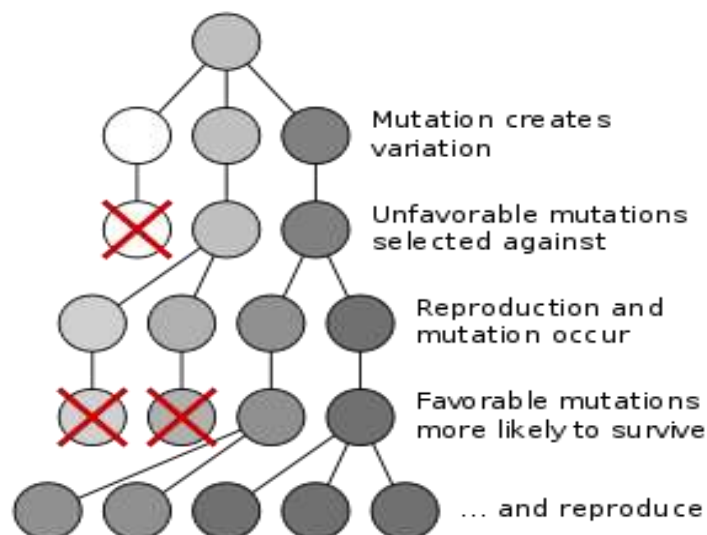


Chương 10. MỐI QUAN HỆ GIỮA PHÁT SINH CÁ THỂ VÀ PHÁT SINH CHUNG LOẠI

10.1. Hướng tiến hoá của sự phát sinh cá thể

Từ quan điểm của thuyết tân Darwin, tiến hóa xảy ra khi có những thay đổi trong tần số alen trong một quần thể sinh vật giao phối. Chẳng hạn, alen quy định màu đen trong một quần thể bướm trở nên phổ biến hơn. Các cơ chế có thể dẫn tới sự thay đổi tần số alen bao gồm chọn lọc tự nhiên, dịch chuyển di truyền, trung chuyển di truyền, đột biến và dòng gen.



Hình 5. Đột biến kèm theo chọn lọc tự nhiên, sinh ra một quần thể với màu tối hơn.

a. Đột biến chệnh lệch

Bên cạnh việc là một nguồn quan trọng của biến dị, đột biến cũng đóng vai trò là một cơ chế tiến hóa khi có những xác suất khác nhau ở mức độ phân tử cho các đột biến khác nhau xảy ra, một quá trình được gọi là chệnh lệch đột biến (*mutation bias*). Nếu hai kiểu gen, chẳng hạn một với nucleotid G và một với nucleotid A ở cùng một vị trí, có cùng giá trị thích nghi, nhưng đột biến từ G tới A xảy ra thường xuyên hơn từ A tới G, thì kiểu gen có A sẽ có xu hướng tiến hóa. Những chuyển dịch đột biến chệnh lẩn và xóa bỏ trong các nhóm quần thể khác nhau có thể dẫn đến sự tiến hóa trong các kích thước bộ gen khác nhau. Sự chệnh lệch về phát triển hoặc đột biến cũng quan sát thấy trong tiến hóa về hình thái. Chẳng hạn, tùy theo kiểu gen, đột biến về sau có thể gây ra sự đồng nhất di truyền của các tính trạng trước đó do môi trường gây ra.

Các hiệu ứng chệnh lệch đột biến xếp chót so với các quá trình khác. Nếu chọn lọc khuyến khích một trong hai loại đột biến, nhưng không có lợi ích phụ nào đối với việc có cả hai, thì đột biến sẽ xảy ra thường xuyên nhất là cái mà hầu như trở thành cố định trong một quần thể. Những đột biến dẫn đến mất chức năng của một gen phổ biến hơn nhiều những đột biến tạo ra một gen mới, hoạt động đầy đủ. Hầu hết đột biến mất chức năng bị chọn lọc phủ nhận. Nhưng khi sự chọn lọc yếu ớt, các chệnh lệch đột biến dẫn tới mất chức năng có thể ảnh hưởng tới tiến hóa. Chẳng hạn, các chất sắc tố không còn có ích khi động vật sống trong cá hang động tối tăm, và có xu hướng mất đi. Loại mất chức năng

này có thể xảy ra do chênh lệch di truyền và/hoặc bởi chức năng đó có một cái giá (nghĩa là một tính trạng tốt khác bị kìm hãm do nó), và khi lợi ích của chức năng ấy không còn, chọn lọc tự nhiên sẽ làm nó biến mất. Sự mất khả năng hình thành bào tử ở loài vi khuẩn *Bacillus subtilis* trong quá trình tiến hóa trong phòng thí nghiệm được cho là do chênh lệch tiến hóa tạo nên hơn là sự chọn lọc tự nhiên chống lại sự trả giá của việc duy trì khả năng hình thành bào tử vốn có. Khi không có sự chọn lọc mất chức năng nào, tốc độ mà chọn lọc tiến hóa phụ thuộc nhiều vào tốc độ đột biến hơn là trong kích thước quần thể hiệu dụng của nó, cho thấy rằng nó được dẫn dắt bởi chênh lệch đột biến hơn là dịch chuyển di truyền.

b. Trôi dạt di truyền

Trôi dạt di truyền (*genetic drift*, cũng còn gọi là sự phiêu bạt gen) là sự thay đổi tần số tương đối của các alen trong một quần thể, thường do yếu tố ngẫu nhiên (thiên tai, thảm họa nhân tạo...) làm nhiều cá thể trong quần thể bị chết hoặc không sinh sản được, hay phải phiêu bạt do phát tán bị động. Cũng có khi trôi dạt di truyền xảy ra do sai sót lấy mẫu ở các alen.

Kết quả là, khi các yếu tố chọn lọc khác không tác động hoặc tương đối yếu, thì tần số alen có khuynh hướng "dịch chuyển" ngẫu nhiên lên hoặc xuống theo một đường zig zag ngẫu nhiên trong đồ thị biểu diễn tần số của chúng (xem hình bên mô tả). Sự dịch chuyển này sẽ ngừng khi alen nào đó trở nên ổn định về tần số, hoặc biến mất khỏi quần thể, hay bị thay thế hoàn toàn bởi alen khác. Kết quả là có alen "tốt" có thể bị loại bỏ hoàn toàn hoặc ngược lại có alen "xấu" lại "may mắn" được củng cố và tăng tần số, hoàn toàn do may rủi ngẫu nhiên. Do đó, hiện tượng này có thể sinh ra hai quần thể vốn cùng loài và có cấu trúc di truyền tương tự nhau lại tách biệt nhau rồi trở thành hai quần thể có tập hợp các alen khác nhau.

Mô phỏng một sự dịch chuyển di truyền của 20 alen không liên kết trong các quần thể có 10 (trên) và 100 (dưới) cá thể. Dịch chuyển đối với sự cố định nhanh hơn trong các quần thể nhỏ hơn.

Việc đánh giá mức độ quan trọng tương đối của chọn lọc và các quá trình trung hòa khác thường khá khó khăn. Mức độ quan trọng so sánh của các lực có hoặc không có tính thích nghi trong việc dẫn dắt sự thay đổi có tính tiến hóa là một lĩnh vực hiện đang được nghiên cứu.

10.2. Phát sinh cá thể là kết quả của phát sinh chủng loại- Định luật phát sinh sinh vật

Tiến hóa bằng chọn lọc tự nhiên là quá trình mà nhờ nó các đột biến di truyền tăng cường khả năng sinh sản trở nên phổ biến hơn và duy trì như vậy trong các thế hệ tiếp theo của một quần thể. Nó thường được gọi là một cơ chế "tự thân hiển nhiên" bởi nó là cần thiết để giải thích ba hiện tượng sau:

- Các biến dị di truyền tồn tại trong các quần thể sinh vật.
- Sinh vật sinh nở nhiều con non hơn là số có thể sống sót.
- Các con non khác nhau về khả năng sống sót và sinh sôi.

Những điều kiện này làm nảy sinh cuộc cạnh tranh giữa các sinh vật để sống sót và sinh sôi. Hậu quả là, những sinh vật nào có những tính trạng đem cho chúng ưu thế so với đối

thủ của chúng sẽ lan truyền các tính trạng có lợi này, trong khi những tính trạng không tạo nên lợi thế không được truyền cho thế hệ kế tiếp.

Khái niệm trung tâm của chọn lọc tự nhiên là giá trị thích nghi của một sinh vật. Giá trị thích nghi được đo bằng khả năng sống sót và sinh sản của một sinh vật, thứ xác định quy mô phần đóng góp di truyền của nó cho thế hệ sau. Tuy nhiên, giá trị thích nghi không trùng với tổng số các con non: thay vào đó giá trị thích nghi được biểu thị bằng tỉ lệ thế hệ sau mang gen của một sinh vật. Nói cách khác, nếu một sinh vật có thể sinh tồn thành công và sinh sôi nhanh chóng, nhưng nếu con của nó đều quá nhỏ và yếu để sống sót, sinh vật này sẽ ít đóng góp di truyền cho các thế hệ tương lai và do đó có giá trị thích nghi thấp.

Nếu một alen tăng cường giá trị thích nghi nhiều hơn các alen khác của gen đó, thì qua mỗi thế hệ alen này sẽ trở nên phổ biến hơn trong quần thể. Những tính trạng này được gọi là "chọn lọc chấp nhận". Một số biểu hiện về tính trạng tăng cường thích nghi là sự sống sót được cải thiện và mức độ mắn đẻ được tăng cường. Trái lại, mức độ thích nghi thấp hơn gây ra bởi một alen có hại hoặc ít có lợi sẽ làm cho alen này trở nên hiếm hơn - chúng được gọi là "chọn lọc phủ nhận". Quan trọng là, mức độ phù hợp của một alen không phải là một đặc trưng cố định; nếu môi trường thay đổi, một tính trạng trước đây trung tính hoặc thậm chí có hại lại có thể trở nên có lợi và một số tính trạng từng có lợi nay trở nên có hại. Tuy nhiên, ngay cả nếu chiều hướng chọn lọc không đảo ngược theo cách này, các tính trạng đã bị mất trong quá khứ có thể không tái tiến hóa theo một cách y hệt (nội dung Định luật Dollo).

Quá trình chọn lọc tự nhiên trong một quần thể đối với một tính trạng có thể thay đổi qua nhiều giá trị khác nhau, như chiều cao, có thể phân làm ba loại hay ba hình thức. Thứ nhất là chọn lọc định hướng, đó là một sự chuyển dịch giá trị trung bình của tính trạng qua thời gian - chẳng hạn, các sinh vật từ từ trở nên cao thêm. Thứ hai là chọn lọc đột phá, một sự chọn lọc đối với các giá trị tính trạng cực đoan và thường dẫn tới việc hai giá trị đối lập nhau trở nên phổ biến hơn, trong khi giá trị trung bình bị loại bỏ. Điều này sẽ có nghĩa là khi những cá thể lùn hoặc cao có lợi thế, chứ không phải những cá thể có chiều cao trung bình. Cuối cùng, chọn lọc ổn định là chọn lọc chống lại các giá trị cực đoan ở cả hai phía, dẫn tới sự suy giảm phương sai quanh giá trị trung bình cũng như giảm đa dạng sinh học. Trong trường hợp chiều cao điều này có nghĩa là các cá thể sẽ từ từ trở nên có chiều cao xấp xỉ nhau.

Một trường hợp đặc biệt của chọn lọc tự nhiên là chọn lọc giới tính, tức sự chọn lọc đối với bất kì tính trạng nào tăng cường thành công trong việc kết đôi bằng cách tăng sự hấp dẫn của một sinh vật đối với những bạn tình tiềm năng. Các tính trạng tiến hóa thông qua chọn lọc giới tính là đặc biệt nổi bật ở con đực của một số loài, mặc dù các tính trạng như gạc sừng lớn, các tiếng gọi bạn tình hay màu sắc rực rỡ cũng sẽ thu hút các kẻ săn mồi, do đó đe dọa cơ hội sinh tồn của các cá thể con đực đó. Bất lợi về sinh tồn này được cân bằng lại bởi thành công về sinh sản cao hơn ở những tính trạng chọn lọc giới tính, khó đóng giả này.

Chọn lọc tự nhiên khiến cho tự nhiên hầu như trở thành một phép đo theo đó các cá thể và tính trạng của cá thể là ít hay nhiều khả năng sống sót. "Tự nhiên" theo nghĩa này là chỉ một hệ sinh thái, tức là một hệ thống trong đó các sinh vật tương tác với mọi yếu tố khác, vô sinh cũng như hữu sinh, trong môi trường cục bộ của chúng. Eugene Odum, một trong những người sáng lập nên sinh thái học, định nghĩa hệ sinh thái là "bất

kỳ đơn vị nào bao gồm tất cả các sinh vật... trong một diện tích cho trước tương tác với môi trường vật lý khiến cho một dòng năng lượng dẫn tới cấu trúc dinh dưỡng được xác định rõ ràng, đa dạng hữu sinh và vòng tuần hoàn vật chất (nghĩa là: sự trao đổi vật chất giữa các cơ thể sống và các yếu tố vô sinh) bên trong hệ thống". Mỗi quần thể trong một hệ sinh thái chiếm một khoảng không gian cư trú riêng biệt với các một quan hệ riêng biệt với các phần khác của hệ thống. Các mối quan hệ này liên quan tới lịch sử sự sống của sinh vật, vị trí của nó trong chuỗi thức ăn và phạm vi địa lý của nó. Cách hiểu theo nghĩa rộng này về tự nhiên cho phép các nhà khoa học phác họa các yếu tố cụ thể cùng nhau hình thành nên chọn lọc tự nhiên.

Chọn lọc tự nhiên có thể vận hành ở các mức độ tổ chức sinh học khác nhau, như gen, tế bào, cá thể sinh vật, nhóm sinh vật và loài. Chọn lọc có thể xảy ra ở nhiều mức độ đồng thời. Một ví dụ của chọn lọc xảy ra của chọn lọc xảy ra dưới cấp độ cá thể sinh vật là các gen gọi là transposon, chúng có thể sao chép và lan truyền trong toàn bộ kiểu gen. Sự chọn lọc ở mức độ cao hơn cá thể, như chọn lọc nhóm, có thể cho phép tiến hóa sự hợp tác, mà mục dưới sẽ bàn tới.

10.3. Phát sinh cá thể là cơ sở của phát sinh chủng loại- Thuyết phát sinh phôi thai chủng loại

Lý thuyết tiến hóa trung tính (Neutral theory of molecular evolution) đề xuất rằng hầu hết thay đổi tiến hóa là kết quả của sự củng cố ngẫu nhiên các đột biến trung tính. Xem chi tiết vấn đề này ở trang Thuyết tiến hoá trung tính. Một phiên bản mở rộng của thuyết này gọi là thuyết tiến hoá gần trung tính trong tiến hóa phân tử, trong đó một sự tiến hóa có thể là trung tính trong một quần thể nhỏ không nhất thiết phải trung tính trong một quần thể lớn. Các lý thuyết khác đề xuất rằng dịch chuyển di truyền bị lấn lướt bởi các lực ngẫu nhiên khác trong tiến hóa, như trung chuyển di truyền.

Thời gian cho một alen trung tính trở nên ổn định do dịch chuyển di truyền phụ thuộc vào kích thước quần thể, sự ổn định xảy ra càng nhanh nếu quần thể càng nhỏ. Số cá thể trong một quần thể không có tính chủ chốt, mà quan trọng là một đại lượng được gọi là kích thước quần thể hiệu dụng. Một quần thể hiệu dụng thường nhỏ hơn toàn quần thể bởi nó liên quan tới những yếu tố như mức độ giao phối cận huyết và giai đoạn trong vòng đời mà quần thể là nhỏ nhất. Kích thước quần thể hiệu dụng có thể không giống nhau đối với mọi gen trong cùng một quần thể.

10.4. Sự phát triển chủng loại các cơ quan

Sự tái tổ hợp cho phép các alen trên cùng một chuỗi DNA trở nên tách biệt nhau. Tuy nhiên, tốc độ tái tổ hợp thấp (xấp xỉ hai sự kiện mỗi nhiễm sắc thể trong một thế hệ). Kết quả là, các gen gần nhau trong một nhiễm sắc thể có thể không luôn luôn trộn xa khỏi nhau và các gen gần nhau có khuynh hướng được di truyền cùng nhau, một hiện tượng gọi là liên kết gen. Khuynh hướng này được xác định bằng cách tìm hiểu mức độ thường xuyên mà hai alen xuất hiện cùng nhau trong một nhiễm sắc thể riêng lẻ so với xác suất độc lập theo tính toán, gọi là sự phi cân bằng liên kết. Tập hợp những alen thường được di truyền trong một nhóm được gọi là một haplotype. Điều này là quan trọng khi một alen trong một haplotype là đặc biệt có lợi: chọn lọc tự nhiên có thể dẫn dắt một sự quét chọn lọc (loại bỏ các biến dị một cách nhanh chóng) cũng sẽ khiến các alen khác trong haplotype đó trở nên phổ biến hơn trong quần thể; hiệu ứng này gọi là trung chuyển di truyền (*genetic hitchhiking*) hay phác thảo di truyền. Phác thảo di truyền xảy ra do một

vài gen trung tính liên kết về mặt di truyền với các gen khác chịu sự chọn lọc có thể bị một kích thước quần thể hiệu dụng phù hợp chiếm một phần.

10.5. Sự hình thành các nhóm trong hệ thống phân loại

Một nhân tố tiến hóa khác là dòng gen (*gene flow*). Sự hiện diện hay vắng mặt của dòng gen làm thay đổi một cách căn bản tiến trình tiến hóa. Do tính phức tạp của sinh vật, bất kì hai quần thể tách biệt hoàn toàn nào về sau sẽ tiến hóa những điểm không tương thích về di truyền thông qua các quá trình trung tính, như trong mô hình Bateson-Dobzhansky-Muller, ngay cả nếu cả hai quần thể cơ bản vẫn giống hệt nhau xét về sự thích nghi đối với môi trường.

Nếu sự phân hóa di truyền giữa các quần thể phát triển, dòng gen giữa các quần thể có thể làm xuất hiện những tính trạng hay alen bất lợi trong quần thể địa phương và điều này dẫn sinh vật trong những quần thể đó tới chỗ tiến hóa những cơ chế ngăn ngừa sự giao phối với những quần thể có quan hệ xa về di truyền, cuối cùng làm xuất hiện của những loài mới. Do đó, sự hoán chuyển thông tin di truyền giữa các cá thể là hết sức quan trọng đối với sự phát triển của quan niệm loài sinh học.

Trong sự phát triển của phép tổng hợp hiện đại, Sewall Wright đã phát triển lý thuyết cân bằng chuyển dịch với nội dung là dòng gen giữa các quần thể tách biệt một phần là một khía cạnh quan trọng của tiến hóa thích nghi.

Tiến hóa ảnh hưởng tới mọi khía cạnh của hình thái và hành vi của sinh vật. Nổi bật nhất là những sự thích nghi về hành vi và thể chất riêng biệt là kết quả của chọn lọc tự nhiên. Những sự thích nghi này tăng cường giá trị thích nghi bằng các trợ giúp các hoạt động như tìm thức ăn, lẩn tránh kẻ săn mồi hay thu hút bạn tình. Các sinh vật cũng đáp ứng tiến hóa bằng việc hợp tác với nhau, thông thường bằng cách giúp đỡ họ hàng của chúng hay tham gia vào một quan hệ cộng sinh cùng có lợi. Trong dài hạn, tiến hóa sinh ra những loài mới thông qua sự phân tách các quần thể sinh vật tổ tiên thành những nhóm mới không hoặc không thể giao phối với nhau.

Những kết quả này của tiến hóa thường được phân chia làm đại tiến hóa (hay tiến hóa vĩ mô), là tiến hóa xảy ra ở cấp độ loài trở lên, như sự tuyệt chủng hay hình thành loài và vi tiến hóa (hay tiến hóa vi mô) là những thay đổi tiến hóa nhỏ hơn, như sự thích nghi trong một loài hay quần thể. Nhìn chung, đại tiến hóa có thể được xem như kết quả của vi tiến hóa trong thời gian dài. Do đó, sự khác biệt giữa hai hình thức tiến hóa này không phải là căn bản - mà đơn giản chỉ là thời gian tiến hóa. Tuy nhiên, trong đại tiến hóa, các tính trạng của toàn thể loài có thể quan trọng. Chẳng hạn, một lượng lớn biến thể giữa các cá thể cho phép một loài thích nghi nhanh với những điều kiện sống mới, làm giảm khả năng bị tuyệt chủng, trong khi một phạm vi địa lý rộng lớn gia tăng cơ hội hình thành loài, bằng cách làm cho một phần quần thể dễ trở nên tách biệt hơn. Theo nghĩa này, vi tiến hóa và đại tiến hóa có thể liên quan tới sự chọn lọc ở những mức độ khác nhau - vi tiến hóa vận hành ở gen và cá thể, khác với tiến trình đại tiến hóa như chọn lọc loài vận hành trên toàn thể loài và ảnh hưởng tới tốc độ hình thành và tuyệt chủng của nó.

Một quan niệm sai lầm phổ biến là tiến hóa có một mục đích hay kế hoạch dài hạn nào đó; một cách thực tiễn hơn thì tiến hóa không có mục đích dài hạn nào và không nhất thiết phải sinh ra mức độ phức tạp lớn hơn. Mặc dù các loài phức tạp đã tiến hóa nên, chúng xảy ra như một hiệu ứng phụ của số lượng sinh vật tổng thể tăng lên và các dạng sống đơn giản vẫn phổ biến hơn trong sinh quyển. Cụ thể là tuyệt đại đa số các loài là

các vi sinh vật nhân sơ, tạo nên một nửa sinh khối của thế giới bất chấp kích thước nhỏ bé của chúng, và chiếm đa số tuyệt đối trong sự đa dạng sinh thái Trái Đất. Các sinh vật đơn giản do đó là dạng sống thông trị trên Trái Đất trong suốt lịch sử của nó và tiếp tục là dạng sống chủ yếu cho tới ngày nay, khi sự sống phức tạp chỉ dường như có vẻ đa dạng hơn bởi vì chúng dễ nhận thấy hơn. Thực tế, sự tiến hóa của vi sinh vật là đặc biệt quan trọng đối với nghiên cứu về tiến hóa hiện đại, bởi vì sự sinh sôi nhanh chóng của chúng cho phép nghiên cứu tiến hóa thực nghiệm và quan sát tiến hóa và thích nghi trong thời gian thực.