

Sinh sản ở động vật



▲ Hình 46.1 Làm thế nào mà mỗi trong hai con giun này vừa là con đực vừa là con cái?

CÁC KHÁI NIỆM THEN CHỐT

- 46.1 Trong giới Động vật có cả sinh sản vô tính và hữu tính
- 46.2 Thụ tinh phụ thuộc vào cơ chế đưa tinh trùng và trứng của cùng một loài lại với nhau
- 46.3 Các cơ quan sinh sản sản xuất và vận chuyển các giao tử
- 46.4 Trình tự diễn biến và đặc điểm giảm phân khác nhau giữa con đực và con cái ở động vật có vú
- 46.5 Sự tương tác giữa các hormone sinh dục và hormone kích thích nội tiết điều chỉnh sự sinh sản ở động vật có vú
- 46.6 Ở động vật có vú có nhau thai, phôi phát triển đầy đủ trong tử cung con mẹ

TỔNG QUAN

Ghép đôi trong sinh sản hữu tính

Hai con giun đất (giống *Lumbricus*) trong Hình 46.1 đang giao phối. Nếu không bị quấy rối, chúng sẽ ở trạng thái ghép đôi như vậy trong vài giờ. Tinh trùng sẽ được vận chuyển và trứng thụ tinh sẽ được tạo nên. Vài tuần sau đó, sinh sản hữu tính sẽ hoàn thành. Các con giun mới sẽ nở ra, thế nhưng trong hai thân sinh thì thân sinh nào là mẹ? Câu trả lời khá đơn giản nhưng lại bất ngờ: Cả hai đều là mẹ.

Như mọi người, chúng ta có xu hướng suy nghĩ về sinh sản với nghĩa sự giao phối giữa con đực và con cái và sự kết hợp tinh trùng và trứng. Sự sinh sản ở động vật, tuy nhiên, có nhiều phương thức. Ở một số loài, các cá thể thay đổi giới tính trong cuộc đời, ở các loài khác, như giun đất, cá thể cùng một lúc là cả con cái lẫn con đực. Có những động vật có thể thụ tinh cho trứng của chính nó, cũng như có loài sinh sản không hề có giới tính. Đối với một số loài nhất định, như ong mật, sinh sản chỉ hạn chế ở một số ít cá thể trong một quần thể lớn.

Nhiều khía cạnh về hình dạng và chức năng động vật, mà ta đã xem bên trên, với nghĩa rộng, có thể được xem như sự thích nghi góp phần đem lại sự thành đạt sinh sản. Các cá thể tồn tại chỉ một thời gian. Quần thể tồn tại dài hơn là vòng đời của các thành viên chỉ nhờ sinh sản, tạo những cá thể mới từ những cá thể có sẵn. Trong chương này, chúng ta sẽ so sánh các cơ chế sinh sản khác nhau đã tiến hoá trong giới động vật. Sau đó chúng ta sẽ xem chi tiết sự sinh sản ở động vật có vú, đặc biệt là ở người. Để các chi tiết tế bào và phân tử của phát triển vào chương tiếp sau, ở đây chúng ta chú ý nhiều tới sinh lý học của sinh sản, chủ yếu là nói về các thân sinh – bố và mẹ.

KHÁI NIỆM

46.1

Trong giới Động vật có cả sinh sản vô tính và hữu tính

Có hai phương thức chính của sinh sản ở động vật. Trong **sinh sản hữu tính**, sự kết hợp các giao tử đơn bội hình thành tế bào lưỡng bội, **hợp tử**. Con vật phát triển từ hợp tử đến lượt mình lại tạo giao tử qua giảm phân (xem Hình 13.8). Giao tử cái, **trứng**, là tế bào lớn, không chuyển động. Giao tử đực, **tinh trùng**, thường là tế bào vận động và bé hơn nhiều. **Sinh sản vô tính** là sự sinh ra cơ thể mới mà không kèm theo sự kết hợp tinh trùng và trứng. Ở đa số các động vật sinh sản vô tính, sinh sản dựa hoàn toàn vào nguyên phân.

Các cơ chế sinh sản vô tính

Nhiều dạng sinh sản vô tính thấy ở động vật không xương sống. Nhiều động vật không xương sống có thể sinh sản vô tính qua **phân đôi**, phân tách cơ thể thân sinh ra làm hai cá thể có kích thước gần bằng nhau (Hình 46.2). Cũng phổ biến trong động vật không xương sống là sự **mọc chồi**, các cá thể mới xuất phát từ các chồi mọc ra



▲ **Hình 46.2** Sinh sản vô tính ở hải quỳ (*Anthopleura elegantissima*). Cá thể ở giữa hình đang phân đôi, một hình thức sinh sản vô tính. Hai cá thể nhỏ hơn hình thành khi cá thể thân sinh chia đôi. Mỗi cá thể con là bản sao di truyền của cá thể thân sinh.

từ cơ thể có trước. Ví dụ, ở một số loài san hô và thủy tức, các cơ thể mới mọc ra từ cơ thể thân sinh (xem Hình 13.2). San hô đá, có thể mọc thành đám có chiều ngang tới một mét, là một tập đoàn của hàng vài nghìn cá thể nối nhau. Trong dạng sinh sản vô tính khác, một số loài không xương sống, kể cả một số bọt biển, giải phóng ra các nhóm tế bào đặc biệt có thể phát triển thành các cá thể mới.

Một quá trình hai bước của sinh sản vô tính bao gồm *phân mảnh*, cơ thể vỡ ra thành một số mảnh, tiếp theo là quá trình *tái sinh*, mọc bù các phần đã mất. Nếu có nhiều hơn là một mảnh phát triển thành con vật hoàn chỉnh, tức là đã sinh sản. Ở sao biển, thuộc giống *Linckia*, cánh tay đứt khỏi cơ thể có thể tái sinh một con sao biển hoàn chỉnh. (Nhiều loài sao biển khác có thể mọc cánh tay mới thay thế cho cánh bị mất, nhưng không tạo được cơ thể mới qua tái sinh.) Nhiều loài bọt biển, thủy tức, giun nhiều tơ, hải tiêu sinh sản qua phân mảnh và tái sinh.

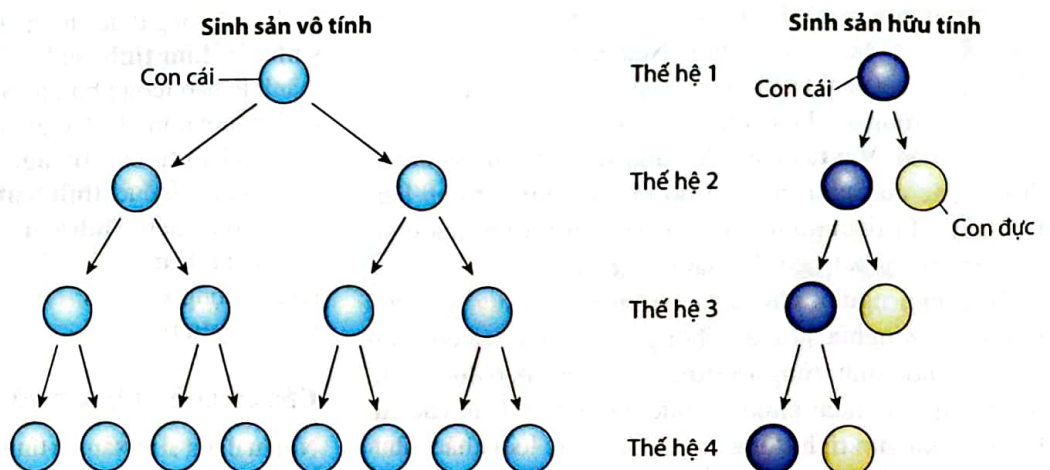
Trình sinh là một dạng sinh sản vô tính, khi trứng phát triển mà không cần thụ tinh. Hậu thế của trình sinh có thể là đơn hoặc lưỡng bội. Nếu đơn bội, hậu thế phát triển thành các con trưởng thành tạo tinh và trứng không qua giảm phân. Sinh sản qua trình sinh thấy ở một số loài ong, tò vò và kiến. Trong trường hợp ong mật, ong đực là con trưởng

thành đơn bội từ trình sinh. Ngược lại, ong cái, kể cả ong thợ bất thụ và ong chúa sinh sản là các con trưởng thành lưỡng bội phát triển từ trứng thụ tinh. Trong số động vật có xương sống, chỉ một trong một nghìn loài là có trình sinh. Ví dụ mới phát hiện là rồng Komodo và cá mập đầu búa. Trong cả hai trường hợp, các nhân viên vườn thú kinh ngạc khi thấy hậu thế sinh ra từ trình sinh vì con đực và con cái các loài này đã sống cách ly nhau.

Sự sinh sản hữu tính: Một bí ẩn của tiến hoá

Tuyệt đại đa số các loài nhân thực sinh sản hữu tính. Giới tính phải làm tăng thành tựu sinh sản hay sự sống sót, vì nếu khác thế nó đã phải nhanh chóng biến mất. Để xem tại sao, ta xem một quần thể động vật mà trong đó, một nửa số con cái sinh sản hữu tính và một nửa sinh sản vô tính (**Hình 46.3**). Chúng ta giả định rằng số con con của một con cái là cố định, trong trường hợp này là hai. Hai con con của con mẹ vô tính tất cả là con cái và mỗi con cái lại sinh ra các con cái mãi mãi. Ngược lại, một nửa số con con hữu tính là con đực. Số lượng con con luôn không đổi qua mỗi thế hệ, vì cả con đực lẫn con cái đều cần cho sinh sản. Như vậy, điều kiện vô tính sẽ tăng lên qua mỗi thế hệ. Như vậy dù phải “trả giá hai lần”, sinh sản hữu tính vẫn tồn tại ngay trong các loài động vật có thể sinh sản vô tính.

Giới tính có ưu việt gì? Câu trả lời vẫn còn bị thoái thác. Đa số giả thuyết chú ý tới những tổ hợp đặc biệt của các gene bố mẹ xuất hiện trong tái tổ hợp giảm phân và thụ tinh. Qua sản sinh ra các hậu thế với các kiểu hình khác nhau, sinh sản hữu tính có thể làm tăng thành tựu sinh sản của bố mẹ khi các nhân tố môi trường, như các tác nhân gây bệnh, biến đổi nhanh. Ngược lại, sinh sản vô tính được cho là có ưu thế nhất trong môi trường ổn định và thuận lợi vì nó cố định kiểu gene một cách chính xác và trung thực.



▲ **Hình 46.3** “Sự bất lợi” của sinh sản hữu tính. Hai sơ đồ tương phản sự sinh sản ra con cái (hình tròn xanh) qua 4 thế hệ sinh sản vô tính so với sinh sản hữu tính, trong sinh sản hữu tính mỗi con mẹ cho ra hai con con. Quần thể sinh sản vô tính tăng vượt trội so với sinh sản hữu tính.

Có nhiều lý do tại sao các tổ hợp gene độc đáo hình thành trong sinh sản hữu tính lại có các ưu thế. Một lý do là các tổ hợp gene có lợi xuất hiện qua tái tổ hợp có thể làm tăng khả năng thích nghi. Mặc dù ý tưởng này là dễ chấp nhận, ưu thế về lý thuyết là đáng kể chỉ khi tần số các đột biến có lợi là cao và kích cỡ quần thể là nhỏ. Một ý tưởng khác là sự tổ hợp gene trong sinh sản hữu tính có thể cho phép quần thể tự loại bỏ các gene có hại dễ dàng hơn. Thí nghiệm để kiểm tra các giả thuyết này đang được tiến hành ở nhiều phòng thí nghiệm.

Chu kỳ sinh sản và các phương thức sinh sản

Đa số động vật biểu hiện tính chu kỳ trong hoạt động sinh sản, thường liên quan đến thay đổi mùa. Bằng cách này, các động vật giữ gìn nguồn tài nguyên, chỉ sinh sản khi có đủ nguồn hay dự trữ năng lượng và chỉ khi các điều kiện môi trường thuận lợi cho sự sống còn của con con. Ví dụ, các con cừu cái có chu kỳ sinh sản kéo dài 15 – 17 ngày. Sự rụng trứng, sự giải phóng trứng thành thực, xảy ra vào thời điểm giữa mỗi chu kỳ. Chu kỳ cừu cái thường diễn ra vào mùa thu và đầu đông, và độ dài của chu kỳ có mang thai là năm tháng. Như vậy, đa số cừu non sinh ra vào đầu xuân, thời điểm mà khả năng sống sót là cao nhất. Thậm chí trong nơi sống tương đối ít biến đổi như vùng nhiệt đới và đại dương, động vật thường sinh sản chỉ vào những thời kỳ nhất định trong năm. Chu kỳ sinh sản được điều chỉnh bằng hormone, các hormone lại được điều chỉnh qua các điều kiện ngoại cảnh. Các điều kiện đó thường là biến đổi độ dài ngày, nhiệt độ theo mùa, mưa và chu kỳ trăng.

Động vật có thể sinh sản chỉ vô tính hay chỉ hữu tính, hoặc chúng có thể luân phiên giữa hai phương thức sinh sản. Ở rệp aphid, luân trùng và rận nước (giống *Daphnia*), con cái có thể sản xuất hai loại trứng. Một loại trứng cần thụ tinh để phát triển, còn loại khác không cần thụ tinh và phát triển trình sinh. Trong trường hợp *Daphnia*, sự chuyển đổi giữa hai phương thức sinh sản thường có liên quan tới mùa vụ. Sinh sản vô tính xảy ra khi các điều kiện là thuận lợi, trong khi sinh sản hữu tính xảy ra trong thời gian môi trường khắc nghiệt.

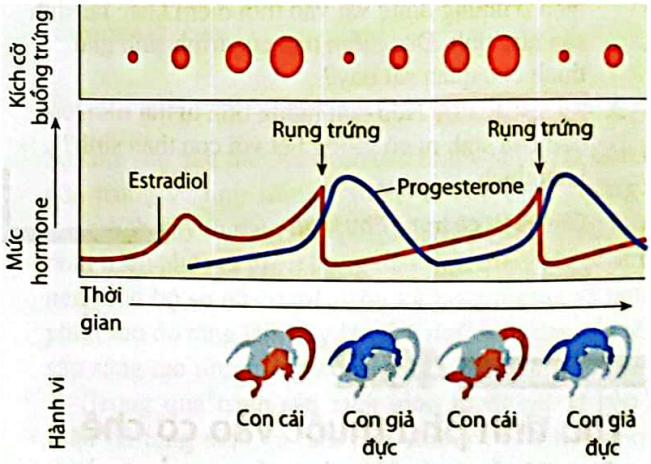
Một số giống cá, lưỡng thê và bò sát chỉ sinh sản bằng một dạng trình sinh phức tạp, bao gồm nhân đôi số nhiễm sắc thể sau giảm phân và sản sinh ra hậu thế lưỡng bội. Ví dụ, khoảng 15 loài thằn lằn đuôi roi thuộc giống *Aspidoscelis* chỉ sinh sản bằng trình sinh. Không có con đực ở loài này, tuy chúng thực hiện các hành vi ve vãn và giao phối điển hình cho loài sinh sản hữu tính trong giống này. Trong mùa sinh sản, một con cái của mỗi cặp giao phối bắt chước con đực (Hình 46.4a). Mỗi thành viên thay đổi vai trò của mình 2, 3 lần trong một mùa (Hình 46.4b). Cá thể đóng vai con cái trước khi rụng trứng, khi có mức cao hormone sinh dục cái estradiol, sau đổi sang hành vi con đực sau rụng trứng, khi nồng độ progesterone là cao nhất. Rụng trứng xảy ra có lẽ khi cá thể được nháy (ghép cặp) trong một thời điểm kịch phát

của chu kỳ hormone. Các con thằn lằn bị cách ly đẻ ít trứng hơn so với các con được trải qua các hành vi giao phối. Có lẽ các thằn lằn này tiến hoá từ các loài có hai giới và đòi hỏi phải có kích thích sinh dục để có thành tựu sinh sản tối đa.

Sinh sản hữu tính cần sự gặp gỡ giữa các thành viên của hai giới đối lập cũng là vấn đề đối với các động vật sống cố định (không di chuyển), như con sum; sinh vật bới rúc, như con hến; và một số ký sinh, như sán dây. Giải quyết tiến hoá cho vấn đề này là lưỡng tính (hermaphroditism), khi mỗi cá thể có cả hệ sinh dục cái lẫn hệ sinh dục đực (thuật ngữ hermaphroditism xuất xứ từ tên Hermes và Aphrodite, thần ông và thần bà Hy Lạp).



(a) Cả hai con thằn lằn trong ảnh đều là con cái *A. uniparens*. Con bên trên đóng vai con đực. Qua mỗi hai hay ba tuần trong mùa sinh sản, các cá thể lại đổi vai diễn cho nhau.



(b) Tập tính sinh dục của *A. uniparens* tương ứng với chu kỳ rụng trứng thông qua các hormone sinh dục. Khi mức estradiol cao, buồng trứng lớn lên và con thằn lằn hành động như con cái. Sau rụng trứng, mức estradiol thấp hẳn xuống, mức progesterone cao lên; các hormone này tương ứng với hành vi như con đực.

▲ Hình 46.4 Tập tính sinh dục ở thằn lằn trình sinh. Thằn lằn đuôi roi vùng đồng cỏ sa mạc (*Aspidoscelis uniparens*) là loài toàn cái. Các bò sát này sinh sản bằng trình sinh, sự phát triển từ trứng không thụ tinh. Mặc dù thế, sự rụng trứng được kích thích qua các hành vi giao phối.

Vì mỗi con lưỡng tính sinh sản vừa như con đực vừa như con cái, hai con có thể giao phối với nhau. Mỗi con đều giao và nhận tinh trùng trong giao phối, như hai con giun đất hành động trong Hình 46.1. Ở một số loài, lưỡng tính còn cho phép tự thụ tinh.

Một hình thức sinh sản khác kèm theo sự đảo giới, khi cá thể thay đổi giới trong cuộc đời. Một loài cá san hô đầu xanh (*Thalassoma bifasciatum*) một ví dụ biết rõ. Loài cá này sống trong lỗ với một con đực và vài con cái. Khi con đực chết đi, con cái lớn nhất (và thường già nhất) trong lỗ trở thành con đực mới. Trong vòng một tuần, con đực chuyển giới sản xuất tinh trùng thay cho trứng. Vì con đực bảo vệ lỗ chống bọn xâm lược, kích thước lớn là quan trọng đối với con đực hơn là con cái để đảm bảo sự sinh sản có kết quả.

Một số loài hầu cho ví dụ về sự đảo giới từ đực sang cái. Đầu tiên sinh sản như con đực, sau đổi giới, các con hầu này trở thành con cái khi chúng có kích cỡ lớn nhất. Vì số lượng giao tử nhiều hơn ở con có kích thước lớn hơn, sự tăng kích thước cho con cái nhiều hơn cho con đực, sự đảo giới theo hướng này làm tối đa hoá sự sản sinh giao tử. Kết quả là thành tích sinh sản tăng lên: Vì hầu là loài sống cố định và giải phóng giao tử ra môi trường nước xung quanh nên càng nhiều giao tử sẽ càng nhiều hậu thế.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 46.1

1. So sánh và đối chiếu sản lượng của sinh sản vô tính và hữu tính.
2. Trinh sinh là một dạng sinh sản vô tính khá phổ biến ở những động vật vào thời điểm khác lại sinh sản hữu tính. Đặc điểm nào của trinh sinh giải thích cho quan sát này?
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Nếu con lưỡng tính tự thụ tinh, các con con sinh ra có giống hệt với con thân sinh? Giải thích

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 46.2

Thụ tinh phụ thuộc vào cơ chế đưa tinh trùng và trứng của cùng một loài lại với nhau

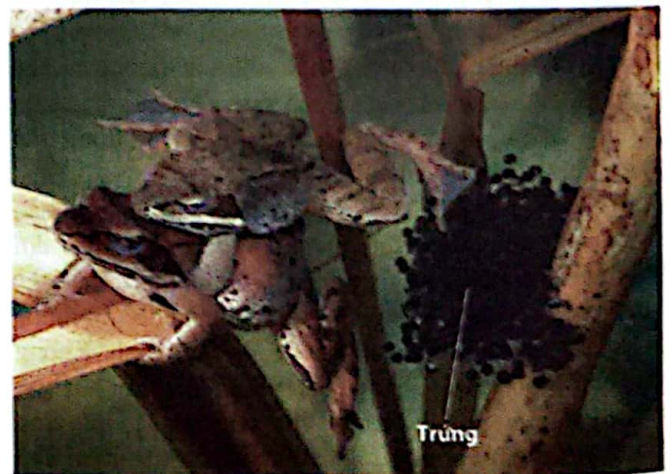
Thụ tinh – sự kết hợp tinh trùng và trứng – có thể là bên trong hoặc bên ngoài. Ở các loài có **thụ tinh ngoài**, con cái giải phóng trứng vào môi trường, và con đực sẽ thụ tinh cho chúng. Các loài khác có **thụ tinh trong**: Tinh trùng được đặt vào trong hay ở cạnh đường sinh dục của con cái, và thụ tinh xảy ra bên trong đường sinh dục. (Chúng tôi sẽ thảo luận chi tiết về cơ chế tế bào và phân tử của thụ tinh trong Chương 47.)

Môi trường ướt thường luôn luôn đòi hỏi thụ tinh ngoài, để bảo vệ các giao tử không bị khô và để cho tinh trùng bơi tới trứng. Nhiều động vật không xương sống ở nước chỉ đơn giản là phóng thích tinh và trứng ra xung quanh, và thụ tinh xảy ra khi không có tiếp xúc vật lý với các thân sinh. Tuy nhiên, sự trùng thời gian là quan trọng để đảm bảo tinh trùng và trứng có thể gặp nhau.

Trong một số loài có thụ tinh ngoài, các cá thể quần tụ lại trong cùng một địa điểm và giải phóng giao tử vào nước vào cùng một thời điểm, một quá trình gọi là *sự vật đẻ* (*spawning*). Trong một số trường hợp, tín hiệu hoá học do cá thể một giới sản sinh khi giải phóng giao tử kích thích giới kia cũng giải phóng giao tử. Trong trường hợp khác, những tín hiệu môi trường như nhiệt độ hay độ dài ngày, làm cho toàn quần thể giải phóng giao tử vào cùng một thời điểm. Ví dụ, giun palolo, quê quán ở tận rạn san hô vùng Nam Thái Bình Dương, xác định lịch vật đẻ theo cả mùa lẫn chu kỳ trăng. Vào tháng mười hay tháng mười một, khi trăng hạ tuần, giun palolo gầy làm đôi giải phóng nửa đuôi với tinh trùng hoặc trứng. Các nửa này nổi lên bề mặt đại dương và vỡ ra với một số lượng lớn tới mức mà cả một vùng biển đục như sữa do các giao tử. Tinh trùng nhanh chóng thụ tinh cho trứng trôi nổi, trong vài giờ, con cuống sinh một năm một lần kết thúc.

Khi thụ tinh ngoài không được đồng thời hoá (đồng bộ hoá) trong quần thể, các cá thể có thể biểu hiện các tập tính giao phối đặc biệt, đưa tới sự thụ tinh trứng của một con cái bằng một con đực (**Hình 46.5**). Tập tính “ve vãn” có hai lợi ích quan trọng: Nó cho phép chọn lọc bạn tình (xem Chương 23) và nó kích thích giải phóng cả tinh trùng và trứng cùng lúc làm tăng tỷ lệ thụ tinh thành công.

Thụ tinh trong là sự thích ứng cho phép tinh trùng đạt tới trứng một cách có hiệu quả, thậm chí khi môi trường



▲ **Hình 46.5** Thụ tinh ngoài. Nhiều lưỡng cư sinh sản qua thụ tinh ngoài. Trong đa số các loài, các thích ứng tập tính đảm bảo rằng con đực có mặt khi con cái giải phóng trứng. Ở đây, con ếch cái (bên dưới) giải phóng trứng trong phản ứng với sự cử động bên trên của con đực. Con đực giải phóng tinh trùng (không trông thấy) vào cùng thời điểm, và thụ tinh ngoài xảy ra trong nước.

là khô. Nó đòi hỏi có tập tính phối hợp dẫn tới giao phối, cũng như hệ thống sinh dục phù hợp. Cơ quan giao cấu đực phóng thích tinh trùng, và đường sinh dục cái thường tiếp nhận và dự trữ và đưa tinh tới trứng thành thực.

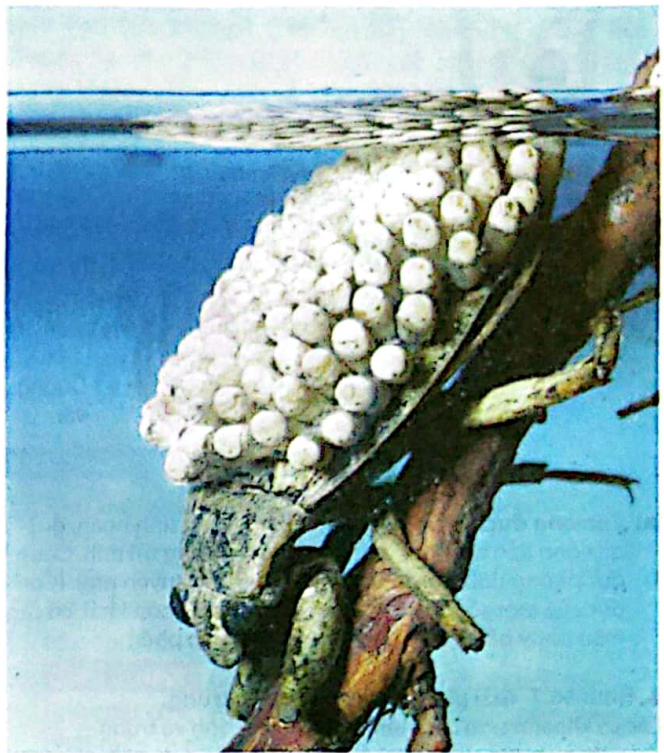
Không quan trọng là thụ tinh xảy ra như thế nào, các động vật giao phối có thể sử dụng *pheromone*, các hoá chất do một cá thể tiết ra có thể gây ảnh hưởng tới sinh lý và tập tính của các cá thể khác trong cùng một loài (xem Chương 45). *Pheromone* là các phân tử nhỏ, dễ bay hơi hoặc hoà tan trong nước phân tán trong môi trường và giống như các hormone, có tác động với một lượng cực nhỏ. Nhiều *pheromone* hoạt động như chất dẫn dụ giao phối, giúp cho một số côn trùng cái được phát hiện bởi con đực xa tới hàng dặm. (Chúng ta sẽ thảo luận tập tính giao phối và *pheromone* kỹ hơn trong Chương 51.)

Dảm bảo sự sống sót của hậu thế

Tất cả các loài thường sinh sản ra số hậu thế nhiều hơn so với số sống sót để sinh sản. Các loài với thụ tinh ngoài có xu hướng sản xuất một số lượng rất lớn giao tử, nhưng số hợp tử sống sót thường rất nhỏ. Thụ tinh trong thường sản xuất số hợp tử ít hơn, và thường kèm theo nhiều cơ chế giúp bảo vệ phôi tốt hơn và sự chăm sóc bố mẹ đối với con non. Ví dụ, các trứng thụ tinh trong của nhiều loài động vật trên cạn có các thích ứng bảo vệ chống mất nước và thương tổn vật lý trong quá trình phát triển bên ngoài. Trong trường hợp chim và các bò sát khác, cũng như bọ đon huyết (thú đẻ trứng), hợp tử gồm trứng và các lớp vỏ calcium, vỏ chứa protein cùng nhiều các màng trong khác (xem Chương 34). Ngược lại, trứng thụ tinh của cá và lưỡng thể chỉ có lớp bao nhầy và không có màng trong đó.

Thay vì tiết các vỏ trứng bảo vệ, một số động vật lưu giữ phôi tới một giai đoạn phát triển nhất định trong đường sinh dục con cái. Các phôi của thú có túi, như kangaroo và opossum chỉ ở trong tử cung một thời gian ngắn; sau đó phôi bò ra ngoài và hoàn thiện phát triển thai khi bám vào tuyến sữa trong túi con mẹ. Tuy nhiên, phôi của bọ đon thú có nhau (nhau thai), như ở người, lưu trong tử cung qua suốt giai đoạn phát triển thai. Ở đó chúng được nuôi dưỡng bằng máu mẹ qua một cơ quan chuyên hoá tạm thời, nhau thai. Phôi của một số loài cá xương và cá mập cũng hoàn thành phát triển bên trong, tuy nhiên chúng không có liên hệ gì có thể gọi là trao đổi dinh dưỡng.

Khi con chim ung non nở ra khỏi vỏ trứng hay khi đứa bé sinh ra, con mới sinh còn chưa thể tồn tại độc lập. Thay vào đó, con chim bố mẹ mớm cho chúng hoặc cho chúng bú sữa. Sự chăm sóc con non trên thực tế phổ biến hơn nhiều so với ta nghĩ. Ví dụ, có nhiều động vật không xương sống cũng có chăm sóc con non (**Hình 46.6**). Trong số động vật có xương sống, loài cóc nuôi con bằng dạ dày (giống *Rheobatrachus*) ở Australia cho một ví dụ điển hình trước khi bị tuyệt diệt vào năm 1980. Trong quá trình sinh sản, con cóc cái nuôi các con nòng



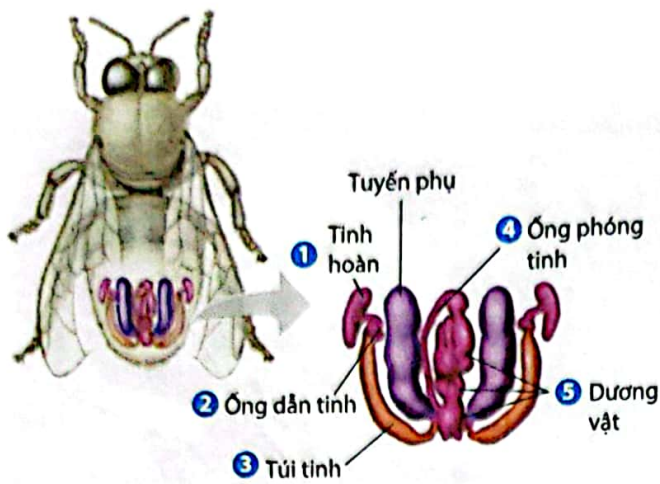
▲ **Hình 46.6 Chăm sóc con non ở động vật không xương sống.** So với nhiều loài côn trùng khác, rệp nước khổng lồ thuộc giống *Belostoma* chỉ sinh sản ra một số ít con con, nhưng lại có sự bảo vệ con non một cách rất chu đáo. Tiếp sau thụ tinh trong, con cái dính các trứng thụ tinh lên lưng con đực (xem ảnh). Con đực mang chúng một số ngày, thường xuyên quạt nước qua chúng để giữ cho trứng luôn ướt, thoáng khí và tránh hết các vật ký sinh.

nọc con trong dạ dày cho tới khi biến thái và ợ ra miệng các con cóc con.

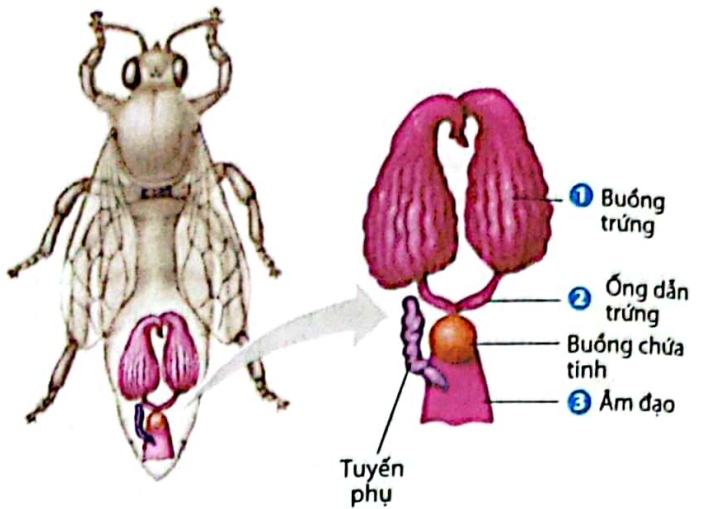
Tạo và giải phóng giao tử

Sự sinh sản hữu tính dựa vào các nhóm tế bào là tiền thân của trứng và tinh trùng. Nhóm tế bào định hướng cho mục đích này thường được thiết lập rất sớm trong thời kỳ phát triển phôi và giữ ở trạng thái tĩnh trong lúc phát triển nên toàn bộ sơ đồ cơ thể. Chu kỳ tăng trưởng và nguyên phân sau đó tăng lên, hay *khuếch đại*, số lượng các tế bào sẵn sàng tạo tinh trùng và trứng.

Trong quá trình sản xuất giao tử từ các tế bào tiền thân đã tăng sinh và làm cho chúng thích hợp cho thụ tinh, các con vật sử dụng nhiều dạng các hệ thống sinh dục. Hệ thống đơn giản nhất thậm chí không có **tuyến sinh dục** - cơ quan tạo giao tử ở đa số động vật - rõ rệt. Giun palolo và các giun nhiều tơ khác (ngành Annelida) có phân giới nhưng không có tuyến sinh dục rõ rệt; thay vào đó, trứng và tinh trùng phát triển từ những tế bào ít biệt hoá lót xoang cơ thể (coelom). Khi các giao tử thành thực, chúng tách khỏi thành cơ thể và chứa đầy xoang cơ thể. Tùy theo loài, các giao tử thành thực có thể thoát qua các lỗ bài tiết, hoặc khối trứng phình to, vỡ và tràn ra môi trường.



(a) Con ong đực. Tinh trùng hình thành trong tinh hoàn, đi qua ống dẫn tinh (vas deferens), và trữ trong túi tinh. Con đực phóng tinh trùng cùng với dịch từ các tuyến phụ. (Con đực của một số loài côn trùng và các chân khớp khác có các mấu (thủy bám) giúp bám con cái khi giao phối)

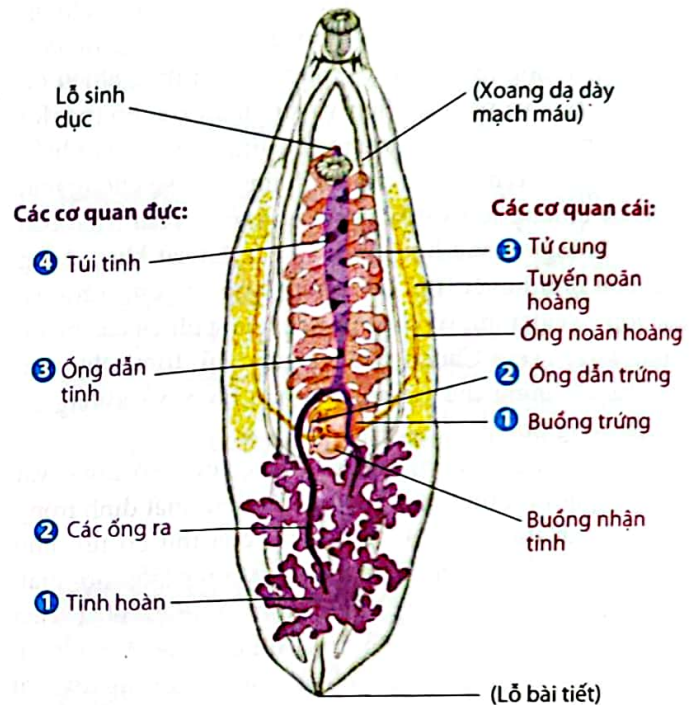


(b) Con ong cái (ong chúa). Trứng phát triển trong buồng trứng, sau đi qua ống dẫn trứng tới âm đạo. Một đôi tuyến phụ (trong hình vẽ một) phủ chất tiết bảo vệ lên trứng ở âm đạo. Sau khi giao phối, tinh trùng dự trữ trong buồng chứa tinh, một cái túi nối với âm đạo bằng một ống dẫn ngắn.

▲ **Hình 46.7 Giải phẫu hệ sinh dục côn trùng.**
Các số khoanh tròn chỉ trình tự di chuyển tinh và trứng.

Hệ thống sinh dục hoàn thiện hơn bao gồm các ống và tuyến phụ, giúp cư mang, nuôi dưỡng và bảo vệ các giao tử và đôi khi cả các phôi đang phát triển. Ví dụ, đa số côn trùng, có các giới tách riêng với hệ thống sinh dục phức tạp (**Hình 46.7**). Ở con đực, tinh trùng phát triển trong một đôi tinh hoàn và đi dọc theo ống dẫn xoắn đến túi tinh để lưu trữ. Trong giao phối, tinh trùng được phóng vào đường sinh dục con cái. Trong hệ sinh dục cái, trứng phát triển trong một đôi buồng trứng, đi qua đường ống đến âm đạo và thụ tinh ở đây. Ở nhiều loài côn trùng, hệ thống sinh dục cái bao gồm cả **túi chứa tinh** (spermatheca), một cái túi dự trữ tinh một thời gian dài, hằng năm hoặc hơn tùy loài. Do con cái giải thoát giao tử đực từ túi chứa chỉ khi phản ứng với kích thích, thụ tinh xảy ra khi các điều kiện là thích hợp cho sự phát triển phôi thai. Hệ thống sinh dục thậm chí còn phức tạp hơn có thể thấy ở một số động vật có sơ đồ cơ thể đơn giản, như ở giun dẹp ký sinh (**Hình 46.8**).

Sơ đồ cơ bản của hệ thống sinh dục động vật có xương sống là khá giống nhau, nhưng cũng có những biến đổi quan trọng. Ở nhiều động vật có xương sống trừ động vật có vú, các hệ thống tiêu hoá, bài tiết và sinh dục có chung một lỗ mở ra ngoài – **lỗ huyết**, một cấu trúc có lẽ có trong tổ tiên của tất cả động vật có xương sống. Ngược lại, động vật có vú thường không có lỗ huyết và có các lỗ mở riêng cho hệ tiêu hoá. Thêm vào đó, đa số con cái động vật có vú có lỗ mở riêng cho từng hệ bài tiết và sinh dục. Trong đa số động vật có xương sống, tử cung hoặc một phần hoặc tách hẳn làm hai ngăn (hai sừng). Tuy nhiên, ở người và các động vật có vú khác mỗi lần chỉ sản sinh một hoặc vài con non, cũng như ở chim và nhiều loài rắn, tử cung là cấu trúc đơn. Hệ thống sinh dục đực khác



▲ **Hình 46.8 Giải phẫu hệ sinh dục con lưỡng tính.** Đa số giun dẹp (Ngành Platyhelminthes) là lưỡng tính. Ở bọn sán lá gan ký sinh này, cả hệ sinh dục cái và hệ sinh dục đực đều mở ra ngoài qua lỗ sinh dục. Tinh trùng, tạo ra trong tinh hoàn, như theo trình tự số trong hình, chu du tới túi tinh và lưu trữ trong đó. Khi giao phối, tinh trùng được phóng vào đường sinh dục con cái, (thường của cá thể khác) và di chuyển qua tử cung tới buồng nhận tinh. Trứng từ buồng trứng đi qua ống dẫn trứng, thụ tinh ở đây bằng tinh trùng từ buồng nhận tinh và bao bọc bởi lớp noãn hoàng và nguyên liệu vỏ do tuyến noãn hoàng tiết ra. Từ ống dẫn trứng, trứng thụ tinh đi qua tử cung và đi ra ngoài.

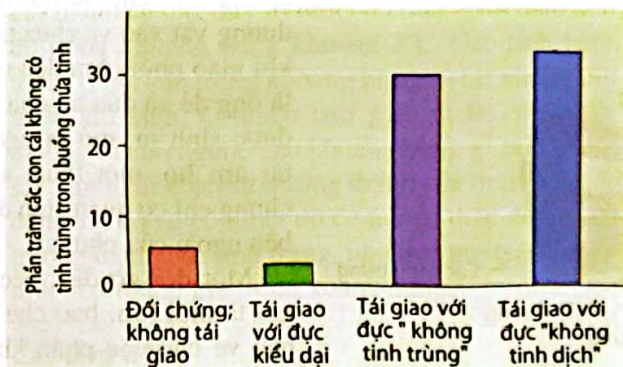
nhau chủ yếu là ở cơ quan giao cấu. Nhiều động vật có xương sống, trừ các loài có vú, không có dương vật rõ rệt và phóng tinh bằng cách lộn túi huyết ra ngoài.

▼ Hình 46.9 Tìm hiểu

Tại sao dự trữ tinh giảm đi khi con cái ruồi quả được giao phối hai lần?

THÍ NGHIỆM Khi con ruồi quả cái giao phối với các con đực khác nhau, 80% số con con là từ giao phối lần hai. Một số nhà khoa học giả định rằng tinh dịch của lần giao phối thứ hai đẩy bỏ tinh dịch của lần thứ nhất. Để kiểm tra giả thuyết này, Rhonda Snook, tại Trường Đại học Sheffield, và David Hosken, Trường Đại học Zurich, lợi dụng các đột biến biến đổi hệ thống sinh dục đực. Con đực "Không tinh dịch" có giao phối nhưng không truyền cho con cái tỉ tinh dịch hay chất lỏng nào. Các con đực "Không tinh trùng" có giao phối và phóng tinh nhưng hoàn toàn không có tinh trùng. Các nhà nghiên cứu cho con cái giao phối hai lần, lần một với con đực kiểu đại và sau đó với con đực không tinh trùng hoặc với con đực không phóng tinh. Để đối chứng, các con cái chỉ cho giao phối một lần. Các nhà khoa học sau đó mổ mỗi con cái dưới kính hiển vi và ghi chép lại khi nào thì trong buồng chứa tinh không có tinh, khi nào thì có.

KẾT QUẢ



KẾT LUẬN Vì giao phối đã làm giảm dự trữ tinh khi không được truyền tinh dịch hoặc tinh trùng, giả thuyết cho rằng phóng tinh lần hai đã đẩy bỏ tinh dự trữ là không đúng. Thay vào đó, có lẽ con cái đôi khi loại bỏ tinh dự trữ khi phản ứng với giao phối. Đó có thể là cách mà con cái thay thế tinh dự trữ, có thể không có lợi bằng tinh mới.

NGUỒN R.R. Snook and D. J. Hosken, Sperm death and dumping in *Drosophila*, *Nature* 428:939-941 (2004).

ĐIỀU GÌ NẾU? Cho rằng các con đực của lần giao phối thứ nhất có allele đột biến cho tinh trạng trội có mắt nhỏ. Hãy đoán tỷ lệ các con cái cho hậu thế mắt bé nếu có.

Mặc dù thụ tinh gồm sự kết hợp một trứng và một tinh trùng, các con vật thường giao phối với hơn một cá thể khác giới. Thực vậy, đơn giao, duy trì cặp giới tính hai cá thể, tương đối hiếm ở động vật, kể cả động vật có vú, không kể người. Các cơ chế đã tạo nên để tăng cường thành quả sinh sản của một con đực với một con cái nhất định và giảm khả năng giao phối thành công của con cái đó với con đực khác: Ví dụ, một số con côn trùng đực truyền các chất tiết làm cho con cái kém phản ứng với sự ve vãn của con đực và giảm xác suất giao phối lần nữa. Còn con cái có khả năng ảnh hưởng lên thành tích sinh

sản ở con đực không? Câu hỏi này đã được chú ý bởi Rhonda Snook và David Hosken, các cộng tác viên làm việc từ Vương quốc Anh và Thụy sỹ. Nghiên cứu trên các con ruồi quả cái giao phối với một con đực và sau đó với con đực khác, các nhà khoa học đã theo dõi số phận tinh trùng do lần giao phối thứ nhất chuyển sang. Như trình bày trong **Hình 46.9**, họ thấy rằng các con ruồi cái có vai trò quan trọng trong việc xác định thành quả sinh sản của sự giao phối nhiều lần. Tuy nhiên, ta mới có chút hiểu biết về quá trình mà giao tử và cá thể cạnh tranh nhau trong quá trình sinh sản và vấn đề còn rộng mở cho nhiều nghiên cứu nữa.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 46.2

1. Thụ tinh trong thúc đẩy cuộc sống trên cạn như thế nào?
2. Các cơ chế nào đã tiến hoá trong động vật với (a) thụ tinh ngoài và (b) thụ tinh trong giúp đảm bảo cho hậu thế sống tới trưởng thành?
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Giả định là bạn đang phân tích các hoá chất có trong tinh dịch của con ruồi quả cái và phát hiện ra một peptide giết vi khuẩn. Bạn sẽ nêu giả thuyết gì về chức năng của peptide đó?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 46.3

Các cơ quan sinh sản sản xuất và vận chuyển các giao tử

Tổng quát một số nét chung của sinh sản động vật, chúng tôi sẽ nhấn mạnh trong phần còn lại của chương trên người, bắt đầu bằng giải phẫu của hệ thống sinh dục của mỗi giới tính.

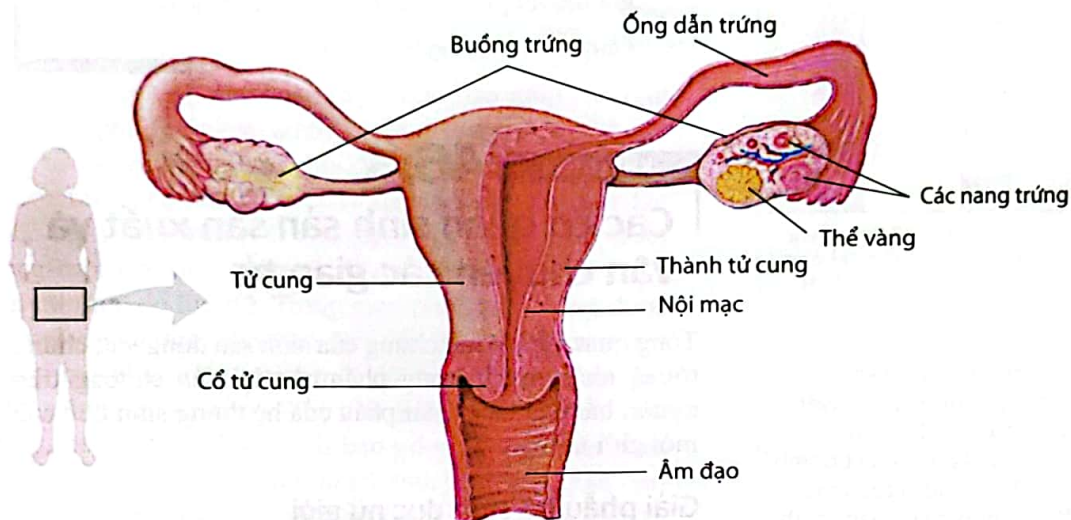
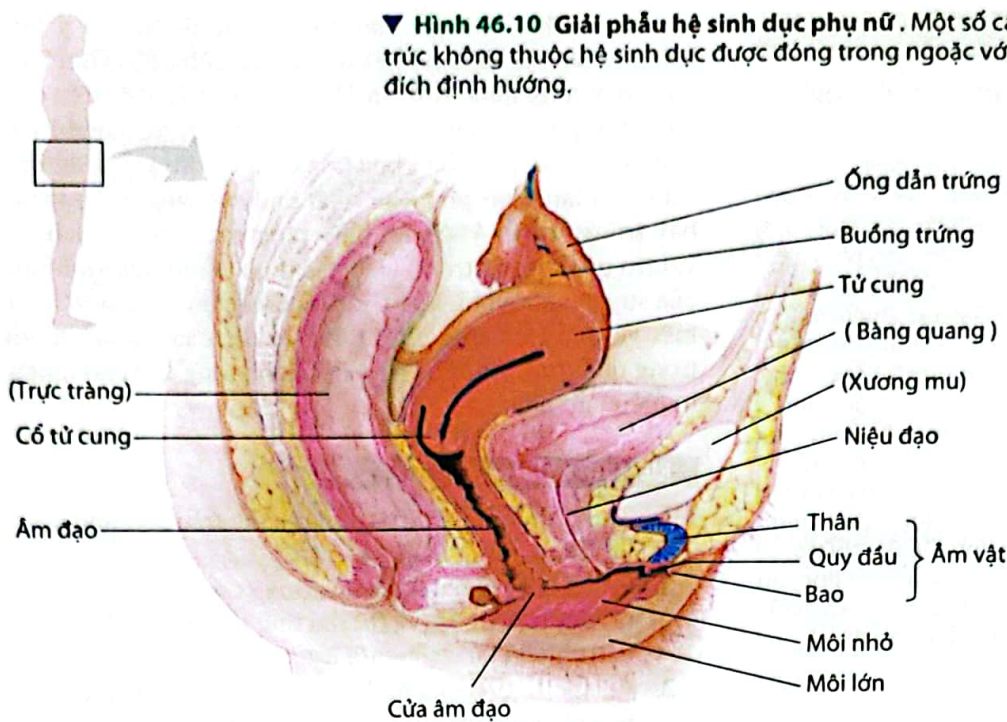
Giải phẫu hệ sinh dục nữ giới

Các cấu trúc sinh dục bên ngoài của nữ giới là âm vật và hai bộ môi bao quanh âm vật và lỗ mở âm đạo. Các cơ quan bên trong là tuyến sinh dục, nơi sản xuất cả trứng và các hormone sinh dục, và hệ thống các ống và túi tiếp nhận và mang các giao tử và làm nơi cư trú của phôi và thai (**Hình 46.10** trong trang sau)

Buồng trứng

Tuyến sinh dục nữ là hai buồng trứng nằm hai bên sườn tử cung và được định vị trong xoang bụng bằng các dây chằng. Lớp ngoài của mỗi buồng trứng được choán bởi các nang trứng, mỗi nang chứa một noãn bào, một cái trứng đang phát triển, bao quanh bởi một nhóm các tế bào phụ trợ. Các tế bào xung quanh cấp dinh dưỡng và bảo vệ noãn bào trong toàn bộ quá trình tạo noãn, sự hình thành và phát triển trứng. Mặc dù khi sơ sinh, hai buồng trứng chứa tới 1-2 triệu nang trứng, chỉ khoảng 500 nang là thành thực đầy đủ từ khi dậy thì tới lúc tắt kinh. Trong chu kỳ kinh nguyệt điển hình 4 tuần, một

▼ **Hình 46.10 Giải phẫu hệ sinh dục phụ nữ.** Một số cấu trúc không thuộc hệ sinh dục được đóng trong ngoặc với mục đích định hướng.



nang trứng thành thực và đẩy trứng ra, quá trình được gọi là sự rụng trứng. Trước rụng trứng, các tế bào của nang sản sinh ra các hormone sinh dục cái sơ cấp, estradiol (một loại estrogen). Sau rụng trứng, mô nang còn lại tăng sinh trong buồng trứng, hình thành nên một khối gọi là thể vàng. Thể vàng tiết thêm estradiol cũng như progesterone, hormone giúp duy trì lớp lót tử cung trong khi có mang. Nếu tế bào trứng không được thụ tinh, thể vàng thoái hoá, và một nang mới sẽ thành thực trong chu kỳ tiếp theo.

Ống dẫn trứng và tử cung

Ống dẫn trứng, hay vòi fallop, kéo dài từ tử cung tới buồng trứng. Chiều dài ống này rất biến đổi, với đường kính trong, chỗ gần tử cung, chỉ hẹp như sợi tóc người. Lúc rụng trứng, trứng được giải phóng vào xoang bụng, gần với miệng hình phễu của ống dẫn trứng. Các lông

rung trên lớp lót biểu mô của ống giúp thu trứng bằng cách hút dịch xoang cơ thể vào ống dẫn trứng. Cùng với co bóp nhu động của ống dẫn trứng, các lông rung đưa trứng hướng tới tử cung hay còn gọi là dạ con. Tử cung là một cơ quan cơ, dày có thể phình lớn trong khi có mang để chứa cái thai tới 4 kg. Lớp lót trong tử cung gọi là nội mạc tử cung, được cung cấp rất nhiều mạch máu. Cổ tử cung mở vào âm đạo.

Âm đạo và âm hộ

Âm đạo là một ống cơ nhưng co giãn, là nơi đưa dương vật vào và chứa tinh khi giao phối. Âm đạo còn là ống đẻ và đưa trẻ qua đó được sinh ra, mở ra ngoài tại âm hộ, một thuật ngữ chung chỉ cơ quan sinh dục bên ngoài của phụ nữ.

Một đôi gờ dày, béo – gọi là môi lớn, bao che và bảo vệ cho các phần khác của âm hộ. Cửa âm đạo và lỗ mở riêng của niệu đạo nằm trong một xoang bao quanh bởi một cặp nếp da mảnh – gọi là môi nhỏ. Một miếng mô mỏng, gọi là màng trinh, che một phần lỗ mở âm đạo ở người

khi sơ sinh và thường bị rách thủng khi giao hợp hay hoạt động mạnh. Ở vị trí gặp nhau phía trên của hai lá môi nhỏ, âm vật bao gồm thân âm vật ngắn, đỡ cho đầu âm vật hình tròn, có bao da bao quanh. Trong kích thích sinh dục, âm vật, âm đạo, và môi nhỏ trở nên ứ máu và to ra; âm vật thực ra bao gồm phần lớn là mô cương cứng. Được cung cấp bởi rất nhiều tận cùng thần kinh, nó là một trong các điểm nhạy cảm nhất với kích thích sinh dục. Kích thích sinh dục cũng làm cho các tuyến nằm xung quanh gần lỗ âm đạo tiết ra các dịch nhờn bôi trơn thuận lợi cho giao phối.

Tuyến sữa

Tuyến sữa có ở cả hai giới, nhưng chỉ ở phụ nữ là tiết sữa. Mặc dù không phải là bộ phận của hệ thống sinh dục, các tuyến sữa là rất quan trọng cho sinh sản. Trong tuyến, các túi biểu mô nhỏ tiết sữa, di theo một loạt ống và mở ra ở núm vú. Cùng với mô tuyến, vú có cả mô liên kết và mô

mỡ. Nồng độ estradiol thấp ở đàn ông đã hạn chế tích lũy mỡ và vú đàn ông luôn nhỏ.

Giải phẫu hệ sinh dục nam giới

Các cơ quan sinh dục bên ngoài nam giới là bìu và dương vật. Cơ quan sinh dục bên trong gồm các tuyến sinh dục sản xuất tinh trùng và các hormone sinh sản, các tuyến phụ, và các ống dẫn truyền tinh và các chất tiết của tuyến (Hình 46.11).

Tinh hoàn

Tuyến sinh dục đực, hay **tinh hoàn**, gồm từ nhiều ống xoắn bao quanh bởi một số lớp mô liên kết. Các ống đó gọi là các **ống sinh tinh**, nơi hình thành nên tinh trùng. Các tế bào **Leydig**, rải rác giữa các ống sinh tinh, sản xuất testosterone và các androgene khác. (xem Chương 45)

Đối với đa số động vật có vú, sản xuất tinh trùng xảy ra chỉ khi tinh hoàn lạnh hơn nhiệt độ cơ thể bình thường. Ở người và nhiều động vật có vú khác, **bìu** là một nếp gấp của thành cơ thể, duy trì nhiệt độ tinh hoàn thấp hơn nhiệt độ trong khoang bụng khoảng 2°C . Các tinh hoàn phát triển ở phía cao trong khoang bụng và tụt xuống bìu ngay trước khi sinh. Ở nhiều loài gặm nhấm, các tinh hoàn thường bị kéo ngược vào khoang bụng giữa các mùa sinh sản làm gián đoạn sự trưởng thành của tinh trùng. Một số động vật có vú có nhiệt độ cơ thể đủ thấp để cho phép sự trưởng thành của tinh trùng, như đơn huyệt, cá voi và voi, tinh hoàn luôn giữ trong xoang bụng.

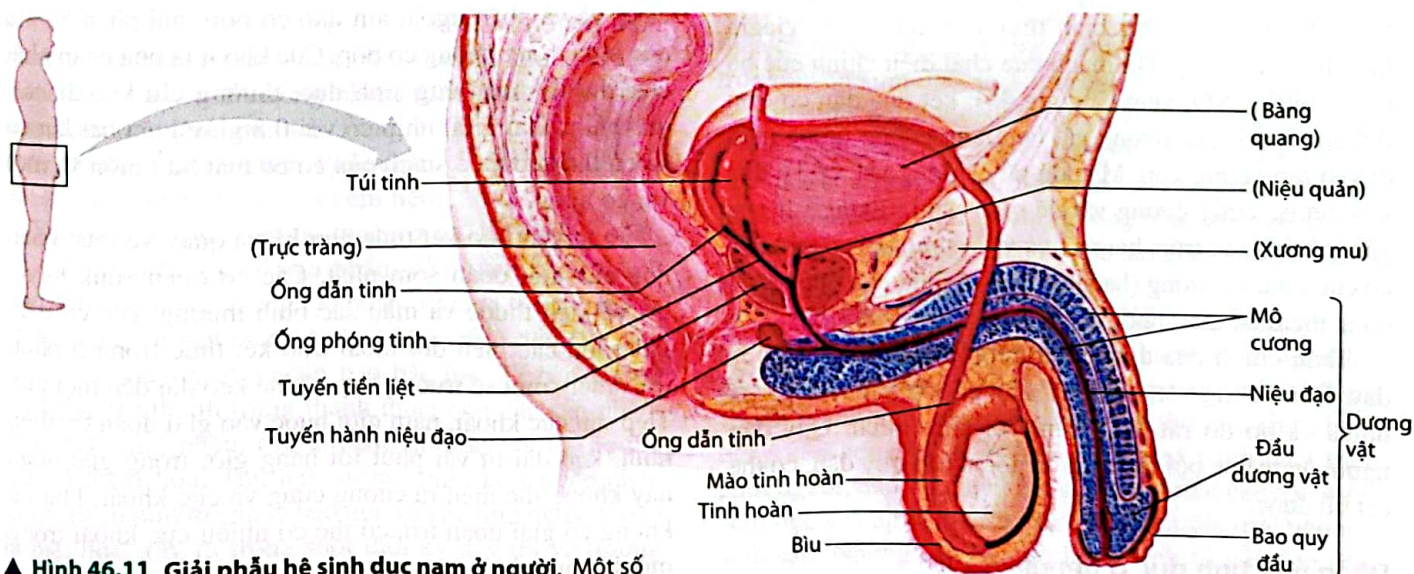
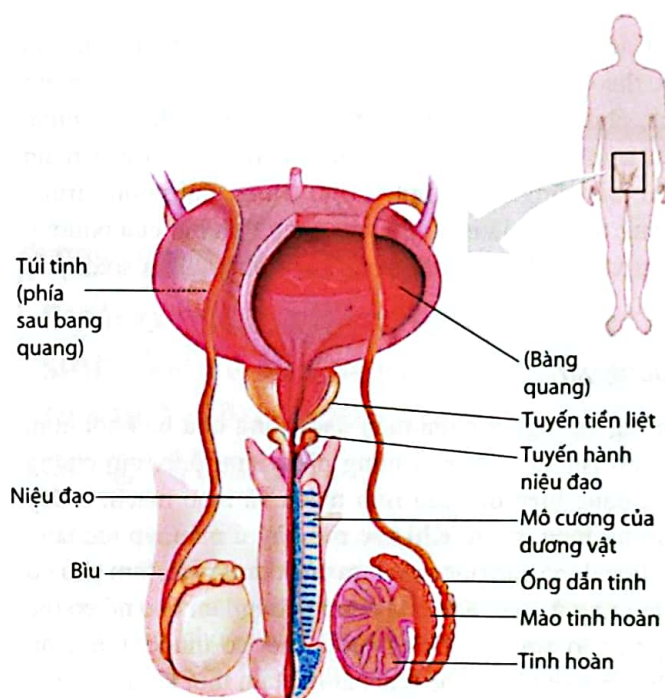
Các ống dẫn

Từ các ống sinh tinh, tinh trùng đi vào các ống xoắn của **mào tinh**. Ở người, cần 3 tuần để tinh trùng đi qua chiều dài 6 mét của ống mào tinh. Trong quá trình đi

chuyển này, tinh trùng hoàn thiện sự trưởng thành và trở nên vận động, mặc dù chúng chỉ có khả năng thụ tinh cho trứng khi được tiếp xúc với môi trường hoá học của đường sinh dục con cái. Trong quá trình **phóng tinh**, tinh trùng được đẩy khỏi mỗi mào tinh hoàn qua một ống cơ, **ống dẫn tinh**. Mỗi ống dẫn tinh (mỗi mào tinh hoàn một ống) kếp vòng qua phía sau bàng quang, ở đây nó hợp với ống dẫn của tuyến tiền liệt, tạo thành một **ống phóng tinh ngắn**. Ống phóng tinh mở vào **niệu đạo**, ống ngoài cùng chung cho cả hệ bài tiết và sinh dục. Niệu đạo chạy qua dương vật và mở ra ngoài ở đầu dương vật.

Các tuyến phụ

Ba bộ các tuyến phụ - các túi tinh, tuyến tiền liệt và tuyến hành niệu đạo - sản xuất các chất tiết cùng với



▲ Hình 46.11 Giải phẫu hệ sinh dục nam ở người. Một số cấu trúc không phải sinh dục được để trong ngoặc với mục đích định hướng.

tinh trùng tạo nên **tinh dịch**, là dịch lỏng được phóng ra. Hai túi tinh đóng góp khoảng 60% thể tích tinh dịch. Dịch từ túi tinh là đặc, màu vàng nhạt, có tính kiềm. Nó chứa chất nhầy, đường fructose (chất sinh năng lượng chủ yếu của tinh trùng), các enzyme gây đông, acid ascorbic, và chất điều hoà cục bộ gọi là prostaglandin (xem Chương 45).

Tuyến tiền liệt tiết sản phẩm trực tiếp vào niệu đạo qua vài ống nhỏ; nó chứa các enzyme chống đông kết và citrate (chất dinh dưỡng cho tinh trùng). Tuyến tiền liệt là nguồn gốc của một số trong số các rắc rối phổ biến nhất về sức khoẻ nam giới trên 40 tuổi. Phì đại lành tính (không ác tính) tuyến tiền liệt xảy ra với hơn một nửa số đàn ông lứa tuổi này và cho toàn bộ những cụ ông trên 70 tuổi. Thêm vào đó, ung thư tiền liệt tuyến, thường mắc ở những người trên 65 tuổi, là một trong các ung thư phổ biến nhất ở người.

Các **tuyến hành niệu đạo** là một cặp các tuyến nhỏ dọc theo niệu đạo phía dưới tuyến tiền liệt. Trước phóng tinh, chúng tiết dịch nhầy trong suốt trung hoà số nước tiểu acid còn sót lại trong niệu đạo. Dịch tuyến hành niệu đạo cũng chứa một ít tinh trùng giải phóng trước phóng tinh, đó là một nguyên nhân thất bại của phương pháp xuất tinh ra ngoài trong biện pháp kiểm soát tỷ lệ sinh.

Dương vật

Dương vật người chứa niệu đạo, cũng như ba khối hình trụ mô cương xốp. Khi hưng phấn sinh dục, mô cương xốp, dạng biến đổi của tĩnh mạch và mao mạch, ứ đầy máu từ động mạch. Khi các mô này ứ máu, áp lực tăng lên làm đóng các tĩnh mạch ra của dương vật, làm cho nó to lên nhờ ứ máu. Kết quả cương cứng làm cho nó có thể xuyên vào âm đạo. Uống rượu, một số thuốc, thuốc an thần, và tuổi tác có thể gây bất lực tạm thời không cương cứng được (rối loạn cương cứng). Đối với những người bị rối loạn cương cứng mạn tính, các thuốc như Viagra kích hoạt tác động dẫn mạch của chất điều chỉnh cục bộ oxide nitric (NO; xem Chương 45); kết quả dẫn cơ trơn ở thành mạch của dương vật làm tăng cường lượng máu đi vào mô cương xốp. Mặc dù tất cả động vật có vú dựa vào cương cứng dương vật để giao phối, dương vật của gặm nhấm, gấu trúc, hải mã, cá voi và một số có vú khác có chứa thanh xương (baculum) có lẽ giúp cho dương vật cứng thêm để giao phối.

Thân chính của dương vật được bao bởi một lớp da dày. Đầu dương vật, hay quy đầu, có lớp bao mỏng hơn nhiều và do đó rất nhạy cảm với kích thích. Quy đầu người được bọc bởi một nếp da gọi là bao quy đầu, có thể cắt bỏ được.

Phản ứng tình dục ở người

Như đã nói phía trước, nhiều động vật biểu hiện tập tính

giao phối phức tạp. Sự hưng phấn tính dục ở người là đặc biệt phức tạp, bao gồm nhiều yếu tố tâm lý cũng như sinh lý. Các cấu trúc sinh dục bên ngoài rất khác nhau nhưng lại có chức năng như nhau, phản ánh sự có chung nguồn gốc phát triển. Ví dụ, có cùng nguồn gốc phát triển từ các mô như nhau là đầu dương vật và âm vật, bìu và môi lớn, da dương vật và môi bé.

Những nét chung về phản ứng tình dục là giống nhau giữa nam và nữ. Hai loại phản ứng sinh lý là nổi trội ở cả hai giới: **Sự sung huyết**, sự ứ máu đầy mô, và **sự tăng trương lực cơ**. Cả cơ xương và cơ trơn đều biểu hiện sự co liên tục hay nhịp nhàng, kể cả những co rút liên quan đến cực khoái.

Chu kỳ phản ứng sinh dục có thể chia ra bốn pha: hưng phấn, cao trào, cực khoái và thoái trào. Chức năng quan trọng của pha hưng phấn là chuẩn bị âm đạo và dương vật cho **giao hợp** (coitus). Trong pha này, sự sung huyết biểu hiện rõ trong sự cứng lên của dương vật và âm vật; tăng kích thước tinh hoàn, môi, vú và bôi trơn âm đạo. Có thể có tăng trương lực cơ làm cương núm vú, căng cơ tay và chân.

Trong pha cao trào, các phản ứng này tiếp diễn như kết quả của sự kích thích trực tiếp từ vùng sinh dục. Ở nữ, một phần ba phần ngoài âm đạo trở nên sung huyết, trong khi hai phần ba phần trong rộng ra. Biến đổi này cùng với sự dâng cao tử cung, tạo một hố lõm để tiếp nhận tinh ở phía lưng của âm đạo. Nhịp thở và nhịp tim tăng lên, đôi khi tới 150 nhịp phút – không phải do cố gắng cho hoạt động tình dục, mà là do phản ứng vô ý thức với kích thích của hệ thần kinh tự động (xem Hình 49.8).

Cực khoái đặc trưng bởi sự co bóp nhịp nhàng các cấu trúc sinh dục ở cả hai giới. Cực khoái ở nam gồm hai giai đoạn. Giai đoạn đầu, giai đoạn phát động, khi các tuyến và ống của đường sinh dục co bóp, đẩy tinh dịch ra niệu đạo. Giai đoạn phóng tinh, khi niệu đạo co bóp và tinh dịch được phóng ra. Trong cực khoái nữ, tử cung và phần ngoài âm đạo co bóp, hai phần ba âm đạo phía trong không co bóp. Cực khoái là pha ngắn nhất của chu kỳ phản ứng sinh dục, thường chỉ kéo dài vài giây. Ở cả hai giới, nhịp co với 0,8 giây giữa hai lần co và có thể kéo theo sự co của cơ co thắt hậu môn và một vài cơ bụng.

Pha thoái trào kết thúc chu kỳ và quay về mức phản ứng của giai đoạn sớm nhất. Các cơ quan sung huyết trở về kích thước và màu sắc bình thường, các cơ giãn. Phần lớn các biến đổi thoái trào kết thúc trong 5 phút, tuy nhiên, một số trường hợp có thể kéo dài đến một giờ. Tiếp sau cực khoái, nam giới bước vào giai đoạn trơ diễn hình, kéo dài từ vài phút tới hàng giờ, trong giai đoạn này không thể diễn ra cương cứng và cực khoái. Phụ nữ không có giai đoạn trơ, có thể có nhiều cực khoái trong một khoảng thời gian ngắn.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 46.3

1. Trong phản ứng sinh dục ở người, cơ quan nào bị sung huyết?
2. Về lý thuyết, sử dụng vòi phun nước nóng để tắm thường xuyên có thể làm cặp vợ chồng khó có con. Tại sao?
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Giả định rằng mỗi ống dẫn tinh ở nam giới bị phẫu thuật thắt lại. Những biến đổi gì có thể có về phản ứng sinh dục và thành phần tinh dịch?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 46.4

Trình tự diễn biến và đặc điểm giảm phân khác nhau giữa con đực và con cái ở động vật có vú

Trong sinh sản ở động vật có vú có hai loại giao tử. Tinh trùng nhỏ và vận động. Ngược lại, trứng, lớn hơn nhiều do phải dự trữ chất dinh dưỡng ban đầu cho phôi. Để đảm bảo cho phát triển phôi, trứng phải thành thực đồng thời với các mô của hệ thống sinh dục cái hỗ trợ trứng thụ tinh. Phản ánh sự sai khác này, sự phát triển tinh trùng và trứng kèm theo sự khác nhau về các chi tiết giảm phân. Chúng tôi sẽ lược qua các khác biệt này, cũng như các tương đồng cơ bản, khi khảo sát về sự tạo giao tử.

Sự tạo tinh, sự hình thành và phát triển tinh trùng, là liên tục và sung mãn ở con đực. Để sản xuất hàng trăm triệu tinh trùng mỗi ngày, phân bào và thành thực diễn ra suốt trong ống sinh tinh xoắn trong hai tinh hoàn. Trên trang 1008, **Hình 46.12** cho chi tiết các bước và tổ chức quá trình tạo tinh ở người. Với một tinh trùng, quá trình cần khoảng bảy tuần từ lúc bắt đầu tới khi kết thúc.

Sự tạo noãn, sự phát triển noãn bào thành thực (trứng) là một quá trình trường diễn ở phụ nữ. Trứng non hình thành trong buồng trứng của phôi thai nữ nhưng không hoàn thiện phát triển trong nhiều năm, thường là hàng chục năm hay lâu hơn nữa. Trang 1009 mô tả tạo noãn trong buồng trứng người. Phải chắc chắn là đã nghiên cứu kỹ hình 46.12 trước khi xem tiếp.

Sự tạo tinh khác với tạo noãn ở ba điểm. Thứ nhất, chỉ trong tạo tinh cả 4 sản phẩm của giảm phân thành thực thành giao tử. Trong tạo noãn, sự chia tế bào chất là không đều, với gần như toàn bộ tế bào chất dồn cho một tế bào con duy nhất - noãn bào bậc hai. Tế bào khổng lồ này sẽ trở thành trứng thành thực; còn các sản phẩm khác của giảm phân, các tế bào nhỏ hơn gọi là các thể cực, sẽ thoái hoá. Thứ hai, sự tạo tinh, kể cả các phân bào nguyên nhiễm các tế bào gốc và các tinh nguyên bào đã biệt hoá, xảy ra trong suốt thời kỳ dậy thì và trưởng thành. Trong quá trình tạo noãn ở nữ giới, người ta cho rằng phân bào nguyên nhiễm kết thúc trước khi sinh, và

sự sản xuất trứng thành thực ngừng ở tuổi khoảng 50. Thứ ba, sự tạo tinh sản xuất tinh trùng thành thực từ các tế bào tiền thân theo một trình tự liên tục, trong khi tạo noãn có các ngắt quãng dài.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 46.4

1. Những sai khác như thế nào về kích thước và chất chứa trong tế bào giữa tinh trùng và trứng liên quan tới các chức năng đặc biệt của sinh sản?
2. Người ta thường mô tả tạo noãn như sự tạo ra cái trứng đơn bội qua giảm phân; nhưng ở nhiều động vật, kể cả người, đó là một mô tả thiếu chính xác. Hãy giải thích.
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Giả định rằng bạn phân tích DNA từ các thể cực hình thành trong tạo noãn ở người. Nếu người mẹ có đột biến ở một gene bệnh đã biết, sự phân tích này liệu có giúp bạn chẩn đoán xem có đột biến trong trứng thành thực hay không? Hãy giải thích.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 46.5

Sự tương tác giữa các hormone sinh dục và hormone kích thích nội tiết điều chỉnh sự sinh sản động vật có vú

Ở cả giới đực và cái, hoạt động phối hợp của các hormone từ vùng dưới đồi, thùy trước tuyến yên, và tuyến sinh dục điều khiển sự sinh sản ở người. Vùng dưới đồi tiết các hormone giải phóng kích dục tố (gonadotropin-releasing hormone - GnRH) tác động làm thùy trước tuyến yên tiết các kích dục tố, hormone kích nang (FSH) và hormone kích thể vàng (LH) (xem Hình 45.17). Hai hormone này điều chỉnh sự tạo giao tử một cách trực tiếp, qua mô đích trong tuyến sinh dục, hoặc gián tiếp, bằng cách điều tiết sự sản sinh hormone sinh dục. Các hormone sinh dục chính là các hormone steroid; ở giới đực, các androgene, đặc biệt là testosterone; ở giới cái là estrogen, đặc biệt là estradiol, và progesterone. Giống như các kích dục tố, các hormone sinh dục điều hoà sự tạo giao tử trực tiếp và gián tiếp.

Ngoài chức năng kích thích sản xuất giao tử, các hormone sinh dục còn nhiều chức năng khác. Ở nhiều động vật có xương sống, androgene chịu trách nhiệm về âm thanh đực, như tiếng hót lãnh thổ của chim hoặc tiếng kêu gọi con cái ở ếch. Trong quá trình phát triển phôi người, androgene kích thích phát triển các đặc điểm sinh dục sơ cấp nam, các cấu trúc tham gia trực tiếp vào sinh sản. Những cấu trúc đó là túi tinh và các ống dẫn, cũng như cấu trúc giải phẫu sinh dục ngoài. Khi dậy thì, hormone sinh dục ở cả hai giới kích thích hình thành các

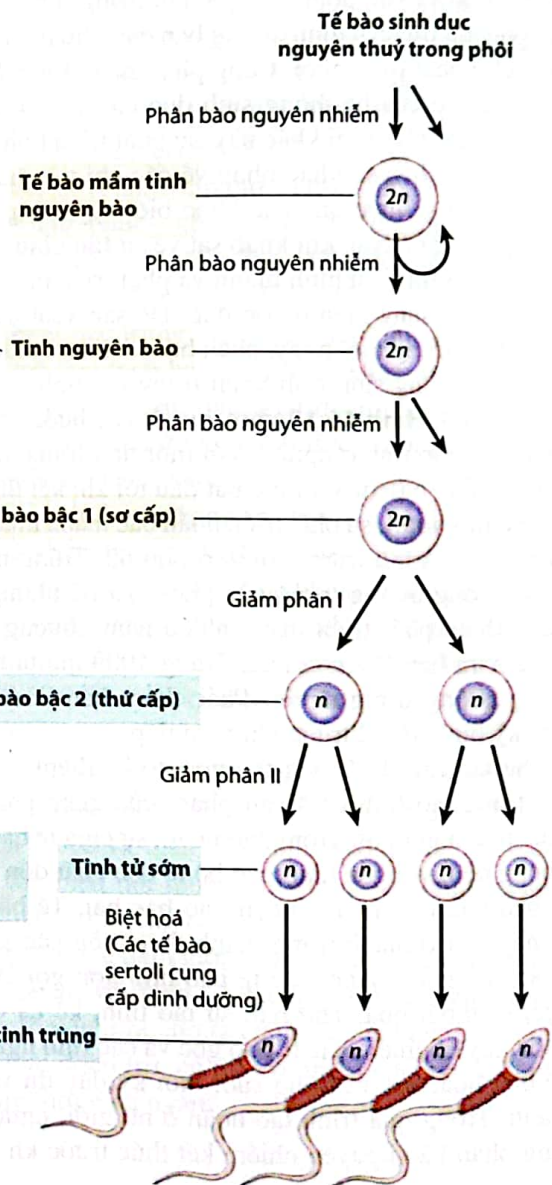
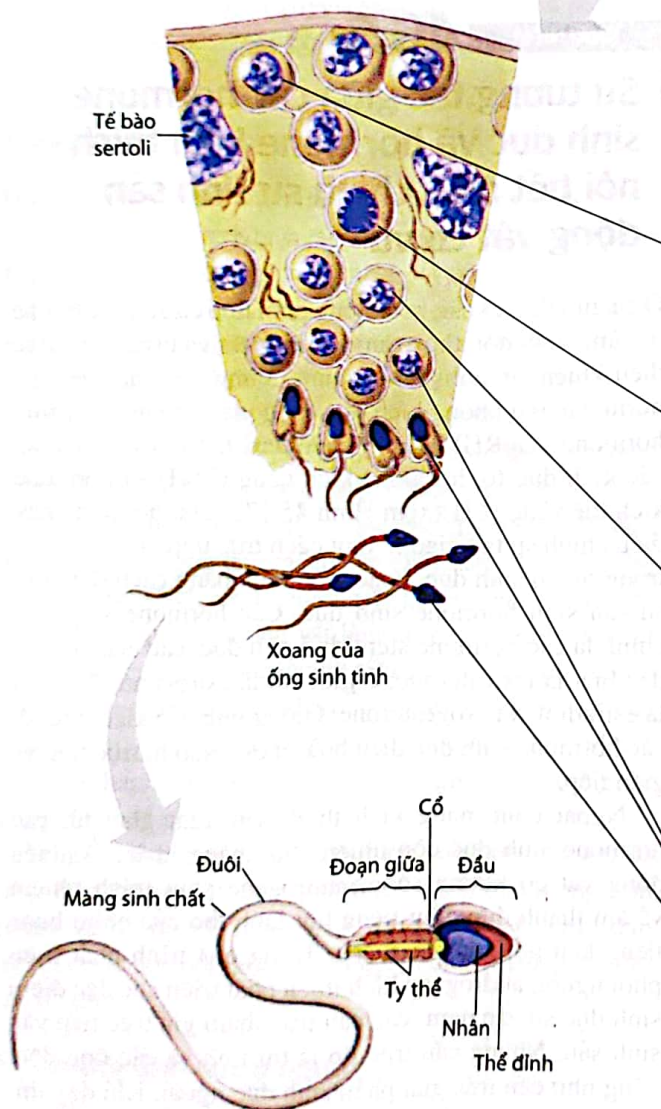
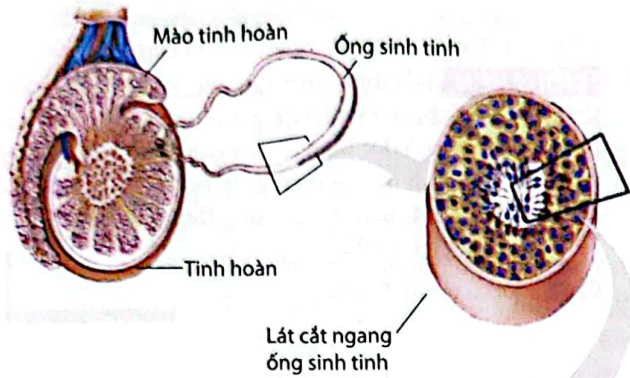
Khảo sát Sự phát sinh giao tử ở người

Sự sinh tinh

Những hình vẽ này nói về tương quan giữa nguyên phân và giảm phân trong quá trình phát triển tinh trùng với các cấu trúc hiển vi của ống sinh tinh. Các tế bào sinh dục *nguyên thủy* của tinh hoàn phân chia và biệt hoá thành các **tế bào mầm**, các tế bào này phân bào nguyên nhiễm tạo ra các tinh nguyên bào, các tinh nguyên bào lại tạo ra các tinh bào, cũng qua nguyên phân. Mỗi tinh bào cho ra bốn tinh tử qua giảm phân giảm số nhiễm sắc thể từ lưỡng bội ($2n = 46$ ở người) thành đơn bội ($n = 23$). Các tinh tử biến đổi mạnh về hình dạng và cơ cấu tế bào để biệt hoá thành tinh trùng.

Bên trong ống sinh tinh, có một cơ cấu các vòng đồng tâm các bước của quá trình tạo tinh. Các tế bào mầm nằm ở rìa ngoài cùng của ống. Trong diễn tiến tạo tinh, các tế bào chuyển dần về phía lòng ống khi qua các giai đoạn tinh bào và tinh tử. Ở bước cuối cùng, tinh trùng thành thực được giải phóng vào trong lòng ống. Tinh trùng đi qua lòng ống sinh tinh sang mào tinh hoàn và trở nên vận động ở đây.

Cấu trúc của tinh trùng phù hợp với chức năng của chúng. Ở người, cũng như ở đa số loài vật, đầu tinh trùng chứa nhân đơn bội, đội một cái mũ bằng một cái túi đặc biệt, gọi là **thể đỉnh**, chứa các enzyme giúp tinh trùng xâm nhập vào trứng. Phía sau đầu, tinh trùng chứa một số lượng lớn ty thể (hoặc một ty thể đơn rất lớn ở một số loài) cung cấp ATP cho vận động của đuôi, đuôi là một cái roi.

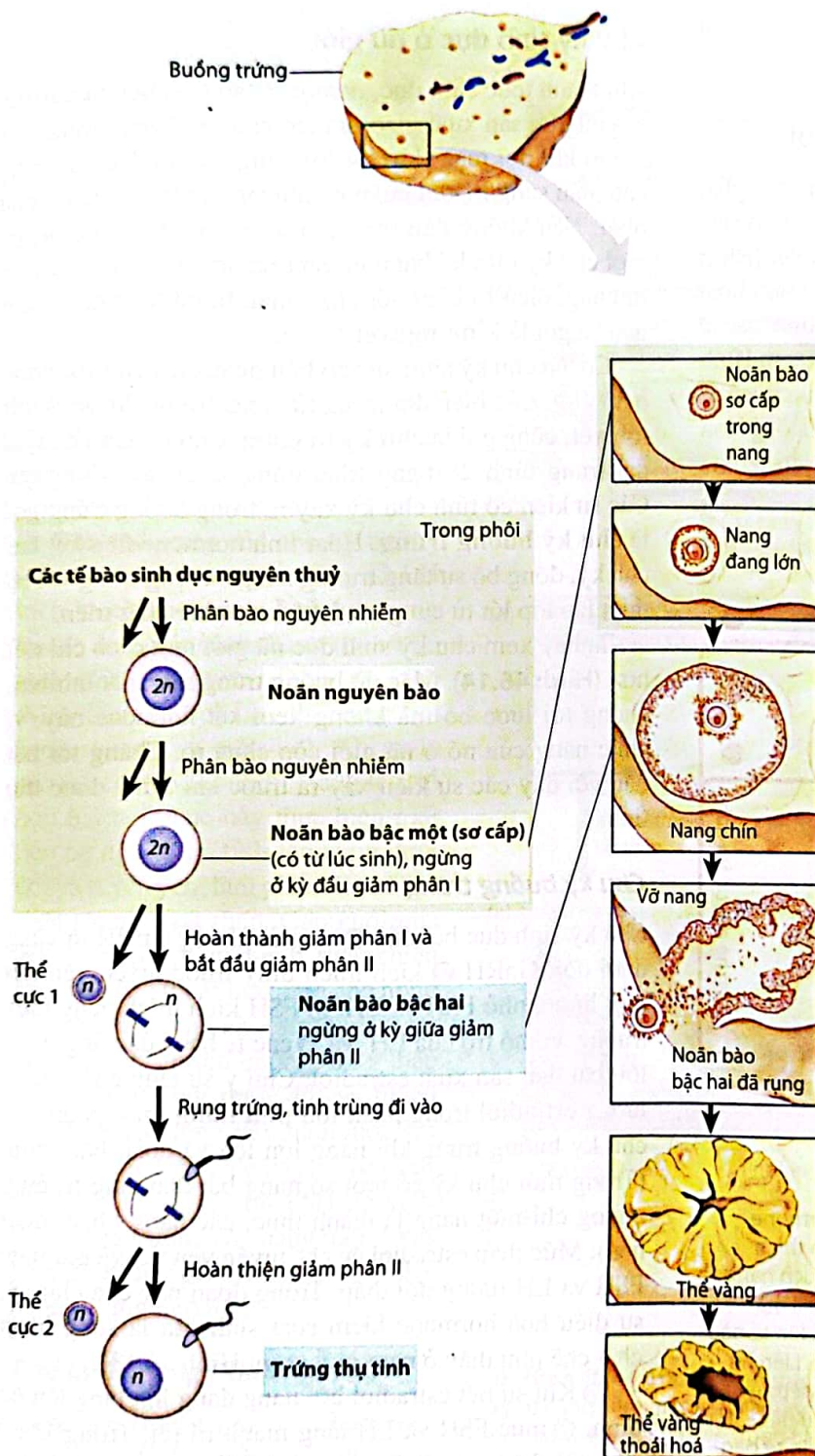


Sự tạo noãn

Sự tạo noãn bắt đầu trong phôi nữ giới bằng sản xuất **noãn nguyên bào** từ các tế bào sinh dục nguyên thủy. Noãn nguyên bào phân chia nguyên nhiễm để hình thành nhiều tế bào, các tế bào này bắt đầu chia giảm nhiễm, nhưng ngừng lại ở tiền kỳ I. Nằm trong các nang nhỏ (các xoang có lót các tế bào bảo vệ), các tế bào này, gọi là các **noãn bào sơ cấp**, ngừng phát triển trước khi sinh. Lúc dậy thì, hormone kích nang (FSH) qua nhiều đợt kích thích một nhóm nhỏ các nang tăng trưởng và phát triển. Thường chỉ một nang là thành thực hoàn toàn mỗi tháng, với **noãn bào sơ cấp** hoàn thành giảm phân I. Giảm phân II bắt đầu nhưng ngừng lại ở kỳ giữa. Như vậy, **noãn bào thứ cấp**, không kết thúc giảm phân II, được giải phóng khi rụng trứng, khi nang vỡ. Chỉ khi có tinh trùng đi vào, noãn bào mới tiếp tục giảm phân II. (Ở các động vật khác, tinh trùng có thể đi vào noãn bào cũng vào giai đoạn này, hoặc sớm hơn, hoặc muộn hơn) Cả hai lần phân chia giảm phân đều có sự chia tế bào chất không đều, với các tế bào nhỏ hơn trở thành các thể cực thường thoái hóa (thể cực thứ nhất có thể chia hoặc không). Như vậy, sản phẩm có chức năng của tạo noãn là một cái trứng chín đơn đã có chứa đầu tinh trùng; thụ tinh được định nghĩa theo nghĩa hẹp chỉ là sự dung hợp các nhân đơn bội của tinh trùng và noãn bào thứ cấp, tuy nhiên chúng ta thường linh động dùng với nghĩa là sự xâm nhập đầu tinh trùng vào trứng.

Sau rụng trứng, nang vỡ sót lại sẽ phát triển thành thể vàng. Nếu noãn bào giải phóng không được thụ tinh và không kết thúc giảm phân, thể vàng thoái hóa.

Đã từ lâu người ta cho rằng nữ giới và đa số các động vật cái khác khi sinh ra đã có tất cả các noãn bào sơ cấp mà nó vốn có. Tuy nhiên, năm 2004, các nhà nghiên cứu thông báo rằng noãn nguyên bào tăng sinh có trong buồng trứng chuột trưởng thành và có thể phát triển thành noãn bào. Hiện nay các nhà khoa học đang tìm kiếm tế bào tương tự trong buồng trứng người. Có thể là sự suy giảm sinh sản ở phụ nữ có tuổi là do thiếu noãn nguyên bào cộng với sự thoái hóa các noãn bào già.

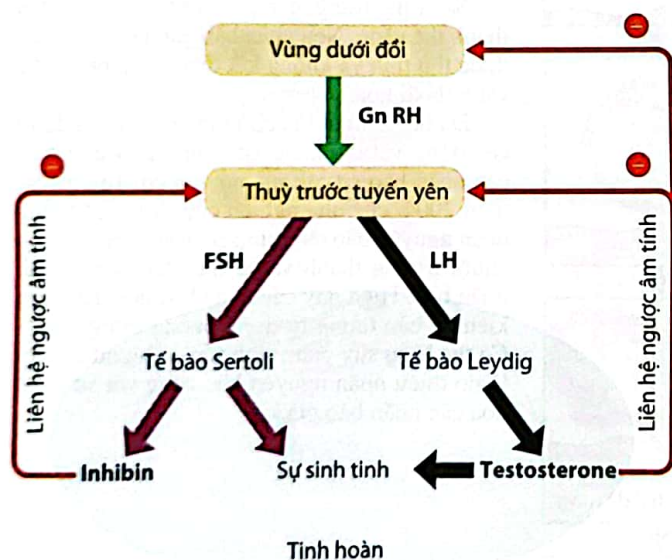


đặc điểm sinh dục thứ cấp, các đặc điểm vật lý và hành vi không liên quan trực tiếp đến hệ thống sinh dục. Ở nam giới, androgene gây nên giọng trầm, phát triển râu, lông mu và cơ tăng sinh (qua kích thích tổng hợp protein). Androgene cũng kích thích các hành vi sinh dục đặc thù và ham muốn tình dục, cũng như tăng tính hung hăng nói chung. Estrogene có nhiều các tác động tương tự ở nữ giới. Lúc dậy thì, estradiol kích thích phát triển vú và lông mu. Estradiol cũng ảnh hưởng đến hành vi sinh dục nữ, gây sự tích lũy mỡ ở vú và hông, tăng tích nước, và thay đổi chuyển hoá calcium.

Tham gia tạo giao tử có cùng một cơ chế cơ bản về kiểm soát hormone ở giới đực và cái. Để nghiên cứu hệ thống hormone này, chúng ta hãy bắt đầu từ hệ thống đơn giản hơn ở con đực.

Kiểm soát hormone hệ sinh dục nam giới

Ở nam giới, để sản sinh ra tinh trùng bình thường cần phải tiết cả FSH và LH để đáp ứng với GnRH. Mỗi hormone tác động lên một loại tế bào riêng biệt trong tinh hoàn (Hình 46.13). FSH (hormone kích nang trứng) kích thích hoạt tính của tế bào Sertoli. Bên trong các ống sinh tinh, các tế bào này nuôi dưỡng tinh trùng đang phát triển (xem Hình 46.12). LH (hormone kích thể vàng) điều khiển các tế bào Leydig, các tế bào trong khoảng kẽ giữa các ống sinh tinh. Phản ứng với LH, các tế bào Leydig tiết testosterone



▲ **Hình 46.13 Kiểm soát hormone tinh hoàn.** Hormone giải phóng kích dục tố (GnRH) từ vùng dưới đồi kích thích thùy trước tuyến yên tiết hai kích dục tố, hormone kích nang (FSH) và kích thể vàng (LH) tác động lên tế bào Sertoli mà nuôi dưỡng tinh trùng đang phát triển. LH tác động lên tế bào Leydig sản xuất androgene, chủ yếu là testosterone. Liên hệ ngược âm tính qua testosterone lên vùng dưới đồi và thùy trước tuyến yên điều chỉnh mức GnRH, LH và FSH. Sự tiết FSH cũng là đích của liên hệ ngược âm tính qua inhibin do tế bào Sertoli tiết ra.

và các androgene khác thúc đẩy sự sinh tinh trong các ống sinh tinh. Cả sự tiết androgene cũng như sự sinh tinh diễn ra liên tục từ lúc dậy thì trở về sau.

Có hai cơ chế liên hệ ngược âm tính điều hoà việc sản xuất hormone sinh dục ở nam giới (xem Hình 46.13). Testosterone điều chỉnh mức GnRH, FSH và LH trong máu qua tác động ức chế lên vùng dưới đồi và thùy trước tuyến yên. Thêm vào đó, **inhibin**, một hormone do tế bào Sertoli sản sinh ở nam giới, tác động lên thùy trước tuyến yên và làm giảm sự tiết FSH. Cùng với nhau, các hệ liên hệ ngược âm tính duy trì sự sản xuất androgene ở mức tối ưu.

Chu kỳ sinh dục ở nữ giới

Khi thành thực sinh dục, nam giới tạo tinh liên tục, trong khi nữ giới sản xuất giao tử theo chu kỳ. Rụng trứng xảy ra chỉ khi nội mạc (lớp lót) tử cung đã dày lên và có hệ cấp máu sung mãn, chuẩn bị cho sự làm tổ có thể có của phôi. Nếu không đậu thai, lớp lót tử cung sẽ tróc đi, và một chu kỳ mới lại bắt đầu. Sự tróc có chu kỳ nội mạc tử cung, diễn ra kèm với chảy máu từ cổ tử cung và âm đạo và gọi là **kinh nguyệt**.

Có hai chu kỳ sinh dục có liên quan chặt chẽ với nhau ở nữ giới. Các biến đổi trong tử cung gọi là **chu kỳ kinh nguyệt**, cũng gọi là **chu kỳ tử cung**. Chu kỳ kinh nguyệt dài trung bình 28 ngày (dao động từ 20 tới 40 ngày). Các sự kiện có tính chu kỳ xảy ra trong buồng trứng gọi là **chu kỳ buồng trứng**. Hoạt tính hormone liên kết hai chu kỳ, đồng bộ sự tăng trưởng nang và rụng trứng với sự thiết lập lớp lót tử cung có thể hỗ trợ phôi phát triển.

Ta hãy xem chu kỳ sinh dục nữ giới một cách chi tiết hơn (Hình 46.14). Mặc dù buồng trứng sản xuất inhibin, chúng tôi lược bỏ mà không xem xét hormone này, vì chức năng của nó ở nữ giới còn chưa rõ. Chúng tôi bắt đầu với dãy các sự kiện xảy ra trước khi trứng được thụ tinh.

Chu kỳ buồng trứng

Chu kỳ sinh dục bắt đầu ① sự giải phóng GnRH từ vùng dưới đồi, GnRH ② kích thích thùy trước tuyến yên tiết một lượng nhỏ FSH và LH. ③ FSH kích thích nang tăng trưởng, có hỗ trợ của LH, và ④ các tế bào của nang đang lớn bắt đầu sản xuất estradiol. Chú ý sự tăng chậm hàm lượng estradiol trong phần lớn **pha nang**, một phần của chu kỳ buồng trứng khi nang lớn lên và noãn bào chín. (Trong mỗi chu kỳ có một số nang bắt đầu tăng trưởng, nhưng chỉ một nang là thành thực, các nang khác thoái hoá). Mức thấp estradiol ức chế tuyến yên tiết và giữ mức FSH và LH tương đối thấp. Trong đoạn này của chu kỳ, sự điều hoà hormone kiểm soát sinh sản là song hành chặt chẽ như thấy ở nam giới (xem Hình 46.13).

⑤ Khi sự tiết estradiol bởi nang đang lớn tăng lên ổn định, ⑥ mức FSH và LH tăng mạnh rõ rệt. Trong khi ở nồng độ thấp estradiol ức chế tiết các hormone tuyến yên,

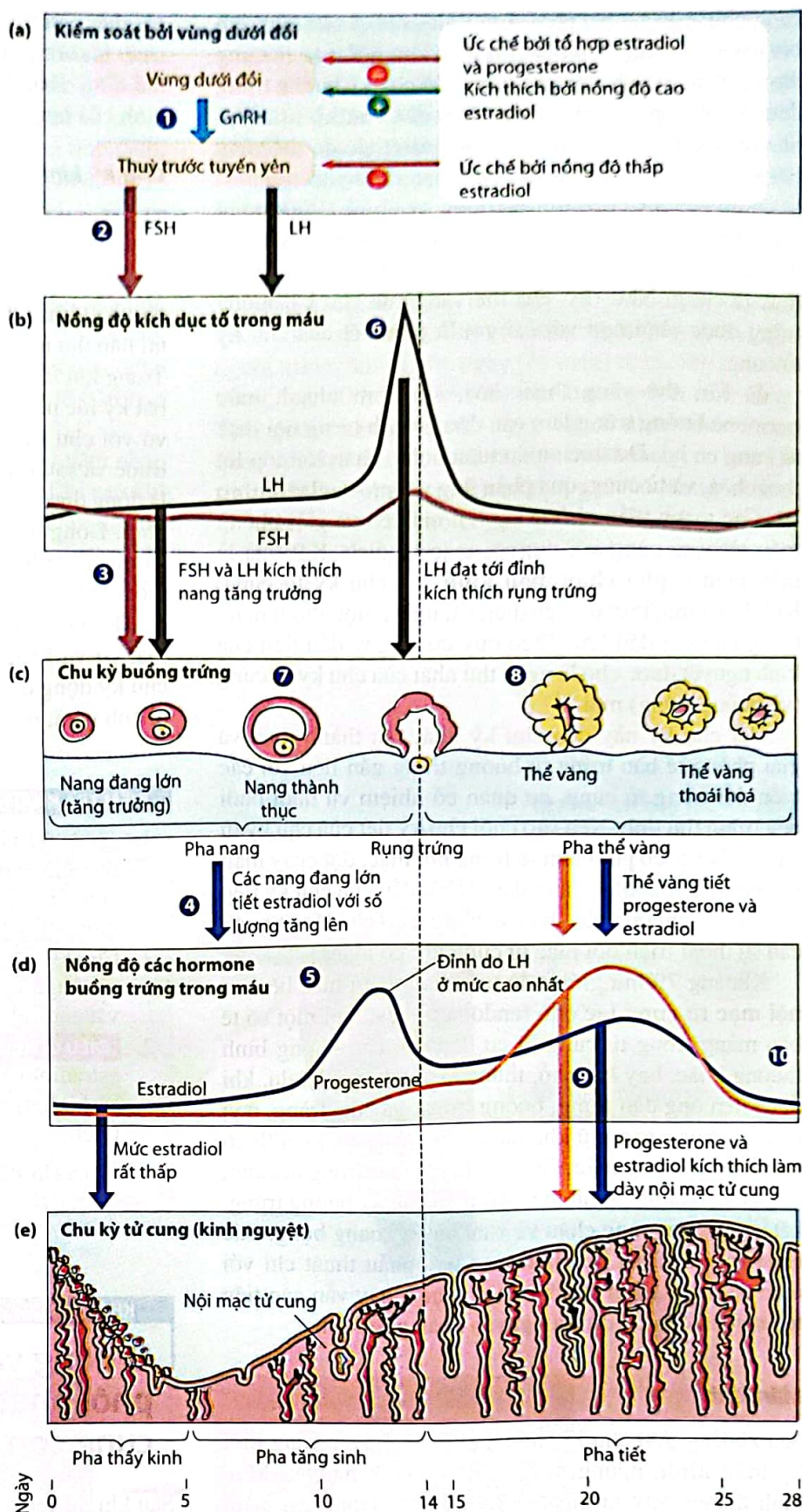
ở nồng độ cao nó có tác động ngược lại: nó kích thích sự tiết kích dục tố qua tác động lên vùng dưới đồi để tăng sản lượng GnRH. Tác động mạnh hơn với LH vì nồng độ estradiol cao tăng cường tính miễn cảm của các tế bào tiết LH trong tuyến yên. Thêm vào đó, các nang phản ứng mạnh hơn với LH ở giai đoạn này do chúng có các thụ thể với hormone này.

Sự tăng nồng độ LH gây nên bởi sự tăng tiết estradiol từ nang đang lớn là một ví dụ về mối liên hệ ngược dương tính. Kết quả cuối cùng là sự thành thực nang. ⑦ Nang đang chín, có xoang chứa dịch bên trong, tăng trưởng lên rất lớn, tạo một u lồi nổi lên bề mặt buồng trứng. Pha nang kết thúc khi rụng trứng, khoảng một ngày sau khi LH đạt tới mức cao nhất. Phản ứng với đỉnh mức LH, nang và vỏ nang xung quanh vỡ ra, giải phóng noãn bào thứ cấp. Đôi khi có cảm giác đau rõ rệt ở vùng bụng dưới khi gần tới hoặc đúng lúc rụng trứng; Chỗ đau thường ở bên trái hoặc bên phải tùy theo buồng trứng bên nào có nang chín trong chu kỳ này.

Pha thể vàng của chu kỳ buồng trứng tiếp sau rụng trứng. ⑧ LH kích thích mô nang còn lại trong buồng trứng để hình thành thể vàng, một cấu trúc tuyến. Dưới sự kích thích liên tục bởi LH, thể vàng tiết progesterone và estradiol. Khi mức progesterone và estradiol tăng lên, tổ hợp hai hormone này thực hiện mối liên hệ ngược âm tính lên vùng dưới đồi và tuyến yên, làm giảm tiết LH và FSH tới mức rất thấp. Gần cuối pha thể vàng, mức kích dục tố thấp khiến cho thể vàng thoái hoá, làm cho nồng độ progesterone và estradiol giảm mạnh. Mức steroid buồng trứng thấp giải phóng vùng dưới đồi và tuyến yên khỏi tác động liên hệ ngược âm tính của các hormone này. Tuyến yên có thể bắt đầu tiết đủ FSH để kích thích tăng trưởng các nang mới trong buồng trứng, bắt đầu một chu kỳ buồng trứng tiếp theo.

Chu kỳ Tử cung (Kinh nguyệt)

Trước lúc rụng trứng, các hormone steroid của buồng trứng kích thích tử



▲ **Hình 46.14** Chu kỳ sinh dục nữ. Hình này chỉ rõ chu kỳ buồng trứng (c) và chu kỳ tử cung (kinh nguyệt- e) được điều chỉnh như thế nào qua thay đổi nồng độ hormone trong máu, vẽ trong các phần (a), (b) và (d). Lịch trình ở dưới cuối hình dùng cho các phần (b)-(e).

cung chuẩn bị hỗ trợ phôi. Lượng estradiol tiết tăng lên bởi các nang đang lớn phát tín hiệu làm nội mạc tử cung dày lên. Theo cách này, pha nang của chu kỳ buồng trứng được phối hợp với **pha tăng sinh** của chu kỳ tử cung. Sau rụng trứng, ⑨ estradiol và progesterone do thể vàng tiết sẽ kích thích sự phát triển tiếp tục và duy trì nội mạc tử cung, kể cả sự dẫn nở các động mạch và tăng trưởng các tuyến tử cung. Các tuyến này tiết một chất lỏng dinh dưỡng nuôi phôi sớm ngay cả trước khi nó làm tổ vào nội mạc tử cung. Như vậy, pha thể vàng của chu kỳ buồng trứng được phối hợp với cái gọi là **pha tiết** của chu kỳ tử cung.

⑩ Khi thể vàng thoái hoá, sự giảm nhanh mức hormone buồng trứng làm các động mạch trong nội mạc tử cung co lại. Do thiếu máu tuần hoàn, phần lớn lớp lót thoái hoá, và tử cung, qua phản ứng với prostaglandin, co lại. Các mạch máu nhỏ trong nội mạc co và giải phóng máu chảy ra cùng với mô nội mạc và dịch. Kết quả là thấy kinh – **pha chảy máu kinh** của chu kỳ tử cung. Khi thấy kinh, thường tiếp diễn vài ngày, một nhóm nang trứng mới bắt đầu lớn. Theo quy ước, ngày đầu tiên của kinh nguyệt được cho là ngày thứ nhất của chu kỳ tử cung (và buồng trứng) mới.

Hết chu kỳ này đến chu kỳ khác, sự thành thực và giải phóng tế bào trứng từ buồng trứng gắn liền với các biến đổi trong tử cung, cơ quan có nhiệm vụ nuôi phôi nếu trứng thụ tinh. Nếu vào cuối chu kỳ tiết của chu kỳ tử cung, không có phôi làm tổ trong nội mạc, đợt chảy máu kinh mới lại bắt đầu, đánh dấu sự bắt đầu của chu kỳ tiếp theo. Cuối chương này, bạn sẽ biết về cơ chế lần át ngăn cản sự thoái triển nội mạc tử cung khi có mang.

Khoảng 7% nữ giới ở độ tuổi sinh đẻ bị mắc bệnh **u nội mạc tử cung lạc chỗ** (endometriosis), khi một số tế bào màng trong tử cung di cư đến các chỗ không bình thường khác, hay **lạc chỗ**, thuộc xoang bụng. Ví dụ, khi di cư đến ống dẫn trứng, buồng trứng, hay đại tràng, ở vị trí mới chúng vẫn giữ khả năng phản ứng với kích thích hormone có trong máu. Giống như nội mạc trong tử cung, mô lạc chỗ cũng phình to và vỡ theo chu kỳ buồng trứng, kết quả là đau vùng chậu và xuất huyết xoang bụng. Các chữa trị, kể cả trị liệu hormone hay phẫu thuật chỉ với mục tiêu làm giảm sự khó chịu vì hiện nay vẫn cần tiếp tục nghiên cứu để tìm ra nguyên nhân gây bệnh.

Mãn kinh

Sau khoảng 500 chu kỳ, người phụ nữ chuyển sang thời kỳ **mãn kinh**, ngừng rụng trứng và kinh nguyệt. Mãn kinh thường xảy ra giữa tuổi 46 và 54. Trong các năm này, buồng trứng mất tính phản ứng với FSH và LH, kết quả là giảm lượng tiết estradiol của buồng trứng.

Mãn kinh là một hiện tượng bất thường; ở đa số các loài khác, cả con đực lẫn con cái duy trì khả năng sinh dục suốt đời. Liệu có giải thích tiến hoá cho mãn kinh ở người? Một giả thuyết đáng chú ý cho rằng trong giai đoạn đầu của tiến hoá người, do có mãn kinh sau khi có

vài đứa con thì người mẹ có mãn kinh sẽ chăm sóc con cháu tốt hơn, và do đó tăng cường tỷ lệ sống sót ở các cá thể được thừa hưởng các gene quy định đặc điểm mãn kinh của người mẹ đó.

Chu kỳ kinh nguyệt thay cho chu kỳ động dục

Tất cả giới cái của động vật có vú có nội mạc tử cung dày lên trước rụng trứng, nhưng chỉ ở người và một số linh trưởng có chu kỳ kinh nguyệt. Các loài có vú khác có **chu kỳ động dục**, trong đó, khi không có thai, tử cung tái hấp thụ nội mạc và không có dịch máu chảy ra ngoài. Trong khi ở người, nữ giới có thể hoạt động tình dục vào bất kỳ lúc nào trong chu kỳ kinh nguyệt, các động vật có vú với chu kỳ động dục chỉ giao phối vào thời kỳ ngay trước và sau rụng trứng. Thời kỳ hoạt động sinh dục, gọi là động dục, là thời kỳ duy nhất mà con cái tiếp nhận giao phối. Động dục đôi khi còn gọi là động hờn (nóng lên), và quả thực lúc này nhiệt độ cơ thể con cái hơi tăng lên một chút.

Độ dài và tần số chu kỳ sinh dục rất biến đổi ở các loài có vú khác nhau. Gấu và chó sói một năm có một chu kỳ động dục; voi có vài chu kỳ. Chuột có các chu kỳ quanh năm, mỗi chu kỳ kéo dài chỉ 5 ngày.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 46.5

1. FSH và LH lấy tên từ các sự kiện của chu kỳ sinh dục giới cái, nhưng chúng cũng hoạt động trong con đực. Các chức năng trong con đực và con cái giống nhau như thế nào?
2. Chu kỳ động dục khác với chu kỳ kinh nguyệt thế nào, người ta thấy hai loại chu kỳ này ở các động vật nào?
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Nếu người phụ nữ bắt đầu uống estradiol và progesterone ngay sau khi bắt đầu chu kỳ kinh mới, sẽ có tác động gì tới rụng trứng? Giải thích.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 46.6

Ở động vật có vú có nhau thai, phôi phát triển đầy đủ trong tử cung con mẹ

Sau khi đã xem các chu kỳ buồng trứng và tử cung ở phụ nữ, nay ta xem đến chính quá trình sinh sản, bắt đầu từ các sự kiện biến trứng thành phôi phát triển.

Thụ thai, phát triển phôi và đẻ

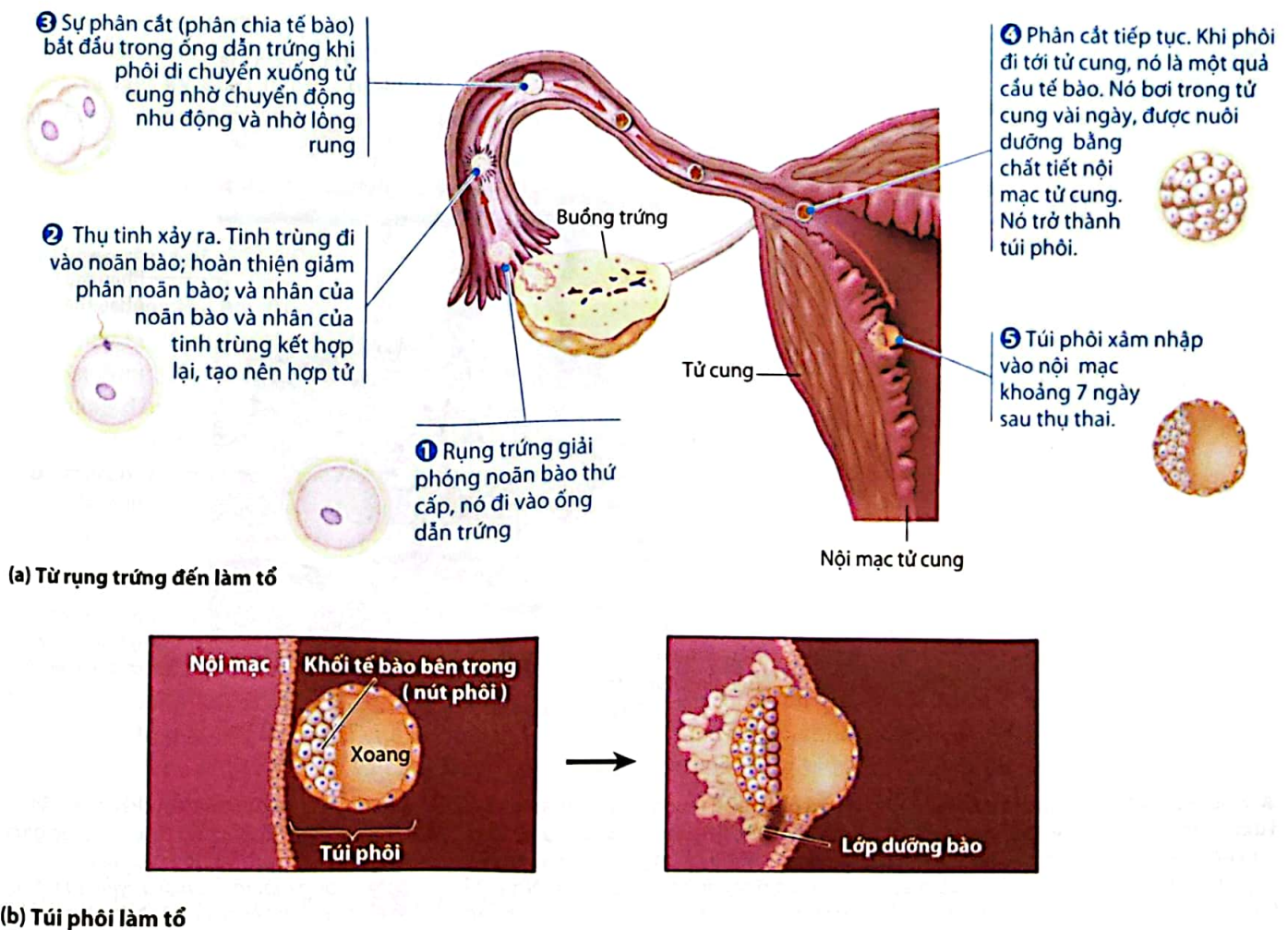
Trong giao hợp, người phóng ra 2-5 ml tinh dịch, với 70 – 130 triệu tinh trùng trong mỗi ml. Tính kiểm của tinh

dịch giúp trung hoà môi trường acid của âm đạo, bảo vệ tinh trùng và tăng cường tính vận động của chúng. Khi mới phóng ra, tinh dịch đông kết, điều đó có thể giúp giữ tinh dịch tại vị cho tới khi tinh trùng đạt tới cổ tử cung. Nhanh chóng sau đó, chất giải đông làm loãng tinh dịch, và tinh trùng bắt đầu bơi qua tử cung vào ống dẫn trứng. Sự thụ tinh – còn gọi là sự thụ thai ở người – xảy ra khi tinh trùng dung hợp với trứng (noãn bào thành thực) (**Hình 46.15a**). Khoảng 24 giờ sau, hợp tử bắt đầu phân chia, quá trình gọi là sự phân cắt. Sau 2-3 ngày nữa tiếp theo, phôi đạt tới tử cung như một quả cầu 16 tế bào. Khoảng 1 tuần sau thụ tinh, phân cắt tạo ra một giai đoạn phôi gọi là **túi phôi**, một quả cầu gồm các tế bào bao quanh một cái xoang rỗng ở giữa.

Vài ngày sau khi hình thành túi phôi, phôi xâm nhập (làm tổ) vào nội mạc tử cung (**Hình 46.15b**). Chỉ sau khi làm tổ, phôi mới có thể phát triển thành thai. Phôi đã làm tổ tiết ra các hormone thông báo sự có mặt và điều chỉnh hệ thống sinh dục của người mẹ. Một hormone phôi, kích

dục tố nhau thai người (human chorionic gonadotropin – hCG), tác động giống như LH của tuyến yên trong duy trì sự tiết progesterone và estrogen của thể vàng suốt mấy tháng đầu có mang. Nếu không có tác động lấn át hormone này khi có mang, thể vàng sẽ thoái hoá và mức progesterone sẽ tụt, kết quả là thấy kinh và mất phôi. Mức hCG trong máu mẹ cao tới mức đi ra cả nước tiểu, sự có mặt chúng là cơ sở cho xét nghiệm thai sớm thông thường.

Tình trạng có mang một hay vài phôi trong tử cung được gọi là **có mang**, hay **có chửa**. Thời gian có mang ở người trung bình là 266 ngày (38 tuần) từ lúc thụ tinh của trứng, hay 40 tuần từ khi bắt đầu kinh nguyệt cuối cùng. Thời gian có mang ở các động vật có nhau khác tương quan với kích thước cơ thể và mức thành thực con non khi sinh. Nhiều loài gặm nhấm có thời gian có mang khoảng 21 ngày, trong khi chó là gần 60 ngày. Bò có mang 270 ngày (gần như người), trong khi ở voi có mang kéo dài 600 ngày.



▲ **Hình 46.15** Sự hình thành hợp tử và các sự kiện sớm sau thụ tinh.

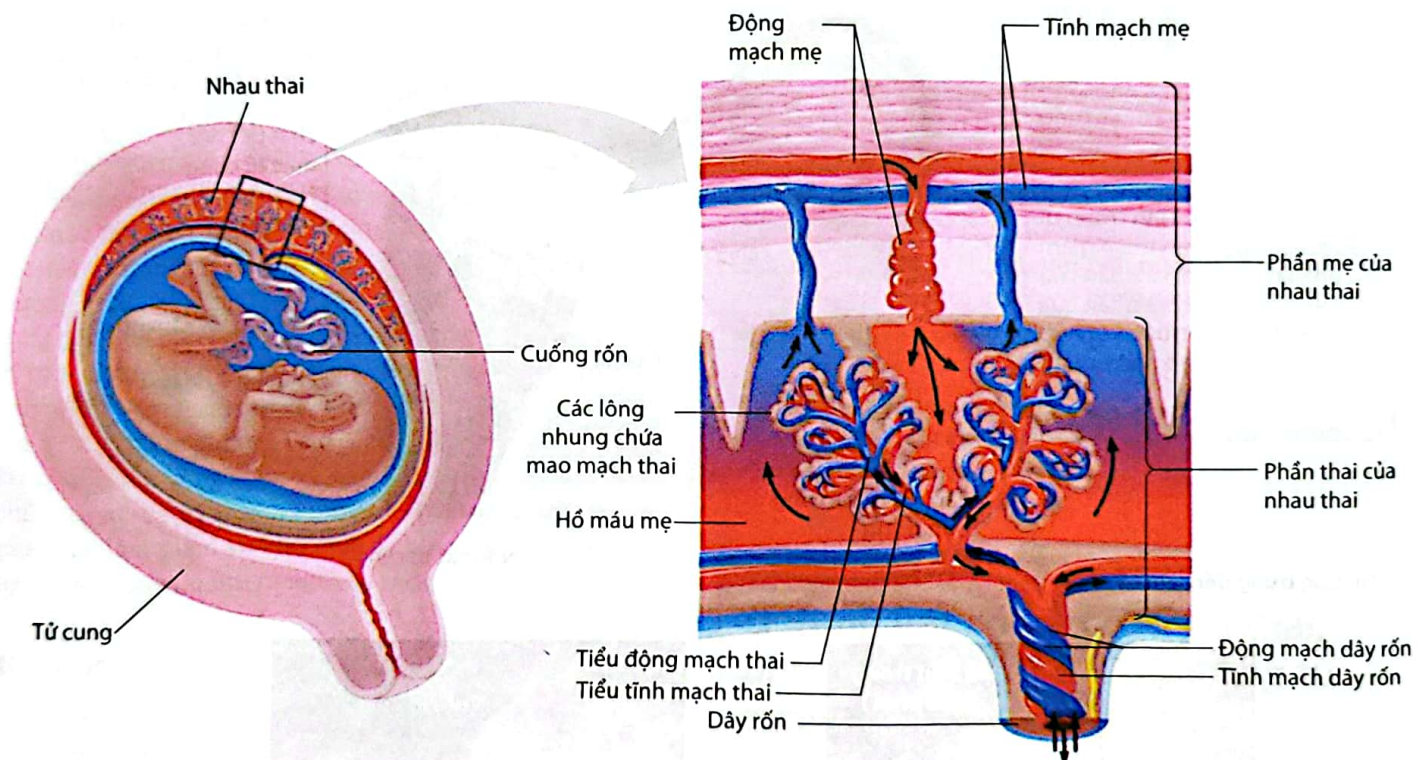
Không phải tất cả các trứng thụ tinh đều có khả năng hoàn thành phát triển. Nhiều thai kỳ kết thúc bất ngờ do sai lệch nhiễm sắc thể hoặc sai lệch phát triển. Ít thấy hơn nhiều, trứng thụ tinh bám vào ống dẫn trứng (vòi Fallope), kết quả là có mang lạc chỗ, có mang trong ống dẫn trứng (chứa ống). Các sự cố mang như thế không thể được duy trì và có thể làm vỡ ống dẫn trứng, làm chảy máu trong nghiêm trọng. Một số điều kiện, kể cả u nội mạc tử cung lạc chỗ, làm tăng xác suất chứa ống. Nhiễm khuẩn trong thời kỳ đẻ con, do can thiệp y tế, hay do bệnh truyền qua đường tình dục, đều có thể để lại sẹo trong ống dẫn trứng và làm tăng khả năng chứa lạc chỗ.

Ba tháng đầu

ngoài của túi phôi, còn gọi là **lớp dưỡng bào**, mọc lan ra ngoài và vùi vào trong nội mạc, cuối cùng giúp hình thành **nhau thai**. Một cơ quan hình đĩa, chứa các mạch máu của cả thai và mẹ, có thể nặng tới 1 kg. Nguyên liệu khuếch tán giữa hệ tuần hoàn mẹ và thai cung cấp chất dinh dưỡng, bảo vệ miễn dịch, trao đổi khí hô hấp, và lắng đọng các chất thải chuyển hoá của phôi. Máu từ thai đi ra nhau thai qua các động mạch cuống rốn và quay về thai qua tĩnh mạch cuống rốn (**Hình 46.16**).

Sự phân tách phôi trong tháng phát triển thứ nhất có thể tạo nên các song sinh cùng trứng, hay song sinh đơn hợp tử, giống hệt nhau. Các song sinh anh em, hay hai hợp tử, xuất hiện theo cách hoàn toàn khác: Hai nang chín (thành thực) trong một chu kỳ, và sau thụ tinh độc lập với nhau và làm tổ là hai phôi khác nhau về di truyền.

Ba tháng đầu là giai đoạn chính của sự **tạo cơ quan**, sự hình thành nên các cơ quan của cơ thể (**Hình 46.17**). Đúng là trong quá trình tạo cơ quan, phôi mẫn cảm nhất với các hư hại, như chiếu xạ hoặc thuốc, đưa tới các dị tật. Lúc 8 tuần, tất cả các cấu trúc chính của cơ thể trưởng thành đã có ở dạng mầm và phôi được gọi là **thai**. Tim bắt đầu đập vào tuần thứ tư; có thể phát hiện tim đập lúc 8-10 tuần. Vào cuối ba tháng đầu, mặc dù thai đã biệt hoá rõ, chỉ dài có 5 cm.



▲ Hình 46.16 Tuần hoàn nhau thai.

Từ tuần thứ tư tới lúc sinh, nhau thai, một hỗn hợp mô mẹ và mô thai, vận chuyển chất dinh dưỡng, các khí hô hấp, và chất thải giữa phôi hay thai và mẹ. Máu mẹ vào nhau theo động mạch, chảy vào hố máu trong nội mạc tử cung, và ra khỏi nhau qua tĩnh mạch. Máu phôi hay thai,

luôn giữ trong mạch, đi vào nhau qua các động mạch, đi qua các mao mạch, nằm trong các lông nhung hình ngón, nơi lấy chất dinh dưỡng và oxygen. Như chỉ trong hình vẽ, các mao mạch thai (hoặc phôi) và lông nhung xuyên vào phần mẹ của nhau. Máu thai ra khỏi nhau qua tĩnh mạch và quay về thai. Các nguyên

liệu được trao đổi qua khuếch tán, vận chuyển tích cực, và hấp thu chọn lọc giữa mạng mao mạch và hố máu mẹ.

? Trong một rối loạn di truyền rất hiếm, thiếu một enzyme đặc biệt gây tăng tiết testosterone. Khi thai có rối loạn này, người mẹ phát triển kiểu phân bố lông trên người giống đàn ông khi có mang. Hãy giải thích.



(a) 5 tuần. Các chồi chi, mắt, tim, gan, và mầm các cơ quan khác bắt đầu phát triển trong phôi. Phôi dài khoảng 1 cm



(b) 14 tuần. Tăng trưởng và phát triển thai tiếp tục trong ba tháng thứ hai. Thai này dài khoảng 6 cm



(c) 20 tuần. Lớn lên tới gần 20 cm chiều dài làm thay đổi tư thế thai (đầu trên đầu gối) do khoảng chứa bị giới hạn.

▲ Hình 46.17 Phát triển thai người.

Cùng lúc đó, người mẹ cũng nhanh chóng có những biến đổi. Mức progesterone cao khai mào cho các biến đổi trong hệ sinh dục: tăng tiết nhầy ở cổ tử cung tạo nút bảo vệ khỏi nhiễm trùng, phần mẹ của nhau thai tăng trưởng, tử cung trở nên lớn hơn, và (do mối liên hệ ngược âm tính lên vùng dưới đồi và thùy trước tuyến yên) rụng trứng và chu kỳ kinh nguyệt dừng lại. Vú cũng to lên rất nhanh và thường khá nhạy cảm. Khoảng ba phần tư số phụ nữ có mang cảm thấy nôn nao, thường gọi là ốm nghén vào ba tháng đầu.

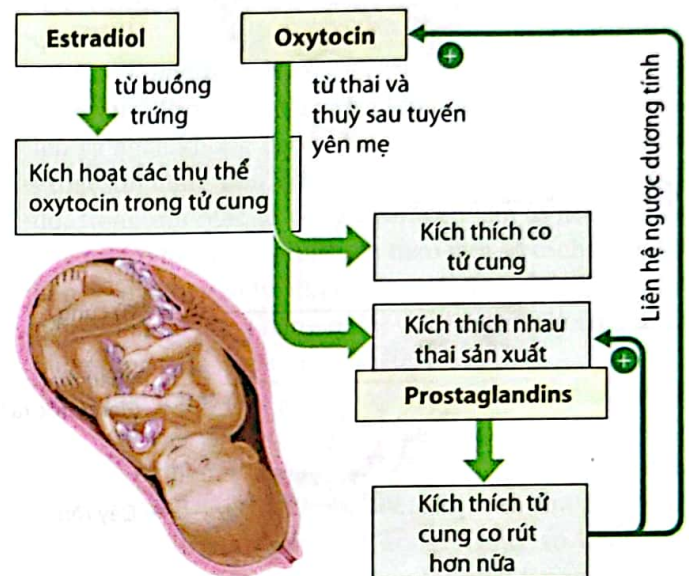
Ba tháng thứ hai

Trong ba tháng thứ hai, tử cung phình to đủ để mọi người nhận thấy là có mang. Thai lớn tới 30 cm chiều dài và rất hoạt động. Người mẹ có thể nhận thấy thai vận động vào tháng đầu của ba tháng thứ hai; hoạt động của thai có thể thấy qua thành bụng trong hai tháng tiếp theo. Các mức hormone ổn định khi hCG giảm xuống; thể vàng thoái hoá; và nhau thai chịu trách nhiệm hoàn toàn về tiết progesterone, hormone duy trì có mang.

Ba tháng thứ ba

Trong ba tháng cuối, thai lớn tới 3-4 kg và dài 50 cm. Hoạt động thai giảm đi do thai chiếm hết khoảng không có thể có. Khi thai lớn lên và tử cung phình to quanh nó các cơ quan ổ bụng bị chèn ép và chuyển vị, gây đi tiểu nhiều, tiêu hoá ngưng trệ, và căng cơ lưng.

Sự tương tác phức tạp các chất điều chỉnh cục bộ (prostaglandin) và các hormone (chủ yếu là estradiol và oxytocin) kích thích và điều chỉnh sự đau đẻ, quá trình sinh ra đứa trẻ (Hình 46.18). Một loạt các co rút mạnh và nhịp nhàng của tử cung trong 3 giai đoạn đau đẻ hay gây đẻ. Giai đoạn thứ nhất là mở và làm mỏng cổ tử cung, kết

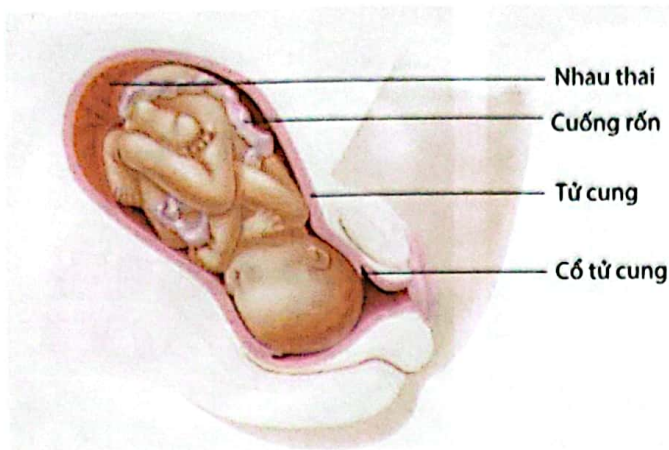


▲ Hình 46.18 Mô hình kích thích đau đẻ.

? Điều gì xảy ra nếu tiêm cho người đàn bà có mang một liều oxytocin vào cuối tuần có mang thứ 39?

quả là cổ rộng ra. Giai đoạn hai là đẩy đứa trẻ ra ngoài. Co rút mạnh và liên tục đẩy đứa trẻ ra ngoài tử cung qua âm đạo. Giai đoạn cuối của đẻ là xổ nhau. Hình 46.19 trong trang sau tổng quan cả ba giai đoạn này.

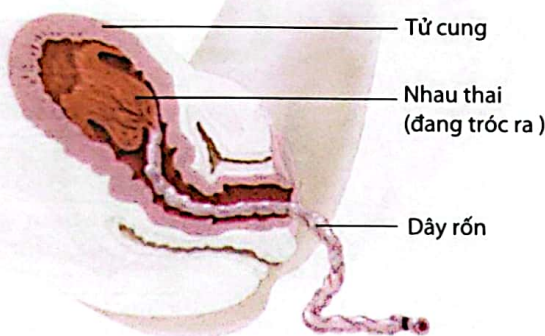
Cho bú sữa là một dạng chăm sóc con non chỉ có ở động vật có vú. Phản ứng với sự mút của đứa trẻ, cũng như thay đổi mức estradiol sau đẻ, vùng dưới đồi phát tín hiệu tới thùy trước tuyến yên tiết prolactin, prolactin kích thích tuyến vú tiết sữa. Mút vú cũng kích thích tiết các hormone thùy sau tuyến yên, oxytocin, kích thích giải phóng sữa từ tuyến vú (xem Hình 45.15).



❶ Mở cổ tử cung



❷ Sự xổ: đẩy đứa trẻ ra ngoài



❸ Xổ nhau

▲ Hình 46.19 Ba giai đoạn của sự đẻ.

Sự dung nạp miễn dịch mẹ đối với phôi và thai

Sự có mang là một câu đố về miễn dịch. Một nửa số gene phôi là di truyền từ bố; như vậy, rất nhiều các dấu ấn hoá học trên bề mặt phôi là lạ đối với con mẹ. Thế thì tại sao mẹ không loại thải phôi như một vật lạ, như là mô hoặc cơ quan ghép lấy từ cá thể khác? Một gợi mở lý thú lấy từ mối tương quan giữa những rối loạn tự miễn nhất định

với sự có mang. Ví dụ, người ta biết rằng, triệu chứng của viêm khớp dạng thấp, một bệnh tự miễn của khớp, trở nên nhẹ hơn khi có mang. Như vậy, sự điều chỉnh chung của hệ miễn dịch bị thay đổi bởi quá trình sinh sản. Phân loại các thay đổi này và tại sao chúng lại bảo vệ thai đang phát triển, đó là một lĩnh vực đang được nghiên cứu tích cực của miễn dịch học.

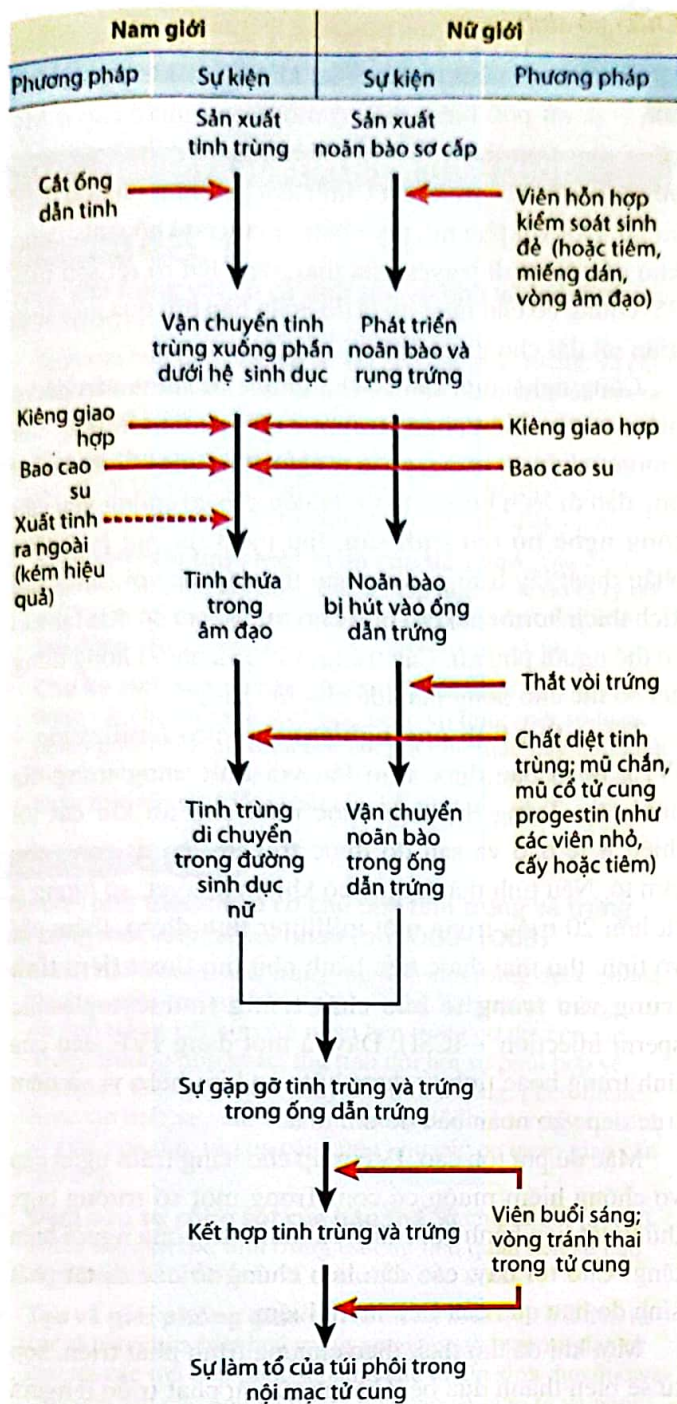
Tránh thai và nạo thai

Tránh thai, ngăn cản có chủ ý sự có thai, có thể đạt được bằng một số cách. Một số phương pháp tránh thai ngăn cản sự phát triển giao tử và giải phóng khỏi các tuyến sinh dục nam hay tuyến sinh dục nữ; các phương pháp khác ngăn cản thụ tinh bằng cách cách ly tinh trùng và trứng; cũng có thể ngăn cản sự làm tổ của phôi (**Hình 46.20**). Giới thiệu ngắn dưới đây về sinh học của các phương pháp thường dùng không có kỳ vọng làm một cẩm nang tránh thai. Để có thông tin đầy đủ, bạn phải tham khảo ý kiến bác sỹ.

Thụ thai có thể tránh bằng cách kiêng giao hợp hoặc bằng các vật chắn ngăn không cho tinh trùng tiếp xúc với trứng. Kiêng theo lịch, hay còn gọi là **phương pháp tính ngày** hay **kế hoạch hoá gia đình theo phương pháp tự nhiên**, kiêng giao hợp vào các thời điểm dễ thụ thai. Vì trứng có thể sống trong ống dẫn trứng 24-48 giờ và tinh trùng sống tới 5 ngày, cặp vợ chồng phải kiêng không giao hợp một số ngày quanh thời điểm, trước và sau rụng trứng. Biện pháp có hiệu quả nhất để xác định thời điểm rụng trứng là phối hợp với một số chỉ thị, như biến đổi dịch nhầy cổ tử cung, thay đổi thân nhiệt trong chu kỳ kinh nguyệt. Như vậy, kế hoạch hoá gia đình theo phương pháp tự nhiên đòi hỏi cặp vợ chồng phải hiểu biết về các dấu hiệu sinh lý này. Tỷ lệ có mang là 10 – 20% được báo cáo đối với hiệu quả của phương pháp kế hoạch hoá gia đình theo phương pháp tự nhiên này. (Tỷ lệ có mang là số trung bình phụ nữ có mang trong một năm trong số 100 phụ nữ dùng phương pháp tránh thai đó tính bằng phần trăm.) Một số cặp vợ chồng dùng phương pháp tính ngày rụng trứng để tăng khả năng thụ thai.

Phương pháp tránh thai, phóng tinh ra ngoài, (kéo dương vật khỏi âm đạo trước khi xuất tinh) là không đáng tin cậy. Tinh trùng của lần phóng trước có thể cùng dịch tiết được chuyển sang âm đạo trước khi phóng. Hơn nữa, chỉ kéo ra chậm một phần giây cũng đủ đưa vào hàng chục triệu tinh trùng.

Một số phương pháp rào chắn để tránh thai ngăn không cho tinh trùng tiếp xúc với trứng cho tỷ lệ có thai nhỏ hơn 10%. **Bao cao su** là một túi bằng màng cao su bao khít lấy dương vật để thu lấy tinh dịch. Đối với những người hoạt động tình dục mạnh, bao cao su là biện pháp tránh thai duy nhất có hiệu quả trong cả ngăn ngừa sự lan truyền các bệnh qua đường tình dục, kể cả AIDS (Sự bảo vệ này, tuy nhiên cũng không tuyệt đối). Một rào chắn



▲ **Hình 46.20 Cơ chế của một số phương pháp tránh thai.** Mũi tên đỏ chỉ vị trí mà phương pháp, thiết bị, hoặc sản phẩm can thiệp vào tính theo các sự kiện từ lúc sản xuất tinh trùng hay noãn bào sơ cấp cho tới khi làm tổ và phát triển phôi.

phổ biến nữa, đó là **mũ chấn** một miếng cao su hình mũ, đội vào phần trên của âm đạo trước khi giao hợp. Cả hai thiết bị này cho tỷ lệ có mang thấp khi kết hợp với các chất diệt tinh trùng dưới dạng bọt hay dạng nhót. Các thiết bị rào chắn khác là mũ cổ tử cung, mũ này đội khít quanh lỗ mở của cổ tử cung và giữ tại vị bằng lực hút, và túi âm đạo hay “bao cao su nữ”.

Ngoài sự kiên giao hợp hoàn toàn, phương pháp có hiệu quả nhất trong kiểm soát sinh đẻ là sự triệt sản, các

thiết bị trong tử cung (vòng tránh thai), và các hormone tránh thai. Triệt sản (sẽ thảo luận bên dưới) có hiệu quả 100%. Các thiết bị trong tử cung có tỷ lệ có mang ít hơn 1% là phương pháp kiểm soát sinh đẻ khá phổ biến nhất bên ngoài Mỹ. Được bác sỹ đưa vào tử cung, thiết bị trong tử cung (IUD) can thiệp vào thụ tinh và làm tổ. Các thuốc tránh thai hormone, thông thường nhất dưới dạng **viên tránh thai**, cũng có tỷ lệ có mang 1% hay ít hơn.

Viên tránh thai thông thường nhất là một hỗn hợp estrogen tổng hợp và progestin tổng hợp (hormone giống progesterone). Hỗn hợp này bắt chước mối liên hệ ngược âm tính trong chu kỳ buồng trứng, làm vùng dưới đồi ngừng tiết GnRH và do đó cũng làm tuyến yên ngừng tiết FSH và LH. Sự ngừng tiết LH làm ngừng rụng trứng. Thêm vào đó, sự ức chế tiết FSH do nồng độ estrogen thấp trong viên làm cho nang trứng không phát triển. Một hỗn hợp tương tự các hormone cũng dùng để tiêm, chứa trong vòng xoắn đưa vào âm đạo, và như miếng dán vào da. Viên hỗn hợp kiểm soát sinh đẻ cũng có thể dùng với liều cao như “viên buổi sáng”. Uống liền 3 ngày sau giao hợp tự do, chúng ngăn cản thụ tinh và làm tổ với hiệu quả 75%.

Các thuốc tránh thai gốc hormone khác có chứa chỉ progestin. Progestin làm cho lớp nhầy ở cổ tử cung dày lên và ngăn không cho tinh trùng đi qua để vào tử cung. Progestin cũng làm giảm tần số rụng trứng và gây biến đổi trong nội mạc tử cung ngăn cản làm tổ nếu thụ thai xảy ra. Có thể dùng progestin theo một số cách: viên bao nhỏ, giải phóng từ từ, được cấy dưới da và kéo dài 5 năm, tiêm 3 tháng, uống hằng ngày viên nhỏ. Tỷ lệ có thai khi dùng progestin là rất nhỏ.

Thuốc tránh thai gốc hormone có tác dụng cả lợi lẫn hại. Với các phụ nữ dùng viên hỗn hợp, vấn đề về tim mạch là nghiêm trọng nhất. Phụ nữ hút thuốc lá có nguy cơ cao gấp 3 tới 10 lần bị chết do bệnh tim mạch nếu dùng thuốc tránh thai dạng uống. Trong số không hút thuốc lá, các viên tránh thai tăng lên chút ít nguy cơ đông máu không bình thường, tăng huyết áp, đột quỵ. Mặc dù các thuốc tránh thai dạng uống làm tăng nguy cơ bệnh tim mạch, nhưng chúng loại bỏ nguy cơ có thai; tỷ lệ tử vong của những người dùng viên tránh thai chỉ bằng nửa so với số đàn bà chưa. Cũng vậy, viên tránh thai làm giảm ung thư buồng trứng và nội mạc tử cung.

Một thách thức cho nghiên cứu, đó là thuốc tránh thai cho đàn ông. Gần đây người ta chú ý tới tổ hợp hormone ức chế sự giải phóng kích dục tố và do đó ức chế sự tạo tinh. Testosterone có trong tổ hợp này có hai tác dụng mong muốn: ức chế chức năng sinh sản của vùng dưới đồi và tuyến yên và duy trì các tính trạng sinh dục thứ cấp. Mặc dù có một số kết quả đầy hứa hẹn, thuốc tránh thai hormone cho đàn ông vẫn còn trong giai đoạn thử nghiệm.

Triệt sản là sự ngăn cản vĩnh viễn sự giải phóng giao tử. **Thắt ống dẫn trứng** ở phụ nữ thường gồm là đốt

hoặc thắt một đoạn của ống dẫn trứng ngăn cản trứng di chuyển xuống tử cung. Tương tự, **thắt ống dẫn tinh** ở đàn ông là thắt lại hay cắt bỏ một đoạn ngắn ở mỗi ống dẫn tinh để ngăn cản tinh trùng đi vào niệu đạo. Các thủ tục triệt sản ở cả nam và nữ là tương đối an toàn và không gây thương tổn. Các hormone sinh dục và các chức năng sinh dục không bị ảnh hưởng gì, không có thay đổi về chu kỳ kinh nguyệt ở phụ nữ, cũng như về khối lượng tinh dịch ở đàn ông. Tuy nhiên, thủ thuật không thể quay ngược lại được và triệt sản là vĩnh viễn.

Nạo thai là kết thúc sự diễn tiến của thai kỳ. Sẩy thai tự phát là khá thông thường; nó xảy ra trong khoảng một phần ba trường hợp mang thai, nhiều khi người phụ nữ còn chưa biết là mình đã thụ thai. Thêm vào đó, mỗi năm khoảng 850.000 phụ nữ Mỹ nhờ bác sĩ cho sẩy thai.

Một loại thuốc tên là mifepristone, hay RU486, làm cho người phụ nữ kết thúc có mang mà không phải phẫu thuật trong khoảng 7 tuần đầu tiên. RU486 ức chế thụ thể progesterone trong tử cung, như vậy ngăn cản không cho progesterone duy trì có mang. Thường dùng cùng với một lượng nhỏ prostaglandin để gây co tử cung.

Công nghệ sinh sản hiện đại

Các tiến bộ khoa học và kỹ thuật làm cho nhiều vấn đề sinh sản trở nên có thể khắc phục được, kể cả các bệnh di truyền và vô sinh.

Phát hiện các rối loạn trong khi mang thai

Nhiều bệnh di truyền và các vấn đề phát triển hiện nay có thể chẩn đoán được khi thai trong tử cung. Tạo ảnh siêu âm, thu nhận hình ảnh qua sử dụng sóng âm có tần số cao hơn sóng âm nghe thấy, là rất phổ biến để phân tích trạng thái và kích thước thai. Chọc ối hay lấy mẫu lông nhung nhau thai, tức dùng kim để thu các tế bào từ dịch hoặc mô xung quanh thai; các tế bào này dùng cho các phân tích di truyền cơ bản (xem Hình 14.18). Một kỹ thuật khác để thu nhận các tế bào thai dựa trên hiện tượng các tế bào máu thai có thể chui qua hàng rào nhau thai đi vào dòng máu mẹ. Các mẫu máu mẹ có máu con có thể xác định bằng các kháng thể đặc hiệu (bám vào các protein trên bề mặt tế bào thai) và sau được xét nghiệm về các sai lệch di truyền.

Sự chẩn đoán các bệnh di truyền đặt ra vấn đề đạo đức. Tới nay, hầu như tất cả các rối loạn phát hiện được đều không được chữa chạy gì khi thai trong tử cung, và nhiều rối loạn không thể chữa kể cả sau khi sinh. Các cha mẹ đối mặt với khó khăn để quyết định có ngừng mang thai hay là để nuôi đứa trẻ bị dị tật nặng và đoán thọ. Đây là vấn đề phức tạp đòi hỏi phải có suy nghĩ chín chắn và tư vấn di truyền có uy tín.

Chữa vô sinh

Vô sinh, hay hiếm muộn – sự không có khả năng sinh con – là rất phổ biến, thấy ở một trong mười cặp ở Mỹ cũng như trên thế giới. Có nhiều nguyên nhân vô sinh, với xác suất khiếm khuyết sinh sản gần như nhau ở nam và nữ. Đối với phụ nữ, tuy nhiên, nguy cơ khó sinh, cũng như các dị tật di truyền của thai, tăng lên rõ rệt sau tuổi 35; chứng cứ cho rằng đó là do noãn bào trải qua một thời gian rất dài cho giảm phân.

Công nghệ sinh sản có thể giúp cho nhiều vấn đề về hiếm muộn. Liệu pháp hormone có thể đôi khi tăng sản lượng tinh hoặc trứng, phẫu thuật có thể căn chỉnh đường ống dẫn đi lệch hoặc gấp gập. Nhiều cặp vợ chồng yêu cầu **công nghệ hỗ trợ sinh sản**, thủ thuật thường bao gồm phẫu thuật lấy trứng (noãn bào thứ cấp) từ vòi trứng sau kích thích hormone, thụ tinh cho trứng, sau đó đưa lại vào cơ thể người phụ nữ. Các trứng, tinh, và phôi không dùng hết có thể cho đông lạnh để cho lần sau.

Trong **thụ tinh ống nghiệm** (in vitro fertilization – IVF), noãn bào được trộn lẫn với tinh trùng trong đĩa nuôi cấy. Trứng thụ tinh được nuôi cho tới khi đạt tới thiếu 8 tế bào và sau đó được truyền vào tử cung cho làm tổ. Nếu tinh thành thực có khiếm khuyết, số lượng ít (ít hơn 20 triệu trong một milliliter tinh dịch), thậm chí vô tinh, thụ thai được tiến hành nhờ thủ thuật **tiêm tinh trùng vào trong tế bào chất trứng** (intracytoplasmic sperm injection – ICSI). Đây là một dạng IVF, đầu của tinh trùng hoặc tinh tử được hút vào kim hiển vi và tiêm trực tiếp vào noãn bào để thụ thai.

Mặc dù phí tổn cao, IVF giúp cho hàng trăm ngàn cặp vợ chồng hiếm muộn có con. Trong một số trường hợp, thủ thuật tiến hành với trứng và tinh trùng của người hiến tặng. Cho tới nay, các dẫn liệu chứng tỏ các dị tật phát sinh do hậu quả của IVF là rất hiếm.

Một khi đã thụ thai, theo chương trình phát triển, hợp tử sẽ biến thành đứa bé. Cơ chế của sự phát triển ở người và các động vật sẽ trình bày trong Chương 47.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 46.6

1. Tại sao xét nghiệm hCG (kích dục tố nhau thai người) được sử dụng như test chẩn đoán có thai sớm chứ không phải muộn? hCG có vai trò gì trong có thai?
2. Thắt ống dẫn trứng và thắt ống dẫn tinh giống nhau ở những khía cạnh nào?
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Nếu một nhân tinh tử được sử dụng trong ICSI, giai đoạn bình thường nào của tạo giao tử và thụ tinh phải bỏ qua?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

TÓM TẮT CÁC KHÁI NIỆM THEN CHỐT

KHÁI NIỆM 46.1

Trong giới Động vật có cả sinh sản vô tính và hữu tính (tr. 997-1000)

- ▶ **Sinh sản hữu tính** phải có sự kết hợp các giao tử đực và cái, hình thành nên hợp tử. Sinh sản vô tính là hình thức tạo ra đời con mà không cần có sự hợp nhất của các giao tử.
- ▶ **Các cơ chế sinh sản vô tính** Phân đôi, mọc chồi, phân đoạn với tái sinh, và trinh sinh là các cơ chế sinh sản vô tính ở các loài động vật không xương sống khác nhau.
- ▶ **Sinh sản hữu tính: Một bí ẩn của tiến hoá** Tạo điều kiện để chọn lọc lấy hoặc bỏ các tập hợp gene đó là lý do giải thích tại sao sinh sản hữu tính rất phổ biến trong các loài động vật.
- ▶ **Chu kỳ sinh sản và các phương thức sinh sản** Đa số động vật chỉ sinh sản hữu tính hoặc vô tính; một số luân phiên giữa hai loại. Biến đổi hai phương thức này làm xuất hiện trinh sinh, lưỡng tính, đảo giới. Các hormone và tác nhân môi trường kiểm soát chu kỳ sinh sản.

KHÁI NIỆM 46.2

Thụ tinh phụ thuộc vào cơ chế đưa tinh trùng và trứng của cùng một loài lại với nhau (tr. 1000-1003)

- ▶ **Ở thụ tinh ngoài**, tinh trùng thụ tinh cho trứng được phóng thích ra môi trường bên ngoài. Ở thụ tinh trong, trứng và tinh trùng kết hợp với nhau bên trong cơ thể con mẹ. Trong trường hợp khác, thụ tinh đòi hỏi sự phối hợp về thời gian thông qua các thay đổi môi trường, pheromone, hoặc tập tính ve vãn. Thụ tinh trong đòi hỏi tương tác hành vi giữa con đực và con cái, cũng như các cơ quan giao cấu phù hợp.
- ▶ **Đảm bảo sự sống sót của hậu thế** Sự cho ra đời một số ít hậu thế qua thụ tinh trong thường liên quan đến sự bảo vệ phôi chắc chắn hơn và chăm sóc con non.
- ▶ **Tạo và giải phóng giao tử** Hệ thống sinh dục bắt đầu từ các tế bào chưa biệt hoá trong xoang cơ thể tạo ra giao tử cho tới các tập hợp phức tạp như các tuyến sinh dục đực và cái cùng với các ống và tuyến phụ bảo vệ giao tử và phôi đang phát triển. Mặc dù sinh sản hữu tính có sự tham gia của cặp cơ thể, vẫn còn cơ hội cho cạnh tranh giữa các cá thể và giữa các giao tử.

KHÁI NIỆM 46.3

Các cơ quan sinh sản sản xuất và vận chuyển các giao tử (tr. 1003 - 1007)

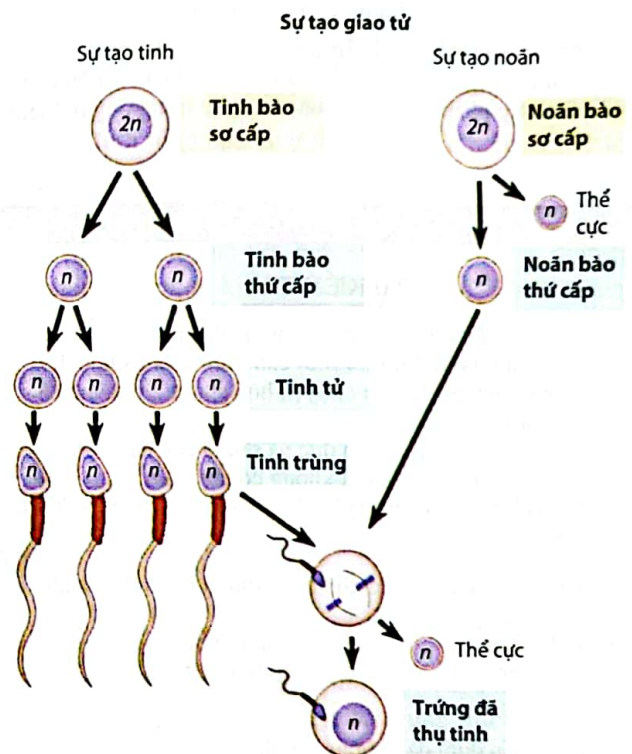
- ▶ **Giải phẫu hệ sinh dục nữ giới** Các cấu trúc sinh dục bên ngoài của nữ giới gồm môi lớn, môi nhỏ và âm vật, tất cả cùng hình thành nên âm hộ bao quanh lỗ mở âm đạo và niệu đạo. Bên trong, âm đạo nối với tử cung, tử cung nối với ống dẫn trứng. Hai buồng trứng (tuyến sinh dục nữ), là một kho chứa các nang trứng chứa noãn bào. Sau rụng trứng, phần còn lại của nang phát triển thành thể vàng, tiết các hormone với thời gian dài hay ngắn tùy thuộc có mang có xảy ra hay không. Mặc dù tách biệt hẳn khỏi hệ sinh dục, tuyến vú được tiến hoá liên quan tới việc chăm sóc con của mẹ.

- ▶ **Giải phẫu hệ sinh dục nam giới** Các cơ quan sinh dục bên ngoài của nam giới gồm bìu và dương vật. Các tuyến sinh dục nam, hay tinh hoàn, nằm trong bìu, nơi nhiệt độ được duy trì thấp hơn cần cho quá trình sinh tinh ở các loài có vú. Tinh hoàn có các tế bào sản xuất hormone và các ống sinh tinh, dẫn tiếp tới mào tinh hoàn, ống dẫn tinh, ống phóng tinh, và niệu đạo, mở ra ở đỉnh đầu dương vật.
- ▶ **Phản ứng tình dục ở người** Cả nam và nữ đều có sự cương cứng một số mô cơ thể nhất định do sung huyết và căng cơ, đỉnh cao là cực khoái.

KHÁI NIỆM 46.4

Trình tự diễn biến và đặc điểm giảm phân khác nhau giữa con đực và con cái ở động vật có vú (tr. 1007)

- ▶ Sự tạo giao tử, hay sản sinh giao tử, bao gồm tạo noãn ở giới cái và tạo tinh ở giới đực. Tinh trùng tạo ra liên tục, trong khi noãn bào thành thực gián đoạn theo chu kỳ. Giảm phân tạo ra một trứng lớn trong tạo noãn, nhưng cho ra 4 tinh trùng trong tạo tinh.



KHÁI NIỆM 46.5

Sự tương tác giữa các hormone sinh dục và hormone kích thích nội tiết điều chỉnh sự sinh sản động vật có vú (tr. 1007-1012)

- ▶ **Kiểm soát hormone hệ sinh dục nam** Các androgene (chủ yếu là testosterone) từ tinh hoàn gây phát triển các tính trạng sinh dục sơ cấp và thứ cấp ở giới nam. Sự sản xuất androgene và tinh trùng được kiểm soát bởi các hormone vùng dưới đồi và tuyến yên.
- ▶ **Chu kỳ sinh dục ở nữ giới** Sự tiết có chu kỳ GnRH từ vùng dưới đồi và FSH và LH từ thùy trước tuyến yên điều phối chu kỳ sinh dục giới nữ. FSH và LH gây biến đổi

trong buồng trứng và tử cung qua estrogene, trước tiên là estradiol, và progesterone. Các nang trứng đang phát triển tiết estradiol, và thể vàng tiết progesterone và estradiol. Liên hệ ngược dương tính và âm tính điều khiển mức hormone và điều khiển chu kỳ.

Chu kỳ động dục khác chu kỳ kinh nguyệt ở chỗ lớp lót tử cung tự tiêu mà không tróc ra, và khác biệt ở chỗ giao phối chỉ xảy ra vào thời gian động dục.

KHÁI NIỆM 46.6

Ở động vật có vú có nhau thai, phôi phát triển đầy đủ trong tử cung con mẹ (tr. 1012-1018)

- ▶ **Thụ tinh, phát triển phôi và đẻ** Sau thụ tinh và hoàn thành giảm phân trong ống dẫn trứng, hợp tử phân cắt và phát triển thành túi phôi trước lúc làm tổ trong nội mạc tử cung. Thai kỳ ở người có thể chia làm ba lần ba tháng. Tất cả các cơ quan chính bắt đầu phát triển vào giai đoạn 8 tuần tuổi. Liên hệ ngược dương tính bao gồm các prostaglandin, các hormone estradiol và oxytocin điều khiển sự đau đẻ.
- ▶ **Sự dung nạp miễn dịch mẹ đối với phôi và thai** Sự tiếp nhận của người phụ nữ có mang đối với thai "lạ" phản ánh sự ức chế một phần phản ứng miễn dịch của người mẹ.
- ▶ **Tránh thai và nạo thai** Các phương pháp tránh thai có thể ngăn cản sự giải phóng các giao tử thành thực từ tuyến sinh dục, ngăn cản thụ tinh hoặc làm tổ của phôi.
- ▶ **Công nghệ sinh sản hiện đại** Có công nghệ giúp phát hiện dị thường trước sinh và giúp các cặp hiếm muộn bằng các phương pháp hormone hoặc thụ tinh trong ống nghiệm.

KIỂM TRA KIẾN THỨC CỦA BẠN

TỰ KIỂM TRA

1. Điểm nào dưới đây đặc trưng cho trình sinh?
 - a. Con vật có thể đổi giới tính của mình trong cuộc đời.
 - b. Một nhóm các tế bào chuyên hoá phát triển thành cá thể mới.
 - c. Con vật đầu tiên là con đực và sau là con cái.
 - d. Cái trứng phát triển mà không có thụ tinh.
 - e. Cả hai trong cặp giao phối đều có các cơ quan sinh dục đực và cái.
2. Trong con đực động vật có vú, hệ thống bài tiết và sinh dục có chung
 - a. tinh hoàn.
 - b. niệu đạo.
 - c. túi tinh.
 - d. ống dẫn tinh.
 - e. tuyến tiền liệt.
3. Cặp đôi nào dưới đây không chính xác?
 - a. ống sinh tinh - cổ tử cung
 - b. tế bào Sertoli - nang bào
 - c. testosterone - estradiol
 - d. môi lớn - bìu
 - e. ống dẫn tinh - ống dẫn trứng
4. Câu nào dưới đây là đúng?
 - a. Tất cả động vật có vú có chu kỳ kinh nguyệt.
 - b. Lớp nội mạc tử cung bị tróc trong chu kỳ kinh nguyệt và bị tự tiêu trong chu kỳ động dục.
 - c. Chu kỳ động dục xảy ra thường xuyên hơn là chu kỳ kinh nguyệt.
 - d. Chu kỳ động dục không được hormone kiểm soát.
 - e. Rụng trứng xảy ra trước khi nội mạc dày lên trong chu kỳ động dục.

5. Sản xuất LH và FSH cực đại khi
 - a. pha chảy máu kinh của chu kỳ tử cung.
 - b. bắt đầu pha nang của chu kỳ buồng trứng.
 - c. thời điểm ngay trước rụng trứng.
 - d. cuối pha thể vàng của chu kỳ buồng trứng.
 - e. pha tiết của chu kỳ kinh nguyệt.
6. Điều nào dưới đây là đúng cho cả tạo noãn và tạo tinh?
 - a. gián đoạn trong phân chia giảm nhiễm
 - b. giảm phân tạo ra các giao tử hoạt động
 - c. giảm phân là cần để sản xuất mỗi giao tử
 - d. giao tử được sản xuất trong một thời kỳ nhất định
 - e. giảm phân tạo ra các loại tế bào khác nhau
7. Trong thai kỳ ở người, mầm các cơ quan phát triển
 - a. trong ba tháng thứ nhất.
 - b. trong ba tháng thứ hai.
 - c. trong ba tháng thứ ba.
 - d. khi phôi nằm trong ống dẫn trứng.
 - e. trong giai đoạn túi phôi.
8. Câu nào nói sai về sinh sản ở người?
 - a. Thụ tinh xảy ra trong ống dẫn trứng.
 - b. Các thuốc tránh thai hormone có hiệu quả chỉ có cho phụ nữ.
 - c. Noãn bào hoàn thành giảm phân sau khi tinh trùng xâm nhập vào nó.
 - d. Các giai đoạn tạo tinh sớm nhất nằm sát lòng ống (xoang) của ống sinh tinh.
 - e. Tạo tinh và tạo noãn đòi hỏi các nhiệt độ khác nhau.
9. **HÃY VẼ** Trong tạo tinh ở người, nguyên phân các tế bào mầm cho ra một tế bào ở trạng thái mầm và một tế bào trở thành tinh nguyên bào. (a) Hãy vẽ bốn vòng (lần) nguyên phân cho một tế bào mầm, và chú thích các tế bào con. (b) Cho một tinh nguyên bào, hãy vẽ các tế bào sẽ được tạo ra từ một vòng nguyên phân và giảm phân tiếp theo. Chú thích các tế bào, chú thích nguyên phân và giảm phân. (c) Điều gì xảy ra nếu tế bào mầm phân chia giống như tinh nguyên bào?

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

LIÊN HỆ VỚI TIỀN HOÁ

10. Lưỡng tính thường chỉ thấy ở các động vật bám cố định trên bề mặt. Các loài chuyển động ít có lưỡng tính. Tại sao?

TÌM HIỂU KHOA HỌC

11. Bạn phát hiện ra một loài giun đẻ trứng mới. Bạn mổ 4 con trưởng thành và thấy cả trứng và tinh trùng trong mỗi con. Các tế bào bên ngoài tuyến sinh dục chứa 5 cặp nhiễm sắc thể. Không có các dạng di truyền khác, làm thế nào bạn có thể xác định là những con giun đó có thể tự thụ tinh?