

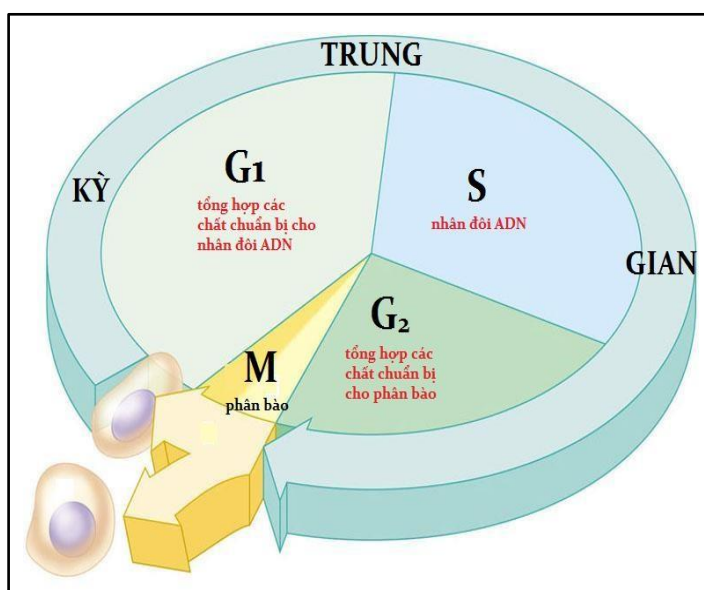
## CHUYÊN ĐỀ 4: NGUYÊN PHÂN - GIẢM PHÂN

### A. LÝ THUYẾT:

#### I. Sơ lược về chu kì tế bào:

##### 1. Chu kì tế bào (chu kì phân bào):

- Trình tự nhất định các sự kiện mà tế bào trải qua và lặp lại giữa các lần nguyên phân liên tiếp mang tính chất chu kì.
- Chu kì tế bào là một vòng tuần hoàn các sự kiện xảy ra trong một tế bào từ lần phân bào này cho đến lần kế tiếp, trong đó bộ máy di truyền và các thành phần của tế bào được nhân đôi và sau đó tế bào phân chia làm hai tế bào con. Hay nói cách khác, vòng đời của mỗi tế bào có khả năng phân chia bao gồm kì trung gian và nguyên phân; sự lặp lại vòng đời này gọi là chu kì tế bào. - Về mặt thời gian, chu kì tế bào được xác định bằng khoảng thời gian giữa 2 lần nguyên phân liên tiếp, nghĩa là từ khi tế bào được hình thành ngay sau lần nguyên phân thứ nhất cho tới khi nó kết thúc lần nguyên phân thứ hai.
- Chu kì tế bào được điều khiển một cách chặt chẽ nhằm đảm bảo sự sinh trưởng và phát triển bình thường của cơ thể. Thời gian của chu kì tế bào phụ thuộc vào từng loại tế bào.
- Ví dụ:
  - + Chu kì của các tế bào ở giai đoạn sớm của phôi: 15-20 phút.
  - + Tế bào ruột phân bào 2 lần/1 ngày
  - + Tế bào gan phân bào 2 lần/1 năm
- Thông thường, đa số tế bào có chu kì >20 giờ.
- Khi tế bào chuyển sang trạng thái phân hoá sớm (tế bào thần kinh, tế bào sợi cơ vân), chúng mất khả năng phân chia.
- Chu kì tế bào diễn ra qua các quá trình sinh trưởng, phân chia nhân, phân chia tế bào chất và kết thúc là sự phân chia tế bào.
- Trong các tế bào nhân chuẩn (nhân thực) chu kì tế bào bao gồm hai giai đoạn:
  - + Giai đoạn thứ nhất kì trung gian lúc tế bào phát triển, tích lũy vật chất và nhân đôi ADN
  - + Giai đoạn thứ hai là nguyên phân, lúc này tế bào thực thi quá trình phân chia thành hai tế bào con.
- Trong đó, kì trung gian chiếm phần lớn thời gian của chu kì tế bào.
- Nhìn chung, chi tiết của chu trình tế bào thay đổi tùy loại tế bào và tùy sinh vật, tuy nhiên chúng có cùng những điểm chung nhất định và có cùng mục tiêu là truyền đạt lại toàn bộ và chính xác thông tin di truyền của chúng cho các tế bào con.

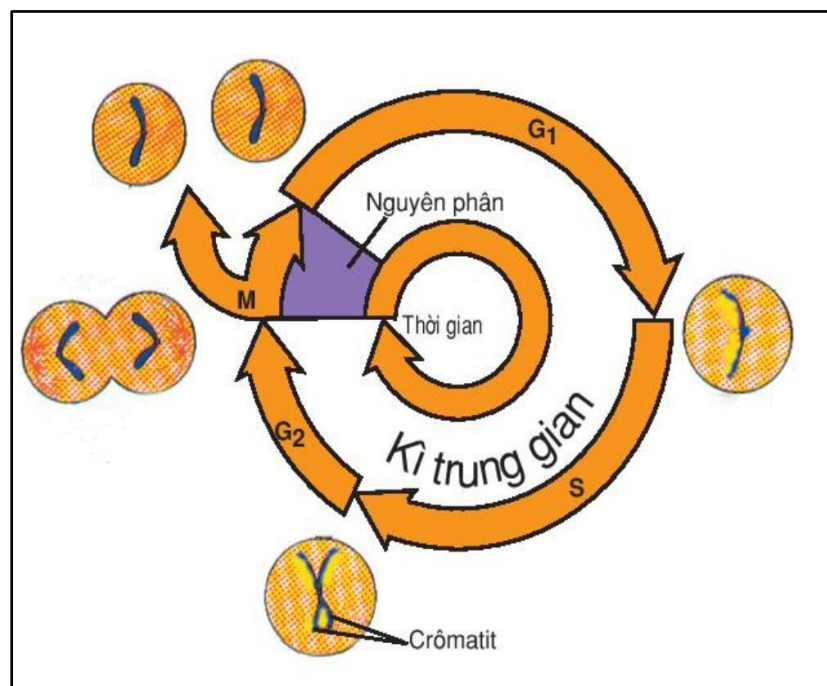


- Đặc điểm của chu kì tế bào:

	Kì trung gian	Nguyên phân
Thời gian	Dài (chiếm gần hết thời gian của chu kì).	Ngắn
Đặc điểm	Gồm 3 pha: <ul style="list-style-type: none"> <li>- G1 (Gap 1): Tế bào tổng hợp các chất cần thiết.</li> <li>- S (Synthesis): Nhân đôi ADN, NST, các NST dính nhau ở tâm động tạo thành NST kép.</li> <li>- G2 (Gap 2): Tổng hợp các chất cho tế bào</li> </ul>	Gồm 2 giai đoạn: <ul style="list-style-type: none"> <li>- Phân chia nhân gồm 4 kì.</li> <li>- Phân chia tế bào chất.</li> </ul>

## 2. Kì trung gian:

- Kì trung gian là thời kì sinh trưởng của tế bào bao gồm 3 pha: G<sub>1</sub> (Gap 1), S (Synthesis) và G<sub>2</sub> (Gap 2). Ở các loại tế bào khác nhau thì thời gian G<sub>1</sub> là rất khác nhau, còn giai đoạn S và G<sub>2</sub> tương đối ổn định
- Tế bào nếu có chu kì bị tạm thời ngưng trệ hay bị đảo ngược thì được xem như lâm vào một trạng thái tĩnh lặng gọi là pha G<sub>0</sub> (Gap 0).



### a) Pha G<sub>0</sub> (Gap 0):

- Thuật ngữ "hậu nguyên phân" hay "thời kì sau nguyên phân" (post-mitotic) thỉnh thoảng được dùng để ám chỉ pha G<sub>0</sub> cũng như trạng thái suy lão của tế bào. Các tế bào không phân chia trong các sinh vật đa bào nhân chuẩn thường chuyển từ trạng thái của pha G<sub>1</sub> sang trạng thái tĩnh lặng của pha G<sub>0</sub> và có thể duy trì trạng thái tĩnh lặng này suốt một thời gian dài, thậm chí là vĩnh viễn (ví dụ tế bào cơ, tế bào thần kinh hay tế bào của mô thủy tinh

thể). Đây là điều phổ biến xảy ra trong các tế bào đã hoàn toàn biệt hóa (*quá trình trong đó một tế bào biến đổi từ một loại tế bào thành một loại khác, phổ biến nhất là trở nên chuyên biệt hơn*). Trạng thái tĩnh lặng của tế bào xuất hiện khi DNA của chúng bị hư hỏng hay thoái hóa, điều này khiến tế bào không sinh sản được, hoặc giả khi các điều kiện ngoại bào tỏ ra không ủng hộ sự phân bào hay không có tín hiệu kích thích sự tiếp tục của chu kì tế bào. Các tế bào ở trạng thái G<sub>0</sub> cũng có thể phục hồi khả năng phân bào và quay trở về chu kì tế bào; quá trình này được cơ thể điều tiết nhằm đảm bảo sự sinh sản của tế bào nằm trong tầm kiểm soát.

- Tùy thuộc vào loại tế bào mà giai đoạn này có thể kéo dài từ vài giờ hay nhiều năm. Khi tế bào nhận được tín hiệu sinh sản, nó sẽ chuyển sang pha G<sub>1</sub>.

#### b) Pha G<sub>1</sub> (Gap 1):

- Pha G<sub>1</sub> - hay còn được gọi là pha sinh trưởng - là giai đoạn đầu tiên của kì trung gian, nó bắt đầu khi sự phân bào kết thúc cho đến khi sự sinh tổng hợp DNA bắt đầu xảy ra. Trong giai đoạn này diễn ra sự gia tăng của tế bào chất, sự hình thành thêm các bào quan khác nhau, sự phân hoá về cấu trúc và chức năng của tế bào (tổng hợp các protein) và chuẩn bị các tiền chất - các điều kiện cho sự tổng hợp ADN.
- Thời gian của G<sub>1</sub> ở tế bào phôi rất ngắn, còn ở tế bào thần kinh kéo dài suốt đời sống cơ thể. Trong pha này nhiều enzyme đã được sản sinh nhằm phục vụ cho các hoạt động diễn ra trong pha S kế tiếp - phần lớn chúng là enzyme xúc tác quá trình tự nhân đôi ADN. Thời gian tiến hành pha G<sub>1</sub> thay đổi nhiều tùy theo loài và tùy theo các loại tế bào trong cùng loài. Trong giai đoạn này, kích thước tế bào tăng lên và tế bào tăng cường cung cấp protein cũng như tăng số lượng các bào quan khác (ti thể, ribosome). Ở người, pha này kéo dài chừng 5-6 tiếng đồng hồ. Vào cuối pha G<sub>1</sub> có một điểm được gọi là điểm kiểm soát hay điểm hạn định (điểm R - Restriction point), nếu tế bào vượt qua điểm R chúng tiếp tục đi vào pha S.
- Nhân tố điều chỉnh thời điểm R là phức hệ protein không bền vững có tác dụng kìm hãm gồm có cyclin D và kinase phụ thuộc cyclin (*hai loại phân tử then chốt trong số các chất điều tiết chu kì tế bào vì chúng quyết định tiến trình của tế bào xuyên suốt chu kì của nó. Cyclin D là cyclin đầu tiên được sinh tổng hợp trong chu kì tế bào, nhằm phản ứng lại các tín hiệu ngoại bào tỉ như các nhân tố sinh trưởng. Về phân loại, có bốn lớp cyclin chính, mỗi lớp cyclin sẽ hoạt hóa CDK ở một giai đoạn khác nhau*). Cyclin G<sub>1</sub>/S (Cyclin E) hoạt hóa CDK (CDK 2) ở giai đoạn cuối của pha G<sub>1</sub> và giúp tế bào vượt qua điểm giới hạn và tiến vào chu kì tế bào. Hàm lượng cyclin này suy giảm vào pha S (cyclin G<sub>1</sub> có vai trò điều tiết hoạt tính của G<sub>1</sub>/S nói trên) Pha G<sub>1</sub> là pha sinh trưởng của tế bào vì trong pha này xảy ra sự tổng hợp các ARN và protein. Đối với các tế bào biệt hóa thì tế bào không vượt qua R mà đi vào quá trình biệt hóa tế bào để tạo nên các dòng tế bào soma khác nhau có chức năng khác nhau.
- Tổng hợp chất trong pha G<sub>1</sub>:
  - + Trong pha G<sub>1</sub> hàm lượng ADN và số lượng thể nhiễm sắc là ổn định (ví dụ ở người là  $2n = 46$  thể nhiễm sắc). Mỗi một thể nhiễm sắc chứa một phân tử ADN liên kết với histon và ở pha G<sub>1</sub> các sợi nhiễm sắc của thể nhiễm sắc và cũng chính trong pha G<sub>1</sub> các

ADN ở trạng thái hoạt động nghĩa là phiên mã và dịch mã. Vì vậy người ta xem pha G1 là pha sinh trưởng tế bào và thực hiện hoạt động sinh lý khác nhau.

- + Khi nhân phiên mã thì các gen chứa trong vùng chất nhiễm sắc thực (euchromatin - có chứa các codon gồm bộ ba deoxyribonucleotide) sẽ tổng hợp nên phân tử mRNA (mang các codon gồm bộ ba ribonucleotide) và như vậy mã của một protein nào đó (trình tự các codon) trong ADN đã được “phiên” sang mRNA. Phân tử mRNA sẽ đi ra tế bào chất đến ribosom, ở đây nhờ các tARN, các axit amin được lắp ghép đúng theo các codon của mRNA để cho ra phân tử protein mà tế bào cần.

#### c) Pha S (Synthesis):

- Pha S tiếp ngay sau pha G1 nếu tế bào vượt qua được điểm R. Những diễn biến cơ bản trong pha này là sự sao chép ADN và nhân đôi NST. Khi kết thúc pha S, nhiễm sắc thể từ thể đơn chuyển sang thể kép gồm 2 sợi chromatid hay nhiễm sắc tử chị em giống hệt nhau đính với nhau ở tâm động chứa hai phân tử ADN giống nhau tạo ra hai bộ thông tin di truyền hoàn chỉnh để truyền lại cho hai tế bào con sẽ được tạo ra qua nguyên phân. Vì vậy trong pha này, hàm lượng ADN trong tế bào được nhân đôi mặc dù số bộ thể của tế bào không thay đổi.
- Ở pha S còn diễn ra sự nhân đôi trung tử, có vai trò đối với sự hình thành thoi phân bào sau này và các quá trình tổng hợp nhiều hợp chất cao phân tử, các hợp chất giàu năng lượng.
- Tốc độ phiên mã ARN và sinh tổng hợp protein phải nói là cực kì chậm trong pha này. Tuy nhiên sự sinh tổng hợp histon thì vẫn mau lẹ - thực chất quá trình sinh tổng hợp histon chủ yếu diễn ra trong pha này.
- Thời gian kéo dài của pha S tương đối cố định (từ 6-8 giờ). Sự tổng hợp ADN mới có cấu trúc và đặc tính giống với ADN cũ nên được gọi là sự tái bản ADN (replication).
- Cyclin S (Cyclin A) hoạt hóa CDK (CDK1, CDK2) ngay sau khi tế bào vượt qua điểm giới hạn và qua đó giúp kích thích quá trình tự nhân đôi ADN. Cyclin S sẽ giảm dần vào pha nguyên phân mặc dù chúng vẫn có vai trò điều tiết một số hoạt động vào đầu pha này.

#### d) Pha G<sub>2</sub> (Gap 2):

- Pha G<sub>2</sub> tiếp ngay sau pha S (thời gian của G<sub>2</sub> ngắn từ 4-5 giờ). Sự sinh tổng hợp lại diễn ra mạnh ở pha này, trong đó chủ yếu là sự hình thành các sợi thoi hay vi ống vốn cần thiết cho quá trình nguyên phân..
- Trong pha G<sub>2</sub> các ARN và protein được tổng hợp chuẩn bị cho phân bào. Cuối pha G<sub>2</sub> một protein được tổng hợp là cyclin B và được tích lũy trong nhân cho đến tiền kì phân bào. Cyclin B hoạt hóa enzym kinaza và đóng vai trò quan trọng trong công việc thực hiện quá trình phân bào như sự tạo thành các vi ống tubulin để tạo thành thoi phân bào.
- Nhiễm sắc thể ở pha này vẫn giữ nguyên trạng thái như cuối pha S. Việc ức chế sinh tổng hợp protein trong pha này sẽ khiến tế bào không thể nào bước vào quá trình nguyên phân được. Sau pha G<sub>2</sub>, tế bào diễn ra quá trình nguyên phân.

## II. Quá trình nguyên phân (Mitosis):

- Sinh vật muốn tồn tại được phải có quá trình trao đổi chất và năng lượng với môi trường. Sinh vật muốn lớn lên thì phải phân chia, tức là phải có quá trình nguyên phân.
- Nguyên phân (phân bào nguyên nhiễm) là phương thức sinh sản của tế bào và lớn lên của cơ thể, đồng thời duy trì ổn định bộ NST đặc trưng của loài qua các thế hệ tế bào.
- Nguyên phân là một quá trình mà trong đó tế bào nhân chuẩn chia tách nhiễm sắc thể trong nhân của nó thành hai phần giống hệt nhau để từ đó hình thành nên hai nhân cho hai tế bào con. Ngay sau quá trình nguyên phân là quá trình phân chia tế bào chất (cytokinesis), trong đó nhân tế bào, tế bào chất, bào quan và màng tế bào được phân chia làm hai phần gần giống nhau để hình thành nên hai tế bào con gần giống nhau. Cả hai quá trình này được gộp lại thành pha nguyên phân hay pha M

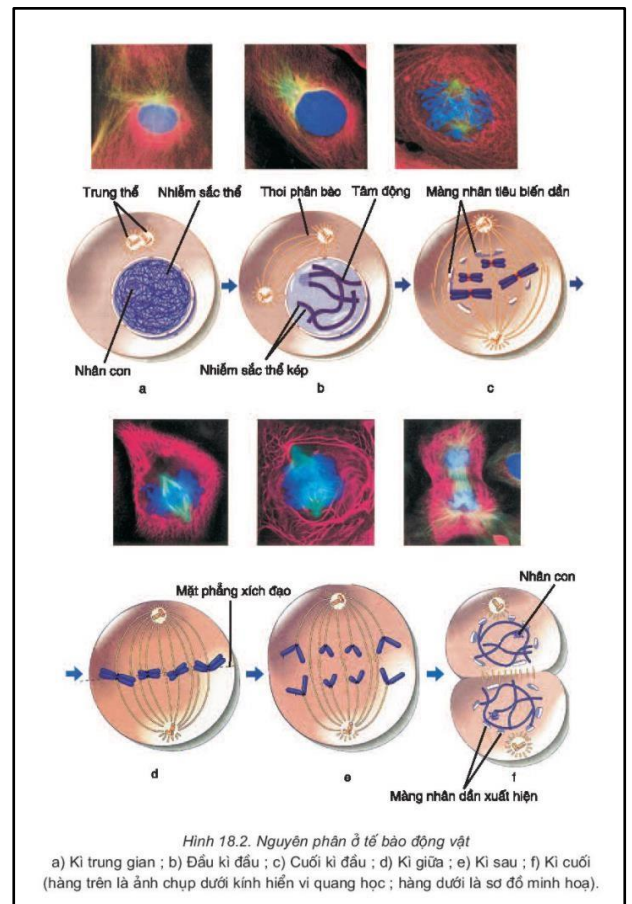
(mitotic phase) - trong đó sự phân bào diễn ra

để tế bào mẹ phân chia thành hai tế bào con gần như giống hệt nhau và giống hệt tế bào mẹ. Quá trình này chiếm 10 phần trăm của chu kỳ tế bào; đối với người như đã nói pha nguyên phân chỉ chiếm từ 30 phút đến 1 giờ so với cả chu kỳ là 24 giờ.

- Nguyên phân chỉ xảy ra trong các sinh vật nhân chuẩn, tuy nhiên tùy theo loài mà quá trình nguyên phân diễn ra khác nhau.
- Các động vật trải qua một quá trình nguyên phân "mở" trong đó màng nhân bị phân giải trước khi nhiễm sắc thể bị chia tách, trong khi đó các loại nấm như *Aspergillus nidulans* và nấm men *Saccharomyces cerevisiae* trải qua một quá trình nguyên phân "đóng" - tức sự phân chia diễn ra trong một nhân tế bào toàn vẹn.
- Khi tế bào ở kì trung gian, sự tái bản của ADN dẫn đến sự nhân đôi của NST được diễn ra trong nhân. Khi kết thúc kì này, tế bào tiến hành nguyên phân. Trong quá trình nguyên phân diễn ra:
  - + Sự phân chia nhân (Karyokinesis)
  - + Sự phân chia tế bào chất (Cytokinesis)

### 1. Sự phân chia nhân (Karyokinesis)

- Sự phân chia nhân tế bào diễn ra qua 4 kì:
  - + Kì đầu (Kì trước hay tiền kì - Prophase)
  - + Kì giữa (Trung kì - Metaphase)
  - + Kì sau (Hậu kì - Anaphase)
  - + Kì cuối (Mạt kì - Telophase)



Hình 18.2. Nguyên phân ở tế bào động vật  
a) Kì trung gian ; b) Đầu kì đầu ; c) Cuối kì đầu ; d) Kì giữa ; e) Kì sau ; f) Kì cuối  
(hàng trên là ảnh chụp dưới kính hiển vi quang học ; hàng dưới là sơ đồ minh họa).

a) Kì đầu (Prophase):

- Tiền kì được tiếp theo sau pha G2 của gian kì. Rất khó phân biệt một cách chính xác điểm chuyển tiếp này, các hiện tượng đặc trưng cho tiền kì là: sắc gồm hai nhiễm sắc tử chị em (sister chromatid) được dính với nhau bởi một vùng được gọi là trung tiết (centromere). Hai nhiễm sắc tử chị em trong một thể nhiễm sắc chứng tỏ rằng thể nhiễm sắc đã được nhân đôi qua pha S.
- + Màng nhân và hạch nhân có nhiều thay đổi: Hạch nhân giảm thể tích, phân rã và biến mất. Tấm lamina của màng nhân bị phân giải, màng nhân đứt ra thành nhiều đoạn và biến thành các bóng không bào bé phân tán trong tế bào chất tạo điều kiện cho thể nhiễm sắc di chuyển ra ngoại vi tế bào.
- + Hình thành bộ máy phân bào: Như ta đã biết đa số tế bào động vật có trung thể gồm hai trung tử (centriole) và vùng quanh trung tử (pericentriole), qua pha S trung tử được nhân đôi tạo thành hai đôi trung tử con. Mỗi đôi trung tử con trở thành trung thể mới. Do sự hoạt hóa của chất quanh trung tử các đơn hợp tubulin trong tế bào chất trùng hợp hóa thành các vi ống tubulin. Các vi ống xếp phóng xạ quanh trung tử mới tạo thành sao phân bào (aster). Hai sao di chuyển về hai cực tế bào. Giữa hai sao các vi ống phát triển sắp xếp thành hệ thống sợi có dạng hình thoi được gọi là thoi phân bào. Cấu tạo nên thoi có hai dạng sợi (vi ống) chạy từ sao của cực này đến cực kia. Các vi ống cực (hay sợi cực) chạy liên tục từ cực này đến cực kia, còn các vi ống tâm động (hay sợi tâm động) là các sợi nối với tâm động của thể nhiễm sắc ở vùng xích đạo của tế bào. Đến cuối tiền kì khi màng nhân biến mất thì bộ máy thoi có hai sao đã được hình thành.
- + Ở tế bào thực vật bậc cao không quan sát thấy trung tử, nhưng ở vùng cạnh nhân vẫn có vùng đậm đặc tương tự vùng quanh trung tử và vai trò của chúng là hoạt hóa sự trùng hợp tubulin để tạo thành thoi phân bào ở tế bào thực vật (vì vậy được gọi là phân bào không sao).

b) Kì giữa (Trung kì - Prophase):

- Trung kì sớm (Prometaphase): Trung kì sớm bắt đầu khi màng nhân tiêu biến thành các bóng nhỏ phân tán trong tế bào chất quanh thoi phân bào. Thoi phân bào hình thành lúc đầu ở vùng cạnh màng nhân, khi màng nhân biến mất thì nó di chuyển chiếm ngay vị trí trung tâm. Các thể nhiễm sắc mang trung tiết (tâm động - centromere) là nơi dính hai nhiễm sắc tử. Trung tiết phân hóa thành tâm động (kinetochore) có cấu tạo gồm trung tiết ở giữa và hai tấm protein hai bên kẹp lấy trung tiết (có kích thước khoảng 1µm) và dính với các sợi tâm động của thoi. Qua tâm động thể nhiễm sắc được dính với các sợi tâm động của thoi. Như vậy, thể nhiễm sắc được xếp nằm thẳng góc với các sợi tâm động của thoi còn tâm động có vị trí đối mặt với hai sao ở hai cực.
- Trung kì (Metaphase): Thể nhiễm sắc ở trung kì xoắn, cô đặc và co ngắn tối đa. Mỗi thể nhiễm sắc dính với sợi tâm động qua tâm động và do tác động của các sợi tâm động các thể nhiễm sắc sắp xếp cùng trên một mặt phẳng xích đạo tạo nên cái gọi là tấm trung kì. Tấm trung kì nằm thẳng góc với trục dọc của thoi. Tâm động dính với các sợi tâm động ở cả hai phía đối mặt với sao. Ngoài các sợi tâm động là sợi dính tâm động ở mặt phẳng xích đạo và kéo dài tới vùng quanh sao nhưng không dính với trung tử, thì thoi còn có các sợi cực - sợi

cực của thoi không dính với tâm động, sợi cực có hai loại: một loại liên tục chạy từ cực này đến cực kia, một loại chỉ chạy từ cực đến miền xích đạo.



Hình 18.2. Nguyên phân ở tế bào động vật

c) Kì sau (Hậu kì - Anaphase):

- Đặc điểm của hậu kì là sự tách đôi của hai nhiễm sắc tử chị em khỏi nhau và trở thành thể nhiễm sắc con độc lập, sự tách của hai nhiễm sắc tử chị em là do sự tách rời của trung tiết. Mỗi nhiễm sắc tử mang một trung tiết riêng và 2 trung tiết dính với nhau nhờ protein cohesin. Bước vào hậu kì cohesin bị phân giải và 2 trung tiết tách khỏi nhau, mỗi nhiễm sắc tử có một tâm động riêng dính với sợi tâm động. Tất cả các nhiễm sắc tử chị em cùng tách khỏi nhau trở thành thể nhiễm sắc con và cùng thời gian di chuyển về hai cực nhờ sự co ngắn của sợi tâm động (do sự giải trùng hợp của vi ống tubulin) phối hợp với sự kéo dài của các sợi cực và hẹp lại của thoi. Người ta đã tính được tốc độ di chuyển về cực của thể nhiễm sắc con khoảng 1µm trong 1 phút.

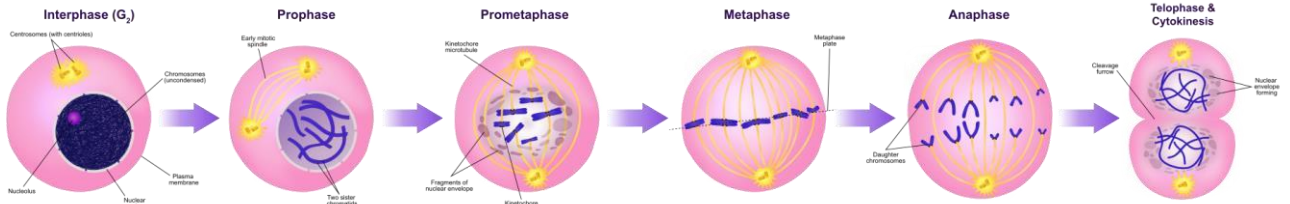
d) Kì cuối (Mạt kì - Telophase):

- Trong kì này các thể nhiễm sắc con đã di chuyển tới hai cực, giãn xoắn, dài ra và biến dạng trở thành chất nhiễm sắc. Thoi phân bào

biến mất, đồng thời hình thành màng nhân bao quanh chất nhiễm sắc. Hạch nhân được tái tạo hình thành hai nhân con trong khối tế bào chất chung.

**\* Các hoạt động cơ bản của NST qua các kì**

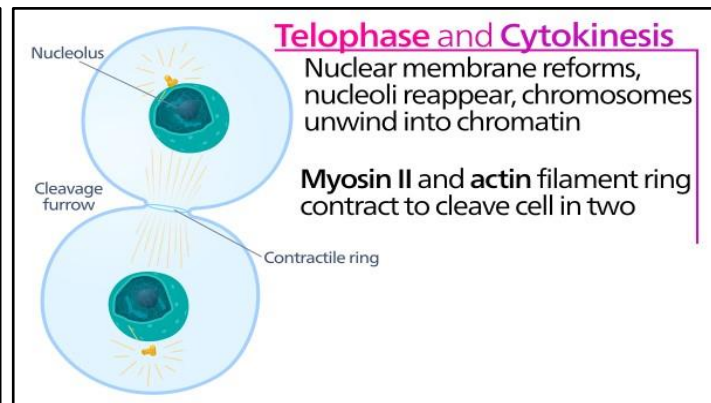
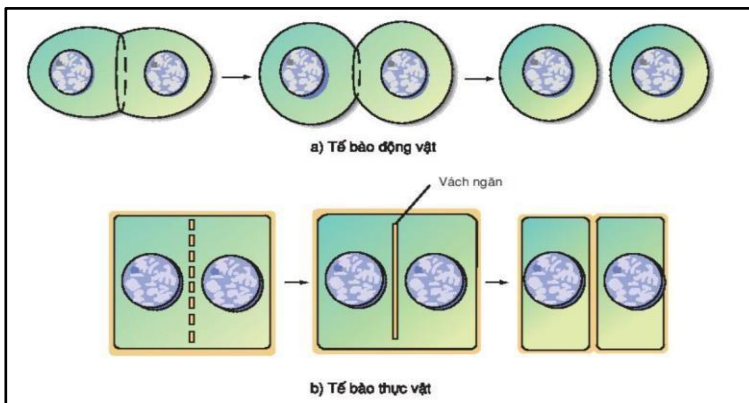
Các kì	Hoạt động của NST
Kì trung gian	- NST ở dạng sợi mảnh
Kì đầu	- Các NST kép co xoắn, màng nhân dần biến mất - Thoi phân bào bắt đầu xuất hiện
Kì giữa	- Các NST kép co xoắn cực đại, tập trung thành 1 hàng ở mặt phẳng xích đạo của thoi phân bào và có hình dạng đặc trưng - Tâm động dính vào các sợi tơ của thoi phân bào ở tâm động
Kì sau	- Các NST tách nhau ở tâm động thành 2 nhiễm sắc tử di chuyển về 2 cực của tế bào
Kì cuối	- NST dần xoắn, màng nhân dần xuất hiện



(Bởi Ali Zifan – Tác phẩm do chính người tải lên tạo ra; Used information from: Campbell Biology (10th Edition) by: Jane B. Reece & Steven A. Wasserman. and Nature.com., CC BY-SA 4.0, <https://commons.wikimedia.org/w/index.php?curid=49721676>)

## 2. Sự phân chia tế bào chất (Cytokinesis):

- Trong thực tế sự phân chia nhân và tế bào chất là hai quá trình liên tục đan xen nhau.
- Sự phân chia tế bào chất được bắt đầu từ cuối hậu kỳ hoặc đầu mạt kỳ và diễn ra suốt mạt kỳ.
- Ở tế bào động vật sự phân tế bào chất được bắt đầu bởi sự hình thành một eo thắt ở vùng xích đạo ở vùng giữa hai nhân con. Sự hình thành eo thắt và lõm sâu của eo tiến tới cắt đôi tế bào chất là do sự hình thành một vòng co rút ở vùng xích đạo được cấu tạo vì sợi actin. Khi vòng sợi actin co rút kéo theo phần màng sinh chất lõm thắt vào trung tâm và khi màng nối với nhau sẽ phân tách tế bào chất thành hai nửa, mỗi nửa chứa một nhân con. Mặt phẳng phân cắt tế bào chất thẳng góc với trục của thoi phân bào.
- Đối với tế bào thực vật được bao bởi lớp vỏ xenlulozơ làm cho tế bào không vận động được nên sự phân tế bào chất xảy ra khác với tế bào động vật. Sự phân tế bào chất ở tế bào thực vật được bắt đầu bằng sự xuất hiện một vách ngang ở vùng trung tâm xích đạo, vách ngang phát triển dần ra ngoại vi cho đến khi liên kết với vách bao tế bào và như vậy phân tách tế bào chất thành hai nửa chứa nhân con. Trên vách ngang phân tách hai tế bào con phát triển hệ thống cầu nối tế bào chất tạo thành cấu trúc plasmodesma đặc trưng cho tế bào thực vật. Tham gia vào sự tạo thành vách ngang có phức hệ Golgi, mạng lưới nội chất và vi ống cực của thoi còn tồn dư lại ở vùng xích đạo. Ở hậu kỳ, các bào quan như: ty thể, lục lạp, mạng lưới nội chất v.v. được phân về 2 tế bào con. Nói chung trong thời kì phân bào các hoạt động tổng hợp chất, hoạt động sinh lý của tế bào bị đình chỉ hoặc giảm bớt nhằm phục vụ cho sự phân bào.
- Khi quá trình nguyên phân kết thúc thì từ một tế bào mẹ (2n) cho ra hai tế bào con đều chứa bộ NST giống như ở tế bào mẹ



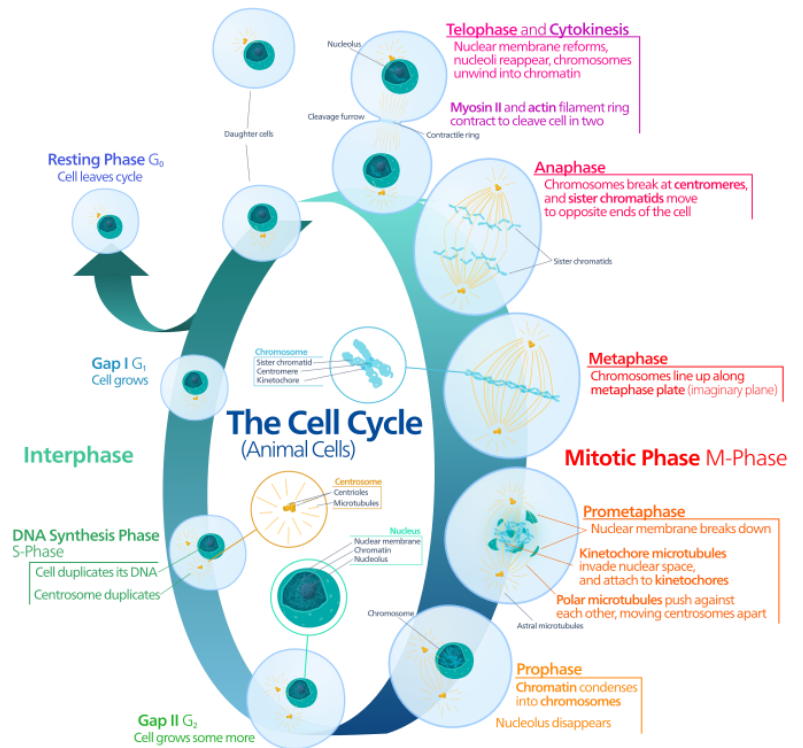
Phân chia tế bào chất ở kỳ cuối trong tế bào động vật (Author: Kelvinsong)



### 3. Ý nghĩa của quá trình nguyên phân:

#### a) Ý nghĩa sinh học:

- Sinh trưởng và phát triển: Số lượng tế bào trong cơ thể tăng lên nhờ cơ chế phân bào. Đây là cơ sở của sự phát triển của một cơ quan đa bào từ một tế bào duy nhất-hợp tử và đây cũng là cơ sở cho sự phát triển của một cơ thể đa bào.
- Thay thế tế bào: Ở một số bộ phận của cơ thể, ví dụ: da và trong đường tiêu hóa, các tế bào liên tục bị bong ra và thay thế bằng những tế bào mới. Các tế bào mới được hình thành bởi nguyên phân và nhờ vậy, các tế bào được thay thế này giống hệt tế bào ban đầu. Chẳng hạn, các tế bào hồng cầu có tuổi thọ ngắn (chỉ khoảng 4 tháng) và các hồng cầu mới được hình thành bởi sự phân bào.
- Tái tạo cơ thể: Một số sinh vật có thể tái tạo lại các bộ phận cơ thể. Các tế bào mới trong trường hợp này cũng đến từ việc thực hiện nguyên phân. Ví dụ, sao biển có thể khôi phục những "cánh" bị mất nhờ nguyên phân.
- Sinh sản vô tính: Một số sinh vật sản sinh ra đời sau với đặc điểm di truyền tương tự nhờ sinh sản vô tính. Ví dụ, thủy tức sinh sản vô tính bằng cách nảy chồi. Các tế bào ở bề mặt của thủy tức trải qua nguyên phân và tạo thành một khối tế bào được gọi là một chồi. Nguyên phân sẽ tiếp tục trong các tế bào chồi và nhờ vậy, chồi này sẽ phát triển thành một cá thể mới. Sự phân chia tương tự xảy ra trong quá trình sinh sản vô tính hoặc nhân giống sinh dưỡng ở thực vật.



#### b) Ý nghĩa thực tiễn:

- Ứng dụng giâm, chiết, ghép cành
- Nuôi cấy mô hiệu quả cao.

**4. Đột biến ở nguyên phân:** Cơ chế nguyên phân như trên đã trình bày là diễn biến bình thường trong quá trình phân chia của tế bào sinh dưỡng (soma cell). Sự phân chia này có thể bị rối loạn do hoá chất, tia phóng xạ, hoặc virus gây ra đột biến về số lượng nhiễm sắc thể là dạng khá thường gặp ở nhiều loài sinh vật, ở người gây ra hiện tượng dị bội thể hoặc thể lệch bội.

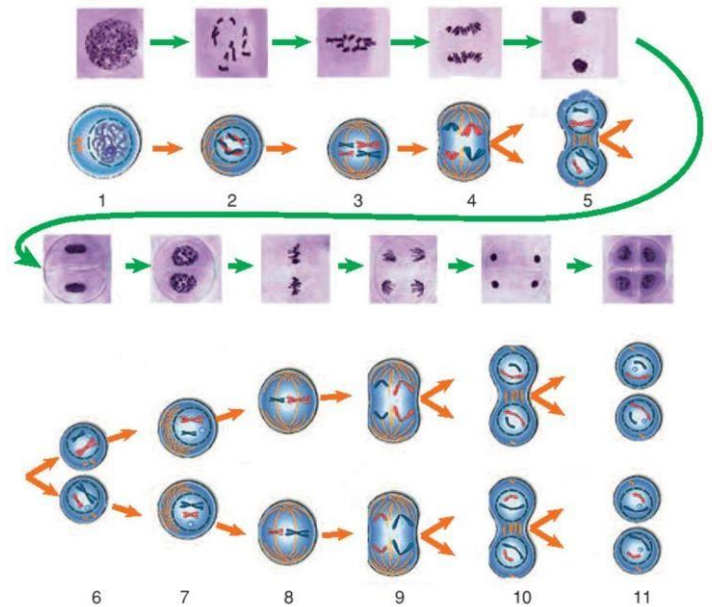
### 5. Một số video về nguyên phân:

- [Nguyên Phân Mitosis](https://youtu.be/m1OSghxDLWo)  
(<https://youtu.be/m1OSghxDLWo>)
- [mitosis 3d animation |Phases of mitosis|cell division](https://youtu.be/DwAFZb8juMQ)  
(<https://youtu.be/DwAFZb8juMQ>)
- [Mitosis \(Nguyên phân\)](https://youtu.be/Jh2xLXrKW6U)  
(<https://youtu.be/Jh2xLXrKW6U>)

- [Nguyên phân là gì? Ý nghĩa của nguyên phân | Khám Phá Sinh Học](https://youtu.be/LqmgJe5p0g) (<https://youtu.be/LqmgJe5p0g>)
- [Mitosis - Stages of Mitosis | Cells | Biology | FuseSchool](https://youtu.be/RNwJbMovnVQ) (<https://youtu.be/RNwJbMovnVQ>)
- [Mitosis: The Amazing Cell Process that Uses Division to Multiply! \(Updated\)](https://youtu.be/f-ldPgEfAHI) (<https://youtu.be/f-ldPgEfAHI>)

### III. Quá trình giảm phân (Meiosis):

- Giảm phân (phân bào giảm nhiễm) là quá trình phân bào giảm nhiễm trong quá trình hình thành giao tử.
- Trong giảm phân, tế bào sinh dục (có bộ  $2n$ ) đã chín trải qua hai lần phân bào liên tiếp gọi là giảm phân I và giảm phân II, nhưng nhiễm sắc thể chỉ nhân đôi có một lần trước lần giảm phân I, nên sinh ra giao tử có bộ nhiễm sắc thể đơn bội: giao tử đực (tinh trùng hoặc tinh tử) và giao tử cái (trứng hoặc noãn) có  $n$  NST đơn.



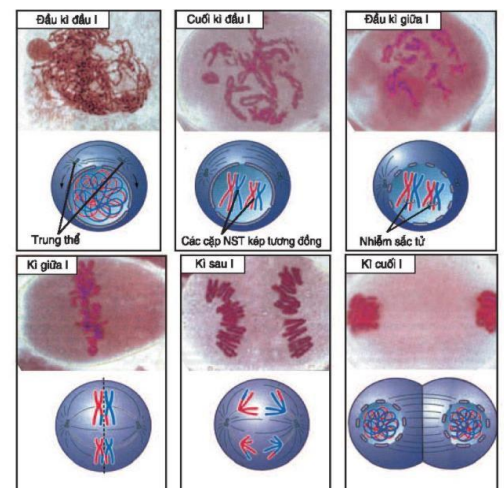
Hình 30.1. Giảm phân (Ảnh chụp dưới kính hiển vi quang học và sơ đồ minh họa)  
 1. Kỳ trung gian; 2. Kỳ đầu I; 3. Kỳ giữa I; 4. Kỳ sau I; 5. Kỳ cuối I; 6. Kỳ trung gian (giữa 2 lần phân bào); 7. Kỳ đầu II; 8. Kỳ giữa II; 9. Kỳ sau II; 10. Kỳ cuối II; 11. 4 tế bào con

#### 1. Giảm phân I:

- Gồm kì trung gian và 4 kì phân bào chính thức.
- Giống như trong nguyên phân, tại kì trung gian, NST được nhân đôi và các nhiễm sắc tử (chromatic) vẫn còn dính với nhau tại tâm động. Một NST bao gồm 2 nhiễm sắc tử nên gọi là NST kép.

##### a) Kỳ đầu I:

- Các NST kép bắt đôi nhau theo từng cặp tương đồng và giữa chúng có thể xảy ra sự trao đổi đoạn NST. Hiện tượng này là hiện tượng trao đổi chéo, dẫn đến hoán vị gen. Sự tiếp hợp và trao đổi chéo những đoạn tương đồng trên đó có kí hiệu các gen bằng chữ đã đưa đến sự hoán vị gen tương ứng (alen) và tạo ra tái tổ hợp các gen không alen, là cơ chế để tạo nên các loại giao tử khác nhau về tổ hợp gen từ đó góp phần làm tăng nguồn biến dị.
- NST kép dần co xoắn lại.
- Hình thành thoi phân bào.
- Cuối kì đầu, màng nhân và nhân con tiêu biến.
- kì đầu I chiếm phần lớn toàn bộ thời gian của quá trình giảm phân. Tùy theo từng loài, kì đầu I có thể kéo dài tới vài ngày thậm chí vài chục năm như ở người phụ nữ.



Hình 19.1. Các kì của giảm phân I

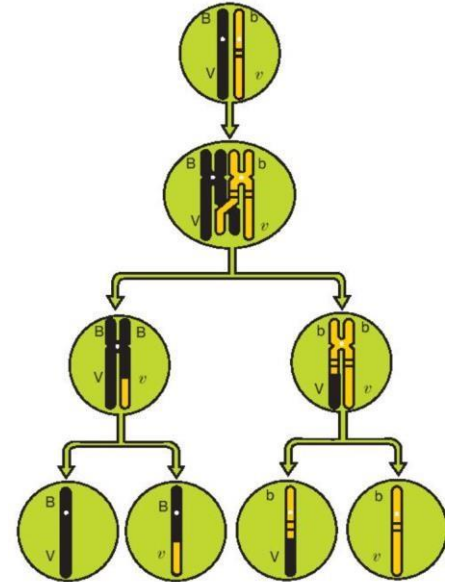
b) Kì giữa I:

- Các NST kép co xoắn cực đại (dễ dàng phân ly) và tập trung thành 2 hàng ở mặt phẳng xích đạo của thoi phân bào.
- Dây tơ phân bào từ mỗi cực tế bào chỉ dính vào một phía của mỗi NST kép trong cặp tương đồng.

c) Kì sau I: Mỗi NST kép tương đồng di chuyển theo thoi phân bào về một cực của tế bào.

d) Kì cuối I: Ở mỗi cực NST dần dần xoắn. Màng nhân và nhân con xuất hiện. Thoi vô sắc biến mất và tế bào chất phân chia.

e) Kết thúc lần giảm phân I: Tạo ra 2 tế bào con có bộ NST đơn bội kép ( $n$  NST kép).



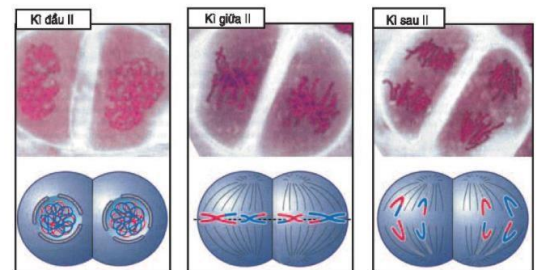
Hình 30.2. Sự trao đổi chéo của cặp nhiễm sắc thể tương đồng

**2. Giảm phân II:**

- Sau khi kết thúc kì giảm phân I, các tế bào bước vào giảm phân II mà không nhân đôi NST.
- Gồm 4 kì phân bào.

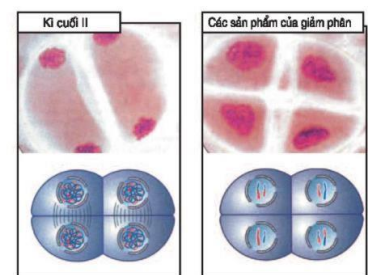
a) Kì đầu II:

- Các NST kép co xoắn cho thấy số lượng NST đơn bội kép.
- Màng nhân và nhân con tiêu biến.
- Thoi vô sắc dần xuất hiện.



b) Kì giữa II:

- Các NST kép co xoắn cực đại.
- Các NST kép tập trung thành 1 hàng ở mặt phẳng xích đạo của thoi phân bào.
- Thoi phân bào được dính vào 2 phía của NST ở tâm động.



Hình 19.2. Các kì của giảm phân II

c) Kì sau II: Các nhiễm sắc tử tách nhau ở tâm động thành 2 NST đơn và phân li về 2 cực của tế bào.

d) Kì cuối II:

- Các NST đơn dần, xoắn dần.
- Màng nhân xuất hiện, thoi phân bào tiêu biến.
- Tế bào chất phân chia tạo thành các tế bào con.

e) Kết thúc lần giảm phân II: Tạo ra 4 tế bào con với bộ NST đơn bội ( $n$  NST).

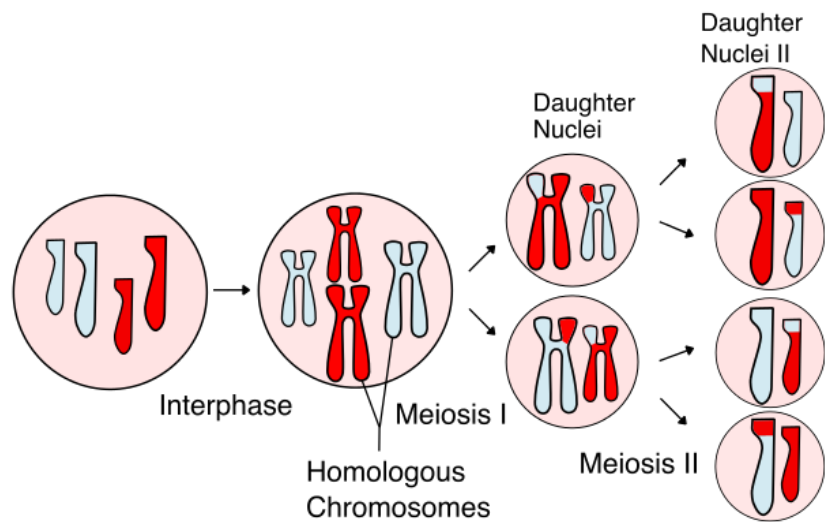
### 3. Kết quả quá trình giảm phân:

- Sau khi trải qua hai quá trình giảm phân I và giảm phân II, từ 1 tế bào mẹ ( $2n$  NST kép) tạo thành 4 tế bào con có số NST đơn bằng một nửa số NST kép của tế bào mẹ ( $n$  NST đơn). Các tế bào con sẽ phát triển, lớn lên và biến đổi hình thành các giao tử.

- Đối với động vật, ở con đực, 1 tế bào mẹ hình thành 4 tế bào con tạo thành 4 tinh trùng chui vào lòng ống sinh tinh của tinh hoàn để đi vào túi chứa tinh, ở con cái, sau 2

lần giảm phân 1 tế bào mẹ chỉ hình thành 1 tế bào lớn tạo thành tế bào trứng, 3 tế bào nhỏ khác không làm nhiệm vụ sinh sản (tế bào thể cực, hay còn gọi là thể định hướng).

- Đối thực vật, tế bào tạo thành sau giảm phân lại tiếp tục phân bào để tạo thành hạt phấn hay túi phôi.



### 4. Ý nghĩa quá trình giảm phân:

- Giảm phân kết hợp với thụ tinh và nguyên phân là cơ chế duy trì bộ NST đặc trưng và ổn định của loài qua các thế hệ về sau.
- Sự phân li độc lập và tổ hợp tự do của các cặp NST trong quá trình giảm phân đã tạo ra nhiều biến dị tổ hợp giúp giới sinh vật đa dạng, phong phú, là nguyên liệu của chọn lọc tự nhiên và tiến hóa, giúp các loài có khả năng thích nghi với điều kiện sống mới và khẳng định sinh sản hữu tính (chủ yếu là do các biến dị tổ hợp) có ưu thế hơn sinh sản vô tính.
- Nguyên phân, giảm phân và thụ tinh góp phần duy trì ổn định bộ NST đặc trưng của loài qua các thế hệ tế bào, cơ thể.

**5. Đột biến ở giảm phân:** Cơ chế giảm phân như trên đã trình bày là diễn biến bình thường trong quá trình phân chia của tế bào sinh dục để tạo thành giao tử. Sự phân chia này có thể bị rối loạn do hoá chất, tia phóng xạ, hoặc virut gây ra đột biến về số lượng nhiễm sắc thể là dạng khá thường gặp ở nhiều loài sinh vật, ở người gây ra hiện tượng dị bội thể hoặc thể lệch bội; hoặc có thể gây ra đột biến về cấu trúc nhiễm sắc thể, dẫn đến thay đổi phân bố gen trên một hoặc nhiều nhiễm sắc thể.

### 6. Một số video về giảm phân:

- [Meiosis crossing over and variability 3D Animation \(Quá trình Giảm phân 3D dễ hiểu\)](https://youtu.be/-Lx0oLPnRQg) [Vietsub] (https://youtu.be/-Lx0oLPnRQg)
- [Meiosis \(Updated\)](https://youtu.be/VzDMG7ke69g) (https://youtu.be/VzDMG7ke69g)

- [MEIOSIS - MADE SUPER EASY - ANIMATION](https://youtu.be/nMEyeKQClqI)  
(<https://youtu.be/nMEyeKQClqI>)
- [Meiosis | Genetics | Biology | FuseSchool](https://youtu.be/5pvwIsDE6eg) (<https://youtu.be/5pvwIsDE6eg>)
- [Introduction to Meiosis | Don't Memorise](https://youtu.be/arzBfhXAu2k) (<https://youtu.be/arzBfhXAu2k>)
- [Quá trình giảm phân / Sinh học 10](https://youtu.be/jr9pLgi6Q2U)  
(<https://youtu.be/jr9pLgi6Q2U>)

#### **IV. So sánh quá trình nguyên phân và giảm phân:**

	Giảm phân	Nguyên phân
Kết quả	Tạo thành 4 tế bào, mỗi tế bào mang một nửa số lượng NST của tế bào mẹ	Tạo thành 2 tế bào mang bộ NST giống tế bào mẹ
Cơ chế	Tạo thành giao tử (tế bào sinh dục trong sinh sản của sinh vật nhân thực)	Sinh sản, sinh trưởng và tái tạo tế bào, sinh sản vô tính
Nơi diễn ra	Tế bào sinh dục chín	Tế bào sinh dưỡng (soma cell) và tế bào sinh dục sơ khai
Các giai đoạn	Một kì trung gian, kì đầu I, kì giữa I, kì sau I, kì cuối I, kì đầu II, kì giữa II, kì cuối II, kì sau II.	Kì trung gian, kì đầu, kì giữa, kì sau, kì cuối.
Giống với tế bào mẹ	Không	Có
Hiện tượng tiếp hợp	Có, thường xảy ra giữa các cặp NST tương đồng	Rất ít
Bắt cặp NST tương đồng	Có	Không
Các NST tách nhau ở tâm động	Không xảy ra ở kì sau I nhưng xảy ra ở kì sau II	Xảy ra ở kì sau
Số lần phân bào	2	1
Xếp hàng	Ở kì giữa I NST tập trung thành 2 hàng trên mặt phẳng xích đạo của thoi phân bào.	Ở kì giữa, NST tập trung thành 1 hàng ở mặt phẳng xích đạo của thoi phân bào.

## B. BÀI TẬP:

### 1. Bài tập nguyên phân:

**Bài 1:** Có 8 tế bào sinh dưỡng của thỏ ( $2n=44$ ) nguyên phân 1 lần. Hãy xác định, trong các tế bào của quá trình nguyên phân này:

a/ số NST và trạng thái của nó ở mỗi kì sau đây: Kì trước, kì sau.

b/ Số chromatic ở kì trung gian, kì giữa, kì cuối.

c/ Số tế bào con khi hoàn tất quá trình nguyên phân.

**Bài 2:** Có một số hợp tử đều nguyên phân 5 lần bằng nhau và trong các tế bào con có chứa 10944 NST. Biết rằng số NST trong mỗi hợp tử ban đầu là 38. a/ Hãy tính số hợp tử ban đầu.

b/ Hãy tính số NST môi trường cung cấp cho quá trình nguyên phân và số tế bào con được tạo ra từ quá trình đó.

**Bài 3:** Có 4 tế bào sinh dưỡng đều nguyên phân 3 lần, đã nhận của môi trường nguyên liệu tương đương 1680 NST. Xác định số NST  $2n$  và số tế bào con được tạo ra của mỗi tế bào mẹ.

**Bài 4:** Có 2 hợp tử loài nguyên phân với số lần không bằng nhau và tạo ra 36 tế bào con. Xác định số lần nguyên phân của mỗi hợp tử. Các tế bào con tạo ra có 288 tâm động. Hãy cho biết tên của loài.

**Bài 5:** Một hợp tử của loài nguyên phân 6 đợt, môi trường cung cấp nguyên liệu tương đương 3150 NST. Hãy xác định: a/ Bộ NST  $2n$  của loài. b/ Có 10 tế bào sinh dưỡng của loài trên nguyên phân 3 lần bằng nhau. Hãy tính số tế bào con được tạo ra và số NST trong các tế bào con.

### 2. Bài tập giảm phân:

**Bài 1:** Có một số tinh bào bậc I cùng loài qua giảm phân đã tạo ra 144 tinh trùng. Số NST có trong các tinh trùng bằng 3312. Hãy xác định: a/ Số tinh bào bậc I. b/ Tên của loài.

**Bài 2:** Có 15 noãn bào bậc I của một loài giảm phân và sau quá trình này, người ta tính được tổng số 855 NST đã bị tiêu biến cùng các thể cực. Hãy xác định: a/ Bộ NST  $2n$  của loài. b/ Số NST có trong các noãn bào bậc I nói trên.

c/ Số NST có trong các trứng được tạo ra.

**Bài 3:** Ruồi giấm có  $2n=8$ . Có một số tinh bào bậc I của ruồi giấm giảm phân. Các tinh trùng tạo ra chứa 320 NST. Tất cả các tinh trùng này đều tham gia thụ tinh với hiệu suất = 12,5%. Hãy xác định: a/ Số tinh bào bậc I nói trên. b/ Số hợp tử được tạo thành.

**Bài 4:** Giả sử ở một loài để tạo ra 14 hợp tử, phải huy động số tinh trùng và số trứng được tạo ra từ 70 noãn bào bậc I và 56 tinh bào bậc I tham gia vào.

a/ Hãy xác định hiệu suất thụ tinh của trứng và tinh trùng. b/ Số NST trong các trứng và tinh trùng không thụ tinh là 6384. Hãy xác định số NST  $2n$  của loài.

**Bài 5:** Có một noãn bào bậc I giảm phân và sau quá trình này người ta thấy có 54 thể cực bị tiêu biến.

Số trứng được tạo ra tham gia thụ tinh với hiệu suất là 50% và các hợp tử hình thành có chứa 414 NST. Hãy xác định a/ Số noãn bào bậc I.

b/ Số hợp

tử. c/ Bộ

NST  $2n$

**Các nguồn tham khảo:**

[https://vi.wikipedia.org/wiki/Chu\\_k%E1%BB%B3\\_t%E1%BA%BF\\_b%C3%A0o#Pha\\_G0](https://vi.wikipedia.org/wiki/Chu_k%E1%BB%B3_t%E1%BA%BF_b%C3%A0o#Pha_G0)

[https://tailieu.vn/docview/tailieu/2011/20111018/xuongrong\\_battien/pages\\_from\\_di\\_truyen\\_te\\_bao\\_4](https://tailieu.vn/docview/tailieu/2011/20111018/xuongrong_battien/pages_from_di_truyen_te_bao_4)

[2496.pdf?rand=676516](https://tailieu.vn/docview/tailieu/2011/20111018/xuongrong_battien/pages_from_di_truyen_te_bao_4_2496.pdf?rand=676516)

[https://vi.wikipedia.org/wiki/Ph%C3%A2n\\_chia\\_t%E1%BA%BF\\_b%C3%A0o\\_ch%E1%BA%A5t](https://vi.wikipedia.org/wiki/Ph%C3%A2n_chia_t%E1%BA%BF_b%C3%A0o_ch%E1%BA%A5t)

[https://vi.wikipedia.org/wiki/Gi%E1%BA%A3m\\_ph%C3%A2n](https://vi.wikipedia.org/wiki/Gi%E1%BA%A3m_ph%C3%A2n)

[https://vi.wikipedia.org/wiki/Nguy%C3%AAn\\_ph%C3%A2n](https://vi.wikipedia.org/wiki/Nguy%C3%AAn_ph%C3%A2n)

<https://www.greelane.com/vi/khoa-h%E1%bb%8dc-c%C3%B4ng->

[ngh%E1%bb%87to%C3%A1n/khoa-h%E1%bb%8dc/plasmodesmata-the-bridge-to-somewhere-419216/](https://www.greelane.com/vi/khoa-h%E1%bb%8dc-c%C3%B4ng-ngh%E1%bb%87to%C3%A1n/khoa-h%E1%bb%8dc/plasmodesmata-the-bridge-to-somewhere-419216/)

[https://vi.wikipedia.org/wiki/Bi%E1%BB%87t\\_h%C3%B3a\\_t%E1%BA%BF\\_b%C3%A0o](https://vi.wikipedia.org/wiki/Bi%E1%BB%87t_h%C3%B3a_t%E1%BA%BF_b%C3%A0o)