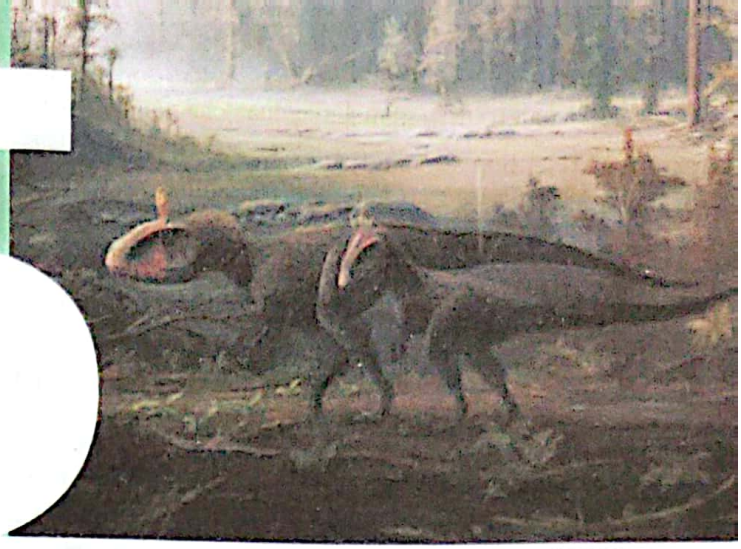
25 Lịch sử sự sống trên Trái Đất



▲ Hình 25.1 Bằng chứng hoá thạch nói cho ta biết điều gì về nơi mà loài khổng long này đã từng sống?

CÁC KHÁI NIỆM THEN CHỐT

- **25.1** Các điều kiện trên Trái Đất nguyên thuỷ đã giúp sự sống phát sinh
- **25.2** Hồ sơ hoá thạch minh chứng cho lịch sử sự sống
- **25.3** Các sự kiện chủ chốt trong lịch sử của sự sống bao gồm phát sinh các sinh vật đơn bào, đa bào và sự di cư của sinh vật lên cạn
- **25.4** Sự gia tăng hoặc suy giảm của các nhóm sinh vật ưu thế phản ánh sự trôi dạt lục địa, sự tuyệt chủng hàng loạt, và sự lan toả thích nghi
- **25.5** Những thay đổi chính về hình dạng cơ thể có thể do những thay đổi về trình tự và thay đổi về điều hoà biểu hiện của các gene quy định sự phát triển
- **25.6** Tiến hoá là không có mục đích

TỔNG QUAN

Những thế giới đã mất

Những du khách viếng thăm châu Nam Cực ngày nay thường bắt gặp các điều kiện môi trường khắc nghiệt nhất, cằn cỗi nhất trên Trái Đất. Trên lục địa cực lạnh này dường như không có nước ở trạng thái lỏng, sự sống rất hiếm và nhỏ - động vật trên cạn có kích thước lớn nhất là con ruồi dài chừng 5mm. Tuy nhiên, thậm chí những nhà thám hiểm châu Nam Cực ban đầu phải chiến đấu để tồn tại nhưng một trong số những nhà thám hiểm này đã phát hiện ra một số phát minh đáng kinh ngạc: đó là bằng chứng hoá thạch cho thấy một thời sự sống ở nơi đây đã rất thịnh vượng mặc dù hiện nay thật là nghèo nàn. Các hoá thạch có tuổi cách đây 500 triệu năm đã cho thấy nước biển bao quanh châu Nam Cực đã từng ấm áp và tràn ngập các động vật không xương sống nhiệt đới. Sau đó châu lục này được bao phủ bởi những cánh rừng tồn tại hàng trăm triệu năm. Tại nhiều thời điểm khác nhau, đã có một phổ rất rộng các loài động vật to lớn sống trong những cánh rừng này, bao gồm cả những loài ăn thịt cao tới 3 mét "chim bạo chúa" và khủng long khổng lồ như loài rất phàm ăn là *Cryolophosaurus* (**Hình 25.1**), *Tyrannosaurus rex* có chiều dài tới 7 mét.

▲ Hộp xương sọ của *Cryolophosaurus*

Các hoá thạch đã phát hiện được ở các vùng khác trên thế giới cũng đã cho thấy một câu chuyện tương tự, nếu không muốn nói là một câu chuyện đáng ngạc nhiên: Các sinh vật trong quá khứ rất khác với những sinh vật hiện đang sinh sống.

Những hoá thạch được phát hiện đã minh chứng cho tiến **hoá lớn**, kiểu tiến hoá xảy ra trên một phạm vi thời gian rất lớn. Các ví dụ đặc biệt về sự thay đổi tiến hoá lớn bao gồm sự xuất hiện của các quá trình sinh hoá chủ chốt như quang hợp, sự xuất hiện đầu tiên của các động vật có xương sống trên cạn, và tác động lâu dài của sự tuyệt chủng hàng loạt lên sự đa dạng của sự sống.

Gom góp tất cả lại, những thay đổi như vậy cung cấp cho chúng ta cái nhìn bao quát về lịch sử tiến hoá của sự sống trên Trái Đất. Chúng ta sẽ xem xét lịch sử sự sống trong chương này, bắt đầu với các giả thuyết về nguồn gốc sự sống. Nguồn gốc sự sống là một chủ đề đầy tính suy luận của toàn bộ phần 4 này. Sau đó chúng ta sẽ trở lại với hồ sơ hoá thạch và những cái mà hồ sơ hoá thạch nói cho chúng ta về các sự kiện chính trong lịch sử sự sống, đặc biệt là những yếu tố làm tăng hoặc giảm những nhóm sinh vật khác nhau theo thời gian.

KHÁI NIỆM 25.1

Các điều kiện trên Trái Đất nguyên thuỷ đã giúp sự sống phát sinh

Bằng chứng sớm nhất về sự sống trên Trái Đất là từ các hoá thạch vi sinh vật sống cách đây 3,5 tỷ năm. Nhưng khi nào những tế bào sống đầu tiên xuất hiện và chúng xuất hiện như thế nào? Các quan sát và những thực nghiệm hoá học, địa chất học, vật lý học đã khiến các nhà khoa học thiên về một kịch bản mà chúng ta sẽ xem xét ở đây. Các nhà khoa học giả thuyết rằng các quá trình hoá, lý trên Trái Đất nguyên thuỷ, được hỗ trợ bởi áp lực của

Được quét bằng CamScanner

chọn lọc tự nhiên có thể tạo ra những tế bào đơn giản đầu tiên qua một trình tự gồm 4 giai đoạn chủ yếu như sau:

1. Tổng hợp vô sinh (bằng con đường hoá học) các phân tử hữu cơ nhỏ, như các amino acid và các nucleotide
2. Liên kết các phân tử nhỏ thành các đa phân tử lớn như các protein và acid nucleic
3. Bao gói các phân tử này trong các "protobiont" – tế bào sơ khai, những giọt được bao bọc bởi lớp màng bên trong có thành phần hoá học khác biệt với môi trường bên ngoài
4. Xuất hiện các phân tử có khả năng tự sao chép làm vật liệu di truyền.

Mặc dù chỉ mang tính phỏng đoán, nhưng kịch bản này có thể được kiểm chứng trong phòng thí nghiệm. Trong phần này chúng ta sẽ xem xét một số bằng chứng cho mỗi giai đoạn nêu trên.

Tổng hợp các hợp chất hữu cơ trên Trái Đất nguyên thuỷ

Có các bằng chứng khoa học cho thấy Trái Đất và các hành tinh khác trong hệ mặt trời đã được hình thành cách đây khoảng 4,6 tỷ năm bằng cách ngưng tụ các đám mây bụi và đất đá khổng lồ bao quanh mặt trời. Trong vòng vài trăm triệu năm đầu tiên, sự sống có lẽ chưa được hình thành hoặc tồn tại trên Trái Đất vì lúc đó hành tinh này vẫn còn bị oanh tạc bởi những khối đá khổng lồ và những mảnh băng còn sót lại sau khi hình thành hệ mặt trời. Những va chạm như vậy tạo ra lượng nhiệt lớn đến mức làm bốc hơi hết nước cũng như ngăn chặn việc tạo thành các đại dương. Giai đoạn này có lẽ kết thúc cách đây chừng 3,9 tỷ năm.

Khi những cuộc oanh tạc Trái Đất bởi các khối đá khổng lồ đã dịu đi, điều kiện trên hành tinh đã cực kỳ khác biệt so với ngày nay. Bầu khí quyển đầu tiên có lẽ dày đặc bởi hơi nước cùng với các chất khác nhau được phun trào từ các núi lửa như nitrogen và các oxid của nó, carbon dioxide, methane, ammonia, hydrogen, và hydrogen sulfide. Khi Trái Đất nguội đi hơi nước ngưng tụ lại thành các đại dương và phần nhiều hydrogen nhanh chóng thoát vào vũ trụ.

Vào những năm 1920, nhà hoá học người Nga A.I. Oparin và nhà khoa học người Anh J.B.S. Haldane độc lập nhau cùng đưa ra giả thuyết cho rằng bầu khí quyển nguyên thuỷ của Trái Đất là môi trường khử (nhận điện tử), nên các hợp chất hữu cơ có thể được hình thành từ các phân tử đơn giản. Năng lượng dùng cho quá trình tổng hợp các chất hữu cơ này là từ sét và các bức xạ UV (cực tím) mạnh. Haldane giả thiết rằng đại dương nguyên thuỷ là dung dịch của các phân tử hữu cơ, một "nồi xúp sơ khai" mà từ đó sự sống được sinh sôi.

Năm 1953, Staney Miller và Harold Urey thuộc Đại học Chicago đã kiểm chứng giả thuyết Oparin-Haldane bằng cách tạo ra các điều kiện phòng thí nghiệm giống như các điều kiện mà các nhà khoa học cho rằng đã tồn tại trong điều kiện khi Trái Đất mới được hình thành (xem Hình 4.2). Thiết bị của họ đã tạo ra nhiều loại amino acid khác nhau vẫn được tìm thấy trong cơ thể sinh vật ngày nay cũng như các hợp chất hữu cơ khác. Nhiều phòng thí nghiệm sau đó đã lặp lại thí nghiệm này bằng cách sử dụng các thành phần khác nhau cho bầu khí quyển nguyên thuỷ. Một số thí nghiệm có những biến đổi như vậy cũng vẫn tạo ra các hợp chất hữu cơ. Tuy nhiên, có điều chưa rõ là liệu bầu khí quyển của Trái Đất trẻ có chứa đủ methane và ammonia để được khử hay không. Ngày càng có nhiều bằng chứng cho thấy bầu khí quyển nguyên thuỷ bao gồm chủ yếu là nitrogen và carbon dioxide chẳng phải là chất khử hay chất oxy hoá (mất điện tử). Một số thí nghiệm gần đây theo kiểu Miller-Urey sử dụng bầu khí quyển như vậy cũng đã tạo ra được các hợp chất hữu cơ. Trong bất kỳ trường hợp nào thì rất có khả năng là đã có các "túi" nhỏ của bầu khí quyển nguyên thuỷ – có lẽ là gần các miệng núi lửa - là khử. Có lẽ thay vì được hình thành trong khí quyển, các hợp chất hữu cơ đầu tiên đã được hình thành gần các núi lửa nằm ngầm dưới đại dương và miệng các khe nứt ở đáy biển sâu, nơi nước nóng và muối khoáng được phun trào từ trong lòng Trái Đất vào đại dương (Hình 25.2). Những vùng này cũng rất giàu các hợp chất chứa lưu huỳnh vô cơ và các hợp chất chứa sắt, những chất rất quan trọng cho sự tổng hợp ATP trong các sinh vật ngày nay.

Các thí nghiệm Miller-Urey chứng minh rằng sự tổng hợp hoá học (vô sinh) các hợp chất hữu cơ là hoàn toàn có thể. Phân tích thành phần hoá học của các thiên thạch cũng ủng hộ cho ý tưởng này. Trong số các thiên thạch rơi xuống Trái Đất có loại chondrite carbon, đá chứa 1-2% hợp chất carbon tính theo khối lượng. Các mảnh chondrite có tuổi 4,5 tỷ năm rơi xuống Australia năm 1969 chứa trên 80 amino acid, một số amino acid tồn tại với một lượng khá lớn. Một điều đáng lưu ý là tỷ lệ các loại amino acid này rất giống với tỷ lệ các amino acid được tạo ra trong thí

▲ **Hình 25.2 Một cửa sổ tìm kiếm sự sống nguyên thuỷ?** Một thiết bị nghiên cứu trên tàu ngầm *Alvin* đang thu mẫu nước xung quanh miệng núi lửa ở đáy biển Cortés. Sâu dưới mặt nước biển chừng 1,5 km miệng núi phun trào hydrogen sulfide, sunfide sắt, những chất này phản ứng tạo ra pyrite (khoáng sản màu vàng) và khí hydrogen. Các sinh vật nhân sơ sống gần miệng núi lửa này sử dụng hydrogen làm nguồn năng lượng. Môi trường như vậy thuộc loại cực đoan nhất mà trong đó sự sống ngày nay vẫn tồn tại được, và một số nhà nghiên cứu ủng hộ giả thuyết cho rằng sự sống có thể từng được bắt đầu trong các vùng tương tự như vậy của Trái Đất nguyên thuỷ.

Được quét bằng CamScanner

nghiệm của Miller-Urey. Các amino acid trong các thiên thạch chondrite này không thể bị lẫn với amino acid trên Trái Đất vì chúng chứa một hỗn hợp bằng nhau của các đồng phân D và L (xem Chương 4). Các sinh vật chỉ tổng hợp và sử dụng các đồng phân L trừ một số ngoại lệ.

Tổng hợp phi sinh học các đại phân tử

Chỉ có một số phân tử hữu cơ nhỏ, như các amino acid, cũng không đủ để làm xuất hiện sự sống. Mỗi tế bào có một số lượng khổng lồ các đại phân tử, bao gồm các enzyme, các protein khác và các acid nucleic cần thiết cho quá trình tự nhân đôi. Liệu các đại phân tử như vậy có thể được hình thành trên Trái Đất nguyên thuỷ? Bằng cách nhỏ dung dịch các amino acid lên cát nóng, đất sét hoặc đá, các nhà nghiên cứu đã có thể tạo ra các chuỗi amino acid. Các polymer này đã được hình thành một cách tự phát, không cần có sự hỗ trợ của các enzyme hoặc ribosome. Tuy nhiên, không giống như các protein, các polymer này là một hỗn hợp phức chất của các amino acid liên kết và các amino acid liên kết chéo. Tuy vậy, có thể cho rằng các polymer như vậy có thể hoạt động như một chất xúc tác yếu đối với một số phản ứng khác nhau trên Trái Đất nguyên thuỷ.

Protobiont

Hai đặc tính then chốt của sự sống là sự sao chép một cách chính xác và chuyển hoá. Không một đặc tính nào có thể tồn tại nếu thiếu đặc tính kia. DNA mang thông tin di truyền, bao gồm những chỉ dẫn cần thiết cho quá trình tự sao chép một cách chính xác. Tuy nhiên, sao chép DNA lại cần có một bộ máy các enzyme hết sức tinh tế cũng như một lượng dồi dào các nucleotide là những đơn phân kiến tạo được tế bào cung cấp thông qua sự chuyển hoá tế bào (xem Chương 16). Trong khi các thí nghiệm kiểu Miller-Urey đã tạo ra được một số base nitrogen của DNA và RNA, nhưng lại không tạo ra được bất cứ cái gì giống như nucleotide. Nếu các đơn phân cấu tạo nên các acid nucleic đã không phải là một bộ phận của nồi xúp hữu cơ nguyên thuỷ, thì các phân tử tự sao chép và nguồn cung cấp các đơn phân kiểu như chuyển hoá chắc hẳn phải xuất hiện cùng lúc. Điều này xảy ra như thế nào?

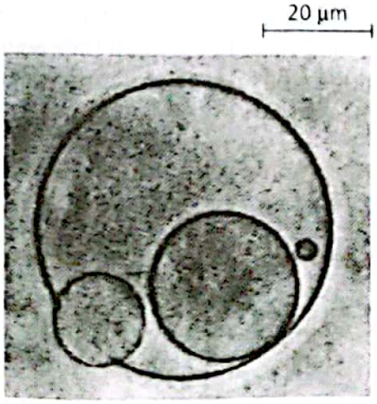
Các điều kiện cần thiết có thể được đáp ứng bởi các **protobiont** những tập hợp các phân tử được tổng hợp phi sinh học được bao quanh bởi một cấu trúc giống màng. Các protobiont có thể biểu hiện một số đặc tính của sự sống, bao gồm sự sinh sản đơn giản và sự chuyển hoá, cũng như khả năng duy trì ổn định môi trường hoá học bên trong khác biệt với thành phần hoá học ở bên ngoài.

Các thí nghiệm trong phòng thí nghiệm đã chứng minh rằng các protobiont có thể được hình thành một cách tự phát từ những hợp chất hữu cơ được tạo ra theo con đường phi sinh học. Ví dụ, một số các giọt nhỏ có màng bao bọc được gọi là các liposome có thể được hình thành khi cho các lipid hoặc các phân tử hữu cơ khác vào trong nước. Các phân tử kỵ nước trong hỗn hợp tổ chức thành một lớp kép tại bề mặt của giọt giống như lớp màng lipide kép của màng sinh chất. Liposome có thể "sinh sản" **(Hình 25.3a)**, và vì lớp màng kép có tính thấm chọn lọc, nên liposome chịu tác động của sự thẩm thấu sẽ phồng lên hoặc co lại khi cho vào trong dung dịch có nồng độ chất tan khác nhau. Một số liposome kiểu này có thể thực hiện các phản ứng chuyển hoá đơn giản, một bước tiến quan trọng nữa hướng tới sự xuất hiện của sự sống **(Hình 25.3b)**.

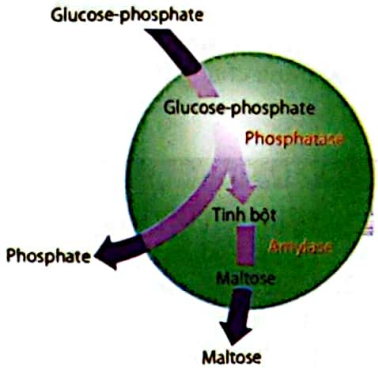
RNA tự sao chép và bình minh của chọn lọc tự nhiên

Vật chất di truyền đầu tiên chắc có lẽ là RNA chứ không phải là DNA. Thomas Cech thuộc Trường Đại học Colorado và Sidney Altman thuộc Trường Đại học Yale, đã tìm thấy loại RNA có chức năng quan trọng trong quá trình tổng hợp protein, cũng có thể thực hiện một số chức năng xúc tác kiểu enzyme. Cech gọi chất xúc tác RNA này là **ribozyme**. Một số ribozyme có thể tạo nên bản sao bổ sung với một đoạn ngắn RNA khi được cung cấp các loại nucleotide.

Chọn lọc tự nhiên ở mức độ phân tử đã tạo ra các ribozyme có khả năng tự sao chép trong phòng thí nghiệm. Điều này xảy ra như thế nào? Không giống như DNA mạch kép tạo ra một chuỗi xoắn kép đồng nhất, các phân tử RNA mạch đơn có nhiều dạng cấu hình không gian ba chiều khác nhau do các trình tự nucleotide đặc thù của chúng quy định. Trong một môi trường đặc biệt, các phân tử RNA với những trình tự base nhất định có thể bền vững hơn và sao chép nhanh hơn, ít mắc các sai sót hơn so với các phân tử RNA khác. Phân tử RNA có trình tự nucleotide thích hợp nhất với môi trường xung quanh và có khả năng sao chép tốt nhất sẽ tạo ra nhiều phân tử con nhất. Các phân tử RNA con cháu như vậy sẽ không phải là "một loài" RNA đơn nhất mà là một họ các trình tự khác biệt nhau chút ít vì trong quá trình sao chép thường xảy ra sai sót. Thỉnh thoảng, những sai sót trong quá trình sao chép làm xuất hiện phân tử có khả



(a) Sự sinh sản giản đơn. Liposome này đang "sinh đẻ" ra các liposome con nhỏ hơn (LM-ảnh kính hiển vi quang học).



(b) Chuyển hoá giản đơn. Nếu các enzyme - trong trường hợp này là phosphatase và amylase - có trong dung dịch mà từ đó giọt liposome được hình thành thì một số liposome có thể tiến hành các phản ứng chuyển hoá đơn giản và xuất khẩu các sản phẩm.

▲ Hình 25.3 Các phiên bản phòng thí nghiệm của các protobiont liposome.

Được quét bằng CamScanner

năng gấp nếp lại thành một cấu hình thậm chí bền vững hơn hoặc sao chép tốt hơn so với trình tự nucleotide ban đầu. Các sự kiện chọn lọc tương tự có thể đã xảy ra trên Trái Đất nguyên thuỷ. Bởi vậy, sinh học phân tử ngày nay có thể đã được kế tục "thế giới RNA", trong đó các phân tử RNA nhỏ mang thông tin di truyền có khả năng tự sao chép và bảo quản thông tin về các protobiont mà chúng mang.

Một protobiont có khả năng tự sao chép nhờ RNA tự xúc tác có thể khác biệt với những protobiont xung quanh không có RNA hoặc mang RNA nhưng lại không có khả năng tự sao. Nếu protobiont như vậy có thể sinh trưởng, phân chia và truyền các phân tử RNA cho các protobiont con của chúng thì những protobiont con này sẽ có được một số đặc tính của protobiont mẹ. Mặc dù những protobiont đầu tiên như vậy chỉ mang một lượng hạn chế thông tin di truyền quy định một số đặc tính thì những tính trạng di truyền của chúng cũng chịu sự tác động của chọn lọc tự nhiên. Những protobiont nguyên thuỷ thành công nhất có thể đã gia tăng về số lượng vì chúng đã khai thác được nguồn nguyên liệu một cách có hiệu quả và truyền lại khả năng này cho các thế hệ sau. Sự xuất hiện của các protobiont như vậy có lẽ không nhiều, nhưng nên nhớ rằng có lẽ đã có hàng tỷ tỷ các protobiont trong nước của Trái Đất nguyên thuỷ. Thậm chí những protobiont chỉ có khả năng di truyền hạn chế cũng đã có được một ưu thế cực lớn so với những prototbiont khác.

Khi các trình tự RNA mang các thông tin di truyền xuất hiện trong các protobiont thì lại có nhiều thay đổi tiếp theo có thể xảy ra. Ví dụ, RNA có thể cung cấp khuôn mẫu trên đó các nucleotide DNA có thể lắp ráp lại với nhau. Phân tử DNA mạch kép là một nguồn dự trữ thông tin di truyền ổn định hơn nhiều so với RNA một sợi mỏng manh rất dễ đứt gãy. DNA cũng sao chép chính xác hơn nhiều so với RNA. Sự sao chép chính xác là hết sức cần thiết khi hệ gene ngày càng lớn lên do sự lặp đoạn và do các quá trình khác và khi có thêm nhiều các đặc tính của protobiont được ghi mã trong thông tin di truyền. Sau khi DNA xuất hiện, có lẽ các phân tử RNA bắt đầu giữ vai trò hiện nay của chúng đó là làm trung gian trong việc dịch các chương trình di truyền, và thế giới RNA nhường đường cho "thế giới DNA". Đó là giai đoạn khởi đầu cho sự bùng nổ sự đa dạng của thế giới sống - một sự thay đổi được minh chứng trong các hồ sơ hoá thạch.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 25.1

1. Miller và Urey đã kiểm tra giả thuyết nào trong thí nghiệm nổi tiếng của họ?
2. Làm thế nào mà sự xuất hiện của protobiont lại được xem là một bước then chốt dẫn đến hình thành sự sống?
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Nếu các nhà khoa học tạo ra một protobiont có RNA có thể tự sao chép và có khả năng chuyển hoá trong điều kiện tương tự như điều kiện của Trái Đất nguyên thuỷ, thì điều này liệu có chứng minh được rằng sự sống đã được xuất hiện như trong thí nghiệm này? Giải thích.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 25.2

Hồ sơ hoá thạch minh chứng cho lịch sử sự sống

Bắt đầu với những dấu vết cổ nhất của sự sống, hồ sơ hoá thạch mở ra một cửa sổ vào thế giới cổ xưa và cung cấp cho chúng ta những nét đại cương về sự tiến hoá của sự sống qua hàng tỷ năm qua. Trong phần này, chúng ta sẽ thám hiểm những điều mà hồ sơ hoá thạch đã bộc lộ về những biến đổi chính trong lịch sử của sự sống – những biến đổi đó là gì và chúng đã xảy ra như thế nào.

Hồ sơ hoá thạch

Từ Chương 22 chúng ta đã biết rằng các lớp đá trầm tích rất giàu các hoá thạch. Hồ sơ hoá thạch dựa chủ yếu trên trình tự các hoá thạch tích tụ lại trên các lớp đá trầm tích được gọi là các *địa tầng* (xem Hình 22.3). Một số loại hoá thạch khác như các con côn trùng được bảo quản trong hổ phách (nhựa cây hoá đá) và các con động vật có vú đóng băng trong các lớp băng cũng cung cấp cho chúng ta những thông tin hữu ích.

Hồ sơ hoá thạch cho thấy đã từng có những biến đổi lớn về các loại sinh vật từng thống trị trên Trái Đất ở những thời điểm khác nhau **(Hình 25.4)**. Nhiều sinh vật trong quá khứ khác biệt với những sinh vật đang sống hiện nay, và nhiều sinh vật một thời rất phổ biến nay lại hoàn toàn bị tuyệt chủng. Như chúng ta sẽ thấy sau đây, các hoá thạch cũng cung cấp bằng chứng cho biết các nhóm sinh vật mới đã được xuất hiện từ những sinh vật có trước ra sao.

Cho dù hồ sơ hoá thạch cung cấp cho ta bằng chứng có thật và rất quan trọng nhưng nên nhớ là hồ sơ hoá thạch cũng chỉ là một cuốn biên niên sử không đầy đủ của những biến đổi tiến hoá. Nhiều sinh vật của Trái Đất có lẽ đã không chết ở đúng địa điểm và đúng thời gian được lưu lại trên hoá thạch. Trong số những hoá thạch được hình thành, nhiều cái đã bị phá huỷ bởi các quá trình địa chất sau đó, và chỉ có một phần các hoá thạch đã được phát hiện. Kết quả là hồ sơ hoá thạch mà chúng ta biết có xu hướng thiên về các loài đã từng tồn tại trong một thời gian dài và đã từng rất phổ biến và phân bố rộng khắp trong những loại môi trường nhất định, và có vỏ cứng, bộ xương, hoặc các bộ phận khác dễ hình thành nên hoá thạch. Thậm chí với những hạn chế như vậy, nhưng hồ sơ hoá thạch vẫn là một bản mô tả đặc biệt chi tiết về những thay đổi sinh học trên quy mô lớn của thời gian địa chất. Hơn nữa, như các hoá thạch mới được khai quật gần đây về tổ tiên của các loài cá voi cho thấy chúng đã từng có các chi sau (xem Hình 22.16) và những khoảng trống trong hồ sơ hoá thạch đang được tiếp tục lấp đầy bởi những phát hiện mới.

Cách xác định tuổi của đá và các hoá thạch

Các hoá thạch cung cấp những số liệu rất có giá trị để tái tạo lại lịch sử của sự sống, nhưng chỉ khi chúng ta có thể xác định được chúng nằm ở đâu trong câu chuyện đã được làm sáng tỏ. Trong khi trật tự các hoá thạch trong các lớp địa tầng cho chúng ta biết trình tự các hoá thạch đã được hình thành - tuổi tương đối của chúng - thì chúng

Được quét bằng CamScanner

▼ Hình 25.4 Minh chứng lịch sử của sự sống. Các hoá thạch này minh hoạ cho những đại diện của các sinh vật từ những thời điểm khác nhau theo thời gian.

Hiện nay

100 triệu năm trước

175

200

270

300

375

400

500

525

565

600

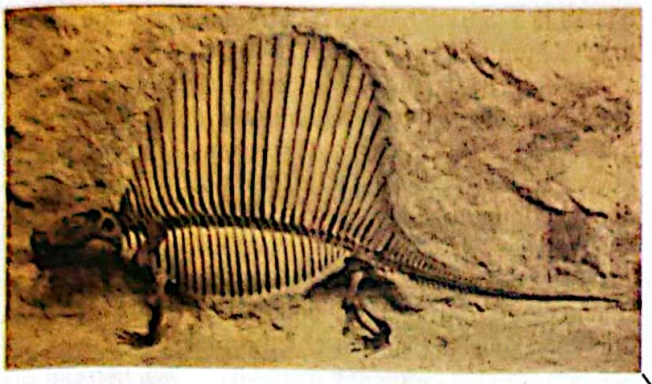
1.500

3.500

▼ *Rhomaleosaurus victor*, thằn lằn đầu rắn. Loài bò sát biển lớn này đã từng là một loài ăn thịt quan trọng sống cách đây 200 triệu năm tới 65,5 triệu năm.

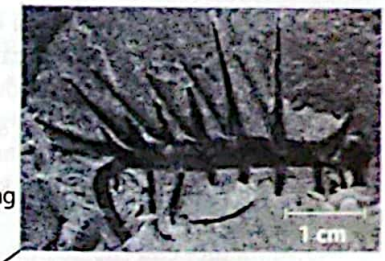
▼ Khuôn đúc của một loại ốc hoá đá, một nhóm nhuyễn thể đã từng sống cách đây 400 triệu năm tới 65 triệu năm và có kích thước dao động từ vài cm tới 2m.

▼ *Dimetrodon*, loài động vật ăn thịt lớn nhất được biết đến vào thời đó, có quan hệ họ hàng gần gũi với thú hơn là với bò sát. "Cánh buồm" hùng vĩ trên lưng của nó chắc có lẽ đảm nhận chức năng điều hoà nhiệt.



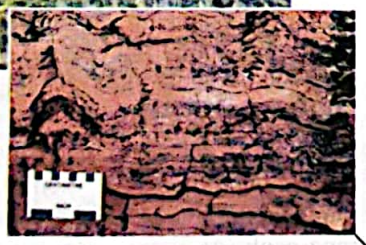
▲ *Coccosteus cuspidatus*, một loại cá có bộ phận bằng xương bao phủ kín toàn bộ đầu và phần phía trước.

▶ *Hallucigeneia*, một thành viên của một nhóm động vật có hình thái rất đa dạng được tìm thấy trong các hoá thạch Burgess Shale ở các núi đá của Canada.



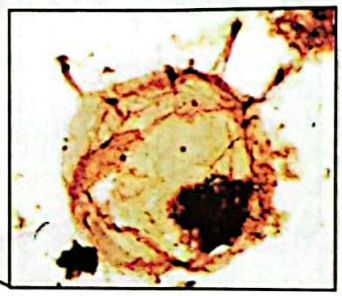
◀ *Dickinsonia costata*, một thành viên của khu sinh vật Ediacaran, một nhóm sinh vật thân mềm đã tuyệt chủng.

▲ Một số sinh vật nhân sơ bám vào lớp màng mỏng của trầm tích cùng nhau tạo nên các lớp đá được gọi là stromatolite, những loại đá này có ở vịnh Shark, Australia.



▲ Một lát cắt của stromatolite hoá thạch.

▶ Một sinh vật nhân thực đơn bào, tảo *Tappania*, từ miền Bắc Australia.



Được quét bằng CamScanner

không cho chúng ta biết tuổi thực tế (tuyệt đối) của các hoá thạch. Xem xét vị trí tương đối của các hoá thạch trong các địa tầng cũng giống như chúng ta bóc các lớp giấy dán trên tường trong một ngôi nhà cổ. Bạn có thể xác định được trình tự của các lớp chứ không xác định được năm mà mỗi lớp được chồng thêm vào.

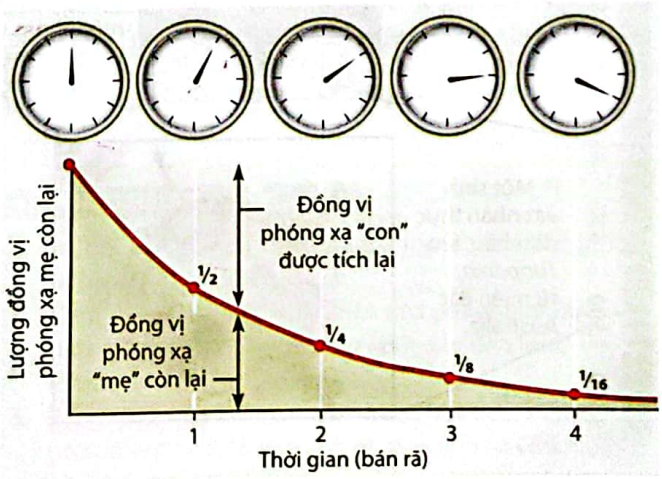
Làm thế nào chúng ta có thể xác định được tuổi tuyệt đối của một hoá thạch? (Lưu ý là "tuyệt đối" không có nghĩa là tuổi không có sai số, nhưng với nghĩa là tuổi được xác định bằng năm hơn là bằng các thuật ngữ tương đối như *trước* hoặc *sau*.) Một trong số các kỹ thuật phổ biến nhất là **xác định tuổi bằng đồng vị phóng xạ**, kỹ thuật dựa trên sự phân rã của các đồng vị phóng xạ (xem Chương 2). Một đồng vị phóng xạ "mẹ" phân rã thành đồng vị phóng xạ "con" với một tốc độ không đổi. Tốc độ phân rã được biểu diễn bằng **thời gian bán rã**, thời gian cần thiết để phân rã 50% đồng vị phóng xạ mẹ **(Hình 25.5)**. Mỗi đồng vị phóng xạ có một thời gian bán rã đặc trưng, không bị ảnh hưởng bởi nhiệt độ, áp suất, hoặc các yếu tố khác của điều kiện môi trường. Ví dụ, carbon -14 phân rã tương đối nhanh; thời gian bán rã của nó là 5730 năm. Uranium-238 phân rã chậm hơn với thời gian bán ra là 4,5 tỷ năm.

Các hoá thạch chứa các nguyên tố đồng vị phóng xạ được tích tụ trong cơ thể sinh vật khi chúng còn sống. Ví dụ, carbon trong cơ thể sống bao gồm đồng vị carbon phổ biến nhất, carbon-12 và đồng vị phóng xạ, carbon-14. Khi cơ thể chết, quá trình tích tụ carbon dừng lại và lượng carbon -12 không thay đổi theo thời gian. Tuy nhiên, lượng carbon-14 phân rã dần thành nitrogen-14. Vì vậy đo tỷ lệ carbon-14 trên carbon-12 trong mẫu hoá thạch chúng ta có thể xác định được tuổi của hoá thạch. Phương pháp này có thể áp dụng cho các hoá thạch có tuổi lên tới 75.000 năm; còn những hoá thạch có tuổi già hơn sẽ có quá ít carbon-14 nên kỹ thuật này không xác định được.

Xác định tuổi của các hoá thạch già hơn trong các đá trầm tích có thể là một thách thức. Một lý do là sinh vật không chứa các đồng vị phóng xạ có thời gian bán rã dài như uranium-238 để tạo nên xương hay các vỏ sò. Tuy nhiên, các lớp đá trầm tích bản thân chúng cũng chứa các lớp trầm tích khác nhau về độ tuổi. Vì thế, chúng ta thường không thể xác định tuổi hoá thạch một cách trực tiếp. Tuy nhiên, các nhà địa chất học có thể áp dụng phương pháp gián tiếp để suy ra tuổi tuyệt đối của hoá thạch mà chúng nằm kẹp giữa hai lớp đá dung nham núi lửa. Ví dụ, các nhà nghiên cứu có thể xác định lượng đồng vị phóng xạ K-40 có thời gian bán rã là 1,3 tỷ năm trong các lớp đá. Nếu hai lớp đá bao bọc lấy hoá thạch có tuổi là 525 triệu năm và 535 triệu năm thì sinh vật hoá thạch đã từng sống cách đây 530 triệu năm.

Từ tính của đá cũng có thể cung cấp thông tin về thời gian. Trong quá trình hình thành các lớp đá núi lửa và đá trầm tích, các hạt sắt trong đá tự chúng xếp hàng theo từ trường Trái Đất. Khi đá rắn lại, sự định hướng của các hạt được ổn định theo thời gian. Đo từ trường của các lớp đá khác nhau người ta nhận thấy cực từ trường Bắc và Nam của Trái Đất đã đảo chiều lặp đi lặp lại trong quá khứ. Vì sự đảo chiều từ trường này ảnh hưởng đến toàn bộ hành tinh cùng một lúc, sự đảo chiều ở một địa điểm có thể phù hợp với kiểu tương ứng ở nơi khác. Cách tiếp cận này cho phép xác định tuổi của đá khi không có phương pháp nào khác. Nó cũng có thể được sử dụng để củng cố thêm cho tuổi của lớp đá được ước tính bởi các cách khác.

Bây giờ chúng ta hãy xem các hoá thạch được xác định tuổi ra sao và trở lại với một ví dụ mà chúng ta có thể học hỏi được điều gì đó từ chúng.



▲ Hình 25.5 Xác định tuổi hoá thạch bằng đồng vị phóng xạ. Trong sơ đồ này, mỗi vạch trên mặt đồng hồ là một thời gian bán rã.

HÃY VẼ *Đánh dấu lại trục X của đồ thị này để thể hiện sự phân rã của uranium-238 (thời gian bán rã = 4,5 tỷ năm).*

Nguồn gốc của những nhóm sinh vật mới

Một số hoá thạch cho chúng ta cái nhìn chi tiết về nguồn gốc của những nhóm sinh vật mới. Các hoá thạch như vậy là cực kỳ quan trọng để chúng ta hiểu biết về sự tiến hoá; chúng cho biết những đặc điểm mới của sinh vật xuất hiện ra sao và cần bao lâu để những biến đổi như vậy có thể xảy ra. Chúng ta sẽ nghiên cứu một trường hợp như vậy ở đây, nguồn gốc của các loài thú.

Cùng với lưỡng cư và bò sát, thú thuộc nhóm động vật được gọi là *bốn chân - tetrapods* (từ tiếng Hy Lạp *tetra* - bốn, và pod - chân), tên gọi chỉ nhóm sinh vật có 4 chi. Thú có một số đặc điểm về giải phẫu riêng thể hiện trong các hoá thạch giúp các nhà khoa học có thể truy tìm được nguồn gốc phát sinh của chúng. Ví dụ, xương hàm dưới chỉ từ một xương (chứa răng) duy nhất chỉ có ở thú mà không có ở các loài bốn chân khác. Ngoài ra, xương hàm dưới và xương hàm trên nối với nhau bằng một bộ ba các xương đặc trưng riêng giúp truyền âm thanh vào tai giữa (xương búa, xương đe, xương bàn đạp). Cuối cùng, các răng của thú được phân hoá thành răng cửa (để cắn xé), răng nanh (để chọc khoét), và răng trước hàm có nhiều mấu nhọn và răng hàm (để nghiền). Ngược lại, răng của các loài bốn chân khác thường chỉ là một hàng các răng nhọn đơn giản chưa được phân hoá.

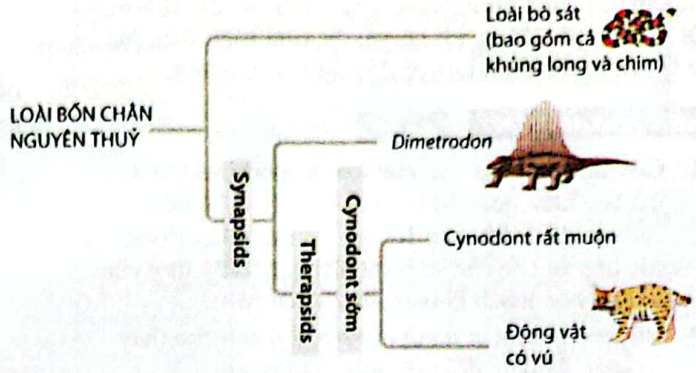
Như chúng ta thấy một cách chi tiết trong **Hình 25.6**, hồ sơ hoá thạch cho thấy các đặc điểm độc nhất vô nhị của xương hàm của các loài thú và các răng của chúng đã được tiến hoá qua một loạt các biến đổi dần dần. Khi bạn nghiên cứu Hình 25.6, nên nhớ là nó chỉ bao gồm một vài ví dụ về các hộp sọ hoá thạch chứng minh cho nguồn gốc

Được quét bằng CamScanner

▼ Hình 25.6

Khảo sát Nguồn gốc của động vật có vú

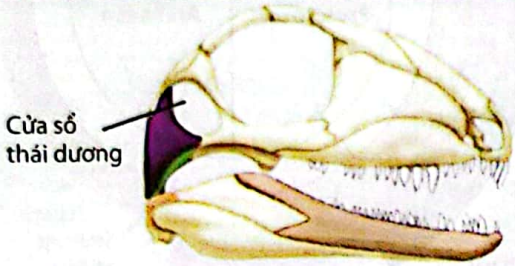
Trải qua một quá trình tiến hoá trên 120 triệu năm, các loài động vật có vú (thú) đã xuất hiện dần dần từ một nhóm động vật bốn chân được gọi là synapsids. Những hình nêu ở đây chỉ là một số ít trong rất nhiều loài sinh vật hoá thạch có các đặc điểm hình thái trung gian chuyển tiếp giữa thú đang sống với các synapsid tổ tiên của chúng. Nguồn gốc tiến hoá của các loài thú được thể hiện trên sơ đồ cây ở phía bên phải.



Chú thích

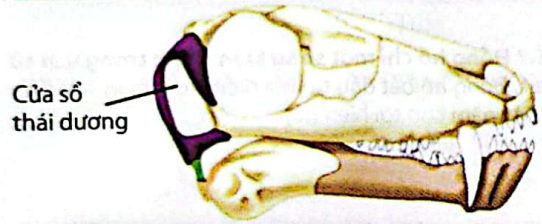
Khớp
Xương vuông
Xương hàm dưới chứa răng
Xương vảy

Synapsid (300 triệu năm trước)



Synapsid có nhiều xương phức ở hàm dưới và có các răng nhọn đơn giản (chưa phân hoá). Khớp hàm được tạo thành nhờ xương khớp và xương vuông. Synapsid cũng có một lỗ trên hộp sọ được gọi là cửa sổ thái dương ngay sau hốc mắt. Các cơ má rất khoẻ để khép các hàm có lẽ đã đi qua cửa sổ thái dương. Theo thời gian, lỗ này to dần và dịch chuyển về phía trước của khớp giữa hàm dưới và hàm trên và do vậy làm gia tăng sức mạnh và độ chính xác nhờ đó các hàm có thể khép lại (giống như việc di chuyển núm cửa ra xa khỏi bản lề để cánh cửa dễ khép lại).

Therapsid (280 triệu năm trước)

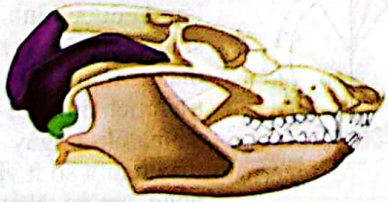


Sau đó, một nhóm của synapsid được gọi là therapsid đã xuất hiện. Therapsid có các xương răng lớn, mặt dài, và đã có những dấu hiệu răng chuyên hoá, có các răng nanh lớn.

Cynodont sớm (260 triệu năm trước)

Ở các con therapsid cynodont sớm, răng hàm dưới chứa răng là xương lớn nhất ở hàm dưới, cửa sổ thái dương lớn và ở vị trí hướng tới khớp hàm, răng đã xuất hiện một số mấu (không nhìn thấy trên hình). Ở các con synapsid sớm hơn, hàm đã có khớp bao gồm xương vuông và xương khớp.

Cynodont muộn (220 triệu năm trước)



Các con cynodont muộn hơn đã có các răng với các kiểu mấu phức tạp và xương hàm trên và dưới khớp với nhau ở hai vị trí: Chúng vẫn giữ khớp xương vuông-xương khớp ban đầu và hình thành thêm một khớp mới, khớp thứ hai giữa xương chứa răng ở hàm dưới và các xương vảy.

Cynodont rất muộn (195 triệu năm trước)

Ở các loài tổ tiên chung của những con cynodont rất muộn này và các động vật có vú, khớp hàm gồm xương vuông-xương khớp đã biến mất, chỉ còn lại khớp xương hàm dưới chứa răng - xương vảy là khớp duy nhất giữa hàm trên và hàm dưới (như thấy ở các loài động vật có vú hiện nay). Xương khớp và xương vuông đã di chuyển vào vùng tai (không thể hiện trên hình), nơi mà chúng đảm nhiệm chức năng truyền âm thanh. Trong nhánh động vật có vú, hai xương này sau đó đã tiến hoá thành xương búa và xương đe (xem Hình 34.31).

Được quét bằng CamScanner

của các loài thú. Nếu xếp tất cả các hoá thạch đã được phát hiện theo đúng trình tự về hình dạng cái nọ nằm liền kề cái kia thì chúng ta sẽ thấy có sự chuyển biến từ từ hơn từ nhóm này sang nhóm khác, phản ánh các đặc điểm của một nhóm mới, động vật có vú, đã xuất hiện dần dần ra sao từ nhóm đã tồn tại trước đó, nhóm cynodont.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 25.2

1. Các thông số của bạn cho thấy hộp sọ hoá thạch mà bạn khai quật được có tỷ lệ carbon-14 trên carbon -12 là khoảng 1/16 tỷ lệ của chúng trong các hộp sọ của các sinh vật hiện nay. Vậy tuổi của hộp sọ hoá thạch khoảng bao nhiêu năm?
2. Hãy mô tả một ví dụ từ hồ sơ hoá thạch cho thấy sự sống đã thay đổi theo thời gian ra sao.
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Giả sử các nhà nghiên cứu đã phát hiện được một hoá thạch của một sinh vật sống cách đây 300 triệu năm, nhưng lại có răng và khớp hàm của loài động vật có vú. Bạn có thể rút ra điều gì từ hoá thạch này về nguồn gốc của các loài động vật có vú và về sự tiến hoá của các cấu trúc xương mới? Giải thích.

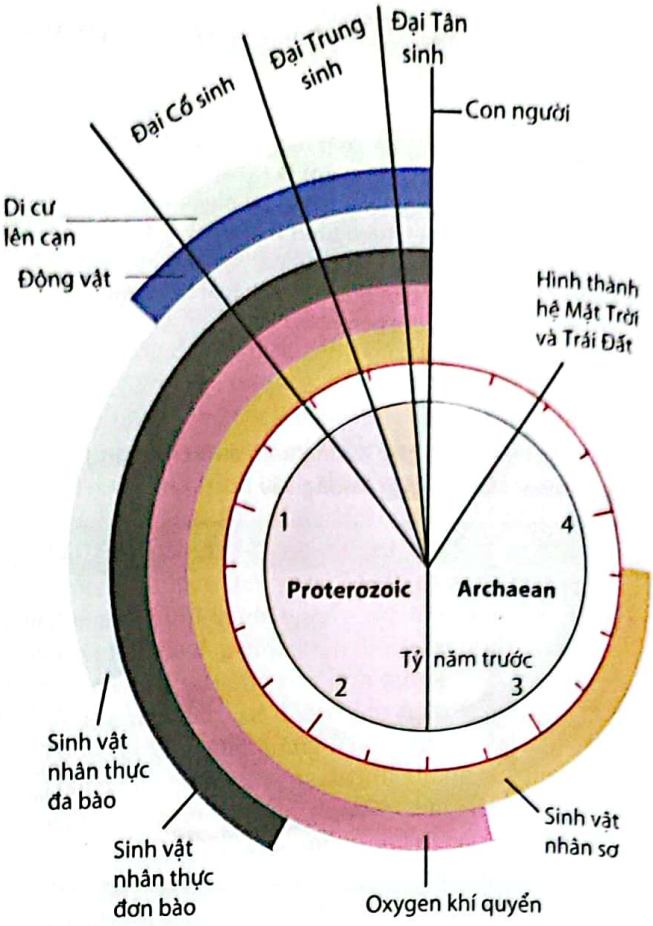
Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 25.3

Các sự kiện chủ chốt trong lịch sử của sự sống bao gồm phát sinh các sinh vật đơn bào, đa bào và sự di cư của sinh vật lên cạn

Nghiên cứu các hoá thạch đã giúp các nhà địa chất học thiết lập được **hồ sơ địa chất** về lịch sử của Trái Đất, vốn được chia thành ba siêu đại (eon) (**Bảng 25.1**, ở trang bên). Hai siêu đại đầu - Archaen (Thái cổ) và Proteozoic (Nguyên sinh) – cộng lại kéo dài xấp xỉ 4 tỷ năm. Siêu đại Phanerozoic, kéo dài chừng nửa tỷ năm bao gồm hầu hết thời gian tồn tại của các loài động vật đã từng sống trên Trái Đất đến giờ. Phanerozoic lại được chia thành ba đại: Paleozoic (Cổ sinh), Mesozoic (Trung sinh) và Cenozoic (Tân sinh). Mỗi đại đại diện cho một thời kỳ riêng biệt trong lịch sử của Trái Đất với các sinh vật sống của nó. Ví dụ, đại Trung sinh đôi khi được gọi là "thời đại của bò sát" vì đại này có nhiều hoá thạch của bò sát bao gồm cả bò sát khổng lồ. Biên giới giữa các đại tương ứng với những sự kiện tuyệt chủng lớn được phát hiện trong hồ sơ hoá thạch, khi nhiều dạng sống bị biến mất và được thay thế bằng những dạng được tiến hoá từ những sinh vật còn sống sót.

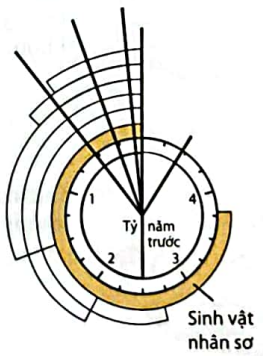
Như chúng ta đã thấy, hồ sơ hoá thạch cung cấp một cái nhìn bao quát lịch sử sự sống theo thời gian địa chất. Ở đây chúng ta chỉ tập trung vào một vài sự kiện lớn trong lịch sử còn chúng ta sẽ quay lại để nghiên cứu chi tiết hơn ở Phần 5 của cuốn sách này. **Hình 25.7** sử dụng hình ảnh tương đồng của đồng hồ để đặt các sự kiện này vào khuôn khổ của hồ sơ địa chất. Đồng hồ này sẽ tái



▲ **Hình 25.7 Đồng hồ chỉ một số sự kiện chính trong lịch sử của Trái Đất.** Đồng hồ bắt đầu từ thời điểm xuất hiện Trái Đất cách đây 4,6 tỷ năm cho tới hiện nay.

xuất hiện ở những thời điểm khác nhau trong phần này để giúp chúng ta nhanh chóng hình dung ra thời điểm mà các sự kiện được bàn luận đã xảy ra.

Các sinh vật - đơn bào đầu tiên



Bằng chứng sớm nhất về sự sống, được xác định là có tuổi cách đây 3,5 tỷ năm, là từ stromatolite hoá thạch (xem Hình 25.4). Stromatolite là các lớp đá được hình thành khi các sinh vật nhân sơ nhất định bám thành từng lớp màng mỏng trầm tích dính lại với nhau. Các stomatolite ngày nay được tìm thấy ở một số ít vịnh nước mặn, nông, ấm áp. Nếu phức hợp các quần xã vi sinh vật đủ lớn để hình thành nên đá stromatolite đã tồn tại cách đây 3,5 tỷ năm, thì một giải thuyết hợp lý là các sinh vật đơn bào đã được hình thành sớm hơn nhiều; có lẽ khoảng 3,9 tỷ năm trước.

Các sinh vật nhân sơ ban đầu là dân cư duy nhất trên Trái Đất từ ít nhất 3,5 tỷ năm trước đến khoảng 2,1 tỷ năm trước. Như chúng ta sẽ thấy các sinh vật nhân sơ đã làm thay đổi hoàn toàn sự sống trên hành tinh của chúng ta.

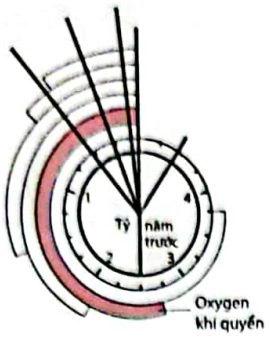
Được quét bằng CamScanner

Bảng 25.1 Hồ sơ địa chất

Thời gian tương đối của các eon (siêu đại)	Đại (Era)	Kỷ (period)	Thời kỳ	Tuổi (Triệu năm trước)	Một số sự kiện quan trọng trong lịch sử sự sống
Phanerozoic	Cenozoic (Tân sinh)	Neogene	Holocene	0,01	Thời gian lịch sử
			Pleistocene	1,8	Thời kỳ băng hà; xuất hiện loài người
			Pliocene	5,3	Xuất hiện chi *Homo*
			Miocene	23	Các loài thú và thực vật hạt kín tiếp tục tiến hoá mạnh; tổ tiên giống khỉ của người xuất hiện
		Paleogene	Oligocene	33,9	Xuất hiện nhiều nhóm linh chưởng, bao gồm cả khỉ không đuôi hình người
			Eocene	55,8	Ưu thế của thực vật hạt kín được gia tăng; phát sinh hầu hết các bộ thú như hiện nay
			Paleocene	65,5	Phát sinh mạnh mẽ các loài thú, chim và côn trùng thụ phấn
Proterozoic	Mesozoic (Trung sinh)	Creta		145,5	Thực vật có hoa (hạt kín) xuất hiện và đa dạng hoá; nhiều nhóm sinh vật bao gồm hầu hết bò sát khổng lồ bị tuyệt chủng vào cuối kỷ này
		Jura		199,6	Thực vật hạt trần tiếp tục chiếm ưu thế; bò sát khổng lồ rất phong phú và đa dạng
		Trias		251	Thực vật hạt trần chiếm ưu thế; bò sát khổng lồ được tiến hoá và phát tán mạnh; thú bắt đầu xuất hiện
	Paleozoic (Cổ sinh)	Permi		299	Các loài bò sát tiến hoá mạnh; phát sinh hầu hết các nhóm côn trùng như hiện nay; cuối kỷ này có sự tuyệt chủng của nhiều loài sinh vật biển và sinh vật trên cạn
		Carbon		359,2	Các rừng cây có mạch hình thành rộng khắp; thực vật có hạt đầu tiên xuất hiện; phát sinh bò sát; lưỡng cư chiếm ưu thế
		Devon		416	Đa dạng hoá cá có xương; động vật 4 chân đầu tiên và côn trùng xuất hiện
		Silur		443,7	Đa dạng hoá các loài thực vật có mạch ban đầu
		Ordovic		488,3	Tảo biển phong phú; nấm, thực vật và động vật lên cạn
Archaean		Cambri		542	Đột ngột gia tăng về sự đa dạng của nhiều ngành động vật (bùng nổ kỷ Cambri)
		Ediacaran		635	Đa dạng hoá tảo và xuất hiện động vật không xương sống thân mềm
				2.100	Xuất hiện các hoá thạch cổ nhất của các tế bào sinh vật nhân thực
				2.500	
				2.700	Nồng độ oxygen khí quyển bắt đầu tăng
				3.500	Hoá thạch sinh vật nhân sơ cổ nhất xuất hiện
				3.800	Đá cổ nhất được biết trên bề mặt Trái Đất
				Khoảng. 4.600	Trái Đất xuất hiện

Được quét bằng CamScanner

Quang hợp và sự xuất hiện của oxygen



Hầu hết khí oxygen khí quyển (O_2) là có nguồn gốc sinh học, được tạo ra trong bước phân ly nước của quá trình quang hợp. Khi sự quang hợp sinh oxygen đầu tiên được tiến hoá, O_2 tự do được tạo ra có lẽ hoà tan trong nước cho tới khi chúng đạt được nồng độ đủ cao để phản ứng với sắt hoà tan. Điều này làm cho sắt kết tủa dưới dạng oxide sắt và các oxide này tích tụ lại thành trầm tích. Những trầm tích này bị nén hình thành nên các dải quặng sắt, các lớp đá đỏ chứa oxide sắt là nguồn quặng sắt hiện nay **(Hình 25.8)**. Một khi tất cả sắt hoà tan bị kết tủa, O_2 hoà tan được bổ sung trong nước cho đến khi biển và các hồ trở nên bão hoà O_2. Sau đó thì O_2 từ nước thoát ra dưới dạng khí đi vào khí quyển. Những thay đổi này để lại dấu vết ở dạng gỉ sắt của các lớp đá trên cạn giàu sắt, một quá trình đã được bắt đầu cách đây chừng 2,7 tỷ năm.

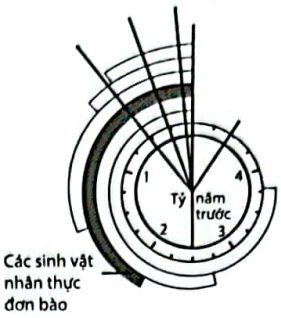
Lượng O_2 khí quyển tăng dần lên từ khoảng 2,7 đến 2,2 tỷ năm trước. Tuy nhiên, sau đó tăng vọt một cách tương đối nhanh tới 10% mức oxygen hiện nay. Sự xuất hiện của oxygen đã có tác động mạnh lên sự sống. Ở một số dạng hoá học nhất định của mình, oxygen tấn công các liên kết hoá học và có thể ức chế enzyme và làm tổn thương các tế bào. Kết quả là sự gia tăng về nồng độ O_2 khí quyển chắc có lẽ đã làm diệt vong nhiều nhóm sinh vật nhân sơ. Một số loài đã sống sót trong môi trường vẫn còn là kỵ khí, tại đó chúng ta có thể tìm thấy các hậu duệ của chúng sống đến tận ngày nay (xem Chương 27). Trong số các sinh vật sống sót, nhiều đặc điểm thích nghi đa dạng đã được tiến hoá để thích nghi với sự thay đổi của khí quyển, bao gồm cả hô hấp tế bào, một quá trình sử dụng O_2 thể thu năng lượng dự trữ trong các phân tử hữu cơ.

Như đã đề cập trước đây, lúc ban đầu, sự gia tăng dần lượng O_2 trong khí quyển có lẽ là do các vi khuẩn lam cổ.

▲ **Hình 25.8 Hình thành các dải băng sắt: bằng chứng của sự quang hợp sinh oxygen.** Các vệt màu đỏ trong đá là các dải băng sắt oxide.

Vài trăm triệu năm sau đó, mức độ gia tăng đã trở nên mạnh mẽ hơn nhiều. Điều gì đã làm cho mức độ O_2 tăng mạnh như vậy? Một giả thuyết cho rằng sự gia tăng này xảy ra sau khi có sự tiến hoá của các tế bào nhân thực có các lục lạp, như chúng ta sẽ đề cập ở phần tới.

Các sinh vật nhân thực đầu tiên



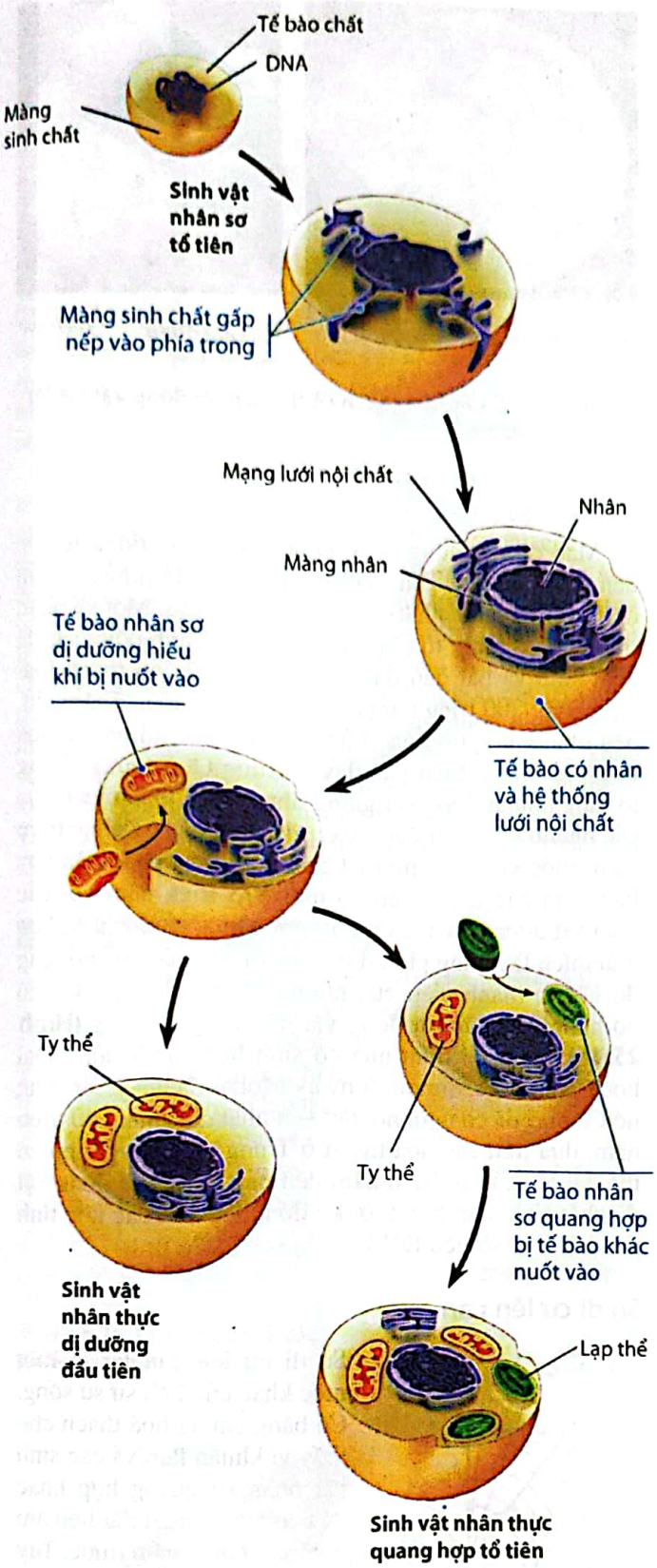
Các hoá thạch sinh vật nhân sơ cổ nhất được chấp nhận rộng rãi có tuổi chừng 2,1 tỷ năm. Nên nhớ rằng các tế bào nhân thực có cấu trúc phức tạp hơn nhiều so với các tế bào nhân sơ. Tế bào nhân thực có màng nhân, ty thể, lưới nội chất, và các cấu trúc bên trong khác mà tế bào nhân sơ không có. Ngoài ra, không giống như các tế bào nhân sơ, các tế bào nhân thực có bộ khung xương tế bào giúp chúng có thể thay đổi hình dạng và do vậy chúng có thể bao vây và nuốt các tế bào khác.

Làm thế nào các đặc điểm này của các tế bào nhân thực lại được tiến hoá từ các tế bào nhân sơ? Có hàng loạt các bằng chứng ủng hộ cho mô hình được gọi là **nội cộng sinh**, trong đó các tế bào protist có ty thể và lạp thể (thuật ngữ dùng chung cho cả lục lạp và các bào quan có liên quan) trước kia có nguồn gốc từ các tế bào nhân sơ nhỏ đã bắt đầu sống bên trong tế bào lớn hơn. Thuật ngữ *thể nội cộng sinh* chỉ một tế bào sống bên trong tế bào khác, được gọi là *tế bào chủ*. Tổ tiên nhân sơ của ty thể và lạp thể có lẽ đã vào bên trong tế bào chủ dưới dạng con mồi không được tiêu hoá hoặc vật ký sinh trong. Mặc dù quá trình này rất hiếm khi xảy ra, những các nhà khoa học cũng đã trực tiếp quan sát thấy các trường hợp trong đó các thể nội cộng sinh đã được bắt đầu dưới dạng con mồi hoặc vật ký sinh đã có được mối quan hệ cộng sinh hai bên cùng có lợi với tế bào chủ chỉ trong thời gian ngắn chừng một vài năm.

Bất luận các mối quan hệ này được thiết lập bằng cách nào thì chúng ta cũng có thể đưa ra giả thuyết cho thấy sự cộng sinh đã trở thành đôi bên cùng có lợi ra sao. Một vật chủ dị dưỡng có thể sử dụng các chất dinh dưỡng giải phóng ra từ các thể nội cộng sinh quang hợp. Và trong một thế giới ngày càng tăng mức độ hiếu khí thì một vật chủ mà bản thân là kỵ khí sẽ được hưởng lợi từ thể nội cộng sinh có khả năng biến oxygen thành có lợi. Theo thời gian, tế bào chủ và thể nội cộng sinh đã trở thành một sinh vật duy nhất, với các bộ phận của chúng không thể tách rời nhau. Mặc dù tất cả các sinh vật nhân thực đều có ty thể hay những tàn dư của các bào quan này, nhưng không phải tất cả chúng đều có lạp thể. Bởi vậy, mô hình **nội cộng sinh theo dãy** cho rằng ty thể đã được tiến hoá trước các lạp thể qua một chuỗi các sự kiện nội cộng sinh **(Hình 25.9)**.

Có rất nhiều bằng chứng ủng hộ cho nguồn gốc nội cộng sinh của ty thể và lạp thể. Các màng trong của hai cơ quan này đều có các enzyme và các hệ thống vận chuyển tương đồng với những gì tìm thấy trong các màng tế bào của các sinh vật nhân sơ đang sống hiện nay. Ty thể và lạp thể nhân đôi bằng quá trình phân đôi tương tự như kiểu phân chia của một số loại sinh vật nhân sơ nhất định.

Được quét bằng CamScanner



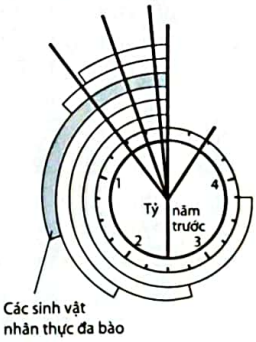
▲ Hình 25.9 Mô hình phát sinh sinh vật nhân thực qua chuỗi các sự kiện nội cộng sinh. Người ta cho rằng tổ tiên của ty thể là hiếu khí, các sinh vật dị dưỡng (với nghĩa là chúng sử dụng oxygen để chuyển hoá các phân tử hữu cơ nhận được từ các sinh vật khác). Tổ tiên của lạp thể là các sinh vật nhân sơ quang hợp. Lưu ý là các mũi tên đại diện cho sự thay đổi theo thời gian tiến hoá.

Ngoài ra, mỗi một bào quan này lại chứa một phân tử DNA vòng giống như nhiễm sắc thể của vi khuẩn, không liên kết với histone hoặc một lượng lớn protein khác. Như chúng ta có thể trông đợi các cơ quan bắt nguồn từ các sinh vật sống tự do, ty thể và lạp thể cũng có bộ máy tế bào (bao gồm các ribosome) cần thiết để phiên mã và dịch mã từ DNA của chúng thành các protein. Cuối cùng, xét ở góc độ kích thước, trình tự các nucleotide, và mức độ nhạy cảm với một số loại thuốc kháng sinh, thì ribosome của ty thể và lạp thể giống với ribosome của tế bào nhân sơ hơn nhiều so với ribosome tế bào chất của các tế bào nhân thực.

Nguồn gốc của sự đa bào

Một dàn nhạc có thể chơi một loạt các âm thanh âm nhạc khác nhau hơn là một nhạc công violông chơi solo; sự gia tăng về mức độ phức tạp của một dàn nhạc làm cho nó có thể chơi được rất nhiều thể loại. Tương tự như vậy, sự xuất hiện của các tế bào nhân thực có cấu trúc phức tạp làm lóe sáng sự tiến hoá của sự đa dạng hình thái lớn hơn so với sự đa dạng hình thái của các sinh vật nhân sơ có cấu trúc đơn giản hơn. Sau khi những sinh vật nhân thực đầu tiên xuất hiện, một phổ lớn hơn của các sinh vật đơn bào đã được tiến hoá dẫn đến xuất hiện sự đa dạng của các sinh vật nhân thực đơn bào mà những sinh vật này còn tiếp tục nở rộ cho đến tận ngày nay. Một làn sóng khác của sự đa dạng cũng đã xảy ra: Một số sinh vật nhân thực đơn bào đã tiến hoá thành dạng đa bào mà các hậu duệ của chúng bao gồm các loại tảo, thực vật, nấm và động vật.

Những sinh vật nhân thực đa bào đầu tiên



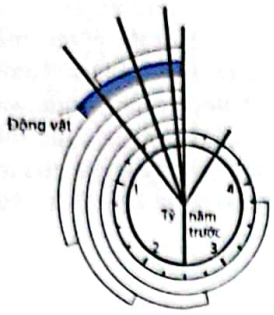
Dựa trên sự so sánh các trình tự nucleotide, các nhà nghiên cứu đã cho thấy tổ tiên chung của sinh vật đa bào đã sống cách đây 1,5 tỷ năm. Kết quả này nhìn chung phù hợp với số liệu của hồ sơ hoá thạch; hoá thạch cổ nhất của các sinh vật nhân thực đa bào được biết là tảo tương đối nhỏ đã từng sống cách đây 1,2 tỷ năm. Các sinh vật nhân thực đa bào lớn hơn và đa dạng hơn đã không xuất hiện trong hồ sơ hoá thạch cho tới tận 565 triệu năm trước (xem Hình 25.4). Các hoá thạch này, được gọi là khu sinh vật Ediacaran, là những sinh vật thân mềm - một số có chiều dài hơn một mét - đã sống từ 565 đến 535 triệu năm trước.

Tại sao các sinh vật nhân thực đa bào lại bị khống chế về kích thước và độ đa dạng cho tới tận cuối Proteozoic? Các bằng chứng địa chất cho thấy một loạt các thời kỳ băng hà nghiêm trọng đã xảy ra từ 750 đến 580 triệu năm trước. Ở nhiều thời điểm khác nhau trong thời kỳ băng hà này, các khối băng bao phủ tất cả các đại lục của hành tinh, và biển cũng phần lớn bị băng bao phủ. Hồ sơ hoá thạch về sự đa dạng hoá lớn đầu tiên của các sinh vật nhân thực (bắt đầu chừng 565 triệu năm trước) phù hợp với thời điểm mà quả cầu tuyết Trái Đất tan chảy. Khi sự đa dạng tiến gần tới chừng 30 triệu năm sau, một giai

Được quét bằng CamScanner

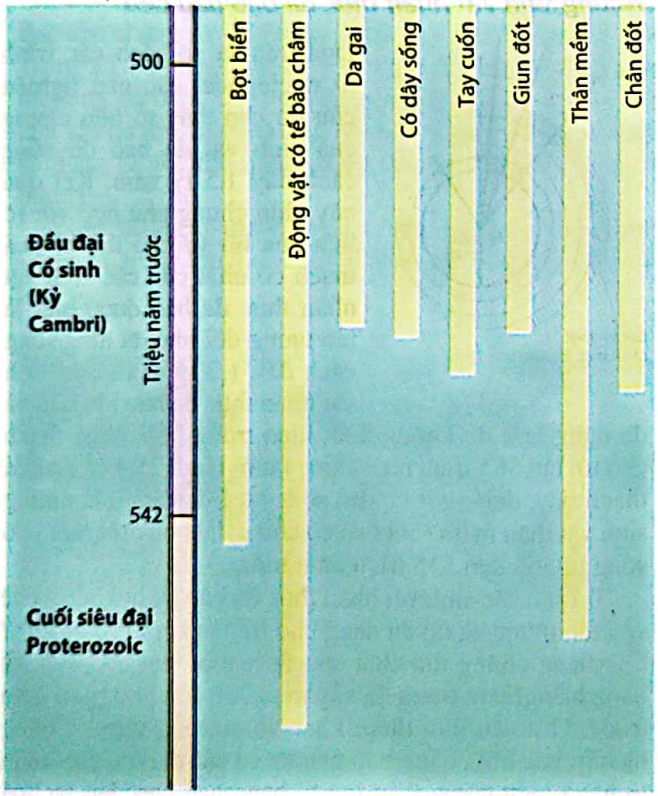
đoạn đã được thiết lập cho thời kỳ khác, thậm chí sự bùng nổ còn ngoạn mục hơn của các biến đổi tiến hoá.

Bùng nổ kỷ Cambri

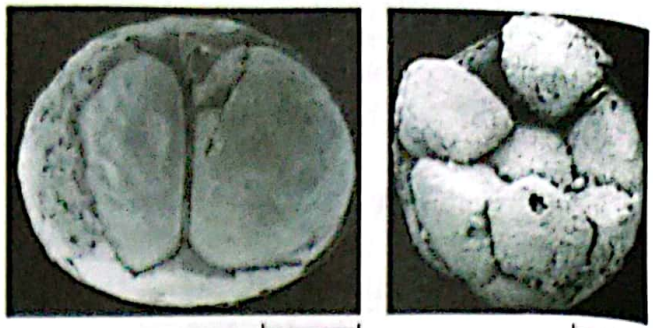


Nhiều ngành động vật hiện sống xuất hiện đột ngột trong các hoá thạch hình thành đầu kỷ Cambri (535-525 triệu năm trước), một hiện tượng được gọi là **sự bùng nổ Cambri**. Các hoá thạch của ít nhất ba ngành động vật hiện sống - Cnidaria (Hải quỳ và các họ hàng thân thuộc của chúng), Porifera (bọt biển), và Mollusca (thân mềm) - xuất hiện thậm chí ở những lớp đá cổ hơn có tuổi vào cuối giai đoạn Proterozoic **(Hình 25.10)**.

Trước giai đoạn bùng nổ Cambri, tất cả các động vật lớn đều là thân mềm. Có ít bằng chứng cho thấy các động vật lớn tiền Cambri là những động vật săn mồi. Những động vật này có lẽ là các loài ăn thực vật (ăn tảo), những loài ăn lọc, hoặc những loài ăn xác chết chứ không phải những động vật săn mồi. Bùng nổ Cambri đã thay đổi tất cả. Trong một thời gian tương đối ngắn (10 triệu năm), các động vật săn mồi dài chừng 1m đã xuất hiện. Những con vật này có móng vuốt và các đặc điểm khác để bắt con mồi; đồng thời nhiều đặc điểm thích nghi tự vệ mới như có gai nhọn và có bộ giáp bảo vệ cơ thể vững chắc đã được xuất hiện ở con mồi (xem Hình 25.4). Thế giới an toàn, chuyển động chậm đặc trưng cho các động vật lớn hơn trước khi bùng nổ Cambri đã vĩnh viễn biến mất.



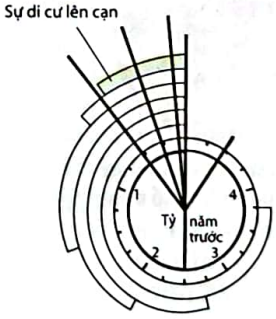
▲ **Hình 25.10 Sự xuất hiện của một số ngành động vật chọn lọc.** Các thanh màu vàng chỉ sự xuất hiện sớm nhất của những ngành này trong hồ sơ hoá thạch, mặc dù chúng có thể phát sinh sớm hơn.



▲ **Hình 25.11 Các hoá thạch có thể là phôi động vật (SEM) thời Proterozoic.**

Mặc dù, sự bùng nổ Cambri đã có tác động to lớn đến sự sống trên Trái Đất, nhưng có lẽ là nhiều ngành động vật đã được phát sinh trước đó rất lâu. Một số phân tích DNA chứng tỏ rằng hầu hết các ngành động vật đã phát sinh và bắt đầu đa dạng hoá từ loài nọ thành loài kia chừng 700 triệu năm đến 1 tỷ năm trước. Thậm chí, nếu những ước tính này không chính xác thì những hoá thạch mới phát hiện gần đây ở Trung Quốc cũng chứng tỏ rằng những động vật giống như những thành viên của các ngành động vật đang sống đã tồn tại hàng chục triệu năm trước khi bùng nổ kỷ Cambri. Những phát hiện này bao gồm các hoá thạch có tuổi 575 triệu năm với các mẫu vật được bảo quản rất tốt được một số nhà khoa học giải thích là những phôi động vật và số khác lại cho rằng đó là các thành viên của những nhóm các sinh vật có họ hàng gần gũi với động vật đã bị tuyệt chủng **(Hình 25.11)**. Tóm lại, như nhà cổ sinh học của Trường Đại học Cambridge, Simon Conway Morris đã lưu ý "sự bùng nổ Cambri đã có ngòi nổ dài" – ít nhất dài chừng 40 triệu năm, dựa trên các hoá thạch ở Trung Quốc. Ngòi nổ có thể dài hàng trăm triệu năm nếu một số ngành động vật đã phát sinh sớm hơn thời kỳ đó nhiều như các ước tính dựa trên các số liệu DNA.

Sự di cư lên cạn



Sự di cư lên cạn lại là một mốc khác của lịch sử sự sống. Có bằng chứng hoá thạch cho thấy vi khuẩn lam và các sinh vật nhân sơ quang hợp khác đã bao phủ bề mặt đất liền ẩm ướt trên một tỷ năm trước. Tuy nhiên, các dạng sống lớn hơn, như nấm, thực vật và động vật đã không bắt đầu xâm chiếm đất liền cho tới tận 500 triệu năm trước. Sự mạo hiểm tiến hoá ra khỏi môi trường nước đã gắn liền với những đặc điểm thích nghi giúp sinh vật có thể sinh sản trên cạn và giúp chống mất nước. Ví dụ, nhiều thực vật trên cạn ngày nay có hệ thống mạch để vận chuyển các chất bên trong và lớp sáp chống nước phủ bên ngoài các lá làm chậm sự mất nước vào không

Được quét bằng CamScanner

khí. Các dấu hiệu thích nghi sớm đã có từ 420 triệu năm trước, vào thời điểm đó đã có các cây nhỏ (cao chừng 10cm) mà những cây này đã có hệ thống mạch dẫn nhưng chưa có rễ hoặc lá thực. Khoảng chừng 50 triệu năm sau, thực vật đã phân hoá mạnh và bao gồm sậy và các cây giống như vậy với rễ và các lá thực.

Thực vật di cư lên cạn cùng với nấm. Thậm chí ngày nay, rễ của phần lớn các loài thực vật còn kết hợp với nấm để giúp hấp thu nước và muối khoáng từ đất (xem Chương 31). Các loài nấm rễ này, đến lượt chúng, lại nhận các chất dinh dưỡng hữu cơ từ cây. Sự cộng sinh hai bên cùng có lợi này giữa thực vật và nấm là rất rõ ràng trong một số rễ cây hoá thạch cổ nhất cho thấy mối quan hệ này đã được hình thành vào giai đoạn đầu lan toả sự sống lên cạn.

Mặc dù nhiều nhóm động vật hiện nay sống ở môi trường trên cạn, nhưng những động vật trên cạn đa dạng nhất và phân bố rộng khắp nhất là các loài chân đốt (arthropod - đặc biệt là côn trùng và nhện) và các loài bốn chân. Các loài bốn chân cổ nhất được tìm thấy trong hồ sơ hoá thạch đã sống cách đây chừng 365 triệu năm trước và dường như chúng đã được tiến hoá từ một nhóm cá vây tay (xem Chương 34). Các loài bốn chi bao gồm cả người, mặc dù chúng ta xuất hiện muộn hơn. Nhánh người đã được phân nhánh từ nhánh linh trưởng khác cách đây chừng 6-7 triệu năm, và loài người chúng ta xuất hiện chừng 195.000 năm trước. Nếu đồng hồ lịch sử Trái Đất lấy thang là giờ thì loài người chỉ mới xuất hiện chừng 0,2 giây trước.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 25.3

1. Oxygen xuất hiện đầu tiên trong không khí có lẽ đã gây ra làn sóng tuyệt chủng hàng loạt các sinh vật nhân sơ thời ấy. Tại sao?
2. Bằng chứng nào ủng hộ cho giả thuyết rằng ty thể đã tiến hoá trước lạp thể trong quá trình tiến hoá của các tế bào nhân thực?
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Hồ sơ hoá thạch của sự sống hiện nay trông như thế nào?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 25.4

Sự gia tăng hoặc suy giảm của các nhóm sinh vật ưu thế phản ánh sự trôi dạt lục địa, sự tuyệt chủng hàng loạt, và sự lan toả thích nghi

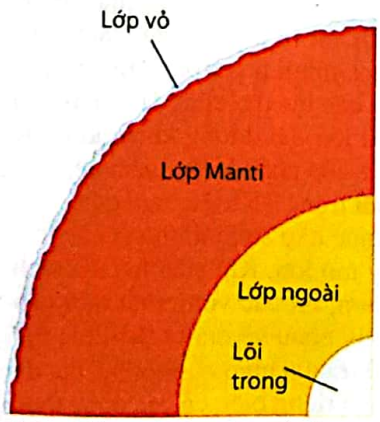
Từ lúc khởi đầu của mình, sự sống trên Trái Đất đã từng có sự gia tăng rồi lại suy giảm của các nhóm sinh vật nhất định. Các sinh vật nhân sơ kỵ khí đã phát sinh, nở rộ, và sau đó lại suy giảm khi lượng oxygen trong khí quyển gia tăng. Hàng tỷ năm sau, các loài bốn chi xuất hiện từ biển làm xuất hiện các loài lưỡng cư đã từng là những sinh vật thống trị trên đất liền cả trăm triệu năm - cho đến tận khi các loài bốn chi khác (bao gồm bò sát khổng lồ và muộn hơn là các loài có vú) đã thay thế chúng như những sinh vật có xương sống thống trị trên cạn. Những sự thay đổi này và các thay đổi lớn khác về sự sống trên Trái Đất đã bị ảnh hưởng bởi các quá trình ở quy mô lớn như trôi dạt lục địa, tuyệt chủng hàng loạt, và sự lan toả thích nghi.

Trôi dạt lục địa

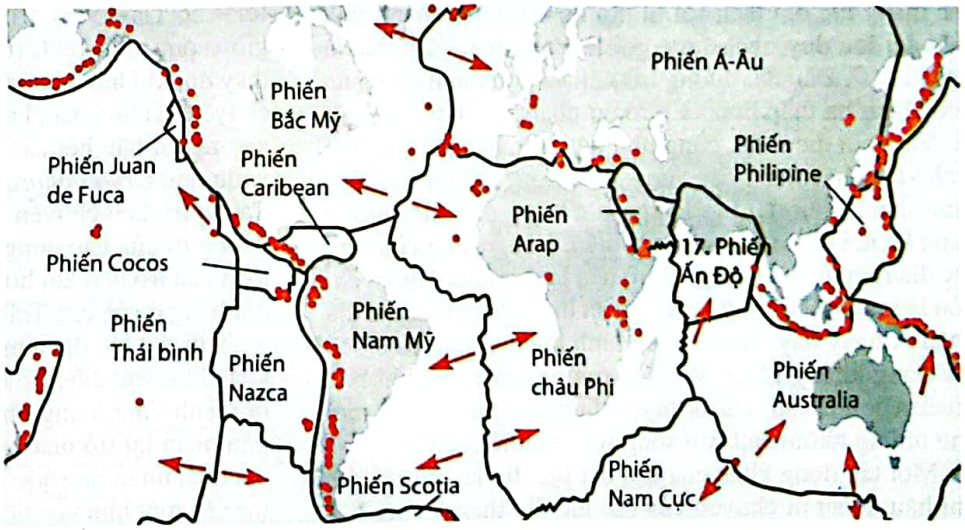
Nếu các bức ảnh Trái Đất được chụp từ vũ trụ cứ 10.000 năm một và chắp lại với nhau thành một bộ phim, thì nó sẽ cho nhiều người trong số chúng ta thấy những gì không thể tưởng tượng nổi: Có vẻ như các lục địa "đá đặc rắn" mà chúng ta đang sống trên đó liên tục di chuyển. Từ khi phát sinh các sinh vật nhân thực đa bào cách đây chừng 1,5 tỷ năm, đã từng có 3 dịp (1,1 tỷ năm, 600 triệu năm, và 250 triệu năm trước) trong đó tất cả các khối lục địa đã nhập lại với nhau thành một siêu đại lục, sau đó lại tách nhau ra. Mỗi lần như vậy lại sản sinh ra một cấu hình khác của các châu lục. Hãy hướng về tương lai, các nhà địa chất học ước tính rằng các lục địa lại sẽ sát nhập với nhau và hình thành nên một siêu đại lục khoảng 250 triệu năm sau tính từ thời điểm này.

Các lục địa là bộ phận của các phiến kiến tạo lớn của vỏ Trái Đất mà chúng trôi nổi trên một phần dung nham nóng bỏng nằm phía bên dưới **(Hình 25.12a)**. Các phiến kiến tạo này di chuyển theo thời gian trong một quá trình

▼ Hình 25.12 Trái Đất và các phiến kiến tạo của nó.



(a) Mặt cắt của Trái Đất. Chiều dày của lớp vỏ ở đây được phóng đại lên.



(b) Các phiến kiến tạo chính. Các mũi tên chỉ hướng di chuyển. Các chấm màu da cam-đỏ đại diện cho các vùng có hoạt động kiến tạo dữ dội.

Được quét bằng CamScanner

được gọi là **trôi dạt lục địa**. Các nhà địa chất học có thể đo tốc độ các phiến lục địa di chuyển mỗi ngày - thường chỉ vài centimet mỗi năm. Họ cũng có thể suy luận ra các vị trí của các lục địa trong quá khứ bằng các tín hiệu từ trường ghi được trong đá vào thời điểm đá được hình thành. Phương pháp này được sử dụng vì khi lục địa di chuyển theo thời gian, hướng bắc của từ trường ghi lại được ở vị trí đá mới được hình thành cũng thay đổi.

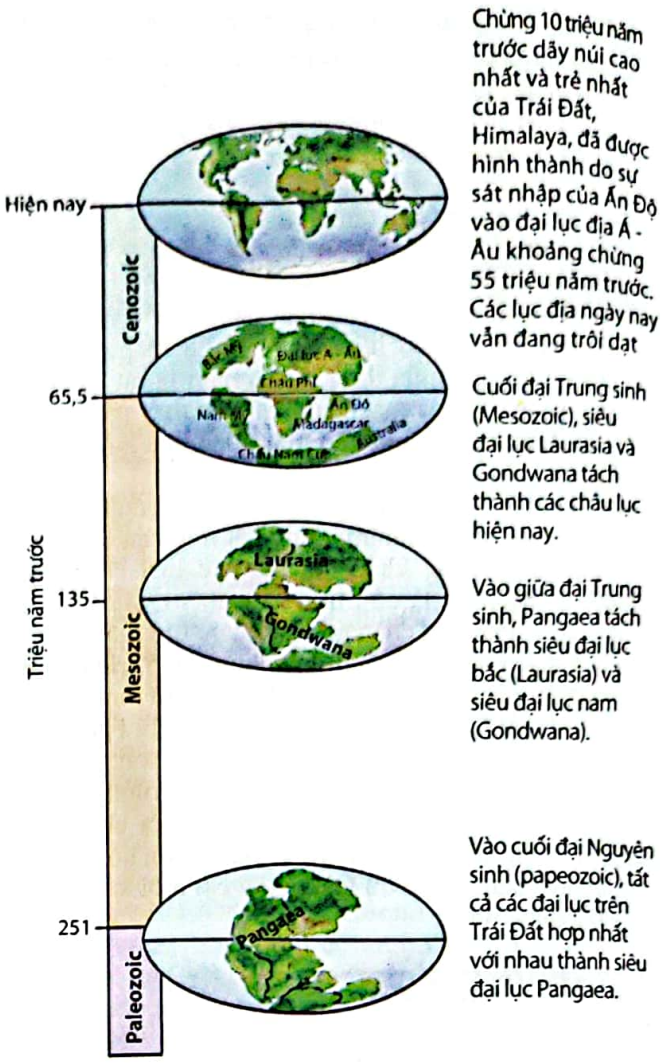
Các phiến kiến tạo lục địa chính của Trái Đất được thể hiện trong **Hình 25.12b**. Nhiều quá trình địa chất quan trọng, bao gồm sự hình thành núi và các đảo, xảy ra ở rìa các phiến kiến tạo. Trong một số trường hợp, hai phiến kiến tạo tách nhau ra, như các phiến kiến tạo Bắc Mỹ và Âu - Á, hiện đang tách rời nhau với tốc độ 2cm mỗi năm. Trong một số trường hợp khác, hình thành các vùng thường xuyên có động đất. Đứt đoạn San Andreas khắc nghiệt của California là một phần của ranh giới nơi hai phiến kiến tạo trượt lên nhau. Còn một số trường hợp khác, hai phiến kiến tạo va chạm vào nhau. Điển hình là các phiến kiến tạo đại dương (những phiến ở dưới đáy đại dương) thường đậm đặc hơn nhiều so với các phiến kiến tạo trên đất liền. Do vậy, khi các phiến kiến tạo đại dương va chạm với các phiến đất liền thì phiến đại dương thường chìm xuống dưới phiến kiến tạo đất liền. Khi hai phiến kiến tạo đại dương hoặc hai phiến kiến tạo đất liền va chạm nhau, thì sẽ gây ra chấn động khủng khiếp dẫn đến hình thành núi dọc ranh giới của các phiến kiến tạo. Một ví dụ như vậy đã xảy ra 55 triệu năm trước, khi phiến kiến tạo Ấn Độ va chạm va chạm với phiến Á - Âu dẫn đến hình thành dãy Himalaya.

Các hậu quả của trôi dạt lục địa

Các phiến kiến tạo di chuyển làm tái sắp xếp lại địa lý một cách chậm chạp, tuy nhiên hiệu quả cộng gộp lại rất lớn. Ngoài ra, để tái định hình lại các đặc điểm vật lý của hành tinh chúng ta, sự trôi dạt lục địa cũng có tác động lớn đến sự sống trên Trái Đất.

Một lý do khiến trôi dạt lục địa có tác động to lớn đến sự sống là nó làm thay đổi các nơi ở của các sinh vật. Hãy xem xét những thay đổi nêu trong **Hình 25.13**. Khoảng 250 triệu năm trước, các phiến kiến tạo di chuyển làm các mảng lục địa tách rời tụ tập lại với nhau thành một siêu đại lục duy nhất được gọi là **Pangaea**, có nghĩa là "tất cả đất". Đáy đại dương trở nên sâu hơn làm cho mực nước biển hạ thấp hơn và nước ở phần bờ biển nông rút đi. Vào thời điểm đó, cũng như bây giờ, hầu hết các loài sinh vật biển sống ở các vùng nước nông, và do vậy việc hình thành siêu đại lục Pangaea đã huỷ diệt một lượng đáng kể nơi ở của các sinh vật biển. Vùng trong của siêu lục địa rộng mênh mông đã trở nên lạnh và khô, thậm chí còn là một môi trường khắc nghiệt hơn trung tâm lục địa châu Á ngày nay. Tóm lại, sự hình thành Pangaea đã có tác động khủng khiếp lên môi trường vật lý và khí hậu khiến cho một số loài bị tuyệt chủng và tạo cơ hội mới cho những nhóm sinh vật sống sót sau khủng hoảng.

Một tác động khác của trôi dạt lục địa là sự thay đổi khí hậu do sự di chuyển của các lục địa theo hướng bắc hoặc hướng nam. Ví dụ, vùng Cực Bắc của Labrador, Canada một thời đã nằm gần đường xích đạo nhưng đã



▲ **Hình 25.13 Lịch sử của trôi dạt lục địa trong siêu đại Phanerozoic.**

di chuyển 40° theo hướng bắc trong khoảng 200 triệu năm. Để hiểu rõ được tác động của sự di chuyển này hãy so sánh khí hậu của Wilmington, Delawre (khoảng 40° vĩ bắc), với khí hậu của Belem, Brazil (nằm gần xích đạo). Vào mùa đông, nhiệt độ ở Wilmington xuống thấp tới – 26°C (-15°F), trong khi đó ở Belem lại không bao giờ xuống dưới 18°C (64°F). Khi phải đối mặt với những thay đổi khí hậu như vậy, các sinh vật phải thích nghi, di chuyển đi chỗ khác, hoặc bị tuyệt chủng (kết quả này đã xảy ra với hầu hết các sinh vật bị kẹt ở châu Nam Cực, ví dụ như *Cryolophosaurus*, minh hoạ trong Hình 25.1). Các vị trí dịch chuyển của các lục địa cũng làm thay đổi đường đi của các dòng hải lưu đại dương khiến khí hậu toàn cầu trở nên lạn hơn và góp phần hình thành nên các mũ băng ở các cực Trái Đất trong 15 triệu năm qua.

Trôi dạt lục địa cũng thúc đẩy sự hình thành các loài khác khu vực địa lý ở quy mô lớn. Khi siêu lục địa tách ra thành từng mảng nhỏ hơn, thì các vùng một thời gắn liền nhau lại trở nên cách ly nhau về địa lý. Khi các lục địa tách nhau ra trong 200 triệu năm qua, mỗi lục địa đã trở nên một khu vực tiến hoá riêng biệt, có các dòng thực vật và động vật khác biệt với những dòng ở các lục địa khác (ví dụ xem Hình 24.6).

Được quét bằng CamScanner

Cuối cùng; trôi dạt lục địa cũng giúp giải thích câu đố về sự phân bố địa lý của các sinh vật đã tuyệt chủng, chẳng hạn tại sao các hoá thạch của cùng một loài bò sát nước ngọt kỷ Permi lại được phát hiện cả ở Brazil và ở quốc gia Tây Phi Ghana. Hai phần này của thế giới, hiện nay cách nhau 3.000 km đại dương, đã từng gắn liền với nhau khi loài bò sát này còn đang sống. Trôi dạt lục địa cũng giải thích nhiều điều về sự phân bố hiện nay của các sinh vật, chẳng hạn như tại sao khu hệ động vật và khu hệ thực vật của Australia lại khác biệt mạnh với các khu hệ của phần còn lại của Trái Đất. Các loài thú túi giữ vai trò sinh thái ở Australia tương tự như những thú có nhau thai ở các lục địa khác (xem Hình 22.20). Thú có túi chắc có lẽ đã được phát sinh ở nơi mà bây giờ là châu Á và Bắc Mỹ rồi di chuyển tới Australia qua đường Nam Mỹ và Nam Cực khi các lục địa này còn nằm liền nhau. Sự tách rời sau đó của các lục địa phía nam đã làm cho Australia trở nên "lênh đênh" giống như một con thuyền lớn chở thú có túi. Tại Australia thú có túi đã được đa dạng hoá, và một số ít loài thú có nhau thai ban đầu sống ở đây đã trở nên tuyệt chủng; ở các lục địa khác, hầu hết các loài thú có túi cũng đã bị tuyệt chủng còn thú có nhau thai lại được đa dạng hoá.

Tuyệt chủng hàng loạt

Hồ sơ hoá thạch cho thấy đại đa số các loài đã từng sống hiện nay đã bị tuyệt chủng. Một loài trở nên bị tuyệt chủng bởi rất nhiều lý do. Nơi sống của chúng bị huỷ hoại, hoặc môi trường của nó đã thay đổi theo hướng bất lợi cho loài. Ví dụ, nếu nhiệt độ đại dương giảm thậm chí chỉ vài độ, loài đã thích nghi tốt lại trở nên bị tuyệt chủng. Thậm chí nếu các yếu tố vật lý trong môi trường có thể duy trì không đổi, nhưng các yếu tố sinh học thay đổi – sự phát sinh một loài có thể đẩy loài kia đến chỗ diệt vong.

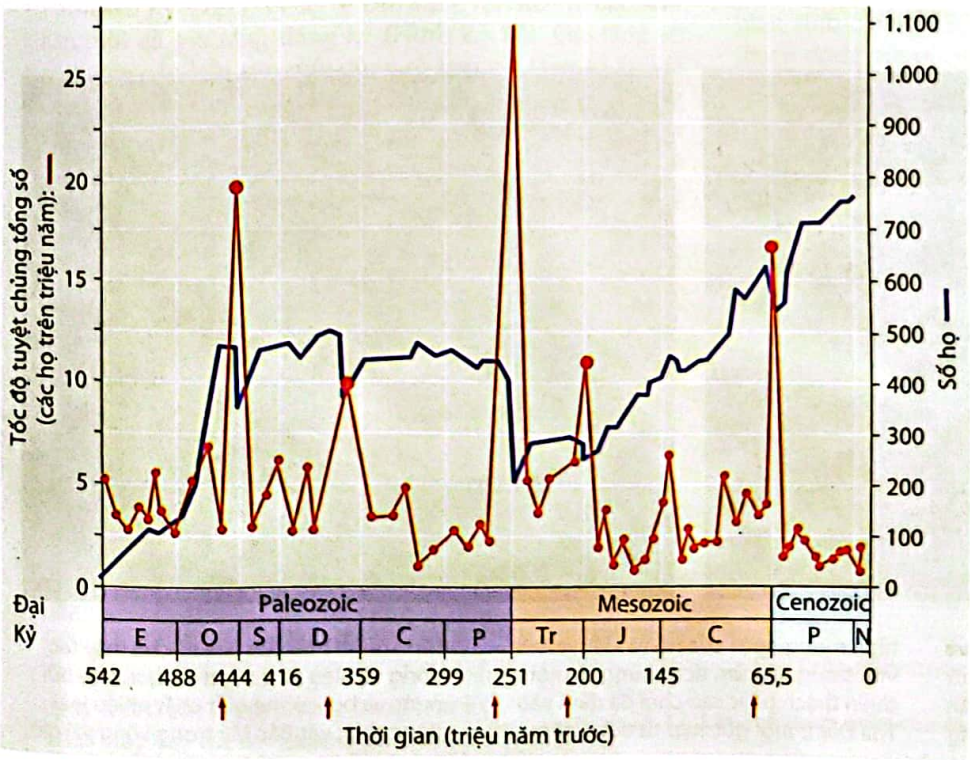
Mặc dù sự tuyệt chủng xảy ra tương đối đều đặn nhưng ở những thời điểm nhất định sự thay đổi môi trường toàn cầu có tính huỷ diệt đã làm cho tốc độ tuyệt chủng gia tăng đột ngột. Khi điều này xảy ra thì sẽ hình thành nên một sự **tuyệt chủng hàng loạt**, trong đó một số lượng lớn các loài trên toàn bộ Trái Đất bị tuyệt chủng.

Các sự kiện tuyệt chủng "Năm lớn"

Năm lần tuyệt chủng hàng loạt đã được minh chứng trong hồ sơ hoá thạch trong suốt 500 triệu năm qua (**Hình 25.14**). Các sự kiện này làm tuyệt chủng hàng loạt các sinh vật đặc biệt là những động vật thân mềm sống ở nước biển nông, những sinh vật này hiện diện khá đầy đủ trong hồ sơ hoá thạch. Trong mỗi lần tuyệt chủng hàng loạt, 50% hoặc hơn số loài sinh vật biển trên Trái Đất đã bị tuyệt chủng.

Hai lần tuyệt chủng hàng loạt - kỷ Permi và kỷ Creta - đã thu hút được sự chú ý nhiều nhất. Tuyệt chủng hàng loạt kỷ Permi, được xác định tại ranh giới giữa đại Cổ sinh và Trung sinh (250 triệu năm trước), làm tuyệt chủng chừng 96% các loài động vật biển và làm thay đổi mạnh sự sống ở đại dương. Sự sống trên cạn cũng đã bị ảnh hưởng. Ví dụ, 8 trong số 27 bộ côn trùng được biết đã biến mất. Lần tuyệt chủng hàng loạt này xảy ra trong chừng 5 triệu năm, có lẽ chỉ vài nghìn năm - đối với thời gian địa chất đó chỉ là chốc lát.

Tuyệt chủng hàng loạt kỷ Permi xảy ra vào thời điểm các núi nửa phun trào mạnh mẽ ở nơi mà hiện nay là vùng Siberi. Giai đoạn này là giai đoạn cực điểm của hoạt động núi lửa đã từng xảy ra trong nửa triệu năm qua. Các số liệu địa chất chứng tỏ rằng một diện tích 1,6 triệu km² (chừng nửa diện tích châu Âu) đã bị phủ kín bởi một lớp nham thạch dày chừng hàng trăm tới hàng nghìn mét. Ngoài việc phun trào một lượng khổng lồ nham thạch và tro bụi, các núi lửa phun trào còn tạo ra lượng carbon



◀ **Hình 25.14 Tuyệt chủng hàng loạt và sự đa dạng hoá sự sống.** Năm sự kiện tuyệt chủng hàng loạt nói chung đã được ghi nhận, được đánh dấu bằng các mũi tên đỏ, thể hiện các đỉnh về tốc độ tuyệt chủng của các họ động vật biển (đường màu đỏ và trục tung bên trái). Các lần tuyệt chủng hàng loạt này làm gián đoạn sự gia tăng tổng thể về số lượng các họ động vật biển theo thời gian (đường màu xanh và trục tung bên phải).

Được quét bằng CamScanner

dioxide đủ làm nóng khí hậu toàn cầu lên chừng 6°C. Sự chênh lệch nhiệt độ đã bị giảm đi giữa xích đạo và các cực đã làm chậm sự pha trộn nước đại dương và do vậy làm giảm lượng oxygen hoà tan cho các sinh vật biển. Sự thiếu hụt oxygen này chắc là một nguyên nhân chủ chốt gây nên tuyệt chủng hàng loạt sinh vật biển kỷ Permi.

Tuyệt chủng hàng loạt kỷ Creta xảy ra khoảng 65,5 triệu năm trước và nằm vào ranh giới giữa đại Trung sinh và đại Tân sinh. Sự kiện này làm tuyệt diệt trên một nửa các loài sinh vật biển và rất nhiều họ thực vật và động vật trên cạn bao gồm hầu hết các loài khủng long. Một đầu mối có thể cho thấy nguyên nhân tuyệt cùng hàng loạt kỷ Creta là có một lớp mỏng đất sét giàu iridium mà nó tách biệt các trầm tích của đại Trung sinh với trầm tích của đại Tân sinh. Iridium là một nguyên tố rất hiếm trên Trái Đất nhưng rất phổ biến trong các thiên thạch và các vật thể ngoài Trái Đất mà thỉnh thoảng vẫn rơi vào Trái Đất. Walter Alvarez và sau đó là Luis Alvarez thuộc Trường Đại học California, Berkeley, và các cộng sự đã cho rằng lớp đất sét này là bụi phóng xạ đã rơi từ đám mây khổng lồ của các mảnh vụn được thổi vào khí quyển khi một thiên thạch hoặc một sao chổi lớn va vào Trái Đất. Đám mây bụi này ngăn ánh sáng mặt trời chiếu xuống Trái Đất và làm ảnh hưởng mạnh đến khí hậu toàn cầu chừng vài tháng.

Liệu có các bằng chứng nào về các thiên thạch hoặc các sao chổi như vậy không? Công trình nghiên cứu tập trung vào hố Chicxulub, một vết sẹo 65 triệu năm tuổi dưới trầm tích của bờ biển Yucatán của Mexico **(Hình 25.15)**. Chừng 180 km đường kính, hố này vừa đúng kích thước gây nên bởi một vật có đường kính 10 km. Các nghiên cứu đánh giá giả thuyết này và các giả thuyết khác vẫn còn đang được tiếp diễn.

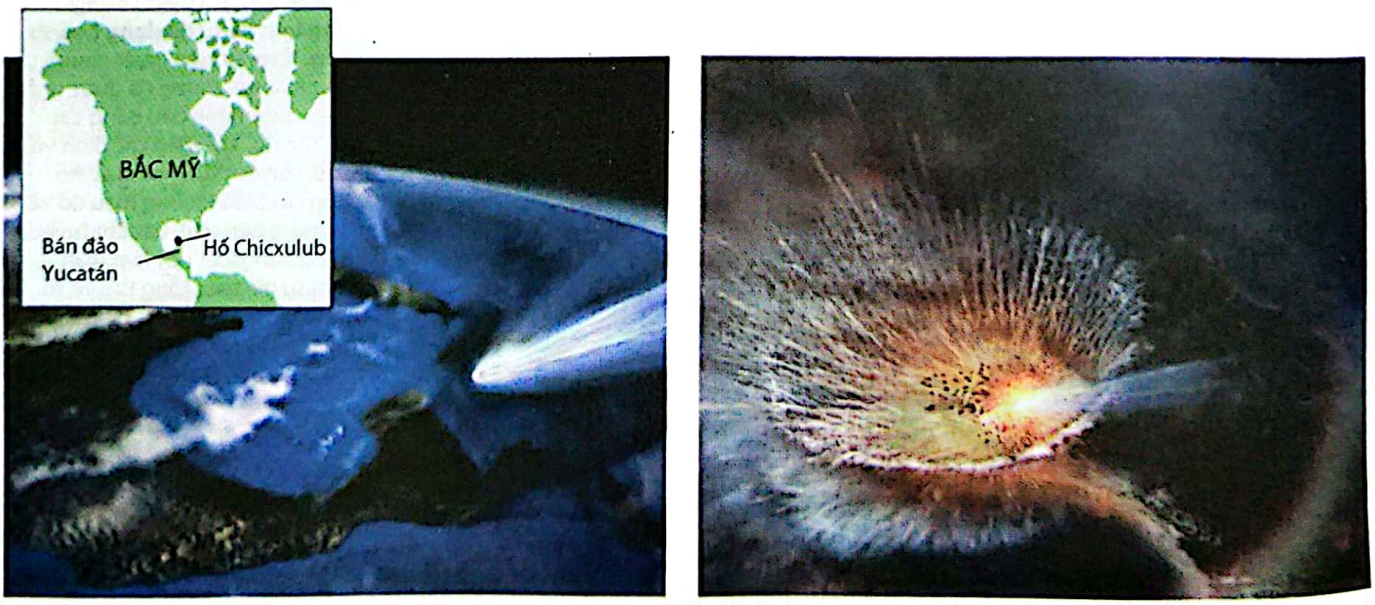
Liệu lần tuyệt chủng hàng loạt lần thứ sáu sẽ xảy ra?

Khi chúng ta sẽ nghiên cứu Chương 56, chúng ta sẽ thấy các hoạt động của con người, như huỷ hoại nơi sống, đang làm biến đổi môi trường toàn cầu tới mức nhiều loài sinh vật đang đe doạ bị tuyệt chủng. Trên một nghìn loài đã bị tuyệt chủng trong 400 năm qua. Các nhà khoa học ước tính rằng tốc độ tuyệt chủng này là từ 100 đến 1.000 lần so với tốc độ tốc độ chung điển hình đã thấy trong hồ sơ hoá thạch. Liệu có phải lần tuyệt chủng hàng loạt lần thứ sáu đang tiến triển?

Câu hỏi này thật khó trả lời, một phần bởi vì rất khó dẫn chứng được tổng số loài tuyệt chủng đang xảy ra hiện nay. Ví dụ, rừng mưa nhiệt đới có rất nhiều loài còn chưa được biết đến. Do vậy, tàn phá rừng mưa nhiệt đới có thể làm nhiều loài bị tuyệt chủng trước khi chúng ta biết được sự tồn tại của chúng. Như vậy, rất khó đánh giá được đầy đủ mức độ của lần tuyệt chủng hiện nay. Tuy vậy, rõ ràng là những mất mát đến bây giờ có thể không đạt tới mức của các lần tuyệt chủng "năm lớn", trong đó một tỷ lệ % lớn các loài trên Trái Đất đã bị biến mất. Điều đó cũng không làm giảm mức độ nghiêm trọng của tình hình hiện nay. Các chương trình giám sát cho thấy nhiều loài đang suy giảm với tốc độ báo động. Các số liệu như vậy chứng tỏ nếu không được ngăn chặn thì lần tuyệt chủng thứ sáu (do con người gây nên) sẽ rất có nhiều khả năng xảy ra trong vòng vài thế kỷ tới hoặc thiên niên kỷ tới.

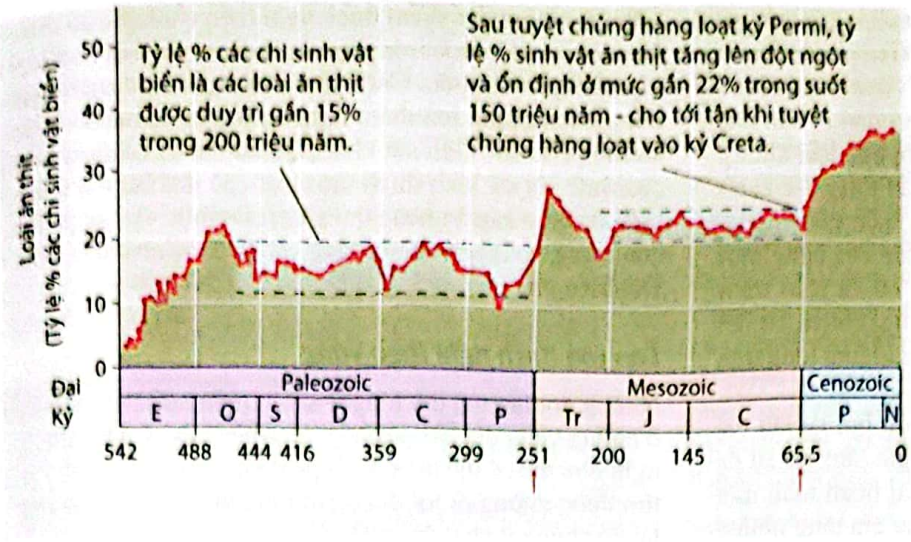
Các hậu quả của các lần tuyệt chủng hàng loạt

Bằng việc loại bỏ một số lượng lớn các loài, mỗi lần tuyệt chủng hàng loạt có thể làm giảm sự thịnh vượng và mức độ phức tạp của quần xã sinh thái tới mức nghèo nàn khởi đầu của chính chúng. Ngoài ra, một khi nhánh tiến hoá nào đó đã biến mất thì nó không thể tái xuất hiện. Hãy xem điều gì xảy ra nếu các loài linh trưởng ban đầu sống cách đây 66 triệu năm bị tuyệt chủng trong nạn tuyệt chủng hàng loạt kỷ Creta. Loài người trong hoàn cảnh đó



▲ Hình 25.15 Tổn thương Trái Đất và sự sống kỷ Creta của nó. Hố Chicxulub 65 triệu năm tuổi nằm ở biển Caribe gần bán đảo Yucatán của Mexico. Hình dạng hình móng ngựa của hố và kiểu mảnh vụn trong đá trầm tích chứng tỏ một thiên thạch hoặc sao chổi đã đâm vào Trái Đất ở một góc hẹp từ đông nam. Hình minh hoạ của hoạ sỹ cho thấy tác động và hiệu ứng tức thì - đám mây hơi nước và bụi có thể giết chết nhiều loài động thực vật Bắc Mỹ trong vòng vài giờ.

Được quét bằng CamScanner



▲ **Hình 25.16 Các lần tuyệt chủng hàng loạt và sinh thái học.** Các lần tuyệt chủng kỷ Permi và kỷ Creta (đánh dấu bằng các mũi tên đỏ) đã làm thay đổi sinh thái của các đại dương bằng cách tăng tỷ lệ % các giống sinh vật biển là những loài săn mồi.

chắc hẳn sẽ không tồn tại, và sự sống trên Trái Đất hẳn sẽ khác xa so với hiện nay.

Hồ sơ hoá thạch cho thấy nhìn chung phải mất 5 đến 10 triệu năm để sự sống có thể được hồi phục với sự đa dạng có như trước khi xảy ra nạn tuyệt chủng hàng loạt. Trong một số trường hợp có thể còn phải lâu hơn: Có thể phải mất cả 100 triệu năm để số lượng các họ sinh vật biển được hồi phục sau nạn tuyệt chủng hàng loạt kỷ Permi (xem Hình 25.14). Các số liệu này cho thấy hậu quả của sự tuyệt chủng hàng loạt trở nên thực tế hơn. Nếu xu hướng hiện nay cứ tiếp diễn và nạn tuyệt chủng hàng loạt xảy ra, thì ít nhất sẽ phải mất hàng triệu năm để sự sống trên Trái Đất có thể được hồi phục.

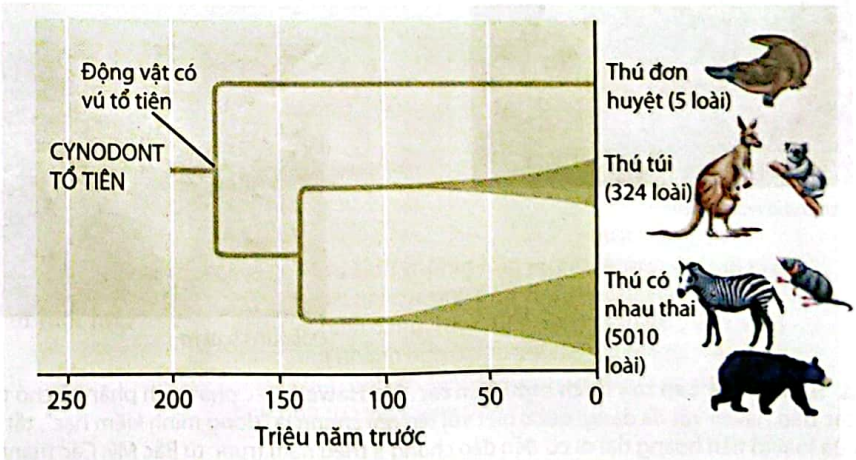
Các lần tuyệt chủng hàng loạt cũng làm thay đổi các hệ sinh thái bằng cách thay đổi các loại sinh vật trong các quần xã. Ví dụ, sau các lần tuyệt chủng hàng loạt kỷ Permi và kỷ Creta, tỷ lệ % các sinh vật biển là các loài săn mồi đã gia tăng đáng kể **(Hình 25.16)**. Gia tăng về số lượng các loài săn mồi cũng sẽ làm gia tăng cả áp lực lên con mồi và sự cạnh tranh giữa các loài săn mồi trong việc tìm kiếm thức ăn. Ngoài ra, tuyệt chủng hàng loạt còn loại bỏ đi những dòng sinh vật có các đặc điểm thích nghi cao. Ví dụ, vào cuối kỷ Trias một nhóm chân bụng (ốc sên và các loài họ hàng) đã xuất hiện và chúng có thể khoan thủng vỏ của các loài hai mảnh vỏ (như trai, sò) và ăn các con vật này từ bên trong. Mặc dù việc khoan được vỏ sò giúp chúng có cách tiếp cận với nguồn thức ăn mới rất phong phú, nhóm sinh vật mới hình thành này đã bị quét sạch trong lần tuyệt chủng vào cuối kỷ Triassic (chừng 200 triệu năm trước). Lại 120 triệu năm nữa trôi qua trước khi một nhóm khác của các loài chân bụng (sò khoan) có khả năng khoan thủng các vỏ cứng. Cũng giống như các bậc tiền bối của chúng đã làm nếu chúng không được phát sinh ngay trước khi tuyệt chủng hàng loạt kỷ Trias xảy ra, thì sò khoan đã được đa dạng hoá thành nhiều loài mới. Cuối cùng, bằng cách loại bỏ rất nhiều loài trên Trái Đất, các lần tuyệt chủng hàng loạt có thể mở đường cho những đợt lan toả thích nghi, trong đó nhiều nhóm sinh vật mới xuất hiện mạnh mẽ.

Lan toả thích nghi

Hồ sơ hoá thạch cho thấy sự đa dạng của sự sống đã được gia tăng trong 250 triệu năm qua (xem Hình 25.14). Sự gia tăng này được khởi động bởi những đợt **lan toả thích nghi**, những giai đoạn thay đổi tiến hoá trong đó các nhóm sinh vật hình thành nên nhiều loài mới với những đặc điểm thích nghi cho phép chúng chiếm lĩnh các vai trò hoặc ở sinh thái khác nhau trong các quần xã của chúng. Các đợt lan toả thích nghi ở quy mô lớn đã xảy ra sau mỗi 1 trong số 5 lần tuyệt chủng hàng loạt, khi đó những sinh vật sống sót đã trở nên thích nghi hơn với nhiều ổ sinh thái trống. Các đợt lan toả thích nghi cũng đã xảy ra bên trong các nhóm sinh vật có những đổi mới tiến hoá lớn, như có các hạt hoặc được trang bị lớp bảo vệ cơ thể, hay chiếm cứ được các vùng trong đó chúng ít phải đương đầu với các cuộc cạnh tranh với các loài khác.

Lan toả thích nghi toàn cầu

Các bằng chứng hoá thạch cho thấy các động vật có vú đã trải qua sự lan toả thích nghi rất lớn sau khi có sự tuyệt chủng hàng loạt của khủng long trên cạn cách đây 65,5 triệu năm trước **(Hình 25.17)**. Mặc dù động vật có vú phát sinh chừng 180 triệu năm trước, nhưng những hoá thạch động vật có vú già hơn 65,5 triệu năm hầu hết là rất nhỏ và không đa dạng về hình thái. Nhiều loài có lẽ là những động vật hoạt động về đêm do chúng có các hốc mắt rất to, tương tự như những loài thú hoạt động về đêm hiện đang sống. Một số ít động vật có vú ban đầu là dạng



▲ **Hình 25.17 Lan toả thích nghi của các động vật có vú.**

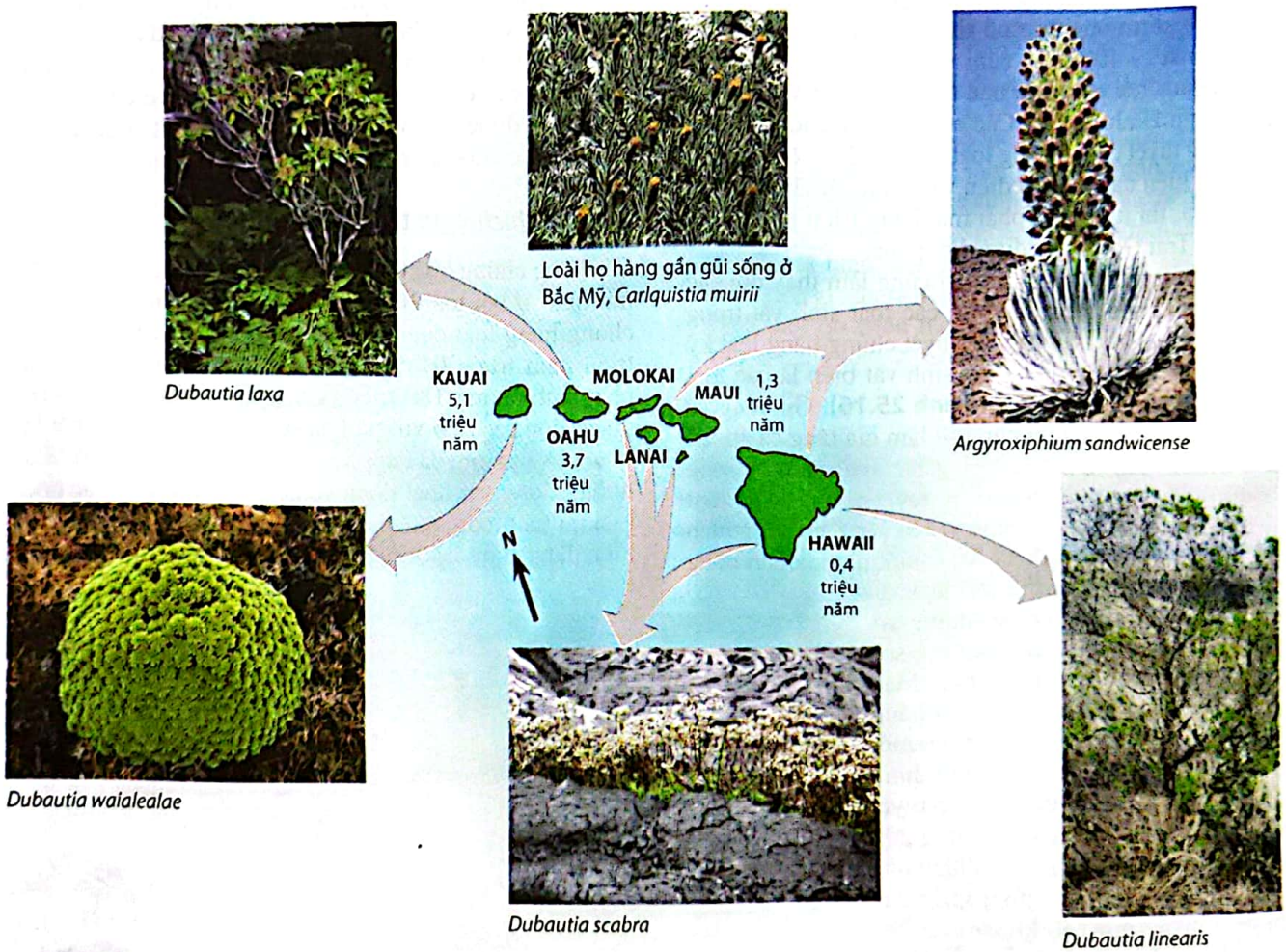
Được quét bằng CamScanner

trung gian về kích thước, như *Repenomamus giganticus*, loài săn mồi có chiều dài 1 mét sống 130 triệu năm trước - nhưng không có loài nào đạt được kích thước của nhiều loài khủng long. Các động vật có vú ban đầu bị hạn chế về kích thước và sự đa dạng vì chúng bị các loài khủng long to lớn hơn và đa dạng hơn nhiều ăn thịt hoặc cạnh tranh áp đảo. Khi các loài khủng long biến mất (ngoại trừ chim, được xem như là các thành viên của cùng một nhóm; xem Chương 34), các động vật có vú phát triển mạnh mẽ cả về kích thước và sự đa dạng, chiếm cứ hết các vai trò sinh thái mà một thời các loài khủng long trên cạn đã chiếm giữ.

Lịch sử sự sống đã bị thay đổi rất lớn bởi sự lan toả thích nghi trong đó các nhóm sinh vật gia tăng về sự đa dạng khi chúng giữ các vai trò sinh thái hoàn toàn mới trong các quần xã. Các ví dụ bao gồm sự gia tăng những sinh vật nhân sơ quang hợp, tiến hoá của những động vật săn mồi lớn trong bùng nổ kỷ Cambri, và sự lan toả thích nghi sau đó bằng việc di cư lên cạn của thực vật, côn trùng và các sinh vật 4 chi. Mỗi đợt trong số 3 đợt lan toả thích nghi gần đây nhất có gắn liền với các đổi mới tiến hoá lớn giúp hỗ trợ cho các sinh vật sống trên cạn. Sự lan toả thích nghi của các loài thực vật, ví dụ, đã gắn liền với những đặc điểm thích nghi then chốt như có thân khỏe chống đỡ được trọng lực và lá được phủ bởi một lớp sáp chống mất nước. Cuối cùng, các sinh vật xuất hiện trong các đợt lan toả thích nghi có thể lại là nguồn thức ăn mới cho các sinh vật khác. Quả thực, sự đa dạng hoá của thực vật đã kích thích một loạt các đợt lan toả thích nghi ở côn trùng ăn hoặc thụ phấn cho thực vật, giúp cho côn trùng trở thành nhóm động vật đa dạng nhất trên Trái Đất hiện nay.

Lan toả thích nghi theo vùng

Những đợt lan toả thích nghi rất ấn tượng đã từng xảy ra ở những vùng địa lý hạn chế hơn. Những đợt lan toả thích nghi như thế có thể được khởi phát khi một nhóm sinh vật tìm được đường đi tới địa điểm mới, thường là rất xa mà tại đó chúng ít phải đối mặt với sự cạnh tranh với các sinh vật khác. Archipelago ở quần đảo Hawaii là một trong số trường hợp rõ ràng về sự lan toả thích nghi **(Hình 25.18)**. Nằm cách đại lục gần nhất chừng 3.500 km, các đảo núi lửa có tuổi đảo nọ già hơn đảo kia theo trình tự của chuỗi đảo theo hướng tây bắc; đảo trẻ nhất, Hawaii, chỉ có tuổi chưa đầy một triệu năm và vẫn có các núi lửa còn đang hoạt động. Mỗi đảo đã được sinh ra một cách "trần trụi"



▲ **Hình 25.18 Lan toả thích nghi trên các đảo Hawaii.** Các phân tích phân tử cho thấy thực vật trên các đảo Hawaii rất đa dạng, được biết với tên gọi chung là "đồng minh kiếm bạc", tất cả đều là hậu duệ của loài tổ tiên hoang dại di cư đến đảo chừng 5 triệu năm trước từ Bắc Mỹ. Các thành viên của đồng minh kiếm bạc đã phát tán đến các sinh cảnh khác nhau và hình thành nên các loài mới với những đặc điểm thích nghi nổi bật rất khác nhau.

Được quét bằng CamScanner

và sau đó các sinh vật dần dần lan toả đến theo các dòng hải lưu và gió từ đất liền rất xa hoặc từ các đảo già hơn của chính archipelago. Sự đa dạng về vật lý của mỗi đảo, bao gồm sự đa dạng rất lớn về độ cao và lượng mưa tạo nhiều cơ hội cho sự đa dạng tiến hoá bởi tác động của chọn lọc tự nhiên. Sự di cư nhiều lần và sau đó là các sự kiện hình thành loài đã kích thích sự bùng nổ lan toả thích nghi trên đảo Hawaii. Phần lớn trong số hàng nghìn loài định cư trên các đảo này không được tìm thấy ở đâu khác trên Trái Đất.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 25.4

1. Giải thích các hậu quả của sự trôi dạt lục địa đối với sự sống trên Trái Đất.
2. Các yếu tố nào thúc đẩy sự phát tán thích nghi?
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Nếu một đợt tuyệt chủng hàng loạt đã được gây nên bởi một tai hoạ đơn nhất (như thiên thạch đâm vào), thì kiểu cách nào mà bạn kỳ vọng liên quan đến niên đại khi các loài sinh vật phổ biến trước đó đã mất trong vụ tuyệt chủng này được quan sát gần đây nhất trong hồ sơ hoá thạch?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 25.5

Những thay đổi chính về hình dạng cơ thể có thể do những thay đổi về trình tự và thay đổi về điều hoà biểu hiện của các gene quy định sự phát triển

Hồ sơ hoá thạch nói cho chúng ta những biến đổi lớn nào trong lịch sử của sự sống đã từng xảy ra và xảy ra khi nào. Hơn nữa, hiểu biết về sự trôi dạt lục địa, tuyệt chủng hàng loạt, và lan toả thích nghi cho ta một bức tranh về những thay đổi này đã xảy ra như thế nào. Tuy nhiên, chúng ta cũng có thể tìm kiếm sự hiểu biết các cơ chế sinh học nội sinh làm cơ sở cho những thay đổi được nhìn thấy trong hồ sơ hoá thạch. Vì thế chúng ta sẽ quay lại các cơ chế di truyền gây nên những thay đổi, và chú ý đặc biệt tới các gene ảnh hưởng đến sự phát triển.

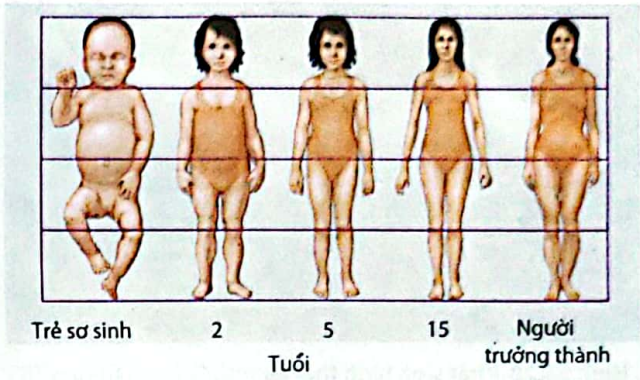
Tác động tiến hoá của các gene phát triển

Như các bạn đã đọc trong Chương 21, "tiến hoá-phát triển" - nghiên cứu tại ranh giới giữa sinh học tiến hoá và sinh học phát triển - giúp làm sáng tỏ sự phân hoá nhỏ về mặt di truyền có thể đem lại những sự khác biệt lớn về hình thái ra sao. Các gene điều hoà sự phát triển ảnh hưởng đến tốc độ, thời điểm, và mẫu hình không gian về hình dạng của một con vật khi nó phát triển từ một hợp tử thành con vật trưởng thành.

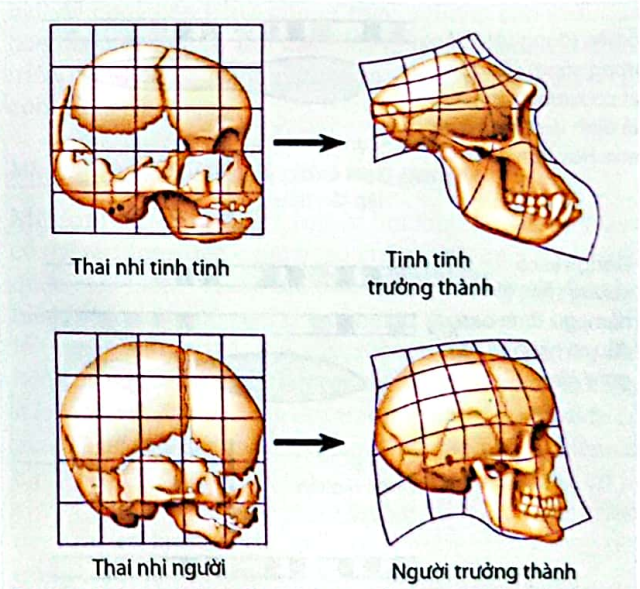
Những thay đổi về tốc độ và thời điểm

Nhiều biến đổi tiến hoá nổi bật là kết quả của **hiện tượng dị thời** (heterochrony gốc tiếng Hy Lạp, *hetero* - khác biệt, *chronos* - thời gian), một sự thay đổi tiến hoá về tốc độ hoặc thời điểm của các sự kiện phát triển. Ví dụ, hình dạng của một sinh vật phụ thuộc một phần vào tốc độ phát triển tương đối của các bộ phận khác nhau của cơ thể. **Hình 25.19a** cho thấy những thay đổi trong sự phát triển như vậy làm thay đổi các phần của cơ thể người ra sao trong quá trình phát triển. Thậm chí chỉ những thay đổi nhỏ về tốc độ tương đối của sự phát triển cũng có thể làm thay đổi đáng kể hình dạng cơ thể trưởng thành, như chúng ta thấy sự khác biệt rõ rệt giữa hình dạng hộp sọ của người và tinh tinh **(Hình 25.19b)**.

Hiện tượng dị thời cũng có thể làm thay đổi thời điểm phát triển của cơ quan sinh sản so với thời điểm phát triển của các cơ quan không sinh sản. Nếu sự phát triển của cơ quan sinh sản tăng nhanh so với các cơ quan khác,



(a) Tốc độ sinh trưởng phân hoá ở người. Tay và chân dài nhanh hơn trong quá trình sinh trưởng so với đầu và thân, như chúng ta có thể thấy trong việc công thức hoá một cá thể ở các độ tuổi khác nhau trong đó các bộ phận cơ thể đều được lấy lại cùng một thang đo chiều cao.

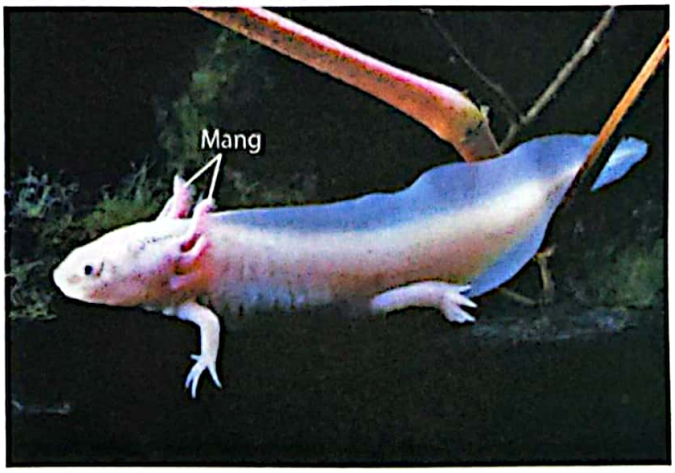


(b) So sánh sự sinh trưởng hộp sọ của người và tinh tinh. Hộp sọ thai nhi của tinh tinh và của người là tương tự nhau về hình dạng. Tuy nhiên, sự sinh trưởng về xương hàm tăng nhanh hơn ở tinh tinh so với ở người làm cho sọ của tinh tinh có dạng kéo dài đặc trưng và làm trán tinh tinh trưởng thành đổ ra phía sau.

▲ **Hình 25.19 Tốc độ sinh trưởng tương đối của các bộ phận cơ thể.**

Được quét bằng CamScanner

thì giai đoạn thành thục sinh dục của một loài có thể giữ lại các đặc điểm của cơ thể ở giai đoạn niên thiếu của loài tổ tiên – một trường hợp được gọi là **phát sinh hình thái ấu nhi** (paedomorphosis - từ gốc Hy Lạp, paedos: ấu nhi, niên thiếu; *morphosis* : hình thành, phát sinh). Ví dụ, hầu hết các loài kỳ giông có giai đoạn ấu trùng sống trong nước phải trải qua biến thái để thành dạng trưởng thành. Tuy nhiên, một số loài sinh vật trưởng thành về kích thước và sinh dục nhưng lại vẫn giữ các lá mang và các đặc điểm của giai đoạn ấu trùng **(Hình 25.20)**. Sự thay đổi tiến hoá về thời điểm phát triển có thể tạo ra các con vật trông rất khác biệt với các con vật tổ tiên của chúng, mặc dù sự thay đổi về mặt di truyền có thể là rất nhỏ. Quả thực, bằng chứng gần đây cho thấy rằng một sự thay đổi tại một locus duy nhất đủ có thể gây nên hiện tượng phát sinh hình thái ấu nhi ở kỳ giông axolotl, mặc dù các gene khác cũng có đóng góp vào chuyện này.



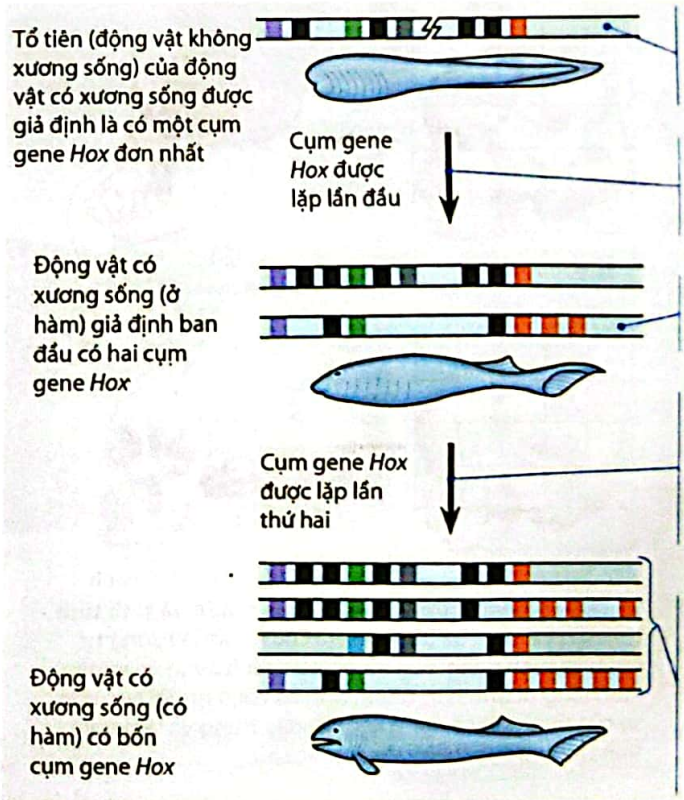
▲ **Hình 25.20 Phát sinh hình thái ấu nhi.** Các con trưởng thành của một số loài vẫn giữ các đặc điểm thời non trẻ của sinh vật tổ tiên. Con kỳ giông này là một loại axolotl, một loài sống dưới nước, đã sinh trưởng hết cỡ, thành thục sinh dục, và sinh sản trong khi vẫn giữ lại các đặc điểm ấu trùng nhất định (có đuôi) bao gồm cả mang.

Thay đổi về mẫu hình không gian

Những thay đổi tiến hoá to lớn có thể là kết quả của những thay đổi trong các gene kiểm soát vị trí và tổ chức không gian của các bộ phận cơ thể. Ví dụ, gene điều khiển chủ đạo được gọi là **gene homeotic** (đã mô tả trong chương 18 và 21) quy định các đặc điểm cơ bản như nơi nào sẽ có đôi cánh và đôi chân ở một con chim hoặc các bộ phận của một cái hoa của cây được sắp xếp ra sao.

Các sản phẩm của một lớp gene homeotic, các gene *Hox*, cung cấp thông tin vị trí trong một phôi của con vật. Thông tin này thúc đẩy các tế bào phát triển thành các cấu trúc thích hợp ở một vị trí nhất định. Những biến đổi trong các gene *Hox* hoặc trong cách thức chúng được biểu hiện ra sao có thể có tác động to lớn đến hình thái con vật. Ví dụ, trong số các loài giáp xác, một sự biến đổi về vị trí nơi hai gene *Hox* (*Ubx* và *Scr*) được biểu hiện có liên quan đến sự chuyển đổi phần phụ bơi thành phần phụ miệng.

Sự tiến hoá của động vật có xương sống từ động vật không xương sống có thể là một sự biến đổi tiến hoá thậm chí còn lớn hơn, và những thay đổi này có thể là do tác động của những biến đổi trong các gene *Hox* và các gene điều hoà những gene này. Hai hiện tượng lặp gene của các gene *Hox* đã từng xảy ra trong nhánh tiến hoá của động vật có xương sống, và tất cả các hệ gene của động vật có xương sống đã được kiểm tra đều có các đoạn lặp này. Như đã phác hoạ trong **Hình 25.21**, những gene lặp



❶ Hầu hết động vật không xương sống có một cụm các gene homeotic (phức hệ gene *Hox*), thể hiện trên hình vẽ là những băng trên nhiễm sắc thể. Các gene *Hox* điều khiển sự phát triển của các bộ phận chính của cơ thể.

❷ Một đột biến (lặp đoạn) ở phức hệ gene *Hox* xảy ra cách đây 520 triệu năm trước đã cung cấp vật liệu di truyền giúp phát sinh các động vật có xương sống đầu tiên.

❸ Trong các con vật có xương sống ban đầu, bộ các gene lặp đã có được các chức năng hoàn toàn mới, như điều khiển sự phát triển của xương sống.

❹ Lần lặp đoạn thứ hai của phức hệ gene *Hox* tạo ra bốn cụm gene được tìm thấy trong hầu hết các động vật có xương sống hiện nay, đã xảy ra muộn hơn, chừng 425 triệu năm trước. Lần lặp đoạn này, có lẽ là kết quả của sự kiện đa bội, cho phép phát triển các cấu trúc phức tạp lớn hơn như xương hàm và các chi.

❺ Phức hợp gene *Hox* ở động vật có xương sống chứa nhiều bản lặp của cùng một gene như cụm gene đơn nhất ở động vật không xương sống, với trật tự trên các nhiễm sắc thể dường như y hệt. Các gene này điều khiển trình tự phát triển của các vùng cơ thể như nhau. Các nhà khoa học suy luận rằng bốn cụm của phức hợp gene *Hox* là tương đồng với một cụm gene đơn nhất ở động vật không xương sống.

▲ **Hình 25.21 Các đột biến gene *Hox* và sự phát sinh động vật có xương sống.**

Được quét bằng CamScanner

này có thể là công cụ trong việc làm phát sinh các tính trạng mới ở các động vật có xương sống. Tuy nhiên, giả thuyết này vẫn còn đang tranh cãi, một phần bởi vì ngoài các gene *Hox*, cũng có nhiều gene khác (có lẽ toàn bộ hệ gene) đã được lặp lại ở động vật có xương sống tổ tiên. Bởi vậy, sự phát sinh các tính trạng mới không thể gán cho riêng các gene *Hox* mới.

Tiến hoá của sự phát triển

Các hoá thạch động vật Ediacaran có tuổi 565 triệu năm cho thấy một bộ các gene cũng đủ tạo ra các con vật phức tạp đã tồn tại ít nhất cách đây 30 triệu năm trước khi bùng nổ Cambri. Nếu các gene phát triển đã từng tồn tại quá lâu như vậy, thì làm thế nào chúng ta có thể giải thích sự gia tăng tới mức ngạc nhiên về sự đa dạng sinh học mà chúng ta thấy từ sau khi bùng nổ Cambri?

Tiến hoá thích nghi bằng chọn lọc tự nhiên cung cấp câu trả lời cho câu hỏi này. Như chúng ta đã thấy trong suốt phần 4 này, bằng cách lựa chọn trong số những khác biệt về trình tự các gene mã hoá cho các protein, chọn lọc có thể cải thiện sự thích nghi một cách nhanh chóng. Ngoài ra, các gene mới (được tạo ra bằng các sự kiện lặp gene) có thể đảm trách một loạt các chức năng cấu trúc và chuyển hoá mới. Bởi vậy, tiến hoá thích nghi của các gene đang tồn tại và các gene mới có thể giữ vai trò chủ chốt trong việc tạo nên sự đa dạng lớn lao của sự sống.

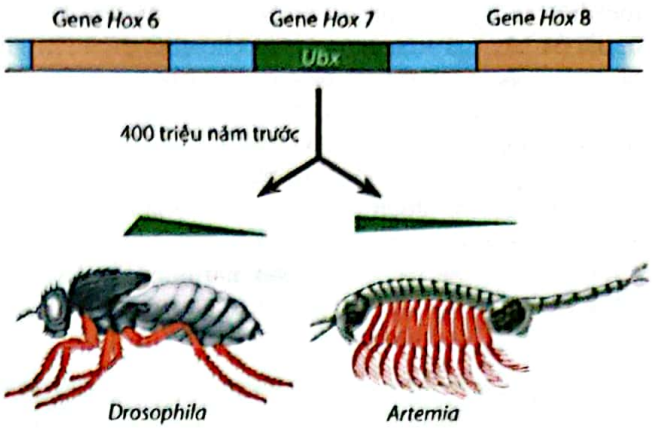
Các ví dụ trong phần trước chứng tỏ rằng các gene phát triển có thể giữ vai trò cực kỳ quan trọng. Ví dụ, trong phần còn lại của phần này, chúng ta sẽ chú trọng vào việc các dạng hình thái mới phát sinh như thế nào thông qua sự thay đổi về trình tự nucleotide hoặc thay đổi sự điều hoà của các gene phát triển.

Những biến đổi trong các gene

Các gene phát triển mới xuất hiện sau các sự kiện lặp gene có nhiều khả năng hỗ trợ cho việc phát sinh các dạng hình thái mới. Tuy nhiên, như chúng ta đã bàn luận liên quan đến vai trò có thể có của các gene *Hox* mới trong việc làm phát sinh các động vật có xương sống, cũng thật khó thiết lập mối liên hệ nhân quả giữa những thay đổi hình thái với thay đổi di truyền đã xảy ra trong quá khứ.

Khó khăn này đã được giải quyết trong một công trình nghiên cứu mới đây về những sự thay đổi phát triển có liên quan đến sự phân ly của các côn trùng sáu chân từ tổ tiên giống giáp xác đã từng có nhiều hơn sáu chân. Trong các loài côn trùng như *Drosophila*, gene *Ubx* được biểu hiện ở phần bụng, trong khi ở giáp xác, như *Artemia*, gene này lại được biểu hiện trong phần thân chính của cơ thể **(Hình 25.22)**. Khi được biểu hiện, gene *Ubx* lại ức chế sự hình thành chân ở côn trùng nhưng không ức chế sự hình thành chân ở giáp xác. Để nghiên cứu sự hoạt động của gene này, các nhà nghiên cứu đã nhân dòng gene từ *Drosophila* và *Artemia*. Tiếp đến, bằng công nghệ di truyền họ tạo ra các phôi ruồi quả biểu hiện hoặc gene *Ubx* của *Drosophila* hoặc gene *Ubx* của *Artemia* trong toàn bộ cơ thể của chúng. Gene của *Drosophila* ức chế 100% chân trong các phôi, như mong đợi, trong khi đó gene *Artemia* lại chỉ ức chế 15%.

Các nhà nghiên cứu sau đó đã tìm kiếm các bước quan trọng tham gia vào sự chuyển đổi tiến hoá từ gene *Ubx* của giáp xác thành gene *Ubx* của côn trùng. Cách tiếp cận này đã nhận biết được các đột biến làm cho gene *Ubx* của *Artemia* ức chế sự hình thành chân, bởi vậy làm cho gene của giáp xác tác động giống gene *Ubx* của côn trùng nhiều hơn. Để làm được điều này, họ đã tạo lập được một loạt các gene *Ubx* "lai", mỗi một trong số các gene này chứa các đoạn đã biết của gene *Ubx* của *Drosophila* và một số đoạn đã biết của en *UBx* của *Artemia*. Bằng cách chèn các gene lai này vào các phôi của ruồi quả (mỗi gene một phôi) và quan sát sự tác động của chúng lên sự hình thành chân, các nhà nghiên cứu đã có thể chỉ ra được những thay đổi về trình tự chính xác các amino acid chịu trách nhiệm ức chế sự hình thành các chân bổ sung của côn trùng. Với cách làm như vậy, công trình nghiên cứu này đã cung cấp bằng chứng thực nghiệm cho mối quan hệ giữa một sự thay đổi đặc biệt về trình tự của gene phát triển với sự thay đổi tiến hoá lớn - phát sinh sơ đồ cơ thể côn trùng sáu chân.



▲ **Hình 25.22 Nguồn gốc sơ đồ cơ thể côn trùng.** Sự biểu hiện của gene *Hox Ubx* ức chế gene hình thành chân ở ruồi quả (*Drosophila*) nhưng không ức chế ở tôm nước biển mặn (*Artemia*), bởi vậy giúp xây dựng nên sơ đồ cơ thể côn trùng. Các gene *Hox* của ruồi quả và tôm biển đã được tiến hoá một cách độc lập trong 400 triệu năm.

Những thay đổi trong điều hoà gene

Một sự thay đổi trong trình tự nucleotide của một gene có thể tác động đến chức năng của nó bất cứ nơi nào gene được biểu hiện. Ngược lại, những thay đổi trong điều hoà biểu hiện của gene có thể hạn chế ở một loại tế bào riêng lẻ (xem Chương 18). Bởi vậy, một sự thay đổi trong điều hoà của một gene phát triển có thể có tác động phụ có hại ít hơn so với một sự thay đổi trong trình tự nucleotide của gene. Các lập luận này đã thúc dục các nhà nghiên cứu chứng minh rằng những thay đổi trong hình dạng cơ thể sinh vật thường có thể gây ra bởi các đột biến ảnh hưởng đến sự điều hoà của các gene phát triển - chứ không phải trong trình tự nucleotide của chúng.

Ý tưởng này được ủng hộ bởi các nghiên cứu ở nhiều loài khác nhau, bao gồm cá ba vây gai lưng. Loại cá này sống ở ngoài khơi đại dương và trong vùng nước nông ven bờ. Chúng cũng sinh sống trong các hồ ở Tây Canada, những hồ này đã được hình thành khi bờ biển lùi xa cách đây 12.000 năm. David Kingsley thuộc Trường Đại học Standford cùng các cộng sự đã xác định được một gene phát triển chủ chốt, *Pitx1*, có ảnh hưởng đến việc cá có

Được quét bằng CamScanner

một bộ các vây gai lớn ở trên bề mặt bụng hay không, ngoài ba vây gai trên lưng khiến cho chúng có tên gọi như vậy. Các quần thể cá biển có các vây gai lưng giúp làm nản lòng những vật ăn thịt. Tuy nhiên, những vây gai này lại bị tiêu giảm hoặc hoàn toàn không có ở các quần thể cá sống trong các hồ. Việc mất các vây gai lưng đã được chọn lọc tự nhiên ủng hộ bởi vì hồ là nơi có nhiều vật ăn thịt không xương sống cỡ lớn, như ấu trùng chuồn chuồn thường bắt các con cá vây gai lưng khi còn non bằng cách túm lấy các vây gai lưng của chúng.

Liệu việc tiêu giảm vây gai là do có những thay đổi trong gene *Pitx1* hay do có sự thay đổi trong cách gene này được biểu hiện ra sao **(Hình 25.23)**? Các kết quả của các nhà nghiên cứu chứng tỏ rằng sự điều hoà biểu hiện gene đã thay đổi, chứ không phải có sự thay đổi trong trình tự nucleotide của gene. Ngoài ra, cá vây gai lưng ở hồ biểu hiện gene *Pitx1* trong các mô không liên quan gì đến việc tạo ra các vây gai (ví dụ, ở miệng), đã minh chứng cho sự thay đổi hình thái có thể được gây nên bởi sự thay đổi về biểu hiện gene ở một số bộ phận của cơ thể nhưng lại không biểu hiện ở các bộ phận khác ra sao.

▼ Hình 25.23 Tìm hiểu

Những nguyên nhân nào làm mất các vây gai ở cá vây gai lưng sống trong hồ?

THÍ NGHIỆM Các quần thể cá ba vây gai lưng sống ở biển (*Gasterosteus aculeatus*) có một bộ vây gai bảo vệ ở dưới mặt bụng; những vây gai này bị tiêu giảm hoặc mất ở các quần thể cá sống trong các hồ. Michael Shapiro, David Kingsley và các cộng sự làm việc ở Đại học Standford đã thử nghiệm hai giả thuyết về nguyên nhân của những thay đổi hình thái này.

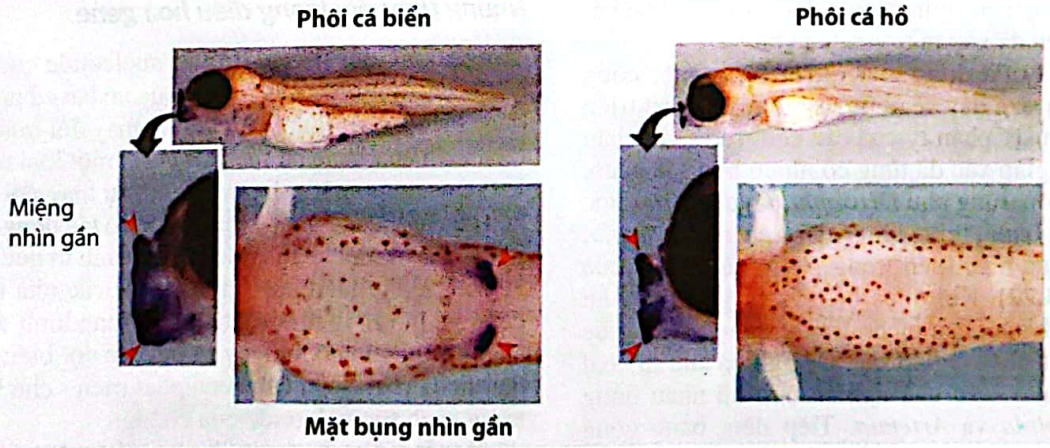
Giả thuyết A: Sự thay đổi trong trình tự DNA của gene phát triển chủ chốt, *Pitx1*, là nguyên nhân làm mất các vây gai ở các quần thể cá hồ. Để kiểm tra giả thuyết này, nhóm nghiên cứu đã so sánh trình tự mã hoá của gene *Pitx1* giữa các quần thể cá biển và quần thể cá hồ.

Giả thuyết B: Thay đổi trong cách điều hoà biểu hiện gene *Pitx1* là nguyên nhân làm mất các vây gai. Để kiểm tra giả thuyết này các nhà nghiên cứu đã giám sát vị trí mà gene *Pitx1* được biểu hiện trong phôi đang phát triển. Họ đã tiến hành thí nghiệm lai tại chỗ (*in situ*) toàn cơ thể (xem Chương 20) bằng cách sử dụng DNA *Pitx1* như một đoạn dò để nhận biết mRNA của gene *Pitx1* trong cá.

KẾT QUẢ

Kiểm tra giả thuyết A: Liệu có sự khác biệt về trình tự mã hoá của gene *Pitx1* giữa cá biển và cá hồ? → **Kết quả: Không** → Tất cả 283 amino acid của protein *Pitx1* là y hệt nhau ở các quần thể cá hồ cũng như cá biển.

Kiểm tra giả thuyết B: Có sự khác biệt về điều hoà biểu hiện gene *Pitx1* giữa cá biển và cá hồ? → **Kết quả: Có** → Các mũi tên đỏ chỉ các vùng biểu hiện gene *Pitx1* ở ảnh dưới. *Pitx1* được biểu hiện ở các vùng miệng và vùng vây gai bụng của cá biển đang phát triển nhưng lại chỉ biểu hiện ở vùng miệng của cá hồ đang phát triển.



KẾT LUẬN Mất hoặc tiêu giảm vây gai bụng ở quần thể cá hồ của cá ba vây gai lưng là do có sự thay đổi trong điều hoà biểu hiện gene *Pitx1*, chứ không phải do thay đổi trong trình tự của gene.

NGUỒN M.D. Shapiro et al., Genetic and developmental basis of evolutionary pelvic reduction in three-spine sticklebacks, *Nature* 428: 717-723 (2004).

ĐIỀU GÌ NẾU? Hãy mô tả bộ kết quả khiến các nhà nghiên cứu đi đến kết luận rằng sự thay đổi trong trình tự mã hoá của gene *Pitx1* là quan trọng hơn so với sự thay đổi trong biểu hiện gene.

Được quét bằng CamScanner

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 25.5

1. Dị thời gian làm thế nào có thể gây nên sự khác biệt về hình dạng cơ thể?
2. Điều gì có thể làm cho gene *Hox* giữ vai trò chủ yếu trong tiến hoá của các dạng hình thái mới?
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Cho rằng những thay đổi trong hình thái thường là do các thay đổi trong điều hoà biểu hiện gene, hãy tiên đoán liệu DNA không mã hoá có bị ảnh hưởng bởi chọn lọc tự nhiên hay không. (DNA không mã hoá bao gồm cả các trình tự được gọi là yếu tố điều hoà có chức năng điều hoà biểu hiện gene bằng cách gắn với các yếu tố phiên mã.)

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 25.6

Tiến hoá là không có mục đích

Những nghiên cứu về tiến hoá lớn cho chúng ta biết những gì về cách tiến hoá vận hành ra sao? Nhà di truyền học đã nhận giải Nobel, François Jacob đã diễn giải tiến hoá là cái gì đó giống như sự chắp vá một quá trình trong đó các dạng mới xuất hiện do sự biến đổi đôi chút các dạng đang tồn tại. Thậm chí những thay đổi lớn, như thay đổi làm xuất hiện những con thú đầu tiên hay xuất hiện sơ đồ cơ thể côn trùng sáu chân, có thể là kết quả của sự biến đổi dần dần các cấu trúc hiện hữu hoặc sự biến đổi đôi chút ở các gene quy định sự phát triển.

Những đặc điểm tiến hoá mới

Quan điểm tiến hoá của François Jacob quay trở lại quan niệm hậu duệ có sự biến đổi của Darwin. Khi loài mới hình thành, các cấu trúc mới và phức tạp có thể xuất hiện bằng cách biến đổi dần các cấu trúc đã có ở tổ tiên. Trong nhiều trường hợp, các cấu trúc phức tạp lại được tiến hoá bằng sự gia tăng của các phiên bản đơn giản hơn mà chúng đã thực hiện cùng một chức năng cơ bản. Ví dụ, hãy xem mắt người, một cơ quan tinh xảo được cấu tạo từ một loạt các bộ phận phối hợp cùng nhau trong việc tạo và truyền hình ảnh tới não. Làm thế nào mắt người có thể được tiến hoá bằng cách gia tăng dần độ phức tạp? Một số lập luận cho rằng nếu mắt cần tất cả các bộ phận cấu thành của nó hoạt động, thì mắt không hoàn chỉnh không thể sử dụng được ở các loài tổ tiên.

Sai lầm của lập luận này, như chính Darwin đã từng lưu ý, là ở chỗ giả sử rằng chỉ mắt phức tạp mới hữu dụng. Quả thực, nhiều con vật sống nhờ vào các mắt kém phức tạp hơn mắt chúng ta rất nhiều **(Hình 25.24)**. Các mắt đơn giản mà chúng ta biết là những đốm các tế bào thụ thể ánh sáng rất nhạy với ánh sáng. Những mắt đơn giản này có vẻ như đã có một khởi nguồn đơn nhất và hiện nay được tìm thấy ở nhiều con vật với các dạng biến đổi khác nhau, bao gồm loài thân mềm nhỏ được gọi là con sao sao. Những mắt như thế không được trang bị thiết bị hội tụ hình ảnh, tuy nhiên cũng đủ để cho con vật phân biệt được giữa sáng và tối. Con sao sao bám chặt hơn vào đá nơi bóng tối bao trùm – một thích nghi về tập tính làm giảm rủi ro bị ăn thịt. Vì sao sao đã có một lịch sử tiến hoá dài, nên chúng ta có thể kết luận rằng các mắt "đơn giản" của chúng là hoàn toàn thích hợp để hỗ trợ cho sự sống sót và sinh sản.

(a) Mảng các tế bào sắc tố. Con sao sao *Patella* có một mảng duy nhất các tế bào sắc tố.

(b) Hố mắt. Khe vỏ của loài thân mềm *Pleurotomaria* có một hố mắt.

(c) Mắt kiểu máy ảnh pinhole. Chức năng của mắt con *Nautilus* giống như một máy ảnh pinhole (một loại máy ảnh cổ không có thấu kính).

(d) Mắt có thấu kính đơn giản. Loài sên biển *Murex* có thấu kính đơn giản bao gồm một khối các tế bào tinh thể. Giác mạc là một vùng mô trong suốt có tác dụng bảo vệ mắt và giúp hội tụ ánh sáng.

(e) Mắt kiểu máy ảnh phức tạp. Con mực *Loligo* có mắt phức tạp với các đặc điểm (giác mạc, thấu kính và võng mạc), mặc dù giống với mắt của động vật có xương sống nhưng chúng đã được tiến hoá một cách hoàn toàn độc lập.

▲ Hình 25.24 Một phổ độ phức tạp của mắt trong số các loài thân mềm.

Ở nhiều ngành động vật, mắt phức tạp đã nhiều lần được tiến hoá độc lập từ các cấu trúc cơ bản. Một số loài thân mềm, như mực và bạch tuộc, có mắt phức tạp như mắt người và mắt của các động vật có xương sống khác (xem Hình 25.24). Mặc dù mắt phức tạp của thân mềm đã được tiến hoá độc lập với mắt của động vật có xương sống, nhưng cả hai đã cùng được tiến hoá từ một tập hợp đơn giản hơn các tế bào thụ thể ánh sáng có ở các loài tổ tiên chung. Trong mỗi trường hợp, sự tiến hoá của mắt phức tạp đã xảy ra thông qua những biến đổi dần dần đem lại lợi ích cho những chủ sở hữu của những chiếc mắt ở từng giai đoạn. Bằng chứng cho những con đường tiến hoá này có từ các phân tích phát sinh chủng loại của các gene có tác động như những gene điều hoà chủ đạo trong sự phát triển mắt mà nhiều loài vật có mắt cùng chia sẻ.

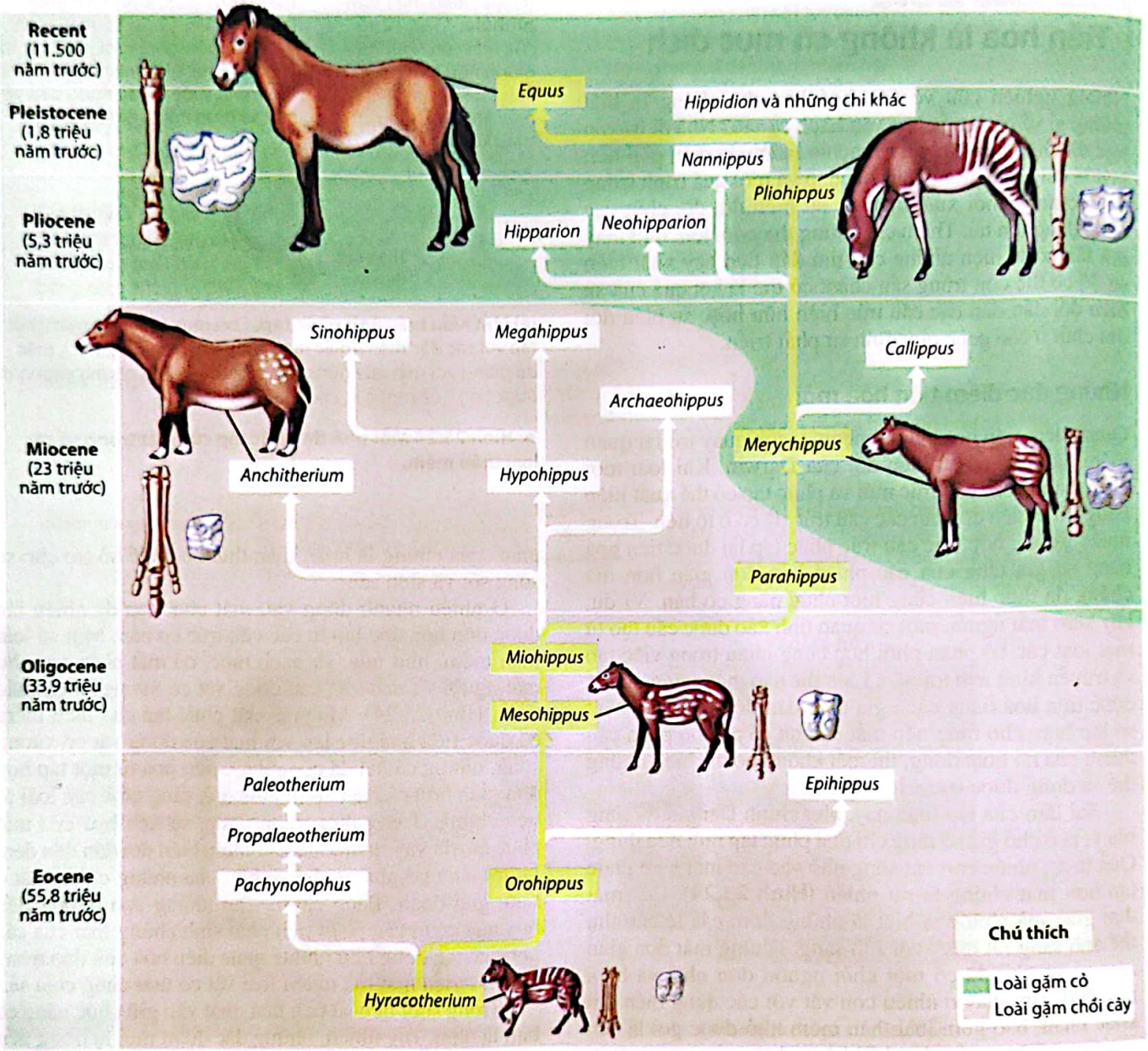
Trong suốt lịch sử tiến hoá, mắt vẫn giữ chức năng cơ bản là nhìn. Tuy nhiên, những đặc điểm mới lạ trong tiến hoá cũng có thể xuất hiện khi các cấu trúc mà khởi đầu giữ một vai trò nhất định sau dần dần có được chức năng hoàn toàn khác. Ví dụ, các con cynodont đã làm xuất hiện các động vật có vú đầu tiên, các xương mà trước đó bao gồm khớp hàm (xương khớp và xương vuông; xem Hình 25.6) đã được tiến hoá thành xương tai của động vật có

Được quét bằng CamScanner

vú đảm nhận chức năng mới: dẫn truyền âm thanh (xem Chương 34). Các cấu trúc đã được tiến hoá trong hoàn cảnh nhất định sau đó lại có được chức năng khác đôi khi được gọi là *cựu thích nghi* (exadaptation) để phân biệt với các đặc điểm thích nghi được bắt nguồn từ một cấu trúc nguồn ban đầu. Lưu ý là khái niệm cựu thích nghi không hàm ý một cấu trúc được tiến hoá một cách thế nào đó để dự phòng cho việc sử dụng chúng trong tương lai. Chọn lọc tự nhiên không tiên đoán được tương lai; nó chỉ có thể cải tiến một cấu trúc trong khuôn khổ của một đặc điểm *hiện thời* đang có ích. Các cấu trúc mới, như khớp hàm mới và các xương trong của động vật có vú tiền sử, có thể được xuất hiện dần dần qua một loạt các giai đoạn trung gian, mỗi giai đoạn thì cấu trúc lại có một chức năng nhất định đối với con vật.

Chiều hướng tiến hoá

Chúng ta còn có thể học được gì thêm nữa từ các kiểu mẫu tiến hoá lớn? Hãy xem các "chiều hướng" tiến hoá quan sát thấy trong hồ sơ hoá thạch. Ví dụ, một số nhánh tiến hoá biểu hiện một xu thế hướng tới kích thước cơ thể lớn hoặc nhỏ. Ví dụ, tiến hoá của ngựa ngày nay (chi *Equus*), hậu duệ của loài tổ tiên *Hyracotherium* có tuổi 55 triệu năm **(Hình 25.25)**. Với kích thước cỡ con chó to, *Hyracotherium* đã có 4 ngón ở chân trước, 3 ngón ở chân sau, răng thích nghi với việc gặm các cây bụi và cây to. Các con ngựa ngày nay so với tổ tiên thì chúng lớn hơn, chỉ có một ngón chân trên mỗi chân, và có răng thích nghi với việc gặm cỏ.



▲ **Hình 25.25 Tiến hoá phân nhánh ở ngựa.** Đường màu vàng giúp ta theo dõi được trình tự các loài ngựa hoá thạch là những dạng trung gian về hình dạng giữa ngựa ngày nay (*Equus*) và tổ tiên thời kỳ Eocene *Hyracotherium* tạo nên ảo tưởng là có một xu thế tiến hoá hướng tới kích thước lớn hơn, giảm số ngón chân, và răng được biến đổi thích nghi với việc gặm cỏ. Quả thực, *Equus* chỉ là một nhánh sống sót của một trong số hàng loạt các nhánh với các xu hướng rất khác nhau.

Được quét bằng CamScanner

Nếu chỉ tách riêng một nhánh tiến hoá đơn lẻ theo một xu hướng ra khỏi hồ sơ hoá thạch sẽ là một sai lầm. Tuy nhiên, có thể mô tả một cụm các nhánh tiến hoá khi nó hướng tới một điểm riêng lẻ bằng cách chỉ theo dõi các nhánh dẫn đến nhánh con đó. Ví dụ, các loài lựa chọn nhất định từ các hoá thạch sẵn có, có thể sắp xếp một cách kế tiếp các con vật có kích thước trung gian giữa *Hyracotherium* và các con ngựa đang sống thì thấy có một xu thế hướng tới kích thước cơ thể lớn, loài chân một ngón (theo dõi nhánh tiến hoá được đánh dấu màu vàng trên Hình 25.25). Tuy nhiên, nếu chúng ta xem xét tất cả các ngựa hoá thạch được biết hiện nay thì xu hướng rõ rệt như vậy lại hoàn toàn biến mất. Chi *Equus* đã không tiến hoá theo một đường thẳng; nó chỉ là một nhánh con sống sót của cả một cây có rất nhiều nhánh giống như một bụi cây. *Equus* quả thực là hậu duệ của một loạt các giai đoạn hình thành loài bao gồm một số lần lan toả thích nghi, trong đó không phải tất cả các nhánh đều có xu hướng hướng tới loài ngựa gặm cỏ với kích thước lớn hơn, chân có một ngón. Ví dụ, trong Hình 25.25 thì chỉ có những nhánh bắt nguồn từ *Parahippus* là những loài gặm cỏ còn các nhánh khác bắt nguồn từ *Miohippus*, tất cả vẫn có chân nhiều ngón, gặm các cành cây non đều đã bị tuyệt chủng 35 triệu năm trước.

Tiến hoá phân nhánh *có thể* dẫn đến một xu hướng thực sự nếu một số loài đi ngược lại chiều hướng. Một mô hình các chiều hướng dài hạn do Steven Stanley ở Trường Đại học Hopkins đề xuất coi loài như một cá thể: Hình thành loài xem như một cá thể được sinh ra, sự tuyệt chủng của loài coi như sự chết, và các loài mới sinh ra từ loài đó được xem như là hậu thế của chúng. Theo mô hình này, Stanley cho rằng giống như những cá thể sinh vật chịu tác động của chọn lọc tự nhiên, loài cũng chịu sự tác động của *chọn lọc loài*. Loài nào tồn tại lâu nhất và tạo ra được nhiều loài mới nhất sẽ quyết định các xu hướng tiến hoá chính. Mô hình chọn lọc loài cho rằng "phân hoá thành đạt hình thành loài" giữ vai trò trong tiến hoá lớn giống như vai trò của phân hoá thành đạt sinh sản trong tiến hoá nhỏ. Các chiều hướng tiến hoá cũng có thể hình thành trực tiếp từ chọn lọc tự nhiên. Ví dụ, khi tổ tiên của ngựa xâm chiếm đồng cỏ và lan toả trong đại Trung sinh thì đã có áp lực chọn lọc mạnh đối với động vật gặm cỏ có khả năng trốn tránh vật ăn thịt bằng cách chạy nhanh hơn. Xu hướng này sẽ không thể xảy ra nếu không có các đồng cỏ rộng.

Bất luận nguyên nhân là như thế nào, một xu hướng tiến hoá không hàm ý có một động lực nội sinh thúc đẩy hướng tới một kiểu hình nhất định. Tiến hoá là kết quả của sự tương tác giữa sinh vật và môi trường hiện hữu của chúng; nếu điều kiện môi trường thay đổi, một chiều hướng tiến hoá sẽ bị dừng lại hoặc thậm chí bị đảo ngược. Tác động cộng gộp của các mối quan hệ giữa sinh vật và môi trường là không lồ: mà nhờ chúng sự đa dạng của sự sống - các dạng sống bất tận tuyệt đẹp" của Darwin đã được hình thành.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 25.6

1. Khái niệm hậu duệ có sự biến đổi của Darwin giải thích ra sao về sự tiến hoá của các cấu trúc phức tạp như mắt của động vật có vú?
2. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Virus myxoma là loại gây chết rất mạnh với thỏ châu Âu (*Oryctolagus cuniculus*). Trong một quần thể thỏ chưa từng bị nhiễm virus này, thì virus có thể giết tới 99,8% thỏ bị nhiễm virus. Virus được truyền từ con thỏ sống này sang thỏ khác nhờ muỗi. Hãy mô tả chiều hướng tiến hoá (ở virus hoặc ở thỏ) có thể xảy ra sau khi một quần thể chưa bị nhiễm virus bao giờ lần đầu tiên bị nhiễm loại virus này.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

Ôn tập chương 25

TÓM TẮT CÁC KHÁI NIỆM THEN CHỐT

KHÁI NIỆM 25.1

Các điều kiện trên Trái Đất nguyên thuỷ đã giúp sự sống phát sinh (tr. 507 – 510)

- **Tổng hợp các hợp chất hữu cơ trên Trái Đất nguyên thuỷ** Trái Đất được hình thành gần 4,6 tỷ năm trước. Các thực nghiệm trong phòng thí nghiệm mô phỏng bầu khí quyển đã tạo ra được các phân tử hữu cơ từ các chất vô cơ. Các amino acid cũng đã được tìm thấy trong các thiên thạch.
- **Tổng hợp phi sinh học các đại phân tử** Các amino acid được polimer hoá khi chúng được đổ lên trên cát, đất sét hoặc đá nóng.
- **Protobiont** Các hợp chất hữu cơ có thể tự tập hợp lại thành các protobiont trong điều kiện phòng thí nghiệm. Protobiont là một giọt có màng bao bọc có một số đặc tính của tế bào.
- **RNA tự sao chép và bình minh của chọn lọc tự nhiên** Vật chất di truyền đầu tiên là các mẩu RNA ngắn có khả năng hướng dẫn tổng hợp chuỗi polipeptide và tự sao chép. Các protobiont nguyên thuỷ chứa RNA như vậy có khả năng sử dụng tài nguyên một cách hiệu quả hơn và sẽ được gia tăng về số lượng nhờ chọn lọc tự nhiên.

KHÁI NIỆM 25.2

Hồ sơ hoá thạch minh chứng cho lịch sử sự sống (tr. 510 - 514)

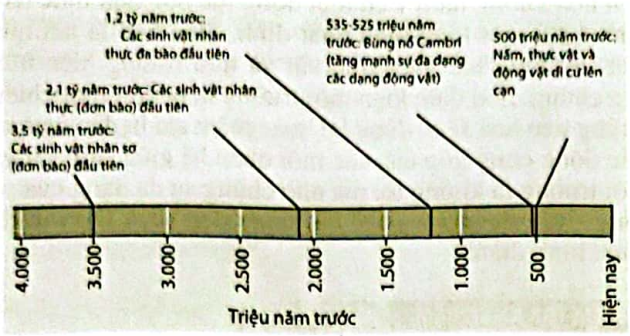
- **Hồ sơ hoá thạch** Hồ sơ hoá thạch, dựa chủ yếu trên các hoá thạch được tìm thấy trong các đá trầm tích minh chứng cho sự xuất hiện và diệt vong của nhiều nhóm sinh vật khác nhau theo thời gian.
- **Cách xác định tuổi của đá và các hoá thạch** Các địa tầng trầm tích bộc lộ tuổi tương đối của các hoá thạch. Tuổi tuyệt đối của các hoá thạch có thể ước tính bằng đo độ phân rã phóng xạ hoặc bằng các phương pháp khác.

Được quét bằng CamScanner

▶ **Nguồn gốc của những nhóm sinh vật mới** Hồ sơ hoá thạch cho thấy các nhóm sinh vật mới đã được xuất hiện bằng cách biến đổi từ từ các sinh vật đã có trước ra sao.

KHÁI NIỆM 25.3

Các sự kiện chủ chốt trong lịch sử của sự sống bao gồm phát sinh các sinh vật đơn bào, đa bào và sự di cư của sinh vật lên cạn (tr. 514-519)



KHÁI NIỆM 25.4

Sự gia tăng hoặc suy giảm của các nhóm sinh vật ưu thế phản ánh sự trôi dạt lục địa, sự tuyệt chủng hàng loạt, và sự lan toả thích nghi (tr. 519-525)

▶ **Trôi dạt lục địa** Các phiến kiến tạo lục địa di chuyển từ từ theo thời gian làm thay đổi địa lý và khí hậu của Trái Đất; những thay đổi này dẫn đến sự tuyệt chủng hàng loạt một số nhóm sinh vật và làm bùng nổ sự hình thành nhiều loài khác.

▶ **Tuyệt chủng hàng loạt** Lịch sử tiến hoá đã bị ngắt quãng bởi năm lần tuyệt chủng hàng loạt làm thay đổi triệt để lịch sử sự sống. Một số lần tuyệt chủng hàng loạt có thể do sự thay đổi vị trí của các lục địa, do hoạt động của các núi lửa, hoặc do tác động của các thiên thạch hoặc các sao chổi.

▶ **Lan toả thích nghi** Sự gia tăng mạnh mẽ về đa dạng sự sống là do có sự lan toả thích nghi xảy ra sau những lần tuyệt chủng hàng loạt. Lan toả thích nghi cũng đã từng xảy ra trong các nhóm sinh vật có những đặc điểm tiến hoá mới chủ chốt hoặc những loài chiếm giữ được những vùng mới trong đó chúng ít phải cạnh tranh với các loài khác.

KHÁI NIỆM 25.5

Những thay đổi chính về hình dạng cơ thể có thể do những thay đổi về trình tự và thay đổi về điều hoà biểu hiện của các gene quy định sự phát triển (tr. 525-529)

▶ **Tác động tiến hoá của các gene phát triển** Các gene phát triển gây nên sự khác biệt về hình thái giữa các loài bằng cách điều khiển tốc độ, thời điểm, và mẫu hình không gian của những thay đổi trong hình dạng của con vật khi chúng phát triển thành con trưởng thành.

▶ **Tiến hoá của sự phát triển** Sự tiến hoá của các dạng hình thái mới có thể được gây nên bởi những thay đổi trong trình tự các nucleotide hoặc trong điều hoà hoạt động của các gene phát triển.

KHÁI NIỆM 25.6

Tiến hoá là không có mục đích (tr. 529-531)

▶ **Những đặc điểm tiến hoá mới** Các cấu trúc sinh học phức tạp và cấu trúc mới có thể tiến hoá qua một dãy các biến đổi dần dần, mỗi biến đổi nhỏ cũng đem lại lợi ích cho các sinh vật sở hữu chúng.

▶ **Chiều hướng tiến hoá** Các chiều hướng tiến hoá có thể gây nên bởi các yếu tố như chọn lọc tự nhiên do có sự thay đổi về môi trường hoặc do chọn lọc loài. Giống như tất cả các khía cạnh của tiến hoá, các chiều hướng xuất hiện do sự tương tác giữa các sinh vật với nhau và giữa sinh vật với môi trường.

KIỂM TRA KIẾN THỨC CỦA BẠN

TỰ KIỂM TRA

1. Các stromatolite hoá thạch
   a. tất cả đều có tuổi 2,7 tỷ năm trước.
   b. được hình thành xung quanh miệng núi lửa dưới biển sâu.
   c. tương tự các cấu trúc được hình thành do các quần xã vi khuẩn mà hiện nay chúng ta có thể tìm thấy ở một số vịnh nước ấm, mặn, nông.
   d. cung cấp bằng chứng cho thấy thực vật đã di chuyển lên cạn cùng với nấm khoảng 500 triệu năm trước.
   e. có các hoá thạch đầu tiên của sinh vật nhân thực không thể tranh cãi và từ 2,1 tỷ năm trước

2. Sự xuất hiện của oxygen đã làm thay đổi mạnh môi trường Trái Đất. Những thích nghi nào được xuất hiện khi có oxygen tự do trong biển và trong không khí?
   a. sự tiến hoá của hô hấp tế bào, sử dụng oxygen để lấy năng lượng từ các phân tử hữu cơ.
   b. tiếp tục tồn tại một số nhóm động vật trong các nơi ở kỵ khí.
   c. sự tiến hoá của sắc tố quang hợp bảo vệ tảo nguyên thuỷ khỏi bị tác động ăn mòn của oxygen.
   d. sự tiến hoá của lục lạp sau khi các protist nguyên thuỷ nuốt vi khuẩn lam quang hợp.
   e. sự tiến hoá của tập đoàn nhân thực đa bào từ các quần xã sinh vật nhân sơ.

3. Hãy chọn nhân tố có nhiều khả năng nhất làm cho động vật và thực vật của Ấn Độ khác đáng kể với các loài trong vùng Đông Nam Á gần đó.
   a. Các loài khác trở nên tách biệt nhau do tiến hoá hội tụ.
   b. Khí hậu của hai vùng là tương tự nhau.
   c. Ấn Độ đang trong quá trình tách khỏi phần còn lại của châu Á.
   d. Sự sống ở Ấn Độ đã bị quét sạch bởi sự phun trào của núi lửa cổ.
   e. Ấn Độ đã bị tách biệt khỏi đại lục cho đến tận 55 triệu năm trước.

4. Lan toả thích nghi có thể là hậu quả trực tiếp của bốn trong số năm nhân tố sau đây. Hãy chọn ngoại trừ
   a. các ổ sinh thái trống.
   b. phiêu bạt di truyền.
   c. sự xâm chiếm vùng cách ly có nơi ở thích hợp và ít loài cạnh tranh.
   d. cải cách tiến hoá mới.
   e. sự lan toả thích nghi trong một nhóm các sinh vật (như thực vật) mà các nhóm sinh vật khác sử dụng làm thức ăn.

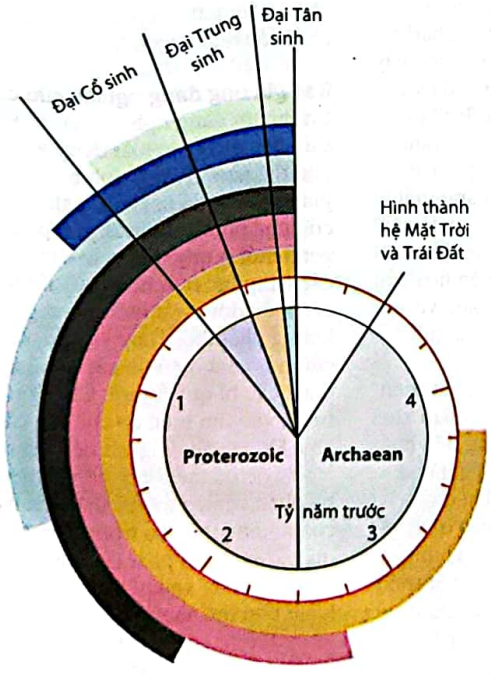
Được quét bằng CamScanner

5. Một sự thay đổi di truyền làm cho gene *Hox* nhất định được biểu hiện hướng tới đầu cùng của chồi chi động vật có xương sống thay vì hướng ngược lại đã làm tiến hoá chi của loài bốn chân. Kiểu thay đổi này minh hoạ cho
   a. ảnh hưởng của môi trường lên sự phát triển.
   b. phát triển hình thái ấu nhi.
   c. một sự thay đổi trong gene phát triển hoặc trong sự điều hoà của nó làm thay đổi tổ chức không gian của các bộ phận cơ thể.
   d. dị thời gian.
   e. lặp gene.

6. Các bước nào sau đây *chưa* được các nhà khoa học hoàn thành nghiên cứu về nguồn gốc sự sống?
   a. tổng hợp các chuỗi RNA nhỏ bằng các ribozyme
   b. tổng hợp các chuỗi polipeptide bằng con đường phi sinh học
   c. hình thành tập hợp các phân tử với màng bán thấm
   d. hình thành protobiont mà nó sử dụng DNA để polime hoá các amino acid
   e. tổng hợp các phân tử hữu cơ bằng con đường phi sinh học

7. Bóng bơi là một túi khí giúp cá duy trì sự nổi. Sự tiến hoá của bóng bơi từ phổi của cá tổ tiên là một ví dụ về
   a. một xu hướng tiến hoá.
   b. cựu thích nghi.
   c. những thay đổi trong biểu hiện của gene *Hox*.
   d. phát sinh hình thái ấu nhi.
   e. lan toả thích nghi.

8. **HÃY VẼ** Sử dụng sơ đồ đồng hồ chưa được đánh dấu dưới đây để kiểm tra trí nhớ về trình tự các sự kiện chủ chốt trong lịch sử sự sống đã được mô tả trong chương này bằng cách đánh dấu các thanh màu. Vì sự trợ giúp thị giác giúp bạn nghiên cứu, hãy ghi thêm chỉ dẫn biểu thị các sự kiện có ý nghĩa khác bao gồm bùng nổ Cambri, phát sinh động vật có vú, và các lần tuyệt chủng hàng loạt kỷ Permi và Creta.



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

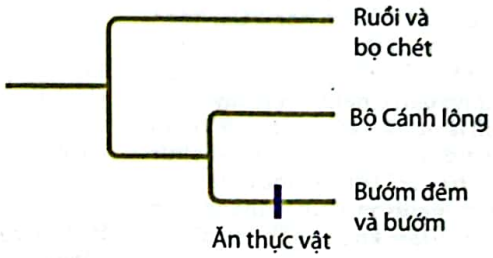
LIÊN HỆ VỚI TIẾN HOÁ

9. Hãy mô tả dòng gene, phiêu bạt di truyền, và chọn lọc tự nhiên tất cả có thể ảnh hưởng ra sao đến tiến hoá lớn.

TÌM HIỂU KHOA HỌC

10. Khả năng ăn thực vật đã được tiến hoá lặp đi lặp lại ở các loài côn trùng, từ các loài tổ tiên điển hình ăn thịt hoặc ăn mùn bã (các mảnh vụn hữu cơ đã chết). Ví dụ, bướm đêm và bướm ăn thực vật, trong khi đó "nhóm chị em" của chúng (nhóm côn trùng có họ hàng gần gũi nhất với chúng), bộ Cánh lông, lại sống trên động vật, nấm, hoặc các mảnh vụn hữu cơ. Như minh hoạ trong cây phát sinh chủng loại dưới đây, cả bướm đêm, bướm và bộ Cánh lông cùng có chung tổ tiên với ruồi và bọ chét. Giống như bộ Cánh lông, ruồi và bọ chét được cho là đã tiến hoá từ tổ tiên không ăn thực vật.

    Có 140.000 loài bướm đêm (moths), bướm và 7.000 loài thuộc bộ Cánh lông. Hãy đưa ra giả thuyết về tác động của sự ăn thực vật lên lan toả thích nghi ở côn trùng. Giả thuyết này làm thế nào có thể kiểm chứng được?



KHOA HỌC, CÔNG NGHỆ VÀ XÃ HỘI

11. Các chuyên gia ước tính rằng các hoạt động của con người gây nên sự tuyệt chủng của hàng trăm loài mỗi năm. Ngược lại, tốc độ tuyệt chủng tự nhiên lại được cho rằng chỉ vài loài mỗi năm. Nếu chúng ta tiếp tục làm biến đổi môi trường toàn cầu, đặc biệt là phá huỷ các rừng mưa nhiệt đới và làm thay đổi khí hậu Trái Đất, thì kết quả rất có thể xuất hiện làn sóng tuyệt chủng và nạn tuyệt chủng này có thể sánh với nạn tuyệt chủng cuối kỷ Creta. Sự sống trên Trái Đất đã chịu 5 lần tuyệt chủng hàng loạt, liệu chúng ta có thể liên quan đến lần tuyệt chủng hàng loạt lần thứ sáu? Lần tuyệt chủng này khác biệt với những lần tuyệt chủng đã qua như thế nào? Hậu quả sẽ như thế nào đối với những loài sống sót bao gồm cả chính chúng ta?

Được quét bằng CamScanner