

24

Nguồn gốc các loài



▲ Hình 24.1 Con chim không có khả năng bay này đến quần đảo Galápagos bằng cách nào?

CÁC KHÁI NIỆM THEN CHỐT

- 24.1 Khái niệm loài sinh học nhấn mạnh đến sự cách ly sinh sản
- 24.2 Hình thành loài có thể xảy ra khi có hoặc không có sự cách ly địa lý
- 24.3 Các vùng lai cung cấp cơ hội nghiên cứu các yếu tố gây nên sự cách ly sinh sản
- 24.4 Hình thành loài có thể xảy ra nhanh hoặc chậm và có thể do thay đổi trong một vài hoặc nhiều gene

TỔNG QUAN

Đó là “Bí mật của các bí mật”

Darwin đến quần đảo Galápagos với ham muốn thám hiểm địa mạo của quần đảo mới nhô lên từ đáy biển. Ông đã biết những đảo núi lửa này, mặc dù về địa chất là khá trẻ, nhưng có rất nhiều loài động, thực vật không được tìm thấy ở nơi nào khác trên thế giới (Hình 24.1). Sau này, Darwin nhận thấy những loài này, giống như các đảo, là tương đối mới. Ông đã viết trong nhật ký của mình: “Cả về không gian lẫn thời gian, chúng tôi đã được chứng kiến một sự thực dường như quá rõ ràng - đó là điều bí mật của các bí mật- sự xuất hiện đầu tiên của những sinh vật mới trên Trái Đất.”

“Bí mật của các bí mật” đã quyến rũ Darwin là sự **hình thành loài**, quá trình nhờ đó một loài được tách thành hai hoặc nhiều loài. Sự hình thành loài đã làm mê hoặc Darwin (và nhiều nhà sinh học) vì nó chính là nguyên nhân dẫn đến sự đa dạng rất lớn của sự sống. Hình thành loài được lặp đi lặp lại làm xuất hiện các loài mới từ các loài có trước. Hình thành loài không chỉ giải thích sự khác biệt giữa các loài mà còn giải thích sự giống nhau giữa chúng (sự thống nhất của sự sống). Khi một loài được tách thành hai hoặc nhiều loài thì những loài mới hình thành này sẽ giống nhau về nhiều tính trạng vì chúng được bắt nguồn từ một loài tổ tiên chung. Ví dụ, sự giống nhau về DNA chứng tỏ rằng loài chim cốc không

biết bay (*Phalacrocorax harrisi*) trong Hình 24.1 có họ hàng thân thuộc với loài chim cốc biết bay được tìm thấy ở bờ biển tây nam châu Mỹ. Điều này chứng tỏ rằng chim cốc không biết bay có thể được bắt nguồn từ loài chim cốc tổ tiên đã di cư từ đất liền ra quần đảo Galápagos.

Hình thành loài cũng hình thành nên cầu nối khái niệm giữa tiến hoá nhỏ, sự biến đổi tần số allele trong một quần thể theo thời gian, và tiến hoá lớn, kiểu tiến hoá rộng lớn trong một khoảng thời gian dài. Ví dụ, sự thay đổi tiến hoá lớn là nguồn gốc của các nhóm mới các sinh vật, như động vật có vú hoặc thực vật có hoa, qua một dãy các sự kiện hình thành loài. Chúng ta đã xem xét các cơ chế tiến hoá nhỏ (đột biến, chọn lọc tự nhiên, phiêu bạt di truyền, và dòng gene) ở Chương 23, và chúng ta sẽ trở lại với tiến hoá lớn trong Chương 25. Trong chương này, chúng ta sẽ thám hiểm “cầu nối” – các cơ chế hình thành loài mới từ các loài có trước. Tuy nhiên, trước tiên, chúng ta cần hiểu cái mà chúng ta thực sự ám chỉ khi chúng ta nói về “loài”.

KHÁI NIỆM

24.1

Khái niệm loài sinh học nhấn mạnh đến sự cách ly sinh sản

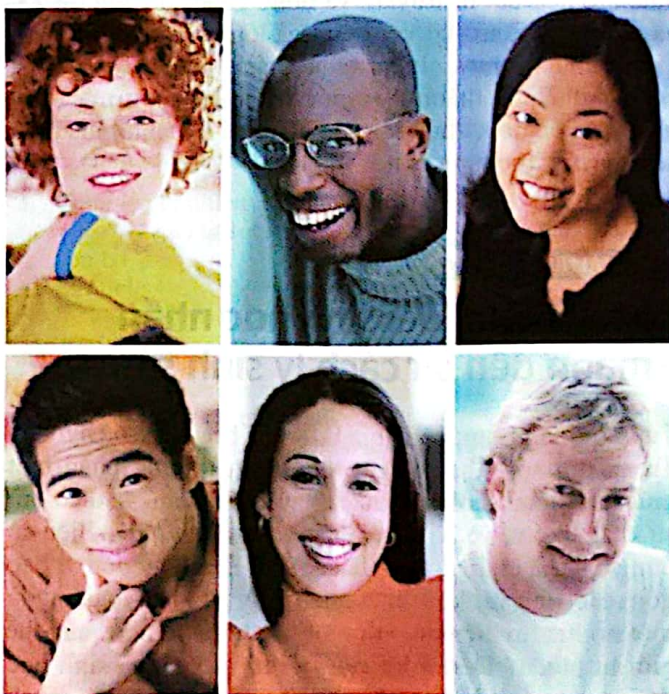
Từ *loài* tiếng Latin có nghĩa là “loại” hoặc “vẻ bề ngoài”. Trong đời sống hàng ngày, chúng ta thường phân biệt giữa các “loại” sinh vật khác nhau - ví dụ chó và mèo - từ sự khác biệt về vẻ bề ngoài của chúng. Tuy nhiên, liệu có đúng cái mà chúng ta gọi là các loài là những đơn vị bao gồm các sinh vật khác biệt nhau, hay sự phân loại này là một nỗ lực tùy tiện đối với một trật tự cứng nhắc của thế giới tự nhiên? Để trả lời câu hỏi này, các nhà sinh học thường so sánh không chỉ các đặc điểm hình thái (hình dạng cơ thể) của các nhóm sinh vật khác nhau mà còn so sánh sự khác biệt ít rõ ràng hơn trong sinh lý, hoá sinh, và các trình tự DNA. Các kết quả nói chung khẳng định rằng các loài khác biệt rõ rệt về hình thái quả thực là những nhóm riêng biệt, với nhiều đặc điểm khác nhau ngoài các khác biệt về hình thái.

Khái niệm loài sinh học

Định nghĩa chính về loài được sử dụng trong cuốn sách này có liên quan đến **khái niệm loài sinh học**. Theo khái niệm này, như đã được nhà sinh học Ernst Mayer mô tả vào năm 1941, **loài** là một nhóm các quần thể bao gồm các cá thể có khả năng giao phối với nhau trong tự nhiên và sản sinh ra đời con hữu thụ, có sức sống - nhưng không có khả năng tạo ra đời con hữu thụ, có sức sống khi giao phối với các thành viên của các nhóm khác tương tự như vậy (**Hình 24.2**). Bởi vậy, các thành viên của một loài sinh học đều tương thích về sinh sản, ít nhất cũng là về tiềm năng. Ví dụ, tất cả mọi người đều thuộc về một loài.



(a) Sự giống nhau giữa các loài khác nhau. Sáo Bắc Mỹ phương đông (*Sturnella magna*, bên trái) và sáo Bắc Mỹ phương tây (*Sturnella neglecta*, bên phải) có hình dạng cơ thể và màu sắc tương tự nhau. Tuy nhiên, đó là những loài sinh học khác biệt hẳn nhau vì tiếng hót và các tập tính khác của chúng là đủ khác biệt để ngăn cản sự giao phối chéo khi chúng gặp nhau trong tự nhiên.



(b) Sự đa dạng trong loài. Chúng ta có thể rất khác nhau về ngoại hình, nhưng tất cả mọi người đều cùng thuộc về một loài sinh học (*Homo sapiens*), vì chúng ta đều có khả năng kết hôn với nhau và cho ra đời con hữu thụ.

▲ **Hình 24.2** Khái niệm loài sinh học dựa trên tiềm năng giao phối hơn là dựa trên sự giống nhau về thể chất.

Một nữ thương gia ở Manhattan có thể ít có cơ hội gặp người nông dân chăn nuôi bò sữa ở Mông Cổ, nhưng nếu tình cờ họ gặp nhau và lấy nhau thì họ cũng sinh ra được những đứa trẻ có sức sống và phát triển thành những người trưởng thành hữu thụ. Ngược lại, người và tinh tinh là hai loài sinh học khác biệt ngay cả khi có chung lãnh thổ vì có nhiều yếu tố ngăn cản các cá thể của hai loài giao phối với nhau cho ra đời con hữu thụ.

Cái gì gắn kết vốn gene của một loài lại với nhau, làm cho các thành viên của loài giống nhau hơn là giống với thành viên của loài khác? Để trả lời câu hỏi này, chúng ta cần xem xét lại cơ chế tiến hoá mà chúng ta đã bàn luận trong Chương 23: *dòng gene*, sự truyền các allele giữa các quần thể. Các thành viên của cùng một loài giống nhau vì các quần thể của loài được liên thông với nhau bởi dòng gene. Như bạn có thể kỳ vọng, các quần thể nằm cạnh nhau thì sự trao đổi gene giữa chúng xảy ra thường xuyên. Nhưng các quần thể cách nhau một khoảng cách rất xa thì sao? Nhà sinh học tiến hoá Scott Edwards, đã được phỏng vấn ở các trang 450-451, đã nghiên cứu câu hỏi này đối với loài chim hét cao cẳng vương miện-xám, *Pomatostomus temporalis* (**Hình 24.3**). Các kết quả nghiên cứu của ông cho thấy có dòng gene ở mức độ thấp xảy ra giữa các quần thể cách nhau thậm chí rất xa. Kết quả tương tự cũng được tìm thấy ở nhiều loài động vật khác, ở các loài nấm và thực vật khác nhau. Những kết quả như vậy chứng minh dòng gene có tiềm năng giữ vốn gene của một loài với nhau cho tới chừng nào vốn gene còn chưa bị ảnh hưởng nhiều bởi các tác động của chọn lọc tự nhiên hoặc phiêu bạt di truyền (cả hai có thể làm cho quần thể bị phân hoá). Như chúng ta sẽ thám hiểm ở phần sau, dòng gene cũng đóng vai trò chủ chốt trong việc hình thành loài mới.

Sự cách ly sinh sản

Vì các loài sinh học được định nghĩa ở khía cạnh phù hợp sinh sản, nên sự hình thành loài mới sẽ xoay quanh sự **cách ly sinh sản** - sự tồn tại của các yếu tố sinh học (các trở ngại) ngăn cản các thành viên của hai loài tạo ra đời con hữu thụ. Các trở ngại như vậy ngăn cản dòng gene giữa các loài và hạn chế sự hình thành các con lai, hậu thế được tạo ra do lai khác loài. Mặc dù một trở ngại nào đó có thể không ngăn cản được dòng gene một cách triệt để, nhưng tổ hợp của một số trở ngại có thể làm cho vốn gene của các loài hoàn toàn cách ly nhau.

Rõ ràng, một con ruồi không thể giao phối với một con ếch hay thụ tinh cho cây dương xỉ, nhưng các trở ngại sinh sản giữa các loài có quan hệ họ hàng gần hơn không phải lúc nào cũng là điều hiển nhiên. Các trở ngại như vậy có thể được phân loại dựa theo việc chúng có góp phần tạo nên sự cách ly sinh sản trước hoặc sau khi thụ tinh. Các **trở ngại trước hợp tử** ngăn không cho thụ tinh xảy ra. Các trở ngại điển hình như vậy tác động theo một trong ba cách sau: ngăn chặn nỗ lực của các thành viên của các loài khác nhau giao phối với nhau, ngăn cản để cho giao phối xảy ra một cách không thành công hoặc cản trở sự thụ tinh nếu giao phối đã xảy ra thành công. Nếu một tinh trùng của một loài vượt qua được các trở ngại trước hợp tử và thụ tinh cho một trứng của loài khác,

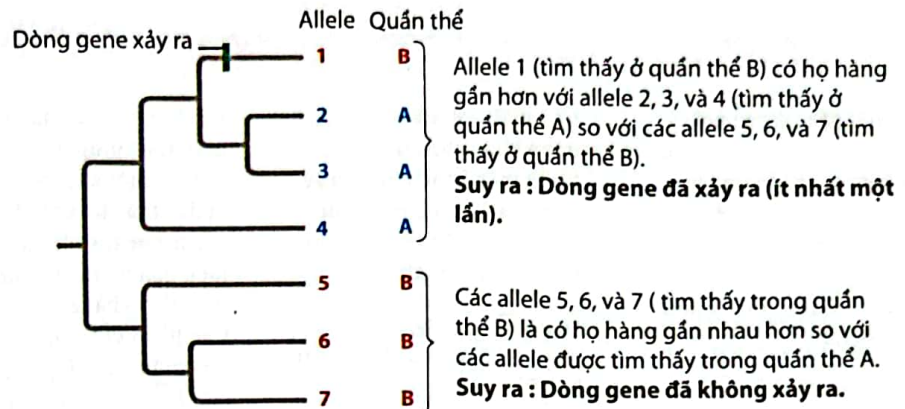
▼ Hình 24.3 Tìm hiểu

Dòng gene liệu có xảy ra giữa các quần thể cách xa nhau?

THÍ NGHIỆM Ở nhiều loài, các cá thể chỉ phát tán trong phạm vi khá gần khỏi quần thể mẹ của chúng. Liệu dòng gene có thể đồng nhất vốn gene của một loài có nhiều quần thể sống cách xa nhau? Scott Edwards ở Trường Đại học California, Berkeley đã nghiên cứu dòng gene ở loài chim có khả năng phát tán trong phạm vi hẹp, loài chim hét cao cẳng vương miện-xám (*Pomatostomus temporalis*). Edwards đã phân tích trình tự DNA của 12 quần thể chim sống cách xa nhau (các quần thể được ký hiệu từ A-L) phân bố khắp lục địa Australia và Papua New Guinea. Ông đã sử dụng các số liệu này để xây dựng nên cây gene, một loại cây tiến hoá cho biết kiểu quan hệ họ hàng giữa các allele tại locus mà ông nghiên cứu. Nếu một cây gene cho thấy một số con chim ở một quần thể có chung một allele tổ tiên với các con chim ở quần thể khác thì Edwards kết luận dòng gene đã và đang xảy ra giữa các quần thể này (xem ví dụ cây gene ở hình bên phải). Bằng cách này Edwards đã phân tích mối quan hệ allele họ hàng giữa đối với các tổ hợp khác nhau của 12 quần thể nghiên cứu.



▼ Ví dụ về cây gene ở cặp quần thể A-B



KẾT QUẢ

Trong số 12 quần thể nghiên cứu, Edwards đã suy ra dòng gene đã xảy ra ở 7 cặp quần thể.

Cặp quần thể có xảy ra dòng gene	Con số tối thiểu ước tính các sự kiện dòng gene đã xảy ra đối với các kiểu di truyền	Khoảng cách giữa các quần thể
A-B	5	340
K-L	3	720
A-C	2-3	1.390
B-C	2	1.190
F-G	2	760
G-I	2	1.110
C-E	1-2	1.310

KẾT LUẬN Vì dòng gene đã được nhận biết giữa các quần thể cách xa nhau tới trên 1.000 km, nên Edwards đã kết luận dòng gene có tiềm năng duy trì vốn gene của loài chim hét cao cẳng vương miện-xám thậm chí các cá thể của chúng đã được cho rằng chỉ có khả năng phát tán gần. Sự di chuyển với khoảng cách xa của các allele là do kết quả của một loạt các chuyến di chuyển ngắn của các con chim hoặc do các yếu tố ngẫu nhiên như giông bão đã vận chuyển chim tới một địa điểm ở xa.

NGUỒN S.V. Edwards, Long-distance gene flow in a cooperative breeder detected in genealogies of mitochondrial DNA sequences, *Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences* 252:177-185 (1993).

ĐIỀU GÌ NẾU? Liệu các số liệu có chỉ ra được sự kiện dòng gene trên hình xảy ra là do có sự chuyển một allele từ quần thể A sang quần thể B hay ngược lại hay không? Giải thích.

thì các trở ngại sau hợp tử khác nhau có thể góp phần làm nên sự cách ly sinh sản sau khi hợp tử lai đã được hình thành. Ví dụ, các sai sót trong quá trình phát triển có thể làm giảm sức sống của các phôi lai. Hoặc rắc rối xảy

ra sau khi sinh có thể làm cho các con lai bị bất thụ hoặc làm giảm cơ hội sống sót cho tới khi có thể sinh sản được. **Hình 24.4**, ở hai trang tới, mô tả các trở ngại trước hợp tử và trở ngại sau hợp tử một cách chi tiết hơn.

Khảo sát Các trở ngại sinh sản

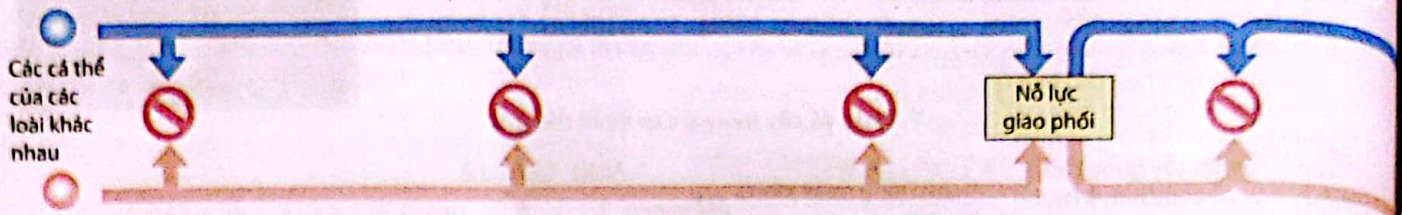
Các trở ngại trước hợp tử ngăn cản sự giao phối hoặc cản trở sự thụ tinh nếu giao phối đã xảy ra

Cách ly nơi ở

Cách ly thời gian

Cách ly tập tính

Cách ly cơ học



Hai loài sống ở các nơi khác nhau trong cùng một khu vực có thể hiếm khi gặp nhau thậm chí không bao giờ gặp nhau ngay cả khi chúng không bị cách ly bởi các trở ngại địa lý như các dãy núi.

Ví dụ: Hai loài rắn sọc không độc thuộc chi *Thamnophis* sống trong cùng một khu vực địa lý nhưng một loài sống chủ yếu dưới nước (a) trong khi loài kia lại sống chủ yếu trên cạn (b).

Các loài sinh sản vào thời điểm khác nhau trong ngày, trong mùa khác nhau, hoặc trong các năm khác nhau thì không thể trộn lẫn giao tử với nhau được.

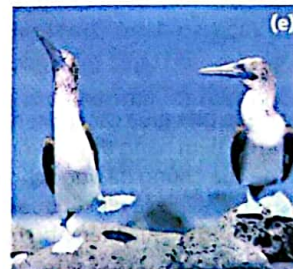
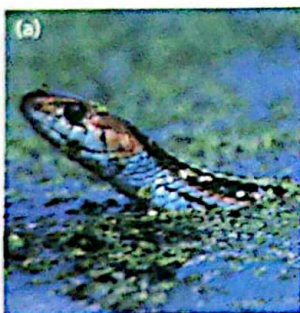
Ví dụ: Ở Bắc Mỹ, vùng phân bố địa lý của loài chồn hôi đốm phương đông (*Spilogale putorius*) (c) và loài chồn hôi đốm phương tây (*Spilogale gracilis*) (d) chồng lấn lên nhau nhưng loài *S. putorius* (giao phối vào cuối đông trong khi đó *S. gracilis* lại giao phối vào cuối hè.

Hành vi ve vãn mang tính nghi thức giúp thu hút bạn tình và một số hành vi khác là đặc thù cho từng loài là các trở ngại sinh sản rất có hiệu quả thậm chí giữa các loài có họ hàng thân thuộc. Các hành vi có tính nghi thức như vậy giúp nhận biết bạn tình- cách nhận biết được các bạn tình tiềm năng của cùng một loài.

Ví dụ: Loài chim ó biển chân xanh sống ở quần đảo Galápagos, chỉ giao phối sau khi đã trình diễn một hành vi ve vãn đặc thù của loài. Một phần của "kịch bản" đòi hỏi con đực phải giơ cao chân (e), một hành vi gây sự chú ý của con cái đối với chiếc chân màu xanh của mình.

Các cá thể nỗ lực giao phối với nhau nhưng sự khác biệt về hình thái khiến sự giao phối không thành công.

Ví dụ: Vỏ của hai loài ốc trong chi *Bradybaena* xoắn theo chiều ngược nhau: Một hướng vào trong tới trung tâm, xoắn theo chiều ngược kim đồng hồ (f, bên trái) còn một loài xoắn xuôi chiều kim đồng hồ (f, bên phải). Kết quả là lỗ sinh dục (chỗ có đánh dấu mũi tên) không phù hợp với nhau và giao phối không thể thành công.



Các trở ngại sau hợp tử ngăn cản hợp tử lai phát triển thành cá thể trưởng thành hữu thụ, có sức sống

Cách ly giao tử

Giảm sức sống cho con lai

Giảm độ hữu thụ của con lai

Suy thoái con lai



Thụ tinh



Đời con
hữu thụ
có sức
sống

Tình trạng của một loài có thể không thụ tinh được cho trứng của một loài khác. Ví dụ, tinh trùng có thể không sống được trong cơ quan sinh sản của con cái của một loài khác, hoặc các cơ chế hoá sinh ngăn cản tinh trùng xâm nhập qua màng bao bọc trứng của một loài khác.

Ví dụ: Sự cách ly giao tử làm tách biệt một số loài sinh vật biển có họ hàng gần gũi, như nhím biển (g). Nhím biển phát tán tinh trùng và trứng vào trong nước và tại đây chúng kết hợp với nhau tạo nên các hợp tử. Giao tử của các loài khác nhau, chẳng hạn như của loài nhím biển tím và loài nhím biển đỏ, không thể kết hợp với nhau vì các protein trên bề mặt của tinh trùng và trứng không thể liên kết được với nhau.



Các gene của các loài bố mẹ khác nhau có thể tương tác làm ảnh hưởng tới khả năng phát triển và sự sống sót của con lai trong môi trường của chúng.

Ví dụ: Một số loài phụ của kỳ giông thuộc chi *Ensatina* sống trong cùng một khu vực và cùng nơi ở và chúng thỉnh thoảng vẫn giao phối với nhau. Tuy nhiên, phần lớn các con lai không phát triển hoàn chỉnh, và rất yếu (h).



Thậm chí con lai có thể rất khoẻ mạnh nhưng lại bị bất thụ. Nếu nhiễm sắc thể của hai loài bố mẹ khác nhau về số lượng hoặc về cấu trúc, thì giảm phân ở con lai có thể không tạo ra được giao tử bình thường. Vì con lai bất thụ nên không thể tạo ra đời con khi chúng giao phối các cá thể bố hoặc mẹ, các gene vì thế không được trao đổi giữa các loài.

Ví dụ: Con lai giữa lừa (i) và ngựa (j) là con la (k), rất khoẻ mạnh nhưng lại bất thụ.



Một số con lai thế hệ thứ nhất có sức sống và hữu thụ, nhưng khi chúng giao phối với nhau hoặc với bố hoặc mẹ thì đời con ở thế hệ sau rất yếu và bị bất thụ.

Ví dụ: Hai dòng lúa trồng đã tích lũy những allele đột biến lặn khác nhau ở hai locus trong quá trình phân ly giữa chúng hoàn toàn khoẻ mạnh và hữu thụ (l, bên trái và bên phải), nhưng các cây con trong thế hệ tiếp theo mang quá nhiều các allele đột biến lặn này lại rất nhỏ và bất thụ (l, ở giữa). Mặc dù các dòng lúa này chưa được coi là hai loài khác nhau, nhưng chúng đã bắt đầu bị tách biệt nhau bởi các trở ngại sau hợp tử.



Những hạn chế của khái niệm loài sinh học

Một thế mạnh của khái niệm loài sinh học là nó hướng sự chú ý của chúng ta tới sự kiện hình thành loài xảy ra như thế nào nhờ sự cách ly sinh sản. Tuy nhiên, số lượng các loài có thể áp dụng khái niệm này lại khá hạn chế. Ví dụ, chúng ta không có cách nào đánh giá sự cách ly sinh sản giữa các hoá thạch. Khái niệm loài sinh học cũng không áp dụng được cho các loài sinh sản hoàn toàn vô tính hoặc sinh sản vô tính trong phần lớn thời gian của vòng đời, như các sinh vật nhân sơ. (Nhiều sinh vật nhân sơ có thể truyền các gene cho nhau, như chúng ta sẽ trình bày trong Chương 27), nhưng cái đó không phải là một bộ phận của quá trình sinh sản của chúng. Ngoài ra, trong khái niệm loài sinh học, giữa các loài không có dòng gene. Tuy nhiên, có đôi loài khác biệt nhau rõ rệt về hình thái và sinh thái nhưng vẫn còn xảy ra dòng gene giữa chúng. Quan sát này khiến một số nhà nghiên cứu lập luận rằng khái niệm loài sinh học quá nhấn mạnh đến dòng gene và làm giảm nhẹ vai trò của chọn lọc tự nhiên. Vì khái niệm loài sinh học còn một số hạn chế nên các khái niệm khác về loài có thể hữu ích trong những hoàn cảnh nhất định.

Các định nghĩa khác về loài

Trong khi khái niệm loài sinh học nhấn mạnh đến sự tách biệt loài này với loài kia nhờ các trở ngại sinh sản, thì một số định nghĩa khác lại nhấn mạnh đến *sự thống nhất bên trong* một loài. Ví dụ, **khái niệm loài hình thái** quan niệm một loài được đặc trưng bởi hình dạng cơ thể cùng các đặc điểm cấu trúc khác. Quan niệm loài hình thái có một vài ưu điểm. Nó có thể áp dụng được cho cả các loài sinh sản hữu tính lẫn vô tính, và nó vẫn hữu ích ngay cả khi không có thông tin về mức độ dòng gene xảy ra như thế nào. Trong thực tế, đó cũng là cách các nhà khoa học phân biệt hầu hết các loài. Tuy nhiên, có điểm bất lợi là định nghĩa này dựa trên các tiêu chí chủ quan; các nhà nghiên cứu có thể không thống nhất về các đặc điểm cấu trúc để phân biệt loài.

Khái niệm loài sinh thái nhìn nhận loài dưới góc độ ổ sinh thái của chúng, tổng của các cách mà các cá thể của các loài tương tác với các bộ phận sống và không sống của môi trường ra sao (xem Chương 54). Ví dụ, hai loài lưỡng cư có thể có ngoại hình tương tự nhưng khác biệt nhau về nguồn thức ăn hoặc về khả năng chịu đựng với điều kiện khô hạn. Không như khái niệm loài sinh học, khái niệm loài hình thái có thể áp dụng cho cả loài sinh sản vô tính lẫn loài sinh sản hữu tính; nó cũng còn nhấn mạnh đến vai trò của chọn lọc tự nhiên kiểu phân hoá khi các sinh vật thích nghi với các điều kiện môi trường khác nhau.

Khái niệm loài phát sinh chủng loại định nghĩa loài là một nhóm nhỏ nhất của các cá thể có chung một tổ tiên; được hình thành từ một nhánh trên cây tiến hoá. Các nhà sinh học theo dõi lịch sử phát sinh của một loài bằng cách so sánh các tính trạng của nó, như tính trạng hình thái, các trình tự phân tử, với các đặc điểm này ở các sinh vật khác. Những phân tích như vậy có thể phân biệt được các nhóm cá thể đủ khác biệt để được xem là các loài riêng biệt. Tất nhiên, khó khăn đối với khái niệm loài kiểu này là xác định mức độ khác biệt cần thiết để chứng tỏ hai loài riêng biệt.

Ngoài những khái niệm nêu trên, còn có tới hơn 20 định nghĩa khác về loài đã được đưa ra. Tính hữu dụng của mỗi định nghĩa phụ thuộc vào từng trường hợp và vào từng vấn đề nghiên cứu được đặt ra. Đối với mục tiêu của chúng ta là nghiên cứu sự hình thành loài xảy ra như thế nào thì khái niệm loài sinh học, với trọng tâm là các trở ngại sinh sản, là đặc biệt hữu ích.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 24.1

- (a) Những khái niệm loài nào bạn có thể dùng cho cả trường hợp sinh sản hữu tính lẫn sinh sản vô tính? (b) Khái niệm loài nào sẽ có lợi khi nhận biết các loài trên thực địa? Giải thích.
- ĐIỀU GÌ NẾU?** Giả sử bạn đang nghiên cứu hai loài chim, một đang sống ở trong rừng và một sống ở nơi nào đó bạn chưa biết, có lai giống với nhau. Một loài kiếm ăn và giao phối trên ngọn cây còn loài kia thì sống trên mặt đất. Tuy nhiên, trong tình trạng nuôi nhốt, các cá thể của hai loài vẫn giao phối với nhau và tạo ra đời con hữu thụ, có sức sống. Kiểu trở ngại sinh sản nào có nhiều khả năng nhất giữ cho hai loài tách biệt nhau trong tự nhiên? Giải thích.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

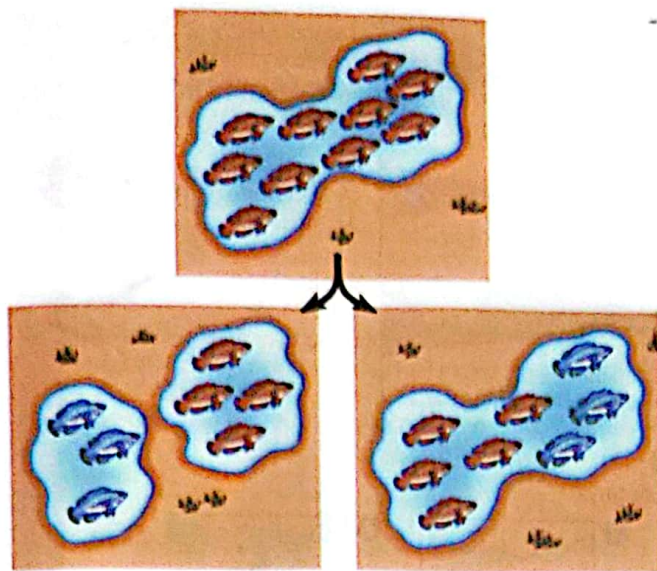
KHÁI NIỆM 24.2

Hình thành loài có thể xảy ra khi có hoặc không có sự cách ly địa lý

Bây giờ chúng ta đã có ý tưởng rõ ràng hơn về những gì tạo nên sự đặc thù của loài. Chúng ta hãy trở lại đề tài thảo luận về quá trình hình thành các loài từ một loài đang tồn tại. Hình thành loài có thể xảy ra theo hai cách chính, tùy thuộc vào dòng gene giữa các quần thể của loài đang tồn tại bị gián đoạn ra sao (**Hình 24.5**).

Hình thành loài khác khu vực địa lý

Trong hình thành loài khác khu vực địa lý (allopatric speciation - tiếng Hy Lạp *allo* có nghĩa là khác, *patra* có nghĩa là quê quán), dòng gene bị gián đoạn khi một quần thể bị chia cắt thành các tiểu quần thể cách ly địa lý với nhau. Ví dụ, mực nước trong hồ bị thấp xuống làm cho một hồ lớn biến thành hai hoặc nhiều hồ nhỏ hơn và những hồ nhỏ lúc này trở thành chỗ ở của các quần thể bị cách ly (xem Hình 24.5a). Hoặc một dòng sông thay đổi dòng chảy chia một quần thể con vật không có khả năng vượt sông thành hai hoặc nhiều quần thể cách biệt. Hình thành loài khác khu vực địa lý cũng có thể xảy ra mà không có sự tái cấu trúc địa lý, chẳng hạn khi các cá thể đến định cư ở một vùng xa xôi tạo nên một quần thể cách ly địa lý với quần thể mẹ. Loài chim cốc không biết bay như ta thấy trên Hình 24.1 rất có nhiều khả năng được hình thành theo cách này từ một loài tổ tiên biết bay đã di cư ra quần đảo Galápagos.



(a) Hình thành loài khác khu vực địa lý. Từ một quần thể hình thành nên một loài mới khi tiểu quần thể bị cách ly địa lý với quần thể mẹ.

(b) Hình thành loài cùng khu vực địa lý. Một quần thể nhỏ trở thành một loài mới mà không cần có sự cách ly địa lý.

▲ Hình 24.5 Hai phương thức hình thành loài chính.

Quá trình hình thành loài khác khu vực địa lý

Các trở ngại địa lý phải lớn đến mức nào mới có thể thúc đẩy sự hình thành loài khác khu vực địa lý? Câu trả lời phụ thuộc vào khả năng di chuyển của sinh vật. Chim, sư tử núi, và cho sói đồng cỏ Bắc Mỹ có thể vượt qua sông và các hẻm núi. Không có trở ngại địa lý nào như vậy có thể ngăn gió thổi phấn của các cây thông hoặc hạt của nhiều loài thực vật có hoa. Ngược lại, sông rộng và hẻm núi sâu lại là những trở ngại địa lý kinh khủng đối với các loài gặm nhấm nhỏ (Hình 24.6).

Một khi sự cách ly địa lý đã xảy ra, các vốn gene riêng biệt có thể phân hoá nhờ các cơ chế đã mô tả ở Chương 23. Các đột biến khác nhau xuất hiện, chọn lọc

tự nhiên tác động lên các sinh vật bị cách ly, và phiêu bạt di truyền làm thay đổi tần số allele của quần thể. Sự cách ly sinh sản có thể xuất hiện như là một sản phẩm phụ của chọn lọc hay phiêu bạt di truyền làm cho các quần thể bị phân hoá về mặt di truyền. Ví dụ, ở cây hoa khế *Mimulus guttatus*, chọn lọc ủng hộ sự tiến hoá khả năng chống chịu đông trong các quần thể mọc ở gần mỏ đông. Nồng độ đông trong đất ở những vùng này cao tới mức gây chết đối với các cây không có khả năng chống chịu đông. Khi các thành viên của quần thể *M. guttatus* chống chịu đông lai với các thành viên từ các quần thể khác thì đời con của chúng sống sót rất kém. Các phân tích di truyền cho thấy gene chống chịu đông hoặc một allele liên kết về mặt di truyền với gene chống chịu đông gây nên tình trạng sống sót kém các con lai. Bởi vậy, chọn lọc về khả năng chống chịu đông đã dẫn đến một tác động quan trọng nhưng lại là tác động phụ trùng hợp ngẫu nhiên: hình thành nên sự cách ly sinh sản không hoàn toàn giữa các quần thể *M. guttatus*.

Vốn gene của các quần thể cách ly rõ rệt (như những quần thể trên các đảo xa) rất ít khi trao đổi gene với nhau và do vậy rất dễ dẫn đến hình thành loài khác khu vực địa lý. Ví dụ, khoảng gần hai triệu năm trước một số loài động vật và thực vật từ đất liền Nam và Bắc Mỹ đã di cư đến quần đảo Galápagos và sau đó chúng hình thành nên các loài mới như chúng ta thấy hiện nay.

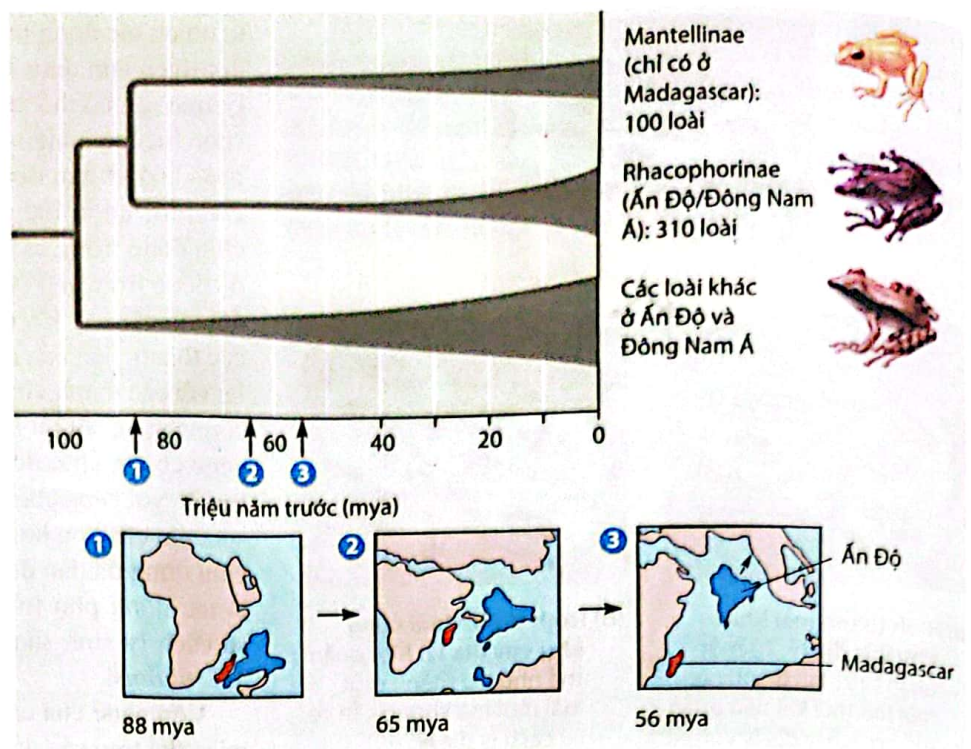
Bằng chứng hình thành loài khác khu vực địa lý

Có nhiều công trình nghiên cứu cung cấp cho ta bằng chứng chứng tỏ hình thành loài có thể xảy ra trong các quần thể bị cách ly địa lý. Ví dụ, các số liệu về địa lý sinh học và di truyền học chứng tỏ rằng hai nhóm loài ếch hiện nay, các phân lớp Mantellinae và Rhacophorinae đã bắt đầu phân hoá tách nhau ra từ khoảng 88 triệu năm trước, khi vùng đất bây giờ là đảo Madagascar bắt đầu tách khỏi lục địa Ấn Độ. Dường như hai nhóm loài này đã có chung một tổ tiên từng sống ở lục địa Madagasca - Ấn Độ trước



▲ Hình 24.6 Hình thành loài khác khu vực địa lý ở loài sóc linh dương Harris trên bờ đối diện của hẻm núi Grand. Sóc linh dương Harris (*Ammospermophilus harrisi*) sống ở bờ nam (bên trái). Chỉ cách xa vài kilomet trên bờ phía bắc (bên phải) là nơi sinh sống của loài có họ hàng gần là sóc linh dương đuôi trắng (*Ammospermophilus leucurus*). Ngược lại, chim và các loài sinh vật khác lại dễ dàng vượt qua hẻm núi và do vậy đã không tiến hoá thành các loài khác nhau ở hai bên bờ của hẻm núi này.

▲ **Hình 24.7** Hình thành loài khác khu vực địa lý ở các loài nhái. Các phân lớp nhái Mantellinae và Rhacophorinae đã phân hoá sau khi đảo Madagascar ngày nay tách khỏi lục địa Ấn Độ. Các bản đồ chỉ sự dịch chuyển của đảo Madagascar (đỏ) và Ấn Độ (xanh) theo thời gian.



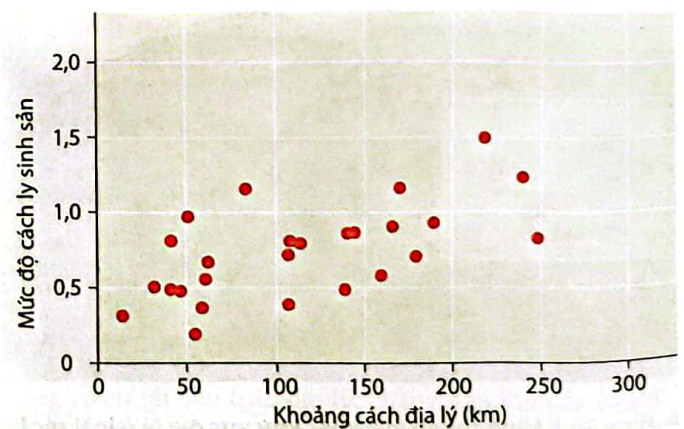
khi đảo Madagascar được tách ra (**Hình 24.7**). Sau khi Madagascar được tách ra, sự hình thành loài khác khu vực địa lý đã xảy ra bên trong các quần thể cách ly có chung tổ tiên. Kết quả là đã xuất hiện nhiều loài mới từ mỗi địa điểm.

Tầm quan trọng của hình thành loài khác khu vực địa lý cũng được chứng minh bằng một thực tế là những vùng bị phân chia thành nhiều khu vực cách ly bởi các trở ngại địa lý thường có nhiều loài hơn những vùng ít có các trở ngại địa lý. Ví dụ, người ta đã tìm thấy một số lượng lớn bất thường của các loài chim ở các vùng núi của New Guinea, và nhiều loài thực vật và động vật đặc hữu ở các đảo bị cách ly địa lý ở quần đảo Hawaii (chúng ta sẽ quay lại tìm hiểu vấn đề nguồn gốc các loài ở đảo Hawaii trong chương 25).

Các thí nghiệm kiểm chứng trong phòng thí nghiệm và ngoài thực địa đã cung cấp bằng chứng cho thấy sự cách ly sinh sản giữa các quần thể cách ly gia tăng cùng với khoảng cách giữa chúng. Trong một công trình nghiên cứu như vậy tiến hành ở loài kỳ giông sẫm màu (*Desmognathus ochrophaesus*), các nhà sinh học đã mang các cá thể từ các quần thể khác nhau về phòng thí nghiệm và kiểm tra khả năng tạo ra đời con có sức sống và sinh sản của chúng (**Hình 24.8**). Các nhà nghiên cứu nhận thấy có rất ít sự cách ly sinh sản ở các con kỳ giông lấy từ các quần thể liên kề nhau. Ngược lại, các con kỳ giông lấy từ các quần thể cách xa nhau thường không thể giao phối với nhau để cho ra đời con. Từ kết quả này có thể đưa ra giải thích là giữa các quần thể kỳ giông sẫm màu ở cách xa nhau đã không xảy ra dòng gene (không giống như những nghiên cứu trong phòng thí nghiệm của Scott Edwards về chim hét cao cảnh). Một cách giải thích khác có thể là dòng gene khoảng cách - xa giữa các quần thể kỳ giông đã bị lấn át bởi tác động của chọn lọc tự nhiên hoặc phiêu bạt di truyền. Một trong hai nguyên

nhân này có thể làm cho các quần thể phân hoá. Trong những nghiên cứu khác, các nhà nghiên cứu đã kiểm tra xem liệu các trở ngại sinh sản nội sinh có hình thành hay không khi các quần thể được cách ly bằng thực nghiệm và được nuôi trong các điều kiện môi trường khác nhau. Trong các trường hợp như vậy, kết quả cũng cung cấp các bằng chứng hùng hồn cho ủng hộ cho sự hình thành loài khác khu vực địa lý (**Hình 24.9**, ở trang bên).

Chúng ta cần phải nhấn mạnh ở đây là mặc dù sự cách ly địa lý ngăn cản sự giao phối tự do giữa các quần thể nhưng chính sự cách ly địa lý không phải là trở ngại sinh học cho sự sinh sản. Các trở ngại sinh sản sinh học như những cái đã mô tả trong Hình 24.4 là nội sinh đối với bản thân các sinh vật. Vì thế, những trở ngại này có thể ngăn cản sự lai giống giữa các quần thể khi các thành viên của các quần thể khác nhau tiếp xúc với nhau.

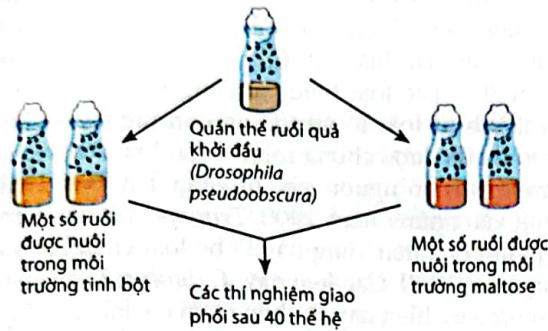


▲ **Hình 24.8** Cách ly sinh sản với khoảng cách giữa các quần thể kỳ giông sẫm màu. Mức độ cách ly sinh sản được thể hiện ở đây bằng các chỉ số dao động từ 0 (không có sự cách ly) tới 2 (hoàn toàn cách ly).

▼ Hình 24.9 Tìm hiểu

Các quần thể khác khu vực địa lý có thể phân hoá dẫn đến cách ly sinh sản hay không?

THÍ NGHIỆM Diane Dodd, làm việc tại trường đại học Yale, đã chia một quần thể ruồi quả thành hai phần, một phần được nuôi trong môi trường tinh bột, và một phần được nuôi trong môi trường maltose. Sau một năm (khoảng 40 thế hệ), chọn lọc tự nhiên đã dẫn đến tiến hoá phân hoá: các quần thể nuôi trong môi trường tinh bột thì phân giải tinh bột hiệu quả hơn, trong khi đó những quần thể nuôi trong môi trường maltose lại tiêu hoá maltose hiệu quả hơn. Dodd sau đó đã cho các con ruồi cùng một quần thể giao phối trong lồng với nhau và giao phối chéo giữa các quần thể.



KẾT QUẢ Khi các con ruồi từ "quần thể tinh bột" được trộn lẫn với ruồi từ "quần thể maltose", thì các con ruồi có xu hướng giao phối với đối tác cùng quần thể. Tuy nhiên, trong nhóm đối chứng nêu ra ở đây, các con ruồi lấy từ các quần thể ruồi tinh bột khác nhau lại giao phối với nhau với tần suất không khác gì mấy so với tần suất giao phối giữa các con ruồi thuộc cùng một quần thể. Kết quả tương tự cũng thu được từ nhóm đối chứng đối với ruồi thích nghi với môi trường đường maltose.

		Con cái		Con cái	
		Tinh bột	Maltose	Quần thể tinh bột 1	Quần thể tinh bột 2
Con đực	Tinh bột	22	9	18	15
	Maltose	8	20	12	15

Tần số giao phối trong nhóm thí nghiệm

Tần số giao phối trong nhóm đối chứng

KẾT LUẬN Trong nhóm thí nghiệm, sự ưa thích giao phối trong nhóm các con "ruồi tinh bột" cũng như trong nhóm các con "ruồi maltose" thể hiện rất rõ, chứng tỏ rằng các trở ngại sinh sản đã đang được hình thành giữa các quần thể phân hoá. Mặc dù, các trở ngại sinh sản chưa phải là tuyệt đối (có một số con ruồi tinh bột giao phối với ruồi maltose), nhưng sau 40 thế hệ, trở ngại sinh sản có vẻ như đang được hoàn thiện dưới áp lực chọn lọc khác nhau khi các quần thể cách ly thích nghi với các môi trường khác nhau.

NGUỒN D.M.B. Dodd, Reproductive isolation as a consequence of adaptive divergence in *Drosophila pseudoobscura*, *Evolution* 43: 1308-1311 (1989).

ĐIỀU GÌ NẾU? Kết quả thí nghiệm sẽ thay đổi như thế nào nếu trong mỗi thế hệ một số con ruồi từ quần thể tinh bột được đưa sang quần thể ruồi maltose và ngược lại? Giải thích tiên đoán của bạn.

Hình thành loài cùng khu vực địa lý

Trong hình thành loài cùng khu vực địa lý, sự hình thành loài xảy ra trong các quần thể sống trong cùng một khu vực địa lý. Các trở ngại sinh sản có thể được hình thành như thế nào giữa các quần thể cùng khu vực địa lý trong khi các thành viên của chúng vẫn thường xuyên tiếp xúc với nhau? Mặc dù vẫn có tiếp xúc với nhau (và do vậy dòng gene vẫn xảy ra) làm cho sự hình thành loài cùng khu vực địa lý ít phổ biến hơn so với sự hình thành loài khác khu vực địa lý, nhưng hình thành loài cùng khu vực địa lý vẫn có thể xảy ra nếu dòng gene giữa các quần thể bị giảm đi bởi các yếu tố như sự đa bội, khác biệt về nơi ở và chọn lọc giới tính. (Lưu ý là những yếu tố này cũng thúc đẩy sự hình thành loài khác khu vực địa lý.)

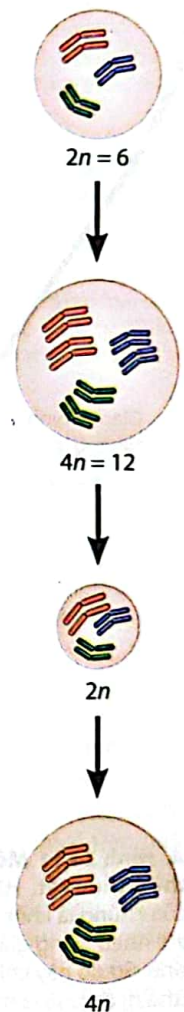
Đa bội thể

Một loài có thể được hình thành từ một sự cố xảy ra trong quá trình phân chia tế bào dẫn đến có thêm các bộ nhiễm sắc thể, tình trạng được gọi là đa bội thể. Có hai loại đa bội thể khác biệt nhau. Một thể tự đa bội (autopolyploid, tiếng Hy Lạp autos có nghĩa là tự mình) là một cá thể có nhiều hơn hai bộ nhiễm sắc thể có nguồn gốc từ cùng một loài. Ví dụ, do các nhiễm sắc thể đã được nhân đôi nhưng tế bào không được phân chia nên từ tế bào lưỡng bội ($2n$) đã hình thành nên tế bào tứ bội ($4n$) (Hình 24.10).

Tế bào thực vật lưỡng bội đang sinh trưởng, sau khi đã nhân đôi nhiễm sắc thể nhưng lại không phân chia tế bào nên đã tạo ra tế bào tứ bội và từ tế bào này hình thành nên cành cây tứ bội hoặc mô khác.

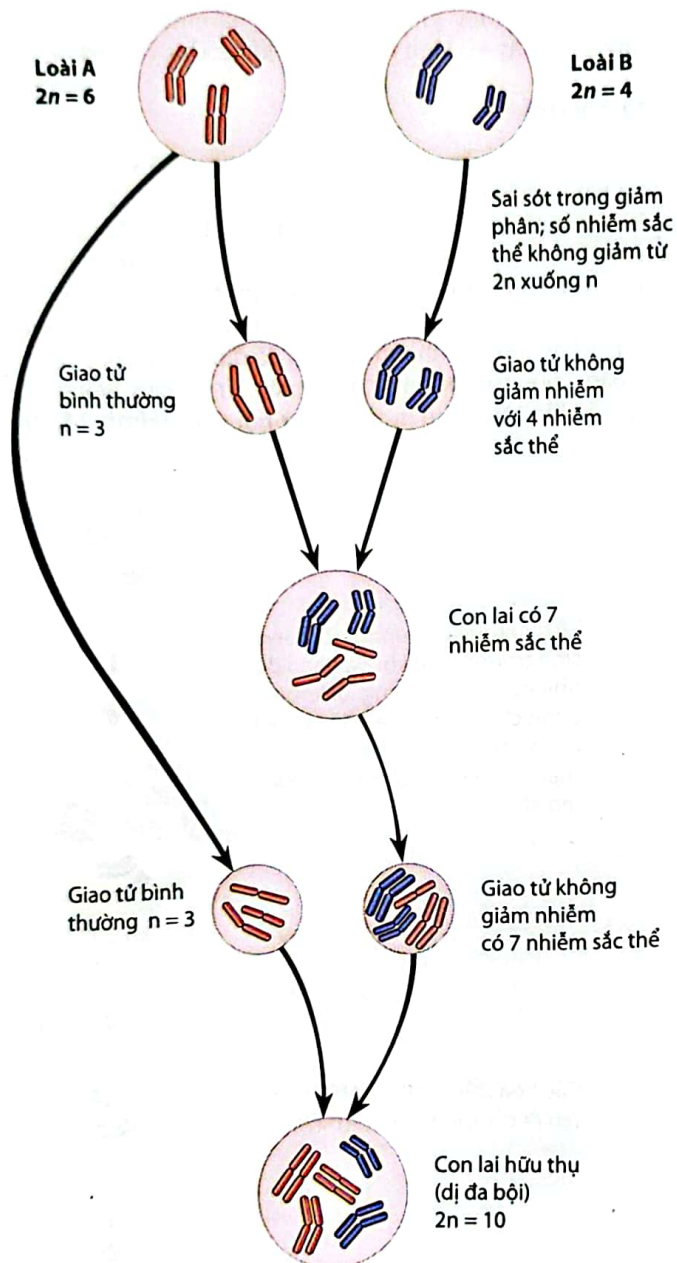
Các hoa trên cành cây tứ bội sẽ tạo ra các giao tử lưỡng bội.

Hậu thế có kiểu nhân tứ bội có thể có sức sống và hữu thụ - một loài sinh học mới.



▲ Hình 24.10 Hình thành loài cùng khu vực địa lý ở thực vật bằng cách tự đa bội.

Loại đột biến này tạo nên thể tứ bội cách ly sinh sản với các cây lưỡng bội của quần thể gốc, vì đời con tam bội ($3n$) được tạo ra khi các cây tứ bội lai với cây lưỡng bội sẽ bị giảm mức độ hữu thụ. Tuy nhiên, cây tứ bội có thể tạo ra đời con hữu thụ bằng cách sinh sản vô tính hoặc bằng cách giao phối với các cây tứ bội khác. Bởi vậy, chỉ trong một thể hệ, đột biến tự đa bội hoá có thể tạo nên sự cách ly sinh sản mà không cần có sự cách ly địa lý.



▲ **Hình 24.11** Một cơ chế hình thành loài bằng dị đa bội thể ở thực vật. Hầu hết con lai là bất thụ vì các nhiễm sắc thể của chúng là không tương đồng và do vậy không thể bắt đôi với nhau trong giảm phân. Tuy nhiên, con lai có thể sinh sản vô tính. Sơ đồ này chỉ ra một cơ chế có thể tạo ra con lai hữu thụ (thể dị đa bội) là một loài mới. Loài mới này có số nhiễm sắc thể lưỡng bội bằng với số nhiễm sắc thể lưỡng bội của hai loài cộng lại.

Dạng đa bội thể thứ hai xảy ra khi hai loài khác nhau giao phối với nhau cho ra con lai. Hầu hết các con lai khác loài bị bất thụ vì bộ nhiễm sắc thể của loài này không thể bắt đôi với bộ nhiễm sắc thể của loài khác. Tuy nhiên, con lai bất thụ cũng có thể sinh sản vô tính (nhiều loài thực vật có khả năng này). Trong các thế hệ kế tiếp, các cơ chế khác nhau có thể biến con lai bất thụ thành cơ thể đa bội hữu thụ được gọi là **thể dị đa bội (Hình 24.11)**. Thể dị đa bội khi giao phối với nhau thì cho ra đời con hữu thụ nhưng khi giao phối với các loài bố mẹ thì không cho ra đời con hữu thụ; vì vậy chúng trở thành một loài sinh học mới.

Hình thành loài bằng đa bội thể thỉnh thoảng cũng xảy ra ở động vật; ví dụ, loài nhái cây xám *Hyla versicolor* (xem Hình 23.16) được cho là đã được hình thành theo cách này. Tuy nhiên, đa bội thể xảy ra phổ biến hơn nhiều ở các loài thực vật. Các nhà thực vật học ước tính có trên 80% các loài thực vật đang sống hiện nay được hình thành từ loài tổ tiên bằng con đường đa bội hoá. Một ví dụ đã được chứng minh ở hai loài cây rau dền (chi *Tragopogon*) có nguồn gốc từ vùng Tây Bắc Thái Bình Dương vào những năm 1900. *Tragopogon* đầu tiên được con người đưa đến vùng này là ba loài châu Âu vào đầu những năm 1900. Các loài này, *T. dubius*, *T. pratensis*, và *T. porrifolius*, hiện nay là những loài cỏ dại mọc đầy ở các bãi đỗ xe và các vị trí khác trong thành phố. Trong những năm 1950, các nhà thực vật học đã xác định được hai loài *Tragopogon* mới trong các vùng Idaho và Washington, nơi có cả ba loài châu Âu. Một loài mới, *T. miscellus* là con lai tứ bội giữa *T. dubius* và *T. pratensis*; còn loài mới còn lại, *T. mirus*, cũng là loài dị đa bội, nhưng tổ tiên của chúng là *T. dubius* và *T. porrifolius*. Mặc dù quần thể *T. mirus* sinh sản chủ yếu bằng cách giao phối trong loài nhưng các thành viên mới của quần thể *T. mirus* vẫn còn tiếp tục được tạo ra bằng con đường lai khác loài - đây chỉ là một ví dụ cho thấy quá trình hình thành loài đang diễn ra mà chúng ta có thể quan sát được.

Nhiều loài cây trồng nông nghiệp quan trọng - như yến mạch, bông, khoai tây, thuốc lá, và lúa mì - là những loài đa bội. Lúa mì được sử dụng làm bánh mì, *Triticum aestivum*, là dị lục bội (có sáu bộ nhiễm sắc thể của ba loài khác nhau). Các sự kiện đa bội dẫn đến hình thành lúa mì hiện đại xảy ra cách đây khoảng 8.000 năm ở Trung Cận Đông trong con lai tự nhiên giữa loài lúa mì mới được gieo trồng với loài cỏ dại. Ngày nay, các nhà di truyền học tạo ra các thể đa bội mới trong phòng thí nghiệm bằng cách sử dụng hoá chất gây sai sót trong giảm phân và trong nguyên phân. Bằng cách khai thác quá trình tiến hoá, các nhà nghiên cứu có thể tạo ra các loài lai mới có các chất lượng mong muốn, chẳng hạn con lai được kết hợp năng suất cao của lúa mạch với khả năng chống chịu của lúa mạch đen.

Sự phân hoá về nơi ở

Hình thành loài cùng khu vực địa lý cũng xảy ra khi các yếu tố di truyền giúp tiểu quần thể khai thác nơi ở hoặc nguồn sống mà quần thể mẹ không sử dụng. Trường hợp như vậy chúng ta có thể thấy ở ruồi táo Bắc Mỹ (*Rhagoletis pomonella*). Nơi ở khởi đầu của loài ruồi này là trên các cây táo gai địa phương, nhưng khoảng 200 năm trước một số quần thể ruồi đã chuyển sang sống trên

các cây táo được du nhập bởi những người nhập cư đến từ châu Âu. Vì quả táo chín nhanh hơn nhiều so với quả táo gai nên chọn lọc tự nhiên đã ủng hộ những con ruồi có sự phát triển nhanh chuyên sống trên quả táo. Những quần thể ruồi sống nhờ quả táo hiện nay đã cách ly về thời gian với các quần thể ruồi sống trên táo gai *R. pomonella*, gây nên sự hạn chế dòng gene trước hợp tử giữa hai quần thể. Các nhà nghiên cứu cũng đã xác định được các allele có lợi cho các con ruồi sống trên loài cây chủ này nhưng lại trở nên có hại khi ruồi sống trên loài cây chủ khác. Do vậy, chọn lọc tự nhiên tác động lên các allele này tạo nên trở ngại sinh sản sau hợp tử tiếp tục làm hạn chế dòng gene. Nhìn chung, mặc dù hai quần thể này vẫn được phân loại như các phân loài chứ không phải là hai loài riêng biệt, nhưng rõ ràng là sự hình thành loài cùng khu vực địa lý đang diễn ra.

Chọn lọc giới tính

Có bằng chứng cho thấy hình thành loài cùng khu vực địa lý có thể xảy ra nhờ chọn lọc giới tính. Đầu mối cho biết điều này đã xảy ra như thế nào đã được tìm thấy ở cá cichlid sống ở một trong số các điểm nóng trên Trái Đất về hình thành các loài động vật, hồ Victoria ở Đông Phi. Hồ này là quê hương của 600 loài cá cichlid. Các số liệu di truyền chứng tỏ rằng các loài này được khởi nguồn cách đây chừng 100.000 năm từ một số ít loài cá di cư từ các sông hồ khác tới. Làm thế nào lại có nhiều loài đến vậy - quá gấp đôi số lượng các loài cá nước ngọt ở toàn châu Âu - lại được hình thành chỉ trong một cái hồ?

Một giả thuyết là các tiểu quần thể của các quần thể cá cichlid khởi đầu đã thích nghi với các nguồn thức ăn khác nhau dẫn đến phân hoá di truyền góp phần hình thành loài mới ở hồ Victoria. Tuy nhiên, chọn lọc giới tính, trong đó (chủ yếu) con cái lựa chọn con đực dựa trên hình dạng bên ngoài của chúng (xem Chương 23), cũng có thể là một yếu tố góp phần hình thành loài. Các nhà nghiên cứu đã nghiên cứu hai loài cá cichlid có họ hàng thân thuộc sống trong cùng khu vực, khác nhau chủ yếu về màu sắc của con đực ở thời kỳ sinh sản: Các con đực của loài *Pundamilia pundamilia* có lưng xanh nhạt, trong khi đó các con đực của loài *Pundamilia nyererei* lại có lưng màu đỏ nhạt (Hình 24.12). Các kết quả nghiên cứu của họ chứng tỏ rằng sự lựa chọn bạn tình dựa trên màu sắc con đực ở thời kỳ sinh sản là trở ngại sinh sản chính giữ cho vốn gene của hai loài này tách biệt nhau.

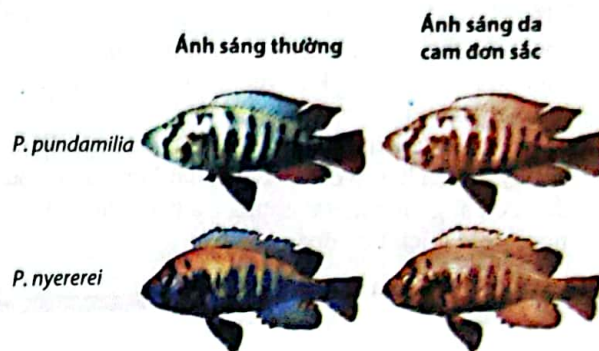
Hình thành loài khác và cùng khu vực địa lý: Tóm tắt

Bây giờ chúng ta hãy tóm tắt lại hai mô hình hình thành loài chủ yếu. Trong hình thành loài khác khu vực địa lý, một loài mới được hình thành khi một quần thể được cách ly địa lý với quần thể mẹ. Sự cách ly địa lý làm ngăn chặn khá triệt để dòng gene. Kết quả là các trở ngại sinh sản khác có thể xuất hiện như một sản phẩm phụ của sự biến đổi di truyền đã xảy ra bên trong quần thể cách ly. Các quá trình khác nhau có thể làm xuất hiện các biến đổi di truyền như vậy, bao gồm chọn lọc tự nhiên trong những môi trường khác nhau, phiêu bạt di truyền, và chọn lọc giới tính. Một khi đã được hình thành thì các trở ngại sinh sản nội sinh xuất hiện trong các quần thể cách ly địa lý có thể ngăn cản các cá thể của chúng lai giống với các cá

Hình 24.12 Tim hiệu

Chọn lọc giới tính ở cá cichlid có làm xuất hiện sự cách ly sinh sản hay không?

THÍ NGHIỆM Để trả lời câu hỏi trên, Ole Seehausen và Jacques van Alphen ở trường đại học Leiden, đã nuôi các con cá đực và cá cái của loài *Pundamilia pundamilia* và *P. nyererei* chung với nhau trong hai bể cá cảnh, một bể được chiếu ánh sáng tự nhiên còn một bể được chiếu ánh sáng từ một bóng đèn da cam đơn sắc. Trong điều kiện ánh sáng tự nhiên hai loài cá trông khác hẳn nhau về màu sắc của các con cá đực trong thời kỳ sinh sản; trong điều kiện ánh sáng da cam đơn sắc hai loài trông giống nhau về màu sắc. Các nhà nghiên cứu sau đó đã quan sát sự lựa chọn bạn tình của các con cá cái ở mỗi bể cá.



KẾT QUẢ Dưới ánh sáng thường các con cái chủ yếu chọn các con đực cùng loài. Tuy nhiên trong điều kiện ánh sáng da cam đơn sắc, các con cái lại không phân biệt được con đực khác loài và giao phối lẫn lộn tạo ra các con lai có sức sống và hoàn toàn hữu thụ.

KẾT LUẬN Seehausen và van Alphen đã kết luận rằng sự lựa chọn bạn tình dựa trên màu sắc con đực là trở ngại sinh sản chính giữ cho vốn gene của hai loài tách biệt nhau. Vì các loài vẫn còn khả năng lai giống với nhau khi trở ngại tập tính trước hợp tử này bị phá vỡ trong phòng thí nghiệm, sự phân hoá di truyền giữa hai loài là còn tương đối nhỏ. Điều này cũng chứng tỏ rằng sự hình thành các loài cá này xảy ra trong tự nhiên mới xảy ra gần đây.

NGUỒN O. Seehausen and J.J. M. van Alphen, The effect of male coloration on female mate choice in closely related Lake Victoria cichlids (*Haplochromis nyererei* complex), *Behavioral Ecology and Sociobiology* 42: 1-8 (1998).

ĐIỀU GÌ NẾU? Nếu thay ánh sáng thường bằng ánh sáng da cam mà không ảnh hưởng tới tập tính giao phối của cá cichlid thì kết luận của các nhà nghiên cứu trong nghiên cứu này phải thay đổi ra sao?

thể của quần thể mẹ thậm chí ngay cả khi quần thể con và quần thể mẹ quay lại tiếp xúc trực tiếp với nhau.

Hình thành loài cùng khu vực địa lý, ngược lại, đòi hỏi sự xuất hiện trở ngại sinh sản làm cách ly một tiểu quần thể với quần thể mẹ trong cùng một khu vực. Mặc dù ít xảy ra hơn so với sự hình thành loài khác khu vực địa lý, hình thành loài cùng khu vực địa lý xảy ra khi dòng gen đi vào hoặc đi ra khỏi quần thể cách ly hoàn toàn bị phong tỏa. Điều này có thể xảy ra do kết quả của sự đa bội hoá, đột biến làm cho một cơ thể có thêm các bộ nhiễm sắc thể. Hình thành loài cùng khu vực địa lý cũng

có thể xảy ra khi một quần thể trở nên cách ly sinh sản với quần thể mẹ do chọn lọc tự nhiên làm chuyển đổi chỗ ở hoặc nguồn thức ăn. Cuối cùng, hình thành loài cùng khu vực địa lý có thể hình thành do chọn lọc giới tính. Chúng ta đã xem xét lại quá trình hình thành loài mới bằng cách ly địa lý, tiếp theo chúng ta thám hiểm kỹ càng hơn điều gì sẽ xảy ra khi các loài cách ly địa lý lại quay lại tiếp xúc với nhau.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 24.2

1. Tóm tắt lại những khác biệt chủ yếu giữa hình thành loài khác khu vực địa lý với hình thành loài cùng khu vực địa lý. Kiểu hình thành loài nào phổ biến hơn, tại sao?
2. Mô tả hai cơ chế có thể làm giảm dòng gene trong các quần thể sống cùng khu vực địa lý, nhờ đó hình thành loài cùng khu vực địa lý có nhiều cơ hội xảy ra hơn.
3. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Hình thành loài khác khu vực địa lý hay xảy ra hơn ở các đảo gần đất liền hay ở các đảo có cùng kích thước nhưng cách xa đất liền hơn? Giải thích tiên đoán của bạn.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

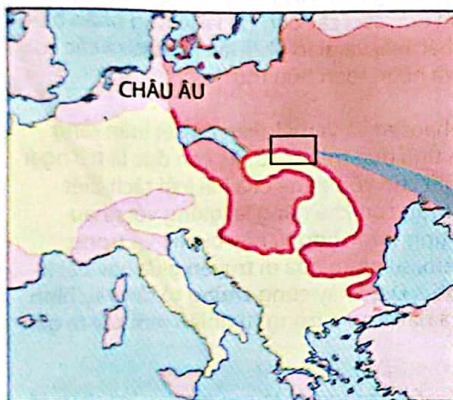
KHÁI NIỆM 24.3

Các vùng lai cung cấp cơ hội nghiên cứu các yếu tố gây nên sự cách ly sinh sản

Điều gì sẽ xảy ra nếu các quần thể đã cách ly địa lý với nhau nay quay lại tiếp xúc trực tiếp với nhau? Một kết quả có thể là hình thành nên một **vùng lai**, một vùng mà trong đó các thành viên của hai loài gặp gỡ và giao phối với nhau tạo ra ít nhất một số con lai có nguồn gốc tổ tiên hỗn hợp. Trong phần này, chúng ta sẽ thám hiểm các vùng lai và xem các vùng này bộc lộ những gì về các yếu tố gây nên sự tiến hoá cơ chế cách ly sinh sản.

Các kiểu cấu trúc bên trong các vùng lai

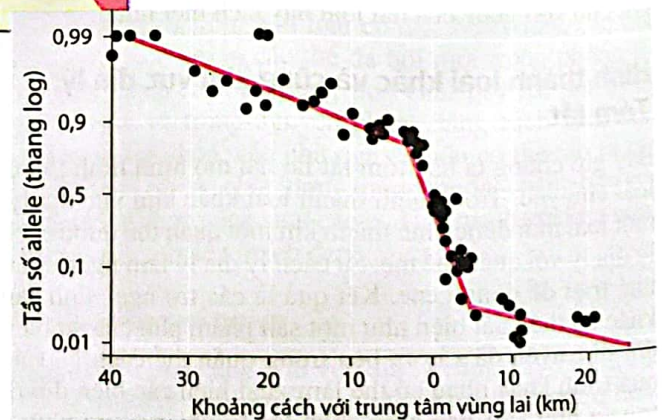
Các vùng lai biểu hiện các cấu trúc rất khác nhau. Một số vùng lai có dạng một dải băng hẹp, ví dụ như mô tả trong **Hình 24.13** đối với hai loài cóc thuộc chi *Bombina*, một loài cóc có bụng vàng (*B. variegata*) và một loài cóc bụng đỏ (*B. bombina*). Vùng lai này được thể hiện bằng đường vạch đỏ to trên bản đồ, kéo dài tới 4.000 km nhưng lại rộng chỉ chừng 10 km trong hầu hết các địa điểm. Đi



Cóc bụng vàng
Bombina variegata



Cóc bụng đỏ
Bombina bombina



▲ **Hình 24.13** Vùng lai hẹp đối với loài *B. variegata* và *B. bombina* ở châu Âu. Đồ thị cho thấy kiểu biến đổi tần số allele trong suốt chiều rộng của vùng lai gần Krakow, Ba Lan.

đọc “lát cắt” của vùng lai ta thấy tần số của các allele đặc trưng cho cóc bụng vàng giảm dần từ 100% ở ngoài rìa nơi chỉ tìm thấy toàn cóc bụng vàng, tới 50% ở trung tâm của vùng lai, rồi tới 0% ở vùng rìa nơi chỉ tìm thấy cóc bụng đỏ.

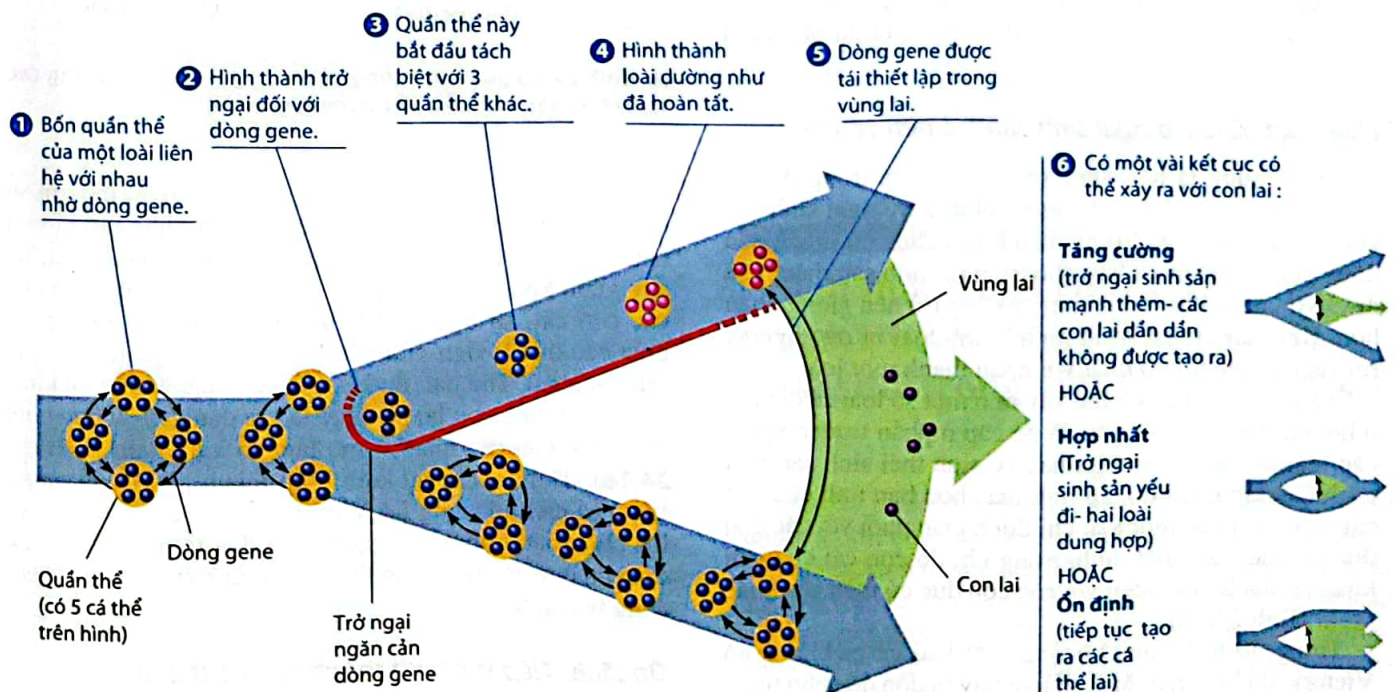
Cái gì đã gây nên kiểu phân bố như vậy của các tần số allele trong vùng lai? Chúng ta có thể suy ra rằng có chương ngại ngăn cản dòng gene - nếu không các allele của một loài thân sinh này có thể được tìm thấy trong vốn gene của loài thân sinh kia. Có phải các trở ngại địa lý làm giảm dòng gene? Không phải trong trường hợp này, vì các con cóc đi lại tự do qua vùng lai. Yếu tố quan trọng hơn là có sự gia tăng ở các con cóc lai tỷ lệ phối chết và các kiểu dị dạng hình thái khác nhau như các xương sườn liên kết với xương sống và các phần miệng của cóc bị biến đổi. Vì con lai có sức sống và khả năng sinh sản kém nên chúng tạo ra số lượng con có sức sống ít hơn so với số con của các loài bố mẹ. Kết quả là các con lai hiếm khi được dùng làm bước đệm để chuyển các allele từ loài này sang loài khác.

Các vùng lai thường có các kiểu phân bố không gian phức tạp. Chúng ta hãy xem xét vùng lai giữa các con để *Allonemobius fasciatus* và *Allonemobius socius*, cả hai đều được tìm thấy ở các vùng núi Appalachian ở miền Đông Hoa Kỳ. Môi trường có một tác động rất hiệu quả lên giá trị thích nghi của các loài bố mẹ. *A. fasciatus* thích nghi tốt hơn so với *A. socius* trong các địa điểm lạnh hơn của vùng lai, và điều ngược lại xảy ra ở những địa điểm ấm hơn. Bởi vậy, *A. fasciatus* chiếm ưu thế trong các địa điểm lạnh hơn (ở độ cao hơn hoặc địa điểm hướng

về phía bắc), còn *A. socius* chiếm ưu thế ở các vị trí ấm hơn (độ cao thấp hơn hoặc các vùng hướng về phía nam). Địa hình của vùng này rất phức tạp, có nhiều đồi và thung lũng, có nhiều vùng phân bố đan xen giữa hai loài. Kết quả là các quần thể của hai loài bố mẹ tiếp xúc trực tiếp với nhau và con lai xuất hiện. Không giống như trường hợp ở vùng lai của cóc *Bombina*, nơi các con lai kém thích nghi hơn so với các cá thể của các loài bố mẹ, giá trị thích nghi của các con lai *Allonemobius* dao động từ năm này qua năm khác đôi khi còn vượt trội hơn giá trị thích nghi của các loài bố mẹ. Như chúng ta sẽ thấy, những khác biệt về giá trị thích nghi của các con lai trong trường hợp của *Bombina* và *Allonemobius* dẫn tới các tiên đoán khác nhau liên quan đến việc các trở ngại sinh sản ở các loài này thay đổi theo thời gian ra sao.

Các vùng lai biến đổi theo thời gian

Nghiên cứu một vùng lai cũng giống như quan sát một thí nghiệm tự nhiên về hình thành loài. Liệu kết quả có dẫn đến hình thành các loài mới xảy ra một cách nhanh chóng nhờ sự đa bội hoá như ở các cây râu dê của vùng Tây Bắc Thái Bình Dương? Nếu không, thì theo thời gian có ba kết cục có thể xảy ra đối với các vùng lai (Hình 24.14). Các trở ngại sinh sản giữa các loài theo thời gian sẽ ngày càng mạnh thêm (làm hạn chế hình thành các con lai) hoặc sẽ bị yếu đi (dẫn đến hai loài hợp nhất lại thành một loài). Hoặc các con lai được tiếp tục tạo ra và rốt cuộc tạo nên vùng lai ổn định. Chúng ta hãy xem xét các bằng chứng thực địa chứng minh cho ba khả năng này.



▲ **Hình 24.14** Hình thành vùng lai và các kết cục có thể có đối với các con lai theo thời gian. Mũi tên to có màu chỉ hướng di chuyển theo thời gian.

ĐIỀU GÌ NẾU? Điều gì sẽ xảy ra nếu dòng gene được tái thiết lập ở bước 3 trong quá trình này?

Tăng cường: Các trở ngại sinh sản trở nên mạnh thêm

Khi các con lai kém thích nghi hơn so với các thành viên của loài bố mẹ, như trong trường hợp của *Bombina*, chúng ta có thể kỳ vọng chọn lọc tự nhiên sẽ làm mạnh thêm các trở ngại sinh sản trước hợp tử, do vậy số lượng con lai kém sức sống sẽ bị giảm. Vì quá trình này làm cho các trở ngại sinh sản ngày một mạnh thêm nên nó được gọi tắt là sự **tăng cường**. Nếu sự tăng cường xảy ra, chúng ta sẽ tiên đoán rằng các trở ngại sinh sản giữa các loài sẽ trở nên mạnh hơn đối với các loài cùng khu vực địa lý so với giữa các loài khác khu vực địa lý.

Chúng ta hãy xét một ví dụ cho thấy có bằng chứng cho sự tăng cường ở hai loài có họ hàng thân thuộc là chim sâu châu Âu, một loài chim sâu có nhiều màu sắc, và một loài chim sâu có vòng cổ (có cổ vòng lông trắng - cổ khoang). Trong các quần thể khác khu vực địa lý, các con đực của hai loài rất giống nhau. Tuy nhiên, trong các quần thể cùng khu vực địa lý, các con đực của hai loài lại khác biệt nhau: Các con chim đực của loài có nhiều màu sắc có màu nâu đất còn các con chim đực của loài có vòng cổ lại có đốm lông trắng to hơn. Các con chim cái của hai loài không giao phối với các con đực khác loài khi chúng sống trong cùng một khu vực. Tuy nhiên, thỉnh thoảng chúng lại mắc sai lầm khi giao phối với con đực khác loài sống ở quần thể khác khu vực địa lý với chúng (**Hình 24.15**). Bởi vậy, các trở ngại sinh sản giữa các quần thể cùng khu vực địa lý có vẻ như trở nên mạnh hơn so với trở ngại sinh sản giữa các quần thể khác khu vực địa lý. Các kết quả tương tự cũng được quan sát thấy ở một số loài sinh vật, bao gồm cá, côn trùng, thực vật, và một số loài chim khác. Tuy nhiên, có điều lý thú là sự tăng cường các trở ngại sinh sản lại không xảy ra trong trường hợp của cóc *Bombina* như chúng ta đã bàn luận lúc trước.

Hợp nhất: Các trở ngại sinh sản trở nên yếu đi

Bây giờ chúng ta hãy xem xét trường hợp trong đó hai loài tiếp xúc với nhau ở vùng lai nhưng trở ngại sinh sản không đủ mạnh. Do trở ngại sinh sản chưa đủ mạnh nên dòng gene vẫn xảy ra làm cho trở ngại sinh sản thêm yếu đi và vốn gene của hai loài ngày càng trở nên giống nhau hơn. Kết quả là quá trình hình thành loài bị đảo ngược, rồi cuộc hai loài hợp nhất với nhau thành một loài.

Tình hình như vậy có thể xảy ra ở một số loài cá cichlid ở hồ Victoria mà chúng ta đã đề cập ở phần trước. Nhiều cặp loài cá cichlid giống nhau về sinh thái sinh sản một cách biệt lập nhau do tập tính lựa chọn bạn tình của con cái – con cái của một loài chỉ thích giao phối với các con đực có màu sắc nhất định, trong khi đó con cái của loài khác lại thích giao phối với các con đực có màu sắc khác (xem Hình 24.12).

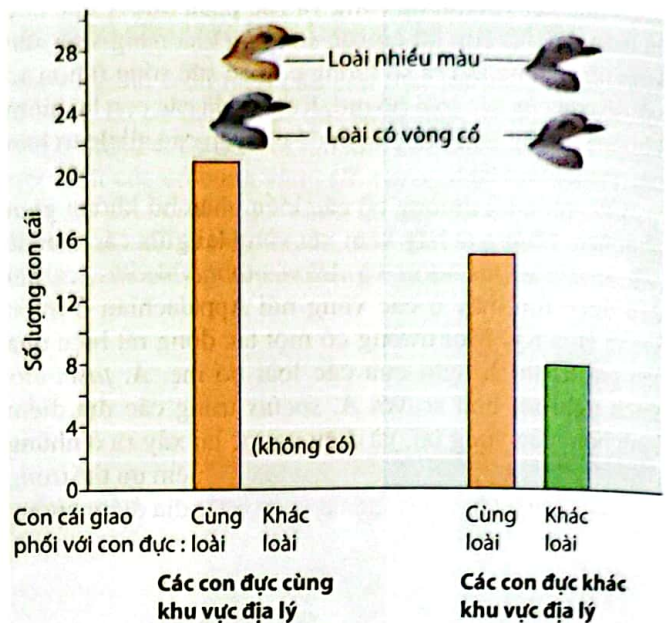
Trong 30 năm qua, khoảng 200 loài cá cichlid ở hồ Victoria đã biến mất. Một số loài này bị dồn đến chỗ tuyệt chủng là do có loài cá ăn thịt đã du nhập vào hồ, cá rô sông Nile. Tuy nhiên, nhiều loài không bị cá rô sông Nile ăn thịt cũng đã bị biến mất. Các nhà khoa học nghĩ rằng nước đục do ô nhiễm đã làm giảm khả năng sử dụng màu sắc của con cái để phân biệt các con đực của loài mình với các con đực của loài có họ hàng gần gũi. Nếu có



Con đực của các quần thể cùng khu vực địa lý của loài nhiều màu



Con đực của các quần thể khác khu vực địa lý của loài nhiều màu



▲ Hình 24.15 Sự tăng cường các trở ngại sinh sản trong các loài chim sâu châu Âu có họ hàng gần gũi.

thêm được các bằng chứng ủng hộ giả thuyết này thì sự ô nhiễm ở hồ Victoria có thể là nguyên nhân tạo ra một chuỗi các tác động có liên quan với nhau. Thứ nhất, do suy giảm khả năng nhận biết các con đực cùng loài của các con cái, sự ô nhiễm làm gia tăng tần số giao phối giữa các thành viên của các loài vốn đã bị cách ly sinh sản với nhau. Thứ hai, do kết quả của kiểu giao phối khác loài này, nhiều con lai sẽ được tạo ra dẫn đến sự hợp nhất vốn gene của các loài bố mẹ làm số loài giảm đi (**Hình 24.16**). Thứ ba, các sự kiện hình thành loài trong tương lai, ở cá cichlid trong hồ Victoria, sẽ ít xảy ra hơn vì sự lựa chọn bạn tình của các con cái dựa trên màu sắc của các con đực dẫn đến hình thành loài mới ở các loài cá này đang bị cản trở.

Ổn định: Tiếp tục hình thành các cá thể lai

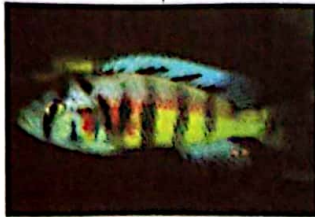
Nhiều vùng lai duy trì khá ổn định do các con lai liên tục được tạo ra – một kết quả mà bạn có thể không ngờ tới. Ví dụ, hãy nhớ lại trường hợp các con lai bị bất lợi rất lớn ở các vùng lai của *Bombina*. Kết quả là hậu thế của các cá thể thích giao phối với các thành viên cùng loài sống sót và sinh sản tốt hơn so với đời con của các cá thể giao



Pundamilia nyererei



Pundamilia pundamilia



Pundamilia "nước đục",
Đời con lai ở địa điểm
có nước đục

▲ **Hình 24.16 Phá vỡ các trở ngại sinh sản.** Tăng mức độ đục nước ở hồ Victoria trong hơn 30 năm qua đã làm suy yếu các trở ngại sinh sản giữa *P. nyererei* và *P. pundamilia*. Trong những vùng nước đục, hai loài lai với nhau khá nhiều làm cho vốn gene của chúng dung hợp với nhau.

phối nhầm với các thành viên của loài khác. Điều này chứng tỏ sự tăng cường đúng ra là đã xảy ra làm cho các trở ngại sinh sản được vững chắc thêm, do vậy đã hạn chế tạo ra các con cóc lai. Tuy nhiên, trong hơn 20 năm nghiên cứu, đã không có một bằng chứng nào về sự tăng cường trở ngại sinh sản được tìm thấy. Điều gì có thể giải thích phát hiện đáng ngạc nhiên này? Một khả năng có thể có liên quan đến độ hẹp của vùng lai. Có lẽ dòng gene đến từ ngoài vùng lai xảy ra mạnh dẫn đến liên tục tạo ra con lai và làm áp đảo chọn lọc tự nhiên theo hướng gia tăng sự cách ly sinh sản ở trong vùng lai. Nếu vùng lai rộng hơn, thì điều này ít xảy ra vì trung tâm của vùng lai sẽ nhận được ít dòng gene từ các quần thể bên ngoài ở xa vùng lai.

Trong vùng lai của *Allonemobius*, đôi khi các con lai có giá trị thích nghi cao hơn các loài bố mẹ. Bởi vậy, chúng ta có thể tiên đoán rằng nhiều con lai sẽ được tạo ra, ít nhất trong một số năm. Vì những con lai này giao phối với nhau và với cả các thành viên của các loài bố mẹ, nên các vốn gene của các loài bố mẹ có thể dung hợp lại làm đảo ngược quá trình hình thành loài. Tuy nhiên, mặc dù con lai khác loài luôn được tạo ra, các số liệu thu được trên 20 năm qua chứng tỏ rằng điều này là không phổ biến và dòng gene giữa các loài bố mẹ không quá lớn. Vậy tại sao các con lai lại không trở nên phổ biến hơn? Trong khắp vùng lai, các loài bố mẹ gặp nhau ở những địa điểm nơi mà một hoặc cả hai loài bố mẹ đang ở gần giới hạn của các điều kiện môi trường mà chúng có

thể chống chịu. Kết quả là, thậm chí chỉ một biến đổi nhỏ trong môi trường địa phương đó cũng đủ làm cho một trong hai loài bố mẹ bị biến mất khỏi khu vực này. Trong 14 năm nghiên cứu, các nhà nghiên cứu đã quan sát thấy một số hiện tượng tuyệt chủng cục bộ như vậy. Vì các địa điểm nơi các con lai được hình thành có thể xuất hiện và biến mất rất nhanh chóng nên các con lai được duy trì ở mức ít phổ biến, và sự hợp nhất các vốn gene của loài *A. fasciatus* và *A. socius* đã bị ngăn cản do chưa đủ thời gian để phá vỡ các trở ngại sinh sản.

Tóm lại, đôi khi các kết cục trong các vùng lai phù hợp với các tiên đoán của chúng ta (trường hợp chim sâu châu Âu và cá cichlid), nhưng đôi khi lại không (trong trường hợp *Bombina* và *Allonemobius*). Tuy nhiên, bất luận các tiên đoán của chúng ta có được chứng thực hay không, thì các sự kiện trong vùng lai có thể làm hé mở cách các trở ngại sinh sản giữa các loài họ hàng thân thuộc biến đổi theo thời gian ra sao. Trong phần tiếp theo, chúng ta sẽ xem xét sự tương tác giữa các loài lai cũng có thể cho chúng ta một ý tưởng khái quát về tốc độ hình thành loài và sự điều khiển di truyền của quá trình hình thành loài.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 24.3

1. Vùng lai là gì và tại sao vùng lai lại được xem là "phòng thí nghiệm tự nhiên" cho các nghiên cứu về hình thành loài?
2. **ĐIỀU GÌ NẾU?** Xét hai loài đã được phân hoá nhờ cách ly địa lý nhưng lại tiếp xúc với nhau trước khi sự cách ly sinh sản được hoàn tất. Hãy tiên đoán điều gì sẽ xảy ra theo thời gian nếu hai loài giao phối với nhau và (a) đời con lai sống sót và sinh sản kém hơn so với đời con của các cặp giao phối cùng loài hoặc (b) đời con lai sống sót và sinh sản như đời con của các cặp giao phối cùng loài.

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

KHÁI NIỆM 24.4

Hình thành loài có thể xảy ra nhanh hoặc chậm và có thể do thay đổi trong một vài hoặc nhiều gene

Darwin đã phải đối mặt với nhiều câu hỏi không thể trả lời được khi ông bắt đầu suy nghĩ về "bí mật của các bí mật" là sự hình thành loài. Như bạn đã đọc trong Chương 22, Darwin đã tìm được câu trả lời cho một số các câu hỏi loại này khi ông nhận thấy tiến hoá bằng con đường chọn lọc tự nhiên có thể giúp giải thích cả sự đa dạng và sự thích nghi của các sinh vật. Tuy nhiên, các nhà sinh học từ thời Darwin đến giờ vẫn tiếp tục tìm kiếm các câu hỏi cơ bản về quá trình hình thành loài, chẳng hạn như: Phải mất bao lâu thì loài mới có thể được hình thành? Bao nhiêu gene bị biến đổi khi một loài tách thành hai? Các câu trả lời cho những câu hỏi như vậy bắt đầu xuất hiện.

Thời gian hình thành loài

Chúng ta có thể thu thập thông tin về thời gian cần cho một loài mới được hình thành từ hàng loạt các kiểu mẫu hồ sơ hoá thạch và từ những nghiên cứu sử dụng các số liệu hình thái (bao gồm cả các hoá thạch) hoặc các số liệu phân tử để xác định khoảng thời gian giữa các sự kiện hình thành loài trong một nhóm nhất định của các sinh vật.

Các kiểu mẫu hồ sơ hoá thạch

Hồ sơ hoá thạch bao gồm nhiều thời kỳ trong đó các loài mới xuất hiện đột ngột trong một địa tầng địa chất, và sau đó lại biến mất. Nhà Cổ sinh học Nile Eldredge ở Bảo tàng Tự nhiên Mỹ, và Stephen Jay Gould (1941-2002) thuộc Đại học Harvard cùng đưa ra một thuật ngữ **cân bằng ngắt quãng** (punctuated equilibria) để mô tả những giai đoạn cân bằng (ít biến đổi) rất dễ nhận thấy bị ngắt quãng bởi giai đoạn có sự thay đổi đột ngột (**Hình 24.17a**). Các loài khác không biểu hiện kiểu ngắt quãng như vậy mà thay vào đó chúng thay đổi từ từ trong một thời gian rất dài (**Hình 24.17b**).

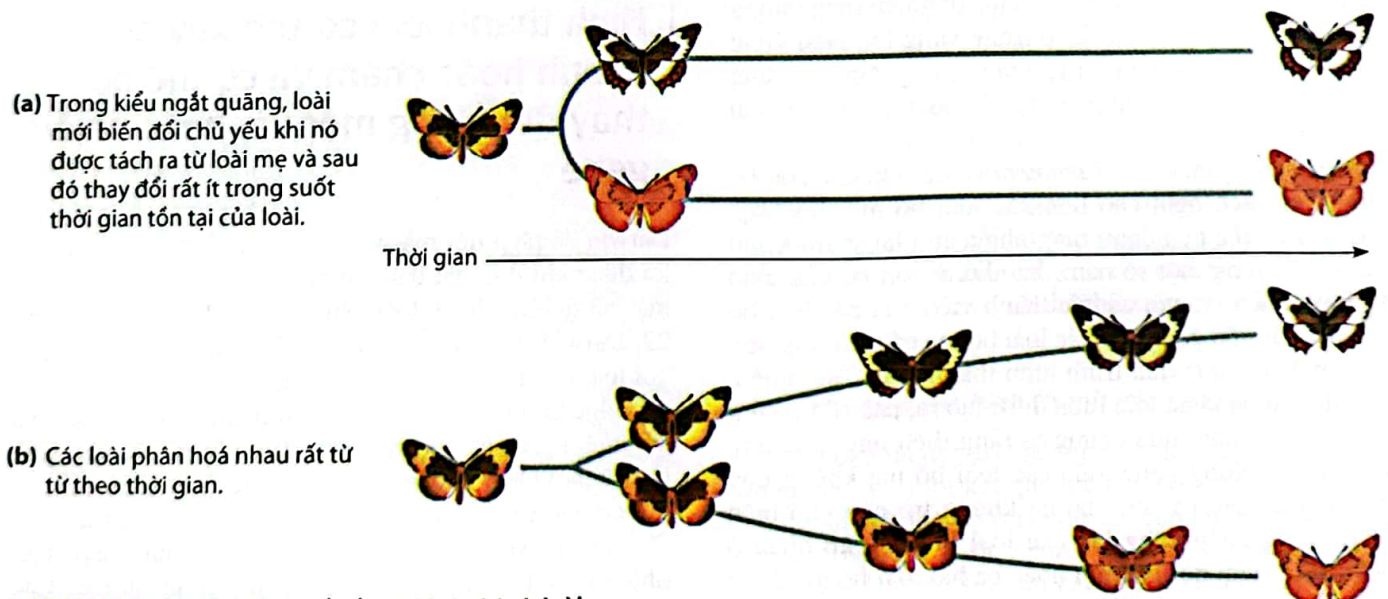
Kiểu mẫu hoá thạch ngắt quãng và kiểu mẫu hoá thạch biến đổi từ từ nói cho chúng ta điều gì về thời gian cần để hình thành một loài mới? Giả sử rằng một loài tồn tại cách đây 5 triệu năm, nhưng hầu hết những thay đổi về hình thái khiến nó được coi là một loài mới lại xảy ra trong 50.000 năm đầu tiên của thời gian tồn tại của nó - tức là chỉ 1% thời gian tồn tại của loài. Những khoảng thời gian ngắn như vậy (ở góc độ địa chất học) thường không thể phân biệt được trong các địa tầng hoá thạch, một phần vì tốc độ tích tụ trầm tích là quá chậm để tách riêng thành các lớp với thời gian tích tụ ngắn như vậy. Bởi vậy, dựa trên các hoá thạch của nó, loài có vẻ như đã xuất hiện đột ngột và sau đó tồn tại một cách không thay đổi hoặc thay đổi rất ít trước khi bị tuyệt chủng. Thậm chí một loài như vậy có thể đã được hình thành một cách chậm hơn nhiều so với trường hợp mà các hoá thạch đã đề xuất (trong trường hợp này là 50.000 năm), thì một kiểu tiến hoá ngắt quãng cũng chứng tỏ rằng sự

hình thành loài đã xảy ra tương đối nhanh chóng. Đối với các loài mà các hoá thạch của chúng thay đổi một cách từ từ chậm hơn nhiều thì chúng ta không thể nói chính xác khi nào một loài sinh học mới được hình thành, vì thông tin về sự cách ly sinh sản không thể hiện trên các hoá thạch. Tuy nhiên, có nhiều khả năng là phải mất hàng triệu năm để loài mới được hình thành ở những nhóm có biến đổi tương đối chậm.

Tốc độ hình thành loài

Kiểu tiến hoá ngắt quãng chứng tỏ rằng một khi đã bắt đầu thì quá trình hình thành loài có thể được kết thúc tương đối nhanh chóng - kết luận như vậy đã được khẳng định bởi số lượng ngày càng gia tăng của các công trình nghiên cứu.

Ví dụ, công trình nghiên cứu do Loren Rieseberg ở Trường Đại học Indiana và các cộng sự chứng tỏ rằng sự hình thành loài nhanh chóng đã xảy ra đối với loài hoa hướng dương hoang dại *Helianthus anomalus*. Loài này được xem là con lai giữa hai loài hướng dương hoang dại khác, *H. annuus* và *H. petiolaris*. Loài lai *Helianthus anomalus* khác biệt hẳn về sinh thái và cách ly sinh sản với hai loài bố mẹ (**Hình 24.18**). Không giống như hình thành loài kiểu dị đa bội, trong đó có sự thay đổi về số lượng nhiễm sắc thể sau khi lai xa, trong trường hợp của các loài hoa hướng dương này hai loài bố mẹ và loài con lai đều có cùng một số lượng nhiễm sắc thể ($2n = 34$). Vậy thì loài mới được hình thành như thế nào? Các thực nghiệm trong phòng thí nghiệm đã được thiết kế để trả lời câu hỏi này, cho thấy chỉ 5% con lai F_1 là hữu thụ. Tuy nhiên, chỉ sau 4 thế hệ kế tiếp trong đó các con lai giao phối với nhau hoặc với các loài bố mẹ, thì độ hữu thụ đã tăng lên trên 90%. Để giải thích phát hiện này, Rieseberg và các cộng sự đã giả thiết rằng các con lai thực nghiệm nào có các nhiễm sắc thể chứa các khối DNA từ các loài bố mẹ không tương thích với nhau thì không có khả năng sinh sản và bởi vậy bị chọn lọc tự nhiên đào thải. Kết quả là, các nhiễm sắc thể của các con lai thực nghiệm nhanh chóng trở nên tương tự như thành phần nhiễm sắc thể của *H. anomalus* ở các cá thể của quần thể tự nhiên (xem **Hình 24.18**).

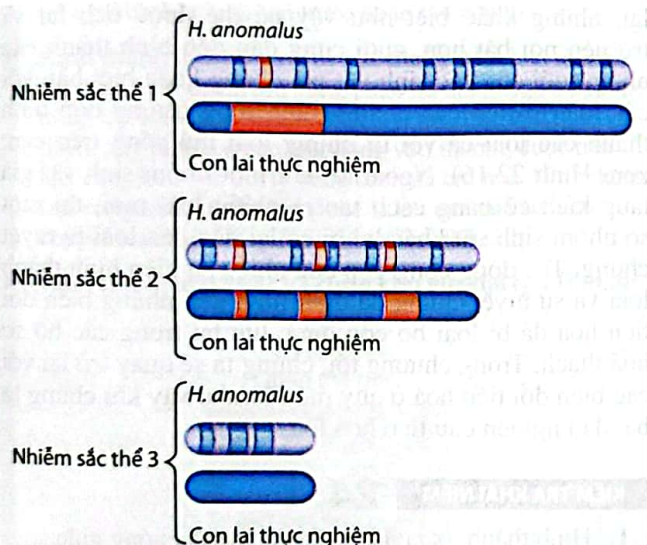


▲ **Hình 24.17** Hai mô hình về tốc độ hình thành loài.

Ví dụ về loài hoa hướng dương cùng với trường hợp ruồi táo, cá cichlid ở hồ Victoria, và các ví dụ về ruồi quả đã đề cập trước đây chứng tỏ rằng loài mới có thể được hình thành một cách nhanh chóng một khi sự phân hoá bắt đầu xảy ra. Tuy vậy, tổng thời gian giữa các sự kiện hình thành loài là bao lâu? Khoảng thời gian này bao gồm thời gian mà trước đó các quần thể bắt đầu phân hoá nhau (phân ly) cộng với thời gian hình thành loài cho tới khi loài mới được hình thành. Tổng thời gian giữa các sự kiện hình thành loài như vậy dường như có sự biến động đáng kể. Ví dụ, các số liệu khảo sát từ 84 nhóm động vật và thực vật thì thời gian giữa các sự kiện hình thành loài



(a) Loài hoa hướng dương hoang dại *Helianthus anomalus* sống ở môi trường cát khô hạn. *H. anomalus* được hình thành do lai giữa hai loài hướng dương khác, *H. annuus* và *H. petiolaris*, những loài sống liền kề nhưng ở môi trường ẩm ướt.



Chú thích

■ Vùng nhận biết đặc trưng cho loài *H. petiolaris* ■ Vùng nhận biết đặc trưng cho loài *H. annuus*

■ Vùng chưa có thông tin gì về nguồn gốc của loài bố mẹ

(b) Cấu trúc di truyền của ba nhiễm sắc thể ở loài *H. anomalus* và ở các con lai thực nghiệm. Sau năm thế hệ thực nghiệm, các nhiễm sắc thể ở các con lai thực nghiệm đã giống với các nhiễm sắc thể của loài *H. anomalus* sống trong tự nhiên.

▲ **Hình 24.18** Hình thành loài nhanh chóng trong vùng lai hoa hướng dương.

dao động từ 4.000 năm (ở cá cichlid trong hồ Nabugabo, Uganda) tới 40 triệu năm (ở một số loài bộ rùa). Nhìn tổng thể, thời gian giữa các lần hình thành loài trung bình là 6,5 triệu năm và hiếm khi ít hơn 500.000 năm.

Chúng ta có thể học được gì từ các số liệu này? Trước hết, các số liệu này chứng tỏ tính trung bình, phải hàng triệu năm trôi qua thì một loài mới vừa mới được hình thành mới lại có thể cho ra một loài mới khác. Như chúng ta sẽ thấy trong chương 25, kết quả này gợi ý cho ta thấy phải mất bao lâu thì sự sống trên Trái Đất mới được hồi phục sau những sự kiện tuyệt chủng hàng loạt. Thứ hai, sự biến động cực kỳ lớn về thời gian giữa các lần hình thành loài chứng tỏ rằng các sinh vật không có “đồng hồ hình thành loài” ở bên trong cơ thể khiến chúng tạo ra các loài mới trong một khoảng thời gian đều đặn. Quả thực, hình thành loài chỉ bắt đầu khi dòng gene giữa các quần thể bị gián đoạn, có lẽ bởi một sự kiện không thể tiên đoán được như một cơn bão vận chuyển một số cá thể tới một vùng cách ly nào đó. Ngoài ra, một khi dòng gene đã bị gián đoạn, các quần thể phải phân hoá về mặt di truyền tới mức chúng trở nên cách ly sinh sản với nhau- tất cả trước khi một sự kiện khác làm cho dòng gene được hồi phục làm đảo ngược quá trình hình thành loài (xem Hình 24.16).

Nghiên cứu di truyền học của quá trình hình thành loài

Các nghiên cứu về quá trình hình thành loài đang diễn ra (như ở các vùng lai) có thể nhiều đặc tính gây nên sự cách ly sinh sản. Bằng cách xác định các gene quy định các đặc tính này, các nhà khoa học có thể thám hiểm các vấn đề cơ bản của sinh học tiến hoá: Bao nhiêu gene sẽ thay đổi khi một loài mới được hình thành?

Trong một số ít trường hợp, sự tiến hoá của cách ly sinh sản chỉ liên quan đến một gene duy nhất. Ví dụ, ở loài ốc Nhật Bản thuộc chi *Euhadra*, các allele của một gene duy nhất có thể gây nên các trở ngại cơ học dẫn đến cách ly sinh sản (cách ly cơ học). Gene này quy định hướng xoắn của vỏ ốc (**Hình 24.19**). Khi hướng xoắn của vỏ ốc khác nhau, thì các cơ quan sinh sản của ốc được định hướng khác nhau làm ngăn cản sự giao phối giữa chúng (Hình 24.4f cho ví dụ tương tự).

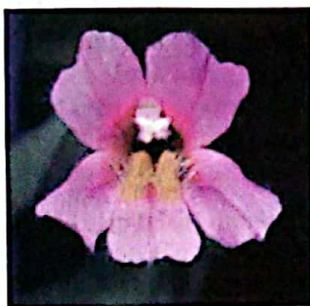
Trở ngại chính dẫn đến cách ly sinh sản giữa hai loài hoa khế, *Mimulus lewisii* và *M. cardinalis*, có vẻ như bị



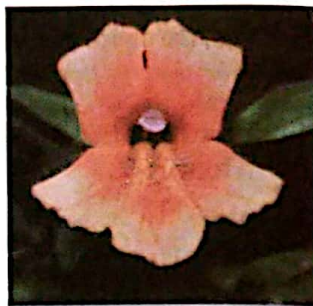
▲ **Hình 24.19** Hình thành loài chỉ do một gene. Một đột biến ở một gene làm cho vỏ của loài ốc Nhật Bản trên cạn (*Euhadra*) xoắn theo chiều ngược lại với các con khác. Các con ốc có vỏ xoắn ngược chiều này không thể giao phối với những con bình thường do vậy xuất hiện sự cách ly sinh sản.

ảnh hưởng bởi một số lượng tương đối nhỏ các gene. Hai loài này cách ly nhau bởi cả hai cơ chế cách ly trước hợp tử (sự lựa chọn của loài thụ phấn và sự cách ly giao tử một phần) và cơ chế cách ly sau hợp tử (lai khác loài tạo ra ít con hơn so với lai trong cùng loài, và con lai F_1 sống nhưng bị giảm độ hữu thụ). Trong số những trở ngại dẫn đến cách ly sinh sản này, thì sự lựa chọn của loài chuyên thụ phấn cho loài hoa này là nguyên nhân chính dẫn đến sự cách ly sinh sản. Trong một vùng lai giữa *M. lewisii* và *M. cardinalis*, gần 90% số lần viếng thăm của loài di thụ phấn chỉ giới hạn ở một loài này hoặc loài kia.

Hai loài hoa khi được thụ phấn bởi hai loài thụ phấn khác nhau: Ong nghệ thích thụ phấn cho loài *M. lewisii* có hoa màu hồng và loài chim ruồi thích thụ phấn cho loài *M. cardinalis* có hoa đỏ. Douglas Schemske ở Trường Đại học bang Michigan cùng các cộng sự đã cho thấy sự lựa chọn của loài thụ phấn bị ảnh hưởng ít nhất bởi hai locus trong hoa khi, một trong số đó là “vàng thượng lưu”, hay *yup*, locus có ảnh hưởng đến màu hoa (Hình



(a) Hoa đặc trưng của loài *Mimulus lewisii*



(b) Hoa của cây *M. lewisii* có allele màu hoa của loài *M. cardinalis*



(c) Hoa đặc trưng của loài *Mimulus cardinalis*



(d) Hoa của loài *M. cardinalis* có allele màu hoa của loài *M. lewisii*

▲ **Hình 24.20 Locus ảnh hưởng đến sự lựa chọn của loài thụ phấn.** Sự ưa thích của loài thụ phấn tạo nên một trở ngại lớn dẫn đến cách ly sinh sản giữa loài *Mimulus lewisii* và *M. cardinalis*. Sau khi chuyển allele quy định màu hoa từ loài *M. lewisii* sang cây *M. cardinalis* và ngược lại, các nhà khoa học đã làm thay đổi sự ưa thích của loài thụ phấn.

ĐIỀU GÌ NẾU? Nếu các cây *M. cardinalis* có allele *yup* của *M. lewisii* được trồng trong khu vực có cả hai loài hoa khi, thì số lượng con lai bị ảnh hưởng như thế nào?

24.20. Bằng cách tạo ra con lai sau đó lai trở lại liên tiếp với một trong hai loài bố mẹ, Schemske và các cộng sự đã thành công trong việc chuyển allele của *M. lewisii* của locus này sang *M. cardinalis* và ngược lại. Trong một thí nghiệm thực địa, các cây *M. lewisii* có allele *yup* của *M. cardinalis* đã được các con chim ruồi đến thăm nhiều gấp 68 lần so với số lần mà chúng đến thăm loài *M. lewisii* hoang dại. Tương tự, các cây *M. cardinalis* có gene của *yup* của loài *M. lewisii* đã được ong nghệ đến thăm với 74 lần nhiều hơn so với số lần mà loài ong này đến thăm loài *M. cardinalis* hoang dại. Bởi vậy, một đột biến ở một locus có thể ảnh hưởng đến sự ưa thích của loài thụ phấn và do vậy góp phần tạo nên sự cách ly sinh sản ở loài hoa khi.

Trong các loài sinh vật khác, quá trình hình thành loài bị ảnh hưởng bởi một số lớn các gene và sự tương tác giữa các gene. Ví dụ, sự bất thụ con lai giữa hai phân loài *Drosophila pseudoobscura* được hình thành do sự tương tác của ít nhất bốn locus, và sự cách ly sau hợp tử ở vùng lai hoa hướng dương mà chúng ta đã đề cập trước đây bị ảnh hưởng bởi 26 đoạn nhiễm sắc thể (số lượng gene vẫn còn chưa biết). Tóm lại, những số liệu nghiên cứu chứng tỏ rằng một vài hoặc nhiều gene có thể ảnh hưởng tới sự tiến hoá dẫn đến cách ly sinh sản làm xuất hiện loài mới một sự bổ sung mới vào sự đa dạng của sự sống.

Từ hình thành loài tới tiến hoá lớn

Như chúng ta vừa thấy trong các ví dụ của chương này, hình thành loài có thể bắt đầu với những khác biệt có vẻ như rất nhỏ như màu sắc trên lưng cá cichlid. Tuy nhiên, khi quá trình hình thành loài xảy ra lặp đi lặp lại, những khác biệt như vậy có thể được tích lại và trở nên nổi bật hơn, cuối cùng dẫn đến hình thành các nhóm mới của các sinh vật mà chúng khác biệt hẳn với các loài tổ tiên của chúng (như trong trường hợp hình thành các loài cá voi từ những loài thú sống trên cạn; xem Hình 22.16). Ngoài ra, khi một nhóm sinh vật gia tăng kích cỡ bằng cách tạo ra nhiều loài mới, thì một số nhóm sinh vật khác lại bị co lại dẫn đến loài bị tuyệt chủng. Tác động cộng gộp của nhiều sự kiện hình thành loài và sự tuyệt chủng đã định hình nên những biến đổi tiến hoá đã bị loại bỏ còn được lưu lại trong các hồ sơ hoá thạch. Trong chương tới, chúng ta sẽ quay trở lại với các biến đổi tiến hoá ở quy mô lớn như vậy khi chúng ta bắt đầu nghiên cứu tiến hoá lớn.

KIỂM TRA KHÁI NIỆM 24.4

- Hình thành loài có thể xảy ra nhanh chóng giữa các quần thể đang phân hoá, còn thời gian giữa các sự kiện hình thành loài thường là trên một triệu năm. Giải thích sự tương phản rõ rệt này.
- ĐIỀU GÌ NẾU?** Tóm tắt các bằng chứng thực nghiệm cho thấy locus *yup* tác động như một trở ngại trước hợp tử dẫn đến sự cách ly sinh sản ở hai loài hoa khi. Liệu các kết quả này có chứng minh rằng riêng locus *yup* quy định trở ngại sinh sản (cách ly sinh sản) giữa các loài hoa khi có họ hàng gần gũi này?

Câu trả lời có trong Phụ lục A.

TÓM TẮT CÁC KHÁI NIỆM THEN CHỐT

KHÁI NIỆM 24.1

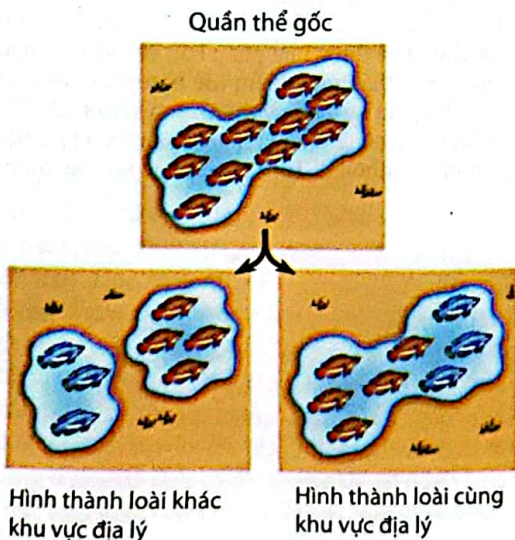
Khái niệm loài sinh học nhấn mạnh đến sự cách ly sinh sản (tr. 487-492)

- **Khái niệm loài sinh học** Loài sinh học là một nhóm các quần thể gồm các cá thể có tiềm năng giao phối với nhau sinh ra đời con có sức sống và hữu thụ nhưng đồng thời lại cách ly sinh sản với các thành viên của loài khác.
- **Các định nghĩa khác về loài** Mặc dù rất hữu ích khi nghĩ về quá trình hình thành loài xảy ra như thế nào, khái niệm loài sinh học cũng vẫn có một số hạn chế. Ví dụ, nó không thể áp dụng cho các sinh vật đã trở thành hoá thạch hoặc cho những sinh vật chỉ sinh sản vô tính. Bởi vậy các nhà khoa học sử dụng các khái niệm loài khác, như khái niệm loài hình thái trong một số hoàn cảnh nhất định.

KHÁI NIỆM 24.2

Hình thành loài có thể xảy ra khi có hoặc không có sự cách ly địa lý (tr. 492-498)

- **Hình thành loài khác khu vực địa lý** Bằng chứng cho thấy hình thành loài khác khu vực địa lý có thể xảy ra khi hai quần thể của một loài trở nên cách biệt nhau về mặt địa lý. Một hoặc cả hai quần thể có thể trải qua những biến đổi tiến hoá trong giai đoạn cách ly làm xuất hiện các trở ngại cách ly sinh sản trước hoặc sau hợp tử.
- **Hình thành loài cùng khu vực địa lý** Một loài mới có thể được hình thành khi vùng phân bố địa lý của nó có thể trùng lặp với vùng phân bố của loài mẹ. Các loài thực vật (hiếm xảy ra hơn ở các loài động vật) thường được tiến hoá cùng khu vực địa lý bằng cách đa bội hoá. Hình thành loài cùng khu vực địa lý có thể là kết quả của sự dịch chuyển nơi ở và kết quả của chọn lọc giới tính.
- **Hình thành loài khác và cùng khu vực địa lý : Tóm tắt**



KHÁI NIỆM 24.3

Các vùng lai cung cấp cơ hội nghiên cứu các yếu tố gây nên sự cách ly sinh sản (tr. 498-501)

- **Các kiểu cấu trúc bên trong các vùng lai** Nhiều nhóm sinh vật hình thành các vùng lai trong đó mỗi thành viên của các loài khác nhau gặp và giao phối với nhau tạo ra ít nhất một số con lai có nguồn gốc tổ tiên hỗn hợp.
- **Các vùng lai biến đổi theo thời gian** Trong nhiều vùng lai, một số lượng hạn chế các con lai tiếp tục được sản sinh theo thời gian. Trong một số vùng khác, sự gia tăng sức mạnh của các trở ngại sinh sản trước giao phối do vậy làm giảm số lượng con lai kém thích nghi. Trong một số vùng lai, trở ngại sinh sản lại bị suy yếu dần theo thời gian dẫn đến vốn gene của hai loài tái dung hợp (quá trình hình thành loài bị đảo ngược).

KHÁI NIỆM 24.4

Hình thành loài có thể xảy ra nhanh hoặc chậm và có thể do thay đổi trong một vài hoặc nhiều gene (tr. 501-504)

- **Thời gian hình thành loài** Loài mới có thể hình thành nhanh chóng một khi sự phân hoá được bắt đầu – nhưng cũng phải mất hàng triệu năm. Khoảng thời gian giữa các sự kiện hình thành loài dao động đáng kể, từ vài trăm nghìn năm tới hàng chục triệu năm.
- **Nghiên cứu di truyền học của quá trình hình thành loài** Những phát triển mới trong di truyền học giúp các nhà nghiên cứu nhận biết được các gene tham gia vào quá trình hình thành loài ở một số trường hợp. Các kết quả nghiên cứu cho thấy quá trình hình thành loài có thể được gây nên bởi một vài hoặc bởi nhiều gene khác nhau.
- **Từ hình thành loài tới tiến hoá lớn** Do các sự kiện được lặp đi lặp lại, những khác biệt nhỏ giữa các sinh vật có thể được tích lại dẫn đến hình thành nên các nhóm sinh vật mới.

KIỂM TRA KIẾN THỨC CỦA BẠN

TỰ KIỂM TRA

- Đơn vị lớn nhất mà bên trong nó dòng gene sẵn sàng xảy ra là một
 - quần thể.
 - loài.
 - chi.
 - con lai.
 - ngành.
- Một thời sách hướng dẫn về các loài chim đã liệt kê chim chích myrtle và chim chích Audubons là hai loài khác biệt. Gần đây, những loài chim này lại được phân thành các dạng phương đông và dạng phương tây của cùng một loài, loài chim chích phao câu- vàng. Bằng chứng nào trong số các bằng chứng dưới đây, nếu đúng, có thể là nguyên cơ cho kiểu phân loại lại như vậy?
 - Hai dạng thường giao phối với nhau trong tự nhiên, và đời con của chúng có sức sống và khả năng sinh sản tốt.
 - Hai dạng sống trong cùng một nơi.

- c. Hai dạng có chung nhiều gene.
 - d. Hai dạng có chung nhu cầu về thức ăn.
 - e. Hai dạng rất giống nhau về màu sắc.
3. Các con đực của nhiều loài ruồi *Drosophila* khác nhau sống trên cùng một vùng của quần đảo Hawaii có các trình tự giao hoan (ve vãn) tính tế bao gồm cả việc đánh đuổi các con đực khác và các kiểu di chuyển đặc trưng nhằm thu hút các con cái. Kiểu cách ly sinh sản nào được thể hiện ở đây?
 - a. cách ly nơi ở
 - b. cách ly thời gian (mùa vụ)
 - c. cách ly tập tính
 - d. cách ly giao tử
 - e. các trở ngại trước hợp tử
 4. Yếu tố nào trong số các yếu tố sau đây có thể không đóng góp vào quá trình hình thành loài khác khu vực địa lý?
 - a. Một quần thể bị cách ly địa lý với quần thể mẹ.
 - b. Quần thể cách ly có kích thước nhỏ, và phiêu bạt di truyền (yếu tố ngẫu nhiên) đang xảy ra.
 - c. Quần thể cách ly chịu áp lực chọn lọc khác với quần thể mẹ.
 - d. Các đột biến khác nhau bắt đầu phân hoá vốn gene của các quần thể cách ly.
 - e. Dòng gene giữa hai quần thể là rất mạnh.
 5. Loài thực vật A có số lượng bội là 12. Loài cây B có số lượng bội là 16. Một loài mới, loài C, xuất hiện do kiểu di đa bội con lai giữa loài A và B. Số lượng bội của loài C có thể là
 - a. 12
 - b. 14
 - c. 16
 - d. 28.
 - e. 56
 6. Theo mô hình cân bằng ngắt quãng,
 - a. chọn lọc tự nhiên không phải là cơ chế tiến hoá quan trọng.
 - b. nếu có đủ thời gian, hầu hết các loài đang tồn tại sẽ phân ly dần thành các loài mới.
 - c. hầu hết các loài tích lũy những đặc điểm đặc trưng riêng cho mình một cách tương đối nhanh chóng khi mới được hình thành, sau đó thay đổi rất ít trong suốt thời gian tồn tại của loài.
 - d. tiến hoá xảy ra chủ yếu trong các quần thể cùng khu vực địa lý.
 - e. hình thành loài thường do một đột biến riêng lẻ.

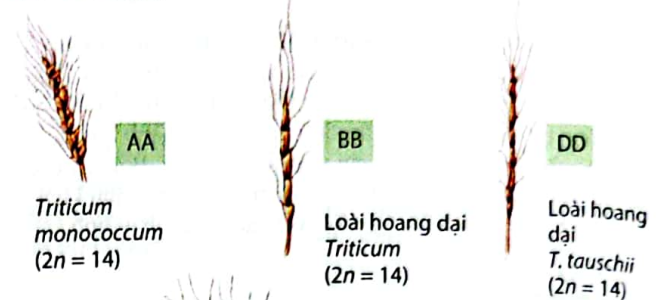
Đáp án cho câu hỏi trắc nghiệm có trong Phụ lục A.

LIÊN HỆ VỚI TIẾN HOÁ

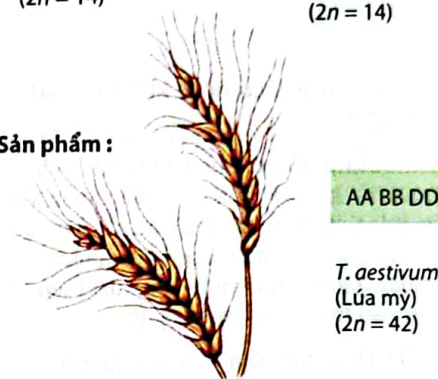
7. Cơ sở sinh học nào khiến tất cả các quần thể người được xem là thuộc cùng một loài? Bạn có thể nghĩ ra một kịch bản trong đó loài người thứ hai có thể xuất hiện trong tương lai?

8. **HÃY VẼ** Trong chương này, bạn đã đọc và biết rằng lúa mì (*Triticum aestivum*) là dị lục bội, chứa hai bộ nhiễm sắc thể từ ba loài khác nhau. Các phân tích di truyền cho thấy ba loài trong hình dưới, mỗi loài đóng góp các bộ nhiễm sắc thể cho loài *T. aestivum*. (Chữ cái viết hoa ở đây tượng trưng cho các bộ nhiễm sắc thể chứ không phải cho các gene.) Có bằng chứng cho thấy sự kiện đa bội đầu tiên xảy ra một cách tự phát do lai xa giữa loài lúa mì trống *T. monococcum* và loài cỏ dại. Dựa trên thông tin này, hãy vẽ sơ đồ của chuỗi các sự kiện có thể có dẫn đến hình thành loài dị lục bội *T. aestivum*.

Các loài tổ tiên



Sản phẩm:



KHOA HỌC, CÔNG NGHỆ VÀ XÃ HỘI

9. Ở Hoa Kỳ, chó sói đỏ quý hiếm (*Canis lupus*) được biết là có thể lai với chó sói đồng cỏ Bắc Mỹ (*Canis latrans*), loài có số lượng nhiều hơn. Mặc dầu chó sói đỏ và sói đồng cỏ khác biệt nhau về hình thái, DNA, tập tính, bằng chứng di truyền lại cho thấy các con chó sói đỏ đang sống quả thực là các con lai. Sói đỏ được xem là loài có nguy cơ tuyệt chủng và được luật pháp bảo vệ. Một số người nghĩ rằng trạng thái nguy hiểm (dễ bị tuyệt chủng) của chúng có thể phải huỷ bỏ vì những con sói đỏ chỉ là các con sói lai chứ không phải là loài "thuần chủng". Bạn có đồng ý như vậy không? Tại sao có hoặc tại sao không?