

Phát sinh chủng loại và cây sự sống



▲ Hình 26.1 Sinh vật này là con gì?

CÁC KHÁI NIỆM THEN CHỐT

- 26.1 Phát sinh chủng loại thể hiện các quan hệ tiến hoá
- 26.2 Phát sinh chủng loại được suy ra từ các dẫn liệu hình thái và phân tử
- 26.3 Các đặc điểm chung được dùng để xây dựng cây phát sinh chủng loại
- 26.4 Lịch sử tiến hoá của một sinh vật được thể hiện trong hệ gene của nó
- 26.5 Đồng hồ phân tử giúp lần ra được thời gian tiến hoá
- 26.6 Thông tin mới tiếp tục tu chỉnh hiểu biết của chúng ta về cây sự sống

TỔNG QUAN

Khám phá cây sự sống

Hãy quan sát kỹ sinh vật được giới thiệu trên **Hình 26.1**. Mặc dầu nó giống với rắn, con vật này thực ra là con thằn lằn không chân Australia có tên gọi là thằn lằn chân vẩy (*Pygopus lepidopodus*). Vì sao lại nhầm nó là rắn? Tổng quát hơn, các nhà sinh học phân biệt và xếp hạng hàng triệu loài trên Trái Đất như thế nào?

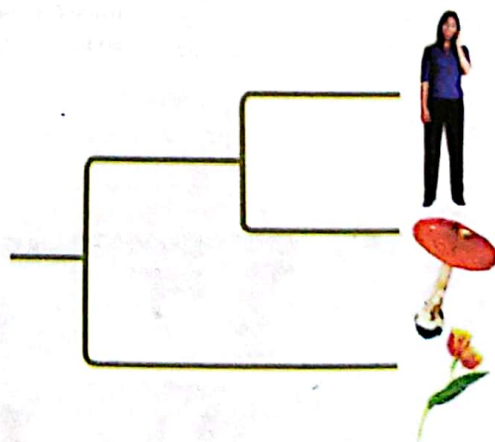
Hiểu biết về các quan hệ tiến hoá giúp ta có được cách trả lời các câu hỏi này. Chúng ta có thể quyết định xếp một loài vào “hộp” nào bằng cách so sánh các tính trạng của nó với tính trạng của các loài có thể có họ hàng gần gũi. Ví dụ, thằn lằn chân vẩy không có mi mắt dính với nhau, không có hàm cơ động hoặc thiếu một đuôi ngắn ở phía sau hậu môn, đó là 3 tính trạng của rắn. Các đặc điểm này và các đặc điểm khác cho thấy mặc dầu có sự giống nhau bề ngoài, thằn lằn chân vẩy không phải là rắn. Hơn nữa, quan sát thằn lằn cho thấy, chân vẩy không phải là trường hợp duy nhất, hiện tượng không chân đã xuất hiện nhiều lần ở thằn lằn. Phần lớn thằn lằn không chân sống trong hang hoặc sống trên cỏ, và giống như rắn, các loài này mất chân qua các thế hệ thích nghi với môi trường sống của chúng.

Rắn và thằn lằn là một phần của dãy liên tục của sự sống mở rộng từ các sinh vật xuất hiện sớm nhất đến sự đa dạng lớn lao của các loài sống đến nay. Trong phần này, chúng ta sẽ xem xét sự đa dạng của sự sống và mô tả

các giả thuyết về sự đa dạng đã xuất hiện và tiến hoá như thế nào. Như thường lệ, điều nhấn mạnh của chúng tôi sẽ chuyển từ *quá trình* tiến hoá (các cơ chế tiến hoá được mô tả trong Phần 4) sang *hình mẫu* tiến hoá (quan sát các sản phẩm của tiến hoá qua thời gian).

Để xác định phạm vi quan sát của chúng ta về đa dạng sự sống, trong chương này chúng ta sẽ xem xét các nhà sinh học đã truy tìm sự phát sinh chủng loại (**phylogeny**), lịch sử tiến hoá của một loài hoặc một nhóm loài, như thế nào. Ví dụ, phát sinh chủng loại của thằn lằn và rắn cho thấy cả thằn lằn chân vẩy và rắn đã xuất hiện từ thằn lằn có chân, nhưng chúng tiến hoá theo các nhánh khác nhau của thằn lằn có chân. Do đó, hiện tượng mất chân đã xuất hiện độc lập.

Để xây dựng cây phát sinh chủng loại, như phát sinh chủng loại của thằn lằn và rắn, các nhà sinh học sử dụng hệ thống học (**systematics**), lĩnh vực chuyên về phân loại các sinh vật và xác định các quan hệ tiến hoá của chúng. Hệ thống học sử dụng các dẫn liệu từ hoá thạch cho đến phân tử và gene để suy đoán các quan hệ tiến hoá (**Hình 26.2**). Các thông tin này giúp cho các nhà sinh học xây dựng cây sự sống tổng quát, sẵn sàng được tu sửa khi có thêm các dẫn liệu bổ sung.



▲ Hình 26.2 Một cây phát sinh chủng loại không ngờ tới. Quan hệ tiến hoá giữa người, nấm và hoa tulip như thế nào? Quan hệ chủng loại dựa trên dẫn liệu DNA cho thấy - bất chấp vẻ ngoài - động vật (gồm cả loài người) và nấm có quan hệ gần nhau hơn là với thực vật.

Phát sinh chủng loại thể hiện các quan hệ tiến hoá

Như thảo luận trong Chương 22, sinh vật chia sẻ các đặc điểm tương đồng do có chung tổ tiên. Kết quả là chúng ta có thể biết nhiều điều về một loài nếu chúng ta biết lịch sử tiến hoá của nó. Ví dụ, một sinh vật chia sẻ nhiều gene của chúng, cách trao đổi chất và các protein cấu trúc với các họ hàng gần gũi của mình. Chúng ta sẽ xem xét các ứng dụng thực tế của các thông tin tương tự khi kết thúc phần này, nhưng trước hết chúng ta hãy xem xét các sinh vật đã được gọi tên và phân loại như thế nào. Đó chính là đối tượng của môn **phân loại học** (taxonomy). Chúng ta cũng sẽ đề cập tới vấn đề hiểu và sử dụng các sơ đồ biểu thị lịch sử tiến hoá như thế nào.

Tên gọi hai từ

Các tên gọi sinh vật thông thường như khỉ, cây thông và cây đinh hương thường gây nhầm lẫn. Mỗi tên gọi như thế thường bao gồm hơn một loài. Hơn thế, một số tên gọi thông thường không phản ánh bản chất của sinh vật. Trong tiếng Anh, một loài ruột khoang được gọi là jellyfish, một loài tôm được gọi là crayfish, một loài côn trùng được gọi là silverfish, tuy rất xa nhau nhưng đều gọi chung là “fish” (cá). Và tất nhiên, mỗi ngôn ngữ khác nhau có các từ khác nhau cho những sinh vật khác nhau. Để tránh hiểu nhầm thông tin về kết quả nghiên cứu, các nhà sinh học dùng tên khoa học bằng tiếng Latin để chỉ các sinh vật. Tên khoa học này gồm hai từ, gọi là **tên hai từ**, được Carolus Linnaeus thiết lập trong thế kỷ thứ XVIII (xem Chương 22). Từ đầu của tên hai từ là tên **chi** (*genus*) chứa loài đó. Từ thứ hai chỉ tên loài, là duy nhất cho mỗi loài trong chi. Ví dụ, tên hai từ *Panthera pardus*, tên khoa học của báo gấm. Lưu ý, từ đầu tên chi viết hoa và toàn bộ tên loài in nghiêng. (Tên khoa học được thiết lập mới phải được “Latin hoá”: Bạn có thể dùng tên một người bạn của mình để đặt tên cho một loài côn trùng mà bạn mới phát hiện, nhưng bạn phải thêm đuôi tiếng Latin). Nhiều tên trong trên 11.000 tên hai từ được Linnaeus thiết lập còn dùng đến ngày nay, kể cả tên tối ưu mà ông dành cho loài của chúng ta – *Homo sapiens*, có nghĩa là “con người thông minh”.

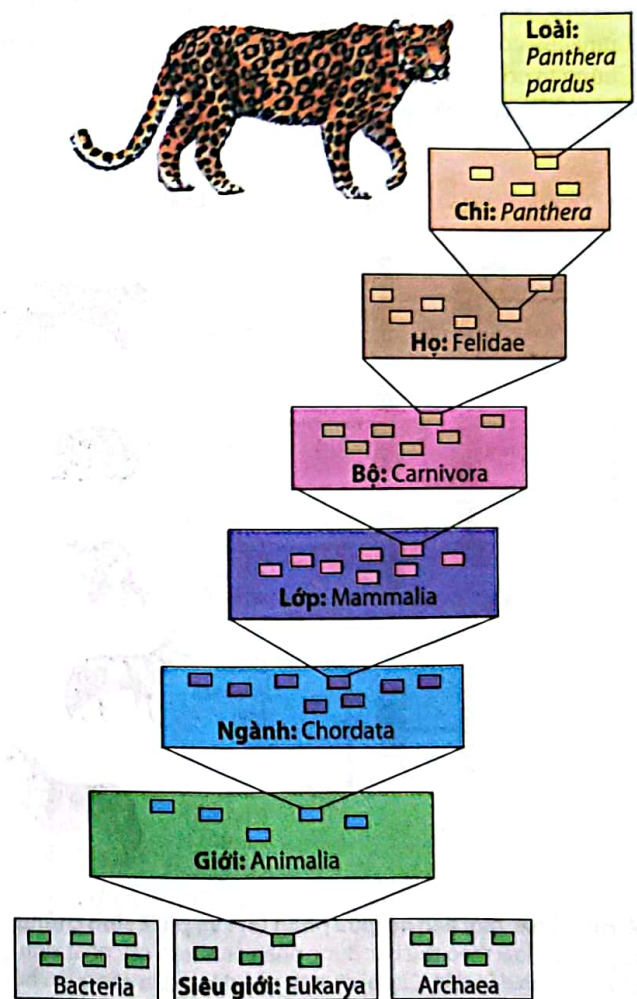
Phân loại theo thứ bậc

Cùng với đặt tên loài, Linnaeus cũng gom các loài thành các nhóm có thứ bậc lớn dần. Nhóm thứ nhất được thể hiện ngay trong tên gọi hai từ: Các loài có quan hệ gần nhau được xếp vào trong cùng một chi. Ví dụ, báo gấm (*Panthera pardus*) thuộc cùng chi với sư tử châu Phi (*Panthera leo*), hổ (*Panthera tigris*) và báo đốm đen Mỹ (*Panthera onca*). Tiếp theo chi, các nhà phân loại học dùng các thứ hạng phân loại cao hơn, ngày càng bao quát. Hệ thống phân loại theo kiểu Linnaeus được gọi là hệ thống phân loại Linnaeus, đặt các chi gần nhau trong

một họ, các họ gần nhau trong một bộ, các bộ trong lớp, các lớp trong ngành, các ngành trong giới và gần đây nhất, các giới trong siêu giới (Hình 26.3). Kết quả phân loại sinh học một sinh vật có cái gì đó giống với địa chỉ bưu điện để tìm một người trong một căn hộ riêng, trong một ngôi nhà có nhiều căn hộ, trên một đường phố có nhiều ngôi nhà và trong một thành phố có nhiều đường phố.

Tên gọi của một đơn vị phân loại ở bất kỳ một bậc nào của thang bậc gọi là **taxon**. Trong ví dụ về báo gấm, *Panthera* là một taxon bậc chi còn Thú (Mammalia) là taxon bậc lớp, chứa nhiều bộ của lớp Thú. Cần lưu ý rằng trong hệ thống Linnaeus, taxon lớn hơn chi không bao giờ in nghiêng nhưng phải viết hoa.

Phân loại các loài đối với con người một cách tự nhiên. Đây là cách chúng ta nhìn nhận thế giới. Chúng ta gộp nhiều loài cây khác nhau và gọi chung là thông để phân biệt chúng với các cây khác được gọi là linh sam. Các nhà phân loại học đã quyết định thông và linh sam khác nhau đủ để xếp chúng vào các chi khác nhau, cũng như giống nhau đủ để xếp chúng vào cùng một họ, họ

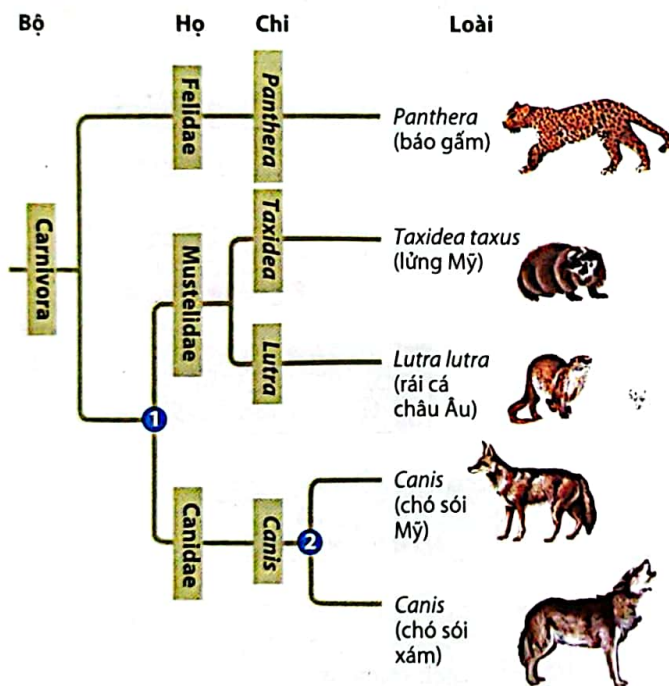


▲ Hình 26.3 Phân loại theo thứ bậc. Ở mỗi bậc của hệ thống phân loại Linnaeus, các loài được sắp xếp vào trong các nhóm bao quát hơn.

Thông (Pineaceae). Cũng như với thông và linh sam, các bậc phân loại cao hơn được xác định bằng các đặc điểm hình thái riêng được các nhà phân loại học lựa chọn, hơn là bằng các số đo dùng cho tất cả sinh vật. Do đó, các thứ bậc lớn thường không so sánh được giữa các nhánh tiến hoá, tức là một bộ ốc không thể hiện cùng mức độ sai khác về hình thái và di truyền với một bộ thú. Hơn thế, như chúng ta sẽ thấy, vị trí của một loài trong bộ, lớp... không nhất thiết phải phản ánh lịch sử tiến hoá.

Liên kết phân loại với phát sinh chủng loại

Lịch sử tiến hoá của một nhóm sinh vật có thể thể hiện trên một biểu đồ phân nhánh gọi là **cây phát sinh chủng loại**. Kiểu phân nhánh trong một số trường hợp ứng với phân loại theo thứ bậc của các nhóm nằm trong các nhóm lớn hơn (**Hình 26.4**). Tuy nhiên, trong các tình huống khác, một số đặc điểm giống nhau của các sinh vật có thể dẫn các nhà phân loại đến xếp nhầm một loài vào một nhóm sinh vật (ví dụ, vào một chi hoặc một họ) không phải là nhóm mà nó có họ hàng gần gũi nhất. Nếu các nhà phân loại học kết luận rằng xếp như vậy là sai thì con vật cần được sắp xếp lại (tức là xếp vào một chi hoặc một họ khác) để phản ánh chính xác hơn lịch sử tiến hoá của loài đó. Ngoài ra, các thứ hạng trong hệ thống phân loại Linnaeus có thể cho ít thông tin về phát sinh chủng loại. Chúng ta có thể phân biệt 17 họ thằn lằn, nhưng nó không cho ta biết tí gì về quan hệ tiến hoá của chúng.

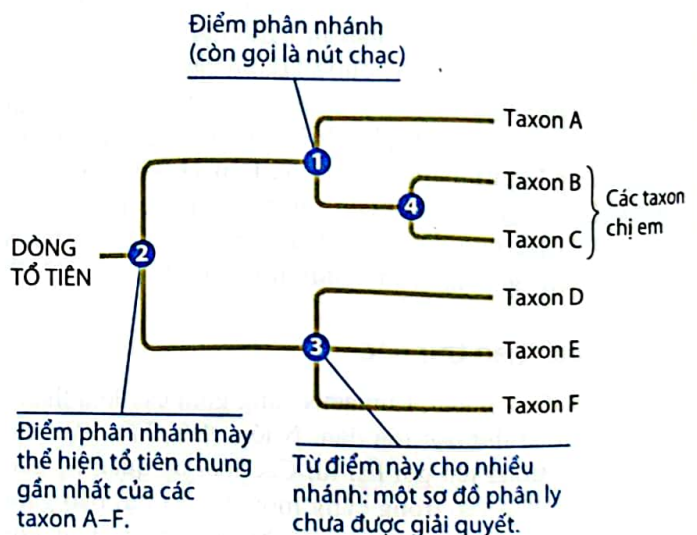


▲ **Hình 26.4** Mối liên hệ giữa phân loại và phát sinh chủng loại. Phân loại theo thứ bậc được phản ánh trên cây phát sinh phân nhánh dần dần. Cây phát sinh này đánh dấu các quan hệ tiến hoá có thể giữa một số taxon trong bộ Ăn thịt (Carnivora), bản thân nó là một nhánh của lớp Thú (Mammalia). Điểm phân nhánh ① thể hiện tổ tiên chung gần nhất của tất cả thành viên của họ Chồn (Mustellidae) với họ Chó (Canidae). Điểm phân nhánh ② thể hiện tổ tiên chung gần nhất của chó sói Mỹ (*Canis latrans*) và chó sói xám (*Canis lupus*)

Thực ra, các khó khăn như thế trong phân loại Linnaeus với phát sinh chủng loại đã dẫn tới đề xuất của một số nhà hệ thống học là cần dựa hoàn toàn vào các quan hệ tiến hoá. Ví dụ, gần đây trong cách tiếp cận này là **PhyloCode** (luật huyết thống), chỉ gọi tên các nhóm có chung một tổ tiên và tất cả hậu duệ của nó. Mặc dù PhyloCode có thể thay đổi cách xác định và tái thừa nhận các taxon, tên phân loại học của hầu hết các loài vẫn giữ nguyên như thế. Nhưng các loài sau đó không nhất thiết phải “xếp hạng” vào bậc phân loại mà nó đã được xếp vào như trong các họ, bộ hoặc lớp. Cũng có thể, một số nhóm được thừa nhận rộng rãi lại trở thành một phần của các nhóm khác trước đây ở cùng bậc. Ví dụ, do chim được hình thành từ một nhóm bò sát, Aves (lớp của Linnaeus bao gồm các loài chim) phải được coi là một phân nhóm của Bò sát (Reptilia, cũng là một lớp của hệ thống Linnaeus). Mặc dù PhyloCode đang được bàn cãi và vẫn đang phát triển, nhiều nhà phân loại học chấp nhận cách tiếp cận phát sinh chủng loại mà PhyloCode dựa trên đó.

Cho dù các nhóm được gọi tên theo PhyloCode hay theo phân loại Linnaeus, thì cây phát sinh chủng loại cũng thể hiện một giả thuyết về các quan hệ tiến hoá. Các quan hệ này thường được thể hiện bằng một dãy lưỡng phân hoặc các **điểm phân hai nhánh** (**Hình 26.5**). Mỗi điểm phân nhánh thể hiện phân ly của hai nhánh tiến hoá từ một tổ tiên chung. Ví dụ, trên Hình 26.5, điểm phân nhánh ① thể hiện tổ tiên chung của taxon A, B và C. Vị trí của điểm phân nhánh ④ ở bên phải của điểm phân nhánh ① chỉ ra rằng taxon B và C phân ly sau khi nhánh tổ tiên chung của chúng tách khỏi taxon A. Cần lưu ý các nhánh cây có thể quay quanh điểm phân nhánh mà không thay đổi quan hệ tiến hoá của chúng.

Trên Hình 26.5, taxon B và C là các **taxon chị em**, các nhóm sinh vật có tổ tiên chung trực tiếp (điểm phân nhánh ④) nên chúng có quan hệ gần nhất với nhau. Lưu ý thêm rằng, cây phát sinh này, cũng như hầu hết các cây phát sinh chủng loại trong sách này, có gốc, tức là có



▲ **Hình 26.5** Chúng ta đọc một cây phát sinh chủng loại như thế nào.

HÃY VẼ Vẽ lại cây phát sinh này, quay các nhánh quanh các điểm ② và ④. Sự thay đổi này có nói lên một lịch sử khác về quan hệ tiến hoá giữa các taxon không? Giải thích.

điểm phân nhánh trên cây (điểm hình là điểm phân nhánh xa nhất bên trái), thể hiện tổ tiên chung cuối cùng của tất cả các taxon trên cây. Cuối cùng, các nhánh dẫn tới các taxon D-F là đa nhánh, từ một điểm phân nhánh xuất hiện trên hai nhóm hậu duệ. Tính đa nhánh chứng tỏ quan hệ tiến hoá giữa các taxon hậu duệ này còn chưa được rõ.

Chúng ta có thể và không thể nhận biết điều gì từ các cây phát sinh chủng loại

Hãy tạm dừng một tý để tổng kết hai điểm then chốt về các cây phát sinh chủng loại và điều gì chúng muốn thể hiện. Thứ nhất, trình tự phân nhánh trên cây không nhất thiết chỉ ra tuổi hiện thời (tuyệt đối) của từng loài. Ví dụ, cây trên Hình 26.4 không cho thấy chó sói xuất hiện gần đây hơn là rái cá châu Âu, mà đúng hơn là nó cho thấy tổ tiên chung gần nhất của chó sói và rái cá châu Âu (điểm phân nhánh ①) đã sống trước tổ tiên gần đây nhất của chó sói xám và chó sói Mỹ (điểm phân nhánh ②). Để chỉ ra chó sói và rái cá châu Âu đã xuất hiện từ khi nào, cây phát sinh cần bao gồm các phân nhánh bổ sung trong mỗi nhánh tiến hoá và thời điểm xuất hiện sự phân hoá. Tổng quát hơn, nếu không có các thông tin riêng về các chiều dài của nhánh trên cây phát sinh chủng loại – ví như độ dài của nhánh tương ứng với sự biến đổi theo thời gian hoặc theo sự biến đổi di truyền – thì sơ đồ chỉ cho biết các kiểu hậu duệ. Nó không cho biết loài đã xuất hiện lúc nào hoặc biến đổi di truyền trong mỗi nhánh tiến hoá là nhiều hay ít.

Thứ hai, không thể cho rằng một taxon trên cây phát sinh chủng loại xuất hiện từ các taxon nằm sau nó. Hình 26.4 không cho thấy chó sói xám xuất hiện từ chó sói Mỹ hoặc ngược lại. Chúng ta chỉ có thể nói rằng nhánh dẫn tới hình thành chó sói xám và nhánh dẫn tới hình thành chó sói Mỹ bắt nguồn từ một tổ tiên chung ②.

Ứng dụng của các cây phát sinh chủng loại

Vì sao các nhà sinh học lại quan tâm tới nghiên cứu phát sinh chủng loại? Một lý do là phát sinh chủng loại của một loài cung cấp một lượng thông tin khổng lồ. Ví dụ cây ngô, nguồn lương thực quan trọng đứng thứ hai trên thế giới (sau lúa mì). Từ phát sinh chủng loại của ngô dựa trên dẫn liệu DNA, các nhà nghiên cứu đã xác định hai loài ngô hoang dại có quan hệ họ hàng gần nhất với ngô trồng. Hai loài ngô hoang dại gần gũi này có thể là “nguồn dự trữ” các gene có ích dùng trong lai giống ngô trồng hoặc trong kỹ thuật di truyền. Phân tích phát sinh chủng loại ngô cũng giúp xác định được gene quy định thể cho hạt duy nhất của ngô là lõi ngô.

Các cây phát sinh chủng loại đã từng có vai trò then chốt trong một loạt các ứng dụng khác. Một ví dụ là nghiên cứu thịt “cá voi” bày bán ở chợ Nhật Bản có phải là thịt của loài cá voi được luật quốc tế bảo vệ hay không (Hình 26.6). Mặc dù bất một số cá voi lấy thịt, như cá voi Minke ở bán cầu phía nam là hợp pháp, phát sinh chủng loại cho thấy thịt thu từ cá voi gù, vây và cá voi Minke đánh ở bán cầu phía bắc được bán là bất hợp pháp trong các chợ cá. Vì đây là loài được bảo vệ.

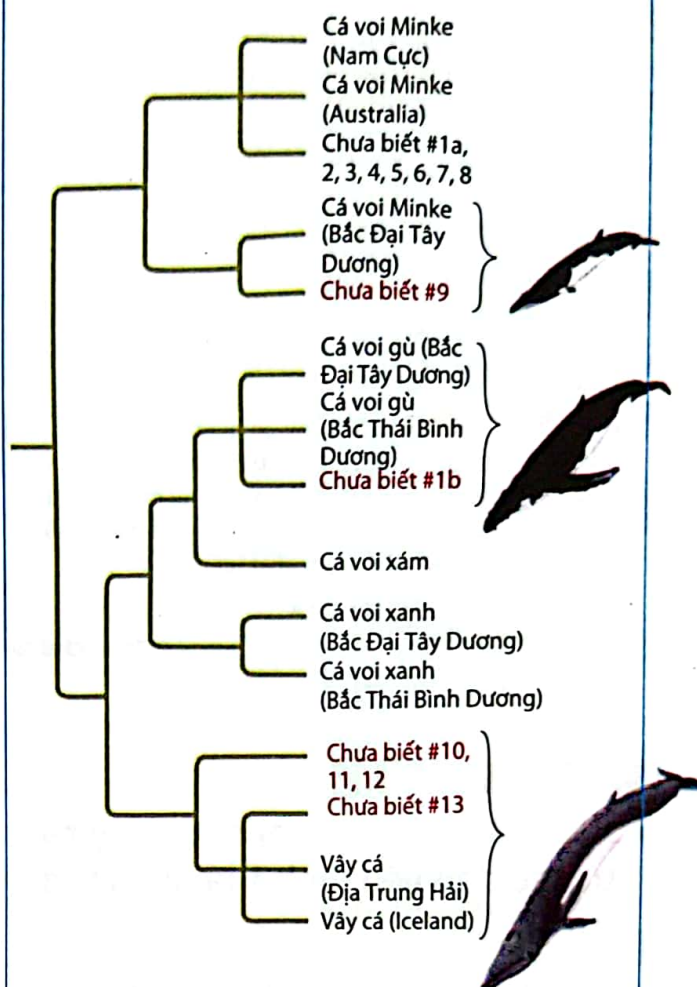
Một ví dụ khá lý thú khác về ứng dụng phát sinh chủng loại gần với khủng bố sinh học. Mùa thu năm 2001, một số cảnh sát và nhà báo đã nhận được các phong bì chứa

▼ Hình 26.6 Tìm hiểu

Loài nào được coi là nguồn thịt cá voi được phép bán?

THÍ NGHIỆM C.S. Baker ở Đại học tổng hợp Auckland, New Zealand, và S.R. Palumbi ở Đại học tổng hợp Hawaii, mua 13 mẫu thịt cá voi từ một số chợ cá của Nhật Bản. Họ đã giải trình tự một vùng của mDNA từ mỗi mẫu và so sánh kết quả của chúng với trình tự DNA của loài cá voi đã biết. Để nhận biết các loài từ các mẫu, Baker và Palumbi đã xây dựng một cây gene, một cây phát sinh chủng loại chỉ ra quan hệ họ hàng giữa các trình tự DNA hơn là mối quan hệ giữa các taxon.

KẾT QUẢ Phân tích của Baker và Palumbi đã cho cây gene sau:



KẾT LUẬN Phân tích này chứng tỏ các trình tự DNA của 6 mẫu chưa biết (in màu đỏ) có quan hệ gần nhất với trình tự DNA của cá voi không được phép đánh bắt.

NGUỒN C.S. Baker and S.R. Palumbi, Which whales are hunted? A molecular genetic approach to monitoring whaling. *Science* 265: 1538-1539 (1994)

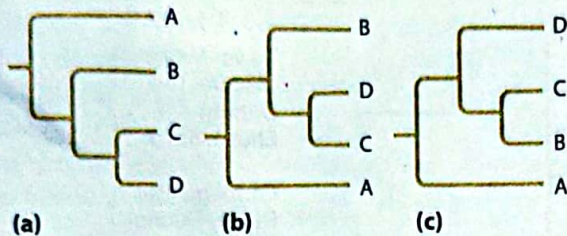
ĐIỀU GÌ NẾU? Đây là một vài nguồn có thể gây sai lầm trong nghiên cứu này? Làm thế nào để giảm xác suất kết luận sai lầm?

vi khuẩn gây bệnh than. Các nhà nghiên cứu đã dùng cây phát sinh chủng loại dựa trên dữ liệu DNA để xác định nhánh của vi khuẩn đã được dùng trong vụ tấn công năm 2001, thông tin này cuối cùng đã giúp tìm ra kẻ khủng bố.

Các nhà nghiên cứu đã xây dựng các cây phát sinh như chúng ta vừa quan sát như thế nào? Trong phần sau chúng ta sẽ bắt đầu trả lời câu hỏi này bằng nghiên cứu các dữ liệu được dùng để đánh giá phát sinh chủng loại.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 26.1

1. Những thứ bậc nào trong hệ thống phân loại giới thiệu trên Hình 26.3 mà người có chung với báo gấm?
2. Cây phát sinh chủng loại trên Hình 26.4 chỉ ra các quan hệ tiến hoá của báo hoa mai, hổ và chó sói như thế nào?
3. Cây phát sinh nào trong 3 cây nêu ở dưới thể hiện lịch sử tiến hoá khác đối với các taxon A–D so với hai cây còn lại? Giải thích.



4. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Nếu có bằng chứng mới cho thấy taxon E trong Hình 26.5 là taxon chị em của nhóm chứa taxon D và F thì phát sinh chủng loại ở đây sẽ thay đổi như thế nào? Vẽ lại cây phát sinh cập nhật với dữ liệu mới phát hiện.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 26.2

Phát sinh chủng loại được suy ra từ các dữ liệu hình thái và phân tử

Để hình dung ra cây phát sinh chủng loại, nhà hệ thống học cần nhận được càng nhiều càng tốt các thông tin về hình thái, về gene và về sinh hoá của các sinh vật có liên quan. Điều này là quan trọng để xác định các đặc điểm bắt nguồn từ tổ tiên chung, bởi vì chỉ các đặc điểm này mới phản ánh các quan hệ tiến hoá.

Tương đồng về hình thái và phân tử

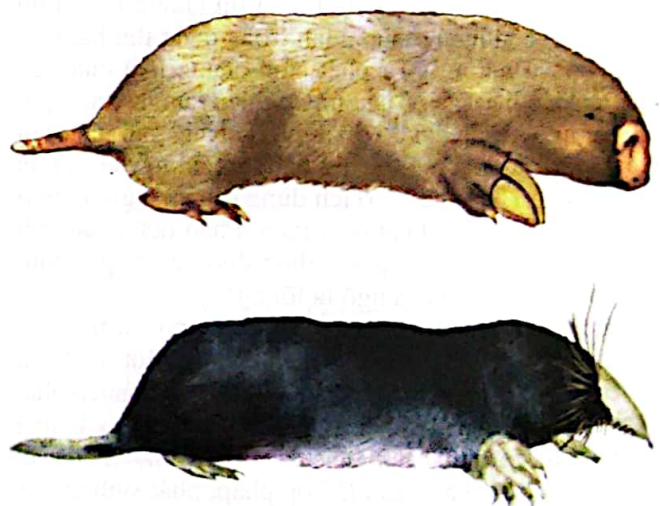
Cần nhớ lại là các đặc điểm giống nhau do chia sẻ từ tổ tiên chung được gọi là đặc điểm tương đồng. Ví dụ, sự giống nhau về số lượng và sắp xếp của các xương ở chi trước của thú là do chúng bắt nguồn từ một tổ tiên chung có cấu trúc xương tương tự, đó là sự tương đồng về hình

thái (xem Hình 22.17). Cũng như vậy, các gene hoặc các trình tự DNA khác là tương đồng nếu chúng bắt nguồn từ các trình tự của tổ tiên chung.

Nhìn chung, các sinh vật chia sẻ các đặc điểm hình thái rất giống nhau hoặc các trình tự DNA giống nhau hình như có quan hệ gần nhau hơn là các sinh vật có các cấu trúc hoặc các trình tự khác xa nhau. Tuy nhiên, có một số trường hợp, phân hoá về hình thái giữa các loài gần nhau có thể lớn, còn phân hoá di truyền giữa chúng thì lại nhỏ (hoặc ngược lại). Hãy quan sát các cây kiểm bực Hawaii đã được giới thiệu trong Chương 25. Các loài này có hình dạng ngoài thay đổi nhiều trên quần đảo. Một số là cây lớn có nhiều cành, số khác là cây bụi mọc rậm rạp sát mặt đất (xem Hình 25.18). Nhưng mặc dù kiểu hình rất khác nhau, các gene của chúng lại rất giống nhau. Dựa trên sự phân hoá phân tử nhỏ bé này, các nhà khoa học cho rằng nhóm cây kiểm bực chỉ mới bắt đầu phân ly 5 triệu năm trước, tức vào khoảng thời gian mà hòn đảo đầu tiên xuất hiện ở quần đảo này. Chúng ta sẽ bàn luận về cách các nhà khoa học đã sử dụng dữ liệu phân tử để ước lượng thời gian này như thế nào ở cuối chương này.

Phân biệt tương đồng với tương tự

Một sai lầm tiềm tàng trong thiết kế phát sinh chủng loại là sự giống nhau do tiến hoá đồng quy, gọi là đặc điểm **tương tự**, khác với bắt nguồn từ tổ tiên chung (tương đồng). Như đã giới thiệu trong Chương 22, tiến hoá đồng quy xảy ra khi có các áp lực môi trường tương tự và chọn lọc tự nhiên tạo ra các đặc điểm thích nghi giống nhau (tương tự) ở các sinh vật từ các nhánh tiến hoá khác nhau. Ví dụ, hai con có hình thái giống chuột chũi được giới thiệu trên Hình 26.7 nhìn ngoài rất giống nhau. Tuy nhiên, giải phẫu bên trong, sinh lý và hệ sinh dục của chúng rất khác nhau. “Chuột chũi” Australia là thú túi,



▲ Hình 26.7 Tiến hoá đồng quy của các đặc điểm tương tự về đào bới. Cơ thể thuôn dài, chân trước có vuốt lớn, mắt bé và có đệm da dày bảo vệ mũi vuốt nhọn đã được hình thành độc lập ở “chuột chũi” túi Australia (hình trên) và ở chuột chũi thú nhau thai ở Bắc Mỹ (hình dưới).

con non hoàn thành phát triển phôi trong một túi ở phần ngoài cơ thể mẹ. Ngược lại, chuột chũi Bắc Mỹ là thú nhai, con non hoàn thành phát triển phôi trong tử cung trong cơ thể của mẹ. Quả thật, các so sánh di truyền và các thông tin hoá thạch cung cấp bằng chứng để tin rằng tổ tiên chung của hai loài chuột chũi này đã sống 140 triệu năm trước, thời điểm cho thú nhai và thú túi phân ly nhau. Tổ tiên chung này và nhiều thế hệ tiếp theo, không có hình dạng giống chuột chũi, nhưng các đặc điểm tương tự xuất hiện độc lập ở hai nhánh chuột chũi này khi chúng thích nghi với cách sống tương tự nhau.

Phân biệt giữa tương đồng và tương tự là điều quyết định trong xây dựng cây phát sinh chủng loại. Để thấy tại sao, chúng ta hãy xét về dơi và chim, cả hai đều thích nghi với khả năng bay. Sự giống nhau bề ngoài này có thể hàm ý rằng dơi có quan hệ gần với chim hơn là với mèo, loài không biết bay. Nhưng quan sát kỹ hơn, thì thấy cánh dơi giống với chi trước của mèo và của các thú khác hơn nhiều là với cánh chim. Dơi và chim bắt nguồn từ tổ tiên chung của loài tổ tiên bốn chi đã sống khoảng 320 triệu năm trước. Tổ tiên chung này không bay được. Như vậy, cho dù hệ xương nâng đỡ của dơi và của chim là tương đồng, còn *cánh* thì không. Bay được thực hiện bằng các cách khác nhau – các màng căng ở cánh dơi khác với lông vũ trong cánh chim. Bằng chứng hoá thạch cũng chứng minh rằng cánh dơi và cánh chim xuất hiện độc lập từ chi trước của các tổ tiên bốn chi khác nhau. Như vậy, về vấn đề bay, cánh dơi là *tương tự*, chứ không tương đồng với cánh chim. Các cấu trúc tương tự xuất hiện độc lập cũng được gọi là **đồng dạng** (homoplasy, từ Hy Lạp là “được đúc cùng cách”).

Ngoài các đặc điểm giống nhau đã được chứng thực và các bằng chứng hoá thạch, một đầu mối khác để phân biệt tương đồng và tương tự là độ phức tạp của các đặc điểm so sánh. Hai cấu trúc phức tạp càng có nhiều điểm giống nhau, càng có nhiều khả năng chúng xuất hiện từ một tổ tiên chung. Ví dụ, sọ của người và của chimpanzee (tinh tinh) trưởng thành đều gồm nhiều xương kết lại. Các thành phần của xương sọ của hai loài này có thể xếp thành từng cặp xương hoàn chỉnh. Rất ít khả năng một cấu trúc phức tạp như vậy, kết cấu bằng nhiều chi tiết, lại có nguồn gốc khác nhau. Nhiều khả năng là các gene xuất hiện trong phát triển của hai sọ này đã được thừa kế từ một tổ tiên chung. Lập luận tương tự cũng được dùng để so sánh ở mức gene. Các gene là các trình tự có hàng nghìn nucleotide. Nếu các gene của hai sinh vật chia sẻ nhiều phần của các trình tự nucleotide của chúng thì có nhiều khả năng chúng là các gene tương đồng.

Đánh giá các đặc điểm tương đồng phân tử

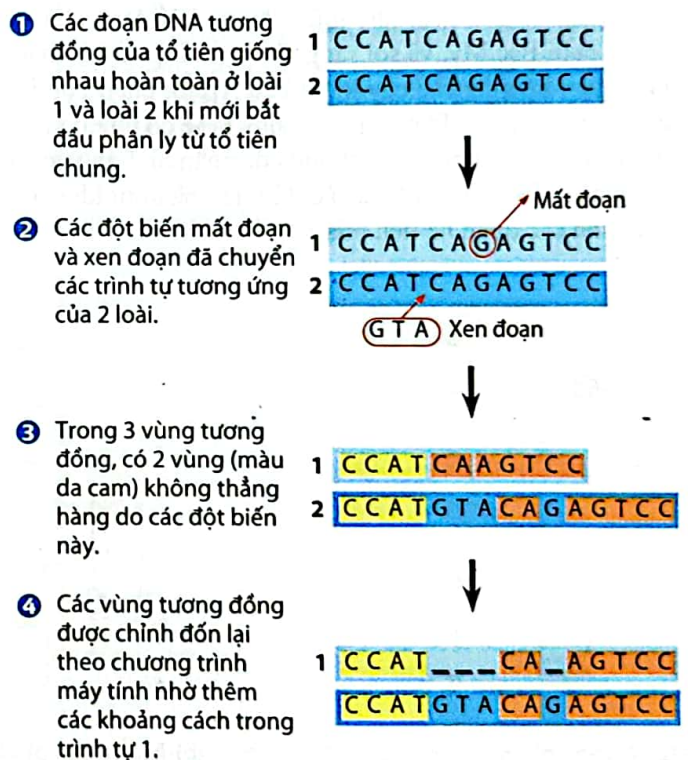
So sánh phân tử các acid nucleic thường đặt ra các thách thức về kỹ thuật cho người nghiên cứu. Bước đầu tiên sau khi giải trình tự phân tử là giống hàng các trình tự so sánh từ những loài đang nghiên cứu. Nếu các loài có quan hệ rất gần nhau, các trình tự gần như chỉ khác nhau ở số ít vị trí. Ngược lại, các trình tự acid nucleic của các loài có quan hệ xa thường có nhiều base khác nhau ở nhiều vị trí

và có thể có độ dài khác nhau. Điều này do thêm và mất nucleotide được tích lũy trong một thời gian dài (xem Chương 23).

Ví dụ, giả sử các trình tự DNA không mã hoá trong một gene nhất định ở hai loài rất giống nhau, trừ base thứ nhất của trình tự bị mất ở một loài. Kết quả là trình tự còn lại chuyển vị về phía sau một vị trí. So sánh hai trình tự mà không tính đến sự mất đi này sẽ bỏ qua thực tế là chúng rất gần nhau. Để đề cập đến các vấn đề tương tự, các nhà phân loại học đã phát triển các chương trình máy tính để đánh giá con đường tốt nhất khi xếp thẳng hàng các đoạn DNA đem so sánh có chiều dài khác nhau (**Hình 26.8**).

Sự so sánh phân tử tương tự như vậy cho thấy một lượng lớn các thay thế base và các sai khác khác đã được tích lũy giữa các gene so sánh của chuột chũi Australia và chuột chũi Bắc Mỹ. Nhiều sai khác cho thấy các nhánh của chúng đã phân hoá mạnh kể từ khi chúng tách ra từ tổ tiên chung. Bởi vậy, chúng ta nói các loài hiện sống này không có quan hệ gần nhau. Ngược lại, mức độ giống nhau cao về trình tự gene giữa các cây kiếm bạc cũng cố giả thuyết cho rằng tất cả chúng có quan hệ họ hàng rất gần nhau, cho dù sự sai khác về hình thái là đáng kể.

Cũng giống như các đặc điểm về hình thái, cần phải phân biệt tương đồng và tương tự khi đánh giá sự giống nhau về phân tử trong các nghiên cứu tiến hoá. Hai trình



▲ Hình 26.8 Xếp thẳng hàng các đoạn DNA. Các nhà hệ thống học dùng phần mềm máy tính để tìm và xếp thẳng hàng các trình tự giống nhau dọc các đoạn DNA của hai loài. (Trong ví dụ này không có các base đã bị thay đổi trong các trình tự này kể từ khi phân ly, nhờ thế các chuỗi so sánh vẫn y hệt nhau sau khi điều chỉnh độ dài.)

ACGGATAGTCCACTAGGCACTA
TCAACCGACAGGTCTTTGACTAG

▲ **Hình 26.9 Một đồng dạng phân tử.** Hai trình tự DNA này từ các sinh vật không có quan hệ gần gũi có chung 25% số base trùng khớp. Các công cụ thống kê đã được phát triển để xác định xem liệu các trình tự DNA giống nhau trên 25% số base như trên có phải là do các trình tự tương đồng không.

? Vì sao bạn có thể hy vọng các sinh vật không có quan hệ gần gũi lại có thể có chung tới khoảng 25% số base của chúng?

tự giống nhau ở nhiều điểm dọc theo chiều dài có nhiều khả năng là tương đồng (xem Hình 26.8). Nhưng trong các sinh vật không có quan hệ gần gũi, các base trong các trình tự đứng ra rất khác nhau lại tình cờ có chung nhiều base riêng rẽ trùng nhau, được gọi là đồng dạng phân tử (**Hình 26.9**). Các nhà khoa học đã phát triển các công cụ thống kê có thể giúp phân biệt sự tương đồng “xa” với các cặp trùng nhau ngẫu nhiên trong các trình tự đã phân ly rất xa nhau.

Các nhà khoa học cho đến giờ đã thu được các số liệu có giá trị về giải trình tự trên 100 tỷ base của acid nucleic từ hàng nghìn loài. Tập dữ liệu to lớn này đã làm bùng nổ các công trình nghiên cứu phát sinh chủng loại. Các dữ liệu mới đã ủng hộ các giả thuyết trước đây về nhiều mối quan hệ tiến hoá, như giữa chuột chũi Australia và chuột chũi Bắc Mỹ, và soi sáng nhiều mối quan hệ khác, như quan hệ giữa các cây kiếm bạc. Trong phần còn lại của chương và của Phần 5 này, chúng ta sẽ có nhiều ví dụ về ảnh hưởng to lớn của hệ thống học phân tử, lĩnh vực sử dụng các dữ liệu DNA và các dữ liệu phân tử khác để xác định các quan hệ tiến hoá.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 26.2

- Hãy chọn các cặp nào trong số các cấu trúc này là tương tự hoặc tương đồng và giải thích lý do chọn của bạn: (a) lông nhím và gai xương rồng; (b) chân mèo và chân người; (c) cánh chim cú và cánh ong bầu.
- ĐIỀU GÌ NẾU?** Giả thiết rằng loài 1 và loài 2 có ngoại hình giống nhau nhưng có trình tự gene rất khác nhau và loài 2 và loài 3 có hình thái ngoài rất khác nhau nhưng có trình tự gene giống nhau. Cặp loài nào có quan hệ gần nhau: 1 và 2 hoặc 2 và 3? Giải thích.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

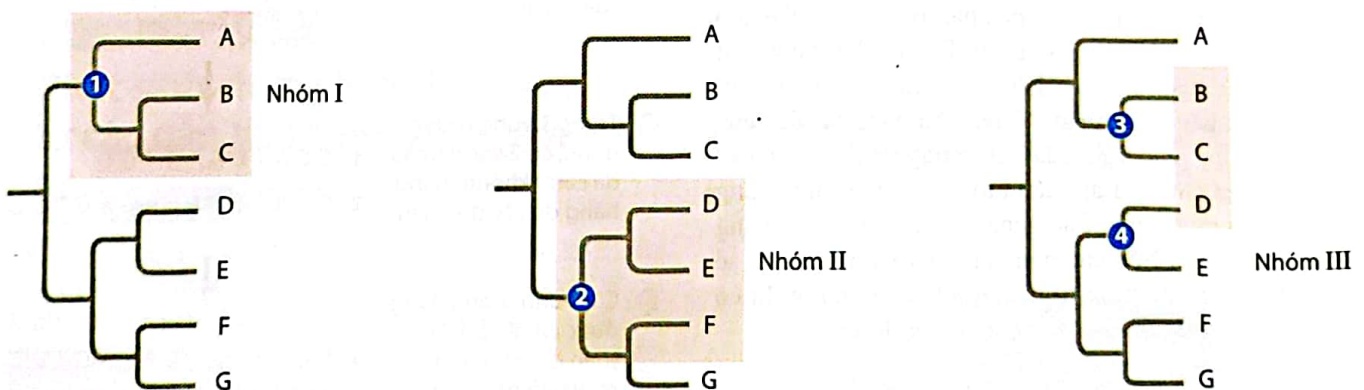
KHÁI NIỆM 26.3

Các đặc điểm chung được dùng để xây dựng cây phát sinh chủng loại

Để xây dựng cây phát sinh chủng loại, bước đầu tiên là tách các đặc điểm tương đồng khỏi các đặc điểm tương tự (do chỗ chỉ đặc điểm tương đồng phản ánh lịch sử tiến hoá). Chỉ khi đã hoàn thành công việc này, các nhà sinh học mới chọn phương pháp để suy ra cây phát sinh chủng loại từ các đặc điểm tương đồng. Trong phần này chúng ta hãy quan sát một nhóm phương pháp được sử dụng rộng rãi của hệ thống học phân nhánh.

Hệ thống học phân nhánh

Trong cách tiếp cận của hệ thống học phân nhánh, tổ tiên chung là tiêu chuẩn đầu tiên được sử dụng để phân loại sinh vật. Sử dụng phương pháp luận này, các nhà sinh học xếp các loài vào trong các nhóm gọi là **nhánh** (clade), mỗi nhánh gồm loài tổ tiên và tất cả các hậu duệ của nó (**Hình 26.10a**). Các nhánh, cũng giống như các



(a) **Nhóm (nhánh) đơn phát sinh.** Nhóm I gồm 3 loài (A, B, C) và tổ tiên chung của nó ①, là một nhánh, hoặc còn gọi là một nhóm đơn phát sinh. Một nhóm đơn phát sinh bao gồm một loài tổ tiên và tất cả các hậu duệ của nó.

(b) **Nhóm cận phát sinh.** Nhóm II là cận phát sinh, có nghĩa là nó gồm một loài tổ tiên ② và một số các hậu duệ của nó (loài D, E, F) nhưng không phải tất cả các hậu duệ (thiếu loài G)

(c) **Nhóm đa phát sinh.** Nhóm III là đa phát sinh, có nghĩa là các thành viên của nó có các tổ tiên khác nhau. Trong ví dụ này, loài B và C có tổ tiên chung là ③, nhưng loài D có một tổ tiên khác là ④.

▲ **Hình 26.10** Các nhóm đơn phát sinh, cận phát sinh và đa phát sinh.

thứ bậc phân loại, được xếp vào các nhánh lớn hơn. Ví dụ, nhóm mèo đại diện cho một nhánh nằm trong một nhánh lớn hơn có cả nhóm chó. Tuy nhiên, một taxon chỉ tương đương với một nhánh nếu nó là **đơn phát sinh** (monophyletic: từ Hy Lạp có nghĩa là “chung một tộc”), nghĩa là nó tạo thành nhóm gồm loài tổ tiên và tất cả các hậu duệ của nó (xem Hình 26.10a). Ngược với nó là nhóm **cận phát sinh** (paraphyletic: “bên cạnh dòng tộc”), gồm có loài tổ tiên và một số, chứ không phải tất cả, các hậu duệ của nó (**Hình 26.10b**) hoặc nhóm **đa phát sinh** (polyphyletic: “nhiều tộc”) bao gồm các taxon từ các tổ tiên khác nhau (**Hình 26.10c**). Tiếp theo chúng ta sẽ đề cập đến các nhánh đã được xác định như thế nào: sử dụng các đặc điểm chung mới phát sinh.

Các đặc điểm tổ tiên chung và các đặc điểm phát sinh chung

Là kết quả của hậu duệ có biến đổi, sinh vật vừa chia sẻ các đặc điểm chung của tổ tiên, vừa khác tổ tiên (xem Chương 22). Ví dụ, tất cả thú đều có cột xương sống nhưng có cột xương sống không phân biệt thú với tất cả động vật có xương sống khác vì *tất cả* động vật có xương sống đều có cột xương sống. Cột xương sống có trước khi nhánh Thú tách khỏi các động vật có xương sống khác. Như vậy, đối với thú, cột xương sống là **đặc điểm tổ tiên chung**, một đặc điểm được di truyền từ loài tổ tiên của taxon. Ngược lại, lông mao là đặc điểm có ở tất cả thú nhưng *không có* ở tổ tiên của thú. Do đó, ở thú lông mao được coi là **đặc điểm phát sinh chung**, đặc điểm mới được phát sinh đặc thù chung cho một nhánh nhất định.

Lưu ý rằng cột xương sống cũng được coi là đặc điểm phát sinh chung, nhưng chỉ ở điểm phân nhánh trước nữa để phân biệt tất cả động vật có xương sống với các động vật khác. Trong động vật có xương sống, cột sống được coi là đặc điểm tổ tiên chung vì nó có ở tổ tiên chung của tất cả động vật có xương sống.

Suy luận ra sự phát sinh chủng loại bằng cách sử dụng các đặc điểm phát sinh

Các đặc điểm phát sinh chung là đặc trưng cho các nhánh nhất định. Do chỗ tất cả các đặc điểm của sinh vật được xuất hiện ở một thời điểm nhất định trong lịch sử đời sống, nên có thể xác định được một nhánh nào đó khi đặc điểm phát sinh chung lần đầu tiên xuất hiện và dùng thông tin này để suy ra các quan hệ tiến hoá.

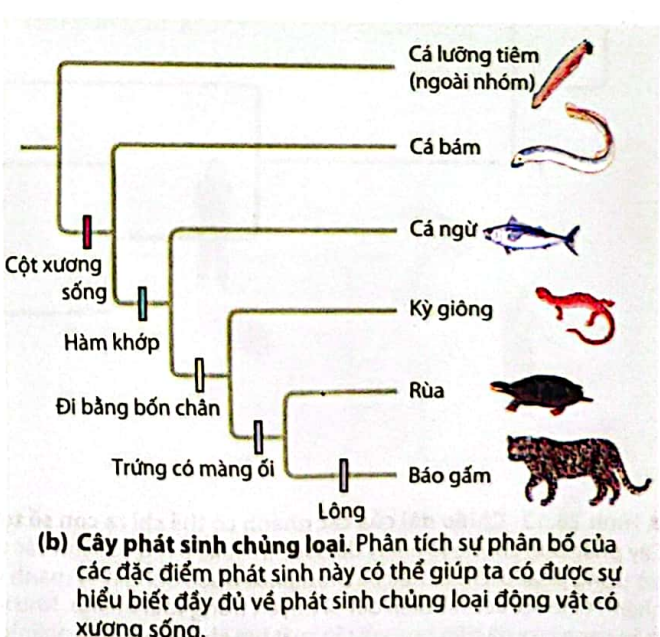
Để hình dung phân tích này được giới thiệu trên **Hình 26.11a** cho một trong 5 nhóm động vật có xương sống: báo gấm, rùa, kỳ giông, cá ngừ và cá bắm (một động vật có xương sống ở nước không có hàm). Để có cơ sở so sánh, chúng ta cần chọn một thành viên ngoài nhóm. Một **thành viên ngoài nhóm** là một loài hoặc một nhóm loài trong nhánh tiến hoá đã phân ly trước khi có nhánh chứa các loài mà chúng ta đang nghiên cứu (gọi là **thành viên trong nhóm**). Một thành viên ngoài nhóm thích hợp, có thể được xác định dựa trên các bằng chứng về hình thái, cổ sinh học, phát triển phôi và trình tự gene. Một thành viên ngoài nhóm thích hợp cho ví dụ của chúng ta là cá lưỡng tiêm, một động vật bé sống trong bùn đáy và (giống với động vật có xương sống), là thành viên của nhóm Động vật có dây sống (Chordata). Nhưng khác động vật có xương sống, cá lưỡng tiêm không có cột xương sống.

Bằng cách so sánh các thành viên trong nhóm với nhau và với thành viên ngoài nhóm, chúng ta có thể xác định được các đặc điểm nào đã phát sinh ở các điểm phân nhánh khác nhau của cây tiến hoá của động vật có xương sống. Ví dụ, *tất cả* các loài có xương sống trong thành viên trong nhóm, đều có cột xương sống. Đặc điểm này đã có trong loài có xương sống tổ tiên, nhưng không có ở thành viên ngoài nhóm. Bây giờ chú ý tới hàm khớp là đặc điểm không có ở cá bắm nhưng có ở tất cả các thành viên khác của thành viên trong nhóm. Đặc điểm này giúp chúng ta xác định một điểm phân nhánh sớm trong nhánh có xương sống. Tiến hành theo cách này, chúng ta có thể chuyển các dẫn liệu trong bảng các đặc điểm thành cây phát sinh chủng loại (**Hình 26.11b**).

CÁC ĐẶC ĐIỂM

	CÁC TAXON					
	Cá lưỡng tiêm (ngoài nhóm)	Cá bắm	Cá ngừ	Kỳ giông	Rùa	Báo gấm
Cột xương sống (cột sống)	0	1	1	1	1	1
Hàm khớp	0	0	1	1	1	1
Đi bằng bốn chân	0	0	0	1	1	1
Trứng có màng ối (có vỏ)	0	0	0	0	1	1
Lông	0	0	0	0	0	1

(a) **Bảng đặc điểm.** Số 0 chỉ thiếu đặc điểm đó; số 1 chỉ có đặc điểm đó.



▲ Hình 26.11 Xây dựng cây phát sinh chủng loại.

Cây phát sinh chủng loại có chiều dài các nhánh khác nhau

Trong các cây phát sinh chủng loại vừa mới được giới thiệu, chiều dài của các nhánh cây không thể hiện mức độ biến đổi tiến hoá trong mỗi nhánh. Hơn nữa, niên đại được thể hiện bằng kiểu phân nhánh của cây một cách tương đối (sớm hơn và muộn hơn) hơn là tuyệt đối (bao nhiêu triệu năm trước). Nhưng trong một số sơ đồ hình cây lại có chiều dài của các nhánh tỷ lệ với số biến đổi tiến hoá hoặc thời điểm mà các đặc điểm riêng xuất hiện.

Ví dụ, chiều dài nhánh của cây phát sinh chủng loại phản ánh số lượng các thay đổi trong trình tự DNA nhất định trong nhánh ấy (Hình 26.12). Chú ý trong Hình 26.12, tổng chiều dài của các đường ngang từ gốc cây tới loài chuột ngắn hơn đường dẫn tới loài thành viên ngoài nhóm, ruồi quả *Drosophila*. Điều này hàm ý trong thời gian từ khi chuột và ruồi quả phân ly từ tổ tiên chung thì nhánh dẫn đến *Drosophila* chịu nhiều biến đổi di truyền hơn là nhánh dẫn đến chuột.

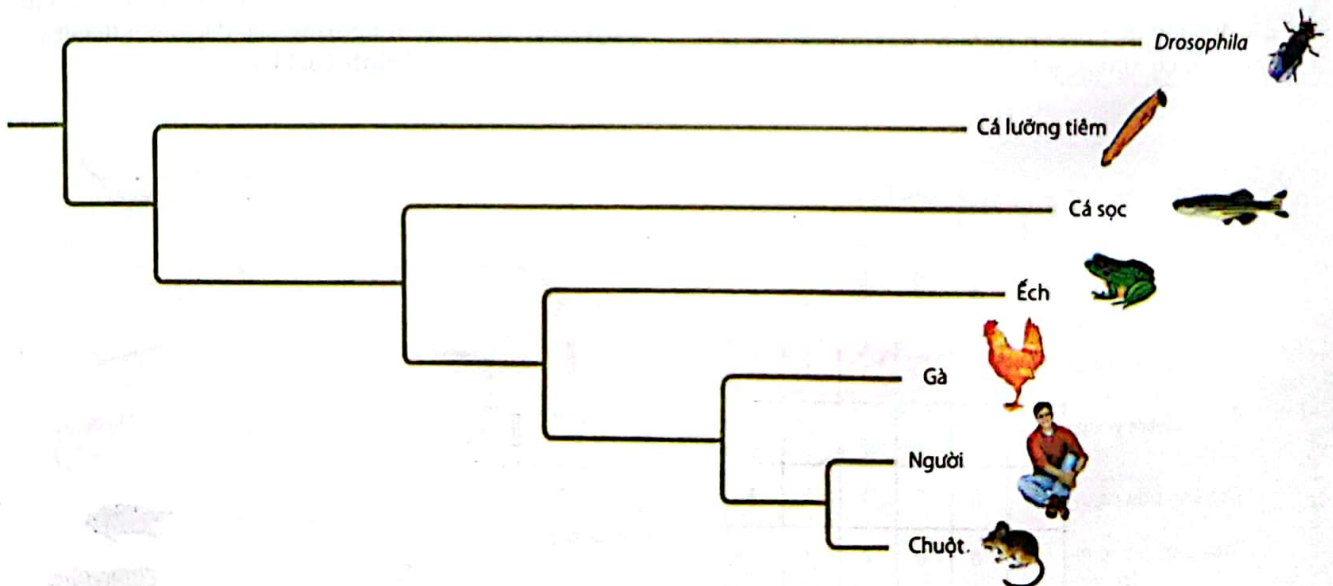
Ngay cả khi các nhánh của cây phát sinh chủng loại có thể khác nhau về chiều dài thì trong số các sinh vật đang sống hiện nay, tất cả các nhánh khác nhau mà hậu duệ bắt nguồn từ tổ tiên chung đều đã sống qua cùng một số năm như nhau. Hãy lấy một ví dụ, người và vi khuẩn đã từng có tổ tiên chung sống cách nay trên 3 tỷ năm. Các hoá thạch và bằng chứng di truyền đều cho thấy tổ tiên này là một nhân sơ đơn bào. Ngay cả khi vi khuẩn rõ ràng là ít thay đổi về cấu trúc so với tổ tiên chung, cũng đã mất 3 tỷ năm tiến hoá trong nhánh vi khuẩn, giống như 3 tỷ năm tiến hoá trong nhánh nhân thực trong đó có loài người.

Khoảng thời gian bằng nhau này có thể thể hiện trên cây phát sinh chủng loại với chiều dài của các nhánh tỷ lệ với khoảng thời gian (Hình 26.13). Như thế, một cây vẽ dựa trên dẫn liệu hoá thạch đặt điểm phân nhánh tương ứng với thời gian địa chất. Ngoài ra, có thể tổ hợp hai kiểu cây này bằng cách ghi chú ở các điểm phân nhánh các thông tin về tần số biến đổi di truyền hoặc thời điểm phân ly.

Tiết kiệm tối đa và khả năng cao nhất

Khi cơ sở dữ liệu của các trình tự DNA tăng lên cho phép chúng ta nghiên cứu nhiều loài hơn, khó khăn của xây dựng cây phát sinh chủng loại nhằm mô tả tốt nhất lịch sử tiến hoá của chúng cũng tăng. Cái gì sẽ xảy ra nếu muốn phân tích dẫn liệu cho 50 loài? Có 3×10^{16} con đường khác nhau để xếp 50 loài trên một cây! Và cây nào trong rừng cây khổng lồ này phản ánh phát sinh chủng loại đích thực? Các nhà hệ thống học có thể không bao giờ tin là tìm được một cây tốt nhất trong bộ dẫn liệu lớn như thế, nhưng họ có thể thu hẹp các khả năng bằng dùng nguyên lý tiết kiệm tối đa và khả năng cao nhất.

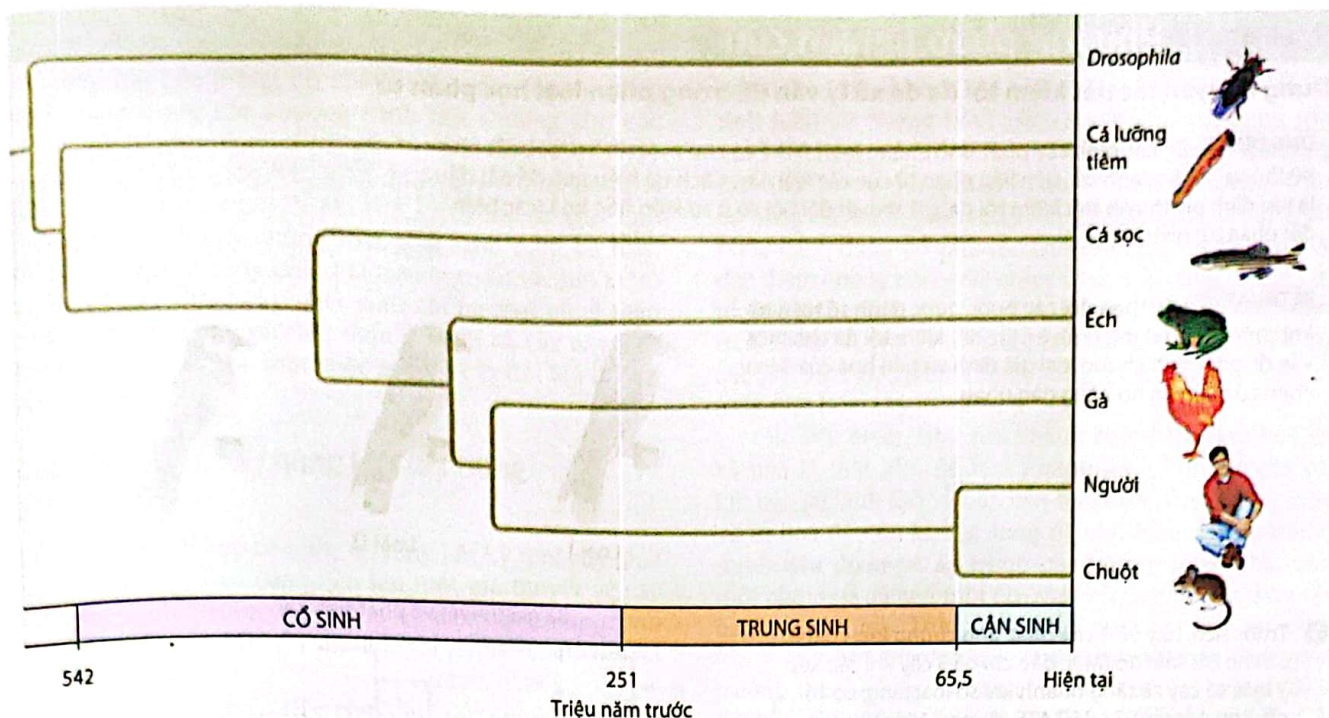
Theo nguyên lý tiết kiệm tối đa, trước tiên chúng ta phải tìm ra cách giải thích đơn giản nhất phù hợp với các sự kiện. (Nguyên lý tiết kiệm tối đa cũng còn gọi là “dao cạo Occam” theo William of Occam, một triết gia Anh thế kỷ thứ XIV, người ủng hộ các nhà tối thiểu học trong cách tiếp cận giải bài toán “cạo nhẵn” mà không cần đến giải pháp phức tạp.) Với các cây dựa trên hình thái, cây tiết kiệm nhất đòi hỏi ít hiện tượng tiến hoá nhất, được đo bằng nguồn gốc của các đặc điểm hình thái phát sinh chung. Với phát sinh chủng loại dựa trên DNA, cây tiết kiệm nhất đòi hỏi biến đổi base ít nhất.



▲ Hình 26.12 Chiều dài của các nhánh có thể chỉ ra con số tương đối của biến đổi di truyền.

Cây phát sinh chủng loại này đã được thiết kế bằng so sánh các trình tự của gene tương đồng có vai trò trong phát triển. Gene của *Drosophila* được dùng như thành viên ngoài nhóm. Các chiều dài của nhánh tỷ lệ với con số biến đổi di truyền trong mỗi nhánh. Như vậy, chiều dài của nhánh thay đổi cho thấy gene này đã tiến hoá với tần suất hơi khác trong các nhánh khác nhau.

? Trong nhánh có xương sống nào có gene được nghiên cứu tiến hoá nhanh nhất? Giải thích.



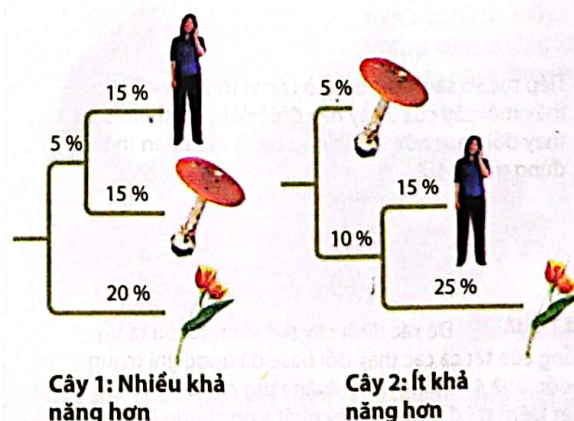
▲ **Hình 26.13 Chiều dài của các nhánh có thể chỉ thời gian.** Các mối quan hệ được giới thiệu trên cây này dựa trên cùng các dẫn liệu phân tử dùng trong cây giới thiệu trên Hình 26.12. Chiều dài của các nhánh vẽ khớp với thời điểm của các điểm phân nhánh khác nhau dựa trên bằng chứng hoá thạch. Kết quả là chiều dài của các nhánh tương ứng với thời gian. Mỗi nhánh tiến hoá có cùng độ dài tổng tính từ gốc cây tới đỉnh nhánh, cho thấy tất cả các nhánh đã phân ly từ tổ tiên chung cùng trong thời gian như nhau.

Nguyên lý **khả năng cao nhất** cho rằng với các quy luật nhất định cho biết DNA biến đổi theo thời gian ra sao, một cây tiến hoá cần phải phản ánh trình tự các sự kiện tiến hoá xảy ra với khả năng cao nhất. Các phương pháp khả năng-cao nhất là phức tạp, nhưng để cho một ví dụ đơn giản, chúng ta hãy quay trở lại quan hệ phát sinh chủng loại của người, nấm và hoa tulip. **Hình 26.14** đề xuất hai khả năng, xét theo nguyên lý tiết kiệm tối đa thì hai cây này là như nhau cho bộ 3 này. Cây 1 có nhiều khả năng xảy ra hơn nếu chấp nhận rằng các biến đổi DNA đã xảy ra với tốc độ như nhau ở tất cả các nhánh của cây kể từ tổ tiên chung. Cây 2 đòi hỏi phải chấp nhận rằng tốc độ tiến hoá chậm hơn nhiều ở nhánh nấm, và nhanh hơn nhiều ở nhánh hoa tulip. Như vậy, thừa nhận tốc độ như nhau là phổ biến hơn tốc độ khác nhau, thì cây 1 có nhiều khả năng đúng hơn. Chúng ta sẽ thấy ngay rằng nhiều gene đã tiến hoá với tốc độ gần như nhau trong các nhánh khác nhau. Tuy nhiên, cần lưu ý rằng nếu chúng ta tìm thấy bằng chứng mới chứng tỏ tốc độ tiến hoá không như nhau thì cây 2 có nhiều khả năng hơn! Khả năng của cây tiến hoá là cao hay thấp tùy thuộc vào các giả định mà chúng ta dựa vào.

► **Hình 26.14 Các cây với khả năng xuất hiện khác nhau.** Dựa trên phần trăm khác nhau giữa các gene của người, nấm và hoa tulip (a), chúng ta có thể xây dựng 2 cây phát sinh chủng loại có thể có với tổng chiều dài các nhánh như nhau (b). Tổng của các phần trăm từ điểm phân nhánh trong một cây bằng các phần trăm khác nhau ghi trong bảng (a). Ví dụ trên cây 1, phân ly người — hoa tulip là $15\% + 5\% + 20\% = 40\%$. Trên cây 2, phân ly này cũng bằng 40% ($15\% + 25\%$). Thừa nhận rằng các gene đã tiến hoá cùng một nhịp độ trong các nhánh khác nhau, cây 1 có nhiều khả năng đúng hơn cây hai.

	Người	Nấm	Hoa tulip
Người	0	30%	40%
Nấm		0	40%
Hoa tulip			0

(a) Phần trăm khác nhau giữa các trình tự



(b) So sánh khả năng xuất hiện của các cây

Hình 26.15 Phương pháp nghiên cứu

Dùng nguyên tắc tiết kiệm tối đa để xử lý vấn đề trong phân loại học phân tử

ỨNG DỤNG Để xác định cây phát sinh chủng loại có thể có cho một nhóm loài, các nhà hệ thống học so sánh các dẫn liệu phân tử của các loài này. Cách có hiệu quả để bắt đầu là xác định giả thuyết tiết kiệm tối đa, giả thuyết đòi hỏi có ít sự kiện tiến hoá (các biến đổi phân tử) nhất.

KĨ THUẬT Hãy theo dõi các bước được đánh số tuần tự khi chúng ta sử dụng nguyên tắc tiết kiệm tối đa cho một vấn đề phát sinh chủng loại giả định về tiến hoá của 3 loài chim có quan hệ họ hàng gần nhau.



Loài I



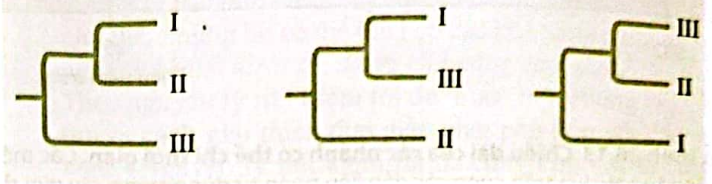
Loài II



Loài III

- 1 Trước tiên, hãy vẽ 3 cây phát sinh chủng loại có thể có cho các loài đó (Mặc dầu chỉ có 3 cây khi sắp xếp 3 loài, số cây sẽ tăng nhanh khi số loài tăng: có 15 cây cho 4 loài và 34.459.425 cây cho 10 loài).

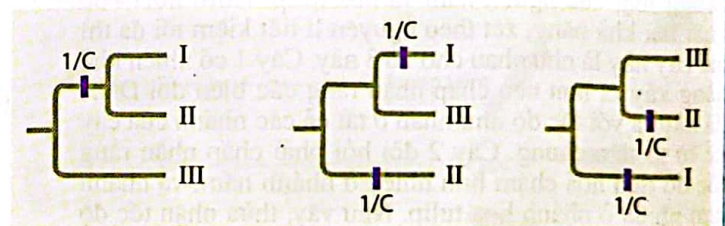
Ba giả thuyết về phát sinh chủng loại:



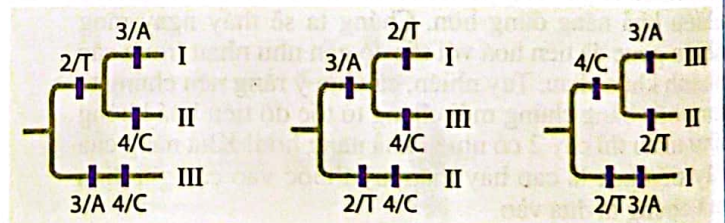
- 2 Lập bảng dẫn liệu phân tử cho các loài. Trong ví dụ đơn giản này dẫn liệu về trình tự DNA chỉ có đúng 4 base nucleotide. Dẫn liệu lấy từ một số loài thành viên ngoài nhóm (không giới thiệu) đã dùng để suy ra trình tự DNA của tổ tiên.

	Điểm			
	1	2	3	4
Loài I	C	T	A	T
Loài II	C	T	T	C
Loài III	A	G	A	C
Trình tự tổ tiên	A	G	T	T

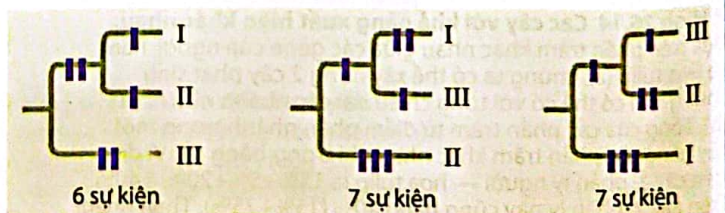
- 3 Bây giờ hãy chú ý đến vị trí 1 trong trình tự DNA. Trong cây bên trái chỉ có một sự kiện thay đổi base duy nhất, được đánh dấu bằng đoạn màu nâu nâu trên nhánh tới loài I và II (và ghi 1/C, cho thấy một thay đổi ở vị trí 1 với nucleotide C) là đủ để giải thích cho các dẫn liệu ở vị trí 1. Trong hai cây khác, cần có tới hai sự kiện thay thế base.



- 4 Tiếp tục so sánh các base ở các vị trí 2, 3 và 4 cho thấy mỗi cây của 3 cây này đòi hỏi tất cả thêm 5 sự thay đổi base nữa (đánh dấu bằng các đoạn thẳng đứng màu nâu)



KẾT QUẢ Để xác định cây tiết kiệm tối đa ta lấy tổng của tất cả các thay đổi base đã được ghi trong bước 3 và 4. Chúng ta kết luận rằng cây thứ nhất là tiết kiệm tối đa trong 3 cây phát sinh chủng loại có thể có.



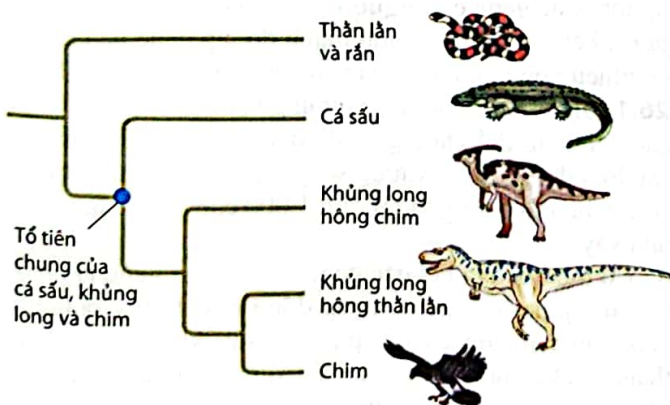
Nhiều chương trình máy tính đã được phát triển để tìm các cây tiết kiệm tối đa có thể xảy ra. Khi có một số lượng lớn các thông tin chính xác, các phương pháp được dùng trong các chương trình này thường cho các cây tương tự như nhau. **Hình 26.15** giới thiệu một ví dụ về phương pháp, giúp bạn hiểu được quá trình xác định cây phân tử theo nguyên tắc tiết kiệm tối đa cho tình huống xác định cây chủng loại phát sinh gồm ba loài. Các chương trình máy tính dựa trên nguyên tắc tiết kiệm tối đa để xây dựng cây phát sinh chủng loại cũng theo cách như vậy: quan sát thật thấu đáo tất cả các cây tiến hoá có thể có và chọn một hoặc một số cây đòi hỏi ít biến đổi di truyền nhất.

Các cây phát sinh chủng loại là những giả thuyết

Đây là lúc thích hợp để nhắc lại rằng bất kỳ một cây phát sinh chủng loại nào cũng nêu lên một giả thuyết về các sinh vật trên cây đã có quan hệ họ hàng thân thuộc với nhau như thế nào. Giả thuyết thích hợp nhất là giả thuyết khớp nhất với tất cả các dẫn liệu có được. Một giả thuyết phát sinh chủng loại có thể phải thay đổi khi có các bằng chứng mới buộc các nhà hệ thống học tu chỉnh lại cây của họ. Quả thật, trong khi nhiều giả thuyết phát sinh chủng loại cũ hơn được củng cố, các giả thuyết khác cần phải được thay đổi hoặc loại bỏ dựa trên các dẫn liệu mới về hình thái và phân tử.

Nghĩ rằng phát sinh chủng loại là các giả thuyết cũng cho phép chúng ta dùng chúng một cách có hiệu quả: chúng ta có thể xây dựng cây phát sinh chủng loại và kiểm tra các tiên đoán dựa trên giả thuyết về phát sinh chủng loại của chúng ta có đúng hay không. Ví dụ, trong cách tiếp cận gọi là **phát sinh chủng loại đồng hạng**, chúng ta có thể tiên đoán (nhờ nguyên lý tiết kiệm tối đa) rằng các đặc điểm chung cho cả hai nhóm sinh vật có quan hệ họ hàng gần gũi là có ở tổ tiên chung cũng như có ở tất cả các hậu duệ của chúng, trừ khi có các dẫn liệu độc lập chứng minh ngược lại. (Chú ý ở đây thuật ngữ *tiên đoán*, bao gồm cả các sự kiện đã qua, chứ không chỉ các thay đổi tiến hoá trong tương lai).

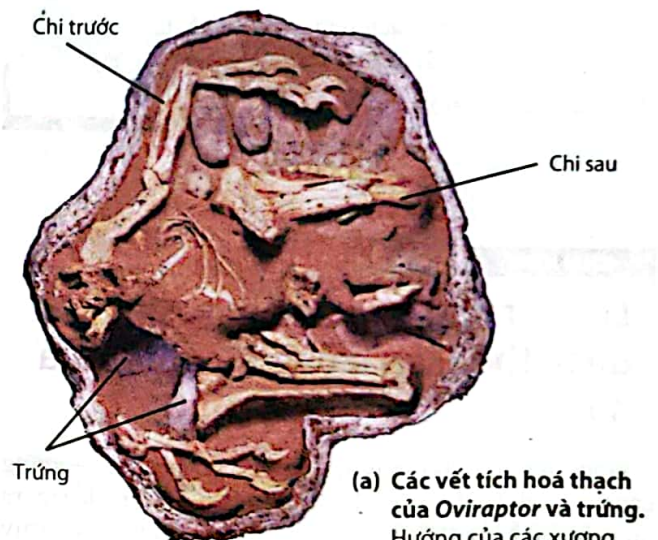
Cách tiếp cận này đã được dùng để đưa ra các tiên đoán mới về khủng long. Ví dụ, có bằng chứng cho thấy chim bắt nguồn từ chân thú (theropoda), một nhóm khủng long đi hai chân trong nhánh Hồng thần lằn (Saurischia). Như có thể thấy trên **Hình 26.16**, nhóm hiện đang sống



▲ **Hình 26.16** Cây phát sinh chủng loại của chim và các nhóm có quan hệ họ hàng gần gũi với nó.

có họ hàng gần gũi nhất với chim là cá sấu. Chim và cá sấu có chung nhiều điểm giống nhau. Chúng đều có tim bốn ngăn, chúng "hót" để bảo vệ lãnh thổ và hấp dẫn bạn tình (cho dù "tiếng hót" của cá sấu gần với tiếng rống hơn) và chúng xây tổ. Cả chim và cá sấu đều ấp trứng, tập tính mà bố mẹ dùng thân mình để sưởi ấm trứng. Chim ấp bằng cách dùng thân phủ lên trứng còn cá sấu ấp trứng bằng cách dùng cổ phủ lên trứng. Lập luận rằng bất kỳ đặc điểm chung nào giữa chim và cá sấu cũng có thể có ở tổ tiên chung của chúng (được đánh dấu bằng chấm xanh trên Hình 26.16) và có ở *tất cả* các hậu duệ của chúng, các nhà sinh học đoán rằng khủng long có tim 4 ngăn, đã từng biết hót, xây tổ và ấp trứng.

Các nội quan, như tim chẳng hạn, hiếm khi hoá đá, và hẳn là thật khó để biết khủng long hót như thế nào khi bảo vệ lãnh thổ và hấp dẫn bạn tình. Tuy nhiên, trứng và tổ hoá đá của khủng long đã cho bằng chứng chứng minh tiên đoán về ấp trứng của khủng long. Đầu tiên, một phôi hoá đá của một *Oviraptor* đã được tìm thấy còn nằm trong trứng. Trứng này y hệt với các trứng tìm được trong một hoá thạch khác, cho thấy một con *Oviraptor* trưởng thành đang co mình trên một nhóm trứng với tư thế như chim đang ấp trứng hiện nay (**Hình 26.17**). Các



(a) Các vết tích hoá thạch của *Oviraptor* và trứng. Hướng của các xương bao quanh và trùm lên trên trứng cho thấy khủng long bị chết khi đang ấp hoặc đang bảo vệ trứng.



(b) Phục chế của nghệ sĩ về tư thế của khủng long dựa trên tài liệu hoá thạch.

▲ **Hình 26.17** Các hoá thạch ủng hộ tiên đoán về phát sinh chủng loại là khủng long xây tổ và ấp trứng.

nhà nghiên cứu đã cho rằng khủng long *Oviraptor* được giữ lại trong hoá thạch thứ hai đã chết khi đang ấp hoặc đang bảo vệ trứng của nó. Kết luận rộng hơn xuất hiện từ công trình nghiên cứu các hoá thạch này là - khủng long đã xây tổ và ấp trứng - từ đó đến nay đã được củng cố thêm bằng các phát hiện hoá thạch bổ sung cho thấy các loài khủng long khác cũng đã xây tổ và ấp trứng. Cuối cùng, nhờ các tiên đoán dựa trên giả thuyết phát sinh chủng loại được giới thiệu trên Hình 26.16, các phát hiện hoá thạch tổ và ấp trứng ở khủng long đã cho các dẫn liệu độc lập chứng tỏ giả thuyết trên là đúng.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 26.3

1. Để tách một nhánh riêng của thú trong nhánh lớn hơn ứng với lớp Thú (Mammalia), liệu lông mao có phải là một đặc điểm hữu ích? Vì sao được và vì sao không?
2. Tại sao cây phát sinh chủng loại dựa trên nguyên tắc tiết kiệm tối đa không nhất thiết phải là cây chính xác nhất thể hiện các quan hệ tiến hoá dành cho một nhóm loài nhất định?
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Hãy vẽ cây phát sinh chủng loại thể hiện các mối quan hệ từ cả hai Hình 25.6 và 26.16. Theo truyền thống, tất cả các taxon được xếp bên cạnh Chim và Thú đều được phân loại là Bò sát. Sử dụng cách tiếp cận của hệ thống học phân nhánh, hãy phê phán kiểu phân loại này.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 26.4

Lịch sử tiến hoá của một sinh vật được thể hiện trong hệ gene của nó

Chương này đã cho thấy hệ thống học phân tử – dùng cách so sánh acid nucleic hoặc các phân tử khác để suy ra quan hệ họ hàng thân thuộc – là công cụ quý giá để truy tìm lịch sử tiến hoá. Cách tiếp cận phân tử giúp chúng ta hiểu các quan hệ phát sinh chủng loại mà không thể xác định được bằng các phương pháp phi phân tử như giải phẫu so sánh. Ví dụ, hệ thống học phân tử giúp chúng ta khám phá các quan hệ tiến hoá giữa các nhóm có ít cơ sở chung để so sánh về hình thái, ví dụ động vật và nấm. Và các phương pháp phân tử cho phép chúng ta tái thiết sự phát sinh chủng loại giữa các nhóm nhân sơ và các vi sinh vật khác hiện đang sống mà chúng ta không hề có thông tin hoá thạch. Sinh học phân tử đã từng giúp mở rộng hệ thống học tới quan hệ tiến hoá xa hơn ở mức trên và dưới loài, xếp từ các nhánh lớn của cây sự sống tới các nhánh bé nhất của nó. Tuy nhiên, các tài liệu phát hiện thường không thuyết phục, như trong các trường hợp mà một vài taxon đã phân ly gần như cùng một thời điểm trong một quá khứ xa xưa. Các sai khác có thể rõ rệt, nhưng không cho biết thứ tự xuất hiện của chúng.

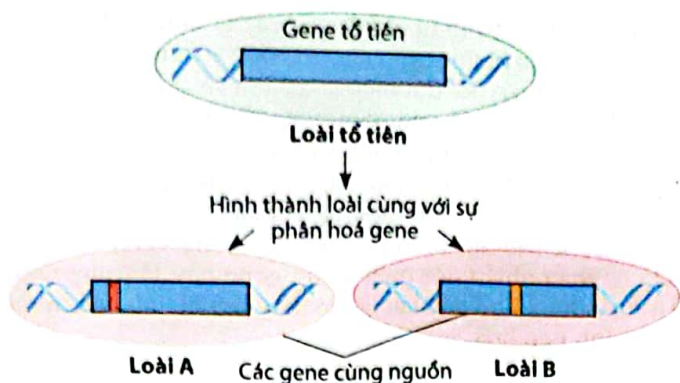
Các gene tiến hoá với tốc độ khác nhau, thậm chí trong cùng một nhánh tiến hoá. Kết quả là các cây phân tử thể hiện các khoảng thời gian dài ngắn khác nhau, phụ thuộc vào gene nào được sử dụng. Ví dụ DNA mã hoá cho rRNA thay đổi tương đối chậm và do đó so sánh các trình tự DNA trong các gene này là có ích để nghiên cứu các mối quan hệ giữa các taxon đã phân ly hàng trăm triệu năm trước. Ví dụ, các nghiên cứu về trình tự rRNA chỉ ra rằng nấm có quan hệ với động vật gần hơn với thực vật (xem Hình 26.2). Ngược lại DNA ty thể (mtDNA) tiến hoá tương đối nhanh nếu có thể dùng để khai thác các hiện tượng tiến hoá gần đây. Một nhóm nghiên cứu đã cho thấy mối quan hệ họ hàng giữa các nhóm người Mỹ bản địa qua các trình tự DNA ty thể của họ. Các kết quả nghiên cứu phân tử chứng minh rằng người Pinna ở Arizona, người Maya của Mexico và người Yanomami của Venezuela là có họ hàng gần gũi, có lẽ là hậu duệ của những người đầu tiên trong số ba làn sóng người di cư qua cầu nối Bering từ châu Âu tới châu Mỹ khoảng 13.000 năm trước.

Lập gene và các họ gene

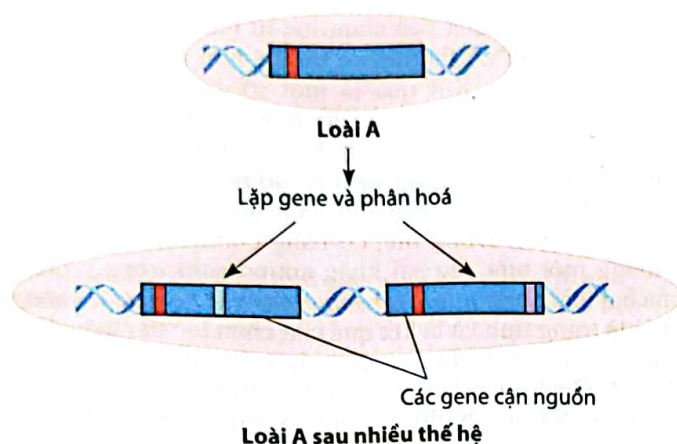
Hệ thống học phân tử phát hiện được điều gì về lịch sử tiến hoá của thay đổi hệ gene? Hãy xét hiện tượng lập gene, loại đột biến có vai trò đặc biệt quan trọng trong tiến hoá bởi vì nó làm tăng số lượng gene trong hệ gene, cung cấp nhiều cơ hội hơn cho biến đổi tiến hoá về sau. Các kỹ thuật phân tử hiện nay cho phép chúng ta truy tìm sự phát sinh chủng loại của lập gene và ảnh hưởng của hiện tượng lập gene lên sự tiến hoá của hệ gene. Các phát sinh chủng loại phân tử này phải giải thích được việc đột biến lập gene được lặp đi lặp lại làm xuất hiện các họ gene, nhóm các gene có quan hệ họ hàng gần gũi với nhau trong hệ gene của một sinh vật (xem Hình 21.10). Giống như các gene tương đồng trong các loài khác nhau, các gene lập cũng có chung tổ tiên. Chúng ta phân biệt các kiểu gene lập tương đồng bằng các tên gọi khác nhau: các gene cùng nguồn và các gene cận nguồn.

Thuật ngữ các **gene cùng nguồn** (orthologous gốc từ Hy Lạp *orthos*, thẳng) chỉ các gene tương đồng được tìm thấy ở các loài khác nhau do hình thành loài (**Hình 26.18a**). Các gene cytochrome *c* (gene mã hoá cho chuỗi protein chuyển electron) ở người và chó là các gene cùng nguồn. Các **gene cận nguồn** (paralogous gốc từ Hy Lạp, *para*, bên cạnh) được hình thành do lập gene nên chúng có nhiều hơn một bản sao trong cùng một hệ gene (**Hình 26.18b**). Trong Chương 23, chúng ta đã gặp một ví dụ về các gene thụ thể khứu giác đã qua nhiều lần lập gene ở các loài động vật có xương sống. Người và chuột, cả hai có các họ lớn khổng lồ tới trên 1.000 các gene cận nguồn như vậy.

Có thể nói hầu hết các gene của các hệ gene là thuộc một trong hai loại gene tương đồng này. Lưu ý rằng các gene cùng nguồn có thể phân ly sau khi loài đã hình thành, và kết quả là các gene này được tìm thấy trong các vốn gene riêng biệt. Ví dụ, mặc dù các gene cytochrome *c* ở người và chó cùng có chức năng giống nhau, nhưng trình tự của gene này ở người đã phân hoá khác biệt với



(a) Các gene cùng nguồn



(b) Các gene cận nguồn

▲ **Hình 26.18 Hai kiểu gene tương đồng xuất hiện như thế nào?** Các băng màu đánh dấu các vùng của gene có sự khác biệt về trình tự đã được tích lũy.

trình tự của gene này ở chỗ từ khi hai loài này chia sẻ tổ tiên chung cuối cùng. Các gene cận nguồn, ngược lại, có thể phân hoá ngay trong một loài bởi vì chúng có nhiều hơn một bản sao trong hệ gene. Các gene cận nguồn tạo nên họ gene thụ thể khứu giác ở người đã phân ly trong lịch sử tiến hoá lâu dài của chúng ta. Chúng hiện quy định các protein nhạy cảm với một phổ rộng các mùi, từ mùi của các thức ăn khác nhau đến mùi của các pheromone giới tính.

Tiến hoá của hệ gene

Bây giờ khi chúng ta có thể so sánh toàn bộ các hệ gene đầy đủ của các sinh vật khác nhau, trong đó có chính chúng ta, thì lại nổi lên hai sự kiện đáng chú ý. Thứ nhất, các gene cùng nguồn là phổ biến và có thể tồn tại qua khoảng cách tiến hoá khổng lồ. Chín mươi chín phần trăm các gene của người và chuột được xác định là các gene cùng nguồn và 50% các gene của chúng ta là cùng nguồn với các gene của nấm men. Tính phổ biến đáng lưu ý này chứng minh rằng tất cả các cơ thể sống có chung nhiều con đường sinh hoá và phát triển.

Thứ hai, số lượng các gene hình như không gia tăng bằng đột biến lặp đoạn ở cùng tốc độ so với sự phức tạp về kiểu hình mà chúng ta nhận biết được. Số gene của người chỉ gấp khoảng 4 lần số gene của nấm men, một sinh vật

nhân thực đơn bào, thậm chí cho dù – không giống như các tế bào nấm men – chúng ta có một bộ não phức tạp, lớn và một cơ thể chứa tới trên 200 kiểu mô khác nhau. Bằng chứng còn cho thấy nhiều gene của người đa năng hơn là các gene của nấm men ở chỗ các gene này có thể mã hoá cho các protein có các chức năng khác nhau ở các mô khác nhau của cơ thể. Trước mắt chúng ta là thách thức khoa học lớn lao và đầy hứng thú: làm rõ các cơ chế tạo ra tính đa năng này của hệ gene.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 26.4

1. Các số liệu rút ra từ việc so sánh giữa các protein của hai loài giúp giải thích ra sao về mối quan hệ tiến hoá giữa chúng?
2. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Giả thiết rằng gene A là cùng nguồn ở loài 1 và loài 2 và gene B là cận nguồn so với gene A ở loài 1. Hãy đề xuất một trình tự của hai sự kiện tiến hoá dẫn đến kết quả như sau: gene A khác đáng kể giữa hai loài, còn gene A và gene B có trình tự khác nhau rất ít.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 26.5

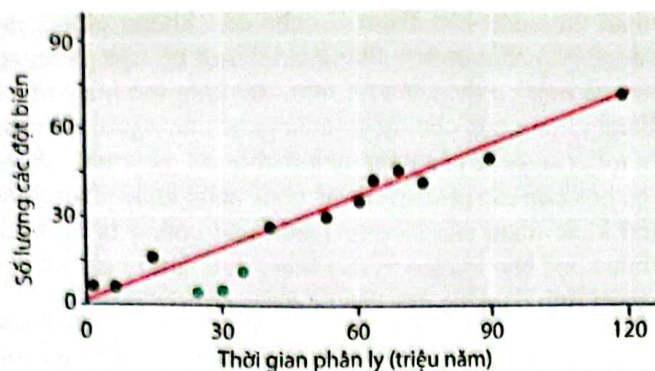
Đồng hồ phân tử giúp lần ra được thời gian tiến hoá

Một trong các mục đích lâu dài của sinh học tiến hoá là hiểu được mối quan hệ của tất cả các sinh vật, kể cả các sinh vật không để lại dấu vết hoá thạch. Tuy nhiên, khi chúng ta mở rộng phát sinh chủng loại phân tử sang các thông tin hoá thạch, chúng ta phải dựa vào một giả định quan trọng về thay đổi đã xảy ra ở mức phân tử như thế nào.

Đồng hồ phân tử

Chúng ta có nói ở phần trên rằng các nhà nghiên cứu ước tính tổ tiên chung của tất cả cây kiếm bạc ở Hawaii đã sống khoảng 5 triệu năm trước. Làm thế nào để có thể tính được như vậy? Họ dựa vào khái niệm **đồng hồ phân tử**, một chỉ tiêu để đo thời gian tuyệt đối của biến đổi tiến hoá dựa trên quan sát thấy một số gene và các vùng khác của các hệ gene tiến hoá với tốc độ dường như không đổi. Giả định trong đồng hồ phân tử là số lượng các đột biến thay thế nucleotide trong các gene cùng nguồn là tỷ lệ thuận với thời gian đã trôi qua từ khi loài phân nhánh khỏi tổ tiên chung (thời gian phân ly). Trong trường hợp các gene cận nguồn, số lượng các đột biến thay thế tỷ lệ thuận với thời gian diễn ra kể từ khi đột biến lặp gene xảy ra tạo nên các gene lặp.

Chúng ta có thể định cỡ đồng hồ phân tử của một gene có tốc độ tiến hoá bằng cách thiết lập đồ thị về mối quan hệ giữa số lượng các sai khác di truyền – ví dụ, các khác biệt về nucleotide, codon hoặc các sai khác về amino acid – với các số liệu về thời điểm phân nhánh tiến



▲ Hình 26.19 Đồng hồ phân tử cho các loài thú. Số lượng các đột biến tích lũy được trong 7 protein đã tăng theo thời gian theo một cách nhất quán cho hầu hết các loài thú. Ba điểm màu xanh là dẫn liệu của các loài linh trưởng, những loài có các protein tiến hoá chậm hơn protein của các loài thú khác. Thời gian phân ly của mỗi điểm dẫn liệu dựa trên các bằng chứng hoá thạch.

? Hãy dùng đồng hồ để ước lượng thời gian phân ly của thú với tổng 30 đột biến trong 7 protein.

hoá được xác định từ thông tin hoá thạch (**Hình 26.19**). Các đồ thị như vậy có thể được dùng để ước tính niên đại của các giai đoạn tiến hoá mà những niên đại này chúng ta không thể suy ra được từ thông tin hoá thạch, chẳng hạn như là nguồn gốc phát sinh của các cây kiếm bạc được thảo luận ở trên.

Chắc hẳn là không có một gene nào đánh dấu thời gian hoàn toàn chính xác. Trong thực tế, một vài phần của hệ gene đã tiến hoá với tốc độ không đều và khởi đầu hoàn toàn không giống kiểu đồng hồ. Và ngay cả các gene mà có vẻ thể hiện đồng hồ phân tử một cách đáng tin cậy cũng chỉ chính xác ở khía cạnh thống kê cho thấy một tốc độ đột biến trung bình khá đều đặn trong quá trình tiến hoá. Cùng với thời gian, có thể có sai số ngẫu nhiên dao động quanh tốc độ trung bình. Hơn thế, cùng một gene có thể tiến hoá với tốc độ khác nhau trong các nhóm sinh vật khác nhau nên cần thiết phải hiệu chỉnh và sử dụng đồng hồ phân tử một cách thận trọng. Cuối cùng, ngay trong số các gene có tốc độ thay đổi ổn định, thì tốc độ của đồng hồ có thể thay đổi nhiều từ gene này sang gene khác, một số gene tiến hoá nhanh hơn hàng triệu lần so với gene khác.

Học thuyết trung tính

Tính đều đặn của thay đổi cho phép chúng ta sử dụng một số gene làm đồng hồ phân tử làm xuất hiện khả năng là nhiều thay đổi trong các trình tự của những gene này là kết quả của phiêu bạt di truyền (xem Chương 23) và phần lớn các thay đổi là trung tính, không có lợi mà cũng chẳng có hại. Vào những năm 1960, Jack King và Thomas Jukes ở trường đại học California, Berkeley và Motoo Kimura ở Viện Di truyền học quốc gia Nhật Bản công bố bài báo về **thuyết trung tính**, cho rằng phần lớn biến đổi tiến hoá trong các gene và các protein không ảnh hưởng tới giá trị thích nghi và do đó không chịu ảnh hưởng của chọn lọc tự nhiên của Darwin. Kimura lưu ý rằng nhiều đột biến mới là có hại và sẽ bị loại bỏ nhanh chóng. Nhưng nếu phần lớn các đột biến còn lại là trung tính và ít hoặc không ảnh hưởng tới giá trị thích nghi thì tốc độ biến đổi phân tử hẳn phải đều đặn giống như đồng hồ. Các sai khác trong tốc độ đồng hồ đối với các gene khác nhau là hàm số của tầm quan trọng của từng gene.

Nếu trong một trình tự chính xác các amino acid mà một gene quy định là thiết yếu cho sự sống sót của sinh vật thì hầu hết các biến đổi đột biến sẽ có hại và chỉ số ít là trung tính. Kết quả là các gene như vậy chỉ thay đổi một cách chậm chạp. Nhưng nếu trình tự chính xác của các amino acid quy định tính trạng không mang tính quyết định với sự sống còn hoặc ít ảnh hưởng đến sức sống của sinh vật thì sẽ có ít các đột biến mới xảy ra trong gene đó là có hại và phần nhiều đột biến trong gene này là trung tính. Trong trường hợp này các gene thay đổi nhanh hơn trong quá trình tiến hoá.

Các khó khăn đối với đồng hồ phân tử

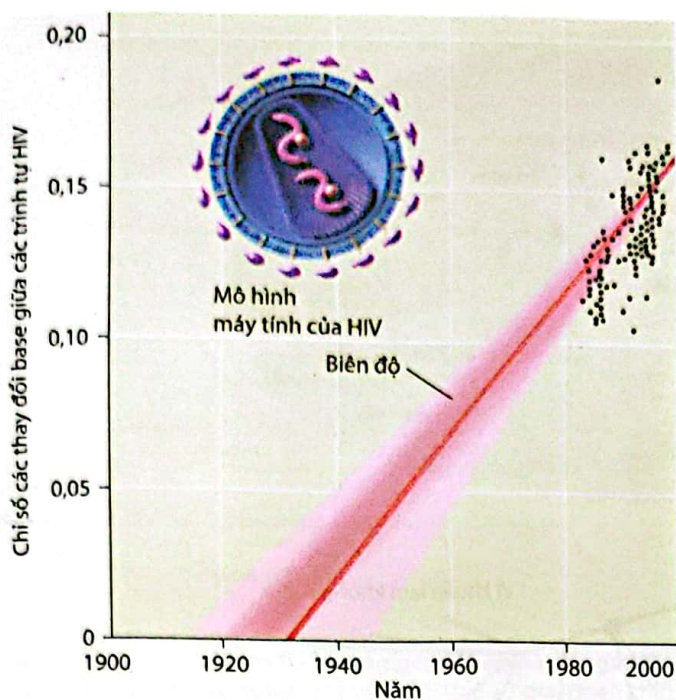
Thực ra, đồng hồ phân tử không hoạt động trơn tru như thuyết trung tính tiên đoán. Nhiều biểu hiện không đều hình như là kết quả của chọn lọc tự nhiên trong đó một vài thay đổi DNA thường có ưu thế hơn so với thay đổi (đột biến) khác. Kết quả là một số các nhà khoa học nghi ngờ tính hữu dụng của đồng hồ phân tử để xác định thời gian tiến hoá. Sự hoài nghi của họ là một phần của cuộc tranh luận rộng rãi về mức độ phổ biến mà biến dị di truyền trung tính cần tính đến đối với một vài kiểu đa dạng DNA. Đúng thế, có bằng chứng cho thấy rằng khoảng một nửa các sai khác amino acid trong protein của hai loài *Drosophila*, *D. simulans* và *D. yakuba* không phải là trung tính và là kết quả của chọn lọc tự nhiên định hướng. Nhưng do hướng của chọn lọc tự nhiên có thể thay đổi lặp đi lặp lại qua một thời gian dài (và vì thế có thể tính số trung bình), tuy nhiên một số gene chịu tác động của chọn lọc có thể dùng như các chỉ thị tương đối cho thời gian trôi qua.

Một vấn đề khác xuất hiện khi các nhà nghiên cứu thử mở rộng đồng hồ phân tử cho các khoảng thời gian ngoài thời gian được chứng minh trong hồ sơ hoá thạch. Cho dù có một số hoá thạch có tuổi trên 3 tỷ năm nhưng chúng thường rất hiếm. Một hồ sơ hoá thạch phong phú chỉ cách nay khoảng 550 triệu năm, nhưng đồng hồ phân tử có thể được sử dụng để xác định thời gian phân ly tiến hoá xảy ra một tỷ năm trước hoặc hơn. Các thông số niên đại ước tính này dựa trên giả định là đồng hồ hoạt động ổn định trong suốt thời gian tiến hoá. Các thống số ước tính bằng cách này là rất không đáng tin cậy.

Trong một số trường hợp, vấn đề này có thể được giải quyết bằng cách hiệu chỉnh đồng hồ phân tử với nhiều gene hơn là dùng đồng hồ của một gene hoặc cho số ít gene (như thường làm). Khi dùng nhiều gene, dao động trong tốc độ tiến hoá phụ thuộc vào chọn lọc tự nhiên hoặc vào các yếu tố khác mà những thay đổi này theo thời gian có thể tính trung bình được. Ví dụ, một nhóm các nhà nghiên cứu thiết kế đồng hồ phân tử cho tiến hoá của động vật có xương sống từ các dẫn liệu trình tự nucleotide đã được công bố cho 685 gene trong nhân tế bào. Cho dù trải qua một thời kỳ dài (gần 600 triệu năm) và thực tế là chọn lọc tự nhiên chắc hẳn đã tác động đến một số các gene này, nhưng các thông số ước tính dựa trên đồng hồ phân tử về thời điểm phân ly rất gần với các thông số ước tính dựa trên các bằng chứng hoá thạch.

Ứng dụng đồng hồ phân tử: Nguồn gốc của HIV

Các nhà nghiên cứu ở Phòng thí nghiệm quốc gia Los Alamos ở New Mexico đã dùng đồng hồ phân tử để tìm thời điểm mà HIV lây nhiễm sang người. Phân tích phát sinh chủng loại cho thấy HIV, virus gây bệnh AIDS, có dòng dõi từ các virus gây nhiễm cho chimpanzee (tinh



▲ Hình 26.20 Xác định thời gian xuất hiện HIV-1M nhờ đồng hồ phân tử. Nhiều điểm dữ liệu ở góc phải phía trên của biểu đồ này dựa trên các trình tự DNA của gene đặc hiệu cho HIV trong mẫu máu lấy từ nhiều người bệnh ở các thời điểm đã biết khác nhau. Nếu chúng ta kéo dài đường thẳng chỉ tốc độ đột biến ổn định tương đối đã xảy ra trong các gene này trong những năm 1980 đến những năm 1990 lùi về khoảng thời gian trước đó, thì đường thẳng của chúng ta cắt trục hoành của đồ thị vào những năm 1930.

ting) và các linh trưởng khác. (Các virus này không gây một bệnh tương tự như bệnh AIDS nào ở vật chủ không phải người). HIV đã xâm nhập vào người từ khi nào? Câu trả lời thật không đơn giản vì virus đã lan sang người không phải một lần.

Tính đa nguồn gốc của HIV được phản ánh ở sự đa dạng của các chủng (các kiểu di truyền) virus này. Vật liệu di truyền của HIV là RNA, và cũng giống như các virus RNA khác, nó biến đổi nhanh chóng. Chủng phân bố rộng rãi nhất ở người là HIV-1M. Để tìm ra trường hợp bị nhiễm HIV-1M sớm nhất, các nhà nghiên cứu đã so sánh các mẫu virus lấy từ nhiều thời điểm của dịch bệnh, có cả một mẫu từ 1959. Một so sánh các trình tự gene cho thấy virus này đã tiến hoá theo kiểu đồng hồ từ 1959 (Hình 26.20). Bằng cách ngoại suy từ đồng hồ phân tử của chúng, các nhà nghiên cứu kết luận rằng chủng HIV-1M được truyền lần đầu sang người trong những năm 1930.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 26.5

1. Đồng hồ phân tử là cái gì? Điều gì định khi sử dụng đồng hồ phân tử là gì?
2. Giải thích tại sao có nhiều thay đổi base có thể xảy ra trong DNA mà vẫn không có tác động đến giá trị thích ứng của một sinh vật.
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Giả thiết rằng đồng hồ phân tử cho thấy hai taxon đã phân ly 80 triệu năm trước, nhưng các bằng chứng hoá thạch mới cho thấy các taxon này đã phân ly ít nhất 120 triệu năm trước. Giải thích điều này có thể đã xảy ra như thế nào.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 26.6

Thông tin mới tiếp tục tu chỉnh hiểu biết của chúng ta về cây sự sống

Phát hiện ra loài chân vảy được giới thiệu trên Hình 26.1 đã tiến hoá từ một nhánh khác của thân lùn không chân chứ không phải là rắn là một ví dụ cho thấy hệ thống học đã được dùng để tái thiết lập mối quan hệ tiến hoá của các dạng sống khác nhau như thế nào. Trong các thập niên gần đây, nhờ hệ thống học phân tử, chúng ta đã hiểu thấu được ngay cả các nhánh sâu nhất (sớm nhất) của cây sự sống.

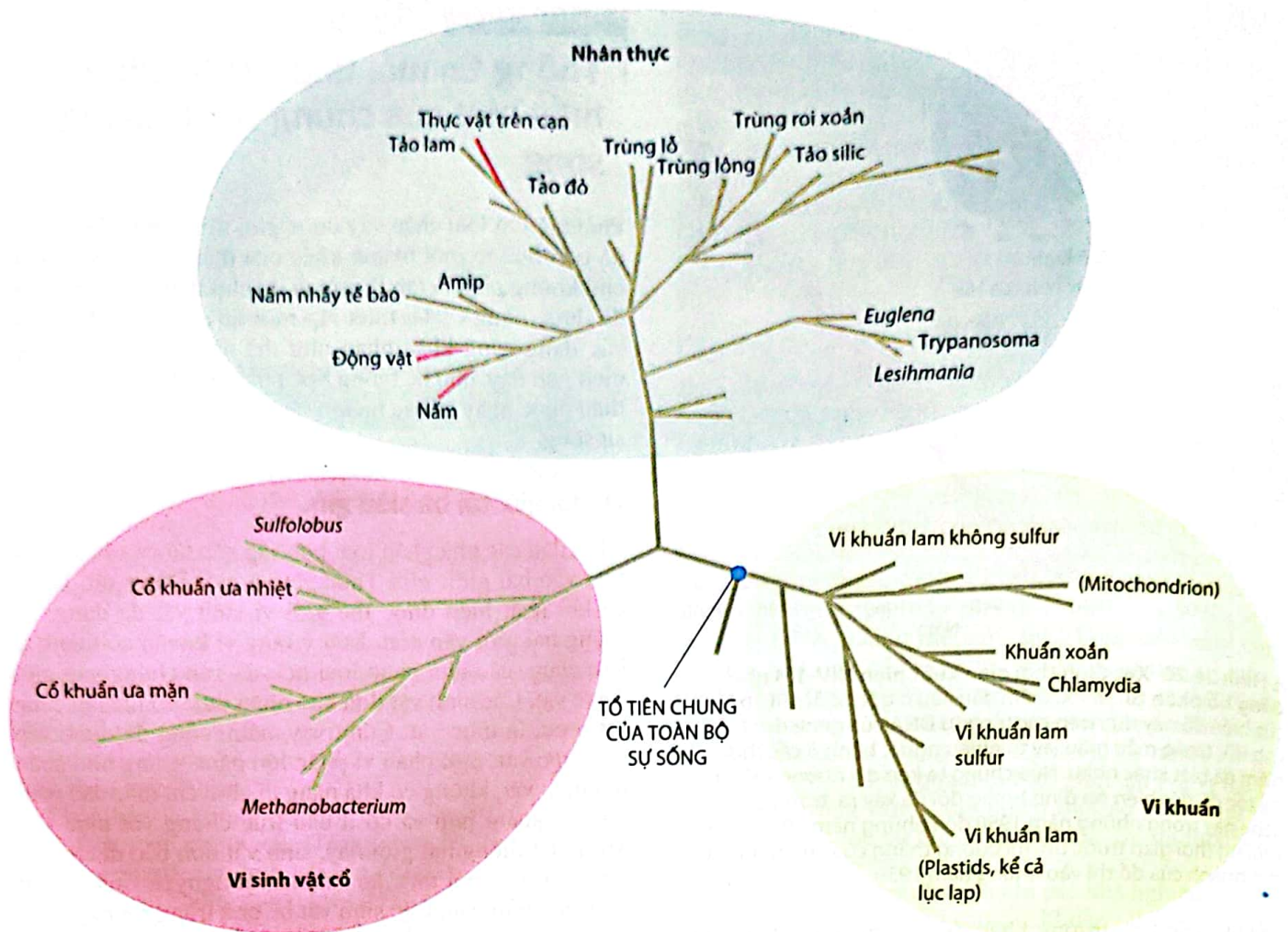
Từ hai giới tới ba siêu giới

Khởi đầu các nhà phân loại học sắp xếp tất cả các loài đã biết vào hai giới: giới Thực vật và giới Động vật. Ngay cả khi phát hiện được thế giới vi sinh vật đa dạng, hệ thống hai giới vẫn còn. Lưu ý rằng vi khuẩn có thành tế bào cứng, các nhà phân loại học đã xếp chúng vào giới Thực vật. Các sinh vật đơn bào nhân thực có lục lạp cũng được coi là thực vật. Cũng vậy, nấm, cũng đã được xếp vào thực vật, một phần vì phần lớn nấm, giống như phần lớn thực vật, không có khả năng di chuyển, mặc dầu nấm không quang hợp và có ít cấu trúc chung với thực vật. Trong hệ thống hai giới này, sinh vật đơn bào di chuyển được và tiêu hoá thức ăn - động vật nguyên sinh - được xếp vào động vật. Các sinh vật bé như trùng roi *Euglena*, vừa di chuyển được lại vừa có khả năng quang hợp, được các nhà thực vật học và động vật học đều coi là của mình, xếp vào cả hai giới.

Các sơ đồ phân loại nhiều hơn hai giới không được chấp nhận rộng rãi cho đến cuối những năm 1960, khi mà nhiều nhà sinh học chấp nhận hệ thống 5 giới: giới Khởi sinh (Monera, các nhân sơ), Nguyên sinh (Protista, một giới đa dạng gồm chủ yếu các sinh vật đơn bào), Thực vật, Nấm và Động vật. Hệ thống này nêu bật sự khác biệt cơ bản giữa hai kiểu tế bào, tế bào nhân sơ và tế bào nhân thực và đặt nhân sơ tách khỏi tất cả nhân thực bằng cách xếp chúng vào một giới riêng, giới Khởi sinh (Monera).

Tuy nhiên, không lâu sau khi chấp nhận rộng rãi cách tiếp cận 5 giới, phát sinh chủng loại dựa trên các dữ liệu di truyền bắt đầu phát hiện ra có vấn đề cơ bản đối với hệ thống này: Một số sinh vật nhân sơ có sai khác giữa chúng với nhau nhiều hơn là sai khác giữa chúng với sinh vật nhân thực. Khó khăn này đã dẫn các nhà sinh học tới chấp nhận hệ thống 3 siêu giới (domain). Ba siêu giới: Vi khuẩn (Bacteria), Vi sinh vật cổ (Archaea) và Nhân thực (Eukarya) là bậc phân loại cao hơn bậc giới. Tính đúng đắn của các siêu giới này hiện nay được khẳng định bằng nhiều công trình nghiên cứu phân tích gần 100 hệ gene đã được giải trình tự trong số hàng trăm hệ gene đã được giải trình tự hoàn toàn.

Siêu giới Vi khuẩn chứa hầu hết các sinh vật nhân sơ hiện biết, bao gồm các vi khuẩn có quan hệ họ hàng gần gũi với lục lạp và ty thể. Siêu giới thứ hai, vi sinh vật cổ là một nhóm sinh vật nhân sơ đa dạng sống trong một phổ rộng các môi trường khác nhau. Một số vi sinh vật



▲ Hình 26.21 Ba siêu giới của sự sống. Dựa trên các trình tự gene rRNA, tất cả sinh vật có thể được nhóm lại trong 3 siêu giới. Chiều dài của mỗi nhánh tỷ lệ với số biến đổi di truyền trong mỗi nhánh. (Để đơn giản hoá sơ đồ, chỉ một vài nhánh được ghi tên.) Trong sơ đồ này các nhánh trong Nhân thực mà chủ yếu là sinh vật đa bào (thực vật, nấm và động vật) được vẽ màu đỏ. Tất cả các nhánh khác gồm các sinh vật đơn bào hoặc phần lớn là đơn bào.

? Dựa trên sơ đồ này siêu giới nào đã phân ly đầu tiên? Siêu giới nào là siêu giới chị em với Nhân thực?

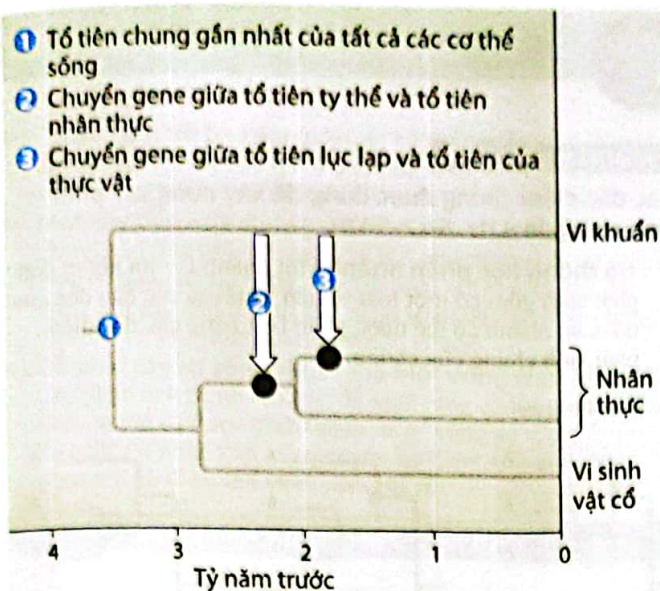
có thể dùng dung hiđro làm nguồn năng lượng và số khác thì dùng nguồn năng lượng chính là các chất khí tự nhiên được tìm thấy khắp nơi trong lớp vỏ của Trái Đất. Như các bạn sẽ đọc trong Chương 27, vi khuẩn khác với vi sinh vật cổ ở nhiều đặc điểm về sinh lý, hoá sinh và cấu trúc. Siêu giới thứ ba, Nhân thực, gồm tất cả các sinh vật có tế bào chứa nhân điển hình. Siêu giới này gồm nhiều nhóm sinh vật đơn bào (xem Chương 28), cũng như thực vật đa bào (Chương 29-30), nấm (Chương 31) và động vật (Chương 32-34). **Hình 26.21** giới thiệu một cây phát sinh chủng loại thích hợp cho 3 siêu giới và nhiều nhánh trong mỗi siêu giới.

Hệ thống 3 siêu giới làm nổi bật thực tế là nhiều sinh vật trong lịch sử sự sống là đơn bào. Hai siêu giới nhân sơ gồm toàn bộ các sinh vật đơn bào và ngay trong Nhân thực chỉ có các nhánh vẽ màu đỏ (thực vật, nấm và động vật) là sinh vật đa bào thống trị. Về 5 giới mà trước đây

được các nhà phân loại học thừa nhận, phần lớn các nhà sinh học tiếp tục chấp nhận Thực vật, Nấm và Động vật, nhưng không chấp nhận giới Khởi sinh (Monera) và giới Nguyên sinh vật (Protista). Giới Monera không còn được dùng do đã được chia thành hai siêu giới. Như sẽ thấy trong Chương 28, giới Nguyên sinh vật cũng được chia nhỏ vì nó là nhóm đa phát sinh, gồm có các thành viên có quan hệ họ hàng gần với thực vật, nấm và động vật hơn là với các nguyên sinh vật khác.

Một cây tiến hoá chung cho toàn bộ sinh vật

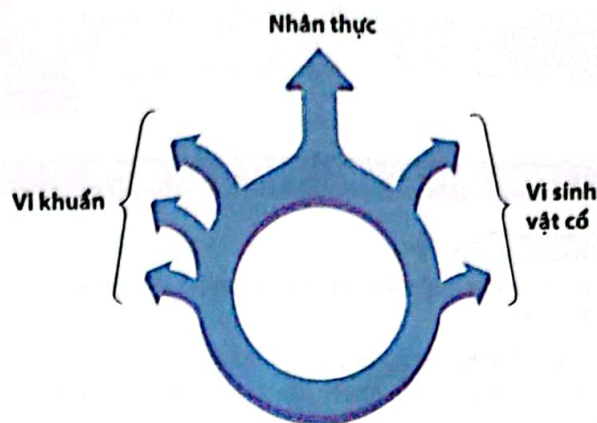
Quan hệ tiến hoá được giới thiệu trên Hình 26.21 có thể được tóm tắt trong một cây đơn giản hơn (**Hình 26.22**). Trong cây này, nhánh rẽ lớn thứ nhất trong lịch sử của sự sống đã xảy ra khi vi khuẩn phân ly khỏi các sinh vật khác. Nếu cây này đúng, nhân thực và vi sinh vật cổ có quan hệ họ hàng gần hơn so với vi khuẩn.



▲ **Hình 26.22** Vai trò của truyền gene theo hàng ngang trong lịch sử của sự sống. Cây này giới thiệu 2 giai đoạn chính xảy ra việc truyền gene theo hàng ngang, thời điểm chuyển đổi chưa được xác định chính xác. Được biết rằng nhiều lần truyền gene như vậy đã từng xảy ra.

Xây dựng lại cây sự sống này dựa chủ yếu vào việc so sánh trình tự của các gene mã hoá cho các loại RNA của ribosome. Do chỗ các ribosome là nền tảng cho sự hoạt động của tế bào, nên các gene rRNA đã tiến hoá chậm đến mức mà các tương đồng giữa các sinh vật có quan hệ xa nhau vẫn còn có thể phát hiện được, làm cho các gene này rất có ích cho xác định các quan hệ tiến hoá giữa các nhánh xa xưa của lịch sử sự sống. Tuy nhiên, các gene khác bộc lộ một nhóm khác của các mối quan hệ. Ví dụ, các nhà nghiên cứu đã tìm thấy nhiều gene ảnh hưởng đến trao đổi chất của nấm men (một sinh vật nhân thực đơn bào) giống với các gene trong siêu giới Vi khuẩn hơn là so với các gene trong siêu giới Vi sinh vật cổ, một phát hiện chứng tỏ rằng sinh vật nhân thực có thể chia sẻ tổ tiên chung gần vi khuẩn hơn là với vi sinh vật cổ.

So sánh các hệ gene hoàn chỉnh từ 3 siêu giới cho thấy đã từng có các di chuyển đáng kể của các gene giữa các sinh vật trong các siêu giới khác nhau (xem Hình 26.22). Việc chuyển gene như vậy được tiến hành nhờ **truyền gene theo hàng ngang**, quá trình mà các gene được chuyển từ một hệ gene này tới một hệ gene khác qua cơ chế tương tự như trao đổi các yếu tố di truyền di động (transposable element) hoặc các plasmid, qua nhiễm virus (xem Chương 19) và có thể cả dung hợp các sinh vật. Một số các nhà sinh vật học giả thuyết rằng sinh vật nhân thực đầu tiên có thể đã xuất hiện nhờ dung hợp giữa một vi khuẩn tổ tiên với một vi sinh vật cổ tổ tiên. Do chỗ các cây phát sinh chủng loại dựa trên giả định rằng các gene đã được chuyển theo hàng dọc từ thế hệ trước sang thế hệ sau, hiện tượng truyền gene theo hàng ngang như thế giúp giải thích vì sao các cây tiến hoá chung được xây dựng bằng việc sử dụng các gene khác nhau có thể cho các kết quả không nhất quán.



▲ **Hình 26.23** Vòng tròn sự sống. Trong giả thuyết này các sinh vật đầu tiên hình thành một "vòng tròn sự sống" nhờ truyền gene theo hàng ngang. Ba siêu giới (Vi khuẩn, Vi sinh vật cổ và Nhân thực) rút cuộc đều xuất hiện từ vòng này để từ đó khởi phát đa dạng lớn lao của sự sống như hiện nay.

Có phải cây sự sống thực ra là một vòng tròn không?

Một số các nhà khoa học bàn luận rằng chuyển đổi các gene ngang đã từng phổ biến đến mức có thể coi lịch sử buổi đầu của sự sống phải được thể hiện như một mạng phức tạp các nhánh liên kết chứ không phải là một cây chia nhánh lưỡng phân đơn giản như cây thể hiện trên Hình 26.22. Một số các nhà khoa học khác đề xuất rằng quan hệ của các sinh vật đầu tiên tốt nhất là thể hiện bằng một vòng tròn chứ không phải một cây (**Hình 26.23**). Trong một phân tích dựa trên hàng trăm gene, các nhà nghiên cứu này giả thuyết rằng nhân thực đã xuất hiện bằng cách nội cộng sinh giữa một vi khuẩn sớm và một vi sinh vật cổ sớm. Nếu điều đó đúng thì sinh vật nhân thực có quan hệ họ hàng gần gũi với đồng thời cả vi khuẩn và vi sinh vật cổ, một quan hệ tiến hoá không thể thể hiện bằng cây sự sống mà thể hiện bằng *vòng tròn sự sống*.

Cho dù các nhà khoa học tiếp tục bàn cãi về bước đầu tiên trong lịch sử sự sống nên thể hiện tốt nhất như thế nào, dưới dạng cây, dạng vòng hay dạng lưới phức tạp, trong các thập niên gần đây đã có nhiều phát hiện lý thú về các sự kiện tiến hoá mà sớm hay muộn cũng được xử lý. Chúng ta sẽ khai thác phát hiện này trong các chương còn lại của Phần 5 này, bắt đầu từ các cư dân sớm nhất của Trái Đất là các sinh vật nhân sơ.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 26.6

1. Vì sao giới Khởi sinh (Monera) không còn được coi là một taxon hợp lý?
2. Giải thích vì sao phát sinh chủng loại dựa trên các gene khác nhau có thể cho các sơ đồ phân nhánh khác nhau của cùng một cây sự sống.
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Hãy vẽ 3 cây phân nhánh lưỡng phân có thể có để giới thiệu các quan hệ tiến hoá của 3 siêu giới Vi khuẩn, Vi sinh vật cổ và Nhân thực. Hai trong 3 cây này đã được xác minh bằng các dẫn liệu di truyền. Liệu cây thứ ba rồi cũng có thể được chứng minh không? Giải thích câu trả lời của bạn.

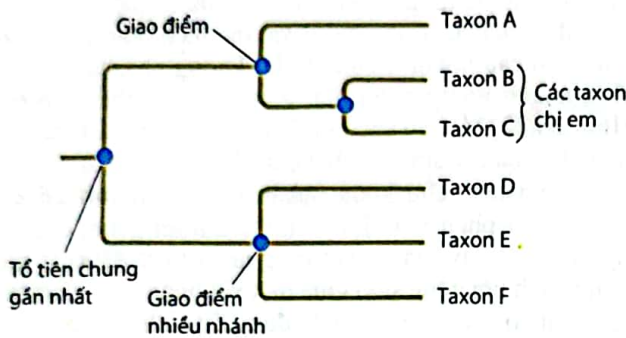
Câu trả lời có trong Phụ lục A.

TÓM TẮT CÁC KHÁI NIỆM THEN CHỐT

KHÁI NIỆM 26.1

Phát sinh chủng loại thể hiện các quan hệ tiến hoá (tr. 537-540)

- ▶ **Tên gọi hai từ** Trong hệ thống Linnaeus các sinh vật được gọi bằng tên hai từ: tên chi và tính từ chỉ tên loài.
- ▶ **Phân loại theo thứ bậc** Linnaeus đã giới thiệu một hệ thống chính quy để sắp xếp các loài thành nhóm trong các thứ bậc lớn dần: các chi gần nhau được xếp trong cùng họ, các họ trong các bộ, các bộ trong các lớp, các lớp trong các ngành, các ngành trong các giới, và (gần đây hơn) các giới trong các siêu giới.
- ▶ **Liên kết phân loại với phát sinh chủng loại** Các nhà hệ thống học thể hiện các quan hệ tiến hoá như các cây phát sinh chủng loại phân nhánh. Một số nhà hệ thống học đề xuất rằng phân loại cần dựa hoàn toàn vào quan hệ tiến hoá.



- ▶ **Chúng ta có thể và không thể nhận biết điều gì từ các cây phát sinh chủng loại** Trừ khi chiều dài của nhánh tỷ lệ với thời gian hoặc với biến đổi di truyền, còn không - Cây phát sinh chủng loại chỉ cho biết các kiểu hậu duệ mà thôi.
- ▶ **Ứng dụng của các cây phát sinh chủng loại** Nhiều thông tin về một loài có thể giúp ta hiểu được lịch sử tiến hoá của nó. Do đó, phát sinh chủng loại có giá trị ứng dụng rất rộng.

KHÁI NIỆM 26.2

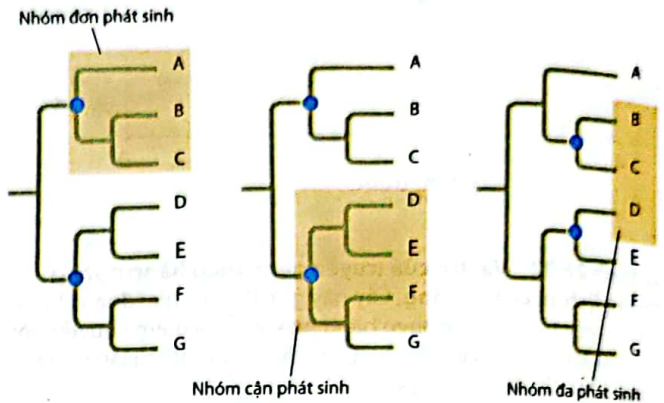
Phát sinh chủng loại được suy ra từ các dẫn liệu hình thái và phân tử (tr. 540-542)

- ▶ **Tương đồng về hình thái và phân tử** Các sinh vật chia sẻ các đặc điểm hình thái hoặc trình tự DNA rất giống nhau có khả năng có quan hệ họ hàng gần gũi nhau hơn là so với các sinh vật có cấu trúc và các trình tự di truyền khác xa nhau.
- ▶ **Phân biệt tương đồng với tương tự** Đặc điểm tương đồng (sự giống nhau do di truyền từ tổ tiên) cần được phân biệt với đặc điểm tương tự (giống nhau do tiến hoá đồng quy).
- ▶ **Đánh giá các đặc điểm tương đồng phân tử** Các chương trình máy tính được sử dụng để xếp thẳng hàng các trình tự acid nucleic đem so sánh và để phân biệt các tương đồng phân tử với những trình tự giống nhau ngẫu nhiên giữa các taxon đã phân ly từ lâu trước đó.

KHÁI NIỆM 26.3

Các đặc điểm chung được dùng để xây dựng cây phát sinh chủng loại (tr. 542-548)

- ▶ **Hệ thống học phân nhánh** Một nhánh là một nhóm đơn phát sinh gồm có một loài tổ tiên và tất cả các hậu duệ của nó. Các nhánh có thể được phân biệt bằng các đặc điểm phát sinh chung của chúng.



- ▶ **Cây phát sinh chủng loại có chiều dài các nhánh khác nhau** Chiều dài các nhánh có thể được vẽ tỷ lệ với số lượng các biến đổi tiến hoá hoặc với thời gian tiến hoá.
- ▶ **Tiết kiệm tối đa và khả năng cao nhất** Trong chủng loại phát sinh, cây xây dựng theo nguyên lý tiết kiệm tối đa là cây đòi hỏi ít biến đổi tiến hoá nhất. Cây xây dựng theo nguyên lý khả năng cao nhất là cây dựa trên kiểu các biến đổi có khả năng xảy ra cao nhất.
- ▶ **Các cây phát sinh chủng loại là những giả thuyết** Các giả thuyết phát sinh chủng loại được chứng minh tốt nhất phải phù hợp với hàng loạt các dẫn liệu khác nhau.

KHÁI NIỆM 26.4

Lịch sử tiến hoá của một sinh vật được thể hiện trong hệ gene của nó (tr. 548-549)

- ▶ **Lập gene và các họ gene** Các gene cùng nguồn là các gene tương đồng có trong các loài khác nhau do được di truyền trong quá trình hình thành loài. Các gene căn nguồn xuất hiện do lặp đoạn trong một hệ gene và có thể phân ly trong một nhánh, thường để bổ sung các chức năng mới.
- ▶ **Tiến hoá của hệ gene** Những loài có quan hệ họ hàng xa thường có các gene cùng nguồn. Các sinh vật có mức độ phức tạp khác nhau chỉ khác biệt nhau rất ít về số lượng gene chứng tỏ các gene là đa năng và một gene có thể có nhiều chức năng.

KHÁI NIỆM 26.5

Đồng hồ phân tử giúp lần ra được thời gian tiến hoá (tr. 549-551)

- ▶ **Đồng hồ phân tử** Các trình tự base của một vài vùng của DNA thay đổi với tốc độ dường như không đổi đủ để giúp chúng ta xác định được thời điểm của các giai đoạn tiến hoá trong quá khứ. Các gene khác thay đổi theo cách khó thể dự đoán được.
- ▶ **Ứng dụng đồng hồ phân tử: Nguồn gốc của HIV** Phân tích một đồng hồ phân tử chứng tỏ rằng dòng phổ biến nhất của HIV xâm nhập vào người từ linh trưởng trong những năm 1930.

KHÁI NIỆM 26.6

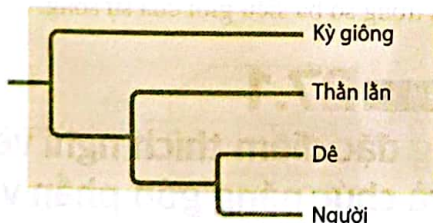
Thông tin mới tiếp tục tu chính hiểu biết của chúng ta về cây sự sống (tr. 551-553)

- ▶ **Từ hai giới tới ba siêu giới** Các hệ thống phân loại trước đây đã mở đường cho quan điểm hiện nay về cây sự sống gồm 3 siêu giới lớn: Vi khuẩn, Vi sinh vật cổ và Nhân thực.
- ▶ **Một cây tiến hoá chung cho toàn bộ sinh vật** Phát sinh chủng loại dựa trên các gene rRNA cho thấy sinh vật nhân thực có quan hệ họ hàng gần gũi nhất với vi sinh vật cổ, trong khi các dẫn liệu từ các gene khác lại cho thấy chúng có quan hệ họ hàng gần hơn với vi khuẩn.
- ▶ **Có phải cây sự sống thực ra là một vòng tròn không?** Các phân tích di truyền học đề xuất rằng các sinh vật sớm nhất có thể đã được hình thành một "vòng sự sống" trong đó sinh vật nhân thực có quan hệ họ hàng gần gũi như nhau với cả vi khuẩn và vi sinh vật cổ.

KIỂM TRA KIẾN THỨC CỦA BẠN

TỰ KIỂM TRA

1. Trên Hình 26.4, taxon nào bắt nguồn từ cùng tổ tiên chung tương đương với Canidae?
 - a. Felidae
 - b. Mustelidae
 - c. CRNAivora
 - d. Canis
 - e. Lutra
2. Ba loài hiện sống X, Y và Z chia sẻ một tổ tiên chung T, cùng với các loài đã bị tuyệt chủng U và V. Một nhóm bao gồm các loài T, X, Y và Z tạo thành
 - a. một taxon hợp thức.
 - b. một nhánh đơn phát sinh.
 - c. một thành viên trong nhóm mà loài U là thành viên ngoài nhóm.
 - d. một nhóm cận phát sinh.
 - e. một nhóm đa phát sinh.
3. Khi so sánh chim và thú, có 4 chi là
 - a. một đặc điểm tổ tiên chung.
 - b. một đặc điểm phát sinh chung.
 - c. một đặc điểm có ích để phân biệt chim và thú.
 - d. một ví dụ về tương tự hơn là tương đồng.
 - e. một đặc điểm có ích để phân biệt các loài chim.
4. Dựa trên cây phát sinh này, câu nào trong số các câu dưới là không chính xác?



- a. Nhánh dẫn tới kỳ giông là nhánh đầu tiên phân ly khỏi các nhánh khác.
 - b. Kỳ giông là nhóm chị em của nhóm bao gồm thằn lằn, dê và người.
 - c. Kỳ giông là nhóm có quan hệ gần gũi với dê cũng như với người.
 - d. Thằn lằn có quan hệ gần gũi với kỳ giông hơn là với người.
 - e. Nhóm được đánh dấu là nhóm cận phát sinh.
5. Nếu bạn dùng hệ thống học phân nhánh để xây dựng cây phát sinh chủng loại của họ mèo, tốt nhất là dùng loài nào sau đây làm thành viên ngoài nhóm?
 - a. sư tử
 - b. mèo nhà
 - c. chó sói
 - d. báo
 - e. hổ

6. Chiều dài tương đối của hai nhánh lưỡng cư và chuột trong phát sinh chủng loại giới thiệu trên Hình 26.12 cho thấy
 - a. lưỡng cư xuất hiện trước chuột.
 - b. chuột xuất hiện trước lưỡng cư.
 - c. các gene của lưỡng cư và chuột có chỉ các đồng dạng ngẫu nhiên.
 - d. các gene tương đồng đã tiến hoá chậm hơn ở chuột.
 - e. các gene tương đồng đã tiến hoá nhanh hơn ở chuột.
7. Để áp dụng nguyên tắc tiết kiệm tối đa trong xây dựng cây phát sinh chủng loại,
 - a. cần chọn cây dựa trên giả định rằng tất cả các thay đổi tiến hoá đều có khả năng ngang nhau.
 - b. cần chọn cây mà các điểm phân nhánh dựa trên càng nhiều đặc điểm phát sinh chung càng tốt.
 - c. cần chọn các cây phát sinh chủng loại chỉ dựa trên thông tin hoá thạch, vì sẽ cho các lý giải đơn giản nhất về tiến hoá.
 - d. chọn cây thể hiện các biến đổi tiến hoá ít nhất trong các trình tự DNA hoặc trong hình thái.
 - e. chọn cây có ít điểm phân nhánh nhất.

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

LIÊN HỆ VỚI TIẾN HOÁ

8. Darwin đã cho rằng xem xét các loài có họ hàng gần gũi của một loài có thể biết được loài tổ tiên của chúng trông ra sao. Đề xuất của Darwin đã lường trước các phương pháp hiện nay như phát sinh chủng loại đồng dạng và dùng thành viên ngoài nhóm trong phân tích quan hệ phát sinh phân nhánh như thế nào?

TÌM HIỂU KHOA HỌC

9. **HÃY VẼ** (a) Vẽ một cây phát sinh chủng loại dựa trên 5 đặc điểm đầu tiên của bảng cho ở dưới. Hãy đánh dấu trên cây để chỉ nơi (những nơi) xuất hiện từng đặc điểm trong các đặc điểm đó. (b) Chấp nhận rằng cá ngừ và cá heo là hai loài chị em, hãy vẽ cây phát sinh chủng loại phù hợp, giữ mọi quan hệ tiến hoá khác giống như trong cây thứ nhất. Đánh dấu trên cây để chỉ nơi (những nơi) xuất hiện từng đặc điểm trong 6 đặc điểm ghi trong bảng. (c) Có bao nhiêu biến đổi tiến hoá đã có trong mỗi cây? Cây nào là cây xây dựng theo nguyên lý tiết kiệm tối đa?

Đặc điểm	CÁC LOÀI						
	Cá lưỡng tiêm (thành viên ngoài nhóm)	Cá bầm	Cá ngừ	Kỳ giông	Rùa	Báo	Cá heo
Cột xương sống	0	1	1	1	1	1	1
Hàm khớp	0	0	1	1	1	1	1
Bốn chi	0	0	0	1	1	1	1
Trứng có màng ối	0	0	0	0	1	1	1
Sữa	0	0	0	0	0	1	1
Vây lưng	0	0	1	0	0	0	1

* Cho dù cá heo trưởng thành chỉ có rõ hai chi (các vây ngực), phôi của nó còn có hai nhú chi phía sau nên có tất cả bốn chi.