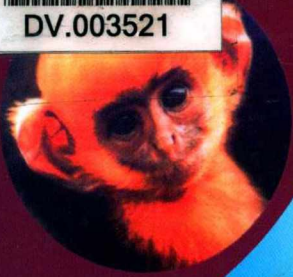




DV.003521

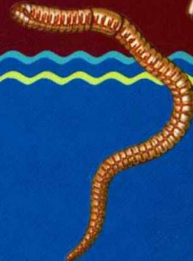
THÁI TRẦN BÁI



GIÁO TRÌNH

HOẠT ĐỘNG SỐNG VÀ TIẾN HOÁ CỦA CÁC

HỆ CƠ QUAN ĐỘNG VẬT



ÔNG LÂM



NHÀ XUẤT BẢN GIÁO DỤC VIỆT NAM

THÁI TRẦN BÁI

GIÁO TRÌNH
HOẠT ĐỘNG SỐNG VÀ TIẾN HOÁ
CỦA CÁC HỆ CƠ QUAN ĐỘNG VẬT

NHÀ XUẤT BẢN GIÁO DỤC VIỆT NAM

Hình bìa: **Sân mỗi chủ động: động cơ tiến hoá của giới động vật và tiến hoá của hệ thần kinh** [ghep tứ B. Johnson (hệ thần kinh của thủy tức, sán lông, giun đốt và côn trùng); Tilo Nade (linh trưởng); J. Lamarque và cs (cú đang săn chuột, cà niễng đang gặm cá); Miller và Harley (não của động vật có xương sống) và Parragon book (mực đang săn cá, cá mixin đang rửa mỗi)].

LỜI NÓI ĐẦU

Hoạt động sống và tiến hóa của các hệ cơ quan động vật là một trong 2 nội dung cơ bản của Giải phẫu so sánh Động vật, bao quát hơn (trong phạm vi toàn giới Động vật) và do đó hoàn chỉnh hơn giáo trình Giải phẫu so sánh Động vật không xương sống mà tác giả đã giảng dạy nhiều năm cho đào tạo Sau đại học.

Giới Động vật gồm khoảng 40 ngành có đại diện hiện sống, kể cả các ngành lớn có hàng vạn đến trên dưới một triệu loài (ngành Chân khớp) và các ngành bé mà số loài trong mỗi ngành chỉ có hàng chục hoặc hàng trăm. Cho dù lớn hoặc bé, mỗi ngành động vật đều đặc trưng bằng một sơ đồ cấu trúc riêng của cơ thể. Do đó, xét giải phẫu so sánh động vật, cũng như V.N. Beklemishev, 1964 đã chỉ ra đối với Giải phẫu so sánh Động vật không xương sống, phải gồm 2 phần chính: phần Nguyên hình thái học (Promorphologia) và phần Cơ quan học (Organologia). Một phần nội dung của Nguyên hình thái học, về các sơ đồ cấu trúc cơ thể động vật, đã được đề cập đến trong Giáo trình Động vật học, xuất bản năm 2010. Nội dung của sách này chính là phần thứ hai của Giải phẫu so sánh động vật.

Xét hình thành, phát triển và tiến hóa của các hệ cơ quan trong toàn giới Động vật chính là xét mối liên quan của các cơ quan trong các sơ đồ cấu trúc trên các nhánh phát triển được hoàn chỉnh dần của giới Động vật. Tùy theo quan hệ phát sinh và chiều hướng tiến hóa của các Ngành, tiến hóa của một cơ quan hoặc hệ cơ quan có thể liên tục hoặc bị ngắt quãng bằng từng nhánh tiến hóa. Một cơ quan có thể được kế thừa từ tổ tiên và hoàn chỉnh trong điều kiện của từng ngành hoặc từng nhóm ngành gần gũi, hoặc xuất hiện mới độc lập trong từng nhánh tiến hóa. Phân biệt chính xác các cơ quan *tương đồng* hoặc *tương tự* chính là chìa khóa để giải quyết vấn đề này trong toàn giới Động vật.

Thực tế giảng dạy giáo trình này cũng cho thấy các kiến thức về “giải phẫu-hình thái” khó được đề cập một cách sâu sắc nếu không được liên kết với môi trường sống và hoạt động sống, tức là với các kiến thức về sinh học khác của từng nhóm động vật. Mục tiêu lý tưởng là đề cập vấn đề ở mức khái quát hơn, sinh học so sánh động vật. Trong giáo trình này, phần “hoạt động sống” của các hệ cơ quan được giới thiệu ở 2 mức độ: *mức độ tổng quát* và *mức độ sâu hơn* về cơ chế hoạt động. Mức độ tổng quát được giới thiệu cùng với các kiến thức về hình thái giải phẫu. Mức độ sâu hơn chỉ được chọn giới thiệu làm ví dụ ở một nhóm động vật, thường là nhóm động vật có tổ chức cao và đã được nghiên cứu kỹ (như côn trùng, thú, trong đó có linh trưởng, kể cả loài người ...).

Về hệ thống các đơn vị phân loại bậc cao được dùng trong Giáo trình này, giới Động vật gồm 2 phân giới Động vật nguyên sinh (Protozoa) hoặc Đơn bào và Động vật hậu sinh (Metazoa) hoặc Đa bào. Động vật đa bào gồm 2 nhóm lớn: Động vật Cận đa bào (Parazoa), gồm ngành Thân lỗ và Động vật Chân đa bào (Eumetazoa), gồm các ngành còn lại. Theo mức độ tổ chức của cơ thể, Chân đa bào được phân thành Động vật đối xứng tỏa tròn (Radialia), gồm ngành Ruột khoang và ngành Sứa lược và Động vật đối xứng hai bên (Bilateria), gồm các ngành còn lại. Động vật đối xứng hai bên sớm tiến hóa theo 2 hướng để cho Động vật Nguyên khẩu (Protostomia) và Động vật Hậu khẩu (Deuterostomia).

Trong Động vật Nguyên khẩu có các đơn vị phân loại lớn là Giun thấp (Scolecida), gồm các ngành Giun dẹt, Giun vòi, Giun tròn và một số ngành động vật gần gũi chưa có thể xoang khác; Thân mềm (Mollusca), gồm ngành Thân mềm và Động vật phân đốt (Articulata), gồm các ngành lớn là Giun đốt, Có móc và Chân khớp. Trong Động vật Hậu khẩu có các ngành lớn là Da gai, Động vật Nửa dây sống và Động vật Có dây sống.

Về phương pháp, để khuyến khích tự tìm tòi của người đọc, kênh hình đã được chọn lọc phong phú và phần Chỉ dẫn tra cứu (Index) đã được soạn chi tiết về cả các khái niệm dùng trong hình thái, giải phẫu và sinh học nói chung và cả các tên tiếng Việt cũng như tên khoa học của các đơn vị phân loại động vật có đề cập đến trong sách.

Chúng tôi xin chân thành cảm ơn sự giúp đỡ về tài liệu và ý kiến cho quá trình biên soạn giáo trình này của các Giáo sư Trần Kiên, Nguyễn Hữu Dực, Đặng Hữu Lanh (Đại học Sư phạm Hà Nội); Giáo sư Đoàn Trọng Bình (Đại học Sư phạm Thái Nguyên); Giáo sư Nguyễn Quang Vinh (Viện Khoa học Giáo dục Việt Nam); Giáo sư Đoàn Hiến (Viện Đại học Đà Nẵng) và Giáo sư Ngô Đắc Chứng (Đại học Sư phạm Huế).

Trong giáo trình không khỏi còn những thiếu sót về nội dung cũng như về trình bày, chúng tôi rất mong được các bạn đọc góp ý kiến. Mọi ý kiến xin gửi về Công ty cổ phần Sách Đại học – Dạy nghề, Nhà xuất bản Giáo dục Việt Nam, 25 Hàn Thuyên, Hà Nội. Điện thoại (04)38264974.

Xin trân trọng cảm ơn.

TÁC GIẢ

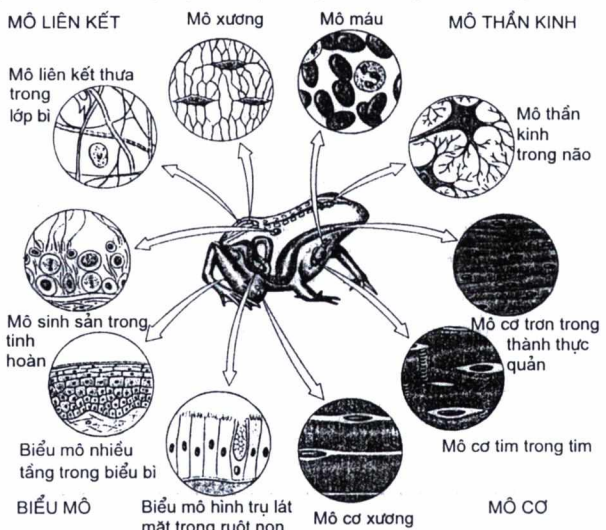
CHƯƠNG MỞ ĐẦU

VAI TRÒ CỦA LỚP BỌC NGOÀI VÀ PHÂN HÓA CƠ QUAN TRONG HÌNH THÀNH MÔI TRƯỜNG TRONG CỦA CƠ THỂ

Trước khi giới thiệu hoạt động sống và tiến hoá của các hệ cơ quan của động vật, cần nhận thức một số nét chung nhất về cấu trúc và phân chia các hệ chức năng của động vật.

Sinh vật sống và phát triển trong môi trường đã hình thành môi trường trong của cơ thể, nơi diễn ra mọi hoạt động bảo đảm cho quá trình sống và phát triển, và môi trường ngoài bao quanh cơ thể, nơi cung cấp nguyên liệu sống và nhận các chất thải của các hoạt động sống. Phân bọc ngoài cơ thể là giới hạn ngăn cách giữa môi trường trong và môi trường ngoài, một mặt bảo đảm tính độc lập tương đối của môi trường trong, nhưng mặt khác bảo đảm liên hệ thường xuyên với môi trường ngoài để nhận nguyên liệu sống, thải các chất bã và kịp nhận biết và phản ứng trước đối thay của môi trường.

Trong tiến hoá của động vật, cùng với mức độ tổ chức càng cao, môi trường trong càng được củng cố theo hướng tăng mức độc lập tương đối trước các đối thay đột ngột của môi trường ngoài. Ở mức động vật đơn bào, quá trình này được thực hiện nhờ phân hoá các phần chức năng trong phạm vi một tế bào, các phần phân hoá này gọi là các cơ quan tử (organelle). Ở mức động vật đa bào, quá trình này được thực hiện nhờ phân hoá thành các nhóm tế bào, cấu trúc thành các mô (tissue) trong các cơ quan (organ) hoặc các hệ cơ quan (organ system), giữ các chức năng khác nhau bảo đảm cho hoạt động sống của toàn bộ cơ thể. Do đó trong cấu trúc cơ thể động vật đa bào, tính đa năng của tế bào chỉ còn biểu hiện ở một số nhóm động vật đa bào, hầu hết tế bào của cơ thể đã phân hoá theo chức năng mà không đảm nhiệm, tập hợp lại thành các mô. Hình ở trên giới thiệu một ví dụ về các loại mô cấu trúc nên các cơ quan và hệ cơ quan ở ếch.



Chương Mở đầu sẽ lần lượt giới thiệu các kiểu lớp vỏ bọc ngoài của cơ thể động vật, sự phân hoá của các tế bào của cơ thể thành các mô và sự xuất hiện các hệ cơ quan của động vật. Các nội dung liên quan tới động vật đơn bào (biệt hoá thành các cơ quan tử và vỏ bọc ngoài cơ thể đơn bào) là nội dung của phần Các ngành Động vật nguyên sinh (trong giáo trình Động vật học) và một phần trong giáo trình Tế bào học, trong chương này chỉ đề cập đến một vài kiến thức khi cần thiết.

MỤC TIÊU:

– Bằng dẫn chứng giới thiệu được quá trình hoàn chỉnh lớp biểu mô bọc ngoài cơ thể động vật đa bào và các kiểu hoàn chỉnh lớp vỏ ngăn cách giữa môi trường trong và môi trường ngoài của cơ thể, vừa củng cố tính độc lập tương đối của môi trường trong, vừa giữ trao đổi thường xuyên trong hoạt động sống giữa 2 môi trường.

– Giới thiệu được các mô của cơ thể động vật.

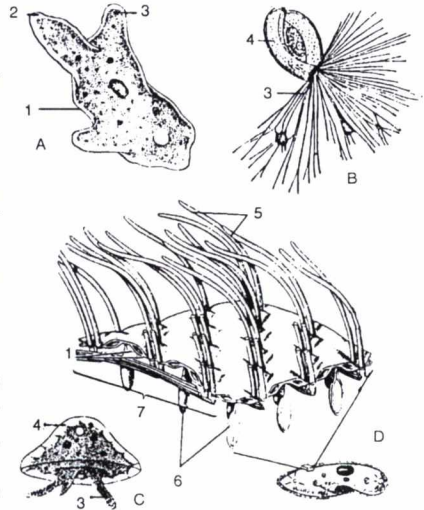
– Nếu được các cơ quan và hệ cơ quan cùng chức năng mà chúng đảm nhiệm trong hoạt động sống của cơ thể động vật.

I. HÌNH THÀNH LỚP VỎ BỌC NGĂN CÁCH VỚI MÔI TRƯỜNG NGOÀI CỦA CƠ THỂ ĐỘNG VẬT

Vỏ bọc ngoài (integumentum) là phần bọc ngoài cơ thể động vật. Nó bảo vệ môi trường trong khỏi sự xâm nhập của các chất có hại và ngăn cản các chất cần cho cơ thể thoát ra ngoài. Các yếu tố gây hại đến từ môi trường ngoài có thể là các tác hại cơ học, hoá học và sự xâm phạm của các sinh vật khác. Ngoài ra, tùy nhóm động vật, vỏ bọc ngoài còn có thể có nhiều chức năng khác như vận chuyển, trao đổi thức ăn và khí, bài tiết chất thải và nhận kích thích từ môi trường.

1.1. Động vật nguyên sinh

Cơ thể động vật nguyên sinh cũng có các thành phần cơ bản của một tế bào nhân chuẩn, tuy nhiên vì tế bào này có chức năng của một cơ thể độc lập, nên các phần của tế bào phân hoá thành các phần đảm nhận các chức năng sống. Giữa cơ thể và môi trường có màng tế bào ngăn cách, định khu môi trường trong của cơ thể. Màng này về cấu trúc vật lý và hoá học đồng nhất với màng tế bào của động vật đa bào, tuy có các phần hỗ trợ khác nhau tùy nhóm. Thường thì cùng với lớp màng sinh chất mỏng ở ngoài cùng (plasmalemma, h. 0.1A) còn có phần đan chéo các vi ống (microtubulle) nằm trong lớp phân hoá phía ngoài của ngoại chất ở dưới, ở nhiều nhóm có cấu trúc phức tạp giữ cho cơ thể có hình dạng tương đối ổn định, có khi gọi là lớp màng phim (pellicle). Cấu trúc màng phim của trùng giầy gồm 2 lớp có các khoang trống (alveola) xếp đều đặn ở giữa (h. 0.1D). Một số động vật nguyên sinh còn có vỏ cứng bọc ngoài (ví dụ trùng lỗ, h. 0.1B; amíp có vỏ, h. 0.1C,...) củng cố chức năng bảo vệ cơ thể. Do chỗ cơ thể đơn bào có kích thước bé, diện tích bề mặt so tương ứng với thể tích cơ thể tương đối lớn, nên một số chức năng sống như trao đổi khí, nước và muối khoáng, và cả thức ăn ở một số (đơn bào ký sinh trong máu) được tiến hành trực tiếp qua bề mặt cơ thể. Mặt khác các cơ quan tử chuyển vận (chân giả, lông bơi, roi bơi) cũng được biệt hoá, tiếp nối các cấu trúc của lớp vỏ bọc ngoài cơ thể.



Hình 0.1. Lớp vỏ ngoài của động vật nguyên sinh:

- A – Amíp; B – Trùng lỗ; C – Trùng đồng tiền;
D – Trùng giầy (ghép từ Hickman và cs): 1. Màng tế bào; 2. Ngoại bào; 3. Chân giả; 4. Vỏ; 5. Lông bơi; 6. Bao chích (chứa phóng); 7. Mạng vận động.

1.2. Động vật đa bào

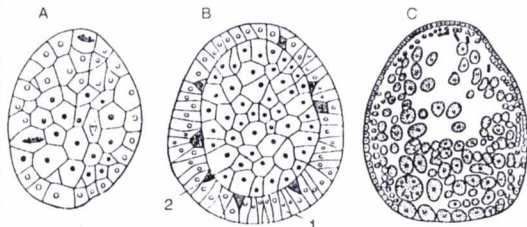
Lớp vỏ bọc ngoài của động vật đa bào thấp chỉ là một lớp biểu bì gồm các tế bào biểu mô cơ (ở ruột khoang và một số sán lông Acoela) hoặc tế bào biểu mô (ở phần lớn các nhóm giun). Ở các động vật có tổ chức cao hơn, từ biểu bì một lớp có thể hình thành thêm tầng cuticun dẻo (giun tròn) hoặc cứng (chân khớp) tạo thành bộ xương ngoài. Ở động vật có xương sống đã hình thành biểu bì nhiều tầng kèm thêm lớp bì nằm dưới, cùng tất cả các

dẫn xuất đa dạng của chúng (các kiểu vẩy của cá và bò sát, mai rùa, lông vũ của chim và lông mao của thú). Ở các nhóm động vật khác còn có vô số các kiểu vỏ bọc ngoài là sản phẩm tiết của các tuyến nhằm chủ yếu tăng cường chức năng bảo vệ và nâng đỡ cơ thể (vỏ bọc ngoài của thủy tức tập đoàn; bộ xương của san hô; lớp nhầy trên da giun đẹt, giun vòi; vỏ của thân mềm...). Sự hình thành các tổ chức hỗ trợ trên của lớp bọc ngoài tăng cường tính ổn định của môi trường bên trong cơ thể.

Do các biểu hiện đa dạng của lớp vỏ bọc ngoài ở các nhóm động vật trong các sơ đồ cấu trúc thuộc các mức độ tổ chức khác nhau, phần này sẽ giới thiệu lớp vỏ bọc ngoài của động vật đa bào từ bước khởi đầu khi mới hình thành biểu bì một lớp, đến sự tham gia của tầng cuticun, của biểu bì nhiều tầng có thêm lớp bì ở dưới và cuối cùng là sự tham gia của các lớp vỏ khác.

1.2.1. Hình thành biểu bì một tầng ở động vật đa bào thấp

Trong phát triển phôi của một số thân lỗ và ruột khoang còn thấy rõ biểu bì được hình thành do xếp thành lớp đám tế bào xếp lộn xộn của phôi tang (morula), tạo nên lớp bọc ngoài của cơ thể ấu trùng (h. 0.2). Cơ thể ruột khoang và một số sán lông không ruột (Acoela) trưởng thành còn giữ tế bào biểu mô cơ (h. 0.3A,C) bọc ngoài cơ thể. Trong phạm vi Sán lông, lớp gồm phần lớn các loài sống tự do nhưng có cả các đại diện ký sinh



Hình 0.2. Hình thành biểu mô trong phát triển của thủy tức *Clava squamata* (A – Phôi dâu; B – Ấu trùng parenchimula) và của ấu trùng thân lỗ *Myxilla* sp. (C) (trên bản cắt dọc) (A, B từ Becklemishev; C từ Dogel) 1. Ngoại bì (hoặc lá mang roi); 2. Nội bì (hoặc lá thực bào).

trong ngành Giun đẹt, có thể theo dõi tất cả các bước trung gian trong hình thành các kiểu biểu bì một tầng, cấu trúc phổ biến ở động vật không xương sống (h. 0.3).

Ở một số sán lông không ruột (h. 0.3A), tách biệt của biểu bì với nhu mô ở dưới còn chưa rõ rệt, còn chưa có màng đáy ngăn cách, các sợi cơ còn nằm trong hoặc xen với tế bào biểu mô. Trong một số trường hợp, phần gốc của các tế bào biểu mô không tạo thành mặt phẳng mà xen vào giữa các tế bào nhu mô. Từ kiểu nguyên thủy này (h. 0.3A) đã hình thành 4 kiểu biểu bì chính của động vật có đối xứng 2 bên.

a) *Biểu mô chìm* (h. 0.3B). Các phần phía ngoài của tế bào xếp thành một tấm biểu mô thẳng hàng, trong đó đôi khi còn có vách tế bào, đôi khi mất vách để hình thành lớp hợp bào. Trái lại phần phía trong của tế bào thì độc lập với nhau và chìm trong mô nằm ở dưới, không tách biệt khỏi phần đáy của tế bào biểu mô. Các tế bào cơ vẫn nằm trong lớp biểu mô, xếp thành tấm biểu mô, hoặc tách khỏi biểu mô và nằm phía dưới bề mặt của tấm biểu mô.

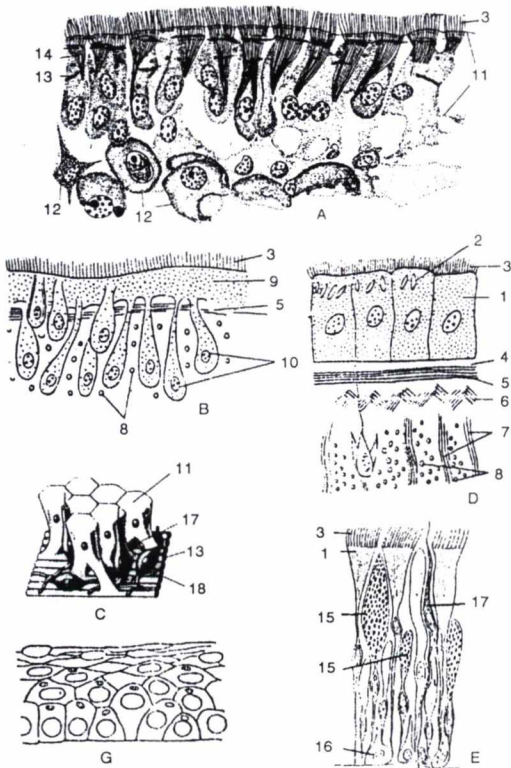
Kiểu biểu mô này đặc trưng cho nhiều sán lông từ các bộ Acoela, Allocoela và Triclada, tất cả các giun đẹt ký sinh và một số dạng riêng từ các nhóm khác (ví dụ *Protomyzostomum* từ bộ Myzostomida). Ở tất cả các dạng này, ngoài Acoela, tấm biểu mô thường được giới hạn khỏi các mô khác bằng màng đáy. Biểu mô chìm của giun đẹt ký sinh được phân biệt bằng mức độ biệt hoá cao, mất lông bơi, có phần hợp bào phía ngoài tạo thành lớp ngăn cách sống.

b) *Biểu mô kiểu giun vôi* (h. 0.3E), đặc trưng cho giun vôi, gặp ở một số sán lông không ruột và sán lông cổ khác, ở Mang ruột (*Enteropneusta*), và còn giữ dấu vết ở một số ấu trùng chân khớp (h. 0.4H). Trong trường hợp này, các tế bào biểu mô có phần ngoài mở rộng tạo thành một tấm biểu mô liền nhau còn phần trong hẹp, đôi khi tạo thành các sợi gốc phân nhánh đến tận một tấm giới hạn hoặc đến tận mạng cơ da. Khoảng trống giữa các sợi này chất đầy các tế bào tuyến, các tế bào và các sợi nâng đỡ, các tế bào thần kinh v.v... Do đó biểu bì này có gốc ít tách biệt với các mô nằm phía dưới, mà là thành viên của một bao da đặc trưng trong đó có sự tham gia của các yếu tố có nguồn gốc từ trung bì.

c) *Biểu mô một lớp tách biệt* đặc trưng cho phần lớn động vật không xương sống (h. 0.3D). Trong trường hợp này các tế bào biểu bì có dạng lăng trụ cân đối, phần gốc cũng bằng phần ngọn. Ở ruột khoang và một số sán lông không ruột là các tế bào biểu mô cơ. Ở các nhóm xếp cao hơn, phần biểu mô liền kết thành biểu bì còn phần cơ mất liên hệ với biểu mô, biến thành tế bào trong bao cơ và nằm dưới gốc của chúng. Trong số ruột khoang và sán lông không ruột có thể gặp các giai đoạn trung gian của quá trình phân hoá thành tế bào biểu mô và tế bào cơ tách biệt này.

Có ở sán lông không ruột tất cả 3 kiểu kể trên cùng với cấu trúc biểu bì xuất phát của *Oligochoerus* (h. 0.3A), và sự thiếu vắng hoàn toàn ở chúng màng đáy chứng tỏ Sán lông không ruột là nhóm từ đó hình thành các kiểu biểu bì một tầng của động vật.

d) Cuối cùng là *biểu bì nhiều tầng* đặc trưng cho động vật có xương sống (h. 0.3G), còn trong động vật không xương sống kiểu này chỉ gặp ở Hàm tơ (*Chaetognatha*). Phát triển của biểu bì của thú trong phôi cho thấy kiểu này là mức độ hoàn chỉnh của biểu mô một tầng.



Hình 0.3. Các kiểu biểu mô chính của động vật: A – Dạng xuất phát ở sán lông *Oligochoerus erythropthalmus*; B – Biểu mô chìm; C – Lớp tế bào biểu mô cơ ở thủy tức; D – Biểu mô hình trụ 1 lớp ở sán lông; E – Biểu mô kiểu giun vôi; G – Biểu mô nhiều lớp (A,E,G từ Becklemischev; C từ Hickman và cs; B,D từ Dogel) 1. Tế bào biểu mô có lông bơi (3); 2. Rabbit; 4. Màng đáy; 5. Cơ vòng; 6. Cơ xiên; 7. Cơ lưng bụng; 8. Cơ dọc; 9. Lớp tế bào chất phía ngoài; 10. Tế bào chất chứa nhân chìm trong nhu mô (12); 11. Tế bào biểu mô cơ với sợi cơ (13); 12. Tế bào nhu mô; 14. Bộ máy gốc của lông bơi; 15. Tế bào tuyến; 16. Tế bào gốc dự trữ; 17. Tế bào cảm giác; 18. Tế bào thần kinh.