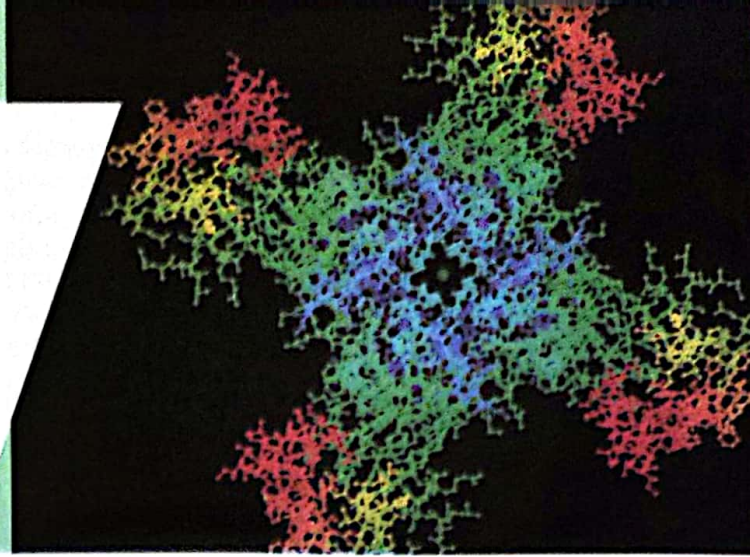


Cấu trúc và chức năng của màng



▲ Hình 7.1 Bằng cách nào protein màng tế bào giúp điều hoà sự lưu thông hoá học?

CÁC KHÁI NIỆM THEN CHỐT

- 7.1 Màng tế bào là khảm lỏng gồm lipid và protein
- 7.2 Cấu trúc màng tạo nên tính thấm có chọn lọc
- 7.3 Vận chuyển thụ động là sự khuếch tán các chất qua màng mà không cần năng lượng
- 7.4 Vận chuyển tích cực dùng năng lượng để đẩy chất tan ngược gradient nồng độ
- 7.5 Sự vận chuyển khối vật chất lớn qua màng bằng xuất bào và nhập bào

TỔNG QUAN

Sự sống bên rìa tế bào

Màng tế bào là bên rìa sự sống, là ranh giới tách tế bào sống với môi trường bao quanh nó. Chỉ là một lớp màng rất mỏng, dày khoảng 8 nm - phải tăng lên hơn 8.000 lần để bằng độ dày trang giấy này - màng tế bào kiểm soát sự lưu thông các chất vào và ra khỏi tế bào. Giống như tất cả các màng sinh học, màng tế bào có **tính thấm chọn lọc**; nghĩa là, nó cho một số chất đi qua dễ dàng hơn những chất khác. Một trong số những sự kiện sớm nhất trong quá trình tiến hoá của sự sống có lẽ là sự hình thành màng bao bọc lấy loại dung dịch khác với dung dịch của môi trường xung quanh trong khi vẫn cho phép lấy vào các chất dinh dưỡng và đào thải các sản phẩm thải. Khả năng tế bào phân biệt rõ các chất trong sự trao đổi hoá học với môi trường là nền tảng cho sự sống, và chính là màng tế bào và các phân tử thành phần của nó làm nên tính chọn lọc của màng.

Trong chương này, chúng ta sẽ biết màng tế bào kiểm soát sự trao đổi các chất như thế nào. **Hình 7.1** cho thấy cấu trúc tính vi của protein màng tế bào nhân thực, loại protein đóng vai trò sống còn trong việc truyền tín hiệu của tế bào thần kinh. Protein này phục hồi lại khả năng

của tế bào thần kinh để hoạt động lại bằng cách cung cấp kênh cho dòng K^+ ra khỏi tế bào đúng thời điểm sau khi có kích thích thần kinh. (Búi màu xanh ở trung tâm là một K^+ di chuyển qua kênh). Trong trường hợp này, màng tế bào và các protein của nó không chỉ hoạt động như biên giới ngoài mà còn giúp tế bào thực hiện các chức năng của nó. Điều tương tự cũng áp dụng cho nhiều loại màng trong để phân khoang tế bào nhân thực: Cấu trúc phân tử của mỗi loại màng cho phép phân khoang chuyên hoá trong tế bào. Để hiểu màng hoạt động như thế nào, chúng ta hãy bắt đầu bằng cách xem xét thiết kế của chúng.

KHÁI NIỆM

7.1

Màng tế bào là thể khảm lỏng gồm lipid và protein

Lipid và protein là những vật liệu chính của màng, mặc dù carbohydrate cũng là thành phần quan trọng. Loại lipid có số lượng lớn ở hầu hết các loại màng là phospholipid. Khả năng tạo màng của phospholipid là khả năng vốn có trong cấu trúc phân tử của nó. Phospholipid là **phân tử lưỡng phần**, nghĩa là nó có cả vùng ưa nước và vùng kỵ nước (xem Hình 5.13). Các loại lipid khác của màng cũng là lưỡng phần. Hơn nữa, hầu hết các protein trong màng cũng đều có vùng ưa nước và kỵ nước.

Các phospholipid và protein được sắp xếp như thế nào trong màng tế bào? Bạn đã gặp mô hình được chấp nhận gần đây về sự sắp xếp của các phân tử đó ở Chương 6 (xem Hình 6.7). Trong **mô hình khảm lỏng** này, màng là cấu trúc động được “khảm” bằng các protein khác nhau nằm trong hoặc gắn kết với lớp kép phospholipid. Các nhà khoa học đưa ra các mô hình như các giả thuyết, là cách tổ chức và giải thích các thông tin đang có. Chúng ta sẽ thảo luận mô hình khảm lỏng một cách chi tiết, bắt đầu bằng câu chuyện nó được xây dựng nên như thế nào.

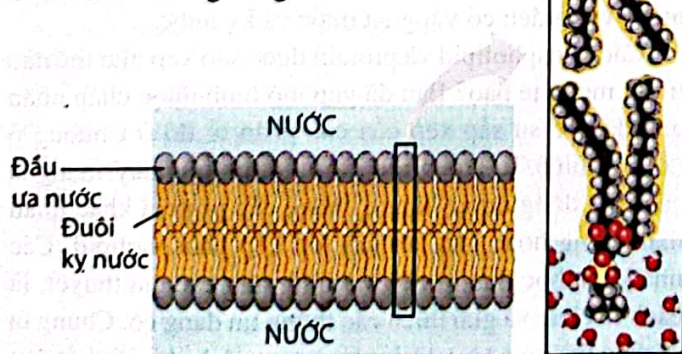
Các mô hình màng: *Tìm hiểu khoa học*

Các nhà khoa học bắt đầu xây dựng mô hình phân tử của màng từ nhiều thập kỷ trước khi lần đầu tiên màng được thấy dưới kính hiển vi điện tử vào những năm 1950. Năm 1915, màng được tách từ các tế bào hồng cầu đã được phân tích hoá học và xác định nó được cấu tạo từ lipid và protein. Mười năm sau, hai nhà khoa học Hà Lan, E. Gorter và F. Grendel, cho rằng, màng tế bào phải là lớp kép phospholipid. Một lớp kép các phân tử như vậy có thể tồn tại như ranh giới bền vững giữa các khoang chứa nước vì sự sắp xếp các phân tử sẽ che chở cho các đuôi kỵ nước của phospholipid tránh được nước, trong khi các đầu ưa nước quay về phía nước (**Hình 7.2**).

Được xây dựng trên ý tưởng rằng, lớp kép phospholipid là kết cấu chính của màng, nên câu hỏi tiếp theo là protein nằm ở đâu. Mặc dù đầu của phospholipid là ưa nước thì bề mặt màng được cấu tạo chỉ từ phospholipid vẫn sẽ liên kết với nước kém hơn so với một màng sinh học. Với những dẫn liệu đó, Hugh Davson và James Danielli, năm 1935, cho rằng, mỗi bất đồng đó sẽ được giải quyết nếu màng được bọc cả hai phía bằng những protein ưa nước. Họ đưa ra mô hình bánh kẹp thịt (sandwich): lớp kép phospholipid nằm giữa hai lớp protein.

Khi lần đầu tiên các nhà nghiên cứu dùng kính hiển vi điện tử để nghiên cứu tế bào vào những năm 1950 thì hình ảnh thu được dường như ủng hộ cho mô hình Davson-Danielli. Vào những năm 1960, mô hình bánh sandwich của Davson-Danielli được công nhận rộng rãi như kiểu cấu trúc không chỉ cho màng tế bào mà cho tất cả các màng trong của tế bào. Tuy nhiên, vào cuối thập kỷ đó, nhiều nhà sinh học nhận ra hai vấn đề với mô hình này. Vấn đề thứ nhất khá quát rằng, tất cả các loại màng của tế bào đều giống nhau. Trong khi màng tế bào dày 7-8 nm và có cấu trúc ba lớp dưới kính hiển vi điện tử thì màng trong của ty thể chỉ dày 6 nm và trông giống như một hàng các hạt cườm. Các màng của ty thể cũng có tỷ lệ protein cao và nhiều loại phospholipid và lipid khác. Nói tóm lại, các màng có chức năng khác nhau sẽ có thành phần hoá học và cấu trúc khác nhau.

Thứ hai, vấn đề nghiêm trọng hơn với mô hình bánh sandwich là vị trí sắp xếp của protein. Không giống như các protein trong bào tương, các protein màng khó tan trong nước vì chúng là lưỡng phân, nghĩa là, chúng có cả những vùng kỵ nước và cả những vùng ưa nước.



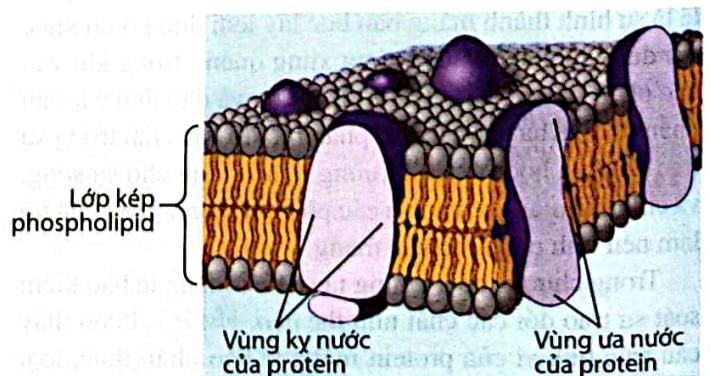
▲ **Hình 7.2** Lớp kép phospholipid (lát cắt ngang).

Nếu những protein như vậy nằm trên bề mặt của màng thì những phần ưa nước của nó sẽ phải ở trong môi trường nước xung quanh.

Năm 1972, S. J. Singer và G. Nicolson cho rằng protein màng nằm phân tán, từng phân tử xen vào lớp kép lipid với vùng ưa nước nhô ra (**Hình 7.3**). Cách sắp xếp phân tử như vậy sẽ tối ưu hoá sự tiếp xúc của các vùng ưa nước của protein và phospholipid với nước trong bào tương và dịch ngoại bào, trong khi vẫn để các vùng kỵ nước trong môi trường không có nước. Trong mô hình khảm lỏng này, màng là thể khảm các protein bồng bềnh trong lớp kép lỏng các phospholipid.

Phương pháp chuẩn bị tế bào cho kính hiển vi điện tử được gọi là phương pháp khắc lạnh cho thấy rõ ràng, protein thực sự nằm trong lớp kép phospholipid của màng. Phương pháp khắc lạnh tách màng tế bào đúng giữa lớp kép phospholipid, hơi giống như tách đôi chiếc bánh sandwich bơ lạc. Khi các lớp màng được nhìn dưới kính hiển vi, phần bên trong lớp kép xuất hiện như có sỏi, với các hạt protein nằm phân tán trong chất nền nhẵn, giống như trên mô hình khảm lỏng (**Hình 7.4**). Một số protein đi với lớp này hoặc lớp kia, giống như hạt lạc dính trong chiếc bánh sandwich.

Vì các mô hình đều là giả thuyết, nên sự thay thế mô hình này bằng mô hình khác không có nghĩa rằng mô hình ban đầu là không có giá trị. Việc chấp nhận hoặc loại bỏ một mô hình phụ thuộc vào mức độ phù hợp của mô hình đó với các quan sát và nó có giải thích đúng các kết quả thực nghiệm không. Một mô hình tốt cũng giúp tiên đoán để định hình nghiên cứu trong tương lai. Các mô hình đưa ra thúc đẩy việc tiến hành các thí nghiệm, và một số mô hình vượt qua được những thử nghiệm đó mà không bị sửa đổi. Những phát hiện mới có thể khẳng định tính đúng đắn của nó; thậm chí cả khi nó không bị phá vỡ hoàn toàn nhưng cũng phải sửa đổi để phù hợp với những quan sát mới. Mô hình khảm lỏng cũng đang tiếp tục được cải tiến. Ví dụ, các nghiên cứu gần đây cho thấy rằng, màng có tính "khảm nhiều hơn lỏng". Thông thường, các protein liên kết bán ổn định với nhau thành các mảng chuyên hoá, nơi chúng cùng thực hiện những chức năng chung. Ngoài ra, màng có thể bị các protein bao chặt hơn so với nó được hình dung trong mô hình khảm lỏng kinh điển. Bây giờ, hãy xem xét kỹ hơn cấu trúc của màng.



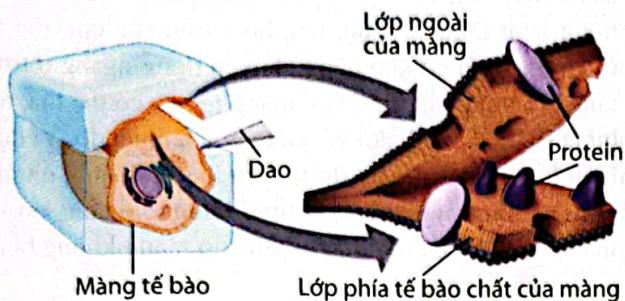
▲ **Hình 7.3** Mô hình khảm lỏng của màng.

Hình 7.4 Phương thức nghiên cứu

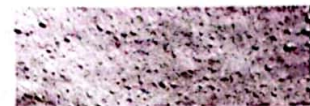
Kỹ thuật khắc lạnh

ỨNG DỤNG Màng tế bào có thể bị tách thành hai lớp, cho thấy siêu cấu trúc bên trong của màng.

KỸ THUẬT Tế bào được làm lạnh và được tách bằng dao mổ. Mặt phẳng cắt thường đi theo mặt trong kỵ nước của màng, phân cắt lớp kép phospholipid thành hai lớp tách biệt. Toàn bộ protein màng tách ra cùng với một lớp.



KẾT QUẢ Những ảnh (SEM) này cho thấy protein màng (những "u nhỏ") ở hai lớp, chứng minh rằng các protein nằm vào trong lớp kép phospholipid.



Bên trong lớp phía ngoài

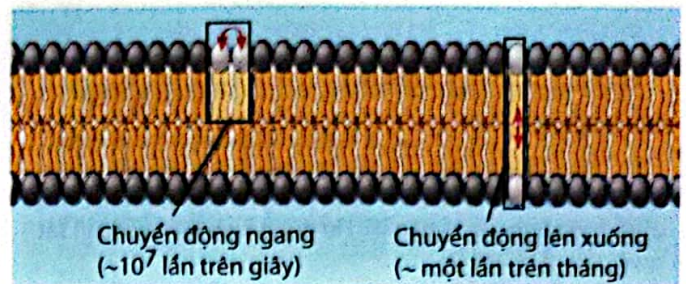


Bên trong lớp phía tế bào chất

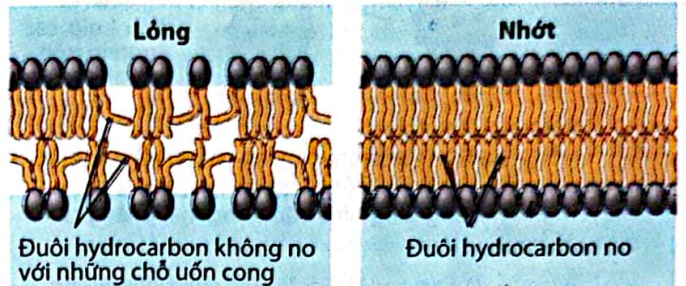
Tính lỏng của màng

Màng không phải là các phiến ổn định gồm các phân tử bị khoá cứng tại chỗ. Màng được gắn kết lại, trước hết, nhờ các mối tương tác kỵ nước yếu hơn rất nhiều so với liên kết cộng hoá trị (xem Hình 5.21). Hầu hết lipid và một số protein có thể dịch chuyển theo mặt bên - nghĩa là theo mặt phẳng của màng, giống như các khách dự tiệc thúc khuỷu tay giành đường qua phòng khách đông người (Hình 7.5a). Tuy nhiên, dù là hiếm, phân tử cũng chuyển động lên xuống qua màng, chuyển từ lớp phospholipid này sang lớp khác; khi chuyển động như vậy, phần ưa nước của phân tử phải đi qua lõi kỵ nước của màng.

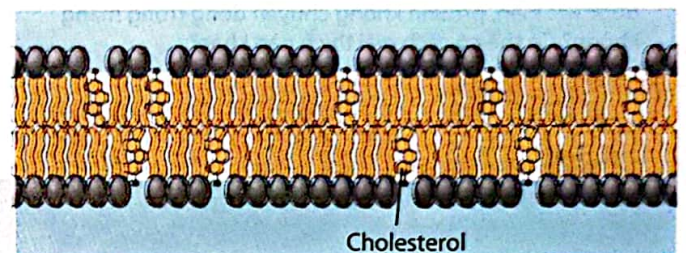
Chuyển động ngang của phospholipid trong màng là chuyển động nhanh. Các phospholipid liên tục thay đổi vị trí khoảng 10^7 lần một giây, nghĩa là phospholipid có thể đi qua khoảng $2 \mu\text{m}$ - độ dài của nhiều tế bào vi khuẩn - trong một giây. Protein lớn hơn lipid rất nhiều và chuyển động chậm hơn nhiều, nhưng một số protein màng cũng chuyển động, như thí nghiệm kinh điển của David Frye và Michael Edidin đã cho thấy (Hình 7.6, trang sau). Và, một số protein màng dường như chuyển động theo cách được định hướng sẵn; có lẽ là dọc theo các sợi của bộ khung tế bào nhờ các protein động cơ kết nối với vùng tế bào chất của các protein màng. Tuy nhiên, nhiều protein màng khác gần như không chuyển động do gắn với bộ khung tế bào.



(a) **Chuyển động của phospholipid.** Trong màng, lipid chuyển động ngang, còn chuyển động lên xuống qua màng rất hiếm xảy ra.



(b) **Tính lỏng của màng.** Đuôi hydrocarbon không no của phospholipid có những chỗ cong giữ cho phân tử không bó lại với nhau, tăng cường tính lỏng của màng.



(c) **Cholesterol trong màng tế bào động vật.** Cholesterol làm giảm tính lỏng của màng ở nhiệt độ ôn hoà do làm giảm sự chuyển động của phospholipid, nhưng ở nhiệt độ thấp, nó cản trở sự rắn bằng cách phá huỷ sự bó chặt đều đặn của phospholipid.

▲ Hình 7.5 Tính lỏng của màng.

Màng vẫn lỏng khi nhiệt độ giảm cho đến lúc các phospholipid được sắp xếp ổn định, bó chặt lại và màng trở nên rắn, giống như mỡ lợn xông khói tạo thành lớp mỡ khi lạnh. Nhiệt độ, ở đó màng rắn lại, phụ thuộc vào loại lipid cấu tạo nên nó. Màng vẫn duy trì trạng thái lỏng với nhiệt độ thấp nếu nó giàu phospholipid có đuôi hydrocarbon không no (xem Hình 5.12 và 5.13). Do những chỗ uốn cong ở đuôi, nơi có các liên kết đôi, nên các đuôi hydrocarbon không no không bó chặt lại được như các đuôi hydrocarbon no, và điều đó làm cho màng lỏng hơn (Hình 7.5b).

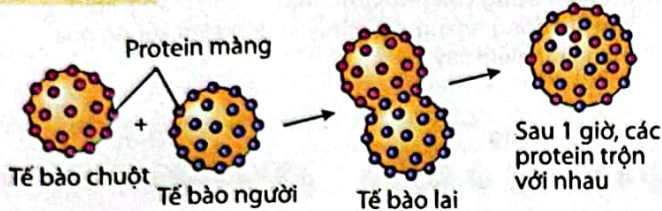
Steroid cholesterol được n嵌 vào giữa các phân tử phospholipid ở màng tế bào của tế bào động vật lại có tác động khác đến tính lỏng của màng ở những nhiệt độ khác nhau (Hình 7.5c). Ví dụ, ở nhiệt độ tương đối cao - ở

▼ Hình 7.6 Tìm hiểu

Protein màng có chuyển động không?

THÍ NGHIỆM David Frye và Michael Edidin tại Trường Đại học Tổng hợp Johns Hopkins đã đánh dấu protein màng tế bào của người và của chuột bằng hai loại dấu khác nhau và dung hợp các tế bào lại. Họ dùng kính hiển vi quan sát các dấu ở tế bào lai.

KẾT QUẢ



KẾT LUẬN Sự trộn lẫn protein màng của chuột và người cho thấy rằng, ít nhất thì một số protein màng cũng chuyển động ngang sang phía bên trong mặt phẳng của màng tế bào.

NGUỒN L. D. Frye and M. Edidin. The rapid intermixing of cell surface antigens after formation of mouse-human heterokaryons, *J Cell Sci* 7: 319 (1970).

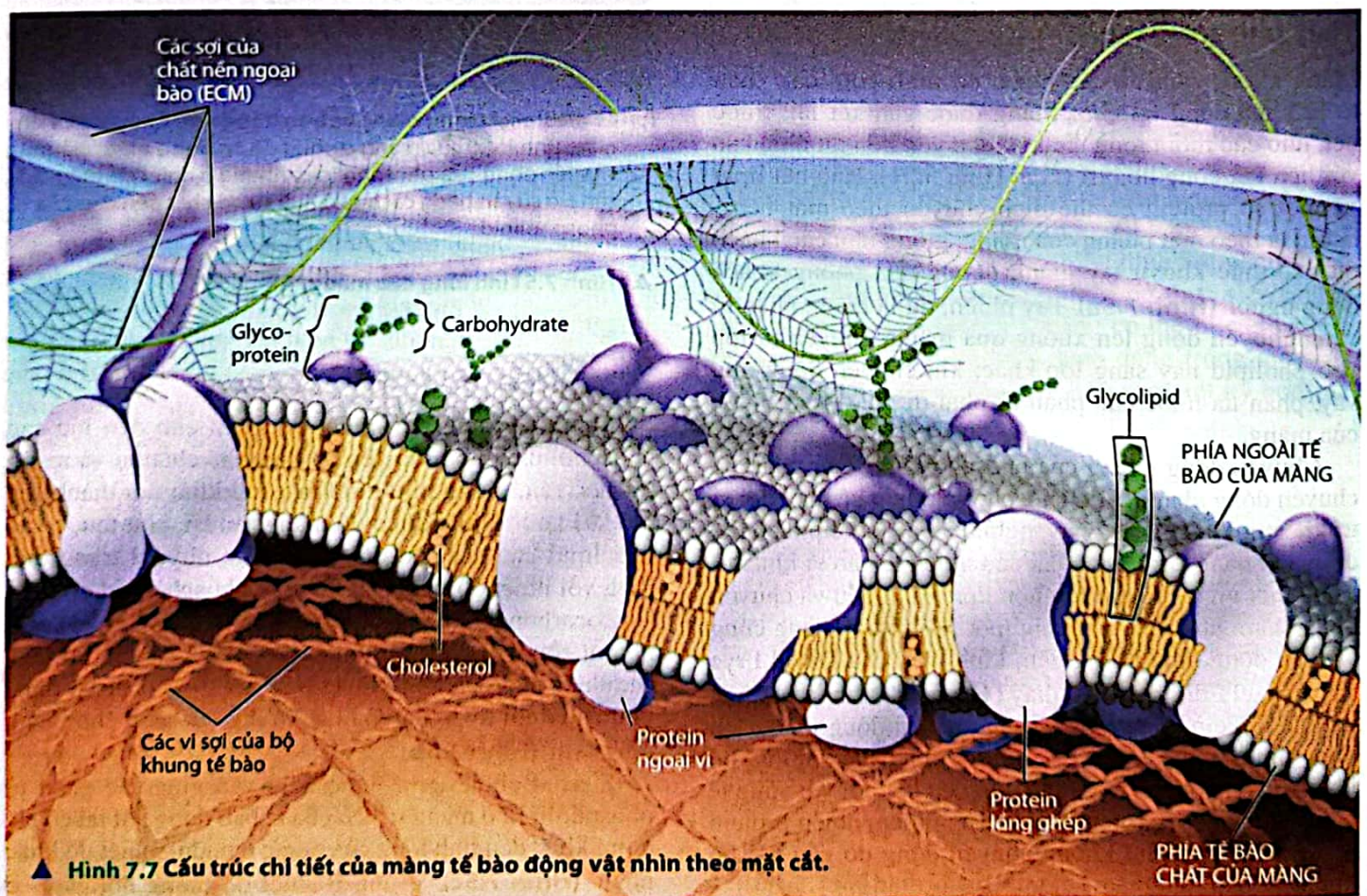
ĐIỀU GÌ NẾU? Nếu sau nhiều giờ, sự phân bố protein trông vẫn còn giống như ở hình thứ ba trên đây thì bạn có thể được kết luận, protein không chuyển động trong màng không? Có thể có cách giải thích nào khác?

37°C, nhiệt độ cơ thể người - cholesterol làm cho màng ít lỏng hơn do nó cản trở sự vận động của phospholipid. Tuy nhiên, vì cholesterol cũng gây trở ngại cho việc bao chặt phospholipid nên nó làm giảm nhiệt độ cần thiết để màng trở nên rắn. Như vậy, có thể coi cholesterol như “đệm nhiệt độ” cho màng, chống lại sự thay đổi tính lỏng của màng mà sự thay đổi nhiệt độ có thể gây ra.

Màng phải lỏng để có thể hoạt động hoàn hảo; chúng thường lỏng như dầu salad. Khi màng rắn lại, tính thấm của nó thay đổi, và các enzyme trong màng có thể trở nên không hoạt động - ví dụ, nếu hoạt tính của enzyme đòi hỏi chúng phải có khả năng chuyển động ngang ở trong màng. Thành phần lipid của màng tế bào có thể thay đổi như là sự điều chỉnh đối với sự thay đổi nhiệt độ. Ví dụ, ở nhiều loại thực vật chịu được điều kiện rất lạnh, như lúa mì mùa đông, tỷ lệ phospholipid không no tăng lên vào mùa thu, một kiểu thích nghi giữ cho màng không bị rắn lại vào mùa đông.

Protein màng và chức năng của chúng

Bây giờ chúng ta sang khía cạnh *khảm* của mô hình khảm lỏng. Màng là hình ảnh cắt dán các protein khác nhau gắn vào chất nền lỏng của lớp kép lipid (**Hình 7.7**). Ví dụ, hơn 50 loại protein đã được tìm thấy trong màng tế bào của tế bào hồng cầu. Các phospholipid tạo nên bộ



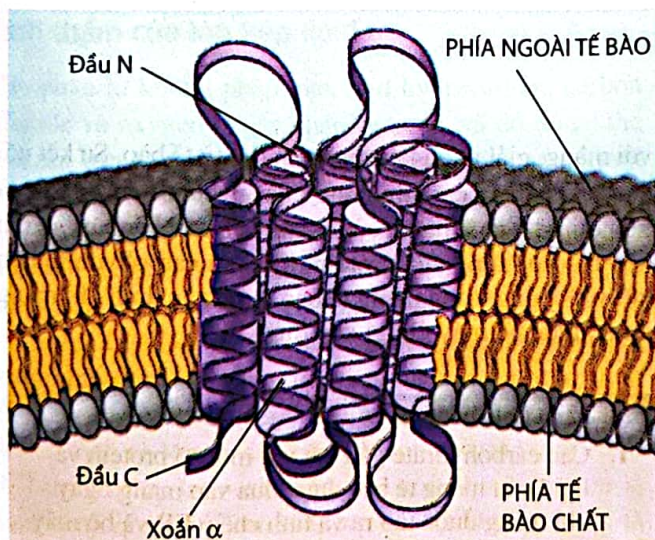
▲ Hình 7.7 Cấu trúc chi tiết của màng tế bào động vật nhìn theo mặt cắt.

khung chính của màng, còn protein lại xác định hầu hết các chức năng của màng. Những loại tế bào khác nhau chứa các bộ protein màng khác nhau, và mỗi loại màng khác nhau trong tế bào lại có một tập hợp các protein của riêng nó.

Hãy chú ý trên Hình 7.7 rằng, có hai quần thể chính các protein: các protein lồng ghép và các protein ngoại vi. **Protein lồng ghép** xuyên qua lõi kỵ nước của lớp kép lipid; nhiều protein là các *protein xuyên màng*, kéo suốt từ ngoài vào trong tế bào, các protein lồng ghép khác chỉ đến tới lõi kỵ nước. Các vùng kỵ nước của một protein lồng ghép được cấu tạo từ một hoặc nhiều mạch amino acid không phân cực (xem Hình 5.17), thường cuộn thành chuỗi xoắn α (Hình 7.8). Những phần ưa nước của phân tử thò ra phía dung dịch nước ở cả hai phía của màng. Một số protein cũng có kênh ưa nước chạy qua trung tâm protein, cho phép các chất ưa nước đi qua (Hình 7.1). **Protein ngoại vi** hoàn toàn không gắn kết vào lớp kép lipid; chúng là những phần phụ, gắn sâu lồng lẻo với bề mặt màng, thường là với phần nhô ra phía dung dịch nước của các protein lồng ghép (Hình 7.7).

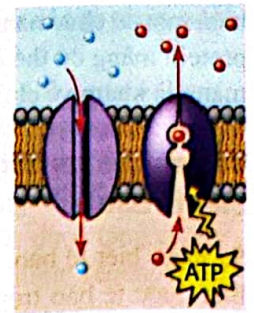
Ở phía tế bào chất của màng tế bào, một số protein màng được cố định bằng cách gắn với bộ khung tế bào. Và ở phía ngoài tế bào, những protein màng nhất định gắn với các sợi của chất nền ngoại bào (xem Hình 6.30; *integrin* là một loại protein lồng ghép). Những mối liên kết đó kết hợp lại tạo cho tế bào động vật một bộ khung vững hơn so với chỉ riêng màng tế bào.

Hình 7.9 tóm tắt sáu chức năng chính của các protein màng tế bào. Một tế bào có các protein màng cùng thực

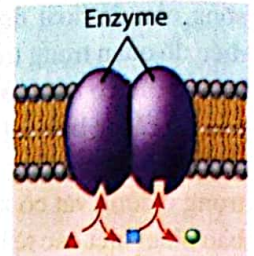


▲ **Hình 7.8 Cấu trúc của protein xuyên màng.** Protein bacteriorhodopsin (protein vận chuyển của vi khuẩn), có sự định hướng khác biệt trong màng, với đầu N nằm ngoài và đầu C nằm trong tế bào. Mô hình dài bằng này nhấn mạnh cấu trúc xoắn α bậc hai của những phần kỵ nước, chúng nằm chủ yếu trong lõi kỵ nước của màng. Protein này có bảy chuỗi xoắn xuyên màng (thể hiện trong các hình trụ để chú ý). Những đoạn ưa nước không xoắn tiếp xúc với dung dịch nước ở phía ngoài và phía tế bào chất của màng.

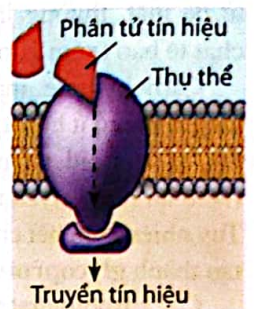
(a) **Vận chuyển.** Bên trái: Protein mở rộng vào bên trong màng có thể là kênh ưa nước xuyên qua màng để vận chuyển có chọn lọc một chất tan cụ thể. Bên phải: Những protein vận chuyển khác, vận chuyển các chất bằng cách thay đổi hình dạng. Một số protein trong số đó thủy phân ATP làm nguồn năng lượng để tích cực bơm các chất qua màng.



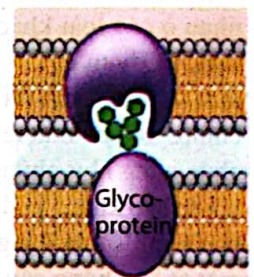
(b) **Hoạt tính enzyme.** Protein gắn vào màng có thể là enzyme với trung tâm hoạt động hướng về phía các chất trong dung dịch nằm kề. Trong một số trường hợp, một vài enzyme trong màng được tổ chức thành nhóm để thực hiện các bước kế tiếp nhau của một con đường chuyển hoá.



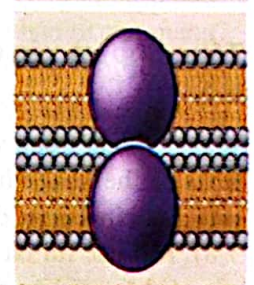
(c) **Truyền tín hiệu.** Protein màng (thụ thể) có thể có vị trí gắn kết với hình dạng đặc biệt, khớp với hình dạng của chất truyền tin, như hormone. Chất truyền tin từ ngoài (phân tử tín hiệu) có thể thay đổi hình dạng trong protein để truyền thông tin vào bên trong tế bào, thường bằng cách gắn kết với protein tế bào chất (xem Hình 11.6).



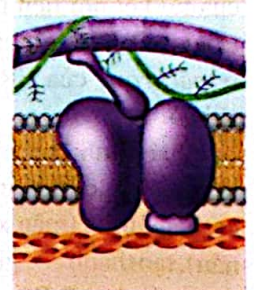
(d) **Nhận biết tế bào.** Một số glycoprotein làm dấu hiệu phân biệt để protein màng của các tế bào khác nhận ra nhau một cách đặc hiệu.



(e) **Mối nối giữa các tế bào.** Protein màng của các tế bào liên kế có thể móc vào nhau nhờ các mối nối khác nhau, như mối nối kín hoặc hở (xem Hình 6.32).



(f) **Gắn kết với bộ khung tế bào và chất nền ngoại bào (ECM).** Các vi sợi hoặc các yếu tố khác của bộ khung tế bào có thể liên kết không cộng hoá trị với các protein màng, một chức năng giúp duy trì hình dạng tế bào và giữ ổn định vị trí của những protein màng nhất định. Các protein liên kết với các phân tử ECM có thể điều hoà sự thay đổi ngoại bào hoặc nội bào (xem Hình 6.30).



▲ **Hình 7.9 Một số chức năng của protein màng.** Trong nhiều trường hợp, một protein thực hiện được nhiều nhiệm vụ.

? Một số protein xuyên màng có thể liên kết với một phân tử ECM cụ thể và khi đã liên kết, nó truyền tín hiệu vào tế bào. Dùng các hình ảnh protein ở đây để giải thích điều đó có thể xảy ra như thế nào.

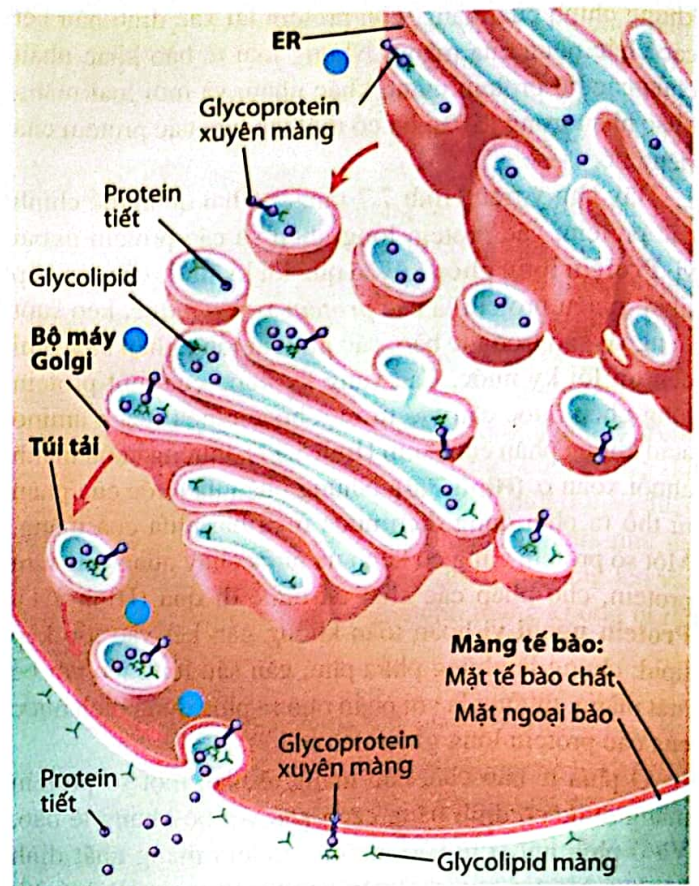
hiện một số chức năng trong số các chức năng đó, và một protein màng có thể có nhiều chức năng. Theo nghĩa đó, màng là khám về chức năng và cấu trúc.

Vai trò của carbohydrate màng trong sự nhận biết tế bào

Sự nhận biết tế bào, nghĩa là khả năng của tế bào phân biệt được tế bào trong số các tế bào nằm cạnh, là điều sống còn để hoạt động chức năng của sinh vật. Ví dụ, điều đó quan trọng trong việc phân loại các tế bào vào các mô và các cơ quan ở phôi động vật. Đó cũng là cơ sở để loại bỏ các tế bào lạ (kể cả các tế bào của các cơ quan cấy ghép) nhờ hệ thống miễn dịch, một tuyến bảo vệ quan trọng ở động vật có xương sống (xem Chương 43). Các tế bào nhận biết các tế bào khác bằng cách gắn với các phân tử bề mặt, thường là với carbohydrate, trên màng sinh chất tế bào (xem Hình 7.9d).

Carbohydrate màng thường ngắn, các chuỗi phân nhánh chỉ có ít hơn 15 đơn vị đường. Một số liên kết cộng hoá trị với lipid, tạo nên các phân tử có tên gọi **glycolipid**. (Nhớ lại rằng, *glyco* nói đến sự có mặt của carbohydrate). Tuy nhiên, hầu hết chúng liên kết cộng hoá trị với protein, tạo thành **glycoprotein** (xem Hình 7.7).

Các carbohydrate ở phía ngoài của màng tế bào khác nhau ở các loài khác nhau, khác nhau ở các cá thể cùng loài, và thậm chí, ở các loại tế bào khác nhau của cùng một cá thể. Tính đa dạng của phân tử này và vị trí của chúng trên bề mặt tế bào giúp cho carbohydrate màng có chức năng như những dấu chuẩn để phân biệt tế bào này với tế bào khác. Ví dụ, bốn loại nhóm máu A, B, AB và O phản ánh sự đa dạng ở các phân tử carbohydrate trên bề mặt tế bào hồng cầu.



▲ Hình 7.10 Sự tổng hợp các thành phần của màng và định vị chúng trên màng được tạo ra. Màng tế bào có mặt tế bào chất (màu da cam) và mặt ngoại bào khác biệt (màu nước); mặt ngoại bào có nguồn gốc từ mặt trong của màng ER, màng Golgi và màng túi.

với màng, giải phóng các protein tiết từ tế bào. Sự kết nối các túi định vị carbohydrate của glycoprotein màng và glycolipid ở phía ngoài của màng tế bào. Như vậy, sự sắp xếp bất đối xứng của protein, lipid và carbohydrate liên kết với chúng trong màng tế bào được xác định khi màng đang được bộ máy Golgi xây dựng.

Tổng hợp và xác định phía trong ngoài của màng

Màng có mặt trong và mặt ngoài khác biệt nhau. Hai lớp lipid có thể khác nhau về thành phần lipid đặc hiệu, và mỗi protein có sự định hướng trong màng (xem Hình 7.8). Khi các túi tải kết hợp với màng tế bào, lớp ngoài của túi kết nối liên tục với lớp phía tế bào chất (lớp phía trong) của màng tế bào. Vì vậy các phân tử khởi nguồn ở mặt trong của ER sẽ kết thúc ở mặt ngoài của màng tế bào.

Quá trình thể hiện trên Hình 7.10 bắt đầu với ❶ tổng hợp các protein màng và lipid ở lưới nội chất. Các carbohydrate (màu xanh) được bổ sung cho protein (màu nâu), tạo thành các glycoprotein. Tỷ lệ carbohydrate có thể được sửa đổi. ❷ Bên trong bộ máy Golgi, các glycoprotein tiếp tục được sửa đổi carbohydrate, và lipid lấy thêm carbohydrate để trở thành glycolipid. ❸ Các protein xuyên màng (hình quả tạ màu tím), các glycolipid màng và các protein tiết (hình cầu màu tím) được vận chuyển trong các túi tải đến màng tế bào. ❹ Ở đó, các túi kết nối

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 7.1

1. Các carbohydrate gắn kết với một số protein và lipid của màng tế bào được đưa vào màng ngay khi màng được tạo ra và tinh chế ở ER và bộ máy Golgi; sau đó màng mới hình thành các túi vận chuyển đi tới bề mặt tế bào. Các carbohydrate nằm ở phía nào trên màng của túi?
2. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Bạn cho rằng mức độ no của các acid béo của phospholipid màng khác nhau như thế nào ở thực vật thích nghi với môi trường lạnh và thực vật thích nghi với môi trường nóng?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

Cấu trúc màng tạo nên tính thấm có chọn lọc

Màng sinh học là ví dụ tinh tế về cấu trúc siêu phân tử - nhiều phân tử được sắp xếp theo trật tự thành một mức độ tổ chức cao hơn - với những tính chất nổi trội vượt ra ngoài những tính chất mà mỗi phân tử có. Phần còn lại của chương này tập trung vào một trong số những tính chất quan trọng nhất đó: Khả năng điều hoà sự vận chuyển các chất qua màng, một chức năng sống còn đối với sự tồn tại của tế bào. Một lần nữa chúng ta sẽ lại thấy rằng, hình thái phù hợp với chức năng: Mô hình khảm lỏng giúp giải thích bằng cách nào màng điều hoà được sự lưu thông phân tử của tế bào.

Các phân tử nhỏ và các ion không ngừng đi qua màng tế bào theo cả hai hướng. Hãy xem xét sự trao đổi hoá học giữa một tế bào cơ và dịch ngoại bào bao lấy nó. Đường, các amino acid và các chất dinh dưỡng khác đi vào tế bào, và các chất thải chuyển hoá rời khỏi tế bào. Tế bào lấy vào oxygen để hô hấp tế bào và thải ra carbon dioxide. Ngoài ra, tế bào điều hoà nồng độ các ion vô cơ của nó, như Na^+ , K^+ , Ca^{2+} và Cl^- , bằng cách đưa chúng qua lại một chiều như thoi đưa qua màng tế bào. Mặc dù sự lưu thông qua màng là rất lớn, nhưng màng có tính thấm có chọn lọc nên các chất qua được rào cản này không phải là bừa bãi. Tế bào có khả năng lấy vào nhiều loại phân tử nhỏ và các ion, và loại đi các chất khác. Hơn nữa, các chất đi qua màng cũng với tốc độ khác nhau.

Tính thấm của lớp kép lipid

Các phân tử không phân cực, như hydrocarbon, carbon dioxide và oxygen là các chất kỵ nước, và do đó có thể hoà tan trong lớp kép lipid của màng và đi qua nó một cách dễ dàng, không cần sự trợ giúp của các protein màng. Tuy nhiên, lõi kỵ nước của màng lại ngăn cản sự đi qua trực tiếp của các ion và các phân tử phân cực ưa nước qua màng. Các phân tử phân cực, như glucose và các đường khác chỉ đi qua lớp kép lipid một cách rất chậm chạp, và thậm chí nước, loại phân tử phân cực cực kỳ nhỏ, cũng không thể qua nhanh được. Những nguyên tử hoặc phân tử tích điện và lớp vỏ nước bao quanh của nó (xem Hình 3.7) tìm tới lớp kỵ nước thậm chí còn khó khăn hơn là xâm nhập qua nó. Hơn nữa, lớp kép lipid không chỉ là một khía cạnh của hệ thống canh cửa chịu trách nhiệm đảm bảo tính thấm có chọn lọc của màng. Các protein xuyên màng đóng vai trò chính trong sự vận chuyển được điều hoà này.

Các protein vận chuyển

Màng tế bào có tính *thấm* cho những ion đặc biệt và nhiều phân tử phân cực. Các chất ưa nước đó có thể tránh tiếp

xúc với lớp kép lipid bằng cách đi qua các protein vận chuyển xuyên màng.

Một số protein vận chuyển được gọi là *protein kênh*, hoạt động chức năng bằng cách có kênh ưa nước chứa các phân tử hoặc ion nguyên tử làm kênh qua màng (xem Hình 7.9a, bên trái). Ví dụ, trong những tế bào nhất định, việc đi qua màng của các phân tử nước được tăng cường mạnh nhờ protein kênh gọi là kênh nước (aquaporin). Mỗi kênh nước cho phép tới 3×10^9 phân tử nước đi vào trong một giây, theo hàng một, gồm mười phân tử mỗi lần, qua kênh trung tâm của nó. Không có kênh nước thì chỉ một phần nhỏ các phân tử nước đó có thể khuếch tán qua cùng một diện tích màng tế bào trong một giây, vì thế kênh protein đã làm tăng nhanh tốc độ vận chuyển. Các protein vận chuyển khác, được gọi là *protein mang* (*carrier protein*), giữ chắc phân tử hành khách của chúng lại và thay đổi hình dạng theo cách để có thể đưa chúng như con thoi qua màng (xem Hình 7.9a, bên phải). Protein vận chuyển đặc hiệu với chất mà nó vận chuyển, chỉ cho phép một chất (hoặc một số chất) qua màng. Ví dụ, glucose, chất được mang trong máu và các tế bào hồng cầu cần cho hoạt động của tế bào, vào tế bào hồng cầu nhanh chóng thông qua một protein mang đặc hiệu trong màng tế bào. Glucose qua màng nhanh hơn 50.000 lần khi nó tự khuếch tán. “Chất vận chuyển” glucose này là protein mang có tính chọn lọc tới mức nó thậm chí loại bỏ cả fructose, một đồng phân cấu trúc của glucose.

Như vậy, tính thấm chọn lọc của màng phụ thuộc vào cả rào cản tinh tế của lớp kép lipid và cả các protein vận chuyển đặc hiệu gắn trong màng. Vậy, cái gì xác lập *hướng* lưu thông qua màng? Tại một thời điểm cụ thể, cái gì xác định một chất cụ thể sẽ vào hay ra khỏi tế bào? Và cơ chế nào thực sự điều khiển các phân tử qua màng? Chúng ta sẽ đề cập những câu hỏi này sau khi tìm hiểu hai phương thức lưu thông của màng: vận chuyển thụ động và vận chuyển tích cực.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM

7.2

1. Hai phân tử có thể qua lớp kép lipid mà không cần sự giúp đỡ của protein màng là O_2 và CO_2 . Những tính chất nào cho phép điều đó xảy ra?
2. Tại sao các phân tử nước cần protein vận chuyển để nhanh chóng qua màng với số lượng lớn?
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Aquaporin không cho ion hydronium (H_3O^+) đi qua. Tuy nhiên, các nghiên cứu gần đây cho thấy vai trò của một số aquaporin trong quá trình chuyển hoá chất béo, trong đó chúng cho glycerol, alcohol ba carbon (xem Hình 5.11) cũng như H_2O đi qua. Vì H_3O^+ có kích thước rất gần với nước hơn glycerol, vậy bạn cho rằng cái gì là cơ sở của tính chọn lọc này?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

Vận chuyển thụ động là sự khuếch tán các chất qua màng mà không cần năng lượng

Các phân tử có dạng năng lượng được gọi là chuyển động nhiệt. Một kết quả của chuyển động nhiệt là sự khuếch tán, đó là sự chuyển động của bất kỳ chất nào, nhờ đó nó lan tỏa đều trong một khoảng không gian có thể. Mỗi phân tử chuyển động ngẫu nhiên, nhưng sự khuếch tán của một *quần thể* phân tử có thể là định hướng. Để hiểu quá trình này, hãy hình dung một màng tổng hợp nhân tạo phân tách nước tinh khiết với dung dịch thuốc nhuộm trong nước. Giả sử rằng, màng này có các lỗ kích thước hiển vi và có tính thấm cho các phân tử thuốc nhuộm (Hình 7.11a). Mỗi phân tử thuốc nhuộm chuyển động ngẫu nhiên nhưng *chuyển động chung cuộc* (net) của các phân tử thuốc nhuộm qua màng sẽ sang phía ban đầu là nước tinh khiết. Các phân tử thuốc nhuộm sẽ tiếp tục lan tỏa qua màng cho đến khi cả hai dung dịch có nồng độ thuốc nhuộm bằng nhau. Một khi đạt đến điểm đó, sẽ có sự cân bằng động với số phân tử qua màng theo hướng này và hướng kia bằng nhau.

Bây giờ chúng ta có thể phát biểu một nguyên tắc đơn giản của sự khuếch tán: Khi không có các lực khác thì một chất sẽ khuếch tán từ nơi có nồng độ cao hơn

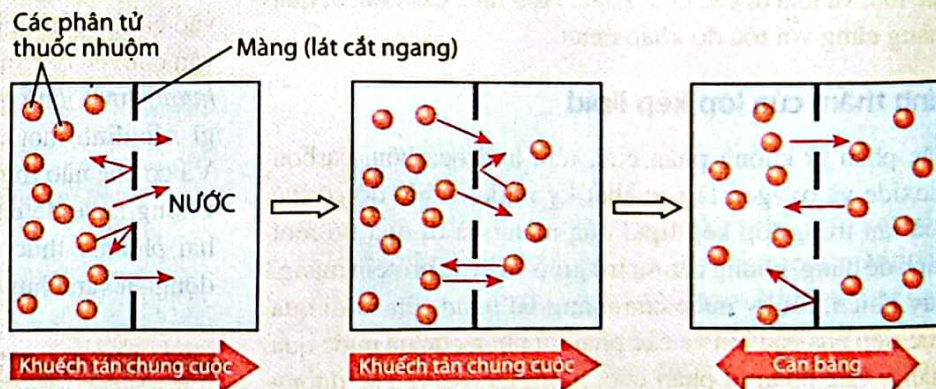
đến nơi có nồng độ thấp hơn. Nói cách khác, bất kỳ chất nào cũng khuếch tán xuôi theo **gradient nồng độ**, vùng ở đó nồng độ chất hoá học giảm đi. Không cần phải làm gì để quá trình này xảy ra; sự khuếch tán là quá trình ngẫu nhiên, không cần nạp năng lượng. Lưu ý rằng, mỗi chất khuếch tán xuôi theo gradient nồng độ *riêng* của nó, không chịu tác động bởi sự khác biệt nồng độ của những chất khác (Hình 7.11b).

Nhiều chất qua màng tế bào bằng khuếch tán. Khi một chất có nồng độ cao hơn ở một phía của màng thì luôn có xu hướng để chất đó khuếch tán qua màng xuôi theo gradient nồng độ của nó (giả sử rằng màng có tính thấm đối với chất đó). Một ví dụ quan trọng là sự lấy oxygen của tế bào đang thực hiện hô hấp tế bào. Oxygen hoà tan khuếch tán vào tế bào qua màng tế bào. Chỉ cần tế bào hô hấp tiêu thụ O_2 khi nó vào thì sự khuếch tán vào tế bào sẽ tiếp tục vì gradient nồng độ ưu tiên cho sự vận động theo hướng đó.

Sự khuếch tán một chất qua màng sinh học được gọi là **vận chuyển thụ động** vì tế bào không phải chi phí năng lượng. Gradient nồng độ bản thân nó là thế năng (xem Chương 2, trang 35) và điều khiển sự khuếch tán. Tuy nhiên, hãy nhớ rằng, màng có tính thấm chọn lọc và vì vậy nó có hiệu ứng khác nhau với tốc độ khuếch tán của các phân tử khác nhau. Trong trường hợp với nước, kênh nước cho phép nước khuếch tán rất nhanh qua màng của một số tế bào. Như chúng ta sẽ thấy ở phần sau, sự chuyển động của nước qua màng tế bào có những hệ quả quan trọng đối với tế bào.

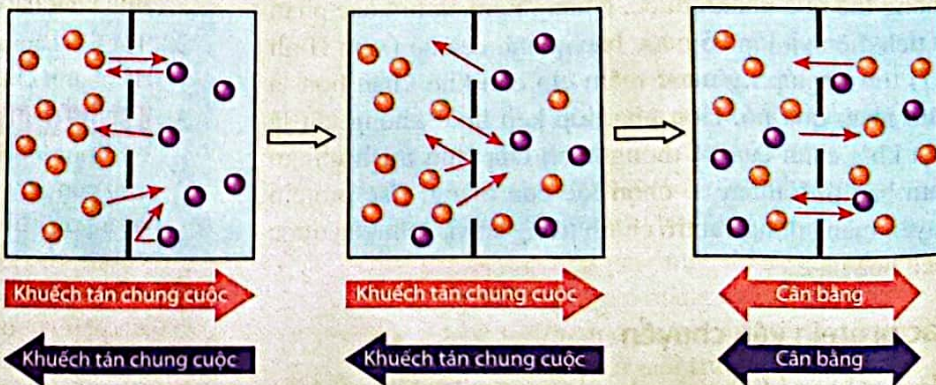
(a) Sự khuếch tán của một chất tan.

Màng có các lỗ đủ lớn để các phân tử của thuốc nhuộm đi qua. Sự chuyển động ngẫu nhiên của các phân tử thuốc nhuộm sẽ làm cho một số phân tử chui qua các lỗ; điều đó sẽ xảy ra thường xuyên hơn ở phía có nhiều phân tử thuốc nhuộm hơn. Thuốc nhuộm khuếch tán từ nơi nó có nồng độ cao hơn tới nơi nó có nồng độ thấp hơn (được gọi là khuếch tán xuôi gradient nồng độ). Điều đó dẫn đến sự cân bằng động. Các phân tử chất tan tiếp tục xuyên qua màng nhưng với tốc độ cân bằng theo cả hai hướng.



(b) Sự khuếch tán của hai chất tan.

Những dung dịch của hai loại thuốc nhuộm khác nhau được tách biệt bởi màng thấm cho cả hai. Mỗi loại thuốc nhuộm khuếch tán xuôi theo gradient nồng độ của nó. Sẽ có sự khuếch tán chung cuộc của thuốc nhuộm màu tím theo hướng sang trái, mặc dù nồng độ chất tan tổng số lúc khởi đầu ở bên trái lớn hơn.



▲ Hình 7.11 Sự khuếch tán của các chất tan qua màng. Mỗi mũi tên lớn nằm dưới biểu đồ cho thấy sự khuếch tán thực của các phân tử thuốc nhuộm cùng có màu đó.

Hiệu ứng của sự thẩm thấu đối với sự cân bằng nước

Hãy xem hai dung dịch với nồng độ chất tan khác nhau tương tác bằng cách tưởng tượng một ống thủy tinh hình chữ U với màng có tính thấm chọn lọc tách hai dung dịch đường (Hình 7.12). Các lỗ trên màng tổng hợp này quá nhỏ để các phân tử đường đi qua nhưng đủ lớn để cho nước đi qua. Điều đó sẽ tác động như thế nào đến nồng độ nước? Điều dường như logic rằng, dung dịch có nồng độ chất tan cao hơn sẽ có nồng độ nước thấp hơn, và rằng, vì lý do đó, nước sẽ khuếch tán vào nó từ phía kia. Tuy nhiên, đối với dung dịch loãng giống như hầu hết các chất lỏng sinh học thì các chất tan không tác động nhiều đến nồng độ nước. Thay vào đó, sự co cụm chặt các phân tử nước quanh phân tử chất tan ưa nước làm cho một số phân tử nước không có khả năng đi qua màng. Sự khác biệt này với nước tự do có ý nghĩa quan trọng. Cuối cùng, hiệu ứng là giống nhau: Nước khuếch tán qua màng từ vùng có nồng độ chất tan thấp tới vùng có nồng độ chất tan cao cho đến khi nồng độ các chất tan ở cả hai phía của màng bằng nhau. Sự khuếch tán của nước qua màng có tính thấm chọn lọc được gọi là **sự thẩm thấu**. Sự vận chuyển của nước qua màng tế bào và sự cân bằng nước giữa tế bào và môi trường của nó là điều sống còn đối với sinh vật. Bây giờ, hãy áp dụng vào tế bào sống những gì chúng ta đã học được về thẩm thấu ở các hệ thống nhân tạo.

Sự cân bằng nước ở các tế bào không có thành tế bào

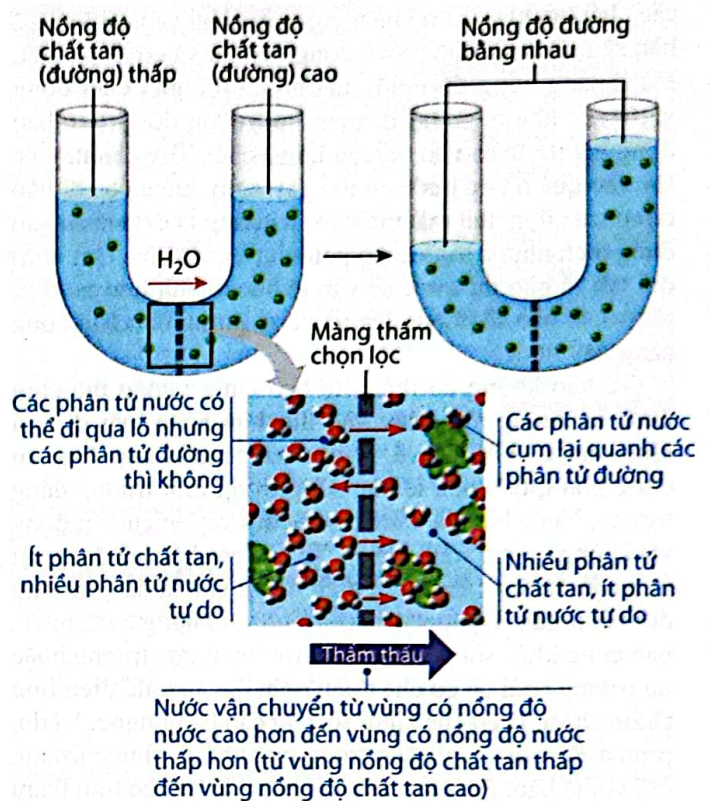
Khi xem xét hoạt động của tế bào trong dung dịch thì phải xem xét cả nồng độ chất tan và tính thấm của màng tế bào. Cả hai yếu tố đó cần được tính đến để đưa vào khái niệm **tính trương**, là khả năng dung dịch làm cho tế bào lấy thêm hoặc mất nước. Tính trương của dung dịch, một phần phụ thuộc vào nồng độ các chất tan không thể đi qua màng (chất tan không xâm nhập) của nó so với các chất đó bên trong tế bào. Nếu nồng độ của các chất tan không có khả năng xâm nhập vào tế bào ở trong dung dịch môi trường bên ngoài tế bào cao thì nước sẽ có xu hướng ra khỏi tế bào và ngược lại.

Nếu tế bào không có thành tế bào, như các tế bào động vật, bị nhấn chìm trong môi trường **đẳng trương** (isotonic; *iso* nghĩa là tương tự) đối với tế bào thì sẽ không có sự vận động chung cuộc của nước qua màng tế bào. Nước đi qua màng nhưng với cùng tốc độ theo cả hai hướng. Trong môi trường đẳng trương, thể tích tế bào động vật ổn định (Hình 7.13a).

Bây giờ, chúng ta chuyển tế bào sang dung dịch **ưu trương** (hypertonic; *hyper* nghĩa là nhiều hơn, trong trường hợp này để nói đến

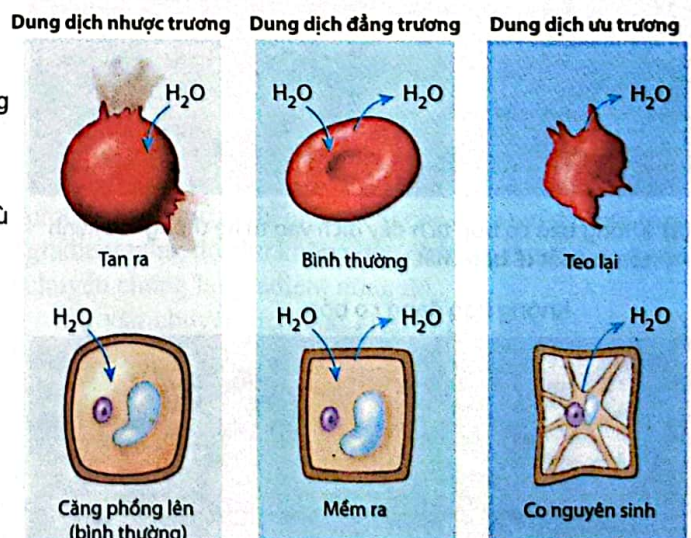
(a) **Tế bào động vật.** Tế bào động vật ở tình trạng tốt trong môi trường đẳng trương trừ khi nó có cơ chế thích nghi đặc biệt để bù lại sự thêm nước hoặc mất nước do thẩm thấu.

(b) **Tế bào thực vật.** Tế bào thực vật phồng lên, và nói chung, tốt nhất trong môi trường nhược trương, ở đó lượng nước lấy vào, cuối cùng, được cân bằng nhờ thành tế bào đẩy nước trở lại tế bào.



▲ **Hình 7.12 Thẩm thấu.** Hai dung dịch đường có nồng độ khác nhau được tách biệt bởi màng chỉ cho chất dung môi (nước) đi qua mà chất tan (đường) không qua được. Các phân tử nước chuyển động ngẫu nhiên và có thể đi qua theo cả hai hướng, nhưng cuối cùng, nước khuếch tán từ dung dịch có nồng độ chất tan thấp sang dung dịch có nồng độ chất tan cao hơn. Sự vận chuyển nước này, hay sự thẩm thấu, làm cân bằng nồng độ đường ở cả hai bên.

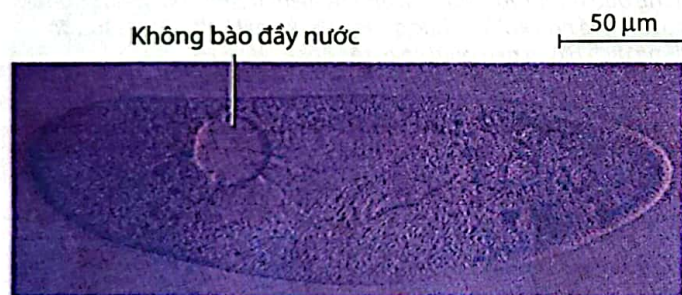
ĐIỀU GÌ NẾU? Nếu thêm thuốc nhuộm màu da cam có khả năng qua màng vào bên trái ống nghiệm trên thì nó sẽ được phân bố như thế nào khi kết thúc quá trình? (xem Hình 7.11). Mức độ dung dịch ở ống bên phải có bị tác động không?



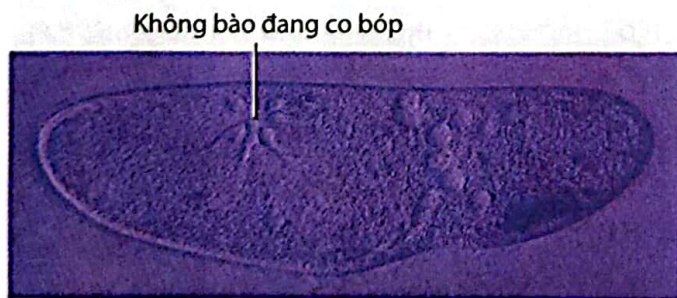
▲ **Hình 7.13 Sự cân bằng nước ở các tế bào sống.** Tế bào sống phản ứng với sự thay đổi nồng độ chất tan trong môi trường của nó như thế nào phụ thuộc vào nó có hay không có thành tế bào. (a) Tế bào động vật, như tế bào hồng cầu này, không có thành tế bào. (b) Tế bào thực vật có thành tế bào. (Các mũi tên chỉ hướng vận động thực của nước sau khi tế bào được đặt trong các dung dịch đó.)

các chất tan không có khả năng xâm nhập vào tế bào). Tế bào sẽ mất nước vào môi trường, teo lại và có lẽ sẽ chết. Đó là tăng nồng độ muối của hồ có thể giết chết động vật ở đó; nếu nước hồ trở nên ưu trương đối với tế bào động vật thì tế bào có thể teo lại và chết. Tuy nhiên, việc lấy vào quá nhiều nước có thể gây nguy hiểm cho tế bào động vật cũng như mất nước. Nếu chúng ta đặt tế bào vào dung dịch nhược trương (hypotonic; *hypo* nghĩa là ít hơn) đối với tế bào thì nước sẽ vào tế bào nhanh hơn ra khỏi tế bào, tế bào sẽ phồng lên và vỡ ra giống như quả bóng căng đầy nước.

Tế bào không có thành tế bào cứng không thể chịu được cả lượng nước lấy vào dư thừa hoặc mất đi quá nhiều nước. Vấn đề về sự cân bằng nước này được tự động giải quyết nếu tế bào sống trong môi trường đẳng trương. Nước biển là đẳng trương đối với nhiều loài động vật không xương sống ở biển. Tế bào của hầu hết động vật trên cạn được ngâm trong dịch ngoại bào là đẳng trương đối với tế bào. Động vật và các sinh vật không có thành tế bào cứng khác sống trong môi trường nhược trương hoặc ưu trương phải có cơ chế thích nghi đặc biệt để điều hoà thẩm thấu, là cơ chế kiểm soát sự cân bằng nước. Ví dụ, protist *Paramecium* sống trong nước hồ là nhược trương đối với tế bào. *Paramecium* có màng tế bào có tính thấm với nước kém hơn rất nhiều so với màng của hầu hết các tế bào khác, tuy nhiên, điều đó chỉ làm chậm đi dòng nước liên tục vào tế bào. Tế bào *Paramecium* không bị vỡ ra vì nó còn được trang bị không bào co bóp, loại bào quan có chức năng như chiếc bơm đẩy nước khỏi tế bào cũng nhanh như nước vào tế bào bằng cách thẩm thấu (Hình 7.14). Chúng ta sẽ xem xét những cơ chế thích nghi tiến hoá khác để điều hoà thẩm thấu ở Chương 44.



(a) Không bào co bóp tích đẩy dịch vào từ hệ thống các kênh tỏa ra suốt tế bào chất.



(b) Khi đầy, không bào và các kênh co lại đẩy dịch khỏi tế bào.

▲ **Hình 7.14 Không bào co bóp của *Paramecium*:** Cơ chế thích nghi tiến hoá để điều hoà thẩm thấu. Không bào co bóp của protist nước ngọt này bù lại sự thẩm thấu bằng cách bơm nước khỏi tế bào (ảnh LM).

Sự cân bằng nước ở tế bào có thành tế bào

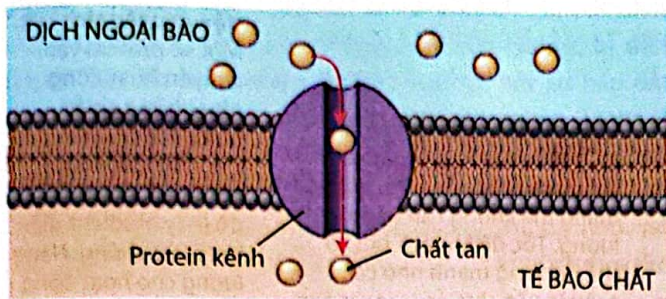
Các tế bào thực vật, sinh vật nhân sơ, nấm và một số protist có thành tế bào (xem Hình 6.28). Khi tế bào như vậy bị ngâm trong dung dịch nhược trương - ví dụ, trong nước mưa - thì thành tế bào giúp duy trì sự cân bằng nước của tế bào. Ta hãy xem một tế bào thực vật. Giống như tế bào động vật, tế bào thực vật trương lên khi nước thẩm thấu vào (Hình 7.13b). Tuy nhiên, thành tế bào tương đối không đàn hồi này chỉ nở ra ở mức độ nhất định trước khi nó tạo áp lực tác động ngược lại lên tế bào định khiến nước không thể vào tế bào thêm được nữa. Tại thời điểm đó, tế bào trương (rất chắc), đó là trạng thái tốt cho hầu hết các tế bào thực vật. Những thực vật không phải là cây gỗ, như hầu hết các cây trồng trong nhà, phụ thuộc vào sự nâng đỡ cơ học giữ cho tế bào trương nhờ dung dịch nhược trương của môi trường. Nếu các tế bào thực vật và môi trường của nó là ưu trương thì sẽ không có xu hướng nước vào tế bào, và tế bào trở nên mềm nhũn.

Tuy nhiên, thành tế bào lại không phải là ưu thế nếu tế bào bị ngâm trong dung dịch ưu trương. Trong trường hợp này, tế bào thực vật, giống như tế bào động vật, sẽ mất nước vào môi trường và co lại. Khi tế bào thực vật co lại, màng tế bào của nó tách khỏi thành tế bào. Hiện tượng đó được gọi là sự co nguyên sinh chất, làm cho cây héo và có thể làm chết cây. Các tế bào của thành tế bào vi khuẩn, nấm cũng co nguyên sinh trong môi trường ưu trương.

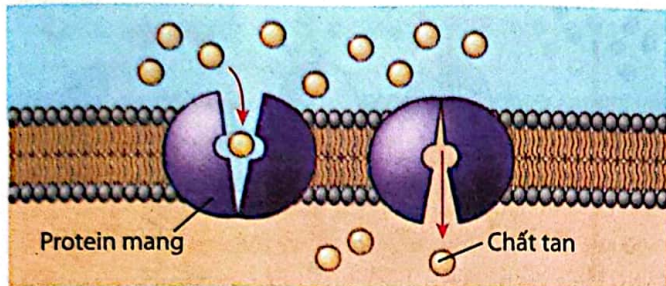
Khuếch tán tăng cường: Sự vận chuyển thụ động nhờ protein

Hãy xem kỹ hơn, bằng cách nào nước và các chất tan ưa nước đi qua màng. Như đã nói ở trên, nhiều phân tử phân cực và ion bị cản trở bởi lớp kép lipid của màng tế bào lại khuếch tán thụ động được với sự trợ giúp của các protein vận chuyển xuyên màng. Hiện tượng đó được gọi là khuếch tán tăng cường. Các nhà sinh học vẫn đang cố gắng tìm hiểu cho chính xác, bằng cách nào các protein vận chuyển tăng cường sự khuếch tán. Hầu hết các protein vận chuyển rất đặc hiệu: Chúng vận chuyển chất này mà không vận chuyển chất kia.

Như đã mô tả ở phần trước, hai loại protein vận chuyển là protein kênh và protein mang. Protein kênh, đơn giản chỉ cung cấp hành lang cho phép các phân tử hoặc ion đặc biệt qua màng (Hình 7.15a). Đường đi ưa nước do các protein này cung cấp có thể cho cả các phân tử nước hoặc các ion nhỏ qua rất nhanh từ phía này sang phía kia của màng. Mặc dù các phân tử nước đủ nhỏ để qua lớp kép phospholipid, nhưng tốc độ chuyển động của nước theo hành trình này tương đối chậm vì tính phân cực của các phân tử nước. Kênh nước, protein kênh dẫn nước, tăng cường khuếch tán thụ động nước ở các tế bào thực vật và động vật, có ở các tế bào như các tế bào hồng cầu (xem Hình 7.13). Các tế bào thận cũng có lượng lớn kênh nước, cho phép chúng thu hồi nước từ nước tiểu trước khi bài tiết ra. Người ta ước tính rằng, một người uống 50 gallon nước một ngày và bài tiết ra cùng thể tích đó nếu thận không thực hiện chức năng này.



(a) Protein kênh (màu tím) có kênh để các phân tử nước và chất tan đặc biệt có thể đi qua.



(b) Protein mang có hai hình dạng thay đổi nhau, nó vận chuyển chất tan qua màng khi thay đổi hình dạng.

▲ **Hình 7.15 Hai loại protein vận chuyển thực hiện sự khuếch tán tăng cường.** Trong cả hai trường hợp, protein có thể vận chuyển chất tan theo cả hai hướng, nhưng sự chuyển động chung cuộc là xuôi theo gradient nồng độ chất tan.

Nhóm protein kênh khác là các **kênh ion**, nhiều kênh trong số đó có chức năng như các **cổng**, chúng mở hoặc đóng để đáp lại các kích thích. Kích thích có thể là kích thích điện hoặc kích thích hoá học; nếu là kích thích hoá học thì đó là chất khác với chất được vận chuyển. Ví dụ, sự kích thích các tế bào thần kinh bằng các chất dẫn truyền thần kinh nhất định mở các cổng Na cho Na^+ đi vào tế bào. Sau đó, kích thích điện hoạt hoá protein kênh ion như trên Hình 7.1, và các K^+ ào ạt ra khỏi tế bào.

Các protein mang, như chất vận chuyển glucose đã được nhắc đến ở trên, dường như trải qua một sự biến đổi hình dạng tài tình để bằng cách nào đó di chuyển vị trí gắn kết của chất tan qua màng (**Hình 7.15b**). Sự biến đổi hình dạng đó có thể được khơi mào bằng cách gắn kết hoặc giải phóng phân tử được vận chuyển.

Ở những bệnh di truyền nhất định, các hệ thống vận chuyển đặc hiệu, hoặc bị sai hỏng, hoặc bị mất chức năng hoàn toàn. Một ví dụ là bệnh cystin niệu, một bệnh ở người, được đặc trưng bởi sự thiếu protein mang để vận chuyển cystein và một số amino acid khác qua màng các tế bào thận. Các tế bào thận thường tái hấp thụ các amino acid từ nước tiểu và đưa chúng trở lại máu, nhưng cá thể mắc bệnh cystin niệu phát triển các viên sỏi gây đau từ các amino acid tích tụ lại và tinh thể hoá trong thận.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM

7.3

1. Theo bạn, tế bào thực hiện hô hấp tế bào tự giải thoát CO_2 tạo ra bằng cách nào?
2. Trong siêu thị, nông sản thường được phun nước. Giải thích tại sao điều đó làm cho rau quả trông chắc và tươi.
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Nếu *Paramecium* bơi từ môi trường nhược trương sang môi trường ưu trương thì không bào co bóp của nó hoạt động mạnh hơn hay kém đi? Tại sao?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM

7.4

Vận chuyển tích cực dùng năng lượng để đẩy chất tan ngược gradient nồng độ

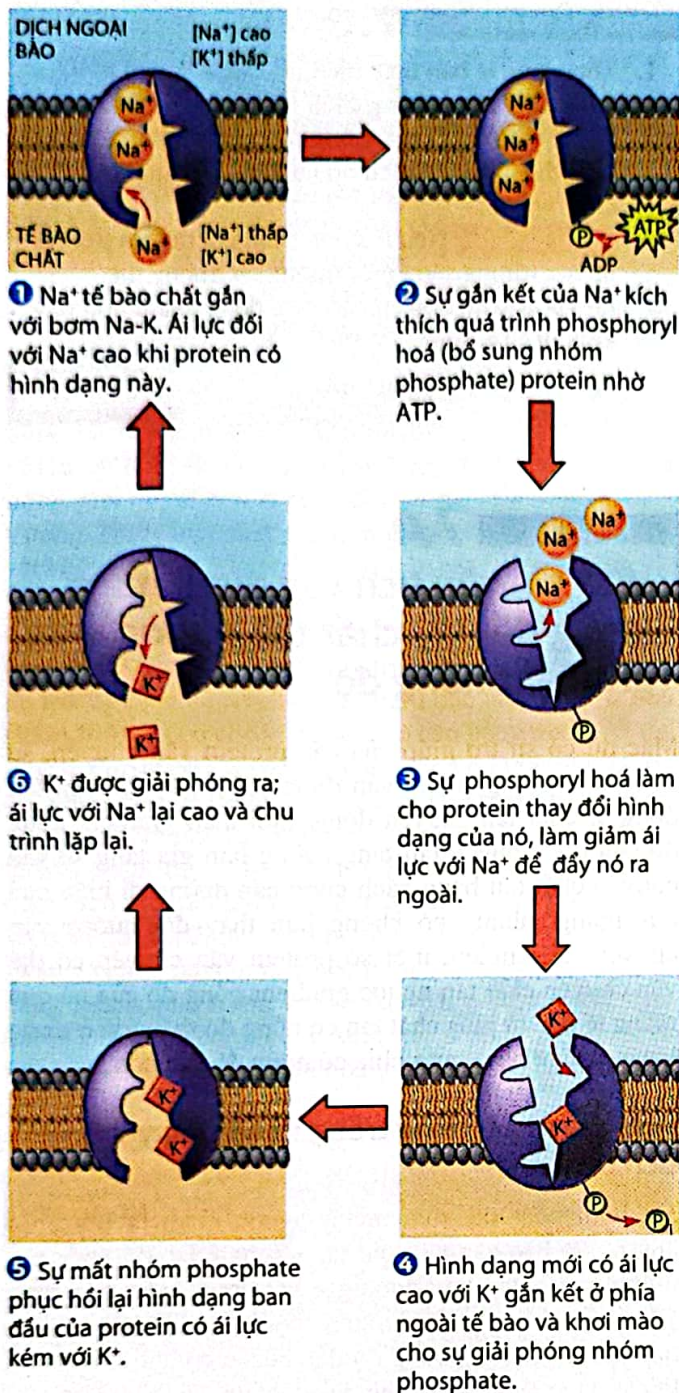
Mặc dù có sự trợ giúp của các protein vận chuyển, sự khuếch tán tăng cường vẫn được coi là vận chuyển thụ động vì chất tan chuyển động xuôi theo gradient nồng độ của nó. Khuếch tán tăng cường làm gia tăng sự vận chuyển chất tan bằng cách cung cấp đường đi hiệu quả qua màng, nhưng nó không làm thay đổi hướng vận chuyển. Tuy nhiên, một số protein vận chuyển có thể vận chuyển chất tan ngược gradient nồng độ của nó qua màng tế bào từ phía chất tan có nồng độ thấp (dù ở trong hay ngoài tế bào) sang phía có nồng độ cao hơn.

Nhu cầu năng lượng trong sự vận chuyển tích cực

Để bơm chất tan qua màng ngược gradient nồng độ của nó, tế bào cần tiêu phí năng lượng. Do đó, kiểu lưu thông qua màng này được gọi là **vận chuyển tích cực**. Các protein vận chuyển làm nhiệm vụ vận chuyển chất tan ngược gradient nồng độ đều là các protein mang chứ không phải là protein kênh. Điều đó có ý nghĩa vì khi các protein kênh mở ra thì chúng chỉ cho chất tan đi xuôi theo gradient nồng độ chứ không dẫn chất tan đi ngược và vận chuyển chống lại gradient nồng độ.

Sự vận chuyển tích cực giúp tế bào duy trì nồng độ bên trong của các chất tan nhỏ khác biệt với nồng độ các chất đó ngoài môi trường. Ví dụ, so với môi trường, tế bào động vật có nồng độ K^+ cao hơn nhiều và nồng độ Na^+ thấp hơn nhiều. Màng tế bào giúp duy trì gradient quá mức này bằng cách bơm Na khỏi tế bào và K vào tế bào.

Giống như với các loại công việc khác của tế bào, ATP cung cấp năng lượng cho hầu hết hoạt động vận chuyển tích cực. Một cách ATP cung cấp năng lượng là truyền nhóm phosphate ngoài cùng trực tiếp cho protein vận chuyển. Điều đó có thể cảm ứng protein thay đổi hình dạng để chuyển chất tan gắn kết với protein qua màng.

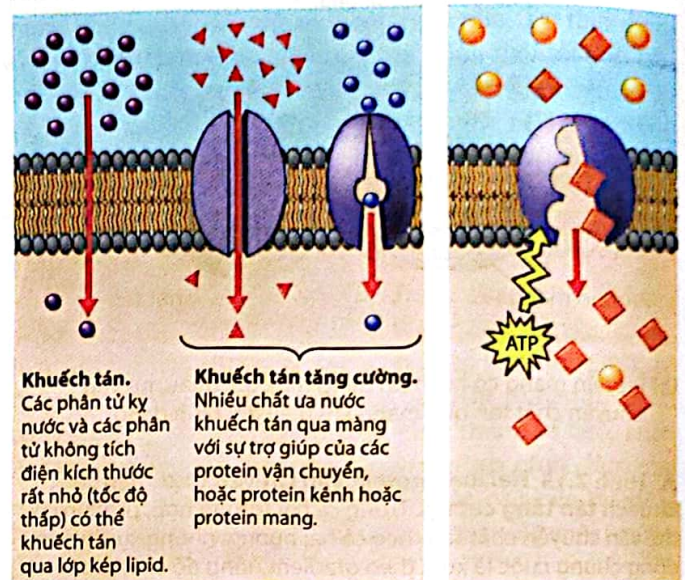


▲ **Hình 7.16 Bơm Na-K: trường hợp vận chuyển tích cực đặc biệt.** Hệ thống vận chuyển này bơm các ion ngược gradient nồng độ quá mức. Nồng độ ion natri (ký hiệu là $[Na^+]$) cao ở bên ngoài tế bào và thấp bên trong tế bào, trong khi nồng độ ion kali $[K^+]$ thấp ở ngoài và cao ở trong. Bơm dao động giữa hai hình dạng trong chu kỳ bơm để mỗi lần truyền ba ion natri ra khỏi tế bào và hai K^+ được bơm vào tế bào. Hai hình dạng này có ái lực khác nhau với hai loại ion. ATP cung cấp năng lượng cho sự thay đổi hình dạng bằng cách phosphoryl hoá protein vận chuyển (nghĩa là bằng cách truyền nhóm phosphate sang protein).

Một hệ thống vận chuyển làm việc theo kiểu này là **bơm Na-K** làm nhiệm vụ trao đổi natri (Na^+) cho kali (K^+) qua màng của các tế bào động vật (**Hình 7.16**). Sự khác biệt giữa vận chuyển tích cực và thụ động được tóm tắt ở **Hình 7.17**.

Vận chuyển thụ động. Các chất khuếch tán tự phát xuôi theo gradient nồng độ, qua màng mà không cần năng lượng. Tốc độ khuếch tán có thể gia tăng mạnh nhờ các protein vận chuyển trong màng.

Vận chuyển tích cực. Một số protein vận chuyển hoạt động như những chiếc bơm, vận chuyển các chất qua màng ngược gradient nồng độ (hay gradient điện hoá) của chúng. Năng lượng cho hoạt động này thường do ATP cung cấp.



▲ **Hình 7.17 Tóm tắt: Vận chuyển thụ động và tích cực.**

Bơm ion duy trì điện thế màng như thế nào

Mọi tế bào đều có điện áp qua màng tế bào. Điện áp là điện thế năng – là sự khác biệt do tích điện trái dấu. Tế bào chất tích điện âm so với dịch ngoại bào do sự phân bố không đều của các anion và cation ở hai phía đối nhau của màng. Điện áp qua màng, được gọi là **điện thế màng**, dao động từ -50 đến -200 milivolt (mV). (Dấu trừ thể hiện rằng bên trong tế bào là âm so với ngoài tế bào).

Điện thế màng hoạt động giống như chiếc ắc quy, là nguồn năng lượng tác động đến sự lưu thông của tất cả các chất tích điện qua màng. Vì trong tế bào là âm so với bên ngoài nên điện thế màng ưu tiên cho sự vận chuyển thụ động các cation vào tế bào và các anion ra khỏi tế bào. Như vậy, có **hai** lực điều khiển sự khuếch tán ion qua màng: lực hoá học (gradient nồng độ của ion) và lực điện (hiệu ứng của thế năng màng lên sự vận động của các ion). Sự phối hợp các lực tác động lên ion đó được gọi là **gradient điện hoá**.

Vậy, trong trường hợp với ion, chúng ta phải chỉnh lại khái niệm về sự vận chuyển thụ động: Ion khuếch tán, không chỉ đơn giản xuôi theo gradient nồng độ mà, chính xác hơn là, xuôi theo **gradient điện hoá**. Ví dụ, nồng độ Na^+ bên trong tế bào thần kinh ở trạng thái nghỉ thấp hơn nhiều so với bên ngoài nó. Khi tế bào bị kích

thích, các cổng mở, tăng cường sự khuếch tán Na^+ . Khi đó, các Na^+ “tụt” gradient điện hoá của chúng, bị điều khiển bởi gradient nồng độ của Na^+ và bởi sự hấp dẫn của các cation tới phía tích điện âm của màng. Trong ví dụ này, cả sự đóng góp điện tích và hoá học cho gradient điện hoá cùng tác động theo một hướng qua màng, nhưng không phải luôn như vậy. Trong những trường hợp, nơi lực điện do điện thế màng chống lại sự khuếch tán đơn thuần xuôi gradient nồng độ của các ion, thì có thể lại cần sự khuếch tán tích cực. Ở Chương 48, bạn sẽ được biết về tầm quan trọng của gradient điện hoá và thế năng màng trong việc truyền xung thần kinh.

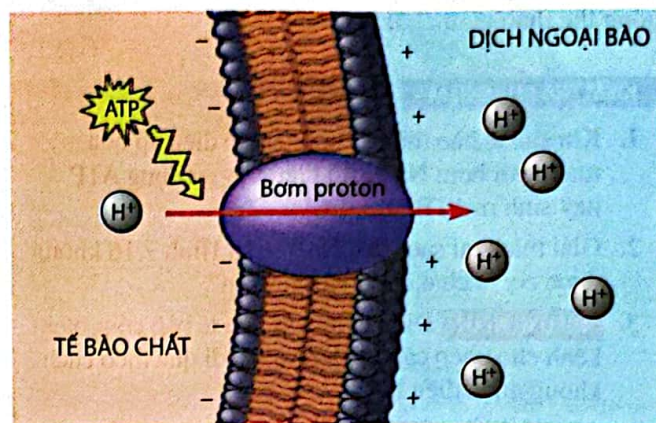
Một số protein màng tích cực vận chuyển các ion cũng có đóng góp vào thế năng màng. Một ví dụ là bơm Na^+ - K^+ . Lưu ý trên Hình 7.16 rằng, bơm không vận chuyển Na^+ và K^+ theo cách một đổi một mà bơm ba ion natri khỏi tế bào mỗi lần để đổi hai ion kali vào tế bào. Với mỗi lần “quay” của bơm, một điện tích dương thực sự được truyền từ tế bào chất ra dịch ngoại bào, đó là quá trình dự trữ năng lượng dưới dạng điện áp. Protein vận chuyển sinh ra điện áp qua màng được gọi là **bơm sinh điện**. Bơm Na^+ - K^+ dường như là bơm sinh điện chính của các tế bào động vật. Bơm sinh điện chính của thực vật, nấm và vi khuẩn là **bơm proton**, nó tích cực vận chuyển các ion hydrogen (proton) khỏi tế bào. Việc bơm H^+ truyền đi điện tích dương từ tế bào chất ra dung dịch ngoại bào (**Hình 7.18**). Nhờ việc sinh điện áp qua màng mà các bơm sinh điện dự trữ được năng lượng có thể rút ra cho tế bào hoạt động. Một cách sử dụng quan trọng gradient proton trong tế bào là để tổng hợp ATP trong quá trình hô hấp tế bào mà bạn sẽ biết ở Chương 9. Một cách vận chuyển qua màng khác được gọi là đồng vận chuyển.

Đồng vận chuyển: Sự vận chuyển kèm nhau bằng protein màng

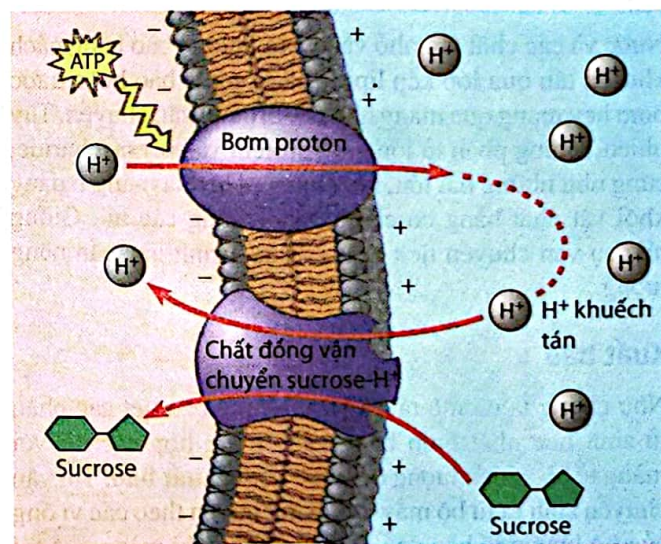
Bơm do ATP cung cấp năng lượng để vận chuyển một chất tan đặc hiệu có thể gián tiếp điều khiển sự vận chuyển tích cực một số chất tan khác theo cơ chế được gọi là **đồng vận chuyển**. Một chất được bơm qua màng có thể sinh công khi nó chuyển động ngược lại qua màng bằng cách khuếch tán, giống như nước được bơm lên rồi khi rơi xuống nước sẽ sinh công. Một protein vận chuyển, chất đồng vận chuyển tách rời khỏi bơm, có thể cùng khuếch tán “xuống” (xuôi chiều gradient) với chất thứ hai đang được vận chuyển “lên”, (ngược gradient nồng độ riêng của nó) trong cùng một protein đồng vận chuyển. Ví dụ, tế bào thực vật dùng gradient của các ion hydrogen do bơm proton của nó sinh ra để điều khiển sự vận chuyển tích cực các amino acid, đường và một số chất dinh dưỡng khác vào tế bào. Một protein vận chuyển ion hydrogen trở lại tế bào kèm theo sự vận chuyển sucrose vào tế bào (**Hình 7.19**). Protein này có thể chuyển sucrose vào tế bào ngược lại gradient nồng độ, nhưng chỉ khi phân tử sucrose đi cùng với ion hydrogen. Ion hydrogen sử dụng

protein vận chuyển như con đường để chúng khuếch tán xuôi chiều gradient điện hoá, mà gradient điện hoá luôn được duy trì bởi bơm proton. Thực vật sử dụng chất đồng vận chuyển sucrose- H^+ để tải sucrose do quá trình quang hợp tạo ra vào tế bào ở gân lá. Sau đó, mô mạch của cây có thể phân phối đường đến các cơ quan không quang hợp, như rễ.

Những gì chúng ta biết về protein đồng vận chuyển, thẩm thấu và sự cân bằng nước trong tế bào động vật giúp



▲ **Hình 7.18 Bơm sinh điện.** Các bơm proton, bơm sinh điện chính của thực vật, nấm và vi khuẩn, là các protein màng, dự trữ năng lượng bằng cách sinh ra điện áp (tách điện tích) qua màng. Dùng ATP làm năng lượng, bơm proton dịch chuyển điện tích dương ở dạng các ion hydrogen. Điện áp và gradient nồng độ H^+ là nguồn năng lượng kép có thể điều khiển các quá trình khác, như lấy các chất dinh dưỡng vào.



▲ **Hình 7.19 Đồng vận chuyển: Sự vận chuyển tích cực được điều khiển bởi gradient nồng độ.** Protein màng, như chất đồng vận chuyển sucrose này, có khả năng sử dụng sự khuếch tán của H^+ xuôi gradient điện hoá của nó vào tế bào để điều khiển việc lấy vào sucrose. Gradient H^+ được duy trì nhờ bơm proton do ATP điều khiển, tập trung H^+ bên ngoài tế bào, nhờ đó dự trữ được thế năng để có thể sử dụng cho sự vận chuyển tích cực, trong trường hợp này là vận chuyển sucrose. Do đó, ATP gián tiếp cung cấp năng lượng cần thiết cho sự đồng vận chuyển.

chúng ta tìm ra cách xử lý hiệu quả hơn đối với sự mất nước do tiêu chảy, một vấn đề nghiêm trọng ở các nước đang phát triển, nơi các bệnh đường ruột đang lan tràn. Bệnh nhân được cho uống dung dịch chứa glucose và muối với nồng độ cao. Các chất tan đó được các protein vận chuyển trên bề mặt các tế bào ruột lấy vào và truyền qua tế bào vào máu. Sự gia tăng nồng độ các chất tan trong máu gây ra dòng nước từ ruột non qua các tế bào ruột vào máu, bù nước cho bệnh nhân. Vì có các protein vận chuyển tham gia vào nên cả glucose và Na^+ cùng có mặt. Đó là lý do vì sao các vận động viên sử dụng đồ uống thể thao giàu chất tan.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 7.4

1. Khi các tế bào thần kinh thiết lập điện áp qua màng với bơm Na-K thì bơm này sử dụng ATP hay sinh ra ATP? Tại sao?
2. Giải thích tại sao bơm Na-K trên Hình 7.16 không được coi là chất đồng vận chuyển?
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Điều gì xảy ra nếu tế bào có protein kênh cho phép các ion hydrogen đi qua theo cách không được điều hoà?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 7.5

Sự vận chuyển khối vật chất lớn qua màng bằng xuất bào và nhập bào

Nước và các chất tan nhỏ vào và ra khỏi tế bào bằng cách khuếch tán qua lớp kép lipid của màng tế bào hoặc được bơm hay mang qua màng nhờ các protein vận chuyển. Tuy nhiên, những phân tử lớn, như protein và polysaccharide, cũng như những hạt lớn, nói chung, đều qua màng ở dạng khối vật chất bằng cơ chế bao gói trong các túi. Giống như sự vận chuyển tích cực, các quá trình này cần năng lượng.

Xuất bào

Như chúng ta đã mô tả ở Chương 6, tế bào tiết các phân tử sinh học nhất định bằng cách dung hợp các túi với màng tế bào; hiện tượng đó được gọi là xuất bào. Túi vận chuyển sinh ra từ bộ máy Golgi di chuyển theo các vi ống của bộ khung tế bào đến màng tế bào. Khi màng của túi và màng tế bào tiếp xúc nhau, các phân tử lipid của hai lớp kép tự sắp xếp lại để hai màng nối liền lại. Sau đó, các chất chứa trong túi đổ ra ngoài tế bào và màng của túi trở thành một phần của màng tế bào (xem Hình 7.10).

Nhiều tế bào tiết dùng cách xuất bào để xuất sản phẩm. Ví dụ, một số tế bào tuyến tạo ra insulin và tiết vào dịch ngoại bào bằng cách xuất bào. Một ví dụ khác là neuron (tế bào thần kinh) dùng cách xuất bào để giải phóng các chất dẫn truyền thần kinh làm tín hiệu cho các neuron

khác hoặc cho các tế bào cơ. Khi các tế bào thực vật xây dựng thành tế bào, sự xuất bào giúp phân tán protein và carbohydrate từ các túi Golgi ra ngoài tế bào.

Nhập bào

Trong nhập bào, tế bào lấy các phân tử sinh học và vật chất dạng hạt vào bằng cách hình thành các túi mới từ màng tế bào. Mặc dù có nhiều loại protein khác nhau tham gia vào quá trình này nhưng các sự kiện của nhập bào đều giống như quá trình ngược lại với xuất bào. Một vùng nhỏ màng tế bào lõm vào thành dạng túi. Khi túi vào sâu, nó rời ra, tạo thành túi chứa vật chất từ ngoài tế bào. Có ba kiểu nhập bào: thực bào ("ăn tế bào"), ẩm bào ("uống tế bào") và nhập bào nhờ thụ thể (Nghiên cứu Hình 7.20).

Các tế bào người dùng kiểu nhập bào nhờ thụ thể để lấy cholesterol vào cho quá trình tổng hợp màng và các steroid khác. Cholesterol chảy trong máu ở dạng các hạt được gọi là các hạt lipoprotein mật độ thấp (low-density lipoprotein - LDL), là phức hợp gồm lipid và protein. Các LDL hoạt động như các ligand (thuật ngữ để chỉ bất kỳ phân tử nào gắn kết đặc hiệu với vị trí nhận của phân tử khác) bằng cách gắn với thụ thể LDL trên màng tế bào, và sau đó vào tế bào bằng cách nhập bào. Ở những người có hàm lượng cholesterol rất cao trong máu do di truyền, protein thụ thể LDL bị sai hỏng hoặc bị mất hoàn toàn, và các hạt LDL không vào tế bào được. Thay vào đó, cholesterol tích tụ trong máu gây xơ vữa động mạch - là sự tích tụ cận lipid trong thành mạch máu. Chỗ tụ đó làm thành mạch phồng vào phía trong, do đó làm hẹp mạch máu và cản trở dòng máu.

Các túi không chỉ vận chuyển các chất giữa tế bào với môi trường mà còn là cơ chế làm trẻ hoá màng hoặc sửa đổi lại màng tế bào. Nhập bào và xuất bào diễn ra liên tục trong hầu hết các tế bào nhân thực, song số lượng màng tế bào ở tế bào không sinh trưởng vẫn giữ khá ổn định. Rõ ràng, sự bổ sung thêm màng bằng quá trình này được bù trừ bằng sự mất màng bởi quá trình khác.

Năng lượng và hoạt động của tế bào đã được trình bày nổi bật trong nghiên cứu về màng của chúng ta. Ví dụ, chúng ta đã thấy rằng, sự vận chuyển tích cực được thực hiện nhờ ATP cung cấp năng lượng. Ở những chương sau, chúng ta sẽ biết nhiều hơn về cách tế bào lấy năng lượng hoá học để tiến hành hoạt động sống như thế nào.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 7.5

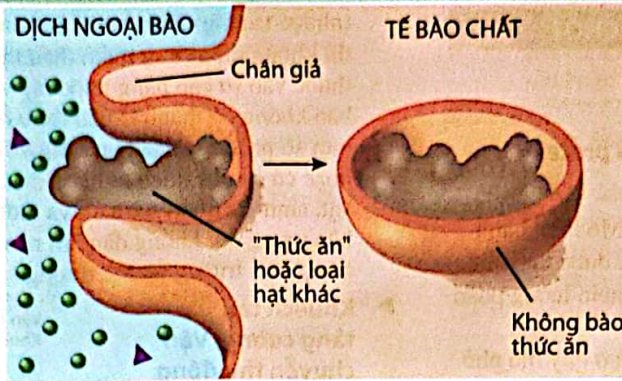
1. Khi tế bào sinh trưởng, màng tế bào mở rộng. Quá trình đó có sự tham gia của hiện tượng nhập bào hay xuất bào? Giải thích.
2. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Để gửi tín hiệu, neuron có thể thực hiện xuất bào phân tử tín hiệu được neuron thứ hai nhận biết. Trong một số trường hợp, neuron thứ nhất kết thúc truyền tín hiệu bằng cách lấy lại phân tử tín hiệu nhờ nhập bào. Có thể cho rằng điều đó cũng xảy ra bằng cách ẩm bào hay nhập bào qua thụ thể không? Giải thích.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

Khảo sát Nhập bào ở tế bào động vật

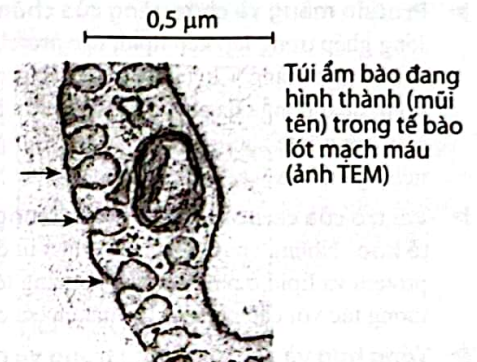
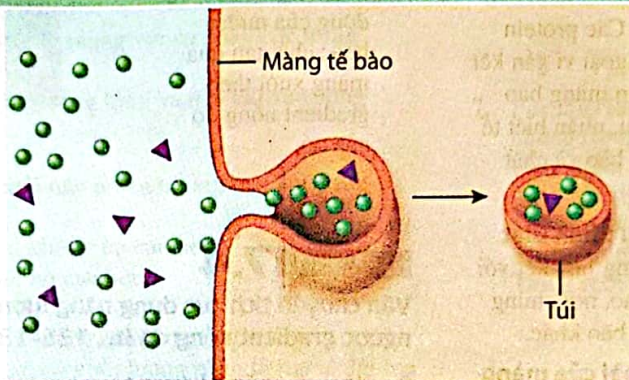
Thực bào

Trong hiện tượng thực bào, tế bào nuốt hạt thức ăn bằng cách dùng các chân giả bọc lại và bao gói trong túi có màng bao bọc; túi đủ lớn để có thể coi là không bào. Hạt thức ăn được tiêu hoá sau khi không bào kết nối với lysosome chứa các enzyme thủy phân.



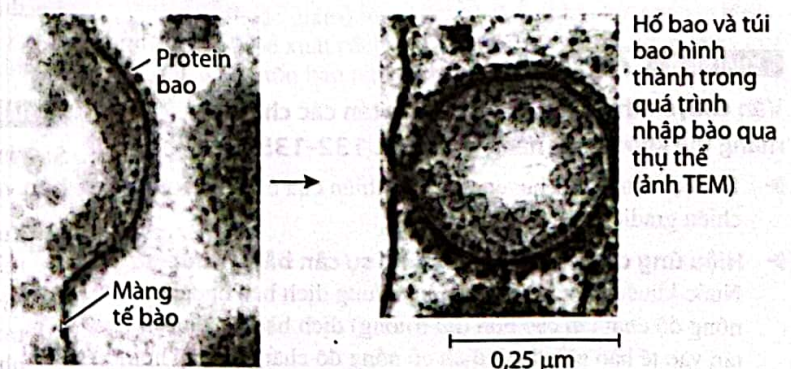
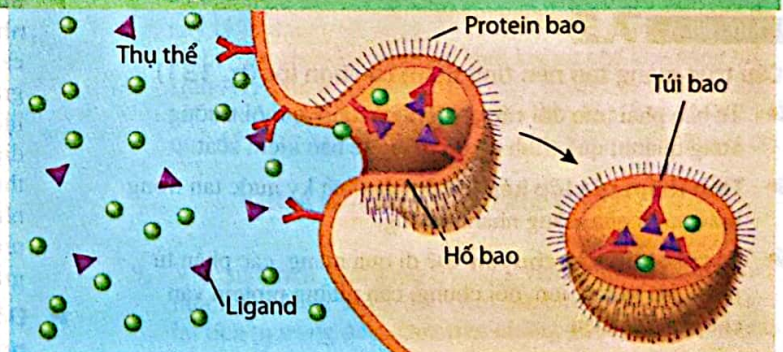
Ấm bào

Trong hiện tượng ẩm bào, tế bào nuốt các giọt dịch ngoại bào vào các túi nhỏ. Bản thân các giọt đó không phải là cái tế bào cần mà là các phân tử hoà tan trong các giọt đó. Vì bất kỳ chất tan nào cũng được lấy vào tế bào nên hiện tượng ẩm bào không phải là đặc hiệu về các chất nó vận chuyển.



Nhập bào nhờ thụ thể

Nhập bào nhờ thụ thể giúp tế bào lấy được khối lớn các chất đặc hiệu, cho dù các chất đó không có nồng độ rất cao trong dịch ngoại bào. Vùi trong màng là các protein có những điểm thụ thể đặc hiệu mở ra phía dịch ngoại bào. Các protein thụ thể thường cụm lại ở những vùng trên màng được gọi là hố bao; hố bao được lót một lớp protein bao ở phía tế bào chất. Các chất đặc hiệu (ligand) gắn vào các thụ thể đó. Khi sự gắn kết diễn ra, hố bao tạo thành túi chứa các phân tử ligand. Chú ý rằng, có khá nhiều phân tử gắn kết (màu tím) bên trong túi, nhưng cũng có những phân tử khác nữa (màu xanh). Sau đó, vật chất được giải phóng khỏi túi, chất nhận quay vòng trở lại màng tế bào bằng chính túi đó.



TÓM TẮT CÁC KHÁI NIỆM THEN CHỐT

KHÁI NIỆM 7.1

Màng tế bào là thể khảm lỏng gồm lipid và protein (tr. 125 - 130)

- **Các mô hình màng:** *Tìm hiểu khoa học* Mô hình bánh sandwich về màng của Davson-Danielli đã được thay thế bằng mô hình khảm lỏng, trong đó các protein lưỡng phần gắn kết trong lớp kép lipid.
- **Tính lỏng của màng** Các phospholipid và ở quy mô nhỏ hơn, các protein chuyển động bên ở bên trong màng. Đuôi hydrocarbon không no của một số phospholipid giữ cho màng lỏng ở nhiệt độ thấp, trong khi cholesterol hoạt động như chất đệm nhiệt độ, chống lại sự thay đổi tính lỏng do sự biến đổi nhiệt độ gây ra.
- **Protein màng và chức năng của chúng** Các protein lỏng ghép trong lớp kép lipid; các protein ngoại vi gắn kết với bề mặt màng. Chức năng của các protein màng bao gồm: hoạt động của enzyme, truyền tín hiệu, nhận biết tế bào, kết nối tế bào, gắn kết với bộ khung tế bào và chất nền ngoại bào.
- **Vai trò của carbohydrate màng trong sự nhận biết tế bào** Những chuỗi ngắn các phân tử đường liên kết với protein và lipid ở phía ngoài của màng tế bào, nơi chúng tương tác với các phân tử bề mặt của các tế bào khác.
- **Tổng hợp và xác định phía trong và ngoài của màng** Protein và lipid màng được tổng hợp ở ER và được sửa đổi ở ER và bộ máy Golgi. Phía ngoài và phía trong của màng khác nhau về thành phần phân tử.

KHÁI NIỆM 7.2

Cấu trúc màng tạo nên tính thấm có chọn lọc (tr. 131)

- **Tế bào phải trao đổi các phân tử và ion với môi trường xung quanh;** quá trình đó do màng tế bào kiểm soát.
- **Tính thấm của lớp kép lipid** Các chất kỵ nước tan trong lipid và đi qua màng nhanh chóng.
- **Các protein vận chuyển** Để đi qua màng, các phân tử phân cực và các ion, nói chung, cần những protein vận chuyển đặc hiệu.

KHÁI NIỆM 7.3

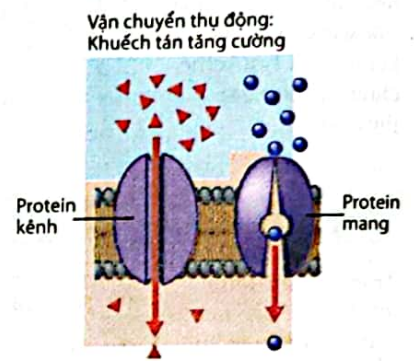
Vận chuyển thụ động là sự khuếch tán các chất qua màng mà không cần năng lượng (tr. 132-135)

- **Khuếch tán** là sự chuyển động tự nhiên của các chất xuôi chiều gradient nồng độ của nó.
- **Hiệu ứng của thẩm thấu đối với sự cân bằng nước** Nước khuếch tán khỏi tế bào nếu dung dịch bên ngoài có nồng độ chất tan cao hơn (ưu trương) dịch bào và khuếch tán vào tế bào nếu dung dịch có nồng độ chất tan thấp hơn

(nhược trương). Nếu nồng độ bằng nhau (đẳng trương) thì không diễn ra sự thẩm thấu thực. Tế bào sống sót phụ thuộc vào sự cân bằng nước lấy vào và mất đi. Những tế bào không có thành tế bào (như ở các tế bào động vật và một số protist) là đẳng trương với môi trường của chúng hoặc có cơ chế thích nghi để điều hoà thẩm thấu. Thực vật, sinh vật nhân sơ, nấm và một số protist có thành tế bào tương đối không đàn hồi nên các tế bào không bị vỡ ra trong môi trường nhược trương.

► Khuếch tán tăng cường: Vận chuyển thụ động nhờ protein

Trong sự khuếch tán tăng cường, protein vận chuyển làm tăng sự chuyển động của nước hoặc chất tan qua màng xuôi theo gradient nồng độ của nó.



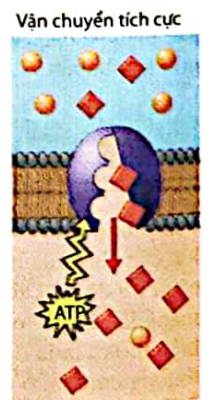
KHÁI NIỆM 7.4

Vận chuyển tích cực dùng năng lượng để đẩy chất tan ngược gradient nồng độ (tr. 135-138)

- **Nhu cầu năng lượng trong sự vận chuyển tích cực** Các protein đặc hiệu của màng dùng năng lượng, thường là ATP, để thực hiện vận chuyển tích cực.

- **Bơm ion duy trì điện thế màng như thế nào** Các ion có thể có cả gradient nồng độ (hoá học) và gradient điện thế (điện áp). Những lực này kết hợp lại thành gradient điện hoá xác định hướng khuếch tán thực của ion. Các bơm sinh điện, như bơm Na-K và bơm proton, là các protein vận chuyển có đóng góp vào gradient điện hoá.

- **Đồng vận chuyển: Sự vận chuyển kèm nhau bằng protein màng** Một khuếch tán "xuống" của chất tan điều khiển sự vận chuyển "lên" một chất khác.



KHÁI NIỆM 7.5

Sự vận chuyển khối vật chất lớn qua màng bằng xuất bào và nhập bào (tr. 138-139)

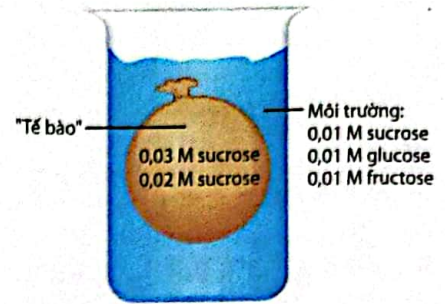
- **Xuất bào** Trong xuất bào, túi vận chuyển dịch chuyển đến màng tế bào, dung hợp với nó và giải phóng các chất chứa.
- **Nhập bào** Trong sự nhập bào, các phân tử vào tế bào trong một cái túi lõm vào trong từ màng tế bào. Có ba kiểu nhập bào là thực bào, ẩm bào và nhập bào nhờ thụ thể.

TỰ KIỂM TRA

- Màng của tế bào nhân thực thay đổi theo cách nào?
 - Phospholipid chỉ được tìm thấy ở những màng nhất định.
 - Những protein nhất định là riêng cho mỗi loại màng.
 - Chỉ những màng nhất định của tế bào có tính thấm chọn lọc.
 - Chỉ những màng nhất định được cấu trúc từ các phân tử lưỡng dạng.
 - Một số màng có mặt kỵ nước quay vào tế bào chất, trong khi những màng khác có mặt ưa nước quay vào tế bào chất.
- Theo mô hình khảm lỏng về cấu trúc màng, các protein của màng chủ yếu
 - nằm phân tán thành lớp liên tục phủ lên mặt trong và mặt ngoài của màng.
 - nằm tiếp giáp với lõi kỵ nước của màng.
 - nằm trong lớp kép lipid.
 - nằm ngẫu nhiên trong màng với sự phân cực trong ngoài không cố định.
 - tự do rời khỏi màng dạng lỏng và hoà tan vào dung dịch bao quanh.
- Những yếu tố nào dưới đây có xu hướng làm tăng tính lỏng của màng?
 - tỷ lệ phospholipid không no cao hơn.
 - tỷ lệ phospholipid no cao hơn.
 - hiệt độ thấp.
 - hàm lượng protein tương đối cao trong màng.
 - tỷ lệ các glycolipid có khối lượng phân tử tương đối lớn hơn so với lipid có khối lượng phân tử nhỏ.
- Quá trình nào dưới đây bao hàm mọi quá trình khác?
 - thẩm thấu.
 - khuếch tán chất tan qua màng.
 - khuếch tán tăng cường.
 - vận chuyển thụ động.
 - vận chuyển ion xuôi theo gradient điện hoá của nó.
- Dựa trên Hình 7.19, hãy cho biết, cách xử lý thí nghiệm nào làm tăng tốc độ vận chuyển sucrose vào tế bào?
 - giảm nồng độ sucrose ngoại bào.
 - giảm pH ngoại bào.
 - tăng pH tế bào chất.
 - bổ sung chất ức chế sự tái sinh ATP.
 - bổ sung chất làm cho tế bào thấm hơn đối với ion hydrogen.
- HÃY VẼ** Một tế bào nhân tạo chứa dung dịch lỏng bao trong màng có tính thấm chọn lọc được ngâm vào cốc chứa loại dung dịch khác. Màng thấm cho nước và đường

đơn glucose và fructose nhưng không cho disaccharid sucrose.

- Vẽ bằng mũi tên liên cho thấy sự chuyển động của chất tan vào hoặc ra khỏi tế bào.
- Dung dịch ngoài tế bào là đẳng trương, ưu trương hay nhược trương?
- Vẽ bằng mũi tên gạch nối để chỉ sự chuyển động thẩm thấu thực của nước nếu có.
- Tế bào nhân tạo này sẽ trở nên mềm hơn, cứng hơn hay không thay đổi?
- Cuối cùng, hai dung dịch đó có nồng độ chất tan khác nhau hay giống nhau.



Câu trả lời có trong Phụ lục A.

LIÊN HỆ VỚI TIẾN HOÁ

- Paramecium* và các protist khác sống trong môi trường nhược trương có màng tế bào làm chậm sự lấy nước vào bằng thẩm thấu, trong khi các sinh vật sống ở môi trường đẳng trương có màng tế bào có tính thấm cao hơn. Cơ chế thích nghi để điều hoà nước nào có thể đã tiến hoá ở protist trong môi trường ưu trương như ở vùng Hồ lớn? Trong môi trường có nồng độ muối thay đổi?

TÌM HIỂU KHOA HỌC

- Một thí nghiệm được thiết kế để nghiên cứu cơ chế các tế bào thực vật lấy sucrose vào. Các tế bào được ngâm trong dung dịch sucrose và pH của dung dịch được điều chỉnh. Các mẫu tế bào được lấy qua những khoảng thời gian, và nồng độ sucrose của chúng được đo. Sucrose lấy vào tương quan với sự tăng pH của dung dịch. Mức tăng này tỷ lệ thuận với nồng độ sucrose khởi đầu trong dung dịch. Một chất độc trao đổi chất không chế khả năng tái sinh ATP của tế bào được tìm thấy, ngăn cản sự thay đổi pH của dung dịch. Hãy đưa ra giả thuyết giải thích các kết quả đó. Hãy đề xuất thí nghiệm để kiểm tra giả thuyết đó.

KHOA HỌC, CÔNG NGHỆ VÀ XÃ HỘI

- Việc tưới tiêu diện rộng ở những vùng khô cần làm cho muối tích tụ lại trong đất. (Khi nước bốc hơi, muối còn lại tích tụ trong đất). Dựa trên những gì bạn biết về sự cân bằng nước trong các tế bào thực vật, hãy cho biết, độ muối tăng (hoặc giảm) trong đất có thể có hại thế nào với cây trồng? Đề xuất cách để giảm thiểu tổn thất. Giải pháp của bạn tiêu tốn bao nhiêu?