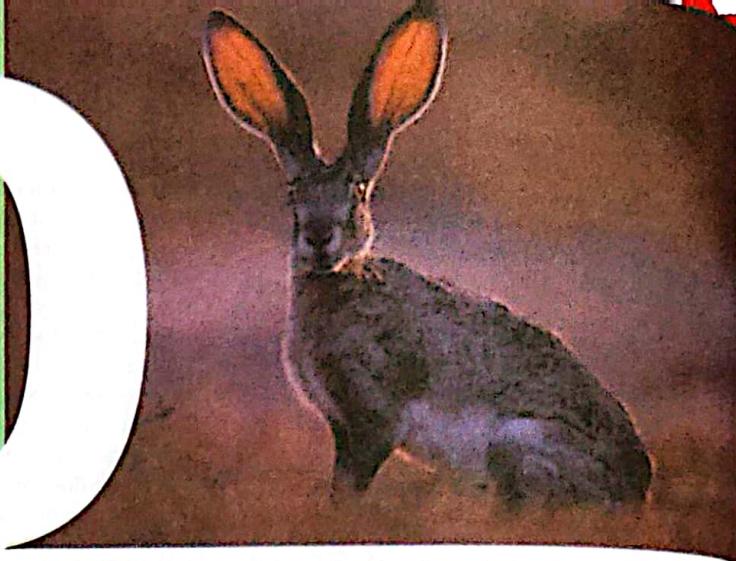


# Các nguyên lý cơ bản về hình thái và chức năng động vật



▲ Hình 40.1 Làm thế nào mà thỏ tai to giữ được cho thân nhiệt không lên quá cao?

## CÁC KHAI NIỆM THÊM CHỐT

- 40.1 Hình thái và chức năng động vật liên quan với nhau ở mọi bậc cấu trúc
- 40.2 Các cung điều hoà ngược duy trì nội môi ở nhiều động vật
- 40.3 Quá trình điều hoà thân nhiệt được thực hiện qua hình thái, chức năng và tập tính
- 40.4 Nhu cầu năng lượng có liên quan đến kích thước con vật, sự hoạt động và môi trường

## TỔNG QUAN

### Hình thái đa dạng, thách thức như nhau

Vành tai của thỏ Bắc Mỹ (*Lepus allenii*) trong **Hình 40.1** là mỏng nhưng khá lớn. Nó giúp cho thỏ có một thính giác cực nhạy, sự bảo vệ thiết yếu chống lại kẻ săn mồi. Tai cũng giúp thỏ thải bớt nhiệt thừa. Máu chảy qua mạng mạch máu ở tai truyền nhiệt vào không khí xung quanh. Tuy nhiên, có lúc dòng máu ở tai lại có thể bất lợi. Khi không khí quá nóng, dòng máu qua tai có thể hấp thụ nhiệt, nâng thân nhiệt lên tới mức nguy hiểm. Vậy thỏ tai to sống thế nào được qua các trưa nóng sa mạc? Để trả lời câu hỏi này, chúng ta phải xem xét cẩn thận hơn về hình thái sinh học, hay giải phẫu học con vật.

Trong cuộc sống của mình, thỏ tai to phải đối mặt với các nhu cầu cơ bản giống như bất kỳ con vật nào, dù là con thuỷ tucus, chim ưng hay con người. Tất cả các con vật đều phải thu nhận oxygen và chất dinh dưỡng, chống lại bệnh tật và sinh con đẻ cái. Cho rằng chúng có chung các nhu cầu cơ bản đó, tại sao các loài lại rất khác nhau về cấu trúc, sự phức tạp, tổ chức và ngoại hình? Câu trả lời là do chọn lọc tự nhiên qua nhiều thế hệ, các biến dạng xuất hiện trong quần thể đáp ứng tốt nhất nhu cầu của con vật. Sự giải quyết các đòi hỏi để sống là khác nhau với môi trường và các loài khác nhau, nhưng với thỏ tai to và

các con vật khác, kết quả thường là sự phù hợp khắng khít giữa hình thái và chức năng.

Do hình thái và chức năng liên quan với nhau, nghiên cứu giải phẫu thường là chìa khoá để hiểu về sinh lý – chức năng sinh học. Trong trường hợp thỏ tai to, các nhà nghiên cứu nhận thấy rằng những cái tai lớn, màu hồng nhạt, trở nên tái bợt khi nhiệt độ không khí vượt quá 40°C (104°F), là thân nhiệt bình thường của thỏ tai to. Sự thay đổi màu phản ánh sự co tạm thời các mạch máu đáp ứng với môi trường nóng. Khi sự cấp máu giảm đi, cái tai có thể hấp thụ nhiệt mà không làm tăng nhiệt các bộ phận khác của cơ thể. Khi không khí đỡ nóng hơn, máu lại tiếp tục tới và cái tai lớn lại giúp thải bớt nhiệt thừa.

Trong chương này, chúng ta bắt đầu nghiên cứu hình thái và chức năng động vật bằng việc xem xét các cấp bậc tổ chức ở cơ thể động vật và các hệ thống điều phối hoạt động cùng phân khác nhau. Tiếp đó, chúng ta sẽ thảo luận động vật điều hoà nội môi như thế nào, trên ví dụ về điều tiết thân nhiệt nhằm giới thiệu và minh họa khái niệm cân bằng nội môi. Cuối cùng, chúng ta sẽ khám phá xem giải phẫu và sinh lý quan hệ như thế nào đối với sự tương tác của con vật với môi trường và quản lý sử dụng năng lượng của nó.

## KHAI NIỆM

### 40.1

#### Hình thái và chức năng động vật liên quan với nhau ở mọi bậc cấu trúc

Kích cỡ và hình dạng con vật là những khía cạnh cơ bản về hình thái ảnh hưởng tới cách thức con vật tương tác với môi trường. Mặc dù chúng ta coi kích cỡ và hình dạng là những yếu tố của “sơ đồ hay thiết kế cơ thể”, điều này không hàm ý về một sáng chế. Sơ đồ cơ thể động vật là kết quả phát triển mẫu hình theo chương trình trong bộ gene, tự nó là kết quả của hàng triệu năm tiến hoá.

## Những hạn chế vật lý đối với kích thước và hình dạng con vật

Nhiều sơ đồ cơ thể khác nhau đã phát sinh trong quá trình tiến hoá, tuy những biến đổi chỉ nằm trong những giới hạn nhất định. Những quy luật vật lý về lực, khuếch tán, chuyển động và trao đổi nhiệt hạn chế phạm vi biến đổi về hình thái con vật.

Như một ví dụ về các quy luật vật lý đã hạn chế tiến hoá như thế nào, ta hãy xem làm thế nào mà các tính chất của nước đã giới hạn các biến đổi hình thái của các loài bơi tốc độ cao. Nước có mật độ cao hơn hàng nghìn lần so với không khí và cũng có độ nhớt cao hơn rất nhiều. Như vậy, bất kỳ một u bướu nào trên bề mặt cơ thể đều cản trở con vật bơi nhanh hơn, chạy nhanh hơn hay bay nhanh hơn. Cá ngừ và các cá bơi nhanh có thể bơi tới 80 km/giờ. Cá mập, chim cánh cụt, cá heo và sư tử biển đều là các vận động viên bơi lội. Như thấy rõ với các ví dụ trên **Hình 40.2**, các con vật đó có dáng thuôn: hình dạng của con thoi, vuốt nhọn ở cả hai đầu. Hình dạng như vậy cũng thấy ở các loài cao tốc ở cá, chim và thú như một ví dụ về tiến hoá đồng quy (xem Chương 22). Chọn lọc tự nhiên thường tạo hình cho các thích ứng giống nhau khi các sinh vật khác nhau đối mặt với các đòi hỏi của môi trường, như sức cản của nước khi bơi nhanh.

Các quy luật vật lý cũng ảnh hưởng đến sơ đồ cơ thể con vật về kích cỡ tối đa. Khi khối lượng cơ thể tăng lên, bộ xương cũng phải lớn hơn tương đương với trọng lực. Hạn chế này tác động lên bộ xương trong, như ở bọn có xương sống, hay bộ xương ngoài như ở côn trùng và các chân khớp khác. Hơn nữa, khi kích cỡ cơ thể tăng lên, khối cơ cần cho sự vận động cũng chiếm một tỷ lệ lớn của khối lượng cơ thể. Về một số điểm, tính vận động

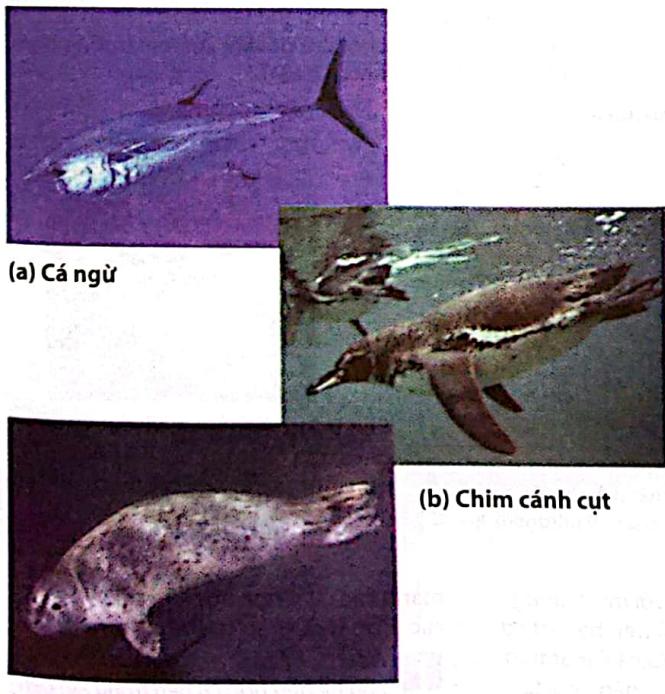
bị hạn chế. Bằng cách tính toán tỷ lệ trên khối lượng cơ thể của cơ dùi và lực có hiệu quả mà nó có thể tạo ra, các nhà khoa học có thể ước lượng tốc độ chạy nhanh nhất cho nhiều sơ đồ cơ thể. Các tính toán này cho biết là khủng long *Tyrannosaurus rex*, cao hơn 6 mét, có lẽ chỉ đạt được tốc độ 30 km/giờ, chỉ nhanh như cầu thủ bóng đá, chứ không thể có bước nhảy sấm sét như trong phim *Công viên kỷ Jura*.

## Sự trao đổi với môi trường

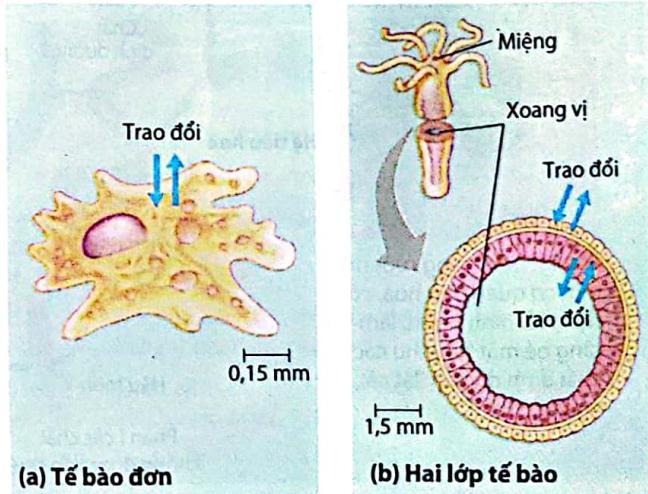
Con vật cần phải trao đổi nguyên liệu với môi trường của chúng, và sự cần thiết đó đã đặt giới hạn cho sơ đồ cơ thể của chúng (cũng như cho tất cả các sinh vật đa bào khác). Sự trao đổi xảy ra khi các chất tan trong môi trường nước vận chuyển qua màng sinh chất của mỗi tế bào. Tốc độ trao đổi chất dinh dưỡng, các sản phẩm bài thải, và các khí là tỷ lệ với diện tích bề mặt màng. Ngược lại, số lượng nguyên liệu phải trao đổi để duy trì sự sống thì tỷ lệ với thể tích.

Cơ hội để trao đổi bị ảnh hưởng mạnh bởi số lượng tế bào. Một con vật đơn bào, như amip trong **Hình 40.3a**, có đủ diện tích bề mặt màng để tiếp xúc với môi trường nhằm thực hiện tất cả các trao đổi. Ngược lại, một động vật gồm rất nhiều tế bào, mỗi tế bào có màng sinh chất riêng mà qua đó có thể trao đổi chất với môi trường. Cơ cấu đa bào như vậy chỉ có thể hoạt động khi mỗi tế bào tiếp cận được với môi trường nước thích hợp, bên trong hoặc bên ngoài cơ thể con vật.

Nhiều động vật với cơ cấu bên trong đơn giản có sơ đồ cơ thể giúp trao đổi trực tiếp giữa môi trường bên ngoài với hầu như tất cả các tế bào. Ví dụ như con thuỷ tucus ngọt, có sơ đồ cơ thể dạng túi, có thành cơ thể chỉ gồm hai lớp tế bào (**Hình 40.3b**). Do xoang vị của nó mở



▲ Hình 40.2 Tiết hoá đồng quy ở các con vật bơi nhanh.



▲ Hình 40.3 Sự tiếp xúc với môi trường. (a) Trong cơ thể đơn bào, như amip, toàn bộ bề mặt tiếp xúc với môi trường. (b) Mặc dù tất cả động vật là đa bào, một số có cấu trúc đơn giản với hầu hết các tế bào tiếp xúc với môi trường. Ví dụ, cơ thể thuỷ tucus gồm hai lớp tế bào. Khi nước di chuyển vào và ra qua miệng thuỷ tucus, mỗi tế bào của cơ thể có thể trao đổi nguyên liệu trực tiếp với môi trường nước.

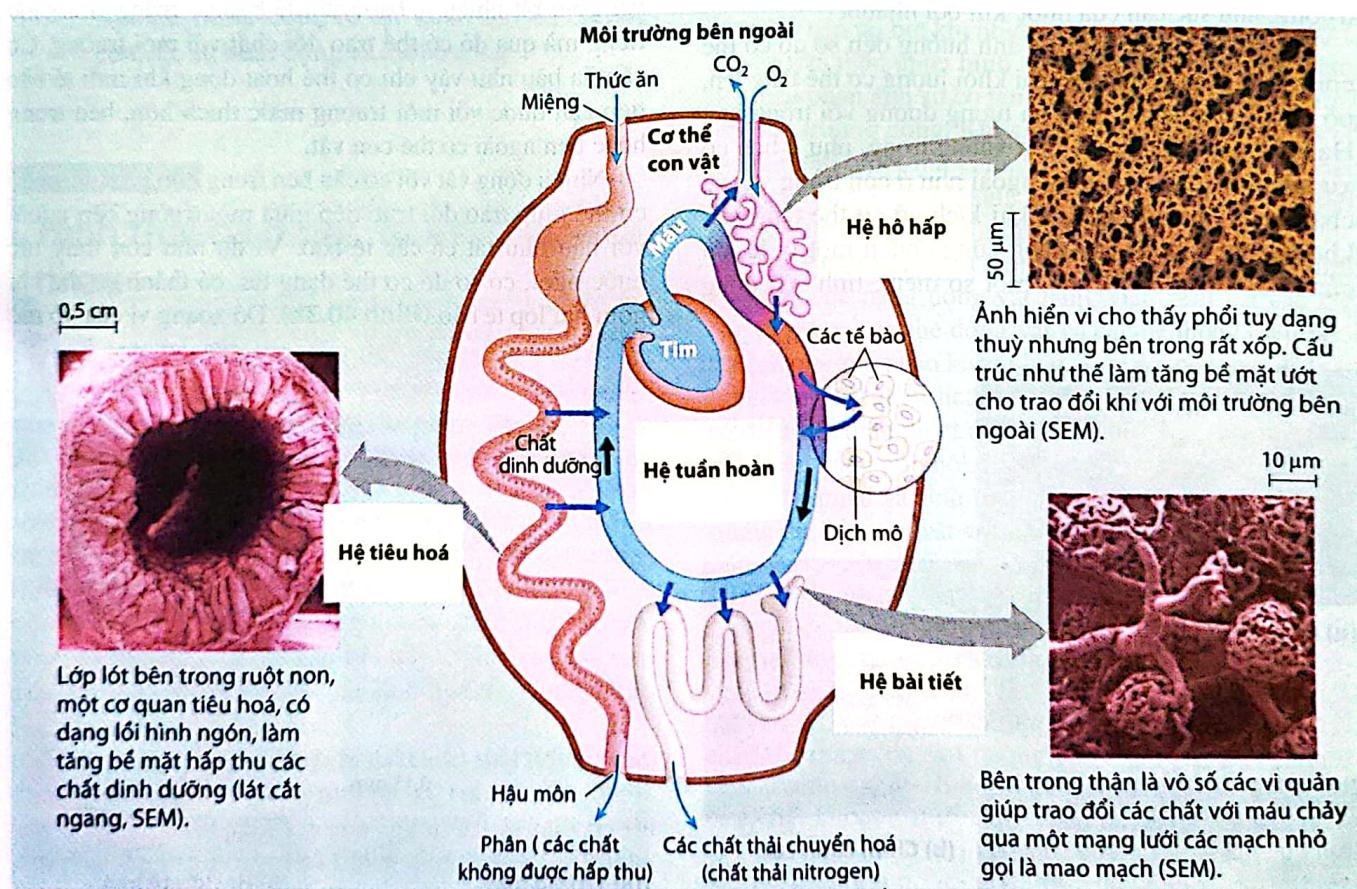
ra môi trường bên ngoài, cả lớp tế bào bên trong và lớp tế bào bên ngoài đều luôn tắm nước ao. Một thiết kế phổ biến khác, tiếp xúc trực tiếp với môi trường xung quanh là hình dạng cơ thể dẹp. Xem ví dụ như con sán dây ký sinh, có thể dài tới vài mét (xem Hình 33.12). Hình dạng dẹp đặt đa số tế bào tiếp xúc trực tiếp với môi trường chuyên hoá của nó – dịch ruột giàu chất dinh dưỡng của vật chủ cung cấp sống.

Đa số động vật có cấu trúc bên trong phức tạp hơn nhiều so với thuỷ tức và giun dẹp. Bao gồm khối đặc các tế bào, các con vật này có diện tích mặt ngoài là tương đối nhỏ so với thể tích của chúng. Khi số lượng tế bào tăng lên, tỷ lệ bề mặt ngoài của con vật trên tổng khối lượng giảm đi rõ rệt (xem Hình 6.8). Như so sánh giữa hai thái cực, tỷ lệ bề mặt ngoài trên thể tích của cá voi nhỏ hơn hàng trăm nghìn lần so với của rận nước (*Daphnia*). Tuy nhiên, mỗi tế bào của cá voi đều phải được tắm dịch và được cung cấp oxygen, chất dinh dưỡng và các tài nguyên khác. Điều đó được thực hiện ra sao?

Ở cá voi và nhiều động vật khác, các bề mặt gấp nếp hoặc phân nhánh mạnh là sự thích ứng tiến hoá giúp sự trao đổi thích đáng với môi trường (Hình 40.4). Trong tuyệt đại đa số trường hợp, các bề mặt này nằm trong cơ thể, bảo vệ cho các mô trao đổi mềm khỏi bị bào mòn hay khô nước và giúp tạo dáng con thoi cho cơ thể. Ở người, các hệ tiêu hoá, hô hấp, và tuần hoàn có bề mặt trao đổi bên trong cơ thể với môi trường có tổng diện tích gấp hơn 25 lần bề mặt da.

Dịch bên trong cơ thể liên kết các bề mặt trao đổi với các tế bào của cơ thể. Bên trong tất cả động vật, không gian giữa các tế bào được choán đầy dịch, thường gọi là **dịch kẽ** (interstitial fluid) (còn gọi là **dịch mô** – ND). Số đồ cơ thể phức tạp còn có dịch tuần hoàn, như máu. Sự trao đổi giữa dịch mô và dịch tuần hoàn giúp các tế bào trong toàn cơ thể thu nhận chất dinh dưỡng và giải tỏa các chất thải (xem Hình 40.4).

Mặc dù có đòi hỏi lớn hơn về trao đổi chất với môi trường, các sơ đồ cơ thể phức tạp có lợi thế rõ rệt so với



**Hình 40.4 Các bề mặt trao đổi bên trong của các động vật bậc cao.** Sơ đồ trên cho một tổng quan về các trao đổi hóa học giữa cơ thể động vật và môi trường. Đa số động vật có các bề mặt chuyên hoá cho trao đổi các chất hóa học với xung quanh. Các bề mặt này thường

là bên trong nhưng nối với môi trường bên ngoài qua các lỗ mở trên bề mặt cơ thể (thí dụ như miệng). Các bề mặt trao đổi phân nhánh nhỏ hoặc gấp nếp, tạo nên những vùng mặt rất lớn. Tất cả các hệ tiêu hoá, hô hấp, và bài tiết đều có các bề mặt trao đổi như thế. Hệ tuần hoàn

mang các chất hoá học vận chuyển qua các bề mặt đi khắp cơ thể.

**?** **Nói các bề mặt trao đổi như lớp lót của hệ tiêu hóa cả bên trong lẫn bên ngoài là có ý gì?**

các sơ đồ đơn giản. Ví dụ, bộ xương ngoài giúp bảo vệ khỏi các kè ăn thịt, và các cơ quan cảm giác có thể cung cấp các thông tin chi tiết về xung quanh. Các cơ quan tiêu hoá bên trong có thể tiêu hoá thức ăn một cách từ từ, đồng thời kiểm soát sự giải phóng năng lượng dự trữ. Hơn nữa, các hệ thống lọc chuyên hoá có thể điều chỉnh thành phần của dịch lỏng bên trong bao quanh các tế bào con vật. Bằng cách đó, con vật có thể duy trì môi trường ổn định trong khi sống trong môi trường bên ngoài biến đổi. Sơ đồ cơ thể bậc cao đặc biệt ưu thế với các con vật sống trên cạn, nơi có môi trường bên ngoài có thể biến đổi nhiều hơn.

### Các sơ đồ cơ thể được tổ chức theo cấp bậc

Các tế bào hình thành nên cơ thể động vật nhờ đặc tính nổi trội. Nhớ lại từ Chương 1 rằng các đặc tính nổi trội xuất hiện qua các cấp độ kế nhau về tổ chức cấu trúc và chức năng. Các tế bào tổ chức thành các mô, nhóm các tế bào có hình thái giống nhau và chung chức năng. Ở tất cả động vật, trừ những con quá đơn giản (như bọt biển), các mô khác nhau tiếp tục tổ chức thành các đơn vị chức năng gọi là các **cơ quan**. Nhóm các cơ quan cùng nhau hình thành một cấp độ tổ chức và điều phối cao hơn là **hệ cơ quan** (**Bảng 40.1**). Như vậy, ví dụ, da là một cơ quan trong hệ bao phủ, bảo vệ chống nhiễm trùng và điều hòa thân nhiệt.

Các cơ quan thường chứa các mô với các vai trò sinh lý khác nhau. Trong một số trường hợp, các vai trò khác nhau tới mức mà chúng ta liệt cơ quan đó vào nhiều hơn là một hệ cơ quan. Ví dụ, như tuyến tuy, sản sinh enzyme quan trọng trong hoạt động của hệ tiêu hoá và cũng điều

hoà mức đường trong máu như là một bộ phận thiết yếu của hệ nội tiết.

Khi xem xét cấp bậc tổ chức cơ thể từ dưới lên trên (từ tế bào tới hệ cơ quan) ta thấy các đặc tính nổi trội làm cơ sở cho các hệ cơ quan, khi xét thang cấp bậc từ trên xuống dưới ta thấy rõ cơ sở da lớp của sự chuyên hoá. Xem hệ tiêu hoá, ở người gồm miệng, họng, thực quản, dạ dày, ruột non và ruột già, các cơ quan phụ và hậu môn. Mỗi cơ quan có một vai trò đặc trưng trong tiêu hoá. Ví dụ, một vai trò quan trọng của dạ dày là bắt đầu phân giải protein. Quá trình này đòi hỏi sự nhào trộn bởi cơ dạ dày, cũng như các dịch tiêu hoá do lớp lót dạ dày tiết ra. Sản xuất dịch tiêu hoá lại cần phải có các loại tế bào chuyên hoá cao, một trong số đó sản xuất ra acid hydrochloric đậm đặc.

Đặc trưng chuyên hoá của sơ đồ cơ thể bậc cao dựa trên tổ hợp của một số không nhiều các loại tế bào và mô. Ví dụ, phổi và các mạch máu có chức năng khác nhau nhưng đều được lót bởi loại mô có cùng cấu trúc cơ bản và do vậy có nhiều tính chất chung. Để giới thiệu các tính chất chung này, tiếp dưới đây chúng tôi sẽ tổng quan về các loại mô chính ở động vật có xương sống. Trong các chương dưới nữa, chúng tôi sẽ thảo luận về các mô đã mô tả đóng góp như thế nào vào hoạt động của mỗi hệ cơ quan.

### Cấu trúc và chức năng của mô

Các mô động vật có 4 loại chính: biểu mô, mô liên kết, mô cơ và mô thần kinh. Chúng tôi khảo sát cấu trúc và chức năng của mỗi loại trong **Hình 40.5** và bài viết kèm theo, trên 4 trang tiếp theo.

**Bảng 40.1 Các hệ cơ quan: Các thành phần và chức năng chính ở thú**

Hệ cơ quan	Các thành phần chính	Các chức năng chính
Tiêu hoá	Miệng, họng, thực quản, dạ dày, ruột, gan, tụy, hậu môn	Chế biến thức ăn (nuốt, tiêu hoá, hấp thu, thải bã)
Tuần hoàn	Tim, các mạch máu, máu	Phân phối các nguyên liệu trong cơ thể
Hô hấp	Phổi, khí quản, các ống thở khác	Trao đổi khí (lấy oxygen, thải carbon dioxide)
Miễn dịch và bạch huyết	Tuỷ xương, các hạch bạch huyết, thymus, lách, các mạch bạch huyết, các tế bào bạch cầu	Bảo vệ cơ thể (chống nhiễm trùng và ung thư)
Bài tiết	Thận, niệu quản, bàng quang, niệu đạo	Loại bỏ các chất thải chuyển hoá; điều hoà cân bằng thẩm thấu của máu
Nội tiết	Tuyến yên, tuyến giáp, tuyến tuy, thượng thận, và các tuyến khác tiết hormone	Điều phối các hoạt động của cơ thể (như tiêu hoá và chuyển hoá)
Sinh sản	Buồng trứng hay tinh hoàn và các cơ quan liên quan	Sinh sản
Thần kinh	Não, tuỷ sống, các dây thần kinh, các cơ quan cảm giác	Điều phối các hoạt động của cơ thể; phát hiện các kích thích và thiết lập phản ứng với chúng
Da	Da và các dẫn xuất da (như lông, móng, các tuyến da)	Bảo vệ chống các hư hại cơ học, nhiễm trùng, khô nước; điều nhiệt
Xương	Bộ xương (xương, gân, dây chằng, sụn)	Chống đỡ, bảo vệ các cơ quan nội tạng, vận động
Cơ	Các cơ xương	Di chuyển và vận động

## Biểu mô

Như những lớp tế bào, biểu mô phủ lên phía ngoài cơ thể và lót các cơ quan và các xoang bên trong cơ thể. Những tế bào biểu mô xếp rất sát nhau, thường nhờ các mối nối kín (xem Hình 6.32), làm cho biểu mô có chức năng như hàng rào ngăn cản hư hại cơ học, các tác nhân gây bệnh, và chày mài dịch. Các tế bào của mô phủ hay biểu mô cũng tạo bế mặt hoạt động mạnh với môi trường. Ví dụ, biểu mô lót đường qua mũi có vai trò quan trọng trong khứu giác, cảm giác mùi.

Về hình dạng, các tế bào biểu mô có thể là hình hộp (như con súc sắc), trụ (như hàng gạch xếp đứng) hay dẹp (như gạch lát nền). Hơn nữa, các tế bào có thể sắp xếp trong *biểu mô đơn* (có một lớp đơn), *biểu mô kép* (nhiều lớp tế bào) hoặc *biểu mô giả kép* (một lớp tế bào có chiều cao khác nhau). Như thấy trong Hình 40.5, hình dạng và phân bố tế bào khác nhau tương quan với các chức năng khác nhau. Ví dụ như biểu mô trụ, có các tế bào với thể tích tế bào chất tương đối lớn, thường nằm ở vị trí quan trọng cho tiết hoặc hấp thu tích cực.

▼ Hình 40.5

### Khảo sát Cấu trúc và chức năng của các mô động vật

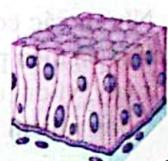
#### Biểu mô



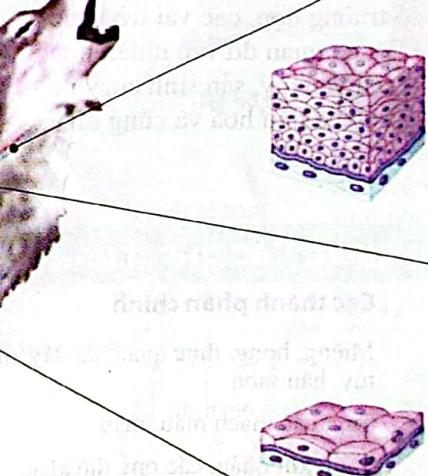
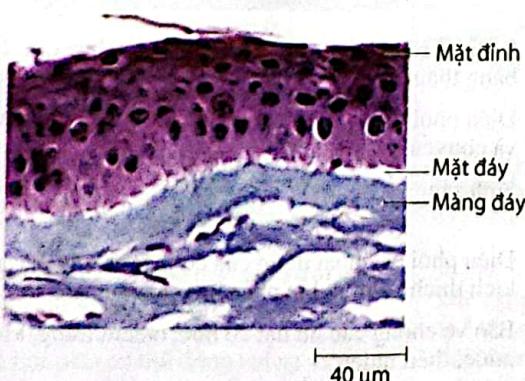
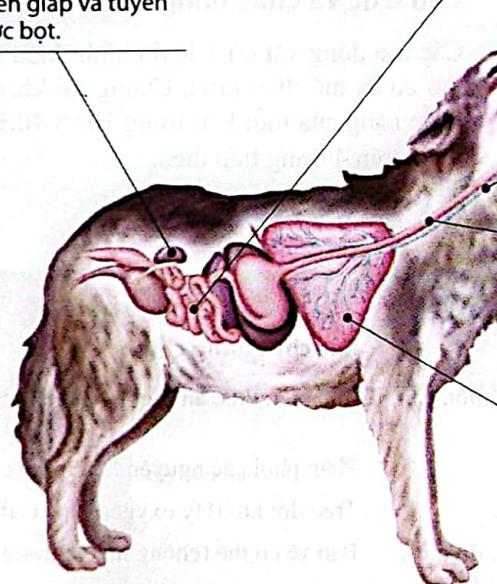
*Biểu mô đơn hộp*, với các tế bào hình hộp, chuyên hoá để tạo nên biểu mô ống thận và nhiều tuyến kẽ cả tuyến giáp và tuyến nước bọt.



*Biểu mô đơn trụ*, lót xoang ruột. Biểu mô này tiết dịch tiêu hoá và hấp thu các chất dinh dưỡng.



*Biểu mô trụ giả nhiều lớp* có lông rung hình thành màng nhầy lót một phần đường hô hấp của nhiều động vật có xương sống. Những chuyển động của lông rung làm di chuyển lớp nhầy trên bề mặt.



*Biểu mô nhiều lớp dẹp* tái sinh rất nhanh qua phân chia các tế bào gần màng đáy (xem phía dưới). Các tế bào mới đẩy lên phía ngoài, thay thế cho các tế bào đã tróc đi. Biểu mô này thường thấy ở các bề mặt dễ bị bào mòn, như mặt ngoài da và lớp lót thực quản, hậu môn và âm đạo.



*Biểu mô đơn dẹp*, mỏng và có kẽ hở, hoạt động trong trao đổi nguyên liệu qua khuếch tán. Loại biểu mô này lót các mạch máu, các nang, nơi mà sự khuếch tán khí và chất dinh dưỡng là tối quan trọng.

Tất cả các biểu mô đều phân cực, có nghĩa là chúng có hai phía khác nhau. Mặt đỉnh quay vào lồng ống (xoang) hoặc ra phía ngoài cơ quan và do đó tiếp xúc với dịch hoặc không khí. Đó chính là các bề mặt mà thường phủ bởi các màng lồi chuyên hoá. Ví dụ, biểu mô của ruột non được bao phủ bởi các vi nhung, những chồi lồi làm tăng bề mặt hấp thu các chất dinh dưỡng (xem Hình 40.4). Mặt đối lập của mỗi biểu mô là mặt đáy. Mặt đáy bám vào màng đáy, một màng dày khuôn ngoại bào ngăn cách biểu mô khỏi lớp bên dưới.

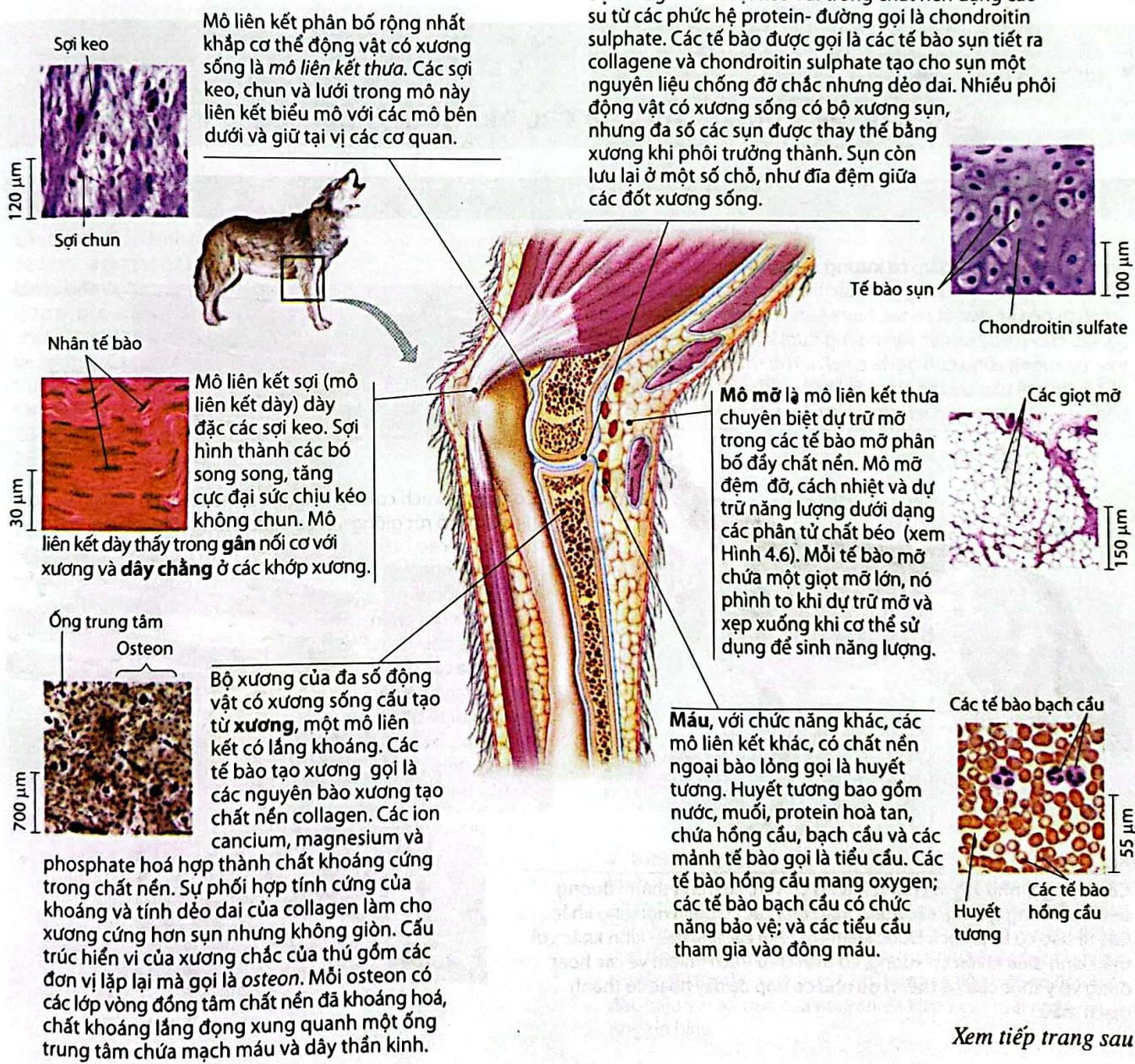
(Tất cả các ảnh trong hình đều là ảnh LM)

## Mô liên kết

Chức năng phổ biến nhất của mô liên kết là liên kết và hỗ trợ các mô khác trong cơ thể (xem Hình 40.5). Mô liên kết bao gồm các quản thể tế bào thưa thớt nằm rải rác trong chất nền ngoại bào. Chất nền thường gồm một mạng lưới các sợi vùi trong chất đồng nhất hoặc lỏng, hoặc gel đồng hoặc đặc. Sự khác nhau về cấu trúc chất nền phản ánh trong 6 loại mô liên kết ở động vật có xương sống: mô liên kết thưa, sụn, mô liên kết sợi, mô mỡ, máu và xương.

Các sợi của mô liên kết, cấu tạo từ protein và có ba loại: sợi keo, sợi chun và sợi lưới. Các sợi keo dẻo và dai. Chúng tạo từ collagen, protein có lẽ là giàu nhất về khối lượng trong thế giới động vật. Các sợi keo không co dãn nhưng chịu được lực kéo lớn. Các sợi chun có thể kéo dài được nhưng chúng chun lại mạnh và trở về trạng thái ban đầu khi thôi kéo. Như những sợi dài, các sợi chun cấu tạo từ protein gọi là elastin. Các sợi lưới (sợi vòng) rất mảnh và phân nhánh. Cấu tạo từ collagen và nối với các sợi

## Mô liên kết



Xem tiếp trang sau

keo, chúng tạo nên những tấm đan nối mô liên kết với các mô xung quanh. Nếu ta véo một nếp da trên mu bàn tay, các sợi keo và sợi chun sẽ giữ không cho mô bị kéo xa khỏi xương; các sợi chun sẽ hồi phục lại trạng thái ban đầu khi ta thôi véo.

Mô liên kết giữ đúng vị trí cho nhiều mô và cơ quan, có chứa rải rác các tế bào với các chức năng khác nhau. Trong số các tế bào đó có hai loại nổi trội: nguyên bào sợi và đại thực bào. **Nguyên bào sợi** (fibroblast) tiết các protein là thành phần của các sợi ngoại bào. **Các đại thực bào** là các tế bào chu du trong lưới sợi, thực bào các phần tử ngoại lai và các mảnh vụn của các tế bào chết (xem Chương 6)

### Mô cơ

Mô chịu trách nhiệm về tất cả các loại vận động của cơ thể là **mô cơ**. Tất cả các tế bào cơ có chứa các sợi gồm các protein actin và myosin, chúng phối hợp cùng nhau làm cho cơ co rút. Mô cơ là mô có khối lượng lớn nhất

trong cơ thể của nhiều động vật, và hoạt động của cơ là hoạt động tế bào tiêu tốn nhiều năng lượng ở những con vật năng động. Hình 40.5 trình bày ba loại mô cơ trong cơ thể động vật có xương sống: cơ xương, cơ tim và cơ trơn.

### Mô thần kinh

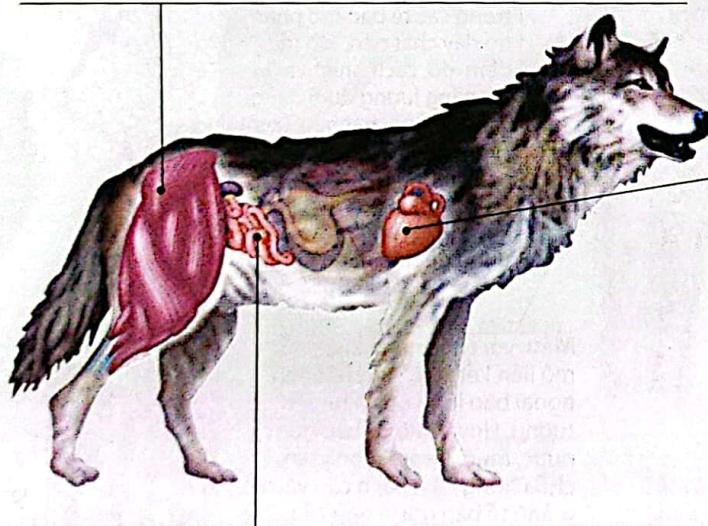
Chức năng của **mô thần kinh** là nhận cảm các kích thích và truyền tín hiệu dưới dạng các xung thần kinh từ bộ phận này tới bộ phận khác của cơ thể con vật. Mô thần kinh có chứa các **neuron**, hay tế bào thần kinh, có các sợi trục dài chuyên hoá cho dẫn truyền xung động (xem Hình 40.5). Mô thần kinh cũng bao gồm các dạng khác nhau của các **tế bào thần kinh đệm**, hay **thần kinh đệm**, giúp nuôi dưỡng, cách điện, và hồi phục neuron. Ở nhiều động vật, sự tập trung mô thần kinh hình thành não, một trung tâm xử lý thông tin. Như sẽ thảo luận bên dưới, các neuron có vai trò thiết yếu trong điều hành nhiều chức năng sinh lý của con vật.

### ▼ Hình 40.5 (tiếp theo)

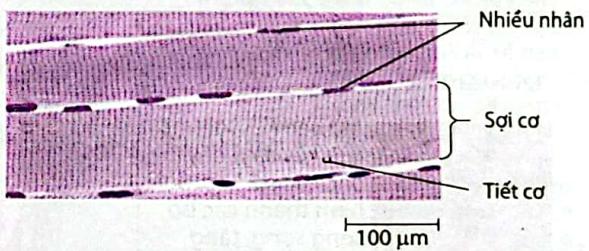
## Khảo sát Cấu trúc và chức năng của các mô động vật

### Mô cơ

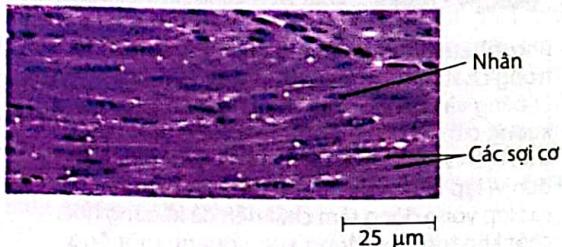
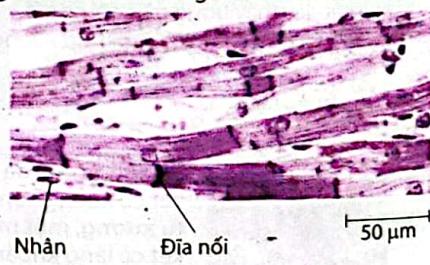
Bấm vào xương qua gân, **cơ xương** chịu trách nhiệm về các vận động có ý thức. Cơ xương gồm các bó tế bào dài gọi là sợi cơ. Sự phân bố các đơn vị co rút, hay các tiết cơ, dọc theo chiều dài sợi tạo cho sợi cơ có các vân ngang dưới kính hiển vi thường. Do vậy, cơ xương cũng còn gọi là cơ vân. Thú trưởng thành có một số cố định tế bào cơ; tạo cơ có lẽ không do sự tăng số lượng tế bào cơ mà là do sự lớn lên của các tế bào đã có sẵn.



**Cơ trơn**, gọi như vậy vì chúng không có vân, có trong thành đường tiêu hoá, bàng quang, các động mạch, và các cơ quan nội tạng khác. Các tế bào có hình thoi, được kiểm soát bởi các loại thần kinh khác với thần kinh điều khiển cơ xương, cơ trơn chịu trách nhiệm về các hoạt động vô ý thức của cơ thể, ví dụ như co bóp dạ dày hoặc co thành mạch máu.



**Cơ tim** tạo vách co bóp của tim. Đó là cơ dạng cơ vân và có tính chất co rút giống với cơ vân. Không như cơ vân, cơ tim thực hiện các nhiệm vụ ngoài ý thức: co bóp tim. Các sợi cơ tim phân nhánh và nối với nhau qua các đĩa nối, đĩa này truyền tín hiệu từ tế bào này sang tế bào khác và giúp đồng bộ hoá tim đập.



## Điều phối và kiểm soát

Các mô, cơ quan, và các hệ cơ quan của con vật phải hoạt động phối hợp với nhau. Ví dụ, trong quá trình lặn lâu, sự tử biễn trong Hình 40.2 giảm nhịp tim, xẹp phổi và giảm thân nhiệt trong khi bơi về phía trước nhờ vây đuôi. Để điều phối hoạt động của toàn cơ thể cần có truyền tin. Vậy các tín hiệu nào được sử dụng? Các tín hiệu được truyền đi như thế nào trong cơ thể? Có hai trả lời cho các câu hỏi này, phản ánh hai hệ thống điều phối và kiểm soát chính: Hệ nội tiết và hệ thần kinh (Hình 40.6). Trong hệ thống nội tiết, các phân tử tín hiệu được các tế bào nội tiết tiết vào dòng máu để đi đến các vị trí khác trong cơ thể. Trong hệ thần kinh, các neuron truyền thông tin giữa các khu vực đặc trưng.

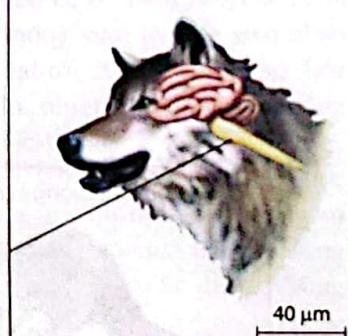
Các phân tử tín hiệu được phát tán đi khắp cơ thể bằng hệ nội tiết và được gọi là các **hormone**. Các hormone

khác nhau có những tác động khác nhau, và chỉ tế bào nào có thụ thể với hormone thì mới đáp ứng (**Hình 40.6a**). Tuỳ thuộc vào việc tế bào nào có thụ thể với hormone đó, hormone có thể tác động trong một khu vực hoặc ở mọi chỗ trong khắp cơ thể. Các tế bào, đến lượt mình, lại có thể biểu hiện nhiều hơn là một loại thụ thể. Như vậy, các tế bào trong buồng trứng và tinh hoàn được điều chỉnh không chỉ bởi các hormone sinh dục mà còn bởi các hormone chuyển hoá. Những hormone như thế bao gồm insulin, kiểm soát mức glucose trong máu bằng cách liên kết và điều chỉnh có lẽ mọi tế bào bên ngoài não bộ.

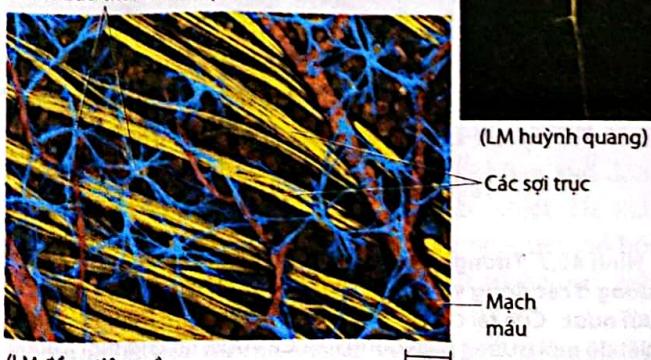
Các hormone hoạt động tương đối chậm. Cần vài giây đối với insulin và các hormone khác để giải phóng vào dòng máu và được mang đi khắp cơ thể. Tác động hormone thường kéo dài, do hormone duy trì trong máu và tác động đến mô đích trong nhiều giây, nhiều phút hoặc thậm chí hàng giờ.

### Mô thần kinh

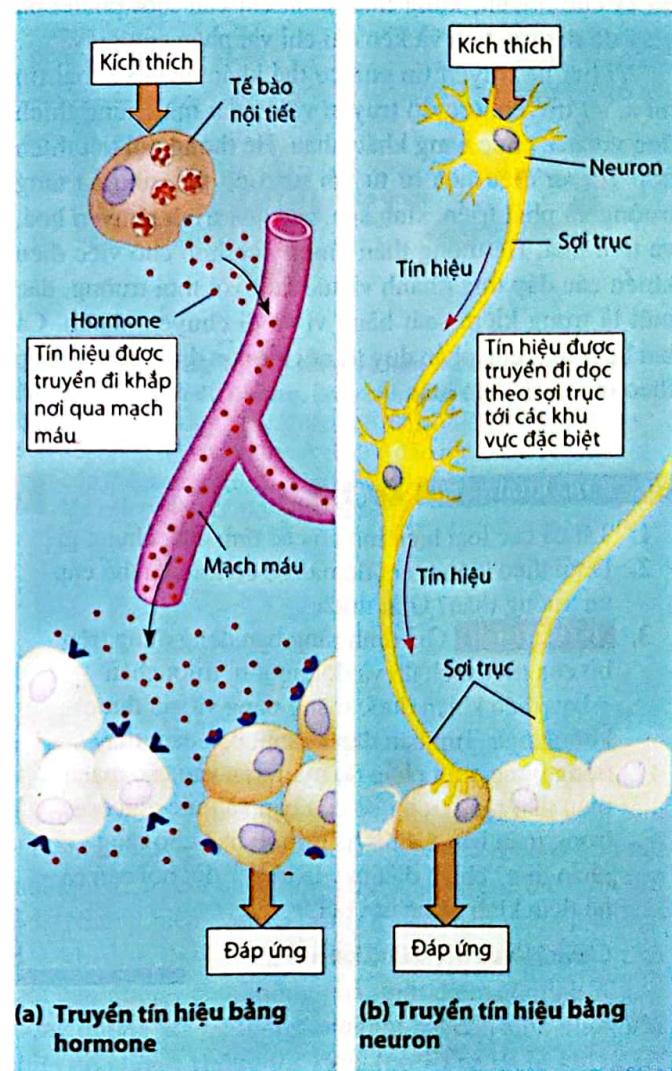
Các tế bào thần kinh (các neuron) là đơn vị cơ bản của hệ thần kinh. Neuron bao gồm thân tế bào với hai hay nhiều chồi dài gọi là các sợi nhánh và sợi trực. Các sợi nhánh truyền tín hiệu từ đầu mút tới các phần khác của tế bào. Các sợi trực thường xếp thành bó trong các dây thần kinh, truyền tín hiệu tới các neuron khác hay tới giác quan, cấu trúc ví dụ như tế bào cơ thực hiện phản ứng của cơ thể. Các tế bào thần kinh đệm nâng đỡ giúp neuron hoạt động được chính xác.



Các tế bào thần kinh đệm



(LM đồng tiêu cự)



▲ **Hình 40.6** Sự truyền tín hiệu trong hệ nội tiết và hệ thần kinh. Các tế bào nội tiết tiết ra các hormone đặc hiệu — các phân tử truyền tin (chỉ bằng các chấm đỏ) — vào dòng máu. Chỉ những tế bào nào có thụ thể tương ứng mới nhận và đáp ứng tín hiệu. Các tế bào thần kinh (các neuron) phát tín hiệu truyền đi dọc theo sợi trực. Chỉ những tế bào nào có liên kết đặc hiệu với sợi trực của neuron đã kích hoạt mới nhận và đáp ứng tín hiệu.

Trong hệ thần kinh, tín hiệu không phát tán đi khắp cơ thể. Thay vì như thế, mỗi tín hiệu, được gọi là xung thần kinh, di đến tế bào đích dọc theo một con đường truyền tinh tế, gồm chủ yếu là các chồi kéo dài của neuron gọi là các sợi trục (**Hình 40.6b**). Bốn loại tế bào tiếp nhận xung thần kinh: các neuron khác, các tế bào cơ, các tế bào nội tiết, các tế bào ngoại tiết. Không giống như hệ nội tiết, hệ thần kinh truyền thông tin theo *cung đường* truyền tín hiệu. Ví dụ, con người có thể phân biệt các nốt nhạc vì tần số mỗi nốt hoạt hoá các neuron khác nhau nối từ tai tới não.

Sự truyền tín hiệu trong hệ thần kinh thường gồm nhiều hơn là một loại tín hiệu, các xung thần kinh truyền bên trong sợi trục, đối khi di một khoảng cách dài, bằng cách thay đổi điện thế. Nhưng trong nhiều trường hợp, sự truyền tín hiệu từ neuron này sang neuron khác lại bao gồm những tín hiệu hoá học ngắn. Nói chung, sự truyền tín là cực nhanh; xung thần kinh chỉ cần một phần của giây để đạt tới đích và kéo dài chỉ vài phần của giây.

Vì hai hệ truyền tin của cơ thể khác nhau về loại tín hiệu, sự truyền, tốc độ truyền và độ dài mà chúng thích ứng với các chức năng khác nhau. Hệ thống nội tiết thích hợp với sự điều hoà từ từ với toàn cơ thể, như tăng trưởng và phát triển, sinh sản, các quá trình chuyển hoá, và tiêu hoá. Hệ thống thần kinh thích hợp cho việc điều khiển các đáp ứng nhanh và tức thời với môi trường, đặc biệt là trong kiểm soát hành vi và di chuyển nhanh. Cả hai hệ thống góp phần duy trì nội môi ổn định, vấn đề tiếp theo mà ta sẽ thảo luận.

### KIỂM TRA KHÁI NIỆM

## 40.1

- Tất cả các loại biểu mô có các tính chất chung gì?
- Dưới điều kiện nhiệt độ nào sẽ có lợi nếu thả cùp tai xuống thân? Giải thích.
- ĐIỀU GÌ NẾU?** Giả định rằng bạn đang đứng trên bờ của một vách đá và đột ngột bị trượt chân – bạn điều khiển được thẳng bằng và giữ được không ngã. Tím bạn đậm nhanh, bạn cảm thấy nóng bức, một phần do máu tràn vào các mạch máu dẫn rộng trong cơ của bạn và mức glucose trong máu bạn đạt đỉnh. Tại sao bạn cho rằng phản ứng “chiến đấu hay là chạy” đòi hỏi cần cả hệ thần kinh và hệ nội tiết?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

### KHÁI NIỆM

## 40.2

### Các cung điều hoà ngược duy trì nội môi ở nhiều động vật

Tưởng tượng rằng thân nhiệt bạn tăng lên mỗi khi bạn tắm nước nóng hoặc bạn uống một ly cà phê nóng. Điều

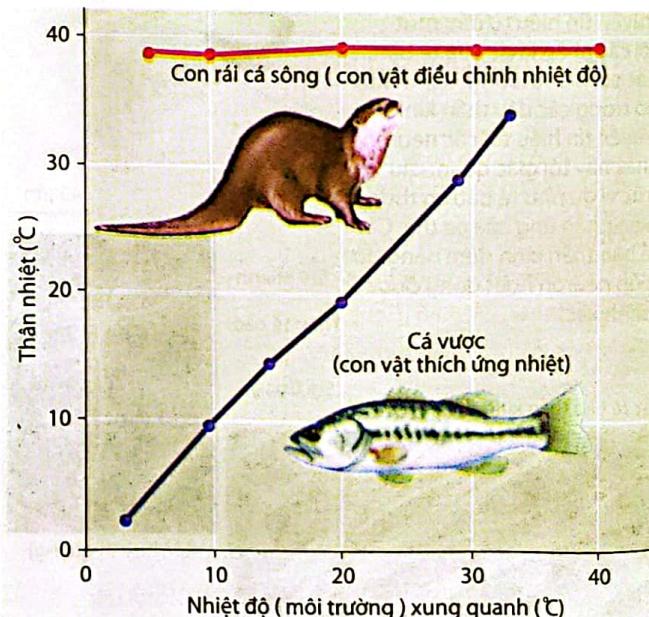
hoà trạng thái của nội môi là một đòi hỏi lớn đối với cơ thể động vật. Đối mặt với môi trường biến động, con vật điều chỉnh nội môi hoặc bằng cách điều chỉnh hoặc bằng cách thích ứng.

### Điều chỉnh và thích ứng

Những con vật gọi là động vật **điều chỉnh** đối với sự biến đổi môi trường nhất định nếu chúng sử dụng cơ chế kiểm soát bên trong để điều chỉnh các biến đổi bên trong chống lại sự biến động bên ngoài. Ví dụ, con rái cá trong **Hình 40.7** là con vật điều chỉnh nhiệt, luôn giữ thân nhiệt không phụ thuộc vào nhiệt độ nước mà nó bơi lặn.

Những con vật gọi là động vật **thích ứng** đối với sự biến đổi môi trường nhất định nếu chúng cho phép các điều kiện bên trong cũng biến đổi phù hợp với các biến đổi bên ngoài. Ví dụ, cá vược trong **Hình 40.7** có nhiệt độ cơ thể thích ứng theo nhiệt độ của hồ nước. Khi nước ấm lên hay lạnh đi, các tế bào con cá cũng biến đổi theo như thế. Một số động vật phù hợp với môi trường ổn định hơn. Ví dụ, nhiều động vật không xương sống ở biển, như cua nhện của giống *Libinia*, cho phép nồng độ chất tan bên trong phù hợp với nồng độ chất tan tương đối ổn định của nước biển.

Điều chỉnh và thích ứng là hai thái cực của một chuỗi liên tục. Con vật có thể điều chỉnh một số điều kiện bên trong khi lại cho các điều kiện khác thích ứng theo môi trường. Ví dụ, mặc dù cá vược cho thân nhiệt phù hợp theo nhiệt độ của nước, nồng độ chất tan trong máu và trong dịch mô khác nhiều so với trong nước hồ mà nó



▲ **Hình 40.7** Tương quan giữa thân nhiệt và nhiệt độ môi trường ở các động vật điều chỉnh và thích ứng nhiệt sống dưới nước. Con rái cá điều chỉnh thân nhiệt, giữ ổn định khi nhiệt độ môi trường biến động lớn. Cá vược, lại cho môi trường bên trong thích ứng theo nhiệt độ nước.

sống. Sự sai khác này có được là do giải phẫu và sinh lý cá cho phép điều chỉnh những biến đổi bên trong về nồng độ chất tan. (Bạn sẽ biết nhiều hơn về cơ chế điều chỉnh này trong Chương 44.)

## Cân bằng nội môi

Thân nhiệt ổn định của rái cá và nồng độ chất tan không đổi của cá vược nước ngọt là những ví dụ về cân bằng nội môi, tức là “trạng thái ổn định” hay cân bằng môi trường trong cơ thể. Để đạt được cân bằng nội môi, con vật duy trì tương đối cố định môi trường bên trong thậm chí cả khi môi trường bên ngoài biến động lớn.

Như các con vật khác, con người giữ cân bằng đối với nhiều tính chất hoá học và lý học. Ví dụ, thân nhiệt người giữ ổn định ở nhiệt độ khoảng  $37^{\circ}\text{C}$  ( $98.6^{\circ}\text{F}$ ) và pH của máu và dịch mỏ trong khoảng  $0.1 - 7.4$ . Cơ thể cũng điều chỉnh nồng độ glucose trong máu ổn định khoảng  $90\text{ mg /100ml máu}$ .

## Cơ chế cân bằng nội môi

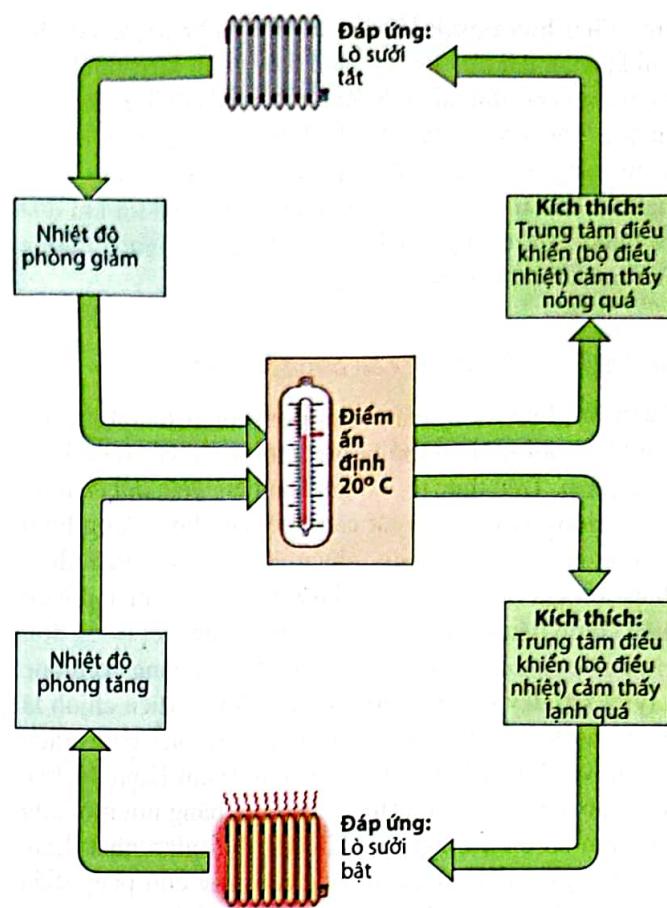
Trước khi khảo sát cân bằng nội môi ở động vật, trước tiên ta hãy xem những ví dụ với vật liệu không sống: sự điều chỉnh nhiệt độ phòng (Hình 40.8). Ta giả thiết rằng muốn giữ nhiệt độ trong nhà là  $20^{\circ}\text{C}$  ( $68^{\circ}\text{F}$ ) là nhiệt độ tốt nhất cho hoạt động bình thường. Chúng ta hiệu chỉnh thiết bị điều khiển – bộ điều nhiệt – ở  $20^{\circ}\text{C}$  và cho phép nhiệt kế trong bộ điều nhiệt điều chỉnh nhiệt độ. Nếu nhiệt độ phòng xuống dưới  $20^{\circ}\text{C}$ , bộ điều nhiệt sẽ phản ứng bằng cách bật điện hệ thống sưởi lò sưởi sinh nhiệt cho tới khi nhiệt độ phòng đạt tới  $20^{\circ}\text{C}$ , lúc này bộ điều nhiệt tắt lò sưởi. Lúc nào đó, nhiệt độ phòng lại xuống dưới  $20^{\circ}\text{C}$ , bộ điều nhiệt lại kích hoạt chu kỳ sưởi khác.

Giống như hệ thống sưởi ấm nhà, con vật đạt được cân bằng nội môi bằng cách giữ ổn định các thông số biến đổi như thân nhiệt hay nồng độ chất tan vào đúng hay gần đúng một giá trị riêng hay **điểm ổn định**. Những biến động lên trên hay xuống dưới điểm ổn định sẽ là các kích thích. Thụ thể, hay **sensor**, phát hiện kích thích và kích hoạt **đáp ứng**, một hoạt động sinh lý giúp điều chỉnh các biến động quay về điểm ổn định. Trong ví dụ sưởi ấm nhà, nhiệt kế có vai trò như sensor (thụ thể) và lò sưởi tạo đáp ứng.

## Cung điều hoà ngược trong cân bằng nội môi

Giống như ví mạch trong Hình 40.8, cân bằng nội môi ở động vật dựa trên chủ yếu là **điều hoà ngược âm tính**, đáp ứng làm giảm kích thích. Ví dụ, khi bạn vận động mạnh, bạn sản sinh nhiệt làm tăng thân nhiệt. Hệ thần kinh bạn phát hiện sự tăng này và kích hoạt tiết mồ hôi. Khi ra mồ hôi, sự bay hơi da ướt làm mát cơ thể bạn, giúp cho thân nhiệt quay về điểm ổn định.

Cân bằng nội môi là sự cân bằng động, sự tương tác giữa các tác nhân bên ngoài có xu hướng làm thay đổi



▲ Hình 40.8 Ví dụ không sống về liên hệ ngược âm tính: điều chỉnh nhiệt độ phòng. Điều chỉnh nhiệt độ phòng phụ thuộc vào trung tâm điều khiển (bộ điều nhiệt), nó phát hiện biến đổi nhiệt độ và kích hoạt cơ chế đảo ngược sự thay đổi.

?

Lắp thêm máy điều hoà nhiệt độ vào hệ thống sẽ giúp xác lập cân bằng nội môi như thế nào?

nội môi và các cơ chế kiểm soát bên trong chống lại các biến đổi đó. Chú ý rằng các đáp ứng sinh lý đối với kích thích không tức thời, giống như bật lò sưởi không làm cho phòng ấm lên ngay tức khắc. Kết quả là cân bằng nội môi làm giảm bớt chứ không thể loại trừ các biến đổi nội môi. Những biến động bổ sung xảy ra nếu sự biến đổi có một **khoảng dao động bình thường** – giới hạn trên và giới hạn dưới – chứ không phải một điểm ổn định. Cũng tương đương với hệ thống sưởi ấm bắt đầu sinh nhiệt khi nhiệt độ phòng xuống tới  $19^{\circ}\text{C}$  ( $66^{\circ}\text{F}$ ) và tắt lò khi nhiệt độ phòng đạt  $21^{\circ}\text{C}$  ( $70^{\circ}\text{F}$ ). Bất kể là có một điểm hay một khoảng dao động bình thường, cân bằng nội môi được tăng cường bởi cơ chế làm giảm sự biến động, như sự cách nhiệt với trường hợp nhiệt độ và độ ẩm sinh lý trong trường hợp pH.

Mặc dù cũng có cung điều hoà dương tính ở động vật, cung điều chỉnh này thường không đóng góp gì cho cân bằng nội môi. Không như điều hoà ngược âm

## Quá trình điều hoà thân nhiệt được thực hiện qua hình thái, chức năng và tập tính

Trong mục này, chúng ta sẽ xem xét sự điều hoà thân nhiệt như một ví dụ về hình thái và chức năng phối hợp với nhau như thế nào để điều chỉnh nội môi con vật. Trong các chương dưới sẽ thảo luận về sự tham gia duy trì nội môi của các hệ thống sinh lý khác.

**Điều hoà thân nhiệt** là quá trình mà con vật duy trì nhiệt độ nội môi trong khoảng có thể chịu được. Điều nhiệt có tầm quan trọng sống còn vì đa số các quá trình sinh lý, sinh hoá rất nhạy cảm với các biến đổi thân nhiệt. Khi nhiệt độ giảm đi mỗi  $10^{\circ}$  ( $18^{\circ}\text{F}$ ), tốc độ của đa số phản ứng enzym giảm đi 2 đến 3 lần. Nhiệt độ tăng làm tăng nhanh phản ứng nhưng làm cho một số enzyme trở nên kém hoạt tính. Ví dụ, các phân tử hemoglobin mang oxygen liên kết kém hiệu quả với oxygen khi nhiệt độ tăng lên. Các màng cũng biến đổi tính chất, trở nên lỏng hơn hoặc trở nên cứng hơn khi nhiệt độ cao lên hoặc lạnh đi.

Mỗi loài động vật có một dãy nhiệt độ tối ưu. Sự điều hoà nhiệt độ giúp duy trì nhiệt độ cơ thể trong dãy tốt nhất cho phép các tế bào hoạt động có hiệu quả ngay cả khi có sự dao động nhiệt độ bên ngoài.

### Nội nhiệt và ngoại nhiệt

Chuyển hoá bên trong và môi trường bên ngoài cung cấp nguồn nhiệt cho điều hoà thân nhiệt. Chim và thú chủ yếu là **nội nhiệt**, có nghĩa là chúng được sưởi ấm nhờ nhiệt từ chuyển hoá. Một số bò sát, một số cá và đa số các loài côn trùng cũng nội nhiệt. Ngược lại, lưỡng thê, thằn lằn, rắn, rùa, đa số cá và đa số động vật không xương sống là **ngoại nhiệt**, có nghĩa là nhiệt của chúng lấy chủ yếu từ môi trường bên ngoài.

Các động vật điều hoà nhiệt chủ yếu theo kiểu nội nhiệt cũng được gọi là động vật nội nhiệt và động vật điều hoà nhiệt chủ yếu kiểu ngoại nhiệt cũng được gọi là động vật ngoại nhiệt. Phải nhớ là nội nhiệt và ngoại nhiệt không phải là các phương thức điều nhiệt loại trừ nhau. Ví dụ, chim chủ yếu là nội nhiệt, nhưng chúng có thể phơi nắng cho ấm vào các buổi sáng lạnh, giống như đa số thằn lằn biến nhiệt vẫn làm thế.

Các động vật nội nhiệt có thể duy trì thân nhiệt ổn định chống lại mọi thay đổi lớn về nhiệt độ của môi trường bên ngoài. Ví dụ, có ít loài ngoại nhiệt có thể hoạt động trong thời tiết dưới không độ là thời tiết mùa đông của đa phần bề mặt trái đất, nhưng lại có nhiều loài nội nhiệt hoạt động tốt trong những điều kiện khắc nghiệt như vậy (Hình 40.9a). Trong môi trường lạnh, bọn nội nhiệt tạo đủ nhiệt để giữ cho thân thể ấm hơn môi trường. Trong môi trường nóng, các động vật có xương sống nội

### KIỂM TRA KHÁI NIỆM 40.2

- Định nghĩa cân bằng nội môi như là một môi trường bên trong ổn định liệu có chính xác không? Giải thích.
- Mô tả sự sai khác giữa cung điều hoà ngược âm tính với cung điều hoà ngược dương tính.
- ĐIỀU GÌ NẾU?** Nếu bạn quyết định vị trí đặt bộ điều nhiệt trong nhà, bạn phải dựa vào những điều gì để đưa ra quyết định đó? Các tác nhân này có liên quan gì tới các vị trí của vô số các sensor (thụ thể) kiểm soát cân bằng nội môi trong não người?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

tính, điều hoà ngược dương tính kích hoạt các cơ chế làm khuếch đại chứ không phải làm giảm kích thích. Ví dụ, trong quá trình đẻ con, áp lực của đâu đứa trẻ lên các thụ thể gần với cửa tử cung kích thích tử cung co lại. Sự co tử cung làm tăng thêm áp lực lên cửa tử cung, tăng mạnh thêm sự co và tăng hơn nữa áp lực cho tới khi đứa trẻ được sinh ra. Bằng cách này, điều hoà ngược dương tính hoàn tất quá trình sinh đẻ.

### Những biến đổi trong cân bằng nội môi

Điểm ổn định và khoảng dao động bình thường trong cân bằng nội môi có thể bị biến đổi trong các điều kiện khác nhau. Trên thực tế, cái gọi là những *biến đổi có điều chỉnh* trong nội môi là rất cần thiết cho hoạt động bình thường của cơ thể. Ví dụ, nhiều động vật có thân nhiệt thấp hơn khi ngủ so với khi thức. Một số các biến đổi có điều chỉnh liên quan tới một giai đoạn đặc biệt trong đời, ví dụ như sự dịch chuyển cơ bản trong cân bằng hormone xảy ra khi dậy thì. Một số các biến đổi có điều chỉnh là theo chu kỳ, như sự biến đổi mức hormone chịu trách nhiệm về chu kỳ kinh nguyệt phụ nữ (xem Hình 46.14). Với khoảng thời gian ngắn, cơ chế cân bằng nội môi duy trì điểm ổn định trong một khoảng thời gian nhất định, với thời gian dài hơn, cân bằng nội môi cho phép điều chỉnh lại điểm ổn định và do đó điều chỉnh lại môi trường bên trong cơ thể.

Một cách mà theo đó khoảng dao động bình thường của cân bằng nội môi có thể bị thay đổi thông qua **thích nghi khí hậu**, quá trình làm cho con vật phù hợp với các biến đổi của môi trường bên ngoài. Ví dụ, khi nai sừng tấm hoặc các thú khác từ vùng thấp lên vùng núi cao, những biến đổi xảy ra chỉ một vài ngày đã tăng cường hoạt động trong nồng độ oxygen thấp hơn. Những biến đổi này bao gồm tăng cường dòng máu tới phổi và tăng cường sản xuất hồng cầu mang oxygen. Chú ý là thích nghi khí hậu, sự biến đổi tạm thời trong cuộc đời con vật, không được nhầm với sự thích nghi, một quá trình biến đổi trong quần thể là kết quả của chọn lọc tự nhiên tác động qua nhiều thế hệ.

### KIỂM TRA KHÁI NIỆM 40.2

- Định nghĩa cân bằng nội môi như là một môi trường bên trong ổn định liệu có chính xác không? Giải thích.
- Mô tả sự sai khác giữa cung điều hoà ngược âm tính với cung điều hoà ngược dương tính.
- ĐIỀU GÌ NẾU?** Nếu bạn quyết định vị trí đặt bộ điều nhiệt trong nhà, bạn phải dựa vào những điều gì để đưa ra quyết định đó? Các tác nhân này có liên quan gì tới các vị trí của vô số các sensor (thụ thể) kiểm soát cân bằng nội môi trong não người?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.



(a) Hải mã, con nội nhiệt



(b) Thằn lằn, con ngoại nhiệt

▲ Hình 40.9 Nội nhiệt và ngoại nhiệt.

nhiệt có cơ chế để làm mát cơ thể, giúp chúng chịu được cái nóng mà bọn ngoại nhiệt không chịu được.

Do nguồn nhiệt của chúng chủ yếu là từ môi trường, động vật ngoại nhiệt tiêu thụ một lượng thức ăn ít hơn nhiều so với động vật nội nhiệt cùng kích cỡ - một lợi thế khi nguồn thức ăn là có hạn. Bọn ngoại nhiệt cũng thường chịu được khoảng biến đổi rộng hơn của môi trường bên trong. Mặc dù bọn ngoại nhiệt không tạo đủ nhiệt cho điều hòa thân nhiệt, nhiều loài điều hòa thân nhiệt qua tập tính, ví dụ như chui vào bóng râm hoặc phơi nắng (Hình 40.9b). Nói chung, ngoại nhiệt là có hiệu quả và là chiến lược thành công trong đa số môi trường, như ta thấy sự phong phú và đa dạng các con vật ngoại nhiệt.

### Sự biến đổi thân nhiệt

Các con vật có thể có thân nhiệt không đổi hay biến đổi. Những con vật có thân nhiệt biến đổi theo môi trường thì gọi là động vật *biến nhiệt* (poikilotherm, từ chữ Hy Lạp, poikilo là biến đổi). Ngược lại, bọn *hằng nhiệt* (homeotherm) có thân nhiệt tương đối hằng định. Ví dụ, cá vược là biến nhiệt và rái cá sông là hằng nhiệt (xem Hình 40.7).

Qua mô tả các con vật nội nhiệt và ngoại nhiệt, có vẻ tất cả bọn ngoại nhiệt phải là biến nhiệt và tất cả bọn nội nhiệt đều là hằng nhiệt. Trên thực tế, không có mối tương quan cố định giữa nguồn nhiệt và độ ổn định thân nhiệt. Ví dụ, nhiều loài ngoại nhiệt như nhiều cá biển

và côn trùng sống trong nước với nhiệt độ ổn định hơn nhiều so với thân nhiệt của bọn nội nhiệt như người và các thú khác. Ngược lại, thân nhiệt của một số ít bọn nội nhiệt lại biến động khá nhiều. Ví dụ, dơi và chim ruồi có chu kỳ rời vào trạng thái bất hoạt với thân nhiệt thấp hơn bình thường.

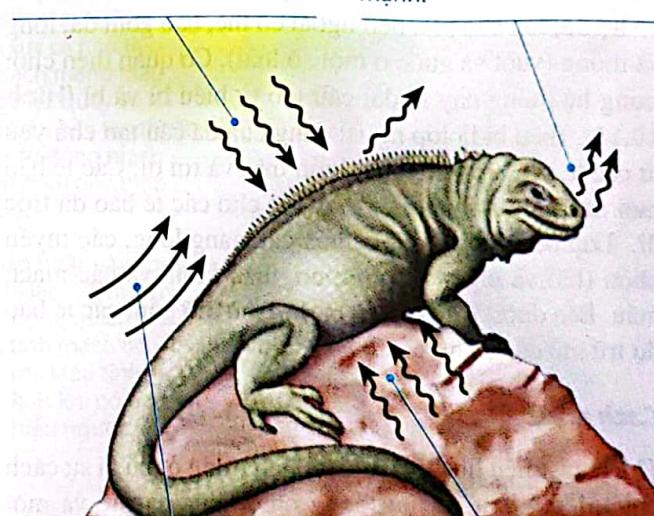
Người ta thường sai lầm cho rằng các con ngoại nhiệt là "máu lạnh" và các con nội nhiệt là "máu nóng". Con ngoại nhiệt không nhất thiết là có thân nhiệt thấp. Thực tế, khi phơi ngoài nắng, nhiều con thằn lằn ngoại nhiệt có thân nhiệt cao hơn ở động vật có vú. Như vậy, thuật ngữ máu lạnh hay máu nóng là sai và cần phải loại bỏ khỏi từ vựng khoa học.

### Cân bằng thu và mất nhiệt

Điều hoà thân nhiệt phụ thuộc vào khả năng con vật kiểm soát sự trao đổi nhiệt với môi trường. Bất kỳ cơ thể sinh vật nào, cũng như bất kỳ vật gì, trao đổi nhiệt qua bốn quá trình vật lý: dẫn nhiệt, đối lưu nhiệt, bức xạ và bay hơi. Hình 40.10 phân biệt các quá trình này. Quá trình tạo ra dòng trao đổi nhiệt bên trong cơ thể và giữa cơ thể

**Bức xạ** là sự phát ra sóng điện từ bởi tất cả các vật có nhiệt độ lớn hơn độ không tuyệt đối. Bức xạ có thể truyền nhiệt giữa các vật mà không tiếp xúc trực tiếp, như khi con thằn lằn hấp thụ nhiệt bức xạ từ mặt trời.

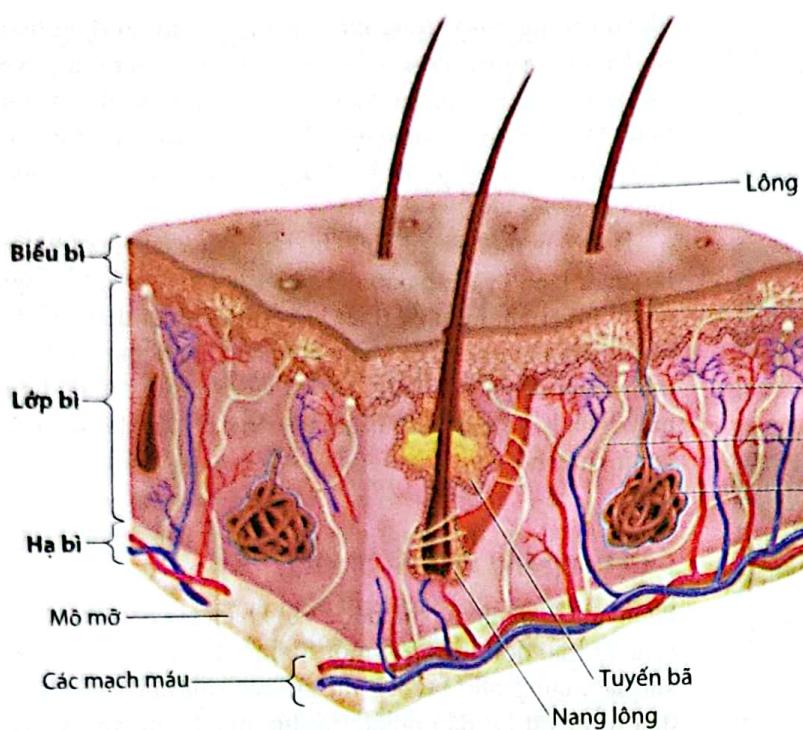
**Bay hơi** là sự lấy nhiệt khỏi bề mặt chất lỏng khi mất đi một số phân tử của nó ở dạng khí. Sự bay hơi nước từ bề mặt ướt phơi ra môi trường của con thằn lằn gây một hiệu ứng làm mát rất mạnh.



**Đối lưu** là sự truyền nhiệt do sự chuyển động của không khí hay chất lỏng đi qua bề mặt, như khi gió gây mất nhiệt từ da khô của thằn lằn, hoặc máu chuyển nhiệt từ lõi thân ra các phần cơ thể nhô ra.

**Dẫn nhiệt** là sự truyền trực tiếp chuyển động nhiệt giữa các phân tử của các vật trong tiếp xúc trực tiếp với nhau, như khi con thằn lằn nằm trên đá nóng.

▲ Hình 40.10 Trao đổi nhiệt giữa cơ thể và môi trường.



▲ **Hình 40.11** Hệ da ở động vật có vú. Da và các dẫn xuất của da có những chức năng quan trọng ở thú, như bảo vệ và điều hoà thân nhiệt.

với môi trường bên ngoài. Chú ý rằng nhiệt luôn được truyền từ vật có nhiệt độ cao hơn tới vật có nhiệt độ thấp hơn.

Điều quan trọng của điều hoà thân nhiệt là sự duy trì tốc độ thu nhiệt bằng với tốc độ mất nhiệt. Động vật thực hiện điều đó thông qua cơ chế hoặc hạn chế trao đổi nhiệt nói chung hoặc tạo thuận lợi cho trao đổi theo một hướng. Ở động vật có vú, tham gia vào một số cơ chế đó có **hệ da**, lớp bao phủ bên ngoài cơ thể, bao gồm da, lông và móng (vuốt và guốc ở một số loài). Cơ quan then chốt trong hệ thống này là da, cấu tạo từ biểu bì và bì (**Hình 40.11**). Biểu bì là lớp ngoài cùng của da cấu tạo chủ yếu từ các tế bào biểu mô chết luôn tróc và rơi đi. Các tế bào mới đây lên từ phía dưới thay thế cho các tế bào đã tróc đi. Lớp bên dưới, lớp bì, chứa các nang lông, các tuyến nhòn (bã) và tuyến mồ hôi, cơ, thần kinh, và các mạch máu. Bên dưới da là lớp hạ bì, lớp mô mỡ gồm các tế bào dự trữ mỡ cũng như các mạch máu.

### Cách nhiệt

**Thích ứng điều hoà thân nhiệt** quan trọng ở thú là sự cách nhiệt, làm giảm sự lưu thông nhiệt giữa cơ thể và môi trường. Nguồn cách nhiệt gồm lông mao, lông vũ, và lớp mỡ do lớp mô mỡ tạo nên.

Nhiều động vật dựa vào cách nhiệt để làm giảm sự trao đổi nhiệt nói chung và dùng lớp cách nhiệt phục vụ cho điều hoà thân nhiệt. Đa số chim và động vật có vú trên cạn chống lạnh bằng cách dựng lông mao hoặc lông vũ lên. Hành động này tích được nhiều không khí và làm tăng độ cách nhiệt cho lông. Để loại nước, vì nước làm

giảm khả năng cách nhiệt của lông, một số loài vật tiết ra những chất mỡ béo bôi lên lông khi rỉa lông. Do không có lông, con người dựa vào lớp mỡ để cách nhiệt. Nổi da gà là kết quả của sự dụng lông di truyền từ các tổ tiên dày lông xa xưa.

Cách nhiệt có vai trò điều nhiệt đặc biệt quan trọng đối với các thú ở biển, như cá voi và hải mã. Các con vật này bơi trong nước lạnh hơn thân nhiệt, và nhiều loài sống vài tháng trong năm ở vùng biển cực băng. Vấn đề điều hoà thân nhiệt còn khó khăn hơn khi sự truyền nhiệt vào nước mạnh hơn 50 đến 100 lần so với truyền nhiệt vào không khí. Ngay dưới da, các thú ở biển có một lớp mỡ cách nhiệt rất dày gọi là "mỡ cá voi". Sự cách nhiệt của lớp mỡ cá voi hiệu quả tới mức các động vật có vú ở biển có thân nhiệt lõi luôn là 36–38°C mà không cần ăn nhiều như các thú trên cạn cùng kích thước.

### Thích ứng bằng hệ tuần hoàn

Hệ thống tuần hoàn tạo một con đường chính để trao đổi nhiệt giữa bên trong và bên ngoài cơ thể. Sự thích ứng qua điều chỉnh dòng máu chảy gần mặt ngoài cơ thể hoặc lấy nhiệt từ lõi cơ thể có một vai trò quan trọng trong điều hoà thân nhiệt.

Trong đáp ứng với các biến đổi nhiệt độ xung quanh, các con vật cũng thay đổi khối lượng máu (và do đó lượng nhiệt) chảy giữa lõi thân và da của chúng. Các tín hiệu thần kinh làm dãn cơ thành mạch máu, làm tăng tiết diện các mạch máu bề mặt (các mạch máu gần bề mặt cơ thể). Hậu quả của sự tăng tiết diện mạch bề mặt là, khối máu chảy tới da tăng lên. Ở bọn nội nhiệt, sự dãn mạch thường làm ấm da và tăng cường truyền nhiệt của thân vào môi trường bằng bức xạ, dẫn truyền và đối lưu (xem **Hình 40.10**). Quá trình ngược lại, **sự co mạch** giảm dòng máu và sự truyền nhiệt do làm giảm tiết diện các mạch máu bề mặt. Chính là sự co các mạch máu đến tai giúp thỏ tai to tránh được sự tăng cao thân nhiệt vào các ngày nóng sa mạc.

Giống như các con nội nhiệt, một số bọn ngoại nhiệt kiểm soát sự trao đổi nhiệt bằng cách điều chỉnh dòng máu. Ví dụ, khi con giông mào biển của đảo Galápagos bơi trong nước lạnh đại dương, các mạch máu bề mặt co lại. Quá trình đó làm cho máu lưu lại ở lõi thân nhiều hơn và giữ lại nhiệt cho thân.

Ở nhiều loài chim và thú, sự giảm mất nhiệt dựa trên **sự trao đổi ngược dòng**, sự chảy của các dòng dịch kề nhau theo chiều ngược nhau sẽ đạt tới tối đa tốc độ truyền nhiệt hoặc chất tan. **Sự truyền nhiệt** bao gồm sự phân bố

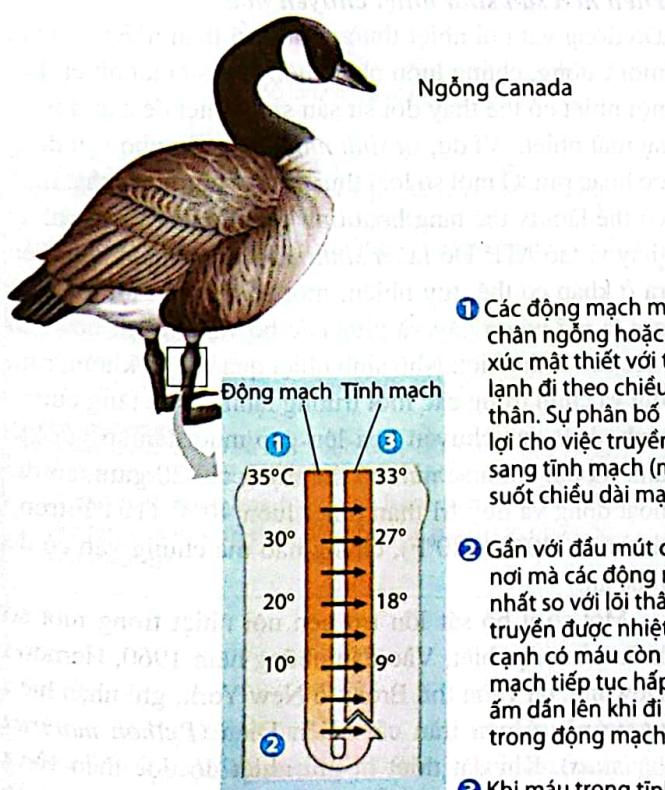
đối song song các mạch máu được gọi là *sự trao đổi nhiệt ngược dòng*. Khi các mô được sắp xếp như vậy, các động mạch và tĩnh mạch nằm kề nhau. Khi máu ấm đi qua động mạch, nó truyền nhiệt cho máu nguội hơn trong tĩnh mạch đi từ đầu ngón mút của cơ thể. Do động mạch và tĩnh mạch có dòng máu ngược chiều nhau, nhiệt được truyền sang nhau trong suốt chiều dài trao đổi. **Hình 40.12** minh họa sự trao đổi nhiệt ngược dòng ở ngỗng và cá heo.

Một số cá mập, cá xương, và côn trùng cũng dùng trao đổi nhiệt ngược dòng. Mặc dù đa số cá mập và cá xương là các loài sử dụng kiểu điều hoà nhiệt thích ứng, sự trao đổi nhiệt ngược dòng thấy ở một số bọn kích cỡ lớn và bơi khoẻ, kể cả cá mập trắng, cá ngừ vây xanh và cá mũi kiếm. Bằng cách duy trì nhiệt độ của các cơ bơi ấm hơn vài độ so với các mô bề mặt con vật, đặc điểm thích nghi này giúp cho con vật có thể vận động mạnh mẽ và liên tục. Tương tự, nhiều côn trùng nội nhiệt (ong nghệ, ong mật, và một số bướm) có sự trao đổi nhiệt ngược dòng giúp duy trì một nhiệt độ cao tại ngực, nơi mà có các cơ bay.

Trong việc điều hoà sự thu và mất nhiệt, một số loài điều chỉnh dòng máu tới bộ phận trao đổi nhiệt ngược dòng. Bằng cách cho máu chảy qua bộ phận trao đổi nhiệt ngược dòng hay phân đi nơi khác, các con vật này thay đổi tốc độ mất nhiệt tuỳ theo trạng thái sinh lý và biến đổi môi trường. Ví dụ, những côn trùng bay vào lúc thời tiết nóng có nguy cơ bị quá nóng do lượng nhiệt do các cơ bay sản sinh ra. Ở một số loài, cơ chế trao đổi nhiệt ngược dòng có thể bị tắt đi, làm cho nhiệt co cơ từ ngực truyền qua bụng và truyền vào môi trường.

### Làm mát qua mất nhiệt do bay hơi

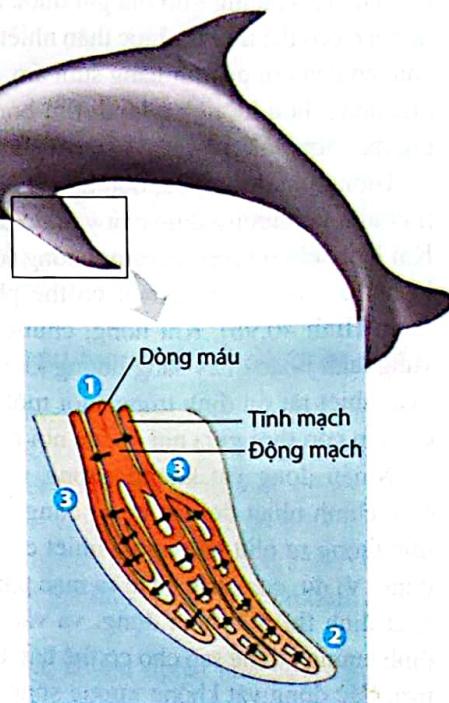
Nhiều loài thú và chim sống trong các vùng mà điều hoà thân nhiệt cần cả làm mát lẫn làm ấm. Nếu nhiệt độ môi trường cao hơn thân nhiệt, con vật lấy nhiệt từ môi trường cũng như từ chuyển hoá, và bay hơi là con đường duy nhất để giữ cho thân nhiệt không tăng lên. Những động vật trên cạn mất nước do bay hơi qua da và khi chúng thở. Nước hấp thụ nhiều nhiệt khi bay hơi (xem Chương 3); nhiệt này được mang thoát khỏi bề mặt cơ thể cùng với hơi nước.



**1** Các động mạch mang máu ấm xuống chân ngỗng hoặc vây ngực cá heo tiếp xúc mật thiết với tĩnh mạch mang máu lạnh đi theo chiều ngược lại, quay về lõi thân. Sự phân bố mạch kiểu này tạo thuận lợi cho việc truyền nhiệt từ động mạch sang tĩnh mạch (mũi tên đen) dọc theo suốt chiều dài mạch máu.

**2** Gần với đầu mút của chân hoặc vây ngực, nơi mà các động mạch bị lạnh đi nhiều nhất so với lõi thân, các động mạch vẫn truyền được nhiệt sang tĩnh mạch bên cạnh có máu còn lạnh hơn. Máu tĩnh mạch tiếp tục hấp thụ nhiệt khi nó trở nên ấm dần lên khi đi theo chiều ngược lại với trong động mạch.

**3** Khi máu trong tĩnh mạch đi vào trung tâm cơ thể, nó trở nên có độ ấm ngang với lõi thân, làm giảm đi tối thiểu sự mất nhiệt do cấp máu qua phần cơ thể bị ngâm trong nước lạnh.



Trong vây tay của cá heo (dolphin), mỗi động mạch được bao quanh bởi vài tĩnh mạch với phân bố ngược dòng, cho phép sự trao đổi nhiệt có hiệu quả giữa máu động mạch với tĩnh mạch.

▲ **Hình 40.12 Các bộ trao đổi nhiệt ngược dòng.** Hệ thống trao đổi ngược dòng lấy nhiệt trong lõi thân, như vậy làm giảm sự mất nhiệt từ các bộ phận nhô ra của cơ thể, đặc biệt là khi chúng ngâm trong nước lạnh hoặc khi tiếp xúc với băng tuyết. Điều quan trọng là nhiệt trong máu động mạch đi từ lõi thân được truyền trực tiếp cho máu tĩnh mạch quay về chứ không truyền mất ra môi trường bên ngoài.

Sự điều hoà thân nhiệt ở một số động vật được bổ sung thêm các đặc điểm thích nghi giúp tăng cường hiệu quả làm mát. Thở qua miệng là một thích ứng quan trọng ở chim và nhiều loài thú. Một số chim có một túi giàu mạch máu ở nền xoang miệng; thở qua túi làm tăng sự bay hơi. Ví dụ, chim câu có thể dùng sự làm lạnh qua bay hơi để giữ cho thân nhiệt gần với  $40^{\circ}\text{C}$  ( $104^{\circ}\text{F}$ ) trong không khí nóng tới  $60^{\circ}\text{C}$  ( $140^{\circ}\text{F}$ ) khi chúng có đủ nước. Ra mồ hôi và tắm ướt da tăng cường sự làm lạnh qua bay hơi. Nhiều thú trên cạn có tuyến mồ hôi được kiểm soát bằng hệ thần kinh (xem Hình 40.11).

### Các đáp ứng về tập tính

Cả bọn nội nhiệt lẫn ngoại nhiệt đều điều chỉnh thân nhiệt qua các đáp ứng về tập tính. Nhiều bọn ngoại nhiệt duy trì thân nhiệt gần như ổn định chỉ nhờ những hành vi đơn giản. Những thích ứng tập tính đặc biệt thấy ở một số động vật kể cả sự ngủ đông hoặc di cư tới nơi có khí hậu phù hợp hơn.

Tất cả bọn lưỡng cư và đa số bò sát không phải chim là ngoại nhiệt. Do vậy, chúng điều hoà thân nhiệt chủ yếu qua tập tính. Khi tiếp xúc với không khí, đa số lưỡng cư mất nhiệt nhanh do bay hơi từ bề mặt ướt của thân thể, làm cho chúng khó mà giữ được ấm. Tuy nhiên, con lưỡng cư có thể duy trì được thân nhiệt khá ổn định nhờ di chuyển đến nơi có ánh nắng sưởi ấm. Khi xung quanh là quá nóng, bọn lưỡng cư lại di tìm bóng râm hoặc những nơi mát hơn.

Giống như lưỡng cư, bọn bò sát khác chim, dùng tập tính như là phương thức chủ yếu để điều hoà thân nhiệt. Khi lạnh, chúng tìm chỗ ấm, hướng tới nguồn nóng, bộc lộ hết các bộ phận bề mặt cơ thể phơi ra nguồn nóng (xem Hình 40.9b). Khi nóng, chúng lại di chuyển đến vùng lạnh hoặc quay sang hướng khác. Nhiều bò sát giữ thân nhiệt rất ổn định trong suốt một ngày bằng cách di chuyển con thoi giữa nơi ấm và nơi mát.

Nhiều động vật không xương sống trên cạn có thể điều chỉnh nhiệt độ bên trong cũng bằng các cơ chế tập tính tương tự như bọn ngoại nhiệt có xương sống vẫn sử dụng. Ví dụ, con châu chấu sa mạc phải đạt tới thân nhiệt nhất định thì mới hoạt động, và vào các ngày lạnh, nó định hướng cơ thể sao cho có thể hấp thụ tối đa nhiệt mặt trời. Các động vật không xương sống trên cạn có các bộ dạng đặc biệt giúp chúng hoặc tối đa hoặc tối thiểu hấp thụ ánh nắng mặt trời (**Hình 40.13**).

Ông mặt sử dụng cơ chế điều nhiệt phụ thuộc vào tập tính xã hội. Trong thời tiết lạnh, chúng tăng cường tạo nhiệt và quần tụ lại với nhau để giữ nhiệt. Chúng duy trì một nhiệt độ ổn định bằng cách thay đổi mật độ quần tụ. Các cá thể di chuyển giữa vùng rìa lạnh hơn và vùng trung tâm ấm hơn và làm cho nhiệt được luân lưu. Ngay cả khi quần tụ, ông mặt vẫn phải tiêu tốn nhiều năng lượng để giữ ấm vào mùa lạnh, và đó là lý do chúng tích luỹ một lượng lớn nhiên liệu trong tổ dưới dạng mật ong.



◀ **Hình 40.13** Tập tính điều hoà thân nhiệt ở chuồn chuồn.  
Con chuồn chuồn có bộ dạng "dụng đứng" để làm giảm tối đa bề mặt cơ thể phơi ra nắng. Bộ dạng này giúp làm giảm hấp thu nhiệt qua bức xạ.

Ông mặt cũng điều hoà nhiệt độ trong tổ của chúng bằng cách vận chuyển nước vào tổ khi trời nóng và dùng cánh để quạt, tăng cường bay hơi và đổi lưu. Như vậy, đàn ong mặt sử dụng nhiều cơ chế điều hoà thân nhiệt có ở các động vật sống riêng rẽ.

### Điều hoà sản sinh nhiệt chuyển hoá

Do động vật nội nhiệt thường duy trì thân nhiệt cao hơn môi trường, chúng luôn phải chống lại sự mất nhiệt. Bọn nội nhiệt có thể thay đổi sự sản sinh nhiệt để cân đối với sự mất nhiệt. Ví dụ, *sự sinh nhiệt* tăng lên nhờ vận động cơ hoặc run. Ở một số loài thú, một số hormone nhất định có thể làm ty thể tăng hoạt tính chuyển hóa và sản nhiệt thay vì tạo ATP. Đó là *sự sinh nhiệt không cần run* diễn ra ở khắp cơ thể, tuy nhiên, một số thú có một loại mô gọi là *mỡ nau ở gáy* và giữa các bờ vai chuyên hoá cho việc sản sinh nhiệt. Nhờ sinh nhiệt qua run và không run, thú và chim trong các môi trường lạnh có thể tăng cường sinh nhiệt qua chuyển hoá lên gấp mười lần so với khi ấm. Ví dụ, chim sẻ núi, có thể trọng chỉ 20 gam, có thể hoạt động và duy trì thân nhiệt luôn  $40^{\circ}\text{C}$  ( $104^{\circ}\text{F}$ ) trong thời tiết  $-40^{\circ}\text{C}$  ( $-40^{\circ}\text{F}$ ), chừng nào mà chúng vẫn có đủ thức ăn.

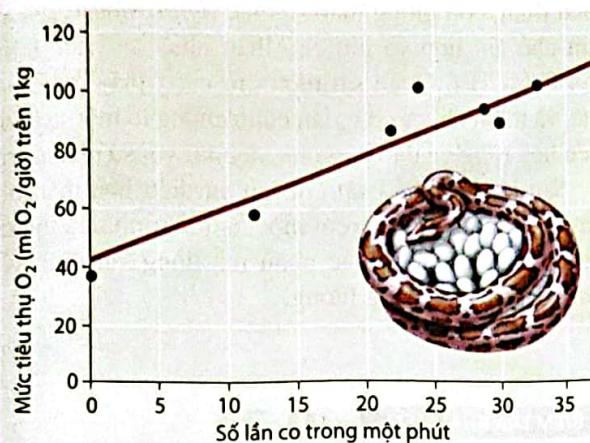
Một số ít bò sát lớn trở nên nội nhiệt trong một số hoàn cảnh đặc biệt. Vào đầu những năm 1960, Herndon Dowling, tại vườn thú Bronx ở New York, ghi nhận hiện tượng này ở con trăn cái Miến Điện (*Python molurus bivittatus*). Khi đặt thiết bị ghi nhiệt độ dọc theo vòng cuộn của trăn, Dowling nhận thấy là trăn đã giữ nhiệt độ cao hơn không khí xung quanh tới  $6^{\circ}\text{C}$  ( $10^{\circ}\text{F}$ ) trong tháng mà nó đang ấp trứng. Nhiệt này có từ đâu? Để trả lời câu hỏi này, Dowling thực hiện nghiên cứu cùng với học viên cao học, Allen Vinegar, với tính cách người hướng dẫn (**Hình 40.14**). Họ thấy rằng con trăn, cũng như các động vật có vú khác, có thể sinh nhiệt qua các cơ co thắt cơ – nối cách khác, có nghĩa là run. Phát hiện này và các quan

## Hình 40.14 Tìm hiểu

**Con trăn Miến Điện sinh nhiệt như thế nào khi ấp trứng?**

**THÍ NGHIỆM** Herndon Dowling và cộng sự tại vườn thú Bronx ở New York quan sát thấy rằng khi con trăn Miến Điện ấp trứng bằng cách quấn thân quanh trứng, nó tăng thân nhiệt lên bằng cách thường xuyên co cơ trong vòng ấp. Để biết liệu sự co cơ có làm tăng thân nhiệt hay không, họ cho con trăn cùng ô trứng vào một cái buồng. Họ thay đổi nhiệt độ buồng và kiểm tra sự co cơ, độ tiêu thụ oxygen, thước đo của tốc độ hô hấp tế bào.

**KẾT QUẢ** Mức tiêu thụ oxygen tăng lên khi nhiệt độ buồng giảm đi. Mức tiêu thụ oxygen cũng biến đổi cùng với sự co cơ.



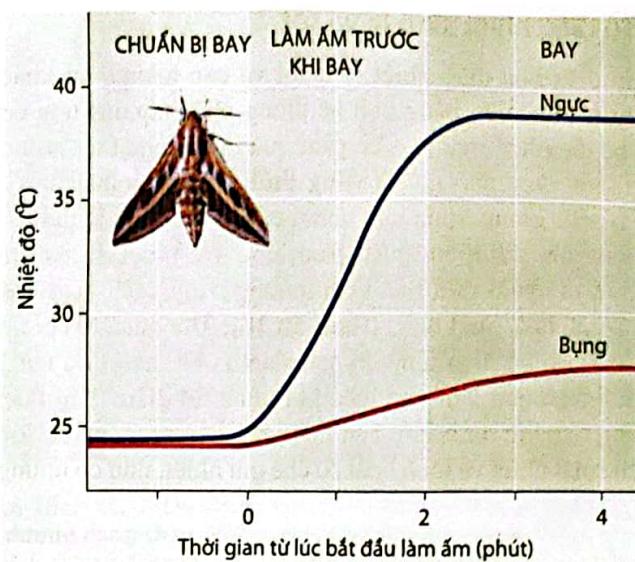
**KẾT LUẬN** Do sự tiêu thụ oxygen tạo ra nhiệt qua hô hấp tế bào, các nhà nghiên cứu kết luận rằng sự co cơ, một dạng run, tạo nguồn nhiệt để con trăn nâng cao thân nhiệt.

**NGUỒN** V.H Hutchison, H.G Dowling, and A. Vinegar, Thermoregulation in a brooding female Indian python, *Python molurus bivittatus*. *Science* 151:649-696 (1966).

**ĐIỀU GÌ NÊU?** Giả sử rằng bạn thay đổi nhiệt độ không khí và đo sự tiêu thụ oxygen của con trăn cái khi không có trứng. Vì nó không biểu hiện hành vi run, sự tiêu thụ oxygen của trăn sẽ thay đổi như thế nào theo nhiệt độ môi trường?

sát khác đã đưa tới một cái nhìn mới về điều hoà thân nhiệt ở bò sát và đóng góp cho ý tưởng, tuy còn tranh cãi, cho rằng một số nhóm khủng long là nội nhiệt (xem Chương 34).

Như đã nói bên trên, nhiều loài côn trùng bay, như ong mật và bướm, là nội nhiệt – loài nhỏ nhất trong số tất cả bọn nội nhiệt. Khả năng của các côn trùng nội nhiệt này nâng cao thân nhiệt phụ thuộc vào các cơ bay khoẻ, tạo một lượng nhiệt lớn khi hoạt động. Nhiều bọn côn trùng nội nhiệt làm ấm qua run trước khi bay. Khi chúng



**▲ Hình 40.15** **Làm ấm trước khi bay ở bướm nhậy lông.** Nhậy lông (*Manduca sexta*) là một trong nhiều loài côn trùng dùng cơ chế co run để làm ấm cơ ngực trước khi bay. Nhờ được làm ấm, các cơ này phát huy đủ lực để con vật bay vọt lên. Khi đã cất cánh, hoạt động các cơ bay duy trì nhiệt độ cao ở ngực.

co rút đồng thời các cơ bay, cánh chỉ hơi động đậy, nhưng sản ra một lượng nhiệt lớn. Các phản ứng hóa học, và do đó sự hô hấp tế bào, tăng tốc trong các “mô tơ” đã nóng, giúp con côn trùng bay cả trong khi thời tiết giá lạnh ban ngày hoặc ban đêm (Hình 40.15).

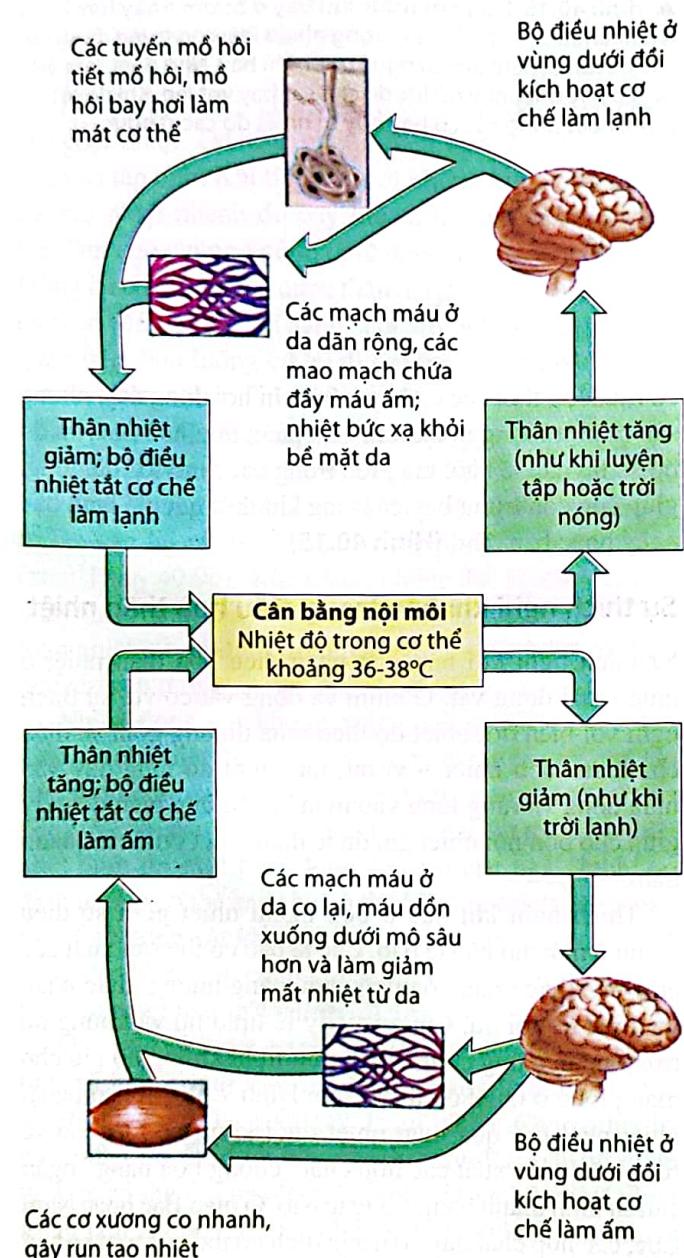
### Sự thích nghi khí hậu trong điều hoà thân nhiệt

Sự thích nghi khí hậu góp phần điều hoà thân nhiệt ở nhiều loài động vật. Ở chim và động vật có vú, sự thích nghi với biến đổi nhiệt độ theo mùa thường gồm sự điều chỉnh sự cách nhiệt – ví dụ, mọc một áo lông dày vào mùa đông và rụng lông vào mùa hè. Những biến đổi này giúp cho bọn nội nhiệt giữ được thân nhiệt ổn định quanh năm.

Thích nghi khí hậu ở bọn ngoại nhiệt gồm sự điều chỉnh ở mức hô hấp tế bào. Các tế bào có thể sản xuất các enzyme khác nhau có cùng chức năng nhưng khác nhau về nhiệt độ tối ưu. Cũng vậy, tỷ lệ lipid no và không no trong màng cũng có thể thay đổi; lipid không no giữ cho màng lỏng ở nhiệt độ thấp (xem Hình 7.5). Một số ngoại nhiệt phải trải qua thân nhiệt dưới không độ tự bảo vệ bằng cách sản xuất các hợp chất “chống hoá băng” ngăn cản sự hình thành băng trong tế bào. Ở biển Bắc hoặc Nam Cực, các hợp chất này có trong dịch cơ thể của một số loài cá giúp chúng sống được trong nước lạnh tới  $-2^{\circ}\text{C}$  ( $28^{\circ}\text{F}$ ), dưới điểm đóng băng của dịch cơ thể thông thường là  $-1^{\circ}\text{C}$  ( $30^{\circ}\text{F}$ ).

## Bộ điều nhiệt sinh lý và sốt

Sự điều hoà thân nhiệt ở người và các loài có vú khác được thực hiện bằng một hệ thống phức tạp dựa trên cơ chế điều hoà ngược. Các cảm quan điều nhiệt tập trung ở một vùng não gọi là **vùng dưới đồi** (hypothalamus). Hypothalamus chứa một nhóm các tế bào thần kinh hoạt động như bộ điều nhiệt, phản ứng với nhiệt độ cơ thể vượt ra ngoài giới hạn bình thường bằng cách hoạt hoá sự sinh hoặc mất nhiệt (**Hình 40.16**). Thủ quan ám ra tín hiệu cho bộ điều nhiệt hypothalamus khi nhiệt độ tăng; thủ quan lạnh phát tín hiệu khi nhiệt độ giảm. Khi thân nhiệt xuống dưới giới hạn thấp, bộ điều nhiệt ức chế cơ chế mất nhiệt và kích hoạt cơ chế giữ nhiệt, như co những



▲ **Hình 40.16** Chức năng điều nhiệt của vùng dưới đồi trong điều hoà thân nhiệt ở người.

mạch máu nhất định và dựng đứng lông, đồng thời kích hoạt cơ chế tạo nhiệt (sinh nhiệt qua run và không run). Để phản ứng với thân nhiệt lên cao, bộ điều nhiệt tắt đi cơ chế giữ nhiệt và kích hoạt cơ chế làm mát như dãn mạch, ra mồ hôi, hay quạt. Vì cùng một mạch máu nuôi dưỡng cả hypothalamus lẫn tai, do đó nhiệt kế tai ghi nhận nhiệt độ do bộ điều nhiệt hypothalamus đã phát hiện.

Trong khi bị nhiễm khuẩn và virus nhất định, động vật có vú và chim bị sốt, thân nhiệt nâng cao. Nhiều thực nghiệm chứng tỏ sốt là do điểm ấn định của bộ điều nhiệt sinh học được nâng lên. Ví dụ, nâng nhiệt một cách nhân tạo vùng dưới đồi của con vật bị nhiễm trùng làm giảm sốt ở các bộ phận khác của cơ thể.

Mặc dù chỉ bọn nội nhiệt là phát triển sốt, con thằn lằn cũng có phản ứng tương tự. Khi bị nhiễm loại vi khuẩn nhất định, con giông mào sa mạc (*Dipsosaurus dorsalis*) tìm chỗ ấm hơn và giữ cho thân nhiệt cao hơn khoảng 2-4°C (4-7°F). Quan sát tương tự cũng thấy ở cá, lưỡng thê, và thậm chí cả con gián cũng chứng tỏ một sự bảo tồn tiến hoá rộng về đáp ứng như vậy đối với sự nhiễm trùng.

Sau khi đã khảo sát chi tiết sự điều hoà thân nhiệt, bây giờ chúng ta hãy xem một số quá trình tiêu thụ năng lượng và các cách khác nhau mà động vật định vị, sử dụng và bảo tồn năng lượng.

### KIỂM TRA KHÁI NIỆM 40.3

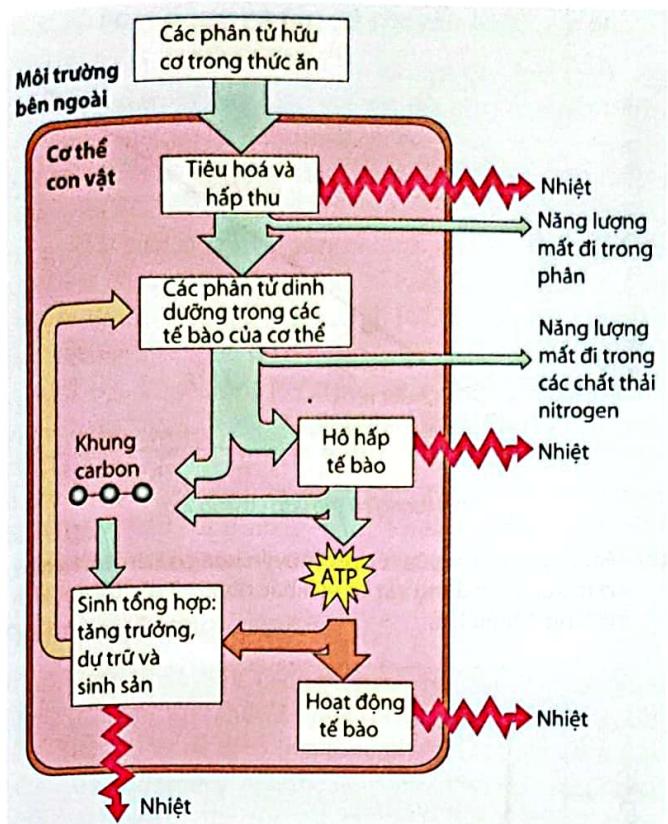
1. Phương thức trao đổi nhiệt nào thấy khi “quạt mát”, khi sự chuyển động không khí gây cảm giác mát trong cùng một nhiệt độ không khí?
2. Các hoa khác biệt nhau về sự hấp thụ ánh sáng mặt trời. Điều này có quan hệ gì với việc con chim ruồi di tìm mặt vào sáng sớm?
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Giả thiết rằng vào cuối cuộc chạy tốc lực mà bạn thấy rằng hết cả nước uống trong tủ lạnh. Nếu bạn tuyệt vọng mà cho hẳn đầu vào tủ lạnh, đá đóng trong tủ có thể ảnh hưởng thế nào đến tốc độ mà thân nhiệt bạn quay trở về bình thường?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

### KHÁI NIỆM 40.4

## Nhu cầu năng lượng có liên quan đến kích thước con vật, sự hoạt động và môi trường

Giống như các sinh vật khác, các con vật cần năng lượng hoá học để tăng trưởng, tái sinh, hoạt động và sinh sản. Toàn bộ dòng và sự chuyển đổi năng lượng ở động vật – **năng lượng học sinh học** – xác định nhu cầu dinh dưỡng và liên quan đến kích cỡ con vật, sự hoạt động và môi trường.



▲ Hình 40.17 Diễn trình năng lượng sinh học ở động vật: tổng quan.

## Sự phân phối và sử dụng năng lượng

Như chúng ta đã thảo luận trong các chương khác, có thể phân loại sinh vật theo cách mà chúng nhận năng lượng hoá học như thế nào. Các sinh vật tự dưỡng, như thực vật, sử dụng năng lượng ánh sáng để tạo nên các phản ứng hữu cơ giàu năng lượng và sau đó sử dụng các phản ứng đó làm nhiên liệu. Các sinh vật dị dưỡng, như các động vật, phải thu nhận năng lượng hoá học từ thức ăn chứa các phản ứng hữu cơ do các cơ thể khác tổng hợp nên.

Các động vật sử dụng năng lượng từ thức ăn mà chúng ăn để lấy năng lượng cho các hoạt động (Hình 40.17). Thức ăn được tiêu hóa bởi các enzyme thuỷ phân (xem Hình 5.2b), và chất dinh dưỡng được các tế bào cơ thể hấp thụ. Đa số các phản ứng chứa năng lượng được dùng để tạo ATP. ATP được sản xuất qua hô hấp tế bào và lên men (xem Chương 9) cung cấp năng lượng cho hoạt động tế bào, cơ quan, và các hệ cơ quan để thực hiện chức năng duy trì sự sống cho cơ thể. Năng lượng dưới dạng ATP cũng được dùng trong sinh tổng hợp cần cho tăng trưởng và tái tạo, tổng hợp và dự trữ nguyên liệu, như mỡ, và sản xuất giao tử. Sự sản xuất và sử dụng ATP sinh ra nhiệt, nhiệt đó thường được thoát ra xung quanh.

## Định lượng quá trình sử dụng năng lượng

Tổng lượng năng lượng mà con vật thu được từ thức ăn cần chỉ để con vật duy trì sự sống là bao nhiêu? Bao nhiêu năng lượng cần cho đi, chạy, bơi hoặc bay từ nơi này đến nơi khác? Bao nhiêu năng lượng dành cho sinh sản? Các



▲ Hình 40.18 Đo tốc độ tiêu thụ oxygen trong con lanh dương đang chạy. Nhà nghiên cứu thu thập dữ liệu từ con lanh dương đang chạy trên băng guồng với tốc độ 40 km/giờ.

nà sinh lý học trả lời các câu hỏi trên bằng cách đo tốc độ sử dụng năng lượng của con vật và tốc độ này thay đổi như thế nào trong các điều kiện khác nhau.

Số năng lượng mà con vật sử dụng trong một đơn vị thời gian gọi là **tốc độ chuyển hoá** – tổng toàn bộ các phản ứng sinh cần năng lượng trong khoảng thời gian đã biết. Năng lượng được đo bằng Jul hoặc calo (cal) và kilocalo (kcal). (Một kilocalo bằng 1.000 calo) (Đơn vị Calorie, viết tắt bằng chữ C mà nhiều nhà dinh dưỡng học sử dụng, thực chất là một kilocalo.)

Có thể xác định tốc độ chuyển hoá theo một số cách. Do gần như tất cả năng lượng hoá học sử dụng trong hô hấp tế bào cuối cùng biểu hiện dưới dạng nhiệt, tốc độ chuyển hoá có thể do theo tốc độ mất nhiệt của con vật. Theo cách này, người ta dùng máy đo nhiệt (calorimeter), là một buồng kín, cách nhiệt và được trang bị các thiết bị để đo sự mất nhiệt của con vật. Tốc độ chuyển hoá cũng có thể được xác định qua lượng oxygen tiêu thụ hay lượng carbon dioxide thải ra khi con vật hô hấp (Hình 40.18). Để tính tốc độ chuyển hoá trong thời gian dài hơn, các nhà nghiên cứu ghi lại tốc độ tiêu thụ thức ăn, hàm lượng năng lượng trong thức ăn (khoảng 4,5-5 kcal trên một gam protein hoặc carbohydrate và khoảng 9 kcal trên một gam mỡ), và số năng lượng hoá học mất đi trong các sản phẩm cặn bã thải ra (phân và các chất thải nitrogen).

## Tốc độ chuyển hoá tối thiểu và sự điều hoà thân nhiệt

Con vật phải duy trì tốc độ chuyển hoá tối thiểu cho các chức năng cơ bản như duy trì tế bào, thở, hoạt động tim. Các nhà nghiên cứu đo tốc độ chuyển hoá tối thiểu này một cách khác nhau ở động vật nội nhiệt và ngoại nhiệt. Tốc độ chuyển hoá tối thiểu của con nội nhiệt đã hết tăng trưởng, đang nghỉ ngơi, có dạ dày rỗng, không có stress thì gọi là **tốc độ chuyển hoá cơ bản** (BMR – basic metabolic rate). Tốc độ chuyển hoá cơ bản được đo trong khoảng nhiệt độ dẽ chịu – nhiệt độ mà không phải thoát cũng như thu nhiệt. Tốc độ chuyển hoá tối

thiếu của bạn ngoại nhiệt được do ở nhiệt độ đặc biệt do sự biến đổi nhiệt độ môi trường làm thay đổi thân nhiệt và do đó tốc độ chuyển hoá. Tốc độ chuyển hoá của con ngoại nhiệt vốn hoạt động mạnh đang nghỉ ngơi ở một nhiệt độ riêng được gọi là **tốc độ chuyển hoá tiêu chuẩn** (**TĐCHTC=SMR** – standart metabolic rate).

Số sánh các tốc độ chuyển hoá tối thiểu cho biết rằng bạn nội nhiệt và ngoại nhiệt có chi phí năng lượng khác nhau. TĐCHCB của người trung bình là 1.600 – 1.800 kcal một ngày với đàn ông và 1.300 – 1.500 một ngày với đàn bà. TĐCHCB này tương đương với tốc độ sử dụng năng lượng của một bóng điện 75-watt. Ngược lại, tính toán TĐCHTC cho thấy con cá sấu Mỹ lúc nghỉ ngơi tiêu thụ khoảng 60 kcal một ngày ở 20°C (68°F). Do số liệu này chỉ bằng 1/20 so với năng lượng mà con người cùng trọng lượng sử dụng, rõ ràng là bạn ngoại nhiệt có nhu cầu về năng lượng thấp hơn nhiều.

## Những ảnh hưởng lên tốc độ chuyển hoá

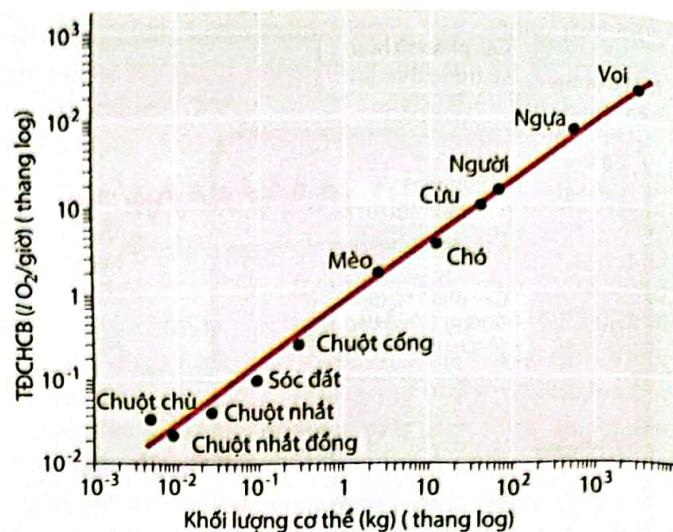
Tốc độ chuyển hoá bị tác động bởi nhiều tác nhân, ngoài việc chúng là nội hay ngoại nhiệt. Một số tác nhân chính là tuổi, giới tính, kích cỡ, mức độ hoạt động, nhiệt độ và dinh dưỡng. Chúng ta sẽ xem ở đây ảnh hưởng của kích cỡ và mức độ hoạt động.

### Kích cỡ và tốc độ chuyển hoá

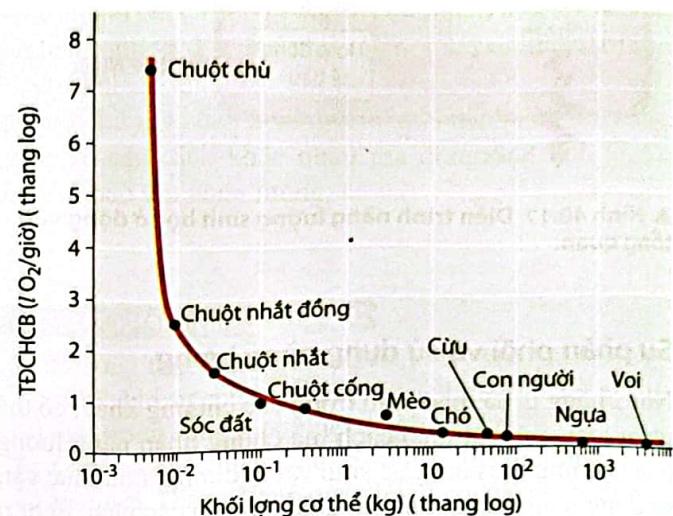
Những vấn đề gay cấn, còn chưa giải đáp được trong sinh học động vật còn cần nghiên cứu về mối tương quan giữa kích cỡ cơ thể và tốc độ chuyển hoá. Con vật lớn hơn, có khối lượng cơ thể lớn hơn và do đó đòi hỏi nhiều năng lượng hoá học hơn. Rõ ràng là mối tương quan giữa tốc độ chuyển hoá chung và khối lượng cơ thể là không đổi trong một khoảng rộng kích cỡ và hình thái, như minh họa cho các động vật có vú khác nhau trong **Hình 40.19a**. Với sinh vật có khoảng kích cỡ từ vi khuẩn tới cá voi xanh, tốc độ chuyển hoá tỷ lệ với luỹ thừa - khối lượng cơ thể ( $m^{3/4}$ ).

Tương quan giữa tốc độ chuyển hoá và kích cỡ ảnh hưởng lớn đến sự tiêu thụ năng lượng của các tế bào và mô của cơ thể. Như trình bày trong **Hình 40.19b**, năng lượng dùng cho duy trì mỗi gam thể trọng tỷ lệ nghịch với kích cỡ cơ thể. Ví dụ, mỗi gam chuột nhắt cần khoảng 20 lần nhiều hơn so với số calo mà một gram con voi cần, mặc dù một con voi đương nhiên là dùng nhiều năng lượng hơn một con chuột. Con vật càng nhỏ thì tốc độ chuyển hoá trên gam thể trọng càng cao và tốc độ tiêu thụ oxygen càng lớn. Tương quan với tốc độ chuyển hoá cao trên gam, con vật nhỏ có tốc độ thở, thể tích máu (so với kích cỡ), và tốc độ co bóp tim cao hơn. Cũng vậy, nó cần ăn nhiều thức ăn hơn cho một đơn vị khối lượng cơ thể.

Nguyên nhân của tỷ lệ nghịch giữa tốc độ chuyển hoá trên một đơn vị khối lượng cơ thể với kích cỡ cơ thể vẫn còn là đề tài tranh cãi. Một giả thuyết cho rằng với động vật nội nhiệt, con vật càng bé thì chi phí năng lượng cho việc duy trì thân nhiệt càng nhiều. Trên thực tế, con vật



(a) Mối tương quan giữa tốc độ chuyển hoá cơ bản với kích cỡ cơ thể của các động vật có vú khác nhau từ sóc tới voi, kích cỡ tăng 1 triệu lần.



(b) Mối tương quan giữa tốc độ chuyển hoá cơ bản với kích cỡ cơ thể của các động vật có vú như trong (a).

▲ **Hình 40.19** Mối tương quan giữa tốc độ chuyển hoá với kích cỡ cơ thể.

càng nhỏ, tỷ lệ giữa bề mặt trên thể tích càng lớn và do đó mất nhiệt (hay thu nhiệt) càng nhanh từ môi trường. Dù cho giả thuyết có là logic, nó không thể giải thích sự thật về mối tương quan nghịch giữa tốc độ chuyển hoá trên gram và kích cỡ cũng quan sát thấy ở động vật ngoại nhiệt, bạn mà không dùng nhiệt chuyển hoá để duy trì thân nhiệt.

Những xem xét năng lượng học sinh học liên quan đến kích cỡ cơ thể cho một ví dụ rõ ràng về sự thoả hiệp trong tiến hoá giữa hình dạng cơ thể với sơ đồ cơ thể. Khi cơ thể trở nên nhỏ hơn, mỗi gram mô cơ thể tăng chi phí năng lượng. Khi cơ thể trở nên lớn hơn, chi phí năng lượng cho một gram mô giảm đi nhưng lại cần một lượng lớn hơn của mô cơ thể cho sự trao đổi vật chất với môi trường, cho sự nâng đỡ và di chuyển.

## Mức độ hoạt động và tốc độ chuyển hoá

Đối với cả động vật nội nhiệt lẫn ngoại nhiệt, mức độ hoạt động ảnh hưởng lớn đến tốc độ chuyển hoá. Thậm chí con người ngồi đọc im lặng bên bàn hoặc con côn trùng xép cánh, tiêu thụ năng lượng nhiều hơn TĐCHCB hoặc TĐCHTC. Tốc độ chuyển hoá cực đại (tốc độ sử dụng ATP cao nhất) xảy ra tại đỉnh của hoạt động, như nâng vật nặng, nhảy hoặc bơi nhanh. Nói chung tốc độ chuyển hoá cực đại mà con vật có thể duy trì, tỷ lệ nghịch với khoảng thời gian hoạt động.

Đối với đa số động vật trên cạn, tốc độ sử dụng năng lượng hàng ngày là gấp 2 tới 4 lần TĐCHCB (với bọn nội nhiệt) hoặc TĐCHTC (với bọn ngoại nhiệt). Con người ở các nước phát triển có một tốc độ chuyển hoá trung bình ngày thấp bất thường, bằng khoảng 1,5 TĐCHCB – chứng tỏ lối sống tương đối tĩnh của họ.

## Quỹ năng lượng

Như chúng ta đã thấy, cách thức mà con vật sử dụng năng lượng hoá học của thức ăn phụ thuộc vào môi trường, tập tính, kích cỡ và sự điều hoà thân nhiệt. Để hiểu được các yếu tố đó ảnh hưởng như thế nào đến biến đổi năng lượng sinh học trong cơ thể con vật, chúng ta hãy xem quỹ năng lượng điển hình của bốn loài động vật có xương sống trên cạn với kích cỡ và chiến lược điều hoà thân nhiệt khác nhau: người phụ nữ 60 kg, con chim cánh cụt đặc 4 kg, con chuột nhắt cái 0,025 kg và con rắn chàm đồng 4 kg (**Hình 40.20**). Sinh sản cũng được đưa vào quỹ năng lượng vì nó ảnh hưởng lớn đến phân phôi năng lượng và là quan trọng cho sự sống còn của loài.

Người phụ nữ, một sinh vật có vú nội nhiệt, dùng phần lớn quỹ năng lượng hàng năm của mình cho TĐCHCB và phần nhỏ cho hoạt động và điều hoà thân nhiệt. Một tỷ lệ nhỏ của tăng trưởng, khoảng 1% tương đương với thêm 1 kg mỡ thân hoặc 5-6 kg các mô khác. (Tăng trưởng không được tính trong quỹ của chim cánh cụt và chuột nhắt vì chúng ít lớn hàng năm sau khi đã trưởng thành).

Chi phí cho chín tháng mang thai và vài tháng cho bú chỉ chiếm 5-8% nhu cầu năng lượng hàng năm của người mẹ.

Con chim cánh cụt đặc tiêu tốn phần lớn năng lượng cho hoạt động vì nó phải bơi và bắt mồi. Do được cách nhiệt tốt và tương đối lớn, nó có chi phí tương đối nhỏ cho điều hoà thân nhiệt trong điều kiện lạnh Bắc cực. Chi phí cho sinh sản của nó khoảng 6% chi phí năng lượng hàng năm, chủ yếu để ấp trứng và morm mỗi cho con. Giống như các chim khác, chim cánh cụt không lớn tiếp khi đã trưởng thành.

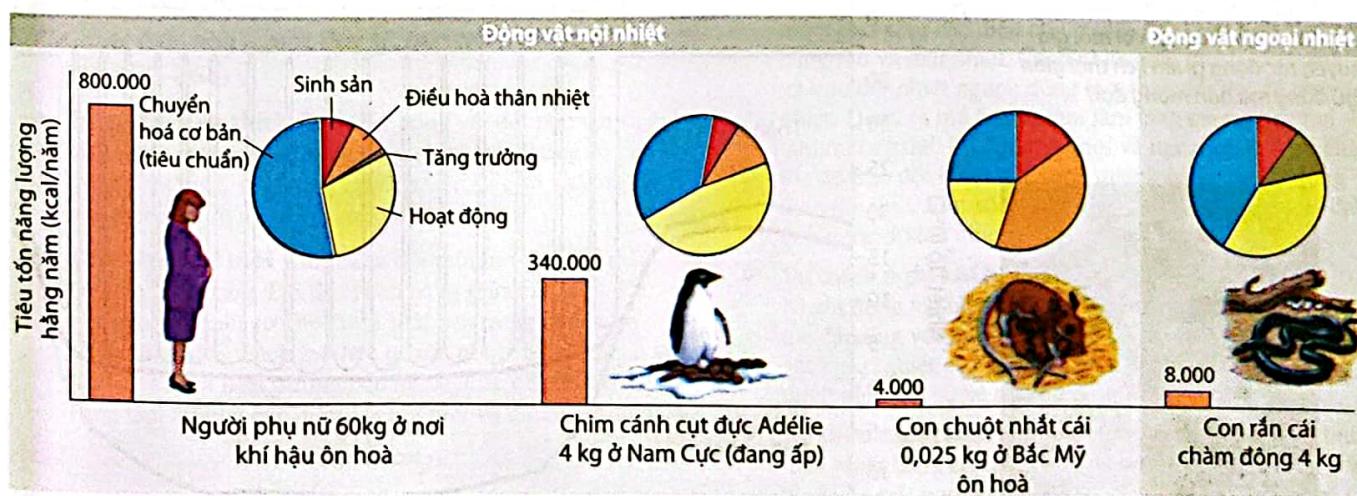
Bất kể sống trong khí hậu ôn hoà, con chuột nhắt cái tiêu phần lớn năng lượng trong quỹ năng lượng của nó cho điều nhiệt. Do có tỷ lệ lớn giữa bề mặt và thể tích vốn của động vật cỡ nhỏ, chuột mất nhiệt nhanh và phải luôn luôn sinh nhiệt chuyển hoá để duy trì thân nhiệt.

Ngược lại với động vật nội nhiệt, con rắn ngoại nhiệt không cần chi phí cho điều hoà thân nhiệt. Giống như đa số các rắn khác, rắn chàm tăng trưởng liên tục dời. Trong ví dụ trong Hình 40.20, con rắn tăng thêm 650 gam mỡ thân mỗi năm. Chiến lược kinh tế năng lượng của bọn ngoại nhiệt phản ánh trong việc tiêu tốn rất ít năng lượng, chỉ bằng 1/40 lượng năng lượng tiêu tốn của con chim cánh cụt cùng trọng lượng.

Đối với tất cả động vật trong Hình 40.20, di lại và các hoạt động khác chiếm phần lớn quỹ năng lượng. Một số động vật có thể bảo tồn năng lượng bằng cách tạm thời giảm hoạt động tới một mức rất thấp trong một quá trình ta sẽ xét tới bên dưới.

## Trạng thái đờ đẫn và sự bảo tồn năng lượng

Bất kể có nhiều thích nghi để cân bằng nội môi, con vật có thể gặp các hoàn cảnh thách thức khắc nghiệt khả năng cân bằng quỹ nhiệt, năng lượng, và nguyên liệu của chúng. Ví dụ, vào mùa nhất định hoặc vào những thời điểm trong ngày, nhiệt độ có thể là rất cao hoặc rất thấp, hoặc không có thức ăn. **Đờ đẫn**, trạng thái sinh lý mà sự



▲ Hình 40.20 Quỹ năng lượng của bốn động vật. Sơ đồ các quạt tròn chỉ ra sự tiêu tốn năng lượng hàng năm cho các chức năng khác nhau.

hoạt động và chuyển hoá giảm thấp, là một sự thích nghi giúp con vật bảo tồn năng lượng khi tránh các điều kiện khó khăn và nguy hiểm.

Ngủ đông, trạng thái đờ đẫn kéo dài, là sự thích nghi với mùa đông lạnh và thiếu thức ăn. Khi các động vật có xương sống nội nhiệt (chim và thú) bước vào ngủ đông, thân nhiệt của chúng giảm xuống do bộ điều nhiệt bị tắt. Sự giảm nhiệt độ có thể tới mức khốc liệt: Một số động vật có vú ngủ đông có thể lạnh tới  $1-2^{\circ}\text{C}$  ( $34-35^{\circ}\text{F}$ ), và một số ít có thể xuống tới dưới  $0^{\circ}\text{C}$  trong trạng thái không đông băng. Số năng lượng tiết kiệm được là rất lớn; tốc độ chuyển hoá trong ngủ đông thấp hơn nhiều so với khi con vật phải duy trì thân nhiệt  $36-38^{\circ}\text{C}$  ( $97-100^{\circ}\text{F}$ ). Ví dụ, ta xem con sóc đất Belding (*Spermophilus beldingi*) sống ở vùng núi cao ở California (Hình 40.21). Thay vì tiêu tốn 150 kcal một ngày để duy trì thân nhiệt trong thời tiết mùa đông, con sóc ngủ đông chỉ tiêu tốn 5-8 kcal một ngày. Kết quả là, con sóc đất ngủ đông có thể sống qua mùa đông với ít năng lượng dự trữ trong các mô cơ thể hoặc thức ăn giàu trong hang. Tương tự, chuyển hoá chậm và sự bất động khi ngủ hè, giúp con vật sống qua thời kỳ nhiệt độ cao và thiếu nước.

Nhiều động vật có vú nhỏ và chim có trạng thái ngủ hàng ngày có lẽ thích ứng với kiểu kiêm ăn. Ví dụ, một số đói kiêm ăn vào ban đêm và rời vào ngủ ban ngày. Chim sẻ núi và chim ruồi kiêm ăn ban ngày và thường ngủ khi đêm lạnh. Thân nhiệt chim sẻ núi có thể xuống tới  $10^{\circ}\text{C}$  ( $18^{\circ}\text{F}$ ) vào ban đêm và nhiệt độ chim ruồi có thể xuống tới  $25^{\circ}\text{C}$  ( $45^{\circ}\text{F}$ ) hoặc hơn. Tất cả các con vật nội nhiệt ngủ ngày thường là cỡ nhỏ, khi hoạt động, chúng có tốc độ chuyển hoá cao và có tốc độ tiêu thụ năng lượng cao.

Qua thảo luận từ hình dạng cơ thể tới sự bảo tồn năng lượng, chương này tập trung vào cơ thể nguyên vẹn. Chúng ta đã khảo sát các loại mô phổ biến của cơ thể cấu tạo nên các cơ quan và hệ cơ quan. Chúng ta cũng nghiên cứu sơ đồ cơ thể có thể thay đổi thế nào, kích cỡ ảnh hưởng đến tốc độ chuyển hoá và một số con vật duy trì nội môi ổn định ra sao. Trong các chương dưới đây, chúng ta sẽ xem các cơ quan và hệ cơ quan chuyên hoá giúp con vật đáp ứng các nhu cầu của cuộc sống như thế nào.

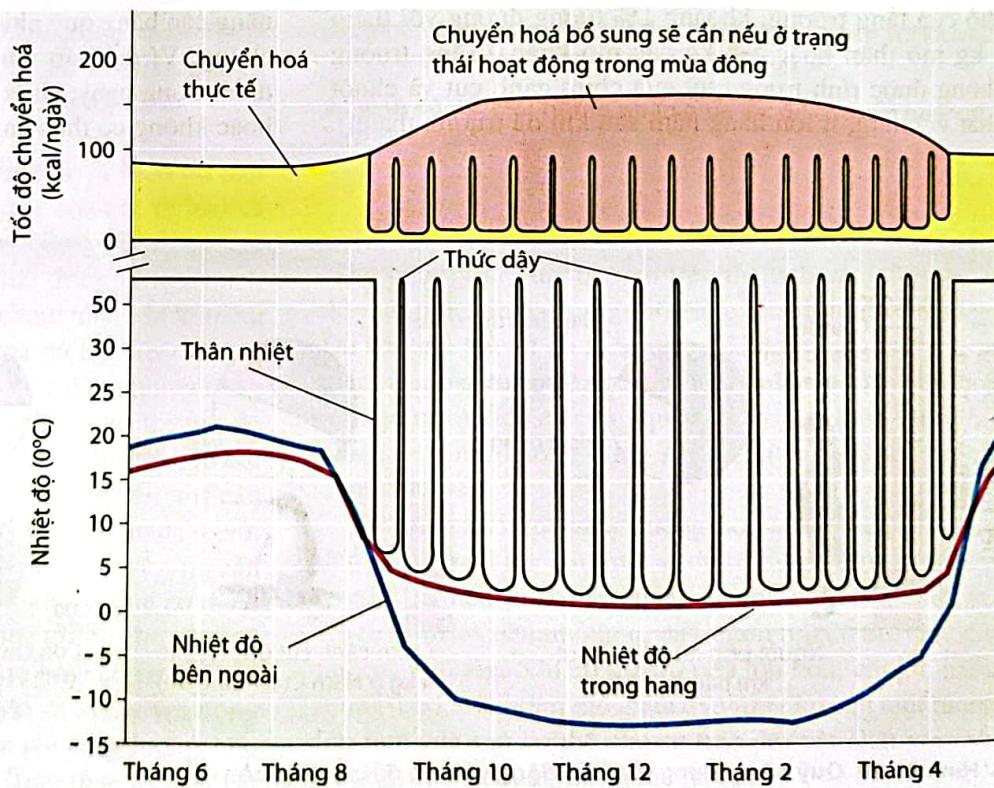
#### KIỂM TRA KHÁI NIỆM 40.4

1. Nếu con chuột nhắt và con thằn lằn nhỏ có cùng khối lượng (cả hai đều đang nghỉ) được đưa vào hộp thí nghiệm với các điều kiện môi trường như nhau, con vật nào sẽ tiêu thụ oxygen với tốc độ cao hơn? Giải thích.
2. Con vật nào sẽ ăn lượng thức ăn (tính theo tỷ lệ khối lượng thức ăn trên khối lượng cơ thể) nhiều hơn ở vườn thú mỗi ngày: con mèo nhà và con sư tử châu Phi ở vườn thú? Giải thích.
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Nếu bạn giám sát sự phân phối năng lượng ở con chim cánh cụt trên Hình 40.20 chỉ trong vài tháng, mục “tăng trưởng” bây giờ có thể là phần quan trọng trong mô hình quạt tròn, mặc dù con chim cánh cụt trưởng thành không lớn nữa: Sự hạn chế nào trong nghiên cứu quỹ năng lượng như thế bạn cần phải xem xét?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

► **Hình 40.21** Nhiệt độ cơ thể và sự chuyển hoá trong thời kỳ ngủ đông ở sóc đất Belding.

**ĐIỀU GÌ NẾU?** Hãy đưa ra hai giả thuyết khác nhau về những biến đổi môi trường gây ngủ đông. Sau đó giả định rằng, trong một năm, nhiệt độ ngoài trời giảm ổn định một tháng sớm hơn bình thường. Với mỗi giả thuyết, tác động gì lên lịch thời gian ngủ đông mà bạn mong đợi?



## TÓM TẮT CÁC KHAI NIỆM THÊM CHỐT

### KHAI NIỆM 40.1

**Hình thái và chức năng động vật liên quan với nhau ở mọi bậc cấu trúc (tr. 852-860)**

► **Những hạn chế vật lý đối với kích thước và hình dạng con vật** Khả năng thực hiện các hành động nhất định, ví dụ như bơi nhanh, phụ thuộc vào kích cỡ và hình dạng con vật. Tiến hóa hồi quy phản ánh những thích nghi khác nhau độc lập của các loài với cùng một đòi hỏi của môi trường.

- **Sự trao đổi với môi trường** Mỗi tế bào của con vật phải tiếp cận với môi trường nước. Cái túi hai lớp và hình tám giác làm tối đa hóa sự tiếp xúc với môi trường bên ngoài. Sơ đồ cơ thể phức tạp hơn có bề mặt trong gấp nếp mạnh chuyên hoá cho việc trao đổi nguyên liệu.
- **Các sơ đồ cơ thể được tổ chức theo cấp bậc** Con vật được cấu tạo từ tế bào. Các nhóm tế bào với cấu trúc và chức năng chung tạo nên các mô. Các mô khác nhau tạo nên các cơ quan, các cơ quan lại tạo nên hệ cơ quan.

- **Cấu trúc và chức năng của mô** Biểu mô phủ mặt ngoài cơ thể và lót các xoang và cơ quan bên trong. Mô liên kết neo bám và nâng đỡ các mô khác. Mô cơ co rút trong đáp ứng với các tín hiệu thần kinh. Mô thần kinh truyền các tín hiệu thần kinh đi khắp con vật.

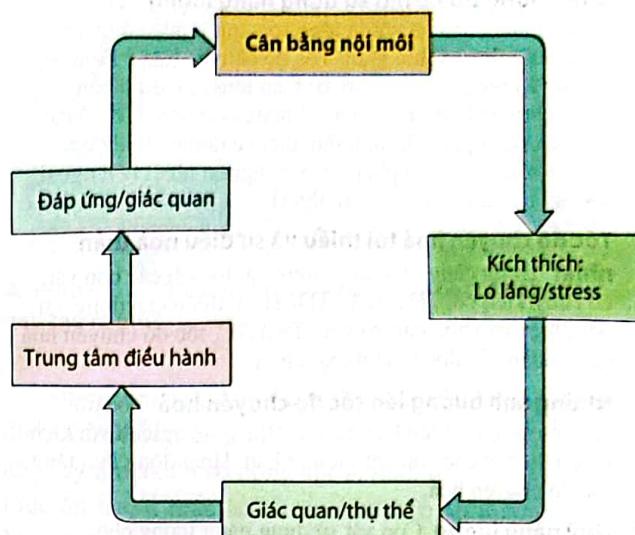
- **Điều phối và kiểm soát** Các hệ thống nội tiết và thần kinh hoạt động theo hai phương thức truyền tin giữa các vị trí khác nhau trong cơ thể. Hệ nội tiết phát tán các phân tử tín hiệu gọi là các hormone trong dòng máu, nhưng chỉ những tế bào nhất định là có đáp ứng. Hệ thần kinh sử dụng vi mạch tế bào tinh tế với các tín hiệu điện và hoá học gửi thông tin đến các vị trí đặc hiệu.

### KHAI NIỆM 40.2

**Các cung điều hoà ngược duy trì nội môi ở nhiều động vật (tr. 860-862)**

- **Điều chỉnh và thích ứng** Các động vật đối phó với sự biến động môi trường bằng điều chỉnh các thông số bên trong nhất định, trong khi lại để các thông số khác thích ứng theo các biến đổi bên ngoài.
- **Cân bằng nội môi** Cân bằng nội môi mô tả trạng thái ổn định bên trong. Đó là sự cân bằng giữa các biến đổi bên ngoài và các cơ chế kiểm soát bên trong chống lại những biến đổi. Dịch mỏ bao quanh các tế bào của con vật là khác xa với môi trường bên ngoài. Các cơ chế tạo cân bằng làm ôn hòa các biến đổi nội môi và thường là sự điều

hoà ngược âm tính. Các cơ chế này giúp điều chỉnh các thay đổi.



Những biến đổi có điều chỉnh ở môi trường bên là cần thiết cho sự hoạt động bình thường của cơ thể. Thích nghi khí hậu gồm các biến đổi tạm thời trong cân bằng nội môi trong đáp ứng với sự biến đổi của môi trường.

### KHAI NIỆM 40.3

**Quá trình điều hoà thân nhiệt được thực hiện qua hình thái, chức năng và tập tính (tr. 862-868)**

- **Con vật duy trì nhiệt độ bên trong cơ thể trong một khoảng chống chịu qua quá trình điều hoà thân nhiệt**.
- **Nội nhiệt và ngoại nhiệt** Động vật nội nhiệt được sưởi ấm bằng nhiệt sinh ra do chuyển hoá. Động vật ngoại nhiệt lấy nhiệt cho mình từ nguồn bên ngoài. Tính nội nhiệt đòi hỏi con vật phải tiêu tốn nhiều năng lượng hơn.
- **Sự biến đổi thân nhiệt** Nhiệt độ cơ thể thay đổi ở động vật biến nhiệt và tương đối cố định ở bọn hằng nhiệt.
- **Cân bằng thu và mất nhiệt** Dẫn truyền, đối lưu, bức xạ và bay hơi là các nhân tố trao đổi nhiệt. Điều hoà thân nhiệt bao gồm các điều chỉnh sinh lý và tập tính làm cân bằng thu và mất nhiệt. Cách nhiệt, dẫn mạch, co mạch, và trao đổi nhiệt ngược dòng làm thay đổi tốc độ trao đổi nhiệt. Quạt, ra mồ hôi và tắm làm tăng cường bay hơi và làm mát cơ thể. Cả động vật nội và ngoại nhiệt điều chỉnh tốc độ trao đổi nhiệt với xung quanh bằng các đáp ứng theo tập tính. Một số động vật thậm chí có khả năng điều chỉnh tốc độ tạo nhiệt chuyển hoá.
- **Sự thích nghi khí hậu trong điều hoà thân nhiệt** Nhiều động vật có vú có thể điều chỉnh sự cách nhiệt cơ thể đáp ứng với thay đổi của nhiệt độ môi trường. Động vật ngoại nhiệt có các biến đổi khác nhau ở mức tế bào để thích nghi với sự xê dịch nhiệt độ.
- **Bộ điều nhiệt sinh lý và sốt** Động vật có vú điều chỉnh thân nhiệt bằng cơ chế điều hoà ngược phức tạp bao gồm nhiều hệ cơ quan, kể cả hệ thần kinh, tuần hoàn và hệ hô hấp.

## Nhu cầu năng lượng có liên quan đến kích thước con vật, sự hoạt động và môi trường (tr. 868-872)

- **Sự phân phối và sử dụng năng lượng** Con vật thu nhận năng lượng hoá học từ thức ăn, dự trữ ngắn hạn dưới dạng ATP.
- **Định lượng quá trình sử dụng năng lượng** Tốc độ chuyển hoá của con vật là tổng số năng lượng sử dụng trong một đơn vị thời gian. Tốc độ chuyển hoá ở động vật có vú và chim, bọn mà duy trì thân nhiệt ổn định bằng nhiệt chuyển hoá (nội nhiệt), thường cao hơn ở đa số cá, bò sát không phải chim, lưỡng thê, và động vật không xương sống, bọn mà phải dựa vào nguồn nhiệt bên ngoài để duy trì thân nhiệt (ngoại nhiệt).
- **Tốc độ chuyển hóa tối thiểu và sự điều hoà thân nhiệt** Trong cùng điều kiện sống và đối với các con vật có cùng kích cỡ, TĐCHCB, TĐCH tối thiểu của động vật nội nhiệt, cao hơn hẳn so với TĐCHTC, tốc độ chuyển hóa tiêu chuẩn của động vật ngoại nhiệt.
- **Những ảnh hưởng lên tốc độ chuyển hóa** Tốc độ chuyển hóa tối thiểu trên gam cơ thể tỷ lệ nghịch với kích cỡ cơ thể với các con vật giống nhau. Hoạt động làm tăng tốc độ chuyển hóa.
- **Quy năng lượng** Con vật sử dụng năng lượng cho chuyển hóa cơ bản (hay tiêu chuẩn), hoạt động, cân bằng nội môi (như điều hoà thân nhiệt), tăng trưởng, và sinh sản.
- **Trạng thái đờ đẫn và sự bảo tồn năng lượng** Trạng thái đờ đẫn bao gồm sự giảm tốc độ chuyển hóa, bảo tồn năng lượng trong điều kiện môi trường quá khắc nghiệt. Con vật có thể rơi vào đờ đẫn trong mùa đông (ngủ đông), mùa hè (ngủ hè), hoặc trong giai đoạn ngủ (đờ đẫn ngày).

### KIỂM TRA KIẾN THỨC CỦA BẠN

#### TỰ KIỂM TRA

1. So sánh với tế bào nhỏ hơn, tế bào cùng hình dạng nhưng to hơn có
  - a. diện tích bề mặt nhỏ hơn.
  - b. diện tích bề mặt trên một đơn vị thể tích nhỏ hơn.
  - c. có cùng tỷ lệ bề mặt trên thể tích.
  - d. khoảng cách trung bình nhỏ hơn giữa ty thể và nguồn oxygen bên ngoài.
  - e. có tỷ lệ tế bào chất trên nhân nhỏ.
2. Biểu mô thích ứng tốt nhất với bề mặt luôn bị bào mòn là
  - a. dẹp đơn. d. nhiều lớp trụ.
  - b. dẹp hộp. e. nhiều lớp dẹp.
  - c. trụ đơn.
3. Điều nào dưới đây không phải là sự thích ứng để làm giảm tốc độ trao đổi nhiệt giữa con vật và môi trường?
  - a. lông mao và lông vũ
  - b. sự co mạch
  - c. sinh nhiệt không run
  - d. trao đổi nhiệt ngược dòng
  - e. khối mỡ hay lớp mỡ

4. Con vật nào dưới đây sử dụng phần lớn nhất quỹ năng lượng của mình để điều hoà cân bằng nội môi

- a. con thuỷ tucus
- b. con sứa biển (không xương sống)
- c. con rắn trong rừng ôn đới
- d. con côn trùng sa mạc
- e. con chim sa mạc

5. Xem xét quỹ năng lượng của con người, con voi, con chim cánh cụt, con chuột nhắt và con rắn. Con ..... có tổng chi phí năng lượng hàng năm là cao nhất, và con ..... có chi phí năng lượng cao nhất tính cho một đơn vị khối thân.

- a. voi; chuột nhắt d. chuột nhắt; rắn
- b. voi; người e. chim cánh cụt; chuột nhắt
- c. người; chim cánh cụt

6. Đầu vào của năng lượng và nguyên liệu sẽ cao hơn đầu ra

- a. nếu con vật là nội nhiệt, nó luôn phải lấy năng lượng nhiều hơn do có tốc độ chuyển hóa cao.
- b. nếu nó tích cực hoạt động tìm kiếm thức ăn.
- c. nếu nó ngủ đông.
- d. nếu nó lớn lên và tăng về khối lượng.
- e. không thể; cân bằng nội môi làm cho đầu vào và đầu ra luôn bằng nhau.

7. **HAY VÉ** Hãy vẽ mô hình (các) cung điều hoà cần để lái ôtô với một tốc độ ổn định di qua một đường đồi. Giả định là cả lái xe và các thiết bị kiểm soát chuyển số nằm ở trung tâm điều khiển, chú thích các hình minh họa cảm biến, đầu vào, đáp ứng.

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

#### LIÊN HỆ VỚI TIẾN HOÁ

8. Nhà sinh học C. Bergmann nhận xét rằng động vật có vú và chim sống ở các vĩ độ cao thường to hơn và béo hơn so với các loài họ hàng sống ở vĩ độ thấp hơn. Hãy nêu giả thuyết tiến hoá cho quan sát này.

#### TÌM HIỂU KHOA HỌC

9. Sâu tổ kén (*Malacosoma americanum*) sống nhóm lớn trong kén tơ, hay tổ kén, mà chúng làm trên cây. Chúng là một trong số côn trùng hoạt động vào đầu xuân sớm, khi nhiệt độ biến động từ điểm đóng băng đến rất nóng. Trong vòng một ngày, chúng có sự khác biệt về hành vi đáng kinh ngạc: Sáng sớm, chúng nằm ở mặt trong tổ kén kín mà quay về phía đông. Vào giữa trưa chúng xuống mặt phẳng dưới, mỗi con treo bằng vài cái chân. Hãy nêu giả thuyết giải thích tập tính đó. Bạn kiểm tra giả thuyết đó như thế nào?

#### KHOA HỌC, CÔNG NGHỆ VÀ XÃ HỘI

10. Các nhà khoa học y khoa nghiên cứu các vật liệu thay thế các mô khác nhau cho người. Tại sao máu và da nhân tạo lại hữu dụng? Những đặc điểm gì các vật liệu đó cần phải có để có thể hoạt động trong cơ thể? Tại sao mô thật lại tốt hơn? Còn mô nhân tạo nào khác có thể dùng được? Bạn tiên liệu các vấn đề gì khi phát triển và ứng dụng các vật liệu này?