

Trong cơ thể đa bào, có 1 số tế bào có hoạt động phân chia cao như tế bào tủy xương, có tế bào phân chia thấp như tế bào gan và cũng có những tế bào hoàn toàn không phân chia như các neuron thần kinh. Các mô ung thư có hoạt tính phân bào cao.

11.2.3. Sự phân bào giảm nhiễm (meiosis)

11.2.3.1. Đặc điểm của phân bào giảm nhiễm

Như ta đã biết, nhờ phân bào nguyên nhiễm mà có sự phân bố đồng đều NST về các tế bào con, và các tế bào con dù ở thể hệ thứ bao nhiêu đi nữa vẫn mang bộ NST lưỡng bội. Đối với cơ thể sinh sản vô tính thì không có vấn đề gì xảy ra. Nhưng đối với cơ thể sinh sản hữu tính là những cơ thể được phát triển từ hợp tử thì có vấn đề, vì hợp tử là tế bào lưỡng bội ($2n$) được hình thành do thụ tinh là quá trình kết hợp các bộ NST của giao tử đực và giao tử cái. Nếu như giao tử là lưỡng bội $2n$ thì hợp tử ở thể hệ 1 là $4n$, thể hệ 2 là $8n$, v.v. Nhưng số lượng NST con cái và bố mẹ theo đúng quy luật là không thay đổi. Vì vậy, trong tự nhiên, thực tế không xảy ra như trên vì cơ thể hữu tính có một cơ chế phân chia tế bào đặc biệt: sự phân bào giảm nhiễm - đặc trưng cho sự phân chia của các tế bào sinh dục. Do phân bào giảm nhiễm mà các giao tử có bộ NST đơn bội $1n$ và qua quá trình thụ tinh hợp tử lại có bộ NST lưỡng bội $2n$. Cơ thể mang tế bào lưỡng bội được gọi là pha lưỡng bội (diplophase). Ví dụ ở thực vật bậc cao, pha lưỡng bội chính là cây mang lá, trên các cây này sẽ tạo thành cơ quan sinh sản. Các cây như thế được gọi là cây mang bào tử - thể bào tử, bởi vì các bào tử được tạo thành ở cây (tiểu bào tử trong các bao phấn, đại bào tử trong phôi tâm của noãn). Các bào tử được hình thành do kết quả phân bào giảm nhiễm đánh dấu sự kết thúc pha lưỡng bội và tiến sang giai đoạn đơn bội.

Ở động vật phân bào giảm nhiễm xảy ra ở giai đoạn chín (giai đoạn tạo thành noãn và tinh trùng). Như vậy, ở các cơ thể sinh sản hữu tính, trong quá trình hình thành các giao tử và thụ tinh có khác sự thay thế các pha bội thể (lưỡng bội - đơn bội - lưỡng bội). Sự thay thế các pha này ở các nhóm cơ thể khác nhau mang đặc tính tiến hoá rõ rệt.

Người ta thường phân biệt 3 kiểu phân bào giảm nhiễm: khởi đầu, trung gian, tận cùng.

11.2.3.1.1. Phân bào giảm nhiễm khởi đầu

Còn gọi là phân bào giảm nhiễm hợp tử là kiểu mà, trong đó, sự phân bào giảm nhiễm xảy ra ngay sau sự thụ tinh, tức là ngay bước đầu phân chia hợp tử (thấy ở tảo và nguyên sinh động vật).

11.2.3.1.2. Phân bào giảm nhiễm trung gian

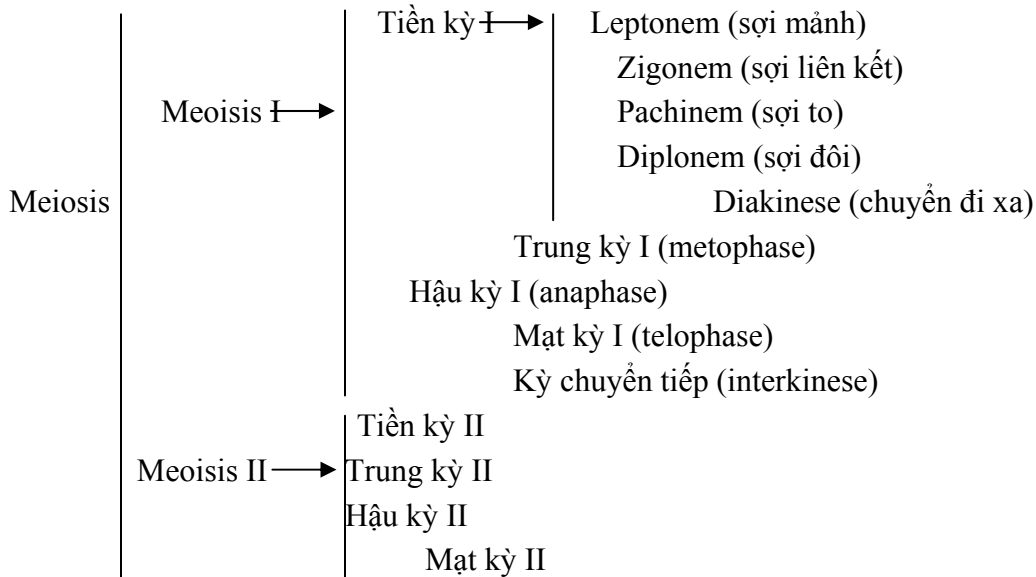
Còn gọi là phân bào giảm nhiễm bào tử xảy ra trong quá trình hình thành bào tử. Thời kỳ nằm giữa 2 giai đoạn thể bào tử và thể giao tử. Kiểu phân chia giảm nhiễm này đặc trưng cho phần lớn thực vật.

11.2.3.1.3. Phân bào giảm nhiễm cuối cùng

Còn gọi là phân bào giảm nhiễm giao tử, đặc trưng cho bọn động vật đa bào, một số đơn bào và thực vật bậc thấp (ví dụ tảo nâu).

11.2.3.2. Quá trình phân bào giảm nhiễm

Sau đây trình bày sự phân bào để hình thành giao tử ở động vật làm ví dụ. Các kỳ của phân bào giảm nhiễm được biểu thị bằng sơ đồ sau đây:



Quá trình phân bào giảm nhiễm gồm hai lần phân chia tiếp nhau được gọi là

phân chia I và phân chia II. Lần phân chia I là lần phân chia giảm nhiễm lần, phân chia II là phân chia cân bằng - giống phân bào nguyên nhiễm.

11.2.3.2.1. Phân chia I

- **Tiền kỳ I**: tiền kỳ I có thể kéo dài vài giờ, vài ngày hoặc vài tuần lễ, có khi kéo dài hàng năm như quá trình sinh trứng ở động vật có vú. Sở dĩ kéo dài như vậy vì trong thời gian này là giai đoạn sinh trưởng của tế bào sinh dục, dài hay ngắn tùy theo các nhóm động vật khác nhau.

Mặt khác, chính trong thời kỳ này xảy ra những quá trình phức tạp có liên quan đến sự tiếp hợp và trao đổi chéo của các NST tương đồng nên cần có thời gian.

+ **Giai đoạn leptonem**: ở giai đoạn này, trong nhân xuất hiện nhiều sợi nhiễm sắc dài, có hạt nhiễm sắc và có vân ngang. Số lượng sợi nhiễm sắc tương ứng với số lượng NST $2n$. Các sợi này có cấu trúc xoắn đôi và rất khó nhận biết các NST trong giai đoạn này.

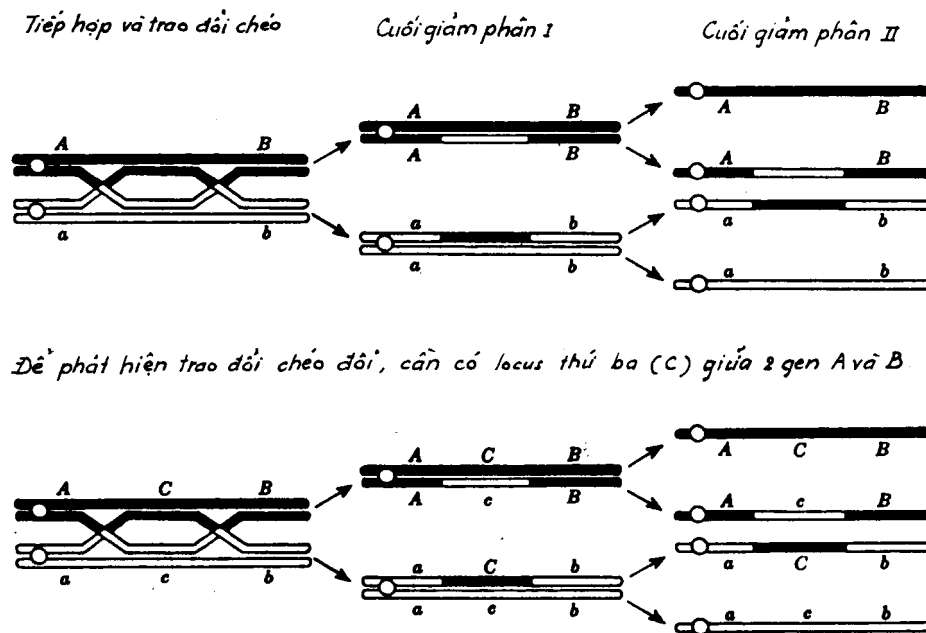
+ **Giai đoạn zigonem**: giai đoạn này bắt đầu khi các NST tương đồng liên kết với nhau từng đôi một. Một chiếc trong cặp NST tương đồng có nguồn gốc từ bố, chiếc kia có nguồn gốc từ mẹ (từ giao tử đực và giao tử cái). Sự tiếp hợp của các NST tương đồng xảy ra một cách chính xác. Có thể dính với nhau từ đầu mút, sau đó, kéo dài dọc NST, cũng có thể dính với nhau ở nhiều đoạn cùng một lúc. Nhờ sự tiếp hợp mà các hạt nhiễm sắc, các điểm của sợi nhiễm sắc tương đồng này có thể tiếp cận với các hạt, các điểm của

sợi tương đồng kia. Trong suốt quá trình tiếp hợp, NST vẫn giữ nguyên là một thể toàn vẹn.

Điểm đặc trưng để nhận biết giai đoạn zigonem là sự tiếp hợp của các cặp NST tương đồng.

+ Giai đoạn pachinem: giai đoạn này tương đối dài, trong giai đoạn này sự tiếp hợp của các NST tương đồng kết thúc. Các NST tương đồng vẫn nằm tiếp cận nhau, chúng dày lên và co ngắn lại. Các NST ở đây đều là sợi đôi do 2 NST tương đồng dính sát vào nhau theo chiều dọc và được gọi là thể lưỡng trị (bivalent) gồm 2 đơn trị (mỗi NST tương đồng). Chúng có cặp tâm động riêng. Mỗi lưỡng trị có hai tâm động và gồm 4 sợi NST (chromatid). Trong giai đoạn này xảy ra hiện tượng trao đổi chéo giữa các cặp NST tương đồng. Sự trao đổi chéo biểu hiện 2 NST tương đồng trao đổi các cấu thành có chứa gen cho nhau. Hiện tượng trao đổi chéo có ý nghĩa hết sức quan trọng về mặt di truyền, vì nó dẫn đến sự tái tổ hợp của gen (hình 11.8).

+ Giai đoạn diplonem: ở giai đoạn này, các NST tiếp tục co ngắn lại.



Hình 11.8. Sự trao đổi chéo (theo Phạm Thành Hổ)

Đặc trưng của diplonem là xuất hiện các lực đẩy giữa các thành viên tiếp hợp mà bắt đầu là từ tâm động, kết quả là các NST tương đồng tách nhau ra (các đơn vị tách ra). Nhưng sự tách ra không xảy ra toàn bộ chiều dọc, mà chúng vẫn dính với nhau ở điểm trao đổi chéo, điểm đó gọi là hình chéo. Thường người ta xem hình chéo là dẫn chứng tế bào của hiện tượng trao đổi chéo đã xảy ra ở diplonem. Ở diplonem xảy ra hiện tượng chuyển dịch hình chéo dọc theo NST từ tâm động về đầu nút. Sự chuyển dịch này gọi là nút hóa. Đồng thời có 1 dạng chuyển động nữa

là sự quay của NST. Kết quả khi có 1 chéo NST sẽ quay một vòng 180^0 và hình thành dạng +, khi có hai chéo thì NST sẽ quay một vòng 360^0 và hình thành dạng 0. Do sự quay mà những NST lưỡng trị có thể có dạng V,8,X,0,+. Các giai đoạn này thường quan sát thấy ở cuối giai đoạn diplonem và ở diakinese (hình 11.8).

+ Giai đoạn diakinese: ở giai đoạn này, NST càng co ngắn lại. Các đơn trị tách nhau ra và thường nằm ở ngoại vi của nhân. Quá trình mút hóa của hình chéo tiếp tục, số hình chéo giữa NST mất dần vào đầu trung kỳ I, các NST chỉ dính với nhau ở chéo tận cùng.

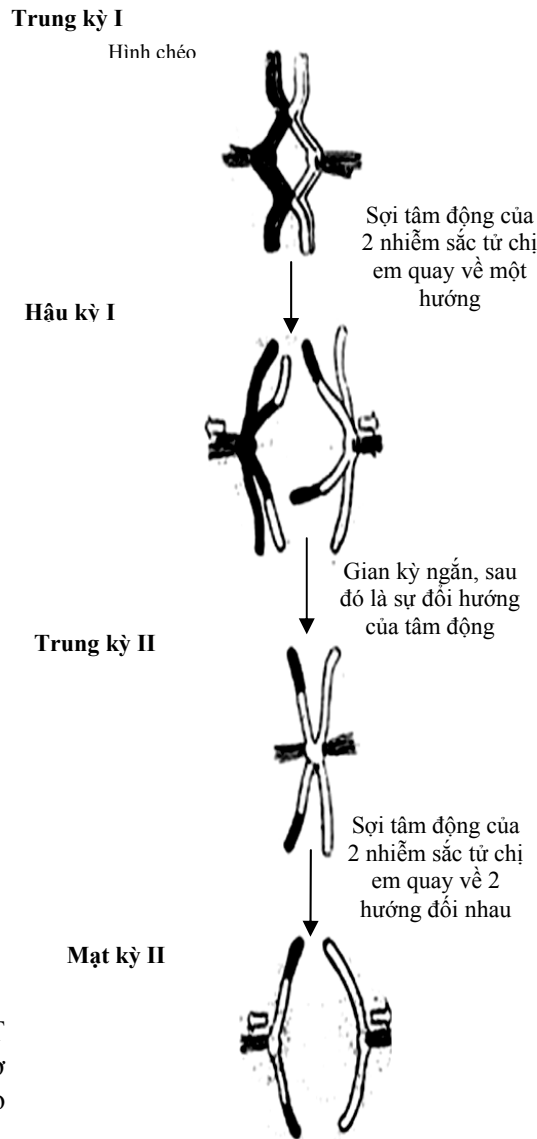
- Trung kỳ I: bắt đầu khi màng nhân bị phá hủy, các lưỡng trị xếp ở xích đạo và thoi phân chia được hình thành. Các lưỡng trị xếp ở xích đạo theo kiểu cả 2 nhiễm sắc tử của mỗi cặp tương đồng đều hướng tâm động của mình về các cực đối diện. Các tâm động càng đẩy nhau mạnh hơn và các nhiễm sắc tử chuẩn bị để phân ly về 2 cực (hình 11.9).

- Hậu kỳ I: trong bộ 4 (lưỡng trị), mỗi đôi nhiễm sắc tử (đơn trị) vẫn dính với nhau ở tâm động tách khỏi đôi kia và lập thành 2 bộ 2, và mỗi bộ 2 đi về 1 cực của tế bào.

- Mạt kỳ: ở mạt kỳ, các đơn vị (bộ 2) gồm 2 nhiễm sắc tử đã đến các cực. Màng nhân, hạch nhân được tái tạo và vào cuối mạt kỳ thì tế bào chất phân chia để hình thành nên hai tế bào con.

Hình 11.9. So sánh cách sắp xếp NST (theo Bruce Alberts)

(trung kỳ I và II) và sự phân ly NST (hậu kỳ I và II). Cơ chế xảy ra ở phân bào nhiễm như trong phân bào nguyên nhiễm bình thường.



Như vậy, các tế bào con có nhân chứa bộ nhiễm sắc thể đơn bội nên người ta gọi lần phân chia I là phân chia giảm nhiễm. Nghĩa là từ bộ NST lưỡng bội thành bộ NST đơn bội.

Kì trung gian (interkinez): kì trung gian là kì nằm giữa lần phân chia I và II của giảm phân. Kỳ trung gian không xảy ra hiện tượng nhân đôi nhiễm sắc thể cũng như không có nhân đôi ADN như ở gian kì, kì trung gian nói chung rất ngắn.

11.2.3.2.2. Phân chia II

Lần phân chia II của giảm phân xảy ra giống như nguyên phân:

- Tiền kì II: nói chung rất ngắn, có khi không có, các bộ hai vẫn còn dính với nhau ở tâm động, nhưng các vai đã bắt đầu đẩy nhau ra.

- Trung kì II: các NST xếp ở mặt xích đạo.

- Hậu kì II: tâm động của mỗi bộ hai chia đôi, các NST con (nhiễm sắc tử) trượt trên thoi, phân ly về hai cực và mỗi nhiễm sắc tử = 1 NST.

- Mạt kì II: ở mạt kì II xảy ra sự phân chia tế bào chất.

Ở lần phân chia hai, yếu tố phân chia về hai cực là các NST con (nhiễm sắc tử) nên được gọi là phân chia cân bằng. Kết quả ta có các tế bào con với bộ NST đơn bội (hình 11.10).

11.2.3.2.3. Ý nghĩa của giảm phân

- Nhờ có giảm phân mà các giao tử được hình thành mang bộ NST đơn bội và qua thụ tinh, số NST được khôi phục lại thành lưỡng bội ở hợp tử. Giảm phân đóng vai trò quan trọng bảo đảm cho cơ thể sinh sản hữu tính.

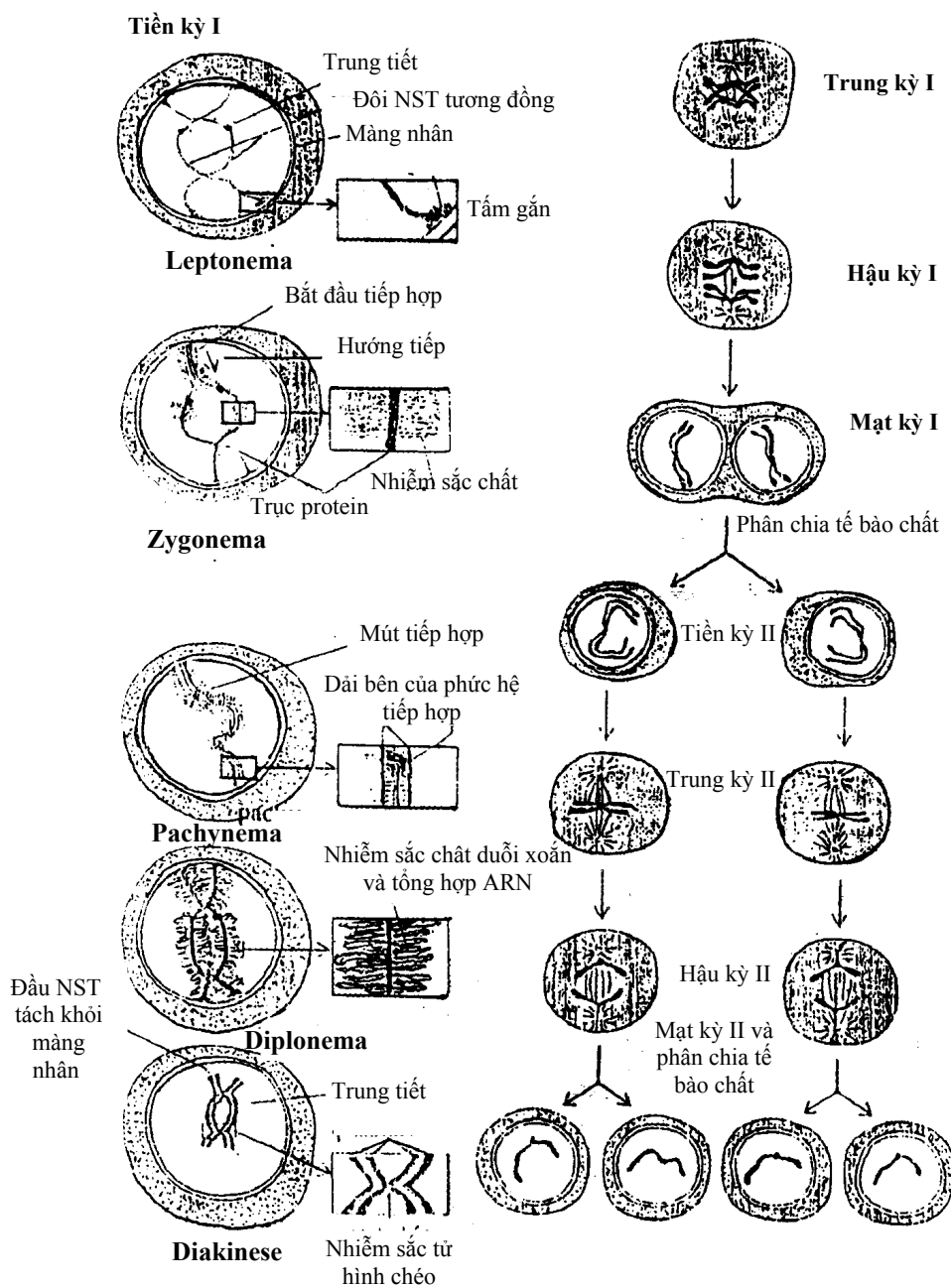
- Do sự tiếp hợp và trao đổi gen của các cặp NST tương đồng nên các giao tử được hình thành không chỉ chứa các gen gốc, nghĩa là chỉ có bố hoặc chỉ có mẹ, mà chứa cả gen bố lẫn gen mẹ. Như vậy, sự trao đổi chéo đã tái tạo lại thành phần gen của NST và đó là cơ chế quan trọng bảo đảm cho sự tổ hợp đa dạng của vật chất di truyền.

- Giảm phân bảo đảm sự phân bố lại các NST ở các tế bào con. Ta thấy sự phân ly các thành viên của cặp lưỡng trị (các NST tương đồng) xảy ra một cách ngẫu nhiên và phân bố về các cực với xác suất như nhau. Do đó, qua giảm phân, các NST có thể được sắp xếp lại. Nghĩa là sẽ tăng tần số tổ hợp đa dạng của NST bố và mẹ trong đơn bội của tế bào sinh dục.

Số lượng các tổ hợp đối với bất kỳ bộ NST lưỡng bội ($2n$) là 2^n (n là số NST đơn bội). Ví dụ người $2n = 46$ thì tổ hợp có thể có trong khi phân bố của các NST tương đồng là 2^{23} . Như vậy, qua giảm phân, một cơ thể sẽ hình thành nên nhiều tế bào sinh dục khác nhau và do đó sẽ xuất hiện các thể hệ con cái rất đa dạng.

11.2.3.3. Sự phát sinh giao tử của động vật có xương sống

Ở động vật có xương sống, đặc biệt là động vật có vú, các giao tử được hình thành trong các cơ quan sinh dục, ở con đực là tinh hoàn (testis), ở con cái là buồng trứng (ovary). Sự phát sinh giao tử đực gọi là sự sinh tinh (spermatogenesis), còn sự phát sinh giao tử cái gọi là sinh trứng (oogenesis).



Hình 11.10. Phân bào giảm nhiễm (theo Bruce Alberts)

So sánh nguyên phân và giảm phân được trình bày ở bảng 11.1 và hình 11.11.

Bảng 11.1. So sánh nguyên phân và giảm phân

Nguyên phân (mitosis)	Giảm phân (meiosis)
1. Xảy ra ở tế bào soma và tế bào sinh dục khi còn non	1. Xảy ra ở tế bào sinh dục khi chín
2. Một lần phân bào tạo ra 2 tế bào con	2. Hai lần phân bào tạo 4 tế bào con
3. Số NST giữ nguyên: 1 tế bào $2n$ cho 2 tế bào $2n$	3. Số NST giảm một nửa: 1 tế bào $2n$ cho 4 tế bào n
4. Một lần sao chép ADN, 1 lần chia	4. Một lần sao chép ADN, hai lần chia
5. Các nhiễm sắc thể tương đồng không bắt cặp	5. Các nhiễm sắc thể tương đồng bắt cặp ở kỳ trước I.
6. Không trao đổi chéo	6. Ít nhất 1 trao đổi chéo cho 1 cặp tương đồng
7. Tâm động chia ở kỳ giữa	7. Tâm động không chia ở kỳ giữa I, nhưng chia ở kỳ giữa II
8. Duy trì sự giống nhau: tế bào con có kiểu gen giống kiểu gen tế bào mẹ	8. Tạo sự đa dạng trong các sản phẩm của giảm phân.
9. Tế bào chia nguyên phân có thể là lưỡng bội ($2n$) hay đơn bội (n)	9. Giảm phân luôn luôn xảy ra ở tế bào lưỡng bội ($2n$) hoặc đa bội ($> 2n$)

11.2.3.3.1. Sự sinh tinh

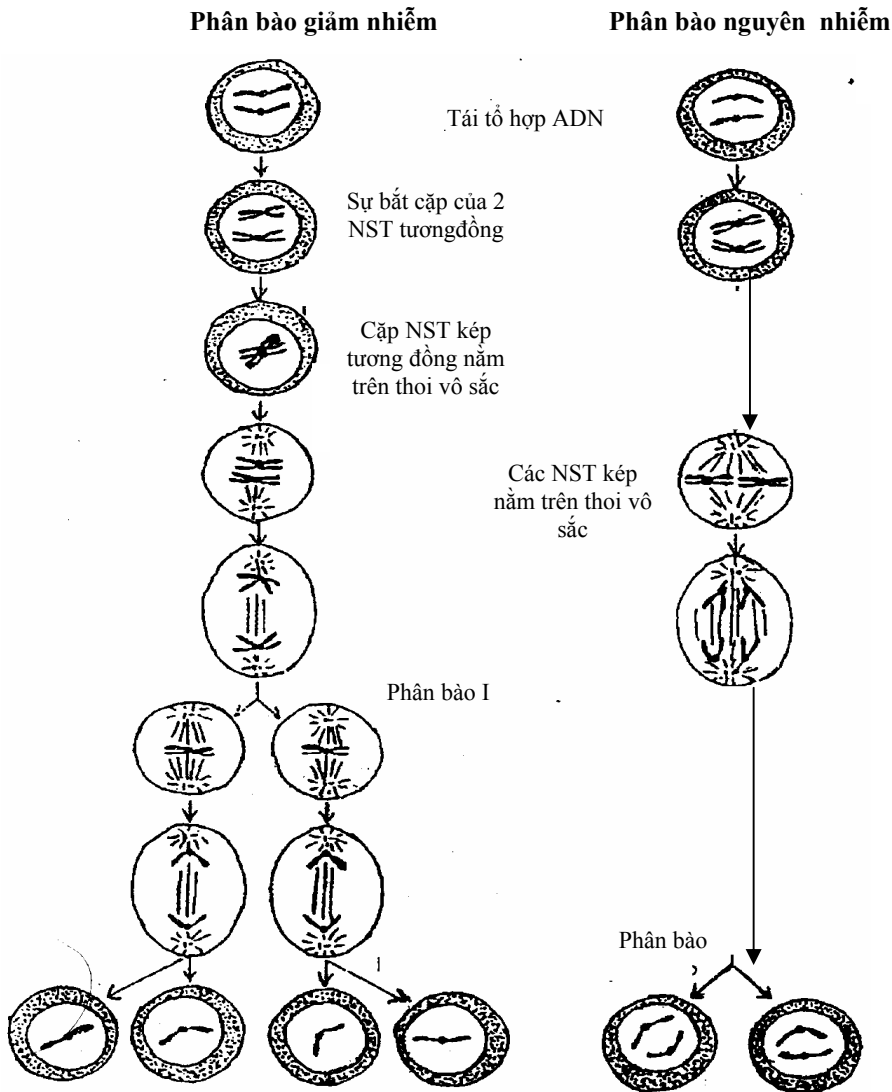
Các tế bào sinh dục trong tinh hoàn được gọi là tinh nguyên bào sẽ phân chia nguyên nhiễm để cho ra nhiều tinh nguyên bào khác (spermatogonie). Một số tinh nguyên bào ngừng phân chia nguyên nhiễm sau khi đã qua S và G_2 trở thành các tinh bào cấp I (spermatocyte I) để đi vào phân chia giảm nhiễm. Sau phân chia giảm nhiễm I sẽ cho ra 2 tế bào đơn bội được gọi là tinh bào cấp II (spermatocyte 2). Tinh bào cấp II sau khi phân chia giảm nhiễm II sẽ cho ra các tinh tử đơn bội (spermatoide). Các tinh tử sẽ trải qua quá trình biến thái để hình thành tinh trùng (spermatozoide) là tế bào có đầu chứa nhân và đuôi để vận động.

Như vậy, tinh nguyên bào sau khi trải qua pha S có nhân chứa $2n \times 2$ sẽ giảm nhiễm cho ra bốn tinh trùng chứa n nhiễm sắc thể (hình 11.11).

11.2.3.3.2. Sự sinh trứng

Các tế bào sinh dục trong buồng trứng, được gọi là các noãn nguyên bào (oogonie), sẽ phân chia nguyên nhiễm để cho ra nhiều noãn nguyên bào khác. Một số noãn nguyên bào sau khi đã qua pha S và G_2 sẽ trở thành noãn bào 1 (oocyte I) và sẽ đi vào phân chia giảm nhiễm I. Trong tiền kỳ I, các noãn bào 1 sẽ lớn lên vì trong tế bào chất tổng hợp nhiều chất dinh dưỡng chuẩn bị cho sự phát triển của trứng về sau. Sau phân chia giảm nhiễm I, noãn bào 1 phân thành hai tế bào, một noãn bào cấp 2 (oocyte II) với nhân đơn bội n có tế bào chất lớn và một thể cực I bé. Noãn bào cấp 2 sẽ đi vào phân giảm nhiễm II và sẽ cho ra hai tế bào, một noãn tử (ootide) với nhân đơn bội có tế bào chất lớn và một thể cực II. Noãn tử sẽ phân hoá thành tế bào trứng (oovum). Như vậy, từ một noãn nguyên bào sẽ cho ra chỉ một tế bào trứng chín đơn bội mà thôi. Các thể cực sẽ bị thoái hóa.

Đối với một số động vật có vú, tiền kỳ I kéo dài có khi đến hàng tháng hoặc nhiều năm (ví dụ ở người có thể kéo dài đến trên chục năm). Trong thai bé gái từ khi còn trong bụng mẹ các noãn bào 1 đã đi vào tiền kỳ I và kéo dài đến khi dậy thì mới kết thúc và khi trứng rụng vào ống dẫn trứng nếu có thụ tinh với tinh trùng thì noãn bào 2 mới hoàn thành phân chia giảm nhiễm II (hình 11.11).



Hình 11.11. So sánh nguyên phân và giảm phân (theo Phạm Thành Hồ)

11.2.3.3.3. Sinh sản vô tính và sinh sản hữu tính

Sinh sản vô tính là sinh sản với sự sao chép nguyên bản bộ gen và không kèm theo tái tổ hợp di truyền, nghĩa là không có sự tham gia của tế bào sinh dục đực và cái.

Sinh sản vô tính phổ biến ở các sinh vật bậc thấp như vi khuẩn, sinh vật đơn bào và các sinh vật đa bào bậc thấp, nhất là trong giới thực vật.

Cơ sở tế bào học của sinh sản vô tính là phân bào nguyên nhiễm, là sự sao nguyên bản bộ gen. Nghĩa là ADN tái bản theo nguyên tắc bổ sung và phân tử ADN tái bản giống hệt như phân tử ADN mẹ.

Các hình thức sinh sản vô tính: phân bào đơn giản, nảy chồi, sinh sản dinh dưỡng (sinh sản kiểu bào tử, có ý nghĩa trong việc phát tán nòi giống).

Ở vi khuẩn, chúng phân chia theo kiểu trực phân.

Ở sinh vật đa bào, sinh sản vô tính là sự phát triển một cơ thể con mới từ một bộ phận của cơ thể mẹ. Bộ phận này có thể là một tế bào, một cụm tế bào hoặc một cơ quan như một cái chồi, một miếng củ, một đoạn thân... Bộ phận này càng nhỏ thì quá trình hình thành cơ thể càng phức tạp.

Thường thì tất cả cơ thể thực vật đều có khả năng sinh sản vô tính. Ví dụ một miếng khoai, một mảnh lá sống đời... Thực vật còn có khả năng tạo bào tử. Bào tử là một tế bào của cơ thể, mang bộ gen giống như tất cả các tế bào khác của cơ thể.

Ở động vật bậc thấp cũng phổ biến hiện tượng sinh sản vô tính. Một số loài sán lông (planaria), mỗi mảnh thân đều có thể hình thành một con planaria khác. Cắt đôi con giun đất thì mỗi nửa sẽ cho một con giun nguyên vẹn.

Các động vật bậc cao thường chỉ có khả năng tái sinh. Ví dụ ở thạch sùng, thằn lằn khi bị rụng đuôi có thể tái sinh được đuôi mới.

Ở người cũng có thể thấy hiện tượng sinh sản vô tính. Ví dụ, ở giai đoạn phát triển phôi sớm, từ một phôi có thể tách ra thành 2, 3 phôi và mỗi phôi sẽ phát triển thành một cơ thể. Trong trường hợp này là các em sinh đôi, sinh ba cùng trứng, tức là cùng một hợp tử. Cơ chế của sinh sản vô tính ở đây là phân bào nguyên nhiễm, là sự sao nguyên bản bộ gen nên các trẻ song sinh, sinh ba có cùng giới tính và rất giống nhau.