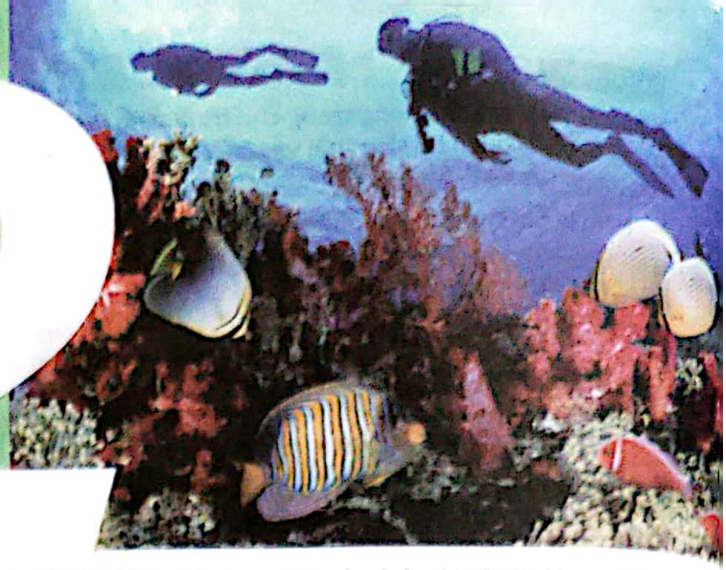
32 Giới thiệu về đa dạng động vật



▲ Hình 32.1 Loại nào trong các sinh vật này là động vật?

CÁC KHÁI NIỆM THEN CHỐT

32.1 Động vật đều là những sinh vật nhân thực đa bào, dị dưỡng với các mô phát triển từ các lớp phôi

32.2 Lịch sử phát sinh và phát triển của các loài động vật đã trải qua hơn nửa tỷ năm

32.3 Các loài động vật có "sơ đồ cấu trúc cơ thể" đặc trưng

32.4 Các quan điểm mới về chủng loại phát sinh của động vật xuất hiện từ các số liệu sinh học phân tử

TỔNG QUAN

Hãy đến với giới sinh vật của chính bạn

Khi đọc một vài chương trước, bạn có thể cảm thấy mình giống như một người đi du ngoạn giữa những sinh vật xa lạ như nấm nhầy, cây dương xỉ phất trần và nấm túi. Chắc bạn sẽ cảm thấy thân thuộc hơn với chủ đề được giới thiệu ở chương này - giới Động vật, trong đó bao gồm cả chính bạn. Nhưng tính đa dạng động vật rất lớn, không chỉ bao gồm con người và các loài chó, mèo, chim và các động vật khác mà con người chúng ta thường bắt gặp. Ví dụ, tất cả các sinh vật rất khác nhau ở **Hình 32.1** đều là động vật, bao gồm cả những dạng có vẻ phân nhánh giống như dải thêu, thân dày và lá xoăn. Đến nay, các nhà sinh học đã xác định có 1,3 triệu loài động vật hiện sống. Các ước tính về số lượng thực sự của các loài động vật còn cao hơn nhiều. Tính đa dạng rất lớn này chứa đựng sự khác nhau muôn vẻ về hình thái, từ san hô đến những con gián cho tới cá sấu.

Trong chương này, chúng ta bước vào giới Động vật và sẽ tiếp tục trong hai chương tiếp theo. Chúng ta sẽ xem xét các đặc trưng của tất cả các loài động vật cũng như những đặc điểm khác biệt giữa các nhóm phân loại khác nhau. Kiến thức này chủ yếu giúp hiểu được sự phát sinh chủng loại động vật, một chủ đề mà gần đây đã trở thành vấn đề sống động được quan tâm trong nghiên cứu và tranh luận về sinh học, như bạn sẽ thấy rõ khi đọc.

KHÁI NIỆM 32.1

Động vật đều là những sinh vật nhân thực đa bào, dị dưỡng với các mô phát triển từ các lớp phôi

Đưa ra một định nghĩa chuẩn về một động vật là một việc không dễ dàng, vì có những ngoại trừ hầu như đối với từng tiêu chuẩn được dùng để phân biệt động vật với các dạng sống khác. Tuy nhiên, một số đặc trưng của các loài động vật khi được kết hợp lại với nhau đủ để xác định rõ nhóm động vật mà chúng sẽ thảo luận.

Kiểu dinh dưỡng

Động vật khác với thực vật và nấm về phương thức dinh dưỡng của chúng. Thực vật là những sinh vật nhân thực tự dưỡng, có khả năng tổng hợp các phân tử hữu cơ qua quang hợp. Nấm là sinh vật dị dưỡng sinh trưởng ngay trên hoặc gần nguồn thức ăn của chúng và dinh dưỡng bằng cách hấp thu (thường sau khi chúng tiết ra các enzyme tiêu hoá thức ăn bên ngoài cơ thể của chúng). Không giống như thực vật, động vật không thể tự tạo tất cả các phân tử hữu cơ của chúng và vì vậy, trong hầu hết các trường hợp chúng phải tiêu thụ chính chúng hoặc bằng cách ăn các sinh vật sống khác hoặc ăn các vật liệu hữu cơ không sống. Nhưng khác với nấm, hầu hết động vật không dinh dưỡng bằng cách hấp thu mà thay vào đó, động vật ăn các thức ăn của chúng và sau đó sử dụng enzyme để tiêu hoá thức ăn ngay bên trong cơ thể của chúng.

Cấu trúc và sự chuyên hoá tế bào

Động vật là sinh vật nhân thực, và giống với thực vật và hầu hết nấm (nhưng không giống hầu hết sinh vật giới Protista), động vật là đa bào. Tuy nhiên, ngược lại với thực vật và nấm, động vật thiếu sự hỗ trợ về cấu trúc của thành tế bào. Thay vào đó, các tế bào động vật hỗ trợ cho nhau bằng các protein cấu trúc, mà phổ biến nhất là sợi collagen (xem Hình 6.30), chỉ tìm thấy ở động vật.

Nhiều động vật có 2 loại tế bào chuyên hoá không có ở các sinh vật đa bào khác: tế bào cơ và tế bào thần kinh. Ở hầu hết động vật, các tế bào này được tổ chức thành mô cơ và mô thần kinh với chức năng tương ứng

Được quét bằng CamScanner

là chuyển động cơ thể và điều khiển các xung thần kinh. Khả năng chuyển động và điều khiển xung thần kinh tạo cơ sở cho nhiều thích nghi của động vật làm cho chúng khác biệt với thực vật và nấm, khiến cho các tế bào mô và tế bào thần kinh trở thành đặc điểm phân biệt chính của động vật.

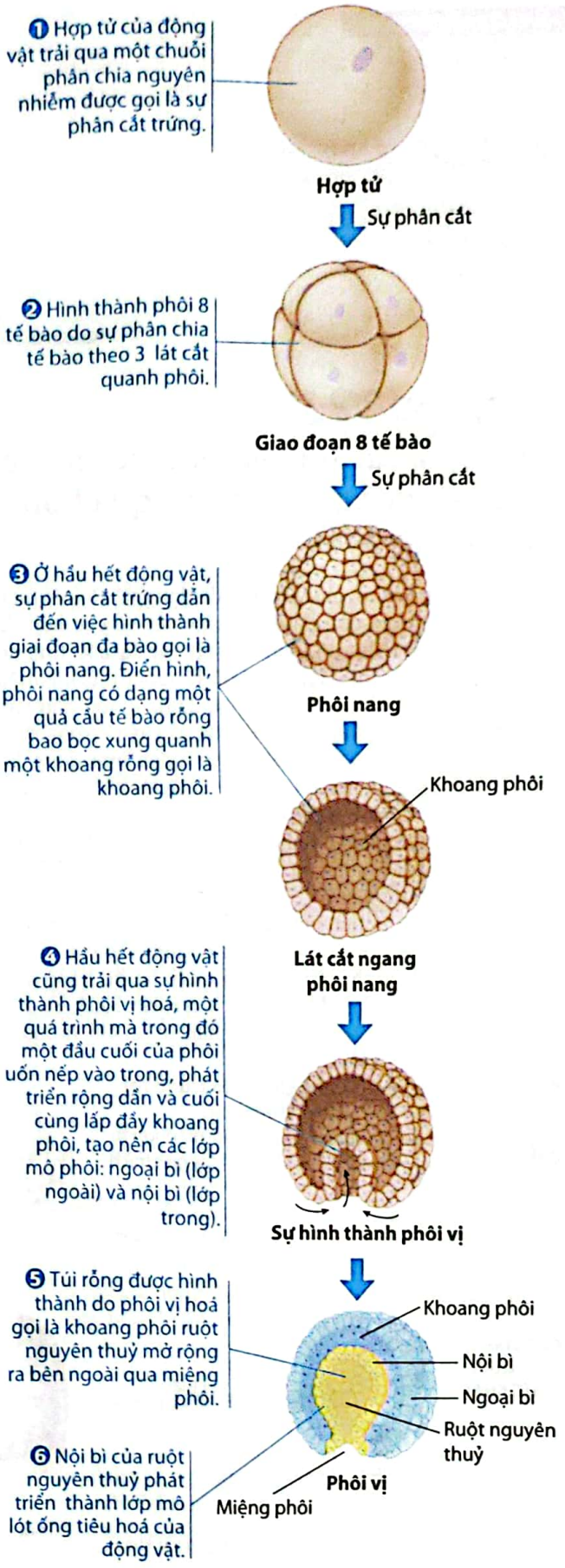
Sinh sản và phát triển

Hầu hết động vật sinh sản hữu tính và trạng thái lưỡng bội thường chiếm ưu thế trong chu kỳ sống. Ở hầu hết các loài, mỗi tinh trùng nhỏ, có roi, thụ tinh cho một trứng lớn, không vận động để tạo nên một hợp tử. Sau đó, hợp tử này trải qua sự **phân cắt**, một quá trình phân bào nguyên nhiễm mà không có sự sinh trưởng tế bào giữa các kỳ phân chia. Trong quá trình phát triển của hầu hết động vật, sự phân cắt trứng dẫn đến việc hình thành giai đoạn đa bào gọi là **phôi nang** với dạng quả cầu rỗng **(Hình 32.2)** ở nhiều loài động vật. Tiếp theo giai đoạn phôi nang là quá trình **phôi vị hoá** với sự hình thành các lớp mô phôi mà sau này chúng sẽ phát triển thành các bộ phận của cơ thể trưởng thành. Giai đoạn phát triển này được gọi là **phôi vị**.

Một số động vật, trong đó có con người, phát triển trực tiếp thành cá thể trưởng thành qua các giai đoạn thành thục ngắn, nhưng chu kỳ sống của nhiều loài động vật có ít nhất một giai đoạn **ấu trùng**. Ấu trùng là một dạng chưa thành thục sinh dục của một động vật, có hình thái khác hẳn với cá thể trưởng thành, thường ăn loại thức ăn khác và thậm chí còn có nơi sống khác với động vật trưởng thành, chẳng hạn như ấu trùng muỗi và chuồn chuồn sống ở nước. Cuối cùng ấu trùng trải qua **biến thái**, một sự biến đổi phát triển trở thành con non có hình thái tương tự cá thể trưởng thành nhưng chưa thành thục sinh dục.

Mặc dù động vật trưởng thành rất khác nhau về hình thái, nhưng hệ thống di truyền kiểm soát sự phát triển của động vật lại tương tự nhau ở các loài nằm trong các bậc phân loại rất khác nhau. Tất cả động vật nhân thực đều có hệ gene điều khiển sự biểu hiện của các gene khác, và nhiều gene điều hoà này chứa các bộ trình tự DNA chung được gọi là *các hộp điều khiển* (*homeoboxes*- xem Chương 21). Tất cả các loài động vật đều có chung một họ gene đặc trưng được gọi là các gene *Hox*. Các gene *Hox* đóng vai trò quan trọng trong sự phát triển phôi động vật, kiểm soát sự biểu hiện của hàng chục hoặc thậm chí hàng trăm gene khác có ảnh hưởng đến hình thái động vật (xem Chương 25).

Trong số các động vật đơn giản nhất hiện sống, bọt biển (Thân lỗ) có các gene *Hox* điều khiển sự hình thành các kênh dẫn nước ở thành cơ thể, một đặc điểm đặc trưng chính về cấu tạo hình thái của bọt biển (còn gọi là hải miên- xem Chương 33). Ở tổ tiên của các động vật phức tạp hơn, họ gene *Hox* tiếp tục bị đột biến lặp gene tạo nên "một bộ công cụ" đa năng hơn cho việc điều khiển sự phát triển. Ở động vật có xương sống, côn trùng và hầu hết động vật khác, gene *Hox* đều điều khiển việc hình thành mẫu hình trục trước - sau của cơ thể (trục đầu -đuôi), cũng như điều khiển các mặt khác của sự phát triển. Mặc dù trải qua hàng triệu năm tiến hoá, con ruồi và con người đã phân hoá và khác biệt nhau rất nhiều nhưng hệ thống di truyền điều khiển sự phát triển ở ruồi và ở người vẫn được bảo toàn như nhau.



▲ **Hình 32.2 Sự phát triển phôi vào giai đoạn sớm ở động vật.**

Được quét bằng CamScanner

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 32.1

1. Tóm tắt các giai đoạn phát triển chính của động vật. Họ các gene kiểm soát nào đóng vai trò chủ đạo?
2. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Những đặc điểm nào của động vật có thể cần thiết cho một cái cây tưởng tượng có thể săn đuổi, tóm bắt và tiêu hoá con mồi của nó - nhưng lại vẫn có thể lấy được các chất dinh dưỡng từ đất và quang hợp?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 32.2

Lịch sử phát sinh và phát triển của các loài động vật đã trải qua hơn nửa tỷ năm

Giới Động vật không chỉ vô cùng đa dạng về số loài hiện sống, mà thậm chí còn đa dạng cao hơn về các loài đã bị tuyệt chủng. (Một số nhà cổ sinh vật đã ước tính có đến 99% tổng số loài động vật đã bị tuyệt diệt). Nhiều nghiên cứu khác nhau cho rằng, sự đa dạng lớn như vậy bắt nguồn từ những thay đổi tiến hoá đã xảy ra trong suốt tỷ năm trước. Ví dụ, một số ước tính dựa trên đồng hồ phân tử cho rằng, tổ tiên của động vật đã tách khỏi tổ tiên nấm khoảng 1 tỷ năm trước đây. Các nghiên cứu tương tự cho rằng, tổ tiên chung của các loài động vật đương đại có thể đã sống vào thời gian nào đó trong khoảng 675 đến 875 triệu năm trước đây.

Để biết được tổ tiên chung của động vật này như thế nào, các nhà khoa học đã hướng tìm kiếm vào các nhóm sinh vật nguyên sinh (protista) có quan hệ họ hàng gần gũi với động vật. Như đã minh hoạ ở **Hình 32.3**, sự kết hợp bằng chứng về hình thái và phân tử đã chỉ ra rằng, các loài trùng roi cổ áo (choanoflagellate) là họ hàng gần gũi nhất hiện còn sống của động vật. Dựa trên các kết quả như vậy, các nhà nghiên cứu giả thiết rằng, tổ tiên chung của các loài động vật hiện sống có thể là sinh vật sống cố định, ăn cặn vẩn tương tự như trùng roi cổ áo hiện đại. Trong mục này, chúng ta sẽ xem xét các bằng chứng hoá thạch để biết bằng cách nào động vật đã tiến hoá từ tổ tiên chung xa xưa của chúng qua 4 đại địa chất (xem Bảng 25.1 để xem các niên đại địa chất).

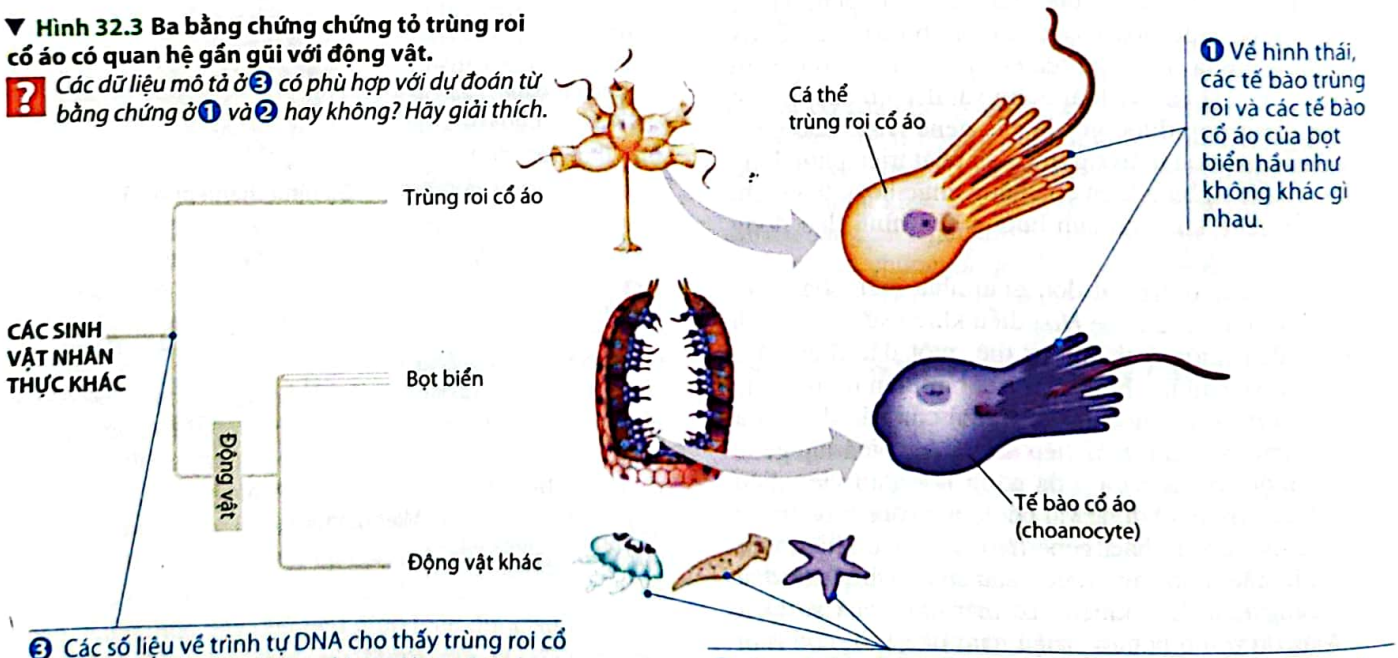
Đại Nguyên sinh mới (Cách đây 1 tỷ năm đến 542 triệu năm)

Mặc dù các dữ liệu phân tử cho thấy động vật xuất hiện sớm hơn, nhưng các hoá thạch cỡ lớn đầu tiên của động vật được chấp nhận nói chung có tuổi từ 565 đến 550 triệu năm. Các hoá thạch này là thành viên của một nhóm sinh vật đa bào xa xưa được gọi chung là **khu sinh vật Ediacara**. Các sinh vật có cơ thể mềm này được gọi tên theo tên ngọn đồi Ediacara ở Australia, nơi chúng được phát hiện đầu tiên **(Hình 32.4)**. Các hoá thạch tương tự cũng đã tìm thấy ở các lục địa khác. Một số chúng là bọt biển, trong khi một số khác có thể có họ hàng với các loài Ruột khoang (Cnidaria) hiện còn sống. Còn có một số sinh vật hoá thạch khác thuộc loại này đang gặp khó khăn trong phân loại vì chúng dường như không có quan hệ họ hàng gần gũi với bất cứ nhóm động vật hoặc thực vật nào hiện đang sống.

Ngoài các hoá thạch cỡ lớn này, trong đá thuộc đại nguyên sinh sớm cũng đã phát hiện thấy những dấu hiệu có thể là những động vật cỡ nhỏ xa xưa. Như bạn đã thấy ở Chương 25, các hoá thạch cỡ nhỏ có tuổi 575 triệu năm được phát hiện ở Trung Quốc dường như có tổ chức cấu trúc cơ bản của phôi động vật hiện đại. Tuy nhiên, vẫn còn tiếp tục tranh luận về việc liệu các dạng phôi động vật hoá thạch này là động vật hay chỉ là thành viên của các nhóm đã bị tuyệt chủng có quan hệ gần gũi với động vật (nhưng không phải là động vật thực sự). Mặc dù các

▼ Hình 32.3 Ba bằng chứng chứng tỏ trùng roi cổ áo có quan hệ gần gũi với động vật.

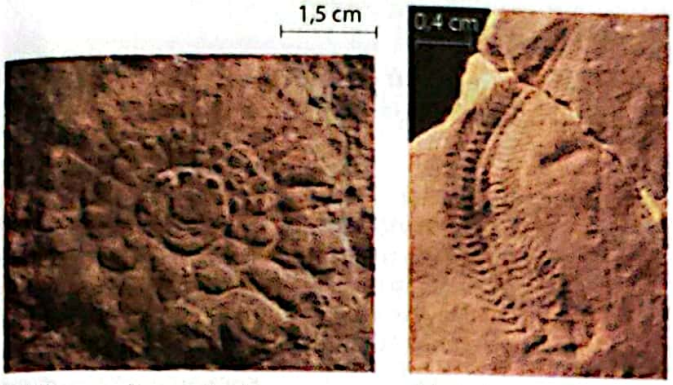
? *Các dữ liệu mô tả ở ❸ có phù hợp với dự đoán từ bằng chứng ở ❶ và ❷ hay không? Hãy giải thích.*



❸ Các số liệu về trình tự DNA cho thấy trùng roi cổ áo và động vật là các nhóm chị em. Hơn nữa, các gene truyền tín hiệu và các gene gắn kết trước đây chỉ thấy có ở động vật cũng đã được phát hiện ở trùng roi cổ áo.

❷ Các tế bào cổ áo tương tự đã được phát hiện ở các động vật khác, bao gồm sứa có lông châm, giun dẹp, và động vật da gai - nhưng chúng chưa bao giờ phát hiện thấy ở các nguyên sinh vật đơn bào không phải trùng roi cổ áo hoặc ở thực vật hoặc nấm.

Được quét bằng CamScanner



(a) *Mawsonites spriggi* (b) *Spriggina floundersi*

▲ **Hình 32.4 Các hoá thạch Ediacara.** Các hoá thạch có tuổi cách đây 565 đến 550 triệu năm, bao gồm các động vật **(a)** với hình thể phóng xạ đơn giản và **(b)** với nhiều đốt cơ thể.

hoá thạch cổ xưa của động vật có thể sẽ còn được phát hiện trong tương lai, nhưng các hồ sơ hoá thạch đã biết đến nay chứng minh một cách thuyết phục rằng, cuối đại nguyên sinh mới là thời gian gia tăng sự đa dạng của động vật.

Đại Cổ sinh (cách đây 542 - 251 triệu năm)

Sự đa dạng hoá động vật dường như diễn ra rất mạnh từ 535 đến 525 triệu năm trước đây, vào kỷ Cambri thuộc đại Cổ sinh - một hiện tượng thường được liên tưởng đến như là sự **bùng phát Cambri** (xem Chương 25). Ở các địa tầng được hình thành trước khi có sự bùng phát Cambri, có thể chỉ có một ít ngành đã được nhận biết. Nhưng ở các địa tầng cách đây 535 đến 525 triệu năm, các nhà cổ sinh học đã tìm thấy các hoá thạch cổ nhất của khoảng một nửa tổng số ngành động vật hiện sống, bao gồm các động vật chân khớp, dây sống và da gai đầu tiên. Nhiều hoá thạch rất khác biệt này - bao gồm những động vật có bộ xương cứng đã khoáng hoá - trông hoàn toàn khác với hầu hết động vật đang sống **(Hình 32.5)**. Nhưng, các nhà cổ sinh vật đã chứng minh rằng, phần lớn các hoá thạch Cambri này là thành viên của các ngành động vật hiện sống - hoặc ít nhất cũng có quan hệ họ hàng gần gũi với chúng.

Điều gì đã dẫn đến sự bùng phát Cambri? Có một số giả thuyết được đưa ra gần đây. Có bằng chứng cho rằng, mối quan hệ mới về vật dữ - con mồi nổi trội trong kỷ Cambri đã dẫn đến tính đa dạng thông qua chọn lọc tự nhiên. Vật dữ đạt được những thích ứng mới như các cách thức vận động giúp chúng bắt mồi, trong khi con mồi cũng đạt được các kiểu bảo vệ mới như hình thành lớp vỏ bảo vệ. Giả thuyết khác tập trung vào sự gia tăng oxygen khí quyển xảy ra trước sự bùng phát Cambri. Oxygen gia tăng đã tạo điều kiện thuận lợi cho những loài động vật có tốc độ chuyển hoá cao hơn và có kích thước cơ thể lớn hơn phát triển mạnh. Giả thuyết thứ ba cho rằng, sự tiến hoá của phức hệ gene *Hox* đã giúp cho sự mềm dẻo trong phát triển, dẫn đến những biến đổi về hình thái. Tuy nhiên, các giả thuyết này không loại trừ lẫn nhau, mà trái lại, mối quan hệ vật dữ - vật mồi, sự thay đổi khí quyển và tính mềm dẻo trong phát triển đều có vai trò nhất định của mỗi loại.

Tiếp theo kỷ Cambri là kỷ Ordovic, Silua và Devon, trong các giai đoạn này sự đa dạng động vật tiếp tục tăng

▲ **Hình 32.5 Một sinh cảnh biển vào kỷ Cambri.** Sinh cảnh vẽ lại này mô tả một phần sự đa dạng của các sinh vật được phát hiện trong các hoá thạch tìm thấy ở Burgess Shale thuộc British Columbia, Canada. Các động vật này bao gồm *Pikaia* (một động vật có dây sống dạng cá chình biết bơi), *Hallucigeneia* (một động vật với các gai giống tăm xỉa răng), *Anomalocaris* (một động vật cỡ lớn với các tay bắt mồi ở phía trước và một cái miệng hình tròn), và *Marella* (động vật chân khớp đang bơi phía bên trái).

lên, mặc dù bị ngắt quãng bởi những đợt tuyệt chủng hàng loạt (xem Hình 25.14). Động vật có xương sống (cá) nổi lên như các vật ăn thịt bậc cao trong lưới thức ăn ở biển. Khoảng 460 triệu năm trước, các nhóm đã được phân hoá từ kỷ Cambri đã có tác động đến sinh vật trên cạn. Chân khớp bắt đầu thích nghi với nơi sống trên cạn, điển hình như sự xuất hiện của bọn cuốn chiếu và rết. Các nốt sần ở cây dương xỉ - các khoang rỗng lớn do côn trùng kích thích dương xỉ tạo ra làm nơi ở được bảo vệ chắc chắn cho chúng - xuất hiện cách đây ít nhất 302 triệu năm đã gợi ra rằng, côn trùng và thực vật đã ảnh hưởng lên sự tiến hoá của nhau vào thời kỳ đó.

Động vật có xương sống đã chuyển lên sống trên đất liền khoảng 360 triệu năm trước và đã đa dạng hoá thành nhiều nhóm trên cạn. Hai nhóm sống sót đến ngày nay: lưỡng cư (như ếch và kỳ giông) và động vật có màng ối (bò sát và thú). Chúng được gọi chung là động vật bốn chân. Chúng ta sẽ khám phá chi tiết hơn các nhóm này ở Chương 34.

Đại Trung sinh (cách đây 251 đến 65,5 triệu năm)

Không có nhóm động vật mới cơ bản nào nổi lên trong đại Trung sinh. Nhưng các ngành động vật đã tiến hoá trong suốt đại Cổ sinh lúc này đã bắt đầu mở rộng phân bố đến các nơi sống sinh thái mới. Ở đại dương, các rạn san hô đầu tiên được hình thành đã cung cấp nơi sống mới ở biển cho các động vật khác. Một số bò sát quay trở lại sống trong nước và đạt được thành công như những vật săn mồi cỡ lớn ở nước. Trên đất liền, hậu duệ của một số loài bốn chân đã có được những đặc điểm thích

Được quét bằng CamScanner

nghi như cánh và các cấu trúc bay khác như ở thằn lằn bay và chim. Các loài khủng long lớn và nhỏ hưng thịnh, bao gồm cả động vật ăn thịt và động vật ăn thực vật. Vào cùng thời gian đó, Các loài thú nhỏ - các động vật ăn côn trùng nhỏ bé ban đêm xuất hiện. Ngoài ra, như bạn đã đọc ở Chương 30, cả thực vật có hoa (thực vật hạt kín) và côn trùng đã trải qua sự đa dạng hoá mạnh mẽ trong suốt đại Trung sinh.

Đại Tân sinh (cách đây 65,5 triệu năm cho tới ngày nay)

Sự tuyệt chủng hàng loạt của cả động vật trên cạn và ở biển đánh dấu sự khởi đầu của một đại địa chất mới, đại Tân sinh. Trong số các nhóm gồm các loài đã bị tuyệt chủng cỡ lớn, có các loài khủng long không biết bay và bò sát biển. Di tích hoá thạch của đại Tân sinh sớm minh chứng cho sự hưng thịnh của các thú lớn ăn thịt và ăn cỏ bắt đầu khai thác các ổ sinh thái còn trống. Khí hậu toàn cầu lạnh dần qua đại Tân sinh đã gây ra những thay đổi có ý nghĩa ở nhiều nhóm động vật. Ví dụ, trong số các loài khỉ hầu, một số loài ở châu Phi đã thích nghi với các khu rừng thưa và thảo nguyên thay cho rừng rậm trước đây. Tổ tiên loài người của chúng ta là một trong số các loài khỉ hình người này.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 32.2

1. Hãy đặt các mốc lịch sử tiến hoá động vật sau đây theo thứ tự niên đại từ cổ nhất đến gần đây nhất: (a) phát sinh các loài thú, (b) bằng chứng sớm nhất của chân khớp trên cạn, (c) khu hệ động vật Ediacaran, (d) sự tuyệt chủng của khủng long cỡ lớn không biết bay.
2. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Giả sử tổ tiên chung gần đây nhất của nấm và động vật sống cách đây 1 tỷ năm. Nếu nấm đầu tiên sống cách đây 990 triệu năm, thì liệu có các loài động vật cũng sống vào thời gian đó hay không? Giải thích.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 32.3

Các loài động vật có "sơ đồ cấu trúc cơ thể" đặc trưng

Mặc dù các loài động vật rất khác nhau về hình thái, nhưng tính đa dạng cao của chúng về hình dạng cũng chỉ được xếp vào một số tương đối ít dạng các "sơ đồ cấu trúc cơ thể" chủ yếu. Một **sơ đồ cấu trúc cơ thể** là một tập hợp các đặc điểm hình thái và phát triển hợp thành một thể thống nhất về toàn bộ chức năng - động vật sống. (Chú ý rằng, thuật ngữ *sơ đồ cấu trúc cơ thể* ở đây không ám chỉ rằng, các dạng động vật là kết quả của sơ đồ cấu trúc hay sự sáng chế một cách có ý thức).

Giống như tất cả các đặc điểm đặc trưng khác của sinh vật, sơ đồ cấu trúc cơ thể đã tiến hoá theo thời gian. Một số thay đổi tiến hoá hình như đã xuất hiện sớm trong lịch sử sự sống của động vật. Ví dụ, nghiên cứu gần đây gợi ra rằng, bước chìa khoá trong điều hoà phân tử của sự hình

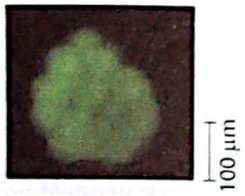
▼ Hình 32.6 Tìm hiểu

Có phải β-catenin từ cổ xưa đã có chức năng điều hoà phân tử quá trình hình thành phôi vị?

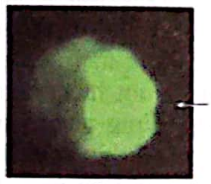
THÍ NGHIỆM Ở hầu hết động vật, quá trình hình thành phôi vị tạo nên ba lớp tế bào phôi. Ở một số loài, protein β-catenin đánh dấu vị trí hình thành phôi vị và hoạt hoá phiên mã các gene cần thiết cho sự hình thành phôi vị. Athula Wikramanayake và Mark Martindale ở Trường Đại học Hawaii cùng các đồng nghiệp đã kiểm tra việc liệu β-catenin có kiểm soát sự hình phôi vị ở hải quỳ *Nematostella vectensis* hay không. Loài này thuộc ngành Ruột khoang (Cnidaria), một nhóm đã từng tồn tại trước khi xuất hiện các loài động vật có phôi với ba lớp tế bào.

KẾT QUẢ

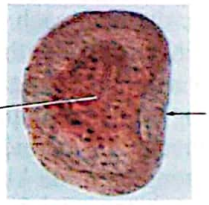
❶ Vào giai đoạn phát triển sớm, β-catenin (ở đây được gắn với protein huỳnh quang màu xanh lá cây) phân bố đều khắp trong phôi của *N. vectensis*.



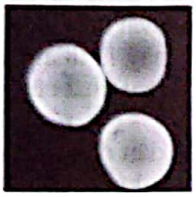
❷ Vào giai đoạn 32 tế bào, β-catenin tập trung về phía phôi, nơi sự hình thành phôi vị sẽ xuất hiện.



❸ Vào giai đoạn đầu của phôi vị, hoạt tính của β-catenin (ở đây được nhuộm màu đỏ sẫm) xảy ra ở lớp tế bào bên trong.



❹ Ở những phôi mà hoạt tính của β-catenin bị ức chế (do một protein liên kết với β-catenin), thì sự hình thành phôi vị không xảy ra.



KẾT LUẬN Ở loài *N. vectensis*, β-catenin giúp xác định vị trí hình thành phôi vị và cần thiết cho sự hình thành phôi vị. Các di tích hoá thạch chứng tỏ ruột khoang đã tiến hoá theo nhánh riêng cách đây hơn 500 triệu năm từ loài khác cũng có β-catenin ảnh hưởng lên sự hình thành phôi vị, đã gợi ra rằng, β-catenin từ xa xưa đã có chức năng điều hoà phân tử quá trình hình thành phôi vị.

NGUỒN A. H. Wikramanayake et al., An ancient role for nuclear β-catenin in the evolution of axial polarity and germ layer segregation, *Nature* 426:446-450 (2003).

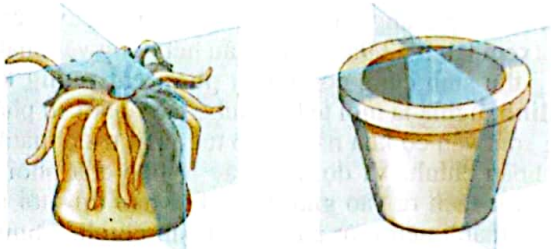
ĐIỀU GÌ NẾU? β-catenin gắn kết với DNA, do đó kích thích sự phiên mã các gene cần thiết cho sự hình thành phôi vị. Dựa trên thông tin này, hãy đưa ra một thí nghiệm khác cũng có thể được dùng để xác nhận các kết quả ở bước 4. Mục đích của việc thực hiện một thí nghiệm như vậy là gì?

Được quét bằng CamScanner

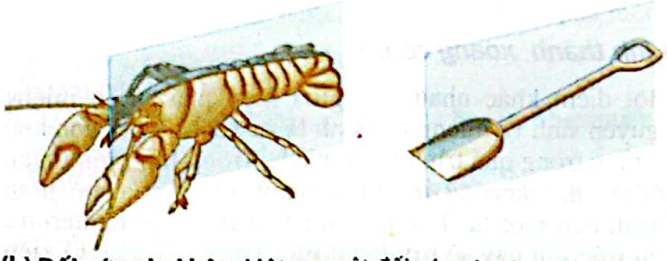
thành phôi vị không hề thay đổi từ hơn 500 triệu năm trước đây **(Hình 32.6)**. Sự đổi mới tiến hoá rất sớm này có tầm quan trọng cơ bản: Sự hình thành phôi vị giải thích tại sao hầu hết động vật không phải là một quả cầu rỗng của các tế bào. Nhưng những khía cạnh khác của sơ đồ cấu trúc cơ thể có thể đã thay đổi nhiều lần khi các nhánh khác nhau của động vật đã tiến hoá và đa dạng hoá. Khi bạn nghiên cứu kỹ các đặc điểm đặc trưng chính về sơ đồ cấu trúc cơ thể động vật, hãy nhớ rằng, các dạng cơ thể tương tự nhau có thể đã tiến hoá độc lập ở hai nhánh tiến hoá khác nhau. Chẳng hạn, hãy xem xét nhóm động vật không xương sống chân bụng (lớp Gastropoda). Nhóm này bao gồm nhiều loài thiếu vỏ như con sên nhưng cũng có nhiều loài có vỏ như ốc sên. Tất cả bọn sên đều có sơ đồ cấu trúc cơ thể tương tự nhau và do vậy đều thuộc cùng một bậc (một nhóm gồm các thành viên có chung các đặc điểm đặc trưng). Tuy nhiên, các nghiên cứu về chủng loại phát sinh chỉ ra rằng, một vài nhánh động vật chân bụng đã mất vỏ và tiến hoá một cách độc lập trở thành sên. Như đã được minh hoạ qua ví dụ này, một bậc (grade) không nhất thiết tương đương với một nhánh (clade -một nhóm sinh vật bao gồm loài tổ tiên và tất cả các hậu duệ của nó).

Tính đối xứng

Một cách rất cơ bản để có thể phân chia các nhóm động vật là dựa vào tính đối xứng cơ thể của chúng hoặc không có sự đối xứng. Ví dụ, hầu hết bọt biển đều thiếu đối xứng. Trong số các loài động vật có đối xứng cơ thể, tính đối xứng có thể theo các dạng khác nhau. Một số động vật thể hiện **đối xứng toả tròn**, có dạng một chậu hoa **(Hình 32.7a)**. Ví dụ, hải quỳ có một mặt phẳng đỉnh (nơi có miệng) và một mặt phẳng đáy, nhưng không có mặt trước, mặt sau, mặt trái và mặt phải.



(a) Đối xứng toả tròn. Một con vật đối xứng toả tròn như hải quỳ (ngành Ruột khoang - Cnidaria) không có mặt trái và mặt phải. Bất kỳ mặt cắt nào đi qua trục trung tâm cũng đều là hình ảnh phản chiếu qua gương của động vật này.



(b) Đối xứng hai bên. Một con vật đối xứng hai bên như tôm hùm (ngành Chân khớp - Arthropoda) có mặt trái và mặt phải. Mỗi một mặt cắt chia động vật này thành các nửa hình phản chiếu qua gương.

▲ **Hình 32.7 Đối xứng cơ thể.** Chậu hoa và cái xẻng giúp ta nhớ sự khác biệt giữa đối xứng toả tròn và đối xứng hai bên.

Đối xứng hai bên như cái xẻng là một ví dụ **(Hình 32.7b)**. Một con vật đối xứng hai bên có 2 trục hướng: từ trước ra sau và từ trên xuống dưới. Như vậy, các động vật đối xứng hai bên có một **mặt lưng** (phía trên) và một **mặt bụng** (phía dưới), đồng thời có mặt trái và mặt phải và có **phía trước** với miệng và **phía sau**. Nhiều động vật có sơ đồ cấu trúc cơ thể đối xứng hai bên (như chân khớp và động vật có vú) có các giác quan tập trung ở phía trước, bao gồm hệ thần kinh trung ương ("não bộ") ở đầu - một xu hướng tiến hoá được gọi là **sự đầu hoá** (cephalization gốc tiếng Hy Lạp *kephale* nghĩa là đầu).

Tính đối xứng của một động vật về cơ bản thích hợp với kiểu sống của nó. Nhiều động vật đối xứng toả tròn sống định cư (sống bám vào nền đáy) hoặc sống trôi nổi (trôi theo dòng nước hoặc bơi yếu như sứa). Đối xứng toả tròn giúp chúng thăng bằng với môi trường từ tất cả các phía. Ngược lại, các động vật đối xứng hai bên điển hình, di chuyển tích cực từ nơi này tới nơi khác. Hầu hết động vật đối xứng hai bên có hệ thần kinh trung ương giúp chúng điều phối các chuyển động phức tạp như bò, đào, bay hoặc bơi. Bằng chứng hoá thạch chỉ ra rằng, 2 kiểu đối xứng khác nhau cơ bản này đã xuất hiện cách đây ít nhất 550 triệu năm.

Mô

Các sơ đồ cấu trúc cơ thể động vật biến đổi khác nhau tuỳ thuộc vào tổ chức mô của chúng. Các mô thực (điển hình) là sự tập hợp các tế bào chuyên hoá biệt lập với các mô khác bởi các lớp màng. Bọt biển và một số ít nhóm động vật khác thiếu các mô thực. Ở tất cả các động vật khác, phôi phân lớp qua quá trình hình thành phôi vị (xem Hình 32.2). Khi sự phát triển diễn ra, các lớp đồng tâm được gọi là *các lá phôi* này hình thành các mô và các cơ quan khác nhau của cơ thể. **Ngoại bì**, lá phôi bao phủ bề mặt phôi phát triển bao quanh bên ngoài cơ thể động vật và ở một số ngành còn tạo thành hệ thần kinh trung ương. **Nội bì**, lá phôi trong cùng, tạo nên ống tiêu hoá hoặc **archenteron-ruột nguyên thuỷ** và tạo nên lớp lót ống tiêu hoá hay khoang tiêu hoá) và các cơ quan như gan và phổi của động vật có xương sống.

Những động vật chỉ có 2 lớp phôi này được gọi là **động vật hai lá phôi**. Động vật hai lá phôi gồm có các động vật như ruột khoang (ví dụ: sứa và san hô) và sứa lược (xem Chương 33). Tất cả các động vật đối xứng hai bên có lá phôi thứ ba, gọi là **trung bì**, nằm giữa ngoại bì và nội bì. Như vậy, các động vật đối xứng hai bên cũng còn được gọi **động vật ba lá phôi** (có 3 lá phôi). Ở các động vật 3 lá phôi, trung bì tạo thành cơ và hầu hết các cơ quan nằm giữa ống tiêu hoá và thành ngoài của động vật. Động vật 3 lá phôi bao gồm nhiều nhóm động vật, từ giun dẹp đến chân khớp cho tới động vật có xương sống. (Mặc dù một số động vật 2 lá phôi thực tế có lá phôi thứ ba nhưng lá phôi này không phát triển được như trung bì của động vật có 3 lá phôi).

Xoang cơ thể

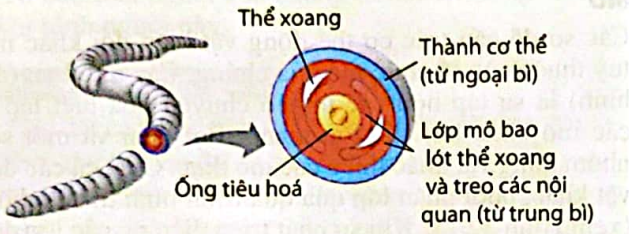
Hầu hết động vật 3 lá phôi đều có **xoang cơ thể**, một khoang chứa đầy dịch hoặc không khí, phân cách ống tiêu hoá với thành cơ thể. Xoang cơ thể này cũng được gọi là thể xoang – **coelom** (từ tiếng Hy Lạp *koilos* có nghĩa là xoang rỗng). Một thể xoang thực sự hình thành từ mô có nguồn gốc từ trung bì. Lớp trong và lớp ngoài của mô bao bọc quanh thể xoang kết nối lưng và bụng và

Được quét bằng CamScanner

hình thành nên các cấu trúc treo các cơ quan bên trong. Các động vật có xoang cơ thể thực được gọi là **động vật có thể xoang (Hình 32.8a)**.

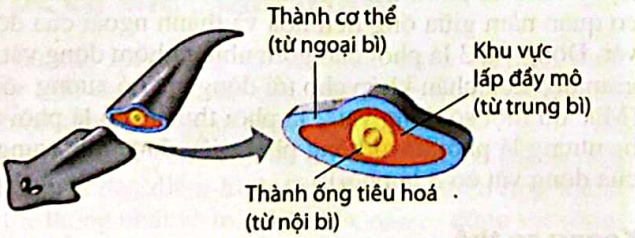
Một số động vật 3 lá phôi có xoang cơ thể được hình thành từ trung bì và nội bì **(Hình 32.8b)**. Xoang cơ thể như vậy được gọi là **thể xoang giả** - "pseudocoelom" (từ tiếng Hy Lạp, *pseudo* có nghĩa là giả) và các động vật có thể xoang kiểu này là **có thể xoang giả**. Tuy nhiên, dù tên như vậy nhưng một thể xoang giả không phải là giả mà nó là một xoang cơ thể với đầy đủ chức năng. Cuối cùng, một số động vật 3 lá phôi hoàn toàn thiếu xoang cơ thể **(Hình 32.8c)**. Chúng được gọi chung là động vật **không có thể xoang** (từ tiếng Hy Lạp, *a* có nghĩa là không có).

Xoang cơ thể có nhiều chức năng. Dịch thể xoang làm đệm cho các cơ quan nằm lơ lửng trong xoang, giúp ngăn chặn các tổn thương nội bộ. Ở các động vật có thể xoang với cơ thể mềm như giun đất, thể xoang chứa dịch không thể nén được và đóng vai trò như một bộ xương để cơ tỳ vào đó mà hoạt động. Xoang cơ thể cũng cho phép các nội quan sinh trưởng và vận động độc lập với thành ngoài cơ thể. Ví dụ, nếu bạn không có thể xoang, mỗi lần tim bạn đập hoặc nhu động của ruột bạn có thể chà xát lên bề mặt cơ thể của bạn.



(a) Động vật có thể xoang. Động vật có thể xoang như giun đất có thể xoang thực, một xoang cơ thể được bao lót hoàn toàn bởi mô có nguồn gốc từ trung bì.

(b) Động vật có thể xoang giả. Động vật có thể xoang giả như giun tròn có xoang cơ thể được bao lót không hoàn toàn bởi mô có nguồn gốc từ trung bì.



(c) Động vật không có thể xoang. Động vật không có thể xoang như giun dẹp thiếu xoang cơ thể nằm giữa ống tiêu hoá và thành ngoài cơ thể.

▲ Hình 32.8 Các loại xoang thể của động vật 3 lá phôi. Các hệ cơ quan khác nhau của động vật 3 lá phôi phát triển từ 3 lớp phôi được hình thành ở phôi. Màu xanh thể hiện cho mô xuất phát từ ngoại bì, màu đỏ từ trung bì và màu vàng từ nội bì.

Nghiên cứu chủng loại phát sinh hiện nay cho thấy, thể xoang thực và thể xoang giả đã được hình thành hoặc mất đi nhiều lần trong quá trình tiến hoá của động vật. Như vậy, các thuật ngữ thể xoang và thể xoang giả nói đến bậc tiến hoá (grade) chứ không phải nhánh tiến hoá (clade).

Kiểu phát triển miệng nguyên sinh và miệng thứ sinh

Dựa trên một số đặc điểm nhất định của sự phát triển sớm, nhiều động vật có thể được phân loại thành một trong hai kiểu phát triển: **phát triển miệng nguyên sinh** và **phát triển miệng thứ sinh**. Nói chung, hai kiểu này được phân biệt bởi những điểm khác nhau trong quá trình phân cắt trứng, sự hình thành xoang cơ thể và lỗ phôi.

Sự phân cắt trứng

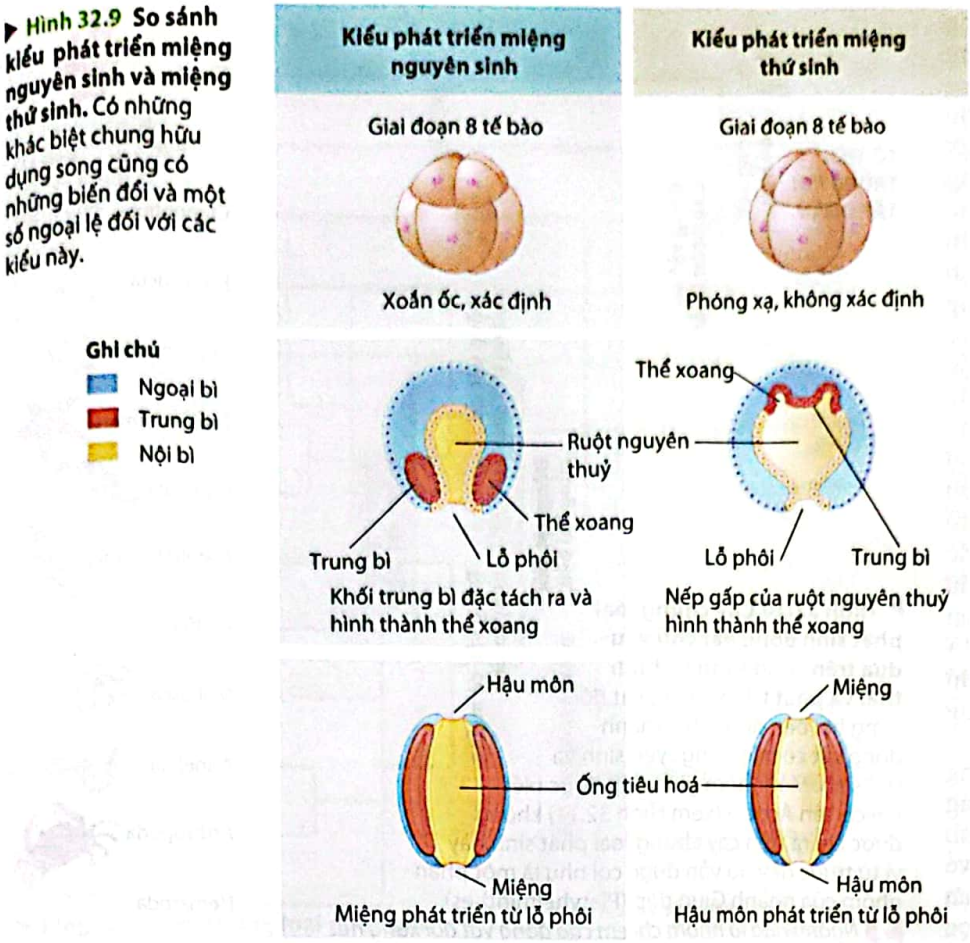
Kiểu **phân cắt trứng xoắn ốc** là một kiểu phân cắt thường gặp ở nhiều động vật có kiểu phát triển miệng nguyên sinh, trong đó các mặt phân cắt tế bào đi theo trục chéo tới trục thẳng đứng của phôi như đã nhìn thấy ở giai đoạn 8 tế bào, với các tế bào nhỏ hơn nằm trong các rãnh giữa các tế bào cơ bản lớn hơn (**Hình 32.9a**, trái). Ngoài ra, cái gọi là kiểu **phân cắt trứng xác định** của một số động vật có kiểu phát triển miệng nguyên sinh đã định ra khuôn mẫu chặt chẽ ("xác định") cho số phận phát triển của từng tế bào phôi từ rất sớm. Ví dụ, một tế bào được tách rời vào giai đoạn 4 tế bào ở ốc sên sau một số lần phân chia liên tiếp sẽ hình thành một phôi không thể sống được do thiếu nhiều bộ phận cơ thể.

Trái ngược với kiểu phân cắt trứng xoắn ốc, kiểu phát triển miệng thứ sinh được đặc trưng chủ yếu bởi sự **phân cắt trứng phóng xạ**. Các mặt cắt hoặc theo trục song song hoặc vuông góc cho tới trục thẳng đứng của phôi như có thể nhìn thấy vào giai đoạn 8 tế bào, các tầng tế bào được xếp thẳng hàng, tầng này nằm ngay trên tầng khác (xem Hình 32.9a, phải). Hầu hết động vật phát triển miệng thứ sinh cũng còn có sự **phân cắt trứng không xác định**, nghĩa là mỗi tế bào được tạo ra bởi sự phân cắt trứng sớm vẫn có khả năng tiếp tục phát triển thành một phôi hoàn chỉnh. Ví dụ, nếu các tế bào của phôi nhím biển được tách ra vào giai đoạn 4 tế bào thì mỗi tế bào sẽ hình thành nên một ấu trùng hoàn chỉnh. Chính nhờ sự phân cắt trứng không xác định nên hợp tử của người có thể sinh ra cặp sinh đôi giống hệt nhau. Đặc tính này cũng giải thích tính toàn năng trong phát triển của các tế bào gốc phôi và nhờ nó có thể cung cấp các phương thức mới để chữa trị nhiều căn bệnh (xem Chương 20).

Hình thành xoang cơ thể

Một điểm khác nhau nữa giữa kiểu phát triển miệng nguyên sinh và miệng thứ sinh là sự xuất hiện muộn hơn rõ ràng trong quá trình hình thành. Trong khi hình thành phôi vị, ban đầu ống tiêu hoá đang phát triển của phôi hình thành nên một túi kín, ruột nguyên thuỷ (archenteron), cấu trúc sau này sẽ trở thành ruột **(Hình 32.9b)**. Ở kiểu phát triển miệng nguyên sinh, khi ruột nguyên thuỷ hình thành, ngay từ đầu khối trung bì đặc tách ra và hình thành thể xoang. Ngược lại, ở kiểu phát triển miệng thứ sinh, thành ruột nguyên thuỷ phình ra theo kiểu nảy chồi hình thành nên trung bì và khoang rỗng của nó trở thành thể xoang.

Được quét bằng CamScanner



Hình 32.9 So sánh kiểu phát triển miệng nguyên sinh và miệng thứ sinh. Có những khác biệt chung hữu dụng song cũng có những biến đổi và một số ngoại lệ đối với các kiểu này.

(a) Sự phân cắt trứng. Nói chung, sự phát triển miệng nguyên sinh bắt đầu bằng sự phân cắt trứng xoắn ốc, xác định. Sự phát triển miệng thứ sinh đặc trưng bởi sự phân cắt trứng phóng xạ, không xác định.

(b) Hình thành thể xoang. Sự hình thành thể xoang bắt đầu vào giai đoạn phôi vị. Ở kiểu phát triển miệng nguyên sinh, thể xoang hình thành do trung bì tách ra. Ở kiểu phát triển miệng thứ sinh, thể xoang hình thành từ túi trung bì ngoài ruột nguyên thuỷ.

(c) Số phận của lỗ phôi. Ở kiểu phát triển miệng nguyên sinh, miệng hình thành từ lỗ phôi. Ở kiểu phát triển miệng thứ sinh, miệng hình thành từ một lỗ mở mới (thứ sinh).

Số phận của lỗ phôi

Kiểu phát triển của miệng nguyên sinh và miệng thứ sinh thường khác nhau về số phận của lỗ phôi. Lỗ phôi vốn được tạo ra do sự lõm vào trong quá trình hình thành phôi vị dẫn tới việc hình thành ruột nguyên thuỷ **(Hình 32.9c)**. Sau khi ruột nguyên thuỷ phát triển, ở hầu hết động vật, một lỗ mở thứ hai được hình thành ở phía đối diện của phôi vị. Cuối cùng, lỗ phôi và lỗ mở thứ hai này trở thành hai đầu mở của ống tiêu hoá (miệng và hậu môn). Trong kiểu phát triển của miệng nguyên sinh, miệng thường phát triển từ lỗ mở đầu tiên, hay gọi là lỗ phôi, và chính đặc điểm này là nguồn gốc của thuật ngữ miệng nguyên sinh (protostome) (xuất phát từ tiếng Hy Lạp *protos* nghĩa là đầu tiên và *stoma* nghĩa là lỗ miệng). Trong kiểu phát triển của miệng thứ sinh (từ gốc Hy Lạp *deuteros* nghĩa là thứ hai), lỗ miệng có nguồn gốc từ lỗ mở thứ hai và lỗ phôi thường phát triển thành hậu môn.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 32.3

1. Phân biệt hai thuật ngữ bậc tiến hoá và nhánh tiến hoá.
2. Nêu ba đặc điểm khác biệt trong sự phát triển phôi sớm của một con ốc sên (ngành Động vật thân mềm) và người (ngành Có dây sống).
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Đánh giá lời khẳng định sau: Bỏ qua những chi tiết về giải phẫu đặc trưng riêng của chúng, giun, người và hầu hết các loài có 3 lá phôi khác đều có hình dạng cơ bản giống 1 cái bánh rán.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 32.4

Các quan điểm mới về chủng loại phát sinh của động vật xuất hiện từ các số liệu sinh học phân tử

Gần đây, các nhà động vật học xác định được khoảng 36 ngành động vật. Nhưng mối quan hệ giữa những ngành động vật này tiếp tục được tranh cãi. Mặc dù có lẽ không thật yên tâm về cây chủng loại phát sinh trong những cuốn sách giáo khoa vì chúng có thể còn phải thay đổi, nhưng chính tính không chắc chắn cố hữu trong các sơ đồ cây chủng loại phát sinh này là một lời nhắc nhở tốt rằng khoa học là một quá trình tìm hiểu đầy năng động và luôn tiếp diễn.

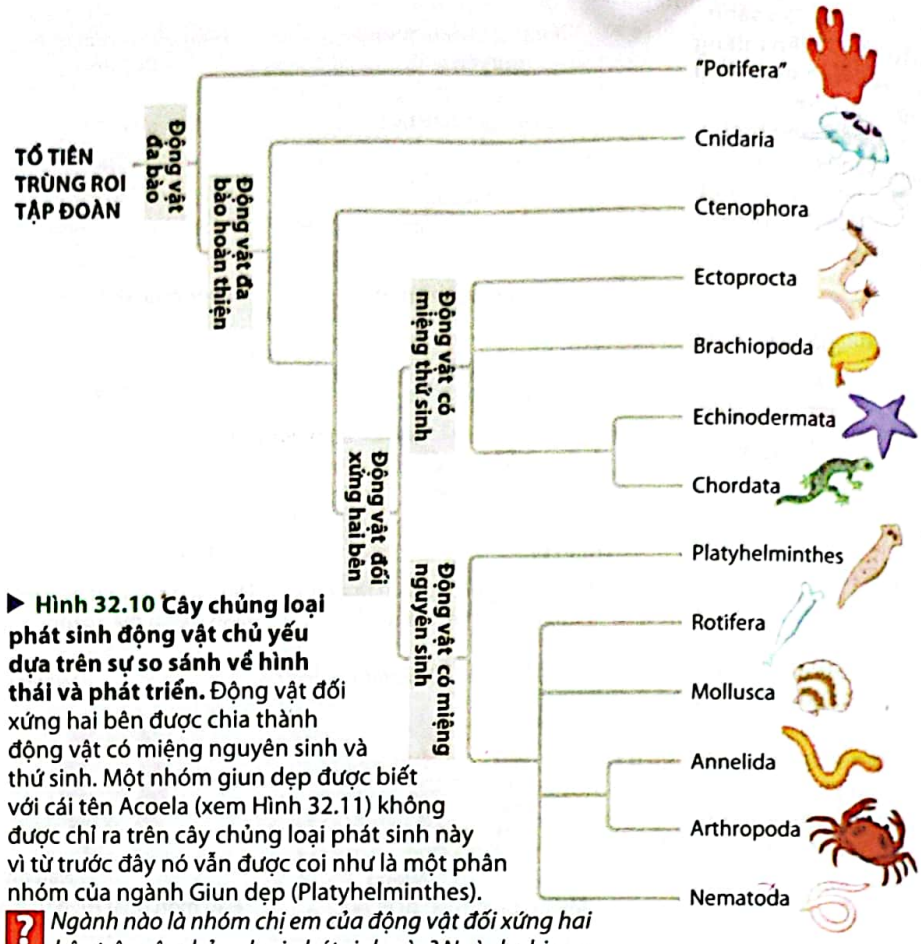
Các nhà nghiên cứu từ lâu vẫn dựa vào các dữ liệu về hình thái học để đưa ra những giả thuyết về chủng loại phát sinh ở động vật. Vào cuối những năm 1980, các nhà sinh học cũng bắt đầu nghiên cứu về các hệ thống học phân tử ở động vật. Những manh mối về chủng loại phát sinh động vật được gia tăng từ các nghiên cứu mới về một ngành ít được biết đến, cùng với những phân tích hoá thạch có thể giúp làm sáng tỏ hơn những đặc điểm nào là của tổ tiên ở các nhóm động vật khác nhau phát sinh từ tổ tiên chung đó.

Như các bạn đã đọc ở Chương 26, những nhà hệ thống học về phát sinh chủng loại theo đuổi việc phân loại các sinh vật dựa trên tổ tiên chung. Mục đích của họ là xếp sinh vật vào những nhóm tương ứng với các nhánh tiến hoá, mà mỗi nhánh bao gồm một loài tổ tiên và tất cả con cháu của chúng. Dựa trên các phương pháp phân nhánh

Được quét bằng CamScanner

tiến hoá, một cây phát sinh chủng loại có hình dạng như một hệ thống cấp bậc với các nhánh nhỏ nằm trong những nhánh lớn hơn, tương tự như các cành nhỏ và cành lớn của một cây. Các nhánh tiến hoá có chung các đặc điểm phát sinh đặc trưng cho các thành viên của nhánh và tổ tiên chung của chúng. Ví dụ, một nhánh tiến hoá có thể được suy ra từ những đặc điểm cơ bản tương tự nhau về giải phẫu và phôi sinh học mà các nhà nghiên cứu kết luận là tương đồng với nhau. Trong những năm gần đây, những dữ liệu phân tử như trình tự DNA đã cung cấp một nguồn thông tin khác cho việc suy luận ra tổ tiên chung cũng như xác định rõ các nhánh tiến hoá. Tuy nhiên cho dù dữ liệu sử dụng có là đặc điểm hình thái học truyền thống hay là trình tự DNA "mới" hoặc là sự kết hợp cả hai thì mục đích chung vẫn là để xây dựng lại lịch sử tiến hoá của sự sống.

Để thấy được ý nghĩa của những tranh luận xuất hiện trong hệ thống học động vật, chúng ta sẽ so sánh một quan điểm truyền thống về chủng loại phát sinh động vật dựa chủ yếu vào dữ liệu hình thái học **(Hình 32.10)**, với một quan điểm dựa chủ yếu vào dữ liệu phân tử **(Hình 32.11)**.



▶ **Hình 32.10 Cây chủng loại phát sinh động vật chủ yếu dựa trên sự so sánh về hình thái và phát triển.** Động vật đối xứng hai bên được chia thành động vật có miệng nguyên sinh và thứ sinh. Một nhóm giun dẹp được biết với cái tên Acoela (xem Hình 32.11) không được chỉ ra trên cây chủng loại phát sinh này vì từ trước đây nó vẫn được coi như là một phân nhóm của ngành Giun dẹp (Platyhelminthes).

? *Ngành nào là nhóm chị em của động vật đối xứng hai bên trên cây chủng loại phát sinh này? Ngành chị em này vẫn đúng như vậy hay không ở Hình 32.11?*

Các điểm tương đồng

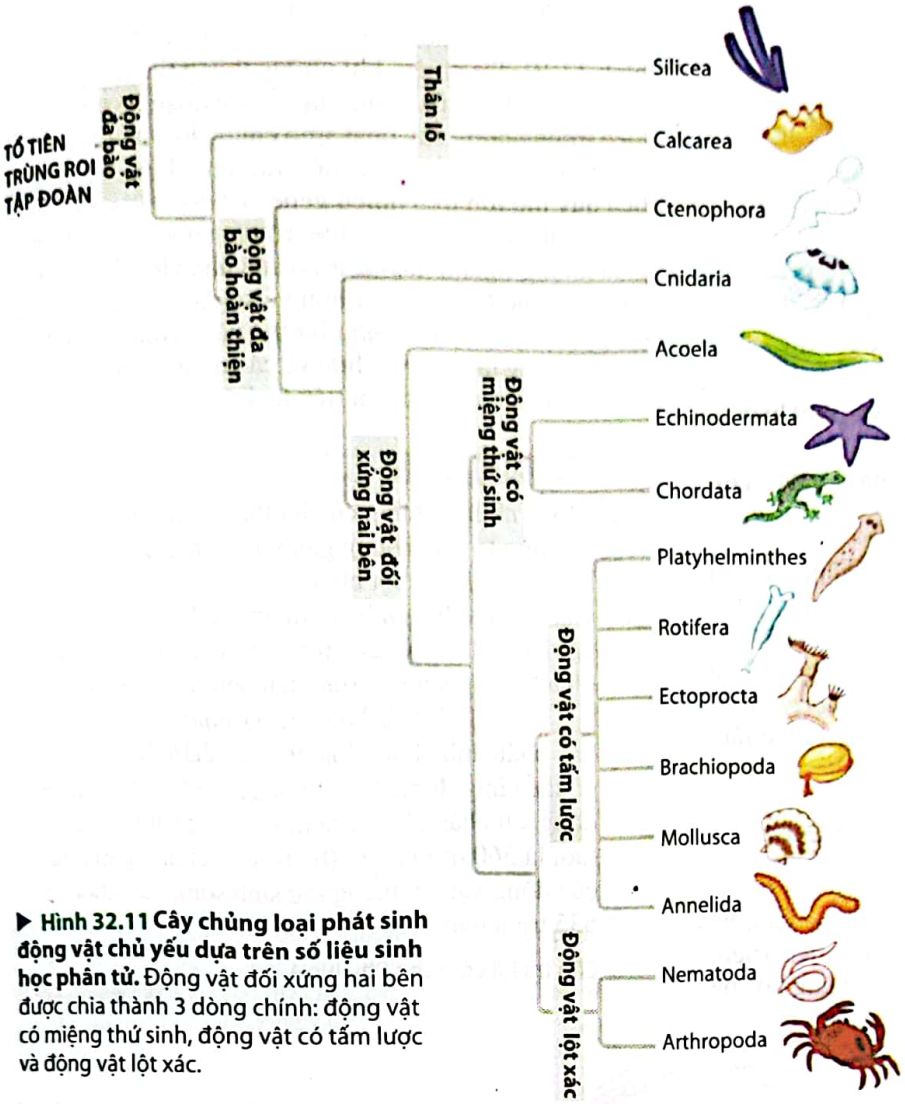
Cây phát sinh chủng loại dựa trên hình thái và cây phát sinh chủng loại dựa trên dữ liệu phân tử có sự tương đồng với nhau về một số lượng lớn những đặc điểm chính của sự phát sinh chủng loại động vật. Sau khi xét từng điểm chung, chúng ta sẽ thấy những kết luận sau đây được phản ánh ra sao trong các cây phát sinh chủng loại ở Hình 32.10 và 32.11.

1. **Tất cả các loài động vật có cùng một tổ tiên chung.** Cả hai cây phát sinh đều cho thấy giới Động vật là đơn nhánh, đại diện cho một nhánh tiến hoá có tên là Metazoa (động vật đa bào). Nói cách khác, nếu chúng ta có thể lần theo dấu vết bắt nguồn của tất cả những nhánh hiện còn và những nhánh đã tuyệt chủng thì chúng cùng có một tổ tiên chung.
2. **Bọt biển là động vật gốc.** Trong số những bậc phân loại (taxon) còn tồn tại đến nay, bọt biển (trước đây gọi là ngành Thân lỗ - Porifera) phân nhánh từ gốc của cả hai cây chủng loại phát sinh động vật. Một số phân tích phân tử cho rằng bọt biển là nhóm cận phát sinh bao gồm ít nhất hai ngành được biểu thị ở Hình 32.11.
3. **Động vật đa bào hoàn thiện (Eumetazoa) là một nhánh của động vật có mô thật.** Trừ bọt biển và một số ít nhóm khác, tất cả các loài động vật đều thuộc về một nhánh gọi là **động vật đa bào hoàn thiện** ("động vật thật sự"). Các mô thật đã tiến hoá ở tổ tiên chung của những động vật đa bào hoàn thiện hiện còn sống. Những thành viên gốc của nhánh động vật đa bào hoàn thiện bao gồm cả ngành Sứa lược (Ctenophora) và Ruột khoang (Cnidaria). Những động vật đa bào hoàn thiện cơ sở này có hai lá phôi và thường có đối xứng toả tròn.
4. **Hầu hết các ngành động vật thuộc vào nhánh động vật đối xứng hai bên (Bilateria).** Đối xứng hai bên và sự hiện diện ba lá phôi là các đặc điểm chung giúp xác định nhánh Bilateria (đối xứng hai bên). Nhánh này bao gồm phần lớn các ngành động vật và các thành viên của nó có tên là **động vật đối xứng hai bên**. Sự bùng nổ kỷ Cambri là bước khởi đầu cho sự đa dạng nhanh chóng của nhánh động vật đối xứng hai bên.
5. **Động vật có dây sống và một số ngành khác thuộc về nhánh động vật có miệng thứ sinh (Deuterostomia).** Thuật ngữ *động vật có miệng thứ sinh* không chỉ nói tới một hướng phát triển của động vật mà còn nói tới các thành viên của một nhánh bao gồm động vật có xương sống (Vertebrata) và các động vật có dây sống khác (Chordata). (Tuy nhiên, cần chú ý rằng, quan điểm truyền thống và phân tử về chủng loại phát sinh động vật không thống nhất ở chỗ: một số ngành khác cũng thuộc về nhánh động vật có miệng thứ sinh).

Tiến triển của việc giải quyết những mối quan hệ của các động vật đối xứng hai bên

Trong khi mối quan hệ về tiến hoá suy ra từ những dữ liệu hình thái học truyền thống và dữ liệu phân tử tương tự

Được quét bằng CamScanner



▶ **Hình 32.11 Cây chủng loại phát sinh động vật chủ yếu dựa trên số liệu sinh học phân tử.** Động vật đối xứng hai bên được chia thành 3 dòng chính: động vật có miệng thứ sinh, động vật có tấm lược và động vật lột xác.

nhau ở nhiều khía cạnh thì cũng vẫn tồn tại một số điểm khác nhau. Ví dụ, cây phát sinh chủng loại dựa trên hình thái học trong Hình 32.10 chia động vật đối xứng hai bên thành hai nhánh: động vật có miệng nguyên sinh và động vật có miệng thứ sinh. Quan điểm này thừa nhận hai hướng phát triển phản ánh một kiểu phát sinh chủng loại. Trong nhánh động vật có miệng nguyên sinh, Hình 32.10 cho thấy động vật chân khớp - Arthropoda (bao gồm côn trùng và giáp xác) được nhóm cùng với giun đốt. Cả hai nhóm đều có cơ thể phân đốt (hãy nghĩ tới đuôi của một con tôm hùm, một loài giáp xác và một con giun đất, thuộc giun đốt).

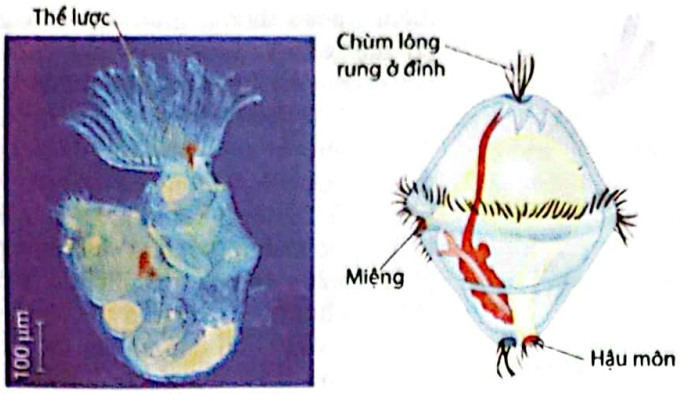
Một quan điểm khác nổi lên từ sự phát sinh chủng loại phân tử dựa trên các gene ribosome, gene *Hox*, và hàng tá những gene mã hoá phân tử protein cũng như các gene ty thể. Nhìn chung, tất cả những nghiên cứu này đều cho thấy có 3 nhánh lớn của động vật đối xứng hai bên: động vật có miệng thứ sinh, động vật có tấm lược (Lophotrochozoa) và động vật lột xác (Ecdysozoa) (xem Hình 32.11). Đối lập với quan điểm hình thái học truyền thống, sự phát sinh chủng loại từ quan điểm phân tử cho rằng chân đốt (Arthropoda) và giun đốt (Annelida) không có mối quan hệ gần gũi với nhau. Cũng nên chú ý rằng Hình 32.11 bao gồm nhóm giun dẹp không có thể xoang (Acoela) không được biểu thị trên Hình 32.10. Theo quan điểm truyền thống, giun dẹp không có thể xoang được xếp loại cùng với những loài giun dẹp khác trong nhánh Platyhelminthes (giun dẹp). Tuy nhiên, nghiên cứu gần đây chỉ ra rằng, giun dẹp không có thể xoang (Acoela) là động vật đối xứng hai bên ở gốc nhánh tiến hoá chứ không phải thành viên của ngành Giun dẹp (Platyhelminthes). Vị trí ở gốc nhánh tiến hoá của Giun dẹp không có thể xoang cho thấy, động vật đối xứng hai bên có thể bắt nguồn từ một tổ tiên chung tương tự như loài giun dẹp không có thể xoang đang tồn tại, nghĩa là từ một tổ tiên có một hệ thần kinh đơn giản,với ruột dạng túi và không có hệ bài tiết.

Như đã thấy ở Hình 32.11, sự phát sinh chủng loại theo quan điểm phân tử đã phân chia các ngành động vật không có miệng thứ sinh thành hai nhóm phân loại thay vì 1 nhóm: đó là **động vật lột xác** và **động vật có tấm lược**. Nhánh tiến hoá có tên Ecdysozoa liên quan tới một đặc trưng chung với giun tròn (Nematoda), chân khớp và một vài ngành động vật lột xác khác không được đề cập ở đây. Những động vật này tiết ra bộ xương ngoài; xác của ve sầu hoặc của dế là một ví dụ. Khi con vật lớn lên, chúng thay vỏ, thoát khỏi vỏ xương ngoài cũ của nó và tiết ra một vỏ lớn hơn. Quá trình rời bỏ bộ xương cũ được gọi là *lột xác* **(Hình 32.12)**. Tuy được đặt tên theo đặc điểm này, nhánh động vật lột xác được đưa ra dựa chủ yếu trên dữ liệu phân tử ủng hộ cho các thành viên của nhánh có cùng tổ tiên chung. Hơn nữa, một số nhóm phân loại đã bị loại trừ khỏi nhánh này do dữ liệu phân tử của chúng, ví dụ một số loài đỉa cũng lột xác nhưng không thuộc nhánh này.

Cái tên động vật có tấm lược liên quan đến hai đặc điểm khác nhau quan sát được ở một số động vật thuộc nhánh này. Một số động vật có tấm lược, ví dụ như động vật tay cuốn (Brachiopoda) phát triển một cấu trúc gọi là **thể lược** (*lophophore* bắt nguồn từ tiếng Hy Lạp, với

◀ **Hình 32.12 Ecdysis.** Con ve sầu lột xác này đang trong quá trình thoát khỏi bộ xương ngoài cũ của nó. Lúc này, nó sinh ra một bộ xương ngoài mới lớn hơn.

Được quét bằng CamScanner



(a) Một cá thể Ectoproct có thể lược (LM)

(b) Cấu tạo của một luân trùng

▲ Hình 32.13 Các đặc điểm hình thái ở các động vật có tấm lược.

lophos nghĩa là lược và *pherein* nghĩa là mang theo), một vòng tay cuốn có lông rung ở miệng có chức năng bắt mồi (Hình 32.13a). Những cá thể trong các ngành khác, bao gồm thân mềm và giun đốt trải qua một giai đoạn phát triển đặc biệt gọi là luân trùng (*trochophore larva*) (Hình 32.13b), nên vì thế mới có tên là động vật có tấm lược.

Các định hướng tương lai của hệ thống học động vật

Giống như bất cứ lĩnh vực nghiên cứu khoa học nào, hệ thống học động vật là một công trình đang tiến triển. Hiện tại, hầu hết (nhưng không phải tất cả) những nhà hệ thống học đều nghĩ rằng, cây phát sinh chủng loại ở Hình 32.11 được ủng hộ hơn cây chủng loại phát sinh trong hình 32.10. Tất nhiên, khi những thông tin mới phát sinh, những hiểu biết của chúng ta về mối quan hệ tiến hoá thể hiện trong những cây phát sinh chủng loại này có thể thay đổi. Các nhà nghiên cứu tiếp tục thực hiện những phân tích quy mô lớn trên nhiều gene của vô số các mẫu thuộc các ngành động vật. Hiểu biết rõ ràng hơn về mối quan hệ giữa những ngành này sẽ giúp các nhà khoa học có được một một bức tranh rõ nét hơn về sự đa dạng của cấu trúc cơ thể động vật phát sinh như thế nào. Trong Chương 33 và 34, chúng ta sẽ đi sâu hơn về các ngành động vật rất đa dạng hiện sống và lịch sử tiến hoá của chúng.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 32.4

1. Mô tả những chứng cứ cho thấy rằng ruột khoang có cùng tổ tiên chung gần với những động vật khác hơn là với bọt biển.
2. Giả thuyết phát sinh chủng loại ở Hình 32.10 khác với Hình 32.11 về cấu trúc những nhánh lớn trong nhánh động vật đối xứng hai bên như thế nào?
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Nếu Hình 32.11 phản ánh chính xác phát sinh chủng loại thì hai nhận định sau đây có thể cùng đúng được không? (a) Một hoá thạch động vật chân khớp vừa mới được phát hiện có tuổi là 560 triệu năm. (b) Tổ tiên chung gần nhất của động vật có miệng thứ sinh sống vào khoảng 535 triệu năm trước. Giải thích.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

Ôn tập chương 32

TÓM TẮT CÁC KHÁI NIỆM THEN CHỐT

KHÁI NIỆM 32.1

Động vật là những sinh vật nhân thực đa bào, dị dưỡng với các mô phát triển từ các lớp phôi (tr. 654-656)

- **Kiểu dinh dưỡng** Động vật là sinh vật dị dưỡng, nuốt thức ăn.
- **Cấu trúc và sự chuyên hoá tế bào** Động vật là các sinh vật nhân thực đa bào. Tế bào của chúng không có thành tế bào mà thay vào đó, chúng liên kết với nhau nhờ các protein cấu trúc như collagen. Mô thần kinh và mô cơ là đặc trưng riêng của động vật.
- **Sinh sản và phát triển** Ở hầu hết động vật, sự hình thành phôi vị kế tiếp sự hình thành phôi nang và dẫn tới sự hình thành các lớp mô phôi. Tất cả động vật, và chỉ ở động vật mới có các gene *Hox* quy định sự phát triển hình dạng cơ thể của chúng. Mặc dù gene *Hox* rất ít biến đổi, chúng vẫn có thể tạo nên sự đa dạng muôn vẻ trong hình thái động vật.

KHÁI NIỆM 32.2

Lịch sử phát sinh và phát triển của các loài động vật đã trải qua hơn nửa tỷ năm (tr. 656-658)

- **Đại Nguyên sinh mới (Neoproterozoic) (cách đây 1 tỷ - 542 triệu năm)** Các hoá thạch động vật đầu tiên bao gồm khu hệ động vật Ediacara.
- **Đại Cổ sinh (cách đây 542 - 251 triệu năm)** Sự bùng nổ kỷ Cambri đánh dấu sự xuất hiện của hoá thạch sớm nhất của nhiều nhóm động vật đang sống.
- **Đại Trung sinh (cách đây 251 - 65,5 triệu năm)** Khủng long là loài động vật có xương sống thống trị đất liền. Các dải san hô nổi lên cung cấp nơi sống cho các sinh vật khác.
- **Đại Tân sinh (cách đây 65,5 triệu năm trước tới ngày nay)** Các bộ động vật có vú trở nên đa dạng suốt thời kỳ đại Tân sinh.

KHÁI NIỆM 32.3

Các loài động vật có "sơ đồ cấu trúc cơ thể" đặc trưng (Tr. 658 - 661)

- **Tính đối xứng** Động vật có thể không có đối xứng hoặc đối xứng toả tròn hay đối xứng hai bên. Động vật đối xứng hai bên có mặt lưng và mặt bụng cũng như phía trước và phía sau.
- **Mô** Phôi của động vật đa bào hoàn thiện (Eumetazoa) có thể là hai lá phôi (nghĩa là có 2 lớp phôi) hoặc ba lá phôi (có 3 lớp phôi).
- **Xoang cơ thể** Ở động vật 3 lá phôi, xoang cơ thể có

Được quét bằng CamScanner

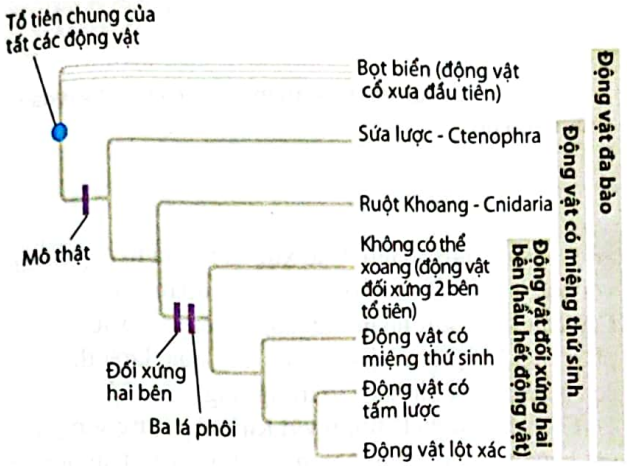
thể có hoặc không. Xoang cơ thể có thể là xoang giả (pseudocelom) (có nguồn gốc từ cả trung bì hoặc nội bì) hoặc là xoang thật (chỉ có nguồn gốc từ trung bì).

- **Kiểu phát triển miệng nguyên sinh và miệng thứ sinh** Hai kiểu phát triển này thường khác nhau ở cách phân cắt trứng, hình thành xoang cơ thể và sự tiêu biến lỗ phôi.

KHÁI NIỆM 32.4

Quan điểm mới về chủng loại phát sinh của động vật xuất hiện từ các số liệu sinh học phân tử (tr. 661 - 664)

- **Các điểm tương đồng**
- **Tiến triển trong giải quyết mối quan hệ của động vật đối xứng hai bên**



- **Các định hướng tương lai của hệ thống học động vật** Các nghiên cứu về phát sinh chủng loại dựa trên những cơ sở dữ liệu lớn hơn có thể cung cấp sự hiểu biết sâu sắc về lịch sử tiến hoá của động vật.

KIỂM TRA KIẾN THỨC CỦA BẠN

TỰ KIỂM TRA

1. Trong số các đặc điểm sau, đặc trưng duy nhất của động vật là
   a. sự hình thành phôi vị.
   b. đa bào.
   c. sinh sản hữu tính.
   d. tinh trùng có roi.
   e. dinh dưỡng dị dưỡng.

2. Sự phân biệt giữa bọt biển và những ngành động vật khác dựa chủ yếu vào sự biến mất hay xuất hiện của
   a. xoang cơ thể.
   b. ống tiêu hoá hoàn chỉnh.
   c. hệ tuần hoàn.
   d. mô thật.
   e. trung bì.

3. Những đặc điểm nào sau đây là điểm mâu thuẫn giữa phân tích phát sinh chủng loại biểu thị ở hai Hình 32.10 và 32.11 ?
   a. Sự đơn phát sinh của giới động vật.
   b. mối quan hệ của các nhóm phân loại động vật phân đốt với các nhóm phân loại động vật không phân đốt.
   c. bọt biển là động vật cổ xưa đầu tiên.
   d. động vật có dây sống là động vật có miệng thứ sinh.
   e. Sự đơn phát sinh của động vật đối xứng hai bên.

4. Động vật không có thể xoang đặc trưng bởi
   a. không có não.
   b. không có trung bì.
   c. kiểu phát triển miệng thứ sinh.
   d. xoang cơ thể không hoàn toàn được lót bởi trung bì.
   e. cơ thể đặc không có xoang bao quanh các nội quan.

5. Điểm nào sau đây là yếu tố ít quan trọng nhất trong việc mang đến sự bùng nổ kỷ Cambri?
   a. sự nổi lên của mối quan hệ vật dữ - con mồi trong các loài động vật
   b. sự tích lũy những thích nghi đa dạng, ví dụ như vỏ cơ thể và cách vận động
   c. sự di chuyển lên cạn của động vật
   d. sự tiến hoá của gene *Hox* điều hoà sự phát triển
   e. sự tích luỹ oxygen trong không khí đầy đủ đã giúp cho trao đổi chất tích cực hơn ở các động vật hoạt động

6. Điểm nào là cơ bản để xếp chân khớp và giun tròn vào nhánh động vật lột xác (Ecdysozoa) trong một giả thiết về chủng loại phát sinh động vật?
   a. Động vật ở cả hai nhóm đều phân đốt.
   b. Động vật ở cả hai nhóm đều trải qua lột xác.
   c. Chúng đều có phân cắt trứng toả tròn, xác định, và phát triển phôi của chúng là tương tự nhau.
   d. Các hoá thạch cho thấy cả hai ngành này có cùng một tổ tiên chung.
   e. Kết quả phân tích gene chỉ ra rằng trình tự gene của chúng là tương tự nhau và các trình tự này khác với trình tự gene của các động vật có tấm lược và động vật có miệng thứ sinh.

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

LIÊN HỆ VỚI TIẾN HOÁ

7. Để mô tả sự đa dạng của động vật trong suốt thời kỳ địa chất kỷ Cambri, một số nhà khoa học cho rằng cụm từ "sự thất bại của kỷ Cambri" có thể thích hợp hơn là "sự bùng nổ kỷ Cambri". Một số nhà khoa học khác đã so sánh việc quan sát một cuộc bùng nổ đa dạng động vật ở địa tầng Cambri với sự quan sát Trái Đất từ một vệ tinh và lưu ý đến sự hiện dần lên của các thành phố chỉ khi chúng đủ lớn đến mức có thể nhìn thấy từ khoảng cách đó. Những quan điểm này có hàm ý gì về lịch sử tiến hoá của động vật trong suốt thời kỳ đó?

TÌM HIỂU KHOA HỌC

8. **HÃY VẼ** Hãy vẽ lại phân nhánh động vật đa bào hoàn thiện ở hình 32.11. Sử dụng những thông tin ở bảng dưới đây để gắn nhãn S, R hoặc I cho từng đường nhánh dẫn tới một ngành dựa trên kiểu phân cắt trứng ở các thành viên của nó. Kiểu phân cắt trứng của tổ tiên là gì? Có bao nhiêu lần kiểu phân cắt trứng thay đổi trong suốt quá trình tiến hoá? Giải thích.

Kiểu kiểu phân cắt trứng	Ngành
Xoắn ốc (S)	Thân mềm (Mollusca), Giun dẹp (Platyhelminthes), Giun đốt (Annelida)
Phân chia theo cách riêng (I)	Động vật không có thể xoang (Acoela), Chân khớp (Arthropoda)
Toả tròn (R)	Tất cả các ngành động vật đa bào hoàn thiện không được nêu ở trên

Được quét bằng CamScanner