Chương 7. CHỌN LỌC TỰ NHIÊN

7.1. Quan niệm hiện đại về chọn lọc tự nhiên

Chọn lọc tự nhiên là quá trình phân hóa khả năng sống sót và mức thành đạt sinh sản của các kiểu gen khác nhau trong quần thể, từ đó dẫn đến đào thải các kiểu hình kém thích nghi, đồng thời tăng cường khả năng sống sót của các dạng thích nghi, tạo cơ hội cho các kiểu gen thích nghi này đóng góp vào vốn gen của quần thể ở thế hệ sau.

Chọn lọc tự nhiên là cơ chế chủ chốt của tiến hóa. Thuật ngữ "chọn lọc tự nhiên" được Charles Darwin đề xuất (năm 1859), đã được khoa học chấp nhận và phổ biến rộng rãi.

Chọn lọc tự nhiên là nền tảng của sinh học hiện đại. Khái niệm này do Darwin và Alfred Russel Wallace trình bày chung trong các văn bản vào năm 1858. Sau đó tổng hợp lại trong cuốn sách mang tính ảnh hưởng của Darwin năm 1859 là *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. Ông mô tả chọn lọc tự nhiên cũng tương tự như chọn lọc nhân tạo, là một quá trình mà động vật và thực vật có những đặc điểm mà các nhà lai tạo coi là nên được ưu tiên sinh sản một cách có hệ thống. Ban đầu khái niệm chọn lọc tự nhiên phát triển khi chưa có lý thuyết xác đáng về tính di truyền; nghĩa là vào thời điểm Darwin viết bài, khoa học vẫn chưa phát triển các lý thuyết hiện đại về di truyền học. Sự kết hợp giữa thuyết tiến hóa Darwin với những khám phá trong ngành di truyền học cổ điển sau này đã hình thành nên thuyết tiến hóa tổng hợp giữa thế kỷ 20. Việc bổ sung di truyền phân tử đã dẫn lối cho việc phát triển tiến hóa sinh học, giải thích quá trình tiến hóa tính từ cấp độ phân tử. Trong khi kiểu gen có thể thay đổi từ từ dựa trên quá trình trôi dạt di truyền ngẫu nhiên, thì chọn lọc tự nhiên vẫn là cách giải thích chính cho quá trình tiến hóa thích nghi.

7.2. Các cấp độ chọn lọc tự nhiên

Đacuyn cho rằng, quá trình chọn lọc tự nhiên tích luỹ các biến dị cá thể có lợi và đào thải các biến dị cá thể có hại, kết quả dẫn tới sự sống sót của những dạng thích nghi nhất trong đấu tranh sinh tồn.

Quan niệm hiện đại cho rằng, chọn lọc tự nhiên tác động lên nhiều cấp độ tổ chức sống khác nhau: phân tử, nhiễm sắc thể, tế bào, cơ thể, quần thể, loài và các đơn vị trên loài. Nghĩa là đơn vị tác động của chọn lọc tự nhiên không giới hạn chỉ ở mức độ cá thể như quan niệm của Đacuyn mà phạm vi tác động rộng hơn. Trong đó chọn lọc tự nhiên tác động trực tiếp, chủ yếu lên cá thể: Cá thể là đơn vị chọn lọc sơ cấp còn quần thể là đơn vị chọn lọc thứ cấp dẫn đến hình thành và hoàn thiện đặc điểm thích nghi tương quan giữa các cá thể trong quần thể, quy định sự phân bố của chúng trong tự nhiên.

* Cấp độ cá thể: chọn lọc tự nhiên tác động trực tiếp lên kiểu hình, giữ lại những các thể mang tổ hợp gen thích nghi và loại bỏ các cá thể mang gen kém thích nghi. Chọn lọc cá thể đảm bảo sự tồn tại ¬của những cá thể thích nghi nhất trong cạnh tranh sinh tồn.

* Cấp độ quần thể: Trong thiên nhiên, từng cá thể riêng rẽ đơn độc là không thể tồn tại được. Chẳng hạn như sự tồn tại của một đàn ong là phụ thuộc vào cả tổ ong. Ong thợ thích nghi với lấy mật, lấy phấn hoa đảm bảo sự tồn tại của cả tổ ong. Nhưng ong thợ không sinh sản được nên chúng không thể truyền lại các đặc điểm đó cho thế hệ sau, việc

này do ong chúa đảm nhận. Vì thế ở các loài giao phối đối tượng tác động chủ yếu của chọn lọc tự nhiên là quần thể. Thông qua chọn lọc kiểu hình, chọn lọc tự nhiên đã làm thay đổi thành phần kiểu gen và tần số tương đối của các alen trong quần thể. Hình thức chọn lọc ở mức độ quần thể là chọn lọc ổn định, phân hóa hoặc định hướng. Thông qua chọn lọc cá thể mà chọn lọc tự nhiên đã làm biến đổi vốn gen của quần thể theo hướng ngày càng có nhiều kiểu gen thích nghi nhất với điều kiện môi trường xác định, hình thành quần thể thích nghi. Khi có đột biến xảy ra, đột biến và giao phối tạo nên nhiều biến dị tổ hợp cung cấp nguồn nguyên liệu cho quá trình chọn lọc. Thực chất của chọn lọc tự nhiên là sàng lọc những kiểu hình do đột biến và biến dị tổ hợp và giữ lại những tổ hợp gen thích nghi nhất hình thành quần thể thích nghi. Chọn lọc tự nhiên không tác động trực tiếp lên từng gen riêng lẻ mà tác động lên từng kiểu hình thích nghi với một điều kiện môi trường xác định nên trong vốn gen của quần thể bên cạnh những gen có ý nghĩa thích nghi bao giờ cũng tồn tại những gen kém thích nghi. Chọn lọc tự nhiên không thể đem đến sự thích nghi hoàn hảo nhất về mọi mặt mà chỉ giữ lại những đặc điểm thích nghi tương đối. Ví dụ: Loài người hình thành dáng đi thẳng trên hai chân sau thì không thể chạy nhanh như hổ báo, hươu, nai... và khối lượng cơ thể dồn trên hai chân nên cột sống phải gánh phần lớn trọng lượng cơ thể nên người già dễ bị thoái hóa, tổn thương xương khớp...

* Ở cấp độ trên loài: trong một không gian rộng lớn và thời gian lịch sử đủ lâu dài, chọn lọc tự nhiên còn có thể tích lũy những đặc điểm thích nghi tương tự nhau ở những nhóm loài sinh vậ có mức độ tiến hóa khác xa nhau, đó là con đường hội tụ hình thành những cơ quan tương tự.

7.3. Các hình thức chọn lọc tự nhiên

Hiệu quả của chọn lọc đến sự thay đổi đặc tính sinh vật trong quần thể có thể rất khác nhau. Đối với các tính trạng số lượng, tính trạng do nhiều gen quy định, biến dị là liên tục, thì chọn lọc tự nhiên có thể tác động theo các cách khác nhau. Dựa trên kết quả chọn lọc người ta chia ra thành chọn lọc ổn định, phân hóa hoặc định hướng.

* Chọn lọc ổn định (stability selection) hay chọn lọc kiên định:

Là dạng chọn lọc hướng đến sự duy trì trong quần thể những cá thể có giá trị trung bình của tính trạng và đặc tính đã đạt được, đào thải những cá thể mang giá trị kiểu hình chệch xa giá trị trung bình của quần thể (các giá trị biên). Hình thức chọn lọc này diễn ra khi hoàn cảnh sống không thay đổi qua nhiều thế hệ, hướng chọn lọc không đổi dẫn đến sự chọn lọc tiếp tục kiên định kiểu gen đã đạt được. Hoạt động của chọn lọc ổn định đ¬ưa đến bảo tồn những cá thể mang tính trạng trung bình, đào thải những cá thể mang tính trạng chệch xa giá trị trung bình, do đó làm giảm mức biến dị trong quần thể. Áp lực chọn lọc đào thải những cá thể mang tính trạng chệch xa giá trị trung bình.

* Chọn lọc phân hoá hay chọn lọc đứt đoạn (Disruptive selection)

Đây là hình thức chọn lọc chống lại các cá thể có giá trị tính trạng trung bình của quần thể và giữ lại những cá thể mang giá trị quá thấp hoặc quá cao.

Khi hoàn cảnh sống thay đổi sâu sắc và trở nên không đồng nhất, các cá thể mang tính trạng trung bình của quần thể bị rơi vào điều kiện bất lợi bị chọn lọc đào thải và một số trung tâm chọn lọc mới có thể được hình thành, kế đó là sự hoạt động của chọn lọc ổn định tạo nên những trung tâm thích nghi mới làm cho quần thể ban đầu bị phân hoá

thành nhiều nhóm khác biệt nhau về giá trị của tính trạng. Nếu sự chọn lọc tiếp tục qua thời gian dài thì sự phân hoá của quần thể ban đầu có thể dẫn tới hình thành loài mới.

* Chọn lọc định hướng hay chọn lọc vận động

Đây là trường hợp chọn lọc chỉ giữ lại những cá thể có kiểu hình thích nghi cao nhất hoặc thấp nhất của quần thể. Dạng chọn lọc này tạo điều kiện cho sự dịch chuyển giá trị trung bình của tính trạng và đặc tính trong quần thể, diễn ra khi hoàn cảnh sống thay đổi theo một hướng xác định. Tác động của môi trường theo một hướng nhất định dẫn đến sự dịch chuyển theo một hướng xác định của giá trị trung bình của tính trạng, hình thành đặc điểm thích nghi hơn.

* Chọn lọc giới tính và sự tiến hoá của giới tính

Chọn lọc tự nhiên bao gồm nhiều mặt, trong đó sự sống sót chỉ là một. Sức hấp dẫn sinh dục là một mặt quan trọng của chọn lọc. Chọn lọc giới tính là hình thức chọn lọc tự nhiên hoạt động lên các yếu tố đóng góp vào sự thành công giao phối của cơ thể.

Người ta chia chọn lọc giới tính ra làm hai loại: chọn lọc trong giới (intrasex) và chọn lọc khác giới (intersex secletion).

Chọn lọc cùng giới xảy ra khi các cá thể cùng giới cạnh tranh với nhau để được giao phối. Nhiều loài động vật, đặc biệt ở các loài đa thê, một vài con đực độc quyền giao phối với tất cả các con cái, chọn lọc giới tính đã đ¬a đến hiện tượng lưỡng hình giới tính ở những loài này, con đực thường cạnh tranh với nhau trong việc giành sự chú ý của con cái.

Chọn lọc khác giới thường là con cái lựa chọn con đực để cặp đôi giao phối. Đối với những loài này, các con đực cạnh tranh bằng những đặc điểm kiểu hình đặc sắc như màu sắc sặc sỡ hoặc các tập tính ve vãn. Con cái sau đó lựa chọn con đực "¬ưa thích" nhất để giao phối. Chẳng hạn, con công cái thường chọn con công đực nào có bộ lông đuôi to và màu sắc quyến rũ. Ở nhiều loài chim khác, con cái lựa chọn con đực để cặp đôi qua điệu múa ve vãn hay tiếng hót véo von của con đực trong mùa sinh sản. Các đặc điểm này đôi khi là nguy cơ cho sự sống sót và hình như mâu thuẫn với nguyên lý cơ bản của chọn lọc tự nhiên. Ví dụ: màu sắc sặc sỡ, màu sáng hay những điệu múa ve vãn thu hút sự chú ý của kẻ săn mồi, bộ lông đuôi dài, lớn của con công đực làm cho chúng nặng nề và vụng về hơn khi đi lại, ... dẫn đến ít có khả năng hơn để lẩn trốn kẻ thù. Nhưng các đặc điểm này đã giúp cho nó thành công hơn trong giao phối, do đó được chọn lọc bảo tồn

Đã có nhiều thuyết về sự cạnh tranh như để giải thích tại sao con cái lại bị hấp dẫn đối với những đặc điểm mang tính phô bày ở con đực. Mô hình các gen tốt cho rằng, các đặc điểm phô trư¬ơng này chỉ cho thấy một vài đặc điểm thích nghi của con đực. Sự chọn lọc các gen tốt có thể thấy rõ ở cá gai (cá nư¬ớc ngọt nhỏ có gai nhọn ở lư¬ng). Loài cá này có màu đỏ ở hai bên thân. Milinski và Bakker đã nghiên cứu thấy rằng, độ đậm màu là có liên quan với cả ký sinh trùng ký sinh và sức hấp dẫn sinh dục. Những con cá cái thích lựa chọn cá đực đỏ hơn: Màu đỏ chỉ cho thấy đó là những cá đực mang ít ký sinh trùng hơn. Như vậy, qua độ đậm của màu thân, những con cá đực có thể sử dụng như là những "tín hiệu mách bảo" các con cái lựa chọn mình không mang các ký sinh trùng ký sinh và sự thành công giao phối khi được con cá cái chọn để giao phối đã giúp nó có cơ hội nhân gen tốt của nó ở đời sau.

* Chọn lọc dòng dõi (skin selection)

Chúng ta đã có dịp đề cập tới tổ ong khi nói đến quần thể - đơn vị tiến hoá cơ sở. Không phải chỉ có ong, nhiều loài côn trùng khác cũng có đời sống xã hội. Ở những loài côn trùng xã hội này, cơ chế xác định giới tính cũng rất đặc biệt. Con ong đực được phát triển từ trứng chưa thụ tinh có bộ nhiễm sắc thể đơn bội. Con ong chúa và ong thợ phát triển từ trứng thụ tinh, mang bộ nhiễm sắc thể lưỡng bội, nhưng ong thợ không có khả năng sinh sản, chuyên hoá với chức năng lấy mật nuôi d¬ưỡng đàn ong và bảo vệ đàn. Chức năng sinh sản thuộc về vai trò của con ong chúa. Đến đây, ta lại tự hỏi, các con ong thợ cần mẫn "lao động cật lực suốt ngày để lấy mật nuôi dư¬ỡng và bảo vệ tổ ong, vậy mà chúng đâu có tham gia vào quá trình sinh sản, nghĩa là không có cơ hội để truyền lại các gen của chung cho thế hệ sau. Điều này nghe qua có vẻ mâu thuẫn với nguyên lý chọn lọc tự nhiên mà Đacuyn đã đưa ra để giải thích cơ chế tiến hoá: hoạt động của chọn lọc tự nhiên vì lợi ích của bản thân sinh vật. Với những con ong thợ không có khả năng sinh sản thì lợi ích cho nó ở chỗ nào? Để giải thích cho câu hỏi này, một số nhà tiến hoá đã đưa ra khái niệm "chọn lọc dòng dõi". Theo đó, do cơ chế xác định giới tính theo kiểu đơn bội-lưỡng bội, các con đực sinh ra từ trứng không thụ tinh nên các tinh trùng mà nó tạo ra thuộc cùng một loại giống y hệt nhau về mặt di truyền. Tinh trùng này thụ tinh cho trứng của một con ong chúa sẽ tạo ra những con ong cái "siêu chị em" (supersisters). Như vậy, các con ong thợ dù không được tham gia vào quá trình sinh sản, nhiệm vụ truyền đạt gen cho thế hệ sau đã được người "siêu thị em" là con ong chúa đảm nhận. Vậy thì, những con ong thợ dù không trực tiếp sinh sản mà chuyên hoá với chức năng nuôi d¬ưỡng và bảo vệ đàn ong tốt hơn, tức là đã làm tăng cơ hội truyền gen của chúng cho thế hệ sau thông qua vai trò của con ong chúa.

7.4.Các quan niệm về chọn lọc tự nhiên:

a. Quan niệm của Đácuyn về chọn lọc tự nhiên:

- Tính chất: Chọn lọc tự nhiên là quá trình chọn lọc diễn ra trong tự nhiên. Bắt đầu từ khi sự sống xuất hiện trên Trái Đất.

- Cơ sở: Dựa trên tính biến dị và di truyền biến dị ở sinh vật.

- Nội dung : Tích lũy các biến dị có lợi và đào thải các biến dị có hại đối với sinh vật

- Động lực: Đấu tranh sinh tồn của sinh vật (đấu tranh với điều kiện thiên nhiên bất lợi, đấu tranh cùng loài, đấu tranh khác loài).

- Kết quả: Sinh vật thích nghi với môi trường sống

- Vai trò: Nhân tố chính quyết định chiều hướng, tốc độ biển đổi của sinh vật trên quy mô rộng lớn và lịch sử lâu dài.

b. Quan niệm của học thuyết tiến hóa hiện đại về chọn lọc tự nhiên:

Thuyết tiến hóa hiện đại, dựa trên cơ sở di truyền học đã làm sáng tỏ hai vấn đề tồn tại trong thuyết chọn lọc tự nhiên của Đacuyn (nguyên nhân và bản chất của biến dị; cơ chế di truyền các biến dị) do đó đã hoàn chỉnh quan niệm của Đacuyn.

7.5. Áp lực của quá trình chọn lọc tự nhiên

a. Giá trị chọn lọc (w) và hệ số chọn lọc (s)

Các cá thể trong quần thể sinh sản hữu tính giao phối rất không đồng nhất về mặt di truyền, tạo nên những kiểu hình khác nhau trong quần thể. Do đó, các cá thể khác nhau này sẽ có khả năng sống sót và sinh sản không như nhau trước tác động của chọn lọc tự

nhiên. Vì thế trong tiến hoá quần thể, người ta thường sử dụng giá trị chọn lọc (w) và hệ số chọn lọc (s) để so sánh một hoặc nhiều kiểu gen với kiểu gen khác.

Giả sử: Cá thể có kiểu hình trội dại (AA) sinh ra được 100 con, tất cả đều sống sót và sinh sản tạo thế hệ tiếp theo, trong khi đó kiểu hình đột biến lặn aa với số lượng cá thể tương đương đã tạo ra 100 con nhưng chỉ 90 con sống sót và sinh sản, người ta nói rằng, giá trị chọn lọc của alen A là wA = 1,0 còn giá trị chọn lọc của alen a là wa = 0,9.

Giá trị phản ánh mức độ sống sót và truyền lại cho thế hệ sau của một kiểu gen (hoặc một alen) gọi là giá trị thích nghi hay giá trị chọn lọc (w).

Vì rằng, mỗi kiểu gen là bao gồm nhiều gen, giá trị chọn lọc của kiểu gen là phụ thuộc giá trị của các gen trong kiểu gen đó. Vì vậy, người ta thường dùng giá trị thích nghi trung bình hay giá trị chọn lọc trung bình để mô tả quần thể.

Để đánh giá mức độ chênh lệch về giá trị chọn lọc của 2 alen so với nhau, người ta đ¬ưa ra khái niệm hệ số chọn lọc (selection coefflcient) và thường đư¬ợc ký hiệu bằng chữ s.

Hệ số chọn lọc phản ánh sự chênh lệch giá trị thích nghi của 2 alen, phản ánh mức độ ưu thế của các alen so với nhau trong quá trình chọn lọc tự nhiên. Do đó, hệ số chọn lọc sẽ phản ánh áp lực của chọn lọc với mỗi kiểu gen và được tính toán từ các giá trị chọn lọc.

Trong ví dụ nêu trên, hệ số chọn lọc đối với kiểu gen aa là 0,1 (s = 1,0 - 0,9 = 0,1 hay 10 cá thể đã bị chết trong số 100 cá thể được tạo ra, hệ số s = 10/100 =0.l). Tất cả các cá thể có kiểu hình trội đều sống sót và sinh sản, hệ số chọn lọc đối với kiểu gen AA và Aa đều bằng 0 (s = 0).

Như vậy, giá trị của s sẽ dao động trong khoảng từ 0 đến 1. Nếu giá trị thích nghi wA = wa thì s = 0 và tần số tương đối của các alen trong quần thể sẽ không đổi, hay chọn lọc tự nhiên không hoạt động.

b. Chọn lọc hợp tử chống lại các kiểu gen và thể lưỡng bội

Xét một locus gen có hai alen: A và a; sự tổ hợp tự do tạo ra 3 kiểu gen trong quần thể: AA, Aa và aa. Các kiểu gen này sẽ có những giá trị thích nghi khác nhau trước tác động của chọn lọc tự nhiên lên quần thể. Giá trị thích nghi của các kiểu gen tương ứng là wo ,w1 và w2. Vì sự thích nghi là có tính tương đối cho nên kiểu gen biểu hiện kiểu hình thích nghi nhất (giả sử kiểu gen AA) giá trị của nó được xem là 1 đơn vị.

Các giá trị còn lại là giá trị kém thích nghi hơn được biểu thị qua việc so sánh với giá trị thích nghi chuẩn của kiểu gen thích nghi nhất.

7.5. Điều kiện hoạt động của chọn lọc tự nhiên

Hoạt động của chọn lọc tự nhiên trong quần thể có thể dẫn tới sự tiến hoá quần thể. Tuy nhiên, chọn lọc chỉ hoạt động trong quần thể nếu:

- Quần thể có các biến dị (có sự sai khác giữa các cá thể trong một quần thể) .

- Sai khác giữa các cá thể trong quần thể là những sai khác có khả năng truyền lại cho thế hệ sau - các biến dị trong quần thể là những biến dị di truyền được.

- Khả năng thích ứng của các cá thể trong quần thể khác nhau (một số sai khác trong đó là có ảnh hưởng tốt cho cơ thể thích ứng được với môi trường sống).

- Khả năng sinh sản phân hoá (cá thể thích ứng tốt hơn có sự thành công sinh sản hơn so với cá thể khác).