**CHUYÊN ĐỀ THAM GIA HỘI TRẠI HÙNG VƯƠNG MÔN: SINH HỌC**

TÊN CHUYÊN ĐỀ:

**TIẾN HÓA CỦA QUẦN THỂ SINH VẬT**

# MÃ: SI08

## …………, tháng 6 năm 2015.

PHẦN I - MỞ ĐẦU PHẦN II - NỘI DUNG

1. NHỮNG KHÁI NIỆM CƠ BẢN
	1. Quần thể
	2. Tần số alen và tần số kiểu gen
2. Quá trình di truyền trong quần thể

# MỤC LỤC

* 1. Quá trình di truyền trong quần thể nội phối
	2. Quá trình di truyền trong quần thể ngẫu phối
		1. Một số đặc trưng di truyền cơ bản của quần thể ngẫu phối
		2. Định luật Hacdi – Vanbec phản ánh trạng thái cân bằng di truyền trong quần thể giao phối

III. Các nhân tố tiến hóa cơ bản

1. Đột biến
	1. Vai trò của đột biến
	2. Áp lực của đột biến
2. Chọn lọc tự nhiên
	1. Tác dụng của chọn lọc tự nhiên
3. Chọn lọc giao tử
4. Chọn lọc pha lưỡng bội
	1. Các hình thức chọn lọc tự nhiên
5. Di – nhập gen
6. Các yếu tố ngẫu nhiên
7. Giao phối không ngẫu nhiên PHẦN III - KẾT LUẬN

# PHẦN I - MỞ ĐẦU

Tiến hóa là chủ đề cốt lõi của Sinh học, là quan điểm để nhận thức mọi điều chúng ta biết về sự sống. Sự sống đã và đang tiến hóa trên Trái đất qua hàng tỷ năm, tạo nên sự đa dạng khổng lồ các sinh vật trong quá khứ và hiện tại. Tuy nhiên, cùng với tính đa dạng, chúng ta cũng tìm thấy nhiều đặc điểm chung. Cách giải thích khoa học cho tính thống nhất, đa dạng cũng như tính thích nghi của sinh vật với môi trường sống của chúng chính là sự tiến hóa. Quan điểm tiến hóa hiện đại cho rằng, các sinh vật trên Trái đất ngày nay là con cháu đã được biến đổi từ những tổ tiên chung. Nói cách khác, chúng ta có thể giải thích các đặc điểm cùng có ở hai loài sinh vật khác nhau là do chúng được truyền lại từ một tổ tiên chung, còn những điểm khác biệt giữa chúng là do đã xảy ra các biến đổi di truyền trong quá trình tiến hóa. Có nhiều loại bằng chứng chứng minh quá trình tiến hóa đã và đang diễn ra cũng như ủng hộ cho học thuyết mô tả tiến hóa diễn ra như thế nào.

Thuyết tiến hóa hiện đại phân biệt tiến hóa nhỏ (tiến hóa vi mô) và tiến hóa lớn (tiến hóa vĩ mô). Tronng phạm vi chuyên đề, chúng tôi chỉ đề cập đến tiến hóa nhỏ. Tiến hóa nhỏ là quá trình biến đổi tần số alen và thành phần kiểu gen của quần thể, đưa đến sự hình thành loài mới. Quá trình tiến hóa nhỏ diễn ra trong một phạm vi phân bố tương đối hẹp, trong thời gian lịch sử tương đối ngắn, có thể nghiên cứu bằng thực nghiệm. Cùng với sự phát triển của di truyền học quần thể và sinh học phân tử, vấn đề tiến hóa nhỏ đã phát triển rất nhanh trong mấy thập kỉ gần đây và đang chiếm vị trí trung tâm trong thuyết tiến hóa hiện đại ./.

kiện:

# PHẦN II - NỘI DUNG

Theo N.V. Timôphêep Rixôpxki, đơn vị tiến hóa cơ sở phải thỏa mãn 3 điều

* Có tính toàn vẹn trong không gian và thời gian.
* Biến đổi cấu trúc di truyền qua các thế hệ.
* Tồn tại thực trong tự nhiên.

Sự sống gồm nhiều cấp độ tổ chức khác nhau, tuy nhiên, chỉ có quần thể mới thỏa mãn cả 3 điều kiện trên.

Trước hết, mỗi quần thể là một tổ chức cơ sở của loài, có lịch sử phát sinh và phát triển của nó. Mỗi quần thể gồm những cá thể khác nhau về kiểu gen, giao phối tự do tạo ra những thể dị hợp có sức sống cao, có tiềm năng thích nghi với hoàn cảnh sống. Giữa các quần thể khác nhau trong một loài không có sự cách li sinh sản tuyệt đối. Bên cạnh đó, trong quần thể giao phối nổi lên những mối quan hệ giữa cá thể đực và cá thể cái; giữa bố mẹ và con. Những mối quan hệ này làm cho quần thể giao phối thực sự là một tổ chức tự nhiên, một đơn vị sinh sản. Chính mối quan hệ giữa các cá thể trong quần thể về mặt sinh sản đã tạo cho quần thể tồn tại theo thời gian và không gian. Trong khi đó, các cấp tổ chức sống khác như cá thể hay loài chưa được xem là đơn vị tiến hóa. Cá thể chưa được xem là đơn vị tiến hóa cơ sở vì phần lớn các loài đều sinh sản theo lối giao phối. Hơn nữa, những biến đổi di truyền ở cá thể nếu không được nhân lên trong quần thể sẽ không đóng góp vào quá trình tiến hóa. Loài cũng chưa được xem là đơn vị tiến hóa cơ sở vì loài gồm nhiều quần thể có thành phần kiểu gen rất phức tạp, có hệ thống di truyền kín, nghĩa là cách li sinh sản với các loài khác, do đó hạn chế khả năng cải biến thành phần kiểu gen của nó.

Như vậy, quá trình tiến hóa bắt đầu bằng những biến đổi di truyền trong đơn vị tiến hóa cơ sở - quần thể. Dấu hiệu của sự biến đổi này là sự thay đổi tần số tương đối của các alen và các kiểu gen điển hình của quần thể, diễn ra theo hướng xác định, qua nhiều thế hệ trong quá trình tiến hóa nhỏ.

# NHỮNG KHÁI NIỆM CƠ BẢN

# Quần thể

Quần thể là một tập hợp cá thể cùng loài, chung sống trong một khoảng không gian xác định, tồn tại qua thời gian nhất định, có khả năng sinh ra các cá thể mới hữu thụ. Như vậy, quần thể không phải là một tập hợp cá thể ngẫu nhiên, nhất thời. Mỗi quần thể là một cộng đồng có lịch sử phát triển chung, có thành phần kiểu gen đặc trưng và tương đối ổn định. tùy theo hình thức sinh sản của các loài mà được chia thành quần thể sinh sản hữu tính và vô tính. Quần thể sinh sản vô tính khá đồng nhất về mặt di truyền. Quần thể sinh sản hữu tính gồm các dạng sau:

* + - Quần thể tự phối: điển hình là các quần thể thực vật tự thụ phấn, động vật lưỡng tính tự thụ tinh.
		- Quần thể giao phối cận huyết: bao gồm những cá thể có cùng quan hệ huyết thống giao phối với nhau.
		- Quần thể giao phối có lựa chọn: là trường hợp trong quần thể các động vật có xu hướng lựa chọn kiểu hình khác giới thích hợp với mình.
		- Quần thể ngẫu phối: các cá thể trong quần thể giao phối ngẫu nhiên với nhau.

Đây là dạng quần thể tồn tại phổ biến ở động vật.

# Tần số alen và tần số kiểu gen

Mỗi một quần thể được đặc trưng bằng một vốn gen nhất định. Vốn gen là toàn bộ thông tin di truyền, nghĩa là bao gồm các alen của tất cả các gen hình thành trong quá trình tiến hóa mà quần thể có tại một thời điểm xác định.

Vốn gen bao gồm những kiểu gen riêng biệt, được biểu hiện thành những kiểu hình nhất định. Trong quần thể số alen của một gen nào đó bao giờ cũng lớn hơn hoặc bằng 2. Nếu ta tính được tất cả alen thuộc một gen nhất định trong quần thể thì có thể tính được tần số của mỗi alen đối với gen này trong vốn gen.

Tần số tương đối của alen (còn gọi là tần số tương đối của gen) được tính bằng tỉ lệ giữa số alen được xét đến trên tổng số các alen của một gen trong quần thể, hay bằng tỉ lệ phần trăm số giao tử mang alen đó trong quần thể.Trên thực tế, việc tính tần số tương đối của các alen, các kiểu gen dựa trên kiểu hình.

# Quá trình di truyền trong quần thể

1. **Quá trình di truyền trong quần thể nội phối**

Nội phối là sự giao phối giữa các kiểu gen đồng nhất. Trong quá trình nội phối, tần số gen đối với mỗi kiểu giao phối không giống nhau cho nên cần phải tiến hành nghiên cứu từng kiểu giao phối hay tự giao nhất định.

Giả sử xét 1 gen có 2 alen A và a thì trong quần thể có 3 kiểu gen khác nhau là AA, Aa và aa.

Ở quần thể tự phối hay tự thụ phấn diễn ra các kiểu tự phối cho ra những kết quả khác nhau.

Thế hệ bố mẹ (P) → Thế hệ con (F1)

AA x AA → AA

aa x aa → aa

Aa x Aa → 1/4 AA : 1/2 Aa: 1/4 aa

Trong các kiểu tự phối AA x AA và aa x aa thì kiểu gen ở F1, F2,....Fn vẫn giống như ở thế hệ ban đầu. Còn khi thể dị hợp Aa tự thụ phấn thì tỉ lệ thể dị hợp sẽ giảm dần sau mỗi một thế hệ và quần thể dần được đồng hợp tử hóa.

Nếu gọi H0 là phần dị hợp trong quần thể ban đầu và Hn là phần dị hợp trong quần thể thứ n, thì tỉ lệ dị hợp tử sau mỗi thế hệ bằng ½ tỉ lệ dị hợp tử ở thế hệ trước đó, nghĩa là: H n = ½ H n-1, H n-1 = ½ H n-2 và cứ thế suy ra: H n = (1/2)nH0

Khi n → ∞ thì H n → 0 vì lim (1/2)n → 0.

Trong quần thể, thành phần dị hợp tử Aa qua tự phối sẽ diễn ra sự phân li, trong đó các thể đồng hợp trội AA và lặn aa được tạo ra với tần số ngang nhau trong mỗi thế hệ. Do đó, quần thể khởi đầu với cấu trúc di truyền (d, h r) dần chuyển thành (d + ½ h; r + ½ h), nghĩa là thành cấu trúc (p; 0; q). Như vậy, tần số kiểu gen thành tần số alen.

Trong quá trình tự phối liên tiếp qua nhiều thế hệ, tần số tương đối của các alen không thay đổi nhưng tần số tương đối của các kiểu gen hay cấu trúc di truyền của quần thể thay đổi.

Trong trường hợp quá trình nội phối diễn ra yếu hơn thì việc xác định thành phần kiểu gen của quần thể được xác định như sau:

- Gọi H1 là tần số thể dị hợp Aa bị giảm đi do nội phối qua một thế hệ, còn F là số thế hệ nội phối.

F = (2pq – H1)/2pq.

Suy ra: tần số tương đối của Aa: H1 = 2pq (1 - F) = 2pq – 2pqF tần số tương đối của AA: p2 + pqF

tần số tương đối của aa: q2 + pqF

Các công thức trên còn có thể viết dưới dạng: Tần số tương đối của AA: p2(1 – F) + pF

Tần số tương đối của Aa: 2pq (1 – F) Tần số tương đối của aa: q2 (1 – F) + qF

# Quá trình di truyền trong quần thể ngẫu phối

* 1. **Một số đặc trưng di truyền cơ bản của quần thể ngẫu phối**

Giao phối ngẫu nhiên (ngẫu phối) giữa các cá thể trong quần thể là nét đặc trưng của quần thể giao phối. Đây là hệ thống giao phối phổ biến nhất ở phần lớn động, thực vật. Trong quần thể ngẫu phối nổi lên mối quan hệ phụ thuộc lẫn nhau giữa các cá thể về mặt sinh sản (giữa đực và cái; giữa bố mẹ với con). Vì vậy quần thể giao phối được xem là đơn vị sinh sản, đơn vị tồn tại của loài trong tự nhiên. Mối quan hệ này là cơ sở đảm bảo cho quần thể tồn tại trong không gian và theo thời gian. Quần thể giao phối nổi bật ở đặc điểm đa hình. Quá trình ngẫu phối là nguyên nhân làm cho quần thể đa hình về kiểu gen, do đó đưa đến sự đa hình về kiểu hình. Các cá thể trong quần thể chỉ giống nhau ở những nét cơ bản, chúng sai khác nhau về nhiều chi tiết. Nếu gọi r là số alen thuộc một gen (lôcut), còn n là số gen (lôcut) khác nhau, trong đó các gen phân li độc lập, thì số kiểu gen khác nhau trong quần thể được tính bằng công thức: ***[ r (r + 1)]n / 2.***

Trong quần thể các loài động, thực vật giao phối thì số gen trong kiểu gen của cá thể là rất lớn, số gen có nhiều alen cũng không phải là ít, vì thế quần thể rất đa hình và trong thực tế khó có thể tìm được 2 cá thể giống hệt nhau (trừ trường hợp sinh đôi cùng trứng).

Tuy quần thể là đa hình nhưng một quần thể xác định được phân biệt với những quần thể khác cùng loài ở tần số tương đối các alen, các kiểu gen, và các kiểu hình. Tần số tương đối của các alen về một gen nào đó là một dấu hiệu đặc trưng cho sự phân bố các kiểu gen và kiểu hình trong quần thể đó.

# Định luật Hacdi – Vanbec phản ánh trạng thái cân bằng di truyền trong quần thể giao phối

Năm 1908, Hacdi (người Anh ) và Vanbec (người Đức) đã nghiên cứu độc lập và đồng thời phát hiện ra quy luật ổn định về tỉ lệ phân bố các kiểu gen và kiểu hình trong quần thể ngẫu phối, về sau được gọi là định luật Hacdi – Vanbec. Theo định luật, *cấu trúc di truyền (tỉ lệ phân bố các kiểu gen) của quần thể ngẫu phối được ổn định qua các thế hệ trong những điều kiện nhất định.*

Giả sử xét một gen có 2 alen A và a, trong quần thể sẽ có 3 kiểu gen AA, Aa và aa với các tần số tương đối tương ứng là *d, h và r.* Trong quần thể sự ngẫu phối diễn ra giữa các cá thể có cùng hay khác kiểu gen với nhau. Như vậy, trong quần thể có nhiều cặp lai khác nhau. Tần số của mỗi kiểu giao phối bằng tích các tần số của hai kiểu gen trong cặp lai. Kết quả ngẫu phối được thể hiện ở bảng sau:

Bảng trên cho thấy, ở thế hệ con, tỉ lệ của kiểu gen AA là p2, của kiểu gen Aa là 2pq và của kiểu gen aa là q2. Qua ngẫu phối tần số các kiểu gen của quần thể khởi đầu là d, h, r đã trở thành p2, 2pq và q2 tương ứng ở thế hệ tiếp theo. Từ tần số các kiểu gen có thể xác định được tần số alen ở thế hệ sau. Giả thiết p1, q1 lần lượt là tần số của alen A và a ở thế hệ con thì:

|  |  |  |
| --- | --- | --- |
| **KIỂU GIAO PHỐI** | **TẦN SỐ KIỂU GIAO PHỐI** | **THẾ HỆ CON** |
| **AA** | **Aa** | **aa** |
| AA x AA | d2 | d2 |  |  |
| AA x Aa | 2dh | dh | dh |  |
| Aa x AA |
| AA x aa | 2dr |  | 2dr |  |
| aa x AA |
| Aa x Aa | h2 | ¼ h2 | 1/2h2 | 1/4h2 |
| Aa x aa | 2hr |  | hr | hr |
| aa x Aa |
| aa x aa | r2 |  |  | r2 |
| Tổng | (d + h + r)2 = 1 | (d + 1/2h)2 = p2 | 2(d + 1/2h)(r + 1/2h) = 2pq | (r + ½ h)2 = q2 |

p1= p2 + ½(2pq) = p2 + pq = p (p+q) = p q1 = q2 + ½ (2pq) =q2 + pq = q (q + p) = q

Quần thể p2 : 2pq : q2 khi ngẫu phối tiếp theo thì: (pA + qa) x (pA + qa) = p2AA : 2pqAa : q2 aa.

Như vậy, tần số tương đối của mỗi alen và kiểu gen có khuynh hướng không thay đổi qua các thế hệ khi có sự ngẫu phối diễn ra. Quần thể có cấu trúc p2AA : 2pqAa : q2 aa được gọi là quần thể cân bằng di truyền. Từ công thức này ta thấy:

* Tần số tương đối của thể đồng hợp trội bằng bình phương của tần số alen trội.
* Tần số tương đối của thể đồng hợp lặn bằng bình phương của tần số alen lặn.
* Tần số tương đối của thể dị hợp bằng hai lần tích của tần số alen trội và alen lặn.

Qua phân tích ở trên, chúng ta thấy phương trình Hacdi – Vanbec thường được sử dụng để kểm tra xem tiến hóa có đang xảy ra trong một quần thể hay không.

Tuy nhiên, định luật Hacdi – Vanbec chỉ nghiệm đúng trong những điều kiện nhất định. Nói cách khác, để quần thể đạt trạng thái cân bằng Hacdi – Vanbec cần phải có các điều kiện, đó là:

* Không có đột biến
* Xảy ra sự ngẫu phối
* Không có chọn lọc tự nhiên
* Kích thước quần thể cực lớn
* Không có dòng gen

Như vậy, định luật Hacdi – Vanbec phản ánh trạng thái cân bằng (trạng thái tĩnh) của quần thể. Nó giải thích vì sao trong thiên nhiên có những quần thể được duy trì ổn định qua thời gian dài.

Giá trị thực tiễn của định luật này thể hiện trong việc xác định tần số tương đối của các kiểu gen và các alen từ tỉ lệ kiểu hình. Từ đó cho thấy khi biết được tần số xuất hiện đột biến nào đó có thể dự tính xác suất bắt gặp thể đột biến đó trong quần thể, hoặc dự đoán sự tiềm tàng các gen hay các đột biến có hại trong quần thể.

# III. Các nhân tố tiến hóa cơ bản

Như ở trên đã phân tích, định luật Hacdi – Vanbec chỉ phản ánh trạng thái tĩnh của quần thể. Tuy nhiên, trong thực tế, tần số tương đối của các alen trong quần thể bị biến đổi do ảnh hưởng của một số nhân tố. Đó là trạng thái động của quần thể. Theo thuyết tiến hóa tổng hợp, quá trình tiến hóa nhỏ diễn ra trong quần thể, biểu hiện ở sự biến đổi tần số tương đối của các alen về một hay một số gen nào đó và thay đổi thành phần kiểu gen theo một hướng xác định. Quá trình đó chịu tác động của nhiều nhân tố, trong đó mối nhân tố đều có những vai trò nhất định đối với quá trình tiến hóa nhỏ. Như vậy, một nhân tố nào đó được xem là nhân tố tiến hóa khi mà sự tác động của nó làm thay đổi tần số alen và thành phần kiểu gen của quần thể.

# Đột biến

* 1. **Vai trò của đột biến**

Vai trò chính của đột biến là tạo ra nguồn nguyên liệu sơ cấp cho quá trình tiến hóa, làm cho mỗi loại tính trạng của loài có phổ biến dị phong phú. Quá trình đột biến gây ra những biến dị di truyền ở các đặc tính hình thái, sinh lí, hóa sinh, tập tính sinh học, gây ra những sai khác nhỏ hoặc những biến đổi lớn của cơ thể.

Tuy tần số đột biến của từng gen riêng rẽ thường rất thấp nhưng một số gen dễ bị đột biến nên tần số đó có thể lên tới 10-2. Mặt khác, cơ thể động, thực vật có hàng vạn gen nên tỉ lệ giao tử mang đột biến về gen này hay gen khác là khá lớn.

Phần lớn các đột biến tự nhiên là có hại cho cơ thể vì chúng phá vỡ mối quan hệ hài hòa trong kiểu gen, trong nội bộ cơ thể, giữa cơ thể với môi trường đã được hình thành qua quá trình tiến hóa lâu dài.

Giá trị thích nghi của thể đột biến phụ thuộc vào môi trường sống của chúng. Trong môi trường sống quen thuộc, thể đột biến thường tỏ ra có sức sống kém hoặc kém thích nghi so với dạng gốc. Nhưng khi môi trường sống thay đổi, nó có thể tỏ ra thích nghi hơn, có sức sống cao hơn. Ngoài ra, giá trị thích nghi của thể đột biến còn thay đổi tùy từng tổ hợp gen. Một đột biến nằm trong tổ hợp này là có hại nhưng đặt trong sự tương tác với các gen trong một tổ hợp khác nó có thể trở nên có lợi.

Tuy đột biến thường có hại nhưng phần lớn alen đột biến là alen lặn, khi xuất hiện ở một giao tử nào đó, alen lặn sẽ đi vào hợp tử và tồn tại bên cạnh alen trội

tương ứng ở thể dị hợp, do đó nó không biểu hiện ra kiểu hình. Qua giao phối, alen lặn có thể đi vào thể đồng hợp và được biểu hiện.

Đột biến tự nhiên được xem là nguồn nguyên liệu sơ cấp của quá trình tiến hóa, trong đó đột biến gen là nguồn nguyên liệu chủ yếu vì so với đột biến nhiễm sắc thể thì chúng phổ biến hơn, ít ảnh hưởng nghiêm trọng đến sức sống và sức sinh sản của cơ thể sinh vật.

# Áp lực của đột biến

Ngoài vai trò quan trọng là nguồn nguyên liệu tiến hóa sơ cấp, đột biến còn gây ra một áp lực làm biến đổi cấu trúc di truyền của quần thể. Áp lực của quá trình đột biến biểu hiện ở tốc độ biến đổi tần số tương đối của alen bị đột biến. Tần số đột biến đối với từng gen riêng rẽ thường rất thấp, trung bình là 10-6 đến 10-2, nghĩa là cứ 1 triệu đến 1 vạn giao tử thì có một giao tử mang đột biến về một gen nào đó, vì thế áp lực của quá trình đột biến là không đáng kể, nhất là đối với những quần thể có kích thước lớn. Để chứng minh điều này, ta xét trường hợp sau:

Giả sử, một lôcut có 2 alen là A và a. Alen A bị đột biến thành alen a với tần số *u* tính trên số giao tử trong một thế hệ. Nếu ở thế hệ xuất phát tần số tương đối của A là *p0* thì sang thế hệ thứ nhất sẽ có *u* alen A biến đổi thành a do đột biến. Khi đó, tần số của A ở thế hệ này là:

p1= p0 – u.p0 = p0 (1 – u). *(1)*

Sang thế hệ thứ hai, alen A tiếp tục đột biến thành a với tần số *u*. Lúc đó tần số A là: p2 = p1 – u.p1 = p1 (1 – u). *(2)*

Thay thế p1 ở *(2)* bằng giá trị của nó ở *(1)* ta có:

p2 = p0 (1 – u)(1 – u) = p0 (1 – u)2

Sau n thế hệ, tần số tương đối của alen A sẽ là: pn = p0 (1 – u)n *(3)*

Đại lượng *u* rất nhỏ so với 1 (trung bình là 10-6 đến 10-2) cho nên biểu thức (1 – u)n có

thể thay thế bằng đại lượng e-un, do đó ta có: pn = p0.e-un *(4)*

Tương tự: qn = q0.e-un

Ví dụ: Nếu u = 10-5, để làm giảm p0 đi ½ thì phải cần số thế hệ là:

1/2p0 = p0.e-un → ½ = 1/eun → n ≈ 69000 thế hệ.

Đột biến có thể xảy ra theo hai chiều, song song với đột biến thuận A → a với tần số *u* có thể có đột biến nghịch a → A với tần số *v*. Giả sử, tại gen A xảy ra đột biến theo cả hai chiều. Sau một thế hệ, tần số tương đối của A sẽ là:

p1 = p0 – up0 + vq0 Lượng biến thiên tần số tương đối của A là ∆p = p1 – p0

Thay giá trị của p1 vào ta có: ∆p = (p0 – up0 + vq0) – p0 = vq0 - up0

Tần số tương đối p của A, q của a sẽ đạt thế cân bằng khi số lượng đột biến thuận và nghịch bù trừ cho nhau, nghĩa là ∆p = 0 khi vq0 = up0, mà q = 1 – p nên up = v(1- p).

Từ đó suy ra: up + vp = v → p = v/ (v+u) Tương tự: q = u/ (u+v)

Ví dụ:

Nếu v = 10-6 và u = 3v thì cân bằng mới sẽ đạt được lúc q = 3v/ (3v+v) = ¾ = 0,75.

→ p = 0,25. Giả sử quần thể có 10.106 alen A và a thì lúc cân bằng trong quần thể có 2,5.106 alen A và 7,5.106 alen a.

Như vậy, trường hợp có cả đột biến nghịch thì tần số tương đối của các alen biến đổi chậm hơn so với lúc chỉ có đột biến thuận.

# Chọn lọc tự nhiên

* 1. **Tác dụng của chọn lọc tự nhiên**

Đacuyn là người đầu tiên đưa ra quan niệm về chọn lọc tự nhiên dựa trên sự khác biệt về khả năng sống sót và khả năng sinh sản, các cá thể trong quần thể khác biệt nhau về các đặc điểm di truyền của chúng, và những cá thể nào có đặc điểm giúp chúng phù hợp hơn với môi trường sẽ có xu hướng sản sinh được nhiều cá thể con hơn những cá thể có đặc điểm ít phù hợp với môi trường. Thuyết tiến hóa hiện đại, dựa trên cơ sở di truyền học, đã làm sáng tỏ nguyên nhân phát sinh biến dị và cơ chế di truyền biến dị, do đó đã hoàn chỉnh quan niệm của Đacuyn về chọn lọc tự nhiên.

Trên quan điểm di truyền học, cơ thể thích nghi trước hết phải có kiểu gen phản ứng thành những kiểu hình có lợi trước môi trường, do đó đảm bảo sự sống sót của cá thể. Nhưng nếu chỉ sống sót mà không sinh sản được, nghĩa là không đóng góp vào vốn gen của quần thể, thì sẽ vô nghĩa về mặt tiến hóa. Trên thực tế, có những cá thể khỏe mạnh, sinh trưởng phát triển tốt, chống chịu được các điều kiện bất lợi, sống lâu.. nhưng lại không có khả năng sinh sản. Vì vậy, mặt chủ yếu của chọn lọc tự nhiên là sự phân hóa khả năng sinh sản của những kiểu gen khác nhau trong quần thể mà cụ thể là: khả năng kết đôi giao phối, khả năng đẻ con, độ mắn đẻ...

Trong một quần thể đa hình thì chọn lọc tự nhiên đảm bảo sự sống sót và sinh sản ưu thế của những cá thể mang nhiều đặc điểm có lợi hơn. Chọn lọc tự nhiên tác động trên kiểu hình của các cá thể, thông qua đó tác động lên kiểu gen và các alen, do đó làm biến đổi thành phần kiểu gen của quần thể.

Như vậy, dưới tác dụng của chọn lọc tự nhiên tần số tương đối của các alen, các đột biến có lợi được tăng lên trong quần thể. Chọn lọc tự nhiên làm cho tần số tương đối của các alen trong mỗi gen biến đổi theo hướng xác định. Áp lực của chọn lọc tự nhiên tác động vào cả hai giai đoạn: đơn bội và lưỡng bội trong chu kì sống của sinh vật bậc cao.

## Chọn lọc giao tử

Giá trị thích nghi của pha đơn bội phụ thuộc vào các yếu tố như khả năng sống sót của các giao tử, sự cạnh tranh của chúng khi thụ tinh. Nhìn chung, chọn lọc giao tử được xác định bằng cách sau:

Quần thể có cấu trúc: p2AA + 2pqAa + q2aa = 1

- Nếu giá trị thích nghi *(w)* của giao tử mang A là lớn nhất (w = 1), còn của giao tử mang a kém 1(w < 1), nghĩa là 1 – S (trong đó S là hệ số chọn lọc để chỉ mức độ chọn lọc loại bỏ một alen hay kiểu gen nào đó, mà cụ thể ở đây là alen a).

Lượng biến thiên tần số (q) của a sau một thế hệ chọn lọc được xác định:

∆q = - sq( 1- q)/ (1- sq) *(1)*

Theo trên ∆q có giá trị âm, điều đó cho thấy dưới tác dụng của chọn lọc tự nhiên giao tử q bị giảm. Nếu sự chọn lọc như thế diễn ra qua hàng loạt thế hệ thì q bị giảm dần và cuối cùng alen a bị loại ra khỏi quần thể

Ví dụ: xác định lượng biến thiên của q sau 1 thế hệ chọn lọc giao tử khi biết q trước khi chọn lọc là 0,6 và S của alen a là 0,34.

Áp dụng công thức trên ta có:

∆q = - 0,34. 0,6. (1- 0,6)/ (1 – 0,34.0,6) = - 0,1

Như vậy q đã giảm từ 0,6 xuống còn 0,5.

Chọn lọc dạng đơn bội rất có ý nghĩa đối với vi sinh vật và các sinh vật có pha đơn bội chiếm ưu thế. Ở sinh vật bậc cao, chọn lọc giao tử biểu hiện rõ hơn ở động vật.

## Chọn lọc pha lưỡng bội

Quần thể có cấu trúc p2AA + 2pqAa + q2aa = 1.

Xét trường hợp điển hình khi giá trị thích nghi của các kiểu gen AA và Aa bằng 1, còn của aa = 1 – S (trường hợp trội hoàn toàn) thì sau một chu kì chọn lọc lượng biến thiên tần số của alen a được xác định:

∆q = - Sq2 (1 – q)/ (1- Sq2 ) *(2)*

∆q âm nên q bị giảm sau chu kì chọn lọc.

Trong trường hợp alen lặn a khi ở thể đồng hợp aa gây chết hay tạo ra sự bất thụ cho cá thể thì S = 1 và công thức *(2)* chuyển thành dạng: ∆q = - q2 / (1 + q)

Khi S = 1, q sau n thế hệ chọn lọc được xác định: qn = q/ (1 + nq)

Khi biết giá trị ban đầu của q thì việc xác định số thế hệ (n) mà chọn lọc đòi hỏi để

làm giảm tần số alen a xuống qn được tính theo công thức sau: n = (1/ qn ) – ( 1/q)

Áp lực của chọn lọc lớn hơn nhiều so với áp lực của quá trình đột biến, vì vậy để giảm tần số ban đầu của một alen thì dưới tác dụng của chọn lọc tự nhiên chỉ cần số ít thế hệ.

Ví dụ: S = 1, q 0,96, qn = 0,03 thì số thế hệ diễn ra sự chọn lọc liên tiếp là: n = (1/0,03) – (1/0,96) ≈ 32

(Với số liệu như trên mà chỉ có tác động của quá trình đột biến thì phải cần 3 triệu thế hệ)

Như vậy, áp lực của chọn lọc tự nhiên lớn gấp nhiều lần áp lực của quá trình

đột biến để làm thay đổi tần số của các alen trong quần thể.

Chọn lọc tự nhiên tác động đối với alen trội nhanh hơn alen lặn vì alen trội ở thể đồng hợp và dị hợp đều biểu hiện thành kiểu hình, còn alen lặn chỉ biểu hiện thành kiểu hình khi ở thể đồng hợp lặn.

Trên thực tế, chọn lọc tự nhiên không tác động đối với từng gen riêng rẽ mà tác động đến toàn bộ kiểu gen, trong đó các gen tương tác thống nhất. Chọn lọc tự nhiên không chỉ tác động đối với từng cá thể riêng rẽ mà còn đối với cả quần thể, trong đó các cá thể có mối quan hệ ràng buộc với nhau.

Đối tượng của chọn lọc tự nhiên có thể là cá thể, là quần thể, trong đó chọn lọc cá thể làm tăng tỉ lệ những cá thể thích nghi hơn trong nội bộ quần thể, làm phân hóa khả năng sống sót và sinh sản ưu thế của các cá thể trong quần thể. Còn chọn lọc quần thể hình thành những đặc điểm thích nghi tương quan giữa các cá thể về mặt kiếm ăn, tự vệ, sinh sản, bảo đảm sự tồn tại và phát triển của những quần thể thích nghi nhất. Dưới tác dụng của chọn lọc tự nhiên, các quần thể có vốn gen thích nghi hơn sẽ thay thế những quần thể kém thích nghi. Nói cách khác, tiến hóa – nhờ chọn lọc tự nhiên là chỗ rẽ giữa sự may rủi và sự phân hóa. May rủi trong việc tạo ra các biến dị di truyền mới (khởi nguồn bằng đột biến) và phân hóa khi chọn lọc tự nhiên thiên vị một số alen này hơn so với alen khác. Do tác động của kiểu phân hóa này nên chỉ có chọn lọc tự nhiên mới liên tục làm gia tăng tần số của các alen quy định ưu thế sinh sản và dẫn đến sự tiến hóa thích nghi.

Chọn lọc tự nhiên đóng vai trò chủ chốt trong sự tiến hóa thích nghi. Thực tế có nhiều tính trạng của sinh vật thích nghi với môi trường đến mức kinh ngạc. Những sự thích nghi như vậy có thể được xuất hiện dần dần theo thời gian khi chọn lọc tự nhiên làm tăng tần số những alen làm tăng khả năng sống sót và sinh sản. Khi tỉ lệ các cá thể có các đặc điểm thích nghi tăng lên thì sự phù hợp của loài với môi trường được cải thiện, tức là sự tiến hóa thích nghi đang xảy ra.

# Các hình thức chọn lọc tự nhiên

Sự hình thành đặc điểm thích nghi có liên quan mật thiết với hướng chọn lọc.

Điều này được thể hiện ở các kiểu chọn lọc: ổn định, vận động, phân hóa.

## Chọn lọc ổn định

Đây là hình thức chọn lọc bảo tồn những cá thể mang tính trạng trung bình, đào thải những cá thể mang tính trạng chệch xa mức trung bình. Kiểu chọn lọc này diễn ra trong điều kiện sống không thay đổi qua nhiều thế hệ, do đó hướng chọn lọc trong quần thể ổn định, kết quả là chọn lọc tiếp tục kiên định kiểu gen thích nghi đã đạt được.

## Chọn lọc vận động (định hướng)

Đây là kiểu chọn lọc thường gặp. Khi điều kiện sống thay đổi theo một hướng xác định thì hướng chọn lọc cũng thay đổi. Kết quả là đặc điểm thích nghi cũ dần được thay thế bởi đặc điểm thích nghi mới. Tần số kiểu gen biến đổi theo hướng thích nghi dưới tác động của nhân tố chọn lọc định hướng.

## Chọn lọc phân hóa (gián đoạn)

Khi điều kiện sống trong khu phân bố của quần thể thay đổi nhiều và trở nên không đồng nhất, số đông cá thể mang tính trạng trung bình bị rơi vào điều kiện bất lợi và bị đào thải. Chọn lọc sẽ diễn ra theo một số hướng, trong mỗi hướng hình thành nhóm cá thể thích nghi với hướng chọn lọc. Tiếp theo, ở mỗi nhóm chịu tác động của kiểu chọn lọc ổn định, kết quả là quần thể ban đầu bị phân hóa thành nhiều kiểu hình.

Tóm lại, chọn lọc tự nhiên là nhân tố quy định chiều hướng và nhịp điệu biến

đổi thành phần kiểu gen của quần thể, là nhân tố định hướng quá trình tiến hóa.

Mặc dù chọn lọc tự nhiên dẫn đến sự thích nghi nhưng trong thực tế chọn lọc tự nhiên không thể hình thành nên những sinh vật hoàn hảo, đó là vì những lý do sau đây:

* Chọn lọc chỉ có thể tác động lên các biến dị đang có sẵn trong quần thể: Chọn lọc tự nhiên chỉ ủng hộ những kiểu hình thích nghi nhất trong số các loại kiểu hình đang có sẵn trong một quần thể, mà tất cả các loại kiểu hình có trong quần thể lại có thể không phải là những đặc điểm hoàn hảo, còn những alen mới có mới không xuất hiện theo nhu cầu.
* Tiến hóa bị hạn chế bởi những trở ngại lịch sử: Mỗi loài đều thừa hưởng từ tổ tiên một kho biến dị phong phú. Tiến hóa không phá vỡ cấu trúc của tổ tiên mà chỉ hoàn thiện các cấu trúc đang tồn tại và điều chỉnh chúng cho phù hợp với môi trường mới.
* Sự thích nghi thường diễn ra theo kiểu dung hòa: Do mỗi cơ quan bộ phận trong cấu trúc cơ thể phải cùng một lúc đảm nhiệm nhiều chức năng khác nhau nên tiến hóa đảm bảo sự dung hòa giữa các chức năng đó.
* Các yếu tố ngẫu nhiên có thể ảnh hưởng đến lịch sử tiến hóa. Ngoài ra, môi trường sống cũng có thể biến đổi theo nhiều hướng khác nhau nên hạn chế mức độ phù hợp của của sinh vật với các điều kiện môi trường.

# Di – nhập gen

Sự lan truyền gen từ quần thể này sang quần thể khác được gọi là di nhập gen hay dòng gen. Các cá thể nhập cư mang đến các loại alen đã sẵn có trong quần thể nhận làm thay đổi tần số tương đối của các alen trong quần thể hoặc mang đến những alen mới làm phong phú vốn gen của quần thể nhận. Khi nhóm cá thể này di cư khỏi quần thể gốc cũng làm thay đổi tần số tương đối các alen của quần thể này. Tần số tương đối của các alen thay đổi nhiều hay ít phụ thuộc vào sự chênh lệch lớn hay nhỏ giữa số cá thể vào và ra khỏi quần thể.

Di nhập gen ở thực vật được thực hiện thông qua sự phát tán các bào tử, hạt phấn, quả, hạt; ở động vật thông qua sự di cư của các cá thể. Vì vậy nhân tố di nhập gen còn được gọi là sự di cư.

Di nhập gen là nhân tố làm thay đổi tần số tương đối các alen và vốn gen của quần thể.

Di nhập gen là nhân tố làm thay đổi vốn gen của quần thể gốc. Tốc độ di nhập gen (M) được tính bằng tỉ số giao tử mang gen di nhập so với số giao tử của mỗi thế hệ trong quần thể. Cũng có thể tính M bằng tỉ lệ số cá thể nhập cư so với tổng số cá thể của quần thể nhận. Lượng biến thiên tần số tương đối của gen A trong quần thể nhận sau một thế hệ có sự di nhập gen được tính theo công thức:

∆p = M(P – p) với P là tần số tương đối của gen A ở quần thể cho p là tần số tương đối của gen A ở quần thể nhận

Ví dụ: tần số tương đối của gen A ở quần thể I là 0,8; còn ở quần thể II là 0,3. Tỉ lệ số cá thể nhập cư từ quần thể II sang quần thể I là 0,2. Sau một thế hệ nhập cư, lượng biến thiên tần số gen A trong quần thể nhận là:

∆p = 0,2 (0,3 – 0,8) = - 0,1

Như vậy tần số gen A trong quần thể nhận giảm đi 0,1 xuống còn 0,7.

# Các yếu tố ngẫu nhiên

Tần số tương đối của các alen trong một quần thể có thể ngẫu nhiên thay đổi đột ngột, không dự đoán được do một yếu tố ngẫu nhiên nào đó, đặc biệt trong các quần thể nhỏ. Hiện tượng này còn gọi là biến động di truyền (phiêu bạt di truyền) hay dịch gen. Trong những hoàn cảnh nhất định, phiêu bạt di truyền có thể tác động đáng kể đến một quần thể. Hai hiện tượng có thể gặp là hiệu ứng kẻ sáng lập và hiệu ứng thắt cổ chai.

## Hiệu ứng kẻ sáng lập

Khi một số ít cá thể bị cách li khỏi một quần thể lớn hơn mà nguyên nhân có thể là do xuất hiện những vật cản địa lý (núi cao, sông rộng...) chia cắt khu phân bố của quần thể thành những phần nhỏ, hoặc do sự phát tán hay di chuyển của một nhóm cá thể đi lập quần thể mới. Kết quả là có thể hình thành nên một quần thể mới có vốn gen khác biệt với vốn gen của quần thể gốc. Hiện tượng này được gọi là hiệu ứng kẻ sáng lập. Nhóm cá thể sáng lập chỉ ngẫu nhiên mang một phần nào đó trong vốn gen của quần thể gốc, do đó tạo ra sự biến đổi lớn trong cấu trúc di truyền của quần thể mới.

## Hiệu ứng thắt cổ chai

Sự thay đổi đột ngột trong môi trường như lũ lụt, lửa cháy.. có thể làm giảm mạnh kích thước của một quần thể. Việc giảm mạnh kích thước quần thể có thể gây nên hiệu ứng thắt cổ chai. Sở dĩ gọi như vậy vì quần thể đã phải trải qua thế ‘cổ chai” rất hạn chế về kích thước. Chỉ do các yếu tố ngẫu nhiên, một số alen nhất định có thể trở nên phổ biến trong quần thể ở những cá thể sống sót. Trong khi đó các alen khác lại có thể trở nên hiếm gặp hoặc biến mất khỏi quần thể. Phiêu bạt di truyền xảy ra nhiều khả năng sẽ có tác động đáng kể đến vốn gen cho tới khi quần thể trở nên đủ lớn khiến các sự kiện ngẫu nhiên có tác động yếu đi. Tuy nhiên, nếu quần thể vượt qua giai đoạn thắt cổ chai và cuối cùng phục hồi lại được kích thước của quần thể thì nó vẫn có thể có mức độ đa dạng di truyền thấp trong một thời gian dài. Đó chính là hậu quả của phiêu bạt di truyền xảy ra khi quần thể có kích thước nhỏ. Một nguyên

nhân quan trọng nữa có thể dẫn đến hiệu ứng thắt cổ chai là do hoạt động của con người mà minh chứng là có nhiều quần thể sinh vật đang có nguy cơ bị tuyệt chủng.

# Giao phối không ngẫu nhiên

Giao phối được thể hiện ở các hình thức: giao phối ngẫu nhiên (ngẫu phối) và giao phối không ngẫu nhiên ( giao phối có lựa chọn, giao phối gần, tự phối..)

Trường hợp giao phối có lựa chọn như động vật có xu hướng lựa chọn kiểu hình khác giới thích hợp với mình, sẽ làm cho tỉ lệ các kiểu gen trong quần thể bị thay đổi qua các thế hệ.

Tự phối hoặc tự thụ phấn và giao phối gần làm thay đổi cấu trúc di truyền của quần thể, trong đó tỉ lệ dị hợp tử giảm dần, tỉ lệ đồng hợp tử tăng dần qua các thế hệ, tạo điều kiện cho các alen lặn được biểu hiện thành kiểu hình.

Thực tế, ngẫu phối không được xem là nhân tố tiến hóa vì sự ngẫu phối giữa các cá thể trong quần thể tạo nên trạng thái cân bằng di truyền của quần thể. Vì vậy ngẫu phối không làm thay đổi tần số các alen và thành phần kiểu gen của quần thể. Tuy nhiên, ngẫu phối làm cho đột biến được phát tán trong quần thể và tạo ra sự đa hình về kiểu gen và kiểu hình, hình thành nên vô số biến dị tổ hợp. Loại biến dị này là nguồn nguyên liệu thứ cấp cho quá trình tiến hóa. Mặt khác, ngẫu phối còn trung hòa tính có hại của đột biến và góp phần tạo ra những tổ hợp gen thích nghi. Sự tiến hóa không chỉ sử dụng các biến dị di truyền mới xuất hiện mà còn huy động nguồn dự trữ các biến dị di truyền đã phát sinh từ trước nhưng tiềm ẩn trong quần thể do các quá trình đột biến và ngẫu phối tạo ra.

# PHẦN III - KẾT LUẬN

Sự sống là một thuộc tính của cơ thể sống, không phải do một lực thần bí nào tạo ra mà được phát sinh và phát triển, tiến hóa trên chính Trái đất. Lịch sử phát sinh và phát triển của sự sống đã trải qua một thời gian dài, với nhiều giai đoạn tiến hóa khác nhau, dưới tác động của nhiều yếu tố. Kết quả là từ một số dạng tổ tiên ban đầu, sinh giới đã ngày càng trở nên đa dạng, phong phú, tổ chức cơ thể ngày càng hoàn thiện, sự thích nghi ngày càng hợp lí. Điều này có cơ sở từ những biến đổi xảy ra trong lòng mỗi quần thể sinh vật, mà cụ thể là sự cải biến thành phần kiểu gen của quần thể ban đầu dưới ảnh hưởng của các nhân tố tiến hóa. Trong giới hạn của chuyên đề bồi dưỡng chuyên môn, chúng tôi muốn được trao đổi với các anh chị em đồng nghiệp một số vấn đề về sự tiến hóa của quần thể sinh vật. Do giới hạn về thời gian cũng như hạn chế về trình độ chuyên môn, chuyên đề không tránh khỏi những thiếu sót, tồn tại. Chúng tôi rất mong nhận được những ý kiến đóng góp quý báu của bạn bè đồng nghiệp để chuyên đề được hoàn thiện.

Chúng tôi trân trọng cảm ơn ./.

# TÀI LIỆU THAM KHẢO

1. Sách giáo khoa Sinh học 12 – Nhà xuất bản Giáo dục
2. Tài liệu chuyên sinh học – Nhà xuất bản Giáo dục
3. Sinh học 12 chuyên sâu – Nhà xuất bản Đại học Quốc gia Hà Nội
4. Sinh học Campbell – Nhà xuất bản Giáo dụcTài liệu được chia sẻ bởi Website VnTeach.Com
5. https://www.vnteach.com