

Chương 6

Các ngành động vật có Thể xoang giả (Pseudocoelomata)

Các nhóm động vật nghiên cứu thuộc động vật có thể xoang giả (pseudocoelomates) đặc trưng là giữa thành cơ thể và ruột có một khoảng trống, kín chứa đầy dịch. Xoang này có nguồn gốc từ xoang phôi (blastocoelum) và được gọi với các tên khác nhau là xoang giả hay xoang nguyên sinh. Trước đây xếp nhóm động vật này vào một ngành Giun tròn (Nemathyhelminthes), sau này chia ra thành nhiều ngành khác nhau gồm có Giun tròn (Nematoda), Giun bụng lông (Gastrotricha), Kinorhyncha, Giun cước (Nematomorpha), Trùng bánh xe (Rotatoria), Priapulida, Giun đầu gai (Acanthocephala). Từ năm 1983 có thêm Loricifera.

Các nghiên cứu sau này về cấu trúc hiển vi và siêu hiển vi của hệ cơ quan và đặc điểm phát triển, đặc điểm sinh học, đặc biệt là sinh học phân tử cho thấy sự tương đồng hay tương tự giữa các nhóm động vật này nên đã đề xuất mối quan hệ phát sinh chủng loại mới. Chẳng hạn đặc điểm chung để xếp các nhóm động vật của Giun tròn (Nemathyhelminthes) trước đây là có tầng cuticula bao ngoài, tuy nhiên cấu trúc chi tiết của cuticula ở các nhóm rất khác nhau, ít nhất có thể phân chia thành 3 nhóm. Ở Trùng bánh xe (Rotatoria) và Giun đầu gai (Acanthocephala) là các sợi protein xếp chéo nhau trong mô bì hợp bào. Ở Giun tròn (Nematoda) và Giun cước (Nematomorpha) tầng cuticula có bản chất keo. Còn ở các nhóm còn lại Priapulida, Kinorhyncha và Loricifera thì tầng này cấu tạo bằng kitin. Liên quan đến cấu tạo tầng vỏ này là hiện tượng lột xác chỉ có ở nhóm 2 và 3, vì thế nhiều tác giả cho rằng 2 nhóm này gần với động vật Chân khớp hơn là Giun tròn. Hiện nay có nhiều ý kiến khác nhau về mối quan hệ phát sinh chủng loại của các lớp trước đây được xếp vào ngành Giun tròn (Nemathyhelminthes). Tuy nhiên xu thế chung là nâng các Lớp trước đây thành các Ngành riêng biệt.

I. Ngành Trùng bánh xe (Rotatoria)

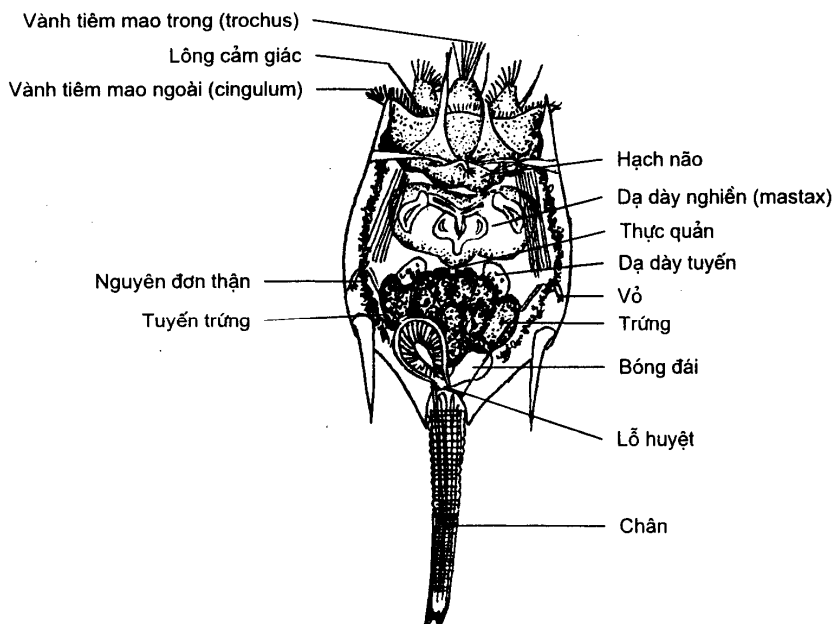
Trùng bánh xe nhóm động vật có một số đặc điểm quan trọng như: Dạng trưởng thành có số lượng tế bào nhất định, tầng cuticula bằng sợi protein, phát triển không qua lột xác. Các hệ cơ quan có các cấu tạo đáng chú ý như xuất hiện chùm cơ vòng và dọc, cơ hầu dày có cơ quan nghiền (trophi) đặc trưng, có móc ngón với tuyến dính. Cơ quan vận chuyển là bánh xe do lông bơi kết thành. Ngoài ra là động vật phân tính, có nguyên đơn thân. Hiện nay đã biết có khoảng 2.000 loài, trong số đó 95% ở nước

ngọt và đất ẩm, còn lại sống ở biển nông. Phần lớn sống tự do, di chuyển bằng bánh xe hay sống bám, số ít sống ký sinh ở động vật không xương sống (chủ yếu là nhóm có hình dạng giống Giun đốt).

1. Đặc điểm cấu tạo và sinh lý

Trùng bánh xe có kích thước cơ thể bé (lớn nhất là 3mm) nhưng sinh trưởng nhanh và sức sinh sản mạnh nên mật độ cá thể rất lớn (50 – 500 cá thể/lít nước), chúng là thức ăn quan trọng cho nhiều loài cá và thủy sản khác.

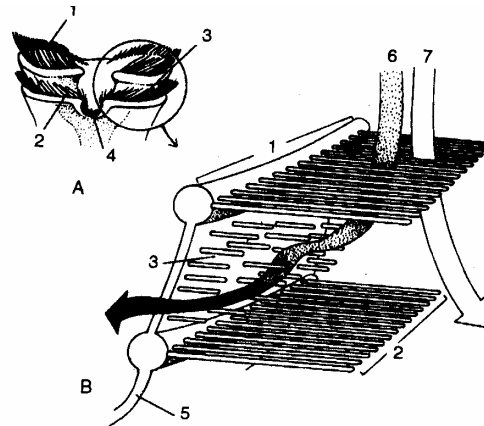
Cấu trúc chung của cơ thể của Trùng bánh xe là có tầng cuticula (cấu trúc bằng sợi protein) bao ngoài, có xoang giả, biểu mô hợp bào, số lượng tế bào của cơ thể ổn định, có nguyên đơn thận. Chưa có hệ tuần hoàn và hệ hô hấp chuyên hoá. Có thể lấy cấu tạo cơ thể của loài *Brachionus calyciflorus* làm ví dụ (hình 6.1).



Hình 6.1 Cấu tạo cơ thể Trùng bánh xe *Brachionus calyciflorus*

Hình dạng ngoài của Trùng bánh xe rất nhỏ, toàn bộ cơ thể được bọc trong vỏ giáp trong suốt và trơn. Cơ thể được chia thành mặt lưng, mặt bụng, hai mặt bên lồi. Có thể phân biệt 3 phần cơ thể khác nhau phần đầu, phần thân và phần chân. Cạnh trước và mặt lưng có 4 gai dài, cạnh sau có 2 gai dài và tận cùng có 2 gai ngắn. Đầu ít tách biệt với phần thân, có bộ máy tiêm mao (lông) rất phức tạp và luôn vận động nhằm gom thức ăn là các cặn bã hữu cơ (hình 6.2).

Bộ máy này gồm 2 vòng tiêm mao: vòng ngoài được gọi là cingulum có các tiêm mao ngắn, vòng trong được gọi là trochus có tiêm mao dài hơn và phân bố trên 3 mẫu lồi. Giữa các vòng tiêm mao có các lông cảm giác. Phần thân lớn, chứa nội quan. Phần chân tách biệt hẳn so với phần thân, có dạng thuôn nhỏ, kéo dài thành một đuôi và cuối phần chân tách thành 2 ngón. Phần chân có khả năng co giãn mạnh, ở trạng thái bình thường thì chân thò ra ngoài, khi bị kích thích thì rút vào bên trong vỏ giáp.



Hình 6.2 Sự gom thức ăn của Trùng Bánh xe (theo Pechenik)

A. Phần trước miệng; B. Nhìn rõ một phần; 1. Giải lông trước miệng; 2. Giải lông sau miệng; 3. Rãnh gom thức ăn; 4. Miệng; 5. Rìa bánh xe; 6. Đường gom thức ăn; 7. Dòng nước

Cấu tạo trong gồm các hệ cơ quan:

Hệ cơ của Trùng bánh xe không có bao biểu mô cơ, có các bó cơ riêng biệt nối các phần khác nhau của cơ quan, có thể điều khiển sự hoạt động của các phần cơ thể khác nhau (hình 6.3A).

Hệ tiêu hoá có lỗ miệng nằm phần trước của mặt bụng, nối liền với ống hầu, sau đó là hầu (dạ dày nghiền - mastax). Trong hầu có bộ máy nghiền rất phức tạp và đặc trưng cho mỗi loài. Sau hầu là thực quản ngắn, đổ vào dạ dày tuyến có kích thước lớn. Ruột rất ngắn, tận cùng là lỗ huyết. Hệ thần kinh và cơ quan cảm giác bao gồm hạch trên hầu lớn gọi là não, còn hạch dưới hầu nhỏ. Từ hạch trên hầu có các dây thần kinh bụng lớn chạy dọc cơ thể đến tận chân (hình 6.3B). Hệ bài tiết là nguyên đơn thận. Từ các tế bào ngọn lửa, sản phẩm bài tiết đổ vào hai ống bài tiết nằm ở hai bên ruột rồi đổ vào bóng đại lớn và cuối cùng đổ ra ngoài qua huyết. Hệ sinh dục của *Brachionus calyciflorus* phân tính. Hệ sinh dục cái là các tuyến trứng và tuyến noãn hoàng nằm trong khối trứng. Từ tuyến trứng có ống dẫn trứng ngắn đổ vào huyết. Con đực nhỏ hơn con cái và thường ít gặp và không có cấu tạo điển hình.

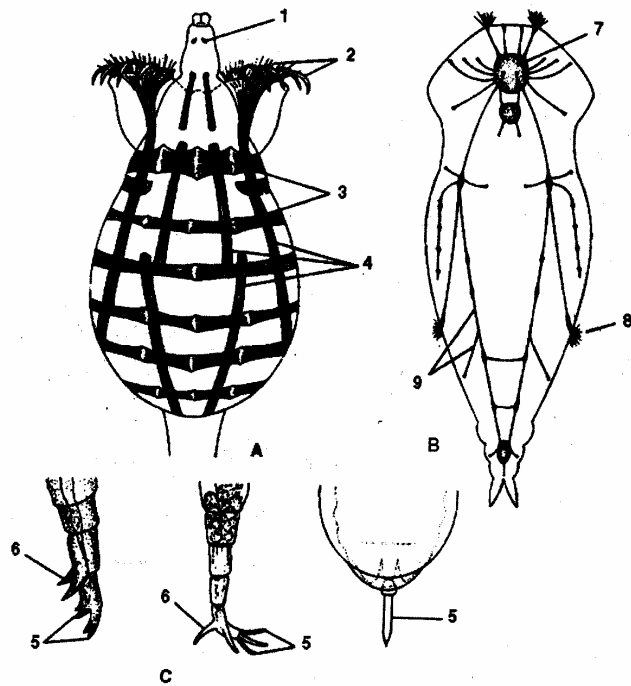
2. Sinh sản và phát triển

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 nên không có cả

miệng lần hậu môn và chúng sẵn sàng thụ tinh sau khi nở vài giờ. Trùng bánh xe sinh sản chủ yếu bằng trinh sản (parthenogenesis).

Khi sinh sản hữu tính thì sự thụ tinh qua huyết sinh dục hay trực tiếp qua da.

Vòng đời của trùng bánh xe rất phức tạp (hình 6.4). Thường thì con cái cho tế bào noãn lưỡng bội (do không giảm phân). Noãn phát triển trực tiếp để cho con cái mới. Các noãn này được gọi là trứng amictic (không pha



Hình 6.3 Hệ cơ, thần kinh và chân (theo 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

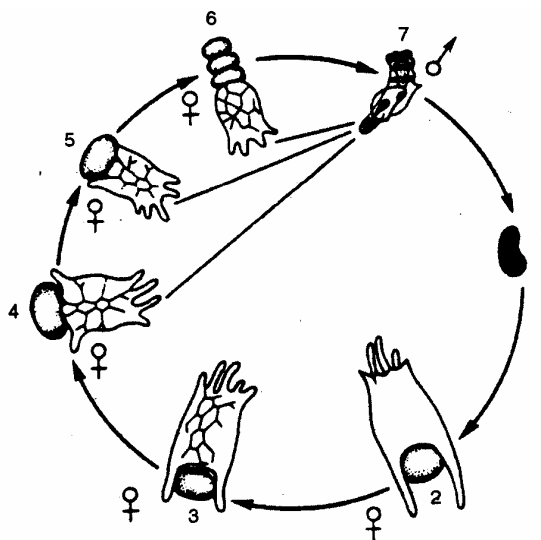
trộn vốn di truyền). Trứng amictic chỉ nở thành con cái được đẻ từng cái một, tương đối lớn và vỏ khá mỏng. Do một tác nhân nào đó (hormone, chất tiết hay yếu tố môi trường thay đổi...), con cái có thể chuyển sang đẻ trứng đơn bội (do giảm phân trong quá trình tạo noãn). Trứng này tương đối bé và có vỏ mỏng, nở thành con đực. Con đực thụ tinh cho con cái. Trứng này được thụ tinh được 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 điều kiện môi trường bất lợi như quá nóng hay quá lạnh và có thể sống hàng chục năm. Khi gặp điều kiện thuận lợi chúng sẽ nở thành con cái. Thường thì mỗi năm chỉ có 1 – 2 thế hệ mictic trong khi đó có tới 20 – 40 thế hệ amictic. Trong một vòng đời con cái đẻ 4 – 40 trứng amictic). Số cá thể trong quần thể sau 15 giờ đã tăng gấp đôi. Gần đây người ta phát hiện có khoảng 0,5% tỷ lệ con cái trong quần thể vừa đẻ trứng lưỡng bội vừa đẻ trứng đơn bội, được gọi là con cái amphoteric.

3. Phân loại

Được chia làm 3 lớp

Lớp Seisonidea: có ít loài, gồm các loài ký sinh trên giáp xác ở biển. Cơ thể kéo dài, đầu nhỏ, cổ nhỏ và kéo dài, thân có các đốt cuticula, chân hình cuống, bánh xe tiêu giảm. Đơn tính, không có hiện tượng trình sản, chỉ sinh sản hữu tính. Kích thước lớn (đạt tới 3mm). Đại diện có loài *Seison* sp (hình 6.5B).

+ Lớp Bdelloidea: Thân kéo dài, đầu và chân có khác nhau, cơ rút mạnh, hình thành khoảng 15 – 18 đốt cuticula giả. Bánh xe có 2 đĩa hình cầu, cơ quan nghiền phát triển, thiếu vỏ cứng, có hiện tượng trình sản, không gặp con đực.



Hình 6.4 Vòng đời của *Anurea cochlearis* (theo Dogel)

1. Trứng lớn vỏ dày; 2-5 Các thể hệ nối tiếp con cái đẻ trứng amictic lớn vỏ mỏng, nở thành con cái thể hệ cuối cùng; 6. Đẻ trứng bé vỏ mỏng nở thành con đực; 7. Đực thụ tinh với thể hệ con cái trước nó (4-6) cho trứng mictic lớn vỏ dày

Đại diện có loài *Philodina roseola* (hình 6.5C).

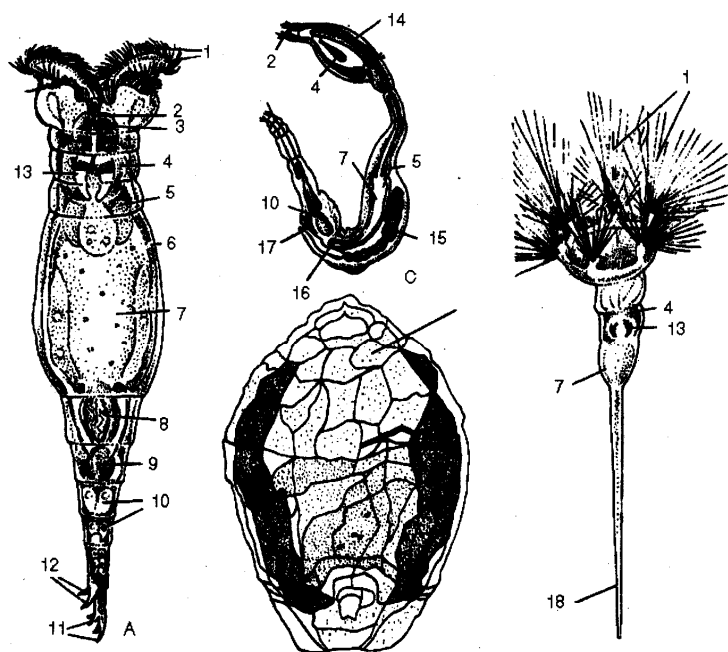
Lớp Monogonouta: Hình dạng cơ thể rất sai khác nhau, có vỏ cứng hay thiếu vỏ. Sống tự do hay sống bám, có vỏ bọc ngoài. thường xen kẽ nhiều thế hệ sinh sản bằng trình sản với 1 – 2 thế hệ sinh sản hữu tính. Đại diện có loài *Collotheca* sp (hình 6.5D).

4. Phát sinh chủng loại

Có nhiều khó khăn khi xác định nguồn gốc của Trùng bánh xe. Cấu tạo cơ thể có chùm lông bơi ở mặt bụng của họ Notommatidae và sự thiếu bao cơ liên tục chứng tỏ chúng có họ hàng với Giun bụng lông (Gastrotricha). Mặt khác cấu tạo của tầng cuticula và phát triển không qua lột xác chứng tỏ chúng có quan hệ họ hàng với Giun đầu gai (Acanthocephala). Số lượng tế bào ít và ổn định, sự đối xứng hai bên của phôi chứng tỏ chúng có quan hệ với Giun tròn (Nemathelminthes). Trùng bánh xe còn có nguyên đơn thận, cơ vòng, lỗ miệng nằm ở mặt bụng chứng tỏ chúng quan hệ họ hàng với Sán lông (Turbellaria).

Có thể nghĩ rằng trên con đường hình thành Giun bụng lông từ Sán lông, có một nhóm động vật đã tách ra hình thành nên tổ tiên của Trùng

bánh xe hiện nay. Đầu tiên Trùng bánh xe sống ở đáy thủy vực vùng triều (họ Notommatidae), sau đó theo hướng hình thành vỏ cuticula, bánh xe và chuyển sang đời sống bơi như phần lớn Trùng bánh xe hiện nay.



Hình 6.5 Đại diện Trùng bánh xe (theo Pechnik)

A-B. *Philodina roseola*; C. *Seison* sp; D. *Collothea* sp; 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 dãi; 10. Tuyến dãi; 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

II. Ngành Giun bụng lông (Gastotricha)

Là nhóm động vật nhỏ, có khoảng 500 loài, kích thước bé (1 – 1,5mm), sống trên nền đáy biển hay nước ngọt. Cơ thể có số lượng tế bào ổn định, biểu mô mặt lưng có tầng cuticun, còn mặt bụng thì có lông bơi. Bao cơ đầy đủ cả cơ vòng và cơ dọc. Có nguyên đơn thận. Hệ sinh dục lưỡng tính.

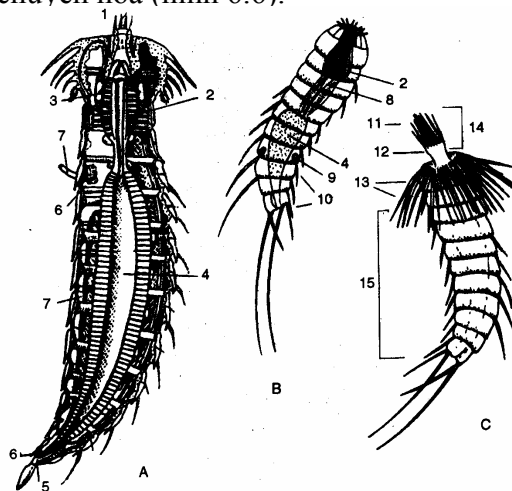
Thức ăn là các vụn bã hữu cơ và các sinh vật bé như vi khuẩn, khuê tao. Được chú ý về mặt phát sinh chủng loại vì bên cạnh những đặc điểm giống giun tròn như có xoang nguyên sinh, cấu tạo cơ quan tiêu hoá, tầng cuticula, phân cắt trứng phóng xạ, xác định...nhóm động vật này còn giữ được các đặc điểm của giun giẹp như biểu mô cơ có lông, có nguyên đơn thận, cấu tạo hệ sinh dục... Về ý nghĩa kinh tế và tầm quan trọng không

lớn. Được chia làm 2 lớp là Macrodassioidea và Chaetonotoidea. Đại diện có giống *Chaetonotus*.

III. Ngành Kinorhyncha hay ngành Echinodera

Hiện biết có khoảng 150 loài, kích thước bé (thường dưới 1mm). Sống ở biển, bò trên bùn hay bám trên cây thuỷ sinh nhờ vòi bám hay các gai cuticula. Cơ thể chia làm 3 phần: Phần đầu có nhiều lông hay vây, có một vành gai (scalid). Phần cổ gồm các tấm nối lại với nhau. Phần thân gồm nhiều đốt (có khoảng 11 – 12 đốt), có nhiều gai và ống bám giúp cho con vật di chuyển. Cơ thể có xoang giả, có tầng cuticula bọc ngoài. Con non có hình dạng giống trưởng thành và trải qua 6 lần lột xác để trưởng thành. Cơ quan tiêu hoá dạng ống, có 1 đôi nguyên đơn thận. Phân tính, không có hệ tuần hoàn và hô hấp chuyên hoá (hình 6.6).

Về cấu tạo của Kinorhyncha gần giống với Giun bụng lông, nhưng cũng có một số đặc điểm giống với giun tròn. đặc điểm đặc trưng của Kinorhyncha là có hệ cơ và hệ thần kinh phân đốt. Được phân chia thành 3 lớp là Homalorhagea (đại diện có các giống là *Pycnophyes*, *Trachydemus*), lớp Conchorhagea (đại diện *Semnoderes* và *Cateria*) và lớp Cyclorhagea (đại diện *Echinoderella*, *Echinoderes* và *Campyloderes*).



Hình 6.6 Kinorhyncha
(theo Zenkevich & Pechnik)

A. Cấu tạo cơ thể; B.- C. *Echinoderella* có phần đầu thu vào và duỗi ra; 1. Lỗ miệng; 2. Hầu; 3. Vòng hầu; 4. Ruột; 5. Hậu môn; 6. Lỗ sinh dục; 7. Tuyến sinh dục; 8. Thực quản; 9. Nguyên đơn thận; 10. Gai thân; 11. Chuỳ; 12. Vòi; 13. Gai móc; 14. Đầu; 15. Thân

IV. Ngành Giun tròn (Nemathyelminthes)

Bao gồm các động vật có cơ thể không chia đốt, chưa có hệ tuần hoàn và hệ hô hấp, không có nguyên đơn thận điển hình, chỉ có một lớp cơ dọc, hệ thần kinh đơn giản, giác quan kém phát triển. trưởng thành có một số tế bào nhất định, thành cơ thể có tầng cuticula. Có xoang cơ thể là xoang nguyên sinh ứng với xoang phôi. Phân tính, ấu trùng giống như

trưởng thành, phát triển qua lột xác.

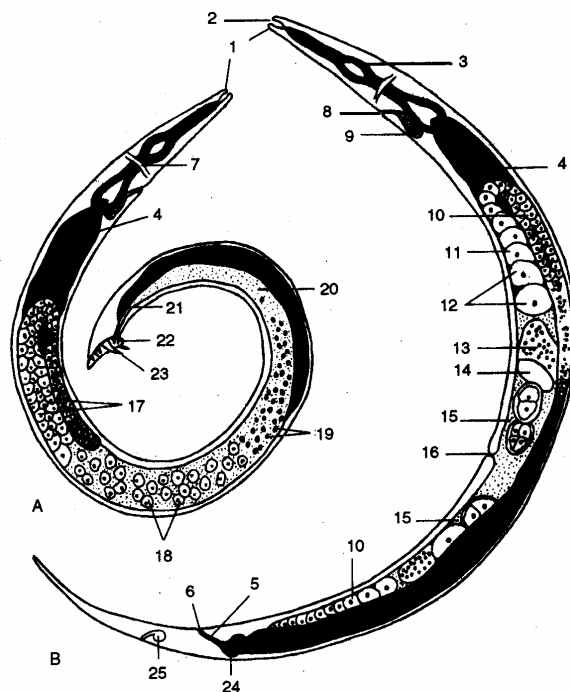
Có thể gặp giun tròn khắp mọi nơi (trong nước, nền đáy của các thủy vực, đất ẩm và ký sinh trong cơ thể động vật và thực vật). Chúng có khối lượng lớn, ví dụ sống tự do trên các thảm mục hay nền đáy, mật độ giun tròn có thể đạt tới hàng nghìn hay hàng triệu cá thể trên m^2 , hay ký sinh trong cơ thể động vật, thực vật, trong một cơ thể vật chủ có thể tới hàng trăm nghìn cá thể.

1. Đặc điểm cấu tạo và sinh lý

1.1 Cấu tạo chung

Cơ thể hình thoi dài, 2 đầu nhọn và có tiết diện tròn, miệng ở mút phần đầu và huyết ở tận cùng của cơ thể. Cơ thể giun tròn có đối xứng 2 bên nhưng vẫn giữ được đối xứng toả tròn của tổ tiên, thể hiện rõ nhất là ở hệ thần kinh và hệ cơ.

Về tổ chức cơ thể thì giun tròn thuộc nhóm động vật có 3 lá phôi, có xoang cơ thể nguyên sinh nằm giữa thành cơ thể và thành ruột. Bọc ngoài xoang nguyên sinh là lớp cơ dọc được hình thành từ lá phôi giữa, còn phía trong xoang nguyên sinh thì tiếp xúc trực tiếp với thành ruột và nội quan khác. Xoang nguyên sinh chứa đầy dịch, tổ chức chưa ổn định như thể xoang (coelum) nên được gọi là xoang nguyên sinh hay xoang giả (pseudocoelum).



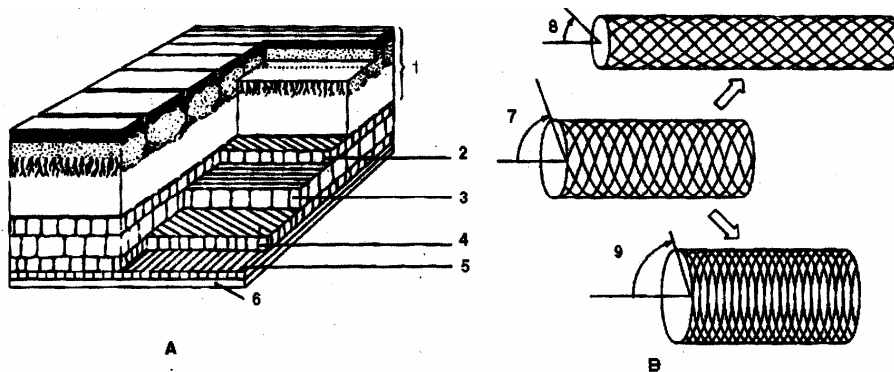
Hình 6.7 Cấu tạo cơ thể Giun tròn *Rhabditis* sp (theo Pechenik)

A. Con đực; B. Con cái; 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; 18. Tinh bào; 19. Tinh trùng; 20. Ống dẫn tinh; 21. Huyết; 22. Nhú sinh dục; 23. Gai giao cấu; 24. Tuyến trực tràng; 25 Phasmid

Về mức độ tổ chức của cơ quan thì giun tròn còn chưa có một số hệ cơ quan chuyên hoá như hô hấp, tuần hoàn. Hệ tiêu hoá đã có ruột sau và hậu môn, hệ thần kinh có đối xứng toả tròn và hệ bài tiết hoặc không có hoặc là dạng biến đổi thành tuyến da hay vẫn giữ nguyên kiểu nguyên đơn thận. Hệ sinh dục đơn giản, dạng ống, đơn tính (hình 6.7).

Giun tròn đã có tầng cuticula bao ngoài với chức năng bảo vệ cơ thể khỏi tác động của môi trường ngoài, có mô hợp bào và bao cơ chỉ có một lớp cơ dọc.

Tầng cuticula có cấu tạo như sau: Gồm các sợi không co giãn được, xếp chéo nhau nên có thể biến dạng tạm thời theo kiểu uốn cong hay thu ngắn từng phần. Tầng này có thể cho nước và không khí thấm qua, nhờ vậy hoạt động hô hấp tiến hành qua toàn bộ bề mặt cơ thể. Tuy nhiên do có thể thấm nước nên giun tròn rất dễ mất nước nên phần lớn giun tròn sống trong nước và nơi ẩm ướt (đất ẩm hay trong cơ thể vật chủ). Mặt khác tầng cuticula còn có tính thấm chọn lọc, có thể cho một số chất hữu cơ hay các ion qua lại nên có vai trò trao đổi, điều hoà các chất. Thường thì mặt ngoài của tầng cuticula nhẵn, tuy nhiên có thể có các mấu lồi hay gai tham gia vào chức năng cảm giác và vận chuyển. Khi có sự lột xác xảy ra thì tầng cuticula mới có cấu trúc sai khác với lớp cũ (hình 6.8).



Hình 6.8 Cấu trúc cuticula của Giun tròn (theo Pechenik)

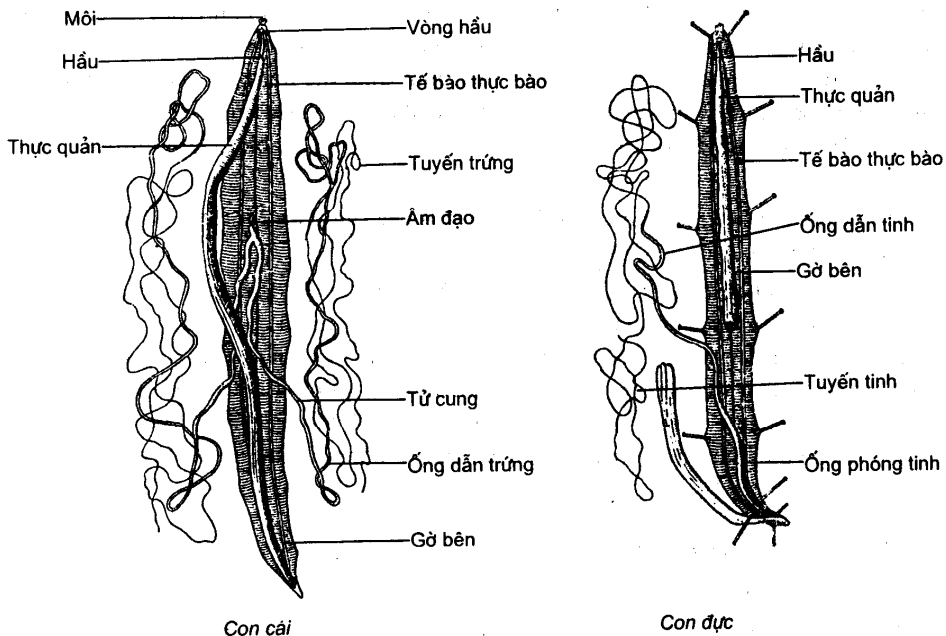
A. Các lớp cuticula; 2B. Thay đổi hình dạng do thay đổi góc chéo của sợi; 1. Các lớp ngoài; 2-4. Các lớp sợi chéo; 5. Màng gốc; 6. Mô bì; 7-8. Góc chéo của các sợi cuticula giảm; 8. Góc chéo tăng

Lớp mô bì (biểu mô) nằm ngay dưới tầng cuticula, tế bào biểu mô của giun tròn mất hết vách ngăn, làm thành một lớp hợp bào nhiều nhân. Lớp biểu mô tạo thành 4 gờ về phía trong, trong mỗi gờ đều chứa dây thần kinh, riêng 2 gờ bên còn chứa ống bài tiết. Bốn gờ này chia lớp cơ dọc thành 4 dải (có từ 8 – 20 tế bào cơ). Mỗi tế bào cơ hình thoi dài (tới 5mm), giữa tế bào cơ có nhánh lồi liên kết với dây thần kinh lưng hay bụng.

Cách di chuyển của giun tròn liên quan đến 3 cấu trúc riêng của giun tròn là tầng cuticula, lớp cơ dọc và dịch của xoang nguyên sinh. Cấu trúc của tầng cuticula cho phép biến dạng từng phần, sức căng của dịch cơ thể hợp với tầng cuticula tạo thành một lực đối kháng để đưa hoạt động cơ về vị trí cũ. Các dải cơ dọc luân phiên co duỗi về phía lưng và bụng, uốn cơ thể và lắc lư để đưa cơ thể về phía trước, thích nghi với điều kiện sống trong bùn, thảm mục hay trong cơ thể vật chủ.

1.2. Cấu tạo hệ cơ quan

Hệ tiêu hoá: Bắt đầu bằng lỗ miệng nằm phía trước cơ thể, có 3 thùy môi bao phủ xung quanh gồm 1 môi lưng và 2 môi bên. Tiếp theo là xoang miệng hẹp và nhỏ. Xoang miệng có hình dạng khác nhau tùy theo cách lấy thức ăn ở các giun tròn. Ở một số giun tròn ký sinh động vật thì xoang miệng có răng, còn giun tròn ký sinh thực vật thì có kim hút thò ra ngoài. Sau xoang miệng là hầu hình bầu dục, có nguồn gốc lá phôi ngoài. Tiếp theo hầu là thực quản có thành cơ dày, đôi khi phình ra thành bầu thực quản. Xoang thực quản có hình hoa thị có lát cuticula và có tuyến tiêu hoá thường dẹp theo hướng lưng bụng và có nhiều nếp nhăn. Sau thực quản là ruột giữa chạy dọc cơ thể, có thành mỏng, bên trong có nhiều nếp gấp dọc. Ruột sau ngắn đổ ra ngoài qua hậu môn. Ruột của giun tròn có thể tiêu giảm tùy mức độ (hình 6.9).



Hình 6.9 Cấu tạo cơ thể Giun đũa lợn *Ascaris suum*