

Động vật có xương sống



▲ Hình 34.1 Con người có phải là hậu duệ của sinh vật có xương sống xưa này không?

CÁC KHÁI NIỆM THEN CHỐT

- 34.1 Động vật có dây sống có một dây sống, và ống thần kinh lưng
- 34.2 Động vật có sọ là động vật có dây sống có đầu
- 34.3 Động vật có xương sống là động vật có sọ có cột sống
- 34.4 Gnathostomata là động vật có xương sống có hàm
- 34.5 Động vật bốn chân là động vật có hàm với các chi
- 34.6 Động vật có màng ối là động vật bốn chân có trứng thích nghi với môi trường trên cạn
- 34.7 Động vật có vú là loài động vật có màng ối có lông mao và tiết sữa.
- 34.8 Con người là động vật có vú có não bộ lớn và đi bằng hai chân

TỔNG QUAN

Nửa tỷ năm của các loài có xương sống

Đầu kỷ Cambri, cách đây khoảng 530 triệu năm, vô số loài động vật đã sinh sống trong các đại dương của Trái Đất. Loài săn mồi sử dụng những móng sắc và bộ hàm để cắn xuyên qua con mồi. Rất nhiều động vật có gai nhọn hoặc vũ khí cũng như có những phần miệng được biến đổi để lọc thức ăn trong nước. Các loài giun chui luồn trong bùn đáy để ăn các chất hữu cơ. Giữa sự hối hả đó, thật dễ dàng để bỏ sót những sinh vật mỏng manh chỉ dài 3 cm lướt đi trong nước này (Hình 34.1): loài *Mylokunmingia fengjiao*. Mặc dù thiếu vũ khí và những phần phụ, nhưng các con vật này đã để lại những di sản khác thường. Chúng sinh ra một trong những nhóm động vật thành công nhất có thể bơi, đi lại, trườn, hoặc bay: các loài động vật có xương sống, với cái tên bắt nguồn từ cột sống của chúng, đó là một chuỗi các xương tạo nên cột sống, hay gọi là cột xương sống.

Trong gần 200 triệu năm, động vật có xương sống phân bố giới hạn ở đại dương, nhưng khoảng 360 triệu năm trước, sự tiến hoá của chi trong một dòng động vật có xương đã tạo đà cho động vật có xương sống thống trị

trên đất liền. Ở đây, chúng đa dạng hoá thành lưỡng cư, bò sát (bao gồm cả các loài chim) và động vật có vú.

Có khoảng 52.000 loài động vật có xương sống, một con số tương đối nhỏ so với 1 triệu loài côn trùng trên Trái Đất. Tuy nhiên, điều mà động vật có xương sống thiếu về sự đa dạng loài lại được bù đắp bằng sự khác biệt riêng của chúng, cho thấy một sự khác biệt rất lớn về các đặc điểm ví dụ như khối lượng cơ thể. Động vật có xương sống bao gồm những động vật nặng nhất đi lại trên cạn, khủng long ăn thực vật có khối lượng 40.000 kg (nặng hơn 13 chiếc xe tải chở hàng). Chúng còn bao gồm cả loài động vật lớn nhất trên Trái Đất, loài cá voi xanh, với khối lượng vượt trên 100.000 kg. Ở phía ngược lại về độ lớn, một con cá được khám phá vào năm 2004 chỉ dài có 8,4 mm và có khối lượng 100 tỷ lần nhỏ hơn khối lượng của loài cá voi xanh.

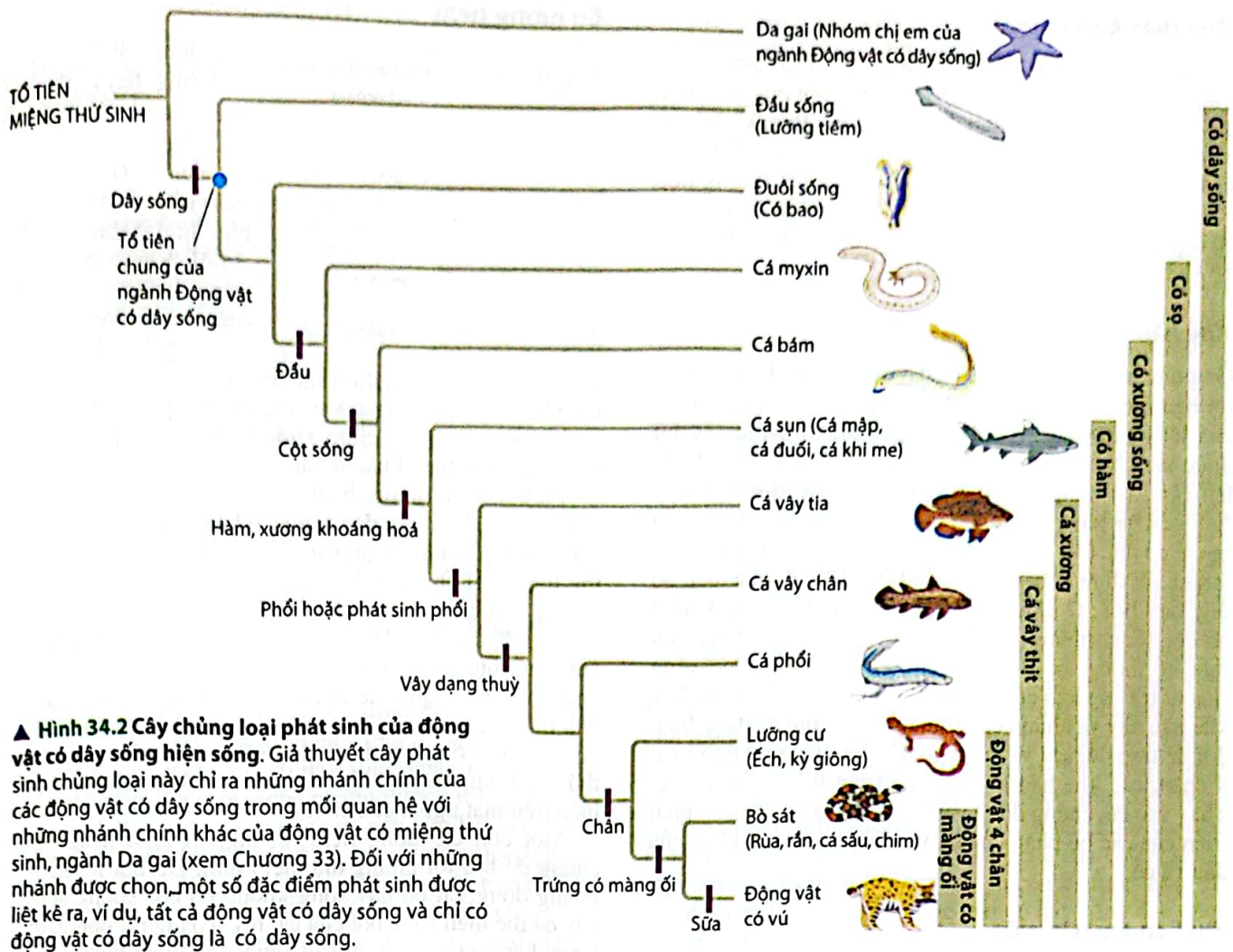
Trong chương này, chúng ta sẽ nghiên cứu giả thuyết hiện nay về nguồn gốc của động vật có xương sống từ tổ tiên không xương sống. Chúng ta sẽ lần theo dấu vết tiến hoá của sơ đồ cấu trúc cơ thể động vật có xương sống, từ dây sống đến việc hình thành đầu cho tới bộ xương được khoáng hoá. Chúng ta cũng sẽ khám phá những nhóm chính của động vật có xương sống (cả những loài đang tồn tại và những loài đã tuyệt chủng) cũng như lịch sử tiến hoá của chính chúng ta.

KHÁI NIỆM

34.1

Động vật có dây sống có một dây sống, và ống thần kinh lưng

Động vật có xương sống là thành viên của ngành Động vật có dây sống (Chordata). Động vật có dây sống là động vật có đối xứng hai bên, và trong số những động vật đối xứng hai bên, chúng thuộc nhánh động vật có miệng thứ sinh (xem Chương 32). Động vật có miệng thứ sinh được biết tới nhiều nhất ngoài động vật có xương sống là động vật da gai, nhóm động vật bao gồm sao biển và nhím biển. Tuy nhiên, như đã thấy ở Hình 34.2, hai nhóm động vật có miệng thứ sinh không có xương sống, nhóm đầu sống (Cephalochordata) và đuôi sống (Urochordata),



▲ **Hình 34.2 Cây chủng loại phát sinh của động vật có dây sống hiện sống.** Giả thuyết cây phát sinh chủng loại này chỉ ra những nhánh chính của các động vật có dây sống trong mối quan hệ với những nhánh chính khác của động vật có miệng thứ sinh, ngành Da gai (xem Chương 33). Đối với những nhánh được chọn, một số đặc điểm phát sinh được liệt kê ra, ví dụ, tất cả động vật có dây sống và chỉ có động vật có dây sống là có dây sống.

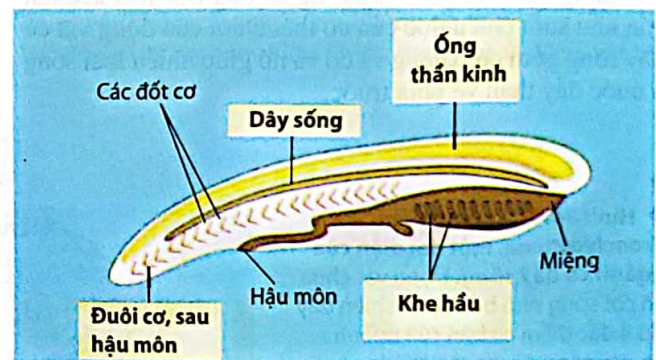
có quan hệ gần gũi với động vật có xương sống hơn là động vật không xương sống. Cùng với cá bám, cá myxin và các động vật có xương sống, chúng hình thành nên ngành Động vật có dây sống.

Các đặc điểm phát sinh của động vật có dây sống

Tất cả động vật có dây sống có chung một tập hợp các đặc điểm phát sinh, mặc dù nhiều loài chỉ có những dấu vết này trong suốt thời kỳ phát triển phôi. **Hình 34.3** mô tả bốn đặc điểm cơ bản của ngành dây sống: dây sống, ống thần kinh lưng, các khe hầu, và một đuôi cơ sau hậu môn.

Dây sống

Ngành có dây sống được đặt tên theo cấu trúc bộ xương, tức là có dây sống xuất hiện ở phôi của tất cả động vật có dây sống cũng như một số động vật có dây sống trưởng thành. **Dây sống** có dạng hình que mềm dẻo, chạy dọc thân, nằm giữa ống tiêu hoá và ống thần kinh. Nó được tạo thành bởi những tế bào lớn chứa toàn chất dịch được bao bọc bởi mô sợi cứng. Dây sống có chức năng là bộ xương nâng đỡ cơ thể dọc theo suốt chiều dài của dây sống, và ở ấu trùng hay dạng trưởng thành vẫn còn giữ



▲ **Hình 34.3 Các đặc điểm đặc trưng của động vật có dây sống.** Tất cả động vật có dây sống có bốn đặc điểm đặc trưng nổi bật về cấu trúc vào một thời điểm nào đó trong quá trình phát triển.

cấu trúc này, nó còn cung cấp một cấu trúc chắc chắn nhưng mềm dẻo, để cơ dựa vào hoạt động khi bơi. Ở hầu hết động vật có xương sống thường phát triển bộ xương khớp nối phức tạp hơn bao quanh dây sống nguyên thủy, và các cá thể trưởng thành chỉ còn giữ lại dấu vết của dây sống ở phôi. Ở người, dây sống tiêu giảm trở thành các đĩa gelatin kẹp giữa các đốt sống.

Ống thần kinh lưng

Ống thần kinh lưng của phôi động vật có dây sống phát triển từ tấm đĩa ngoại bì cuộn lại thành một ống nằm dọc dây sống. Kết quả là hình thành nên ống thần kinh lưng duy nhất có ở động vật có dây sống. Các ngành động vật khác có dây thần kinh đặc, và trong hầu hết trường hợp chúng nằm ở mặt bụng. Ống thần kinh của phôi động vật có dây sống phát triển thành hệ thần kinh trung ương: não bộ và tủy sống.

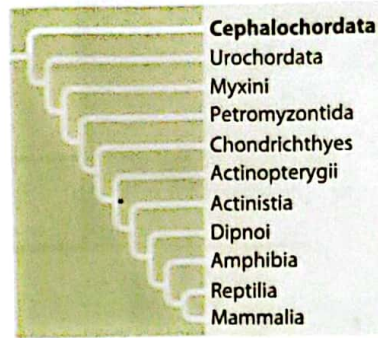
Khe hầu

Ống tiêu hoá của động vật có dây sống chạy dài từ miệng tới hậu môn. Vùng ngay sau miệng là vùng hầu. Ở phôi của tất cả động vật có dây sống, có một chuỗi các túi được tách biệt bởi các khe rãnh dọc hai bên hầu. Ở hầu hết các loài động vật có dây sống, những khe rãnh này (gọi là **khe hầu**) phát triển thành các khe hở mở ra bên ngoài cơ thể. Các khe hầu này cho phép nước đi vào trong miệng rồi đi ra khỏi cơ thể mà không phải đi qua toàn bộ ống tiêu hoá. Ở nhiều loài động vật có dây sống không có cột sống, những khe hầu này còn có chức năng như một hệ thống lọc thức ăn. Ở động vật có xương sống (ngoại trừ các loài có chi, tức là động vật 4 chân), những khe hầu này và những cấu trúc hỗ trợ chúng đã được biến đổi để trao đổi khí và được gọi là **khe mang**. Ở động vật 4 chân, các khe hầu không phát triển thành khe mang. Thay vào đó, chúng đóng vai trò quan trọng trong sự phát triển của các bộ phận của tai và những cấu trúc khác của đầu và cổ.

Duôi cơ sau hậu môn

Động vật có dây sống có đuôi phát triển ngay sau lỗ hậu môn, mặc dù ở nhiều loài, chúng đã bị tiêu giảm đáng kể trong giai đoạn phát triển phôi. Ngược lại, hầu hết các loài động vật không có dây sống có ống tiêu hoá kéo dài gần như suốt chiều dọc của cơ thể. Đuôi của động vật có dây sống gồm có xương và cơ và nó giúp nhiều loài sống ở nước đẩy thân về phía trước.

Cá lưỡng tiem



Các động vật được gọi là **lưỡng tiem** (thuộc phân ngành đầu sống - Cephalochordata) do bắt nguồn từ hình dạng thân của chúng giống như **lưỡi kiếm** (Hình 34.4). Khi còn là ấu trùng, lưỡng tiem phát triển một dây sống, một ống thần kinh, rất

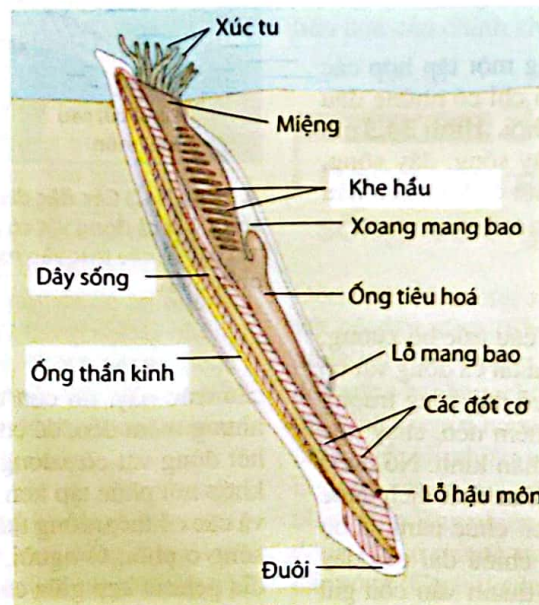
nhiều khe hầu và một đuôi sau hậu môn. Ấu trùng ăn sinh vật phù du trong tầng nước, khi chúng bơi lên và chìm xuống. Khi ấu trùng chìm xuống, chúng bắt phù du và những chất lơ lửng khác ở hầu.

Lưỡng tiem trưởng thành có thể dài tới 5 cm. Chúng vẫn giữ các đặc điểm đặc trưng cơ bản của ngành có dây sống, tương tự như động vật có dây sống điển hình được thể hiện ở Hình 34.3. Sau khi biến thái, cá lưỡng tiem trưởng thành thành bơi xuống đáy biển và luồn thân vào trong cát, chỉ để lại phần đầu lộ ra. Các xúc tu của lưỡng tiem cuộn hút nước vào trong miệng nó. Nó tiết ra một lưới chất nhầy giăng qua các khe hầu để thu nhận những mảnh vụn thức ăn khi nước đi qua khe hầu và thức ăn được giữ lại sẽ đi vào ống tiêu hoá. Hầu và khe hầu đóng vai trò thứ yếu trong trao đổi khí, việc trao đổi khí chủ yếu thực hiện trên mặt ngoài của cơ thể.

Một con cá lưỡng tiem thường rời khỏi hang của chúng để bơi tới những địa điểm mới. Dù bơi rất kém, nhưng động vật có dây sống không có cột xương sống này đã thể hiện cách bơi của cá, tuy ở dạng rất đơn giản. Sự co kết hợp của các cơ sắp xếp thành hàng hình chữ V (<<<<) dọc theo hai bên dây sống đã làm uốn cong dây sống, tạo ra chuyển động lượn sóng hai bên dây cơ thể lên phía trước. Sự sắp xếp thành chuỗi của cơ là bằng chứng về sự phân đốt ở lưỡng tiem. Các đốt cơ phát triển từ những khối trung bì phôi gọi là **các tiết cơ** được tìm thấy dọc hai bên dây sống của tất cả phôi động vật có dây sống.

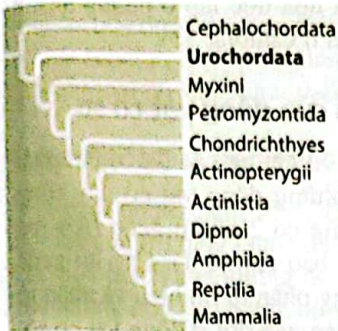
► Hình 34.4 Cá lưỡng tiem

Branchiostoma, một đại diện của ngành có dây sống. Động vật chưa có cột sống nhỏ bé này thể hiện đầy đủ 4 đặc điểm cơ bản của ngành có dây sống. Nước vào miệng và đi ra qua khe hầu để vào xoang bao mang, một khoang thông với bên ngoài qua lỗ bao mang; các phần tử cỡ lớn bị các tua nhỏ ra dạng xúc tu gọi là tua cuộn giữ lại khi đi đến miệng. Các phần tử nhỏ hơn khi đi vào khoang hầu bị lưới chất nhầy giữ lại và được các tiem mao đẩy vào ống tiêu hoá. Các tiết cơ được sắp xếp thành chuỗi giúp cho cá lưỡng tiem di chuyển theo kiểu lượn sóng khi bơi.



Về tổng thể, lưỡng tiềm rất hiếm, nhưng ở một số ít khu vực (bao gồm vịnh Tampa, dọc bờ biển Florida) chúng thường có mật độ vượt hơn 5.000 cá thể trên một mét vuông.

Động vật có bao



Ngược lại với những suy nghĩ trước kia, những nghiên cứu phân tử gần đây cho rằng, động vật có bao (đuôi sống - Urochordata) có quan hệ gần gũi với các động vật có dây sống khác hơn là cá lưỡng tiềm. Đặc điểm của động vật có dây sống ở

động vật có bao thường thể hiện rõ ràng nhất trong giai đoạn ấu trùng của chúng, giai đoạn ngắn có thể chỉ diễn ra vài phút. Ở nhiều loài, ấu trùng sử dụng đuôi cơ và dây sống để bơi đi tìm nền đáy thích hợp cho chúng định cư nhờ những tín hiệu chúng tiếp nhận được từ các tế bào cảm nhận ánh sáng và trọng lực.

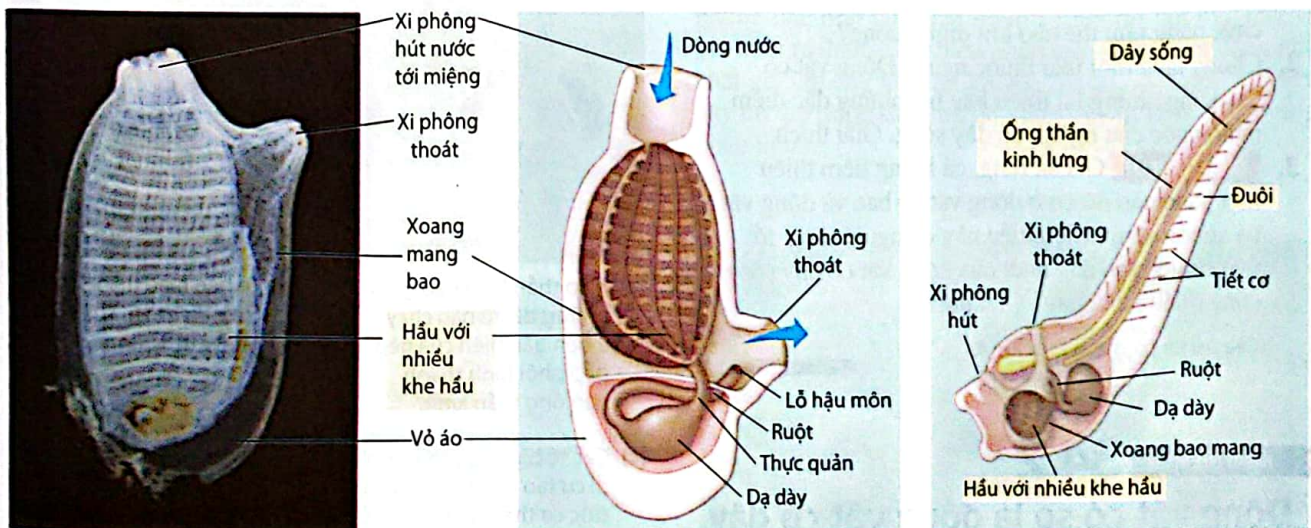
Một khi động vật có bao đã định cư trên nền đáy, chúng trải qua một quá trình biến thái trong đó rất nhiều đặc điểm của động vật có dây sống của chúng bị tiêu biến. Đuôi và dây sống của chúng được tái hấp thụ; hệ thần kinh thoái hoá và những cơ quan còn lại của chúng quay đi một góc 90 độ. Khi đã là dạng trưởng thành, động vật có bao hút nước qua xi phòng hút vào bên trong, nước sau đó sẽ đi qua khe hầu tới một khoang gọi là xoang bao mang để đi ra ngoài qua một xi phòng thoát (Hình 34.5). Các phân tử thức ăn được lọc từ nước qua một mạng lưới chất nhầy và được vận chuyển tới thực quản nhờ các tiêm mao. Lỗ hậu môn mở ra xi phòng thoát. Một số động vật có bao bắn ra những tia nước qua xi phòng thoát khi tấn công, tóm bắt con mồi, do đó chúng có tên thường gọi là “ống phun nước biển”.

Giai đoạn thoái hoá ở con trưởng thành của động vật có bao có vẻ chỉ mới tiến hoá sau khi động vật có bao tách nhánh khỏi các động vật có dây sống khác. Thậm chí, ấu trùng của động vật có bao cũng có những đặc điểm mới phát sinh thay vì một sự mô phỏng cổ hữu về sơ đồ cấu trúc cơ thể của những loài có dây sống đầu tiên. Ví dụ, động vật có bao có 9 gene *Hox*, trong khi tất cả động vật có dây sống khác được nghiên cứu cho tới ngày nay, bao gồm cả cá lưỡng tiềm đã tách ra rất sớm, đều có 13 gene *Hox*. Sự mất đi 4 gene *Hox* trong suốt quá trình tiến hoá của chúng cho thấy rằng, động vật có bao có một chương trình phát triển bất thường với sự điều hoà gene khác biệt so với các động vật có dây sống khác.

Tiến hoá ban đầu của ngành có dây sống

Mặc dù lưỡng tiềm và động vật có bao là những động vật ít được biết tới, nhưng chúng có một vị trí quan trọng trong lịch sử sự sống. Chúng có rất nhiều, nhưng không phải tất cả, những đặc điểm phát sinh chung cho các loài động vật có xương sống và có thể cung cấp những manh mối về nguồn gốc tiến hoá của động vật có xương sống.

Như đã đề cập ở trên, cá lưỡng tiềm trưởng thành có những đặc điểm của ngành có dây sống và nhánh tiến hoá của chúng đã tách ra từ gốc cây chủng loại phát sinh của động vật có dây sống. Những khám phá này gợi ra rằng, động vật có dây sống tổ tiên có thể trông giống lưỡng tiềm, nghĩa là nó có miệng ở trước, một dây sống, một ống thần kinh lưng, các khe hầu và một đuôi sau hậu môn. Đối với động vật có bao, hệ gene của chúng được sắp xếp theo trình tự hoàn chỉnh và có thể được dùng để xác định các gene có ở những loài có dây sống đầu tiên. Các nhà nghiên cứu tiếp cận vấn đề này cho rằng, động vật có dây sống tổ tiên có các gene liên quan với các cơ quan động vật có xương sống, ví dụ như tim và tuyến giáp. Những gene này được tìm thấy ở động vật có bao và động vật có xương sống nhưng lại không có ở những loài động vật không xương sống không có dây sống. Ngược lại, động vật có bao thiếu nhiều gene mà ở động vật có



(a) Dạng trưởng thành của động vật có bao, hay còn gọi là “ống phun nước biển”, là động vật sống định cư (ảnh xấp xỉ kích thước thật).

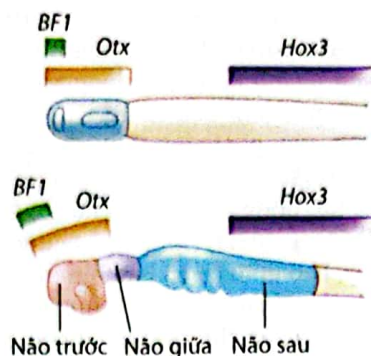
(b) Ở dạng trưởng thành, khe mang chủ yếu có chức năng lọc thức ăn lơ lửng, những đặc điểm dây sống khác không rõ ràng.

(c) Ấu trùng có dạng con “nòng nọc” bơi tự do nhưng không ăn, có đủ 4 đặc điểm quan trọng của ngành có dây sống.

▲ Hình 34.5 Động vật có bao, động vật đuôi sống.

Dây thần kinh của phôi cá lưỡng tiem

Não bộ của phôi động vật có xương sống (nằm thẳng hàng)



▲ Hình 34.6 Biểu hiện của các gene phát triển ở lưỡng tiem và động vật có xương sống. Gene *Hox* (bao gồm *BF1*, *Otx*, và *Hox 3*) điều khiển sự phát triển của những vùng não chính của động vật có xương sống. Những gene này được biểu hiện với trình tự từ đầu tới cuối giống nhau ở lưỡng tiem và động vật có xương sống.

xương sống những gene này liên hệ với sự truyền xung thần kinh lan xa. Kết quả này gợi ra rằng, những gene như vậy đã phát sinh ở những loài động vật có xương sống đầu tiên và duy nhất có ở nhánh tiến hoá của động vật có xương sống.

Cuối cùng, những nghiên cứu về cá lưỡng tiem đã cho thấy một số manh mối quan trọng về tiến hoá ở não bộ động vật có dây sống. Thay vì một não bộ hoàn chỉnh, cá lưỡng tiem chỉ có một phần phình khá hẹp ở phần đầu mút của ống thần kinh lưng. Nhưng các gene *Hox* tương tự nhau, những gene đã tổ chức những vùng chính gồm não trước, não giữa và não sau của động vật có xương sống, biểu hiện qua mô hình tương ứng trong đám nhỏ các tế bào ở ống thần kinh của cá lưỡng tiem (**Hình 34.6**). Điều này gợi ra rằng, não bộ của động vật có xương sống đã phát sinh từ một cấu trúc của tổ tiên, tương tự như phần đầu đơn giản của ống thần kinh ở cá lưỡng tiem.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 34.1

1. Ở lưỡng tiem và động vật có bao, các khe hầu có chức năng như thế nào khi dinh dưỡng?
2. Chúng ta là một loài thuộc ngành Động vật có dây sống nhưng lại thiếu hầu hết những đặc điểm nguồn gốc của ngành có dây sống. Giải thích.
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Giả sử rằng, cá lưỡng tiem thiếu một gene nào đó có ở động vật có bao và động vật có xương sống. Liệu điều này có ngụ ý rằng, tổ tiên chung gần đây nhất của động vật có dây sống cũng thiếu gene này? Giải thích.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 34.2

Động vật có sọ là động vật có dây sống có đầu

Sau sự tiến hoá của tổ chức cơ thể cơ bản ở ngành có dây sống được thể hiện ở cá lưỡng tiem và động vật có bao, sự chuyển tiếp chính ở tiến hoá của động vật ngành có dây

sống là sự xuất hiện của đầu. Những động vật có dây sống có đầu được xếp vào nhóm có sọ (Craniata, xuất phát từ từ *cranium* nghĩa là sọ). Sự xuất hiện đầu, bao gồm não bộ ở chóp của ống thần kinh lưng, mắt, các cơ quan cảm giác khác và hộp sọ, cho phép động vật có dây sống phối hợp những hoạt động và tập tính dinh dưỡng phức tạp hơn (Chú ý rằng, đầu cũng tiến hoá độc lập ở những nhánh động vật khác, như đã mô tả ở Chương 33).

Các đặc điểm phát sinh của động vật có sọ

Động vật có sọ đang sống có chung các đặc điểm phát sinh phân biệt chúng với những động vật có dây sống khác. Ở mức độ gene, chúng có 2 nhóm gene *Hox* (cá lưỡng tiem và động vật có bao chỉ có 1). Các họ gene quan trọng khác tạo ra những phân tử tín hiệu và nhân tố phiên mã cũng được nhân lên gấp đôi ở động vật có sọ. Sự phức tạp tăng thêm trong hệ gene này có thể khiến động vật có sọ phát triển hình thái phức tạp hơn so với động vật có bao và cá lưỡng tiem.

Một đặc điểm duy nhất có ở động vật có sọ là **mào thần kinh**, một tập hợp các tế bào xuất hiện gần sát mặt lưng ống thần kinh của phôi (**Hình 34.7**). Các tế bào mào thần kinh phân tán suốt dọc cơ thể, ở đó chúng sinh ra rất nhiều cấu trúc, bao gồm răng, một số xương và sụn của hộp sọ, lớp vỏ da bên trong (lớp bì) ở vùng mặt, một số loại neuron, và túi cảm thụ mà trong đó mắt và những cơ quan cảm giác khác phát triển.

Ở những loài động vật có sọ ở nước, khe hầu tiến hoá thành khe mang. Không giống như khe hầu của cá lưỡng tiem chỉ chủ yếu được dùng để bắt thức ăn ở dạng thể rắn, các khe mang liên hệ với cơ và thần kinh để điều khiển nước được bơm qua các khe mang này. Việc bơm nước này có thể hỗ trợ cho thu hút thức ăn và giúp trao



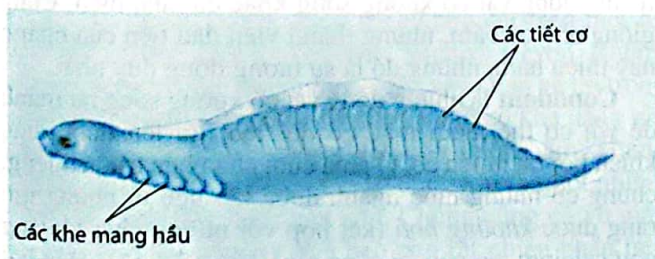
▲ Hình 34.7 Mào thần kinh, nguồn phôi của rất nhiều đặc điểm chỉ duy nhất có ở động vật có sọ.

đôi khi dễ dàng hơn. (Ở động vật có sọ sống trên cạn, khe mang phát triển thành những cấu trúc khác sẽ được giải thích sau).

Động vật có sọ hoạt động tích cực hơn nhiều so với cá lưỡng tiêm và động vật có bao và cũng có mức trao đổi chất cao hơn cùng với hệ cơ phát triển hơn. Cơ nằm dọc ống tiêu hoá giúp cho việc tiêu hoá bằng cách vận chuyển thức ăn qua ống tiêu hoá. Động vật có sọ cũng có tim với ít nhất là hai ngăn, tế bào máu màu đỏ với hemoglobin và thận để loại bỏ sản phẩm thải ra khỏi máu.

Nguồn gốc của động vật có sọ

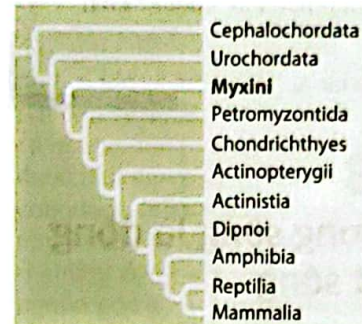
Vào cuối những năm 1990, các nhà cổ sinh vật khi đang nghiên cứu ở Trung Quốc đã khám phá ra một nguồn lớn các hoá thạch của những động vật có dây sống đầu tiên mà những hoá thạch này có vẻ là trung gian chuyển tiếp thành động vật có sọ. Các hoá thạch được hình thành suốt thời kỳ bùng nổ kỷ Cambri cách đây 530 triệu năm, khi nhiều nhóm động vật trở nên đa dạng (xem chương 32). Hoá thạch nguyên thủy nhất là *Haikouella* dài 3 cm (Hình 34.8). Ở nhiều điểm, *Haikouella* giống với một con cá lưỡng tiêm. Cấu trúc miệng của nó cho thấy, giống như cá lưỡng tiêm, nó có thể là loài lọc thức ăn cận vắn. Tuy nhiên, *Haikouella* cũng có một vài đặc điểm của loài có sọ. Ví dụ, nó có não bộ lớn và khá hoàn chỉnh, đôi mắt nhỏ với các đốt cơ nằm dọc cơ thể giống như cá xương. Nó cũng có mang hô hấp ở hầu, một cơ quan mà tất cả các loài có dây sống cổ xưa hơn chưa có. Tuy nhiên, *Haikouella* không có hộp sọ hay cơ quan thính giác đã gợi ra rằng, những đặc điểm này xuất hiện khi có những biến đổi cao hơn đối với hệ thần kinh của động vật có dây sống sau này.



▲ Hình 34.8 Hoá thạch của một động vật có dây sống cổ xưa. Được phát hiện vào năm 1999 ở Nam Trung Quốc, *Haikouella* có hai mắt và não bộ nhưng thiếu hộp sọ, một đặc điểm đặc trưng của động vật có sọ. Màu sắc minh hoạ ở hình là do tưởng tượng.

Ở những tầng đá khác của kỷ Cambri, các nhà cổ sinh vật học đã tìm thấy những hoá thạch của những loài có dây sống tiến hoá hơn, ví dụ như loài *Mylokunmingia* (Hình 34.1). Có kích thước giống với loài *Haikouella*, loài *Mylokunmingia* có khoang tai và hốc mắt, những phần của hộp sọ bao quanh những cơ quan này. Dựa trên những đặc điểm này và những đặc điểm khác, các nhà cổ sinh vật học đã xác định loài *Mylokunmingia* là những động vật có sọ thật sự.

Cá myxin



Nhánh động vật có sọ ít gần về nguồn gốc nhất vẫn còn tồn tại là cá myxin (Hình 34.9). Cá myxin có hộp sọ bằng sụn nhưng chúng thiếu hàm và cột xương sống. Chúng bơi theo kiểu giống như rắn bằng cách sử dụng các cơ phân đốt để tạo lực

tương phản với dây sống, cơ quan mà chúng còn giữ lại cả khi đã trưởng thành dưới dạng một thanh sụn khoẻ và mềm dẻo. Cá myxin có não bộ bé, có hai mắt, hai tai và một lỗ mũi thông với hầu. Miệng của chúng có những cấu tạo giống răng, được tạo nên từ keratin.

Tất cả 30 loài cá myxin đang tồn tại đều sống ở biển. Với chiều dài đạt tới 60 cm, hầu hết chúng đều là những động vật ăn xác thối sống ở đáy, ăn giun và những con cá chết hoặc cá ốm yếu. Các dây tuyến nhờn trên hai bên hông của cá myxin tiết ra một chất hấp thụ nước, hình thành chất nhờn có thể đẩy lui các động vật ăn xác thối khác khi chúng đang ăn mồi (Hình 34.9). Khi bị tấn công bởi kẻ săn mồi khác, một con cá myxin có thể tạo ra hàng lít chất nhờn trong vòng chưa đầy một phút. Chất nhờn có thể bao bọc mang của kẻ săn mồi làm cho chúng phải rút lui hay thậm chí làm chúng ngạt thở. Một số nhóm các nhà sinh vật học và kỹ sư đã nghiên cứu những đặc tính của chất nhờn cá myxin với hy vọng sẽ sản xuất ra được chất nhờn nhân tạo có thể hoạt động như chất gel lấp đầy khoảng không. Ví dụ, một chất gel như vậy có thể được sử dụng để giảm bớt sự chảy máu trong phẫu thuật.



▲ Hình 34.9 Cá myxin.

1. Đặc điểm nào của cá myxin mà cá lưỡng tiêm và động vật có bao không có?
2. Loài có dây sống đã bị tuyệt chủng nào có quan hệ gần gũi với con người hơn, *Mylokunmingia* hay *Haikouella*? Giải thích.
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Ở một số nhánh tiến hoá của động vật, những sinh vật có đầu xuất hiện đầu tiên khoảng 530 triệu năm trước. Những khám phá này có tạo nên những bằng chứng là việc có đầu được ủng hộ bởi chọn lọc tự nhiên hay không? Giải thích.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.



▲ **Hình 34.10** Một con cá bám ở biển. Hầu hết cá bám dùng miệng (được phóng to hơn ở hình bên phải) và lưới để khoan một lỗ ở bên hông một con cá. Sau đó cá bám sẽ hút máu và những mô khác của vật chủ.

KHÁI NIỆM **34.3**

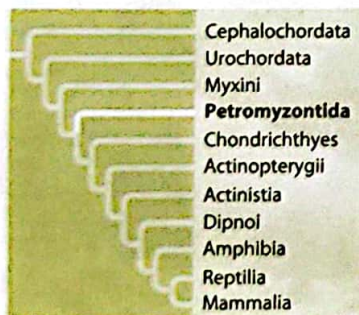
Động vật có xương sống là động vật có sọ có cột sống

Trong suốt kỷ Cambri, một nhánh của động vật có sọ đã phát sinh ra động vật có xương sống. Với hệ thần kinh phức tạp và hộp sọ tinh xảo hơn những tổ tiên của chúng, khả năng của các loài động vật có xương sống trở nên hiệu quả hơn ở hai khía cạnh thiết yếu: bắt mồi và tránh khỏi bị ăn.

Các đặc điểm phát sinh của động vật có xương sống

Sau khi động vật có xương sống tách nhánh khỏi những loài động vật có sọ khác, chúng lại có thêm sự lặp gene, lập nhóm gene quy định yếu tố phiên mã gọi là họ gene *Dlx*. Sự phức tạp về di truyền tăng thêm này có thể liên quan với sự đổi mới của ở hệ thần kinh và bộ xương của động vật có xương sống, bao gồm một hộp sọ hoàn thiện hơn và một cột sống với các đốt sống. Ở một số loài động vật có xương sống, cột sống lớn hơn một chút so với các nhánh sụn sắp dọc theo dây sống. Tuy nhiên, đối với phần lớn các loài động vật có xương sống, cột sống bao quanh tuỷ sống và đóng rất nhiều vai trò cơ học của dây sống. Động vật có xương sống ở nước có vây lưng, vây bụng và vây hậu môn được củng cố bởi những tia vây cung cấp lực đẩy và khả năng lái hướng khi bơi sau con mồi hay trốn khỏi kẻ săn mồi. Việc bơi nhanh hơn được hỗ trợ bởi các thích nghi khác, bao gồm hệ thống trao đổi khí hiệu quả hơn tại mang.

Cá bám



Cá bám (Petromyzontida) đại diện cho nhánh cổ xưa nhất của động vật có xương sống. Cũng giống như cá myxin, cá bám (cá mút đá) có thể cung cấp những manh mối cho tiến hoá ban đầu của động vật có dây sống nhưng chúng cũng mang những đặc trưng riêng.

Có khoảng 35 loài cá bám sống trong nhiều vùng biển và nước ngọt khác nhau (**Hình 34.10**). Hầu hết bọn chúng là động vật ký sinh, dinh dưỡng bằng cách kẹp miệng tròn không hàm của nó vào bên hông của một con cá còn sống. Sau đó chúng sử dụng lưới ráp sắc để đâm thủng da của con cá đó và hút máu nó.

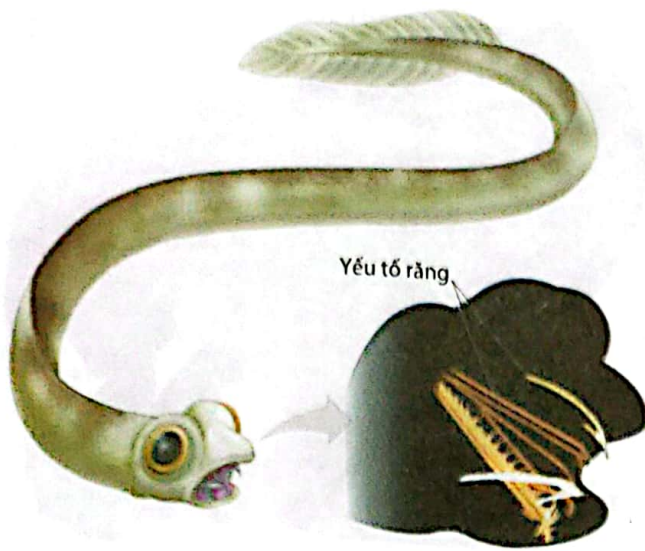
Khi còn là ấu trùng, cá bám sống ở các suối nước ngọt. Ấu trùng ăn lọc giống như cá lưỡng tiêm và phần lớn thời gian chúng vùi mình dưới đáy. Một số loài cá bám chỉ ăn khi còn là ấu trùng; qua nhiều năm sống trong các dòng suối, chúng trưởng thành, sinh sản và chết trong vòng vài ngày. Tuy nhiên, hầu hết cá bám di cư tới biển hoặc hồ khi chúng trưởng thành. Cá bám ở biển (*Petromyxon marinus*) đã xâm nhập vùng hồ lớn (Great Lakes) trong suốt 170 năm qua và đã phá hại một số nghề cá ở đó.

Bộ xương của cá bám được tạo nên từ sụn. Không giống như sụn tìm thấy ở hầu hết các loài động vật có xương sống, sụn của cá bám không có collagen. Thay vào đó, nó là một mạng lưới protein cứng. Dây sống của cá bám vẫn tồn tại với vai trò là bộ xương trục chính ở cá trưởng thành giống như ở cá myxin. Tuy nhiên, cá bám cũng có ống sụn bao quanh dây sống hình trụ. Dọc theo chiều dài của ống này, có các đôi mấu sụn lồi ra liên quan tới việc cột sống phát triển về phía lưng, bao bọc từng phần ống thần kinh.

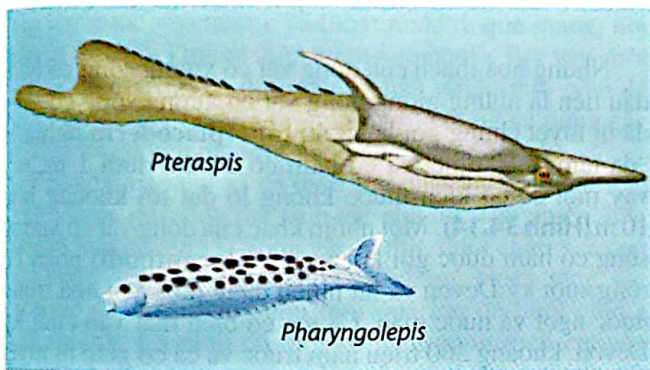
Hoá thạch của những động vật có xương sống đầu tiên

Sau khi tổ tiên của cá bám tách nhánh khỏi những loài động vật có xương sống khác trong suốt kỷ Cambri, nhiều nhánh động vật có xương sống khác đã xuất hiện. Cũng giống như cá bám, những thành viên đầu tiên của nhánh này thiếu hàm, nhưng đó là sự tương đồng duy nhất.

Conodont là những động vật có xương sống rất mảnh dẻ với cơ thể mềm mại, có đôi mắt lồi lên được điều khiển bởi rất nhiều cơ. Ở phía cuối của phần trước miệng, chúng có những móc ngành được tạo nên từ những mô răng được khoáng hoá (kết hợp với những chất khoáng như calcium tạo nên sự cứng rắn) (**Hình 34.11**). Hầu hết các đại diện conodont dài từ 3 đến 10 cm, mặc dù một số có thể dài tới 30 cm. Chắc chúng săn mồi nhờ có đôi mắt to, cùng với những móc sắc trong miệng đâm xuyên qua con mồi. Thức ăn sau đó sẽ được chuyển về hầu nơi có các loại răng khác sẽ cắt và nghiền thức ăn.



▲ **Hình 34.11 Một con conodont.** Conodont là những động vật có xương sống cổ xưa sống từ cuối kỳ Cambri tới cuối kỳ Tam điệp. Không giống như cá bầm, conodont có phần miệng khoáng hoá mà chúng sử dụng để ăn thịt hoặc ăn xác thối.



▲ **Hình 34.12 Động vật có xương có giáp không hàm.** *Pteraspis* và *Pharyngolepis* là hai trong số rất nhiều giống của động vật có xương sống không hàm nổi lên trong suốt kỳ Ordovic, Silua và Devon.

Conodont rất phong phú trong suốt 300 triệu năm. Răng hoá thạch của chúng nhiều đến mức răng đã được các nhà địa chất về dấu mô sử dụng trong hàng thế kỷ như một chỉ dẫn về tuổi của các lớp đá mà trong đó họ tìm kiếm dấu. (Các răng hoá thạch này cũng tạo nên cái tên conodont, nghĩa là "răng hình nón").

Động vật có xương sống với những cải biến mới đã xuất hiện trong suốt kỷ Ordovic, Silua và Devon. Những động vật có xương sống này có các vây chẵn và tai trong với hai ống bán khuyên giúp cho chúng có khả năng giữ thăng bằng. Mặc dù chúng vẫn còn thiếu hàm, nhưng chúng đã có hầu cơ để có thể sử dụng khi thu hút những sinh vật sống đáy hoặc cận vẩn. Chúng cũng có vỏ giáp xương đã được khoáng hoá bao phủ rất nhiều phần trên cơ thể (**Hình 34.12**). Vỏ giáp xương ở một số loài động vật còn có các gai có thể bảo vệ chúng khỏi kẻ săn mồi. Mặc dù có nhiều loài động vật có xương sống ở nước không hàm, có giáp như vậy, nhưng tất cả chúng đều đã bị tuyệt chủng vào cuối kỷ Devon.

Nguồn gốc của xương và răng

Bộ xương của con người là bộ xương được khoáng hoá chắc chắn, trong khi đó sụn lại đóng một vai trò thứ yếu. Nhưng đây là sự phát triển sau này trong lịch sử phát triển của động vật có xương sống. Như chúng ta đã thấy, bộ xương động vật có xương sống ban đầu đã tiến hoá chỉ như một cấu trúc được tạo nên từ những sụn không được khoáng hoá. Sự khoáng hoá chỉ bắt đầu xảy ra sau khi cá bám tách khỏi những động vật có xương sống khác.

Điều gì mở đầu quá trình khoáng hoá ở động vật có xương sống? Một giả thuyết là sự khoáng hoá liên quan tới sự biến đổi trong cơ chế dinh dưỡng. Những loài có dây sống đầu tiên chắc chắn là những loài ăn lọc, giống như cá lưỡng tiêm, nhưng theo thời gian, chúng trở nên to lớn hơn và do đó có thể tiêu thụ thức ăn lớn hơn, bao gồm cả những động vật cỡ nhỏ. Cấu trúc khoáng hoá đầu tiên được biết đến ở động vật có xương sống, yếu tố răng của conodont, là một sự thích nghi cho phép những động vật này trở thành loài ăn xác thối hoặc loài săn mồi. Vỏ giáp ở những động vật có xương sống không hàm sau này có nguồn gốc từ sự khoáng hoá răng. Do đó, sự khoáng hoá của cơ thể động vật có xương sống có thể bắt nguồn từ miệng. Chỉ ở những loài động vật có xương sống tiến hoá hơn, bộ xương trong mới bắt đầu khoáng hoá, mở đầu với hộp sọ. Khi nghiên cứu tới những phần sau, bạn sẽ thấy những nhánh động vật có xương sống gần đây đã trải qua sự khoáng hoá còn sâu sắc hơn.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 34.3

1. Những điểm khác biệt trong giải phẫu cá bầm (mút đá) và conodont phản ánh kiểu dinh dưỡng của từng động vật này như thế nào?
2. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Hãy đưa ra giả định về vai trò chủ đạo mà xương khoáng hoá có thể có được ở những động vật có xương đầu tiên.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 34.4

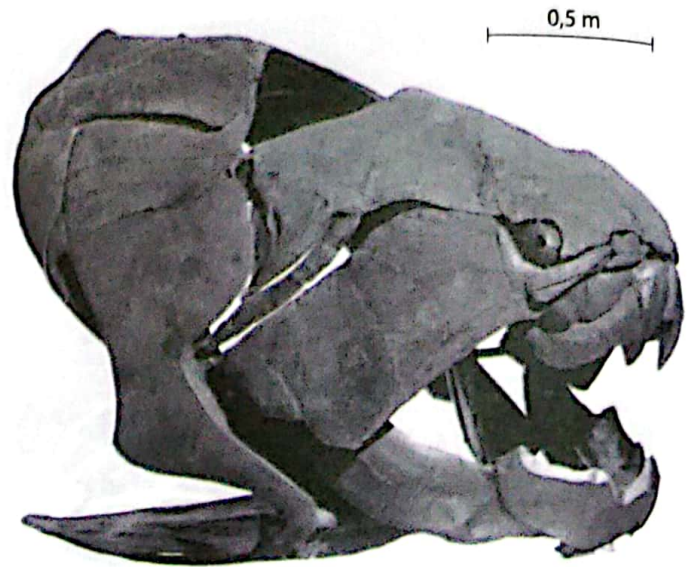
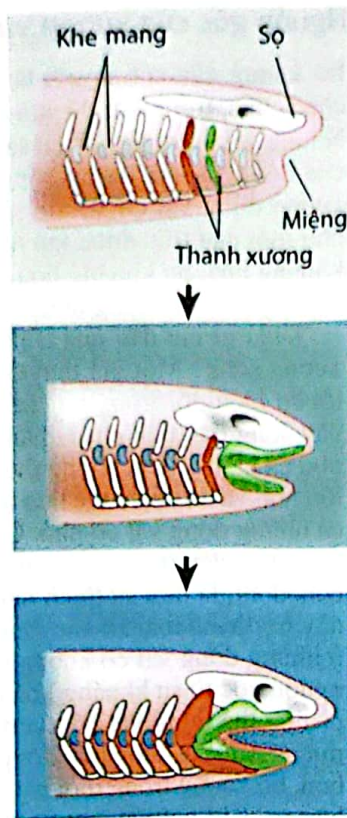
Gnathostomata là động vật có xương sống có hàm

Cá myxin và cá bầm gồm những loài sống sót từ đầu đại cổ sinh, khi động vật có sọ không hàm là phổ biến. Kể từ khi đó, những động vật có xương sống không hàm bị những động vật có xương sống có hàm vượt trội, nhóm **động vật có hàm**. Động vật có hàm còn sống là một nhóm động vật đa dạng, bao gồm cá mập và những họ hàng của nó, cá vây tia, cá vây thịt, lưỡng cư, bò sát (bao gồm chim) và động vật có vú.

Các đặc điểm phát sinh của động vật có hàm

Động vật có hàm được đặt tên Gnathostomata là do chúng có bộ hàm, là những cấu trúc khớp nối, cho phép chúng cắn chặt thức ăn và sau đó cắt nhỏ thức ăn, đặc biệt với sự giúp đỡ của răng. Theo một giả thuyết, hàm của động vật có hàm được tiến hoá do sự biến đổi của những thanh xương trước đây có chức năng nâng đỡ các khe hầu (khe

► **Hình 34.13** Giả thuyết về tiến hoá của hàm động vật có xương sống. Xương hàm và các cấu trúc nâng đỡ của chúng có thể tiến hoá từ hai thanh xương (màu đỏ và màu xanh) nằm giữa các khe mang gần miệng. Các cặp thanh xương nằm trước hai thanh xương tạo thành hàm này hoặc mất đi hoặc được gắn kết với sọ hay hàm.



▲ **Hình 34.14** Hoá thạch của động vật có hàm cổ xưa. Cá da tấm *Dunkleosteus* có chiều dài đạt tới 10 m. Một phân tích về cấu trúc hàm của nó năm 2006 kết luận rằng, *Dunkleosteus* có thể tạo ra một lực 8.000 pounds trên một inch vuông (gần 143 kg trên 1 mm²) ở đầu hàm của nó.

mang) ở phía trước (**Hình 34.13**). Những khe mang còn lại không còn cần thiết cho sự ăn lọc nữa, vẫn nằm lại ở các vị trí chính yếu để trao đổi khí trong hô hấp với môi trường ngoài.

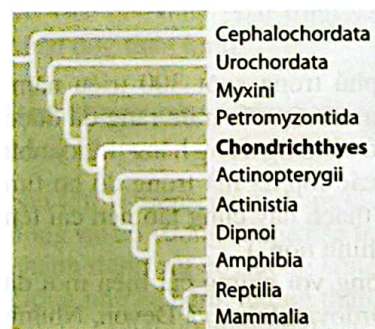
Ngoài đặc điểm bộ hàm, động vật có hàm còn có chung các đặc điểm phát sinh khác. Tổ tiên chung của tất cả động vật có hàm đã trải qua thêm sự lặp các gene *Hox*, như vậy một cụm gene có ở động vật có dây sống cổ xưa trở thành 4. Các cụm gene khác cũng được nhân đôi, và cùng với những thay đổi về di truyền đã cho phép gia tăng sự phức tạp trong quá trình phát triển phôi động vật có hàm. Não trước của động vật có hàm lớn hơn các động vật có sọ khác, chủ yếu do sự liên kết với các cơ quan khứu giác và thị giác phát triển cao. Một đặc điểm đặc trưng khác của động vật có hàm ở nước (các phiên bản trước đây về đặc điểm này thể hiện ở phiên giáp đầu của một số động vật có xương sống không hàm) là **hệ thống đường bên**. Các cơ quan này nằm thành hàng dọc theo hai bên cơ thể rất nhạy cảm với những chuyển động của nước bao quanh.

Hoá thạch của động vật có xương sống có hàm

Hoá thạch của động vật có xương sống có hàm xuất hiện vào giữa kỷ Ordovic, khoảng 470 triệu năm trước đây, và nhanh chóng trở nên đa dạng hơn. Thành công này của chúng nằm ở hai đặc điểm giải phẫu: các vây chẵn và đuôi cho phép chúng bơi đuổi theo con mồi một cách hiệu quả hơn, hàm cho phép chúng bắt giữ mồi hay đơn giản là cắn đứt rời các khúc thịt của con mồi.

Những hoá thạch của động vật có xương sống có hàm đầu tiên là những giống động vật có xương sống có giáp đã bị tuyệt chủng gọi là **cá da tấm** (placoderm nghĩa là “da tấm”). Hầu hết cá có hàm có độ dài dưới 1 m, tuy vậy một số có kích thước khổng lồ đạt tới khoảng hơn 10 m (**Hình 34.14**). Một nhóm khác của động vật có xương sống có hàm được gọi là **cá gai cổ** (acanthodi) phân bố rộng suốt kỷ Devon và rất nhiều dạng mới tiến hoá trong nước ngọt và nước mặn. Cá gai cổ biến mất vào cuối kỷ Devon, khoảng 360 triệu năm trước và cá có giáp bị tuyệt chủng khoảng vài triệu năm sau đó, vào đầu kỷ Carbon.

Cá sụn (cá mập, cá đuối, và họ hàng của chúng)



Cá mập, cá đuối và họ hàng của chúng bao gồm một số loài ăn thịt có xương sống to nhất và thành công nhất trong đại dương. Chúng thuộc nhánh tiến hoá **Chondrichthyes** nghĩa là cá sụn. Đúng như tên của chúng, các loài cá sụn có thành phần

bộ xương chủ yếu là sụn, mặc dù thường thấm calcium trong đó.

Khi cái tên Chondrichthyes được đặt ra đầu tiên vào những năm 1800, các nhà khoa học nghĩ rằng cá sụn đại diện cho một giai đoạn tiến hoá sớm của bộ xương động vật có xương sống và sự khoáng hoá chỉ phát triển ở những giống loài có nguồn gốc gần gũi hơn (ví dụ như “cá xương”). Tuy nhiên, các loài conodont và các loài động vật có xương sống không hàm đã chỉ ra rằng, sự khoáng hoá của bộ xương động vật có xương sống đã bắt đầu trước cả khi dòng cá sụn tách nhánh khỏi những loài

động vật có xương sống khác. Hơn nữa, những mô giống xương đã được tìm thấy ở những loài cá sụn đầu tiên, ví dụ như xương vây của một con cá mập sống trong kỷ Carbon. Những dấu vết của xương cũng có thể được tìm thấy ở những loài cá sụn đang sống, ví dụ như trong vây, chân răng, và ở một số loài cá mập, dấu vết của xương được tìm thấy trong lớp mỏng trên bề mặt cột sống. Những khám phá như vậy chứng tỏ rằng, sự phân bố có giới hạn của xương trong cơ thể cá sụn là một trường hợp phát sinh, nó phát sinh sau khi cá sụn tách ra khỏi những loài động vật xương sống có hàm khác.

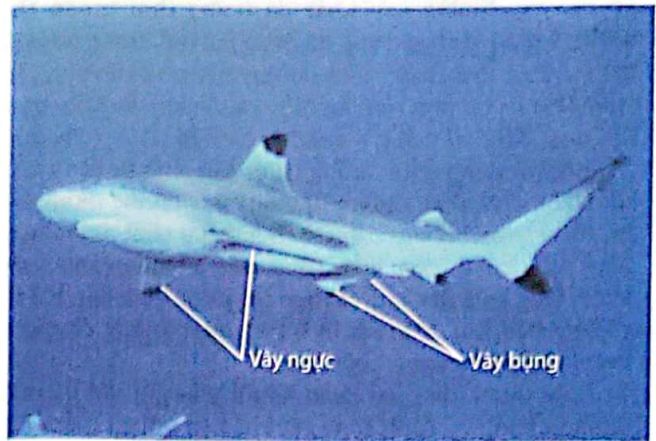
Có khoảng 750 loài cá sụn đang sống. Các nhóm lớn nhất và đa dạng nhất bao gồm cá mập, cá đuối (**Hình 34.15a và b**). Một nhóm thứ 2 bao gồm khoảng vài tá loài cá chuột và cá khi me (Chimaera) (**Hình 34.15c**).

Hầu hết các mập có cơ thể thuôn dài và là những loài bơi nhanh nhẹn nhưng chúng vận động thì không tốt lắm. Hoạt động mạnh của cơ thể và vây đuôi đẩy chúng tiến lên phía trước. Chức năng của vây lưng chủ yếu để giữ thăng bằng, còn các vây chẵn là vây ngực (phía trước) và vây bụng (phía sau) giúp nâng cơ thể lên khi bơi. Mặc dù một con cá mập nổi được là nhờ tích trữ một lượng lớn dầu trong gan, nhưng nó vẫn nặng hơn so với nước và nếu nó dừng bơi, nó sẽ chìm. Bơi liên tục còn đảm bảo cho cá mập lấy nước vào miệng và thoát nước ra qua mang, nơi diễn ra trao đổi khí (cá mập không có phổi). Tuy vậy, một số loài cá mập và cá đuối dành phần nhiều thời gian để nghỉ ngơi ở đáy biển. Khi nghỉ ngơi, chúng sử dụng các cơ hàm và cơ hầu để bơm nước qua mang.

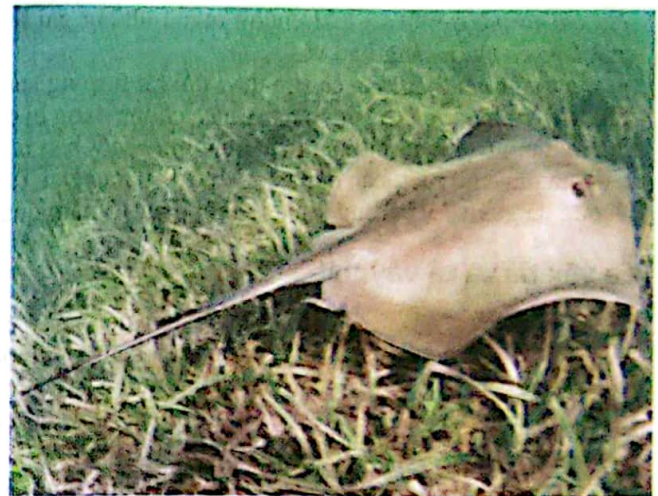
Các loài cá mập và cá đuối lớn nhất lại là những loài động vật ăn nổi, tiêu thụ sinh vật phù du. Tuy nhiên, hầu hết các loài cá mập là động vật ăn thịt, nuốt chửng cả con mồi hoặc dùng bộ hàm khỏe và những chiếc răng sắc nhọn để xé thịt những con mồi quá lớn để nuốt từng miếng. Cá mập có một số hàng răng dịch chuyển dần dần ra phía trước miệng khi những chiếc răng cũ mất đi. Ống tiêu hoá của nhiều loài cá mập có tỷ lệ ngắn hơn so với nhiều loài động vật có xương sống khác. Trong ruột của cá mập có một van xoắn, đó là một cấu trúc hình xoắn ốc để làm tăng diện tích bề mặt và kéo dài sự di chuyển của thức ăn trong ống tiêu hoá.

Giác quan nhạy bén đảm bảo cho sự thích nghi với cuộc sống hoạt động tích cực và săn mồi của cá mập. Cá mập có thị lực tinh nhạy nhưng không thể phân biệt được màu sắc. Lỗ mũi của cá mập cũng giống như của hầu hết các loài động vật có xương sống ở nước, mở vào trong một đường cụt hình cốc. Chức năng của chúng chỉ dành cho ngửi, không phải để thở. Cá mập còn có hai vùng trên da đầu có thể phát hiện ra điện trường do sự co cơ của những động vật ở gần phát ra. Giống như các động vật có xương sống ở nước khác (ngoại trừ động vật có vú), cá mập không có màng nhĩ, đây là cấu trúc mà các động vật có xương sống trên cạn sử dụng để truyền sóng âm thanh trong không khí tới cơ quan thính giác. Âm thanh truyền tới cá mập thông qua nước và toàn bộ cơ thể con vật truyền âm thanh này tới cơ quan thính giác của tai trong.

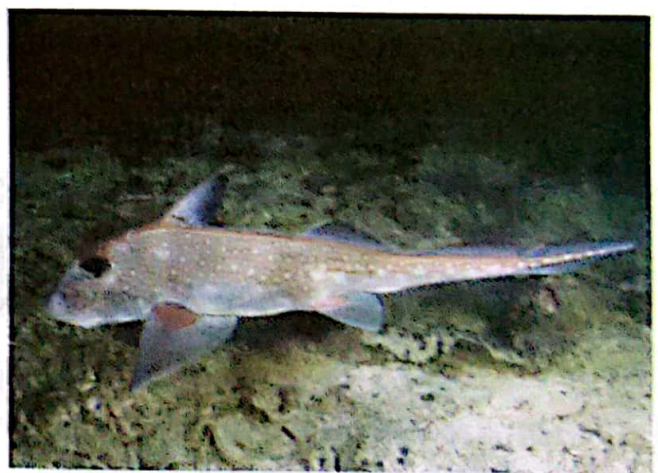
Trứng cá mập được thụ tinh trong. Con đực có một đôi thùy ở mép trong vây bụng để chuyển tinh trùng vào ống sinh dục của con cái. Một số loài cá mập đẻ trứng và trứng được ấp bên ngoài cơ thể mẹ. Trứng của những loài cá mập này được đẻ ra sau khi trứng đã được bọc lớp



(a) Cá mập rạn san hô mép vây đen (*Carcharhinus melanopterus*). Bơi nhanh với giác quan tinh nhạy, loài cá này có đôi vây ngực và vây bụng.



(b) Cá đuối gai phương nam (*Dasyatis americana*). Hầu hết cá đuối sống ở đáy, ăn động vật thân mềm và giáp xác. Một vài loài cá đuối bơi ở tầng nước trên và há miệng để lồi cuốn thức ăn vào.



(c) Cá quái chằm (*Hydrolagus collieri*). Cá quái hay cá khi me sống đặc trưng ở vùng nước sâu hơn 80 m và ăn tôm, động vật thân mềm và nhím biển. Một số loài có gai độc ở phía trước vây lưng thứ nhất.

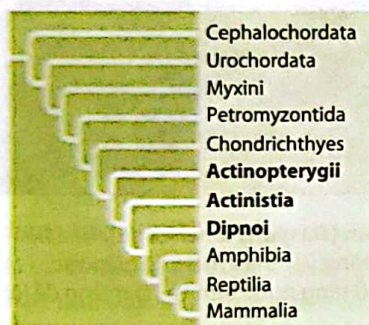
▲ **Hình 34.15** Một số loài cá sụn.

vỏ bảo vệ. Những loài khác đẻ **trứng thai (noãn thai sinh)**; Chúng giữ lại trứng đã được thụ tinh trong ống dẫn trứng. Phôi thai được nuôi dưỡng nhờ noãn hoàng, phát triển thành con non và được sinh ra sau khi được ấp trong tử cung. Một số ít loài đẻ con, con non phát triển trong tử cung và được nuôi dưỡng trước khi sinh ra bằng cách thu nhận chất dinh dưỡng từ máu của con mẹ thông qua túi nhau noãn hoàng, bằng cách hấp thụ chất dinh dưỡng được tạo ra từ dạ con, hoặc bằng cách ăn những quả trứng khác. Ống sinh dục của cá mập chạy dọc theo ống bài tiết và ống tiêu hoá dẫn tới **lỗ huyết**, một xoang chung có một lỗ mở ra ngoài.

Mặc dù cá đuối có quan hệ rất gần gũi với cá mập, nhưng chúng có cách sống rất khác so với cá mập. Hầu hết cá đuối là loài sống ở tầng đáy, dinh dưỡng bằng cách sử dụng bộ hàm để nghiền nát động vật thân mềm và giáp xác. Chúng có hình dạng dẹp và sử dụng đôi vây ngực rất lớn giống như những đôi cánh dưới nước để đẩy cơ thể xuyên qua nước. Đuôi của rất nhiều loài cá đuối giống như cái roi và ở một số loài chúng mang những gai tiết chất độc có chức năng bảo vệ.

Về mặt hình thái học, cá sụn thay đổi rất ít trong suốt 300 triệu năm qua. Tuy nhiên ngày nay, chúng đang bị đe dọa nghiêm trọng do bị khai thác quá mức. Một bản báo cáo gần đây cho biết, các đàn cá mập ở Tây Bắc Đại Tây Dương đã giảm 75% trong khoảng thời gian 15 năm qua.

Cá vây tia và cá vây thịt



Phần lớn động vật có xương sống thuộc nhánh động vật có hàm được gọi là cá xương (**Osteichthyes**). Cũng giống như rất nhiều tên gọi trong hệ thống phân loại, cái tên **Osteichthyes** ("cá xương") được đặt ra rất lâu trước cả khi

xuất hiện hệ thống phát sinh chủng loại. Khi lần đầu tiên nó được định nghĩa, nhóm này tách biệt hoàn toàn khỏi động vật bốn chân, nhưng bây giờ chúng ta đã biết rằng,

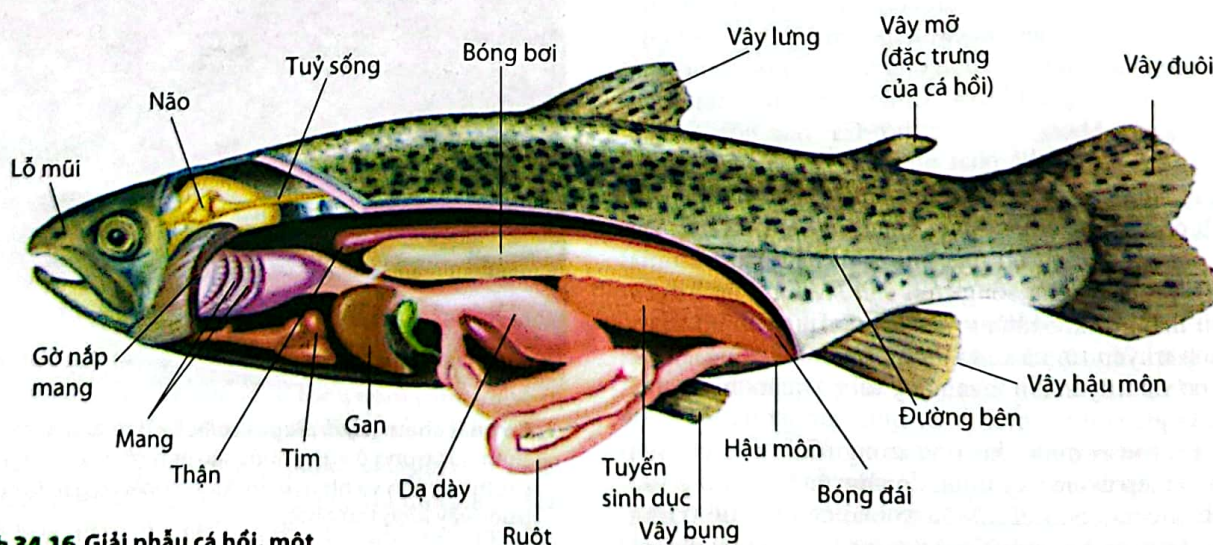
một đơn vị phân loại như vậy có thể thực ra lại là cận phát sinh (xem Hình 34.2). Do đó, các nhà hệ thống học hiện nay đã gộp động vật bốn chân với cá xương trong nhánh **Osteichthyes**. Rõ ràng là tên của nhóm không mô tả chính xác tất cả các thành viên trong nhóm.

Không giống như cá sụn, hầu hết tất cả những loài cá xương đang sống có bộ xương trong rất cứng với một chất nền rắn chắc là **calcium phosphate**. Như đã thảo luận từ trước, một vài luồng dẫn chứng đã gợi ra rằng, tổ tiên chung của cả cá sụn và cá xương đều đã được hoá xương mạnh và rằng, xương của cá sụn đã bị mất đi nhiều sau đó. Tuy nhiên, một số nhà khoa học đã nghi ngờ kết luận này và câu hỏi vẫn đang để ngỏ cho tới khi phát hiện được nhiều hơn nữa các hoá thạch của cá sụn và cá xương.

Trong phần này, chúng ta sẽ thảo luận về cá xương ở nước được biết đến với cái tên quen thuộc là cá loài cá. Hầu hết các loài cá thở bằng cách hút nước vào 4 hoặc 5 đôi mang nằm trong khoang mang được che ở ngoài bởi một nắp xương bảo vệ gọi là **xương nắp mang (operculum)** (Hình 34.16). Nước được hút vào trong miệng, qua hầu và đi giữa các mang ra ngoài nhờ có sự vận động của xương nắp mang và sự co cơ bao quanh khoang mang.

Hầu hết loài cá có thể điều chỉnh sự nổi chìm của chúng nhờ một túi khí gọi là **bóng bơi**. Sự di chuyển của khí từ máu tới bóng bơi làm tăng sức nổi giúp cho con vật nổi lên được, sự chuyển khí trở lại máu làm con vật chìm xuống. Charles Darwin cho rằng, phổi của động vật bốn chân tiến hoá từ bóng bơi, tuy nghe có vẻ lạ nhưng điều ngược lại dường như lại là đúng. Các loài cá xương thuộc những nhánh phân hoá sớm lại có phổi được sử dụng để hít thở không khí, cung cấp bổ sung sự trao đổi khí tại mang. Các bằng chứng chỉ rõ rằng, phổi xuất hiện ở những loài cá xương đầu tiên, sau đó bóng bơi tiến hoá từ phổi ở một số nhánh.

Gần như tất cả các loài cá, da được bao bọc bởi những vảy xương, dẹt, có cấu trúc khác với vảy giống răng ở cá mập. Các tuyến trong da tiết ra một dịch nhầy bao phủ bề mặt da, thích nghi với việc giảm lực cản trong quá trình bơi. Giống như các động vật có xương sống có hàm cổ xưa sống ở nước đã đề cập ở trên, cá có cơ quan đường bên, thể hiện rõ bằng một hàng lỗ nhỏ trên da ở hai bên cơ thể.



▲ **Hình 34.16** Giải phẫu cá hồi, một loài cá vây tia.

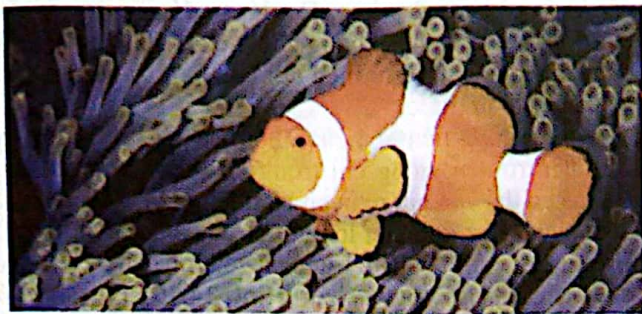
Chi tiết về sự sinh sản của cá thay đổi rất nhiều. Hầu hết các loài đẻ trứng, sinh sản bằng thụ tinh ngoài sau khi cá cái đẻ một số lượng lớn các trứng nhỏ. Tuy nhiên, thụ tinh trong và đẻ con lại đặc trưng cho một số loài khác.

Cá vây tia

Gần như tất cả các loài cá xương sống ở nước quen thuộc với chúng ta đều nằm trong 27.000 loài cá vây tia (Actinopterygii) (Hình 34.17). Vây được hỗ trợ chủ yếu bởi các tia xương, do đó nhóm này có tên như vậy. Vây được biến đổi phục vụ cho sự vận động, bảo vệ và các chức năng khác.



(a) Cá ngừ vây vàng (*Thunnus albacares*), một loài bơi nhanh có giá trị thương mại trên toàn thế giới.



(b) Cá khoang cổ cam (*Amphiprion ocellaris*), sống cộng sinh với huệ biển.



(c) Cá ngựa (*Hippocampus ramulosus*), không giống như giới Động vật thông thường ở chỗ con đực mang và chăm sóc con non suốt thời kỳ phát triển phôi.



(d) Cá lịch biển chấm nhỏ (*Gymnothorax dovii*), một loài ăn thịt rình mồi ở những kẽ đá trong nơi sống rạn san hô của chúng.

▲ Hình 34.17 Cá vây tia (lớp Actinopterygii).

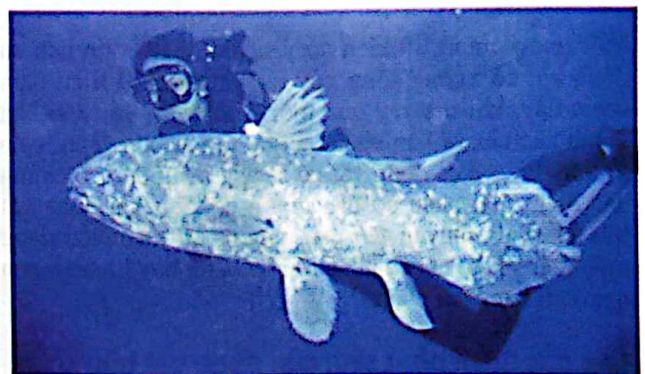
Cá vây tia có lẽ có nguồn gốc từ nước ngọt và mở rộng phân bố ra biển. (Những thích nghi về điều hoà thẩm thấu liên quan đến sự di chuyển của nước muối sẽ được thảo luận trong Chương 44). Số đông các loài cá vây tia quay trở lại môi trường nước ngọt tại thời điểm nào đó trong quá trình tiến hoá. Một số chúng, bao gồm cá hồi, diễn lại chuyển di khứ hồi trong tiến hoá, từ nước ngọt tới nước mặn và quay trở lại nước ngọt trong suốt vòng đời của chúng.

Cá vây tia đóng vai trò là một nguồn protein chủ yếu cho con người, con người đã khai thác chúng trong hàng ngàn năm qua. Tuy nhiên, hoạt động đánh bắt quy mô công nghiệp dường như đã đẩy một số nghề cá lớn nhất thế giới đến suy sụp. Ví dụ, sau vài thập kỷ thu hoạch dồi dào, vào những năm 1990, sản lượng cá tuyết (*Gadus morhua*) ở Tây Bắc Đại Tây Dương tụt xuống chỉ còn 5% của mức tối đa trong lịch sử, làm cho việc đánh bắt cá tuyết ở vùng biển đó giảm xuống gần một nửa. Mặc dù việc hạn chế nghề cá tuyết đang tiếp diễn, nhưng các quần thể cá tuyết vẫn chưa hồi phục lại được mức ổn định. Cá vây tia cũng đối mặt với những áp lực khác từ con người, ví dụ như làm thay đổi các dòng sông do việc xây đập. Sự thay đổi chế độ dòng chảy có thể cản trở khả năng kiếm ăn và gây trở ngại con đường di cư và bãi đẻ của các loài cá.

Cá vây thịt

Cá vây tia tiến hoá suốt kỷ Devon cùng với một nhóm lớn khác của cá xương là cá vây thịt (Sarcopterygii). Đặc điểm phát sinh then chốt của cá vây thịt là ở vây ngực và vây bụng của chúng có các xương dạng que được bao bọc bởi một lớp cơ dày. Suốt kỷ Devon, rất nhiều cá vây thịt sống trong nước lợ, ví dụ như trong khu vực đầm lầy ven biển. Ở đây, chúng có thể đã dùng vây có thủy thị giống chân để bơi và đi dưới nước trên nền đáy. Một số loài cá vây thịt ở kỷ Devon là những loài ăn thịt khổng lồ. Việc tìm ra những hoá thạch răng nhọn to bằng ngón tay cái của cá vây tay thuộc kỷ Devon là không có gì bất thường.

Vào cuối kỷ Devon, sự đa dạng của cá vây thịt suy giảm và ngày nay chỉ còn 3 giống còn sống sót. Một giống là cá gai rồng (Actinistia), được cho là đã bị tuyệt chủng 75 triệu năm trước (Hình 34.18). Tuy nhiên, vào



▲ Hình 34.18 Một con cá vây chân (*Latimeria*). Cá vây chân được tìm thấy đang sống ngoài khơi bờ biển Nam Phi và Indonesia.

năm 1938, những người đánh cá đã bắt được một con cá vây tay thuộc cá gai rỗng sống ngoài khơi quần đảo Comoros ở phía tây Ấn Độ Dương. Cá vây chân chỉ được tìm thấy tại vùng biển đó cho tới năm 1999, khi có một quần thể thứ hai được xác định ở phía đông Ấn Độ Dương, gần Indonesia. Quần thể ở Indonesia có thể đại diện cho loài thứ hai.

Nhánh cá vây thịt thứ hai đang tồn tại là cá phổi (Dipnoi), ngày nay còn 6 loài đại diện trong 3 giống, mà tất cả chúng đều chỉ được tìm thấy ở nam bán cầu. Cá phổi phát sinh và tiến hoá trong đại dương nhưng ngày nay chỉ tìm thấy ở nước ngọt, nhìn chung thường gặp ở vùng nước tù đọng hoặc đầm lầy. Chúng nổi lên mặt nước để hít khí trời đưa vào phổi, phổi kết nối với hầu. Cá phổi cũng có mang, đó là cơ quan chính để trao đổi khí đối với cá phổi ở Australia. Khi các ao cạn nước trong suốt mùa khô, một số cá phổi có thể vùi thân vào trong bùn và ngủ hè (chờ đợi nước ở trạng thái lơ lửng, xem Chương 40). Nhánh tiến hoá thứ 3 trong cá vây thịt còn tồn tại tới ngày nay đa dạng hơn rất nhiều so với cá vây chân (cá gai rỗng) hoặc cá phổi. Trong suốt trung kỳ của kỷ Devon, những sinh vật này thích nghi với cuộc sống trên cạn và sinh ra nhóm động vật có xương sống có các chi và bàn chân, chúng được gọi là động vật bốn chân, là nhánh bao gồm cả con người. Nhánh động vật bốn chân là chủ đề của phần tiếp theo.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM

34.4

1. Đặc điểm phát sinh nào cùng có ở cá mập và cá ngừ? Những đặc điểm đặc trưng nào phân biệt giữa cá mập và cá ngừ?
2. Mô tả những thích nghi chủ đạo của động vật có xương sống có hàm ở nước.
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Tưởng tượng rằng chúng ta có thể tái diễn lại lịch sử sự sống. Liệu một nhóm động vật có xương sống ở trên cạn có thể phát sinh từ động vật có xương sống có hàm ở nước thay vì từ cá vây thịt hay không? Giải thích.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM

34.5

Động vật bốn chân là động vật có hàm với các chi

Một trong những sự kiện có ý nghĩa nhất trong lịch sử động vật có xương sống xảy ra khoảng 360 triệu năm trước đây, khi mà vây của một số cá vây thịt tiến hoá thành các chi và bàn chân của động vật bốn chân. Cho tới lúc đấy, tất cả động vật có xương sống đều có chung đặc điểm giải phẫu cơ bản giống cá. Sau khi động vật bốn chân di chuyển lên cạn, chúng có rất nhiều dạng mới khác nhau, từ ếch nhái tới đại bàng bay lượn tới con người đi bằng hai chân.

Các đặc điểm phát sinh của động vật bốn chân

Đặc điểm đáng chú ý nhất của động vật bốn chân dẫn đến cái tên của nhóm này, tetrapods nghĩa là bốn chân trong tiếng Hy Lạp. Thay vì vây ngực và vây bụng, động

vật bốn chân có các chi có thể nâng đỡ sức nặng của chúng trên mặt đất và bàn chân với các ngón cho phép chúng truyền các lực do cơ sinh ra tới mặt đất khi đi.

Cuộc sống trên cạn đem lại vô số thay đổi đối với sơ đồ cấu trúc cơ thể của động vật bốn chân. Ở động vật bốn chân, đầu của chúng phân cách với cơ thể nhờ có cổ. Bàn đầu, cổ chỉ là 1 đốt sống mà nhờ đó hộp sọ có thể chuyển động lên xuống. Sau đó, với sự phát sinh đốt sống cổ thứ hai, đầu có thể quay sang bên này bên kia. Các xương của đai chậu mà chi sau dính vào đó được nối với cột sống, cho phép lực sinh ra từ chi sau chống xuống mặt đất chuyển lên phần cơ thể còn lại. Động vật bốn chân hiện sống không có khe mang; trong suốt thời gian phát triển phôi, các khe hầu được thay thế bởi các phần của tai, một vài tuyến và những cấu trúc khác.

Như các bạn sẽ thấy, một vài đặc điểm này bị thay đổi mạnh hoặc mất đi ở rất nhiều nhánh của động vật bốn chân. Ví dụ ở chim, chi trước biến thành cánh và ở cá voi, toàn bộ cơ thể đồng quy về dạng giống cá.

Nguồn gốc của động vật bốn chân

Như các bạn đã đọc, vùng đầm lầy ven biển kỷ Devon là nơi cư ngụ cho một số lượng lớn cá vây thịt. Chúng là những loài sống ở những vùng nước đặc biệt cạn, nghèo oxygen và có thể sử dụng phổi của chúng để thở. Một số loài có thể dùng vây rất khoẻ của chúng để di chuyển qua các khúc gỗ hoặc đáy bùn. Do đó, sơ đồ cấu trúc cơ thể của động vật bốn chân không phải tiến hoá từ “nơi không đầu” mà đơn giản là sự biến đổi của một sơ đồ cấu trúc cơ thể đã có từ trước.

Ở một dòng tiến hoá của nhóm cá vây thịt, các vây dần dần trở nên giống chi trong khi toàn bộ phần còn lại của cơ thể vẫn giữ nguyên sự thích nghi với đời sống dưới nước. Hay xem xét loài thuộc *Acanthostega* sống ở Greenland 365 triệu năm trước đã có hình dạng chân đầy đủ, mắt cá chân và ngón chân (**Hình 34.19**). Loài này có họ hàng gần với động vật 4 chân, tuy vậy chúng vẫn giữ

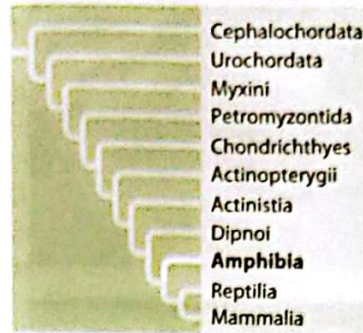


▲ **Hình 34.19** *Acanthostega*, một họ hàng của động vật bốn chân thuộc kỷ Devon. Cùng với những phần phụ nguồn gốc của động vật bốn chân, *Acanthostega* vẫn còn những đặc điểm thích nghi với biển, ví dụ như mang.

được những đặc điểm thích nghi với nước. Chúng có các xương nâng đỡ mang, và đuôi của chúng có các tia vây nâng đỡ cho một chiếc vây mềm mại đẩy chúng đi trong nước. Đai ngực và đai chậu cùng với cột sống của nó quá yếu không thể nâng cơ thể đi trên đất: *Acanthostega* có thể đã gồng đi ra khỏi nước hết lần này tới lần khác nhưng hầu hết thời gian chúng sống dưới nước.

Những khám phá hoá thạch khác thường trong suốt 20 năm qua đã cho phép các nhà cổ sinh vật học xây dựng lại một cách tự tin nguồn gốc của động vật bốn chân (Hình 34.20). Sự đa dạng phong phú của động vật bốn chân xuất hiện suốt kỷ Devon và Carbon, và một số loài đã đạt tới chiều dài 2 m. Căn cứ vào những kết luận rút ra từ hình thái và địa điểm tìm thấy hoá thạch, thì hầu hết những động vật bốn chân đầu tiên này chắc còn gắn chặt với nước, một đặc điểm chung với một số thành viên của nhóm động vật bốn chân hiện sống là lưỡng cư.

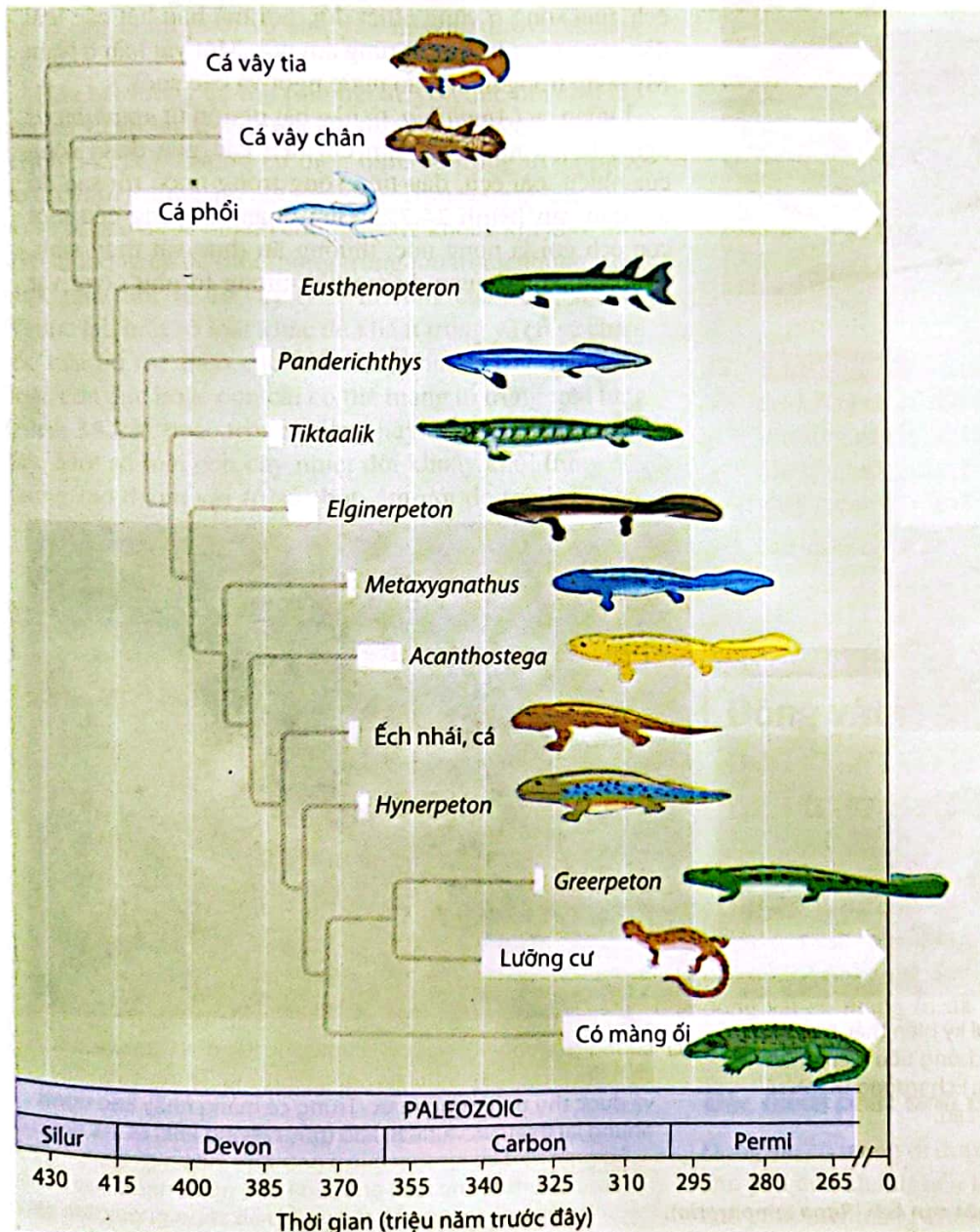
Lưỡng cư



Lưỡng cư (lớp Amphibia) hiện nay được đại diện bởi 6150 loài kỳ giông (bộ Có đuôi - Urodela), ếch (bộ Không đuôi - Anura,) và ếch giun (bộ Không chân - Apoda).

Chỉ có khoảng 550 loài thuộc bộ Có đuôi. Một số chúng hoàn toàn

sống ở nước, nhưng số khác lại sống trên cạn khi trưởng thành hoặc cả vòng đời. Hầu hết kỳ giông sống trên cạn di chuyển nhờ uốn cong hai bên cơ thể, đó là đặc điểm thừa hưởng từ những động vật bốn chân sống trên cạn



Hình 34.20 Nguồn gốc của động vật bốn chân.

Những vạch trắng trên các nhánh tiến hoá của sơ đồ xếp những hoá thạch theo thời gian, đầu mũi tên cho thấy nhánh tiến hoá phát triển tới ngày nay. Bản vẽ những dạng tuyệt chủng dựa vào các bộ xương hoá thạch, nhưng màu là tưởng tượng.

ĐIỀU GÌ NẾU? Nếu tổ tiên chung gần nhất của *Hynerpeton* và những động vật bốn chân sau này, được bắt nguồn từ 380 triệu năm trước đây, thì nguồn gốc của lưỡng cư sẽ nằm ở khoảng thời gian nào?

- (a) **Bộ Urodela.**
Lưỡng cư có đuôi (kỳ giống) vẫn còn đuôi khi trưởng thành.



- (b) **Bộ Anura.**
Lưỡng cư không đuôi, ví dụ như con ếch phóng độc này không có đuôi khi trưởng thành.



- (c) **Bộ Apoda.**
Lưỡng cư không chân hoặc ếch giun là lưỡng cư không có chân, chủ yếu đào hang để ở.



đầu tiên (**Hình 34.21a**). Sự giữ lại những đặc tính khi còn nhỏ là điểm chung của các loài kỳ giông sống ở nước; ví dụ, ấu trùng axolotl vẫn giữ lại các đặc điểm của ấu trùng ngay cả khi chúng đã thành thực sinh dục (**Hình 25.20**).

Ếch nhái không đuôi có số lượng khoảng 5420 loài, chuyên hoá hơn kỳ giông trong việc di chuyển trên cạn (**Hình 34.21b**). Ếch trưởng thành sử dụng đôi chân sau khoẻ để nhảy trên địa hình. Ếch bắt côn trùng và những con mồi khác bằng cách bung chiếc lưỡi dài và dính của nó. Lưỡi ếch được gắn với phần trước miệng. Ếch có rất nhiều cách thích nghi khác nhau giúp chúng tránh khỏi bị ăn thịt bởi những loài ăn thịt có kích thước lớn hơn. Tuyến da của chúng tiết ra dịch nhầy khó chịu hoặc thậm chí mang chất độc. Rất nhiều loài độc có màu sắc sặc sỡ làm cho các loài ăn thịt liên tưởng tới sự nguy hiểm (xem **Hình 54.5b**). Các loài khác có kiểu màu ngụy trang (xem **Hình 54.5a**).

Các loài không chân (khoảng 170 loài) không có chân và gần như bị mù, nhìn bề ngoài trông chúng tương tự như giun đất (**Hình 34.21c**). Thiếu chân ở chúng là sự thích ứng thứ cấp, vì chúng tiến hoá từ tổ tiên có chân. Các loài ếch giun sống ở vùng nhiệt đới, nơi mà hầu hết các loài đào hang sống trong đất rừng ẩm ướt. Một vài loài ở Nam Mỹ sống trong những ao nước ngọt và các suối.

Lưỡng cư (*Amphibia*, từ này bắt nguồn từ *amphibious* nghĩa là hai nơi sống) ám chỉ đến các giai đoạn sống của nhiều loài ếch, đầu tiên sống trong nước rồi sau đó lên trên cạn (**Hình 34.22**). Giai đoạn ấu trùng của một con ếch gọi là nòng nọc, thường ăn thực vật thủy sinh, có mang, có cơ quan đường bên tương tự như động vật

▲ **Hình 34.21** Lưỡng cư.



- (a) Nòng nọc ăn thực vật thủy sinh có đuôi giống cá và mang trong.



- (b) Trong thời kỳ biến thái, mang và đuôi của chúng tiêu biến, chân phát triển. Ếch trưởng thành sẽ sống trên cạn.



- (c) Lưỡng cư trưởng thành trở lại nước để kết đôi. Con đực ôm chặt lấy con cái, kích thích chúng đẻ trứng. Trứng được đẻ ra và được thụ tinh trong nước. Trứng có màng nhầy bao ngoài nhưng lại thiếu vỏ và dễ bị khô trong không khí.

▲ **Hình 34.22** “Đời sống kép” của một con ếch (*Rana temporaria*).

có xương sống dưới nước và một cái đuôi dài dạng vây. Ban đầu nòng nọc thiếu chân, chúng bơi bằng cách lượn sống đuôi của chúng. Suốt giai đoạn biến thái dẫn tới “đời sống thứ hai”, nòng nọc phát triển chân, phổi và một đôi màng nhĩ bên ngoài tai, cùng một hệ tiêu hoá thích nghi với chế độ ăn thịt. Cùng thời điểm ấy, mang và hệ thống cơ quan đường bên biến mất ở hầu hết các loài.Ếch con bò lên bờ và trở thành những kẻ săn mồi trên mặt đất. Tuy nhiên, dù chúng có tên là lưỡng cư nhưng nhiều loài trong chúng không có cuộc sống kép, cả trên cạn và dưới nước. Có một vài loài ếch nhái chỉ gắn liền với nước hoặc với đất liền, ví dụ như kỳ giông hay ếch giun. Hơn nữa, ấu trùng của kỳ giông và ếch giun rất giống với dạng trưởng thành và cả dạng ấu trùng và dạng trưởng thành đều ăn thịt điển hình.

Hầu hết lưỡng cư được tìm thấy ở những nơi sống ẩm ướt như đầm lầy và rừng nhiệt đới. Kể cả những loài thích nghi với nơi sống khô hạn hơn cũng dành phần lớn thời gian sống trong hang hoặc dưới những lá cây ẩm ướt, nơi có độ ẩm cao. Nói chung, lưỡng cư nhờ nhiều vào bộ da ẩm của chúng để trao đổi khí với môi trường. Một số loài ở cạn thiếu phổi và chủ yếu thở qua da và khoang miệng.

Hầu hết lưỡng cư thụ tinh ngoài; con đực ôm chặt lấy con cái và phóng tinh trùng lên trứng khi con cái đẻ trứng (Hình 34.22c). Lưỡng cư điển hình đẻ trứng trong nước hoặc ở môi trường ẩm ướt trên cạn. Trứng của chúng thiếu vỏ và bị khử nước nhanh chóng trong không khí khô. Một số loài lưỡng cư đẻ một lượng trứng lớn trong những vùng nước tạm thời và do vậy tỷ lệ tử vong của trứng sẽ cao. Ngược lại, một số loài khác đẻ khá ít trứng và có sự chăm sóc của bố mẹ theo các kiểu khác nhau. Tùy theo loài, hoặc con đực hoặc con cái có thể mang tổ trứng trên lưng (Hình 34.23), hoặc trong miệng hay thậm chí là trong dạ dày. Một số loài ếch cây nhiệt đới khuấy khối trứng của chúng tạo thành cái tổ sủi bọt, ẩm ướt để tránh bị khô.



▲ **Hình 34.23 Nhà trẻ di động.** Con ếch túi cái nhỏ xíu, *Flectonotus pygmaeus*, ấp trứng trong một túi da trên lưng để bảo vệ con tránh kẻ ăn thịt. Khi trứng nở, con cái cho các con nòng nọc xuống nước để chúng bắt đầu cuộc sống riêng.

Cũng có một số loài đẻ trứng thai hoặc đẻ con bằng cách giữ lại trứng trong ống sinh dục của con cái, nơi phôi có thể phát triển mà không bị khô.

Rất nhiều lưỡng cư biểu hiện những tập tính xã hội phức tạp và đa dạng, đặc biệt trong mùa sinh sản. Ếch thường rất yên lặng nhưng ở nhiều loài, con đực phát ra tiếng kêu để bảo vệ lãnh địa sinh sản của chúng hoặc hấp dẫn con cái. Ở một số loài, sự di cư đến những nơi sinh sản đặc biệt có thể cần đến trao đổi bằng âm thanh, định hướng theo bầu trời hoặc tín hiệu hoá học.

Trong suốt 25 năm qua, các nhà động vật học đã công bố các tài liệu minh chứng cho sự sụt giảm nhanh chóng, đáng báo động của các quần thể lưỡng cư ở các khu vực trên toàn thế giới. Có rất nhiều nguyên nhân, bao gồm cả việc mất đi nơi sống, sự lan rộng của một loại mầm bệnh nấm (chytrid), biến đổi khí hậu và ô nhiễm môi trường. Những yếu tố này cũng với các yếu tố khác không chỉ làm giảm số lượng các quần thể mà chúng còn dẫn tới tuyệt chủng. Một nghiên cứu năm 2004 cho thấy rằng, kể từ năm 1980, ít nhất 9 loài lưỡng cư đã bị tuyệt chủng. 113 loài khác không còn gặp nữa kể từ thời điểm đó và chúng được coi như “có thể đã tuyệt chủng”.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 34.5

1. Mô tả nguồn gốc của động vật bốn chân và chỉ ra một số đặc điểm phát sinh then chốt của chúng.
2. Một số lưỡng cư không bao giờ rời khỏi nước; trong khi một số khác có thể sống trong môi trường trên cạn khá khô. Đối chiếu những thích nghi tương phản tạo thuận lợi cho hai dạng sống này.
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Các nhà khoa học cho rằng quần thể lưỡng cư có thể cung cấp một hệ thống cảnh báo sớm về những vấn đề môi trường. Đặc điểm nào của lưỡng cư có thể làm cho chúng đặc biệt nhạy cảm với vấn đề môi trường?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

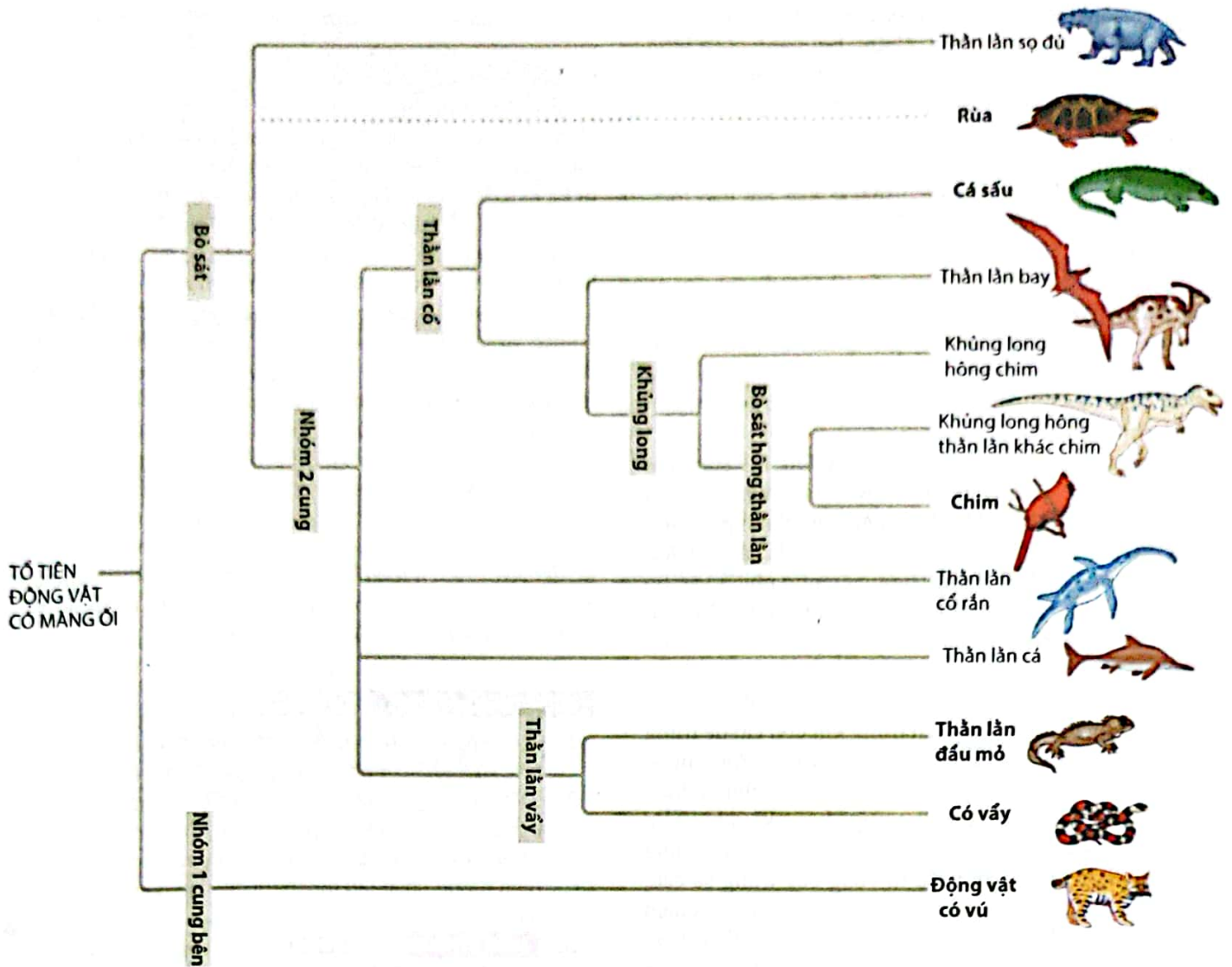
KHÁI NIỆM 34.6

Động vật có màng ối là động vật bốn chân có trứng thích nghi với môi trường trên cạn

Động vật có màng ối là nhóm động vật bốn chân, với các thành viên hiện sống của chúng gồm các loài bò sát (bao gồm các loài chim) và động vật có vú (Hình 34.24, ở trang sau). Trong suốt quá trình tiến hoá của chúng, động vật có màng ối đã đạt được những thích nghi mới sống trên cạn.

Đặc điểm phát sinh của động vật có màng ối

Động vật có màng ối được đặt tên theo đặc điểm phát sinh chủ yếu của nhánh tiến hoá này, đó là trứng có màng ối, bao gồm bốn màng chuyên hoá: màng ối, màng đệm, túi



▲ **Hình 34.24** Cây phát sinh chủng loại của động vật có màng ối. Những nhóm hiện còn sống có tên ở đầu nhánh tiến hoá. Đường chấm ở nhánh rùa cho thấy mối quan hệ không chắc chắn với các nhóm bò sát khác. Rùa có thể là nhóm chị em với thần lân đầu mỏ (như đã thấy qua một số dữ liệu hình thái học), hoặc chúng có thể là nhóm hai cung có mối quan hệ gần gũi hơn với thần lân vảy (như đã chỉ ra bởi những phân tích hình thái khác) hoặc với thần lân cổ (như đã được chứng minh bởi nhiều nghiên cứu phân tử).

noãn hoàng, và túi niệu (**Hình 34.25**). Người ta gọi chúng là *màng ngoại phôi* vì chúng không phải là một phần của bản thân cái phôi mà những màng này phát triển từ các lớp mô sinh trưởng bên ngoài phôi. Trứng có màng ối được đặt tên theo từ màng ối (amnion) bao kín một buồng chất lỏng chứa phôi trong đó và hoạt động như một hệ thống giảm sự va chạm bằng nước. Những màng khác của trứng có chức năng trao đổi khí, chuyển chất dinh dưỡng dự trữ tới phôi và tích trữ chất thải. Trứng có màng phôi là sự đổi mới then chốt trong tiến hoá đối với cuộc sống trên cạn: Nó giúp cho phôi phát triển trên cạn trong môi trường riêng của nó, và nhờ đó, nó làm giảm sự phụ thuộc của động vật bốn chân vào môi trường nước trong quá trình sinh sản.

Trái ngược với trứng không có vỏ của lưỡng cư, trứng có màng ối của hầu hết bò sát và một số động vật có vú có vỏ bọc. Vỏ của trứng chim chứa đá vôi (được tạo nên

từ calcium carbonate) và không mềm dẻo, trong khi vỏ trứng của nhiều bò sát lại dai và mềm dẻo. Cả hai loại vỏ trứng đều làm chậm sự mất nước của trứng trong không khí một cách đáng kể, một sự thích nghi giúp cho các động vật có màng ối chiếm lĩnh các nơi sống rộng lớn trên cạn hơn lưỡng cư, họ hàng gần nhất của chúng hiện đang còn sống. Hạt giống cũng đóng vai trò tương tự trong tiến hoá của thực vật trên cạn, như chúng ta đã thảo luận ở Chương 30). Hầu hết động vật có vú không cần có vỏ trứng trong quá trình tiến hoá của chúng và phôi không bị khô nhờ phát triển bên trong cơ thể mẹ.

Động vật có màng ối còn đạt được những thích nghi then chốt khác cho cuộc sống trên cạn. Ví dụ, chúng có bộ khung xương sườn (lồng ngực) để thông khí ở phổi bằng cách thay đổi thể tích lồng ngực. Phương pháp này hiệu quả hơn là thông khí dựa vào cổ họng mà lưỡng cư đã sử dụng để phụ thêm cho hô hấp qua da. Hiệu quả tăng

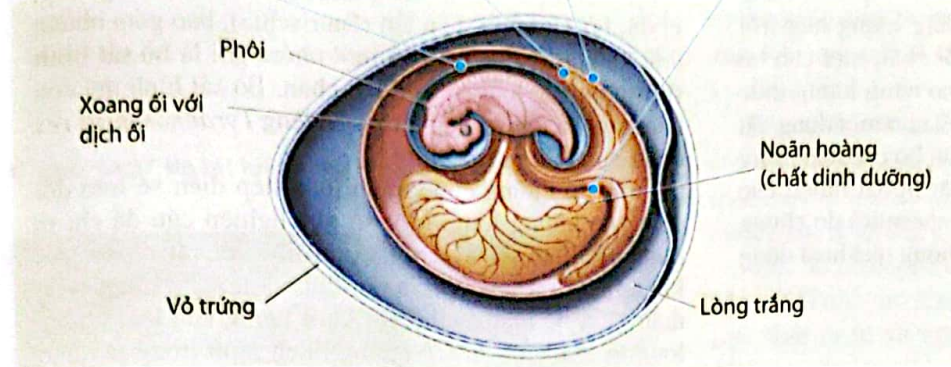
Các màng ngoài phôi

Túi niệu. Túi niệu là một túi chứa chất thải trao đổi chất do phôi sinh ra. Màng của túi niệu cùng với màng đệm cũng có chức năng như cơ quan hô hấp.

Màng ối. Màng ối bảo vệ phôi trong khoang chứa dịch làm giảm nhẹ các chấn động cơ học.

Màng đệm. Màng đệm và màng của túi niệu trao đổi khí giữa phôi và không khí. Oxygen và carbon dioxide được khuếch tán tự do qua vỏ trứng.

Túi noãn hoàng. Túi noãn hoàng chứa noãn hoàng, nơi dự trữ chất dinh dưỡng. Các mạch máu ở màng túi noãn hoàng chuyển chất dinh dưỡng từ noãn hoàng tới phôi. Những chất dinh dưỡng khác được trữ ở lòng trắng trứng.



◀ **Hình 34.25** Trứng của động vật có màng ối. Phôi của bò sát và động vật có vú hình thành 4 màng ngoài phôi: màng ối, màng đệm, túi noãn hoàng, và túi niệu. Sơ đồ này biểu diễn những màng bao phủ trứng của bò sát.

lên của thông khí dựa vào lồng ngực có lẽ đã cho phép động vật có màng ối thoát khỏi việc hô hấp qua da và phát triển bộ da ít thấm nước, nhờ đó đã giữ được nước.

Những động vật có màng ối đầu tiên

Tổ tiên chung gần đây nhất của lưỡng cư và động vật có màng ối hiện sống có thể đã sống khoảng 370 triệu năm trước. Không có hoá thạch trứng nào của động vật có màng ối được tìm thấy trong khoảng thời gian đó, và không có gì phải ngạc nhiên khi căn cứ vào sự mỏng manh của trứng. Do đó, chưa thể nói được là trứng của động vật có màng ối đã tiến hoá khi nào, mặc dù trứng chắc phải có ở tổ tiên chung gần đây nhất của các động vật có màng ối hiện đang sống, những loài đều có trứng có màng ối.

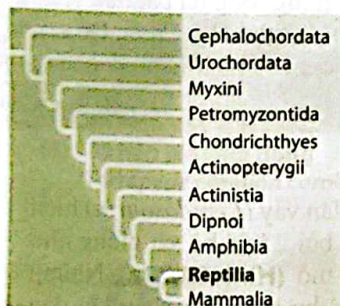
Điều rõ ràng từ hoá thạch của những động vật có màng ối đầu tiên và họ hàng gần gũi nhất của chúng là việc chúng có thể sống trong môi trường khô hạn hơn là những động vật bốn chân đầu tiên. Một số động vật có màng ối đầu tiên là loài ăn thực vật, được minh chứng bởi những chiếc răng hàm nghiền thức ăn và các đặc điểm khác; còn những loài bốn chân khác rõ ràng là động vật ăn thịt.

34.24). Do tất cả các nhánh của bò sát đang sống đều phát sinh muộn nên không loài nào trong số chúng đóng vai trò như một mô hình trung thực cho những loài bò sát đầu tiên, những loài đã sống cách đây 320 triệu năm. Tuy nhiên, những nghiên cứu so sánh cho phép chúng ta suy ra một vài đặc điểm phát sinh có thể phân biệt những loài bò sát đầu tiên với những loài bốn chân khác.

Ví dụ, không giống như lưỡng cư, bò sát có vảy chứa protein keratin (giống như móng tay người). Vảy giúp bảo vệ da con vật khỏi bị khô và trầy xước. Thêm vào đó, hầu hết các loài bò sát đều đẻ trứng có vỏ ở trên cạn (**Hình 34.26**). Thụ tinh chắc chắn là thụ tinh trong, trước khi tiết ra vỏ trứng. Nhiều loài rắn và thằn lằn đẻ con; ở



▲ **Hình 34.26** Trứng bò sát nở. Những con rắn sống ở bụi rậm này (*Lachesis muta*) chui ra khỏi vỏ dai tương tự như da, một dạng vỏ trứng phổ biến của các loài bò sát hiện sống không phải là chim.



Bò sát

Nhánh bò sát bao gồm thằn lằn đầu mỏ, thằn lằn, rắn, rùa, cá sấu và chim, cùng với một số nhóm đã tuyệt chủng, như thằn lằn cổ rắn (*Plesiosauria*) và thằn lằn vây cá (*Ichthyosauria*) (**Hình**

những loài như vậy, màng ngoài phổi tạo nên một loại nhau thai giúp phổi hấp thụ được chất dinh dưỡng từ mẹ.

Các loài bò sát như thằn lằn và rắn đôi khi được mô tả như những động vật "máu lạnh" do chúng không sử dụng sự trao đổi chất để điều chỉnh thân nhiệt. Tuy nhiên, chúng cũng điều hoà thân nhiệt bằng những thích nghi về tập tính. Ví dụ, rất nhiều thằn lằn phơi nắng khi trời lạnh và tìm nơi mát khi quá nóng. Mô tả chính xác hơn về nhóm thằn lằn này phải nói rằng, chúng là động vật **ngoại nhiệt** (ectothermic), nghĩa là chúng hấp thụ nhiệt bên ngoài để tạo nên nguồn nhiệt chính cho cơ thể. (Chủ đề này được thảo luận chi tiết hơn ở Chương 40). Bằng cách làm ấm cơ thể trực tiếp bằng năng lượng mặt trời thay vì phân giải thức ăn qua trao đổi chất, một con bò sát ngoại nhiệt có thể sống sót nhờ vào năng lượng thức ăn ít hơn 10% mức năng lượng cần thiết cho một động vật có vú cùng kích thước. Không phải toàn bộ các loài trong nhánh tiến hoá bò sát đều là động vật ngoại nhiệt; các loài chim là động vật **nội nhiệt** (endothermic) do chúng có khả năng điều hoà nhiệt độ cơ thể thông qua hoạt động trao đổi chất.

Nguồn gốc và tiến hoá của bò sát

Hoá thạch cổ xưa nhất của của bò sát được tìm thấy ở những tảng đá ở Nova Scotia, có tuổi từ cuối kỷ Carbon, cách đây khoảng 310 triệu năm. Một trong những nhóm lớn đầu tiên của bò sát nổi lên là **thằn lằn sọ đủ**, là bò sát cổ lớn nhất, to bẹt, và là động vật bốn chân ăn cỏ. Một số loài thằn lằn sọ đủ có các tấm trên da giúp cho chúng tự vệ trước loài ăn thịt. Thằn lằn sọ đủ tuyệt chủng cách đây khoảng 200 triệu năm, vào cuối kỷ Trias (Tam điệp).

Khi nhóm thằn lằn sọ đủ suy giảm, một nhánh bò sát cổ khác, nhóm **hai cung** (diapsid), lại trở nên đa dạng. Một trong số những đặc điểm phát sinh rõ ràng nhất của bò sát hai cung là có một đôi lỗ ở phía trên mỗi bên hộp sọ, đằng sau hốc mắt. Nhóm hai cung được hợp thành từ 2 dòng chính. Một dòng phát sinh ra các loài **thằn lằn vảy** (Lepidosauria), bao gồm thằn lằn đầu mỏ, thằn lằn và rắn. Dòng này cũng sinh ra các loài bò sát biển, bao gồm thằn lằn trần (Mososauria) khổng lồ. Một vài loài bò sát biển này là đối thủ về độ dài với cá voi ngày nay; tất cả các loài đó đều đã tuyệt chủng (Ngay sau đây, chúng ta sẽ nói nhiều hơn về các loài thằn lằn vảy hiện sống).

Một dòng khác của bò sát hai cung, nhóm **thằn lằn cổ** (Archosauria), phát sinh ra cá sấu (chúng ta sẽ tìm hiểu sau), thằn lằn bay (Pterosauria), và khủng long (Dinosauria). **Thằn lằn bay** bắt nguồn từ cuối kỷ tam điệp và là nhóm động vật bốn chân đầu tiên bay được. Cánh của thằn lằn bay hoàn toàn khác với cánh chim và dơi. Cánh gồm có màng được củng cố bởi collagen duỗi căng ra từ giữa thân hoặc chân sau và một ngón rất dài của chân trước. Những hoá thạch được bảo toàn tốt thể hiện các chứng cứ về cơ, mạch máu và dây thần kinh trong màng cánh đã gợi ra rằng, thằn lằn bay có thể điều chỉnh màng cánh một cách năng động để giúp cho chúng bay.

Loài thằn lằn bay nhỏ nhất không lớn hơn một con vẹt, và loài lớn nhất có sải cánh gần 11 m. Chúng đồng quy về nhiều vai trò sinh thái sau này của các loài chim; một số chúng ăn côn trùng, số khác bắt cá từ biển và một

số khác lại thu bắt thức ăn bằng cách lọc những động vật nhỏ qua hàng nghìn răng nhỏ thanh mảnh giống như kim. Nhưng vào cuối kỷ Phấn trắng, cách đây 65 triệu năm, thằn lằn bay bị tuyệt chủng.

Ở trên cạn, các loài **khủng long** rất đa dạng về hình thái và kích thước, từ nhóm hai chân có kích cỡ của một con chim bồ câu tới nhóm bốn chân dài 45 m với chiếc cổ đủ dài để gặm những chồi non trên ngọn cây. Một dòng của khủng long, nhóm thằn lằn hông chim (Ornithischia), là loài ăn thực vật; chúng gồm nhiều loài có những vũ khí bảo vệ phức tạp trước loài ăn thịt, ví dụ như đuôi khoẻ, sừng trên đầu. Những dòng khác của nhóm khủng long, ví dụ, bò sát hông thằn lằn (Saurischia), bao gồm những loài khổng lồ có cổ dài và một nhóm gọi là **bò sát hình thú**, gồm các loài ăn thịt, hai chân. Bò sát hình thú còn bao gồm cả loài khủng long nổi tiếng *Tyrannosaurus rex* cũng như tổ tiên của chim.

Vẫn có những cuộc tranh luận tiếp diễn về trao đổi chất của khủng long. Một số nhà nghiên cứu đã chỉ ra rằng, khí hậu ở đại Trung sinh đối với rất nhiều loài khủng long là khá ấm và ổn định và họ cho rằng, tỷ lệ thấp giữa bề mặt cơ thể với khối lượng của loài khủng long to lớn kết hợp với những thích nghi trong tập tính như sưởi nắng là điều kiện đủ đảm bảo cho một động vật ngoại nhiệt duy trì được một nhiệt độ cơ thể phù hợp. Tuy nhiên, một số chứng cứ về giải phẫu lại ủng hộ giả thuyết rằng, ít nhất cũng có một vài loài khủng long là động vật nội nhiệt. Hơn nữa, các nhà cổ sinh học cũng tìm thấy hoá thạch của khủng long ở cả Nam Cực và Bắc Cực mặc dù khí hậu ở những vùng này vào thời điểm khủng long tồn tại có ấm hơn so với ngày nay nhưng vẫn là lạnh và rất khó cho những con khủng long kích thước nhỏ duy trì được nhiệt độ cao cho cơ thể bằng lấy nhiệt bên ngoài. Loài khủng long tiến hoá thành chim chắc chắn là loài nội nhiệt, giống như tất cả các loài chim.

Trước đây, khủng long vẫn được coi là những sinh vật chậm chạp, không nhanh nhẹn. Tuy nhiên, từ đầu những năm 1970, những phát hiện và nghiên cứu hoá thạch đã dẫn tới kết luận rằng, khủng long rất lanh lợi, chuyển động nhanh và sống thành đàn trong một số trường hợp. Các nhà cổ sinh học cũng đã phát hiện được chứng cứ cho thấy một số loài khủng long làm tổ và ấp trứng giống như các loài chim ngày nay (Hình 26.17).

Trừ chim, tất cả các loài khủng long đều đã tuyệt chủng vào cuối kỷ Creta (Phấn trắng). Sự tuyệt chủng của chúng một phần do hành tinh nhỏ hoặc sao chổi va chạm và Trái Đất như đã viết ở Chương 25. Một số phân tích về hoá thạch thống nhất với ý kiến này, trong đó họ chỉ ra một sự sụt giảm về đa dạng của khủng long một cách đột ngột vào cuối kỷ Creta. Tuy nhiên, một số phân tích khác lại chỉ ra rằng, số lượng loài khủng long đã bắt đầu giảm khoảng vài triệu năm trước khi kết thúc kỷ Creta. Để giải quyết tranh cãi này, cần có thêm các phát hiện và những phân tích mới về hoá thạch.

Thằn lằn vảy

Một nhánh tiến hoá của thằn lằn vảy (*Lepidosauria*) hiện đang còn sống được đại diện bởi 2 loài bò sát giống như thằn lằn gọi là thằn lằn đầu mỏ (**Hình 34.27a**). Những chứng cứ hoá thạch cho thấy, họ hàng của thằn lằn đầu

mỏ đã sống ít nhất cách đây 220 triệu năm. Các sinh vật này phát triển mạnh mẽ trên nhiều lục địa cho tới kỷ Cretaceous và đạt tới độ dài 1 m. Tuy nhiên, ngày nay chỉ tìm thấy thần lằn đầu mỏ trên 30 đảo ngoài khơi bờ biển New Zealand. Khi con người tới New Zealand 750 triệu năm trước, loài chuột đi theo cùng đã ăn trứng của thần lằn đầu mỏ và cuối cùng đã loại bỏ thần lằn đầu mỏ trên đảo lớn. Thần lằn đầu mỏ chỉ còn lại trên các đảo hẻo lánh với chiều dài khoảng 50 cm và ăn côn trùng, thần lằn nhỏ, trứng chim và chim non. Chúng có thể sống tới hơn 100 tuổi. Tương lai sống sót của chúng phụ thuộc

vào việc nơi sống của chúng có được bảo vệ khỏi loài chuột hay không.

Một nhánh tiến hoá lớn khác của thần lằn vảy bao gồm thần lằn và rắn hay các loài có vảy, với số lượng khoảng 7.900 loài. Thần lằn có số lượng nhiều nhất và đa dạng nhất ngày nay (ngoại trừ chim) (Hình 34.27b). Hầu hết các loài thần lằn có kích thước nhỏ, ví dụ như loài thần lằn Jaragua được phát hiện ở Cộng hoà Dominica năm 2001 chỉ dài 16 mm, đủ nhỏ để nằm gọn trên một đồng xu. Ngược lại, loài kỳ đà Komodo ở Indonesia có thể đạt tới độ dài 3 m. Chúng săn hươu và những con mồi to lớn khác, truyền phát vi khuẩn gây bệnh trong mỗi vết cắn. Khi con mồi bị tổn thương, bị yếu đi do nhiễm trùng, kỳ đà sẽ từ từ đi theo con mồi.

Rắn là thần lằn vảy không chân mà họ hàng gần nhất của nó bao gồm cả kỳ đà Komodo (Hình 34.27c). Ngày nay, một số loài rắn còn giữ vết tích của xương chậu và xương chi là những chứng cứ về tổ tiên của chúng.

Mặc dù không có chân, rắn di chuyển trên đất rất giỏi, hầu hết là nhờ tạo sóng uốn lượn hai bên từ đầu tới chân. Lực sinh ra từ sự uốn lượn sóng tỳ vào những vật rắn đẩy con rắn lên phía trước. Rắn cũng có thể di chuyển nhờ ép chặt phần vảy bụng xuống mặt đất ở các điểm dọc theo cơ thể trong khi những vảy ở những điểm tham gia chuyển động được nâng nhẹ lên khỏi mặt đất và đẩy chúng tiến về phía trước.

Rắn là bọn ăn thịt và có nhiều đặc điểm thích nghi giúp chúng săn mồi và ăn thịt con mồi. Chúng có cơ quan cảm ứng hoá học rất nhạy bén, và dù chúng thiếu màng nhĩ, nhưng chúng lại nhạy cảm với những rung động từ đất, giúp chúng phát hiện chuyển động của con mồi. Cơ quan cảm nhận nhiệt giữa hai mắt và lỗ mũi của các loài rắn hổ, bao gồm rắn chuông, rất nhạy cảm với sự thay đổi nhiệt độ theo từng phút, cho phép những loài săn mồi đêm này định vị những con mồi có thân nhiệt cao. Rắn độc tiêm chất độc qua một đôi răng sắc, rỗng hoặc có rãnh. Lưỡi rắn thụt ra thụt vào liên tục, không độc, nhưng lại giúp quạt mùi vị tới cơ quan khứu giác (ngửi) nằm ở gốc miệng. Các xương hàm khớp nối lỏng lẻo và lớp da co giãn cho phép hầu hết các loài rắn nuốt chửng con mồi lớn hơn đường kính đầu của rắn (xem Hình 23.14).

▼ Hình 34.27 Bò sát hiện sống (ngoại trừ chim).



(a) Thần lằn đầu mỏ (*Sphenodon punctatus*)



(b) Thần lằn quỷ có sừng châu Úc (*Moloch horridus*)



(c) Rắn lục Wagler (*Tropidolaemus wagleri*)



(d) Rùa hộp phương đông (*Terrapene carolina carolina*)



(e) Cá sấu châu Mỹ (*Alligator mississippiensis*)

Rùa là nhóm bò sát đặc biệt nhất còn tồn tại tới ngày nay. Tất cả rùa đều có vỏ bao dạng hộp, được tạo nên bởi các tấm khiên bảo vệ ở trên và ở dưới, được gắn kết với xương cột sống, xương đòn (xương ở cổ), và xương sườn (**Hình 34.27d**). Hầu hết 307 loài rùa đã biết có mai cứng, giúp chúng tự vệ rất tốt khỏi loài ăn thịt. Hoá thạch đầu tiên của rùa, có niên đại khoảng 220 triệu năm trước đã có mai phát triển đầy đủ. Trong trường hợp những hoá thạch chuyển tiếp không được tìm thấy, những manh mối về nguồn gốc của mai rùa có thể tìm thấy ở các dữ liệu phân tử. Những phân tích phân tử từ trước đến nay cho thấy, các loài rùa có quan hệ gần gũi với cá sấu và các loài thằn lằn cổ (Archosauria) ở kỷ Trias, đó là những sinh vật có những đĩa xương dọc theo cột xương sống và đôi khi bao phủ toàn bộ cơ thể. Những đĩa xương này có thể rộng hơn ở tổ tiên của rùa, và qua thời gian sẽ hình thành nên mai. Nếu rùa không có quan hệ gần gũi với thằn lằn cổ (Archosauria) (chú giải ở Hình 34.24 nói về những mối quan hệ khác có khả năng xảy ra), những phát hiện hoá thạch mới sẽ là cần thiết để làm sáng tỏ nguồn gốc của mai rùa.

Các loài rùa cổ xưa không thể rút đầu vào trong mai được, nhưng cơ chế của hoạt động này đã tạo cho rùa tiến hoá độc lập theo 2 nhánh riêng. Rùa cổ bên (Pleurodira) rút cổ chúng lại theo chiều ngang còn rùa cổ thẳng đứng (Cryptodira) lại rút cổ chúng lại theo chiều thẳng đứng.

Một số rùa thích nghi với điều kiện sa mạc và một số khác hầu như sống hoàn toàn trong ao và sông. Còn có một số khác quay trở về biển. Rùa biển có mai tiêu giảm và phát triển hai chi trước giữ chức năng như chân chèo. Chúng bao gồm những loài rùa lớn nhất hiện sống, ví dụ, loài rùa da lặn sâu có thể đạt tới khối lượng 1.500 kg và ăn sứa. Rùa da và những loài rùa biển khác đang bị đe dọa do bị mắc lưới đánh cá cũng như do sự phát triển các bãi tắm biển ở những nơi đẻ trứng của rùa.

Cá ngac (cá sấu Mỹ) và cá sấu

Cá ngac và cá sấu (gọi chung là cá sấu) cùng thuộc một nhánh tiến hoá xuất hiện từ cuối kỷ Trias (**Hình 34.27e**). Thành viên đầu tiên của nhánh tiến hoá này là những động vật bốn chân kích thước nhỏ, sống trên cạn, có chân dài, yếu ớt. Sau đó các loài trở nên lớn hơn và thích nghi với môi trường nước, thở bằng không khí thông qua lỗ mũi hướng trên. Một số loài cá sấu ở đại Trung sinh đạt tới chiều dài 12 m và có thể đã tấn công khủng long và những con mồi khác ở ven bờ vực nước.

Hai ba loài cá sấu đã biết hiện còn sống, giới hạn phân bố ở những khu vực ẩm áp của Trái Đất. Cá ngac sống ở vùng Đông Nam nước Mỹ đã hồi phục số lượng trở lại sau nhiều năm nằm trong danh sách các loài bị đe dọa.

Chim

Có khoảng 10.000 loài chim trên thế giới. Giống như cá sấu, chim cũng thuộc nhánh thằn lằn cổ, tuy nhiên, hầu hết những đặc điểm giải phẫu của chúng đã được biến đổi để thích nghi với việc bay.

Các đặc điểm phát sinh của chim Nhiều đặc điểm của chim là đặc điểm thích nghi với chuyển vận bay, bao gồm những biến đổi làm giảm khối lượng giúp cho việc bay

hiệu quả hơn. Ví dụ, chim thiếu bóng dáng và chim mái của hầu hết các loài chỉ có một buồng trứng. Tuyến sinh dục của cả con đực và con cái thường nhỏ, ngoại trừ trong mùa sinh sản kích thước của chúng sẽ tăng lên. Những loài chim hiện đang sống đều không có răng, đây là một sự thích nghi giảm khối lượng của đầu.

Đặc điểm thích nghi rõ ràng nhất của chim cho việc bay lượn là đôi cánh và bộ lông (**Hình 34.28**). Lông của chúng tạo thành từ protein β -keratin, loại protein này cũng tìm thấy ở vảy của một số loài bò sát khác. Hình dạng và sự sắp xếp của lông hình thành nên đôi cánh nâng không khí, và chúng thể hiện một số nguyên tắc khí động học tương tự như cánh của một chiếc máy bay. Lực đập cánh được tạo ra bởi sự co cơ ngực lớn bám chặt vào gờ sống (gờ lưỡi hái) của xương ức. Một số loài chim, như đại bàng hay diều hâu, có cánh thích nghi với việc lượn trên dòng không khí, chỉ thỉnh thoảng mới đập cánh (**Hình 34.28**); một số loài chim khác, bao gồm chim ruồi, lại phải đập cánh liên tục thì mới có thể ở trên không. Trong số những loài chim bay nhanh nhất phải kể đến chim én, có thể bay với vận tốc 170 km/h.

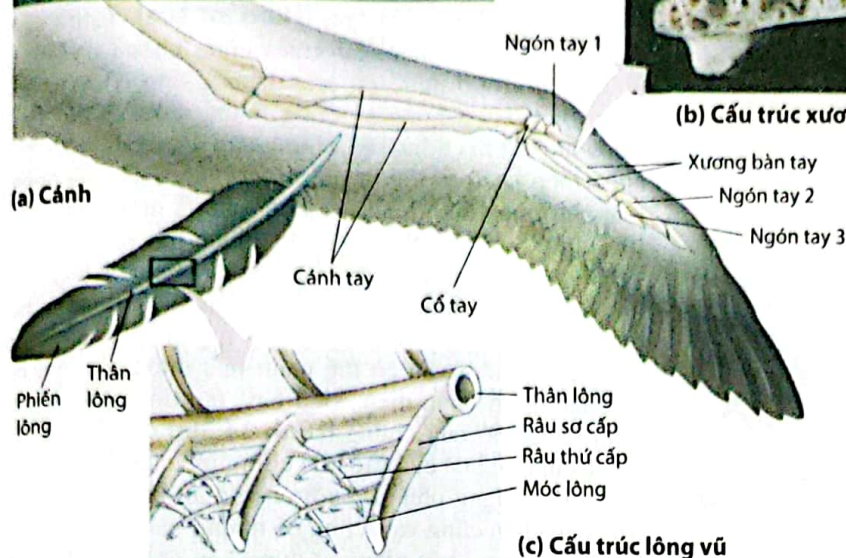
Bay lượn mang lại rất nhiều lợi ích. Nó làm tăng khả năng săn mồi và khả năng tìm kiếm thức ăn; nhiều loài chim ăn côn trùng đang bay, một nguồn thức ăn giàu chất dinh dưỡng. Bay lượn còn giúp trốn thoát khỏi các loài ăn thịt dưới mặt đất và giúp một số loài chim di cư một quãng đường rất xa để khai thác những nguồn thức ăn khác nhau cũng như bay tới những khu vực sinh sản theo mùa.

Bay lượn cần tiêu tốn một lượng năng lượng lớn từ hoạt động chuyển hoá tích cực. Chim là động vật nội nhiệt; chúng sử dụng nhiệt chuyển hoá của chính bản thân để duy trì nhiệt độ của cơ thể ở mức cao và ổn định. Lớp lông và ở một số loài còn có lớp mỡ cung cấp sự cách nhiệt, đảm bảo cho chim giữ được thân nhiệt của cơ thể. Phổi có những ống nhỏ dẫn đến và dẫn đi từ các túi khí đàn hồi để gia tăng dòng không khí và hấp thụ oxygen. Hệ hô hấp hiệu quả và hệ tuần hoàn với tim bốn ngăn đảm bảo cho các mô được cung cấp đầy đủ oxygen và chất dinh dưỡng, hỗ trợ cho tốc độ trao đổi chất rất cao ở chim.

Bay lượn còn cần có khả năng nhìn nhạy bén và sự điều chỉnh hoạt động cơ tốt. Chim có một thị lực tuyệt vời. Vùng thị giác và vùng thần kinh vận động trong não rất phát triển, và não chim có tỷ lệ lớn hơn rất nhiều so với lưỡng cư hay bò sát không phải là chim.

Chim thường biểu hiện những tập tính vô cùng phức tạp, đặc biệt trong mùa sinh sản, khi chúng tham gia vào nghỉ thức ve vãn tình tế. Do trứng chim sinh ra có vỏ nên thụ tinh phải là thụ tinh trong. Sự giao phối thường do áp lỗ huyết của con đực vào lỗ huyết con cái, lỗ mở dẫn tới huyết của chúng. Sau khi trứng được đẻ ra, phôi chim phải được giữ ấm nhờ ấp trứng của con mái, hoặc con trống hoặc cả hai, tùy thuộc theo loài.

Tổ tiên của các loài chim Phân tích các nhánh tiến hoá của các loài chim và của hoá thạch bò sát cho thấy, các loài chim nằm trong nhóm khủng long hông thằn lằn hai chân hay còn gọi là khủng long hai chân (Theropod). Từ cuối những năm 1990, các nhà cổ sinh vật học Trung Quốc đã khai quật được một mẫu hoàn hảo về hoá thạch của Theropod có lông vũ đã làm sáng tỏ nguồn gốc của các



(b) Cấu trúc xương

◀ **Hình 34.28 Hình dạng phù hợp với chức năng: cánh và lông chim.** (a) Cánh là một dạng biến đổi của chi trước của động vật bốn chân. (b) Xương của rất nhiều loài chim có cấu trúc bên trong dạng tổ ong và chứa đầy không khí. (c) Một cái lông gồm có một thân lông rỗng chứa đầy không khí nằm ở giữa mà từ đó phát ra các phiến lông. Các phiến lông được tạo thành từ các râu lông sơ cấp trên đó mang những nhánh lông nhỏ gọi là râu lông thứ cấp. Chim có các lông bao và các lông tơ. Các lông bao thì cứng và góp phần tạo nên hình dạng khí động học của cánh và cơ thể. Các râu lông thứ cấp có các móc lông để móc chặt với các râu lông thứ cấp nằm trên râu lông sơ cấp bên cạnh. Khi chim rũ lông, nó dùng mỏ rũ dọc theo từng lông bao để móc lại các móc lông và hợp nhất các râu lông sơ cấp thành hình dạng chính xác. Các lông tơ không có móc lông và cách sắp xếp tự do các râu lông sơ cấp của chúng tạo ra tính mịn màng giúp cho sự cách nhiệt với không khí.

loài chim. Một số loài khủng long có quan hệ gần gũi với chim có lông vũ với phiến lông và một phổ rộng các loài có lông tơ. Những khám phá như vậy gợi ra rằng, lông vũ đã tiến hoá khá lâu trước khi chim có khả năng bay khỏe. Các chức năng có thể của những bộ lông đầu tiên này là sự cách nhiệt, khả năng ngụy trang và sự khoe mẽ.

Sự bay đã tiến hoá như thế nào ở Theropod (khủng long hai chân)? Có suy đoán cho rằng, có thể bộ lông vũ đã cho phép những con khủng long nhỏ khi chạy đuổi theo con mồi hay trốn thoát khỏi những loài ăn thịt có thể nâng thân cao hơn khi chúng nhảy lên. Hoặc là, những con khủng long nhỏ có thể đạt được lực kéo khi chúng chạy lên đồi bằng cách đập hai chi trước có phủ lông vũ - một tập tính đã được quan sát thấy ở một số loài chim hiện nay. Một suy đoán thứ ba cho rằng, một số loài khủng long có thể trèo lên cây và lướt đi nhờ có bộ lông vũ. Dù các loài chim bay lên không trung là từ mặt đất bay lên hay từ trên cây bay xuống thì một câu hỏi thực sự được đặt ra để nghiên cứu bởi các nhà khoa học, từ các nhà cổ sinh học cho tới các kỹ sư, là việc hoạt động bay hiệu quả của chúng đã tiến hoá như thế nào.

Vào khoảng cách đây 150 triệu năm, loài Theropod có lông vũ đã tiến hoá thành chim. Cổ diều (*Archaeopteryx*) được phát hiện tại mỏ đá vôi ở Đức vào năm 1861, vẫn đang là loài chim được biết tới sớm nhất (**Hình 34.29**). Nó có cánh phủ lông vũ nhưng vẫn giữ những đặc điểm tổ tiên như có răng, có móng trên các ngón ở cánh, và một cái đuôi dài. *Archaeopteryx* có thể bay tốt với tốc độ cao, nhưng không giống những loài chim ngày nay, nó không thể cất cánh từ mặt đất. Các hoá thạch của những loài chim xuất hiện muộn hơn từ kỷ Creta cho thấy có một sự mất dần những đặc điểm tổ tiên của khủng long, như không còn răng và hai chi trước không còn móng, cũng như những biến đổi mới đạt được tìm thấy ở những loài chim hiện sống, bao gồm đuôi ngắn lại và được bao phủ bởi lông vũ xếp hình quạt.

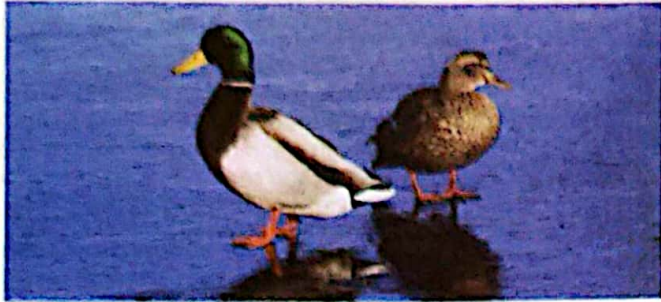


▲ **Hình 34.29 Tái hiện lại hình ảnh của cổ diều.** loài chim đầu tiên được biết đến. Bằng chứng hoá thạch cho thấy rằng loài cổ diều có khả năng bay giỏi nhưng vẫn còn nhiều đặc điểm của khủng long không phải là chim.

Những loài chim hiện sống Bằng chứng rõ ràng của chim hiện đại, một nhóm bao gồm 28 bộ chim đang sống, có thể tìm thấy trước ranh giới kỷ Creta và kỷ Paleogen cách đây 65,5 triệu năm. Vài nhóm chim tuyệt



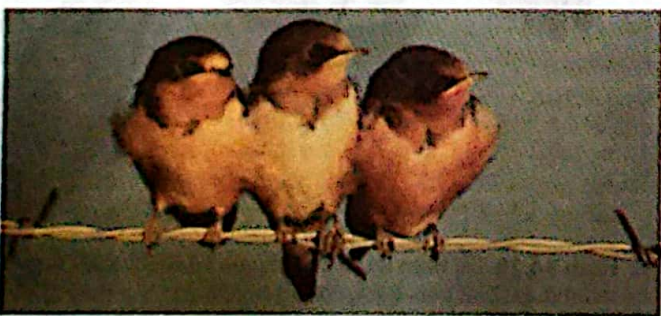
(a) Đà điểu emu. Loài chim không lười hái này sống ở Australia.



(b) Vịt trời. Giống như nhiều loài chim khác, vịt trời có bộ lông khác biệt giữa hai giới.



(c) Hải âu Laysan. Giống như hầu hết loài chim loài hải âu này có tập tính kết đôi đặc trưng, như nghi thức ve vãn.



(d) Nhạn bụng trắng. Nhạn bụng trắng là thành viên của bộ sẻ Passeriformes. Các loài thuộc bộ này gọi là chim đậu do ngón chân chúng có thể quặp chặt vòng quanh một nhánh cây hoặc một cái dây giúp cho con chim nghỉ ngơi một chỗ trong thời gian dài.

▲ Hình 34.30 Vài đại diện chim hiện sống.

chúng và hiện sống còn có cả một hoặc một số loài chim không biết bay. Chim không lười hái (bộ đà điểu - Struthioniformes), bao gồm đà điểu châu Phi, đà điểu Nam Mỹ, chim không cánh (kiwi), đà điểu đầu mèo và đà điểu emu. Chúng đều là các loài chim không biết bay. Trong nhóm chim không lười hái (từ có nguồn gốc Latin *ratitus* nghĩa là dầy bết), không có gờ sống xương ức, và cơ ngực không lớn lắm (Hình 34.30a). Chim cánh cụt làm nên bộ Sphenisciformes cũng không bay được, nhưng lại có cơ ngực rất phát triển giống như các loài chim biết bay. Chúng sử dụng những cơ này để "bay" trong nước: khi chúng bơi, chúng đập đôi cánh giống mái chèo theo cách tương tự như hoạt động bay của những loài chim bay điển hình. Một số loài gà nước, vịt và vài loài chim thuộc bộ Bồ câu cũng không bay được.

Mặc dù những yêu cầu của việc bay lượn đã biểu hiện qua hình dạng chung của cơ thể nhiều loài chim biết bay tương tự như nhau, nhưng những người quan sát chim có kinh nghiệm vẫn có thể phân biệt được các loài bởi các đặc điểm nhận diện, kiểu bay, tập tính, màu sắc và hình dạng mỏ của chúng (Hình 34.30b-d). Trong suốt quá trình tiến hoá của các loài chim, mỏ của chúng có rất nhiều hình dạng phù hợp với chế độ ăn khác nhau. Cấu trúc bàn chân cũng vậy, cũng có những thay đổi đáng kể. Các loài chim khác nhau sử dụng bàn chân để đậu trên những cành cây, quặp thức ăn, tự vệ, bơi hay đi trên đất, thậm chí cả việc khoe mẽ (xem Hình 24.4e).

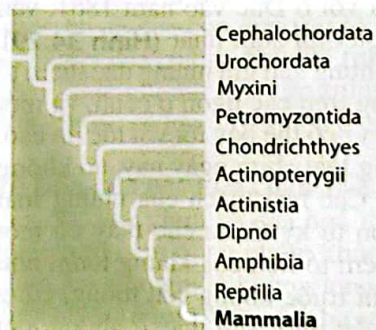
KIỂM TRA KHÁI NIỆM 34.6

1. Mô tả 3 đặc điểm chính thích nghi với đời sống trên cạn của động vật có màng ối.
2. Xác định 4 đặc điểm thích nghi cho hoạt động bay của chim.
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Giả sử rùa là loài có quan hệ gần gũi với thằn lằn vảy hơn là những loài bò sát khác. Quay lại Hình 34.24 để chỉ ra mối quan hệ này, đánh dấu những điểm đại diện cho tổ tiên chung gần nhất của tất cả các loài bò sát hiện sống. Xác định nhóm bò sát bao gồm tất cả con cháu của tổ tiên đó, liệt kê các loài bò sát.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 34.7

Động vật có vú là động vật có màng ối có lông mao và tiết sữa



Các loài bò sát chúng ta đã thảo luận đại diện cho một trong số hai nhánh tiến hoá lớn của động vật có màng ối. Một nhánh khác của động vật có màng ối chính là chúng ta, động vật có vú (lớp Mammalia). Ngày nay, có hơn 5.300 loài động

vật có vú được biết tới trên Trái Đất.

Đặc điểm phát sinh của động vật có vú

Đặc điểm khác biệt mà từ đó động vật có vú có tên như vậy chính là tuyến vú của chúng, nơi sản xuất sữa cho con cái. Tất cả thú mẹ nuôi con của chúng bằng sữa, một chế độ ăn cân bằng về chất béo, đường, protein, khoáng và các vitamin. Lông là một đặc điểm khác của động vật có vú và một lớp mỡ dưới da giúp cho cơ thể giữ nhiệt. Giống như chim, động vật có vú là động vật nội nhiệt, và hầu hết chúng đều có tốc độ chuyển hoá cao. Hệ hô hấp và hệ tuần hoàn hiệu quả (bao gồm tim bốn ngăn) hỗ trợ cho hoạt động chuyển hoá của động vật có vú. Một vách cơ gọi là cơ hoành giúp cho việc trao đổi khí hô hấp ở phổi.

Cũng giống như chim, động vật có vú nói chung có não bộ lớn hơn những loài động vật có xương sống khác có cùng kích thước, và nhiều loài có khả năng học hỏi. Và tương tự như chim, động vật có vú có một khoảng thời gian chăm sóc con khá dài giúp cho con non học những kỹ năng tồn tại bằng cách quan sát bố mẹ chúng.

Răng phân hoá là đặc điểm tiêu biểu quan trọng khác của động vật có vú. Trong khi răng của bò sát thường đồng nhất về hình dạng và kích cỡ thì hàm của động vật có vú có răng với hình dạng và kích thước khác nhau thích nghi với việc nhai rất nhiều loại thức ăn. Con người, giống như hầu hết các loài động vật có vú, có răng biến đổi để cắn (răng cửa và răng nanh), để nghiền và nhai (răng trước hàm và răng hàm; xem Hình 41.18).

Tiến hoá ban đầu của động vật có vú

Động vật có vú thuộc nhóm động vật có màng ối được biết tới với cái tên sọ một cung bên (Synapsida). Các loài sọ một cung bên không phải động vật có vú đầu tiên không có lông, có dáng đi vụng về và đẻ trứng. Đặc điểm phân biệt của các loài sọ một cung bên là có một hố thái dương, đó là một cái lỗ nằm sau hốc mắt ở hai bên hộp

sọ. Con người vẫn giữ những đặc điểm này, cơ hàm đi qua hố thái dương và bám vào xương thái dương. Chứng cứ hoá thạch cho thấy, hàm được tổ chức lại khi những đặc điểm của động vật có vú phát sinh dần dần ở những nhánh thành công trong số các loài sọ một cung bên đầu tiên (xem Hình 25.6). Thêm vào đó, hai xương trước đây tạo nên khớp hàm thì nay đã sáp nhập vào tai giữa của động vật có vú (Hình 34.31).

Trong suốt kỷ Pecmi, các loài sọ một cung bên tiến hoá thành các loài thú ăn thịt và ăn cỏ cỡ lớn, và chúng là loài bốn chân thống trị trong một thời gian. Tuy nhiên, sự tuyệt chủng vào kỷ Pecmi – Trias đã gây sự mất mát lớn đối với nhóm này, và sự đa dạng của chúng đã tụt giảm trong suốt kỷ Trias. Các loài sọ một cung bên giống thú tăng dần và trở nên ưu thế vào cuối kỷ Trias, 200 triệu năm trước. Dù không phải là những động vật có vú thực sự, nhưng các loài sọ một cung bên giống thú này đã có những đặc điểm phát sinh phân biệt giữa động vật có vú với những loài động vật có màng ối khác. Chúng có kích thước cơ thể nhỏ và có thể có lông mao, và chúng ưa thích kiếm ăn côn trùng vào buổi tối. Xương của chúng cho thấy, chúng sinh trưởng nhanh hơn các loài sọ một cung bên khác, và gợi ra rằng, chúng có thể có tốc độ chuyển hoá khá cao; tuy nhiên, chúng vẫn đẻ trứng.

Suốt kỷ Jura, động vật có vú thật sự đầu tiên đã phát sinh và trở nên đa dạng, phân thành một số lượng lớn các nhánh, trong số đó có nhiều nhánh đã bị tuyệt chủng. Mặc dù vậy, trong suốt đại Trung sinh, hầu hết động vật có vú giữ kích thước bằng kích thước của loài chuột chù hiện nay. Một sự giải thích hợp lý về kích thước nhỏ của chúng là khủng long đã chiếm giữ những ổ sinh thái của những động vật có cơ thể lớn.

Cho tới đầu kỷ Creta, có 3 nhánh chính của động vật có vú đã nổi lên: thú huyết (động vật có vú đẻ trứng), thú

Biarmosuchus, một động vật có sọ một cung bên cổ xưa



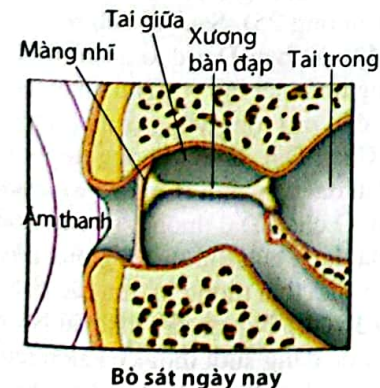
(a) Ở *Biarmosuchus*, xương khớp và xương vuông hình thành nên khớp hàm.

Chú thích

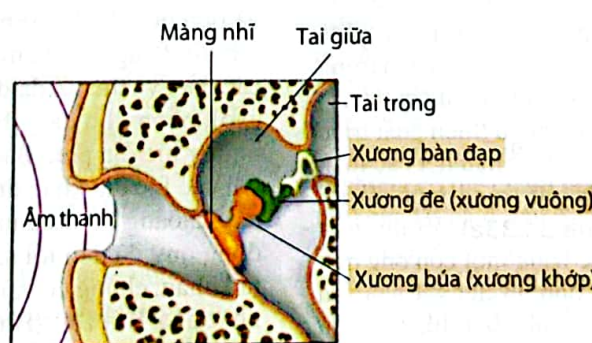
- Xương khớp
- Xương vuông
- Xương răng
- Xương vảy

◀ Hình 34.31 Tiến hoá của xương tai động vật có vú.

Biarmosuchus là động vật sọ một cung bên cổ xưa, một nhánh dẫn dần tới động vật có vú. Các xương truyền âm thanh trong tai thú phát sinh từ sự biến đổi các xương ở hàm của động vật sọ một cung bên không phải động vật có vú.



Bò sát ngày nay



Động vật có vú ngày nay

(b) Trong suốt thời kỳ biến đổi tiến hoá của hộp sọ động vật có vú, một liên kết hàm mới được hình thành giữa xương răng và xương vảy (Hình 25.6). Không còn sử dụng ở phần hàm nữa, xương vuông và xương khớp sáp nhập với tai giữa trở thành 2 trong số 3 xương truyền âm thanh tới màng nhĩ và tới tai trong.



▲ **Hình 34.32** Thú lông nhím mỏ ngắn (*Tachyglossus aculeatus*), một loài thú huyết ở Australia. Thú huyết có lông mao và tạo sữa nhưng thiếu núm vú. Thú huyết là động vật có vú duy nhất đẻ trứng.

túi (động vật có vú có túi), và thú nhau (động vật có vú có nhau thai). Sau sự tuyệt chủng của những con khủng long khổng lồ, thần lằn bay (*Pterosauria*), và bò sát biển trong suốt thời gian cuối của kỷ Creta, động vật có vú trải qua một sự toả tia thích nghi phân bố rộng, trở thành những động vật săn mồi và những động vật ăn cỏ cỡ lớn cũng như những loài biết bay và những loài sống dưới nước.

Thú huyết

Thú huyết chỉ được tìm thấy ở Australia và New Guinea và được đại diện bởi một loài thú mỏ vịt và bốn loài thú lông nhím. Thú huyết đẻ trứng, một đặc điểm tổ tiên của động vật có màng ối và vẫn được giữ ở hầu hết các loài bò sát (**Hình 34.32**). Giống tất cả các loài động vật có vú, thú huyết có lông và cho sữa, nhưng chúng lại thiếu núm vú. Sữa được tiết ra bởi các tuyến trên phần bụng của con mẹ. Sau khi nở ra, con con mút sữa từ bộ lông của con mẹ.

Thú túi

Thú túi opot, kangaru, và gấu túi là những ví dụ của thú túi. Cả thú túi và thú nhau đều có chung đặc điểm phát sinh không thấy ở những thú huyết. Chúng có tốc độ chuyển hoá cao hơn và có núm vú cho sữa, và chúng sinh con. Phôi phát triển trong tử cung và màng ngoài phôi phát triển từ phôi hình thành nhau, một cấu trúc mà trong đó chất dinh dưỡng được đưa vào phôi từ máu con mẹ.

Thú túi được sinh ra sớm và việc hoàn thiện phát triển phôi diễn ra trong thời gian nuôi con. Ở hầu hết các loài, con được nuôi dưỡng bằng cách giữ trong một cái túi của con mẹ gọi là túi bụng (**Hình 34.33a**). Ví dụ, một kangaru con đỏ hỏn có kích thước bằng một con ong mật khi nó được sinh ra, chỉ sau thụ tinh 33 ngày. Chân sau của nó chỉ gần như một cái nụ, nhưng chân trước lại đủ khoẻ để bò ra khỏi ống sinh dục của mẹ để tới cái túi mở trước ngực. Cuộc hành trình này mất khoảng vài phút. Ở những loài khác, túi bụng mở ra ở đằng sau cơ thể con mẹ; ở loài chuột đất, vị trí túi như vậy sẽ bảo vệ được con non khi con mẹ đào bới đất (**Hình 34.33b**).



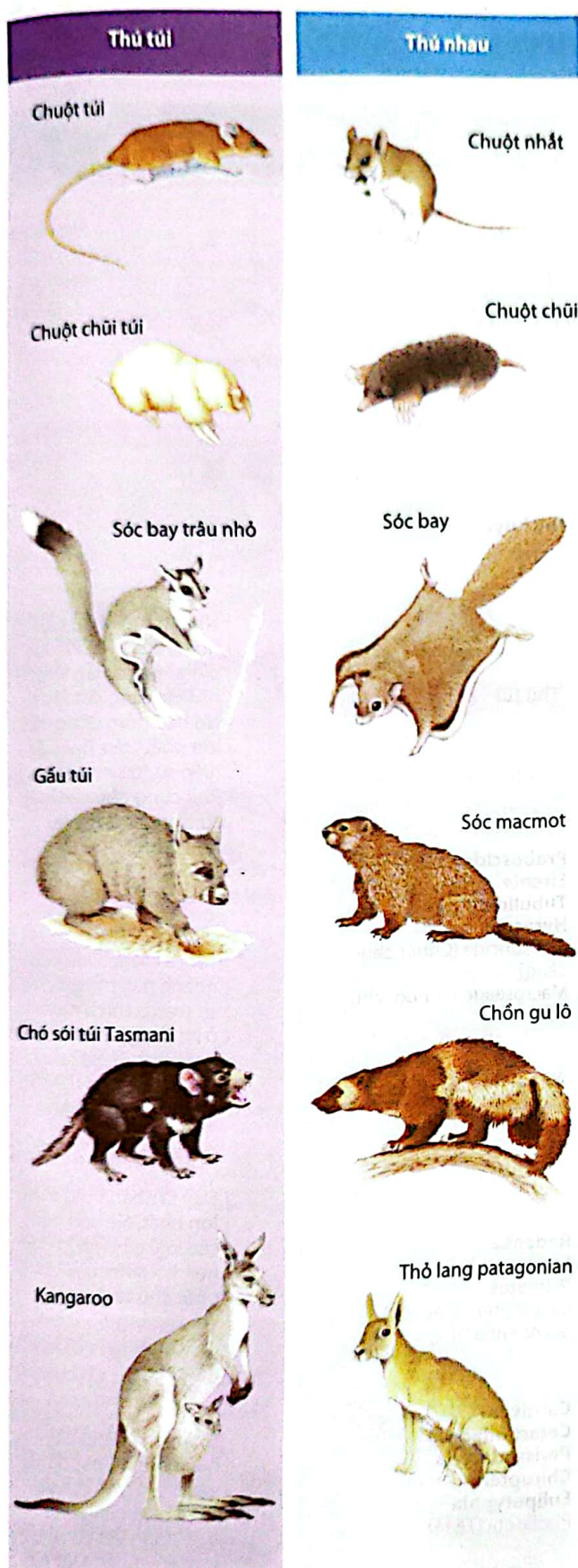
(a) Một con thú túi Opot đuôi chồn non. Con thú túi non được sinh ra rất sớm. Chúng kết thúc sinh trưởng khi được nuôi dưỡng bằng núm vú (nằm trong túi của con mẹ ở hầu hết các loài).



(b) Chuột đất mũi dài. Hầu hết chuột đất là loài đào hang và chủ yếu ăn côn trùng nhưng cũng ăn một số động vật có xương sống cỡ nhỏ và thực vật. Túi mở ra phía sau con mẹ giúp bảo vệ con non khỏi bụi bẩn khi con mẹ đào bới. Một số thú túi khác như kangaroo có túi mở đằng trước.

▲ **Hình 34.33** Thú túi châu Đại dương.

Vào đại Trung sinh (*Mesozoic*), thú túi tồn tại trên toàn thế giới, nhưng ngày nay chúng chỉ được tìm thấy ở Úc và ở Bắc và Nam Mỹ. Địa lý sinh vật của thú túi là một ví dụ cho sự tác động lẫn nhau giữa tiến hoá sinh học và tiến hoá địa lý (xem Chương 25). Sau sự tách rời siêu lục địa Pangaea, Nam Mỹ và châu Đại dương trở thành các đảo, và thú túi đa dạng hoá biệt lập với Thú nhau (thú cao), nhóm thu đang bắt đầu mở rộng vùng phân bố trên những lục địa phía Bắc. Châu Đại dương không tiếp xúc với các lục địa khác từ đầu đại cận sinh (*Cenozoic*), cách đây khoảng 65 triệu năm. Ở châu Đại dương, sự tiến hoá đồng quy đã dẫn tới sự đa dạng của thú túi và giống như thú nhau, chúng có vai trò sinh thái tương tự trên các phần khác của Trái Đất (**Hình 34.34**). Ngược lại, mặc dù Nam Mỹ có một khu hệ thú túi đa dạng suốt thời kỳ Paleogen, lục địa này lại trải qua một số lần di cư của thú nhau. Một trong những cuộc di cư quan trọng nhất xuất hiện khoảng 3 triệu năm trước, khi Bắc và Nam Mỹ hợp lại ở eo đất Panama và mở ra hai con đường cho động vật chiếm cứ



▲ Hình 34.34 Tiến hoá đồng quy của thú túi và thú nhau.
(Hình vẽ không theo tỷ lệ).

cầu nối giữa 2 lục địa. Ngày nay, chỉ có 3 họ thú túi sống ngoài châu Đại dương, và duy nhất chỉ tìm thấy vài loài thú túi Opot ở những nơi hoang dã vùng Bắc Mỹ.

Thú nhau

Thú cao thông thường được gọi là thú nhau do nhau thai của chúng phức tạp hơn những loài thú túi. Thú nhau có thời gian mang thai dài hơn thú túi. Con non của chúng hoàn thiện sự phát triển phôi trong tử cung, và có nhau thai nối với con mẹ. Nhau của thú nhau đảm bảo cho sự liên hệ mật thiết và lâu dài giữa con mẹ và con con đang phát triển.

Các nhóm lớn của thú nhau được cho là đã tách nhánh ra khỏi một nhóm khác trong sự bùng nổ của những thay đổi tiến hoá. Thời gian của cuộc bùng nổ này chưa biết chắc chắn: khoảng 100 triệu năm trước nếu tính theo những dữ liệu phân tử và 60 triệu năm trước nếu tính theo những dữ liệu hình thái. **Hình 34.35** ở hai trang tiếp theo sẽ khảo sát các bộ thú nhau chủ yếu và mối quan hệ chủng loại phát sinh có thể của chúng với từng bộ thú khác cũng như với thú huyệt và thú túi.

Linh trưởng

Bộ Linh trưởng (Primates) bao gồm các loài cu ly, trỏ mắt, khỉ và khỉ không đuôi (khỉ hình người). Con người chính là thành viên của nhóm khỉ không đuôi.

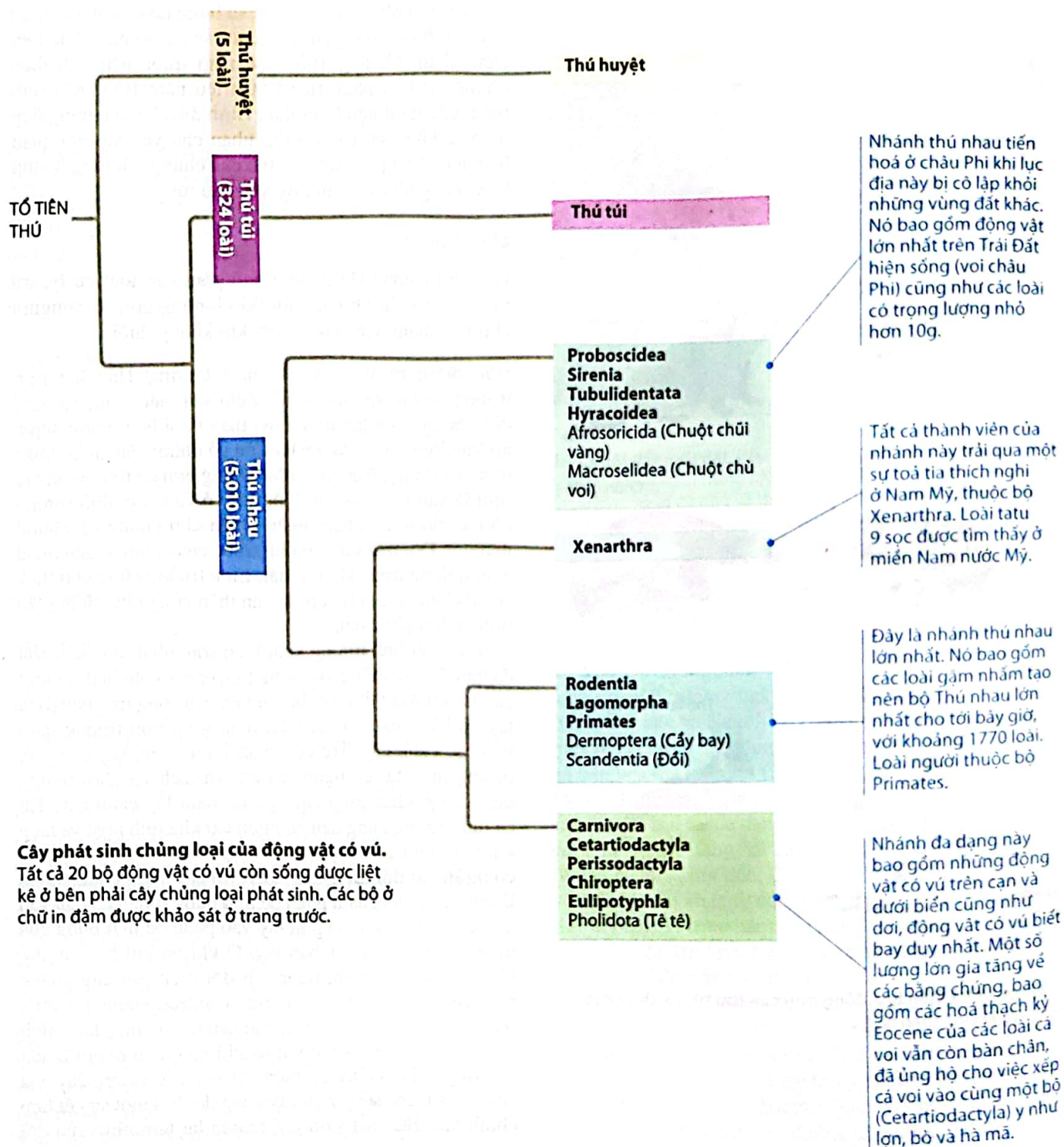
Đặc điểm phát sinh của linh trưởng Hầu hết linh trưởng có tay và chân thích nghi với việc nắm, và vuốt của chúng là những móng dẹt thay vì những móng hẹp ở những động vật có vú khác. Còn có những đặc điểm khác ở tay và chân, chẳng hạn như những gợn da trên ngón tay (gọi là vân tay). So với động vật có vú khác, linh trưởng có não bộ lớn và hàm ngắn khiến cho chúng có khuôn mặt dẹt. Đôi mắt luôn hướng trước của chúng ở gần nhau nằm ở đằng trước khuôn mặt. Linh trưởng cũng cho thấy có sự chăm sóc con non rất cẩn thận cũng như những tập tính xã hội phức tạp.

Các loài linh trưởng xuất hiện sớm nhất trên Trái Đất đã biết đều là những loài sống trên cây, và nhiều đặc điểm của linh trưởng thích nghi với yêu cầu sống trên cây. Bàn tay và bàn chân có thể cầm nắm giúp linh trưởng bám vào các cành cây. Trừ con người, tất cả những loài linh trưởng hiện tại có ngón cái lớn và tách xa khỏi những ngón chân khác giúp chúng cầm nắm lấy cành cây. Tất cả linh trưởng cũng đều có ngón cái khá linh hoạt và tách khỏi những ngón tay khác, nhưng khỉ và khỉ hình người có **ngón cái đối diện** hoàn toàn với các ngón khác, nghĩa là chúng có thể chạm phần bề mặt bụng (phần có dấu vân tay) của tất cả 4 đầu ngón tay vào phần bề mặt bụng của ngón cái trên cùng 1 bàn tay. Ở khỉ và khỉ hình người không phải là người, ngón cái đối diện giữ chức năng nắm chặt mọi vật. Ở người, một cấu trúc xương đặc biệt ở gốc của ngón cái cho phép tạo nên những thao tác chính xác hơn. Sự khéo léo duy nhất chỉ có ở con người là kết quả truyền lại những cải biến từ tổ tiên sống trên cây của chúng ta. Cuộc sống trên cây cũng đòi hỏi một sự kết hợp chính xác của mắt và tay. Sự chấp lại tầm nhìn của đôi

Khảo sát Sự đa dạng của động vật có vú

Mối quan hệ phát sinh chủng loại của động vật có vú

Bằng chứng từ vô số hoá thạch và phân tích phân tử cho thấy thú huyết phân nhánh từ những động vật có vú khác khoảng 180 triệu năm trước và thú túi tách nhánh khỏi thú nhau khoảng 140 triệu năm trước. Hệ thống phân tử đã giúp làm rõ mối quan hệ tiến hoá giữa các bộ thú nhau mặc dù vẫn chưa có sự nhất trí rộng rãi nào về cây phát sinh chủng loại. Một giả thuyết gần đây được biểu diễn bằng cây phát sinh chủng loại dưới đây đã gộp các bộ thú nhau thành bốn nhánh chính.



Bộ và các ví dụ		Đặc điểm chính		Bộ và các ví dụ		Đặc điểm chính
Thú huyết Thú mỏ vịt, thú lông nhím		Đẻ trứng, không núm vú, con non hút sữa từ lông con mẹ		Thú túi Kangaroo, thú túi Opot, gấu túi		Phôi hoàn thành sự phát triển trong túi của con mẹ
	Thú lông nhím				Gấu túi	
Proboscidea (bộ Voi) Voi		Thân mình dài, cơ bắp; da dày, mềm, răng cửa dài ra thành ngà		Tubulidentata Lợn đất		Răng bao gồm nhiều ống nhỏ gắn chặt với nhau, ăn kiến và mối
	Voi châu Phi				Lợn đất	
Sirenia (bộ Bò biển) Lợn biển, cá cúi		Sống dưới nước, chân trước giống vây, không có chân sau, ăn cỏ		Hyracoidea Đaman		Chân ngắn, đuôi to bè, ăn cỏ, dạ dày phức tạp nhiều ngăn
	Cá cúi				Đaman đá	
Xenarthra Lười, thú ăn kiến, tatu		Răng tiêu giảm hoặc biến mất, ăn cỏ (lười) hoặc ăn thịt (thú ăn kiến, tatu)		Rodentia (bộ Chuột) Sóc, hải ly, nhím, chuột		Răng cửa giống cái đục, liên tục phát triển và bị bào mòn nhờ gặm nhấm; ăn cỏ
	Thú ăn kiến				Sóc đỏ	
Lagomorpha (bộ Thỏ) Thỏ, thỏ rừng, picas		Răng giống cái đục; chân sau dài hơn chân trước thích nghi với chạy và nhảy; ăn cỏ		Primates (bộ Linh trưởng) Cu ly, khỉ, tinh tinh, khỉ đột, con người		Ngón cái đối diện; mắt hướng về phía trước; vỏ não phát triển; ăn tạp
	Thỏ lớn Tây Nam Mỹ				Khỉ sư tử vàng	
Carnivora (bộ Ăn thịt) Chó, chó sói, gấu, mèo, chồn, rái cá, hải cẩu, hải mã		Răng nanh nhọn sắc và răng hàm để cắn xé; ăn thịt		Perissodactyla (bộ Ngón lẻ) Ngựa, ngựa vằn, heo vòi, tê giác		Số ngón chân lẻ ở mỗi bàn chân; ăn cỏ
	Sói đồng cỏ				Tê giác Ấn Độ	
Cetartiodactyla Artiodactyla (ngón chẵn) Cừu, lợn, trâu bò, hươu, hươu cao cổ		Số lượng ngón chân là chẵn ở mỗi bàn chân; ăn cỏ		Chiroptera (bộ Dơi) Dơi		Thích nghi để bay; nếp da chùng rộng phát triển từ ngón tay kéo dài tới thân và chân; ăn cỏ hoặc ăn thịt
	Cừu sừng lớn				Dơi ăn ếch	
Cetacea (bộ Cá voi) Cá voi, cá heo, cá heo		Sống ở biển; thân thuôn khí động học; chân trước giống mái chèo và không có chân sau; có một lớp mỡ dày; ăn thịt		Eulipotyphla (bộ Ăn sâu bọ) Chuyên ăn sâu bọ: chuột chũi, dơi		Khẩu phần ăn gồm chủ yếu là côn trùng và một số động vật không xương nhỏ khác
	Cá heo sọc trắng Thái Bình Dương				Chuột chũi mũi sao	

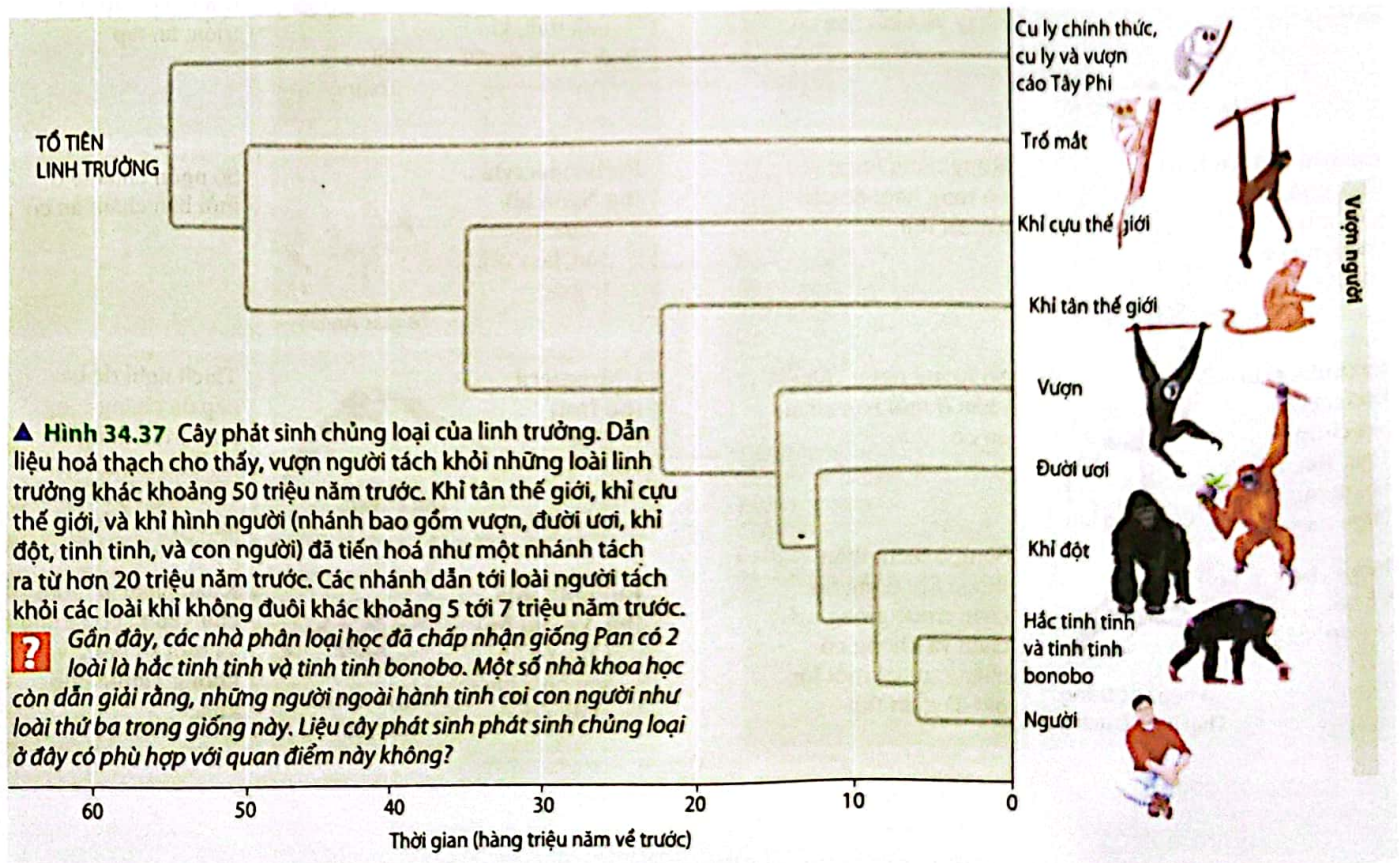
mắt đằng trước mắt làm tăng cường thêm thị lực, một lợi thế hiển nhiên khi chúng vận động bằng tay (di chuyển bằng cách chuyển qua các cành cây).

► **Hình 34.36**
Cu ly chính thức
coquerel (*Propithecus
verreauxi*), một
loại cu ly.



Linh trưởng hiện sống Có 3 nhóm linh trưởng chính hiện sống: (1) cu ly chính thức ở Madagascar (**Hình 34.36**), cu ly và vượn cáo Tây Phi (potto) ở vùng nhiệt đới châu Phi và Nam Á, (2) trố mắt (tarsier) sống ở Nam Á và (3) **vượn người** (anthropoid), bao gồm khỉ và khỉ hình người được tìm thấy trên toàn thế giới. Nhóm đầu tiên - cu ly chính thức, cu ly và vượn cáo Tây Phi có lẽ tương tự như các loài linh trưởng sống trên cây cổ xưa. Hoá thạch vượn người cổ nhất được phát hiện ở Trung Quốc tại địa tầng Eocen cách đây khoảng 45 triệu năm cho thấy rằng, loài trố mắt có mối quan hệ gần gũi với vượn người hơn là nhóm cu ly (**Hình 34.37**). Từ **Hình 34.37** có thể thấy rằng, các loài khỉ không nằm trong cùng một nhóm về chủng loại phát sinh.

Cả các loài khỉ Cựu thế giới và Tân thế giới đều được cho là có nguồn gốc từ châu Phi và châu Á. Dẫn liệu hoá thạch cho thấy rằng, các loài khỉ Tân thế giới đã định cư ở Nam Mỹ khoảng 25 triệu năm trước đây. Vào thời điểm đấy, Nam Mỹ và châu Phi đã tách rời khỏi nhau, và các loài khỉ có thể đã tới Nam Mỹ bằng cách đi trên các mảng gỗ hoặc các mảnh vật liệu khác trôi đến từ châu Phi. Điều chắc chắn là loài khỉ Tân thế giới và khỉ Cựu thế giới đã trải qua một quá trình toả tia thích nghi riêng biệt trong suốt nhiều triệu năm chúng tách rời nhau (**Hình 34.38**). Tất cả những loài khỉ ở Tân thế giới đều sống trên cây trong khi các loài khỉ ở Cựu thế giới có cả những loài sống dưới đất cũng như các loài sống trên cây. Hầu hết các loài khỉ của cả hai nhóm đều sống ban ngày (hoạt động tích cực vào ban ngày) và thường sống trong bầy đàn được liên kết với nhau bằng tập tính xã hội:



▼ **Hình 34.38** Khi tân thế giới và khi cựu thế giới.



(a) Khi tân thế giới, ví dụ như khi nhện (ở hình này), khi sóc và khi mũ, có đuôi dài có thể quấn được vào cành cây và mũi mở ra hai bên (khí mũi rộng).



(b) Khi cựu thế giới với đuôi ngắn, không thể quấn được và mũi của chúng mở xuống dưới (khí mũi hẹp). Nhóm này bao gồm khi macaca (ở hình này), khi môm chó, khi đầu chó, và khi rezut.

Nhóm khác của vượn người bao gồm các loài linh trưởng thường được gọi là khi không đuôi (**Hình 34.39**). Nhóm khi không đuôi bao gồm các giống *Hylobates* (vượn), *Pongo* (đười ươi), *Gorilla* (khỉ đột), *Pan* (tinh tinh) và *Homo* (người). Các loài khi không đuôi tách ra khỏi các loài khi cựu thế giới khoảng 20-25 triệu năm trước đây. Ngày nay, những loài khi không đuôi không phải là người được tìm thấy duy nhất ở các vùng nhiệt đới của cựu thế giới. Ngoài trừ vượn, những loài khi không đuôi hiện sống đều lớn hơn các loài khi ở cựu thế giới và tân thế giới. Tất cả các loài khi không đuôi hiện sống có tay khá dài, chân ngắn, và không có đuôi. Mặc dù tất cả những loài khi không đuôi không phải là người dành thời gian ở trên cây, nhưng chỉ có vượn và đười ươi là chủ yếu sống trên cây. Tổ chức xã hội không giống nhau giữa các loài khi không đuôi; khỉ đột và tinh tinh có đời sống xã hội tổ chức cao. Cuối cùng, so với những loài linh trưởng khác, khi không đuôi có não bộ lớn hơn về tỷ lệ so với kích thước cơ thể, và tập tính của chúng linh hoạt hơn. Hai đặc điểm này đặc biệt nổi bật ở nhóm tiếp theo mà chúng ta sẽ xét tới, nhóm người (*hominin*).

(a) Vượn, ví dụ như con vượn Muller này, chỉ được tìm thấy ở Đông Nam Á. Tay của chúng rất dài và các ngón thích nghi với việc vận động bằng cánh tay (đánh đu bằng cánh tay để chuyển từ cành này sang cành khác).



(b) Đười ươi là loài khi không đuôi nhút nhát sống trong rừng mưa nhiệt đới Sumatra và Borneo. Chúng dành phần lớn thời gian trên cây; hãy chú ý đến bàn chân thích nghi với việc cầm nắm và ngón cái đối diện.



(c) Khỉ đột là loài khi không đuôi lớn nhất; một số con đực cao tới 2 m và nặng khoảng 200 kg. Chúng chỉ được tìm thấy ở châu Phi, những loài ăn thực vật này thường sống thành đàn lên tới 20 cá thể.

(d) Hắc tinh tinh sống ở vùng nhiệt đới châu Phi. Chúng ăn và ngủ trên cây nhưng cũng dành nhiều thời gian trên mặt đất. Tinh tinh thông minh, cởi mở và sống thành đàn.



(e) Tinh tinh bonobo cùng giống (*Pan*) với hắc tinh tinh nhưng nhỏ hơn. Ngày nay chúng chỉ tồn tại ở quốc gia Congo của châu Phi.

▲ **Hình 34.39** Các loài khi không đuôi không phải người.

1. So sánh sự khác nhau tương phản về kiểu chăm sóc con của thú huyết, thú túi và thú nhai.
2. Hãy xác định ít nhất 5 đặc điểm phát sinh của linh trưởng.
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Hãy đưa ra một giả thuyết để giải thích tại sao sự đa dạng của động vật có vú lại gia tăng trong đại Tân sinh (Cenozoic). Những giả thích của bạn nên cân nhắc đến những thích nghi của động vật có vú cũng như các yếu tố như sự tuyệt chủng hàng loạt và sự trôi dạt lục địa.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

Con người là động vật có vú có não bộ lớn và đi bằng hai chân

Trong chuyến du hành khảo sát sự đa dạng của Trái Đất, cuối cùng chúng ta đến với loài của chính chúng ta, loài *Homo sapiens* có tuổi khoảng 200.000 năm. Khi cho rằng cuộc sống đã tồn tại trên Trái Đất ít nhất là 3,5 tỷ năm, chúng ta rõ ràng là loài đến sau, mới được tiến hoá.

Các đặc điểm phát sinh của con người

Có nhiều đặc điểm phân biệt giữa con người với những loài khỉ không đuôi khác. Đặc điểm hiển nhiên nhất là con người đứng thẳng và đi bằng hai chân. Con người có não bộ lớn hơn rất nhiều và có khả năng về ngôn ngữ, trí tưởng tượng, sự sản xuất và sử dụng những công cụ phức tạp. Con người cũng có xương hàm và cơ hàm tiêu giảm bớt, cùng với ống tiêu hoá ngắn lại.

Ở mức độ phân tử, danh sách các đặc điểm phát sinh của con người tăng lên khi các nhà khoa học so sánh hệ gene của người với hệ gene của tinh tinh. Mặc dù hai hệ gene giống nhau tới 99% nhưng 1% khác biệt cũng có thể dẫn tới một số lượng lớn những sự khác nhau trong một hệ gene chứa tới 3 tỷ cặp base. Hơn nữa, những thay đổi ở chỉ một số ít các gene cũng đã có thể tạo nên những ảnh hưởng lớn. Điểm này càng được làm sáng tỏ bởi những kết quả gần đây chỉ ra rằng, con người và tinh tinh chỉ khác nhau về sự biểu hiện của 19 gene điều hoà. Những gene này khởi động và làm bất hoạt các gene khác do đó sẽ dẫn tới rất nhiều điểm khác biệt giữa con người và tinh tinh.

Hãy nhớ rằng những khác biệt về hệ gene như vậy, cũng như bất cứ những dấu vết kiểu hình phát sinh nào mà chúng mã hoá, đều sẽ tách biệt con người với những loài khỉ không đuôi hiện sống khác. Nhưng nhiều đặc điểm mới này đã xuất hiện đầu tiên ở tổ tiên chúng ta, rất lâu trước khi chính loài của chúng ta xuất hiện. Chúng ta sẽ xem xét một vài trong số những tổ tiên này để thấy được những đặc điểm này đã phát sinh như thế nào.

Những loài người cổ đại

Nghiên cứu về nguồn gốc loài người được gọi là **cổ nhân loại học**. Các nhà cổ nhân loại học đã khai quật được các hoá thạch của xấp xỉ 20 loài đã tuyệt chủng có quan hệ

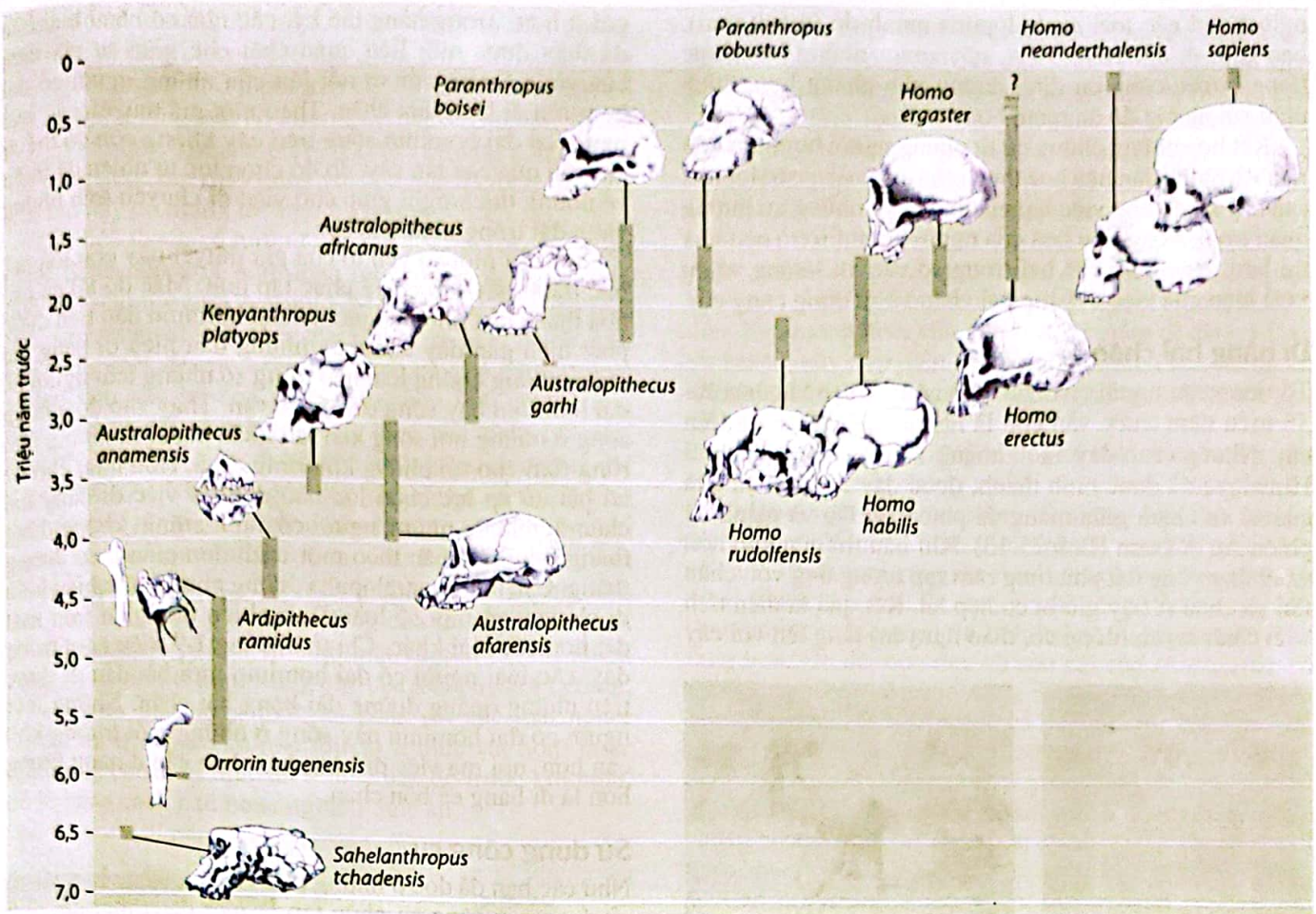
gắn gũi với người hơn là tinh tinh. Những loài này gọi là **hominin** (Hình 34.40). (Mặc dù phần lớn các nhà nhân loại học bây giờ sử dụng thuật ngữ *hominin*, từ đồng nghĩa cổ hơn của nó, *hominid* (họ người) vẫn được một số nhà nhân loại học sử dụng). Kể từ năm 1994, hoá thạch của bốn loài *hominin* cổ niên đại từ hơn 4 triệu năm trước đã được khám phá. Loài cổ xưa nhất của các loài *hominin* này là *Sahelanthropus tchadensis* sống cách đây khoảng 6-7 triệu năm.

Sahelanthropus và những loài *hominin* cổ đại khác có cùng một số đặc điểm phát sinh của con người. Ví dụ, chúng có răng nanh nhỏ đi, và một số hoá thạch còn cho thấy răng nanh có bề mặt khá phẳng. Chúng cũng thể hiện những dấu hiệu của việc đứng thẳng và đi bằng hai chân rõ hơn so với những loài khỉ không đuôi khác. Một dấu hiệu nữa đối với tư thế đứng thẳng của *hominin* có thể tìm thấy ở lỗ lớn (lỗ chấm) ở đáy gốc sọ nơi tuỷ sống đi qua. Ở tinh tinh, lỗ này nằm ở khá xa đằng sau hộp sọ trong khi ở những loài người cổ đại (và cả ở người hiện đại), nó nằm ở ngay bên dưới hộp sọ. Vị trí này cho phép chúng ta giữ đầu ở ngay trên cơ thể, cũng giống như những loài người *hominin* đầu tiên. Xương chân của *Australopithecus anamensis*, một loài *hominin* sống khoảng 4,5 - 4 triệu năm trước, cũng gợi cho thấy những người *hominin* cổ đại càng ngày càng có xu hướng đi bằng hai chân. (Chúng ta sẽ trở lại vấn đề đi bằng hai chân ở phần sau).

Chú ý rằng, tất cả các đặc điểm phân biệt con người với những loài khỉ không đuôi khác không tiến hoá cùng lúc. Trong khi những loài *hominin* đầu tiên đã biểu hiện những dấu hiệu của việc đi bằng hai chân, thì não bộ của chúng vẫn còn bé, chỉ có thể tích nhỏ khoảng 400-450 cm³, nếu so với kích cỡ trung bình của người hiện đại *Homo sapiens* là 1300 cm³. Những loài *hominin* đầu tiên cũng khá nhỏ (loài *Ardipithecus radimus* có tuổi 4,5 triệu năm chỉ nặng 40kg) nhưng có răng khá lớn và hàm dưới nhô ra phía trên mặt. (Ngược lại, người có mặt khá phẳng; hãy so sánh khuôn mặt của bạn với mặt những con tinh tinh ở Hình 34.39d).

Điều quan trọng là phải tránh hai quan niệm sai thường thấy khi xem xét các loài người *hominin* cổ đại. Thứ nhất, tránh nghĩ rằng chúng là tinh tinh. Tinh tinh đại diện cho đầu nhánh tiến hoá đã tách ra, và chúng có những đặc điểm phát sinh riêng sau khi chúng tách khỏi tổ tiên chung với con người.

Một quan niệm sai khác nữa là việc nghĩ sự tiến hoá của con người như là một bậc thang dẫn trực tiếp từ một tổ tiên khỉ không đuôi tới loài người hiện đại *Homo sapiens*. Sai lầm này thường được minh hoạ do biểu diễn các loài hoá thạch trở nên dần dần giống loài người khi chúng được trình bày qua trang giấy. Ở cùng một thời gian, nhiều loài người *hominin* cổ đại cùng tồn tại. Những loài này thường khác nhau về hình dạng hộp sọ, kích thước cơ thể và khẩu phần thức ăn (xét từ răng của chúng). Cuối cùng, tất cả trừ một nhánh, nhánh dẫn tới loài người hiện đại *Homo sapiens*, đều đã tuyệt chủng. Nhưng khi xem xét các đặc điểm đặc trưng của tất cả các loài thuộc nhóm người *hominin* cổ đại đã tồn tại suốt 6 triệu năm qua, loài người hiện đại *H. sapiens* lại dường như không phải là kết quả cuối cùng của con đường tiến hoá thẳng, mà thay vào đó lại là thành viên duy nhất sống sót của một nhánh tiến hoá phân nhánh mạnh của cây phát sinh chủng loại.



▲ **Hình 34.40 Thời gian xuất hiện của một số loài được chọn lọc thuộc nhóm người hominin.** Hầu hết những hoá thạch này được tìm thấy ở Đông và Nam Phi. Chú ý rằng, hầu hết thời gian trong lịch sử phát sinh các loài thuộc nhóm người hominin, hai hoặc hơn hai loài hominin có cùng niên đại. Một số loài đang được tranh cãi, phản ánh những tranh luận về cây phát sinh chủng loại liên quan đến sự giải thích các chi tiết của bộ xương và địa lý sinh vật.

Người cổ Australopith

Dẫn liệu hoá thạch chỉ ra rằng, sự đa dạng của các loài thuộc nhóm người hominin bắt đầu tăng đột ngột vào khoảng 4 tới 2 triệu năm trước đây. Nhiều loài người cổ đại hominin ở thời kỳ này được gọi chung là australopiths. Phát sinh chủng loại của chúng vẫn chưa được rõ ràng ở nhiều điểm, nhưng vì là một nhóm, chúng gần như chắc chắn là một nhánh bên. *Australopithecus anamensis*, đã được đề cập trước đây, kết nối các loài thuộc nhóm Australopiths với những loài người cổ đại hominin cổ hơn như *Ardipithecus ramidus*.

Australopiths có cái tên như vậy xuất phát từ sự phát hiện loài *Australopithecus africanus* (“khỉ không đuôi phía nam của châu Phi”) vào năm 1924 ở Nam Phi, loài đã sống vào khoảng cách đây 3 tới 2,4 triệu năm. Nhờ phát hiện được nhiều hơn các hoá thạch, càng trở nên rõ ràng rằng, *A. africanus* hoàn toàn có dáng đi thẳng (bằng hai chân) và có tay và răng giống với người. Tuy nhiên, não bộ của chúng chỉ bằng 1/3 kích thước não bộ của người hiện đại.

Vào năm 1974, ở vùng Afar thuộc Ethiopia, các nhà cổ nhân loại học đã phát hiện được một bộ xương còn nguyên 40% của *Australopithecus* có tuổi 3,2 triệu năm. “Lucy”, tên của hoá thạch, có kích thước ngắn, chỉ cao khoảng 1 m. Lucy và các hoá thạch tương tự đã được

coi là có sự khác biệt đầy đủ với loài *Australopithecus africanus* để được xác định đây là một loài khác biệt, loài *Australopithecus afarensis* (cho vùng Afar). Các hoá thạch phát hiện vào đầu những năm 1990 cho thấy, *A. afarensis* tồn tại như một loài riêng biệt trong khoảng thời gian ít nhất 1 triệu năm.

Bằng cách đơn giản hoá, người ta có thể nói rằng, *A. afarensis* có ít đặc điểm phát sinh của con người ở phần trên cổ hơn là phần dưới. Đầu của Lucy có kích thước bằng một quả bóng mềm, cho thấy rằng kích thước não bộ của nó giống với kích thước não bộ của một tinh tinh có cùng kích thước cơ thể. Hộp sọ của *A. afarensis* cũng có hàm dưới dài. Bộ xương của *A. afarensis* gợi ra rằng, những người cổ đại hominin này có khả năng sống trên cây với cánh tay khá dài so với kích thước cơ thể (khi được so sánh với tỷ lệ này ở người). Tuy nhiên, các mảnh xương hông và xương sọ chỉ ra rằng *A. afarensis* đi bằng hai chân. Những đầu chân hoá thạch ở Laetoli, Tanzania cùng cố thêm những bằng chứng về bộ xương chỉ ra việc người cổ đại hominin sống vào thời gian của loài *A. afarensis* đã đi bằng hai chân (**Hình 34.41**).

Một nhánh tiến hoá khác của australopiths bao gồm các loài australopiths “mạnh mẽ”. Những người cổ đại hominin này gồm những loài như *Paranthropus boisei*, có hộp sọ vững chắc với hàm khoẻ và răng lớn, thích nghi với việc nghiền và nhai những đồ ăn cứng, rắn. Chúng đối

ngịch với các loài australopiths mảnh dẻ (mảnh mai), bao gồm *A. afarensis* và *A. africanus*, những loài được trang bị các công cụ dinh dưỡng nhẹ nhàng hơn, thích nghi với những đồ ăn mềm hơn.

Kết hợp những chứng cứ từ những người hominin đầu tiên với nhiều dẫn liệu hoá thạch của các loài australopiths sau này khiến cho việc lập giả thuyết về những xu hướng quan trọng trong tiến hoá của người hominin trở nên khả thi hơn. Hãy xem xét hai trong số các xu hướng về sự xuất hiện của việc đi bằng hai chân và sử dụng công cụ.

Đi bằng hai chân

Tổ tiên vượn người của chúng ta có tuổi vào khoảng 30-35 triệu năm trước vẫn còn là những sinh vật sống trên cây. Nhưng cách đây vào khoảng 10 triệu năm, dãy núi Himalaya đã được hình thành, được đẩy lên do hậu quả của sự va chạm giữa mảng đá phiến Ấn Độ và mảng đá phiến Âu Á (xem Hình 25.13). Khí hậu trở nên khô hơn và những vùng đất phủ rừng rậm rạp tương ứng với châu Phi và châu Á bây giờ bị co hẹp lại. Kết quả là diện tích sinh cảnh savan (đồng cỏ, thảo nguyên) tăng lên với cây

cối ít hơn. Trong hàng thế kỷ, các nhà cổ nhân loại học đã thấy được mối liên quan chặt chẽ giữa sự gia tăng của vùng Savan với sự nổi lên của những người cổ đại hominin đi bằng hai chân. Theo một giả thuyết, các loài người cổ đại hominin sống trên cây không còn có thể di chuyển qua các tán cây, do đó chọn lọc tự nhiên đã thiên về những thích nghi giúp cho việc di chuyển trên những vùng đất trống hiệu quả hơn.

Mặc dù một số yếu tố của giả thuyết này còn tồn tại, bức tranh bây giờ có vẻ phức tạp hơn. Mặc dù tất cả các hoá thạch của những người cổ đại hominin đầu tiên được phát hiện gần đây cho thấy những dấu hiệu đi bằng hai chân, nhưng không loài nào trong số những loài người cổ đại hominin này sống ở vùng savan. Thay vào đó, chúng sống ở những nơi sống xen lẫn khác nhau, từ những khu rừng rậm cho tới những khu rừng thưa. Hơn nữa, cho dù có bất cứ áp lực chọn lọc nào dẫn tới việc đi bằng hai chân thì những người cổ đại hominin không đứng thẳng trên hai chân theo một cách đơn giản theo đường thẳng. Các loài Australopiths dường như có rất nhiều kiểu di chuyển và một số loài dành nhiều thời gian trên mặt đất hơn các loài khác. Chỉ từ khoảng 1,9 triệu năm trước đây, các loài người cổ đại hominin mới bắt đầu đi được trên những quãng đường dài bằng hai chân. Những loài người cổ đại hominin này sống ở những môi trường khô cằn hơn, nơi mà việc đi bằng hai chân cần ít năng lượng hơn là đi bằng cả bốn chân.

Sử dụng công cụ

Như các bạn đã đọc ở những phần trước, việc sản xuất và sử dụng các công cụ phức tạp là một đặc điểm tập tính đặc trưng của con người. Xác định nguồn gốc sử dụng công cụ trong tiến hoá của nhóm người hominin là một trong số những thách thức lớn của các nhà cổ nhân loại học. Những loài khỉ không đuôi khác có khả năng sử dụng những công cụ tinh vi một cách đáng ngạc nhiên. Ví dụ, đười ươi có thể tạo các công cụ bắt côn trùng trong tổ từ các que củi. Tinh tinh lại tinh thông hơn bằng cách sử dụng đá để đập thức ăn và xếp đặt lá cây lên chân để bước qua những bụi gai. Dường như các loài người cổ đại hominin đầu tiên đều có khả năng sử dụng những loại công cụ đơn giản này, nhưng việc tìm kiếm những di vật của những cây gậy được biến đổi hay lá cây được sử dụng như giày trên thực tế là không thể.

Bằng chứng cổ xưa nhất của những công cụ sử dụng bởi người cổ đại hominin được mọi người chấp nhận là những dấu cắt có tuổi 2,5 triệu năm trên xương động vật tìm thấy ở Ethiopia. Những dấu vết này gợi ra rằng, những người hominin cổ đại cắt thịt khỏi xương động vật bằng những công cụ đá. Đáng chú ý là những loài người hominin cổ đại mà hoá thạch của họ được tìm thấy gần khu vực nơi mà những chiếc xương được phát hiện lại có một bộ não khá nhỏ. Nếu những người hominin cổ đại có tên là *Australopithecus garhi* này thực sự là những sinh vật tạo nên những công cụ đá dùng róc thịt khỏi xương thì điều này sẽ cho thấy rằng, việc sử dụng công cụ đá bắt nguồn trước khi có sự tiến hoá não bộ lớn ở những người hominin cổ đại.

Người Homo thời kỳ đầu

Những hoá thạch sớm nhất mà các nhà cổ nhân loại học xếp chúng vào giống của chúng ta, giống *Homo*, là những hoá thạch của loài *Homo habilis*. Những hoá thạch này



(a) Lucy, một bộ xương cổ 3,24 triệu năm, đại diện cho loài người cổ đại hominin *Australopithecus afarensis*.



(b) Những dấu chân ở Laetoli, có tuổi hơn 3,5 triệu năm khẳng định rằng, dáng đứng thẳng tiến hoá từ rất sớm trong lịch sử của người cổ đại hominin.



(c) Một bản vẽ tái hiện hình ảnh của *A. afarensis*, có thể giống như thật.

▲ Hình 34.41 Trong quá trình tiến hoá của con người, dáng đứng thẳng diễn ra trước khi não bộ to ra.

có độ tuổi từ khoảng 2,4 tới 1,6 triệu năm cho thấy những dấu hiệu rõ ràng của một số đặc điểm phát sinh nhất định của người hominin ở phần trên cổ. So sánh với người cổ đại australopiths, loài *H. habilis* có hàm ngắn hơn và thể tích não to hơn, khoảng 600-750 cm³. Những công cụ đá sắc cũng được tìm thấy cùng với hoá thạch của *H. habilis* (cái tên này có nghĩa là "người khéo tay").

Các hoá thạch có tuổi từ khoảng 1,9 tới 1,5 triệu năm trước đánh dấu một giai đoạn mới trong quá trình tiến hoá của nhóm người hominin. Một số nhà cổ nhân loại học xác nhận những hoá thạch này là hoá thạch một loài riêng biệt, *Homo ergaster*. Loài này có não bộ thực sự lớn hơn não bộ của *H. habilis* (hơn 900 cm³), cũng như có chân dài và mảnh khảnh hơn, các khớp nối với hông thích nghi với sự đi lại trên những quãng đường dài (Hình 34.42). Những ngón tay khá ngắn và thẳng cho thấy rằng *H. ergaster* không còn leo cây như những loài người cổ đại hominin đầu tiên. Các hoá thạch của loài *Homo ergaster* được phát hiện ở những môi trường khô hạn hơn nhiều so với môi trường của những loài người cổ đại hominin phát hiện sớm hơn và liên hệ với nhiều công cụ đá tinh vi hơn. Răng nhỏ của loài này gợi ra rằng, *H. ergaster* ăn những thức ăn khác với các loài người cổ đại australopiths (nhiều thịt và ít thực vật hơn) hoặc chúng đã chuẩn bị thức ăn ở mức nào đó trước khi nhai, có lẽ bằng cách nấu hoặc nghiền thức ăn.



◀ Hình 34.42 Hoá thạch và bản vẽ dựng lại của loài *Homo ergaster*. Hoá thạch có tuổi 1,7 triệu năm ở Kenya này là một con đực trẻ thuộc loài *Homo ergaster*. Cá thể này cao, mảnh khảnh, hoàn toàn đi bằng hai chân và nó có một bộ não khá lớn.

Homo ergaster đánh dấu một bước chuyển quan trọng về kích thước tương đối của giới tính. Ở linh trưởng, kích thước khác nhau giữa con đực và con cái là thành phần chính của tính lưỡng hình giới tính (xem Chương 23). Tính trung bình, khi đột đực và đuôi uoi đực có trọng lượng lớn gấp đôi trọng lượng của con cái cùng loài. Ở hắc tinh tinh và tinh tinh bonobo, con đực chỉ nặng hơn con cái khoảng 1,35 lần, tính trung bình. Ở loài *Australopithecus afarensis*, con đực nặng hơn con cái khoảng 1,5 lần. Nhưng ở những loài người *Homo* thời kỳ đầu, tính lưỡng hình của giới tính đã giảm đi đáng kể, và xu hướng này tiếp diễn tới loài người hiện đại, chúng ta: tính trung bình, người đàn ông chỉ nặng hơn người phụ nữ khoảng 1,2 lần.

Sự giảm bớt tính lưỡng hình giới tính có thể lộ ra một số manh mối về hệ thống xã hội của những loài người cổ đại hominin đã bị tuyệt chủng. Ở những loài linh trưởng hiện nay, tính lưỡng hình giới tính rất cao liên quan đến sự cạnh tranh gay gắt giữa con đực với con đực để dành được nhiều con cái. Ở những loài sống thành từng cặp (bao gồm cả chúng ta) thì tính lưỡng hình giới tính ít rõ ràng hơn. Do đó, con đực và con cái của *H. ergaster* có thể đã tham gia vào đời sống một vợ một chồng nhiều hơn so với những loài người cổ đại hominin thời kỳ đầu. Sự chuyển biến này có thể liên quan đến sự chăm sóc con cái của cả bố và mẹ trong thời gian dài hơn. Con của loài người hiện đại phụ thuộc vào bố mẹ về thức ăn và sự bảo vệ lâu hơn nhiều so với con non của những loài khỉ không đuôi khác.

Các hoá thạch hiện giờ nói chung công nhận loài *H. ergaster* về nguồn gốc được coi như là thành viên thời kỳ đầu của một loài khác, *Homo erectus*, và một số nhà cổ nhân loại học vẫn tiếp tục giữ quan điểm này. Loài *Homo erectus* bắt nguồn từ châu Phi và là loài người cổ đại hominin đầu tiên di cư khỏi châu Phi. Các hoá thạch cổ nhất của người cổ đại hominin bên ngoài châu Phi, có tuổi khoảng 1,8 triệu năm, được phát hiện vào năm 2.000 tại nước Cộng hoà Soviet Georgia trước đây. Cuối cùng, loài *Homo erectus* di cư xa tới tận quần đảo Indonesia. Các so sánh hoá thạch của loài *H. erectus* với con người và những nghiên cứu về DNA của người cho thấy rằng, *H. erectus* bị tuyệt chủng vào khoảng thời gian nào đó sau 200.000 năm trước.

Người Neanderthal

Năm 1856, các thợ mỏ tìm thấy một số hoá thạch người bí ẩn trong một hang động tại thung lũng Neander ở Đức. Các hoá thạch 40.000 năm tuổi này thuộc về một loài người cổ hominin có xương dày với trán dồ. Loài người cổ đại hominin này được gọi là *Homo neanderthalensis* và thông thường được gọi là người Neanderthal. Người Neanderthal sống ở châu Âu và ở vùng cận đông vào khoảng 200.000 năm trước nhưng không bao giờ tản ra phía ngoài khu vực đó. Họ có não lớn bằng não người hiện đại, họ chôn người chết và làm những công cụ săn bắn từ đá và gỗ. Nhưng mặc dù có những đặc điểm thích nghi và có văn hoá, người Neanderthal vẫn bị tuyệt chủng vào khoảng 28.000 năm trước đây.

Có một thời kỳ, rất nhiều nhà cổ nhân loại học coi Neanderthal như là một giai đoạn tiến hoá của người *Homo erectus* thành người hiện đại *Homo sapiens*. Hiện nay, hầu hết họ đã từ bỏ quan điểm này. Một lý do của sự thay đổi này liên quan tới chứng cứ từ phân tích DNA ty

thể (Hình 34.43). Kết quả gợi ra rằng, người Neanderthal có thể có đóng góp rất ít vào vốn gene của *H. sapiens*. Tuy nhiên, những kết quả sơ bộ từ một nghiên cứu năm 2006 khi so sánh DNA của người Neanderthal với DNA

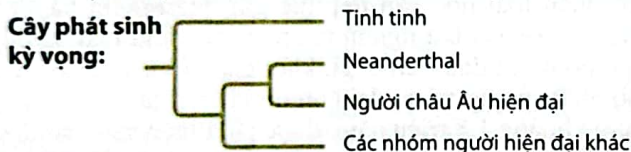
ở nhân tế bào của người hiện đại cho thấy có vẻ phù hợp với việc dòng gene giới hạn giữa hai loài. Thêm vào đó, một số nhà nghiên cứu đã tranh luận rằng, chứng cứ về dòng gene có thể tìm thấy ở những hoá thạch thể hiện những đặc điểm pha trộn giữa người hiện đại *H. sapiens* và người Neanderthal. Những phân tích gene sâu hơn và những phát hiện hoá thạch nhiều hơn sẽ là cần thiết để giải quyết những tranh luận đang tiếp diễn về phạm vi chuyển đổi gene giữa hai loài.

▼ Hình 34.43 Tìm hiểu

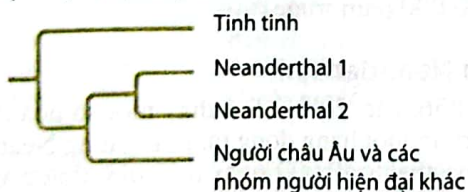
Người Neanderthal có phát sinh ra người châu Âu hay không?

THÍ NGHIỆM Con người từ lâu đã bị cuốn hút bởi những người Neanderthal và mối quan hệ giữa chúng với người hiện đại *Homo sapiens*. Một số hoá thạch phát hiện được ở châu Âu đã được nhiều nhà nghiên cứu làm sáng tỏ khi cho mọi người thấy những đặc điểm pha trộn giữa người Neanderthal và người hiện đại, qua đó dẫn tới sự gợi ý rằng, người châu Âu được sinh ra hoặc có nguồn gốc từ người Neanderthal. Sau đó tại Trường Đại học Glasgow, Igor Ovchinnikov và William Goodwin cùng với nhóm nghiên cứu của họ đã sử dụng các phương pháp di truyền để đánh giá mối quan hệ giữa người Neanderthal và người hiện đại *H. sapiens*. Nhóm nghiên cứu đã tách DNA ty thể (mtDNA) từ một hoá thạch người Neanderthal (Neanderthal 1) và so sánh trình tự của nó với một trình tự mtDNA khác mà những nhà nghiên cứu khác đã thu được từ một hoá thạch người Neanderthal khác cách đó 3 năm (Neanderthal 2). Người ta cũng thu được các trình tự DNA ty thể từ một số người hiện đại ở châu Âu, châu Phi và châu Á. Các nhà nghiên cứu sau đó đã sử dụng các chuỗi mtDNA của người Neanderthal và người hiện đại *H. sapiens* để xây dựng một cây phát sinh chủng loại cho người Neanderthal và người hiện đại; dữ liệu từ trình tự được sử dụng làm gốc của cây phát sinh chủng loại này. Tiếp cận này cho phép các nhà nghiên cứu kiểm tra những giả thuyết sau đây:

Giả thuyết: Người Neanderthal phát sinh ra người châu Âu.



KẾT QUẢ Hai chuỗi mtDNA của hai người Neanderthal khác nhau khoảng 3,5% các base, trong khi đó, trung bình, người Neanderthal và người hiện đại *H. sapiens* có mtDNA khác nhau 24% các base. Phân tích phát sinh chủng loại nhận được cây chủng loại phát sinh sau đây:



KẾT LUẬN Người Neanderthal tạo nên một nhánh và người hiện đại tạo nên một nhánh khác, độc lập với nhánh kia. Như vậy, không phải người Neanderthal phát sinh ra người châu Âu. Tổng quát hơn, các kết quả này cho rằng, người Neanderthal đóng góp ít vào vốn gene của người hiện đại *H. sapiens*.

NGUỒN I. V. Ovchinnikov et al., Molecular analysis of Neanderthal DNA from the northern Caucasus, *Nature* 404:490-493 (2000).

ĐIỀU GÌ NẾU? DNA thu được từ các hoá thạch theo thời gian có thể đã bị đứt đoạn (làm mờ đi trình tự gốc) hoặc bị nhiễm bởi DNA của những sinh vật khác. Bạn có nghĩ rằng những nguồn sai sót tiềm năng này có thể ảnh hưởng một cách đáng kể tới kết quả nhận được trong nghiên cứu này không? Giải thích.

Người hiện đại *Homo sapiens*

Chứng cứ từ những hoá thạch, khảo cổ học và nghiên cứu DNA đã dẫn tới một giả thuyết thuyết phục về việc loài người hiện đại chúng ta, *Homo sapiens*, đã phát sinh và phân bố ra trên toàn thế giới như thế nào.

Bằng chứng hoá thạch cho thấy rằng, tổ tiên của loài người hiện đại bắt nguồn từ châu Phi. Loài cổ hơn (có lẽ là *H. ergaster* hoặc *H. erectus*) đã phát sinh những loài sau này, cuối cùng bao gồm cả *H. sapiens*. Hơn nữa, những hoá thạch đã biết cổ nhất của loài chúng ta đã được tìm thấy ở hai địa điểm khác nhau ở Ethiopia và bao gồm các mẫu có tuổi khoảng 195.000 tới 160.000 năm (Hình 34.44). Những người hiện đại thời kỳ đầu này không có trán dô như *H. erectus* và Neanderthal và mảnh mai hơn các loài người hominin cổ đại khác.

Các hoá thạch tìm thấy ở Ethiopia củng cố kết luận về nguồn gốc của con người từ những chứng cứ phân tử. Như đã thấy ở Hình 34.43, những phân tích DNA chỉ ra rằng, tất cả các nhóm người hiện đại đang sống đều gần gũi với nhau hơn là với người Neanderthal. Một nghiên cứu khác về DNA ở người hiện đại cho thấy rằng, người châu Âu và người châu Á có cùng một tổ tiên chung gần đây và rằng, nhiều nhánh người châu Phi tách nhánh từ vị trí cổ hơn trên cây phát sinh chủng loại của họ người. Những khám phá này khẳng định chắc chắn rằng, tất cả các nhóm người hiện đại hiện sống đều có tổ tiên bắt nguồn từ *H. sapiens* ở châu Phi, điều này được củng cố thêm bởi những phân tích DNA ty thể và nhiễm sắc thể Y từ các thành viên thuộc những quần thể người khác nhau.

Những hoá thạch cổ xưa nhất của loài *H. sapiens* ngoài châu Phi là từ Trung Đông và có tuổi khoảng 115.000 năm trước. Các nghiên cứu về nhiễm sắc thể Y gợi ra rằng, con người mở rộng vùng phân bố ra khỏi châu Phi theo một hay nhiều luồng, đầu tiên là tới châu Á, sau đó tới châu Âu và châu Đại dương. Thời gian di chuyển đến tận thế giới của những người đầu tiên chưa được xác định chắc chắn, mặc dù những chứng cứ lâu đời nhất được nhiều người chấp nhận cho rằng, thời gian đó vào khoảng 15.000 năm trước.

Những khám phá mới tiếp tục cập nhật những hiểu biết của chúng ta về tiến hoá của loài người hiện đại *H. sapiens*. Ví dụ, vào năm 2004, các nhà nghiên cứu báo cáo về một khám phá lạ lùng: những phần còn lại của bộ xương của người hominin trưởng thành có tuổi từ 18.000 năm trước và đại diện cho một loài trước đây chưa từng biết mà người ta gọi là *Homo floresiensis*. Được phát hiện ở một hang động đá vôi trên đảo Flores của Indonesia, các cá thể này lùn hơn và có thể tích não bộ nhỏ hơn nhiều so với *H. sapiens* và thực chất thì giống với australopith hơn. Các nhà nghiên cứu khám phá ra những hoá thạch này tranh luận rằng, các bộ xương cũng có nhiều dấu vết của các đặc điểm phát sinh, bao gồm cả độ dày của xương và các tỷ lệ cũng như hình dạng của răng cho thấy loài này có nguồn gốc từ loài *H. erectus* có kích cỡ lớn hơn. Một số nhà nghiên cứu khác không tin

► **Hình 34.44** Một hoá thạch 160.000 năm tuổi của *Homo sapiens*. Cái sọ này được tìm thấy ở Ethiopia năm 2003, khác biệt một chút so với sọ người ngày nay.



vào điều đó và cho rằng, những hoá thạch này đại diện cho một nhóm người *H. sapiens* nhỏ bé có não biến dạng, thu nhỏ lại, một tình trạng được gọi là sự thu nhỏ đầu.

Tuy nhiên, một nghiên cứu vào năm 2007 thấy rằng, xương cổ tay của các hoá thạch Flores có hình dạng tương tự với xương cổ tay của các loài khỉ không đuôi và những người cổ đại hominin thời kỳ đầu, nhưng lại khác với xương cổ tay của người Neanderthal và của người hiện đại *H. sapiens*. Những nhà nghiên cứu này kết luận rằng, các hoá thạch Flores đại diện cho một loài mà nhánh của nó đã tách ra trước gốc của nhánh bao gồm người Neanderthal và con người. Nếu có thêm chứng cứ ủng hộ cho việc xác định *H. floresiensis* là một loài hominin mới thì một giải thích hấp dẫn cho sự 'thu nhỏ' của loài này là sự cô lập trên đảo có thể đã dẫn đến sự chọn lọc sụt giảm mạnh về kích thước. Sự giảm kích thước đột ngột như vậy được nghiên cứu kỹ càng ở các loài động vật có vú lớn khác là các loài bản địa ở các đảo; các loài này bao gồm loài voi lùn cổ xưa được tìm thấy trong cùng các vùng lân cận của *H. floresiensis*. Các câu hỏi cần thiết vẫn chưa được trả lời từ những nơi các mẫu đã được phát hiện về cổ nhân loại học và khảo cổ học ở Flores, bao gồm loài *H. floresiensis* đã phát sinh như thế nào và liệu nó có dung độ với loài *H. sapiens* hay không, loài cũng sống ở Indonesia vào cuối thời kỳ Pleistocene.

Sự bành trướng nhanh chóng của loài người chúng ta (và sự thay thế người Neanderthal) có thể được thúc đẩy nhờ những thay đổi trong nhận thức của con người khi loài *H. sapien* tiến hoá ở châu Phi. Chứng cứ về những suy nghĩ tinh vi ở loài *H. sapien* bao gồm một khám phá vào năm 2002 ở Nam Phi về những khắc hoạ hình học - nghệ thuật trên các khối đất nâu vàng có tuổi 77.000 năm (**Hình 34.45**). Và vào năm 2004, các nhà khảo cổ học làm việc ở Nam và Đông Phi tìm thấy một quả trứng đà điểu 75.000 năm tuổi và vỏ ốc sên với các lỗ được khoan một cách tinh tế. Khoảng 36.000 năm trước, con người đã tạo ra những bức vẽ hang động ngoạn mục (xem Hình 56.25a).

Manh mối dẫn tới sự chuyển biến nhận thức của con người cũng có thể tìm thấy trong bộ gene của người. Ví dụ, gene *FOXP2* được cho là đóng vai trò then chốt trong ngôn ngữ loài người. Những người thừa hưởng dạng đột biến của gene này gặp những trở ngại trong ngôn ngữ và giảm hoạt động ở vùng Broca của não (xem Chương 21 và 49). Vào năm 2002, các nhà di truyền học đã so sánh gene *FOXP2* ở người với gene tương đồng ở động vật có vú khác. Người ta kết luận rằng, gene này đã trải qua chọn lọc tự nhiên mãnh liệt sau khi tổ tiên của con người và tinh tinh tách khỏi nhau. Bằng cách so sánh những đột biến ở những vùng nằm chặn hai đầu của gene này, các nhà nghiên cứu ước tính rằng, cuộc chiến chọn lọc



▲ **Hình 34.45** Nghệ thuật, một điểm riêng biệt của con người. Những chạm trổ trên miếng đất 77.000 năm tuổi này tìm thấy ở Nam Phi tại hang Blombos nằm trong số những dấu hiệu sớm nhất của suy nghĩ biểu tượng ở con người.

tự nhiên này diễn ra trong vòng 200.000 năm qua. Tất nhiên, khả năng của con người về ngôn ngữ liên quan đến nhiều khu vực của não và hầu như chắc chắn rằng, nhiều gene khác cũng cần thiết đối với ngôn ngữ. Nhưng sự tiến hoá của gene *FOXP2* có thể là một manh mối di truyền đối với việc loài người chúng ta đã trở thành loài đóng vai trò độc nhất vô nhị trên thế giới ra sao.

Thảo luận của chúng ta về con người đã đưa phần 5 về đa dạng sinh học tới đích cuối. Nhưng kết cấu như vậy không có nghĩa rằng, sự sống bao gồm những nấc thang dẫn từ những vi sinh vật bậc thấp tới loài người cao nhất. Đa dạng sinh học là sản phẩm của một cây phát sinh chủng loại phân nhánh, không phải 'tiến trình' kiểu như chiếc thang, tuy nhiên, chúng ta chọn lựa cách này để khảo sát sự tiến hoá của sinh giới. Sự thật là số lượng cá vảy tia còn sống ngày nay nhiều hơn tất cả các loài động vật có xương sống khác cộng lại là một biểu hiện rõ ràng rằng, họ hàng có vảy của chúng ta không phải do vì cổ xưa, kém cỏi mà không thể rời được khỏi môi trường nước. Nhóm động vật bốn chân như lưỡng cư, bò sát và động vật có vú có nguồn gốc từ một nhánh tiến hoá của động vật có xương sống có vảy giống chân. Khi động vật bốn chân đa dạng hoá trên mặt đất, cá tiếp tục tiến hoá phân nhánh ở phần lớn nhất của thể tích sinh quyển. Tương tự như vậy, sinh vật có nhân sơ có mặt khắp nơi trong sinh quyển ngày nay là một sự nhắc nhở về khả năng tồn tại lâu dài của những sinh vật khá đơn giản này đã tiến hoá thích nghi cùng với thời gian. Sinh học đề cao đa dạng của sự sống, cả quá khứ cũng như hiện tại.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 34.8

1. Xác định một số đặc điểm phân biệt và tương phản giữa khỉ không đuôi và người hominin.
2. Cung cấp một ví dụ trong đó những điểm khác nhau của sinh vật trong nhánh tiến hoá hominin đã tiến hoá ở những tốc độ khác nhau.
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Một số nghiên cứu di truyền cho rằng, tổ tiên chung gần nhất của *Homo sapien* sống ngoài châu Phi đã mở rộng vùng phân bố ra khỏi châu lục này khoảng 50.000 năm trước. So sánh thời gian này với niên đại của hoá thạch nêu trong sách. Liệu có thể cả kết quả phân tích di truyền và thời gian đã gán cho hoá thạch đều cùng chính xác? Giải thích.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

TÓM TẮT CÁC KHÁI NIỆM THEN CHỐT

Khái niệm then chốt

Khái niệm 34.1

Động vật có dây sống có một dây sống, và ống thần kinh lưng (tr. 698-702)

Khái niệm 34.2

Động vật có sọ là động vật có dây sống có đầu (tr. 702-704)

Khái niệm 34.3 Động vật có xương sống là động vật có sọ có cột sống (tr. 704-705)

Khái niệm 34.4

Gnathostomata là động vật có xương sống có hàm (tr. 705-710)

Khái niệm 34.5

Động vật bốn chân là động vật có hàm với các chi (tr. 710-713)

Khái niệm 34.6

Động vật có màng ối là động vật bốn chân có trứng thích nghi với môi trường trên cạn (tr. 713-720)

Khái niệm 34.7

Động vật có vú là động vật có màng ối có lông mao và tiết sữa (tr. 720-728)

Nhánh tiến hoá

Cephalochordata (Cá lưỡng tiêm)



Urochordata (Cá bao)



Myxini (Cá Myxin và họ hàng của nó)



Petromyzontida (Cá bầm)



Chondrichthyes (Cá mập, cá đuối, cá khi me)



Actinopterygii (Cá vây tia)



Actinistia (Cá gai rồng)



Dipnoi (Cá phổi)



Amphibia (Kỳ giông, ếch, cá sấu)



Reptilia (Đầu mỏ, rắn, cá sấu, chim)



Mammalia (Thú huyết, thú túi, thú nhai)



Mô tả

Động vật có dây sống gốc; ăn lọc ở biển và có 4 đặc điểm phát sinh của động vật có dây sống

Động vật ăn lọc ở biển, ấu trùng có những dấu vết nguồn gốc của động vật dây sống

Sinh vật không hàm sống ở biển; có đầu gồm hộp sọ và não bộ, mắt và những cơ quan cảm giác khác

Động vật có xương sống không hàm, đặc trưng dinh dưỡng bằng cách tấn công cá sống và hút máu chúng

Động vật có hàm ở nước; có bộ xương sụn tiến hoá thứ sinh từ bộ xương khoáng hoá của tổ tiên

Động vật có hàm ở nước; có bộ xương bằng xương, vây có khả năng vận động và được hỗ trợ bởi các tia vây

Một nhánh cổ của cá có vây thịt sống ở nước, vẫn còn tồn tại ở Ấn Độ Dương

Cá có vây thịt ở nước ngọt, có phổi và mang; là nhóm chị em với động vật bốn chân

Có 4 chân phát triển từ vây biến đổi; hầu hết có da ẩm giữ chức năng trao đổi khí; nhiều loài sống cả dưới nước (dưới dạng ấu trùng) và trên cạn (dưới dạng trưởng thành)

Một trong hai nhóm động vật có màng ối hiện sống, trứng có màng ối, hô hấp bằng lông ngực, đây là thích nghi cơ bản cho đời sống trên cạn

Tiến hoá từ tổ tiên bò sát một cung bên; bao gồm thú huyết đẻ trứng (thú mỏ vịt, thú lông nhím); thú có túi (kangaroo, thú túi opossum); và thú nhai động vật có vú chính thức (thú có nhai ví dụ như các loài gặm nhấm, linh trưởng)

KHÁI NIỆM 34.8

Con người là động vật có vú có não bộ lớn và đi bằng hai chân (tr. 728-733)

- **Các đặc điểm phát sinh của con người** Con người đi bằng hai chân và có não bộ lớn hơn với hàm nhỏ đi khi so với những loài khỉ không đuôi khác.
- **Những loài người cổ đại** Nhóm người Hominin – gồm con người và các loài có mối quan hệ gần gũi với người hơn là với tinh tinh, bắt nguồn từ châu Phi ít nhất 6-7 triệu năm trước đây. Các loài người hominin đầu tiên có não nhỏ nhưng có thể đã có dáng đứng thẳng.
- **Người Australopith** Người Australopith sống vào khoảng 4-2 triệu năm trước đây. Một số loài có dáng đứng thẳng và có tay và răng giống người.
- **Đi bằng hai chân** Các loài người Hominin cổ đại bắt đầu đi được những quãng dài bằng hai chân khoảng 1,9 triệu năm trước đây.
- **Sử dụng công cụ** Chứng cứ cổ nhất của việc sử dụng công cụ, ví dụ như dấu vết cắt trên xương động vật, có tuổi khoảng 2,5 triệu năm.
- **Người Homo thời kỳ đầu** *Homo ergaster* là loài người cổ đại hoàn toàn đi bằng hai chân và có não bộ lớn. *Homo erectus* là loài người hominin đầu tiên rời khỏi châu Phi.
- **Người Neanderthal** Người Neanderthal sống ở châu Âu và vùng cận Đông cách đây khoảng 200.000-28.000 năm.
- **Người hiện đại** *Homo sapiens* Người hiện đại, *Homo sapiens* xuất hiện ở châu Phi khoảng 195.000 năm trước. Sự mở rộng vùng phân bố ra các lục địa khác của người hiện đại cách đây khoảng 115.000 năm, có thể trước khi có những thay đổi về di truyền cho phép có khả năng ngôn ngữ và những khía cạnh khác về nhận thức. Nghiên cứu về nguồn gốc cũng như các nhóm người đương thời của loài người hiện đại *Homo sapiens* đang là một lĩnh vực rất sống động.

KIỂM TRA KIẾN THỨC CỦA BẠN

TỰ KIỂM TRA

1. Động vật có xương sống và động vật có bao có chung đặc điểm
 - a. hàm thích nghi với cách thức dinh dưỡng.
 - b. mức độ đầu hoá cao.
 - c. sự hình thành nên các cấu trúc từ mào thần kinh.
 - d. có bộ xương trong cùng một hộp sọ.
 - e. một dây sống và một ống thần kinh lưng.
2. Một số động vật sống cách đây khoảng 530 triệu năm giống cá lưỡng tiêm nhưng có não bộ và hộp sọ. Những động vật này có thể đại diện cho
 - a. động vật có dây sống đầu tiên.
 - b. một "mắt xích" bị mất giữa các loài đuôi sống và đầu sống.
 - c. những loài có sọ thời kỳ đầu.
 - d. thú túi.
 - e. động vật có hàm nhưng không phải động vật 4 chân.
3. Loài nào sau đây có thể coi như tổ tiên chung gần nhất của động vật bốn chân hiện sống?
 - a. loài cá có vây thoi, sống ở vùng nước nông mà các phần phụ của nó được nâng đỡ bởi các xương tương tự như xương của động vật có xương sống trên cạn
 - b. loài cá da tấm có giáp và hàm với hai đôi phần phụ.
 - c. một loài cá vây tia cổ có xương phát triển để nâng đỡ cho đôi vây chẵn của nó
 - d. một loài loài kỳ giông có chân được nâng đỡ bởi bộ xương bằng xương nhưng di chuyển bằng cách uốn thân hai bên theo kiểu điển hình của cá
 - e. một loài ếch giun sống trên cạn mà đặc điểm không chân của nó là do tiến hoá thứ sinh

4. Động vật có vú và các loài chim hiện sống có cùng những đặc trưng chung sau đây, ngoại trừ
 - a. nội nhiệt.
 - b. có nguồn gốc từ một tổ tiên chung có màng ối.
 - c. ống thần kinh lưng.
 - d. tổ tiên chung là thằn lằn cổ (Archosauria).
 - e. trứng có màng ối.
5. Không giống như thú nhai, cả thú huyết và thú túi đều
 - a. thiếu núm vú.
 - b. có sự phát triển phôi ở bên ngoài tử cung mẹ.
 - c. đẻ trứng.
 - d. được tìm thấy ở Australia và châu Phi.
 - e. chỉ bao gồm các loài ăn côn trùng và ăn thực vật.
6. Nhánh tiến hoá nào sau đây không bao gồm con người?
 - a. bò sát một cung bên
 - b. cá vây thịt
 - c. bò sát hai cung (có hai hố thái dương)
 - d. động vật có sọ
 - e. cá xương
7. Khi các loài thuộc nhóm người hominin tách nhánh khỏi các loài linh trưởng khác, đặc điểm nào sau đây xuất hiện đầu tiên?
 - a. xương hàm thu nhỏ lại
 - b. ngôn ngữ
 - c. đi bằng hai chân
 - d. tạo ra các công cụ đá
 - e. não bộ lớn

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

LIÊN HỆ VỚI TIẾN HOÁ

8. Hãy xác định một đặc điểm đặc trưng để xếp con người là thành viên trong từng nhánh tiến hoá sau: sinh vật nhân thực, động vật, động vật có miệng thứ sinh, động vật có dây sống, động vật có xương sống, động vật có hàm, động vật có màng ối, động vật có vú, linh trưởng.

TÌM HIỂU KHOA HỌC

9. **HÁY VẪ** Như là một hậu quả của riêng kích thước, các sinh vật lớn có xu hướng có não bộ lớn hơn những sinh vật nhỏ, tuy nhiên, một số sinh vật có não bộ lớn hơn đáng kể so với kích thước não bộ của một động vật có cùng kích cỡ. Có những chi phí cao liên quan tới sự phát triển và duy trì não bộ lớn tương đối so với kích thước cơ thể.
 - (a) Các dẫn liệu hoá thạch cho thấy những xu hướng mà ở đó não bộ lớn tương đối so với kích thước cơ thể đã tiến hoá trong các nhánh nhất định, bao gồm cả nhóm người hominin. Ở những nhánh này, bạn có thể suy ra điều gì có tầm quan trọng tương đối giữa chi phí và và lợi ích của não bộ lớn?
 - (b) Hãy đưa ra giả thuyết bằng cách nào chọn lọc tự nhiên có thể thiên về tiến hoá của não bộ lớn nếu bỏ qua những chi phí để duy trì não bộ lớn như vậy?
 - (c) Dữ liệu về 14 loài chim được ghi dưới đây. Vẽ đồ thị cho các số liệu này, bằng cách đặt độ lệch từ kích thước não lên trục x và tỷ lệ từ vong lên trục y. Kết luận gì về mối quan hệ giữa kích thước não bộ và tỷ lệ tử vong?

Độ lệch từ kích thước não kỳ vọng *	-2,4	-2,1	2,0	-1,8	-1,0	0,0	0,3	0,7	1,2	1,3	2,0	2,3	3,0	3,2
Tỷ lệ tử vong	0,9	0,7	0,5	0,9	0,4	0,7	0,8	0,4	0,8	0,3	0,6	0,6	0,3	0,6

* Giá trị âm cho thấy kích thước não nhỏ hơn kỳ vọng; giá trị dương cho thấy kích thước não lớn hơn kỳ vọng.
 Nguồn: D. Sol et al., Big-brained birds survive better in nature. *Proceedings of Royal Society B* 274:763-769 (2007).