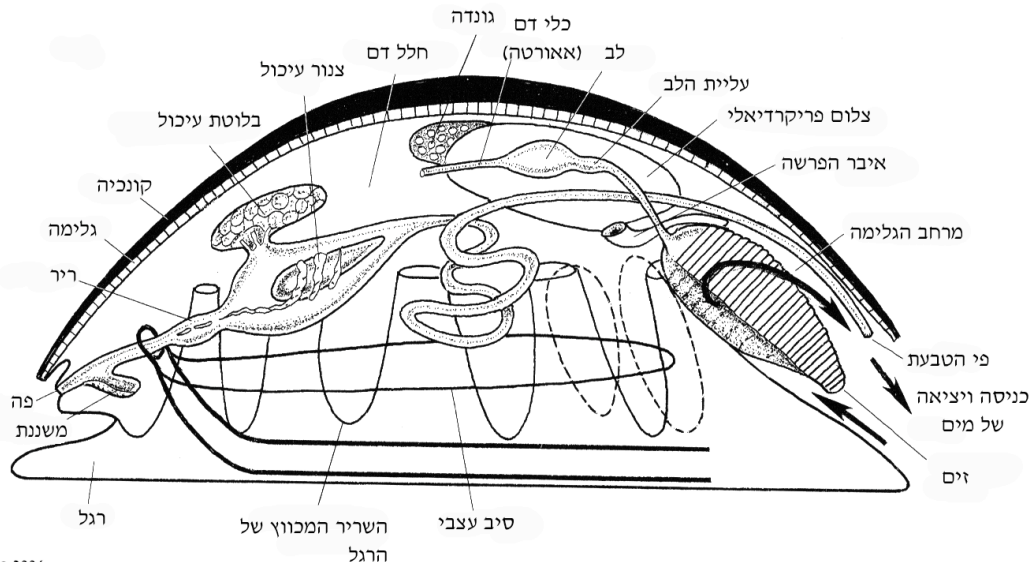


מעבדה מס' 5 - רכיכות (Mollusca)

מערכת הרכיכות היא המערכת השניה בגודלה בעולם החי, והמערכת בעלת מבנה הגוף המורכב והמגוון ביותר מבין אלו שנתקלנו בהן עד כה. למרות השונות הגדולה בין כ-100,000 המינים במערכת זו, ניתן לראות את המגוון כולו כסדרת וריאציות על נושא בסיסי שמור יחסית. הרכיכות מתאפיינות בדגם גוף בלתי-סגמנטלי (אם כי יש יוצאים מן הכלל, בהם נדון בהמשך), שלוש שכבות נבט, וחלל גוף (צלום).

מאפייני הגוף היחודיים לרכיכות הם בראש ובראשונה קיומה של קונכיה גירנית (שאבדה בקבוצות מסוימות). הקונכיה מופרשת על ידי מבנה אופייני המכונה גלימה mantle. מתחת לגלימה ישנו מרחב גלימה mantle cavity שהוא המשכי לסביבה וממלא תפקידים חשובים בקבוצות השונות של הרכיכות. בתוך חלל זה נמצאים זימים דמויי מסרק לנשימה ctenidia, פתחי מערכת המין, ומערכת ההפרשה, והוא משמש מרחב מסתור בקבוצות בהן בעל החיים יכול להתכנס בתוך הקונכיה. לתזונה קיים מבנה אופייני ויחודי, המשנתן radula. זוהי מעין לשון המכוסה שיניים זעירות עשויות כיטין chitin (פולימר סוכרי קשיח שנפגוש שוב אצל פרוקי-הרגליים). המשנתן משמשת באופן פרימיטיבי לגרוד מזון מפני השטח. אך בקבוצות מסוימות היא התמחתה לטיפוסי הזנה שונים וקיבלה יכולת לחתוך, ללפות ואף לדקור את המזון. המבנה הטיפוסי האחרון של הרכיכות הוא הרגל (או ראש-רגל) - איבר שרירי, גחוני לרוב, המשמש לתנועה או להצמדות למצע. הרגל כוללת מספר גדול של בלוטות מפרישות ריר לביצוע מטלות אלו.



From Moore 2006

מבנה סכמטי של רכיכה

בנוסף למרחב הגלימה ישנו חלל דם **haemocoel** המקיף את מערכת העיכול ומשמש חלק ממערכת ההובלה. חלל הצלום מנוון ומקיף רק את מערכת הדם (צלום פריקרדיאלי **pericardial**). הדם מתחמצן על ידי הזימים במרחב הגלימה. משם הדם מוזרם על ידי הלב, למעשה צינור דם עם התעבות שרירית, ונשפך לתוך חלל הדם במערכת של צנורות וגתות¹ גדולות חסרות דיפון תאי. מערכת דם כזו מכונה מערכת דם פתוחה. בדרכו חזרה אל הזימים, עובר רוב הדם דרך מערכת ההפרשה. שם הוא עובר דרך מערכת לב-כליה, מסונן ומועבר חזרה למרחב הגלימה.

הרבייה כמעט תמיד מינית. המצב הבסיסי הוא בעל חיים חד מיני, ושני מינים נפרדים, אך ישנן גם קבוצות רבות בהן הפרטים הם דו-מיניים. ההפריה היא חיצונית ברכיכות הימיות, ופנימית בכל הרכיכות יבשתיות וברוב הרכיכות של מים מתוקים. בהפריה חיצונית תוצרי מערכת המין מופרשים אל תוך מרחב הגלימה ומשם מופרשים תאי המין למים הסובבים, או במקרים בודדים, שם מתבצעת ההפריה. ברוב הרכיכות הימיות העובר מתפתח לפגית ציצנית **trochophore larva** הדומה מאוד לזו של התולעים הטבעתיות. לעתים יש שלב לרוולי נוסף, היחודי לרכיכות ומבונה מפרשית **veliger**.

דגם הגוף הבסיסי המתואר לעיל מהוה בסיס לשינויים בכל אחת מן המחלקות במערכה. בחלקן, דגם הגוף המקורי נשמר והוא ברור לעין, באחרות יש צורך בניתוח אבולוציוני ומורפולוגי מעמיק בכדי לזהות את המבנים השמורים. בשל המגוון העצום בקבוצה זו לא ניכנס לפירוט רב, והתלמידים המתעניינים מופנים לספרות הנרחבת בנושא. הקבוצות העיקריות ברכיכות הן:

חלזונות **Gastropoda** - בעלי דגם גוף רכיכתי "קלאסי". הרגל משמשת לתנועה על המצע. הקונכיה גבית. פיתול במהלך ההתפתחות העוברית מביא את מרחב הגלימה לצד הקדמי.

סילוניות (דיונונים ותמנונים) **Cephalopoda** - דגם גוף המהווה שינוי מהותי על בסיס דגם הגוף המקורי. הקונכיה לרוב מנוונת או חסרה לחלוטין. אברי חוש ומערכת עצבים מפותחים ביותר. טורפים פעילים.

צדפות **Bivalvia** - מינים ישיבים בהם הקונכיה מורכבת משתי קשוות נפרדות הנפתחות ונסגרות באמצעות שרירים. הרגל משמשת להתחפרות למצע. הגלימה מקיפה את הגוף משני הצדדים, אין משננת.

בהמשך נפרט על כל אחת מקבוצות אלו. בנוסף יש כמה קבוצות שוליות יותר אותן רק נזכיר ללא פירוט:

לוחיתניים **Aplacophora** - קבוצה של רכיכות דמויות תולעת ללא קונכיה. וקרוביהן, תלומי רגל

Chaetodermomorpha - רכיכות מתחפרות שאיבדן את הרגל. בעלות קונכיה הבנויה ממחטים **spicules**.

כותנות ים (כיטוניים) **Polyplacophora** - קבוצה בעלת סדרה של שמונה לוחיות לאורך הגב, ורגל הדומה לרגל של החלזונות.

Monoplacophora - קבוצה שנחשבה כנכחדת עד שלפני כחצי מאה נמצאו מספר קטן של מינים החיים במעמקי הים. כוללים מספר אברים המופיעים בחזרות פסאודו-סגמנטליות. יש הרואים בהם, יחד עם כותנות הים לעיל, עדות למוצא סגמנטלי מקורי של הרכיכות, אך הסתכלות מעמיקה יותר מעלה שבשתי הקבוצות

1. גת **sinus** - חלל אגירה לנוזל. בדרך כלל מתייחס לחלל דם.

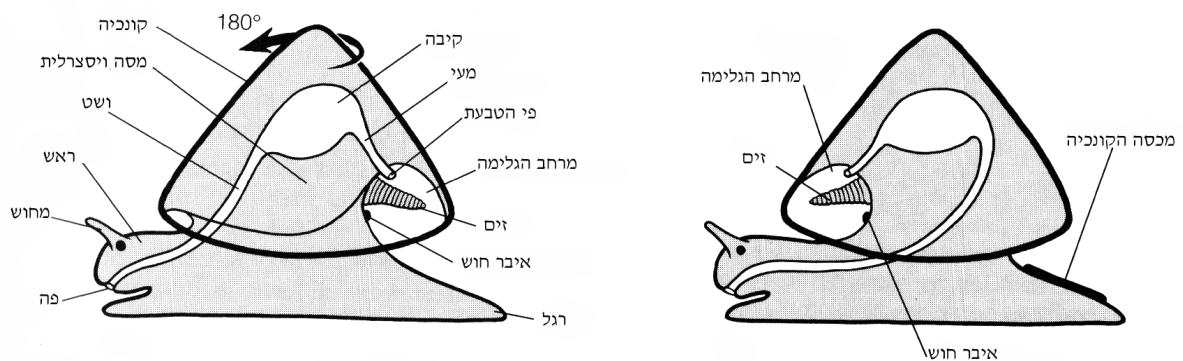
המבנה אינו סגמנטלי אמיתי, ובלאו הכי אינו מייצג דגם גוף פרימיטיבי, אלא התפתחות אבולוציונית מאוחרת.

שיני ים **Scaphopoda** רכיכות מתחפרות בעלות קונכיה צינורית הפתוחה משני צידיה. חיות כולן בים עמוק עד עמוק מאוד.

Gastropoda חלזונות

הקבוצה הגדולה והמגוונת מבין הרכיכות. כוללת מינים החיים בים, במים מתוקים וביבשה. מגוון עצום של התאמות לתזונה. ישנן קבוצות שאיבדו את הקונכיה גם בקרב המינים הימיים וגם בקרב מינים היבשתיים. רובם ככולם משתמשים ברגל ארוכה ושטוחה הפונה אל המצע כאמצעי תנועה עיקרי. התנועה היא על ידי הפרשה של ריר והחלקה על גביו באמצעות גלים של התכווצות שרירים. הראש מפותח וכולל מספר אברי חוש - עיניים ומשושות חישה וטעם. מערכת העצבים המרכזית מרוכזת במספר גנגליונים במוח, ונמשכת לאורך הרגל דרך זוג סיבי עצב אורכיים **pedal nerve cords**, עם מספר זוגות גנגליונים בעלי תפקידים ספציפיים באזורים שונים.

המאפיין הטיפוסי והמעניין ביותר בדגם הגוף של החלזונות הוא קיומו של פיתול גוף **torsion** המתרחש במהלך ההתפתחות הדרווליות. הפיתול מסובב את הגלימה, הקונכיה ומרחב הגלימה ב- 180° יחסית לרגל. דבר זה מביא את פתח חלל הגלימה קדימה (ועמו את פתח פי הטבעת) ואת הזימים אל מעל לראש. הפיתול גורם גם לסלסול של סיבי העצב במערכת העצבים המרכזית לצורת 8. בנוסף, מערכת העיכול מקבלת צורת U כשהמזון הולך אחורה מן הפה ואחר-כך חזרה קדימה אל פי הטבעת. בחלק מן הקבוצות יש חזרה משנית של הפיתול ב- 90° , כך שחלק ממבני הגוף יושבים באופן בלתי סימטרי בצד ימין של הגוף. שינוי מורפולוגי נוסף, אך בלתי קשור הוא סלסול של גוש הקרביים (המסה הויסצרלית) המהווה את עיקר הגוף, אשר מתבטא בעיקר בסלסול של הקונכיה ובגדילה באופן ספירלי של הגוש.

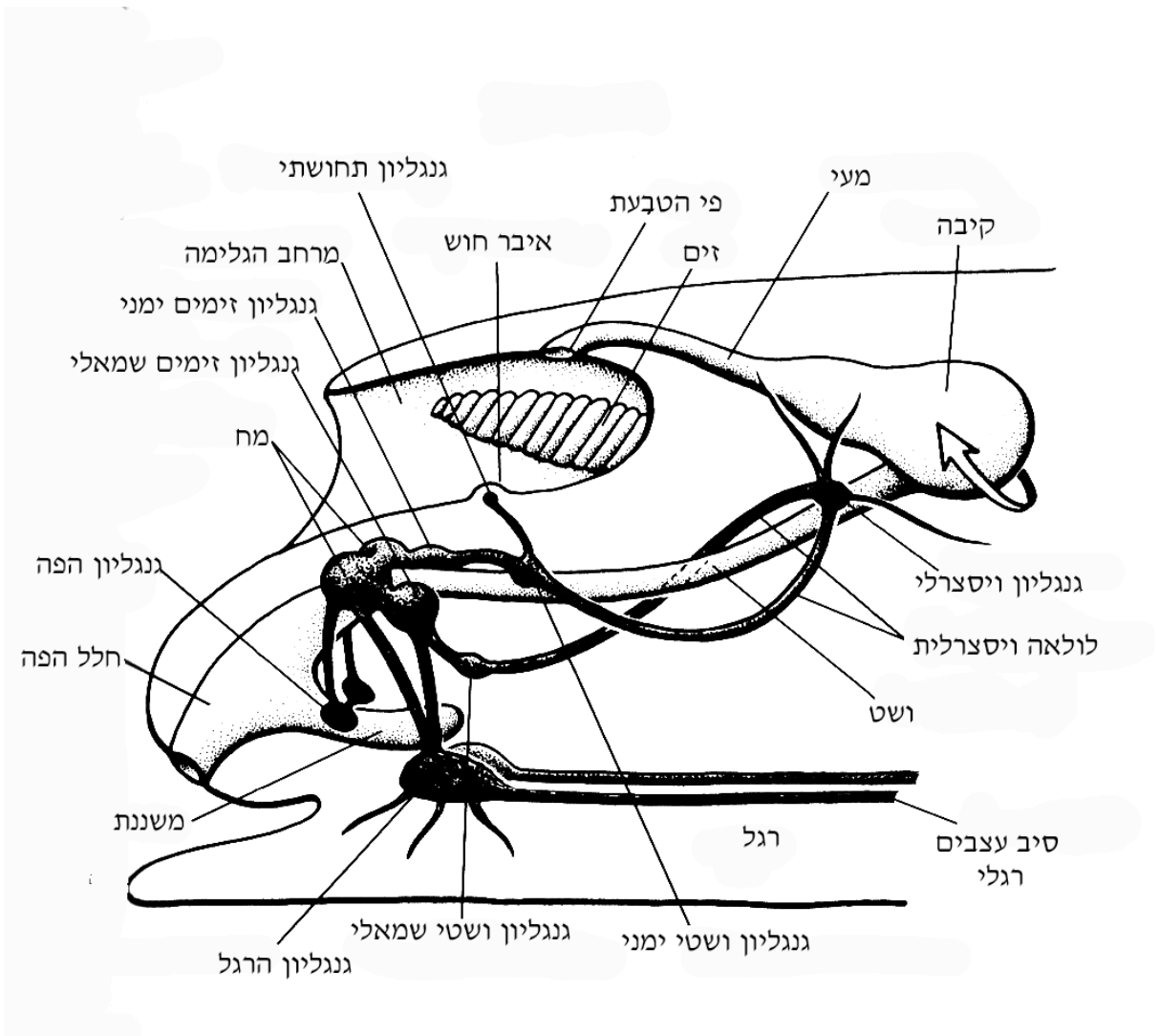


שינויים בדגם הגוף של החלזונות בעקבות פיתול הגוף

ה-**Prosobranchia** מייצגים את מבנה הגוף הפרימיטיבי ביותר בחלזונות, אך אינם קבוצה אמיתית (כלומר בני הקבוצה אינם בהכרח הקרובים ביותר פילוגנטית). הם כוללים את רוב החלזונות הימיים (כולל צלחיות ושאר חלזונות לא מסולסלים). הזימים פונים קדימה (וזו המשמעות של שמם) ומקבלים זרם של מים

נקיים בעת התנועה. מאידך גם הפסולת מופרשת קדימה, בעיה הנפתרת בקבוצות מסוימות על ידי יצירת פתחי אנוס משניים בצד, או יכולת לקפל ולפרוש את האנוס על פי הצורך.

חינניות ים **Opisthobranchia** הם קבוצה קטנה יותר, בה ישנה חזרה חלקית של הפיתול, והזימים פונים אחורה. שרידים לקיומו של פיתול קיימים עדיין במבנה מערכת העצבים. רבים מבני קבוצה זו איבדו את הקונכיה באופן מלא או חלקי, כך שאין מגבלה על הגעת מים נקיים לזימים. הקבוצה כוללת את חשופיות הים וביניהן כמה מבעלי החיים הצבעוניים והיפים ביותר באוקיינוסים.



האזור הקדמי בגוף החלזון, כולל מערכת העצבים המרכזית

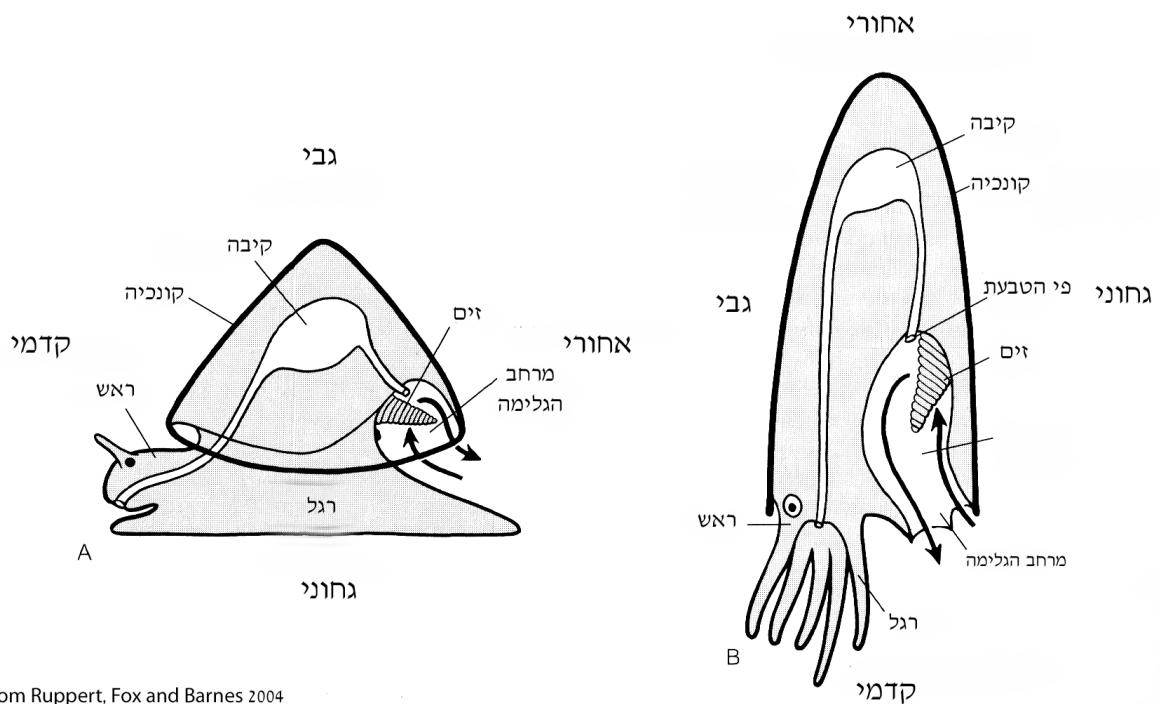
שבוליים **Pulmonata** הם רובם יבשתיים, ואלו שאינן יבשתיים חזרו למים מתוקים באופן משני. מרחב הזימים עבר מודיפיקציה והפך לחלל מלא אויר המדופן ברשת של נימים הנמצאים קרוב לפני השטח תחת אפיתל לח. מבחינה פונקציונלית מרחב הגלימה הפך למעשה לריאות. בנציגים המימיים הנשימה היא לרוב עדיין באמצעות ריאות, והם נאלצים לחזור לפני השטח ולקחת בוועת אויר מדי פעם. גם בקבוצה זו יש מינים שאיבדו את הקונכיה - חשופיות היבשה. ההתפתחות ישירה ללא שלב לרוולי.

בשתי הקבוצות האחרונות כולם דו-מיניים, כשהסבר המקובל הוא שבגלל תנועתם האיטית, הסיכוי למצוא בן זוג הוא קטן יותר, ולכן יש יתרון לדו-מיניות ואף ליכולת להפריה עצמית. לעומת זאת ב-Proso-branchia ניתן למצוא את כל טיפוסי הרבייה; חד-מיניות עם הפריה חיצונית, חד-מיניות עם הפריה פנימית, דו-מיניות עוקבת (הפרט מתחיל כזכר והופך בהמשך לנקבה) ודו-מיניות בו-זמנית.

Cephalopoda - סילוניות: דינונים, תמנונים ונאוטילוסים.

לקבוצה זו יש היסטוריה אבולוציונית ארוכה ומתועדת היטב עם עשרות אלפי מינים מאובנים. כיום מוכרים רק כ-750 מינים שונים. עם זאת, נהוג לומר שהסילוניות מהוות את פסגת הרכיכות מבחינת המורכבות המורפולוגית, מערכת העצבים המפותחת וההתמחות יחסית לדגם הגוף הבסיסי.

לרוב הסילוניות החיות כיום אין כלל קונכיה, או שהיא קיימת כשריד מנוון בתוך הגוף. הציר הגבי-גחוני מוארך מאוד והופך לציר הגוף העיקרי. הצד הגבי, בו נמצאת במקור הקונכיה הופך לקצה האחורי. סביב הפה מתפתחות זרועות מוארכות. הגלימה עוטפת את רוב הגוף, ואילו מרחב הגלימה מתמחה ומפתח משפך צר דרכו בעל החיים פולט מים בזרם חזק המאפשר תנועה "סילונית" בכיוון ההפוך.



from Ruppert, Fox and Barnes 2004

שינויים בדגם הגוף של הסילוניות ביחס לדגם הגוף הכללי של רכיכות

מערכת העצבים המרכזית בסילוניות היא המורכבת והמפותחת ביותר בקרב כל חסרי החוליות. יש להם יכולת עיבוד חושית מורכבת, תקשורת בין פרטים, יכולת למידה וזיכרון, והתנהגות מפותחת מאוד. העיניים דומות במורכבותן וביכולתן האופטית לעיניים בחולייתנים, למרות מוצאן האבולוציוני הנפרד (דוגמא בולטת לתופעה אבולוציונית המכונה אבולוציה מתכנסת convergence).

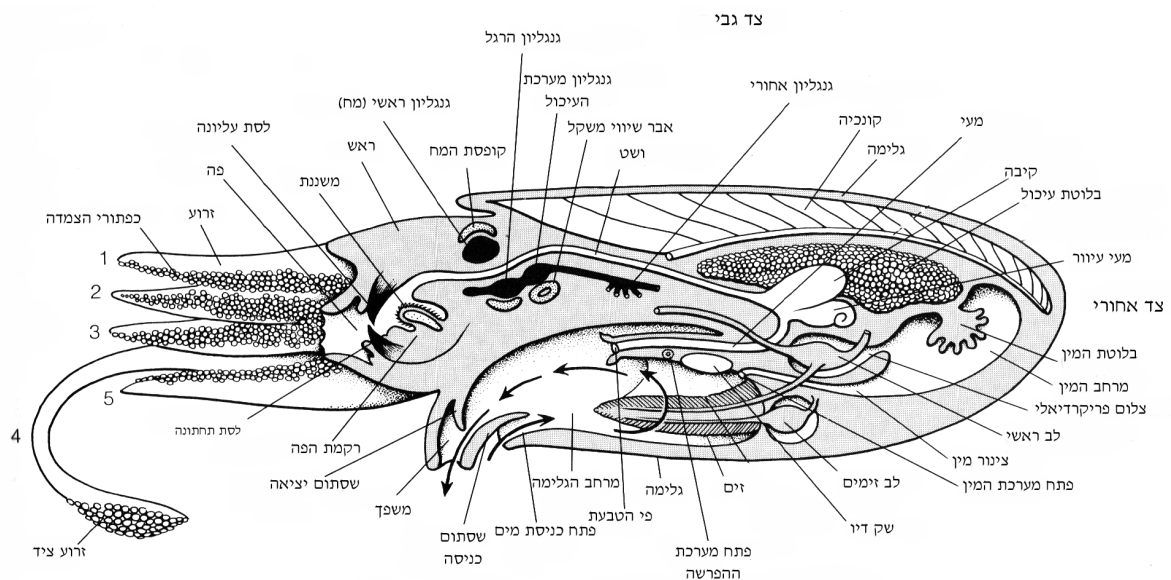
מערכת הדם במחלקת הסילוניות היא מערכת דם סגורה. כלומר, כל תנועת הדם היא בכלי דם מדופני אפיתל, ואין זרימה של דם לתוך גתות. החיבור בין עורקים לורידים הוא באמצעות נימים המגיעים לרקמות - התכנסות אבולוציונית נוספת לחוליתנים. ישנו לב מרכזי ושני לבבות זימים **branchial hearts** המזרימים את הדם בלחץ גבוה יחסית. חמצון הדם נעשה בזימים, אך גם בדופן הגוף.

הסילוניות כולן חד-מיניות. ההפריה היא בהזדווגות לא ישירה (לעתים בעקבות מופע חיזור), כלומר הזכר מעביר קופסית זרע **spermatophore** לנקבה, ואז ההפריה היא לרוב במרחב הגלימה. הביצים המופרות מוטלות בדרך כלל במבנה מיוחד; קופסית קשיחה, שרוך גילטיני, מקבץ ביצים דבוקות יחד וכיוצא באלו. הביצים גדולות יחסית לרכיכות אחרות וההתפתחות היא ישירה ללא שלב לרוולי.

Ammonoidea - אמוניטים הם בעלי חיים המוכרים רק כמאובנים. הם היו בעלי קונכיה מחולקת למדורים. בקבוצות מסוימות הקונכיה היתה סלילנית ובאחרות ישרה.

Nautiloidea - הנאוטילוסים דומים במבנה הגוף לאמוניטים. כיום קיים רק סוג אחד הכולל חמישה מינים, והוא הסילונית הקיימת היחידה שהיא בעלת קונכיה חיצונית. המדורים בקונכיה מלאים אוויר, והנאוטילוס יכול לשנות את צפיפותו על ידי שינויים בלחץ האוויר במדורים, ועל-ידי כך לשנות את יכולת הציפה שלו.

Decapoda - דיונונים. בעלי עשר זרועות (לעתים שתיים ארוכות ושמונה קטנות). ביניהם חסרי החוליות הגדולים ביותר. שרידי הקונכיה מהווים שלד תמיכה פנימי. בעלי יכולת שחיה גבוהה, ולמעשה מתפקדים כמו דגים. לחלקם התפתחו סנפירים בצידי הגוף המשמשים לתנועה. צורת תנועה נוספת שהתפתחה לרמה גבוהה במיוחד בדיונונים היא תנועה סילונית, בה שרירי הגלימה מתכווצים בחוזקה והודפים מים החוצה מחלל הגלימה על מנת לאפשר תנועת בריחה מהירה.



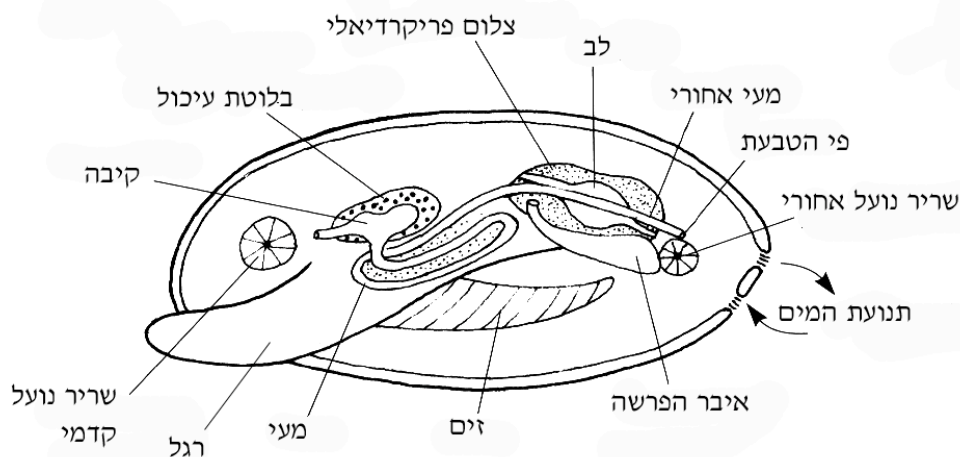
From Ruppert, Fox and Barnes 2004

מבנה הגוף בדיונון

Octopoda - תמנונים. ברובם שוכני קרקעית וחסרי תמיכה שלדית כלשהי. בעלי שמונה זרועות גמישות מאוד, עם יכולת תנועה כמעט בלתי מוגבלת. בתמנונים ובדיונונים העור כולל תאי פיגמנט מיוחדים - **chromatophores** היכולים להתכווץ ולהתרחב באמצעות בקרה ממערכת העצבים ולגרום לשינוי צבע כמעט מידי (להבדיל מזיקיות למשל, שם הבקרה היא הורמונלית ואיטית בהרבה).

Bivalvia - צדפות

האבולוציה של הצדפות פנתה לכיוון ההפוך מן האבולוציה של הסילוניות. במקום להתמחות בתנועה וציד, הצדפות התמחו באורך חיים ישיב ובהגנה מקסימלית. הקבוצה מיוצגת על ידי כ-8000 מינים, כאשר מספר הפרטים בחיות נפוצות אלו גם הוא מאוד גדול. רוב המינים ימיים וחלקם חיים במים מתוקים. בכל הצדפות הגוף נעטף בשני לוחות גירניים (קשוות **valves**). הראש נעלם לחלוטין ועימו המשננת ורוב אברי החוש. הזימים **ctenidia** מתפתחים משמעותית ומשמשים כאן גם לאיסוף מזון על ידי סינון. מבנה הגוף מותאם להתחפרות במצע רך, אם כי ישנם מינים שהתמחו באופן משני להצמדות למצע קשה. באילו, הרגל משמשת לעתים להצמדות למצע באמצעות רשת סיבים **byssus**. ישנם גם מספר מיני צדפות בעלי יכולת תנועה מוגבלת.



from Moore 2006

מבנה הגוף בצדפות

הגלימה צמחה משמעותית לזוג אונות רחבות המכסות את כל בעל החיים ומפרישות את שתי הקשוות. המפרק בין הקשוות הוא הצד הגבי, וציר הסימטריה מפריד בין ימין לשמאל. ברוב המינים הקשוות זהות זו לזו, אך יש גם מינים א-סימטריים. בדרך כלל יש פתח כניסה גחוני ופתח יציאה גבי למים, הנמצאים שניהם בחלק האחורי של הגוף. תנועת המים מאווררת את הזימים ומביאה חלקיקי מזון המסוננים גם הם בזימים.

חלל הגלימה גדול וכולל בתוכו את הזימים ואת פתח מערכת העיכול. שני שרירים נועלים, אחד קדמי ואחד אחורי מחזיקים את הקשוות סגורות. גיד במפרק בין הקשוות פותח את הצדפה כשהשרירים הנועלים נרפים.

מערכת הדם פתוחה עם לב מרכזי אחד. מערכת ההפרשה היא מטיפוס לב-כליה האופייני למערכה. איברי החוש הם מינימלים, וכוללים חישה כימית ומגע. במסרקים *Pectiniodea* (scallops) יש מספר גדול של עיניים לאורך שולי הגלימה. המסרקים הן גם בין הצדפות היחידות שיש להן יכולת תנועה. התנועה היא על ידי פתיחה וסגירה מהירות של הקשוות. מערכת העצבים המרכזית פשוטה וכוללת מספר קטן של גנגליונים זוגיים.

הצדפות רובן ככולן חד-מיניות. הרבייה היא לרוב חיצונית על ידי שחרור תאי זרע וביצית לתוך המים, אם כי במקרים מסוימים ההפריה היא בתוך מרחב הגלימה והעוברים מודגרים שם. פגית ציצנית מתפתחת לפגית מטיפוס מפרשית ושוחה במים עד להתישבות. בצדפות מים מתוקים אין שלב ציצנית ומפרשית.