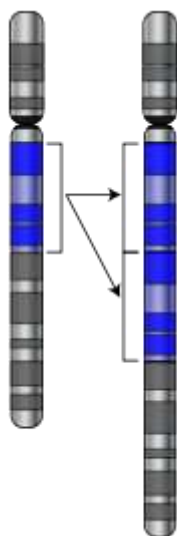


Chương 6. CÁC NHÂN TỐ THAM GIA VÀO QUA TRÌNH TIẾN HOÁ NHỎ

6.1. Quá trình đột biến



Hình 4. Hiện tượng sao chép lặp lại một phần nhiễm sắc thể.

Đột biến là những thay đổi trong chuỗi DNA của một tế bào. Khi đột biến xảy ra, nó có thể không ảnh hưởng gì, làm thay đổi RNA hay protein do gen quy định, hoặc ngăn cản gen đó hoạt động. Dựa trên các nghiên cứu về loài ruồi *Drosophila melanogaster*, người ta đã đề xuất rằng nếu một sự đột biến thay đổi một protein sinh ra bởi một gen, điều này gần như chắc chắn là có hại, với khoảng 70% các đột biến này là có các tác động tiêu cực, số còn lại trung tính hoặc có lợi không nhiều.

Sự đột biến có thể liên quan tới những đoạn dài của nhiễm sắc thể trở nên bị lặp lại (thông thường do sự tái tổ hợp di truyền), có thể tạo nên những đoạn sao chép thừa một gen vào một bộ gen. Những bản sao thừa của các gen là nguồn vật liệu thô chính cần thiết cho những gen mới tiến hóa. Điều này là quan trọng bởi vì thực tế hầu hết các gen mới tiến hóa trong một họ gen từ những gen tồn tại từ trước có gốc chung. Chẳng hạn, mắt người sử dụng bốn gen để tạo nên những cấu trúc cảm nhận ánh sáng: ba cho quan sát màu sắc và một cho quan sát ban đêm; cả bốn gen này đều bắt nguồn từ một gen gốc duy nhất.

Các gen mới có thể sinh ra từ một gen gốc khi bản sao lặp bị đột biến và tìm lấy một chức năng mới. Quá trình này dễ dàng hơn khi một gen đã được sao lặp bởi vì nó sẽ tăng tính dư thừa của hệ thống; một gen trong cặp có thể tìm lấy một chức năng mới trong khi bản sao còn lại tiếp tục thực hiện chức năng gốc. Những loại đột biến khác thậm chí có thể tạo ra những gen hoàn toàn mới từ những DNA chưa được mã hóa từ trước.

Việc tạo ra các gen mới cũng có thể liên quan tới những phần nhỏ trong một vài gen bị sao lặp, những đoạn này sau đó tái kết hợp để tạo nên những tổ hợp mới với những chức năng mới. Khi các gen mới được lắp ghép từ việc trộn những phần có sẵn, các miền protein đóng vai trò như những đơn nguyên với những chức năng đơn giản, độc lập, có thể kết hợp với nhau để tạo nên những tổ hợp mới với những chức năng mới phức tạp. Chẳng hạn, *polyketide synthase* là những enzyme kích thước lớn tạo nên các chất kháng

sinh; chúng cấu thành từ tới một trăm miền độc lập mà mỗi miền xúc tác một bước trong quá trình tổng thể, như thể một khâu trong một dây chuyền lắp ráp.

6.2. Quá trình giao phối

Giao phối là thuật ngữ sinh học chỉ về sự kết hợp của các sinh vật khác giới hoặc lưỡng tính, thường cho mục đích sinh sản hữu tính. Thuật ngữ giao phối còn được gọi bằng nhiều tên khác nhau trong những hoàn cảnh khác nhau và phạm vi khác nhau như giao cấu (hành vi sinh dục, quan hệ sinh lý nhưng không nhất thiết vì mục đích sinh sản) hay phối giống hay nhân giống (dùng cho ngữ cảnh chỉ về động vật, nhân giống vật nuôi) hoặc giao hợp hay làm tình (chỉ về quan hệ tình dục ở người).

Trong tiếng Anh, từ giao phối hay *Mating* còn là định nghĩa giới hạn thuật ngữ ghép nối (sự ăn khớp vừa vặn) giữa các loài động vật và các định nghĩa khác mở rộng thuật ngữ giao phối ở thực vật và ở giới nấm. Thuật ngữ giao phối cũng được áp dụng cho các quá trình liên quan ở vi khuẩn, vi khuẩn cổ và vi rút. Giao phối trong những trường hợp này liên quan đến việc ghép cặp các cá thể (ghép đôi), kèm theo việc ghép cặp nhiễm sắc thể tương đồng của chúng và sau đó trao đổi thông tin về bộ gen dẫn đến sự hình thành thế hệ con tái tổ hợp (xem hệ thống giao phối).

Sự thụ tinh là sự hợp nhất của cả tế bào sinh dục hoặc giao tử. Sự giao phối hay giao hợp là sự kết hợp của các cơ quan sinh dục của hai động vật sinh sản hữu tính để thụ tinh và thụ tinh trong sau đó. Giao phối cũng có thể dẫn đến việc thụ tinh ngoài ở nhiều loài động vật bậc thấp, như được thấy ở động vật lưỡng cư, cá và thực vật. Đối với phần lớn các loài, giao phối là giữa hai cá thể khác giới. Tuy nhiên, đối với một số loài lưỡng tính, không cần phải giao hợp vì sinh vật bố mẹ có khả năng tự thụ tinh (autogamy) ví dụ như sên chuối.

6.3. Dòng gen

Khái niệm "dòng gen" dịch từ tiếng Anh "**gene flow**" là thuật ngữ trong thuyết tiến hoá hiện đại và trong di truyền học quần thể dùng để chỉ:

Sự di cư hoặc nhập cư của một số cá thể hoặc cả một quần thể sinh vật từ nơi này sang quần thể cùng loài ở nơi khác hoặc ngược lại.^[4] Ở động vật, dòng gen ít nhiều có tính chất chủ động (do động vật tự thực hiện) nên thường gọi là di - nhập gen. Nhưng các thực vật thì không tự di chuyển được, nên dòng gen mang tính chất bị động, thông thường gọi là phát tán.

Sự phát tán bị động các cơ quan hoặc bộ phận sinh sản của thực vật, hoặc một số loài động vật ít di chuyển. Ví dụ:

- Hạt phấn ngô bị gió cuốn từ cánh đồng ngô này sang cánh đồng ngô khác, từ đó có thể gây ra giao phấn ngẫu nhiên.
- Quả của một loài cây bị gió cuốn (như quả chò), quả bị dòng nước chảy đưa đi xa (như quả dừa), quả được động vật mang hộ (như hạt cà phê chồn, phấn hoa do ong và bướm hút mật), v.v đều có thể dẫn đến dòng gen.^[5]
- Các động vật ít di chuyển (như trai, ốc,...) cũng có thể chịu tác động của phát tán, chẳng hạn ấu trùng của một số động vật thân mềm ở biển đã được chứng minh rằng tạo ra dòng gen bị động theo dòng hải lưu xích đạo chảy từ bờ biển châu Phi cuốn đến biển Caribê, giúp chúng có độ đa dạng di truyền cao. Mặc dù thuật ngữ

"dòng gen" không đồng nghĩa với thuật ngữ "phát tán", nhưng chắc chắn là phát tán tạo cơ hội cho dòng gen, đồng thời dòng gen có thể xảy ra khi phát tán.^[6]

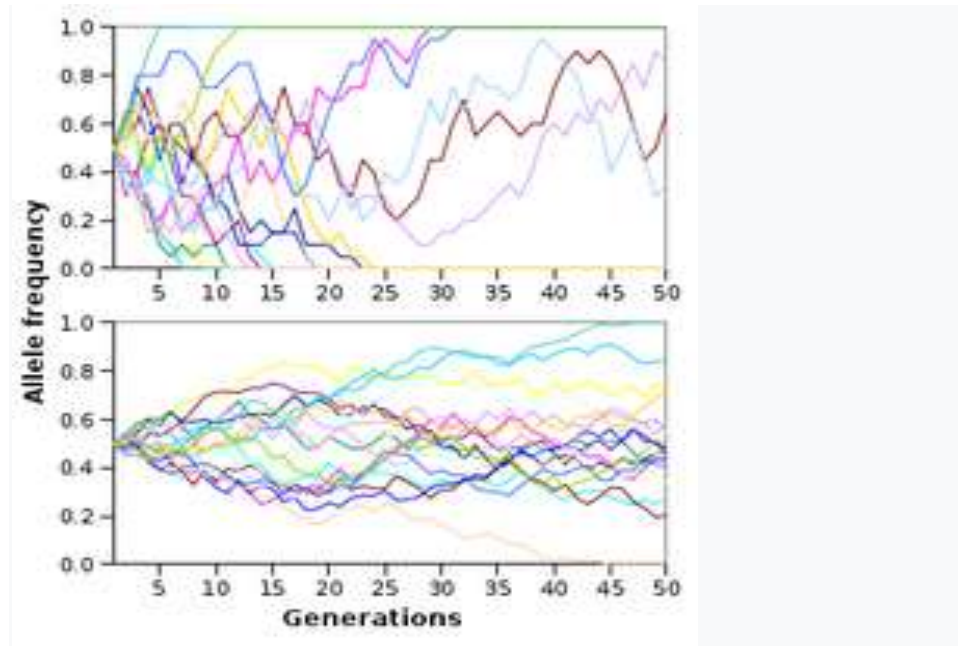
Quá trình di chuyển của vật liệu di truyền như vậy thường được thực hiện qua di cư hoặc nhập cư, nên dòng gen còn gọi là **di cư gen** (gene migration), hoặc **dòng alen** (allele flow)

6.4. Sóng quần thể

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.



Hình 6. Mô phỏng sự dịch chuyển di truyền của alen

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.

6.5. Biến động di truyền

Biến động di truyền

* Khái niệm về yếu tố ngẫu nhiên (phiêu bạt di truyền) hay biến động di truyền:

- Khái niệm: hiện tượng tần số tương đối của các alen trong một quần thể bị thay đổi ngẫu nhiên do một nguyên nhân nào đó được gọi là sự biến động di truyền.

- Phân tích tác động của các yếu tố ngẫu nhiên đến tần số alen và thành phần kiểu gen của quần thể.

+ Biến động di truyền trong quần thể nhỏ thường đưa đến hai trạng thái: trạng thái quần thể thắt cổ chai và hiệu ứng kẻ sáng lập.

. Hiệu ứng kẻ sáng lập: khi một nhóm cá thể nào đó ngẫu nhiên tách khỏi quần thể đi lập quần thể mới, các alen trong nhóm này có thể không đặc trưng cho vốn gen của quần thể gốc.

. Hiệu ứng cổ chai: quần thể sống sót nhỏ không thể là đại diện cho vốn gen của quần thể lớn ban đầu.

Biến động di truyền đảo lộn một cách không chọn lọc.

Biến động di truyền làm giảm tính đa dạng di truyền của quần thể.

+ Biến động di truyền là một nhân tố tiến hóa cơ bản.

+ Tần số alen trong quần thể có thể tăng hay giảm do tác động của biến động di truyền.

+ Hiệu quả của biến động di truyền phụ thuộc nhiều vào kích thước của quần thể.

+ Biến động di truyền là rất quan trọng trong quần thể có kích thước nhỏ. Vai trò của CLTN và biến động di truyền xác định số phận của đột biến mới cũng phụ thuộc vào kích thước quần thể và áp lực CLTN lên quần thể đó. CLTN có vai trò quan trọng hơn trong quần thể lớn, trong khi biến động di truyền có ý nghĩa hơn trong quần thể nhỏ. Thời gian để cho một alen nào đó được cố định trong quần thể bởi biến động di truyền phụ thuộc vào kích thước của quần thể. Quần thể nhỏ hơn, thời gian cố định cần thiết sẽ ngắn hơn

6.6. Quá trình chọn lọc tự nhiên

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:

(1) Các biến dị di truyền tồn tại trong các quần thể sinh vật.

(2) Sinh vật sinh nở nhiều con non hơn là số có thể sống sót.

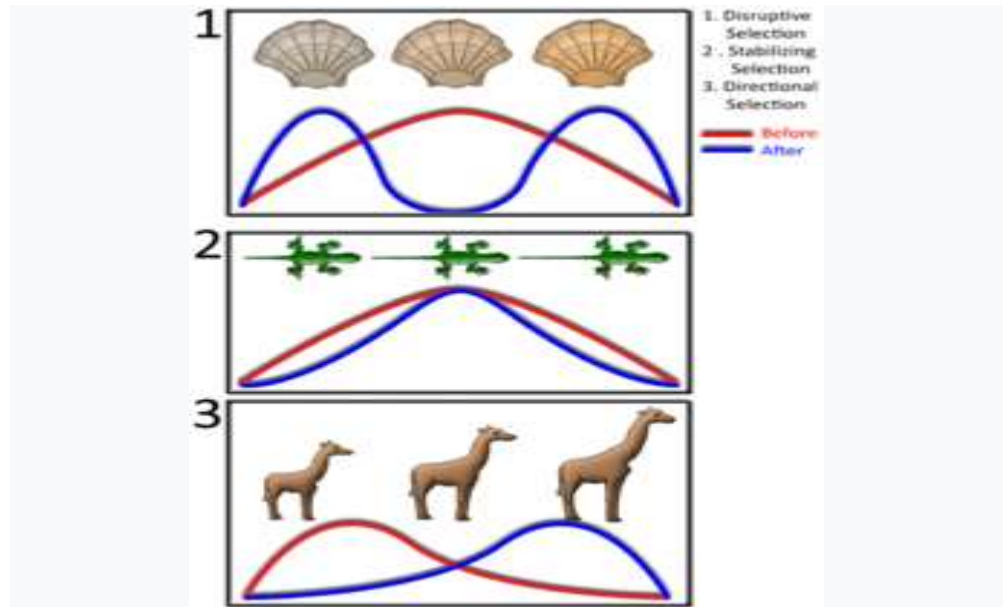
(3) Các con non khác nhau về khả năng sống sót và sinh sôi.

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.



Hình 7. Biểu đồ thể hiện 3 hình thức chọn lọc.

(1. Chọn lọc đột phá 2. Chọn lọc ổn định 3. Chọn lọc định hướng)

Một trường hợp đặc biệt của chọn lọc tự nhiên là chọn lọc giới tính, tức sự chọn lọc đối với bất kỳ 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 phân tích 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.

6.7. Sự cách ly

Mỗi loài có 1 bộ NST đặc trưng về số lượng, hình dạng, cách phân bố các gen do đó lai khác loài thường không có kết quả nghĩa là giữa 2 loài có sự cách ly về mặt sinh sản (di truyền) ở nhiều cấp độ. Mặc dù, tiêu chuẩn cách ly sinh sản là tiêu chuẩn chính xác nhất để phân biệt 2 loài thân thuộc, tuy nhiên trên thực tế không đơn giản, nhiều khi rất khó để phân biệt liệu 2 quần thể đó trong tự nhiên có thật sự cách ly về mặt sinh sản hay không, chúng cách ly ở mức độ nào. Tiêu chuẩn này không áp dụng đối với loài sinh sản vô tính. Như vậy, mỗi 1 tiêu chuẩn nói trên chỉ có giá trị tương đối, tùy với mỗi nhóm sinh vật mà người ta vận dụng tiêu chuẩn này hay tiêu chuẩn kia là chủ yếu. Đối với vi khuẩn, tiêu chuẩn hóa sinh có ý nghĩa hàng đầu. Ở mỗi nhóm thực vật, động vật có thể dùng tiêu chuẩn hình thái là chính hoặc kết hợp tiêu chuẩn sinh lí tế bào, hóa sinh... Đối với các loài động thực vật bậc cao, đặc biệt chú ý tiêu chuẩn di truyền, trong nhiều trường hợp phải phối hợp với nhiều tiêu chuẩn để xác định chính xác.