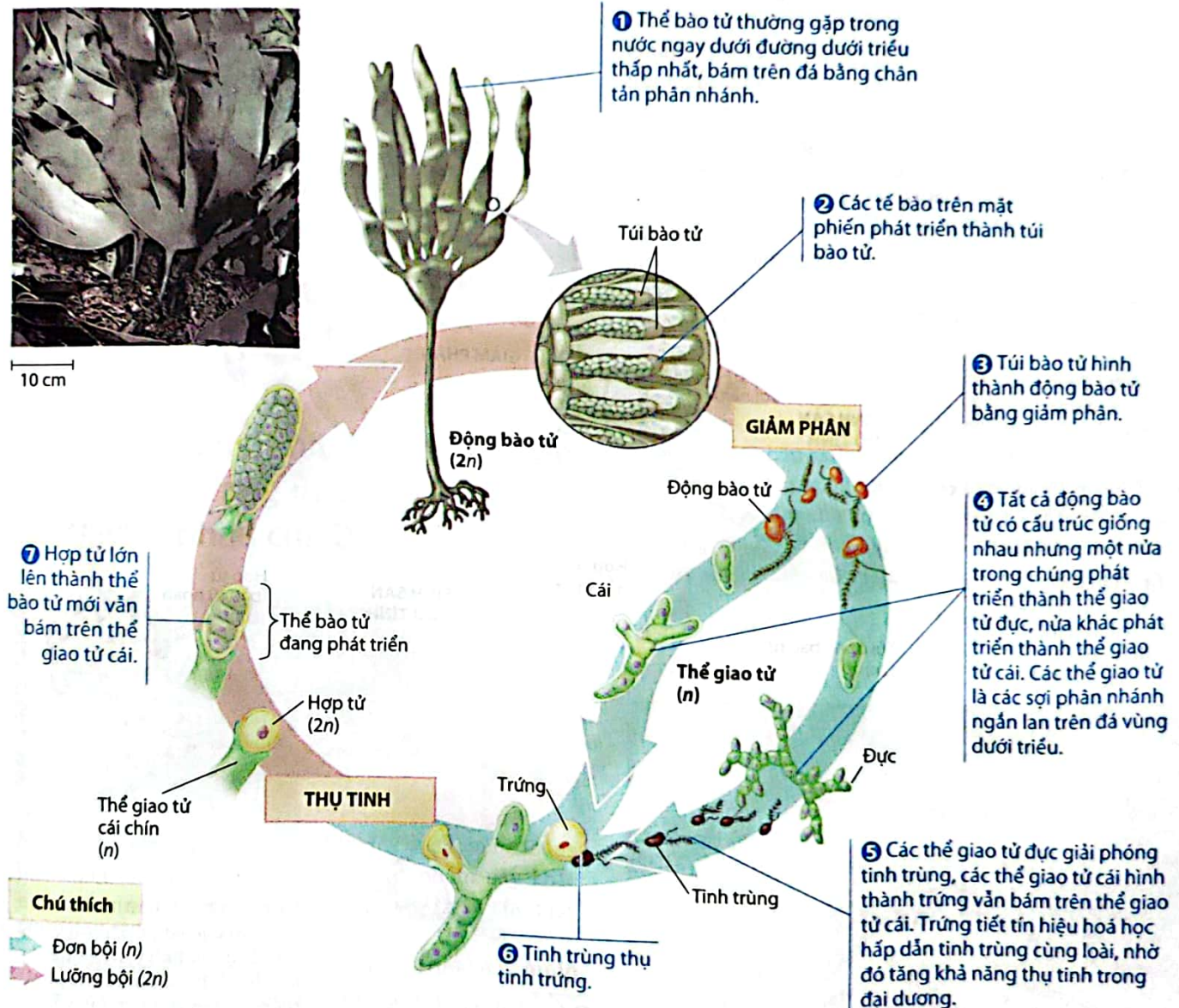
Xen kẽ thế hệ

Có các kiểu vòng đời khác nhau trong tảo đa bào. Kiểu vòng đời phức tạp nhất có **xen kẽ thế hệ**, sự xen kẽ của các dạng đơn bội và lưỡng bội đa bào. Mặc dầu trạng thái đơn bội và lưỡng bội xen kẽ nhau trong *tất cả* các vòng đời hữu tính – tế bào sinh dục của người chẳng hạn là đơn bội – thuật ngữ **xen kẽ thế hệ** chỉ dùng cho các vòng đời trong đó cả giai đoạn đơn bội và lưỡng bội đều là đa bào. Chương 29 sẽ cho thấy xen kẽ thế hệ cũng gặp ở thực vật.

Vòng đời phức tạp của tảo nâu *Laminaria* cho ta một ví dụ về xen kẽ thế hệ (**Hình 28.16**). Các thể lưỡng bội gọi

là thể bào tử vì nó sản sinh bào tử. Các bào tử đơn bội và di chuyển nhờ roi bơi. Các bào tử có roi bơi gọi là **động bào tử**. Các động bào tử phát triển thành thể giao tử đực và thể giao tử cái để sản sinh ra giao tử. Phối hợp của hai giao tử (thụ tinh hoặc hợp giao tử) cho hợp tử lưỡng bội, thành thực và cho thể bào tử mới.

Trong *Laminaria* hai thế hệ dị hình (heteromorphic), nghĩa là thể bào tử và thể giao tử khác nhau về cấu trúc. Vòng đời của tảo khác có xen kẽ các thế hệ **đồng hình** (isomorphic), khi thể bào tử và thể giao tử nhìn rất giống nhau, tuy khác nhau về số lượng nhiễm sắc thể.



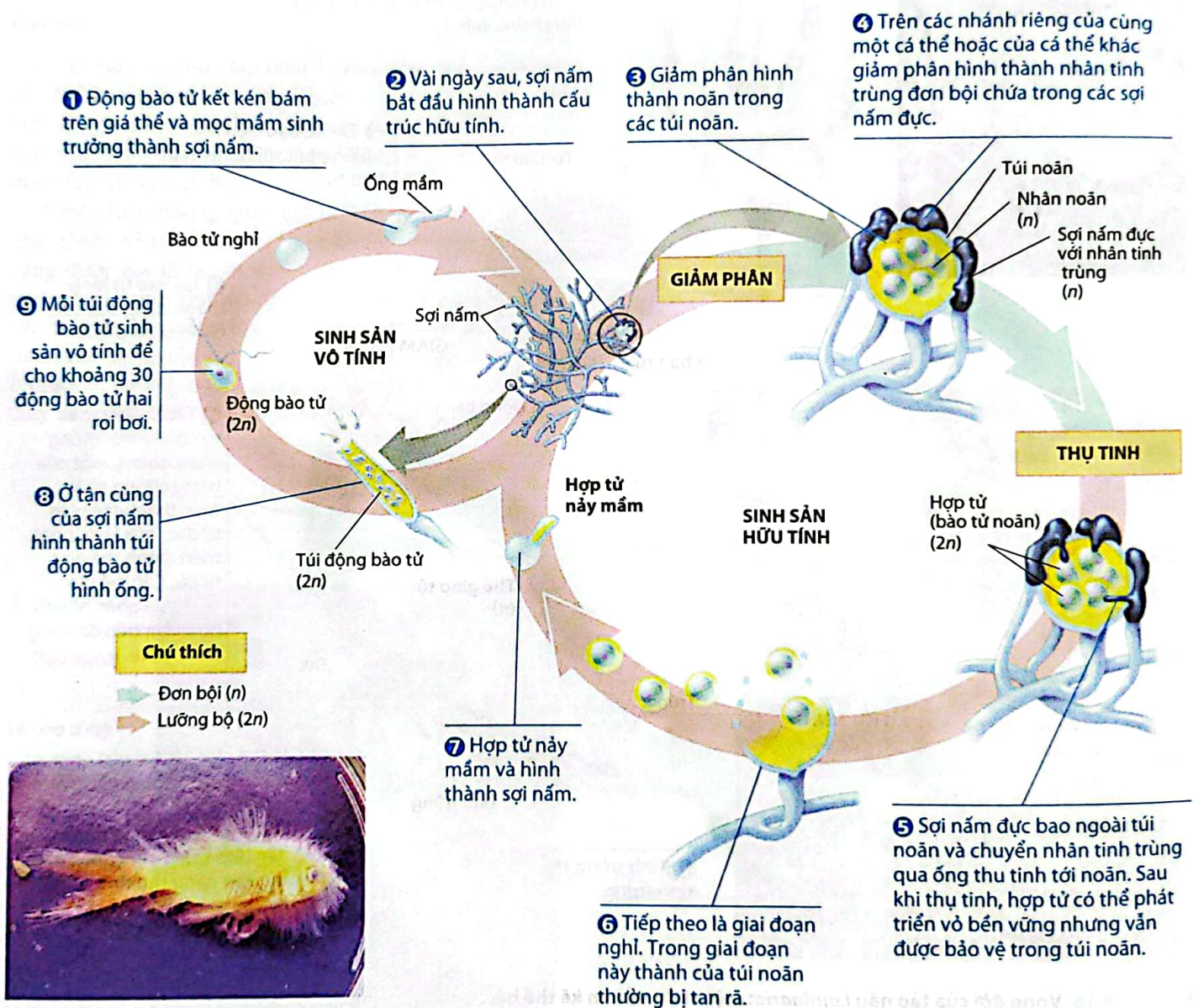
▲ **Hình 28.16** Vòng đời của tảo nâu *Laminaria*: một ví dụ về xen kẽ thế hệ.

Nấm noãn (Nấm nước và các loài họ hàng của chúng)

Nấm noãn bao gồm nấm nước, nấm gỉ trắng và nấm mindiu lõi lõm. Dựa trên hình thái, các sinh vật này trước đây đã được xếp vào nấm (thực ra, *oomycete* có nghĩa là "nấm trắng"). Ví dụ, nhiều nấm noãn có các sợi đa bào giống với sợi nấm (Hình 28.17). Tuy nhiên, có nhiều sai khác giữa nấm noãn và nấm. Trong số các sai khác này, có nấm noãn có thành tế bào đặc trưng bằng cellulose, còn thành tế bào của nấm chứa chủ yếu chitin, một polysaccharid khác. Dẫn liệu từ hệ thống học phân tử cũng khẳng định nấm noãn không có họ hàng gần với nấm. Sự giống nhau bề ngoài chỉ là kết quả của tiến hoá đồng quy. Trong cả hai trường hợp nấm noãn và nấm, tỷ lệ cao của bề mặt trên thể tích của các cấu trúc sợi tăng cường khả năng lấy thức ăn từ môi trường.

Cho dù nấm noãn khởi đầu từ tổ tiên chứa lap thể, chúng đã không còn giữ lap thể và khả năng quang hợp. Thay vào đó, chúng dinh dưỡng điển hình như các sinh vật hoại sinh hoặc ký sinh. Phần lớn nấm noãn hoại sinh và có hình như đám bông trên tảo và động vật chết, chủ yếu trên phần lớn sinh vật ở nước (xem Hình 28.17). Nấm gỉ trắng và nấm mindiu lõi lõm thường sống trên cạn như các ký sinh thực vật.

Tác động sinh thái của nấm noãn có thể đáng kể. Ví dụ, nấm noãn *Phytophthora infestans* gây bệnh thối muộn khoai tây làm cho cuống và thân khoai tây chuyển thành chất nhầy màu đen. Bệnh thối muộn khoai tây đã góp phần gây ra nạn đói tàn phá Ailen trong thế kỷ thứ XIX, làm tử vong hàng triệu người và đã buộc nhiều người phải rời bỏ quê hương. Bệnh này hiện nay vẫn còn là vấn đề nghiêm trọng, gây giảm 15% năng suất ở Bắc Mỹ và tới 70% năng suất ở một số vùng của Nga, nơi không đủ điều kiện để xử lý bằng thuốc trừ sâu.



▲ **Hình 28.17 Vòng đời của nấm nước.** Nấm nước giúp phân giải xác côn trùng, cá và các động vật ở nước ngọt khác. (Chú ý khối sợi nấm mọc trên cá vàng trong ảnh ghép.)

Để hiểu bệnh này tốt hơn, các nhà sinh học phân tử đã tách riêng DNA từ một cá thể *P. infestans* lưu giữ từ khoai tây bị bệnh của những năm 1840. Nghiên cứu di truyền học cho thấy trong các thập niên gần đây, nấm mốc đã có các gene làm tăng sức tấn công và khả năng kháng thuốc trừ sâu của chúng. Các nhà khoa học đang tìm trong hệ gene của cả *Phytophthora* và khoai tây các vũ khí chống bệnh mới. Ví dụ, năm 2003, một nhóm các nhà nghiên cứu đã tạo giống khoai tây kháng bệnh thối muộn bằng cách chuyển gene từ dòng kháng bệnh của khoai tây hoang dại.

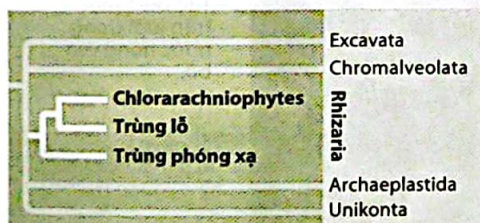
KIỂM TRA KHÁI NIỆM 28.3

1. Tóm tắt các bằng chứng ủng hộ và chống lại giả thuyết cho rằng các loài hiện nay được xếp vào Chromalveolata là các thành viên của một nhánh.
2. Xem lại Chương 13, cái gì trên 3 vòng đời được giới thiệu trên hình 13.6 thể hiện xen kẽ thế hệ?
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Liệu bạn có cho rằng DNA lặp thể của trùng roi xoắn, tảo silic và tảo vàng giống nhau hơn so với DNA nhân của thực vật (siêu giới Nhân thực) hoặc với DNA ty thể của vi khuẩn lam (siêu giới Vi khuẩn).

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 28.4

Rhizaria là một nhóm nguyên sinh vật rất đa dạng được xác định từ sự giống nhau của DNA



Nhánh **Rhizaria** được đề xuất gần đây dựa trên hệ thống học phân tử. Mặc dầu thành viên của nhóm này khác nhau rất nhiều về hình thái, bằng chứng DNA cho thấy Rhizaria là nhóm đơn phát sinh.

Nhiều loài Rhizaria trong số amíp. Trước đây amíp được xác định là các nguyên sinh vật di chuyển và bắt thức ăn bằng **chân giả**, phân lõi hình thành từ bất kỳ nơi nào trên bề mặt tế bào. Amíp di chuyển bằng cách kéo dài chân giả rồi bám dính vào giá thể. Nhiều tế bào chất chảy vào chân giả. Tuy nhiên, dựa trên hệ thống học phân tử, hiện nay rõ ràng là amíp không phải là một nhóm đơn phát sinh mà gồm nhiều taxon nhân thực có quan hệ xa

nhau. Phần lớn amíp thuộc nhánh Rhizaria có chân giả dạng sợi khác về hình thái với các amíp khác.

Rhizaria bao gồm Chlorarachniophyta (đã nhắc đến ở trên khi bàn về nội cộng sinh bậc hai) và 2 nhóm khác là Trùng lỗ và Trùng phóng xạ mà chúng ta sẽ quan sát ở đây.

Foraminifera (Trùng lỗ)

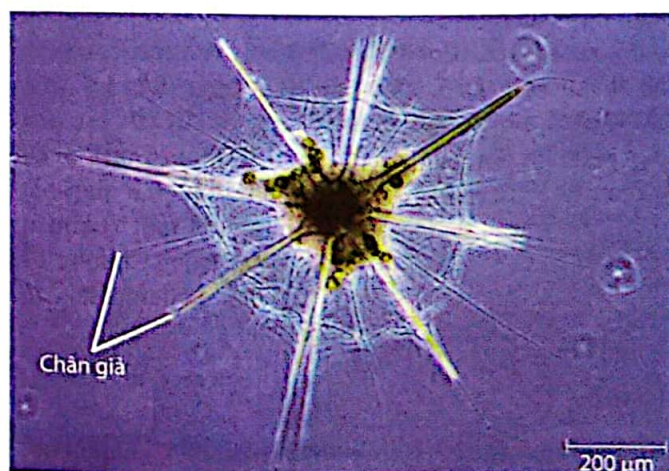
Nguyên sinh vật gọi là **trùng lỗ** (từ tiếng Latin *foramen*, lỗ bé và *ferre*, mang, có) theo hình thái vỏ thùng nhiều lỗ của nó (xem Hình 28.3). Vỏ trùng lỗ là một mảnh vật chất hữu cơ cứng nhờ calcium carbonate. Chân giả thò qua lỗ ra ngoài khi bơi, khi hình thành vỏ và lấy thức ăn. Nhiều trùng lỗ chuyển sang dinh dưỡng nhờ quang hợp của các tảo cộng sinh ở phần trong của vỏ.

Trùng lỗ sống cả trong đại dương và trong nước ngọt. Nhiều loài sống trong cát hoặc bám trên đá hoặc trên tảo, nhưng một số rất phong phú trong sinh vật nổi. Trùng lỗ lớn nhất, cho dù chỉ một tế bào, có đường kính tới vài centimeter.

Chín mươi phần trăm các loài trùng lỗ đã được định tên là từ hoá thạch. Trong số các di vật chứa calcium của các nguyên sinh vật khác, những nghiên cứu hoá thạch cho thấy trùng lỗ cũng góp phần tạo nên trầm tích biển bao gồm các đá trầm tích hiện ở trên cạn. Hoá thạch trùng lỗ là vật chỉ thị tuyệt diệu cho tuổi của đá trầm tích trên các vùng khác nhau của Trái Đất.

Radiolaria (Trùng phóng xạ)

Nguyên sinh vật gọi là **trùng phóng xạ** có một bộ xương trong, thường bằng silic hữu cơ đối xứng phức tạp và tinh tế. Chân giả của các nguyên sinh vật phần lớn sống ở biển này toả tia từ tâm của cơ thể (**Hình 28.18**) và được nâng đỡ bằng các bó vi ống. Vi ống có lớp tế bào chất mỏng bọc ngoài, bao lấy các vi sinh vật bé hơn bám vào chân



▲ **Hình 28.18** Một trùng phóng xạ. Nhiều chân giả hình sợi toả tia từ tâm cơ thể của một trùng phóng xạ sống ở Biển Đỏ (LM).

giả. Dòng tế bào chất sẽ chuyển thức ăn bắt được vào phần chính của tế bào. Sau khi chết, vỏ của trùng phóng xạ lắng xuống đáy biển, tập trung thành lớp bùn mềm có nơi dày tới hàng trăm meter.

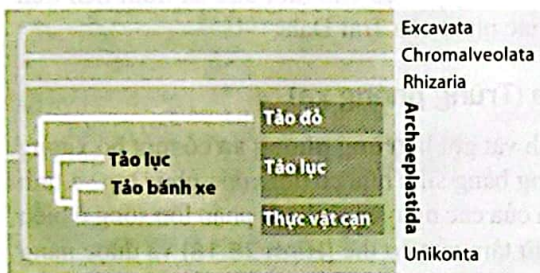
KIỂM TRA KHÁI NIỆM 28.4

1. Giải thích vì sao các loài trùng lỗ lại để lại một bộ hồ sơ hoá thạch được bảo quản tốt như vậy.
2. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Bằng chứng DNA cho thấy một loài amíp mới phát hiện là thuộc nhánh Rhizaria – như thế thì hình thái của nó có gần amíp hơn là các nhóm sinh vật nhân thực khác không? Hãy đề xuất một giải thích có tính đến các quan sát không thống nhất này.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 28.5

Tảo đỏ và tảo lục là những loài có họ hàng gần gũi nhất với thực vật trên cạn



Như đã mô tả trong Chương 25, hệ thống học phân tử và các nghiên cứu về cấu trúc tế bào cho thấy bức tranh như sau: trên một tỷ năm trước, một nguyên sinh vật dị dưỡng đã có được một vi khuẩn lam cộng sinh và các hậu duệ quang hợp của nguyên sinh vật cổ này đã tiến hoá thành tảo đỏ và tảo lục. Ít nhất là 475 triệu năm trước, nhánh hình thành nên tảo lục đã làm xuất hiện thực vật trên cạn. Tảo đỏ, tảo lục và thực vật cạn đã hợp thành siêu nhóm sinh vật nhân thực thứ tư, gọi là nhóm **Lạp thể cổ** (Archaeplastida). Lạp thể cổ là nhóm đơn phát sinh bắt nguồn từ nguyên sinh vật cổ đã từng nuốt một vi khuẩn lam. Chúng ta sẽ quan sát thực vật ở cạn trong Chương 29 và 30. Trong chương này sẽ đề cập đến đa dạng của các nhóm tảo có quan hệ gần gũi nhất: tảo đỏ và tảo lục.

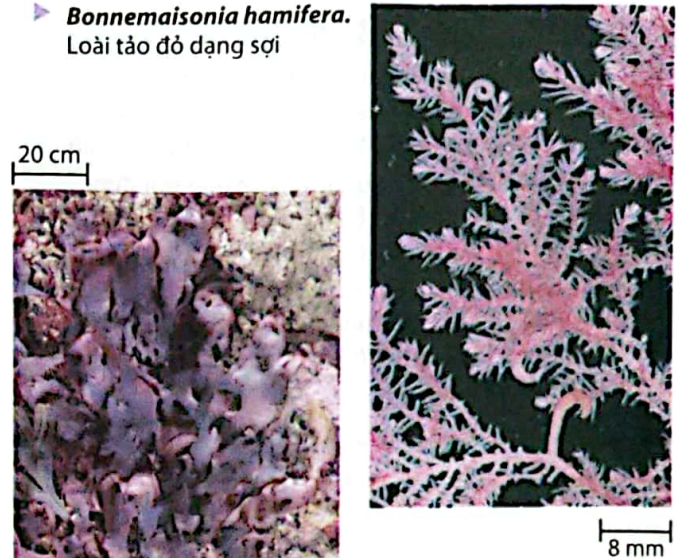
Tảo đỏ

Phần lớn trong số 6.000 loài **tảo đỏ** hiện biết, có màu hơi đỏ do có sắc tố quang hợp bổ sung gọi là phycoerythrin che mất màu lục của chlorophyll (**Hình 28.19**). Tuy nhiên, các loài sống ở vùng nước nông có ít phycoerythrin hơn. Do đó, các loài tảo đỏ sống ở vùng nước rất nông

có màu đỏ hơi lục, sống ở vùng nước sâu vừa có màu đỏ tươi, còn sống ở vùng nước sâu có màu gần như đen. Một số loài mất hoàn toàn sắc tố và sống dị dưỡng nhờ ký sinh trên các tảo đỏ khác.

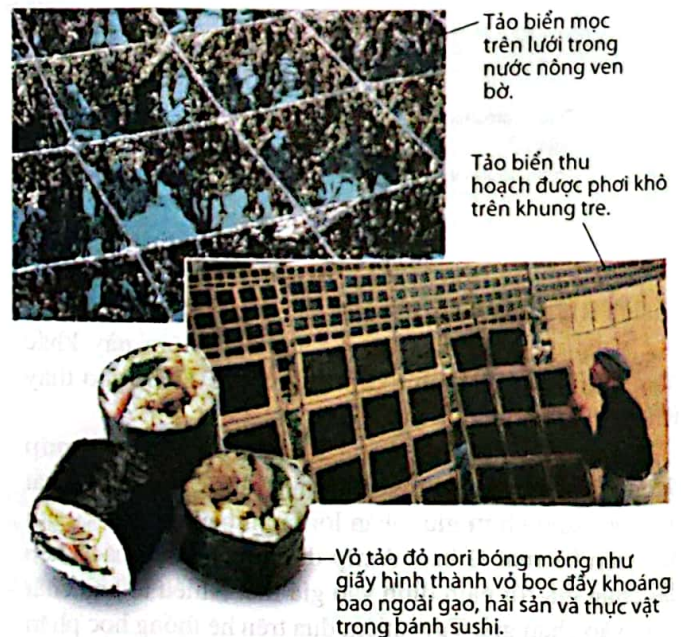
Tảo đỏ là tảo lớn và phong phú nhất ở vùng nước ấm ven bờ của đại dương nhiệt đới. Các sắc tố phụ cho phép chúng hấp thu ánh sáng xanh (blue) và lục (green) có thể xuống tương đối sâu trong nước. Một loài tảo đỏ vừa mới được phát hiện sống gần Bahamas ở độ sâu trên 260m.

► *Bonnemaisonia hamifera*.
Loài tảo đỏ dạng sợi



► **Tảo dulse** (*Palmaria palmata*). Loài tảo ăn được dạng lá.

▼ **Nori**. Loài tảo đỏ *Porphyra* là nguồn thức ăn truyền thống của Nhật Bản.



▲ **Hình 28.19 Tảo đỏ.**

Cũng có số ít loài tảo đỏ sống trong nước ngọt và trên cạn.

Phần lớn tảo đỏ đa bào. Cho dù không có tảo đỏ nào lớn như tảo bẹ khổng lồ (thuộc Tảo nâu), tảo đỏ đa bào lớn nhất thường được gọi dân dã là “rong biển”. Có thể bạn đã từng ăn loài tảo đỏ đa bào này, *Porphyra* (“nori” Nhật Bản) dạng lá hoặc dạng tấm cuộn cho bánh sushi (xem Hình 28.19). Tàn của nhiều tảo đỏ dạng sợi, thường phân nhánh và liên kết dạng đăng ten. Gốc của tàn thường biệt hoá thành gốc đơn giản.

Tảo đỏ có vòng đời đặc biệt đa dạng và thường gặp xen kẽ thế hệ. Nhưng khác với các tảo khác, chúng không có giai đoạn có roi bơi trong vòng đời và giao tử phụ thuộc vào dòng nước chuyển đi để thụ tinh.

Tảo lục

Lục lạp màu lục của tảo lục có siêu cấu trúc và thành phần sắc tố rất giống với lục lạp của thực vật trên cạn. Hệ thống học phân tử và hình thái tế bào khiến ta ít nghi ngờ rằng tảo lục và thực vật trên cạn có quan hệ gần gũi. Một số nhà hệ thống học còn gộp tảo lục vào một giới “Thực vật” mở rộng, gọi là giới Viridiplantae (từ từ Latin *viridis*, màu lục). Về phát sinh chủng loại, thay đổi này có nghĩa của nó, tuy ngược lại, tảo lục là nhóm cận phát sinh.

Tảo lục phân thành 2 nhóm lớn: Chlorophyta (từ chữ Hy Lạp *chloros*, màu lục) và Tảo bánh xe (Charophyta). Đã định tên được 7.000 loài chlorophyta. Phần lớn sống trong nước ngọt nhưng cũng có nhiều loài sống ở biển và trên cạn. Chlorophyta đơn giản nhất là sinh vật đơn bào như *Chlamydomonas*, giống như giao tử và động bào tử của các chlorophyta phức tạp hơn. Nhiều loài chlorophyta đơn bào là sinh vật nổi hoặc sống trong đất ẩm. Một số cộng sinh trong các sinh vật nhân thực khác, góp sản phẩm quang hợp làm một phần thức ăn cho vật

chủ. Một số chlorophyta thậm chí đã thích nghi với một trong các nơi sống khắc nghiệt nhất mà bạn có thể hình dung: tuyết. Ví dụ, *Chlamydomonas nivalis* có thể bùng nổ trên băng phủ núi cao và trên bãi tuyết, nơi mà các sắc tố đỏ của nó tạo thành cái gọi là “tuyết dưa hấu” (Hình 28.20). Các chlorophyta này tiến hành quang hợp ngay cả dưới nhiệt độ đóng băng, ánh sáng chói chang và bức xạ tử ngoại. Chúng được chính tuyết có vai trò như một khiên chắn và các hợp chất chống phóng xạ trong tế bào chất bảo vệ. Các chlorophyta khác chứa các hợp chất bảo vệ tương tự trong thành tế bào hoặc trong lớp vỏ cứng bao quanh hợp tử.

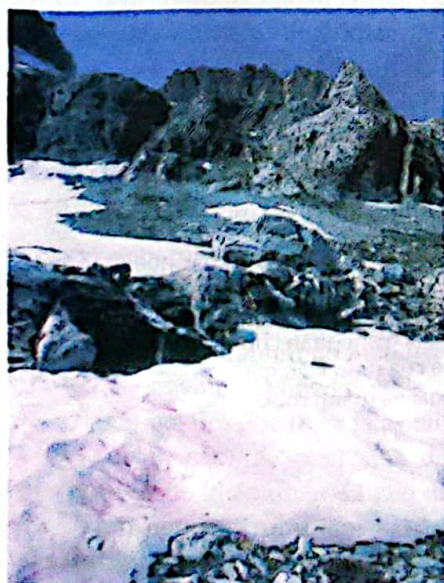
Kích thước lớn hơn và sự phức tạp tăng hơn hình thành trong Chlorophyta theo 3 cơ chế khác nhau:

1. Hình thành tập đoàn của các tế bào cá thể, như gặp ở *Volvox* (xem Hình 28.3) và ở các dạng hình sợi, hình thành các đám sợi tạo thành lớp váng trên mặt ao hồ
2. Hình thành các cơ thể đa bào thực sự bằng phân chia và biệt hoá tế bào như ở tảo biển *Ulva* (Hình 28.21a).
3. Có nhân phân chia nhiều lần mà không kèm theo phân chia tế bào chất như gặp ở các sợi đa bào của *Caulerpa* (Hình 28.21b).



2 cm

(a) *Ulva*, rau diếp biển. Loài tảo biển ăn được có tàn đa bào phân hoá thành phiến hình lá. Chân tàn hình rễ của nó giúp tảo chống chọi với sóng lớn và thủy triều.



◀ Hình 28.20 Tuyết dưa hấu. Sắc tố carotenoid trong một số chlorophyta sống trong tuyết như *Chlamydomonas nivalis* làm tuyết có màu đỏ.

(b) *Caulerpa*, một chlorophyte vùng triều. Các sợi phân nhánh thiếu thành ngang và do đó là đa nhân. Thực ra tàn là một “liên bào” khổng lồ.



▲ Hình 28.21 Chlorophyta đa bào.

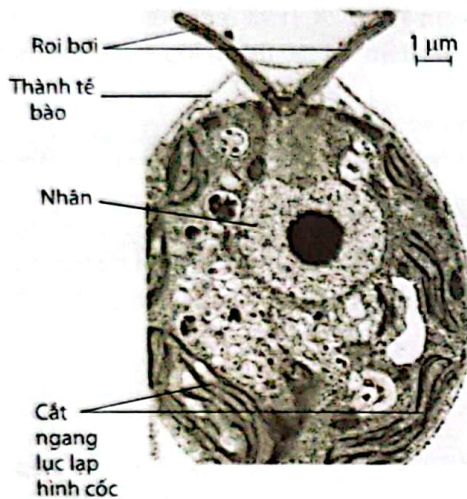
Phần lớn Chlorophyta có vòng đời phức tạp với hai giai đoạn sinh sản vô tính và sinh sản hữu tính. Gần như tất cả các loài chlorophyta sinh sản hữu tính bằng giao tử có 2 roi bơi và có diệp lục hình chén (**Hình 28.22**). Xen kẽ thế hệ đã được tiến hoá trong vòng đời của chlorophyta, kể cả *Ulva*, nhóm có các thế hệ xen kẽ đẳng giao.

Nhóm lớn khác của tảo lam, tảo bánh xe, là nhóm có quan hệ họ hàng gần nhất với thực vật ở cạn. Do đó sẽ đề cập tới nó cùng với thực vật trong Chương 29.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 28.5

1. Xác định 2 cách phân biệt tảo đỏ với tảo nâu.
2. Vì sao người ta lại nói rất đúng là *Ulva* mới là đa bào thực sự còn *Caulerpa* thì không?
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Đề xuất lý do giải thích tại sao các loài trong nhánh tảo lục mới là những loài đã có nhiều khả năng chiếm lĩnh môi trường cạn hơn là các loài trong nhánh tảo đỏ.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.



① Ở *Chlamydomonas*, các tế bào thành thực đơn bội và chứa một lục lạp duy nhất hình cốc.

② Khi môi trường nghèo thức ăn, bị khô hoặc khó khăn khác, tế bào phát triển thành giao tử.

③ Giao tử thuộc các kiểu giao phối khác nhau (đánh dấu bằng + hoặc -) dung hợp (thụ tinh) hình thành hợp tử lưỡng bội.

⑦ Các tế bào con này hình thành roi bơi và thành tế bào rồi hình thành động bào tử bơi từ tế bào mẹ. Các động bào tử phát triển thành tế bào đơn bội thành thực.

Động bào tử
SINH SẢN VÔ TÍNH

Tế bào thành thực (n)
SINH SẢN HỮU TÍNH

THỤ TINH

Hợp tử ($2n$)

GIẢM PHÂN

⑥ Khi tế bào thành thực sinh sản vô tính, nó hấp thu lại roi bơi rồi tiến hành 2 vòng nguyên phân để cho 4 tế bào (nhiều hơn ở một số loài).

④ Hợp tử tiết lớp vỏ cứng bảo vệ tế bào khỏi các điều kiện khắc nghiệt.

⑤ Sau thời kỳ nghỉ, giảm phân cho 4 cá thể (2 cá thể của từng kiểu giao phối) chui ra ngoài và thành thực.

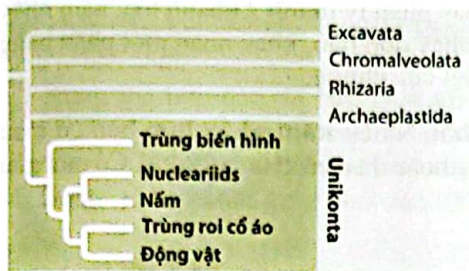
Chú thích

- Đơn bội (n)
- Lưỡng bội ($2n$)

▲ **Hình 28.22** Vòng đời của *Chlamydomonas*, một chlorophyte đơn bào.

HAY VẼ Khoanh vòng (các) giai đoạn trên sơ đồ trong đó các dòng được hình thành, sinh sản các tế bào con bổ sung mới mà đồng nhất về mặt di truyền với (các) tế bào mẹ.

Unikonta bao gồm các nguyên sinh vật có quan hệ gần gũi với nấm và động vật



Unikonta là một siêu nhóm sinh vật nhân thực rất đa dạng được đề xuất gần đây gồm có động vật, nấm và một số nguyên sinh vật. Có 2 nhánh lớn của Unikonta: Trùng biến hình và Opisthokonta (động vật, nấm và một số nhóm nguyên sinh vật có quan hệ gần gũi). Mỗi nhóm trong 2 nhánh lớn này được hệ thống học phân từ xác minh rõ rệt. Quan hệ gần gũi giữa Trùng biến hình và Opisthokonta còn gây nhiều tranh cãi. Ủng hộ mối quan hệ gần gũi này là các số liệu so sánh về protein myosin và một số nghiên cứu dựa trên hàng trăm gene chứ không phải nghiên cứu trên các gene riêng rẽ.

Điều bàn cãi khác liên quan đến Unikonta là gốc của cây sinh vật nhân thực. Nhắc lại rằng gốc rễ của một cây phát sinh chủng loại là chỗ bám của cây về thời gian: các điểm phân nhánh gần gốc phải là cổ nhất. Ở thời điểm hiện tại, gốc của cây sinh vật nhân thực còn chưa rõ. Do đó chúng ta không biết nhóm sinh vật nhân thực nào phân ly đầu tiên khỏi các sinh vật nhân thực khác. Một vài giả thuyết, như giả thuyết không ty thể được đề xuất trước đây, đã bị loại bỏ, nhưng các nhà nghiên cứu vẫn chưa thống nhất về một giả thuyết khác. Giá mà gốc của cây sinh vật nhân thực đã biết được, các nhà khoa học có thể suy ra đặc điểm của tổ tiên chung của sinh vật nhân thực – thông tin có thể giúp giải quyết một vài tranh luận hiện hành về 5 siêu nhóm sinh vật nhân thực.

Trong nỗ lực tìm gốc rễ của cây sinh vật nhân thực, các cây phát sinh dựa trên các bộ gene khác nhau đã cho các kết quả trái ngược. Trong một bài báo vào năm 2002 Alexandra Stechmann và

Thomas Cavalier-Smith của Đại học Oxford đã đề xuất một cách tiếp cận khác, một giả thuyết mới hoàn toàn về gốc rễ của cây sinh vật nhân thực (Hình 28.23). Theo giả thuyết này, Unikonta là các sinh vật nhân thực đầu tiên phân ly khỏi các sinh vật nhân thực khác. Giả thuyết này cho rằng động vật và nấm thuộc nhóm phân ly sớm của sinh vật nhân thực, khi sinh vật nhân thực còn thiếu ty thể

▼ Hình 28.23 Tìm hiểu

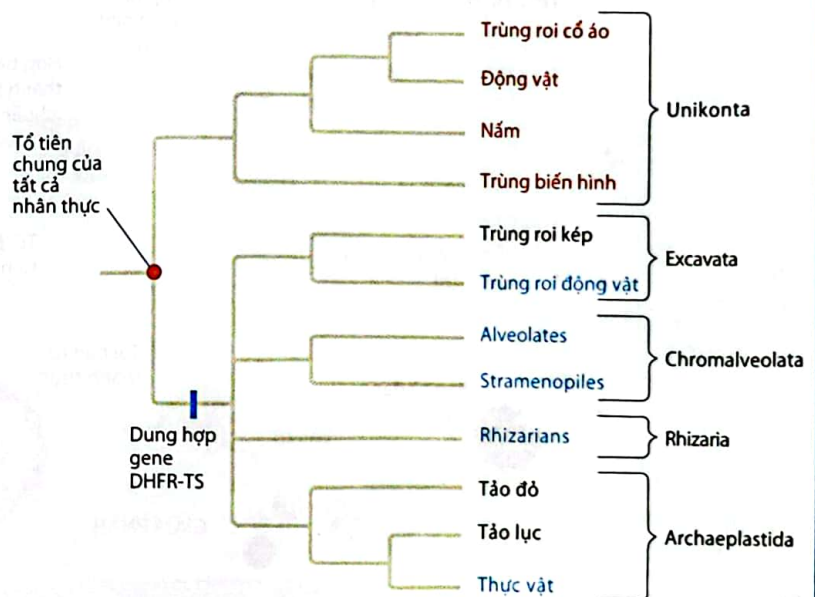
Gốc của cây sinh vật nhân thực là gì?

THÍ NGHIỆM

Đối phó với khó khăn khi xác định gốc rễ của cây phát sinh sinh vật nhân thực, Alexandra Stechmann và Thomas Cavalier-Smith của Đại học Oxford đã đề xuất một cách tiếp cận mới. Các ông nghiên cứu 2 gene, một gene quy định enzyme khử dihydrofolate (DHFR) và gene khác quy định enzyme tổng hợp thymidylate (TS). Các tiếp cận này có lợi thế của một sự kiện tiến hoá hiếm hoi: ở một số sinh vật, các gene DHFR và TS đã từng dung hợp với nhau để sản sinh một protein duy nhất với hoạt động của cả 2 enzyme. Alexandra Stechmann và Thomas Cavalier-Smith đã khuếch đại (dùng PCR, xem Hình 20.8) và giải trình tự các gene DHFR và TS ở 9 loài (một trùng roi cổ áo, 2 amíp, một trùng roi động vật, 2 chromalveolata và 3 rhizaria). Các ông tổ hợp các dẫn liệu của mình với các dẫn liệu đã công bố trước đó về các loài vi khuẩn, động vật, thực vật và nấm.

KẾT QUẢ

Tất cả các vi khuẩn được nghiên cứu đều có gene DHFR và TS tách biệt chứng tỏ đây là đặc điểm của tổ tiên (điểm đỏ trên cây phát sinh ở dưới). Các taxon khác có 2 gene này tách biệt cũng được đánh dấu bằng màu đỏ. Các gene dung hợp là đặc điểm phát sinh được tìm thấy ở một số thành viên (màu xanh) của các siêu nhóm Excavata, Chromalveolata, Rhizaria và Archaeplastida:



KẾT LUẬN

Các kết quả này cho thấy gốc của cây phát sinh ở giữa Unikonta và tất cả các sinh vật nhân thực khác, chứng tỏ rằng Unikonta có thể là nhóm sinh vật nhân thực phân ly đầu tiên. Do kết luận này chỉ mới dựa trên một đặc điểm — dung hợp của gene DHFR và gene TS — cần có nhiều dẫn liệu hơn để đánh giá tính chính xác của nó.

NGUỒN

A. Stechmann và T. Cavalier-Smith, Rooting the eukaryote tree by using a derived gene fusion, *Science* 297: 89-91 (2002)

ĐIỀU GÌ NẾU?

Stechmann và Cavalier-Smith viết rằng kết luận của mình “chỉ chính xác nếu các gene này chỉ dung hợp đúng một lần và sau đó không hề tách rời”. Vì sao lại có giới hạn giả định này trong cách tiếp cận của các tác giả trên?

diễn hình (như trùng roi kép và trùng roi hạt cận gốc) đã phân ly muộn hơn nhiều trong lịch sử sự sống. Giả thuyết của Alexandra Stechmann và Thomas Cavalier-Smith vẫn còn được tranh cãi và còn đòi hỏi nhiều bằng chứng để có thể được chấp nhận rộng rãi.

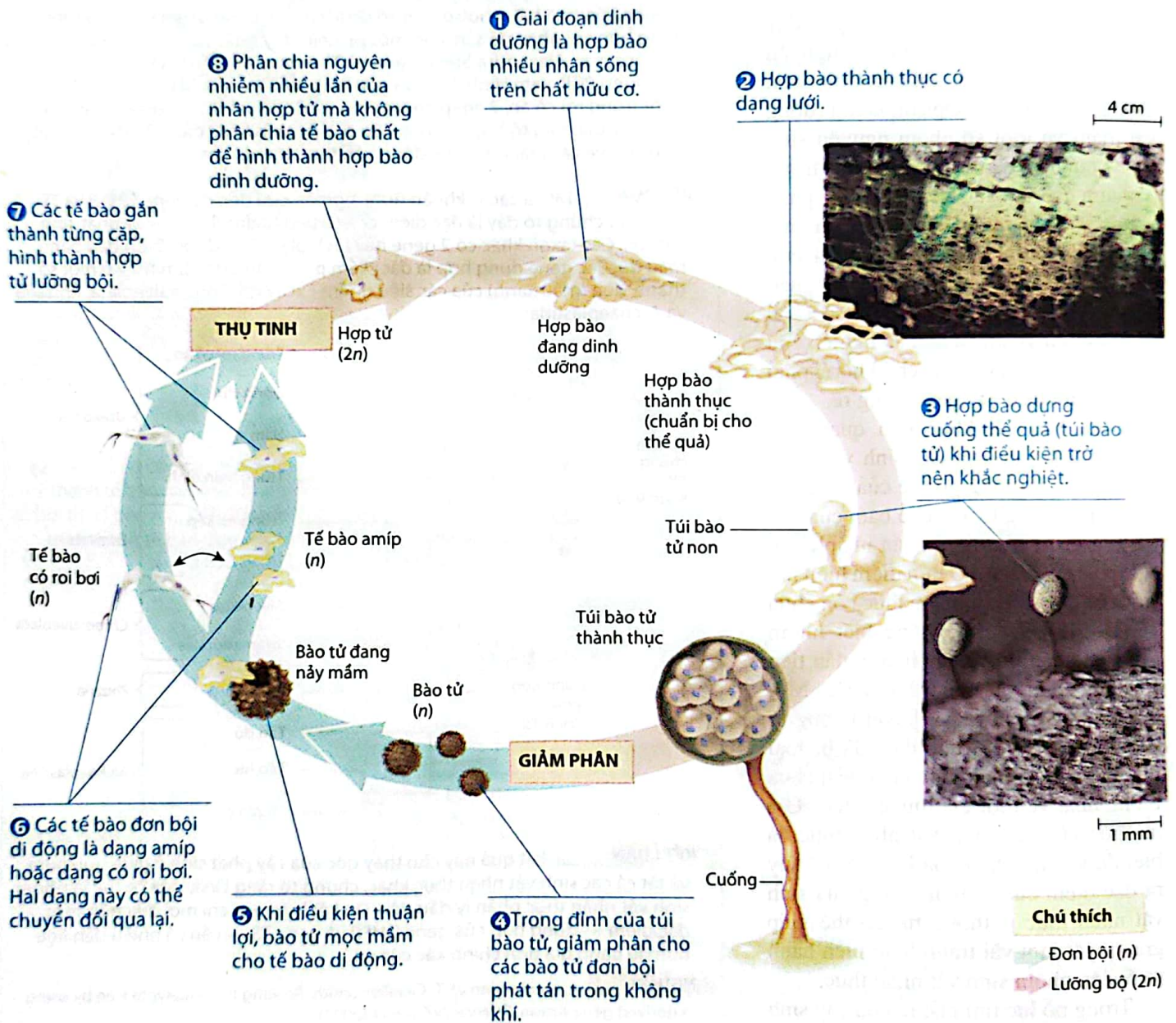
Amoebozoa (Trùng biến hình)

Như đã lưu ý, trùng biến hình hình thành một nhánh được các dẫn liệu phân tử thừa nhận. Nhánh này gồm nhiều loài amíp có chân giả hình thùy, hình ống hơn là hình sợi. Trùng biến hình bao gồm Nấm nhầy, Amíp trần (gymnamoebas) và Entamoeba.

Nấm nhầy

Nấm nhầy hoặc “động vật dạng nấm” (theo nghĩa tiếng Latin) đã từng được coi là nấm do chúng sản sinh thể quả để phát tán bào tử giống như nấm. Tuy nhiên, sự giống nhau giữa nấm nhầy và nấm là do đồng quy trong tiến hoá. Hệ thống học phân tử xếp nấm nhầy trong Amoebozoa và cho rằng chúng bắt nguồn từ các tổ tiên đơn bào. Nấm nhầy phân ly thành 2 nhánh lớn, nấm nhầy hợp bào và nấm nhầy đơn bào, khác nhau một phần bằng vòng đời riêng biệt của chúng.

Nấm nhầy hợp bào Nhiều nấm nhầy hợp bào có màu sáng, thường vàng hoặc da cam (**Hình 28.24**). Có một giai



▲ **Hình 28.24** Vòng đời của nấm nhầy hợp bào. Phần lớn nấm nhầy hợp bào có giai đoạn lưỡng bội chiếm ưu thế trong vòng đời.

Trong thể hợp bào, tế bào chất khởi đầu chảy theo một hướng, sau đó chảy theo hướng khác. Các dòng tế bào chất rất đẹp này có thể quan sát rất rõ dưới kính hiển vi. Dòng tế bào chất giúp phát tán thức ăn và oxygen.

Nấm nhẩy tế bào Vòng đời của các nguyên sinh vật được gọi là **nấm nhẩy tế bào** có thể gợi cho chúng ta câu hỏi thế nào là một sinh vật riêng lẻ. Giai đoạn dinh dưỡng của các sinh vật này gồm các tế bào đơn độc hoạt động như các cá thể độc lập nhưng khi thiếu thức ăn, các tế bào tổ hợp lại và hoạt động như một đơn vị thống nhất (**Hình 28.25**). Mặc dầu khối tế bào này nhìn ngoài giống với nấm nhẩy hợp bào, các tế bào của chúng tách biệt



bằng màng của từng tế bào cá thể. Năm nhẩy tế bào cũng khác với năm nhẩy hợp bào ở chỗ chúng là sinh vật đơn bội (chỉ có hợp tử là lưỡng bội) và thể quả của chúng hoạt động sinh sản vô tính chứ không phải sinh sản hữu tính.

Dictyostelium discoideum, một năm nhẩy gặp phổ biến trên nền rừng là sinh vật điển hình cho nghiên cứu tiến hoá của đa bào. Một dòng nghiên cứu tập trung vào giai đoạn thể quả của năm nhẩy. Trong giai đoạn này, các tế bào hình thành cuống chết khi bị khô, còn tế bào bào tử ở dinh sống sót và có tiềm năng sinh sản. Các nhà khoa học đã tìm thấy các đột biến của một gene độc nhất có thể chuyển tế bào *Dictyostelium* riêng lẻ thành "kẻ lừa đảo", thể đột biến không bao giờ trở thành bộ phận của cuống. Do các đột biến này cho lợi thế sinh sản hơn thể bình thường, thể thì tại sao các tế bào *Dictyostelium* bình thường không biến thành loại đột biến này?

Năm 2003 các nhà khoa học ở trường Đại học tổng hợp Rice và Đại học tổng hợp ở Turin, Italy đã tìm ra câu trả lời cho vấn đề trên. Các thể đột biến mất cuống thiếu một protein trên bề mặt tế bào của chúng còn các tế bào bình thường nhận biết được sai khác này. Các tế bào bình thường ưu tiên tổ hợp với các tế bào bình thường khác loại và bỏ các tế bào đột biến. Như vậy, hệ thống nhận biết có thể là quan trọng trong tiến hoá của sinh vật nhân thực đa bào như động vật và thực vật.

Gymnamoebas (Amíp trần)

Amíp trần là một nhóm lớn và đa dạng của các loài amíp. Nguyên sinh vật đơn bào này phân bố rộng trong đất, trong môi trường nước ngọt và trong môi trường biển. Phần lớn là dị dưỡng, săn lùng tích cực, ăn vi khuẩn và các nguyên sinh vật khác (xem Hình 28.3). Một số amíp trần ăn mùn (vụn hữu cơ không sống).

Entamoebas

Bên cạnh phần lớn trùng biến hình sống tự do, các loài trong chi *Entamoeba* ký sinh. Chúng gây nhiễm tất cả đại diện của các lớp có xương sống và một số động vật không xương sống. Người là vật chủ của ít nhất 6 loài *Entamoeba* nhưng chỉ có 1 loài, *E. histolytica* hiện biết là gây bệnh. *E. histolytica* gây bệnh lỵ amíp, lan truyền qua nước uống, thức ăn hoặc bất đĩa nhiễm trùng. Là thủ phạm của trên 100.000 người chết hàng năm trên thế giới. Bệnh này đứng hàng thứ ba về sinh vật nhân thực ký sinh gây tử vong sau bệnh giun chỉ (xem Hình 28.10) và bệnh sán máu (xem Hình 33.11).

Opisthokonts

Opisthokonts (hậu roi) là nhóm sinh vật nhân thực rất đa dạng gồm có động vật, thực vật và một số nhóm nguyên sinh vật. Chúng ta sẽ bàn lịch sử tiến hoá của nấm và động vật trong Chương 31-34. Về nguyên sinh vật trong Opisthokonts, chúng ta sẽ bàn về nucleariids trong Chương 31 do chúng gần với nấm hơn là với các nguyên sinh vật khác. Tương tự như vậy, chúng ta sẽ bàn về trùng roi cổ áo trong Chương 32 do chúng gần với động vật hơn là với các nguyên sinh vật khác. Nucleariids và Trùng roi cổ áo cho thấy vì sao các nhà khoa học chối

từ giới Protista (Nguyên sinh vật) trước đây: một nhóm đơn phát sinh bao gồm các sinh vật nhân thực đơn bào này cũng có thể bao gồm cả động vật và nấm đa bào có quan hệ rất gần gũi với chúng.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 28.6

1. Nếu sai khác giữa chân giả của Trùng biến hình và Trùng lỗ.
2. Xét ở khía cạnh nào thì từ "động vật dạng nấm" là thích hợp dùng để mô tả năm nhẩy còn ở khía cạnh nào lại không thích hợp?
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Nếu sau này có bằng chứng cho thấy gốc rễ của cây sinh vật nhân thực đúng như giới thiệu trên Hình 28.23, liệu bằng chứng này có củng cố, phản đối hay không ảnh hưởng tới giả thuyết cho rằng Excavata là nhóm đơn phát sinh?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 28.7

Nguyên sinh vật có vai trò then chốt trong các mối quan hệ sinh thái

Phần lớn nguyên sinh vật đều sống ở nước. Ta có thể tìm thấy chúng hầu khắp mọi nơi có nước, kể cả các sinh cảnh sống ướt át trên cạn như trong đất ẩm và thảm mục. Trong đại dương và trong ao hồ nhiều nguyên sinh vật sống đáy bám vào đá hoặc các giá thể khác hoặc di chuyển chậm chạp trong bùn cát. Các nguyên sinh vật khác là thành phần quan trọng của sinh vật nổi. Chúng tôi lưu ý ở đây hai vai trò then chốt của nguyên sinh vật trong các nơi ở khác nhau mà chúng sinh sống: sinh vật cộng sinh và sinh vật sản xuất.

Các nguyên sinh vật cộng sinh

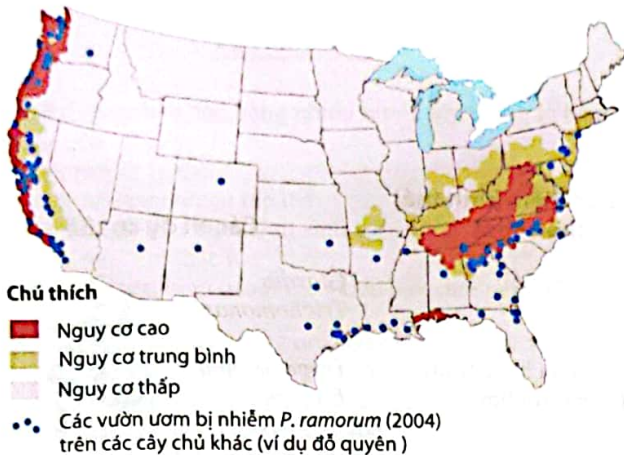
Nhiều nguyên sinh vật hình thành tổ hợp cộng sinh với các loài khác. Ví dụ, trùng roi xoắn quang hợp cung cấp thức ăn cho cộng sự của mình là pôlíp san hô, kẻ xây dựng nên các rạn san hô. Rạn san hô là các quần xã sinh thái cực kỳ đa dạng. Sự đa dạng này cuối cùng phụ thuộc vào san hô - và vào nguyên sinh vật cộng sinh tương hỗ cung cấp cho san hô nguồn năng lượng chính. San hô tạo nên sự đa dạng sinh học của rạn bằng cách cung cấp nguồn thức ăn cho một số loài và nơi ở cho nhiều loài khác.

Một ví dụ khác là mối, gây hại khoảng 3,5 tỷ đô hàng năm cho nhà gỗ ở Mỹ. Một mình mối không thôi, không tiêu hoá được gỗ. Chỉ có các quần thể phong phú các nguyên sinh vật tiêu hoá gỗ sống trong ruột mối mới giúp mối bẻ vụn gỗ (**Hình 28.26**).

Các nguyên sinh vật cộng sinh cũng gồm cả các trùng ký sinh gây hại cho nền kinh tế của toàn bộ đất nước. Ví như nguyên sinh vật *Plasmodium* gây bệnh sốt rét: mức thu nhập của các nước bị sốt rét tấn công mạnh thấp hơn 33% so với các nước tương tự không bị nhiễm sốt rét.



◀ **Hình 28.26**
Một nguyên
sinh vật cộng
sinh. Sinh vật này
là một trùng siêu
roi, thuộc trùng
roi có hạt cận
gốc sống trong
ruột mối và một
số gián, giúp vật
chủ tiêu hoá gỗ
(SEM)

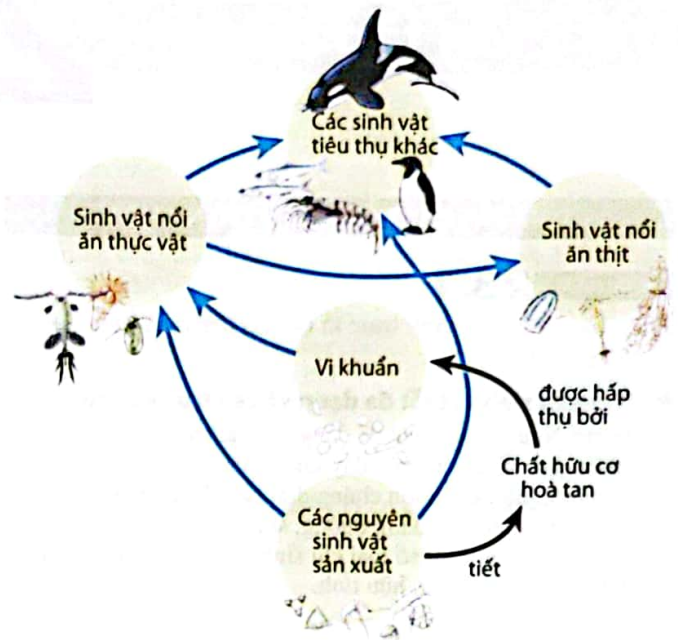


▲ **Hình 28.27** Bản đồ khu vực sôi bị chết đột ngột ở Mỹ. Sôi chết đột ngột (SOD) do nấm noãn *Phytophthora ramorum* ký sinh. Từ 1995 đến nay, bệnh này lan tràn trong tự nhiên làm chết trên 1 triệu cây ở vùng ven biển California và phía nam Oregon.

Nguyên sinh vật cũng có thể gây hệ quả tàn phá nghiêm trọng trong các quần xã tự nhiên. Cá bị chết hàng loạt do *Pfiesteria shumwayae*, một trùng roi xoắn ký sinh (xem Hình 28.9) bám chặt vào nạn nhân và ăn da của chúng. Trong số các loài ký sinh thực vật, nguyên sinh vật nấm noãn *Phytophthora ramorum* đã nổi lên như vật gây bệnh cho các rừng mới trồng. Chúng làm sôi chết đột ngột (SOD), bệnh tấn công sôi và cả các cây khác (**Hình 28.27**).

Các nguyên sinh vật quang hợp

Nhiều nguyên sinh vật là sinh vật sản xuất quan trọng, các sinh vật đã dùng năng lượng ánh sáng (hoặc các hoá chất vô cơ) để chuyển đổi carbon dioxide thành các hợp chất hữu cơ. Các sinh vật sản xuất hình thành cơ sở của lưới thức ăn sinh thái. Trong các quần xã nước, sinh vật sản xuất chính là nguyên sinh vật và sinh vật nhân sơ quang hợp. Tất cả các sinh vật khác trong quần xã phụ thuộc vào chúng về thức ăn, hoặc trực tiếp (bằng cách ăn chúng), hoặc gián tiếp (ví như ăn các sinh vật ăn sinh vật sản xuất) (**Hình 28.28**). Các nhà sinh học đánh giá một phần tư sản phẩm quang hợp của Trái Đất được tạo silic, trùng roi xoắn, tảo đa bào và các nguyên sinh vật khác tiến hành.



▲ **Hình 28.28** Nguyên sinh vật là sinh vật sản xuất then chốt trong các quần xã nước. Lưới thức ăn đơn giản này thể hiện các sinh vật trong một quần xã nước phụ thuộc trực tiếp hoặc gián tiếp về thức ăn như thế nào vào nguyên sinh vật quang hợp. Mũi tên màu xanh hướng từ nguồn thức ăn đến các sinh vật ăn chúng.

Do chỗ các sinh vật sản xuất hình thành mạng lưới thức ăn, các yếu tố ảnh hưởng đến sinh vật sản xuất có thể tác động mãnh liệt đến toàn bộ quần xã. Trong môi trường nước các nguyên sinh vật quang hợp thường bị hạn chế bởi nồng độ thấp của N, P hoặc Fe. Hoạt động nhiều mặt của con người có thể làm tăng hàm lượng của các yếu tố này trong quần xã nước. Ví dụ, khi phân bón được sử dụng trên cánh đồng, một số có thể được nước mưa rửa trôi vào sông rồi vào hồ hoặc ra đại dương. Khi con người thêm thức ăn cho quần xã nước bằng cách này hoặc cách khác, các nguyên sinh vật quang hợp có thể tăng đột ngột. Tăng như thế có thể xáo trộn độ phong phú của các loài khác trong quần xã, như chúng ta sẽ thấy trong Chương 55. Tác động tương tự cũng xảy ra trên cạn, nhưng ở đây cơ sở của lưới thức ăn không phải do nguyên sinh vật mà do thực vật ở cạn đảm nhiệm. Chúng ta sẽ đề cập đến vấn đề này trong Chương 29 và 30.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 28.7

1. Hãy chứng minh nguyên sinh vật quang hợp thuộc các nhóm sinh vật quan trọng nhất trong sinh quyển.
2. Hãy bàn luận về dây các tổ hợp cộng sinh có thành viên là nguyên sinh vật.
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Nhiệt độ cao của nước và ô nhiễm có thể loại bỏ trùng roi xoắn cộng sinh khỏi cơ thể san hô. Hãy tiên đoán “san hô bạc trắng” như vậy sẽ tác động như thế nào đến san hô và các loài khác trong quần xã.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

TÓM TẮT CÁC KHÁI NIỆM THEN CHỐT

KHAI NIỆM 28.1

Phần lớn sinh vật nhân thực là các cơ thể đơn bào (tr. 575-579)

- **Nguyên sinh vật rất đa dạng về cấu trúc và chức năng** Nguyên sinh vật đa dạng hơn tất cả các sinh vật nhân thực khác và trước đây không lâu được xếp chung vào một giới. Phần lớn chúng đơn bào. Nguyên sinh vật bao gồm sinh vật quang dưỡng, sinh vật dị dưỡng và sinh vật tạp dưỡng. Một số loài chỉ sinh sản vô tính, các loài khác có thể sinh sản hữu tính.

- **Nội cộng sinh trong tiến hoá của sinh vật nhân thực** Ty thể và lục thể được coi là các hậu duệ của vi khuẩn bị các tế bào khác nuốt và trở thành thể nội cộng sinh. Nhánh sinh vật chứa lục thể ruột cuộc tiến hoá thành tảo đỏ và tảo lục. Các nhóm nguyên sinh vật khác hình thành từ sự kiện nội cộng sinh bậc hai trong đó tảo đỏ và tảo vàng lại bị nuốt và trở thành vật nội cộng sinh.
- **Năm siêu nhóm của sinh vật nhân thực** Một giả thuyết cho rằng Sinh vật nhân thực gồm 5 nhánh: Excavata, Chromalveolata, Rhizaria, Archaeplastida và Unikonta.

Khái niệm then chốt/ Các siêu nhóm Nhân thực	Các nhánh lớn	Các đặc điểm hình thái then chốt	Các ví dụ cụ thể
Khái niệm 28.2 Excavata gồm các nguyên sinh vật có ty thể biến đổi và các nguyên sinh vật có một roi bơi duy nhất (tr. 580-581)	Trùng roi kép và trùng roi hạt cận gốc Trùng roi động vật Kinetoplastida Euglenida	Ty thể biến đổi Có trụ xoắn hoặc trong suốt trong roi bơi	<i>Giardia</i> , <i>Trichomonas</i> <i>Trypanosoma</i> , <i>Euglena</i>
Khái niệm 28.3 Chromalveolata có thể bắt nguồn từ nội cộng sinh bậc hai (tr. 582-589)	Alveolates Trùng roi xoắn Trùng tổ hợp đỉnh Trùng lông bơi Strameopiles Tảo silic Tảo vàng Tảo nâu Nấm mốc	Có các túi có màng bọc (alveoli) nằm dưới màng tế bào Roi bơi có lông và roi bơi trơn	<i>Pfiesteria</i> , <i>Plasmodium</i> , <i>Paramecium</i> <i>Phytophthora</i> , <i>Laminaria</i>
Khái niệm 28.4 Rhizaria là nhóm nguyên sinh vật rất đa dạng được xác định từ sự giống nhau của DNA (tr. 589-590)	Trùng lỗ Trùng phóng xạ	Amíp có chân giả hình sợi và có vỏ có lỗ Amíp có chân giả hình sợi phóng xạ từ tâm của cơ thể	<i>Globigerina</i>
Khái niệm 28.5 Tảo đỏ và tảo lục là những loài có họ hàng gần gũi nhất với thực vật trên cạn (tr. 590-592 – Archaeplastida)	Tảo đỏ Tảo lục Thực vật trên cạn	Phycerythrin (sắc tố bổ sung) Lục lạp theo kiểu của thực vật (xem Chương 29 và 30)	<i>Porphyra</i> <i>Chlamydomonas</i> , <i>Ulva</i> Rêu, dương xỉ, cây lá kim, cây có hoa
Khái niệm 28.6 Unikonta bao gồm các nguyên sinh vật có quan hệ gần gũi với nấm và động vật (tr. 593-596)	Trùng biến hình Nấm nhầy Amíp trần Entamoebas Opisthokonts	Amíp có chân giả thủy (Hết sức đa dạng, xem Chương 31-34.)	<i>Amoeba</i> <i>Entamoeba</i> <i>Dictyostelium</i> Nucleariids, trùng roi cổ áo, động vật, nấm

KHÁI NIỆM 28.7

Nguyên sinh vật có vai trò then chốt trong các mối quan hệ sinh thái (tr. 596-597)

- ▶ **Các nguyên sinh vật cộng sinh** Nguyên sinh vật hình thành một nhóm rộng các quan hệ tương hỗ và ký sinh tác động lên các cặp cộng sinh và nhiều thành viên khác của quần xã.
- ▶ **Các nguyên sinh vật quang hợp** Các nguyên sinh vật quang hợp nằm trong số các sinh vật sản xuất quan trọng nhất trong các quần xã ở nước. Do chỗ chúng là gốc của lưới thức ăn, các yếu tố tác động đến nguyên sinh vật quang hợp tác động tới nhiều loài khác trong quần xã.

KIỂM TRA KIẾN THỨC CỦA BẠN

TỰ KIỂM TRA

1. Lạp thể được bao bọc bằng nhiều hơn 2 lớp màng là bằng chứng của
 - a. tiến hoá từ ty thể
 - b. phối hợp của nhiều lạp thể
 - c. nguồn gốc của lạp thể từ sinh vật cổ
 - d. nội cộng sinh bậc hai
 - e. lạp thể được hình thành theo kiểu nảy chồi từ màng nhân
2. Các nhà sinh học ngỡ rằng nội cộng sinh đã làm xuất hiện ty thể trước các lạp thể một phần bởi
 - a. các sản phẩm của quang hợp không thể được chuyển hoá nếu không có enzyme ty thể
 - b. tất cả sinh vật nhân thực đều có ty thể (hoặc dấu vết của ty thể) trong khi nhiều sinh vật nhân thực không có lạp thể
 - c. DNA của ty thể ít giống với DNA của nhân sơ so với DNA của lạp thể
 - d. không có sản phẩm CO_2 của ty thể không thể tiến hành quang hợp
 - e. các protein của ty thể được tổng hợp trên ribosome trong bào tương, trong khi lạp thể dùng chính ribosome của mình
3. Nhóm nào ghép *không chính xác* với đặc điểm mô tả?
 - a. rhizarians – nhóm đa dạng về hình thái được xác định bằng sự giống nhau về DNA
 - b. tảo silic – sinh vật sản xuất quan trọng trong quần xã ở nước
 - c. tảo đỏ – lạp thể đạt được bằng nội cộng sinh bậc hai
 - d. trùng tổ hợp đỉnh – trùng ký sinh có vòng đời phức tạp
 - e. trùng roi kép – nguyên sinh vật có ty thể biến đổi
4. Dựa trên cây phát sinh trên Hình 28.3 câu nào trong các câu sau là chính xác?
 - a. Tổ tiên chung gần đây nhất của Excavata cổ hơn tổ tiên chung của Chromalveolata.
 - b. Tổ tiên chung gần đây nhất của Chromalveolata cổ hơn tổ tiên chung của Rhizaria.
 - c. Tổ tiên chung gần đây nhất của tảo đỏ và thực vật ở cạn cổ hơn tổ tiên chung của nucleariida và nấm.
 - d. Siêu nhóm nhân thực gần gốc nhất (phân ly đầu tiên) không xác định được
 - e. Excavata là siêu nhóm nhân thực gần gốc nhất

5. Các nguyên sinh vật nào thuộc cùng siêu nhóm với thực vật trên cạn?
 - a. tảo lục
 - b. trùng roi xoắn
 - c. tảo đỏ
 - d. tảo nâu
 - e. cả a và c
6. Trong các vòng đời có xen kẽ thế hệ, các dạng đa bào đơn bội xen kẽ với
 - a. các dạng đơn bào đơn bội
 - b. các dạng đơn bào lưỡng bội
 - c. các dạng đa bào đơn bội
 - d. các dạng đa bào lưỡng bội
 - e. các dạng đa bào đa bội

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

LIÊN HỆ VỚI TIẾN HOÁ

7. **HÃY VẼ** Các nhà nghiên cứu y học cố tìm cách phát triển thuốc có thể giết hoặc hạn chế phát triển mầm bệnh ở người gây ít tổn thất cho người bệnh. Các thuốc này thường có tác dụng gây rối loạn trao đổi chất của mầm bệnh hoặc tác động lên cấu trúc của chúng.
Vẽ và ghi chú một cây phát sinh chủng loại bao gồm sinh vật nhân thực tổ tiên và các nhóm sinh vật sau: Excavata, Chromalveolata, Rhizaria, Archaeplastida và, trong Unikonta có trùng biến hình, động vật, trùng roi cổ áo, nấm và nucleariida. Dựa trên cây này hãy nêu giả thuyết nếu muốn tìm thuốc để chống với mầm bệnh của người là nhân sơ, nguyên sinh vật, động vật hoặc nấm thì đối với mầm bệnh nào là khó nhất (Không cần chú ý đến tiến hoá của khả năng kháng thuốc của mầm bệnh).

TÌM HIỂU KHOA HỌC

8. Dùng logic “Nếu...thì” trong khoa học (xem Chương 1), có thể có một vài tiên đoán nào từ giả thuyết cho rằng thực vật bắt nguồn từ tảo lục? Nói một cách khác thì bạn kiểm chứng giả thuyết này như thế nào?

KHOA HỌC, CÔNG NGHỆ VÀ XÃ HỘI

9. Khả năng của mầm bệnh *Plasmodium* tránh hệ miễn dịch của cơ thể người là lý do gây khó khăn cho tìm vaccine chống sốt rét. Một lý do khác là có ít tiền dành cho nghiên cứu bệnh sốt rét so với nghiên cứu các bệnh tác động lên ít người hơn nhiều như bệnh u xơ nang (cystic fibrosis). Đây là lý do của sự không cân bằng này trong nỗ lực nghiên cứu?