GS.TSKH. **THÁI TRẦN BÁI**

Động vật học KHÔNG XƯƠNG SỐNG

T-TV

NHÀ XUẤT BẢN GIÁO DỤC

GS. TSKH. THÁI TRẦN BÁI

ĐỘNG VẬT HỌC KHÔNG XƯƠNG SỐNG

(Giáo trình dùng cho trường Đại học Sư phạm)

ĐẠI HỌC QUỐC GIA HÀ NỘI
TRUNG TÂM THÔNG TIN THƯ VIỆN
No V-D0/ 9746

NHÀ XUẤT BẢN GIÁO DỤC

LỜI NÓI ĐẦU

Giáo trình Động vật học được tách thành 2 phần: động vật không xương sống và động vật có xương sống. Động vật học không xương sống là cách nói gọn quen dùng của Động vật học các nhóm động vật không xương sống.

Động vật không xương sống được đặc trưng bằng số loài phong phú, sắp xếp trong nhiều nhóm, rải trên nhiều mức độ tổ chức, phân bố rộng trong nhiều môi trường sống khác nhau và từ đó có quan hệ nhiều mặt và tinh tế với cuộc sống của con người.

Do đặc điểm này, Động vật học không xương sống không chỉ cung cấp kiến thức về một bộ phận quan trọng của giới Động vật mà còn có lợi thế trong minh chứng các nội dung sinh học giảng dạy ở phổ thông trung học, nhất là về sinh thái học, di truyền học và học thuyết tiến hóa. Mặt khác giáo trình cũng cung cấp kiến thức cơ sở cho các chuyên đề sau đại học có dùng động vật làm đối tượng như Cơ sở phân loại học, Sinh học phát triển cá thể, Di truyền học quần thể...

Trong giáo trình này, các đơn vị chọn để trình bày là các ngành và các lớp động vật. Ngành động vật được đặc trưng bằng một sơ đồ cấu trúc chung thể hiện một mức độ và một chiều hướng tiến hóa của giới Động vật. Các lớp động vật là các biểu hiện với ít nhiều biến đổi của sơ đồ cấu trúc đó.

Hiện nay đã biết khoảng 40 ngành động vật, nhưng quy mô của các ngành khác xa nhau: ngành Chân khớp có tới trên 1 triệu loài chiếm khoảng 2/3 số loài hiện biết của giới Động vật, một số ngành khác như Động vật hình tấm, Có móc, Hàm tơ... số loài trong mỗi ngành chỉ tính hàng chục hoặc hàng trăm. Trong giáo trình này chỉ đề cập đến các ngành lớn và các ngành tuy bé nhưng có giá trị lý thuyết hoặc thực tiễn đáng chú ý. Do quy mô không giống nhau của các ngành và tùy mức độ đồng nhất nhiều hay ít về cấu trúc cơ thể và sinh học, đơn vị chính chọn để giới thiệu ở từng ngành cũng khác nhau: theo ngành hoặc theo lớp. Tùy theo tầm quan trọng của các loài trong tự nhiên và trong cuộc sống của con người, một số lớp có thể được giới thiệu sâu hơn đến bộ hoặc đến họ.

Nội dung và phương pháp trình bày nhằm phát huy năng lực tự học, tự tìm tòi *của người học trong thiên nhiên đa dạng và trong vốn kiến thức phong phú đã được tích lũy của nhân loại.*

***Về nội dung**, giáo trình coi trọng tính cơ bản, hiện đại và thực tiễn.*

***Tính cơ bản** được thể hiện khi chọn các nội dung giới thiệu các ngành hay các lớp động vật. Nhìn chung có 2 nhóm đặc điểm lồng vào nhau như là các biểu hiện tất yếu trong sản phẩm tiến hóa của sinh giới: cái chung và cái riêng.* Cái chung *là đặc điểm chung của cả nhóm, bắt nguồn từ tổ tiên của đơn vị đó.* Cái riêng *là đặc điểm của từng nhóm hay từng loài đạt được trong tiến hóa của riêng nó. Giới thiệu các ngành hay các lớp, vừa nêu cái chung, vừa nêu cái riêng (phạm vi và chiều hướng biến đổi) sẽ giúp người học định hướng chính xác khi cần giải quyết các vấn đề thực tiễn liên quan đến một loài sinh vật trong tự nhiên.*

***Tính hiện đại** được thể hiện trong việc cố gắng cập nhật kiến thức liên quan đến các nhóm động vật với các kết quả nghiên cứu mới nhất trên thế giới và trong nước. Các nhóm động vật mới được phát hiện trong những năm gần đây ở mức ngành, lớp hoặc bộ cùng với các dẫn liệu mới về cấu trúc ở mức tế bào và phân tử, về tập tính và phát triển cá thể, đã khẳng định thêm hoặc đặt ra những nghi vấn mới đối với vị trí trong cây phát sinh của một số nhóm động vật. Kết quả điều tra*

nhiều nhóm động vật không xương sống ở biển, ở nước ngọt, ở cạn và ký sinh ở nước ta và ở khu vực Đông Nam Á trong khoảng 30 năm gần đây đã bổ sung cho giáo trình nhiều nội dung mới.

***Tính thực tiễn** được thể hiện trong đánh giá tầm quan trọng lý thuyết và thực tiễn của các nhóm động vật, giá trị thực tế và giá trị tiềm năng của chúng. Với động vật giới nước ta, trong giáo trình có nêu mức độ hiểu biết của từng nhóm động vật không xương sống, các đơn vị phân loại phổ biến và các loài có giá trị thực tiễn. Là giáo trình dùng cho sinh viên các trường Đại học Sư phạm, nội dung sinh học ở phổ thông trung học cũng chi phối việc cân nhắc liều lượng kiến thức và chọn dẫn chứng dùng trong giáo trình này.*

Các yêu cầu cơ bản, hiện đại và thực tiễn cũng được thể hiện có chủ định khi chọn và cấu trúc các hình vẽ dùng trong giáo trình.

***Về phương pháp**, giáo trình đặt nặng yêu cầu rèn luyện người học về năng lực tự học, tự nghiên cứu và lòng yêu thiên nhiên đất nước cũng như về đạo đức khoa học. Tên khoa học của các loài và các nhóm động vật được coi là yêu cầu không thể thiếu để có được thông tin chính xác về đối tượng và tạo khả năng hội nhập với khoa học thế giới. Với các mảng kiến thức trong từng chương mục, giáo trình coi trọng việc liên kết chúng lại trên quan điểm tiến hóa và sinh thái học, một cách dẫn dắt vấn đề có lợi cho tự học. Một số hình vẽ được tác giả xây dựng để bộc lộ đồng thời cái chung và cái riêng trong từng nhóm, nêu rõ vị trí của từng giai đoạn phát triển trong vòng đời, nêu rõ mối quan hệ giữa sinh vật với môi trường và giới thiệu các đại diện phổ biến ở nước ta. Cũng để đạt yêu cầu khuyến khích tư duy độc lập, sau mỗi chương đều có phần tóm tắt nội dung, các câu hỏi và các tài liệu đọc thêm, chọn trong các nguồn có thể có trong các thư viện của các trường đại học.*

Về mặt thuật ngữ chúng tôi mạnh dạn dùng các thuật ngữ tiếng Việt để thay thế cho các thuật ngữ Hán Việt trước kia vẫn dùng. Trong trường hợp chưa tìm được thuật ngữ tiếng Việt thích hợp, chúng tôi tạm dùng các thuật ngữ đã quen dùng từ trước hoặc dùng tiếng La tinh.

Hình vẽ trong sách chủ yếu là các hình vẽ lại hoặc ghép lại từ nhiều nguồn, phần lớn từ các tài liệu tham khảo ghi ở cuối sách.

So với giáo trình cùng tên soạn cho các trường Cao đẳng Sư phạm (xuất bản năm 1998), giáo trình soạn cho Đại học Sư phạm có tầm khái quát lớn hơn, cơ bản hơn, cập nhật hơn với các thành tựu nghiên cứu mới ở trên thế giới và trong nước và giới thiệu đầy đủ hơn các nhóm động vật, nhất là các loài phổ biến ở nước ta. Tuy nhiên chúng tôi vẫn dùng lại một số phần, chủ yếu là về hình thái và phân loại học, mà nội dung cho đến nay vẫn cập nhật.

Trong quá trình biên soạn giáo trình này, chúng tôi được sự giúp đỡ nhiệt tình của các đồng nghiệp ở các bộ môn Động vật học của các trường Đại học Sư phạm, Đại học Khoa học Tự nhiên (Đại học Quốc gia Hà Nội), Viện Sinh thái và Tài nguyên sinh vật (Viện Khoa học Việt Nam) và đặc biệt đã kế thừa vốn hiểu biết của GS.TS. Đặng Ngọc Thanh và GS.TS. Hoàng Đức Nhuận, hai đồng tác giả của sách giáo khoa cùng tên soạn cho Đại học Sư phạm và Đại học Tổng hợp đã xuất bản trước đây.

Chúng tôi xin chân thành cảm ơn.

Trong giáo trình không khỏi còn những thiếu sót về nội dung cũng như về trình bày, chúng tôi rất mong được bạn đọc góp ý kiến.

Tác giả

Ảnh bìa : - Ảnh trên : Mối chúa, thợ và lính của tổ mối *Macrotermes annandalei*.

- Ảnh dưới : Mối *Odototermes hainanensis* cái có cánh trong phân đàn với tư thế gọi bạn đời.

Nguồn : Alexis Peppuy, Mối Tam Đảo, Trung tâm nghiên cứu phòng trừ Mối - Viện khoa học Thủy lợi.

CHƯƠNG I - MỞ ĐẦU

ĐỐI TƯỢNG VÀ NHIỆM VỤ CỦA ĐỘNG VẬT HỌC

Động vật là một thành viên trên hành tinh của chúng ta, một thành viên quan trọng do hoạt động thường xuyên tích cực của nó để sống và phát triển. Hiện biết khoảng 2 triệu loài động vật, chúng phân bố dày đặc nhất ở gần bề mặt Quả Đất, là vùng thường xuyên tác động trực tiếp tới con người. Do đó để tồn tại, loài người không thể làm ngơ trước thế giới động vật bao quanh. Những hiểu biết về giới Động vật được tích lũy dần, Động vật học ra đời do nhu cầu của xã hội loài người.

Động vật học (*Zoologos*) - khoa học (=*logos*) về động vật (=*zoo*). Đối tượng của nó là toàn bộ thế giới động vật. Nhiệm vụ của nó là phát hiện tất cả các đặc điểm (hình thái, sinh lý, sinh thái, phát triển, phân bố...) của giới Động vật, xác định vị trí vốn có của chúng trong các hệ sinh thái, hướng chúng phục vụ bền vững cho nhu cầu nhiều mặt của con người.

Hiện nay, Động vật học đã trở thành một hệ thống các khoa học.

Nếu *nghiên cứu riêng từng mặt* trong hoạt động sống của động vật, hệ thống này bao gồm Hình thái học động vật, Sinh lý học động vật, Sinh thái học động vật, Di truyền học động vật, Phân loại học động vật, Địa động vật học, Hóa sinh học động vật, Lý sinh học động vật... Đến lượt mình mỗi lĩnh vực lại có thể phân thành các bộ môn bé hơn như Hình thái học bao gồm Giải phẫu học, Tế bào học, Tổ chức học...; Sinh lý học bao gồm Sinh lý học so sánh, Sinh lý học tiêu hóa, Sinh lý học thần kinh cấp cao....

Nếu *nghiên cứu riêng từng nhóm động vật*, do ý nghĩa lý thuyết hoặc thực tiễn của chúng, hệ thống này bao gồm các khoa học có đối tượng là từng nhóm động vật như Giun sán học, Côn trùng học, Thú học, Điểu học...

Ngoài ra, Động vật học còn là đối tượng nghiên cứu của các khoa học tổng quát hơn như Hải dương học, Hồ ao học, Thổ nhưỡng học, Cổ sinh vật học, Địa tầng học...

Cũng như các lĩnh vực khoa học khác, các kiến thức về động vật học đã được tích lũy dần theo 2 hướng: đi sâu vào từng mặt hoạt động sống của động vật hoặc từng nhóm động vật và khái quát các quy luật chi phối toàn bộ, từng nhóm hoặc từng mặt trong hoạt động sống của động vật. Hai hướng này bổ sung cho nhau, cho ta hiểu biết ngày càng sâu và càng chính xác giới Động vật.

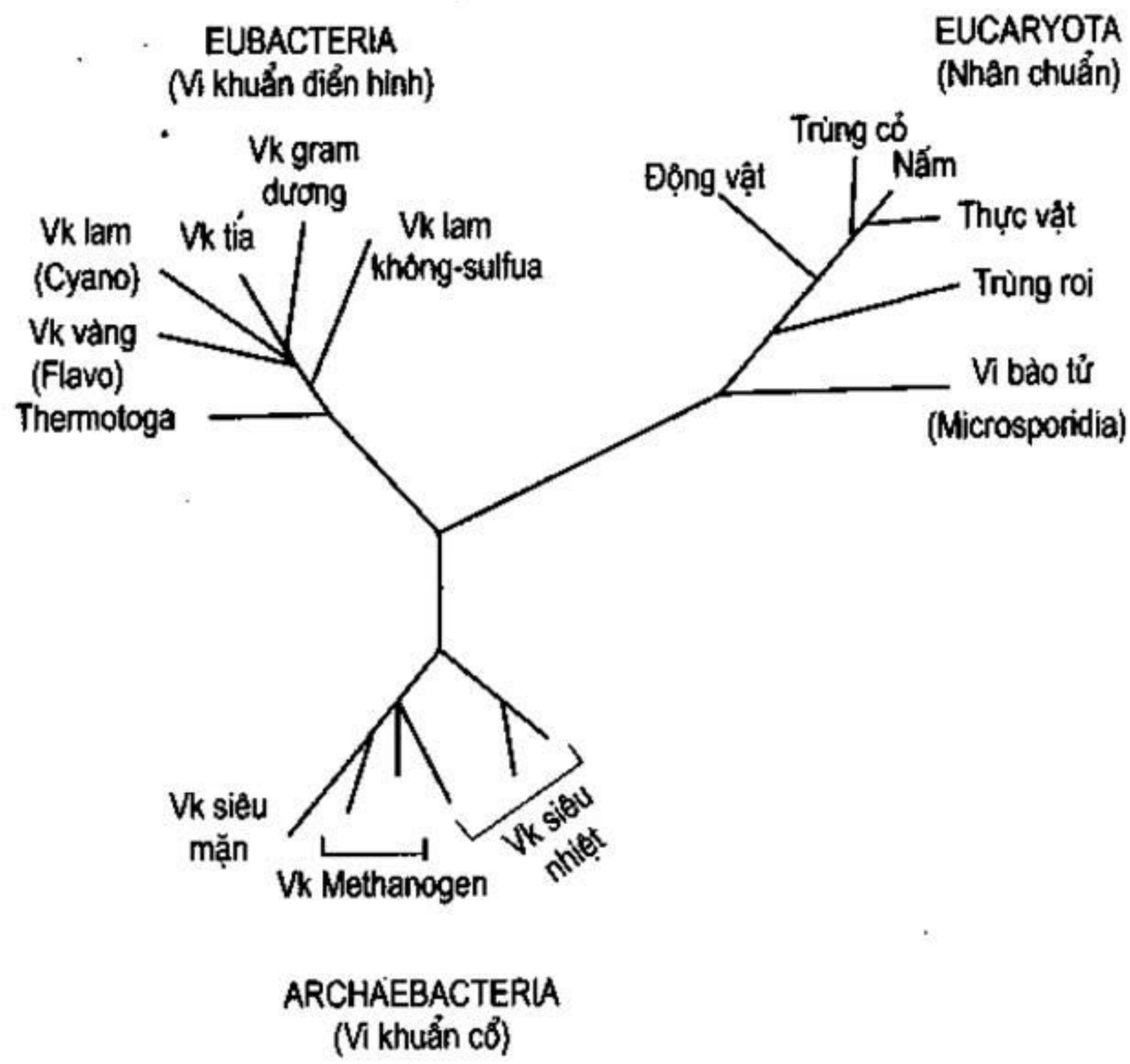
Trong vài thập kỷ qua, tiến bộ nhanh chóng của di truyền học phân tử và của các phương tiện mới trong phát hiện cấu trúc siêu hiển vi và trong điều tra sinh vật ở những vùng trước đây chưa biết đến (đáy sâu đại dương, sâu trong lòng đất, nước ngầm...) đã cho nhiều dẫn liệu mới giúp hình dung quan hệ phát sinh của các nhóm động vật.

Ngày nay, khi mà hoạt động của con người đang làm thay đổi mãnh liệt môi trường sống của nhiều loài động vật, đe dọa sự tồn tại của chúng, nắm vững kiến thức động vật học là yêu cầu cấp bách để vừa bảo vệ sự đa dạng của chúng, vừa sử dụng chúng một cách hợp lý và bền vững trong cái nôi chung là hành tinh của chúng ta.

VỊ TRÍ CỦA GIỚI ĐỘNG VẬT TRONG SINH GIỚI VÀ HỆ THỐNG PHÂN LOẠI ĐỘNG VẬT

Trong lịch sử phân chia thế giới hữu cơ thành các nhóm lớn (gọi là Giới - Regnum), khởi đầu mới chỉ tách thành 2 giới, giới Thực vật và giới Động vật. Trong kiểu phân chia này Thực vật bao gồm cả Vi khuẩn và Nấm, còn sinh vật đơn bào thì tách làm hai: nhóm có khả năng di chuyển chủ động (trùng biến hình, trùng lông bơi ...) được xếp vào Động vật, còn nhóm không có khả năng di chuyển chủ động và có lục lạp (nhiều loài tảo) được coi là Thực vật. Một số sinh vật đơn bào vừa di động lại vừa có lục lạp (trùng roi xanh) thì xếp cả vào Động vật và Thực vật, coi như gần với tổ tiên chung của cả hai giới.

Tiếp theo Vi khuẩn được tách thành một giới riêng. Chúng xuất hiện sớm hơn các sinh vật khác trên hành tinh của chúng ta khoảng 2 tỷ năm. Tế bào Vi khuẩn chưa có nhân, ADN trong tế bào chất không tạo thành một tổ hợp với protein và không có màng nhân bao quanh, không có vi quản (microtubule) và sinh sản không qua tái tổ hợp giới tính. Thành tế bào của phần lớn vi khuẩn chứa axit muramic. Roi bơi, nếu có, có cấu trúc và nguyên lý hoạt động khác hẳn roi bơi của các sinh vật khác. Dựa vào các sai khác trên, Vi khuẩn được xếp vào nhóm Tiền nhân (Prokaryota) phân biệt với tất cả các sinh vật còn lại trong nhóm Nhân chuẩn (Eukaryota). Tiền nhân chỉ có một giới, giới: Monera* bao gồm Vi khuẩn. Nấm, tiếp đó, cũng được tách thành giới riêng: giới Nấm (Fungi) do có nhiều đặc điểm khác Thực vật. Nấm không có khả năng quang hợp tự dưỡng như cây xanh mà là dinh dưỡng hoại sinh, vách tế bào nấm không chứa xenlulozơ và chất nguyên sinh trong cấu tạo đa bào của Nấm liên tục không bị ngăn cách bởi vách tế bào ứng với từng nhân. Cho đến giai đoạn này thế giới sống được sắp xếp trong 4 giới thuộc 2 nhóm: Tiền nhân với giới Monera và Nhân chuẩn với 3 giới Nấm, Thực vật và Động vật. Mỗi giới trong Nhân chuẩn đều có nhóm đơn bào của mình.



Hình 1.1 - Quan hệ phát sinh giữa 3 nhóm sinh vật lớn dựa trên phân tích rARN (theo *Carl Woese*,1987)

* Monera bắt nguồn từ chữ Hy lạp Moneres nghĩa là đơn độc, được L.Haeckel (1834 - 1919), nhà sinh học Đức dùng lần đầu (1866) để chỉ khối chất nguyên sinh không nhân đã hình thành nên tế bào trong quá trình tiến hóa của thế giới sống.

Bắt đầu từ những năm 70 và nhất là trong các năm 80 của thế kỷ trước, nhờ sử dụng các phương pháp sinh học phân tử và nhờ tiến bộ kỹ thuật cho phép lấy mẫu ở các vùng trước đây chưa biết (đáy đại dương quanh các phễu nước nóng ở độ sâu 2600m, vỏ Quả Đất trong các vỉa đá hỏa thành ở độ sâu 2800m...) đa dạng vi khuẩn đã được phát hiện phong phú hơn hẳn số loài đã biết trước đó, kể cả trong các môi trường quen thuộc cũng như trong các môi trường cực trị tưởng như không thích hợp với sự sống (suối nước nóng, miệng núi lửa, cạnh miệng phễu nước nóng ở đáy sâu đại dương, tảng băng...). Trong những năm 70, Carl Woese phân tích so sánh gen 16S rARN* giữa Vi khuẩn và các nhóm sinh vật khác đã chứng minh rằng nhóm vẫn quen gọi là Vi khuẩn thực chất là 2 nhóm tách biệt nhau, và cùng với Nhân chuẩn tạo thành 3 nhóm lớn của sinh giới: Cổ khuẩn (Archaebacteria = Archae), Vi khuẩn (Eubacteria = Bacteria) và Nhân chuẩn (Eukaryota = Eukarya). Như vậy Tiền nhân bao gồm 2 nhóm: Cổ khuẩn và Vi khuẩn. Sai khác trên hàng loạt đặc điểm của tế bào 3 nhóm lớn này chứng minh lịch sử tiến hóa lâu dài của cả 3 nhóm xuất phát từ tổ tiên chung. Quan hệ phát sinh của chúng được giới thiệu trên hình 1.1.

Trong phạm vi Nhân chuẩn, các giáo trình Động vật học và Thực vật học ở nước ta cho đến nay đều soạn theo quan điểm giới Động vật, Thực vật và Nấm có cả các đại diện đơn bào và đa bào của mình, chấp nhận một cách quy ước một số nhóm đơn bào (Trùng roi) vừa là Động vật cũng vừa là Thực vật.

Điều băn khoăn dễ thấy trong hệ thống phân chia Nhân chuẩn thành 3 giới là nếu ở mức đa bào, 3 giới này khác nhau rõ rệt (Thực vật tự dưỡng quang hợp, Động vật dị dưỡng tiêu hóa và Nấm dị dưỡng hấp thụ) thì ở mức đơn bào lại khó tách ra như vậy, không ít nhóm có thể xếp vào giới này hay giới khác. Hơn thế một số đặc điểm lại chứng tỏ các đơn bào của cả 3 giới lại gần nhau hơn là với người anh em đa bào cùng giới của mình. Ví dụ ở đơn bào sinh sản vô tính là chủ yếu, sinh sản hữu tính nếu có cũng chưa là sự xen kẽ đều đặn giữa hình thành hợp tử (syngamy) với phân bào giảm nhiễm tạo thành chu kỳ sinh sản như ở sinh vật đa bào; sự giống nhau về thành phần axit amin và axit nucleic của nhiều nhóm đơn bào ...

Từ tình huống trên, trong một số giáo trình của những năm 1970-1980 đã tách tất cả các nhân chuẩn đơn bào (và một số tập đoàn sinh vật đơn bào) thành một giới riêng: Giới Protista** (Nguyên sinh vật). Giới Protista khi vừa mới được R.Whittaker đề xuất năm 1969 chỉ bao gồm các nhân chuẩn đơn bào, về sau, căn cứ vào cấu trúc phân tử và đặc điểm phát triển đã bổ sung thêm một vài nhóm tảo biển (trước đó được xếp vào thực vật) và nấm nhầy, nấm mốc (trước đó được xếp vào nấm). Cuối cùng Protista trở thành một taxon tập hợp không mang tính tự nhiên mà người ta cho vào đó các sinh vật không xếp được vào các giới còn lại (Vi khuẩn, Động vật, Thực vật và Nấm).

Thực ra, trên tất cả mọi phương diện, phổ biến đổi của Protista vượt ra ngoài phạm vi của một giới (khi đánh giá cùng một mức độ để xác định các giới khác). Trong những năm 1990 đã có nhiều phương án chia nhỏ Protista thành một số giới, trong số này phương án được dùng nhiều nhất là chia Protista thành 3 giới và gần đây là 5 "giới chọn" cùng nhóm di chuyển bằng chân giả (Campbell Neil A., 1999) (xem thêm phần "Quan hệ phát sinh của các nhóm Động vật nguyên sinh" và h.2.40).

So sánh các hệ thống phân loại Protista trong các giáo trình xuất bản trong các năm 1990 có thể thấy rõ mấy khuynh hướng lớn sau:

---

* Gen 16S rARN tiến hóa chậm nên là đặc điểm thuận lợi để xác định quan hệ thân thuộc của các taxon phân loại bậc cao trong tiến hóa.

** Protista bắt nguồn từ chữ Hy Lạp Protistos - cái đầu tiên nhất.

- Không coi Protista là một đơn vị phân loại đơn phát sinh mà cần tách chúng thành các đơn vị phân loại bậc giới. Nâng các đơn vị phân loại đã quen dùng lên các bậc cao hơn, phù hợp với tính đa dạng về hình thái, chức năng và sinh học của nhóm này. Ví dụ nâng Protozoa thành phân giới hoặc giới, nâng Trùng chân giả, Trùng roi, Trùng cỏ... ; Giun bụng lông, Trùng bánh xe, Giun cước... thành các ngành hoặc tách mỗi taxon này thành một số ngành.

- Sắp xếp lại một số nhóm giữ vị trí chuyển tiếp giữa Protista với Động vật, Thực vật và Nấm. Ví dụ Trùng roi được tách thành 2 nhóm: Trùng roi động vật gần với Protozoa còn Trùng roi thực vật là thành viên của Tảo lam có chung gốc với Thực vật.

- Tách các Protista không thấy có ty thể trong tế bào thành một giới riêng (Archaezoa) coi là đại diện cho một nhóm cổ hình thành từ giai đoạn tế bào chưa có ty thể (có nghĩa là chưa có vi khuẩn sống cộng sinh để sau này trở thành ty thể, theo giả thiết nguồn gốc cộng sinh của Nhân chuẩn). Tuy nhiên các dẫn liệu mới có gần đây cho biết trong cơ thể của chúng tuy không có ty thể nhưng ADN lại có các đoạn mã hóa để tổng hợp protein của ty thể. Điều này chứng tỏ thiếu ty thể là biến đổi thứ sinh (có thể liên quan tới đời sống ký sinh). Các dẫn liệu này gây nghi vấn về tính tự nhiên của việc tách chúng thành một giới riêng.

Chắc hẳn cùng với việc bổ sung các dẫn liệu, nhất là các dẫn liệu phân tử, cho các nhóm Protista, hệ thống phân loại của nhóm này sẽ có được mức độ chuẩn xác mới trong các năm tới. Tham khảo tình hình trên, hệ thống phân loại được dùng trong giáo trình này là:

GIỚI ĐỘNG VẬT (ANIMALIA)

Phân giới Động vật nguyên sinh (Protozoa)

Động vật nguyên sinh có lông bơi

Ngành Trùng lông bơi (Ciliophora)[1]

Động vật nguyên sinh có chân giả

Ngành Trùng biến hình (Amoebozoa)
Ngành Trùng lỗ (Foraminifera)
Ngành Trùng phóng xạ (Radiozoa)
Ngành Trùng mặt trời (Heliozoa)

Động vật nguyên sinh có roi bơi

Ngành Archaezoa (Động vật cổ)*
Ngành Trùng roi động vật (Euglenozoa)
Ngành Trùng roi giáp (Dinozoa)[1]
Ngành Trùng roi cổ áo (Choanozoa)

Động vật nguyên sinh có bào tử

Ngành Trùng bào tử (Sporozoa)[1]
Ngành Trùng vi bào tử (Microsporozoa)*[2]
Ngành Trùng bào tử gai (Cnidosporozoa)[2]

---

[1] Một số tác giả xếp chung vào một taxon đơn phát sinh Alveolata với đặc trưng chung là có các khoang nằm dưới màng tế bào.
[2] Có ý kiến không thuộc phân giới Động vật nguyên sinh
* Không thấy có ty thể trong tế bào

Phân giới Động vật đa bào (Metazoa)

Động vật thực bào (Phagocytellozoa)

Ngành Động vật hình tấm (Placozoa)

Động vật cận đa bào (Parazoa)

Ngành Thân lỗ hoặc Hải miên (Porifera hoặc Spongia)

Động vật đa bào (Eumetazoa)

Động vật có đối xứng tỏa tròn (Radiata)

Ngành Ruột khoang (Coelenterata)

Ngành Sứa lược (Ctenophora).

Động vật có đối xứng hai bên (Bilateria)

Động vật chưa có thể xoang (Acoelomata)[1]

Ngành Giun giẹp (Plathelminthes)

Ngành Giun vòi (Nemertini)

Động vật có thể xoang giả (Pseudocoelomata)[1]

Ngành Giun tròn (Nematoda)

Ngành Giun cước (Nematomorpha)

Ngành Giun bụng lông (Gastrotricha)

Ngành Kinorhyncha

Ngành Priapulida

Ngành Loricifera

Ngành Trùng bánh xe (Rotatoria)

Ngành Giun đầu gai (Acanthocephala)

Động vật có thể xoang (Coelomata)

Động vật có miệng nguyên sinh (Protostomia)[2]

Ngành Thân mềm (Mollusca)

Ngành Giun đốt (Annelida)

Ngành Có móc (Onychophora)

Ngành Chân khớp (Arthropoda)

Ngành Động vật hình rêu (Bryozoa)

Ngành Động vật tay cuốn (Brachiopoda)

---

[1] Khoang cơ thể biểu hiện rất đa dạng ngay trong từng nhóm động vật nên trong không ít các trường hợp khó xác định là nhóm không có thể xoang, có thể xoang giả hay thể xoang chính thức. Gần đây có khuynh hướng không dùng đặc điểm thể xoang để tách động vật có đối xứng 2 bên thành các nhóm lớn.

[2] Gần đây có ý kiến cho rằng Động vật có miệng nguyên sinh bao gồm cả các nhóm động vật chưa có thể xoang và động vật có thể xoang giả. Nói cách khác, động vật có đối xứng hai bên sớm phân hóa theo 2 hướng : Động vật có miệng nguyên sinh và Động vật có miệng thứ sinh.

Động vật có miệng thứ sinh (Deuterostomia)

Ngành Da gai (Echinodermata)

Ngành Hàm tơ (Chaetognatha)

Ngành Nửa dây sống (Hemichordata)

Ngành Có dây sống (Chordata)

TÓM TẮT

Con người hoạt động trong xã hội và trong thiên nhiên đa dạng và tinh tế không thể thiếu kiến thức về sinh giới, trong đó có giới Động vật.

Nhiều vấn đề về phân loại học liên quan tới giới Động vật đang được đặt ra và chờ thêm dẫn liệu để có thể có câu trả lời rõ ràng hơn trong các năm tới.

CÂU HỎI

1. Dùng dẫn chứng để chứng minh sự cần thiết của kiến thức động vật học trong cuộc sống của chúng ta.

2. Giới thiệu vị trí của Động vật trong sinh giới và hệ thống các ngành của giới Động vật.

TÀI LIỆU ĐỌC THÊM

1. *Nguyễn Bá, 1995* - Năm giới của thế giới hữu cơ. Sinh học ngày nay: T.1,N.2(2):*17-18.*

2. *Nguyễn Bá, 1999* - Các giới sinh vật - Hệ thống và nguồn gốc phát sinh trên quan điểm sinh học phân tử. Sinh học ngày nay: T.5,N.3(17): *33-37.*

3. *Thái Trần Bái, 1980* - Thử xác định nhiệm vụ của bộ môn Động vật học và nhiệm vụ của giáo trình Động vật học. Đại học và Trung học chuyên nghiệp:3-4:*25-27.*

4. *Thái Trần Bái, Nguyễn Văn Khang, 1999* - Động vật học Không xương sống. Sách Cao đẳng Sư phạm. Chương 1 - Phần mở đầu. Nxb. Giáo dục: *7-14.*

5. *Benton, E.Cook (Mai Đình Yên dịch,1996), 1995*- Cuộc sống tiền sử. Sinh học ngày nay: T.2, N.2(4):*23-26.*

6. *Đặng Ngọc Thanh (chủ biên) và ctv, 2000* - Sách đỏ Việt Nam. Phần động vật (Tái bản có sửa chữa và bổ sung). Nxb. Khoa học và Kỹ thuật, Hà Nội : *1-408.*

7. *Đào Văn Tiến, 1971* - Động vật học có xương sống. Nxb. Đại học và Trung học chuyên nghiệp. Tập 1:*1-234.*

CHƯƠNG II

CÁC NGÀNH ĐỘNG VẬT NGUYÊN SINH

ĐẶC ĐIỂM CHUNG CỦA ĐỘNG VẬT NGUYÊN SINH

Nhân chuẩn đơn bào, kích thước bé nhỏ (thường đo bằng micromet) tuy các phần của tế bào có thể phân hóa rất phức tạp để bảo đảm mọi chức năng sống của một cơ thể độc lập.

Hiện biết khoảng 38000 loài đang sống và khoảng 44000 loài đã diệt chủng còn giữ lại di tích dưới dạng hóa thạch. Sống trong các thủy vực nước mặn, nước ngọt, trong đất ẩm và ký sinh trên hoặc trong cơ thể các sinh vật khác.

Rất khó khái quát đặc điểm chung của động vật nguyên sinh vì mức độ đa dạng của chúng vượt quá giới hạn của một ngành sinh vật. Tuy nhiên, như đặc điểm của một phân giới, có thể nêu các nét lớn sau:

1. Các phần của cơ thể được biệt hóa trên nền của một tế bào, có kích thước bé nhỏ, nên nếu so sánh với động vật đa bào, tỷ lệ giữa bề mặt so với thể tích của cơ thể tương đối lớn. Một vài chức năng như hô hấp, bài tiết, hấp thụ thức ăn hòa tan nhờ thế có thể trao đổi trực tiếp qua bề mặt cơ thể mà không qua các cơ quan tử biệt hóa của tế bào.

Tuy nhiên phổ biến đổi của nhiều đặc điểm của động vật nguyên sinh lại rất rộng. Về cấu trúc tế bào, có thể có hoặc không có ty thể, có thể có một hoặc nhiều nhân (trong trường hợp này các nhân có thể có hoặc không phân hóa về hình thái và chức năng). Về hình thái chung của tế bào thể hiện trên đặc điểm đối xứng, cơ thể có tất cả các kiểu đối xứng từ không đối xứng (amip) đến đối xứng mặt trời, đối xứng phóng xạ, đối xứng xoắn (trùng roi) đến đối xứng hai bên và mất đối xứng (trùng giầy). Về các cơ quan tử đảm nhận một số chức năng cũng vậy. Cơ quan tử di chuyển có thể là chân giả, roi bơi, lông bơi cùng với sự đa dạng về số lượng, vị trí, hình thái và phương thức kết hợp. Kiểu dinh dưỡng có thể là tự dưỡng, dị dưỡng tiêu hóa hoặc dị dưỡng hấp thụ.

2. Nếu xét về cấu trúc tế bào của động vật nguyên sinh so sánh với tế bào của động vật đa bào, có thể nêu một vài nhận xét sau:

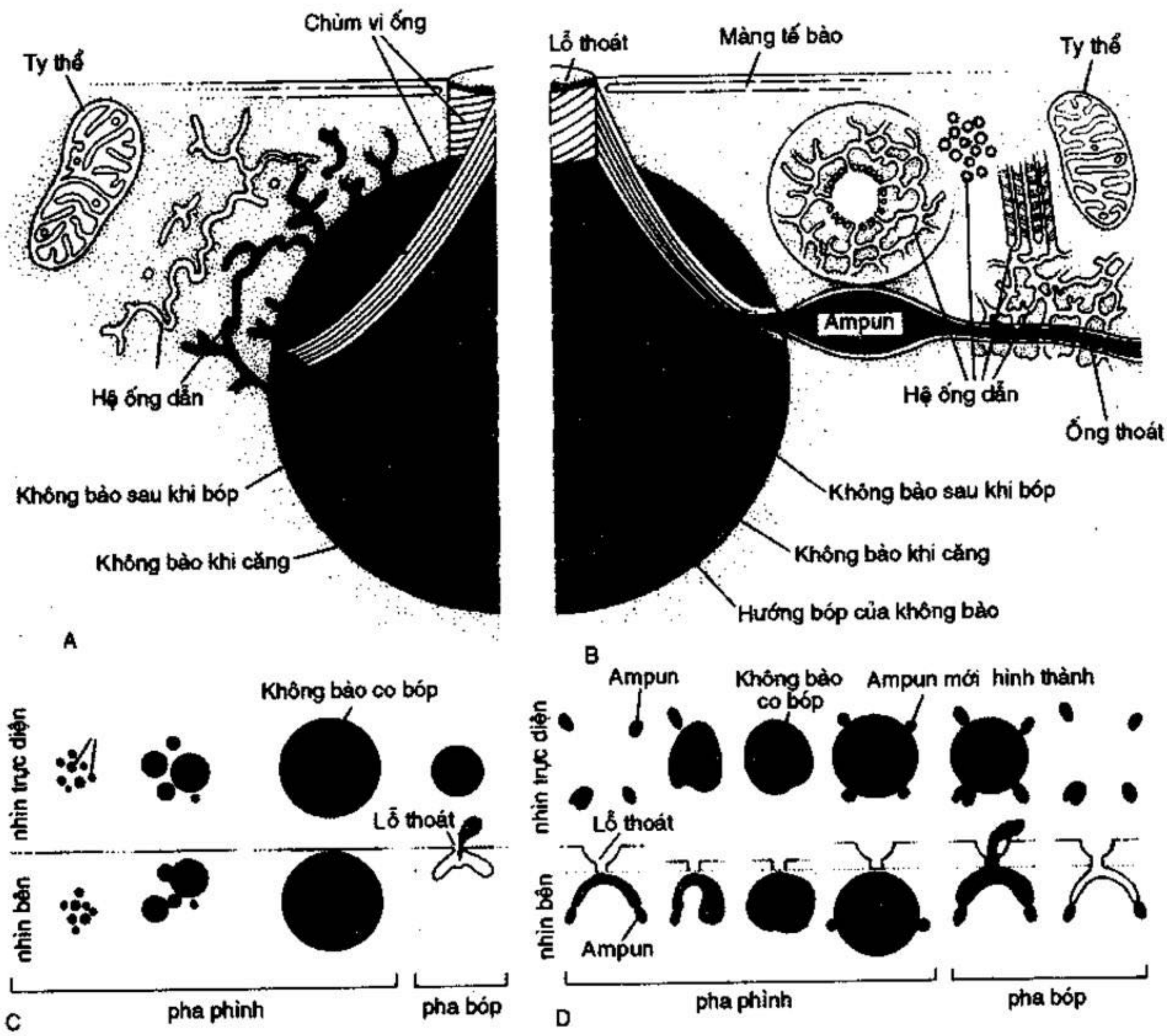
- Tế bào cơ thể động vật nguyên sinh là *tế bào biệt hóa đa năng*, tế bào chất thường tạo thành lớp ngoại chất quánh hơn, phần nội chất lỏng hơn và hai phần này có thể biến đổi qua lại khi tế bào hoạt động. Hệ vi ống và vi sợi trong tế bào động vật nguyên sinh cũng phát triển phức tạp.

- Một vài cơ quan tử thường không thấy có trong tế bào của cơ thể đa bào như không bào co bóp và bao chích.

Không bào co bóp. Không bào co bóp là cơ quan điều hòa áp suất thẩm thấu của tế bào chất đồng thời giữ cho cơ thể không bị vỡ tung do nước từ ngoài ngấm dần vào. Với động vật nguyên sinh sống trong nước ngọt nồng độ của chất hòa tan trong tế bào chất luôn luôn cao hơn nồng độ của chúng ở nước ngọt bao quanh. Do đó nước thường xuyên ngấm qua màng tế bào vào tế bào chất

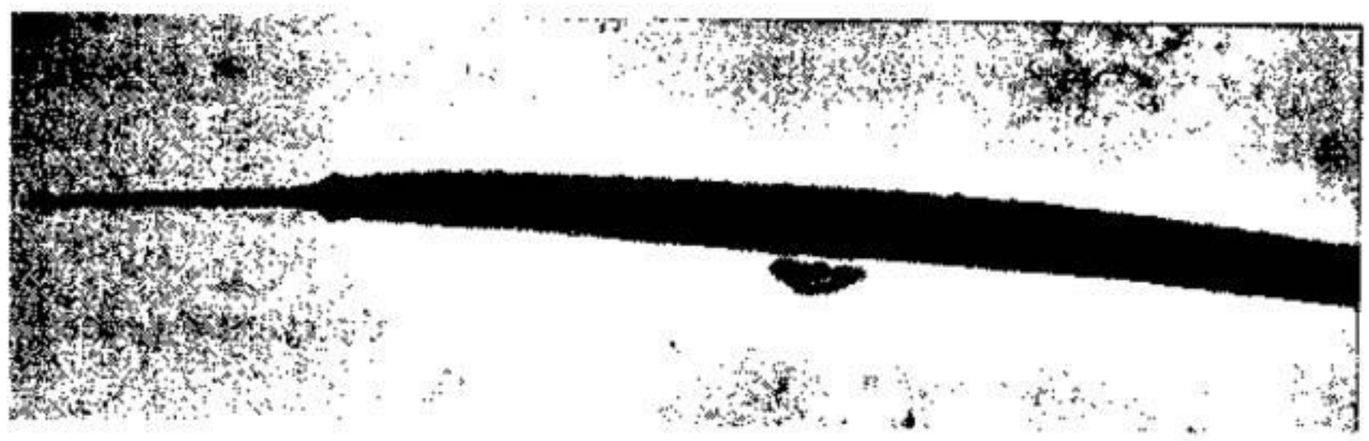
làm loãng dung dịch hòa tan và tạo áp suất lớn trong tế bào chất. Hoạt động của không bào co bóp giúp lấy lại nồng độ bình thường của chất hòa tan và áp suất bình thường trong tế bào chất.

Có 2 loại không bào co bóp gặp phổ biến ở động vật nguyên sinh: không bào co bóp đơn giản và không bào co bóp xếp thành hệ thống gồm một không bào lớn ở giữa nhận nước từ các không bào phóng xạ bao quanh (h.2.1). Hai loại không bào này khác nhau về mức độ phức tạp của hệ ống dẫn, về lỗ thoát có mặt thường xuyên hay chỉ xuất hiện khi không bào tống nước ra ngoài. Còn nhịp co bóp của không bào thì thay đổi theo loài và theo nồng độ muối hòa tan trong nước bao quanh cơ thể. Ví dụ ở *Amoeba proteus* chu kỳ này thay đổi từ 2-15 phút trong điều kiện bình thường của phòng thí nghiệm. Nhìn chung động vật nguyên sinh ở biển hoặc ký sinh không có không bào co bóp. Cho đến nay vẫn chưa biết rõ các cơ chế điều khiển hoạt động của không bào co bóp nhưng có nhiều ty thể bao quanh không bào co bóp được coi là để cung cấp năng lượng cho hoạt động bơm nước ra ngoài.

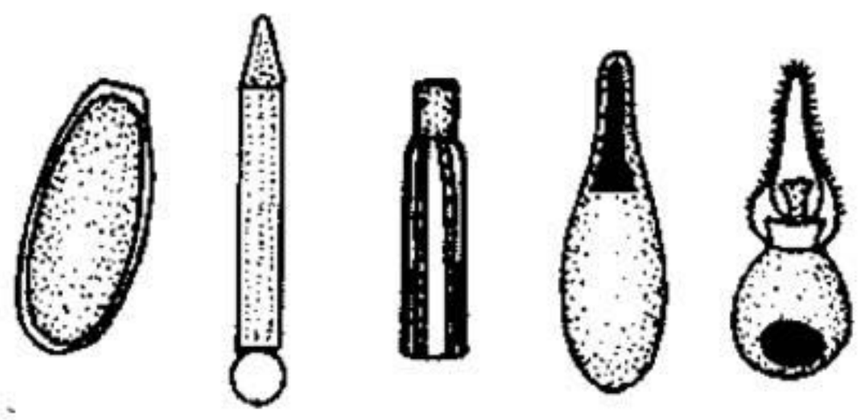


Hình 2.1 - Sơ đồ giới thiệu 2 kiểu không bào co bóp (A,B) gặp ở Động vật nguyên sinh. Sơ đồ nhìn trực diện (dòng trên) và nhìn bên (dòng dưới) từng kiểu không bào (C,D) trong một pha tập trung nước và tống nước ra ngoài (từ *Pechenik*).

Bao chích (trichocyst) và thể phóng (extrusome). Ta có thể quan sát cấu tạo của bao chích trước và sau khi hoạt động trên cơ thể của trùng giầy (h.2.2B). Khi chưa hoạt động, bao chích là túi chứa dịch có màng bọc ngoài. Khi bị kích thích cơ học hoặc hóa học, dịch bên trong được phóng ra ngoài biến thành sợi chích. Việc này xảy ra chỉ trong vài phần nghìn giây và hình như do cơ chế thẩm thấu khi nước thấm qua màng vào cơ thể. Có thể nhờ hoạt động này con vật chống chọi với kẻ thù hoặc để giữ mồi khi ăn. Có loại bao chích tiết chất độc (toxicyst) gây mê mồi trước khi tiêu hóa chúng. Ngoài ra còn có ít nhất 10 kiểu bao chích khác, gọi chung là thể phóng, hoạt động cùng kiểu với bao chích.



B



A

C

Hình 2.2 - A - Các loại thể tiết khi chưa hoạt động; B - Bao chích của trùng giầy sau khi hoạt động (hiển vi điện tử, HVĐT); C - Trùng cỏ *Pseudomicrothorax dubis* có bao chích phóng ra xung quanh (từ *Pechenik*).

3. Nếu xét về cấu trúc đơn bào hay đa bào, cơ thể động vật nguyên sinh thể hiện nhiều mức độ chuyển tiếp giữa đơn bào điển hình và đa bào thấp. Trong các biểu hiện trung gian này có thể kể đến các loài có các đặc điểm vượt ra ngoài phạm vi của một tế bào: có 2 hoặc nhiều nhân; có số lượng cơ quan tử là bội số của một đơn vị thấp hơn (ví dụ *Lambia* là dạng nhân đôi của *Trichomonas*); có một vài tế bào biệt hóa theo chức năng (ví dụ trùng bào tử gai, trùng vi bào tử); các nhóm động vật nguyên sinh sống tập đoàn mà các cá thể của tập đoàn có mức độ biệt hóa về chức năng và cấu trúc sâu dần theo hướng hình thành các tế bào sinh và các tế bào thể.

4. Sinh sản vô tính là hình thức sinh sản phổ biến ở động vật nguyên sinh, mặc dầu sinh sản hữu tính cũng có với sắc thái riêng của từng ngành. Trong sinh sản vô tính, tế bào động vật nguyên sinh nguyên phân, thông thường bằng *phân đôi*, có khi bằng *liệt sinh* (nhân phân chia nhiều lần trước khi tế bào chất tách tiếp theo thành nhiều cá thể) hoặc bằng *mọc chồi* (một phần cơ thể mẹ tách riêng hoặc biệt hóa thành cơ thể con). Tuy nhiên, một số loài động vật nguyên sinh có nhiều nhân, tế bào mẹ chia đôi đơn giản không bằng nguyên phân, các nhân của tế bào mẹ phân phối cho 2 tế bào con, gọi là *phân nguyên hình* (plasmotomy).

Tái sinh cao của động vật nguyên sinh thể hiện một phần ở khả năng *kết kén* (encystement) khi gặp điều kiện sống bất lợi. Khi kết kén tế bào chuyển thành hình cầu; các cơ quan tử bề mặt như lông bơi, roi bơi biến mất; không bào co bóp thải toàn bộ lượng nước thừa ra ngoài rồi tế bào chất tiết lớp vỏ bọc bao quanh. Lớp vỏ này nhanh chóng rắn lại giúp kén sống tiềm sinh một thời gian dài, có khi tới hàng năm, trong môi trường bất lợi như axit, khô hạn, nhiệt độ bất thường, thiếu oxy hoặc thiếu thức ăn. Khi môi trường trở lại bình thường, cơ thể trong kén tái sinh các cấu trúc đã biến mất khi kết kén và hoạt động trở lại.

5. Tiêu hóa của động vật nguyên sinh tiến hành bên trong tế bào (tiêu hóa nội bào) nhờ các không bào tiêu hóa. Chúng là các túi có màng bao quanh chứa thức ăn là vụn hữu cơ hoặc các sinh vật khác. Không bào tiêu hóa di chuyển trong tế bào chất, enzym từ tế bào chất thấm qua màng vào không bào để biến đổi thức ăn và các chất tiêu hóa được hấp thụ vào tế bào chất. Chất bã còn lại sẽ được tống ra ngoài khi màng của không bào tiếp xúc với màng tế bào. Điều đáng lưu ý là trong quá trình tiêu hóa, môi trường trong không bào tiêu hóa chuyển từ axit sang kiềm, tương tự như quá trình chuyển môi trường trong ống tiêu hóa của động vật đa bào. Mỗi enzym tiêu hóa hoạt động tối ưu ở một độ pH nhất định và sự giống nhau này chứng tỏ thay đổi của hệ enzym trong quá trình tiêu hóa ở động vật nguyên sinh mặc dầu chúng chưa có ống tiêu hóa.

HỆ THỐNG ĐỘNG VẬT NGUYÊN SINH

ĐỘNG VẬT NGUYÊN SINH CÓ LÔNG BƠI

NGÀNH TRÙNG LÔNG BƠI (CILIOPHORA)

Đặc điểm xác định:

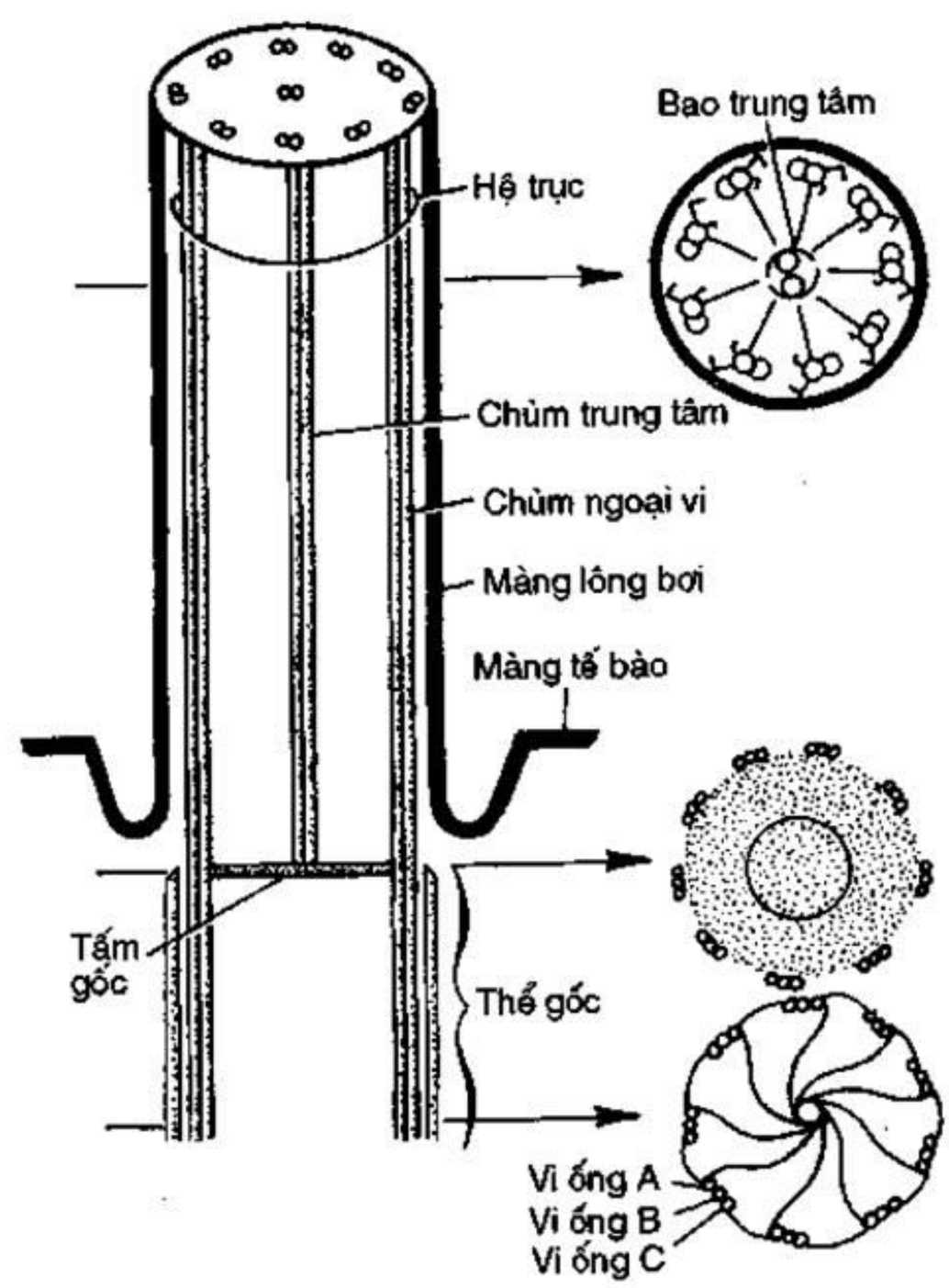
- Cơ thể có lông bơi phủ ngoài, có phức hợp cấu trúc gốc lông bơi và có khoang dưới màng.
- Có 2 kiểu nhân: nhân lớn (dinh dưỡng) và nhân bé (sinh sản).
- Sinh sản hữu tính bằng tiếp hợp.

Hiện biết khoảng 9000 loài đang sống và số ít loài hóa thạch. Phần lớn sống tự do trong nước mặn, nước ngọt và đất ẩm, số ít ký sinh. Có sơ đồ cấu tạo cơ thể tương đối thuần nhất và có cấu trúc cơ thể vào loại phức tạp nhất trong số động vật nguyên sinh.

I- HÌNH THÁI

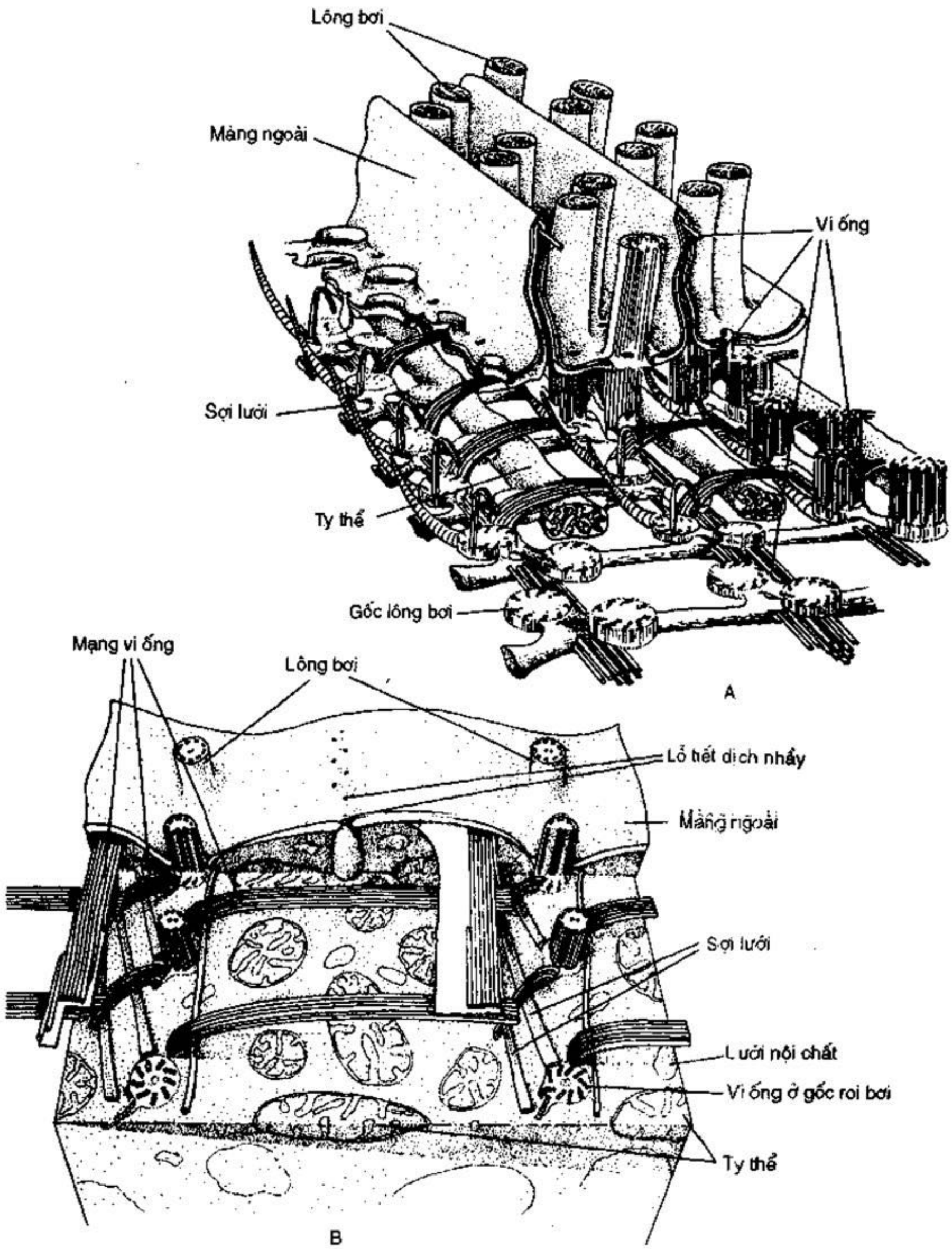
1. Cấu trúc và chức năng của lông bơi

Lông bơi riêng rẽ có cấu trúc nhất quán trong toàn bộ nhân chuẩn. Chúng có *thể gốc* (kinetosome) nằm trong ngoại chất và phần lông ở ngoài dựng đứng trên bề mặt cơ thể.



Hình 2.3 - Siêu cấu trúc của lông bơi với sơ đồ cắt ngang ở 3 vùng (từ *Pechenik*).

Dọc trong lông bơi có *hệ trục* (axoneme) giữ cho lông bơi có hình thái ổn định và cấp năng lượng cho lông bơi hoạt động.

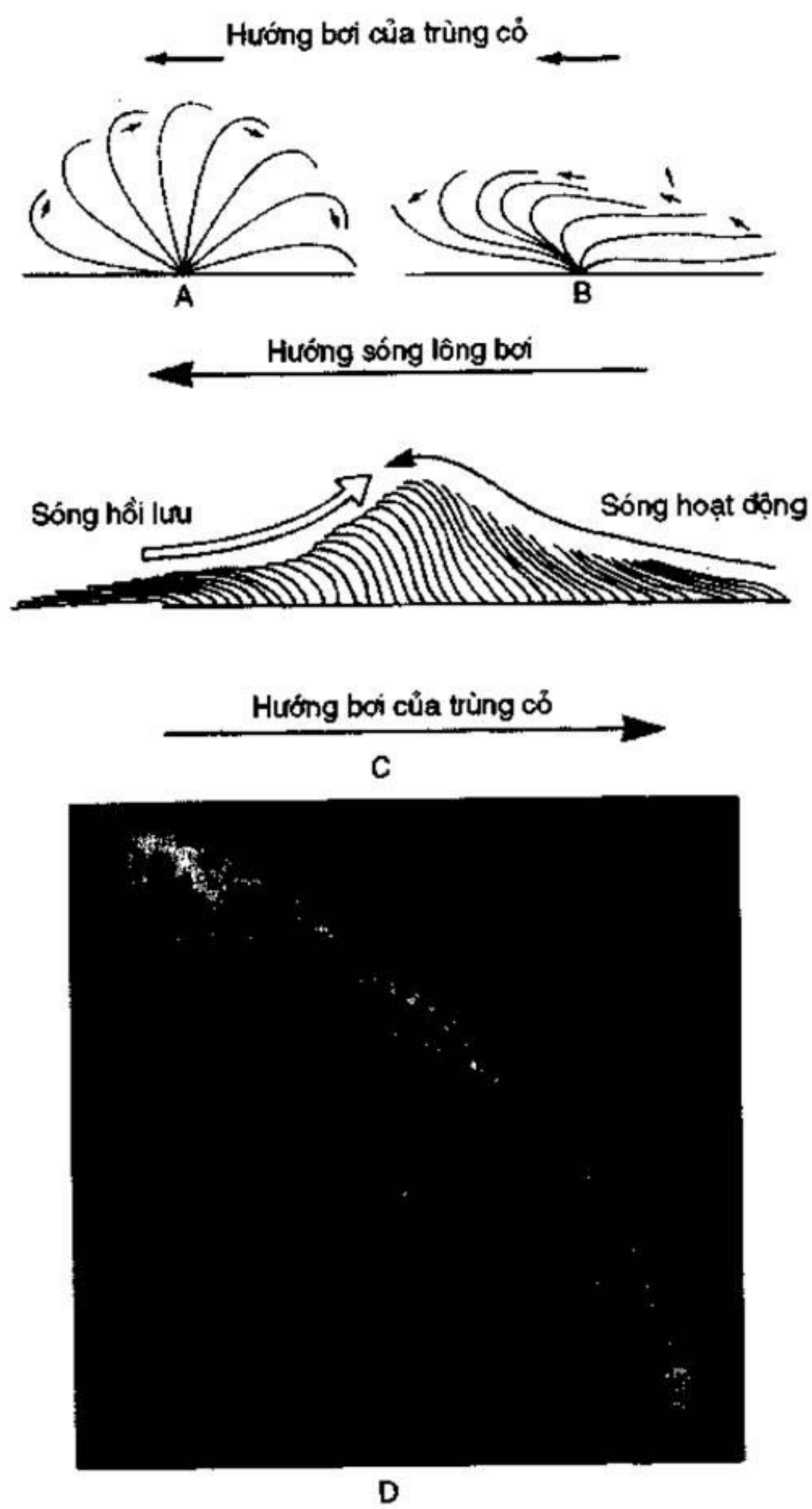


Hình 2.4 - Phức hợp cấu trúc gốc lông bơi của trùng cỏ
A - *Conchophthirus sp.* ; B - *Tetrahymena pyriformis* (HVĐT) (từ *Pechenik*).

Hệ sợi trục gồm 9+2 chùm vi ống (9 chùm ngoại vi và 2 chùm trung tâm) (h.2.3). Mỗi vi ống (microtubule) do tubulin kết thành, protein này rất gần với actin có trong cơ của động vật đa bào. Giữa các chùm này có các sợi mảnh liên kết với nhau. Số lượng vi ống trong mỗi chùm ngoại vi và chùm trung tâm không giống nhau ở thể gốc và phần lông. Thể gốc có 3 vi ống trong mỗi chùm ngoại vi (ký hiệu A, B và C) nhưng chỉ có một vi ống trong chùm trung tâm còn trong phần lông mỗi chùm ngoại vi chỉ có 2 vi ống (A và B) còn 2 chùm trung tâm (có 1 vi ống ở mỗi chùm) có bao bọc ngoài. Trong phần lông trên vi ống A có 2 cần dynein (dynein arms) hướng về vi ống B của chùm bên cạnh. Dynein là protein gần với myosin trong tế bào cơ của động vật đa bào. Cũng như myosin, dynein gắn với hoạt động của ATPaza cung cấp năng lượng cho hoạt động của lông bơi. Tương quan giữa tubulin và dynein (tương tự như tương quan giữa actin và myosin trong hoạt động của cơ vân) quyết định hoạt động đa dạng của lông bơi.

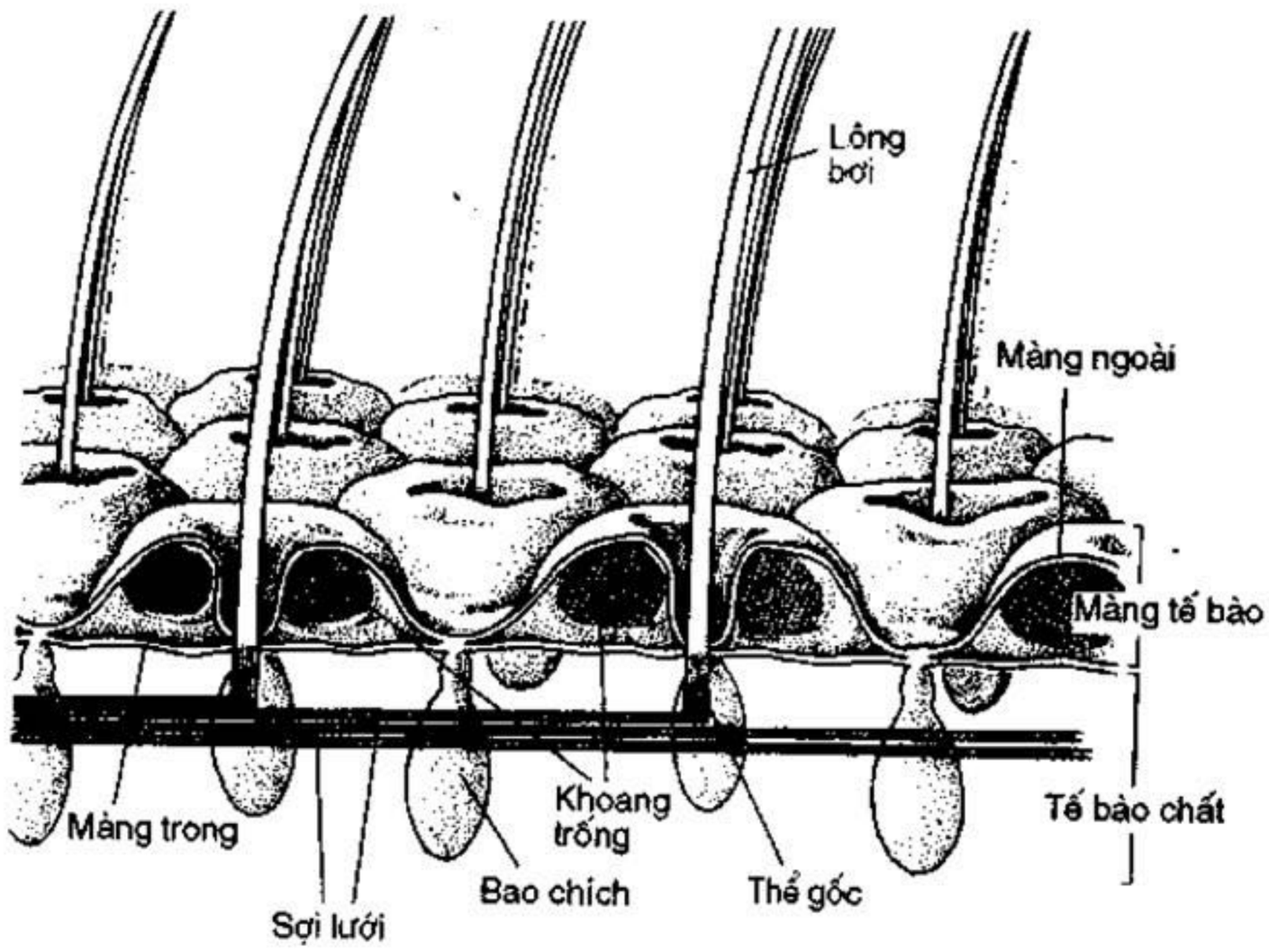
Phức hợp cấu trúc gốc lông bơi (complex infraciliature) đặc trưng cho trùng lông bơi, điều hòa hoạt động nhịp nhàng của vô số lông bơi trên bề mặt cơ thể. Các thể gốc được nối với nhau bằng mạng vi ống (microtubule), vi sợi (microfilament) và sợi lưới (kinetodesm) nằm xen giữa các ty thể (h.2.4). Phức hợp cấu trúc này đặc trưng cho các taxon trùng lông bơi nên là đặc điểm tốt để xác định quan hệ họ hàng của các loài trong ngành.

Lông bơi hoạt động giúp cơ thể di chuyển, tạo dòng nước đưa thức ăn tới miệng, loại các chất thải bã và các cặn bẩn bám trên bề mặt cơ thể và tạo lớp nước giàu oxy bọc quanh cơ thể. Mỗi lông bơi hoạt động như mái chèo (h.2.5), uốn mạnh về một phía (ngược với chiều di chuyển) rồi nhẹ nhàng lấy lại vị trí ban đầu để chuẩn bị cho lần uốn mới. Lông bơi xếp thành dãy. Nhịp hoạt động của lông bơi trong cùng dãy kế tiếp nhau giúp cơ thể di chuyển nhanh, tới 2mm/giây. Lông bơi của một số trùng lông bơi còn liên kết với nhau để tạo thành màng uốn, màng lông và gai nhảy. Hoạt động của màng uốn và màng lông hướng thức ăn vào miệng còn gai nhảy hoạt động như cơ quan tử chuyển vận chuyên hóa.



Hình 2.5 - Sơ đồ hoạt động của một lông bơi
A - Pha hoạt động; B - Pha hồi lưu của một dãy lông bơi (C) và hoạt động lông bơi của *Paramecium sonneborni* (D) (từ *Pechenik*).

2. Hệ thống màng tế bào : có cấu trúc phức tạp (h.2.6), gồm 2 lớp màng ngoài (plasmalemma) và màng trong. Hai màng này tiếp xúc với nhau ở gốc lông bơi và ở đỉnh của bao chích. Phần còn lại tạo thành các khoang trống bao quanh gốc lông bơi (alveoli). Màng tế bào vừa chắc chắn, vừa mềm dẻo, vừa giữ cho cơ thể trùng lông bơi có hình thái ổn định, vừa giúp chúng biến dạng nhất thời khi len lỏi qua các khe hẹp. Có thể chúng còn giúp điều chỉnh lượng nước và ion của tế bào. Các khoang có màng bao quanh này đặc trưng cho một vài nhóm nguyên sinh vật nhìn ngoài khác xa nhau như trùng lông bơi, trùng roi giáp (Dinoflagellata) và trùng bào tử (Sporozoa).



Hình 2.6 - Màng tế bào của trùng cỏ, thấy rõ các khoang trống bao quanh gốc lông (từ *Pechenik*).

Phân loại học phân tử ghép chúng vào một nhóm đơn phát sinh gọi là nhóm Alveolata (có khoang nằm dưới lớp mặt).

3. Trùng lông bơi có hệ thống không bào co bóp phức tạp với lỗ thải của không bào co bóp tồn tại thường xuyên được định vị bằng hệ thống vi ống (h.2.1). Ngoài ra một số loài còn có bào giang (cytoproct) tồn tại thường xuyên.

II- SINH SẢN

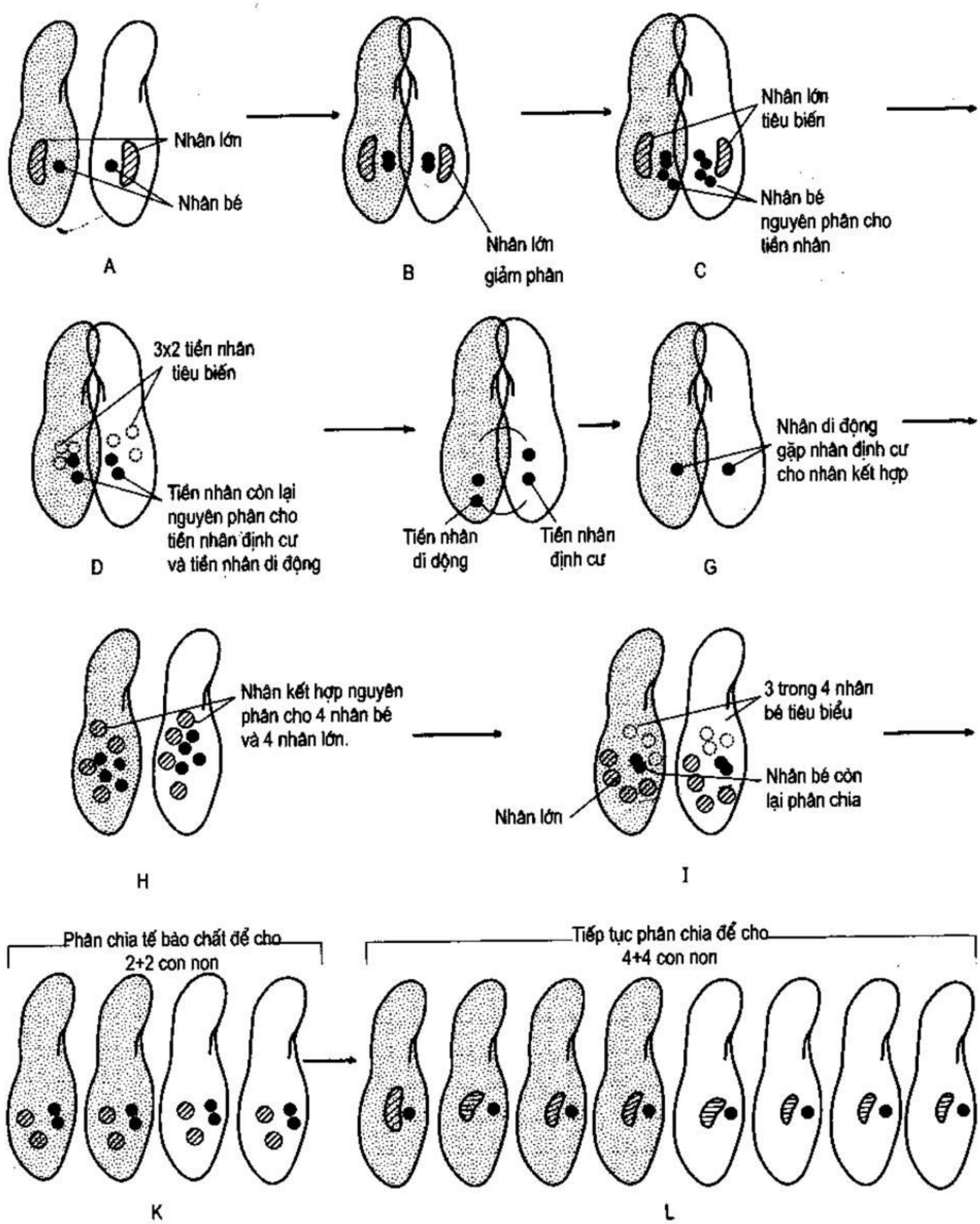
1. Có 2 bộ nhân, nhân lớn và nhân bé là đặc trưng của trùng lông bơi. Khác với các động vật nguyên sinh khác, cơ thể trùng lông bơi có 2 loại nhân: *nhân lớn* (macronucleus) và *nhân bé* (micronucleus). Mỗi loại nhân đều có thể có một hoặc nhiều nhưng thường thì số nhân bé nhiều hơn (có loài lên đến 80). Nhân lớn đa bội, chứa cả ADN và ARN còn nhân bé lưỡng bội. Nhân lớn điều hòa hoạt động thường xuyên, khả năng biệt hóa và tái sinh của trùng lông bơi còn nhân bé có vai trò quan trọng trong sinh sản hữu tính dưới dạng đặc trưng gọi là *tiếp hợp* (conjugaison).

2. Tiếp hợp là kiểu sinh sản hữu tính rất đặc trưng của trùng lông bơi. Chúng không tạo thành giao tử mà hiện tượng trao đổi bộ nhân xẩy ra khi 2 cá thể ghép đôi (tiếp hợp), sinh sản bằng phân chia chỉ xẩy ra sau khi rời bạn ghép đôi.

Trong quá trình tiếp hợp (h.2.7) 2 cá thể trùng lông bơi khác dòng ghép đôi. Màng tế bào phía bụng bị dung giải tạo cầu nối tế bào chất giữa 2 cá thể. Nhân lớn tiêu biến dần còn nhân bé giảm phân để cho 4 *tiền nhân* (pronucleus) đơn bội. Ba trong số 4 tiền nhân tiêu biến còn lại 1 tiền nhân nguyên phân để cho 2 tiền

V-DO/9746

nhân mới, tùy theo chúng ở lại hay di chuyển sang cơ thể bạn ghép đôi mà có tên gọi là *tiền nhân định cư* hoặc *tiền nhân di động*. Tiền nhân di động của cá thể này sau khi gặp tiền nhân định cư của cá thể kia sẽ phối hợp thành *nhân kết hợp* (synkarion) mang vốn di truyền mới. Tiếp theo 2 cá thể rời nhau. Nhân kết hợp trong mỗi cá thể nguyên phân để cho 4 nhân bé và 4 nhân lớn rồi phân chia vô tính để cho 4 cá thể mới.



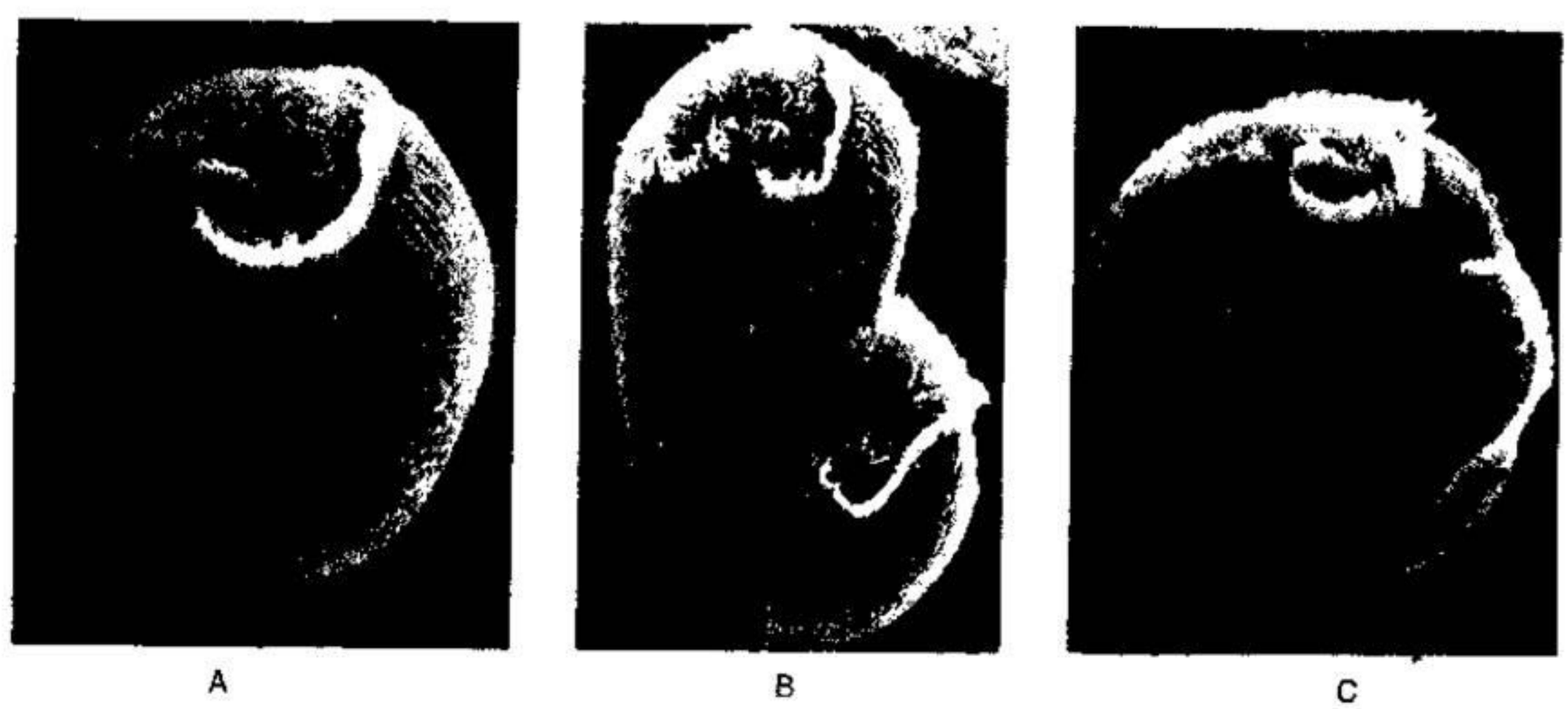
Hình 2.7 - Sinh sản hữu tính bằng tiếp hợp của trùng giầy *(Paramecium caudatum)*
A-L - Các giai đoạn liên tiếp (theo *Pechenik*).

Các cặp cá thể tham gia tiếp hợp phải từ các *dòng ghép đôi* (mating type) khác nhau trong phạm vi của các nhóm *đồng gen* (syngen). Chẳng hạn, người ta đã phát hiện ở trùng cỏ *Paramecium aurelia* 16-18 đồng gen và trong mỗi nhóm đồng gen lại có một vài dòng ghép đôi. Một số tác giả coi mỗi đồng gen là một loài độc lập.

Hiện tượng tái tạo bộ nhân theo kiểu xảy ra trong tiếp hợp cũng gặp ở từng cá thể riêng biệt (không ghép đôi). Trong trường hợp này, không phân biệt thành tiền nhân định cư và tiền nhân di động mà 2 tiền nhân này phối hợp với nhau để cho nhân kết hợp. Tiếp theo là sinh sản vô tính như ở giai đoạn sau của hiện tượng tiếp hợp. Hiện tượng này được gọi là *nội hợp* (autogamy).

Tái tạo bộ nhân bằng tiếp hợp là hiện tượng không thể thiếu để bảo đảm sự tồn tại lâu dài của quần thể trùng lông bơi. Ở trùng giầy (*Paramecium caudatum*) cứ khoảng sau 50 thế hệ sinh sản vô tính lại có một lần tiếp hợp. Nhịp độ xen kẽ đó đảm bảo phát triển bình thường của quần thể. Nếu chỉ có sinh sản vô tính, từ thế hệ 600, trùng giầy không còn nhận biết được bạn ghép đôi của mình nữa, do thiếu các phân tử protein đặc hiệu vốn tập trung ở quanh bào hầu và cái chết sớm muộn cũng xảy ra trong khoảng 100 thế hệ sinh sản vô tính tiếp theo.

3. Sinh sản vô tính ở trùng lông bơi (h.2.8). Sinh sản vô tính bằng phân đôi là hình thức sinh sản chủ yếu của động vật nguyên sinh, tuy nhiên rãnh phân cắt có thể thẳng góc hay song song với trục dọc của cơ thể. Trùng cỏ phân chia theo rãnh thẳng góc với trục dọc của cơ thể. Khởi đầu nhân bé nguyên phân nhiều lần để cho nhiều nhân bé phân tán đều trong nguyên sinh chất, nhân lớn thì không phân chia mà chỉ kéo dài ra theo trục dọc. Đồng thời rãnh phân cắt hình thành dần và cắt cơ thể trùng cỏ thành 2 cá thể mới. Những cơ quan tử thiếu ở cá thể con sẽ được tái sinh. Cũng có trường hợp các cơ quan thiếu này được hình thành trước khi phân đôi.



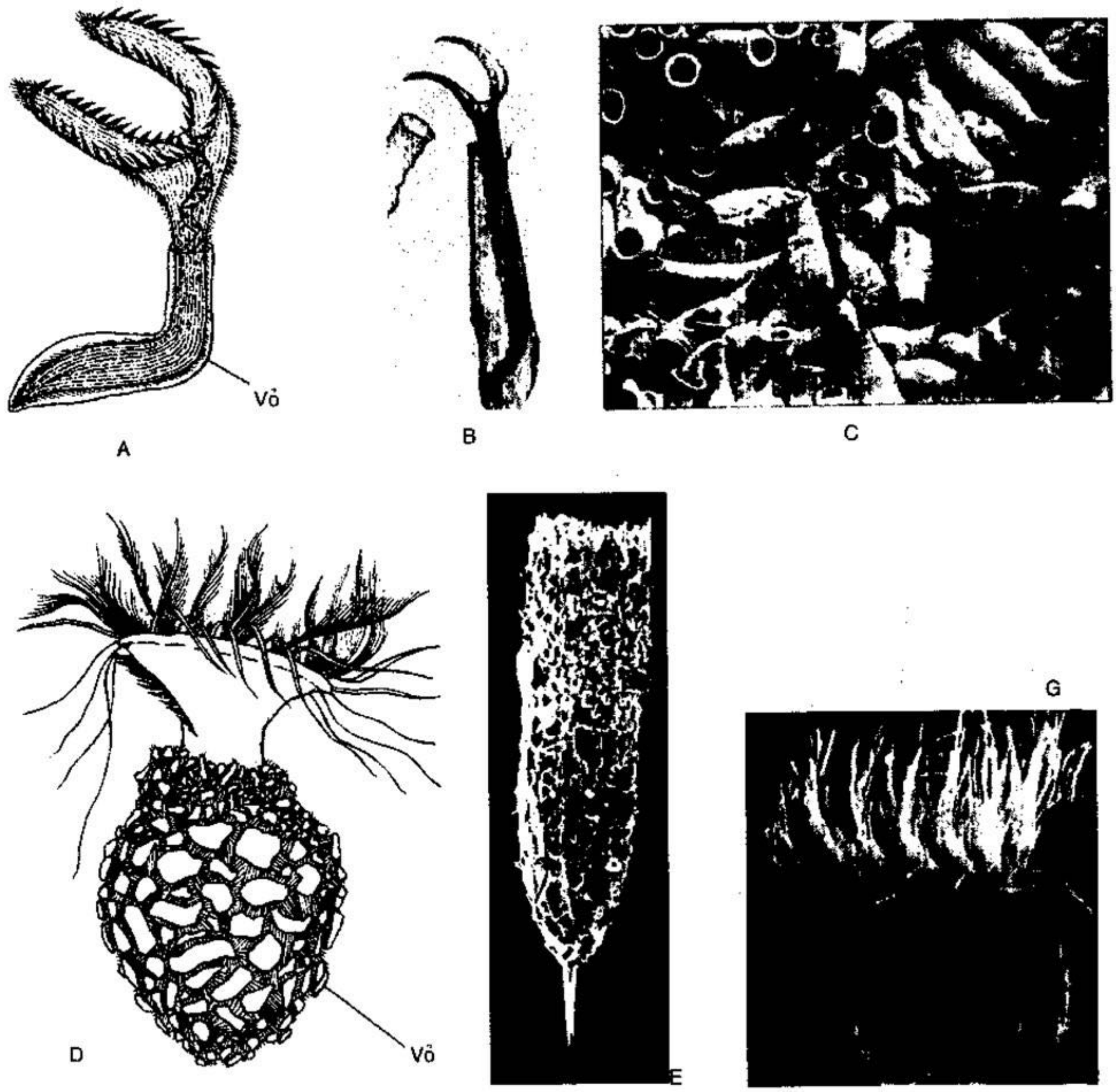
Hình 2.8 - Sinh sản bằng phân đôi ở trùng kèn *Stentor coeruleus* (hiển vi điện tử quét, HVĐTq).
A-C: các giai đoạn liên tiếp (từ *Pechenik*).

III- SINH HỌC

Khoảng 65% số loài trùng lông bơi sống tự do, số còn lại sống hội sinh, cộng sinh hoặc ký sinh trên hoặc trong cơ thể động vật.

Phần lớn trùng lông bơi sống tự do di chuyển chủ động, số ít sống bám tạm thời hoặc bám cố định vào giá thể. Một số sống thành tập đoàn. Nhóm sống bám thường có con non bơi tự do và trở lại đời sống bám khi trưởng thành.

Một số trùng lông bơi sống bám có vỏ bọc ngoài, tập trung trong 3 họ Tintinidae, Folliculidae và Peritrichidae (h.2.9). Con non của chúng không có vỏ cũng di chuyển tự do đến nơi mới và lập vỏ mới khi chuyển sang đời sống bám.



Hình 2.9 - Một số trùng lông bơi có vỏ. A-C - Một vài loài và vỏ của chúng trong họ Folliculinidae; D - *Stenosemella sp.* (Tintinidae); E - Vỏ của *Tintinopsis platensis*; G - Cơ thể *T.parva* (rút khỏi vỏ) (E,G - HVĐTq) (từ *Pechenik*).

Cách lấy thức ăn của trùng lông bơi khá đa dạng. Phần lớn ăn vụn hữu cơ hoặc các sinh vật bé (vi khuẩn, tảo đơn bào...). Nhờ hoạt động của lông bơi, tấm lông và màng uốn các vụn thức ăn này được dòng nước xoáy tập trung vào bào khẩu. Một số trùng cỏ săn mồi. Một trùng cốc dài khoảng 125μm có thể nuốt chửng một trùng giầy lớn hơn nó 2-3 lần (h.2.10).

A

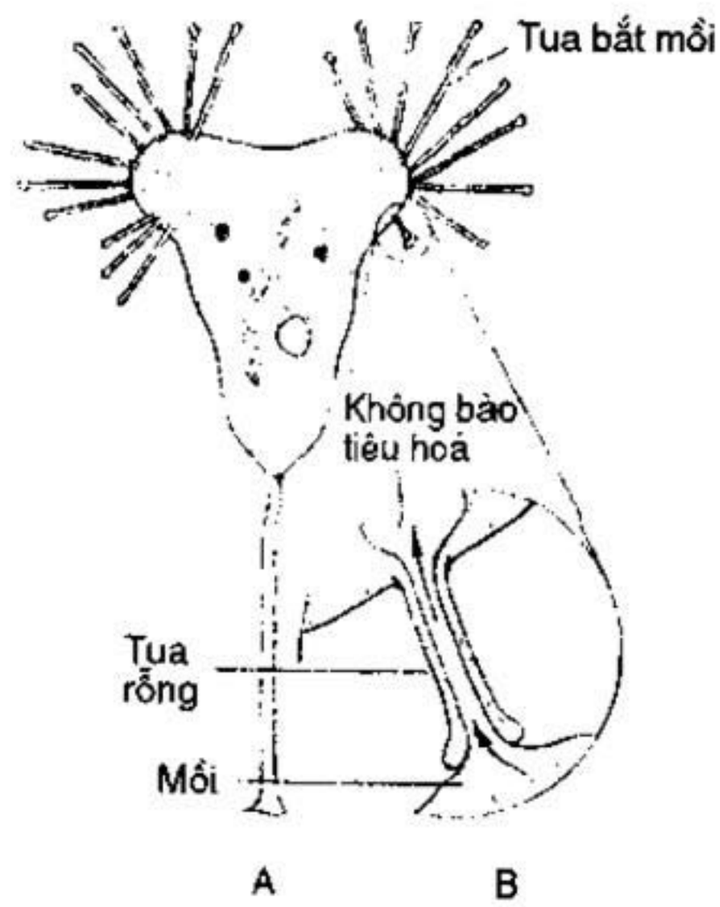
B

Hình 2.10 - Trùng cốc *Didinium nasutum* tấn công (A) và nuốt trùng cỏ *Paramecium multimicronucleatum* (B). Trên hình A thấy rõ trùng cỏ phóng bao chích để tự vệ. (HVĐTq) (từ *Pechenik*).

Trong số trùng lông bơi không sống tự do có các nhóm sống hội sinh trên mai cua hoặc sống cộng sinh trong ống tiêu hóa của thú nhai lại, ngựa, cừu, ếch, gián, mối... Chúng tiêu hóa xenlulôzơ cho vật chủ. Một số ký sinh gây hại: *Balantidium coli* ký sinh trong ruột người gây loét thành ruột, trùng cỏ cá gây bệnh điểm trắng ở cá nước ngọt...

Trùng ống hút (h.2.11) là nhóm trùng lông bơi sớm tách khỏi các nhóm khác trong tiến hóa. Trưởng thành sống bám, có thể có cuống nhưng cuống không co duỗi được. Cơ thể trưởng thành không có lông bơi nhưng lại có nhiều tua bắt mồi. Trong số các tua này có tua rỗng, có thể bám (haptocyste) ở tận cùng. Khi bắt mồi, tua bám ôm lấy mồi, thể bám ở đầu tua rỗng vỡ ra tiết enzym phá hủy màng tế bào của mồi và tế bào chất của mồi được hút vào cơ thể của trùng ống hút.

Trùng ống hút sinh sản vô tính bằng đâm chồi. Chồi có lông bơi, tách khỏi mẹ, di chuyển tự do một thời gian rồi bám vào giá thể, mất lông bơi, mọc tua bám để trở thành trùng ống hút trưởng thành. Trùng ống hút cũng có 2 bộ nhân, sinh sản hữu tính theo kiểu tiếp hợp nhưng hai cá thể tý hon được hình thành để tham gia tiếp hợp



Hình 2.11 - Trùng ống hút *Tokophyra quadripartita* (A) và hoạt động hút mồi của ống hút (B) (từ *Pechenik*).

(microconjugant) kết hợp hoàn toàn với nhau chứ không phải kết hợp tạm thời như ở các trùng cỏ khác.

Tuy có nhiều nét riêng như vậy nhưng trùng ống hút vẫn là đại diện của ngành Trùng lông bơi do có 2 đặc điểm đặc trưng của ngành: cơ thể có 2 kiểu nhân, nhân lớn và nhân bé và có lông bơi điển hình ở con non. Trưởng thành tuy mất lông bơi nhưng vẫn giữ phức hợp cấu trúc gốc lông bơi điển hình của trùng lông bơi.

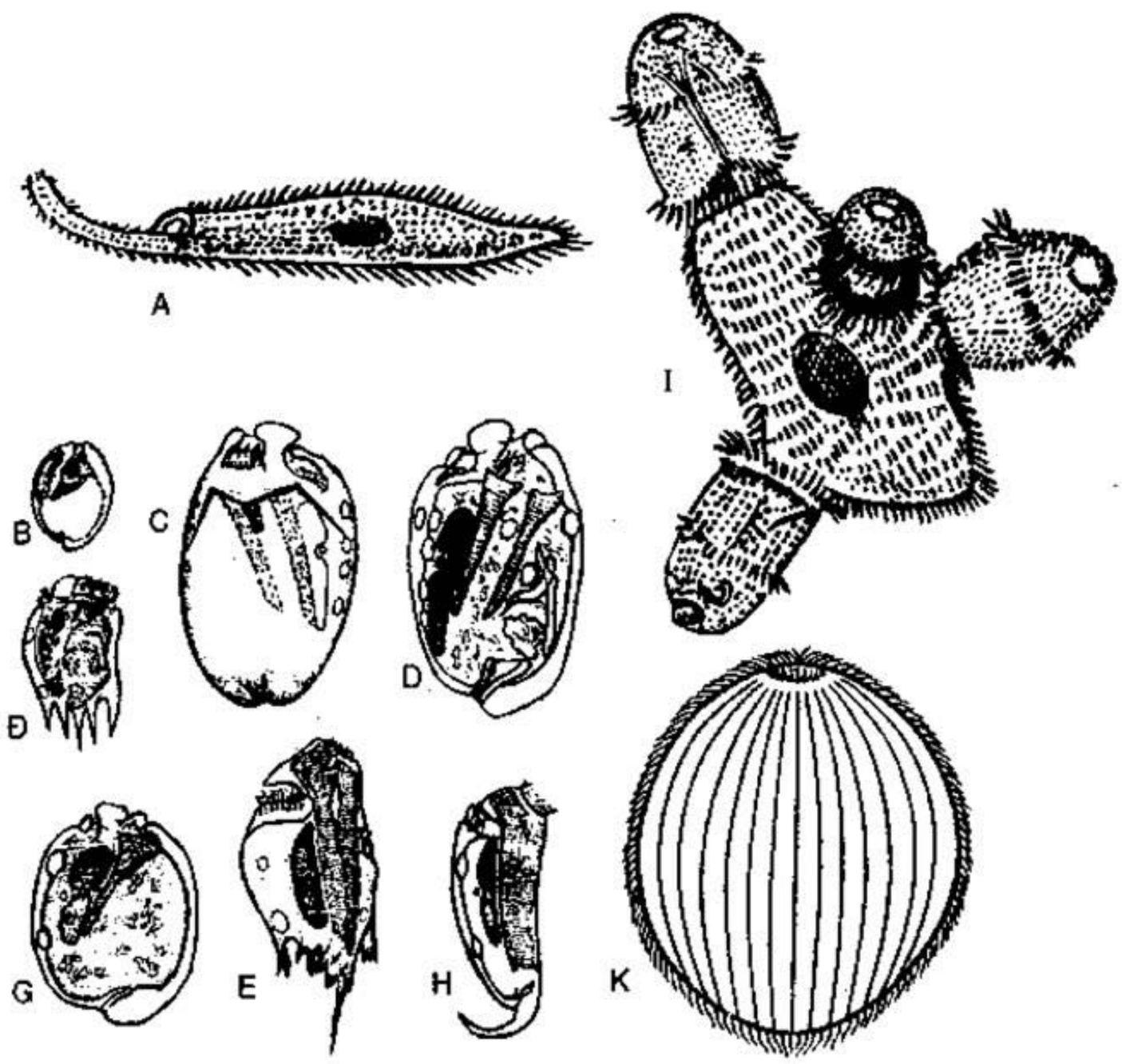
IV- PHÂN LOẠI VÀ TẦM QUAN TRỌNG

Do có các sai khác như đã nêu ở phần sinh học, trùng lông bơi được phân thành 2 lớp: lớp Trùng cỏ (Infusoria) và lớp Trùng ống hút (Suctoria).

Trong những năm gần đây nhờ có thêm nhiều dẫn liệu mới về cấu trúc siêu hiển vi của trùng cỏ, hệ thống phân loại lớp này tuy thay đổi nhiều nhưng vẫn chưa ổn định. Có tất cả khoảng 160 họ được sắp xếp trong 20 bộ. Dựa vào đặc điểm của màng uốn, các bộ này được sắp xếp trong 3 nhóm lớn:

Nhóm 1 - Trùng cỏ có lông bơi đều - Kinetofragminophora (h.2.12). Lông bơi gần như cùng hình dạng và chức năng, phủ toàn bộ hoặc một phần bề mặt cơ thể, không tạo thành màng uốn, mặc dù lông bơi quanh bào khẩu có thể phát triển hơn. Là nhóm cổ nhất và phong phú nhất.

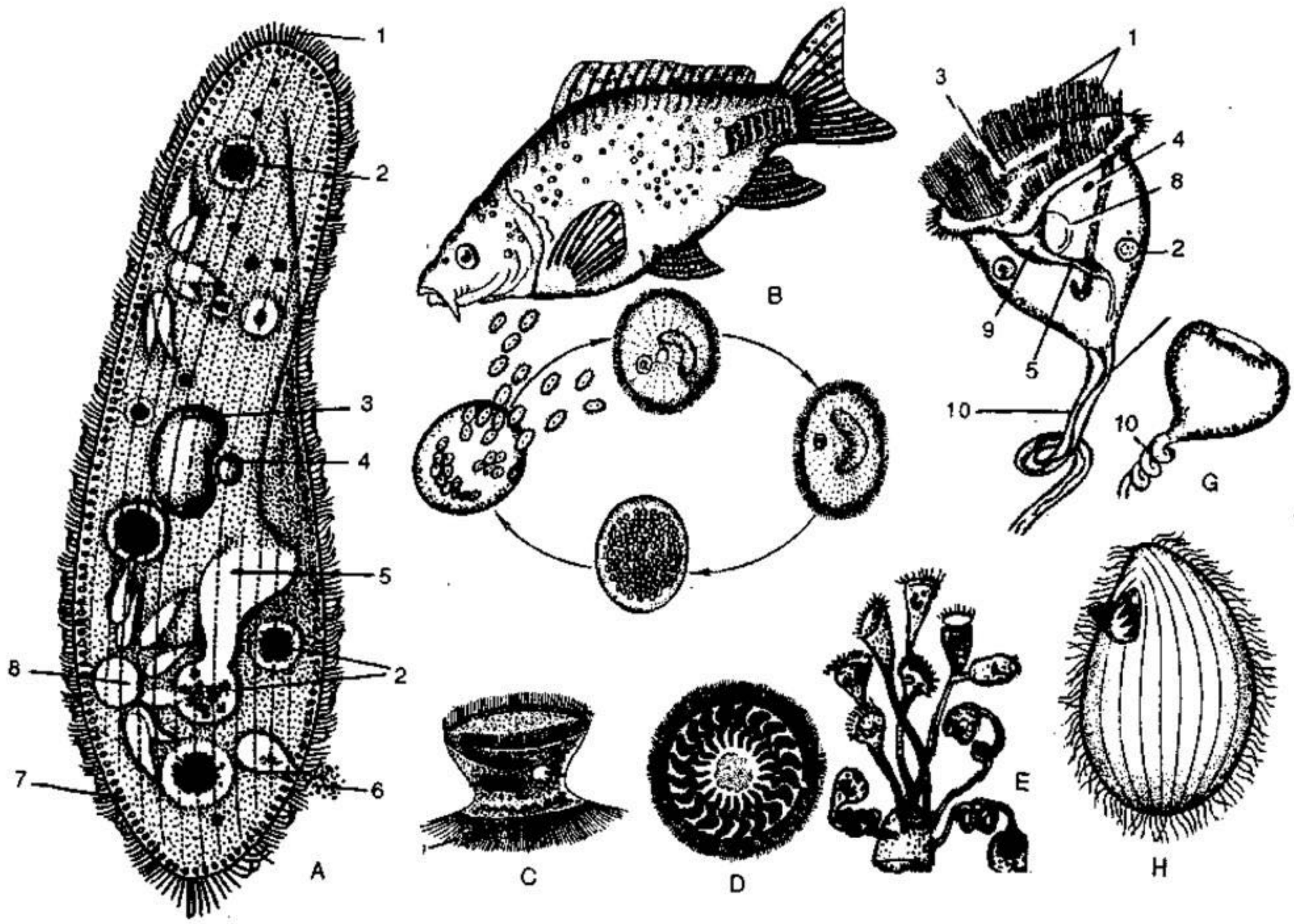
Đại diện: *Holophrya* (trùng lông đều), *Didinum* (trùng hình cốc) có bào khẩu ở đỉnh cực và *Dileptus*, có bào khẩu chuyển sang bên, sống tự do, ăn thịt (bộ Miệng trần - Gymnostomata) và các đại diện của bộ Entodiniomorpha sống trong ống tiêu hóa của Thú móng guốc.



Hình 2.12 - Nhóm Trùng cỏ có lông bơi đều
A - *Dileptus;* B-H - Bộ Entodiniomorpha; I - *Didinium*;
K - *Holophrya* (chú ý bào khẩu ở đỉnh).

Nhóm 2 - Trùng cỏ có ít màng uốn - Oligohymenophora (h.2.13). Lông bơi gần bào khẩu kết thành 4 màng uốn, còn giữ cấu tạo điển hình ở *Tetrahymena* (h.2.13H). Cấu tạo này có nhiều biến dạng ở các loài khác trong nhóm.

Đại diện *Tetrahymena*, trùng giầy, trùng cỏ cá *Ichthyophthirius* gây bệnh điểm trắng ở cá nước ngọt. Cá bị bệnh thường gầy yếu và cuối cùng dựa bờ mà chết, nhất là ở cá bột (tỷ lệ chết có thể lên tới trên 80%) (bộ Miệng hàm - Hymenostomata); Trùng hình chuông đơn độc (*Vorticella*) và tập đoàn (*Zoothamnium*) sống bám. Trùng cỏ cá *Trichodina* ký sinh ở mang hoặc ở da cá, phổ biến ở nước ta, nhất là ở cá bột dưới 1 tuổi (bộ Chu mao Peritricha).

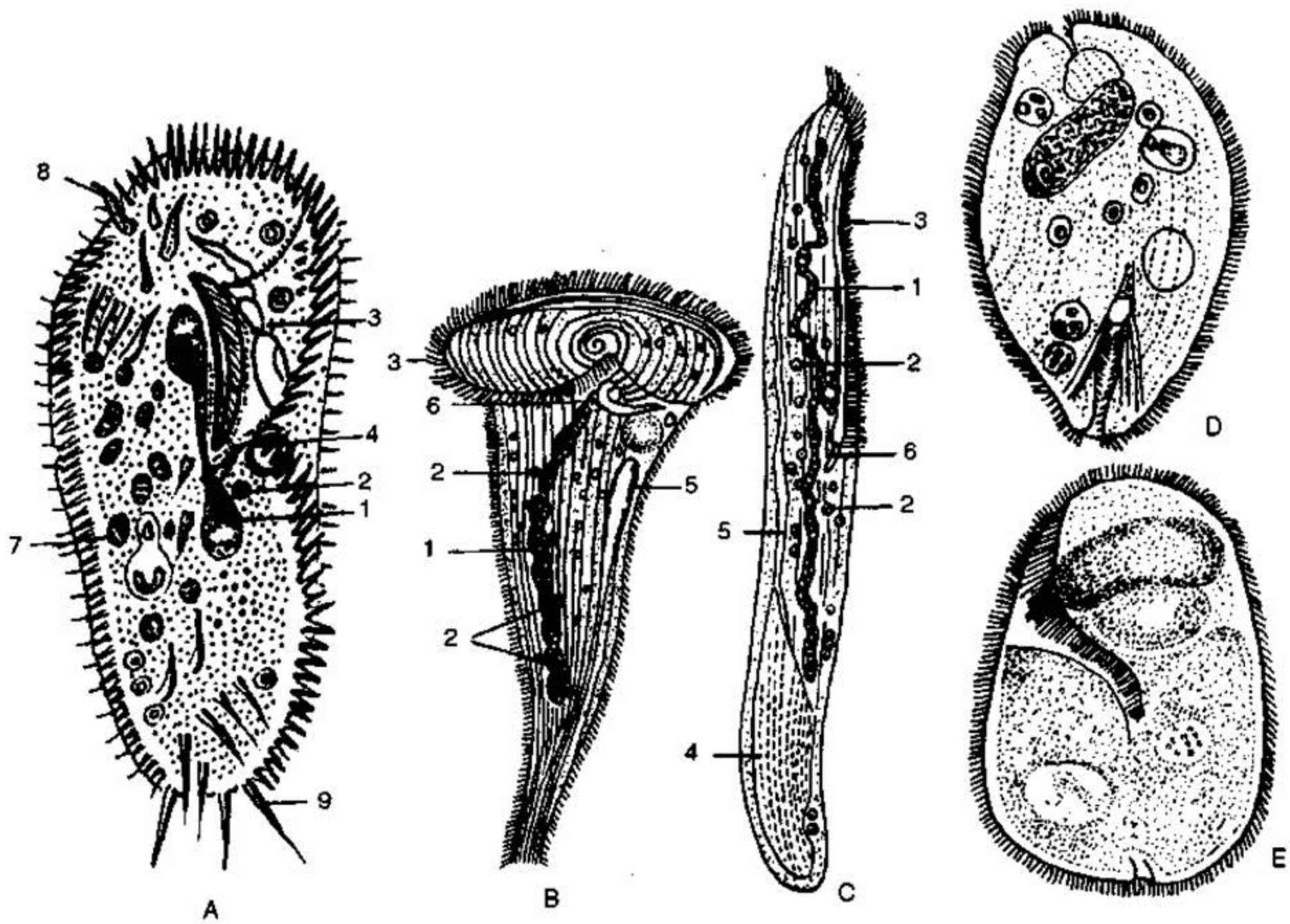


Hình 2.13 - Nhóm Trùng cỏ có ít màng uốn

A- Trùng giầy *Paramecium caudatum* ; B- Trùng cỏ cá *Ichthyophthirius* và các giai đoạn phát triển C,D -Trùng cỏ cá *Trichodina* nhìn bên (C) và nhìn từ dưới (D) để thấy cơ quan bám; E,G - Trùng hình chuông *Vorticella*; H - Trùng cỏ 4 màng uốn *Tetrahynema pyriformis*. 1. Lông bơi; 2. Không bào tiêu hóa; 3. Nhân lớn; 4. Nhân bé; 5. Bào khẩu và bào hầu; 6. Cặn thải từ bào giang; 7. Bao chích; 8. Không bào co bóp; 9. Phễu gom thức ăn; 10. Cuống.

Nhóm 3 - Trùng cỏ có màng uốn xoắn - Polyhymenophora (h.2.14). Màng uốn là màng xoắn quanh bào khẩu, được coi là kết quả tăng bội số lượng của màng uốn 4 tấm của *Tetrahymena*. Ngoài màng uốn còn có lông bơi trên bề mặt cơ thể, hoặc kết thành các gai nhảy ở mặt bụng.

Đại diện: *Stentor* (trùng loa kèn), *Spirostomum* (trùng miệng xoắn) sống tự do, *Nyctotherus* ký sinh trong ruột ếch, *Balantidium coli* ký sinh trong ruột người gây đi ngoài (bộ Dị mao - Heterotricha), *Stylonichia* (trùng nhảy) (bộ Phúc mao - Hypotricha), khoảng 800 loài trong họ Tintinnoidea (h.2.9) sống ở biển và có vỏ hình chóp (bộ Thiểu mao - Oligotricha).



Hình 2.14 - Nhóm Trùng cỏ có màng uốn xoắn

A - Trùng nhảy *Stylonichia*; B - Trùng hình kèn *Stentor*; C - Trùng miệng xoắn *Spirostomum*;
D - *Balantidium coli* ký sinh trong ruột người và ruột lợn; E - *Nyctotherus ovalis* ký sinh trong ruột ếch.
1. Nhân lớn; 2. Nhân bé; 3. Màng uốn quanh bào khẩu; 4. Không bào co bóp; 5. Rãnh dồn dịch vào không bào co bóp; 6. Bào khẩu; 7. Không bào tiêu hóa; 8. Gai trán; 9. Gai đuôi.

ĐỘNG VẬT NGUYÊN SINH CÓ CHÂN GIẢ

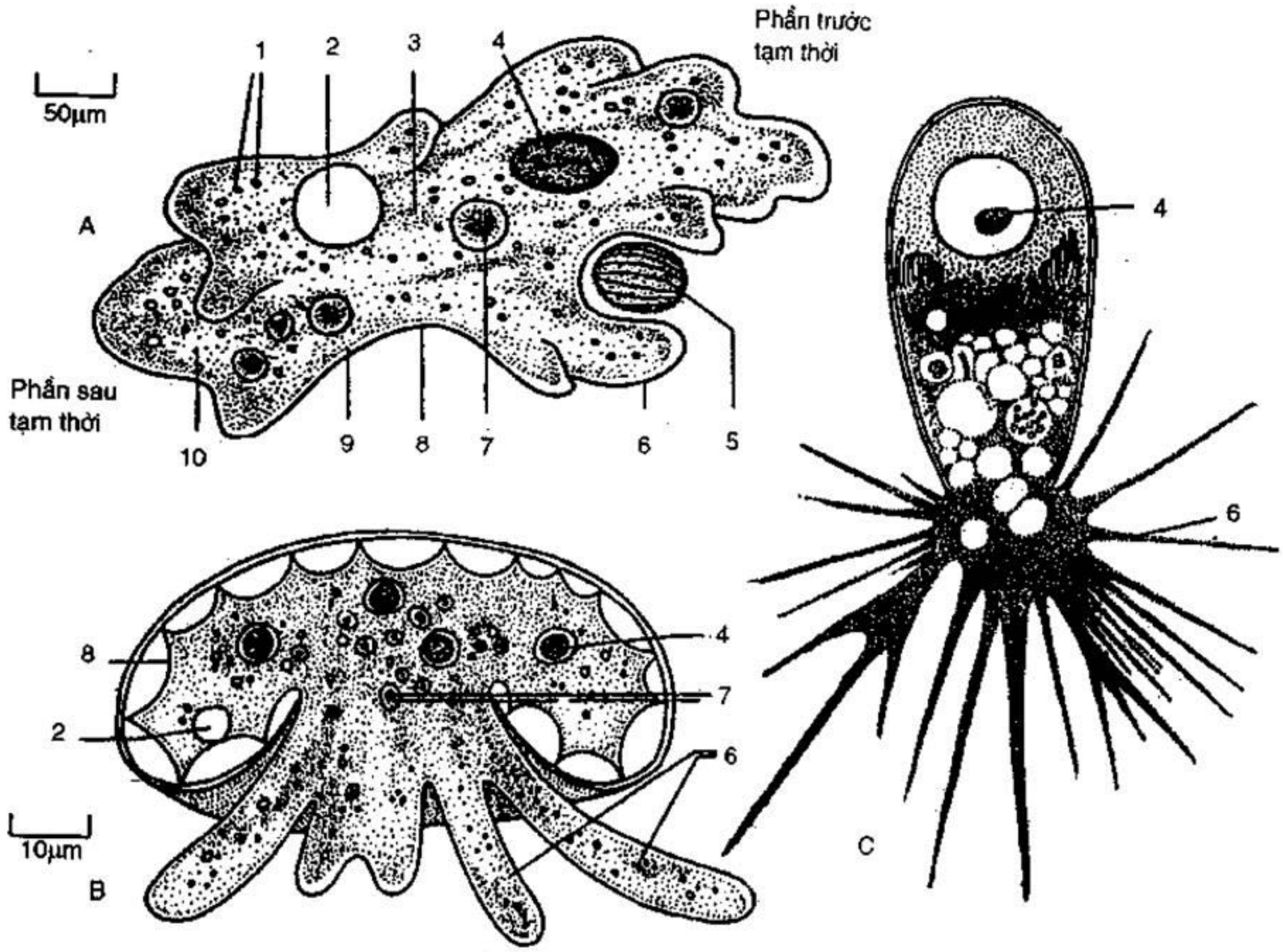
Xếp chung các động vật nguyên sinh có chân giả vào một nhóm không có nghĩa là chúng có quan hệ phát sinh. Chân giả có thể có nhiều dạng; dạng thùy, dạng sợi có khả năng kết thành mạng (chân giả mạng) và dạng sợi có sợi trục (chân giả trục) mà mỗi dạng này có thể gặp chủ yếu ở một vài nhóm.

NGÀNH TRÙNG BIẾN HÌNH (AMOEBOZOA)

Đặc điểm xác định: - Cơ thể không có hình dạng nhất định.
- Bắt thức ăn và di chuyển bằng chân giả dạng thùy hoặc dạng sợi.

Hiện biết khoảng vài ngàn loài đang sống và số ít loài hóa thạch (cổ nhất có tuổi khoảng 500 triệu năm). Phần lớn sống trong nước ngọt, đất ẩm và ở biển, số ít ký sinh. Cơ thể có cấu trúc vào loại đơn giản nhất trong số động vật nguyên sinh.

I - HÌNH THÁI CẤU TẠO VÀ HOẠT ĐỘNG SỐNG

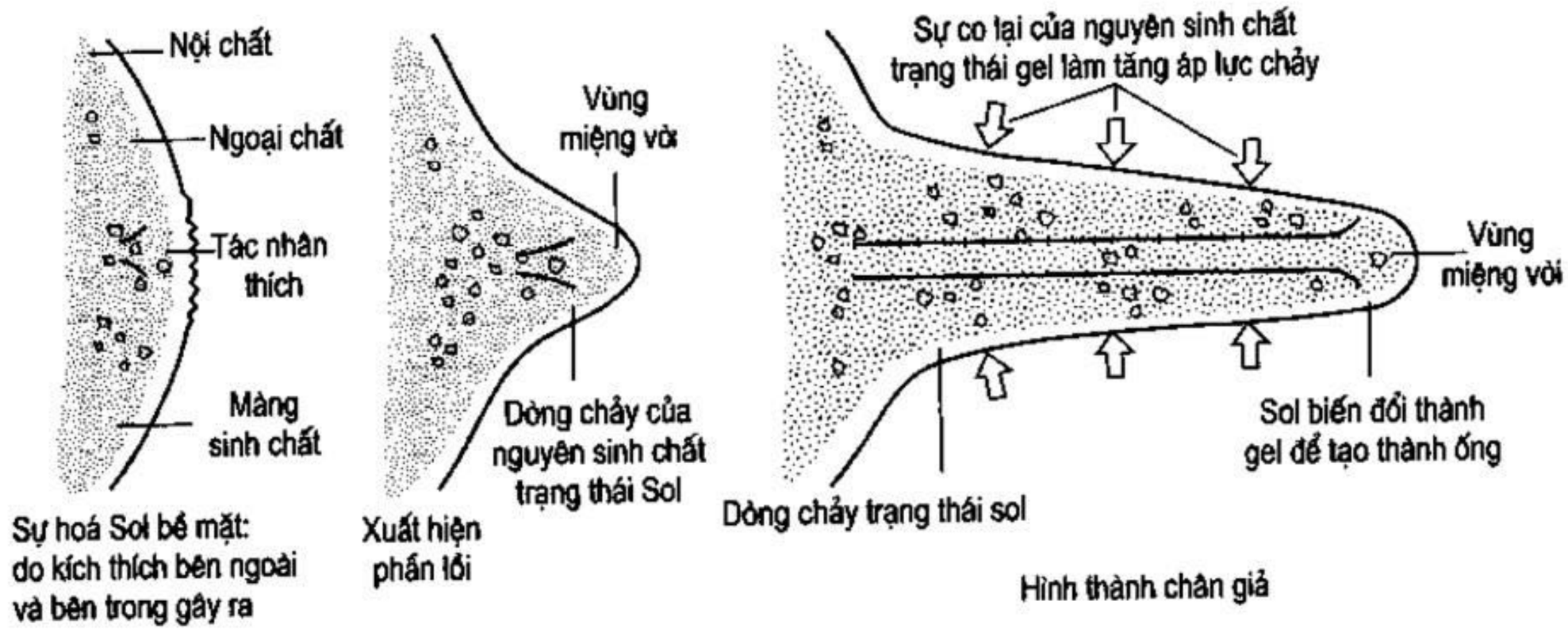


Hình 2.15 - Sơ đồ cấu tạo trùng biến hình. A - *Amoeba proteus*; B - *Arcella*; C - *Euglypha* (A,B theo *Phillips* và *Chilton*; C từ *Dogel*). 1. Hạt dự trữ; 2. Không bào co bóp; 3. Hạt nội chất; 4. Nhân; 5. Mồi đang bị bắt; 6. Chân giả; 7. Không bào tiêu hóa; 8. Màng tế bào; 9. Ngoại chất; 10. Nội chất.

Hình 2.15 giới thiệu hình thái chung của trùng biến hình. Cơ thể thường bao ngoài đơn giản bằng màng tế bào (amíp trần) nhưng có nhóm có vỏ bao ngoài do chính tế bào tiết ra hoặc gắn thêm các hạt cát và các mẫu vô cơ lấy từ môi trường (amíp có vỏ). Amíp trần không có hình dạng ổn định còn amíp có vỏ có phần thân ở trong vỏ còn chân giả thò ra ngoài qua lỗ vỏ. Trong cơ thể trùng biến hình có thể thấy mọi cơ quan tử điển hình của động vật nguyên sinh: tế bào chất với 2 lớp nội chất và ngoại chất, nhân, không bào tiêu hóa, không bào co bóp... Nội chất chảy trong cơ thể khi trùng biến hình di chuyển.

Chân giả là cơ quan di chuyển và bắt mồi đặc trưng cho một vài ngành nguyên sinh vật. Chúng cũng được giữ lại ở một vài loại tế bào của động vật đa bào (amíp bào của Thân lỗ, tế bào bạch cầu của động vật có 3 lá phôi...). Có 2 kiểu chân giả: chân giả dạng thùy với đỉnh tù trong suốt (hyaline cap) và chân giả dạng sợi, thường phân nhánh (h.2.15C). Chân giả dễ dàng hình thành và biến mất trên bất kỳ phần nào của cơ thể.

Đã có nhiều giả thiết về cơ chế phân tử hình thành chân giả, dựa trên khả năng chuyển đổi qua lại giữa hai trạng thái sol và gel của tế bào chất và sự có mặt phong phú trong tế bào chất 2 protein giữ vai trò quan trọng trong hoạt động cơ của động vật đa bào: actin và myosin. Hình 2.16 giới thiệu một trong các giả thiết đó.



Hình 2.16 - Một giả thiết về hình thành chân giả ở amíp (theo *Phillips* và *Chilton*)

Khởi đầu một tác nhân kích thích tác động lên một vùng của màng tế bào gây hóa mỏng lớp ngoại chất của vùng đó. Do sức ép của lớp ngoại chất có độ dày bình thường ở xung quanh, nội chất dồn về vùng có lớp ngoại chất hóa mỏng tạo thành chân giả. Ở đỉnh chân giả, nội chất (sol) chuyển thành ngoại chất (gel) dồn ra vùng xung quanh còn ở phía cơ thể đối diện có quá trình chuyển đổi ngược lại từ gel sang sol, giúp cơ thể di chuyển theo một hướng nhất định.

Một vài thực nghiệm cho thấy vận động của amíp liên quan đến các tơ protein actin. Chẳng hạn khi tiêm phalloidin (chất liên kết với actin) vào tế bào chất sẽ gây ngừng tức khắc di chuyển của amíp. Trong dịch chiết từ tế bào các tơ actin chuyển từ sol sang gel và có thể co lại khi phối hợp với các protein khác. Chúng có thể liên kết ngang với fimbrin tạo trạng thái gel hoặc vỡ thành đoạn ngắn do gelsolin để tạo trạng thái sol. Hiện tượng co phụ thuộc vào protein myosin do ion canxi (Ca^{2+}) gây ra giống như trường hợp co cơ. Tuy nhiên chúng ta vẫn chưa hiểu cơ chế nào đã giúp trùng biến hình phân biệt các loại tác nhân kích thích có lợi hay có hại để có phản ứng thích hợp.

Thức ăn của trùng biến hình là vi khuẩn, tảo đơn bào và các động vật nguyên sinh khác. Chúng dùng chân giả bao lấy thức ăn, tạo không bào tiêu hóa, tiêu hóa theo kiểu *thực bào* (phagocytosis). Chúng cũng có thể lấy thức ăn lỏng là chất hữu cơ hòa tan trong nước theo kiểu *ẩm bào* (pinocytosis).

Cũng như các động vật nguyên sinh khác phần lớn trùng chân giả có khả năng kết bào xác khi gặp điều kiện sống bất lợi. Bắt đầu kết bào xác, amíp thu mình lại, thải thức ăn còn lại và thải bớt nước rồi kết vỏ cứng. Trong bào xác, amíp sống âm thầm chờ khi gặp điều kiện thuận lợi thì hoạt động trở lại. Bào xác cũng là giai đoạn phát tán của động vật nguyên sinh.

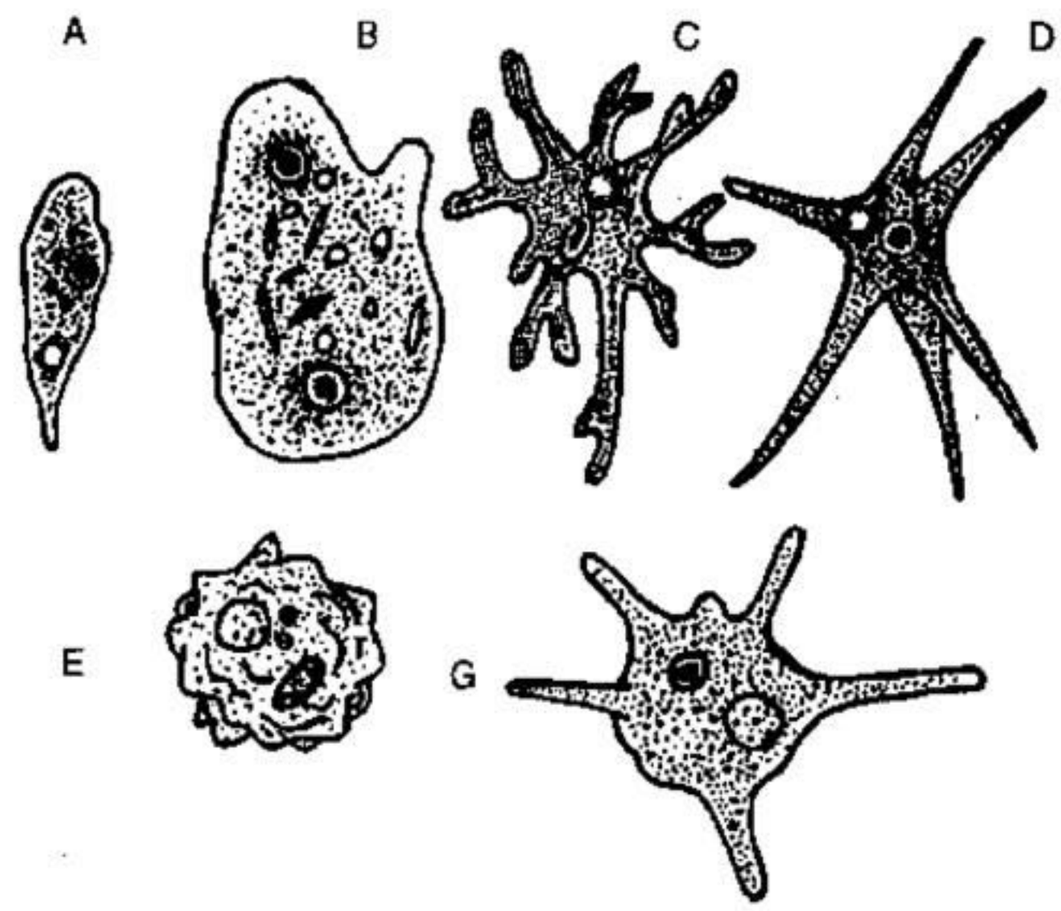
II- SINH SẢN

Trùng biến hình sinh sản bằng phân đôi. Nhân của amíp có tới 500-600 nhiễm sắc thể bé tý xíu và phân chia bằng nguyên phân. Khi đang phân chia amíp không lấy thức ăn. Mỗi amíp con dinh dưỡng và tăng trưởng cho đến khi đủ lớn để cho thế hệ mới. Nhịp độ phân đôi phụ thuộc vào điều kiện môi trường, nhất là vào thức ăn và nhiệt độ. *Amoeba proteus* chẳng hạn, trong môi trường giàu thức ăn và ở nhiệt độ 20-25°C nhịp phân chia là 1-2 phút. Amíp có vỏ cũng sinh sản bằng phân đôi, phần thiếu vỏ sẽ hình thành vỏ mới. Chưa ai quan sát thấy sinh sản hữu tính ở amíp.

III- ĐA DẠNG TRÙNG BIẾN HÌNH VÀ VAI TRÒ THỰC TIỄN

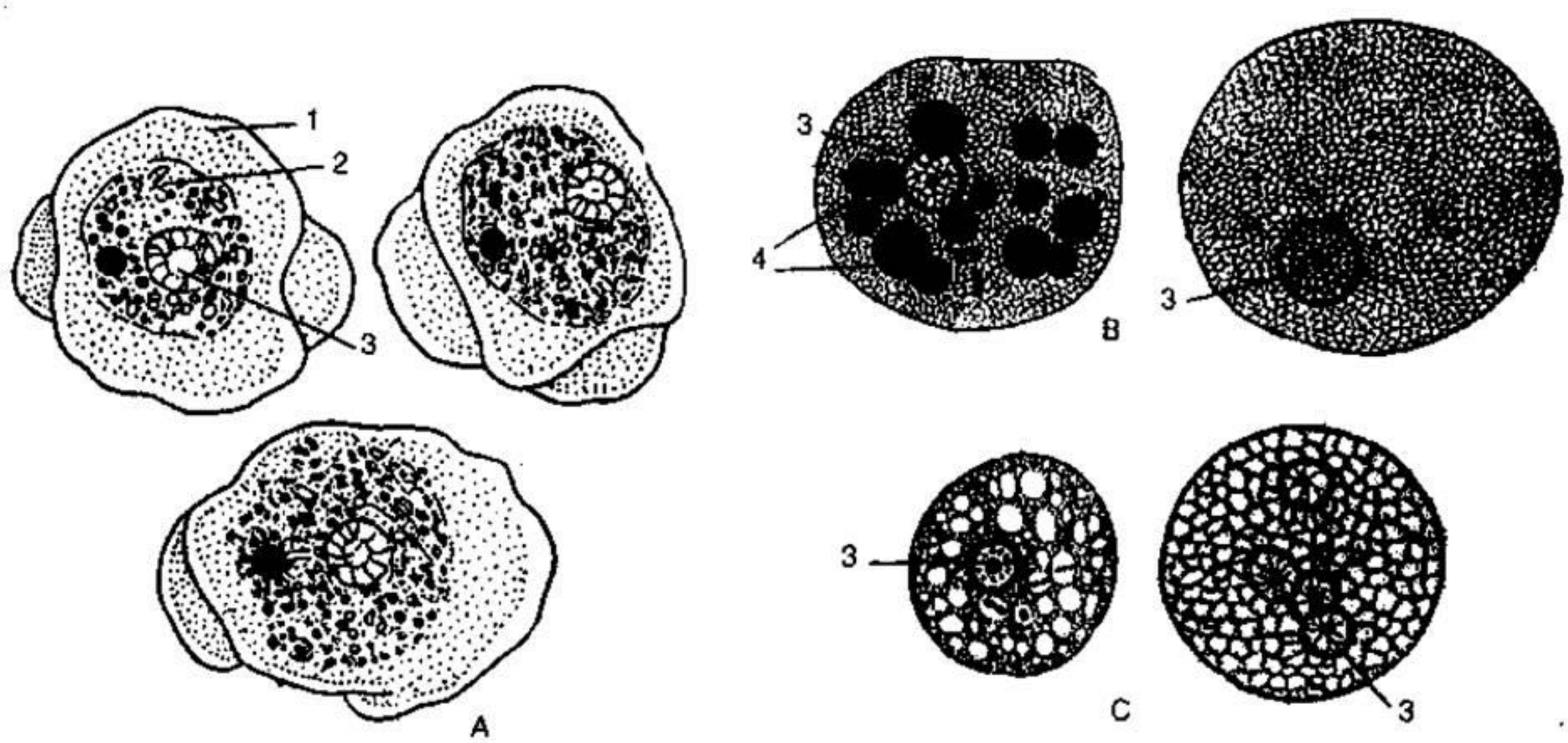
Thường gặp 2 nhóm trùng biến hình trong nước ngọt và đất ẩm: *Amíp trần* và *Amíp có vỏ*.

Phần lớn *Amíp trần* (h.2.17) sống tự do trong nước ngọt và đất ẩm, chỉ có số ít ký sinh trong ruột người và động vật.



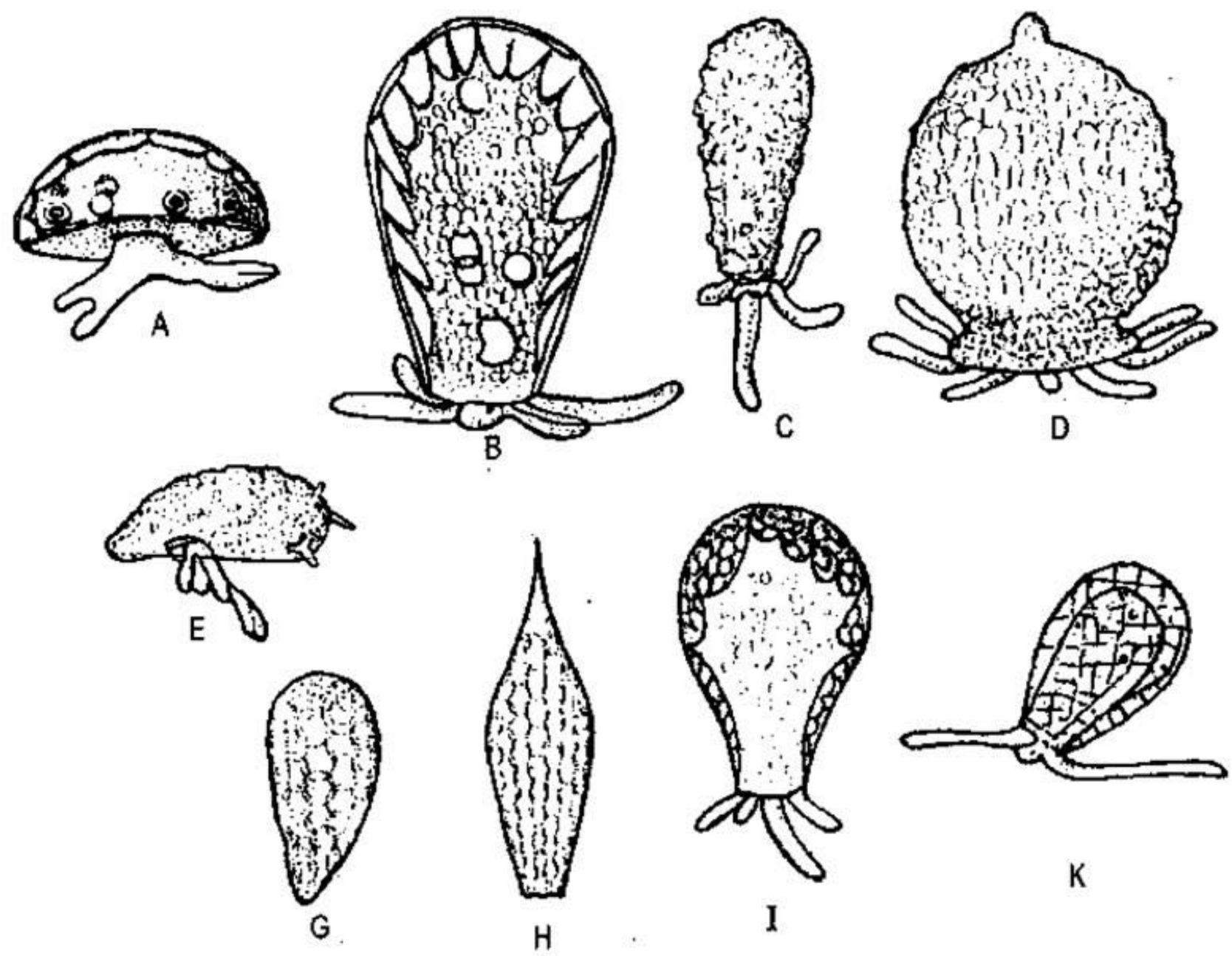
Hình 2.17 - Một số amíp trần thường gặp ở nước ngọt
A - *Amoeba limax*; B - *Pelomyxa binucleata*;
C - *Amoeba proteus*; D - *A. radiosa*;
E - *A. verrucosa*; G - *A. polypodia* (từ *Ghilarov*).

Amíp lỵ (*Entamoeba hystolytica*, h.2.18) gây bệnh lỵ amíp ở người, tạo các vết loét dạng núi lửa trên mặt trong của thành ruột. Chúng ăn hồng cầu và có thể theo máu và bạch huyết vào gan gây áp xe gan do amíp. Bào xác của amíp lỵ cỡ 7 - 17μm chứa 4 nhân. Bào xác theo phân ra ngoài rồi vướng vào thức ăn, nước uống hoặc do ruồi, nhặng, gián truyền và từ đó vào lại cơ thể người. Amíp lỵ sinh sản nhanh, người bệnh có thể thải ra ngoài 300 triệu bào xác mỗi ngày. Trong phân lỏng bào xác sống khoảng 10 ngày, trong nước sống hàng tháng và trên cơ thể ruồi nhặng chúng sống hàng tuần. Bào xác amíp lỵ không chịu nổi nhiệt độ trên 40-60°C nên dễ chết trong thức ăn nấu chín. Amíp lỵ phổ biến ở nhiệt đới. Ở nước ta tỷ lệ bị nhiễm hằng năm khoảng dưới 5%. Đáng lưu ý một tỷ lệ đáng kể gây áp xe gan, viêm ruột thừa. Bệnh cũng có thể phát triển thành dịch, đặc biệt trong mùa mưa lũ.



Hình 2.18 - Amíp lỵ (*Entamoeba hystolitica*)
A - 3 cá thể sống đang di chuyển; B - Cá thể nuốt và chưa nuốt hồng cầu;
C - Bào xác 1 nhân và 4 nhân (từ *Ghillarov*). 1. Ngoại chất; 2. Nội chất; 3. Nhân; 4. Hồng cầu.

Amíp có vỏ (h.2.19) có lớp vỏ hữu cơ hoặc dính vụn cát, chân giả thò ra ngoài qua lỗ vỏ. Sống trong đất ẩm và trong nước, bò dưới đáy hoặc nổi trong váng nước màu da cam.



Hình 2.19 - Một số loài amíp có vỏ phổ biến ở nước ngọt (từ *Averinsev*)
A - *Arcella*; B - *Hyalosphenia*; C - *Difflugia oblonga*; D - *D. urceolata*; E - *Centropyxis aculeata*; G - *Trinema enchelis*; H - *Euglypha muctonata*; I - *Nebela collaris*; K - *Quadrula symmetrica*.

NGÀNH TRÙNG LỖ (FORAMINIFERA)

Đặc điểm xác định:

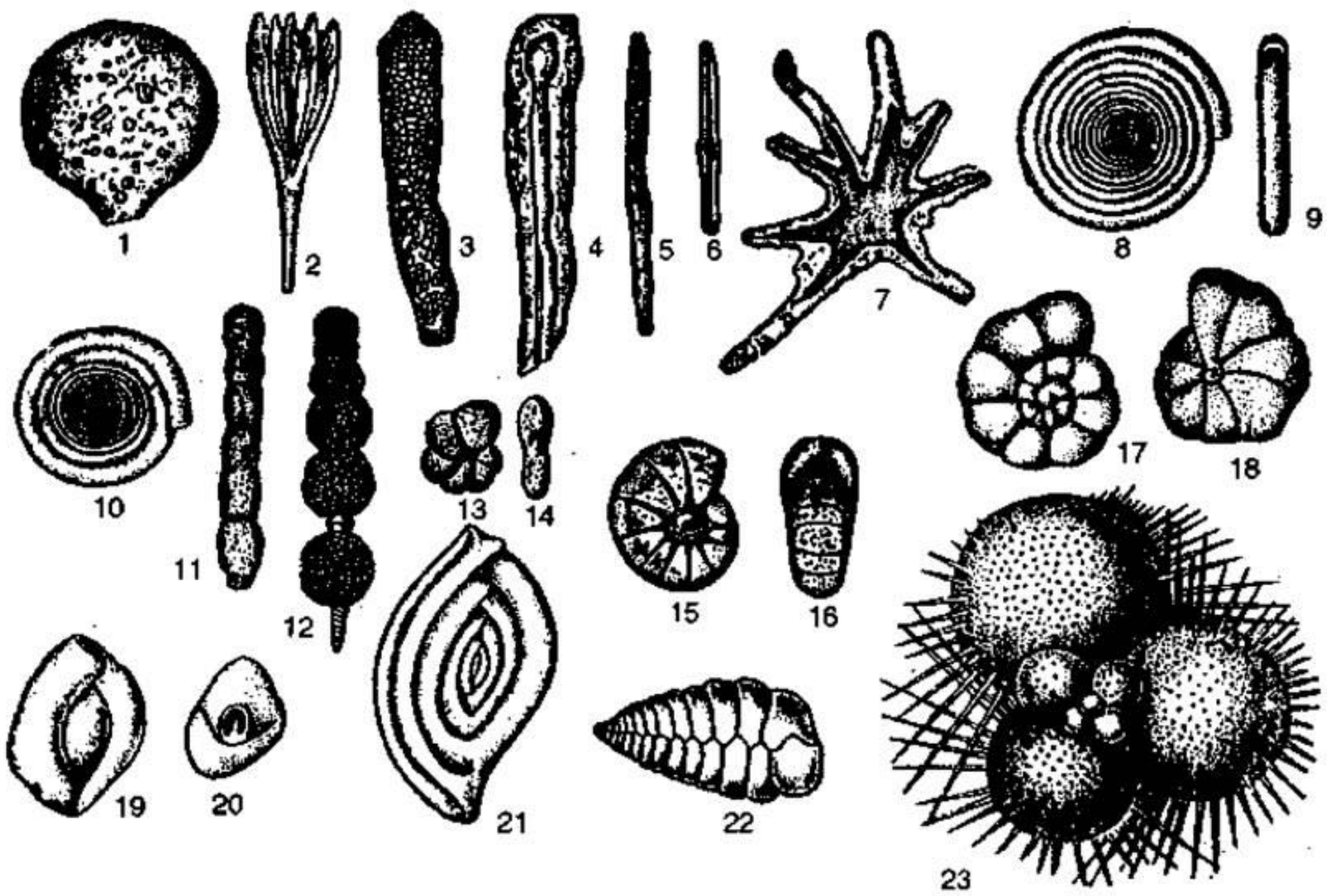
- Có vỏ một hay nhiều ngăn. Trên vỏ có nhiều lỗ vỏ.
- Chân giả thò ra ngoài kết thành mạng ở ngoài vỏ tạo thành chân giả mạng .
- Vòng đời có xen kẽ 2 thế hệ đơn bội và lưỡng bội ứng với 2 kiểu sinh sản hữu tính và vô tính.

Động vật nguyên sinh sống ở biển, phần lớn sống trên nền đáy, số ít sống trôi nổi trong nước. Có khoảng 1000 loài hiện sống và khoảng 30000 loài hóa thạch. Trùng lỗ hóa thạch cổ nhất có từ Cambri với khoảng 530 triệu năm tuổi.

I- CẤU TẠO VÀ HOẠT ĐỘNG SỐNG

1. Vỏ. Cơ thể có vỏ một ngăn hay nhiều ngăn bọc ngoài (h.2.20). Hình dạng của vỏ thay đổi nhiều tùy loài. Vỏ một ngăn có thể hình túi, hình ống thẳng hay ống xoắn. Vỏ nhiều ngăn có các ngăn có thể xếp thành 1 dãy, hai dãy hoặc xếp xoắn ốc. Trùng lỗ có vỏ nhiều ngăn nào cũng bắt đầu

từ một ngăn đầu tiên (gọi là ngăn phôi), sau đó mới tạo thành các ngăn mới liên tiếp khi cơ thể lớn dần lên. Giữa các ngăn có vách có lỗ thông ngăn cách. Vỏ của các trùng lỗ sống nổi có thể còn có các gai. Thành vỏ có nhiều lỗ nhỏ qua đó chân giả thò ra ngoài.



h: 2.20

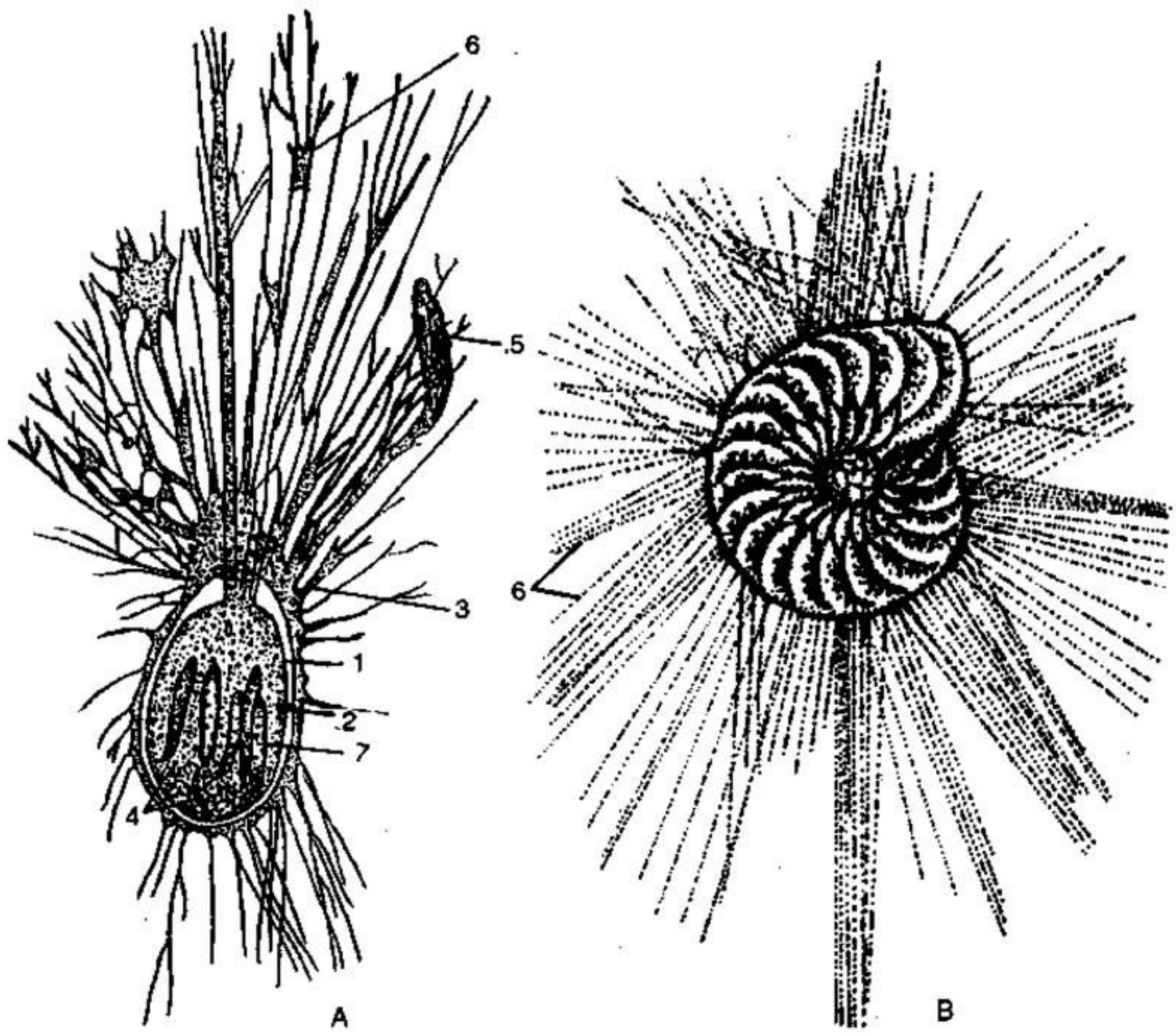
Hình 2.20 - Hình thái vỏ của một số loài trùng lỗ (từ *Dogel*) : 1-10. Vỏ một ngăn; 11-22. Vỏ nhiều ngăn; 23. Vỏ nhiều ngăn có gai vỏ của trùng lỗ sống nổi *Globigerina sp.*

Thành phần hóa học của vỏ cũng thay đổi rất đa dạng, có thể là chất hữu cơ (pseudochitin) là sản phẩm tiết của ngoại chất, là vỏ chất hữu cơ ngấm $CaCO_3$, hoặc gắn thêm các vụn vô cơ (thường là các hạt cát) lấy từ môi trường. Do đó mức độ nặng nhẹ phụ thuộc vào thành phần hóa học của vỏ có liên quan tới đời sống đáy hay sống nổi.

Vỏ của trùng lỗ hiện sống có đường kính ít khi vượt quá 1mm, tuy nhiên cũng có loài đường kính vỏ lên tới 10mm. Cá biệt trong số trùng lỗ hóa thạch vỏ có thể đạt tới 15cm, một kích thước khó hình dung cho nhân chuẩn đơn bào.

2. Chân giả. Chân giả thò ra khỏi lỗ vỏ và kết thành mạng tạo thành chân giả mạng (reticulopodia) ở ngoài vỏ (h.2.21). Chân giả bắt thức ăn và co duỗi được giúp trùng lỗ bò chậm trên nền đáy.

3. Thức ăn của trùng lỗ là vi khuẩn, các động vật nguyên sinh khác, các động vật đa bào bé, nấm, các vụn hữu cơ lắng cặn. Chúng tiêu hóa thức ăn theo kiểu *thực bào*. Thức ăn được tiêu hóa một phần ở ngoài vỏ. Một số trùng lỗ còn sử dụng chất hữu cơ hòa tan trong nước biển theo kiểu *ẩm bào*. Một vài loài trùng lỗ còn có thể quang hợp sống cộng sinh trong tế bào chất.



Hình 2.21 - Hình thái cơ thể trùng lỗ vỏ một ngăn *Gromia oviformis* (A) và trùng lỗ vỏ nhiều ngăn *Polystomella strigillata* (B) (A từ *Dogel*; B từ *Phillips* và *Chilton*).
1. Vỏ kitin; 2. Tế bào chất trong vỏ; 3. Tế bào chất ngoài vỏ; 4. Nhân; 5. Tảo khuê bị bắt làm thức ăn; 6. Mạng chân giả; 7. Tảo khuê đã được tiêu hóa trong tế bào chất trong vỏ.

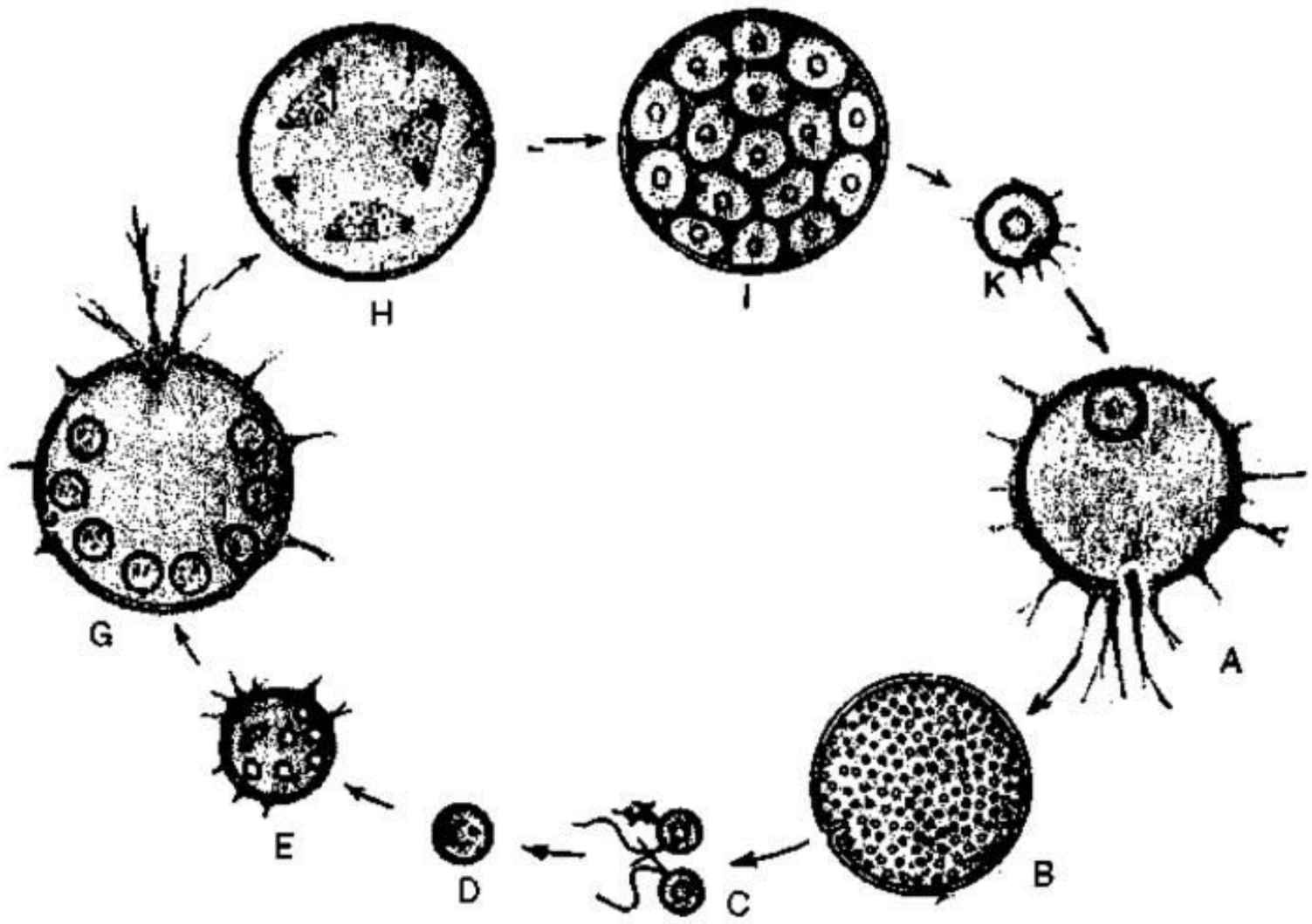
II- SINH SẢN

Trong vòng phát triển của trùng lỗ có xen kẽ giữa hai thế hệ sinh sản vô tính và sinh sản hữu tính, tức là xen kẽ giữa hai giai đoạn đơn bội (n) và lưỡng bội (2n) (h.2.22). Giảm phân không xẩy ra ngay trước khi hình thành giao tử như ở động vật đa bào. Về đặc điểm này vòng đời của trùng lỗ tương tự vòng phát triển của thực vật.

Thể đơn bội được hình thành từ giảm phân của thể lưỡng bội. Khi trưởng thành nhân của chúng liệt phân để cho các giao tử có 2 roi bơi không bằng nhau. Các giao tử sau khi rời khỏi mẹ phối hợp với nhau ở trong nước để cho hợp tử mở đầu thế hệ lưỡng bội. Nhân của chúng nguyên phân nhiều lần rồi giảm phân ở lần phân chia cuối cùng để cho thể đơn bội. Dựa trên sản phẩm của từng thế hệ, thể đơn bội sản sinh ra các giao tử được gọi là *thể hữu tính* (gamont) còn thể lưỡng bội không sản sinh ra giao tử gọi là *thể vô tính* (agamont).

III- GIÁ TRỊ THỰC TIỄN

Vỏ của trùng lỗ thường phong phú trong nhiều trầm tích biển. Các trầm tích này là nguồn nguyên liệu quan trọng để sản xuất phấn viết và xi măng.



Hình 2.22 - Vòng đời của trùng lỗ một ngăn *Myxotheca arenilega* (từ *Dogel*).
A,B,I,K - Thể hữu tính; C - Giao tử; D - Hợp tử; E,G - Thể vô tính;
H - Giảm phân để hình thành thể hữu tính.

Trùng lỗ xuất hiện từ hóa thạch kỷ Cambri. Nhờ có vỏ cứng nên khi chết vỏ lắng xuống đáy biển và còn được giữ nguyên vẹn cho đến ngày nay. Mỗi thời kỳ địa chất có các loài trùng lỗ đặc trưng. Do đó nghiên cứu thành phần và phân bố của trùng lỗ là phương pháp để dự đoán nguồn gốc của vùng đất, xác định tuổi của địa tầng và thăm dò mỏ dầu hỏa. Ở nhiều nước như liên bang Nga, Mỹ... có các phòng thí nghiệm chuyên nghiên cứu phân bố của trùng lỗ hóa thạch trong các địa tầng có dầu hỏa.

Biển nước ta phong phú các loài Trùng lỗ. Riêng ở vịnh Bắc Bộ đã biết 290 loài hiện sống.

NGÀNH TRÙNG PHÓNG XẠ (RADIOZOA)

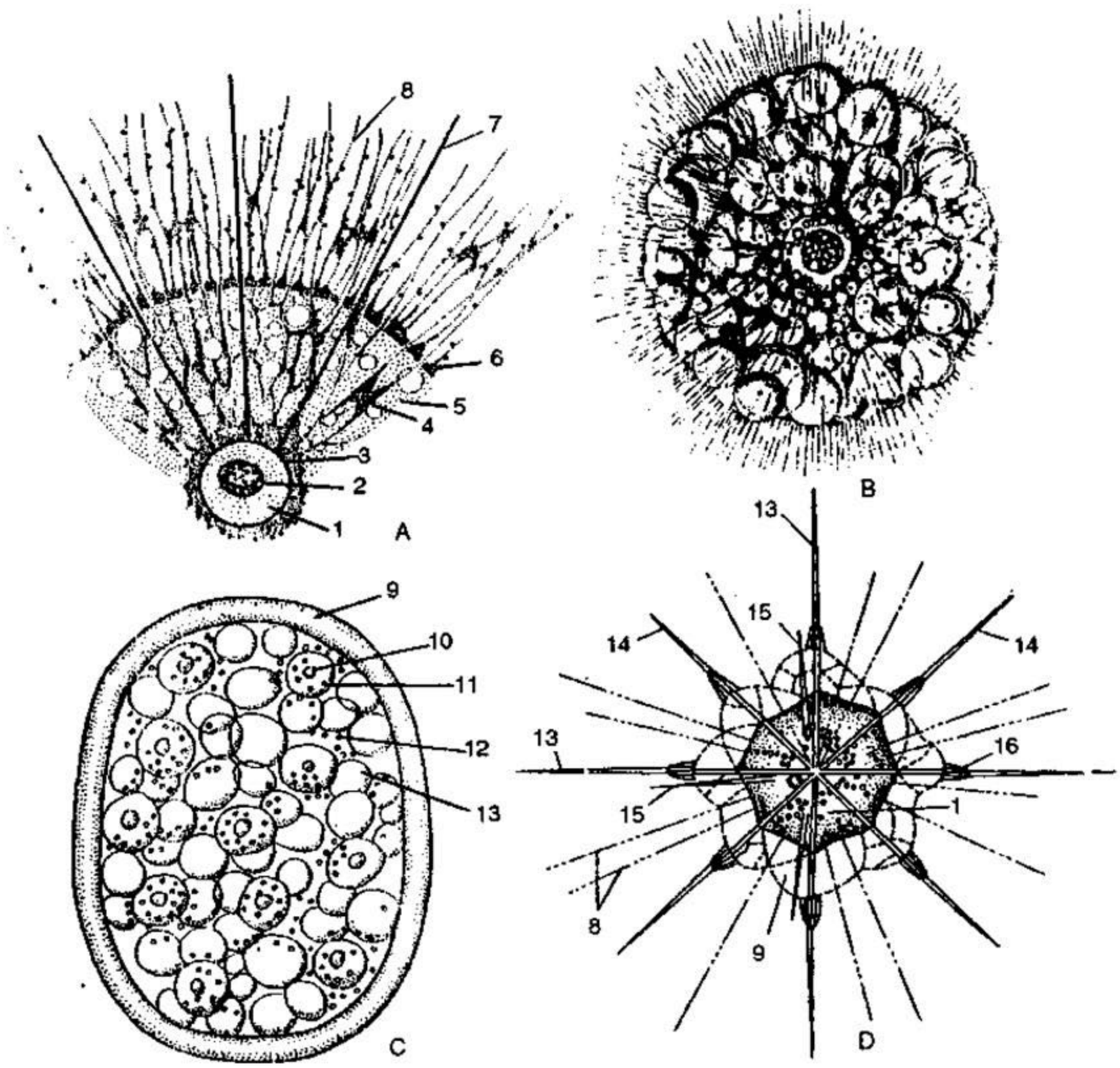
Đặc điểm xác định:

- Tế bào chất có 2 phần: phần trong nang và phần ngoài nang không ứng với nội chất và ngoại chất, ngăn cách bằng bao trung tâm.
- Bao trung tâm là màng chất hữu cơ quánh, có nhiều lỗ qua đó tế bào chất trong bao và ngoài bao thông với nhau, cùng với các gai xương bằng chất khoáng, tạo thành bộ xương hình học đều đặn và tinh tế.
- Chân giả có vi ống nâng đỡ tỏa ra xung quanh và có thể kết thành mạng ở phía ngoài.

Hiện biết khoảng 3800 loài hiện sống và 7700 loài hóa thạch, sống trôi nổi ở biển, gặp trong lớp nước từ 0-8000m, phong phú trong các biển ấm.

I- CẤU TẠO VÀ HOẠT ĐỘNG SỐNG

1. Cấu tạo tế bào. Phần lớn trùng phóng xạ có cơ thể hình cầu hoặc hình khối đều đặn. Trong tế bào chất có một bao chất hữu cơ gọi là *bao trung tâm* có nhiều lỗ nhỏ ngăn cách phần tế bào chất trong bao và tế bào chất ngoài bao tạo thành bộ xương hữu cơ (chỉ riêng ở Acantharia, bao trung tâm là lớp tế bào chất quánh hoặc thiếu hẳn). Tế bào chất ở trong và ngoài bao trung tâm không tương ứng với phần nội chất và ngoại chất của cơ thể trùng biến hình. Nhân nằm ở giữa phần trong bao. Phần ngoài bao tiếp tục phân hóa thành nhiều lớp (h.2.23A). Nằm ngay trên bao trung tâm là lớp tế bào chất quánh dạng hạt, tiếp đến là lớp tế bào chất dày dạng bọt với nhiều hạt mỡ dự trữ, ngoài cùng là lớp mỏng giới hạn trực tiếp với môi trường ngoài.

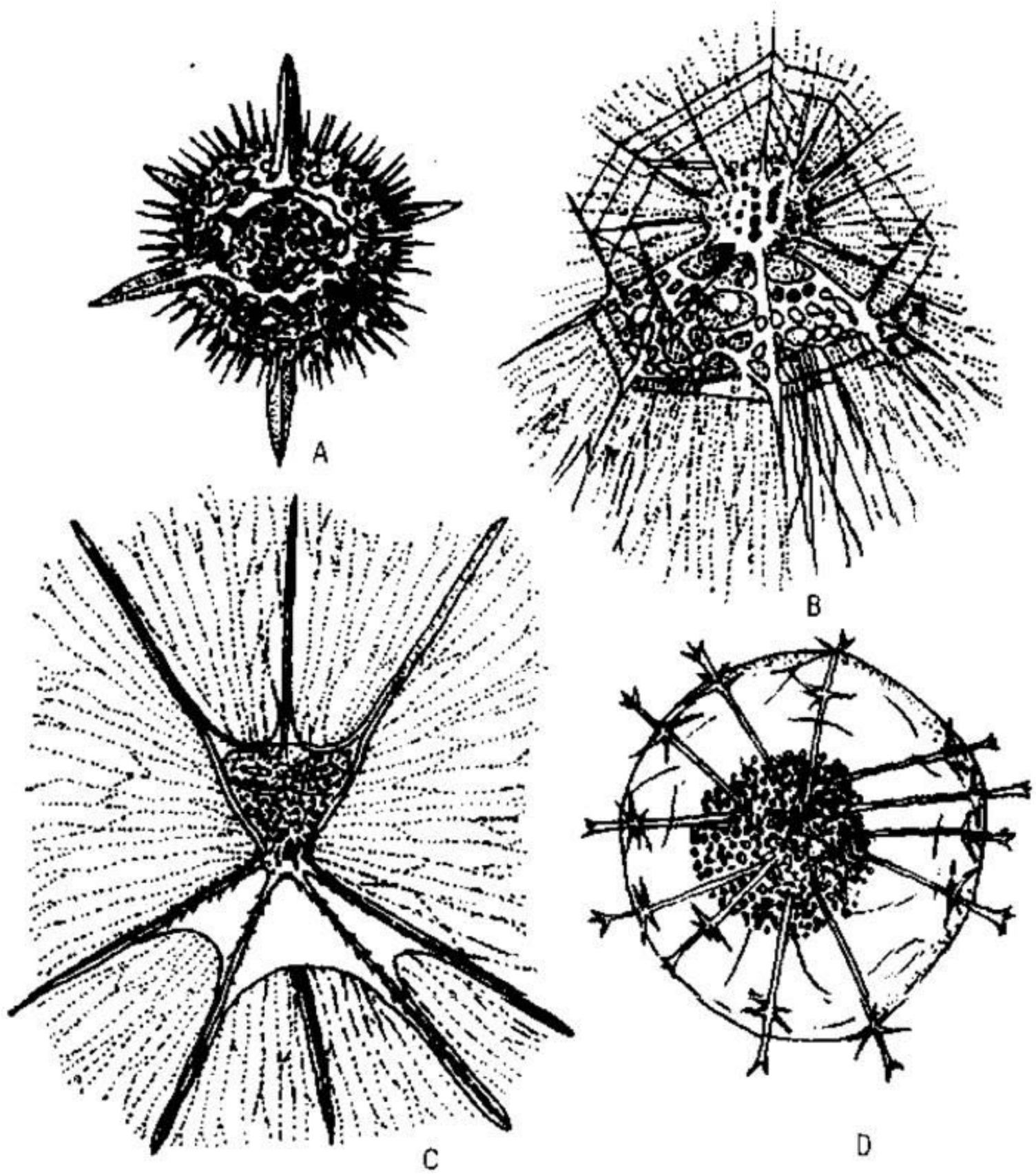


Hình 2.23 - Sơ đồ cấu tạo cơ thể trùng phóng xạ (A); trùng phóng xạ đơn độc (B - *Thalassophysa pelagica* không có bộ xương thuộc nhóm Spumellaria; D - *Acanthometra elastica*, thuộc nhóm Acantharia) và tập đoàn (C - *Collozoum*) (từ *Dogel*).

1. Tế bào chất trong nang; 2. Nhân; 3. Lớp tế bào chất quánh cạnh bao trung tâm; 4. Gốc chân giả trong lớp tế bào chất nhiều bọt (5); 6. Lớp tế bào chất quánh ngoài cùng; 7,8. Chân giả; 9. Tế bào chất ngoài nang; 10. Hạt lipit trong bao trung tâm; 11. *Zoochlorella* cộng sinh; 12. Không bào ngoài bao; 13,14,15. Gai xương của 3 mặt phẳng; 16. Sợi vi cơ.

Số ít trùng phóng xạ sống tập đoàn. Trong quá trình phát triển các tập đoàn này được hình thành do phân chia của nhân và bao trung tâm còn phần tế bào chất ngoài bao vẫn giữ nguyên, tạo thành nhiều cá thể nằm chung trong một bao tế bào chất. Tập đoàn có thể lớn tới 1,5-2,0cm.

2. Bộ xương. Phần lớn trùng phóng xạ có bộ xương SiO_2 hoặc $SrSO_4$ (Acantharia) phức tạp thường có các gai xương tỏa ra xung quanh. Bộ xương vừa bền chắc, vừa nhẹ, thích hợp với đời sống trôi nổi, tạo thành khung xương có hình dạng tinh tế đặc trưng cho từng loài (h.2.24).



Hình 2.24 - Một vài loài trùng phóng xạ đại diện cho các nhóm (từ *Dogel*). **Spumellaria** : A - *Actinomma asteracantha* với bộ xương hình cầu 3 lớp; **Nasselaria:** B - *Arachnocorys circumtexta*, vẽ từ mẫu sống với bao trung tâm có thùy; **Phaeodaria:** C - *Tuscarilla nationalis*, vẽ từ mẫu sống với 2 bao trung tâm và các hạt tiết; D - *Aulospathis variabils* với gai xương phân nhánh và bao trung tâm tập trung các hạt tiết.

3. Chân giả. Thường có hai kiểu chân giả ở trùng phóng xạ, khác nhau ở nơi xuất phát: từ lớp đáy hoặc từ lớp ngoài cùng của tế bào chất ngoài bao. Chân giả xuất phát từ lớp ngoài cùng kết thành mạng và bắt thức ăn. Ngoài 2 kiểu chân giả này còn thường gặp một kiểu thứ ba, chân giả trục (axopod) có sợi xương ở trục, tia đều đặn ra xung quanh, giống như chân giả của trùng mặt trời. Mạng 3 kiểu chân giả tỏa ra xung quanh này cùng với lớp tế bào chất dạng bọt đã giúp trùng phóng xạ trôi nổi trong các tầng nước.

4. Quan hệ thức ăn và cộng sinh. Thức ăn của trùng phóng xạ là tảo đơn bào và các động vật nguyên sinh bé. Khi chúng vướng phải chân giả trục sẽ bị lớp tế bào chất bọc ngoài bắt rồi theo dòng chảy của tế bào chất được đưa vào trong tế bào. Trong tế bào chất của trùng phóng xạ thường có các tảo lam (zoochlorella) và tảo vàng (zooxantella) cộng sinh. Các tảo đơn bào này cấp thêm oxy cho trùng phóng xạ và hơn thế có khi bản thân chúng là nguồn thức ăn của trùng phóng xạ.

II- SINH SẢN

Cho đến nay sinh sản của trùng phóng xạ còn ít được nghiên cứu. Thường gặp *sinh sản vô tính*. Tế bào phân đôi, nhân của mẹ tách thành 2 nhân con chia đều cho 2 cá thể mới, còn bao trung tâm, gai xương và các cơ quan tử hoặc sẻ làm hai, hoặc dồn cho một cá thể, cá thể thiếu sẽ mọc mới. Điều đáng chú ý là trong quá trình phân đôi này thấy rõ số lượng nhiễm sắc thể cực lớn, vượt quá 1000, là hiện tượng đa bội. Có nhân đa bội ở trùng phóng xạ được coi là hiện tượng nguyên sinh. Ở *Aulacantha scolymantha* (nhóm Phaeodaria) có hiện tượng tách nhân đa bội này thành các nhân mới có số lượng nhiễm sắc thể ít hơn. Quanh mỗi nhân mới hình thành bọc một phần tế bào chất giống như kiểu sinh sản vô tính gặp ở thể vô tính của Trùng lỗ. Mỗi thể vô tính sẽ sinh trưởng để cho thể vô tính trưởng thành với nhiễm sắc thể đa bội. Các bước biến đổi tiếp theo vẫn chưa theo dõi được. Tuy nhiên ở một vài đại diện của nhóm Acantharia đã phát hiện thấy quá trình hình thành giao tử có hai roi bơi, các giao tử này phối hợp với nhau để cho hợp tử phát triển thành trưởng thành. Sự kiện này chứng tỏ có *sinh sản hữu tính* ở trùng phóng xạ.

III- ĐA DẠNG TRÙNG PHÓNG XẠ

Nhóm 1 - Acantharia. Bộ xương bằng $SrSO_4$ dễ phân giải sau khi chết nên không phát hiện thấy hóa thạch. Bộ xương có 20 gai phóng xạ xuất phát từ tâm xếp thành 5 vành, mỗi vành 4 gai (h.2.23D). Ở gốc nơi gai xương thoát ra khỏi tế bào chất ngoài bao có các sợi cơ. Cơ co hay duỗi sẽ làm thay đổi thể tích của cơ thể giúp chúng điều chỉnh vị trí khi trôi nổi trong nước. Bao trung tâm hình thành từ lớp tế bào chất quánh. Các loài cổ không có bao trung tâm. Đại diện: *Acanthometra elastica* (h.2.23D).

Nhóm 2 - Spumellaria. Trong nhóm này chỉ có một loài không có bộ xương (h.2.23B), còn lại có gai xương silic. Nhóm cổ nhất hình như có gai xương bé trong tế bào chất ngoài bao. Khi các gai này gắn với nhau cho khung xương hình cầu, có khi có các gai phóng xạ. Bao trung tâm có nhiều lỗ. Đại diện: *Thalassicola muleata, Chromyodrymus abiatanus.*

Nhóm 3 - Nasselaria. Bộ xương silic đa dạng có gai xếp đối xứng tỏa tròn bậc 4 (h.2.24B). Bao trung tâm có thể hình cầu, hình bầu dục hay hình thoi. Đại diện: *Medusetta craspedota.*

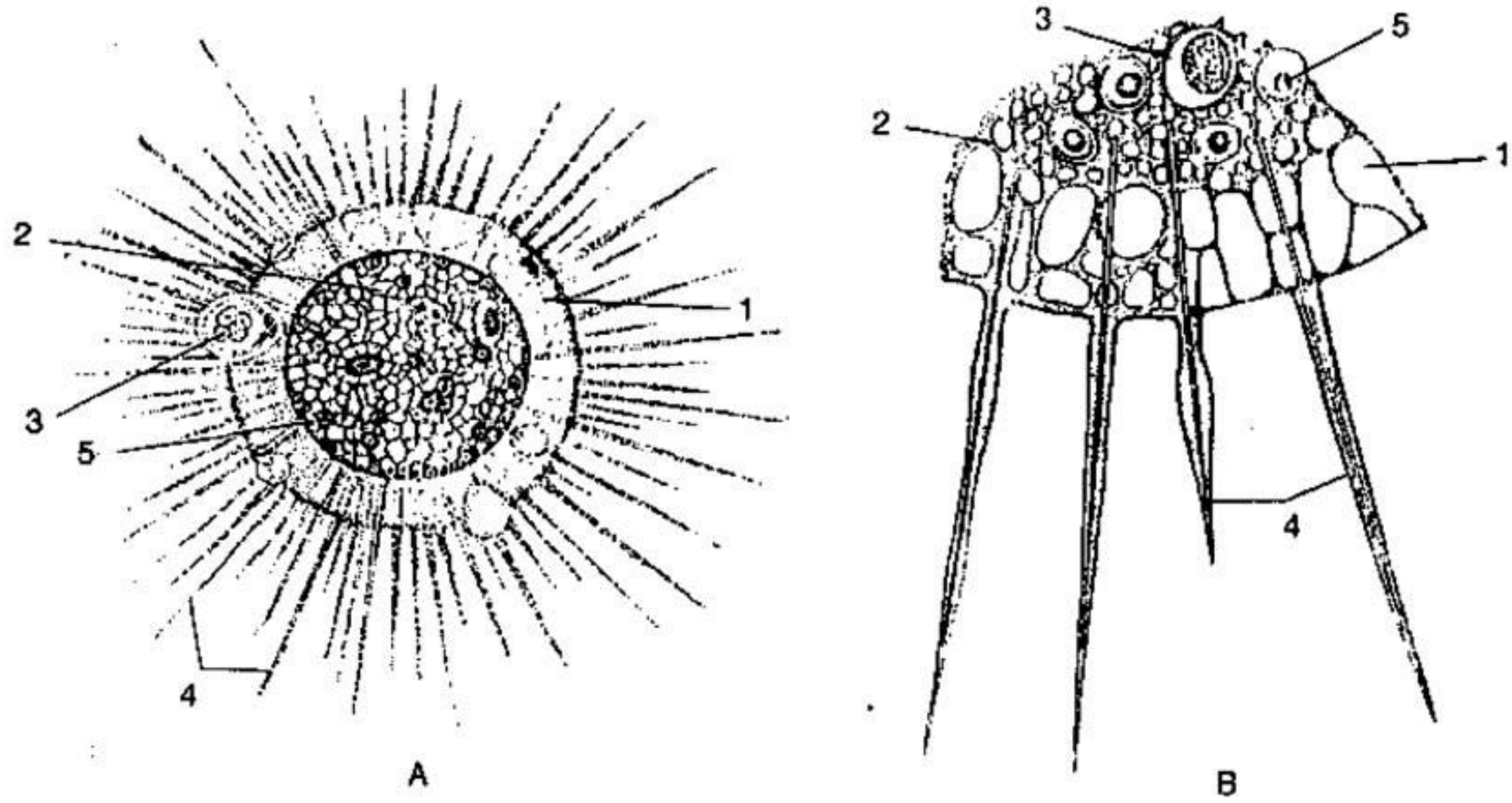
Nhóm 4 - Phaeodaria. Nhóm sống ở biển sâu có bộ xương silic đa dạng, gai xương có thể phân nhánh. Bao trung tâm ngoài các lỗ bé còn có 1-3 lỗ lớn, trong tế bào chất ngoài bao ở gần lỗ lớn này thường có pheodium, nơi tập trung thể bài tiết và chất dự trữ có màu sẫm, nổi rõ trên nền trong của tế bào chất. Đại diện: *Aulacantha scolymantha.*

Nhóm 5 - Sticholonchea. Chỉ mới phát hiện được 1 giống *Sticholonche* ở Thái Bình Dương và Địa Trung Hải. Cơ thể dài, đối xứng hai bên, có gai phóng xạ xếp thành 18-20 chùm.

NGÀNH TRÙNG MẶT TRỜI (HELIOZOA)

Đặc điểm xác định:

- Cơ thể có lớp ngoại chất ở ngoài sai khác rõ với lớp nội chất bên trong nhưng giữa chúng không có bao trung tâm ngăn cách.
- Bắt mồi và di chuyển bằng chân giả trục.



Hình 2.25 - Trùng mặt trời *Actinosphaerium eichhorni*. A - Hình dạng chung; B - Một phần cơ thể phóng to (từ *Dogel*) 1. Ngoại chất; 2. Nội chất; 3. Thức ăn; 4. Chân giả trục; 5. Nhân.

Có khoảng 200 loài. Sống chủ yếu ở nước ngọt, số ít sống ở biển.

Cơ thể thường hình cầu (h.2.25), có 2 phần: phần ngoài là ngoại chất có nhiều không bào còn phần trong là nội chất, ít không bào và chứa một hoặc nhiều nhân. Giữa 2 phần không có bao trung tâm ngăn cách. Thường cơ thể không có gai xương, một số loài ở biển có gai silic.

Chân giả có trục giữa là vi ống (chân giả trục). Chúng bắt mồi và co duỗi được nên lướt trong nước hoặc lăn trên nền đáy.

Sinh sản vô tính bằng phân đôi. Một vài loài sinh sản hữu tính.

Đại diện: *Actinosphaerium eichhorni*.

ĐỘNG VẬT NGUYÊN SINH CÓ ROI BƠI

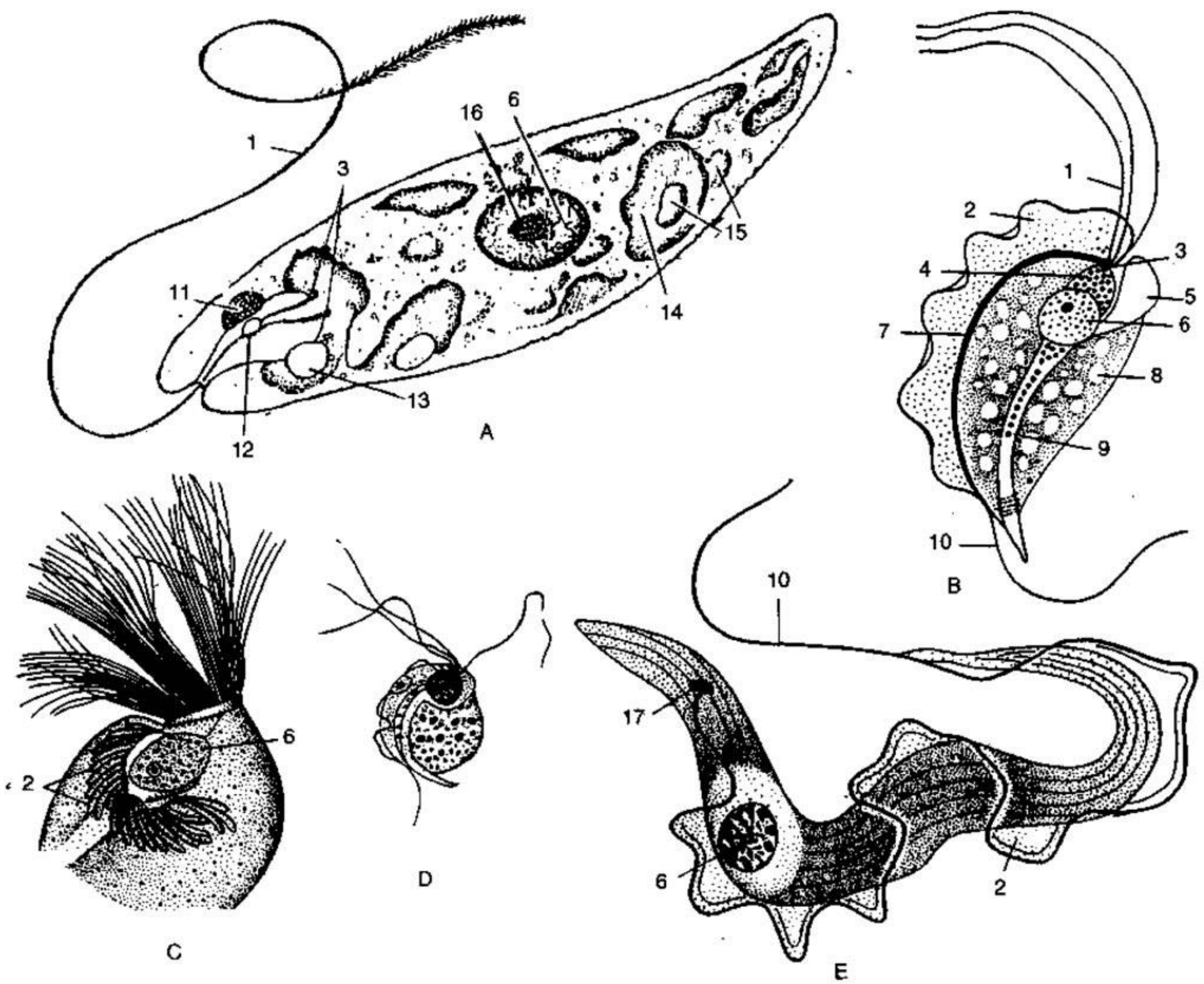
Xếp chung các động vật nguyên sinh có roi bơi vào một nhóm hoàn toàn không có nghĩa là chúng có quan hệ họ hàng gần gũi mà chỉ là một giải pháp tình thế do có nhiều ý kiến rất xa nhau khi xét quan hệ phát sinh của các taxon trong nhóm này.

Roi bơi có cấu trúc siêu hiển vi gần với lông bơi (h.2.3). Tuy nhiên giữa roi bơi và lông bơi có một vài sai khác về cấu tạo và hoạt động:

- Roi bơi thường dài hơn lông bơi. Số lượng của roi bơi thường ít hơn lông bơi nhiều.

- Dọc theo roi bơi thường có các lông nhỏ (mastigonem, h.2.26A) có lẽ giúp tăng diện tích tiếp xúc với nước khi roi bơi hoạt động.

- Các cơ quan tử ở gốc roi bơi thể hiện đa dạng tùy theo từng nhóm. *Thể gốc* (kinetosom, h.2.26:3) có thể phát triển sâu hơn ở lông bởi dạng rễ (rhizoplast) nằm sâu trong tế bào chất, có khi bám vào màng nhân. Ngoài ra còn có thể có thêm *thể cận gốc* (h.2.26:4), tương đương với bộ máy Golgi tập trung chất dự trữ hoặc *hạt gốc* (kinetoplast, h.2.26:17) tương đương với ty thể chứa nhiều ADN ngoài nhân.



Hình 2.26 - Hình thái cấu tạo của một số động vật nguyên sinh có roi bơi sống tự do và ký sinh (A theo *Pechenik*, B-E - từ *Dogel*)

A - Trùng roi xanh *Euglena viridis*; B - *Trichomonas angusta*; C - *Joenia annectens*; D - *Trichomonas hominis*; E - *Trypanosoma vittatae*. 1. Roi bơi hoạt động tự do; 2. Màng uốn; 3. Thể gốc của roi bơi; 4. Thể cận gốc; 5. Bào khẩu; 6. Nhân; 7. Sợi nâng đỡ; 8. Không bào; 9. Gai trụ; 10. Phần cuối tự do của roi bơi tạo màng uốn; 11. Điểm mắt; 12. Phần cảm quang; 13. Không bào co bóp; 14. Lục lạp; 15. Hạt polysacarit dự trữ; 16. Nhân nhỏ; 17. Hạt gốc.

- Hoạt động của roi bơi cũng khác hoạt động của lông bơi. Roi bơi uốn sóng hoặc xoắn mũi khoan hướng cơ thể di chuyển về phía trước (với 4-10 vòng/giây). Tốc độ di chuyển cao nhất cũng chỉ đạt tới 200μm/giây, gấp 40 lần so với tốc độ di chuyển tối đa của amíp nhưng chỉ bằng 1/10 tốc độ di chuyển thường gặp ở trùng cỏ.

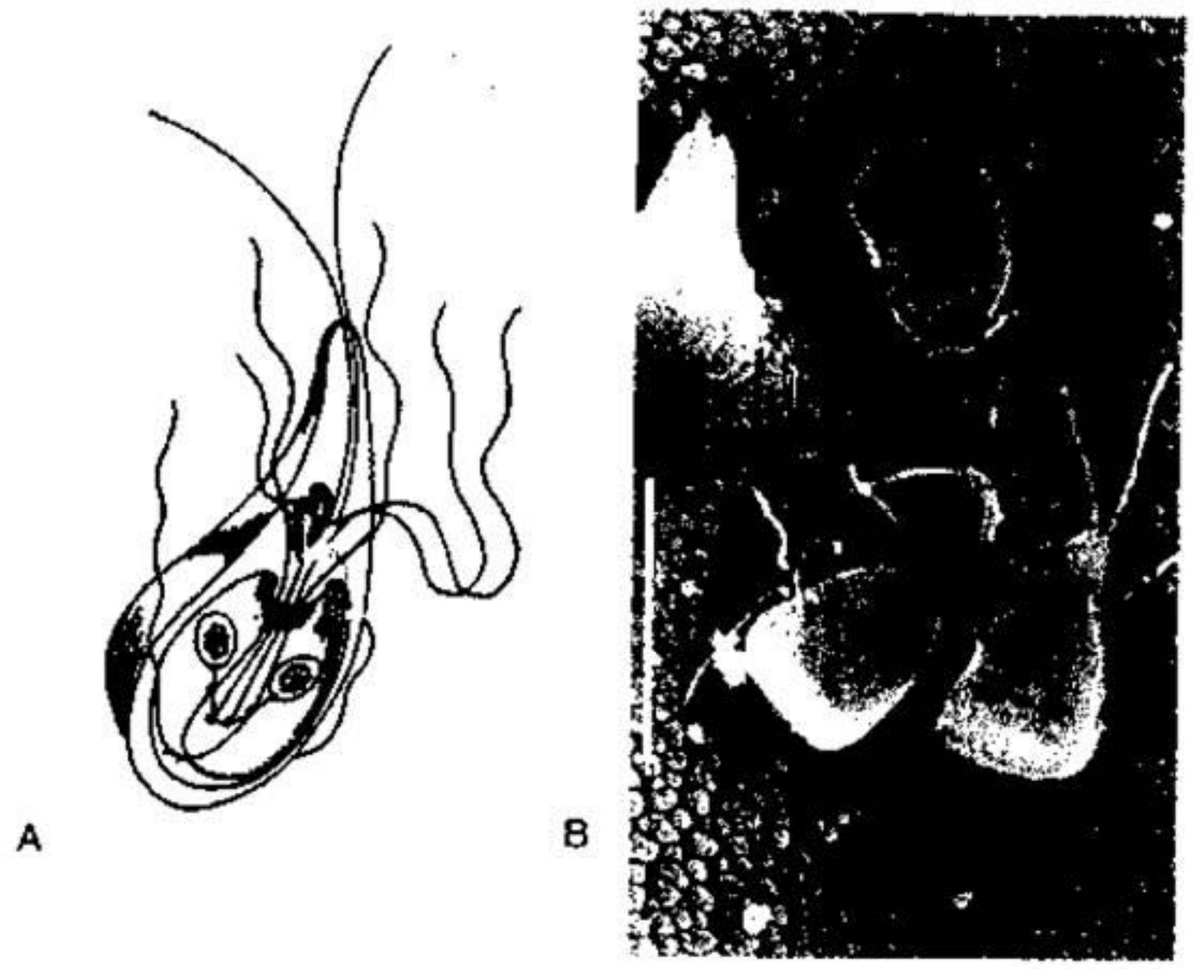
NGÀNH ARCHAEZOA (ĐỘNG VẬT CỔ)

Đặc điểm xác định: Thiếu ty thể trong tế bào.

Một vài nguyên sinh vật thiếu ty thể đã dẫn đến giả thiết cho rằng chúng được hình thành trước khi có nội cộng sinh để làm xuất hiện ty thể (h.2.26:B-D) trong tế bào nhân chuẩn. Các hệ thống phân loại gần đây (hệ thống 8 giới, hệ thống 3 lĩnh vực) đều tập hợp tất cả các nguyên sinh vật thiếu ty thể vào một taxon riêng: Archaezoa (Hy lạp: *arkhaios*: cổ). Chúng được đề xuất từ những năm 1980 để tập hợp tất cả nguyên sinh vật có thể xuất hiện trước khi tế bào có ty thể. Hẳn rằng các archaezoa hiện sống không phải là các cơ thể cổ mà là con cháu của một nhóm cổ đã xuất hiện trong khung cảnh hạn chế có tính lịch sử, dựa trên cấu trúc mà tổ tiên của chúng đã có. Có thể phân biệt một vài nhóm archaezoa.

1.Trichomonadina. Ký sinh ở động vật, có nhiều roi, đôi khi có gai trụ nâng đỡ (axotyl). Không có ty thể nhưng có hydrogenosom, có thể là dạng biến đổi của ty thể.

Đại diện: *Trichomonas* có 4 roi: 3 hướng về phía trước, 1 hướng về phía sau tạo thành màng uốn. Có 2 loài ký sinh ở người: *Tr. hominis* (h.2.26D) ký sinh trong ruột và *Tr. vaginalis* ký sinh trong ống niệu sinh dục của nữ và trong tuyến tiền liệt của nam. Ở nam chúng ít gây nguy hiểm nhưng ở nữ chúng thường gây viêm và ngứa. Bệnh lan truyền trong hoạt động sinh dục hoặc qua dụng cụ dùng chung.



Hình 2.27 - Sơ đồ cấu tạo *Lambia intestinalis* (A) và ảnh chụp HVĐTq *Lambia sp.* bám trên sán lá ký sinh *Echinostoma caproni* trong ruột chuột thí nghiệm (A từ *Dogel*; B từ *Pechenik*).

2. Diplomonadina. Ký sinh trong cơ thể động vật, khởi đầu trong ống tiêu hóa sau đó mới lan sang các cơ quan khác. Nếu coi mỗi cơ thể *Trichomonas* là một đơn vị cấu trúc (gồm 4 roi bơi, một nhân) thì cơ thể Diplomonadina gồm 2 đơn vị cấu trúc xếp đối xứng, không có ty thể, không có thể hạt (plastid) và có bộ xương tế bào đơn giản.

Đại diện: *Lambia intestinalis* (h.2.27) ký sinh trong ống dẫn mật, tá tràng và ruột non của người. Cơ thể *Lambia* có 8 roi, 2 nhân, có đối xứng hai bên. Mặt bụng của *Lambia* biến thành giác, bám vào thành ruột. Ra khỏi cơ thể *Lambia* mất roi và kết bào xác. Chúng gây các cơn đau bụng quằn quại và ỉa chảy nặng. Bệnh lan truyền chủ yếu qua nước nhiễm mầm bệnh từ phân người.

Nghiên cứu rARN hoàn toàn ủng hộ giả thiết cho rằng *Giardia* và các diplomonadina khác là các hóa thạch sống của một dòng nhân chuẩn sớm tách ra ở gốc của cây phát sinh nhân chuẩn. Tuy nhiên, liệu tổ tiên của chúng có xuất hiện trước khi tế bào có ty thể không thì vẫn còn là điều nghi vấn. Bằng chứng gần đây cho thấy *Giardia* và một vài nguyên sinh vật khác thiếu ty thể có các gen đã có lúc mã hóa cho các protein ty thể. Do đó tổ tiên của *Giardia* và một vài archaezoa khác có thể đã từng có ty thể rồi sau đó mất đi trong lịch sử tiến hóa lâu dài của chúng.

3. Hypermastigida (Trùng Siêu roi). Có khoảng 200 loài cộng sinh trong ruột mối và gián. Không có ty thể nhưng có hydrogenosom, có thể là dạng biến đổi của ty thể. Cơ thể Hypermastigina thường lớn tới vài trăm micromet, có hàng nghìn roi, có cấu tạo phức tạp và thường có nhiều nhân. Chúng tiết men tiêu hóa xenlulôzơ, biến thành các hydrat cacbon đơn giản để vật chủ có thể hấp thụ được. Số lượng cộng sinh trong ruột vật chủ rất lớn, chẳng hạn, trong ruột mối, chỉ riêng một loài *Trichomympha campanula* đã chiếm tới 1/3 sinh khối của cả con mối.

Cho dù hiện nay nhiều nhà sinh học chấp nhận Archaezoa như một taxon xuất hiện sớm trong tiến hóa của nguyên sinh vật, nhưng hình như vị trí của nó còn phải thay đổi. Quan hệ tiến hóa của Diplomonadina với 2 nhóm kia vẫn chưa rõ và hiện tượng thiếu ty thể rất có thể là một biến đổi thứ sinh có liên quan tới đời sống ký sinh xảy ra độc lập ở nhiều nhóm xa nhau về nguồn gốc.

NGÀNH TRÙNG ROI ĐỘNG VẬT (EUGLENOZOA)

Đặc điểm xác định:

- Động vật nguyên sinh sống tự do hoặc ký sinh, tự dưỡng hoặc dị dưỡng.
- Có ty thể và ADN ngoại bào.

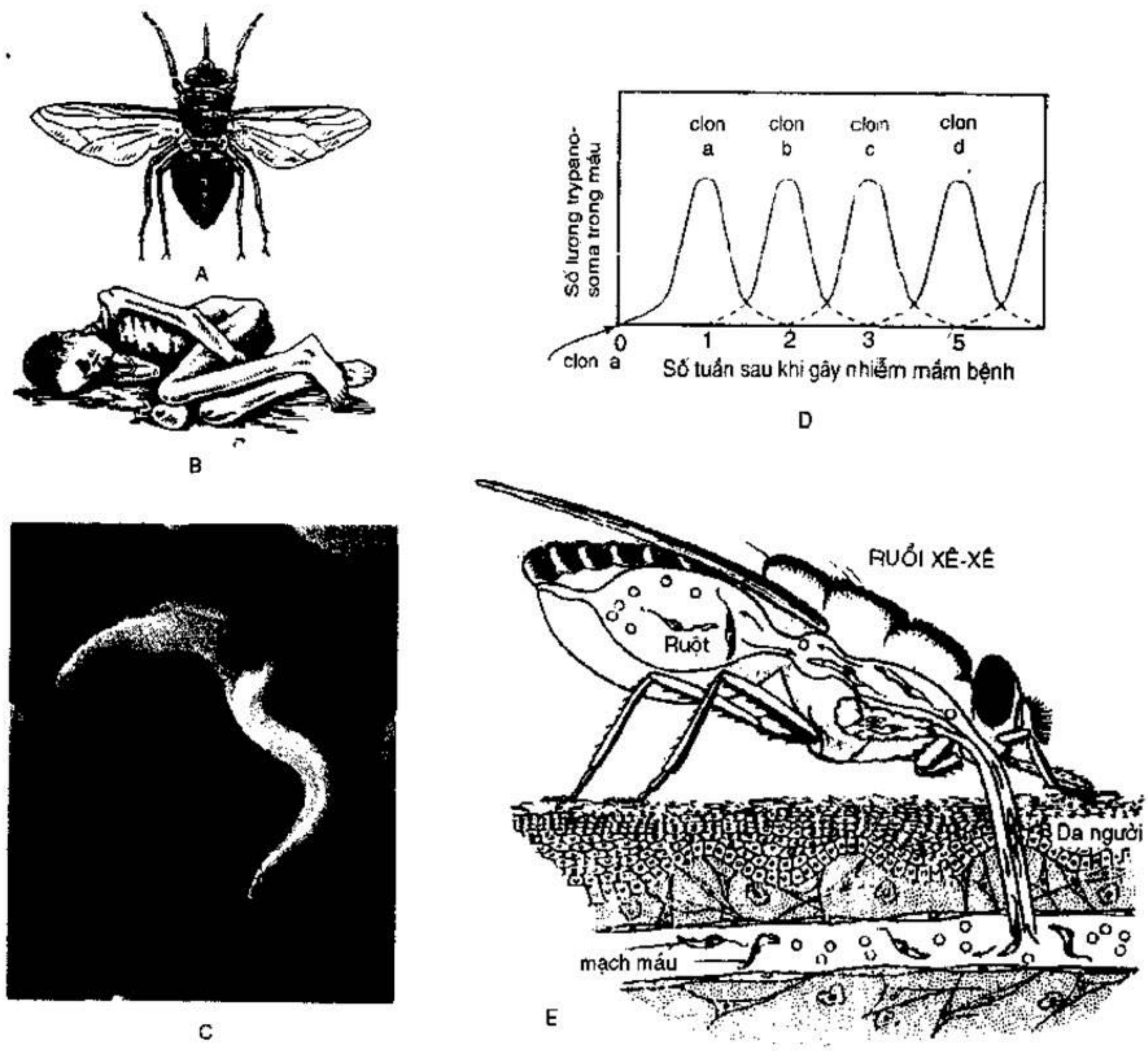
Ngành bao gồm cả các trùng roi dị dưỡng và tự dưỡng. Phân loại học phân tử chỉ rõ Trùng roi màu (Euglenida) và Trùng roi hạt gốc (Kinetoplastida) là 2 nhóm gần gũi trong một ngành đơn phát sinh Euglenozoa.

Trùng roi màu có sắc lạp trong tế bào và có một túi hoặc một buồng phía trước từ đó xuất phát 1 hoặc 2 roi bơi. Bên cạnh buồng này có *điểm mắt* (stigma) màu đỏ được coi là cơ quan tử cảm giác ánh sáng, rất hiếm có ở động vật nguyên sinh (h.2.26). Điểm mắt hấp thu ánh sáng và tùy hướng đến của tia sáng mà tạo ra một vùng tối trên gốc roi bơi và kích thích vận động roi hướng tới nguồn sáng, giúp trùng roi tập trung ở lớp nước gần mặt để quang hợp. Vào những ngày trời nắng chúng thường tạo thành các váng màu trên mặt ao.

Trùng roi trước hết là sinh vật tự dưỡng, nhưng một số loài khi sống lâu trong môi trường thiếu ánh sáng lại chuyển sang hấp thụ chất hữu cơ của môi trường xung quanh hoặc nuốt mồi bằng thực bào. Thức ăn không dùng hết được giữ lại trong tế bào chất dưới dạng các hạt đường phức paramylum.

Trùng roi có hạt gốc (Kinetoplastida). Đặc trưng về hình thái của nhóm này là có hạt gốc (kinetoplast) chứa ADN ngoài nhân, được coi là cơ quan cung cấp năng lượng cho hoạt động của roi bơi. Nhóm này có số ít loài sống tự do trong đất ẩm và nước ngọt (ví dụ *Bodo*) còn phần lớn ký sinh gây hại ở người, động vật và thực vật có hoa.

Đáng lưu ý nhất là bệnh do *Trypanosoma* (h.2.28) và *Leishmania* (h.2.29) gây ra.



Hình 2.28 - Trùng roi gây bệnh ngủ ở châu Phi (A-B từ *Dogel*; C-D từ *Pechenik*; E theo *Buchsbaum, Perse*) A - Ruồi *Glossina palpalis* truyền bệnh; B - Người bị bệnh; C - *Trypanosoma* gây bệnh trong máu người (HVĐTq); D - Biến động số lượng của các dòng vô tính (clon) a, b, c, d *Trypanosoma* trong máu vật chủ; E - Vòng đời của *Trypanosoma* qua 2 vật chủ người và ruồi xê-xê.

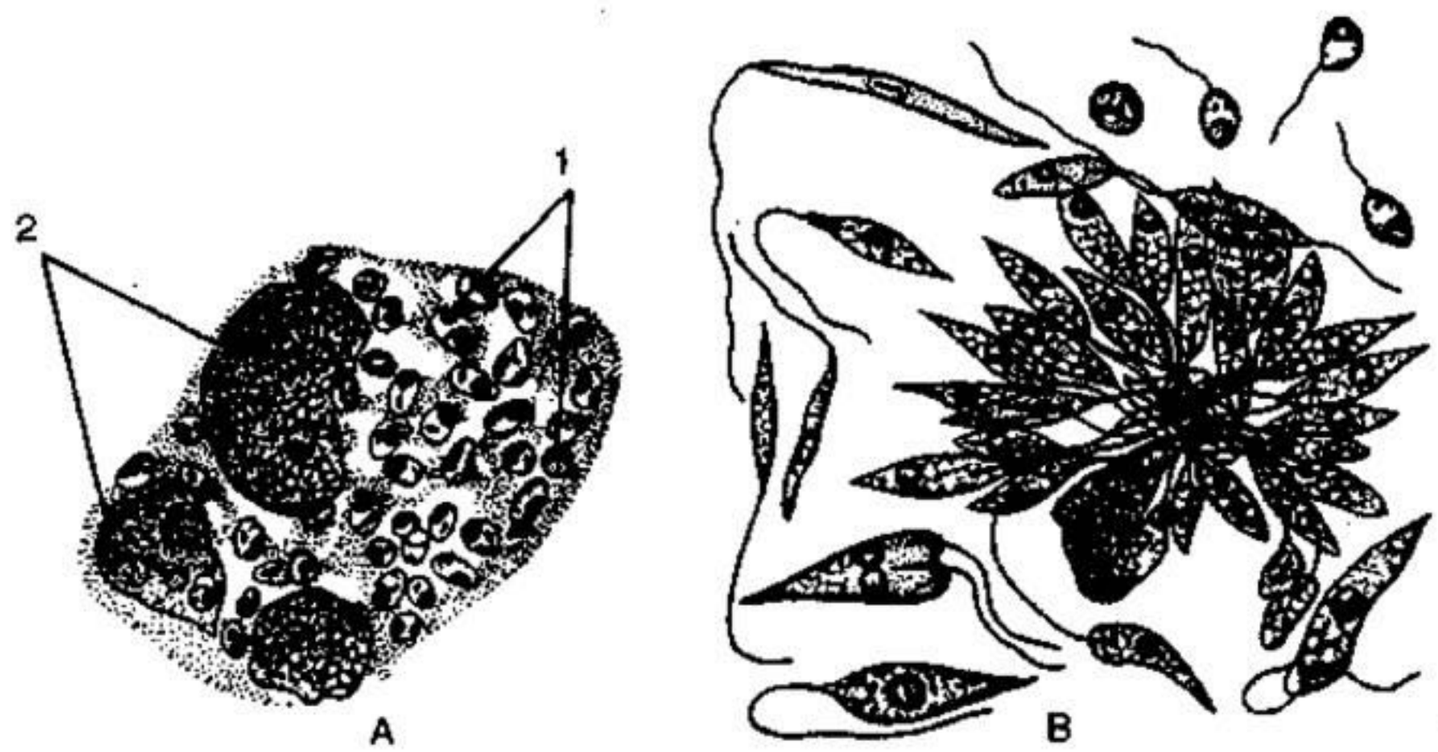
Trypanosoma ký sinh trong máu của động vật có xương sống. Chúng lan truyền qua động vật không xương sống hút máu. *Trypanosoma rhodesiense* (h.2.28) gây bệnh "ngủ li bì" rất nguy hiểm ở vùng xích đạo châu Phi, làm chết trên 1 triệu người trong 30 năm đầu của thế kỷ này. Người bệnh ban đầu chỉ sốt nhẹ nhưng rồi kiệt sức dần và buồn ngủ, nếu không chữa sớm sẽ chết trong một giấc ngủ mê mệt. Mầm bệnh được tích

trữ trong cơ thể sơn dương (vật chủ chứa). Ruồi xê-xê (*Glossina morsitans* và *G.palpalis*) là loài ruồi truyền bệnh. Ở nước ta bệnh do *Trypanosoma* mới chỉ gặp ở gia súc. *T.evansi* gây bệnh sura cho trâu bò, mòng *Tabanus rubidus* là vật chủ trung gian truyền bệnh.

Cơ chế chống miễn dịch của vật chủ ở *Trypanosoma* đã được nghiên cứu kỹ trong những năm gần đây. Các thế hệ trùng roi ký sinh có thể thay đổi bản chất sinh hóa của kháng nguyên bề mặt để tránh kháng thể của vật chủ. Thế hệ trùng roi đầu tiên khi xâm nhập vào máu của vật chủ có chung một vỏ protein bọc ngoài. Hệ thống miễn dịch của vật chủ được khởi động để sản sinh ra các kháng thể chống vỏ protein bề mặt này. Chỉ sau một thời gian thế hệ trùng roi đầu tiên này bị tiêu diệt (h.2.28D) nhưng ở một vài cá thể sống sót một gen mới đã được hoạt hóa khi phân chia để cho thế hệ mới, tạo lớp vỏ protein mới nằm ngoài mục tiêu tấn công của kháng thể đang hoạt động. Trong khi hệ thống miễn dịch của vật chủ kịp sản xuất ra kháng thể mới để tấn công thế hệ trùng roi ký sinh thứ hai thì một thế hệ trùng roi ký sinh thứ ba đã lại xuất hiện với vỏ kháng nguyên mới... (h.2.28D). Và cứ thế vật ký sinh luôn luôn đi trước hệ miễn dịch của vật chủ một bước. Mỗi *Trypanosoma* có trên 100 gen mã hóa để cho các protein bọc ngoài nên khả năng biến hóa của chúng rất lớn để tránh hệ thống miễn dịch của vật chủ. Từ phát hiện trên, các nhà khoa học đang tập trung nghiên cứu cơ chế phân tử trong hoạt hóa hay ức chế hoạt động của các gen này trong phòng chống trùng ký sinh.

Leishmania ký sinh trong tế bào. Tuy ở giai đoạn này roi của chúng bị tiêu giảm nhưng trong ruột vật chủ trung gian (cũng như trong môi trường nuôi nhân tạo) chúng có roi điển hình của Trùng roi. Có 2 loài *Leishmania* gây bệnh cho người đáng lưu ý là:

L.donovano (h.2.29) gây bệnh hắc nhiệt (kalaaza) chủ yếu ở trẻ, có khi trở thành dịch, đã gặp ở nam Trung Quốc, Ấn Độ, Trung Á. Chúng theo máu tới ký sinh trong các tế bào gan, phổi, thận, tủy xương, lá lách, tuyến sinh tinh ... gây sưng các bộ phận đó và gây thiếu máu, sốt từng cơn. Người bị bệnh có thể chết. *Leishmania tropica* gây bệnh lở loét ngoài da "mụn phương đông" ở những nơi bị muỗi đốt. Bệnh thường gặp ở các vùng có khí hậu khô nóng như Ai Cập, Siri, Palestin, Bắc Ấn. Vật chủ chứa của bệnh này là chó và chuột.



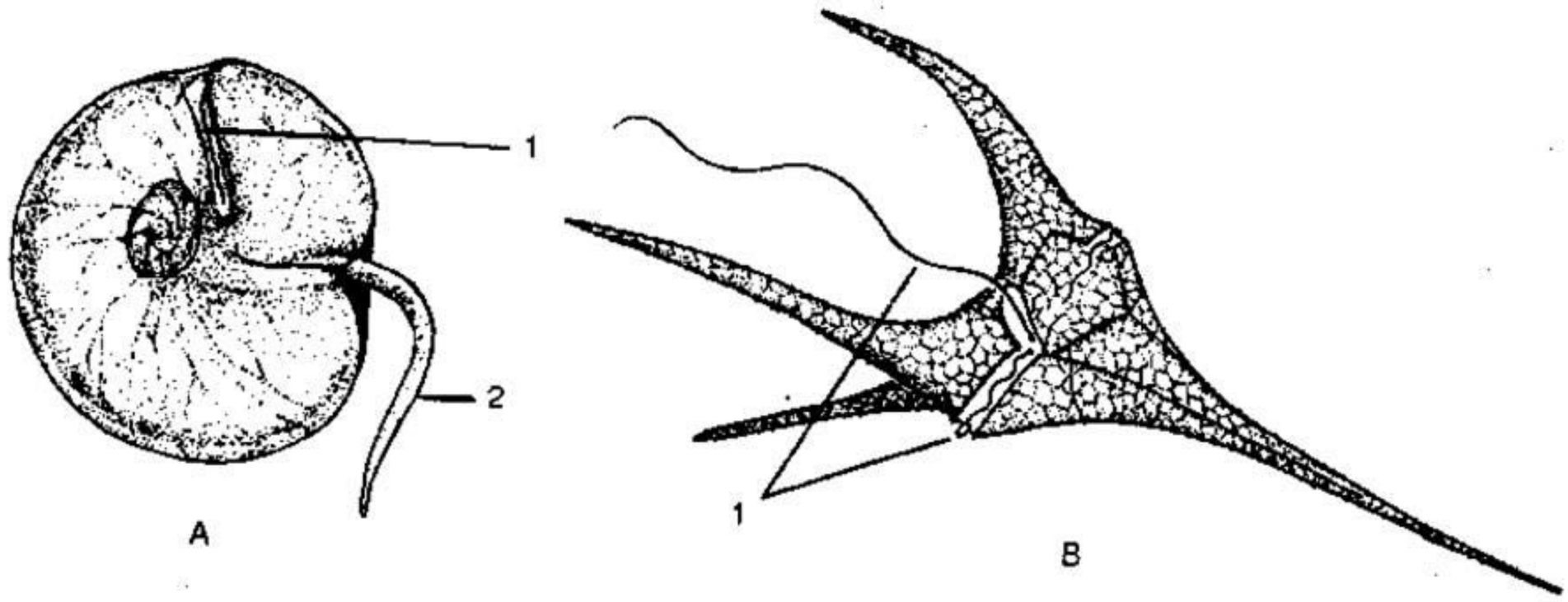
Hình 2.29 - Leishmania donovado gây bệnh hắc nhiệt (từ *Dogel*)
A - Giai đoạn trong tế bào không có roi : 1. Trùng roi; 2. Nhân tế bào;
B - Giai đoạn có roi (trong môi trường nuôi).

NGÀNH TRÙNG ROI GIÁP (DINOZOA)

Đặc điểm xác định :

- Roi bơi mọc từ 2 rãnh thẳng góc với nhau trên vỏ giáp bằng xenlulozơ.
- Phần lớn có hạt màu và tự dưỡng.

Trùng roi giáp là thành phần phong phú của động vật nổi trong các đồng cỏ rộng ngập nước. Chúng sống trôi nổi ngay dưới mặt nước tạo thành phần cơ bản trong lưới thức ăn ở biển và nước ngọt (h.2.30).



Hình 2.30 - Trùng roi phát sáng *Noctiluca scintillans* (A) và trùng roi giáp *Ceratium hirundinella* (B) (từ *Pechenik*). 1. Roi bơi; 2. Tua co duỗi.

Trong số vài ngàn loài trùng roi giáp hiện biết, phần lớn chúng là đơn bào nhưng cũng có một số là tập đoàn. Mỗi loài có hình dạng đặc trưng được gia cố bằng các tấm xenlulozơ ở phía trong. Hoạt động của 2 roi bơi trong 2 rãnh thẳng góc với nhau trên lớp "vỏ giáp" này đã tạo ra di chuyển xoay tròn đặc trưng cho tên gọi của chúng (Hy Lạp: *dinos*, "xoay tít, quay tròn").

Một số trùng roi giáp có khả năng phát sáng (*Noctiluca*, h.2.30A). Đi thuyền ban đêm trên biển ta dễ dàng nhận thấy các tia sáng này khi mái chèo khuấy động mặt nước.

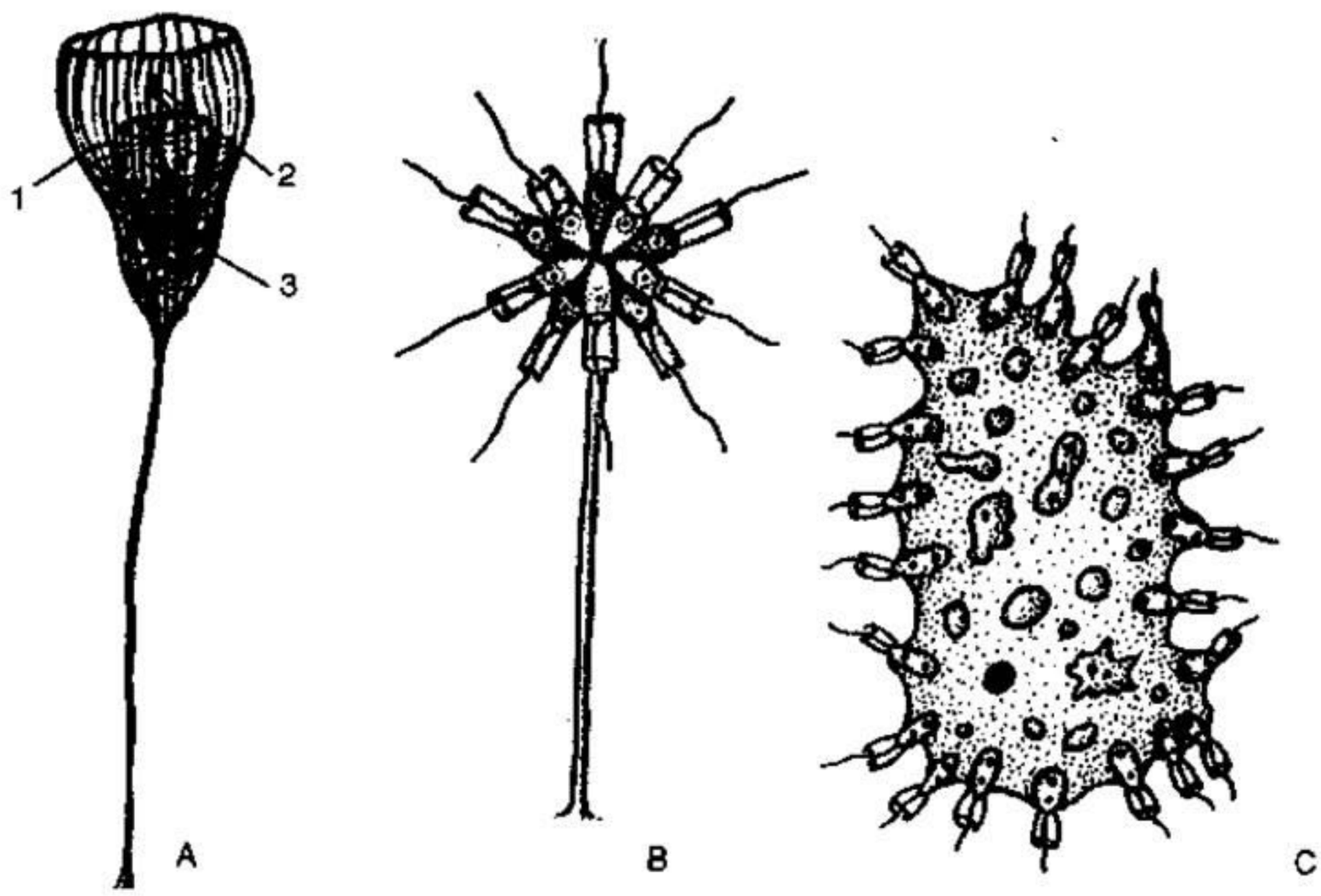
Phần lớn trùng roi giáp có lục lạp và có khả năng quang hợp. Các dịp trùng roi giáp nở hoa - giai đoạn mà quần thể của loài tăng trưởng có tính bùng nổ - gây thủy triều đỏ ở nước biển ven bờ. Màu đỏ hơi nâu hoặc da cam hồng nhạt này do sắc tố xanthophyl chiếm ưu thế trong lục lạp. Các độc tố tác động lên hệ thần kinh (saxitoxin và dẫn xuất của nó, tên gọi bắt nguồn từ tên thân mềm *Sacxidomus giganteus* qua đó xác định được độc tố lần đầu) do một vài loài gây thủy triều đỏ tiết ra đã làm chết hàng loạt cá và tôm cua. Chúng còn được tích lũy trong mô của nhiều loài trai biển làm thực phẩm (vẹm, hàu...). Chất này rất độc, độc hơn cocain 160.000 lần, gây tử vong cho người lớn ở liều lượng thấp (0,3-1mg). *Pfiesteria piscicida* là loài ăn thịt cực kỳ nguy hiểm. Trong thời gian nở hoa độc tố của chúng gây chết cá và chúng ăn dịch cơ thể của cá chết. Trong khoảng chục năm qua sự nở hoa thường xuyên của *Pfiesteria* với cá bị giết đã tăng lên ở vùng biển ven bờ Đại Tây Dương của nước Mỹ, có thể là kết quả của nước bị ô nhiễm phân bón (nitrat và photphat). Một số vùng biển nước ta như vịnh Cam Ranh, vịnh Nha Trang đã bắt đầu xuất hiện thủy triều đỏ.

Một vài trùng roi giáp sống hỗ sinh với ruột khoang tạo thành các rạn san hô. Sản lượng quang hợp của chúng là nguồn thức ăn chính của tập đoàn san hô. Một số khác không có lục lạp và ký sinh trong cơ thể động vật biển. Một vài trùng roi giáp dị dưỡng như *Pfiesteria* có thể trở thành tự dưỡng tạm thời bằng cách lấy lục lạp từ các nguyên sinh vật quang hợp.

NGÀNH TRÙNG ROI CỔ ÁO (CHOANOZOA)

Đặc điểm xác định : Cơ thể có dạng tế bào cổ áo đặc trưng, đơn độc hoặc tập đoàn.

Trùng roi cổ áo sống ở nước ngọt hoặc nước mặn, phần lớn sống bám, có cả các dạng cá thể và tập đoàn (h.2.31). Mỗi cá thể chỉ có một roi hướng về phía trước nằm giữa một vành lông nhung (microvilli) kết thành cổ áo bao quanh gốc. Roi hoạt động tạo dòng nước cuốn vụn thức ăn và các vụn này bị bắt để tiêu hóa khi tiếp xúc với cổ áo. Tập đoàn trùng roi cổ áo có thể có dạng phân nhánh (h.2.31B) hoặc chìm trong chất tiết dạng keo (h.2.31C). Trong giới Động vật hiện nay chỉ mới biết 2 nhóm có tế bào cổ áo là Trùng roi cổ áo và Thân lỗ. Đáng chú ý là *Proterospongia*, tập đoàn có hàng trăm cá thể, sống trôi nổi, có thể hình dung như một thân lỗ đơn giản, được một số tác giả sử dụng để chứng minh quan hệ chủng loại giữa hai nhóm có chung loại tế bào này.



Hình 2.31 - Trùng roi cổ áo đơn độc (A) và tập đoàn (B,C) (từ *Pechenik*)
A - *Stephanoeca campanula*; B - *Codosiga botrytis*; C - *Proterospongia sp.*
1. Cổ áo; 2. Roi bơi; 3. Nhân.

ĐỘNG VẬT NGUYÊN SINH CÓ HÌNH THÀNH GIAI ĐOẠN BẢO VỆ LÀ BÀO TỬ TRONG VÒNG ĐỜI

Bào tử có thể có cấu trúc khác nhau tùy nhóm. Do đó xếp chung các ngành này vào một nhóm không có nghĩa là chúng tạo thành một nhóm đơn phát sinh.

NGÀNH TRÙNG BÀO TỬ (SPOROZOA)

Đặc điểm xác định:

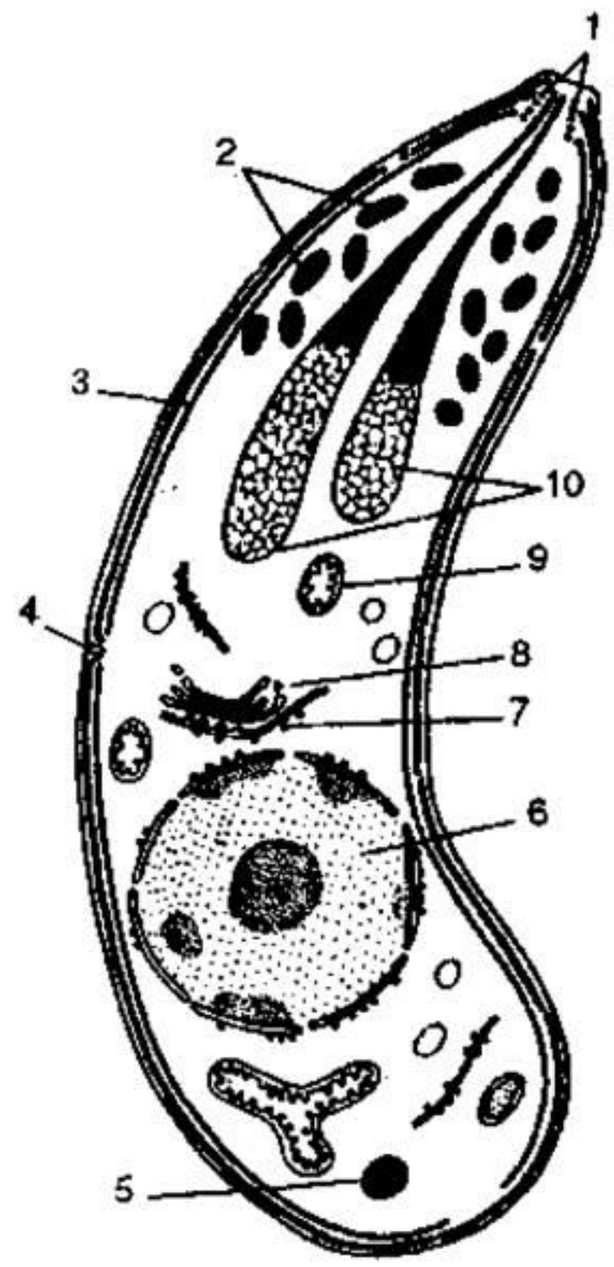
- Ký sinh trong cơ thể động vật. Trong vòng phát triển có giai đoạn bào tử có vỏ bảo vệ chịu được điều kiện sống bất lợi khi ra khỏi cơ thể vật chủ.
- Có cơ quan đỉnh giúp trùng bào tử xâm nhập vào tế bào vật chủ.
- Giai đoạn đơn bội chiếm phần lớn vòng phát triển.

Có khoảng 3 900 loài ký sinh, hoặc trong tế bào, trong khoang ruột, hoặc trong khoang cơ thể động vật. Có nhiều loài gây hại đáng kể cho người và động vật nuôi.

I - CẤU TẠO VÀ HOẠT ĐỘNG SỐNG

Trùng bào tử bao gồm 3 nhóm lớn: Trùng hai đoạn, Trùng hình cầu và Trùng bào tử máu.

Trùng hai đoạn có cơ thể tương đối lớn (10-20mm), ký sinh ngoài tế bào trong khoang ruột hoặc thể xoang của động vật không xương sống, nhất là ở giun đất và sâu bọ. Cơ thể có phần thắt ngang tạo thành đoạn trước và đoạn sau. Đoạn sau chứa nhân còn đoạn trước có cơ quan bám ở đỉnh do tầng cuticun bao ngoài cơ thể tạo thành. Dưới tầng cuticun là các sợi vi cơ vòng và dọc. Nội chất có nhiều hạt glycogen dự trữ thích hợp với trao đổi chất yếm khí.



Hình 2.32 - Cấu tạo liệt trùng của trùng bào tử (từ *Dogel*). 1. Chóp; 2. Vi cơ; 3. Vi quản; 4. Lỗ; 5. Hạt mỡ; 6. Nhân; 7. Màng nội chất hạt; 8. Thể Golgi; 9. Ty thể; 10. Túi dịch.

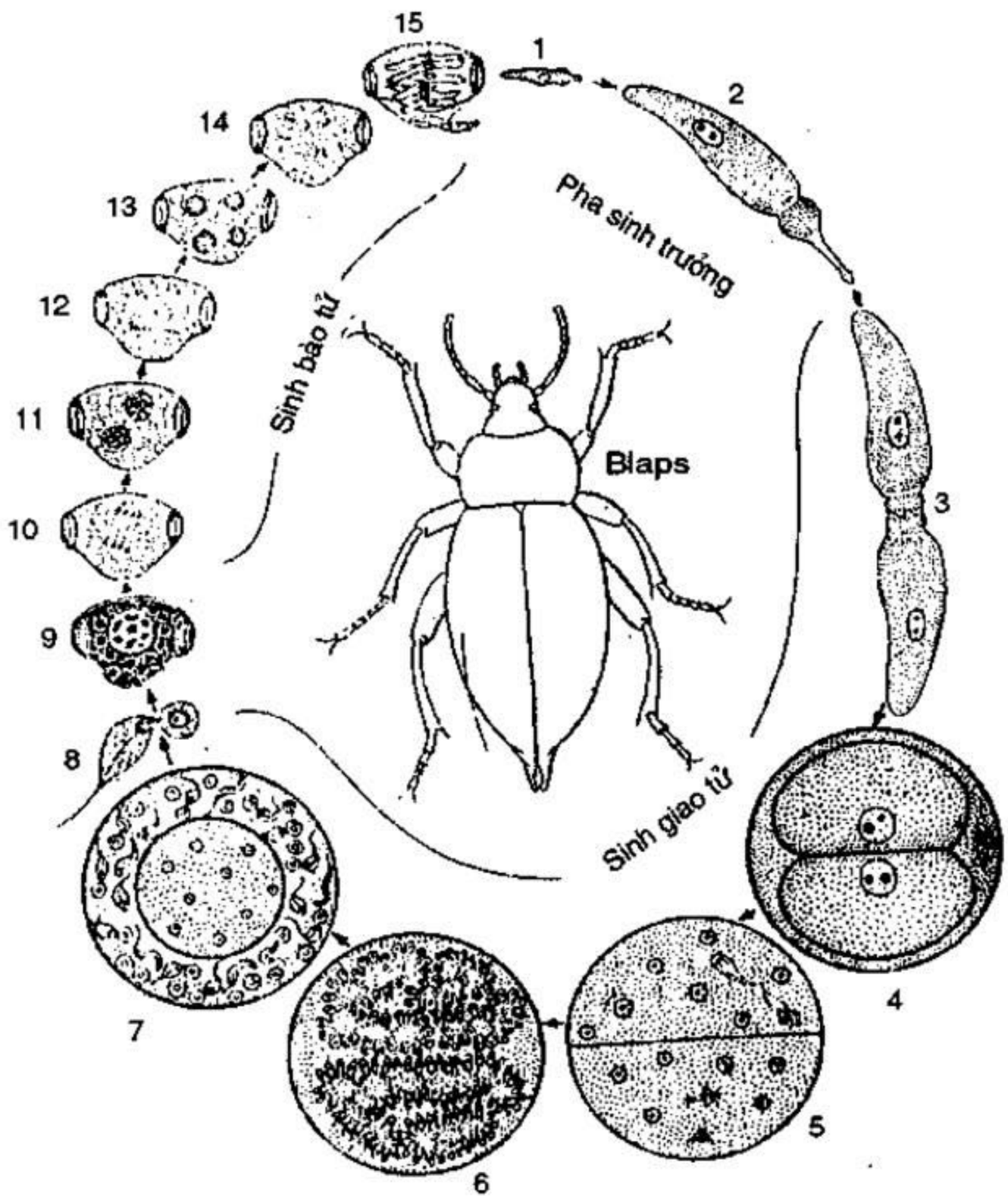
Trùng hình cầu và *Trùng bào tử máu* ký sinh trong tế bào, có kích thước bé hơn nhiều (trùng sốt rét *Plasmodium* chỉ dài 5 - 8μm). Mỗi trùng bào tử có màng 2 lớp bọc ngoài (h.2.32) và các sợi vi cơ ở dưới. Đỉnh tế bào có chóp cứng nhận chất tiết từ một vài túi dịch và có khoảng 10 - 12 dải vi cơ bao quanh. Cả hệ cơ quan đỉnh này là cấu tạo đặc trưng của trùng bào tử giúp chúng chui vào tế bào vật chủ. Chính từ đặc điểm này mà còn có tên gọi khác của trùng bào tử, Apicomplexa (apex: đỉnh, complex: tổ hợp). Ở khoảng giữa cơ thể, cạnh nhân có lỗ thông của màng tế bào, nơi hình thành không bào tiêu hóa.

Trùng bào tử thường di chuyển bị động (theo dòng máu, theo luồng thức ăn ...) nhưng cũng có khi di chuyển uốn mình để len qua tế bào hoặc tiết dòng dịch để di chuyển theo hướng ngược lại.

II- SINH SẢN VÀ PHÁT TRIỂN

Trùng hai đoạn sống trong khoang ruột hoặc trong thể xoang của động vật không xương sống. Bắt đầu sinh sản hữu tính (thế hệ sinh giao tử), trùng hai đoạn nối thành cặp, cuốn tròn lại và tiết vỏ cứng bọc ngoài thành *kén* (cyste, h.2.33). Trong kén mỗi cá thể nguyên phân nhiều lần để cho *giao tử đực* và *giao tử cái*. Các giao tử dồn về phần ngoài dưới vỏ kén, 2 giao tử khác tính phối hợp với nhau cho *hợp tử* (2n), kết vỏ cứng bao ngoài tạo thành *kén trứng* (oocyste). Kén trứng mở đầu giai đoạn sinh bào tử. Tế bào trong kén trứng phân chia 3 lần liên tiếp, giảm nhiễm ở 2 lần đầu để cho 8 *trùng bào tử* (sporozoit) tức trùng hai đoạn con. Như vậy trong kén có vô số trùng bào tử được bảo vệ chắc chắn trong hai lớp vỏ, vỏ kén và vỏ của kén trứng. Thường thì kén theo phân ra ngoài và khi xâm nhập vào ống tiêu hóa của vật chủ mới, dịch tiêu hóa phá vỡ vỏ của kén và vỏ của kén trứng, giải phóng trùng hai đoạn con. Ra khỏi kén chúng cắm đầu vào thành ruột, lớn dần, hình thành đoạn trước và đoạn sau. Trùng hai đoạn trưởng thành lại bắt đầu thế hệ sinh giao tử mới. Như vậy là trong vòng đời của Trùng hai đoạn có *xen kẽ thế hệ sinh giao tử và sinh bào tử*.

Trong vòng đời của *Trùng hình cầu* và *Trùng bào tử máu* còn có thêm nhiều thế hệ *sinh sản vô tính bằng liệt sinh* (schizogonie) xen kẽ giữa thế hệ sinh bào tử và sinh giao tử. Ở *Trùng hình cầu*, các thế hệ liệt sinh này tiến hành trong tế bào thành ruột (h.2.34) còn ở Trùng bào tử máu liệt sinh được tiến hành khởi đầu trong tế bào gan (giai đoạn *liệt sinh ngoài hồng cầu*), sau đó mới trong tế bào máu (giai đoạn *liệt sinh trong hồng cầu*) (h.2.36). Quá trình sinh giao tử ở hai nhóm này cũng tiến hành trong tế bào hoặc bắt đầu trong tế bào vật chủ, không như kiểu của Trùng hai đoạn.



Hình 2.33- Vòng đời của trùng hai đoạn *Stylocephalus longicolis* (từ *Ghilarov*). 1. Con non; 2. Con trưởng thành; 3. Ghép từng cặp; 4. Kén; 5-7. Hình thành giao tử; 8. Giao tử đực và cái phối hợp để cho hợp tử (9); 10-15. Hình thành trùng bào tử trong kén trứng.

Mỗi giai đoạn phát triển của Trùng bào tử thường có tên gọi riêng. *Liệt trùng* (schizont hoặc merozoit) là sản phẩm của quá trình liệt sinh. Trong quá trình sinh giao tử, liệt trùng sau khi xâm nhập vào tế bào sẽ cho *giao tử bào lớn* (macrogametocyte) hoặc *giao tử bào bé* (microgametocyte) trước khi giao tử bào lớn cho 1 *giao tử lớn* (macrogamète) và giao tử bào bé cho nhiều *giao tử bé* (microgamète). *Hợp tử* (zygote) được tạo thành có thể kết vỏ để tạo thành *kén trứng* hay *noãn xác* (oocyste) (ở Trùng hình cầu) hoặc chưa kết vỏ ngay mà qua giai đoạn *kén động* hay *noãn động* (ookynète) lách qua thành ruột muỗi trước khi tạo thành kén trứng nằm dưới thành ruột phía trong thể xoang (ở Trùng bào tử máu).

Tuy khác nhau về chi tiết, *hiện tượng xen kẽ giữa các thế hệ sinh sản vô tính và hữu tính, khả năng tăng nhanh số lượng cá thể nhờ liệt sinh (một biểu hiện của "luật số lớn" ở động vật ký sinh), sự hiện diện của bào tử ứng với giai đoạn bất lợi khi trùng ký sinh ra khỏi cơ thể vật chủ và giai đoạn lưỡng bội chỉ chiếm thời gian ngắn trong vòng đời là các đặc điểm chung của Trùng bào tử.*

III- ĐA DẠNG LOÀI TRÙNG BÀO TỬ

Có 3 nhóm lớn: Trùng hai đoạn, Trùng hình cầu và Trùng bào tử máu.

1. Trùng hai đoạn (Gregarinida). Ký sinh ở sâu bọ và động vật không xương sống. Có kiểu sinh sản hữu tính riêng bằng cách gắn hai cá thể và tạo giao tử trong kén. Các giao tử có thể giống nhau hoặc khác nhau tùy loài. Vòng phát triển thiếu thế hệ liệt sinh.

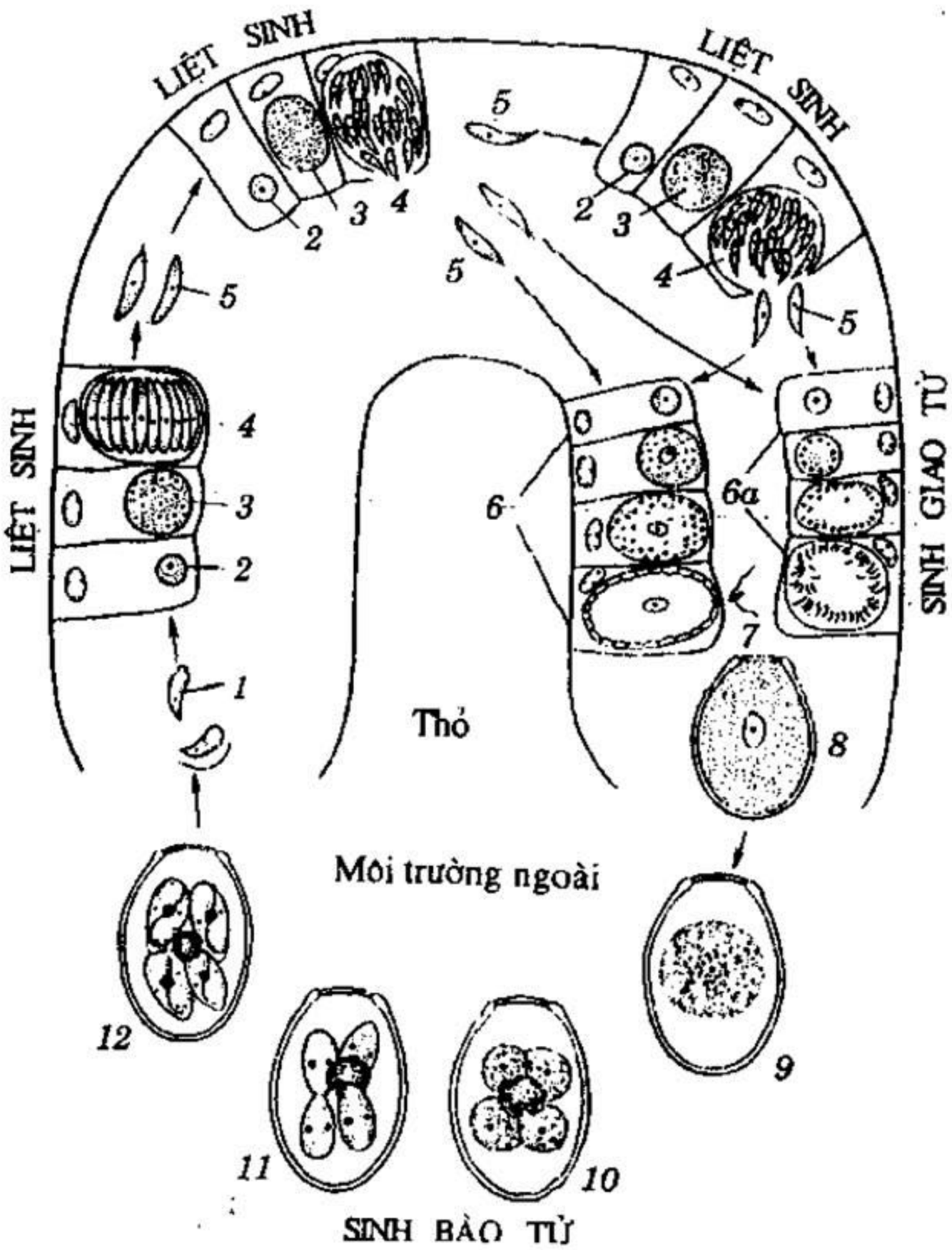
Có hai nhóm lớn: Cephalina với cơ thể chia đoạn, phần lớn ký sinh trong ruột và Acephalina với cơ thể không chia đoạn, phần lớn ký sinh trong khoang cơ thể và tuyến sinh dục. *Monocystis agilis* là đại diện trong nhóm Acephalina, gặp phổ biến trong thể xoang Giun đất.

2. Trùng hình cầu (Coccidiida). Ký sinh trong tế bào mô bì ruột, gan, thận và một và nội quan khác của động vật. Chúng là trùng ký sinh chuyên hóa hẹp, mỗi loài đòi hỏi một loài vật chủ nhất định, thậm chí đòi hỏi một vùng ký sinh nhất định trong phạm vi của cùng một cơ quan (h.2.35). Vòng đời xen kẽ đều đặn thế hệ sinh sản hữu tính và vô tính, qua 1 hoặc 2 vật chủ. Giai đoạn sinh bào tử tiến hành một phần hoặc chủ yếu ở môi trường ngoài.

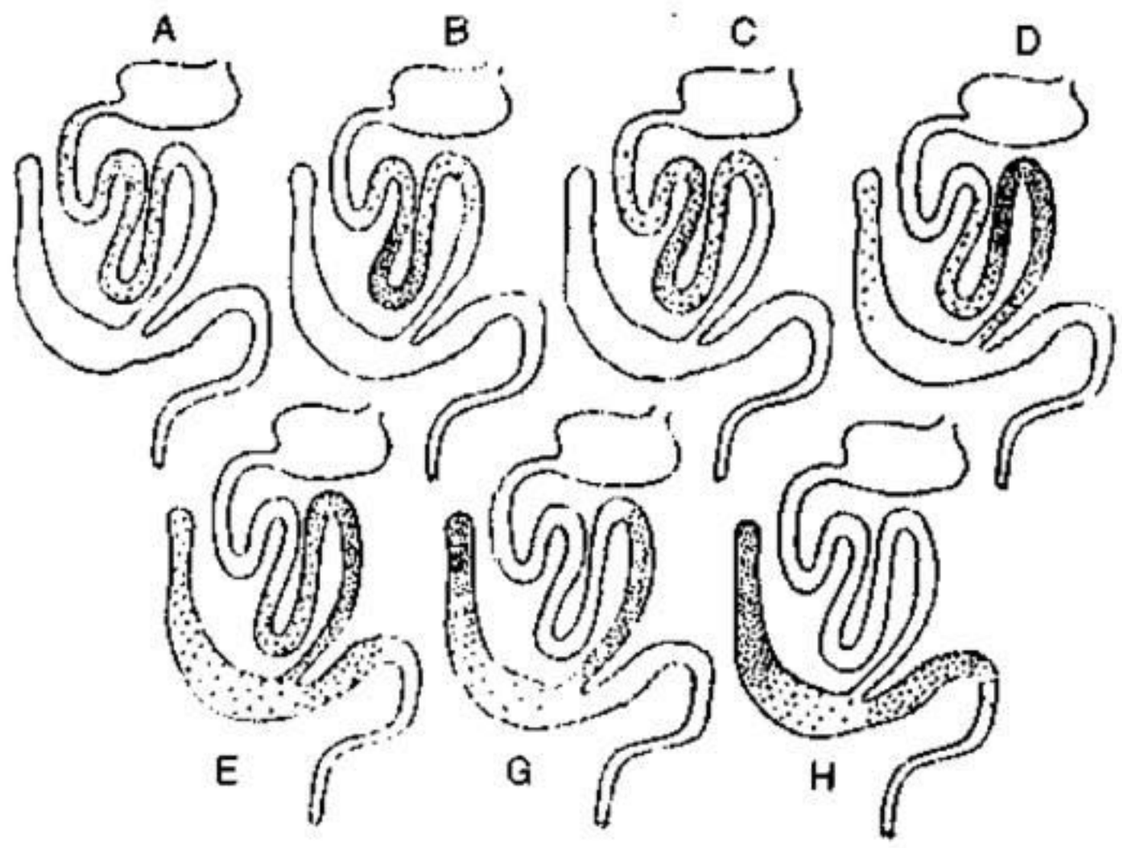
Đại diện là *Eimeria* (h.2.34; 2.35) gây bệnh cho gia súc. Ở nước ta thường gặp *Eimeria stiedae* ký sinh ở thỏ nhà và thỏ rừng, có khi cả ở người, gây bệnh ở gan, tai mũi họng. *E.perforans* cỡ bé hơn gây bệnh đi ngoài ở thỏ. *Toxoplasma gondii* gây bệnh ở hầu hết động vật máu nóng kể cả người, ký sinh trong tế bào nội mô, gây tổn thương hệ bạch huyết, thần kinh, giác quan và có triệu chứng gần giống bệnh thương hàn.

3. Trùng bào tử máu (Haemosporidia). Có hàng trăm loài ký sinh trong tế bào nội mô của động vật có xương sống. Vòng phát triển không qua môi trường ngoài. Vật truyền bệnh là chân khớp hút máu.

Đáng chú ý là *Plasmodium* gây bệnh sốt rét rất nguy hiểm cho người. Sau một thời gian nung bệnh (khoảng 10-20 ngày tùy loài, ứng với thời gian

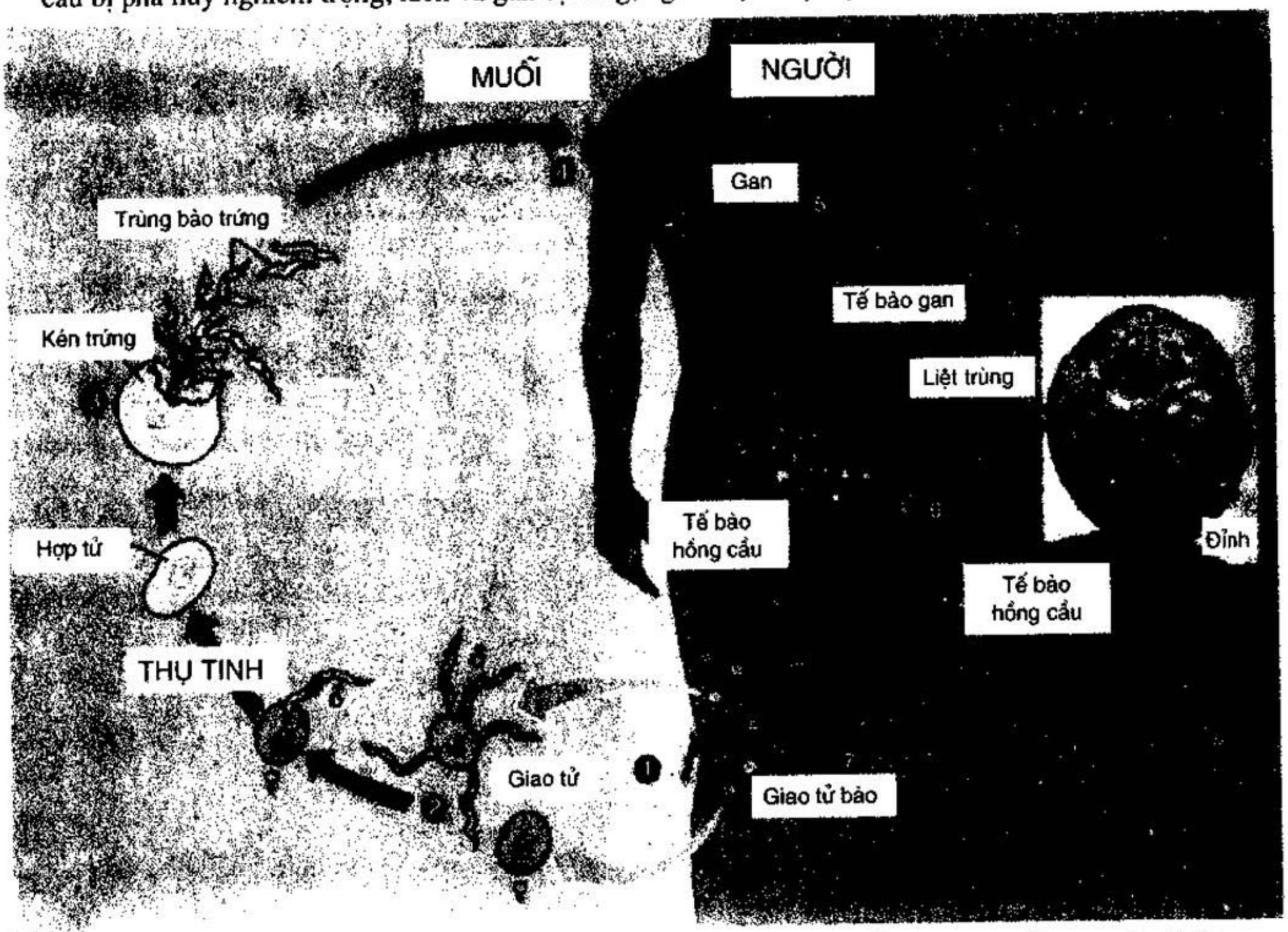


Hình 2.34- Vòng đời của trùng hình cầu *Eimeria* (từ *Dogel*)
1-4. Trùng bào tử xâm nhập tế bào và liệt sinh cho nhiều liệt trùng; 5-7. Liệt trùng xâm nhập tế bào để hình thành giao tử bào và giao tử; 8. Kén trứng; 9-12. Hình thành bào tử và trùng bào tử trong kén trứng.



Hình 2.35 - Khu vực ký sinh của các loài trùng hình cầu khác nhau trong giống *Eimeria* trong ruột thỏ (từ *Ghilarov*) A - *Eimeria media*; B - *E. irresidua*; C - *E. perforans*; D - *E. magna*; E - *E. intestinalis*; G - *E. coecicola*; H - *E. piriformis*.

liệt sinh ngoài hồng cầu và giai đoạn đầu của liệt sinh trong hồng cầu) người bệnh sốt rét từng cơn cách nhau 1 - 3 ngày (tùy loài, ứng với thời gian giữa 2 lần liệt sinh trong hồng cầu, h.2.36), hồng cầu bị phá hủy nghiêm trọng, lách và gan bị sưng, người bệnh bị kiệt sức.



Hình 2.36 - Vòng phát triển của trùng sốt rét *Plasmodium* trong cơ thể người và muỗi (theo *Cambell*)
❶. Muỗi hút máu người bệnh và nhiễm giao tử bào; ❷. Giao tử lớn và bé gặp nhau cho hợp tử (2n) trong ruột muỗi, chuyển thành kén động rồi lách qua thành ruột muỗi để chuyển thành kén trứng; ❸. Kén trứng liệt sinh cho nhiều trùng bào tử di chuyển đến tuyến nước bọt của muỗi; ❹. Muỗi mang mầm bệnh đốt người lành; ❺. Trùng bào tử xâm nhập tế bào gan, liệt sinh cho nhiều liệt trùng (liệt sinh ngoài hồng cầu); ❻. Liệt trùng xâm nhập hồng cầu, liệt sinh trong hồng cầu (với chu kỳ 48-71 giờ tùy loài); ❼. Một số liệt trùng biệt hóa tạo thành giao tử bào lớn và bé chờ cơ hội xâm nhập vào cơ thể muỗi (ảnh HVđt: liệt trùng xâm nhập hồng cầu).

Nước ta vốn nằm trong vùng sốt rét lưu hành nặng của thế giới. Trước Cách mạng Tháng Tám bệnh sốt rét phổ biến ở nhiều nơi, đặc biệt trầm trọng ở miền núi. Từ 1958 đến nay đã có nhiều đợt tập trung phòng chống sốt rét trong từng vùng rộng lớn nên số người bị bệnh hằng năm giảm rõ rệt (Ví dụ năm 1996 chỉ còn 198 người chết vì bệnh sốt rét trong cả nước), nhưng số dân sống trong vùng sốt rét vẫn còn nhiều (khoảng 30 triệu người trong đó 7 triệu người sống trong vùng sốt rét nặng). Có tất cả 4 loài *Plasmodium* gây bệnh, ở nước ta *Pl.falciparum* và *Pl.vivax* là 2 loài phổ biến hơn cả. *Pl.falciparum* (chiếm khoảng 80% số bệnh nhân) có vòng liệt sinh trong hồng cầu dài 48 giờ và thời gian sốt kéo dài, thường gây bệnh nặng và gây tử vong cao. *Pl.vivax* tuy ít gặp hơn (khoảng 20% người bệnh), cũng có vòng liệt sinh trong hồng cầu dài 48 giờ nhưng thời gian lên cơn sốt ngắn hơn, tuy ít gây bệnh nặng nhưng hay tái phát. Muỗi truyền bệnh chủ yếu ở nước ta là *Anopheles minimus* có bọ gậy thích sống ở khe suối vùng đồi núi nước chảy chậm, *An.dirus* có bọ gậy thích sống ở các vũng nước to hay nhỏ, lưu niên hay tạm thời ở vùng núi và *An.sundaicus* có bọ gậy sống trong vùng nước lợ ven biển.

Trên thế giới bệnh sốt rét phổ biến ở các vùng nhiệt đới và cận nhiệt đới, các vùng bị nặng là châu Phi, phía bắc Nam Mỹ, nam Trung Quốc, Đông Dương và Ấn Độ. Năm 1955 tổ chức Y tế thế giới (WHO) đã phát động chiến dịch tiêu diệt sốt rét toàn cầu. Có 84 nước trên thế giới hưởng ứng chiến dịch này. Trong 10 năm đầu kết quả tiêu diệt sốt rét rất khả quan, nhất là ở các nước giàu thuộc châu Âu và châu Mỹ. Tuy nhiên trong các năm tiếp theo ngày càng có nhiều khó khăn do xuất hiện các quần thể muỗi kháng hóa chất và trùng sốt rét kháng thuốc, do một số loài muỗi thay đổi tập tính làm giảm tác dụng của hóa chất diệt và do khó khăn về kinh phí khi các viện trợ từ nước ngoài bị giảm. Các khó khăn trên ngày càng tăng nên đến năm 1979 WHO đã quyết định chuyển mục tiêu "tiêu diệt" sang "phòng chống" sốt rét, tức là thừa nhận tính chất lâu dài của vấn đề phòng chống sốt rét. Theo thống kê năm 1995 toàn cầu vẫn còn khoảng 2 tỷ người (xấp xỉ 40% dân số thế giới) sống trong vùng sốt rét lưu hành và hàng năm vẫn còn khoảng 500 triệu người mắc bệnh, trong số này có tới 1,5 - 2,7 triệu người chết vì sốt rét.

Có nhiều nghiên cứu về vacxin trị bệnh sốt rét nhưng còn ít hiệu quả. *Plasmodium* là loài ký sinh lẩn tránh rất giỏi. Phần lớn thời gian chúng sống trong tế bào gan và tế bào máu của người nên tránh được hệ thống miễn dịch của vật chủ. Vấn đề còn phức tạp hơn do thay đổi lớp protein trên bề mặt của *Plasmodium*. Trùng ký sinh thường xuyên thay đổi "diện mạo" trước hệ thống miễn dịch của vật chủ. Việc gần đây xác định được gen kháng chloroquin, thuốc quan trọng chống sốt rét, có thể dẫn đường tới ngăn cản khả năng kháng thuốc của *Plasmodium*. Một phát minh khác gần đây đã kích thích các nghiên cứu về tiến hóa và y học. Một nhóm các nhà sinh vật học phân tử do Sabine Kohler ở đại học Pennsylvania lãnh đạo đã phát hiện ra rằng *Plasmodium* và một vài trùng bào tử khác có chứa một plastid mà hình như tổ tiên của chúng đã đạt được từ vi khuẩn lam nhờ nội cộng sinh. Đã có lần các nhà nghiên cứu phát hiện ra các chức năng then chốt của plastid trong xuyên sâu vào tế bào vật chủ của chúng. Điều này có thể phát triển các loại thuốc chống sốt rét mới nhằm vào các chức năng này.

NGÀNH TRÙNG BÀO TỬ GAI (CNIDOSPOROZOA)

Đặc điểm xác định:

- Ký sinh trong cơ thể động vật, chủ yếu ở cá.
- Có tế bào chích, có thể phóng ra ngoài thành gai bám.
- Giai đoạn lưỡng bội chiếm phần lớn vòng phát triển.

Bào tử có cấu tạo riêng, gồm nhiều tế bào có vỏ bao ngoài (do 2 tế bào biến đổi thành), có tế bào chích có thể phóng ra ngoài thành gai bám và có tế bào mầm 2 nhân (h.2.37).

Có 2 bộ: Myxosporidia (Trùng bào tử nhầy) và Actinomyxidia (Trùng bào tử tia). *Trùng bào tử nhầy* ký sinh nhiều trong mô hoặc trong xoang cơ thể cá (mang, cơ, túi mật, bóng đái, hệ thần kinh, sụn...).

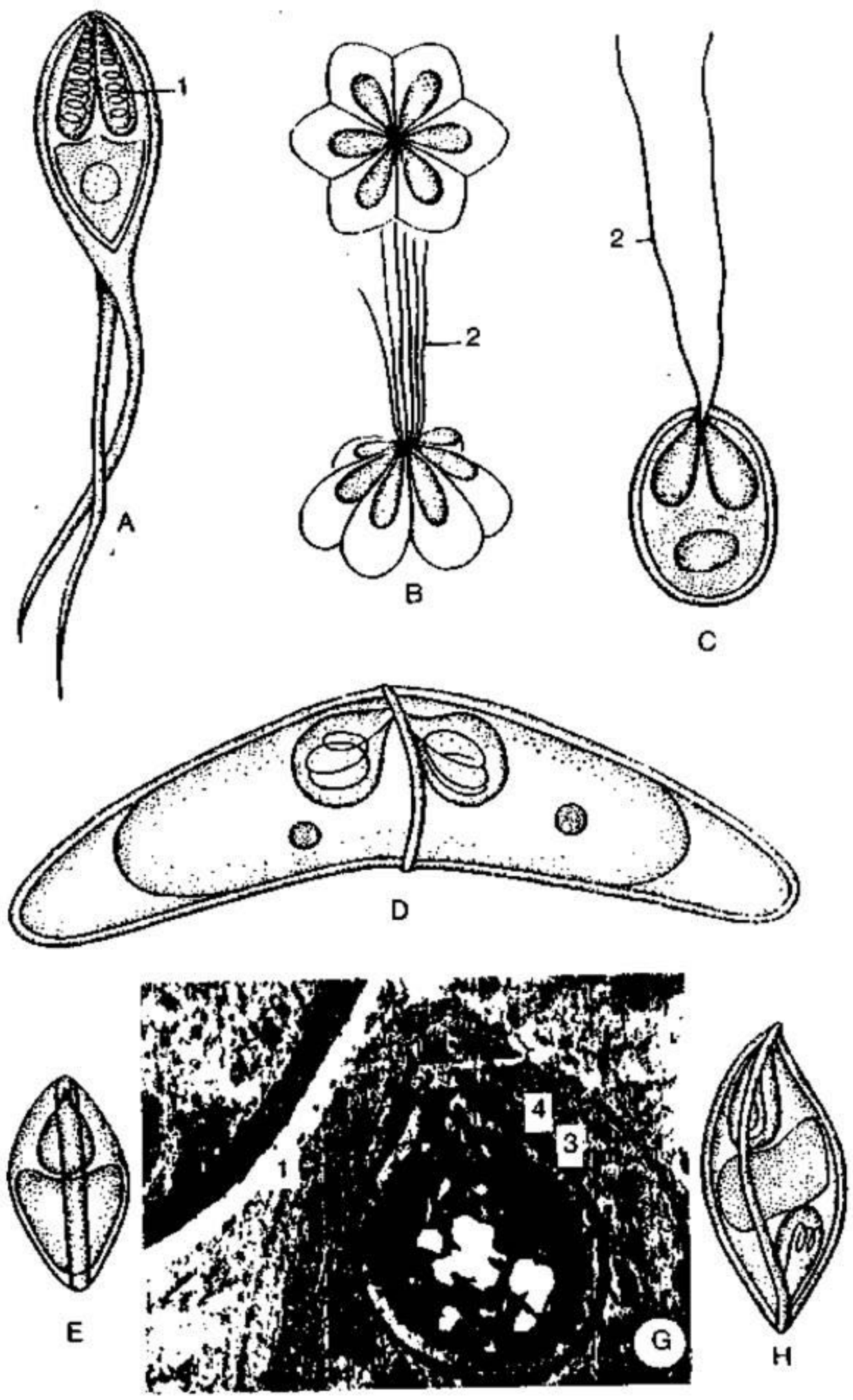
Khi cá nuốt phải bào tử của trùng bào tử nhầy vào ống tiêu hóa, bào tử phóng gai cắm vào thành ruột, hé mở vỏ và giải phóng tế bào mầm 2 nhân dạng amíp (plasmodi, h.2.38) ra ngoài, lách qua tế bào ruột theo máu tới cơ quan ký sinh. Ở vị trí ký sinh (trong mô hoặc trong khoang) nhân của plasmodi sẽ phân chia nhanh chóng thành 2 loại nhân: *nhân dinh dưỡng* và *nhân sinh sản*. Nhân dinh dưỡng điều hòa trao đổi chất, tổng hợp protein và sinh trưởng, nhân sinh sản sẽ hình thành bào tử.

Quá trình hình thành bào tử rất phức tạp. Khởi đầu nhân sinh sản được bao nguyên sinh chất ở ngoài, hình thành một loại "tế bào sinh sản" có khả năng di động trong plasmodi và phân chia cho pansporoblast nhiều nhân. Trong mỗi pansporoblast sẽ hình thành 2 bào tử với 6 nhân trong mỗi bào tử và chuyển thành bào tử có cấu tạo điển hình của trùng bào tử gai. Bào tử từ cơ thể cá sẽ rơi ra

ngoài trôi nổi trong nước hoặc lắng xuống đáy bùn và tiếp tục gây bệnh khi xâm nhập vào ống tiêu hóa của cá.

Trong vòng phát triển này, giảm phân ở lần phân chia cuối cùng để cho 2 nhân của tế bào mầm trong bào tử. Khi tế bào mầm được giải phóng, hai nhân phối hợp với nhau cho nhân lưỡng bội và bắt đầu nguyên phân để cho plasmodi nhiều nhân. Như vậy *trong vòng đời giai đoạn đơn bội rất ngắn và đặc điểm này sai khác rõ rệt với vòng phát triển của Trùng bào tử.*

Trùng bào tử nhầy có thể gây chết cá hàng loạt, nhất là đối với cá con. Ở nước ta chúng là nhóm ký sinh gây hại cá đáng chú ý, kể cả cá nuôi và cá trong tự nhiên. Bào tử của trùng bào tử nhầy có vỏ kitin dày nên rất khó diệt. Chúng sống lâu trong bùn đáy nên các loài cá ăn đáy (chép, giếc, trôi...) dễ bị bệnh. Cá bị bệnh bơi không bình thường, quẫy mạnh, đuôi cong, xuất hiện trên da các đốm đen, kém ăn và chết dần. Khi bị nặng cá có u màu trắng đục trên da, trên vây hoặc trên mang. Phòng bệnh bằng tiệt trùng (tẩy vôi và phơi đáy ao) ao ương và ao nuôi và kiểm tra mầm bệnh trước khi thả cá giống vào ao.

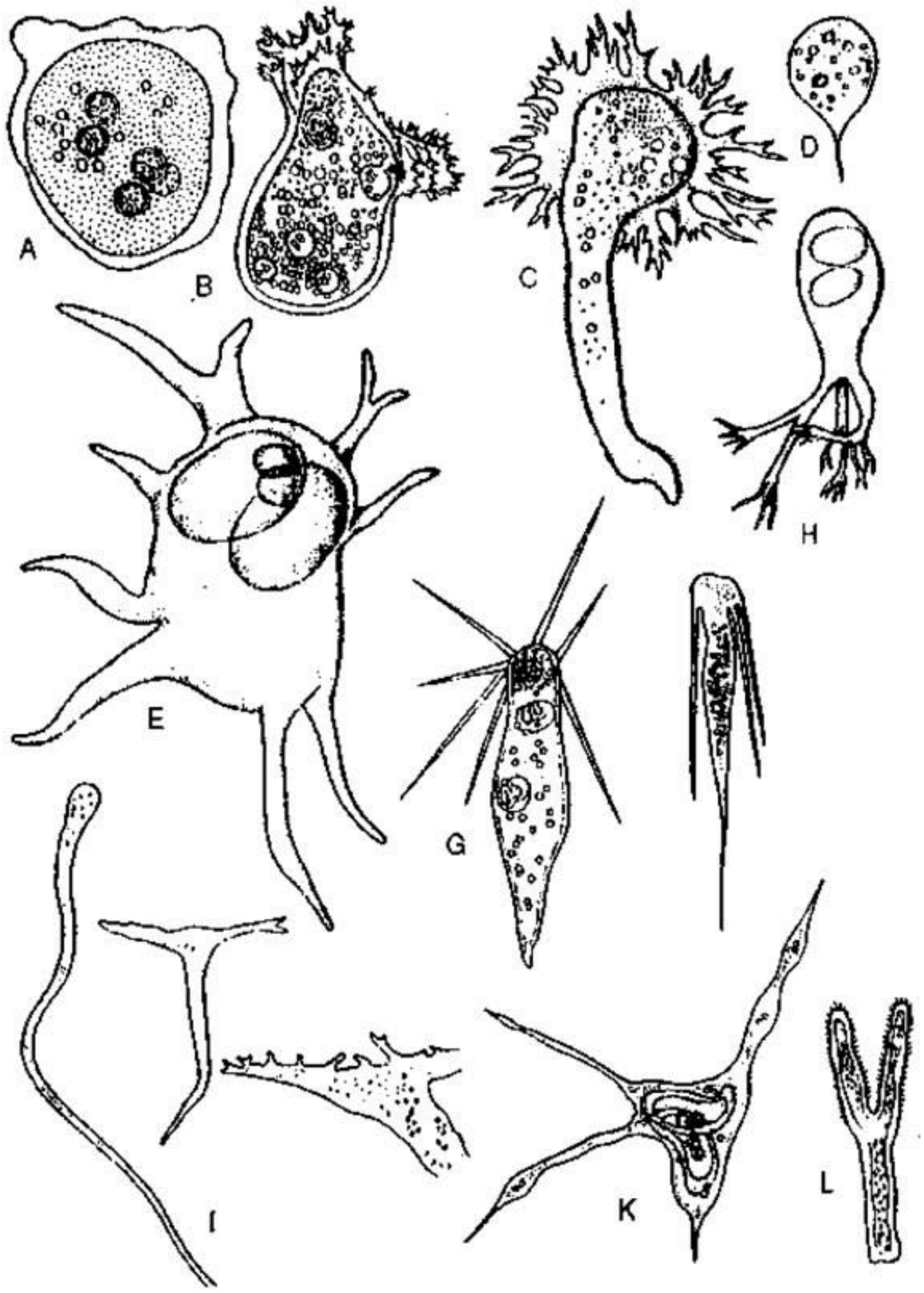


Hình 2.37 - Bào tử của một số Trùng bào tử nhầy

(A-E,H theo *Schulman*; G theo *Benajiba* và *cs*)

A - *Henneguya zikaweiensis*; B - *Hexacapsula neothum*; C,E -*Myxobolus karelicus* (C *nhìn chính diện*, E *nhìn bên*); D - *Ceratomyxa obtusa*; G - Cấu trúc siêu hiển vi qua một phần bản cắt dọc bào tử *Myxidium giardi* ký sinh ở cá *Anguilla anguilla;* H -*Myxidium obscurum*. 1. Sợi đỉnh chưa phóng; 2. Sợi đỉnh sau khi phóng; 3. Lớp vỏ sáng; 4. Lớp vỏ tối.

Có khoảng 1250 loài. Hiện biết ở nước ta 43 loài trong các giống *Ceratomyxa*, *Zschokkelle*, *Myxolobus*, *Myxobilatus*, *Henneguya* và *Thelohanellus*, trong số này *Myxolobus* là giống gặp nhiều loài nhất. Thành phần loài ký sinh trên cá thuộc lưu vực sông Hồng và lưu vực sông Cửu Long khác nhau rõ rệt. Trong 43 loài đã gặp chỉ có 2 loài (*Myxolobus semeniformis* và *Henneguya schudmani*) chung cho cả hai lưu vực sông.



Hình 2.38 - Plasmodi của một số Trùng bào tử nhầy (theo *Schulman*)

A - *Ortholinea divergens*; B - *Chloromyxum leydigi*; C - *Sinuolinea dimorpha*; D - *Myxoproteus caudatus*; E - *Sphaerospora irregularis*; G - *Leptotheca agilis*; H -*Ceratomyxa ramosa*; I - *C.drepantopsettae*; K - *C.appendiculata*; L - *Myxidium lieberkühni*.

NGÀNH TRÙNG VI BÀO TỬ (MICROSPOROZOA)

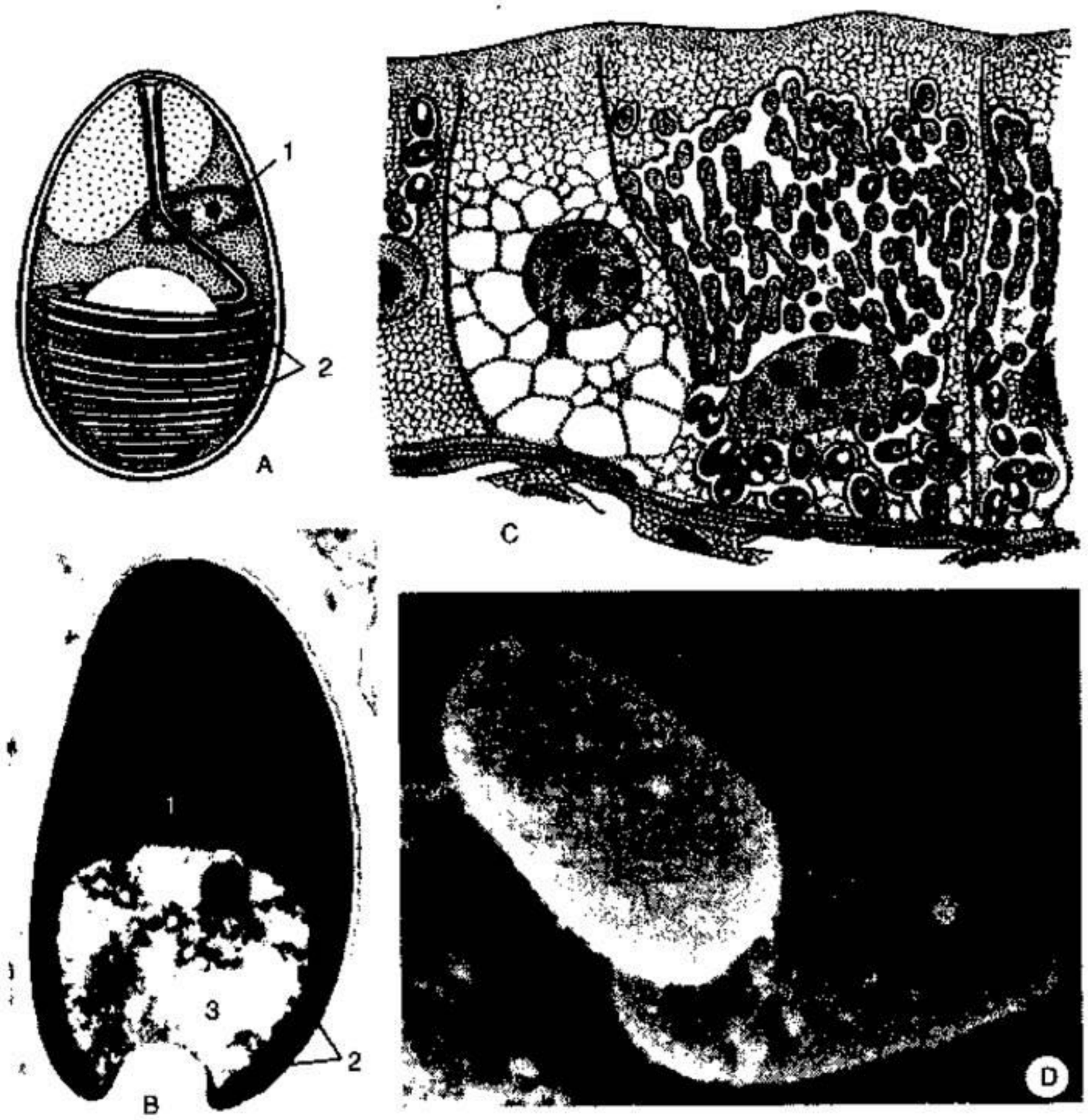
Đặc điểm xác định:

- Ký sinh trong cơ thể động vật, chủ yếu ở sâu bọ và các chân khớp khác.
- Tế bào không có ty thể và không có cơ quan đỉnh.

Trước đây trùng vi bào tử được coi là một nhóm của Trùng bào tử gai do có chung dạng bào tử, nhưng dẫn liệu mới về cấu trúc siêu hiển vi chứng tỏ sự giống nhau này chỉ là bề ngoài. Tế bào của trùng vi bào tử thiếu ty thể và không có cơ quan đỉnh. Bào tử của trùng vi bào tử chỉ là một tế bào (h.2.39A,B,D). Tế bào mầm hình như qua ống rỗng của sợi chích vào tế bào vật chủ nơi chúng ký sinh. Trong tế bào của vật chủ, tế bào mầm sinh sản rất nhanh, hình thành dạng chuỗi mà mỗi mắt xích là một bào tử (h.2.39C). Vi bào tử thường rất bé, 4-6μm, ít khi quá 10μm.

Hiện biết khoảng 850 loài trùng vi bào tử, chúng ký sinh ở sâu bọ, ở một số chân khớp khác và chỉ số ít ký sinh ở cá.

Một số loài như *Nosema bombycis* (h.2.39C) ký sinh trong tế bào nội quan của tằm, gây bệnh tằm gai, gây hại cho nghề nuôi tằm ở nhiều nước; *Nosema apis* gây bệnh lỵ ở ong, thường gặp trong nghề nuôi ong. Gây nhiễm trùng vi bào tử cho sâu bọ hại nông nghiệp đang là một trong các hướng được quan tâm để phòng chống sâu hại.



Hình 2.39 - Bào tử của Trùng vi bào tử
(A,C từ *Dogel*; B,D theo *Faye, Bouix và cs*)
A - Sơ đồ cấu tạo chung; B,D - Bào tử của *Loma boopsi* ký sinh ở cá *Boops boops* nhìn dưới kính hiển vi điện tử quét (B-cắt dọc, D-nhìn ngoài); C - Bào tử *Nosema bombycis* trong tế bào mô bì ruột của tằm gây bệnh tằm gai. 1. Nhân; 2. Sợi chích; 3. Không bào.

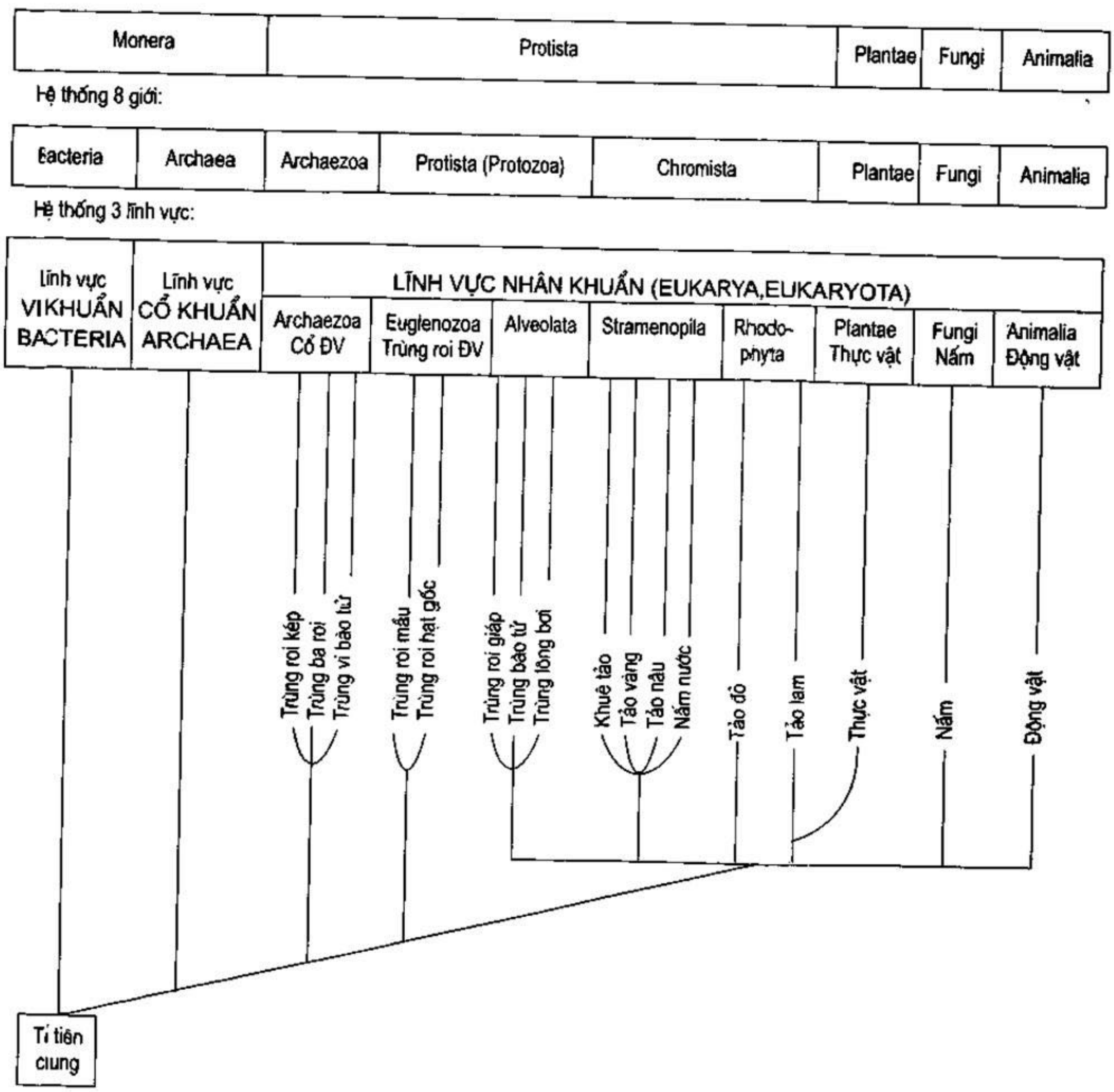
QUAN HỆ PHÁT SINH CỦA CÁC NHÓM ĐỘNG VẬT NGUYÊN SINH

Trong một vài thập kỷ gần đây các dẫn liệu mới về các chuỗi axit nucleic và các cấu trúc siêu hiển vi của tế bào đã đề xuất nhiều vấn đề mới về hệ thống học Động vật nguyên sinh.

Các vấn đề mới này liên quan tới quan hệ phát sinh của các nhóm Nguyên sinh vật (Protista) và thứ bậc của các taxon phân loại (khi cân bằng với mức mà Động vật, Thực vật và Nấm được coi là các taxon bậc giới như hiện nay).

Vì lẽ còn có nhiều ý kiến khác nhau về thứ hạng của các taxon của Động vật nguyên sinh, để tránh gây xáo trộn về sau, trong phần này chúng tôi thường dùng thuật ngữ "nhóm" để chỉ một taxon nào đó còn chưa có ý kiến thống nhất về thứ hạng trong hệ thống phân loại.

Năm 1969 Robert Whittaker phổ biến hệ thống 5 giới sống và trong hệ thống này tất cả nhân chuẩn đơn bào, không kể trước đó chúng thuộc động vật, thực vật hay nấm, được tập trung vào một giới riêng gọi là giới Nguyên sinh vật (Protista). Trong các năm 1970 và 1980, phạm vi của Protista được mở rộng thêm bao gồm cả một số nhóm sinh vật đa bào như rong biển (trước đó thuộc thực vật) và nấm nhầy (trước đó thuộc nấm). Tiếp theo hệ thống 8 giới xuất hiện, với việc tách Protista thành 3 giới riêng biệt: Archaezoa (Cổ động vật) bao gồm các nguyên sinh vật thiếu ty thể trong tế



Hình 2.40 - Sơ đồ phát sinh của một số nhóm động vật nguyên sinh trong hệ thống 5 giới, 8 giới và 3 lĩnh vực (theo *Campbell*,1999).

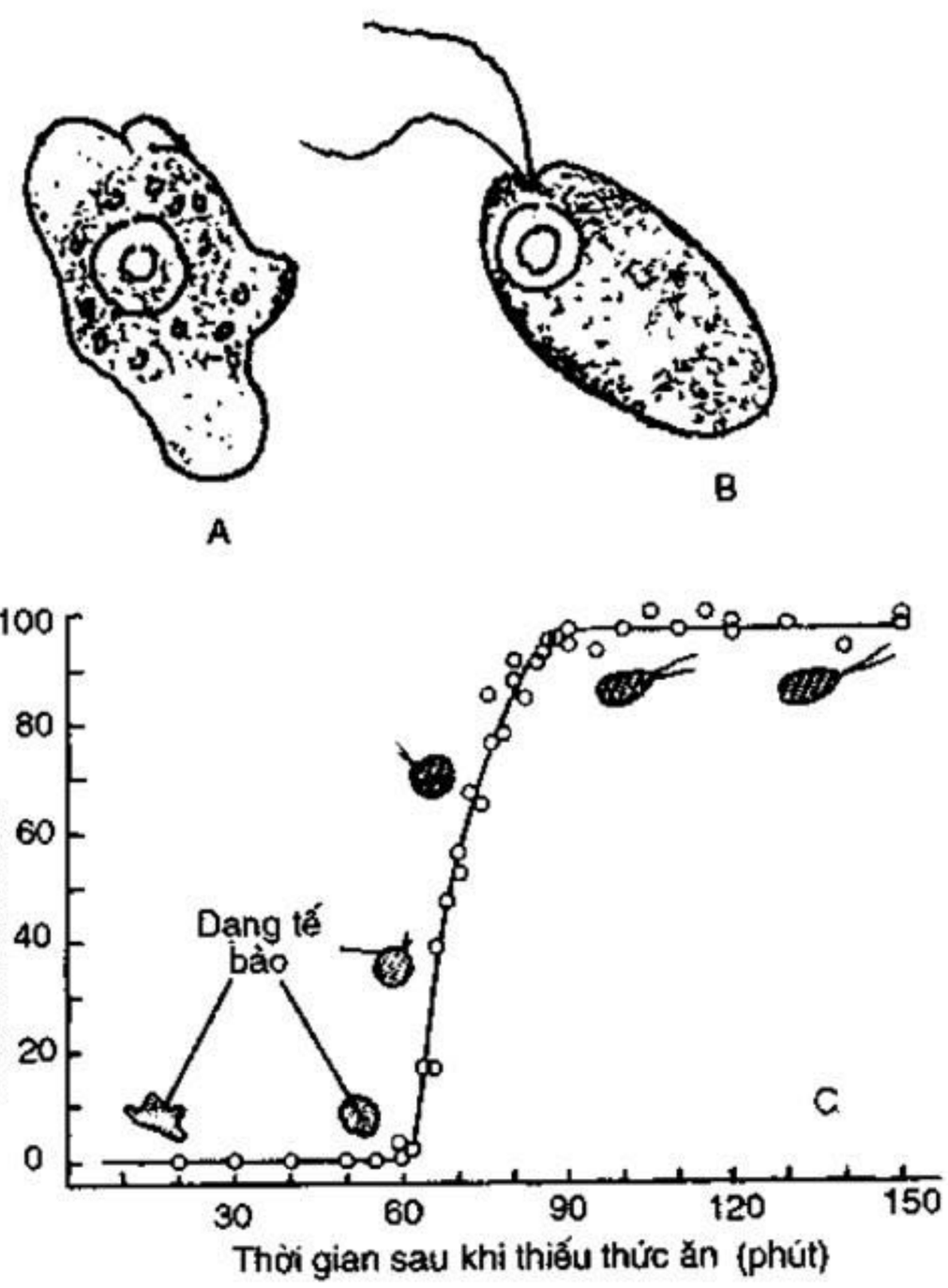
bào, được coi là đại diện cho một nhóm nguyên sinh vật cổ khi tế bào chưa có ty thể; Protozoa (còn gọi là Protista) ứng với số động vật nguyên sinh còn lại không kể Trùng roi thực vật và Chromista (Nguyên sinh vật có màu) bao gồm các loài tảo đơn bào và đa bào mà trước đó được xếp vào giới thực vật.

Các dẫn liệu mới, nhất là các dẫn liệu phân tử, có được từ các năm 1990 đã đề xuất nhiều vấn đề liên quan đến quan hệ phát sinh của các nhóm Protista, tuy một số nhóm khác vẫn còn để ngỏ vì thiếu dẫn liệu. Thể hiện gần đây nhất là hệ thống 3 lĩnh vực và một số "giới chọn" (candidate kingdom) của Neil A.Campbell (1999) (h.2.40). Gọi là "giới chọn" vì Campbell chỉ mới đề cập đến một số nhóm có dẫn liệu chứng tỏ chúng tạo thành các nhóm đơn phát sinh ở bậc giới và ông chỉ đưa vào sơ đồ phát sinh các nhóm này. Một số nhóm vì còn thiếu dẫn liệu hoặc vì chưa có ý kiến rõ ràng ông không đưa vào sơ đồ phát sinh.

5 "giới chọn" mà Campbell đề xuất cùng với các nhóm tương ứng trong hệ thống 8 giới và 5 giới được giới thiệu trên hình 2.40 là Archaezoa, Euglenozoa, Alveolata, Stramenopila và Rhodophyta. Trong 5 "giới chọn" này Archaezoa là nhóm gây tranh cãi nhiều nhất. Quan hệ tiến hóa giữa Trùng roi kép (Diplomonadina), Trùng ba roi (Trichomonadina) và Trùng vi bào tử chưa thật rõ ràng. Một vài Archaezoa có thể chưa bao giờ có ty thể, số khác có thể mất cơ quan tử này trong quá trình tiến hóa. Dẫn liệu về các đoạn axit nucleic và cấu trúc tế bào chỉ ra rằng Euglenozoa, Alveolata, Stramenopila và Rhodophyta là các taxon đơn phát sinh. Là thành viên của Động vật nguyên sinh, Euglenozoa gồm Trùng roi mầu (cơ thể quang hợp) và một nhóm ký sinh có quan hệ gần gũi là Trùng roi hạt gốc. "Giới chọn" Alveolata gồm Trùng roi giáp, Trùng bào tử và Trùng lông bơi. Ba nhóm này tuy rất khác nhau về cấu tạo, môi trường sống và đặc điểm phát triển nhưng chúng có chung các khoang có màng bao quanh nằm dưới lớp mặt (alveoli). Chức năng của các khoang này còn chưa rõ, có thể chúng giúp ổn định bề mặt tế bào và điều chỉnh lượng nước và ion của tế bào.

Trong các nhóm chưa đưa vào sơ đồ phát sinh, Campbell lưu ý tới các nguyên sinh vật di chuyển bằng chân giả, với 5 taxon: Trùng chân rễ (Rhizopoda), Trùng chân tia (Actinopoda, bao gồm cả Trùng phóng xạ và Trùng mặt trời), Trùng lỗ (Foraminifera), Nấm nhầy vô bào (Myxomycota) và Nấm nhầy tế bào (Acrasiomycota).

Cơ quan tử chuyển vận (chân giả, lông bơi hoặc roi bơi) và bộ nhân (một nhân, 2 nhân hoặc nhiều nhân giống nhau hay biệt hóa thành 2 loại: nhân sinh sản và nhân dinh dưỡng) thường là các đặc điểm dùng để phân biệt các nhóm động vật nguyên sinh. Tuy nhiên một số nhóm có thể có cùng lúc một vài loại cơ quan tử hoặc các loại cơ quan tử này có thể



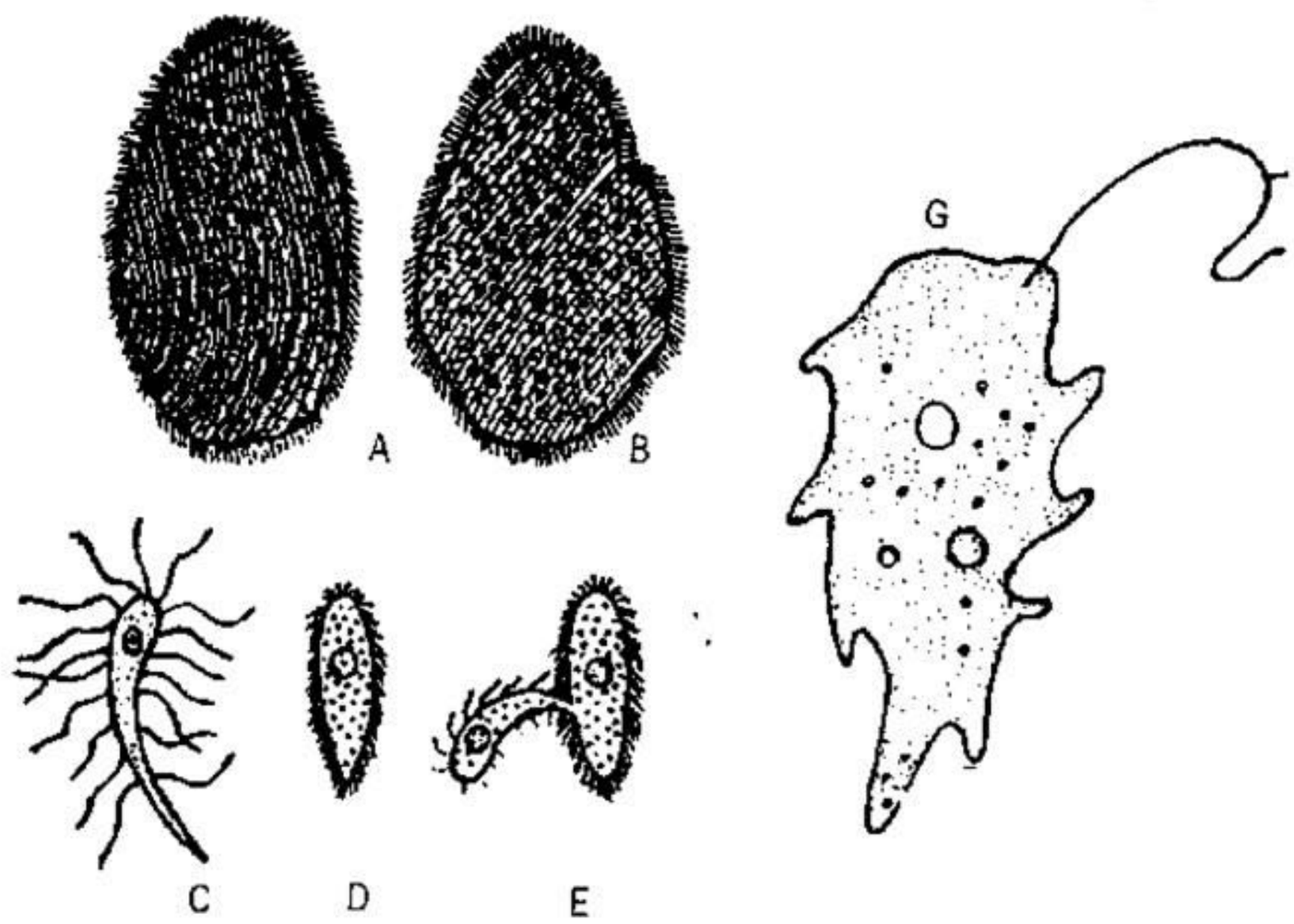
Hình 2.41 - Hai dạng sống của *Naegleria gruberi* (A,B vẽ lại theo ảnh chụp từ *Gilbert;* C từ *Pechenik*)
A - Dạng amíp; B - Dạng có roi bơi; C - Quá trình chuyển từ dạng amíp sang dạng có roi bơi khi môi trường thiếu thức ăn.

thay đổi trong vòng phát triển tùy theo giai đoạn phát triển hoặc khi môi trường sống thay đổi. Các nhóm mang tính "bắc cầu" này rất đáng chú ý khi xây dựng hệ thống phân loại tự nhiên động vật nguyên sinh. Ta kể một số nhóm thường được nhắc đến.

Naegleria gruberi (h.2.41) thuộc Percolozoa, bình thường có dạng amíp điển hình nhưng khi môi trường thiếu thức ăn chúng chuyển sang dạng trùng roi điển hình với 2 roi bơi. Cơ thể của chúng thiếu thể Golgi.

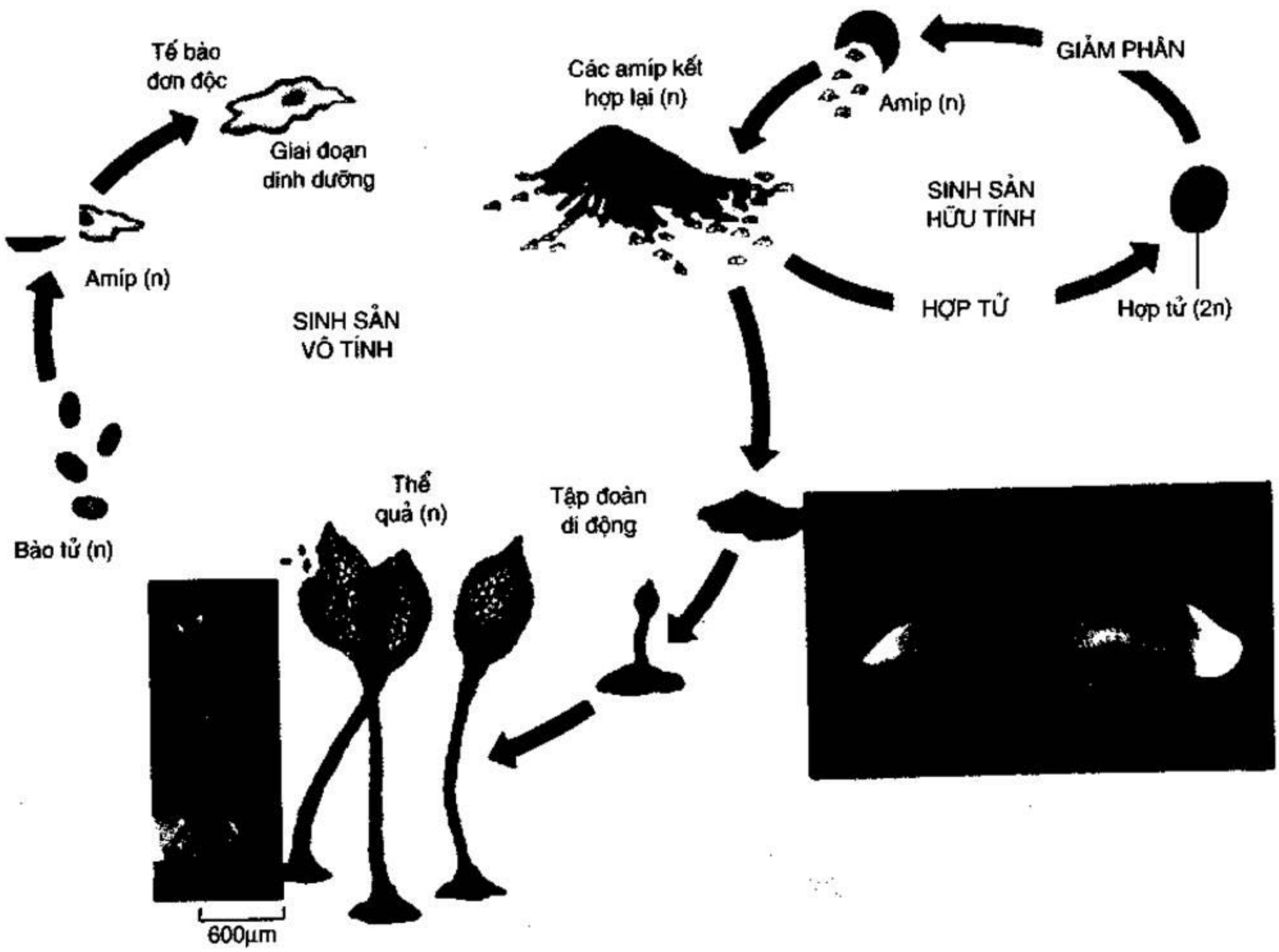
Mastigamoeba (trùng roi chân giả, h.2.42G) thuộc Rhizomastigina, có cơ quan di chuyển là roi và chân giả, gồm ít loài sống trong nước ngọt và đất ẩm.

Opalina ranarum (h.2.42A-E) thuộc Opalinata ký sinh trong ruột sau của Lưỡng cư. Cơ thể *Opalina* có nhiều nhân cùng kiểu, có rất nhiều roi bơi ngắn tựa như lông bơi của trùng lông bơi. Cùng với sinh sản vô tính bằng cắt đôi, *Opalina* còn sinh sản hữu tính bằng hình thành giao tử. Vòng phát triển của *Opalina* khớp với vòng phát triển của lưỡng cư là vật chủ của nó.



Hình 2.42 - Một số nhóm có đặc điểm chuyển tiếp giữa các ngành Động vật nguyên sinh (A-E từ *Dogel*; G từ *Pechenik*)
A-E - *Opalina ranarum;* A - Trưởng thành; B - Đang phân đôi; C - Giao tử bé; D - Giao tử lớn; E - Hai giao tử phối hợp cho hợp tử; G - *Mastigamoeba longifilum.*

Nấm nhầy vô bào (Myxomycota). Trước đây xếp vào nấm, nhưng thực ra chúng khác nấm về cấu trúc tế bào, đặc điểm sinh sản và vòng đời. Do đó hiện nay chúng được coi là gần với động vật nguyên sinh dạng amíp hơn. Chúng có màu sáng (vàng hoặc da cam), là sinh vật dị dưỡng, gặp thường xuyên trên thực vật đang phân giải. Giai đoạn dinh dưỡng trong vòng đời là một khối amíp gọi là thể hợp bào (plasmodium), có thể có đường kính khoảng một vài centimet. Tuy lớn như vậy, nhưng thể hợp bào vẫn không phải là đa bào. Chúng chỉ là một khối tế bào chất chứa nhiều nhân. Ở nhiều loài, nhân của thể hợp bào lưỡng bội và phân chia đều đặn với hàng nghìn nhân nguyên phân đồng thời. Do đặc điểm này nấm nhầy vô bào được dùng để nghiên cứu chi tiết phân tử của nguyên phân. Trong một kênh mảnh, tế bào chất chảy theo một hướng, sau đó theo hướng khác tạo thành các dòng đập rất đẹp khi nhìn dưới kính hiển vi. Dòng tế bào chất rõ ràng là giúp phân phát thức ăn và oxy. Thể hợp bào bắt vụn thức ăn bằng thực bào và sinh trưởng bằng kéo dài chân giả trên đất ẩm, mùn lá hoặc gỗ mục. Khi môi trường sống trở nên bất lợi (khô, thiếu thức ăn...) thể bào tử được hình thành, các tế bào trong túi bào tử giảm phân để cho các bào tử và khi vỏ túi bào tử chín vỡ, bào tử được tung ra ngoài. Khi điều kiện sống được cải thiện, bào tử nẩy mầm cho tế bào đơn bội dạng có roi bơi hoặc dạng amíp hoạt động. Hai dạng này dễ dàng biến đổi qua lại. Các tế bào cùng loại phối hợp từng cặp với nhau cho hợp tử, trong đó nhân nguyên phân nhiều lần không kèm theo phân chia tế bào chất để cho nấm nhầy vô bào mới. Trong vòng đời của nấm nhầy vô bào giai đoạn lưỡng bội chiếm ưu thế.



Hình 2.43 - Vòng phát triển của nấm nhầy tế bào (theo *Campbell*)
Trong khung là ảnh chụp tập đoàn di động (bên phải) và thể quả (bên trái).

Dictyostelium (h.2.43) thuộc Acrasiomycota (Nấm nhầy tế bào).

Dictyostelium có cấu tạo amíp điển hình nhưng là tế bào đơn bội. Các tế bào đơn độc này ăn vi khuẩn khi bò trên chất hữu cơ thối rữa. Chúng có thể sinh sản vô tính hoặc hữu tính. Trong *sinh sản vô tính*, khi thức ăn cạn kiệt, tế bào amíp di chuyển về một trung tâm tổ hợp, nơi hàng trăm tế bào tập trung lại (nhờ hóa chất dẫn dụ AMPc - adenozinmonophotphat vòng - do chính chúng tiết ra) tạo thành một khối tế bào amíp. Tổ hợp này hoạt động giống như sên trần có thể di chuyển một thời gian trước khi ngừng di chuyển và mọc thể quả. Khi hình thành thể quả (h.2.43) một vài tế bào khô lại để tạo thành cuống, trong khi các tế bào khác bò lên trên các tế bào khô này để hình thành bào tử. Bằng cách này một nhóm bào tử được hình thành trên đỉnh của mỗi thể quả. Tiếp theo bào tử được phát tán vào môi trường thích hợp, tế bào amíp thoát khỏi vỏ bảo vệ của bào tử và bắt đầu dinh dưỡng. Khi *sinh sản hữu tính* một đôi amíp đơn bội gắn với nhau để tạo thành hợp tử, là giai đoạn lưỡng bội độc nhất trong vòng đời. Hợp tử trở thành tế bào khổng lồ khi ăn tất cả các amíp đơn bội bao quanh. Tế bào khổng lồ này tiếp đó tạo vỏ bọc ngoài, giảm phân rồi nguyên phân một vài lần tiếp theo. Kết thúc vòng sinh sản hữu tính, các amíp đơn bội được giải phóng khi vỏ kén bị vỡ. Các amíp này ăn vi khuẩn và tùy tình hình có thể hình thành tổ hợp như đã thấy ở sinh sản vô tính.

Khác với nấm nhầy vô bào, nấm nhầy tế bào có giai đoạn đơn bội chiếm hầu hết vòng phát triển (chỉ có hợp tử là lưỡng bội), có hình thành thể quả trong sinh sản vô tính và phần lớn nấm nhầy tế bào không có giai đoạn có roi.

Cũng như nấm nhầy vô bào, sự giống nhau bề ngoài của nấm nhầy tế bào với nấm một phần do tiến hóa đồng quy của cấu trúc cơ thể hình sợi, sự thích nghi về hình thái làm tăng sự lan tỏa trong môi trường và làm tăng vai trò phân giải của các cơ thể này. Vòng đời phức tạp của nấm nhầy tế bào thể hiện tính thích nghi cao để có thể sống được trong các cảnh sống biến đổi và dễ dàng phát tán tới nguồn thức ăn mới.

Vòng đời của nấm nhầy tế bào đề xuất cho ta một trong các con đường hình thành sinh vật đa bào. Từ đơn bào dạng amíp, các tế bào đồng nhất này có thể tập hợp lại với nhau và biệt hóa thành tế bào *cuống thể quả* và tế bào *thể quả* hoạt động như một cơ thể đa bào thực sự.

TÓM TẮT

1. Động vật nguyên sinh

Hiện biết khoảng 38000 loài đang sống và khoảng 44000 loài hóa thạch. Sống ở biển, nước ngọt, đất ẩm hoặc ký sinh trong hoặc trên cơ thể các sinh vật khác. Hệ thống phân loại các sinh vật đơn bào (trong đó có động vật nguyên sinh) trong những năm gần đây thay đổi nhiều và có khuynh hướng tách ra thành nhiều giới.

Đặc trưng của Động vật nguyên sinh là: về cấu tạo ứng với một tế bào nhưng có hoạt động sống của một cơ thể độc lập. Do đó các phần của tế bào có thể phân hóa phức tạp. Tế bào của Động vật nguyên sinh là tế bào đa năng. Trong tế bào gặp một vài cơ quan tử không thấy có trong tế bào của động vật đa bào như không bào co bóp *(cơ quan tử điều hòa áp suất trong tế bào chất) và* bao chích, thể phóng *(cơ quan tử tấn công và tự vệ). Nhìn chung tế bào của Động vật nguyên sinh có phổ biến đổi rộng, kể cả về cấu tạo và chức năng.*

Nguyên phân là cách sinh sản phổ biến của Động vật nguyên sinh. Có không ít nhóm Động vật nguyên sinh còn xen kẽ với sinh sản hữu tính dưới nhiều hình thức (sinh giao tử, tiếp hợp).

Dị dưỡng, tự dưỡng hoặc hỗn dưỡng. Tiêu hóa nội bào.

Kết bào xác khi gặp điều kiện sống bất lợi. Có nhiều loài ký sinh gây bệnh nguy hiểm cho người và động vật.

Căn cứ vào đặc trưng của cơ quan tử di chuyển và việc có hay không giai đoạn bào tử trong vòng đời của nhóm ký sinh, có thể phân biệt thành 4 nhóm Động vật nguyên sinh (có lông bơi, *có* roi bơi, *có* chân giả *và có* bào tử*) và trong mỗi nhóm có một số ngành Động vật nguyên sinh.*

2. Trùng lông bơi

Cơ thể có hình dạng ổn định. Có các khoang có màng bao quanh nằm dưới lớp mặt. Thường có 2 nhân: nhân lớn (nhân dinh dưỡng) và nhân bé (nhân sinh sản). Di chuyển nhờ lông bơi với phức hợp cấu trúc gốc lông bơi phức tạp. Có 2 lớp: Trùng cỏ và Trùng ống hút.

Sinh sản vô tính bằng nguyên phân và sinh sản hữu tính bằng tiếp hợp.

3. Trùng biến hình

*Không có hình dạng ổn định. Có nội chất và ngoại chất có thể biến đổi qua lại, quyết định nhiều hoạt động sống của cơ thể. Cơ thể trần (*Amíp trần*) hoặc có vỏ (*Amíp có vỏ*). Chuyển vận bằng chân giả dạng thùy hoặc dạng sợi.*

Sinh sản bằng phân đôi.

4. Trùng lỗ

Có vỏ nhiều lỗ một ngăn hay nhiều ngăn. Chân giả thò ra ngoài hình sợi kết thành mạng ở ngoài vỏ (chân giả mạng). Vòng đời xen kẽ 2 thế hệ đơn bội và lưỡng bội ứng với 2 kiểu sinh sản hữu tính và vô tính. Vỏ của các loài hóa thạch được dùng để xác định địa tầng, sản xuất phấn viết và xi măng.

5. Trùng phóng xạ

Sống trôi nổi ở biển. Tế bào chất có 2 phần: phần trong nang và phần ngoài nang không ứng với nội chất và ngoại chất, ngăn cách bằng bao trung tâm. Bao trung tâm là màng chất hữu cơ quánh, có nhiều lỗ qua đó tế bào chất trong bao và ngoài bao thông với nhau, cùng với các gai xương bằng chất khoáng, tạo thành bộ xương hình học đều đặn và tinh tế. Chân giả trục có vi ống nâng đỡ tỏa ra xung quanh và có thể kết thành mạng ở phía ngoài.

Sinh sản vô tính và hữu tính.

6. Trùng mặt trời

Sống trôi nổi, chủ yếu ở nước ngọt. Cơ thể có lớp ngoại chất ở ngoài sai khác rõ với lớp nội chất bên trong nhưng giữa chúng không có bao trung tâm ngăn cách. Bắt mồi và di chuyển bằng chân giả trục.

Sinh sản vô tính bằng phân đôi. Một vài loài sinh sản hữu tính.

7. Động vật cổ

Cơ thể có nhiều roi, ký sinh hoặc cộng sinh. Tế bào thiếu ty thể.

8. Trùng roi động vật

Sống tự do hoặc ký sinh, tự dưỡng hoặc dị dưỡng. Có ty thể và ADN ngoại bào. Có 2 nhóm: Trùng roi màu *và* Trùng roi hạt gốc. *Trùng roi màu sống tự do, tự dưỡng hoặc hỗn dưỡng. Trùng roi hạt gốc ký sinh, dị dưỡng, có loài gây bệnh nguy hiểm cho người và gia súc.*

9. Trùng roi giáp

Cơ thể có vỏ giáp bằng xenlulozơ bọc ngoài, có 2 rãnh xếp thẳng góc từ đó xuất phát 2 roi bơi. Phần lớn có hạt màu và tự dưỡng. Một số trùng roi giáp mang độc tố. Phát triển bùng nổ của các loài này tạo "thủy triều đỏ" gây ngộ độc nhiều nhóm động vật biển và người sử dụng chúng làm thực phẩm. Thủy triều đỏ xuất hiện thường xuyên hơn trong những năm gần đây có thể có nguyên nhân từ ô nhiễm môi trường nước biển.

10. Trùng roi cổ áo

Sống ở nước ngọt hoặc nước mặn, dạng đơn độc hoặc tập đoàn. Cơ thể có loại tế bào cổ áo đặc trưng.

11. Trùng bào tử

Ký sinh trong khoang (khoang ruột, thể xoang, mạch máu...) và trong tế bào của cơ thể động vật, gây nhiều bệnh nguy hiểm cho người và gia súc.

Trùng bào tử có cơ quan đỉnh giúp xuyên qua màng tế bào của vật chủ.

*Trong vòng đời có xen kẽ thế hệ sinh bào tử và sinh giao tử (*Trùng 2 đoạn*), hoặc có thể thêm nhiều thế hệ liệt sinh (*Trùng hình cầu, Trùng bào tử máu*). Bào tử có vỏ bảo vệ là giai đoạn chịu được điều kiện sống bất lợi khi rời vật chủ. Tăng nhanh số lượng cá thể nhờ liệt sinh, sự hiện diện của bào tử và giai đoạn đơn bội chiếm phần lớn vòng đời là đặc điểm của Trùng bào tử.*

Có 3 nhóm: Trùng 2 đoạn, Trùng hình cầu *và* Trùng bào tử máu, *khác nhau về vòng phát triển và nơi ký sinh.*

12. Trùng bào tử gai

Ký sinh trong cơ thể động vật, chủ yếu ở cá. Có tế bào chích, có thể phóng ra ngoài thành gai bám. Giai đoạn lưỡng bội chiếm phần lớn trong vòng phát triển. Có ý kiến khác nhau về vị trí phân loại học nhóm này.

13. Trùng vi bào tử

Ký sinh trong cơ thể động vật, chủ yếu trong sâu bọ và các chân khớp khác. Thiếu ty thể trong tế bào. Có ý kiến khác nhau về vị trí phân loại học nhóm này.

14. Quan hệ phát sinh của các nhóm Động vật nguyên sinh

Các dẫn liệu mới về cấu trúc siêu hiển vi của tế bào và phân đoạn axit nucleic đã cho phép tách ra một vài taxon đơn phát sinh như Cổ động vật, Trùng roi động vật, Alveolata *trong phạm vi Động vật nguyên sinh. Nhiều nhóm khác còn thiếu dẫn liệu để quyết định, đặc biệt nhóm động vật nguyên sinh di chuyển bằng chân giả và một vài nhóm thể hiện vị trí trung gian giữa các taxon đã được xác định như* Percolozoa, Rhizomastigina, Opalinata, Nấm nhầy vô bào *và* Nấm nhầy tế bào. *Các quan hệ phát sinh được xác định hôm nay hẳn sẽ còn được hoàn chỉnh trong các năm tới.*

CÂU HỎI

1. Nêu đặc điểm chung của phân giới Động vật nguyên sinh. Lấy các dẫn chứng để thấy rõ sự biểu hiện đa dạng của các đặc điểm đó.

2. Cơ quan tử nào của tế bào động vật nguyên sinh không thấy có trong cấu tạo tế bào của động vật đa bào ?

3. Phân tích cấu trúc và hoạt động của chân giả, lông bơi và roi bơi của Động vật nguyên sinh. Giới thiệu các nhóm động vật nguyên sinh cùng có 2 trong số các cơ quan tử chuyển vận đã nêu trên.

4. Các đặc điểm phân biệt giữa các ngành trong phân giới Động vật nguyên sinh.

5. Giới thiệu kèm theo dẫn chứng các hình thức sinh sản vô tính và hữu tính của Động vật nguyên sinh.

6. Thống kê các Động vật nguyên sinh ký sinh ở người. Nêu đặc điểm cấu tạo, nơi ký sinh, hoạt động sống, vai trò gây bệnh và cách phòng trị chúng.

TÀI LIỆU ĐỌC THÊM

1. *Thái Trần Bái, Trần Đức Hinh, 1997* - Bệnh sốt rét. Sinh học ngày nay. T.3, N.4(10):*53-57*.

2. *Vũ Thị Phan,1996* - Dịch tễ học bệnh sốt rét và phòng chống bệnh sốt rét ở Việt Nam. Nxb. Y học, Hà Nội:*1-295*.

3. *Đỗ Dương Thái, Nguyễn Thị Minh Tâm, Phạm Văn Thân, 1973* - Ký sinh trùng và bệnh ký sinh trùng ở người. Nxb. Y học. Phần "Đơn bào ký sinh ở người": trang *133-405*.

4. *Vũ Trung Tạng, 2000* - Thủy triều đỏ, một thảm họa của các vùng biển. Sinh học ngày nay. T.6, N.3(21): *40-41*.

5. *Peter H.Raven, George B.Johnson, 1989* - Biology (second edition): 36-Protists: *606-630*. Tunies Mirror, Mosby, College Publishing). St Louis, Toronto, Boston, Los Altos.

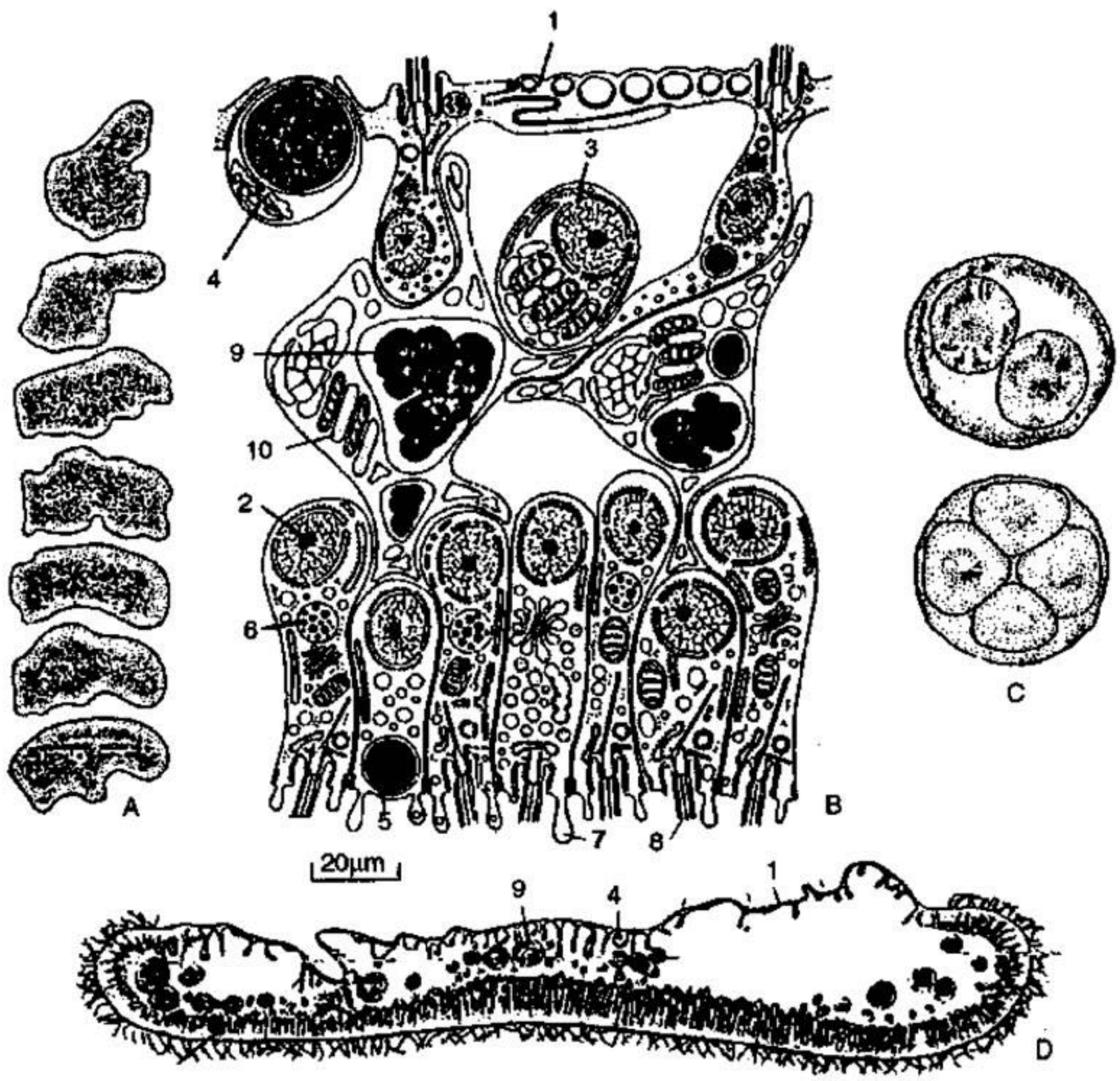
CHƯƠNG III
NGÀNH PLACOZOA (ĐỘNG VẬT HÌNH TẤM)

Đặc điểm xác định:

- Sinh vật đa bào ở biển, có roi bơi, biến hình.
- Cơ thể dẹp.có 2 lớp tế bào mô bì phía lưng và phía bụng.

Đại diện của ngành là *Trichoplax adherens*.

Trichoplax sống ở biển, bò trên đáy hay trên cây thủy sinh. Cơ thể dẹp, biến hình, đường kính không quá 8 - 10mm (thường bé hơn 1mm) dày 10 - 15μm (h.3.1).



Hình 3.1 - Cấu tạo cơ thể và đặc điểm phát triển của *Trichoplax sp.* A - Biến dạng cơ thể khi di chuyển (cách nhau 10 phút); B - Bản cắt lưng bụng nhìn một phần và toàn bộ (D); C - Phân cắt trứng (A theo *Schulze*; B,D theo *Ivanov*; C theo *Grell*)

1. Mô bì chìm phía lưng; 2. Mô bì phía bụng; 3. Tế bào giàu ty thể; 4. Cầu sáng; 5. Một phần tế bào tuyến; 6. Không bào chứa thức ăn; 7. Nhú mô bì; 8. Gốc roi bơi, 9. Thể nâu; 10. Bộ ty thể.

Cơ thể *Trichoplax* có lớp mô bì không đều bọc ngoài, ở giữa là khoang trống hoặc chất đầy nhu mô. Mô bì phía bụng không có màng đáy nên không giới hạn với tế bào nhu mô ở dưới. Lớp này gồm các tế bào có roi bơi viền cả quanh bờ cơ thể, xen kẽ có ít tế bào tuyến. Phía lưng là mô bì chìm, cũng có roi bơi nhưng xếp thưa hơn so với mô bì phía bụng và xen các tế bào "sáng" hình cầu chưa rõ chức năng. Trong nhu mô có tế bào amíp có khi chứa không bào tiêu hóa. Ngoài ra tùy loài còn có thể có vài loại tế bào khác như tế bào chứa thể nâu dưới lớp mô bì phía bụng và tế bào hình thoi chéo từ lưng xuống bụng.

Trichoplax di chuyển vừa nhờ hoạt động của roi bơi vừa do cơ thể biến dạng nên thoạt nhìn tựa như di chuyển của amíp cỡ lớn. Khi ăn, mặt bụng của *Trichoplax* trùm lên mồi, tiết enzym biến đổi thức ăn ở ngoài cơ thể và tiêu hóa ngoại bào.

Trichoplax có thể sinh sản vô tính bằng cắt đôi hoặc bằng mọc chồi và sinh sản hữu tính. Con non được tách từ chồi có dạng nửa hình cầu, đường kính 20 - 60 μm. Phía lưng lồi, bụng phẳng, giữa mặt bụng có lỗ lõm vào trong. Thành phần tế bào phía lưng và phía bụng của ấu trùng tương tự trưởng thành. Ấu trùng bơi tự do không định hướng. Khi lắng xuống đáy mặt bụng bao giờ cũng ở phía dưới. Trong sinh sản hữu tính trứng giàu noãn hoàng nằm dưới lớp mô bì bụng. Trứng phân cắt hoàn toàn đều và gần với kiểu phân cắt xoắn ốc cổ (h.3.1C).

Cấu tạo cơ thể của Placozoa gần với ấu trùng parenchimula của thân lỗ và ấu trùng planula của ruột khoang. Có thể coi Placozoa là nhóm hình thành từ tổ tiên chung sống tự do của động vật đa bào (tương tự trùng thực bào - phagocytella) nhưng sớm chuyển sang đời sống bò nên có cơ thể dạng tấm.

TÓM TẮT

Sống ở biển. Thoạt nhìn tưởng là amíp cỡ lớn, biến hình khi di chuyển. Thực ra là động vật đa bào thấp ở mức độ tổ chức của ấu trùng parenchimula (của thân lỗ) hoặc ấu trùng planula (của ruột khoang). Cơ thể dạng tấm, bò trên giá thể.

CÂU HỎI

Lý giải cấu tạo đa bào thấp của Động vật hình tấm

TÀI LIỆU ĐỌC THÊM

Thái Trần Bái, 1987 - Placozoa, một ngành Động vật không xương sống đa bào mới được phát hiện. Thông báo khoa học ĐHSP1, 1987: *96-98.*

CHƯƠNG IV

NGÀNH THÂN LỖ (PORIFERA)

Đặc điểm xác định:

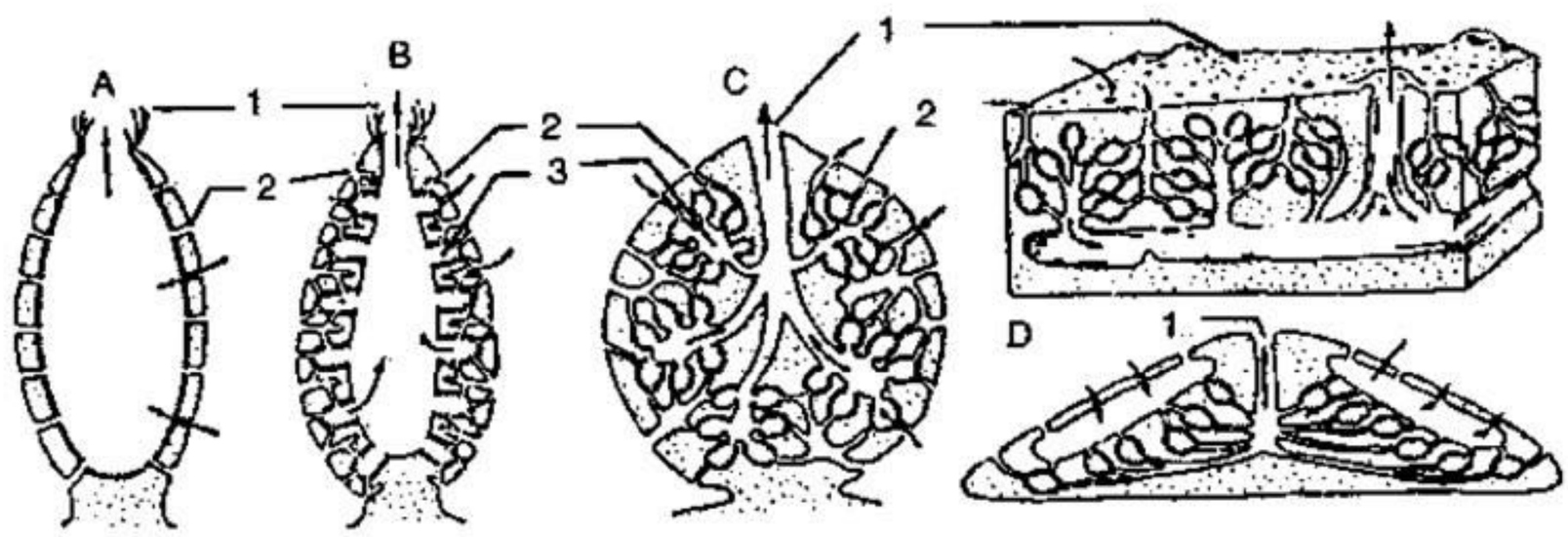
- Cơ thể chưa có mô chuyên hóa, chưa có hệ cơ quan liên kết hoạt động của các tế bào nên gần với tập đoàn động vật đơn bào.
- Sống bám. Có tế bào cổ áo đặc trưng.
- Phát triển qua giai đoạn ấu trùng với thay đổi vị trí của 2 lá phôi.

Hiện biết khoảng 9000 loài. Phần lớn thân lỗ sống ở biển, chỉ có khoảng 100 loài sống ở nước ngọt. Dạng đơn độc hoặc tập đoàn. Màu sắc, hình dáng và kích thước của cơ thể khác nhau tùy loài trong phạm vi rộng, bé nhất khoảng vài ba mm, lớn nhất có thể cao tới hàng thước. Thân lỗ là nhóm sống bám tuy cũng quan sát thấy một vài loài có thể chuyển chỗ khoảng một vài mm sau mỗi ngày, có thể do vận động của tế bào chất hoặc tế bào amíp.

Thân lỗ còn có nhiều đặc điểm của một nhóm động vật đa bào thấp, không tương đồng với cấu tạo cơ thể của các nhóm động vật đa bào khác: cơ thể chưa có kiểu đối xứng ổn định, chưa có lỗ miệng, chưa có các mô phân hóa và chưa có tế bào thần kinh.

I- CẤU TRÚC CHUNG VÀ HOẠT ĐỘNG SỐNG

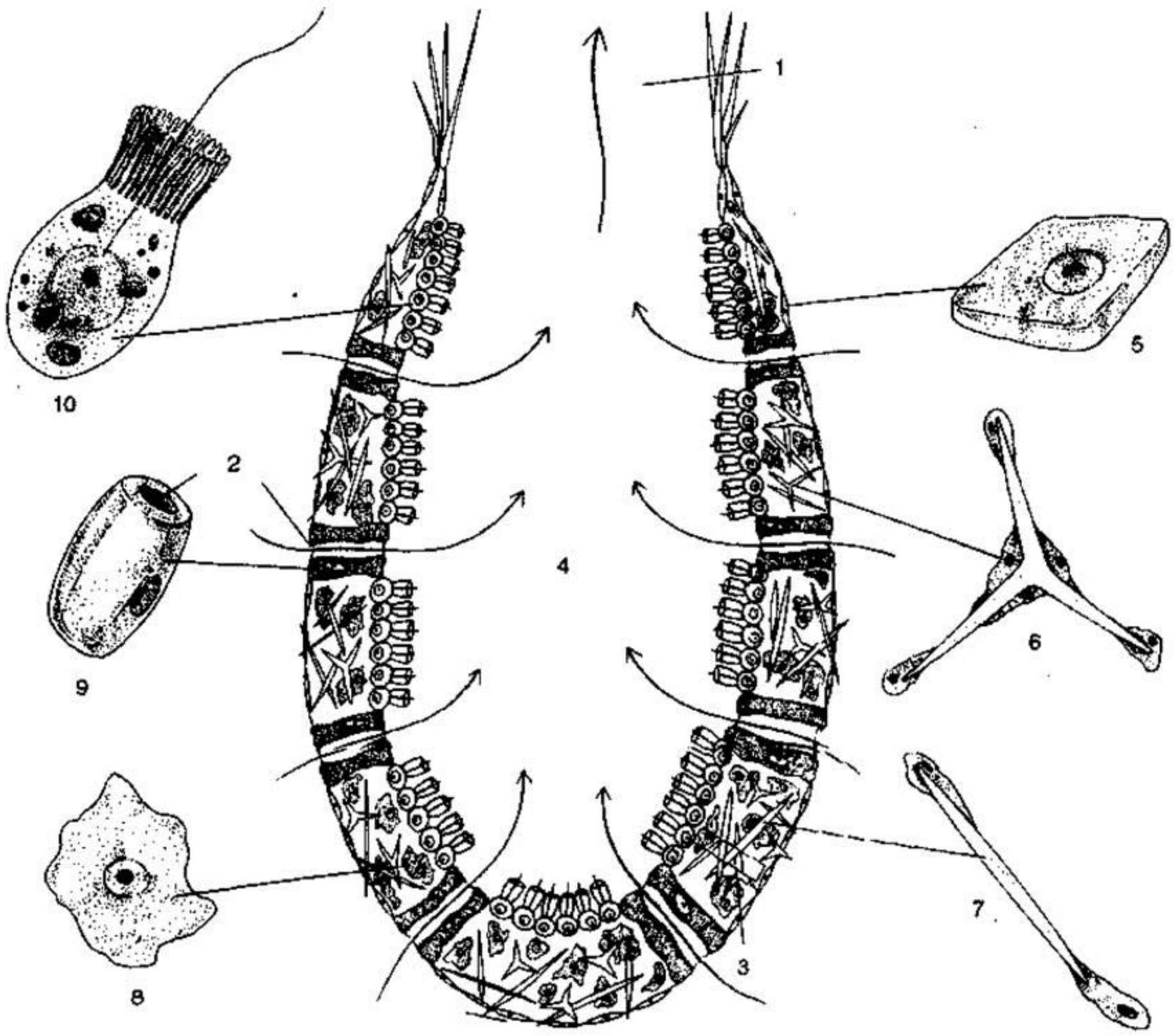
Trong trường hợp đơn giản nhất cơ thể thân lỗ có dạng một cái cốc, có đáy bám vào giá thể. Đối diện với đáy là lỗ thoát nước (osculum) còn trên thành cốc có vô số lỗ hút nước (ostium). Nước đưa thức ăn và O_2 vào cơ thể qua lỗ hút nước và theo các ống dẫn nước trong thành cơ thể vào xoang trung tâm và từ đó theo lỗ thoát ra ngoài. Tùy theo mức độ phức tạp của hệ ống dẫn nước và các phòng roi lát bằng tế bào cổ áo, có 4 mức độ tổ chức của cơ thể thân lỗ gọi là ascon, sycon, leucon và ragon (h.4.1). Với cấu trúc của hệ ống nước, tốc độ của dòng nước thay đổi nhiều từ khi vào qua lỗ hút nước rồi qua buồng roi, qua khoang trung tâm và khi thoát ra ngoài qua lỗ thoát nước. Tốc độ chảy của dòng nước ngoài và trong một thân lỗ có cấu trúc cơ thể kiểu leucon là 0,057cm/giây ở gần lỗ hút nước, 0,0009cm/giây ở buồng roi và 5,1cm/giây ở lỗ thoát nước. Tốc độ



Hình 4.1 - Sơ đồ các kiểu cấu tạo cơ thể của thân lỗ (theo *Storer,Usinger*)
A - Ascon; B - Sycon; C - Leucon; D - Ragon. 1. Lỗ thoát nước; 2. Lỗ hút nước; 3. Phòng roi. Mũi tên chỉ hướng di chuyển của dòng nước.

nước chảy thay đổi không phải do điều chỉnh cường độ hoạt động của roi mà do cấu trúc của hệ ống dẫn nước, thuận lợi cho bắt thức ăn và xâm nhập của tinh trùng trong buồng roi (thuận lợi hơn khi nước chảy chậm) và tăng tốc độ thải bã (thuận lợi khi nước chảy nhanh) ở các phần còn lại của hệ ống dẫn.

Các loại tế bào của cơ thể (h.4.2). Thành cơ thể của thân lỗ có 2 lớp tế bào và một tầng keo xen giữa (mesohyl). Lớp tế bào ngoài giới hạn cơ thể với môi trường. Lớp tế bào trong ngăn cách với xoang trung tâm và các phòng roi. Tầng keo có nhiều loại tế bào cùng các gai xương. Lớp tế bào



Hình 4.2 - Sơ đồ cấu tạo cơ thể thân lỗ (kiểu ascon) và các loại tế bào của chúng (từ *Pechenik*)
1. Lỗ thoát nước; 2. Lỗ hút nước; 3. Tầng keo; 4. Khoang trung tâm; 5. Tế bào mô bì dẹt; 6. Sáu tế bào sinh gai tạo gai 3 trục; 7. Hai tế bào sinh gai tạo gai 1 trục; 8. Cổ bào; 9. Tế bào mô bì bao quanh ống hút; 10. Tế bào cổ áo.. Mũi tên chỉ hướng di chuyển của dòng nước.

ngoài có các *tế bào mô bì dẹt* bảo vệ mặt ngoài và lát thành của hệ ống dẫn nước. Lớp tế bào trong gồm có các *tế bào cổ áo* có roi và vành chất nguyên sinh bao quanh gốc roi giống như tế bào của tập đoàn trùng roi cổ áo. Dưới kính hiển vi điện tử có thể thấy "cổ áo" do nhiều que tế bào chất ken

lại với nhau mà thành. Roi của tế bào cổ áo hoạt động liên tục tạo dòng nước chứa thức ăn và oxy thường xuyên đi qua cơ thể thân lỗ. Ở những loài có hệ ống dẫn nước và phòng roi phức tạp, ứng với $1cm^3$ thành trong với tế bào cổ áo có thể cho qua 20 lít nước trong 1 ngày. Roi hoạt động tạo dòng nước cuốn thức ăn (4/5 là vụn hữu cơ, 1/5 là sinh vật bé) dính vào dịch nhầy trên cổ áo rồi bị tế bào này hoặc tế bào amíp thực bào. Trong tầng keo có nhiều loại tế bào: *tế bào hình sao* giữ chức năng liên kết nâng đỡ, *tế bào sinh xương* hình thành các gai xương hoặc khung xương, *tế bào amíp* (còn gọi là *cổ bào*) góp phần tiêu hóa một phần thức ăn do các tế bào cổ áo lấy vào. Tế bào amíp là loại tế bào chưa chuyên hóa. Chúng lang thang trong tầng keo để chuyển thức ăn từ tế bào cổ áo đến các loại tế bào khác của cơ thể. Từ tế bào amíp có thể hình thành tất cả các loại tế bào khác của cơ thể kể cả tế bào sinh dục.

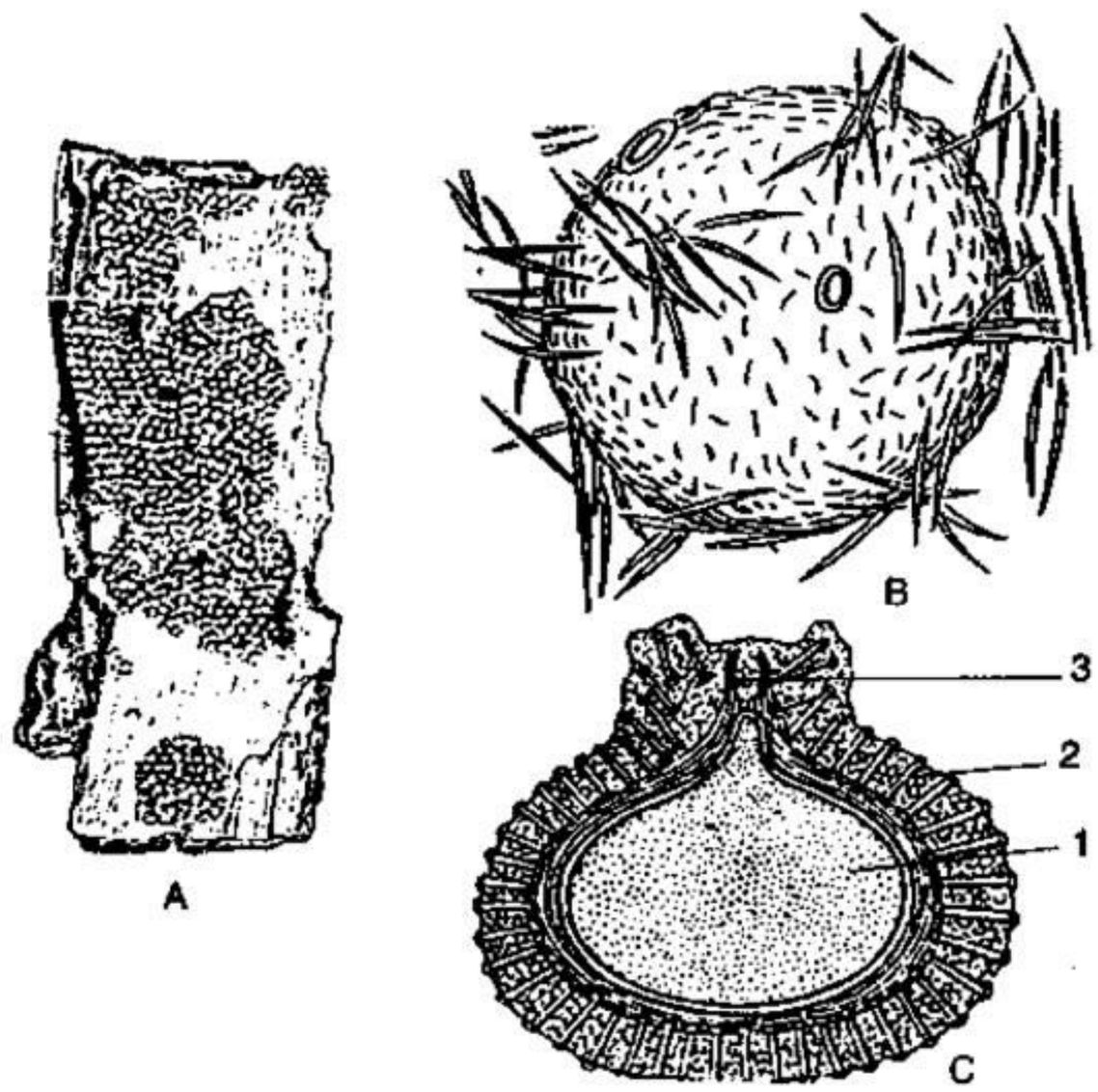
Bộ xương nâng đỡ cơ thể có ở hầu hết thân lỗ cỡ lớn. Chúng gồm có các gai xương có thể bằng đá vôi, bằng silic, bằng các sợi hữu cơ spongin do tế bào sinh xương tạo thành. Có nhiều loại gai xương, có thể có 1 trục hoặc nhiều trục, có thể xếp riêng hoặc thành từng bó. Gai xương và sợi spongin do tế bào sinh xương tạo thành. Các sợi spongin do nhiều tế bào tạo thành, mỗi tế bào tạo ra một đoạn. Sau đó tế bào tự hủy để lại các sợi spongin liên kết với nhau tạo thành mạng lưới spongin. Sợi spongin có hàm lượng iốt cao (14%) nên có tác dụng sát trùng da khi làm giẻ tắm.

II- SINH SẢN VÀ PHÁT TRIỂN

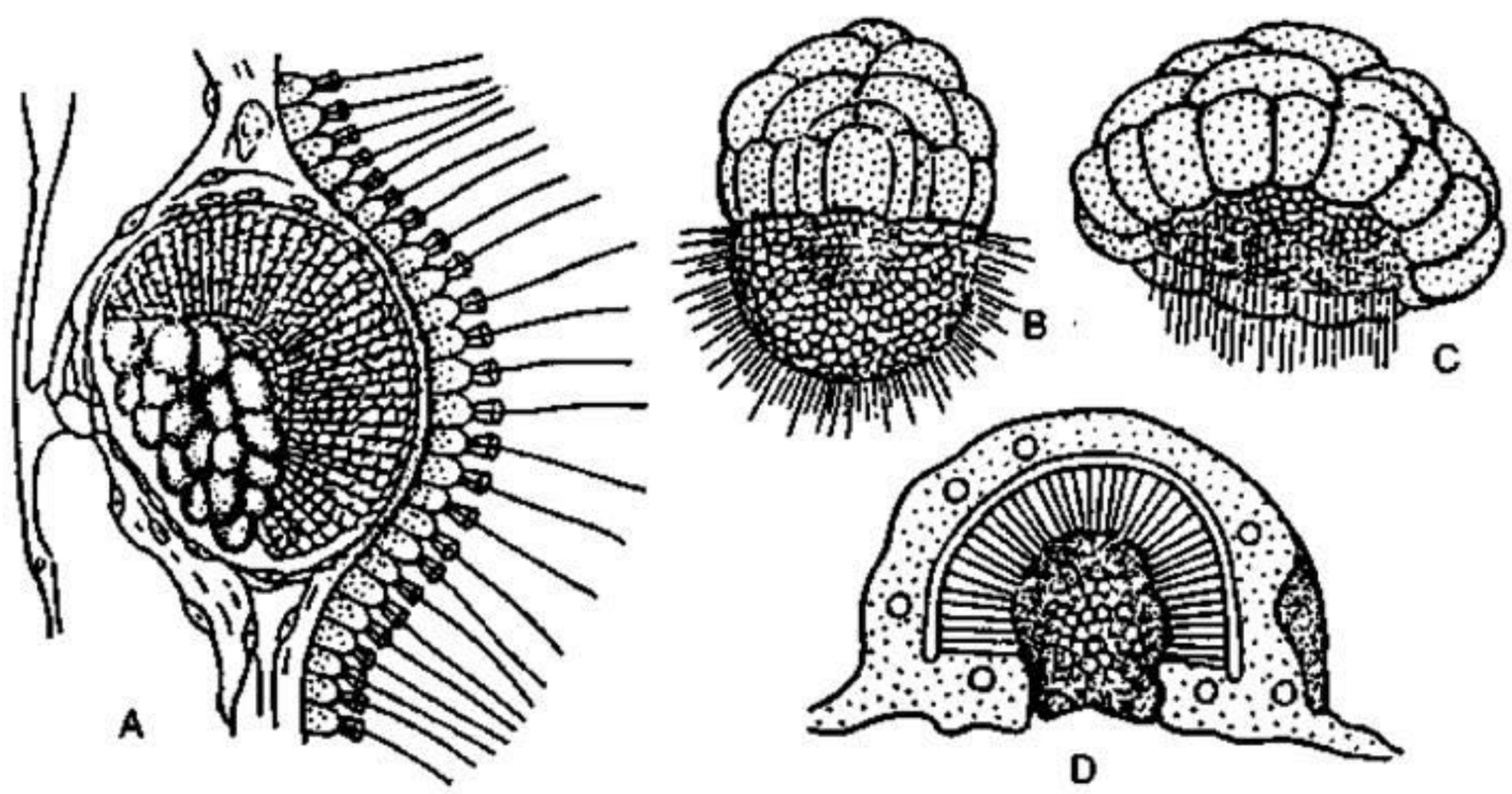
Thân lỗ có cả 2 hình thức sinh sản vô tính và hữu tính.

Sinh sản vô tính bằng mọc chồi hoặc tạo mầm. Chồi (h.4.3) là những núm nhỏ mọc trên thành cơ thể, có cả thành cơ thể và khoang trung tâm rồi hình thành lỗ thoát nước. Cũng có khi chồi tách khỏi cơ thể mẹ để sống độc lập, nhưng thường thì thân lỗ con vẫn gắn vào cơ thể mẹ, hình thành tập đoàn. Rất khó nhận biết giới hạn các cá thể trong tập đoàn, thường chỉ xác định nhờ vào lỗ thoát nước trên bề mặt của tập đoàn. Một số thân lỗ nước ngọt vùng lạnh còn có khả năng tạo mầm (gemmula) (h.4.4). Mầm là khối tế bào amíp được một lớp vỏ kép cách nhiệt bọc ngoài. Mùa đông khi nước đóng băng, tập đoàn thân lỗ lụi đi chỉ để lại các mầm lắng xuống đáy hoặc bám vào các vật chìm trong nước. Xuân đến nước ấm trở lại, khối tế bào mầm chui ra ngoài và phát triển thành thân lỗ mới.

Hình 4.3 - Sinh sản bằng chồi của thân lỗ *Polylophus philippiensis* (từ *Zenkevich*). 1. Chồi.



Hình 4.4 - Mầm (gemmula) của thân lỗ nước ngọt (A theo *Matveev*; B,C theo *Zenkevich*)
A - Mầm của *Spongilla* trên vật bám; B - Một mầm vẽ lớn; C - Cắt dọc một mầm của *Ephydatia blombingia*. 1. Khối tế bào amíp; 2. Lớp vỏ cách nhiệt; 3. Nơi mầm chui ra ngoài.



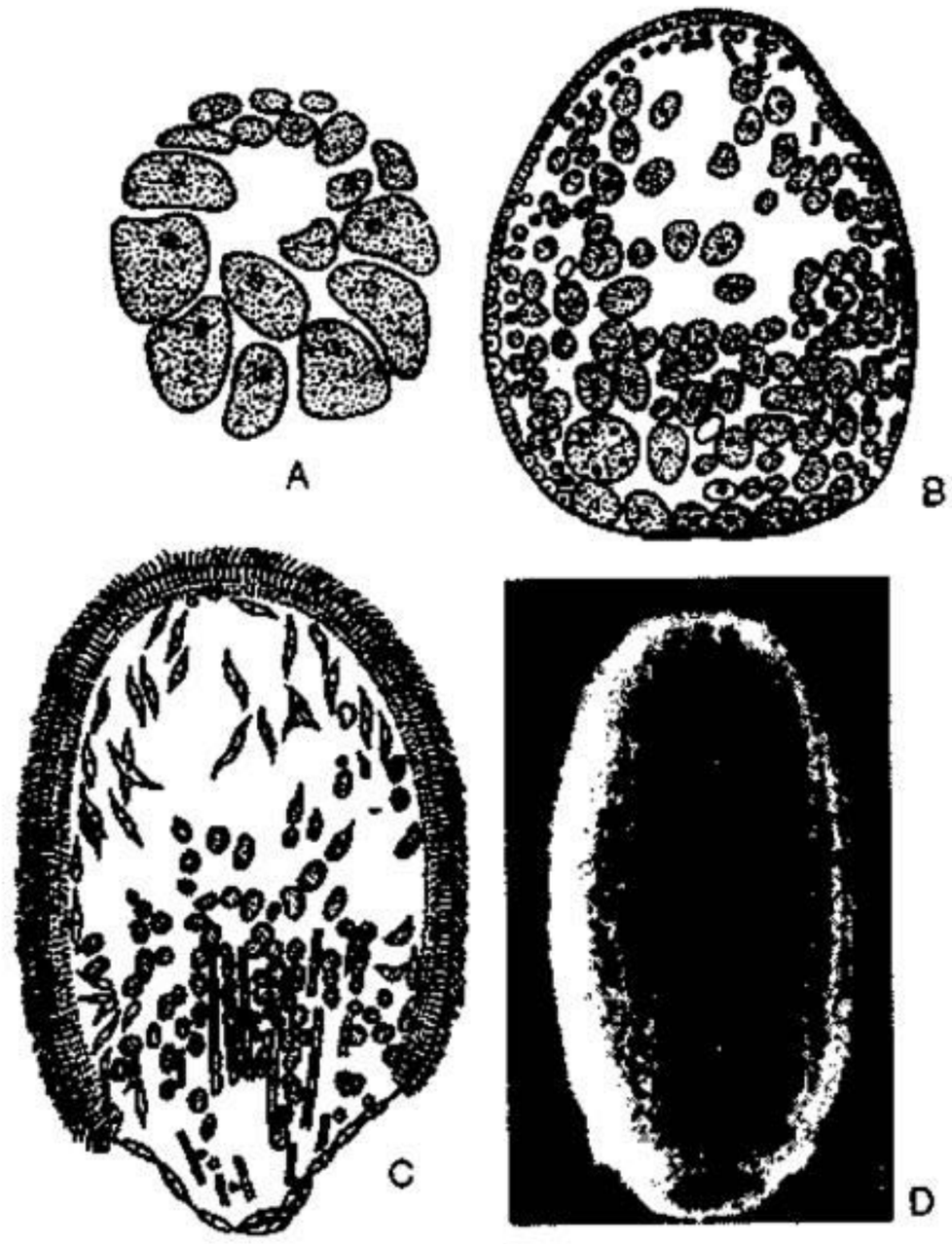
Hình 4.5- Phát triển của *Sycon raphanus* (từ *Dogel*)
A - Phôi trong cơ thể mẹ (tế bào lớn lõm vào trong); B - Ấu trùng hai cực sống tự do (tế bào lớn lộn ra ngoài); C - Các tế bào nhỏ lõm vào trong; D - Ấu trùng bám đang biến thái.

Kiểu tạo mầm chỉ mới gặp ở thân lỗ nước ngọt vùng ôn đới.

Sinh sản hữu tính. Phần lớn thân lỗ lưỡng tính. Tế bào sinh dục do tế bào amíp hoặc do tế bào cổ áo tạo thành. Chúng ở trong tầng keo và nằm dưới các phòng roi. Tinh trùng chín lọt vào phòng roi theo dòng nước thoát ra ngoài, rồi tới thụ tinh noãn của một cá thể khác. Trứng được thụ tinh sẽ

phân cắt để cho phôi nang có cấu tạo khác nhau ở 2 cực: một cực là các phôi bào nhỏ có roi còn cực kia là các phôi bào lớn chứa nhiều hạt và không có roi, gọi là *phôi nang hai cực*. Sau khi hình thành, cực có các phôi bào lớn lõm vào trong như quá trình hình thành phôi vị ở các động vật đa bào khác. Nhưng ở thân lỗ quá trình này dừng lại nửa chừng, các phôi bào lớn sau đó lại lộn trở ra như cũ để trở lại dạng phôi nang hai cực như ban đầu. Lúc này phôi nang hai cực chui ra khỏi cơ thể mẹ và trở thành *ấu trùng hai cực* đặc trưng của Thân lỗ đá vôi (h.4.5). Sau một thời gian bơi trong nước ấu trùng hai cực lắng xuống đáy. Cực có phôi bào nhỏ có roi bám vào giá thể, lõm vào trong và khối phôi bào lớn chuyển ra phía ngoài . Tiếp đó phôi bào nhỏ có roi biến thành tế bào cổ áo, phôi bào lớn biến thành tế bào mô bì dẹt, tầng keo và các tế bào trong đó, còn lỗ thoát nước được tạo thành ở phía đối diện với đáy.

Ở các thân lỗ còn lại, phôi phát triển theo cách khác. Phôi nang có lớp phôi bào có roi bọc ngoài. Trong xoang phôi nang có nhiều phôi bào lớn không có roi, xếp lộn xộn. Sau đó phôi nang phát triển thành một dạng ấu trùng đặc trưng khác, ấu trùng *parenchimula*. Ấu trùng này rời cơ thể mẹ ra ngoài, bơi tự do trong nước rồi bám vào đáy. Cực bám sẽ lõm vào trong tạo thành tế bào cổ áo, sau đó tạo thành phòng roi. Đầu đối diện mở ra thành lỗ thoát nước. Các tế bào lớn ở trong sẽ dồn ra phía ngoài để tạo thành lớp tế bào ngoài và tầng keo (h.4.6).



Hình 4.6 - Phát triển của thân lỗ *Myxilla* (A-C từ *Dogel*; D từ *Penchenik*)

A -Trứng phân cắt; B - Ấu trùng đang hình thành; ấu trùng parenchimula: C - Bản cắt dọc, thấy rõ mầm gai xương trong đang hình thành; D - Nhìn ngoài dưới HVĐTq

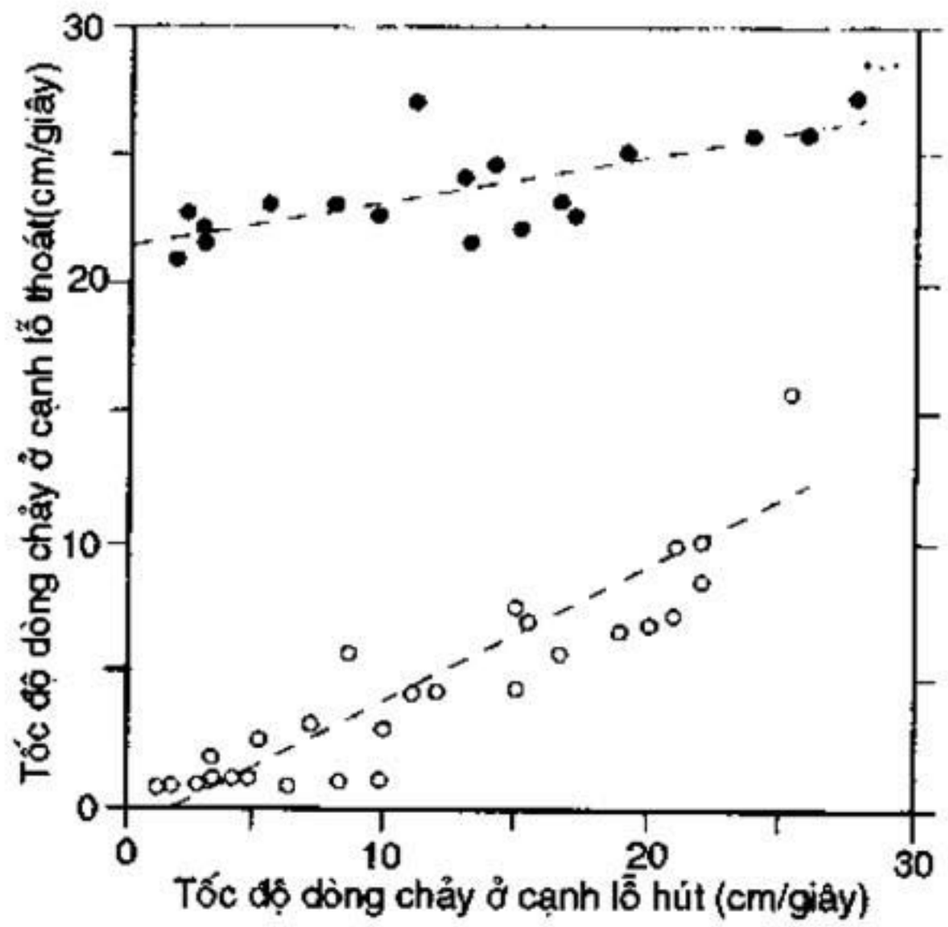
Ấu trùng thân lỗ không ăn. Chúng bơi trong khoảng 20 giờ trước khi biến thái. Tế bào từ các phần khác nhau của phôi chuyển chỗ và bắt đầu hoặc tiếp tục biệt hóa. Ở một số thân lỗ đá vôi và thân lỗ mềm, tế bào có lông bơi của ấu trùng biến đổi trực tiếp thành tế bào cổ áo. Ở một số thân lỗ khác, roi bơi của các tế bào này biến mất và tế bào cổ áo được hình thành từ cổ bào. Các nghiên cứu gần đây lại cho thấy parenchimula của thân lỗ nước ngọt có tế bào roi bơi chuyển trở lại thành tế bào amíp trước, sau đó mới biệt hóa thành tế bào cổ áo.

Như vậy trong cả kiểu phát triển của phôi để cho ấu trùng hai cực hoặc cho ấu trùng parenchimula đều có hiện tượng thay đổi vị trí của hai lá phôi: phôi bào nhỏ có roi vốn ở ngoài, cuối cùng chuyển vào trong và biến đổi thành tế bào cổ áo. Ngược lại, phôi bào lớn vốn ở trong, cuối cùng chuyển ra ngoài. Hiện tượng chuyển chỗ của hai lá phôi là điểm đặc trưng của thân lỗ và là kết quả của sự thay đổi điều kiện sống trong phát triển cá thể.

Thân lỗ có khả năng tái sinh cao. Từ một mảnh cơ thể cắt rời hoặc từ một đám tế bào sau khi nghiền nát hoặc sàng qua lưới vẫn có thể phát triển thành một cơ thể toàn vẹn.

III- SINH THÁI

Phần lớn thân lỗ sống ở biển, nhất là ở vùng biển nhiệt đới và cận nhiệt đới có độ sâu dưới 500m. Thân lỗ ưa sống ở nền đá. Nhóm sống ở nền đáy bùn thường có gai dài hoặc thân cao nhô khỏi bùn. Số ít thân lỗ sống ở nước ngọt. Nhờ lấy thức ăn là cặn vẩn trong nước, thân lỗ là nhóm làm sạch nước. Cấu trúc của hệ thống ống nước cùng hoạt động của roi của tế bào cổ áo giúp cuốn thức ăn vào cho cơ thể. Hình 4.7 giới thiệu kết quả đo tốc độ dòng chảy qua lỗ thoát nước của thân lỗ ở biển *Haliclona viridis* khi roi hoạt động bình thường và khi roi không hoạt động do bị ngâm vào nước ngọt một vài phút trước khi đo.



Hình 4.7 - Ảnh hưởng hoạt động của roi lên tốc độ của dòng nước thoát ra từ lỗ thoát nước (từ Penchenik)
- Khi roi bơi không hoạt động o
- Khi roi hoạt động bình thường

Một số thân lỗ hội sinh trên vỏ của ốc hoặc có tảo đơn bào cộng sinh trong cơ thể. Thân lỗ *Cliona* có khả năng xuyên sâu vào các vật rắn như vỏ trai, xương san hô hoặc đá vôi.

Do lọc nước là hoạt động sống thường xuyên của thân lỗ để lấy thức ăn, thân lỗ là nhóm làm sạch nước. Ở một số vùng biển nhiệt đới, thân lỗ mềm có sợi spongin được khai thác để làm vật cọ rửa, đánh bóng kim loại và thấm khô vết thương. Một số thân lỗ có bộ xương đẹp được dùng để trang trí (h.4.8). Các hợp chất thiên nhiên có hoạt tính sinh học cao chứa trong một số loài thân lỗ có tác dụng chữa bệnh, gần đây đã được chú ý khai thác.

Hình 4.8 - Bộ xương của một số thân lỗ dùng làm vật trang trí (từ *Zenkevich*)
A - Hyalonema sieboldi; B - Euplectella aspergillum.

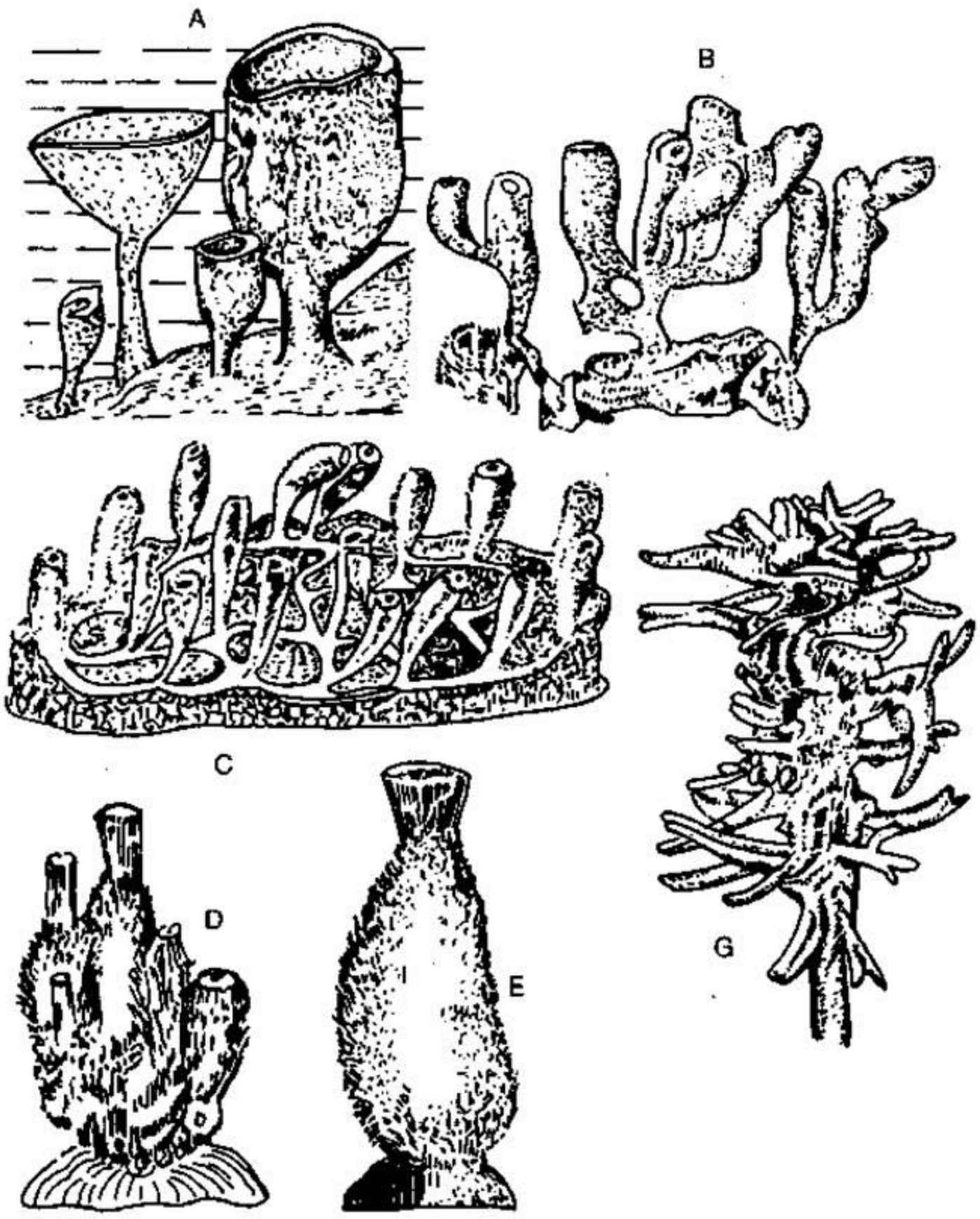
IV- PHÂN LOẠI

Dựa trên hình thái và thành phần hóa học của bộ xương. Ngành Thân lỗ được sắp xếp thành 3 lớp. Trong những năm gần đây đã có lúc có ý kiến đề xuất thêm một lớp thứ tư là Sclerospongiae (thân lỗ cứng, còn gọi là "thân lỗ san hô") gồm 16 loài có cấu trúc cơ thể kiểu leucon sống trong các hang hốc của các rạn san hô. Không giống như các thân lỗ khác, các thân lỗ này tiết một khối đá vôi nâng đỡ lớn cùng với các gai xương thông thường bằng đá

vôi, silic hoặc spongin. Tuy nhiên các dẫn liệu mới chứng tỏ cấu trúc này cũng gặp ít nhất ở một loài thân lỗ đá vôi và một loài thân lỗ mềm, chứng tỏ cấu trúc bộ xương này không đại diện cho một hướng tiến hóa riêng. So sánh các đoạn gen 28S của rARN đã củng cố đề xuất này (*Chombard* và cộng sự, 1997). Do đó gần đây nhất Sclerospongiae không được coi là một taxon tự nhiên nữa.

Lớp Thân lỗ đá vôi (Calcarea). Sống ở biển nông. Bộ xương gồm các gai xương đá vôi 1,3 hoặc 4 trục. Cơ thể kiểu ascon, sycon và leucon. Các loài hiện đại có cơ thể kiểu ascon chỉ gặp trong lớp này.

Các giống đã gặp ở biển nước ta là: *Sycon, Leucosolenia, Grantia* và *Leucandra* (h.4.9).



Hình 4.9 - Một số thân lỗ mềm và thân lỗ đá vôi (theo *Radu*)
A - Poterion neptuni; B - Reniera cinerea; C - Leocosolenia fragilis; D - Sycon ciliatum; E - Leucandra aspera; G - Spongilla lacustris.

Lớp Thân lỗ mềm (Demospongiae). Lớp lớn, chiếm khoảng 80% thân lỗ hiện đại. Sống ở biển và nước ngọt. Cơ thể kiểu leucon. Bộ xương hoặc chỉ gồm có các sợi spongin, hoặc bằng gai silic, một hoặc 4 trục hoặc gồm cả hai loại, không có gai đá vôi.

Các giống đã gặp ở nước ta là *Gelliodes, Halichondria, Pachychalina, Remera, Aptar, Raphidoplus, Clathria, Poterion* (h.4.9). *Poterion neptuni* hình cốc gặp nhiều trong vịnh Thái Lan có khi cao tới 1m. Thân lỗ nước ngọt (Spongillidae) cũng thuộc lớp này. Đáng lưu ý trong tế bào thân lỗ nước ngọt có gặp không bào co bóp như ở động vật nguyên sinh.

Nhóm thân lỗ kỳ dị mới phát hiện năm 1995 ở đáy sâu đại dương cũng được xếp vào lớp này do có các gai xương phân nhánh mặc dầu hình thái và cách lấy thức ăn của chúng xa lạ với thân lỗ. Chúng không có lỗ hút và lỗ thoát nước, không có tế bào cổ áo. Chúng ăn giáp xác bé, thường dưới 1mm, nhờ các sợi mảnh phủ trên cơ thể. Mồi bị bắt bị tế bào mô bì tiêu hóa sau một vài ngày. Trong cơ thể của chúng có thể có vi khuẩn cộng sinh.

Lớp Thân lỗ Hexactinellida. Thân lỗ đơn độc, thân cao, sống ở biển sâu từ cực tới xích đạo. Còn gọi là thân lỗ thủy tinh do có cấu trúc cơ thể tinh tế và đối xứng, với gai silic 6 tia. Một số loài

sống bám vào đáy mềm nhờ các gai xương tuy phần lớn sống bám trên nền đáy cứng. Cơ thể cấu trúc kiểu sycon hoặc leucon. Khác với tất cả các thân lỗ khác, lớp tế bào ngoài cùng là hợp bào và thiếu các sợi co duỗi, tức là không có lớp mô bì dẹt. Lớp tế bào cổ áo cũng là hợp bào. Do sai khác này một số tác giả xếp lớp này vào một phân ngành riêng của thân lỗ: phân ngành Symplasma (có cấu trúc hợp bào) để phân biệt với 2 lớp kia tạo thành một phân ngành khác, phân ngành Cellularia (có cấu trúc tế bào). Ở nước ta đã gặp các giống *Lophocalyx*, *Euplectella*, *Hyalonema* (h.4.9).

Ở vùng biển nước ta đã biết khoảng 160 loài thân lỗ , gặp nhiều ở vùng biển phía nam, nhất là ở vùng biển Nam Trung Bộ, đảo Phú Quốc và Côn Đảo. Chúng sống ở các độ sâu khác nhau, từ trên các rạn đá ven biển và tập trung ở vùng dưới triều từ 10 - 70 m. Số ít loài thân lỗ nước ngọt đã gặp ở hồ, ở suối vùng núi và sông vùng đồng bằng.

V- NGUỒN GỐC VÀ TIẾN HÓA CỦA THÂN LỖ

Cũng như Placozoa. Thân lỗ là nhóm động vật đa bào nguyên thủy nhất hiện còn sống. Cơ thể của chúng còn thiếu các mô và các cơ quan chuyên hóa, amíp bào là các tế bào chưa chuyên hóa theo một chức năng ổn định; tính cá thể thấp của cơ thể chứng tỏ thân lỗ còn gần với tổ tiên chung của động vật đa bào. Các dẫn liệu về cổ sinh học cũng cho thấy thân lỗ đã sống từ kỷ Cambri và ngay cả trong đại Nguyên sinh.

Về nguồn gốc của thân lỗ, nhiều ý kiến cho rằng chúng phát sinh từ tổ tiên của động vật đa bào dạng trùng thực bào (phagocytella), theo giả thuyết của Metsnicov, cùng chung gốc với ruột khoang nhưng sớm tách riêng và phát triển theo một hướng khác thích ứng với lối sống bám dưới đáy. Căn cứ của ý kiến này là sự tương tự giữa ấu trùng parenchimula của thân lỗ với ấu trùng planula của ruột khoang cũng như sự tương đồng của cả hai ấu trùng này với tổ tiên phagocytella giả thiết. Ngoài ra cũng có ý kiến cho rằng thân lỗ có cùng gốc phát sinh với tập đoàn trùng roi cổ áo (h.2.31), độc lập về nguồn gốc với các động vật đa bào khác.

TÓM TẮT

Có khoảng 9000 loài sống ở biển, phần lớn sống thành tập đoàn, chỉ có nhóm nhỏ khoảng 100 loài sống ở nước ngọt.

Động vật đa bào thấp, cơ thể chưa có kiểu đối xứng ổn định, chưa có mô phân hóa, chưa có cơ quan và chưa có tế bào thần kinh. Thức ăn được dòng nước đưa đến khi đi qua cơ thể, tiêu hóa nội bào. Tùy theo mức độ phức tạp của hệ ống dẫn nước mà phân thành các kiểu cấu tạo: ascon, sycon, leucon và ragon. Tế bào cổ áo là loại tế bào đặc trưng cho thân lỗ. Còn giữ amíp bào (cổ bào) là tế bào chưa chuyên hóa.

Sinh sản vô tính bằng mọc chồi hoặc tạo mầm trong. Trong sinh sản hữu tính, phát triển qua ấu trùng hai cực hoặc qua ấu trùng parenchimula tùy nhóm. Có hiện tượng thay đổi vị trí của 2 lá phôi trong quá trình phát triển.

Thân lỗ được sắp xếp trong 3 lớp dựa vào hình thái và thành phần hóa học của bộ xương: Thân lỗ đá vôi, Thân lỗ mềm và Thân lỗ Hexactinellida.

CÂU HỎI

1. Chứng minh mức độ tổ chức thấp - "cận đa bào" - của thân lỗ.
2. Giới thiệu các kiểu cấu tạo cơ thể của thân lỗ.
3. Giới thiệu sinh sản và phát triển của thân lỗ.
4. Giới thiệu đặc điểm của các lớp trong ngành Thân lỗ.

CHƯƠNG V

NGÀNH RUỘT KHOANG (COELENTERATA)

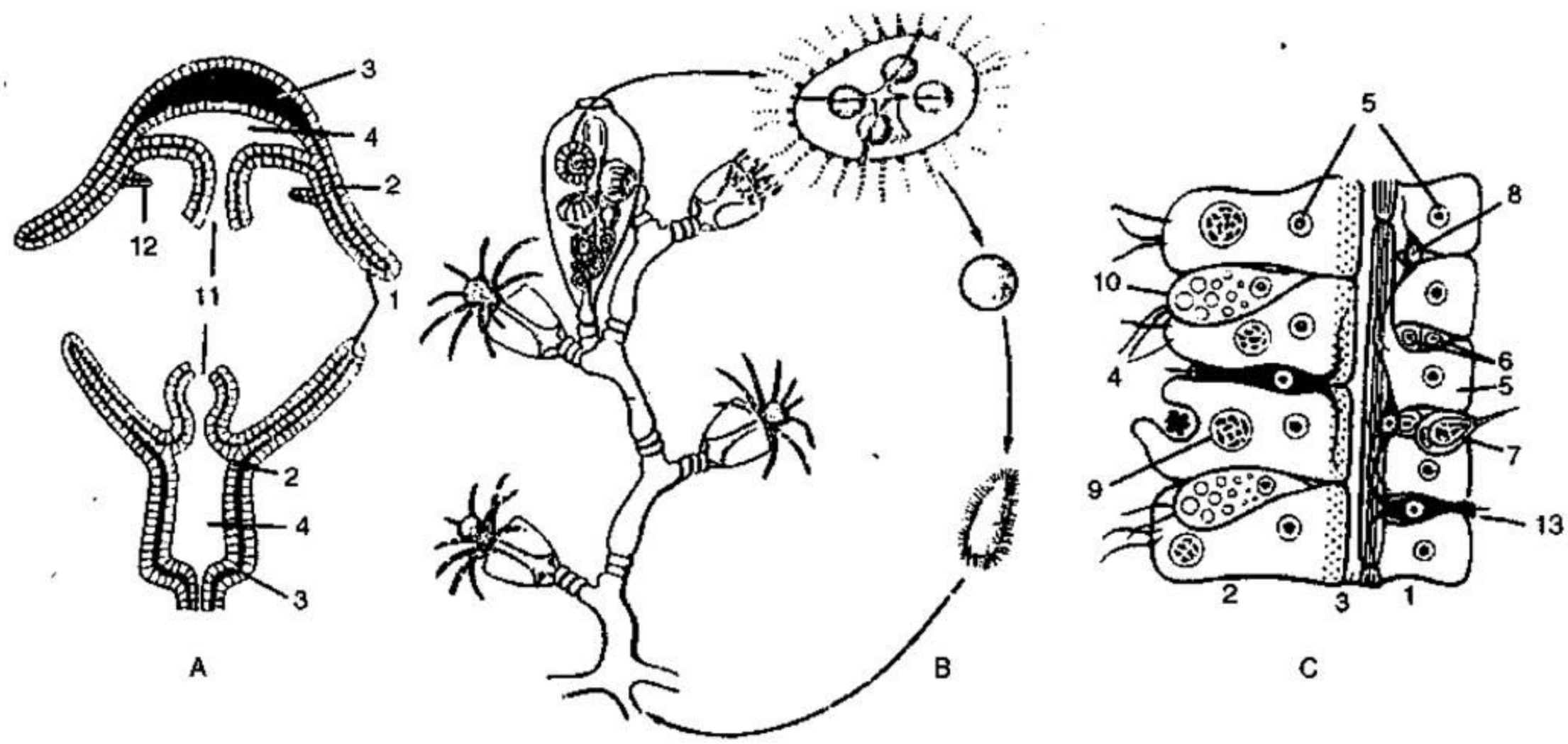
Đặc điểm xác định:

- Cơ thể có tổ chức ứng với giai đoạn phôi vị trong phát triển phôi của động vật đa bào, có 2 lớp tế bào và một tầng keo ở giữa.
- Cơ thể đối xứng tỏa tròn, tồn tại dưới 2 dạng: thủy tức (sống bám) và thủy mẫu (sống di động).
- Có tế bào gai đặc trưng với chức năng tấn công và tự vệ.
- Phát triển qua ấu trùng planula.

ĐẶC ĐIỂM CHUNG CỦA RUỘT KHOANG

So với thân lỗ, ruột khoang đã có cơ thể hoàn thiện hơn nhưng vẫn ở mức độ tổ chức thấp hơn các động vật đa bào khác. Những đặc điểm cơ bản của ruột khoang là :

1. *Về mức độ tổ chức*, cơ thể ruột khoang có hai lớp tế bào giới hạn một khoang tiêu hóa ở giữa (khoang vị). Khoang này chỉ thông với ngoài qua một lỗ gọi là lỗ miệng. Mức độ tổ chức này của ruột khoang ứng với giai đoạn phôi vị có thành là 2 lá phôi (lá phôi trong và lá phôi ngoài) trong quá trình phát triển phôi của động vật đa bào.



Hình 5.1 - Hai dạng hình thái thủy mẫu và thủy tức của cơ thể ruột khoang và các loại tế bào trên thành cơ thể của chúng (A từ *Dogel*; B-D theo *Buchsbaum* và *Pearse*)

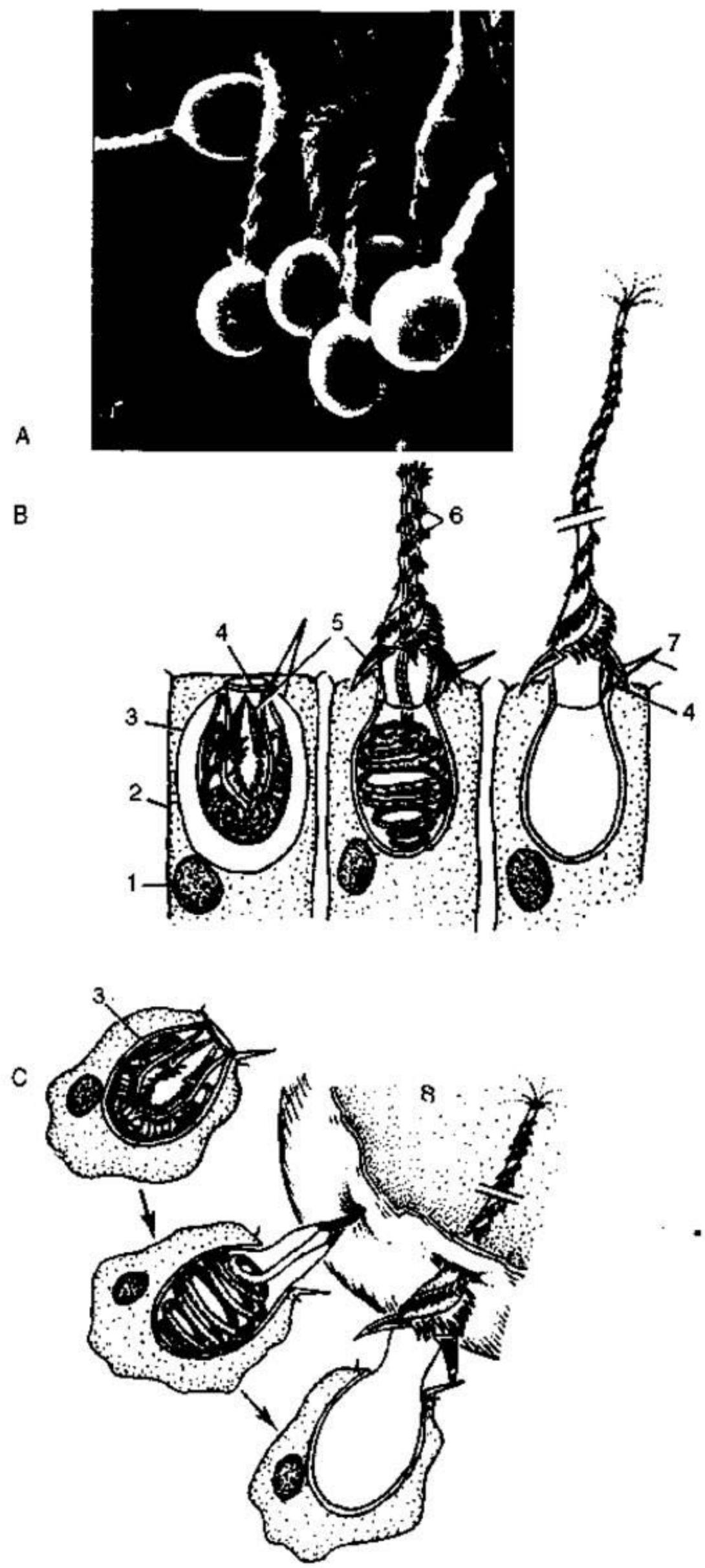
A - Sơ đồ so sánh cấu trúc của 2 dạng hình thái thủy mẫu và thủy tức; B - Vòng đời của tập đoàn thủy tức với 2 dạng hình thái thủy mẫu và thủy tức; C - Các loại tế bào trên thành cơ thể thủy tức. 1. Lớp tế bào thành ngoài; 2. Lớp tế bào thành trong; 3. Tầng keo; 4. Khoang vị; 5. Tế bào mô bì cơ; 6. Tế bào trung gian; 7. Tế bào gai; 8. Tế bào thần kinh; 9. Tế bào mô bì cơ tiêu hóa đang bắt thức ăn; 10. Tế bào tuyến; 11. Lỗ miệng; 12. Rèm bờ dù ; 13. Tế bào cảm giác.

Sơ đồ ứng với giai đoạn phôi vị của ruột khoang *có 2 dạng thể hiện*: dạng *thủy tức* (polyp) và dạng *thủy mẫu* (medusa, h.5.1A-C). Hai dạng này không đại diện cho các đơn vị phân loại mà là hai dạng hình thái - sinh thái: thủy tức thích ứng với đời sống bám và thủy mẫu thích ứng với đời sống di động.

Các tế bào của cơ thể bắt nguồn từ 2 lá phôi đã phân hóa theo chức năng: *tế bào gai* với cấu trúc đặc trưng (h.5.1-7) giữ chức năng tấn công và tự vệ, tập trung trên tua miệng; *tế bào thần kinh* nhiều cực kết thành mạng lưới thần kinh, gắn với tế bào cảm giác và rễ cơ của các tế bào mô bì cơ nằm rải trong cả 2 lớp tế bào của cơ thể. Hệ thống này đã hình thành các cung phản xạ đơn giản đầu tiên, giúp ruột khoang phản ứng nhanh với các đổi thay của môi trường; *tế bào tuyến* trên thành khoang vị tiết men tiêu hóa... Tuy nhiên *quá trình phân hóa này chỉ mới là bước đầu*, nhiều loại tế bào còn giữ chức năng kép (tế bào mô bì cơ, tế bào mô bì cơ tiêu hóa....); tế bào trung gian chưa chuyên hóa, từ đó hình thành tế bào gai hoặc tế bào sinh dục.

Sự xuất hiện các tế bào chuyên hóa cùng với sự hình thành khoang vị có khả năng tiêu hóa mồi lớn theo lối ngoại bào đã tạo cho ruột khoang có được khả năng bắt mồi chủ động, một đặc tính cơ bản của động vật lần đầu tiên thấy có trong phát triển tiến hóa của động vật đa bào.

2. *Tế bào gai* (cnidocyst hoặc nematocyst) là loại tế bào chỉ mới gặp ở ruột khoang. Chúng là tế bào tấn công và tự vệ, tập trung nhiều trên tua miệng. Đã biết khoảng 30



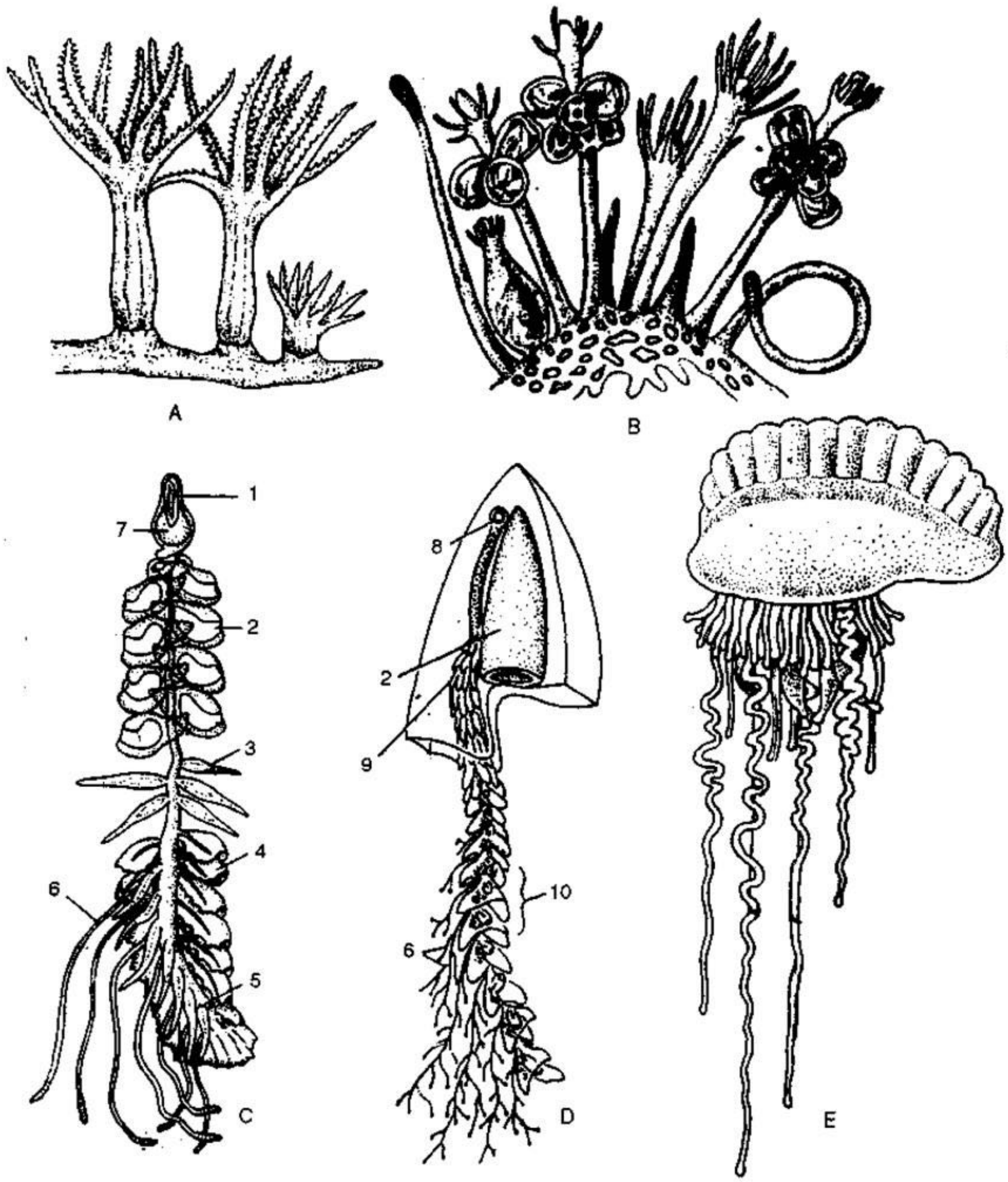
Hình 5.2 - Tế bào gai trước và sau khi hoạt động (theo *Pechenik*)
A - Tế bào gai của sứa *Cyanea capillata* phóng vào da người;
B - Hoạt động của tế bào gai khi bị kích thích hóa học hoặc cơ học và khi săn mồi (C) 1. Nhân của tế bào gai (2); 3. Bao gai; 4. Nắp đậy; 5. Cựa; 6. Gai: 7. Gai cảm giác;
8. Cơ thể mồi.

loại tế bào gai, khác nhau về cấu tạo và cách hoạt động. Hình 5.2 giới thiệu cấu tạo và hoạt động của loại tế bào gai thường gặp nhất ở ruột khoang. Mỗi tế bào có túi gai chứa dịch độc có bản chất protein, khi chưa hoạt động có nắp đậy. Trên bờ nắp đậy có gai cảm giác (cnidocil). Trong túi gai có sợi gai xếp gọn. Khi gai cảm giác bị kích thích (cơ học hoặc hóa học), nắp đậy mở ra và sợi gai phóng như lộn bít tất ra ngoài. Bề mặt sợi gai sau khi phóng có nhiều gai nhọn giúp bám chặt sau khi xuyên sâu vào tế bào. Sợi gai là ống rỗng tiêm dịch chứa trong túi gai vào cơ thể mồi. Chất độc do chúng tiết ra gây bỏng da, ở một số loài có thể gây chết người. Người ta chưa hiểu rõ cơ chế hoạt động của tế bào gai tuy biết rằng hoạt động phóng gai xảy ra rất nhanh, chỉ trong khoảng 3/1000 giây. Có thể khi gai cảm giác bị kích thích áp suất trong túi dịch tăng đột ngột gây phóng sợi gai ra ngoài. Cũng có ý kiến cho rằng áp suất trong túi dịch bao giờ cũng rất cao và chúng sẵn sàng phóng ra khi nắp đậy do một cơ chế nào đó mở ra. Mỗi tế bào gai chỉ hoạt động một lần.

3. Cũng như ở thân lỗ, *hình thành tập đoàn* gặp phổ biến trong *ngành Ruột khoang*. Các tập đoàn được hình thành do sinh sản vô tính không đến tận cùng từ một cá thể gốc, tạo nên một tập hợp cá thể sống chung với nhau, ít nhiều có quan hệ với nhau về cấu tạo và hoạt động sống. Có thể là tập đoàn đơn hình hoặc đa hình (h.5.3). Mức độ phụ thuộc giữa các cá thể tăng dần cùng với sự phân hóa về chức năng giữa các cá thể trong tập đoàn, mở đầu là sự phân hóa thành cá thể dinh dưỡng và cá thể sinh sản (h.5.3B) cho đến có thêm các cá thể có chức năng khác như phao nổi, chuông bơi, tua bắt mồi...(h.5.3C-E). Có thể thấy một trong các khuynh hướng biến đổi tiến hóa của tập đoàn là tăng tính thống nhất của cả tập đoàn, hoặc nhờ một cá thể ưu thế lấn át các cá thể khác (h.5.3E), hoặc nhờ các nhóm cá thể cùng phát triển giữ đầy đủ tất cả các chức năng tạo thành các đơn vị tổ chức giống nhau của tập đoàn (h.5.3D).

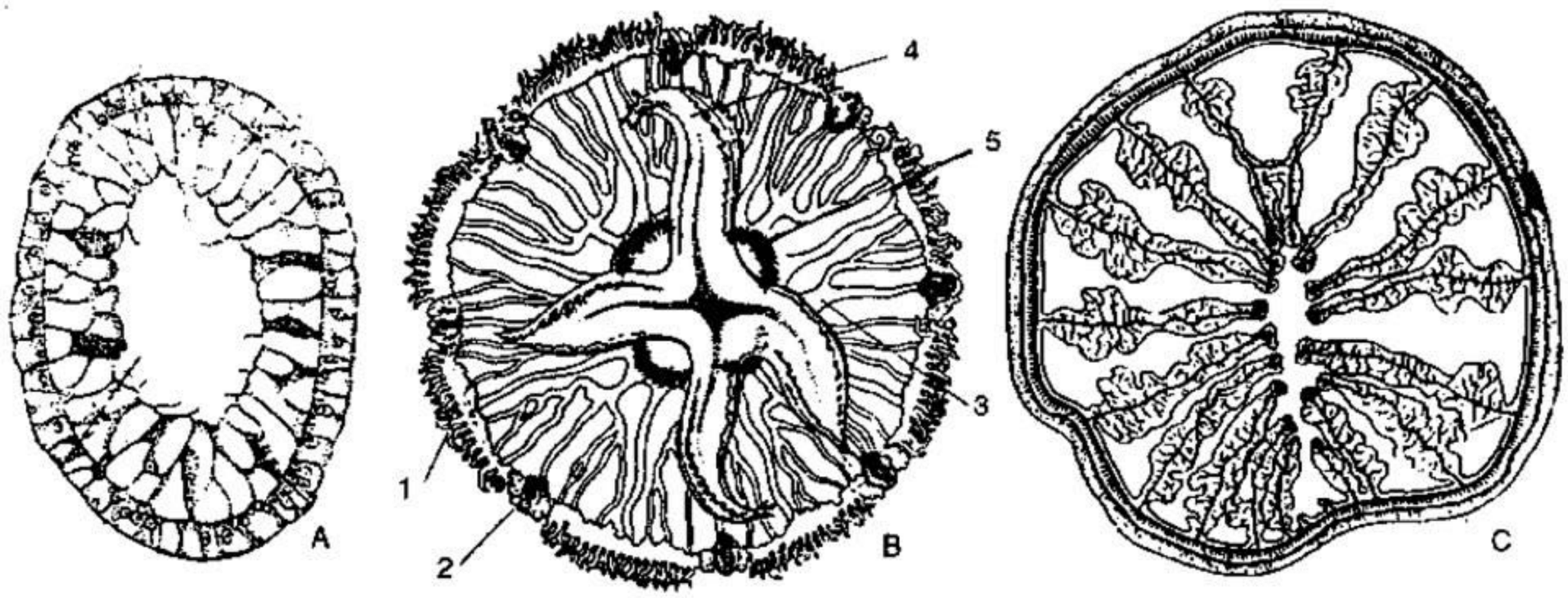
4. *Cơ thể của ruột khoang có đối xứng tỏa tròn* (đối xứng qua một trục). Trục đối xứng tương đồng trong tất cả các đại diện và trong tất cả các giai đoạn phát triển của ruột khoang, nó là trục đi qua cực sinh dưỡng và cực sinh học của trứng, trục đi qua cực miệng - đối miệng của ấu trùng planula và của ruột khoang trưởng thành. Trong từng nhóm ruột khoang có thể thấy khuynh hướng giảm dần số bậc đối xứng. Khuynh hướng này cũng thấy rõ khi so sánh bậc đối xứng của các giai đoạn phát triển sớm (trứng, phôi vị, ấu trùng planula) với các giai đoạn phát triển muộn (ấu trùng scyphistoma, ephyra, và trưởng thành). Khuynh hướng giảm bậc đối xứng còn để lại dấu vết ngay cả trên sắp xếp các phần của cơ thể đại diện cho từng loài hoặc từng nhóm ruột khoang. Ví dụ xét cấu tạo của sứa (h.5.4B), bờ dù và tua bờ dù có bậc đối xứng tỏa tròn cực lớn; rôpali, ống vị phóng xạ có đối xứng bậc 8 trong khi tua miệng, tuyến sinh dục có đối xứng tỏa tròn bậc 4. Giảm dần bậc đối xứng trong cấu tạo đối xứng tỏa tròn là một khuynh hướng tiến hóa của ruột khoang.

Đặc biệt ta còn gặp đối xứng hai bên (đối xứng qua một mặt phẳng) ở một số ruột khoang, phổ biến nhất là ở san hô, do sắp xếp của gờ cơ trên vách ngăn và sự xuất hiện của rãnh hầu trên thành hầu (h.5.4C) và rải rác ở một số thủy tức và sứa do tua miệng tiêu giảm chỉ còn 1 hoặc 2 chiếc hoặc do các cá thể gắn bên cạnh một trục của tập đoàn (chuông bơi của tập đoàn sứa ống). Tất cả san hô có cơ thể đối xứng hai bên đều có mặt phẳng đối xứng tương đồng chứa rãnh hầu, thể hiện sự xuất hiện đối xứng hai bên trên nền đối xứng tỏa tròn ở san hô là một chiều hướng tiến hóa chung của cả lớp. Trái lại sự xuất hiện đối xứng hai bên lẻ tẻ ở thủy tức và sứa do tiêu giảm tua miệng không thể hiện một chiều hướng tiến hóa chung như vậy.



Hình 5.3 - Một số tập đoàn đơn hình và đa hình của ruột khoang (B từ *Beklemishev*, A-E từ *Pechenik*)
A - Tập đoàn đơn hình *Clavularia sp.* (San hô tám ngăn); B - Tập đoàn đa hình *Hydractinia carnea* (Thủy tức); C - Tập đoàn *Vectalia sp.*; D - Tập đoàn *Muggiaea sp.*; E - Tập đoàn *Physalia sp.* (C-E là Sứa ống)
1. Phao nổi; 2. Chuông bơi; 3. Dactylozoid; 4. Tấm che; 5. Cá thể tiêu hóa; 6. Tua bắt mồi; 7. Tuyến tiết khí; 8. Hạt mỡ; 9. Vùng sinh trưởng của cuống; 10. Nhóm cá thể (cormidia).

Đối xứng tỏa tròn của ruột khoang phản ảnh kiểu sống bám trên giá thể ở một cực còn tua miệng và lỗ miệng bắt và nhận mồi trong nước ở cực kia của phần lớn thủy tức và san hô hoặc phản ảnh kiểu di chuyển bằng phản lực theo phương miệng - đối miệng của sứa. Đối xứng hai bên xuất hiện do vị trí bám cạnh trục (chuông bơi của tập đoàn thủy tức); do dòng nước tạo lực bổ sung tác động thẳng góc với trục cơ thể (một số thủy tức) hoặc do cách lấy thức ăn và thải bã qua rãnh hầu (một số san hô).



Hình 5.4 - Đối xứng tỏa tròn của cơ thể ruột khoang và hình thành đối xứng hai bên ở san hô (A,B từ *Dogel*; C từ *Beklemishev*). A - Cắt ngang qua cơ thể thủy tức; B - Sứa *Aurelia aurita* nhìn từ cực miệng; C - Cắt ngang qua cơ thể san hô sáu ngăn hình hoa *Ovactis brasiliensis*. 1. Tua bờ dù; 2. Rôpali; 3. Ống vị phóng xạ; 4. Tua miệng; 5. Tuyến sinh dục.

HỆ THỐNG RUỘT KHOANG

Phần lớn ruột khoang sống ở biển, thích ứng rộng với lối sống bám và lối sống trôi nổi. Có khoảng 10000 loài hiện sống, sắp xếp trong 3 lớp: Thủy tức, Sứa và San hô.

LỚP THỦY TỨC (HYDROZOA)

Có khoảng 3000 loài, đơn độc hoặc tập đoàn, phần lớn sống ở biển.

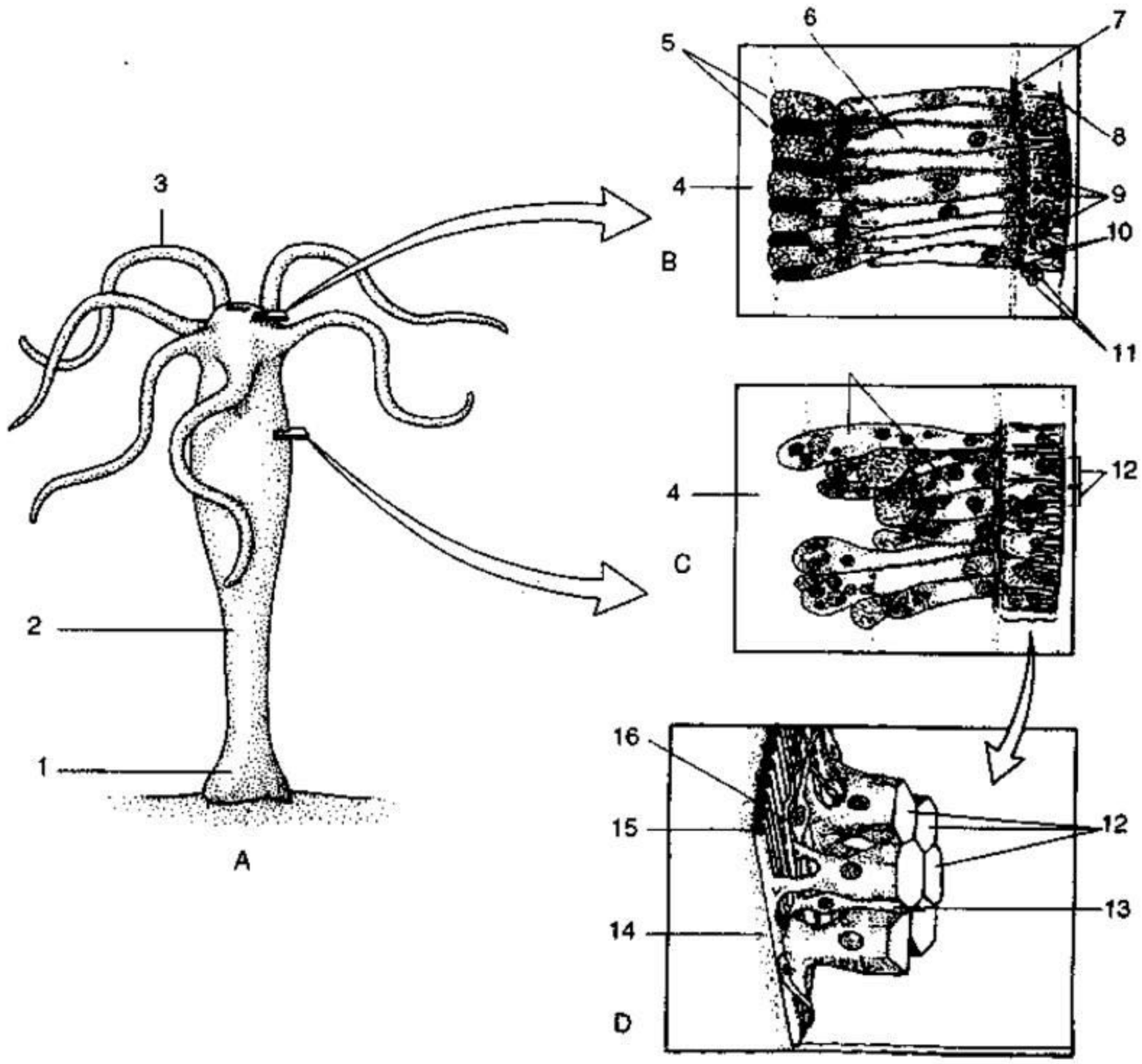
Nét đặc trưng của Thủy tức là hiện tượng nhiều hình rất phong phú thể hiện trên sai khác về hình thái và chức năng của các cá thể trong tập đoàn và sự khác nhau giữa các giai đoạn phát triển thủy tức và thủy mẫu trong vòng đời của một cá thể.

THỦY TỨC NƯỚC NGỌT

I - CẤU TẠO VÀ SINH LÝ

Có thể nghiên cứu đặc điểm của lớp Thủy tức thông qua thủy tức nước ngọt là loài gặp phổ biến trong các hồ ao.

Cơ thể thủy tức hình trụ, *đế* bám vào giá thể, phần đối diện có *lỗ miệng* với các *tua miệng* xếp tỏa ra xung quanh. Tua miệng vừa là cơ quan bắt mồi, vừa giúp thủy tức di chuyển. Khi di chuyển theo kiểu sâu đo hoặc lộn đầu, tua miệng bám vào giá thể làm điểm tựa. Lỗ miệng thông trực tiếp với *khoang vị* là khoang trống nằm giữa cơ thể kể cả các khe hổng trong các tua miệng.



Hình 5.5 - Cấu tạo chung và thành cơ thể của thủy tức nước ngọt (theo *Pechenik*)
A - Các phần của cơ thể; B,C - Bản cắt ngang qua thành cơ thể ở 2 vùng: vùng quanh miệng và vùng thân; D - Vẽ chi tiết lớp tế bào ngoài trong không gian 3 chiều 1. Đế; 2. Thân; 3. Tua miệng; 4. Khoang vị; 5. Tế bào tuyến; 6. Tế bào mô bì cơ tiêu hóa với sợi cơ (7); 8. Lớp tế bào thành ngoài; 9. Tế bào gai; 10. Sợi cơ của tế bào mô bì cơ (12); 11.Tế bào trung gian; 13. Tế bào cảm giác; 14. Tầng keo; 15. Sợi cơ; 16. Tế bào thần kinh.

Thành cơ thể của thủy tức gồm hai lớp tế bào và tầng keo xen giữa (h.5.5).

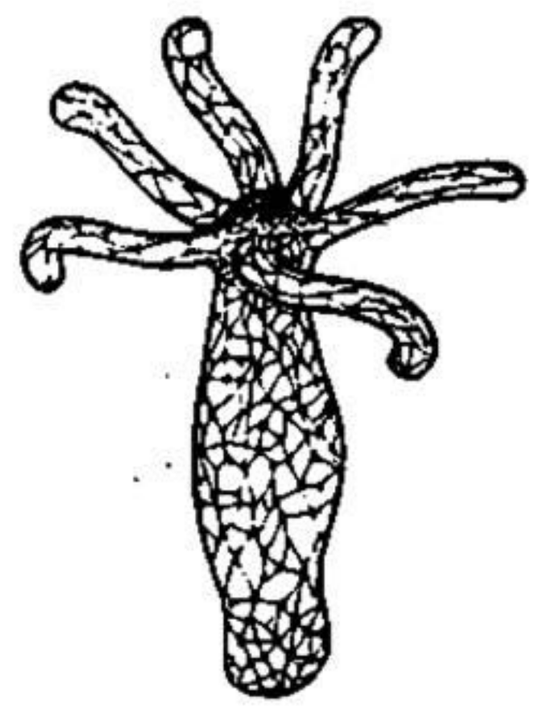
Thành ngoài gồm 4 loại tế bào:

1. *Tế bào mô bì cơ* hình trụ có rễ, chứa nhân ở phía ngoài và chứa tơ cơ xếp dọc theo chiều dài của cơ thể ở phía trong, vừa giữ chức năng bảo vệ của mô bì vừa tạo thành một tầng co rút theo chiều dọc của cơ thể.

2. *Tế bào gai* (h.5.2) phân bố khắp cơ thể nhưng tập trung nhiều nhất trên tua miệng, giữ nhiệm vụ tấn công và tự vệ.

3. *Tế bào trung gian* là loại tế bào chưa phân hóa cỡ bé, nằm ngay trên tầng keo, có thể hình thành tế bào gai để thay thế chúng sau khi hoạt động hoặc tạo nên tế bào sinh dục.

4. *Tế bào cảm giác và tế bào thần kinh.* Tế bào cảm giác hình thoi nằm xen giữa các tế bào mô bì cơ, có tơ cảm giác hướng ra ngoài còn gốc phân nhánh ở trong tầng keo. Tế bào thần kinh hình sao, có các rễ liên kết với nhau trong tầng keo tạo thành hệ thần kinh mạng lưới đặc trưng của ruột khoang (h.5.6). Mạng lưới này liên kết với rễ của tế bào cảm giác và với gốc của tế bào mô bì cơ và các tế bào gai tạo thành một cung phản xạ, tuy còn đơn giản nhưng xuất hiện lần đầu ở động vật đa bào.



Hình 5.6 - Hệ thần kinh mạng lưới của thủy tức (theo *Buchsbaum, Pearse*)

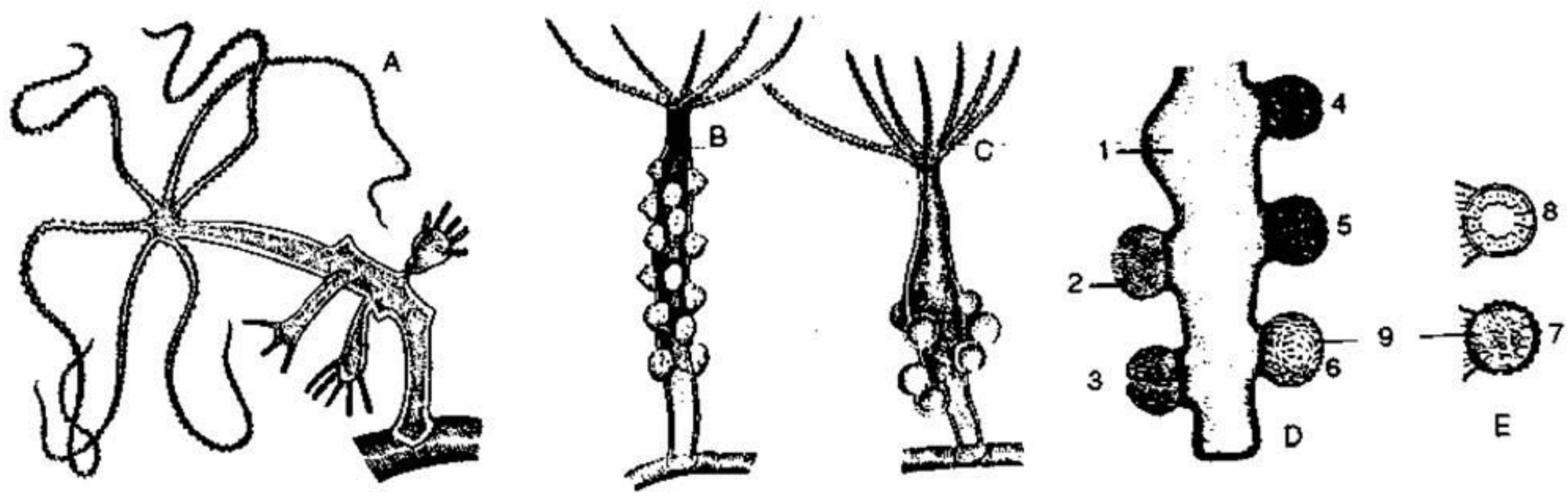
Thành trong giới hạn khoang vị cho tới lỗ miệng gồm hai loại tế bào:

1. *Tế bào mô bì cơ tiêu hóa* có các tơ cơ ở phần gốc xếp thành vành theo hướng thẳng góc với hướng của tơ cơ trong tế bào mô bì cơ của thành ngoài. Khi hoạt động chúng tạo thành một tầng co rút đối kháng với tầng co rút của thành ngoài. Phần hướng vào khoang vị của tế bào này có 1- 2 roi, có khả năng tạo chân giả để bắt các vụn thức ăn nhỏ tiêu hóa nội bào.

2. *Tế bào tuyến* nằm xen giữa các tế bào mô bì cơ tiêu hóa, với số lượng ít hơn. Chúng tiết dịch tiêu hóa vào trong khoang vị và tiêu hóa ngoại bào. Như vậy ở ruột khoang có sự chuyển tiếp giữa tiêu hóa nội bào, kiểu tiêu hóa của động vật đơn bào, sang tiêu hóa ngoại bào, kiểu tiêu hóa của động vật đa bào. Thức ăn của thủy tức nước ngọt phần lớn là giáp xác nhỏ.

II- SINH SẢN VÀ PHÁT TRIỂN

Khi điều kiện sống thuận lợi thủy tức nước ngọt sinh sản vô tính bằng đâm chồi, nhưng khi điều kiện sống khó khăn chúng chuyển sang sinh sản hữu tính. Hợp tử được hình thành có vỏ bảo vệ sống tiềm sinh cho đến khi điều kiện sống thuận lợi trở lại thì tiếp tục phát triển.



Hình 5.7 - Sinh sản vô tính (A) và hữu tính (B,C) của thủy tức nước ngọt và phát triển của hợp tử trên cơ thể cái (D,E) (A-C từ *Dogel*; D-E theo *Buchsbaum,Pearse*)

A - Mọc chồi; B,C - Hình thành cơ quan sinh dục đực (B) và cái (C). 1. Tuyến trứng, 2. Tinh trùng đến thụ tinh; 3, 4. Trứng phân cắt cho 2 và 4 phôi bào; 5. Phôi nang và sơ đồ cắt dọc (8); 6. Phôi vị và sơ đồ cắt dọc (7); 9. Lớp vỏ bọc.

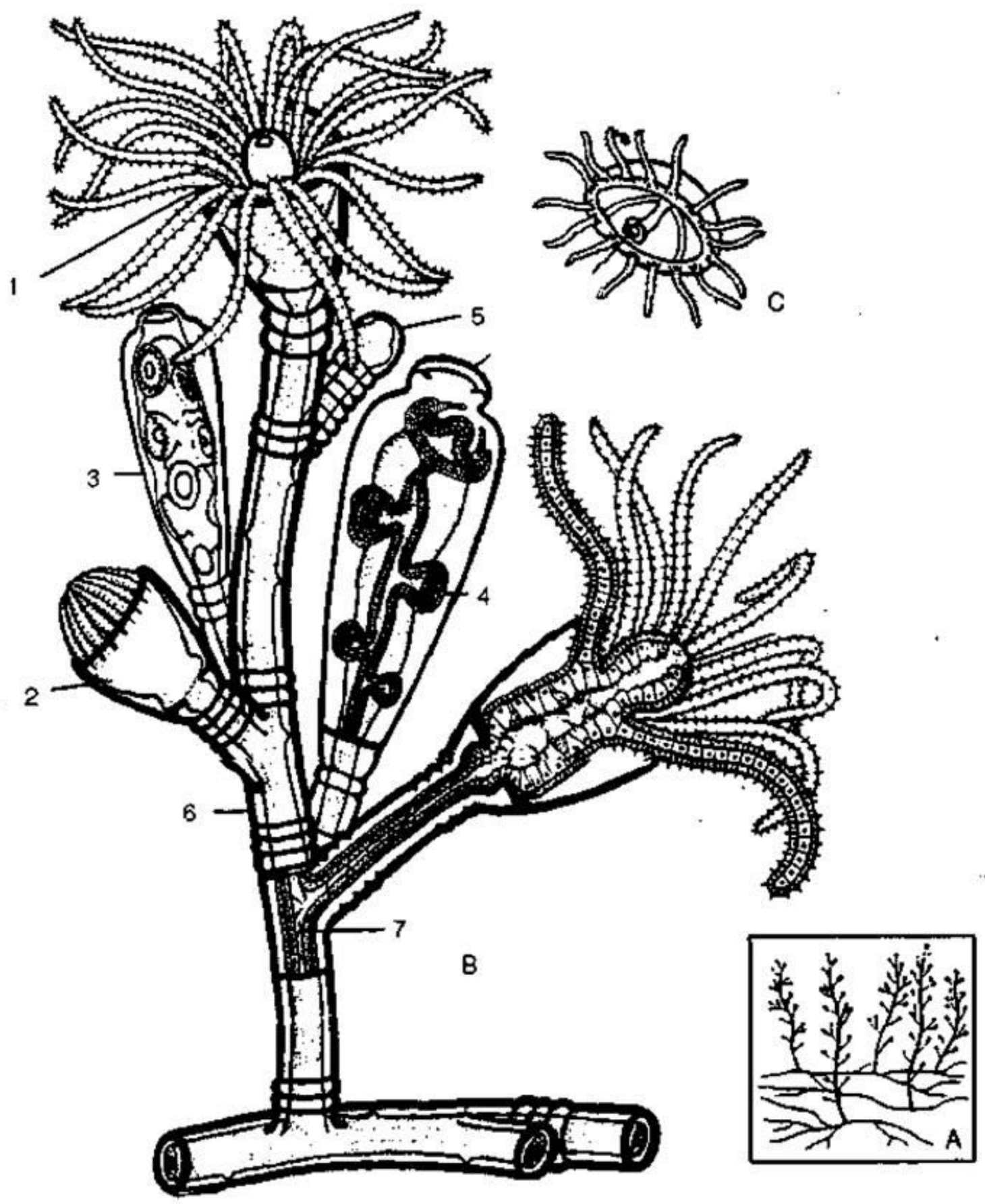
Khi sinh sản vô tính, các chồi mọc lên từ vùng sinh chồi ở phần giữa cơ thể thủy tức. Thoạt đầu là một mấu lồi, lớn dần lên rồi xuất hiện lỗ miệng và các tua miệng. Thủy tức con sau khi hình thành sẽ tách khỏi cơ thể mẹ sống độc lập. Có khi chồi con chưa kịp tách khỏi chồi mẹ đã mọc tiếp thêm chồi cháu, chồi chắt ... (h.5.7).

Tùy loài, thủy tức nước ngọt có thể đơn tính hoặc lưỡng tính. Tuyến sinh dục được hình thành do các tế bào trung gian của lớp tế bào thành ngoài tập trung lại (h.5.7). Tuyến tinh thường nằm lệch về phía tua miệng còn tuyến trứng thường nằm lệch về phía đế.

TẬP ĐOÀN THỦY TỨC VÀ TẬP ĐOÀN SỨA ỐNG

I- CẤU TẠO VÀ SINH LÝ

Trong lớp thủy tức chỉ có số ít là dạng đơn độc còn phần lớn có dạng tập đoàn. Về nguyên tắc tập đoàn được hình thành do các chồi con mới mọc không tách khỏi chồi mẹ, như kết quả của sinh sản vô tính không đến tận cùng. Thành cơ thể của tập đoàn cũng có các lớp tế bào thành ngoài, thành trong và tầng keo như đã gặp ở thủy tức đơn độc nhưng khoang vị của các cá thể trong tập đoàn thông với nhau. Giữa các cá thể của tập đoàn có sự phân hóa về hình thái và chức năng. Mức độ phân hóa thấp nhất gặp ở tập đoàn thủy tức hình cành cây sống bám trên các rạn đá ở biển. Trong tập đoàn chỉ có hai nhóm cá thể: cá thể dinh dưỡng còn giữ hình dạng chung của thủy



Hình 5.8 - Sơ đồ cấu tạo tập đoàn thủy tức hình cành cây *Obelia* (theo *Buchsbaum,Pearse*)

A - Cả tập đoàn; B - Hai loại cá thể của tập đoàn; C - Ấu trùng sứa dạng thủy mẫu của tập đoàn. Cá thể dinh dưỡng khi duỗi (1) và khi co (2); 3. Cá thể sinh sản đang hình thành ấu trùng sứa (4);5. Cá thể vừa mới đâm chồi; 6. Bao ngoài, 7. Hệ thống khoang vị .

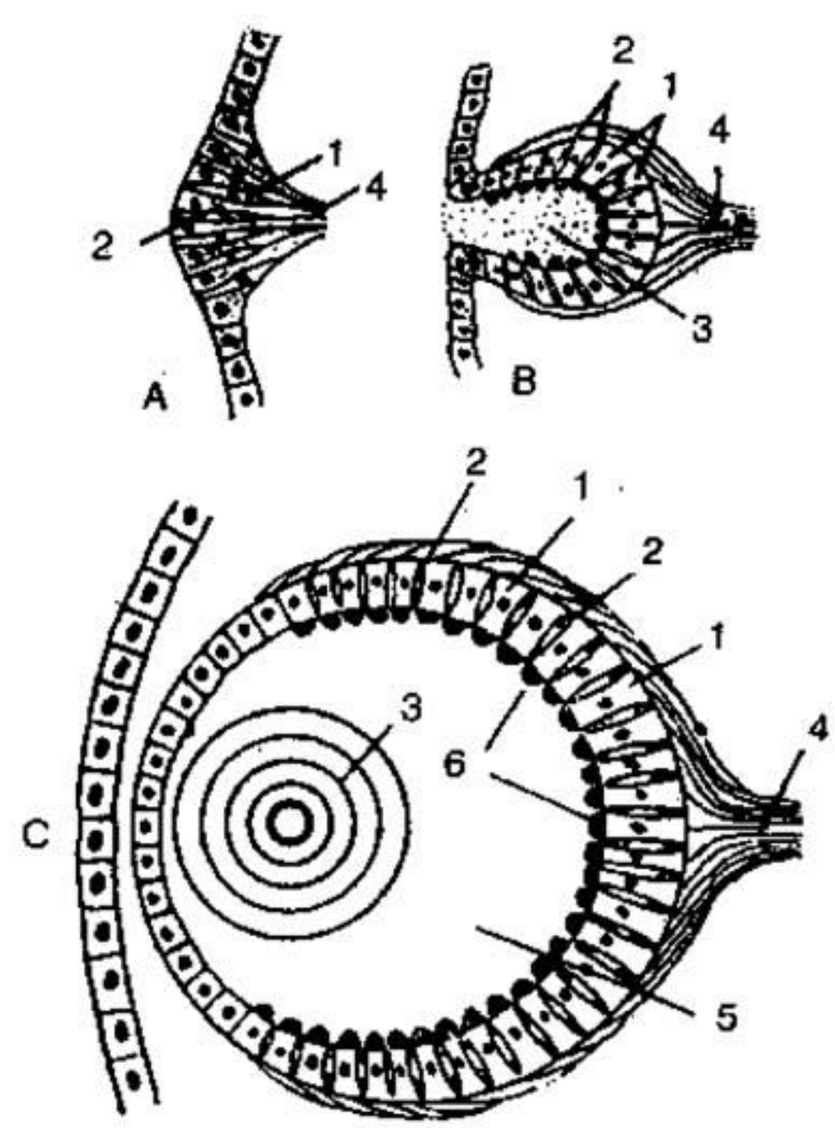
tức, có chức năng bắt và tiêu hóa mồi và cá thể sinh dục có dạng biến đổi thành trụ sứa, giữ chức năng sản sinh mầm sứa (h.5.8).

Mức độ phân hóa cao nhất gặp ở tập đoàn sứa ống, nhóm sống trôi nổi phổ biến ở biển nhiệt đới. Hình dạng, kích thước của tập đoàn sứa ống có thể biến đổi rất đa dạng nhưng chúng có chung sơ đồ cấu tạo (h.5.3C-E). Tất cả các cá thể sắp xếp xung quanh một dây trụ. Trên cùng, ở đỉnh trụ là phao nổi do dạng thủy mẫu biến đổi. Quanh miệng phao nổi có tơ cơ vòng có thể đóng hoặc mở khoang vị. Đáy khoang vị có tế bào tuyến tiết khí giống như không khí. Nhờ hoạt động của phao nổi, tập đoàn sứa ống có thể nổi lên hoặc chìm xuống bằng cách tiết khí vào hay tống hết khí ra khỏi phao. Dưới phao nổi là các chuông bơi, một kiểu biến đổi của dạng thủy mẫu. Chuông bơi giúp sứa ống di chuyển. Dọc theo dây trụ là các cá thể dinh dưỡng và sinh sản xếp thành nhóm. Cá thể dinh dưỡng gồm có: tấm che, tua săn mồi (phân nhánh hoặc không phân nhánh), cá thể tiêu hóa thức ăn do tua săn mồi chuyển đến và cá thể bài tiết. Tất cả các cá thể dinh dưỡng đều là các dạng biến đổi của dạng thủy tức. Các cá thể sinh sản đực và cái là biến đổi của dạng thủy mẫu.

II- SINH SẢN VÀ PHÁT TRIỂN CỦA CÁC TẬP ĐOÀN THỦY TỨC. ẤU TRÙNG SỨA DẠNG THỦY MẪU

Trong tập đoàn thủy tức, thủy tức chỉ có thể mọc chồi chứ không có khả năng sinh sản hữu tính. Tuyến sinh dục chỉ có thể tạo thành ở các mầm sứa mọc lên từ trụ giữa của cá thể sinh sản. Các cá thể sinh sản cũng bắt nguồn từ một chồi của tập đoàn nhưng mọc lên thành một trụ rỗng, từ đó nảy các chồi sứa, tách khỏi trụ rỗng và bơi tự do.

Hai dạng thủy mẫu và thủy tức có chung sơ đồ cấu tạo (h.5.1A). Ấu trùng dạng thủy mẫu (gọi tắt là sứa) cũng đối xứng tỏa tròn và cũng có hai lớp tế bào giới hạn tầng keo ở giữa nhưng biến đổi thích ứng với đời sống trôi nổi. So với dạng thủy tức cơ thể sứa thu ngắn lại, mất đế bám. Lỗ miệng ở phía đối diện nằm trên một cuống gọi là cuống miệng, chuyển xuống phía dưới so với chiều tự nhiên của thủy tức. Sứa hình dù với phần ngoài dù và phần lòng dù, cuống miệng tương ứng với cán dù. Trên bờ dù có tua bờ dù với số lượng là 4 hoặc bội số của 4. Viền quanh bờ dù ở phía dưới lòng dù là rèm bờ dù. Khi sứa bơi, rèm bờ dù hoạt động như chiếc van mở đóng lòng dù để giữ và tống nước từ đáy ra ngoài.



Hình 5.9 - Sơ đồ cấu tạo cơ quan thị giác của ấu trùng sứa (từ *Abrikosov*)
A - Điểm mắt; B - Hố mắt; C - Túi mắt.
1. Tế bào cảm quang; 2. Tế bào sắc tố; 3. Thể thủy tinh; 4. Dây thần kinh; 5. Dịch thủy tinh; 6. Que cảm quang.

Cấu tạo bên trong của sứa phức tạp hơn nhiều so với cấu tạo bên trong của thủy tức. Tầng keo của thủy tức dày và trong suốt, một kiểu màu sắc tự vệ của động vật hoạt động trong nước. Khoang vị của sứa cũng phức tạp hơn khoang vị của thủy tức. Chúng là một hệ thống ống bao gồm cả ống vị phóng xạ và ống vị vòng, ống vị trong tua bờ dù, thông với nhau và thông với khoang vị. Với cấu tạo như thế, khoang vị ngoài chức năng tiêu hóa

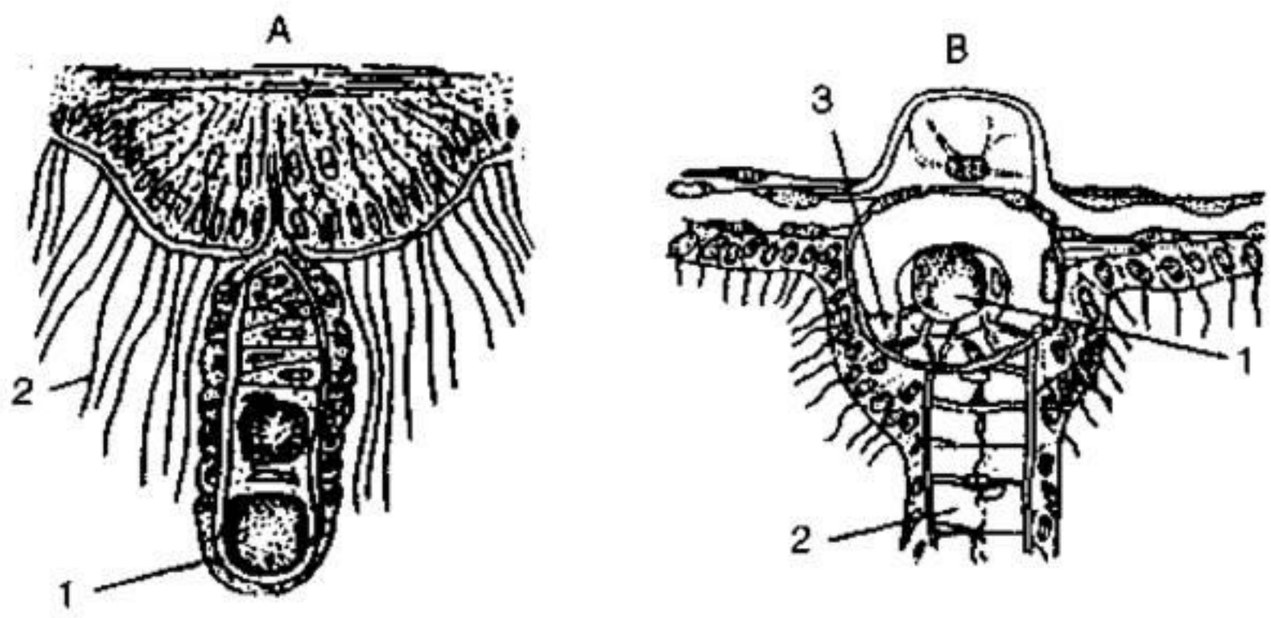
còn đảm nhận cả chức năng tuần hoàn khi mà hệ tuần hoàn chưa xuất hiện ở mức độ tổ chức của ruột khoang.

Đặc biệt, phù hợp với đời sống trôi nổi, hệ thần kinh và nhất là giác quan của sứa phức tạp hơn của thủy tức nhiều (h.5.9). Ở bờ dù, phần hoạt động mạnh của cơ thể, và ứng với các giác quan, tế bào thần kinh tập trung thành vòng hay thành hạch. Vòng bờ dù điều khiển rèm bờ dù và các giác quan.

Khi nghiên cứu các giác quan của sứa, có thể hình dung các mức độ hoàn chỉnh đầu tiên của một vài giác quan của động vật như cơ quan thị giác và cơ quan cảm giác thăng bằng.

Cơ quan thị giác có cấu tạo ở nhiều mức độ phức tạp khác nhau (h.5.9). Đơn giản nhất là các điểm mắt, chỉ có thể phân biệt được sáng và tối. Hố mắt và túi mắt có thể phân biệt được cường độ chiếu sáng.

Ở sứa có hai kiểu cơ quan cảm giác thăng bằng dựa trên cùng một nguyên lý hoạt động là lấy lại cảm giác ban đầu khi sức ép của một hạt nặng lên dãy tế bào cảm giác bị thay đổi do cơ thể không ở trạng thái cân bằng (h.5.10).

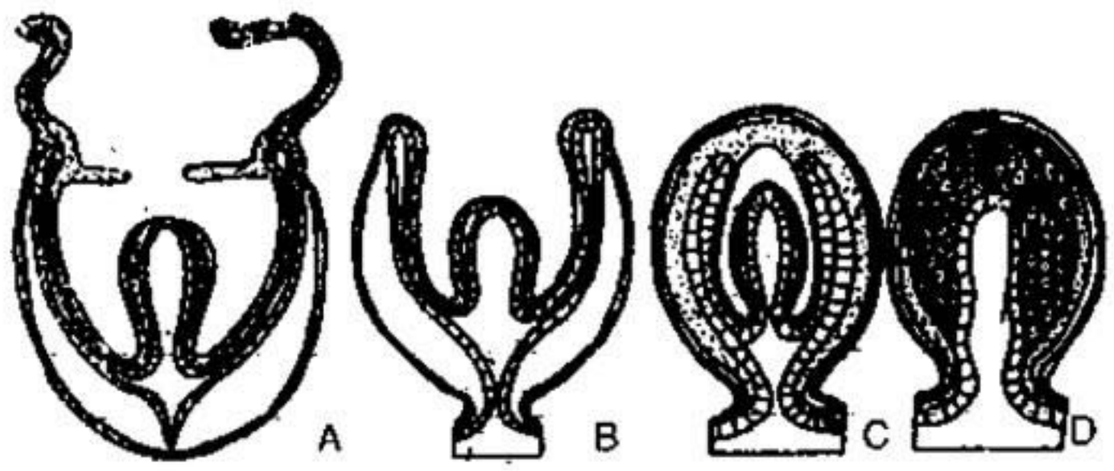


Hình 5.10 - Sơ đồ cấu tạo cơ quan cảm giác thăng bằng của ấu trùng sứa (A từ *Zenkevich*; B từ *Dogel*)
A - Bình nang của *Cunina*; B - Bình nang của *Obelia*
1. Bình thạch; 2. Tua cảm giác; 3. Tế bào cảm giác.

Hạt nặng đó chính là bình thạch. Hạt này có thể ở giữa bình nang, là một túi rỗng lát tế bào cảm giác ở mặt trong, nằm ở gốc tua bờ dù, hoặc nằm trong đỉnh của một thùy cảm giác treo quanh bờ dù có tế bào cảm giác lát mặt ngoài. Các thùy cảm giác này cũng do tua bờ dù biến đổi thành.

Hoạt động của bình nang không chỉ giới hạn là cơ quan cảm giác thăng bằng mà còn kích thích hoạt động của rèm bờ dù trong vận động của sứa. Sau mỗi lần vận động vị trí của sứa lệch đi và bình thạch đã tác động đến tế bào cảm giác rồi qua vòng thần kinh bờ dù kích thích hoạt động của rèm bờ dù. Nếu cắt tất cả bình nang, sứa ngừng hoạt động.

Sứa phân tính, tuyến sinh dục nằm trong lòng dù ngay dưới các ống vị phóng xạ hay trên cuống miệng ở giữa lớp tế bào thành ngoài và tầng keo. Sau khi chín tế bào sinh dục đực và cái ra ngoài qua vết nứt của thành cơ thể. Quá trình thụ tinh và phát triển tiếp theo tiến hành trong nước. Trứng thụ tinh phân cắt đều rồi hình thành phôi nang để cho ấu trùng planula là ấu trùng đặc trưng của ruột khoang, tương tự giai đoạn phôi vị trong phát triển của động vật đa bào khác. Ấu trùng planula có lông bơi phủ mặt ngoài, bơi trong nước rồi bám vào giá thể. Trong cơ thể ấu trùng bắt đầu hình thành khoang vị. Đầu đối diện hình thành lỗ miệng rồi hình thành vòng tua miệng để cho cá thể dạng thủy tức. Cá thể này sẽ mọc chồi để cho tập đoàn thủy tức mới.

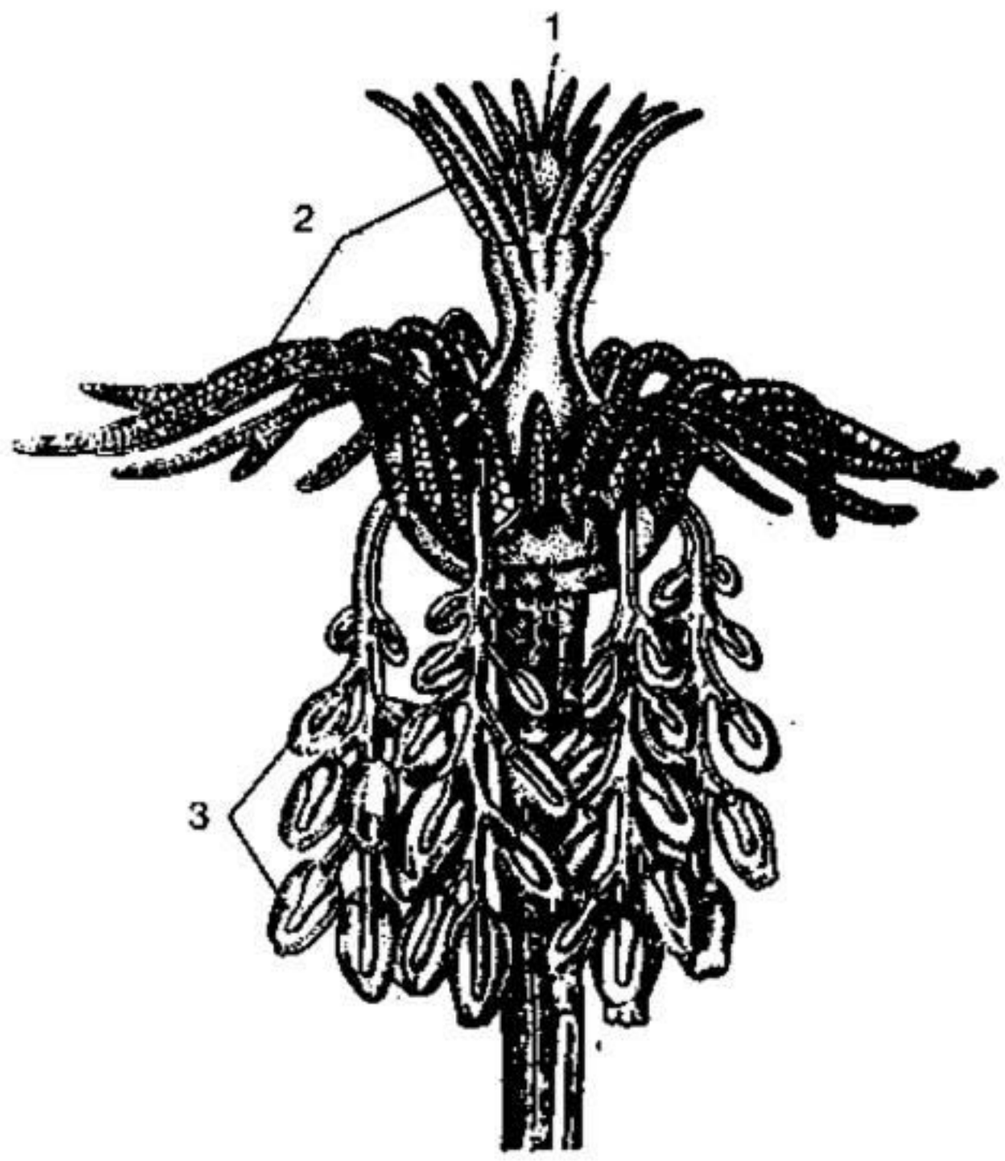


Hình 5.11 - Sơ đồ cấu tạo dạng thủy mẫu và các mức độ tiêu giảm ở Athecata (theo *Matveev*)
A - Dạng thủy mẫu điển hình; B - Dạng hình sứa; C - Thể sinh dục; D - Túi sinh dục.

Ở tập đoàn sứa ống noãn và tinh trùng được hình thành trong cá thể sinh sản cái và đực. Trứng nở thành ấu trùng planula bơi tự do trong nước. Tiếp đó ấu trùng planula biến đổi thành ấu trùng có cấu tạo phức tạp hơn rồi mọc chồi để cho các cá thể của tập đoàn.

Hiện tượng xen kẽ thế hệ. Lối sinh sản của tập đoàn thủy tức cho ta một hình ảnh đặc sắc về hiện tượng xen kẽ thế hệ ở động vật. Trong vòng đời của tập đoàn có xen kẽ 2 giai đoạn: giai đoạn thủy tức sống định cư, sinh sản vô tính bằng đâm chồi và giai đoạn thủy mẫu sống di động, sinh sản hữu tính bằng cách hình thành tế bào sinh dục (h.5.1B ; h.5.11). Nếu nhìn rộng ra trong cả lớp Thủy tức hoặc trong cả ngành Ruột khoang có thể thấy rõ xu hướng tiêu giảm một trong hai giai đoạn này, thậm chí chỉ còn lại một dạng trong vòng đời: dạng thủy tức (ví dụ: thủy tức nước ngọt) hoặc dạng thủy mẫu (ví dụ: Trachylida).

Giai đoạn thủy mẫu sống hoạt động với khả năng sinh sản hữu tính đã mở rộng vùng phân bố của loài và đổi mới thường xuyên vốn di truyền. Hiện tượng tiêu giảm hẳn giai đoạn thủy mẫu ở thủy tức nước ngọt được giải thích bằng nhu cầu rút ngắn thời gian sống trong môi trường nước ngọt ở giai đoạn đầu của phát triển cá thể, thường kém khả năng tự vệ của các động vật nước ngọt.



Hình 5.12- Tubularia larynx có thể sinh dục (từ *Dogel*)
1. Núm miệng; 2. Vành tua miệng; 3. Thể sinh dục.

III - PHÂN LOẠI

Lớp Thủy tức bao gồm khoảng 3000 loài sắp xếp trong 2 phân lớp: phân lớp Thủy tức và phân lớp Sứa ống.

1- Phân lớp Thủy tức (Hydroidea)

Bộ Leptolida. Có vòng đời xen kẽ hai dạng thủy mẫu và thủy tức ở các mức độ tiêu giảm khác nhau.

Đại diện: *Obelia* (h.5.1), *Tubularia* (h.5.12), *Craspedacusta* (h.5.13B). Thủy tức san hô (Hydrocorallia, h.5.13D) được coi là một nhóm riêng, có bộ xương đá vôi và sống trong các rạn san hô.

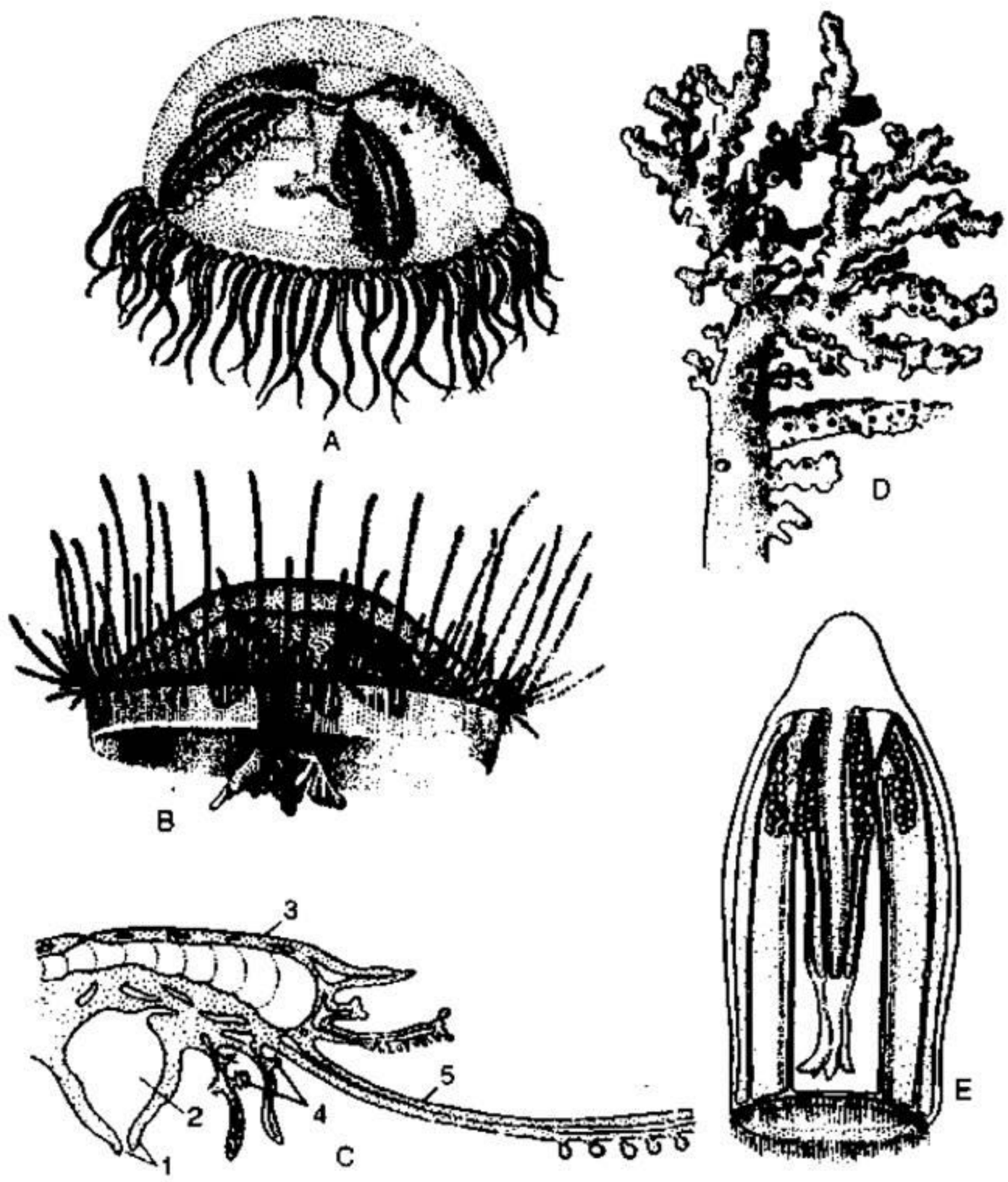
Bộ Chondrophora (h.5.13). Sống trôi nổi trên mặt biển. Phần chủ yếu của cơ thể ứng với một cá thể thủy tức lớn, có lỗ miệng hướng về phía dưới. Xung quanh núm miệng lớn là các chồi sinh dục và các tua bắt mồi.

Đại diện là sứa buồm *Velella*, có khi tập trung thành đám lớn trên mặt biển.

Bộ Trachylida. Thủy tức chỉ còn giữ lại giai đoạn thủy mẫu trong vòng đời, không có xen kẽ thế hệ.

Đại diện là *Aglantha* sống trôi nổi khắp các đại dương: *Cunina* ký sinh trên ấu trùng sứa của Leptolida.

Bộ Hydrida. Chỉ còn giai đoạn thủy tức trong vòng đời, không có xen kẽ thế hệ, sống ở nước ngọt hay ở biển.



Hình 5.13 - Một số đại diện của các bộ trong lớp Thủy tức (từ *Dogel*)
A - Sứa thập tự *Gonionemus*; B - *Craspedacusta* sống ở nước ngọt; C - Sơ đồ cấu tạo của *Porpita* (bộ Chondrophora); D - Tập đoàn Hydrocorallia; E - *Aglantha* (bộ Trachylida) 1. Lỗ miệng; 2. Khoang vị; 3. Tấm cứng; 4. Cá thể sinh dục; 5. Tua bắt mồi.

Ở nước ngọt thủy tức nâu *Pelmatohydra oligactis* là loài sống phổ biến trong ao hồ nước ta. Ở biển nước ta đã gặp *Protohydra caulleryi* sống ở các rạn đá, không có tua miệng, không có khả năng sinh chồi và chỉ sinh sản hữu tính, sống bám trên rong biển hoặc các rạn đá ven biển.

Phần lớn các Hydroidea hóa đá thuộc nhóm Hydrocorallia từ kỷ Silua, số ít thuộc nhóm Thecaphora từ kỷ Cambri.

2. Phân lớp Sứa ống (Siphonophora)

Tập đoàn cá thể phân hóa cao. Trong tập đoàn có các nhóm cá thể dinh dưỡng và sinh dục. Nhờ phao nổi và chuông bơi ở đầu dây trụ, tập đoàn có thể nổi trên mặt nước hoặc chìm xuống sâu.

Sứa ống có nhiều ở các vùng biển nhiệt đới. *Physalia* có dây trụ dài tới 16m và phao nổi lớn như những con thuyền trôi trên mặt biển, có màu sắc sặc sỡ. Nhờ phao, nửa cơ thể của sứa ống nổi trên mặt nước, nửa dưới nước. Đại diện: *Halistemma*, *Physalia* (h.5.3E).

Vùng biển Phú Quốc, Côn Đảo của nước ta, ở độ sâu dưới 15m có thể gặp các khu vực phong phú thủy tức, với các giống phổ biến *Campanularia*, *Sertularia*, *Plumaria*, *Obelia*, *Millepora* và *Velella*. Có tập đoàn cao tới 1m. Thủy tức nước ngọt và nước lợ ở nước ta còn chưa được nghiên cứu đầy đủ.

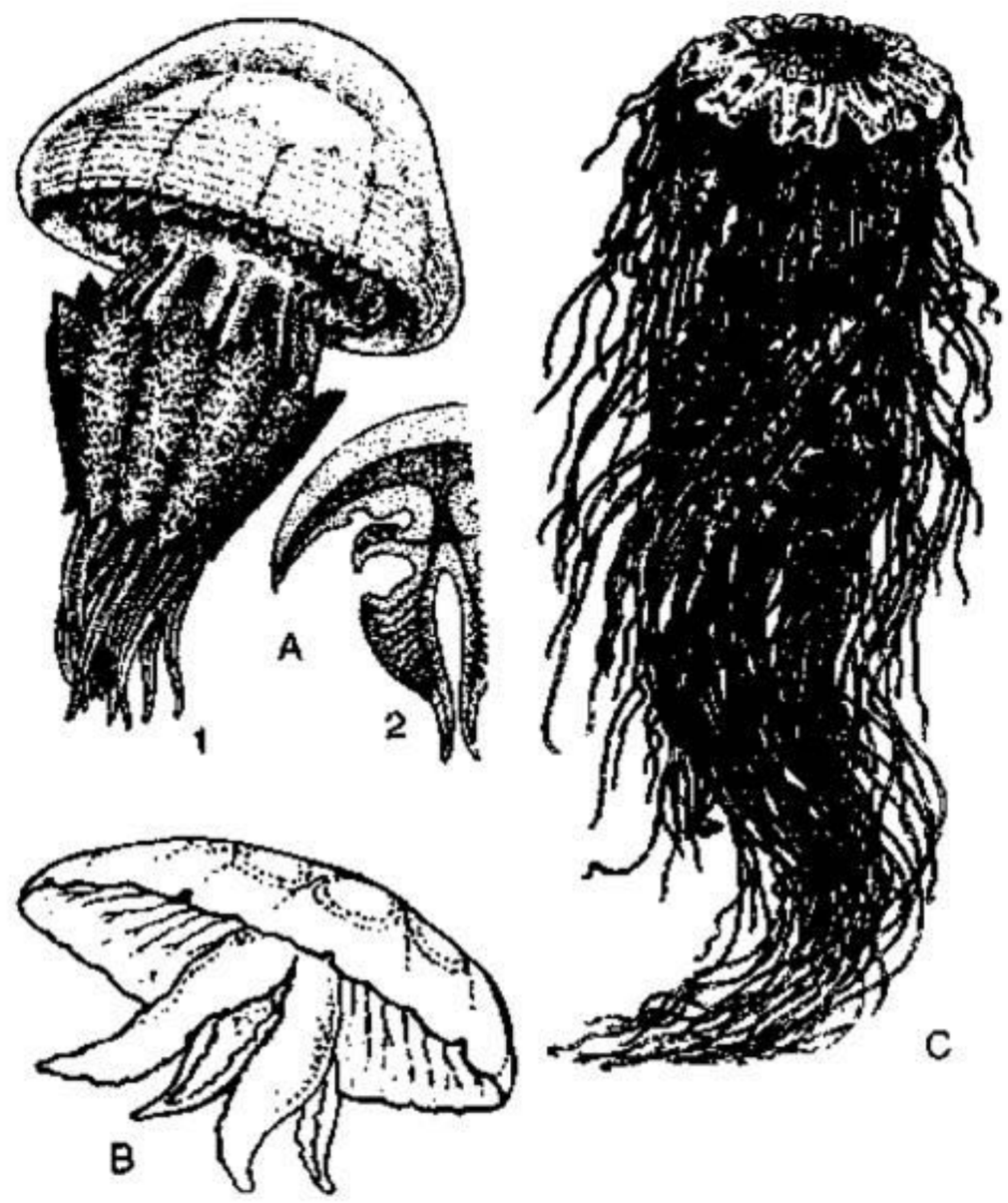
LỚP SỨA (SCYPHOZOA)

Có khoảng 200 loài, phần lớn sống trôi nổi ở biển, số ít sống bám.

Cơ thể sứa có cấu tạo điển hình của dạng thủy mẫu, tuy nhiên một số chi tiết về cấu tạo lại phân biệt rõ rệt với ấu trùng dạng thủy mẫu của lớp Thủy tức: cơ thể lớn hơn, không có rèm bờ dù, có hệ khoang vị và thần kinh, giác quan phát triển hơn. Tất cả sứa đều có giai đoạn thủy mẫu chiếm ưu thế trong vòng đời.

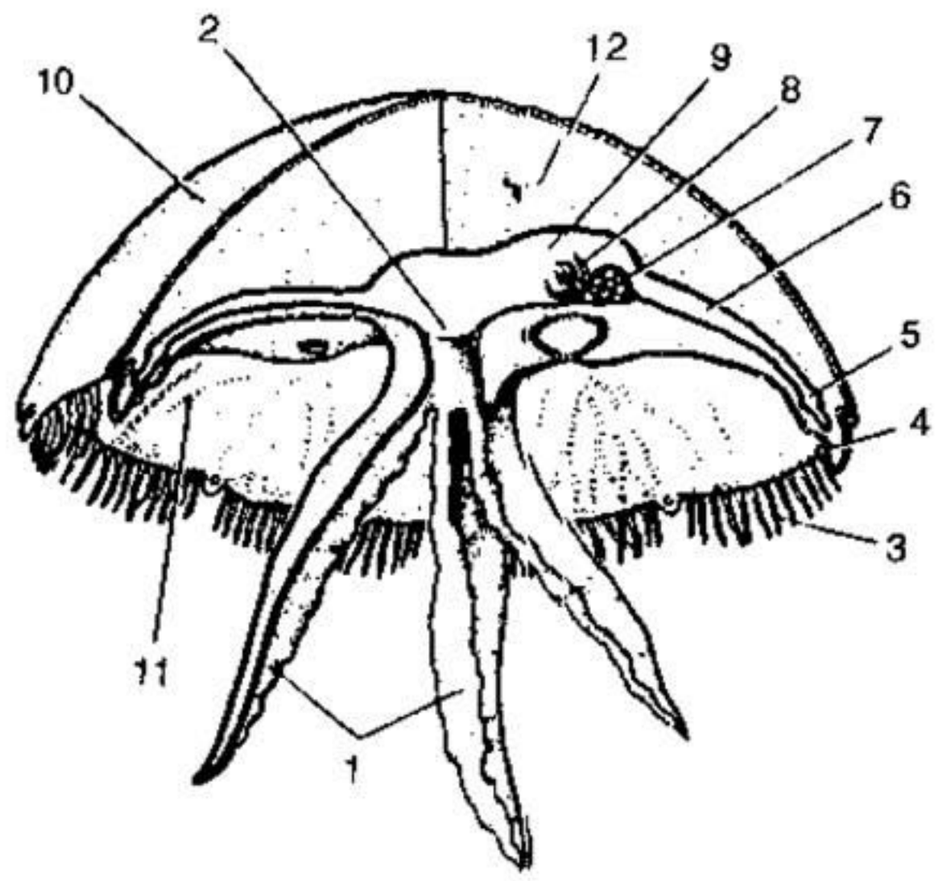
I- CẤU TẠO VÀ SINH LÝ

Dù sứa thường có đường kính từ 20 - 40cm (lớn nhất tới 1 - 2m). Tua bờ dù, cơ quan bắt mồi của sứa có mức độ phát triển khác nhau tùy loài, không tương ứng với độ lớn của dù (h.5.14). Ví dụ *Aurelia aurita* có tán dù rộng 40cm, có tua bờ dù dài khoảng 1cm trong khi *Drymonema* có tán dù chỉ rộng 25cm lại có tua bờ dù dài tới 7m, kiểm soát một vùng nước rộng lớn.



Hình 5.14- Một số loài sứa
A - *Rhizostoma pulmo*; B - *Aurelia aurita*; C - *Cyanea capillata* 1. Hình dạng chung; 2. Sơ đồ cắt dọc.

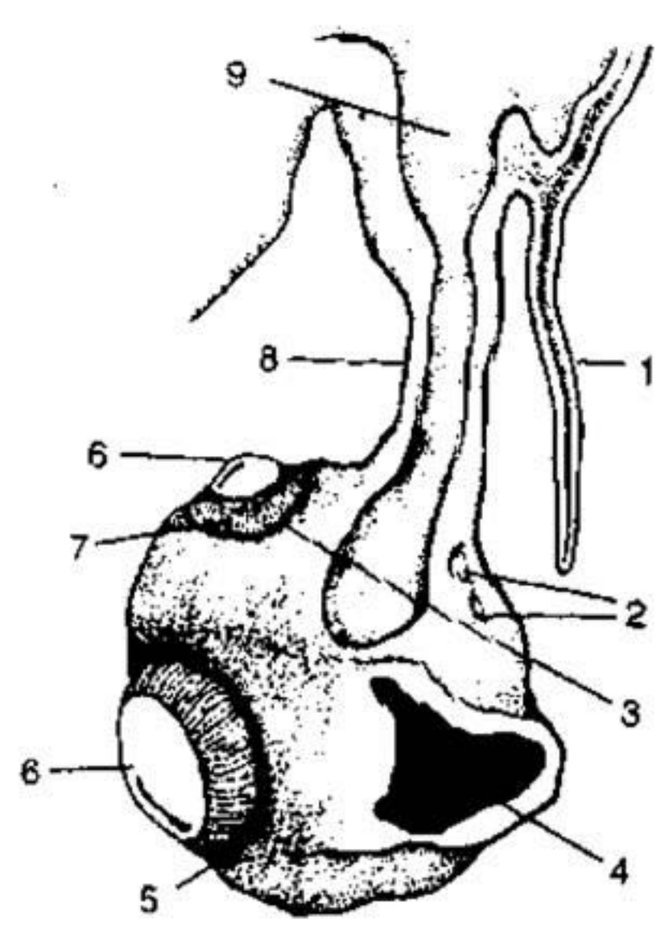
Thức ăn chính của sứa là sinh vật nổi, có khi là cá nhỏ. Thức ăn vào lỗ miệng nhờ hoạt động của tua bờ dù và 4 thùy miệng (còn gọi là tay sứa) là 4 phần kéo dài của cuống miệng, xếp đối xứng, có rãnh dọc dẫn tới miệng sứa. Cũng có khi miệng sứa bị gốc của tay sứa bít kín chỉ còn lại các lỗ nhỏ (bộ Rhizostomida). Trong trường hợp này chỉ có mồi cỡ nhỏ lọt qua lỗ miệng còn mồi cỡ lớn được làm mềm ở bên ngoài rồi mới qua các lỗ nhỏ đi vào một hầu ngắn có nguồn gốc từ lá phôi ngoài trước khi vào khoang vị. So với ấu trùng dạng thủy mẫu của thủy tức, khoang vị của sứa phức tạp hơn (h.5.4B và 5.15). Phần trung tâm là dạ dày có 4 ngăn xếp đối xứng, có gờ tập trung các dây vị có các tế bào gai. Từ dạ dày có các ống vị phóng xạ đi từ trung tâm tới ngoại biên, càng ra phía ngoài càng phân nhánh phức tạp. Ở bờ dù tất cả các ống vị phóng xạ đổ chung vào ống vị vòng, tạo thành hệ khoang vị khép kín. Nhờ có hệ khoang vị phân hóa phức tạp, thức ăn sau khi biến đổi ở dạ dày đã được chuyển tới các phần của cơ thể và các chất thải bã cũng theo hệ thống này chuyển ra ngoài. Một vài loài sứa có tảo đơn bào cộng sinh. Chúng sử dụng một phần chất hữu cơ do các tảo này tổng hợp.



Hình 5.15 - Sơ đồ cấu tạo sứa (cắt bỏ 1/4 cơ thể) (từ *Doged*)
1. Thùy miệng; 2. Lỗ miệng; 3. Tua bờ dù; 4. Rôpali; 5. Ống vị vòng; 6. Ống vị phóng xạ; 7. Tuyến sinh dục; 8. Dây vị; 9. Khoang vị; 10. Mặt trên dù; 11. Mặt dưới dù; 12. Tầng keo.

Trên thành khoang vị, giữa lớp tế bào lát khoang và tầng keo là 4 tuyến sinh dục của sứa, ứng với vị trí đó, ở phía ngoài, thành cơ thể lõm vào tạo thành 4 túi dưới dù, có thể giữ chức năng hô hấp.

Sứa có giác quan phát triển và tế bào thần kinh tập trung ở mức độ cao so với ấu trùng dạng thủy mẫu của thủy tức. Quanh bờ dù có 8 cơ quan cảm giác tổng hợp, gọi là rôpali (h.5.16), xếp cách quãng đều đặn ở ngay vùng tận cùng của 8 ống vị phóng xạ. Trên mỗi rôpali có điểm mắt, hốc mắt hoặc túi mắt và bình nang. Ứng với 8 rôpali là 8 điểm tập trung tế bào thần kinh, với các nơron 2 cực và 3 cực, có thể coi là các hạch thần kinh sơ khai.



Hình 5.16 - Cắt dọc rôpali của *Charybdea sp.* (từ *Pechenik*)
1. Tua lông; 2. Mắt; 3. Sắc tố trên tế bào màng lưới; 4. Bình nang; 5. Tế bào sắc tố; 6. Thể thủy tinh; 7. Sợi cảm giác; 8. Cuống rôpali; 9. Xoang ống vị.

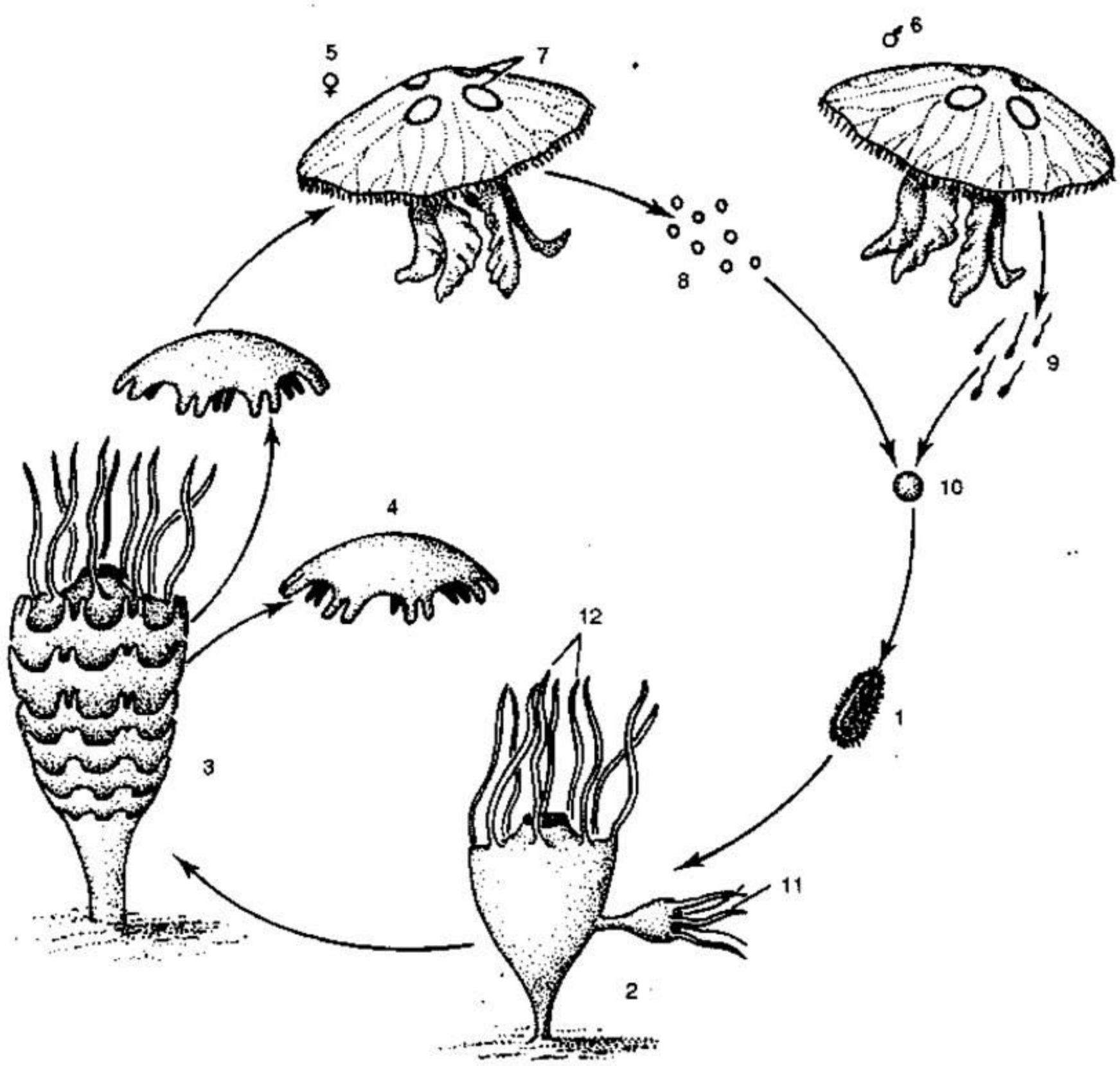
Sứa phân biệt được ánh sáng và bóng tối. Có tác giả còn cho rằng sứa có thể cảm giác được sự thay đổi áp suất không khí. Nhờ thế mà khi sắp có giông bão sứa lui ra xa bờ tránh sóng.

Sứa bơi rất đặc trưng, dù xòe ra rồi cụp lại, có khi với tần số lớn, 100 - 140 lần/phút. Vận động được tăng cường này của sứa là nhờ sự phát triển của một số tế bào cơ chuyên hóa tách khỏi tế bào mô bì, tạo khả năng co rút mạnh dù sứa, cùng với tầng keo dày tạo lực đối kháng.

Cấu trúc cơ thể của sứa thể hiện sự phát triển cao của kiểu đối xứng tỏa tròn của ruột khoang với vị trí và số lượng ổn định, thường là 4 hoặc bội số của 4 với các yếu tố đối xứng như ngăn dạ dày, tay sứa, tuyến sinh dục, ống vị phóng xạ, rôpali ... So với thủy tức, mức độ phát triển cao hơn của một số hệ cơ quan phù hợp với đời sống di động, bắt mồi tích cực, tiêu hóa và dẫn truyền chất dinh dưỡng mạnh hơn của sứa.

II- SINH SẢN VÀ PHÁT TRIỂN

Sứa đơn tính, tế bào sinh dục khi chín qua miệng sứa ra ngoài, thụ tinh rồi phát triển thành *ấu trùng planula* có lông bơi (h.5.17). Sau một thời gian bơi trong nước, ấu trùng bám đầu trước xuống



Hình 5.17 - Vòng đời của *Aurelia aurita* (từ *Pechenik*)
1. Planula; 2. Scyphistoma (dạng thủy tức có cuống); 3. Strobila (dạng chồng đĩa);
4. Ephyra (đĩa sứa); 5,6. Sứa cái và sứa đực trưởng thành; 7. Tuyến sinh dục; 8. Noãn;
9.Tinh trùng; 10. Trứng; 11. Chồi; 12. Tua miệng.

đáy, đầu đối diện thủng thành lỗ miệng rồi mọc vành tua miệng bao quanh, chuyển thành dạng thủy tức có cuống dài (scyphistoma) có khả năng mọc chồi. Vòng tua miệng sau đó rụng đi và bắt đầu quá trình cắt đoạn để cho một chồng cá thể có lỗ miệng hướng lên phía trên xếp như chồng đĩa, mỗi cá thể gọi là một *đĩa sứa*. Lần lượt từ trên xuống dưới đĩa sứa chuyển sang sống trôi nổi bằng cách lật ngược trở lại, lỗ miệng chuyển xuống dưới. Ở giai đoạn này đĩa sứa nhìn chung đã có dạng sứa nhưng còn nhiều nét chi tiết khác với sứa trưởng thành: bờ dù xẻ sâu thành 8 thùy, chỉ mới có cuống miệng và khoang vị đơn giản. Tiếp theo, đĩa sứa hoàn thiện dần cấu tạo cùng với sự phát triển của 4 tuyến sinh dục để cho sứa trưởng thành.

Sự phát triển của sứa cho ta thấy lại hiện tượng xen kẽ thế hệ đã gặp ở lớp Thủy tức, nhưng giai đoạn thủy tức ở đây rất ngắn cùng với sự rút ngắn giai đoạn sống bám và sinh sản vô tính. Giai đoạn thủy mẫu chiếm ưu thế trong suốt đời sống cùng với phương thức sống tự do và lối sinh sản hữu tính. Trong lớp này cũng có một số sứa (bộ Stauromedusae) có vòng phát triển mất hẳn giai đoạn thủy tức, ấu trùng planula phát triển trực tiếp thành sứa trưởng thành. Phần lớn sứa sống ven bờ phát triển qua giai đoạn thủy tức còn sứa sống ở biển khơi thường thiếu giai đoạn này.

III- PHÂN LOẠI

Lớp Sứa chia thành 5 bộ (h.5.18).

Bộ Sứa có cuống (Stauromedusae). Sứa sống bám nhờ cuống dài, có nhiều túm tua bám trên nhú lồi ngăn cách bằng các phần lõm sâu của bờ dù. Một số loài có thể chuyển chỗ, nhưng không bơi. Phát triển không có xen kẽ thế hệ, scyphistoma không cắt ngang thành đĩa sứa mà phát triển trực tiếp thành trưởng thành sống bám. Tuy nhiên mỗi planula có thể mọc chồi cho nhiều planula để mỗi planula cho một sứa. Planula không có lông bơi, di chuyển chậm chạp.

Đại diện: *Haliclystus, Lucernaria* (h.5.18C).

Bộ Sứa vuông (Cubomedusae). Sứa nhỏ (thường không vượt quá vài centimét), trong suốt, có dạng khối vuông, với 4 rôpali ở gốc 4 tua quanh bờ dù. Tua có thể rất dài, một sứa vuông có đường kính dù 2-3cm có thể có tua dài đến trên 30m. Chúng có mắt cấu trúc phức tạp. Sứa vuông chỉ sống ở vùng biển nông nhiệt đới và á nhiệt đới. Ven bờ biển châu Đại Dương và Nam Dương có các loài sứa vuông có thể gây bỏng rất nặng.

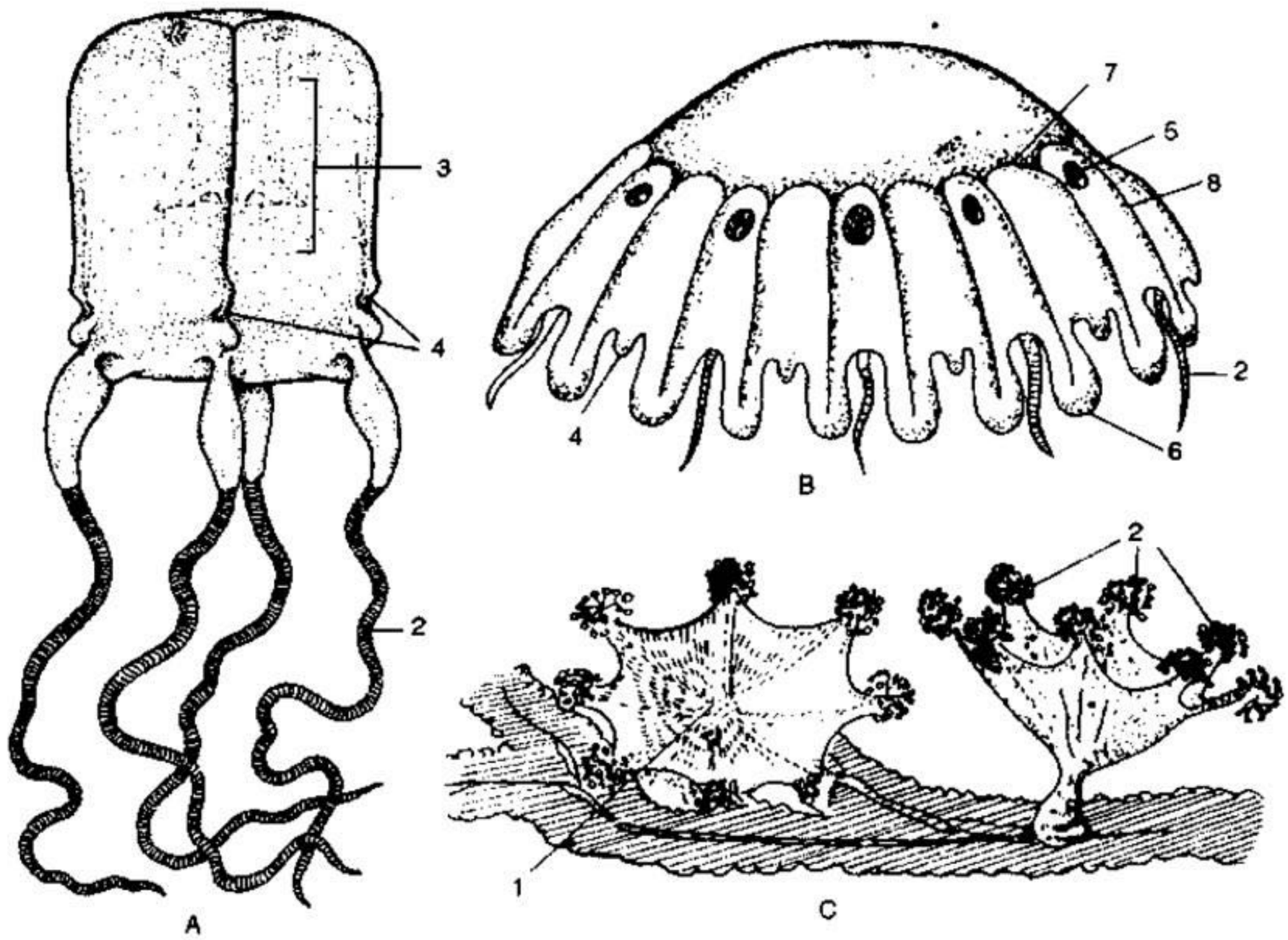
Scyphistoma của sứa vuông không phân ngang thành đĩa sứa mà mọc chồi, mỗi chồi tách ra để cho sứa trưởng thành.

Đại diện: *Chiropsalmus, Charybdea* (h.5.18A)

Bộ Sứa có rãnh (Coronata). Dù sứa có rãnh vòng ngăn làm 2 phần: phần đỉnh dù và phần rìa dù. Bờ dù có nhiều thùy. Giữa các thùy xếp xen kẽ rôpali và tua bờ dù. Một số (*Atolla, Periphylla*) chuyên sống ở biển sâu.

Đại diện: *Nausithoe punctata* (h.5.18B); *Stephanoscyphus* là giống độc nhất trong lớp sứa có scyphistoma tiết bao kitin bọc ngoài.

Bộ Sứa đĩa (Semaeostomeae). Dù sứa dẹp, bờ dù có rất nhiều tua có khi rất dài. Đại diện: *Cyanea capillata* có đường kính tới 2m, tua có thể dài tới 30m, thường có cá và giáp xác sống chung trong quan hệ hội sinh hoặc ký sinh; *Pelagia noctiluca* có khả năng phát sáng; *Aurelia aurita* phổ biến ở nhiều vùng biển, nhất là biển ôn đới (h.5.14B ; 5.17).



Hình 5.18 - Vài đại diện của các bộ sứa (A từ *Pechenik*; B theo *Grassé*, C theo *Matveev*)
A - *Charybdea sp.* (sứa vuông); B - *Nausithoe punctata* (sứa có rãnh); C - *Lucernaria sp* (sứa có cuống)
1. Lỗ miệng; 2. Tua bờ dù; 3. Dù; 4. Rôpali; 5. Tuyến sinh dục; 6. Thùy bờ dù; 7. Rãnh vòng; 8. Tia rãnh.

Bộ Sứa miệng rễ (Rhizostomida). Không có tua bờ dù, miệng bị gốc của tay sứa che kín chỉ còn nhiều lỗ nhỏ. Sứa cỡ lớn, phổ biến ở vùng biển nhiệt đới (h.5.14A). Một số sứa miệng rễ như *Cassiopea* có tảo vàng đơn bào cộng sinh nên có màu nâu lam, thường bơi ngửa, có thể tư thế này thuận lợi hơn cho tảo cộng sinh nhận được nhiều ánh sáng Mặt Trời.

Vùng biển của nước ta có nhiều sứa, phổ biến là sứa miệng rễ, thường xuất hiện nhiều vào vụ xuân hè ở ven bờ, có khi vào cả cửa sông. Các loài sứa rô, sứa sen có cỡ lớn là loài thường dùng làm thức ăn. Doi biển, sứa lửa, sứa chỉ (*Chiropsalmus*) là loài gây ngứa.

Do thiếu bộ xương, dấu vết hóa thạch của sứa phát hiện được rất ít, cổ nhất từ cuối Cambri và tập trung nhiều nhất trong lớp đất kỷ Jura.

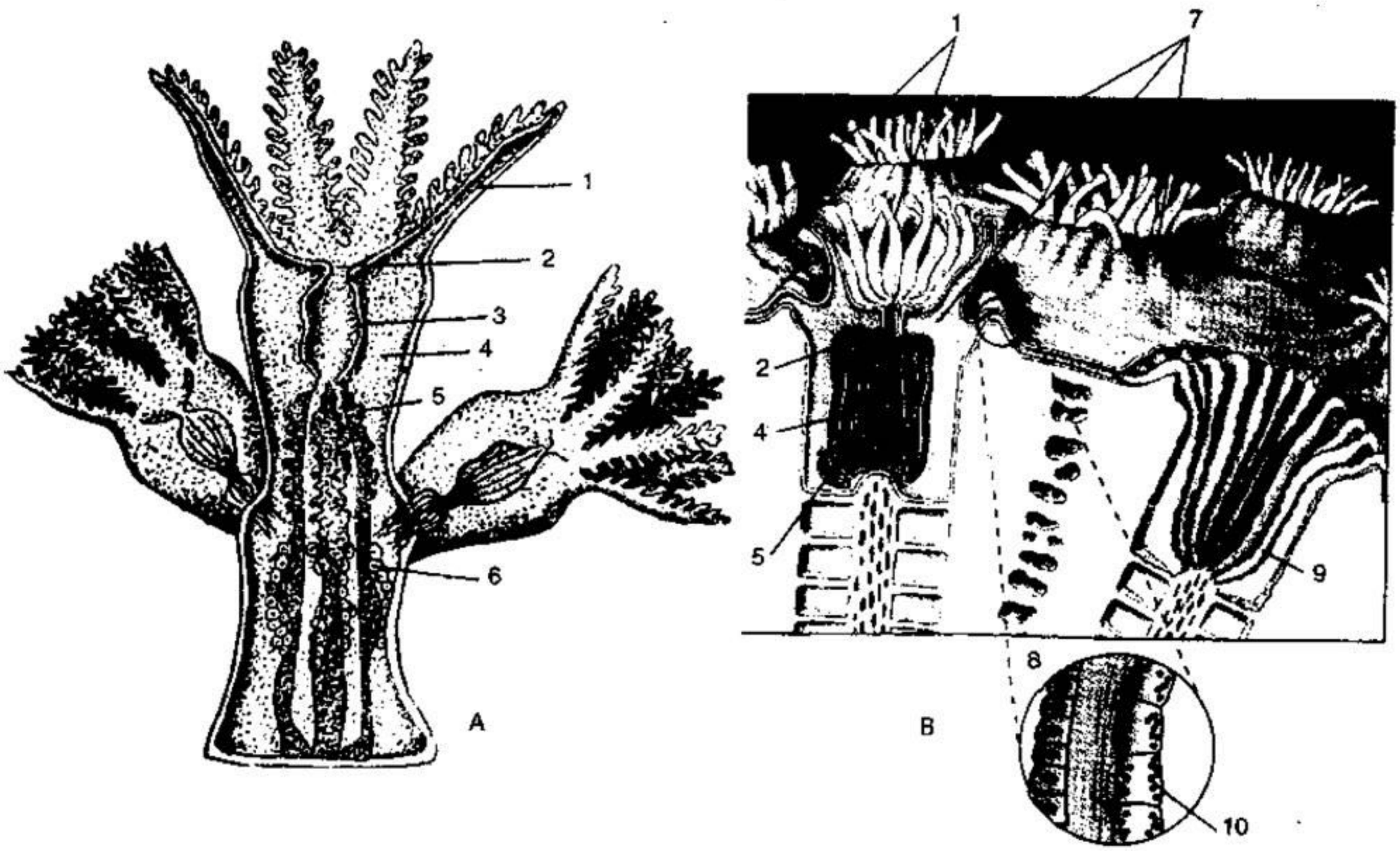
LỚP SAN HÔ (ANTHOZOA)

San hô là lớp đặc sắc của ngành Ruột khoang. Với khoảng 6000 loài, chúng không những tạo nên cảnh quan huyền ảo của vùng biển nhiệt đới mà còn thay đổi nền đáy của đại dương, tạo nên các quần đảo san hô giữa biển khơi hay các bờ san hô kéo dài hàng ngàn cây số.

So với thủy tức và sứa, cơ thể san hô có những nét riêng trong cấu tạo cơ quan tiêu hóa, trong cấu trúc bộ xương và trong cách hình thành các tập đoàn. Phát triển của san hô không qua xen kẽ thế hệ, giai đoạn sứa bị tiêu giảm hoàn toàn.

I- CẤU TẠO VÀ SINH LÝ

Cơ quan tiêu hóa (h.5.19; 5.20). San hô ăn các cặn vẩn hữu cơ trong nước biển và các sinh vật nhỏ như giáp xác, giun, cá ... Cơ quan bắt mồi là các tua miệng xếp thành một hay nhiều vòng quanh lỗ miệng. Các mồi bé được cuốn thẳng vào lỗ miệng theo dòng nước. Thức ăn qua lỗ miệng vào hầu, phần lõm vào của lớp tế bào có nguồn gốc từ lá phôi ngoài, có dạng khe hẹp. Hầu dẹp tạo thành một hay 2 rãnh thông nước ở một hay 2 khe miệng, có các tế bào có lông vận động để dồn

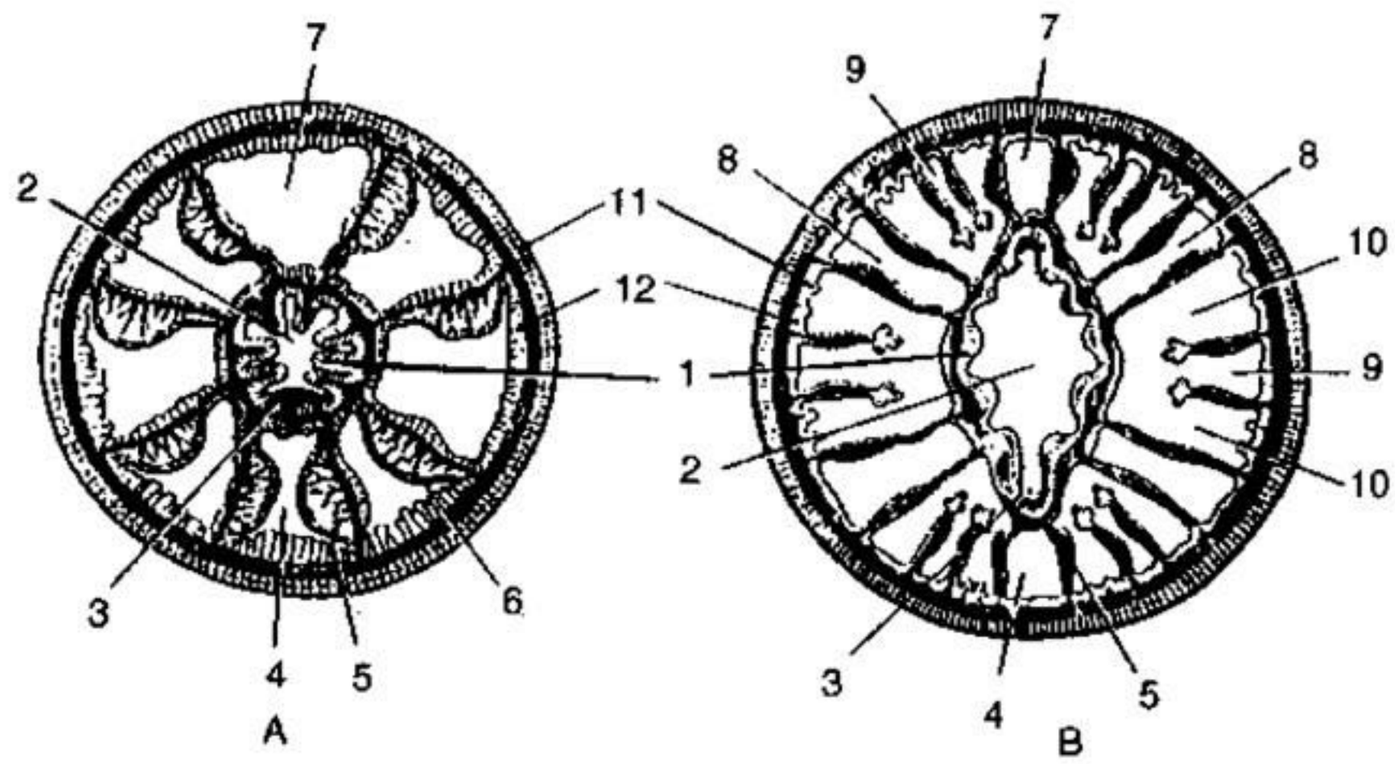


Hình 5.19 - Sơ đồ một phần tập đoàn san hô 8 ngăn (A) và san hô 6 ngăn tạo rạn (B)
(A từ *Dogel*; B từ *Castro Huber*)
1. Tua miệng; 2. Lỗ miệng; 3. Hầu; 4. Vách ngăn; 5. Dây vị; 6. Tuyến sinh dục; 7. Các pôlíp; 8. Thành nối giữa các pôlíp và tảo cộng sinh; 9. Vách xương; 10. Tảo vàng đơn bào cộng sinh.

nước vào khoang vị. Trong khoang vị của san hô có nhiều vách ngăn xếp tỏa ra xung quanh, phía ngoài gắn với thành cơ thể, phía trong có phần trên gắn với thành hầu, còn phần dưới có bờ tự do, nơi tập trung nhiều tế bào tuyến tiết men tiêu hóa. Ở một số nhóm còn có cả các dây vị có thể thò ra ngoài qua lỗ miệng. Sự xuất hiện của vách ngăn đã chia khoang vị của san hô thành 2 phần: phần trung tâm ở giữa và phần ngoại biên nằm giữa các vách ngăn. Trên mặt bên của mỗi vách ngăn có gờ cơ lớn chạy dọc. Tế bào cơ của san hô đã tách biệt khỏi tế bào mô bì, tạo thành các chùm cơ trên vách ngăn. Lớp cơ vòng và cơ dọc trên thành cơ thể và trên thành hầu giúp san hô có thể nuốt chửng và tiêu hóa các mồi lớn hơn nó.

Số lượng và vị trí của tua miệng, rãnh hầu, vách ngăn và ứng với nó là các ngăn và chùm cơ trên vách ngăn sai khác rõ rệt giữa hai nhóm san hô hiện sống là San hô 8 ngăn và San hô 6 ngăn, tuy trong mỗi nhóm lại có sơ đồ cấu trúc ổn định.

San hô 8 ngăn chỉ có 1 rãnh hầu, 1 vành với 8 tua miệng dạng lông chim và 8 vách ngăn tạo thành 8 ngăn khoang vị ứng với 8 tua miệng ở phía ngoài. Ngăn ở cạnh rãnh hầu gọi là ngăn định hướng. Hai gờ cơ của hai vách ngăn giới hạn ngăn này xếp hướng vào nhau ở mặt trong của ngăn. Các gờ cơ ở trên vách ngăn còn lại được xếp theo hai hướng ngược nhau kể từ ngăn định hướng, theo kiểu đuổi nhau từ vách ngăn này sang vách ngăn tiếp theo. Số lượng tua miệng và vách ngăn không thay đổi trong quá trình sinh trưởng của san hô 8 ngăn.



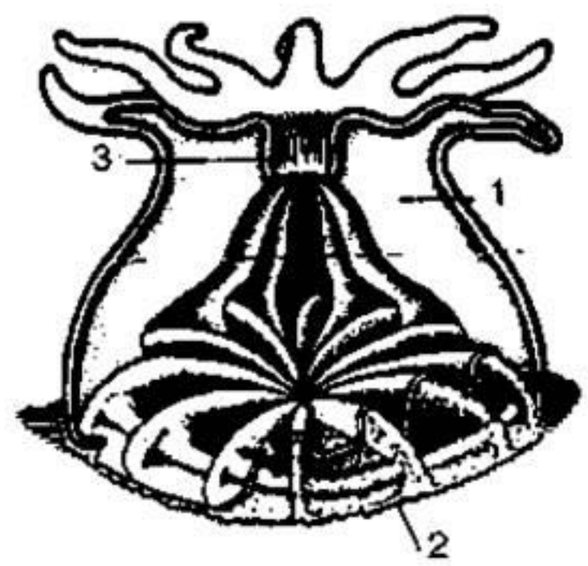
Hình 5.20 - Cắt ngang cơ thể san hô 8 ngăn (A) và san hô 6 ngăn (B) (từ *Dogel*)
1. Hầu; 2. Xoang hầu; 3. Rãnh hầu; 4. Ngăn định hướng bụng; 5. Vách ngăn; 6. Gờ cơ vách ngăn; 7. Ngăn định hướng lưng; 8. Ngăn chính bậc 1; 9. Ngăn chính bậc 2; 10. Ngăn trung gian; 11. Lớp bì ngoài; 12. Lớp bì trong; Phần đen là tầng keo.

San hô 6 ngăn có số lượng tua miệng và vách ngăn tăng trong quá trình sinh trưởng. Chúng có tua miệng đơn giản, có 2 rãnh hầu xếp đối diện. Sáu đôi vách ngăn bậc 1 được hình thành đầu tiên chia khoang vị thành 12 ngăn. Các ngăn được giới hạn bằng từng đôi vách gọi là ngăn chính (trong đó có 2 ngăn định hướng) xếp xen kẽ với các ngăn còn lại, được giới hạn bằng các vách ngăn thuộc 2 ngăn chính liên tiếp gọi là ngăn phụ. Tiếp theo, san hô sinh trưởng và hình thành tiếp 6 đôi vách ngăn bậc 2. Các ngăn mới sinh này bao giờ cũng nằm trong các ngăn phụ. Đến giai đoạn này trong khoang vị có 12 ngăn chính và 12 ngăn phụ rồi cứ thế tiếp diễn.

Về vị trí của gờ cơ, trên các vách giới hạn ngăn định hướng các gờ cơ ở mặt ngoài ngăn, còn trên các vách ngăn khác các gờ cơ hướng vào nhau ở mặt trong của các ngăn chính.

Bộ xương san hô. Phần lớn san hô có bộ xương, trừ số ít loài như hải quỳ.

Bộ xương của San hô 8 ngăn là bộ xương trong được hình thành từ các gai xương đá vôi hay chất sừng trong tầng keo, do các tế bào sinh xương tạo thành. Các gai xương này khi kết lại với nhau tạo thành trụ xương dạng cành cây. Bộ xương san hô 6 ngăn được hình thành theo cách khác. Đầu tiên san hô non tiết ra một đế xương bằng đá vôi, sau đó hình thành tường ngoài (theca) bao quanh rồi tạo tiếp các vách xương hướng về trung tâm, ứng với các ngăn chính và chỉ trong các ngăn chính. San hô lớn lên, đế xương cũng lớn dần theo, các vách xương mới mọc thêm cùng với ngăn chính mới được tạo thành. Bờ trong phía trung tâm của



Hình 5.21 - Sơ đồ hình thành vách xương ở san hô 6 ngăn (*bóc một phần thành trong ở đáy để thấy vách xương*) (từ *Dogel*). 1. Vách ngăn; 2. Vách xương; 3. Hầu.

các vách xương mới tự do, không dính với nhau (h.5.21). Bộ xương do mô bì ngoài tạo thành của san hô 6 ngăn là bộ xương ngoài, tuy vách xương khi hình thành đội cả phần thịt hướng vào trong cơ thể san hô, tạo thành các vách xương được phần thịt bao kín ở ngoài.

Ở tập đoàn san hô, tường ngoài của các cá thể dính với nhau ở các mức độ khác nhau. Tùy theo vị trí tương ứng của các cá thể mà có hình dạng tương ứng của bộ xương của tập đoàn.

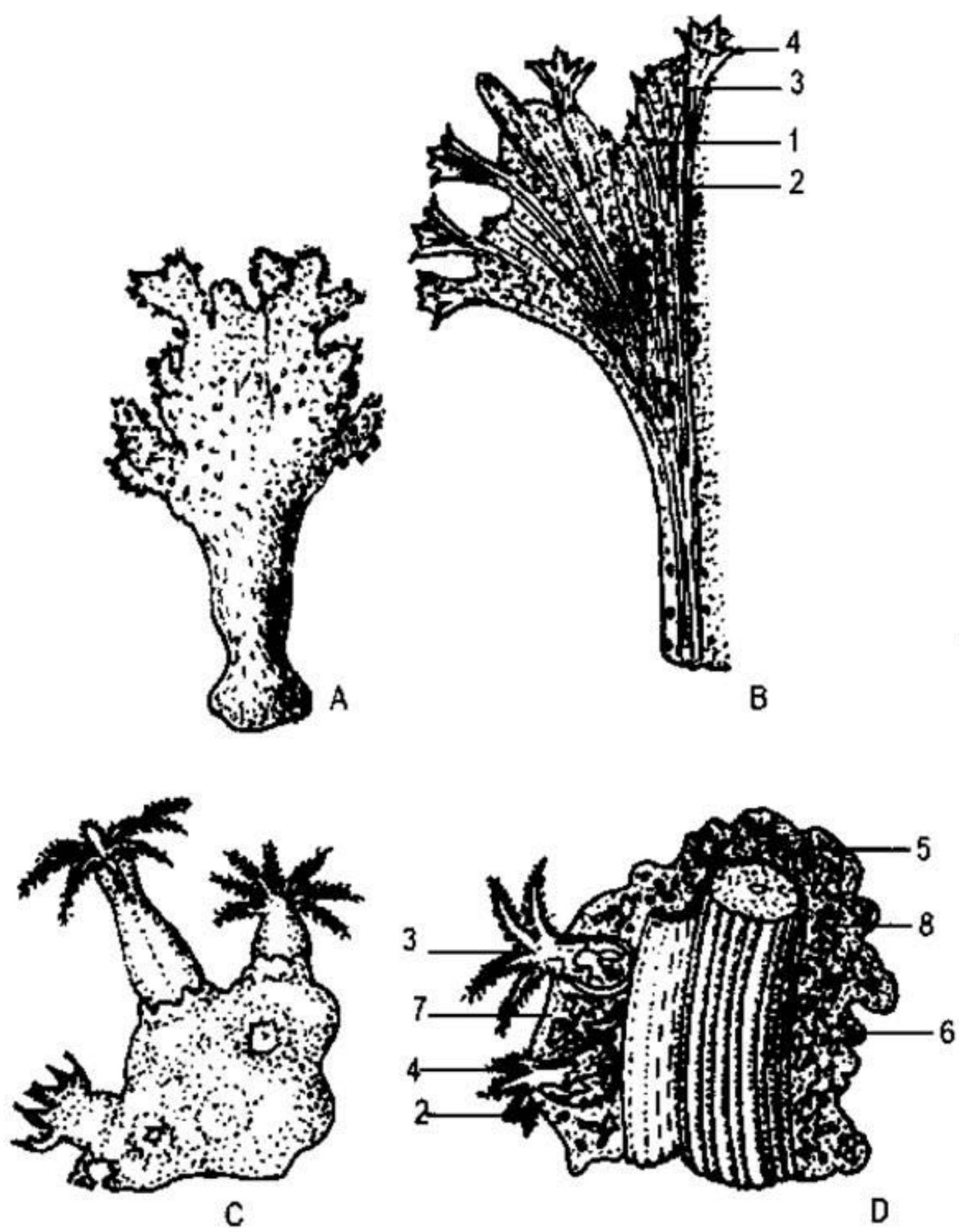
Khi xét cấu tạo cơ thể san hô có thể thấy rõ các yếu tố đối xứng hai bên xuất hiện trên nền của đối xứng tỏa tròn. Số mặt phẳng đối xứng chỉ còn lại 2 ở san hô 6 ngăn (đối xứng tỏa tròn 2 tia) và 1 ở san hô 8 ngăn (đối xứng hai bên). Tuy nhiên các yếu tố đối xứng hai bên mới xuất hiện chỉ là những nét chấm phá trên một nền đối xứng tỏa tròn ổn định nên chưa được coi là đại diện cho một hướng tiến hóa mới trong phạm vi ngành Ruột khoang.

Cấu trúc của tập đoàn san hô. Nếu so với tập đoàn thủy tức, hiện tượng đa hình ít thấy hơn ở tập đoàn san hô. Tập đoàn được hình thành không chỉ dừng ở mức độ mọc chồi không tách rời mà sau đó phần mềm và tường ngoài của bộ xương còn liên kết với nhau thành một hệ thống chung của cả tập đoàn.

Tập đoàn san hô 8 ngăn được hình thành như sau. Khởi đầu cá thể đầu tiên mọc nhiều nhánh rỗng, trên đó hình thành các cá thể mới. Tiếp theo tầng keo ở nách của các nhánh phát triển mạnh, liên kết cá thể non với cá thể mẹ thành một khối, trong khi hệ thống ống nối các khoang vị của cá thể cũng được hình thành cùng với sự liên kết của các gai xương, tạo thành một hệ thống chung của cả tập đoàn.

Do cách hình thành như trên, tập đoàn san hô 8 ngăn thường có dạng cành cây, điểm các cá thể thủy tức như các bông hoa trên cành (*Corallium*, *Alcyonium*, *Gorgonia* ... h.5.22). Một số tập đoàn khác (*Tubipora*, *Pennatula*, *Pteroides*...) còn có thêm các bộ phận phụ nên cấu trúc phức tạp hơn.

Tập đoàn san hô 6 ngăn thường được hình thành theo cách khác. Từ một cá thể đầu tiên, bằng sinh sản mọc chồi không tách rời, tập đoàn hình thành dựa trên phần đế của cá thể liên kết với nhau. Tùy theo vị



Hình 5.22 - Cấu trúc của tập đoàn san hô mềm *Alcyonium* (A,B) và san hô sừng *Corallium rubrum* (C,D) (theo *Grassé*). 1. Tầng keo; 2. Pôlip; 3. Khoang vị; 4. Tua miệng; 5. Rãnh dọc; 6. Rãnh trên mặt; 7. Lớp bì ngoài; 8. Trụ xương.

trí của chồi mới sinh, tập đoàn có hình dạng tương ứng. Nếu các chồi mới sinh phân nhánh từ cá thể mẹ, ở mức độ cao thấp khác nhau, tập đoàn có hình cành cây (*Acropora*). Nếu các chồi mới sinh ở trên một mặt phẳng, tập đoàn có hình nấm. Mức độ tách biệt của các cá thể phụ thuộc vào các chồi mới sinh ở xa hay gần nhau. Nếu ở xa nhau, tường ngoài của từng cá thể tách biệt và gắn với nhau bởi chất kết dính. Nếu ở gần nhau, tường ngoài của các cá thể gắn với nhau tuy vẫn còn phân biệt rõ các cá thể. Nếu các cá thể liên kết với nhau ngay khi mới sinh, giới hạn của các cá thể bị mờ đi, vách ngăn và vách xương của từng cá thể không hướng về trụ trung tâm của từng cá thể mà hướng về đường trục chung của nhiều cá thể liên kết trên nền đế liên kết, tạo nên dạng tập đoàn hình thung lũng (*Meandrina*).

Như vậy tập đoàn san hô 6 ngăn có hình dạng thay đổi nhiều: hình cành cây, hình khối, hình tấm tạo thành thẳng đứng hoặc nằm ngang.

II- SINH SẢN VÀ PHÁT TRIỂN

San hô sinh sản vô tính và hữu tính.

Sinh sản vô tính theo lối sinh chồi hoặc cắt đôi. Chồi san hô cũng mọc như chồi của thủy tức. Chồi mới sinh có thể không tách khỏi chồi mẹ để hình thành tập đoàn. Thường thì san hô sinh sản cắt đôi theo chiều dọc nhưng một số (*Fungia*) lại cắt đôi theo chiều ngang. Nửa mới được cắt ra sẽ hình thành bộ xương mới.

Phần lớn san hô đơn tính. Tuyến sinh dục của san hô bám trên bờ trong các vách ngăn có nguồn gốc từ lá phôi trong. Tinh trùng chui qua mô bì của vách ngăn vào khoang vị rồi từ đó qua lỗ miệng ra ngoài. Ở phần lớn san hô, tinh trùng chui qua lỗ miệng vào thụ tinh với tế bào noãn trên vách ngăn của con cái. Giai đoạn đầu của phôi tiến hành trong tầng keo của vách ngăn. Các giai đoạn tiếp theo có thể phát triển trong khoang vị (phần lớn hải quỳ) hoặc phát triển ở ngoài. Một số san hô thụ tinh ở ngoài cơ thể.

Trứng của san hô phân cắt hoàn toàn và đều. Ấu trùng planula sau một thời gian bơi tự do trong nước sẽ gắn phần đầu xuống nền đáy cứng và phát triển thành san hô non. Ấu trùng planula của một vài loài san hô có thể dinh dưỡng bằng cách bắt thức ăn là các vụn hữu cơ hoặc các tảo đơn bào. Hiện tượng này chưa gặp ở các ruột khoang khác.

III- HỆ THỐNG SAN HÔ

Lớp San hô bao gồm có 2 phân lớp có các đại diện hiện sống và 3 phân lớp đã bị tuyệt diệt.

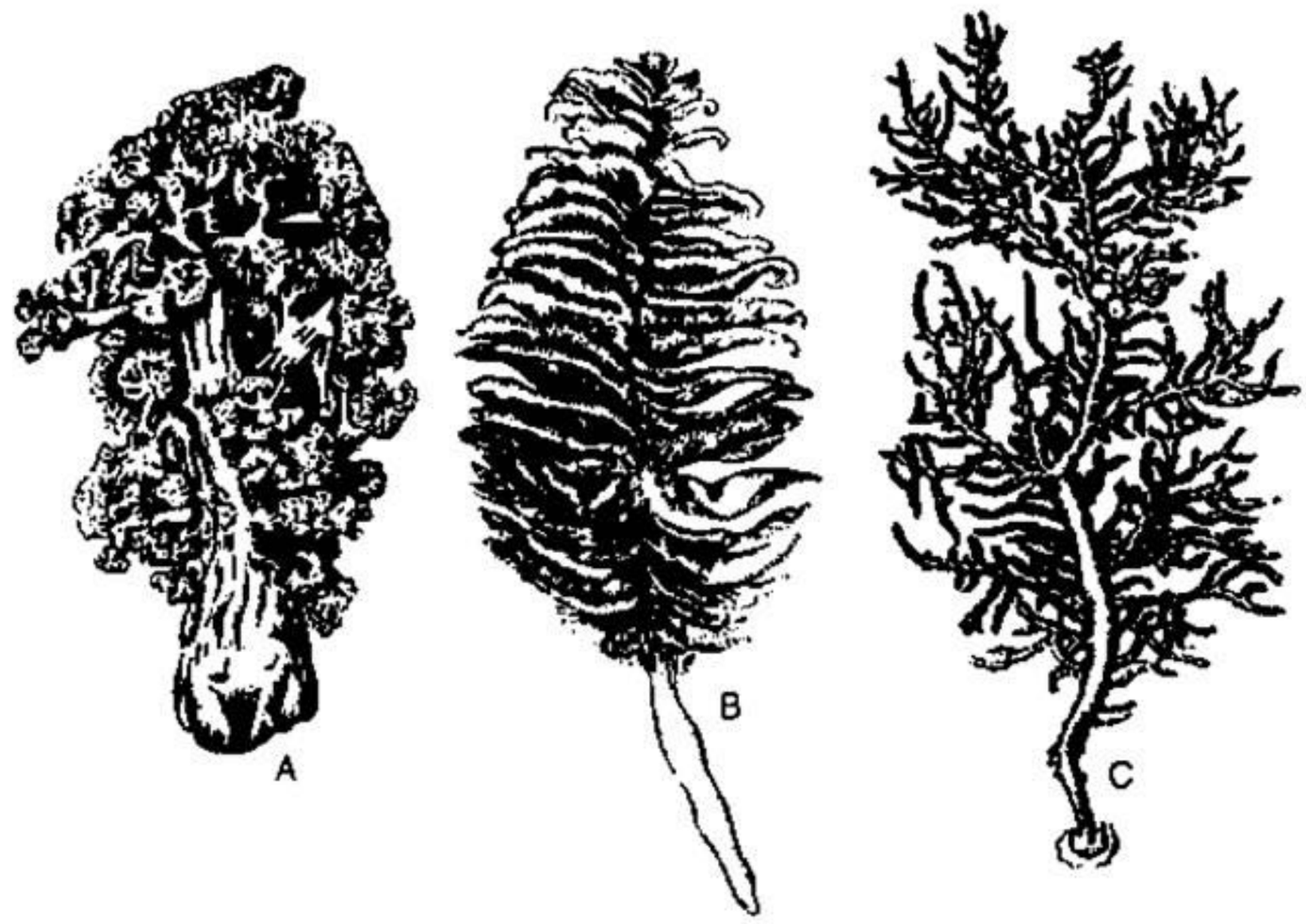
1. Phân lớp San hô 8 ngăn (Octocorallia)

Khoang vị chia thành 8 ngăn ứng với 8 vách ngăn và 8 tua miệng hình lông chim. Có 1 rãnh hầu. Gai xương rải rác trong tầng keo hoặc kết thành trụ cứng. Đại diện: bộ San hô mềm (h.5.22A,B; 5.23A), San hô sừng (h.5.23C) và San hô lông chim (h.5.24).

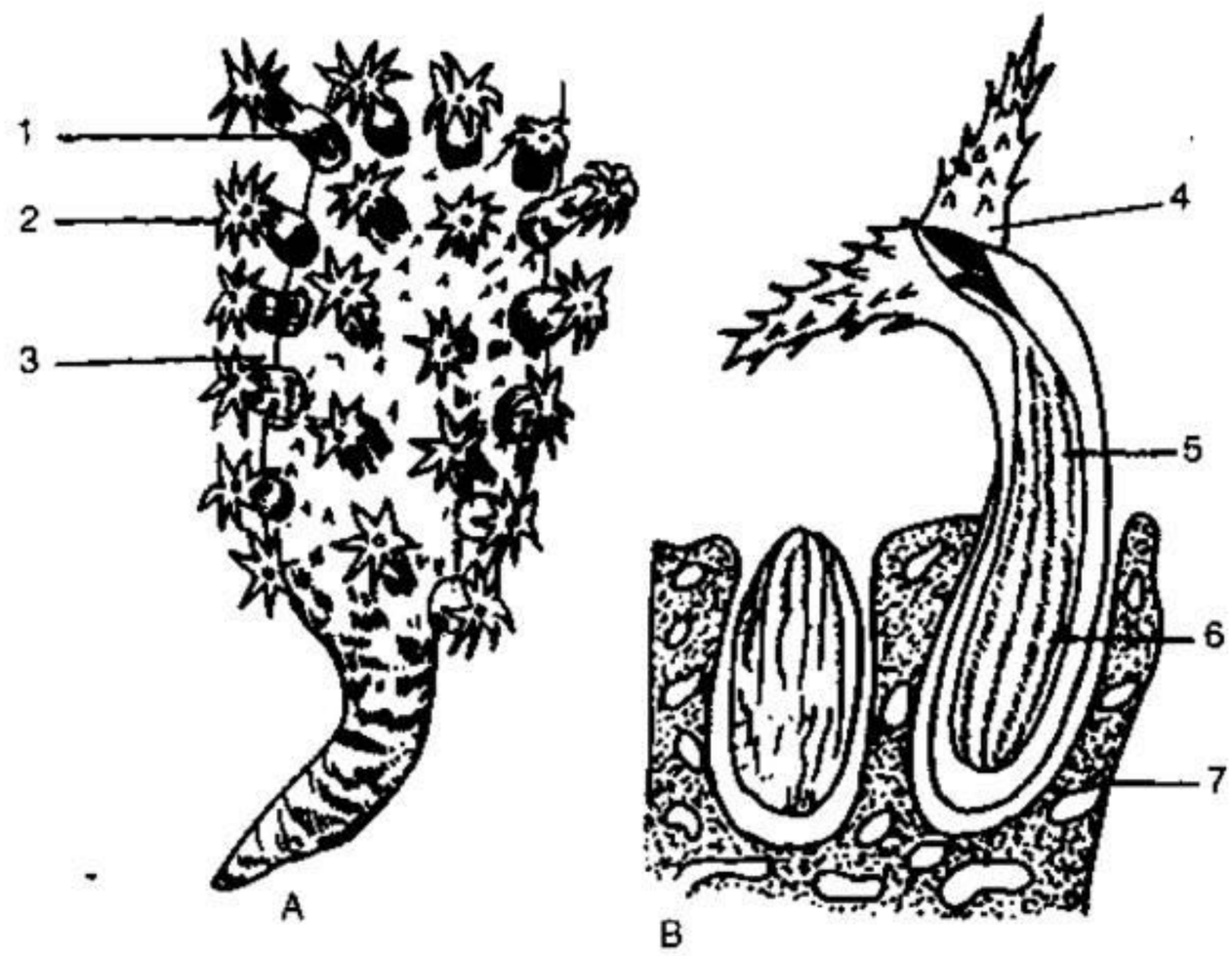
2. Phân lớp San hô 6 ngăn (Hexacorallia)

Số đôi vách ngăn của khoang vị là 6 hay bội số của 6 giới hạn bằng các vách ngăn chính. Tua miệng không có dạng lông chim, xếp thành nhiều vòng. Có 2 rãnh hầu. Bộ xương hoặc không có, hoặc kết thành trụ cứng, hoặc tạo thành tảng lớn. San hô đơn độc hoặc tập đoàn. Có các bộ Hải quỳ (Actinaria); San hô cứng (Scleractinia); San hô hình hoa (Ceriantharia); San hô tổ ong (Zoantharia) và San hô gai (Antipatharia).

Hải quỳ sống đơn độc, không có bộ xương. Trong tư thế tự nhiên, hải quỳ có dạng một bông hoa. Hải quỳ phân bố rộng từ vùng cực tới xích đạo và theo độ sâu từ vùng triều tới nơi sâu nhất của đại dương. Phần lớn chúng sống ở đáy, vùi dưới bùn hay di động chậm, số ít hải quỳ sống tự do hay trôi nổi trong nước. Hải quỳ sinh sản hữu tính là chủ yếu, sinh sản vô tính thường theo lối cắt dọc. Sinh sản vô tính bằng cắt ngang chỉ gặp ở *Gonactinia*. Một số hải quỳ sống cộng sinh với tôm ký cư hay cua. Tôm cua dùng hải quỳ như vũ khí tự vệ còn hải quỳ dùng tôm cua như phương tiện di chuyển. Cá hải quỳ *Amphiprion* có lớp dịch nhầy bảo vệ bên ngoài, dùng hải quỳ làm nơi trú ẩn và đẻ trứng. Hải quỳ ăn thịt và các cặn vẩn hữu cơ trong nước.

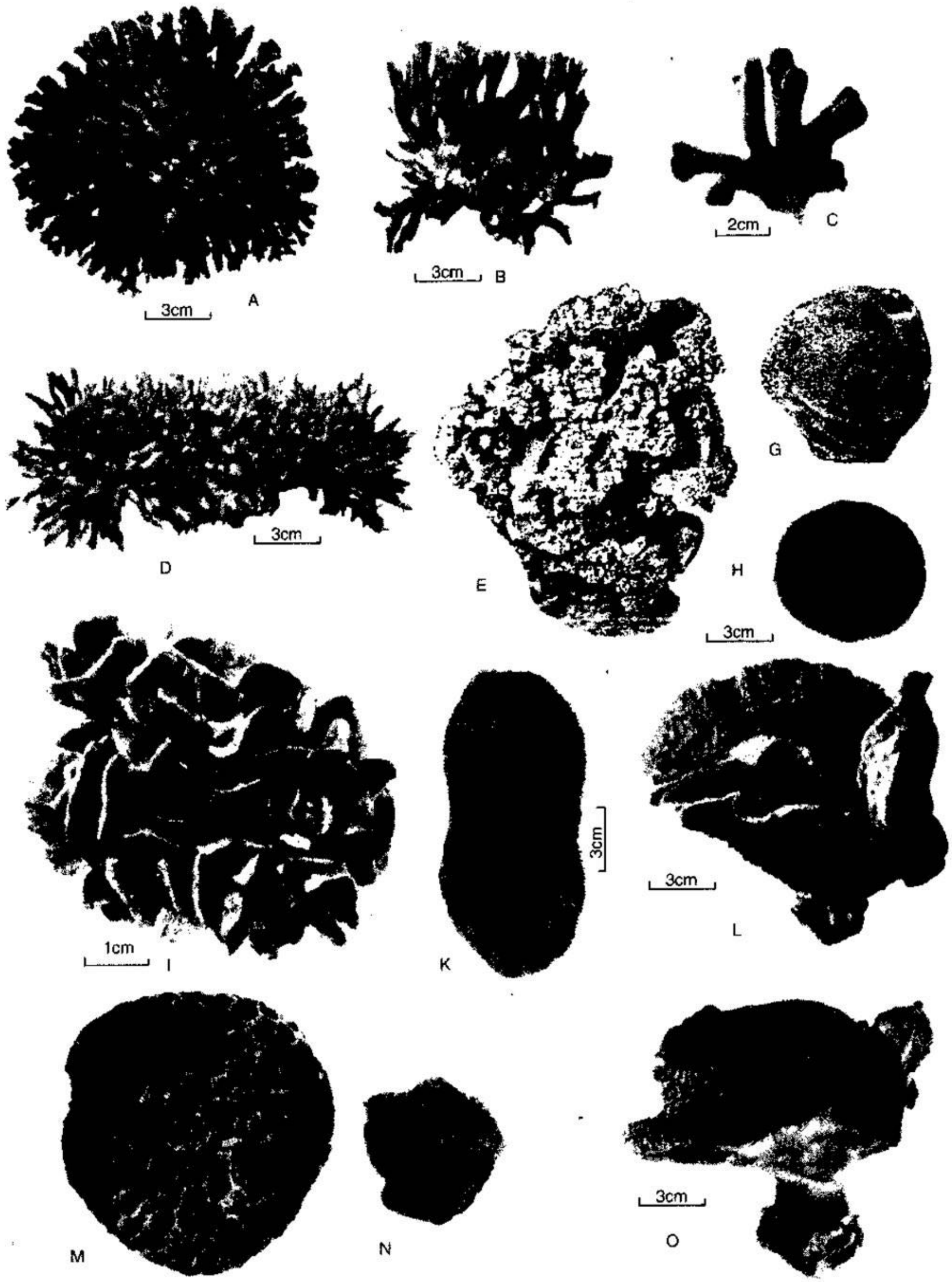


Hình 5.23 - Một số loài san hô 8 ngăn (theo *Dogel*)
A - San hô mềm *Gersemia*; B - San hô lông chim *Pennatula*;
C - San hô sừng *Leptogorgia*.



Hình 5.24 - San hô lông chim *Veretillum cynomorium* (theo *Grassé*)
A - Một bộ phận của tập đoàn; B - Cấu tạo chi tiết của một cá thể ;
1. Cá thể dinh dưỡng; 2. Cá thể dẫn nước; 3. Tua miệng; 4. Khoang vị;
5. Vách vị; 6. Tuyến sinh dục; 7. Rãnh ngoài.

San hô cứng phân bố chủ yếu ở vành đai biển ấm (nhiệt độ nước trên 20°C). Phần lớn san hô cứng sống tập đoàn, bộ xương của từng cá thể gắn kết với nhau ở nhiều mức độ tạo thành các rạn san hô độc đáo của vùng biển nhiệt đới (xem thêm phần IV- Rạn san hô). Đại diện *Acropora*, *Montipora*, *Symphyllia*, *Favia*, *Pocillopora* ... sống tập đoàn và *Fungia* (san hô bàn chân) sống đơn độc (h.5.25).



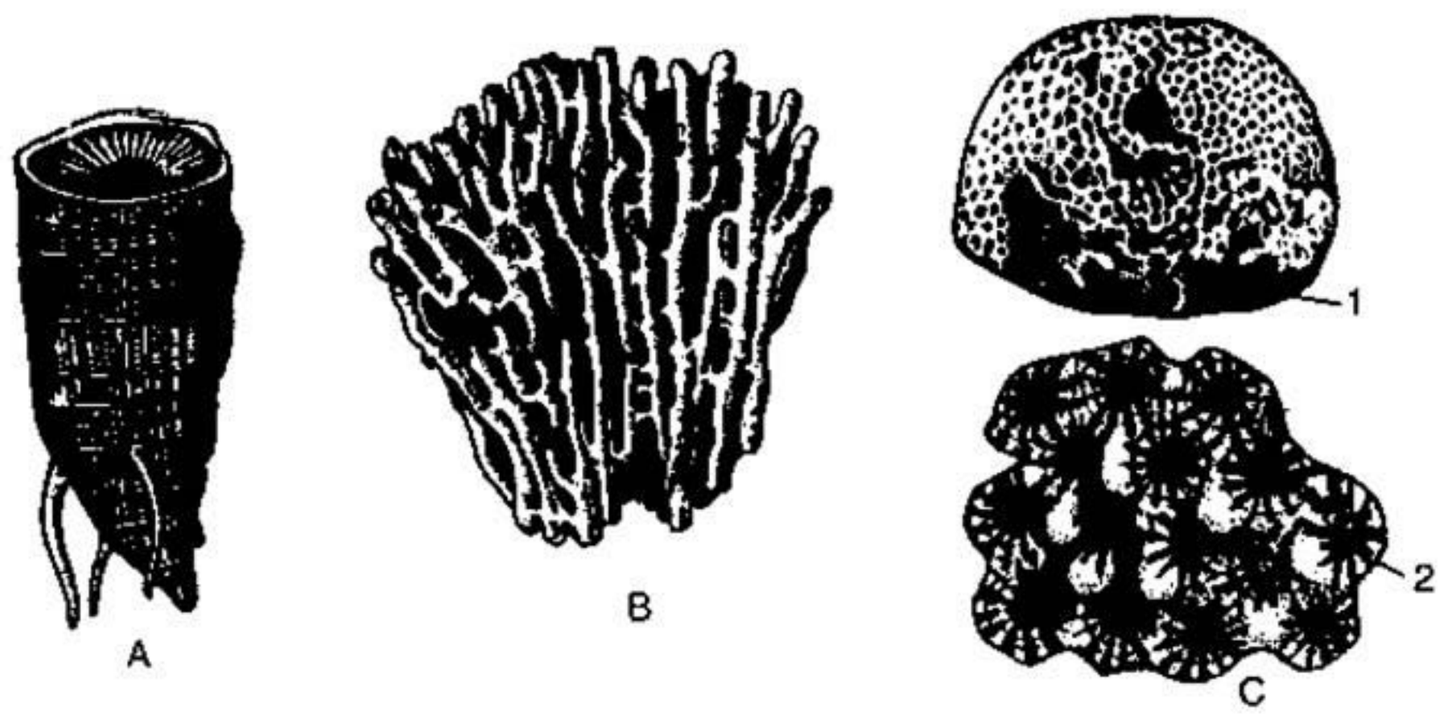
Hình 5.25 - Bộ xương của một số loài san hô cứng tạo rạn thường gặp ở vùng biển nước ta
A - *Pocillopora damicornis*; B - *Stylophora sp.*; C - *Porites sp.*; D - *Acropora pulchra*;
E - *Montipora sp.*; G - *Porites lutea*; H,K - *Fungia spp*; I - *Pavona sp.*; L - *Podobacia sp.*;
M - *Favites sp.*; N - *Goniastrea retiformis*; O - *Turbinaria sp.*

San hô hình hoa sống chủ yếu ở vùng biển nhiệt đới và cận nhiệt đới. Cơ thể không có bộ xương, có nhiều tua miệng xếp thành nhiều vòng (h.5.26). Lưỡng tính, sinh sản hữu tính là chủ yếu.

San hô tổ ong không có bộ xương riêng nhưng có khả năng thu các vật cứng (hạt cát, vỏ trùng lỗ, gai xương của thân lỗ ...) từ bên ngoài tạo thành vỏ xương của mình. Chúng là các san hô đơn độc hoặc tập đoàn và sống bám trên các vật khác ở đáy. Phần lớn san hô tổ ong phân tính nhưng cũng có khi lưỡng tính. Đại diện: *Zoanthus* (h.5.26).

Hình 5.26 - Một số san hô 6 ngăn (A,B theo *Grassé*; C từ *Dogel*)
A - San hô hình hoa *Cerianthus multiplicatus*; B - San hô tổ ong *Parazoanthus tunicans*;
C - Hải quỳ trên vỏ ốc của tôm ký cư.

San hô gai là tập đoàn hình cành cây, có bộ xương sừng, trên trục chính và các nhánh có các rãnh dọc phủ gai dài. San hô gai sống chủ yếu ở vùng biển nhiệt đới và cận nhiệt đới. Đại diện: *Paranthipathes*, *Antipathes*.



Hình 5.27 - Một số san hô hóa thạch (từ *Dogel*)
A - San hô 4 ngăn *Omphiuma*; B - San hô vách đáy *Tubulata*;
C - Tập đoàn san hô mặt trời
1. Toàn hình; 2. Một phần tập đoàn.

3. Phân lớp San hô 4 ngăn (Tetracorallia)

Xương có dạng nón hoặc dạng sừng (h.5.27). Vách ngăn xếp đối xứng hai bên trên nền của đối xứng tỏa tròn. Mặt ngoài thường ráp nên gọi là san hô ráp (Rugosa). San hô 4 ngăn là hóa thạch có giá trị chỉ thị địa tầng tốt, phát triển ở nguyên đại cổ sinh, từ odovic đến pecmi.

4. Phân lớp San hô vách đáy (Tubularia)

Xương hình ống tròn hoặc lăng trụ (h.5.27). Vách ngăn thường là 6 nhưng kém phát triển, có dạng gai hoặc mấu. Có kích thước nhỏ, thường là tập đoàn, ít khi đơn độc. Tuyệt chủng từ đầu trung sinh và phát triển mạnh từ odovic tới devon.

5. Phân lớp San hô mặt trời (Heliolitoidea)

Vách ngăn của bộ xương phát triển, với số lượng là 12 hoặc bội số của 12. Xương của cả tập đoàn dạng khối, bán cầu hoặc hình cành. San hô mặt trời phát triển mạnh từ odovic đến devon, là hóa thạch chỉ thị địa tầng tốt, nhất là bộ Heliolitida (h.5.27).

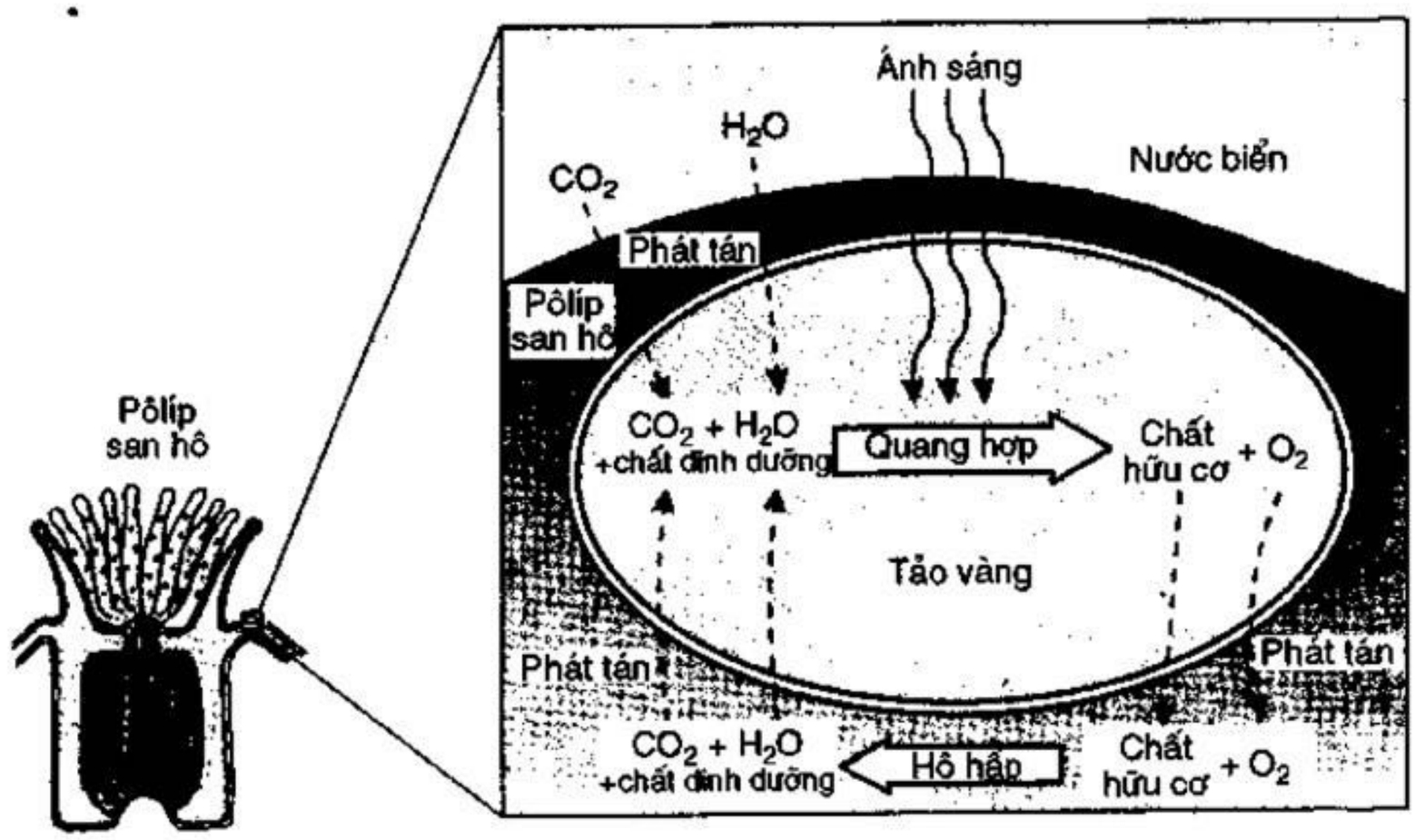
IV- RẠN SAN HÔ

1. Rạn san hô là hệ sinh thái đặc sắc của vùng biển nhiệt đới

Rạn san hô cấu trúc nên các vùng biển san hô hấp dẫn chúng ta bởi vẻ đẹp trong lành ấm áp của vùng biển nhiệt đới và sự phong phú đa dạng sắc màu của hàng ngàn loài sinh vật chung sống trong rạn.

Rạn được xây dựng từ một lượng lớn đá vôi có nguồn gốc sinh vật, kết với nhau thành nhiều tầng nhiều lớp, với nhiều hang hốc lớn nhỏ, lớp trên là xương của các sinh vật đang sống, lớp dưới là phần xương đá vôi còn lại của sinh vật đã chết. Khối đá vôi giàu cơ thể sống này có thể kéo dài hàng ngàn cây số, rộng hàng trăm cây số, không chỉ là một quần cư sinh vật mà còn là một cấu trúc địa chất biển có nguồn gốc sinh vật.

Thành phần chủ yếu cấu trúc nên rạn san hô là các loài san hô cứng gọi chung là san hô tạo rạn (hermatypic coral). Mỗi tập đoàn san hô có hàng ngàn cá thể dạng pôlíp bám trên một khung xương đá vôi chung. Trong phần thịt của san hô trung bình cứ trên $1cm^2$ có tới 1-5 triệu tảo vàng đơn bào (zooxanthella) cộng sinh. Tảo vàng quang hợp, 20-95% chất hữu cơ tổng hợp được, tảo dành cho san hô làm thức ăn, chủ yếu dưới dạng axit béo, axit amin, đường glucozơ và glyxerol ngấm trực tiếp vào trong cơ thể san hô. Còn san hô sau khi sử dụng chất hữu cơ lại thải CO_2 và H_2O cho tảo vàng tổng hợp chất hữu cơ mới (h.5.28). Chu kỳ tái sản xuất của 2 sinh vật cộng sinh này đã giúp san hô sống được ở vùng biển nghèo sinh vật nổi là nhóm thức ăn bổ sung cho chúng.



Hình 5.28 - CO_2 và chất dinh dưỡng tái thiết không ngừng trong cơ thể san hô và tảo vàng cộng sinh (theo *Castro-Huber*)

Cùng với cung cấp thức ăn tảo vàng còn giúp san hô tổng hợp bộ xương đá vôi, điều mà 35 năm trước đã có tác giả nhận xét khi thấy ở ngoài sáng san hô tạo xương nhanh hơn trong bóng tối. Cơ chế hỗ trợ này của tảo vàng cho đến nay vẫn chưa biết rõ, có thể chúng tạo môi trường thuận lợi cho ion HCO_3^- trong phản ứng tạo đá vôi hay tạo một nhân hữu cơ cho kết tủa đá vôi, cũng có thể chúng dồn photphat hòa tan PO_4^{3-} yếu tố kìm hãm phản ứng tạo đá vôi về một khu vực riêng.

Ngoài san hô còn có nhiều nhóm sinh vật khác tham gia tạo rạn như ốc, trai, thân lỗ, tảo san hô (coraline algae).... và cả các mảnh xương vụn của san hô chết lắng đọng. Trong các nhóm này có không ít nhóm cũng có tảo cộng sinh trong cơ thể như hải quỳ, trai tai tượng, hải tiêu... giữa vai trò tương tự như trong cơ thể san hô.

Như vậy san hô muốn phát triển tốt phải bảo đảm đủ ánh sáng cho tảo cộng sinh quang hợp, do đó chúng không thể sống quá sâu, thường không sâu quá 50m và chỉ sống được ở vùng nước trong. Ngoài ra nhiệt độ phát triển thích hợp của chúng trong khoảng 20-30°C, độ mặn khoảng 30‰ và nền đáy cứng là điều kiện cần để ấu trùng san hô bám trước khi lớn lên thành tập đoàn. Các yếu tố sinh thái này quyết định vùng phân bố của rạn san hô trong biển nhiệt đới.

2. Ba kiểu cấu trúc rạn san hô

Rạn san hô có nhiều hình dạng và kích thước nhưng nhìn chung có thể xếp chúng vào 3 kiểu rạn chính là rạn bờ viền, rạn bờ chắn và đảo san hô.

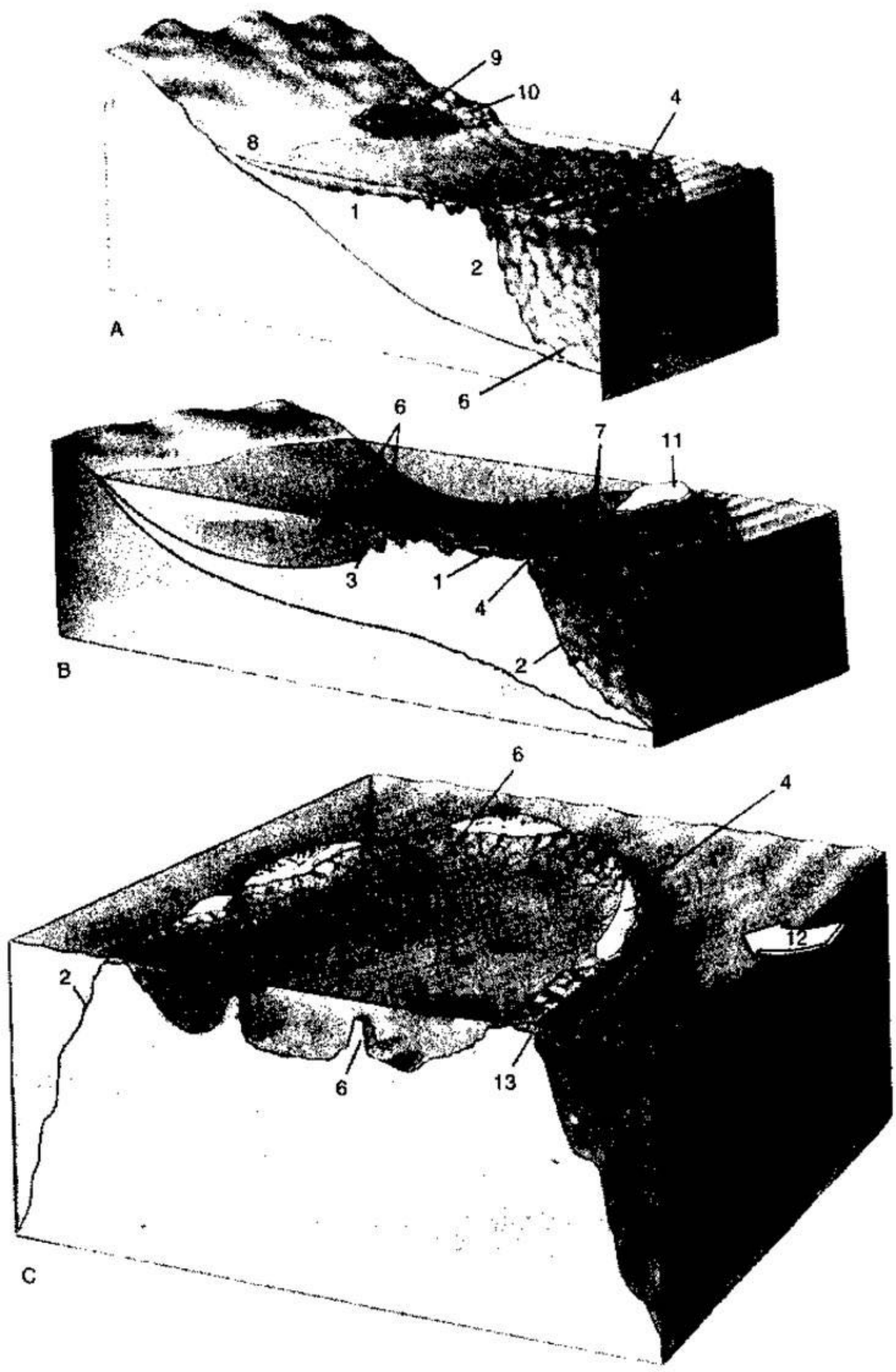
a) San hô bờ viền (h.5.29A). Dạng rạn san hô đơn giản nhất và phổ biến nhất, tạo thành một viền san hô dọc bờ biển, thường là bờ biển đá, có khi là rừng ngập mặn hoặc bãi cát. Rạn san hô bờ viền dài nhất trên thế giới là bờ viền dọc bờ biển đỏ dài 4000km. Chúng phát triển tốt nhờ khí hậu khô của cả vùng và không có cửa sông lớn đưa nước ngọt cùng vật lắng cặn từ lục địa ra biển. Trên bản cắt ngang qua rạn có thể thấy sườn bằng ở phía trong và sườn dốc ở phía ngoài. Đặc trưng của rạn san hô bờ viền là có sườn bằng rộng tiếp với bờ biển và thoai thoải ra phía biển.

b) San hô bờ chắn (h.5.29B). Khác với san hô bờ viền, rạn san hô bờ chắn tạo thành một bờ san hô chạy dọc và cách xa bờ biển có khi đến hàng trăm km. Giữa bờ san hô này và bờ biển là vũng biển (lagun) khá sâu chạy dài. Trong các vũng biển này có thể có các ụ san hô (pinnacles) nhô lên tận mặt nước và dọc bờ phía trong của vũng biển có thể có san hô bờ viền. Như vậy, rạn san hô bờ chắn bên cạnh sườn bằng và sườn dốc phía ngoài còn có thêm sườn phía trong (có thể dốc hoặc bằng) về phía vũng biển.

Rạn bờ chắn rộng nhất và nổi tiếng nhất trên thế giới là bờ chắn lớn (Great Barier Reef) dọc bờ đông bắc Ôxtrâylia, dài 2000km, rộng tùy nơi 10-350km, chiếm diện tích trên 225.000km^2.

c) Đảo san hô (h.5.29C). Đảo san hô là các rạn san hô xếp thành vành bao quanh một vũng biển. Chúng thường tập trung thành quần đảo. Khác với san hô bờ viền và bờ chắn đảo san hô có thể ở xa đất liền, nhô lên từ đáy biển sâu hàng ngàn mét. Đường kính của đảo có thể thay đổi từ 1-30km. Hai đảo san hô lớn nhất là Xuvadina ở quần đảo Manđivơ của Ấn Độ Dương và đảo Kwajalein trong quần đảo Macsan giữa Thái Bình Dương, có diện tích 1200km^2.

Sườn bằng của đảo san hô cũng gần như sườn bằng của rạn san hô bờ viền và bờ chắn tuy thường hẹp hơn, chỉ xấp xỉ 1km. Sườn ngoài dốc gần như thẳng đứng. Vũng biển tương đối nông, chỉ sâu khoảng 60m. Đáy vũng không bằng phẳng. Có nhiều hõm sâu và ụ san hô nhô tận mặt nước, tạo thành các đảo san hô tý xíu trong vũng.



Hình 5.29 - Sơ đồ cắt ngang các rạn san hô bờ viền (A), bờ chắn (B) và đảo san hô (C) (theo *Castro-Huber*)

1. Sườn bằng; 2. Sườn dốc ngoài; 3. Sườn dốc trong; 4. Mào san hô; 5. Vũng biển; 6. Ụ san hô; 7. Gờ sóng; 8. Bãi cát; 9. Rừng ngập mặn; 10. Bờ đá; 11. Bãi cát ngầm; 12. Gió mậu dịch; 13. Gờ tảo.

Với 3 kiểu cấu trúc rạn san hô vừa nêu có thể thấy ngay rằng rạn bờ viền tiếp xúc trực tiếp với lục địa nên dễ bị thương tổn do nước ngọt, cặn lắng và các nguồn ô nhiễm thải ra từ lục địa. Mặt

khác trong cả 3 kiểu cấu trúc, mào san hô (đỉnh của sườn dốc) bao giờ cũng là vùng tiếp xúc trực tiếp với biển khơi nên thường là nơi có san hô phong phú và đa dạng nhất và cũng là nơi mà rạn san hô sinh trưởng nhanh nhất.

3. Nguồn gốc của đảo san hô

Hồi mới phát hiện được đảo san hô các nhà khoa học rất lúng túng khi giải thích nguồn gốc của nó. San hô chỉ sống được ở biển nông, vậy bằng cách nào mà chúng lại xuất hiện ngay giữa đại dương sâu thẳm? Không có dấu vết gì chứng tỏ chúng bám trên một cấu trúc nông nào đó, một dãy núi ngầm chẳng hạn. Hơn thế, vì sao đảo san hô bao giờ cũng có dạng vòng?

Vào giữa thế kỷ thứ 19, Darwin đã đề xuất giả thiết rằng đảo san hô đã bắt nguồn từ rạn san hô bờ viền bao quanh các đảo có nguồn gốc núi lửa, nơi có đáy biển đang lún dần. Đảo lún sâu dần, rạn san hô phát triển nhanh hơn về phía biển khơi chuyển từ bờ viền sang bờ chắn có vành vũng biển ngăn cách với đảo. Đảo tiếp tục lún xuống cho đến khi chìm trong đại dương thì rạn san hô bờ chắn biến thành đảo san hô. Như vậy theo giả thuyết của Darwin thì nền sâu của đảo san hô phải là đá có nguồn gốc núi lửa. Các năm 1950 đoàn khảo sát địa chất của Mỹ đã tiến hành một vài mũi khoan sâu trên đảo san hô Enewetak thuộc quần đảo Macsan nằm giữa Thái Bình Dương và đã minh chứng cho giả thuyết của Darwin: đá núi lửa ở đây nằm dưới một lớp vỏ đá vôi dày trên 1400m.

Giải thích của Darwin tuy chính xác với các đảo có nguồn gốc núi lửa trên nền đáy biển đang lún dần, cũng cần quan tâm tới một số hiện tượng khác như sự thay đổi của mực nước biển theo hướng tăng lên hoặc giảm xuống trong lịch sử của hành tinh của chúng ta.

4. Sinh thái của rạn san hô

Như trên đã trình bày, điều kiện cần thiết để rạn san hô sinh trưởng và phát triển bình thường là độ mặn (khoảng 35‰) và độ trong của nước biển và nhiệt độ nước ấm (20°C-30°C) của vùng biển nhiệt đới. Mọi biểu hiện ô nhiễm nước biển (nguồn nước ngọt từ lục địa, chất lắng cặn; hóa chất độc từ chất thải của nhà máy, xăng dầu rò rỉ từ tầu thuyền, nước thải sinh hoạt từ khu dân cư, thuốc trừ sâu và diệt cỏ rửa trôi từ đất liền...) cũng như các hoạt động xáo trộn cân bằng sinh thái do thiên nhiên (bão tố, El Nino) hoặc do con người (phá rừng đầu nguồn, đánh bắt hải sản bằng phương tiện hủy diệt...) đều gây thương tổn cho rạn.

Rạn san hô là hệ sinh thái có năng suất sinh học cao, nổi lên như các ốc đảo giữa các vùng biển nghèo năng suất sơ cấp. Bí mật của hiện tượng này ở đâu? Trước tiên phải kể đến *vai trò cộng sinh của tảo vàng* trong phần mềm của nhiều nhóm sinh vật tạo rạn hoặc sống trên rạn (san hô, hải quỳ, tai tượng, hải tiêu....). Phần không nhỏ chất hữu cơ do chúng tổng hợp được bằng quang hợp nuôi trực tiếp các cơ thể mà chúng cộng sinh. Theo đánh giá của Sorokin (1974) hoạt động của tảo vàng cộng sinh cung cấp hơn 50% dòng năng lượng cho quần xã rạn san hô. Hơn thế sản phẩm của các phản ứng chuyển hóa được chuyển trở lại cho cơ thể tảo làm nguyên liệu để tổng hợp chất hữu cơ mới (h.5.28). Hiện tượng tái thiết này trong hoạt động phối hợp của 2 cơ thể cộng sinh đã nhân nhanh lượng chất hữu cơ trong rạn san hô. Nhóm thứ hai bảo đảm năng suất sơ cấp cho rạn san hô là các loài rong tảo sống trong rạn.

Trong rạn san hô có hàng ngàn loài sinh vật chung sống. Theo thống kê của Nguyễn Huy Yết (1995) ở vùng biển phía tây vịnh Bắc Bộ trong các rạn san hô đã gặp 1681 loài động vật và thực vật, trong số này có khoảng 1000 loài có cuộc sống gắn bó mật thiết với rạn san hô. Quan hệ giữa các

sinh vật sống chung trong rạn rất phức tạp để cho hiệu quả cuối cùng là sự phát triển của rạn. Có thể lưu ý các mối quan hệ sau:

- *Quan hệ cộng sinh* giữa tảo vàng (và gần đây được biết cả vi khuẩn cố định đạm) với sinh vật tạo rạn được coi là quan hệ quyết định năng suất sinh học của rạn. Ngoài ra trong rạn còn gặp nhiều biểu hiện của quan hệ hội sinh, hỗ sinh giữa san hô với tôm, cua, cá... San hô dùng các sinh vật này để xua đuổi kẻ thù hoặc để tăng tốc độ di chuyển (hải quỳ) còn tôm, cua, cá dùng các bông hoa độc này làm nơi lẩn tránh kẻ thù.

- *Quan hệ cạnh tranh* dành nơi bám có ánh sáng giữa san hô và tảo và giữa các loài san hô với nhau, chúng đều có nhu cầu ánh sáng để quang hợp, nhất là ở mào san hô, nơi trực tiếp với sóng biển thuận lợi cho phát triển. Trong cạnh tranh này, ở san hô đã gặp 2 cách để dành phần thắng, hoặc lớn nhanh vượt lên trên các loài khác rồi phân nhánh (san hô dạng cành) hoặc tấn công trực tiếp và tiêu diệt các "ông bạn hàng xóm" bằng dây vị và tua quét (sweeper tantacles) tập trung rất nhiều tế bào gai. Riêng với tảo, môi trường nghèo chất dinh dưỡng bình thường của nước biển quanh rạn san hô không cho phép tảo phát triển nhanh. Tuy nhiên nếu nước biển bị ô nhiễm bằng chất thải hữu cơ thì tảo phát triển nhanh và chèn ép san hô tạo rạn. Hiện tượng này đã xảy ra khi vùng biển san hô bị nước thải sinh hoạt của khu dân cư gây ô nhiễm. Ví như phát triển nhanh của tảo lục (green alga) và tảo bọt (bulble alga) gây chết san hô ở vịnh Kaneohe (thuộc quần đảo Haoai) trong những năm 1970. Ngoài ra còn có quan hệ cạnh tranh giữa san hô tạo rạn với san hô mềm và với thân lỗ cùng sống bám trên nền cứng. Vũ khí cạnh tranh của 2 nhóm này là có gai đá vôi trong phần mềm làm mất khẩu vị gây nản lòng vật săn mồi và tiết độc tố để tự vệ. Các chất có hoạt tính sinh học cao này được coi là có ích cho công nghệ hóa dược.

- *Quan hệ giữa san hô với sinh vật ăn san hô.* Một số sinh vật dùng san hô làm thức ăn, hoặc chỉ ăn pôlíp, hoặc ngắt cả ngọn san hô (cá bướm *Chaetodon*, cá mỏ vẹt *Scarus*, ốc *Drupella*, sao biển....) hoặc dùng dịch nhầy của san hô (vi khuẩn, tôm, cua, sán lông...).

Từ các năm 1950 trên một số rạn san hô ở Thái Bình Dương đã phát hiện được các đàn sao biển gai (*Acanthaster planci*), có đàn tới hàng nghìn con, phá trụi các rạn san hô mà nó lướt qua. Nguyên nhân của hiện tượng này còn chưa rõ, có thể do bùng nổ số lượng có chu kỳ mang tính tự nhiên (các nhà địa chất cho bằng chứng hóa thạch chứng minh sự bùng nổ của loài này đã từng xảy ra khoảng 8000 năm trước), có thể do môi trường bị ô nhiễm hoặc hệ sinh thái bị mất cân bằng (ví dụ săn bắt quá mức ốc tù và *Charonia tritonis*, loài ăn sao biển gai).

- *Quan hệ giữa rong tảo với sinh vật ăn rong tảo.* Trên sườn bằng của rạn san hô thường có một số rong tảo phát triển. Nhiều nhóm động vật chuyên gặm rong tảo như một số loài cá (cá phẫu thuật *Acanthurus*, cá mỏ vẹt *Scarus*, *Sparisoma*, cá trinh nữ *Pomacentrus*, *Dascyllus*...), cầu gai (*Diadema*, *Echinometra*). Ngoài ra còn có thể kể thêm một số loài ốc và giáp xác ăn tảo. Trong số các nhóm này, một số nhóm có cơ quan gặm tảo rất hữu hiệu như mỏ vẹt của cá mỏ vẹt, đèn aristôt của cầu gai hay lưỡi radula của ốc. Chính các động vật này đã hạn chế sinh trưởng của rong tảo trong cuộc đua tranh với san hô. Năm 1983 trên một rạn san hô của biển Caribê, cầu gai đen ăn tảo *Diadema antillarum* bị bệnh chết hết. Chưa đầy một tháng sau, tảo phát triển nhanh đã phủ kín rạn.

Các quan sát mới có được trong vài chục năm qua đã điều chỉnh hiểu biết của chúng ta về sinh thái học rạn san hô. Tuy nhiên vẫn còn nhiều vấn đề bí ẩn. Rạn san hô vẫn luôn luôn là thiên đường của các nhà sinh thái học biển nghiên cứu dòng năng lượng trong một hệ sinh thái có năng suất sinh học cao.

5. Rạn san hô của vùng biển nước ta

Các kết quả nghiên cứu về rạn san hô của biển nước ta trong hàng chục năm qua (Dawydoff, 1936,1952; Nguyễn Huy Yết, 1989-2000) đã cho phép nêu một vài nét khái quát về đặc điểm của rạn san hô ở biển nước ta.

Nhìn chung biển nước ta có nhiệt độ thích hợp cho phát triển của san hô tạo rạn, lại ở cạnh trung tâm phát tán san hô của thế giới bao trùm vùng biển Philippin-Inđônêxia nên có rạn san hô phong phú, bên cạnh một số rạn có cấu trúc bờ viền, bờ chắn và đảo san hô điển hình có không ít biến dạng của chúng phụ thuộc vào nền đáy và thủy động học của từng vùng biển.

Tuy nhiên cấu trúc rạn điển hình với thành phần loài san hô tạo rạn phong phú tập trung ở vùng biển phía nam miền Trung nước ta (từ mũi Varella đến bờ biển phía Đông Nam Bộ bao gồm cả quần đảo Trường Sa). Các vùng biển khác như vịnh Bắc Bộ, Bắc Trung Bộ (Từ Hải Vân đến Varella), Đông Nam Bộ và vịnh Thái Lan có rạn san hô với thành phần loài nghèo hơn và với cấu trúc rạn ít điển hình hơn. Sai khác này có thể giải thích bằng sai khác về môi trường và lịch sử phát triển của từng vùng biển.

Nếu xét về lịch sử hình thành vùng biển Philippin-Inđônêxia, cái nôi của san hô tạo rạn, thì vùng biển Nam Trung Bộ nước ta gắn với trung tâm này rất sớm trong khi các vùng biển khác lúc bấy giờ còn là đất liền. Các rạn san hô của vùng biển Nam Trung Bộ do đó được hình thành sớm hơn các vùng biển khác và cho đến nay vẫn thuận lợi hơn trong giao lưu nguồn giống với trung tâm san hô tạo rạn.

Về môi trường biển, vùng biển Nam Trung Bộ ít chịu tác động tiêu cực của dòng nước ngọt giàu lắng cặn của 2 hệ thống sông lớn Cửu Long và Hồng Hà hằng năm tuôn ra biển Đông. Riêng vịnh Bắc Bộ và vùng biển Bắc Trung Bộ còn chịu ảnh hưởng của dòng nước lạnh chảy từ biển phía bắc xuống.

Ở nước ta rạn san hô đã từ lâu là nơi cung cấp hải sản quý và nguồn đá vôi xây dựng cho các cư dân ven biển, nhưng cái lợi mà rạn san hô dem lại còn có thể lớn hơn nhiều, nhất là khi chúng được khai thác cho hoạt động du lịch và nghiên cứu khoa học, nội dung hấp dẫn không chỉ với khách quốc tế mà ngay trong nước khi đời sống đang được cải thiện nhanh chóng. Tuy nhiên, như đã phân tích trong phần sinh thái rạn san hô, chúng là hệ sinh thái rất nhạy cảm với ô nhiễm môi trường và bị thương tổn mãnh liệt với các biện pháp đánh bắt có tính hủy diệt, chưa kể đến các tác động hủy diệt của thiên nhiên như gió bão và mưa lũ. Do đó cần có chiến lược bảo vệ các rạn san hô nhằm khai thác bền vững nguồn tài nguyên vô giá này.

V- TẦM QUAN TRỌNG THỰC TIỄN CỦA SAN HÔ

Tổng diện tích biển có san hô rộng tới trên 27 triệu km^2, riêng các đảo và bờ san hô lộ ra khi nước triều rút cũng tới 8 triệu km^2. Các quần đảo lớn ở vùng trung tâm Thái Bình Dương chủ yếu là các đảo san hô. Điều này thể hiện vai trò to lớn của san hô trong cân bằng chất khoáng ở biển và trong quá trình tạo thành vỏ Trái Đất. Trong các đảo san hô, san hô cứng, với khoảng 2500 loài, là thành phần chủ yếu. Bộ xương của san hô cứng, thực chất là khối đá vôi, chiếm tới 90-97% khối lượng khô. Hằng năm trung bình cứ ứng với $1m^2$ diện tích san hô tạo rạn lại thành tạo thêm được 10kg đá vôi. San hô cứng thường tập trung khối lượng lớn ven bờ biển nên thường được sử dụng làm vật liệu xây dựng nhà cửa, đường sá, cống, đập nước, nung vôi. Ngoài ra san hô còn có thể dùng để lọc nước thay than xốp, đánh bóng đồ gỗ và kim loại. Các loại san hô sừng có màu sắc đẹp, do tích tụ ôxyt sắt ở các hàm lượng khác nhau trong gai xương, như san hô đỏ, san hô đen thường được dùng để chế tạo đồ trang sức và các đồ mỹ phẩm. Từ một số loài san hô mềm (*Gorgonaria*) có thể chiết các chất có hoạt tính sinh học cao.

San hô hóa thạch còn là vật chỉ thị địa tầng tốt trong nghiên cứu địa chất.

Gần đây, người ta đã chú ý nhiều hơn tới vai trò của san hô trong hệ sinh thái biển. Chúng quyết định năng suất sinh học cao của khu vực biển có san hô trong các biển nhiệt đới. Vùng biển san hô cũng là nơi du lịch hấp dẫn, thường đưa lại nhiều thu nhập cho các nước có tài nguyên này. Do đó bảo vệ vùng biển san hô, tránh khai thác san hô bừa bãi, đang được đặt ra cấp thiết trong bảo vệ môi trường biển.

NGUỒN GỐC VÀ TIẾN HÓA CỦA RUỘT KHOANG

Các hóa thạch ruột khoang đã thấy có từ kỉ Cambri, đầu nguyên đại Cổ sinh.

So với thân lỗ, ruột khoang đã có mức độ tổ chức cao hơn hẳn, cơ thể ổn định với kiểu đối xứng tỏa tròn và có hai lá phôi tách biệt ngay từ giai đoạn phôi, có cơ quan tiêu hóa, yếu tố cơ cùng sự xuất hiện hệ thần kinh phối hợp hoạt động của các tế bào trong cơ thể, đã giúp ruột khoang vượt qua giới hạn của tập đoàn động vật nguyên sinh lên mức độ tổ chức động vật đa bào theo đúng nghĩa của nó.

Tuy nhiên, sự giới hạn trong sơ đồ đối xứng tỏa tròn, trong hai lá phôi và những mức độ tổ chức đầu tiên của hệ thần kinh mạng lưới, tiêu hóa dạng túi, sợi cơ chung với tế bào mô bì cơ đã hạn chế ruột khoang vươn lên tổ chức cao hơn, như các ngành Động vật có đối xứng hai bên và có 3 lá phôi xuất hiện về sau.

Trong phạm vi của ngành Ruột khoang, lớp Thủy tức là nhóm hình thành trước hết với xen kẽ hai thế hệ thủy mẫu sống di động và thủy tức sống định cư trong vòng đời. Sự củng cố một trong hai giai đoạn này theo hướng chuyên hóa từng phần do nâng cao hiệu quả hoạt động của từng cơ quan đã làm xuất hiện hai lớp Sứa và San hô của Ruột khoang. Sứa còn giữ giai đoạn thủy tức trong vòng đời còn San hô biến đổi xa hơn, đã không còn giữ lại dấu vết của dạng thủy mẫu.

TÓM TẮT

1. Ngành Ruột khoang

Có khoảng 10000 loài hiện sống và nhiều loài đã bị tuyệt diệt, sống đơn độc hoặc tập đoàn, tự do hoặc định cư, hầu hết ở biển.

Cơ thể ruột khoang có đối xứng tỏa tròn, thành cơ thể gồm 2 lớp tế bào giới hạn tầng keo ở giữa. Sơ đồ này ứng với giai đoạn phôi vị trong phát triển phôi của động vật đa bào. Có 2 dạng hình thái: dạng thủy tức ứng với đời sống bám và dạng thủy mẫu ứng với đời sống trôi nổi.

Ở ruột khoang xuất hiện hệ tiêu hóa dạng túi, tiêu hóa vừa nội bào vừa ngoại bào; hệ thần kinh mạng lưới và một vài giác quan và tế bào mô bì cơ. Tế bào gai là cơ quan tấn công và tự vệ đặc trưng của ruột khoang. Hiện tượng tập đoàn gặp phổ biến trong ngành Ruột khoang

Sinh sản vô tính (mọc chồi, cắt ngang, cắt dọc) và hữu tính. Ở nhiều nhóm phát triển có xen kẽ thế hệ.

2. Lớp Thủy tức

Chỉ số ít sống ở nước ngọt còn phần lớn sống ở biển, đơn độc hoặc tập đoàn.

Nhóm trung tâm là tập đoàn thủy tức, có vòng phát triển xen kẽ thế hệ sinh sản vô tính (thủy tức mọc chồi) và sinh sản hữu tính (ấu trùng dạng thủy mẫu). Từ nhóm trung tâm này đã hình thành các nhóm hoặc chỉ còn giai đoạn thủy tức (thủy tức nước ngọt), hoặc chỉ còn giai đoạn sứa (bộ Trachylida).

3. Lớp Sứa

Phần lớn sống ở biển. Hầu hết có xen kẽ thế hệ với giai đoạn thủy mẫu chiếm ưu thế trong vòng đời. Phần lớn sống trôi nổi tuy có nhóm chuyển sang sống bám (bộ Sứa có cuống) và ở nhóm này không còn giai đoạn thủy tức.

4. Lớp san hô

Sống ở biển. Sống bám. Mất giai đoạn sứa trong vòng đời. Phần lớn có bộ xương. Sinh sản vô tính và hữu tính. Cơ thể có đối xứng tỏa tròn với bậc đối xứng giảm dần.

San hô cứng là thành phần kiến trúc chủ yếu tạo nên các rạn san hô trong vùng biển nhiệt đới. Có 3 kiểu cấu trúc rạn: san hô bờ viền, san hô bờ chắn và đảo san hô. Vùng biển san hô vừa là hệ sinh thái có năng suất sinh học cao, vừa là nơi tập trung nhiều loài sinh vật quý và đẹp, hấp dẫn khách nghiên cứu và khách du lịch.

CÂU HỎI

1. Chứng minh Ruột khoang là ngành thấp nhất trong Động vật đa bào chính thức (Eumetazoa).

2. Cấu tạo cơ thể và hoạt động sống của Ruột khoang và ý nghĩa sinh học của 2 dạng thủy tức và thủy mẫu.

3. Vòng phát triển của Ruột khoang và biến dạng của vòng phát triển này trong các lớp của ngành.

4. Phân biệt rạn san hô và san hô tạo rạn. Phân tích vì sao rạn san hô là hệ sinh thái có năng suất sinh học cao.

TÀI LIỆU ĐỌC THÊM

1. *Vũ Trung Tạng, 1997* - Rạn san hô, những lâu đài của chốn thủy cung. Sinh học ngày nay: T.3,N.1(7):*3-4*.

2. *Nguyễn Huy Yết, 1996* - Nguồn lợi san hô. Trong Nguồn lợi thủy sản Việt Nam. Nxb. Nông nghiệp, trang *497-516*.

CHƯƠNG VI

NGÀNH SỨA LƯỢC (CTENOPHORA)

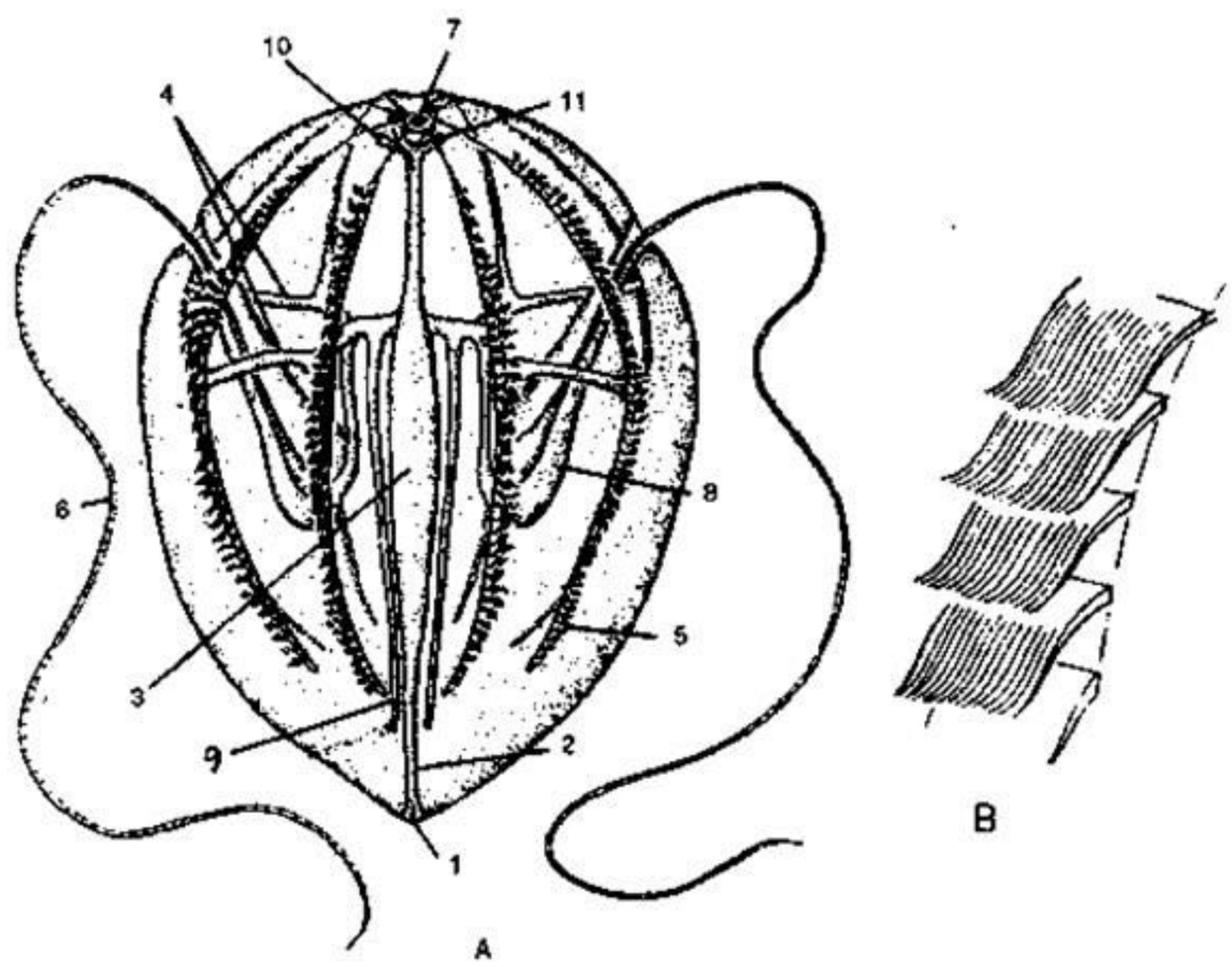
Đặc điểm xác định :

- Sống ở biển. Cơ thể có đối xứng tỏa tròn.
- Cơ quan chuyển vận là tấm lược, dạng liên kết của nhiều lông bơi thành tấm.
- Có tế bào dính tập trung trên tua bắt mồi, có chức năng tấn công và tự vệ.

Hiện biết khoảng 100 loài. Có thể trong suốt. Sống trôi nổi ở biển, di chuyển chậm hoặc trôi theo dòng nước. Có khi tập trung với số lượng lớn ở vùng cửa sông. Một vài sứa lược phát sáng.

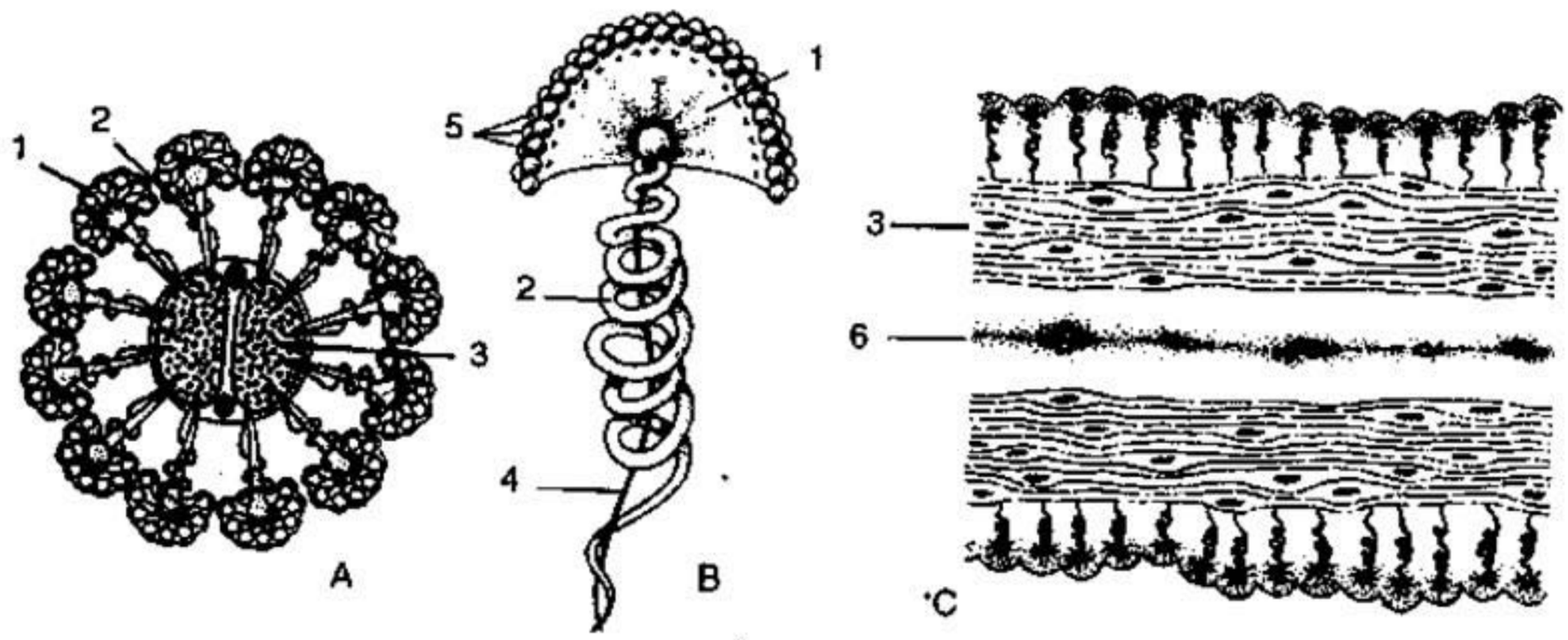
I- CẤU TẠO VÀ SINH LÝ

Sứa lược thường có kích thước bé (tính bằng centimet), tuy có loài hình dải dài tới 2m (*Cestum sp.*). Cơ thể đa dạng tuy phần lớn hình con quay (h.6.1), *đối xứng tỏa tròn* qua trục miệng - đối miệng. Trên cực đối miệng có *cơ quan đỉnh* cảm giác thăng bằng. Từ cực đối miệng có *8 dãy tấm lược* xếp phóng xạ hướng về phía cực miệng. Tấm lược do lông bơi kết lại là cơ quan di chuyển của sứa lược. Hai bên cơ thể nằm giữa hai dãy tấm lược, có hai *tua bắt mồi* dài xếp đối xứng. Gốc của tua nằm trong bao tua lõm sâu vào trong cơ thể. Tua có thể rất dài, dài gấp chiều dài cơ thể hàng trăm lần. Tuy nhiên một số loài khác lại không có hoặc có tua bắt mồi ngắn.



Hình 6.1 - Sơ đồ cấu tạo cơ thể Sứa lược (từ *Pechenik*)
A - *Pleurobrachia* sp. B - 4 tấm lược vẽ lớn.
1. Miệng ; 2. Hầu ; 3. Dạ dày ; 4. Ống vị dọc ; 5. Tấm lược ; 6. Tua bắt mồi ; 7. Cơ quan đỉnh ; 8. Bao tua ; 9. Ống vị cụt ; 10. Nhánh tịt ; 11. Nhánh mở.

Sứa lược không có tế bào gai như ở ruột khoang nhưng lại có *tế bào dính* (colloblaste) tập trung trên tua bắt mồi, bám chặt vào mồi khi tấn công (h.6.2). Mỗi tế bào dính hình đinh ghim, mũ hình bán cầu có các thùy dính, phần đỉnh là hai sợi đâm sâu vào mô bì của tua, sợi thẳng là nhân tế bào kéo dài, còn sợi xoắn co rút, có một đầu dính vào lớp cơ của tua. Tế bào dính sau khi phóng sẽ không bị hủy mà thu lại về vị trí cũ.



Hình 6.2 - Sơ đồ cấu tạo của tế bào dính (B) và sắp xếp của chúng trên tua bắt mồi qua bản cắt ngang (A) và bản cắt dọc (C) (A theo *Buchsbaum, Pearse* ; B, C theo *Pechenik*)
1. Mũ dính ; 2. Sợi xoắn ; 3. Cơ của tua bắt mồi ; 4. Sợi thẳng ; 5. Hạt dính ; 6. Lõi của tua bắt mồi.

Thành cơ thể của sứa lược cũng có 2 lớp tế bào và một tầng keo dày ở giữa như ở sứa nhưng không có tế bào mô bì cơ mà có tế bào cơ trơn tách riêng nằm trong tầng keo. Gần đây đã phát hiện thấy ở *Mnemiopsis leidyi* và *Beroë sp.* các tế bào cơ trơn khổng lồ dài tới 6cm, là đối tượng lý tưởng để nghiên cứu sinh học cơ trơn. Biệt hóa sớm của tế bào cơ này trong phát triển phôi và vị trí của nó trong tầng keo đã là chỗ dựa cho một số tác giả coi sứa lược là động vật có 3 lá phôi.

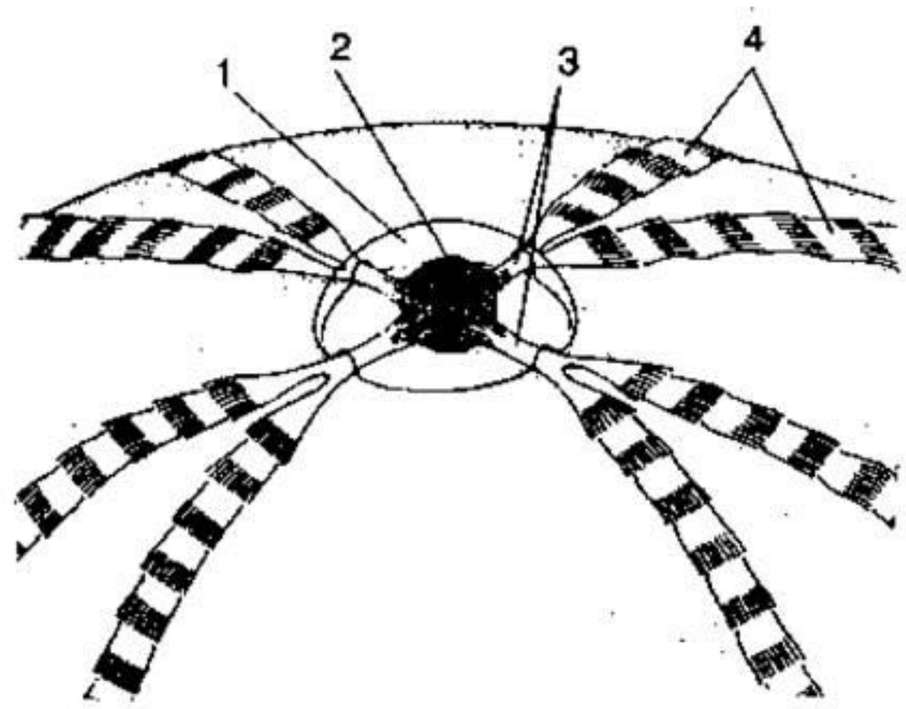
Thức ăn của sứa lược là các sinh vật bé như giáp xác chân kiếm, ấu trùng của một số sinh vật biển như cá, tôm, cua, thân mềm... và cả một số ruột khoang và sứa lược trưởng thành. Tua bắt mồi chuyển mồi vào lỗ miệng. Một số loài còn có thêm thùy miệng và tấm miệng hỗ trợ cho hoạt động bắt mồi.

Cơ quan tiêu hóa dạng túi (cùng mức độ tổ chức với ruột khoang) tuy chia ống rất phức tạp. Tiếp theo lỗ miệng dọc trục đối xứng có hầu rồi đến dạ dày. Cả hai đều giẹp nhưng nằm trong 2 mặt phẳng thẳng góc với nhau : mặt phẳng hầu và mặt phẳng dạ dày. Từ dạ dày có các ống vị : một đôi ống vị cụt ở hai bên hầu ; một đôi ống vị ngang hướng về phía tua bắt mồi, chia nhánh hai lần rồi đổ vào 8 ống vị dọc xếp phóng xạ quanh trục miệng - đối miệng. Các ống vị dọc nằm ngay dưới 8 dãy tấm lược ; một ống vị đối miệng hướng về cực đối miệng và chia thành 4 nhánh ở gần đỉnh, hai nhánh đối diện có lỗ thông ra ngoài và 2 nhánh bít kín. Thức ăn được tiêu hóa ngoại bào trong khoang hầu rồi tiêu hóa nội bào trong khoang dạ dày.

Hệ thần kinh của sứa lược kiểu mạng lưới như ở ruột khoang tuy tế bào thần kinh tập trung hơn dưới các dãy tấm lược. Về phía đối miệng, hệ thần kinh tạo thành 4 khối hạch nhỏ nằm ngay dưới *cơ quan đỉnh*. Cơ quan này nằm dưới một chóp hình bán cầu. Ở giữa là viên đá vôi (bình thạch) tựa lên 4 *chổi thăng bằng*, mỗi chổi kết từ hàng trăm lông bơi (h.6.3). Từ mỗi chổi thăng bằng tỏa đều ra xung quanh 4 rãnh lông, mỗi rãnh phân nhánh tới từng cặp dãy tấm lược. Khi cơ thể sứa lược nghiêng, sức ép của bình thạch lên một trong các chổi thăng bằng lớn hơn các chổi khác, kích thích hoạt động mạnh hơn của 2 dãy tấm lược tương ứng để lấy lại thăng bằng. Nếu cắt bỏ cơ quan đỉnh, sứa lược vẫn tiếp tục bơi nhưng mất khả năng điều hòa hoạt động của các dãy tấm lược. Mạng lưới thần kinh hình như cũng giữ chức năng này. Bình thường tấm lược quạt nước về phía đối miệng để lỗ miệng hướng về phía trước khi di chuyển, nhưng nếu vùng miệng bị kích thích, tất cả tấm

lược sẽ quạt nước theo hướng ngược lại. Phản ứng này cũng xảy ra ngay cả khi cơ quan đối miệng bị cắt bỏ.

Sứa lược lưỡng tính. Tuyến sinh dục đực và cái nằm đối diện trong từng ống vị dọc và xếp đối xứng qua mặt phẳng dạ dày.



Hình 6.3 - Sơ đồ cấu tạo cơ quan đỉnh của sứa lược (từ *Pechenik*)
1. Chóp ; 2. Bình thạch ; 3. Chổi thăng bằng ; 4. Dãy tấm lược.

II - SINH SẢN VÀ PHÁT TRIỂN

Tinh trùng và trứng qua ống vị ra ngoài và thụ tinh ở ngoài cơ thể, nếu không kể một vài nhóm sứa lược giẹp thụ tinh bên trong. Trứng phân cắt hoàn toàn không đều, xác định. Phôi vị hình thành theo kiểu lan phủ hoặc lõm vào. Sau khi hình thành miệng phôi và phôi xoang, lá phôi ngoài tiếp tục lõm vào tạo thành hầu. Lá phôi trong có phần phân hóa thành mầm lá phôi giữa, sau này sẽ tạo thành các loại tế bào trong tầng keo, tương ứng với lá phôi thứ ba ở động vật ba lá phôi. Trứng nở thành ấu trùng cydippid giống với sứa lược dạng con quay tuy bé hơn và chưa có tuyến sinh dục phát triển. Với các sứa lược thuộc bộ khác, cydippid biến thái để cho trưởng thành.

III - PHÂN LOẠI

Có 2 lớp : Sứa lược có tua và Sứa lược không tua

1. Sứa lược có tua (Tentaculata)

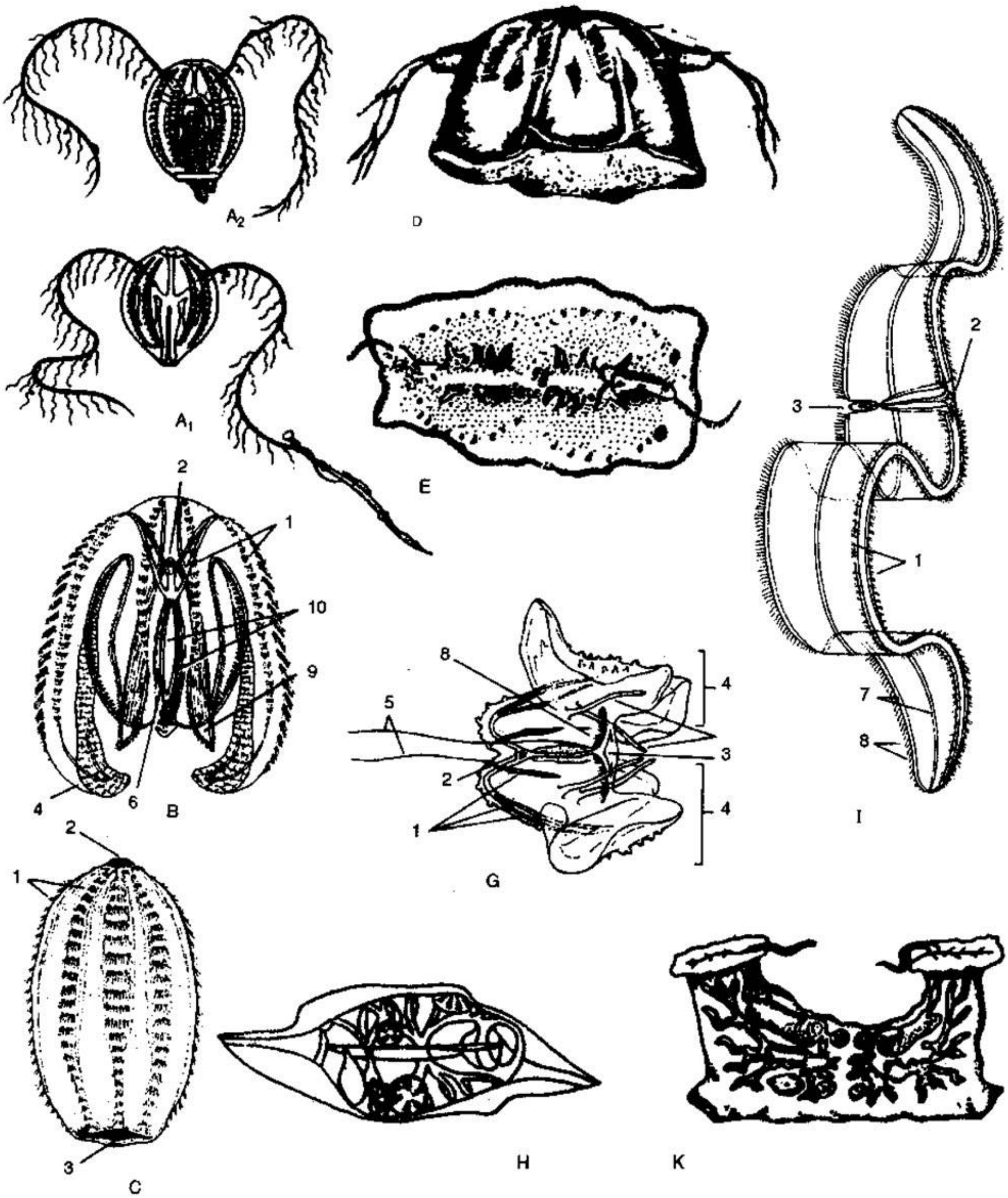
Có tua bắt mồi trong suốt đời sống. Tùy theo hình dạng của cơ thể có thể phân biệt thành 4 bộ :

Bộ Cydippida : Phân bố rộng từ biển ven bờ đến biển khơi, từ xích đạo đến vùng cực. Cơ thể hình con quay, tua bắt mồi phát triển. Đại diện : *Pleurobrachia sp.* (h. 6.1 ; 6.4A).

Bộ Lobata (Sứa lược thùy) : Sống trôi nổi ở biển ven bờ và biển khơi. Tua bắt mồi dài ở giai đoạn ấu trùng nhưng tiêu giảm hoặc mất khi trưởng thành. Có thùy miệng và tấm miệng. Đại diện : *Mnemiopsis leidyi* (h.6.4B), *Leucothea sp.* (h.6.4G).

Bộ Cestida (Sứa lược giải) : Sống trôi nổi ở biển khơi, tập trung nhiều ở vùng biển nhiệt đới. Cơ thể dẹp bên, hình dải, thường dưới 15cm tuy *Cestum* có thể dài trên 2m. Đại diện : *Cestum veneris* (h.6.4I).

Bộ Platyctenida (Sứa lược giẹp) : Sống ở vùng nước nông của biển nhiệt đới và biển vùng cực. Sinh sản vô tính và hữu tính. Thường thụ tinh ở trong cơ thể. Đại diện : *Ctenoplana sp.*, chỉ gặp ở biển nhiệt đới. Chúng có thể bơi (h.6.4D) nhưng thường sống bò trên nền đáy ; *Coeloplana sp.* (h.6.4E) sống ở biển nông, bơi hoặc bò trên nền đáy. Trong phát triển cá thể dãy tấm lược tiêu giảm dần nên hình dạng chung của cơ thể gần với sán lông hơn là sứa lược. Trong bộ này có cả *Tjafiella tristoma* (h.6.4K) sống bám và *Gastrodes sp.* ký sinh.



Hình 6.4 - Một số sứa lược đại diện cho các lớp và các bộ. *Sứa lược có tua :* Cydippida : A ; Lobata : B, G ; Cestida : I ; Platyctenida : D, E, H, K ; *Sứa lược không có tua :* Beroida : C.
(A theo *Buchsbaum, Pearse ;* B, C, G, I theo *Pechenik ;* D theo *Grassé* và E, H, K theo *Naumov*).
A - *Pleurobrachia sp.* đang bắt mồi (cá kìm) (A_1) và tiêu hóa mồi (A_2) ; B - *Mnemiopsis leidyi ;* C - *Beroë sp. ;* D - *Ctenoplana sp.* ; E - *Coeloplana sp.* ; G - *Leucothea sp. ;* H - *Gastroides sp.* ; I - *Cestum veneris.* ; K - *Tjalfiella sp.* 1. Dãy tấm lược ; 2. Cơ quan đỉnh ; 3. Lỗ miệng ; 4. Thùy miệng ; 5. Tua bắt mồi ; 6.. Hầu ; 7. Ống vị ; 8. Tua miệng ; 9. Tấm miệng ; 10. Ống hầu.

2. Sứa lược không có tua (Atentaculata)

Không có tua bắt mồi. Sống ở biển khơi từ xích đạo tới vùng cực. Có thể nuốt chửng mồi nhờ miệng mở rộng hoặc cắt mồi nhờ các lông cứng (macrocilia) trong khoang miệng. Thức ăn là các cơ thể có tầng keo như sứa và các sứa lược khác. Đại diện : *Beroë sp.* (h.6.4C).

Ở biển nước ta đã gặp nhiều loài sứa lược sống tự do như *Hormiphora, Pleurobrachia, Bolinopsis, Beroë, Cestum* (h.6.4). Riêng sứa lược giẹp đặc biệt phong phú ở các vùng đảo san hô phía nam. Cho tới nay đã gặp 21 loài trong nhóm này thuộc các giống *Coeloplana, Ctenoplana, Planoctena, Gastroides, Savangia.*

IV - NGUỒN GỐC VÀ TIẾN HÓA CỦA SỨA LƯỢC

Các đặc điểm cơ thể có đối xứng tỏa tròn, có 2 lá phôi, có trục cơ thể là trục miệng - đối miệng, có hệ tiêu hóa dạng túi và hệ thần kinh mạng lưới chứng tỏ sứa lược là ngành gần với ruột khoang.

Tuy nhiên, khác ruột khoang, sứa lược di chuyển nhờ tấm lược là dạng biến đổi của lông bơi, không có tế bào gai, không có tua quanh miệng và có mầm lá phôi giữa trong quá trình phát triển. So với ruột khoang, sứa lược vừa có những *đặc điểm cổ hơn* như có cơ quan chuyển vận dạng lông bơi, vừa có các *đặc điểm cao hơn* như phân cắt trứng xác định, có mầm của lá phôi giữa, có tế bào cơ riêng và có những *đặc điểm của riêng nó* như có tế bào dính, phát triển qua ấu trùng cydippid.

Có thể nghĩ rằng sứa lược vốn có chung nguồn gốc với ruột khoang như sớm tách thành một hướng tiến hóa riêng, khi ruột khoang chưa chuyển sang đời sống bám.

Cơ thể sứa lược đối xứng tỏa tròn bậc 2 trên nền của đối xứng tỏa tròn bậc lớn hơn, với hai mặt phẳng đối xứng, mặt phẳng hầu và mặt phẳng dạ dày. Kiểu đối xứng này cũng là kiểu đối xứng của ruột khoang nhưng ở sứa lược đã hình thành sớm hơn khi trứng mới phân cắt thành hai phôi bào. Riêng ở sứa lược giẹp, đối xứng hai bên đã xuất hiện cùng với chuyển sang đời sống bò dưới đáy.

TÓM TẮT

Có khoảng 100 loài, sống ở biển, phần lớn sống bơi tuy có nhóm chuyển sang sống bò trên giá thể. Cơ thể đối xứng tỏa tròn bậc 2 với 2 mặt phẳng đối xứng : mặt phẳng hầu và mặt phẳng dạ dày, trục đối xứng là trục miệng - đối miệng. Sứa lược bò có cơ thể đối xứng hai bên.

Cơ thể không có tua quanh miệng nhưng có thể có tua bắt mồi xếp đối xứng. Có tế bào dính đặc trưng. Di chuyển nhờ tấm lược. Phát triển qua ấu trùng cydippid. Có mầm của lá phôi giữa ở một giai đoạn phát triển. Có tế bào cơ trơn.

Vùng biển san hô phía nam nước ta phong phú nhóm sứa lược giẹp.

CÂU HỎI

Sự sai khác giữa Sứa lược và Ruột khoang về hình thái cấu tạo và phát triển.

TÀI LIỆU ĐỌC THÊM

Dawydoff C., 1938 - Les coeloplanides indochinoises. Arch. Zool. Exper. Gener. T.LXXX.

CHƯƠNG VII

NGÀNH GIUN GIẸP (PLATHELMINTHES HOẶC PLATODES)

Đặc điểm xác định:

- Cơ thể dẹp, đối xứng hai bên, có 3 lá phôi nhưng chưa có thể xoang.
- Có cơ quan bài tiết là nguyên đơn thận.

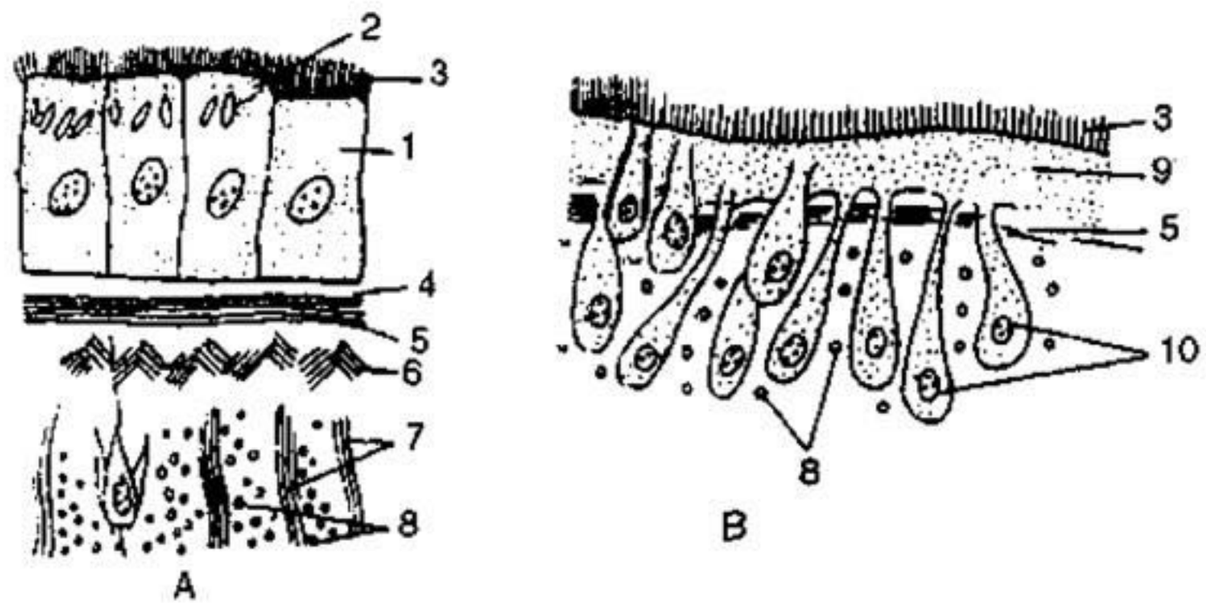
ĐẶC ĐIỂM CHUNG CỦA GIUN GIẸP

1. *Cơ thể Giun giẹp có đối xứng hai bên.* Nhìn chung giun giẹp sống tự do là nhóm di chuyển định hướng, hoặc bò trên giá thể, hoặc bơi trong nước, có cơ thể dẹp, đối xứng hai bên, có sự phân hóa thành đầu đuôi, lưng bụng. Đặc điểm dẹp và đối xứng hai bên của cơ thể vẫn thể hiện rõ cả ở các nhóm giun giẹp ký sinh. Ở mức độ tổ chức chưa xuất hiện hệ tuần hoàn và hô hấp, một số hoạt động sống (hô hấp, bài tiết...) tiến hành trực tiếp qua bề mặt cơ thể. Cơ thể dẹp có lợi thế trong tăng diện tích tương đối của bề mặt cơ thể (ứng với cùng một thể tích) và rút ngắn khoảng cách khuếch tán.

Mặt phẳng đối xứng tương đồng ở tất cả giun giẹp là mặt phẳng chứa trục miệng-đối miệng đi qua lỗ miệng của ấu trùng và mặt phẳng chứa trục cơ thể cắt thẳng góc với mặt phẳng lưng và mặt phẳng bụng của trưởng thành.

Xét về nguồn gốc, đối xứng hai bên của giun giẹp bắt nguồn từ đối xứng tỏa tròn. Dấu vết của đối xứng tỏa tròn còn thể hiện rõ ở một số sán lông không ruột có lỗ miệng nằm ở cuối cơ thể gần cực miệng và trên cấu trúc của một số hệ cơ quan (hệ thần kinh, hệ tiêu hóa) của một số giun giẹp trưởng thành. Ta gặp lại hiện tượng chuyển từ đối xứng tỏa tròn sang đối xứng hai bên bằng cách giảm bậc đối xứng ở ruột khoang và sứa lược, tuy nhiên ở giun giẹp đối xứng hai bên không còn là hiện tượng lẻ tẻ mà đã trở thành sơ đồ cấu trúc của cả ngành.

2. *Cơ thể Giun giẹp có 3 lá phôi và chưa có thể xoang.* Nhìn chung cơ thể Giun giẹp có dạng 2 túi lồng vào nhau, có chung một lỗ miệng. Túi ngoài là bao mô bì cơ, túi trong là cơ quan tiêu hóa, giữa bao mô bì cơ và cơ quan tiêu hóa là nội quan nằm chìm trong nhu mô đệm.



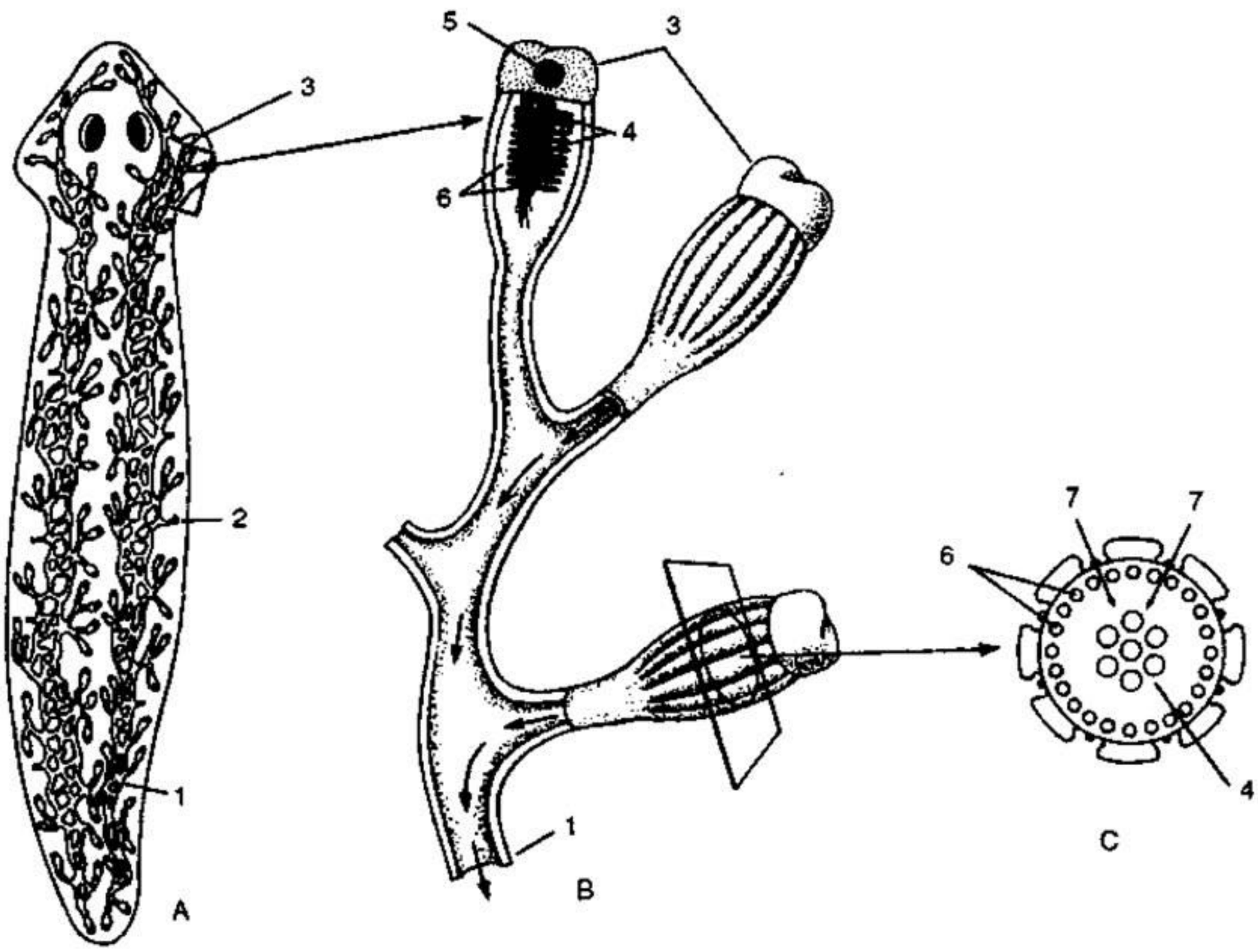
Hình 7.1 - Sơ đồ cấu tạo bao mô bì cơ của giun giẹp (từ *Dogel*)
A - Mô bì có lông bơi điển hình; B - Mô bì chìm. 1. Tế bào mô bì; 2. Rhabdit; 3. Lông bơi; 4. Màng đáy; 5. Cơ vòng; 6. Cơ xiên; 7. Cơ lưng bụng; 8. Cơ dọc; 9. Lớp chất nguyên sinh ngoài; 10. Phần chất nguyên sinh chìm có nhân.

Lớp tế bào mô bì bao ngoài (h.7.1) vốn là một lớp tế bào có lông bơi nhưng khi chuyển sang ký sinh lông bơi tiêu giảm, vách ngăn giữa các tế bào biến mất chuyển thành lớp hợp bào và nhân tế

bào cùng lớp tế bào chất bao quanh chuyển sâu vào trong tạo thành *mô bì chìm* khác hẳn nhóm giun giẹp sống tự do.

Tế bào cơ xếp thành bao kín gồm 3 lớp: vòng, xiên, dọc, mở đầu một kiểu tạo cơ rất đặc trưng của các ngành giun là bao cơ. Tế bào cơ trong lớp cơ vòng và cơ dọc hoạt động đối nhau, tạo thành các làn sóng co duỗi dồn dần từ trước ra sau để cơ thể tiến về phía trước, là cơ chế của lối *di chuyển uốn sóng* của giun giẹp. Ở sán lông sống tự do, lông bơi và bao cơ là hai cơ quan hỗ trợ nhau trong di chuyển. Tuy nhiên hoạt động lông bơi bất lực dần ở sán lông cỡ lớn, nhường chỗ cho hoạt động cơ.

Về mức độ tổ chức của cơ quan của giun giẹp, cũng như ở ruột khoang và sứa lược giun giẹp chưa có hệ hô hấp và tuần hoàn mặc dầu có gặp huyết cầu tố ở một vài loài. So với mức độ tổ chức của ruột khoang, hệ tiêu hóa vẫn chưa vượt khỏi mức độ tổ chức dạng túi; hệ sinh dục có thêm các tuyến phụ sinh dục, ống dẫn sinh dục và có thể có cả cơ quan giao phối; hệ thần kinh tập trung thành não phía trước với nhiều đôi dây thần kinh chạy dọc, thường có hai dây bên phát triển hơn. Giun giẹp lưỡng tính.



Hình 7.2 - Sơ đồ cấu tạo hệ nguyên đơn thận của một loài sán lông nước ngọt (từ *Pechenik*)
A - Phân bố của ống bài tiết (1), lỗ bài tiết (2) và tế bào cùng (3); B - Cấu trúc chi tiết của vài tế bào cùng; C - Cắt ngang qua tế bào cùng ở vùng có chùm lông (4). 5. Nhân của tế bào cùng; 6. Que tạo sàng của thành đỉnh ống bài tiết; 7. Chiều di chuyển của dòng nước.

Điều đáng chú ý là mặc dầu phần lớn các chất bã của các phản ứng chuyển hóa được thải trực tiếp qua thành cơ thể ra ngoài như ở ruột khoang và sứa lược, ở giun giẹp đã xuất hiện hệ bài tiết là

nguyên đơn thận (h.7.2). Hệ nguyên đơn thận là một hệ thống ống phân nhánh đổ ra ngoài ở một hay nhiều lỗ bài tiết và tận cùng bằng vô số tế bào cùng nằm trong nhu mô đệm. Tế bào cùng bít phần phình tận cùng có thành của các phần này là các lỗ sàng của mỗi ống và có chùm lông hướng vào trong lòng ống, luôn hoạt động, tạo chênh lệch áp suất giữa trong và ngoài ống, giúp chất bài tiết dưới dạng hòa tan chuyển từ dịch của nhu mô vào trong khoang ống rồi theo ống ra ngoài. Ngoài chức năng bài tiết, nguyên đơn thận còn điều hòa áp suất thẩm thấu của cơ thể.

3. *Môi trường sống xuất phát của giun giẹp chính là môi trường sống của sán lông sống tự do* trong nước và đất ẩm. Từ môi trường này một số nhóm đã sớm chuyển sang ký sinh trong cơ thể động vật tạo nên các lớp ký sinh của ngành Giun giẹp. Do đó đặc điểm chung của ngành thể hiện trọn vẹn nhất trong nhóm sống tự do. Các đại diện ký sinh, mặt khác, lại cho phép hình dung các biến đổi thích nghi của giun giẹp khi chuyển sang ký sinh. Mức độ biến đổi tùy thuộc theo nhóm, gắn với lịch sử chuyển sang ký sinh của nhóm đó. Tuy nhiên nhìn chung có thể nêu một số biến đổi sau:

- *Một số cơ quan bị tiêu giảm*: lông bơi, giác quan và ở sán dây cả hệ tiêu hóa.

- *Phát triển một số cơ quan*: cơ quan bám như giác bám, mép bám, đĩa bám, móc bám và ở sán dây cả số lượng các cơ quan sinh sản

- *Tăng các hình thức sinh sản* : bên cạnh sinh sản hữu tính có thêm sinh sản bằng tế bào mầm ở sán lá; sinh sản bằng tạo nang nhiều đầu và bao nang nhiều đầu ở sán dây, *tăng số lứa đẻ* và *tăng số trứng trong mỗi lứa đẻ.*

Các biến đổi trên gắn liền với điều kiện sống riêng của nhóm ký sinh. Chúng sống nhờ vào vật chủ, ít hoặc không di chuyển, môi trường sống và nguồn thức ăn tương đối ổn định (tiêu giảm lông bơi, giác quan...) nhưng phải bám chắc vào vật chủ để khỏi bị tống ra ngoài (phát triển cơ quan bám). Mặt khác ở động vật ký sinh tuy đời sống cá thể gắn chặt với cơ thể vật chủ (vừa là chỗ ở, vừa là nguồn thức ăn) nhưng sự tồn tại của loài lại đòi hỏi phải có giai đoạn rời vật chủ để có điều kiện xâm nhập vật chủ mới. Để tăng xác suất xâm nhập vật chủ mới, tăng lượng trứng, tăng lứa đẻ là hướng chọn lọc gặp ở các loài ký sinh.

HỆ THỐNG GIUN GIẸP

Hiện biết khoảng 20000 loài, trong số này có khoảng 16% số loài sống tự do trong nước biển, nước ngọt và đất ẩm, còn 84% còn lại ký sinh trong cơ thể động vật. Ngành Giun giẹp gồm 4 lớp lớn: lớp Sán lông gồm hầu hết các đại diện sống tự do và số ít ký sinh, còn các lớp khác như Sán lá song chủ, Sán lá đơn chủ và Sán dây chỉ bao gồm các đại diện ký sinh với các thích ứng mới về hình thái và chức năng.

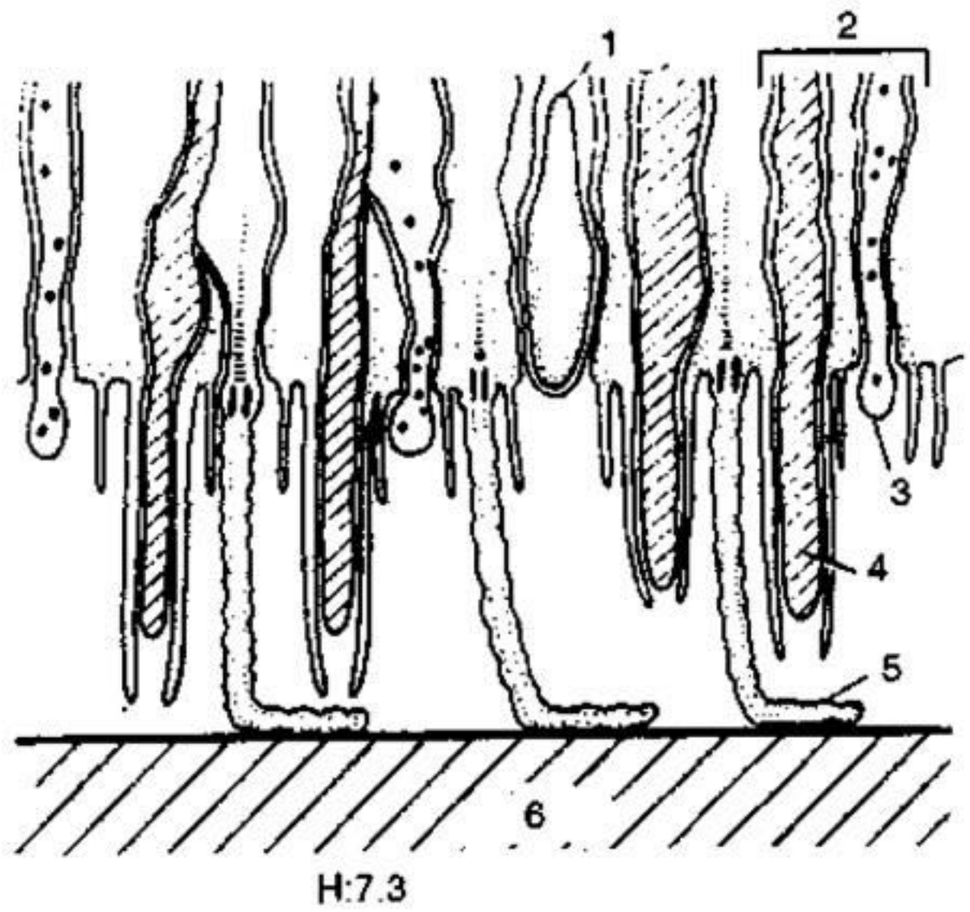
LỚP SÁN LÔNG (TURBELLARIA)

Gồm khoảng 3000 loài, trong số này có khoảng 150 loài hội sinh hoặc ký sinh trong cơ thể động vật, còn lại sống tự do trong nước biển, nước ngọt và đất ẩm. Cơ thể bé, dài khoảng 1cm tuy một số loài có thể dài hơn. Lỗ miệng của sán lông thường ở giữa mặt bụng. Trứng phân cắt xoắn ốc. Phát triển trực tiếp hoặc qua ấu trùng.

I - CẤU TẠO VÀ SINH LÝ

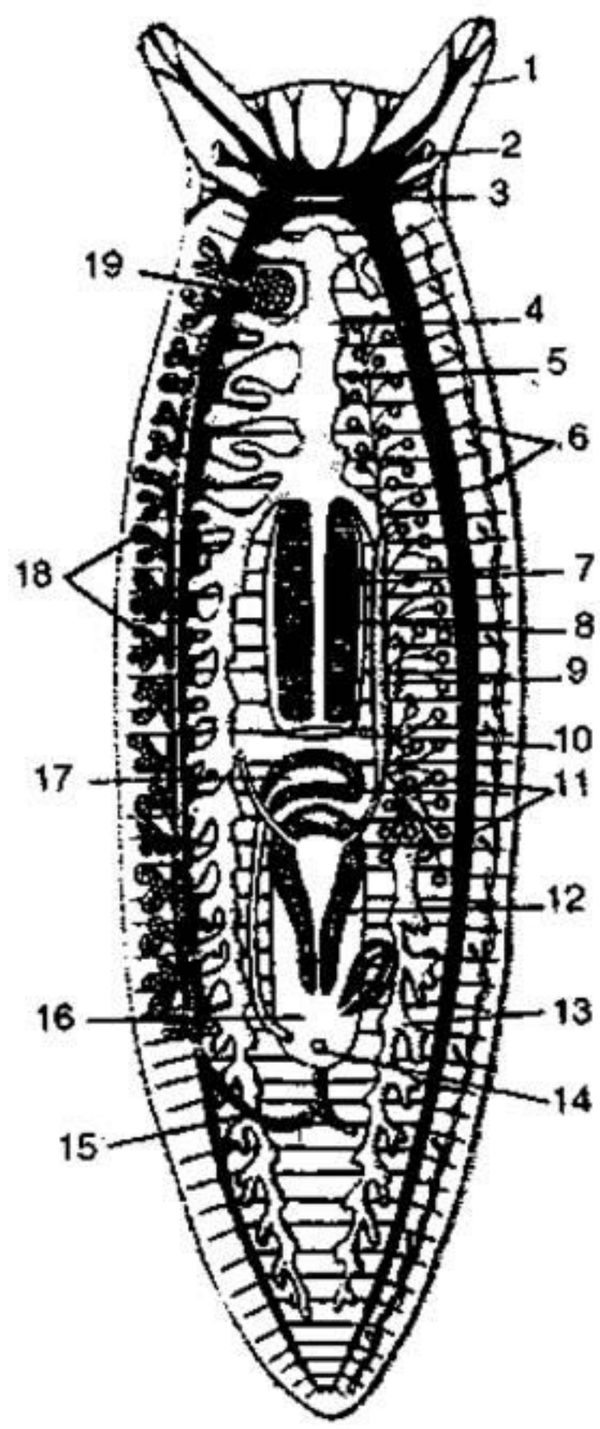
Thành cơ thể từ ngoài vào trong có:

Mô bì gồm các tế bào có nhiều lông bơi. Có 2 kiểu mô bì: *mô bì học ngoài có cấu trúc tế bào và mô bì chìm hợp bào* (h.7.1A).. Xen giữa các tế bào mô bì còn có tế bào tuyến và *tế bào hình que* (rhabdit). Tế bào tuyến thường xếp thành từng cặp (h.7.3, còn gọi là *tế bào tuyến kép*, duo-gland), nhiều hơn ở phía bụng. Chưa rõ chức năng của loại tế bào này. Có ý kiến cho rằng trong từng cặp, tế bào tuyến phía trước tiết chất dính giúp bám tạm thời vào giá thể còn tế bào tuyến phía sau tiết hóa chất hòa tan chất dính để gỡ khỏi chỗ bám. Cơ chế này giúp sán lông di chuyển trên giá thể cứng. *Tế bào hình que* là đặc thù của sán lông, chưa rõ chức năng, có thể chúng tiết dịch giúp bắt mồi hoặc giữ ẩm cho cơ thể.



Hình 7.3- Sơ đồ cắt dọc qua mặt bụng của sán lông sống tự do (từ *Pechenik*)
1. Tế bào que; 2. Tế bào tuyến kép; 3. Tuyến gỡ; 4. Tuyến bám; 5. Lông cảm giác; 6. Giá thể.

Bao cơ thường có lớp cơ vòng và lớp cơ dọc, một số còn có lớp cơ xiên xen giữa, ngoài ra còn có các sợi cơ lưng bụng. Cách di chuyển của sán lông rất đa dạng và là sự phối hợp tinh tế giữa hoạt động của lông bơi và của cơ. Một số sán lông không ruột sống trôi nổi trong tầng mặt nước đại



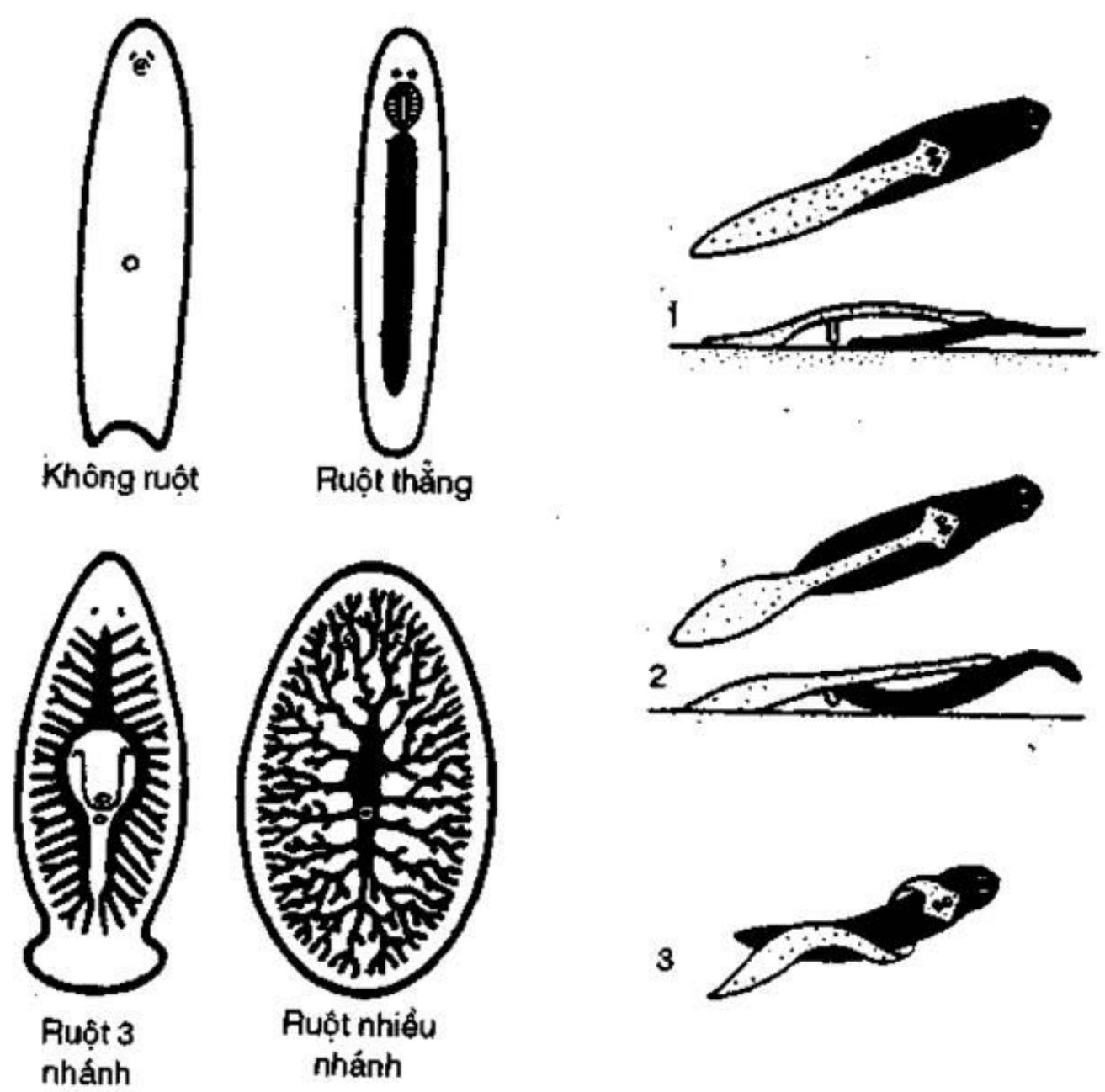
Hình 7.4 - Sơ đồ cấu tạo sán lông ruột ba nhánh (từ *Dogel*). 1. Tua đầu; 2. Mắt; 3. Não; 4. Nhánh trước của ruột; 5. Dây thần kinh; 6. Cầu nối ngang; 7. Hầu; 8. Bao hầu; 9. Ống dẫn tinh; 10. Miệng; 11. Tuyến tinh; 12. Cơ quan giao phối; 13. Nhánh sau của ruột; 14. Lỗ sinh dục; 15. Ống dẫn trứng; 16. Huyệt; 17. Túi giao phối; 18. Noãn hoàng; 19. Tuyến trứng.

(*Chú ý: nửa trái không vẽ tuyến tinh và nửa phải không vẽ tuyến trứng và noãn hoàng).*

dương, di chuyển nhờ lông bơi. Một số sống bò trên nền đáy bằng hoạt động uốn sóng của mặt bụng do sự phối hợp co duỗi xen kẽ của lớp cơ vòng và lớp cơ dọc. Có khi chúng rời nền đáy và bơi trong nước nhờ cả lông bơi và hoạt động uốn sóng. Một vài loài khác di chuyển trên nền đáy như sâu đo.

Nhu mô là mô bì chèn giữa bao cơ và thành các nội quan, gồm có các tế bào hình sao giữ chức phận nâng đỡ, hô hấp, thực bào và dự trữ. Trong dịch chèn giữa nhu mô có khi có sắc tố hô hấp màu đỏ.

Về các hệ cơ quan:

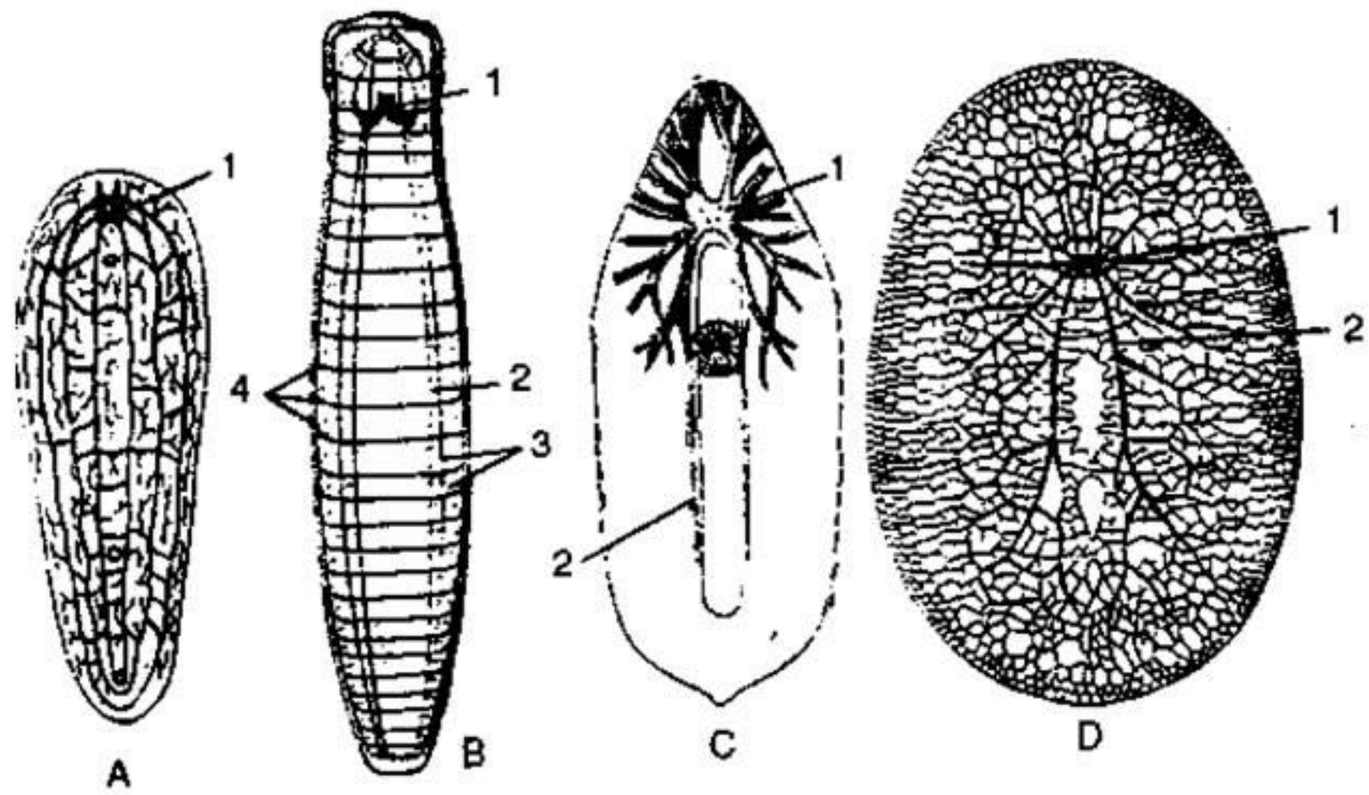


Hình 7.5 - Sơ đồ cấu tạo hệ tiêu hóa của sán lông và các giai đoạn liên tiếp của sán ba nhánh ruột đang bắt mồi (1-3) (từ *Buchsbaum, Pearse*).

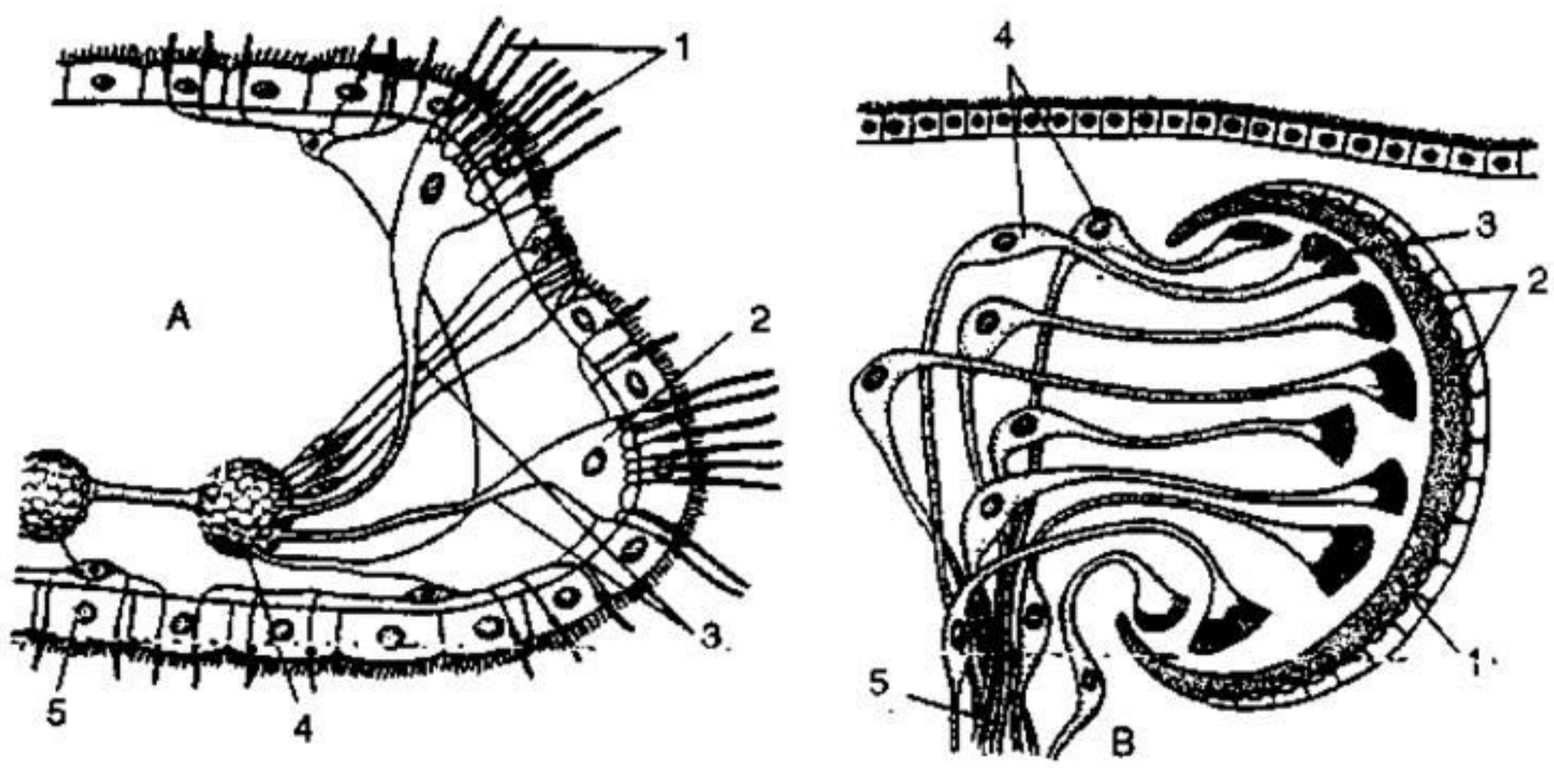
Cơ quan tiêu hóa (h.7.4, h.7.5) dạng túi. Hầu có thể phóng ra ngoài để bắt thức ăn còn ruột giữa là một túi đơn giản hoặc chia nhiều nhánh. Mức chia nhánh của túi ruột có quan hệ với kích thước của cơ thể, như là thích nghi phát tán của thức ăn khi chưa xuất hiện hệ tuần hoàn. Thức ăn có thể tiêu hóa nội bào (nhờ các tế bào mô bì thành ruột kết chân giả) và tiêu hóa ngoại bào trong khoang ruột. Chất bã từng đợt được tống ra ngoài qua lỗ miệng.

Hệ bài tiết (h.7.2) Xuất hiện hệ nguyên đơn thận, ngoài nhiệm vụ bài tiết còn điều hòa áp suất thẩm thấu của cơ thể. Một số sán lông ở biển có hệ bài tiết không phát triển.

Hệ thần kinh và giác quan. Mức độ tập trung của tế bào thần kinh khác nhau ở các nhóm sán lông (h.7.4 ; 7.6) nhưng nhìn chung đã xuất hiện hạch não và dây thần kinh, tuy hình ảnh của kiểu thần kinh mạng lưới và đối xứng tỏa tròn còn rõ ở nhiều nhóm. Với đời sống tự do, giác quan phát triển khá phong phú: gai cảm giác cơ học và hóa học xếp rải rác khắp bề mặt cơ thể, một hay nhiều đôi mắt thường ở phần đầu gần não và bình nang nằm trên não. Mắt có cấu tạo ngược với kiểu cấu



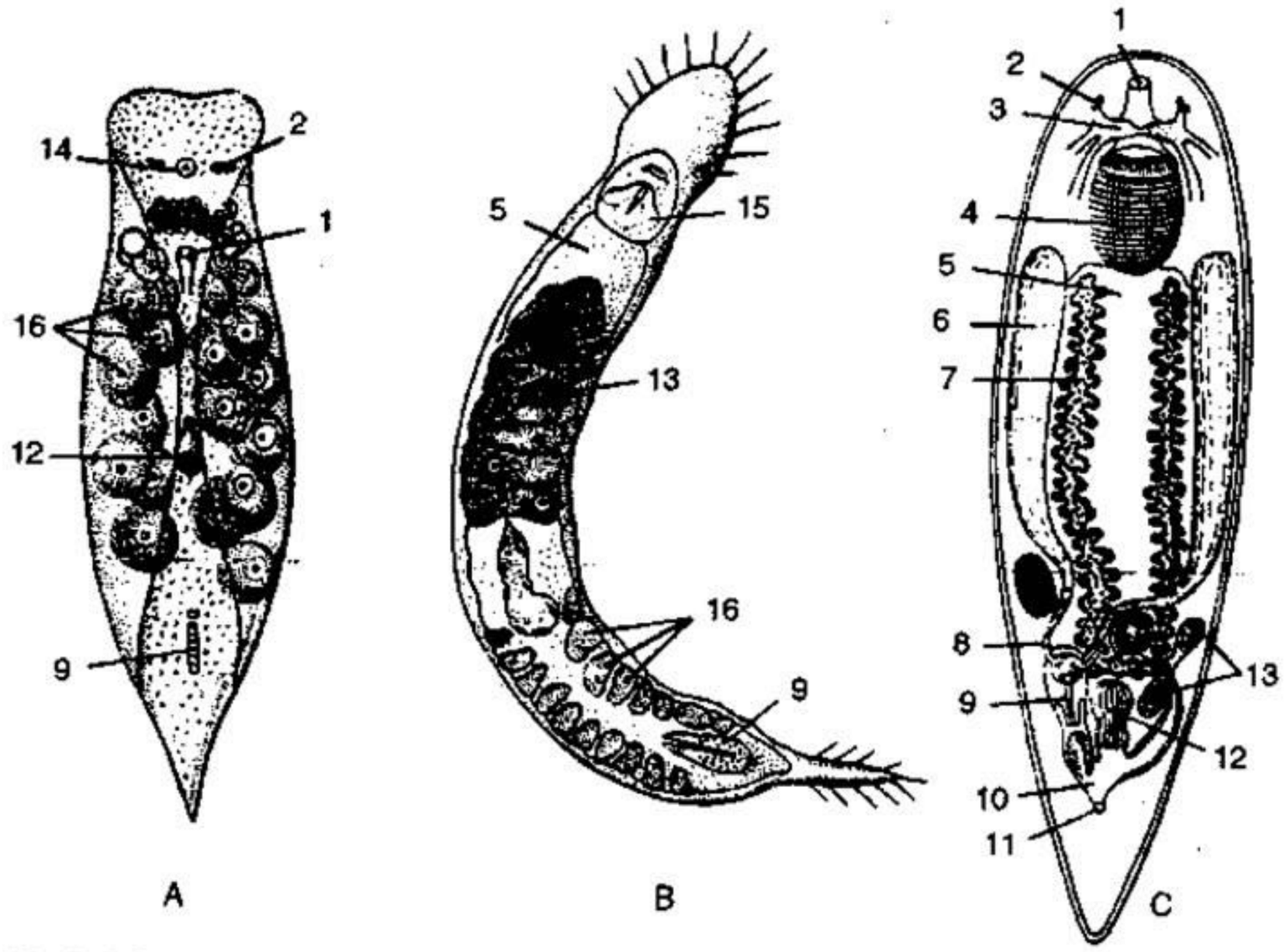
Hình 7.6 - Hệ thần kinh của sán lông (từ *Dogel*)
A - *Convoluta* (Không ruột); B - *Bothrioplana*; C - *Mesostoma* (Ruột thẳng); D -*Planocera* (Ruột nhiều nhánh). 1. Não; 2. Dây thần kinh bụng; 3. Dây thần kinh lưng và bên; 4. Cầu thần kinh ngang.



Hình 7.7 - Giác quan của sán lông (từ *Dogel*)
A - Sơ đồ cắt ngang phần đầu: 1. Gai cảm giác; 2. Tế bào thần kinh; 3. Nhánh tế bào thần kinh; 4. Hạch não; 5. Tế bào mô bì có lông bơi. B - Sơ đồ cấu tạo mắt: 1. Cốc sắc tố; 2. Nhân của tế bào cốc sắc tố; 3. Phần cảm quang; 4. Nhân và rễ (5) của tế bào cảm quang.

tạo mắt thường gặp (tế bào cảm quang nằm trong lòng cốc sắc tố ở phía ánh sáng đến, (h.7.7). Thí nghiệm dùng nguồn sáng và tia nước chứng minh vai trò của các giác quan: đỉa phiến tránh nguồn chiếu sáng và hướng tới nguồn nước chảy.

Hệ sinh dục (h.7.4;7.8). Sán lông lưỡng tính. Cơ quan sinh dục có thể rất đơn giản, chỉ mới có tuyến sinh dục (nhóm Không ruột) hoặc ở mức độ tổ chức cao hơn: bên cạnh các tuyến sinh dục (gồm 1 hay nhiều đôi) còn có hệ ống dẫn sinh dục và các tuyến phụ sinh dục (tuyến noãn hoàng). Một số sán lông còn có cơ quan giao phối. Mức độ tổ chức này cao hơn ở ruột khoang và sứa lược tuy còn rất phức tạp, thể hiện giai đoạn đầu của một tổ chức mới được hình thành trong tiến hóa.

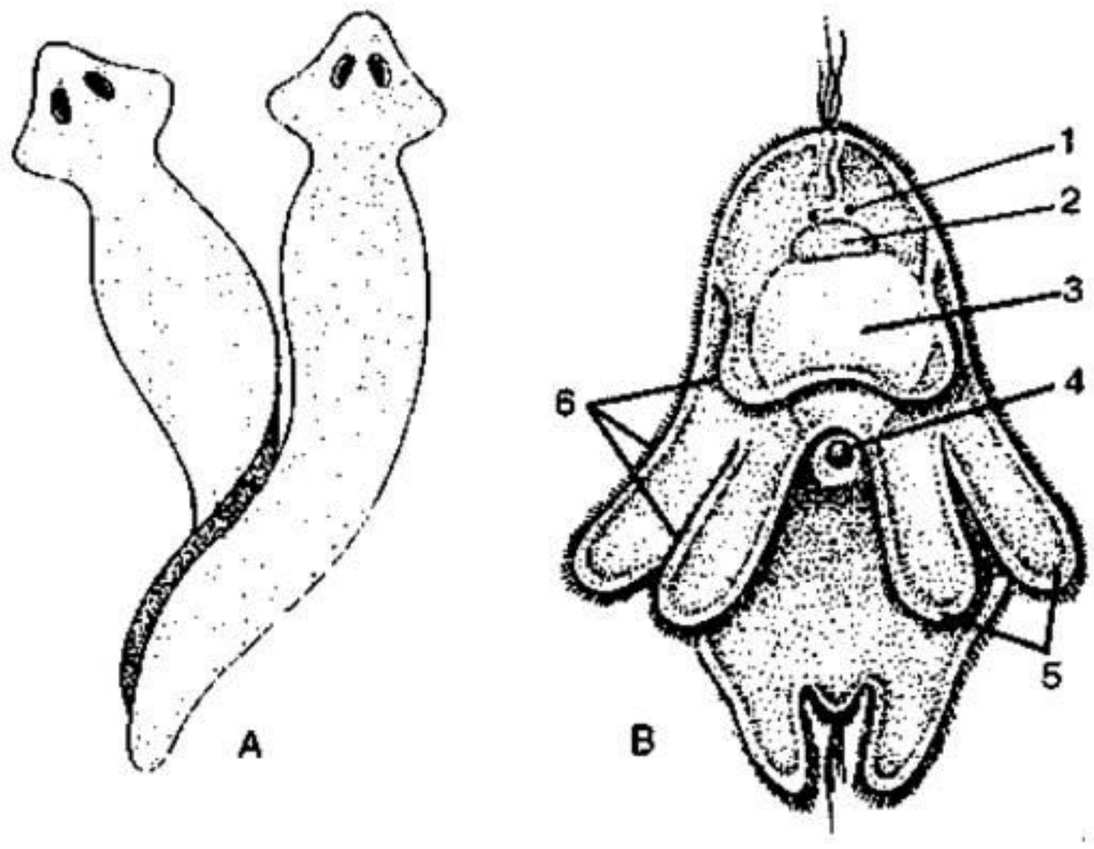


Hình 7.8 - Đại diện của Không ruột, Gnathostomulida và Ruột thẳng (từ *Dogel*)
A - Convoluta; B - Gnathostomula; C - Dallyella viridis.
1. Miệng; 2. Mắt; 3. Hạch não; 4. Hầu; 5. Ruột; 6. Tuyến tinh; 7. Tuyến noãn hoàng; 8. Ống dẫn tinh; 9. Cơ quan giao phối; 10. Huyệt; 11. Lỗ sinh dục; 12. Túi thụ tinh; 13. Tuyến trứng; 14. Bình nang; 15. Hàm; 16. Tế bào sinh dục trong nhu mô đệm.

II- SINH SẢN VÀ PHÁT TRIỂN

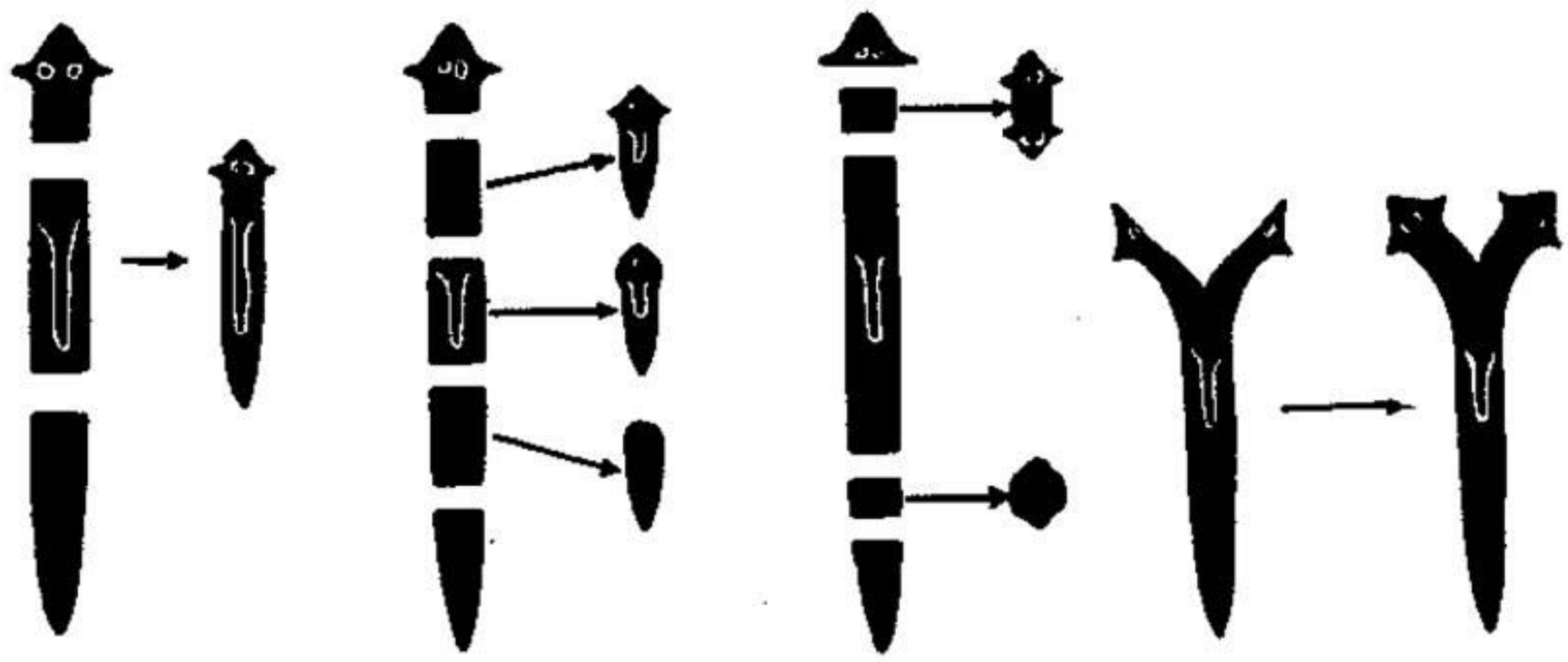
Sán lông sinh sản hữu tính. Một số còn giữ kiểu sinh sản vô tính bằng tái sinh hoặc cắt đoạn (h.7.11).

Trong sinh sản hữu tính, trường hợp đơn giản nhất (Ví dụ ở *Convoluta*, h.7.8A) tế bào sinh dục theo lỗ miệng ra ngoài (như ở ruột khoang). Cách thụ tinh cũng thể hiện ở nhiều mức độ hoàn chỉnh. Khi thụ tinh, cơ quan giao phối của *Cryptocoelis alba* xuyên vào bất kỳ phần nào của cơ thể bạn ghép đôi, còn ở các nhóm khác thì qua lỗ sinh dục.



Hình 7.9 - Sán lông ghép đôi (A) và ấu trùng Müller (B) (A từ *Pechenik*; B từ *Dogel*)
1. Mắt; 2. Hạch não; 3. Ruột; 4. Lỗ miệng; 5. Thùy bơi; 6.Thùy trước miệng.

Trứng đẻ trong kén thành từng nhóm 6 -7 chiếc cùng với hàng ngàn tế bào noãn hoàng cung cấp chất dinh dưỡng. Trứng phân cắt xoắn ốc, nở thành con non hoặc qua ấu trùng Müller (h.7.9) (một số ruột nhiều nhánh ở biển).



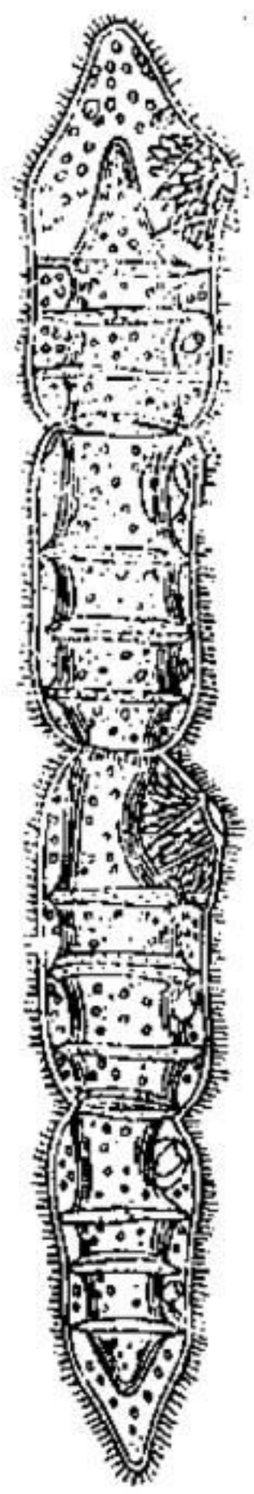
Hình 7.10 - Khả năng tái sinh của các phần cơ thể sán lông (theo *Buchsbaum, Pearse*)

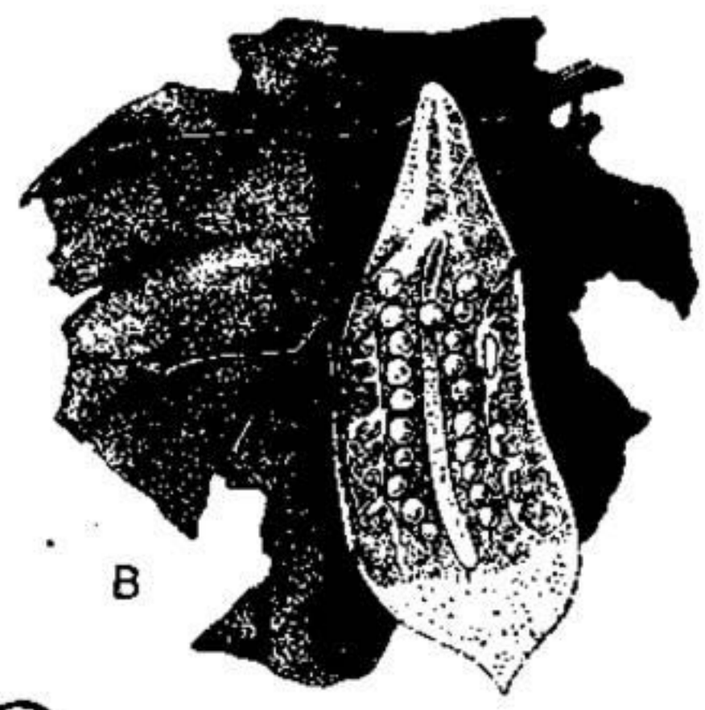
Thí nghiệm chứng tỏ khả năng tái sinh cao của sán lông, tuy khả năng này không giống nhau ở các phần của cơ thể (h.7.10).

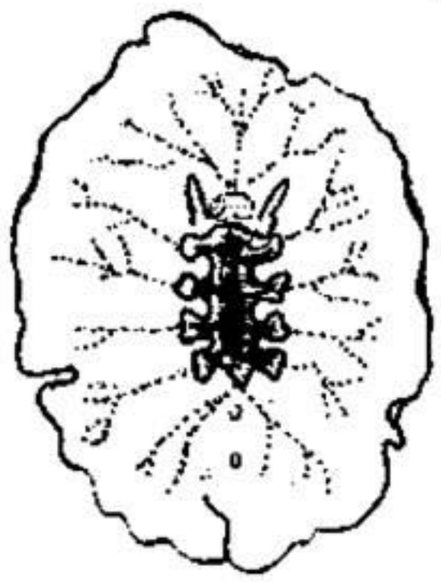
III- PHÂN LOẠI

Căn cứ vào mức độ tổ chức của các hệ cơ quan, sán lông được sắp xếp trong 12 bộ.

Có thể kể đại diện của một số bộ: *Convoluta* (h.7.8A) đại diện của bộ Không ruột (Acoela); *Microstomum* (h.7.11A) đại diện của bộ Miệng lớn (Macrostomida); còn giữ nhiều đặc điểm cổ; *Gnathostomula* (h.7.8B) đại diện của bộ Miệng hàm (Gnathostomulida); *Planaria* đại diện của bộ Ruột nhiều nhánh (Polycladida) còn giữ nhiều đặc điểm cổ của hệ sinh dục (h.7.11C); *Polycelis* (nước ngọt), *Procerodes* (nước mặn), *Bipalium* (ở cạn) đại diện của bộ Ruột ba nhánh; *Mesostoma*, *Dalyella* (h.7.8C) đại diện

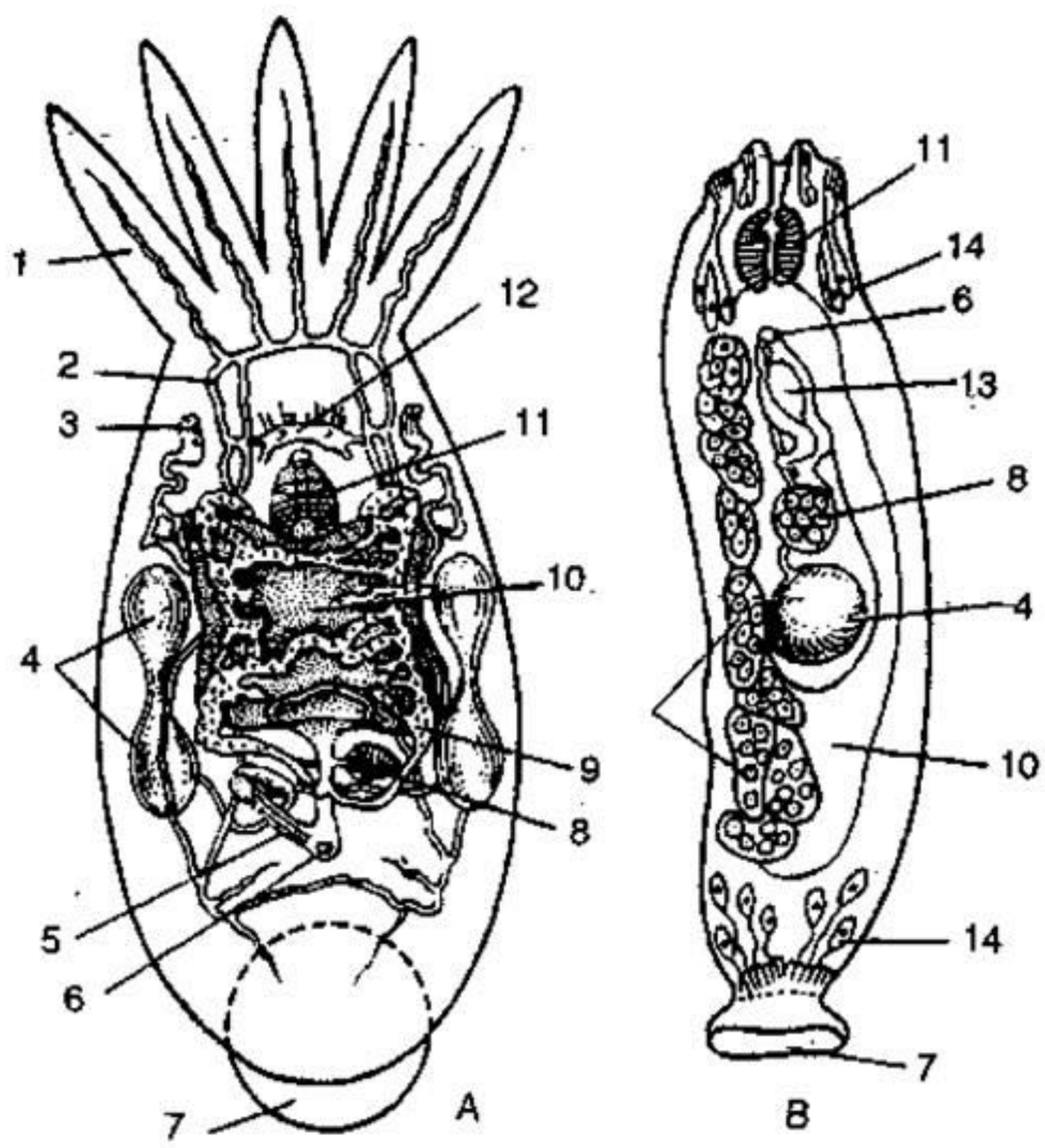






Hình 7.11 - Một số sán lông đại diện cho các bộ
(A từ *Dogel*; B-D từ *Abrikosov*).
A - *Microstomum lineare* (bộ Miệng lớn); B -*Mesostoma ehrenbergi* (bộ Ruột thẳng); C - *Planaria graffi*; D - *Thysanozoon brocchii* (bộ Ruột nhiều nhánh)

của bộ Ruột thẳng (Rhabdocoela), gồm cả các đại diện sống tự do và ký sinh ở động vật không xương sống; *Sán tua đầu*, đại diện bộ Sán tua đầu (Themnocephala), ký sinh trên vỏ giáp xác, ốc, rùa (h.7.12A) và bộ Udonellida (h.7.12B) ký sinh bậc 2 trên giáp xác và trên cá.



Hình 7.12 - Một vài sán lông ký sinh (từ *Dogel*)
A - Sán tua đầu;
B - Udonellida 1. Tua đầu; 2. Ống bài tiết; 3. Lỗ bài tiết; 4. Tuyến tinh; 5. Cơ quan giao phối; 6. Lỗ sinh dục; 7. Giác; 8. Tuyến trứng; 9. Tuyến noãn hoàng; 10. Ruột; 11. Hầu; 12. Não; 13. Noãn chín; 14.Tế bào tuyến.

LỚP SÁN LÁ SONG CHỦ (DIGENEA) HOẶC SÁN LÁ (TREMATODA)

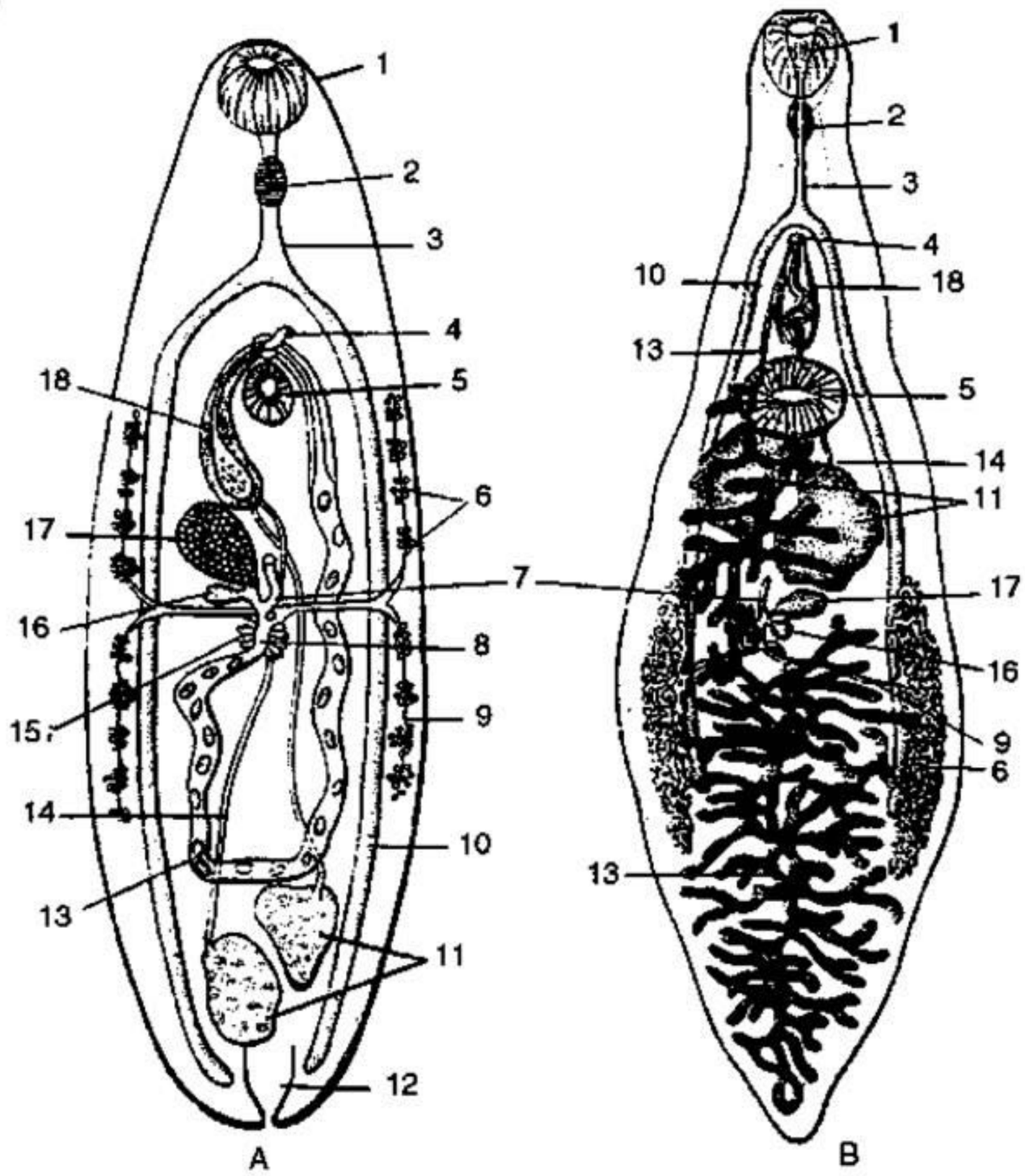
Có khoảng 2000 loài ký sinh trong cơ thể động vật. Phát triển có xen kẽ thế hệ, di chuyển ít nhất qua 2 vật chủ.

I- CẤU TẠO CƠ THỂ CỦA SÁN LÁ SONG CHỦ TRƯỞNG THÀNH (MARIT)

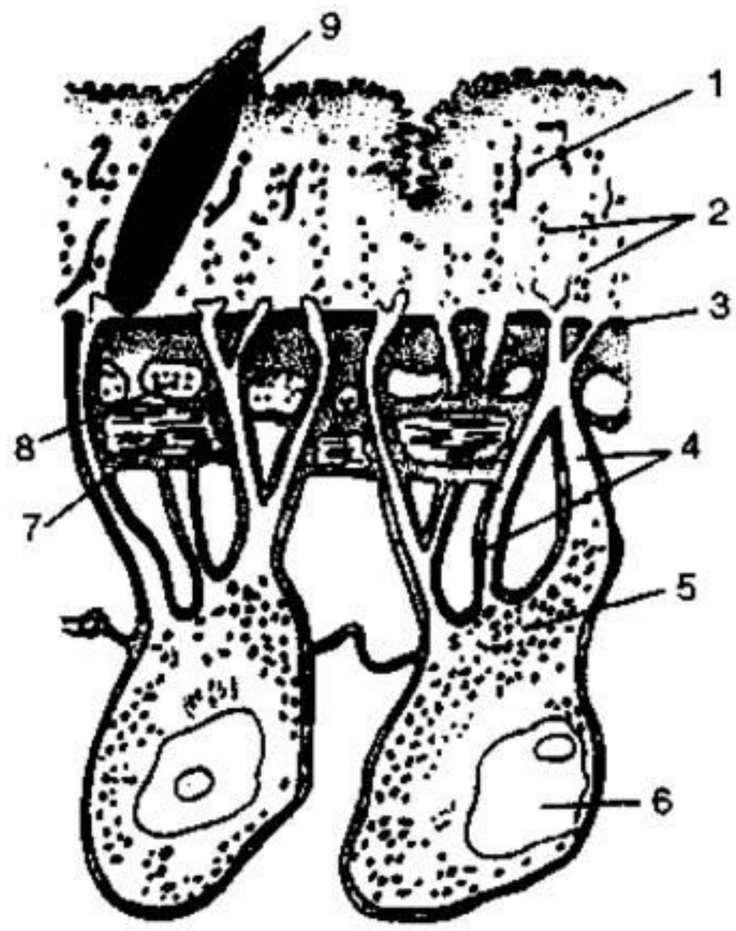
Sán trưởng thành có cấu tạo gần với Sán lông. Sán giẹp hình lá, cỡ vài milimet, ít khi lớn hơn (sán lá gan *Fasciola hepatica* dài 5cm, một số loài trong họ Didymozoidae ký sinh ở cá dài tới 1,5m). Sán có 2 giác bám: giác miệng và giác bụng (h.7.13). Trước giác bụng có chỗ lõm là huyệt. Thành cơ thể cấu tạo theo kiểu mô bì chìm (h.7.14), ngoài cùng là nguyên sinh chất hợp bào mất lông bơi nhưng rải rác còn có cơ quan bám bổ sung là gai cuticun.

Hệ tiêu hóa (h.7.13). Lỗ miệng ở đáy giác miệng. Miệng đổ vào hầu có thành cơ và có nguồn gốc từ lá phôi ngoài. Tiếp với hầu là thực quản hẹp. Ruột giữa có nguồn gốc từ lá phôi trong, thường có hai nhánh ở hai bên cơ thể và bít kín ở tận cùng. Hai nhánh này có thể lại chia tiếp thành nhiều nhánh nhỏ (sán lá gan). Sán lá ăn thức ăn trong ruột và máu của vật chủ, tiêu hóa nội bào là chính.

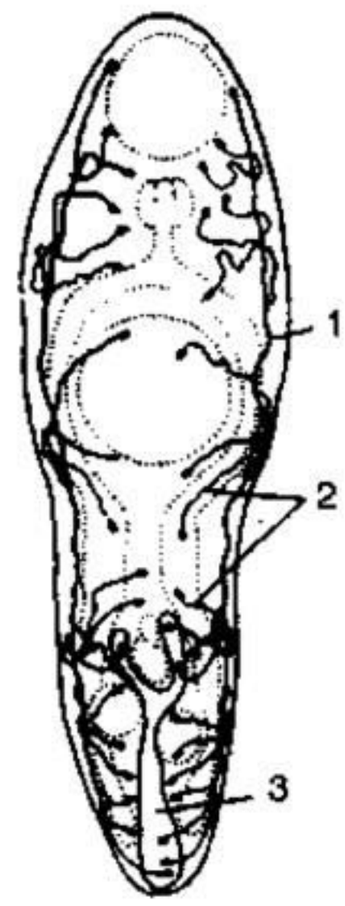
Hệ bài tiết (h.7.15) là nguyên đơn thận, gồm 1- 2 ống bài tiết chạy dọc cơ thể. Từ ống có nhiều nhánh nhỏ chạy ra hai bên và tận cùng bằng tế bào ngọn lửa. Hai ống bài tiết đổ vào bọng đái rồi đổ ra ngoài qua lỗ bài tiết.



Hình 7.13 - Sơ đồ cấu tạo sán lá song chủ trưởng thành (từ *Dogel*). A - Sơ đồ chung; B - Thể hiện cụ thể ở sán lá tuyến tụy (*Dicrocoelium dendriticum*).
1. Giác miệng ; 2. Hầu ; 3. Thực quản ; 4. Lỗ sinh dục ; 5. Giác bụng ; 6. Tuyến noãn hoàng ; 7. Ống Laurer ; 8. Ôôtip ; 9. Ống noãn hoàng ; 10. Nhánh ruột ; 11. Tuyến tinh ; 12. Bọng đái ; 13. Tử cung 14. Ống dẫn tinh ; 15. Tuyến vỏ ; 16. Túi nhận tinh ; 17. Tuyến trứng ; 18. Cơ quan giao phối.



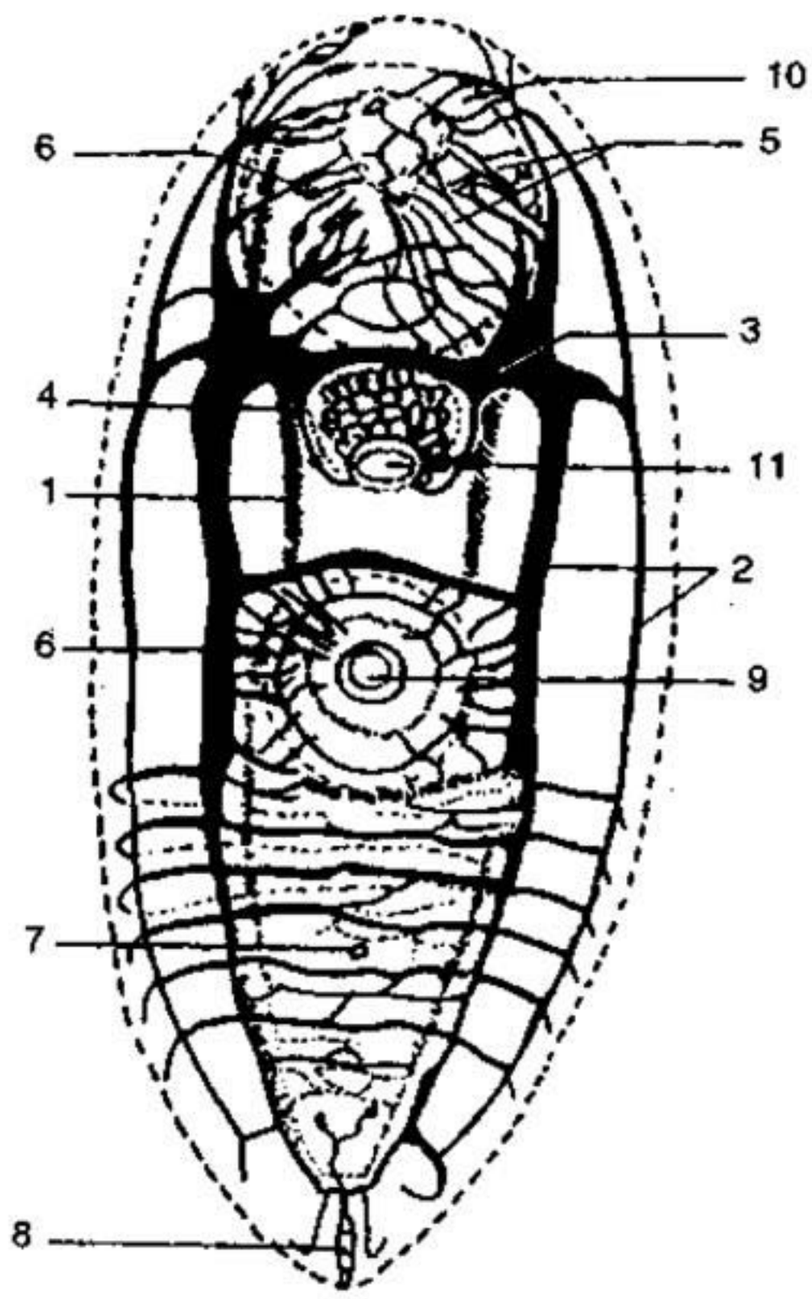
Hình 7.14 - Cấu tạo siêu hiển vi của mô bì sán lá song chủ (từ *Dogel*)
1. Hợp bào của mô bì; 2. Ty thể; 3. Màng đáy; 4. Cầu chất nguyên sinh; 5. Mô bì chìm rõ nhân; (6), 7. Cơ dọc; 8. Cơ vòng; 9. Gai cuticun.



Hình 7.15 - Hệ bài tiết của sán lá song chủ(từ *Dogel*)
1. Ống bên; 2. Các ống dẫn vi thận với tế bào cùng; 3. Bọng đái.

Hệ thần kinh (h.7.16) gồm đôi hạch não nằm trên hầu và các đôi dây thần kinh, thường là 3 đôi. Dây thần kinh bên hoặc bụng phát triển hơn cả. Giác quan tiêu giảm.

Hệ sinh dục lưỡng tính, có cấu tạo chi tiết thay đổi tùy loài. Nhìn chung (h.7.13) cơ quan sinh dục đực có hai tuyến tinh, từ đó có hai ống dẫn tinh hướng về phía trước, tập trung thành ống phóng tinh và tận cùng là cơ quan giao phối ở trước giác bụng. Cơ quan sinh dục cái có tuyến trứng chia nhiều nhánh. Ống dẫn trứng mảnh dổ vào một khoang bé gọi là ôôtyp. Tử cung từ ôôtyp uốn khúc và đổ ra ngoài ở lỗ sinh dục cái cạnh lỗ sinh dục đực trong huyệt. Đổ vào ôôtyp còn có ống dẫn noãn hoàng và ống Laurer thông ôôtyp với mặt lưng. Noãn hoàng là hai tuyến chia nhánh hai bên cơ thể , ống dẫn noãn hoàng chạy dọc hai bên, rẽ nhánh ngang hướng vào giữa và nhập làm một thành bầu noãn hoàng trước khi đổ vào ôôtyp. Ngoài ra đổ vào ôôtyp còn có túi nhận tinh và trên thành ôôtyp có tuyến vỏ có thể chia nhánh. Vị trí tương ứng của các phần có thể thay đổi.



Hình 7.16 - Hệ thần kinh của *Distomum caudatum* nhìn mặt bụng (theo *Grassé*)
1. Dây lưng; 2. Dây bụng; 3. Não; 4. Dây hầu; 5. Mạng thần kinh vận động; 6. Mạng thần kinh cảm giác; 7. Lỗ sinh dục; 8. Lỗ bài tiết; 9. Giác bụng; 10. Giác miệng; 11. Lỗ miệng.

Quá trình thụ tinh tiến hành như sau : noãn từ tuyến trứng được chuyển vào ôôtyp khi giao phối, tinh trùng theo tử cung vào ôôtyp và gặp noãn ở đó. Lượng tinh trùng thừa được thải ra ngoài theo ống Laurer. Tế bào noãn hoàng theo ống dẫn được đưa vào ôôtyp, bao quanh trứng, tuyến vỏ hình thành lớp vỏ cứng. Trứng sau đó được chuyển theo tử cung ra ngoài.

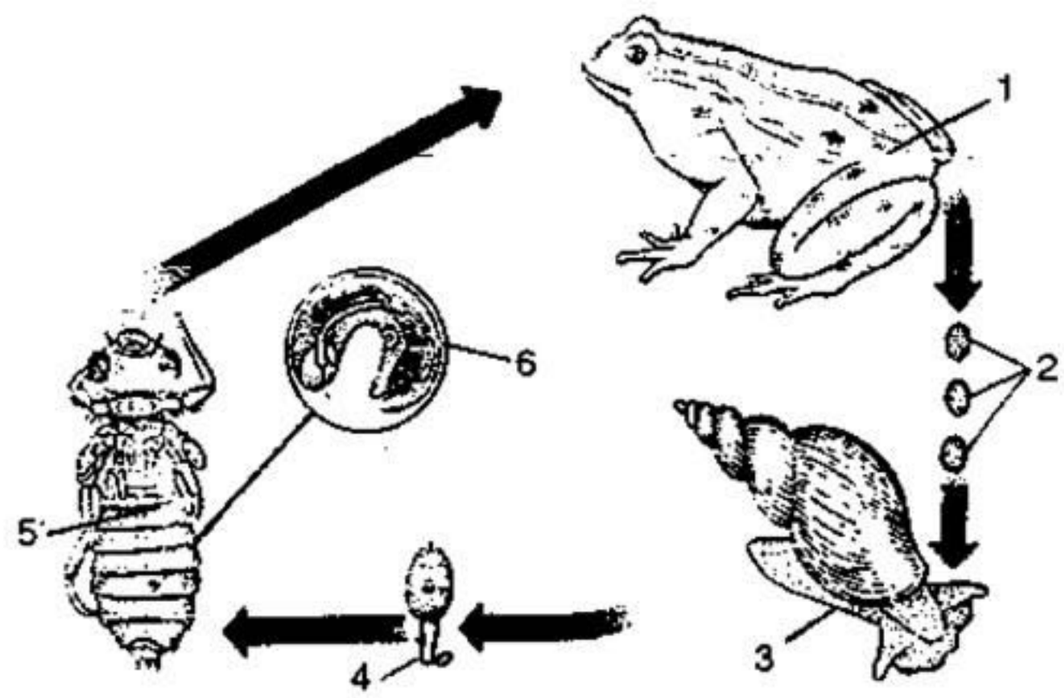
Ký sinh trong điều kiện nghèo hoặc thiếu oxy, sán trưởng thành trao đổi chất yếm khí. Glycogen dự trữ trong nhu mô được phân giải yếm khí qua các biến đổi sinh hóa phức tạp.

II- VÒNG ĐỜI CỦA SÁN LÁ SONG CHỦ

Vòng đời khởi đầu của sán lá song chủ qua 3 vật chủ (h.7.17). Trưởng thành sống trong nội quan của động vật có xương sống (ếch, nhái, chim, thú). Trứng theo phân rơi vào nước, nở thành *miracidium* (mao ấu) có lông bơi di chuyển tự do trong nước. Sau một thời gian miracidium xâm nhập vào cơ thể vật chủ trung gian thứ nhất là một loài ốc, mất lông bơi và chuyển thành *sporocyst* (bào nang) chứa tế bào mầm. Các tế bào mầm của sporocyst phát triển thành *redia* (lôi ấu) chứa các tế bào mầm mới và từ tế bào mầm này sẽ cho *cercaria* (vĩ ấu). Cercaria chui khỏi ốc vào nước rồi vào vật chủ trung gian thứ hai, rụng đuôi thành *metacercaria* (kén). Vật chủ trung gian thứ hai (ốc, trai, giáp xác ở nước, ấu trùng ở nước của sâu bọ, cá, lưỡng cư) là thức ăn của vật chủ chính thức. Trong ống tiêu hóa của vật chủ chính thức, con non được giải phóng khỏi kén, di chuyển đến vị trí ký sinh rồi trưởng thành.

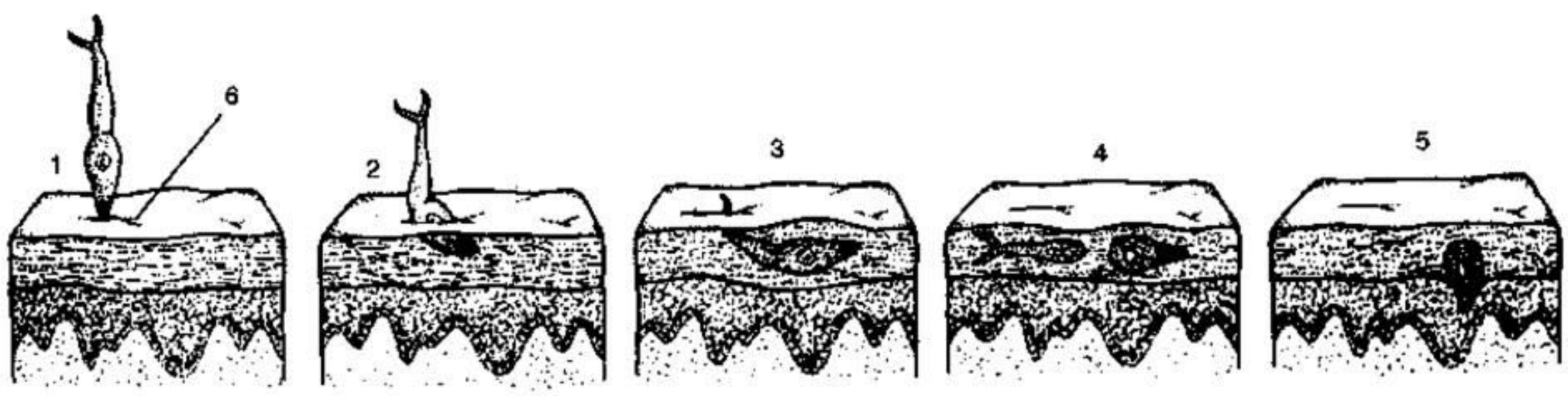
Số trứng của sán lá song chủ rất lớn, hàng nghìn hay hàng chục nghìn (trong khi số trứng của sán lông chỉ tính hàng trăm). Số trứng nhiều, có thêm khả năng sinh sản đơn tính hoặc vô tính, là các biểu hiện thích nghi của động vật ký sinh phải chịu nhiều khó khăn trong vòng đời để gặp lại vật chủ là môi trường sống thích hợp. Quy luật này phổ biến ở động vật ký sinh gọi là "*luật số lớn*".

Một số sán lá song chủ phát triển qua vật chủ trung gian ở cạn. Trứng có mầm miracidium vào ống tiêu hóa của ốc. Cercaria có lớp nhầy bọc ngoài bám trên cỏ, trước khi bị vật chủ trung gian thứ hai (chân khớp ở cạn) nuốt.



Hình 7.17 - Vòng đời khởi đầu của sán lá song chủ (từ *Dogel*)
1. Vật chủ chính thức; 2. Trứng Sán lá; 3. Vật chủ trung gian thứ nhất; 4. Ấu trùng cercaria; 5. Vật chủ trung gian thứ hai; 6. Metacercaria.

Vòng phát triển khởi đầu này thường gặp ở nhiều sán lá song chủ sống qua vật chủ trung gian ở nước (sán lá gan nhỏ, sán phổi, sán ruột vịt ...) hoặc ở cạn (sán lá tuyến tụy ...).



Hình 7.18 - Cercaria của sán máu *Schistosoma mansoni* đang xâm nhập qua da (6) của vật chủ chính thức (từ *Pechenik*) 1-5. Các giai đoạn liên tiếp

Biến dạng của vòng đời này có thể theo hướng giảm bớt vật chủ trung gian thứ hai, kén bám trên cây cỏ ở nước và xâm nhập cùng với thức ăn vào vật chủ (sán bã trầu, sán lá gan lớn). Chính từ biến dạng này mà có tên gọi Sán lá song chủ, đã quen dùng để gọi tên lớp. Cercaria có thể chui trực tiếp vào vật chủ chính thức (sán máu) qua da (h.7.18). Có trường hợp cả giai đoạn cercaria và redia chứa con non được chuyển trực tiếp vào vật chủ chính thức (*Leucochloridium paradoxum*).

III- CẤU TẠO CỦA ẤU TRÙNG

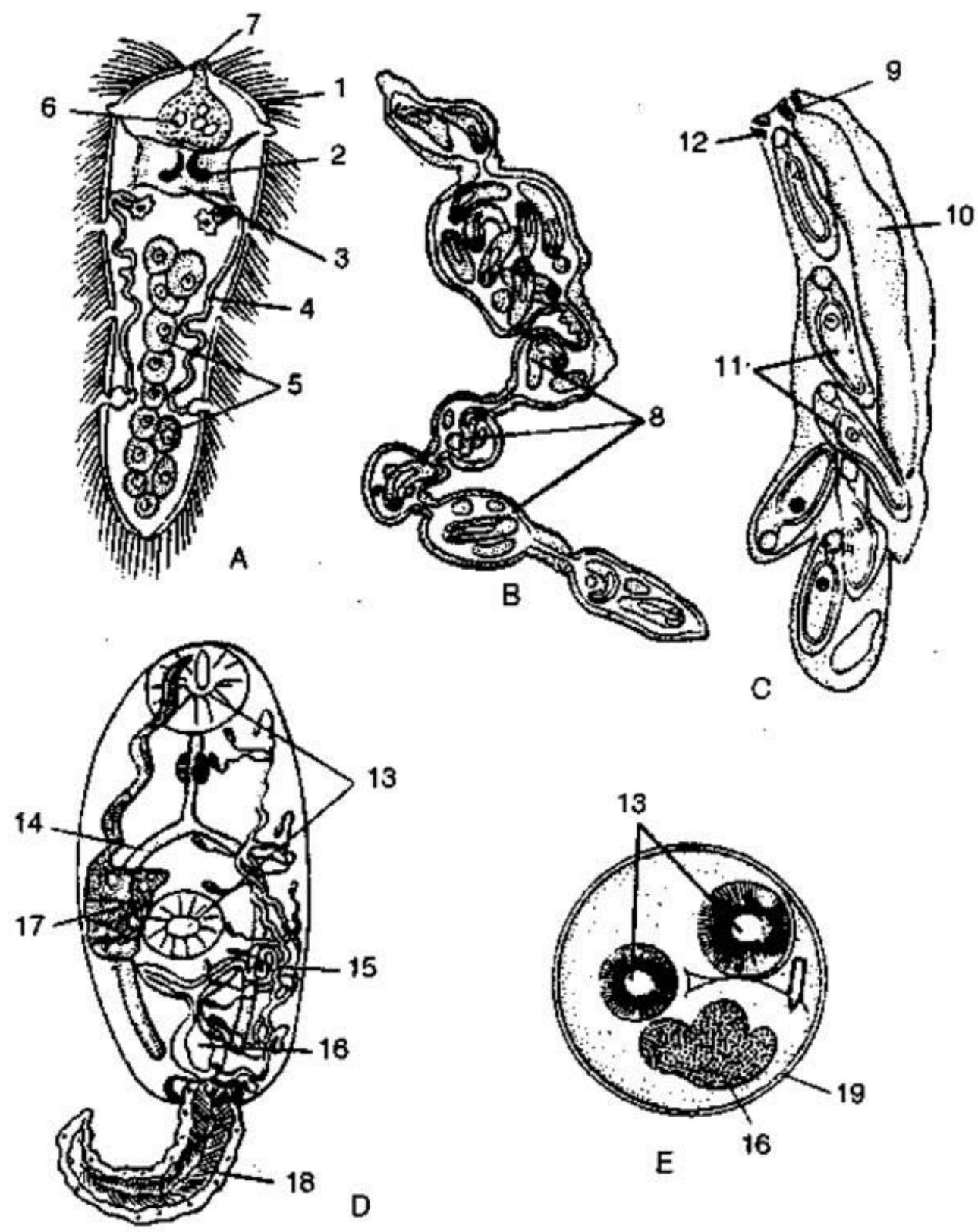
Miracidium (h.7.19) có lông bơi, thường có mắt giống mắt của sán lông, có một đôi nguyên đơn thận. Phần trước của miracidium có một tuyến lớn chứa đầy hạt tiết đổ ra ngoài ở đỉnh nhú cơ

tận cùng cơ thể. Nhờ tuyến này miracidium tiết enzym phân giải lớp mô bì và chui vào trong cơ thể ốc. Phần sau chứa nhiều tế bào mầm.

Miracidium không ăn, sống nhờ vào glycogen dự trữ nên chỉ bơi một thời gian rồi chui vào cơ thể ốc.

Sporocyst (h.7.19B) là túi không có dạng nhất định, không di động, chứa đầy tế bào mầm, sống trong gan ốc. Qua thành cơ thể, enzym phân giải mô gan rồi hấp thụ trở lại vào cơ thể. Thành cơ thể do đó có nhiều nhú giống như lông ruột, nhờ đó tăng diện tích hấp thụ thức ăn. Có thể coi miracidium như là ấu trùng của sporocyst là vật ký sinh. Sporocyst có khả năng sinh sản bằng tế bào mầm (sinh sản đơn tính) và biến đổi nhiều vì sớm chuyển sang ký sinh trong cơ thể ốc.

Redia dạng túi, có hình dạng cố định, có khả năng di động, có hầu và ruột hình túi ngắn, có lỗ để cercaria chui ra ngoài. Redia ký sinh trong gan thân mềm, ăn mô gan, gây hại rõ rệt.



Hình 7.19 - Cấu tạo của ấu trùng sán lá song chủ (từ *Dogel*)
A - Miracidium, B - Sporocyst, C - Redia, D - Cercaria,
E - Metacercaria. 1. Lông bơi; 2. Mắt; 3. Não; 4. Nguyên đơn thận; 5. Tế bào mầm; 6. Tuyến; 7. Vòi; 8. Mầm redia; 9. Hầu; 10. Ruột; 11. Mầm cercaria; 12. Lỗ chui ra ngoài của cercaria; 13. Giác miệng và giác bụng; 14. Ruột; 15. Ống bài tiết; 16. Bọng đái; 17. Tuyến xuyên; 18. Đuôi; 19. Vỏ kén.

Cercaria có nhiều đặc điểm giống trưởng thành: có giác, ruột hai nhánh, có não, hệ bài tiết, nhưng lại có đuôi cử động được. Ở một số sán lá, cercaria còn có cơ quan tạm thời như mắt, tuyến xuyên đơn bào giúp chúng xâm nhập vào vật chủ trung gian thứ hai. Cercaria không ăn, sống và hoạt động nhờ thức ăn dự trữ.

Metacercaria là giai đoạn tĩnh do phần đầu của cercaria kết vỏ trong suốt trong nội quan của vật chủ trung gian thứ hai trước khi vào vật chủ chính thức.

IV- PHÂN LOẠI VÀ TẦM QUAN TRỌNG THỰC TIỄN

Có 2 phân lớp: Aspidogastraea và Digenea.

Aspidogastraea không có giác bụng mà chỉ có đĩa bám ở mặt bụng (h.7.20). Phát triển có biến thái nhưng không có xen kẽ thế hệ. Cỡ bé, thường chưa tới 1mm, lớn nhất là *Macraspis* và *Stichocotile* có thể dài hàng centimet. Ký sinh trong cá, rùa và trai.

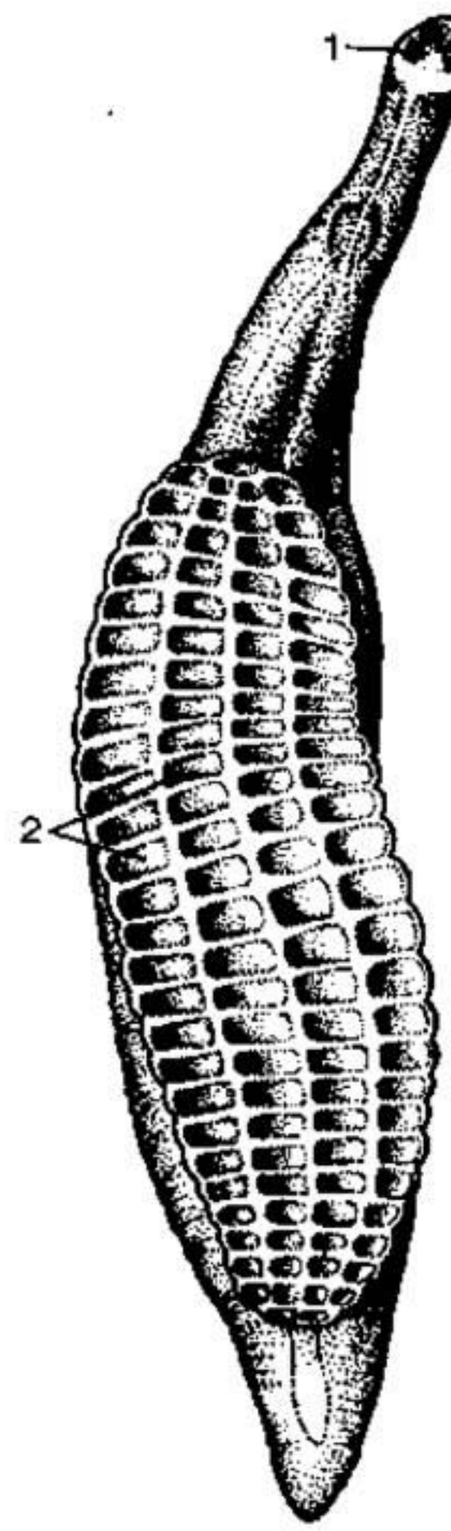
Đại diện: *Aspidogaster conchicola* ký sinh trong xoang bao tim của trai *Anodonta*.

Digenea: Có 2 giác bám: giác miệng và giác bụng. Phát triển có thay đổi vật chủ và xen kẽ thế hệ.

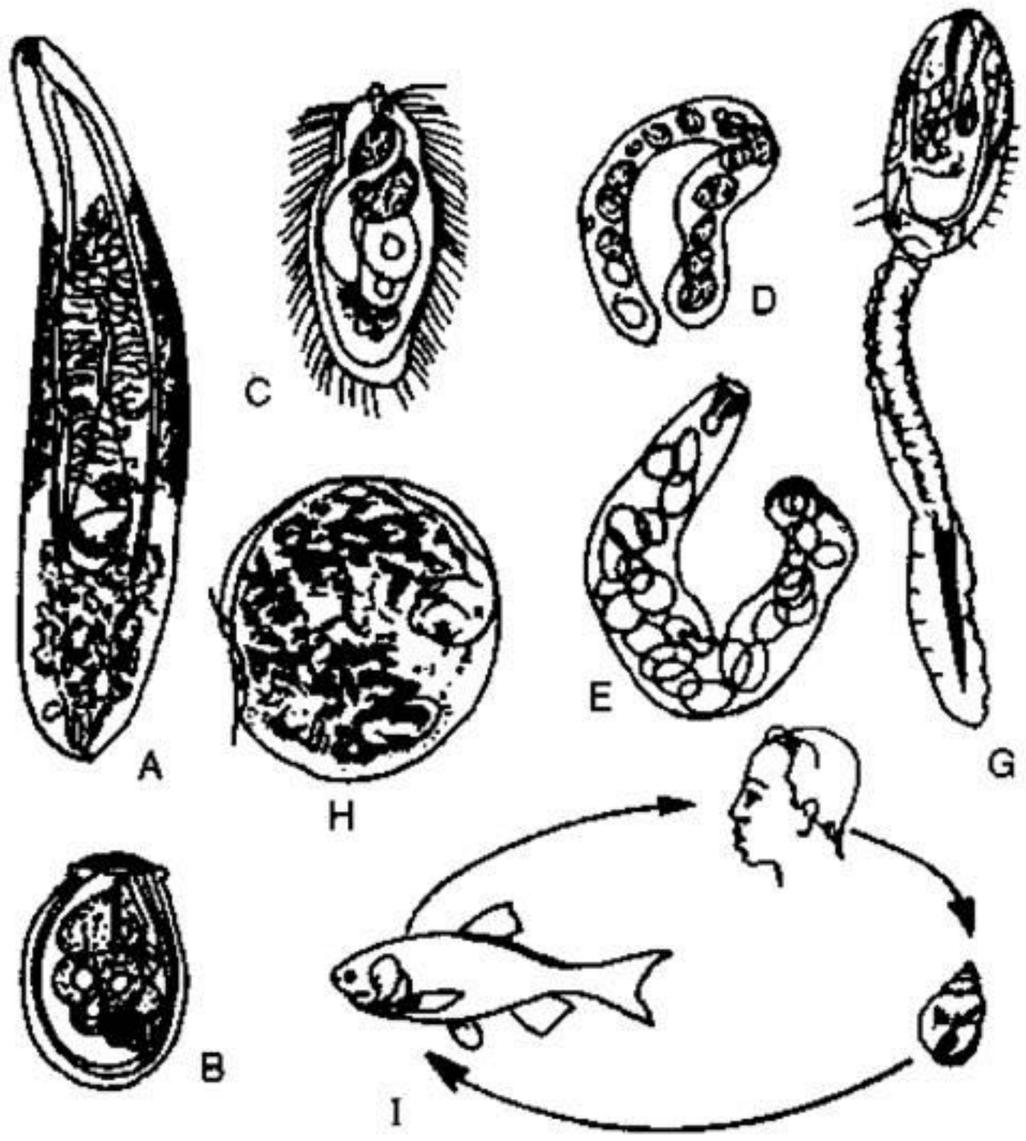
Ở miền Bắc nước ta đã biết 250 loài ký sinh ở chim, thú và người. Các họ có nhiều loài là Dicrocoeliidae, Echinostomatidae, Lecithodendridae và Paramphistomidae. Các loài gây bệnh đáng kể cho người và gia súc là đại diện của các họ Fasciolidae, Paragonimidae, Opisthorchidae và Echinostomatidae. Dưới đây là một số loài quan trọng thường gặp ở vật nuôi và người.

Sán lá gan lớn (*Fasciola hepatica*). Ký sinh trong ống dẫn mật của trâu bò, cừu, dê, ... gây hại nặng cho trâu bò vùng chiêm trũng. Vật chủ trung gian là ốc tai (*Lymnaea swinhoei*). Cùng với *F. hepatica* ở nước ta còn gặp *F. gigantica* có sinh học và vòng dời tương tự.

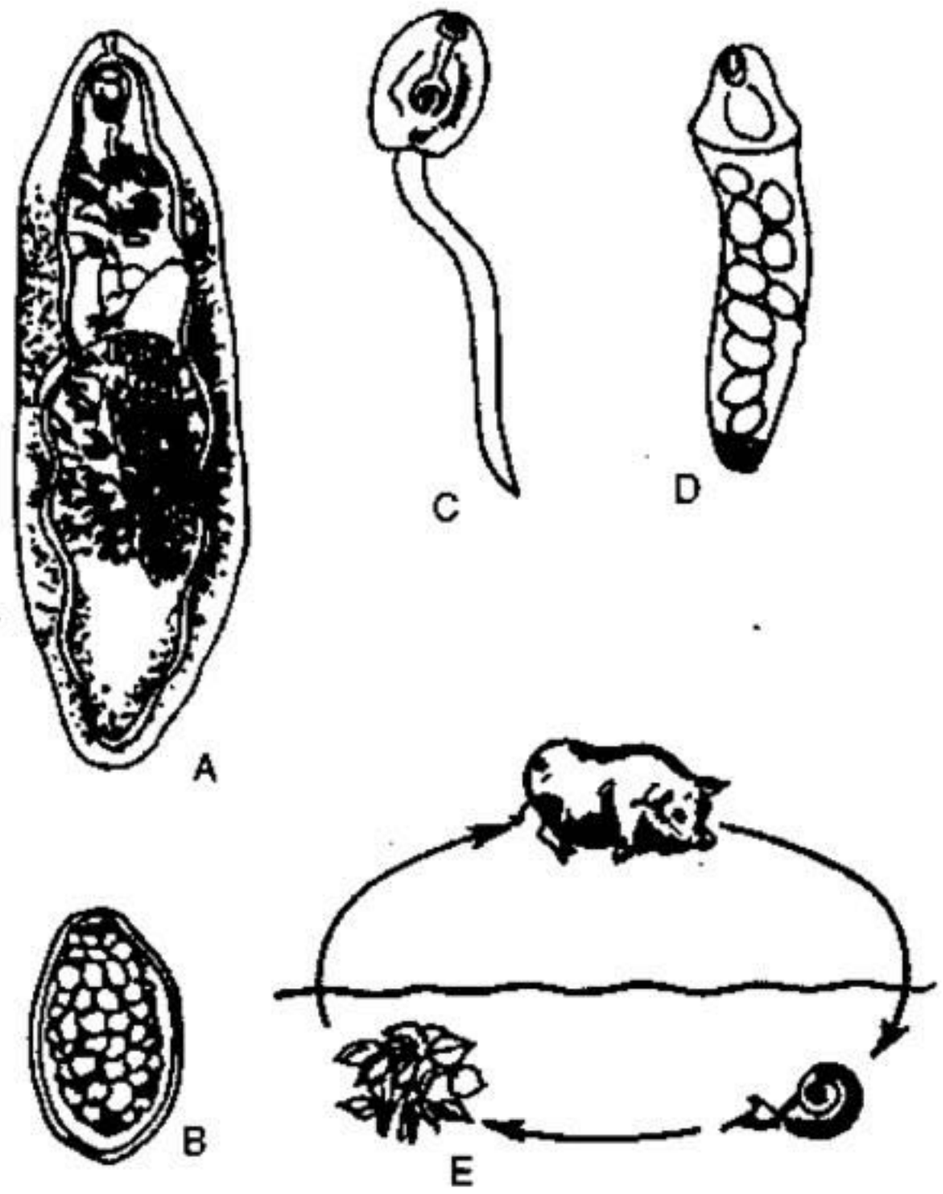
Sán lá gan nhỏ (*Clonorchis sinensis*) (h.7.21). Ký sinh trong ống dẫn mật của người, mèo, chó .... Người bị nhiễm do ăn gỏi cá. Bệnh nhân bị suy gan, vàng da, chảy máu cam, đau vùng gan và túi mật. Phát triển qua hai vật chủ trung gian: vật chủ trung gian thứ nhất là một loài ốc (*Melanoides tuberculatus* hoặc *Parafossarulus striatulus*) và vật chủ trung gian thứ hai là các loài trong họ Cá chép (cá chép, trắm cỏ, mè trắng). Ở nước ta trước đây đã phát hiện tỷ lệ nhiễm sán lá gan cao ở vùng dân



Hình 7.20 - Aspidogaster conchicola
(từ *Dogel*)
1. Giác miệng; 2. Đĩa bám.



Hình 7.21 - Hình thái và vòng đời của sán lá gan nhỏ (theo *Thái Trần Bái*)
A - Sán trưởng thành; B - Trứng;
C -Miracidium; D - S porocyst;
E - Redia; G -Cercaria; H - Kén;
I - Vòng đời.



Hình 7.22 - Hình thái và vòng đời của sán bã trầu (*Fasciolopsis buski*). A - Trưởng thành; B - Trứng; C - Cercaria; D - Redia; E - Vòng đời.

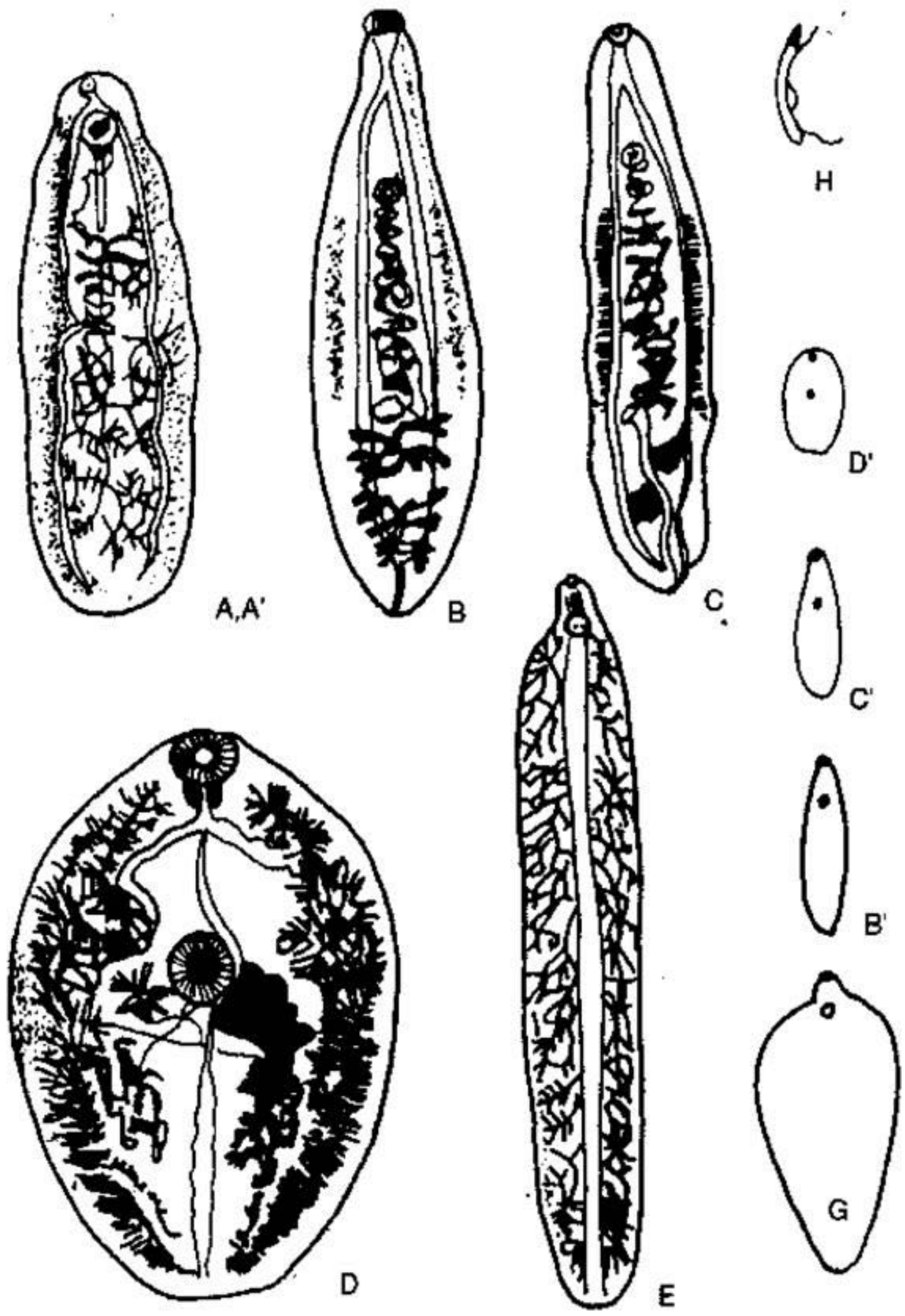
cư có thói quen ăn gỏi cá ven biển phía bắc. Gần đây (*Đặng Tuấn Đạt và cs*, 1999) đã phát hiện thêm bệnh này với tỷ lệ nhiễm đáng kể (9,5% dân) ở cả vùng núi Đắc Lắc trong cộng đồng dân cư sống ven sông Sêrêpok bằng nghề trồng lúa, trồng hoa màu, làm nương rẫy và đánh bắt cá. *Opisthorchis felineus* cũng là loài có sinh học tương tự.

Sán phổi (*Paragonimus*) (h.7.23D). Ký sinh trong phổi của người và của thú ăn thịt, gây bệnh thâm nhiễm phổi và ho ra máu ở người. Phát triển qua 2 vật chủ trung gian, vật chủ trung gian thứ nhất là một loài ốc suối (họ Littoridinidae, Pachychilidae, Asimineidae, Thiaridae, Bithyniidae và Pilidae) và vật chủ trung gian thứ hai là một loài cua (cua suối họ Potamidae ở vùng núi và cua cà ra *Eriocher* ở vùng ven biển). Người bị nhiễm do ăn phải cua có kén. Trước đây đã biết *P.westermani* gây bệnh. Gần đây (*Nguyễn Thị Lê* và ctv,1997; *Phạm Ngọc Doanh* và ctv,1999) đã phát hiện ổ bệnh sán phổi do *P. heterotremus* và *P. ohirai* gây ra cho chó lợn và người ở huyện Sình Hồ, Lai châu. Vật chủ trung gian thứ nhất là ốc *Pachydrobia duporti* và vật chủ trung gian thứ hai là cua *Ranguna luangprabangensis*.

Sán bã trầu (*Fasciolopsis buski*) (h.7.22). Còn gọi là *sán lá ruột lợn*. Ký sinh trong ruột non, gây hại chủ yếu ở lợn vùng đồng bằng sông Hồng. Vật chủ trung gian là ốc đĩa dày (*Polypilis hemisphoerula*). Kén bám trên bèo Nhật Bản, rau lấp, rau muống. Lợn bị nhiễm do ăn rau bèo có kén.

Sán máu (*Schistosoma* hoặc *Biilharsia*) (h.7.23H). Sán sống trong hệ tĩnh mạch gánh của người và gai súc. Tùy theo nơi cư trú, *Schistosoma haematobium* gây đái ra máu, *S.mansoni* gây loét ruột, đi ngoài ra máu và *S.japonicum* gây sưng gan, lách và thiếu máu. Vật chủ trung gian là ốc phổi ở nước. Cercaria từ nước chui trực tiếp qua da vào vật chủ chính thức (h.7.17). Bệnh sán máu là bệnh phổ biến thứ 2 trên thế giới sau sốt rét, có khoảng 200 triệu người nhiễm sán máu từ 76 nước và hằng năm có khoảng 800.000 người chết vì bệnh này.

Sán tuyến tụy (*Eurytrema pancreaticum, E.coelomaticus, E.tonkinensis*). Ký sinh trong ống của tuyến tụy, gây tình trạng gầy rạc ở trâu bò. Vật chủ trung gian thứ nhất là ốc cạn. Vật chủ trung gian thứ hai nếu có là châu chấu.



Hình 7.23 - Một số sán lá ký sinh ở người và động vật
A - Sán bã trầu ; B - Sán lá gan nhỏ *Clonorchis sinensis* ;
C - Sán lá gan nhỏ *Opisthorchis felineus* ; D - Sán phổi ; E - Sán lá gan lớn *Fasciola gigantica* ;
G - Sán lá gan lớn *F. hepatica* ;
H - Sán máu (đực và cái) (A'-G' - kích thước tự nhiên).

Ở gia cầm, ngoài các loài sán lá ký sinh thường gặp ở ruột thuộc các giống *Echinostoma*, *Notocotylus* ... còn phải kể đến các loài ký sinh ở mắt gà, vịt, ngỗng ... và loài sán máu *Trichobilharzia anatica*. Ấu trùng của sán này có khả năng chui qua da chân người lội trên cánh đồng nuôi vịt, gây viêm và ngứa.

LỚP SÁN LÁ ĐƠN CHỦ (MONOGENOIDEA)

Sán cỡ bé (0,5 - 6mm), ký sinh ngoài trên cá, lưỡng cư và một vài loài rùa nước ngọt. Hiện biết khoảng 1100 loài. Có nhiều loài gây hại cho nghề nuôi cá.

Khác với sán lá song chủ:

- Phần lớn sán lá đơn chủ ký sinh ngoài (trên da, mang...) hoặc ký sinh trong các khoang thông với ngoài (khoang miệng, khoang hầu, bọng đái...) của cơ thể vật chủ;

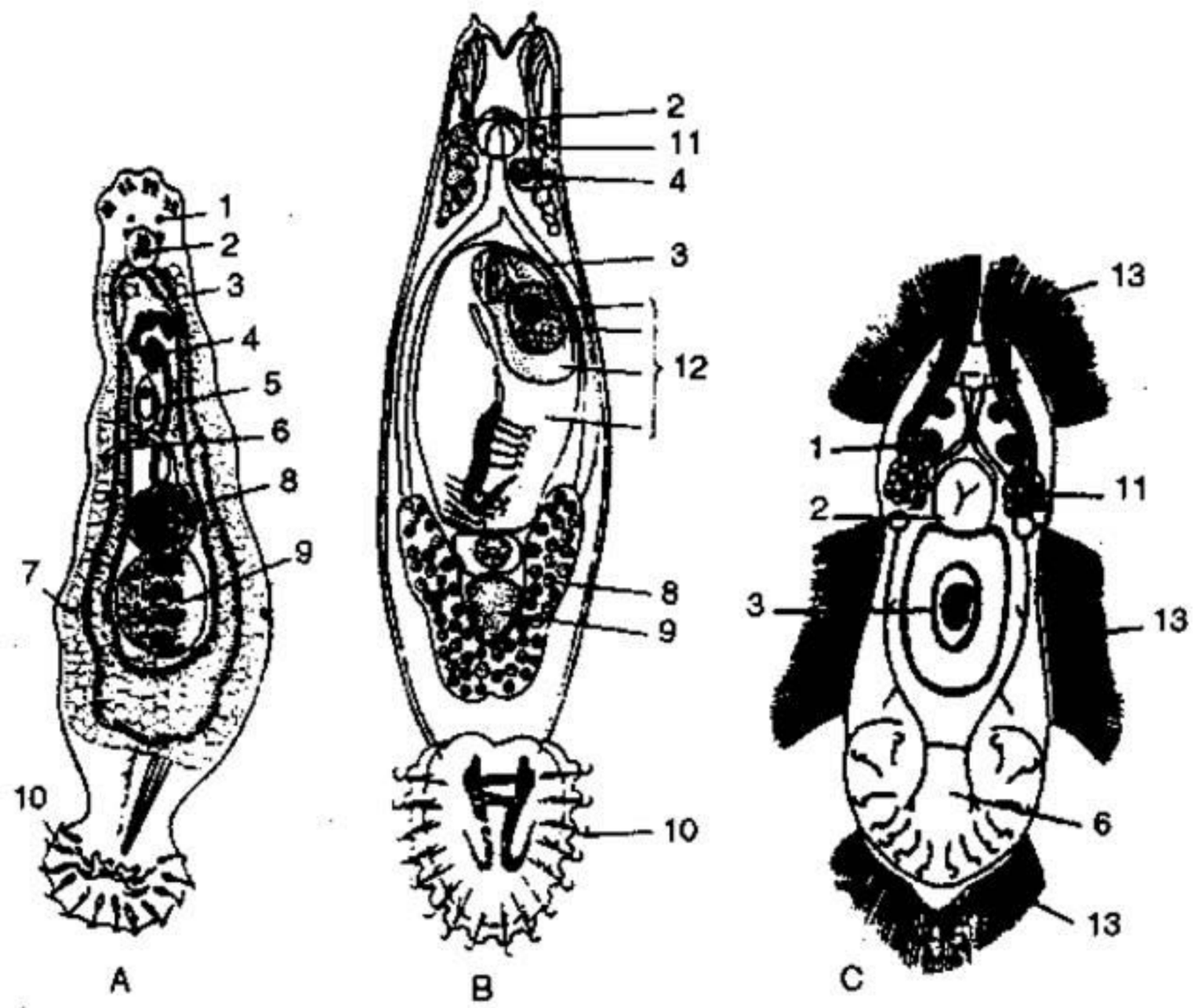
- Cơ thể có đĩa bám ở cuối cơ thể;

- Phát triển không có xen kẽ thế hệ và không qua vật chủ trung gian. Trứng nở thành mao ấu có móc (onchomiracidium) bơi tự do trước khi bám vào cơ thể vật chủ để phát triển thành trưởng thành.

Các loài có ý nghĩa kinh tế thuộc họ Dactylogyridae (h.7.24) sống trên mang cá nước ngọt, gây hại chủ yếu cho cá giống. Có trường hợp trên một cá chép con sống tới 500 sán. Chúng ăn mô bì và máu vật chủ, gây chết cá hàng loạt.

Ở nước ta hiện biết 98 loài ký sinh trên cá. Các giống có nhiều loài là *Dactylogyrus*, *Silurodiscoides*, *Trianchorastus*, *Sundanonchus*... Điều đáng lưu ý là khu hệ sán lá đơn chủ ký sinh trên cá của lưu vực sông Cửu long và lưu vực sông Hồng khác nhau rõ rệt. Trong số 48 loài đã biết ở lưu vực sông Hồng và 50 loài đã biết ở lưu vực sông Cửu Long chỉ có 2 loài chung ký sinh trên cá trê là *Quadriacanthus kobiensis* và *Gyrodactylus fusci* (Bùi Quang Tề,1999).

Trong họ Polystomidae, sán *Polystomum integerrimum* là loài ký sinh trong bọng đái lưỡng cư, có vòng đời nhịp nhàng với vòng đời của vật chủ.



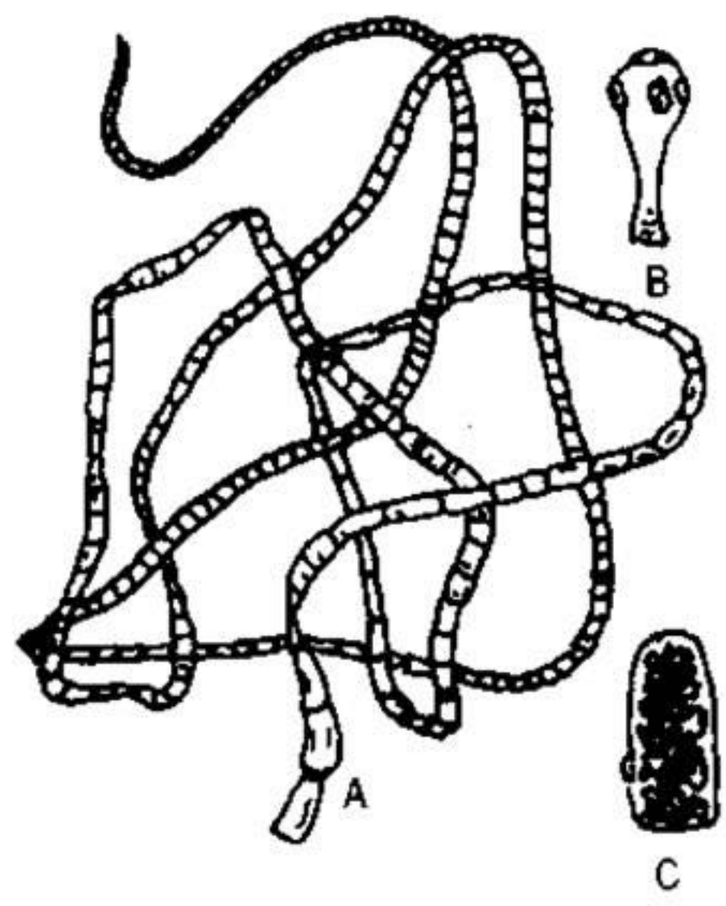
Hình 7.24 - Sán lá đơn chủ ký sinh trên mang cá chép (từ *Dogel*)
A - *Dactylogyrus vastator*; B - *Gyrodactylus elegans*; C - Sơ đồ cấu tạo ấu trùng 1. Mắt; 2. Hầu; 3. Ruột; 4. Cơ quan giao phối; 5. Tử cung chứa trứng; 6. Âm đạo; 7. Tuyến noãn hoàng; 8. Tuyến trứng; 9. Tuyến tinh; 10. Đĩa móc; 11. Tuyến đỉnh; 12. Phôi của 4 thế hệ; 13. Lông bơi.

LỚP SÁN DÂY (CESTODA)

Có khoảng 3000 loài. Phát triển có thay đổi vật chủ nhưng nhìn chung không có xen kẽ thế hệ. Không có hệ tiêu hóa. Nội quan thường xếp lặp lại nhiều lần theo chiều dọc của cơ thể.

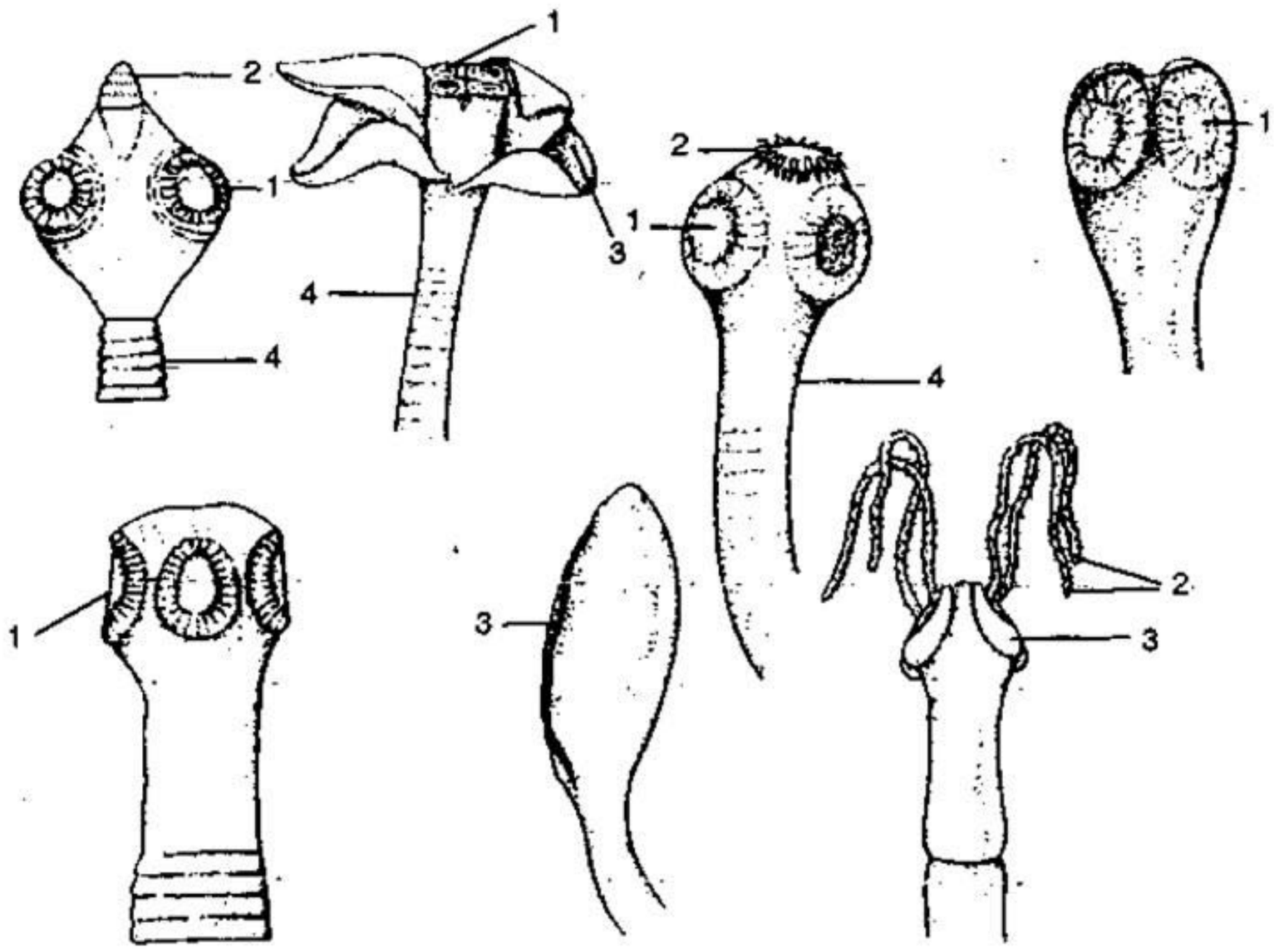
I- CẤU TẠO VÀ SINH LÝ

Cơ thể sán trưởng thành dài 1cm - 10m tùy loài, có *phần đầu* (scolex) bé là cơ quan bám, *phần cổ* tiếp theo và *phần thân* có thể có tới hàng nghìn đốt (proglottis) (h.7.25). Cơ quan bám trên phần đầu rất đa dạng có thể là mép, giác, móc, sợi móc, chủy móc ... (h.7.26) giúp sán trưởng thành bám chắc vào thành ống tiêu hóa vật chủ. Cổ là phần sinh trưởng, chúng dài dần và phần cuối cổ phân hóa thành các đốt



Hình 7.25 - Sán dây.
A - Cơ thể; B - Đầu; C - Đốt chín.

thân với tốc độ vài đốt/ngày. Mỗi đốt có một phần của hệ thần kinh, hệ bài tiết và một đơn vị sinh dục trọn vẹn có cả cơ quan sinh dục đực và cái. Đốt càng già, trứng càng nhiều, tử cung chứa trứng càng phát triển càng lấn át các phần khác của nội quan. Các đốt cuối hầu như chỉ còn là một túi chứa đầy trứng sẵn sàng tách khỏi cơ thể sán gọi là đốt chín.



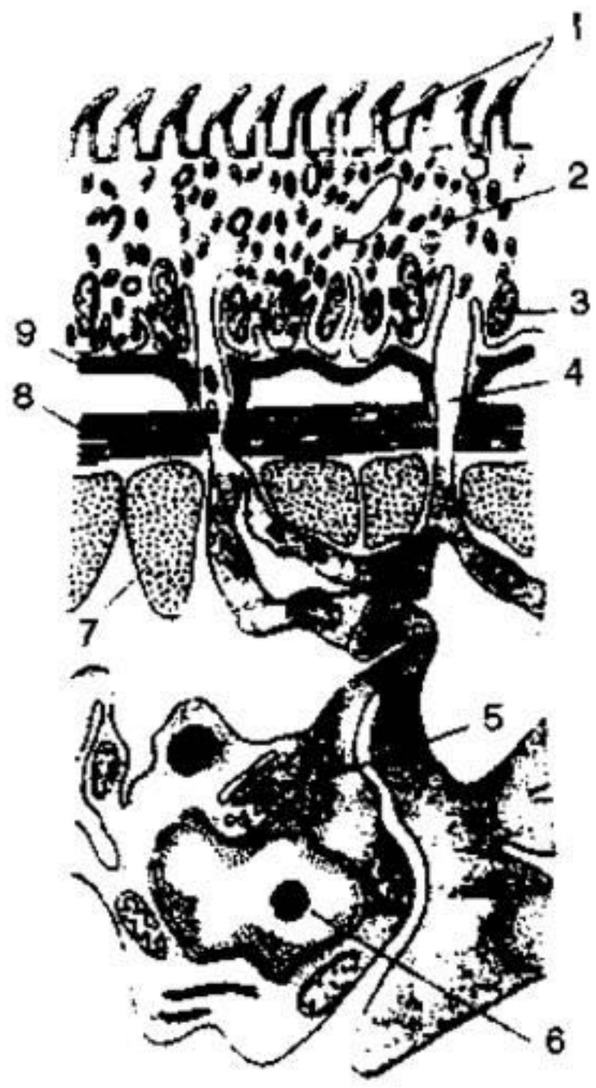
Hình 7.26 - Scolex và cơ quan bám của một số sán dây (theo *Wallace, Taylor*)
1. Giác; 2. Móc (trên vành móc, chủy móc hoặc sợi móc); 3. Mép; 4. Cổ.

Bao mô bì cơ (h.7.27) của sán dây rất gần với sán lá, có mô bì chìm. Phần chất nguyên sinh ở phía ngoài hình thành nhiều nhú lông làm tăng diện tích hấp thụ thức ăn của cơ thể. Nhờ hấp thụ được nhiều thức ăn qua bề mặt, sán dây sinh trưởng nhanh. Một ấu trùng sán *Moniezia* (cỡ vài mm) sống trong ruột trâu bò, chỉ sau 40 ngày đã cho sán trưởng thành dài 5 - 6m. Dưới lớp màng đáy là lớp cơ vòng ở ngoài, lớp cơ dọc ở trong, có khi còn có thêm lớp cơ vòng thứ hai ở trong cùng. Ngoài ra còn có cơ lưng bụng. Nhu mô đệm chèn giữa thành cơ thể và nội quan chứa nhiều hạt glycogen và "thể đá vôi" trung hòa axit của dịch tiêu hóa vật chủ.

Hệ bài tiết là nguyên đơn thận. Có hai ống dọc phía bụng (h.7.28) đổ chung ra ngoài ở một lỗ bài tiết phía cuối.

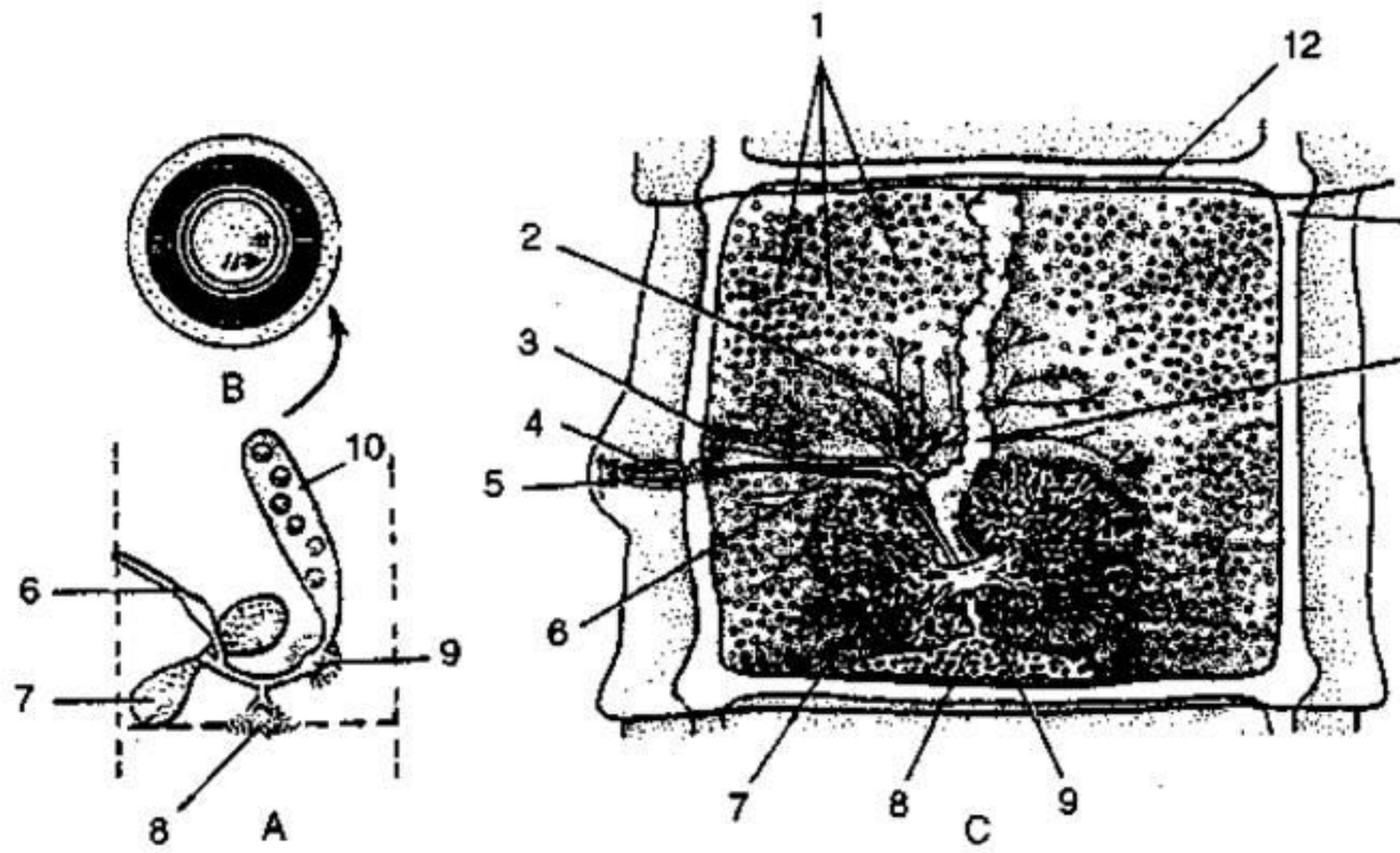
Hệ thần kinh. Thần kinh trung ương có đôi hạch não ở phần đầu, có cầu nối với nhau và từ đó có các dây thần kinh đến các cơ quan bám và các đôi dây thần kinh chạy dọc cơ thể đến đốt tận cùng. Phát triển nhất có đôi dây thần kinh bên. Giữa các dây thần kinh có cầu nối ngang. Từ các dây thần kinh có nhiều nhánh hình thành mạng thần kinh dưới da. Giác quan là các tế bào cảm giác rải rác trên bề mặt cơ thể và tập trung hơn ở phần đầu, kém phát triển.

Hệ sinh dục (h.7.28). Sán dây lưỡng tính. Chỉ số ít sán dây có cơ thể không chia đốt (*Caryophyllaeus*) có một hệ cơ quan sinh dục, một số khác như Ligulidae tuy cơ thể không chia đốt nhưng có nhiều cơ quan sinh dục xếp dọc cơ thể. Phần lớn sán dây có nhiều đốt, mỗi đốt có một hệ cơ quan sinh dục. Lấy hệ sinh dục của sán bò (*Taeniarhynchus saginatus*) làm thí dụ. Trên đốt có hệ sinh dục phát triển đầy đủ (vào khoảng sau đốt thứ 200) có nhiều *tuyến tinh* nằm trong nhu mô đệm. Từ tuyến tinh có các *ống thoát tinh* nhỏ tập trung vào *ống dẫn tinh* hướng về một bờ bên của đốt và tận cùng bằng *cơ quan giao phối* (penis). Lỗ sinh dục đực ở đáy của *huyệt sinh dục*. Cơ quan sinh dục cái có một đôi *tuyến trứng* đổ vào *ôôtyp* ở khoảng cuối đốt. Đổ vào ôôtyp còn có ống dẫn noãn hoàng thông với *tuyến noãn hoàng* lẻ ở dưới. Cũng đổ vào ôôtyp còn có *âm đạo* bắt đầu từ



Hình 7.27 - Sơ đồ cấu tạo mô bì của sán dây nhìn dưới kính hiển vi điện tử (từ *Dogel*).

1. Nhú lông; 2. Lớp chất nguyên sinh ngoài với ty thể (3) và các thể nhập; 4. Cầu chất nguyên sinh; 5. Phần chìm của mô bì có nhân (6); 7.Cơ dọc; 8. Cơ vòng; 9. Màng đáy.



Hình 7.28 - Sơ đồ cấu tạo hệ sinh dục của sán bò *Taeniarhynchus saginatus* (từ *Dogel*)

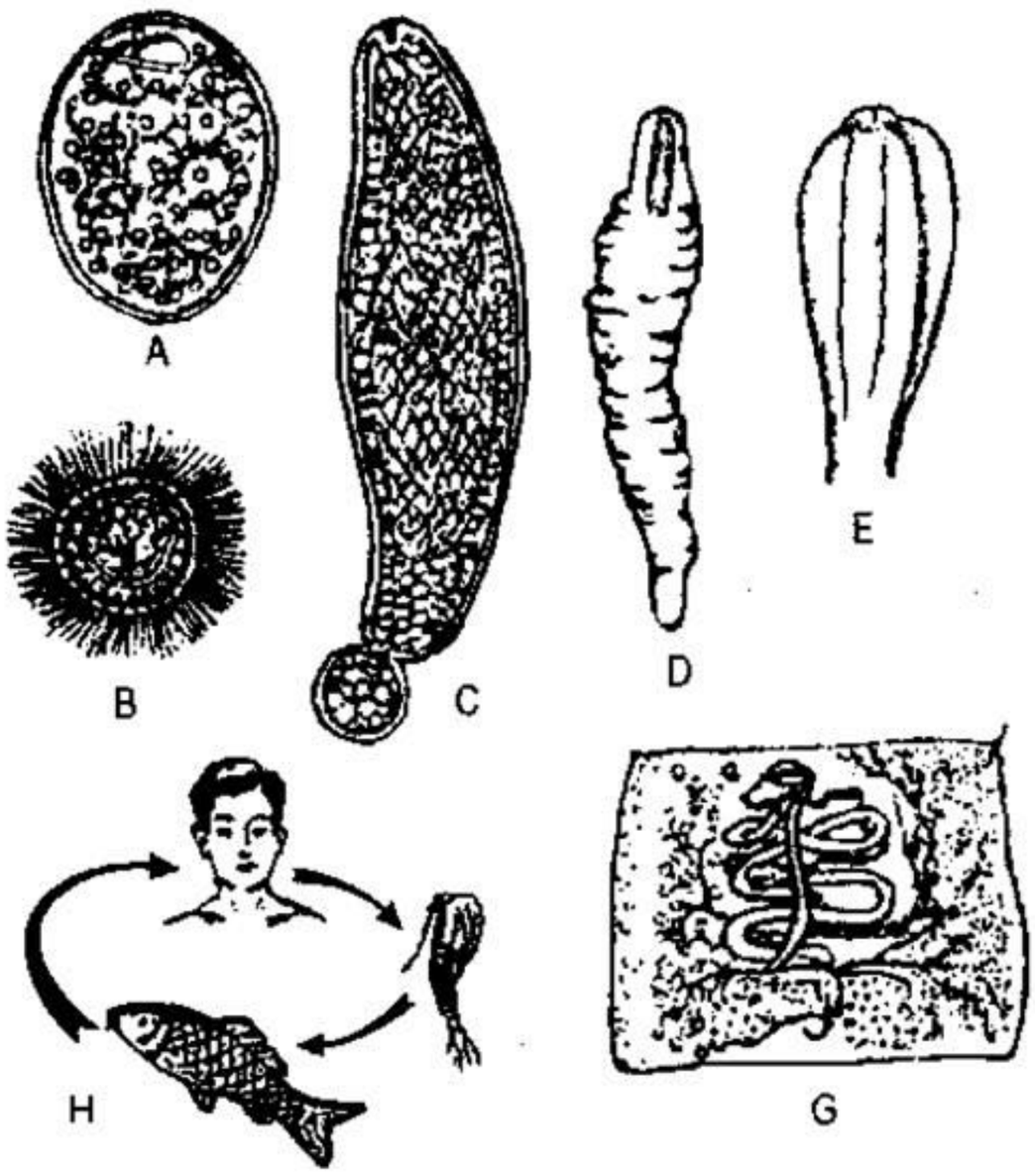
A - Sơ đồ cấu tạo cơ quan sinh dục cái; B - Trứng chứa ấu trùng 6 móc; C - Cấu tạo một đốt chín . 1. Tuyến tinh; 2. Ống thoát tinh; 3. Ống dẫn tinh; 4. Cơ quan giao phối; 5. Huyệt; 6. Âm đạo; 7. Tuyến trứng; 8. Tuyến noãn hoàng; 9. Ôôtip; 10. Tử cung; 11. Ống bài tiết dọc; 12. Ống bài tiết ngang.

huyệt sinh dục là đường vào của tinh trùng khi thụ tinh. Từ ôôtyp còn có một *tử cung* hướng về phía trước bít kín ở tận cùng. Trên thành ôôtyp có *tuyến Melis*.Trứng và tinh trùng gặp nhau và thụ tinh trong ôôtyp. Trứng thụ tinh chuyển dần vào tử cung và bắt đầu phát triển. Tử cung bít kín nên trứng càng nhiều, tử cung càng chia nhiều nhánh và chứa đầy trứng. Các phần khác của hệ sinh dục tiêu biến dần, nhường chỗ cho phát triển của tử cung. Lượng trứng trong mỗi đốt chín đã nhiều, lượng trứng của cả con càng lớn (có thể có hàng nghìn đốt). Sán bò sống trong ruột người 18 - 20 năm, mỗi năm sản sinh khoảng 600 triệu trứng, nghĩa là suốt đời cho khoảng 11 tỷ trứng.

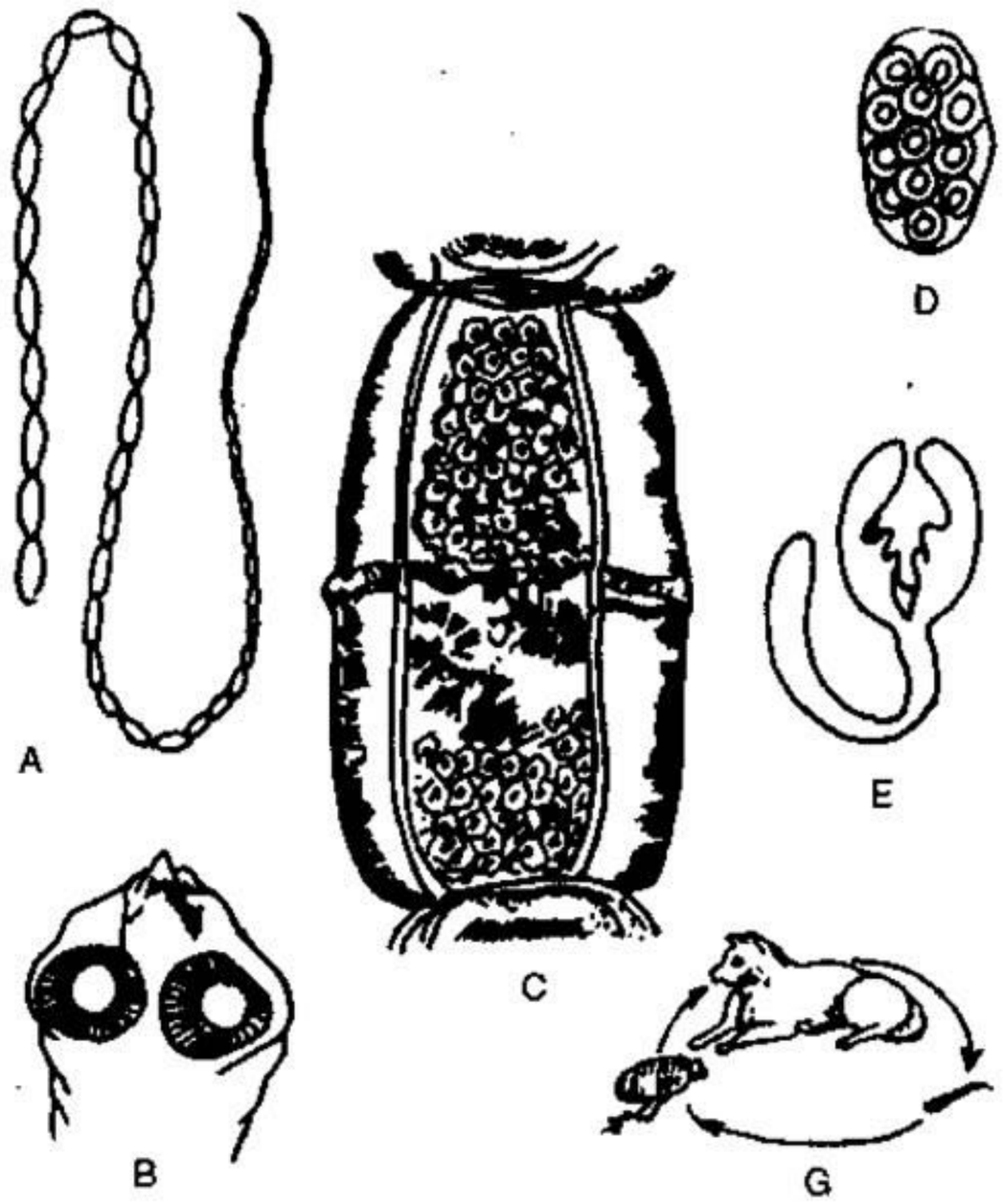
So với hệ sinh dục của sán bò, ở các sán dây khác cấu tạo có thể thay đổi ít nhiều. Ở sán mép, tử cung có lỗ đổ ra ngoài và có huyệt sinh dục trên một mặt của cơ thể. Một số sán dây (*Moniezia*, *Dipylidium* ...) có tới 2 hệ sinh dục ở mỗi đốt.

II- PHÁT TRIỂN

Sán dây trưởng thành sống trong ống tiêu hóa của động vật có xương sống nhưng ấu trùng sống trong cơ thể của động vật không xương sống (giun ít tơ, đỉa, ốc, chân khớp ở nước và ở cạn) hoặc động vật có xương sống (cá, thú). Vòng đời qua 2 hoặc 3 vật chủ (h.7.29,7.30).



Hình 7.29 - Hình thái và vòng đời sán mép (*Diphyllobothrium latum*) (theo *Thái Trần Bái*)
A - Trứng; B - Coracidium; C - Procercoid; D - Pleurocercoid; E - Scolex; G - Đốt sán; H - Vòng di chuyển.



Hình 7.30 - Hình thái và vòng đời của sán chó *Dipylidium caninum* (theo *Thái Trần Bái*)
A - Sán trưởng thành; B - Scolex; C - Đốt sán; D - Trứng; E - Cysticercoid; G - Vòng di chuyển.

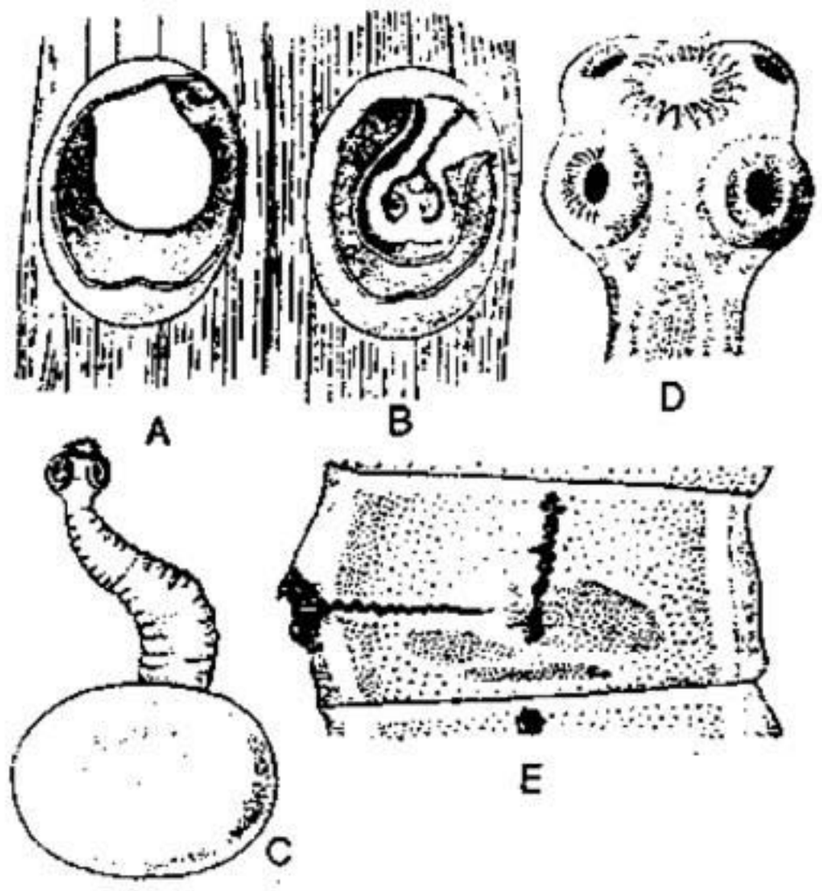
Vòng phát triển của bộ Pseudophyllidea thường qua 3 vật chủ. Sán trưởng thành ký sinh trong ruột cá, lưỡng cư, chim và thú. Ấu trùng qua vật chủ trung gian thứ nhất là giáp xác và vật chủ trung gian thứ hai là cá.

Lấy vòng đời của sán mép (*Diphyllobothrium latum*) làm ví dụ. Trứng ra ngoài, rơi vào nước, nở thành ấu trùng coracidium có 6 móc và có lông bơi dài di chuyển tự do trong nước (h.7.29). Khi bị giáp xác chân kiếm (Copepoda) nuốt, coracidium mất lông bơi, lách qua ruột vào thể xoang và chuyển thành ấu trùng hình giun bé (0,5mm) có 6 móc ở cuối (đốt móc) gọi là procercoid. Cá ăn giáp xác chân kiếm có ấu trùng, procercoid chui vào cơ cá và chuyển thành pleurocercoid lớn đầu, bám vào thành ruột, lớn dần.

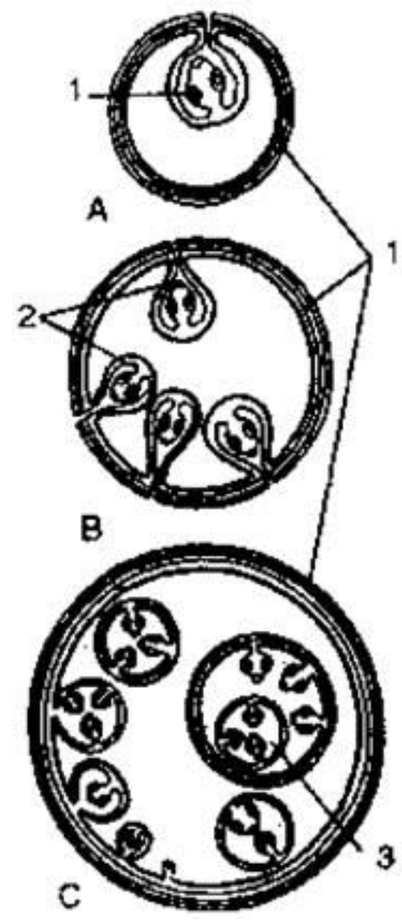
Trong bộ này cũng có trường hợp phát triển qua 2 vật chủ, trưởng thành trong cá và ấu trùng trong giáp xác chân kiếm hoặc trong giun ít tơ (ví dụ sán *Trianophorus* và *Caryophylaeus mutabilis*) hoặc không qua vật chủ trung gian, cả ấu trùng và trưởng thành đều trong cơ thể giun ít tơ (ví dụ *Archigetes sieboldi*).

Vòng phát triển của bộ Cyclophyllidea thường qua 2 vật chủ. Sán trưởng thành ký sinh trong ruột bò sát, chim, thú. Ấu trùng chỉ sống trong một vật chủ trung gian là động vật không xương sống ở nước hoặc ở cạn (giun ít tơ, thân mềm, giáp xác và sâu bọ) hoặc động vật có xương sống.

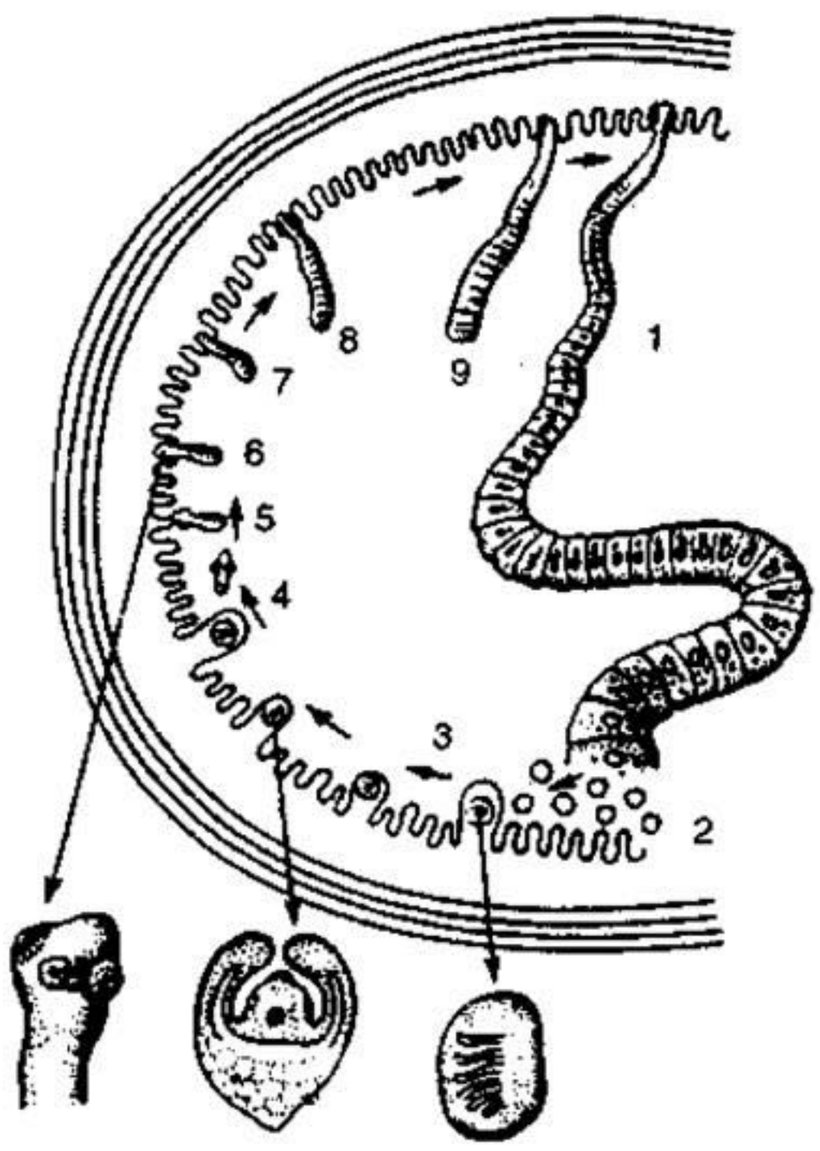
Lấy vòng đời của sán chó *Dipylidium caninum* làm ví dụ (h.7.30). Trưởng thành ký sinh trong ruột chó, mèo hoặc ở cả trẻ em. Trứng ra ngoài có mầm của ấu trùng 6 móc (onchosphera) tiếp tục phát triển khi bị ấu trùng *Ctenocephalides* (bọ chó) nuốt. Trong ống tiêu hóa của ấu trùng bọ chó, onchosphera lách qua thành ruột vào trong thể xoang và chuyển thành cysticercoid là một kiểu nang sán có đuôi tiêu giảm. Khi bọ chó



Hình 7.31 - Hình thái sán lợn *T.solium* (từ *Dogel*)
A,B - Nang sán (gạo); C - Nang lộn đầu;
D - Đầu sán; E - Đốt sán.



Hình 7.32 - Sơ đồ cấu tạo các kiểu nang sán (từ *Dogel*). A - Nang sán; B - Nang nhiều đầu; C - Bao nang nhiều đầu;
1. Thành nang sán; 2. Đầu lộn vào trong;
3. Chồi trong nang.



Hình 7.33 - Vòng đời của sán bé *Hymenolepis nana* bám trên màng nhầy ruột người (từ *Dogel*)
1. Sán trưởng thành; 2. Trứng; 3. Phôi 6 móc trong lông ruột người; 4-9. Đầu và thân sán đang hình thành; thân sán lấy thức ăn trong khoang ruột (Dãy dưới vẽ phóng to ở từng giai đoạn)

biến thái, ấu trùng sán chuyển sang sống trong thể xoang của bọ chó trưởng thành và vào cơ thể chó khi chó ăn phải bọ chó mang ấu trùng.

Cũng có trường hợp có thêm vật chủ trung gian thứ hai là chim, thú. Ấu trùng trong thể xoang của vật chủ trung gian này chuyển thành tetratiridum hình giun (ví dụ *Mesocestoides lineatus*) phát triển qua 3 vật chủ: thú ăn thịt (vật chủ chính thức); bét giáp; thú gậm nhấm, bò sát hoặc chim (vật chủ trung gian).

Trường hợp chỉ có một vật chủ trung gian là động vật có xương sống (ở sán Taeniata, h.7.31), ấu trùng 6 móc sau khi xâm nhập qua thành ruột sẽ theo mạch máu tới nội quan và chuyển thành nang sán (cysticercus), nang nhiều đầu (cenurus) hoặc bao nang nhiều đầu (echinococcus) tùy loài (h.7.32). Giai đoạn nang sán có thể thu gọn lại ngay trong ống tiêu hóa của vật chủ độc nhất như ở *Hymenolepis nana* (h.7.33) ký sinh trong ruột người.

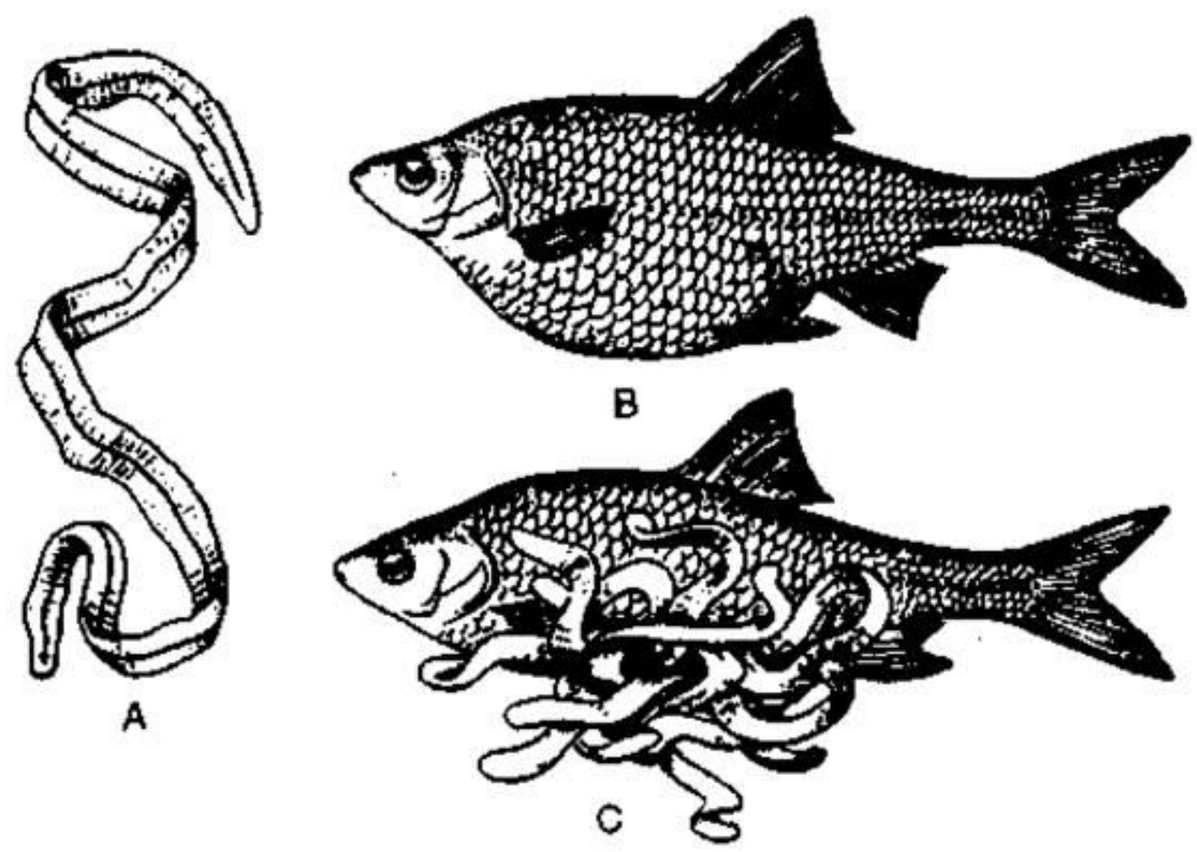
Quan hệ giữa các kiểu phát triển được giới thiệu trên các hình 7.28 - 7.32. Ta dễ dàng hình dung ấu trùng 6 móc như dạng biến đổi mất lông

bơi của coracidium do không di chuyển trong nước; cysticercoid là dạng tiêu giảm phần cuối có móc của procercoid; cysticercus là bước biến đổi xa hơn, mất hẳn phần móc của cysticercoid còn cenurus và echinococcus là một kiểu mọc chồi của cysticercus.

III- PHÂN LOẠI VÀ VAI TRÒ GÂY BỆNH CỦA SÁN DÂY

Có 9 bộ. Ở nước ta đã biết khoảng 200 loài, phân bố không đều trong các bộ. Các loài liên quan với gia súc, gia cầm và người có nhiều trong các bộ Cyclophyllidea và Pseudophyllidea. Trên thế giới có khoảng 130 triệu người bị nhiễm sán dây. Ta kể một số bộ có nhiều đại diện hoặc có đặc điểm hình thái và phát triển đáng lưu ý.

Bộ Pseudophyllidea. Sán có cơ quan bám là mép, có khi có cả móc. Các họ đáng chú ý là Diphyllobothridae và Ligulidae. Đại diện gây hại cho người và gia súc là sán mép, sán nhái và sán cá.



Hình 7.34 - Sán dây ở cá *Ligula intestinalis* (từ *Dogel*)
A. Pleurocercoid; B, C. Cá có ấu trùng sán.

Sán mép (*Diphyllobothrium latum*, h.7.29). Sán trưởng thành ký sinh trong ruột người, thú nuôi và thú hoang, cơ thể dài đến 9m và có tới 3 - 4 nghìn đốt. Phát triển phức tạp qua giáp xác chân kiếm và cá. Người bị nhiễm do ăn cá khô hoặc cá không nấu chín.

Sán nhái (*D.mansoni*) là một loài sán mép ký sinh ở chó, mèo, có ấu trùng pleurocercoid sống trong giáp xác hoặc ếch nhái. Ở nước ta có vùng ếch nhái bị nhiễm ấu trùng này với tỷ lệ rất cao, tới 75% và ấu trùng ở ếch thường có tên gọi là *Sparganum erinacei*. Trước cách mạng tháng 8, một số dân tộc vùng núi nước ta có thói quen dùng thịt ếch nhái tươi giã nhỏ đắp vào mắt để chữa bệnh đau mắt, đã tạo điều kiện cho ấu trùng này ký sinh trong mắt, gây bệnh u sán nhái.

Sán dây ở cá (*Ligula intestinalis*, h.7.34). Sán trưởng thành ký sinh ở chim nước còn ấu trùng pleurocercoid ký sinh ở cá.

Bộ Cyclophyllidea tập trung hầu hết các loài sán dây có trưởng thành ký sinh trong chim và thú nước ta. Các họ có nhiều loài là Hymenolepididae và Davaineidae. Họ có nhiều loài ký sinh gây hại ở người và gia súc là Anoplocephalidae và Taeniidae.

Anoplocephalidae. Đầu không có vành móc, có 4 giác bám. Đốt thường rộng ngang. Trưởng thành sống trong ruột chim và thú. Ấu trùng sống trong xoang cơ thể chân khớp.

Có thể kể làm ví dụ *Moniezia expansa* và *M. benedeni* ký sinh ở bò, dê, cừu gây viêm ruột và ỉa chảy làm chết dê non.

Taeniidae thường là các loài cỡ lớn, có vành móc và 4 giác bám không có gai. Trưởng thành ký sinh trong ruột chim và thú. Có thể kể một số loài gây hại cho người và gia súc thường gặp.

Sán bò (*Taeniarhynchus saginatus*, h.7.28). Đầu sán có giác, không có vành móc. Tử cung của đốt chín có 18 - 25 nhánh ngang. Đốt chín rụng từng đốt và có khả năng tự bò ra ngoài. Trưởng thành ký sinh ở phần đầu ruột non của người. Nang sán ở trâu, bò, bê trong tổ chức liên kết và mỡ. Người nhiễm do ăn thịt bò tái có chứa nang sán. Tỷ lệ nhiễm ở nước ta tùy vùng khoảng 1 - 4%.

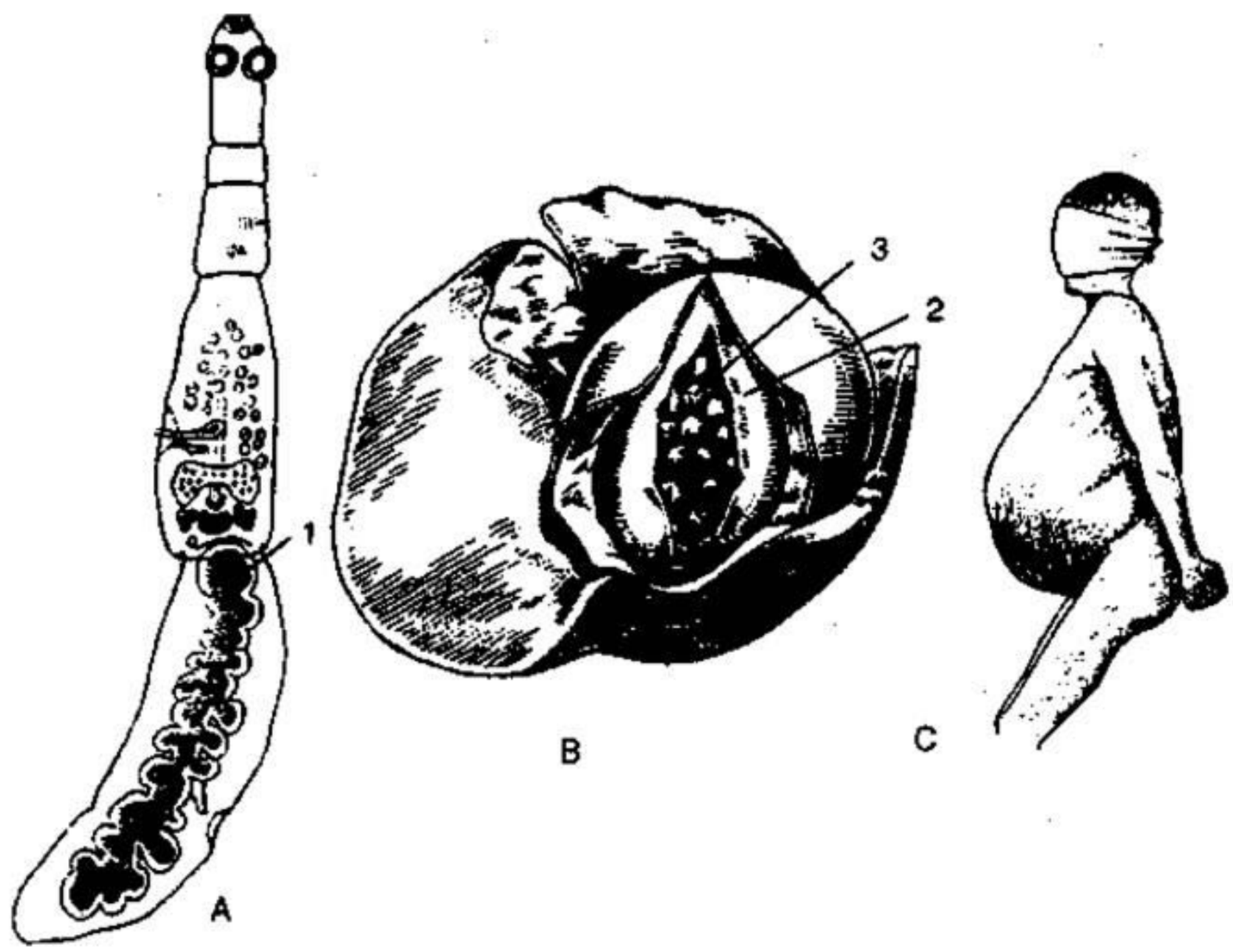
Sán lợn (*Tae-nia solium*, h.7. 31). Đầu sán có 4 giác và 2 vành móc. Tử cung của đốt chín có 7 - 10 nhánh ngang. Đốt chín rụng từng khúc 5 - 6 đốt và theo phân ra ngoài. Trưởng thành ký sinh trong ruột non của người. Nang sán ở lợn, có khi ở chó hoặc ở người có dạng hạt gạo, gây bệnh lợn gạo (hoặc người gạo, chó gạo). Vị trí ký sinh của nang sán quyết định triệu chứng bệnh của lợn gạo. Ở người, nang sán thường sống ở tổ chức cơ , thần kinh và mắt. Người gạo dễ bị đau các đầu dây thần kinh, gây mù mắt hoặc điên.

Ở nước ta bệnh sán lợn dễ gặp hơn ở miền núi, tỷ lệ nhiễm khoảng 6%.

Sán bé (*Hymenolepis nana*, h.7.33). Ký sinh trong ruột người. Phát triển không thay đổi vật chủ. Ấu trùng 6 móc chui vào màng nhầy ruột, chuyển thành cysticercoid rồi mới trưởng thành.

Sán chó (*Echinococcus granulosus*, h.7.35). Sán chỉ có 3 - 4 đốt, đầu có 2 vành móc và 4 giác. Trưởng thành ký sinh trong ruột chó và thú ăn thịt. Nang sán trong nội quan của dê, cừu, bò, lợn và người. Nang sán lớn, thường to bằng quả bưởi, nặng có thể tới 60 kg và có nhiều đầu gọi là bao nang nhiều đầu. Nang chèn ép các cơ quan bên trong cơ thể vật chủ, gây đau đớn. Nếu nang vỡ, đầu của ấu trùng lan tới đâu có thể hình thành nang mới tới đó. Phần lớn nang sán ở gan (60%), số ít ở phổi (10%) và ít hơn ở các nội quan khác.

Bóng nước ở lợn (*Cysticercus tenuicollis*). Bóng nước là nang của sán dây *Taenia hydatigena* có trưởng thành ký sinh ở chó. Bóng nước thường bám ở gan, màng treo ruột, lách ... của lợn. Mỗi lợn có thể bị nhiễm nhiều bóng nước. Ở nước ta trong các vùng nuôi nhiều chó, tỷ lệ lợn bị bóng nước có thể lên tới 50 - 70%.



Hình 7.35 - Sán chó (*Echinococcus granulosus*) (từ *Dogel*)
A - Trưởng thành; B - Bao nang nhiều đầu (echinococcus) trong gan người có sán; C - Người bị nhiễm sán chó. 1. Tử cung; 2. Vết cắt bao nang; 3. Nang sán chó.

NGUỒN GỐC VÀ TIẾN HÓA CỦA GIUN GIẸP

Cơ thể Ruột thẳng (Sán lông) với ruột đơn giản, từ não xuất phát 2 - 6 đôi dây thần kinh, có một đôi nguyên đơn thận, có tuyến sinh dục kép và có cơ quan giao phối là sơ đồ tổng quát của Giun giẹp ký sinh. Có thể nghĩ rằng từ tổ tiên chung của Ruột thẳng và tất cả giun giẹp ký sinh đã có 3 hướng biến đổi tiến hóa.

- Hướng thứ nhất cho Ruột thẳng hiện sống.

- Hướng thứ hai chuyển từ ký sinh ngoài sang ký sinh trong, hình thành Sán lá đơn chủ - Sán dây, với vòng phát triển qua biến thái nhưng không xen kẽ thế hệ và ấu trùng có đốt móc

- Hướng thứ ba chuyển từ hội sinh trong khoang áo ốc sang ký sinh trong cơ thể ốc rồi tiếp tục chuyển giai đoạn trưởng thành sinh sản hữu tính sống tự do sang ký sinh trong vật chủ mới.

Hướng biến đổi thứ hai còn để lại dấu vết trên nhiều Ruột thẳng sống bám trên da hay trên khoang mang của tôm hay cá, trên một số sán lá đơn chủ hiện sống trong khoang miệng, hầu hay thực quản của cá và đặc biệt trên vòng đời của một số sán lá đơn chủ chuyển từ ký sinh ngoài sang ký sinh trong ở lưỡng cư.

Hướng biến đổi thứ ba cũng còn để lại dấu vết trên các ruột thẳng sống hội sinh trong khoang áo của ốc.

Vòng đời của Sán lá và Sán dây hình như tùy nhóm có thể biến đổi theo hai hướng đối lập: hoặc có thêm vật chủ mới do xuất hiện các vật ăn thịt mới (thú, chim) hoặc giảm bớt vật chủ do hiện tượng sinh sản sớm của ấu trùng.

Căn cứ vào cấu trúc mô bì theo kiểu hợp bào của các lớp giun giẹp ký sinh, có tác giả cho rằng Sán lá đơn chủ, Sán lá song chủ và Sán dây tách thành một nhóm riêng có chung nguồn gốc, nhóm Neodermata (có mô bì mới), tách khỏi Sán lông, kể cả sán lông ký sinh.

TÓM TẮT

1. Ngành Giun giẹp

Có khoảng 20000 loài. Một số sống tự do trong nước mặn, nước ngọt và đất ẩm, phần lớn ký sinh trong cơ thể động vật và người. Có 4 lớp lớn: Sán lông (phần lớn sống tự do) và Sán lá song chủ, Sán lá đơn chủ, Sán dây (ký sinh).

Cơ thể dẹp lưng bụng, đối xứng hai bên, có 3 lá phôi, không có thể xoang (giữa thành cơ thể và thành ruột có nhu mô lấp kín). Có bao mô bì cơ bọc ngoài cơ thể. Nhóm sống tự do còn giữ mô bì có lông bơi, hoạt động của lông bơi bất lực dần ở sán lông cỡ lớn nhường chỗ cho hoạt động cơ. Lông bơi tiêu giảm ở nhóm ký sinh .

So với Ruột khoang và Sứa lược, Giun giẹp có tiến bộ mới trong tổ chức của một số hệ cơ quan. Hệ sinh dục có thêm các tuyến phụ sinh dục, ống dẫn sinh dục và có thể có cả cơ quan giao phối. Hệ thần kinh tập trung thành não ở phía trước với nhiều đôi dây thần kinh chạy dọc. Có thêm hệ bài tiết là nguyên đơn thận. Giun giẹp lưỡng tính.

Tuy nhiên hệ tiêu hóa vẫn chưa vượt khỏi mức độ tổ chức của Ruột khoang.

2. Lớp Sán lông

Giun giẹp sống tự do gồm khoảng 3000 loài, cơ thể thường bé, còn giữ mô bì có lông bơi. Hệ tiêu hóa, sinh dục và thần kinh có mức độ tổ chức đa dạng. Lỗ miệng thường ở giữa mặt bụng. Trứng phân cắt xoắn ốc, nở trực tiếp thành con non hoặc qua ấu trùng Müller.

3. Lớp Sán lá song chủ

Giun giẹp ký sinh động vật. Có khoảng 2000 loài. Phát triển có xen kẽ thế hệ qua ít nhất 2 vật chủ. Vật chủ chính thức thường là động vật có xương sống (ếch nhái, chim, thú...). Vật

chủ trung gian thường là một loài ốc. Có thể có thêm vật chủ trung gian thứ hai (cá, giáp xác, sâu bọ ấu trùng hoặc trưởng thành). Trưởng thành có 2 giác bám: giác miệng và giác bụng.

Có nhiều loài ký sinh gây hại nghiêm trọng ở người và vật nuôi.

4. Lớp Sán lá đơn chủ

Giun giẹp ký sinh động vật, phần lớn ký sinh ngoài trên cá, ếch nhái và bò sát. Cơ thể có đĩa bám ở cuối. Phát triển không qua xen kẽ thế hệ và không qua vật chủ trung gian. Có nhiều loài gây hại cá.

5. Lớp Sán dây

Giun giẹp ký sinh động vật, có khoảng 3000 loài. Phát triển có thay đổi vật chủ nhưng nhìn chung không có xen kẽ thế hệ. Sán trưởng thành có các phần đầu, cổ và các đốt. Đầu có cơ quan bám. Cổ là phần sinh trưởng, hình thành các đốt. Số đốt có thể đến hàng nghìn. Mỗi đốt là một bộ hệ cơ quan với hệ sinh dục rất phát triển. Các đốt càng ở cuối cơ thể càng già. Khác với đốt non, đốt già có nội quan tiêu giảm biến thành túi chứa đầy trứng.

Hệ tiêu hóa tiêu giảm, thức ăn ngấm qua thành cơ thể.

Có nhiều loài gây bệnh nguy hiểm cho người và động vật.

CÂU HỎI

1. Giới thiệu đặc điểm của ngành Giun giẹp và biểu hiện cụ thể của các đặc điểm đó ở đại diện của các lớp Sán lông, Sán lá song chủ và Sán dây.

2. Đời sống ký sinh đã để lại dấu vết gì lên hình thái, cấu tạo và sinh sản, phát triển của giun giẹp ký sinh ?

3. Giới thiệu 5 loài giun giẹp ký sinh gây hại nguy hiểm ở người hoặc ở vật nuôi và cơ sở sinh học của các biện pháp phòng chống chúng.

TÀI LIỆU ĐỌC THÊM

1. *Đỗ Dương Thái, Nguyễn Thị Thanh Tâm, Phạm Văn Thân, Phạm Trí Tuệ, Đinh Văn Bền,1974*. Ký sinh trùng và bệnh ký sinh ở Người. Quyển II: Sán lá ký sinh và Sán dây ký sinh. Nxb. Y học, Hà Nội: *530-639*.

2. *Trịnh Văn Thịnh, 1977* - Ký sinh trùng và bệnh ký sinh trùng ở gia súc và gia cầm. Nxb. Nông nghiệp, Hà Nội: *1-111*.

3. *Nguyễn Thị Kỳ, 1994,1995* - Sán dây (Cestoda) ký sinh ở động vật nuôi Việt Nam. Nxb. KH&KT, Hà Nội. Tập 1,1994: *1-183*; Tập 2,1995: *1-146*.

4. *Nguyễn Thị Lê, 1995* - Danh mục các loài sán lá (Trematoda) ký sinh ở chim và thú Việt Nam. Nxb. KH&KT, Hà Nội: *1-250*.

CHƯƠNG VIII

NGÀNH GIUN VÒI (NEMERTINI)

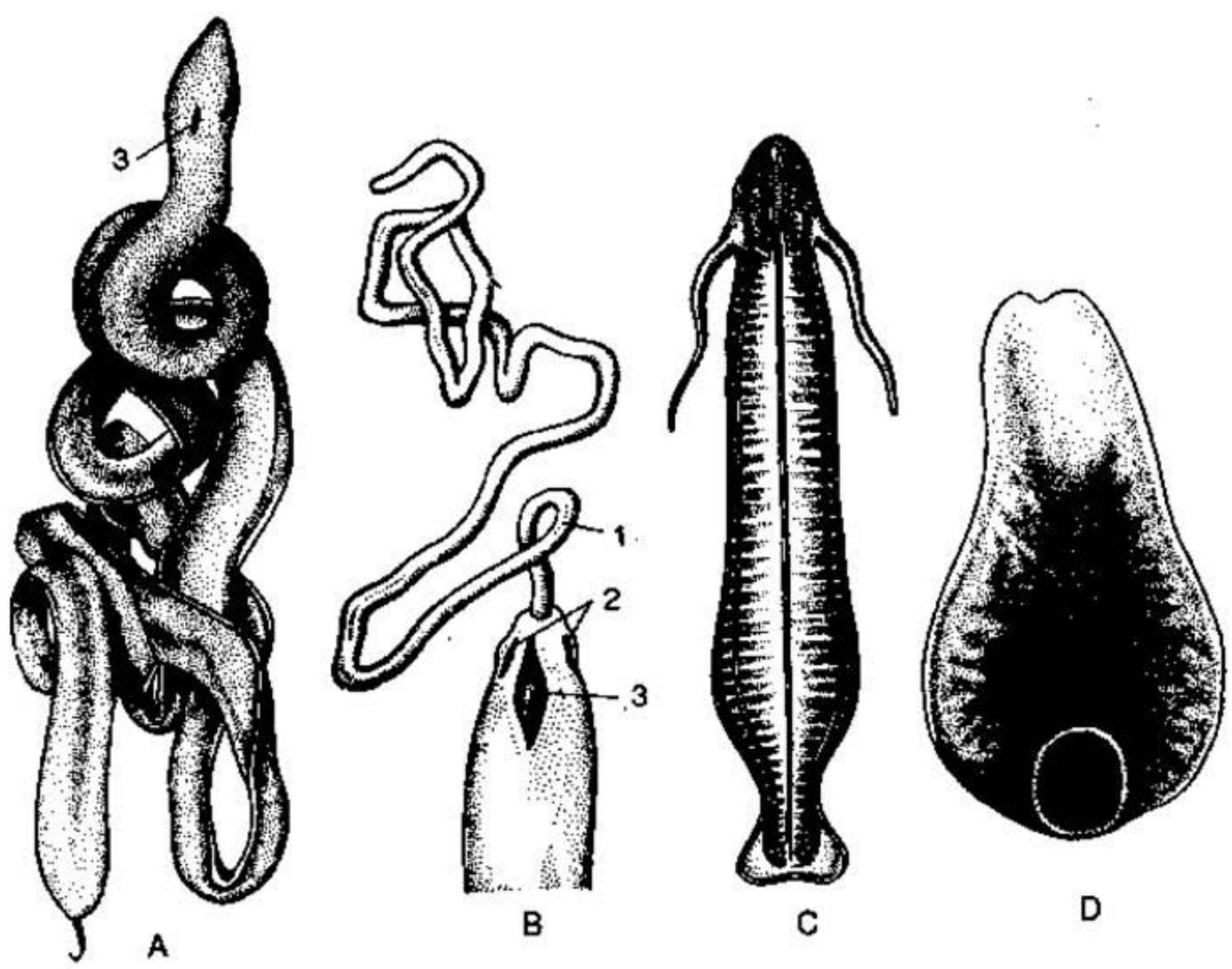
Đặc điểm xác định:

- Có vòi nằm trong một khoang bao vòi chứa dịch, độc lập với hệ tiêu hóa. Vòi có thể phóng ra ngoài và thu lại.
- Có hệ tuần hoàn.
- Hệ tiêu hóa dạng ống.

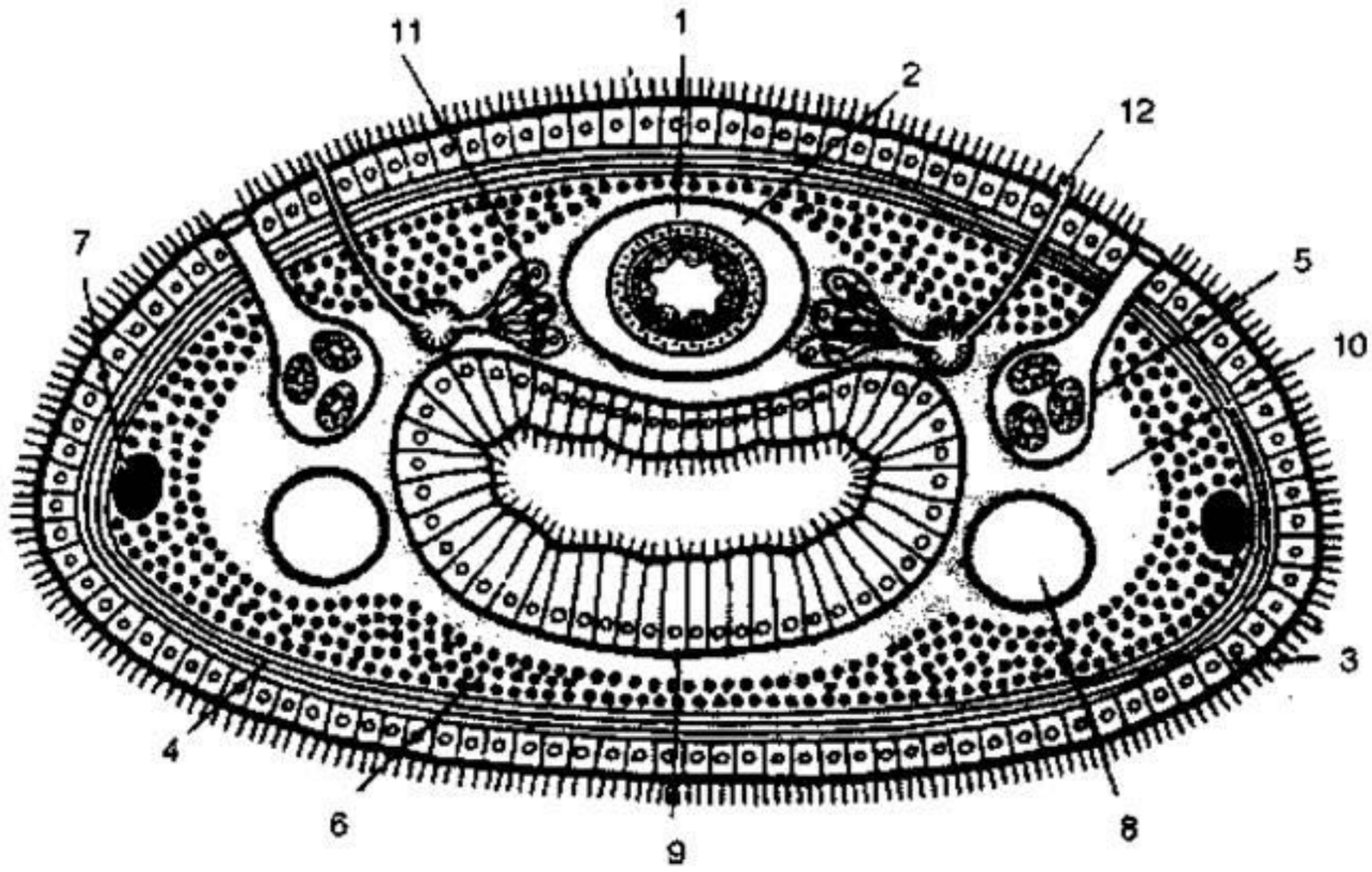
Hiện biết khoảng 900 loài, phần lớn sống ở biển, số ít sống ở nước ngọt (1 giống), trên cạn (một vài giống ở nhiệt đới) hoặc hội sinh trong cơ thể thân mềm và giáp xác ở biển.

I- CẤU TẠO VÀ SINH LÝ

Thoạt nhìn giun vòi giống với sán lông do cơ thể giẹp lưng bụng và phủ đầy lông bơi (h.8.1). Thường thì cơ thể chỉ dài khoảng 20cm nhưng có loài dài tới hàng chục mét. Giun vòi sống chui rúc trong bùn, len lỏi trong gỗ mục, bò trên nền cứng, ẩn trong kẽ đá hay trong rong tảo. Có loài cỡ bé bơi nhờ lông bơi nhưng phần lớn bò hoặc chui rúc nhờ hoạt động uốn sóng của cơ. Cấu tạo nội quan



Hình 8.1 - Một số giun vòi đại diện cho các cách sống (từ *Dogel*)
Cerebratulus (A) và phần đầu có vòi phóng ra ngoài (B); C. *Nectonemertes*; D. *Malacobdella*.
1. Vòi; 2. Rãnh bên; 3. Lỗ miệng.



Hình 8.2 - Sơ đồ cắt ngang qua thân giun vòi (theo *Buchsbaum, Pearse*)
1.Vòi; 2. Khoang bao vòi; 3. Mô bì có lông bơi; 4. Cơ vòng; 5. Tuyến trứng; 6. Cơ dọc;
7. Dây thần kinh; 8. Mạch máu; 9. Ruột; 10. Nhu mô; 11. Nguyên đơn thận; 12. Lỗ bài tiết.

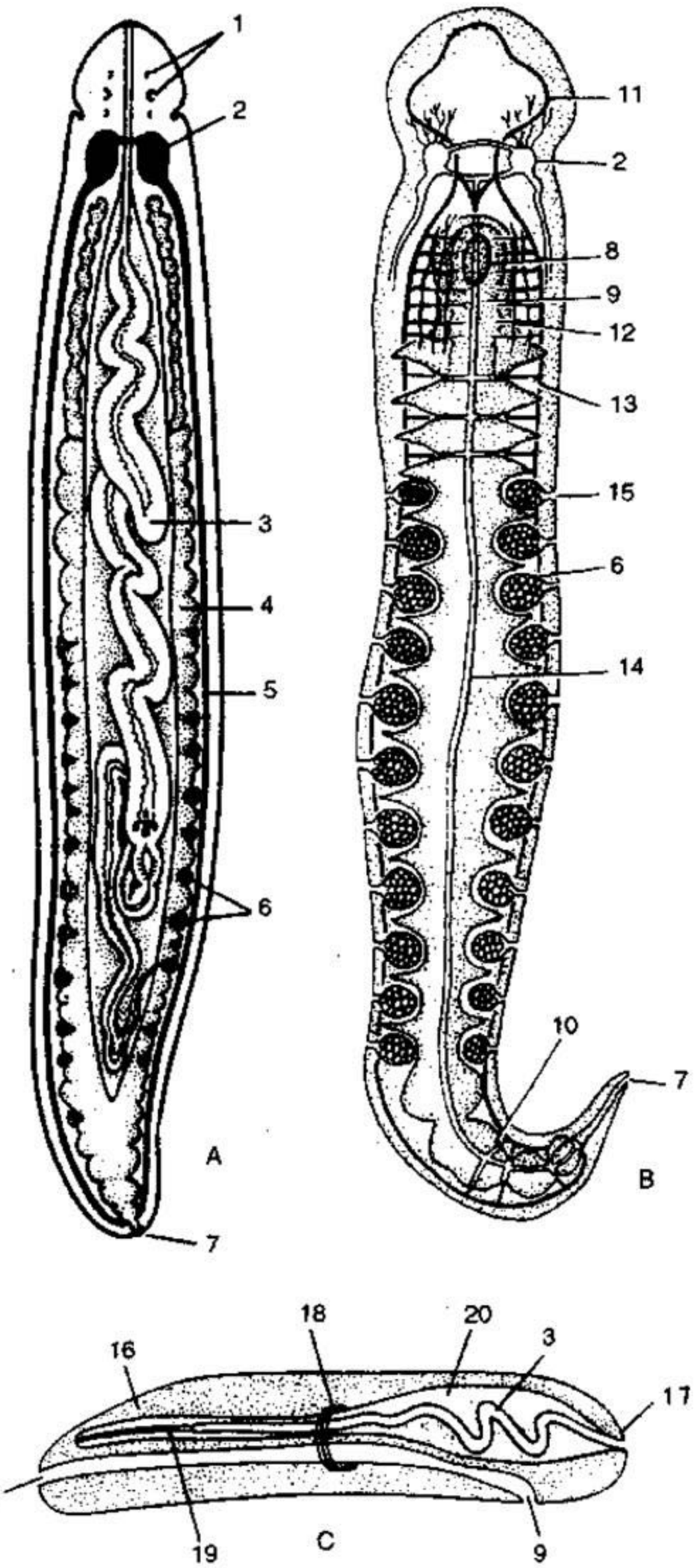
của giun vòi cũng có nhiều nét giống với giun giẹp. Giữa thành cơ thể và nội quan không có xoang trống mà là nhu mô đệm (h.8.2). *Hệ thần kinh* cũng có vòng não, từ đó xuất phát các đôi dây thần kinh dọc (h.8.3). Có thụ quan cảm giác cơ học và hóa học trong các phần lõm của mô bì hoặc là các lông cảm giác. Nhiều loài còn có thụ quan cảm giác ánh sáng (số lượng thay đổi từ 0-80 tùy loài) và số ít loài còn có bình nang. Cũng như ở giun giẹp, giun vòi bài tiết bằng hệ *nguyên đơn thận. Hệ sinh dục* của giun vòi ở mức độ tổ chức đơn giản của giun giẹp, chỉ có tuyến sinh dục, chưa có ống dẫn sinh dục và cơ quan giao phối (h.8.3).

Tuy nhiên khác với giun giẹp, ở giun vòi đã có hệ tuần hoàn, hệ tiêu hóa đã có dạng ống và nhất là sự xuất hiện của vòi, cơ quan bắt mồi độc lập với hệ tiêu hóa, đặc trưng cho ngành.

Hệ tuần hoàn của giun vòi là hệ thống mạch kín, có mạch lưng, mạch bên và ở một vài phần của cơ thể, giữa chúng có mạch nối. Dịch di chuyển trong mạch chỉ chứa huyết cầu tố ở số ít loài. Hệ tuần hoàn của giun vòi chưa có các mạch co bóp (ứng với tim) và trong mạch chưa có van giúp máu di chuyển định hướng. Do đó máu không luân chuyển theo nhịp bắt buộc, được chăng hay chớ, tùy theo hoạt động của bao cơ và biến dạng của cơ thể. Ngoài ra, cấu trúc siêu hiển vi (Turbeville, 1985,1986) cho thấy khoang của hệ tuần hoàn gần với thể xoang (coelum) hơn là với khoang máu của các động vật khác.

Tiến bộ hơn giun giẹp, với sự xuất hiện của hậu môn, giun vòi có *hệ tiêu hóa* dạng ống. Thức ăn di chuyển định hướng trong ống tiêu hóa đã tạo điều kiện cho chuyên hóa chức năng của các phần của ống tiêu hóa, phù hợp với các giai đoạn biến đổi cơ học và hóa học thức ăn, tạo điều kiện để giun vòi có thể ăn tiếp mà không gây xáo trộn quá trình tiêu hóa. Thức ăn được hấp thu ở phần cuối ống tiêu hóa, từ đó chúng theo máu đến các phần của cơ thể. Giun vòi ăn thịt, mồi ưa thích là giun nhiều tơ và giáp xác bé. Nhiều loài giun vòi rất sành ăn.

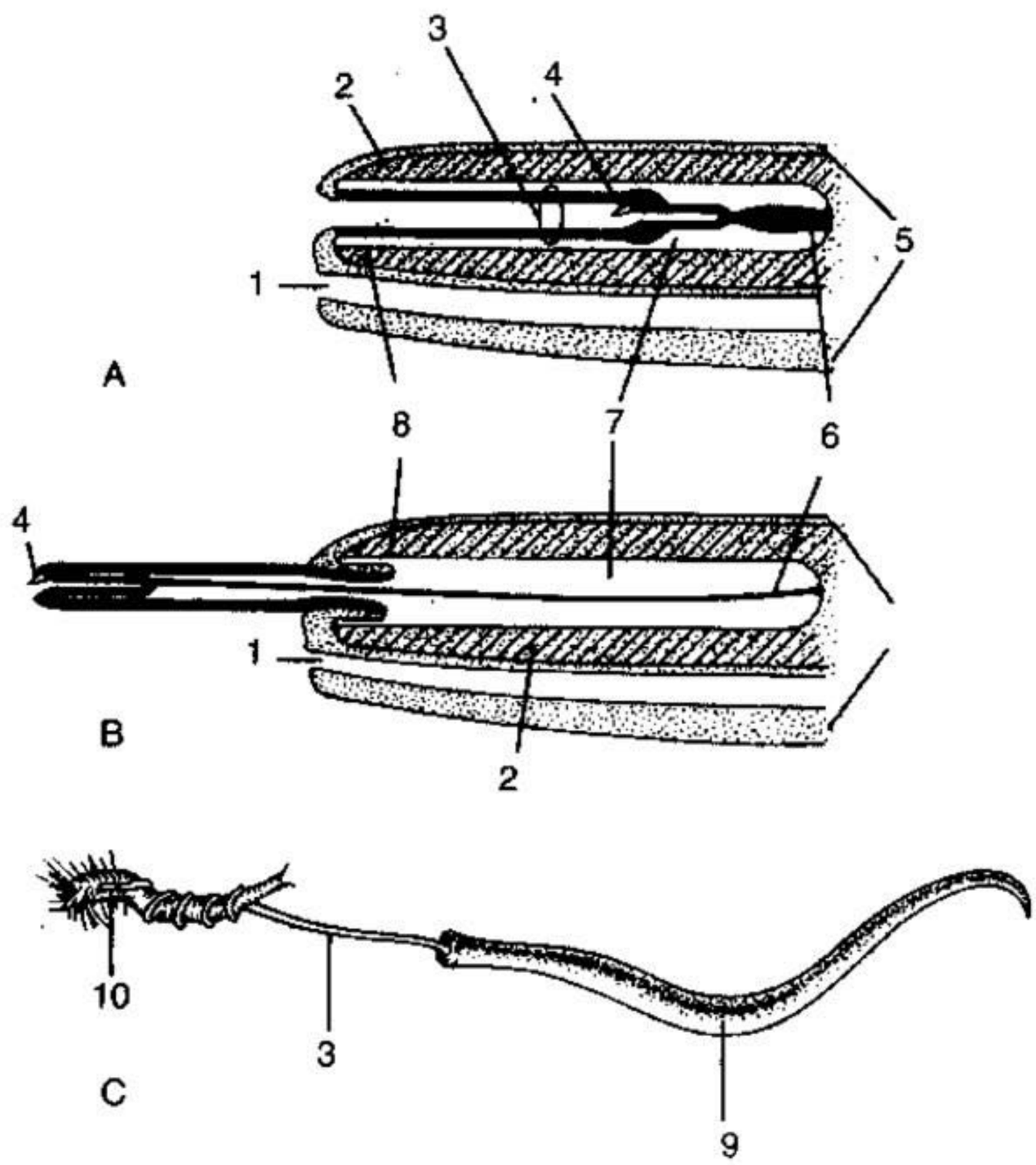
Vòi (h.8.3; 8.4) là cơ quan bắt mồi đặc trưng của giun vòi. Cơ quan này hình thành độc lập với hệ tiêu hóa, tuy một số loài có lỗ vòi chung với lỗ miệng. Vòi nằm trong bao vòi chứa đầy dịch. Quanh bao vòi có *cơ phóng vòi* còn ở mặt trong của đáy bao vòi có *cơ thu vòi* bám một đầu vào đỉnh vòi. Nhiều loài còn có móc hoặc chủy, có thể gắn với tuyến độc, ở mặt ngoài của đỉnh vòi. Bao vòi chứa đầy dịch nên bình thường vòi chịu áp suất cân bằng với lực kéo của cơ thu vòi. Khi cơ phóng vòi co mạnh, gây tăng đột ngột áp suất của dịch, đẩy vòi lộn nhanh ra ngoài. Khi thu vòi, cơ phóng vòi dãn và cơ thu vòi kéo vòi trở lại vị trí bình thường trong bao vòi. Khi gặp mồi, vòi phóng rất nhanh và khỏe, cuốn lấy mồi (h.8.4C). Nếu là mồi bé, khi thu vòi, vòi chuyển mồi qua lỗ miệng. Nếu là mồi lớn, sau khi mồi bất động (do tác động cơ học của móc hoặc do chất dịch hoặc chất độc), sau khi thu vòi giun vòi tiếp tục phóng hầu ra, len vào trong cơ thể mồi, tiết enzym tiêu hóa mồi trước khi hút trở lại vào ruột. Ngoài chức năng bắt mồi, có khi giun vòi còn dùng vòi để chui rúc trong bùn đáy như cái neo phóng ra phía trước để kéo cơ thể.



Hình 8.3 - Sơ đồ cấu tạo cơ thể giun vòi (A theo *Buchsbaum, Pearse*; B,C theo *Pechenik*)
A - Vòi, hệ tiêu hóa và thần kinh; B - Hệ tuần hoàn, tiêu hóa và sinh dục; C - Sơ đồ cắt dọc. 1. Mắt; 2. Não; 3. Vòi; 4. Ruột; 5. Dây thần kinh; 6. Tuyến sinh dục; 7. Hậu môn; 8. Lỗ miệng; 9. Thực quản; 10. Mạch nối; 11. Mạch đầu; 12. Mạng xoang máu; 13.Mạch bên; 14. Mạch lưng; 15. Lỗ sinh dục; 16. Bao cơ; 17. Mô bì; 18. Cơ phóng vòi; 19. Cơ thu vòi; 20. Xoang vòi.

II- SINH SẢN VÀ PHÁT TRIỂN

Phần lớn giun vòi đơn tính, số ít lưỡng tính theo kiểu trước là đực, sau chuyển thành cái (protandric). Thường thụ tinh ngoài. Trứng phân cắt xoắn ốc và xác định. Ấu trùng bơi tự do trong nước, có hình dạng rất khác nhau tùy nhóm. Trứng của Giun vòi không móc (xem phần phân loại) nở thành ấu trùng có lông bơi (h.8.5A) giống giun vòi con. Trứng của Giun vòi có móc nở thành ấu trùng pilidi (h.8.5B-E) có dạng mũ che tai với hai tấm rủ xuống hai bên và có lông bơi phủ ngoài. Mô bì ngoài của ấu trùng chỉ là tạm thời , không phải là mô bì của giun vòi trưởng thành. Biến thái của ấu trùng như sau. Khởi đầu các tế bào lá phôi ngoài



Hình 8.4 - Sơ đồ hoạt động của vòi giun vòi (từ *Pechenik*)
A - Lúc bình thường; B - Khi phóng; C - *Paranemertes peregrina* (9) bắt giun nhiều tơ (10).
1. Miệng; 2. Cơ; 3. Vòi; 4. Móc; 5. Mô bì; 6. Cơ thu vòi; 7. Khoang bao vòi; 8. Bao vòi.

xâm nhập vào xoang nguyên sinh, hình thành mầm của nội quan và nhu mô bao quanh ruột. Cùng lúc, lá phôi ngoài lõm vào 7 túi (1 lẻ phía trước và 3 đôi ở 2 bên, ở trước và sau lỗ miệng, h.8.5D,E). Các túi lớn dần, bao quanh thành ruột và mầm nội quan, dính với nhau làm thành một vỏ 2 lớp có nguồn gốc từ lá phôi ngoài bao quanh phần giữa của ấu trùng. Cơ thể mới hình thành này sẽ chui qua vỏ ấu trùng ra ngoài, lắng xuống đáy và lớn dần để cho giun vòi trưởng thành. Phần còn lại của pilidi có thể sống thêm một thời gian nữa rồi chết hoặc được con non ăn ngay khi vừa chui ra.

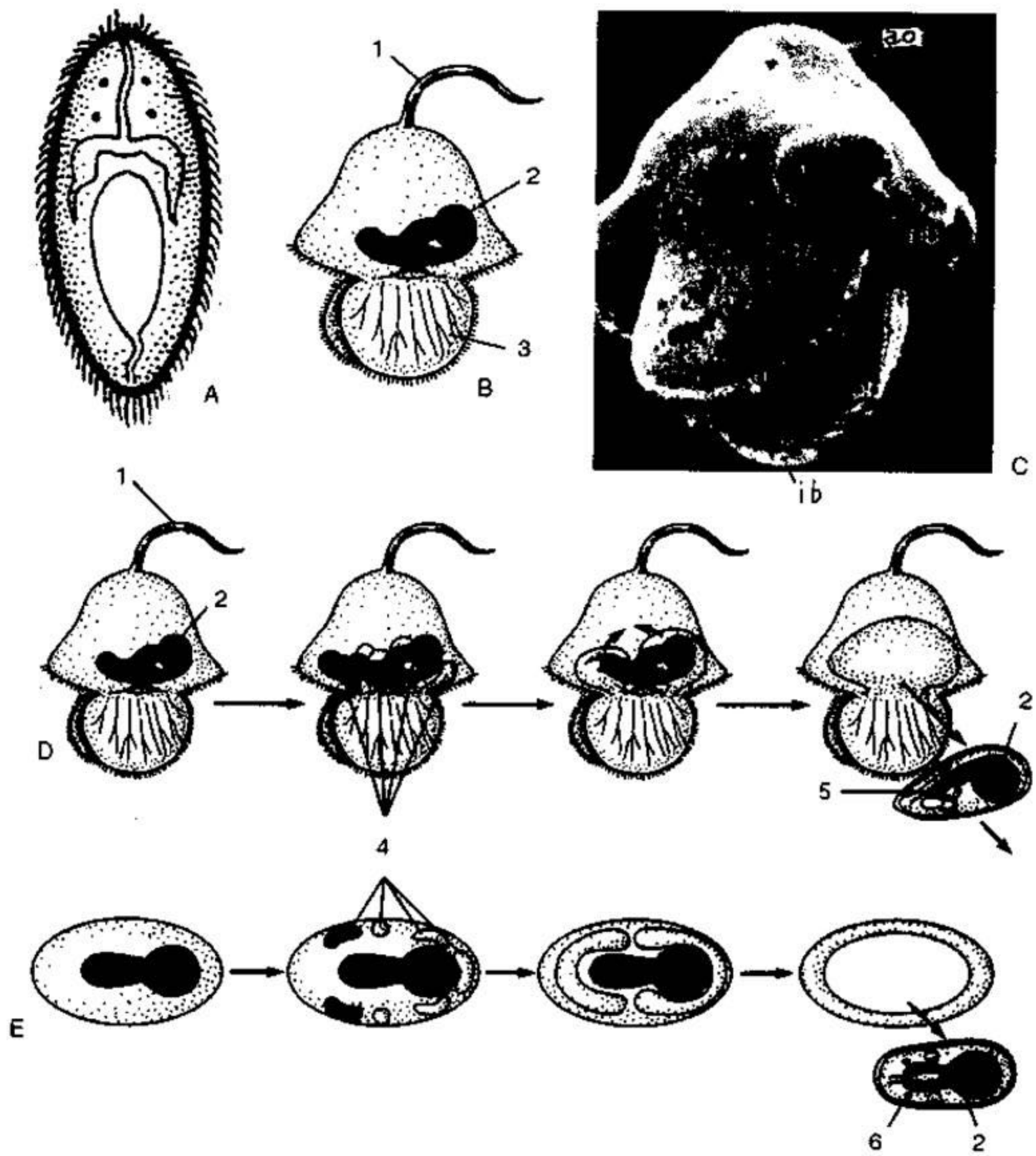
III- SINH THÁI VÀ PHÂN BỐ

Phần lớn giun vòi sống trong bùn cát và kẽ đá ven bờ ở các biển ôn đới , chỉ có số ít sống ở biển nhiệt đới. Chỉ gặp 1 giống sống ở nước ngọt và chỉ có 1 loài sống bơi có cơ thể dẹp, ngắn, trong suốt và có thêm vây bên và vây đuôi (h.8.1C). *Pelagonemertes* sống ở độ sâu trên 1800m. Một số ký sinh trên cua, trai, ốc, có giác sau khỏe bám vào mô vật chủ (h.8.1D).

IV- PHÂN LOẠI

Có hai lớp: Không có móc (Anopla) và Có móc (Enopla).

1. Không có móc. Vòi không có móc. Lỗ miệng ở phía sau não (h.8.1). Dây thần kinh nằm trong lớp mô bì cơ hoặc nằm ngay dưới lớp mô bì. Có 2 bộ:



Hình 8.5 - Ấu trùng lông bơi (A); Ấu trùng pilidi (B,C) và sơ đồ hình thành giun vòi con trong ấu trùng pilidi (D,E) (A theo *Buchshaum, Pearse*; B-E từ *Pechenik*).

Ấu trùng pilidi: sơ đồ (B) và ảnh HVĐTq (C); Biến thái: nhìn bên (D) và nhìn từ đỉnh (E). 1; ao.Chùm lông đỉnh; 2.Ruột; 3. Tấm bên và giải lông bơi trong (ib) và giải lông bơi ngoài (ob); 4. Các phần lõm vào của ngoại bì; 5. Vòi đang hình thành; 6. Mắt.

Bộ Paleonemertea (Giun vòi cổ). Sống chui rúc trong đáy bùn và đáy cát biển. Không có ấu trùng bơi tự do. Đại diện *Tubulanus*, có thể dài đến 2m.

Bộ Heteronemertea (Giun vòi khác). Phần lớn sống ở biển, vài loài gặp cả ở nước lợ và nước ngọt. Phát triển qua ấu trùng pilidi. Đại diện *Cerebratulus* (h.8.1A) sống trong đáy cát, có thể bơi từng đoạn ngắn bằng uốn sóng; *Lineus longissimus*, loài giun vòi dài nhất hiện biết, có khi đến 30m (trong khi chiều rộng không quá 1cm), cuộn khúc dưới đá.

2. Có móc. Vòi có một hay nhiều móc. Lỗ miệng ở phía trước não. Dây thần kinh chìm trong nhu mô đệm. Nhiều loài có lỗ miệng chung với lỗ vòi. Các giun vòi ở cạn thuộc bộ này. Có 2 bộ:

Bộ Hoplonemertea. Thường có cỡ bé. Đại diện: *Amphiporus* dài 10 - 12cm sống dưới đá vùng triều. *Stichostemma* cỡ rất bé (1 - 2cm) sống ở nước ngọt. *Nectonemertes* (h.8.1C), *Pelagonemertes* sống trôi nổi.

Bộ Bdellonemertea (Giun vòi đỉa). Cơ thể có giác sau phát triển, thoạt nhìn giống đỉa. Vòi không có móc. Sống hội sinh trong khoang áo của trai biển. Đại diện: *Malacobdella* (h.8.1D).

V- NGUỒN GỐC VÀ TIẾN HÓA CỦA GIUN VÒI

Do các điểm giống nhau giữa Giun vòi và Giun giẹp trong cấu trúc cơ thể và đặc điểm phát triển, Giun vòi thường vẫn được coi là nhóm có chung nguồn gốc với Giun giẹp tuy chúng có mức độ tổ chức của cơ thể cao hơn (xuất hiện hệ tuần hoàn, hình thành ống tiêu hóa) và có hướng chuyên hóa riêng với sự xuất hiện của vòi. Tuy nhiên các dẫn liệu mới về cấu trúc của khoang máu, về sự tương đồng với thể xoang của bao vòi và về các chuỗi nucleotit của rARN 18S (Turbeville, Raff, 1992) lại chứng tỏ Giun vòi gần với các động vật có thể xoang hơn là với Giun giẹp.

TÓM TẮT

Có khoảng 900 loài, phần lớn sống ở biển, số ít sống ở nước ngọt hoặc ký sinh.

Cơ thể có một số đặc điểm gần với Giun giẹp: mô bì có lông bơi, nhu mô lấp kín giữa thành cơ thể và thành ruột, nguyên đơn thận, mức độ tổ chức của hệ sinh dục (chỉ có tuyến sinh dục, thiếu ống dẫn và cơ quan giao phối). Tuy nhiên cao hơn Giun giẹp, Giun vòi có hệ tuần hoàn kín và hệ tiêu hóa đã có thêm ruột sau.

Vòi là cơ quan bắt mồi đặc trưng của Giun vòi. Sau khi hoạt động vòi có thể thu trở lại vào bao vòi.

Ấu trùng pilidi là ấu trùng đặc trưng của một nhóm giun vòi. Ấu trùng phát triển qua biến thái để cho giun vòi con.

Còn có ý kiến khác nhau về quan hệ phát sinh của Giun vòi.

CÂU HỎI

1. Nêu các sai khác giữa Giun vòi và Giun giẹp về hình thái cấu tạo cơ thể và phát triển.
2. Nêu các dẫn liệu mới gây nghi vấn về mối quan hệ gần giữa Giun vòi và Giun giẹp.

CHƯƠNG IX

NGÀNH GIUN TRÒN (NEMATODA) VÀ CÁC NGÀNH ĐỘNG VẬT KHÁC CÓ THỂ XOANG GIẢ (PSEUDOCOELUM)

Ngành Giun tròn, như vẫn quen gọi trước đây là Nemathelminthes, bao gồm các lớp động vật chưa có thể xoang chính thức (coelum) như Giun tròn (Nematoda), Giun bụng lông (Gastrotricha), Kinorhyncha, Giun cước (Nematomorpha), Trùng bánh xe (Rotatoria), Priapulida, Giun đầu gai (Acanthocephala) và từ 1983 có thêm Loricifera. Cơ thể của chúng tuy cũng có xoang nằm giữa thành cơ thể và thành ruột, nhưng không được giới hạn bằng lớp tế bào có nguồn gốc từ lá phôi giữa, nên được coi là ứng với phôi xoang (blastocoelum) và gọi là *thể xoang giả* (pseudocoelum) để phân biệt với thể xoang chính thức hay thể xoang (coelum). Do đặc điểm này, còn có một tên gọi tương đương với Nemathelminthes (ngành Giun tròn) là Aschelminthes (nhóm giun có thể xoang giả). Mặc dầu được xếp chung vào một ngành nhưng vị trí của một số lớp vẫn chưa bao giờ được yên ổn.

Các dẫn liệu mới tích lũy được trong các thập kỷ qua về cấu trúc hiển vi và siêu hiển vi của các hệ cơ quan, về đặc điểm phát triển, về sinh học và nhất là về trình tự các gen đã làm rõ các đặc điểm tương đồng hay tương tự giữa các lớp và đề xuất các mối quan hệ phát sinh mới. Lấy một ví dụ. Một trong các đặc điểm gắn kết các lớp trong Nemathelminthes là có tầng cuticun bao ngoài. Tuy đều gọi là "cuticun" nhưng cấu trúc của nó có thể rất khác nhau, ít nhất có thể phân biệt thành ba nhóm. Ở Trùng bánh xe và Giun đầu gai là các sợi protein xếp chéo trong mô bì hợp bào. Ở Giun tròn (Nematoda) và Giun cước, tầng cuticun có bản chất keo còn ở Priapulida, Kinorhyncha và Loricifera tầng này cấu tạo bằng kitin. Hiện tượng lột xác chỉ gặp ở nhóm thứ 2 và 3 và từ đó một số tác giả xếp hai nhóm này gần với Chân khớp hơn là với Trùng bánh xe và Giun đầu gai. Đề xuất này được củng cố bằng các dẫn liệu phân tử. Đây chỉ mới là một ví dụ (xem đầy đủ hơn ở phần quan hệ phát sinh của các ngành động vật có thể xoang giả ở cuối chương). Còn nhiều ý kiến khác nhau về quan hệ phát sinh của các lớp trước đây xếp vào ngành Nemathelminthes. Các dẫn liệu mới đang được tích lũy và hẳn sẽ có câu trả lời rõ ràng hơn trong các năm tới. Tuy nhiên, do mức độ đặc trưng của từng lớp, ý kiến hầu như thống nhất là nâng các lớp này thành các ngành riêng biệt.

Trong sách này chúng tôi giới thiệu Giun tròn (Nematoda) như một ngành. Đối với các nhóm khác, việc chấp nhận bậc ngành được dùng như một giải pháp tạm thời để chờ thêm dẫn liệu, do chỗ các dẫn liệu hiện có, nhất là các dẫn liệu phân tử, đã gợi ý xếp chúng thành một vài nhóm đơn phát sinh, có thể có cơ sở hơn để phân ngành sau này.

Do tình hình trên, các ngành được nâng bậc từ các lớp của ngành Nemathelminthes trước đây được giới thiệu trong một chương thống nhất, với phần quan hệ phát sinh dùng cho cả chương.

NGÀNH GIUN TRÒN (NEMATODA)

Đặc điểm xác định:

- Trưởng thành có số tế bào nhất định. Có tầng cuticun bằng keo.
- Phát triển qua lột xác.
- Không có nguyên đơn thận điển hình. Bao cơ chỉ có một lớp cơ dọc.
- Phân tính. Ấu trùng giống trưởng thành.

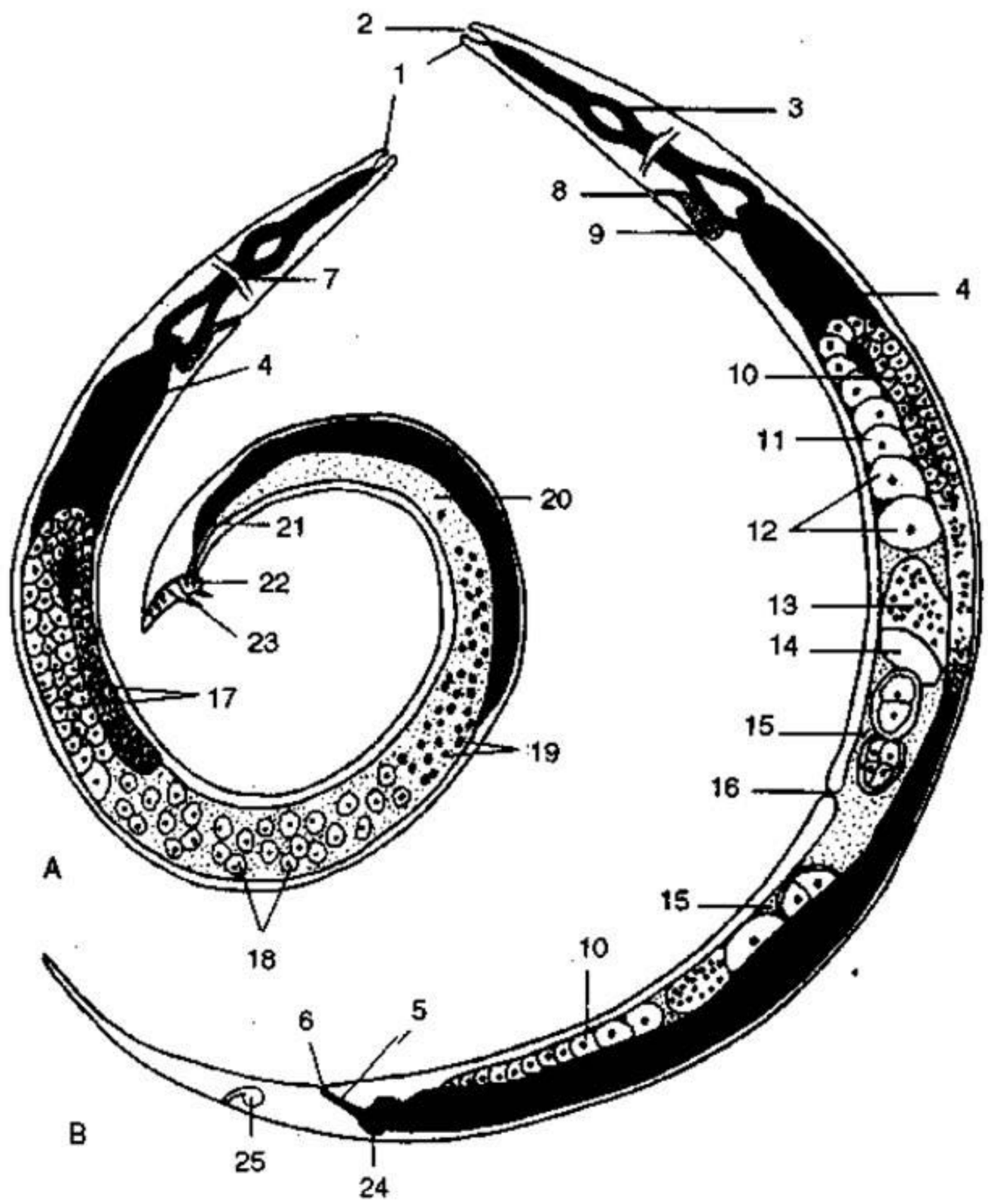
Ta có thể gặp giun tròn khắp nơi, trong nền đáy nông của các thủy vực nước mặn hay nước ngọt, trong thảm mục đang phân giải, trong đất ẩm và trong cơ thể thực vật và động vật.

Sống tự do trong nền đáy và trong thảm mục, mật độ giun tròn có thể lên tới hàng nghìn đến hàng triệu cá thể trên $1m^2$. Ký sinh trong cơ thể động vật và thực vật số lượng giun tròn có thể lên tới hàng trăm đến hàng nghìn cá thể trong một vật chủ. Giun tròn là một trong các nhóm phong phú nhất trên hành tinh của chúng ta.

Hiện biết khoảng 20000 loài giun tròn nhưng số loài thực có hẳn phải lớn hơn gấp nhiều lần.

I- CẤU TẠO VÀ SINH LÝ

1. Tổ chức chung của cơ thể



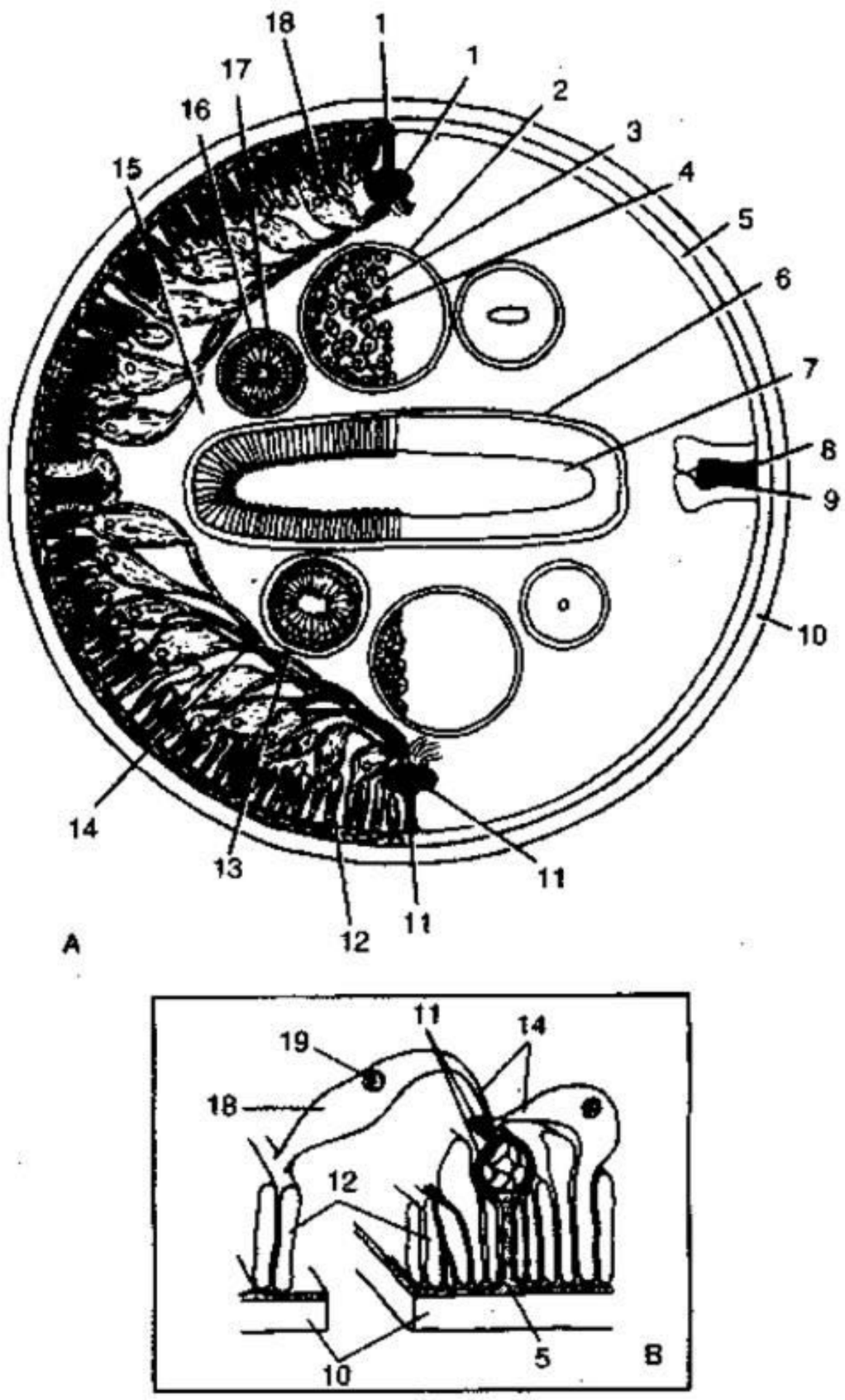
Hình 9.1 - Sơ đồ cấu tạo cơ thể giun tròn sống tự do *Rhabditis sp*. A. Con đực; B. Con cái (từ *Pechenik*). 1.Môi; 2. Lỗ miệng; 3. Thực quản; 4. Ruột; 5. Trực tràng; 6. Hậu môn; 7. Vòng thần kinh; 8. Lỗ bài tiết; 9. Tuyến bài tiết; 10. Vùng tạo noãn; 11. Ống dẫn trứng; 12. Noãn; 13. Vùng nhận tinh; 14. Trứng; 15. Tử cung; 16. Lỗ sinh dục cái; 17. Tuyến tinh; 18. Tinh bào; 19. Tinh trùng; 20. Ống dẫn tinh; 21. Huyệt; 22. Nhú sinh dục; 23. Gai giao phối; 24. Tuyến trực tràng; 25. Phasmid.

Cơ thể hình thoi dài, 2 đầu nhọn, thiết diện ngang tròn. Miệng ở tận cùng phần đầu, huyệt ở cuối mặt bụng. Trên mặt bụng có lỗ bài tiết (?) nằm ngay sau miệng.

Về mức độ tổ chức của cơ thể (h.9.1), giun tròn là nhóm động vật có 3 lá phôi và có khoang trống giữa thành ruột và thành cơ thể tuy khoang này chỉ mới có lớp cơ dọc (có nguồn gốc từ lá phôi giữa) bọc phía ngoài, còn phía trong vẫn tiếp xúc trực tiếp với thành ruột và nội quan khác. Khoang chứa đầy dịch. Khoang tổ chức như vậy còn chưa ổn định như thể xoang (coelum) của động vật có tổ chức cao hơn, gọi là *xoang cơ thể nguyên sinh* hay là *khoang giả* (pseudocoelum).

Cơ thể giun tròn có đối xứng hai bên tuy vẫn còn rõ nền đối xứng tỏa tròn của tổ tiên, thể hiện trên cấu trúc của hệ thần kinh. Tuy nhiên, một vài biểu hiện khác của đối xứng tỏa tròn (cơ thể có thiết diện ngang tròn; bao cơ dọc xếp thành 4 giải; sắp xếp của giác quan...) có thể là biến đổi thứ sinh phù hợp với kiểu sống riêng của nhóm này.

Trứng của một số loài giun tròn (ví dụ *Lepidodermella squamata)* phân cắt theo kiểu phân cắt xoắn ốc (đối xứng qua một trục) ở giai đoạn đầu, trước khi chuyển sang đối xứng hai bên ở giai đoạn sau.



Hình 9.2 - Sơ đồ cắt ngang (A) giun đũa cái *Ascaris lumbricoides* và liên kết giữa thần kinh và cơ (B) (từ *Pechenik*). 1.Dây thần kinh lưng; 2. Tử cung; 3. Trứng; 4. Tinh trùng; 5. Mô bì; 6. Thành ruột; 7. Khoang ruột; 8. Dây thần kinh lưng; 9. Ống bài tiết; 10. Tầng cuticun; 11. Dây thần kinh bụng; 12. Phần cơ của tế bào cơ; 13. Ống dẫn trứng; 14. Cầu nguyên sinh chất của tế bào cơ; 15. Thể xoang giả; 16. Tế bào tạo noãn; 17. Tuyến trứng; 18. Tế bào cơ dọc; 19. Nhân của tế bào cơ.

Về mức độ tổ chức cơ quan, cũng như giun giẹp, giun tròn chưa có hệ tuần hoàn và hô hấp chuyên hóa. Cơ quan tiêu hóa đã có dạng ống, tuy sự xuất hiện của ruột sau chưa theo một sơ đồ chung cho cả ngành. Hệ thần kinh có cấu tạo đối xứng tỏa tròn bậc tám (kiểu octogon, theo thuật ngữ của E. Reisinger) hoặc biến dạng của nó. Hệ bài tiết hoặc không có hoặc là dạng biến đổi của tuyến da, hoặc theo kiểu nguyên đơn thận.

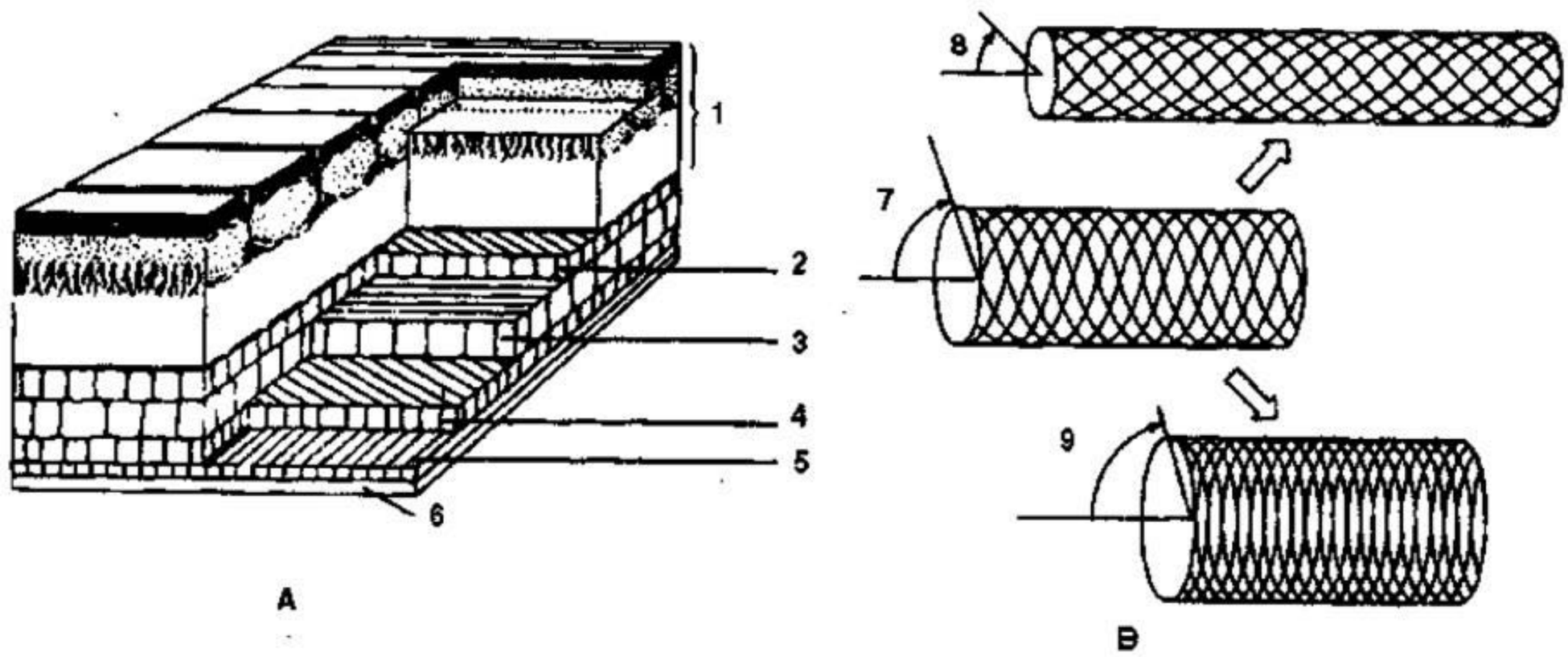
Phần lớn giun tròn đơn tính. Hệ sinh dục cấu tạo đơn giản, dạng ống.

Đáng chú ý là giun tròn có *tầng cuticun* bao ngoài, có *mô bì hợp bào* và *bao cơ chỉ có một lớp cơ dọc* (h.9.2)

Tầng cuticun bảo vệ cơ thể khỏi tác động cơ học và hóa học của môi trường. Chúng kết bằng một hệ thống các sợi không co duỗi được, nhưng do chúng xếp chéo (h.9.3) nên cơ thể có thể biến dạng tạm thời theo kiểu uốn cong, thu ngắn hay kéo dài cục bộ. Tầng cuticun của giun tròn cho nước và khí thấm qua. Hoạt động hô hấp do đó tiến hành qua toàn bộ bề mặt cơ thể. Tuy nhiên do để nước thấm qua, tác dụng giữ nước của tầng này rất hạn chế, phần lớn giun tròn sống trong nước, trong đất ẩm hoặc trong tế bào của vật chủ. Tầng cuticun còn là màng thấm chọn lọc cho một số hợp chất hữu cơ và ion, điều hòa trao đổi của các chất này giữa môi trường trong và ngoài cơ thể. Cấu trúc và thành phần của tầng cuticun được hình thành mới sau mỗi lần lột xác có thể khác nhau. Thường thì tầng cuticun nhẵn, có khi có thêm các nhú hay gai cảm giác vận chuyển hoặc bám vào con cái khi giao phối.

Lớp mô bì nằm ngay dưới tầng cuticun và nối vào phía trong thành 4 gờ. Trong mỗi gờ đều chứa dây thần kinh, riêng trong hai gờ bên còn chứa ống bài tiết. Gờ lưng và gờ bụng bé, có thể không thấy rõ ở phần cuối cơ thể. Tế bào mô bì của giun tròn mất vách hình thành một lớp hợp bào nhiều nhân.

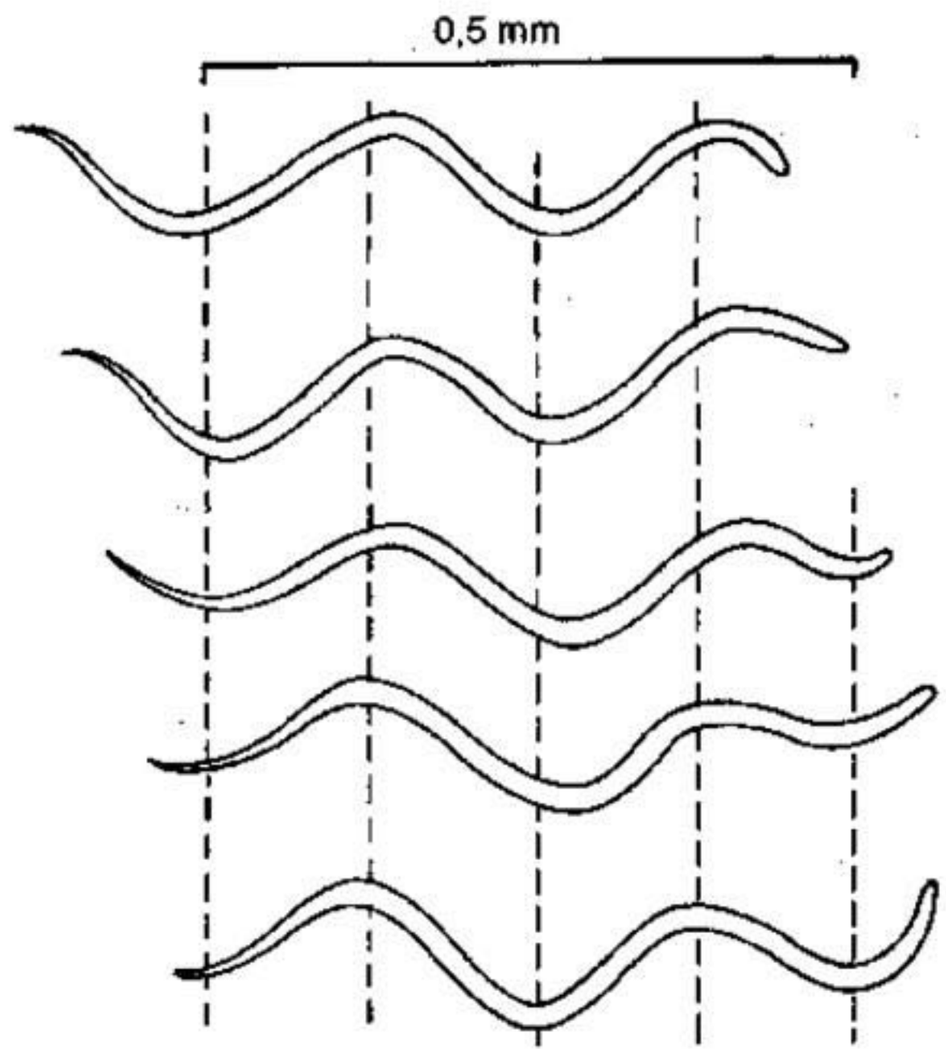
Bốn gờ của lớp mô bì chia *lớp cơ dọc* thành 4 dải. Trường hợp đơn giản mỗi dải chỉ có từ 2 - 5 tế bào, có nghĩa là lớp cơ dọc chỉ có từ 8 - 20 tế bào. Mỗi tế bào có hình thoi dài (ở giun đũa ngựa có thể dài 5mm). Khoảng giữa tế bào có một nhánh lồi hướng về phía xoang cơ thể rồi chụm lại và liên kết với dây thần kinh lưng hoặc bụng. Phần hình thoi có các sợi co duỗi (sợi cơ vân) còn nhân của tế bào cơ nằm trong nhánh lồi là nguyên sinh chất của tế bào.



Hình 9.3 - Sơ đồ cấu trúc tầng cuticun của giun tròn (từ *Pechenik*)
A - Các lớp cuticun; B - Thay đổi hình dạng do thay đổi góc chéo của sợi. 1. Các lớp ngoài; 2-4. Các lớp sợi chéo; 5. Màng gốc; 6. Mô bì; 7. Góc chéo của các sợi cuticun giảm (8) hoặc tăng (9).

2. Cách di chuyển của giun tròn

Giun tròn có kiểu di chuyển riêng biệt. Trên nền cứng chúng uốn mình hình sin trên mặt phẳng lưng bụng để lách về phía trước (h.9.4). Kiểu di chuyển này gắn liền với 3 cấu trúc riêng của giun tròn: *tầng cuticun* gồm các sợi không co duỗi bao ngoài, *bao cơ chỉ gồm* có *lớp cơ dọc* phân thành 4 dải (2 dải lưng và 2 dải bụng) ở trong và *dịch trong khoang giả luôn tạo sức căng lớn*[1] lên thành cơ thể. Cấu trúc của tầng cuticun chỉ cho phép biến dạng chút ít từng phần cơ thể mà không cho phép thay đổi chiều dài của cơ thể. Bản thân tầng cuticun và sức căng của dịch xoang (bộ xương nước) tạo lực đối kháng để đưa hoạt động cơ trở về vị trí ban đầu. Kiểu di chuyển của giun tròn đã xuất hiện trong điều kiện riêng biệt này, bằng cách co duỗi luân phiên các dải cơ dọc về phía lưng và về phía bụng, uốn cơ thể quăng quật hình sin luân phiên theo 2 chiều để lách về phía trước. Do kiểu di chuyển đặc trưng này, giun tròn thích hợp với môi trường sống luồn lách (trong bùn đáy, trong đất, trong thảm mục, trong mô vật chủ).



Hình 9.4 - Sơ đồ di chuyển uốn sóng của giun tròn trên nền cứng (từ *Pechenik*)

3. Đặc điểm của các hệ cơ quan

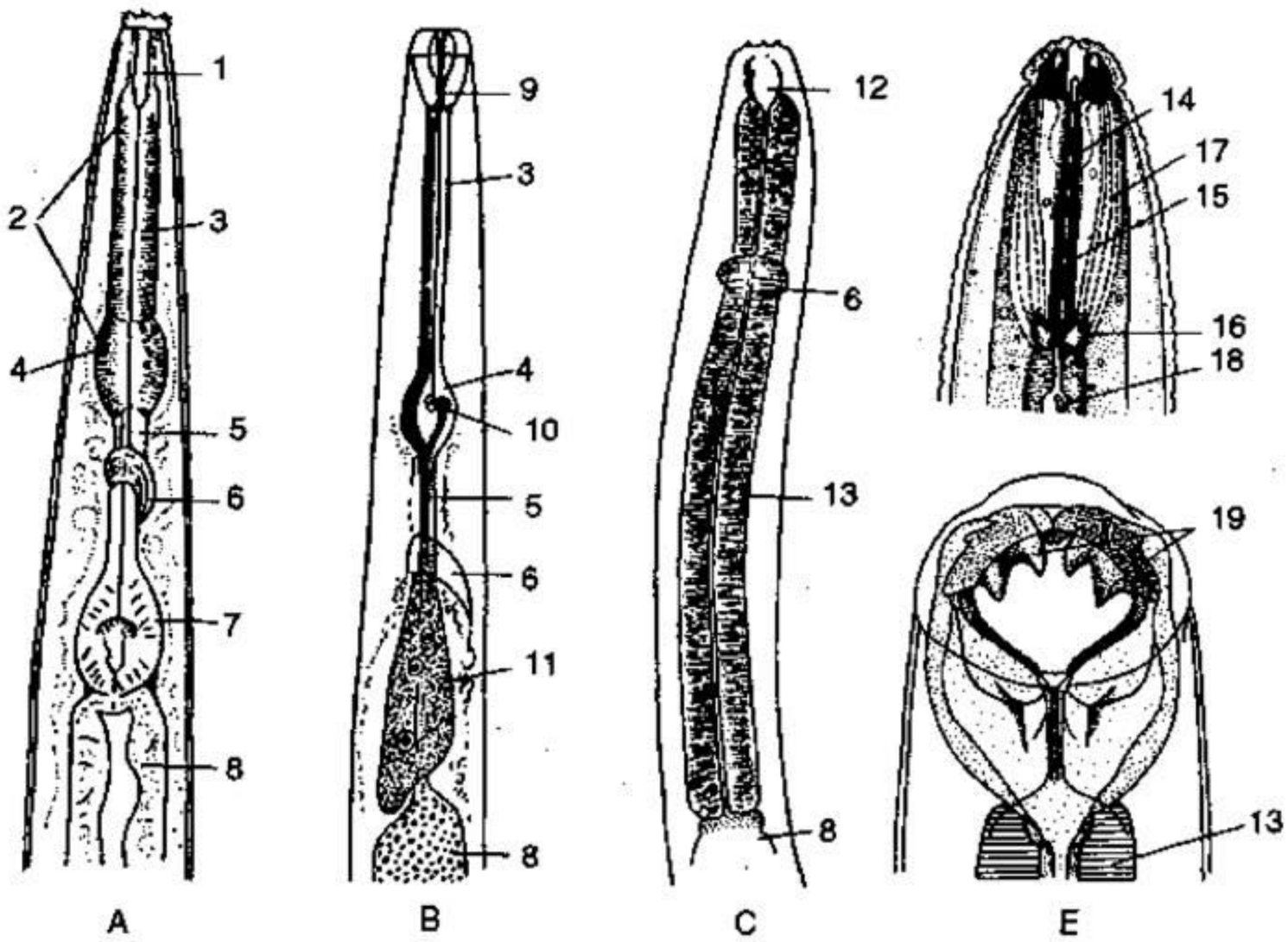
Hệ tiêu hóa (h.9.1). Lỗ miệng ở phía trước cơ thể, có 3 môi bao quanh: 1 môi lưng và 2 môi bụng. Ruột là ống thẳng từ lỗ miệng đến hậu môn. Hầu có nguồn gốc từ lá phôi ngoài, thường được phân thành 2 phần: khoang miệng (có khi gọi là hầu) và thực quản. Khoang miệng có nhiều dạng, có cấu tạo thay đổi tùy cách lấy thức ăn. Ở một số giun tròn ăn thịt hoặc ký sinh động vật, có răng trong khoang miệng, còn ở một số giun tròn ký sinh thực vật, có kim hút có thể thò ra ngoài (h.9.5).

Thực quản có thành cơ khỏe, có khi phình thành bầu thực quản, có khoang hình hoa thị, có lát cuticun và có tuyến tiêu hóa. Phần trước ống tiêu hóa biến đổi cơ học và hóa học thức ăn. Ruột giữa có thành mỏng là một lớp mô bì đơn, có màng đáy giới hạn phía trong. Ruột sau ngắn và cũng như ruột trước, có nguồn gốc từ lá phôi ngoài.

Ruột của một số giun tròn có thể tiêu giảm ở nhiều mức độ. Giun chỉ có ruột sau tiêu giảm và ống tiêu hóa bít kín tận cùng. Thực quản của một số giun tròn chỉ là một ống xuyên qua dãy tế bào lớn.

Giun tròn sống tự do có thể ăn thịt (động vật bé, vi khuẩn, trùng bánh xe, các giun tròn khác) hoặc hoại sinh. Thức ăn của giun tròn ký sinh là mô và dịch của vật chủ. Giun tròn ký sinh thực vật

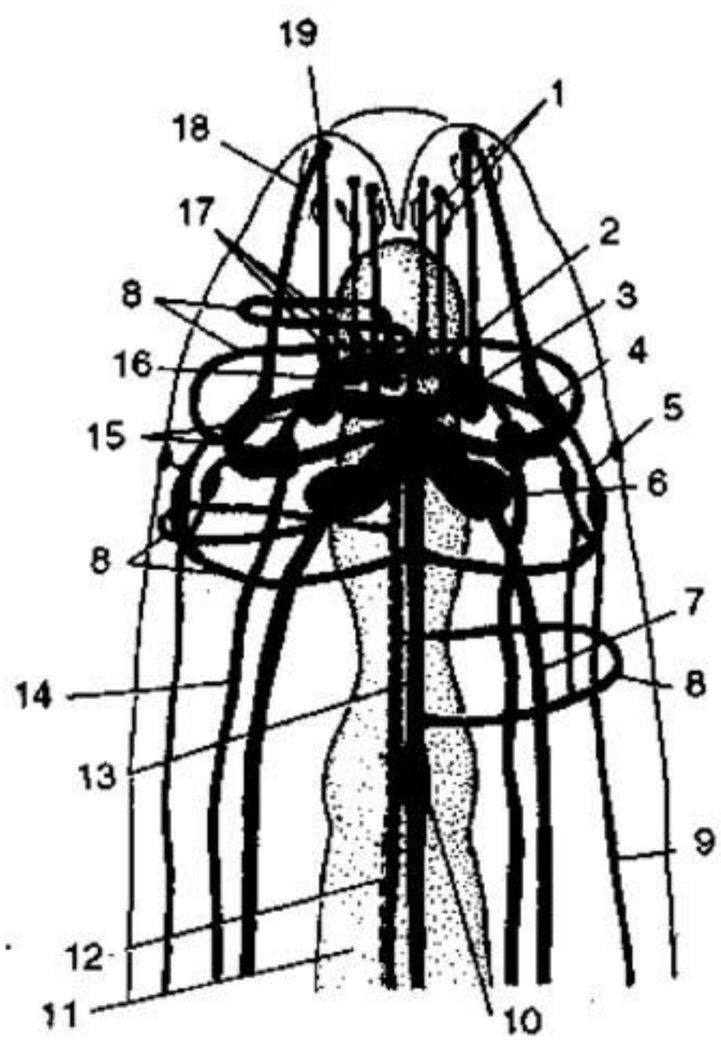
1. Áp suất tính bằng cột mmHg của không khí là 760; của dịch trong xoang cơ thể giun tròn trung bình là 70-100, có khi tới 225; của dịch thể xoang giun đất là 5-10 và của rươi *Nereis sp.* nhỏ hơn 1.



Hình 9.5 - Cấu tạo ruột trước của giun tròn (từ *Dogel*)
A - *Mesorhabditis*;
B - *Ditylenchus*;
C - *Mononchus*;
D - *Hoplolaimus*;
E - *Ancylostoma*
1.Khoang miệng; 2. Trụ thực quản; 3. Tiền thực quản; 4, 7. Bầu thực quản; 5, 18. Istimus; 6. Vòng thần kinh; 8. Ruột giữa; 9. Kim hút; 10. Ống dẫn của tuyến thực quản (11); 12. Khoang miệng (có răng); 13. Thực quản; 14 - 16. Kim hút; 17. Cơ co kim hút; 19. Răng.

ăn mô thực vật theo kiểu tiêu hóa ngoài ruột. Chúng tiết enzym tiêu hóa vào mô thực vật, biến đổi mô thành thức ăn rồi hút trở lại vào ruột.

Hệ thần kinh (h.9.6) có vòng não (thực chất là vòng nối các hạch thần kinh) bao quanh phần trước thực quản, từ đấy có dây thần kinh hướng về phía trước và phía sau. Thường có 6 dây ngắn hướng về phía trước và 6 dây dài hướng về phía sau, trong đó có 2 dây lớn hơn nằm trong gờ lưng và gờ bụng của lớp mô bì. Phần cuối dây thần kinh bụng phình thành hạch nằm trước hậu môn và phát nhánh tới cơ quan giao phối của con đực. Giữa dây lưng và dây bụng có các cầu nối bán

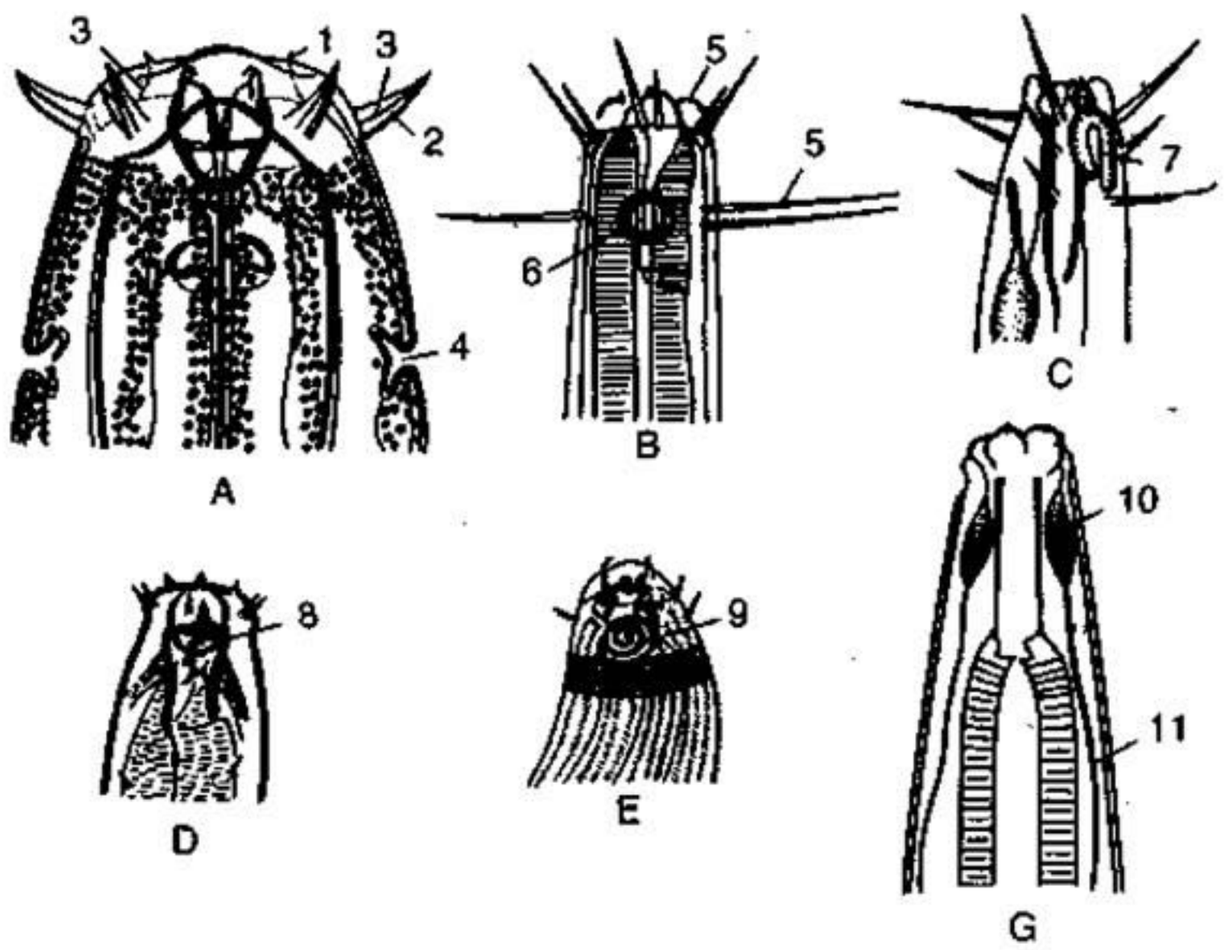


Hình 9.6 - Sơ đồ phần đầu của hệ thần kinh giun tròn (từ *Pechenik*)
1.Thần kinh nhú cảm giác; 2. Hạch cận lưng; 3. Vòng não; 4. Hạch amphid; 5. Nhú cảm giác bên; 6. Hạch bụng; 7. Dây cận bụng; 8. Cầu nối ngang; 9. Dây bên; 10. Hạch sau; 11. Ruột; 12. Dây lưng; 13. Dây bụng; 14. Dây cận lưng; 15. Hạch bên; 16. Hạch lưng; 17. Hạch cảm giác; 18. Dây amphid; 19. Amphid.

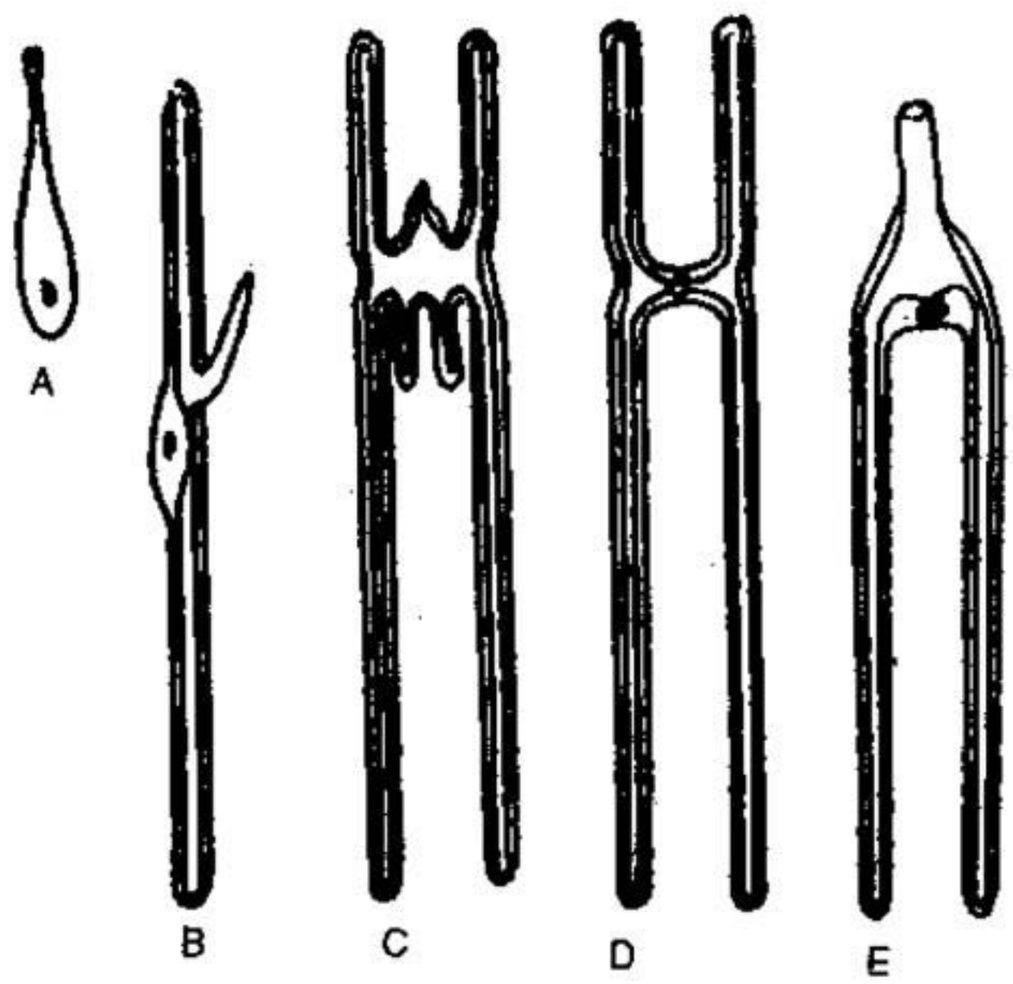
nguyệt. Điều đáng chú ý là dây thần kinh không phát nhánh tới tế bào cơ mà trái lại, phần chất nguyên sinh của tế bào cơ vuốt nhỏ và cài vào dây thần kinh lưng và dây thần kinh bụng (h.9.2B). Đặc điểm bất thường này đặc trưng cho tất cả giun tròn và cũng gặp ở một vài giun giẹp và da gai.

Giác quan của giun tròn khá đa dạng, nhất là ở nhóm sống tự do. Cơ quan cảm giác hóa học là các amphid ở phần đầu và phasmid ở phần đuôi. Chúng là các hốc có cấu trúc rất đa dạng lát bằng tế bào có lông cảm giác (h.9.7). Cơ quan cảm giác hóa học là các nhú và các lông, thường tập trung ở phần đầu và quanh lỗ sinh dục đực. Một số ít giun tròn ở nước có đám sắc tố đen nằm hai bên phần trước thực quản có thể là cơ quan cảm quang. Các giác quan này giúp giun tròn nhận biết đồng loại và tìm đến vật chủ thích hợp để ký sinh, nhất là ở giun tròn thực vật.

Còn có ý kiến khác nhau về *hệ bài tiết* của giun tròn. Phần lớn các sản phẩm bài tiết của các phản ứng dị hóa được thải trực tiếp qua thành cơ thể hoặc qua thành ruột. Bên cạnh phương thức này, một hệ thống tuyến có cấu trúc khác nhau tùy nhóm (h.9.8) thường được coi là hệ bài tiết,

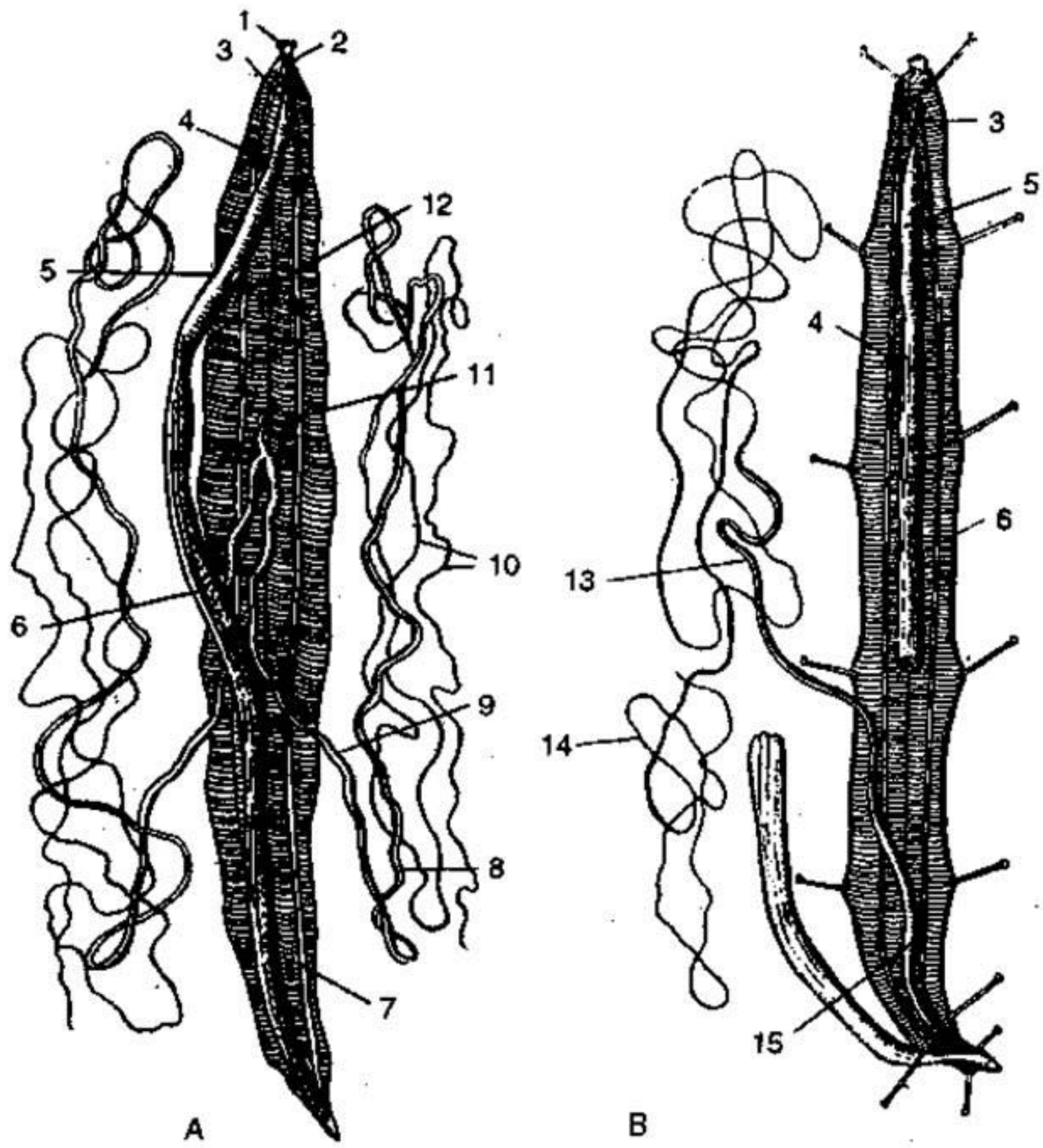


Hình 9.7 - Cơ quan xúc giác và cảm giác hóa học trên phần đầu giun tròn. A - *Tripiloides vulgaris*; B-E - Giun tròn ở biển; G - *Pelodera teres* (từ *Dogel*).
1. Nhú môi; 2. Tơ đầu; 3. Dây thần kinh xúc giác; 4. Amphid; 5. Tơ và nhú xúc giác; 6-10. Amphid với các hình dạng khác nhau; 11. Dây thần kinh amphid.



Hình 9.8 - Tuyến được coi là có chức năng bài tiết của giun tròn (theo *Hirschmann*)
A - *Enoplus*;
B - *Tylenchidae*;
C - *Rhabditis*;
D - *Oxyuridae*;
E - *Ascaridae*.

nhưng hoạt động bài tiết của chúng chưa bao giờ được chứng minh. Ngoài ra còn có cơ quan thực bào bắt và tập trung các sản phẩm không hòa tan của quá trình trao đổi chất. Cơ quan thực bào là một số tế bào lớn (ở giun đũa là 4, h.9.9) bắt các vật lạ xâm nhập vào cơ thể như vi khuẩn. Nếu tiêm vào xoang giun đũa sống dịch sinh lý có hòa bột carmin (đỏ hay mực tàu (đen), vài giờ sau thể lạ này sẽ tập trung ở tế bào thực bào. Vị trí của tế bào trên ống bài tiết gợi ý mối quan hệ về chức năng giữa tế bào thực bào và ống bài tiết.



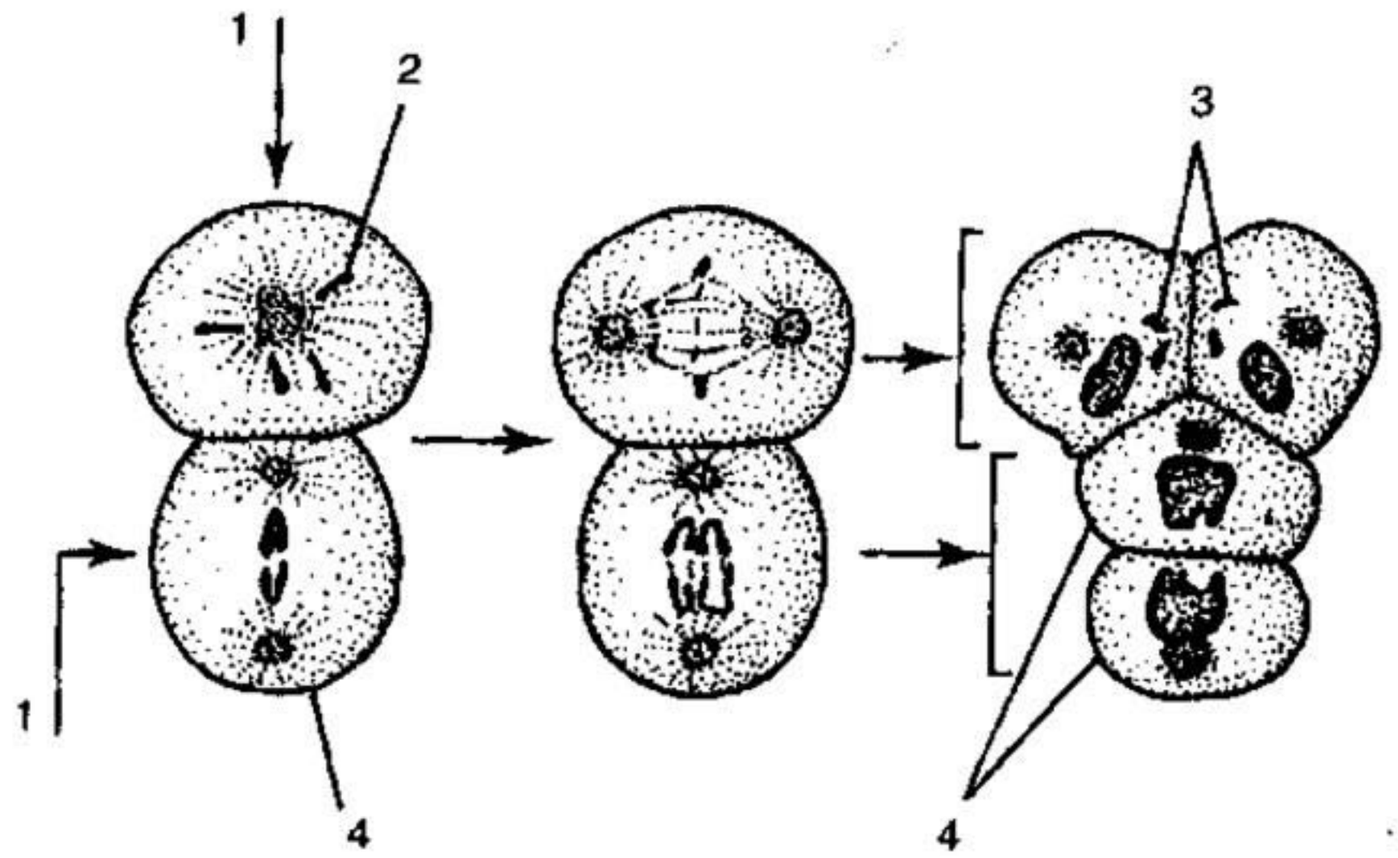
Hình 9.9 - Cấu tạo của giun đũa. A - Cái; B - Đực (từ *Dogel*)
1.Môi; 2. Vòng hầu; 3. Hầu; 4. Tế bào thực bào; 5. Phần đầu của ruột giữa; 6. Ruột; 7. Gờ bên; 8. Ống dẫn trứng; 9. Tử cung; 10. Tuyến trứng; 11. Âm đạo; 12. Gờ bụng; 13. Ống dẫn tinh; 14. Tuyến tinh; 15. Tinh nang.

Giun tròn chưa có *hệ tuần hoàn* và *hệ hô hấp* chuyên hóa. Dịch trong xoang cơ thể của một số giun tròn có chứa sắc tố làm nhiệm vụ của hệ tuần hoàn. Một số giun tròn ký sinh quen hô hấp yếm khí. Một số loài như giun đũa *Ascaris*, môi trường giàu oxy đối với chúng sẽ bất lợi vì hình thành H_2O_2 gây độc đối với cơ thể. Cũng vì thế đưa O_2 vào ống tiêu hóa là phương pháp thường dùng để chữa bệnh giun đũa.

Hệ sinh dục. Giun tròn phân tính, đực thường bé hơn cái và có gai giao phối, một số loài còn có xoè đuôi. Hệ sinh dục có dạng ống nằm trong xoang cơ thể, chứa tế bào sinh dục ở nhiều giai đoạn phát triển (h.9.9). Tinh trùng của giun tròn không có đuôi, dạng amíp.

II- PHÁT TRIỂN

Phần lớn giun tròn đẻ trứng. Số ít đẻ con. Trứng giun tròn phân cắt xác định, đối xứng hai bên, hoàn toàn và gần như không đều (h.9.10;9.11). Mầm sinh dục phân hóa rất sớm. Ngay từ giai đoạn hai phôi bào: phôi bào lớn là mầm của lá phôi ngoài còn phôi bào bé là mầm của hệ sinh dục và các nội quan khác. Đã gặp hiện tượng giảm nhiễm sắc thể trong quá trình phân cắt trứng ở hàng chục loài giun tròn ký sinh (Bennett, Ward,1986) (h.9.10). Ở giai đoạn 2 phôi bào, một phôi bào là mầm của *tế bào sinh* sau này nguyên phân bình thường, trong khi nhiễm sắc thể của phôi bào kia bị tiêu



Hình 9.10 - Hiện tượng giảm nhiễm sắc thể ở giai đoạn đầu của phân cắt trứng *Ascaris megalocephala* (từ *Pechenik*)
1. Mặt phẳng phân cắt lần thứ hai; 2. Nhiễm sắc thể bị loại bỏ; 3. Nhiễm sắc chất đang thoái hóa; 4. Tế bào mầm.

biến một phần trước lần phân chia tiếp theo, tạo ra dòng tế bào thiếu bộ gen. Với dòng tế bào mầm, hiện tượng tiêu biến một phần nhiễm sắc thể cũng xảy ra vài lần. Đến giai đoạn 64 phôi bào, chỉ có 2 phôi bào là có đủ bộ gen, là tiền thân của *phần sinh*, 62 phôi bào còn lại chỉ chứa khoảng 20% bộ gen, sẽ cho các *tế bào phần thể*. Hiện tượng này cũng gặp ở một vài nhóm động vật khác như sâu bọ, giáp xác trong động vật đa bào và trùng lông bơi trong động vật đơn bào.

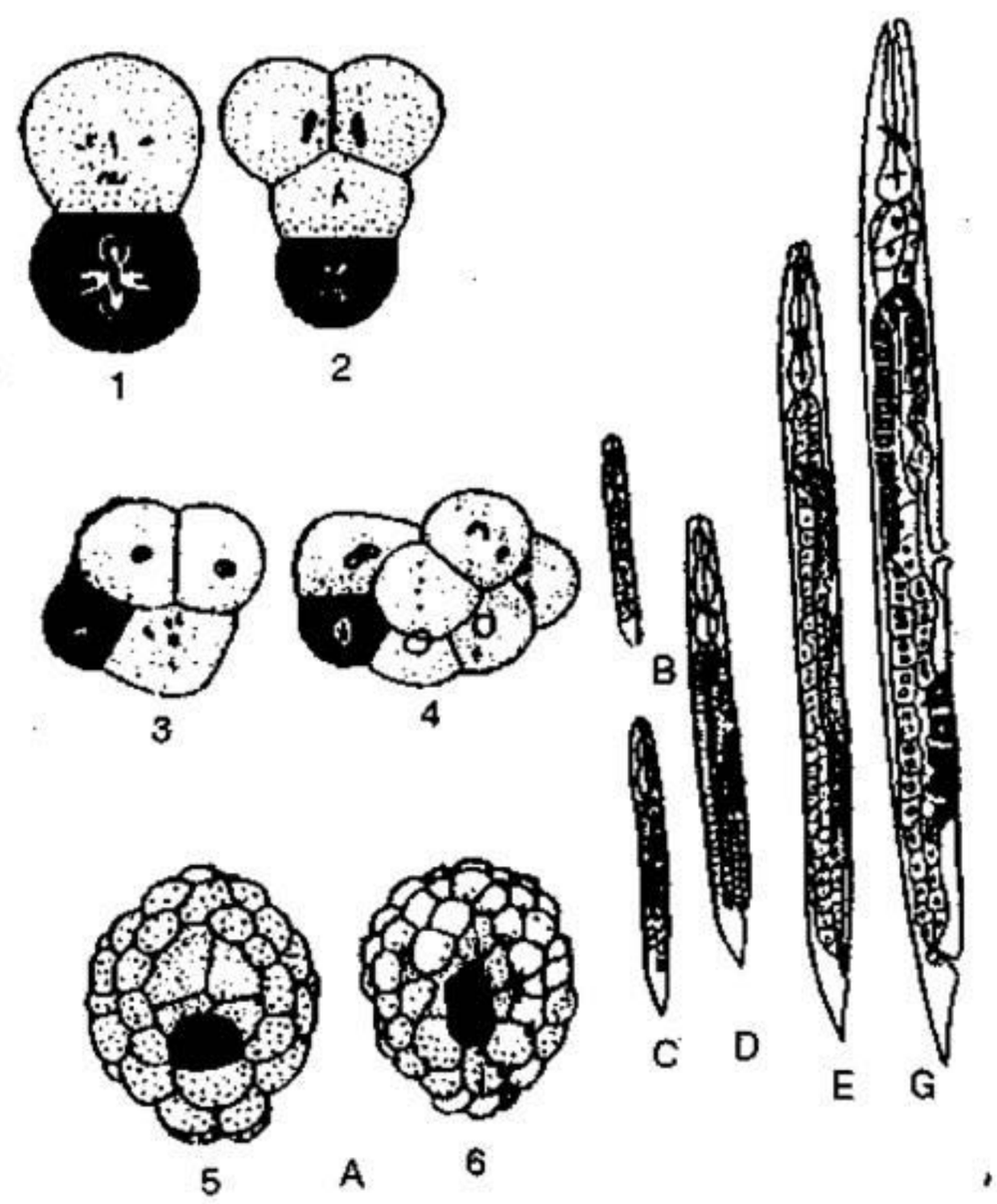
Một đặc điểm phát triển đáng chú ý nữa của giun tròn là sau giai đoạn tạo cơ quan, các tế bào thể không tiếp tục phân chia nữa. Số lượng tế bào thể trong từng cơ quan giữ nguyên cho đến trưởng thành. Tế bào thể chỉ lớn lên về kích thước mà không tăng số lượng.

Phôi vị của giun tròn hình thành bằng cách lõm vào với ít nhiều biến đổi.

Phát triển hậu phôi của giun tròn nói chung qua 4 lần lột xác, phân biệt thành ấu trùng tuổi 1 - 4. Ấu trùng có hình dạng chung giống trưởng thành, được hình thành sau lần lột xác thứ 4. Thường thì ấu trùng tuổi 3 là giai đoạn có khả năng gây nhiễm ở giun tròn ký sinh. Ấu trùng có thể lột xác ngay khi còn trong trứng.

Phát triển của giun tròn không qua xen kẽ thế hệ. Giun tròn ký sinh có thể phát triển *trực tiếp* hay *gián tiếp*.

Phát triển trực tiếp. Giun tròn ký sinh thực vật đẻ trứng vào đất hoặc trong



Hình 9.11 - Phát triển của giun tròn (theo *Paramonov*).
A - Phân cắt trứng; B -G - Lột xác của *Rhabditis anomala* (phần đen là mầm sinh dục)
1 - 6. Các giai đoạn liên tiếp.

mô của cây chủ và phát triển trực tiếp ở đó. Giun tròn ký sinh động vật theo phân ra ngoài vào cơ thể vật chủ bằng đường tiêu hóa. Khi thải ra ngoài có thể trứng đã chứa ấu trùng hoặc mới bắt đầu phân cắt, phải có thời gian phát triển ở môi trường ngoài ấu trùng mới có khả năng cảm nhiễm. Có trường hợp ấu trùng chui khỏi trứng, sống trong đất và chui tiếp qua da vào vật chủ.

Khi vào trong ống tiêu hóa của vật chủ, ấu trùng có thể chuyển thành trưởng thành ngay tại đó (Trichocephalata, Oxyurata) hoặc phải qua một vòng di chuyển phức tạp qua gan, tim, phổi rồi mới trở về và trưởng thành trong ống tiêu hóa (Ascaridata).

Phát triển gián tiếp. Phát triển qua vật chủ trung gian, thường là động vật không xương sống như sâu bọ, giun đất, ốc, giáp xác. Thường thì trứng giun tròn ký sinh rời vật chủ ra môi trường ngoài ở các giai đoạn phát triển khác nhau (tùy loài) rồi bị vật chủ trung gian ăn phải. Ấu trùng phát triển trong vật chủ trung gian trước khi vật chủ trung gian trở thành thức ăn của vật chủ chính thức. Có trường hợp giun phát triển không qua môi trường ngoài mà chuyển trực tiếp vào vật chủ trung gian là sâu bọ hút máu (giun chỉ). Cũng có thể vật chủ chính thức và vật chủ trung gian là một (giun xoắn).

Phát triển trực tiếp hay gián tiếp không phải là đặc điểm riêng của từng bộ. Trong mỗi bộ ta có thể hình dung con đường hình thành phát triển gián tiếp từ phát triển trực tiếp bằng cách có sự tham gia của một vật chủ mới vào vòng đời, mở đầu như là vật chủ chứa và sau đó chuyển thành vật chủ trung gian.

III- PHÂN LOẠI - SINH THÁI VÀ TẦM QUAN TRỌNG THỰC TIỄN

Giun tròn phân bố rất rộng, có thể tới hàng chục vạn loài. Ở nước ta riêng giun tròn ký sinh ở động vật đã biết khoảng 500 loài.

Có 2 lớp, khác nhau về cấu tạo của giác quan và hệ bài tiết (h.9.12).

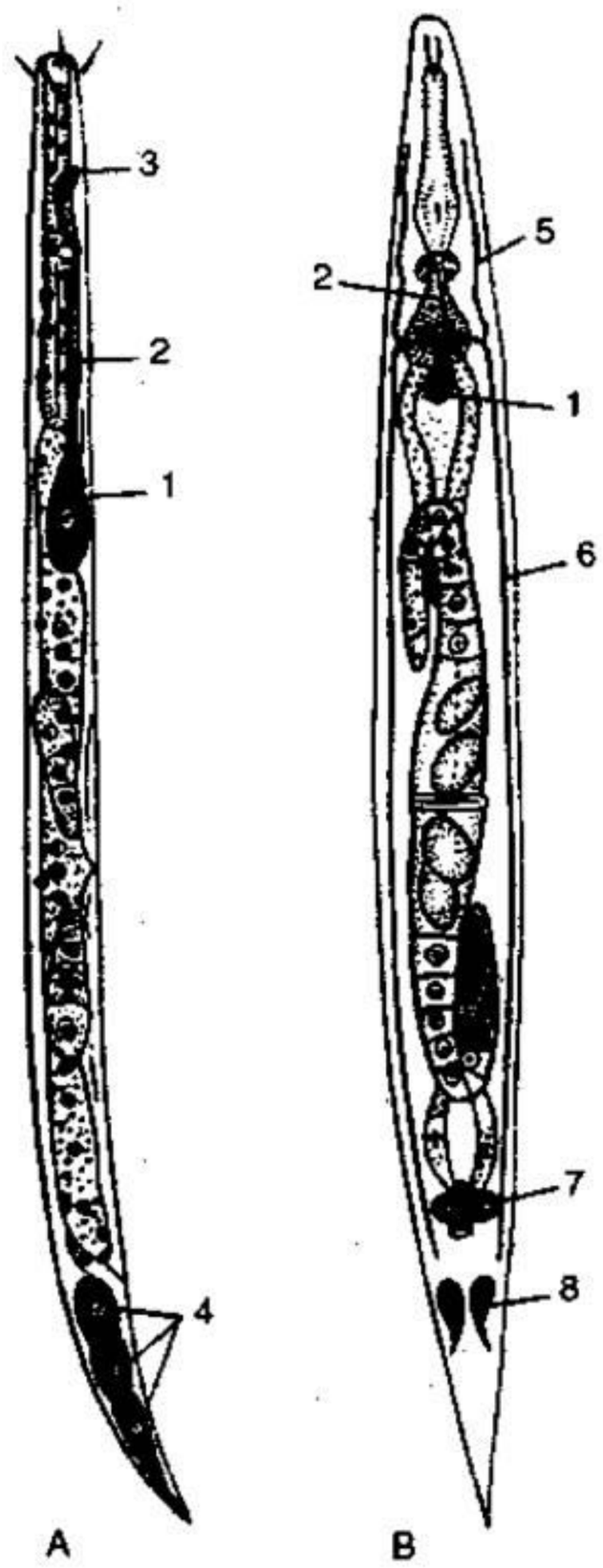
Lớp Adenophorea (hoặc Aphasmidia). Gồm phần lớn giun tròn sống tự do ở biển, nước ngọt và trong đất. Một số ít ký sinh trong cơ thể động vật và thực vật (bộ Enoplida). Tơ xúc giác và amphid phát triển ở hai bên phần đầu. Tuyến cổ dạng khối có ống tiết ngắn. Dọc cơ thể có tuyến hạ bì đơn. Cuối có tuyến đuôi tiết chất dính bám vào giá thể. Con đực không bao giờ có xòe đuôi.

Đại diện: Plectidae sống ở đất, trong môi trường hoại sinh, ăn sản phẩm hoại sinh và vi khuẩn, có loài ăn mô rễ cây thối rữa hoặc thậm chí chui vào sống trong mô rễ. Có thể coi Plectidae như nhóm mở đầu cho một kiểu sống mới: ký sinh trong mô thực vật và trong ống tiêu hóa của động vật.

Trong các đại diện của **bộ Enoplida** ta thường gặp các đại diện của họ Longidoridae, Trichodoridae và Dorylaimidae ký sinh hút nhựa và truyền virut hại cây. *Mononchus sp.* sống trong đất trồng rau đậu là nhóm ăn thịt.

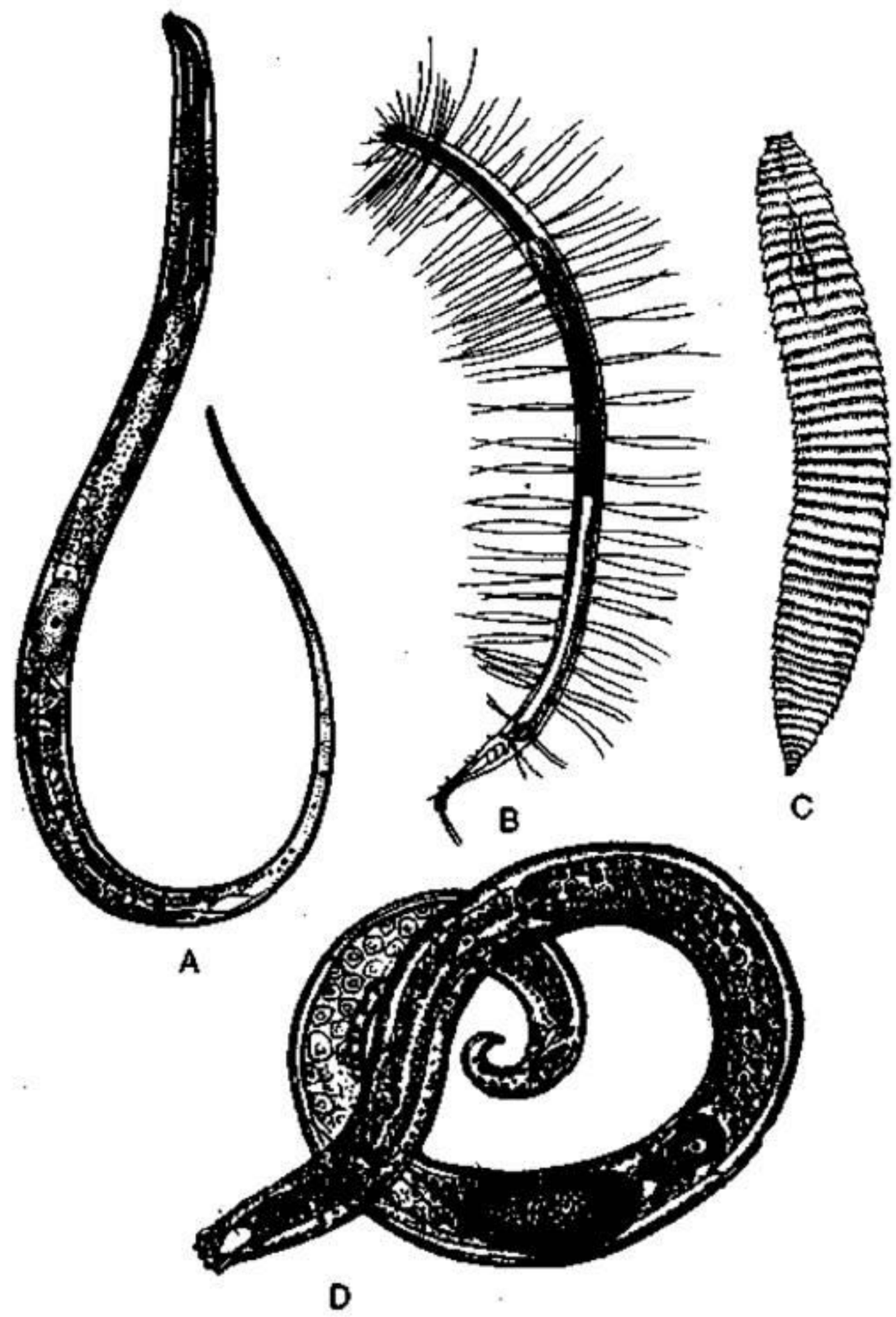
Mononchus papillatus (h.9.13D) sau 1 ngày có thể ăn 83 ấu trùng giun tròn gây nốt sần, là loài có lợi. Đáng chú ý là một số giun tròn ký sinh gây hại ở động vật. Mermitidae ký sinh ở sâu bọ làm sâu bọ chết hoặc mất khả năng sinh sản. Các đại diện của Trichocephalidae, Capillaridae, Trichinellidae ký sinh gây hại ở người và động vật có xương sống. Trong các họ này đáng chú ý là giun tóc (*Trichocephalus*) và *Capillaria* là 2 giống có nhiều loài và giun xoắn (*Trichinella spiralis*) ký sinh gây hại đáng kể ở người và động vật nước ta.

Giun tóc (*Trichocephalus*). Phần trước cơ thể vuốt nhỏ cắm sâu vào niêm mạc ruột (h.9.16), sống ở ruột già và manh tràng của người và thú. Phát triển trực tiếp. Trứng có nút ở hai đầu. Thường gặp *Trichocephalus trichiuris* ở người và khỉ, *T.suis* ở lợn, *T.ovis* ở cừu, dê, bò và *T.vulpis* ở chó.



Hình 9.12 - Phân bố của tuyến da ở 2 lớp Adenophorea (A) và Secernentea (B) (theo *Paramonov*).

1. Tuyến cổ; 2. Ống bài tiết; 3. Lỗ bài tiết; 4. Tuyến đuôi; 5, 6. Nhánh trước và nhánh sau của tuyến cổ; 7. Tuyến trực tràng; 8. Phasmid.



Hình 9.13 - Một số giun tròn sống tự do (từ *Dogel*)
A - *Menchistera subfiliformis*; B - *Steineria mirabilis*;
C - *Criconema georgiensis*;
D - *Mononchus papillatus*.

Ở nước ta tỷ lệ người bị nhiễm giun tóc cao nhất ở vùng đồng bằng và thấp hơn ở vùng đồi núi và ven biển. Tuy nhiên nhìn chung tỷ lệ nhiễm này cao hơn ở phía bắc và càng về phía nam càng giảm rõ rệt (Ví dụ 58-89% ở đồng bằng sông Hồng, 27-47% ở đồng bằng miền Trung và 0,5-1,2% ở đồng bằng sông Cửu Long, theo *Hoàng Thị Kim*, 1999).

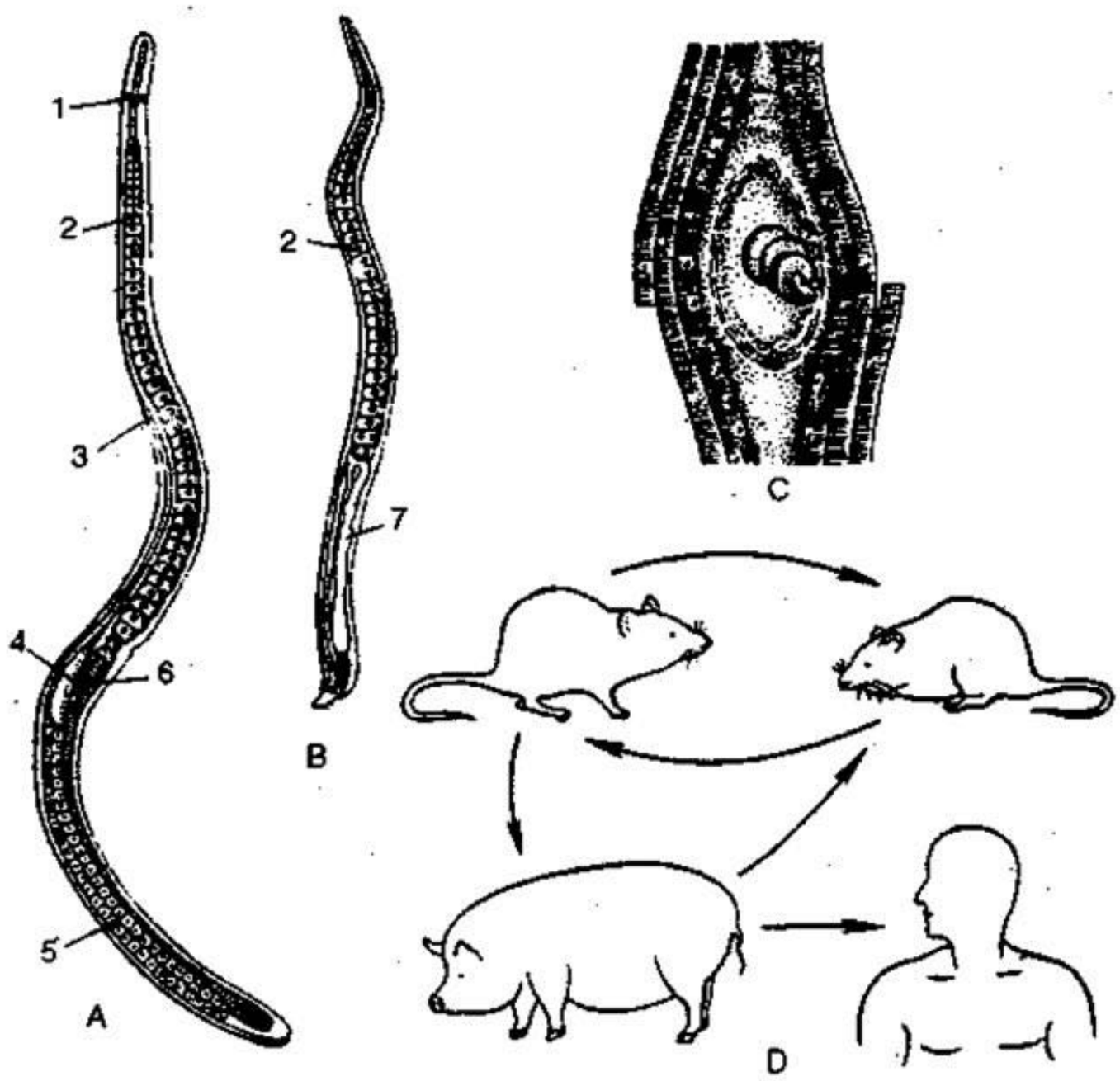
Giun xoắn (Trichinella spiralis) (h.9.14) ký sinh ở chuột, lợn, người và nhiều thú hoang, là tác nhân gây ra các ổ dịch rất nguy hiểm cho người và gia súc. Một phần đời của giun xoắn ở ruột còn một phần đời ở cơ, có thể ngay trong vật chủ cùng loài.

Người bị nhiễm giun có triệu chứng khác nhau tùy giai đoạn phát triển của giun và lượng ấu trùng nhiễm. Khi ấu trùng chuyển thành trưởng thành ở ruột có hiện tượng viêm và xuất huyết. Khi giun cái chui vào hạch bạch huyết, người bệnh sốt cao, suy nhược nhanh. Khi ấu trùng tới kết kén ở các cơ, bệnh nhân đau ở các cơ và các khớp nhai, thở khó, kiệt sức do dinh dưỡng thiếu, mặt phù, da ngứa, cơ thể nổi mẩn, xuất huyết. Nếu bị nhiễm nhiều, bệnh nhân có thể chết.

Ở nước ta đã có lần gặp ổ dịch ở Nghĩa Lộ : mèo, chó bị nhiễm nặng, lợn và chuột nhiễm ít hơn. Người bị nhiễm do ăn thịt lợn và thú hoang không nấu chín như nem, thịt tái có ấu trùng.

Lớp Secernentea (hoặc Phasmidia) Gồm giun tròn sống hoại sinh trong đất, nước ngọt và ký sinh ở động vật và thực vật. Cơ quan xúc giác là nhú chỉ có ở phần đầu. Amphid bé thường dịch về phía trước trên môi. Tuyến cổ có ống chia nhánh trong gờ hạ bì. Có tuyến phasmid là cơ quan cảm giác ở hai bên đuôi. Không có tuyến hạ bì dọc cơ thể và tuyến đuôi. Con đực thường có xoè đuôi.

Các loài gây hại trầm trọng ở người, gia súc và cây trồng tập trung ở phân lớp này.



Hình 9.14 - Hình thái và vòng đời của *Trichinella spiralis*.
A - Giun cái; B - Giun đực;
C - Ấu trùng trong cơ; D - Vòng di chuyển (theo *Dogel*)
1. Vòng hầu; 2. Tế bào thực quản; 3. Lỗ sinh dục; 4. Tử cung; 5. Tuyến trứng; 6. Ruột giữa; 7. Tuyến tinh.

Bộ Rhabditida bao gồm các nhóm hoại sinh và ký sinh. Có 3 phân bộ: Giun lươn (Rhabdiata), Giun kim (Oxyurata), Giun xoắn (Strongylata). Sau đây là một số loài xếp theo từng phân bộ.

Giun lươn (Strongyloides stercoralis, Phân bộ Giun lươn) (h.9.15) ký sinh ở niêm mạc ruột non, tuy không phổ biến ở nước ta nhưng có vòng phát triển đặc biệt, với các thế hệ không xen kẽ có quy luật, thế hệ ký sinh và thế hệ sống tự do.

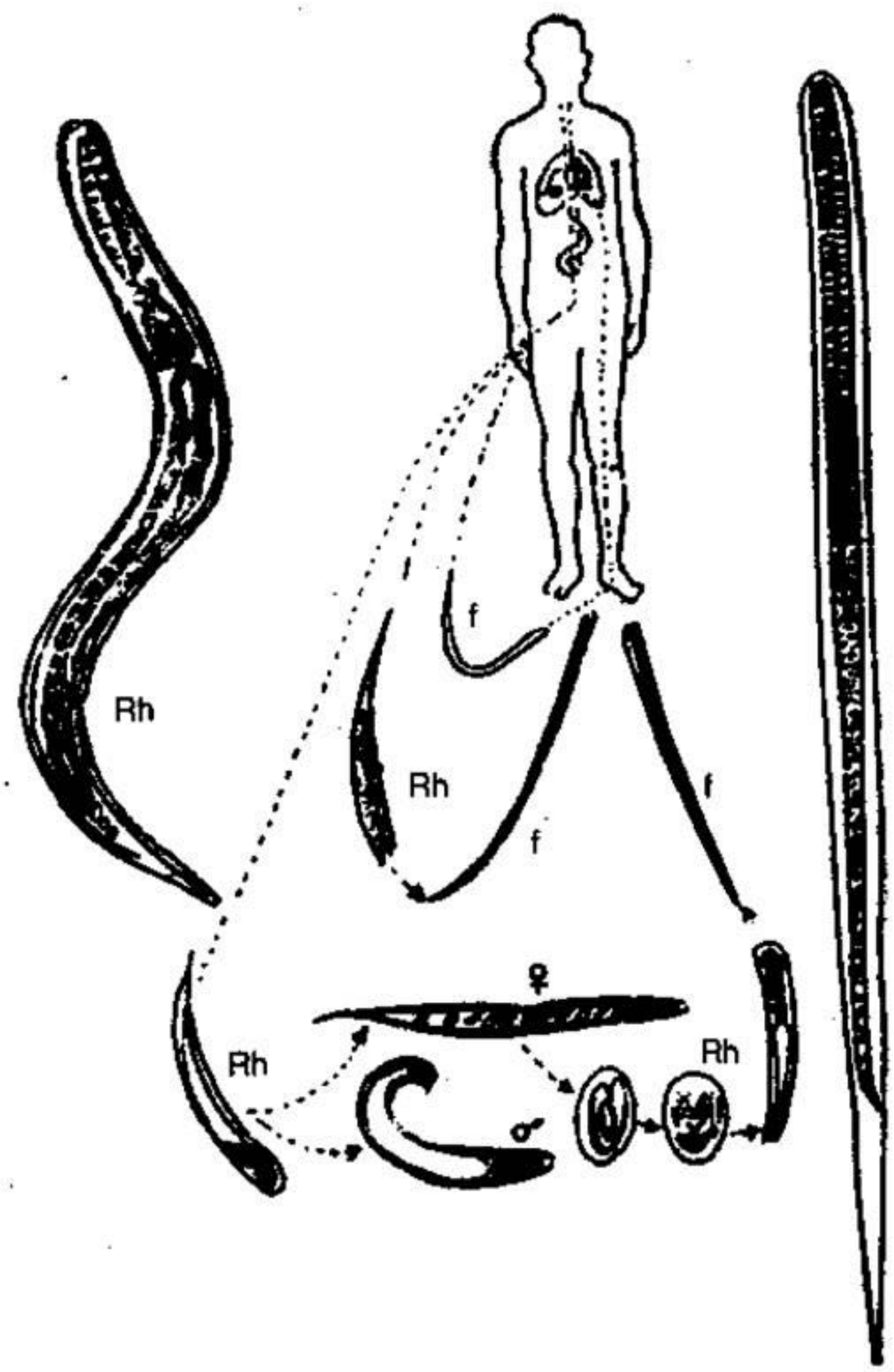
Giun kim (Oxyuris và Enterobius, Phân bộ Giun kim). Giun kim ký sinh trong ruột non của người và thú. Phát triển trực tiếp. Thường gặp *Enterobius vermicularis* (h.9.16) sống trong phần cuối ruột non đầu ruột già của người gây rối loạn tiêu hóa.

Ở trẻ có thể gây co giật, động kinh, run tay, chóng mặt. Chúng còn gây sưng tấy và lở loét quanh hậu môn hoặc phần ngoài của cơ quan sinh dục (ở các em gái) do các em gãi khi giun kim cái ra vùng này đẻ trứng, thường vào ban đêm. Khi gãi, trứng giun kim dính vào tay rồi tự nhiễm qua miệng. Trong bộ này còn thường gặp *Heterakis beramporia* ký sinh ở manh tràng gà và *Ganguleterakis spumose* ký sinh ở manh tràng và ruột chuột.

Giun móc (*Ancylostoma* - Phân bộ Giun xoắn). Giun có móc trong khoang miệng, ký sinh trong ruột non của người và thú gây tổn thương niêm mạc ruột và thiếu máu trầm trọng. Mỗi ngày mỗi giun móc hút 0,6ml máu. Người bị nhiễm 100-1000 giun móc không phải là hiếm, tức là mỗi ngày mất đứt đi cho chúng ít nhất 60ml máu. Trứng theo phân ra ngoài và nở thành ấu trùng. Ấu trùng

xâm nhập trở lại vào vật chủ có thể bằng hai con đường, hoặc qua lỗ miệng, hoặc qua da rồi theo mạch máu xuyên qua thành phế nang, vào khí quản tới khoang miệng trước khi xuống ruột và trưởng thành ở đó. Thường gặp *A.duodenale* ở người, *A.brasiliense* ở mèo, *A.caninum* ở chó. Ngoài ra trong cùng họ Ancylostomatidae còn thường gặp các loài *Bunostomum phlebothenum*. *Agriostomum vryburgi* ký sinh trong ruột trâu bò và giun mỏ (*Necator americanus*) ký sinh ở khoảng 900 triệu người trên thế giới, có vòng đời và đặc điểm gây bệnh gần với giun móc.

Ở nước ta tỷ lệ và cường độ nhiễm giun móc ở người thay đổi tùy vùng, do đặc điểm thổ nhưỡng và điều kiện vệ sinh canh tác và do tiếp xúc thường xuyên hay hạn chế với nguồn bệnh, tùy theo nghề nghiệp và giới tính.



Hình 9.15 - Vòng đời và ấu trùng giun lươn (*Strongyloides stercoralis*). f. Dạng thực quản hình trụ; Rh . Dạng thực quản có bầu của ấu trùng (theo *Faust*).

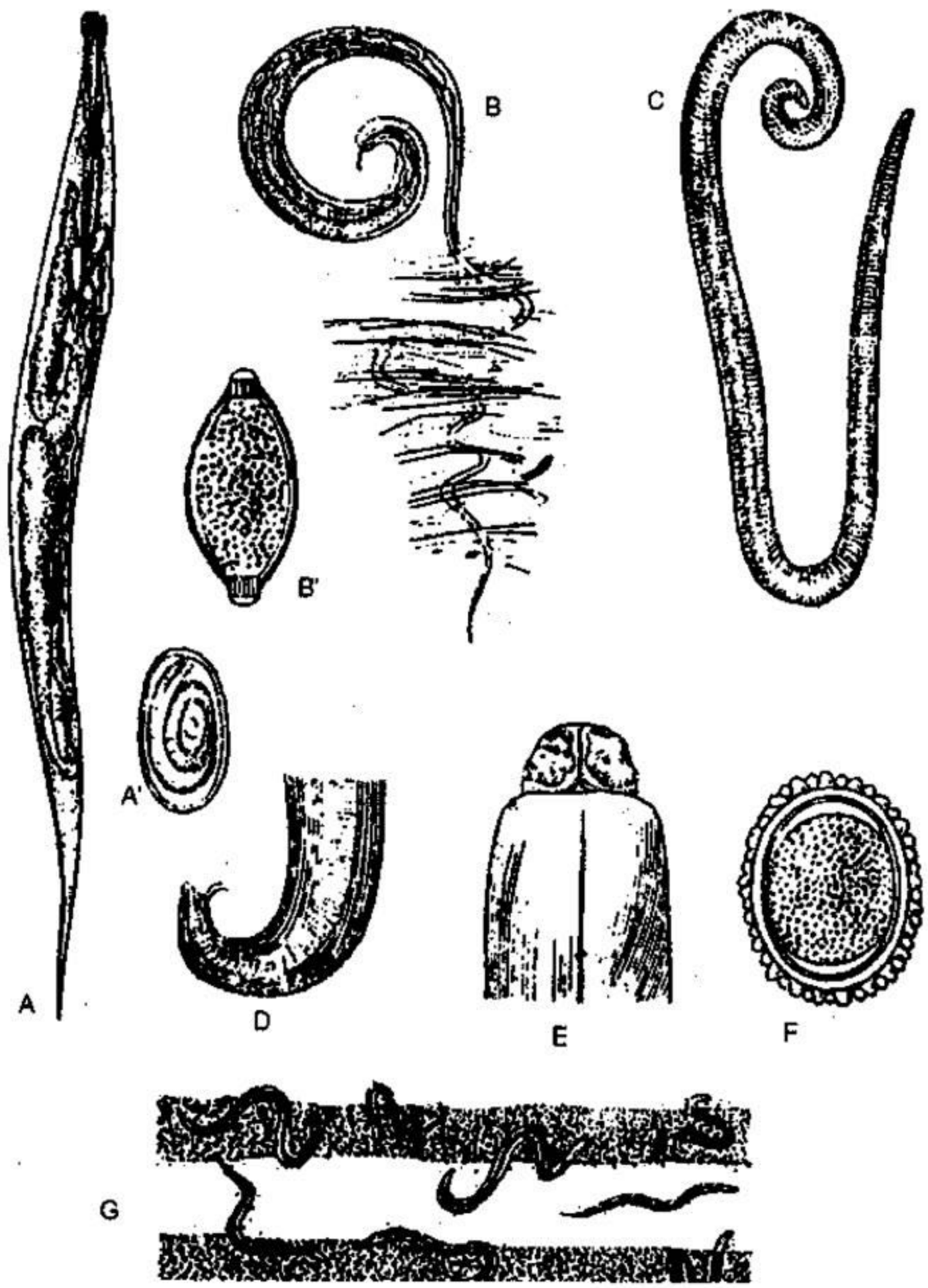
Trong phân bộ này còn có nhiều loài gây bệnh đáng kể cho gia súc: giun thận lợn (*Stephanurus dentatus*) phát triển qua giun đất; giun kết hạt (*Oesophagostomum*) có ấu trùng kết thành hạt ở ruột gia súc, phát triển trực tiếp; giun phổi (*Metastrongylus*) ở phổi lợn, truyền qua giun đất; *Dictyocaulus* ở phổi thú nhai lại, phát triển trực tiếp. Nhiều loài trong họ Trichostrongylidae cũng thường gặp ở gia súc như *Trichostrongylus axei* ở nhai lại; *Sarvaria bubalis*, *Cooperia laterouniformis*, *C.pectinata* và *Mecistocirus digitatus* ở trâu bò; *Haemonchus contortus* ở dê, cừu ...

Tuy nhiên một số Rhabditida trong 2 họ Steinernematidae (*Steinerma bibionic*, *S. caprocapsae*, *S. feltiae*) và Heterorhabditidae (*Heterorhabditis bacteriophora*...) tiêu diệt ấu trùng sâu bọ trong tự nhiên là nhóm giun tròn có ích, đã được nhiều nước gây nuôi trong khoảng 10 năm gần đây để chế thuốc sinh học diệt sâu hại. Ngoài ra còn phải kể đến *Caenorhabditis elegans* (họ Rhabditidae) là đối tượng nghiên cứu phát triển, lão hóa và tập tính hiện nay của khoảng 60 phòng thí nghiệm nổi tiếng trên thế giới. Với hiểu biết thấu đáo về đối tượng (loài động vật đầu tiên có bản đồ gen được xác định hoàn chỉnh; số lượng tế bào của từng cơ quan không lớn và ổn định ở trưởng thành) cùng với thành thục nhanh (sinh sản sau 3-4 ngày tuổi) và dễ nuôi với mật độ lớn (khoảng 10000 con trong một đĩa pêtri) trong điều kiện bình thường của phòng thí nghiệm, loài này đang là đối tượng quan trọng để nghiên cứu cơ sở phân tử của các hiện tượng sinh học.

Bộ Tylenchida. Tập trung phần lớn ở các loài ký sinh gây hại đáng kể ở thực vật. Ngoài ra có số ít ký sinh ở động vật hoặc ăn thịt. Có chủy xuyên vào mô vật chủ, tiết enzym tiêu hóa và hút dịch. Sau đây là một số loài đại diện:

Meloidogyne incognita (h.9.17) gây sần rễ, làm giảm năng suất nhiều cây thực phẩm nhất là dưa chuột, dưa đỏ, cà chua. Giun đực và cái khác nhau rõ rệt về hình dạng. Đực hình giun còn cái phình to. Chỉ cần 15 ngày kể từ khi ấu trùng xâm nhập vào rễ đã có giun cái trưởng thành và 6 ngày sau đã đẻ trứng. Trứng tập trung trong bao trứng ở đuôi con cái. Ấu trùng chui vào đất và gây nhiễm cho cây khác. Năng suất cây bị nhiễm giảm từ 40 - 60%.

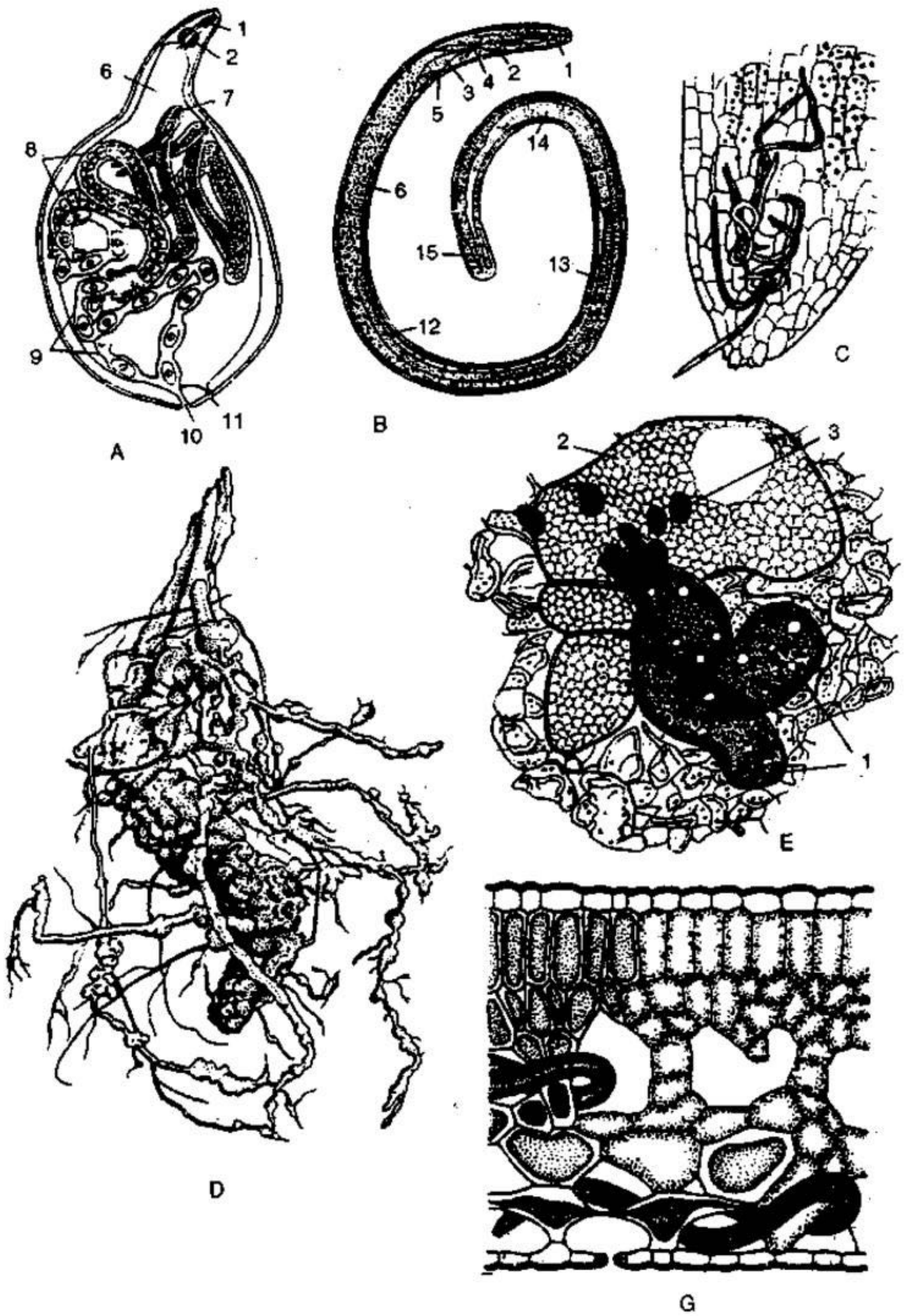
Giun tròn là một trong những nhóm hại cây quan trọng, có thể không kém vai trò của sâu hại. Ở ta nghiên cứu về nhóm này chỉ mới bắt đầu, cho đến nay đã phát hiện được khoảng 250 loài giun tròn hại cây (Nguyễn Ngọc Châu, Nguyễn Vũ Thanh, 2000), trong số này có 65 loài hại lúa, 33 loài hại ngô, 39 loài hại chè, 31 loài hại mía và 23 loài hại dứa.



Hình 9.16 - Một số giun tròn ký sinh ở người .
A - Giun kim (*Enterobius vermicularis*) và trứng (A');
B - Giun tóc (*Trichocephalus trichiuris*) và trứng (B'); C, D, E, F,
G - Giun đũa người (từ *Grassé*).

Bộ Spirurida gồm các giun tròn ký sinh động vật và người, được sắp xếp thành các phân bộ Spirurata, Ascaridata, Cucullamata, Camallanata và Filariata. Sau đây là một số nhóm thường gặp và gây hại phổ biến.

Giun đũa (phân bộ Ascaridata) ký sinh phổ biến trong ruột của động vật có xương sống. Phần lớn phát triển trực tiếp. Trứng sau khi vào cơ thể vật chủ, giải phóng ấu trùng. Ấu trùng có thể cho trưởng thành ngay khi còn ở trong đất (*Ascaridia*) hoặc sau khi đã xâm nhập vào vật chủ và di chuyển phức tạp qua hệ tuần hoàn để cho trưởng thành ký sinh trong ruột (*Ascaris*). Một số loài (*Porracaecum*) còn phát triển qua vật chủ trung gian. Thường gặp *Ascaris lumbricoides* ở người, *A.suum* ở lợn, *A.ovis* ở cừu, *Parascaris equorum* ở ngựa, *Toxascaris faonina* và *Toxoscara canis* ở chó, *Ascaridia galli* ở gà, *Neoascaris vitulorum* ở bê nghé.



Hình 9.17 - Giun tròn ký sinh gây hại thực vật (A, B, D từ *Dogel*; C, E từ *Zenkevich*; G từ *Buchsbaum* và *Pearse*).

A-E - Giun tròn gây sần *Meloigyne incognita*; A - Con cái; B - Con đực; C - Ấu trùng xâm nhập vào rễ; D - Rễ dưa chuột bị nổi sần. 1. Kim hút; 2. Bầu thực quản; 3. Tuyến thực quản; 4. Vòng hầu; 5. Lỗ bài tiết; 6. Ruột; 7. Tuyến trứng; 8. Ống dẫn trứng; 9. Tử cung; 10. Lỗ sinh dục cái; 11. Hậu môn; 12. Tuyến tinh; 13. Ống dẫn tinh; 14. Tinh nang; 15. Gai giao phối. E. Mô rễ với giun cái (1), tế bào khổng lồ (2) chứa nhân (3). G. Giun tròn hại lá.

Giun đũa người (*Ascaris lumbricoides*) (h.9.16C-G) là loài giun cỡ lớn (đực dài 20 - 30cm) và có tỷ lệ nhiễm cao ở nước ta. Do vòng di chuyển trong cơ thể người phức tạp, ấu trùng theo hệ tuần hoàn qua gan, phổi, trước khi cho trưởng thành sống ở ruột, triệu chứng của bệnh giun đũa đa dạng tùy theo từng giai đoạn phát triển. Khi ở ruột, trưởng thành tiết độc tố gây buồn nôn, đau bụng vặt,

ăn không tiêu, hoặc tắc ruột, giun chui ống mật. Ấu trùng có thể cư trú tại nhiều nội quan gây triệu chứng nghiêm trọng như áp xe gan do giun đũa hoặc đưa vi trùng vào các tổ chức của cơ thể.

Giun đũa đẻ nhiều, mỗi ngày có thể đẻ tới 20 vạn trứng, tức khoảng 73 triệu trứng/năm. Trứng bền vững do có vỏ dày. Khí hậu nhiệt đới thuận lợi cho trứng phát triển (nhiệt độ tối thiểu là 24°C - 25°C) và tập quán sử dụng phân tươi trong trồng trọt là nguyên nhân của tỷ lệ nhiễm giun đũa cao ở nước ta.

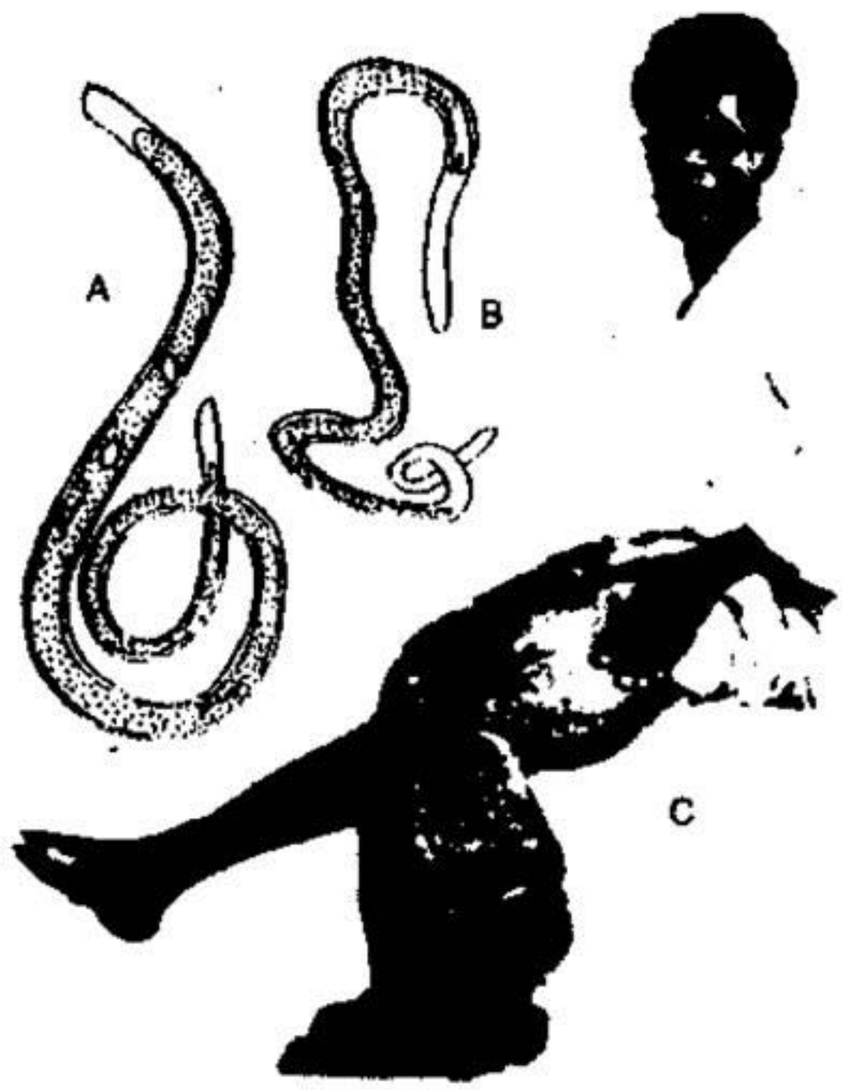
Tỷ lệ nhiễm giun đũa ở nước ta thay đổi tùy vùng. Nhìn chung tỷ lệ nhiễm ở đồng bằng cao hơn ở vùng núi và ở phía bắc cao hơn ở phía nam, liên quan tới thói quen sử dụng phân tươi để bón ruộng và hoa màu. Theo lứa tuổi, trẻ em thường có tỷ lệ nhiễm cao hơn ở người lớn.

Giun chỉ (phân bộ Filariata). Giun cái có dạng sợi, ký sinh ở cơ quan kín như hệ tuần hoàn, bạch huyết, hốc cơ thể, màng não của động vật có vú, chim, bò sát và lưỡng cư. Phát triển gián tiếp qua vật chủ trung gian là chân khớp. Giun chỉ gây nhiều bệnh nguy hiểm ở người như phù bộ phận sinh dục nam (đã gặp trường hợp bìu dái người bệnh cân nặng 18kg), phù vú, phù chân (bệnh chân voi), phù mặt ... Ở chim thường gặp nhiều loài trong giống *Diplotriaena*, *Aprocta* và ở thú thường gặp nhiều loài trong giống *Dirofilaria* và *Setaria*. Đặc biệt *Dirofilaria macacae* ký sinh phổ biến trong khoang bụng của khỉ, voọc, cừu.

Ở nước ta, bệnh chân voi ở người do giun chỉ *Wuchereria bancrofti* hoặc *Brugia malayi* gây nên. Người bị bệnh giun chỉ do bị muỗi chứa ấu trùng đốt. Ấu trùng giun chỉ vào mạch máu tới mạch bạch huyết và trưởng thành ở đó. Giun cái đẻ ấu trùng và ấu trùng chỉ xuất hiện ở mạch máu ngoại vi về đêm, là lúc muỗi thường hút máu. Vào muỗi, ấu trùng xuyên qua vách dạ dày và sau khoảng 15 giờ sẽ tới ngực muỗi, lớn dần đến khoảng 1 - 2mm thì có khả năng truyền bệnh sang người. Khả năng truyền bệnh qua muỗi phụ thuộc vào mật độ của ấu trùng trong máu người bệnh. Khả năng cao nhất ở mật độ 3 ấu trùng/mm^3. Nhiều hơn 10 ấu trùng/ mm^3 có thể gây chết muỗi.

Người có ấu trùng giun chỉ có thể suốt đời ở thời kỳ nung bệnh, có thể bị viêm hạch bạch huyết, bị nhức đầu, mệt mỏi hoặc thương tổn một số bộ phận. Chúng có thể gây tắc mạch bạch huyết, úng dịch và tiếp theo là mô liên kết ở bộ phận sinh trưởng mạnh trở nên cứng và dày, lưu thông máu và bạch huyết bị cản trở gây hiện tượng *phù chân voi*. Bệnh nhân còn có thể bị phù thũng phúc mạc, đái và đi ngoài ra bạch huyết.

Bệnh giun chỉ do *Wuchereria bancrofti* (h.9.18) gặp chủ yếu ở nhân dân thành phố và thị trấn. Muỗi truyền bệnh là *Culex fatigans* và *Anopheles hyrcanus*. Ấu trùng xuất hiện ở mạch máu ngoại vi của người từ 23 giờ đến 2 giờ sáng. Bệnh do *Brugia malayi* gặp chủ yếu ở nông thôn do muỗi *Mansonia* truyền bệnh. Muỗi này chỉ sống ở những vùng có bèo Nhật Bản (do bọ gậy có tập quán cắm ống thở vào thân bèo để thở). Thời gian xuất hiện của ấu trùng *Brugia malayi* ở mạch ngoại vi không cố định, khoảng 4 giờ sáng. Trên thế giới có khoảng 100 triệu người bị bệnh chân voi, được coi là một trong các bệnh đang lan nhanh. Năm 1998 tổ chức y tế thế giới (WHO) và công ty dược Smithkline Beecham dự kiến phối hợp thanh toán bệnh này trước năm 2020.



Hình 9.18 - Ấu trùng giun chỉ (*Wuchereria bancrofti*)(A); *Brugia malayi*(B) và C - người bị bệnh chân voi (A, B từ *Đỗ Dương Thái*, C từ *Buchsbaum*)

Ngoài ra còn phải kể đến giun chỉ *Onchocerca*, thủ phạm gây bệnh mù mắt cho khoảng 40 triệu người (chủ yếu ở tây Phi) hiện nay trên thế giới.

Giun đuôi xoắn (phân bộ Spirurata) ký sinh chủ yếu trong ống tiêu hóa của động vật có xương sống, phát triển qua vật chủ trung gian là sâu bọ hoặc giáp xác.

Ở động vật nuôi thường gặp *Ascarops strongylinus*, *Physocephalus sexalatus* trong dạ dày lợn, phát triển qua sâu bọ cánh cứng. Ở gà thường gặp *Acuaria hamulosa*, *Dispharynx nasuta* và *Oxyspirura mansoni* phát triển qua giáp xác và sâu bọ. Ở chó, mèo thường gặp *Physaloptera praeputialis* và ở trâu bò thường gặp *Thelajia rhodesii*.

Thành phần loài phong phú và môi trường sống đa dạng với một số lượng lớn các loài ký sinh ở động vật và thực vật quyết định tầm quan trọng thực tế của giun tròn. Ngoài ra giun tròn còn gợi cho ta một trong những con đường chuyển sang đời sống ký sinh của động vật.

IV- GIUN TRÒN VÀ NGUỒN GỐC NỘI KÝ SINH

Giun tròn là nhóm có nhiều đại diện sống tự do và ký sinh ở động vật và thực vật. Các nhóm sống hoại sinh giữ vị trí chuyển tiếp giữa hai kiểu sống nói trên. Sống trong môi trường hoại sinh quanh rễ cây, chúng dễ dàng sử dụng rễ cây thối rữa rồi xâm nhập vào cây, trở thành giun tròn ký sinh thực vật. Cũng do sống trong môi trường hoại sinh, giun tròn cũng dễ dàng xâm nhập vào môi trường tương tự trong ống tiêu hóa của động vật. Mối quan hệ ngẫu nhiên ban đầu này được củng cố dần thành mối quan hệ có quy luật giữa vật chủ và giun tròn ký sinh trong ống tiêu hóa. Bước chuyển này còn để lại nhiều dấu vết trong vòng đời của giun tròn có cả thế hệ sống tự do và ký sinh. Ấu trùng *Aloionema* sống tự do trong rêu, có thể cùng thức ăn rơi ngẫu nhiên vào ống tiêu hóa của sên trần (*Arion*). Ở đây ấu trùng không những không chết mà có thể sinh trưởng nhanh gấp đôi so với các cá thể sống tự do. Giun phổi cóc (*Rhabdias bufonis*) trong vòng đời xen kẽ thế hệ sống tự do gồm cá thể đơn tính bé và thế hệ ký sinh gồm cá thể lưỡng tính, lớn gấp đôi. Trong trường hợp này, ký sinh đã trở thành một giai đoạn bắt buộc trong vòng đời. Giun lươn (h.9.15) ký sinh ở người có thể phát triển, hoặc qua thế hệ sống tự do nếu gặp điều kiện thuận lợi, hoặc ấu trùng xâm nhập trực tiếp vào người. Bước biến đổi tiếp theo là mất thế hệ sống tự do, môi trường ngoài chỉ là môi trường phát tán và hình thành giun tròn ký sinh theo đúng nghĩa của nó.

Ở giun tròn ký sinh động vật phát triển trực tiếp là kiểu đơn giản nhất gặp ở hầu hết các phân bộ. Kiểu phát triển gián tiếp qua vật chủ trung gian bằng đường tiêu hóa có thể mở đầu bằng hình thành vật chủ chứa, sau đó vật chủ chứa mới trở thành vật chủ trung gian.

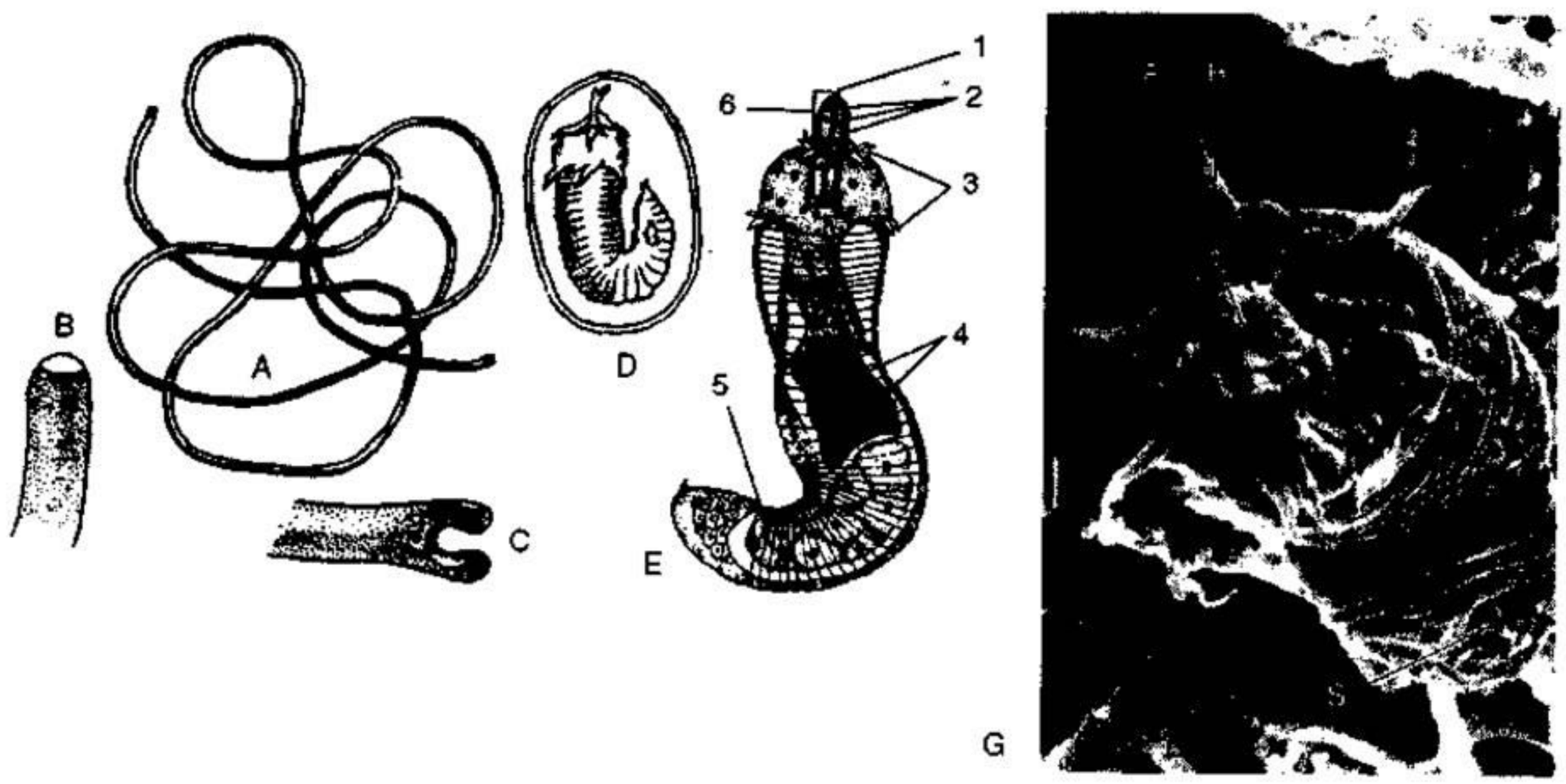
NGÀNH GIUN CƯỚC (GORDIACEA HOẶC NEMATOMORPHA)

Đặc điểm xác định :

- Trưởng thành hình sợi. Không có số lượng tế bào ổn định. Có tầng cuticun bằng keo. Phát triển qua lột xác.
- Không có nguyên đơn thận. Bao cơ chỉ có một lớp cơ dọc.
- Phân tính. Ấu trùng có hình thái khác hẳn trưởng thành, có vòi thu được vào trong.

Hiện biết khoảng 325 loài ký sinh trong cơ thể chân khớp, chủ yếu ở sâu bọ.

Giun cước trưởng thành hình sợi (dài 2cm - 1,5m, rộng ít khi quá 2mm) (h.9.19A-C). Trưởng thành rời vật chủ, đẻ trứng ở ngoài, trong nước hoặc đất ẩm. Một đời giun cước đẻ khoảng trên 1 triệu trứng. Trứng nở thành ấu trùng có hình thái khác hẳn trưởng thành (h.9.19D,E), có vòi có thể thò thụt, có ống tiêu hóa. Ấu trùng xâm nhập vật chủ hoặc trực tiếp, hoặc qua đường tiêu hóa, qua vật chủ trung gian (thường là ấu trùng sâu bọ). Phát triển trong cơ thể vật chủ, ống tiêu hóa của giun cước thoái hóa dần, thức ăn ngấm trực tiếp qua thành cơ thể từ dịch của vật chủ. Trưởng thành khi đã rời vật chủ hầu như không hoạt động và chỉ sống nhờ chất dự trữ đã có.



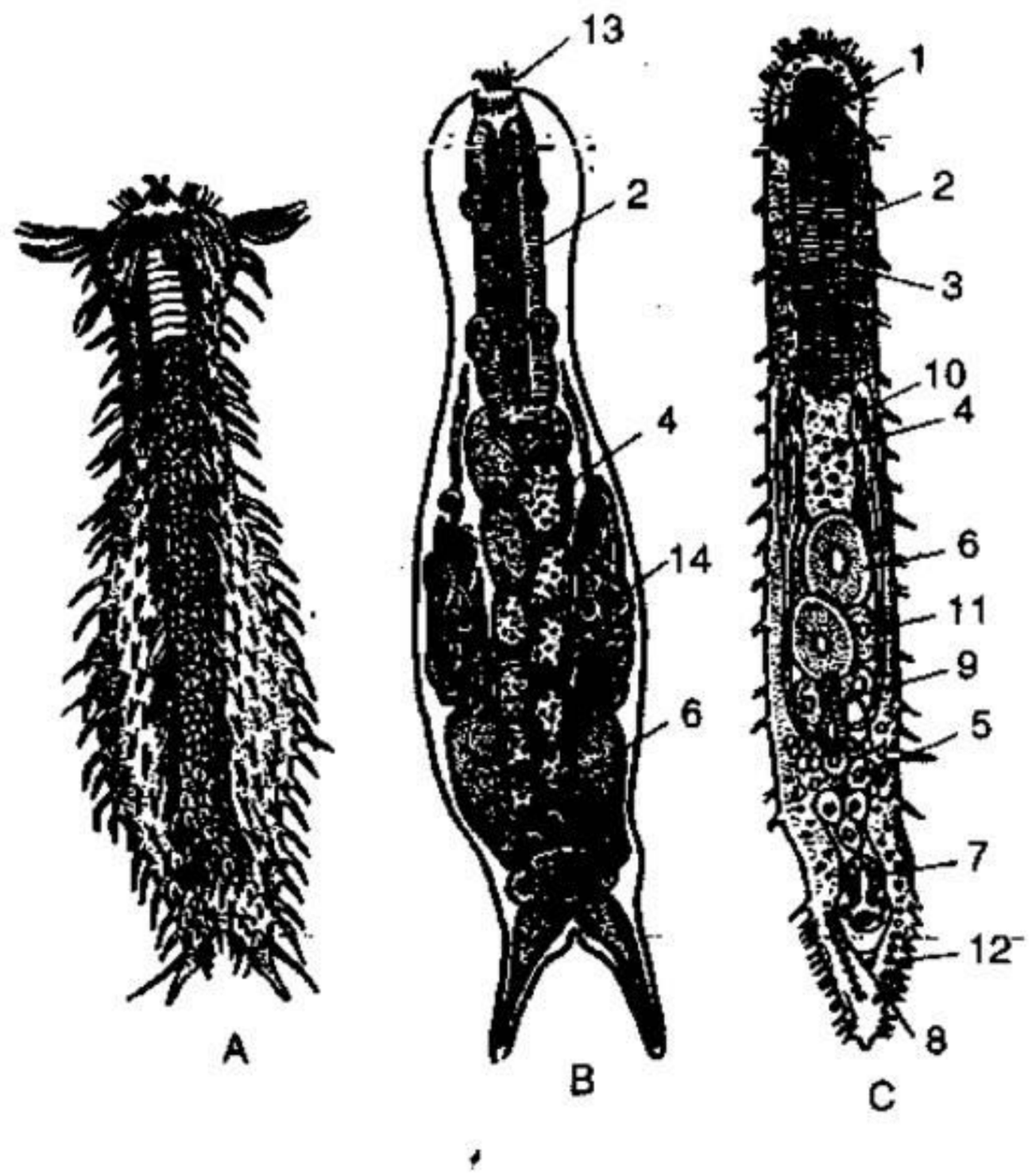
Hình 9.19 - Giun cước *Gordius aquaticus* (A-D từ *Zenkevich*, E-G từ *Pechenik*)
A - Cơ thể nhìn chung; B - Phần đầu; C - Phần đuôi; D - Ấu trùng trong vỏ trứng; E - Cấu tạo chi tiết của ấu trùng; G - Ấu trùng giun cước *Chordodes morgani* nhìn chếch phía trước bụng (HVĐTq, đoạn thẳng bằng 208μ) 1. Lỗ miệng; 2. Bộ 3 chủy xuyên; 3,H. Gai; 4. Tuyến độc; 5. Hậu môn; 6,P. Vòi; S. Gai đuôi.

Giun cước có nhiều đặc điểm giống giun tròn (hình dạng chung của cơ thể, thiết diện ngang tròn, có tầng cuticun dạng keo và lớn lên qua lột xác, đơn tính). Tuy nhiên một số đặc điểm khác lại khác rõ rệt với giun tròn (số lượng tế bào của cơ thể trưởng thành không cố định, phát triển qua ấu trùng khác hẳn trưởng thành, thiếu hoàn toàn hệ bài tiết, trưởng thành có cơ quan tiêu hóa tiêu giảm. Giữa ấu trùng giun cước, Priapulida và Kinorhyncha đều có vòi có thể thu vào trong, thường được dùng để chứng minh sự gần gũi giữa 3 nhóm này.

NGÀNH GIUN BỤNG LÔNG (GASTROTRICHA)

Đặc điểm xác định:

- Có số lượng tế bào của cơ thể ổn định. Mô bì phía lưng có tầng cuticun nội bào, nhưng phía bụng có lông bơi.
- Có nguyên đơn thận. Bao cơ có cả cơ vòng và cơ dọc.
- Lưỡng tính.



Hình 9.20 - Cấu tạo của giun bụng lông *Chaetonotus maximus* ở nước ngọt: A - Nhìn ngoài; B - Cấu tạo trong và C - Cấu tạo trong của *Macrodasys buddenbrocki* ở biển (từ *Dogel*)
1.Hố khứu giác; 2. Thực quản; 3. Lỗ thực quản; 4. Ruột giữa; 5. Tuyến trứng; 6. Trứng; 7. Ống dẫn tinh; 8. Hậu môn; 9. Cơ quan giao phối; 10 Tuyến tinh; 11. Ống dẫn tinh; 12. Nhú bám; 13. Lỗ miệng; 14. Nguyên đơn thận.

Nhóm nhỏ (đã biết khoảng 400 loài) sống trong nền đáy ở biển và nước ngọt (h.9.20), ăn cặn vẩn và sinh vật bé (vi khuẩn, tảo khuê...). Cơ thể bé (dài 1 - 1,5mm). Là nhóm có ý nghĩa chủng loại vì bên cạnh các đặc điểm của giun tròn (có ruột sau, có khoang trống giữa thành cơ thể và thành ruột trong phát triển phôi nhưng tiêu giảm ở trưởng thành, có dạng phân tính, có tầng cuticun ở mặt lưng, số tế bào của cơ thể ít và ổn định, phân cắt trứng xác định, phóng xạ hoặc đối xứng hai bên) còn giữ nhiều đặc điểm của giun giẹp sống tự do (mô bì phía bụng có lông bơi, có tế bào tuyến kép, bao cơ có cả cơ vòng và cơ dọc, bài tiết bằng nguyên đơn thận và cấu tạo chung của hệ sinh dục).

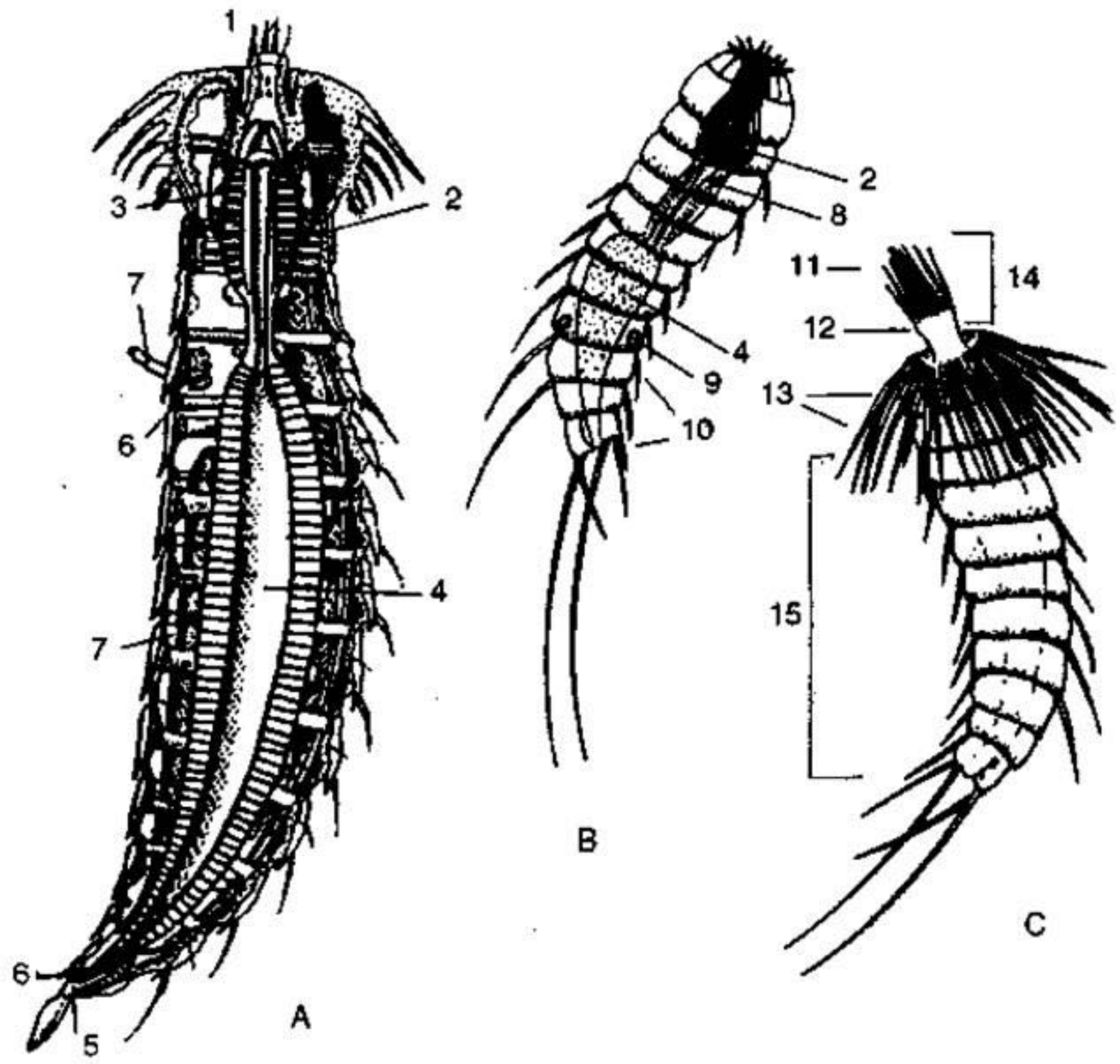
NGÀNH KINORHYNCHA

Đặc điểm xác định:

- Có tầng cuticun bằng kitin. Phát triển qua lột xác.
- Có một đôi nguyên đơn thận. Hệ thần kinh và hệ cơ sắp xếp phân đốt. Nhìn ngoài có 13 đốt: đầu, cổ và 11 đốt thân. Phần đầu thu được vào trong.
- Phân tính.

Hiện biết 150 loài, cỡ bé (thường dưới 1mm, h.9.21). Sống ở biển, bò trên bùn đáy hoặc ít gặp hơn trên cây thủy sinh nhờ hoạt động của vòi thò thụt và các gai. Ăn vi khuẩn. Có thể gặp với mật độ cao, 2 triệu con/1m^2.

Cơ thể có thể xoang giả, có tầng cuticun bằng kitin bọc ngoài. Con non có hình dạng giống trưởng thành và trưởng thành sau 6 lần lột xác. Cơ quan tiêu hóa dạng ống. Có 1 đôi nguyên đơn thận. Phân tính. Không có hệ tuần hoàn và hô hấp chuyên hóa.



Hình 9.21 - Kinorhyncha (A từ *Zenkevich*; B,C từ *Pechenik*) A - Cấu tạo cơ thể; B,C - Echiniderella có phần đầu thu vào (B) và duỗi ra (C).
1. Lỗ miệng; 2. Hầu; 3. Vòng hầu; 4. Ruột; 5. Lỗ hậu môn; 6. Lỗ sinh dục; 7. Tuyến sinh dục; 8. Thực quản; 9. Nguyên đơn thận; 10. Gai thân; 11. Chủy; 12. Vòi; 13. Gai móc; 14. Đầu; 15. Thân.

Trong các nhóm động vật có thể xoang giả, sắp xếp phân đốt của một số hệ cơ quan chỉ gặp ở Kinorhyncha. Từ trước ra sau có đốt đầu, đốt cổ và 11 đốt thân. Thường thì đốt đầu, có khi cả đốt cổ (ở một số loài) có thể thu vào trong khi co vòi.

Trên đốt đầu có một vành gai (scalid) và một vành chủy quanh miệng. Phần trước ống tiêu hóa có thể thò thụt, tạo thành vòi. Đốt cổ và có thể cả đốt thân đầu tiên có nhiều tấm cuticun. Khi phần đầu thụt vào trong, các tấm cuticun này che lỗ hõm vào. Thân bao giờ cũng có 11 đốt, có nhiều gai và ống bám giúp di chuyển.

Kinorhyncha có nhiều đặc điểm của giun tròn nhưng khác hẳn ngành này ở sắp xếp phân đốt của một số hệ cơ quan.

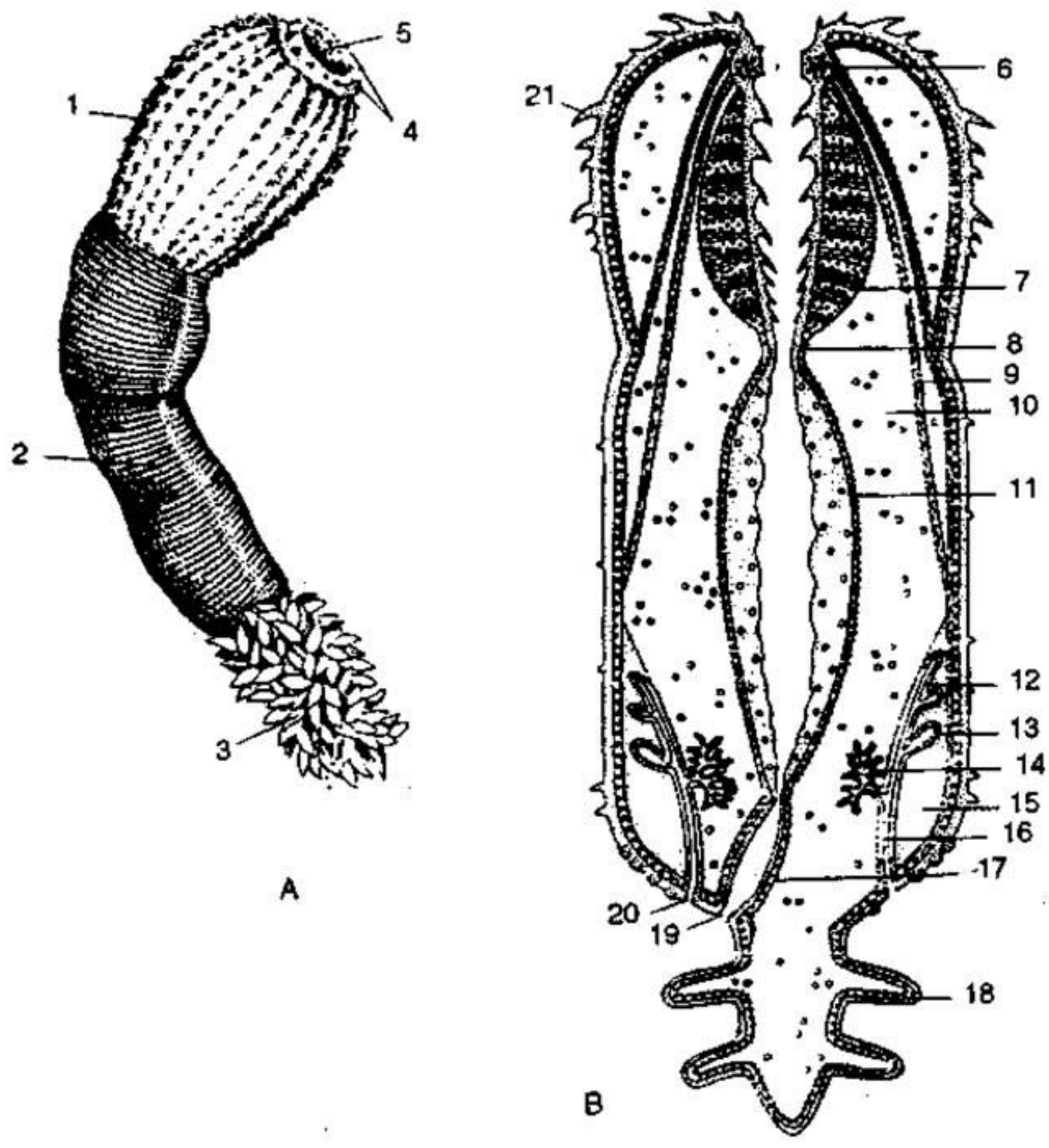
NGÀNH PRIAPULIDA

Đặc điểm xác định:

- Tầng cuticun bằng kitin. Phát triển qua lột xác.
- Phần trước cơ thể thu được vào trong. Có cả cơ vòng và cơ dọc. Có nguyên đơn thận.
- Phân tính.

Gồm ít đại diện (5 giống, 15 loài) sống ở biển, trong đáy bùn và cát ven bờ, có vị trí chủng loại chưa rõ. Hóa thạch Priapulida xuất hiện từ Cambri giữa, cách nay 525-540 triệu năm.

Cơ thể hình giun (h.9.22) cỡ nhỏ (0,2 - 10cm) có nhú mang ở cuối, khoảng 1/3 cơ thể phía trước có gai và nhú cảm giác có thể rụt vào trong thân nhờ cơ co khỏe. Thành cơ thể từ ngoài vào



Hình 9.22 - Cấu tạo của *Priapulus caudatus* A. Hình dạng chung; B. Sơ đồ cấu tạo (từ *Dogel*)
1. Vòi; 2. Thân; 3. Nhú mang đuôi; 4. Nhú cảm giác; 5. Miệng; 6. Vòng hầu; 7. Hầu; 8. Thực quản; 9. Cơ co vòi; 10. Xoang cơ thể; 11. Ruột giữa; 12. Ống dẫn sinh dục; 13. Tuyến sinh dục; 14. Nguyên đơn thận; 15. Màng treo; 16. Ống niệu sinh dục; 17. Ruột sau; 18. Màng; 19. Hậu môn; 20. Lỗ niệu sinh dục; 21. Gai vòi.

trong có tầng cuticun, lớp mô bì đơn và lớp cơ khỏe gồm cơ vòng và cơ dọc. Trong cùng có lớp mô lót mặt ngoài của xoang cơ thể. Ruột là ống thẳng từ lỗ miệng ở phía trước đến lỗ hậu môn ở cuối. Không có hệ tuần hoàn. Hô hấp qua da hoặc qua mang. Hệ thần kinh phát triển yếu, có vòng thần kinh hầu và dây thần kinh bụng. Priapulida đơn tính, tuyến sinh dục kép treo trên thành cơ thể. Cơ quan bài tiết là nguyên đơn thận. Ống bài tiết và ống dẫn sinh dục chung, là một đôi đổ ra ngoài qua lỗ niệu sinh dục phía cuối. Trứng phân cắt đối xứng hai bên. Từ trứng nở thành ấu trùng cũng sống ở đáy như trưởng thành. Ấu trùng có thể cấu tạo rất đơn giản như ở *Priapulus caudatus*, chỉ là một lớp mô bì chứa khối tế bào chưa phân hóa ở trong, hoặc có cấu tạo phức tạp đã rất giống trưởng thành, chỉ khác là phần thân giẹp hơn theo hướng lưng bụng (*Halicryptus spinulosus*). Ấu trùng chuyển thành trưởng thành qua lột xác, có thể mất hàng năm.

Priapulida có cấu tạo xoang cơ thể và có cách sống gần với một số nhóm giun đốt (như Sipunculida, Echiurida) và đã có tác giả gộp chúng vào một ngành riêng (ngành Gephyrea) nhưng lại có đặc điểm khác hẳn như không hề có dấu vết của ấu trùng trochophora đặc trưng của giun đốt. Trái lại ấu trùng của Priapulida, kể cả cách sống và hình thái cấu tạo, rất giống với Kinorhyncha trưởng thành, chứng tỏ quan hệ gần gũi của 2 ngành này.

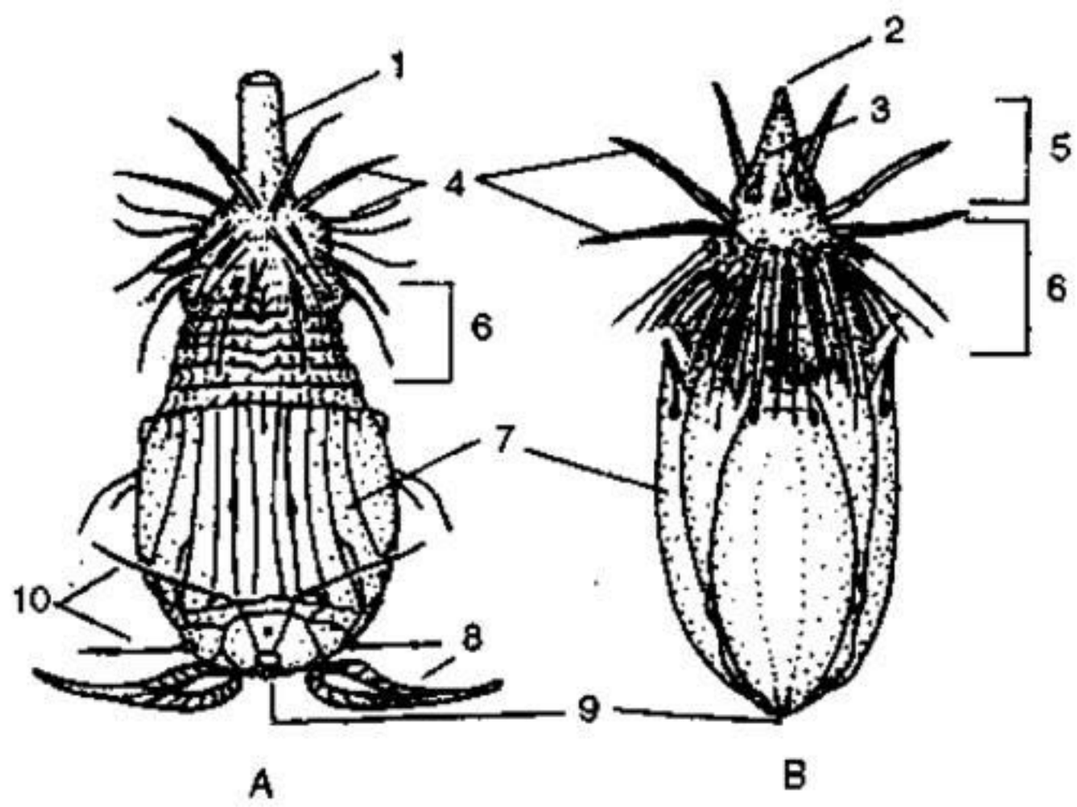
NGÀNH LORICIFERA

Đặc điểm xác định:

- Tầng cuticun bằng kitin. Phát triển qua lột xác.
- Có phần vòi có thể thu vào, trên có các gai kitin.
- Phân tính. Phát triển qua ấu trùng Higgins.

Ngành mới được đề xuất năm 1983 từ loài *Nanaloricus mysticus* (h.9.23B). Hiện nay đã biết khoảng 100 loài. Chúng rất bé (dài 1/5-1/3mm), sống bám chắc quanh các hạt cát vùng dưới triều.

Từ trước ra sau cơ thể Loricifera có phần thụt vào, tận cùng bằng lỗ miệng. Quanh miệng có chủy xuyên. Tiếp theo là cổ gồm nhiều đốt và có nhiều tấm che, che lỗ hõm khi chóp miệng thụt vào. Nửa sau của cơ thể có 6 tấm giáp (lorica) xếp mái ngói. Phát triển qua lột xác. Loricifera đơn tính và hình như thụ tinh trong. Hoạt động sinh dục và phát triển phôi còn chưa biết rõ. Không rõ xoang cơ thể là thể xoang chính thức hay là thể xoang giả.



Hình 9.23 - Namaloricus mysticus A - Ấu trùng Higgins; B - Trưởng thành (từ *Pechenik*)
1. Chóp miệng; 2. Lỗ miệng; 3. Chủy; 4. Gai móc (scalid); 5. Phần thụt vào; 6. Cổ; 7. Vỏ giáp; 8. Nhánh bơi; 9. Hậu môn; 10. Gai cảm giác.

Ấu trùng của Loricifera là ấu trùng Higgins (h.9.23A). Khác với trưởng thành, ấu trùng này có một đôi nhánh bơi và một đôi gai chuyển vận ở mặt bụng của các tấm giáp.

Nhìn chung ấu trùng Higgins có một vài đặc điểm hình thái của con non Priapulida, Nematomorpha và Kinorhyncha. Các tấm giáp nhìn ngoài giống trùng bánh xe nhưng chúng không bao giờ có lông bơi. Có khuynh hướng cho rằng Loricifera, Nematomorpha và Kinorhyncha tạo thành một nhóm đơn phát sinh.

NGÀNH TRÙNG BÁNH XE (ROTATORIA)

Đặc điểm xác định:

- Trưởng thành có số lượng tế bào nhất định. Có tầng cuticun bằng sợi protein. Phát triển không qua lột xác.
- Có nguyên đơn thận. Có chùm cơ vòng và cơ dọc. Hầu có thành cơ dày và có bộ hàm (trophi) đặc trưng. Có móc ngón có tuyến dính. Có lông bơi kết thành "bánh xe" chuyển vận.
- Phân tính.

Hiện biết khoảng 2000 loài, 95% ở nước ngọt và đất ẩm, còn lại sống ở biển nông (h.9.24). Phần lớn sống tự do (di chuyển hoặc bám), số ít ký sinh ở động vật không xương sống, chủ yếu ở giáp xác và giun đốt.

Tuy có kích thước bé (tính bằng micromet, lớn nhất 3mm), nhưng trưởng thành nhanh và mắn đẻ, nên mật độ quần thể tùy mùa có thể lớn (40-500 cá thể/1lít nước), trùng bánh xe là thức ăn quan trọng của một số loài giáp xác và cá kinh tế.

I- CẤU TẠO VÀ SINH LÝ

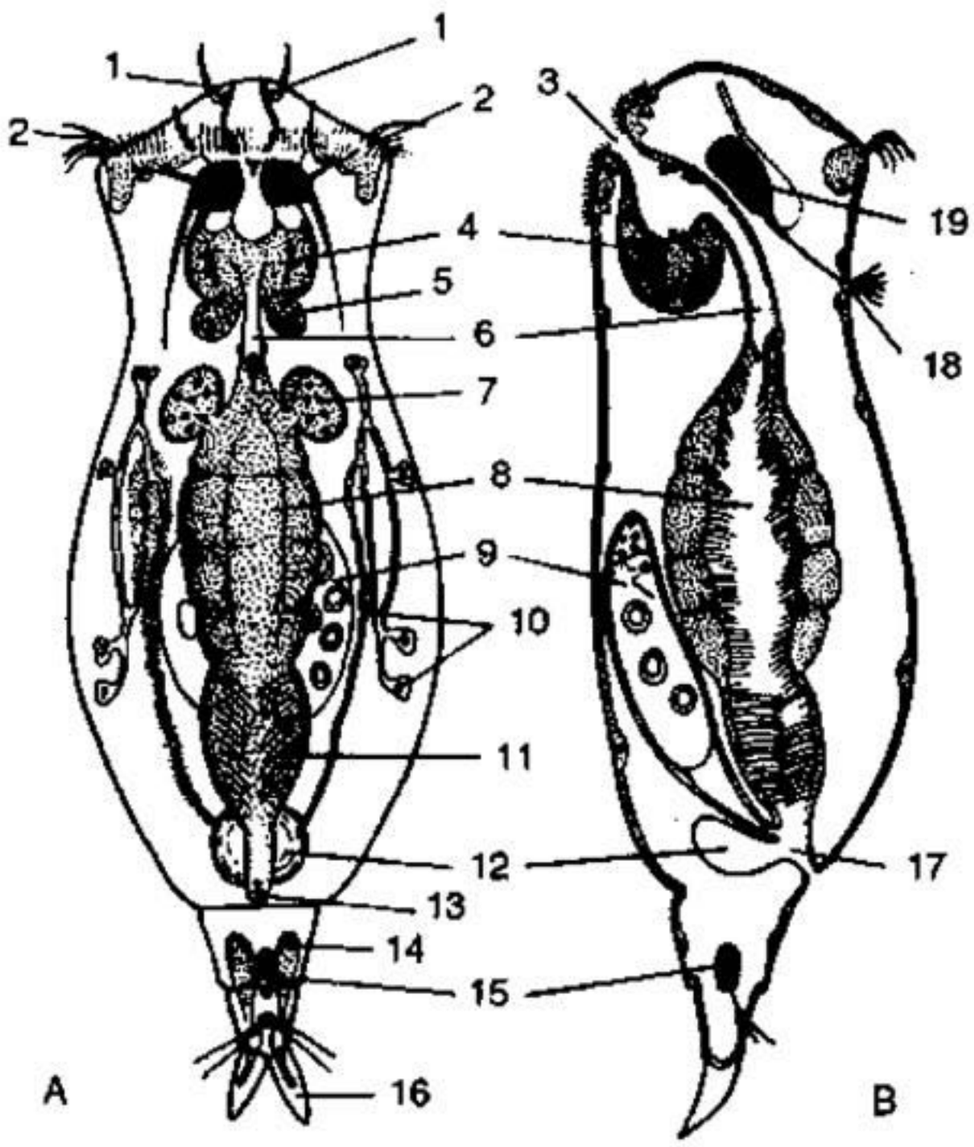
Cấu trúc chung của cơ thể được giới thiệu trên các hình 9.24-27 và 9.30. Chúng có thể xoang giả, có mô bì hợp bào, có số tế bào của cơ thể ổn định. Chưa có hệ tuần hoàn và hô hấp chuyên hóa. Cơ quan tiêu hóa dạng ống. Có nguyên đơn thận (h.9.25). Mỗi nguyên đơn thận có thể mở đầu bằng 50 tế bào cùng. Ống bài tiết đổ vào bọng đái, co bóp khoảng 6 lần/phút để tống nước ra ngoài, điều hòa áp suất dịch của cơ thể.

Hình 9.24 - Một số trùng bánh xe
1. *Asplanchna priodonta*; 2. *Polyarthra trigla*; 3. *Filinia longiseta*; 4. *F. brachiata*; 5. *Notholca longispina*; 6. *Karatella quadeata*; 7. *Brachionus sp.*; 8. *Platyias militaris*; 9. *Floscularia ringens*; 10. *Conochilus unicornis*; 11. *Conochiloides coenodisis*; 12. *Cephalobella forficula*; 13. *Miminias melicerta*; 14. *Lecane luna*.

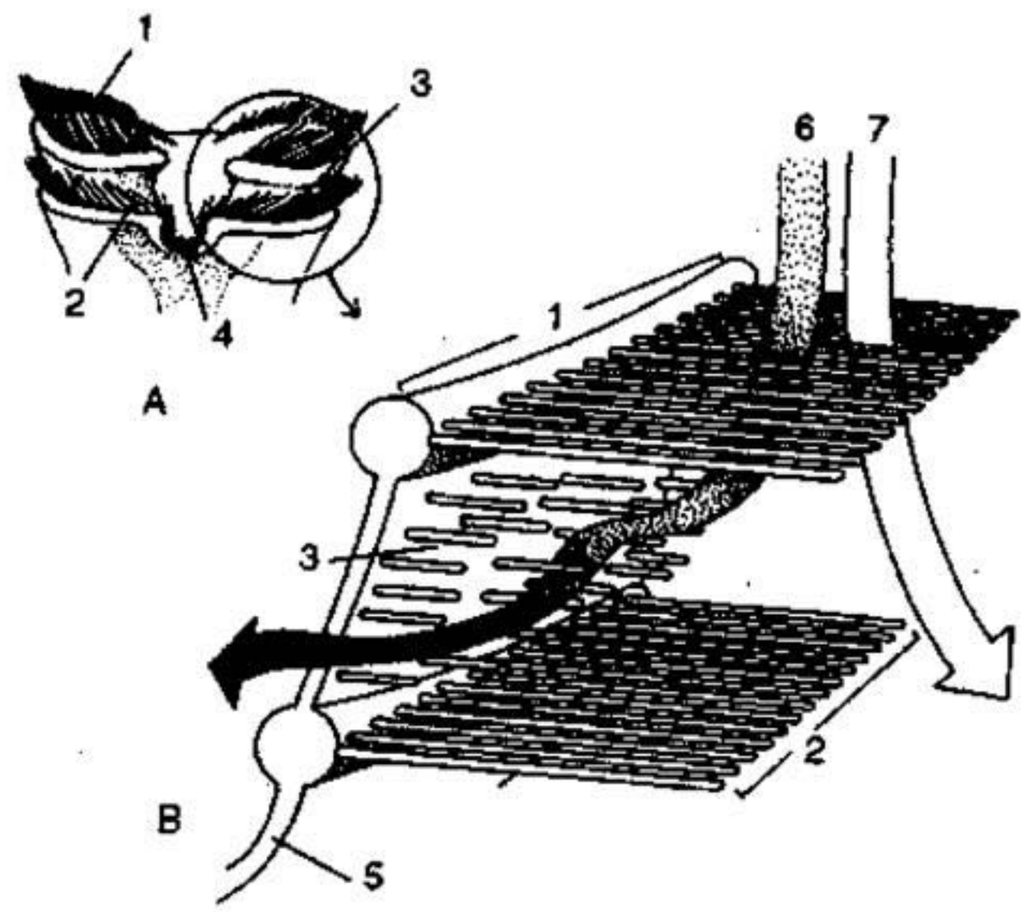
Cơ thể của trùng bánh xe cũng có tầng cuticun bao ngoài, nhưng không cấu trúc bằng kitin mà bằng mạng sợi protein trong lớp mô bì hợp bào. Tầng cuticun có cấu trúc tương tự chỉ mới gặp ở giun đầu gai. Phát triển không qua lột xác.

Cấu tạo đặc trưng của trùng bánh xe là "bánh xe" ở phần đầu. Nó là các vành lông bơi, sắp xếp theo nhiều kiểu tùy loài. Các lông trên mỗi vành hoạt động đuổi nhau nhịp nhàng tạo cảm giác như bánh xe đang quay. Bánh xe vốn là cơ quan chuyển vận cơ thể của trùng bánh xe, bắt nguồn từ một vùng lông bơi quanh miệng, còn giữ ở một họ trùng bánh xe cổ (Notonimatidae), tương đồng với vành lông bơi trước và sau miệng của ấu trùng giun đốt. Ở trùng bánh xe sống bám, bánh xe chuyển sang chức năng lọc và dồn thức ăn vào lỗ miệng (h.9.26).

Trùng bánh xe có cả cơ vân và cơ trơn, sắp xếp thành chùm theo cả hướng ngang và hướng dọc (h.9.27A). Ngoài ra giúp di chuyển còn có thể có phần đuôi cơ động (gọi là chân) có ngón ở tận



Hình 9.25 - Sơ đồ cấu tạo trùng bánh xe (từ *Dogel*). A - Nhìn từ mặt lưng; B - Nhìn bên. 1. Tua đầu; 2. Bánh xe; 3. Miệng; 4. Hầu và cơ quan nghiền; 5. Tuyến nước bọt; 6. Thực quản; 7. Tuyến dạ dày; 8. Dạ dày; 9. Tuyến trứng; 10. Nguyên đơn thận; 11. Ruột sau; 12. Bọng đái; 13. Lỗ huyệt; 14. Tuyến dính ở chân; 15. Hạch chân; 16. Chân; 17. Lỗ huyệt; 18. Tua cảm giác bên; 19. Hạch trên hầu.

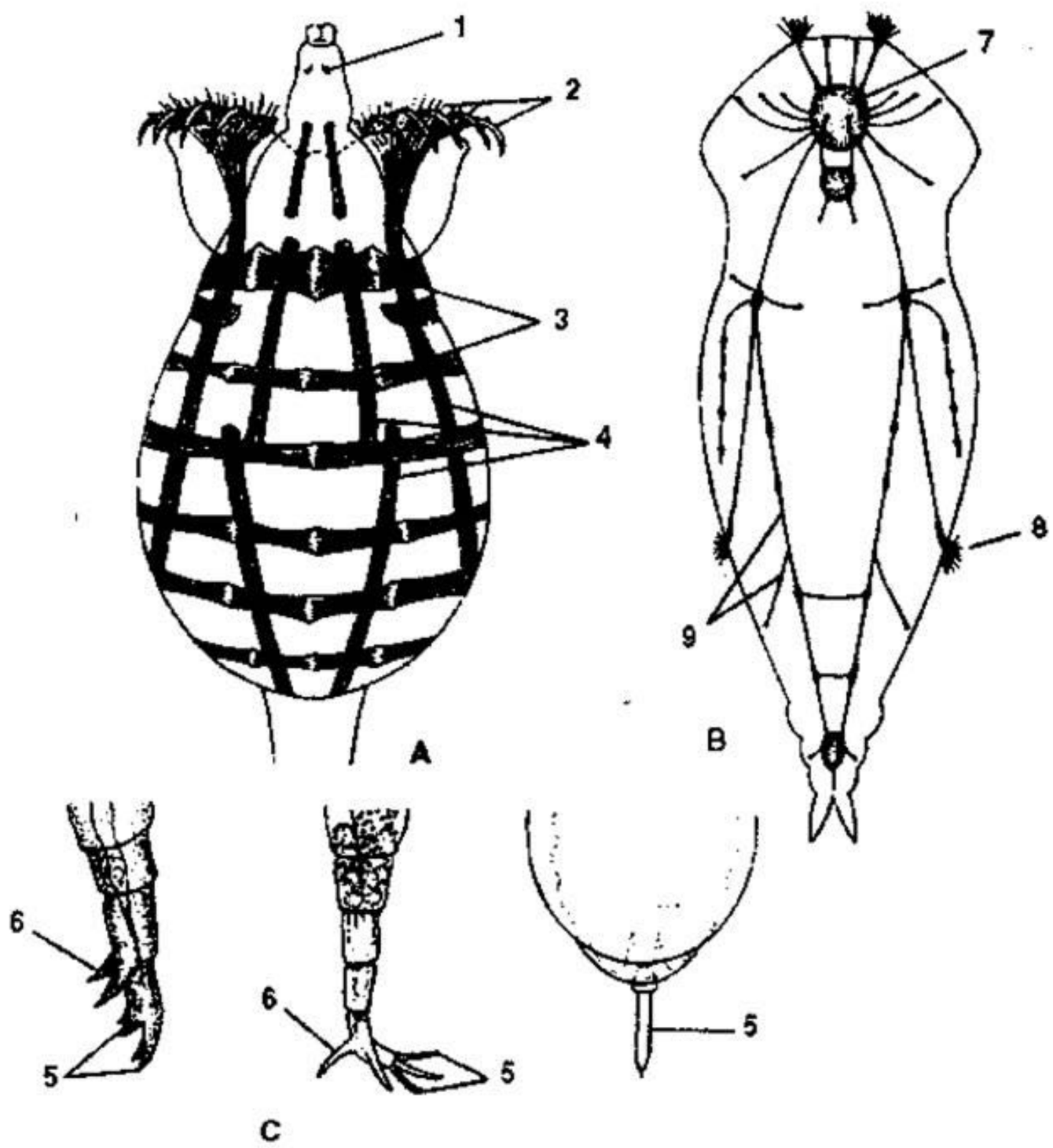


Hình 9.26 - Con đường gom thức ăn là cặn vẩn của trùng bánh xe (từ *Pechenik*)
A - Nhìn chung phần trước miệng; B - Nhìn rõ một phần. 1. Giải lông trước miệng; 2. Giải lông sau miệng; 3. Rãnh gom; 4. Miệng; 5. Rìa bánh xe; 6. Đường gom thức ăn; 7. Dòng nước.

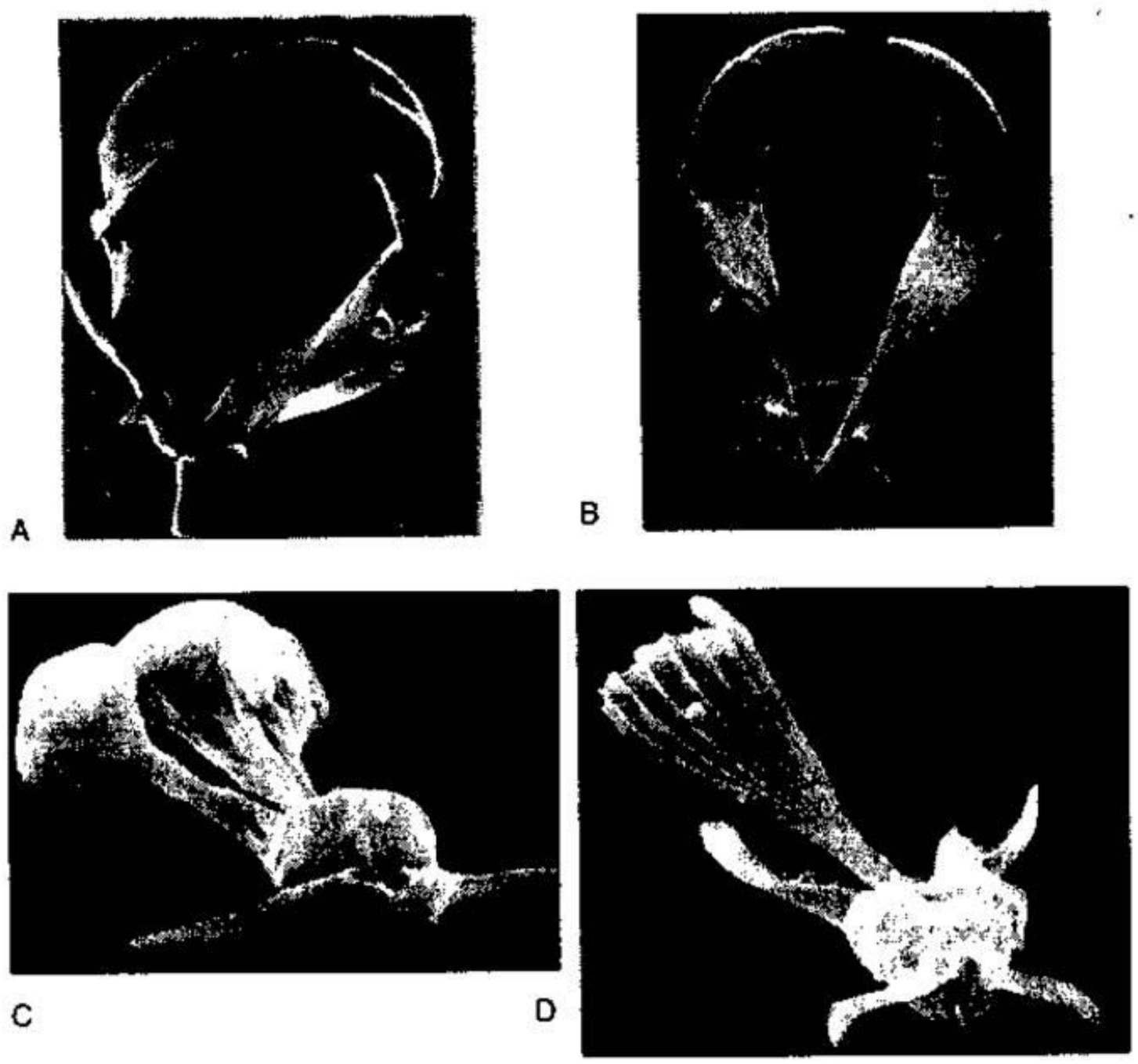
cùng, có khi còn có thêm tuyến dính, và cựa (h.9.27C). Với cấu trúc đa dạng như vậy, cách di chuyển của trùng bánh xe rất phong phú, hoặc bơi bằng bánh xe, hoặc bò theo kiểu sâu đo. Một số trùng bánh xe chuyển sang sống bám, tạo vỏ bọc ngoài hoặc chỉ bằng chất keo do chính chúng tiết ra, hoặc lấy thêm các hạt vụn lấy từ ngoài, kể cả viên phân của chúng (h.9.13; 9.24). Các loài sống bám vẫn có con non sống tự do.

Hầu của trùng bánh xe có thành cơ khỏe và có hàm nghiền có cấu tạo đặc trưng cho loài (h.9.28). Thức ăn của trùng bánh xe là tảo, động vật nổi bé và cặn vẩn có kích thước thích hợp. Một số hút dịch của tảo hoặc tấn công các động vật bé hơn, kể cả các trùng bánh xe khác. Ống tiêu hóa có lát mô bì có lông (h.9.25) giúp chuyển thức ăn. Tiêu hóa ngoại bào trong khoang dạ dày, với hỗ trợ của enzym của tuyến dạ dày. Trừ Seisonidae, trùng bánh xe đực không có hệ tiêu hóa hoạt động. Chúng chỉ sống trong vài ngày và chết sau khi giao phối.

Hệ thần kinh (h.9.27B) có não và nhiều đôi dây thần kinh dọc tỏa ra xung quanh. Các gai cảm giác cơ học và hóa học tập trung trên đầu và rải rác ở các phần khác nhau của cơ thể. Một số loài còn có mắt nằm ngay trên não hoặc trong vùng bánh xe.



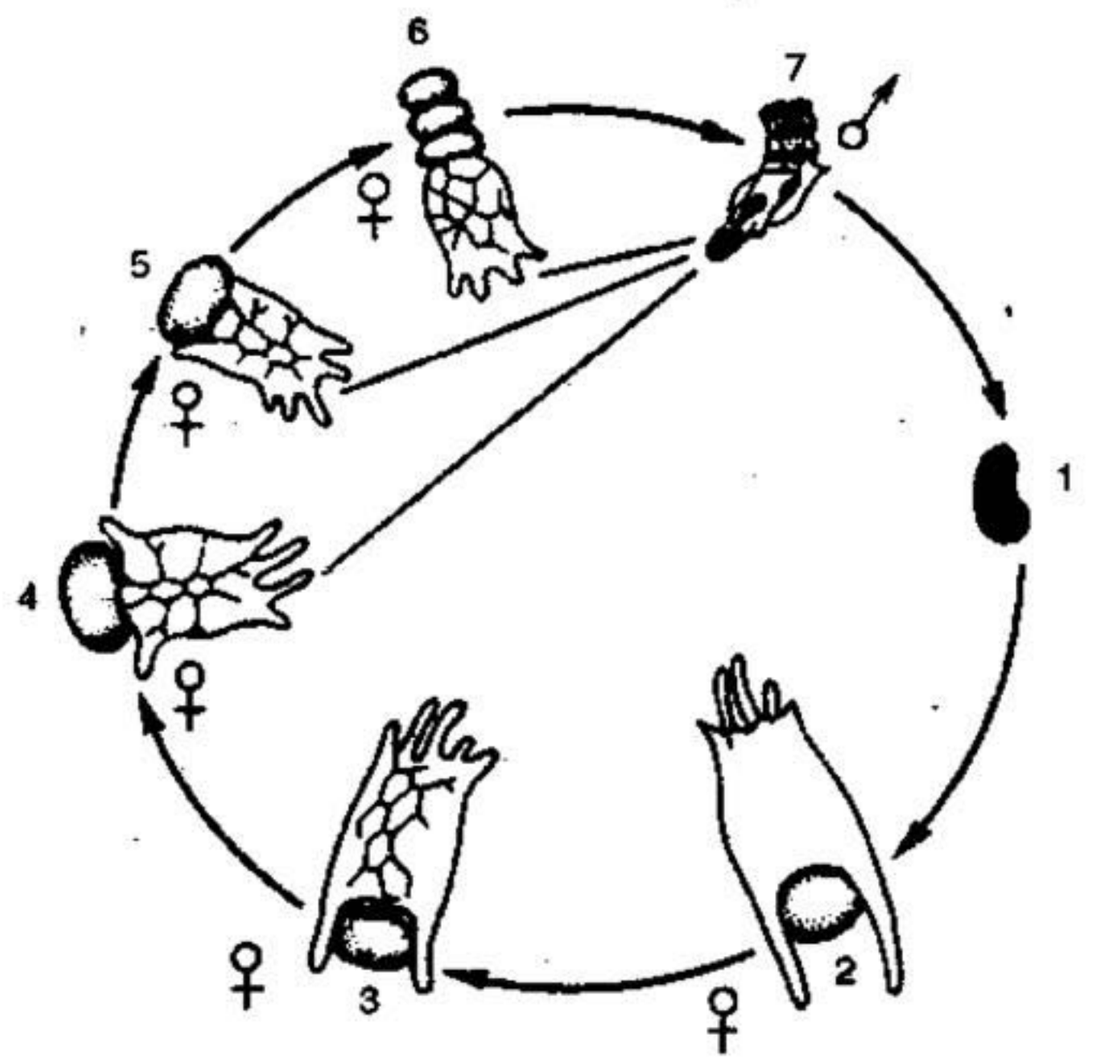
Hình 9.27 - Hệ cơ (A), hệ thần kinh (B) và chân (C) của trùng bánh xe (từ *Pechenik*)
1. Mắt; 2. Bánh xe;
3. Chùm cơ vòng;
4. Chùm cơ dọc;
5. Ngón; 6. Cựa; 7. Não;
8. Tua cảm giác; 9. Dây thần kinh.



Hình 9.28 - Hàm nghiền của một vài loài trùng bánh xe (HVĐTq, từ *Pechenik*)
A - *Asplanchna sieboldi* ;
B - *A. priodonta*;
C - *Seison nebaliae*;
D - *S. annulatus*.

II- SINH SẢN VÀ PHÁT TRIỂN

Trùng bánh xe phân tính. Con đực thường bé hơn con cái, nhưng di chuyển nhanh hơn và chỉ sống được vài ngày, không ăn (không có cả miệng lẫn hậu môn) và sẵn sàng thụ tinh sau khi nở vài giờ. Trong các mẫu lượm rất ít gặp con đực. Sinh sản chủ yếu bằng trinh sinh (parthenogenèse). Khi sinh sản hữu tính, thụ tinh trong tiến hành qua huyệt hoặc trực tiếp qua da. Vòng phát triển của một số lớn trùng bánh xe rất phức tạp (h.9.29). Thường thì con cái cho tế bào noãn lưỡng bội (do không qua giảm phân). Noãn phát triển trực tiếp để cho con cái mới. Các noãn này gọi là *trứng amictic* (không pha trộn vốn di truyền). Trứng amictic chỉ nở thành con cái, được đẻ từng chiếc một, tương đối lớn và vỏ tương đối mỏng. Do một tác nhân nào đó (hoocmôn từ các cá thể trong quần thể, thay đổi các yếu tố môi trường...), con cái có thể chuyển sang đẻ trứng đơn bội (do giảm phân trong quá trình tạo noãn). Trứng này tương đối bé và có vỏ mỏng, nở thành con đực. Con đực thụ tinh với con cái. Trứng được thụ tinh gọi là *trứng mictic* (có pha trộn vốn di truyền), có kích thước tương đối lớn và có vỏ dày. Trứng mictic rất bền vững, chịu được môi trường bất lợi (quá nóng hoặc quá lạnh, khô hạn...) và có thể sống hàng chục năm. Khi gặp điều kiện thuận lợi chúng sẽ phát triển thành con cái. Thường thì mỗi năm chỉ có 1-2 thế hệ mictic trong khi có tới 20-40 thế hệ amictic (một đời con cái đẻ 4-40 trứng amictic). Số cá thể trong quần thể do đó sau khoảng 15 giờ đã có thể tăng gấp đôi. Gần đây các nhà nghiên cứu đã phát hiện được một tỷ lệ khoảng 0,5% con cái trong quần thể vừa đẻ trứng lưỡng bội, vừa đẻ trứng đơn bội, gọi là con cái *amphoteric*.



Hình 9.29 - Vòng đời của *Anurea cochlearis* (từ *Dogel*)
1. Trứng lớn vỏ dày; 2 - 5. Các thế hệ tiếp nối của con cái đẻ trứng amictic lớn vỏ mỏng, nở thành con cái và thế hệ cuối cùng (6) đẻ trứng bé vỏ mỏng nở thành con đực;
7. Đực thụ tinh với thế hệ cái trước nó (4 - 6) cho trứng mictic lớn vỏ dày.

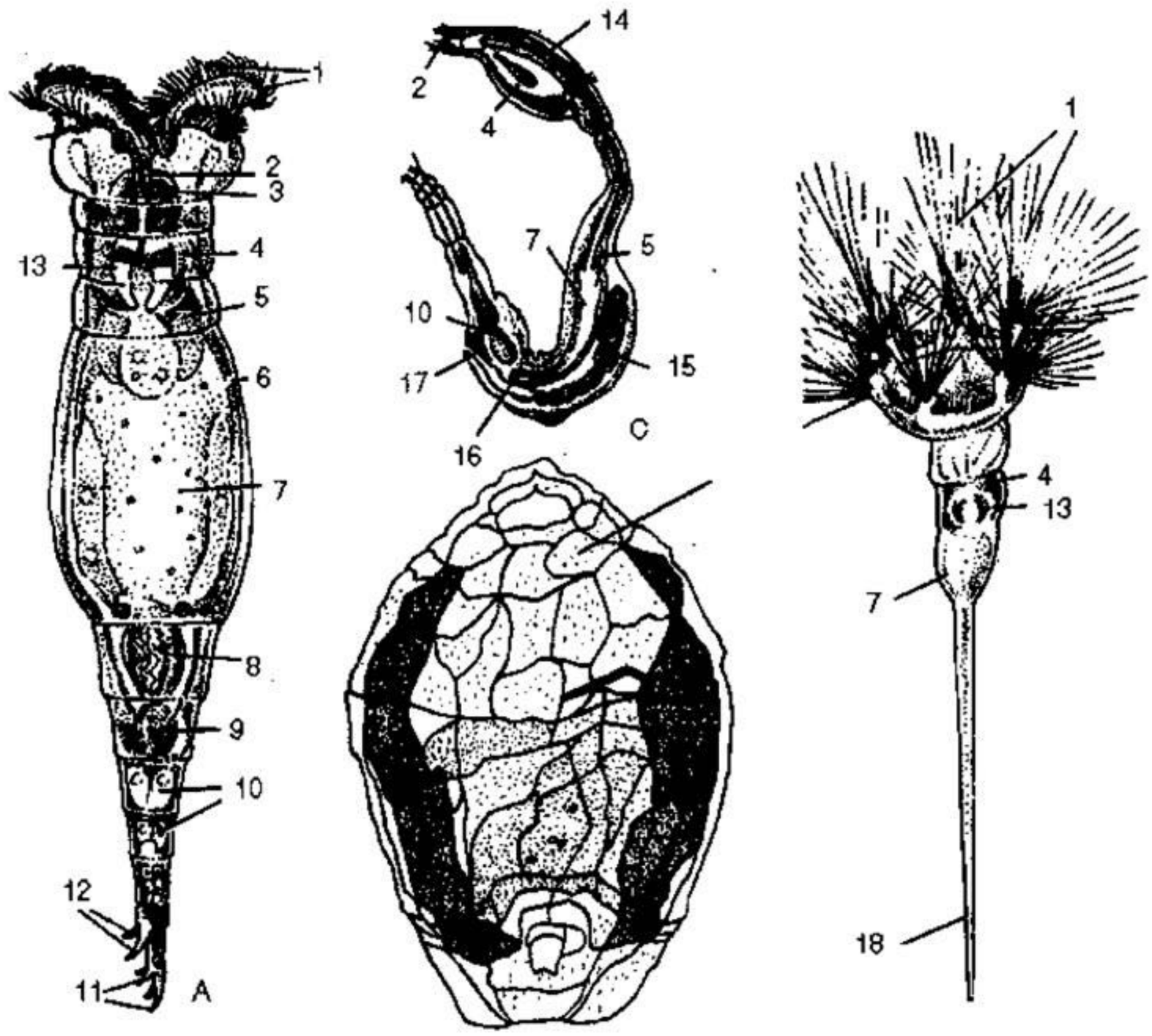
III- PHÂN LOẠI

Có 3 lớp:

1. Lớp Seisonidea. Lớp bé, gồm các ký sinh ngoài trên giáp xác ở biển. Bánh xe tiêu giảm. Phân tính. Chỉ sinh sản hữu tính. Thụ tinh trong. Đại diện: *Seison sp.* (h.9.30B).

2. Lớp Bdelloidea. Có khoảng 350 loài, sống tự do di động. Bánh xe phát triển. Phần lớn sống trong môi trường có biến động đột ngột về điều kiện sống. Khả năng tiềm sinh lớn, một số có vỏ bảo vệ ở giai đoạn này. Hình như chỉ sinh sản bằng trinh sinh. Không gặp con đực. Đại diện: *Philodina roseola* (h.9.30A,C).

3. Lớp Monogonauta. Sống tự do bơi hoặc bám. Các loài sống bám dùng bánh xe cuộn thức ăn vào miệng (h.9.26). Một số loài tiết vỏ bọc ngoài cơ thể (h.9.24K,O). Thường xen kẽ giữa nhiều thế hệ trinh sinh với 1-2 thế hệ sinh sản hữu tính trong năm (h.9.29). Đại diện: *Collotheca sp.* (h.9.30D), *Miminias melicerta* (h.9.24O) sống bám, *Brachionus* sống tự do (h.9.24H) và *Pedolia sp.* sống bơi.



Hình 9.30 - Đại diện của các lớp trùng bánh xe (từ *Pechenik*)
Philodina roseola (lớp Bdelloidea): A - Giai đoạn hoạt động; B - Giai đoạn kết kén; C - *Seison sp.* (lớp Seisonidae); D - *Collotheca sp.* (lớp Monogononta). 1. Bánh xe; 2. Miệng; 3. Não; 4. Thành hầu; 5. Tuyến dạ dày; 6. Nguyên đơn thận; 7. Dạ dày; 8. Ruột; 9. Bọng đái; 10. Tuyến dính; 11. Ngón; 12. Cựa; 13. Hàm nghiền; 14. Thực quản; 15. Tuyến trứng; 16. Ống dẫn trứng; 17. Lỗ sinh dục cái; 18. Cuống bám (biến dạng của chân).

IV- QUAN HỆ PHÁT SINH

Khó xác định nguồn gốc của Trùng bánh xe. Vùng lông bơi ở mặt bụng của Notommatidae và thiếu bao cơ liên tục chứng tỏ quan hệ họ hàng với giun bụng lông. Cấu trúc của tầng cuticun và phát triển không qua lột xác chứng tỏ có quan hệ họ hàng với giun đầu gai. Số lượng tế bào ít và xác định và đối xứng hai bên của phôi gợi ý quan hệ họ hàng với giun tròn. Có nguyên đơn thận, có cơ vòng, lỗ miệng ở mặt bụng lại chứng minh quan hệ họ hàng với sán lông.

Có thể nghĩ rằng trên đường hình thành giun bụng lông từ sán lông, đã có nhóm tách thành tổ tiên của trùng bánh xe hiện nay. Nếu giả thiết này đúng thì trùng bánh xe cổ phải là nhóm sống ở đáy thủy vực nước ngọt hoặc đáy vùng triều ven biển (môi trường sống của Notommatidae) sau đó chuyên hóa theo hướng hình thành lớp cuticun bao ngoài, hình thành bánh xe và chuyển sang đời sống bơi như phần lớn trùng bánh xe hiện sống.

NGÀNH GIUN ĐẦU GAI (ACANTHOCEPHALA)

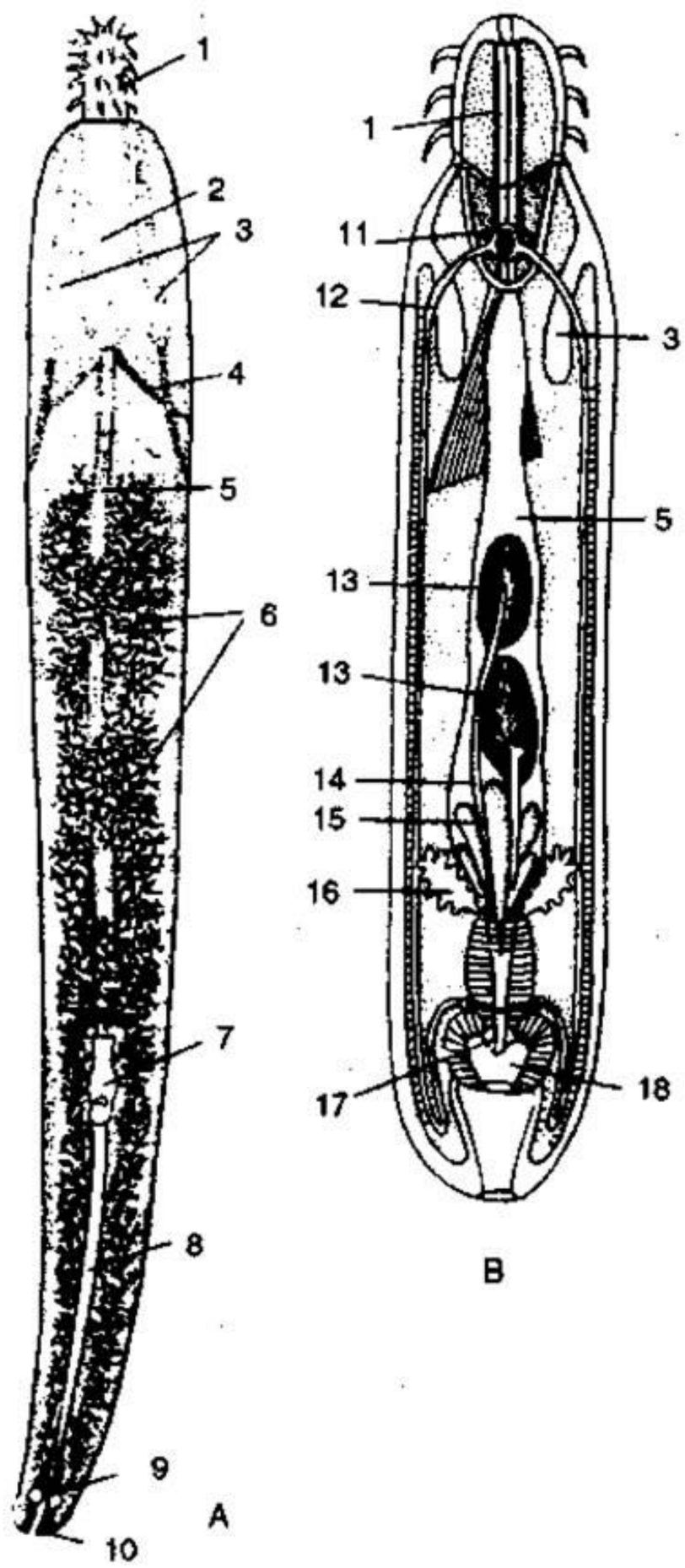
Đặc điểm xác định:

- Trưởng thành có số tế bào nhất định. Có tầng cuticun bằng sợi protein. Phát triển không qua lột xác.
- Có nguyên đơn thận (ở một số loài). Có cơ vòng và cơ dọc.
- Phân tính. Ấu trùng acanthor có vòi có móc, thu vào được trong bao vòi.

Trưởng thành ký sinh trong ruột non của động vật có xương sống (chủ yếu ở cá, ít hơn ở chim và các nhóm khác). Hiện biết khoảng 1000 loài. Ở nước ta đã biết khoảng 30 loài.

Kích thước cơ thể thường bé (từ một vài milimét đến một vài centimét, cá biệt có thể dài hàng chục centimét) nhưng số lượng ký sinh trong vật chủ có thể lớn, đến hàng trăm cá thể trên một vật chủ chính thức.

Cơ thể hình trụ, phân biệt rõ phần vòi có móc là cơ quan bám và phần thân dạng túi chứa nội quan. Vòi có thể thò ra hay thụt vào trong bao vòi. Thành cơ thể từ ngoài vào trong có lớp vỏ, lớp mô bì hợp bào, trong có nhiều



Hình 9.31 - Cấu tạo của giun đầu gai (từ *Dogel*)
A - *Acanthocephalus lucii*; B - Sơ đồ cấu tạo cơ thể 1. Vòi; 2. Bao vòi; 3. Lemniscus; 4. Cơ giữ bao vòi; 5. Dây chằng; 6. Trứng và ổ trứng; 7. Phễu tử cung; 8. Tử cung; 9. Âm đạo; 10. Lỗ sinh dục; 11. Hạch não; 12. Dây thần kinh; 13. Tuyến tinh; 14. Ống dẫn tinh; 15. Tuyến dính; 16. Nguyên đơn thận; 17. Cơ quan giao phối; 18. Túi giao phối.

khe hổng và nhiều nhân. Trong cùng là bao cơ gồm có lớp cơ vòng ở ngoài và lớp cơ dọc ở trong. Giữa thành cơ thể và nội quan là xoang nguyên sinh. Giun đầu gai không có hệ tiêu hóa. Thức ăn ngấm trực tiếp qua lớp vỏ và lớp mô bì. Hệ thần kinh đơn giản. Từ một hạch não ở gốc vòi có nhiều rễ thần kinh hướng về phía trước và một đôi dây thần kinh lớn hướng về phía sau. Có 2 nhú cảm giác ở gốc và đỉnh vòi. Hệ bài tiết chỉ có ở một số nhóm, như ở *Macracanthorhynchus hirudinaceus* là 2 cùm nguyên đơn thận đổ vào ống dẫn sinh dục.

Giun đầu gai phân tính. Tuyến sinh dục phát triển từ dây chằng là dải mô liên kết chăng từ gốc vòi tới phần cuối cơ thể. Giun đực có 2 tuyến tinh và từ đó có 2 ống dẫn tinh, tập trung thành ống phóng tinh. Ống phóng tinh có bao cơ ở phần cuối, thò ra ngoài thành cơ quan giao phối. Cơ quan này ở trong túi giao phối cũng có thể thò ra ngoài, bám lấy đuôi con cái khi ghép đôi (h.9.31). Đổ vào ống phóng tinh còn có tuyến dính đơn bào (thường có 6), tiết chất dính bít lỗ sinh dục cái sau khi giao phối.

Giun cái khi còn non có 2 tuyến trứng trong dây chằng. Lớn lên tuyến trứng phát triển thành nhiều thùy và chui khỏi thành dây chằng vào xoang cơ thể. Mỗi thùy có khoảng vài chục noãn. Sau khi thụ tinh trứng rơi vào thể xoang giả. Cấu tạo của ống dẫn trứng rất đặc trưng. Phễu hứng trứng hướng vào trong xoang, đáy phễu có ống hẹp đổ vào tử cung. Chỉ có trứng bắt đầu phân cắt, có vỏ hình thoi, mới lọt vào tử cung, qua âm đạo và ra ngoài ở lỗ sinh dục cái ở cuối cơ thể.

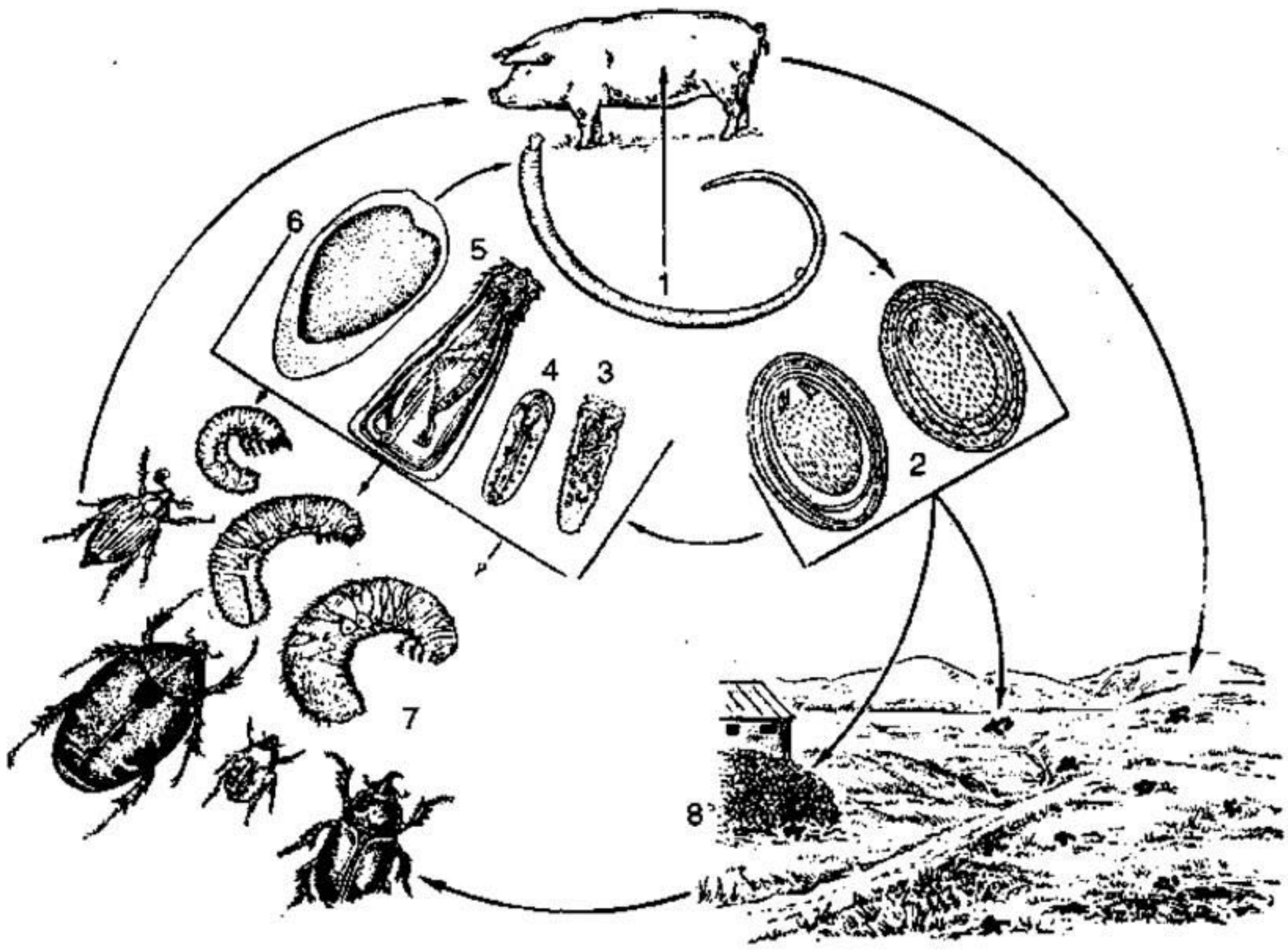
Giun đầu gai phát triển gián tiếp. Nếu ký sinh trong động vật ở nước (cá, lưỡng cư, chim nước ...) vật chủ trung gian của giun đầu gai thường là giáp xác. Nếu ký sinh trong động vật ở cạn, vật chủ trung gian thường là sâu bọ.

Tế bào trứng sau khi ra khỏi ống tiêu hóa của vật chủ chính thức sẽ phát triển thành ấu trùng acanhor có vành móc phía trước. Trong ống tiêu hóa của vật chủ trung gian, ấu trùng chui khỏi vỏ trứng, lách qua thành ruột của vật chủ rồi chui vào xoang cơ thể, mất vành móc và phát triển thành ấu trùng gần giống trưởng thành, chỉ khác là hệ sinh dục chưa phát triển. Sau đó ấu trùng thu phần đầu và đuôi vào trong bao vỏ dày và biến thành kén trong cơ thể vật chủ trung gian. Kén sống được rất lâu. Khi vật chủ trung gian bị vật chủ chính thức nuốt và tiêu hóa, ấu trùng giun đầu gai chui khỏi vỏ, thò vòi cắm vào thành ruột và nhanh chóng trưởng thành. Vòng phát triển của nhiều loài còn có thêm vật chủ chuyển tiếp (transport host). Trong trường hợp này, vật chủ trung gian bị một và động vật khác (ốc, cá) không phải vật chủ trung gian nuốt. Ấu trùng không tiếp tục phát triển được trong cơ thể vật chủ chuyển tiếp mà chỉ phát triển khi chúng bị vật chủ chính thức ăn. Ví dụ giun đầu gai *Neoechinorhynchus emydis* ký sinh trong ruột rùa nước ngọt, có vật chủ trung gian là giáp trai (Ostracoda) và có vật chủ chuyển tiếp là ốc. Rùa không ăn giáp trai mà ăn ốc và nhiễm giun đầu gai qua ốc.

Cũng như giun tròn, số lượng tế bào trong cơ thể giun đầu gai thường ít và xác định. Ví dụ cơ thể *Neorhynchus* có tất cả 6 nhân trong lớp hạ bì, 3 nhân ở lemniscus, 4 nhân ở cơ co vòi ...

Một số ít giun đầu gai gây hại đáng kể cho nghề nuôi lợn và nghề nuôi cá. Thường gặp *Macracanthorhynchus hirudinaceus* (h.9.32) ký sinh ở lợn, phát triển qua cánh cứng họ Scarabaeidae; *Polymorphus magnus* ký sinh ở vịt và *Pallisentis nagpurensis*, *Pomphorhynchus laevis* ký sinh ở cá

Vị trí chủng loại của giun đầu gai còn chưa rõ. Dẫn liệu hóa thạch từ trầm tích Burgess (cách nay khoảng 540 triệu năm) cho thấy giun đầu gai gần với Priapulidae. Một vài đặc điểm hình thái của các đại diện hiện đại cũng chứng tỏ quan hệ này (có phần vòi có móc, có nguyên đơn thận đổ vào ống dẫn sinh dục). Nếu giả thiết này là đúng thì trước khi chuyển sang ký sinh, tổ tiên của giun



Hình 9.32 - Vòng đời của giun đầu gai hại lợn *Macracanthorhynchus hirudinaceus* (theo Ershov)
1. Giun trưởng thành ký sinh trong ruột non lợn; 2. Trứng; 3. Ấu trùng acanthor;
4. Ấu trùng tiền acantella; 5. Acantella; 6. Acantella kết kén;
7. Ấu trùng phát triển trong cơ thể cánh cứng ăn phân; 8. Phân lợn rải trên nền đất.

đầu gai đã sống chui rúc tự do trong bùn và có thể đã sớm có quan hệ với chân khớp ở biển. Vòng phát triển hiện nay có thể đã hình thành muộn hơn sau khi xuất hiện động vật có xương sống.

Tuy nhiên phân tích so sánh chuỗi rARN 18S và cấu trúc của tầng cuticun (bằng các sợi prten trong mô bì) lại chứng minh quan hệ họ hàng của giun đầu gai với trùng bánh xe, có thể thông qua lớp Bdelloidea. Chính từ các dẫn liệu này, một số tác giả đã xếp trùng bánh xe và giun đầu gai chung trong một ngành, ngành Syndermata.

GIUN SÁN KÝ SINH VÀ PHÒNG CHỐNG BỆNH GIUN SÁN

Giun sán ký sinh là mối đe dọa thường xuyên sức khỏe của người và động vật, làm giảm năng suất của vật nuôi và cây trồng. Hiện biết khoảng 12000 loài giun sán ký sinh ở động vật, trong đó có khoảng 3000 loài ký sinh ở vật nuôi và 150 loài ký sinh ở người và hàng nghìn loài giun tròn ký sinh thực vật.

Mỗi loài giun sán là tác nhân gây một bệnh ký sinh. Trong một cơ thể vật chủ cùng lúc có thể có tới hàng chục loài giun sán ký sinh, với hàng nghìn cá thể thường xuyên chung sống và nấn ngầm gây hại. Tác hại của giun sán tuy ngấm ngầm nhưng rất đáng kể do gây thương tổn tại hỏ, tiết độc tố, làm suy nhược cơ thể, mở đường cho các bệnh khác xâm nhập. Kết quả cuối cùng là gây bệnh cho vật chủ và làm giảm năng suất của vật nuôi và cây trồng.

Chỉ lấy riêng giun tròn ký sinh trên thực vật làm ví dụ, đã làm giảm năng suất nông nghiệp hằng năm tới 10 - 20%. Các giun tròn gây sần (*Heterodera*, *Meloidogyne*, *Ditylenchus*, *Pratylenchus*) làm giảm năng suất của rau, cây cho hạt và cây công nghiệp 30 - 40%, tùy nơi có thể đến 60 - 70%. Mầm bệnh giun sán có thường xuyên trong tự nhiên và chờ thời cơ đột nhập (bị động hoặc chủ động) vào vật chủ thích hợp. Nếu đời sống cá thể của vật ký sinh gắn chặt với cá thể vật chủ (là chỗ ở và nguồn cung cấp thức ăn) thì sự tồn tại của loài lại đòi hỏi phải có giai đoạn rời khỏi vật chủ và tăng khả năng xâm nhập trở lại vào vật chủ mới. Ý nghĩa sinh học của "luật số lớn" chính là tăng xác suất gặp trở lại vật chủ thích hợp.

Con đường lan truyền của giun sán rất đa dạng và phức tạp, có thể chỉ qua đất hay nước, có thể qua 1 hay nhiều vật chủ trung gian, có khi còn được tập trung ở một số vật chứa, tùy tình hình có thể tham gia vào vòng lan truyền bệnh tạo nên các ổ dịch trong tự nhiên. Khả năng thực hiện vòng lan truyền của từng loài giun sán ký sinh phụ thuộc chặt chẽ vào điều kiện địa hình, khí hậu, thành phần và tập tính của động vật và thói quen nuôi trồng của con người của từng vùng. Phòng trừ bệnh giun sán do đó phải là hoạt động có tính xã hội nhằm chữa bệnh và hạn chế mầm bệnh ở tất cả các giai đoạn phát triển và cải thiện điều kiện vệ sinh nhân y và thú y để ngăn chặn trùng ký sinh xâm nhập vào vật chủ.

Muốn thế cần hiểu biết về thành phần, vòng đời, tập tính của từng loài giun sán ký sinh và đặc điểm (khí hậu, địa hình, nhân văn, động vật và thực vật) của từng vùng để trên cơ sở đó xây dựng biện pháp tổng hợp trong phòng chống giun sán.

Đất nước ta có nhiều yếu tố thuận lợi cho giun sán ký sinh phát triển và phát tán như nhiệt độ và độ ẩm cao quanh năm ở các vùng đồng bằng trung du và miền núi, xen kẽ với nhiều sông lạch, khu hệ động vật phong phú và mật độ dân số cao nên nghiên cứu giun sán ký sinh đã và đang được coi trọng để có được biện pháp phòng chống cơ bản và có hiệu quả.

QUAN HỆ PHÁT SINH CỦA CÁC NGÀNH ĐỘNG VẬT CÓ THỂ XOANG GIẢ

Xét quan hệ phát sinh của một nhóm là nhận định các đặc điểm tương đồng (có chung gốc phát sinh) hay tương tự (giống nhau do hiện tượng đồng quy) của các nhóm gần gũi với nhóm đó. Đối với các nhóm so sánh nếu thiếu các dẫn liệu hóa thạch, thiếu dẫn liệu về các giai đoạn phát triển đầu của phôi hoặc là các nhóm quy tụ trong một môi trường sống chung từ nhiều nguồn thì việc đánh giá một đặc điểm là tương đồng hay tương tự không dễ dàng. Đây chính là một trong các lý do quan trọng gây ý kiến phân tán trong xét quan hệ phát sinh của các ngành động vật có thể xoang giả. Ngay một số đặc điểm quan trọng để phân biệt các nhóm này (đặc điểm của thể xoang, của cơ quan bám, có hay không tầng cuticun) cũng rất có thể chỉ là sự giống nhau tương tự do cùng thích nghi với một kiểu sống (ký sinh, chui rúc).

Do đó khi xét quan hệ phát sinh của các ngành trong nhóm này, một vài đặc điểm được coi là thể hiện xa hay gần quan hệ họ hàng đã được coi trọng hơn, trước khi tham khảo thêm các đặc điểm khác. Trong số các đặc điểm này, phải kể đến: phân chuỗi gen rARN 18S, bản chất của tầng cuticun, sinh trưởng có qua lột xác hay không, có hay không có nguyên đơn thận điển hình và trong một vài nhóm có hay không phần đầu (hay vòi) có thể thu vào trong cơ thể.

Bảng 1 - Một số đặc điểm so sánh giữa các ngành động vật có thể xoang giả

Ngành	*Môi trường sống**		*Cơ quan di chuyển***		*Cuticun*	*Lột xác*	*Sinh dục p,l****	*Nguyên đơn thận*	*Phần đầu⁺ (hoặc vòi)*
	b,nn	ks	tm	cơ					
Nematoda	tất cả	+	-	d	keo	+	p	-	-
Nematomorpha	nn,b	+	-	d	keo	+	p	-	+(l)
Gastrotricha	nn,b	-	+	d,v	+?	?	l	+	-
Kinorhyncha	b	-	-	?	kitin	+	p	+	+(i)
Priapulida	b	-	-	d,v	kitin	+	p	+	+(i)
Loricifera	b	-	-	?	kitin	+	p	?	+(i,l)
Rotatoria	nn,b	+	+	d,v	protein	-	p	+	+(i)
Acanthocephala	nn,b	+	-	d,v	protein	-	p	+	+(i)

*b : biển; nn : nước ngọt; ks : ký sinh; ** tm : tiêm mao; v : vòng; d : dọc;

*** p : phân tính ; l : lưỡng tính ; ⁺l : ấu trùng; i : trưởng thành

Một vài công trình so sánh phân chuỗi rARN 18S của nhiều nhóm động vật gần đây (Cavalier-Smith và ctv, 1996; Aguinaldo và Lake, 1998) và nhất là của Zrzavy, Mihulka...,1998 xây dựng sơ đồ phát sinh phân nhánh dựa trên một tổ hợp 276 đặc điểm hình thái và 151 chuỗi rARN 18S của 151 loài động vật, đã gợi ý tưởng mới để hình dung quan hệ phát sinh của các ngành động vật có thể xoang giả (xem thêm chương tổng kết). Từ sơ đồ này có thể thấy, dựa vào cấu trúc rARN 18S, có thể sắp xếp các ngành động vật có thể xoang giả thành 3 nhóm. Nhóm *thứ nhất* gồm Trùng bánh xe và Giun đầu gai. Nhóm *thứ hai* gồm Priapulida, Kinorhyncha và Loricifera và nhóm *thứ ba* gồm Giun tròn và Giun cước. Nhóm thứ nhất gần với Giun giẹp. Nhóm thứ hai và thứ ba gần với Chân khớp và cả 2 nhóm này cùng với Chân khớp được xếp chung vào một nhóm phát sinh lớn có tên là Ecdyzozoa (Động vật lột xác). Giun bụng lông cùng với Gnathostomulida (một nhóm tách ra từ sán lông, xem hình 7.8) có vị trí trung gian giữa một bên là nhóm 1 và bên kia là nhóm 2 và 3. Nhìn chung việc phân nhóm này phù hợp với dẫn liệu rARN 18S của Cavalier-Smith và Aguinaldo, Lake đã nhắc đến ở trên. Nhận định này cũng phù hợp với một số đặc điểm có ý nghĩa phát sinh khác, được giới thiệu trên bảng 1.

Như vậy là nếu chấp nhận quan điểm này, thể xoang giả không thể hiện một chiều hướng tiến hóa riêng, mà ít nhất có 2 hướng biểu hiện: *một hướng* gắn liền với hình thành xoang cơ thể từ giun giẹp, nhóm động vật chưa có xoang cơ thể, thể hiện ở Trùng bánh xe và Giun đầu gai qua Giun bụng lông và *hướng thứ hai* để cho các nhóm còn lại, gần với thể xoang của Chân khớp.

TÓM TẮT

1. Các ngành động vật có thể xoang giả

Có thể đây không phải là một nhóm tự nhiên, tập hợp các ngành động vật có chung các đặc điểm: cơ thể có xoang nguyên sinh ứng với phôi xoang, gọi là thể xoang giả (pseudocoelum); có lớp cuticun bọc ngoài cơ thể; hệ tiêu hóa dạng ống; chưa có hệ tuần

hoàn và hô hấp chuyên hóa; đơn tính; trứng phân cắt xác định; số lượng tế bào của cơ thể tương đối ít và ổn định. Nhóm gồm các ngành Giun tròn, Giun cước, Kinorhyncha, Priapulida, Loricifera, Trùng bánh xe, Giun đầu gai và có thể cả Giun bụng lông .

2. Giun tròn

Lớp lớn của ngành, có hàng chục vạn loài, thường gặp với số lượng lớn trong đất, trong bùn đáy; nhiều loài ký sinh gây hại nghiêm trọng cho người, vật nuôi và cây trồng.

Cơ thể thuôn dài và vuốt nhọn ở hai đầu. Có dạng 2 ống lồng vào nhau: thành ống ngoài là thành cơ thể, thành ống trong là thành ruột. Hai ống gắn với nhau ở lỗ miệng phía trước và lỗ hậu môn phía sau. Giữa 2 ống là khoang cơ thể nguyên sinh chứa dịch, giữ cho cơ thể luôn căng. Cơ quan sinh dục dạng ống.

Thành cơ thể của giun tròn có tầng cuticun dạng keo học ngoài, lớp mô bì hợp bào ở dưới và lớp cơ dọc ở trong cùng. Do có tầng cuticun, cơ dọc khi co không thu ngắn được chiều dài của cơ thể mà chỉ uốn cơ thể thành hình sin. Đặc điểm này quyết định kiểu di chuyển rất đặc trưng của giun tròn, cơ thể uốn hình sin, thích hợp với hoạt động luồn lách trong bùn đất hoặc trong nội quan của vật chủ.

Trứng giun tròn phân cắt hoàn toàn, xác định và đối xứng hai bên. Phát triển qua lột xác, không xen kẽ thế hệ. Giun tròn ký sinh có thể phát triển qua hoặc không qua vật chủ trung gian.

Sống tự do, giun tròn tham gia tích cực vào hóa mùn và hóa khoáng vụn hữu cơ. Sống ký sinh, giun tròn làm giảm năng suất nhiều loài cây trồng và gây nhiều bệnh hiểm nghèo cho động vật và người. Một số loài giun tròn sống tự do được gây nuôi làm thiên địch chống sâu hại; một số loài khác là đối tượng theo dõi trong các phòng thí nghiệm sinh học phân tử. Ở nước ta giun tròn sống tự do và giun tròn ký sinh thực vật còn ít được nghiên cứu.

2. Giun cước

Hiện biết 320 loài. Ấu trùng và con non ký sinh trong cơ thể chân khớp, chủ yếu là sâu bọ. Trưởng thành hình sợi, sống tự do trong nước hoặc trong đất. Cơ thể có tầng cuticun dạng keo học ngoài. Phát triển qua lột xác. Ấu trùng có vòi có móc có thể thu vào trong cơ thể. Một số loài là thiên địch của sâu hại.

3. Giun bụng lông

Hiện biết 400 loài, cỡ hiển vi, sống tự do ở biển và nước ngọt. Còn giữ một số đặc điểm của giun giẹp: mô bì phía bụng có lông bơi, có tế bào tuyến kép, có loài lưỡng tính, có nguyên đơn thận.

4. Kinorhyncha

Hiện biết 150 loài, cỡ hiển vi, sống trong bùn đáy của biển nông, ăn vi sinh vật và vụn hữu cơ do hầu hút vào. Có một đôi nguyên đơn thận. Tầng cuticun bằng kitin có nhiều gai và có mái gai dài trên đầu, có lẽ để bám vào bùn. Phát triển qua lột xác. Tầng cuticun, hệ thần kinh và hệ cơ sắp xếp phân đốt, nhìn ngoài có 13 đốt: đầu, cổ và 11 đốt thân.

5. Priapulida

Hiện biết 15 loài, sống ở biển, chui rúc trong bùn. Phần đầu có thể thu vào trong cơ thể. Có nguyên đơn thận. Có tầng cuticun bằng kitin bao ngoài. Phát triển qua lột xác. Chưa rõ bản chất của thể xoang.

6. Loricifera

Hiện biết khoảng 100 loài, cơ thể bé, sống ở biển, bám quanh các hạt cát vùng dưới triều. Có tầng cuticun bằng kitin bọc ngoài. Phát triển qua lột xác. Có phần đầu có thể thu vào trong cơ thể. Chưa rõ bản chất của thể xoang.

7. Trùng bánh xe

Hiện biết 2000 loài, là thức ăn quan trọng của cá bột và cá ăn nổi trong các thủy vực nước ngọt. Có cơ quan di chuyển là lông bơi kết thành "bánh xe" và hoạt động của các bó cơ. Có cơ quan nghiền đặc trưng. Có một đôi nguyên đơn thận. Tầng cuticun kết bằng các sợi protein. Phát triển không qua lột xác. Có xen kẽ thế hệ trong vòng phát triển.

8. Lớp Giun đầu gai

Hiện biết khoảng 1000 loài, ký sinh trong ruột động vật có xương sống. Một số loài gây hại đáng kể cho nghề nuôi cá và nuôi lợn. Có nguyên đơn thận ở một số loài. Ấu trùng có vòi có móc. Tầng cuticun kết bằng các sợi protein. Phát triển qua vật chủ trung gian là chân khớp, không qua lột xác.

CÂU HỎI

1. Giới thiệu đặc điểm của các ngành Giun tròn, Giun cước, Kinorhyncha, Priapulida, Loricifera, Trùng bánh xe, Giun đầu gai và Giun bụng lông. So sánh mức độ tổ chức cơ thể của Giun tròn với Giun giẹp và Giun vòi.

2. Có 2 cách nhìn nhận về quan hệ phát sinh của các ngành động vật có thể xoang giả: hoặc coi chúng là một nhóm đơn phát sinh (= động vật có thể xoang giả), hoặc coi chúng là một nhóm tập hợp có tính chất nhân tạo. Trình bày quan điểm của anh (hay chị) và tìm cách chứng minh quan điểm đó.

3. Giới thiệu con đường chuyển sang nội ký sinh của Giun tròn.

4. Giới thiệu 5 loài giun tròn ký sinh gây bệnh nguy hiểm cho cây trồng, vật nuôi hoặc người. Nêu cơ sở sinh học của các biện pháp phòng chống chúng.

TÀI LIỆU ĐỌC THÊM

1. *Nguyễn Ngọc Châu, Nguyễn Vũ Thanh*, 2000 - Tuyến trùng ký sinh thực vật. Động vật chí Việt Nam, 6. Nxb. Khoa học và Kỹ thuật, Hà Nội : *1-401*.

2. *Đỗ Dương Thái, 1974* - Ký sinh trùng và bệnh ký sinh trùng ở người. Quyển 2, tập 3, phần 2: Giun sán ký sinh. Nxb. Y học, Hà Nội: *422-529*.

3. *Đặng Ngọc Thanh, Thái Trần Bái, Phạm Văn Miên, 1980* - Định loại động vật không xương sống nước ngọt Bắc Việt Nam. Phần Trùng bánh xe, Nxb. Khoa học và Kỹ thuật, Hà Nội: *21-80*.

4. *Phan Thế Việt, 1984* - Giun tròn ký sinh ở chim và gia cầm Việt Nam. Nxb. Khoa học và Kỹ thuật, Hà Nội: *1-300*.

CHƯƠNG X

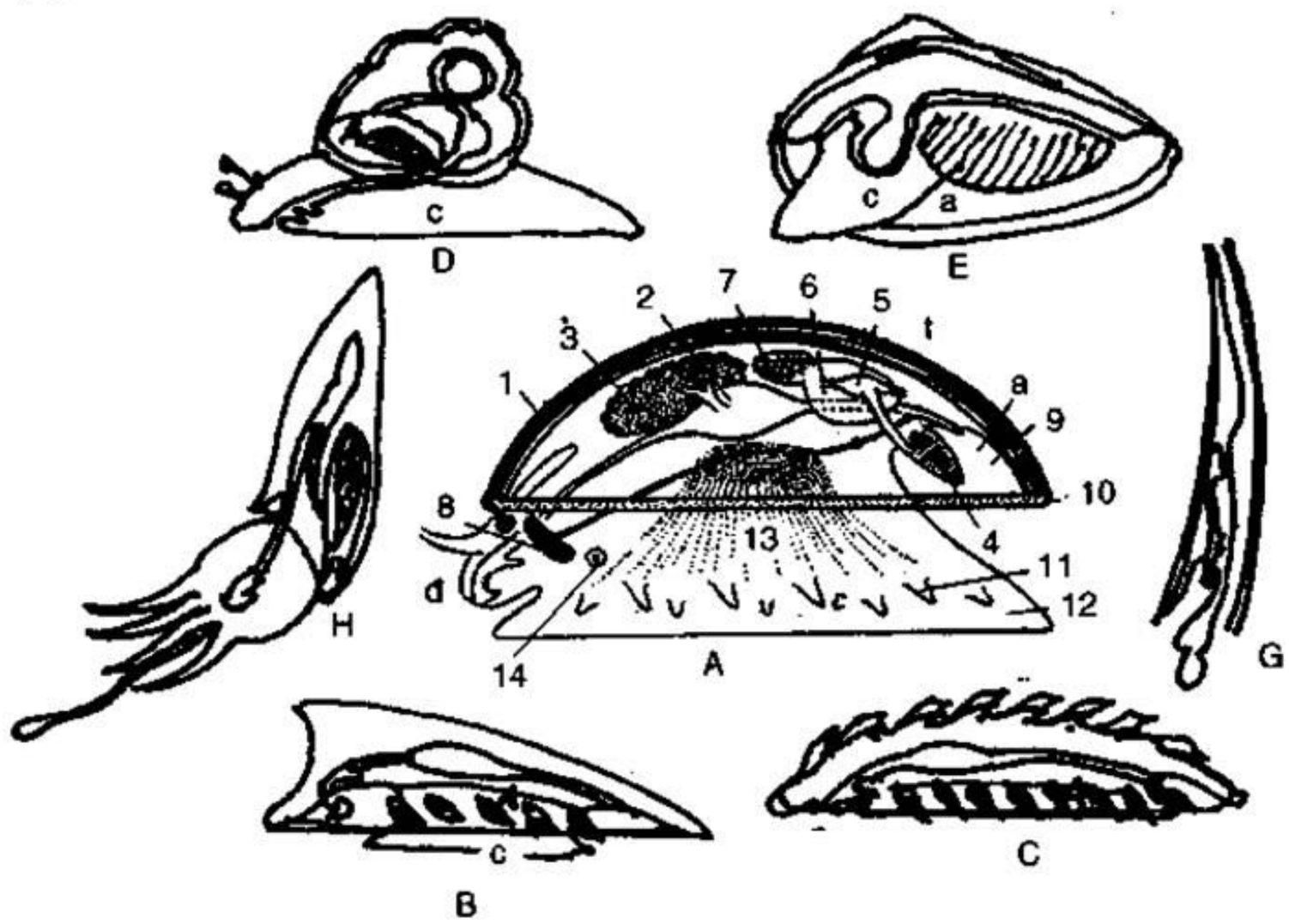
NGÀNH THÂN MỀM (MOLLUSCA)

Đặc điểm xác định:

- Mô bì của phần thân phát triển thành tấm gọi là vạt áo. Giữa vạt áo và thành cơ thể hình thành khoang áo trong đó có cơ quan áo. Bờ vạt áo tiết gai hoặc vỏ canxi.
- Có lưỡi bào (radula) đặc trưng để cạo và cuốn thức ăn vào miệng.
- Cơ thể có các phần đầu, chân, thân và áo. Mức độ phát triển và vị trí tương đối của các phần này đặc trưng cho từng lớp thân mềm.

ĐẶC ĐIỂM CHUNG CỦA THÂN MỀM

1. Cơ thể vốn có đối xứng hai bên tuy phần lớn ốc có cơ thể mất đối xứng. Thân mềm, thường có 3 phần *đầu, chân* và *thân*. Mô bì phần thân phát triển thành *vạt áo*. Bờ vạt áo thường tiết *vỏ đá*



Hình 10.1 - Sơ đồ cấu tạo thân mềm (A) và biểu hiện ở các lớp Vỏ một tấm (B); Song kinh có vỏ (C); Chân bụng (D); Chân rìu (E); Chân xẻng (G) và Chân đầu (H): đ - Đầu; t - Thân; c - Chân; a - Áo
1. Vỏ: 2. Dạ dày; 3. Tuyến tiêu hóa; 4. Mang; 5. Tim; 6. Xoang bao tim; 7. Tuyến sinh dục; 8. Hệ thần kinh trung ương; 9. Khoang áo ; 10. Bờ áo; 11. Nhú lồi chân; 12. Chân; 13. Cơ vỏ; 14. Bình nang.

vôi bọc ngoài cơ thể. Khoang trống giữa vạt áo và các phần khác của cơ thể là *khoang áo*. Trong khoang áo thường có cơ quan hô hấp (mang hoặc phổi), một vài giác quan, lỗ bài tiết, lỗ hậu môn, lỗ sinh dục... gọi chung là *cơ quan áo*. Mức độ phát triển và vị trí tương đối của các phần của cơ thể thay đổi nhiều và đặc trưng cho mỗi lớp thân mềm (h.10.1). Cơ thể không phân đốt nhưng ở một số nhóm (song kinh có vỏ, vỏ một tấm, chân đầu cổ) vẫn có một số cơ quan sắp xếp theo kiểu phân đốt. Hình 10.1 giới thiệu sơ đồ cấu tạo thân mềm và biểu hiện của sơ đồ này ở các lớp của ngành. Trong các biểu hiện này cần lưu ý một số nét sau:

- Song kinh có vỏ (h.10.1C) và Vỏ một tấm (h.10.1B) có đầu không phát triển, khoang áo là 2 rãnh ở hai bên chân, được hình thành nhờ bờ vạt áo và chân bám chắc vào giá thể, tạo thành khoang kín. Cơ thể còn giữ một số hệ cơ quan sắp xếp phân đốt.

- Chân bụng (h.10.1D) có phần thân xoắn chóp làm cơ thể mất đối xứng hai bên. Thích ứng với đời sống bò chậm trên giá thể.

- Chân rìu (h.10.1E) có vỏ 2 mảnh khớp với nhau nhờ răng và dây chằng ở mặt lưng. Phần đầu tiêu giảm, thích ứng với đời sống chui rúc trong bùn.

- Chân xẻng (h.10.1G) có vỏ dạng ống. Đầu tiêu giảm, thích ứng với đời sống chui rúc trong bùn.

- Chân đầu (h.10.1H) có chân chuyển thành tua đầu và phễu phun nước từ khoang áo. Đầu phát triển. Vỏ, trừ nhóm cổ, chuyển vào bên trong thành tấm nâng đỡ cơ thể hoặc tiêu giảm hoàn toàn. Thích ứng với đời sống săn mồi hoạt động.

Thể xoang của thân mềm thu nhỏ chỉ còn một phần bao quanh tim (xoang bao tim) và phần bao quanh tuyến sinh dục (xoang sinh dục). Phần còn lại giữa các nội quan có mô liên kết lấp kín. Có ý kiến cho rằng thể xoang của thân mềm là thể xoang giả nhưng các dẫn liệu phân tử chứng tỏ thân mềm có thể xoang chính thức bị thoái hóa.

Thân mềm có hệ *tuần hoàn hở* nhưng có *tim khá chuyên hóa* gồm tâm thất và tâm nhĩ. Hệ bài tiết là dạng biến đổi của hậu đơn thận. Hệ thần kinh theo kiểu bậc thang kép (ở

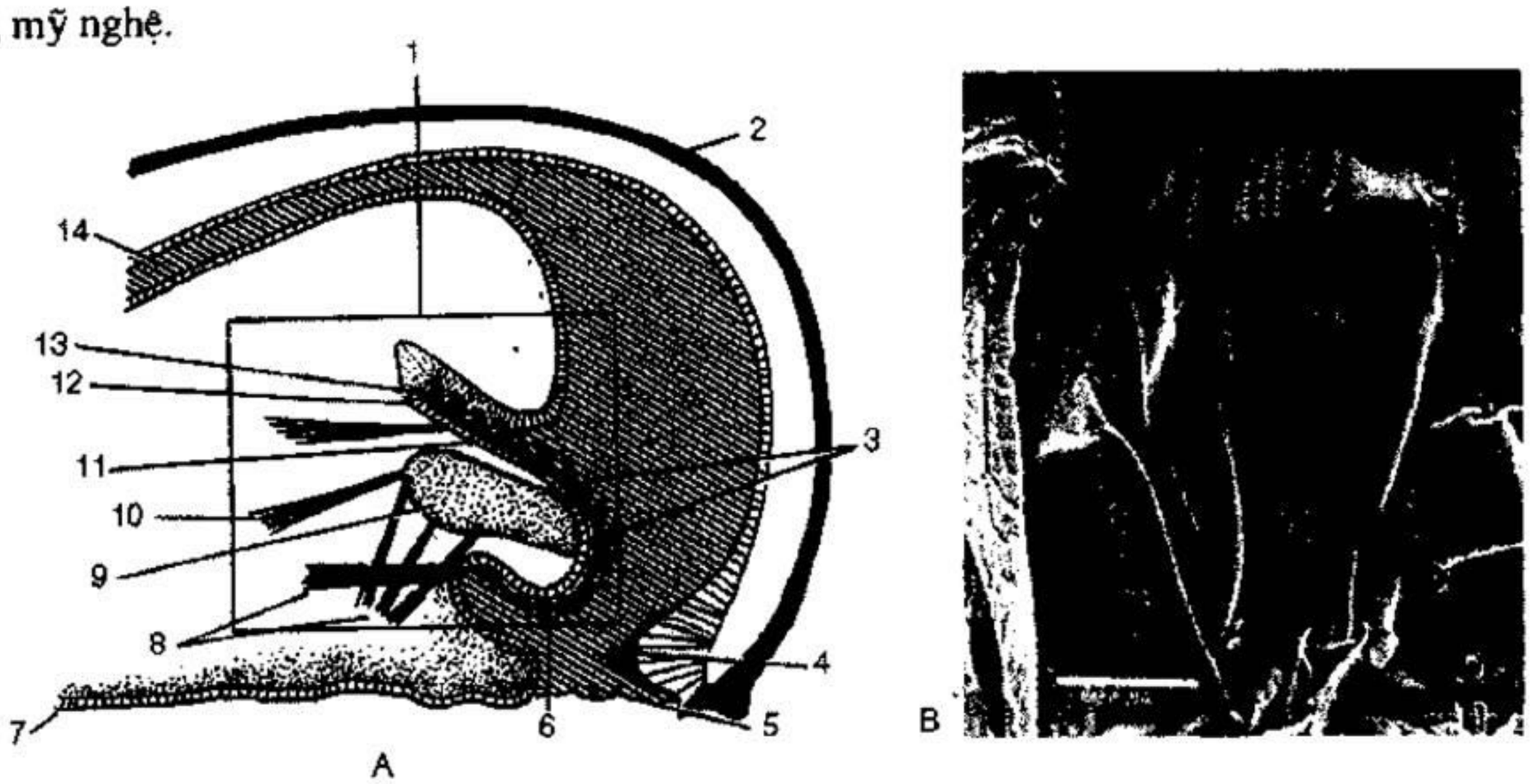
Hình 10.2 - Cấu trúc của vỏ thân mềm (A từ *Dogel*; B,C từ *Pechenik*)

A - Sơ đồ cắt ngang vỏ và vạt áo của trai; B - Lớp sừng của ốc *Trichotropis cancellata*; C - Lớp lăng trụ canxi và lớp xà cừ của một loài trai biển

1. Lớp sừng (conchyolin) ; 2. Lớp lăng trụ can xi ; 3. Lớp xà cừ ; 4. Mô bì ngoài của vạt áo ; 5. Mô liên kết ; 6. Mô bì trong của vạt áo.

nhóm cổ) hoặc hạch phân tán. Hệ tiêu hóa có *lưỡi bào* (radula) đặc trưng. Cơ quan hô hấp ở nước là *mang lá đối* (ctenidia bắt nguồn từ ctenidi, Hl: lược). Thân mềm sinh sản hữu tính. Trứng giàu noãn hoàng, phân cắt hoàn toàn, xoắn ốc và xác định. Nhóm cổ phát triển qua ấu trùng trochophora giống như ở giun đốt.

2. Vỏ của thân mềm (h.10.2) là sản phẩm tiết của bờ vạt áo, cấu tạo bằng $CaCO_3$ gắn kết với nhau trên khuôn protein. Phần chất hữu cơ có thể chiếm tới 30% (chân bụng) hoặc 70% (chân rìu) khối lượng khô của vỏ. Thường thì vỏ của thân mềm có 3 lớp: *lớp sừng* (periostracum) ở ngoài cùng, *lớp xà cừ* kết bằng nhiều tấm canxi ở trong cùng và *lớp lăng trụ canxi* dày ở giữa. Tất cả các lớp vỏ đều do bờ vạt áo tiết ra. Do đó, khi giữa bờ vạt áo và mặt trong của vỏ có các hạt bé (cát, vật ký sinh...), các tấm xà cừ được bờ vạt áo tiết ra sẽ bám xung quanh tạo thành các hạt óng ánh sắc màu gọi là "ngọc trai". Chỉ có một số loài trai cho ngọc đẹp. Trong tự nhiên, các cá thể cho ngọc đẹp thường hiếm (1/1000 cá thể). Trong nghề nuôi trai lấy ngọc, người nuôi đã chủ động cấy các hạt nhựa vào vị trí thích hợp giữa bờ vạt áo và vỏ để tạo ngọc và thu hoạch ngọc trong khoảng 5-7 năm sau. Nhờ có lớp xà cừ và lớp lăng trụ canxi, vỏ thân mềm được dùng làm nguyên liệu cho các hàng mỹ nghệ.



Hình 10.3 - Cấu trúc lưỡi bào của thân mềm (từ *Pechenik*)
A - Sơ đồ cắt dọc phần trước của ống tiêu hóa; B - Lưỡi bào của ốc *Thais haemastoma canaliculata* (HVĐTq); 1. Cơ quan bào; 2. Vỏ; 3. Răng trên lưỡi bào; 4. Hầu; 5. Miệng; 6. Tấm lưỡi bào; 7. Chân; 8. Cơ thè lưỡi; 9. Sụn nâng lưỡi; 10. Cơ co lưỡi; 11. Mô bì; 12. Túi lưỡi; 13. Các răng mới hình thành; 14. Thực quản.

3. Lưỡi bào là cấu trúc đặc trưng của thân mềm (h.10.3). Nó là một giải bằng kitin hoặc protein lát trên thành dưới của thực quản, mặt trên lưỡi bào có nhiều dãy răng kitin. Lưỡi bào hình thành từ bao lưỡi. Khi phần phía trước của lưỡi bào bị mòn (do bào thức ăn), bao lưỡi tiếp tục hình thành phần sau để thay thế. Nhờ hoạt động của các chùm cơ co và duỗi, lưỡi thò ra ngoài, cạo và cuốn tảo hoặc mô thực vật vào miệng. Sắp xếp của các gai trên từng dãy đặc trưng cho từng loài thân mềm và được dùng làm đặc điểm định loại quan trọng.

HỆ THỐNG THÂN MỀM

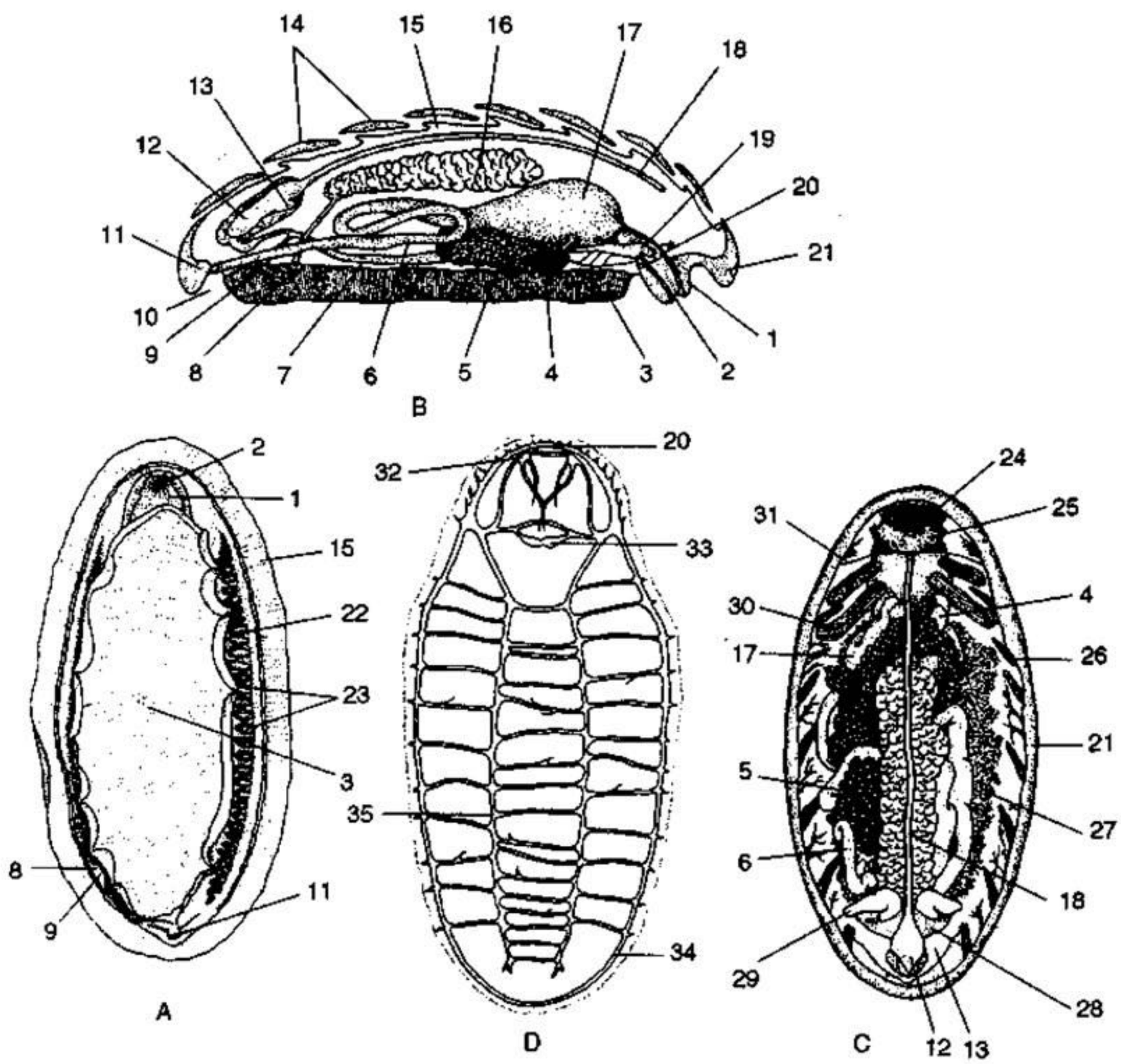
Hiện biết khoảng 130.000 loài, trong số này có khoảng 35.000 loài hóa đá. Phần lớn sống ở biển, số ít sống ở nước ngọt và sống ở cạn. Dựa trên sơ đồ cấu tạo cơ thể, thích ứng với các lối sống

khác nhau, Thân mềm được phân thành 7 lớp trong 2 phân ngành: phân ngành Song kinh (Amphineura) và phân ngành Vỏ liền (Conchifera).

PHÂN NGÀNH SONG KINH (AMPHINEURA)

Cơ thể chưa có vỏ liền, chỉ là các mảnh hoặc gai rời. Hệ thần kinh có dạng 2 đôi dây dọc. Giác quan kém phát triển. Có 2 lớp: Có vỏ và Không có vỏ.

LỚP SONG KINH CÓ VỎ (LORICATA)



Hình 10.4 - Cơ thể song kinh có vỏ nhìn từ mặt bụng (A) và cấu tạo trong (B - Nhìn bên; C - Nhìn từ lưng sau khi gỡ tấm vỏ và mô bì vạt áo; D - Hệ thần kinh nhìn từ lưng, từ *Pechenik*)

1. Đầu; 2. Miệng; 3. Chân; 4,5. Tuyến tiêu hóa; 6. Ruột; 7. Ống bài tiết; 8. Lỗ sinh dục; 9. Lỗ thận; 10. Rãnh mang; 11. Hậu môn; 12. Tâm thất; 13. Tâm nhĩ; 14. Tấm vỏ; 15. Vạt áo; 16. Tuyến sinh dục; 17. Dạ dày; 18. Mạch lưng; 19. Lưỡi bào; 20. Vòng não; 21. Gờ vạt áo; 22. Khoang áo; 23. Mang; 24. Tuyến nước bọt; 25. Khoang miệng; 26. Cơ xiên; 27. Thận; 28. Khoang bao tim; 29. Ống dẫn trứng; 30. Cơ co lưng; 31. Vách; 32. Hạch miệng; 33. Hạch dưới lưỡi bào; 34. Dây thần kinh bên-tạng; 35. Dây thần kinh chân.

Có khoảng 800 loài hiện sống và 100 loài hóa đá. Ở biển, thường bám chặt vào đá nhờ chân và 2 bờ vạt áo. Cơ thể dẹp theo hướng lưng bụng. Ở tư thế bám, đầu, chân, khoang áo ẩn phía dưới, mặt lưng có 8 tấm vỏ xếp mái ngói (h.10.4B).

Ở chỗ nhiều thức ăn, song kinh ít khi di chuyển. Khi cần, bò chậm nhờ sóng chân như ốc. Trước chân là phần đầu có lỗ miệng ở giữa. Hai bên chân là khoang áo có nhiều đôi mang. Số lượng các đôi mang thay đổi tùy loài (*Lepodopleurus asellus* có 11 - 13 đôi, *Tonicella marmorea* có 19 - 26 đôi). Lúc bám trên giá thể khoang áo kín. Nhờ hoạt động của mô bì có tiêm mao của mang, nước vào khoang áo ở phía trước và thoát ra ngoài ở phần cuối cơ thể (h.10.4A).

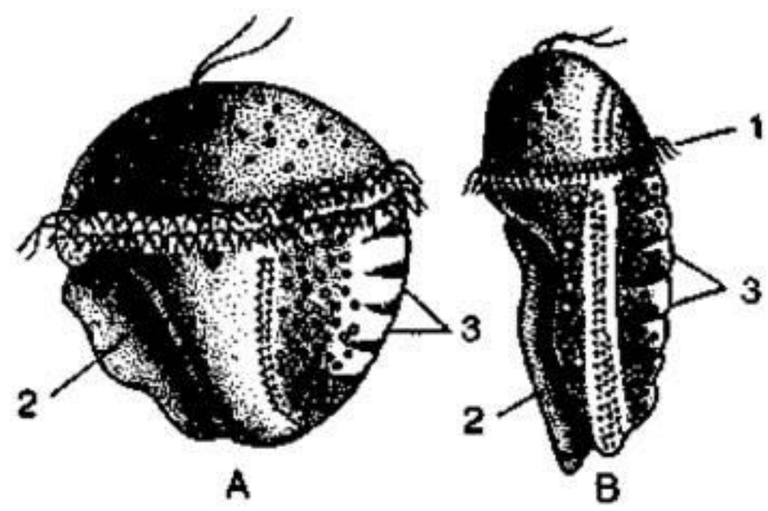
Song kinh ăn rêu và tảo bám trên đá, nhờ hoạt động của lưỡi bào. Thức ăn từng lúc được cuộn vào thực quản, vào dạ dày và được biến đổi dưới tác dụng của các enzym do tuyến tiêu hóa tiết ra. Thành dạ dày và phần đầu của ruột hấp thụ thức ăn. Ruột giữa dài, thích ứng với ăn tảo. Ngoài ra còn có tiêu hóa nội bào nhờ tế bào thực bào di chuyển lang thang trong và ngoài thành ruột và thành dạ dày, tuy tiêu hóa nội bào giữ vai trò thứ yếu.

Hệ tuần hoàn hở, có tim nằm trong khoang bao tim ở phần cuối cơ thể. Tim có tâm thất ở giữa và 2 tâm nhĩ hai bên thông với nhau qua 1 - 2 đôi van nhĩ thất. Máu từ mang theo từng đôi mạch đến tim đổ vào tâm nhĩ. Từ tâm thất có động mạch chủ hướng về phía trước (h.10.4B,C).

Hệ bài tiết là một đôi thận chia nhánh phức tạp (h.10.4C). Phễu thận mở vào khoang bao tim còn lỗ thận đổ ra ngoài ở hai bên cơ thể.

Hệ thần kinh và giác quan. Hệ thần kinh (h.10.4D) có cấu tạo cổ. Tế bào thần kinh không hoặc ít tập trung thành hạch. Quanh hầu có vòng thần kinh hầu và từ vòng này có 2 đôi dây thần kinh hướng về phía sau. Đôi dây thần kinh chân điều khiển cơ chân và đôi dây thần kinh bên-tạng điều khiển các phần áo và phủ tạng. Giữa các dây thần kinh có cầu nối ngang sắp xếp không theo một quy luật nhất định. Giác quan là cơ quan dưới lưỡi bào, gờ cảm giác osphradi ở gốc mang và estet (mũ cảm giác). Không có bình nang. Thiếu mắt và râu trên phần đầu. Cơ quan dưới lưỡi bào giữ nhiệm vụ cảm giác hóa học. Estet (với 2 loại lớn và nhỏ) là giác quan đặc biệt của song kinh. Tùy từng loài, estet có thể chỉ là cơ quan xúc giác (*Chiton*) hay còn là cơ quan cảm giác ánh sáng (*Acanthopleura*), có cấu tạo phức tạp (màng cứng, thể thủy tinh, màng lưới...). Gần đây có ý kiến cho rằng chính estet tiết màng sừng bổ sung cho vỏ. Sắp xếp của estet lớn và nhỏ tạo thành các đơn vị cấu trúc, đặc trưng cho các đơn vị phân loại (Sirenko,1992).

Song kinh đơn tính. *Tuyến sinh dục kép* tập trung thành một thùy chung ở giữa (h.10.4C). Từ tuyến sinh dục có 2 ống dẫn sinh dục đổ ra ngoài ở gần lỗ thận. Dị thụ tinh trong khoang áo. Trứng được đẻ từng cái một hay từng chuỗi. Ở một số loài, trứng bám trên mang và phát triển cho đến khi thành ấu trùng (*Hemiarthrum*). Có loài, trứng phát triển thành con non trong ống dẫn trứng (*Callistrochiton viviparus*).



Hình 10.5 - Ấu trùng *Ischnochiton magdalensis* và quá trình biến thái. A - Ấu trùng *trochophora;* B - Giai đoạn tiếp theo. 1. Vành tiêm mao; 2. Mầm chân; 3. Mầm các tấm vỏ.

Trứng phân cắt hoàn toàn đều ở giai đoạn đầu. Phôi vị hình thành bằng cách lõm. Phôi ba lá hình thành bằng cách đoạn bào. Phát triển qua ấu trùng luân cầu, tuy nhiên không thấy hình thành

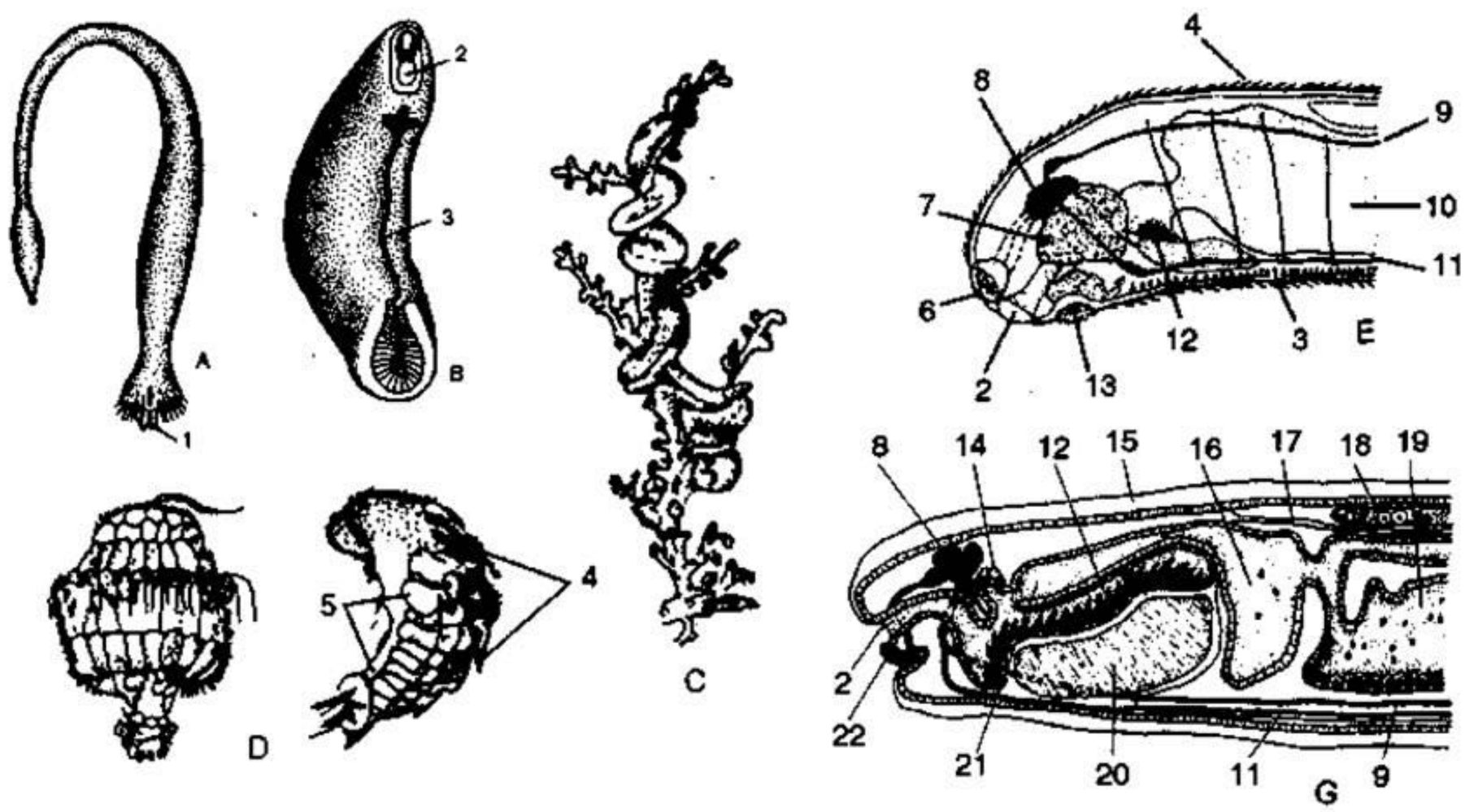
các đôi túi thể xoang từ lá phôi giữa như đã gặp ở giun đốt. Mặt bụng của ấu trùng sớm hình thành mầm chân, mặt đối diện sớm hình thành tấm vỏ (h.10.5) và ấu trùng chuyển sang bò ở đáy rồi biến đổi để cho trưởng thành.

Ở Việt Nam, song kinh có vỏ có thể gặp ở nhiều nơi nhưng hay gặp ở vùng biển miền Trung và miền Nam hơn. Các họ có nhiều loài là *Chitonidae, Ischnochitonidae, Lepidochitonidae, Cryptoplacidae*, có những loài có cỡ lớn trên 12cm như *Liolophura japonica, Acanthopleura spinosa, Cryptoplax dawydovi*... có khi gặp tới hàng trăm cá thể sống tập trung trên một tảng đá.

LỚP SONG KINH KHÔNG VỎ (APLACOPHORA)

Có khoảng 300 loài (h.10.6). Cơ thể hình giun, thường rất bé (đo bằng milimét). Sống ở biển, phần lớn ở đáy sâu, trong bùn hay lẫn trong vùng có tập đoàn thủy tức là thức ăn. Chân hoặc không có hoặc có ở mặt bụng một rãnh tiêm mao ("rãnh bụng"). Không có vỏ, chỉ có các gai hoặc các vẩy đá vôi, là sản phẩm tiết của các tế bào riêng rẽ. Lưỡi bào chỉ phát triển ở số ít loài, thường đơn giản hoặc thiếu hẳn. Ruột thẳng, không có dạ dày và gan. Chỉ có một đôi mang ở cuối cơ thể, có khi mất hẳn. Hệ thần kinh theo kiểu cấu tạo của song kinh có vỏ. Lưỡng tính. Tuyến sinh dục đổ vào khoang bao tim, sản phẩm sinh dục sau đó chuyển theo hệ bài tiết vào huyệt. Một số lớn song kinh không vỏ phát triển qua biến thái.

Ở Việt Nam, chỉ mới gặp số ít loài thuộc các giống *Chaetoderma, Dondersia* ở độ sâu 15 - 25m.



Hình 10.6 - Hình thái ngoài và cấu tạo trong của song kinh không vỏ (A,B từ *Dogel*; C,D theo *Pruvot*; E,G từ *Pechenik*)

A - *Chetoderma nitidulum*; B - *Neomenia carinata*; C,D - *Nematomenia flavens*: C-Trưởng thành; D- 2 giai đoạn ấu trùng; E,G - Sơ đồ phần phía trước cơ thể *Limifossor talpoideus*. 1. Mang; 2. Miệng; 3. Rãnh bụng; 4. Gai; 5. Tấm vỏ; 6. Tiền đình; 7. Tuyến; 8. Não; 9. Dây thần kinh bên; 10. Ruột giữa; 11. Dây thần kinh chân; 12. Lưỡi bào; 13. Hố chân; 14. Tuyến nước bọt; 15. Tầng cuticun; 16. Dạ dày; 17. Tuyến sinh dục; 18. Mạch lưng; 19. Tuyến tiêu hóa; 20. Sụn nâng lưỡi; 21. Thực quản; 22. Giáp miệng.

PHÂN NGÀNH VỎ LIỀN (CONCHIFERA)

Cơ thể bọc trong một vỏ liền hoặc phân làm hai mảnh. Phần thân nhô cao về phía lưng. Thần kinh theo kiểu hạch phân tán. Giác quan tương đối phát triển. Có 5 lớp: Vỏ một tấm, Chân bụng, Chân xẻng, Chân rìu hoặc Vỏ hai mảnh và Chân đầu.

LỚP VỎ MỘT TẤM (MONOPLACOPHORA)

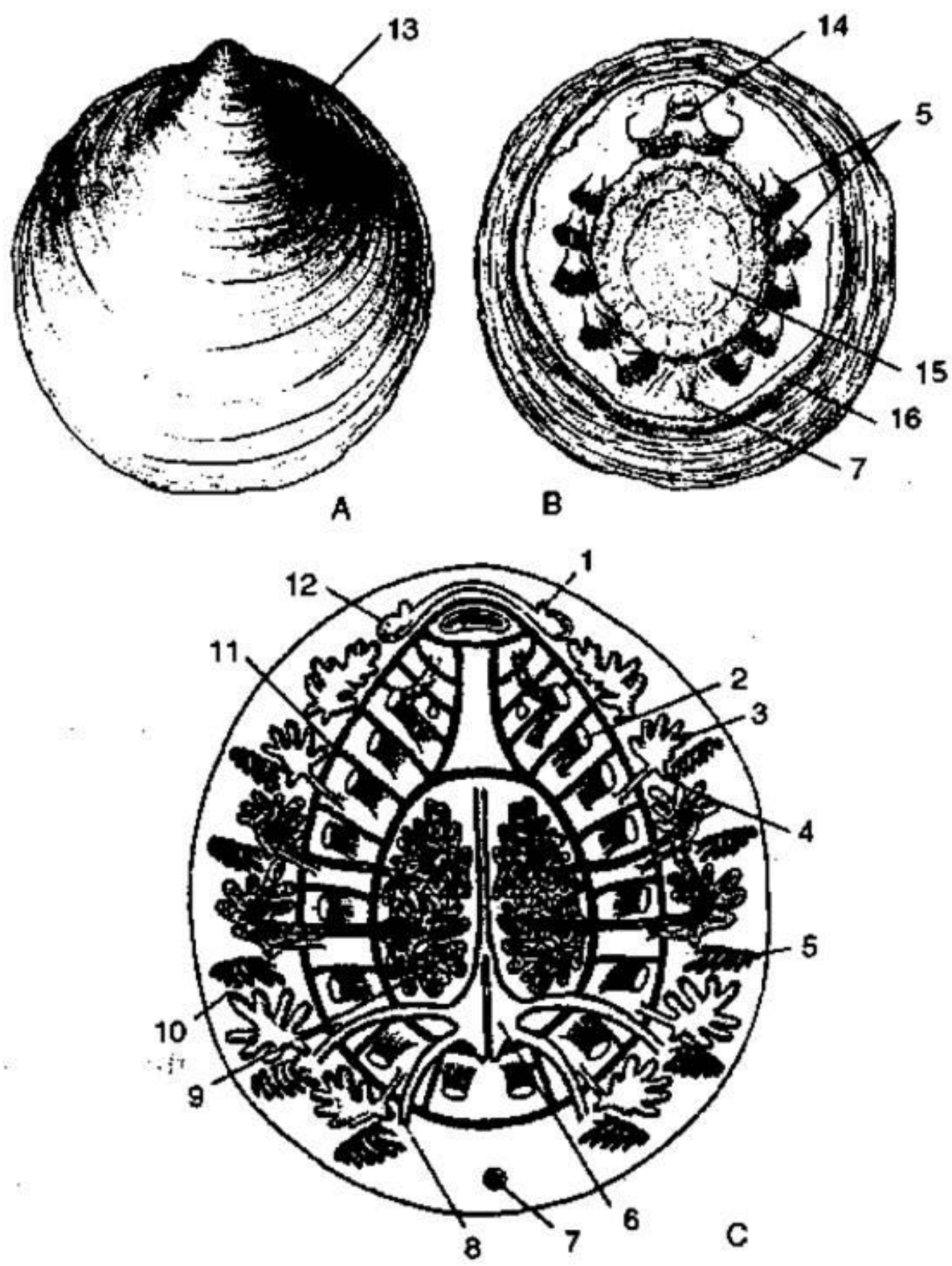
Trước 1952 lớp này chỉ biết dưới dạng hóa thạch. Năm 1952 gặp đại diện đang sống đầu tiên (*Neopilina galatheae*, h.10.7) ở ven Thái Bình Dương gần bờ Mêhicô, chỗ sâu 5000m. Từ bấy đến nay đã phát hiện được 19 loài đang sống, tất cả đều ở đáy biển sâu trên 2000m. Trong số loài đang sống, lớn nhất là *Neopilina galatheae*, dài 37mm và bé nhất là *Micropilina arntzi* dài dưới 1mm.

Trưởng thành có vỏ hình nón, có vết bám của cơ sắp xếp phân đốt ở mặt trong. Thân ẩn dưới vỏ. Chân hình đĩa. Đầu ở trước chân không phân rõ với phần thân. Hai bên chân là rãnh áo có 3, 5 hoặc 6 đôi mang lá dối. Tận cùng có nhú hậu môn.

Cạnh lỗ miệng có 2 tua miệng hình thùy ở hai bên. Không có mắt. Giữa tua miệng và bờ trước của chân có cơ quan chia nhánh có lẽ giữ nhiệm vụ khứu giác (h.10.7B).

Cấu tạo trong được giới thiệu trên hình 10.7C. Đáng chú ý:

- Cơ chân, thận, tâm nhĩ, tâm thất, tuyến sinh dục có nhiều đôi (số lượng thay đổi tùy loài) và sắp xếp lặp lại dọc cơ thể (phân đốt ?).



Hình 10.7 - Hình dạng ngoài và cấu tạo trong của *Neopilina galatheae* (theo *Lemche* và *Vingstrand*)
A - Nhìn từ lưng;
B - Nhìn từ bụng;
C- Sơ đồ cấu tạo cơ thể
1. Thùy bên miệng; 2. Cơ chân; 3. Thận; 4. Lỗ thận ngoài; 5. Mang; 6. Tâm thất; 7. Hậu môn; 8. Tâm nhĩ; 9. Tuyến sinh dục; 10. Ống nối thận với thể xoang; 11. Dây thần kinh bên tạng; 12. Tua miệng; 13. Vỏ; 14. Miệng; 15. Chân; 16. Vạt áo.

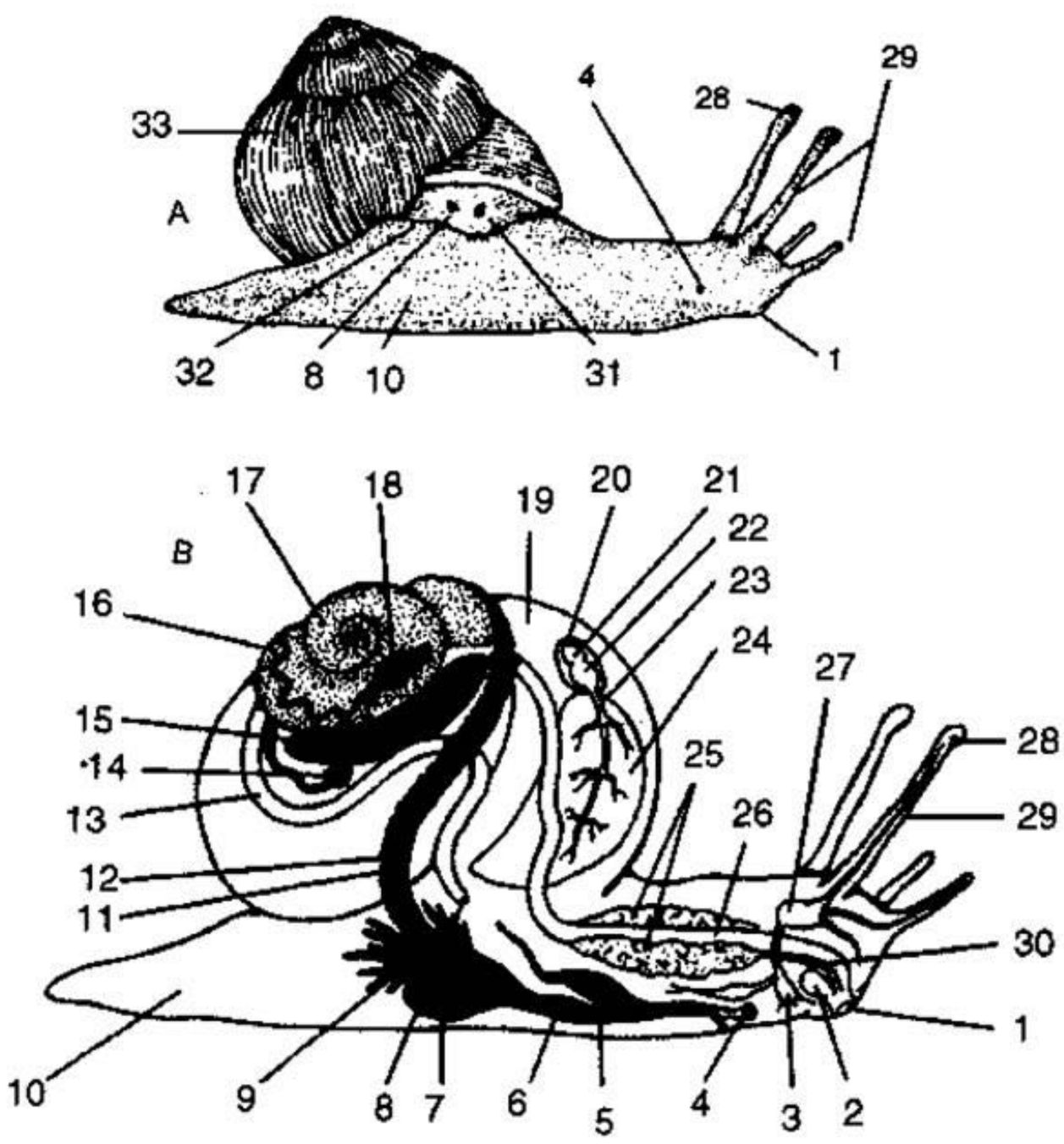
- Có các cơ quan đặc trưng cho thân mềm như lưỡi bào, trụ gelatin. Hệ thần kinh có sơ đồ cấu tạo của song kinh. Thể xoang ngoài phần bao tim và xoang sinh dục còn có túi thể xoang lưng nằm ngay dưới vỏ.

Cấu tạo của hệ thần kinh, sắp xếp lặp lại của một số hệ cơ quan theo chiều dọc của cơ thể chứng tỏ gần gũi của Vỏ một tấm với Song kinh tuy cấu tạo và cách hình thành vỏ lại là đặc điểm của vỏ liền.

Vỏ một tấm đơn tính. Sản phẩm sinh dục được chuyển ra ngoài qua thận. Trứng thụ tinh ngoài.

LỚP CHÂN BỤNG (GASTROPODA)

Chân bụng là lớp phong phú nhất trong ngành, chiếm 75-80% số loài thân mềm hiện sống. Có khoảng 90000 loài (trong số này khoảng 15000 loài hóa đá). Phần lớn chân bụng sống ở biển, một số sống ở nước ngọt, ở cạn và số ít ký sinh ngoài trên cơ thể động vật (trai, da gai...).



Hình 10.8 - Hình thái ngoài (A) và cấu tạo trong (B) của ốc sên *Helix* (từ *Pechenik*)
1. Miệng; 2. Hành miệng; 3. Hạch chân; 4. Lỗ sinh dục; 5. Penis; 6. Âm đạo; 7. Túi gai giao phối; 8. Hậu môn; 9. Tuyến nhầy; 10. Chân; 11. Ống dẫn trứng; 12. Ống dẫn tinh; 13. Ruột; 14. Túi nhận tinh; 15. Tuyến albumin; 16. Ống dẫn lưỡng tính; 17. Tuyến tiêu hóa; 18. Tuyến lưỡng tính; 19. Thận; 20. Khoang bao tim; 21. Tâm thất; 22. Tâm nhĩ; 23. Tĩnh mạch phổi; 24. Khoang áo; 25. Tuyến nước bọt; 26. Diều; 27. Hạch não; 28. Mắt; 29. Tua đầu; 30. Ống dẫn tuyến nước bọt; 31. Lỗ thở; 32. Bờ vạt áo; 33. Vỏ.

I- CẤU TẠO VÀ SINH LÝ

Phần lớn Chân bụng có cơ thể không đối xứng (h.10.8). *Đầu* ở phía trước, có mắt và tua cảm giác (râu). *Chân* là khối cơ khỏe phía bụng, có đế uốn sóng khi bò. *Thân* (khối phủ tạng) ở trên chân, thường là một túi xoắn. Vỏ thường xoắn hình chóp hoặc xoắn trong một mặt phẳng. Có khi còn có nắp vỏ (vẩy). Vỏ có thể bị tiêu giảm ở nhiều mức độ: vỏ không chứa đủ phần thân (*Carinaria*), vỏ bé và một phần vỏ bị vạt áo phủ (*Aplysia* non), vạt áo phủ kín vỏ bé ở trong

(*Aplysia*, sên trần *Limax*), vỏ tiêu giảm chỉ còn vụn đá vôi rải rác (sên trần *Arion*), mất hoàn toàn dấu vết của vỏ (một số Chân bụng bơi hoặc ký sinh).

Hệ tiêu hóa. Phần lớn chân bụng ăn thực vật, một số không ít ăn thịt (bắt cả con mồi, đục vỏ rồi tiết enzym tiêu hóa mồi ở ngoài trước khi hút vào ống tiêu hóa) lọc thức ăn trong nước hoặc ký sinh.

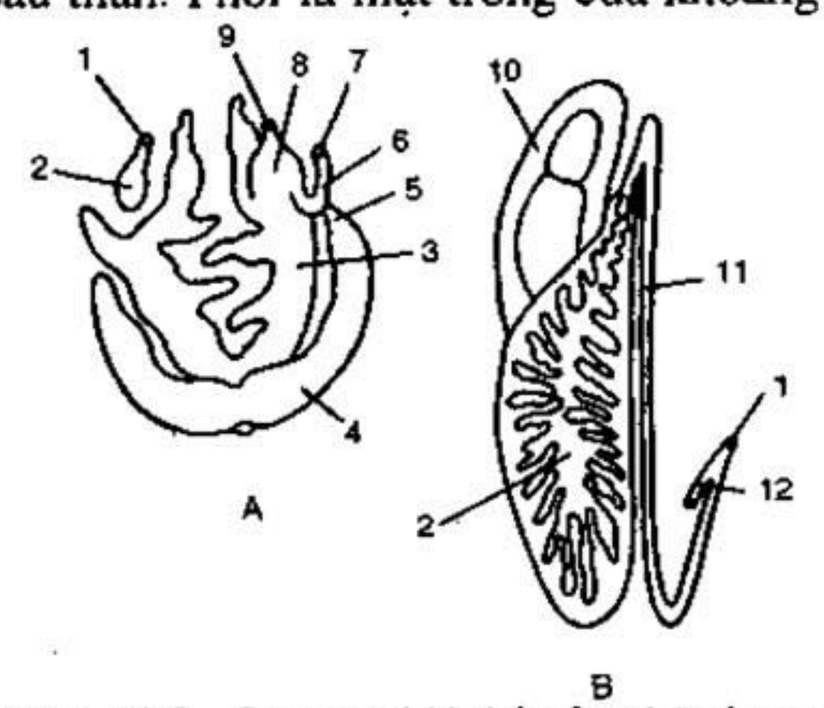
Các đặc điểm đáng chú ý của hệ tiêu hóa của chân bụng là: 1. Có lưỡi bào nhiều răng (từ 16 - 750000 răng) ; 2. Tiêu hóa ngoại bào, tuy gan có khả năng hấp thụ thức ăn và ở một số loài, là nơi tiêu hóa nội bào ; 3. Thực quản đổ vào dạ dày ở phần cuối, dạ dày chuyển vào ruột ở phần trước (kết quả đổi hướng của phần thân so tương đối với phần chân và đầu do hiện tượng quay).

Tuyến nước bọt của chân bụng ăn thịt ngoài chức năng tiết enzym tiêu hóa, ở một số loài còn tiết axit hữu cơ hòa tan vỏ đá vôi của mồi hoặc tiết chất độc làm tê liệt mồi (ốc cối *Conus*). Dạ dày của một số chân bụng ăn thức ăn lọc qua nước (*Lambis, Strombus*) có *trụ gelatin* tiết enzym tiêu hóa bằng cách bào mòn dần giống như ở Chân rìu. *Ruột sau* một số chân bụng xuyên qua tâm thất.

Chân bụng ký sinh nhìn chung có ống tiêu hóa và vỏ tiêu giảm với mức độ thay đổi tùy loài.

Hệ tuần hoàn và *hệ hô hấp.* Tim nằm trong khoang bao tim, có 1 tâm thất và 2 hoặc 1 tâm nhĩ. Máu từ mang đổ về tâm nhĩ rồi qua tâm thất. Động mạch chủ xuất phát từ tâm thất sớm chia nhánh thành động mạch đầu và động mạch phủ tạng. Từ động mạch, máu tập trung về hệ khe hổng bao quanh dạ dày, gan và tuyến sinh dục, sau đó tập trung về cơ quan hô hấp lấy oxy trước khi trở về tim. Máu thường không màu, tuy ở số ít loài có màu đỏ. Tùy loài, nhịp đập của tim thay đổi từ 20 - 40 lần/ phút ở nhiệt độ 20°C.

Cơ quan hô hấp của chân bụng là mang lá đối hoặc phổi. Mang đặc trưng cho các loài ở nước, có thể có 2 hoặc 1 mang hướng về phía trước hoặc phía sau thân. Phổi là mặt trong của khoang áo giữ chức năng trao đổi khí, đặc trưng cho chân bụng ở cạn. Tuy nhiên một số ốc cạn chuyển trở lại sống ở nước vẫn hô hấp nhờ phổi (ốc tai, ốc đĩa). Một số ốc nước lại có cả mang lẫn phổi (ốc nhồi), nhờ thế chúng sống được lâu trên cạn. Ngoài ra một số chân bụng ở biển hình thành cơ quan hô hấp thứ sinh là các nhánh mọc trên các phần khác nhau của cơ thể.

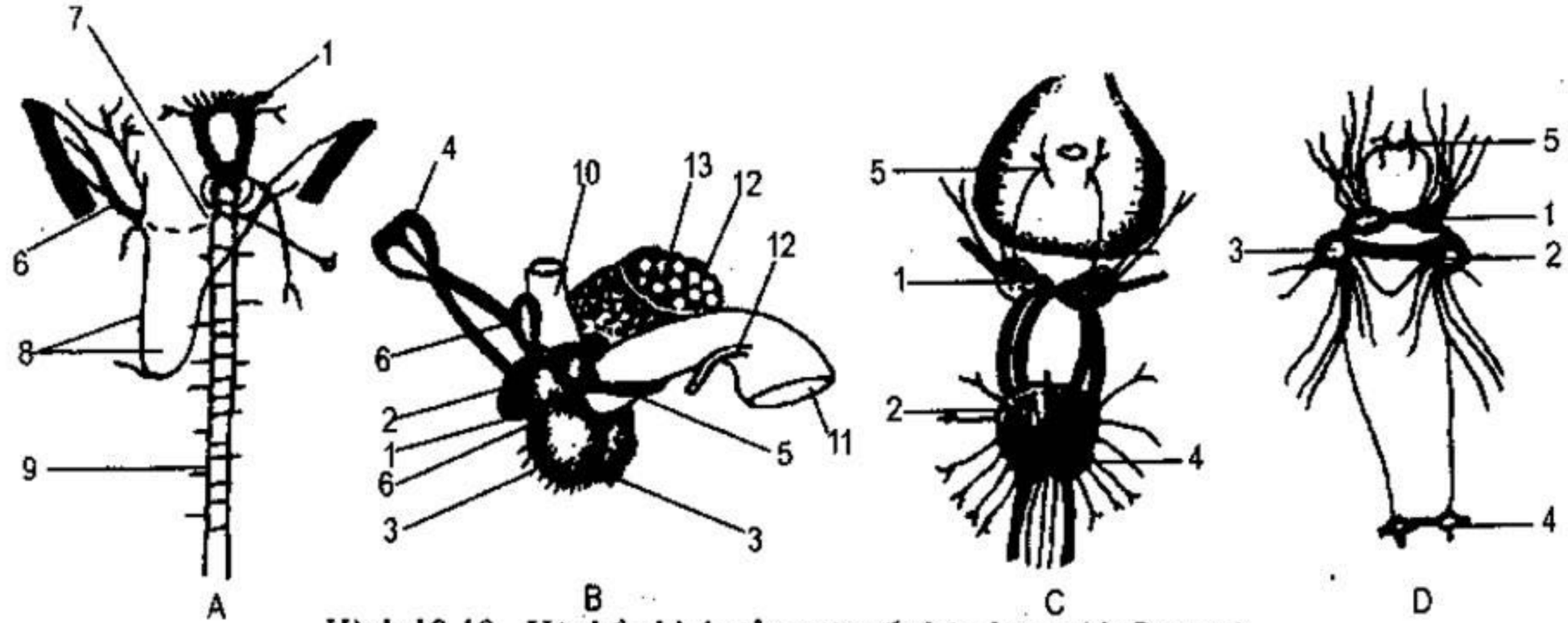


Hình 10.9 - Cơ quan bài tiết của chân bụng (theo *Lang*)
A - Hệ niệu sinh dục *Puncturella noachina* (Hai tâm nhĩ); B - Thận và tim *Daudebardia rufa* (Có phổi). 1, 9. Lỗ thận ngoài; 2. Thận trái; 3. Thận phải; 4. Tuyến sinh dục; 5. Ống dẫn sinh dục; 6. Ống thận đổ vào xoang bao tim; 7. Lỗ thận ở bao tim; 8. Xoang niệu; 10. Bao tim; 11. Ống dẫn niệu; 12. Ruột sau.

Số lượng và vị trí của mang, từ đó quyết định số lượng và vị trí của tâm nhĩ, có liên quan đến 2 lần quay (quay 180° và quay điều hòa) của vỏ và khối phủ tạng trong tiến hóa của chân bụng và đặc trưng cho các nhóm chân bụng, được giới thiệu trên hình 10.14. Theo giả thiết này, cổ nhất trong các nhóm chân bụng là Mang trước Hai tâm nhĩ, sau đó mới xuất hiện Mang trước Một tâm nhĩ (và Có phổi), còn Mang sau xuất hiện cuối cùng.

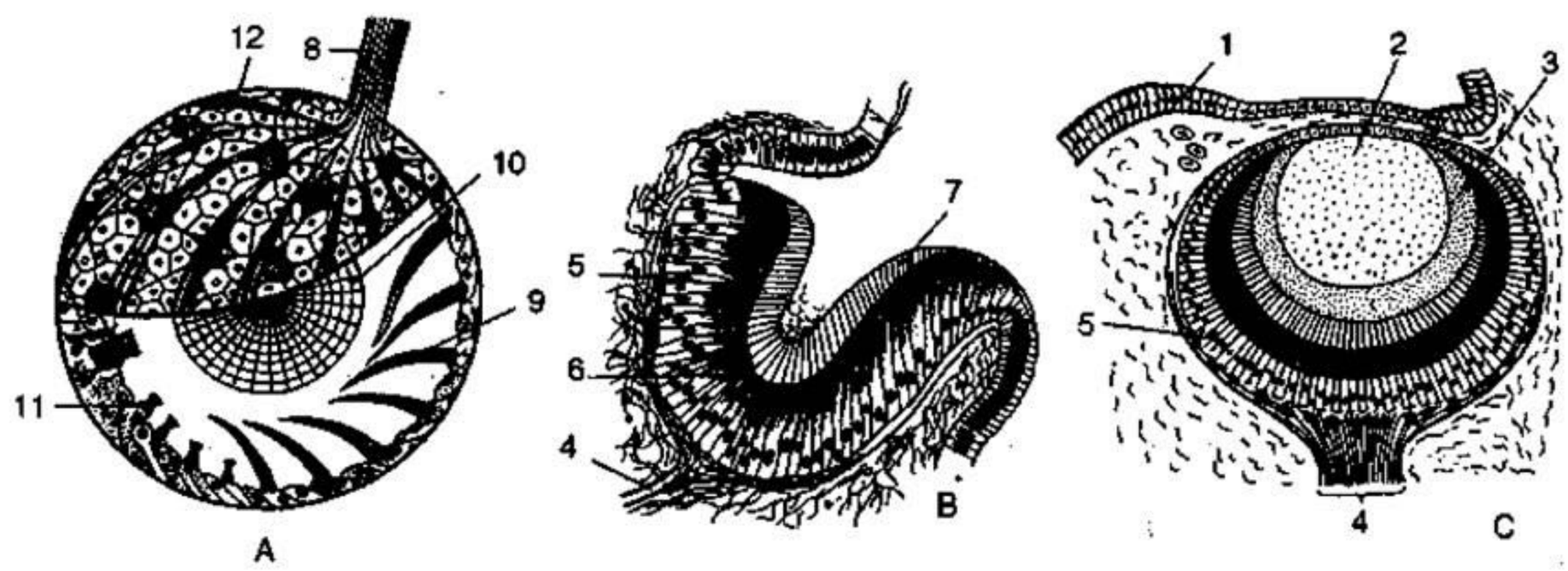
Hệ bài tiết (h.10.9). Do chịu ảnh hưởng của quay 180°, chỉ một số chân bụng còn giữ hai thận (Hai tâm nhĩ), còn phần lớn chỉ còn một thận, thận phải bị tiêu biến. Thận hình chữ U, một đầu thông với khoang bao tim qua lỗ thận tim còn đầu kia đổ vào khoang áo. Sản phẩm bài tiết của chân bụng ở nước là hợp chất amôniac hay amin, còn của chân bụng ở cạn là axít uric (đặc điểm thích nghi để giữ nước của động vật ở cạn).

Hệ thần kinh và *giác quan*. Hệ thần kinh của chân bụng là mức độ tập trung tế bào thần kinh thành hạch, trên các dây thần kinh của kiểu bậc thang kép, đã gặp ở song kinh và vỏ một tấm. Thường thì có 5 đôi hạch lớn: *não* ở trên hầu điều khiển các giác quan trên đầu, thành hầu và bình nang; *hạch chân* điều khiển chân và trên dây thần kinh bên-tạng có các *hạch bên* (*áo*) phụ trách vùng áo; *hạch mang* điều khiển mang và osphradium và *hạch tạng* điều khiển nội quan. Ngoài ra còn có thể thêm các các hạch khác như hạch miệng, hạch osphradium... Kiểu thần kinh này gọi là *kiểu hạch phân tán*. Dấu vết của hệ thần kinh bậc thang kép chỉ còn gặp ở một số chân bụng cổ (h.10.10A) còn ở phần lớn chân bụng 5 đôi hạch này có thể phân tán hoặc tập trung, thậm chí tập trung cao độ quanh hầu. Đặc biệt do quay 180° và quay điều hòa tiếp theo của vỏ chứa khối phủ



Hình 10.10 - Hệ thần kinh của một số chân bụng (từ *Barnes*)
A - Bào ngư; B - *Busycon*; C - *Helix*; D - *Aplysia*. 1. Hạch não; 2. Hạch bên; 3. Hạch chân; 4. Hạch nội tạng; 5. Hạch miệng; 6. Hạch mang; 7. Hạch chân - bên; 8. Dây nội tạng; 9. Dây chân; 10. Thực quản; 11. Vòi; 12. Ống dẫn nước bọt; 13. Tuyến nước bọt.

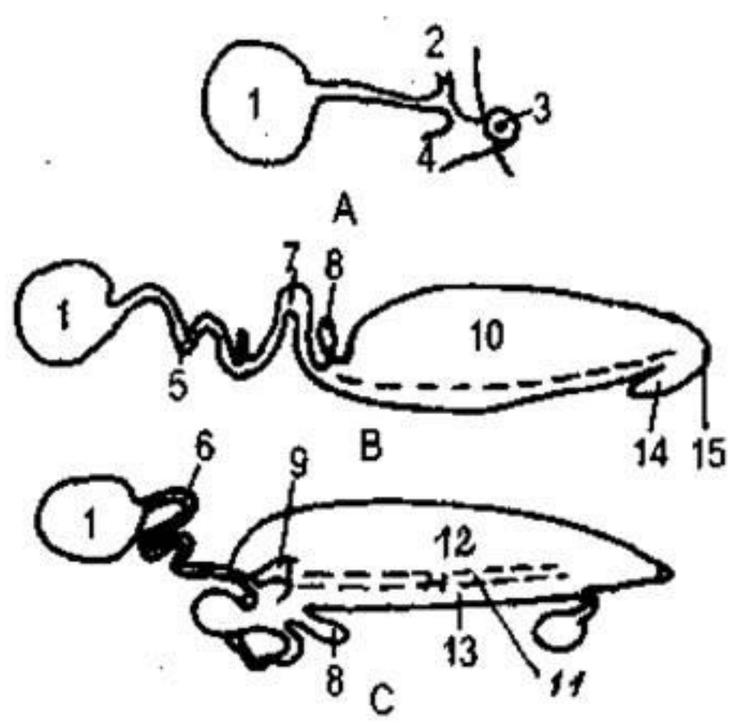
tạng, hạch mang và hạch tạng nằm trong phần quay tạo *hiện tượng chéo* hoặc *lệch thần kinh* đặc trưng cho chân bụng (h.10.16). Giác quan của chân bụng khá đa dạng: xúc giác (tua miệng và bờ vạt áo), cơ quan cảm giác hóa học (osphradium, đôi râu thứ hai), bình nang, mắt ở gốc hay ở đỉnh của đôi tua đầu thứ hai. Cấu tạo của mắt có thể rất đơn giản như mắt ốc nón hay phức tạp như mắt *Fissurella* (h.10.11B,C) và mắt của một số chân bụng ăn thịt bơi (*Pterotrachea*).



Hình 10.11 - Giác quan của chân bụng (từ *Dogel*)
A - Bình nang ở *Pterotrachea*; B - Mắt ốc nón; C - Mắt ốc *Fissurella*. 1. Mô bì phần đầu; 2. Thể thủy tinh; 3. Dịch thủy tinh; 4. Dây thần kinh mắt; 5. Màng lưới; 6. Vùng sắc tố; 7. Tầng cuticun; 8. Dây thần kinh bình nang; 9. Các chùm tiêm mao; 10. Bình thạch; 11. Tế bào cảm giác; 12. Sợi thần kinh.

Hệ sinh dục. Chân bụng đơn tính hoặc lưỡng tính. Trường hợp lưỡng tính có thể phân biệt thành 5 kiểu tuyến lưỡng tính: 1. Các phần của tuyến sinh dục đều có khả năng hình thành tinh trùng và noãn (*Valvala*, *Odostomia*, phần lớn *Pleurocoela*, *Saccoglossa* và phần lớn có phổi); 2. Một số thùy của tuyến lưỡng tính hình thành tinh trùng, một số thùy khác hình thành noãn nhưng các thùy không phân chia thành vùng riêng biệt (*Acmaea flagilis*, *Actaeon*, *Pelta*, *Lobiger*, Pleurobranchidae, phần lớn Mang trần, *Siphonaria*, một số Stylommatophora...); 3. Thùy đực và thùy cái tách thành vùng khác nhau (*Marsenia*, *Onchidiopsis*, Pteropoda, Gymnosomata...); 4. Phần đực tách hẳn khỏi phần cái nhưng vẫn có chung ống lưỡng tính (*Bathysciadium*); 5.Tuyến sinh dục đực và cái tách riêng và có ống dẫn sinh dục riêng (*Enteroxenos*).

Ống dẫn sinh dục, kể cả ở chân bụng đơn tính và lưỡng tính, xét về quá trình hình thành có thể phân biệt thành 3 phần: phần *ống dẫn sinh dục chính thức* bắt đầu từ tuyến sinh dục; phần *có nguồn gốc từ thận phải* và *phần có nguồn gốc từ vạt áo* do rãnh có tiêm mao trên vạt áo cuốn lại. Phần có nguồn gốc từ vạt áo có thể phân hóa thành tuyến albumin, tuyến vỏ (tiết vỏ trứng), túi nhận tinh hay bầu giao phối (ở *Littorina*, *Urosalpinx*, *Murex*, *Nassarius* và *Busycon*) ở con cái và gai giao phối (penis), tuyến tiền liệt ở con đực. Ống dẫn sinh dục ở chân bụng cổ không có phần có nguồn gốc từ vạt áo (h.10.12A).



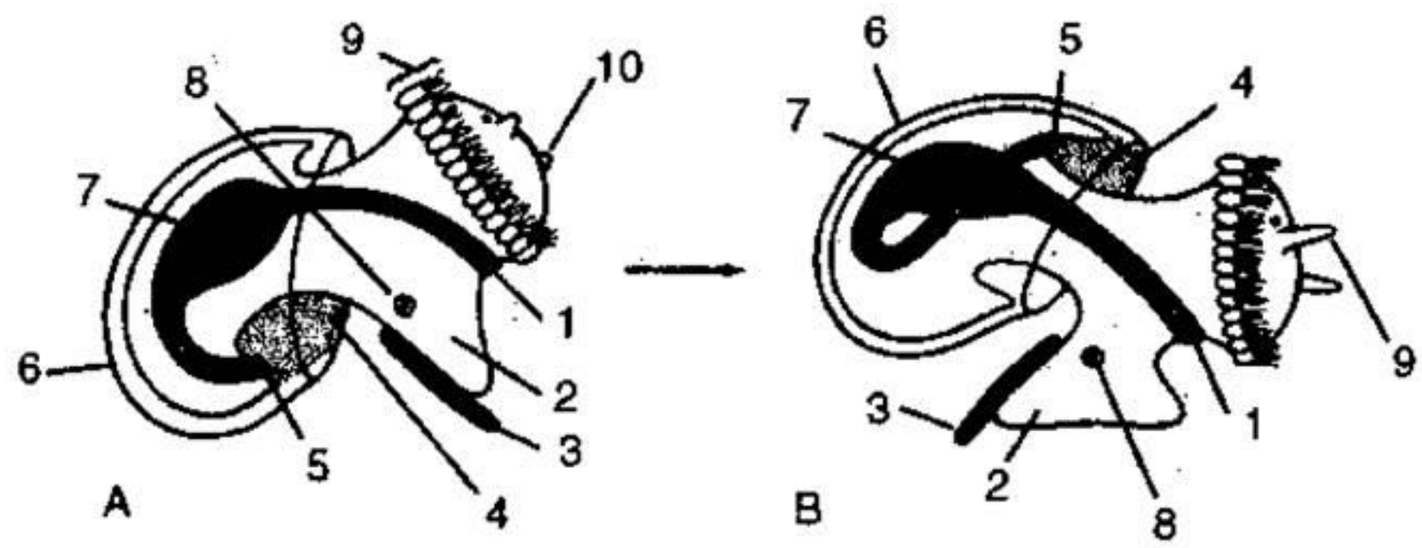
Hình 10.12 - Sơ đồ cấu tạo hệ sinh dục của chân bụng (theo *Fretter*).
A - Ốc dụn (*Trochus* - Mang trước), đơn tính; B - *Nucella* (Mang trước); C - *Aplysia* (Mang sau), lưỡng tính.
1. Tuyến sinh dục; 2. Ống thận tim; 3. Lỗ niệu sinh dục; 4. Thận; 5. Ống dẫn sinh dục; 6. Ống lưỡng tính; 7. Tuyến anbumin; 8. Túi nhận tinh; 9. Buồng thụ tinh; 10. Tuyến túi; 11. Âm đạo; 12. Tuyến nhày; 13. Ống dẫn tinh; 14. Túi thụ tinh; 15. Lỗ sinh dục cái.

Hiện tượng chuyển tính đực cái của *Crepidula* sống định cư, thường tập trung thành từng đám, rất đáng chú ý. Con non bao giờ cũng là con đực, lớn lên có thể chuyển thành đực hay cái là do tỷ lệ đực cái của các cá thể khác trong quần thể. Con non có thể mãi mãi là đực nếu cạnh nó là con cái nhưng sẽ chuyển thành con cái nếu tách riêng ra một nơi hoặc có nhiều đực ở xung quanh.

II- SINH SẢN VÀ PHÁT TRIỂN

Trừ một vài nhóm cổ (Hai tâm nhĩ) phần lớn chân bụng thụ tinh trong. Chân bụng thường đẻ trứng thành từng đám chìm trong một chất nhầy, bám vào cây thủy sinh (ốc đá, ốc tai, *Busycon*, *Aplysia* ...) hay bám vào hốc đất (ốc nhồi, ốc sên *Achatina fulica*). Trứng phân cắt hoàn toàn, không đều, xác định và xoắn ốc. Ở Hai tâm nhĩ trứng nở thành ấu trùng trochophora còn ở các chân bụng khác giai đoạn ấu trùng này thu gọn trong trứng, trứng nở thành ấu trùng veliger bơi tự do. Veliger có cơ quan bơi là vành lông bơi tương đồng với vành trước miệng của ấu trùng trochophora. Ấu

trùng lần lượt hình thành chân, mắt, vỏ xoắn (do các phần cơ thể sinh trưởng không đều), lỗ miệng, hầu và cơ. Veliger có qua một giai đoạn xoắn 180° vỏ và khối phủ tạng (so tương đối với phần đầu, h.10.13). Quá trình xoắn có thể tiến hành rất nhanh (ở *Acmaea* chỉ trong 3 phút) hay khá lâu (ở mang trước ở cạn *Pomatias* trong 10 ngày). Ở ốc nón, bào ngư, *Calliostoma*, mỗi lần xoắn khoảng 90°, lần thứ nhất tiến hành tương đối nhanh, lần thứ hai chậm hơn. Quá trình xoắn của ấu trùng veliger của bào ngư tiến hành nhờ hoạt động của 6 tế bào cơ có một đầu dính vào đỉnh vỏ ốc và đầu kia dính vào chân. Một số mang trước ở biển (*Busycon, Conus, Natica*) và gần như tất cả mang trước nước ngọt và tất cả có phổi có trứng nở trực tiếp thành con non. Một số chân bụng (*Littorina* ở biển và mang trước nước ngọt thuộc họ Viviparidae) đẻ con.



Hình 10.13 - Hiện tượng quay 180° ở ấu trùng veligera của ốc nón *Patella sp.* (từ *Pechenik*)
A - Trước khi quay; B - Sau khi quay. 1. Miệng; 2. Chân; 3. Nắp vỏ; 4. Khoang áo; 5. Hậu môn; 6. Vỏ; 7. Dạ dày; 8. Bình nang; 9. Vành lông bơi; 10. Tua đầu.

III- HIỆN TƯỢNG MẤT ĐỐI XỨNG CỦA CHÂN BỤNG VÀ NGUỒN GỐC CỦA NÓ

So sánh cấu tạo cơ thể của các loài chân bụng và căn cứ vào vị trí tương đối của khoang áo so với khối nội quan, có thể phân biệt thành 4 sơ đồ cấu tạo ứng với các nhóm Chân bụng. (h.10.14).

1. Hai tâm nhĩ (Mang trước). Nội quan có cấu tạo kép, xếp đối xứng hai bên (trừ gan, tuyến sinh dục, một phần ống tiêu hóa). Hệ thần kinh có cầu nối bên-mang bắt chéo trên và dưới ruột. Khoang áo ở phía trước thân.

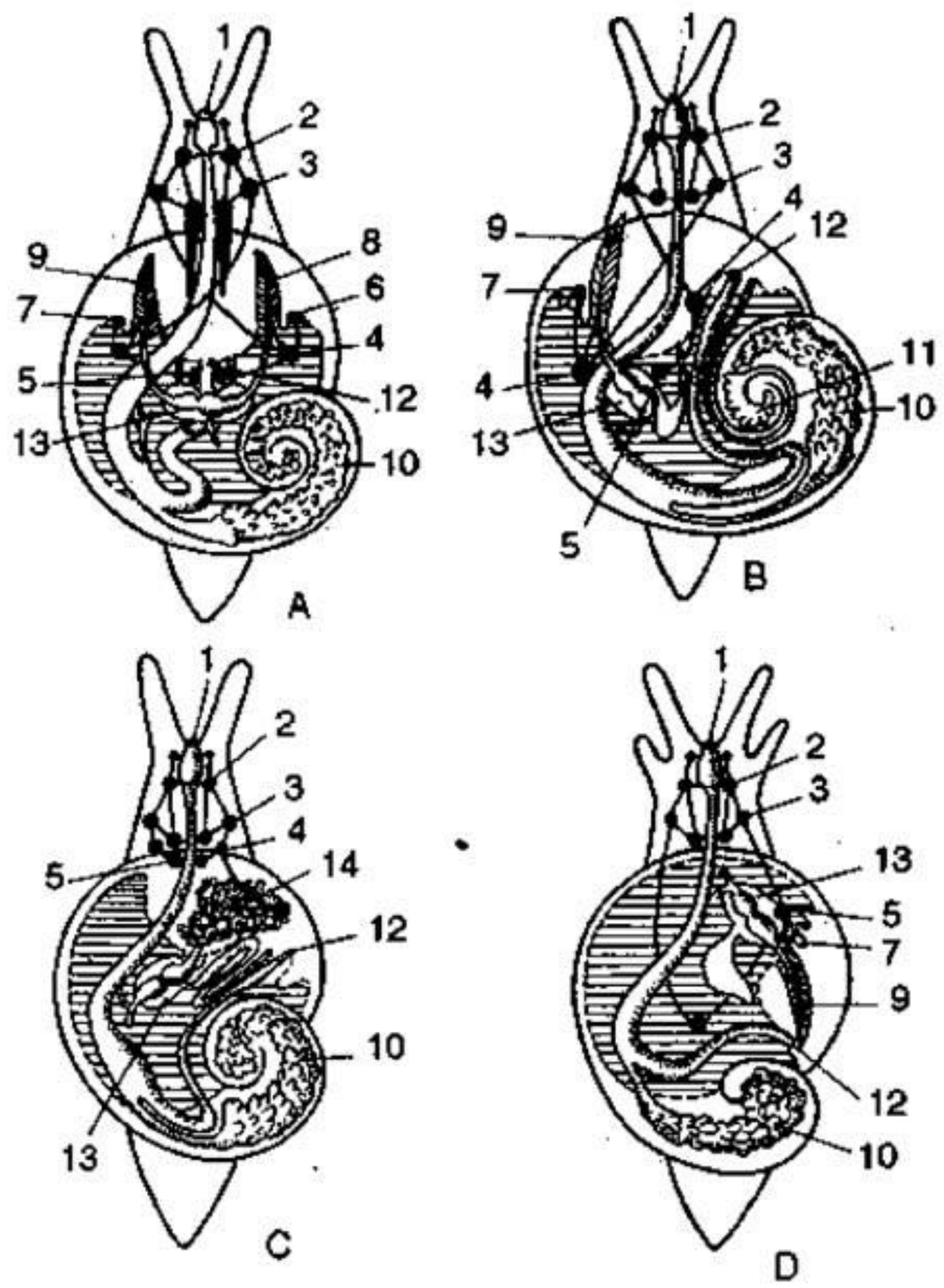
2. Một tâm nhĩ (Mang trước). Khoang áo ở phía trước thân. Cơ quan áo, tâm nhĩ, thận chỉ còn lại một bên. Cầu nối bên - mang bắt chéo.

3. Có phổi. Sống ở cạn, hô hấp bằng phổi. Mức độ cấu tạo như Một tâm nhĩ.

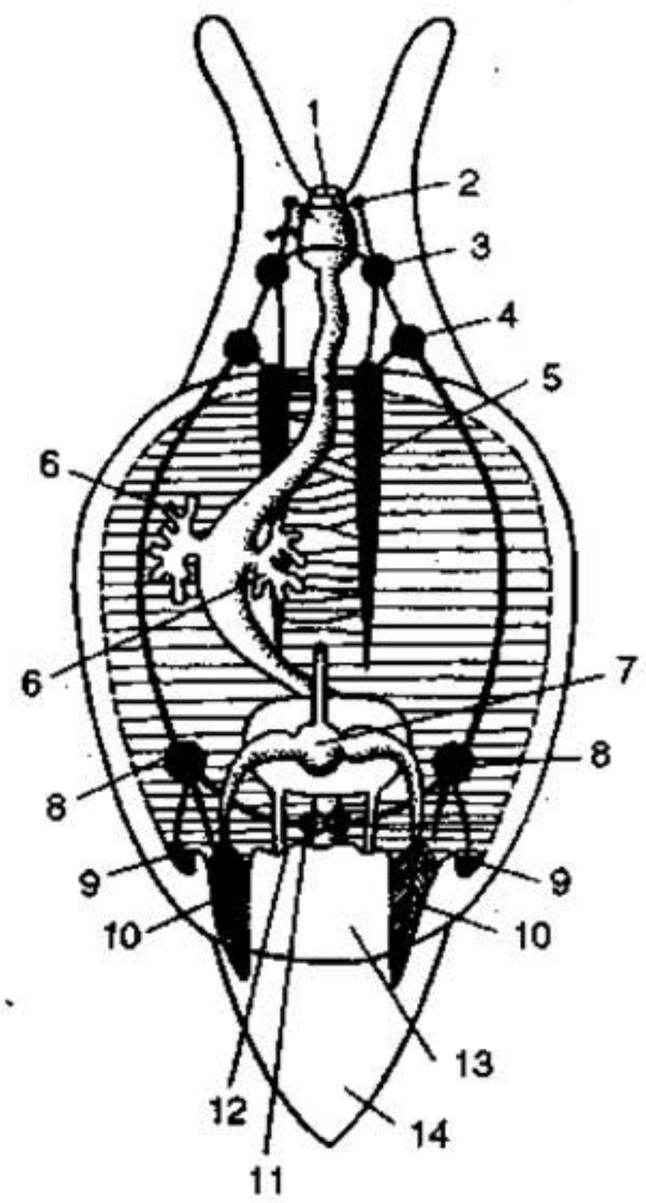
4. Mang sau. Khoang áo lệch phía sau cơ thể. Cơ quan áo, tâm nhĩ, thận chỉ còn lại một bên. Vỏ ít nhiều tiêu giảm.

Cấu tạo đối xứng hai bên của các nhóm thân mềm cổ và giai đoạn ấu trùng của chân bụng chứng tỏ rằng không đối xứng của chân bụng chỉ là biến đổi thứ sinh. Tổ tiên của nó vốn có đối xứng hai bên (h.10.15).

Nguyên nhân nào đã đảo lộn cơ thể của Chân bụng ? Naef (1927) đã giải thích bằng quan điểm hình thái sinh thái như sau:



Hình 10.14 - Sơ đồ các kiểu mất đối xứng cơ thể ở chân bụng (theo *Stempel*)
A - Hai tâm nhĩ; B - Một tâm nhĩ; C - Có phổi; D - Mang sau
1. Miệng; 2. Hạch não; 3. Hạch bên; 4. Hạch mang; 5. Hạch nội tạng; 6,7. Osphradi; 8,9. Mang; 10. Gan; 11. Tuyến sinh dục; 12. Hậu môn; 13. Bao tim; 14. Mạng mạch phổi.



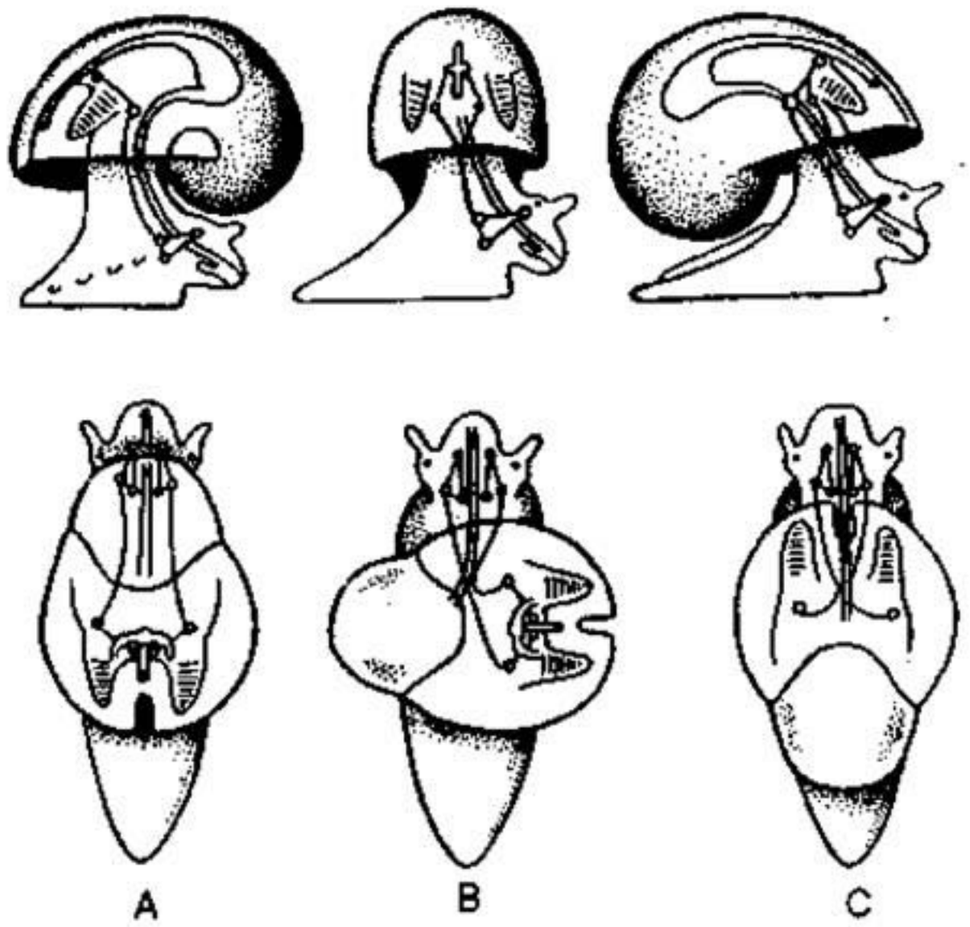
Hình 10.15 - Tổ tiên đối xứng giả thiết của chân bụng (theo *Stempel*)
1. Miệng; 2. Hạch miệng; 3. Hạch não; 4. Hạch bên; 5. Hạch chân; 6. Gan; 7. Tâm thất; 8. Hạch mang; 9. Osphradi; 10. Mang; 11. Hạch nội tạng; 12. Lỗ thận; 13. Khoang áo; 14. Phần sau của chân.

a) Chân bụng nguyên thủy vốn có vỏ hình nón chuyển dần sang *xoắn trong một mặt phẳng*. Miệng vỏ ở cuối cơ thể, phần nặng của vỏ ở phía trước, khoang áo ở phía sau. Sống bơi (h.10.16).

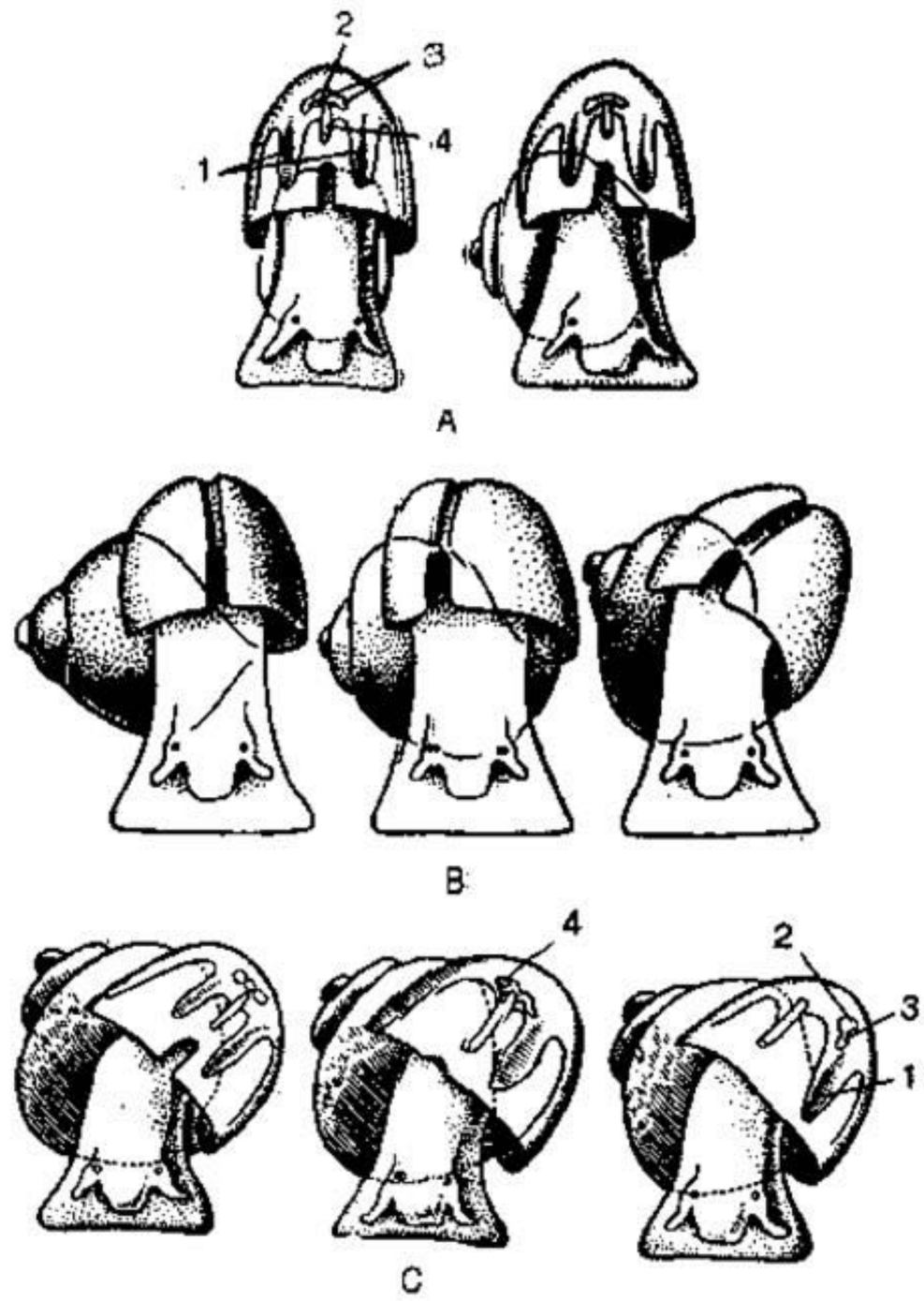
b) Khi chuyển sang đời sống bò, phần nặng của vỏ chuyển ra phía sau cơ thể (thích nghi với đời sống bò) bằng cách *quay vỏ 180°*. Khoang áo do đó chuyển về phía trước cơ thể, cầu nối thần kinh bên-mang do đó bắt chéo (ứng với Hai tâm nhĩ).

c) Vỏ chuyển từ xoắn trong một mặt phẳng sang *xoắn chóp* (thích nghi với tăng độ bền của vỏ) (h.10.17). Trọng tâm của vỏ lệch sang một bên. Cơ thể điều chỉnh trọng tâm bằng cách quay ngược vỏ về phía sau và hơi nghiêng về phía thân (*quay điều hòa*). Vỏ ép lên cơ quan áo 1 bên gây tiêu biến mang và tâm nhĩ, thận ở bên đó cũng tiêu biến theo. Tùy theo mức độ quay điều hòa của vỏ mà hình thành các nhóm Mang trước Một tâm nhĩ (và Có phổi) và Mang sau.

Vậy thứ tự xuất hiện của các nhóm chân bụng là: Mang trước Hai tâm nhĩ - Mang trước Một tâm nhĩ - Mang sau và một nhóm Mang trước Một tâm nhĩ nào đó chuyển lên cạn để hình thành Có phổi.



Hình 10.16 - Nguồn gốc vị trí phía trước của cơ quan áo và kiểu thần kinh bắt chéo (theo *Naef*). Trên: nhìn từ bên; Dưới: nhìn từ lưng. A - Dạng khởi đầu với vỏ xoắn đối xứng, đỉnh hướng về phía trước; B - Giai đoạn trung gian; C - Dạng sau khi quá trình vặn xoắn kết thúc.



Hình 10.17 - A - Sơ đồ chuyển từ vỏ đối xứng sang vỏ xoắn chóp, nhìn từ trước ; B - Sơ đồ điều hòa vị trí của vỏ, nhìn từ trước (từ trục vỏ xuyên ngang sang trục vỏ xiên, đỉnh vỏ quay về phía sau, đến đỉnh vỏ hướng lên trên); C - Sơ đồ hình thành mất đối xứng của các cơ quan áo (các giai đoạn tiêu giảm mang và tâm nhĩ phải và chuyển ruột sau sang phải) (theo *Naef*)

1. Mang; 2. Tâm thất; 3. Tâm nhĩ trái; 4. Tiêu giảm tâm nhĩ phải.

IV- PHÂN LOẠI

Có 3 phân lớp: Mang trước, Mang sau và Có phổi.

PHÂN LỚP MANG TRƯỚC (PROSOBRANCHIA)

Mang ở trước tim, phần lớn có 1, ít khi có 2. Khoang áo ở phía trước cơ thể. Có dây thần kinh bên tạng bắt chéo. Vỏ phát triển và có nắp vỏ.

1. Bộ Chân bụng cổ (Archaeogastropoda)

Chân bụng nguyên thủy nhất, có cấu tạo cơ thể còn mang nhiều nét đối xứng. Thường có 2 tâm nhĩ, phức hợp cơ quan áo chẵn (hai mang, hai thận, hai osphradi...). Do có hai tâm nhĩ, nên có khi còn gọi là bộ Hai tâm nhĩ (Diotocardia). Có dây thần kinh bắt chéo, hạch chân chưa hình thành, còn

dạng dây dài. Mang hai dãy, đầu ngọn không dính với thành áo. Tuyến sinh dục đổ vào thận phải. Thụ tinh ngoài. Phát triển qua ấu trùng trochophora.

Sống chủ yếu ở biển, chỉ có rất ít loài sống ở nước ngọt (*Theodoxus*) hoặc ở cạn (*Helicina*). Các họ hay gặp Neritidae, Trochidae, Turbinidae, Haliotidae, Patellidae. Trong vùng biển Việt Nam, ốc thuộc bộ này thường gặp ở vùng nước lợ ven biển, rừng sú vẹt và từ vùng triều tới vùng dưới triều. Các nhóm phổ biến: *Nerita* (ốc đĩa, ốc ngọt); *Trochus* (ốc tháp, h.10.18.7); *Monodonta* (ốc đụn, h.10.18.5); *Umbonium* (ốc mành, h.10.18.6); *Patella* (h.10.18.3), *Fissurella* (ốc nón); *Turbopetholatus* (ốc xà cừ, h.10.18.4); *Haliotis* (bào ngư, h.10.18.1,2). Trong số này, bào ngư là hải sản có giá trị cao, ốc xà cừ, ốc đụn, ốc mành được dùng làm mỹ phẩm; ốc ngọt, ốc đĩa là thực phẩm phổ biến.

2. Bộ Chân bụng trung (Mesogastropoda)

Cơ thể mất đối xứng. Tim chỉ có một tâm nhĩ, phức hợp cơ quan áo lẻ (một mang, một osphradium, một thận). Do chỗ có một tâm nhĩ nên có khi còn gọi là bộ Một tâm nhĩ (Monotocardia). Hệ thần kinh có dây thần kinh bên tạng bắt chéo, đã hình thành hạch thần kinh chân. Mang một dãy, dính sát vào thành áo. Tuyến sinh dục không đổ vào thận. Thụ tinh trong. Phần lớn phát triển qua ấu trùng veliger.

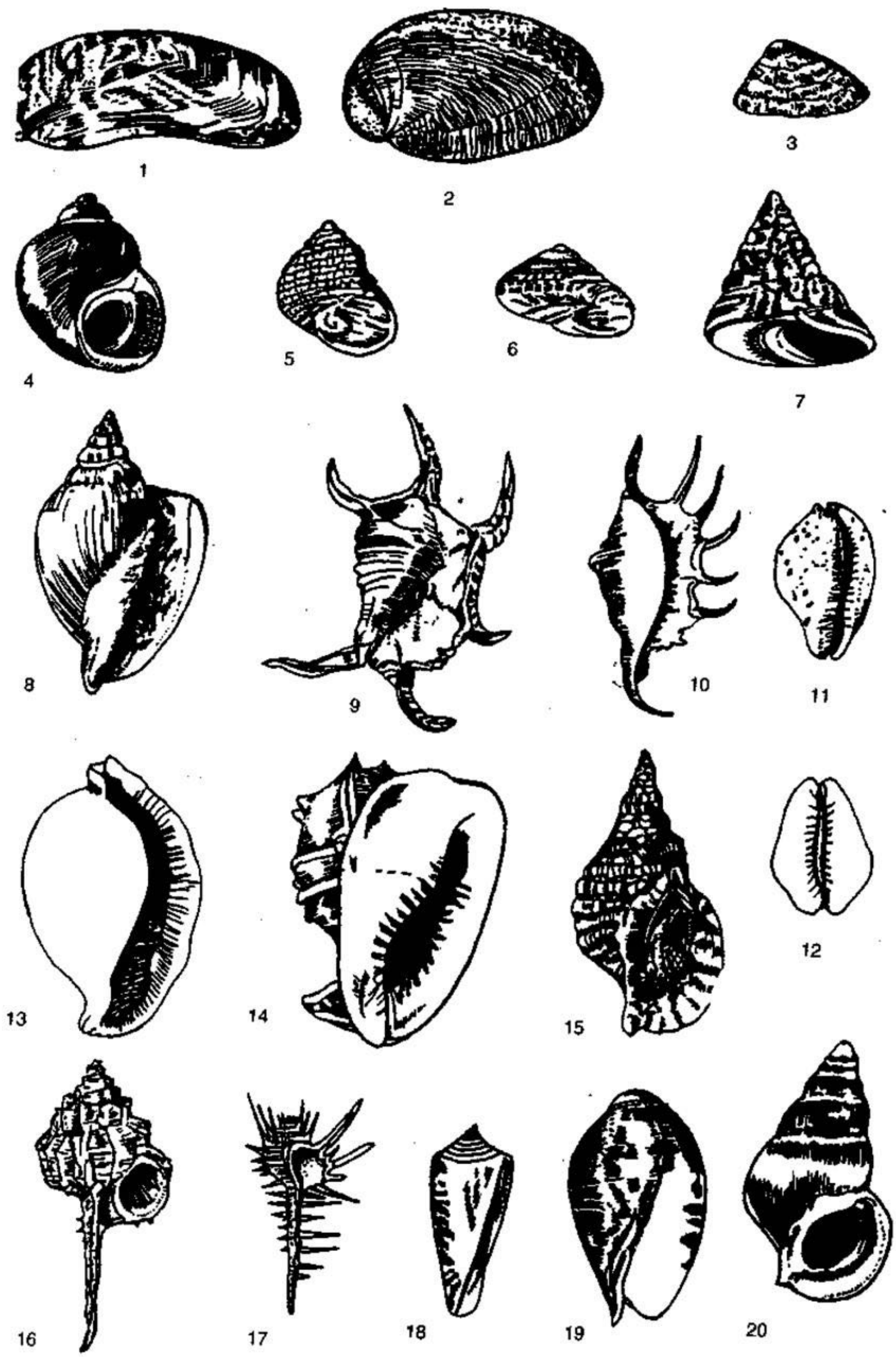
Bộ này gồm phần lớn các loài Chân bụng hiện có, với khả năng thích ứng rộng, gặp nhiều ở cả nước mặn, nước ngọt và ở cạn, một số ký sinh. Ở vùng triều và nước lợ hay gặp ốc cỡ bé họ Littorinidae, Cerithiidae, Potamididae, Assimineidae. Ở vùng dưới triều thành phần rất đa dạng, có các loài ốc cỡ lớn trên dưới 100 cm như một số loài ốc các họ Cassididae, Doliidae. Các họ khác: Cypraeidae, Turitellidae, Epitoniidae, Natacidae... có kích thước nhỏ hơn. Một số nhóm thích ứng với đời sống trôi nổi trong tầng nước như họ Janthinidae, có vỏ nhẹ bám vào sứa ống hoặc khối bọt khí do chúng tiết ra, có tác dụng như phao nổi. Nhóm ốc Heteropoda (*Pterotrachea*, *Carinaria*, *Atlantia*) có chân hẹp và kéo dài hình thành tấm bơi, bao nội tạng thu nhỏ, vỏ mỏng hoặc không có vỏ. Một số loài ký sinh ở động vật da gai như *Parenteroxenos*, *Stylifer*, *Thyca*, *Entococha*, *Paedophorus*... Trong nước ngọt thường gặp các họ Valvatidae, Thiaridae, Viviparidae, Pilidae, Hydrobiidae... Ở rừng đá vôi nhiệt đới, thường gặp Cyclophoridae, có mang tiêu giảm.

Trong vùng biển nước ta, thành phần loài ốc thuộc bộ Mesogastropoda rất phong phú. Một số loài hay gặp và có giá trị sử dụng: *Telescopium telescopium*, *Terebralia sulcata*, *Cerithidea sinensis* (ốc đụn, ốc mút) có ở vùng nước lợ, rừng sú vẹt; *Charonia tritonis* (ốc tù và, h.10.18.15), *Hemifusus tuba*, *Cassis cornuta* (ốc kim khôi, h.10.18.14), *Dolium variegatum* (ốc mũ), là các loại ốc cỡ lớn, có vỏ đẹp ở vùng dưới triều, cùng với các loài *Laevistrombus isabella* (ốc lợi đỏ, h.10.18.8), *Cypraea tigris* (ốc mõ chù da hổ, h.10.18.11), *Natica maculosa*... có cỡ nhỏ hơn.

Ở nước ngọt, các loài phổ biến là: *Pila polita* (ốc nhồi, h.10.19.5), *Sinotaia aeruginosa* (h.10.19.11), *Angulyagra polyzonata* (ốc vặn, h.10.19.12), *Cipangopaludina lecythoides* (ốc bươu, ốc rạ, h.10.19.6). Trong rừng ẩm trên núi đá vôi ở miền Bắc hay gặp *Cyclophorus* (h.10.19.3), *Hybocystis*.

3. Bộ Chân bụng mới (Neogastropoda)

Có cấu tạo cơ thể phân hóa cao nhất: lưỡi gai có ít răng, đầu kéo dài thành mõm, osphradium dạng lông chim, hệ thần kinh tập trung, miệng có vỏ thường có rãnh xi phông kéo dài. Hầu hết đều sống ở biển và ăn thịt. Thụ tinh trong. Nhiều loài có trứng phát triển trực tiếp thành con non.



Hình 10.18- Vỏ của một số loài ốc trong phân lớp Mang trước có giá trị kinh tế thường gặp ở biển Việt Nam. Bộ Archaeogastropoda: 1. *Haliotis asinina* (Bào ngư vành tai); 2. *Sulculus diversicolor* (Bào ngư 9 lỗ); 3. *Patella sp.* (ốc nón); 4. *Turbo petholatus* (ốc xà cừ); 5. *Monodonta labio*; 6. *Umbonium costatum*; 7. *Trochus niloticus* (ốc đụn nâu); Bộ Mesogastropoda: 8. *Laevistrombus isabella* (ốc lợi đỏ); 9. *Harpago chiagra* (ốc bàn tay); 10. *Lambis lambis*; 11. *Cypraea tigris* (ốc mõ chùa da hổ); 12. *Monetaria moneta*; 13. *Ovula ovum* (ốc trứng); 14. *Cassis cornuta* (ốc kim khôi); 15. *Charonia tritonis* (ốc tù và); Bộ Neogastropoda: 16. *Haustelilum haustelilum* (ốc gáo dừa); 17. *Murex sp.* (ốc gai); 18. *Conus sp.* (ốc cối, ốc lợi bông); 19. *Cymbium melo* (ốc gáo, ốc bù giác); 20. *Babylonia areolata* (ốc hương).

Trong vùng biển nước ta, các đại diện của bộ này thường có vỏ có hình dạng và màu sắc đẹp, trong các họ: Volutidae, Nassidae, Muricidae, Conidae, Harpidae, Mitridae, Galeodidae. Một số tiết chất độc (*Conus*) hoặc chất màu có thể dùng để nhuộm (*Murex*). Các giống hay gặp là *Murex*, *Rapana*, *Conus*, *Harpa*, *Mitra*, *Nassarius*, *Hemifucus*, *Babylonia*... trong đó có các loài phổ biến là: *Cymbium melo* (ốc bù giác, ốc gáo, h.10.18.19), có vỏ lớn đẹp, nhiều thịt; *Babylonia areolata* (ốc hương, h.10.18.20) có thịt ngon; các loài *Columbella vulgurans*, *Mitra rugosum*, *Phos senticosus* ... có vỏ đẹp dùng làm mỹ phẩm.

PHÂN LỚP MANG SAU (OPISTHOBRANCHIA)

Vỏ chỉ phát triển ở một số nhóm nguyên thủy, thường tiêu giảm hoặc không có. Lệch thần kinh. Khoang áo nằm ở phía bên phải cơ thể, có khi tiêu giảm hoặc mất hẳn. Tim có một tâm nhĩ, một mang nằm ở phía sau tim. Có khi mang được thay thế bởi một bộ phận hình mang hình thành về sau (mang thứ sinh). Lưỡng tính. Chỉ sống ở biển.

Cấu tạo cơ thể của Mang sau thể hiện sự vặn xoắn không hoàn toàn, được giải thích bởi quá trình nhả xoắn điều hòa về sau, làm cho dây thần kinh bắt chéo lại duỗi thẳng trở lại, đồng thời đưa khoang áo dịch hẳn về phía bên.

Phân lớp Mang sau được chia thành 4 bộ.

1. Bộ Mang kín (Tectibranchia)

Có xoang áo và có mang chính thức, chân hình thành hai tấm bên lớn. Sống bò dưới đáy. Mang được áo che kín.

Ở biển Việt Nam đã gặp *Dolabella*, *Atys*, *Bulla*, *Hydatina*, *Cyclichna*, *Pupa*.

2. Bộ Chân cánh (Pteropoda)

Nhóm mang sau có hai tấm bên chân phát triển thành vây bơi, thích ứng với đời sống bơi. Đại diện: *Clione*, không có vỏ và áo, không có mang, có nhiều ở vùng biển cận cực, là thức ăn của cá voi.

Ở vùng biển Việt Nam đã gặp *Limacina*, *Creseis acicula* và *Creseis clava* có số lượng lớn và phân bố rộng. Vỏ đá vôi của bọn này khi chết lắng xuống là thành phần của bùn đáy biển.

3. Bộ ốc hai mảng vỏ (Saccoglossa)

Ngoài một số đặc điểm về cấu tạo hầu và lưỡi gai. Vỏ của một số giống bộ này có hai mảnh như vỏ trai (*Berthelinia*, *Midorigai*).

Ở biển Việt Nam đã gặp các giống *Phyllobranchus*, *Placobranchus*.

4. Bộ Mang trần (Nudibranchia)

Cơ thể có dạng sên, đối xứng bề ngoài, không có vỏ, không có khoang áo. Mang nguyên sinh tiêu biến, thay vào đó là mang thứ sinh ở mặt lưng. Các hạch thần kinh tập trung về phía đầu.

Ở biển nước ta đã biết tới 200 loài. Các giống có nhiều loài : *Hexabranchus*, *Phyllidia*, *Armina*, *Phyllirhoe*, *Melibe*, *Glossodoris*.

PHÂN LỚP CÓ PHỔI (PULMONATA)

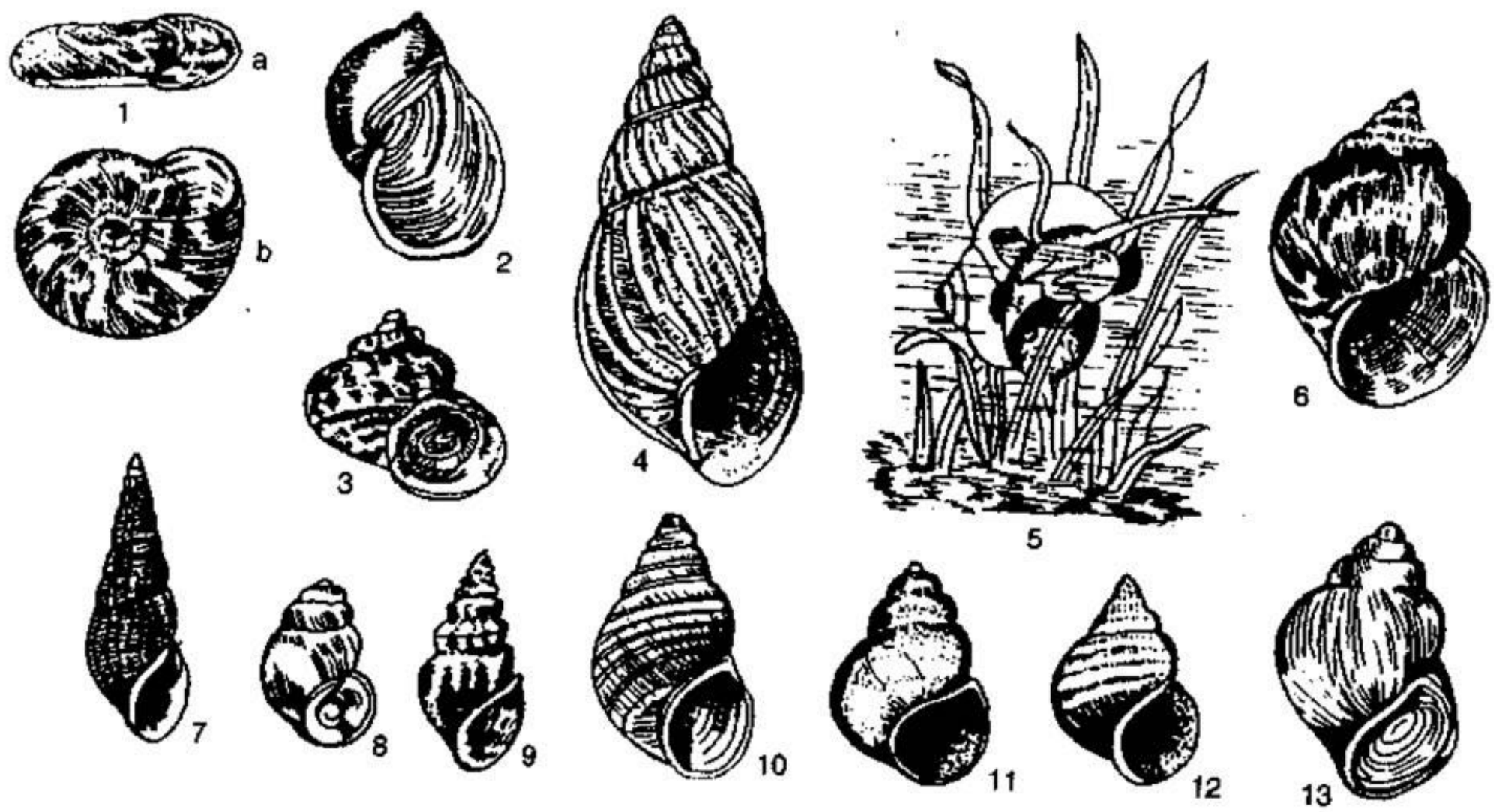
Mang tiêu biến, được thay thế bằng phổi là mặt trong của khoang áo, có nhiều mạch máu, có lỗ thở nhỏ ở bên phải. Cơ quan áo lẻ. Lệch thần kinh, các hạch thần kinh tập trung ở phía đầu. Lưỡng tính. Một số đẻ con. Vỏ phát triển hoặc tiêu giảm, không có nắp vỏ. Sống ở nước ngọt hay ở cạn.

Phân lớp Có phổi được chia thành 2 bộ.

1. Bộ Mắt gốc (Basommatophora)

Có một đôi tua đầu không co duỗi được, có mắt nằm ở gốc. Vỏ phát triển. Phần lớn chuyển thứ sinh sang sống ở nước ngọt.

Bộ này bao gồm các ốc có phổi gặp phổ biến ở nước ngọt như các giống: *Lymnaea* (h.10.19.2), *Gyraulus*, *Polypylis* (h.10.19.1), *Hippeutis*, *Pettancylus*, *Indoplanorbis*.



Hình 10.19 - Vỏ của một số loài ốc cạn và ốc nước ngọt phổ biến ở nước ta.
(1, 2, 6 - 13 - theo *Đặng Ngọc Thanh*).
Có phổi: 1. *Polypylis hemisphaerula* (a- Nhìn ngang, b- nhìn phía bụng); 2. *Lymneae swinhoei* (ốc tai); 3. *Cylophorus sp.*(ốc miệng tròn) ; 4. *Archatica fulica* (ốc sên); Mang trước: 5. *Pila polita* (ốc nhồi); 6. *Cipangopaludina lecythoides* (ốc bươu, ốc rạ); 7. *Melaloides tuberculatus*; 8. *Digoniostoma siamense*; 9. *Thiara scabra*; 10. *Parafossarulus striatulus*; 11. *Sinotaia aeruginosa*; 12. *Angulyagra polyzonota* (ốc vặn); 13. *Bithynia fuchsiana*.

2. Bộ Mắt đỉnh (Stylommatophora)

Có hai đôi tua đầu co duỗi được. Mắt nằm ở ngọn đôi tua sau. Vỏ có khi tiêu giảm. Sống chủ yếu ở cạn. Thuộc vào bộ này là các loài ốc sên, sên trần, ốc núi. Các họ phổ biến là: Succineidae, Enidae, Ariophantidae, Achatidae, Zonitidae, Bulimulidae, Helicidae, Limacidae, Arionidae.

Ở Việt Nam, gặp phổ biến các giống: *Achatina* (h.10.19.4), *Hemiphaedusa*, *Bradybaena*, *Camaena*.

V- SINH THÁI HỌC CHÂN BỤNG

Chân bụng phân bố rất rộng, phần lớn ở nước, các nhóm cổ hơn sống ở biển. Số loài ở nước mặn và nước lợ nhiều hơn hẳn so với các loài ở nước ngọt. Ở cạn chỉ có Mắt đỉnh (Stylommatophra) và một số Mang trước (ví dụ Cyclophoridae). Một số có phổi chuyển thứ sinh sang sống ở nước ngọt (Basommatophora).

Ở biển chân bụng có thể sống từ vùng ven bờ tới độ sâu 5000m. Một số có phổi có thể sống ở độ cao 5500m (*Lymnaea kookeri, Anadenus schaginteiti*).

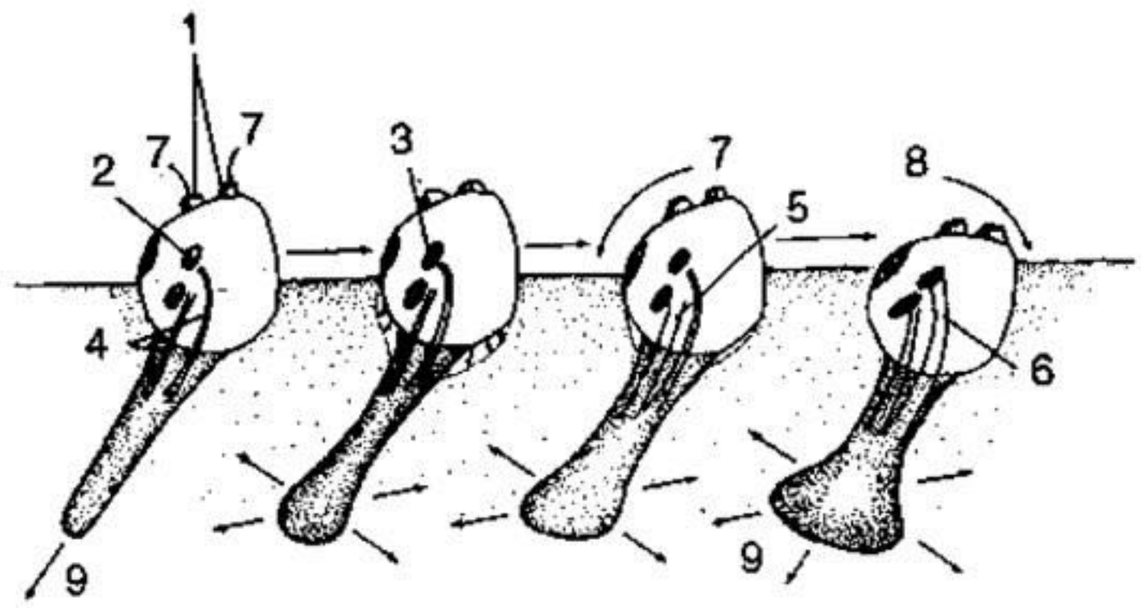
Một số ốc mang trước thích nghi với đời sống trôi nổi trong tầng nước mặt ở biển như Janthinidae, Heteropoda, Pteropoda. Phần lớn chân bụng bò chậm ở đáy. Một số sống bám, ít hoặc không di động (*Patella, Ancylus, Vermetus* ...). Bên cạnh các loài sống tự do, còn có các loài ký sinh ở sao biển, cầu gai, hải sâm và trai (*Mucronalia, Stilifer, Megadenus, Odostomia*...). Ốc có phổi ưa sống ở nơi ẩm, giàu mùn bã thực vật. Mùa lạnh hoặc khô, chúng có thời kỳ nghỉ hoạt động, lỗ miệng không có nắp miệng được bịt kín bởi một màng làm bằng chất nhầy do chúng tiết ra, có nhiều muối canxi. Một số ốc có mang có thể sống cả ở suối nước nóng, nhiệt độ nước tới 53°C. Riêng ốc nhồi (Pilidae) vừa có mang, vừa có phổi, sống ở nước nhưng có khả năng chịu khô cạn trong thời gian khá lâu. Đa số các loài ốc ăn thực vật, mùn bã, rêu, nấm... Một số ốc (Neogastropoda, Pteropoda, Heteropoda, Cypraeidae, Doliidae...) ăn thịt: chúng ăn sứa, giun... và cả trai bằng cách đục lỗ vỏ bằng axit do chính chúng tiết ra (Naticidae).

LỚP CHÂN RÌU (PELECYPODA)

Có khoảng 8000 loài hiện sống và 12000 loài hóa đá. Phần lớn ở biển, số loài ở nước ngọt chỉ chiếm khoảng 10 -15%. Có vỏ hai mảnh và có mang hình tấm (do đó còn có tên gọi là lớp Vỏ hai mảnh - Bivalvia, hay lớp Mang tấm - Lamellibranchia).

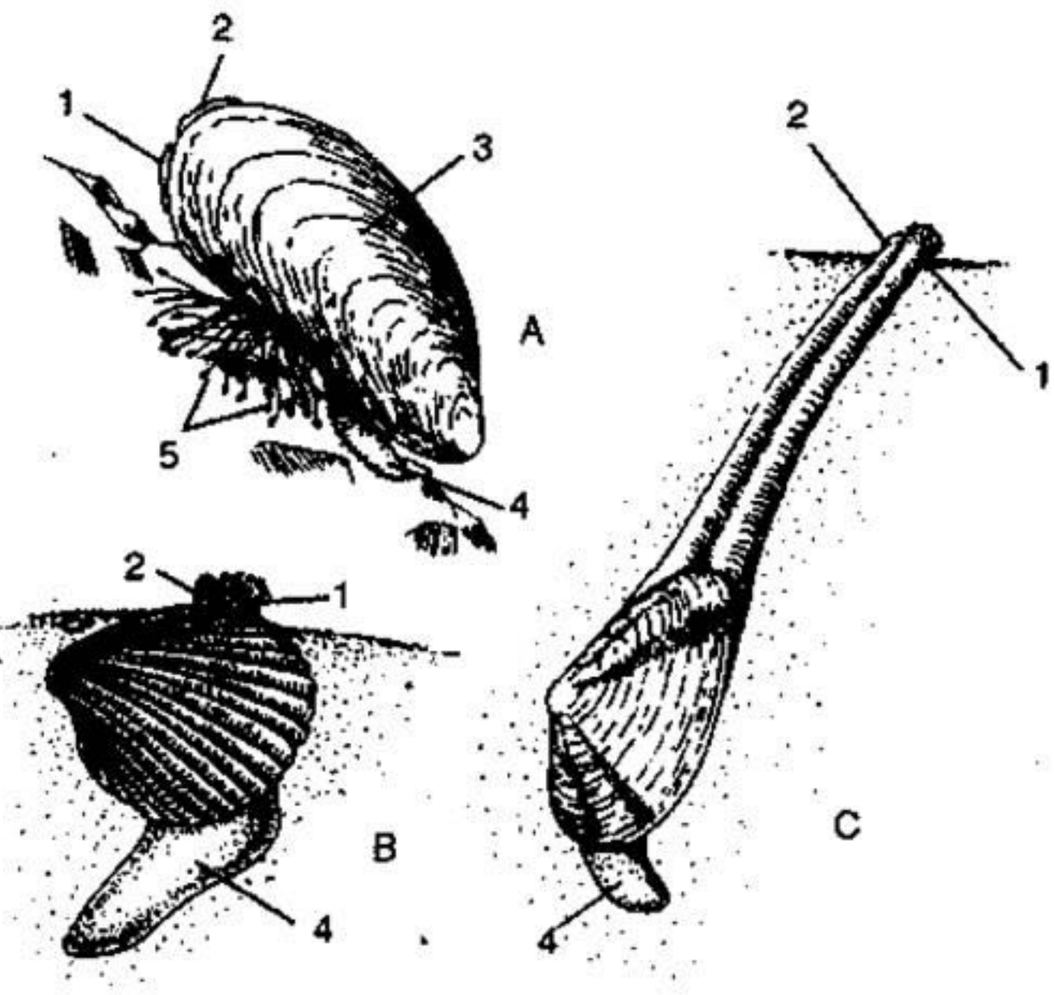
I- CẤU TẠO VÀ SINH LÝ

Cấu tạo tương đối đồng nhất trong cả lớp. *Cơ thể* dẹp bên và đối xứng hai bên. Phần lớn chân rìu ít hoạt động, di chuyển chậm chạp trong bùn đất, trên giá thể hay bám trên đá và thích nghi với đời sống lọc nước. Đầu tiêu giảm. Chân hình lưỡi rìu, ở dưới thân, thò ra ngoài khi di chuyển. Khoang áo ở hai bên chân, tương đối lớn so với khoang áo của các thân mềm khác. Vỏ hai mảnh, chứa tất cả hay phần lớn cơ thể.



Hình 10.20 - Cơ chế chui vào bùn của chân rìu (từ *Pechenik*)
1. Ống hút và ống thoát nước; 2.Cơ khép vỏ khi duỗi và khi co (3); 4. Cơ co chân trước và sau (đang duỗi); 5. Cơ co chân trước (đang co); 6. Cơ co chân sau (đang co); 7. Nước vào và ra; 8. Hướng di chuyển của cơ thể; 9. Hướng biến dạng của chân.

Chân của chân rìu trong bộ Mang nguyên thủy (*Nucula*, *Solemya*, *Yoldia*) ngắn và hình đế tương tự chân của chân bụng. Khi di chuyển, chân đào bùn, tiếp đó phình to, móc vào đất và kéo phần còn lại của cơ thể. Với *Solemya*, chỉ cần 2 lần co của chân là cơ thể chìm sâu khỏi mặt bùn. Chân của các chân rìu khác tuy không còn giữ dạng đế nhưng vẫn giữ cơ chế hoạt động tương tự (h.10.20). Chân thò ra ngoài nhờ hoạt động phối hợp của duỗi cơ chân và áp suất của dịch trong chân. Chân thụt vào nhờ hoạt động của co cơ chân. Sò nứa (*Cardium*) có thể đi chuyển theo kiểu "nhảy", chân thò ra ngoài rồi co lại đột ngột, kéo cơ thể về phía trước. Chân rìu sống bám như hầu (Ostreidae) hay *Anomia aenigmatica* có chân tiêu giảm. Ngay chân của điệp (*Ammussium pleuronectes*) cũng tiêu giảm vì chúng di chuyển bằng cách khép đột ngột hai mảnh vỏ, tạo 2 tia nước bắn về phía bản lề để "bơi" theo hướng ngược lại. Với cơ chế tương tự, *Lima* còn bơi nhanh hơn điệp. Vẹm cũng có chân tiêu giảm. Phía sau chân của vẹm có tuyến tơ (byssus) tiết tơ bám chặt vào giá thể (h.10.21A). Khoang áo nằm giữa hai vạt áo là môi trường trao đổi khí và vận chuyển thức ăn. Ở *Nucula* và *Solemya* dòng nước đưa thức ăn vào phía trước và thoát ra ngoài ở phía sau cơ thể. Cặn bám trên mang, chân, vạt áo, được tập trung ở bờ dưới vạt áo và được tống từng lúc ra ngoài nhờ hoạt động mở khép đột ngột của vỏ. Ở phần lớn Mang nguyên thủy và các chân rìu khác, dòng nước đưa thức ăn vào ở phía sau cơ thể và di chuyển hình chữ U trong khoang áo rồi thoát ra ngoài cũng ở phía sau cơ thể. Nhờ thế quá trình tiêu hóa, hô hấp, bài tiết của chân rìu không bị biến loạn khi phần trước cơ thể ngập trong bùn. Hai bờ vạt áo của phần lớn chân rìu dính với nhau chỉ trừ một số nơi hình thành ống hút nước và ống thoát nước, chỗ thò ra ngoài của chân và tơ bám. Ống hút và thoát nước có thể rất dài, giúp chân rìu sống sâu trong bùn có thể sinh hoạt bình thường.



Hình 10.21 - Mức độ phát triển của xiphông ở một số chân rìu (từ *Pechenik*) A - Vẹm xanh *Mytilus edulis*; B - *Cardium sp.*; C - *Mya arenaria* 1. Ống hút; 2. Ống thoát; 3. Vỏ; 4. Chân; 5. Tơ bám.

Vỏ gồm 2 mảnh, che kín 2 bên thân và dính với nhau ở mặt lưng nhờ dây chằng và các khớp. Một số chân rìu sống bám trên một mảnh vỏ (hàu) có hai vỏ phát triển không đều: một vỏ chứa toàn bộ cơ thể còn vỏ kia biến thành nắp đậy. Vỏ của hà bún (*Teredo*, *Bankia*...) tiêu

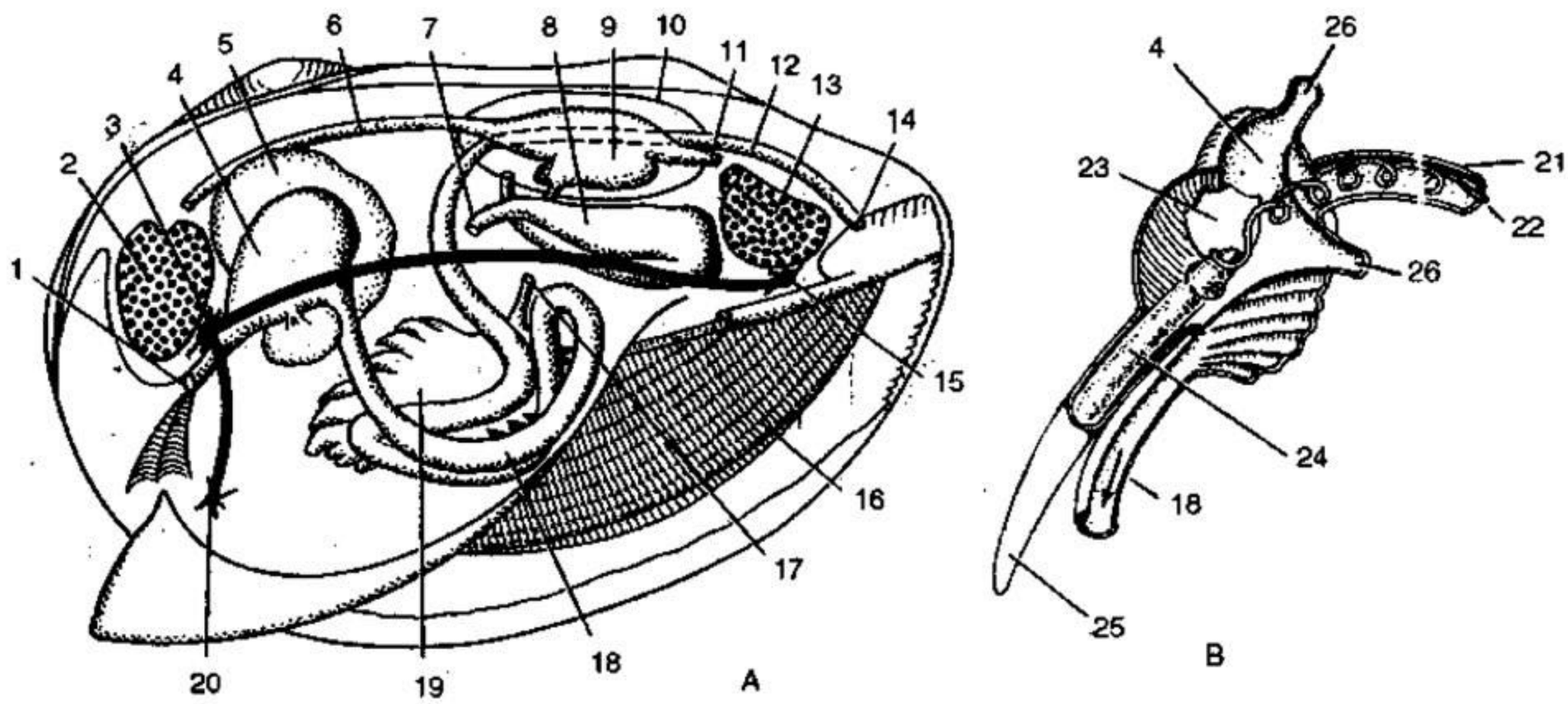
Hình 10.22 - Xác định tuổi dựa vào ngấn vỏ ở *Arctica islandica* (từ *Pechenik*)

giảm chỉ còn lại khoảng 1/20 chiều dài cơ thể. Vỏ chân rìu lớn dần với tốc độ không đều theo mùa trong năm, nên mỗi năm để lại một ngấn vỏ. Đếm ngấn vỏ có thể tính được tuổi trai (h.10.22). Dây chằng ở mặt lưng giữ vai trò mở vỏ còn mặt trong của vỏ là chỗ bám của hai chùm cơ khép vỏ trước và sau. Hai chùm cơ này vốn cùng mức độ phát triển (ở phần lớn chân rìu) nhưng ở một số (họ Anomiidae, họ vẹm Mytilidae) cơ khép vỏ trước tiêu giảm và cơ khép vỏ sau phát triển, nằm ở giữa vỏ (ở hàu và điệp). Bờ lưng của hai vỏ khớp với nhau nhờ các răng. Có thể phân biệt 2 kiểu răng: *răng đồng nhất* gồm nhiều răng cùng độ lớn và kích thước (như ở sò, *Arca*) và *răng không đồng nhất* (răng dọc, răng ngang). Một số không có răng (trai sông). Răng trên vỏ chân rìu là đặc điểm phân loại quan trọng. Bờ vạt áo của chân rìu trên thiết diện ngang có thể phân biệt thành 3 thùy: thùy trong, thùy giữa và thùy ngoài. Thùy trong tập trung các tế bào cơ vòng và cơ phóng xạ. Thùy giữa giữ nhiệm vụ cảm giác còn thùy ngoài tiết vỏ. Lớp sừng do bờ trong của thùy ngoài tiết ra, còn bờ ngoài tiết lớp lăng trụ canxi và lớp xà cừ, mô bì ngoài của vạt áo cũng tham gia tiết lớp xà cừ.

Hệ tiêu hóa. Phần lớn chân rìu ăn các vụn hữu cơ lắng đọng, động vật và thực vật nổi cỡ bé. Số ít ăn thịt (Mang ngăn) hoặc ăn gỗ (Teredinidae) nhờ hệ vi sinh vật cộng sinh trong ruột.

Cơ quan tiêu hóa (h.10.23A) là một ống bắt đầu bằng lỗ miệng, nằm giữa gốc của đôi thùy miệng. Từ miệng thức ăn qua thực quản, đến dạ dày và tiêu hóa trong khoang dạ dày. Mở vào dạ dày có tuyến gan, vừa là tuyến tiết enzym tiêu hóa, vừa là nơi tiêu hóa nội bào và hấp thụ thức ăn. Ruột từ dạ dày cuộn khúc rồi chuyển qua trực tràng trước khi đổ ra ngoài ở hậu môn nằm ở gốc ống thoát nước. Nhìn chung ruột không phải là nơi hấp thụ thức ăn mà chỉ là ống dẫn chất bã tiêu hóa về phía hậu môn, nhờ hoạt động của tiêm mao lát trong thành ruột.

Cặn vẩn hoặc thức ăn là sinh vật nổi bé được đưa đến lỗ miệng nhờ hoạt động của tiêm mao trên tấm miệng hoặc trên mang, có khi kết thành giải nhờ chất nhầy do mô bì mang tiết ra. Ở Mang



Hình 10.23 - Cấu tạo trong của chân rìu (A) và cấu trúc dạ dày của vẹm xanh (B) (A từ *Dogel*; B từ *Pechenik*)

1. Miệng; 2. Cơ khép vỏ trước; 3. Hạch não bên; 4. Dạ dày; 5. Gan; 6. Động mạch chủ trước; 7. Lỗ ngoài của thận (mở vào khoang áo); 8. Thận mở vào xoang bao tim; 9. Tim; 10. Xoang bao tim; 11. Động mạch chủ sau; 12. Ruột sau; 13. Cơ khép vỏ sau; 14. Lỗ hậu môn; 15. Hạch nội tạng; 16. Mang; 17. Lỗ sinh dục; 18. Ruột trước; 19. Tuyến sinh dục; 20. Hạch chân; 21. Thực quản; 22. Giải chất nhầy; 23. Tấm nghiền; 24. Trụ gelatin; 25. Bao trụ gelatin ; 26. Đường vào gan.

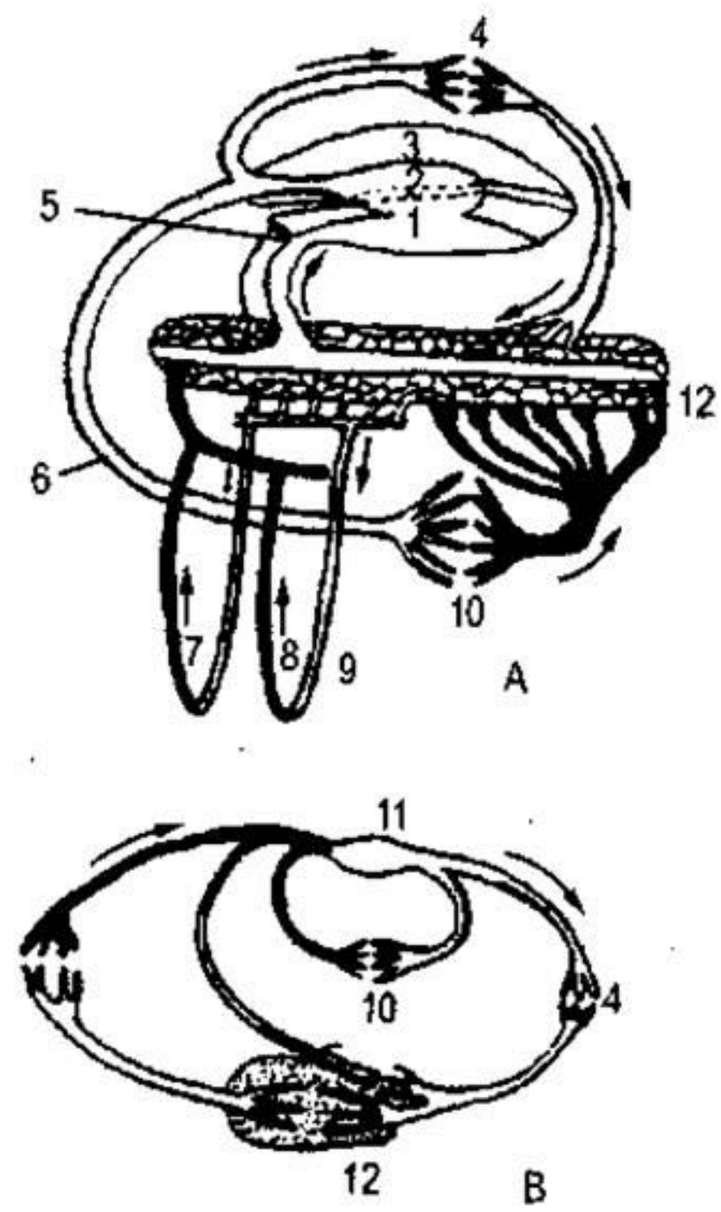
sợi và Mang chính thức, cơ quan tiết enzym là trụ gelatin (giống như ở một số chân bụng). Trụ gelatin mài lên một tấm kitin cứng trên thành dạ dày để giải phóng enzym (amilaza, glycogenaza). Trụ gelatin bị mòn được bổ sung từ bao trụ (h.10.23B).

Mang ngăn có ống hút đủ khả năng để hút vào khoang áo các mồi bé như giáp xác và giun. Tấm miệng bắt thức ăn vào miệng và dạ dày có cơ khỏe hoạt động như dạ dày nghiền. Trụ gelatin không phát triển.

Điều đáng lưu ý là một số chân rìu ở cả vùng nước nông và nước sâu có vi khuẩn hóa tổng hợp cộng sinh trong mang với số lượng lớn (mang của chúng có thể nặng gấp 3 mang các loài gần gũi không có vi khuẩn cộng sinh). Hơn thế, các loài này còn có thích nghi hình thái (tiêu giảm một phần cơ quan chuyển mồi và tiêu hóa) và sinh lý (có cơ chế chống ngộ độc H_2S mà chúng dùng để tổng hợp chất hữu cơ) đặc trưng. Sự kiện này được phát hiện từ các năm 1980 đã đề xuất vấn đề mới, hiện đang được tiếp tục nghiên cứu, là có thể sản phẩm hóa tổng hợp của vi khuẩn cộng sinh là nguồn thức ăn quan trọng của một số nhóm chân rìu sống ở đáy.

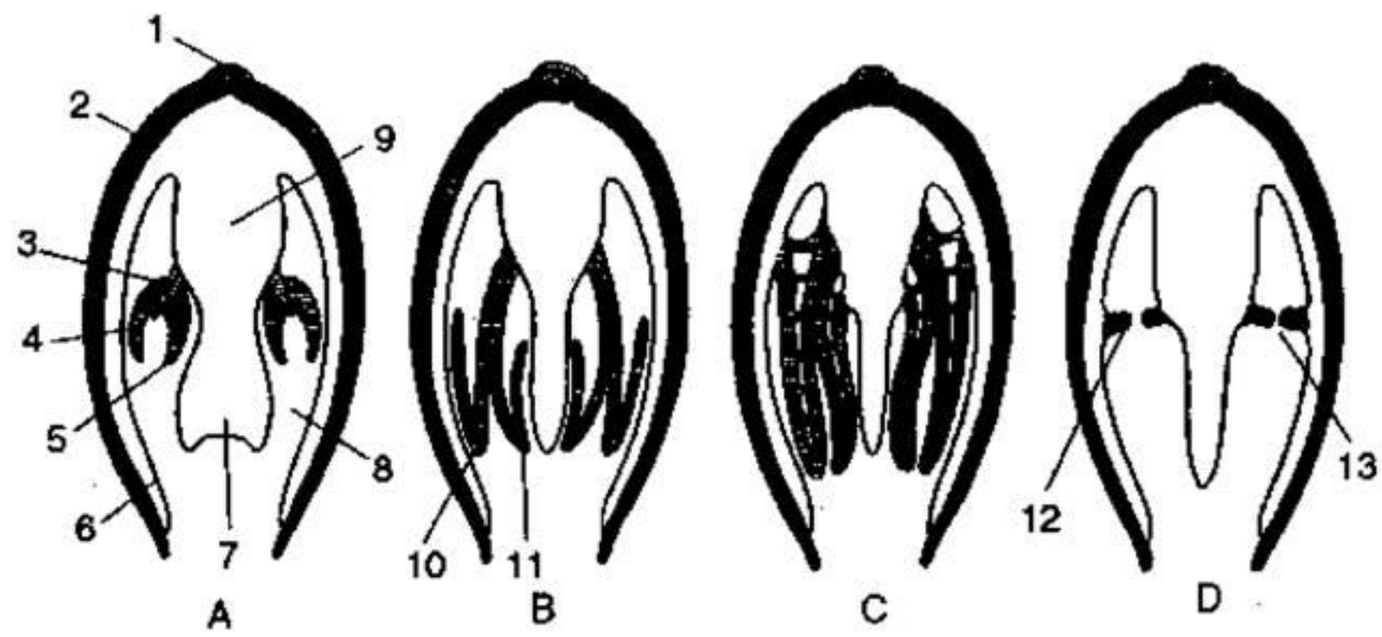
Hệ tuần hoàn. Chân rìu có hệ tuần hoàn hở. Phần lớn có trực tràng xuyên qua tâm thất. Một số trong bộ Mang nguyên thủy và Mang sợi có tim nằm trên trực tràng như sò huyết (*Arca*), *Nacula* hay nằm dưới trực tràng như ở hàu, *Meleagrina*... Vị trí tương đối của tim so với trực tràng thay đổi ngay ở cả các loài gần nhau. Ví dụ trực tràng của *Nacula nacleus* và *Nacula delphinodonta* nằm dưới tim còn trực tràng của *Nacula proxima* lại xuyên qua tim.

Hệ tuần hoàn vốn chỉ có một chủ động mạch từ tâm thất về phía trước (ở một số Mang nguyên thủy và Mang sợi). Riêng ở Mang chính thức còn có thêm chủ động mạch sau. Vòng tuần hoàn có sơ đồ điển hình của thân mềm là: tim - hệ khe hổng - đơn thận - mang - tim, tuy về chi tiết thay đổi tùy loài. *Vẹm* không có chủ động mạch sau (h.10.24A). Máu theo động mạch đến nuôi các phần của cơ thể rồi tập trung về đơn thận. Từ đơn thận, một phần máu về ngay tim còn phần lớn máu qua mang lấy oxy rồi mới trở về tim. *Trai sông* có cả động mạch chủ trước và động mạch chủ sau (h.10.24B). Máu di chuyển theo 2 vòng tuần hoàn: một vòng qua thận, rồi từ đó phần lớn máu qua mang (phần nhỏ không qua mang) về tim và một vòng qua vạt áo. Trong cả 2 ví dụ trên, máu trở về tim đều là máu pha. Phần lớn chân rìu có máu không màu, tuy số ít loài như sò huyết có máu màu đỏ.



Hình 10.24 - Hệ tuần hoàn của vẹm *Mytilus* (A) và trai *Sinanodonta* (B) (từ *Borradaile*).
1. Tâm nhĩ; 2. Tâm thất; 3. Xoang bao tim; 4. Nội tạng; 5. Lỗ thận; 6. Động mạch áo; 7, 8. Mạch từ mang; 9. Mạch đến mang; 10. Vạt áo; 11. Tĩnh mạch dọc; 12.Thận.

Hệ hô hấp. Cơ quan hô hấp của chân rìu là dạng biến đổi của mang lá đối, đặc trưng cho từng bộ. Mang của Mang nguyên thủy bám hai bên ở phía sau cơ thể. Mỗi mang có nhiều tấm mang hình tam giác xếp thành 2 dãy (h.10.25). Tấm mang của Mang sợi hình sợi. Mỗi tấm mang có phần gốc hướng xuống dưới và có phần ngọn hướng lên trên. Dãy tấm mang trong ở về phía chân còn dãy tấm mang ngoài ở phía vạt áo. Giữa các tấm mang cùng dãy và giữa phần gốc và phần ngọn của từng tấm mang có khi còn có các cầu nối. Tấm mang của Mang chính thức bao giờ cũng có các cầu

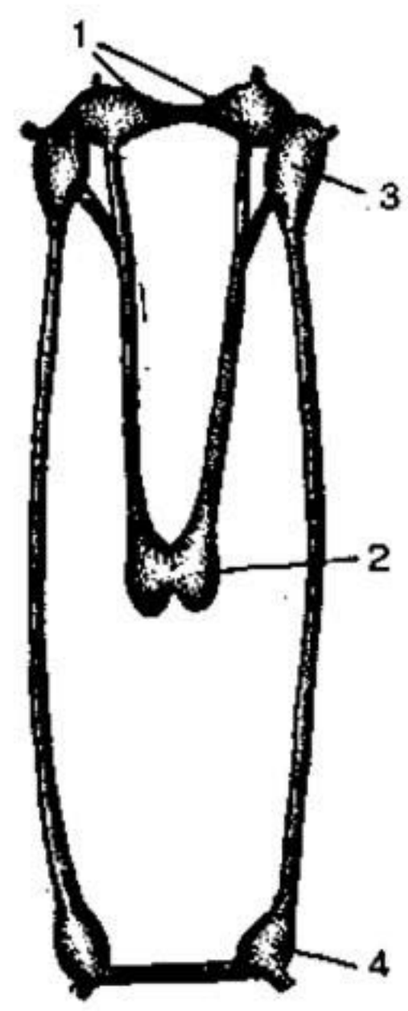


Hình 10.25 - Sơ đồ các kiểu mang của chân rìu (từ *Lange*)
A - Protobranchia; B - Fibibranchia; C - Eulamellibranchia; D - Septibranchia
1. Dây chằng; 2. Vỏ; 3. Trục mang; 4. Dãy mang ngoài; 5. Dãy mang trong; 6. Vạt áo; 7. Chân; 8. Khoang áo; 9. Thân; 10. Sợi mang ngoài, gồm nhánh xuống và nhánh lên; 11. Sợi mang trong; 12. Vách cơ; 13. Lỗ thông.

nối dọc giữa các tấm mang cùng dãy và cầu nối ngang giữa phần gốc và phần ngọn của mỗi tấm. Ngọn của tấm mang còn có phần dính vào gốc mang hình thành khoang gốc mang (suprabranchium) ít nhiều phân biệt với khoang áo. Do đó khi quan sát mang của trai sông ta dễ dàng thấy 2 tấm mang ở mỗi bên, mỗi tấm chính là một nửa của mang lá đối và có 2 lớp dính với nhau là phần gốc và phần ngọn của tấm mang. Mang của Mang ngăn tiêu giảm. Một vách ngăn ngang phát triển trong khoang áo, chia khoang áo thành phần dưới và phần trên (còn gọi là phần hô hấp). Vách ngăn thủng một số đôi lỗ để nước vào khoang hô hấp. Ngoài chức năng hô hấp, nhờ hoạt động của lông trên bề mặt, mang còn vận chuyển và cuốn thức ăn về miệng.

Hệ bài tiết là một đôi hậu đơn thận nằm 2 bên khoang bao tim (h.10.23A). Mỗi đơn thận hình chữ V có phần nhọn hướng về phía sau. Hai nhánh có một mở trong phần đầu của khoang bao tim còn một qua lỗ bài tiết mở vào khoang áo. Hậu đơn thận của Mang chính thức có phần tuyến và phần ống. Phần tuyến ở trai sông màu đen như nhung. Hậu đơn thận của Mang nguyên thủy chưa phân biệt thành các phần như trên.

Hệ thần kinh và *giác quan*. Hệ thần kinh có cấu tạo tương đối đồng nhất trong cả lớp (h.10.26). Hạch não là kết quả tập trung của đôi hạch não và đôi hạch bên. Ở một số Mang nguyên thủy (như *Nacula*) còn có hạch não và hạch bên nằm cạnh nhau. Giữa 2 hạch não có cầu nối ngang trên hầu. Từ não có dây não chân tới hạch chân và dây não nội tạng tới hạch nội tạng nằm ngay trên cơ khép vỏ sau. Hạch nội tạng thực chất do tập trung của hạch mang và hạch nội tạng. *Giác quan* của Chân rìu nói chung ít phát triển. Giác quan ở đầu tiêu giảm cùng với phần đầu. Thường có bình nang nằm cạnh hạch chân. Mang nguyên thủy như *Yoldia* có bình nang còn để ngỏ, nhưng bình nang của một số chân rìu khác là túi kín, có khi rất phức tạp. Một số chân rìu có mắt trên bờ vạt áo (điệp) hay trên bờ ống hút nước và ống thoát nước (*Cardium*).



Hình 10.26 - Sơ đồ hệ thần kinh trai (từ *Dogel*)
1. Hạch não; 2. Hạch chân; 3. Hạch bên; 4. Hạch nội tạng.

Mắt của điệp khá phức tạp, chúng cũng có màng cứng, thể thủy tinh và màng lưới nhận ảnh từ môi trường ngoài. Tấm miệng và các sợi trên bờ vạt áo giữ nhiệm vụ xúc giác.

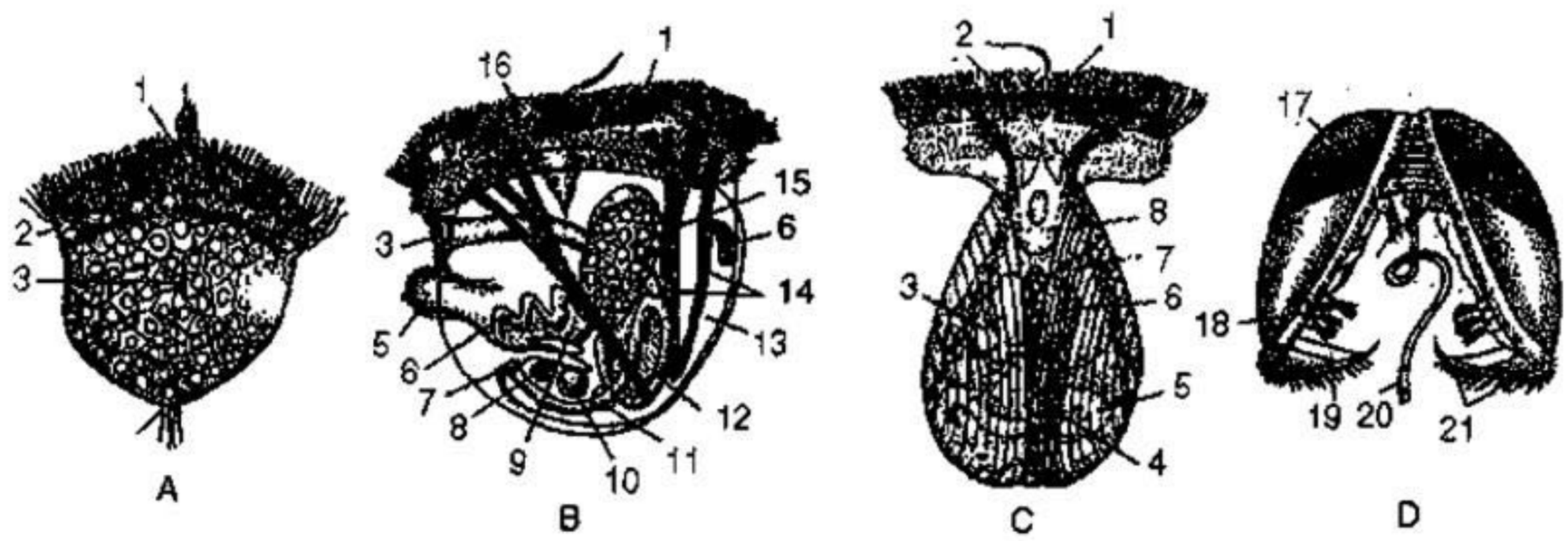
Hệ sinh dục. Phần lớn chân rìu đơn tính. Tuyến sinh dục chiếm 1 phần thể xoang và nằm quanh ruột. Ống dẫn sinh dục ngắn và đổ vào phần cuối của thân (ở mang nguyên thủy và mang sợi) hay đổ ra ngoài ở lỗ sinh dục nằm ngay cạnh lỗ bài tiết (h.10.23). Số ít chân rìu lưỡng tính như *Cardium*, *Poromya*, một số loài hàu, điệp, họ Sphaeridae và một số ít trong họ trùng trục (Unionidae). Tuyến sinh dục đực và cái của chúng nằm cạnh nhau quanh ruột.

II- SINH SẢN VÀ PHÁT TRIỂN

Thụ tinh thường tiến hành trong khoang áo hay ngoài cơ thể. Trứng phân cắt xoắn ốc và có thể phát triển ở trong tấm mang.

Chân rìu ở biển phát triển qua ấu trùng trochophora và ấu trùng veliger (h.10.27). Ấu trùng veliger rất giống ấu trùng veliger của chân bụng nhưng không xoắn nên luôn có cấu tạo đối xứng hai bên. Khởi đầu tuyến vỏ tiết một tấm vỏ ở mặt lưng sau mới phát triển sang hai bên thành hai tấm vỏ như ở trưởng thành.

Quá trình phát triển của Mang nguyên thủy có những nét khác với các nhóm khác. Ấu trùng trochophora có 4 dãy tế bào lớn bao mầm vỏ và mầm các cơ quan trưởng thành. Qua biến thái, lớp tế bào ngoài cùng tan rã đột ngột và giải phóng con non.



Hình 10.27 - Phát triển của *Dreissena polymorpha* (A - C) và ấu trùng glochidium của *Anodonta* (D) (từ *Dogel*) A - Ấu trùng trochophora nhìn từ bụng; B - Ấu trùng veliger nhìn từ bên và từ trước (C)
1.Tấm đỉnh với chùm lông đỉnh; 2. Chùm lông trước miệng; 3. Miệng; 4. Chùm lông đuôi; 5. Chân; 6. Mầm mang; 7. Lỗ hậu môn; 8. Cơ khép vỏ; 9. Hạch chân; 10. Hạch nội tạng; 11. Mầm tim; 12. Ruột giữa; 13. Tấm vỏ; 14. Dải cơ; 15. Gan; 16. Vành lông bơi; 17. Tơ cảm giác; 18. Cơ co móc; 19. Răng trên móc; 20. Sợi dính; 21. Răng trên móc.

Trứng của Chân rìu họ Sphaeriidae sống ở nước ngọt phát triển trực tiếp trong tấm mang. Các giai đoạn ấu trùng trochophora và veliger của chân rìu ở biển thu gọn lại, mất màng bơi và tiến hành trong trứng. Con non hình thành ngay từ trong mang của mẹ.

Quá trình phát triển của các loài trong họ Trùng trục (Unionidae) khá phức tạp. Trứng cũng phát triển trong tấm mang rồi nở thành ấu trùng veliger có cấu tạo thích nghi với đời sống bám (h.10.27) gọi là ấu trùng glochidium. Glochidium có 2 mảnh vỏ, có gai bám và tuyến dính nhưng chân, miệng, hậu môn và ống tiêu hóa chưa phát triển. Ấu trùng theo dòng nước qua ống thoát rơi xuống đáy và bám vào cá khi cá bơi qua. Chúng sống trên mang cá, vây cá như vật ký sinh và

khoảng 10 - 30 ngày sau mới rơi xuống đáy để cho trưởng thành. Ký sinh trên da cá không những chỉ giải quyết thức ăn cho chân rìu họ Unionidae trong giai đoạn đầu mà còn giúp chúng phát tán, mở rộng vùng phân bố của loài.

III- PHÂN LOẠI VÀ TẦM QUAN TRỌNG CỦA CHÂN RÌU

Có 4 bộ: Mang nguyên thủy, Mang sợi, Mang tấm và Mang ngăn. Chân rìu là lớp xuất hiện rất sớm. Nhiều họ (Nuculidae, Arcidae, Aviculidae, Pectinidae...) có loài hóa đá từ cuối Cambri.

Bộ 1 - Mang nguyên thủy (Protobranchia). Tập trung nhiều đặc điểm nguyên thủy như: chân hình đế, hạch não và bên chưa tập trung, mang có cấu tạo lá đối điển hình, khoang sinh dục đổ vào thận (có nghĩa là thận giữ vai trò của ống dẫn thể xoang như ở giun đốt). Sống ở biển. Thường chia thành 2 nhóm lớn Nuculacea và Arcacea.

Vùng biển nước ta thường gặp sò huyết (*Tegellarca granosa*, h.10.28.2), sò lông (*Anadara antiquata*, h.10.28.1) và sò vỏ quăn (*A.tortuosa*), có nơi sò tập trung thành bãi lớn như ở Hoàng Phụ (Thanh Hóa).

Bộ 2 - Mang sợi (Filibranchia). Bộ lớn. Mang kéo dài dạng sợi có phần gốc và phần ngọn có khi nối với nhau bằng các cầu ngang. Răng bản lề tiêu giảm hoặc mất hẳn. Có 2 cơ khép vỏ (cơ khép vỏ trước bé) hoặc chỉ còn một. Một số giống phổ biến như hàu (*Ostrea*), vẹm (*Mytilus*), điệp (*Amussium*)... là thức ăn quen thuộc của nhân dân vùng ven biển nước ta.

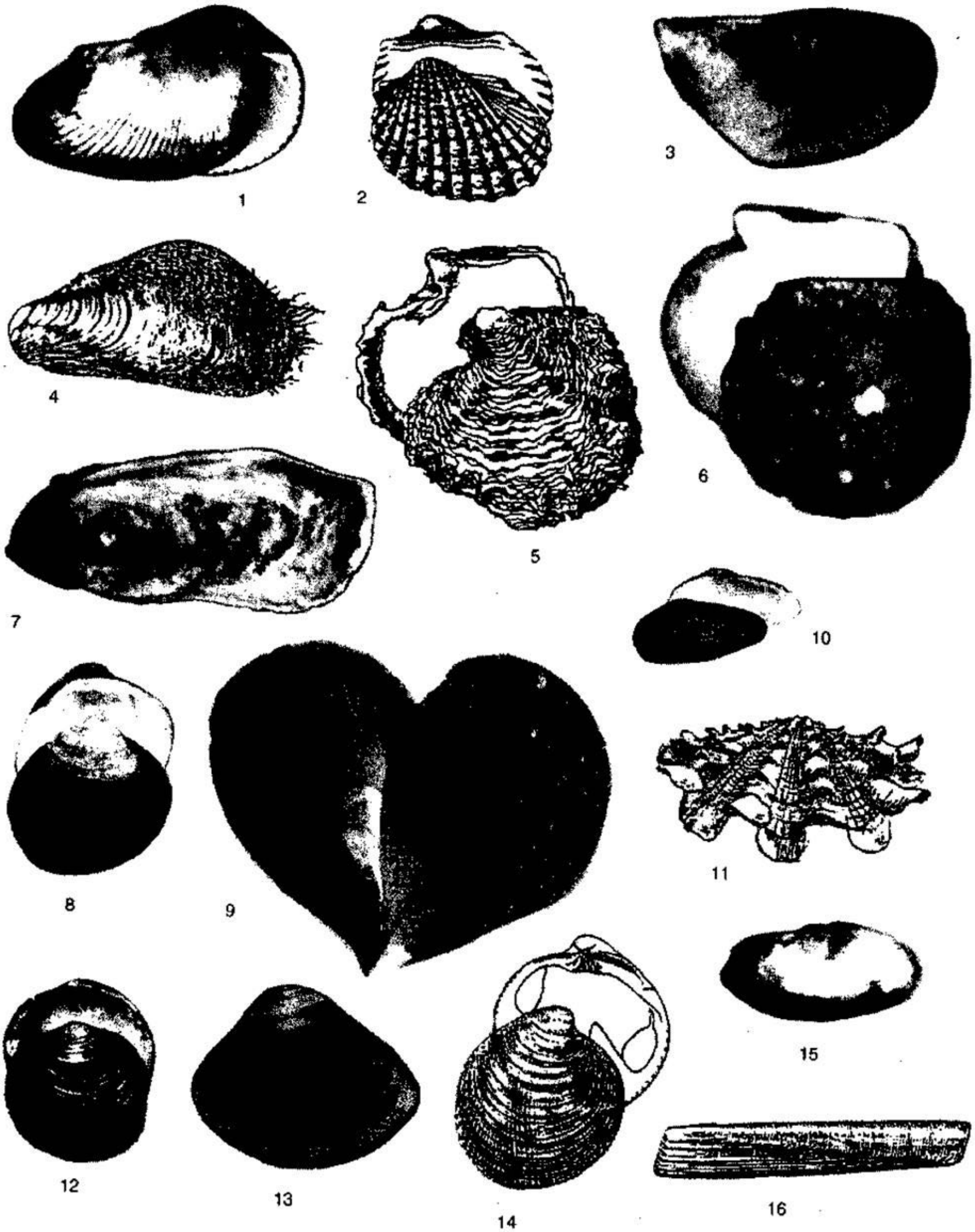
Ở nước ta có khoảng 20 loài hàu khác nhau về độ sâu phân bố. Có 2 loài hàu là đối tượng nuôi phổ biến: hàu cửa sông (*Ostrea rivularis*, h.10.28.7) và hàu ống (*Ostrea gigas*). Trong tự nhiên hàu có thể tập trung thành bãi lớn như các bãi hàu ở cửa sông Bạch Đằng, sông Chanh. Vẹm xanh (*Chloromytilus viridis*) có các tơ chân bám chắc trên vật thể rắn dưới nước. Trung bình mỗi con vẹm xanh có khoảng 1/10 - 2/10 gr tơ chân gồm 150 - 200 sợi dài 1 - 1,5cm và có thể chịu đựng được sức kéo khoảng 15kg. Điệp thường gặp ven bờ ở nước ta là *Ammussium pleuronectes* cũng dùng làm thức ăn. Cũng trong bộ này có trai ngọc (*Pinctada martensi, P.maxima, P.margaritifera*, h.10.28.7,8), điệp ngọc (*Placuna placenta*) là các hải sản có giá trị.

Bộ 3 - Mang tấm (Eulamellibranchia). Mang cấu tạo kiểu mang tấm phức tạp. Răng bản lề phát triển, có dạng mấu lồi hoặc bản mỏng sắc, có khi mất hẳn. Cơ khép vỏ phát triển đều. Có thể chia làm 4 phân bộ.

Phân bộ Schizodonta chủ yếu bao gồm trai nước ngọt các họ Unionidae, Margaritiferidae, Amblemidae.

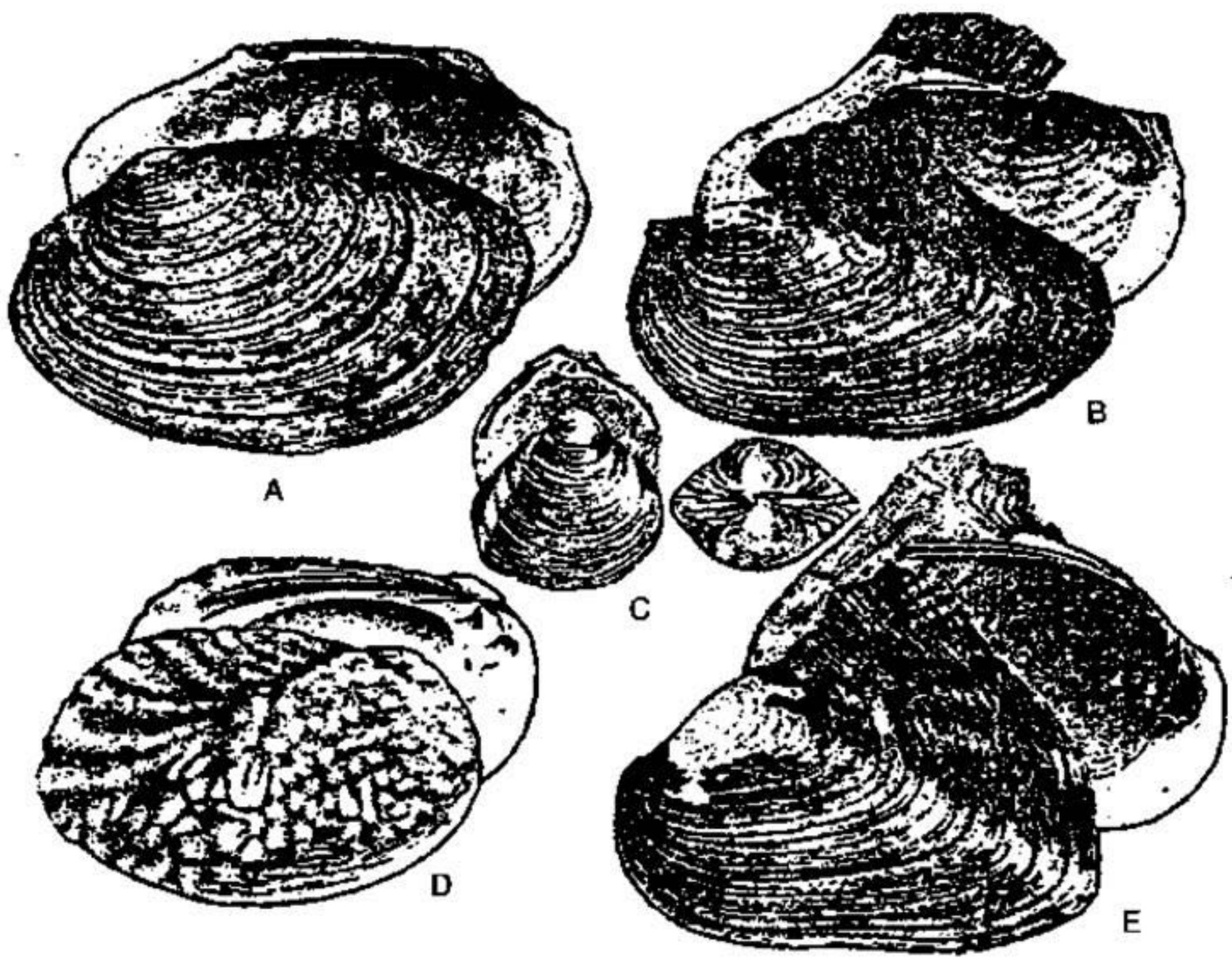
Ở sông, hồ, ao vùng phía bắc nước ta các loài thường gặp là *Sinanodonta elliptica* (trai sông), *Cristaria bialata* (trai cánh mỏng, h.10.29B), *Pletolophus swinhoei*, *Sinohyriopsis cumingii* (trai điệp, h.10.29E), *Lamprotula leai* (trai cóc, h.10.29D), *Oxynaia micheloti* (trùng trục ngắn), *Lanceolaria grayi* (trùng trục dài). Ở vùng phía nam, thường gặp các loài *Sinohyriopsis bialatus*, *Cristaria bellua*, *Physunio superbus*, *Ensidens ingallsianus*, *Pseudodon cambodgiensis*.

Phân bộ Heterodonta có số loài lớn nhất, chủ yếu sống ở biển, chỉ có một số ở nước ngọt. Trong phân bộ này có các họ trai biển phổ biến như: Caridiidae, Mactridae, Donacidae, Psammobiidae... và các họ trai hến cỡ nhỏ phổ biến ở nước ngọt như: Corbiculidae, Sphaerudae, Dreissenidae.



Hình 10.28 - Vỏ của một số chân rìu có giá trị kinh tế thường gặp ở biển Việt Nam.
Arcidae: 1. *Anadara antiquata*; 2. *Tegillarca granosa* (sò huyết); 3. *Chloromytilus viridis* (vẹm vỏ xanh); 4. *Modiolus philippinarum* (dòm philipin); Pteriidae: 5. *Pinctada margaritifera* (trai ngọc môi đen); 6. *Pinctada maxima* (trai ngọc môi vàng); Ostreidae: 7. *Ostrea rivularis* (hàu cửa sông); Corbiculidae: 8. *Cyrena sumatrensis* (vọp); Pinnidae: 9. *Pinna vexillum* (bàn mai quạt); Glaucomyidae: 10. *Glaucomya chinensis* (don); Tridacnidae: 11. *Tridacna squamosa* (ngao tai bò); Lucinidae: 12. *Lucina philippinarum* (ngán); Veneridae: 13. *Meretrix meretrix* (ngao dầu); 14. *Cyclina sinensis* (ngó); Psammobiidae: 15. *Sanguinolaria diphos* (phi); Solenidae: 16. *Solen strictus* (móng tay).

Ở vùng biển nước ta trong số các loài thường gặp và được sử dụng nhiều làm thực phẩm, có thể kể *Meretrix meretrix* (ngao, h.10.28.13), *Cyclina chinensis* (ngó, h.10.28.14), *Sanguinolaria diphos* (phi, h.10.28.15), *Tridacna squamosa* (trai tai bò, h.10.28.11), *Circe* (ba khía), *Lucina philippinarum* (ngán, h.10.28.12), *Lutraria* (tu hài), *Cyrena sumatrensis* (vọp, h.10.28.8). Trai tai bò là đại diện của *Tridacna* có cỡ lớn nhất hiện sống, vỏ có thể nặng tới hàng tạ và có thể dài tới 1m, chúng thường sống trong các vùng san hô. Ở nước ngọt thường gặp các loài hến như: *Corbicula bocourti*, *C.cyreniformis* (h.10.29C), *C.lamarckiana*, *C.siamensis*.



Hình 10.29 - Mặt ngoài và mặt trong của vỏ một số chân rìu nước ngọt có giá trị kinh tế (theo *Đặng Ngọc Thanh*).
A - Trai sông (*Sinanodonta elliptica*); B - Trai cánh mỏng (*Cristaria bialata*); C - Hến (*Corbicula cyreniformes*); D - Trai cóc hình tai (*Lamprotula leai*); E - Trai điệp (*Sinohyriopsis cumingii*).

Phân bộ Adapedonta gồm các loài trai vỏ dài, dẹp, răng bản lề kém phát triển, sống ở nước lợ và ở biển. Các họ phổ biến là: Solennidae, Aloididae, Glaucomyidae, Pholadidae, Teredinidae. Teredinidae (*Teredo*, *Bankia*...) gây hại trầm trọng thuyền bè và các công trình dưới nước bằng gỗ và họ Pholadidae (giống *Pholas* và *Martesia*) đục đá gây hại các công trình bằng đá.

Ở vùng biển và nước lợ của nước ta thường gặp các loài *Solen gouldi* (móng tay, h.10.28.16), *Aloidis laevis* (dắt), *Pholas* (trai đầu gai), *Glaucomya chinensis* (don, h.10.28.10), *Teredo mani*, *Bankia saulii* (hà bún, h.10.30).

Phân bộ Anomalodesmata gồm một số ít loài, răng bản lề kém hoặc không phát triển, tấm mang ngoài cong về phía trước hay tiêu giảm, sống ở biển.

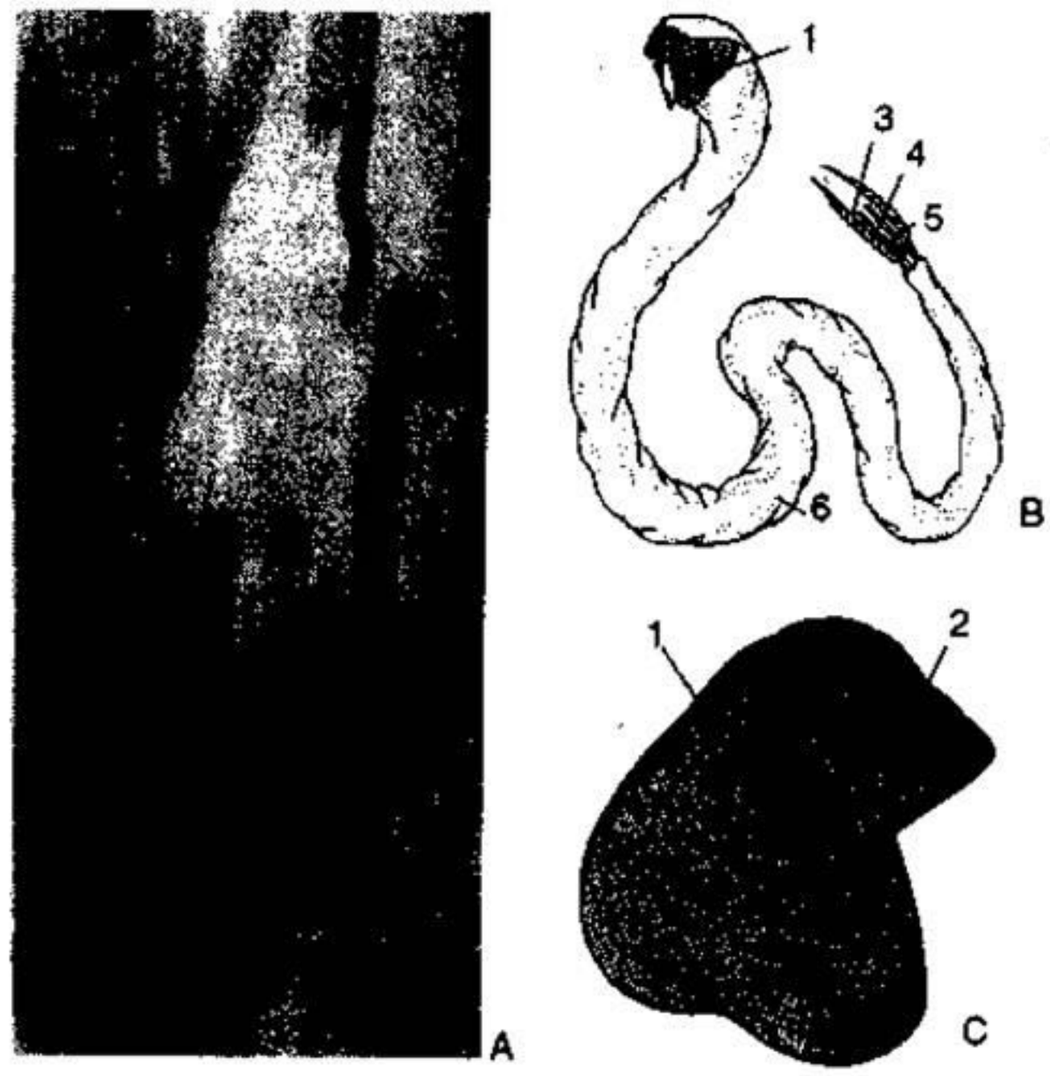
Ở biển nước ta thường gặp các giống: *Suntilla*, *Laternula*, *Aspergillum*.

Bộ 4 - Mang ngăn (Septibranchia). Nhóm nhỏ, sống ở biển sâu. Phần chính của mang tiêu giảm, một phần thành khoang áo biến thành diện tích trao đổi khí. Phần còn lại của mang biến thành vách ngăn giới hạn phần hô hấp của khoang áo. Ăn thịt. Đại diện *Poromya* và *Cuspidaria*.

Chân rìu là nhóm có giá trị kinh tế đáng kể:

- Phần lớn chân rìu lọc nước lấy thực vật và động vật nổi cũng như các cặn bã hữu cơ làm thức ăn, qua đó góp phần làm sạch nước.

- Chân rìu là nguồn thực phẩm quan trọng và phổ biến. Một số loài phân bố rộng và dễ bắt, được dùng rộng rãi. Một số loài là đối tượng nuôi của thủy sản (hàu, vẹm...).



Hình 10.30 - Hà bún đục gỗ *Teredo* (từ *Pechenik*)
A - Ảnh chụp bằng tia X qua miếng gỗ bị hà đục, thấy rõ mật độ, vỏ khoan và gai đá vôi; B - Sơ đồ cấu tạo cơ thể; C - Hình thái vỏ; 1. Vỏ; 2. Gờ vỏ với răng khoan; 3. Gai đá vôi; 4. Ống thoát; 5. Ống hút; 6. Thân.

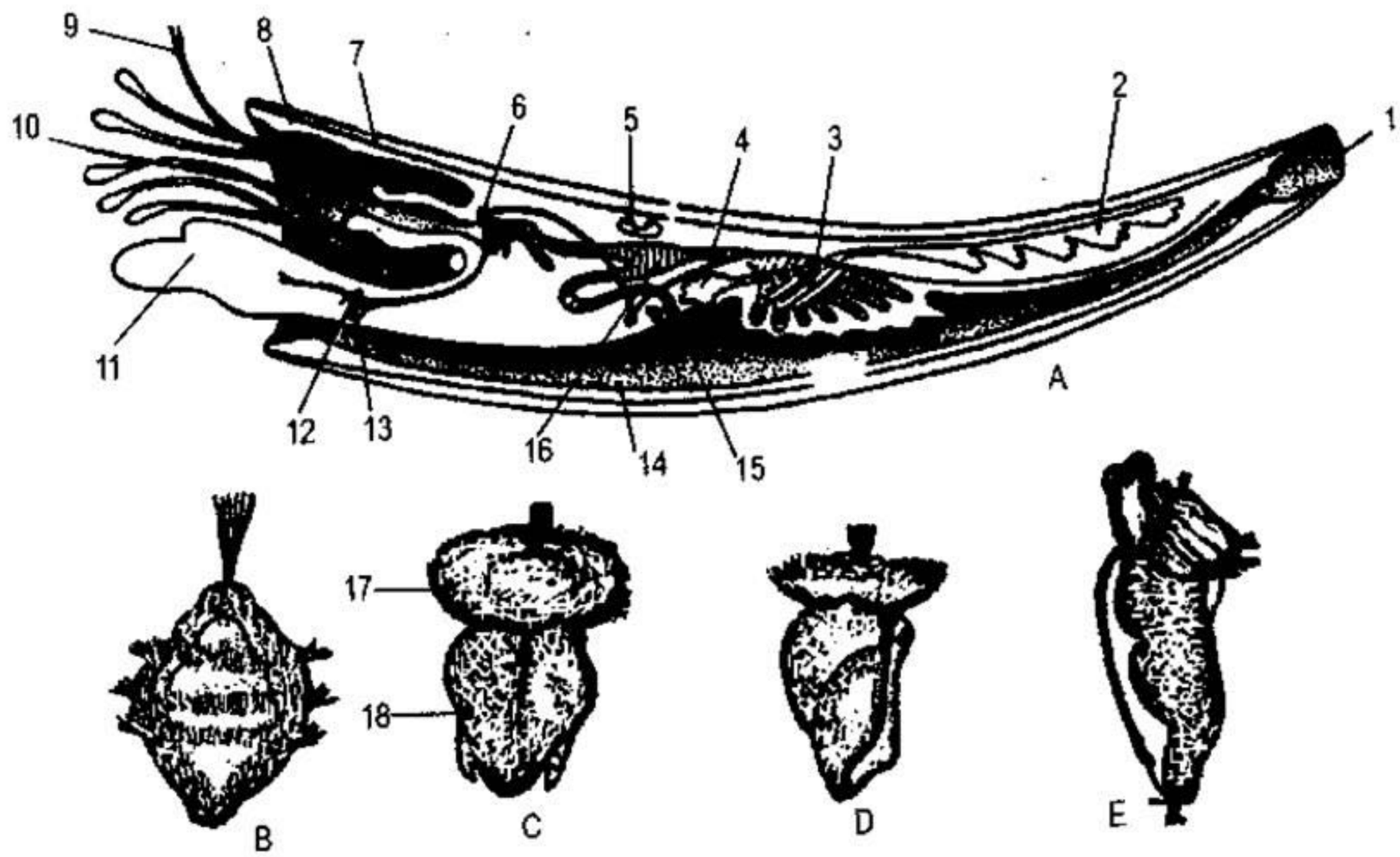
- Vỏ chân rìu dùng để nung vôi. Một số loài có vỏ dày dùng làm khuy áo hay nguyên liệu khảm xà cừ. Trai ngọc (*Pinctada martensii*) sống ở vùng đảo Cô Tô là loài cho ngọc có chất lượng cao và là nguồn lợi, nếu được mở rộng phạm vi phân bố và nuôi cấy có kế hoạch.

- Một số loài chân rìu gây hại trầm trọng các thuyền bè và các công trình xây dựng bằng gỗ (*Teredo*, *Bankia*...) hay bằng đá (*Pholas*, *Martesia*). *Dressenia* bám trong các lòng ống làm tắc nguồn thoát nước của nhà máy ven biển hay ven cửa sông. Nhiều loài chân rìu sống bám trên đáy làm giảm tốc độ của tàu thuyền.

- Một số chân rìu là vật chủ trung gian truyền ấu trùng sán lá, giun tròn cho người và các động vật khác. Đã gặp ấu trùng sán lá trong hến *Corbicula bandoni* ở Thái Nguyên

LỚP CHÂN XẺNG (SCAPHOPODA)

Có khoảng 300 loài. Hóa thạch đầu tiên cách nay khoảng 450 triệu năm, trẻ hơn các lớp thân mềm khác. Cơ thể đối xứng hai bên. Vỏ dạng ống nhỏ dần về một đầu và thủng cả hai đầu (h.10.31). Chân xẻng sống chui rúc trong bùn. Đầu và chân thò ra ngoài ở lỗ lớn của vỏ. Chân dạng lưỡi xẻng. Đầu ít phát triển, không có mắt, có 2 thùy bên có khi kéo dài. Trên mỗi thùy có nhiều tua bắt mồi hình sợi. Trong khoang miệng có hàm và lưỡi bào. Không có mang. Thành vạt áo giữ nhiệm vụ hô hấp. Nước ra ngoài qua lỗ nhỏ của ống vỏ. Hệ tuần hoàn tiêu giảm: thiếu mạch máu, tâm nhĩ. Thận không thông với khoang bao tim. Hệ tuần hoàn còn đủ các hạch: não, bên, chân, nội tạng.



Hình 10.31 - Sơ đồ cắt dọc cơ thể (A) và các giai đoạn phát triển của *Dentalium* (B-E) (A từ *Dogel*; B-E từ *Barnes*)
1. Lỗ đỉnh vỏ và lỗ khoang áo; 2. Tuyến sinh dục; 3. Gan; 4. Thận; 5. Bao tim; 6. Hạch não; 7. Vỏ; 8. Vạt áo; 9. Tua bắt mồi; 10. Miệng; 11. Chân; 12. Hạch chân; 13. Bình nang; 14. Khoang áo; 15. Hậu môn; 16. Dạ dày; 17. Màng bơi; 18. Vỏ và vạt áo.

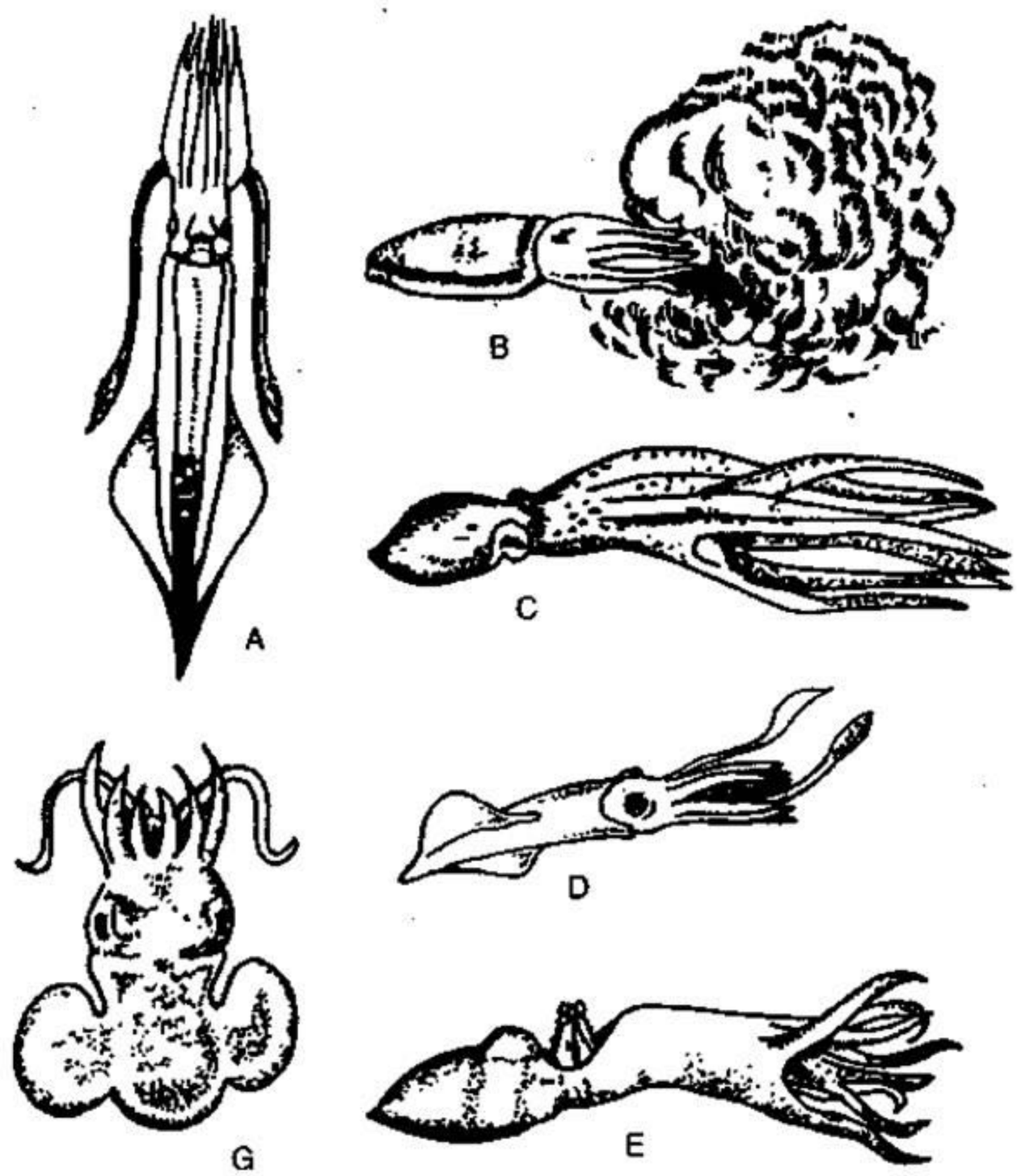
Chân xẻng đơn tính. Thụ tinh ngoài. Trứng nở thành ấu trùng trochophora rồi chuyển thành ấu trùng veliger giống như ở chân rìu. Khởi đầu có 2 tấm vỏ, sau 2 tấm dính với nhau ở mặt bụng thành vỏ dạng ống của trưởng thành.

Ở vùng biển nước ta đã gặp 18 loài chân xẻng, phổ biến ở Vịnh Bắc Bộ là *Dentalium hexagonum* dài khoảng 5cm.

Chân xẻng vừa có đặc điểm của chân rìu (ấu trùng có vỏ 2 mảnh, phần đầu tiêu giảm cùng sơ đồ hệ thần kinh) lại vừa có đặc điểm của chân bụng (phần thân nhô cao, tuyến sinh dục lẻ, có lưỡi bào).

LỚP CHÂN ĐẦU (CEPHALOPODA)

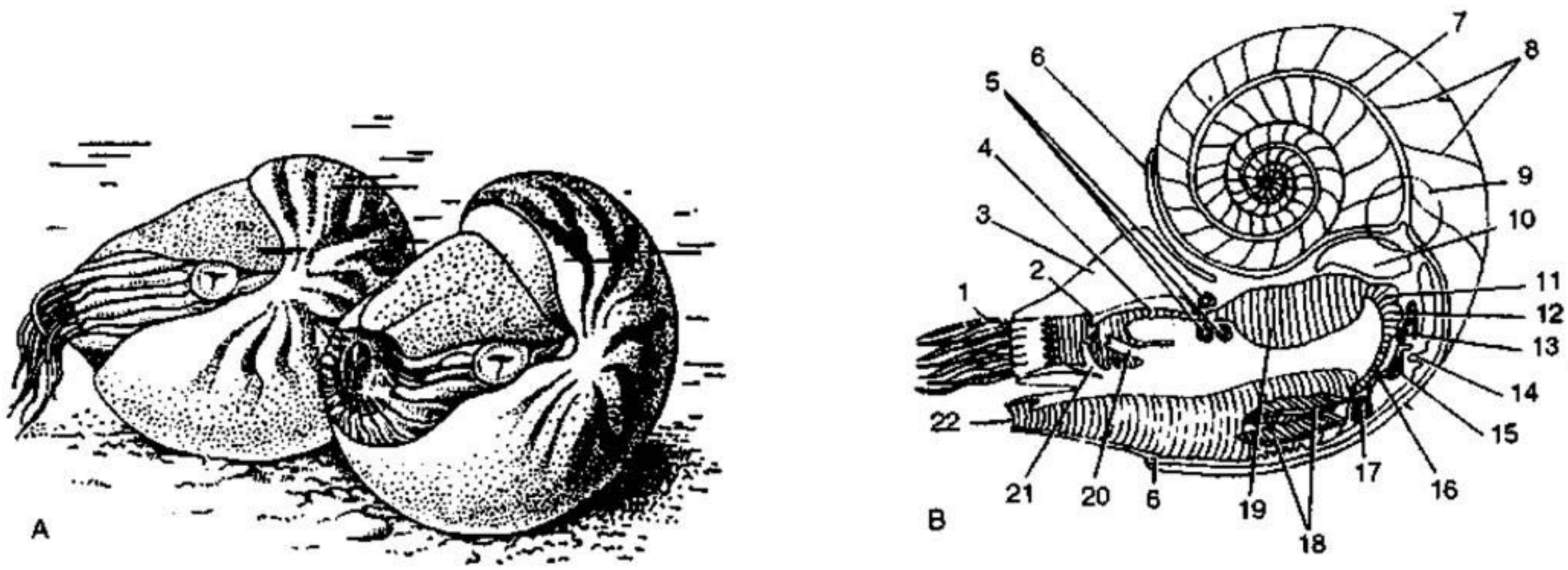
Có khoảng 600 loài hiện sống và 7000 loài hóa đá. Cơ thể có đối xứng hai bên (h.10.32). Phần lớn chân đầu bơi giỏi. Về cấu tạo, chân đầu có nhiều biến đổi so với sơ đồ cấu tạo chung của thân mềm. Chân biến thành cơ quan bắt mồi (các tua đầu, có khi gọi là tay hay xúc tu) và phễu thoát nước nằm trên phần đầu (từ đó có tên gọi là Cephalopoda, *cephalo*: đầu và *poda*: chân). Vỏ chuyển vào phía trong cơ thể hoặc tiêu biến... Chân đầu sống ở biển. Một số loài như mực nang, mực ống, mực phủ (hay ruốc, bạch tuộc) là nguồn thức ăn ngon và phổ biến của nhân dân vùng biển nước ta.



Hình 10.32 - Một số chân đầu đang di chuyển
A - *Belemnites* (hóa đá);
B - Mực nang (*Sepia*);
C - Mực phủ (*Octopus*);
D - Mực ống (*Loligo*);
E - *Amphitretus*;
G - *Sepiola birostrata*.

I- CẤU TẠO VÀ SINH LÝ

Cơ thể dài khoảng 30 - 50cm (kể cả tua đầu) nhưng cũng có loài có kích thước lớn, lớn nhất trong động vật không xương sống hiện sống (*Architeuthis princeps* sống ở Bắc Đại Tây Dương dài tới 18m, riêng tua đầu dài tới 11m) hay hóa đá (*Pachydiscus seppenradensis* ở kỷ Phấn trắng có đường kính của vỏ là 2m). *Đầu* thường phát triển, có mắt.

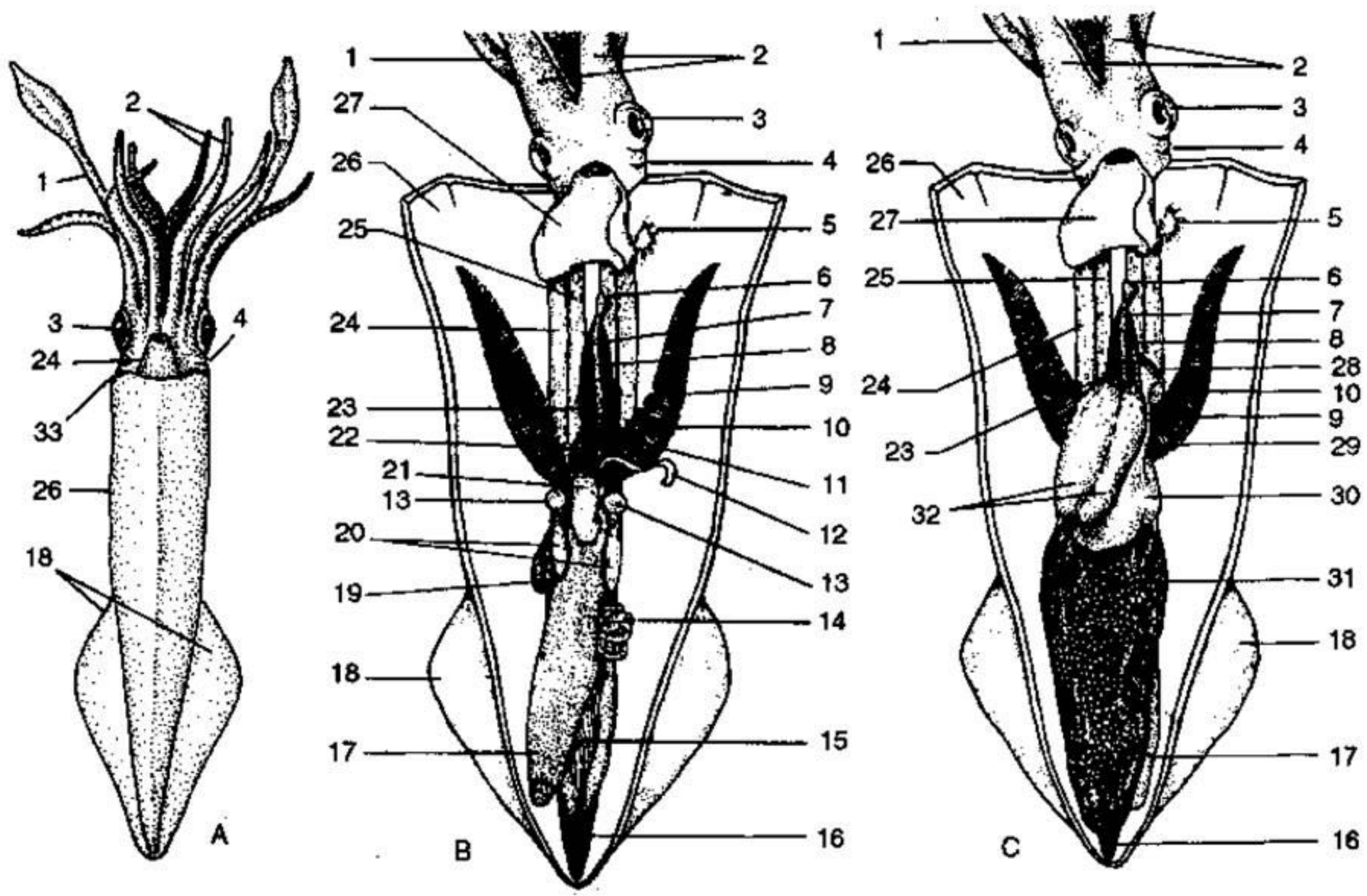


Hình 10.33 - Ốc anh vũ *Nautilus pompilius*. A - Nhìn ngoài; B - Cắt dọc cơ thể (A từ *Dogel*; B từ *Pechenik*).
1. Tua đầu; 2. Môi; 3. Mũ; 4. Thực quản; 5. Não; 6. Vạt áo; 7. Ống vỏ; 8. Vách ngăn vỏ; 9. Vùng giữa các khoang vỏ hình thành cuối cùng; 10. Tuyến tiêu hóa; 11. Dạ dày; 12. Manh tràng; 13. Tuyến trứng; 14. Gờ sinh dục; 15. Tim; 16. Ruột; 17. Thận; 18. Mang; 19. Diều; 20. Lưỡi bào; 21. Hàm; 22. Phễu.

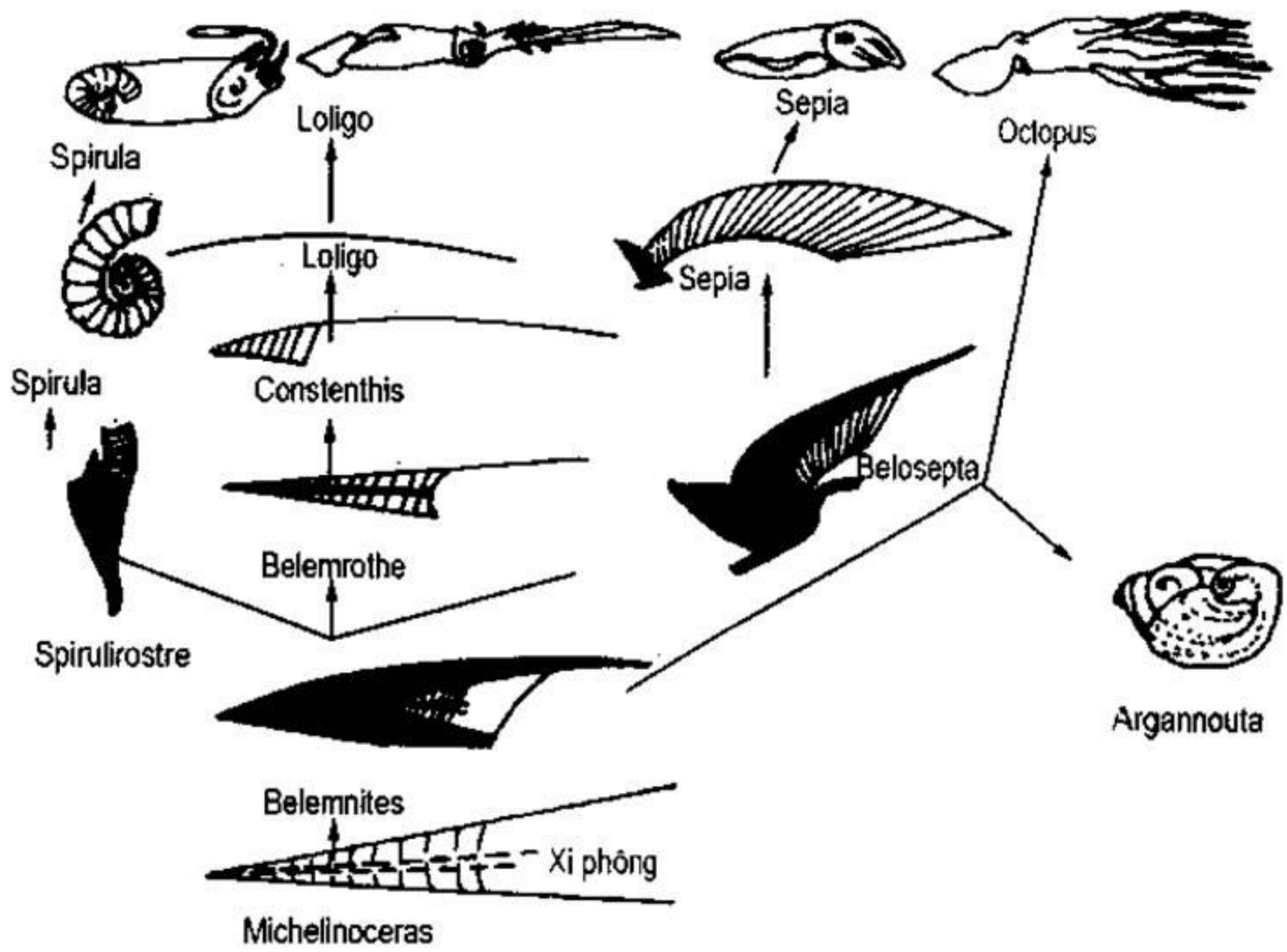
Chân của chân đầu không còn giữ cấu tạo điển hình của thân mềm. Ở ốc anh vũ, loài chân đầu cổ nhất hiện còn sống, một phần chân biến thành nhiều đôi tua đầu (h.10.33) phần còn lại vẫn giữ dạng đế nhưng cuộn lại thành phễu, là phần thông khoang áo với môi trường ngoài. Nước phun từ khoang áo theo phễu ra ngoài giúp chân đầu di chuyển theo hướng ngược lại. Ở các loài khác có 8 tua và 2 tay (mực nang, mực ống) hay chỉ có 8 tua (mực phủ), có nhiều giác ở mặt trong, là cơ quan bắt mồi. Phễu của chúng là một ống kín, miệng phễu hướng vào khoang áo và đáy phễu hướng ra ngoài. Đáy phễu có khả năng đổi hướng giúp chân đầu đổi chiều khi di chuyển.

Thân của chân đầu kéo dài theo hướng lưng bụng và chứa khoang áo ở phía dưới. Khoang áo là túi kín. Bờ trước của vạt áo ép trên phía trước mặt bụng của thân (h.10.34) làm thành khe áo. Trên mặt thân của khe áo có thể có 2 vết lõm và ở vị trí tương ứng của vạt áo có 2 gờ sụn cứng. Khi gờ sụn khớp chặt với 2 vết lõm, khe áo khép kín lại và lúc bấy giờ khoang áo chỉ thông với ngoài qua phễu. Nước vào khoang áo qua khe áo và được tống ra ngoài qua phễu.

Vỏ của chân đầu có quá trình biến đổi rất đáng chú ý. Trong số chân đầu hiện còn sống, ốc anh vũ có vỏ phát triển nhất, bao ngoài cơ thể. Vỏ ốc anh vũ (h.10.33) xoắn trong một mặt phẳng và đối xứng hai bên. Vỏ có nhiều vách ngăn chia thành buồng. Cơ thể nằm trong buồng lớn nhất ở tận cùng còn tất cả các buồng khác chứa đầy không khí. Giữa vách ngăn có lỗ nhỏ và có ống vỏ thông



Hình 10.34 - Hình thái ngoài (A) và cấu tạo trong của mực ống đực (B) và cái (C) (từ *Pechenik*)
1. Tua bắt mồi; 2. Tua miệng; 3. Mắt; 4. Rãnh khứu giác; 5. Hạch hình sao; 6. Hậu môn; 7. Trực tràng; 8. Tuyến tiêu hóa; 9. Tĩnh mạch mang; 10. Mang; 11. Tĩnh mạch chủ; 12. Penis; 13. Tim mang; 14. Túi tinh; 15. Buồng túi tinh; 16. Tấm sừng; 17. Manh tràng; 18. Vây; 19. Dạ dày; 20. Tĩnh mạch chủ sau; 21. Tim; 22. Thận; 23. Túi mực; 24. Cơ co phễu; 25. Cơ co đầu; 26. Vạt áo; 27. Phễu; 28. Lỗ cái; 29. Ống dẫn trứng; 30. Tuyến ống dẫn trứng; 31. Tuyến trứng (thấy rõ trứng); 32. Tuyến tạo vỏ; 33. Bờ vạt áo.



Hình 10.35 - Sơ đồ tiến hóa của vỏ trong phân lớp Hai mang
(theo *Shrack* và *Twenhofel*)

từ buồng ngoài đến buồng thứ nhất (hay buồng phôi). Vậy là mới nhìn ngoài ốc anh vũ có vỏ giống vỏ ốc nhưng kỳ thực cấu tạo theo một sơ đồ khác, vỏ đối xứng 2 bên và có nhiều buồng. Chân đầu hóa đá *Belemnites* cũng có vỏ nhiều ngăn nhưng không xoắn (h.10.32;10.35). Mặt lưng của vỏ là tấm sừng mỏng (proostracum). Phần cuối vỏ là chóp vỏ (phragmocon) tận cùng bằng một chủy đá vôi (rostrum). Buồng vỏ hẹp nên các vách gần như xếp sít nhau. Ống vỏ xuyên qua các vách ngăn nằm về phía bụng. Theo Shrack và Twenhofel khi chuyển vào trong cơ thể, vỏ của *Belemnites* sẽ biến đổi theo 4 hướng để hình thành vỏ của các chân đầu Hai mang hiện sống, hoặc xoắn trong một mặt phẳng để hình thành vỏ xoắn của *Spirula*, hoặc không xoắn nhưng mất phần bụng của vỏ (kể từ ống vỏ) để thành mai mực (quan sát mai mực nang ta còn thấy rõ tấm sừng phía lưng, các vách ngăn xếp song song và sít nhau về phía bụng và chủy đá vôi ở tận cùng), hoặc mất cả phần bụng và phần lưng, chỉ còn lại tấm sừng (vỏ của mực ống), hoặc mất hoàn toàn không còn để lại dấu vết (mực phủ). Vỏ của các chân đầu hóa đá có hình chóp, hình ngà voi, xoắn trong một mặt phẳng hoặc xoắn hình chóp.

Khi di chuyển từ ngoài vào trong cơ thể, vỏ chuyển chức năng từ bảo vệ cơ thể sang nâng đỡ cơ thể. Tiêu giảm vỏ có liên quan tới đời sống hoạt động của chân đầu.

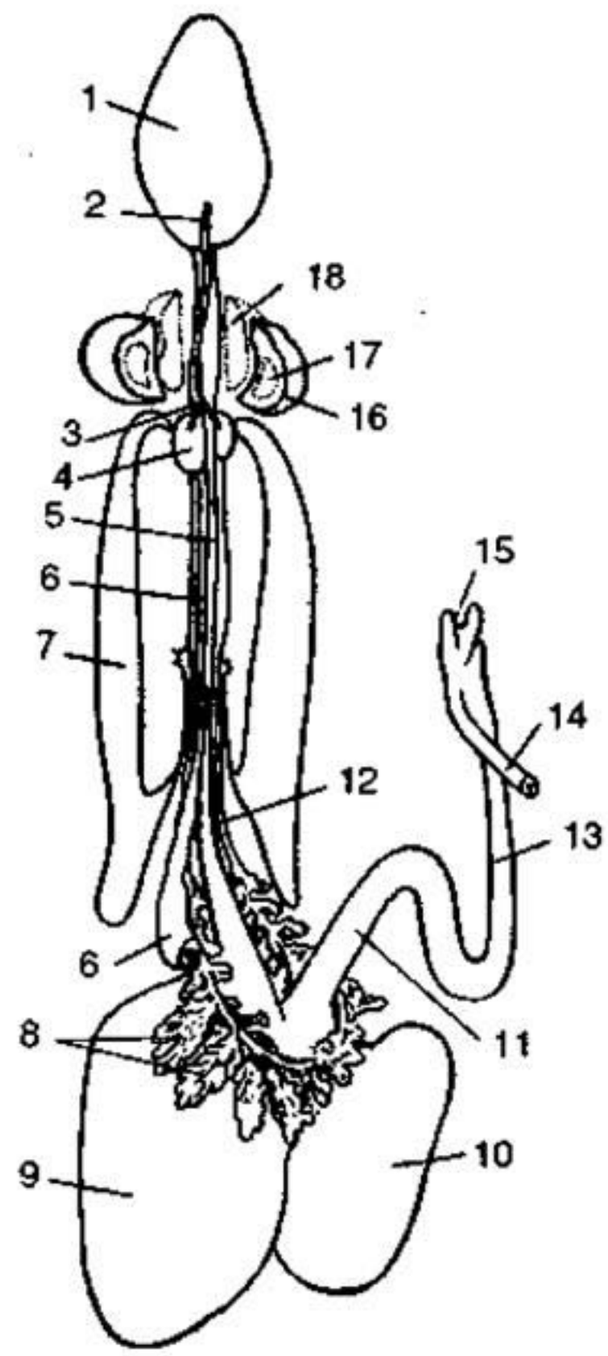
Ngoài vỏ hay mai mực có nguồn gốc từ vỏ, chân đầu còn hình thành bao sụn bảo vệ bao quanh não, mắt và bình nang, tương tự sọ của động vật có xương sống, rất hiếm có ở động vật không xương sống.

Hệ tiêu hóa (h.10.36). Chân đầu là nhóm động vật săn mồi hoạt động. Mực nang có thể bắt mồi lớn hơn nó. Mực ống lao như tên bắn vào đàn cá thu con đang bơi, nhanh chóng chớp lấy mồi bằng cách cặp đôi hàm sắc nhọn của mình vào hành tủy của cá. Mực phủ kín đáo ẩn trong hốc đá, nhanh chóng bắt cua, ốc hay các động vật khác không may qua lại gần đó. Mực phủ thường săn mồi về

đêm. Tua đầu là cơ quan săn mồi. Ốc anh vũ có hàng trăm tua đầu xếp thành 2 vòng quanh miệng còn chân đầu Mười tay hay chân đầu Tám tay có 10 hay 8 tua đầu có giác ở mặt trong. Hai trong 10 tua đầu của chân đầu Mười tay biến thành tay dài, chỉ có giác ở phần cuối, rất thuận lợi khi bắt mồi. Tay và tua đầu chuyển mồi đưa vào miệng. Hầu có thành cơ khỏe, có lưỡi bào và có hai hàm hình mỏ vẹt sắc. Một số Tám tay sống ở biển sâu ăn các vụn hữu cơ lắng đọng có lưỡi bào tiêu giảm hay mất hẳn. Đổ vào hầu của mực nang hay mực phủ có 2 đôi tuyến nước bọt, một đôi nằm ngay trên thành hầu tiết enzym tiêu hóa và một đôi nằm lui về phía sau tiết chất độc. Tiếp với hầu có thực quản ngắn đổ vào dạ dày. Phần cuối thực quản của ốc anh vũ và mực phủ phình to thành diều. Dạ dày có thành cơ khỏe và có manh tràng dổ vào phần trước. Manh tràng của mực ống thẳng và xoắn. Đổ vào dạ dày có tuyến gan (một đôi ở mực nang) và có phần xốp hơn, đổ chung vào ống dẫn của tuyến gan gọi là tuyến tụy.

Thức ăn vào dạ dày, nhận chất tiết của tuyến tiêu hóa, được nhào nặn trong dạ dày rồi chuyển vào manh tràng. Cổ manh tràng có dãy tấm lọc các chất bã, cùng với chất bã còn lại trong dạ dày, chuyển ra ruột sau. Thức ăn được hấp thụ qua thành dạ dày và manh tràng chứ không qua thành ống của tuyến tiêu hóa như ở các thân mềm khác. Ruột hướng về phía trước chuyển vào trực tràng rồi đổ ra hậu môn nằm trong khoang áo.

Nếu không kể ốc anh vũ, chân đầu có tuyến mực tiết vào phần cuối trực tràng. Khi gặp nguy hiểm chân đầu phóng mực (chứa melanin) tạo thành vùng tối xung quanh cơ thể để che mắt kẻ thù. Hơn thế, bản chất alcaloit của chất mực làm tê liệt các cơ quan cảm giác hóa học của kẻ thù, nhất là của cá.



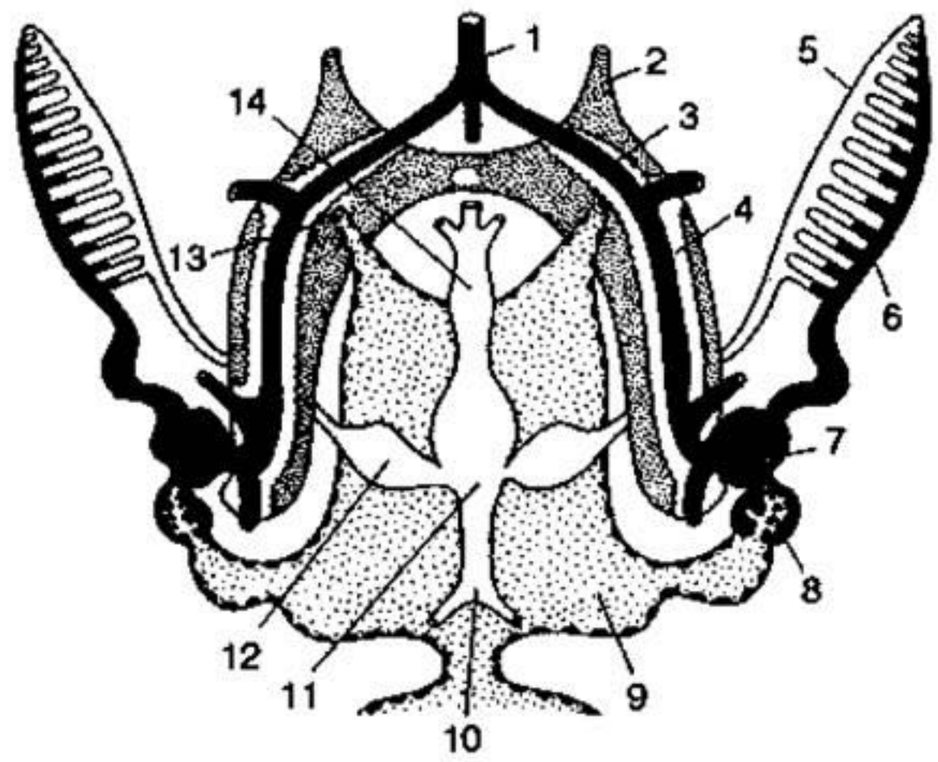
Hình 10.36 - Hệ tiêu hóa của mực nang (từ *Dogel*)

1. Hầu, 2,3. Ống dẫn nước bọt; 4. Tuyến nước bọt sau; 5. Thực quản; 6. Động mạch chủ đầu; 7. Gan; 8. Tuyến tụy; 9. Dạ dày; 10. Túi kín; 11. Ruột; 12. Ống dẫn gan; 13. Ruột thẳng; 14. Ống dẫn túi mật; 15. Hậu môn; 16. Bao sụn đầu; 17. Xoang bình nang; 18. Vòng thần kinh.

Hệ tuần hoàn (h.10.37). Tim của chân đầu có một tâm thất ở giữa và 2 (ở Hai mang) hoặc 4 (ở Bốn mang) tâm nhĩ ở hai bên. Trước và sau tâm thất xuất phát động mạch chủ trước và động mạch chủ sau. Động mạch chủ trước chạy dọc thực quản rồi chia nhánh tới đầu và tua đầu. Động mạch chủ sau đem máu tới ruột và cơ quan sinh dục.

Động mạch chia nhánh thành mạng mao quản. Máu từ động mạch qua mao quản hay khe hổng vào tĩnh mạch. Máu qua tĩnh mạch đầu vào tĩnh mạch lớn rồi chia thành 2 hay 4 (tùy nhóm) nhánh tới mang. Trước khi vào mang thành tĩnh mạch có phần to có khả năng co bóp nhịp nhàng để tống máu vào mang gọi là tim mang. Máu lấy oxy ở mang rồi chuyển về tâm nhĩ.

Hệ tuần hoàn của chân đầu gần kín vì ở một số phần của cơ thể (da, cơ) máu từ động mạch chuyển vào tĩnh mạch qua mạng mao quản, nhưng ở một số phần khác, máu tĩnh mạch lại tập trung vào hệ khe hổng tĩnh mạch trước khi vào tĩnh mạch. Máu chân đầu chứa nhiều hợp chất đồng giữ nhiệm vụ trao đổi oxy nên có màu xanh.

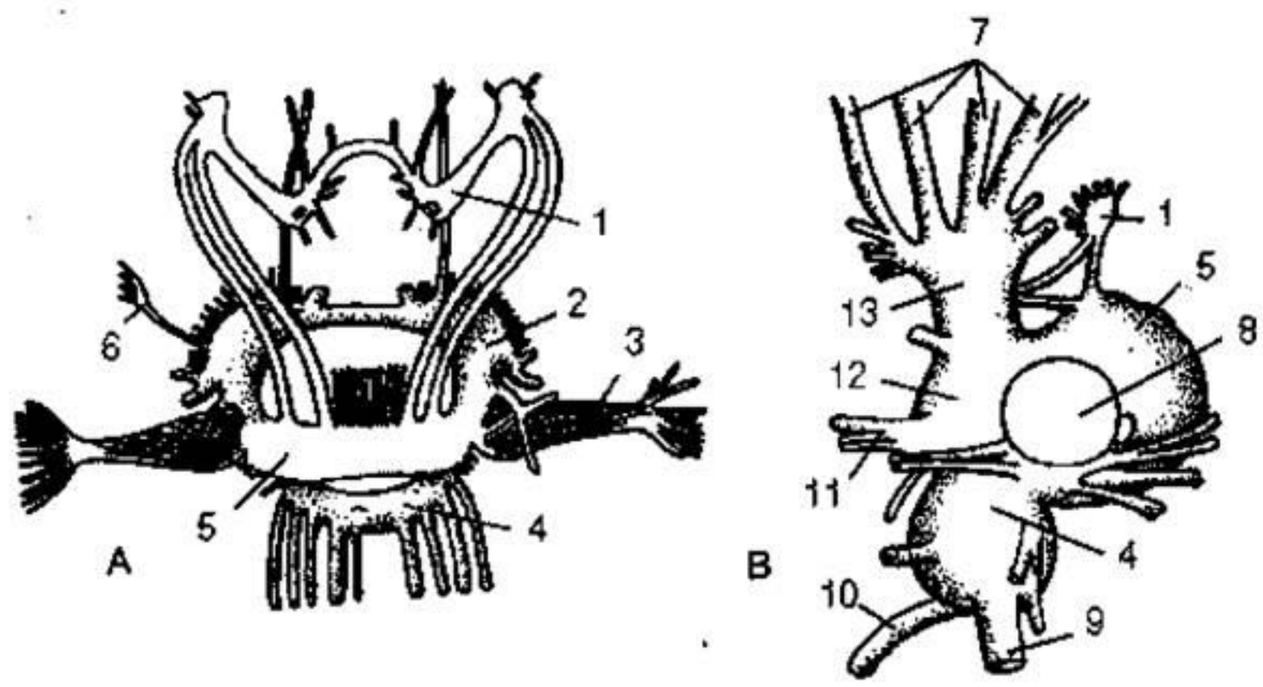


Hình 10.37 - Phần trung tâm của hệ tuần hoàn mực nang (từ *Dogel*). 1. Tĩnh mạch đầu; 2. Lỗ ngoài của thận; 3. Tĩnh mạch hệ sinh dục; 4. Thận; 5. Mạch từ mang; 6. Mạch đến mang; 7. Tim mang; 8. Tuyến bao tim; 9. Khoang bao tim; 10. Động mạch chủ nội quan sau; 11. Tâm thất; 12. Tâm nhĩ; 13. Lỗ thận tim; 14. Động mạch chủ đầu (trước). (Máu đen giới thiệu máu tĩnh mạch,không màu (trắng) - máu động mạch).

Hệ hô hấp. Cơ quan hô hấp của chân đầu là mang lá đối. Có 4 hay 2 mang tùy nhóm. Mô bì của mang không có tiêm mao. Dòng nước đưa oxy đến cho mang di chuyển nhờ hoạt động của bờ khoang áo khi bơi. Dòng nước vào mang qua khe áo phần lưng của khoang áo và chảy về phía bụng rồi ra ngoài qua phễu. Khi qua lỗ hậu môn và lỗ bài tiết nằm trong phần bụng của khoang áo, dòng nước cuốn theo các chất bã ra ngoài.

Hệ bài tiết là 1 hay 2 đơn thận (tùy bộ). Đơn thận thông một đầu với khoang bao tim còn đầu kia đổ vào khoang áo ở 2 bên hậu môn. Hai đơn thận của Mười chân nhập với nhau ở thành giữa. Một phần máu tĩnh mạch, qua mạng mao quản trên thành đơn thận, thải chất bã ra ngoài.

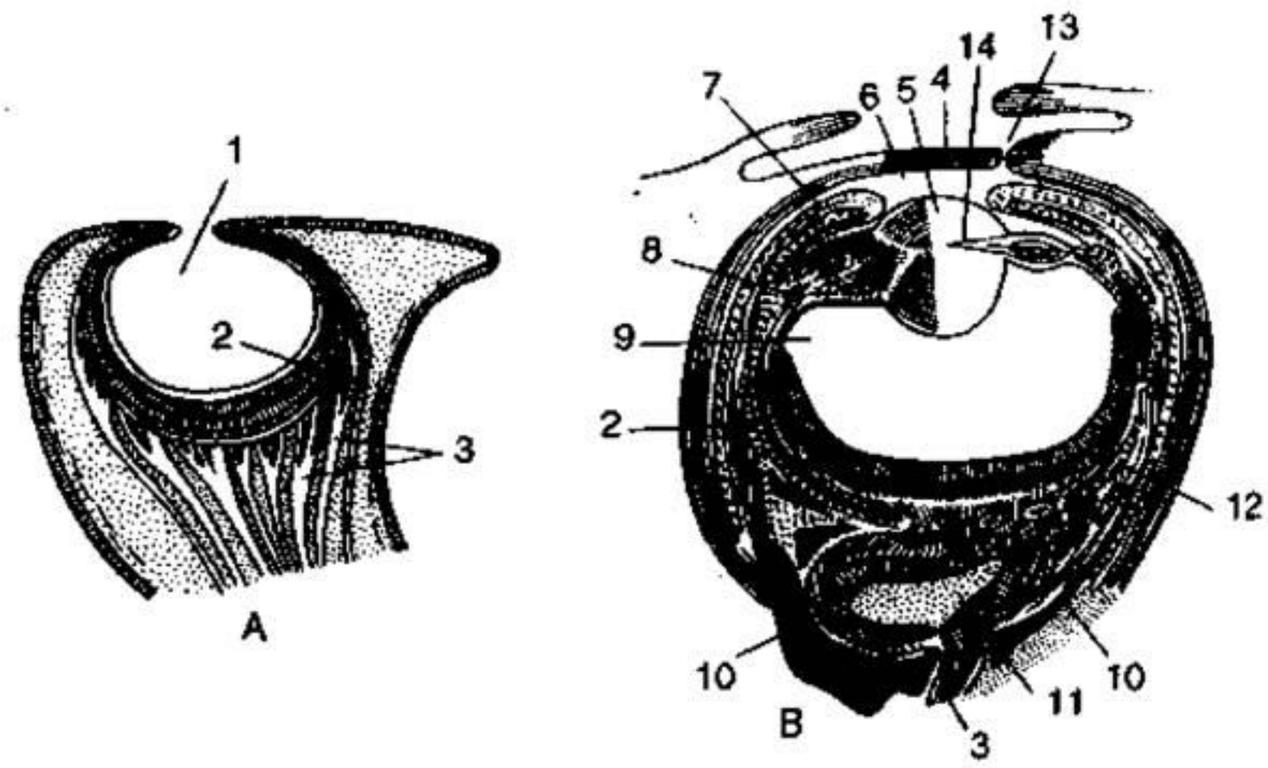
Hệ thần kinh và giác quan. Thích ứng với đời sống hoạt động, hệ thần kinh của chân đầu có mức độ tập trung cao. Phần chính của hệ thần kinh là *não* do kết quả tập trung của các đôi hạch não, hạch nội tạng, hạch bên và hạch chân ở quanh hầu. Chúng được bảo vệ trong *bao sụn* và có các trung khu điều khiển các phần tương ứng. Hạch não nằm trên hầu, có dây thần kinh tới hạch miệng. Đôi dây thần kinh mắt xuất phát từ hai bên hạch não (h.10.38). *Hạch chân*, nằm dưới hầu, có dây thần kinh tới tay, tua đầu và phễu. Từ *hạch nội tạng* nằm về phía sau có 3 đôi dây thần kinh hướng



Hình 10.38 - Thần kinh trung ương của chân đầu (từ *Dogel*)
A - Ốc anh vũ (Bốn mang, nhìn từ trước); B - Mực nang *Sepia* (Hai mang, nhìn bên). 1. Hạch miệng; 2. Hạch chân; 3. Dây thần kinh mắt; 4. Hạch nội tạng; 5. Hạch não; 6. Dây thần kinh chân (đến tua đầu và phễu); 7. Dây thần kinh tay; 8. Nơi xuất phát của dây thần kinh mắt; 9. Dây thần kinh áo; 10. Dây thần kinh nội quan; 11. Dây thần kinh phễu; 12-13. Hai phần biệt hóa của hạch chân.

về phía đầu: đôi dây nội tạng điều khiển vùng ruột có nhánh tới hạch mang điều khiển mang; đôi dây giao cảm đến hạch dạ dày điều khiển vùng dạ dày và dây thần kinh áo điều khiển vùng áo có tế bào thần kinh vận động lớn, thường là đối tượng thuận lợi để nghiên cứu sinh lý thần kinh.

Giác quan của chân đầu phát triển. Đặc biệt mắt của chân đầu có cấu tạo phức tạp (h.10.39). Mắt của ốc anh vũ còn đơn giản, có hố mắt thông với môi trường ngoài bằng lỗ nhỏ. Mắt của các chân đầu khác có hố mắt tách khỏi mô bì ngoài tạo thành túi kín, đáy của túi là màng lưới. Quanh mắt hình thành một gờ là mống mắt để hở một lỗ ở giữa là con ngươi. Ứng với con ngươi, mô bì tiết một lớp ở ngoài và một lớp ở trong có hình cầu trong suốt gọi là thể thủy tinh. Có trường hợp còn có thêm lớp da ở ngoài là màng cứng. Màng lưới có nhiều tế bào dài (có khi đến 0,5mm) liên lạc với dây thần kinh thị giác. Tùy theo vật quan sát ở gần hay xa, mắt của chân đầu có thể tự điều chỉnh nhờ cơ điều chỉnh thể thủy tinh, để ảnh nằm đúng trên màng lưới giúp nhìn rõ vật (thể thủy tinh ở người tự điều chỉnh tiêu cự bằng cách thay đổi độ cong). Mật độ của hạt sắc tố trong tế bào màng lưới thay đổi theo độ chiếu sáng. Trong ánh sáng chói, các hạt sắc tố phân tán đều khắp tế bào, ban đêm chúng tập trung ở gốc tế bào.



Hình 10.39 - Cấu tạo mắt chân đầu (từ *Dogel*)
A - Ốc anh vũ. B - Mực nang *Sepia officinalis*. 1. Xoang hốc mắt; 2. Màng lưới; 3. Dây thần kinh thị giác; 4. Màng cứng; 5. Thể thủy tinh; 6, 13. Phòng trước mắt và hố thông với ngoài; 7. Mống mắt; 8. Cơ thể thủy tinh; 9. Dịch thủy tinh; 10. Nhánh mắt của bao sụn đầu; 11. Hạch thị giác; 12. Màng sụn mắt; 14. Thể mô bì.

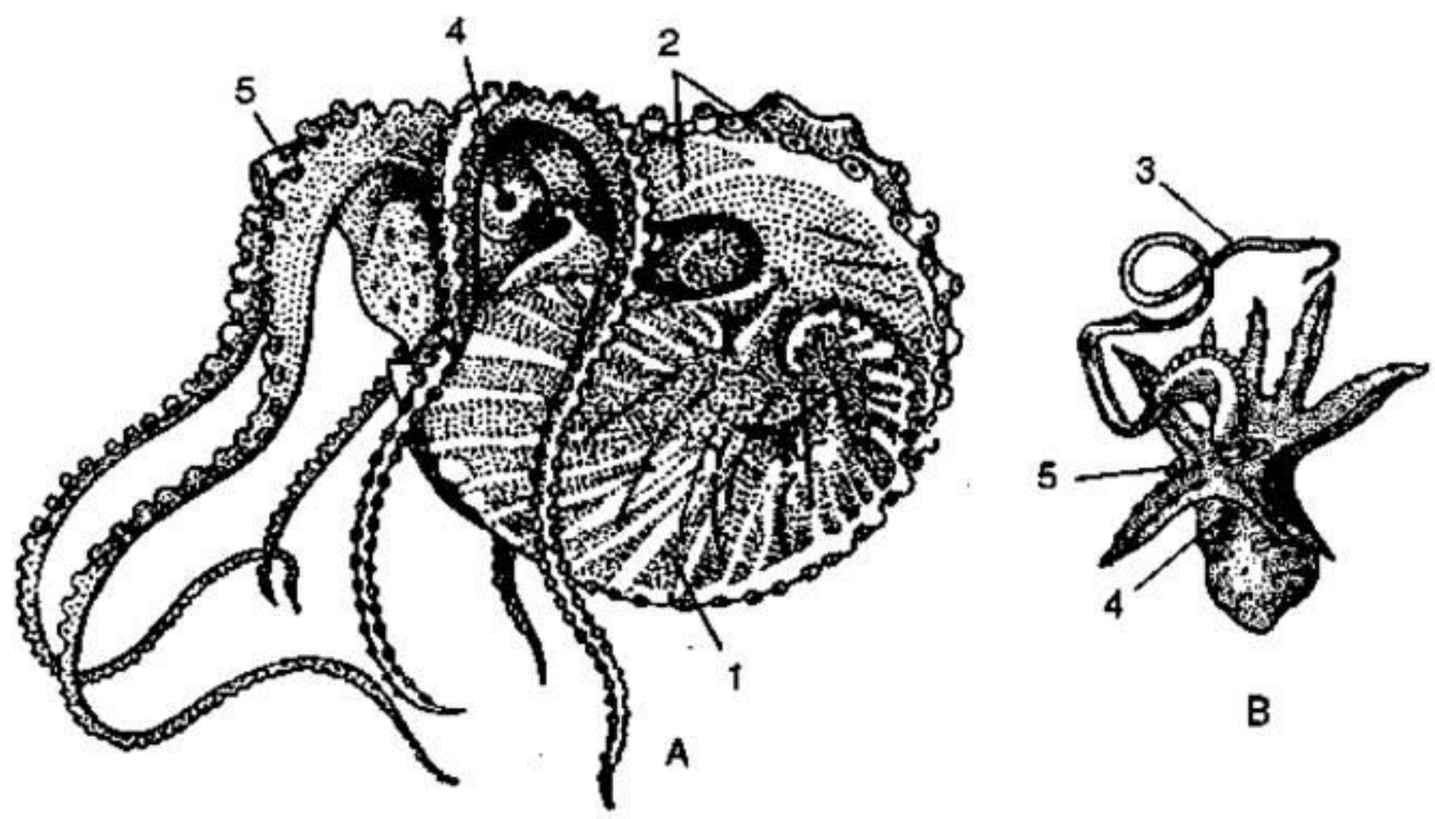
Độ tinh của mắt chân đầu phụ thuộc một phần vào mật độ tế bào nhận ánh sáng (ở mực nang có 105000 tế bào /1mm^2 màng lưới, ở mực ống 165000 tế bào/1mm^2).

Cấu tạo vừa trình bày trên chứng tỏ chân đầu có mắt phức tạp không kém mắt của động vật có xương sống.

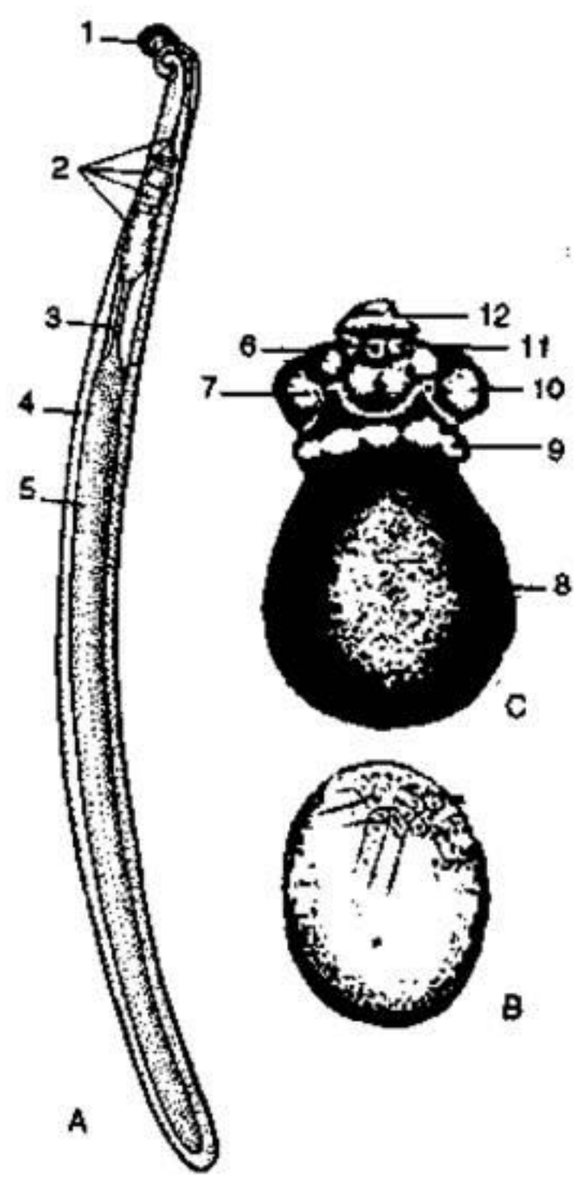
Chân đầu có cơ quan cảm giác thăng bằng là bình nang. Hai mang có bình nang phát triển nằm trong bao sụn ở hai bên não. Cơ quan khứu giác osphradium chỉ gặp ở Bốn mang. Ở Hai mang có hai hố khứu giác nằm dưới mắt. Khả năng khứu giác khá lớn. Thí nghiệm trên mực phủ mù trong bể nuôi chứng tỏ rằng chúng có thể nhận biết có cá cách 1,5m.

Chân đầu có khả năng biến đổi màu sắc rất nhanh chóng do biến dạng của tế bào sắc tố nằm trong mô liên kết. Tế bào sắc tố lớn, chứa các hạt sắc tố màu đen, đỏ, vàng hay xanh. Chúng xếp song song với bề mặt cơ thể và có nhiều nhánh. Khi tế bào dãn, da mực màu xám và khi chúng co, da mực trắng hơn. Thường màu của chân đầu thay đổi theo màu sắc của môi trường. Tế bào sắc tố do não và hạch thị giác điều khiển. Nếu cắt dây thần kinh thị giác ở một bên, phần cơ thể bên kia sẽ mất khả năng đổi màu.

Hệ sinh dục. Chân đầu phân tính. Có trường hợp dị hình chủng tính (*Argonauta* h.10.40). Tuyến sinh dục ở phần sau cơ thể. Sản phẩm sinh dục theo ống dẫn đổ vào khoang áo. Vốn chân đầu có một đôi ống dẫn sinh dục (như ở ốc anh vũ, mực phủ và một số mực nang) nhưng ở hầu hết,



Hình 10.40 - Dị hình chủng tính ở *Argonauta* (từ *Dogel*)
A - Con cái (thu nhỏ) trong vỏ thứ sinh chứa trứng; B - Con đực (phóng to). 1. Vỏ trong suốt có một vài tua đầu (2) trùm lên trên; 3. Tay giao phối (hectocotylus); 4. Mắt; 5. Phễu.



Hình 10.41 - Cấu tạo bao tinh của mực nang *Sepia* (A); Phân cắt trứng (B) và phát triển phôi (C) của mực ống *Loligo*. (A - từ *Dogel*, B - C từ *Dawydoff*)
1. Đỉnh xoắn của bao tinh; 2. Các phần của cơ quan phóng; 3. Thể liên kết; 4. Bao kitin; 5. Túi chứa tinh; 6. Hậu môn; 7. Bình nang; 8. Noãn hoàng; 9. Mầm tua đầu; 10. Mắt; 11. Mầm mang; 12. Mầm vạt áo.

ống bên phải tiêu giảm chỉ còn lại ống dẫn sinh dục trái. Ống dẫn sinh dục của mực nang có cấu tạo phức tạp, phình to thành tinh nang ở con đực. Bao tinh được hình thành ở đó. Tiếp với tinh nang là một túi lớn gọi là túi chứa bao tinh hay túi Needham. Lỗ sinh dục đổ vào khoang áo ở bên trái hậu môn. Bao tinh có màng cứng bao quanh. Bao tinh của mực nang có dạng bao kiếm (h.10.41), trong chứa đầy tinh trùng thông với ngoài qua một hệ ống phức tạp.

Chân đầu cái có ống dẫn trứng ngắn, tuyến trứng bé. Bên cạnh lỗ sinh dục cái có lỗ tiết của tuyến vỏ. Trứng đẻ thành dải hay chùm.

II- SINH SẢN VÀ PHÁT TRIỂN

Quá trình thụ tinh tiến hành bên trong khoang áo. Cơ quan giao phối là một tua đầu biến đổi (hectocotylus, h.10.40), có giác ít phát triển và có rãnh ở giữa. Khi thụ tinh, cơ quan giao phối của con đực lấy một ít bao tinh từ túi Needham rồi chuyển vào khoang áo của con cái và gắn chặt vào lỗ sinh dục cái.

Trứng của chân đầu giàu noãn hoàng. Trứng của mực nang và của *Eledone* lớn, đường kính có thể đến 15mm. Trứng của mực ống và mực phủ bé hơn do có ít noãn hoàng. Trứng phân cắt hình đĩa. Khối noãn hoàng cung cấp chất dự trữ, tiêu dần trong quá trình phát triển (h.10.41). Mắt hình thành từ lá phôi ngoài. Tua miệng hình thành từ phía sau rồi di chuyển về phía trước và xếp quanh miệng. Phát triển trực tiếp không qua biến thái.

III- PHÂN LOẠI VÀ TẦM QUAN TRỌNG KINH TẾ

Chân đầu là lớp có số loài hóa đá nhiều hơn số loài hiện sống, do đó hệ thống phân loại của các nhà cổ sinh học và các nhà động vật học thường dùng tuy có nhiều nét cơ bản giống nhau nhưng khác nhau về mức độ chi tiết đối với nhóm hóa đá và nhóm hiện sống. Có thể dùng hệ thống phân loại của các nhà cổ sinh vật học để nắm tổng quát hơn toàn bộ lớp. Tên của các nhóm phân loại để trong ngoặc là chỉ nhóm tương ứng theo các nhà động vật học.

Có 3 phân lớp.

Phân lớp Ốc anh vũ - Nautiloidea (Bốn mang - Tetrabranchia). Có vỏ thẳng hoặc xoắn ốc bọc ngoài cơ thể. Có nhiều tua đầu không có giác. Có 2 đôi mang và 2 đôi thận. Xuất hiện từ kỷ Cambri.

Hiện có khoảng 10 loài ốc anh vũ (*Nautilus*), sống ven vùng san hô. Biển nước ta có *Nautilus pompilus* (h.10.33), sống đáy, ăn động vật, điều chỉnh lượng khí trong khoang vỏ giúp nổi lên mặt hay chìm xuống đáy.

Phân lớp Ammonoidea (Bốn mang). Có vỏ xoắn ở ngoài cơ thể. Có các vách ngăn. Hóa đá từ kỷ Silua đến Phấn trắng. Ví dụ: *Ceratiles*, *Scaphites* và *Pachydiscus*.

Phân lớp Coleoidea (Hai mang - Dibranchia). Có vỏ ở trong cơ thể hay mất hẳn. Có ít tua đầu (8 hoặc 10) và có giác trên tua đầu. Có một đôi mang và một đôi thận. Xuất hiện từ kỷ Trias cho đến nay. Có 3 bộ:

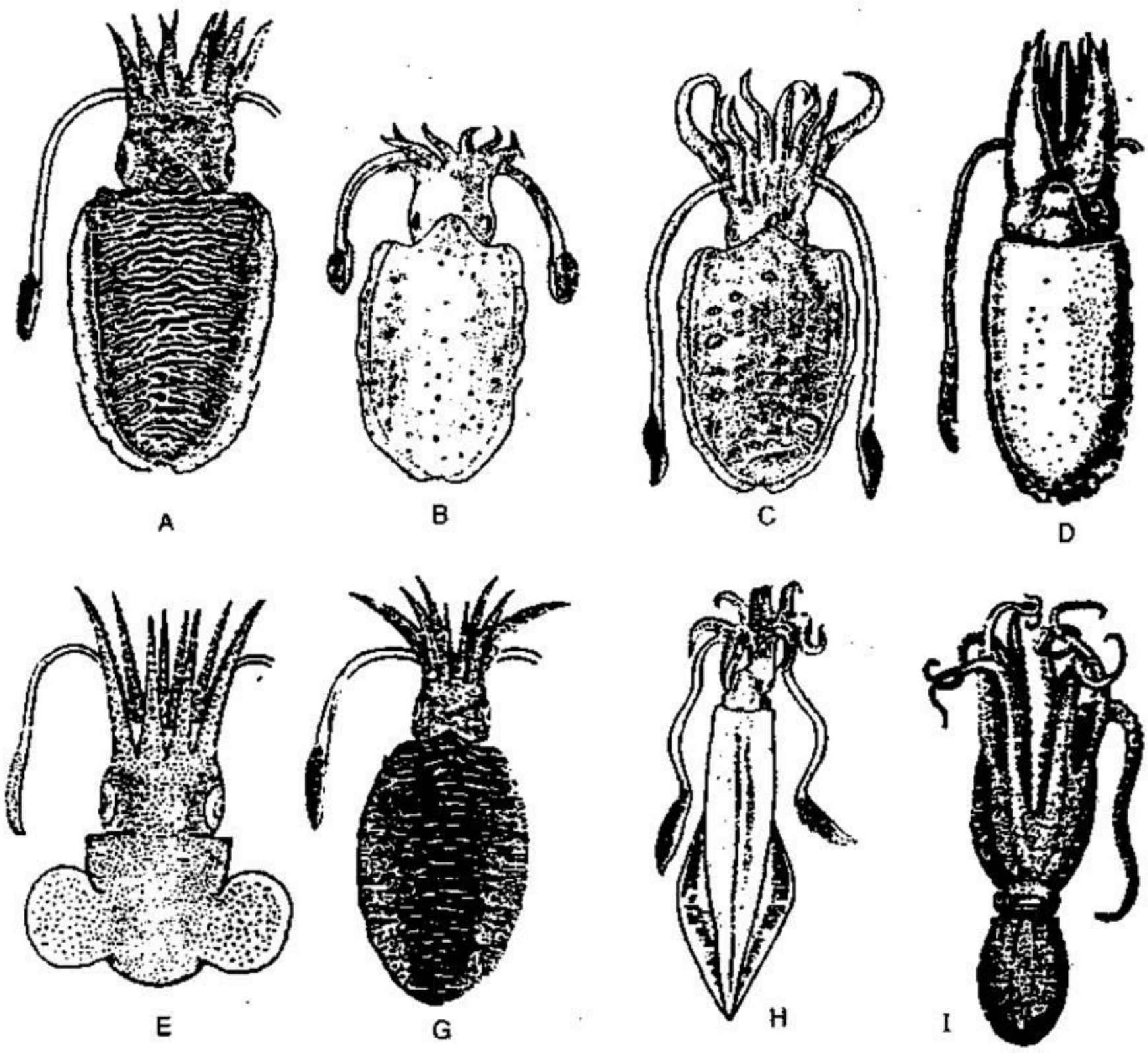
Bộ Belemnoidea. Hóa đá, có mai ở bên trong cơ thể. Ví dụ: *Belemnites* (h.10.35).

Bộ Mười tay (Decapoda). Có 8 tua đầu và 2 tay. Cơ thể hình thoi, thích nghi với lối di chuyển nhanh trong nước. Hai bên cơ thể có vây. Bộ gồm nhiều loài kinh tế sống vùng ven biển như mực nang (*Sepia*) và mực ống (*Loligo*).

Hiện biết ở vùng biển nước ta 40 loài Mười tay. Các giống có nhiều loài là *Sepia*, *Sepiella* (họ Sepiidae); *Loligo*, *Sepioteuthis* (họ Loliginidae). Các loài có ý nghĩa kinh tế là mực nang mắt cáo, mực nang vân trắng (h.10.42B-C), mực nang vân hổ, mực lá (h.10.42G), mực ống trung hoa, mực thẻ (*Loligo edulis*) và mực ống (*Loligo beka*) (h.10.42). Mực nang và mực ống thường tập trung ở độ sâu 20 - 50m.

Bộ Tám tay (Octopoda). Có 8 tua đầu, cơ thể hình túi, không có vây. Vỏ tiêu biến hoàn toàn.

Bờ biển nước ta đã gặp 12 loài, phần lớn tập trung trong giống *Octopus*. Đại diện: *Octupus ovalum*, *O.oshimai*, *O.variabilis* và *O.ocellatus* (h.10.42I) gặp phổ biến ở vịnh Bắc Bộ.



Hình 10.42 - Một số loài chân đầu có giá trị kinh tế thuộc phân lớp Coleoidea thường gặp ở biển nước ta
A - *Sepia esculenta*; B - *Sepia latimanus* (mực nang vân trắng); C - *S.licydas* (mực nang mắt cáo);
D - *Sepiella japonica*; E - *Euprymna morsei*; G - *Sepioteuthis lessoniana* (mực lá): H - *Loligo chinensis* (mực ống); I - *Octopus ocellatus* (đuốc biển).

GIÁ TRỊ THỰC TIỄN CỦA THÂN MỀM

Thân mềm với khoảng 13 vạn loài phân bố rộng trong các thủy vực nước mặn, nước ngọt và môi trường cạn, giữ vai trò quan trọng trong các hệ sinh thái và có quan hệ mật thiết với cuộc sống của con người. Trong các thủy vực, các loài trai khi lọc chất cặn vẩn trong nước làm thức ăn đã tiết chất nhờn kết dính các vụn vô cơ và hữu cơ lơ lửng trong nước làm lắng xuống đáy nên có tác dụng lọc sạch nước.

Lấy một vài con số: một con vẹm (*Mytilus*) lọc 3 - 5 lít nước/ngày; một con trai sông (*Anodonta pincinalis* lọc 12lít nước/ngày, số hàu sống dày đặc trên $1m^2$ lọc $280m^3$ nước/ngày. Mỗi con hàu làm lắng 1,0875g bùn/ngày. Ở trên cạn, thân mềm ăn lá cây và bản thân nó là thức ăn của một số loài động vật có xương sống (chim, thú, lưỡng cư), là một khâu của chuỗi thức ăn ở cạn. Nhóm sống trong đất còn góp phần tạo lớp đất trồng trọt.

Vai trò của thân mềm rất đa dạng đối với đời sống con người.

- Từ thời Cổ đại, ốc trai là nguồn thực phẩm quan trọng do dễ kiếm. Ở nước ta nhiều hài cốt của người xưa được phát hiện cùng với vỏ ốc *Cyclophorus*, các đống vỏ sò trong các di chỉ thời kì đồ đá, có khi dài tới hàng trăm mét. Hiện nay hằng năm trên thế giới sản lượng khai thác thân mềm chiếm khoảng 60 - 70% sản lượng ngoài cá (khoảng 3 triệu tấn), chủ yếu là thân mềm ở biển (hàu, vẹm, bào ngư, trai điệp, ngao, sò, mực nang, mực ống...). Một số loài hàu, vẹm là đối tượng nuôi lấy thịt ở nhiều nước. Nhiều loài trai ốc nước ngọt và nước mặn là thức ăn bán hằng ngày ở chợ.

- Các vỏ trai ốc có lớp xà cừ đẹp dùng cho đồ gỗ khảm trai và cho hàng mỹ nghệ. Một số ốc trai có vỏ đẹp (ốc kim khôi, ốc tù và, ốc xà cừ...) dùng làm vật trang trí hoặc kết thành mành ốc. Đặc biệt một số loài ốc biển (trai ngọc *Pinctada* và *Pteria*) và nước ngọt (trai điệp) cho ngọc đẹp, được khai thác trong thiên nhiên hoặc tạo ngọc trai bằng biện pháp nhân tạo. Ngay từ thời Cổ đại con người đã dùng vỏ trai (họ Cypraeidae) làm chuỗi hạt hoặc làm tiền. Trong lịch sử Trung quốc, vào đời Thương (khoảng năm 1066 trước Công nguyên), tiền "bối" bằng vỏ ốc biển đã được dùng để trao đổi.

- Các phần của cơ thể thân mềm được dùng làm nguyên liệu sản xuất các đặc sản như sản xuất khuy áo (vỏ trai), làm dược liệu (vỏ bào ngư, mai mực), chế thuốc vẽ (túi mực...). Một số vùng ven biển dùng vỏ sò hến để nung vôi.

- Vỏ đá vôi cứng của thân mềm được giữ lại tốt từ Cổ sinh đến nay, được coi là nhóm sinh vật chỉ thị địa tầng có giá trị.

Bên cạnh mặt lợi, nhiều loài thân mềm là sinh vật gây hại:

- Hà biển (*Teredo*, *Bankia*), hà sông (*Dreissenia*), hà đá (*Pholas*, *Martesia*) đục phá các phần gỗ và phần đá của thuyền bè và các cầu cảng, gây hại lớn cho nghề hàng hải.

- Thân mềm ở cạn như sên trần (*Arion*, *Deroceras*), ốc sên (*Achatina*, *Helix*) phá hại cây trồng.

- Một số loài ốc nước ngọt (Lymnaeidae, Bithyniidae ...) là vật chủ trung gian truyền giun sán nguy hiểm cho người và gia súc. Ví dụ: ốc đĩa dày *Polypilis hemisphoerula* truyền bệnh sán bã trầu (*Fasciolopsis buskii*) cho lợn; ốc tai *Lymnaea swinhoei* truyền bệnh sán lá gan (*Fasciola*) cho trâu bò; ốc mút *Melonoides tuberculatus* truyền bệnh sán lá gan nhỏ (*Clonorchis sinensis*) cho người.

NGUỒN GỐC VÀ TIẾN HÓA CỦA THÂN MỀM

Nhiều đặc điểm trong quá trình phát triển (phân cắt trứng xoắn ốc; ấu trùng dạng trochophora) và về cấu tạo (dấu hiệu chia đốt ở các lớp, đặc điểm của hệ bài tiết, thể xoang) chứng tỏ quan hệ họ hàng giữa thân mềm và giun đốt. Những đặc điểm sai khác trong sơ đồ cấu tạo, mặt khác cũng chứng tỏ rằng 2 ngành trên sớm tiến hóa theo 2 hướng từ một gốc chung.

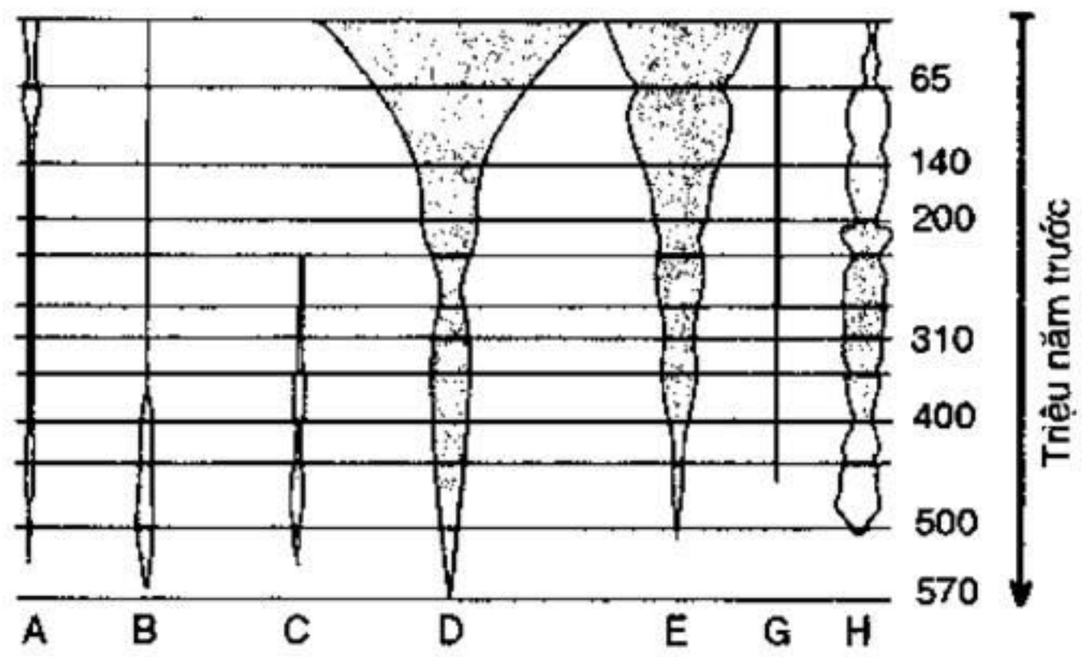
Giun đốt tiến hóa theo hướng sống hoạt động, củng cố cơ thể chia đốt, hình thành chi bên và hình thành phần đầu. Theo hướng này giun đốt tiếp tục tiến hóa để cho tổ tiên chân khớp.

Thân mềm tiến hóa theo hướng sống ở đáy ít di động. Chân của các thân mềm nguyên thủy có cấu tạo thích nghi với lối sống bám hơn là với lối sống di động. Vỏ thích nghi với lối tự vệ thụ động. Đáng chú ý là mầm vỏ hình thành rất sớm trong quá trình phát triển chứng tỏ hiện tượng chuyển vỏ vào trong hay tiêu giảm vỏ là biến đổi thứ sinh ở thân mềm.

Về quan hệ giữa các lớp trong ngành thì nguyên thủy hơn cả là các lớp Song kinh có vỏ, Song kinh không có vỏ và Vỏ một mảnh. Chúng đều có hệ thần kinh là dây, chưa tập trung thành hạch. Ở Vỏ một mảnh còn có thể xoang rộng.

Chân rìu và Chân xẻng thích nghi theo hướng ít di động, lấy thức ăn bằng cách lọc nước, sống đào ở đáy bùn. Phần đầu do đó tiêu giảm. Có hai mảnh vỏ hay hai mảnh này dính thứ sinh thành một mảnh (Chân thùy).

Chân bụng hoạt động hơn, thích nghi theo hướng lấy thức ăn bằng cạo trên mặt giá thể. Các loài ăn thịt xuất hiện về sau. Có nhiều loài Chân bụng nguyên thủy, so với sơ đồ cấu tạo chung của ngành còn tương đối ít biến đổi. Hiện tượng quay 180° và quay điều hòa là nguyên nhân giải thích quan hệ của các nhóm trong lớp.



Hình 10.43 - Đa dạng loài hoá đá của các lớp thân mềm thống kê từ khi xuất hiện (từ *Pechenik*)
A - *Polyplacophora*; B - *Monoplacophora*;
C - *Rostroconchiola*; D - *Gastropoda*; E - *Pelecypoda*;
G - *Scaphopoda*; H - *Cephalopoda*.

Chân đầu là nhóm hoạt động nhất trong ngành Thân mềm. Vỏ chuyển vào trong cơ thể hay mất. Phần đầu, hệ thần kinh và giác quan phát triển. Hệ tuần hoàn chuyển từ hở sang kín. Bên cạnh các đặc điểm phân hóa, ốc anh vũ còn giữ nhiều đặc điểm nguyên thủy như có 2 đôi mang và 2 đôi thận, còn có thể xoang chính thức tương đối phát triển và có vỏ bao ngoài cơ thể.

Hình 10.43 giới thiệu mức độ phong phú của các lớp trong quá trình xuất hiện và tiến hóa của thân mềm, dựa theo số loài hóa thạch hiện biết.

TÓM TẮT

1. Ngành Thân mềm

Hiện biết khoảng 130.000 loài, trong số này có 35.000 loài hóa đá. Phần lớn sống ở biển, một số đáng kể sống ở nước ngọt và sống ở cạn. Các lớp trong ngành có sơ đồ cấu tạo khá sai khác nhau. Tuy nhiên cũng có thể nêu một số đặc điểm chung của ngành.

- Cơ thể có đối xứng hai bên tuy ở một số (ốc) có cơ thể mất đối xứng.

- Cơ thể là một khối mềm, thường gồm có 3 phần Đầu, Chân *và* Thân. *Bờ viền thân kéo dài thành* vạt áo. *Bên ngoài vạt áo thường có* vỏ đá vôi *cứng do áo tiết ra bọc ngoài cơ thể. Khi vạt áo phát triển, giữa vạt áo và các phần khác của cơ thể tạo thành một khoang gọi là* khoang áo. *Trong khoang áo thường có cơ quan hô hấp (mang hoặc phổi), một vài giác quan, lỗ bài tiết, lỗ hậu môn, lỗ sinh dục... gọi chung là* cơ quan áo. *Mức độ phát triển và vị trí tương đối của các phần của cơ thể thay đổi nhiều ở mỗi nhóm.*

- Cơ thể không phân đốt rõ ràng như ở Giun đốt và Chân khớp, tuy ở một số nhóm vẫn có một số cơ quan sắp xếp theo kiểu phân đốt.

- Thể xoang chính thức thu nhỏ chỉ còn một phần bao quanh tim (xoang bao tim) và phần bao quanh tuyến sinh dục (xoang sinh dục). Phần còn lại giữa các nội quan có mô liên kết lấp kín.

- Thân mềm có hệ tuần hoàn hở *nhưng có tim khá chuyên hóa gồm tâm thất và tâm nhĩ.* Hệ bài tiết *là dạng biến đổi của hậu đơn thận.* Hệ thần kinh *theo kiểu bậc thang kép (ở nhóm cổ) hoặc hạch phân tán.* Hệ tiêu hóa *có lưỡi bào (radula) đặc trưng.* Cơ quan hô hấp *ở nước là mang lá đối.*

- Thân mềm sinh sản hữu tính. Trứng giàu noãn hoàng, phân cắt hoàn toàn, xoắn ốc và xác định. Nhóm cổ phát triển qua ấu trùng trochophora giống như ở giun đốt. Từng nhóm thân mềm có thể có các dạng ấu trùng đặc trưng: ấu trùng veliger của chân bụng và chân rìu, ấu trùng glochidium của một số nhóm chân rìu...

Thân mềm là thành viên quan trọng của các hệ sinh thái và có quan hệ mật thiết và nhiều mặt với cuộc sống của con người.

Dựa trên sơ đồ cấu tạo cơ thể ứng với các lối sống khác nhau, Thân mềm được chia thành 2 phân ngành: phân ngành Song kinh *gồm các lớp Song kinh có vỏ và Song kinh không có vỏ và phân ngành* Vỏ liền *gồm các lớp Vỏ một tấm, Chân bụng, Chân rìu, Chân xẻng và Chân đầu.*

2. Lớp Song kinh có vỏ

Có khoảng 800 loài hiện sống và 100 loài hóa đá, sống ở biển, thường bám chặt vào đá bằng chân và 2 bờ áo. Cơ thể dẹp lưng bụng, đối xứng hai bên, còn giữ nhiều đặc điểm phân đốt. Đầu tiêu giảm.

3. Lớp song kinh không vỏ

Có khoảng 300 loài, sống ở biển, phần lớn trong bùn đáy. Cơ thể hình giun, vỏ tiêu giảm, chân tiêu giảm chỉ còn ở mặt bụng một rãnh có tiêm mao với một gờ ở giữa.

4. Lớp Vỏ một tấm

Nhóm cổ, phần lớn đã bị diệt chủng, sống ở biển, cơ thể đối xứng hai bên, vỏ một tấm hình chóp. Còn rõ đặc điểm phân đốt trên số lượng và cách sắp xếp của các bó cơ, mang, tim, thận và cấu trúc của hệ thần kinh. Hiện biết 19 loài đang sống.

5. Lớp Chân bụng

Có khoảng 90000 loài, trong số này có khoảng 15000 loài hóa đá, phần lớn sống ở biển, một số sống ở nước ngọt, ở cạn và số rất ít chuyển sang ký sinh.

Phần lớn chân bụng có cơ thể mất đối xứng, có vỏ ở phía lưng. Vỏ hình nón và đối xứng hai bên ở nhóm cổ, còn ở phần lớn chân bụng có vỏ xoắn trong một mặt phẳng hoặc xoắn chóp. Đầu ở phía trước có râu và mắt. Chân là khối cơ khỏe ở phía bụng. Thân ở trên chân. Có hiện tượng quay 180° và quay điều hòa phần thân tương đối với phần chân và đầu trong tiến hóa để hình thành phần lớn chân bụng, tạo đặc trưng hình thái của các nhóm chân bụng: khoang áo (và kéo theo là cơ quan áo) ở phía trước hoặc phía bên cơ thể, ống tiêu hóa uốn hình chữ U, hệ thần kinh lệch hoặc bắt chéo, vị trí tương đối của tâm thất so với tâm nhĩ...

6. Lớp Chân rìu

Có khoảng 8000 loài hiện sống và 12000 loài hóa đá, sống ở biển và nước ngọt, phần lớn chui rúc trong bùn. Cơ thể đối xứng hai bên. Đầu tiêu giảm. Có vỏ 2 mảnh và có mang hình tấm lớn.

7. Lớp Chân xẻng

Có khoảng 300 loài, sống chui rúc trong bùn biển. Cơ thể đối xứng hai bên. Vỏ dạng ống chứa thân.

8. Lớp Chân đầu

Có khoảng 600 loài hiện sống ở biển và 11000 loài hóa đá. Phần lớn bơi giỏi. Cơ thể có đối xứng hai bên. Chân biến thành tua đầu và phễu thoát nước nằm quanh phần đầu. Vỏ chuyển vào phía trong cơ thể hoặc tiêu biến. Với đời sống hoạt động, chân đầu có não và giác quan phát triển.

CÂU HỎI

1. Giới thiệu sơ đồ cấu tạo chung của cơ thể thân mềm và các biểu hiện của nó ở các lớp của ngành.

2. Giới thiệu các dấu hiệu phân đốt còn thể hiện trên cấu tạo cơ thể và phát triển của thân mềm.

3. Giải thích hiện tượng mất đối xứng của cơ thể chân bụng. Xây dựng một sơ đồ thể hiện quan hệ của các phân lớp và các bộ của lớp Chân bụng.

4. Chuẩn bị một sưu tập vỏ ốc và vỏ trai của địa phương, sử dụng giáo trình và tài liệu tham khảo, sắp xếp chúng vào các lớp và các bộ. Chọn 5 loài phổ biến, tìm hiểu đặc điểm sinh học và vai trò thực tiễn của chúng.

5. Giới thiệu số phận của chiếc vỏ ở các nhóm chân đầu.

6. Giới thiệu giá trị thực tiễn của thân mềm.

TÀI LIỆU ĐỌC THÊM

1. *Nguyễn Chính, 1996* - Một số động vật nhuyễn thể có giá trị kinh tế ở biển Việt Nam. Nxb. Khoa học và Kỹ thuật, Hà Nội: *1-132*.

2. *Đặng Ngọc Thanh và ctv, 1980* - Định loại động vật không xương sống nước ngọt Bắc Việt Nam. Phần Thân mềm Chân bụng và Thân mềm Hai mảnh vỏ. Nxb. Khoa học và Kỹ thuật, Hà Nội: *440-569*.

CHƯƠNG XI

NGÀNH GIUN ĐỐT (ANNELIDA)

Đặc điểm xác định:

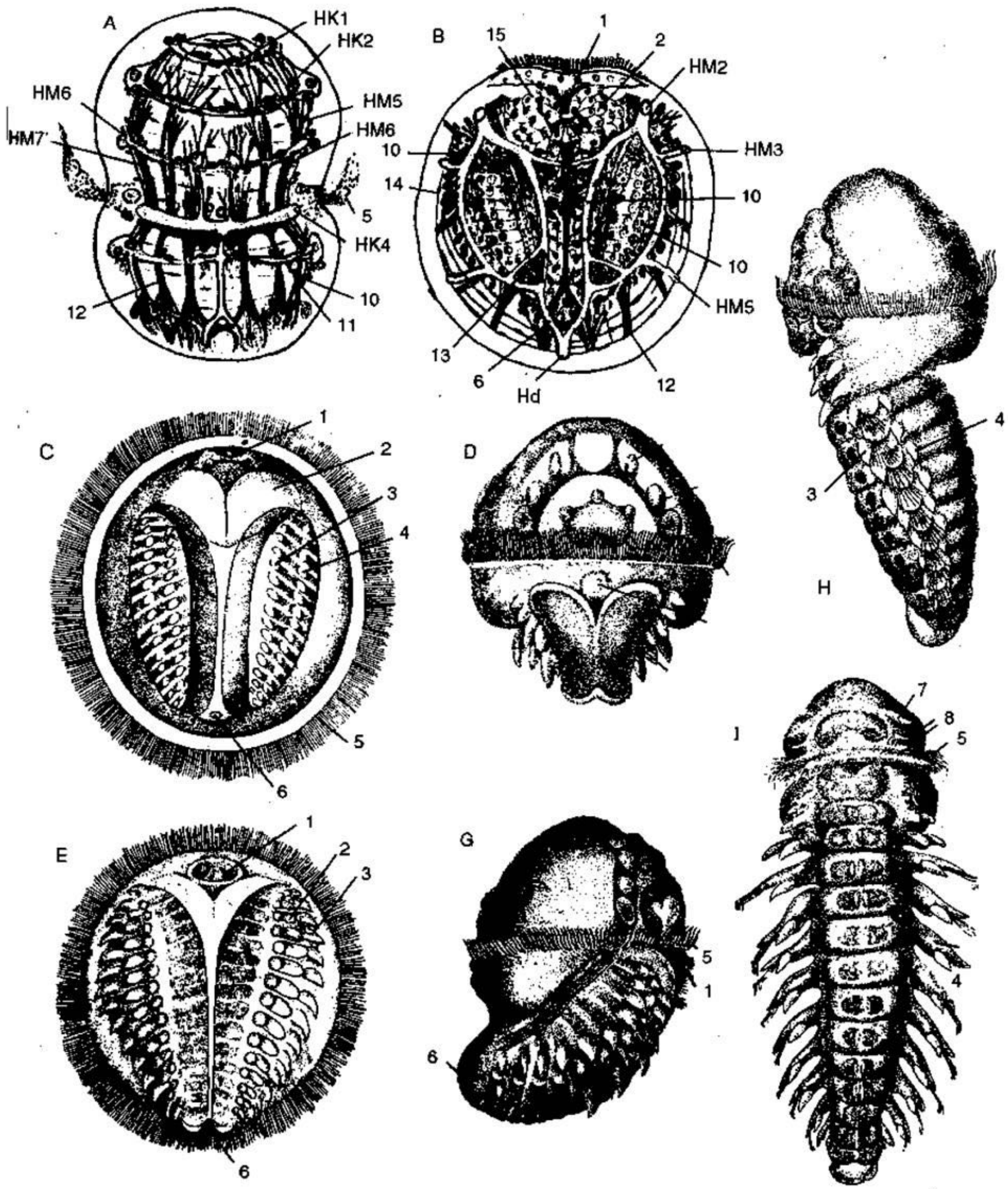
- Cơ thể có thể xoang chính thức, có hệ tuần hoàn kín.
- Cơ thể phân đốt.
- Trứng phân cắt xoắn ốc. Phát triển qua ấu trùng trochophora.

SƠ ĐỒ CẤU TẠO CƠ THỂ GIUN ĐỐT

Giun đốt mở đầu cho một sơ đồ cấu tạo mới bao gồm cả ngành Chân khớp có quan hệ họ hàng với nó và có thể cả Thân mềm. Các đại diện cổ của cả 3 ngành này đều phát triển qua ấu trùng trochophora điển hình (còn gọi là *ấu trùng luân cầu* hoặc *ấu trùng con quay*), do đó được xếp chung vào nhóm động vật Trochozoa (động vật phát triển qua ấu trùng trochophora), sai khác với nhóm động vật Scolecida bao gồm các ngành Giun giẹp, Giun tròn và Giun vòi có tổ chức thấp hơn và sai khác về sơ đồ cấu tạo cơ thể.

Để hiểu sơ đồ cấu tạo cơ thể giun đốt, ta hãy theo dõi quá trình phát triển của một vài loài giun đốt cổ (còn giữ phôi đối xứng tỏa tròn bậc cao, đồng cực và ấu trùng trochophora điển hình) rồi so sánh với quá trình phát triển của các loài giun đốt khác (bậc đối xứng tỏa tròn của phôi giảm xuống chỉ còn 2, phôi dị cực, phát triển qua hoặc không qua ấu trùng trochophora) trước khi khái quát thành sơ đồ cấu tạo cơ thể của cả ngành.

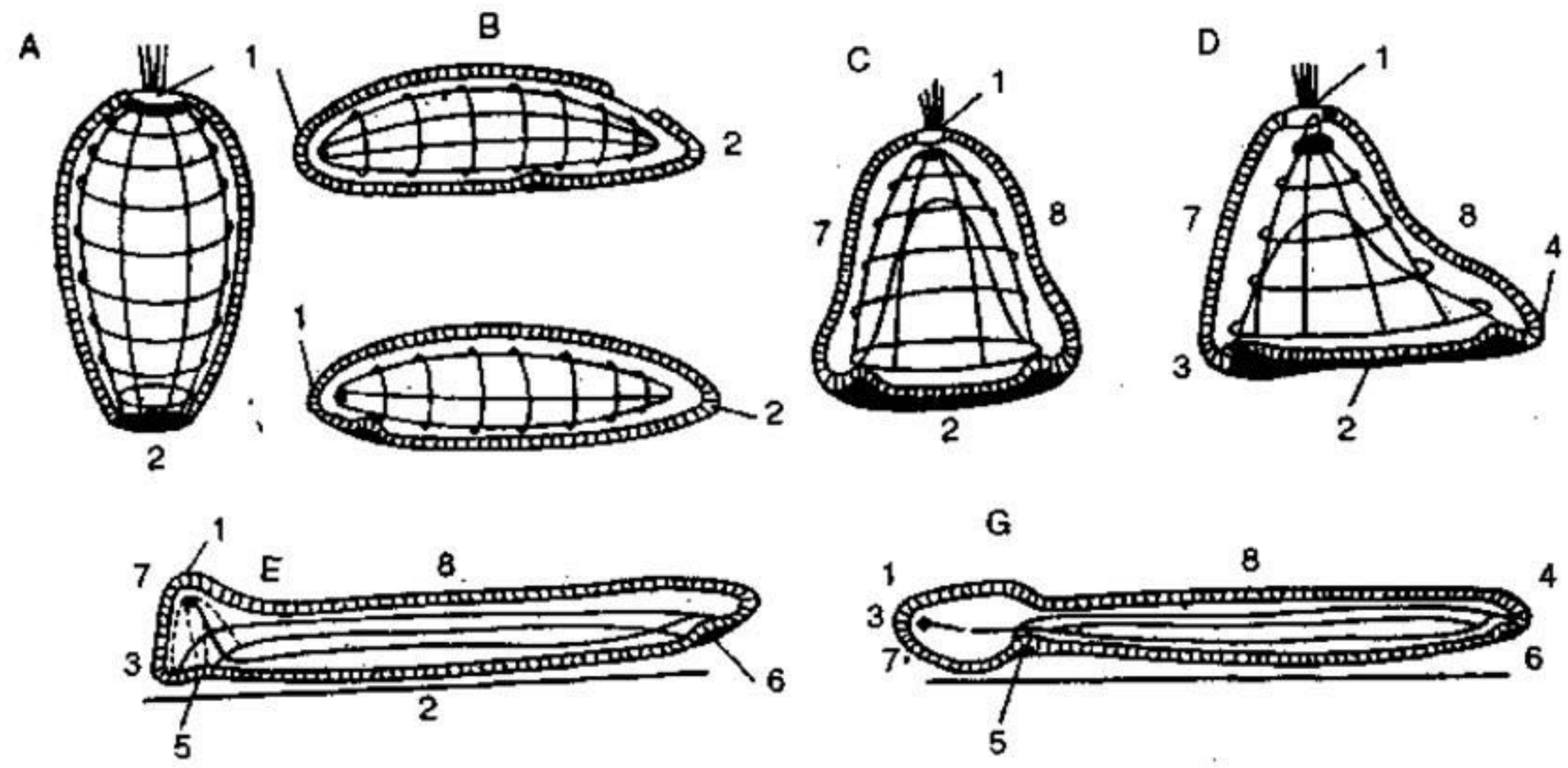
Quá trình phát triển được quan sát tương đối kỹ ở giun nhiều tơ *Lopadorhynchus*, họ Phyllodocidae (h.11.1) sống nổi ở biển. Trứng nở thành ấu trùng trochophora điển hình, có cơ thể đối xứng tỏa tròn với hệ thần kinh gồm có não nằm dưới chùm tơ đỉnh trên cực đối miệng, từ đó xuất phát các đôi dây thần kinh bên và các dây thần kinh vòng nối các dây bên. Đây là kiểu thần kinh octogon mà ta đã gặp ở Scolecida. Tiếp theo, miệng của ấu trùng kéo dài ra thành rãnh (h.11.1B,C). Hai bờ ở phần giữa của rãnh này gắn với nhau còn chừa một lỗ phía trước là *lỗ miệng* và một lỗ ở phía sau là *lỗ hậu môn* (h.11.1C,D,E). Do đó ở giai đoạn này khoang vị có dạng ống, bắt đầu bằng lỗ miệng và tận cùng bằng hậu môn, phần giữa là ruột nằm trên phần bít kín của miệng phôi. Tiếp theo, hai bên phần bít kín này hầu như xuất hiện cùng lúc các đôi chi bên, ứng với các đốt của ấu trùng (h.11.1C-I). Cho đến giai đoạn giới thiệu trên hình 11.1A-D, ấu trùng vẫn giữ đối xứng tỏa tròn tuy bậc đối xứng giảm xuống chỉ còn 2 do miệng phôi chuyển thành rãnh. Ở giai đoạn này, cùng với biến đổi thành rãnh của miệng phôi, vòng thần kinh quanh miệng, thành phần không có gì đặc biệt ở Scolecida, sẽ ép hai bên rãnh miệng và tạo thành bậc thang hoặc chuỗi thần kinh bụng có các đôi hạch ứng với mỗi đốt, là thành phần quan trọng của hệ thần kinh Trochozoa.



Hình 11.1 - Phát triển biến thái của giun nhiều tơ *Lopadorhynchus* (họ Phyllodocidae)
(A,B theo *Mayer*; C-I theo *Kleinenberg*)

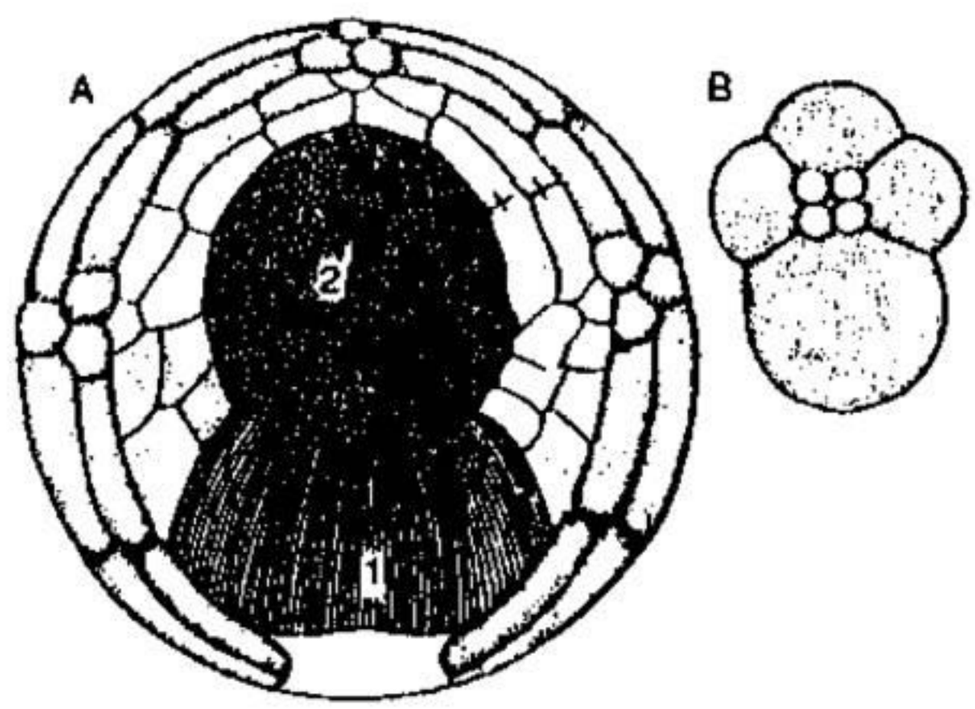
A - Hệ thần kinh của ấu trùng trochophora nhìn bên; B-D - Ấu trùng trochophora nhìn từ cực sinh dưỡng: hình thái chung (C) và hệ thần kinh (B) và nhìn bên phía có lỗ miệng (D); E - Giai đoạn muộn hơn, nhìn từ cực sinh học; G-H - Các giai đoạn tiếp theo, nhìn bên; I- Kết thúc biến thái: ấu trùng metatrochophora nhìn phía lưng. 1. Miệng; 2. "Giáp bụng", nơi tập trung tuyến đơn bào; 3,4. Sợi bụng và sợi lưng của chi bên; 5. Vành lông bơi trước miệng; 6. Lỗ hậu môn; 7. Anten; 8. Tua đầu; 9. Chi bên; 10. Vòng thần kinh quanh miệng; 11. Vòng thần kinh cận xích đạo dưới; 12. Chùm cơ; 13. Mầm lá phôi giữa; 14. Lá phôi giữa; 15. Tuyến quanh miệng. HM_{1-7}. Dây thần kinh dọc của kiểu octogon; HK_{1-3}. Vòng thần kinh ngang của kiểu octogon; NK_4. Vòng thần kinh xích đạo; *Hd*. Vòng thần kinh quanh miệng.

Các đốt ấu trùng sau khi hình thành lớn dần. Cực trước (nơi có lỗ miệng) và cực sau (nơi có hậu môn) của cơ thể xuất hiện cùng với sự xuất hiện phần thân, có trục khởi đầu thẳng góc với trục miệng-đối miệng (h.11.1C,D) nhưng nhanh chóng tự điều chỉnh theo hướng trùng dần với trục miệng - đối miệng của ấu trùng. Đối xứng hai bên xuất hiện trên nền của đối xứng tỏa tròn bậc 2 (h.11.1E,I).



Hình 11.2 - Sơ đồ hình thành đối xứng hai bên ở Scolecida (B) và ở Trochozoa (C-G) (theo *Beklemischev*)
A - Kiểu xuất phát chung có đối xứng tỏa tròn của động vật có miệng nguyên sinh (Protostomia);B - Hình thành đối xứng hai bên ở Scolecida bằng di chuyển định hướng trên một cạnh bên; C-G - Hình thành đối xứng hai bên bằng kéo dài miệng phôi ở Trochozoa. Chú ý các phần tương ứng của hệ thần kinh 1. Cực đối miệng; 2. Điểm giữa cực miệng; 3. Phía đầu; 4. Phía đuôi; 5. Miệng của trưởngthành; 6. Hậu môn của trưởng thành; 7. Phía trước của ấu trùng (C,D) chuyển dần sang phần trước phía bụng của Trochozoa trưởng thành (G); 8. Phía sau của ấu trùng chuyển dần sang phía lưng của Trochozoa trưởng thành.

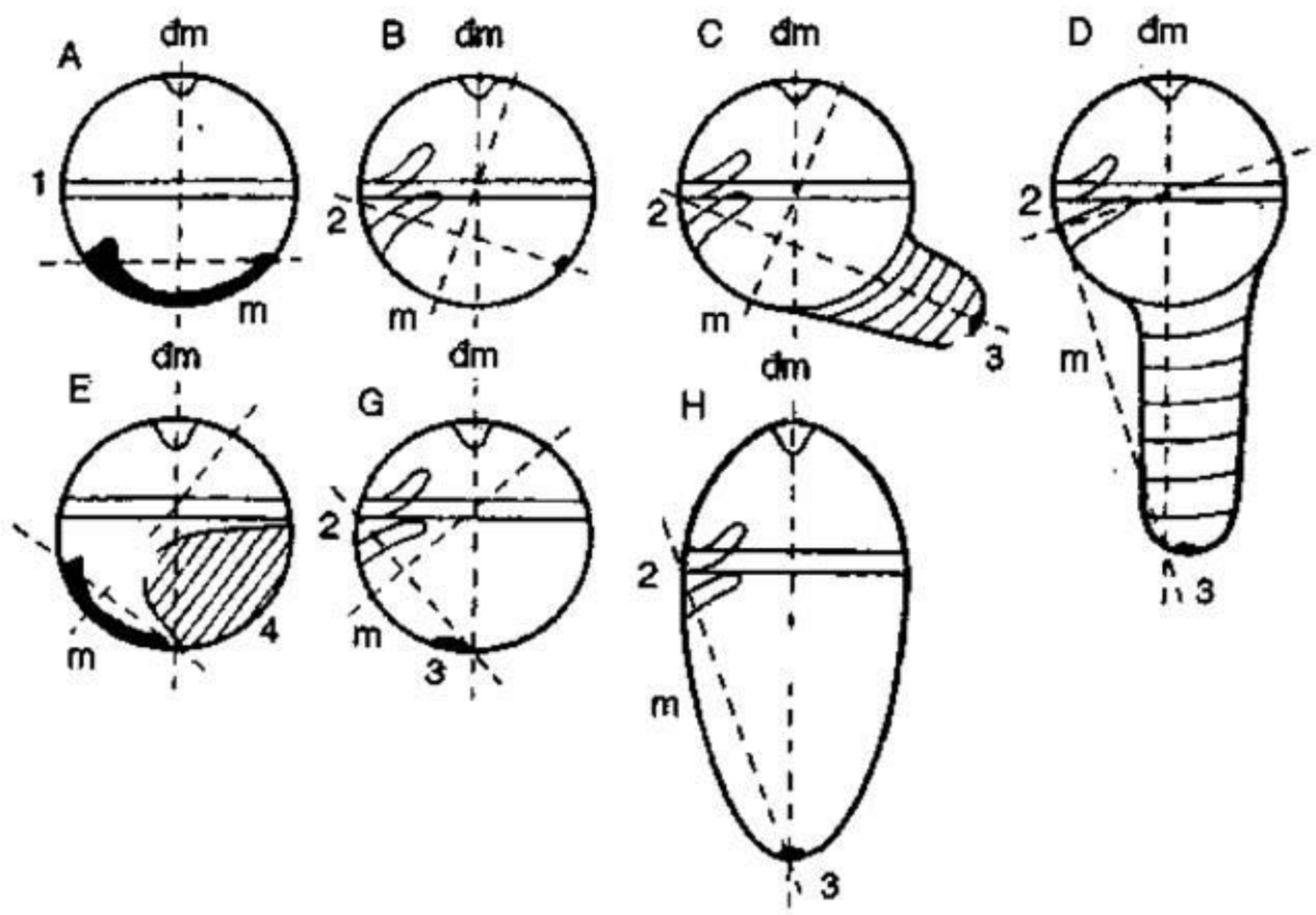
Như vậy, tuy Trochozoa và Scolecida đều có cơ thể đối xứng hai bên nhưng các phần của cơ thể chỉ tương đồng với nhau ở phần đầu (tức là phần trước miệng của trochophora) còn phần thân thì khác xa nhau (h.11.2). Thân của Scolecida tương đồng với phần sau miệng của ấu trùng trochophora còn thân của Trochozoa chính là phần mới xuất hiện do kéo dài của trục miệng, vốn thẳng góc với trục miệng - đối miệng của ấu trùng. Các phần của hệ thần kinh, do đó, chỉ có não là tương đồng với nhau ở 2 nhóm này, còn vòng hầu của Trochozoa ứng với một trong các đôi dây phóng xạ xuất phát từ não của Scolecida, còn bậc thang hay chuỗi thần kinh của Trochozoa ứng với vòng thần kinh quanh miệng của Scolecida. Hình 11.2 cho thấy



Hình 11.3 - Phát triển phôi dị cực của Giun đốt (A theo *Child*; B theo *Vejdovsky*)
A - Phôi vị *Arenicola*, nhìn từ cực dinh dưỡng;
B - Phôi *Rhynchelmis* (giun ít tơ họ Lumbriculidae, giai đoạn 8 phôi bào). 1. "Tấm tế bào thể" hình thành từ tế bào 2d; 2. Lá phôi trong.

phần tương đồng và tương tự trong sơ đồ cấu tạo của cơ thể đối xứng hai bên của Scolecida và Trochozoa, xuất phát từ một sơ đồ đối xứng tỏa tròn chung của cả hai nhóm.

Theo dõi phát triển của *Lopadorhynchus* (h.11.1) ta thấy rõ quá trình điều chỉnh của trục thân trùng dần với trục miệng - đối miệng. Ở loài này trục thân được điều chỉnh nhờ vùng lỗ miệng lõm dần vào trong để tạo thành phần ruột trước và quá trình này kéo theo sự chuyển hướng của trục thân. Ở phần lớn giun đốt có phôi dị cực (h.11.3) trục thân được điều chỉnh sớm hơn nhờ phôi bào phía lưng của cực dinh dưỡng (cạnh phôi khẩu) có kích thước lớn hẳn hơn các phôi bào khác của cùng đợt phân cắt. Nhờ thế trục thân được điều chỉnh từ rất sớm, ngay từ các lần phân cắt đầu tiên của trứng. Sơ đồ 11.4 giới thiệu quá trình điều chỉnh trục thân theo 2 cách vừa nêu trong phát triển của giun nhiều tơ.



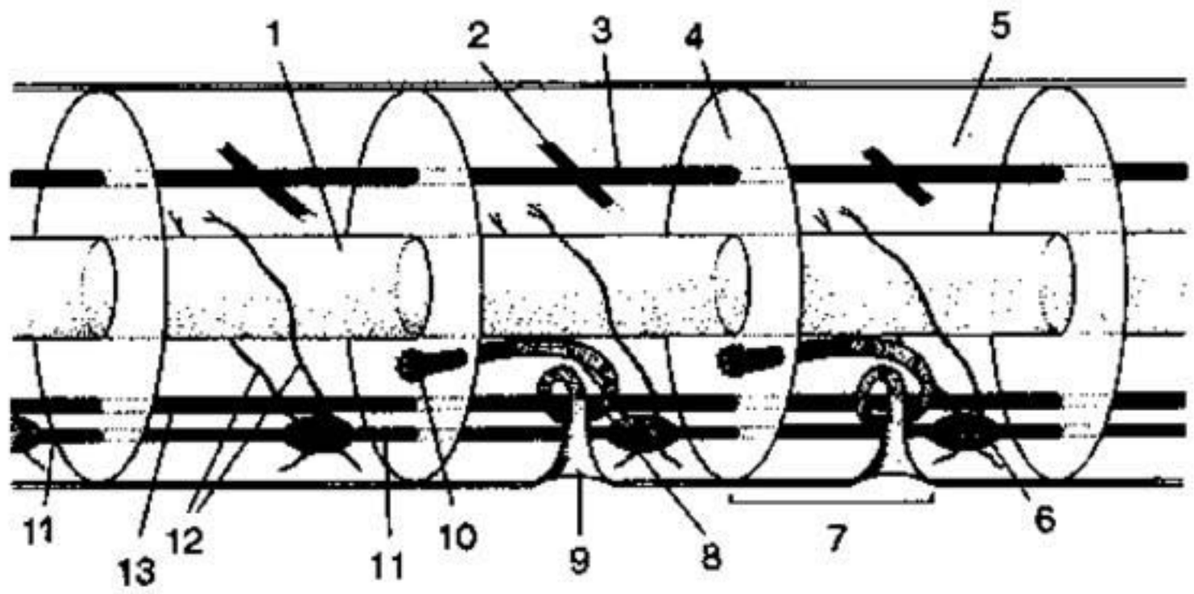
Hình 11.4 - Sơ đồ tương quan giữa *trục miệng - đối miệng* ở giai đoạn phôi và *trục thân (trục cơ thể)* của trưởng thành trong phát triển của giun nhiều tơ (theo *Beklemischev*)
A-D - Phát triển từ phôi đồng cực, trục cơ thể được điều chỉnh nhờ lỗ miệng lõm vào trong tạo thành phần hầu; E-H - Phát triển từ phôi dị cực, trục cơ thể được điều chỉnh sớm hơn nhờ phôi bào phía lưng cạnh cực miệng có kích thước lớn hơn; *đm*. Cực đối miệng; *m*. Điểm giữa cực miệng; 1. Vành tiêm mao trước miệng; 2. Lỗ miệng; 3. Hậu môn; 4. "Tấm tế bào thể" (không vẽ trên hình G,H).

ĐẶC ĐIỂM CHUNG CỦA NGÀNH GIUN ĐỐT

Cơ thể giun đốt mở đầu cho một mức độ tổ chức mới của cơ thể động vật, với các đặc điểm cơ bản sau:

- *Cơ thể phân đốt*. Nhiều cơ quan (thành cơ thể bao gồm cả các lớp cơ, các phần lồi và các tơ; các hệ cơ quan thần kinh, tuần hoàn, sinh dục, bài tiết) sắp xếp lặp lại dọc cơ thể, tạo cho cơ thể giun đốt gồm một chuỗi các đơn vị giống nhau gọi là *các đốt* (h.11.5). Giữa các đốt liên tiếp có các vách ngăn. Với cấu trúc như vậy, mỗi đốt vừa là một phần của cơ thể, lại vừa là một đơn vị có thể tự điều chỉnh ở một chừng mực nhất định trong hoạt động chung của cơ thể. Cơ thể của nhiều giun đốt cổ có các đốt tương đối giống nhau, gọi là cơ thể *phân đốt đồng hình*. Cùng với phân hóa chức năng

của các phần của cơ thể, các đốt ở các phần khác nhau có thể biến đổi phù hợp với chức năng mà nó đảm nhận, trước nhất là ở phần đầu (*hiện tượng đầu hóa)* và phần đuôi, tạo thành cơ thể *phân đốt dị hình*. Nếu xét về quá trình hình thành các đốt, có thể phân biệt thành 2 nhóm đốt với cách hình thành khác nhau: các *đốt ấu trùng* và các đốt *sau ấu trùng* (xem phần giun nhiều tơ).



Hình 11.5 - Sơ đồ cấu tạo phân đốt của giun đốt (từ *Pechenik*)
1. Ruột; 2. Mạch bên; 3. Mạch bụng; 4. Vách đốt; 5. Thể xoang; 6. Hạch thần kinh; 7. Hậu đơn thận; 8. Ống thận; 9. Lỗ thận; 10. Phễu thận; 11. Dây thần kinh bụng; 12. Nhánh thần kinh; 13. Mạch bụng.

- *Cơ thể có thể xoang chính thức*. Khác với Scolecida, khoang cơ thể của giun đốt được giới hạn hoàn toàn bằng lớp tế bào có nguồn gốc từ lá phôi giữa, phần lát mặt trong của thành cơ thể gọi là lá vách, phần lót ống tiêu hóa và nội quan là lá phủ tạng. Trong thể xoang chứa dịch thể xoang. Thể xoang của mỗi đốt thông với ngoài bằng một đôi hậu đơn thận, có phễu thận mở trong thể xoang và ống thận mở ra ngoài qua đôi lỗ bài tiết ở đốt tiếp theo. Tuy nhiên khi hoạt động, mỗi đốt là một túi kín chứa dịch, tiến hành chức năng của "bộ xương nước", có thể thay đổi sức căng trong hoạt động di chuyển.

Các sản phẩm bài tiết cũng như tế bào sinh dục được chuyển ra ngoài qua dịch thể xoang.

- *Về mức độ tổ chức cơ quan*. Giun đốt có hệ tiêu hóa dạng ống, hệ bài tiết là các đôi hậu đơn thận ứng với từng đốt, hệ thần kinh bậc thang hoặc chuỗi. Hệ sinh dục của giun đốt ở nhiều mức độ tổ chức, từ mức độ của ruột khoang (chỉ có tuyến sinh dục) đến mức độ của giun giẹp (ngoài tuyến sinh dục còn có ống dẫn sinh dục và tuyến phụ sinh dục). Giun đốt có hệ tuần hoàn kín. Cơ quan di chuyển, ngoài hoạt động của bao cơ phối hợp với sức ép của dịch thể xoang ("bộ xương nước") còn có các đôi chi bên hoặc các tơ, được coi là phần còn lại của chi bên khi cơ quan này tiêu giảm. Hô hấp của giun đốt tiến hành chủ yếu qua da, tuy một số nhóm đã có vùng trao đổi khí riêng tập trung nhiều mao quản, gọi là mang.

- Trứng giun đốt *phân cắt xoắn ốc* và *xác định*. Đặc điểm phát triển đặc trưng của giun đốt là có qua giai đoạn ấu trùng trochophora và có hình thành 2 loại đốt: *đốt ấu trùng* và *đốt sau ấu trùng*.

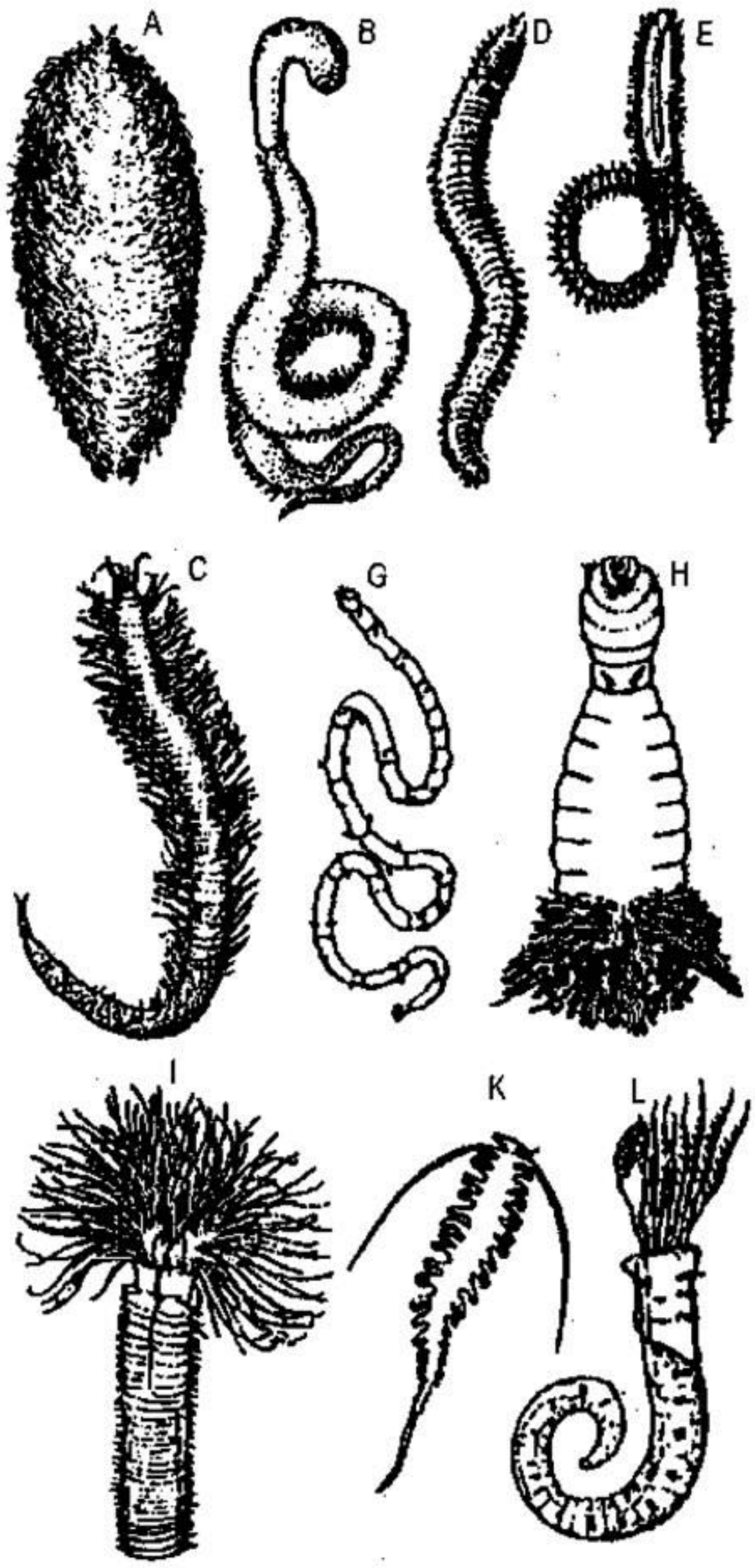
HỆ THỐNG GIUN ĐỐT

Ngành Giun đốt được phân thành 2 phân ngành bao gồm 6 lớp.

Phân ngành Không đai (Aclitellata): không có đai sinh dục, hệ sinh dục có thể rải trên nhiều đốt, đơn tính. Phát triển qua ấu trùng trochophora. Có 3 lớp: Giun nhiều tơ, Mang râu và Echiurida.

Phân ngành Có đai (Clitellata): có đai sinh dục, hệ sinh dục tập trung ở một số đốt, lưỡng tính. Giai đoạn ấu trùng thu gọn trong trứng, trứng nở trực tiếp thành con non. Có 2 lớp: Giun ít tơ và Đỉa.

Ngoài ra Sá sùng (Sipunculida) có vị trí chưa thật rõ, cũng thường được xếp vào Giun đốt.



Hình 11.6 - Một số giun nhiều tơ thường gặp (theo *Thái Trần Bái*)

A - Róm biển (*Aphrodita australis*); B - *Glycera chirori*; C - *Syllis fasciata*; D - Rươi (*Tylorhynchus heterochaetus*); E - *Nephthys caeca*; G - *Euclyneme annandalei*; H - *Sternaspis scutata*; I - *Potamilla myriops*; K - *Tomopteris pacifica*; L - *Spirorbis foraminosus*.

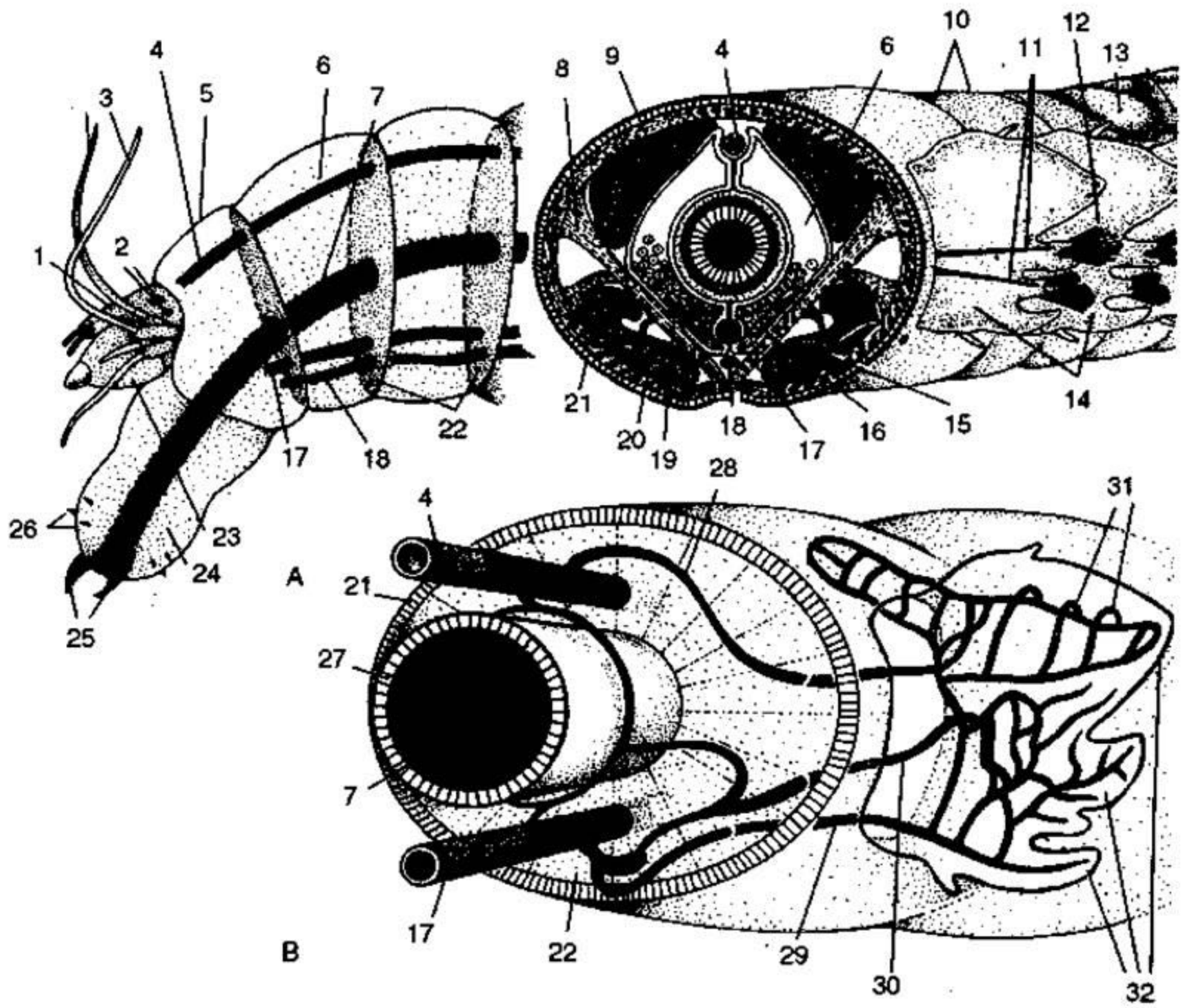
LỚP GIUN NHIỀU TƠ (POLYCHAETA)

Có khoảng 4000 loài, sống ở biển, chỉ có số ít loài sống ở nước ngọt. Đơn tính. Cơ quan di chuyển là chi bên. Phát triển qua ấu trùng trochophora (luân cầu).

I- CẤU TẠO VÀ SINH LÝ

Cơ thể có 3 phần không đều nhau (h.11.7): *phần trước miệng* (prostomium) tập trung các giác quan, *phần thân* gồm nhiều (5-800) đốt, mang một đôi chi bên ở mỗi đốt và *phần đuôi* (pigydium) mang sợi đuôi ở tận cùng. Thường thì các đốt trước của phần thân tham gia vào chức năng cảm giác và lấy thức ăn, tạo *phần quanh miệng* (peristomium), kết hợp với phần trước miệng để tạo nên *đầu* của giun nhiều tơ. Một *chi bên* điển hình có 2 thùy; thùy lưng và thùy bụng. Trong mỗi thùy có chùm tơ hoạt động như bơi chèo giúp giun bơi hoặc bò trên nền đáy. Trên mỗi thùy còn có phần lồi hình sợi (nhánh lưng và nhánh bụng), vốn là cơ quan cảm giác nhưng có thể chuyển thành cơ quan hô hấp chuyên hóa (h.11.7B).

Sơ đồ cấu tạo này còn rõ nét ở giun nhiều tơ Di động (Errantia) tuy bị biến đổi nhiều ở nhóm Định cư (Sedentaria). Nhóm này ẩn trong vỏ ống, chi bên tiêu giảm chỉ còn các tơ giúp cơ thể bám vào thành ống còn đầu và một số đốt phía trước của thân có thể thò ra khỏi ống để thở và cuốn cặn vẩn vào lỗ miệng làm thức ăn. Ở nhóm này thân có thể gồm 2 phần *ngực và bụng*, ứng với các đốt giữ các chức phận khác nhau của phần thân phía trước và phía sau (h.11.6I,L).



Hình 11.7 - Sơ đồ lý thuyết giới thiệu các đặc điểm cơ bản của giun nhiều tơ (A) và sơ đồ tuần hoàn máu ở chi bên (B) (từ *Pechenik*).

1.Phần trước miệng; 2. Mắt; 3. Tua xúc giác; 4. Mạch lưng; 5. Đốt quanh miệng; 6. Thể xoang; 7. Ruột; 8. Chùm cơ chéo; 9. Cơ dọc phía lưng; 10. Cuticun; 11. Tơ trụ; 12. Tơ; 13. Tấm cứng; 14. Chi bên; 15. Cơ dọc phía bụng; 16. Trứng; 17. Mạch bụng; 18. Dây thần kinh bụng; 19. Hậu đơn thận; 20. Cơ vòng; 21. Mô bì; 22. Vách đốt; 23. Thùy cảm giác; 24. Hầu (khi phóng); 25. Hàm; 26. Răng; 27. Thành ruột; 28. Mạch bên lưng; 29. Mạch bên bụng; 30. Mạch bên; 31. Mao mạch; 32. Thùy của chi bên.

Hình 11.7 giới thiệu *thành cơ thể* của giun nhiều tơ. Ngoài cùng là tầng cuticun mỏng vẫn để cho nước và khí thấm qua. Lớp mô bì có tế bào tuyến, tiết dịch nhầy làm giảm ma sát khi di chuyển, phát thông tin để các cá thể trong quần thể nhận biết nhau hoặc tạo vỏ ống. Bao cơ gồm lớp cơ vòng ở ngoài và lớp cơ dọc ở trong. Ở một số loài, cơ không còn là một bao liên tục mà tách thành các giải cơ, có liên quan đến sự xuất hiện của chi bên. Có *thể xoang chính thức* (coelum). Dịch thể xoang tạo sức ép lên thành cơ và hoạt động phối hợp với các lớp cơ, hỗ trợ cho hoạt động của chi bên trong kiểu chuyển vận uốn sóng ngang khi bơi và nhất là trong dồn ép đất khi di chuyển trong bùn.

Vỏ ống của Giun nhiều tơ định cư là sản phẩm tiết của tế bào tuyến của mô bì, hoặc trong suốt (vỏ kitin), hoặc trắng đục (vỏ ngấm muối canxi), hoặc gắn kết với các hạt cát và mảnh vụn vỏ trai ốc. Vỏ có thể bám trên đá, ẩn trong bùn, hoặc di chuyển cùng với cơ thể (*Pectinaria*). Thực ra dạng sơ khởi của vỏ chỉ đơn giản là dịch tiết của tế bào tuyến, lát mặt trong để ổn định thành hang.

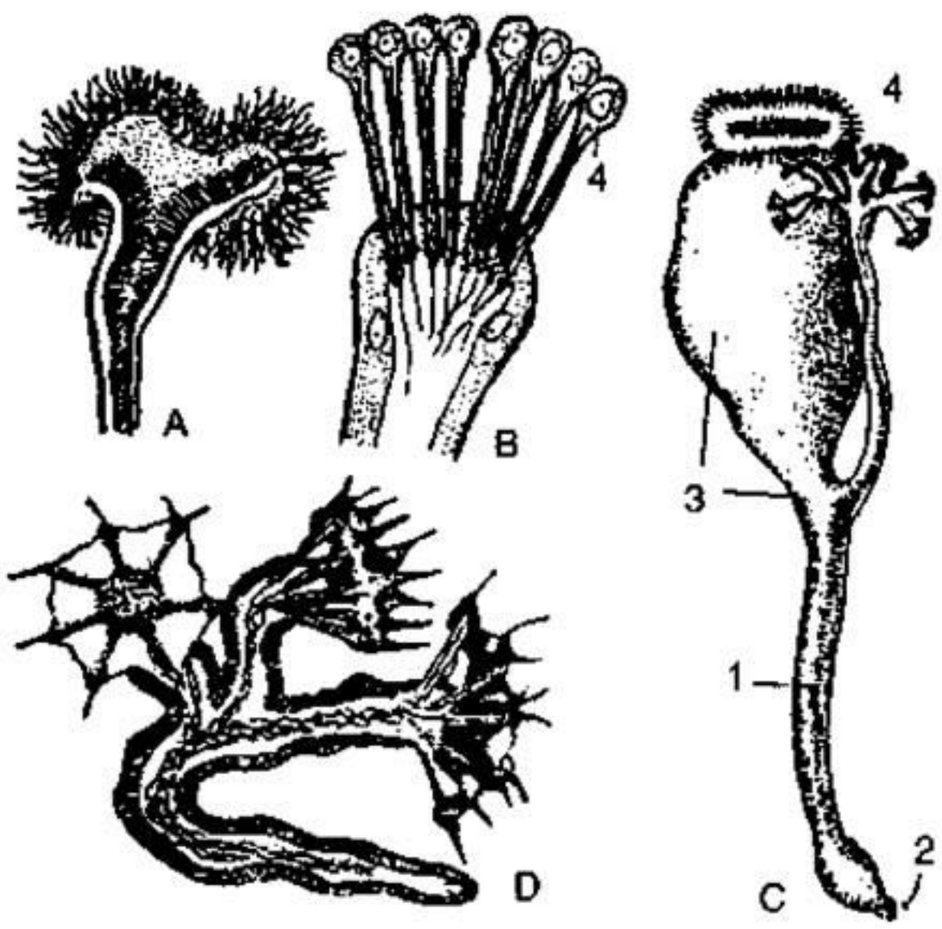
Giun nhiều tơ có *cơ quan tiêu hóa* dạng ống. Thức ăn của Giun nhiều tơ di động là động vật (giáp xác bé, thân mềm, tập đoàn thủy tức...) hoặc tảo. Ruột trước thường có khoang miệng và hầu

có thành cơ. Trong hầu có khi còn có hàm và răng, phóng được ra ngoài để bắt mồi (h.11.7). Thức ăn của nhóm Định cư là cặn vẩn được dòng nước dồn về lỗ miệng.

Giun nhiều tơ có *hệ tuần hoàn* kín với mạch lưng, mạch bụng và các đôi mạch bên xếp theo từng đốt. Từ các mạch chính này có cầu nối đi qua mạng mao quản ruột để lấy thức ăn và qua mạng mao quản da (và qua chi bên) để lấy oxy (h.11.7B). Huyết sắc tố phân tán trong dịch máu có thể có màu đỏ (nhân sắt) hoặc màu xanh (nhân đồng). Có trường hợp hệ tuần hoàn bị tiêu giảm (Glyceridae, *Dinophilus*, *Myzostomum*...) và dịch thể xoang làm nhiệm vụ của máu.

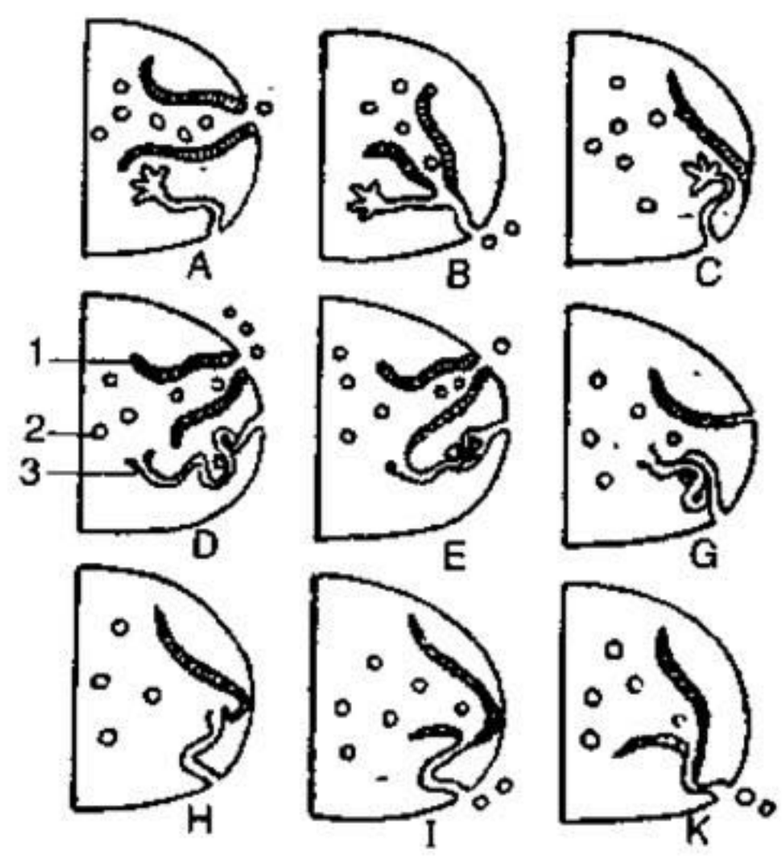
Hệ bài tiết là các đôi hậu đơn thận xếp theo từng đốt. Khác với nguyên đơn thận, hậu đơn thận có phễu mở trong thể xoang. Phễu thận mở ra trong một đốt còn ống dẫn xuyên qua vách đốt rồi đổ ra ngoài ở đốt tiếp theo. Xét về nguồn gốc hậu đơn thận bắt nguồn từ nguyên đơn thận: ấu trùng trochophora của một số giun nhiều tơ cổ và một số giun nhiều tơ trưởng thành (h.11.8) còn có nguyên đơn thận bít kín ở tận cùng.

Trong mỗi đốt của Giun nhiều tơ bên cạnh đôi hậu đơn thận có nguồn gốc từ lá phôi ngoài có khi còn gặp một đôi ống dẫn khác có nguồn gốc từ lá phôi giữa là ống dẫn sinh dục. Trong tiến hóa đã có sự phối hợp của 2 cơ quan này cả về cấu tạo và chức năng mà các khâu trung gian còn thể hiện ở một số loài (h.11.9).



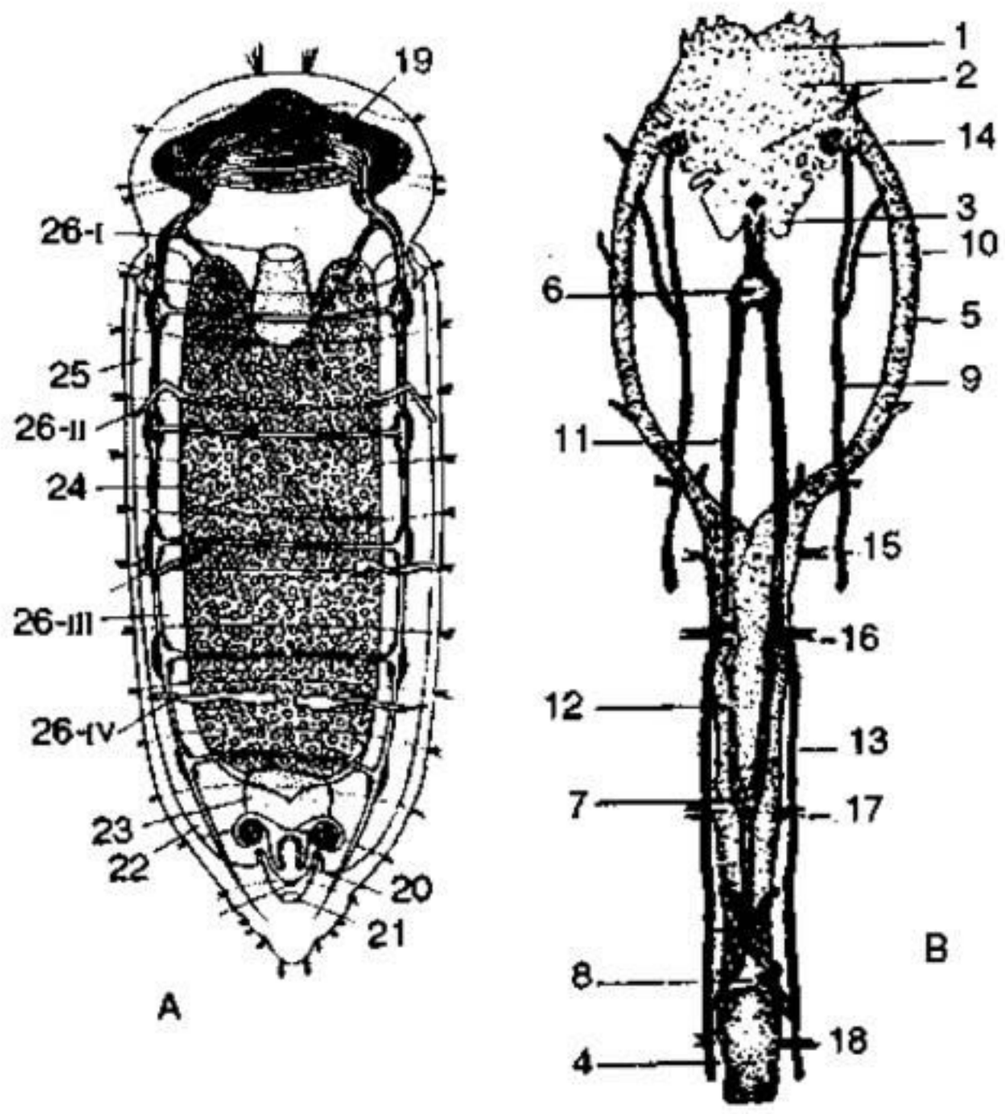
Hình 11.8 - Hệ bài tiết của một số giun nhiều tơ (theo *Grassé*)

A - Hậu đơn thận điển hình của *Nereis*; B - Một nhánh đơn thận tận cùng bằng solenocyt của *Phyllodoce*; C - Ống dẫn niệu sinh dục của *Alcyope*; D - Nguyên đơn thận của ấu trùng luân cầu của *Polygordius* 1. Ống thận; 2. Lỗ thận; 3. Phễu sinh dục; 4. Solenocyt.



Hình 11.9 - Sơ đồ quan hệ giữa đơn thận và ống dẫn sinh dục của giun nhiều tơ (theo *Grassé*).

A - Phễu sinh dục độc lập với nguyên đơn thận (dạng giả thiết);
B - Phyllodocidae và Goniadinae;
C - Nephthydidae;
D - *Dasybranchus caducus*;
E - Gajolae và *Tremomastus*;
G - Syllidae, Terebellidae;
H - Nereidae;
I - *Hesione*;
K - *Irma*
1. Hậu đơn thận; 2. Phễu sinh dục; 3. Trứng.



Hình 11.10 - Sơ đồ hệ thần kinh của *Dinophilus* và của *Eunice* (A theo *Beklemishev*; B theo *Grassé*)
1-3. Phần trước, giữa và sau của não; 4. Dây hoặc chuỗi thần kinh bụng; 5. Vòng hầu; 6-8. Hạch giao cảm, dây và nhánh thần kinh giao cảm hầu (9-10) và trên thực quản (11-13); 14. Khứu giác, 15-18. Dây thần kinh vận động chi bên; 19. Mắt, 20. Cơ quan giao phối; 21. Hậu môn; 22. Lỗ sinh dục; 23. Ruột sau; 24. Ruột; 25. Tuyến tinh; 26.$_{I,IV}$- Thận.

Hệ thần kinh. Cấu tạo điển hình của hệ thần kinh gồm có não, vòng hầu và đôi dây thần kinh bụng. Não là đôi hạch trong phần đầu, có dây thần kinh đến các giác quan trên đầu. Đôi dây thần kinh bụng có một đôi hạch ở mỗi đốt, nối với nhau bằng cầu ngang (h.11.10A) và có dây thần kinh đến các cơ quan của từng đốt. Hệ thần kinh có cấu tạo như vậy gọi là *bậc thang*.

So sánh cấu tạo hệ thần kinh của tất cả các đại diện giun nhiều tơ, có thể thấy rõ một vài hướng tiến hóa của hệ thần kinh bậc thang:

- *Tập trung thần kinh theo chiều ngang*, trước tiên là đôi hạch của mỗi đốt và tiếp theo là đôi dây thần kinh dọc. Cấu tạo bậc thang chuyển thành *cấu tạo chuỗi* của hệ thần kinh (h.11.10B). Trong nhiều trường hợp, khi các đốt gần nhau tập trung thành các phần đảm nhận chung một chức phận, còn thể hiện khuynh hướng *tập trung theo chiều dọc*.

- *Chuyển sâu vào trong cơ thể.* Trong phát triển phôi, hệ thần kinh biệt hóa từ một phần dày của mô bì. Khi trưởng thành một số giun nhiều tơ vẫn giữ vị trí trong mô bì của dây thần kinh tuy ở phần lớn, dây thần kinh chuyển sâu vào trong, nằm dưới lớp mô bì hoặc nằm trong thể xoang dưới lớp mô bì cơ.

Ở giun nhiều tơ còn có các *tế bào thần kinh lớn* sắp xếp thành dải liên tục trong chuỗi thần kinh hoặc sắp xếp thành từng vùng ứng với mỗi đốt. Chúng đặc biệt phát triển ở nhóm định cư, giúp phản ứng nhanh khi thu mình đột ngột vào trong vỏ. Trái lại, "*thể cuống*", trung tâm phối hợp hoạt động trong phần trước của não, lại phát triển hơn ở nhóm di động.

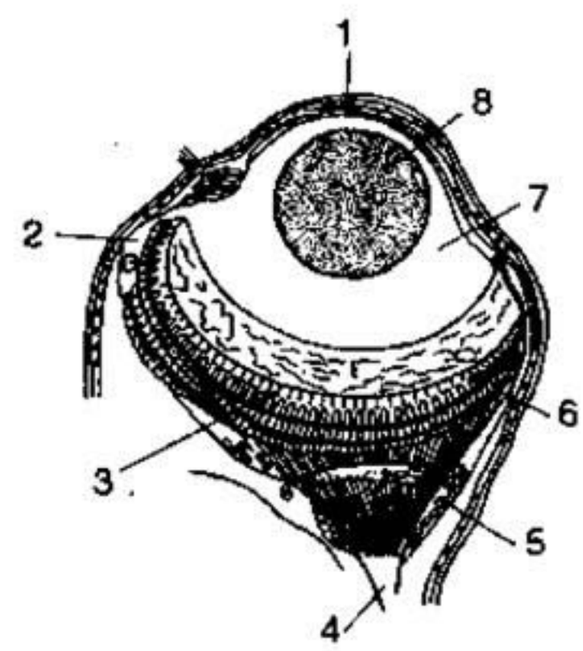
Giác quan của giun nhiều tơ đa dạng, phát triển hơn ở nhóm Di động bao gồm:

- *tế bào cảm giác* nằm rải rác ở dưới da ;

- *các cơ quan cảm giác cơ học và hóa học:* anten, xúc biện, sợi cảm giác quanh miệng, sợi lưng của chi bên ;

- *cơ quan thăng bằng*: bình nang, gặp nhiều ở nhóm Định cư, với 1-5 đôi trên các đốt phía trước cơ thể ;

- *thị giác*: mắt với các mức độ chuyên hóa khác nhau. Mắt đơn giản nhất chỉ là phần biệt hóa lõm vào trong có



Hình 11.11 - Mắt của giun *Alciope* (từ *Livanov*)
1. Giác mạc; 2. Tế bào tiết dịch thủy tinh; 3. Que cảm quang; 4. Thần kinh mắt; 5. Hạch mắt; 6. Màng lưới; 7. Dịch thủy tinh; 8. Thể thủy tinh.

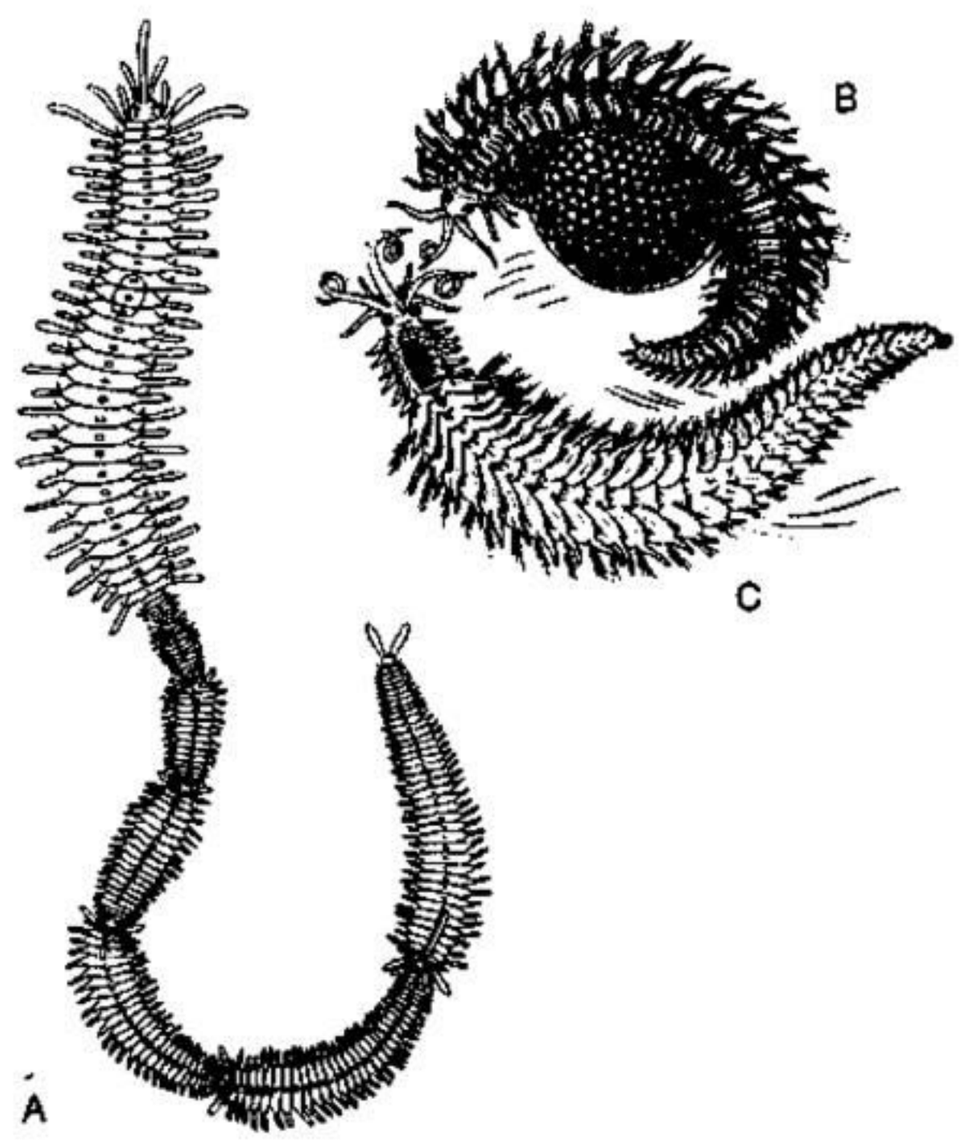
khả năng cảm giác ánh sáng của mô bì (*Ranzania*) phức tạp hơn là túi kín có thể thủy tinh và dịch thủy tinh (*Nereis, Alciope*... h.11.11). Mắt thường ở trên phần đầu nhưng cũng có khi ở trên sợi lưng của chi bên (nhóm Định cư) hoặc cá biệt ở quanh hậu môn (*Amphicora* có hậu môn hướng về phía trước khi di chuyển) ;

- một số giun nhiều tơ có *tế bào phát sáng*. Phát sáng ở một số loài là thông tin tự vệ (*Chaetopterus variopedatus, Polycirrus albicans*...), ở một số loài khác là thông tin giao hoan (Syllidae).

Hệ sinh dục. Cấu tạo của hệ sinh dục rất đơn giản: tuyến sinh dục bám từng đôi trên thành cơ thể, ở tất cả hoặc ít nhất trong 6 đốt liên tiếp, có hoặc không có ống dẫn sinh dục riêng. Thường thì tế bào sinh dục chín ở ngay trong dịch thể xoang và giải phóng vào nước để thụ tinh trong mùa giao hoan. Một số nhóm không có ống dẫn sinh dục, tế bào sinh dục chỉ được giải phóng khi thành cơ thể bị vỡ.

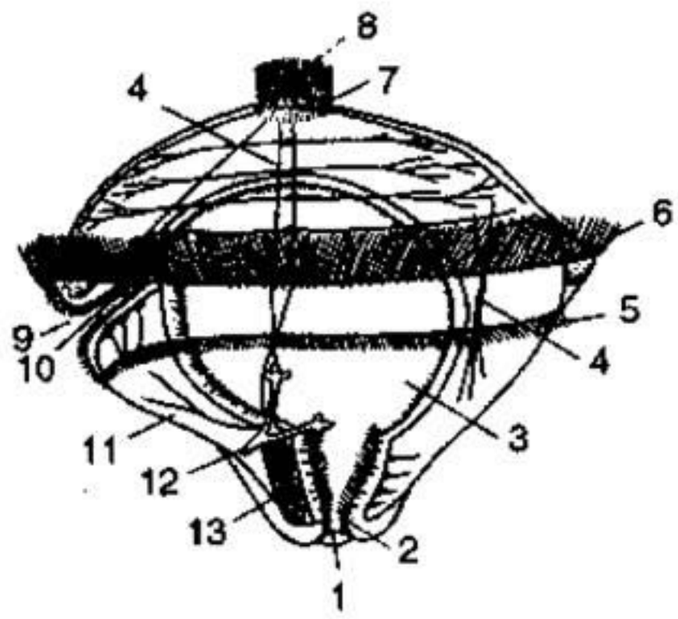
II- SINH SẢN VÀ PHÁT TRIỂN

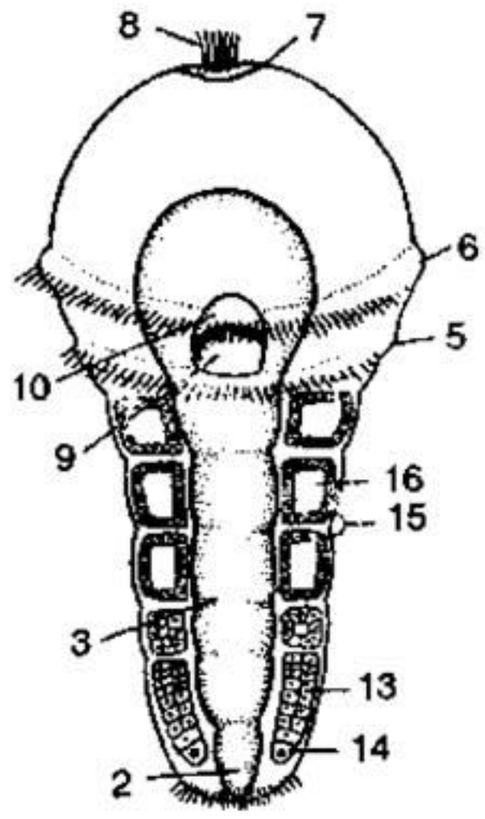
Phần lớn giun nhiều tơ phân tính và có khả năng sinh sản hữu tính và vô tính. Sinh sản vô tính có thể bằng *mọc chồi* hoặc *cắt đoạn*. Thường thì sinh sản vô tính là bước khởi đầu của mùa giao hoan (h.11.12). Ở một số loài, đến mùa sinh sản hữu tính, một phần cơ thể chứa tuyến sinh dục có chi bên và tơ phát triển hơn, ruột tiêu giảm, đổi màu, gọi là *phần sinh sản* (epitoque) phân biệt rõ với *phần dinh dưỡng* (atoque) ở phía trước. Tùy loài phần sinh sản có thể do các đốt của phần sau cơ thể biến đổi thành hoặc là phần mọc mới. Bắt đầu giao hoan giun từ đáy nổi lên mặt nước, phóng sản phẩm sinh dục vào nước để thụ tinh. Tín hiệu giao hoan thường là thay đổi một yếu tố nào đó của môi trường (ánh sáng, độ ẩm...). Ở nước ta, rươi (*Tylorhynchus heterochaetus*) sống quanh năm trong bùn đáy sông ruộng vùng ven biển. Khoảng cuối tuần trăng tháng 9 hay đầu tuần trăng tháng 10 (có câu "*tháng chín đôi mươi, tháng mười mồng năm*"), khi trời trở nên u ám và có mưa nhỏ, rươi sẽ nổi lên mặt nước và có hoạt động giao hoan. Cũng có thể thay đổi khí hậu là tác nhân gây phản ứng tiết kích tố sinh dục vào nước. Ở *Platynereis dumerilli*, sợi chi bên của phần sinh sản là cơ quan cảm giác hóa học nhận tín hiệu từ giun khác giới trong hoạt động sinh dục.



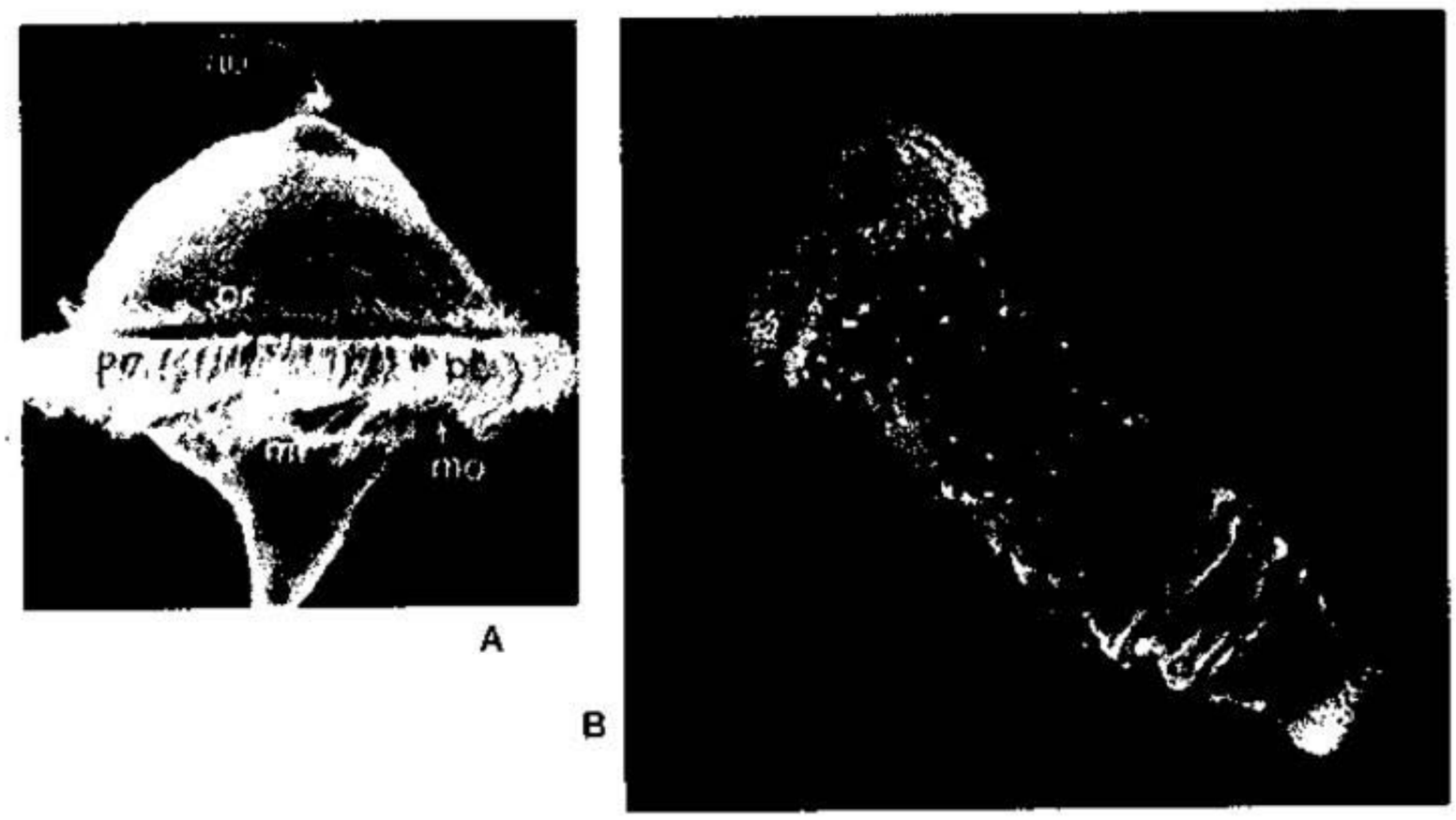
Hình 11.12 - Sinh sản của *Autolytus* (A theo *Grassé*; B,C theo *Svetnhikov*)
A - Sinh sản vô tính; B - Con đực và C - Con cái đang hoạt động sinh dục.

Trứng phân cắt xoắn ốc, hoàn toàn và xác định. Phôi vị phát triển theo kiểu lan phủ. Trứng nở thành ấu trùng trochophora, bơi tự do trong nước nhờ vành lông bơi trước miệng và sau miệng. Ấu trùng trochophora sau đó chuyển thành metatrochophora (hậu luân cầu, h.11.13, 11.14), sống bò





Hình 11.13 - Phát triển của *Polygordius* (từ *Dogel*)
A - Trochophora nhìn bên; B - Biến thái của trochophora
1. Hậu môn; 2. Ruột sau; 3. Ruột giữa; 4. Cơ; 5. Vành lông bơi sau miệng; 6. Vành lông bơi trước miệng; 7. Tấm đỉnh; 8. Chùm lông đỉnh; 9. Miệng; 10. Ruột trước; 11. Phần sau miệng; 12. Nguyên đơn thận; 13. Dải lá phôi giữa; 14. Nguyên bào thân; 15. Vành đốt; 16. Thể xoang.



Hình 11.14 - Ấu trùng trochophora của *Serpula vermicularis* (A) và metatrochophora của *Eupolymnia nebulosa* (B) (từ *Pechenik*)
ao. Chùm lông đỉnh; pr,pt. Vành tơ cạnh miệng; mo. Lỗ miệng; mt. Vành tơ sau.

trên đáy, số đốt mọc thêm dần cho đến khi đạt số đốt của trưởng thành. Biến thái có thể trong nhiều tuần (trường hợp trochophora tự bắt thức ăn) hoặc trong vài giờ, vài phút (trường hợp phát triển nhờ chất dự trữ có sẵn trong trứng). Trứng của một số loài phát triển trực tiếp thành con non. Trong trường hợp này, trứng thường tập trung thành đám trong khối gelatin hoặc bám trong ống thân hay trong buồng ấp của con cái.

Sự thay đổi bề ngoài vừa nêu ở trên được đánh dấu bằng *cách hình thành đốt* khác nhau trong từng giai đoạn (h.11.15). Khi còn là ấu trùng trochophora, nguyên bào thân (tế bào 4d) ở 2 bên hậu môn phân chia tạo thành 2 dải lá phôi giữa nằm 2 bên ruột. Phần sau miệng của ấu trùng phân chia cùng lúc, trước hết ở phần ngoài rồi mới hình thành cùng lúc các đôi túi thể xoang tương ứng, tạo thành một số không lớn (3-13) các đốt, gọi là các *đốt ấu trùng*. Đồng thời giác quan trên phần trước miệng phát triển cùng với các phần của não để tạo thành phần đầu. Ấu trùng trochophora lúc đó đã chuyển thành metatrochophora (h.11.14), chuyển sang sống bò dưới đáy. Ở giai đoạn này hai bên hậu môn còn giữ vùng sinh trưởng và vùng này tạo dần các đốt từ trước ra sau, trước tiên là tách các

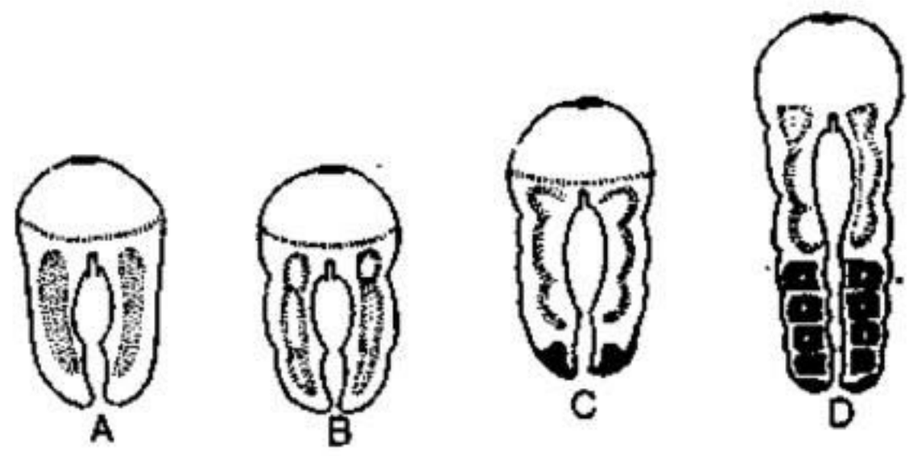
đôi túi thể xoang về phía trước rồi phân đốt phía ngoài. Các đốt cứ tiếp tục nhân lên như vậy cho đến khi đạt số đốt của trưởng thành, gọi là các *đốt sau ấu trùng*.

Như vậy cơ thể của giun nhiều tơ trưởng thành có các phần có nguồn gốc khác nhau:

- phần đầu ứng với phần trước miệng của ấu trùng trochophora;

- phần thân gồm có một số *đốt ấu trùng* ở phía trước và nhiều *đốt sau ấu trùng* ở phía sau;

- thùy đuôi ứng với phần tận cùng của ấu trùng trochophora.



Hình 11.15 - Quá trình hình thành thể xoang của đốt ấu trùng (chấm) và đốt sau ấu trùng (đen) (theo *Ivanov*).

Cấu trúc này của cơ thể và đặc điểm phát triển nói chung của giun nhiều tơ là cơ sở quan trọng để xác định quan hệ của giun đốt với các nhóm động vật có quan hệ họ hàng với chúng.

III- SINH THÁI

Hầu hết giun nhiều tơ sống ở biển, nhưng cũng có loài sống được ở nước lợ, nước ngọt, thậm chí có loài sống được ở đất trồng xa biển vùng nhiệt đới (*Lycastopsis catarractarum*). Giun nhiều tơ ở vùng biển nước ta rất phong phú, hiện đã biết trên 700 loài. Một số loài hay gặp trong vùng nước lợ như: *Dendronereis aestuarina, Tylorhynchus heterochaetus*, một số loài còn có thể di nhập sâu vào cả vùng nước ngọt nội địa như: *Nephthys polybranchia, Namalycastis abiuma, Dendronereis heteropoda*. Phía bắc nước ta còn có một số loài giun nhiều tơ nước ngọt như *Namalycastis longicirris, Caobangia billeti*.

Hình 11.16 - Giun nhiều tơ hóa thạch *Spriggino floundersi* từ Cambri thượng ở châu Úc (từ *Zenkevich*).

Ở biển, giun nhiều tơ phân bố rất rộng từ cực tới xích đạo, từ vùng triều đến độ sâu 8000m, nhưng tập trung nhiều hơn ở vùng ven bờ. Phần lớn giun nhiều tơ ở đáy, chui rúc trong bùn, kiếm ăn trên mặt đáy, trong rong tảo, len lỏi hay bám trên các mảnh vụn vỏ ốc trai, san hô. Ấu trùng của chúng và cả một số trưởng thành sống nổi. Chỉ có một số ít loài sống nổi suốt đời (Tomopteridae, Alciopidae, Typhloscolecidae, 1 số Phyllodocidae và Aphroditidae) có thích nghi hình thái đặc trưng (cơ thể thường giẹp, trong suốt, chi bên dài và rộng).

Trong số giun nhiều tơ sống đáy, có nhóm định cư trong tổ hoặc có khả năng di động. Nhóm di động thường ăn thịt, ăn rong tảo hoặc ăn tạp còn nhóm định cư ăn cặn vẩn trong nước. Do khác nhau về đời sống, cơ thể giun nhiều tơ di động thường có giác quan trên đầu và chi bên phát triển, còn ở nhóm định cư, các nhánh trên đầu và trên chi bên của các đôi phía trước biến thành cơ quan lọc thức ăn và hô hấp, còn chi bên của các đốt phía sau chỉ là các tơ giữ cho cơ thể bám vào thành tổ. Các đốt thân do đó phân hóa thành 2 phần ngực và bụng.

Mức độ thích ứng rộng hẹp với từng yếu tố môi trường (độ sâu, độ mặn, nhiệt độ, chất đáy ...) thay đổi tùy loài hoặc nhóm loài. *Terebellides stroenii* là loài phân bố rộng trên các đại dương từ độ sâu 0 - 2400m, ở vịnh Bắc Bộ loài này sống phổ biến trong vùng đáy bùn, cát sỏi hoặc sét cả nơi có độ mặn thấp (vòng cung phía bắc vịnh) và cao (phía nam đảo Hải Nam).

Hiện tượng hội sinh gặp khá phổ biến ở giun nhiều tơ. Giáp xác *Pinnixia chaetoptera* sống trong tổ *Chaetopteus*. Nhiều Kamptozoa bám trên mang *Nephthys*, Eunicidae và tấm lưng của Aphroditidae. Nhiều loài giun nhiều tơ hội sinh với thân lỗ, hải tiêu. Serpulidae bám trên vỏ thân mềm, giáp xác, da gai ...

Một số giun nhiều tơ ký sinh: *Myzostomum* ký sinh trong cơ thể da gai, *Histriobdella homari* ký sinh trên trứng và mang tôm hùm.

Giun nhiều tơ thường có kích thước bé, đường kính tính bằng milimét, nhưng cũng có loài có cơ thể dài tới 3m (*Eunice gigantea*). Số lượng cá thể tùy vùng cũng có thể đáng kể, nên có khi chiếm vị trí quan trọng trong thành phần thức ăn của một số loài cá kinh tế. Một số giun nhiều tơ là thức ăn ngon, giàu đạm của nhân dân, như rươi ở Việt Nam.

Hóa thạch của giun nhiều tơ rất hiếm. Đã có giun nhiều tơ định cư từ đầu kỷ Cambri. Cũng từ thời kỳ này đã thấy có *Spriggino floundersi* (h.11.16) rất giống với giun nhiều tơ sống nổi hiện nay trong giống *Tomopteris*.

IV- PHÂN LOẠI VÀ CÁC ĐẠI DIỆN PHỔ BIẾN

Có 2 phân lớp: Giun nhiều tơ di động (Errantia) và Giun nhiều tơ định cư (Sedentaria).

Phân lớp Giun nhiều tơ di động (Errantia)

Thùy đầu phát triển, phân đốt đồng hình. Chi bên phát triển ở tất cả các đốt của cơ thể, thường có mang. Hậu đơn thận sắp xếp phân đốt. Phần lớn sống tự do, ăn thịt.

Các họ có nhiều loài ở biển nước ta là Aphroditidae, Glyceridae, Phyllodocidae, Alciopidae, Tomopteridae (bộ Phyllodocemorpha), Syllidae, Nereidae, Nephthydidae (bộ Nereimorpha) và Eunicidae (bộ Eunicemorpha). Sau đây là một số loài thường gặp : *Aphrodita aculeata* (rớm biển) có cơ thể phủ đầy lông, bò trên bãi cát vùng triều khu vực Hòn Gai, Bãi Cháy ; *Polyodantes makilosus* sống trên đáy cát pha bùn ở vùng sâu (30 - 200m) phía nam vịnh Bắc Bộ ; *Glycera raussi*, *Onuphis emerita* và *Diopatra neopolitana* ở bãi triều vùng cửa sông Hồng ; *Perinereis numtia brevicirris*, *P.singaporiensis*, *Nereis oxypoda* sống chui luồn phổ biến trong vùng đáy bùn hay sét, sâu 60 - 50m ; *Retipistra* có nhiều ở vùng giữa vịnh Bắc Bộ.

Biển khơi miền Trung và miền Nam nước ta có nhiều loài sống nổi trong họ Alciopidae (các giống *Alciope*, *Alecopina*, *Callizona*...), Tomopteridae (giống *Tomopteris*), ít loài trong họ Aphroditidae (*Drieschia pelagica*) và Phyllodocidae (trong phân họ Lopadorhynchinae).

Cũng xếp vào lớp này Myzostomida ký sinh và giun ít đốt như *Polygordius*, *Protodrilus* sống chui rúc trong bùn. Có tác giả tách nhóm này thành lớp Giun đốt cổ (Archiannelida).

Phân lớp Giun nhiều tơ định cư (Sedentaria)

Thùy đầu kém phát triển hoặc tiêu giảm. Cơ thể chia thành vài phần khác nhau. Chi bên kém phát triển. Mang thường chỉ có ở phần trước. Thận không có trong tất cả các đốt. Thường sống trong ống tạm thời hoặc vĩnh viễn.

Các họ có nhiều loài ở biển nước ta là Spionidae, Ciratulidae (bộ Spiomorpha) Chloraemidae, Capitellidae, Maldanidae (bộ Drilomorpha), Ampharetidae, Terebellidae (bộ Terebellomorpha) và Sabellidae,

Serpulidae (bộ Serpulimorpha). Ta kể một số loài thường gặp : *Phyllochaetopterus socialis* có ở hầu khắp các vùng đáy cát hay cát bùn của vịnh Bắc Bộ, cơ thể có 3 phần, thùy đầu bé có 2 xúc biện dài, sống trong ống bằng kitin ; *Asychys gotoi*, *Maldane sarsi* (Maldanidae) sống phổ biến trong đáy bùn nâu và sét độ sâu 15 - 60m ở vành cung phía bắc vịnh Bắc Bộ ; *Sternaspis scutata* (h.11.6H) có cơ thể ngắn và 2 giáp kitin phía đuôi, phổ biến ở vùng triều và vùng đáy phức tạp giữa vịnh Bắc Bộ. Các loài trong họ Sabellidae và Serpulidae có vành mang phát triển trên các đốt phía trước có vỏ ngấm kitin hoặc ngấm muối vôi rất bền vững. Chúng bám trên các tảng đá ven bờ, sống lẫn trong các vùng biển san hô, trên các vùng đáy sỏi cuội có nhiều mảnh san hô, thân lỗ, tập đoàn thủy tức, tay cuộn ở ven biển miền Trung và vùng đáy phía nam đảo Hải Nam, độ sâu 80 - 100m.

LỚP MANG RÂU (POGONOPHORA)

Trước đây được coi là một ngành của động vật có miệng thứ sinh. Gần đây với các dẫn liệu mới về phát triển và cấu trúc phân tử của ARN và các huyết sắc tố ngoại bào, cùng với phát hiện nhóm Vestimentifera còn có con non có ống tiêu hóa, nhiều ý kiến cho rằng Mang râu là một lớp của ngành Giun đốt.

I- CẤU TẠO VÀ SINH LÝ

Hiện biết khoảng 120 loài, phần lớn định cư trong vỏ ống, trong bùn đáy biển sâu từ hàng trăm đến hàng nghìn mét. Cơ thể hình giun. Kích thước thay đổi nhiều. Bé nhất chỉ dài từ 6 - 36cm, đường kính dưới 1mm (một số loài thuộc phân lớp Perviata), lớn nhất dài tới 2m, đường kính 25 - 40mm (phân lớp Vestimentifera).

Cơ thể nhìn chung có 3 phần: phần *trước thân*, *thân* và phần *đuôi* (h.11.17).

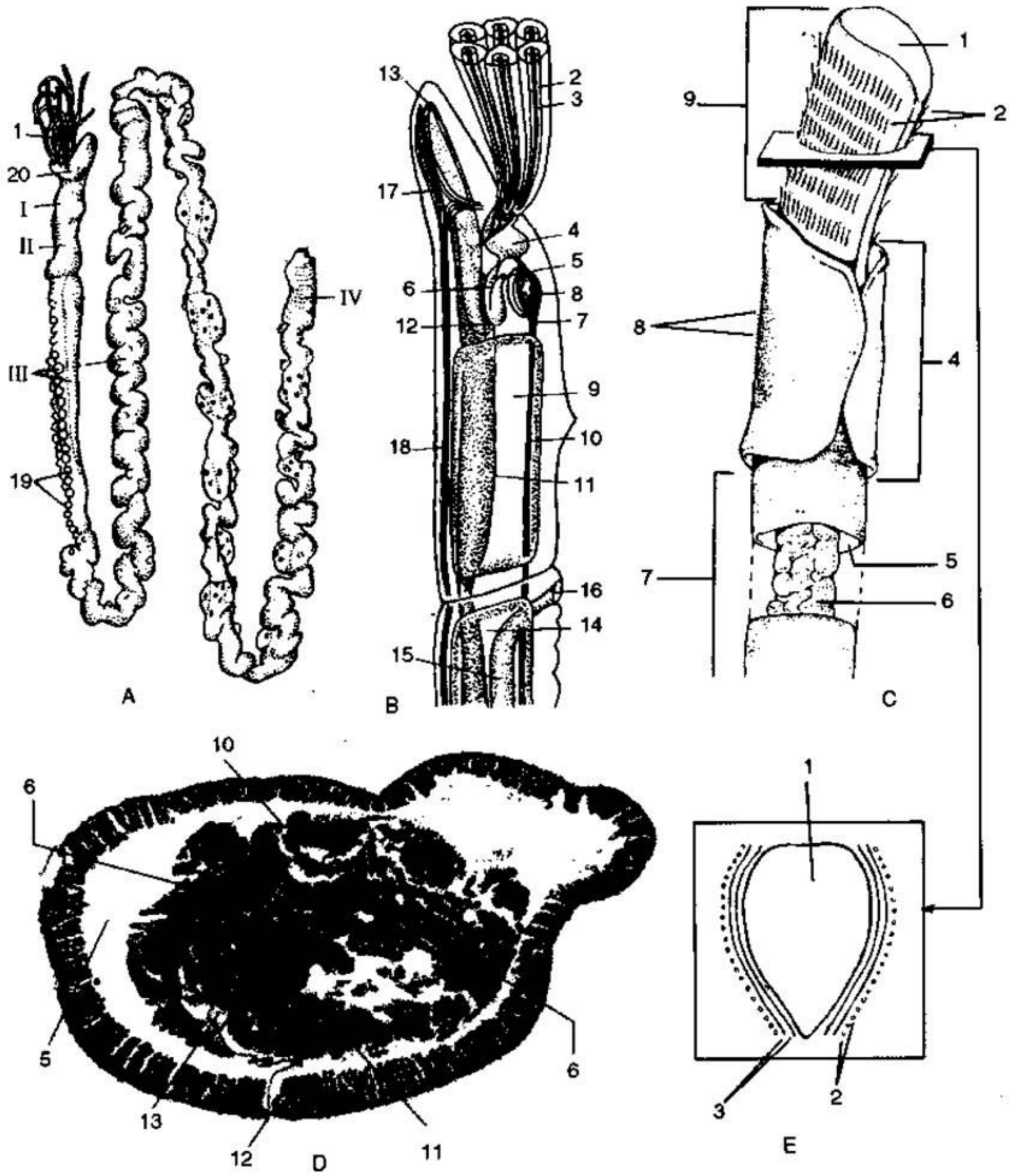
Phần trước thân có cấu tạo khác nhau giữa 2 phân lớp. Từ trước ra sau, ở Perviata gồm thùy đầu mang tua đầu, đốt I và đốt II, còn ở Vestimentifera gồm phần hô hấp kết bằng tua đầu và phần đai. Phần trước thân chứa thể xoang (mức độ phát triển tùy nhóm), tim, ống bài tiết và não.

Thân là phần dài nhất của cơ thể, có thể xoang không phân đốt, chứa tuyến sinh dục và có ống dẫn sinh dục đổ ra ngoài ở phía lưng. Ngoài ra ở Vestimentifera còn có một cơ quan phân thùy tập trung vi khuẩn hóa tổng hợp cộng sinh với mật độ cực lớn (10^{10} vi khuẩn /1g khối lượng tươi) gọi là *thể nuôi* (trophosome). Trong thành cơ thể có lớp cơ vòng và cơ dọc. Mặt ngoài của thân có thể có các nhú (đơn hoặc kép) sắp xếp theo chiều dọc và có 2 vành tơ ở khoảng giữa, có thể là các hình thái thứ sinh, giúp mang râu bám vào thành vỏ khi di chuyển trong vỏ.

Thân nằm trong ống vỏ bằng kitin hoặc scleroprotein do mô bì ở cuối phần trước thân tiết ra. Vỏ có thể rất mỏng cho phép các phân tử hữu cơ hòa tan thấm qua (ở Perviata bé) hoặc dày.

Đuôi gồm nhiều (6-25) đốt, mỗi đốt có một đôi túi thể xoang (ở Perviata khi trưởng thành mất màng treo ruột để chỉ còn 1 túi). Đuôi giúp phần cuối cơ thể bám vào thành vỏ.

Một số mang râu khi còn non có ống tiêu hóa gồm lỗ miệng, ruột có lông rung và hậu môn, tuy ống này tiêu giảm hoàn toàn khi trưởng thành. Còn ít biết về cách lấy thức ăn của mang râu. Có thể có 3 cách, tùy nhóm: tiêu hóa ngoài ở vùng tua đầu rồi được hấp thụ qua thành tua đầu vào mạch máu; hấp thu trực tiếp các phân tử hữu cơ hòa tan trong nước biển hoặc trong bùn đáy qua thành cơ thể và sử dụng chất dinh dưỡng do vi khuẩn cộng sinh trong thể nuôi tổng hợp. Cách thứ nhất được suy ra từ cấu trúc của tua đầu (giàu lông nhung và có mạch máu đến và đi). Cách thứ hai được chứng



Hình 11.17 - Cấu tạo cơ thể (đã bỏ ống bọc ngoài) của mang râu (A,B theo *Ivanov*; C-E từ *Pechenik*)
Choanophorus indicus: A - Hình dạng chung của con cái; B - Sơ đồ cấu tạo phần trước thân (nhìn bên) 1. Tua miệng; 2. Thể xoang của tua; 3. Mạch máu tua đến và đi; 4. Thể xoang đốt thứ nhất; 5. Lỗ ngoài của ống thể xoang; 6. Ống dẫn thể xoang của đốt thứ nhất; 7. Bao tim; 8. Tim; 9. Thể xoang của đốt thứ hai; 10. Mạch lưng; 11. Mạch bụng; 12. Mạch bên đầu; 13. Mạch giữa đầu; 14. Thể xoang của đốt thứ ba; 15. Ống dẫn tinh; 16. Lỗ sinh dục; 17. Não; 18. Dây thần kinh bụng; 19. Nhú bám; 20. Thùy đầu. I -IV. Các đốt 1 - 4.
Riftia pachyptila: C - Phần trước thân; D - Cắt ngang qua phần thân; E - Sơ đồ cắt ngang qua phần hô hấp 1. Obturaculum; 2. Tua đầu dính thành tấm (3); 4. Vestimemtum; 5.Thể xoang; 6. Thể nuôi; 7. Thân; 8. Lông; 9. Phần hô hấp; 10. Mạch máu lưng; 11. Tuyến tinh; 12. Dây thần kinh bụng; 13. Mạch máu bụng.

minh bằng thực nghiệm nhờ sử dụng các phân tử axit amin, hydratcacbon và các phân tử hữu cơ đánh dấu, pha vào môi trường nuôi. Cách dinh dưỡng này chỉ gặp ở mang râu có kích thước bé, trong điều kiện diện tích bề mặt cơ thể (bề mặt hấp thu) chiếm tỷ lệ lớn so với thể tích cơ thể. Cách dinh dưỡng thứ ba gặp ở mang râu sống trong môi trường giàu H_2S, CH_4, nguyên liệu cho các vi khuẩn cộng sinh tổng hợp chất hữu cơ.

Thành cơ thể và tua đầu là nơi trao đổi khí. Mang râu có hệ tuần hoàn kín, có tim là phần phình của mạch nằm trong phần trước thân, phía đối diện với thần kinh. Phần lớn mang râu đơn tính.

II- SINH SẢN VÀ PHÁT TRIỂN

Trứng phân cắt xoắn ốc. Phát triển qua ấu trùng trochophora. Lá phôi giữa hình thành theo kiểu lõm ruột (?). Các đốt ở phần đuôi được hình thành từ một vùng riêng nằm cuối cơ thể. Nếu không kể cách hình thành lá phôi giữa, cần phải được kiểm tra thêm, các đặc điểm phát triển còn lại là của giun đốt.

III- SINH HỌC VÀ SINH THÁI

Mang râu là nhóm sinh vật đa bào phát triển thành từng đám phong phú trong môi trường xa lạ với nhiều nhóm sinh vật khác (giàu chất độc như H_2S, CH_4; ở đáy sâu đại dương thiếu ánh sáng và chịu áp suất lớn). Việc phát hiện các loài mang râu (trong phân lớp Vestimentifera) sống thành các quần thể có sinh khối lớn nhờ vi khuẩn hóa tổng hợp cộng sinh ở môi trường trên đã đặt ra nhiều vấn đề mới về dinh dưỡng của động vật. Hiện đã gặp chúng ở Thái Bình Dương vùng quần đảo Galapagôt (đáy biển sâu 2500m, có nhiều giếng phun nước nóng, nhiệt độ nước của vùng mang râu sống 10-15°C), ở Đại Tây Dương trong vịnh Mêxicô (độ sâu 600-3000m, nhiệt độ nước 2-4°C, kể cả nơi có xác cá voi thối rữa). Tất cả các nơi này đều giàu H_2S và CH_4 .

Chúng phát tán nhờ ấu trùng trochophora. Một khu vực tách biệt bắt đầu được theo dõi bằng tàu lặn năm 1991, sau 11 tháng đã phát triển thịnh hành 1 loài mang đai và 21 tháng tiếp theo xuất hiện quần thể phong phú của loài thứ hai (*Riftia pachyptila*). Tốc độ sinh trưởng vỏ của loài thứ nhất là 30cm/năm và của loài thứ hai là 85cm/năm.

IV- PHÂN LOẠI

Có 2 phân lớp: phân lớp Perviata và phân lớp Vestimentifera

Phân lớp Perviata (= Frenulata). Hiện biết 110 loài. Cơ thể tương đối bé. Phần trước thân có thùy đầu, đốt I và đốt II. Tua đầu rời. Mỗi đốt của phần đuôi trưởng thành chỉ có 1 túi thể xoang. Đại diện: *Siboglinum*, *Oligobrachia*, *Polybrachia*.

Phân lớp Vestimentifera (= Obturata). Hiện biết 12 loài. Cơ thể lớn. Phần trước thân có phần hô hấp (obturaculum) và phần đai (vestimentum). Tua đầu kết thành tấm. Mỗi đốt của phần đuôi trưởng thành có một đôi túi thể xoang. Đại diện: *Riftia*, *Ridgeia*, *Lamellibrachia*, *Tevnia*.

V- QUAN HỆ PHÁT SINH CỦA MANG RÂU

Có nhiều ý kiến khác nhau về vị trí phân loại học của Mang râu.

Căn cứ vào kiểu lõm ruột của hình thành lá phôi giữa; đôi túi thể xoang thứ nhất có một bên hình thành xoang bao tim và bên kia có ống dẫn thể xoang đổ ra ngoài; tuyến sinh dục trong túi thể

xoang thứ ba có ống dẫn sinh dục... Mang râu thường vẫn được coi là một ngành động vật có miệng thứ sinh. Theo quan điểm này phía thần kinh (adneural) chính là phía lưng.

Một quan điểm khác dựa vào hiện tượng phân đốt của phần đuôi, đặc điểm hình thái của ấu trùng trochophora và đặc điểm của tơ, coi Mang râu là một nhóm giun nhiều tơ định cư (ngành Giun đốt trong động vật có miệng nguyên sinh). Theo quan điểm này phía thần kinh chính là phía bụng.

Các dẫn liệu gần đây về vị trí tương đối của ruột tạm thời ở ấu trùng *Riftia pachyptila* (Jones, Gardiner, 1988), về cấu trúc phân tử của huyết sắc tố ngoại bào EHb (F. Zal và cộng sự, 1997, 1999) và của rARN 18S (Cavalier-Smith,1996; Aguinaldo và Lake, 1998) đã xác minh quan hệ gần gũi của mang râu với giun đốt. Zal, 1999 đã xếp Mang râu là một lớp của ngành Giun đốt, lớp Đuôi tơ (Opisthochaeta).

Quan điểm thứ ba căn cứ vào sơ đồ 4 đốt, coi Mang râu là nhóm trung gian giữa động vật có miệng nguyên sinh và động vật có miệng thứ sinh, sớm hình thành từ khi xuất hiện 2 hướng tiến hóa trên.

LỚP ECHIURIDA

Có khoảng 150 loài, sống chui rúc trong bùn đáy, trong kẽ đá ven biển. Trưởng thành không chia đốt. Phát triển qua ấu trùng trochophora đặc trưng của giun đốt.

Hình 11.18 giới thiệu hình dạng ngoài và cấu tạo trong của Echiurida. Vòi phát triển dạng thìa, tập trung cặn vẩn làm thức ăn, có lỗ miệng ở đáy phễu.

Echiurida đơn tính. Trứng phân cắt xoắn ốc và xác định. Ấu trùng bơi tự do và chỉ sau khi biến thái mới lặn xuống đáy và chuyển thành trưởng thành.

Một số Echiurida có dị hình chủng tính rất độc đáo. *Bonellia viridis* cái dài 10 - 15cm với vòi chẻ đôi, con đực thì bé tí xíu, chỉ 1 - 3mm phủ đầy lông và tiêu giảm nhiều nội quan. Con đực xử sự như vật ký sinh, qua vòi vào sống trong cơ thể của cái, chờ khi cái trưởng thành để thụ tinh. Ấu trùng chuyển thành đực hay cái tùy điều kiện môi trường.

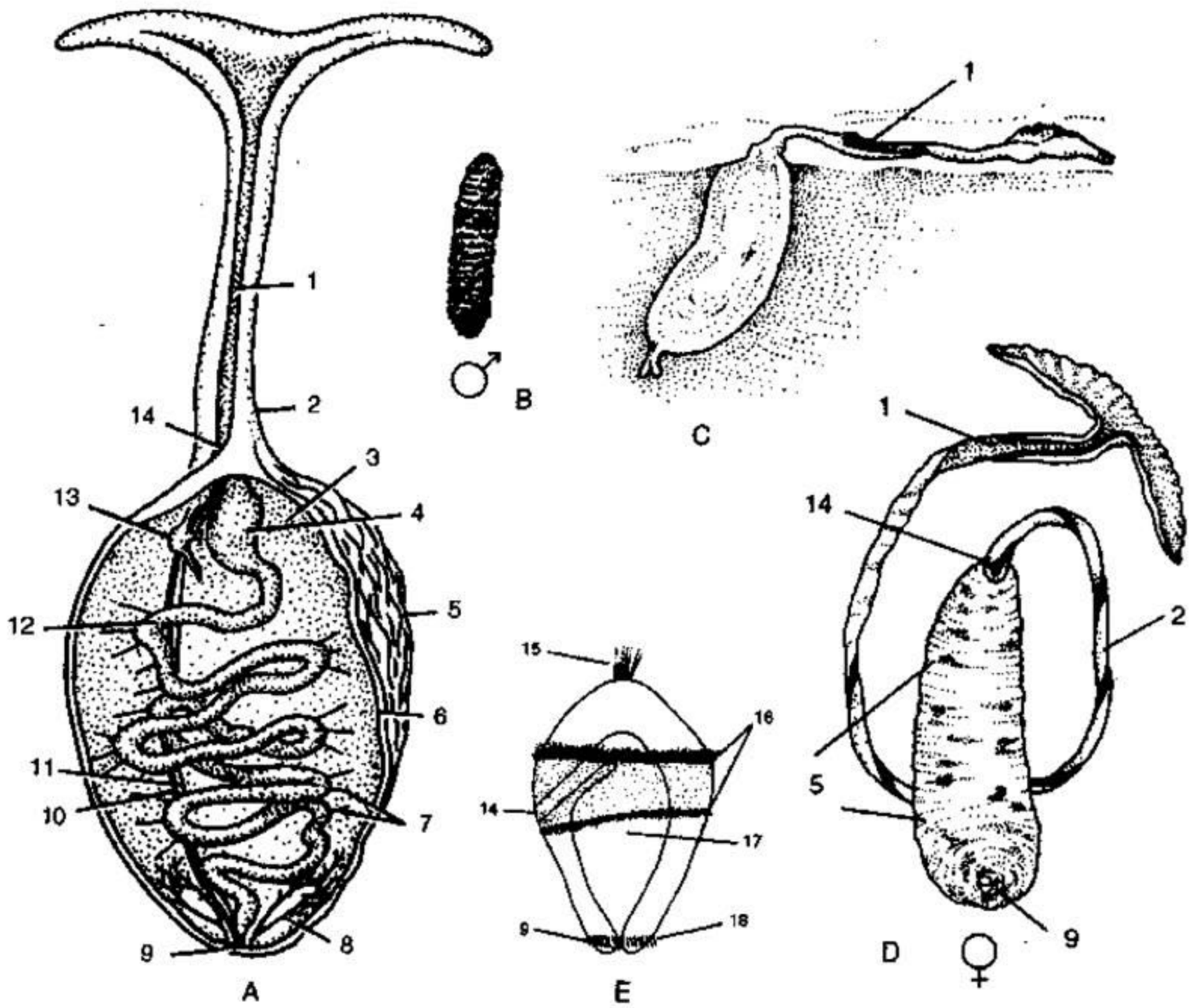
LỚP GIUN ÍT TƠ
(OLIGOCHAETA)

Hiện biết khoảng 4000 loài. Phần lớn sống trong đất, tham gia tích cực vào quá trình hình thành lớp đất trồng trọt và sống trong các thủy vực nước ngọt, chui rúc trong bùn hoặc bò trên bụi cây thủy sinh, chỉ có khoảng 7% số loài sống trong vùng triều ven biển. Giun ít tơ lưỡng tính, phát triển trực tiếp.

I- CẤU TẠO VÀ SINH LÝ

Phần lớn giun ít tơ nước ngọt có cỡ bé, đường kính cơ thể không quá vài milimét.

Giun đất có cỡ lớn hơn (0,5 - 50mm), có thể dài đến 3m (*Megascolides australis*). Có từ 7, 8 đến hàng trăm đốt. Các đốt thường đồng nhất, một số có ít đốt phần phía trước khác các đốt còn lại về số lượng chùm tơ và hình dạng của tơ (h.11.19).



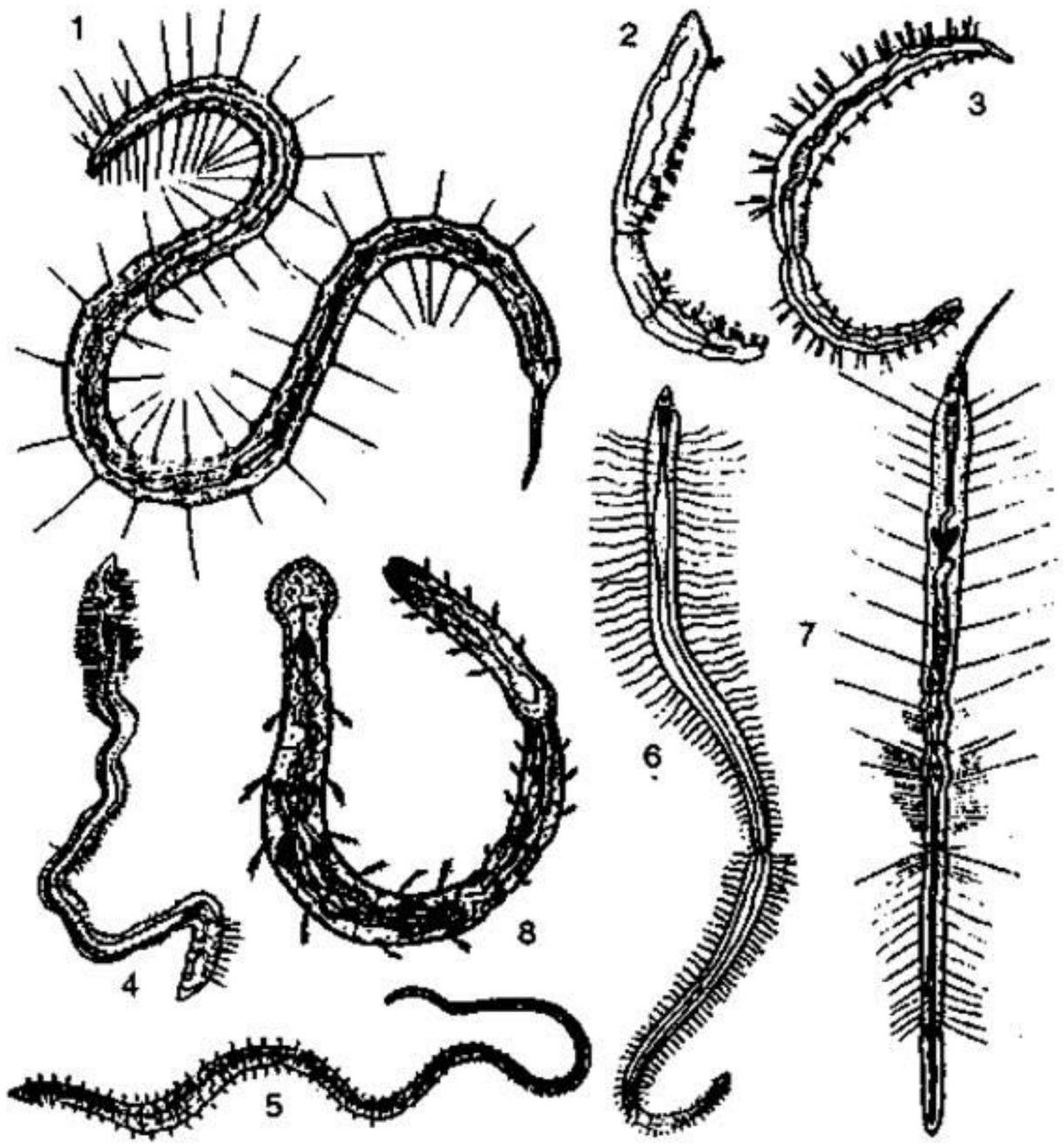
Hình 11.18 - Hình thái và cấu tạo cơ thể của *Bonellia viridis* (từ *Pechenik*)
A - Cấu tạo trong và hình thái ngoài (D) của con cái; B - Con đực (nhìn ngoài); C - Tư thế điển hình khi lấy thức ăn của con cái; E - Ấu trùng trochophora.
1. Rãnh lông; 2. Vòi; 3. Thể xoang; 4. Hầu; 5. Thân; 6. Thành cơ thể; 7. Màng treo ruột; 8. Túi hậu môn; 9. Hậu môn; 10. Mạch máu; 11. Thần kinh; 12. Ruột; 13. Hậu đơn thận; 14. Miệng; 15. Chùm lông đỉnh; 16. Vành lông bơi trước và sau miệng; 17. Dạ dày; 18. Vành lông cuối.

Ở giun ít tơ, các bộ phận lồi cảm giác (anten, xúc biện, sợi quanh miệng ...) trên đầu và chi bên bị tiêu giảm. Tơ thường xếp thành 4 chùm hay thành vành trên mỗi đốt. Sống chui rúc trong đất hay bùn, tơ là điểm tựa bám vào thành hang khi di chuyển, thường ngắn, hình chữ S. Một số giun ít tơ di chuyển tự do trong nước có thể có tơ lông dài (*Aeolosoma*, Naididae).

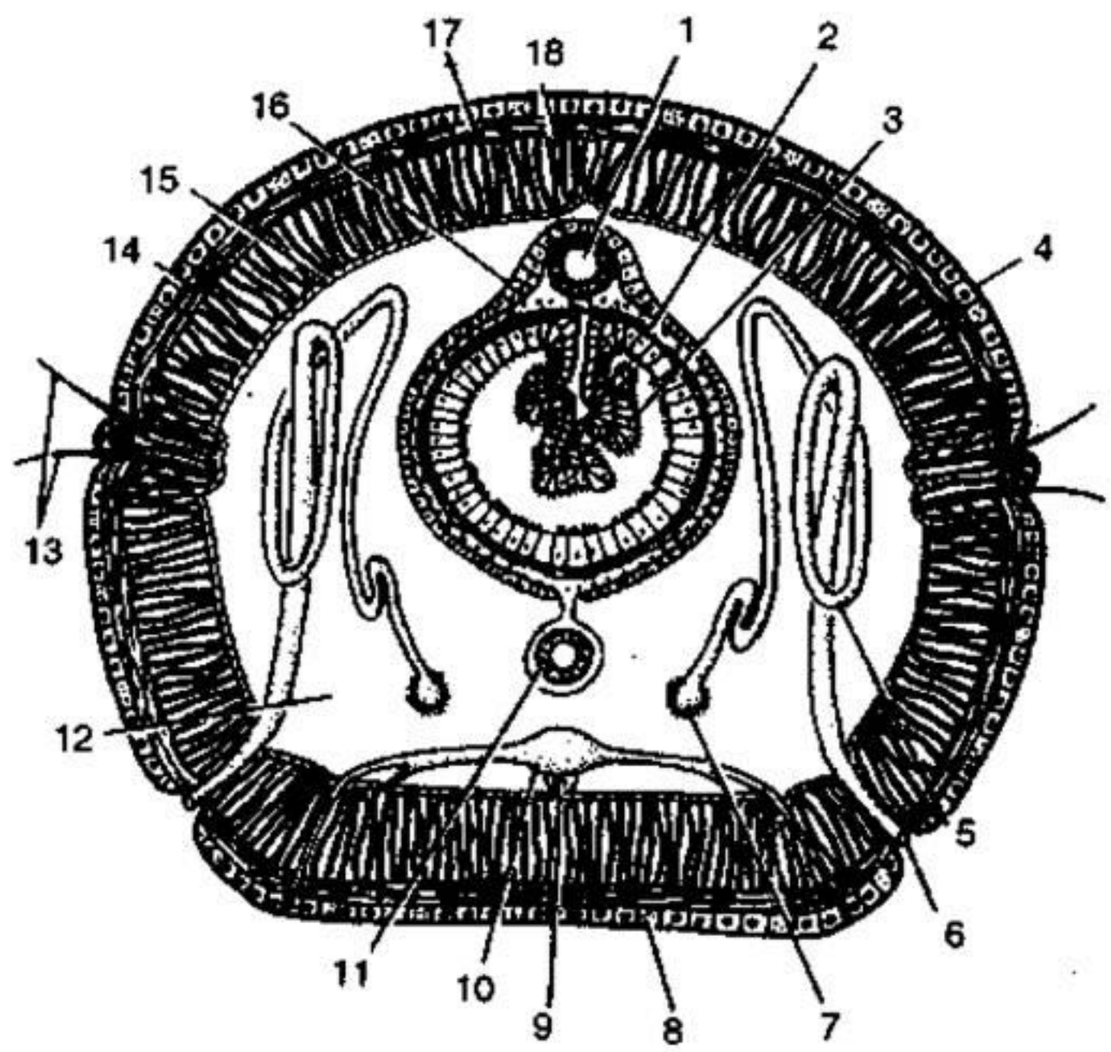
Thành cơ thể (h.11.20) có các lớp như ở giun nhiều tơ. Mô bì tạo thành tầng cuticun trong suốt bao ngoài. Xen lẫn các tế bào mô bì có tế bào tuyến và tế bào cảm giác. Tế bào tuyến tiết lớp nhầy bao quanh cơ thể, có khi bám đầy vụn đất tạo thành vỏ tách khỏi tầng cuticun (nhiều Tubificidae, *Dero*, *Aulophorus*) hoặc hình thành đai sinh dục. Ở vùng tạo đai có 2 loại tế bào tuyến: tế bào hạt lớn hình thành lớp vỏ ngoài của đai, sau này thành vỏ kén và tế bào hạt bé hình thành chất dinh dưỡng cho phôi.

Tế bào cảm giác có lông, có thể tập trung thành nhú cảm giác.

Bao cơ của giun ít tơ có lớp cơ vòng ở ngoài và lớp cơ dọc ở trong. Ở Branchiobdellidae còn có thêm lớp cơ xiên ở giữa. Mức độ phát triển của các lớp cơ thay đổi tùy cách di chuyển của từng nhóm.

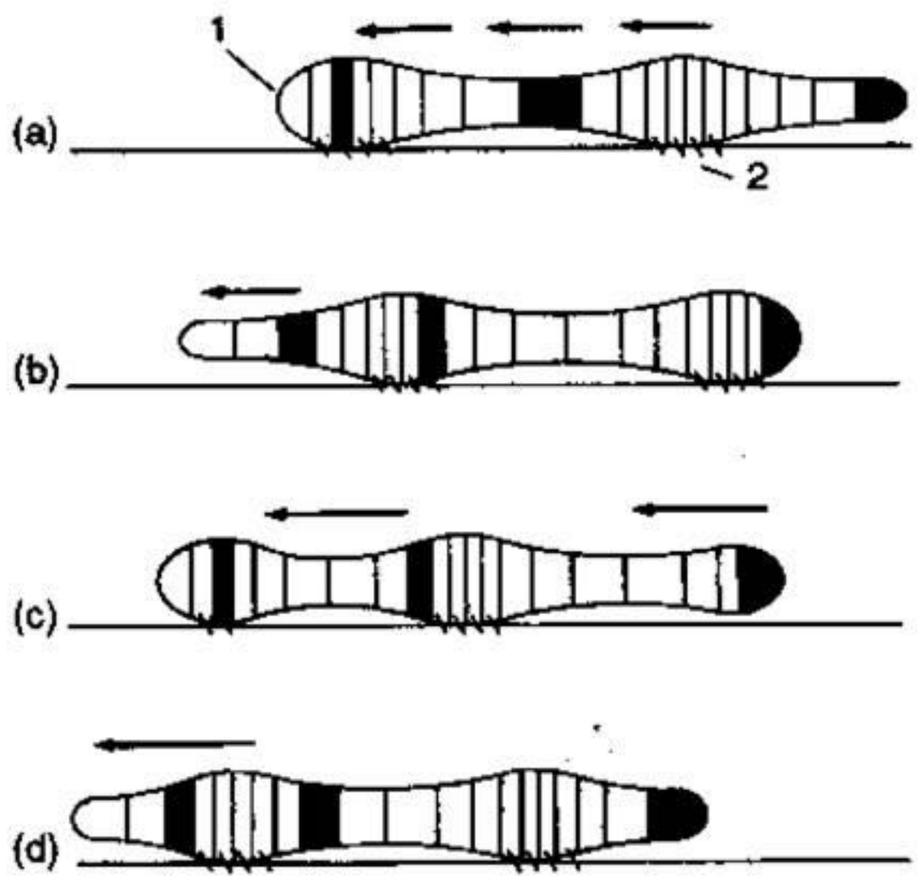


Hình 11.19 - Một số giun ít tơ nước ngọt thường gặp (theo *Thái Trần Bái*).
1. *Stylaria fossularis*;
2. *Chaetogaster limnaei*;
3. *Nais sp*; 4. *Branchiura sowerbyi*; 5. *Limnodrilus hoffmeisteri*;
6. *Branchiodrilus semperi*;
7. *Pristina longiseta*;
8. *Aeolosoma sp*.

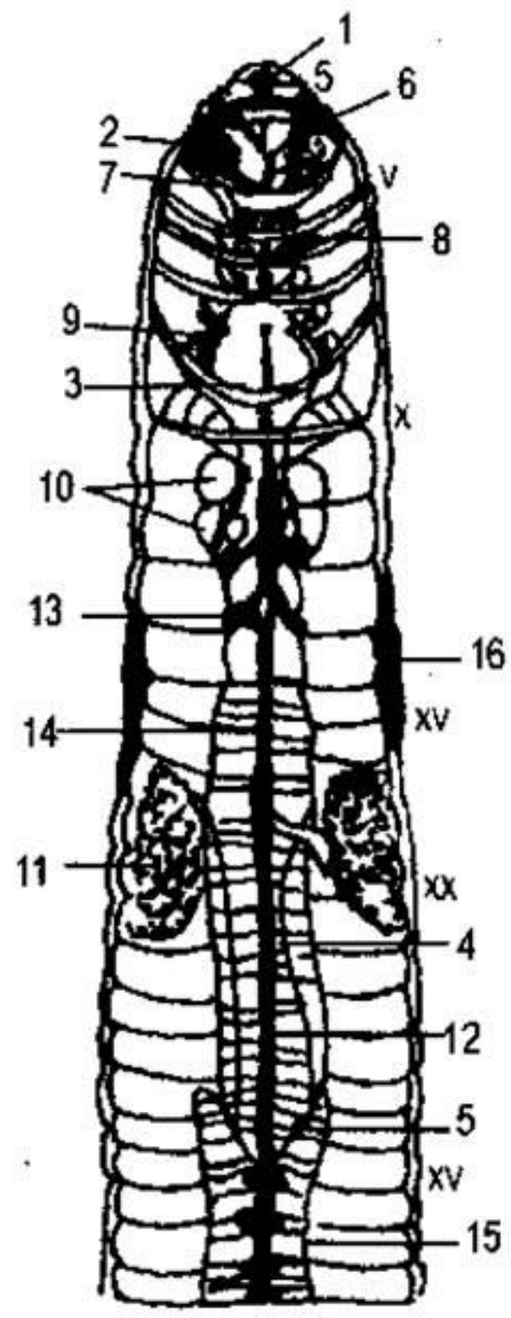


Hình 11.20 - Sơ đồ cắt ngang qua cơ thể giun đất *Lumbricus terrestris* (từ *Pechenik*)
1. Mạch lưng; 2. Thành cơ của ruột; 3. Tấm lưng; 4. Tầng cuticun; 5. Hậu đơn thận; 6. Lỗ bài tiết; 7. Phễu thận; 8. Tế bào tuyến; 9. Mạch dưới thần kinh; 10. Dây thần kinh; 11. Mạch bụng; 12. Thể xoang; 13. Tơ; 14. Mô bì; 15. Lá vách; 16. Tế bào màu vàng; 17. Cơ vòng; 18. Cơ dọc.

Giun đất dùng bao cơ dồn dịch thể xoang về phía trước để ép các vụn đất, tạo đường đi trong đất, nên có cơ phát triển. Tế bào cơ có sợi cơ phân bố đều trong chất nguyên sinh hoặc chỉ phân bố ở vành ngoài (như tế bào cơ của đỉa).



Hình 11.21 - Sơ đồ di chuyển của giun đất bằng nhu động cơ vòng và cơ dọc, dồn ép của dịch thể xoang và tạo chỗ bám của tơ (từ *Pechenik*)
(a)-(d). Các giai đoạn liên tiếp; 1. Phần đầu; 2. Tơ; 3,9,20. Số đốt ghi theo thứ tự; Mũi tên chỉ hướng di chuyển

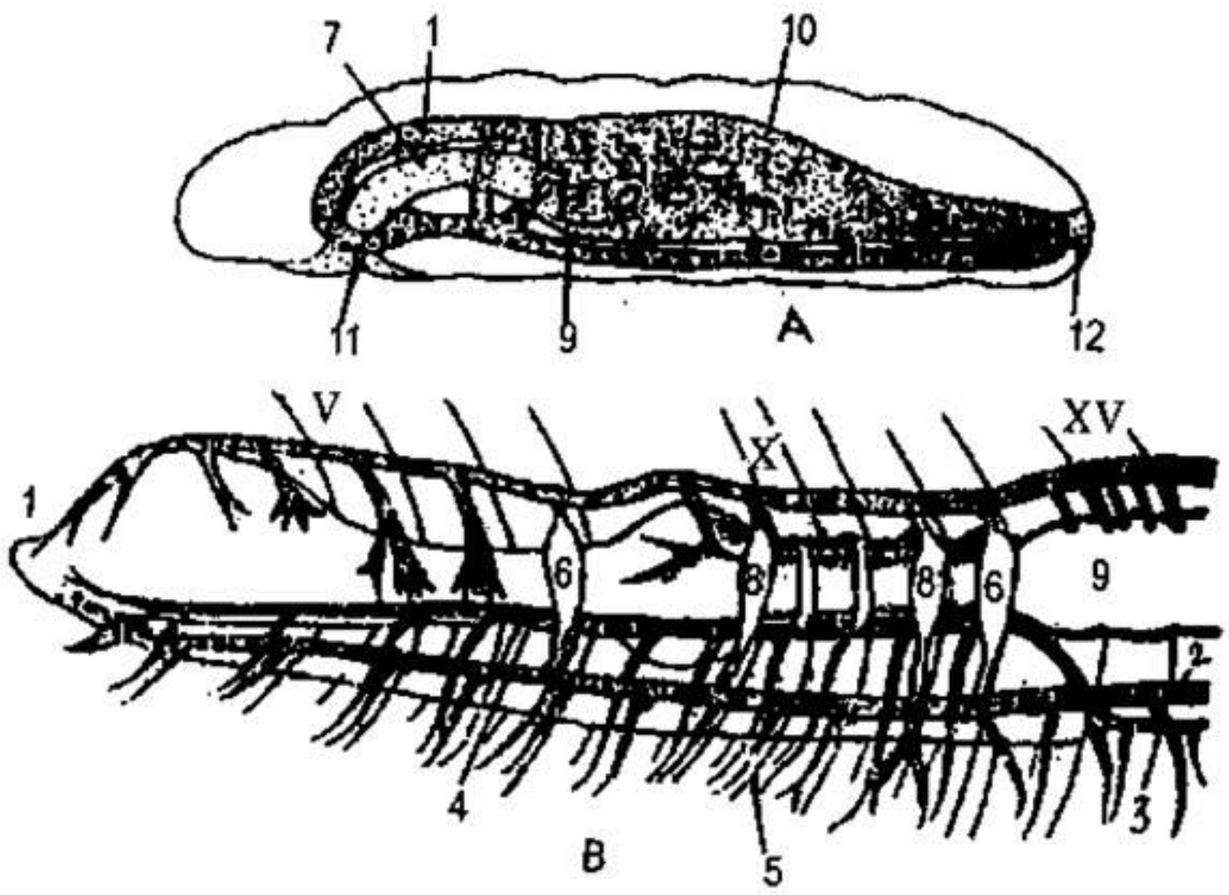


Hình 11.22 - Cấu tạo trong của giun quấn *Pheretima posthuma* (theo *Bahl*). 1. Miệng; 2. Hầu; 3. Dạ dày cơ; 4. Ruột; 5. Manh tràng; 6. Não; 7. Vi thận hầu; 8. Vách đốt; 9. Túi nhận tinh; 10. Túi chứa tinh; 11. Tuyến tiền liệt; 12-14. Mạch lưng; 13. Tim; 15. Tuyến bạch huyết; 16. Đai sinh dục (số la mã chỉ đốt).

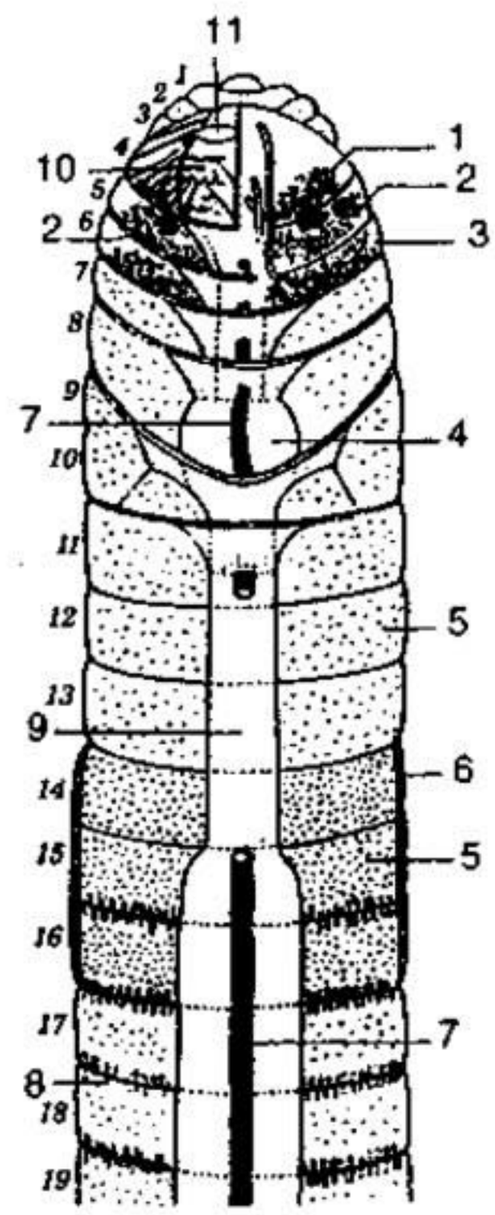
Các tế bào cơ trong mỗi lớp cũng có thể sắp xếp thành các bó cơ, đơn vị có tổng hiệu suất hoạt động cao hơn. Quá trình phân hóa bao cơ thành chùm cơ rõ hơn ở giun đất. Phía trong bao cơ là thể xoang, được giới hạn bằng mô bì thể xoang. Trong thể xoang có dịch thể xoang chứa các thành phần tế bào, trong đó có tế bào thực bào và tế bào thể xoang.

Dịch thể xoang có thể dồn từ đốt này sang đốt khác, hoặc dồn ra ngoài qua lỗ lưng (không có ở giun ít tơ ở nước). Vách đốt có thể phát triển hoặc tiêu giảm ở từng phần của cơ thể. Hiện tượng này có liên quan tới cách di chuyển. Phần lớn giun ít tơ chui rúc trong bùn, trong đất nhờ sự điều chỉnh áp suất từng phần của dịch thể xoang và sóng nhu động cơ dọc cơ thể (h.11.21). Một số Naididae và tất cả Aeolosomatidae có khả năng bơi. Một số Tubificidae và Naididae sống trong rãnh nước ngọt có hoạt động uốn sóng đặc trưng của phần đuôi tạo dòng nước giàu oxy cho hô hấp.

Hệ tiêu hóa (h.11.22). Trong 3 phần: ruột trước, ruột giữa và ruột sau thì cấu tạo của ruột giữa, ruột sau ít biến đổi còn của ruột trước biến đổi đa dạng tùy theo cách lấy thức ăn của từng loài. Hầu có thành cơ có thể thò ra ngoài để lấy thức ăn. Thành lưng phía sau của hầu có vùng tập trung tuyến tiêu hóa đơn bào (*Dero*, *Aulophorus*, Enchytraeidae ...). Vùng này có thể lõm sâu vào trong thể xoang (*Eisenia*). Tiếp với hầu là thực quản hẹp, có thể phình to thành dạ dày tuyến (diều). Diều có vách mỏng là nơi tập trung thức ăn. Tuyến tiêu hóa đổ vào thực quản, có tên gọi khác nhau tùy nhóm. Ở giun đất là tuyến moren, chằng chịt mao quản máu, nhận các ion CO_3^- và Ca^{++} thừa trong máu và tiết vào thực quản để trung hòa axit humic có trong thức ăn. Một phần của thực quản có thể tạo thành dạ dày có thành cơ khỏe là cơ quan nghiền thức ăn (thường gọi là dạ dày cơ). Mô bì thể xoang bao quanh ruột chuyển thành tế bào màu vàng (chloragogen) tham gia vào quá trình trao đổi



Hình 11.23 - Hệ tuần hoàn của giun ít tơ (A theo *Marais*; B theo *Bahl*)
A - *Aeolosoma*; B - Giun quấn. 1. Mạch lưng; 2. Mạch bụng; 3. Mạch dưới thần kinh; 4. Mạch bên thực quản; 5. Mạch tới da; 6. Tim; 7. Hầu; 8. Dạ dày cơ; 9. Ruột; 10. Mạng mao mạch ruột; 11. Miệng; 12. Hậu môn.



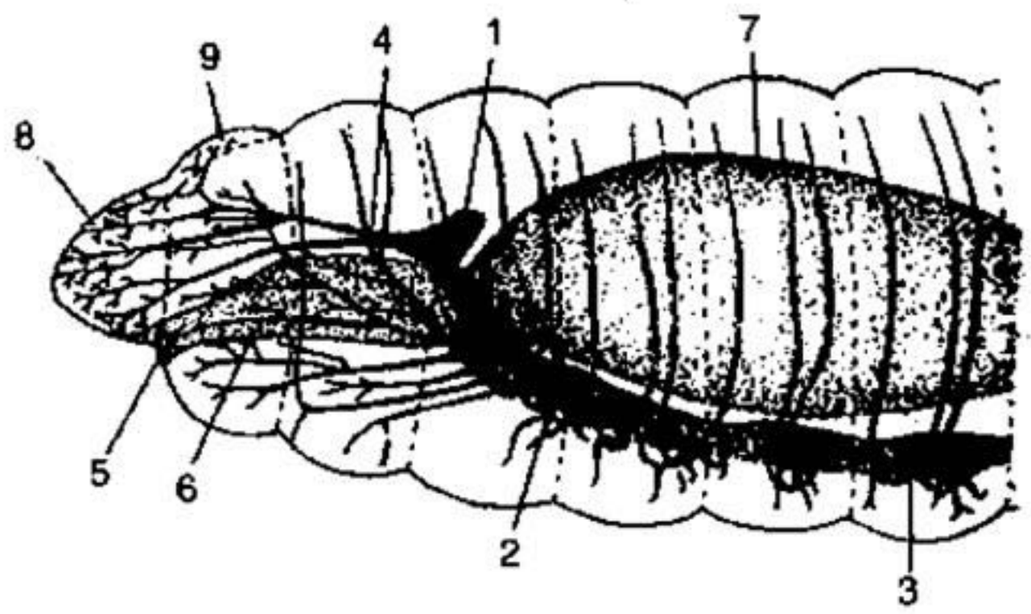
Hình 11.24 - Sơ đồ phân bố cơ quan bài tiết của giun quấn (theo *Bahl*).
1-3. Ba đôi vi thận hầu và ống dẫn; 4. Dạ dày cơ; 5. Vi thận da; 6. Đai sinh dục; 7. Mạch lưng; 8. Vi thận vách; 9. Thực quản; 10. Hầu; 11. Não.

glycogen và bài tiết. Ở giun đất (Lumbricidae và Megascolecidae) còn gặp hiện tượng lõm thành lưng của ruột vào phía trong, hình thành tấm lưng (typhlosolis) làm tăng diện tích tiêu hóa và hấp thụ thức ăn: ruột của Naididae và Tubificidae có mô bì có lông tạo dòng nước ngược làm nhiệm vụ hô hấp.

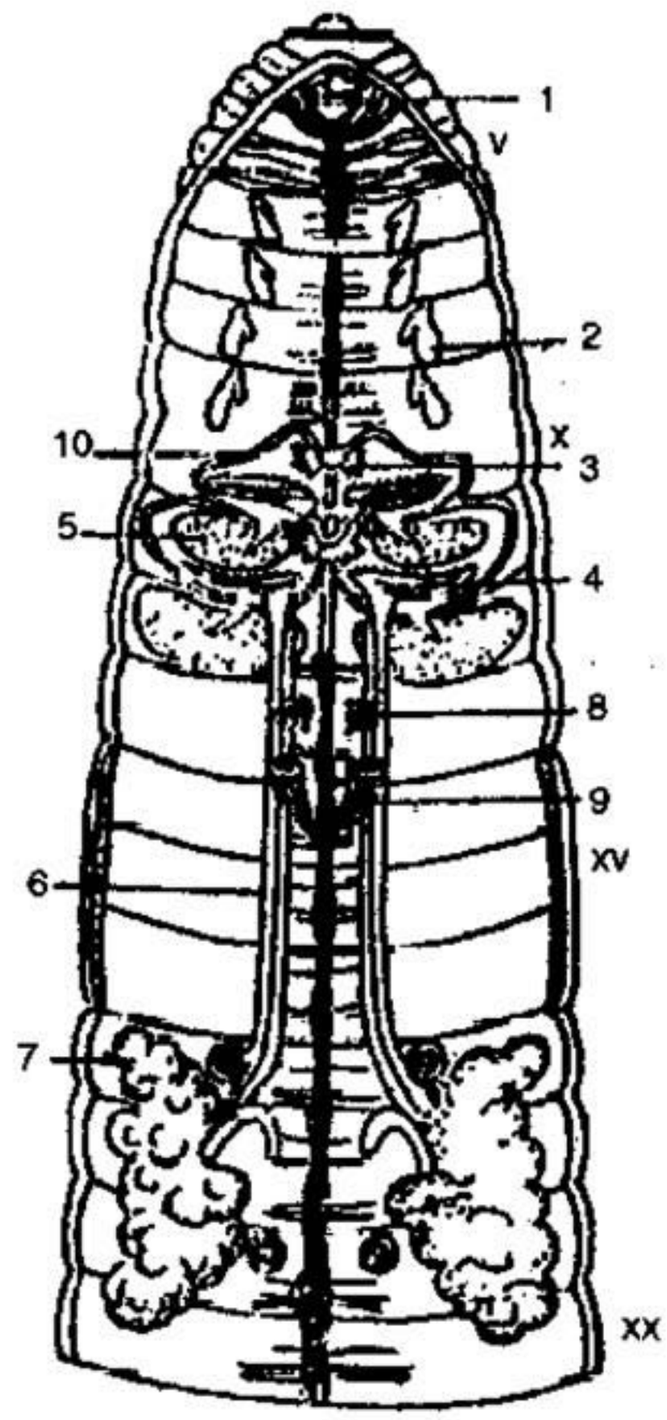
Hệ tuần hoàn có sơ đồ cấu tạo tương tự của giun nhiều tơ. Hệ tuần hoàn của *Aeolosoma* (h.11.23A) có mạch lưng liên hệ trực tiếp với mạng mao quản ruột và nối với mạch bụng bằng 2 đôi mạch bên ở phía trước. Ở phần lớn giun ít tơ, mạch lưng tách khỏi mạng mao mạch ruột. Máu của *Pheretima* (h.11.23B) di chuyển trong mạch lưng từ phía sau ra phía trước và máu trong mạch bụng chuyển theo hướng ngược lại. Phía trước cơ thể mạch lưng và mạch bụng nối với nhau nhờ quai mạch phình to, có khả năng co bóp máu, các "tim bên". Máu từ mạch lưng chuyển qua tim bên xuống mạch bụng rồi vào mao quản da và các nội quan. Ngoài mạch lưng và mạch bụng còn có mạch dưới thần kinh và mạch bên thần kinh. Sau khi lấy oxy từ da về, máu qua các mạch nối dưới thần kinh về mạch lưng. Mạch lưng vốn có khả năng co bóp để vận chuyển máu. Máu của giun ít tơ hoặc không màu (ở Aelosomatidae, một số Naididae và Enchytraeidae) hoặc có chứa huyết sắc tố (giun đất).

Hệ hô hấp. Phần lớn giun ít tơ không có cơ quan hô hấp riêng. Quá trình trao đổi khí tiến hành trực tiếp qua da và do đó thành cơ thể luôn ẩm nhờ có tuyến nhầy, dịch thể xoang hoặc dịch bài tiết. Một số giun ít tơ nước ngọt có mang ở cuối hoặc hai bên cơ thể (*Aulophorus*, *Dero*, *Branchiodrilus*, *Branchiura*). Chúng luôn hoạt động để hứng nước giàu oxy cho quá trình hô hấp.

Hệ bài tiết. Hệ bài tiết điển hình của giun ít tơ là hậu đơn thận. Nhiều loài trong họ Megascolecidae và Glossoscolecidae có cơ quan bài tiết là vi thận. Lấy hệ bài tiết của giun quấn (*Pheretima posthuma*) làm ví dụ. Chúng có 3 loại vi thận được xác định tùy theo vị trí: vi thận hầu,



Hình 11.25 - Phần đầu của hệ thần kinh giun đất *Lumbricus* (theo *Hess*)
1. Não; 2. Hạch dưới hầu; 3. Hạch bụng; 4. Dây thần kinh trước miệng; 5. Miệng; 6. Khoang miệng; 7. Hầu; 8. Phần trước miệng; 9. Đốt thứ nhất.



Hình 11.26 - Hệ sinh dục của giun quấn (theo *Bahl*)
1. Não; 2. Túi nhận tinh; 3. Tuyến tinh; 4. Phễu của ống dẫn tinh (6); 5. Tinh nang; 7. Tuyến tiền liệt; 8. Tuyến trứng; 9. Ống dẫn trứng; 10. Vách của túi tinh hoàn sau khi cắt (số la mã chỉ số đốt).

vi thận da và vi thận vách (h.11.24). Có 3 đôi vi thận hầu bám trên mặt trước của vách sau đốt IV - VI và có ống dẫn đổ vào khoang hầu. Từ đốt VI trở về sau vi thận da phân bố đều trên mặt trong của thành cơ thể và đổ trực tiếp ra ngoài qua da. Ở các đốt có đai sinh dục, mật độ vi thận da cao hơn. Vi thận vách bám trên đốt từ vách trước của đốt thứ XV trở về sau. Mỗi vi thận vách là một hệ thống vi thận (khoảng 80 - 100 ở mỗi đốt), đổ chung vào 2 ống bài tiết chạy dọc trên ruột ở hai bên đường lưng và bài tiết vào ruột. Tế bào màu vàng bám trên ống tiêu hóa cũng làm nhiệm vụ bài tiết.

Hệ thần kinh theo kiểu chung của giun đốt. Aelosomatidae có hệ thần kinh nằm sát ngay dưới lớp mô bì và não nằm ngay sau phần trước miệng. Ở các giun ít tơ khác não chuyển ra sau (não của giun đất Lumbricidae ở đốt III) và dây thần kinh tập trung thành chuỗi (h.11.25). Giác quan rất kém phát triển. Trừ một số giun ít tơ ở nước có mắt còn hầu như mất hẳn. Đáng chú ý là tuy giun đất không có mắt vẫn phân biệt được sáng tối nhờ các tế bào cảm giác ánh sáng phân tán dưới da.

Hệ sinh dục. Giun ít tơ lưỡng tính. Tuyến sinh dục tập trung ở một số ít đốt và ở nhiều loài đã có hệ ống dẫn sinh dục riêng. Cơ quan sinh dục cái gồm có tuyến trứng và ống dẫn trứng. Cơ quan sinh dục đực có tuyến tinh, túi chứa tinh, ống dẫn tinh, tuyến tiền liệt và túi nhận tinh. Thường thì tuyến trứng nằm ở đốt tiếp theo đốt chứa tuyến tinh. Vị trí của tuyến sinh dục thay đổi theo từng họ. Lấy giun quấn (h.11.26) làm ví dụ. Hệ sinh dục ở phần trước của cơ thể. Cơ quan sinh dục đực có hai đôi tuyến tinh bám trên vách sau của đốt thứ X và XI và nằm trong 2 đôi túi tinh hoàn thông với 2 đôi tinh nang màu trắng đục ở trong 2 đốt tiếp theo (XI, XII). Từ 2 đôi tuyến tinh có 2 đôi ống dẫn tinh đổ vào cuống tuyến tiền liệt ở đốt thứ XVIII trước khi đổ ra ngoài ở lỗ sinh dục đực (2 lỗ trên mặt bụng của đốt thứ XVIII). Giun quấn có 4 đôi túi nhận tinh đổ ra ngoài ở 4 đôi lỗ nhận tinh trên rãnh gian đốt 5/6-8/9. Mỗi túi nhận tinh có một túi lớn và một túi bé. Cơ quan sinh dục cái có 1

đôi tuyến trứng bé bám trên mặt sau của vách trước đốt thứ XIII. Hai ống dẫn trứng có phễu hứng lấy trứng ở vách sau đốt XIII rồi đổ ra ngoài ở 1 lỗ sinh dục cái trên mặt bụng đốt thứ XIV.

Hệ sinh dục của Aelosomatidae còn giữ nhiều đặc điểm cổ gần với hệ sinh dục của giun nhiều tơ như tuyến sinh dục có trong một số lớn các đốt, không có ống dẫn sinh dục riêng mà sản phẩm sinh dục được chuyển ra ngoài nhờ ống dẫn đơn thận.

Một số giun ít tơ còn có tơ ở gần lỗ sinh dục biến đổi thành tơ giao phối và tơ ở gần lỗ nhận tinh biến đổi thành tơ nhận tinh.

II- SINH SẢN VÀ PHÁT TRIỂN

Sinh sản hữu tính và vô tính (một số giun ít tơ nước ngọt).

Sinh sản hữu tính. Ghép đôi bằng cách quay chéo đầu, áp mặt bụng vào nhau và trao đổi tinh dịch. Tinh trùng có thể được chuyển trực tiếp vào túi nhận tinh của đối phương dưới dạng tinh dịch hoặc *khối tinh* (spermatozeugma), hoặc *bao tinh* (spermatophora). Sau một thời gian, kịp cho noãn chín, kén giun hình thành. Kén có kích thước, hình dạng và số lượng trứng thay đổi tùy loài: kén của Naididae thường có 1 trứng còn kén của Enchytraeidae có thể đến 53 trứng. Ở giun đất vị trí và độ lớn của đai sinh dục thay đổi tùy loài. Khi ghép đôi, lỗ sinh dục đực của con này ép vào vùng nhận tinh của con kia. Tinh dịch tiết ra từ lỗ sinh dục đực nhờ hệ cơ co giãn sẽ chui vào túi nhận tinh của đối phương. Sau khi thụ tinh hai con rời nhau. Vài ba ngày sau, đai sinh dục dày dần, nhận một ít noãn rồi tuột về phía trước, lấy tinh dịch khi qua túi nhận tinh, rồi tuột qua đầu ra ngoài, bít hai đầu thành kén. Kén màu nâu đất. Độ lớn của kén thay đổi tùy loài: giun khoang (*Pheretima aspergillum*) 7mm × 5mm; *Megascolides australis* có kén lớn nhất, 75mm × 22mm. Mỗi kén có từ 1 - 20 trứng. Trứng của giun đất ít noãn hoàng, phôi dùng albumin trong kén làm thức ăn. Phát triển không qua ấu trùng. Con non chui khỏi kén sau 8 - 10 ngày. Thời gian này thay đổi tùy loài và tùy môi trường.

Sinh sản vô tính. Thường gặp sinh sản vô tính ở giun ít tơ nước ngọt (Aeolosomatidae, Naididae). Cơ thể có vùng sinh trưởng, hình thành phần đầu của cá thể sau và phần đuôi của cá thể trước. Các phần này có thể hình thành trước hoặc sau khi cá thể con tách khỏi mẹ. Có khi cá thể con chưa kịp tách khỏi mẹ đã có thể hình thành thế hệ tiếp theo, tạo thành chuỗi cá thể.

III- PHÂN LOẠI, SINH THÁI VÀ TẦM QUAN TRỌNG THỰC TIỄN

Ta kể một số họ có các đại diện thường gặp:

Aeolosomatidae. Tập trung nhiều đặc điểm cổ gần với giun nhiều tơ cổ. Cơ thể có nhiều hạt sắc. Đại diện: *Aeolosoma*.

Naididae. Sống ở nước ngọt, có thể phân biệt thành nhóm sống trong bùn, trên bùn, và trong cây bụi thủy sinh.

Ở nước ta thường gặp *Aulophorus furcatus*, *Dero digitata* (sống tập trung thành từng đám, thò đuôi ra ngoài bùn để hô hấp). *Aulophorus tonkinensis* sống trong tổ và kéo theo cả tổ khi di chuyển. *Slavina appendiculata*, *Allonais inaequalis* bò trên cây bụi thủy sinh. *Chaetogaster limnaei* hội sinh trong khoang áo ốc tai và *Branchiodrilus semperi* sống ở đáy ao hồ.

Tubificidae. Sống ở nước ngọt, có ít loài sống ở vùng triều.

Ở nước ta thường gặp *Limnodrilus hoffmeisteri* kết thành búi dày đặc màu hồng ở cống rãnh và ao nuôi cá. *Branchiura sowerbyi* có mang ở cuối thân, cỡ tương đối lớn, thường sống xen với loài trên.

Enchytraeidae. Sống ven bờ nước và trong đất ẩm.

Branchiobdellidae. Ký sinh, mất tơ, hình thành giác bám. Có thêm lớp cơ xiên trong bao cơ.

Microchaetidae. Sống ở nước ngọt.

Đại diện: *Glyphidrilus papillatus* thường gặp trong ruộng lúa nước.

Glossoscolecidae. Sống trong đất, có gốc ở vùng Tân nhiệt đới.

Đại diện: *Pontoscolex corethrurus*, phổ biến ở vùng đồi nước ta.

Lumbricidae. Sống trong đất, có gốc ở vùng Cổ bắc.

Đại diện *Lumbricus terresiris.*

Megasoclecidae. Sống trong đất, có số loài phong phú nhất trong các họ giun đất. Vùng phân bố gốc là vùng địa động vật học Đông phương.

Ở nước ta đã biết hàng trăm loài trong họ này. Đại diện: *Pheretima posthuma* (giun quấn), *Lampito mauritii* phổ biến trong các vùng đất nhẹ ở đồng bằng; *Ph. elongata* (giun dài) sống trong đất nặng; *Ph. aspergillum* (giun khoang) có cỡ lớn, *Ph. plumatomusculata* (giun lá) sống trong rừng ẩm và bò trên lá, *Perionyx excavatus* (giun quế) là đối tượng nuôi làm thức ăn cho gia cầm và cá.

Ở nước ngọt giun ống (Tubificidae) và *Branchiodrilus semperi* là các loài giun ít tơ có sinh khối lớn góp phần vào thức ăn của cá đáy.

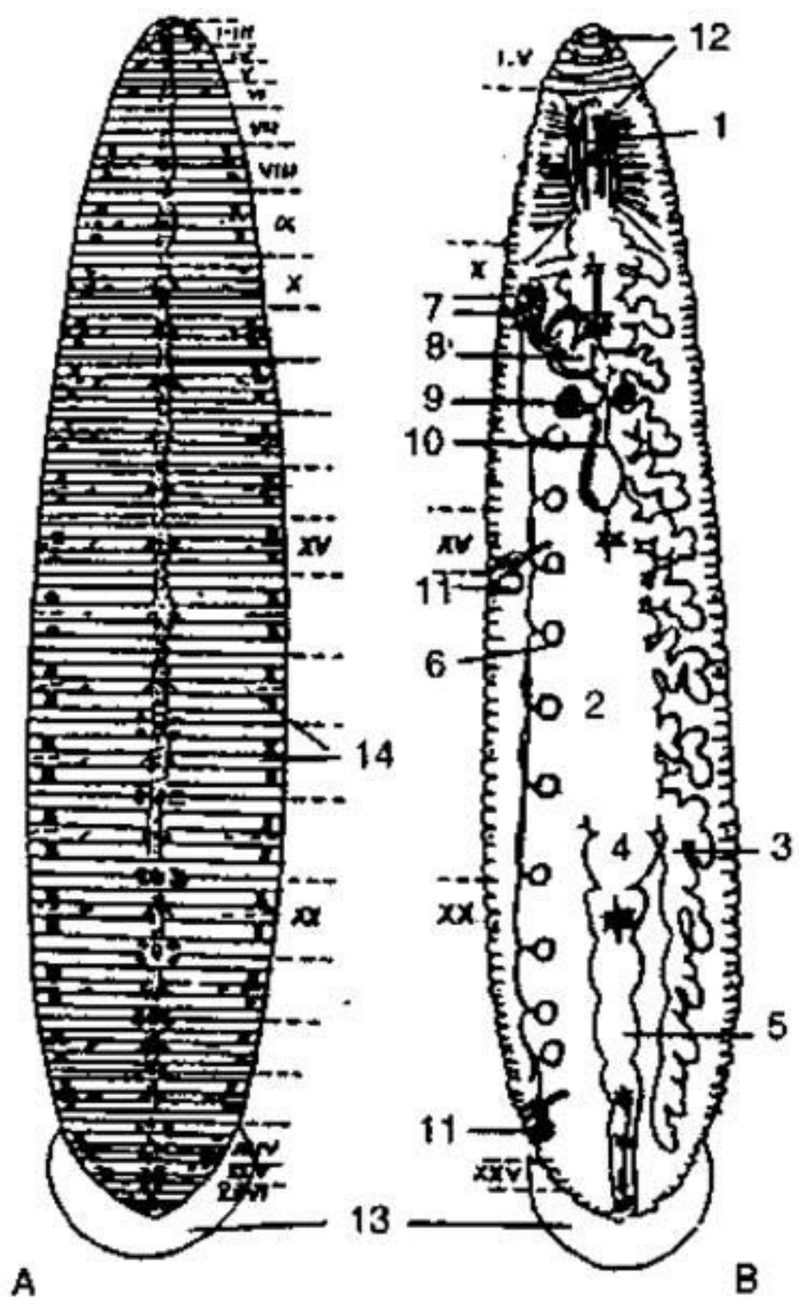
Ở cạn, giun đất góp phần quan trọng vào hình thành lớp đất trồng, nhờ hoạt động đào xới và tạo phân giun. Phân giun đất có tính chịu nước cao và là môi trường hoạt động tốt cho vi sinh vật, lại giàu ion Ca^{2+}. Do đó giun đất là đối tượng có thể dùng để cải tạo đất. Giun đất còn là đối tượng nuôi làm thức ăn cho gia cầm.

LỚP ĐỈA (HIRUDINEA)

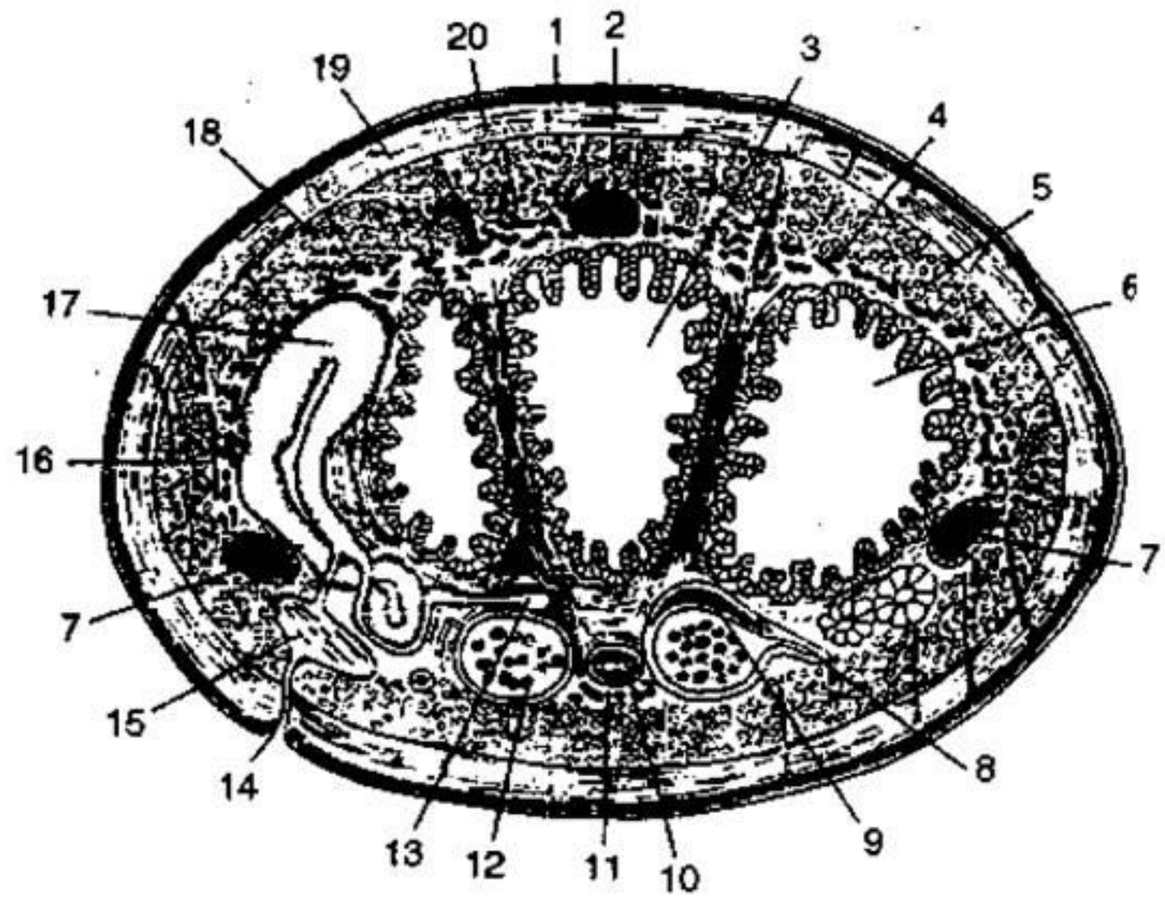
Đỉa là nhóm giun đốt chuyên hóa hẹp theo hướng ký sinh ngoài hoặc ăn thịt, với số đốt nhất định (33 đốt, riêng bộ Đỉa có tơ là 30 đốt) và các đốt phía trước và phía sau biến thành giác. Thể xoang, chi bên và tơ tiêu giảm. Lưỡng tính. Không có ấu trùng sống tự do, có khoảng 400 loài, phần lớn sống ở nước ngọt và ở cạn, số ít ở nước mặn.

I- CẤU TẠO VÀ SINH LÝ

Khác với giun ít tơ, cơ thể đỉa có số đốt cố định. Chúng có 33 đốt, 7 đốt cuối biến thành giác sau còn một số đốt phía trước biến thành giác trước. Mỗi đốt của đỉa thường chia thứ sinh thành nhiều vành. Trừ một vài loài trong nhóm đỉa cổ, nhìn chung đỉa không có tơ. Có thể phân biệt cơ thể đỉa thành 5 phần: *phần đầu* gồm 4 - 5 đốt, có mắt ở mặt lưng; *phần trước đai* có từ 3 - 4 đốt tiếp theo; *phần đai sinh dục* có 3 đốt có lỗ sinh dục ở mặt bụng, ở trưởng thành có mô bì dày thành đai



Hình 11.27 - Đỉa trâu (*Hirudinaria manillensis*) (theo *Thái Trần Bái*).
A - Mặt lưng; B - Cấu tạo trong
1.Hầu; 2. Dạ dày; 3. Túi dạ dày; 4. Ruột; 5. Ruột sau; 6. Tuyến tinh; 7. Tuyến cận tinh; 8. Bầu tinh; 9. Tuyến trứng; 10 Âm đạo; 11. Hậu đơn thận; 12. Mắt; 13. Giác sau; 14. Nhú cảm giác (số la mã chỉ số đốt).



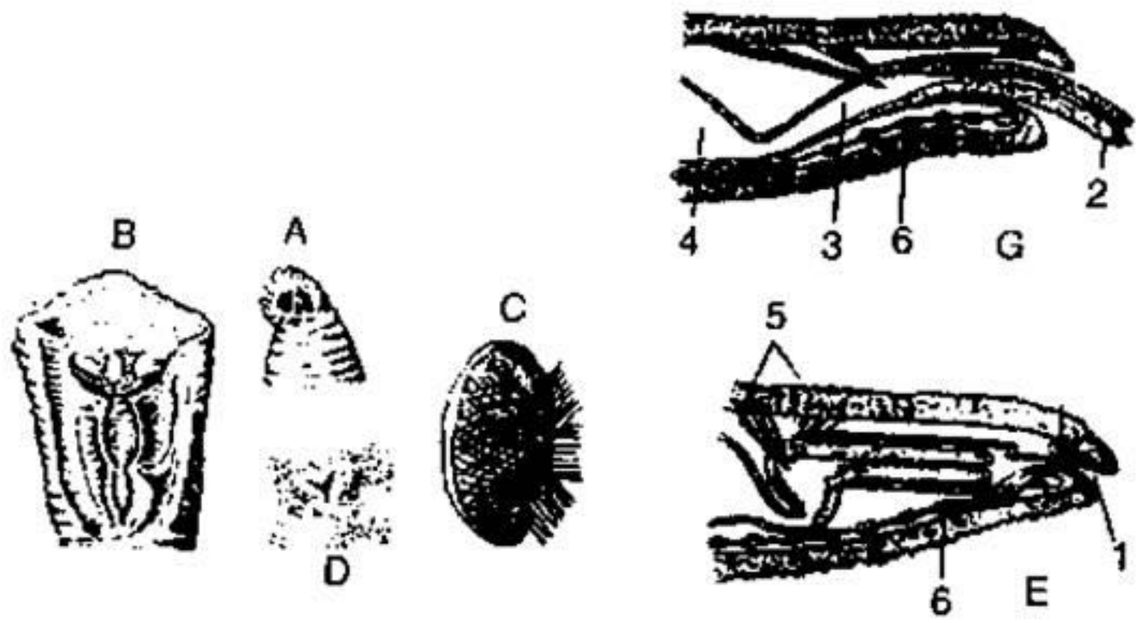
Hình 11.28 - Cắt ngang qua thân đỉa *Hirudo medicinalis* (theo *Radu*)
1. Mô bì; 2. Ống lưng; 3. Dạ dày; 4. Tế bào bài tiết; 5. Cơ dọc; 6. Túi dạ dày; 7. Ống bên; 8. Ống dẫn sinh dục; 9. Xoang trước thận; 10. Dây thần kinh; 11. Ống bụng; 12. Tuyến tinh; 13. Đỉnh thận; 14. Lỗ bài tiết; 15. Nang thận; 16. Cơ lưng bụng; 17. Hậu thận; 18. Cơ dọc; 19. Cơ vòng; 20. Tầng cuticun.

sinh dục; *phần sau đai* gồm 15 đốt (từ đốt XII - XXVI) và *phần cuối* gồm các đốt hình thành giác sau (h.11.27).

Thành cơ thể (h.11.28) của đỉa cũng có các phần chính của thành cơ thể giun đốt nói chung. Đáng chú ý là bao cơ rất khỏe gồm 3 lớp: cơ vòng, cơ xiên và cơ dọc. Ngoài ra còn có các cơ lưng bụng. Đỉa có thể bò theo kiểu sâu đo hay bơi bằng uốn sóng trong mặt phẳng đứng. Quá trình phân hóa bao cơ thành các chùm cơ có mức độ phù hợp với cách đi chuyển và mức độ hoạt động của từng nhóm đỉa. Ngoài hoạt động chuyển vận, phần lớn đỉa còn hoạt động hô hấp bằng cách bám giác miệng vào giá thể và cơ thể uốn mình làn sóng để tạo dòng nước giàu oxy luôn thấm bề mặt cơ thể. Giữa thành cơ thể và nội quan của đỉa có nhu mô đệm với mức độ phát triển khác nhau tùy nhóm.

Hệ tiêu hóa. Cơ quan tiêu hóa bắt đầu từ lỗ miệng ở đáy giác miệng rồi đến khoang miệng, hầu, thực quản, dạ dày, ruột giữa và ruột thẳng, đổ ra ngoài ở hậu môn giữa đường lưng ở gốc giác sau.

Cấu tạo chi tiết các phần của hệ tiêu hóa thay đổi nhiều tùy theo cách lấy thức ăn của từng nhóm đỉa. Đỉa có vòi, tùy nhóm, hoặc bắt mồi (Herpobdellidae ăn giun ít tơ nước ngọt), hoặc tiết enzym tiêu hóa phân giải thức ăn trong cơ thể mồi rồi mới hút vào ống tiêu hóa (nhiều loài vét như vét ốc, vét trai, vét cua...). Thích ứng với cách bắt mồi, hầu của bộ Đỉa có vòi có thể tạm thời thò ra để bắt thức ăn hoặc tiết dịch tiêu hóa vào cơ thể mồi, rồi sau đó lại thu vào trong khoang hầu



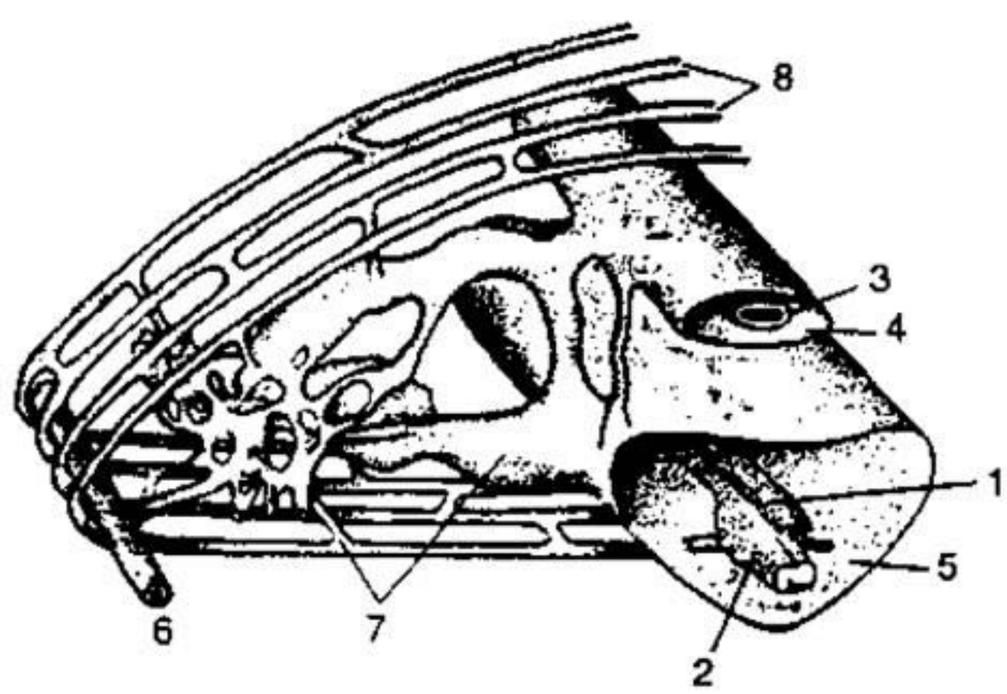
Hình 11.29 - Phần trước của ống tiêu hóa đỉa trâu (A-D) và vét (E-G) *(theo Scriabin)*

A - Giác trước nhìn phía bụng; B - Mổ theo đường bụng; C - Một hàm; D - Vết cắn trên da; E - Vòi của *Glossiphonia complanata* lúc bình thường; G - Vòi khi phóng ra ngoài 1. Miệng; 2. Vòi; 3. Thực quản; 4. Dạ dày; 5. Tuyến nước bọt; 6. Chuỗi thần kinh.

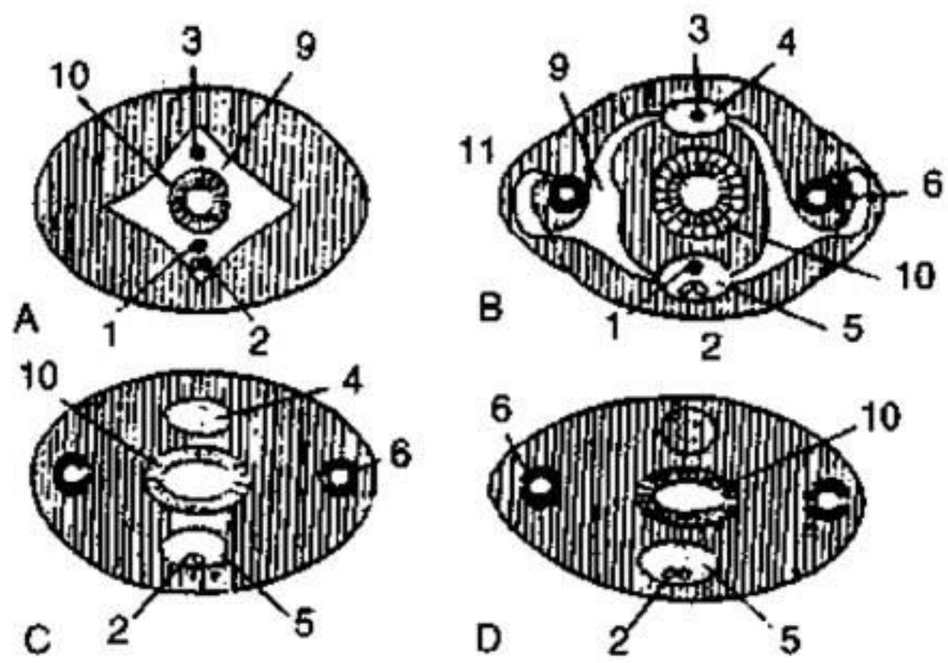
(h.11.29E,G). Dạ dày và ruột giữa của nhóm này có thể hoặc chỉ là một ống đơn giản (Herpobdellidae), hoặc có nhiều túi bên để dự trữ dịch thức ăn (đỉa cá, vét).

Đỉa có hàm (đỉa trâu, vắt...) sống nhờ máu của vật chủ, có phần ruột trước biến đổi phức tạp. Trong khoang miệng của bộ Đỉa có hàm có 3 hàm, thực chất là 3 gờ cơ: 1 gờ ở phía lưng và 2 gờ ở 2 bên, dọc bờ trên mỗi gờ có 2 dãy răng sắc nhọn (h.11.29A-D). Khi bám vào da vật chủ, gờ cơ hoạt động như cưa, cứa vào da gây vết thương hình hoa thị làm chảy máu vật chủ. Hầu có thành cơ khỏe hút máu vào ống tiêu hóa của đỉa. Nhờ chất hirudin chống đông máu tiết ra từ tuyến đơn bào trên thành hầu, máu của vật chủ không bị đông và đỉa chỉ rời vật chủ khi đã hút no máu. Vết đỉa cắn, cũng do chất hirudin mà khó cầm máu. Dạ dày của nhóm này thường có nhiều đôi túi bên (h.11.27; 11.28) giúp tăng lượng máu dự trữ, nhờ thế sau mỗi lần hút máu đỉa trâu có thể nhịn ăn hàng tháng.

Hệ tuần hoàn đầy đủ chỉ có ở bộ Đỉa có tơ và bộ Đỉa có vòi. Cấu tạo chung giống như ở giun ít tơ: hệ tuần hoàn kín, có phần chính là mạch lưng, mạch bụng và mạch nối. Ngoài hệ tuần hoàn chính thức, chức năng của hệ tuần hoàn của Đỉa có vòi một phần do thể xoang đảm nhận



Hình 11.30 - Cấu tạo một đôi túi thể xoang (vẽ một bên) của đỉa có vòi *Placobdella costata* (theo *Oka*). 1. Mạch máu bụng; 2. Chuỗi thần kinh; 3. Mạch máu lưng; 4. Ống lưng; 5. Ống bụng; 6. Ống bên; 7. Hệ khe hổng bên; 8. Khe hổng dưới da.



Hình 11.31 - Sơ đồ thể xoang của đỉa trên bản cắt ngang (theo *Dogel*)

A - Đỉa có tơ *Acanthobdella*; B - Đỉa có vòi *Piscicola;* C - Đỉa trâu *Hirudinaria*; D - Đỉa *Herpobdella*. Ghi chú như hình 11.30; Thêm: 9. Thể xoang; 10. Ruột; 11. Túi bên.

(h.11.30;11.31). Ở bộ Đỉa không vòi hệ tuần hoàn chính thức bị tiêu biến và thể xoang làm nhiệm vụ của hệ tuần hoàn. Đây là một ví dụ điển hình về *hiện tượng thay thế* trong tiến hóa tương hỗ của 2 cơ quan trong một cơ thể. Hình 11.31 giới thiệu các bước chuyển tiếp của quá trình thay thế (thay thế một cơ quan bằng một cơ quan khác cùng chức năng sinh lý nhưng có nguồn gốc khác) trong các nhóm đỉa.

Điều này giải thích hiện tượng chuỗi thần kinh nằm trong "mạch máu bụng" (bộ Đỉa không vòi). Máu của Đỉa không vòi có hemoglobin còn ở Đỉa có vòi nói chung không có sắc tố hô hấp.

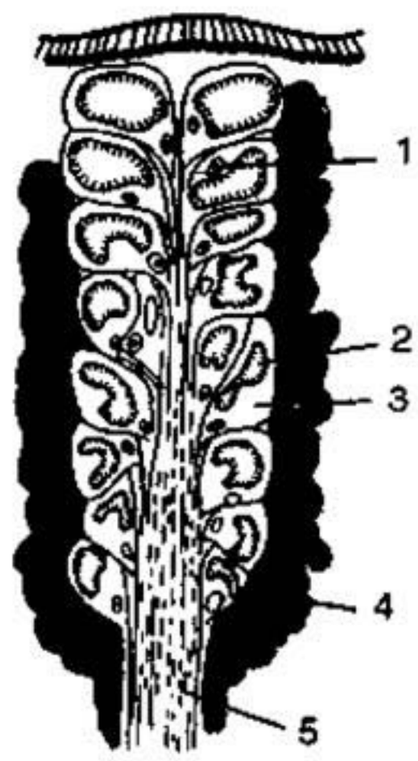
Trong thể xoang có mô hình chùm có lẽ làm nhiệm vụ "thận tích trữ", tương tự tế bào màu vàng của giun ít tơ.

Trừ một vài loài có mang ở một số đốt làm nhiệm vụ hô hấp (*Ozobranchus*, *Branchelion* ...) còn phần lớn đỉa không có cơ quan hô hấp chuyên hóa. Quá trình hô hấp tiến hành trên khắp bề mặt cơ thể.

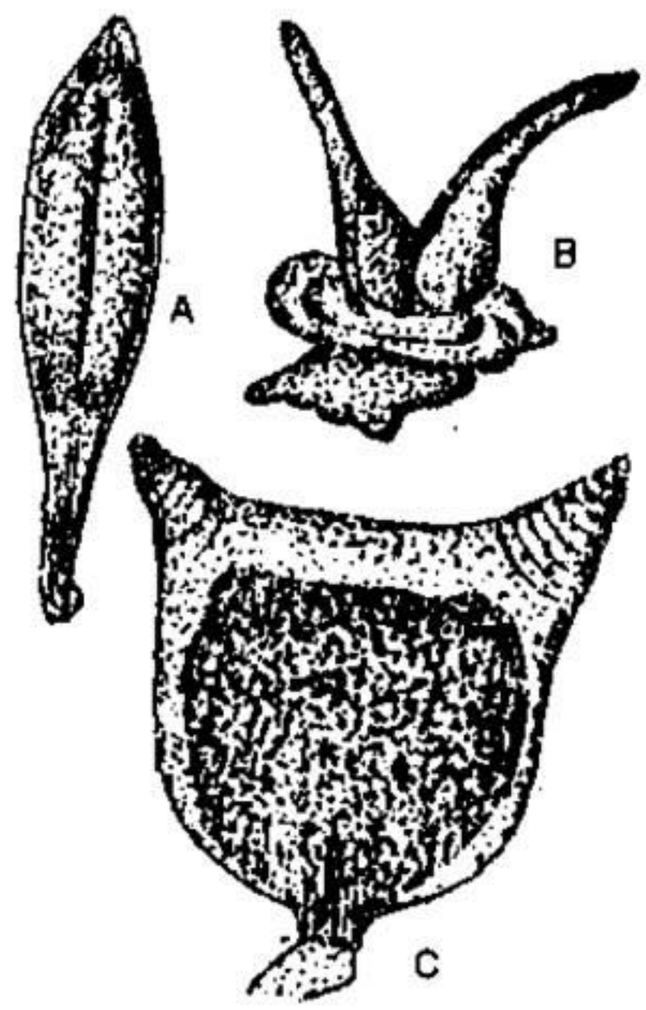
Hệ bài tiết. Đỉa có 10 - 17 đôi hậu đơn thận. Do thể xoang bị tiêu giảm, cấu tạo của hậu đơn thận cũng thay đổi ít nhiều so với kiểu cấu tạo điển hình của giun đốt. Hậu đơn thận của vét có phễu thận có lông hướng vào thể xoang; phần phình không lát lông làm nhiệm vụ thực bào và ống bài tiết xuyên qua dãy tế bào. Dịch bài tiết được thải ra ngoài qua lỗ bài tiết. Hậu đơn thận của đỉa trâu phân hóa xa hơn (h.11.28). Phễu thận bít kín ở tận cùng và áp sát hay nằm gần túi bên của hệ khe hổng. Trong túi bên có cơ quan lông có lẽ là phần còn lại của phễu thận hướng vào thể xoang. Trước khi đổ ra ngoài ống dẫn thận phình to thành bóng đái. Lỗ bài tiết của đỉa trâu ở mặt bụng, còn của vét chuyển sang hai bên cơ thể.

Hệ thần kinh và giác quan. Hệ thần kinh có cấu tạo theo kiểu chung của giun đốt. Hạch dưới hầu là kết quả tập trung của 7 hạch. Tập trung hạch thần kinh chứng tỏ tập trung đốt ở phần tương ứng. Có hệ thần kinh giao cảm.

Ngoài các tế bào cảm giác dưới da, đỉa có cơ quan cảm giác chuyên hóa là mắt (h.11.32) và nhú cảm giác ở mỗi đốt. Mắt cấu tạo đơn giản. Dưới lớp cuticun dày có các tế bào cảm quang có không bào hình cầu hoặc hình thùy ở giữa, đáy mỗi tế bào xuất phát dây thần kinh tới hạch thần kinh mắt. Hình như đỉa chỉ phân biệt được sáng tối. Nhú cảm giác thường phân bố trên vành giữa ở mỗi đốt.



Hình 11.32 - Cắt dọc mắt đỉa *Hirudo medicinalis* (theo *Hess*)
1. Nhân của tế bào thị giác; 2. Que cảm quang; 3-4. Sắc tố; 5. Dây thần kinh mắt.



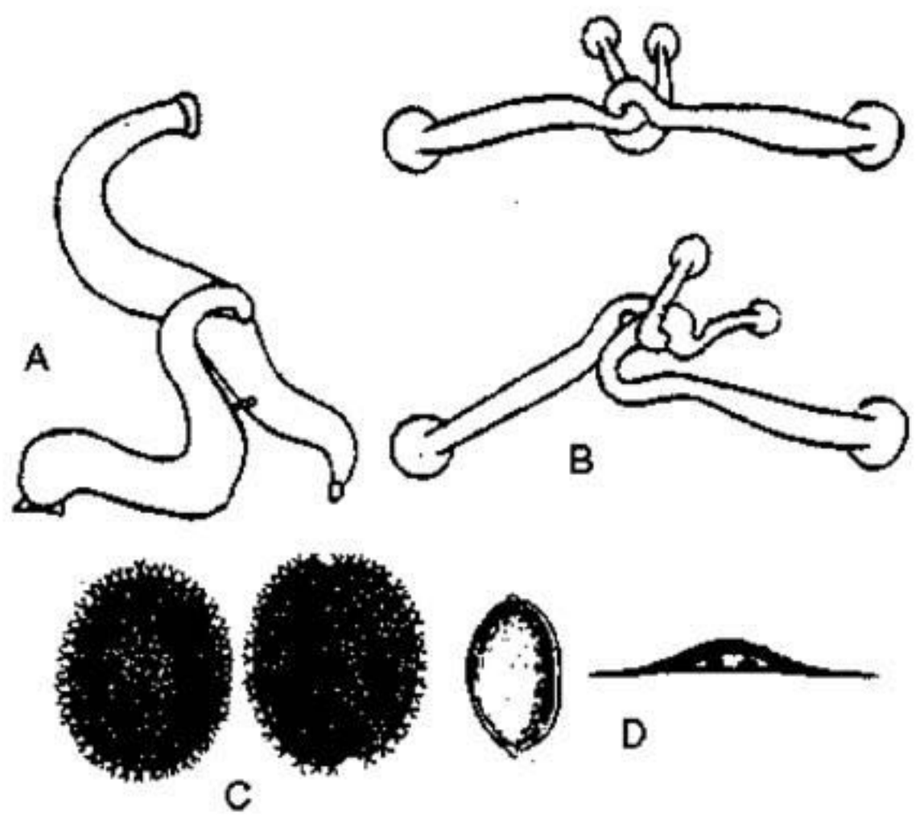
Hình 11.33 - Bó tinh của một số đỉa (theo *Brumpt*)
A. Vét *Glossiphonia complanata*;
B. *Herpobdella octoculata*;
C. *Tracheobdella punctata*.

Hệ sinh dục. Đỉa không có khả năng sinh sản vô tính. Cũng như giun ít tơ, đỉa lưỡng tính. Cơ quan sinh dục có vị trí cố định. Đai sinh dục chiếm 3 đốt X - XII. Lỗ sinh dục đực và cái bao giờ cũng nằm trong các đốt sinh dục. Lỗ sinh dục đực ở phía trước, thường ở mặt bụng của đốt X hay XI, lỗ sinh dục cái ở phía sau, thường ở mặt bụng của đốt XI hay XII. Vị trí cụ thể của lỗ sinh dục nói chung không thay đổi trong từng loài.

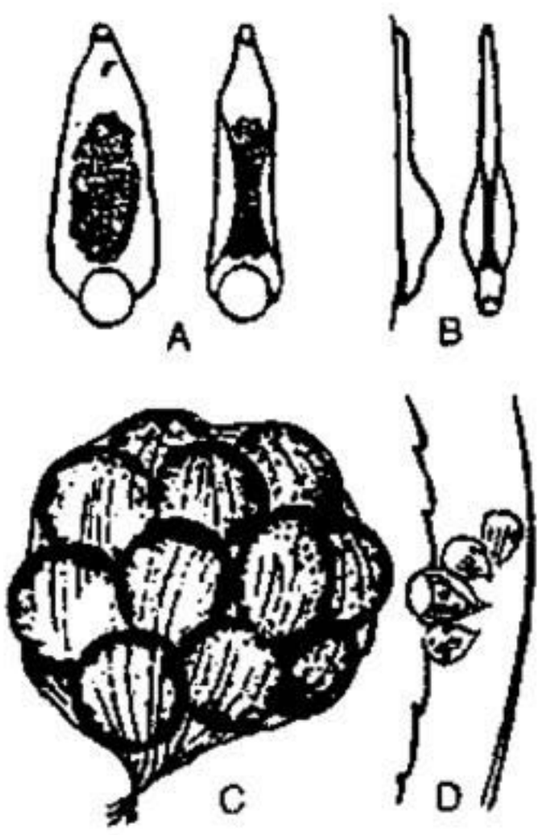
Cơ quan sinh dục đực có từ 4 - 10 đôi tuyến tinh và bắt đầu từ đốt XII hoặc XIII. Từ các tuyến tinh có các ống thoát tinh đổ vào 2 ống dẫn tinh chạy dọc hai bên cơ thể. Về phía trước, ống dẫn tinh phình to thành túi tinh có thành dày và 2 tinh nang đổ vào bầu tinh là túi có thành cơ khỏe và tập trung các tế bào tuyến. Bầu tinh của các họ trong bộ Đỉa có vòi và họ Herpoblellidae không lộn được ra ngoài thành cơ quan giao phối, chúng hình thành các bao tinh. Do đó bao tinh thường có hình dạng tương ứng với hình dạng của bầu tinh của mỗi loài (h.11.33). Bầu tinh của các loài trong họ đỉa trâu có phần cuối lộn được ra ngoài thành cơ quan giao phối (penis) và trong quá trình sinh sản không hình thành bao tinh.

Cơ quan sinh dục cái thường nằm trước các tuyến tinh và sau bầu tinh. Thường có một đôi tuyến trứng. Từ tuyến trứng xuất phát ống dẫn trứng ngắn. Hai ống dẫn trứng ngắn tập trung thành một âm đạo và đổ ra ngoài ở lỗ sinh dục cái.

II- SINH SẢN VÀ PHÁT TRIỂN



Hình 11.34 - Hoạt động sinh dục và hình dạng kén của một số đỉa (A theo *Bojanus*; B theo *Smicht*)
A - *Hirudo medicinalis*; B - *Piscicola geometra*;
C - Kén đỉa trâu; D - Kén đỉa xám.



Hình 11.35 - Trứng của một số loài vét (từ *Herter*)
A,B - Vét mang trứng; C - Chùm trứng của *Glossiphonia complanata*; D - Chùm trứng của *Protoclepis tessulata* bám trên cây thủy sinh.

Quá trình thụ tinh tiến hành khác nhau ở mỗi nhóm. Các loài có cơ quan giao phối như đỉa trâu, đỉa đui tiến hành thụ tinh trong (h.11.34). Các loài không có cơ quan giao phối như các loài vét thụ tinh gián tiếp. Bao tinh của cá thể này được gắn vào thành cơ thể của cá thể khác khi thụ tinh, thường thì được gắn vào một vùng nhất định sau lỗ sinh dục cái. Tinh trùng từ bao tinh trùng sẽ chui vào cơ thể vét và di chuyển về tuyến trứng nhờ một loại mô phân hóa ở vùng thụ tinh và liên hệ với tuyến trứng, gọi là mô định hướng.

Từ 2 ngày đến hàng tháng sau khi thụ tinh, đai sinh dục tuột về phía trước (bằng động tác lùi cơ thể trong chỗ hẹp) để tạo thành kén chứa trứng thụ tinh. Số lượng trứng trong kén và hình dạng của

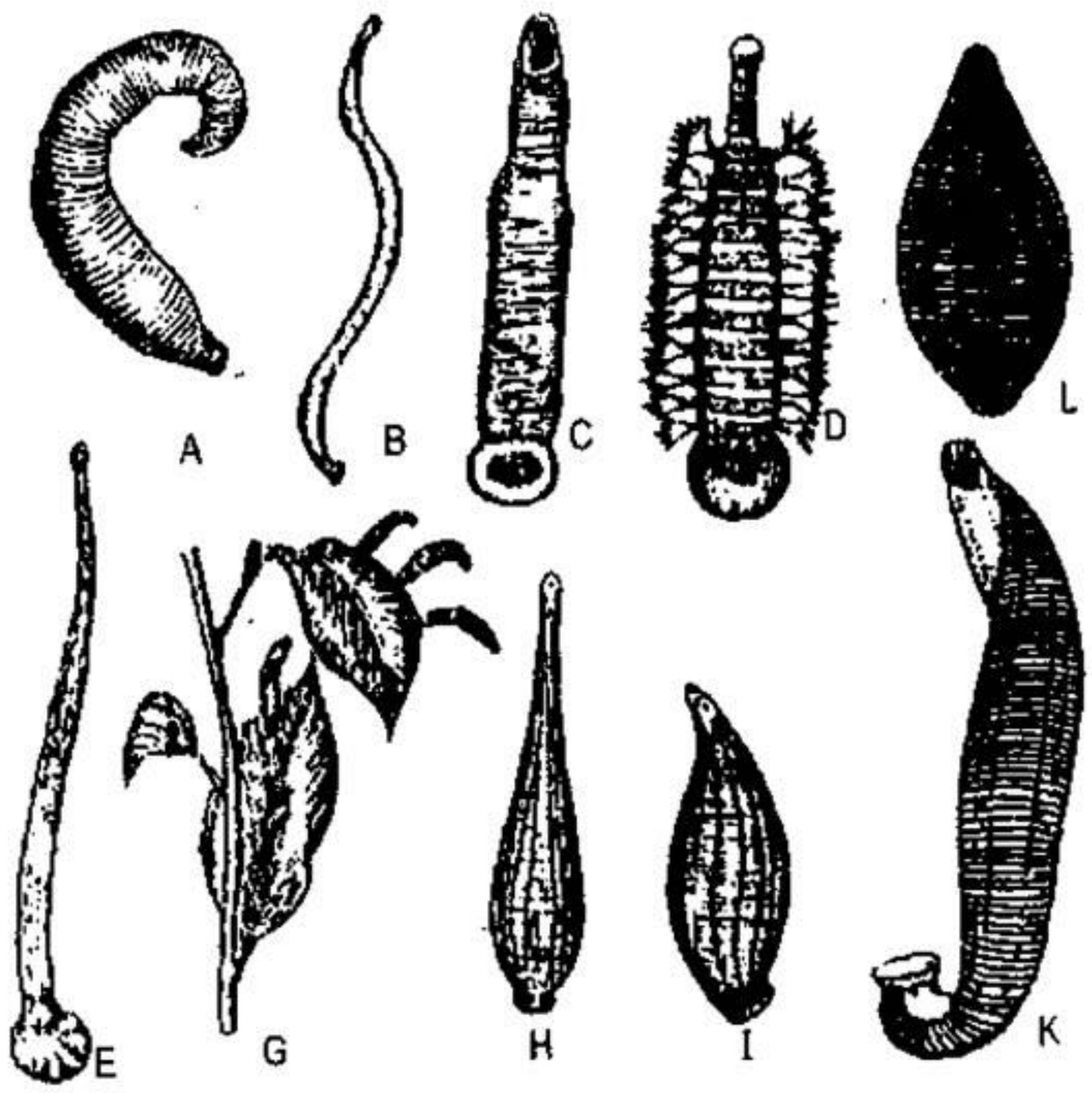
kén thay đổi tùy loài hay tùy nhóm. Kén của Ichthyobdellidae chỉ có 1 trứng và thường bám trên cơ thể vật chủ, kén đỉa trâu giống kén tằm nhưng màu xám và bé hơn, có hàng chục trứng, kén của *Dina weberi* giẹp bám trên lá cây thủy sinh. Kén của các loài trong họ Vét không điển hình, hoặc dưới dạng 1 màng bao trứng dính vào lỗ sinh dục của mẹ, hoặc mất hẳn và trứng được giữ và bảo vệ ở mặt dưới bụng mẹ (h.11.35).

Trứng phân cắt tương tự trứng giun ít tơ và phát triển không qua biến thái để cho đỉa trưởng thành.

III- PHÂN LOẠI

Có 3 bộ (h.11.36)

Bộ Đỉa có tơ (Acanthobdellida). Nhóm đỉa cổ (Archihirudinea) còn giữ nhiều đặc điểm của giun ít tơ: có tơ ở phần đầu, thể xoang không bị tiêu giảm, bao cơ và lớp cơ xiên không phát triển, giác còn sơ khai. Hiện biết 2 loài Acanthobdella: *A. livanovi* và *A. pelidina*.



Hình 11.36 - Một số đại diện của lớp Đỉa (theo *Thái Trần Bái*)
A - Đỉa tơ (*Acanthobdella peledina*);
B - *Carcinobdella cyclostoma*;
C - *Levinsenia rectangulata*;
D - *Ozobranchus jantseanus*;
E - Đỉa cá (*Piscicola geometra*);
G - Vắt (*Haemadipsa ceylonica*);
H - *Helobdella sp*;
I - Vét nâu (*Glossiphonia weberi*);
K - *Hirudo medicinalis*;
L - *Haementaria costata*.

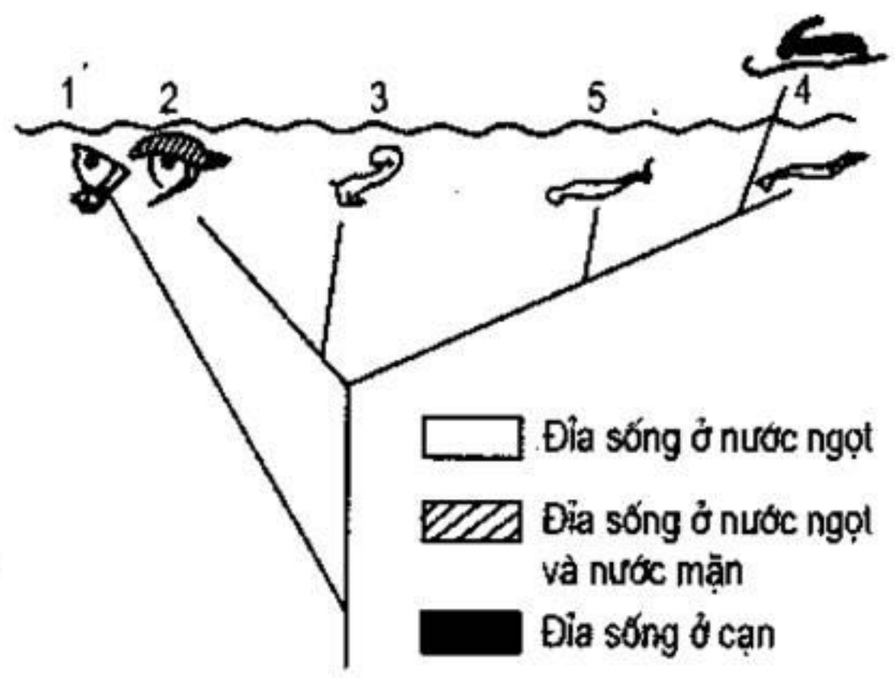
Bộ Đỉa có vòi (Rhynchobdellida). Có vòi, có bao cơ đặc trưng của đỉa (3 lớp cơ), thể xoang bị thu hẹp thành hệ khe hổng bao quanh các nội quan và hệ tuần hoàn. Có 2 họ: họ Đỉa cá (Ichthyobdellidae) và họ Vét (Glossiphonidae).

Ở nước ngọt thường gặp các loài vét: vét nâu (*Glossiphonia weberi*) thường sống bám trên rễ bèo; vét xanh (*Glossiphonia reticulata*) sống lẫn với vét nâu và gặp thường xuyên trên cơ thể đỉa đui, đỉa trâu và cũng gặp trong khoang áo trai; vét trai (*Placobdella sp.*) gặp nhiều trong khoang áo trai; vét cua sọc (*Paraclepsis sp.*) có 7 dải nâu chạy dọc phía lưng, sống trên cơ thể cua. Ngoài ra vét còn ký sinh trong khoang áo hay trên khối gan của cua. Vét *Torix mirus* gặp ở vùng núi Cao Bằng.

Bộ Đỉa không vòi (Arhynchobdellida). Có 2 họ: họ Đỉa trâu hay Đỉa có hàm (Hirudinidae hay Gnathobdellidae) và họ Herpobdellidae. Họ Đỉa trâu gồm các loài có bao cơ phân hóa thành chùm cơ, có hệ tuần hoàn tiêu biến và được thay bằng thể xoang.

Các loài phổ biến: đỉa trâu (*Hirudinaria manillensis*), đỉa đui (*Whitmania laevis*) sống trong nước ngọt; tắc te (*Dinobdella ferox*) sống trong nước suối khi còn non và thường chui vào sống trong khoang mũi trâu bò, chó và cả người khi uống nước suối và vắt (*Haemadipsa*) sống ở cạn. Trong họ Herpobdellidae thường gặp *Dina weberi*. Herpobdellidae thiếu hàm và ăn thịt.

Có thể dùng sơ đồ hình 11.37 để tóm tắt quan hệ họ hàng của các họ chính trong lớp Đỉa và mối liên quan của chúng với điều kiện sống.



Hình 11.37 - Sơ đồ quan hệ họ hàng của các họ trong lớp Đỉa (theo *Thái Trần Bái*).
1. Đỉa có tơ; 2. Đỉa cá; 3. Vét; 4. Đỉa trâu; 5. Herpobdellidae.

LỚP SÁ SÙNG (SIPUNCULIDA)

Hiện biết khoảng 350 loài sống ở biển, chui rúc trong đáy cát, bùn, hoặc trong vỏ rỗng các vật khác, gặp cả ở biển sâu 7.000-10.000m. Cơ thể thường rất bé, chiều dài tính bằng milimét, tuy có một vài loài dài tới hàng mét.

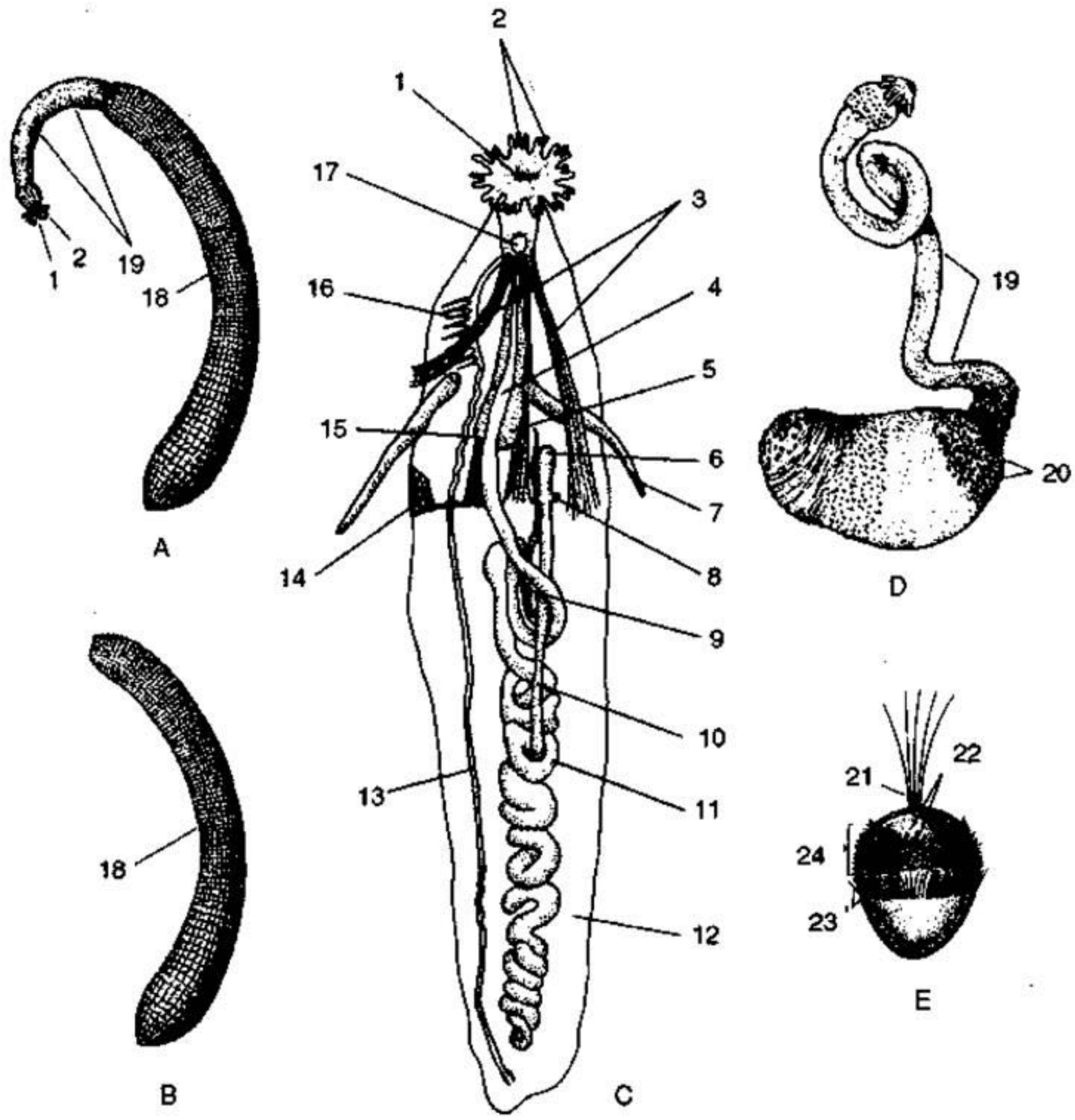
Hình thái ngoài và cấu tạo trong của Sipunculida được giới thiệu trên hình 11.38. Cơ thể không phân đốt, có phần thân phía sau và một vòi phía trước. Trên vòi có các nhú cảm giác hóa học. Vòi có thể thu vào trong thân nhờ cơ thu vòi và thò ra nhờ sức ép của dịch thể xoang. Đỉnh vòi có lỗ miệng, bao quanh bằng các tua miệng. Tua miệng thu lượm vụn hữu cơ trong bùn đáy để chuyển vào lỗ miệng. Hoạt động của tua miệng nhờ túi co duỗi tua, bám trên thành thực quản, tách biệt với thể xoang, theo cơ chế tương tự như hoạt động chân ống của da gai.

Sipunculida ăn cặn vẩn. Hậu môn không ở tận cùng, mở ra phía lưng ở phần trước cơ thể. Có thể xoang lớn. Tuy không có hệ tuần hoàn nhưng dịch thể xoang chứa huyết cầu tố hemerythrin. Trong dịch thể xoang còn có các thể đa bào hình cốc, chúng bắt các chất thải rắn để thải ra ngoài. Cơ quan bài tiết là một đôi hậu đơn thận.

Sipunculida phân tính. Trứng phân cắt xoắn ốc. Phát triển qua ấu trùng trochophora, ở một số loài trước khi cho trưởng thành còn phải qua dạng ấu trùng riêng biệt, ấu trùng pelagosphera. Lá phôi giữa hình thành theo kiểu đoạn bào, nhưng không phân đốt tiếp theo.

Còn nhiều nghi vấn về vị trí phân loại học của Sipunculida. Phân cắt trứng, cách hình thành lá phôi giữa và hình thái của ấu trùng trochophora là các đặc điểm của giun đốt. Tuy nhiên cơ thể của Sipunculida không hề có tơ và không có dấu vết phân đốt. Mặt khác các dẫn liệu phân tử lại chứng tỏ sự gần gũi của Sipunculida với thân mềm.

Ở biển nước ta hiện biết 21 loài Sipunculida. Trong đáy bùn và đáy cát vùng triều và dưới triều thường gặp các loài trong giống *Phascolosoma*, *Sipunculus* và *Siphonosoma*. Trong vùng đá san hô thường gặp các loài trong giống *Aspidosiphon*, *Cloeosiphon* và *Lithacrosiphon*. *Aspidosiphon steenstrupii* là loài phá hoại san hô tạo rạn.



Hình 11.38 - Hình thái cấu tạo của *Sipunculus nudus* (A - Hình dạng ngoài khi vòi duỗi và khi vòi co (B); C - Cấu tạo trong), của *Phascolion sp.* (D) và ấu trùng trochophora của *Golfingia sp.* (E) (từ *Pechenik*)
1.Lỗ miệng; 2. Tua miệng; 3. Cơ co vòi lưng; 4. Thực quản; 5. Túi lưng co duỗi tua; 6. Hậu môn; 7. Thận; 8. Tuyến trực tràng; 9. Túi trực tràng; 10. Trực tràng; 11. Ruột; 12. Thể xoang; 13. Dây thần kinh bụng; 14. Cơ co vòi bụng; 15. Túi bụng co duỗi tua; 16. Nhánh thần kinh bên; 17. Não; 18. Thân; 19. Vòi; 20. Nhú cảm giác; 21. Chùm lông đỉnh; 22. Mắt; 23. Vành lông sau; 24. Vành lông trước.

Một số loài được dùng làm thực phẩm như sâu đất (*Phascolosoma arcuatum*), có mật độ cao trong bùn đáy rừng ngập mặn và sá sùng (*Sipunculus nudus*) sống từ vùng triều đến vùng dưới triều trong nền đáy cát.

NGUỒN GỐC VÀ TIẾN HÓA CỦA GIUN ĐỐT

Xét nguồn gốc của giun đốt, không thể bỏ qua nguồn gốc của thể xoang. Trong động vật đa bào, có thể phân biệt 3 kiểu xoang cơ thể: *phôi xoang* (blastocoelum), *liệt xoang* (schizocoelum) và xoang cơ thể thứ sinh hay *thể xoang* (coelum).

Phôi xoang là phần ứng với khoảng trống giữa lá phôi trong và lá phôi ngoài của phôi vị, chỉ gặp trong quá trình phát triển phôi hoặc ấu trùng còn non của một số ít nhóm động vật.

Liệt xoang là khoảng trống giữa đám tế bào nhu mô đệm có nguồn gốc từ lá phôi giữa.

Phôi xoang và liệt xoang đều là xoang nguyên sinh của cơ thể. Chúng trực tiếp với nội quan, không có lớp mô bì riêng ngăn cách chúng với thành cơ thể và thành nội quan, nên chỉ được coi như khoảng trống xen giữa các nội quan.

Xoang thứ sinh của cơ thể hay *thể xoang* trái lại, không chỉ là khoang trống giữa các nội quan, mà mang tính chất một cơ quan thực sự với hoạt động sống của nó.

Có thể thể xoang của giun đốt đã hình thành từ liệt xoang của giun thấp, do quá trình mô bì hóa tế bào lá phôi giữa, đáp ứng nhu cầu chuyển vận bằng sóng nhu động của bao cơ bọc cơ thể và phản lực của dịch thể xoang. Kiểu chuyển vận này phổ biến ở giun đốt, đặc biệt ở nhóm chui rúc trong bùn. Thể xoang của động vật có miệng thứ sinh tuy trực tiếp hình thành từ lõm ruột (xoang vị ngoại biên), có thể coi là *con đường rút gọn* của kiểu hình thành thể xoang của giun đốt từ liệt xoang.

Trong ngành Giun đốt thì nhóm trung tâm là Giun nhiều tơ sống ở biển. Một số chuyển vào nước ngọt rồi lên cạn, chui rúc trong bùn đất, hình thành lớp Giun ít tơ. Đỉa là nhóm chuyên hóa theo đời sống ký sinh ngoài, có nguồn gốc từ Giun ít tơ. Một hướng khác chuyên hóa theo đời sống chui rúc trong bùn đáy biển, ăn cặn vẩn, hình thành lớp Echiurida và Sipunculida hoặc chuyên hóa theo đời sống định cư trong ống thân, ăn theo kiểu thấm chất hữu cơ hòa tan trong bùn đáy hay trong nước biển, hình thành lớp Mang râu.

Cơ thể giun nhiều tơ, nhất là ở các loài cổ (Giun đốt cổ) và giun nhiều tơ sống di động còn giữ nhiều đặc điểm đặc trưng của ngành, như phân đốt đồng hình, một số hệ cơ quan (tuyến sinh dục, hệ bài tiết) phân bố trên nhiều đốt, có chi bên và giác quan phát triển. Khi chuyển sang đời sống chui rúc trong bùn đất cơ thể chia đốt đã tiến hóa theo hướng hoặc mất đặc điểm chia đốt bằng cách tiêu giảm các vách đốt, biến thể xoang thành khoang chung và triệt để sử dụng áp suất của dịch thể xoang trong chuyển vận (Echiurida, Sipunculida). Với kiểu sống trong ống vỏ, cơ thể và thể xoang vẫn giữ đặc điểm chia đốt trên toàn bộ (nhóm giun nhiều tơ định cư) hay một phần cơ thể (Mang râu). Với kiểu dinh dưỡng riêng, cơ thể mang râu chịu nhiều biến đổi so với giun nhiều tơ sống trong ống, tiêu giảm hệ tiêu hóa ở trưởng thành và ở nhóm sống trong môi trường giàu chất độc H_2S, hình thành thể nuôi chứa vi khuẩn hóa tổng hợp cộng sinh.

So với giun nhiều tơ thì cấu tạo của nội quan ở các lớp sống chui rúc trong bùn và trong đất tinh giản hơn, tập trung ở một số đốt (ví dụ số lượng tuyến sinh dục của giun ít tơ ít hơn so với giun nhiều tơ và tập trung ở các đốt sinh dục) và có phần đầu, chi bên và giác quan tiêu giảm. Nhóm Giun đỉa trong lớp Giun ít tơ và nhóm Đỉa tơ trong lớp Đỉa là các nhóm chuyển tiếp chứng tỏ Đỉa có nguồn gốc từ Giun ít tơ. Từ Giun ít tơ sang Đỉa, một mặt tiến hóa theo hướng cố định số đốt (tất cả đỉa có 33 đốt), cố định các phần cơ thể (đốt sinh dục, đốt biến thành giác ... trong cả lớp) và mặt khác hình thành những đặc điểm thường gặp ở động vật ký sinh hay ít chuyển vận như nhu mô phát triển, thể xoang bị chèn ép, thu nhỏ hoặc ít phát triển... Do kiểu ký sinh đặc biệt của đỉa mà hệ cơ của chúng rất phát triển.

Nói chung theo hướng Giun nhiều tơ - Giun ít tơ - Đỉa, cơ thể có số đốt và nội quan kiên định dần theo một sơ đồ cấu tạo thống nhất: hiện tượng tinh giản nội quan phân đốt dị hình ngày càng thể hiện rõ. Chúng ta sẽ gặp lại các hướng tiến hóa này ở ngành Chân khớp là ngành có nguồn gốc từ Giun đốt.

TÓM TẮT

1. Ngành Giun đốt

Hiện biết khoảng 12000 loài, sống ở biển, nước ngọt và ở cạn. Ngành mở đầu mức độ tổ chức mới của cơ thể động vật: có thể xoang chính thức và có đủ các hệ cơ quan. So với Giun giẹp, Giun đốt có thêm chi bên, cơ quan di chuyển chuyên hóa; có thêm mang, cơ quan hô hấp ở nước và có thêm hệ tuần hoàn kín. Cơ quan bài tiết là các đôi hậu đơn thận. Thần kinh kiểu bậc thang hoặc chuỗi.

Cơ thể phân đốt. Tính chất đồng hình trong phân đốt còn rõ ở nhiều nhóm.

Trứng phân cắt xoắn ốc, hoàn toàn và xác định. Phát triển qua ấu trùng trochophora, tuy ở một số nhóm giai đoạn ấu trùng thu gọn trong trứng và trứng nở ngay thành con non.

Có 6 lớp: Giun nhiều tơ, Mang râu, Echiurida, Giun ít tơ, Đỉa và Sá sùng. Về các lớp Mang râu, Echiurida và Sá sùng còn có nhiều ý kiến khác nhau về vị trí phân loại.

2. Lớp Giun nhiều tơ

Hiện biết khoảng 4000 loài, sống ở biển (trừ số rất ít loài chuyển sang sống trong nước ngọt hoặc trên cạn). Có 2 nhóm: Di động *và* Định cư. *Nhóm Di động còn giữ nhiều đặc điểm của ngành Giun đốt.*

Cơ thể Giun nhiều tơ Di động còn giữ nhiều đốt giống nhau, chia làm 3 phần không đều nhau: phần trước miệng *tập trung giác quan,* phần thân *gồm nhiều đốt, mỗi đốt mang một đôi chi bên và* phần đuôi *là đốt cuối cùng mang sợi đuôi. Phát triển qua ấu trùng trochophora bơi tự do, rồi metatrochophora bò trên nền đáy. Có 2 nhóm đốt khác nhau trong quá trình hình thành:* đốt ấu trùng *và* đốt sau ấu trùng.

Ở biển Giun nhiều tơ là thức ăn quan trọng của cá ăn đáy.

3. Lớp Mang râu

Hiện biết khoảng 120 loài, sống ở biển, thường là biển sâu, trong ống vỏ. Cơ thể có phần đuôi (opisthosoma) phân đốt. Có 2 nhóm khác nhau về hình thái phần trước thân: Perviata *và* Vestimentifera. *Trưởng thành tiêu giảm hệ tiêu hóa. Phân tính. Vestimentifera sống trong môi trường giàu H_2S, dinh dưỡng nhờ vi khuẩn hóa tổng hợp tập trung trong thể nuôi. Phát triển qua ấu trùng trochophora.*

4. Lớp Echiurida

Có khoảng 150 loài sống chui rúc trong bùn biển. Vòi dạng thìa tập trung cặn vẩn làm thức ăn. Đơn tính. Dị hình chủng tính. Trứng phân cắt xoắn ốc và xác định. Phát triển qua ấu trùng trochophora.

5. Lớp Giun ít tơ

Có khoảng 4000 loài, phần lớn sống trong đất và trong các thủy vực nước ngọt, chui rúc trong bùn hoặc bò trên cây thủy sinh, rất ít loài sống trong vùng triều ven biển.

Giun ít tơ có chi bên tiêu giảm, chỉ còn lại tơ xếp thành chùm hay thành vành trên mỗi đốt. Giác quan trên đầu cũng tiêu giảm, nhất là ở các nhóm sống trong bùn hoặc trong đất.

Giun ít tơ lưỡng tính. Sinh sản hữu tính qua đai tạo kén. Tuyến sinh dục tập trung ở một số đốt chứ không rải trên nhiều đốt như ở Giun nhiều tơ.

Ở cạn giun đất góp phần quan trọng vào hình thành lớp đất trồng trọt. Ở nước Giun ít tơ là nguồn thức ăn của cá, nhất là cá ăn đáy.

6. Lớp Đỉa

Có khoảng 400 loài, sống trong nước ngọt, nước mặn và trên cạn. Có nhiều loài ký sinh ngoài trên cơ thể động vật có xương sống. Số ít ăn thịt.

Cơ thể có số đốt ổn định, một số đốt phía trước và phía sau biến thành giác bám. Chi bên tiêu biến hoàn toàn, chỉ còn để lại dấu vết là tơ trên một vài đốt phía trước ở nhóm Đỉa cổ.

Nhìn chung trong cả lớp có hiện tượng nhu mô phát triển thu nhỏ dần thể xoang, ở nhóm Đỉa không có vòi phần còn lại của thể xoang giữ chức năng của hệ tuần hoàn còn bản thân hệ tuần hoàn bị tiêu biến (hiện tượng thay thế *trong tiến hóa tương hỗ của 2 hệ cơ quan). Cơ quan tiêu hóa của đỉa có cấu trúc đa dạng ứng với cách dinh dưỡng của từng nhóm. Sinh sản hữu tính qua đai tạo kén.*

Một số loài đỉa ký sinh gây hại cá (Đỉa cá). Đỉa hút máu truyền ký sinh đường máu cho gia súc.

7. Lớp Sá sùng

Có khoảng 300 loài, sống ở biển, chui rúc trong bùn đáy, ăn cặn vẩn. Phần trước của cơ thể biến thành vòi thu duỗi được nhờ cơ vòi, hoạt động khi đào hang và di chuyển. Lỗ miệng ở đỉnh vòi có tua miệng bao quanh, ruột cuộn xoắn và hậu môn ở phần trước cơ thể phía lưng.

Trứng phân cắt xoắn ốc, phát triển qua ấu trùng trochophora.

CÂU HỎI

1. Giới thiệu đặc điểm của ngành Giun đốt và các biểu hiện cụ thể ở các lớp của ngành này.
2. Tìm cơ sở để lý giải vị trí phân loại học của Mang râu.
3. Giới thiệu đặc điểm sinh sản và phát triển của các lớp trong ngành Giun đốt.
4. Bằng dẫn chứng, giới thiệu vai trò thực tiễn của Giun đốt.

TÀI LIỆU ĐỌC THÊM

1. Nguyễn Bá, 1999 - Có phải mọi sinh vật trên Trái Đất này đều phụ thuộc vào năng lượng Mặt Trời không ? Sinh học ngày nay: 5,1(15): *9-10.*

2. *Thái Trán Bái, 1996* - Giun đất và môi trường. Sinh học ngày nay: 2,3(5): *39-41.*

3. Thái Trần Bái, 1999 - Về vị trí phân loại học của *Riftia pachyptila*. Sinh học ngày nay: 5, 3(17): *44-45.*

4. *Đặng Ngọc Thanh, Thái Trần Bái, Phạm Văn Miên, 1980* - Định loại động vật không xương sống nước ngọt Bắc Việt Nam. Phần Giun nhiều tơ và Giun ít tơ. Nxb. Khoa học và Kỹ thuật, Hà Nội: *81-180.*

5. *Edward B.Cutler, 1994* - The Sipuncula: their systematics, biology and evolution. Comstock Publishing Associates, a division of Cornell University Press Ithaca and London: *1-453.*

CHƯƠNG XII

NGÀNH CÓ MÓC (ONYCHOPHORA)

Đặc điểm xác định:

- Cơ thể phân đốt đồng hình. Mỗi đốt mang một đôi chi bên không phân đốt có vuốt ở tận cùng.
- Đôi phần phụ thứ hai biến thành hàm. Đôi phần phụ thứ ba biến thành nhú miệng tiết chất dính.
- Có ống khí sơ khai.

Ngành có đặc điểm chuyển tiếp giữa giun đốt và chân khớp. Chỉ có 1 lớp: lớp Ống khí nguyên thủy (Protrachaeta).

LỚP ỐNG KHÍ NGUYÊN THỦY (PROTRACHAETA)

Cơ thể có thể dài tới 15cm, phân đốt đồng hình với 13-43 đốt (h.12.1), mỗi đốt mang một đôi chi bên không phân đốt, hình mấu lồi, có ngón ngắn với 2 vuốt kitin ở tận cùng (h.12.1B). Đầu chưa phân hóa rõ. Trước miệng có đôi râu phân đốt giả, đôi mắt đơn kiểu giun đốt nằm sau đôi râu. Trong miệng có đôi hàm kitin. Hai bên đầu có đôi nhú tiết chất dính là cơ quan tấn công và tự vệ. Khi bị kích thích dịch nhầy có thể phóng xa 15cm. Thành cơ thể có bao mô bì cơ gồm cả 3 lớp cơ: vòng, xiên và dọc (h.12.2). Cơ trơn. Thể xoang hỗn hợp.

Hệ tiêu hóa có ruột trước (gồm hầu, thực quản), ruột giữa và ruột sau (h.12.1D). Đổ vào khoang miệng có tuyến nước bọt. Hệ thần kinh có não (gồm não trước, não giữa và não sau) và 2 dây thần kinh bụng chạy dọc, có cầu nối ngang. *Giác quan* ngoài râu, mắt, còn có các nhú cảm giác ở mặt ngoài cơ thể. *Cơ quan hô hấp* là các ống khí không phân nhánh đổ ra ngoài ở lỗ thở (h.12.1C). *Hệ tuần hoàn* chỉ có ống tim dài nằm trên ruột, có lỗ tim xếp phân đốt, không có mạch máu. *Hệ bài tiết* là các đôi ống, tương đồng với ống dẫn thể xoang và tương đương với hậu đơn thận của giun đốt.

Có ống khí nguyên thủy phân tính. *Cơ quan sinh dục* (h.12.1D) có cấu tạo đơn giản, ống dẫn sinh dục đổ ra ngoài ở đốt áp chót. Thụ tinh trong. Đẻ con.

Hiện biết khoảng 100 loài, sống trong rừng nhiệt đới ẩm (đã gặp ở Trung và Nam Mỹ, Trung và Nam Phi, Ấn Độ, Mã Lai, Tân Đảo, Tân Tây Lan và Ôxtrâylia), sống trong thảm mục, dưới hốc đá và dưới gỗ mục. Sinh hoạt về đêm. Có nhóm ăn thịt, ăn cỏ và ăn tạp. Hóa thạch *Aysheaia pedunculata* (h.12.1E) từ giữa Cambri trong trầm tích biển, hình thái chung của cơ thể gần với Ống khí nguyên thủy hiện sống nhưng về chi tiết có nhiều sai khác: chưa có ống khí, phân đốt chưa rõ, tận cùng của chân không có 2 vuốt mà có 6 tơ, không có hàm, không có nhú với tuyến dính, râu dạng lược. Đại diện hiện sống: *Peripatus* (châu Mỹ), *Peripatopsis* (châu Phi), *Peripatoides* (châu Đại Dương, h.12.1D; 12.2).

Hàng loạt đặc điểm chứng tỏ quan hệ họ hàng của Ống khí nguyên thủy với Giun đốt: cơ thể hình giun phân đốt đồng hình, cấu tạo của mắt, của bao mô bì cơ, phần phụ không phân đốt gần với chi bên và các đôi ống dẫn thể xoang làm nhiệm vụ bài tiết trên mỗi đốt. Nhiều đặc điểm khác lại mang tính chất chân khớp: thể xoang hỗn hợp, có cơ quan miệng, tim với các đôi lỗ tim, có ống khí, di chuyển bằng chân hơn là bằng phình duỗi cơ thể.

Mặt khác cấu tạo của hệ sinh dục và đặc điểm phát triển phôi lại thể hiện chuyên hóa thứ sinh. Hệ thần kinh bậc thang là đặc điểm của giun đốt thấp nhưng não với 3 phần (trước, giữa và sau) lại gần với chân khớp. Tổng hợp tất cả các đặc điểm trên, có thể coi ống khí nguyên thủy là nhóm có nguồn gốc từ giun đốt cổ nhưng sớm tách thành một nhánh riêng chuyển lên sống cạn, tiến hóa song song và gần gũi với chân khớp ở cạn.

TÓM TẮT

Ngành chỉ có một lớp: lớp Ống khí nguyên thủy. Hiện biết khoảng 100 loài sống trong thảm mục, dưới hốc đá, trong gỗ mục của rừng ẩm nhiệt đới và ôn đới vùng Ôxtrâylia.

Cơ thể có các đặc điểm vừa của giun đốt vừa của chân khớp. Đặc điểm giun đốt: cơ thể phân đốt đồng hình, mỗi đốt có một đôi ống thể xoang làm nhiệm vụ bài tiết, còn giữ bao mô bì cơ, có mắt kiểu giun đốt. Đặc điểm chân khớp: có ống khí tuy còn sơ khai, có thể xoang hỗn hợp, có cơ quan miệng, có tim với các đôi lỗ tim.

Tính chất trung gian này còn thể hiện ngay trong cấu trúc của một số hệ cơ quan: chi bên không phân đốt nhưng tận cùng bằng móc, di chuyển bằng chi hơn là bằng phình duỗi cơ thể, hệ thần kinh bậc thang có não phân hóa thành 3 phần trước, giữa và sau.

CÂU HỎI

Xác định vị trí của Có móc trong mối quan hệ họ hàng với Giun đốt và Chân khớp.

CHƯƠNG XIII

NGÀNH CHÂN KHỚP (ARTHROPODA)

Đặc điểm xác định:

- Cơ thể và phần phụ khớp với cơ thể phân đốt.
- Có bộ xương ngoài.
- Nhóm ở cạn hô hấp bằng ống khí và bài tiết nhờ ống Malpighi.

Chân khớp là ngành lớn, chiếm khoảng 2/3 số loài động vật hiện biết, chiếm lĩnh mọi ngõ ngách của hành tinh chúng ta: trên cạn, trong đất, dưới nước, trong cơ thể động vật và thực vật. Bao trùm lên các biểu hiện đa dạng của từng nhóm và từng loài là một số đặc điểm chung chi phối mọi thành viên của ngành.

ĐẶC ĐIỂM CHUNG CỦA CHÂN KHỚP

1. Có cơ thể và phần phụ phân đốt

Hình 13.1 giới thiệu một số đại diện của một số lớp của ngành Chân khớp. Chúng đều có *cơ thể phân đốt*. Các đốt có thể nhiều và giống nhau như ở rết, cuốn chiếu, sâu bướm... (hiện tượng "*phân đốt đồng hình*") hoặc tập trung thành từng phần khác nhau về hình thái và chức năng như ở ong,

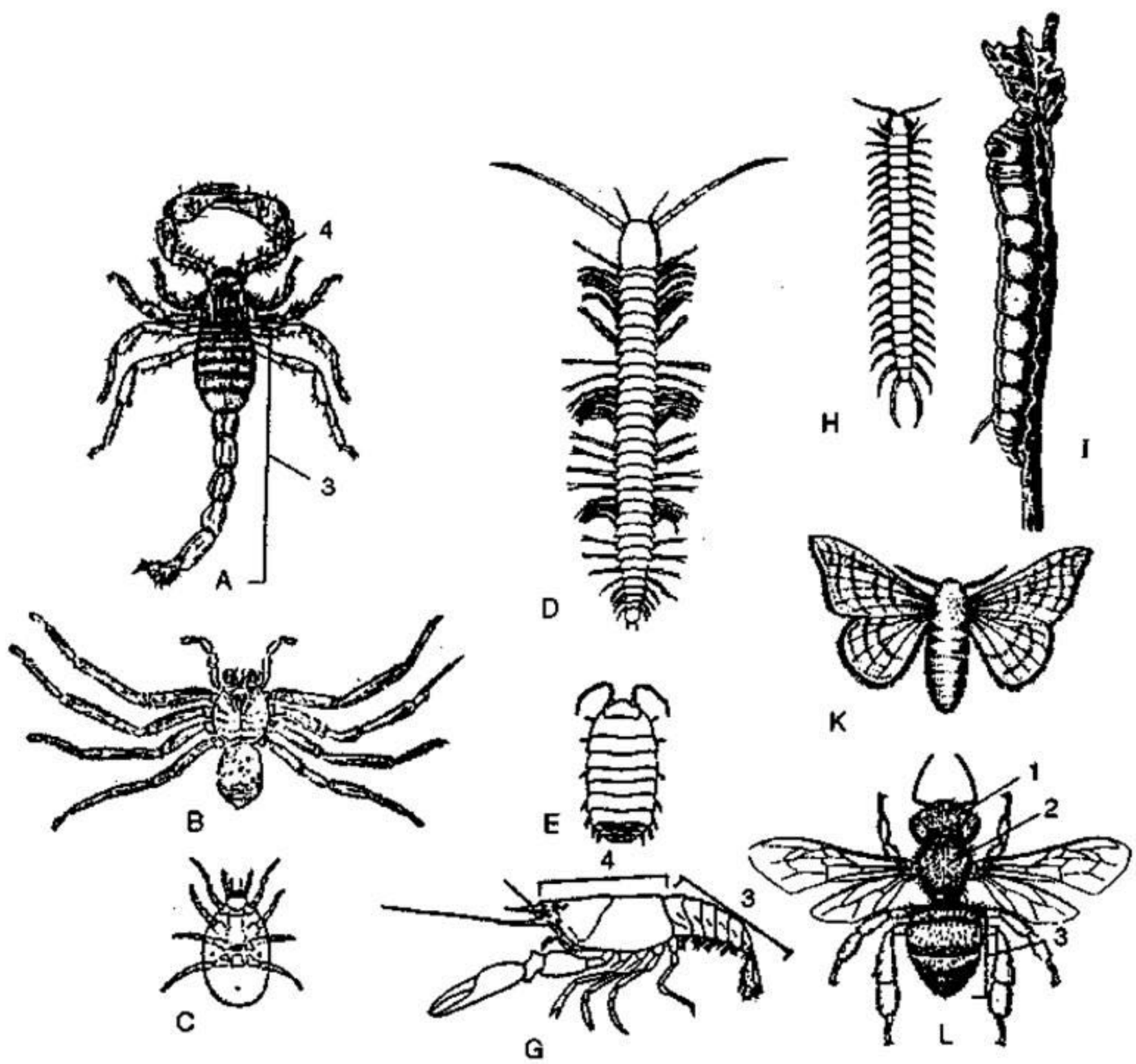
nhện, tôm, cua... (hiện tượng " *phân đốt dị hình*" và " *tập trung đốt* "). Các công thức tập trung đốt khác nhau giữa các lớp của ngành Chân khớp.

Không chỉ cơ thể mà *phần phụ cũng phân đốt* (h.13.2). Tất cả các phần phụ của tôm cua (đại diện cho lớp Giáp xác) đều có thể suy từ *kiểu cấu tạo 2 nhánh* giống như phần phụ của trùng ba thùy (nhóm chân khớp cổ) đã bị tuyệt chủng, có thể bắt nguồn từ chi bên của giun nhiều tơ. Phần phụ của một số nhóm khác (sâu bọ, nhiều chân) lại *chỉ có 1 nhánh*. Cấu trúc nhiều đốt khớp nhau là nền cho sự chuyên hóa đa dạng của phần phụ chân khớp, kể cả hoạt động sống tinh tế khi đi, khi nhảy, khi đào đất, khi chải râu, khi phát tiếng kêu gọi bạn đời....

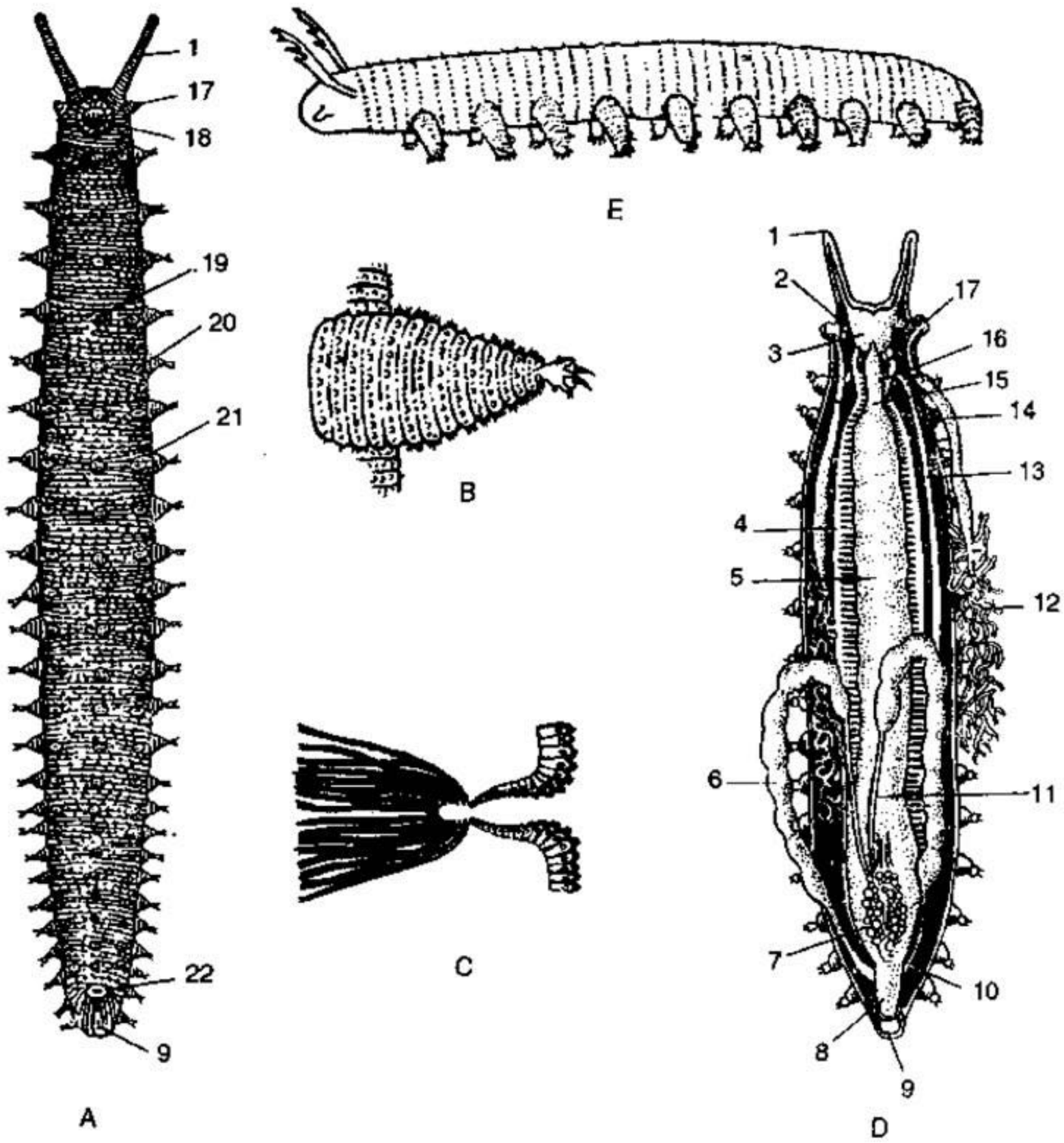
2. Có bộ xương ngoài (h.13.3)

Cơ thể của chân khớp có *lớp vỏ cứng* bọc ngoài. Lớp này là *tầng cuticun*, sản phẩm tiết của mô bì.

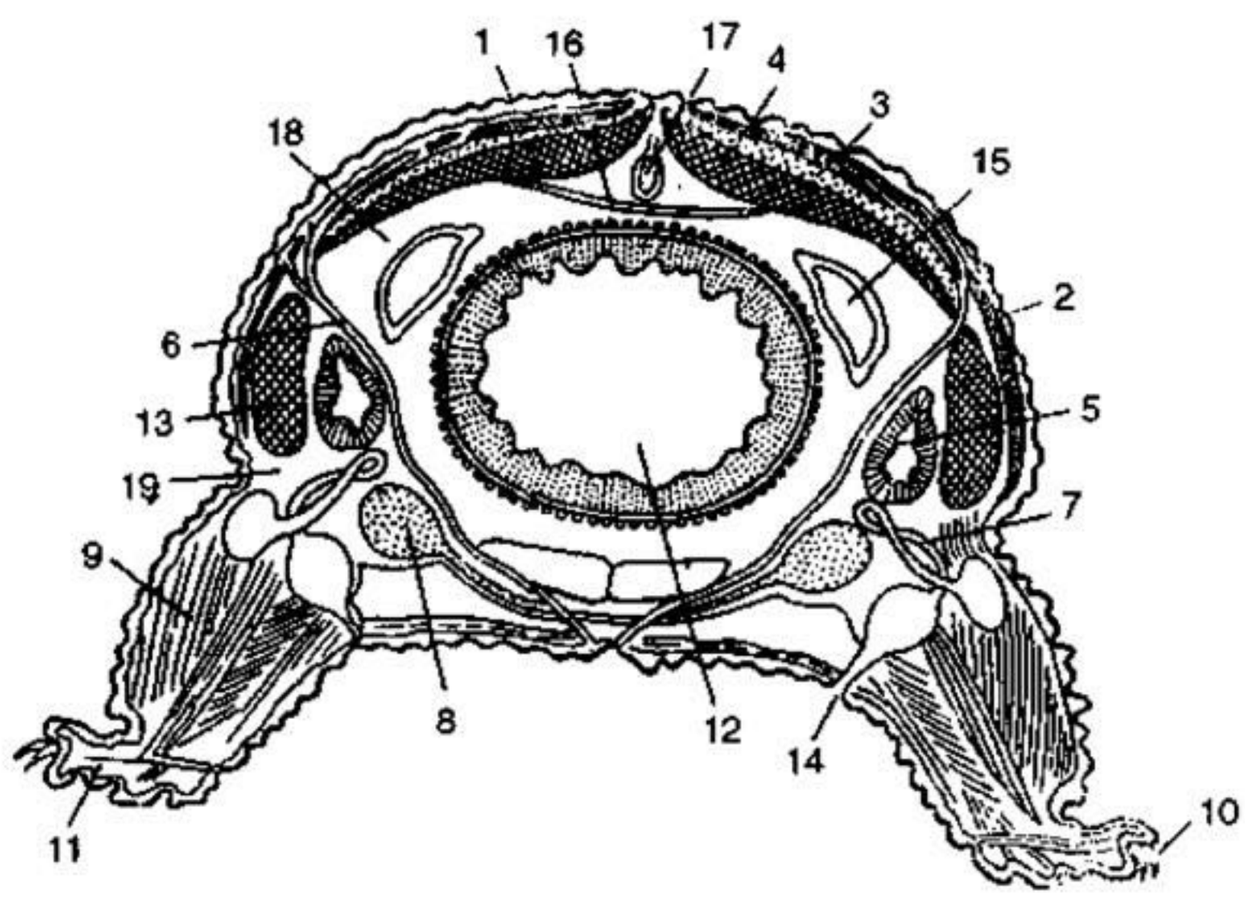
Về thành phần hóa học, có thể phân biệt tầng mặt (*epicuticun*) và tầng dưới (*procuticun*). Tầng mặt là lớp mỏng, có bản chất lipoprotein, ngăn cản trao đổi nước. Tầng dưới dày hơn nhiều, giàu 2 thành phần chính là *kitin* (một polyaxetyl-glucosamin) và *protein*. Kitin dẻo và đàn hồi còn protein thì tùy loại, có thể cứng (sclerotin) hoặc mềm (relizin). Thực ra procuticun là tên gọi chung của 2



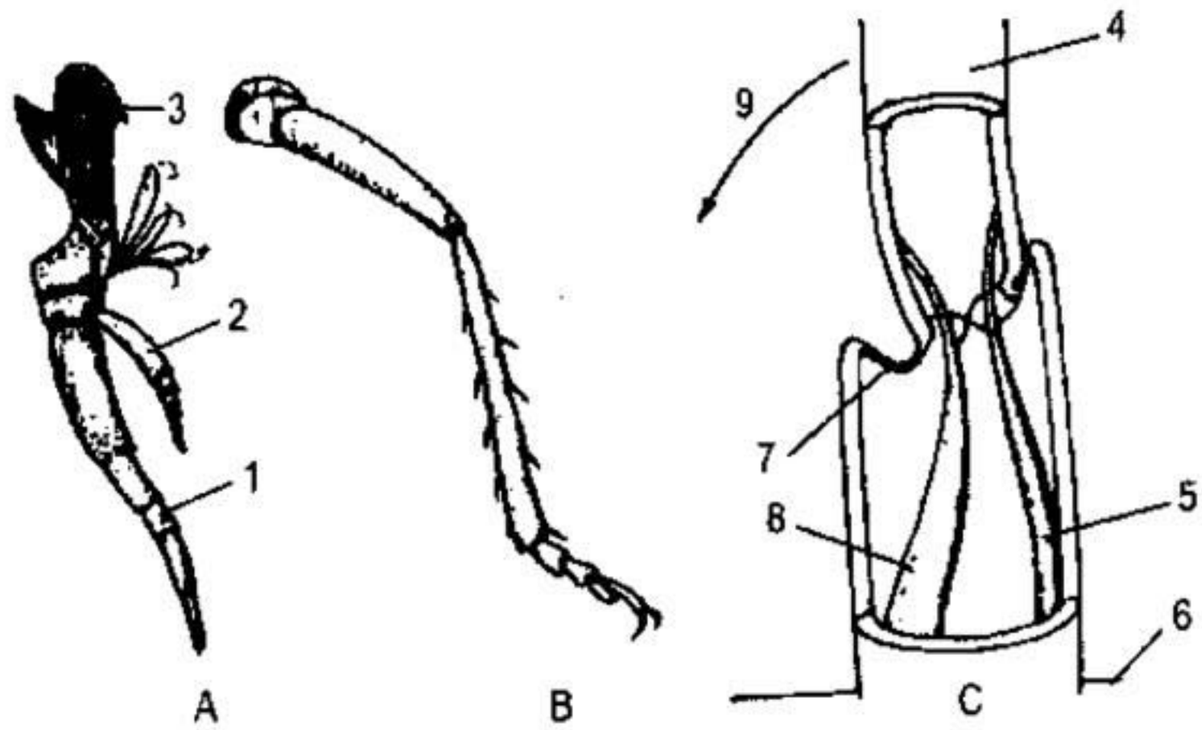
Hình 13.1 - Sơ đồ phân đốt và hướng tập trung đốt của chân khớp (từ nhiều tác giả)
Có kìm: A - Bọ cạp; B - Nhện nhà; C - Mạt chuột; *Có mang*: D - Giáp xác cổ *Speleonectes*; E - Mọt ẩm; G-Tôm; *Có ống khí*: H - Rết; I - Tằm (ấu trùng bướm ngài - K); L - Ong mật 1. Phần đầu; 2. Phần ngực; 3. Phần bụng; 4. Phần đầu ngực.



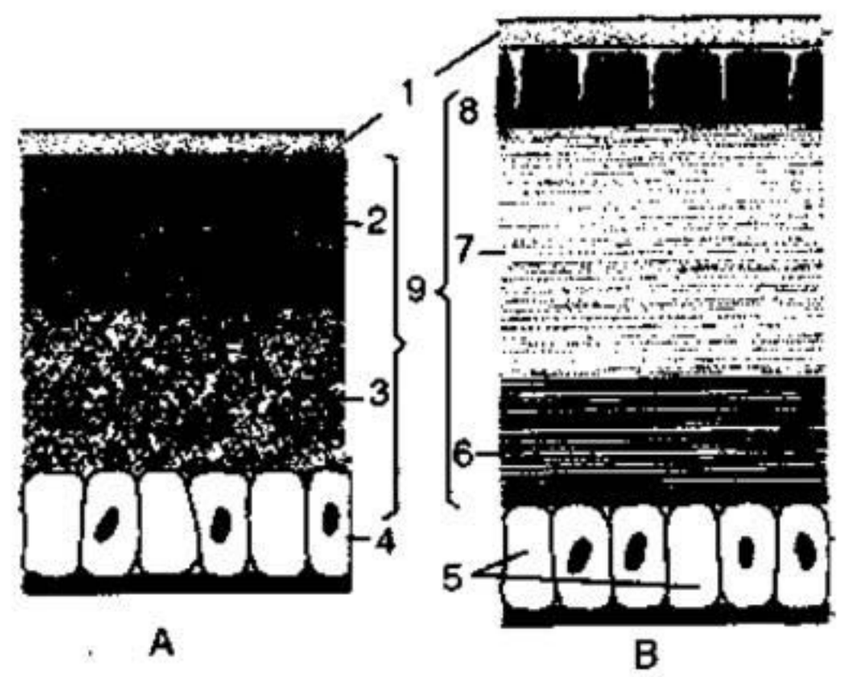
Hình 12.1 - Hình thái ngoài và cấu tạo cơ thể của ống khí nguyên thủy (A,D từ *Dogel*; B,C theo *Buchsbaun*, *Pearse*; E từ *Abrikosov*). A - *Euperipatus weldoni* nhìn từ phía bụng; B - Phần phụ; C - Ống khí; D - Cấu tạo trong của *Peripatoides novaezeulandiae*;
E - *Aysheaia pedunculata* hóa thạch từ Cambri
1. Râu; 2. Mắt; 3. Não; 4. Dây thần kinh bụng; 5. Ruột; 6. Tử cung; 7. Tuyến trứng; 8. Ruột sau; 9. Hậu môn; 10,11. Ống dẫn trứng, phần giữa mang phôi giữ vai trò của tử cung (6); 12. Tuyến nhầy; 13. Tuyến nước bọt; 14. Ống dẫn của tuyến nhầy; 15. Thực quản; 16. Hầu; 17. Nhú miệng; 18. Miệng có hàm; 19. Cơ quan bụng; 20. Lỗ ống thể xoang; 21. Phần phụ; 22. Lỗ sinh dục.



Hình 12.2 - Cắt ngang qua cơ thể *Peripatoides novae-zealandiae* (từ *Averinsev*)
1. Cuticun; 2. Cơ vòng; 3. Cơ xiên; 4,13. Cơ dọc; 5. Tuyến nước bọt; 6. Cơ ngang; 7. Ống dẫn thể xoang; 8. Dây thần kinh; 9. Cơ chi bên; 10. Vuốt; 11. Bàn chi bên; 12. Ruột giữa; 14. Lỗ bài tiết; 15. Ống dẫn chất nhầy; 16. Màng chắn lưng; 17. Tim; 18,19. Các phần của thể xoang hỗn hợp.



Hình 13.2 - Phần phụ của Chân khớp (A,B) và sơ đồ khớp nối giữa các đốt (C) (A,B theo *Johnson*; C từ *Pechenik*)
A - Kiểu 2 nhánh (chân hàm của tôm); B- Kiểu một nhánh (chân sâu bọ); 1. Nhánh trong; 2. Nhánh ngoài; 3. Mang; 4. Đốt chân; 5. Cơ duỗi chi; 6. Thành cơ thể; 7. Cơ gập chi; 8. Màng khớp; 9. Chiều gập của chi khi cơ gập co.



Hình 13.3 - Sơ đồ cấu trúc tầng cuticun và mô bì của sâu bọ (A) và của giáp xác (B) (từ *Pechenik*)
1. Tầng mặt; 2. Tầng ngoài; 3. Tầng trong; 4. Tế bào mô bì; 5. Tế bào tuyến đơn bào, 6- Lớp không canxi; 7. Lớp canxi; 8. Lớp sắc tố; 9. Procuticun.

tầng khác nhau về tỷ lệ kitin: tầng trong (*endocuticun*) và tầng ngoài (*exocuticun*). Tầng trong giàu kitin hơn (ở gián chiếm 60%) và thành phần chủ yếu của protein là relizin nên mềm dẻo hơn, còn tầng ngoài có tỷ lệ kitin ít hơn (ở gián là 22%) với protein chủ yếu là sclerotin nên cứng hơn. Ở một số chân khớp lớp vỏ còn ngấm thêm các muối khoáng (chủ yếu là cacbonat và canxi photphat) nên rất cứng (cua, cuốn chiếu...). Thành phần hóa học của bộ xương ngoài đã tạo điều kiện cho chân khớp thích nghi rộng: sống ở chỗ khô thì tầng epicuticun dày, tăng khả năng chống mất nước của cơ thể; ở chỗ khớp nối thường exocuticun bị tiêu giảm và relizin chiếm tỷ lệ cao, bảo đảm khớp động giữa các đốt. Bộ xương ngoài còn tạo mấu lồi bên trong (aponem) là chỗ bám của cơ và là điểm tựa của đòn bẩy khi vận động các đốt.

Bộ xương ngoài giữ nhiều chức năng quan trọng giúp chân khớp chiếm lĩnh môi trường cạn: bảo vệ cơ thể và chống mất nước.

Tuy nhiên sự xuất hiện bộ xương ngoài đã làm *mất hoàn toàn lớp mô bì có tiêm mao* vốn rất phổ biến ở các ngành động vật có tổ chức thấp hơn.

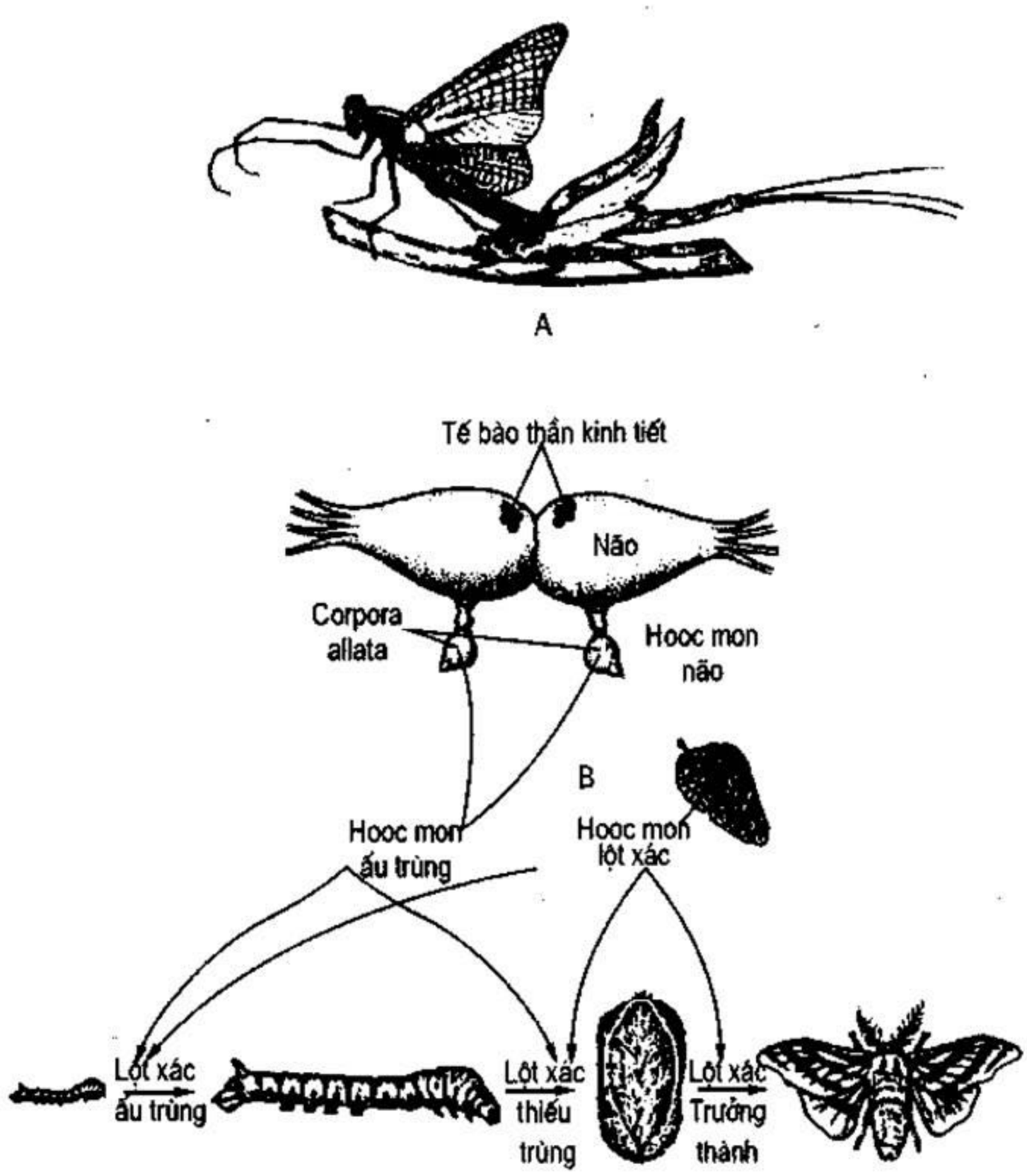
3. Cơ thể lớn lên qua các lần lột xác

Lớp vỏ cứng bên ngoài không cho phép cơ thể lớn lên dần dần. Cứ sau từng đợt, tế bào mô bì lại tiết lớp vỏ mới cùng với tiết dịch lột xác chứa enzym hòa tan endocuticun của lớp vỏ cũ. Chuẩn bị lột xác chân khớp nuốt căng không khí hoặc nước (tùy theo ở cạn hoặc ở nước), tạo sức ép cho cơ thể phình lên làm vỡ lớp vỏ cũ ở những nơi mà exocuticun rất mỏng, rồi chui ra ngoài (h. 13.4A). Sau khi lột xác lớp vỏ mới sẽ cứng dần lại và chính lúc này con non tranh thủ lớn nhanh để rồi lại ngừng, chờ lần lột xác mới. Số lần lột xác thay đổi theo nhóm loài. Lột xác là thời kỳ gay cấn nhất của chân khớp trước kẻ thù luôn rình mò, do đó lột xác thường tiến hành ở những nơi kín đáo: trong đất, dưới kẽ đá, gỗ mục hoặc dưới vỏ cây...

Lột xác được điều khiển bằng cơ chế thần kinh-hoocmôn. Hoocmôn lột xác (ecdyson) ở nồng độ thấp tác động lên tế bào mô bì gây tiết enzym phân giải tầng trong của vỏ cuticun, còn ở nồng độ

cao gây tiết lớp vỏ cuticun mới, chuẩn bị cho lột xác. Cơ quan tiết hoocmôn lột xác thay đổi tuỳ nhóm chân khớp, ở sâu bọ là *tuyến ngực trước*, ở giáp xác là tuyến tiết nằm trong phần đầu, gọi là *cơ quan Y*.

Ở sâu bọ, hoạt động của tuyến ngực do hoocmôn hoạt hóa (hoocmôn não) từ tế bào thần kinh tiết trên bề mặt não tiết ra điều khiển. Ngoài ra để lột xác còn có vai trò của hoocmôn ấu trùng do *thể cận não* (corpora allata) tiết ra. Nồng độ của các hoocmôn này trong máu giảm dần, đánh dấu các lần lột xác kế tiếp của ấu trùng, cho đến khi hết hẳn thì chuyển sang lột xác để cho thành trùng (h. 13.4).



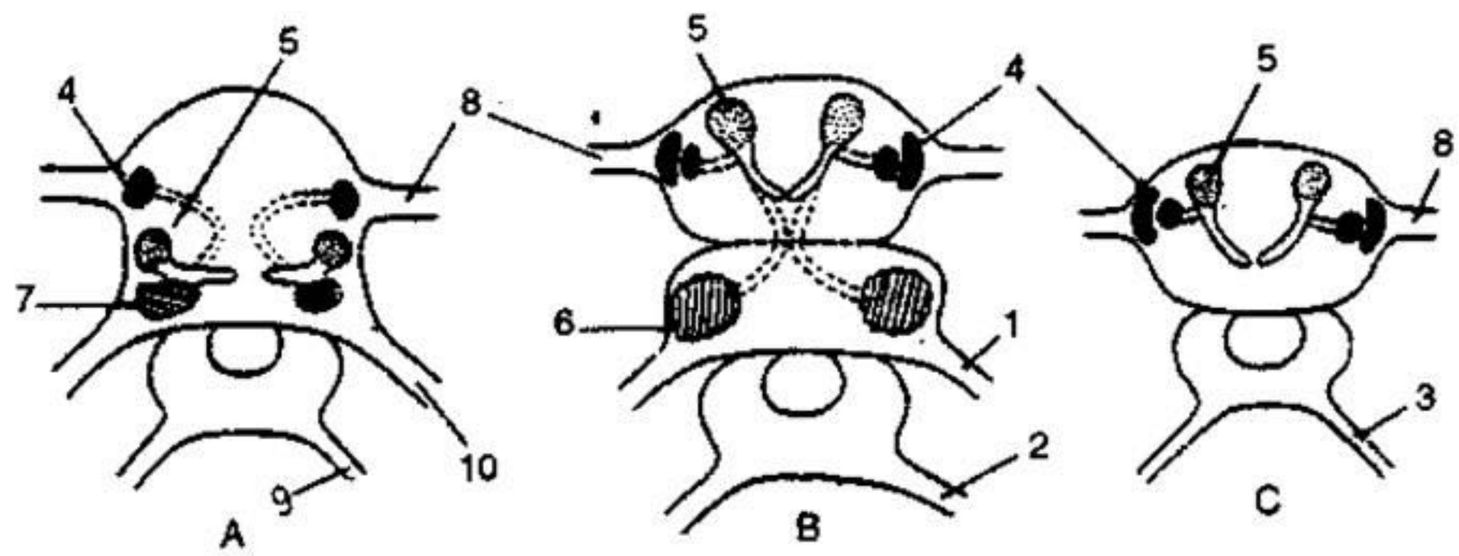
Hình 13.4 - Thiêu thân đang lột xác và cơ chế thần kinh-hoocmôn điều khiển lột xác (A theo *Abrikosov*; B theo *Raven* và *Johnson*).

Ở giáp xác hoạt động của *cơ quan Y* bị ức chế bởi một tuyến gọi là *cơ quan X*, nằm trong gốc của đôi mắt cuống. Lột xác chỉ có thể xảy ra khi cơ quan X ngừng tiết hoocmôn ức chế. Nếu cắt bỏ mắt cuống, lột xác của giáp xác xảy ra trước khi trưởng thành.

Một vài hoạt động khác của chân khớp như nhịp sinh sản, áp suất thể dịch, phân tán hay tập trung các hạt sắc tố trong tế bào sắc gây biến màu cơ thể, cũng được điều khiển bằng cơ chế thần kinh-hoocmôn.

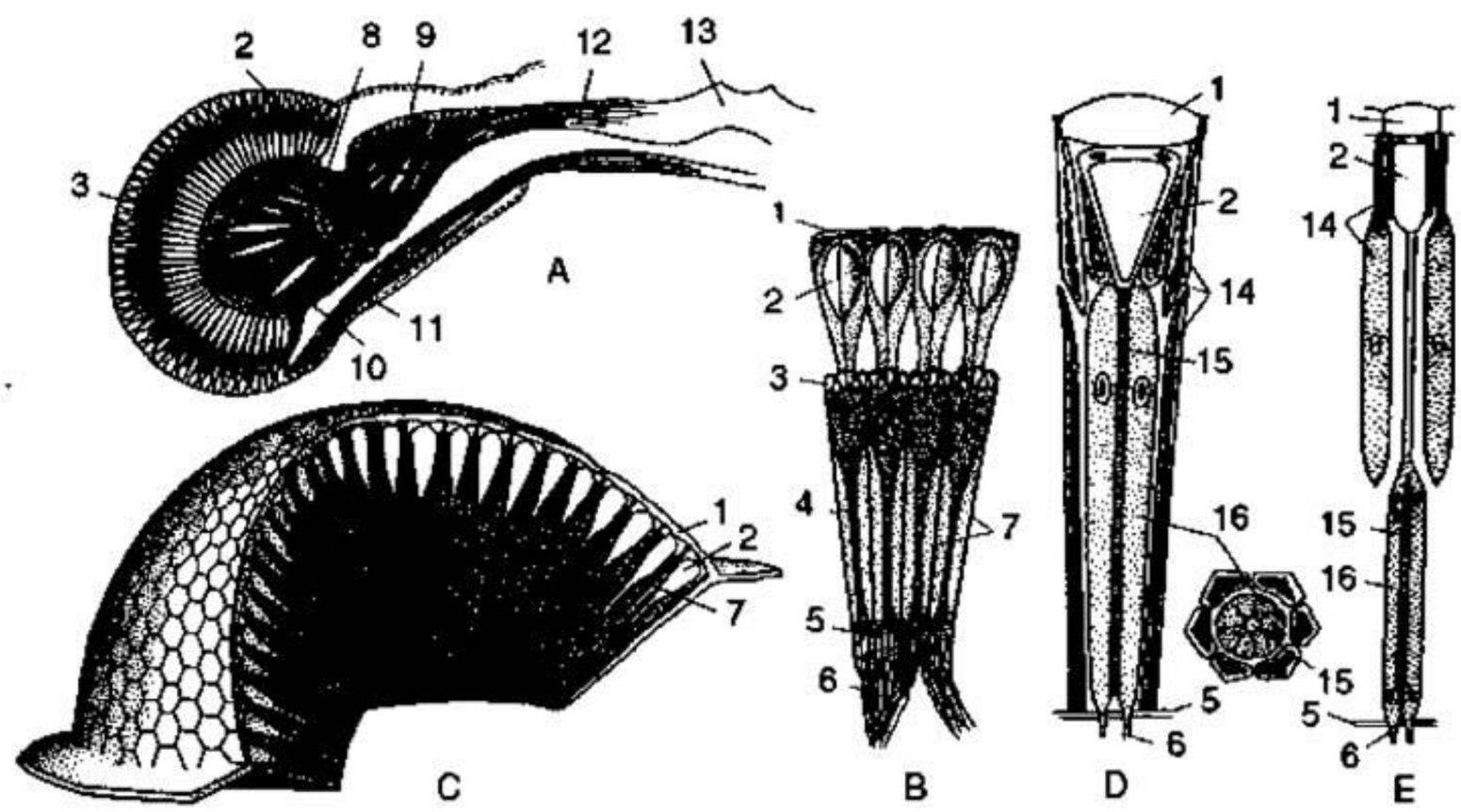
4. Hệ thần kinh và giác quan

Hệ thần kinh vẫn giữ sơ đồ cấu tạo của giun đốt, kể cả các hướng tập trung thần kinh theo chiều ngang và theo chiều dọc. Phần " tự trị " của các hạch trên dây thần kinh bụng còn thể hiện rõ: hoạt động ăn, giao phối, chuyển vận ở một số chân khớp vẫn giữ trong điều kiện não bị hủy. Tuy nhiên, nhìn chung, so với giun đốt, não có cấu trúc phức tạp hơn (h.13.5) và các giác quan đa dạng hơn (các loại mắt và cơ quan phát sáng, các loại cơ quan cảm giác cơ học và hóa học, cơ quan phát và nhận âm thanh...).



Hình 13.5 - Sơ đồ não của Giun nhiều tơ (A), Có ống khí (B) và Có kìm (C) (theo *Hanstrom*)
1,2. Dây thần kinh anten; 3. Dây thần kinh kìm; 4. Trung khu thị giác; 5. Thể nấm; 6. Tiểu cầu anten; 7. Tiểu cầu xúc biện; 8. Dây thần kinh thị giác; 9. Dây thần kinh đốt thân thứ nhất; 10. Dây thần kinh xúc biện.

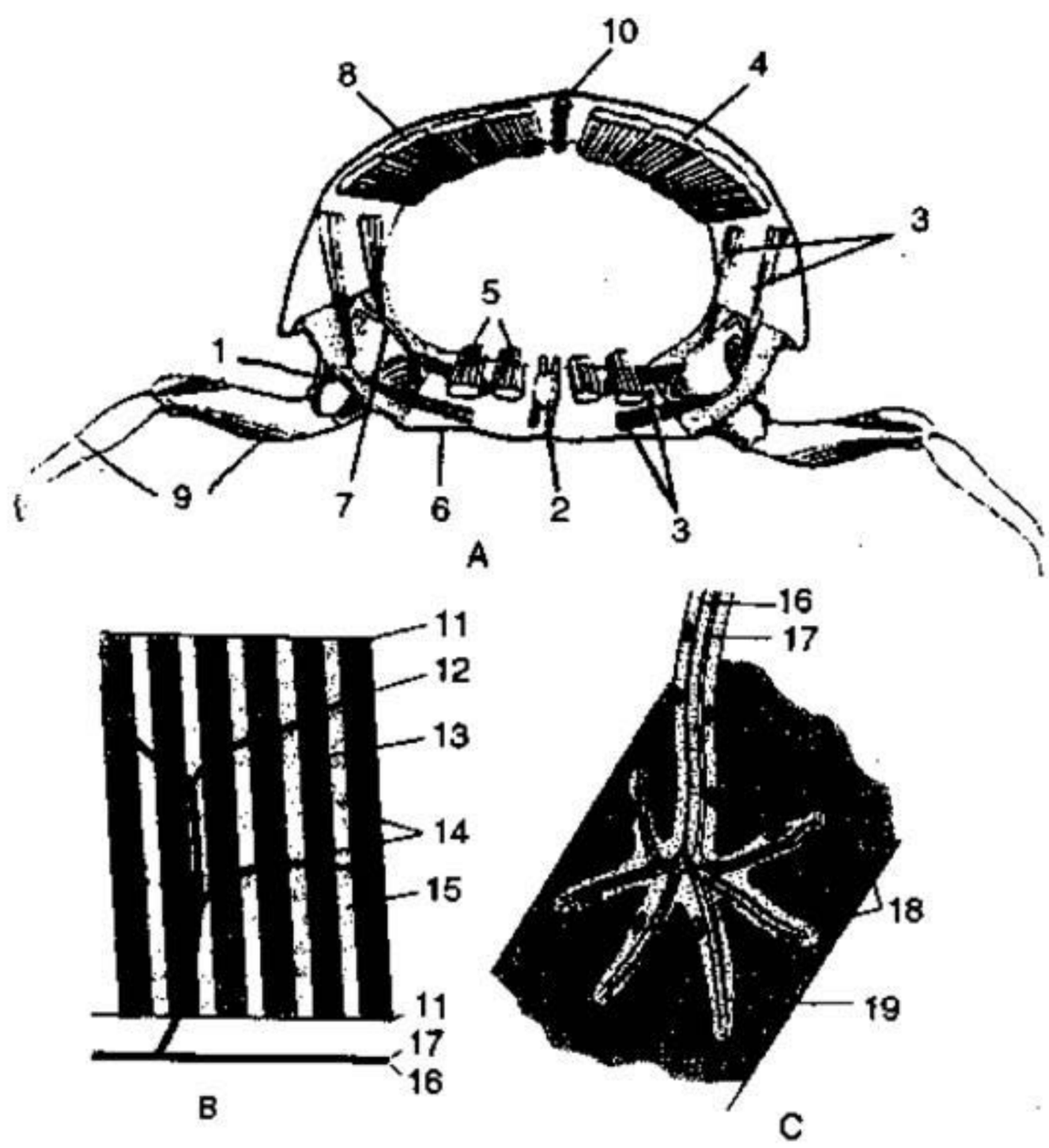
Trong số các giác quan thì *mắt kép* là sản phẩm riêng của chân khớp (h.13.6). Mỗi mắt kép gồm nhiều *ô mắt* (ommatidia), có thể đến hàng nghìn. Mỗi ô mắt gồm một phần *màng sừng* trong suốt, hình lục lăng ở ngoài, bên dưới là *thể thủy tinh* hình côn, cả hai tạo thành bộ phận thấu kính của ô mắt. Bên trong là chùm *tế bào màng lưới* có chức năng cảm quang liên hệ với trung tâm thần kinh thị giác. Các tế bào này xếp hình hoa thị, bao quanh *thể que* do chúng tiết ra, nằm theo trục dọc ô mắt. Bờ bên của từng ô mắt là các tế bào sắc tố. Chúng có thể xếp theo 2 kiểu, ứng với 2 lối nhìn khác nhau của chân khớp. Ví dụ ở sâu bọ hoạt động ban ngày thường có sắc tố phân bố đều và cố định trong các tế bào sắc tố bao kín mỗi ô mắt, ngăn cách riêng từng ô mắt. Do cấu tạo này mỗi



Hình 13.6 - Cấu tạo mắt kép của chân khớp (từ *Dogel*)
Mắt kép của giáp xác Chân mang *Branchipus*: A - Cắt dọc toàn bộ mắt; B - Cấu tạo chi tiết 4 ô mắt. Mắt kép của sâu bọ: C - Sơ đồ chung; D - Ô mắt của sâu bọ hoạt động ban ngày; E - Ô mắt của sâu bọ hoạt động ban đêm. 1.Lớp cuticun trong suốt; 2. Côn thủy tinh thể; 3. Phần ngọn của tế bào màng lưới; 4.Tế bào màng lưới; 5. Màng đáy; 6. Sợi thần kinh; 7. Lớp sắc tố đệm giữa; 8,9. Hạch thần kinh thị giác; 10. Sợi thần kinh thị giác; 11. Cơ co cuống mắt; 12. Dây thần kinh thị giác; 13. Não; 14. Tế bào sắc tố; 15. Thể que; 16. Tế bào cảm giác.

tia sáng từ vật bên ngoài chỉ lọt qua một ô mắt và tạo nên ảnh của một điểm của vật đó trên màng lưới ô mắt. Tổng hợp ảnh các điểm này ở tất cả các ô mắt, kết quả của *lối nhìn lốm đốm*, sẽ tạo nên toàn ảnh của vật. Ở sâu bọ hoạt động về đêm, sắc tố có thể di động trên tế bào sắc tố và thường tập trung về phía trên hoặc 2 cực của ô mắt nên không ngăn cách các ô mắt với nhau. Do cấu tạo này, các tế bào màng lưới của mỗi ô mắt có thể nhận được nhiều tia sáng một lúc: tia chiếu thẳng qua thể thủy tinh và tia chiếu xiên từ các ô mắt khác tới. Nhờ vậy khả năng cảm quang của mắt được tăng thêm , tạo *lối nhìn chập*: ảnh tạo nên trong màng lưới các ô mắt vừa do sự tổng hợp ảnh các điểm như trong kiểu nhìn trên lại do sự trùng hợp của ảnh trên nhiều ô mắt.

5. Hệ cơ gồm các chùm cơ



Hình 13.7 - Chùm cơ trên sơ đồ cắt ngang một đốt chân khớp (A) và tận cùng nơron thần kinh trên sợi cơ nhìn chung (B) và nhìn chi tiết (C) (A theo *Grassé*; B,C từ *Pechenik*)
1. Đốt háng; 2. Hạch thần kinh; 3. Các chùm cơ hoạt động phần phụ; 4. Các chùm cơ dọc lưng; 5. Các chùm cơ dọc bụng; 6. Tấm bụng; 7. Tấm bên; 8. Tấm lưng; 9. Phần phụ; 10. Mạch lưng; 11. Cuticun; 12-14. Sợi cơ chỉ có axon (14) điều khiển co nhanh (12) và điều khiển co chậm (13); 15. Tế bào chất của sợi cơ; 16. Axon co nhanh; 17. Axon co chậm; 18. Nhánh của ống khí; 19. Sợi cơ.

Bao cơ liên tục như kiểu của giun giẹp, giun tròn và giun đốt không còn thích hợp khi cơ thể bị đóng khung trong bộ xương ngoài. Từ bao cơ của tổ tiên đã hình thành *các bó cơ* vận động từng phần hoặc từng đốt của cơ thể (h. 13.7). Thực ra quá trình này đã bắt đầu từ giun đốt cùng với sự xuất hiện chi bên, cơ quan di chuyển chuyên hóa đầu tiên ở động vật đa bào.

Cơ của chân khớp là cơ vân điển hình. So với cơ trơn (cơ của phần lớn động vật không xương sống khác) cơ vân phản ứng nhanh hơn. Có thể thấy rõ khi so sánh thời gian phản ứng (co cơ) trước một kích thích ở một vài nhóm động vật không xương sống (ở hải quỳ cơ quanh hầu phản ứng sau 5 giây còn cơ vòng, sau 60-180 giây; sứa: 0,5-1 giây; cơ vòng của giun đất: 0,3-0,5 giây; cơ co sợi byssus trước của trai: 1 giây; cơ co tua đầu của ốc: 2,5 giây; cơ bụng của sam: 0,195 giây và cơ cánh của sâu bọ: 0,025 giây).

Phát nhánh thần kinh tới điều khiển cơ ở chân khớp cũng có nhiều nét khác với các nhóm động vật khác (h.13.7B,C). Ở động vật có xương sống, một cơ là điểm đến của từ hàng trăm tới hàng triệu nơron, trong khi một sợi cơ chỉ liên kết với một nơron độc nhất. Ở chân khớp, ngược lại, một cơ chỉ là điểm đến của rất ít nơron, có khi chỉ là 1-2 nơron, trong khi mỗi sợi cơ lại liên kết với 5 kiểu

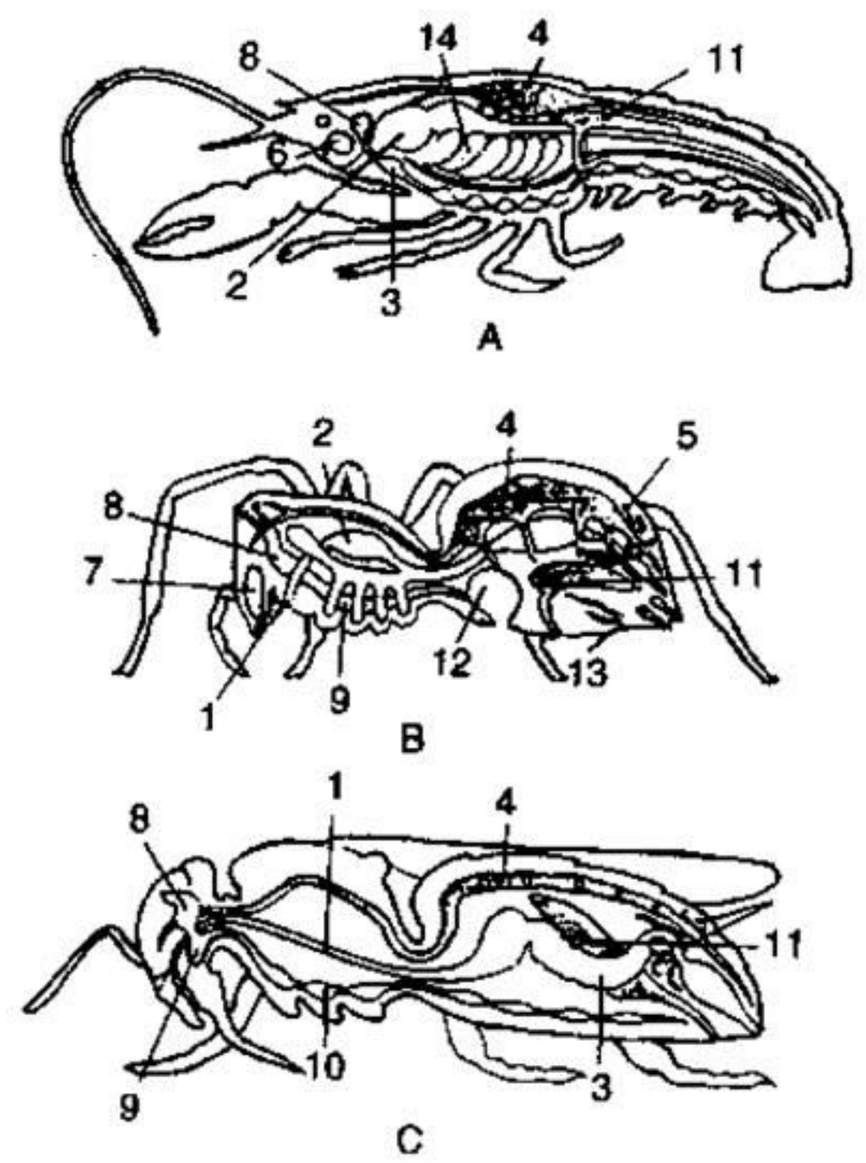
nơron khác nhau (nơron gây co nhanh nhưng chóng tắt, nơron gây co chậm nhưng bền, nơron gây ức chế...) và mỗi nơron có thể phát nhánh tới nhiều sợi cơ. Ngoài ra trên mỗi cơ của chân khớp có thể có vài loại sợi cơ khác nhau về chức năng và sinh lý hoạt động. Do các sai khác trên cường độ co cơ của động vật có xương sống phụ thuộc vào số axon được phát động, tức là vào số lượng sợi cơ được kích thích. Trái lại ở chân khớp cường độ co cơ phụ thuộc một phần vào bản chất của sợi cơ được kích thích, phần khác vào hiệu quả tương tác của một vài kiểu nơron có sinap trên cùng một sợi cơ.

6. Thể xoang hỗn hợp

Ở chân khớp thể xoang điển hình chỉ còn lại một phần quanh hệ sinh dục và hệ bài tiết, phần còn lại của tế bào thành thể xoang chuyển thành mô liên kết. Cấu trúc này được coi là *thể xoang hỗn hợp* (*mixocoelum*), có liên quan tới cấu trúc của hệ tuần hoàn.

7. Hệ tuần hoàn hở

Hệ tuần hoàn kín xuất hiện từ giun đốt. Ở giun đốt tuy tim chỉ mới là các mạch bên chuyên hóa còn rất sơ khai nhưng máu vẫn có thể tuần hoàn thắng sức ma sát của thành mao quản nhờ hoạt động hỗ trợ của bao cơ khi di chuyển. Có thể coi bao cơ như một kiểu " *tim ngoài* " của giun đốt. Chân khớp với bộ xương ngoài đã vô hiệu hóa tác động này của bao cơ, trong khi tim chưa chuyên hóa đủ mạnh, đã bảo vệ nhu cầu tuần hoàn máu bằng cách phá vỡ thành mao quản, hình thành *hệ tuần hoàn hở* (h. 13.8). Phần chủ yếu của hệ tuần hoàn chân khớp là một mạch chạy dọc dưới sống lưng gọi là "tim" với các đôi lỗ tim ở hai bên. Khi tim co, máu được dồn vào đầu rồi từ đó đến các phần của cơ thể, ngập trong hệ khe hổng. Máu sau khi đã qua hệ hô hấp và bài tiết, trở về khoang bao tim để vào tim qua lỗ tim. Các lỗ tim đều có van không cho máu di chuyển ngược chiều. Máu chứa huyết sắc tố hemoglobin (màu đỏ) hoặc hemocyanin (màu xanh) tùy nhóm.



Hình 13.8 - Sơ đồ sắp xếp các hệ cơ quan của chân khớp (theo *Sharova*).
A - Giáp xác; B - Hình nhện; C - Sâu bọ 1. Thực quản; 2. Dạ dày; 3. Ruột; 4. Tim; 5. Ống Malpighi; 6. Tuyến râu; 7. Tuyến kìm; 8. Não; 9. Hạch dưới hầu; 10. Hạch ngực; 11. Tuyến sinh dục; 12. Phổi sách; 13. Ống khí; 14. Mang.

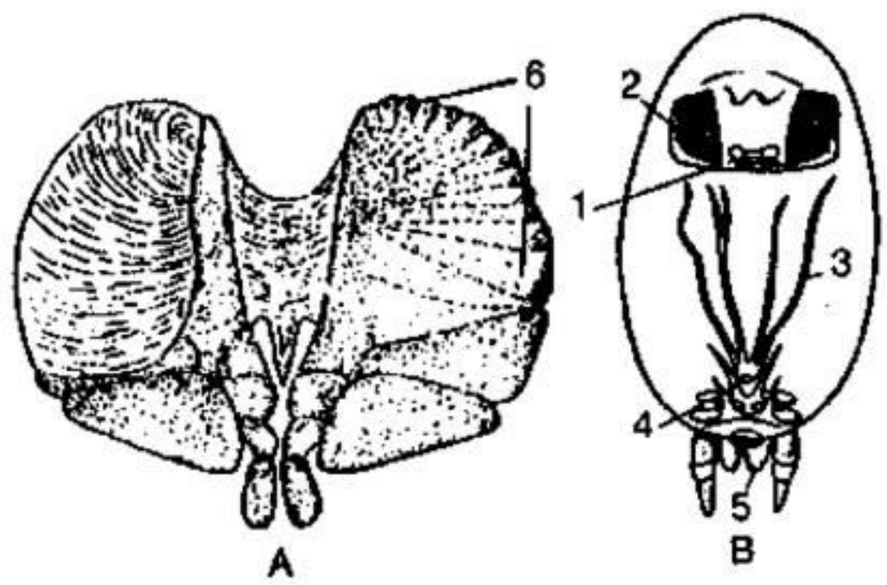
8. Cơ quan hô hấp

Chân khớp có cơ quan hô hấp đa dạng, ứng với từng nhóm tiến hóa và biến đổi thích nghi với môi trường sống. Có các loại cơ quan hô hấp sau:

a) *Mang* (h.13.2): là các nhánh ở gốc phần phụ, thường nằm trong khoang mang, chỉ gặp ở giáp xác. Một số giáp xác sống trên cạn (mọt ẩm, cua dừa...) có thành khoang mang biến thành diện tích trao đổi khí, còn bản thân mang bị tiêu giảm.

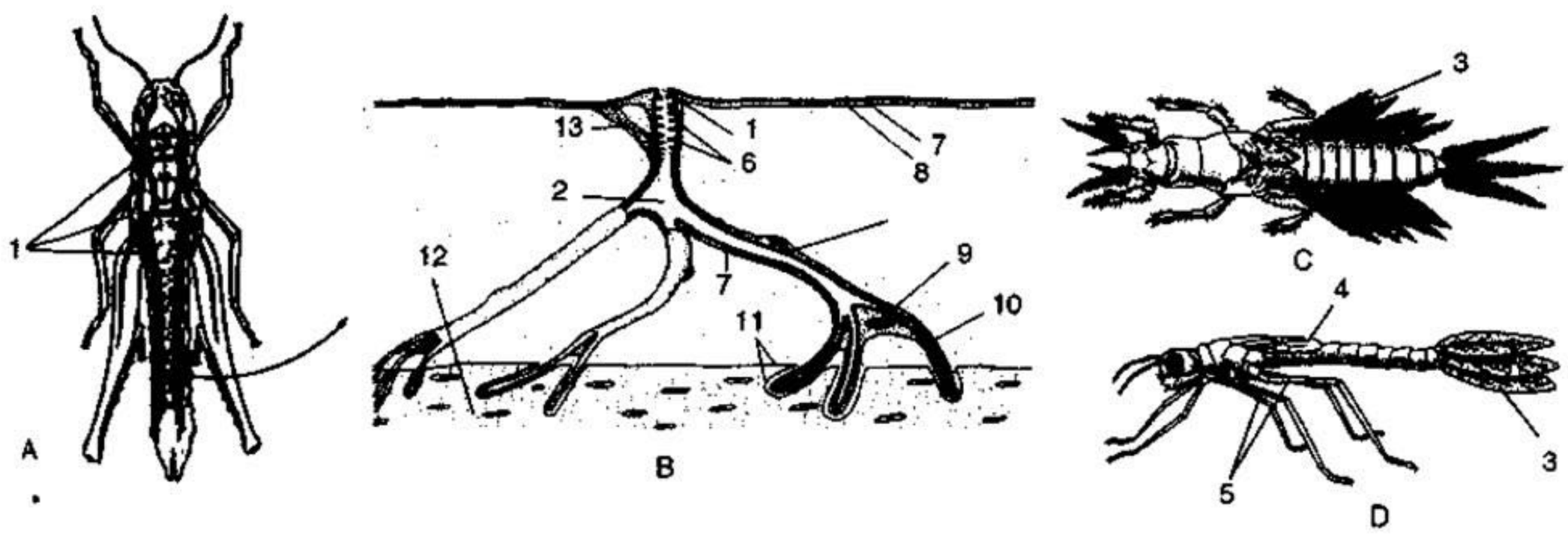
b) *Mang sách* (h. 13.9A): mang gồm các tấm xếp chồng lên nhau như những trang sách ở dưới phần phụ bụng, chỉ gặp ở một nhóm nhỏ chân khớp cổ ở biển (sam , so).

c) *Phổi sách* (h.13.9B): phổi mà trong khoang có các tấm xếp chồng lên nhau như những trang sách, gặp ở một số hình nhện. Phổi sách được coi là dạng biến đổi của mang sách khi tổ tiên của hình nhện chuyển lên sống cạn, còn thấy rõ trong phát triển phôi của nhện phổi.



Hình 13.9 - Mang sách và phổi sách (từ *Dogel*)
A - Mang sách của sam nhìn mặt bụng; B - Phổi sách và ống khí của nhện nhìn qua da. 1,4. Lỗ thở; 2. Phổi sách; 3. Ống khí; 5. Tuyến tơ; 6. Tấm mang.

d) *Ống khí* (h. 13.10): cơ quan hô hấp đặc trưng của chân khớp ở cạn (sâu bọ, nhiều chân, một số hình nhện), là một hệ thống ống có khung cuticun nâng đỡ ở mặt trong, phân nhánh nhiều lần và kết thúc trong các mô của cơ thể. Ống khí thông với ngoài qua lỗ thở, thường có van khép mở, vừa bảo đảm trao đổi khí, vừa chống mất nước. Khí được trao đổi qua nhịp thở hoặc phát tán thụ động. Với các sâu bọ hoạt động mạnh (ong, một số bướm...) một phần ống khí có thể chuyển thành *buồng dự trữ khí* và trao đổi khí được tăng cường nhờ hoạt động của cơ khi bay. Hệ ống khí của một số sâu bọ chuyển thứ sinh sang sống ở nước có thể chuyển thành hệ ống kín, mất lỗ thở, khí vào hệ ống khí qua một số vùng da gọi là *mang ống khí* (ấu trùng chuồn chuồn kim, ấu trùng thiêu thân...).



Hình 13.10 - Ống khí của sâu bọ (A theo *Raven* và *Johnson*; B-D từ *Pechenik*)
A - Sơ đồ hệ ống khí của Cánh thẳng; B - Ống khí phân nhánh và khung kitin nâng đỡ, C - Mang ống khí của ấu trùng thiêu thân *Ephemera varia*; D - Mang ống khí của ấu trùng chuồn chuồn *Agrion sp.* 1. Lỗ thở. 2. Ống khí; 3. Mang ống khí; 4. Mầm cánh; 5. Chân; 6. Lông lọc khí; 7. Tầng cuticun; 8. Mô bì; 9.Tế bào ống khí nhỏ; 10. Ống khí nhỏ; 11. Màng tế bào cơ; 12. Sợi cơ; 13. Cơ khép lỗ thở.

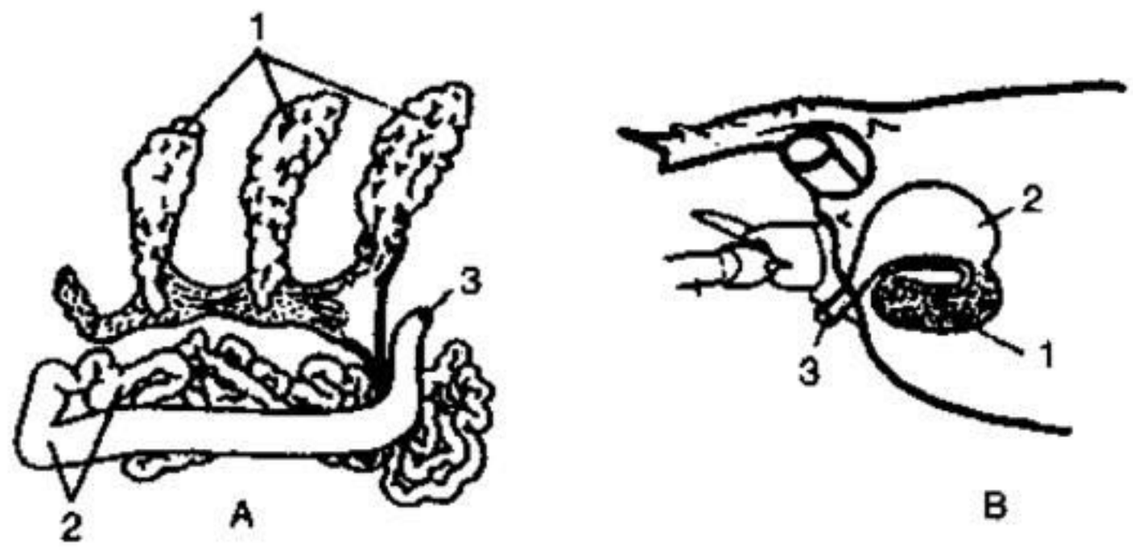
e) *Hô hấp qua bề mặt cơ thể*, còn giữ ở một số chân khớp có cơ thể bé, kể cả ở nước và ở cạn.

Trong các kiểu cơ quan hô hấp của chân khớp, ống khí là dạng phổ biến nhất trong chân khớp ở cạn. Cấu trúc của ống khí đã giúp chân khớp trao đổi khí thuận lợi trong mọi môi trường khô và ẩm. Tuy nhiên do khí được hệ thống ống đưa đến tận từng tế bào nên để kịp vận chuyển khí, khoảng cách giữa lỗ thở và tế bào không thể quá xa. Đặc điểm này hạn chế kích thước của cơ thể sâu bọ.

9. Cơ quan bài tiết

Có 2 nhóm cơ quan bài tiết có nguồn gốc khác nhau:

a) Là dạng biến đổi của hậu đơn thận, chỉ còn giữ lại ở một số đốt (h.13.11): *tuyến hàm* hoặc *tuyến râu* ở giáp xác; *thận môi* hoặc *thận hàm* ở nhiều chân; *tuyến háng* ở một số hình nhện và đuôi kiếm....



Hình 13.11 - Cơ quan bài tiết có gốc là hậu đơn thận (A từ *Dogel*; B theo *Buchshaun*)
A -Tuyến háng của sam; B - Tuyến râu của tôm. 1. Túi cùng; 2. Ống dẫn; 3. Lỗ bài tiết.

b) *Ống Malpighi* ở sâu bọ, nhiều chân (h.13.8) là cơ quan bài tiết mới xuất hiện ở chân khớp ở cạn. Ống Malpighi nằm chìm trong dịch thể xoang và đổ vào vùng ranh giới của ruột giữa và ruột sau. Sản phẩm bài tiết hòa tan trong dịch thể xoang thấm qua thành ống Malpighi để vào ruột sau. Phần lớn nước trong dịch bài tiết đã được thành ruột sau hấp thụ trở lại. Cơ chế này đã tạo điều kiện cho chân khớp chiếm lĩnh môi trường cạn. Chất bài tiết đặc trưng cho từng nhóm chân khớp: ở giáp xác chủ yếu là hợp chất amoni và amin, ở sâu bọ là urat còn ở nhện là guanin.

10. Tuyến sinh dục và đặc điểm phát triển

Tuyến sinh dục là phần thu hẹp của thể xoang. Sản phẩm sinh dục đổ trực tiếp vào các ống dẫn, có lẽ là ống dẫn thể xoang. Noãn trung hoàng. Trứng phân cắt bề mặt. Phôi vị hình thành theo kiểu lõm hoặc di nhập. Lá phôi giữa hình thành từ nguyên bào thân (phôi bào 4d). Tùy theo lượng thể vàng nhiều hay ít mà phôi phát triển trực tiếp hoặc qua các giai đoạn ấu trùng để cho trưởng thành.

Nhìn tổng quát, có thể sắp xếp các đặc điểm của chân khớp thành một vài nhóm:

- Các đặc điểm kế thừa (*cơ thể phân đốt*) hoặc biến đổi từ các cơ quan của tổ tiên chung với giun đốt (*phần phụ biến đổi từ chi bên; mang sách, phổi sách biến đổi từ chi bụng; tuyến râu, tuyến hàm từ hậu đơn thận*).

- Các đặc điểm mới xuất hiện gắn với sự xuất hiện của bộ xương ngoài: *hệ tuần hoàn hở, cơ dạng chùm, phát triển qua lột xác.*

- Các đặc điểm mới xuất hiện ở các nhóm chuyển lên sống cạn: *hệ ống khí, ống Malpighi, phát triển tầng cuticun mặt chống thoát nước.*

HỆ THỐNG CHÂN KHỚP

Ngành Chân khớp gồm 4 phân ngành:

Phân ngành Trùng ba thùy (Trilobitomorpha). Phát triển mạnh trong nguyên đại Cổ sinh và bị tuyệt diệt vào cuối nguyên đại này.

Lớp *Trùng ba thùy (Trilobita)*

Phân ngành Có kìm (Chelicerata):

Lớp *Giáp cổ (Palaeostraca)*, còn gọi là *Merostomata*.

Lớp *Hình nhện (Arachnida)*

Lớp *Nhện biển (Pantopoda)*, còn gọi là *Nhện chân trứng (Pycnogonida)*

Lớp *Pentastomida (Năm giác)* hoặc *Hình lưỡi (Linguatulida)*

Phân ngành Có mang (Branchiata), tương đương với Chi hai nhánh (Biramia)

Lớp *Giáp xác (Crustacea)*

Phân ngành Có ống khí (Tracheata), tương đương với Chi một nhánh (Uniramia)

Lớp *Nhiều chân (Myriapoda)*

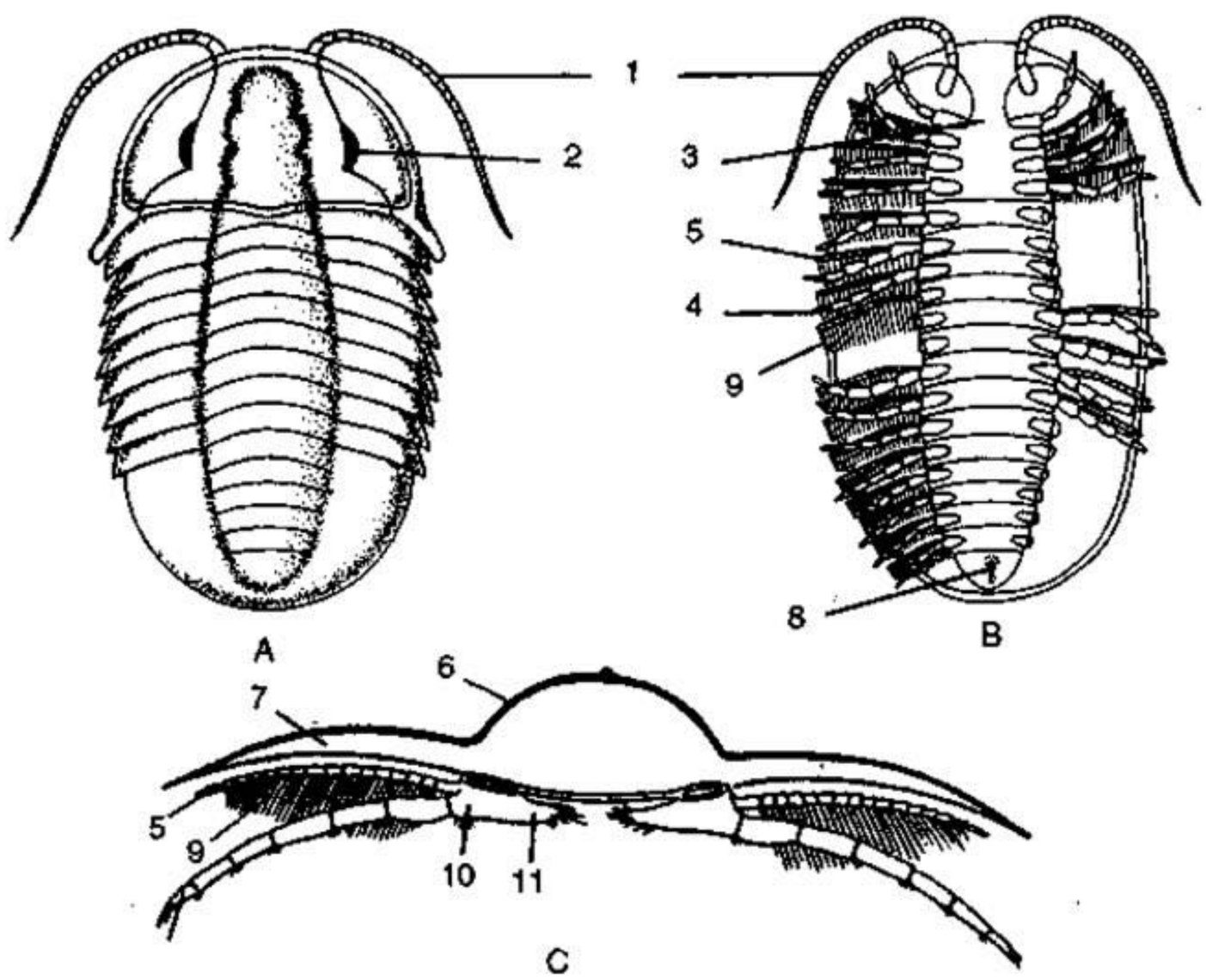
Lớp *Sâu bọ (Insecta)*, còn gọi *Côn trùng* hoặc *Sáu chân (Hexapoda)*

PHÂN NGÀNH TRÙNG BA THÙY (TRILOBITHOMORPHA)

Lấy lớp Trùng ba thùy làm đại diện

LỚP TRÙNG BA THÙY (TRILOBITA)

Nhóm hóa đá, phát triển rất mạnh ở kỷ Cambri - Ocdovic (cách nay khoảng 500 triệu năm) và tuyệt chủng cách nay khoảng 275 triệu năm, cỡ 2-75cm, sống bò dưới đáy ven bờ và biển sâu, hiện biết khoảng 4.000 loài.



Hình 13.12 - Cấu tạo trùng ba thùy (tù *Dogel*)
A - Nhìn phía lưng;
B - Nhìn phía bụng;
C - Sơ đồ cắt ngang thân;

1. Anten; 2. Mắt kép; 3. Môi; 4. Chân (telopodit); 5. Nhánh hô hấp (epipodit); 6. Thùy giữa; 7. Thùy bên; 8. Hậu môn; 9. Tơ mang; 10. Đốt gốc chân; 11. Tấm nghiền.

Cơ thể trùng ba thùy còn rõ phân đốt đồng hình (h.13.12). Từ trước ra sau cơ thể có phần đầu, phần thân và phần đuôi. *Đầu* có tấm đầu trùm phía lưng, trên có một đôi mắt kép (từ 15-15000 ô mắt) và một số mắt đơn. Mặt bụng của đầu có 1 đôi anten và 4 đôi chân hàm xếp quanh lỗ miệng. *Thân* có nhiều, có thể tới 44 đốt, khớp động giúp cuộn tròn về phía bụng. Mỗi đốt có một đôi chân có cấu tạo ít sai khác với chân hàm. Gốc của mỗi chân có tấm nghiền. Từ đốt gốc có nhánh trong gồm 6 đốt là cơ quan bò và nhánh ngoài có lông là cơ quan hô hấp. Cũng như chân hàm, chân của trùng ba thùy là cơ quan đa năng: vận chuyển, hô hấp và nghiền mồi. Theo chiều ngang thân được chia thành 3 thùy: *thùy giữa* (rachis) và 2 *thùy bên* (glabella). *Đuôi* là một số đốt thân cuối gắn với nhau.

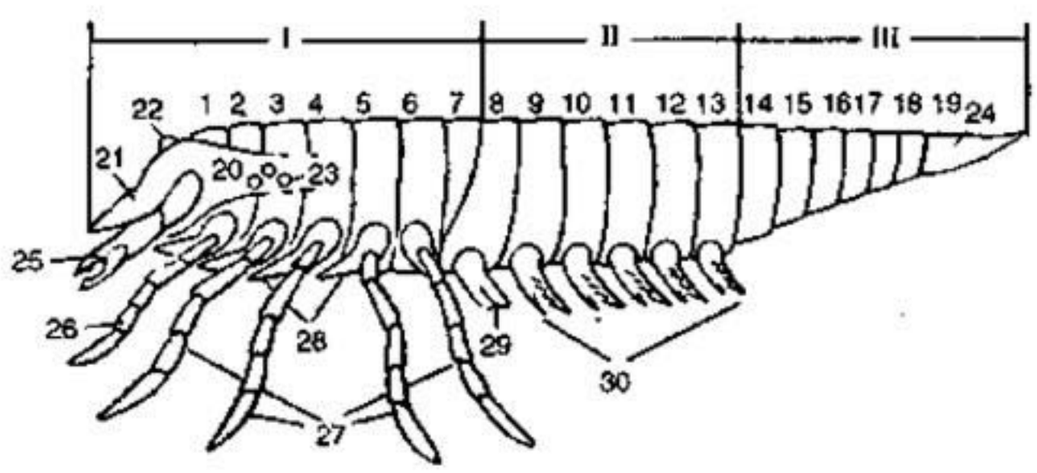
Trùng ba thùy phát triển qua biến thái: từ ấu trùng *protaspis* (chưa phân đốt) đến ấu trùng *meraspis* (đã xuất hiện rãnh phân chia đầu và đuôi) rồi mới lột xác để cho trưởng thành.

Trùng ba thùy là nhóm chỉ thị địa tầng tốt. Ở Việt Nam đã tìm thấy hóa thạch trùng ba thùy trong các địa tầng từ Cambri tới Cacbon. Các giống có giá trị chỉ thị địa tầng là *Drepanura, Damesella, Chuangia, Encrinurus*.

PHÂN NGÀNH CÓ KÌM (CHELICERATA)

Có kìm là phân ngành có quan hệ gần gũi với Trùng ba thùy, phát triển mạnh vào đầu nguyên đại Cổ sinh (kỷ Cambri và Silua). Lớp Giáp cổ, nhóm cổ của có kìm, còn sống ở nước; còn phần lớn có kìm (lớp Hình nhện) sống cạn, tuy vẫn giữ nhiều liên hệ với môi trường nước, như chỉ sống được ở chỗ ẩm và sinh hoạt về đêm.

Hình 13.13 giới thiệu sơ đồ cấu tạo của cơ thể có kìm. Cơ thể đặc trưng bằng *phần đầu ngực* (prosoma) có 7 đốt với 6 đôi phần phụ: *kìm, chân xúc giác và 4 đôi chân bò*. Đốt thứ 7 có thể tiêu giảm ở trưởng thành và thường không giữ lại phần phụ. *Phần bụng* (opisthosoma) vốn có 12 đốt chia thành 2 phần: *bụng trước* (mezosoma) có 6 đốt, thường còn giữ các phần phụ dưới dạng biến đổi và *bụng sau* (metasoma) có 6 đốt mất phần phụ. Tận cùng là *đốt cuối* (telson). Số đốt có thể tiêu giảm dần từ sau ra trước. Phần bụng và mức độ tập trung đốt biến đổi nhiều, đặc trưng cho từng nhóm.



Hình 13.13 - Sơ đồ cấu tạo Có kìm (theo *Lange*)
I - Prosoma, II - Mesosoma,
III - Metasoma.
1-19. Số đốt ; 20. Thùy đầu (acron) ; 21. Epistoma; 22. Mắt giữa; 23. Mắt bên; 24. Telson; 25. Kìm; 26. Chân xúc giác; 27.Chân bò; 28.Tấm nghiền; 29. Phần phụ sinh dục; 30. Chân mang.

LỚP GIÁP CỔ (PALAEOSTRACA) HAY MIỆNG ĐỐT (MEROSTOMATA)

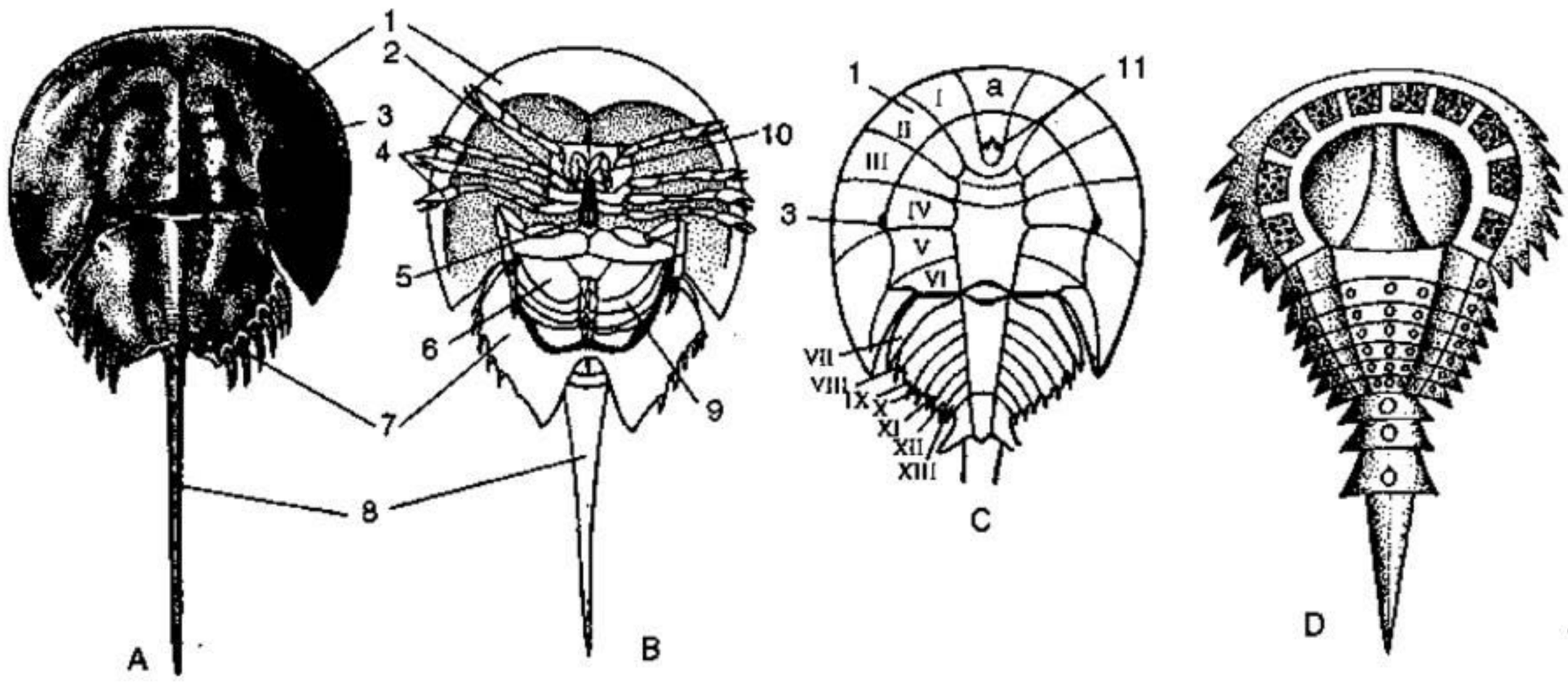
Sống ở biển, thở bằng mang. Có 2 bộ: Giáp lớn sống trong đại Cổ sinh, đã bị tuyệt chủng và Đuôi kiếm xuất hiện từ cuối Cambri, số ít loài còn sống đến nay.

Giáp lớn (Gigantostraca), hiện biết khoảng 200 loài hóa thạch, là chân khớp cỡ lớn, có thể dài tới 2m, thoáng nhìn giống bọ cạp khổng lồ.

Cấu tạo cơ thể của giáp lớn giữ sơ đồ chung của có kìm (h.13.13). Đầu ngực là một khối có mắt đơn và mắt kép phía lưng và 6 đôi phần phụ phía bụng: đôi kìm để giữ mồi và 5 đôi chân có tấm nghiền ở gốc để nghiền mồi. Sáu đốt bụng trước có phần phụ: nắp sinh dục trên đốt thứ 8 và chân mang trên các đốt tiếp theo, tuy đôi chân này thường thiếu trên đốt thứ 9. Căn cứ vào đặc điểm phát triển và cấu tạo của chân bụng có thể dự đoán giáp lớn sống ở biển nông, bò hay bơi chậm dưới đáy, một số ít đã chuyển vào sống ở nước ngọt hay lên cạn. Thức ăn của chúng có thể là các động vật không xương sống khác (thân mềm, trùng ba thùy...) sống cùng thời.

Đuôi kiếm (Xiphosura) xuất hiện từ đầu Cổ sinh, hiện còn sống 5 loài. Ở bờ biển nước ta thường gặp 2 loài (sam và so), có thể coi là các " hóa thạch sống ".

Về cấu tạo, cơ thể đuôi kiếm (h.13.14) có phần *Đầu ngực* và *Bụng* (ứng với Bụng trước) tập trung thành 2 khối khớp động với nhau và tận cùng là *gai đuôi* (ứng với Bụng sau) khớp động với Bụng (h.13.14). Trên giáp đầu ngực có mắt đơn và mắt kép. Trên giáp bụng còn hằn các vết bám



Hình 13.14 - Hình dạng ngoài (A) và sơ đồ chia đốt của sam (B,C) hiện sống và của Đuôi kiếm hóa thạch *Hemiaspis limuloides* (D) (từ *Lange*)
1- Giáp đầu ngực; 2- Miệng; 3- Mắt kép; 4- Chân; 5- Chilerium; 6- Nắp mang; 7- Phần bụng; 8- Gai đuôi; 9- Chân mang; 10- Kìm; 11- Mắt đơn; I-XIII - Sơ đồ chia đốt; a- Acron.

phân đốt của cơ ở phía trong. *Đầu ngực* mang 6 đôi phần phụ: *đôi kìm* ngắn *và 5 đôi chân* dài, trừ đôi cuối, còn lại cũng tận cùng bằng kìm. Mỗi chân đều có tấm nghiền ở gốc. Chân vừa là cơ quan chuyển vận, vừa là cơ quan bắt và nghiền mồi. Chân cuối là điểm tựa khi đuôi kiếm đào đất hay chuẩn bị hốc để đẻ trứng. *Bụng* có 6 đôi phần phụ: *nắp sinh dục* hình tấm trên đốt thứ 8, che lỗ sinh dục ở gốc và *5 đôi chân mang* ở các đốt tiếp theo. Chân mang là phần phụ 2 nhánh, dẹp thành tấm, có mang sách xếp dưới tấm ngoài (h.13.9A). Đuôi kiếm bơi ngửa. Chân mang vừa là cơ quan hô hấp vừa là cơ quan bơi. *Gai đuôi* khỏe, đầu ngọn gai tựa vào cát khi di chuyển.

Nội quan của Đuôi kiếm còn giữ nhiều đặc điểm của tổ tiên: cơ quan bài tiết là 4 đôi tuyến háng là dạng biến đổi của hậu đơn thận (h. 13.11A), hệ thần kinh bậc thang kép...

Đuôi kiếm sống ở vùng biển nông, độ sâu 4-10m, có thể vào sâu vùng cửa sông. Thức ăn của đuôi kiếm là trai ốc, giun đốt, động vật không xương sống ở đáy và tảo.

Hiện sống 5 loài đuôi kiếm (họ Xiphosuridae): *Xiphosura polyphemus* phổ biến ở bờ biển Bắc và Trung Mỹ; 3 loài *Tachypleus* sống ở bờ biển Đông Nam Á và các đảo lân cận (*T. gigas* ở vịnh Thái Lan, *T. tridentatus* phân bố xa hơn về phía bắc đến bờ biển Trung Quốc và *T. hoeveni* ở quần đảo Molucca) và *Carcinoscorpius rotundicauda* sống ở vịnh Bengan, vịnh Thái Lan, bán đảo Mã Lai và quần đảo Philippin. Ở biển nước ta thường gặp *C. roduntieauda* và *T. tridentatus*. Vào khoảng tháng 7-8, sam lên bãi triều để sinh sản. Sam đực dùng kẹp của đôi chân thứ nhất bám vào bụng sam cái. Sam cái dùng đôi chân cuối đào hốc sâu khoảng 15cm rồi đẻ vào đó 200-1000 trứng (tùy loài). Sam đực tưới tinh dịch thụ tinh trứng. Trứng lớn 1,5-3,3mm, giàu noãn hoàng, được ấp trong cát, được nước thủy triều đều đặn bảo đảm độ ẩm. Sau khoảng 6 tuần, trong trứng hình thành giai đoạn 4 đốt (tương tự ấu trùng *protaspis* của trùng ba thùy). Trứng nở thành ấu trùng sam, giống trưởng thành nhưng thiếu gai đuôi và cho trưởng thành sau nhiều lần lột xác. Ta thường gặp sam từng đôi ở ven bờ vào mùa sinh sản, từ đó có câu " *Yêu nhau như vợ chồng sam* ".

Đuôi kiếm được dùng làm phân bón ở một số vùng biển châu Mỹ. Một số loài ở Đông nam châu Á có thể dùng làm thức ăn. Gần đây (1999) máu của sam *Tachypleus gigas* được dùng để chế một loại thuốc thử rất nhạy, có giá trị thương mại cao, gọi là LAL (limulus amoebocyte lysate), để kiểm tra nội độc tố do vi khuẩn gram âm sống trong ruột tiết ra xâm nhập vào máu, thay cho vaxin thỏ kém nhạy cảm hơn nhiều vẫn dùng trước đó.

Hình dạng cơ thể của đuôi kiếm hóa thạch (h.13.14D) chứng minh quan hệ họ hàng của chúng với giáp lớn.

LỚP HÌNH NHỆN (ARACHNIDA)

Hình nhện là nhóm có kìm chuyển lên cạn, với sự xuất hiện của phổi, ống khí, ống Malpighi, vuốt chân, thụ tinh bằng bao tinh... thích hợp với đời sống ở cạn. Hiện biết khoảng 40.000 loài, không ít loài chỉ sống được ở nơi ẩm hoặc chỉ sinh hoạt về đêm, thể hiện quan hệ với đời sống ở nước.

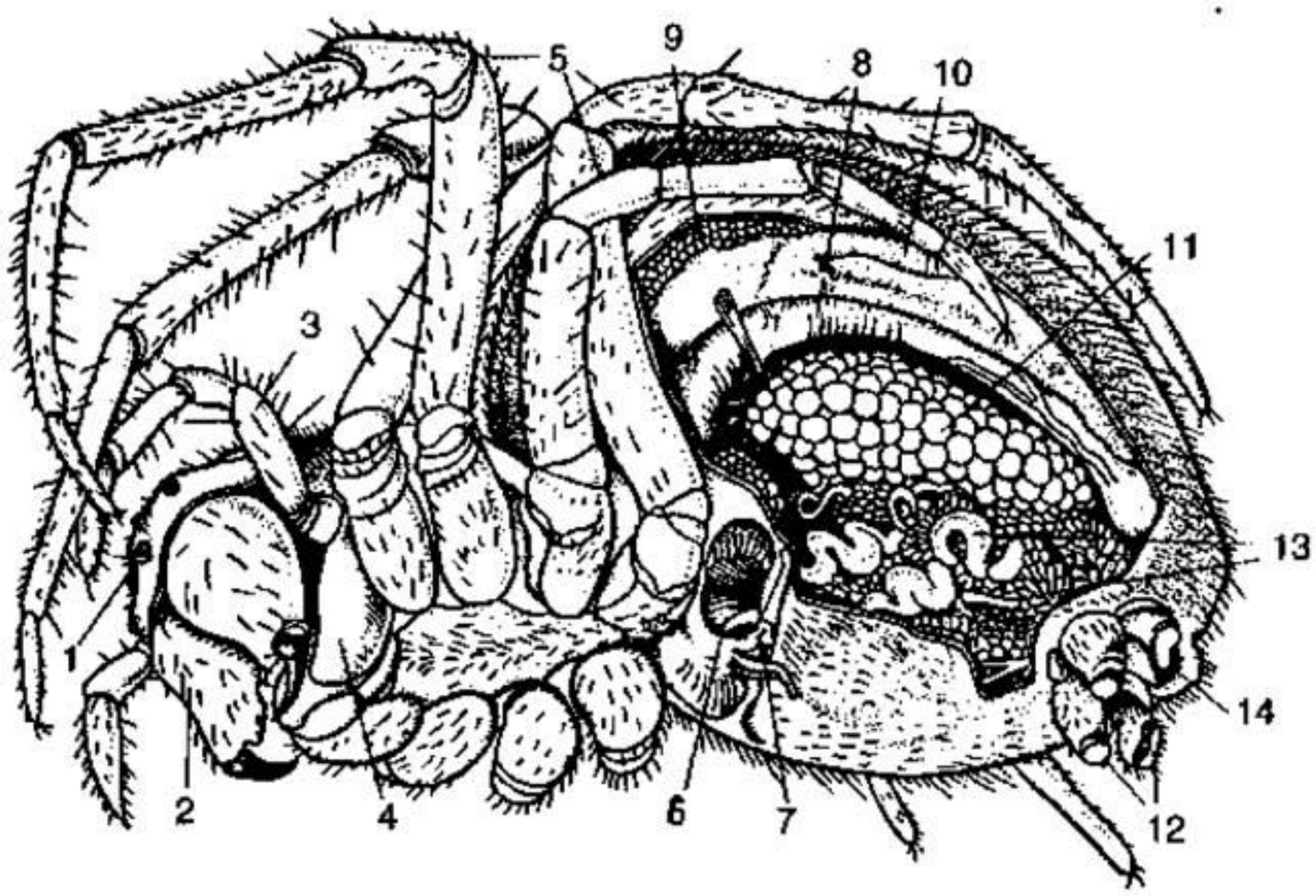
I- CẤU TẠO VÀ SINH LÝ

Đặc điểm phân đốt và phần phụ.

Trước hết hãy quan sát một con nhện (h. 13.15), đại diện gặp phổ biến của Hình nhện. Cơ thể nhện có 2 khối, *đầu ngực* và *bụng*, nối với nhau bằng một *eo* nhỏ. Đầu ngực có 6 đôi phần phụ, từ trước ra sau là *đôi kìm, đôi chân xúc giác và 4 đôi chân bò*. Bụng có 1 hoặc 2 đôi lỗ thở của *phổi sách* ở gần eo và *nhiều đôi nhú tơ* ở gần cuối. Phát triển phôi của nhện chứng tỏ phổi sách và nhú tơ là các dạng biến đổi của phần phụ bụng. Đầu ngực và bụng là 2 khối nhưng ở phía lưng còn hằn các đôi vết bám phân đốt của cơ ở mặt trong chứng tỏ mỗi phần đều do nhiều đốt tập trung lại.

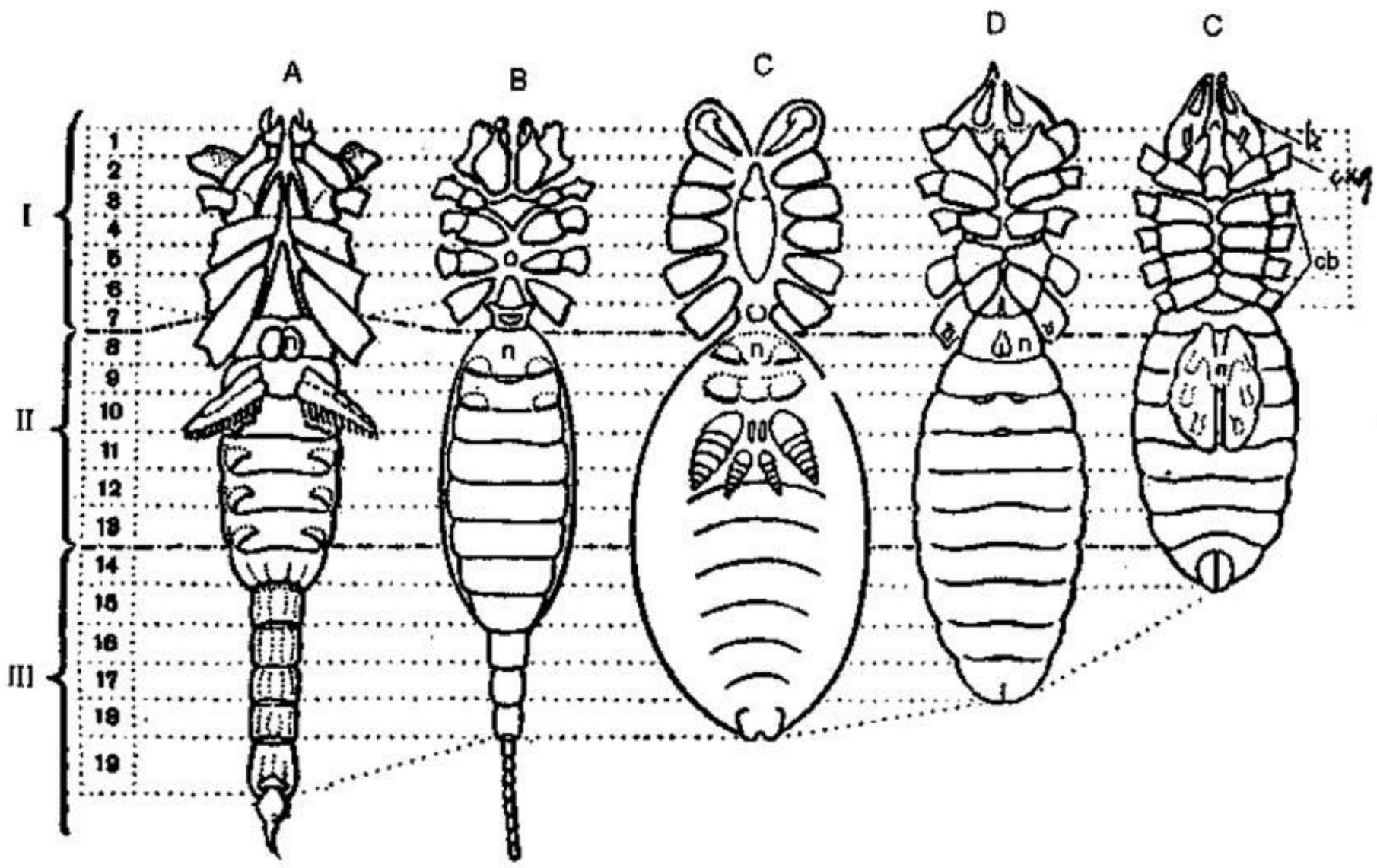
So sánh phân đốt và phần phụ của nhện với đại diện các bộ khác của hình nhện (h.13.16) có thể hình dung *sơ đồ phân đốt và phần phụ khởi đầu* và *hướng biến đổi của nó* ở hình nhện.

Sơ đồ phân đốt và phần phụ khởi đầu của hình nhện gần với sơ đồ chung của có kìm và còn rõ ở bọ cạp, nhóm hình nhện cổ có quan hệ họ hàng với giáp cổ sống ở nước. Trong 3 phần của cơ thể thì đầu ngực tập trung thành một khối với 6 đôi phần phụ, bụng trước và bụng sau còn giữ trọn 12 đốt,



Hình 13.15 - Hình thái ngoài và một phần cấu tạo trong của nhện thập tự (bóc một phần thành khoang bụng và thành túi phổi để thấy rõ cấu tạo trong) (từ *Lange*)

1. Mắt; 2. Kìm; 3. Chân xúc giác; 4. Đốt háng của chân xúc giác; 5. Chân; 6. Phổi ; 7. Lỗ thở; 8. Ruột giữa; 9. Gan; 10. Tim; 11. Tuyến trứng; 12. Nhú tơ; 13. Các loại tuyến tơ; 14. Hậu môn.



Hình 13.16 - Đặc điểm phân đốt và phần phụ của hình nhện (theo *Lange*)

A - Bọ cạp; B - Đuôi roi; C - Nhện; D - Nhện lông; E - Ve bét cổ; I- Đầu ngực; II- Bụng trước; III- Bụng sau; 1-19: Thứ tự các đốt; k. Kìm; cxg. Chân xúc giác; cb. Chân bò.

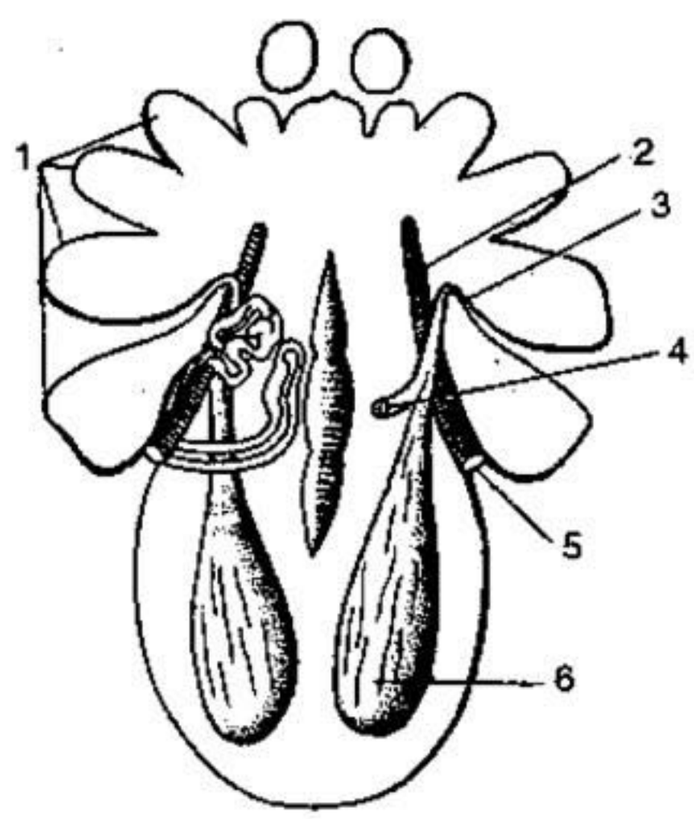
mặt bụng của bụng trước còn giữ nhiều cơ quan có nguồn gốc từ phần phụ (nắp sinh dục, lược sinh dục và 4 đôi phổi sách).

So sánh sơ đồ này với cấu tạo cơ thể của các hình nhện khác có thể thấy *đầu ngực với 6 đôi phần phụ là đặc điểm chung của tất cả hình nhện*, tuy hình dạng của 2 đôi phần phụ thứ nhất thay đổi nhiều tùy nhóm: kìm có thể có dạng kìm, dạng móc, dạng trâm đốt; chân xúc giác có thể có

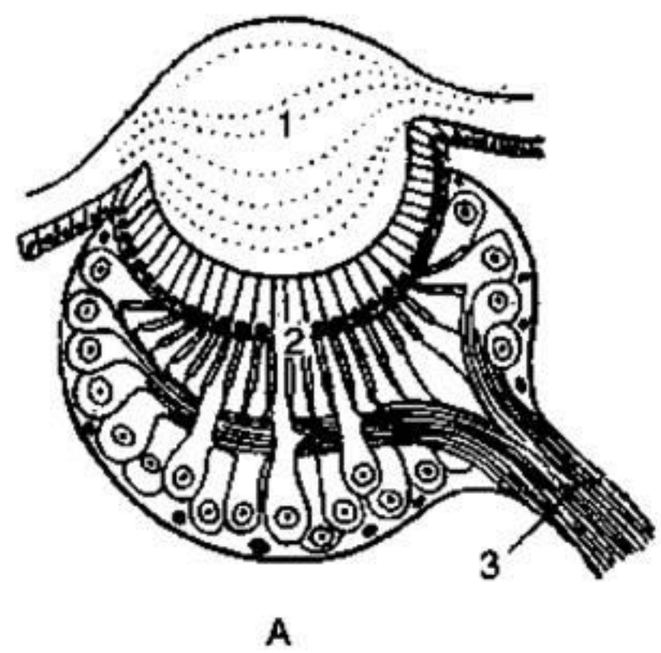
dạng kìm hoặc dạng chân bò. Đầu ngực của nhện và bọ cạp là một khối, tuy một số (bọ cạp giả, chân mảnh, nhện lông, bét cổ) còn giữ 1-2 đốt ngực cuối tự do. Đốt thứ 7 của bọ cạp bị tiêu biến ở trưởng thành, ở các hình nhện khác đốt này là phần chuyển tiếp giữa đầu ngực và bụng, có khi thắt lại thành eo nối (nhện, đuôi roi). Phần bụng của hình nhện biến đổi nhiều so với sơ đồ khởi đầu, theo hướng giảm số đốt từ sau ra trước và tập trung thành một khối, mất dần dấu vết phân đốt. Các đôi phần phụ chỉ còn được giữ lại dưới dạng biến đổi (phổi sách, nhú tơ...) ở một số đốt của phần bụng trước.

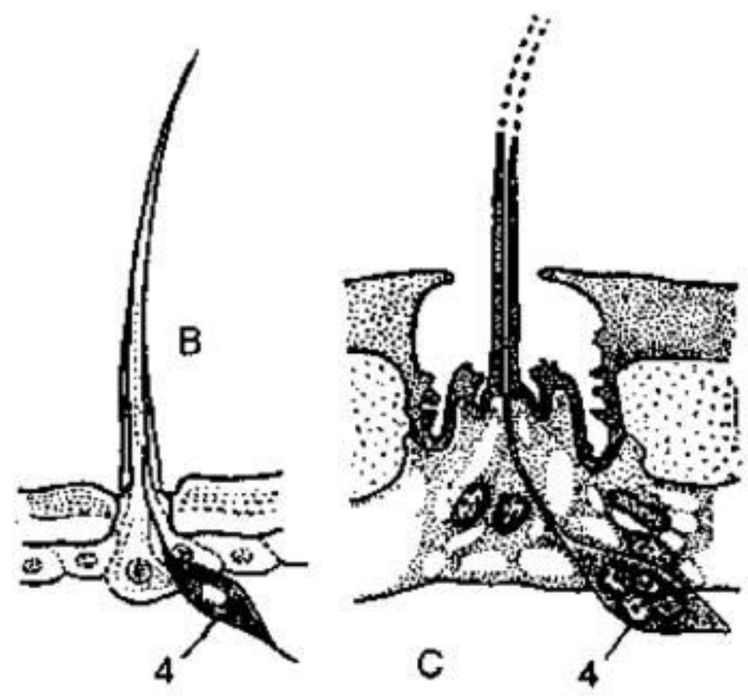
Các loại tuyến của mô bì. Hình nhện có nhiều loại tuyến có nguồn gốc từ tuyến da như tuyến độc (bọ cạp, nhện, bọ cạp giả, một số bét...), tuyến tơ (nhện, bọ cạp giả, một số bét...), tuyến mùi (chân dài), tuyến trán và tuyến hậu môn (đuôi roi).

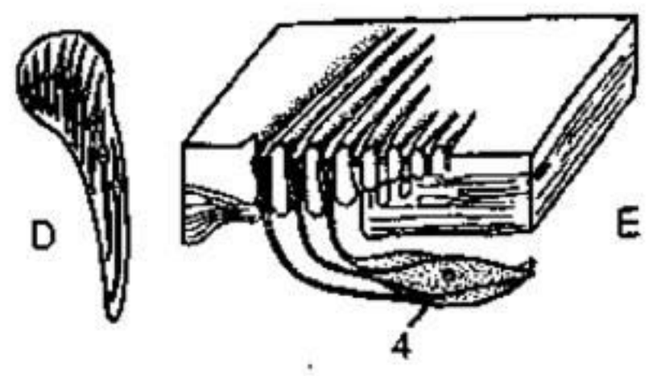
Phần lớn hình nhện ăn thịt. Một số hút mô động vật, hút dịch thực vật hay ăn các chất hữu cơ ở các giai đoạn phân hủy khác nhau. Nhện tiết men tiêu hóa vào cơ thể mồi, nhanh chóng phân giải



Hình 13.17 - Tuyến háng của chân dài *Garella variegata* (theo *Lange*)
1. Gốc chân bò; 2. Ống khí; 3. Lỗ bài tiết; 4. Thiết diện ngang ống bài tiết (ống bên trái vẫn giữ nguyên); 5. Lỗ thở; 6. Túi thận.







Hình 13.18 - Giác quan của Hình nhện (từ *Lange*)
A - Cấu tạo của mắt giữa; B - Lông xúc giác; C - Lông rung; D-E - Cơ quan hình đàn. 1. Thể thủy tinh; 2. Màng lưới; 3.Dây thần kinh mắt; 4. Tế bào cảm giác.

protein thành dịch rồi mới hút trở lại vào cơ thể. Trên lưới nhện ta vẫn thường gặp vỏ của nhiều sâu bọ là mồi của nhện. Cơ quan tiêu hóa của nhện có cấu tạo thích ứng với hút mồi (h. 13.8B): hầu có thành cơ khỏe, ruột giữa có nhiều nhánh bên làm tăng sức chứa.

Hệ bài tiết có đặc điểm của một nhóm vừa chuyển từ nước lên cạn, vừa có tuyến háng (h.13.17), thường chỉ gặp ở giai đoạn phôi hoặc con non, vừa có ống Malpighi.

Cơ quan hô hấp. Các nhóm hình nhện cổ hô hấp bằng phổi sách: bọ cạp (4 đôi); đuôi roi, nhện bốn phổi (2 đôi). Chân dài, bọ cạp giả, một số bét, nhện lông hô hấp bằng ống khí. Một số nhện có cả phổi và ống khí. Ống khí hình thành từ phần lõm của lớp vỏ ngoài, có nguồn gốc độc lập với túi phổi, không có quan hệ về nguồn gốc với phần phụ.

Hệ tuần hoàn có sơ đồ cấu tạo chung của ngành. Số đôi lỗ tim giảm dần cùng với mức độ tập trung đốt của cơ thể: 7 đôi ở bọ cạp, 3-4 đôi ở nhện, 1-2 đôi ở chân dài và một số bét.

Hệ thần kinh theo kiểu chung của ngành (h.13.5), có mức độ tập trung của chuỗi hạch bụng thay đổi tùy nhóm, phụ thuộc vào mức độ tập trung đốt của cơ thể.

Giác quan của hình nhện khá phong phú (h.13.18) gồm có cơ quan cảm giác ánh sáng, cơ học và hóa học. Mắt nhìn chung kém phát triển nhưng được bổ sung bằng các lông cảm giác rải khắp cơ thể. Nhìn chung hình nhện nhạy bén với các tín hiệu gần. Có từ 1-5 đôi mắt theo kiểu mắt đơn xếp đối xứng trên giáp đầu ngực. Mắt nhện thường phân biệt được vật đứng yên, vật di động và chỉ nhìn được trong phạm vi gần (2-30cm). Nhện nhảy (Salticidae) có mắt phát triển hơn cả, có thể nhận biết được hình khối của vật.

Lông trên chân và cơ thể là cơ quan xúc giác. *Lông rung* (trichobotricum) với số lượng thường ổn định trên chân xúc giác và chân bò, có khi cả trên thân (một số bét) là cơ quan cảm giác chấn động. Gốc lông rung nằm trong hốc có lớp vỏ mỏng làm tăng độ rung của lông trước một chấn động nhỏ. Ở hình nhện ngoài cơ quan vị giác trên ngón chân và thành hầu còn có cơ *quan khứu giác hình đàn* (h. 13.18D-E) có nhiều trên chân và thân.

Hệ sinh dục. Hình nhện đơn tính, đực cái có thể khác nhau về hình dạng và cỡ lớn. Tuyến sinh dục ở trong phần bụng, *vốn có cấu tạo kép* nhưng có thể dính với nhau từng phần thành vòng hay dính với nhau tất cả thành một tuyến chung. Hiện tượng chuyển tuyến sinh dục từ kép sang đơn không đều ở các nhóm và ở con đực và con cái. Từ tuyến sinh dục có 2 ống dẫn sinh dục hướng về phía trước, tập trung làm một trước khi đổ ra ngoài ở một lỗ sinh dục nằm trên mặt bụng của đốt bụng thứ nhất. Ngoài ra con đực còn có thể có thêm nhiều tuyến phụ và có các cơ quan riêng giúp thụ tinh (bầu tinh ở cuối chân xúc giác của nhện hoặc ở cuối đôi chân thứ ba của Ricinulei) và con cái có khi còn có thêm túi nhận tinh.

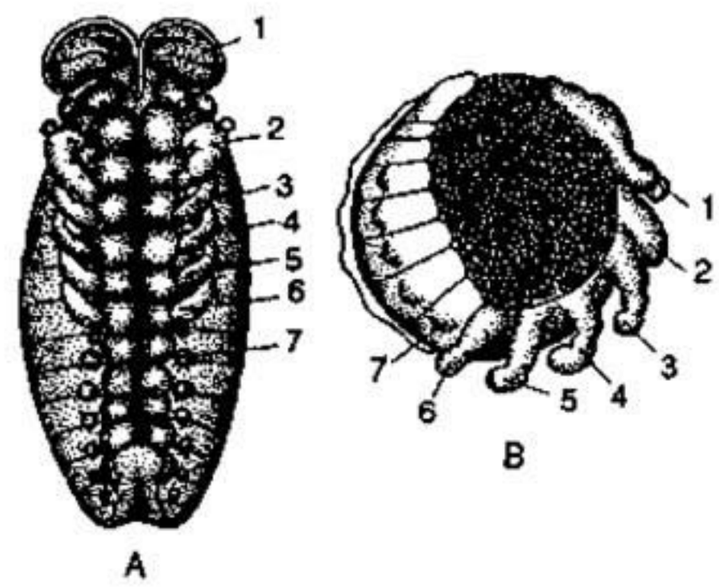
II- SINH SẢN VÀ PHÁT TRIỂN

Hoạt động thụ tinh của hình nhện rất đa dạng. Một số thụ tinh nhờ *bao tinh* (spermatophora) được con đực gắn trên giá thể trong múa giao hoan để chuyển vào lỗ sinh dục cái khi con cái đi qua (bọ cạp giả) hoặc chuyển trực tiếp nhờ kìm của con đực (một số bét). Nhện dực truyền tinh gián tiếp qua *bầu tinh* ở tận cùng của chân xúc giác. Số ít (chân dài) *thụ tinh trong*. Ở một số loài, con cái ăn thịt con đực sau khi thụ tinh. Hoạt động thụ tinh đa dạng của hình nhện phản ánh bước chuyển từ thụ tinh ngoài của tổ tiên ở nước sang thụ tinh trong của chân khớp ở cạn.

Phần lớn hình nhện *đẻ trứng*, trong hốc, trong kén dệt bằng tơ giữ trong hang hay mang theo người. Số ít đẻ con. Trứng hình nhện thường lớn, *giầu noãn hoàng, phân cắt bề mặt*. Phôi thể hiện

đặc điểm phân đốt của tổ tiên hình nhện (h:13.19). Phôi nhện và phôi bọ cạp còn rõ 12 đốt bụng. Ở nhện 5 đốt và ở bọ cạp 6 đốt phía trước của bụng có mầm phần phụ, khi trưởng thành các mầm này biến đổi thành túi phổi, nhú tơ (ở nhện), nắp sinh dục, lược sinh dục và túi phổi (ở bọ cạp).

Trứng hình nhện nở thành con non giống trưởng thành, giai đoạn đầu sống nhờ vào lượng noãn hoàng. Riêng ve bét, do trứng bé và ít noãn hoàng, trứng nở thành *ấu trùng 6 chi* trước khi cho dạng trưởng thành.



Hình 13.19 - Phôi bọ cạp (A) và nhện (B) (từ *Lange*)
1. Kìm; 2. Chân xúc giác; 3.6 . Mầm chân; 7. Mầm phụ bụng.

Nhìn chung có thể phân biệt 2 kiểu vòng đời của hình nhện:

- Tuổi thọ cao, có thể tới 20 năm, lột xác suốt đời, thành thục sinh dục sau thời gian sinh trưởng dài. Kiểu này gặp ở một số bọ cạp, nhện, chân dài cỡ lớn, sống ở nhiệt đới ẩm, kế thừa kiểu vòng đời của chân khớp ở nước như đuôi kiếm và một số giáp xác cỡ lớn.

- Tuổi thọ thấp, phát triển nhanh, khi gặp điều kiện thuận lợi thì tranh thủ sinh sản, khi gặp bất lợi thì chuyển sang sống tiềm sinh. Kiểu này gặp ở phần lớn hình nhện cỡ bé, thường có nhiều thế hệ trong năm và đặc trưng cho chân khớp ở cạn.

III- PHÂN LOẠI

Vị trí phân loại của một số bộ còn chưa ổn định, đặc biệt đối với ve bét (Acarina). Sau đây là một vài bộ chính:

1. Bộ Bọ cạp (Scorpiones). Là nhóm hình nhện cổ còn nhiều quan hệ với có kìm ở nước, dễ nhận biết bằng đôi chân xúc giác dạng kìm phát triển, phần bụng dài nhiều đốt và tuyến độc ở cuối bụng. Hô hấp bằng 4 đôi túi phổi.

Bọ cạp ưa sống nơi nóng ẩm trong rừng mưa nhiệt đới hay trên sa mạc. Hoạt động về đêm, ban ngày sống ẩn trong hang hốc, dưới vỏ cây hoặc trong thảm mục. Bọ cạp ăn thịt, mồi là các động vật bé. Nọc độc tác động lên hệ thần kinh làm tê liệt mồi. Phần lớn bọ cạp đẻ con, thường mang con trên lưng cho đến lần lột xác thứ nhất thì con non rời mẹ sống độc lập. Hiện biết khoảng 600 loài, phần lớn ở vùng nhiệt đới và cận nhiệt đới. Ở nước ta bọ cạp gặp nhiều trong rừng, ngoài hải đảo, phổ biến là *Palamnaeus silenus* (dài tới 12cm) và *Archisometrus mucronatus* (dài 5-6cm).

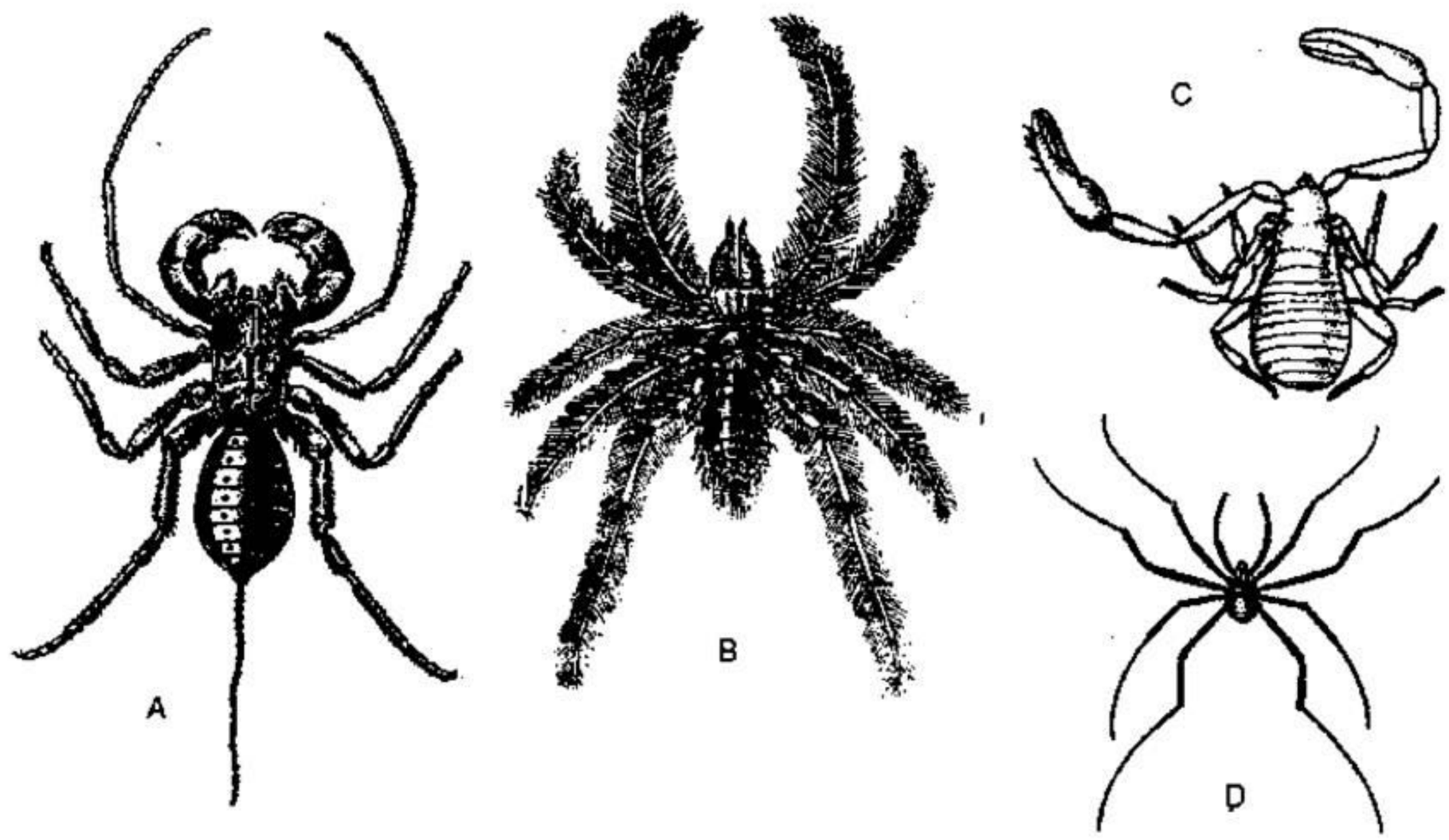
2. Bộ Đuôi roi (Uropigi hoặc **Pedipalpi,** h.13.20A). Dễ nhận biết bằng đôi chân xúc giác lớn tận cùng bằng kìm, đôi chân bò thứ nhất có dạng sợi dài, phần bụng không kéo dài, 3 đốt cuối của bụng vuốt nhỏ, thường có sợi đuôi dài phân đốt. Không có tuyến độc nhưng có tuyến hậu môn tiết chất hăng (có axit foocmic, axit axetic) để tự vệ, có thể gây rát. Hô hấp bằng 1-2 đôi túi phổi.

Đuôi roi hoạt động về đêm, ban ngày ẩn trong hang hốc. Chúng ăn sâu bọ, có khi tấn công cả ốc cạn, nhiều chân...Con cái bảo vệ trứng và mang con non trên cơ thể. Hiện biết khoảng 180 loài, chủ yếu ở vùng nhiệt đới.

3. Bộ Nhện lông (Solifugae, h. 13.20B). Phổ biến ở vùng nhiệt đới khô và nóng. Dễ nhận biết nhờ cơ thể đầy lông, có đôi kìm tương đối lớn hướng về phía trước, có 2 đốt cuối của phần đầu ngực tự do có phần bụng phân đốt và đôi chân xúc giác giống chân bò.

Nhện lông ăn thịt (sâu bọ, có khi cả chuột và chim bé), rất hám mồi, hoạt động về đêm. Hô hấp bằng hệ ống khí phát triển. Hiện biết khoảng 600 loài. Ở Việt Nam đã gặp *Dinorhax rostrum* dài 2-3cm, màu hung sáng.

4. Bộ Bọ cạp giả (Pseudoscorpiones, h.13.20C). Tuy cùng có chân xúc giác phát triển dạng kìm nhưng khác với bọ cạp, bọ cạp giả có cơ thể bé hơn nhiều (1-7mm), phần bụng tuy phân đốt nhưng tròn ngắn, không có lược sinh dục, không có tuyến độc nhưng có tuyến tơ ở kìm. Hô hấp bằng ống khí. Có tập tính giao hoan phức tạp, thụ tinh qua bao tinh.



Hình 13.20 - Đại diện của một số bộ Hình nhện (A,D từ *Dogel*; B,C từ *Abrikosov*)
A - Đuôi roi *Telyphonus caudatus*; B - Nhện lông *Galeodes araneoides*;
C - Bọ cạp giả *Chelifer cancroides*; D - Chân dài *Phalangium opilio*.

Bọ cạp giả thường sống chui rúc trong các khe kẽ, trong thảm mục, trong đất, dưới vỏ cây. Chúng cũng dệt lưới tơ, nhưng lưới nhỏ.

Hiện biết khoảng 1300 loài. Đông Dương được coi là khu vực phong phú các loài bọ cạp giả, đã biết 52 loài với nhiều đơn vị đặc hữu. Các họ và các giống có nhiều loài là: Chthoniidae: *Tyramochthonius;* Atemnidae: *Paratemnus, Anatemnus, Oratemnus, Stenatemnus và* Cheliferidae: *Lophochernes, Hyperwithius và Lophochelifer. Chelifer cancroides* là loài thường gặp trong tủ sách.

5. Bộ Chân dài (Opiliones hoặc Phalangida, h.13.20D).

Dễ nhận biết nhờ cơ thể tập trung thành một khối nhưng phần bụng phân đốt và 4 đôi chân dài. Hô hấp bằng ống khí.

Chân dài có một số đặc điểm gần với sâu bọ: thụ tinh trong, ăn thịt không phải chỉ bằng tiêu hóa ngoài mà còn nghiền trực tiếp con mồi, thường là các chân khớp bé khác. Thường gặp trong rừng ẩm, di chuyển nhanh trên địa hình lồi lõm. Hiện biết khoảng 3200 loài.

6. Bộ Nhện (Aranei, h.13.15). Dễ nhận biết nhờ cơ thể có 2 khối (*đầu ngực* và *bụng*) gắn với nhau bằng eo nối. Trong 6 đôi phần phụ ngực thì *kìm* dạng móc, có tuyến độc; *chân xúc giác* có tấm nghiền ở gốc, riêng con đực ở đỉnh có bầu tinh, có cấu tạo đặc trưng cho từng loài và *chân bò* 7 đốt, có vuốt và đệm ở tận cùng. Phần bụng có lỗ sinh dục, lỗ thở và các nhú tơ. Hô hấp bằng phổi, ống khí hoặc cả hai loại.

Nhện dùng nọc độc để làm tê liệt mồi. Một số loài nhện có nọc rất độc. Nhện *Latrodectus* ở vùng trung Á và ven Địa Trung Hải có thể đốt chết thú lớn (lạc đà, ngựa...), thổ dân dùng nọc độc này để tẩm tên độc. Nhện ăn thịt, chủ yếu là sâu bọ nhưng cũng có khi tấn công cả chim và thú nhỏ.

Tơ có vai trò quan trọng trong đời sống của nhện. Lối dệt và cấu tạo lưới thể hiện một phần sự phát triển tiến hóa của nhện. Có 2 loại lưới: *lưới dạng phễu hay thảm* chăng ở hốc nhện trên mặt đất, chủ yếu để bắt mồi bò và *lưới hình tấm hay bánh xe* chăng trên không, chắn giữa các khoảng trống, chủ yếu để bắt mồi bay. Khởi đầu lưới nhện chỉ là những sợi tơ chằng chịt, lộn xộn (Theridiidae), sau đó mới có dạng lưới thảm, với các sợi tơ được sắp xếp (Pholcidae) hay lưới dạng bánh xe (Araneidae, Tetragnathidae). Nhện có thể nấp ở trên lưới hay ở một vị trí kín đáo cạnh lưới, trong hang, giữ liên hệ với lưới bằng sợi tơ tín hiệu. Khi có mồi vướng vào lưới, nhận được tín hiệu nhện sẽ theo đường tơ lao ra, tiêm nọc độc rồi nhả tơ cuốn chặt mồi treo lên lưới và tiết men tiêu hóa vào cơ thể mồi để ăn. Nhện nước *Argyroneta* dệt lưới hình chuông đính vào cây dưới nước chứa đầy không khí làm nơi tạm trú. Nhện còn dùng tơ dệt nắp hốc, dệt bọc trứng. Tơ nhện cũng là phương tiện giúp nhện phát tán nhờ gió. Tuyến tơ của nhện có nhiều loại (hình ống, hình trái lê, hình thùy, hình cánh...) tiết các loại tơ có độ lớn và độ dính khác nhau, sử dụng trong các phần khác nhau của lưới săn mồi, nắp hốc, bọc trứng...

Nhện là bộ lớn, hiện biết khoảng 20.000 loài, được chia thành 3 phân bộ:

Liphistiomorpha: Còn giữ nhiều đặc điểm cổ: bụng phân đốt, có 2 đôi phổi, 2 đôi nhú tơ... sống ở vùng Viễn Đông.

Mygalomorpha: Bụng không phân đốt nhưng vẫn còn 2 đôi phổi. Sống trong hang hay trên cây vùng nhiệt đới.

Araneomorpha: Bụng không phân đốt. Thở bằng phổi, ống khí hoặc cả hai loại. Gồm phần lớn nhện hiện sống.

Ở nước ta nhện có ở mọi nơi. Các loài phổ biến là *Theridon rufipes, Heteropoda pressula, Menemerus bivittatus* gặp trong nhà; nhện tơ vàng (*Nephila maculata*), nhện gai (*Gasteracantha propingua*), nhện sừng (*Gasteracantha arcuata*) thường gặp trong rừng; *Latouchia cunicularia, Avicularia sp.* (nhện hốc) sống trong hang, thường gặp ở vùng phía nam. *Salticus manducator* có hình dạng giả trang giống kiến.

7. Bộ Ve bét (Acarina). Phân đốt của cơ thể chỉ còn gặp ở số ít ve bét cổ (Endostigmata, Paleacarina), với 7 đốt đầu ngực và 6-8 đốt bụng. Cơ thể của phần lớn ve bét hiện đại *tập trung thành một khối*, dấu vết phân đốt chỉ còn trên phân bố của các tơ, các tấm giáp... Phần đầu ngực cũng chỉ có thể nhận biết bằng vùng có 6 đôi phần phụ đặc trưng cho phần này. *Kìm và chân xúc giác biến thành cơ quan miệng*, có thể phân biệt thành 2 kiểu: *kiểu nghiền hút* ở nhóm dùng thức ăn cứng (hạt, vụn thực vật và chân khớp bé), kìm còn giữ cấu tạo 2 gọng điển hình (nhậy bột) và *kiểu đốt hút* ở nhóm ký sinh hút máu hoặc hút dịch cây, kìm kéo dài thành trâm nhọn (bét tơ) hoặc có móc, vừa móc vào da vừa căng rộng vết đốt khi hút máu.

Ve bét là nhóm rất đa dạng về nhiều phương diện. *Về môi trường sống*, chúng phong phú trong đất, trong thảm mục, sống cả trên cạn và trong nước, cả tự do và ký sinh, phần lớn ký sinh ngoài nhưng có cả ký sinh trong phổi, ống khí, trong da động vật và trong mô thực vật. Các loài ký sinh lan truyền nhiều bệnh nguy hiểm cho người, vật nuôi và cây trồng. *Về hoạt động thụ tinh* phần lớn qua bao tinh, hoặc gắn trên giá thể để con cái hứng vào lỗ sinh dục, hoặc dùng đôi chân xúc giác

Hình 13.21 - Các giai đoạn phát triển của *Eutrombicula* (theo *Lange*)
1. Trứng; 2. Tiền ấu trùng; 3. Ấu trùng hút máu khi đói và khi no; 4. Thiếu trùng tuổi 1; 5. Thiếu trùng tuổi 2; 6. Thiếu trùng tuổi 3; 7. Cái trưởng thành.

(có khi là đôi chân bò thứ nhất) chuyển trực tiếp. Một số bét như bét tơ, nhậy bột... thụ tinh trong. *Về phát triển* có thể phân biệt 2 nhóm. *Ve bét cổ* đẻ trứng ít noãn hoàng, phân cắt hoàn toàn đều, phát triển qua giai đoạn 4 đốt giống ấu trùng *protaspis* của trùng ba thùy. *Phần lớn ve bét* có trứng giàu noãn hoàng, phân cắt bề mặt, nở thành ấu trùng có 3 đôi chân và phải qua nhiều lần lột xác mới cho trưởng thành. Ve bét cổ sống tự do trong đất phát triển qua nhiều giai đoạn (h. 13.21): trứng, tiền ấu trùng, ấu trùng, thiếu trùng tuổi 1, tuổi 2, tuổi 3 và trưởng thành. Từ kiểu vòng đời này, ở ve bét hiện đại đã có 2 hướng biến đổi: 1- Mỗi giai đoạn của vòng đời đảm nhận chức năng nhất định do có thích ứng riêng về hình thái và tập tính (Ví dụ ở mạt Gamasoidea); 2- Rút ngắn vòng đời, một số giai đoạn đầu tiến hành trong trứng hoặc có khả năng sinh sản trước trưởng thành (Ví dụ ở Trombidiformes). Ve bét ký sinh thường có thay đổi vật chủ trong vòng đời.

Ve bét là bộ cổ, ve hóa thạch gặp từ Devon. Hiện biết 10000 loài nhưng số loài trong thực tế lớn hơn nhiều. Dưới đây là một số nhóm chính và một số đại diện đáng chú ý.

Bét giáp (Oribatei, h. 13.22A): sống tự do trong đất, ăn vụn hữu cơ và nấm, nhiều loài là vật chủ trung gian của sán dây ký sinh ở thú móng guốc. Ở nước ta đã biết 167 loài trong 51 họ. Các giống gặp trên độ cao 2900m (núi Phăngxipăng) là các giống phổ biến ở ôn đới (*Oppia*, *Galumna*...). Dưới độ cao 1900m mới gặp các giống đặc trưng của nhiệt đới.

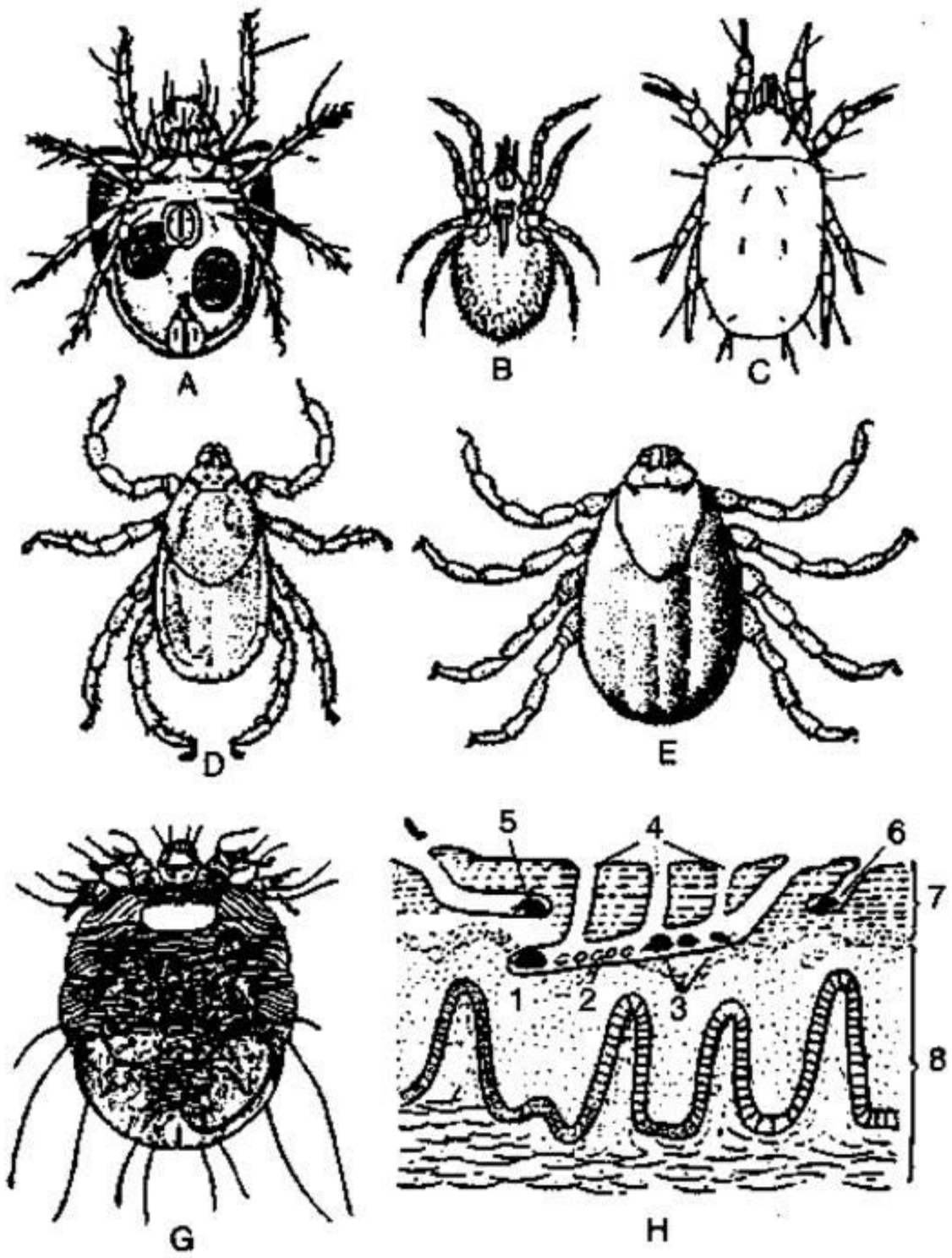
Nhậy bột (Tyroglyphoidea): có giai đoạn ứng với thiếu trùng tuổi 2 sống tiềm sinh (hypopus) trong vòng đời, phát tán nhờ sâu bọ hay động vật có xương sống. Nhiều loài gây hại lương thực, rượu, bơ... trong kho. Đại diện: *Tyroglyphus farinae* (h.13.22C) gây vón cục bột trong kho.

Acaridiae: ký sinh ăn da, lông, chất tiết tuyến da... Đại diện: cái ghẻ (*Acarus siro*, h. 13.22G,H), gây bệnh ghẻ trên da người, đào hang trong da và đẻ trứng ở đáy hang. Trứng nở thành ấu trùng rồi lột xác thành thiếu trùng tuổi 1,2 chui ra ngoài về đêm, lây lan qua tiếp xúc.

Bét tơ (Tetranychoidea): có tuyến tơ trong đốt háng của chân xúc giác, thụ tinh trong, hút dịch hại cây. Đại diện: bét đỏ (*Tetranychus telarius*) gây hại lớn ở bông.

Bét gây sần (Tetrapodili): ký sinh trong mô thực vật, ấu trùng sau 2 lần lột xác đã sinh sản. Đại diện: *Eriophyes vitris* hại nho, *E.piori* hại táo, mận.

Mò (Trombea): trưởng thành sống tự do, ấu trùng ký sinh hút máu sâu bọ (Trombiidae) hoặc động vật có xương sống (Trombiculidae). Đại diện: *Trombicula deliensis* truyền bệnh sốt mò, ấu trùng ký sinh trên chuột nhà.



Hình 13.22 - Một số ve bét thường gặp (D-E từ *Ahrikosov*, còn lại từ *Lange*)
A - Bét giáp *Scheloribates* có kén sán dây *Moniezia* ;
B - Mạt chuột *Ornithonysus bursa* ;
C - Nhậy bột *Tyroglyphus farinae* ;
D - Ve chó *Rhipicephalus sanguineus* ;
E - Ve bò *Boophilus microplus*,
G - Cái ghẻ *Acarus siro* ;
H - Ghẻ đào hang trong da.
1. Ghẻ cái; 2. Trứng; 3. Ấu trùng và thiếu trùng; 4.Lỗ thông gió; 5. Thiếu trùng đã thụ tinh; 6.Ghẻ đực; 7. Lớp sừng của da; 8. Lớp tế bào sống của da.

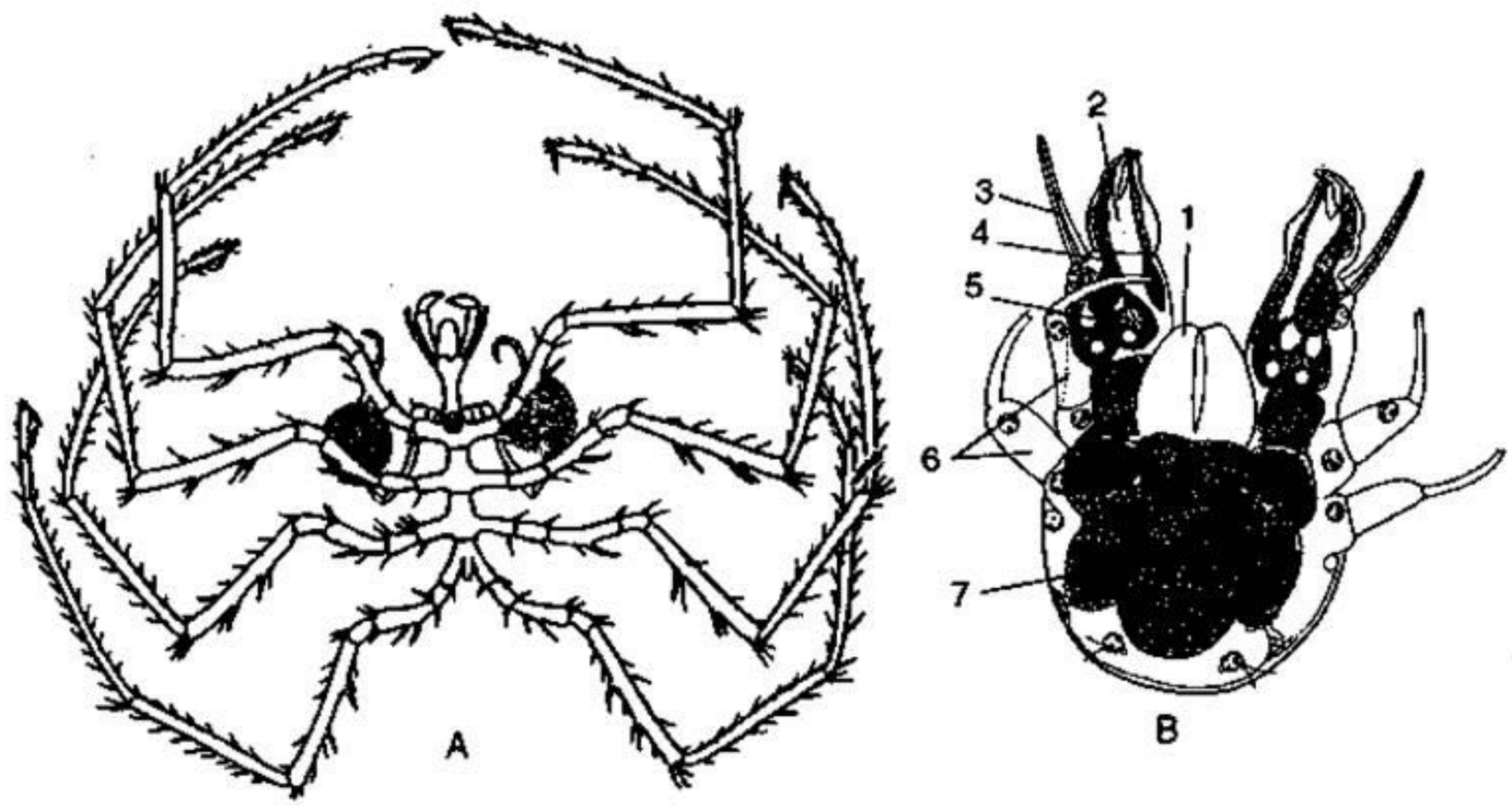
Mạt (Gammasoidea): sống tự do trong đất hoặc ký sinh hút máu bò sát, chim, thú...Đại diện: mạt chuột (*Ornithonyssus bursa*, h. 13.22B), rời vật chủ sau khi hút no máu, trứng nở thành ấu trùng, thiếu trùng rồi trưởng thành, thụ tinh, thường tập trung ở đỉnh các vật thể trên đường chuột đi qua để bám trở lại chuột và hút máu. Người có thể bị mạt chuột tấn công gây ngứa nếu sinh hoạt ở cạnh hoặc dưới đường di chuyển của chuột.

Ve (Ixodoidea): có nhiều loài truyền bệnh gây hại nghiêm trọng cho người và gia súc. Có 2 họ: *Ve mềm* (Argasidae), ký sinh hút máu ở bò sát, chim thú. Đại diện *Argas vespertiliones* hút máu dơi muỗi, phổ biến ở nước ta. *Ve cứng* (Ixodidae): ký sinh hút máu ở bò sát, chim, thú, truyền mầm bệnh nguy hiểm cho người và gia súc. Ở nước ta đã biết 49 loài ve cứng, trong số này có 28 loài hút máu vật nuôi. Thường gặp: ve bò (*Boophilus microplus*, h.13.22E), truyền các bệnh đường máu cho trâu bò; ve trâu (*Amblyomma testudinarium*), ve chó (*Rhipicephalus sanguineus* , h. 13.22D)....

LỚP NHỆN BIỂN (PANTOPODA)

Còn có tên gọi là Nhện chân trứng (Pycnogonida).

Có kìm bé, thân nhỏ, chân dài. Loài cỡ lớn nhất gặp ở đáy bùn châu Nam Cực có chân dài tới 30cm, còn thì tính bằng milimét. Cơ thể có phần *đầu*, *ngực* và *bụng* (h. 13.23). Đầu kéo dài về phía trước thành vòi với lỗ miệng ở tận cùng, có đôi kìm, đôi chân xúc biện và đôi chân mang trứng; phía lưng có 2 đôi mắt trên nhú mắt. Ngực thường có 4 đốt, tuy có loài có tới 5-6 đốt, mỗi đốt có



Hình 13.23 - Nhện biển *Nymphon rubrum* (A theo *Sars*, B theo *Dogel*)
A- Con đực mang trứng; B- Ấu trùng; 1. Vòi; 2. Kìm; 3. Gai của đốt gốc kìm;
4. Tuyến độc; 5. Tuyến tơ; 6. Phần phụ; 7. Ruột.

một đôi chân. Bụng thường tiêu giảm, tuy nhện biển hóa thạch *Pakoisopus* còn có phần bụng 7 đốt. Đầu và ngực ở một số loài dính với nhau tạo thành phần đầu ngực.

Thức ăn của nhện biển là tập đoàn thủy tức, động vật hình rêu, hải quỳ, sứa, thân lỗ...

Thân nhện biển bé nên một số phần của nội quan nằm trong các đốt gốc chân (các nhánh của ruột giữa, một phần tuyến sinh dục).

Kích thước và lượng noãn hoàng quyết định đặc điểm phát triển của trứng.

Trứng bé, ít noãn hoàng thường phân cắt hoàn toàn đều, tương tự phân cắt của trứng Giáp xác. Trứng nở thành ấu trùng protonymphon có 3 đôi phần phụ và có một số cơ quan tạm thời như tuyến tơ và tuyến độc trong đốt gốc của kìm, thường sống ký sinh ngoài. Sau khi lột xác ấu trùng mọc thêm phần phụ cho đến khi đủ số phần phụ của trưởng thành. Trứng lớn, giàu noãn hoàng, thường phân cắt bề mặt, ấu trùng phát triển trên cơ thể mẹ, bám vào bao trứng hay chân mang trứng nhờ tuyến tơ .

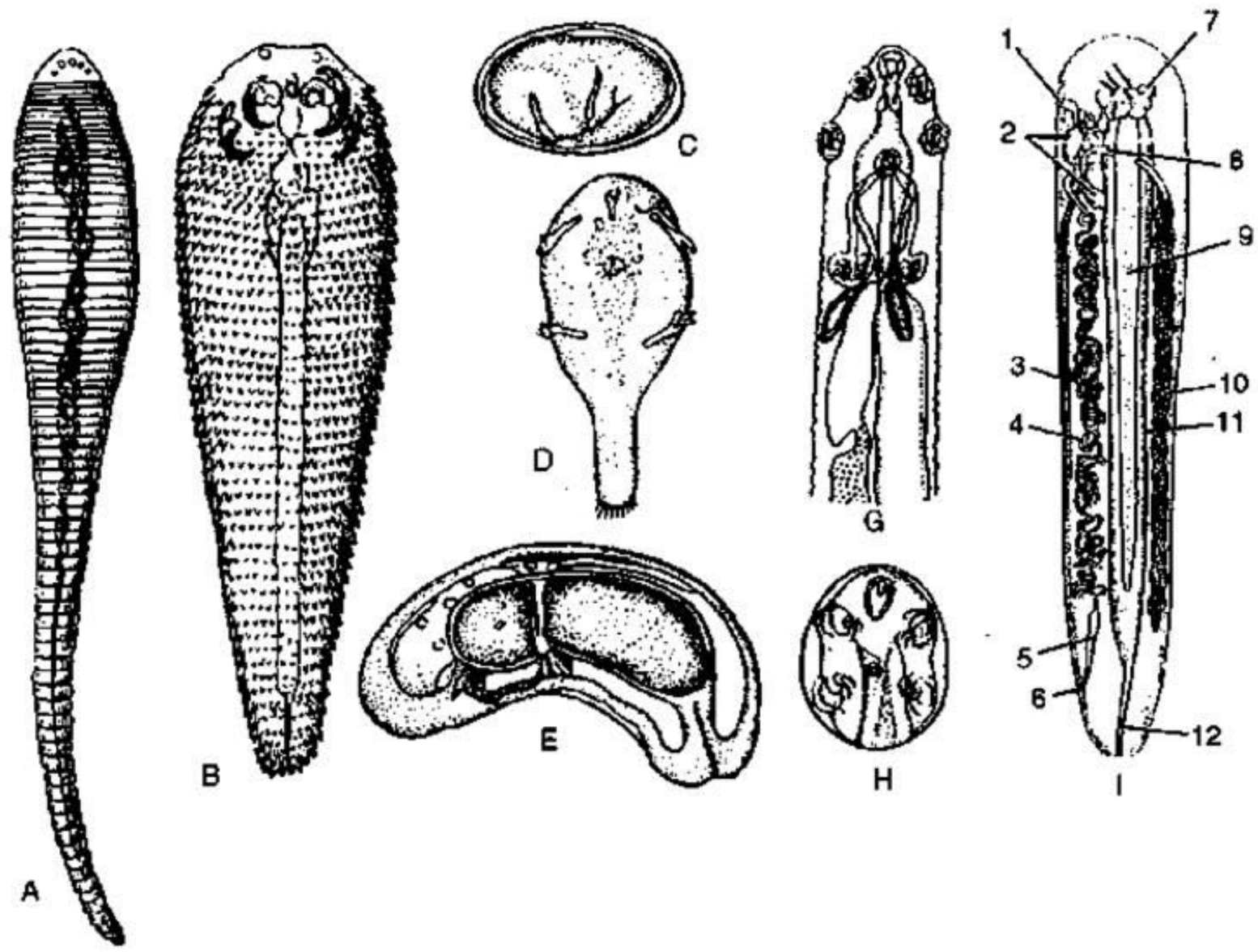
Trong số 500 loài hiện biết, phần lớn nhện biển sống ở vùng dưới triều, có khoảng 40 loài sống ở độ sâu trên 2000m. Các loài sống ở biển sâu thường có cỡ lớn hơn, chân tương đối dài hơn nên bằng động tác nhảy nhện biển có thể lơ lửng trong nước hoặc bị nước cuốn lên xa đáy. Khi chân co và ép lại nhện biển lại nhanh chóng lắng xuống đáy.

Nhện biển xuất hiện từ Cổ sinh, có nhiều đặc điểm của hình nhện (thiếu râu, có kìm do não sau điều khiển, có tuyến độc và tuyến tơ ở ấu trùng, có chung hình dáng) tuy có một số đặc điểm của giáp xác (hình dạng của ấu trùng và biến thái). Ngoài ra một số đặc điểm lại chỉ có ở riêng nó (có vòi ở phía trước, không có số lượng đốt ngực và chi ngực ổn định), xa lạ với cả có kìm và có mang. Có thể nhện biển là đại diện cho một phân ngành riêng của ngành Chân khớp.

LỚP PENTASTOMIDA (NĂM GIÁC) HOẶC HÌNH LƯỠI (LINGUATULIDA)

Tên gọi Pentastomida (5 giác) do xác định nhầm 2 đôi chân có móc ở cạnh miệng là lỗ miệng nhưng hiện nay vẫn được dùng theo truyền thống.

Trưởng thành ký sinh trong đường hô hấp và phổi của động vật có xương sống, chủ yếu ở bò sát, nhưng có cả ở chim và thú (kể cả ở người). Ấu trùng di chuyển trong cơ thể vật chủ trung gian, thường là mồi săn của vật chủ chính thức.



Hình 13.24 - Hình lưỡi *Linguatula serrata* (A-E), *Raillietiella orientalis* (G-H) và *Waddycephalus teretiusculus* (I). | A-E theo *A.B.Lang*; I theo *R.C.* và *G.J Brusca*, G-H theo *Đặng tất Thế* |
A - Con cái; B - Ấu trùng có gai; C,H - Trứng chứa phôi; D - Ấu trùng non; E - Ấu trùng ở giai đoạn tiếp theo; G - Phần đầu của con đực; I- Cấu tạo trong của con cái: 1. Lỗ miệng; 2. Túi chứa tinh; 3. Dây thần kinh; 4. Tử cung; 5. Âm đạo; 6. Lỗ cái; 7.Tuyến móc; 8. Ống dẫn trứng. 9.Tuyến trán; 10.Tuyến trứng; 11.Ruột giữa; 12-Trực tràng.

Lấy *Linguatula serrata* (h.13.24) làm ví dụ. Loài này có trưởng thành ký sinh trong khoang mũi của thú ăn thịt (chó sói, chó nhà, chồn...), có khi gặp cả ở thú ăn cỏ (trâu, bò, dê, ngựa...). Ấu trùng chủ yếu sống ở thỏ rừng và thỏ nhà. Con cái dài 8-13cm. Con đực bé hơn nhiều, dài không quá 2mm. Cơ thể hình lưỡi vuốt nhọn ở cuối, thiết diện gần tròn hơi dẹt ở mặt bụng, có tầng cuticun không chứa kitin bọc ngoài, phân đốt ngoài nhưng không có phân đốt tương ứng ở bên trong. Lỗ miệng ở mặt bụng gần mút trước, hai bên lỗ miệng có 2 đôi nhú có móc kitin ở tận cùng, được coi là dạng biến đổi của phần phụ.

Nhiều nội quan bị tiêu giảm như tuần hoàn, hô hấp, bài tiết, có thể có liên quan tới đời sống ký sinh. Bao cơ theo kiểu của giun đốt tuy các tế bào cơ vân theo kiểu của chân khớp. Ruột là một ống thẳng, bắt đầu từ lỗ miệng đến hậu môn ở tận cùng. Ở một số loài còn có thêm tuyến trán tiết enzym tiêu hóa mô vật chủ và chất chống đông máu. Phần chủ yếu của hệ thần kinh là hạch dưới hầu, hạch trên hầu kém phát triển. Con cái có tuyến trứng hình ống, 2 ống dẫn trứng và 1 tử cung dài có một đôi túi nhận tinh. Lỗ sinh dục cái ở cuối cơ thể (ở một số nhóm, *Raillietiella*, lại ở phía trước cơ thể sau lỗ miệng). Con đực có tuyến tinh, tinh nang, 2 ống dẫn tinh và cơ quan giao phối kép. Lỗ sinh dục đực ở phía trước, sau lỗ miệng.

Trứng bé (0,09mm), cùng với dịch nhầy mũi vương vãi và dính vào cây cỏ rồi vào dạ dày của thỏ khi thỏ ăn cỏ. Trong dạ dày trứng nở thành con non bé tý xíu, hai bên có 2 đôi nhú cơ có móc (h.13.24D), phía trước có chủy kitin là cơ quan khoan. Ấu trùng chui qua thành ruột, theo mạch máu di chuyển trong cơ thể rồi xâm nhập vào gan, màng treo ruột hoặc các nội quan khác và kết kén nằm bất động ở đó. Trong khoảng một vài tháng ở vị trí này, ấu trùng lớn lên, lột xác, đạt 4-6mm chiều dài, có 2 đôi móc cạnh miệng và có các gai xếp thành dãy ngang. Ấu trùng lúc bấy giờ đã giống con cái nhưng còn thiếu cơ quan sinh dục.

Nhìn chung cả lớp, di chuyển của ấu trùng từ vật chủ trung gian vào vật chủ chính thức thường do quan hệ thức ăn giữa vật săn mồi và con mồi hoặc do ấu trùng cùng dịch nhầy mũi vương vãi vào cây cỏ hoặc mặt đất để từ đó xâm nhập vào khoang mũi của vật chủ chính thức khi chúng đánh hơi tìm dấu vết con mồi. Cũng có ý kiến cho rằng ấu trùng có thể chuyển trực tiếp lên khoang mũi của cùng một vật chủ và trưởng thành ngay ở đó.

Hiện biết khoảng 95 loài Pentastomida sắp xếp trong 15 giống thuộc 2 bộ Cephalobaenida và Porocephalida.Ví dụ *Porocephalus, Kiricephalus, Arinilifer*... ký sinh ở trăn và rắn có vật chủ trung gian là thú bé; *Sebekia, Leiperia, Diesingia*... ký sinh ở cá sấu có vật chủ trung gian là cá; *Linguatula*...ký sinh ở thú ăn thịt có vật chủ trung gian là thú ăn cỏ. Ở nước ta đã gặp *Raillietiella orientalis* (h.13.24G,H) ký sinh trong cơ thể các loài rắn, nhiều nhất là ở hổ mang bành và ít hơn ở cạp nong, cạp nia và ráo trâu *(Đặng Tất Thế*, 1999).

Hình lưỡi chưa có vị trí phân loại học rõ ràng. Có tầng cuticun bọc ngoài cùng với mất mô bì có lông bơi, có cơ vân, phát triển qua lột xác chứng minh vị trí Chân khớp của chúng. Tuy nhiên xếp chúng vào phân ngành nào của Chân khớp thì còn có ý kiến khác nhau. Một số tác giả xếp chúng vào phân ngành Có kìm dựa chủ yếu vào sự giống nhau bề ngoài do có chung kiểu sống giữa Hình lưỡi và một vài nhóm có kìm nội ký sinh. Một số khác lại xếp lớp này vào phân ngành Có mang do sự giống nhau giữa ấu trùng của chúng với ấu trùng nauplius của Giáp xác.

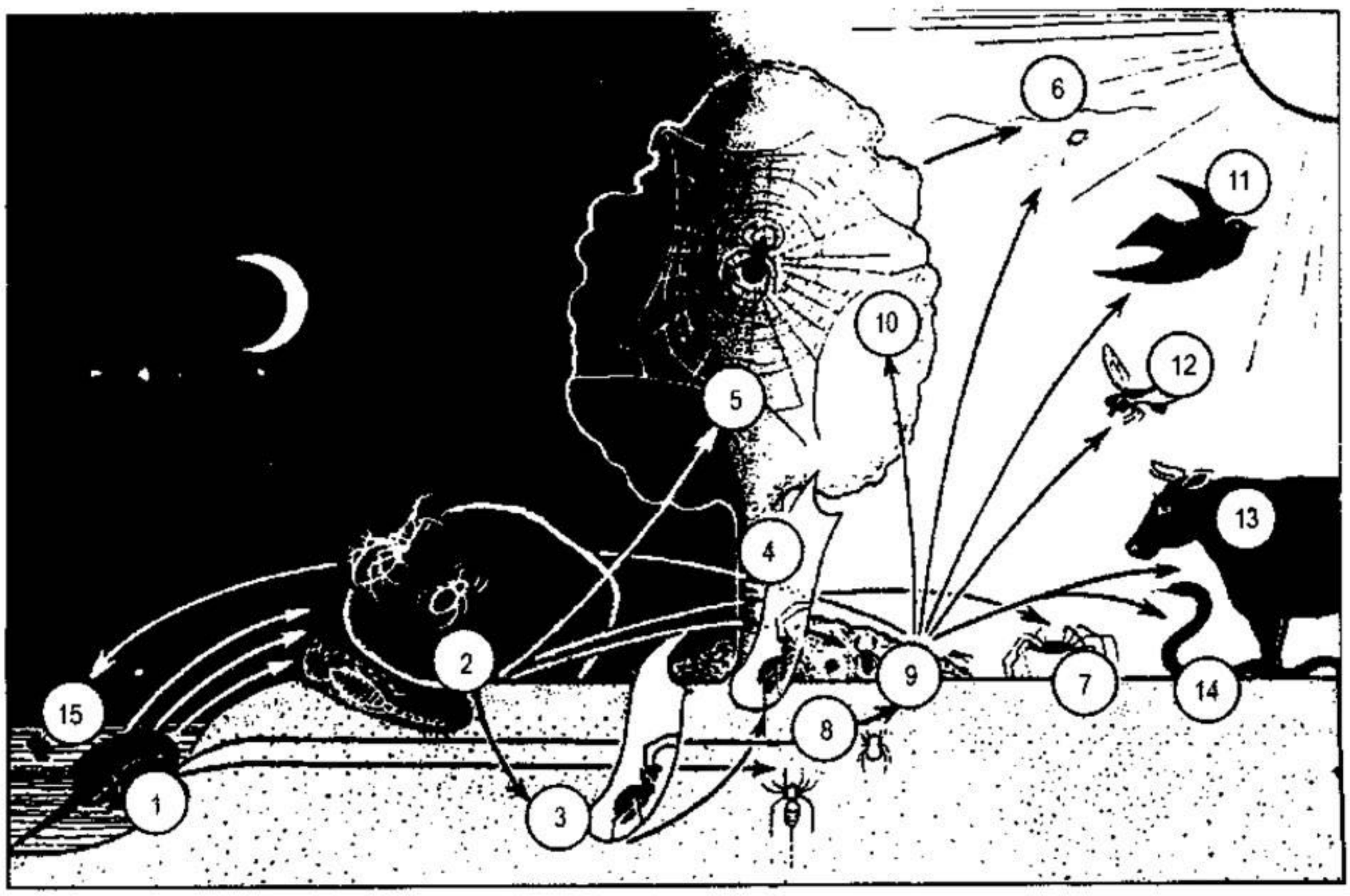
NGUỒN GỐC VÀ TIẾN HÓA CỦA CÓ KÌM

Trong lịch sử phát triển của có kìm, giáp cổ xuất hiện sớm và còn sống ở nước. Trong lớp này giáp lớn, xuất hiện từ Cambri và tuyệt chủng ở Phấn trắng, có cơ thể giống bọ cạp còn đuôi kiếm, xuất hiện từ Silua, có nhiều đặc điểm cấu tạo và phát triển gần với trùng ba thùy. Phần lớn hình nhện xuất hiện từ Cacbon nhưng cũng có các đại diện gặp từ Devon (bét). Có kìm hóa thạch cũng gặp với trùng ba thùy trong các địa tầng từ đầu Cambri, phần lớn ở biển nhưng cũng gặp cả ở nước lợ và nước ngọt. Như vậy có thể hình dung có kìm tách khỏi trùng ba thùy từ tiền Cambri và vào thời kỳ cực thịnh của giáp lớn đã có dấu hiệu xuất hiện có kìm ở cạn (bọ cạp, bét).

So với tổ tiên chung của chân khớp, có kìm biến đổi theo hướng ổn định phần đầu ngực với 6 đôi phần phụ, thu gọn cơ thể bằng cách tiêu giảm phần bụng sau và tập trung đốt, tiêu giảm phần phụ, chỉ còn giữ lại ở một phần bụng trước.

Khi chuyển lên cạn có kìm đã có thêm các biến đổi mới thích ứng với đời sống ở cạn: hình thành tầng vỏ chống thoát nước, chuyển mang sách thành phổi sách, chuyển sang thụ tinh trong qua nhiều bước trung gian (nhờ bao tinh, bầu tinh...), chuyển từ sinh hoạt về đêm sang sinh hoạt ban ngày.

Tiến hóa của hình nhện thể hiện quá trình từ môi trường nước chiếm lĩnh mọi ngóc ngách của môi trường cạn (h. 13.25). Trong hình nhện thì nhện và bét là 2 nhóm phong phú về số loài và môi



Hình 13.25 . Sơ đồ chiếm lĩnh vùng sống của có kìm từ nước lên cạn (theo *Lange*)
1. Tổ tiên có kìm ở nước; 2. Nhóm ăn thịt sinh hoạt về đêm (bọ cạp, đuôi roi, nhện lông, nhện cổ...); 3. Tạo hang (nhện hốc); 4,5. Rời hang bằng lưới hốc và lưới thảm (nhện hốc và nhện lưới); 6. Phát tán của nhện bằng tơ và của ve bét nhờ gió; 7. Chiếm lĩnh cuộc sống ban ngày (một số chân dài, nhện...); 8. Chuyển từ nước sang sống trong kẽ đất (đuôi roi, bét cổ); 9. Chiếm lĩnh thảm mục (ve bét, bọ cạp giả...); 10.14. Hình thành ký sinh động vật và thực vật (ve bét); 15. Chuyển thứ sinh sang sống ở nước (bét nước).

trường sống. Tiến hóa của nhện gắn chặt với khả năng tạo tơ còn tiến hóa của bét gắn chặt với kích thước bé nhỏ và biến thái phức tạp của chúng. Nhờ biến thái phức tạp khả năng thích nghi được nhân lên cùng với các giai đoạn ấu trùng và thiếu trùng sống trong tự nhiên.

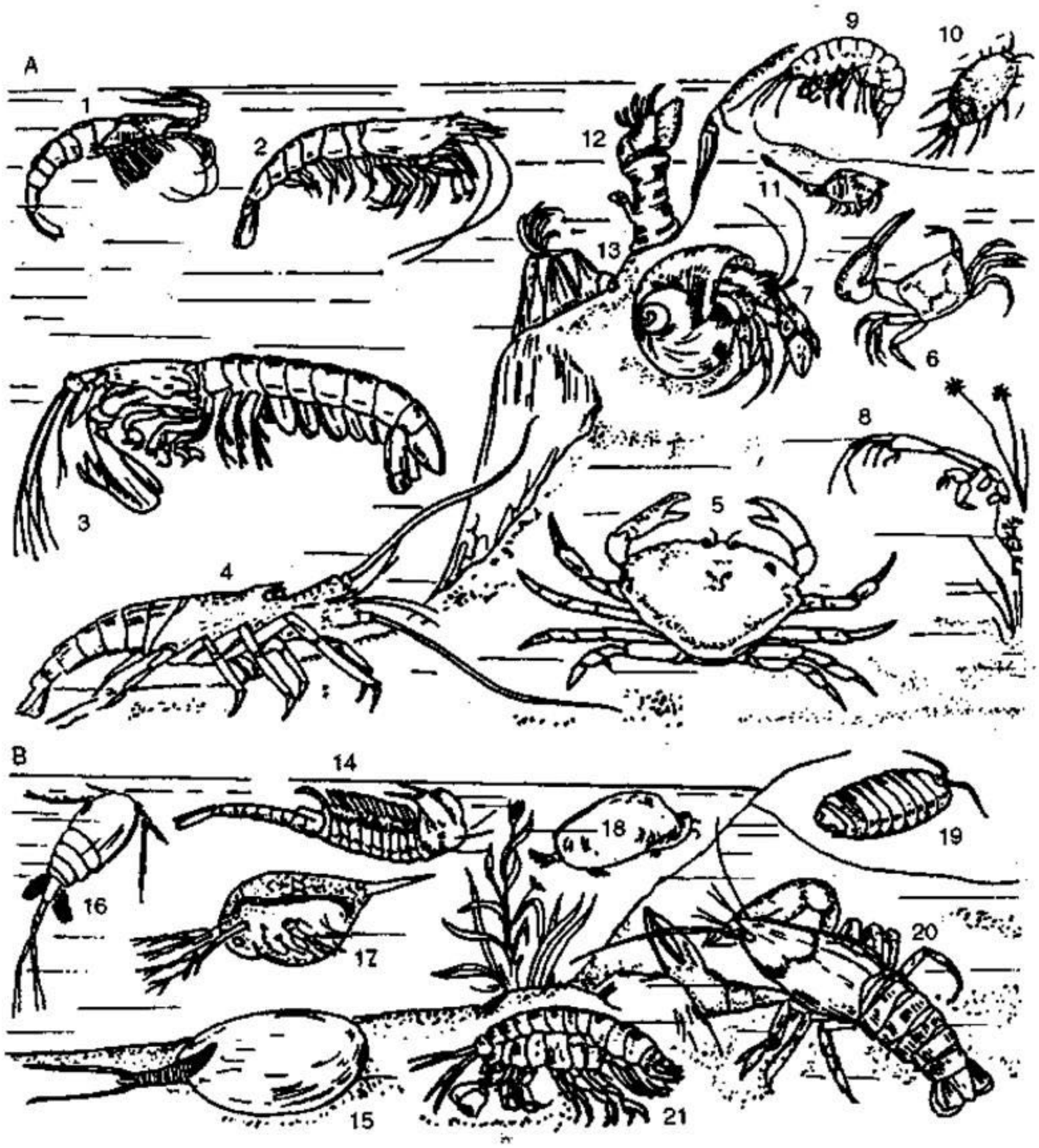
PHÂN NGÀNH CÓ MANG (BRANCHIATA) HOẶC CHI HAI NHÁNH (BIRAMIA)

Bao gồm các chân khớp còn giữ *đời sống ở nước* có *cơ quan hô hấp là mang*. Số ít giáp xác chuyển thứ sinh lên sống cạn. Chỉ có một lớp: lớp Giáp xác.

LỚP GIÁP XÁC (CRUSTACEA)

I- CẤU TẠO VÀ SINH LÝ

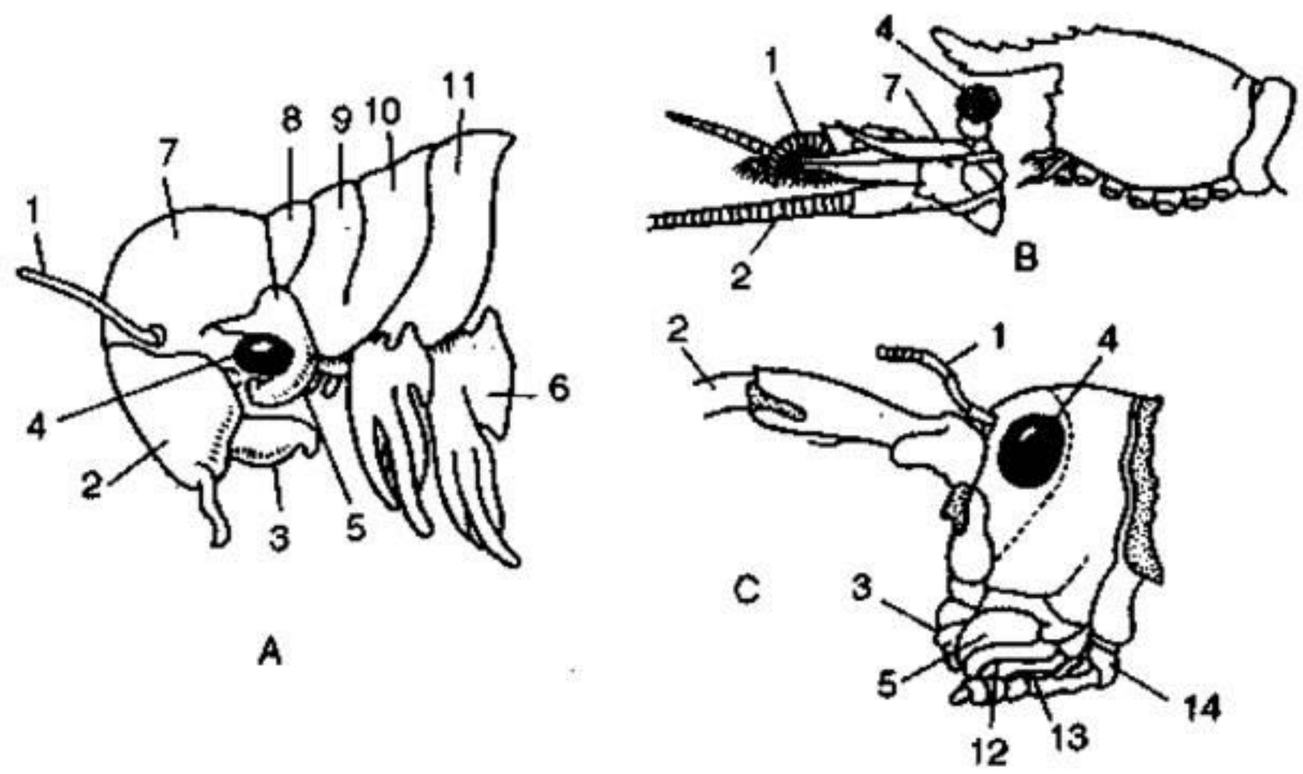
Đặc điểm phân đốt và phần phụ. Giáp xác rất đa dạng về hình thái cấu tạo (h. 13.26). Xét về nguồn gốc tất cả các giáp xác đều có một *phần đầu nguyên thủy* (protocephalon, h.13.27) bao gồm đốt đầu (acron) mang đôi râu 1 và đốt thân thứ nhất mang đôi râu 2. Phần đầu nguyên thủy của



Hình 13.26 - Đại diện của các bộ của lớp Giáp xác sống trong tầng nước, nền đáy và lên cạn ở các thủy vực nước mặn (A) và nước ngọt (B) (theo *Storer* và *Usinger*)
Mysidacea: 1. *Mysis*; Anostraca: Euphausiacea: 2. *Crago*; Stomatopoda: 3. *Squilla*; Decapoda: 4.*Panulirus;* 20. *Cambarus*, 5. *Cancer*, 6. *Uca*, 7. *Pagurus;* Amphipoda: 8. *Caprella*, 9. *Gammarus*, 21.*Hyalella;* Isopoda: 10. *Ligia*, 19. *Porcellio*; Leptostraca: 11.*Nebalia*; Cirripedia: 12. *Mitella;* 13. *Balanus*; 14. Chân mang *Branchinecta*; Notostraca: 15. Cỏ mai *Lepidurus*; Copepoda: 16. *Cyclops*; Cladocera: 17. *Daphnia*; Ostracoda: 18. *Eucypris*.

nhiều nhóm giáp xác tập trung với 3 đốt tiếp theo của phần thân, tạo thành *phần đầu phức tạp* (thường gọi đơn giản là "*Đầu*") mang 5 đôi phần phụ: 2 đôi râu, các đôi hàm trên, hàm dưới 1 và hàm dưới 2. Phần thân tiếp theo ở phần lớn giáp xác còn phân biệt thành *ngực* phía trước và *bụng* phía sau, tuy mức độ phân biệt và số đốt không giống nhau ở các nhóm giáp xác. Ở tôm cua, các phần này có số đốt ổn định (h.13.28): 8 đốt ngực và 7 đốt bụng (tính cả đốt cùng, telson). Nhìn chung ở giáp xác các đốt ngực còn giữ phần phụ còn phần phụ của các đốt bụng có thể bị tiêu giảm một phần hoặc tất cả tùy nhóm. Các phần phụ của các đốt ngực phía trước có thể tham gia vào quá trình đầu hóa, biến thành các chân hàm.

Trừ phần phụ của acron (râu 1) vốn chỉ có 1 nhánh, tất cả các phần phụ còn lại có gốc từ các đốt thân, có thể bắt nguồn xa xưa từ chi bên của giun đốt, vốn có 2 nhánh. Khi trưởng thành, phần phụ có thể còn giữ cấu tạo 2 nhánh điển hình (giáp xác cổ, phần phụ bụng của tôm cua) hoặc chỉ còn lại nhánh trong phần đốt còn nhánh ngoài tiêu giảm (chân bò của tôm cua).



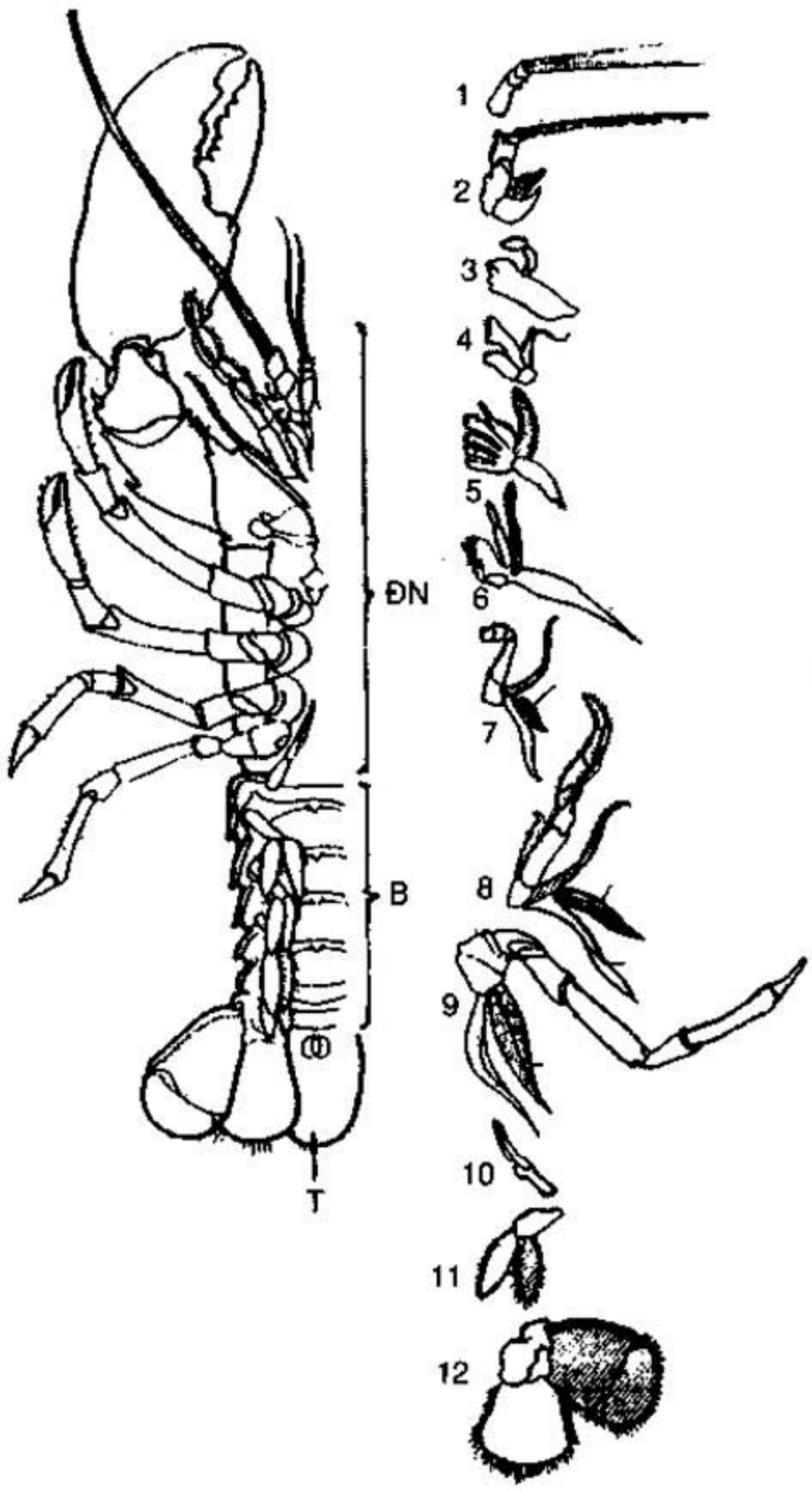
Hình 13.27 . Cấu tạo phần đầu giáp xác (theo *Snodgrass*)
A - Đầu nguyên thủy ở Chân mang *Eubranchipus vermalis*, B - Đầu nguyên thủy của tôm *Spirontocaris polaris* tách rời, C - Đầu phức tạp của Bơi nghiêng *Orchestoidea californica*. 1. Râu thứ nhất; 2. Râu thứ hai; 3. Môi trên; 4. Mắt; 5.Hàm trên; 6. Chân ngực;7. Đầu nguyên thủy. Đốt đầu thứ hai (8) thứ 3 và thứ tư (9). Đốt ngực thứ nhất (10) và thứ hai (11); 12. Hàm dưới 1; 13. Hàm dưới 2; 14. Chân hàm.

Phần phụ thường chuyên hóa theo các chức năng khác nhau của từng phần của cơ thể. Râu 1 và 2 thường là cơ quan cảm giác nhưng cũng có khi là cơ quan bơi (Cladocera) hoặc cơ quan giao phối (Copepoda đực). Các đôi hàm có cấu tạo thích ứng với nghiền mồi. 1-3 đôi chân ngực tiếp theo có khi biến thành chân hàm, chân kẹp bắt giữ mồi. Các đôi chân ngực khác thường là cơ quan di chuyển, nhưng cũng có khi biến thành cơ quan giao phối (đôi chân 5 của Copepoda). Các đôi chân bụng của tôm cua là các chân bơi, chân giao phối ở con đực hoặc chân mang trứng ở con cái. Đôi chân bụng cuối cùng của tôm biến thành bánh lái. Ở một số giáp xác ký sinh, phần phụ biến đổi thành cơ quan bám hoặc tiêu biến hẳn...

Một cách tổng quát, cơ thể giáp xác được đặc trưng bằng phần *đầu* (xét về nguồn gốc là phần đầu phức tạp do acron phối hợp với 4 đốt thân phía trước ở 2 giai đoạn) mang 5 đôi phần phụ : râu 1, râu 2 , hàm trên, hàm dưới 1 và hàm dưới 2. Thân có thể được phân biệt thành phần *ngực* và phần *bụng*. Thường thì các đốt ngực còn giữ phần phụ còn phần phụ của các đốt bụng có thể còn giữ hoặc tiêu giảm tùy nhóm. Trong quá trình tiến hóa, các đốt đầu và ngực có xu hướng kết hợp lại, có khi được bọc trong một vỏ giáp chung.

Vỏ ngoài của giáp xác giàu chất kitin nhưng thiếu tầng mặt nên vẫn để nước thấm qua. Do đặc điểm này mà một số giáp xác chuyển lên cạn chỉ sống được ở nơi ẩm. Các thể màu của giáp xác tập trung ở tầng cuticun ngoài hoặc trong các tế bào sắc tố. Thể màu chủ yếu là zooerythrin có màu đỏ. Các thể màu khác như cyanocristalin có màu xanh ở tôm cua sống, khi đun nóng chuyển thành zooerythrin, do đó vỏ tôm cua khi nấu chín có màu đỏ. Một số giáp xác có khả năng điều khiển các tế bào sắc tố tập trung hay phân tán ở vỏ làm đổi màu .

Hệ tiêu hóa nhìn chung phát triển. Thức ăn của giáp xác đa dạng: động vật, thực vật, tảo nhỏ, mùn bã... Ở tôm cua, ruột trước có dạ dày chuyên hóa, có gờ cuticun lát mặt trong là cơ quan nghiền mồi. Ruột giữa ngắn, nhận chất tiết của tuyến ruột giữa, có chức năng của cả gan và tụy ở động vật cao và có khả năng tiêu hóa nội bào các vụn thức ăn. Ruột sau dài và có lát cuticun ở mặt trong.



Hình 13.28 - Sơ đồ phân đốt và phần phụ của tôm hùm (theo *Buchshaum, Pearse*)
ĐN: Đầu ngực, B: Bụng, T: Đốt đuôi (telson), m. Mang, qn. Tấm quạt nước. 1. Râu thứ nhất; 2. Râu thứ hai; 3. Hàm trên; 4. Hàm dưới thứ nhất; 5. Hàm dưới thứ hai; 6. Chân hàm thứ nhất; 7. Chân hàm thứ hai; 8. Chân hàm thứ ba; 9. Chân bò; 10. Chân bụng thứ nhất của tôm đực; 11. Chân bụng bơi; 12. Chân đuôi (bánh lái).

Cơ quan hô hấp là mang nằm ở gốc các đôi chân ngực (Amphipoda, Decapoda) hoặc chân bụng (Isopoda), có dạng tấm hoặc dạng sợi. Hoạt động hô hấp nhờ dòng nước liên tục qua mang, phát động bằng các tấm quạt nước của phần phụ.

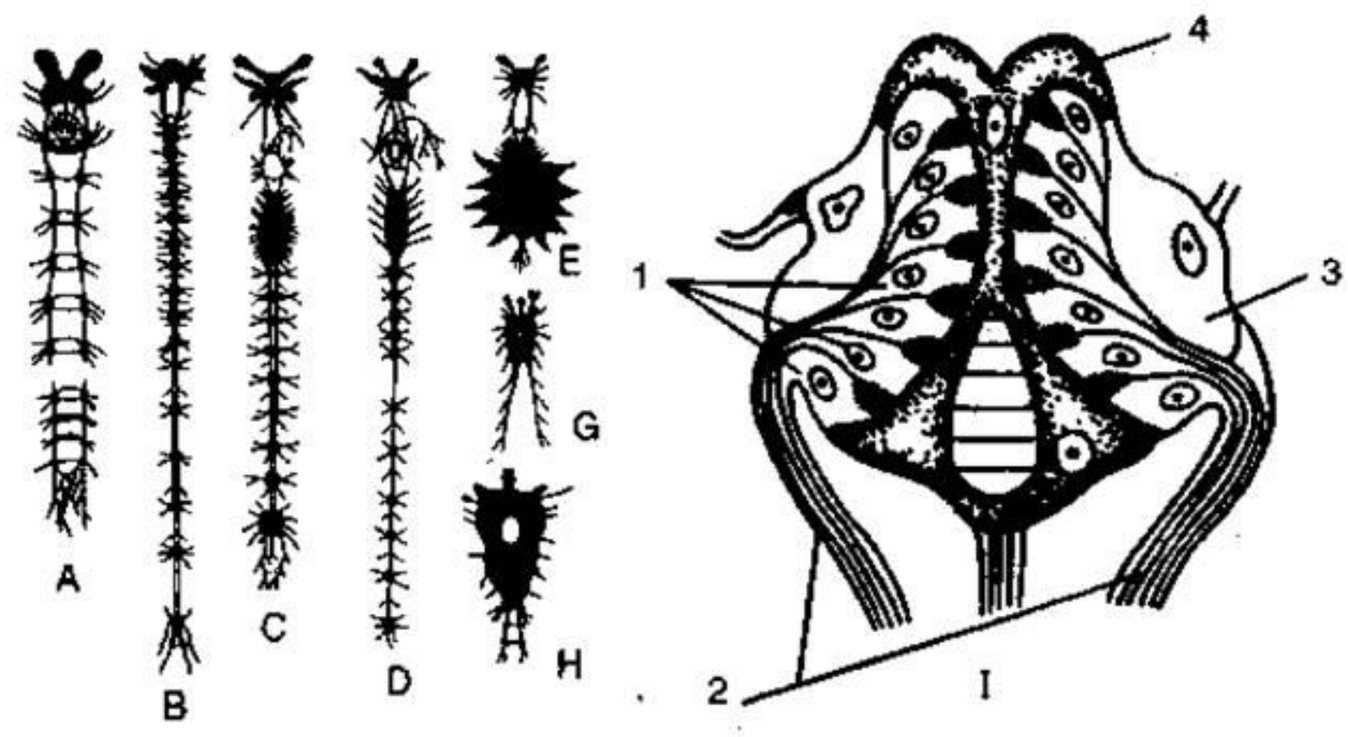
Hệ tuần hoàn theo sơ đồ chung của chân khớp tuy tim có vị trí và mức độ phát triển tương ứng với vị trí và mức độ phát triển của cơ quan hô hấp.

Ở giáp xác nhỏ hệ hô hấp và tuần hoàn không thấy có, hoặc chỉ có tim, mạch máu bị tiêu giảm.

Hệ bài tiết là *tuyến râu* hoặc *tuyến hàm* (h.13.11), nằm ở gốc của đôi râu thứ hai hoặc của đôi hàm dưới thứ hai, là dạng biến đổi của hậu đơn thận. Thường thì chỉ ở giai đoạn phôi mới có cả 2 loại tuyến trên, ở giáp xác trưởng thành chỉ có số ít (Leptostraca, Ostracoda) còn giữ cả 2, còn phần lớn chỉ còn giữ tuyến râu (Malacostraca) hoặc tuyến hàm (các nhóm còn lại).

Hệ thần kinh và giác quan (h.13.29). Hệ thần kinh theo kiểu chung của chân khớp và cũng thể hiện xu hướng tập trung theo chiều ngang và theo chiều dọc như đã gặp ở các lớp khác của ngành. Khối hạch não của giáp xác gồm có *não trước* (protocerebrum) nằm ở trước miệng, *não giữa* (deuterocerebrum) và *não sau* (tritocerebrum) ở sau miệng. Não trước điều khiển mắt, não giữa điều

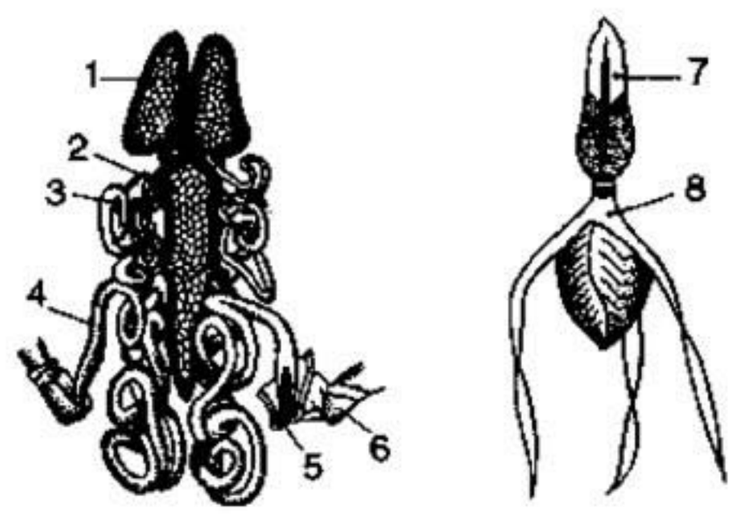
khiển đôi râu trong, não sau điều khiển đôi râu ngoài. Ở giáp xác cổ, não sau còn chưa nhập hẳn vào khối hạch não. Ở vùng não trước, não sau, trên hạch ngực và gốc của đôi mắt cuống còn có các *tế bào thần kinh tiết* tiết các kích tố điều hòa quá trình lột xác, sinh giao tử, phân tính, đổi màu... trong số này có thể kể tới *cơ quan Y* (tuyến lột xác và điều khiển sinh trưởng) và *cơ quan X* (tuyến kìm hãm sinh trưởng và lột xác). Trong não giáp xác lớn như tôm cua còn có *trung tâm liên hợp thần kinh* phức tạp như *thể cuống, thể trung tâm, cầu não trước*... Giáp xác cũng có *hệ thần kinh giao cảm* phát triển. Giáp xác có giác quan khá phát triển. *Xúc giác và vị giác* là các tơ tập trung trên râu và trên phần phụ. *Thị giác* là mắt đơn và mắt kép (h.13.6A-B). *Mắt đơn* thường có ở ấu trùng nauplius và giáp xác Copepoda, Ostracoda... trưởng thành (chỉ có một nằm giữa gốc của đôi râu thứ nhất, còn gọi là *mắt giữa* hay *mắt lẻ*. Mắt đơn gồm 2-3 hốc mắt gắn với nhau (h.13.29I), trong mỗi hốc mắt có tế bào màng lưới bao bằng tế bào sắc tố ở đáy hốc và thể thủy tinh ở phía ngoài. *Mắt kép* có thể nằm trên cuống mắt hoặc không. Tùy nhóm, Giáp xác có thể chỉ có mắt kép (tôm, cua), chỉ có mắt đơn (Copepoda, Ostracoda), hoặc có cả 2 loại mắt (Conchostraca).



Hình 13.29 - Sơ đồ hệ thần kinh (A-H) và mắt đơn (I) của giáp xác *Cypris* (từ *Dogel*)

A - Anostraca ; B - Euphausiacea ; C - Stomatopoda ; D - Tôm ; E. Cua ; G - Copepoda ; H - Ostracoda; 1. Tế bào màng lưới ; 2. Dây thần kinh mắt ; 3. Thể thủy tinh ; 4. Tế bào sắc tố.

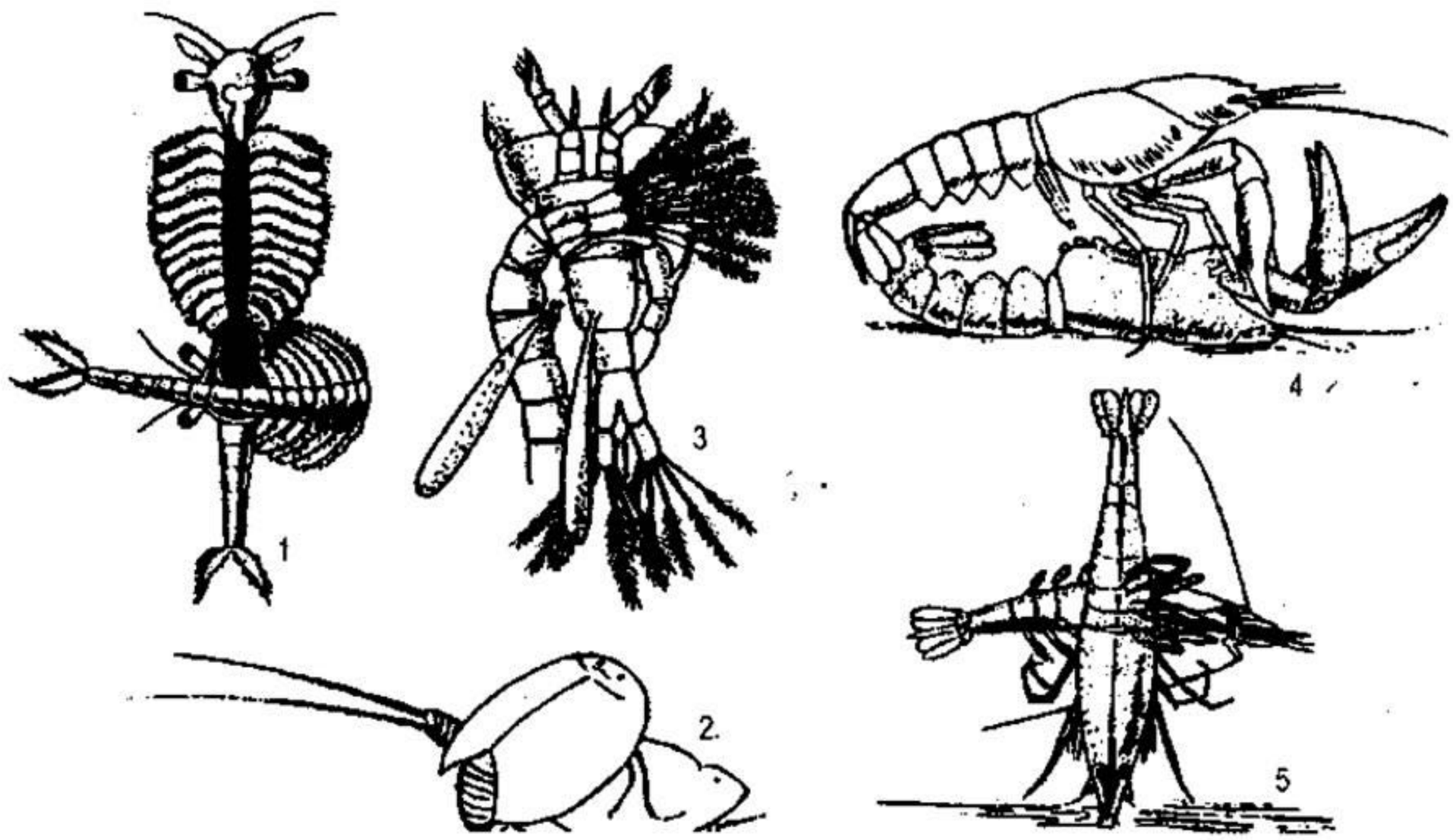
Hệ sinh dục. Giáp xác thường phân tính, chỉ có số ít Cirripedia sống bám và Isopoda ký sinh lưỡng tính. Tuyến sinh dục kép chỉ còn giữ ở một số giáp xác cổ, còn thường chập làm một, gồm phần tuyến và các cặp ống dẫn (h.13.30A). Sai khác đực cái có thể ở hình thái ngoài (con đực rất bé so với con cái ở Cirripedia và Copepoda ký sinh), có khi chỉ ở cơ quan giao phối (đôi râu thứ nhất ở Copepoda đực, đôi chân bụng thứ nhất và thứ hai ở tôm cua đực). Tinh trùng của giáp xác thường có cấu tạo đặc biệt (h.13.30B). Quá trình thụ tinh thay đổi tùy loài (h.13.31). Một số giáp xác có túi chứa tinh, con đực trực tiếp phóng tinh vào cơ quan sinh dục của con cái. Một số khác thụ tinh qua *bao tinh*: đôi chân bụng thứ nhất và thứ hai của con đực đính bao tinh vào cạnh lỗ sinh dục của con cái. Cái uốn cong



Hình 13.30 - Tuyến sinh dục của tôm *Potamobius astacus* (A) và tinh trùng của *Galathea* (B) (từ *Dogel*)

1. Phần kép; 2. Phần đơn; 3. Ống dẫn tinh; 4. Ống thoát tinh; 5. Lỗ sinh dục; 6. Gốc chân ngực; 7. Bao đuôi; 8. Phần cổ có 3 dải.

đuôi về phía bụng, đẻ trứng, tiết dịch hòa tan vỏ bao tinh và thụ tinh trứng. Cái dùng chân bụng mang trứng. Số trứng của mỗi lứa đẻ thay đổi tùy loài, từ vài trăm tới hàng nghìn trứng.



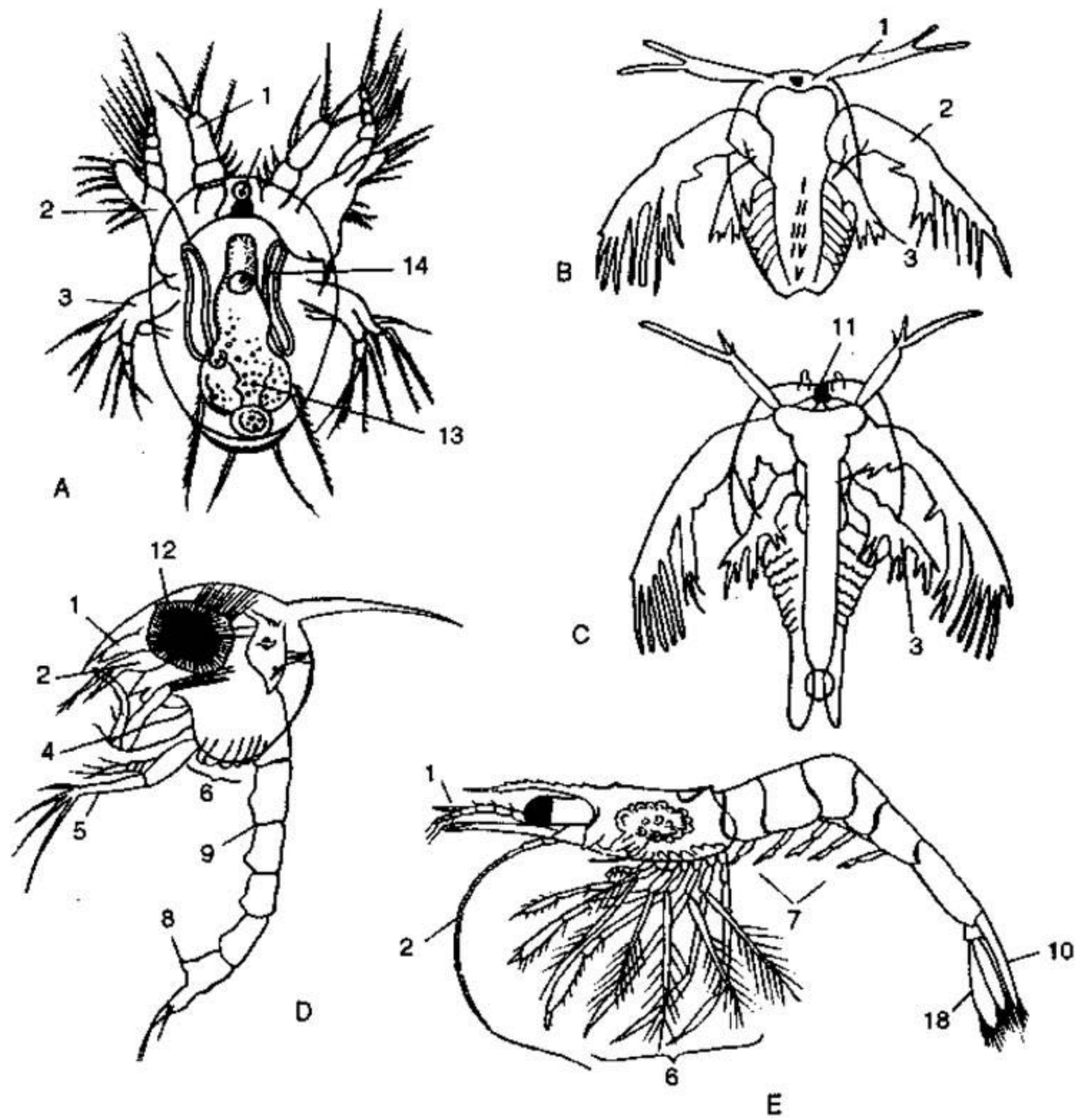
Hình 13.31 - Hoạt động ghép đôi của một số giáp xác (theo *Birshtein*)
1. *Branchipus*; 2. *Triops cancriformis*; 3. *Diaptomus* đực đang gắn bao tinh vào đốt sinh dục của con cái (chỉ vẽ phần cuối cơ thể); 4. *Cambarus affinis*; 5. *Sicyonia carinata* (4,5 . con đực không điểm chấm).

II- SINH SẢN VÀ PHÁT TRIỂN

Trứng giàu noãn hoàng, phân cắt bề mặt. Phôi phát triển ở giai đoạn đầu gần như ở giun đốt: dải tế bào phôi giữa tạo 2 *đốt ấu trùng* (đốt mang đôi râu 2 và đốt mang hàm trên) nằm sau đốt mang mắt và đôi râu 1, sau đó mới hình thành các đốt *sau ấu trùng* từ vùng sinh trưởng phía đuôi. Giai đoạn phát triển tiếp theo của giáp xác, cũng như ở các chân khớp khác, có sai khác so với giun đốt: các tế bào lát thể xoang đã hình thành bị phân tán, tạo thành các cơ quan có nguồn gốc từ lá phôi giữa (cơ, tim, mô liên kết...), xoang thứ sinh chập với phần còn lại của xoang nguyên sinh tạo thành *thể xoang hỗn hợp* (mixocoelum).

Sau giai đoạn phôi, giáp xác phát triển qua biến thái phức tạp. Dạng ấu trùng đầu tiên là *nauplius* (h. 13.32A) tương ứng với *metatrochophora* của giun đốt, với 3 đôi phần phụ đặc trưng: râu 1 (không phân nhánh), râu 2 và hàm trên (phân 2 nhánh, ứng với phần phụ của các đốt thân phía trước). Ấu trùng này có mắt lẻ và có nội quan đơn giản (hạch não, 2 đôi hạch bụng và một đôi tuyến bài tiết). Nauplius sống trôi nổi trong nước. Trong thời gian này các đốt mới được hình thành dần từ vùng sinh trưởng quanh hậu môn cùng với sự xuất hiện các phần phụ tiếp theo (hàm dưới, phần phụ ngực....), hình thành mắt kép, để chuyển thành ấu trùng *metanauplius* (h.13.32B,C).

Nauplius và *Metanauplius* là 2 giai đoạn phát triển thường gặp ở nhiều nhóm giáp xác. Các giai đoạn phát triển tiếp theo sai khác tùy nhóm: ở chân kiếm là ấu trùng *copepodit*, ở tôm cua là *zoea* (h.13.32D) rồi tiếp theo là *mysis* (h.13.32E) ở tôm và *megalopa* ở cua... Các giai đoạn ấu trùng



Hình 13.32 - Các giai đoạn ấu trùng của giáp xác (từ *Dogel*).
A. Ấu trùng nauplius của *Cyclops*; B,C. Ấu trùng metanauplius của *Apus* với các đốt thân đang hình thành chưa có phần phụ; D. Ấu trùng zoea của cua *Maja*; E. Ấu trùng mysis của tôm *Pandalus*.
1. Râu 1; 2. Râu 2; 3.Hàm trên; 4,5. Chân hàm; 6. Chân ngực; 7. Chân bụng; 8. Chân bụng cuối; 9. Bụng; 10. Đốt đuôi (telson); 11. Mắt đơn; 12. Mắt kép; 13. Ruột; 14. Tuyến râu.

này không phải bao giờ cũng xuất hiện đầy đủ mà trong nhiều trường hợp chúng thu gọn lại trong phát triển phôi. Ví dụ trứng cua bể nở ngay ra ấu trùng *zoea*, trứng của tôm nước ngọt nở ngay ra tôm con.

Ấu trùng giáp xác là thành phần quan trọng của sinh vật nổi ở biển và ở nước ngọt, chúng là thức ăn quan trọng của cá ăn nổi.

III- PHÂN LOẠI

Gồm khoảng 20000 loài, sắp xếp trong 6 phân lớp.

Phân lớp Chân chèo (Remipedia)

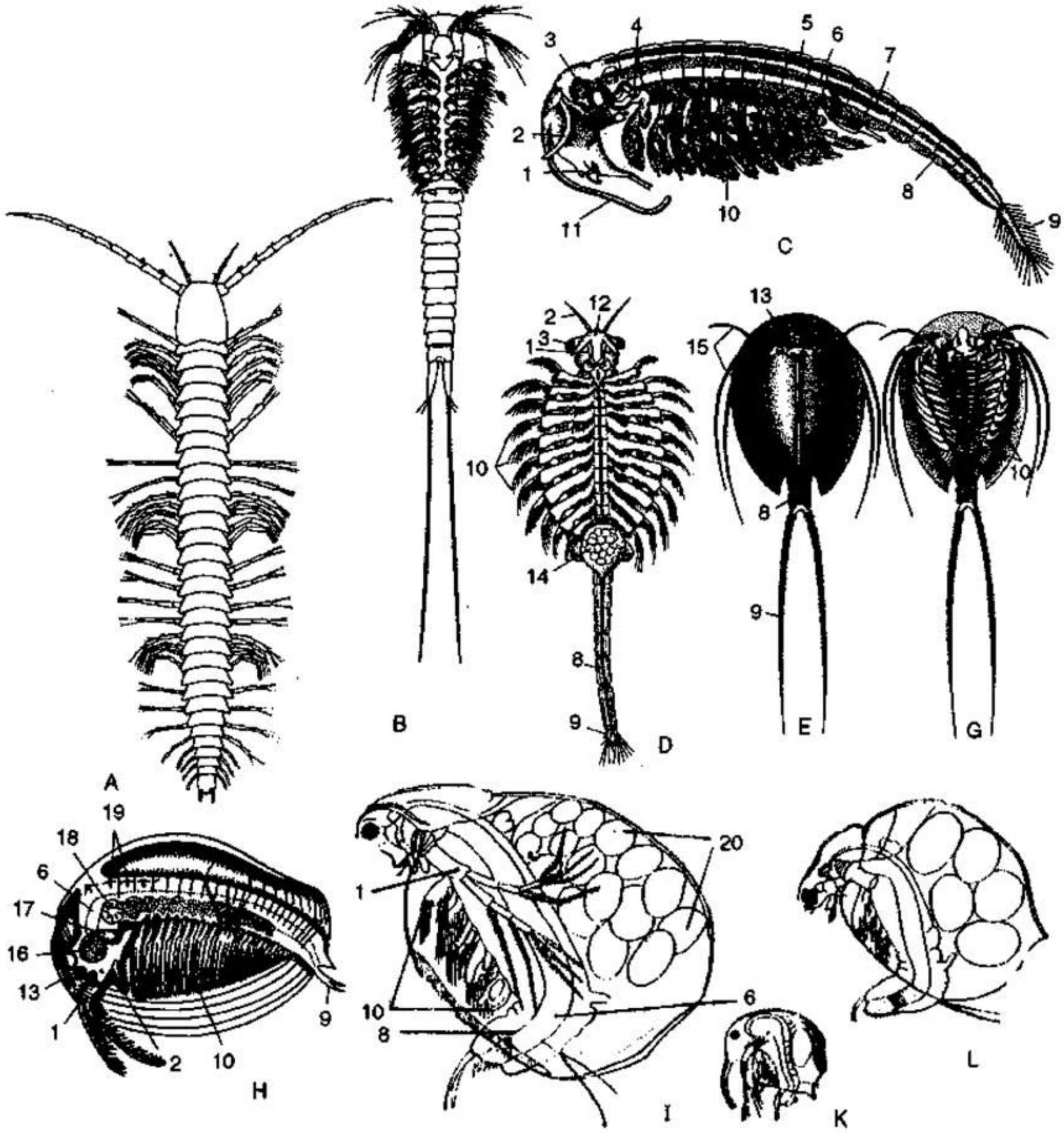
Giáp xác cổ, chỉ mới được phát hiện trong những năm 80 của thế kỷ này, sống trong hang của các đảo có nguồn gốc núi lửa (quần đảo Haoai), cách ly với nước biển. Cơ thể nhiều đốt, dài, thoáng nhìn giống rết, mỗi đốt mang một đôi chi 2 nhánh.

Đại diện: *Speleonectes* (h.13.33A).

Phân lớp Giáp đầu (Cephalocarida)

Giáp xác cổ, chỉ mới được phát hiện vào năm 1957 từ vùng biển gần bờ Bắc Mỹ, cỡ bé (2,5-5mm), sống trong bùn đáy biển nông. Đầu có cạnh sau trùm lên đốt ngực đầu tiên. Không có mắt. Râu trong và râu ngoài dạng 2 nhánh, râu ngoài ở sau miệng. Hàm trên kém phát triển. Hàm dưới 1 và 2 về cấu tạo và chức năng chưa sai khác với chân ngực, có 2 nhánh. Thân dài, gồm 10 đốt ngực, mỗi đốt mang một đôi chân và 9 đốt bụng, không có chân, tận cùng bằng chạc đuôi.

Đại diện: *Hutchinsoniella macracantha* (h. 13.33B).



Hình 13.33 - Đại diện của các phân lớp Remipedia, Cephalocarida và Branchiopoda (A theo *Buchsbaun* và *Pearse*; B-H- từ *Dogel*; I-L- theo *Jadin* và *Gerd*).

Remipedia: A - *Speleonectes*; Cephalocarida: B - *Hutchinsoniella*; Branchiopoda : Bộ Chân mang : C - *Branchipus stagnalis;* D - *Artemia salina;* Bộ Có mai: E-G - *Triops cancriformis* nhìn từ lưng (E) và từ bụng (G); Bộ Vỏ giáp: H - *Limnadia lacustris;* Bộ Râu ngành: I - *Simocephalus elizabethae*; K - *Bosmina longirostris;* L - *Ceriodaphnia reticulata*. 1. Râu 2; 2. Râu 1; 3. Phần lồi gan; 4. Tuyến hàm; 5. Tim; 6. Ruột; 7.Tuyến tinh; 8. Bụng; 9. Nhánh chạc đuôi; 10. Chân ngực; 11. Phần phụ đầu; 12. Mắt đơn; 13. Mắt kép; 14. Túi trứng; 15. Sợi chân ngực; 16. Phần lồi tuyến ở mắt;17. Hàm trên; 18. Cơ khép vỏ; 19. Lỗ tim; 20. Trứng.

Phân lớp Chân mang (Branchiopoda)

Giáp xác cổ, số đốt nhiều và chưa chuyên hóa. Chân ngực dạng lá. Thần kinh bậc thang. Gồm 4 bộ.

Bộ Chân mang (Anostraca). Còn giữ phần đầu nguyên thủy, các đốt hàm tự do, thân nhiều đốt gần như đồng hình. Hiện biết khoảng 180 loài, chủ yếu sống ở đầm ao, vũng nước ngọt vùng ôn đới.

Đại diện: *Branchiopus* (h.13.33C), *Chirocephalus*, *Artemia*. *Artemia salina* (h. 13.33D) sống ở ao hồ nước rất mặn (23%) nhưng cũng sống được trong nước nhạt hơn, kể cả nước ngọt trong một thời gian ngắn. Hình dạng của chạc đuôi thay đổi theo nồng độ muối. Thường sinh sản đơn tính. Trứng có sức chống chịu lớn, có thể giữ trong bùn khô tới vài năm vẫn phát triển bình thường khi gặp điều kiện thuận lợi. Là đối tượng gây nuôi nhân tạo phục vụ cho nghề nuôi tôm he và cá bột.

Bộ Có mai (Notostraca). Có mai phủ kín phần đầu ngực. Số đốt ngực nhiều (tới 40), sống ở nước ngọt vùng ôn đới.

Đại diện: *Triops cancriformis* (h. 13.33E,G). Loài này hiện sống phổ biến ở vùng ôn đới nhưng hóa thạch được biết từ Triat, cách nay 200 triệu năm.

Bộ Vỏ giáp (Conchostraca). Có vỏ giáp 2 mảnh bao kín cơ thể với cơ khép vỏ ở phía đầu. Trứng có khả năng chống chịu cao nên vỏ giáp gặp nhiều ở các thủy vực tạm thời như ruộng lúa một vụ.

Đại diện : *Cyclestheria hislopi* và *Eulimnadia brasiliensis*, thường gặp ở ao hồ và ruộng lúa nước ta.

Bộ Râu ngành (Cladocera). Có vỏ giáp 2 mảnh bọc kín cơ thể nhưng có phần đầu phân hóa, hình thành mỏ. Râu 2 phát triển, chẻ 2 nhánh, có nhiều lông, là cơ quan bơi. Râu 1 bé, tiêu giảm ở con cái. Xen kẽ *sinh sản đơn tính* (con cái đẻ trứng không thụ tinh, chứa trong *phòng trứng* ở phía lưng) với *sinh sản hữu tính* (trứng thụ tinh có vỏ dày, được bảo vệ tốt, có thể tồn tại lâu, gọi là *trứng nghỉ* - ephippium - chờ khi điều kiện thuận lợi mới nở thành con non).

Hình dạng của một số râu ngành có thể thay đổi có chu kỳ theo các tháng trong năm (hiện tượng *biến hình chu kỳ* - cyclomorphose). Điều này dễ gây nhầm lẫn trong phân loại học râu ngành: ngót 100 loài *Bosmina* trước đây thực ra chỉ là các "dạng mùa " của 2 loài mà thôi. Nhờ xen kẽ 2 kiểu sinh sản trên, râu ngành có số lượng lớn trong thủy vực. Chúng là thức ăn quan trọng của cá ăn nổi. Một số loài *Daphnia*, *Moina* là đối tượng nuôi dùng làm thức ăn cho cá con.

Hiện biết khoảng 400 loài sống ở nước ngọt và nước mặn. Ở Việt Nam đã biết khoảng trên 50 loài râu ngành nước ngọt trong các họ Daphniidae (11 loài), Sidiidae (5 loài), Macrothricidae (3 loài), Bosmidae (2 loài) và Chydoridae (29 loài) và 2 loài ở nước mặn và nước lợ. Thành phần loài thay đổi theo loại hình thủy vực: hồ chứa thường phong phú các loài cỡ lớn trong Sidiidae, Daphniidae còn trong ao, ruộng thường phong phú các loài cỡ bé trong họ Chydoridae (theo Đặng Ngọc Thanh, Hồ Thanh Hải, tài liệu chưa công bố). Thường gặp *Daphnia carinata*, *Simocephalus elizabethae* (h. 13.33I), *Moina dubia*, *Diaphanosoma sarsi*, *D. leuchtenbergianum* trong ao hồ nhỏ và ruộng lúa và *Daphnia lumholtzi*, *Bosmina longirostris* (h.13.33K), *Ceriodaphnia rigaudi* trong các hồ chứa nước lớn. Ở nước mặn và nước lợ thường gặp *Penilia avirostris* và *Evadne tergestina*.

Phân lớp Chân hàm (Maxillopoda)

Sống tự do, định cư hoặc ký sinh. Phần phụ miệng thường phát triển và là cơ quan lọc thức ăn. Phần phụ ngực để di chuyển và tạo dòng nước đưa thức ăn tới miệng, chúng không có tấm nghiền

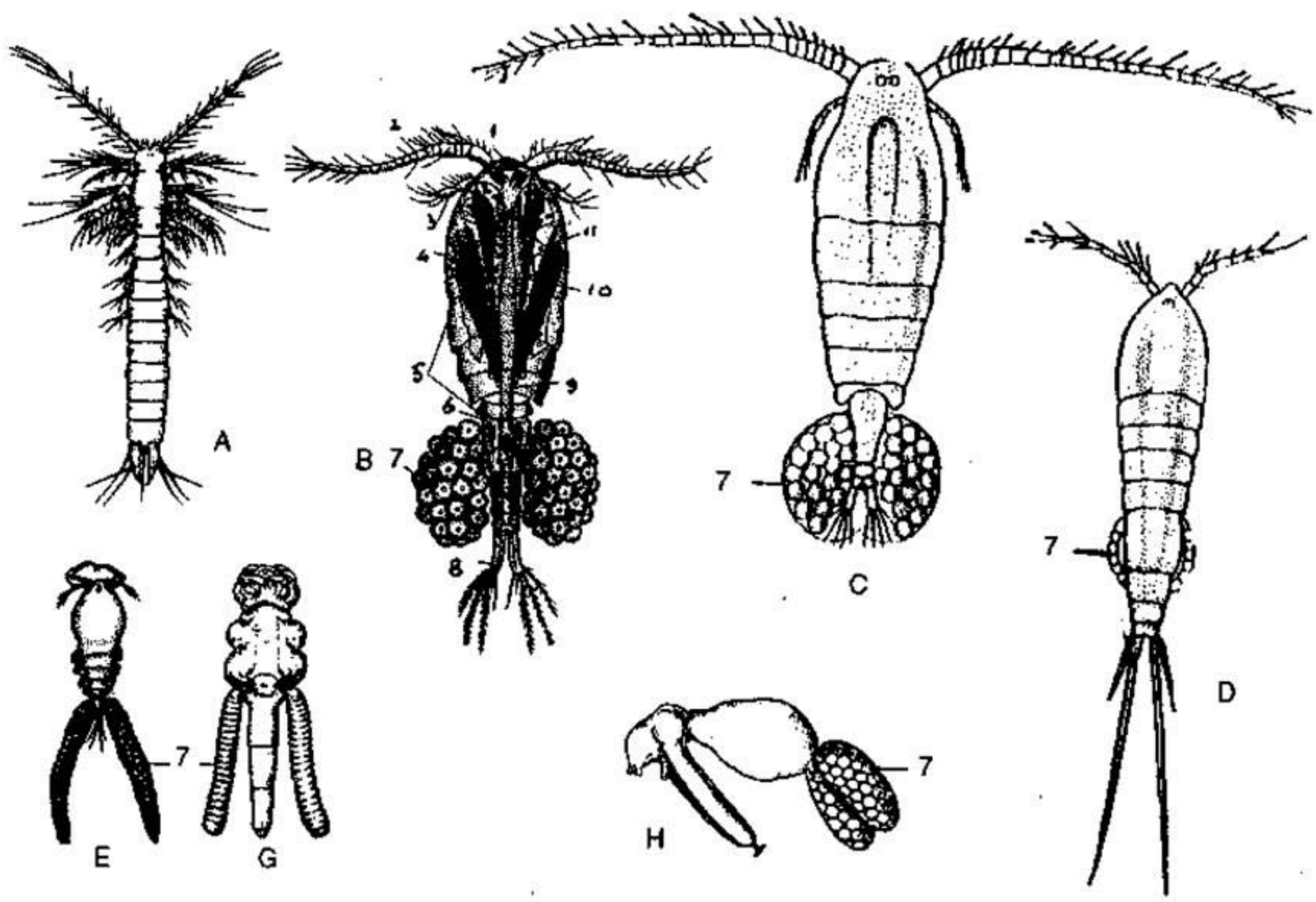
và không có chức năng hô hấp. Bụng không có phần phụ. Gồm 5 bộ: Mystacocarida, Copepoda, Branchiura, Cirripedia và Ascothoracida. Sau đây là một vài bộ thường gặp.

Bộ Mystacocarida. Cơ thể bé (dưới 0,5mm), hình ống, sống trong cát vùng triều, đã gặp ở bờ biển Mỹ, Pháp, Italia. Từ trước ra sau cơ thể có phần *đầu nguyên thủy* mang 2 đôi râu; phần *hàm ngực* mang các đôi hàm trên, hàm dưới 1, hàm dưới 2 và 2 đôi chân hàm; phần *ngực* 4 đốt mang 4 đôi chân ; phần *bụng* 6 đốt không có phần phụ và *chạc đuôi* nhọn.

Còn giữ nhiều đặc điểm cổ: phần đầu nguyên thủy còn tách biệt; râu 2, các đôi hàm và chân hàm còn giữ cấu tạo 2 nhánh. Phát triển qua ấu trùng nauplius và cho trưởng thành sau 9 lần lột xác. Đại diện: *Derocheilocaris remanei* (h.13.34A).

Bộ Chân kiếm (Copepoda) . Giáp xác nhỏ. Phần *đầu* và *ngực* có phần phụ, *bụng* không có phần phụ. Đôi râu 1 thường dài hơn đôi râu 2, ở con đực biến thành cơ quan bám con cái khi giao phối. Tinh trùng chứa trong bao tinh bám vào lỗ nhận tinh ở con cái thông với túi nhận tinh. Trứng đẻ ra được thụ tinh và chứa trong 1-2 túi trứng đính ở bụng con cái. Trứng nở thành *nauplius, metanauplius, copepodit...*

Hiện biết 1800 loài sống tự do hoặc ký sinh. Chân kiếm sống tự do (h.13.34A-D) là thành phần quan trọng của động vật nổi ở biển cũng như ở hồ ao nước ngọt. Ở biển phía bắc nước ta thường gặp *Eucalanus subcrassus, Canthocalanus pauper, Undinula vulgaris, Euchaeta consinna, Temora discaudata*...Trong ao hồ

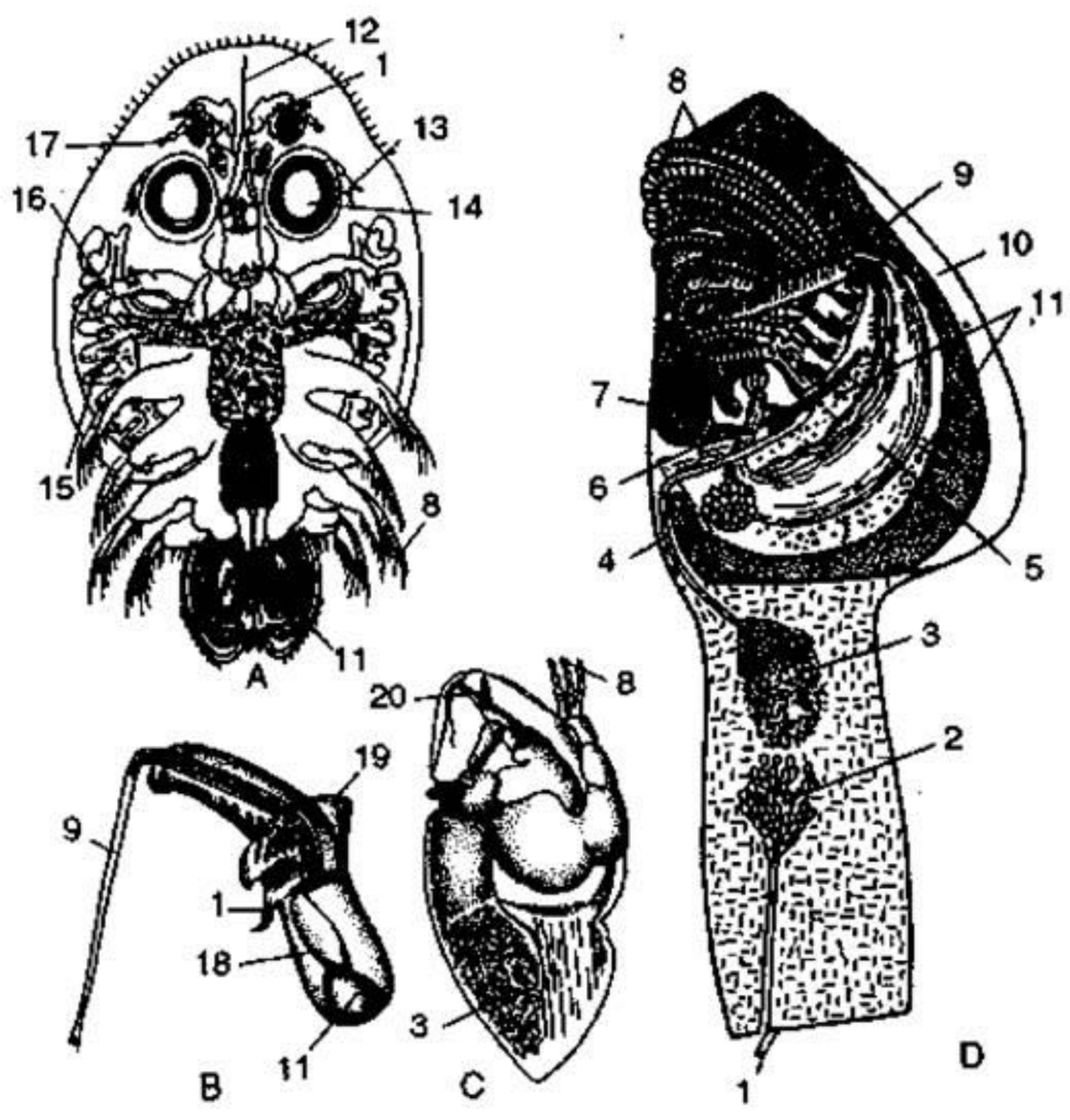


Hình 13.34 - Đại diện của bộ Mystacocarida và bộ Copepoda sống tự do (B-D) và ký sinh (E-H)
(A-B; E-H - từ *Dogel*; C-D - theo *Jadin* và *Gerd*)
Bộ Mystacocarida: A - *Derocheilocaris remanei*; Bộ Copepoda: B - *Cyclops strenuus;* C - *Diaptomus*; D - *Harpacticoida;* E - *Ergasilus peregrinus;* G - *Lamproglena compacta* ; H - *Achteres*. 1. Mắt; 2. Râu 1; 3. Râu 2 ; 4. Đầu phức tạp; 5. Bốn đốt ngực tự do; 6. Đốt sinh dục ở bụng; 7.Túi trứng; 8. Chạc đuôi; 9. Ruột; 10. Cơ dọc ngực; 11. Tuyến trứng.

nước ta hay gặp *Mesocyclops leuckarti, Mongolodiaptomus birulai, Allodiaptomus calcarus*, riêng vùng phía nam còn thường gặp *Neodiaptomus botulifer, N. visnu*. Trong vùng nước lợ các loài phổ biến là *Sinocalanus laevidactylus, Schmackeria bulbosa*. Chỉ riêng Calanoida trong các thủy vực nước ngọt của nước ta đã biết 31 loài trong các họ Centropagidae (2 loài), Pseudodiaptomidae (8 loài) và Diaptomidae (21 loài) (theo Đặng Ngọc Thanh, Hồ Thanh Hải, tài liệu chưa công bố). Chân kiếm ký sinh (h. 13.34E-H) có cấu tạo cơ thể biến đổi rất lớn: mất phân đốt, phần phụ tiêu giảm, râu trong biến thành móc bám, túi trứng lớn. Tuy nhiên trứng nở thành ấu trùng nauplius điển hình của giáp xác sống tự do. Chúng ký sinh ngoài (bám trên da hoặc mang) và ký sinh trong (ống tiêu hóa, xoang cơ thể, mạch máu) ở cá, giáp xác và thú biển, nhiều khi gây chết vật chủ hàng loạt.

Bộ Mang đuôi (Branchiura). Giáp xác nhỏ ký sinh trên da cá biển và cá nước ngọt. Cơ thể dẹp theo hướng lưng bụng gồm phần *Đầu ngực* mang phần phụ và phần *Bụng* có dạng 2 thùy không có phần phụ. Râu 1 và râu 2 kém phát triển, đôi hàm dưới 1 biến đổi thành kim nhọn dài, hàm dưới thứ hai biến thành đôi giác bám lớn. Có 1 đôi chân hàm, tiếp theo là 4 đôi chân ngực dạng 2 nhánh. Có cả mắt kép và mắt đơn.

Đại diện: *Argulus foliaceus* (rận cá, h.13.35A) ký sinh ở cá nước ngọt, gây hại lớn cho cá. Trứng nở thành ấu trùng ít sai khác với trưởng thành.



Hình 13.35 - Đại diện của bộ Mang đuôi (A) và Chân tơ (B-D) (từ *Dogel*). A. *Argulus foliaceus* ; B. *Alcippe lampas* đực và cái (C), D. *Lepas*. 1. Râu 1; 2.Tuyến dính; 3. Tuyến trứng; 4. Ống dẫn trứng; 5.Ruột; 6. Hạch trên hầu; 7. Cơ khép vỏ; 8. Chân ngực; 9. Cơ quan giao phối; 10. Vỏ; 11. Tuyến tinh; 12. Gai; 13. Hàm dưới 1;14. Giác bám; 15.Gan; 16. Hàm dưới 2; 17.Râu 2; 18.Túi tinh; 19. Gờ vòng; 20.Chân hàm;

Bộ Chân tơ (Cirripedia). Giáp xác sống ở biển. Ấu trùng bơi tự do trong nước nhưng trưởng thành sống định cư hoặc ký sinh có hình dạng thay đổi nhiều: râu 1 và phần trước của đầu biến thành cơ quan bám (h.13.35B); râu 2 và mắt kép tiêu biến; chân ngực 2 nhánh dài, lọc và hướng thức ăn tới miệng. Bụng không phát triển. Có các mảnh đá vôi phủ kín một phần hoặc toàn bộ cơ thể.

Phần lớn chân tơ lưỡng tính, có cơ quan giao phối dài ở cuối bụng. Tuy nhiên chúng vốn đơn tính và đặc điểm này còn giữ lại ở một số loài, con đực bé hơn con cái (h. 13.35C,D). Xét tổng thể thì ứng với đời sống ký

sinh, con đực chuyển vào trong khoang áo của con cái và theo hướng đó đã hình thành các cá thể lưỡng tính ở chân tơ.

Một số chân tơ ký sinh có trưởng thành mất hẳn cấu tạo điển hình của giáp xác, tuy vẫn giữ ấu trùng đặc trưng của giáp xác (*nauplius, cipris*).

Biển nước ta phong phú chân tơ, nhất là ở ven bờ, vùng triều và cửa sông. Các giống hay gặp là *Lepas* (sen biển), *Balanus* (sun), *Scalpellum, Mitella* sống bám và *Sacculina* ký sinh ở cua.

Phân lớp Giáp trai (Ostracoda)

Gồm 1 bộ: **Bộ Giáp trai (Ostracoda).** Có vỏ giáp 2 mảnh giống như vỏ trai. Cơ thể có ít đốt: 2-3 đốt ngực, bụng không phân đốt, chạc đuôi dài. Đầu có đủ 5 đôi phần phụ, có mắt đơn. Không có tim và mang. Ostracoda phân tính, phát triển qua *nauplius*.

Có khoảng 2000 loài, sống ở nước mặn và nước ngọt. Hóa thạch của chúng từ Cambri. Trong các thủy vực nước ngọt ở nước ta thường gặp *Strandesia uenoi, Heterocypris anomala, Stenocypris malcolmsoni, Delerocypris sinensis*. Các loài ở biển còn ít biết.

Phân lớp Giáp xác lớn (Malacostraca)

Giáp xác cỡ tương đối lớn, phân đốt của cơ thể tương đối ổn định (5 đốt đầu, 8 đốt ngực, 6 đốt bụng). Các đốt bụng có phần phụ. Có mắt kép. Có tuyến râu. *Đầu* và *ngực* phân hóa cao, kết hợp với nhau ở nhiều mức độ, hình thành giáp hay mai đầu ngực. Phát triển qua *nauplius* và một số ấu trùng đặc trưng (*zoea, mysis, megalopa...*) tùy nhóm. Các loài sống ở nước ngọt thường phát triển thẳng.

Có nhiều bộ, sau đây là một số bộ quan trọng.

Bộ Giáp mỏng (Leptostraca). Cơ thể có 7 đốt bụng, cỡ bé (6-8mm), sống ở biển. Trưởng thành có tuyến râu và tuyến hàm tiêu giảm. Đầu, ngực và một phần bụng được bọc trong một giáp mỏng.

Đại *diện*: *Nebalia* (h.13.26.11), *Paranebalia*.

Bộ Chân miệng (Stomatopoda). Giáp xác sống chủ yếu ở biển, trong hốc cát, ăn thịt. Cơ thể có phần đầu nguyên thủy mang đôi mắt cuống lớn và 2 đôi râu. Phần hàm ngực gồm 5 đốt ngực phía trước liền với các đốt hàm, có giáp ngực trùm phía lưng. Ba đốt ngực sau tự do. Chân ngực sau lớn, dạng lưỡi hái, giống càng của bọ ngựa. Cơ thể nhìn chung nửa giống tôm, nửa giống bọ ngựa (h.13.26.3).

Trứng thụ tinh được các chân bụng giữ ở khoang bụng. Trứng nở ra ấu trùng *zoea*, qua một giai đoạn trung gian rồi mới cho trưởng thành. Chân miệng có nhiều ở vùng biển nhiệt đới. Ở nước ta đã biết tới 105 loài trong các họ Squillidae, Gonodactylidae và Lysiosquillidae. Loài có kích thước lớn và phổ biến là *Harpiosquilla raphidea* (tôm bọ ngựa, bề bề), dài tới 30cm.

Bộ Chân chẻ (Mysidacea). Giáp xác sống ở biển khơi, trên mặt và dưới sâu và cả ở nước ngọt. Cơ thể giống tôm, dẹp bên, thường dài 10-20mm. Khối đầu ngực do đầu hợp với 1-3 đốt ngực trước, có giáp bao phủ.

Con cái có khoang giữ trứng ở dưới ngực. Trứng phát triển trong khoang này tới dạng con non mới rời cơ thể mẹ. Hiện biết khoảng 500 loài, là thức ăn của cá. Đại diện: *Mysis* (h.13.26.1).

Bộ Chân đều (Isopoda). Sống ở nước mặn, nước ngọt, ở cạn và ký sinh. Cơ thể dẹp theo hướng lưng bụng. Các đốt đầu liền với 1-2 đốt ngực không có vỏ chung bao ngoài. Mắt kép không

có cuống. Các đôi chân ngực một nhánh giống nhau. Bụng ngắn, các đốt có khuynh hướng dính liền hoặc chun ngắn lại. Chân bụng có tấm mang hô hấp, khi lên cạn chuyển thành các hốc trao đổi khí.

Chân đều phân tính nhưng có một số loài ký sinh lưỡng tính. Trứng phát triển trong khoang trứng ở ngực con cái, cho đến giai đoạn con non chỉ thiếu đôi chân ngực cuối cùng, mới rời mẹ. Hiện biết 4500 loài. Đại diện: gián thuyền (*Ligia*, h.13.26.10) sống trên thuyền bè ven biển nước ta; *Cyathuna truncata* hay gặp ở vùng nước lợ ven biển; nhiều loài *mọt ẩm* (h.13.26.19) phân giải mùn phong phú dưới các đống rơm rạ mục; một số ký sinh trên cá biển, tôm, cua .

Bộ Bơi nghiêng hoặc Chân khác (Amphipoda, h.13.26.8,9,21*)*. Cơ thể thường dẹp bên, phần đầu liền với 1-2 đốt ngực, mắt kép có cuống, không có vỏ giáp đầu ngực bao ngoài. Bơi nghiêng phân tính. Trứng thụ tinh được giữ trong khoang trứng nằm dưới ngực, phát triển thành con non rồi mới rời cơ thể mẹ.

Hiện biết khoảng 4500 loài, sống đáy hoặc sống nổi ở biển và nước ngọt, một số sống ký sinh. Ở nước ta Bơi nghiêng còn ít được nghiên cứu, hiện biết khoảng 40 loài trong các giống *Corophium, Crandidierella, Kamaka* ở khu vực nước lợ và nước ngọt ven biển và *Ampelisca, Byblis, Hyale, Hyperia, Caprella*(h.13.26.8) ở biển. Bơi nghiêng là thức ăn quan trọng của cá.

Bộ Hình tôm (Euphausiacea). Thoạt nhìn giống tôm (h.13.26.2) nhưng khác là : giáp đầu ngực không trùm kín gốc chân ngực và mang, chân ngực 2 nhánh, không có chân hàm, có cơ quan phát quang đặc trưng trên cuống mắt, gốc chân ngực và các đốt bụng.

Cái đẻ trứng vào nước hoặc dính vào chân bơi. Trứng nở thành nauplius. Hình tôm thường sinh sản nhanh. *Euphausia* pellucida có trữ lượng lớn ở vùng biển Nam cực, là thức ăn của cá voi. Ở vùng biển nước ta *Pseudeuphausia latifrons* thường gặp nhiều trong động vật nổi, là thức ăn quan trọng của cá ăn nổi.

Bộ Mười chân (Decapoda). Giáp xác cỡ lớn, có mức độ phân hóa cao về tổ chức và cấu tạo cơ thể. Đầu nguyên thủy mang mắt có cuống và 2 đôi râu. Các đốt hàm liền với các đốt ngực thành phần hàm ngực, có giáp bọc ngoài, có khi phát triển thành mai (cua). Phần bụng có cấu tạo biến đổi: *tôm* (h.13.26.4,20) có bụng phát triển mang chân bơi; *cua* (h.13.26.5,6) có bụng tiêu giảm gập lại và nằm dưới phần ngực, tuy vẫn phân đốt với phần phụ kém phát triển; *tôm ký cư* (h.13.26.7) sống chui trong vỏ ốc có bụng tiêu giảm, mất đối xứng, mất phân đốt, vỏ ngoài rất mỏng và tiêu giảm một số phần phụ.

Giáp xác mười chân phân tính. Trứng thụ tinh thường được các chân bụng giữ dưới bụng, một số đẻ trứng vào nước (tôm he Penaeidae). Trứng mười chân ở biển phát triển qua *nauplius, zoea, metazoea, megalopa*...trước khi cho trưởng thành. Tôm cua nước ngọt và một số loài ở biển sâu có trứng phát triển thẳng thành con non trước khi rời mẹ sống tự do. Mỗi loại ấu trùng đòi hỏi thức ăn thích hợp, do đó chuẩn bị đúng thức ăn cho mỗi dạng ấu trùng là bí quyết thành công của sản xuất giống tôm nhân tạo.

Giáp xác mười chân sống ở biển, nước ngọt và ở cạn. Tùy lối sống bơi hay bò và tùy đặc điểm của phần bụng, có thể chia thành 2 phân bộ.

1- Phân bộ Bơi (Natantia) hoặc ***Bụng lớn (Macrura)***: có bụng và phần phụ bụng phát triển thích ứng với lối sống bơi. *Đại diện:* các loài tôm biển và nước ngọt trong các giống: *Pandalus, Crangon*... ở vùng biển ôn đới; *Penaeus* (tôm he), *Metapenaeus* (tôm rảo), *Lucifer, Acetes* (moi)...có nhiều ở biển nhiệt đới và cận nhiệt đới và *Palaemon, Macrobrachium* (tôm càng), *Exopalaemon, Caridina* (tôm riu)... gặp nhiều ở nước ngọt. Với tôm nước ngọt thành phần loài ở phần lãnh thổ phía bắc và phía nam nước ta (lấy đèo Hải Vân làm ranh giới giả định) sai khác nhau khá rõ. Số loài phân bố ở cả 2 vùng không nhiều. Ví dụ: trong số 13 loài tôm càng *Macrobrachium* hiện biết, có tới 7 loài chỉ mới gặp ở phần lãnh thổ phía nam, 4 loài chỉ mới gặp ở phần lãnh thổ phía bắc và chỉ có 2 loài (*M.nipponense, M.hainanense*) gặp ở cả 2 vùng.

2- Phân bộ bò (Reptantia): có bụng và phần bụng kém phát triển thích ứng với lối sống bò (tuy vẫn có thể bơi). Thành phần của phân bộ này rất đa dạng, bao gồm *nhóm cua, nhóm tôm hùm, nhóm tôm ký cư.* **Nhóm Cua (còn gọi là Bụng ngắn - Brachyura).** *Đại diện*: một số loài ở biển có giá trị kinh tế trong các giống *Carcinus, Cancer, Scylla* (cua biển), *Portunus, Charybdis*...; một số loài cua biển nhưng thường vào nước ngọt như *Eriocher sinensis* (ca ra), *Varuna litterata* (cua rạm); một số loài chỉ sống ở bãi cát rạn đá vùng triều trong các giống *Uca* (cáy), *Scopimera* (dã tràng), *Oxypoda, Grapsus* (còng). Các loài cua nước ngọt ít hơn, thuộc các họ Potamidae, Parathelphusidae..., trong số này có những loài sống được nơi rừng ẩm gần suối ở vùng nhiệt đới thuộc các giống *Orientalia, Ranguna, Tiwaripotamon, Potamiscus*...Cũng như tôm nước ngọt, phân bố bắc nam là đặc trưng cơ bản nhất của cua nước ngọt (theo Đặng Ngọc Thanh, tài liệu chưa công bố). **Nhóm tôm hùm (Palinura)** gồm các giáp xác mười chân cỡ lớn, có dạng tôm nhưng có các đặc điểm gần với cua: bụng kém phát triển, vẩy râu tiêu giảm, thân dẹp theo hướng lưng bụng, sống bò. *Đại diện*: *Homarus, Palinurus* ở biển, *Astacus* ở nước ngọt. **Nhóm Tôm ký cư hay Cua bụng mềm (Anomura)** thường sống chui trong vỏ ốc, dấu phần bụng mềm trong vỏ, bụng mất đối xứng, mất phân đốt. Đại diện: *Birgus latro* (cua dừa), sống ở các đảo dừa ở Ấn Độ Dương và Thái Bình Dương, có thời gian sống trong vỏ ốc trước khi lên cạn sống tự do, các loài tôm ký cư nhỏ thuộc giống *Pagurus, Coenobita*...kiếm ăn trên bãi cát ven bờ. Cua *Paralithoides camstchatica*, loài cua biển lớn vùng Viễn Đông nước Nga, tuy không sống trong vỏ nhưng cũng thuộc nhóm này.

Giáp xác mười chân là thủy sản có giá trị và là đối tượng khai thác quan trọng ở nhiều nước, nhiều loài là đối tượng nuôi của ngành hải sản.

IV- TẦM QUAN TRỌNG CỦA GIÁP XÁC

Giáp xác sống trong mọi sinh cảnh, trong thiên nhiên chúng thường giữ vai trò trung gian trong quá trình chuyển hóa vật chất, ăn thực vật, mùn bã, vi sinh vật, động vật bé...để tạo nên vật chất hữu cơ có chất lượng cao hơn, rồi chính nó lại làm mồi cho cá lớn. Hóa thạch của giáp xác (Conchostraca, Ostracoda) đã thấy từ nguyên đại Cổ sinh, có giá trị chỉ thị địa tầng và tìm kiếm dầu khí.

Nhiều giáp xác lớn hiện nay là đối tượng khai thác có giá trị cao của ngành hải sản. Sản lượng giáp xác khai thác hằng năm trên thế giới, theo số liệu năm 1974, khoảng 1,9 triệu tấn, trong số này chủ yếu là tôm biển. Trong tự nhiên giáp xác là nguồn thức ăn quan trọng của cá, kể cả cá ăn đáy và cá ăn nổi. *Euphausia superba* chẳng hạn ở vùng biển Nam Cực là thức ăn chủ yếu của cá voi. Một số giáp xác (*Daphnia, Moina...*) đã được nuôi nhân tạo để làm thức ăn cho cá giống hoặc thuần hóa (Amphipoda, Mysidacea) vào các thủy vực để thêm nguồn thức ăn cho cá nuôi.

Tuy nhiên một số loài giáp xác gây hại không nhỏ. Các loài sống bám như hà, sun (bộ Chân tơ), các loài đục gỗ như *Limnoria, Chelura* gây hại cho vỏ tàu thuyền và các công trình dưới nước. Các loài chân kiếm, chân đều, mang đuôi ký sinh ở cá, có khi gây chết cá hàng loạt. Một số chân kiếm là vật chủ trung gian cho sán dây, một số cua núi là vật chủ trung gian cho sán phổi ở người. Cua *Eriocheir sinensis* di nhập vào biển Ban-tích trở thành vật đục phá đê đập. Tôm gõ mõ (Alpheidae) phát tiếng động gây nhiễu thông tin đường biển.

Ở biển nước ta đã biết khoảng 1600 loài giáp xác. Các họ có thành phần loài phong phú và có giá trị kinh tế cao là Tôm he (Panaeidae), Tôm hùm (Palinuridae), Cua bơi (Portunidae), Cua rạm (Grapsidae), Còng cáy (Ocypodidae), Tôm bọ ngựa (Squillidae). Nhiều loài sống ven bờ được nhân dân dùng làm thức ăn hằng ngày. Một số nhóm có giá trị khai thác cao và xuất khẩu như tôm he, tôm hùm, tôm vỗ.

Tôm he (Panaeidae): Ở biển nước ta đã biết 77 loài, khoảng 50% số loài có giá trị kinh tế và xuất khẩu, năng suất khai thác hằng năm khoảng 5000 tấn. Các loài kinh tế có nhiều ở vùng cửa sông, ở xa hoặc gần bờ, chủ yếu theo mức độ rộng hẹp trong yêu cầu của tôm trưởng thành và ấu trùng đối với nền đáy và độ muối. Một số loài chỉ gặp ở vùng biển phía bắc hoặc phía nam nước ta tùy theo vùng phân bố của chúng. Các loài có giá trị kinh tế cao là: tôm bạc (*Penaeus merguiensis*), tôm thẻ trắng (*P. indicus*), tôm thẻ (*P. semisulcatus*), tôm sú (*P. monodon*), tôm vằn (*P. japonicus*), tôm nương (*P. chinensis*), tôm rảo (*Metapenaeus ensis*), tôm bộp (*M. affinis*), tôm vàng (*M. joyneri*), tôm đuôi xanh (*M. intermedius*) và tôm sắt (*Parapenaeopsis hardwickii*). Tôm sú (cỡ lớn nhất trong họ tôm he), tôm vằn, tôm nương, tôm rảo là các loài rộng muối, sống thích hợp trong các đầm nuôi nước mặn và nước lợ. Tôm vàng là đối tượng khai thác quan trọng ở vùng biển phía tây vịnh Bắc Bộ, chúng thường kết thành đám lớn nên có năng suất khai thác cao.

Tôm hùm (Palinuridae và Nephropidae): Ở biển nước ta hiện biết 9 loài Palinuridae và 4 loài Nephropidae có giá trị kinh tế. Thường thì tôm hùm có tuổi thọ cao, có thể đến 15 năm. Các giai đoạn ấu trùng sống nổi kéo dài khoảng 1 năm trước khi chuyển thành tôm con sống đáy ở độ sâu dưới 10m, rồi trong quá trình sinh trưởng đi dần ra sâu hơn, có thể đến độ sâu 150m. Dọc bờ biển nước ta tôm hùm thường sống rải rác ở các rạn đá có độ sâu dưới 50m. Các loài có giá trị kinh tế cao là *Panulirus ornatus, P.versicolor, P. homarus, P. polyphagus, P. penicillatus, P. longipes, P. stimpsoni, Puerulus angulatus, Linuparus trigonus* (Palinuridae): *Metanephrops thomsoni, M. sinensis, M. andamanicus* và *Nephropsis stewarti* (Nephropidae).

Nguồn lợi tôm hùm đang bị suy giảm nghiêm trọng do ngư dân khai thác tùy tiện kể cả tôm con.

Tôm vỗ (Scyllaridae): Ở bờ biển nước ta đã biết 9 loài, năng suất khai thác hằng năm khoảng 15-17000 tấn. Có 2 bãi khai thác chính: bãi tôm cù lao Thu và bãi tôm đông nam và tây nam mũi Cà Mau. Có 2 loài có giá trị kinh tế cao: *Ibacus ciliatus* chiếm 70% sản lượng ở bãi cù lao Thu, độ sâu đánh bắt từ 50-350m và *Thenus orientalis* ở bãi Mũi Cà Mau, độ sâu đánh bắt 10-50m.

Ở nước ngọt, riêng phía bắc nước ta đã biết 130 loài giáp xác, trong số này tôm càng (*Macrobrachium nipponense, M.equidens, M. hainanense, M. lanchesteri*), tôm riu (*Caridina, Leandrites, Leptocarpus, Palaemonetes, Exopalaemon*), cua đồng (*Somanniathelphusa sinensis*), được nhân dân dùng làm thực phẩm hằng ngày. Khu vực phía nam nước ta có tôm càng xanh *Macrobrachium rosenbergi* cỡ lớn là loài thủy sản có giá trị.

NGUỒN GỐC VÀ TIẾN HÓA CỦA CÓ MANG

Các nhóm giáp xác cổ chứng tỏ Có mang đã hình thành rất sớm (hóa thạch giáp xác có từ Cambri), từ tổ tiên gần với giun đốt và sớm tách thành nhiều hướng tiến hóa mà đại diện là các phân lớp của giáp xác.

Nhìn tổng quát, giáp xác cổ (Remipedia, Cephalocarida và Anostraca) đều thể hiện đặc điểm của tổ tiên giun đốt, tuy ở các mức độ và ở từng khía cạnh khác nhau: cơ thể nhiều đốt, tính đồng hình cao; tất cả hoặc phần lớn các đốt còn giữ phần phụ 2 nhánh; có phần đầu nguyên thủy còn chưa tập trung với các đốt ngực phía trước thành một khối; phần phụ của phần hàm và phần ngực còn gần nhau về cấu tạo và chức phận; còn giữ hệ thần kinh bậc thang...

Từ tổ tiên này đã sớm tách thành các hướng tiến hóa riêng. Remipedia gần nhất với tổ tiên có cơ thể nhiều đốt đồng hình chưa phân thành phần ngực và phần bụng. Cephalocarida và Branchiopoda cùng có phần bụng riêng không mang phần phụ, nhưng ở Branchiopoda thể hiện hướng giảm dần số đốt, tiêu giảm phần bụng và hình thành giáp chung bọc ngoài cơ thể. Ostracoda, Maxillopoda và Malacostraca đều thể hiện xu hướng chung là giảm và ổn định số đốt của cơ thể, hình thành phần đầu phức tạp và hình thành phần phụ 1 nhánh nhưng mỗi bọn theo đường phát triển riêng. Maxillopoda hình thành các nhóm định cư và ký sinh, hình thành cá thể lưỡng tính.

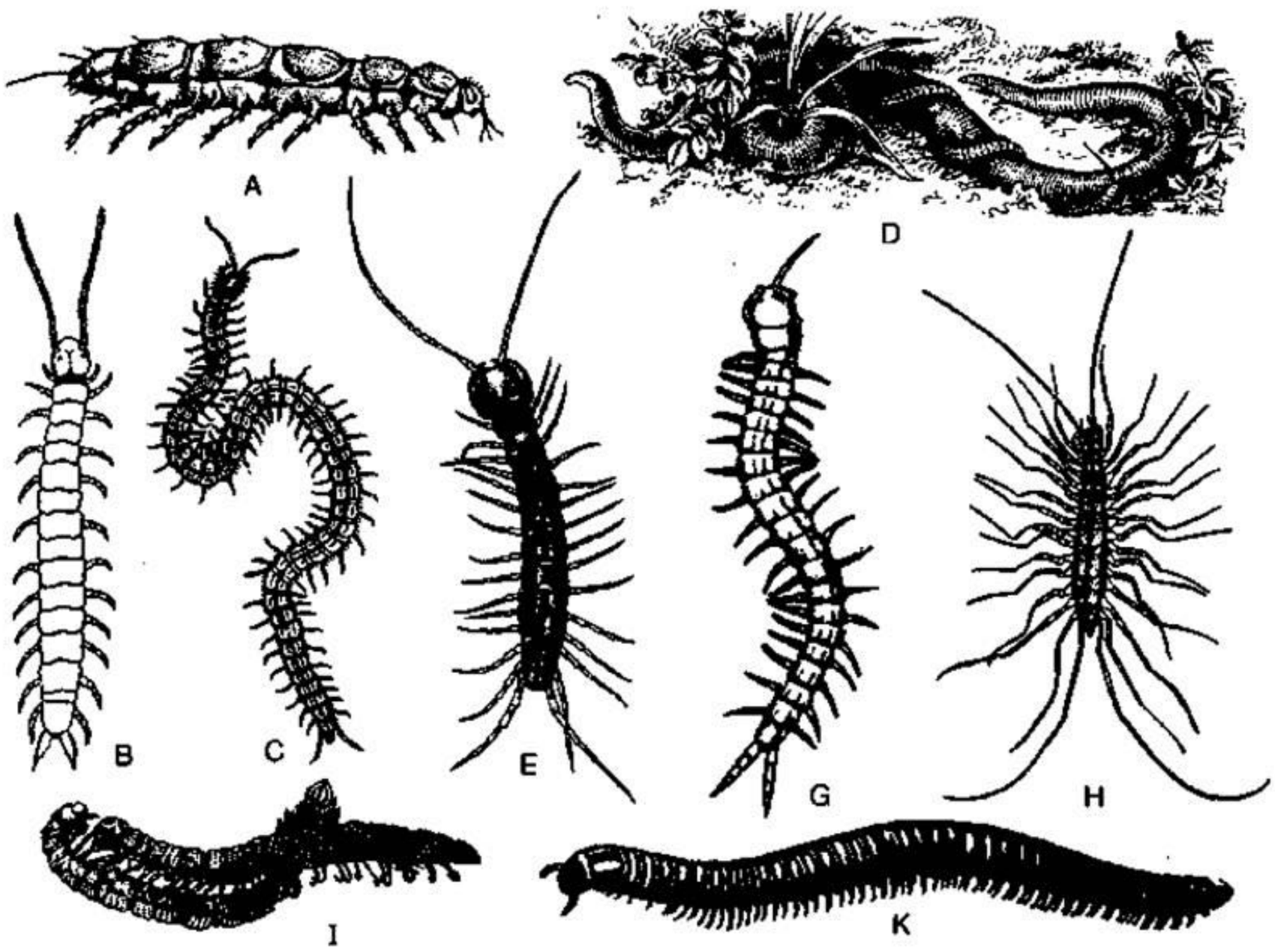
Ostracoda giảm số đốt của cơ thể đến tối thiểu, phần phụ biến đổi nhiều về cấu tạo và chức năng. Malacostraca có kích thước cơ thể tương đối lớn, vẫn giữ phần đầu nguyên thủy và phần bụng vẫn giữ phần phụ 2 nhánh.

PHÂN NGÀNH CÓ ỐNG KHÍ (TRACHEATA) HOẶC CHI MỘT NHÁNH (UNIIRAMIA)

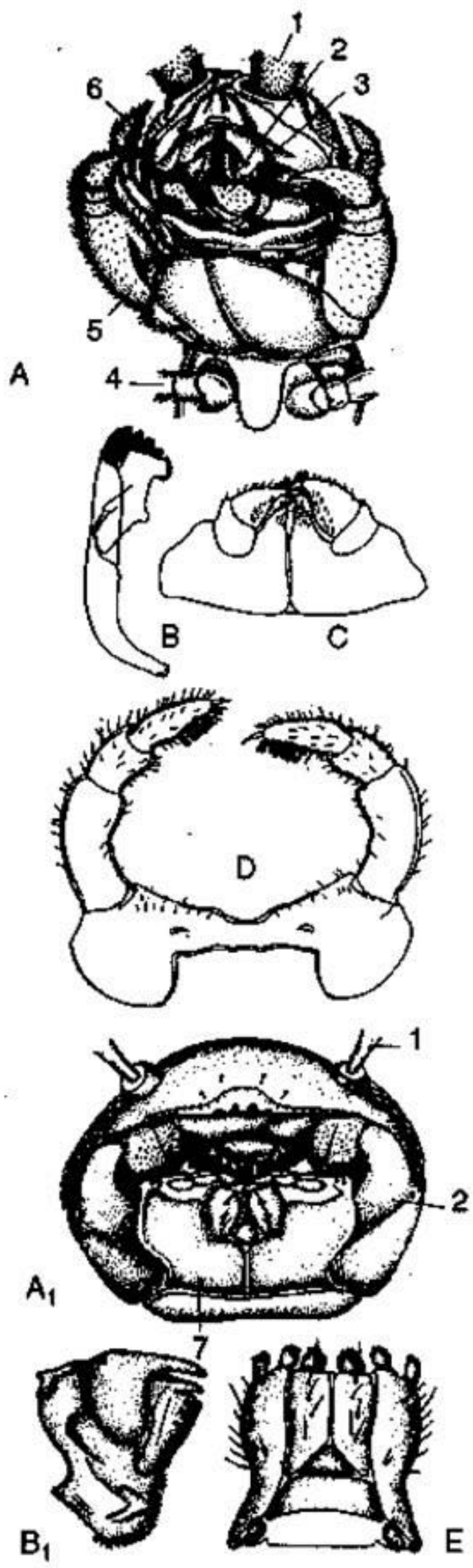
Chân khớp thích ứng với đời sống ở cạn qua môi trường đất, có phần phụ một nhánh, hô hấp bằng ống khí. Cơ thể có ống khí đặc trưng bằng phần *đầu* mang 4 đôi phần phụ: *râu* (cơ quan xúc giác và khứu giác); *hàm trên, hàm dưới 1 và hàm dưới 2* (cơ quan bắt và nghiền thức ăn). Phần phụ ứng với đôi râu 2 của giáp xác không thấy có tuy đốt mang nó vẫn còn ở dạng tiêu giảm. Thân thường phân thành *ngực* (mang 3 đôi chân) và *bụng*, nhưng giới hạn giữa chúng ở một số nhóm còn chưa rõ. Có 2 lớp: Nhiều chân và Sâu bọ.

LỚP NHIỀU CHÂN (MYRIAPODA)

I- CẤU TẠO VÀ SINH LÝ



Hình 13.36 - Một số đại diện của lớp Nhiều chân (A-C từ *Dogel*; D,E,H,I từ *Ghiliarov*; G,K từ *Deligeorges*). A - *Pauropus silvaticus* (Râu chẻ); B - *Scolopendrella immaculata* (Rết tơ); C - *Pachimerium ferrugineum* ; D. *Geophiluslongicomis* (Rết đất) đang tấn công giun đất; E - *Lithobius sp.*(Lithobiomorpha),G - *Scolopendra sp.* (Rết), H. *Scutigera sp.* (Rết chân dài); I - Cuốn chiếu mai *Polydesmus* đang giao phối ; K - Cuốn chiếu đũa Julus (Chân kép).



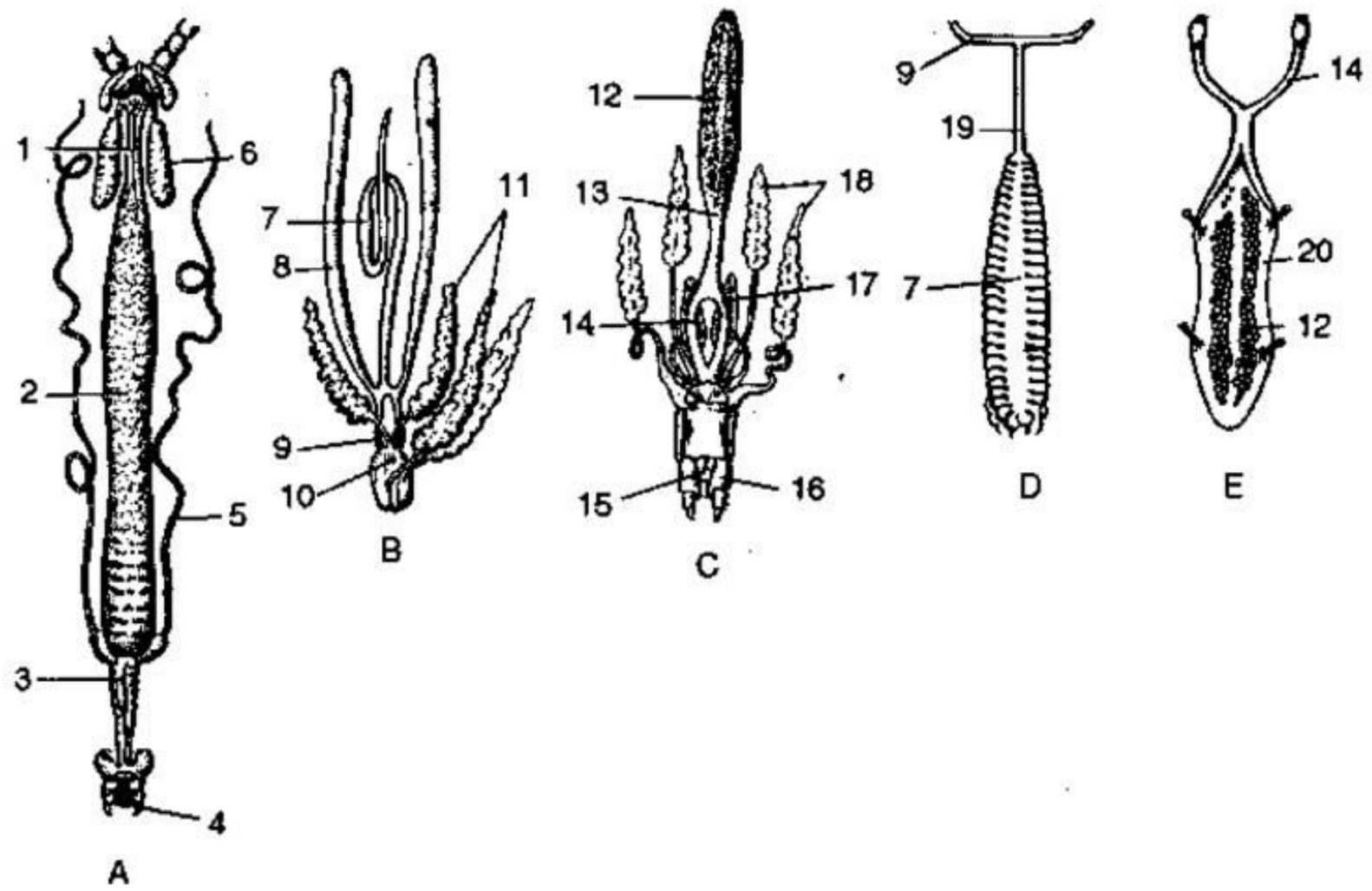
Hình 13.37 - Phần phụ miệng của chân môi *Lithobius forficatus* (A-D) và của Chân kép (E-H) (từ Dogel) A,A1 - Đầu; B,B1 - Hàm trên; C - Hàm dưới 1; D - Hàm dưới 2; E - Tấm hàm môi: 1. Gốc râu; 2. Hàm trên; 3. Hàm dưới 1; 4. Gốc chân; 5. Chân hàm; 6. Hàm dưới II; 7. Tấm hàm môi.

Đặc điểm phân đốt và phần phụ. Cơ thể dài, nhiều đốt (từ 14 đến 181, thay đổi tùy nhóm và tùy loài), còn rõ tính đồng hình, *ngực* còn chưa tách biệt rõ với *bụng* (h.13.36). *Đầu* có đặc điểm chung của phân ngành (h.13.37A-D) tuy bị biến đổi ở một vài nhóm (Râu chẻ và Chân kép, h.13.37A_1,B_1,E). Ở các nhóm này, sau đôi hàm trên là *tấm hàm môi* (gnathochilarium), tương ứng với đôi hàm dưới 1 ở sơ đồ chung. Thiếu đôi hàm dưới 2, tuy đốt mang đôi hàm này vẫn còn với tấm lưng lớn, thường gọi là *đốt cổ* (collum) nối *đầu* và *thân*. *Thân* có nhiều đốt, mỗi đốt mang một đôi chân, thoáng nhìn tưởng giống nhau, nhưng thực ra có sai khác: hoặc xen kẽ đều đặn các đốt dài và ngắn, tạo các cặp đốt đồng nhất (ở *Lithobius*, h.13.36E); hoặc tạo đốt kép từ 2 đốt liên tiếp, mỗi đốt kép mang 2 đôi chân (ở chân kép, h.13.36I,K). *Có thể coi chúng là các biểu hiện phân đốt dị hình đặc trưng cho một số nhóm nhiều chân*. Các đôi phần phụ của phần *thân* là các chi chuyển vận có cấu tạo một nhánh có vuốt bám ở tận cùng. Tuy nhiên, tùy nhóm, một vài đôi phần phụ thân có thể giữ chức năng khác và có hình thái biến đổi: là cơ quan tấn công và làm tê liệt mồi (ở rết, đôi chân thứ nhất biến thành chân hàm có tuyến độc), là cơ quan giao phối (đôi chân thứ 8 và thứ 9 ở chân kép đực)...Ba đốt thân phía trước của chân kép chỉ có một đôi chân ở mỗi đốt, khác với các đốt ở phía sau mang mỗi đốt 2 đôi chân, thường được coi là phần *ngực*, tương đương với *ngực* của sâu bọ.

Vỏ ngoài của nhiều chân có thể dày và cứng (chân kép) do ngấm nhiều muối canxi, nhưng ở nhiều nhóm còn thiếu tầng mặt (epicuticun) nên không chống được mất nước. Nhìn chung nhiều chân chỉ sống ở nơi ẩm và sinh hoạt chủ yếu về đêm. Một số nhóm như Scutigerimorpha đã có vỏ có tầng cuticun mặt nên sống được ở chỗ khô. Nhiều chân có nhiều tuyến da đơn bào và đa bào tiết khí hoặc dịch độc có mùi khó chịu, đặc trưng cho từng loài, có chức năng tự vệ.

Hệ tiêu hóa theo sơ đồ chung của ngành, tuy có nhiều đôi tuyến nước bọt có ống dẫn đổ độc lập vào khoang miệng. Cuốn chiếu đũa (Julidae) có 3 đôi tuyến nước bọt có nguồn gốc từ lá phôi giữa còn chân môi có 3-5 đôi tuyến nước bọt có nguồn gốc từ tuyến da (h.13.38A), tương đồng với tuyến tơ của ấu trùng sâu bọ, đổ vào gốc của đôi hàm dưới thứ hai. Thức ăn của phần lớn nhiều chân là mô thực vật đang phân giải, riêng chân môi (Chilopoda) ăn thịt.

Hệ tuần hoàn theo sơ đồ chung của chân khớp nhưng có hệ mạch phát triển. Ở chân môi, ngoài động mạch chủ trước, từ mỗi ngăn tim (ứng với mỗi đôi lỗ tim) còn có các đôi động mạch phân nhánh trước khi mở ra trong các khe hổng của thể xoang hỗn hợp.



Hình 13.38 - Cấu tạo của cơ quan tiêu hóa và sinh dục của nhiều chân (từ *Dogel*)
A - Hệ tiêu hóa của *Lithobius forficatus* (chân môi); Hệ sinh dục đực (B) và cái (C) của chân môi và của chân kép (D,E). 1. Thực quản; 2. Ruột giữa; 3. Ruột sau; 4. Hậu môn; 5. Ống Malpighi; 6. Tuyến nước bọt; 7. Tuyến tinh; 8. Túi tinh; 9. Phần kép của ống dẫn tinh; 10. Ống phóng tinh; 11. Tuyến phụ; 12. Tuyến trứng. Phần đơn (13) và phần kép (14) của ống dẫn trứng;15. Lỗ sinh dục;16. Chân giao phối; 17. Túi nhận tinh; 18. Tuyến phụ; 19. Ống dẫn tinh; 20. Túi sinh dục khi mở.

Cơ quan hô hấp là ống khí. Khởi đầu là các đôi chùm ống khí độc lập, không phân nhánh, đổ ra ngoài ở các đôi lỗ thở ứng với từng đốt (chân kép). Từ kiểu khởi đầu này các ống khí của các chùm phân nhánh và bắt nhánh với nhau tạo thành hệ ống khí phức tạp tới tận từng nội quan (*Scutigera*). Mỗi đốt kép của chân kép có 2 đôi lỗ thở, ở chân môi cứ 2 đốt liên tiếp mới có một đôi lỗ thở còn ở *Scutigera* số lỗ thở giảm chỉ còn 7 đôi.

Hệ bài tiết là ống Malpighi (h.13.38A). Chất bài tiết là axit uric. Ngoài ra còn có tuyến bạch huyết là các dải tế bào nằm dọc theo ống Malpighi, dọc mạch máu bụng hoặc dọc dây thần kinh bụng, thực bào các chất thải rắn có trong dịch thể xoang và các thể mỡ, có chức năng vừa dự trữ vừa bài tiết.

Thần kinh và giác quan. Hệ thần kinh theo kiểu chung của chân khớp (h.13.5B). Não còn giữ 2 khối hạch tương ứng với trung tâm điều khiển đôi phần phụ ứng với đôi râu 2 của giáp xác. Chuỗi hạch bụng còn rõ nguồn gốc kép.

Giác quan phát triển phù hợp với cuộc sống trong bóng tối, chủ yếu là cơ quan cảm giác cơ học và hóa học (các lông trên râu và trên cơ thể). Thị giác kém phát triển (thường là 2-4 đôi mắt đơn, có khi nhiều hơn), có trường hợp (*Scutigera*) tập trung hai bên đầu thành đám tựa như mắt kép. Ở nhiều chân còn có cơ quan tomosvary, có lẽ là cơ quan khứu giác, là các hố hình chữ U hoặc dạng rãnh tập trung tế bào thính giác ở đáy, hở hoặc kín, nằm dưới gốc râu, do não điều khiển.

Hệ sinh dục. Nhiều chân phân tính. Tỷ lệ đực cái trong quần thể có thể thay đổi tùy vùng. Ví dụ *Polyxenus lagurus*, loài phổ biến ở châu Âu, càng về phía bắc tỷ lệ đực càng giảm (tỷ lệ đực cái ở miền Nam nước Pháp là 42%, ở Hà Lan là 39%, Đan Mạch là 8% còn ở Phần Lan không gặp con đực). Ở Phần Lan mật độ quần thể được giữ vững bằng trinh sản. Rết (*Scolopendra cingulata*) ở nhiều vùng thuộc Crưm và bắc Capcase cũng chỉ gặp con cái và trinh sản.

Tuyến sinh dục và ống dẫn sinh dục ít khi còn giữ cấu tạo kép (một số Pauropoda), thường thì tập trung thành cơ quan đơn, ở nhiều mức độ tùy nhóm. Ngoài tuyến sinh dục còn có các tuyến phụ hoặc các phần phụ sinh dục như túi nhận tinh ở con cái, túi tinh ở con đực (h.13.38B-E).

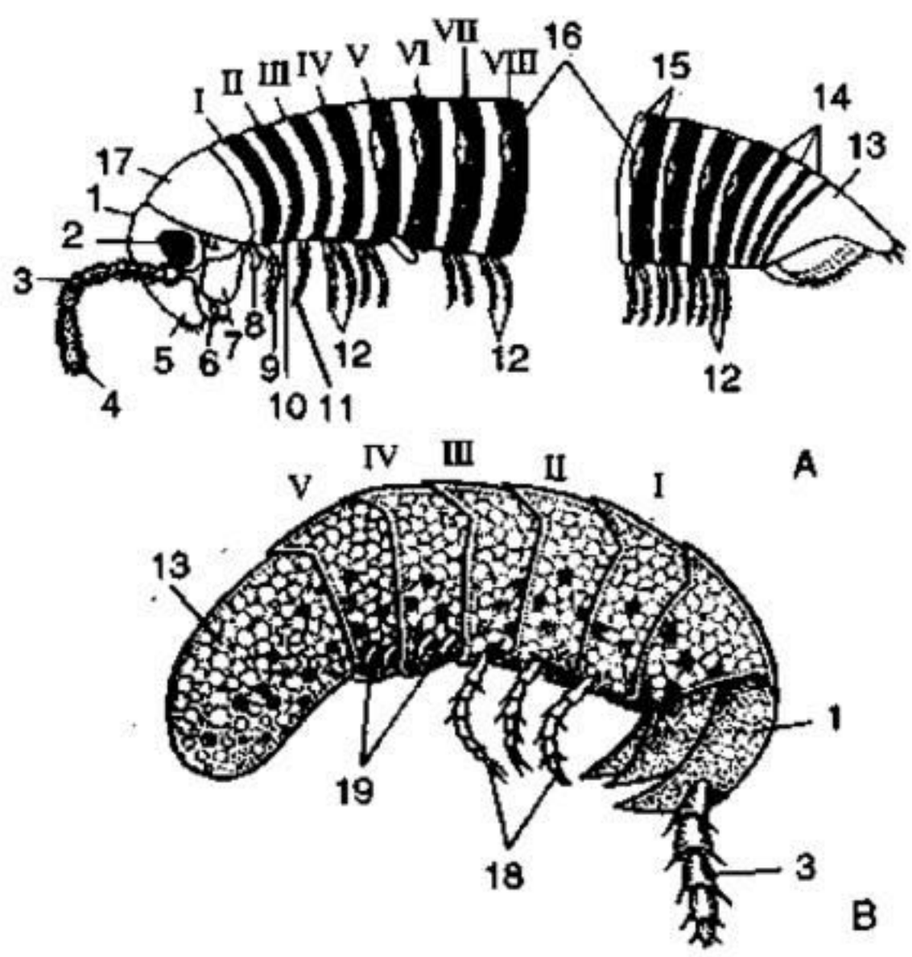
Có 2 nhóm khác nhau về vị trí của lỗ sinh dục. Rết tơ, râu chẻ và chân kép có lỗ sinh dục ở đốt mang đôi chân thứ hai còn chân môi có lỗ sinh dục ở đốt áp chót.

II- SINH SẢN VÀ PHÁT TRIỂN

Hoạt động thụ tinh của nhiều chân thường qua *bao tinh*, với các tập tính đa dạng. Bao tinh được chuyển hoặc trực tiếp hoặc gián tiếp vào lỗ sinh dục của con cái. Ở *rết tơ,* con đực gắn bao tinh vào thành hang. Rết tơ cái đi qua ngậm bao tinh vào miệng và tinh dịch được dự trữ trong khoang miệng. Tiếp đó rết tơ cái dùng hàm lấy trứng. Trứng được thụ tinh trong khoang miệng, được gắn lên thành hang hoặc cọng rêu. Ở *rết* , con đực kết lưới trên thành hang rồi gắn bao tinh lên đó, rết cái đi qua dùng chân chuyển bao tinh vào lỗ sinh dục của mình. Ở *cuốn chiếu* bao tinh được chuyển trực tiếp vào lỗ sinh dục cái nhờ các *đôi chân giao phối* (đôi chân thứ 8 và thứ 9 ở cuốn chiếu đũa) của cuốn chiếu đực. *Scutigera* đực còn dùng râu để dẫn cái đến chỗ có bao tinh.

Trứng được đẻ từng chiếc (rết tơ, *Scutigera)* hoặc từng đám (chân kép, rết) vào đất, được bảo vệ và chống mất nước bằng dịch nhầy do mẹ tiết (chân kép) hoặc bằng chính cơ thể mẹ cuộn tròn và bao lấy trứng (rết, Lithobiomorpha).

Trứng giàu noãn hoàng, phân cắt bề mặt. Phát triển hậu phôi có thể tiến hành theo 2 cách: hoặc *phát triển trực tiếp*, trứng nở thành con non gần giống trưởng thành (*Geophilus, Scolopendra*), hoặc *phát triển qua biến thái*, trứng nở thành ấu trùng chưa đủ các đôi chân (3 đôi ở chân kép, h.13.39B; 6 đôi ở *Scutigera*; 7 đôi ở *Hanseniella* và Lithobiomorpha), phải qua nhiều lần lột xác mới cho trưởng thành. Ấu trùng 3 đôi chân của phần lớn chân kép tương đồng ấu trùng của nhiều sâu bọ.



Hình 13.39 - Phần đầu và đuôi của cuốn chiếu đũa *Schizophyllum sabulosum* (A) và ấu trùng 3 đôi chân của cuốn chiếu đũa *Julus* (B) (từ *Dogel*). 1. Đầu; 2. Vùng mắt; 3. Râu; 4. Cơ quan khứu giác; 5. Môi trên; 6. Hàm trên; 7. Má; 8. Biến dạng của chân của đốt thân I dịch về phía trước; 9. Chân của đốt thân II dịch về phía trước; 10. Vị trí của lỗ sinh dục; 11. Chân của đốt thứ III; 12. Chân của đốt kép; 13. Telon; 14. Đốt mới hình thành của vùng sinh trưởng; 15. Các đốt hình thành đốt kép; 16. Lỗ tuyến độc; 17. Đốt cổ (ứng với đốt mang đôi hàm dưới 2 bị mất); 18. Chân; 19. Mầm chân I.III: đốt "Ngực"; từ IV về sau: đốt "Bụng".

III- PHÂN LOẠI VÀ SINH THÁI

Đã biết khoảng 10000 loài, thường sống ẩn dưới vỏ cây, hốc đá, trong thảm mục, trong lớp đất mặt..., sợ ánh sáng ngày, phần lớn hoạt động về đêm. Chân kép chậm chạp, vụng về, ăn vụn thực vật, tự vệ bằng lớp vỏ cứng còn chân môi lại nhanh nhẹn, khéo léo, săn mồi giỏi và chạy trốn nhanh. Tuổi thọ từ 3-6 năm. Có 4 phân lớp: Rết tơ (Symphyla), Râu chẻ (Pauropoda), Chân kép (Diplopoda) và Chân môi (Chilopoda).

Phân lớp Rết tơ (Symphyla)

Nhiều chân cỡ bé, có 3 đôi hàm, thiếu mắt. Có một đôi lỗ thở ở trên đầu. Có 12 đôi chân, đôi chân cuối nhả tơ. Sống ở nơi tối, ẩm. Hiện biết khoảng 150 loài.

Đại diện: *Scolopendrella immaculata* (h.13.36B), dài 8mm, sống trong thảm mục rừng châu Âu. Ở Việt Nam đã gặp *Hanseniella orientalis* và *Symphylella simplex*.

Phân lớp Râu chẻ (Pauropoda)

Nhiều chân cỡ bé, có râu chẻ ba ở cuối, có 2 đôi phần phụ miệng (hàm trên và tấm hàm môi). Thiếu mắt. Giữa *đầu* và *thân* có đốt cổ (ứng với đốt mang đôi hàm dưới 2). Có 10 đốt thân, đốt cuối không có phần phụ. Lỗ sinh dục trên đốt thân thứ hai. Hiện biết khoảng 350 loài.

Đại diện: *Pauropus silvaticus* (h.13.36A), dài 1mm, phổ biến ở châu Âu. Ở Việt Nam đã gặp *Stylopauropus pedunculatus* và *Pauropus dawydoffi*.

Phân lớp Chân kép (Diplopoda)

Nhiều chân cỡ trung bình và lớn. Râu tương đối ngắn. Có 2 đôi phần phụ miệng. Thường có mắt. Đốt cổ mất phần phụ (đôi hàm dưới 2); 3 đốt tiếp theo có mỗi đốt một đôi chân; từ đốt thứ tư về sau (không kể 1-3 đốt cuối không có chân) mỗi đốt mang 2 đôi chân, 2 đôi lỗ thở, 2 đôi lỗ tim (gọi là *đốt kép*). Lỗ sinh dục ở đốt thân thứ hai (h.13.36A). Phần lớn ăn thảm mục. Chân kép hóa thạch *Archidesmus* được biết từ kỷ Silua và *Euphoberia* từ kỷ Cacbon. Hiện biết khoảng 8000 loài, thường xếp thành một số nhóm, được một số tác giả nâng thành bộ.

Nhóm Sâu đá (Oniscomorpha). Cơ thể tương đối rộng ngang với 12 tấm lưng, có thể cuộn về phía bụng, dấu kín các đôi chân thành hình viên bi, một hình thức tự vệ độc đáo. Ở Việt Nam đã gặp 21 loài, các giống giàu loài là *Hyleoglomeris, Hyperglomeris, Annameris, Rhopalomeris* và *Sphaerobelum*.

Nhóm Cuốn chiếu mai (Polydesmoidea, h.13.36I). Giữa các đốt có eo thắt, một số có tấm lưng rộng ra 2 bên. Có 19-20 đốt, không có mắt. Đôi chân thứ nhất của đốt thân thứ 7 là chân giao phối. Họ phong phú nhất ở Việt Nam là Paradoxosomatidae, hiện biết 37 loài, các giống phong phú số loài nhất là *Orthomorpha, Tylopus, Pratinus* và *Centrodesmus*.

Nhóm Cuốn chiếu đũa (Juliformia, h.13.36K). Thân hình trụ, nhiều đốt (trên 30). Ở Việt Nam đã gặp 22 loài, các giống có nhiều loài là *Thyropygus, Glyphiulus* và *Eucarlia*.

Nhóm Cuốn chiếu đuôi chổi (Pselaphognatha). Chân kép bé (dài 2-3mm), vỏ mềm, có chùm lông hình chổi ở cuối thân tiết dịch tự vệ. Ăn tảo đơn bào. Chỉ có số ít loài. Đại diện đã gặp ở Việt Nam là *Monographis krapelini*.

Phân lớp Chân môi (Chilopoda)

Nhiều chân cỡ bé, trung bình và lớn. Có 3 đôi phần phụ miệng. Đôi chân 1 biến thành đôi chân hàm lớn, có vuốt nhọn, có tuyến độc. Mỗi đốt thân có một đôi chân. Lỗ sinh dục ở đốt áp chót. Chân môi ăn thịt, nọc độc tác động lên hệ thần kinh làm tê liệt mồi. Chân môi hóa đá Euscolopendridae được biết từ Cacbon sớm. Hiện biết khoảng 2800 loài, thường xếp thành một số nhóm, được một số tác giả nâng thành bộ.

Nhóm Rết đất (Geophilomorpha, h.13.36D,C). Cơ thể mảnh, rất dài, có 31-177 đôi chân tùy loài. Một số phát sáng do tiết dịch chứa lân tinh gây bỏng da. Ở Việt Nam đã gặp 15 loài, các giống có nhiều loài là *Ballophilus* và *Mecistocephalus*.

Nhóm Rết (Scolopendromorpha, h.13.36G). Cơ thể có 21-23 đốt thân đều nhau. Rết mẹ nhịn ăn trong vài tuần, cuộn tròn cơ thể ấp trứng. Đại diện: *Scolopendra morsitans*, gặp phổ biến, cỡ lớn, có thể dài tới 26cm. Ở Việt Nam đã biết 13 loài trong họ Scolopendridae và 3 loài trong họ Cryptopidae. Các giống có nhiều loài là *Scolopendra* và *Otostigmus*.

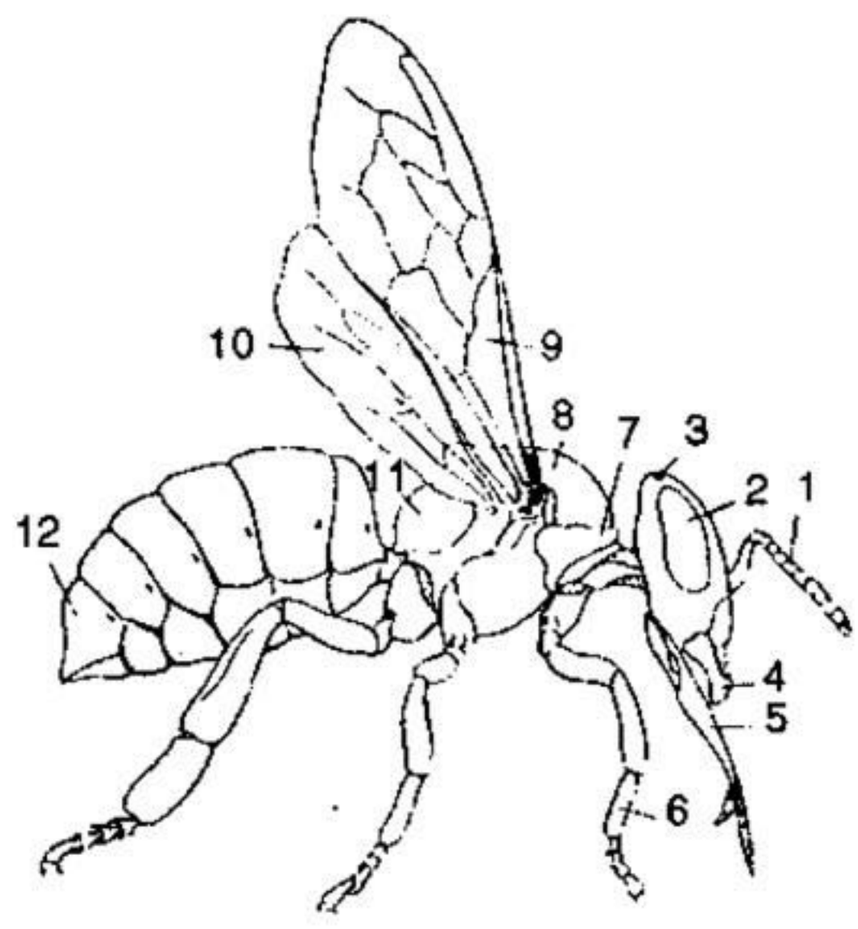
Nhóm Lithobiomorpha. Cơ thể có 15 đôi chân. Sống trong thảm mục và lớp đất mặt, săn chân khớp bé. Ở Việt Nam đã biết 9 loài, phần lớn thuộc giống *Lithobius* (h.13.36E).

Nhóm Rết chân dài (Scutigiromorpha, h.13.36H) . Cơ thể cũng có 15 đôi chân nhưng chân rất dài. Sống trên mặt đất trong rừng ẩm. Cơ thể có hệ ống khí phát triển và có tầng cutucun mặt. Ở nước ta đã gặp 2 loài: *Thereuonema feae* và *Thereuopoda longicornis*.

LỚP SÂU BỌ (INSECTA)

Lớp lớn nhất trong giới Động vật, hiện biết khoảng 1 triệu loài, chiếm khoảng 2/3 số loài động vật, nhưng số loài trong thực tế phải lớn hơn nhiều do môi trường đất và lớp cao của tán cây rừng còn ít được nghiên cứu.

I- CẤU TẠO VÀ SINH LÝ

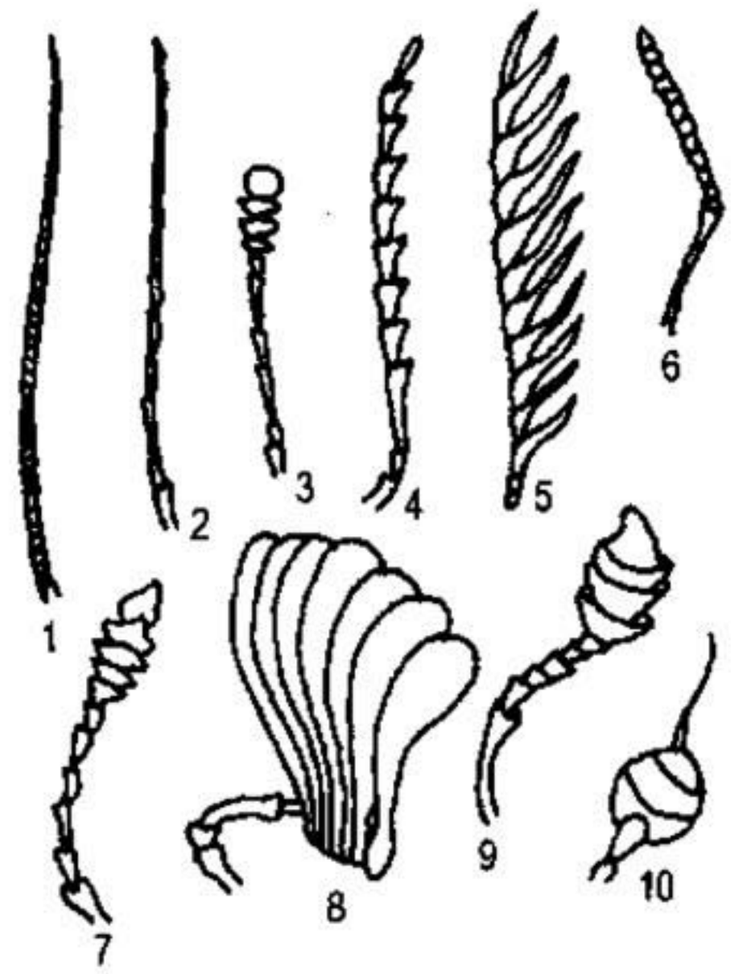


Hình 13.40 - Sơ đồ phân đốt và phần phụ của sâu bọ (lấy cơ thể ong *Apis* làm ví dụ) (theo *Abrikosov*)
Đầu: 1. Râu; 2. Mắt kép; 3. Mắt đơn; 4. Hàm trên; 5. Vòi; Ngực ; 6. Đốt bàn thứ nhất; 7. Đốt ngực trước; 8. Đốt ngực giữa; 9. Cánh trước; 10.Cánh sau; 11.Tấm lưng của đốt bụng I; 12. Đốt bụng thứ 7.

Đặc điểm phân đốt và phần phụ:

Cơ thể có 3 phần: *Đầu* do 5 đốt phía trước (kể cả acron) tập trung lại, *Ngực* 3 đốt và *Bụng* có số đốt thay đổi tùy nhóm, nhiều nhất là 12 đốt (h.13.40).

Đầu là một khối, có nhiều tấm kitin gắn với nhau bọc ngoài bảo vệ não và là chỗ bám của các cơ vận hành cơ quan miệng. Phía lưng của phần đầu có *đôi mắt kép*, có khi còn có thêm *mắt đơn* và một *đôi râu*, cơ quan cảm giác cơ học và hóa học, có hình dạng thay đổi rất lớn tùy nhóm (h.13.41). Phía bụng có *cơ quan miệng* lấy thức ăn vào ống tiêu hóa. Có nhiều kiểu cơ quan miệng (nghiền, nghiền liếm, hút, đốt hút, liếm... h.13.42) phù hợp với cách lấy thức ăn của từng nhóm sâu bọ. *Kiểu nghiền* được coi là cổ nhất, còn gặp ở nhiều nhóm cổ hoặc ở ấu trùng sâu bọ có trưởng thành có các



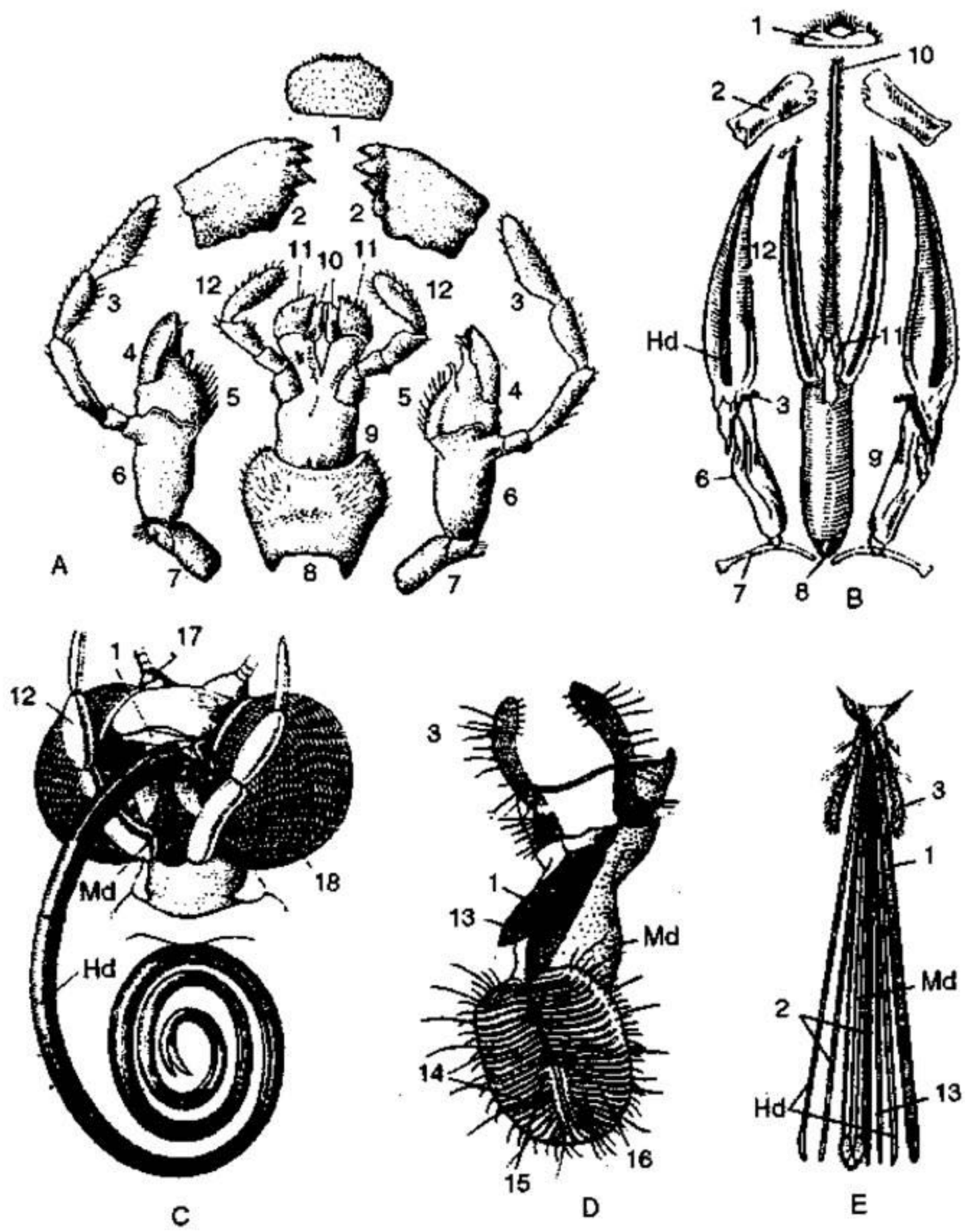
Hình 13.41 - Các kiểu râu của sâu bọ (từ *Ghiliarov*).
1. Dạng tơ; 2. Dạng sợi; 3,7. Dạng chùy; 4. Dạng răng cưa; 5. Dạng lược; 6. Dạng gẫy khúc; 8. Dạng lá; 9. Dạng chùy gẫy khúc; 10. Dạng chùy có tơ.

kiểu cơ quan miệng khác. Các thành phần chính của cơ quan miệng là *đôi hàm trên, đôi hàm dưới* với xúc biện hàm và *môi dưới* với xúc biện môi (thực chất là đôi hàm dưới thứ hai có bờ bụng gắn với nhau thành một tấm). Ba đôi này có nguồn gốc từ các phần phụ của 3 đốt thân đầu tiên, thường gọi là *phần phụ miệng*. Ngoài 3 phần phụ này, tham gia vào cơ quan miệng còn có môi trên (nếp gấp ở phía trước lỗ miệng không có nguồn gốc từ phần phụ) và ở một số nhóm còn có hạ hầu (phần lồi của thành khoang miệng). Cấu tạo của các kiểu cơ quan miệng với biến đổi tương ứng của các phần suy từ cơ quan miệng kiểu nghiền, kiểu cổ nhất, được giới thiệu trên hình 13.42 .

Nhìn chung đầu có chức năng *cảm giác và lấy thức ăn*, là khối tập trung từ 5 đốt, cũng như ở giáp xác, tuy phần phụ ứng với đôi râu 2 của giáp xác bị tiêu giảm cùng với đốt mang nó.

Ngực có 3 đốt (*ngực trước, ngực giữa* và *ngực sau*). Mỗi đốt ngực mang một đôi chân, riêng đốt ngực giữa và ngực sau mang thêm mỗi đốt một đôi cánh. Cánh và chân là các cơ quan không tương đồng. Chân có nguồn gốc từ phần phụ của mỗi đốt còn cánh bắt nguồn từ nếp da. Mỗi đốt ngực có 4 tấm kitin bọc ngoài: *tấm lưng* (tergum), *tấm ngực* (sternum) và *2 tấm bên* (pleurum). Tấm lưng và tấm ngực vốn có cấu tạo kép. Chân gắn ở chỗ nối giữa tấm bên và tấm bụng còn cánh gắn ở chỗ nối giữa tấm lưng và tấm bên.

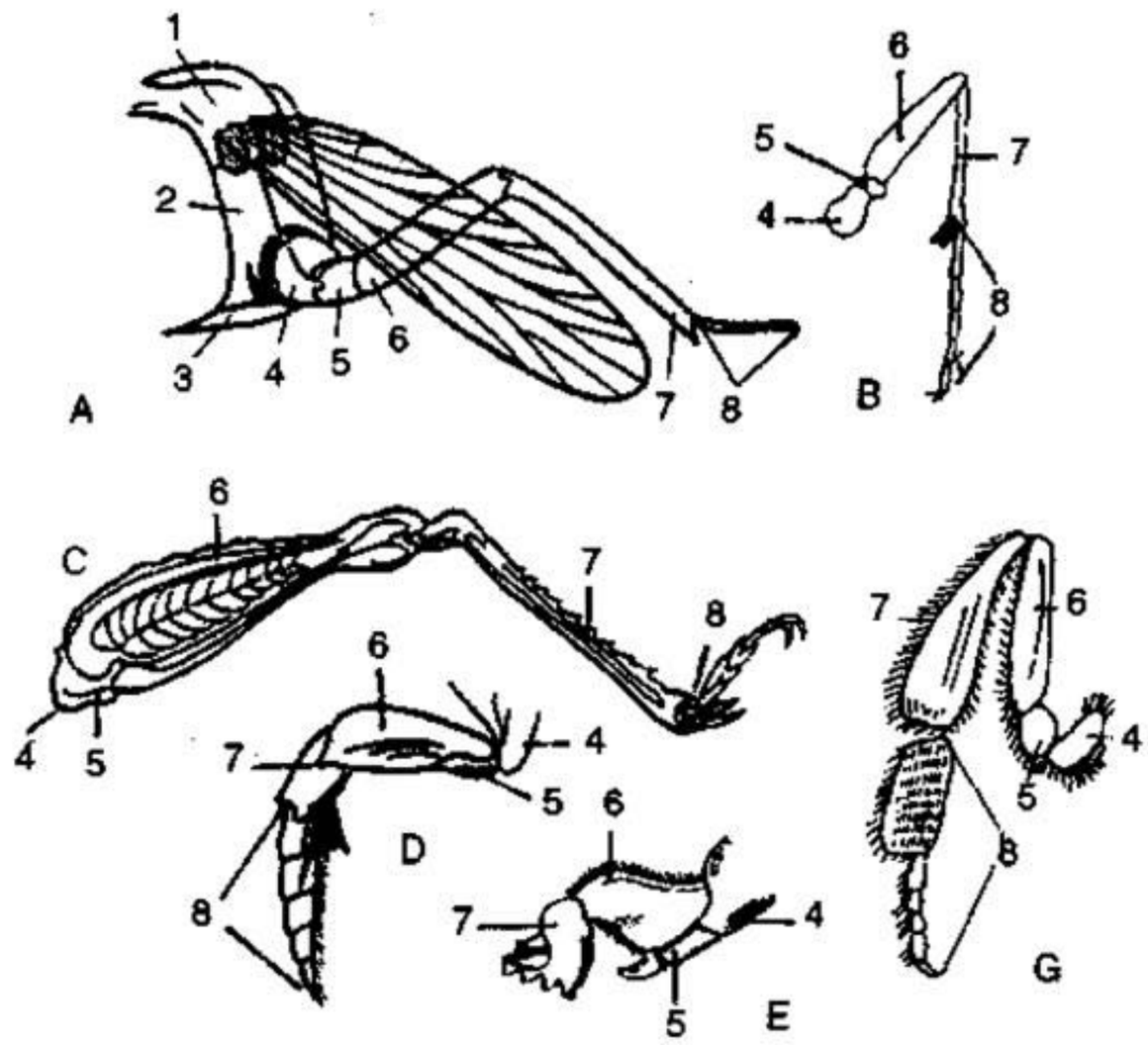
Chân của sâu bọ chỉ có 1 nhánh, gồm các đốt, kể từ gốc tới ngọn, là *háng* (coxa), *chuyển* (trochanter), *đùi* (femur), *ống* (tibia) và *bàn* (tarsis). Bàn gồm 1-5 đốt, thường gọi là *ngón*, tận cùng bằng 1-2 *vuốt* và các *tấm đệm*. Kiểu cấu tạo này của chân thích hợp với cách di chuyển bằng bò trên nền cứng. Tùy theo lối sống, độ dài tương đối, mức độ tròn hay dẹt, độ phong phú và cách sắp xếp



Hình 13.42 - Các kiểu cơ quan miệng của sâu bọ (từ *Dogel*)
A - Kiểu nghiền (gián); B - Kiểu nghiền liếm (ong đất Bombus); C - Kiểu hút (bướm); D - Kiểu liếm (ruồi); E - Kiểu đốt hút (muỗi). 1. Môi trên; 2. Hàm trên; Hd. Hàm dưới: 3. Xúc biện hàm; 4. Tấm hàm ngoài; 5. Tấm hàm trong; 6. Đốt trụ; 7. Đốt gốc; Md. Môi dưới: 8. Đốt dưới cằm; 9. Đốt cằm; 10. Lưỡi; 11. Thùy ngoài lưỡi; 12. Xúc biện môi; 13. Hạ hầu; 14. Rãnh liếm; 15. Lỗ miệng; 16. Thùy môi dưới; 17. Gốc râu; 18. Mắt kép.

của các mấu hoặc các lông của các đốt thay đổi nhiều theo chức năng của chân: nhảy, đào bới, bơi, chải và dự trữ phấn hoa... (h.13.43).

Cánh là sản phẩm tiến hóa độc đáo của sâu bọ, bắt nguồn từ nếp da bất động của phần ngực (paranotum), còn gặp ở một số nhóm hiện đại như gián, bọ ngựa, ấu trùng mối (h.13.44) và chuồn chuồn hóa thạch kỷ Cacbon. Có thể các nếp da này đã có tác dụng nâng đỡ cơ thể khi chuyền cành hoặc lướt trên không. Dần dần nếp da mở rộng và dẹt lại thành tấm, bền vững và dẻo nhờ lớp cuticun mặt trên và mặt dưới gắn với nhau và ép các gân cánh ở giữa, một số gân cánh còn giữ ống khí và đầu dây thần kinh. Khớp nối của gốc cánh với các tấm của đốt ngực và các chùm cơ hoạt động cánh được hoàn chỉnh dần, bảo đảm sự vận động tinh tế của cánh phần lớn sâu bọ. Quá trình này thể hiện khá rõ trong phát triển hậu phôi của sâu bọ (h.13.44D,G).

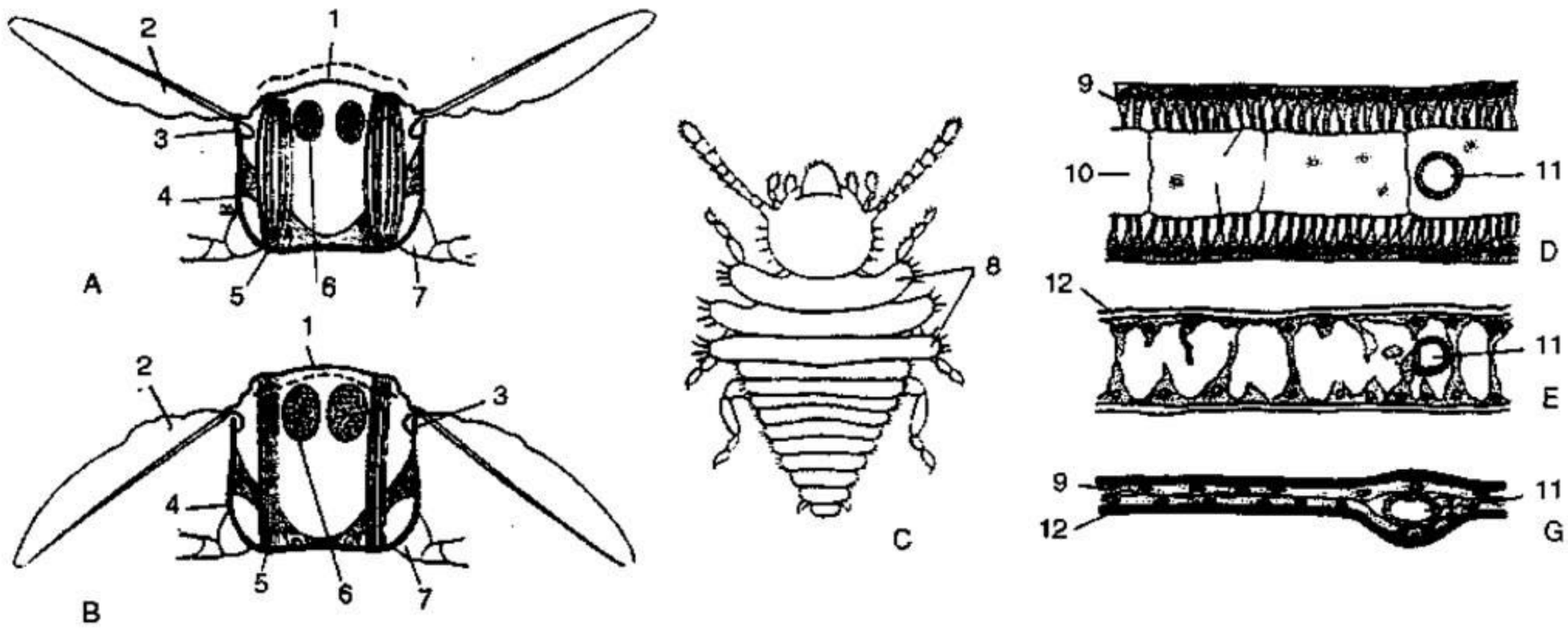


Hình 13.43 - Sơ đồ khớp của chân và cánh trên đốt ngực (A) và các kiểu chân của sâu bọ (B-E) (từ *Dogel*)
B - Chân chạy; C - Chân nhảy; D - Chân bơi; E - Chân đào; G - Chân hái phấn; 1. Tấm lưng; 2. Tấm bên; 3. Tấm bụng; 4. Háng; 5. Chuyển; 6. Đùi; 7. Ống; 8. Bàn.

Không kể sâu bọ thấp (Apterygota) chưa có cánh , sâu bọ có 2 đôi cánh. Ở sâu bọ có cánh cổ (chuồn chuồn, thiêu thân...) cánh trước và cánh sau còn tương đối giống nhau, gốc khớp của cánh còn lớn, cánh trước và cánh sau còn hoạt động độc lập và chỉ trong chiều thẳng đứng. Ở các nhóm sâu bọ tiến hóa hơn, cánh có thể đổi chiều trong hoạt động bay nhờ thu nhỏ gốc khớp và hoàn chỉnh cơ vận động cánh. Phân hóa về hình thái và chức năng giữa đôi cánh trước và đôi cánh sau cũng ngày càng tăng dần. Ở ong, bướm... (Cánh màng, Cánh phấn) cánh trước và cánh sau tuy chưa khác nhau nhiều về hình thái nhưng phối hợp với nhau nhờ các móc cánh, tạo thành một đơn vị khi hoạt động. Ở cào cào, châu chấu... (cánh thẳng) và bọ xít, cà cuống... (cánh nửa), đôi cánh trước có thêm chức năng bảo vệ đôi cánh sau, dày lên ở phần gốc (cánh nửa) hoặc ở cả phần gốc và phần ngọn (cánh thẳng). Cánh cứng có đôi cánh trước chuyển hẳn sang chức năng bảo vệ đôi cánh sau, là 2 mảnh cứng, khi bay xòe ra hai bên cho đôi cánh sau hoạt động. Ruồi muỗi (hai cánh) lại chỉ có đôi cánh trước hoạt động khi bay, đôi cánh sau chỉ còn lại là 2 mấu giữ thăng bằng và điều chỉnh hướng bay. Hiện tượng tiêu giảm cánh gặp ở nhiều nhóm sâu bọ do các lý do riêng, hoặc sống gắn với đất, sống cộng sinh trong các tổ mối và tổ kiến, hoặc ký sinh (chấy rận, rệp, bọ chét, bọ ăn lông...), hoặc không thể di chuyển bằng bay do thường xuyên có gió lớn (sâu bọ sống trên các đảo bé đại dương).

Khi bay, cánh của sâu bọ hoạt động như đòn bẩy mà điểm tựa là sống phía lưng của tấm bên (h.13.44), lực tác động lên mút của cần ngắn qua bờ bụng của tấm lưng do thay đổi vị trí tương đối của tấm này dưới tác động co duỗi của chùm cơ dọc lưng và chùm cơ lưng ngực. Chùm cơ vận động cánh có thể tạo trục quay của cánh khi bay. Tần số đập cánh trong một giây thay đổi nhiều tùy nhóm: 6-10 lần ở bướm ngày lớn, 200-500 lần ở ong, ở một số hai cánh nhỏ có thể đến hàng nghìn lần. Tương ứng với số lần đập cánh, tốc độ bay có thể thay đổi từ 7-25km/giờ. Một số sâu bọ bay rất giỏi, bay một mạch không nghỉ hàng trăm cây số.

Bay là hoạt động rất quan trọng trong cuộc sống của sâu bọ, giúp phát tán, giao hoan, săn mồi, lẩn tránh kẻ thù... Do đó cấu tạo của cánh thường là một trong các đặc điểm phân loại học quan trọng sâu bọ.



Hình 13.44 - Hoạt động (A,B) và nguồn gốc của cánh sâu bọ (C-G) (từ *Dogel*)
A - Kỳ hạ cánh ; B - Kỳ nâng cánh ; C - Thiếu trùng mối *Calotermes dilatatus*, D-G - Cắt ngang cánh bướm ở các giai đoạn: D - Nhộng ; E - Bướm mới chui khỏi nhộng, G - Bướm bắt đầu bay. 1.Tấm lưng; 2.Cánh; 3.Gốc cánh; 4.Tấm bên; 5.Cơ lưng bụng; 6.Cơ dọc; 7.Gốc chân; 8.Nếp gấp da; 9.Mô bì; 10.Khoang của mầm cánh; 11.Ống khí; 12.Tầng cuticun.

Bụng là phần chứa phần lớn nội quan của sâu bọ, còn giữ tối đa 12 đốt ở nhóm cổ (Protura) nhưng thường thì một vài đốt phía cuối bị tiêu giảm, bụng chỉ còn 10 đốt, thậm chí ở một số ong và ruồi chỉ còn 5-6 đốt. Tấm lưng và tấm bụng của mỗi đốt và giữa các đốt gắn với nhau bằng màng mỏng nên bụng có thể chun giãn được. Bụng của một số nhóm nối với ngực bằng eo nhỏ, khá linh hoạt trong một số hoạt động như tự vệ, giao phối, xây tổ, đẻ trứng... Thường thì các đốt bụng mất phần phụ nhưng dấu vết phần phụ vẫn còn giữ ở một số sâu bọ thấp như các đôi mấu trên đốt bụng của Thysanura, 3 đôi phần phụ nhỏ ở 3 đốt bụng đầu tiên của Protura, gai nhảy ở Collembola...Gai đuôi, phần phụ của đốt bụng cuối, không chỉ gặp ở sâu bọ không cánh mà cả ở sâu bọ có cánh cổ (gián, cánh thẳng, thiêu thân...).

Lớp vỏ. Thể hiện đặc điểm chung của ngành Chân khớp nhưng biểu hiện cụ thể ở các loài sâu bọ rất đa dạng, phong phú về mức độ phát triển của tầng cuticun mặt, về các phần bám trên vỏ như lông, gai, vẩy..., về màu sắc và các tuyến da. *Tầng cuticun mặt* phát triển ở nhóm sống ở nơi khô và mỏng ở nơi ẩm, thậm chí thiếu hẳn. Trên mặt vỏ thường có các lông, gai, vẩy. Có nhiều loại lông: lông cảm giác, lông tự vệ (thường gắn với tuyến da tiết chất độc như lông của sâu róm). Ở sâu bọ sống trong đất, khi đất sũng nước, bộ lông giúp tạo một vỏ khí bao ngoài cơ thể để hô hấp. Các gai cứng trên vỏ thường có chức năng tự vệ. Một số ấu trùng sâu bọ sống chui rúc trong môi trường rắn (đất, gỗ...) thường có vỏ ở phần đầu và phần đuôi có gai đa dạng và cứng, làm điểm tựa cho cơ thể khi đào hang hoặc di chuyển trong hang. Bướm có lông dẹt thành vẩy lợp trên cánh. Các vẩy này hoàn chỉnh đôi cánh giúp bướm lướt trên không, điều chỉnh hướng bay và quyết định màu sắc của bướm.

Màu sắc giữ vai trò quan trọng trong đời sống của sâu bọ, hoặc ngụy trang tự vệ (giống với màu của môi trường), hoặc khoe mẽ (thường gắn liền với các loại tuyến độc) giúp kẻ thù dễ nhận biết (màu sắc báo hiệu). Màu có thể là màu của các tế bào sắc tố nằm trong mô bì hoặc trong tầng cuticun (màu sắc hóa học) nhưng cũng có thể do các tia sáng phản xạ trên bề mặt các tấm mỏng của tầng cuticun, của vẩy... (màu sắc vật lý, thường có màu ánh kim). Màu sắc vật lý được giữ nguyên sau khi sâu bọ chết, còn màu sắc hóa học thì biến mất.

Các tuyến da của sâu bọ cũng rất phong phú. Chúng là các tuyến đơn bào hoặc đa bào tiết chất mùi (tín hiệu thông tin hóa học), chất độc (tấn công và tự vệ), tiết enzym phân giải lớp cuticun trong để chuẩn bị cho lột xác hoặc tùy từng nhóm có chức năng riêng như tiết sáp làm tổ ở ong, tiết lắc làm tổ ở cánh kiến...

Cơ của sâu bọ gần như tất cả là cơ vân, phát triển và chuyên hóa cao. Cả cơ thể có thể có tới 1,5-2 nghìn bó cơ và ở các sâu bọ bay giỏi riêng cơ chiếm tới 15-25% tổng khối lượng cơ thể.

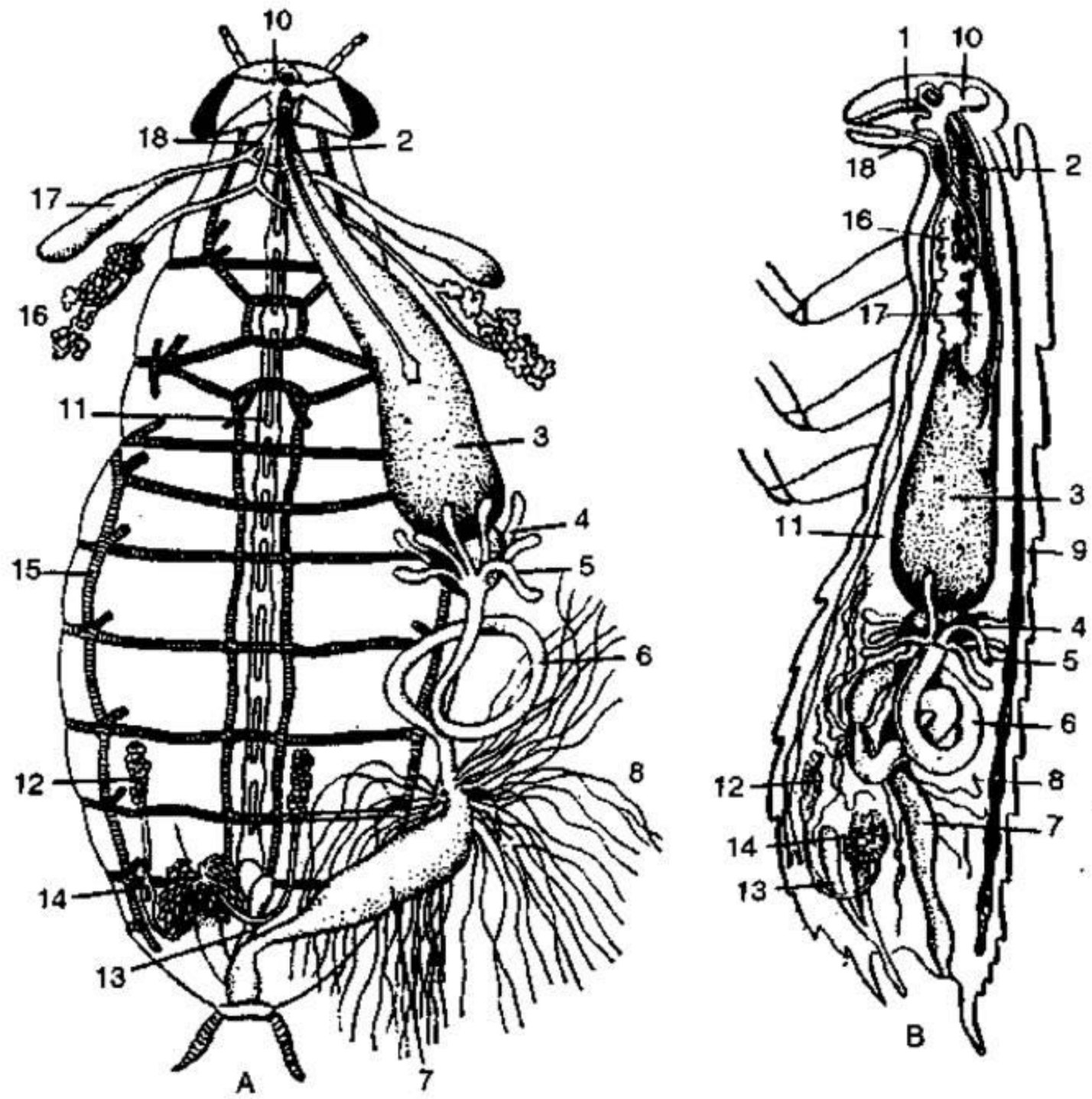
Hệ tiêu hóa có sơ đồ cấu tạo chung của chân khớp, tuy nhiên từng phần của ống tiêu hóa (ruột trước, ruột giữa và ruột sau) có thể có các phần chuyên hóa riêng phù hợp với nguồn thức ăn và cách lấy thức ăn của từng nhóm hoặc từng loài. Thường thì đổ vào khoang miệng ở gốc môi dưới có 1-3 đôi tuyến nước bọt tiết enzym tiêu hóa thức ăn, nhưng tùy nhóm có thể có chức năng riêng như chế " cháo ngự " để nuôi ong chúa (ong thợ), tiết enzym chống đông máu (ruồi muỗi hút máu), tiết tơ làm kén bảo vệ thiếu trùng (ấu trùng bướm). *Ruột trước* thường phân hóa thành hầu, thực quản, diều (có thể phát triển thành túi bên để dự trữ thức ăn ở sâu bọ dùng thức ăn lỏng như một số muỗi, bướm). Sâu bọ ăn thức ăn cứng còn có thể có mề để nghiền thức ăn. *Ruột giữa* tiết enzym tiêu hóa, tiếp tục biến đổi hóa học và hấp thụ thức ăn. Phần đầu ruột giữa thường có manh tràng làm tăng diện tích hấp thụ thức ăn. Các tế bào ruột giữa luôn được thay thế nhờ các đám tế bào dự trữ của thành ruột. Mô bì ở phần đầu ruột giữa còn tiết ra màng bọc thức ăn để bảo vệ thành ruột. Màng này vẫn cho enzym tiêu hóa và sản phẩm tiêu hóa thấm qua. Phần tiếp nối giữa ruột giữa với ruột trước và ruột sau thường có van ngăn cách. *Ruột sau* không chỉ là nơi chất bã đi qua mà còn là nơi tái hấp thụ nước và muối khoáng còn lại trong chất bã, có loài tạo thành các nhú trực tràng, một đặc điểm thích nghi giữ nước của chân khớp ở cạn.

Thức ăn của sâu bọ cực kỳ đa dạng, là tất cả các sản phẩm của động vật và thực vật. Có thể phân biệt thành các nhóm ăn thịt, ăn thực vật, ăn mùn, ăn xác chết, ăn phân ... Tùy loài chúng có thể ăn tạp hoặc ăn tinh. Hệ enzym tiêu hóa đặc trưng cho từng loài sâu bọ, phụ thuộc trước hết vào loại thức ăn. Sâu bọ hút máu có các enzym phân giải protein, bướm ăn phấn hoa có các enzym phân giải đường, gián ăn tạp có cả 2 nhóm enzym. Một số sâu bọ ăn gỗ khô có xenlulaza, có khi do chính nó tiết ra nhưng thường là sản phẩm của các sinh vật bé sống cộng sinh trong phần sau ống tiêu hóa (mối).

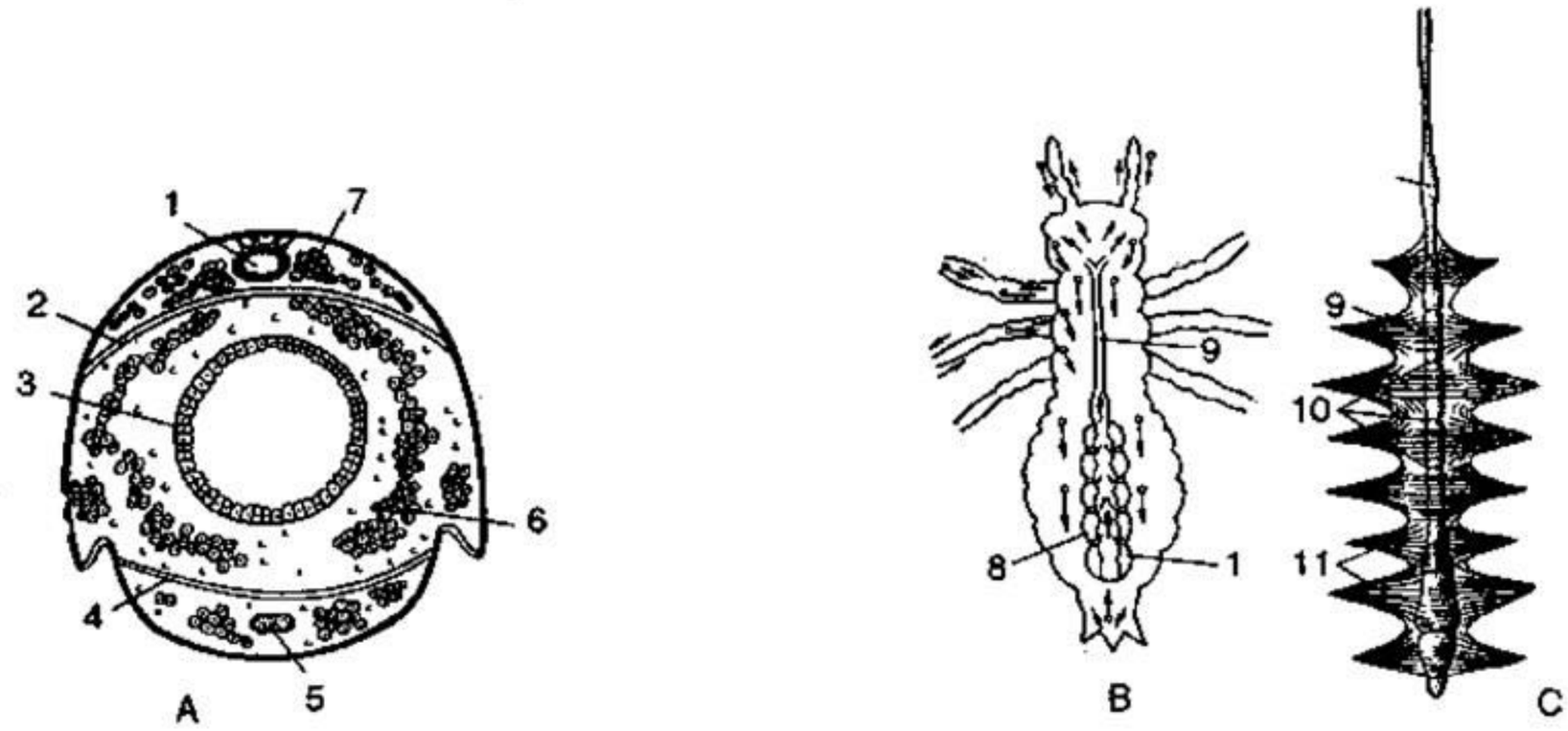
Thể mỡ là tổ chức dự trữ thức ăn cho cơ thể, rất phát triển ở sâu bọ. Nhờ nó mà nhiều sâu bọ có thể nhịn đói rất lâu, bọ xít có thể nhịn đói 6 tháng.

Hệ bài tiết (h.13.45). Cơ quan bài tiết quan trọng nhất ở sâu bọ là *hệ ống Malpighi*, được hình thành từ lá phôi ngoài, có đỉnh nằm chìm trong dịch thể xoang và có gốc đổ vào nơi chuyển tiếp từ ruột giữa sang ruột sau. Ngoài ra *tế bào thể mỡ, tế bào xoang bao tim* cũng tham gia vào bài tiết chất bã, hoạt động như thận tích trữ. Mỗi ống Malpighi có phần gốc và phần ngọn: dịch bài tiết từ dịch thể xoang ngấm qua thành của phần ngọn ống và khi chuyển qua phần gốc nước được hấp thụ trở lại, chất bã được kết tinh dưới dạng các tinh thể muối (oxalat, urat, clorua...) để được thải ra ngoài qua ruột sau. Số lượng ống Malpighi thay đổi rất lớn: 2 ở nhiều loài bướm, 2-4 ở bọ xít, 4 ở ruồi muỗi, 4-6 ở cánh cứng, không quá 6 ở tất cả ấu trùng sâu bọ, nhưng có đến hàng trăm ở cánh màng và phần lớn cánh thẳng, 50-60 ở chuồn chuồn và thiêu thân. Sâu bọ sống nơi ẩm (chuồn chuồn, thiêu thân) hoặc ăn các bộ phận tươi của thực vật giàu nước (cánh thẳng, cánh màng) hệ ống Malpighi có chức năng thải lượng nước thừa, với số lượng lớn. Sâu bọ sống chỗ khô hoặc dùng thức ăn khô có số ống Malpighi ít, với chức năng tái hấp thu lượng nước trong chất bã cho cơ thể.

Thể mỡ tuy tham gia vào bài tiết nhưng chức năng chủ yếu vẫn là dự trữ thức ăn cho cơ thể. Ngoài ra, ở một số nhóm, thể mỡ còn có chức năng *phát sáng*. Trong thể mỡ của đom đóm có chứa chất luxiferin, khi bị oxy hóa, dưới tác dụng của luxiferaza, sẽ phát sáng mà không tỏa nhiệt.



Hình 13.45 - Cấu tạo trong của gián *Periplaneta americana* đực (theo *Abrikosov*). A - Mổ mặt lưng; B - Mổ bên: 1. Hầu; 2. Thực quản; 3. Diều; 4. Dạ dày cơ; 5. Thùy hạ vị; 6. Ruột giữa; 7. Ruột sau; 8. Ống malpighi; 9. Mạch lưng; 10. Não; 11. Chuỗi hạch bụng; 12. Tuyến tinh; 13. Tuyến phụ lẻ; 14. Túi tinh với tuyến phụ kép; 15. Ống khí bên; 16. Tuyến nước bọt; 17. Túi chứa của tuyến nước bọt; 18. Ống dẫn chung.



Hình 13.46 - Tuần hoàn máu của sâu bọ (từ *Dogel*)
A - Vị trí của tim trên bản cắt ngang qua đốt bụng; B - Sơ đồ tuần hoàn máu của ấu trùng chuồn chuồn ngô; C - Cấu tạo tim của cà niễng nhìn phía lưng: 1. Tim; 2. Màng chắn phía lưng; 3.Thành ruột; 4. Màng chắn phía bụng; 5. Chuỗi thần kinh bụng; 6. Thể mỡ; 7. Tế bào bao tim; 8.Cơ nằm dưới tim; 9. Động mạch chủ; 10. Lỗ tim; 11.Cơ hình cánh.

Một số sâu bọ không cánh (*Machilis*) bên cạnh hệ ống Malpighi còn có *tuyến hài tiết* có lỗ đổ ở gốc môi dưới, tương tự tuyến hàm của giáp xác.

Hệ tuần hoàn (h.13.46) theo sơ đồ cấu tạo chung của chân khớp, tuy tương đối kém phát triển do một phần chức năng đã được hệ ống khí đảm nhiệm. Hệ tuần hoàn hoạt động nhờ co duỗi của 2 màng chắn phía lưng và phía bụng cơ thể. Màng chắn phía lưng, có nền là các cơ hình cánh, khi co

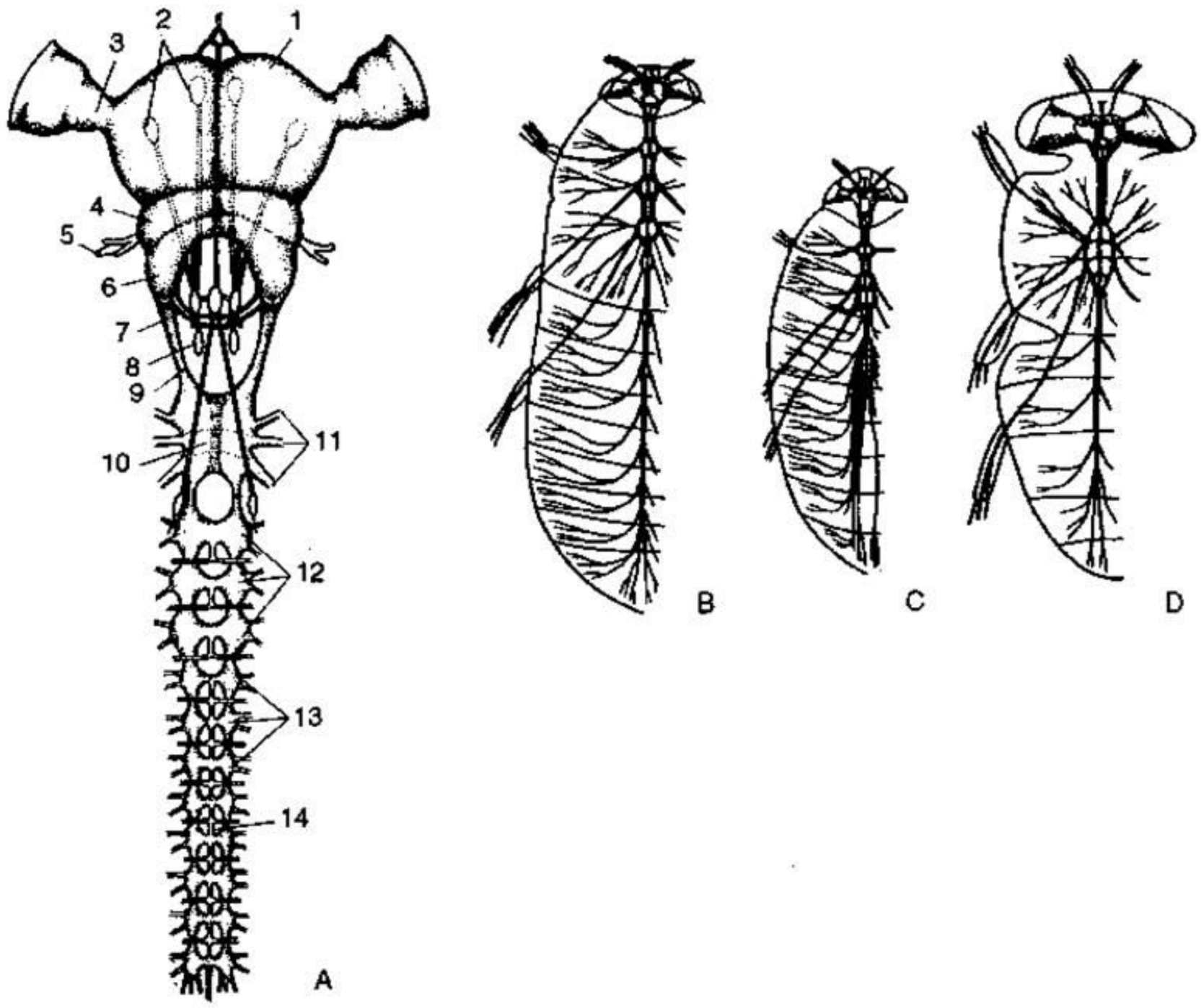
sẽ làm giản xoang bao tim và buồng tim, máu từ ngoài dồn vào xoang bao tim rồi vào buồng tim qua các lỗ tim. Tiếp theo thành ống tim co lại dồn máu về phía trước, qua động mạch đến nội quan vùng đầu. Màng bụng co làm máu chuyển từ vùng đầu tới các nội quan phía sau, rồi tập trung vào các hệ khe hổng trước khi trở về khoang bao tim.

Máu của sâu bọ không có màu hoặc có màu, vàng nhạt hoặc xanh nhạt, hầu hết không có sắc tố máu (ấu trùng muỗi lắc Chironomidae có máu màu đỏ do chứa hemoglobin). Do máu không có sắc tố tải oxy và khí cacbonic nên hầu như không tham gia vào hoạt động hô hấp, chỉ cung cấp chất dinh dưỡng cho các phần của cơ thể và chuyển các sản phẩm dị hóa tới cơ quan bài tiết. Trong máu có tế bào thực bào, bảo vệ cơ thể khỏi các thể lạ.

Cơ quan hô hấp của phần lớn sâu bọ là hệ ống khí (h. 13.10, 13.45), tạo thành mạng lưới thông khí giữa môi trường ngoài và từng tế bào của cơ thể. Hệ ống khí thông với ngoài qua các đôi lỗ thở. Ở phôi và một số sâu bọ không cánh (Thysanura, Diplura) còn giữ 11-12 đôi lỗ thở, có ở cả 3 đốt ngực. Ở sâu bọ có cánh nhiều nhất cũng chỉ có 10 đôi: 2 đôi trên phần ngực ở đốt ngực giữa và ngực sau, còn 8 đôi trên các đốt bụng. Khí vào và ra khỏi cơ thể bằng phát tán từ nơi có nồng độ cao đến nơi có nồng độ thấp, tuy nhiên ở nhiều nhóm thông khí được tăng cường nhờ co dãn các đốt bụng hoặc biến dạng của cơ thể khi di chuyển. Sâu bọ bay giỏi có thêm các túi dự trữ khí. Lỗ thở ở nhiều sâu bọ có van khép mở, vừa bảo đảm thông khí, vừa chống được thoát hơi nước qua hệ ống khí. Sâu bọ sống ở nước hoặc lấy oxy hòa tan trong nước qua mang ống khí (h.13.10C,D), hoặc thỉnh thoảng ngoi lên mặt nước để lấy oxy trong không khí. Không khí có thể được lấy trực tiếp qua đôi lỗ thở tận cùng ống thở ở cuối cơ thể (bã trầu, cà cuống, bọ gậy...), được bộ lông giữ thành một lớp bọc ngoài cơ thể (bọ gạo) hoặc trong khoang nằm giữa cánh cứng và thành lưng của phần bụng (một số cánh cứng ở nước). Hô hấp qua da cũng còn giữ vai trò đáng kể ở một số sâu bọ ấu trùng và trưởng thành sống trong đất ẩm hoặc trong mô thực vật. Một vài loài ruồi chưa có hệ ống khí ở ấu trùng mới nở từ trứng, hô hấp hoàn toàn qua da và chỉ xuất hiện sau lần lột xác đầu tiên.

Hệ thần kinh của sâu bọ có sơ đồ chung của chân khớp, được đặc trưng bằng *sự phát triển cao về tổ chức học của não, sự tập trung cao của hạch thần kinh bụng* và *phát triển của hệ thần kinh giao cảm* điều khiển nội quan. *Não* của sâu bọ có 3 phần: *não trước* điều khiển mắt, *não giữa* điều khiển râu, *não sau* ứng với đốt trung gian (đốt mang đôi râu 2 của giáp xác) tiêu giảm phần phụ có dây thần kinh đến môi trên. Tế bào não phân hóa thành các trung tâm thần kinh, đặc biệt là thể nấm hay thể cuống (corpora pedunculata), được coi là trung tâm liên hiệp phản xạ quan trọng, rất phát triển ở sâu bọ sống xã hội. *Chuỗi hạch bụng* bắt đầu bằng khối hạch dưới hầu do 3 đôi hạch tập trung lại, có dây thần kinh đến điều khiển 3 đôi phần phụ miệng. Tiếp theo là 3 đôi hạch ngực điều khiển 3 đôi chân và 2 đôi cánh. Ở phôi sâu bọ còn gặp 11 đôi hạch bụng nhưng ở trưởng thành chỉ còn gặp nhiều nhất 8 đôi. Trong cùng một loài, ấu trùng thường có nhiều đôi hạch thần kinh bụng hơn trưởng thành (ở ong, ấu trùng có 10 đôi, còn trưởng thành chỉ có 6 đôi). Khuynh hướng tập trung thần kinh theo chiều dọc thể hiện rõ ở nhiều nhóm sâu bọ (h.13.47). Hệ thần kinh giao cảm của sâu bọ có hạch trán nằm trước não và nối với não sau, từ hạch trán có dây thần kinh môi trán nối với hạch dưới não và hạch miệng. Dọc chuỗi thần kinh bụng cũng có dây thần kinh giao cảm, tỏa nhánh 2 bên ứng với mỗi đốt và ở phần cuối có dây điều khiển ruột sau và cơ quan sinh dục.

Tuyến nội tiết của sâu bọ đa dạng về cả nguồn gốc và chức năng. Các tuyến được nghiên cứu nhiều nhất là *tuyến giáp*, *tuyến tim*, *tuyến ngực trước* và các *tế bào thần kinh tiết của não* (h.13.47A). *Tuyến giáp* (corpora allata) tiết hoocmon duy trì giai đoạn ấu trùng, thúc đẩy phát triển của cơ quan ấu trùng và kìm hãm biến thái thành trưởng thành (h.13.4). *Tuyến tim* (corpora cardiaca) có chức năng chưa thật rõ, có thể điều hòa hoạt động của các tuyến nội tiết khác. *Tuyến*



Hình 13.47 - Sơ đồ cấu tạo hệ thần kinh và hiện tượng tập trung theo chiều dọc của chuỗi thần kinh sâu bọ (từ *Dogel*). A - Sơ đồ chung; B - Hệ thần kinh của cánh cứng *Lygistopterus sanguineus*; C - Của cánh cứng *Gyrinus notator*; D - Của ruồi *Sarcophaga carnaria:* 1. Não trước; 2. Tế bào thần kinh tiết; 3. Vùng thị giác; 4. Não giữa; 5. Dây thần kinh râu; 6.Não sau; 7.Tuyến tim (corpora cardiaca) ; 8. Tuyến giáp (corpora allata); 9. Vòng hầu; 10. Hạch dưới hầu; 11. Dây thần kinh tới các phần phụ miệng; 12. Hạch ngực; 13. Hạch bụng; 14. Dây thần kinh giao cảm.

ngực trước tiết hoocmon kích thích hoạt động lột xác và điều hòa hoạt động bình thường của ấu trùng. Có nhiều loại tế bào thần kinh tiết trong não và trong các hạch thần kinh , mỗi loại giữ một chức năng nhất định. Ở não trước, nằm giữa các thể cuống, có nhiều tế bào thần kinh tiết lớn. Chất tiết của các tế bào này tập trung về tuyến tim, tuyến giáp và tuyến ngực trước, kích thích các tuyến này hoạt động.

Giác quan. Tinh tế và đa dạng là đặc điểm của giác quan sâu bọ. Đặc điểm này gắn với tập tính phức tạp của một nhóm động vật có tổ chức cao, đòi hỏi các thông tin toàn diện và chính xác về môi trường. Chúng cảm giác được nhiều loại tác nhân kích thích: cơ học và hóa học (qua tiếp xúc hoặc qua môi trường trung gian là không khí, nước hoặc đất), ánh sáng, nhiệt độ, từ trường...

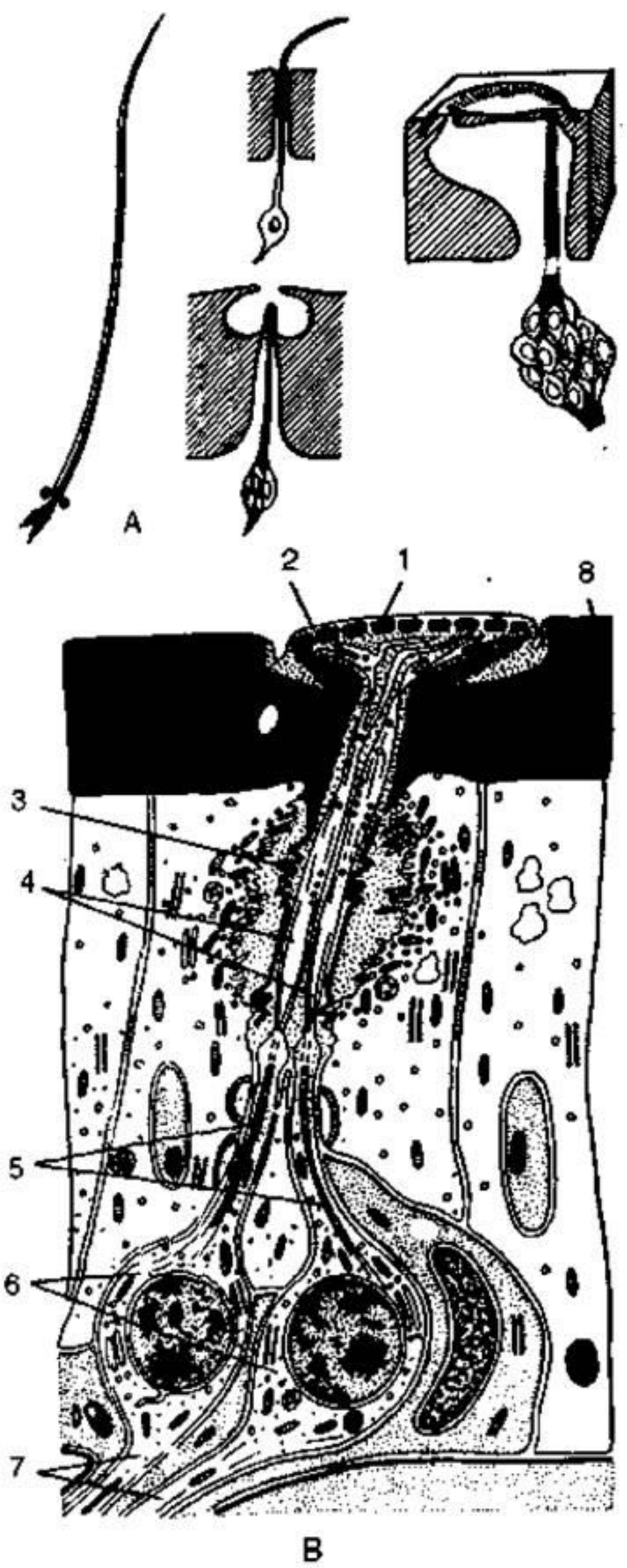
Cơ quan thị giác ở sâu bọ, cũng như ở giáp xác, là *mắt đơn* và *mắt kép* . Có 2 loại mắt đơn: *mắt lưng* và *mắt bên*. *Mắt bên* chỉ thấy ở sâu non còn mắt lưng có cấu tạo khác và có thể có đồng thời với mắt kép ở giai đoạn trưởng thành. Số lượng mắt bên thay đổi từ 2 đến nhiều đôi và chịu sự điều khiển của thùy thị giác của não còn *mắt lưng* lại do thùy mắt đơn nằm giữa thể nấm điều khiển. Số lượng thường là 2, nhiều nhất là 3 xếp theo đỉnh của tam giác. Mắt lưng bên ngoài có màng cứng trong suốt, bên trong có tế bào thị giác và thường có cả tế bào sắc tố. Vai trò của mắt lưng chưa thật rõ, hình như chúng hỗ trợ cho mắt kép lúc hoàng hôn hoặc trong môi trường thiếu ánh sáng. Mắt

kép thường có một đôi, gồm nhiều ô mắt (h.13.6). Số lượng ô mắt thay đổi tùy nhóm: sâu bọ bay giỏi như chuồn chuồn mỗi mắt kép có tới 28.000 ô mắt còn mắt kép của kiến thợ sống trong đất chỉ có 8-9 ô mắt.

Phổ ánh sáng mà sâu bọ nhận biết được thiên về vùng sóng ngắn (lục, vàng, xanh...kể cả tia tử ngoại) do đó chúng nhận được nhiều chi tiết mà mắt người không nhìn thấy. Chúng nhận được ánh sáng phân cực từ nền trời xanh tỏa xuống để định hướng khi bay, ngay cả khi không thấy mặt trời, vốn là phương tiện định hướng phổ biến ở sâu bọ. Ngược lại chúng lại mù màu đỏ. Sâu bọ có khả năng nhận nhanh ảnh của vật, ở ong tới 300 lần trong một giây (ở người chỉ 20 lần trong một giây), thích ứng với lối di động nhanh khi bay. Tầm nhìn thay đổi tùy nhóm: chuồn chuồn nhìn xa được 2m, bướm ngày 1,5m.

Giác quan cơ học và hóa học. Có thể coi xúc giác, thính giác, cơ quan cảm giác chấn động là các giác quan cơ học và vị giác, khứu giác là các giác quan hóa học. Chúng khác nhau ở bản chất của tác nhân kích thích và mức độ trực tiếp hoặc gián tiếp (qua môi trường không khí, nước hoặc đất) tác động lên giác quan của các tác nhân đó. Tuy biểu hiện bề ngoài rất đa dạng nhưng cơ quan cảm giác loại này đều cấu trúc từ đơn vị thần kinh cảm giác, *các thể thụ cảm* (sensilla). Thể thụ cảm thường gồm một hoặc vài tế bào thụ cảm có gốc liên hệ với thần kinh trung ương và có ngọn hướng về phía mặt ngoài cơ thể, biến thành tơ thụ cảm, thường được bảo vệ trong ống tơ thụ cảm (h.13.48). Tơ thụ cảm nhận kích thích từ một phần ngoài, có hình thái thay đổi nhiều tùy bản chất của các tác nhân kích thích: hình lông khớp động với lớp vỏ, hình mũ dao động trên đỉnh ống tơ thụ cảm, hình tấm sàng cho các phân tử chất mùi lọt qua...Đỉnh phần ngoài có thể lộ ra trên bề mặt cơ thể dưới dạng gai, tơ, lông..., có thể nằm chìm trong các hốc hoặc thậm chí ẩn trong cơ thể.

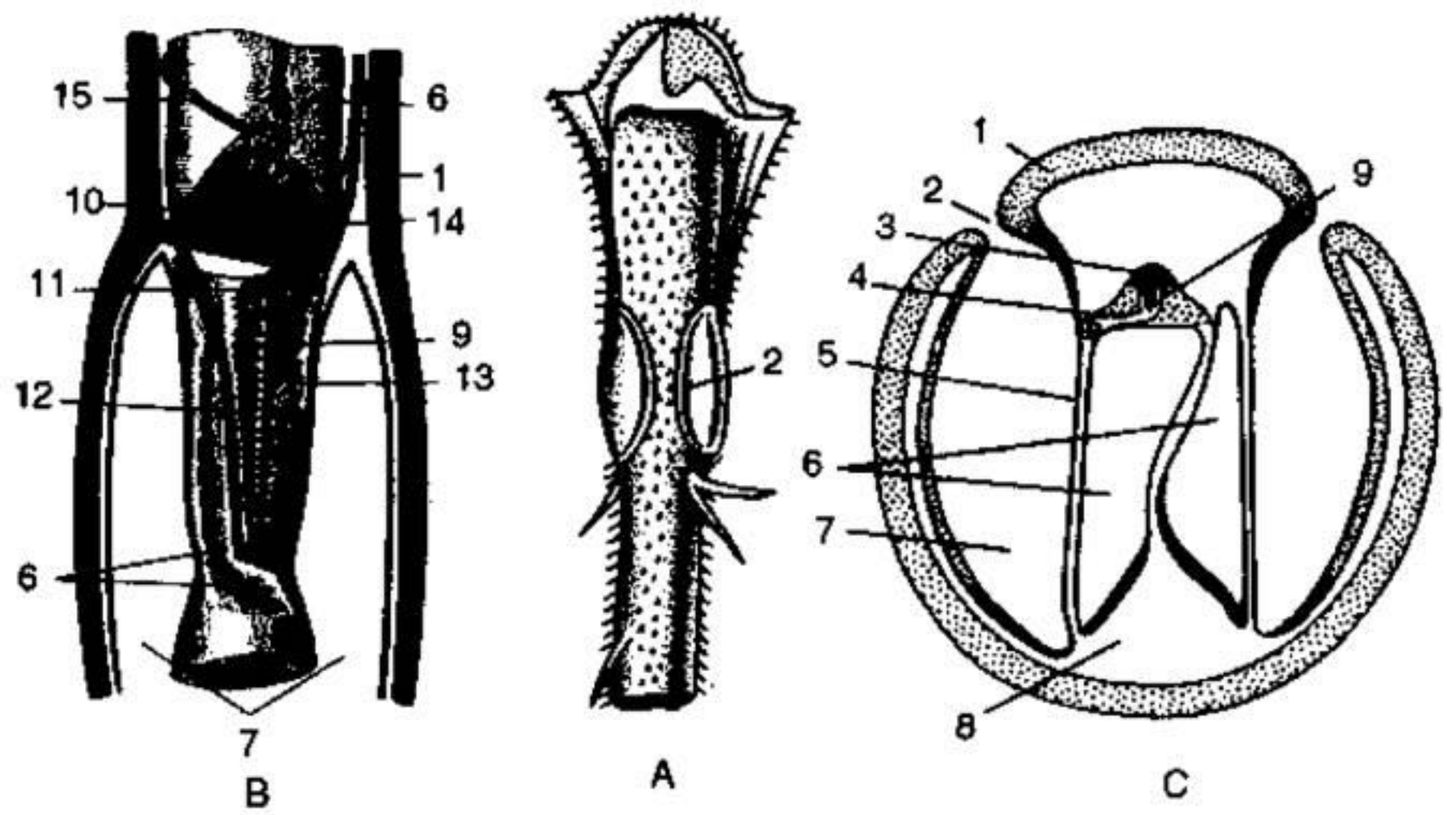
Xúc giác là các lông và các tơ nằm rải rác trên cơ thể.



Hình 13.48 - Sơ đồ cấu tạo thụ quan khứu giác ở sâu bọ(từ *Dogel*)
A - Sơ đồ các kiểu thụ quan ; B - Cấu tạo chi tiết; 1. Tấm mũ hình đĩa; 2. Lỗ thông; 3. Ống cuticun giữ tơ thụ cảm; 4. Tơ thụ cảm biến dạng; 5. Nhánh ngoài và nhánh trung tâm (7) của tế bào cảm giác(6); 8. Cuticun.

Giác quan chấn động thường là các thể thụ cảm có tế bào mũ ở đỉnh (scolopophora), tập trung ở các khớp phần phụ và giữa các đốt của cơ thể, trên râu, chân, cánh... Chúng thu nhận các chấn động từ bên ngoài hoặc thay đổi áp lực từ bên trong cơ thể để điều chỉnh vị trí của cơ thể trong hoạt động sống, nhất là trong khi bay.

Cơ quan thính giác chính là tập hợp các giác quan chấn động thành một cơ quan riêng, thường liên hệ với màng mỏng được coi như màng trống và các ống khí được coi như các phòng cộng hưởng (h.13.49). Cơ quan này chỉ có ở một số sâu bọ như cánh thẳng, cánh vẩy, cánh giống, cánh nửa... với vị trí khác nhau tùy nhóm: trên đốt ống chân trước (dế mèn), ở hai bên đốt bụng thứ nhất (châu chấu), ở gốc bụng (ve sầu)... Khả năng nhận âm của sâu bọ rất rộng: sâu non của bướm nhận âm thanh có 32-1024 dao động/giây, gián - 3000 dao động/giây; một số bướm đêm nhận được siêu âm (30000-80000 dao động/giây). Thường các sâu bọ có cơ quan thính giác có khả năng phát âm. Cơ quan phát âm có bản chất khác nhau tùy nhóm: gân gốc cánh cọ vào nhau (dế), cọ ống chân sau lên gốc cánh trước (cào cào), màng phát âm ở dưới đốt ngực sau (ve sầu)...Âm thanh giữ vai trò quan trọng trong cuộc sống của sâu bọ: đực cái gọi nhau và tìm nhau trong mùa giao hoan (dế, ve sầu...), cá thể cùng loài gọi nhau (trong tổ sâu cánh cứng *Passalus*, trưởng thành tập hợp sâu non bằng tiếng gọi phát ra từ màng rung và sâu non đáp lại bằng âm thanh do móng chân sau gãi lên sườn quãng chân giữa, báo động nguy hiểm (mối *Coptoternes formosanus* khi gặp nguy hiểm đập đầu vào thành cây phát tín hiệu báo động)...



Hình 13.49 - Cơ quan thính giác ở dế (từ *Dogel*)

A - Đốt ống chân trước với 2 cơ quan thính giác ; B - Cắt dọc theo mặt phẳng trán, nhìn từ phía trước; C - Cắt ngang ; 1. Lớp cuticun; 2. Khe thính giác; 3. Tế bào mũ; 4. Thể thụ cảm chấn động (soloprophora); 5. Màng trống; 6. Ống khí; 7. Xoang trống; 8. Xoang chân; 9. Thể scolopoid; Nhóm thể thụ cảm; 10. Thứ nhất; 11. Thứ hai (cơ quan trung gian); 12. Thứ ba (lược thính giác); 13. Tế bào cảm giác của thể thụ cảm; 14. Dây thần kinh màng trống; 15. Dây thần kinh của cơ quan thính giác.

Cơ quan cảm giác hóa học là các lông, gai, tấm... thường có lỗ xuyên qua tầng cuticun (h.13.48).

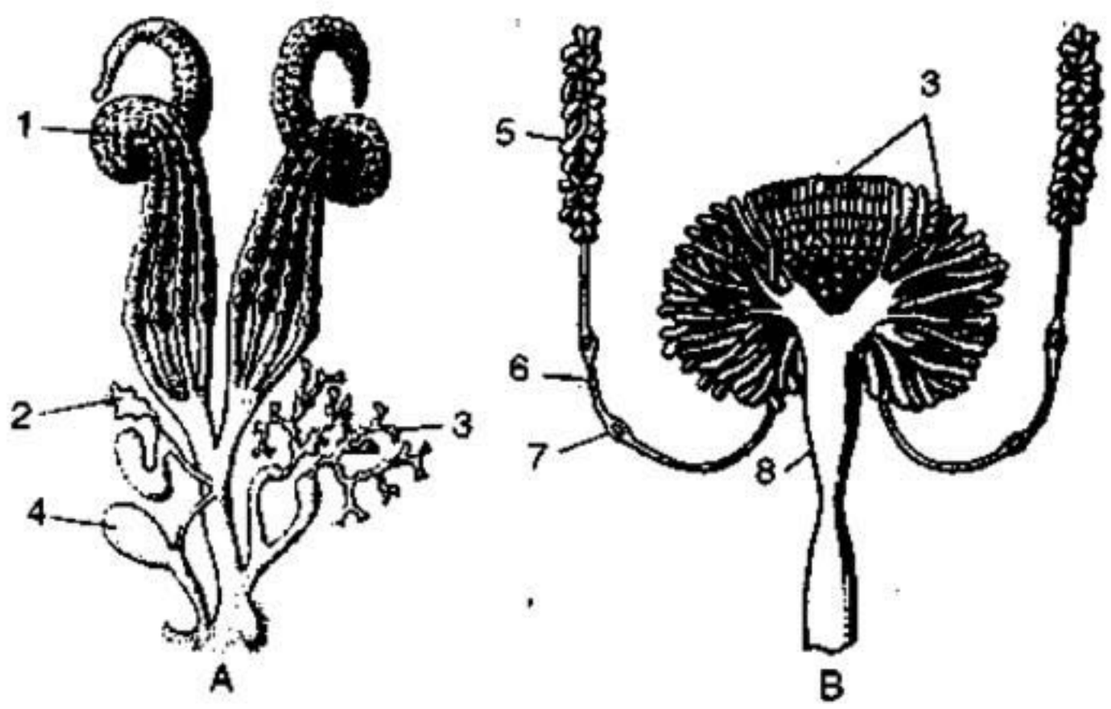
Cơ quan khứu giác thường tập trung trên râu và xúc biện hàm với số lượng lớn (trên mỗi râu, ở ong có tới 15000, ở bọ dừa có tới 50000 thụ quan khứu giác). Khứu giác của sâu bọ rất nhạy, chỉ cần 100 phân tử chất mùi trong $1cm^3$ không khí là đủ bướm tằm đực tìm đến với bướm tằm cái. Thường thì các loài có khứu giác tinh tế là các loài có các tuyến tiết đặc trưng giúp thông tin trong cá thể cùng loài: bướm *Actias selene* đực nhận ngay ra bướm cái cách nó đến 11km để tìm đến, còn đối với bướm *Ocneria dispar* thì khoảng cách này là 3,5km. Kiến cắt mất râu sẽ không còn biết đường đi, không phân biệt được bạn thù, tuy còn râu mà mù mắt sinh hoạt của chúng hầu như vẫn bình thường. *Cơ quan vị giác* thường tập trung ở phần phụ miệng và trên các đốt ngón chân tận cùng. Vị giác của sâu bọ mang tính đặc thù, chỉ phân biệt được 4 vị cơ bản: ngọt, đắng, chua, mặn.

Trong mỗi thể thụ cảm, mỗi tế bào thụ cảm cảm ứng một loại vị riêng. Một số loài có khả năng vị giác rất tinh tế: có loài bướm nhận được vị đường ở nồng độ thấp tới 0,0027%, ong có thể phân biệt được độ mặn chỉ chiếm 0,36% trong dung dịch đường...

Ngoài các giác quan đã nêu, sâu bọ còn có hàng loạt các giác quan khác như cơ quan cảm giác nhiệt độ, độ ẩm, từ trường, áp lực nước...

Hệ sinh dục. Trừ số rất ít sâu bọ lưỡng tính (rệp sáp *Icerya purchasi*, hai cánh sống trong tổ mối *Termitoxenia*) còn tất cả sâu bọ phân tính. Ở nhiều nhóm, đực cái khác nhau về hình dạng (bọ hung, bọ ngà), về màu sắc (bướm) hoặc về sinh lý (chỉ có cánh thẳng đực có khả năng phát âm, đom đóm cái thường sống ẩn dưới đất không có cánh); một số sâu bọ sống tập đoàn (kiến, mối, ong...) còn có nhiều nhóm cá thể khác nhau về chức năng và hình thái: vua, chúa, thợ, lính...

Cơ quan sinh dục đực (h.13.50B) gồm có đôi tuyến tinh dạng viên đơn giản hay nhiều thùy, đôi ống dẫn tinh đổ vào một ống phóng tinh có nhiều tuyến phụ rồi tận cùng bằng cơ quan giao phối đực. Cơ quan này thường đặc trưng cho từng nhóm phân loại, được sử dụng nhiều trong phân loại học sâu bọ.



Hình 13.50 - Cấu tạo hệ sinh dục cái của tằm *Bombyx mori* (A) và hệ sinh dục đực của gián *Blatta orientalis*, (B từ *Dogel*). 1. Tuyến trứng với; 4. Ống trứng; 2. Túi nhận tinh; 3. Tuyến phụ; 4. Túi giao phối; có ống thông với túi nhận tinh; 5. Tuyến tinh; 6. Ống dẫn tinh; 7. Chỗ tách đôi; 8. Ống phóng tinh.

Các sâu bọ không có cơ quan giao phối đực thường có tuyến phụ tạo bao tinh gắn vào lỗ sinh dục của con cái khi giao phối.

Cơ quan sinh dục cái (h.13.50A) gồm đôi tuyến trứng, thường có dạng búi ống, số lượng biến đổi tùy loài, từ 1 tới hàng nghìn. Mỗi ống gồm có phần đỉnh là phần sinh trứng, phần dưới là phần chứa trứng, chia làm nhiều ngăn. Các ống sinh trứng tập trung vào 2 ống dẫn trứng, chập lại thành âm đạo đổ ra ngoài. Cạnh âm đạo còn có túi giao phối thông với túi nhận tinh. Ngoài ra còn có thể có tuyến phụ. Một số sâu bọ (ví dụ châu chấu) còn có máng đẻ trứng, túi giao phối là nơi chứa cơ quan giao phối đực khi giao phối. Tinh trùng có khi được chứa trong túi nhận tinh, sống ở đó rất lâu (ở ong tới 4-5 năm) để thụ tinh dần mỗi khi đẻ trứng. Trứng muỗi chỉ có thể chín khi muỗi cái đã hút no máu, chất dinh dưỡng cần thiết cho tế bào trứng phát triển.

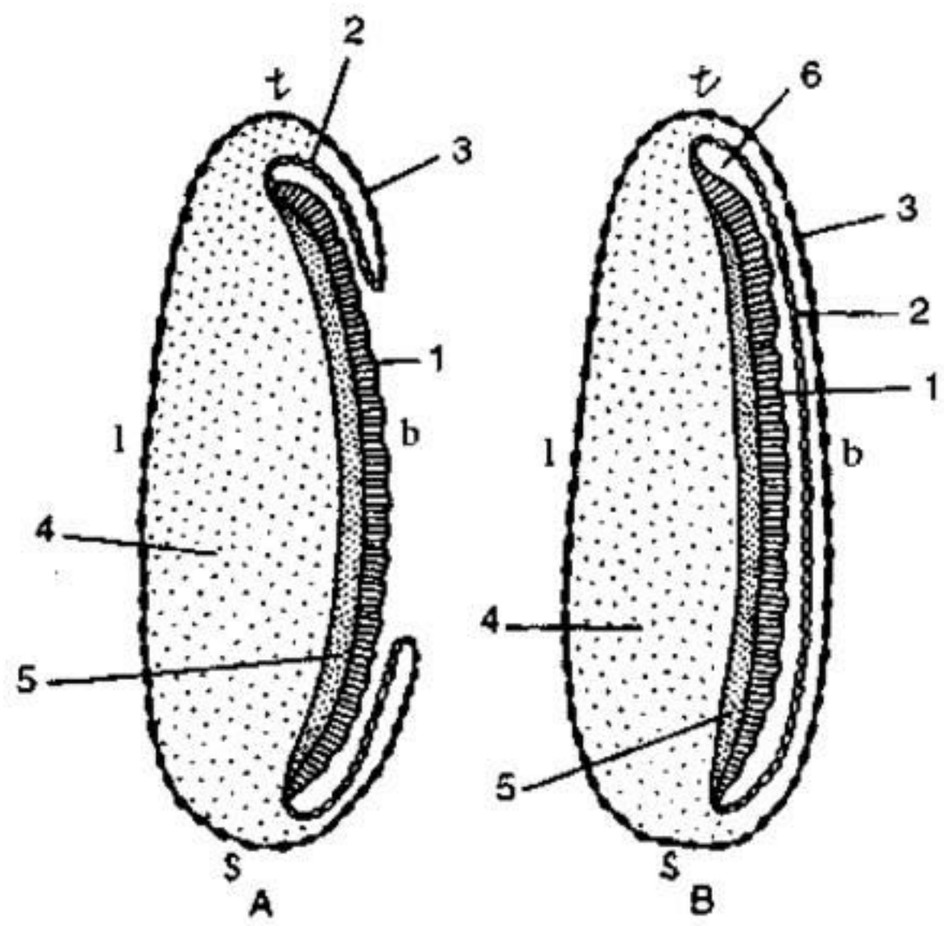
Sâu bọ thấp thụ tinh qua bao tinh (h.13.54). Ở sâu bọ không cánh bao tinh được đực gắn trên giá thể và con cái dùng phần phụ sinh dục nhận vào lỗ cái khi đi qua. Ở sâu bọ có cánh thấp (cào cào, châu chấu, bọ ngựa) con cái dùng phần phụ lấy bao tinh từ phía bụng đã được con đực gắn vào đó khi ghép đôi. Ở sâu bọ có cánh cao (bướm, cánh cứng, hai cánh) con đực dùng cơ quan giao phối

đưa bao tinh vào trong túi giao phối hoặc đưa trực tiếp tinh dịch vào túi giao phối, sau đó tinh dịch chuyển vào túi nhận tinh. Thụ tinh trong của sâu bọ đã được hình thành qua các bước trung gian của thụ tinh qua bao tinh.

II- SINH SẢN VÀ PHÁT TRIỂN

Sinh sản: Phần lớn sâu bọ sinh sản hữu tính, đẻ trứng. Một số sâu bọ đẻ một lứa rồi chết (thiêu thân) nhưng thường thì đẻ nhiều lứa, phụ thuộc nhiều vào điều kiện môi trường. Cá thể mẹ có thể đẻ trứng vào môi trường dinh dưỡng sau này của ấu trùng: bọ ăn lá đẻ trứng trên lá cây, bọ hung đẻ trứng vào viên phân đã được chuẩn bị từ trước, ong ký sinh đẻ trứng vào trong cơ thể sâu non của loài khác. Có khi trứng được kết trong bao trứng (bọ ngựa, gián...). Lượng trứng của con cái phụ thuộc vào lượng ống trứng trong mỗi buồng trứng và số lần đẻ trong năm. Suốt đời, bọ xịt khói (Carabidae) đẻ 50 trứng, bọ ban miêu (Meloidae) đẻ 6000 trứng, ong chúa đẻ 1,5 triệu trứng còn mối chúa sống trên 10 năm, mỗi năm đẻ khoảng vài triệu trứng.

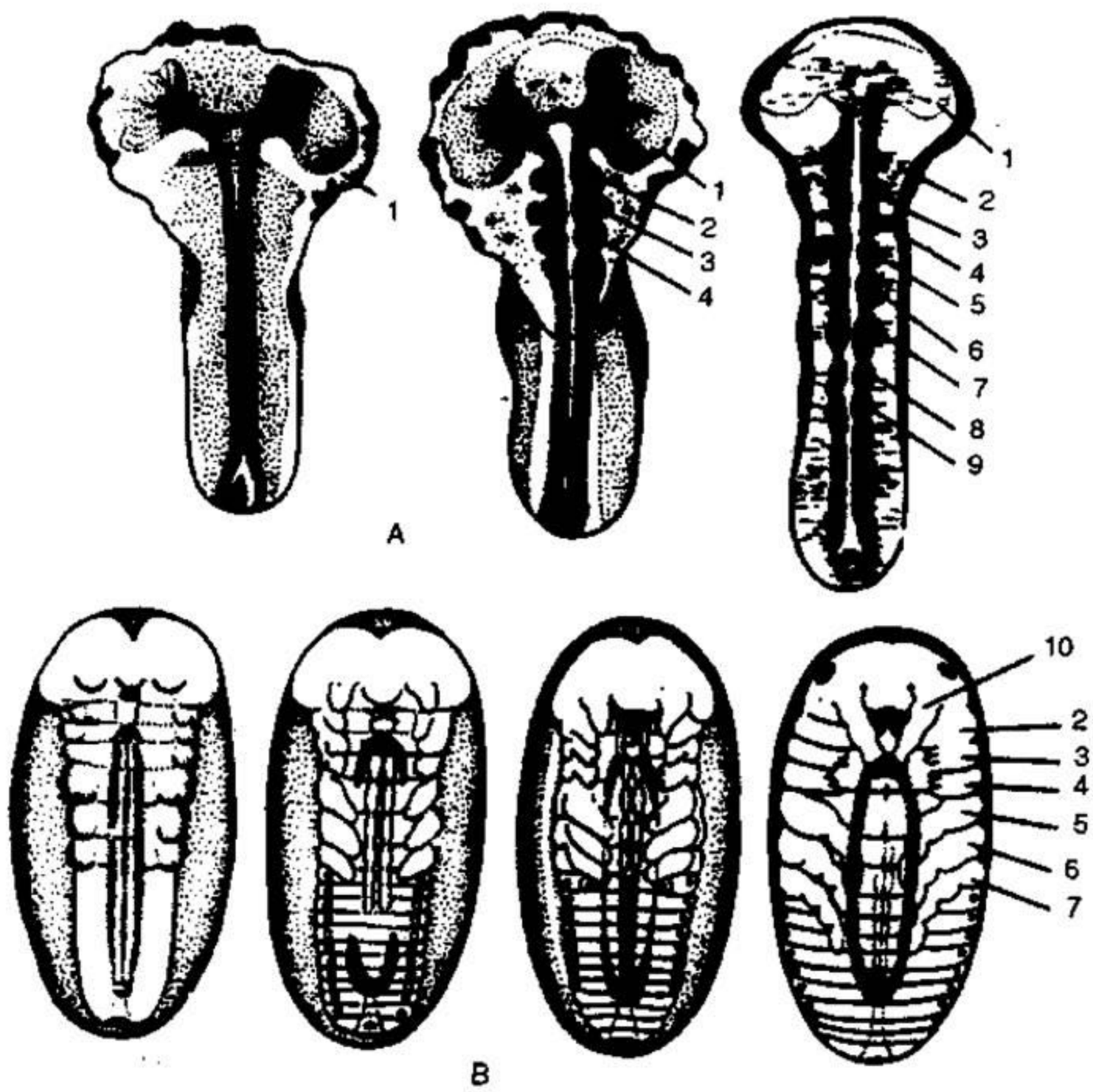
Ngoài kiểu *sinh sản hữu tính* đẻ trứng ta còn gặp ở sâu bọ các kiểu sinh sản khác như *trinh sản* (trứng phát triển trực tiếp không qua thụ tinh), *sinh sản ở ấu trùng* (muỗi *Miastor*), *sinh sản đa phôi* (nhiều loài ong ký sinh). Các hình thức sinh sản này có ý nghĩa sinh học lớn: tăng nhanh số cá thể trong một thời gian ngắn. *Trinh sản* là hiện tượng phổ biến ở sâu bọ, thường xen kẽ với sinh sản hữu tính nhưng cũng có trường hợp kiểu sinh sản này kéo dài qua nhiều thế hệ. Trứng trinh sản có thể chỉ cho con đực (ong), chỉ cho con cái (rệp cây) hoặc cho cả đực lẫn cái. Một số sâu bọ đẻ trứng có con non chui ra khỏi trứng ngay sau khi đẻ (ruồi ký sinh Tachinidae). Một số khác đẻ con (một số rệp), phôi phát triển trong cơ thể mẹ, tuy độc lập cả về sinh lý và tổ chức với cơ thể mẹ.



Hình 13.51- Sơ đồ hình thành phôi ở sâu bọ (từ *Dogel*). 1. Dải phôi; 2. Màng trong; 3. Màng ngoài; 4. Noãn hoàng; 5. Mầm chung của lá phôi trong và lá phôi giữa; 6. Xoang bao phôi. t. trước; s. sau; l. lưng; b. bụng.

Phát triển: Có 2 giai đoạn: *phát triển phôi*, tiến hành trong trứng và *phát triển hậu phôi* kể từ khi nở cho đến trưởng thành.

Phát triển phôi. Trứng sâu bọ theo kiểu noãn trung hoàng, phân cắt bề mặt.Trong phát triển phôi có hình thành màng ngoài và màng trong (h. 13.51) tạo thành *xoang bao phôi*, che chở cho phôi khỏi bị va chạm cơ học và khỏi bị khô trong môi trường cạn. Đến cuối giai đoạn, dải phôi đã phân đốt để cho các đốt đầu, đốt ngực và đốt bụng với các phần phụ tương ứng. Riêng phần bụng chỉ có mầm phần phụ, sau này tiêu biến hoặc biến đổi (h.13.52). Phát triển hậu phôi. Có 3 kiểu phát triển hậu phôi. Sâu bọ Không cánh *phát triển trực tiếp, không biến thái*. Con non chui khỏi vỏ trứng đã có những nét cơ bản giống trưởng thành, chỉ khác là chưa có đủ đốt bụng, phải sau lần lột xác thứ nhất mới hoàn toàn đầy đủ. Sâu bọ Có cánh *phát triển qua biến thái*, con non mới nở không giống trưởng thành, phải qua một thời gian phát triển, hình thái ngoài và cấu tạo trong mới biến đổi dần để cho trưởng thành. Tùy theo mức độ biến thái mà ta có *biến thái không hoàn toàn* hoặc *biến thái hoàn toàn*.



Hình 13.52 - Phân đốt ở phôi sâu bọ (từ *Dogel*)
A - Ba giai đoạn liên tiếp trong phân đốt ở phôi cánh cứng *Melasoma*; B - Sơ đồ phân đốt phôi và hình thành mầm phần phụ. 1. Thùy đầu; 2-4. Mầm các đốt hàm; 5-7. Mầm các đốt ngực; 8-9. Mầm 2 đốt bụng phía trước; 10. Mầm râu.

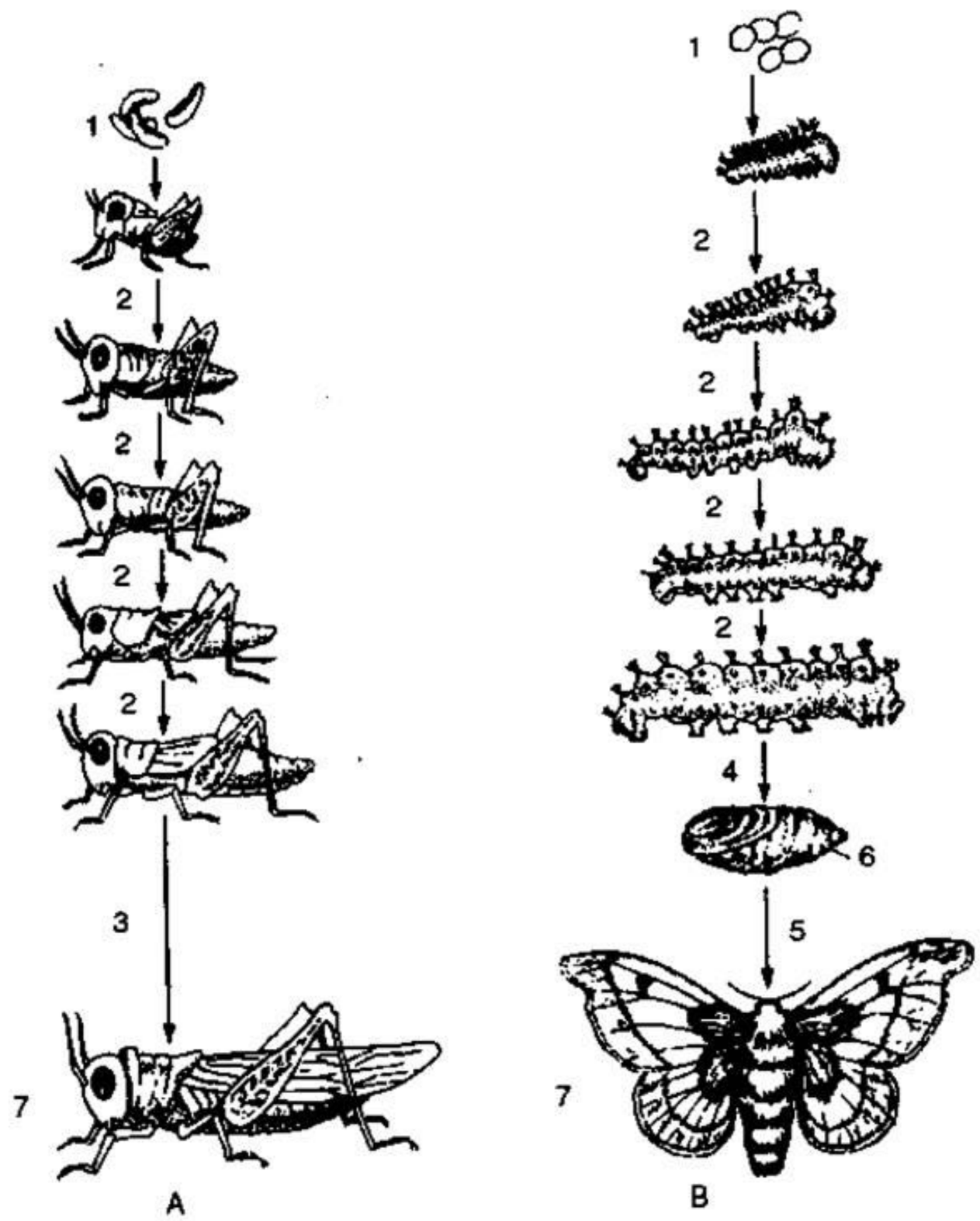
Biến thái không hoàn toàn (h.13.53A) gặp ở sâu bọ có cánh thấp như cánh thẳng, chuồn chuồn, phù du, cánh nửa, cánh đều, cánh da, cánh giống. Sâu non mới nở đã hao hao giống con trưởng thành tuy mới chỉ có mầm cánh, chưa có các đặc điểm sinh dục thứ cấp nhưng có thể có thêm các cơ quan riêng của ấu trùng (mang ống khí ở ấu trùng chuồn chuồn và phù du...). Cứ sau mỗi lần lột xác các sai khác này giảm dần cho đến khi giống trưởng thành. Số lần lột xác trung bình là 4-5 nhưng thường không nhất định và thay đổi tùy loài.

Biến thái hoàn toàn (h.13.53B) gặp ở cánh cứng, cánh phấn, cánh màng, hai cánh... *Ấu trùng* khác hẳn *trưởng thành* cả về hình thái cấu tạo và sinh học. Ấu trùng bướm chẳng hạn, ăn lá cây, dạng sâu, cơ quan miệng kiểu nghiền, không có mầm cánh, ngoài 3 đôi chân ngực còn có thêm chân bụng, chưa có mắt kép, râu ngắn và nhỏ, ngoài ra còn có tuyến tơ, có thể có lông độc... Bướm trưởng thành trái lại hút mật hoa hoặc nhịn ăn, không còn giữ dạng sâu, cơ quan miệng kiểu hút, cánh phát triển, 3 đôi chân ngực phát triển, không có chân bụng, mắt kép và râu phát triển, không có tuyến tơ. Sai khác lớn giữa ấu trùng và trưởng thành dòi hỏi giai đoạn trung gian để ấu trùng có thể chuyển thành trưởng thành, đó là giai đoạn *nhộng* (thiếu trùng).

Ấu trùng của các nhóm sâu bọ có biến thái hoàn toàn thường có dạng sâu, với 3 đôi chân ngực, có thể có thêm các đôi chân ở phần bụng (ấu trùng bướm), hoặc tất cả chân bị tiêu giảm (ấu trùng ruồi). Bề mặt cơ thể có thể nhẵn hoặc có thêm các gai, các lông, có khi là các lông có tuyến độc và có màu sắc không giống trưởng thành.

Dựa vào hình thái ngoài có thể phân biệt một số dạng sâu non thường gặp: *dạng bắp cày* (cà niễng, bọ rùa...), *dạng sùng* (bọ hung, bọ vừng...), *dạng tằm* (bướm, một số ong...) và *dạng dòi* (ruồi, nhặng, một số Cánh màng...). Ấu trùng lớn lên qua các lần lột xác. Khoảng thời gian giữa 2 lần lột xác gọi là " tuổi"của ấu trùng. Số "tuổi" khác nhau giữa các loài và thay đổi theo điều kiện sống.

Nhộng là giai đoạn đặc trưng của biến thái hoàn toàn. Nhìn ngoài ta dễ tưởng nhầm nhộng là giai đoạn tĩnh vì chúng thường không hoạt động và không dinh dưỡng, nhưng thực chất lại là giai đoạn tu chỉnh cơ bản lại cơ thể bằng tiêu mô và sinh mô, tiêu biến các cơ quan ấu trùng và hình thành các cơ quan trưởng thành (từ các tế bào đĩa mầm). Chính nhờ các biến đổi rất cơ bản ẩn bên trong một bề ngoài yên tĩnh mà, như một phép lạ, trưởng thành từ nhộng chui ra khác hẳn ấu trùng.



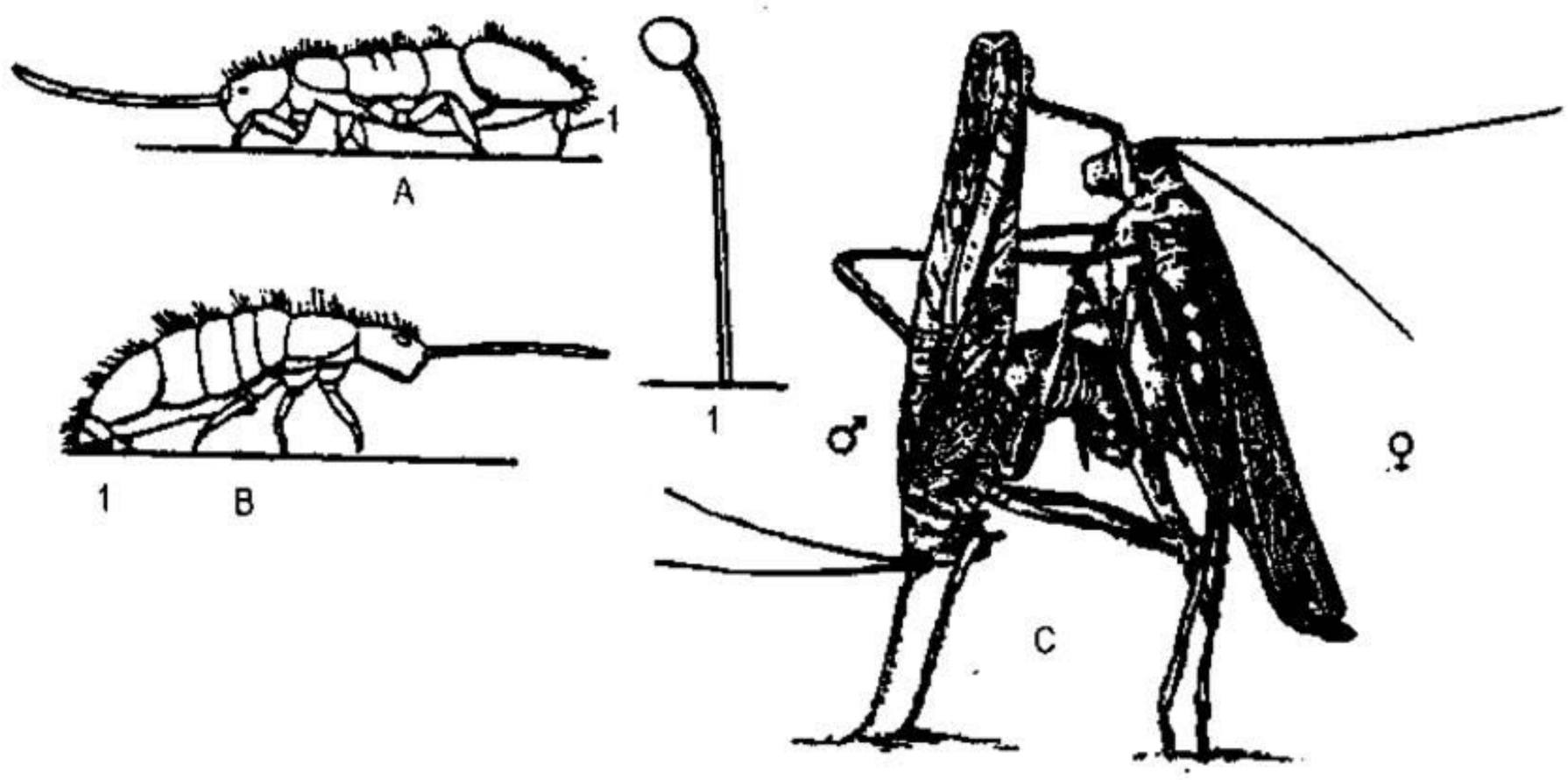
Hình 13.53 - Biến thái không hoàn toàn ở châu chấu (A) và biến thái hoàn toàn ở bướm (B) (từ *Pechenik*)
1. Trứng; 2. Lột xác; 3. Lột xác và biến thái; 4. Lột xác và hoá nhộng; 5. Biến thái; 6. Nhộng; 7. Trưởng thành.

Có 3 loại nhộng: *nhộng trần* (quăng, thiếu trùng muỗi), *nhộng màng* (bướm) và *nhộng bọc* (ruồi). Một số Sâu bọ tạo kén trước khi hóa nhộng, bằng tơ do ấu trùng tiết ra (bướm ngài) hoặc bằng các mảnh vụn thực vật và các hạt cát kết lại.

Mỗi giai đoạn phát triển của sâu bọ biến thái hoàn toàn giữ một chức năng chủ yếu của loài. Ấu trùng là giai đoạn tích lũy và dinh dưỡng, chúng ăn khỏe, hoặc tham gia tích cực vào hóa mùn thảm mục, hoặc gây hại lớn cho cây trồng. Trưởng thành là giai đoạn bảo vệ nòi giống bằng sinh sản và phát tán. Thiếu trùng là giai đoạn biến đổi để chuyển từ ấu trùng sang trưởng thành.

Trưởng thành. Sâu bọ trưởng thành có nhiều biểu hiện phong phú và tinh tế chứng tỏ khả năng thích ứng cao với môi trường sống. Sau đây là một vài hiện tượng phổ biến:

Chu kỳ mùa và hiện tượng đình dục (diapause): Một vòng đời của sâu bọ, tính từ khi trứng bắt đầu phân cắt và kết thúc bằng giai đoạn trưởng thành bắt đầu thành thục và đẻ trứng. Thời gian cần thiết cho một vòng đời là đặc điểm của từng loài và thay đổi theo điều kiện môi trường, trong đó nhiệt độ có vai trò quan trọng: nhiều thế hệ trong một năm (10-15 ở rệp cây); một năm một thế hệ hoặc một thế hệ kéo dài trong nhiều năm (ve sầu Bắc Mỹ Magicicada đến 17 năm). Bọ dừa ở phía bắc nước ta cứ 1 năm hoàn thành một vòng đời, khoảng tháng 5 tháng 6 là trưởng thành, còn ở vùng ôn đới phải mất 4-5 năm. Trong từng vùng, với điều kiện khí hậu thay đổi có tính chu kỳ trong năm, các giai đoạn phát triển của sâu bọ ứng với các mùa trong năm, gọi là *chu kỳ mùa*. Thiết lập lịch xuất hiện các giai đoạn phát triển của sâu bọ gây hại trong từng vùng có ý nghĩa quan trọng trong dự báo và phòng trừ sâu hại.



Hình 13.54 - Thụ tinh nhờ bao tinh ở sâu bọ (từ *Ghiliarov*)
Bọ nhảy *Orchesella*: A- Đực gắn bao tinh (1); B- Cái nhận bao tinh;
C- Muỗm đực gắn bao tinh lên bụng muỗm cái.

Đình dục, hiện tượng tạm ngừng hoạt động và phát triển, là một kiểu chu kỳ mùa gặp phổ biến ở sâu bọ ở tất cả các giai đoạn phát triển: trứng, ấu trùng, nhộng, trưởng thành và được coi như khả năng thích ứng đặc biệt để chống chọi với điều kiện sống bất lợi (nóng quá, lạnh quá, khô quá...).

Quá trình chuyển sang đình dục hoặc giải tỏa khỏi đình dục do cơ chế thần kinh thể dịch phức tạp điều khiển. Tín hiệu kích thích cơ chế này là các nhân tố môi trường ngoài: độ nhiệt, độ ẩm, độ dài ngày... Ở ôn đới, chu kỳ chiếu sáng trong năm quyết định độ dài ngày, đặc điểm ổn định nhất quyết định các mùa trong năm là tín hiệu được xem là quan trọng nhất chi phối đình dục. Ở nhiệt đới các tín hiệu kích thích cơ chế này có thể đa dạng hơn. Ví như ở ta kén sâu sòi thường đình dục từ tháng 11 tới tháng 3 năm sau, ứng với thời gian lá sòi rụng hết. Tháng 3 cây sòi đâm lộc cũng chính là lúc bướm cắn kén chui ra.

Hiện tượng đa hình (polymorphisme), gặp phổ biến ở sâu bọ, với các dạng hình thái khác nhau trong các cá thể cùng loài, do khác nhau về giới tính, về các thế hệ sinh ra trong các mùa khác nhau, về chức năng được đảm nhận trong tập đoàn...

Bướm *Araschnia levana-prorsa* phổ biến ở châu Âu có dạng mùa đông màu hung đỏ (levana) và dạng mùa hè màu xám (prorsa). Bướm vàng *Terias hecabe* ở nước ta cũng có dạng mùa đông có thêm vân hung đỏ ở mặt dưới cánh. Ở rệp cây các lứa sinh ra do sinh sản hữu tính và trinh sản trong các mùa khác nhau tạo ra các lứa rệp không cánh hoặc có cánh. Sâu bọ sống tập đoàn như kiến, ong, mối thể hiện đỉnh cao của hiện tượng đa hình. Trong mỗi tổ có vua, chúa, thợ, lính... có hình thái và chức năng khác nhau trong tập đoàn (h.13.56).

Hiện tượng ngụy trang và giả trang (mimétisme) là hiện tượng đặc sắc ở sâu bọ. Nhiều sâu bọ có màu sắc, có khi cả hình dạng dễ lẫn với môi trường xung quanh. Bọ que dễ lẫn với cành cây, bọ lá dễ lẫn với lá cây xanh, bướm lá khi đậu dễ lẫn với lá khô...Một trường hợp riêng của màu sắc ngụy trang là *màu sắc báo hiệu*. Một số sâu bọ có ngòi đốt (ví dụ ong vò vẽ), có máu độc (bọ rùa, bọ ban miêu...), có tuyến hôi (bướm *Danais*)... thường có màu sặc sỡ, dễ nhận biết, như thông tin từ xa cho kẻ thù "Độc đấy, đừng có sờ vào!", nhờ đó mà tránh được nguy hiểm. Một số sâu bọ tuy không có tuyến độc tự vệ nhưng lại có hình dạng và màu sắc giống như các loài khác có khả năng tự vệ cao, nhằm che mắt kẻ thù. Hiện tượng " Mập mờ đánh lận con đen " này gọi là "giả trang". Các loài giả trang thường sống lẫn với các loài mẫu (loài mà chúng bắt chước) với số lượng bao giờ

cũng ít hơn. Ngụy trang, báo hiệu, giả trang có ý nghĩa sinh học lớn, giúp con mồi tự vệ và trong một số trường hợp giúp kẻ săn mồi ẩn nấp rình mồi (ví dụ bọ ngựa), được hình thành bằng chọn lọc tự nhiên trong lịch sử tiến hóa lâu dài của sâu bọ.

Tập tính bản năng. Hoạt động bản năng của sâu bọ, thực chất là chuỗi phản xạ thần kinh phức tạp dưới sự điều hòa của thể cuống trong não, rất phong phú và tinh tế. Đặc điểm của bản năng là có tính di truyền và không cần qua luyện tập mới có. Các tập tính bản năng của sâu bọ thể hiện ở nhiều mặt hoạt động như xây tổ, chăm sóc con cái, giao hoan, phân đàn, thông tin....đặc biệt phát triển ở sâu bọ có đời sống xã hội. Ong có *tập tính xây tổ* điêu luyện xây nên tổ ong vững chãi, rộng rãi và tiết kiệm nguyên liệu. Tổ mối có thể cao tới hàng thước, có hệ thống đường mui phức tạp và kín đáo. Kiến vống *Oecophylla* dùng sâu non nhả tơ làm kim để khâu các lá lại với nhau thành tổ... Sự phân công chức năng rõ ràng giữa các đẳng cấp trong xã hội ong, kiến, mối cũng thể hiện hoạt động bản năng cao của các nhóm này. *Bản năng chăm sóc con* cũng thể hiện rất đa dạng ở sâu bọ. Để con có thức ăn dùng ngay sau khi mới nở từ trứng, tò vò thu thức ăn tươi về dự trữ sẵn trong tổ, ong ký sinh đẻ trứng vào cơ thể sâu non loài khác, bọ hung đẻ trứng vào các viên phân đã được xe về tổ trước khi đẻ... Sâu bọ sống xã hội với 2 thế hệ liên tiếp sống chung với nhau trong cùng một tổ, có bản năng chăm con rất phức tạp. Kiến lần lượt chuyển ấu trùng về các ngăn tổ có độ ẩm tối ưu cho phát triển. Kiến *Lasius* chăm sóc rệp cây để ăn dịch ngọt do rệp tiết ra. Một vài loài kiến còn đột nhập vào tập đoàn kiến khác, bắt ấu trùng về tổ nuôi để phục dịch chúng. Mối cấy nấm có tập tính cấy nấm trong tổ để ăn, giống nấm được mối cái mang theo trong ruột trước khi phân đàn...

Tập tính bản năng của sâu bọ cho dù có khi rất phức tạp, cũng chỉ là một chuỗi phản xạ được thực hiện máy móc mà trả lời của phản xạ trước là tác nhân kích thích cho hoạt động tiếp theo. Cánh màng *Sphex* có tập tính bắt mồi bằng cách kéo râu đưa về tổ, mồi bị cắt râu sẽ không bị *Sphex* lưu ý tới nữa!

III- PHÂN LOẠI

Đặc điểm biến thái, cấu tạo cơ quan miệng và đặc điểm của cánh là chỗ dựa đầu tiên để sắp xếp sâu bọ thành các bộ. Có 30-40 bộ sắp xếp trong 2 phân lớp, ta kể các bộ có nhiều đại diện hoặc có tầm quan trọng kinh tế hoặc chủng loại.

Phân lớp 1 - Sâu bọ hàm ẩn (Entognatha)

Sâu bọ cỡ bé. Chưa có cánh. Cơ quan miệng kiểu nghiền hoặc hút ẩn trong khoang miệng, chỉ nhú đỉnh ra ngoài. Phát triển không qua biến thái hoặc hậu biến thái (con non Protura thiếu 2 đốt bụng cuối, sau đó mới hình thành thêm từ vùng sinh trưởng để cho trưởng thành). Bụng còn giữ nhiều đốt (10-11 đốt, riêng Collembola chỉ còn 6 đốt), còn giữ phần phụ tiêu giảm hoặc biến đổi. Không có mắt kép. Chưa có ống khí (hô hấp qua da) hoặc ống khí phát triển yếu. Có 3 bộ (h.13.55): Đuôi nguyên thủy (Protura), Bọ nhảy (Collembola) và Hai đuôi (Diplura). Phần lớn sống trong đất và trong thảm mục, tham gia vào hình thành lớp đất mặt. Hóa thạch thấy từ kỷ Devon.

Ở nước ta chỉ mới có bọ nhảy là nhóm bước đầu được nghiên cứu, hiện biết 62 loài, tập trung chủ yếu trong 2 họ Isotomidae và Entomobryidae. Các giống thường chỉ có một vài loài, phong phú số loài nhất là giống *Lepidocirtus*, *Pseudosinella* (Entomobryidae) và *Proisotoma* (Isotomidae).

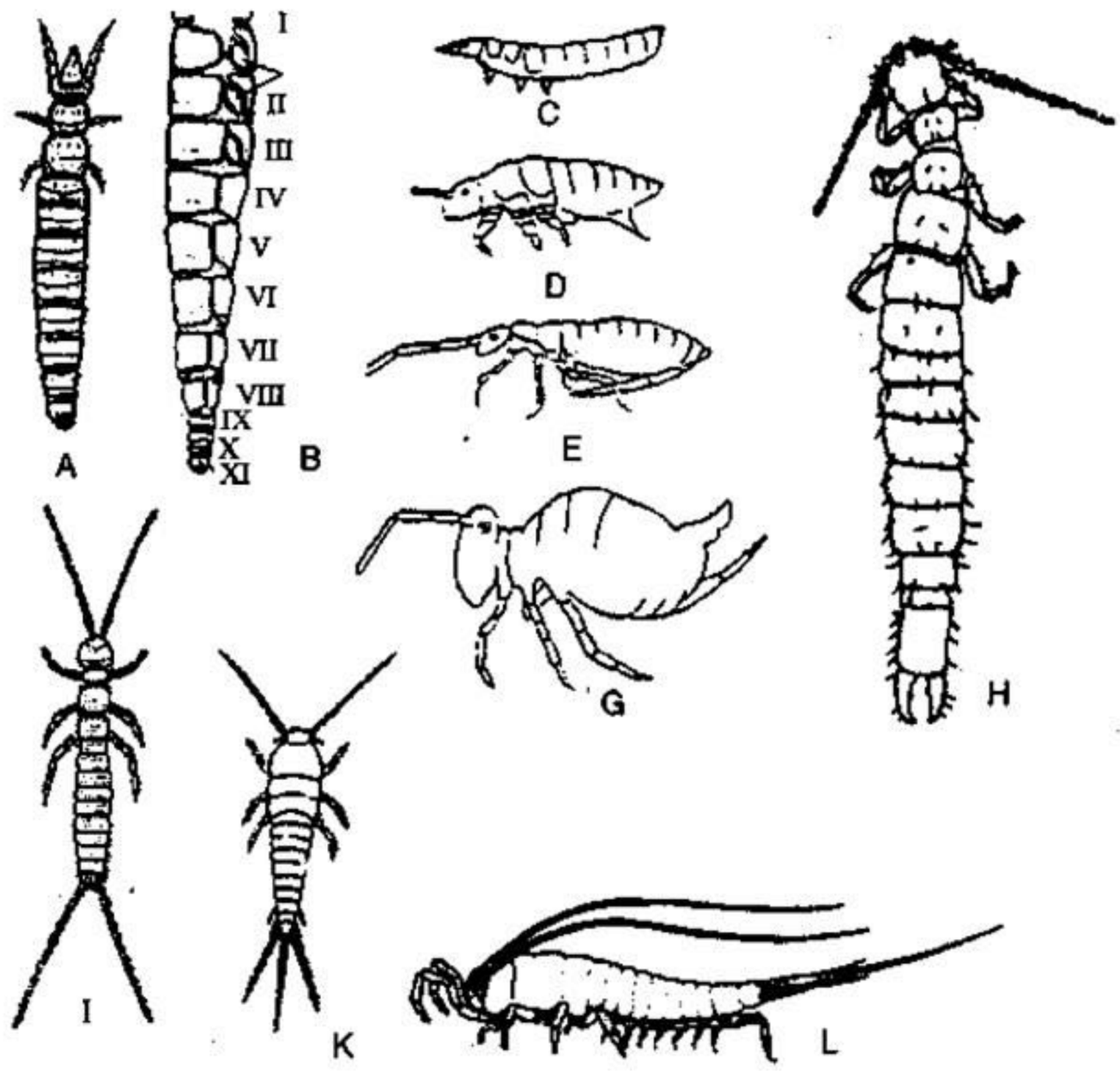
Phân lớp 2 - Sâu bọ Hàm lộ (Ectognatha)

Sâu bọ cỡ bé hoặc lớn. Chưa có cánh (Thysanura), có cánh hoặc mất cánh. Cơ quan miệng, có nhiều kiểu, lộ ra ngoài khoang miệng. Phát triển biến thái không hoàn toàn hoặc hoàn toàn (không kể Thysanura phát triển thẳng). Có mắt kép. Trưởng thành có hệ ống khí phát triển.

Bộ Ba đuôi (Thysanura). Cỡ bé dưới 2cm, chưa có cánh. Cơ quan miệng kiểu nghiền. Phát triển không qua biến thái. Bụng 11 đốt, còn giữ di tích phần phụ là các gai nhỏ. Đốt 11 có 3 lông đuôi dài. Sống trong đất và thảm mục, số ít trong nhà ở. Hiện biết khoảng 400 loài.

Đại diện: nhậy sách hay bọ bạc *Lepisma*, nhậy mình gỗ *Machilis* (h.13.55K,L).

Bộ Phù du (Ephemeroptera). Có 2 đôi cánh mỏng với gân cánh phức tạp. Cơ quan miệng của ấu trùng kiểu nghiền, của trưởng thành tiêu giảm. Biến thái không hoàn toàn. Ấu trùng sống trong nước tới vài năm. Trưởng thành sống trên cạn chỉ vài giờ, không ăn, giao phối, đẻ trứng rồi chết. Ấu trùng giai đoạn cuối lột xác cho dạng gần trưởng thành (subimago), có cánh nhưng chưa có hệ sinh dục phát triển, phải sau lần lột xác nữa mới cho trưởng thành (imago).



Hình 13.55 - Đại diện của phân lớp Sâu bọ Hàm ẩn và bộ Ba đuôi trong phân lớp Sâu bọ Hàm lộ
(A,B,I-L từ *Dogel*, C-G theo *Ghiliarov*, H theo *Denis*)
Protura: A- *Acerentomon* nhìn phía lưng;
B - Phần bụng *Eosentomon* nhìn bên; Collembola:
C- *Tulbergia*; D - *Hypogastrura;* E - *Orchesella;*
G - *Bourletiella*; Diplura: H - *Japyx;* I - *Campodea plusiochaeta* và
Thysanura: K - *Lepisma saccharina* và L - *Machilis*.

Ấu trùng phù du gặp phổ biến ở suối, sông, hồ chứa nước, là thành phần sinh vật đáy quan trọng, thức ăn của cá ăn đáy trong các thủy vực nước chảy miền núi. Đã biết khoảng 1600 loài. Ở nước ta riêng vùng phía bắc đã biết trên 50 loài. Các giống hay gặp là *Ephemera, Heterogenesia, Anagenesia, Povilla*..sống trong đáy bùn; *Potamanthus, Ephemerella, Thalerosphyrus, Ecdyonuroides* sống bám trên đá ở suối và *Cloeon, Baetis* sống bám trên cây cỏ dưới nước.

Bộ Chuồn chuồn (Odonata). Có 2 đôi cánh mỏng giống nhau với gân cánh phức tạp. Cơ quan miệng kiểu nghiền. Biến thái không hoàn toàn. Ấu trùng sống trong nước. Trưởng thành sống ở cạn, bay giỏi, ăn thịt, săn mồi khi bay.

Hiện biết khoảng 4500 loài, chia thành 2 nhóm lớn: Chuồn chuồn ngô (Anisoptera) và Chuồn chuồn kim (Zygoptera) khác nhau ở tư thế của cánh khi đậu và hình dạng của ấu trùng. Hóa thạch có từ Cacbon. Các giống thường gặp ở nước ta là *Onychogomphus, Gomphus, Leptogomphus* (chuồn ngô, chuồn ông); *Lestes, Megalestes, Ischnura* (chuồn kim).

Bộ Gián (Blattoptera). Có 2 đôi cánh, cánh trước hơi dày hơn cánh sau, con cái có khi mất cánh. Cơ quan miệng kiểu nghiền. Biến thái không hoàn toàn. Bụng có gai đuôi. Trứng đẻ thành ổ trong bao trứng.

Đã biết khoảng 3000 loài, sống trong thảm mục rừng. Một vài loài sống phổ biến trong nhà, ăn tạp, chui rúc ở chỗ bẩn rồi đưa mầm bệnh vào thức ăn. Đại diện thường gặp là gián nhà *Periplaneta americana, Blatta orientalis.*

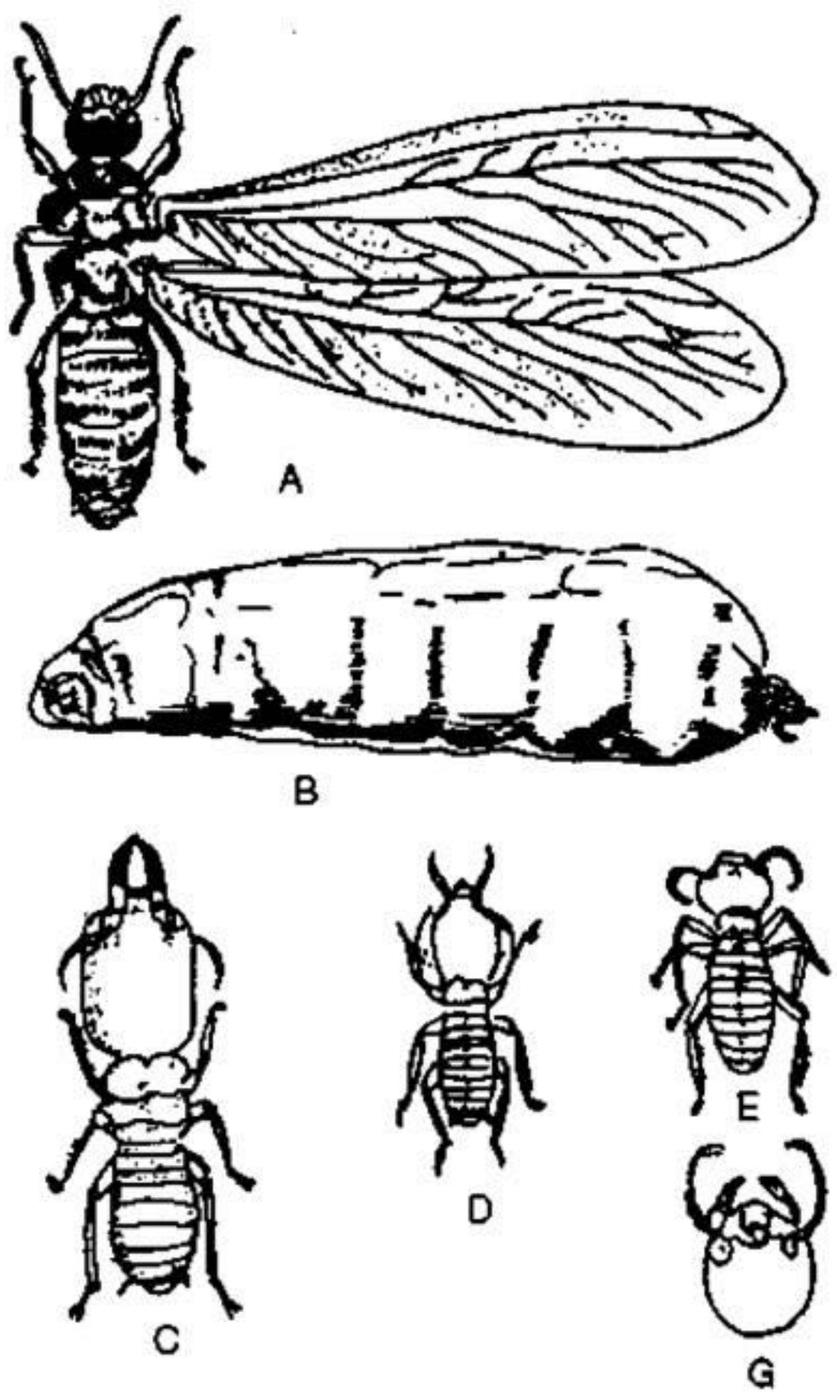
Bộ Bọ ngựa (Mantoptera). Có 2 đôi cánh, cánh trước chỉ hơi dày hơn cánh sau. Cơ quan bụng kiểu nghiền. Biến thái không hoàn toàn. Bụng có gai đuôi. Trứng đẻ thành ổ có bao ngoài. Bọ ngựa sống trên cây, ăn thịt, chân trước biến thành lưỡi hái rất thích hợp cho bắt và giữ mồi. Có màu sắc ngụy trang.

Đại diện: *Mantis, Empusa. Hieodula, Paratenodera.*

Bộ Cánh thẳng (Orthoptera). Có 2 đôi cánh, cánh trước hơi dày hơn cánh sau. Cơ quan miệng kiểu nghiền. Biến thái không hoàn toàn. Con đực có cơ quan phát âm nhờ cọ xát 2 cánh trước (dế) hoặc cọ xát đùi với cánh trước. Cơ quan thính giác ở đốt ống chân trước (dế) hoặc ở hai bên đốt bụng đầu tiên. Trứng đẻ rời hoặc thành ổ có bao ngoài. Ăn thực vật, nhiều khi gây hại lớn cho cây trồng. Hiện biết khoảng 20000 loài. Hai họ Châu chấu (Acrididae), Sạt sành (Tettigonidae) gồm nhiều loài thường gặp trên đồng ruộng và trong rừng, phá hoại cây trồng và tre nứa. Có các loài sống thành từng đàn lớn hàng chục vạn con, che kín cả một góc trời khi di chuyển, gây hại ghê gớm. Có thể kể châu chấu di cư (*Locusta migratoria*), châu chấu sa mạc (*Schistocerca gregaria*), châu chấu Marốc (*Dociostaurus maroccanus*), châu chấu Ý (*Calliptanus italicus*), đã gây hại lớn cho nhiều vùng ở châu Phi, Trung Đông, Trung Á và Địa Trung Hải. Ở nước ta thường gặp các loài sống đơn độc như *Oxya sinensis, O. velox, Ceracris kiangsu* trên đồng ruộng. Dế (Gryllidae, Gryllotalpidae) sống dưới đất, đào bới, hại cây. Đại diện: dế mèn, dế trũi.

Bộ Cánh đều (Isoptera) *hoặc* **Mối.** Có 2 đôi cánh mỏng, cấu tạo và cỡ lớn gần như nhau. Cánh chỉ có ở các cá thể sinh dục trước khi giao hoan, sau đó rụng cánh. Các cá thể ở các đẳng cấp khác không có cánh. Cơ quan miệng kiểu nghiền. Biến thái không hoàn toàn. Mối sống thành xã hội, có hiện tượng nhiều hình (h.13.56). Mối là nhóm phong phú ở vùng nhiệt đới, ưa hoạt động nơi có độ ẩm cao, thiếu ánh sáng. Thức ăn chủ yếu là gỗ, tiêu hóa được nhờ xenlulaza do động vật nguyên sinh sống cộng sinh trong ruột mối tiết ra. Nhiều loài mối gây hại nghiêm trọng các công trình bằng gỗ, đê đập và cây trồng.

Hiện biết khoảng 2500 loài mối. Ở Việt Nam đã biết khoảng 60 loài mối. Các giống có nhiều loài là *Odontotermes, Macrotermes, Nasutitermes* (Termitidae) và *Reticulitermes, Coptotermes* (Rhinitermitidae). Đã thống kê được khoảng 25 loài mối chuyên phá hoại các công trình kiến trúc, 30 loài hại đê đập và hàng chục loài hại cây trồng. Đại diện: mối gỗ khô *Coptotermes domesticus* hại đồ gỗ trong gia đình; *Odontotermees hainanensis, Coptotermes formosanus* hại kho tàng và các công trình xây dựng bằng gỗ.



Hình 13.56 - Những dạng khác nhau trong tập đoàn mối (theo *Hoàng Đức Nhuận*)
A- Mối cái có cánh; B- Mối chúa sau thụ tinh, đang "chửa"; C- Mối lính lớn; D- Mối lính nhỏ; E- Mối thợ; G- Đầu mối thợ.

Bộ bọ que (Phasmoptera). Có cánh hoặc mất cánh. Cơ quan miệng kiểu nghiền. Biến thái không hoàn toàn. Có khả năng trinh sản. Có hình thái và màu sắc cơ thể ngụy trang. Bọ que sống phổ biến ở các vùng nhiệt đới và cận nhiệt đới, ở nước ta gặp phổ biến trong rừng ẩm.

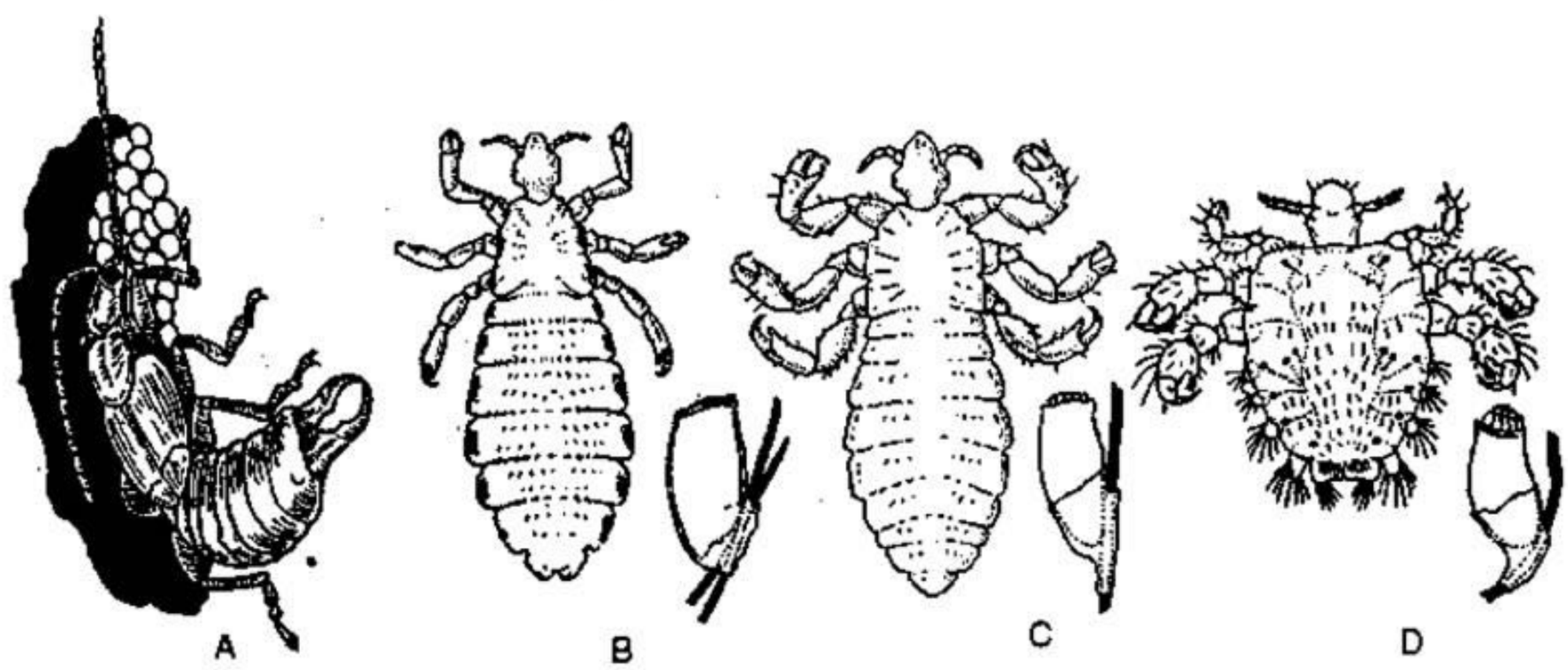
Đại diện: bọ que (*Carausius, Bacillus*), bọ lá (*Phyllium*).

Bộ Cánh da (Dermaptera). Có cánh ngắn; đôi trước dày cứng, không có gân cánh; đôi sau là cánh màng hình nửa vòng tròn, khi nghỉ gập dưới cánh da. Cơ quan miệng kiểu nghiền. Biến thái không hoàn toàn. Gai đuôi dạng kìm cứng. Sống chui rúc trong kẽ tường, bờ gạch, dưới lá vụn.

Đại diện: *Forficula auricularia* (h.13.57A).

Bộ Chấy rận (Anoplura). Cỡ bé, mất cánh. Cơ quan miệng kiểu chích hút. Biến thái không hoàn toàn. Mắt tiêu giảm. Ký sinh ngoài hút máu trên cơ thể động vật có vú kể cả người, truyền nhiều bệnh nguy hiểm như sốt định kỳ do chấy rận, sốt hồi quy. Có khoảng 300 loài.

Đại diện: chấy, rận, rận bẹn ký sinh ở người (h.13.57C-E).



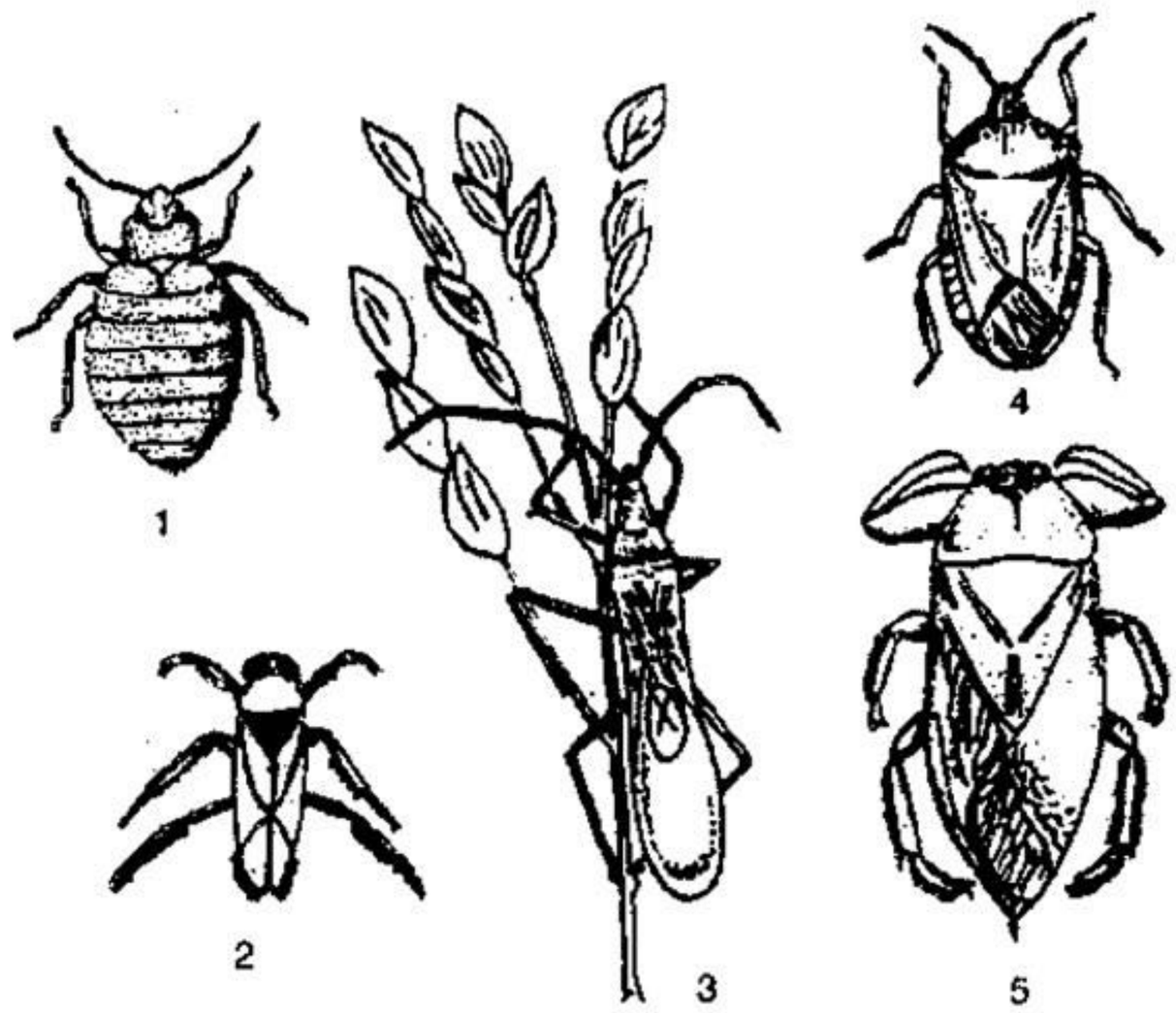
Hình 13.57 - Đại diện của bộ Cánh da (A) và bộ Chấy rận (C-D) (từ *Ghiliarov*)
A- *Forficula auricularia* chăm trứng trong tổ; B-Chấy (*Pediculus humanus*); C-Rận (*P.vestimenti*);
D- Rận bẹn (*Phthirus pubis*). B-D có kèm trứng ở cạnh.

Bộ Cánh nửa (Hemiptera). Có 2 đôi cánh, cánh trước có nửa gốc dầy cứng, nửa ngọn mỏng. Cơ quan miệng kiểu chích hút. Biến thái không hoàn toàn. Nhiều loài có tuyến hôi hoặc tuyến thơm. Sống ở cạn hoặc ở nước. Lối ăn đa dạng: hút nhựa cây, hút máu, ăn thịt, nhiều loài gây hại nông nghiệp. Có khoảng 4000 loài.

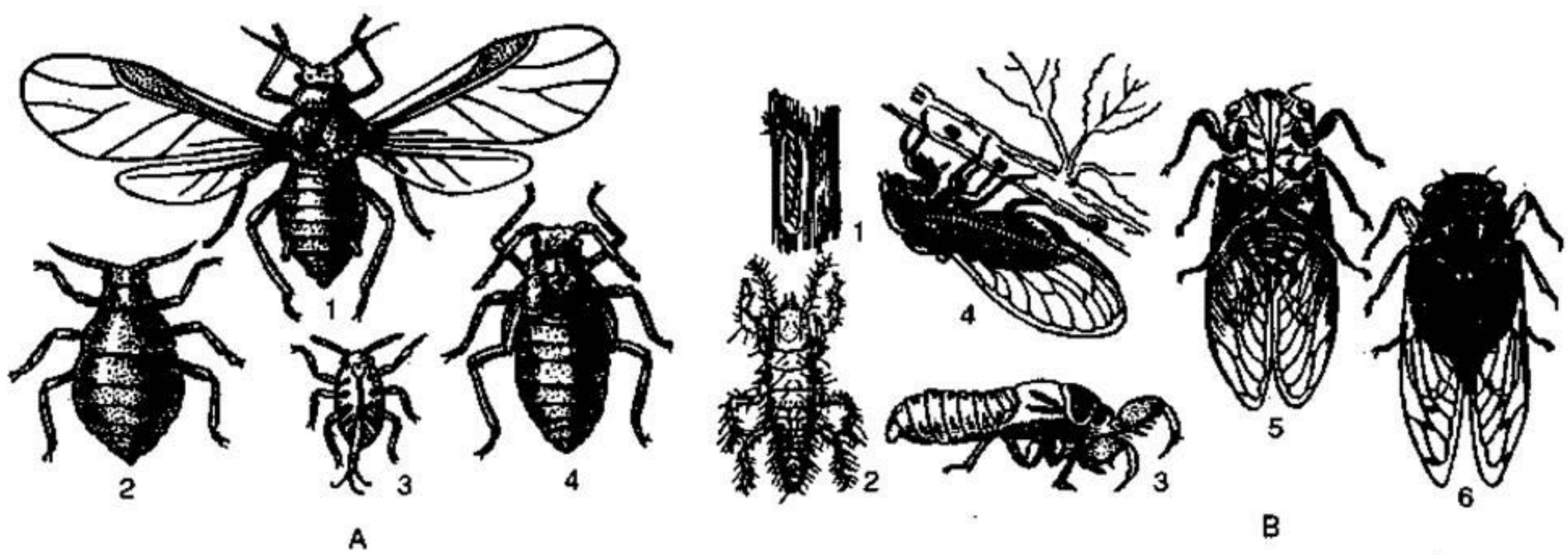
Đại diện thường gặp: rệp giường (h.13.58.1), có cánh trước tiêu giảm, hút máu; bọ xít hôi (h.13.58.3); bọ xít đen (*Scotinphora lurida*) hại lúa; bọ xít vải hại nhãn vải (h.13.58.4); bọ xít muỗi (*Helapeltis sp.*) hại chè; bọ xít xanh (*Rhynchocoris humeralis*) hại cam quýt. Bọ gạo (h.13.58.2) sống ở nước, gây hại cá con. Cà cuống (h.13.58.5) có tuyến thơm dùng làm gia vị.

Bộ Cánh giống (Homoptera). Cả hai đôi cánh đều mỏng, dạng giống nhau, có khi xuất hiện dạng không cánh. Cơ quan miệng kiểu chích hút. Biến thái không hoàn toàn. Ở một số nhóm có hiện tượng xen kẽ thế hệ hữu tính và trinh sản. Sống hút nhựa thực vật, truyền bệnh siêu vi trùng, gây nhiều tác hại cho nông nghiệp. Hiện biết khoảng 30000 loài (h.13.59).

Một số loài gây hại quan trọng: rầy xanh đuôi đen (*Nephotettix bipunctatus, N. apicalis*, h.13.64.4), rầy nâu (*Nilaparvata lugens*) gây hại lúa; rầy bông (*Empoasca biguttula*), rầy xanh chè (*E. flavescens*) gây hại



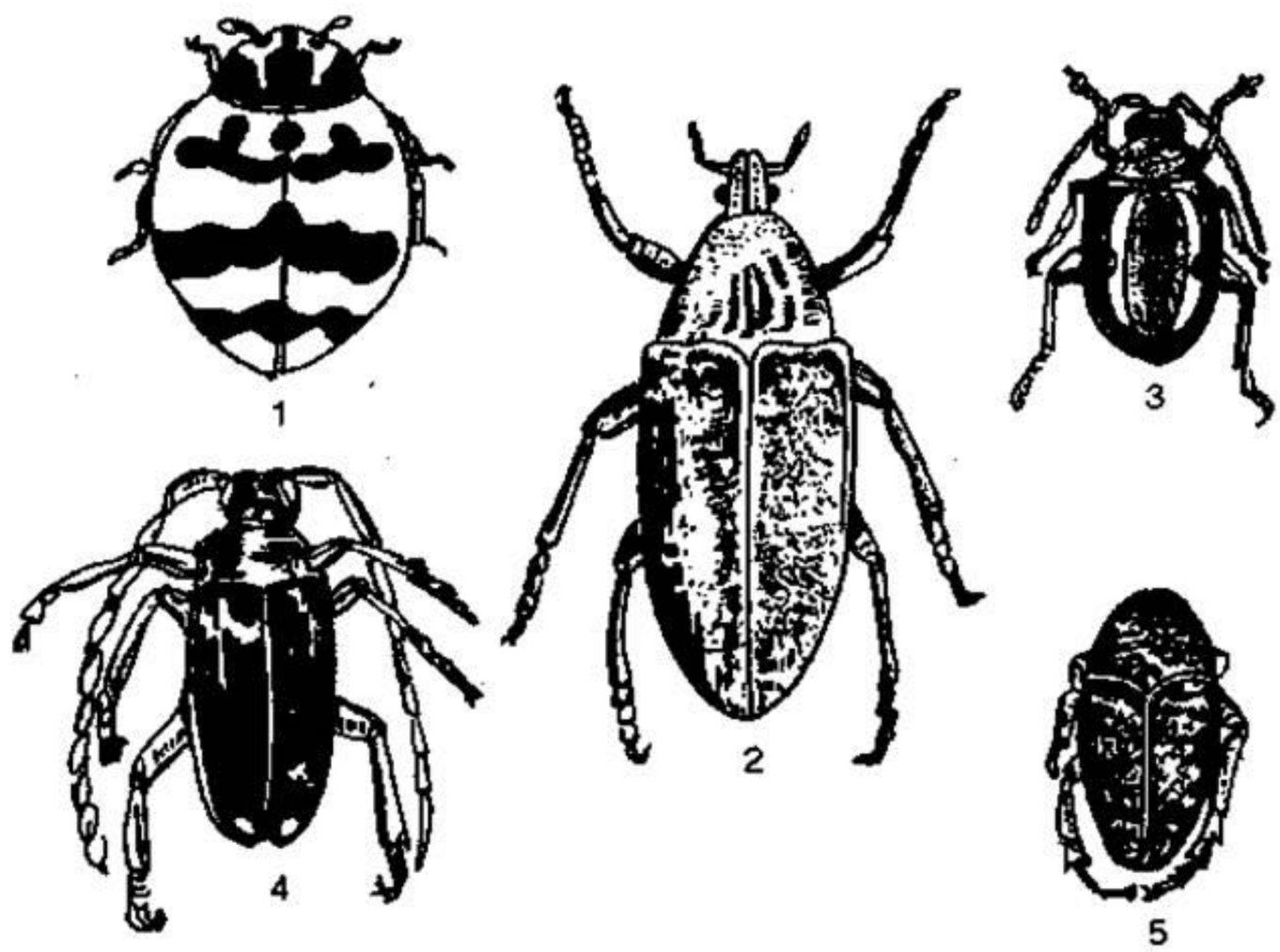
Hình 13.58 - Một số cánh nửa phổ biến (theo Hoàng Đức Nhuận)
1. Rệp (*Cimex lectularius*);
2. Bọ gạo (*Notonecta glauca*);
3. Bọ xít hôi (*Leptocoris varicornis*);
4. Bọ xít vải (*Tessaratom papilliosa*);
5. Cà cuống (*Lethocerus indicus*).



Hình 13.59 - Đại diện của bộ Cánh giống (từ *Ghiliarov*)
A - Rệp táo *Eriosoma lanigerum* : 1. Cá thể hữu tính có cánh; 2. Dạng không cánh; 3,4. Hai giai đoạn ấu trùng; B - Ve sầu *Lyristes plebeja* : 1. Trứng đẻ dưới vỏ cây; 2. Ấu trùng tuổi 1; 3. Ấu trùng giai đoạn cuối (thiếu trùng); 4,5,6. Ve sầu cái trưởng thành nhìn bên, nhìn phía bụng và nhìn phía lưng.

bông, chè; rệp phấn (*Aleurocanthus spiniferus*), rệp cam (*Aphis citrocidus*), rệp sáp giả (*Pseudococcus comstochi*) gây hại cam quýt và các cây ăn quả khác. Tuy nhiên, một số cánh giống lại có lợi như cánh kiến (*Laccifer lacca*), rệp son (*Dactylogopius cacti*) sản sinh chất son cacmin. Cổ cộ (*Tosema melanoptera*), ve sầu (*Cicada sp.*), vòi voi (*Fulgoria sp.*) là các loài cánh giống hay gặp ở nước ta.

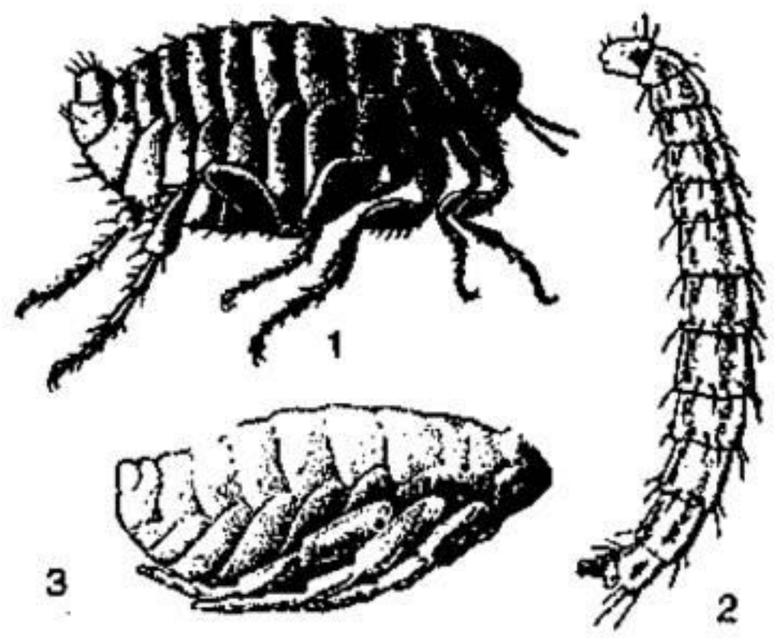
Bộ Cánh cứng (Coleoptera). Có 2 đôi cánh, đôi cánh trước dầy cứng, thường có chức năng bảo vệ đôi cánh sau và cơ thể. Cơ quan miệng kiểu nghiền. Biến thái hoàn toàn, có nhiều dạng ấu trùng. Râu có hình thái đa dạng. Môi trường sống và lối sống của cánh cứng rất đa dạng: sống trên cạn trong đất, trong gỗ, trên lá, trong lương thực thực phẩm dự trữ; ăn thực vật, ăn thịt, hoại sinh và ký sinh, nhiều nhóm chuyển thứ sinh sang sống trong nước. Do môi trường sống đa dạng như vậy



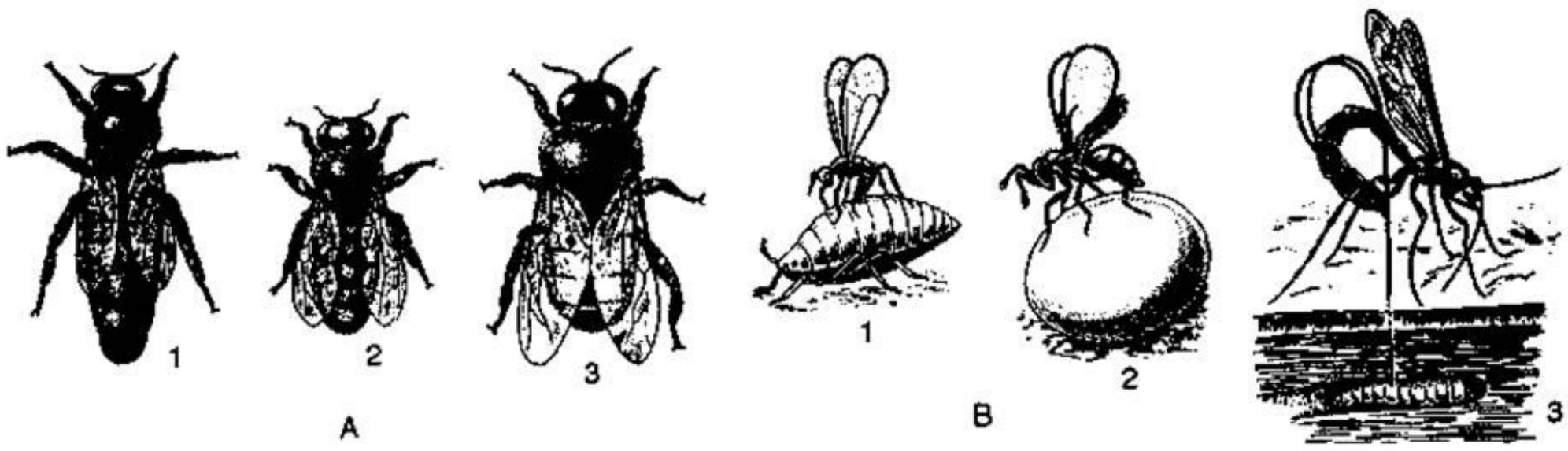
Hình 13.60 - Vài đại diện của bộ Cánh cứng (theo Hoàng Đức Nhuận) 1. Bọ rùa vằn (*Coccinella repanda*), 2. Câu cấu (*Hypomeces squamacus*); 3. Bọ nhảy (*Phyllotreta vittata*); 4. Xén tóc hoa (*Anoplophora sinensis*); 5. Bộ mốc bụng giẹp (*Adoretus compressus*).

nên cánh cứng có vai trò thực tiễn lớn: có nhiều loài gây hại cây trồng, cây rừng, hại kho. Hiện biết khoảng 250000 loài, với trên 100 họ (h.13.60).

Một số loài quan trọng và phổ biến: sâu gai (*Hispa aenescens*, h.13.64.3), bọ đầu dài (*Echinocnemus squameus*) gây hại lúa; xén tóc cà phê (*Xylotrechus quadripes*) gây hại cà phê; ấu trùng bọ dừa (*Lepidiota bimaculata*) ăn hại cây trồng; bọ hà khoai lang (*Cylas formicarius*), mọt gạo (*Sitophilus oryzae*, h.13.64.7),



Hình 13.61 - Bọ chét *Pulex irritans* (từ *Ghiliarov*). 1. Trưởng thành; 2. Ấu trùng; 3. Nhộng.



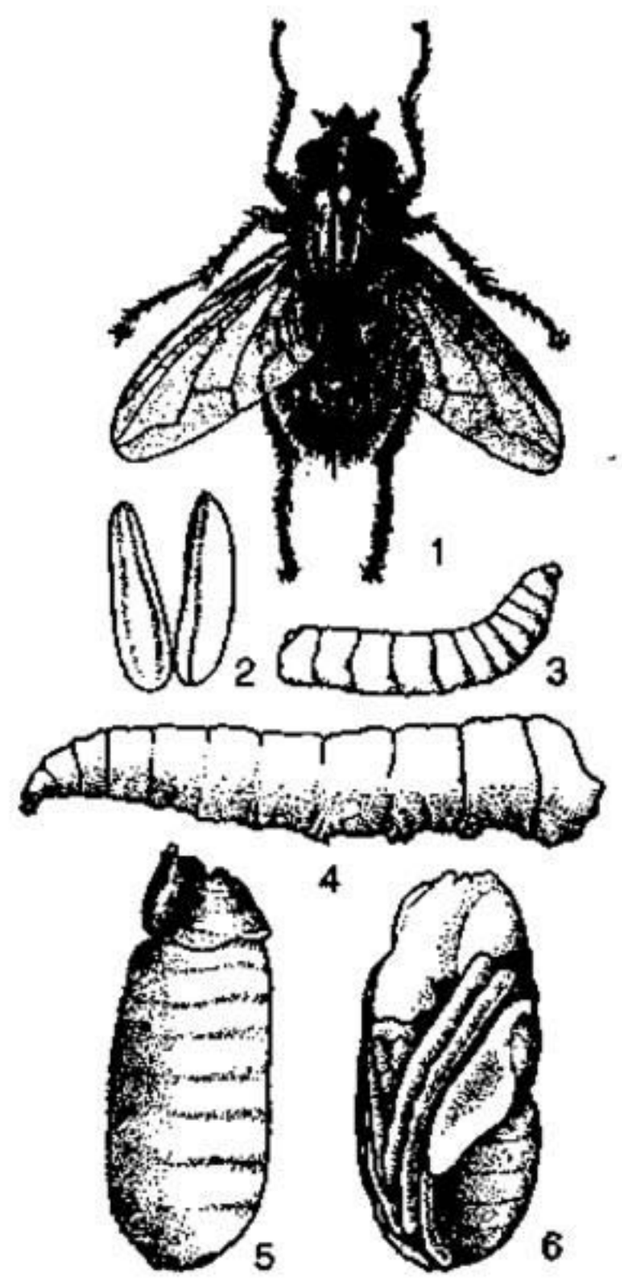
Hình 13.62 - Ong mật (A) và ong ký sinh (B) (A theo *Matveev*, B từ *Ghiliarov*)
A: 1.Ong chúa; 2.Ong thợ; 3. Ong đực; B: 1. *Aphelimus* đẻ trứng vào rệp cây; 2. Ong mắt đỏ (*Trichogramma*) đẻ trứng vào sâu bướm; 3. Ong *Thalessa* đẻ trứng vào ấu trùng mọt.

mọt thóc đỏ (*Tribolium castaneum*) gây hại lương thực. Bên cạnh các loài gây hại có những loài ăn thịt có ích do diệt sâu hại như hổ trùng (*Cicindella sexpunctata*), các loài bọ rùa (Coccinellidae). Bọ cánh cứng ở nước phổ biến có cà niềng (*Cybister, Hydaticus*), bọ vẽ (*Dineutes*).

Bộ Cánh phấn (Lepidoptera) hoặc **Bộ Bướm.** Có 2 đôi cánh trên mặt phủ vảy, nhiều màu sắc. Trưởng thành có cơ quan miệng kiểu hút, ấu trùng có cơ quan miệng kiểu nghiền.

Biến thái hoàn toàn. Có tuyến tơ và có khả năng tạo kén. Trưởng thành hút mật hoa nhờ đó thụ phấn cho hoa, nhưng ấu trùng ăn lá cây và đục thân gỗ nên gây hại nghiêm trọng.

Hiện biết khoảng 100000 loài. Ta kể một số loài gây hại phổ biến ở nước ta. ***Hại lúa:*** sâu đục thân (*Tryporyza incertulas*, H.13.64.1), sâu năm vạch (*Chilo simplex*, h.13.64.2), sâu cắn gié (*Cirphis unipuncta*), sâu bướm cú mèo (*Sesamia inferens*), sâu cuốn lá lớn (*Parnara guttata*), sâu keo (*Spodoptera mauritia*). ***Hại ngô:*** sâu xám (*Agrotis ypsilon*), sâu đục thân ngô (*Pyrausta nubilalis*). ***Hại bông:*** sâu loang (*Earias fabia*), sâu xanh (*Heliothis obsoleta*), sâu hồng (*Pectinophora gossypiella*). ***Hại thông:*** sâu róm thông (*Dendrolimus spectabilis*). ***Hại rau đậu:*** sâu bướm họ Pieridae (*Pieris, Appias, Terias*). ***Hại lương thực trong kho:*** sâu bướm ngài cỡ bé thuộc họ Timeidae, Pyralidae, Phycitidae... như ngài thóc (*Sitotroga cerealella*), ngài gạo (*Corcyra cephalonica*), ngài ngô (*Plodia interpunctella*)... Ngoài ra tằm dâu (*Bombyx mori*) là loài cánh phấn có lợi. Bướm họ Sphingidae lấy thức ăn từ các loài cây rừng, được coi là chỉ thị tốt cho trạng thái rừng nhiệt đới. Ở nước ta đã biết 81 loài.



Hình 13.63 - Các giai đoạn phát triển của ruồi nhà (*Musca domestica*) (từ *Ghiliarov*). 1. Trưởng thành nhìn phía lưng; 2.Trứng; 3. Ấu trùng tuổi 1; 4. Ấu trùng giai đoạn cuối; 5. Nhộng bọc; 6. Thiếu trùng nằm trong vỏ nhộng.

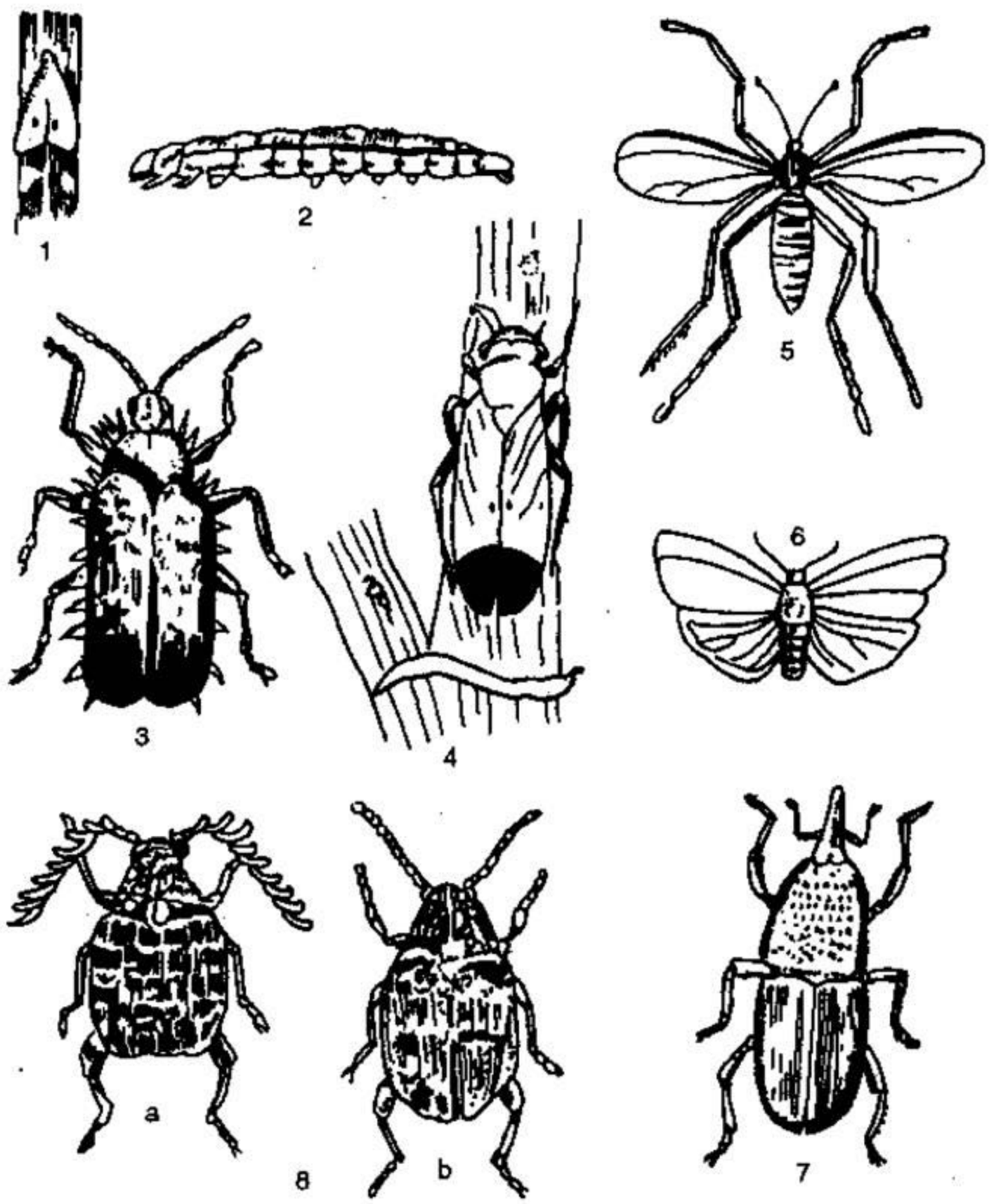
Bộ Bọ chét (Aphaniptera). Mất cánh. Cơ quan miệng kiểu chích hút. Biến thái hoàn toàn. Cơ thể cỡ nhỏ, dẹp bên. Ký sinh ngoài hút máu trên cơ thể chim, thú, thường gặp ở chuột, tấn công cả người. Hiện biết trên 1000 loài. Ở nước ta đã biết 31 loài. Đại diện phổ biến : *Ctenocephalides felis orientalis* trên chó, mèo; *Xenopsylla cheopis, Pulex irritans* trên chuột (h.13.61), truyền bệnh dịch hạch.

Bộ Cánh màng (Hymenoptera). Hai đôi cánh mỏng, móc vào nhau khi bay. Cơ quan miệng kiểu nghiền hoặc nghiền liếm. Biến thái hoàn toàn. Đốt bụng thứ nhất thường thắt nhỏ tạo thành eo nối với phần ngực. Nhiều loài ăn mật hoa, phấn hoa giúp thụ phấn hoa; một số ăn thịt hoặc ký sinh. Nhiều nhóm sống xã hội (ong, kiến) với tập tính bản năng phức tạp. Một số loài có tập tính đẻ trứng vào ấu trùng các loài sâu bọ khác (h.13.62B) do đó làm chết các ấu trùng này, là thiên địch của nhiều loài sâu hại trong tự nhiên.

Đã biết khoảng 150000 loài. Đại diện: ong mật (*Apis cerana, A.mellifera*, h.13.62A) được thuần hóa từ lâu thành vật nuôi để lấy mật và lấy sáp; ong mắt đỏ (*Trichogramma, Telenomus*) đẻ trứng trong cơ thể sâu hại cây trồng, được sử dụng trong biện pháp sinh học phòng chống sâu hại. . Phổ biến khắp nước ta ong vò vẽ (*Vespa*), ong bắp cày (*Xylocopa*), tò vò (Ichneumonidae)... Cánh màng là thiên địch của sâu hại khá phong phú, tập trung trong các họ Ichneumonidae, Braconidae, Scelionidae, Eulophidae... Chỉ tính riêng cánh màng là thiên địch của sâu hại lúa ở nước ta đã biết 53 loài, Cánh màng họ Scelionidae ký sinh trong trứng đã biết

219 loài (Lê Xuân Huệ, 2000). Trong số này chỉ tính riêng số ký sinh trong trứng bọ xít hại cây đã biết 14 loài và ong sét mắt đỏ *Trichogramma* đã biết 3 loài : *T.japonicum, T.dendrolimi* và *T. chilonis*.

Bộ Hai cánh (Diptera). Chỉ có đôi cánh trước phát triển, dạng cánh mỏng, đôi cánh sau biến đổi thành 2 mấu, giữ thăng bằng và định hướng khi bay. Cơ quan miệng kiểu chích hút (muỗi) hoặc kiểu liếm (ruồi). Biến thái hoàn toàn. Sống tự do, hút nhựa cây, hút máu hoặc các chất dịch thối rữa. Ấu trùng sống trong nước hoặc trên cạn, nơi giàu chất hữu cơ thối rữa. Nhiều loài truyền bệnh cho người, vật nuôi và cây trồng. Hiện biết khoảng 80000 loài. Ở nước ta, riêng 2 họ Ruồi nhà (Muscidae) và Nhặng (Calliphoridae) đã biết 113 loài ruồi và 69 loài nhặng (Tạ Huy Thịnh, 2000).



Hình 13.64 - Một số loài sâu bọ hại nông nghiệp chính ở nước ta (theo Hoàng Đức Nhuận)
1. Bướm hai chấm sâu đục thân lúa (*Tryporyza incertulas*); 2. Sâu đục thân lúa 5 vạch đầu nâu (*Chilosuppressalis*); 3. Sâu gai (*Hispa armigera*); 4. Bọ rầy xanh (*Nephotettix apicalis*); 5. Sâu năn trưởng thành (*Pachydiphosis oryzae*); 6. Sâu loang (*Earias fabia*); 7. Mọt gạo (*Sitophilus oryzae*); 8. Mọt đậu xanh (*Callosobruchus chinensis*) đực(a) và cái.

Ta kể một số loài thường gặp. Ruồi nhà (*Musca domestica*, h.13.63), nhặng xanh (*Chrysomya, megacephala*) sống gần người là vật truyền bệnh đường ruột nguy hiểm; ruồi trâu (*Tabanus, Chrysops*) hút máu và truyền bệnh đường máu ở trâu bò; muỗi nâu (*Culex, Mansonia*), muỗi vằn (*Aedes aegypti*) hút máu người, truyền bệnh giun chỉ, sốt xuất huyết; muỗi sốt rét (*Anopheles minimus, A. dirus, A. sundaicus...*) truyền bệnh sốt rét; sâu năn (h.13.64.5) gây hại lúa non... Ở châu Phi ruồi tsê-tsê (*Glossina palpalis*) truyền bệnh ngủ ly bì. Tuy nhiên một số ấu trùng hai cánh là thức ăn tốt của cá như ấu trùng muỗi lắc (*Chironomus, Tanypus...*) sống dưới đáy ao hồ.

IV- TẦM QUAN TRỌNG THỰC TIỄN CỦA SÂU BỌ

Sâu bọ là lớp có *số loài đông nhất* trong giới Động vật, lại *sinh sản nhanh*, cho số lượng cá thể lớn trong thời gian ngắn. Chúng *phân bố rộng* ở hầu khắp mọi vùng, trong mọi sinh cảnh trên lục địa, tham gia tích cực vào các quá trình sinh học trong các hệ sinh thái. Do đó trong thiên nhiên cũng như đối với con người, sâu bọ giữ vai trò cực kỳ quan trọng. Sâu bọ là *thành viên không thể*