

10.2 Đa dạng và tầm quan trọng

Chỉ có 2 bộ là Trùng bào tử nhầy = kín (*Myxosporidia*) và Trùng bào tử tia (*Actinomyxidia*). Trùng bào tử nhầy ký sinh ở cá biển và cá nước ngọt, trong mô hoặc trong xoang của cá (mang, cơ, túi mật, bóng đái, hệ thần kinh...). Khi cá nuốt trùng bào tử vào thì bào tử sẽ phóng gai cắm vào thành ruột (tế bào gai là một túi rỗng, bên trong có dây xoắn phóng ra nhưng không tách khỏi tế bào), hé mở vỏ và giải phóng tế bào mầm 2 nhân dạng amip (gọi là plasmodi), plasmodi ra ngoài, lách qua tế bào ruột theo máu tới cơ quan ký sinh. Tại đây nhân của plasmodi sẽ phân chia nhanh chóng thành 2 loại nhân là nhân dinh dưỡng và nhân sinh sản. Nhân dinh dưỡng điều hòa quá trình trao đổi chất, tổng hợp protein và sinh trưởng, còn nhân sinh sản thì 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 là "tế bào sinh sản", có khả năng di động trong plasmodi, sau đó phân chia cho ra nhiều panosporoblast nhiều nhân. Mỗi panosporoblast sẽ hình thành 2 bào tử với 6 nhân trong mỗi bào tử chuyên thành bào tử có cấu tạo điển hình của trùng bào tử gai. Bào tử rơi ra ngoài, trôi nổi trong nước hoặc lắng xuống bùn đáy và tiếp tục xâm nhập vào ống tiêu hóa vật chủ.

Trong vòng đời của Trùng bào tử gai, có giảm phân lần cuối để cho ra 2 nhân của tế bào mầm trong bào tử. Khi tế bào mầm được giải phóng thì 2 nhân sẽ phối hợp với nhau cho ra 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 ràng với vòng phát triển của Trùng bào tử.

Có khoảng 1.250 loài, nước ta có 43 loài, phổ biến là giống *Myxobolus*. Trùng bào tử gai có nhiều loài ký sinh gây bệnh cho cá, gây nên hiện tượng cá chết hàng loạt và một số động vật khác (hình 2.19). Loài hay gặp là *Myxobolus cyprini* ký sinh ở mang, cơ, thận, gan cá chép, loài *Lentospora cerebalis* ký sinh ở cá hồi, cá hương.

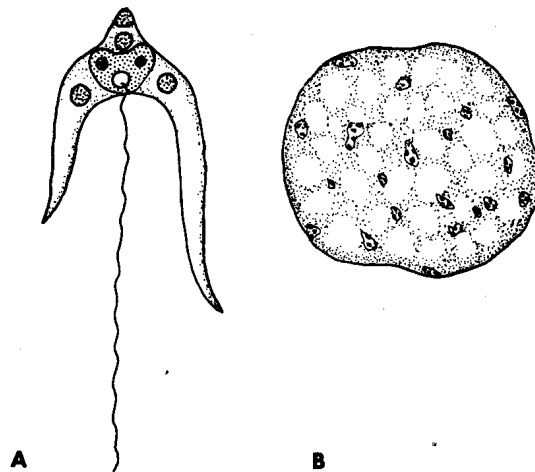
11. Ngành Trùng vi bào tử (*Microsporodia*)

Ký sinh trong cơ thể động vật (sâu bọ và các chân khớp khác)

Tế bào không có ty thể và không có cơ quan dinh.

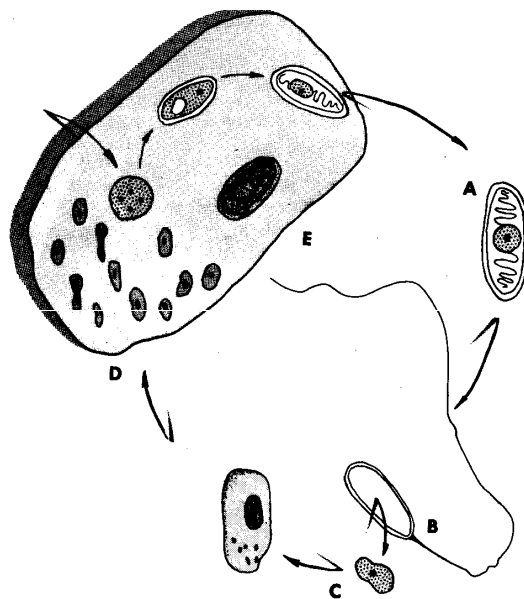
Cơ thể rất nhỏ bé (4 - 6µm).

Có khoảng 850 loài ký sinh ở sâu bọ, cá. Giống *Nosema* có tầm quan trọng cho nghề nuôi ong và tằm. Loài *Nosema bombycis* gây bệnh tằm gai (hình 2.20) và *N. apis* gây bệnh kiết lỵ ở ong. Nhiều loài được sử dụng trong đấu tranh sinh học.



Hình 2.19 Một số trùng bào tử nhảy
(theo Kudo)

A. Bào tử *Synactinomyxon tubificis* ký sinh ở giun đốt, B.
Bào tử của *Myxidium serotinum* ký sinh ở ếch



Hình 2.20 Vòng đời của *Nosema bombycis* (theo Hickman)

A. Bào tử trong bao, B. Bào tử có roi, C. Phân chia bào tử,
D. Xâm nhập vào mô cơ thể của tằm và hình thành bào tử

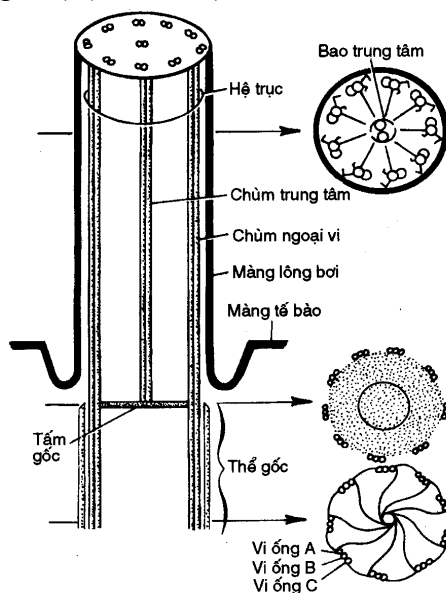
12. Ngành Trùng lông bơi (Ciliophora)

12.1. Đặc điểm cấu tạo cơ thể

Có tổ chức cao nhất, xuất hiện nhiều cơ quan từ:

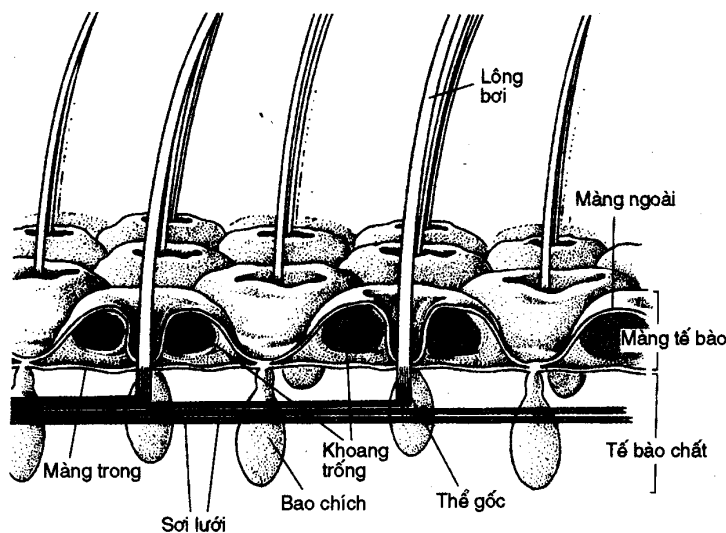
Cơ quan vận chuyển là tiêm mao, ngắn hơn roi. Mỗi lông bơi giống nhau ở tất cả sinh vật có nhân thật (Eukaryota) và có cấu tạo như sau: Dọc theo lông bơi có hệ trục (axoneme) giữ cho lông bơi có hình thái ổn định. Hệ sợi trục gồm 11 chùm vi ống (9 ngoại vi và 2 trung tâm). Mỗi vi ống (microtubule) do tubulin kết thành (protein này rất gần 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 ở trong mỗi chùm ngoại vi và chùm trung tâm không giống nhau ở gốc lông và phần ngọn lông. Phần gốc có 3 vi ống trong mỗi chùm của ngoại vi (ký hiệu là A, B, C), trong khi đó phần trung tâm chỉ có 1 vi ống, còn phần ngọn có 2 vi ống cho mỗi chùm ở ngoại vi và 2 vi ống cho phần trung tâm. Trong phần ngọn lông có 2 sợi dynein hướng từ vi ống A đến vi ống B bên cạnh (dynein là một protein gần với myosin trong tế bào cơ của động vật đa bào, gắn với hoạt động của ATPaza cung cấp năng lượng cho lông bơi) (hình 2.21).

Phức hợp cấu trúc gốc lông bơi (complex infraciliare) đặc trưng cho Trùng lông bơi điều hòa hoạt động 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. Phức hợp này là đặc điểm chẩn loại (diagnos) quan trọng để xác định nhóm Trùng lông bơi. Lông bơi hoạt động giúp cơ thể di chuyển, đưa thức ăn vào miệng, loại bỏ chất cặn bã trong quá trình trao đổi chất và các chất cặn bã bám trên cơ thể của chúng. Ngoài ra chúng còn tạo nên lớp nước giàu ô xy bao bọc



Hình 2.21 Cấu trúc hiển vi của lông bơi và sơ đồ cắt ngang ở 3 vùng (ngọn roi, gần gốc roi và trong gốc roi) (theo Pechenik)

quanh cơ thể. Mỗi lông bơi hoạt động như mái chèo, uốn mạnh về phía trước rồi lay lại vị trí ban đầu chuẩn bị cho lần uốn mới.



Hình 2.22 Màng tế bào của Trùng cỏ thấy rõ các khoảng trống bao quanh gốc lông (theo Pechenik)

Lông bơi xếp thành dãy nên hoạt động nhịp nhàng giúp cho con vật di chuyển khá nhanh (2mm/giây). Ngoài ra lông bơi của một số loài còn liên kết với nhau để tạo thành màng uốn, màng lông và gai nhảy.

Hệ thống màng tế bào: Có cấu trúc phức tạp gồm 2 lớp màng: Lớp màng ngoài (plasmalemma) và lớp màng trong. Hai lớp này tiếp xúc với nhau ở gốc lông bơi và phần đỉnh của bao chích. Phần còn lại tạo thành khoảng trống bao quanh gốc lông bơi. Màng cơ thể vừa chắc chắn, vừa mềm dẻo giữ cho cơ thể con vật vừa có hình thái ổn định vừa giúp cho con vật biến dạng nhất thời khi len lỏi qua khe hẹp hay giúp chúng điều chỉnh lượng nước và các ion của cơ thể. Do các khoang này mà người ta xếp một số động vật nguyên sinh như Trùng roi giáp (Dinoflagellata), Trùng bào tử (Sporozoa) và Trùng lông bơi (Ciliophora) vào một nhóm chung gọi là Có khoang nằm dưới lớp bề mặt (Alveolata).

Cơ quan tiêu hoá có cấu tạo như sau: bắt đầu từ ngoài là bào khẩu, tiếp theo là bào hầu đều có lông bơi (tiêm mao) rung động để vận chuyển thức ăn. Không bào tiêu hoá được hình thành ở đáy bào hầu, sau khi tích lũy đủ thức ăn bên trong thì di chuyển dần vào trong, quá trình này thường kéo dài và đường đi thường có nhiều vòng nhằm tiêu hoá hết thức ăn. Các men tiêu hoá có trong tế bào chất sẽ xâm nhập vào không bào tiêu hoá để phân huỷ thức ăn. Sau khi tiêu hoá hết thức ăn thì chất cặn bã được mang ra thải ở phần sau cơ thể gọi là bào giang.

Cơ quan tử bài tiết là không bào co bóp, có cấu tạo phức tạp: Lỗ thải của không bào co bóp tồn tại thường xuyên, được xác định bằng hệ vi ống. Không bào co bóp có nhiều rãnh, có bao trung tâm, nhịp điệu co bóp phụ thuộc vào nồng độ muối và nhiệt độ (sau 40 phút = khối lượng cơ thể).

Bộ nhân gồm nhân lớn (macronucleus) và nhân nhỏ (micronucleus). Nhân nhỏ làm nhiệm vụ dinh dưỡng và nhân lớn làm nhiệm vụ sinh sản.

Như vậy so với động vật nguyên sinh khác thì số lượng cơ quan tử của Trùng lông lớn, lập thành hệ thống (người ta gọi là sự nhảy vọt về mức độ "trên tế bào").

12.2 Đặc điểm sinh sản

12.2.1 Sinh sản vô tính

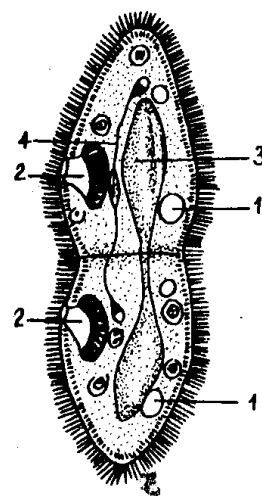
Phân đôi theo chiều ngang: nhân nhỏ và nhân lớn đều phân chia nguyên nhiễm. Kết quả sẽ hình thành 2 cơ thể mới và nếu cơ thể nào thiếu cơ quan tử nào đó thì sẽ hình thành sau. Thời gian phân chia thay đổi từ 1 - 3 lần/ngày (hình 2.23).

11.2.2. Sinh sản hữu tính

Tiếp hợp 2 cá thể: Hai cơ thể khác dòng ghép đôi với nhau, màng tế bào phía bụng tan ra và hình thành cầu nối nguyên sinh chất (hình 2.24).

Nhân lớn trong mỗi cá thể tan biến, nhân nhỏ phân chia 2 lần liên tiếp tạo ra 4 tiền nhân (pronucleus), 3 tiền nhân tiêu biến, 1 tiền nhân còn lại ở mỗi cá thể sẽ phân chia cho ra 1 tiền nhân định cư và 1 tiền nhân di động. Tiền nhân di động của cá thể này sẽ kết hợp với tiền nhân định cư của cá thể kia để hình thành nhân kết hợp (synkarion) ở mỗi cá thể. Sau đó 2 cá thể tách rời nhau ra. Nhân kết hợp sẽ nguyên phân cho ra 4 nhân bé và 4 nhân lớn rồi phân chia vô tính để cho ra 4 cá thể mới. Như vậy sinh sản bằng phân chia chỉ xảy ra sau khi rời bạn ghép đôi.

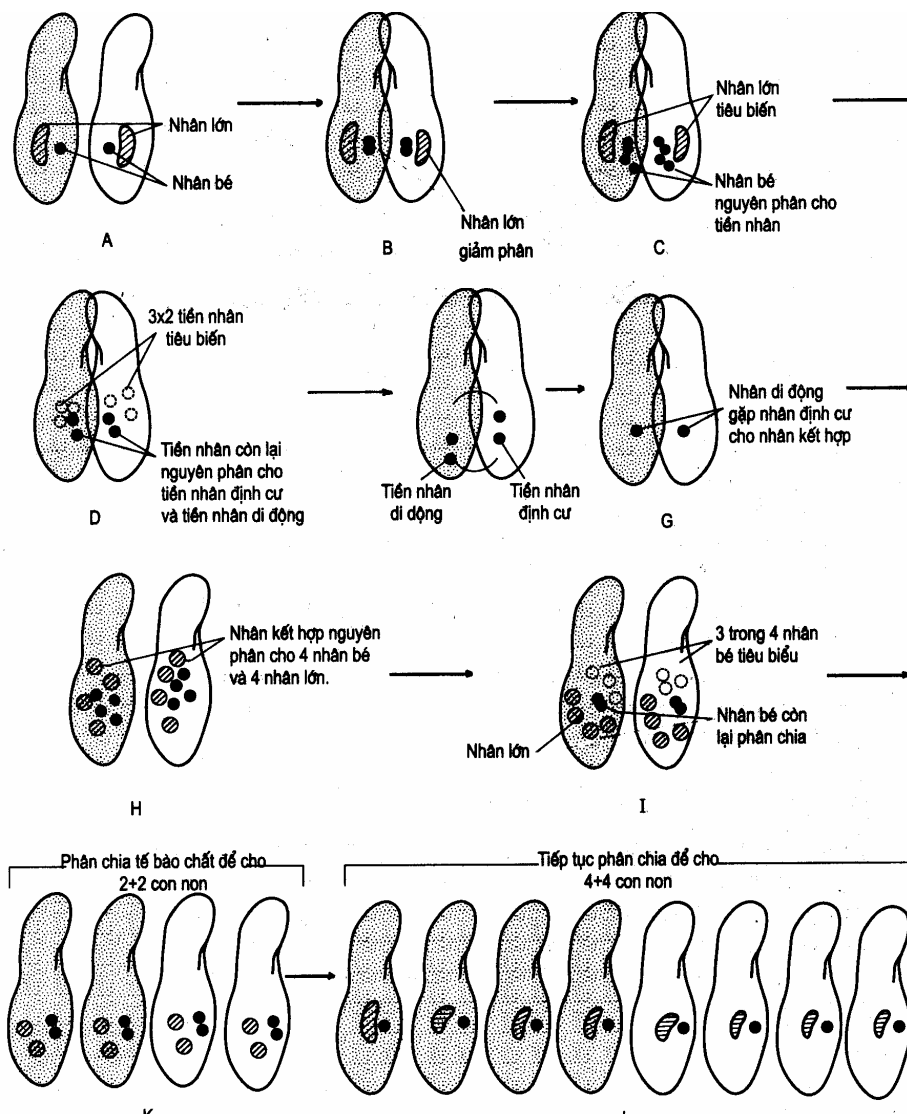
Ý nghĩa của sự tiếp hợp là các cá thể tham gia tiếp hợp là từ các dòng ghép đôi (mating type) khác nhau trong phạm vi các nhóm đồng gen (mà một số coi các cá thể đồng gen là một loài độc lập). Hiện tượng



Hình 2.23 Trùng cỏ *Paramecium* đang phân đôi (theo Lange)

1. Không bào co bóp, 2. Bào khẩu, 3. Nhân lớn phân chia không có tơ, 4. Nhân nhỏ phân chia có tơ

tái tổ hợp bộ nhân xảy ra trong mỗi cơ thể riêng biệt (không có sự ghép đôi) và được gọi là hiện tượng nội hợp (autogamy). Tất cả đều có thể xem như là sự thụ tinh của động vật. Kết quả là hình thành 2 cơ thể mới phong phú về AND, thống nhất được tính di truyền của bố, mẹ, có tác dụng như hiện tượng “cải lão hoàn đồng”.



Hình 2.24 Sinh sản hữu tính ở Trùng lông bơi

Tái tạo bộ nhân là một yêu cầu không thể thiếu được của quần thể Trùng lông bơi. Ví dụ ở Trùng cỏ thì cứ 50 thế hệ sinh sản vô tính thì phải có 1 lần sinh sản hữu tính bằng tiếp hợp để đảm bảo sự phân hóa bình thường của quần thể. Từ thế hệ thứ 600 do sinh sản vô tính, thì trùng cỏ không còn nhận biết bạn ghép đôi của mình nữa và sau 100 thế hệ sinh sản vô tính thì trùng cỏ sẽ chết.

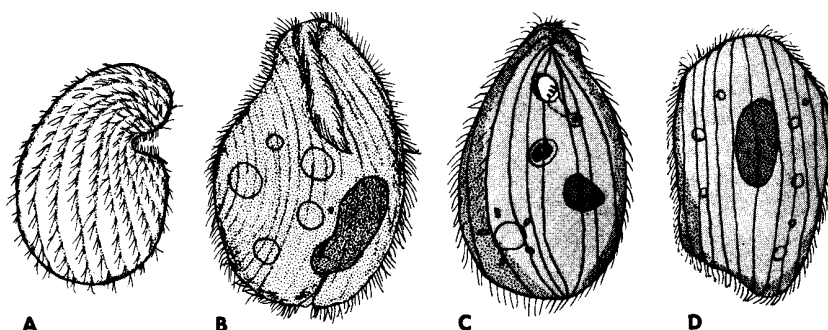
12.3 Đa dạng và tầm quan trọng

Có khoảng 6000 loài, 160 họ, 20 bộ, 65% số loài sống tự do, còn lại là sống ký sinh hay hội sinh.

Nhóm Đồng mao (Holotricha = Kinetofragminophora): Phân bố rộng rãi nhất, đại diện sống tự do là các giống *Paramecium*, *Didinium*.

Nhóm Trùng lông bơi có ít màng uốn (Heterotricha = Oligohymenophora): Có tiêm mao gần miệng kết thành 4 màng uốn: Đại diện có trùng loa kèn (*Stentor*). Ở Việt Nam có các loài gây bệnh cho cá *Ichthyophthirius multifiliis*, *Chilodon cyprini* ký sinh ở mang chép, mè, trắm cỏ.

Nhóm Có màng uốn xoắn (Polyhymenophora): Màng uốn quanh miệng. Loài *Balantidium coli* ký sinh ở người, lợn. Ngoài ra có các giống *Colpoda*, *Tetrahymena* (hình 2.25) và Trùng nhảy.



Hình 2.25 Một số Trùng lông bơi có màng uốn
A. *Colpoda*, B. *Balantidium*, C. *Tetrahymena*, D. *Anoplophrya*

III. Quan hệ phát sinh của các nhóm Động vật Nguyên sinh

Hệ thống học động vật nguyên sinh thay đổi do các dẫn liệu về cấu trúc siêu hiển vi của tế bào mới được phát hiện gần đây. Hệ thống 5 giới: Monera, Protista, Plantae, Fungi, Animalia

Hệ thống 8 giới: Monera (Bacteria, Archaea), Protista (Archaezoa,

Protozoa, Chromista), Plantae, Fungi, Animalia.

Hệ thống 3 lĩnh vực: Lĩnh vực Vi khuẩn (Bacteria), Lĩnh vực Cổ khuẩn (Archaea), Lĩnh vực nhân chuẩn (Eukarya, Eukaryota). Lĩnh vực nhân chuẩn gồm: Archaezoa (Trùng roi kép, Trùng 3 roi và Trùng vi bào tử), Euglenozoa (Trùng roi màu và Trùng roi hạt gốc), Alveolata (Trùng roi giáp, Trùng bào tử, Trùng lông bơi), Stramenopila (Khuê tảo, Tảo vàng, Tảo nâu, Nấm nước), Rhodophyta (Tảo đỏ, Tảo lam), Plantae, Fungi, Animalia.

Neil A. Campbell đã đề xuất quan niệm 5 "giới chọn" vào năm 1999. Quan niệm "5 giới chọn" của Campbell là gồm các giới sau: Archaezoa, Euglenozoa, Alveolata, Stramenopila và Rhodophyta. Trong đó giới Archaezoa gây tranh cãi nhiều nhất.

Một số nhóm chưa đưa vào sơ đồ phát sinh như Trùng chân rẽ (Rhizopoda), Trùng chân tia (Actinozoa bao gồm cả Trùng phóng xạ và Trùng mặt trời), Trùng lỗ (Foraminifera), Nấm nhầy vô bào (Myxomycota) và nấm nhầy tế bào (Acrasiomycota).

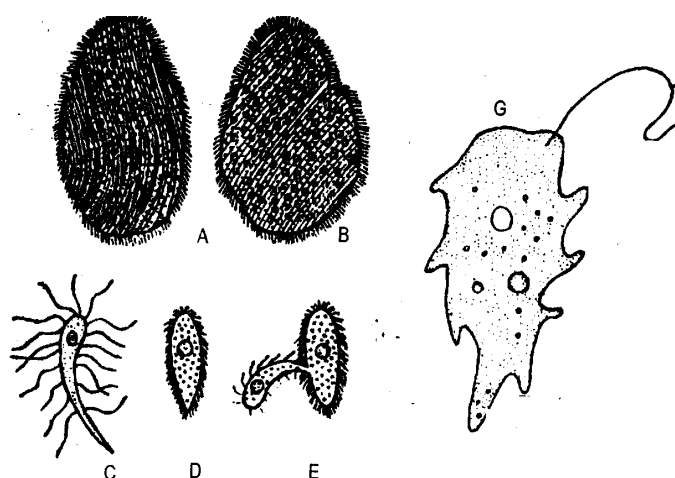
Cơ quan vận chuyển (chân giả, lông bơi hoặc roi bơi) và bộ nhân (một hay nhiều nhân, sự biệt hóa của bộ nhân thành nhân sinh sản và nhân dinh dưỡng) là các cơ quan từ dùng để phân biệt các nhóm động vật nguyên sinh. Tuy vậy một số nhóm động vật nguyên sinh lại có chung các đặc điểm chung đó hoặc có thể thay đổi vòng đời phát triển tùy theo giai đoạn phát triển hay khi môi trường thay đổi. Các tính chất có tính "bắc cầu" này rất đáng chú ý khi xây dựng hệ thống phân loại tự nhiên động vật nguyên sinh. Ví dụ một số nhóm động vật nguyên sinh sau:

Mastigamoeba (Trùng roi có chân giả) thuộc nhóm Rhizomastigina, có cơ quan vận chuyển là roi và chân giả, có một số loài sống trong đất ẩm và nước ngọt.

Opalina ranarum thuộc nhóm Opalinata ký sinh trong ruột sau của Lưỡng cư. Cơ thể của chúng có nhiều nhân giống nhau, có rất nhiều roi ngắn như lông bơi. Chúng vừa có khả năng sinh sản vô tính cắt đôi, vừa có khả năng sinh sản hữu tính bằng cách hình thành giao tử. Vòng đời của chúng khớp với vòng đời của Lưỡng cư là vật chủ (hình 2.26A-E).

Nấm nhầy vô bào (*Myxomycota*) trước đây được xếp vào nhóm Nấm, tuy nhiên những phát hiện gần đây cho thấy chúng sai khác cơ bản với nhóm nấm về cấu tạo tế bào, đặc điểm sinh sản và vòng đời. Vì vậy chúng được coi là gần với động vật nguyên sinh hơn dạng amip hơn. Chúng có màu da cam hay màu vàng, là sinh vật dị dưỡng, gặp nhiều trên cơ thể thực vật đang phân giải. Giai đoạn dinh dưỡng trong vòng đời là

một khối amip gọi là thể hợp bào (plasmodium), đường kính có thể đạt tới vài cm, tuy nhiên không phải là cơ thể đa bào mà là một khối nguyên sinh chất có nhiều nhân. Ở một số loài có nhân lưỡng bội và phân chia đều đặn với hàng ngàn nhân nguyên phân đồng thời. Nhờ đặc điểm này mà nấm nhầy được dùng để nghiên cứu chi tiết phân tử của hiện tượng nguyên phân. Sự chuyển động của dòng tế bào chất liên tục trong hợp bào đã giúp cho con vật phân phát thức ăn và ô xy. Dinh dưỡng bằng thực bào, sinh trưởng bằng cách hình thành chân giả trên đất ẩm hay mùn lá, gỗ mục. Khi môi trường bất lợi chúng có khả năng hình thành thể bào tử. Trong thể bào tử, các tế bào giảm phân hình thành nên các bào tử và khi vỏ thể bào tử vỡ ra thì sẽ giải phóng các bào tử. Gặp điều kiện thuận lợi thì các bào tử sẽ nảy mầm cho các tế bào đơn bội có roi bơi hay các cơ thể dạng amip hoạt động. Hai dạng này dễ dàng biến đổi qua lại. Các tế bào cùng loại với nhau phối hợp và cho ra hợp tử, trong đó nhân phân chia nguyên nhiễm nhiều lần kèm theo sự phân chia tế bào chất cho ra nấm nhầy vô bào mới. Vòng đời của nấm nhầy vô bào thì giai đoạn lưỡng bội chiếm ưu thế.



Hình 2.26 Một số nhóm động vật nguyên sinh mang tính chất chuyển tiếp
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 tế bào Dictyostelium thuộc Acrasiomycota có cấu tạo amip 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 hay hữu tính. Trong sinh sản vô tính khi thức ăn cạn kiệt, tế bào amip di

chuyển về một trung tâm tổ hợp gồm hàng trăm tế bào tập trung lại (cơ chế tập trung tế bào nhờ vào chất dẫn dụ AMPc -adenozinmonophotphat vòng do chính chúng tiết ra), sau đó hình thành một khối tế bào amip. Sau một thời gian chúng hình thành thể quả: Một số tế bào khô hình thành cuống, có các tế bào khác bò lên cuống để hình thành bào tử, các bào tử tập trung lại thành nhóm trên thể quả. Tiếp theo bào tử được phát tán trong môi trường thích hợp, tế bào amip thoát khỏi vỏ bào tử và bắt đầu dinh dưỡng. Trong sinh sản hữu tính một đôi amip đơn bội gắn với nhau hình thành hợp tử, là giai đoạn lưỡng bội độc nhất trong vòng đời. Hợp tử sẽ hình thành tế bào khổng lồ ăn tất cả các tế bào amip đơn bội xung quanh. Tế bào khổng lồ tiếp tục tạo vỏ bọc ngoài, giảm phân rồi nguyên phân một vài lần tiếp theo. Kết thúc vòng sinh sản hữu tính, các amip đơn bội được giải phóng khi vỏ kén vỡ, chúng ăn vi khuẩn và tùy điều kiện môi trường có thể hình thành nên tổ hợp sinh sản vô tính. Có một số ngành động vật nguyên sinh ký sinh chắc chắn phải hình thành sau. Ngành Trùng lông có cấu tạo phức tạp nên không thể nào là nhóm động vật nguyên sinh nguyên thủy được, còn lại là nhóm Trùng chân giả và Trùng roi.

Tổ tiên của động vật nguyên sinh là động vật dị dưỡng, vận chuyển bằng roi, từ đó tiến hóa hình thành nên Trùng chân giả hiện đại, trùng bào tử gai và vi bào tử (đặc điểm chung là có amip trong vòng đời). Hướng thứ 2 hình thành Trùng roi hiện đại, chuyển sang đời sống ký sinh để hình thành Trùng bào tử và Trùng lông. Hướng thứ 3 hình thành nên động vật nguyên sinh dạng tập đoàn.

TÀI LIỆU THAM KHẢO

1. Thái Trần Bái, Hoàng Đức Nhuận. 1988. Động vật học (Phần Động vật Không xương sống). NXB Giáo dục. Hà Nội.
2. Đặng Ngọc Thanh, Thái Trần Bái. 1981. Ngành Nguyên sinh động vật. Trong: Động vật học không xương sống tập 1. NXB Đại học và Trung học Chuyên nghiệp. Hà Nội.
3. Hickman Cleveland P. 1973. Biology of the Invertebrates. The C.V. Mosby Company.
4. Academia Republicii Socialiste România. 1965. Protozoologie. Editura Academiei Republicii Socialiste România.