

khí, ưa nhiệt độ trung bình, một số thích nhiệt độ cao, pH trung tính hoặc hơi kiềm, cơ chất có thể là hợp chất hữu cơ.

3.5.4. Ứng dụng

Điều chế khí mêtan làm khí đốt. Vi khuẩn lên men mêtan có khả năng tích lũy khá nhiều vitamin B₁₂.

Do đó người ta đã sử dụng bã rượu hay bùn ao nuôi cấy các vi khuẩn này để sản xuất vitamin B₁₂ thô dùng trong chăn nuôi.

IV - SINH TRƯỞNG, PHÁT TRIỂN CỦA VI KHUẨN

4.1. Khái niệm

4.1.1. Sinh trưởng

Chỉ sự tăng về kích thước tế bào, là biểu hiện của sự tăng trưởng có quy tắc của tất cả các thành phần tổ hợp vật chất tế bào.

4.1.2. Phát triển (hoặc sinh sản)

Chỉ sự tăng về số lượng của tế bào.

Sinh trưởng và phát triển của VSV phụ thuộc vào : Chất và lượng dinh dưỡng cung cấp ; Các yếu tố ngoại cảnh có quan hệ đến quá trình đồng hoá và dị hoá của VSV như : pH, nhiệt độ, độ ẩm, áp suất v.v...

Do đó trong thực tế, sinh trưởng (tăng về khối lượng) tế bào không phải bao giờ cũng diễn ra song song với sự tăng về số lượng tế bào. Ví dụ : giai đoạn đầu lượng sinh khối tế bào tăng nhưng số lượng tế bào không thay đổi. Ở pha tàn, số lượng tế bào không giảm, nhưng kích thước tế bào nhỏ đi.

4.2. Lí thuyết về sinh trưởng, phát triển của vi khuẩn

4.2.1. Tính số lượng tế bào vi khuẩn sau số lần phân chia thế hệ n

Ví dụ trong một môi trường dinh dưỡng, ta cấy vào một tế bào vi khuẩn. Nếu thành phần môi trường hoàn toàn phù hợp với nhu cầu của tế bào, vi khuẩn sẽ sinh trưởng, tăng kích thước và khối lượng, tổng hợp các thành phần tế bào cho đến khi kích thước tăng gấp đôi. Rồi vi khuẩn phân chia cho 2 tế bào. Hai tế bào này lại tiếp tục sinh trưởng và phân chia để cho 4, 8, rồi 16 tế bào.

Số lần phân chia (thế hệ) : 0 ; 1 ; 2 ; 3 ; 4..... ; n

Số tế bào : $1 = 2^0$; $2 = 2^1$; $4 = 2^2$; $8 = 2^3$; $16 = 2^4$ 2^n

Nếu số tế bào ban đầu không phải là 1 mà là N₀ thì sau n lần phân chia ta sẽ có số tế bào là :

$$N = N_0 2^n. \quad (1)$$

Các giá trị N và N_0 có thể xác định nhờ phòng đếm hoặc tính số lượng khuẩn lạc trên môi trường đặc. Còn giá trị n (số thế hệ) có thể tính nhờ lôgarit thập phân :

$$\log N = \log N_0 + n \log 2$$

$$\text{Từ đó :} \quad \Rightarrow n = \frac{1}{\log 2} (\log N - \log N_0) \quad (2)$$

4.2.2. Tính thời gian thế hệ g

Ví dụ, vi khuẩn phân chia n lần sau thời gian t , khoảng thời gian giữa hai lần phân chia liên tiếp (hoặc thời gian cho việc tăng đôi số tế bào) gọi là thời gian thế hệ và biểu thị bằng công thức sau :

$$g = \frac{t}{n} = \log 2 \frac{t_2 - t_1}{\log N - \log N_0} \quad (3)$$

Ở đây $t_2 - t_1$ biểu thị sự sai khác giữa thời gian đầu (t_1) và thời gian cuối (t_2) tính bằng giờ, trong đó N , N_0 được xác định.

4.2.3. Hằng số tốc độ phân chia C

Giá trị đảo nghịch của thời gian thế hệ hay số lần phân chia sau một đơn vị thời gian (tức 1 giờ) gọi là hằng số tốc độ phân chia C :

$$C = \frac{1}{g} = \frac{n}{t} = \frac{1}{\log 2} \cdot \frac{\log N - \log N_0}{t_2 - t_1} \quad (4)$$

Thời gian thế hệ càng ngắn, vi khuẩn sinh trưởng và sinh sản càng nhanh.

$$\text{Vì : } C = \frac{n}{t} \text{ nên } n = Ct. \quad (5)$$

Thay giá trị n vào phương trình (1) ta có :

$$N = N_0 \cdot 2^{Ct}$$

Hằng số tốc độ phân chia C phụ thuộc vào một số điều kiện :

Loài vi khuẩn ; Nhiệt độ nuôi cấy ; Môi trường nuôi cấy.

4.3. Biểu đồ sinh trưởng của vi khuẩn

Một số tế bào vi khuẩn nếu được cấy vào môi trường thích hợp sẽ có thời gian thế hệ là 30 phút. Tế bào có khối lượng khô khoảng $2,5 \cdot 10^{-13} \text{ g}$ và thể tích khoảng 10^{-12} cm^3 , nếu có thời gian thế hệ là 30 phút thì 48 giờ đã có một quần thể vi khuẩn chừng 10^{29} tế bào với khối lượng khô chừng 10^{10} tấn và thể tích 10^{11} m^3 . Sự bất hạnh này không thể xảy ra được vì sinh trưởng, phát triển của VSV luôn luôn nằm trong hệ số đúng. Nghĩa là : *Đồ thị biểu diễn sự phụ thuộc lôgarit của số lượng tế bào theo thời gian gọi là đường cong sinh trưởng.* Gồm 4 pha chủ yếu sau :

Pha mở đầu, pha lũy thừa, pha ổn định và pha tử vong.

4.3.1. Pha mở đầu

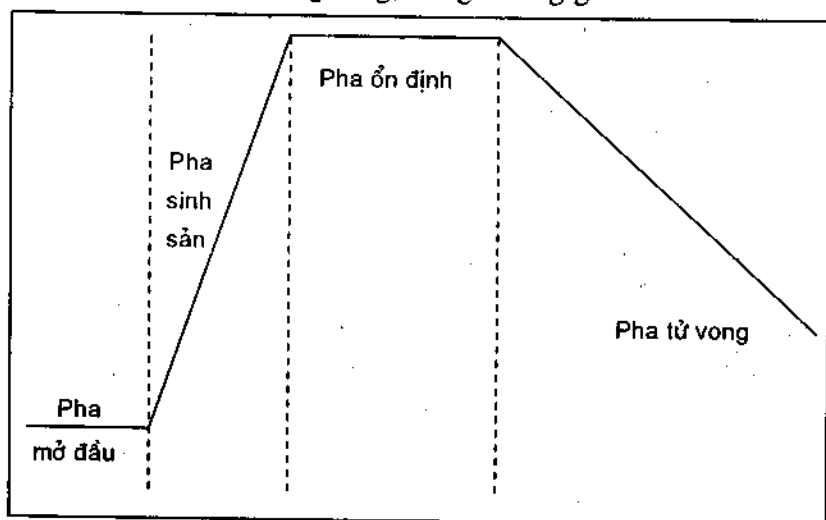
Pha này tính từ lúc bắt đầu cấy đến khi vi khuẩn đạt được tốc độ sinh trưởng cực đại. Trong này vi khuẩn chưa phân chia, nhưng thể tích và khối lượng tế bào tăng lên rõ rệt. Thời gian của pha này phụ thuộc vào tuổi của ống giống và thành phần môi trường.

4.3.2. Pha sinh sản

Trong pha này, vi khuẩn sinh trưởng, phát triển theo lũy thừa. Nếu số tế bào ban đầu là N_0 thì sau n lần phân chia, sẽ có số tế bào tổng cộng là $N = N_0 \cdot 2^n$, hay $N = N_0 \cdot 2^{ct}$.

4.3.3. Pha ổn định

Trong pha này, số lượng tế bào mới sinh ra bằng số tế bào cũ chết đi. Số tế bào và cả sinh khối không tăng, cũng không giảm.



Hình 4.6. Sơ đồ sinh trưởng, phát triển của vi khuẩn

4.3.4. Pha tử vong

Trong pha này, số lượng tế bào giảm theo lũy thừa, mặc dù số lượng tế bào tổng cộng có thể không giảm. Nguyên nhân của pha tử vong rất phức tạp. Tuy nhiên có thể nêu ra đây một số nguyên nhân thường gặp : Điều kiện ngoại cảnh bất lợi của môi trường ; Sự tự phân huỷ của tế bào vi khuẩn. Nhưng chủ yếu vẫn phải tuân theo quy luật của sự sống.

4.4. Ứng dụng sinh trưởng, phát triển của vi khuẩn

Nghiên cứu quá trình sinh trưởng, phát triển của vi khuẩn, giúp chúng ta có cơ sở lí luận để vận dụng vào thực tiễn.

Trong hoạt động sống, để thích ứng với môi trường mới, vi khuẩn thường sản sinh ra một số enzym (men) mới. Thời gian thích ứng này nhanh hay chậm và vi khuẩn này có phát triển được hay không tùy thuộc một phần ở bản thân vi khuẩn và một phần khác phụ thuộc điều kiện môi trường nuôi cấy, cũng như các yếu tố ngoại cảnh khác. Dựa vào quá trình này để chữa bệnh cho người, gia súc, cây trồng. Người ta thường khống chế sự phát triển của vi khuẩn gây hại ngay từ khi vi khuẩn mới xâm nhập vào cơ thể. Ngược lại, nếu là vi khuẩn có lợi, thì có phương pháp tác động rút ngắn pha mở đầu, tạo điều kiện cho vi khuẩn sinh trưởng và phát triển nhanh.

Ở pha sinh sản, vi khuẩn sinh trưởng, phát triển rất nhanh, ở pha này hình thái và các đặc tính sinh lí của vi khuẩn thể hiện điển hình nhất. Nên người ta thường chú ý đến công tác cấy truyền giống và bảo quản giống ở giai đoạn này. Trong pha này quá trình trao đổi chất mạnh, sinh khối vi khuẩn và các sản phẩm của hoạt động vi khuẩn tích lũy nhiều. Trong quá trình lên men, người ta sẽ thu sinh khối cao nhất ở pha này. Khi sản xuất đối với vi khuẩn có lợi, người ta thường tạo điều kiện cho pha này tiến hành thuận lợi. Ngược lại đối với vi khuẩn có hại, thì chẳng những phải ức chế ngay từ pha tiềm tàng, mà phải tuyệt đối không cho chúng có điều kiện đi vào pha sinh sản.

Sau pha ổn định là pha tử vong : Ở pha này, vì môi trường dinh dưỡng thường đã cạn, vi khuẩn không sinh trưởng, phát triển bình thường. Nếu tình trạng này kéo dài sẽ có hại cho vi khuẩn. Do đó để sinh trưởng, phát triển bình thường trở lại, phải cấy truyền vào môi trường dinh dưỡng mới.

Trong pha tử vong, số tế bào sống giảm nhanh, số lượng bào tử (đối với vi khuẩn có sinh bào tử) hình thành ngày càng nhiều. Ở giai đoạn bào tử, vi khuẩn không hoạt động hay nếu có cũng ở mức độ không đáng kể. Lợi dụng đặc tính này, người ta đã sản xuất những chế phẩm sinh học quý (ví dụ chế phẩm diệt sâu hại) có thể dễ dàng bảo quản và bảo quản trong thời gian dài.

HƯỚNG DẪN ÔN TẬP

1. Các kiểu dinh dưỡng của VSV (dinh dưỡng quang năng, hoá năng, các bon, nitơ, dinh dưỡng khoáng).
2. Cơ chế vận chuyển thức ăn vào tế bào VSV.
3. Hô hấp của VSV có mấy loại cơ chế của từng loại.
4. Các quá trình lên men (etilic, lactic, butiric, propionic, metan).
5. Thuyết sinh trưởng, phát triển của VSV (cách tính số lượng tế bào VSV ở thế hệ n ? thời gian thế hệ ? hằng số tốc độ phân li ? biểu đồ sinh trưởng và ứng dụng thuyết sinh trưởng phát triển ?).

Chương 5

DI TRUYỀN VI SINH VẬT

I- NHỮNG ĐẶC ĐIỂM VÀ NHÂN TỐ DI TRUYỀN CỦA VI KHUẨN

1.1. Đặc điểm di truyền vi khuẩn

- Vi khuẩn có cấu tạo đơn giản cho nên di truyền của nó ít nhiều có khác với sinh vật bậc cao.

- Từ di truyền vi khuẩn (cơ thể bậc thấp) đến di truyền các sinh vật bậc cao cho ta thấy sự tiến hoá về di truyền của sinh vật.

- Tế bào vi khuẩn đơn bội một hệ gen, sinh sản rất nhanh, do đó nghiên cứu di truyền vi khuẩn ta có thể biết được kết quả một cách nhanh chóng.

- Vi khuẩn cũng như sinh vật bậc cao, các phân tử mang thông tin di truyền chứa trong một vùng xác định của tế bào, không phân bố một cách ngẫu nhiên mà theo một trình tự mạch thẳng và ở dạng đó chúng được truyền từ tế bào mẹ sang tế bào con trong khi tiếp hợp. Vi khuẩn chưa có nhiễm sắc thể thực sự như những vi sinh vật bậc cao.

Nghiên cứu di truyền vi khuẩn chúng ta cũng gặp phải những khó khăn, chủ yếu là do kích thước nhỏ bé của chúng, nhiều cấu trúc tế bào gần như ra ngoài phạm vi khả năng phân biệt của máy móc và có thể còn do cấu tạo giản đơn của những phân tử cấu trúc chứa đựng các phân tử mang thông tin.

1.2. Nhân tố di truyền của vi khuẩn

- Nhân tế bào vi khuẩn chứa yếu tố cấu trúc duy nhất là ADN, có khối lượng từ 2% đến 4% khối lượng khô của vi khuẩn.

Vai trò chủ yếu của nhân vi khuẩn là chuyển thông tin di truyền mà nó chứa và tham gia vào sự phân chia của tế bào bằng cách khởi phát quá trình này. Nó cũng là cái khung của những đột biến hoặc biến dị di truyền học.

Hơn nữa trước những điều kiện không thuận lợi cho vi khuẩn, nhân là khởi điểm của sự xuất hiện những dạng không bình thường của vi khuẩn.

- Vậy nhân tố di truyền ở vi khuẩn cũng như ở các sinh vật khác là axit nucleic (ADN và ARN).

+ Nguyên liệu di truyền sơ cấp mà từ đó trực tiếp cấu tạo nên các nhiễm sắc thể và các gen cũng như các plasmit vi khuẩn và nhiều virus của vi khuẩn (phage) là ADN.

+ ARN là nguyên liệu di truyền thứ cấp và tham gia vào quá trình phiên mã thông tin di truyền. Sự tham gia của ARN trong các giai đoạn khác nhau của quá trình truyền thông tin di truyền được xác định nhờ sự tồn tại của axit nucleic này dưới dạng : ARN thông tin hay ARN khuôn (ARN- t) ; ARN vận chuyển (ARN- v) và ARN ribôxôm (ARN - r).

+ Cấu trúc hiện đại bậc 2 của ADN được phản ánh trong mô hình của Watson và Crick (1953). ADN có 3 kiểu sao chép lại :

- * Sao chép theo kiểu bảo toàn (conservative).
- * Sao chép theo kiểu nửa bảo toàn (halfconservative).
- * Sao chép theo kiểu phân tán (disperse).

II - CƠ CHẾ CHUYỂN NGUYÊN LIỆU DI TRUYỀN Ở VI KHUẨN

Hiện nay có 3 con đường cơ bản truyền nguyên liệu di truyền đã được biết ở vi khuẩn, đó là các quá trình biến nạp, tiếp hợp và tải nạp.

2.1. Biến nạp (transformation)

2.1.1. Định nghĩa

Biến nạp là sự biến đổi genotip của vi khuẩn thể nhận dưới ảnh hưởng của ADN nhận được từ vi khuẩn cho. ADN dưới thể dung dịch do một vi khuẩn thể cho giải phóng ra, được truyền đi không có sự can thiệp của một nhân tố cấu trúc nhiễm sắc thể hoặc epixôm, hoặc của phagior vi khuẩn vectơ. Như thế một nòi vi khuẩn bị biến đổi về mặt di truyền do tiếp thu axit nucleic của vi khuẩn thuộc nòi khác.

2.1.2. Những thí nghiệm của Griffith về sự biến nạp

- Đối tượng nghiên cứu của ông là vi khuẩn : *Diplococcus pneumoniae*, là một song cầu khuẩn Gram dương có giáp mô gây bệnh viêm phổi. Khả năng gây bệnh của vi khuẩn này phụ thuộc vào vỏ nhầy. Phế cầu khuẩn tồn tại dưới hai kiểu hình là : dạng bóng láng (S) và dạng nhám (R) khi nuôi cấy trên môi trường đặc.

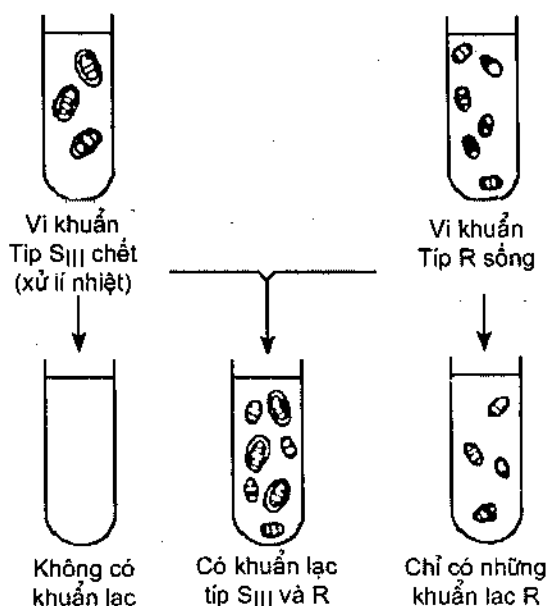
- Những tế bào S (nồi đại) có độc hại được bao bọc bằng lớp giáp mô cấu tạo bằng polisaccarit, hình thành những khuẩn lạc bóng láng (S = smooth). Những tế bào không độc không có giáp mô, hình thành những khuẩn lạc nhám (R = rough). Có rất nhiều típ vi khuẩn S (S_{II} , S_{III} ...) khác nhau do tính chất hoá học của giáp mô. Vi khuẩn nhân lên bằng sinh dưỡng và bảo tồn những tính đặc hiệu trong rất nhiều thế hệ.

- Trong những thí nghiệm của mình Griffith đã dùng những vi khuẩn S và R. Ông đã tiêm cho mỗi chuột nhất một lượng nhỏ phế cầu khuẩn R nghĩa là không độc, cũng đồng thời ông tiêm cho chuột này một lượng lớn vi khuẩn típ S_{III} đã bị giết chết bằng nhiệt. Một sự bất ngờ xảy ra cho ông là phần lớn chuột bị chết do viêm phổi. Nghiên cứu máu của những

con chuột này thấy không những có vi khuẩn R mà cũng có nhiều vi khuẩn S sống, có giáp mô, có độc lực và thuộc tip S_{III} .

Nhiều nhà nghiên cứu sau đó đã xác minh những kết quả của Griffith. Quan trọng nhất là sự biến nạp invitro (trong ống nghiệm) của những tế bào R thành S.

Người ta nuôi cấy những tế bào R trong một ống chứa tế bào S của tip nhất định bị giết bằng nhiệt. Sau đấy trong canh khuẩn người ta tìm thấy những tế bào S sống cùng tip với những tế bào chết cho vào lúc đầu, như vậy là, một chất chứa trong những tế bào S chết có khả năng làm biến đổi những thể năng di truyền của những tế bào R. Người ta gọi chất này là nhân tố biến nạp.

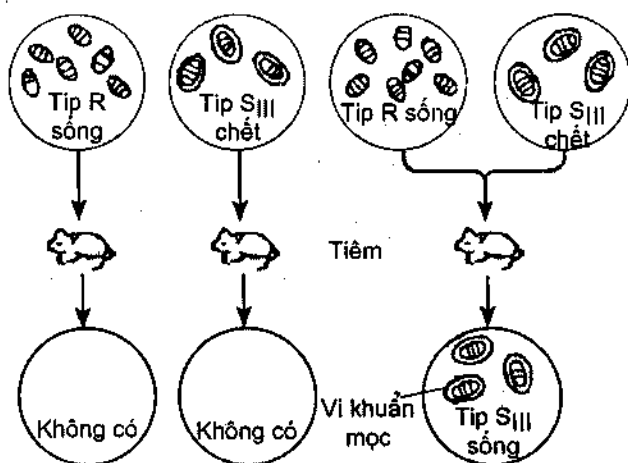


Hình 5.1. Sơ đồ thí nghiệm biến nạp invitro của phế cầu khuẩn trên chuột nhắt (theo Sirtton 1961)

2.1.3. Bản chất của nhân tố biến nạp

Avery Macleot và Maccathi (1944) đã chứng minh rằng nhân tố biến nạp chính là axit deoxiribonucleic (ADN).

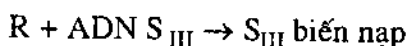
Người ta dùng chất tinh chế từ ADN của những vi khuẩn tip S_{III} cho tác động đến những vi khuẩn R thấy một số ít vi khuẩn R biến thành vi khuẩn tip S_{III} . Nếu cho những vi khuẩn tip S_{III} vào những tế bào xử lý bằng deoxyribonucleaza (enzim làm tan rã ADN) thì không thấy hiện tượng biến nạp.



Hình 5.2. Thí nghiệm về sự biến nạp của phế cầu khuẩn dùng ADN chiết ra từ những tế bào bóng láng S bị giết bằng nhiệt

Như vậy ADN là vật chất di truyền có hoạt động đặc hiệu. Chỉ cần một nồng độ cực kì nhỏ (vài milimicrogam/ml) của ADN tinh khiết để tiến hành sự biến nạp. Người ta chứng minh rằng số lượng vi khuẩn thể biến nạp tỉ lệ thuận với nồng độ của ADN cho đến khi có một nồng độ bão hoà. Người ta có thể chuẩn độ ADN biến nạp.

Trong những canh khuẩn chứa vi khuẩn biến nạp, hoạt động biến nạp tăng với lượng ADN tổng hợp trong quá trình sinh trưởng. Như thế những canh khuẩn này tổng hợp ADN biến nạp, ADN của vi khuẩn là chất được biến nạp trước tiên :



Như thế ADN có đặc tính di truyền, đó là nguyên liệu vectơ của những tính trạng di truyền. Cấu trúc thứ cấp của ADN cho thấy rõ tính đặc hiệu di truyền này ở trình tự các bazơ bố trí theo chiều dài của mạch ADN.

2.1.4. Điều kiện cần thiết cho biến nạp

- Chất hoạt hoá cảm ứng sinh lí.
- Kích thích và số lượng ADN : nếu phân tử lượng của ADN biến nạp giảm thì hoạt tính của nó cũng giảm. Nếu làm giảm khả năng thẩm của ADN vào tế bào thì cũng làm mất hoạt tính biến nạp của nó.
- Số lượng tính trạng được truyền đi tuỳ thuộc vào sự bố trí của gen tương đương trên nhiễm sắc thể. Mỗi mảnh ADN có phân tử lượng 1×10^7 chứa vài chục gen khác nhau và vi khuẩn chứa vài nghìn gen.
- Thành phần của môi trường cũng ảnh hưởng đến tần số của biến nạp. Ví dụ anbumin và photphat trong môi trường làm tăng tần số biến nạp, trái lại casein làm giảm tần số này.
- Nhiệt độ của môi trường trong biến nạp cũng ảnh hưởng đến tần số biến nạp. Nhiệt độ thích hợp là từ 29°C đến 32°C .

2.1.5. Các giai đoạn của quá trình biến nạp

Sự thâm nhập của mạch ADN ngoại lai vào hệ gen của vi khuẩn tiến hành ngay trong vài phút (độ 3 – 6 phút). Sự tái tổ hợp tiến hành, sau khi hệ gen của vi khuẩn bị đứt, hai ADN kết hợp lại với sự tham gia của một enzym thuỷ phân những mạch nối photpho dieste trên hai mạch.

Sự phân tách các phân tử nhân biến nạp tiến hành qua các thế hệ liên tục, thường qua hai thế hệ vi khuẩn chứa 4 nhân.

Sự hình thành phenotip của tính trạng biến nạp đòi hỏi sự tổng hợp những enzym đặc hiệu dưới sự kiểm soát của ADN thâm nhập vào.

2.1.6. Ứng dụng biến nạp trong nghiên cứu cấu trúc gen

Hiện tượng biến nạp là một phương tiện phân tích di truyền. Nó cho phép định vị trí trên bản đồ di truyền của một nòi vi khuẩn trên những vùng rất nhỏ hoặc của một gen quyết định một tính trạng. Nó cho phép phân tích những đặc tính và chức năng của vi khuẩn không thể nghiên cứu bằng sự tiếp hợp được, phát hiện những gen kiểm soát sự hình thành giáp mô ; sự đề kháng với kháng sinh ; nghiên cứu quá trình nha bào hoá ; đặc tính cố định nitơ phân tử trên những vi khuẩn của *Rhizobium* v.v...

- Hiện tượng biến nạp có một tầm quan trọng to lớn trong sinh học vì nó cho phép xác định rằng sự tổng hợp protein được đặt dưới sự kiểm soát của ADN. Nó mở đường cho di truyền học hoá học. Nó cho thấy rằng khi có một đột biến thì có một biến đổi của ADN.

- Nhờ hiện tượng biến nạp mà người ta nghiên cứu về cấu trúc gen và chúng ta biết được rằng : gen chưa phải là đơn vị nhỏ nhất của vật chất di truyền. Trong gen còn có các locus khác, những locus này đều xác định dấu hiệu mà gen xác định, tuy nó ở vị trí khác nhau của gen. Từng locus này có thể xảy ra tái tổ hợp trong các quá trình biến nạp.

2.2. Tải nạp (Di nạp) – Transduction

2.2.1. Định nghĩa

Tải nạp là sự truyền đi một mảnh nhỏ nguyên liệu di truyền từ một vài vi khuẩn cho, đến một vi khuẩn nhận qua trung gian là một phagior vi khuẩn (thực khuẩn thể : *Bacteriophage*), gọi là phagior vectơ hoặc phagior tải nạp.

2.2.2. Hiện tượng tải nạp và nhân tố tải nạp

- Trong hiện tượng tải nạp, phagior của vi khuẩn đóng vai trò vectơ. Nó cùng với ADN của nó (trong đó có mảnh ADN của vi khuẩn cho mà nó đã tiếp nhận trong tế bào vật chủ) vào tế bào vi khuẩn nhận. Do ảnh hưởng của mảnh nhỏ này của hệ gen của vi khuẩn ngoại lai mà có những biến đổi trong những đặc tính di truyền của vi khuẩn nhận.

Hiện tượng tải nạp được Zinder và Lederberg phát hiện năm 1952 trong khi nghiên cứu lai các loài *Salmonella*. Các tác giả đã dùng một ống thuỷ tinh hình chữ U có hai nhánh ngăn cách bởi một miếng lọc bằng thuỷ tinh xốp. Một nhánh cho canh khuẩn nước thịt cấy *Salmonella* (A) vào một nhánh cho canh khuẩn cấy *Salmonella* (B).

Vi khuẩn *Salmonella* (A) không bị đột biến mang kí hiệu 2A, có genotip T^+ (có khả năng tổng hợp triptophan).

Nòi *Salmonella* (B) đột biến mang kí hiệu 22A, có genotíp T⁻ (không có khả năng tổng hợp triptophan).

Sau một thời gian ủ chung, người ta mang nòi 22A có gen genotíp T⁻ cấy trên môi trường không có triptophan. Qua thời gian nuôi cấy trong tủ ấm, người ta đã nhận thấy ở các đĩa hộp lồng nuôi cấy nòi 22A đã xuất hiện khuẩn lạc. Như vậy là có một số tế bào của nòi 22A đã mang đặc điểm của nòi 2A. Vậy thì nhân tố gì đã truyền đặc điểm 2A cho 22A ? trong khi chúng không tiếp xúc với nhau (vì đã bị ngăn cách bằng màng thuỷ tinh lọc vi khuẩn).

Người ta giả thiết rằng có thể do đột biến tự nhiên. Nhưng ta thấy đột biến tự nhiên ở vi khuẩn *Salmonella* thường xảy ra với tần số rất thấp (10^{-9}), mà những tế bào có khả năng tổng hợp triptophan ở đây xuất hiện với tần số 10^{-5} (nghĩa là trong 10^5 tế bào thì mới có một tế bào có khả năng tổng hợp triptophan), như vậy không phải là do đột biến.

Người ta giả thiết rằng nhân tố đó là nhân tố biến nạp. Nhưng điều này cũng không đúng vì trong ống chữ U, người ta không tìm thấy một đoạn ADN tự do nào.

Vậy thì phải có một vật trung gian nào đó đã thấm qua màng lọc vi khuẩn mang thông tin di truyền của nòi vi khuẩn này truyền cho nòi vi khuẩn kia. Nhân tố đó chính là nhân tố tải nạp, chính là thực khuẩn thể ôn hoà PTL22 (hay p₂₂) có khả năng làm tan các tế bào nòi 2A. Sau khi lọt qua màng lọc thuỷ tinh, thực khuẩn thể này làm tan các tế bào nòi 2A và giải phóng ra một tác nhân FA, tác nhân đó thấm qua màng lọc. Dưới ảnh hưởng của FA, một số tế bào của nòi 22A nhận được những tính chất di truyền đặc hiệu, đặc trưng cho nòi 2A.

- Cơ chế chung của tải nạp được tóm tắt như sau :

+ Tải nạp là quá trình truyền những đoạn ADN từ tế bào cho sang tế bào nhận nhờ thực khuẩn thể.

+ Thực khuẩn thể và vi khuẩn cho tiếp xúc với nhau, virus phá vỡ màng tế bào và đi vào trong tế bào chất của vi khuẩn cho. Lấy cắp ADN của vi khuẩn cho và chui ra. Đem ADN của vi khuẩn cho đến vi khuẩn nhận.

+ Mỗi loại phagior có đặc hiệu riêng với một loại vi khuẩn.

+ Đoạn ADN của tế bào cho được gắn lên ADN của thực khuẩn thể và đoạn ADN của vi khuẩn cho nằm trên ADN của thực khuẩn thể được gắn lên ADN của vi khuẩn nhận bằng trao đổi chéo.

2.2.3. Ứng dụng của quá trình tải nạp

- Tải nạp đã giúp ích rất nhiều cho việc phân tích bản chất phức tạp của những vùng ADN mà người ta quy ước gọi là gen, tức là những vùng