

Tương tự như vậy, từ năm 1953 đến 1964, người ta đã tổng hợp 18 loại axit amin, một số axit amin trong số đó không thấy có trong cơ thể sinh vật. Người ta cũng tổng hợp được polypeptit và các nucleotit.

J. Orô (1960) đun nóng vừa phải ( $30^{\circ} - 100^{\circ}\text{C}$ ) hỗn hợp hydro xianua, amoniác và nước đã tổng hợp được adênin. Trong những thí nghiệm khác, tác giả cũng đã tổng hợp được guanin (1965), uraxin (1964) và cả đường đêzôxyribôzơ (1962).

C. Pônampêrôma, C. Xagan, R. Marinôw (1963) dùng etylmêtaphosphat dưới tác dụng của tia tử ngoại có bước sóng  $2400 - 29000 \text{ \AA}$  đã tổng hợp được các thành phần cấu tạo của nucleotit, đồng thời biến đổi adênin thành AMP rồi ADP và ATP.

S. Phôcxơ và cộng tác viên (1959) chứng minh rằng, với nhiệt độ  $150^{\circ}\text{C}$  và có nhiều axit asparaginic và axit glutamic thì sẽ xảy ra sự trùng hợp tự phát của 18 loại axit amin khác, tạo thành các polypeptit có phân tử lượng từ 3000 đến 9000 đơn vị cacbon (đvC).

G. Sôram và cộng tác viên (1962) đã tổng hợp polypeptit, polysaccarit có phân tử lượng 5000 đvC và cũng thu được polynucleotit đơn giản như polyadênin (phân tử lượng 21000 đvC) và polyuraxin (phân tử lượng 50000 đvC).

Như vậy, với những điều kiện hoá học và năng lượng tương tự các điều kiện giả thiết như trên bề mặt của Trái Đất nguyên thủy, các nhà khoa học đã tổng hợp được những hợp chất hữu cơ phức tạp và sự tiến hoá hoá học dẫn tới hình thành các chất hữu cơ có thể nói đã được chứng minh hoàn toàn bằng thực nghiệm. Gần đây hơn, các nhà khoa học cũng đã phát hiện các hợp chất hữu cơ đơn giản trong các đám mây vũ trụ giữa các hành tinh.

Cũng theo A. I. Oparin, dưới lớp nước sâu của đại dương nguyên thủy, các quá trình hoá học vẫn tiếp diễn, tạo ra các chất hữu cơ phức tạp hơn nữa. Mặc dù, nhiều chất hữu cơ được tổng hợp có thể đã bị phân huỷ bởi tia tử ngoại cũng như bởi tác dụng của nhiệt, nhưng cũng có nhiều chất hữu cơ được tích tụ trong những vùng nước lạnh hơn. Tại đó, nồng độ các chất hữu cơ đơn giản cao, quá trình gắn kết các đơn phân lại với nhau (sự trùng phân) hình thành các đại phân tử như chuỗi polypeptit, chuỗi đường đơn,...

Nhiều nhà khoa học cho rằng, các chất cyanamit, cyanogen hoặc nhiệt độ cao đã là những tác nhân xúc tác cho phản ứng trùng phân hoá các đơn phân (monome). Một số đơn phân ngẫu nhiên liên kết với

nhau thành các đại phân tử sinh học trong đại dương nguyên thủy. Tuy nhiên, một số nhà khoa học lại cho rằng, có thể các đại phân tử sinh học đầu tiên, các protein đầu tiên được hình thành trong đất sét hơn là trong nước biển. Các monome liên kết tại các vị trí tích điện trên các tiểu phần sét. Các vị trí liên kết như vậy có thể đưa các monome lại sát gần nhau. Đất sét cũng chứa các nguyên tử kim loại và chính các kim loại này xúc tác các phản ứng khử hydro đã liên kết các monome lại hình thành các polyme như protein, axit nucleic,...

Các protein đầu tiên được hình thành từ đâu trên bề mặt Trái Đất nguyên thủy còn là vấn đề chưa sáng tỏ. Điều mà ngày nay ai cũng thừa nhận là các protein sẽ không được tổng hợp nếu không có ADN làm khuôn mẫu và các protein enzym xúc tác.

### 12.2.3.2. Tiến hoá tiền sinh học

Nếu như sự tiến hoá hoá học dẫn tới sự xuất hiện các chất hữu cơ đầu tiên đã được chứng minh hoàn toàn bằng thực nghiệm thì tiến hoá tiền sinh học – giai đoạn tiến hoá dẫn tới hình thành mầm mống những cơ thể đầu tiên còn là những giả thuyết. Tuy nhiên, từ những tư liệu có được, có thể phân chia giai đoạn tiến hoá tiền sinh học thành hai giai đoạn nhỏ: sự tập trung các chất hữu cơ hoà tan thành các giọt coaxecva và sự hình thành hệ có khả năng tự nhân đôi, tự đổi mới.

#### *a) Sự tập trung các đại phân tử hữu cơ hoà tan thành các giọt coaxecva*

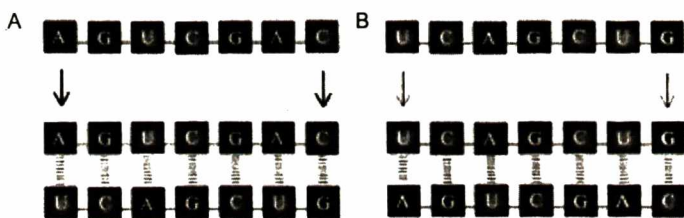
Trong đại dương nguyên thủy, các chất hữu cơ cao phân tử tạo ra những dung dịch keo bền vững và có khuynh hướng hình thành các giọt tụ (coaxecva). Nhiều thí nghiệm đã chứng minh rằng, trong môi trường nước, các proteinoit (chuỗi polyme có đặc tính protein do Sydney Fox điều chế được trong phòng thí nghiệm không có mặt các enzym) có khuynh hướng tự tập hợp thành những giọt đầy dịch lỏng, gọi là vi cấu thể dưới dạng các giọt keo đông, mà Oparin gọi là giọt coaxecva.



**Hình 12.3. Các giọt coaxecva được hình thành bởi sự tương tác giữa gelatin và gôm Arabic (A. I. Oparin)**

Các phân tử hữu cơ như axit amin và các nucleotit có thể tương tác để hình thành các polyme. Polyme của các axit amin được gọi là polypeptit và của các nucleotit được gọi là polynucleotit. Các polyme này có khả năng trực tiếp tổng hợp ra chúng. Chẳng hạn, một polynucleotit có thể gây ảnh hưởng tái bản của polynucleotit khác bằng hoạt động như một khuôn.

Bản chất bổ sung của các nucleotit là rất quan trọng trong sự xuất hiện sự sống. Vì adenin (A) liên kết bổ sung với uraxin (U) và guanin (G) liên kết với xitôzin (X), do đó một polynucleotit có khả năng như là một khuôn để tổng hợp một mạch bổ sung. Tuy nhiên, cơ chế mạch khuôn bổ sung này chỉ xảy ra chậm khi không có sự hỗ trợ của protein nhất định xúc tác (enzym). Mặc dù chưa có những enzym như thế trong chảo canh tiền sinh học “prebiotic soup”, các chất khoáng nào đó và các ion kim loại đã làm vai trò của enzym. Sau đó, hệ thống tái bản chậm của các polynucleotit đã được hình thành.



Hình 12.4. Mô hình sự tái bản của trình tự nucleotit  
(C: xitôzin)

Đầu tiên, phân tử ARN ban đầu hoạt động như một khuôn tổng hợp ra trình tự bổ sung. Sau đó, mạch ARN bổ sung hoạt động như một khuôn để tạo ra trình tự ARN ban đầu. Quá trình này được lặp lại để tạo ra nhiều bản sao của phân tử ARN khởi đầu. Và chọn lọc tự nhiên giúp hình thành hệ thống tự tái bản.

Chuỗi polynucleotit có thể làm khuôn để tổng hợp mạch bổ sung, nhưng các phần đặc biệt của chuỗi polynucleotit cũng có thể bắt cặp với các nucleotit bổ sung tự do trong phân tử đó. Sự liên kết bắt cặp bổ sung trong phân tử này cho phép chuỗi polynucleotit hình thành cấu trúc mạch kép. Cấu trúc này xác định tính ổn định của chuỗi polynucleotit và khả năng tái bản. Trong khi chuỗi polynucleotit tự tái bản, các bản sao của chúng có thể bị sai sót. Những sai sót trong tái bản có thể ảnh hưởng đến trình tự polynucleotit và đưa đến một

cấu trúc khác. Do đó, khi chuỗi polynucleotit trải qua nhiều chu kỳ tái bản, các bản sao nhận được nhiều đột biến có lợi sẽ sống sót hơn so với những bản sao nhận các đột biến bất lợi.

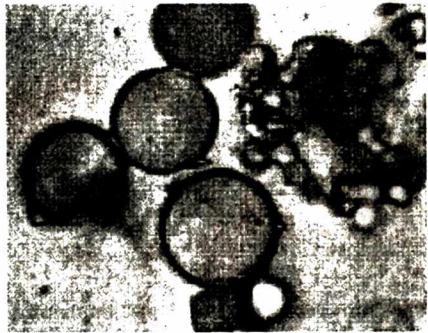
Người ta cho rằng, hệ thống tự tái bản của polynucleotit đã bắt đầu quá trình tiến hoá khoảng từ 3,5 đến 4 tỷ năm trước. Các mạch polynucleotit khác nhau cạnh tranh vì sự tồn tại và sinh sản. Để đảm bảo tính chính xác và hiệu quả của sự tự tái bản, các polynucleotit đã thích ứng với sự xúc tác của các polypeptit. Do đó, các polynucleotit và polypeptit trở nên bện nhau trong cuộc cạnh tranh tiến hoá để tồn tại. Chi tiết liên quan đến các polynucleotit đầu tiên có khả năng tổng hợp trực tiếp các polypeptit đặc thù như thế nào vẫn còn là điều huyền bí trong sự hiểu biết nguồn gốc sự sống.

Hình thành các hệ có khả năng tự nhân đôi, tự duy trì, tự đổi mới, bao gồm các protein và axit nucleic là sự kiện quan trọng trong sự tiến hoá tiền sinh học. Tuy nhiên, trong hệ tương tác này, vấn đề protein hay axit nucleic tiến hoá trước vẫn chưa có câu trả lời thoả đáng.

Một số nhà khoa học (F. Miler (1920), C. Đ. Đaclinhton (1939), G. Sôram (1961)), cho rằng, axit nucleic xuất hiện trước trong quá trình tiến hoá. Các phân tử ADN tự do với những "gen trần" liên kết với nhau đã tạo ra những dạng sống đơn giản nhất, rồi đến virus chỉ gồm một lõi axit nucleic bọc trong một lớp vỏ protein. Các tổ chức nhiễm sắc thể, tế bào chất, tế bào,... được hình thành về sau, có tác dụng bảo vệ các gen tồn tại.

A. Risow (1964) quan niệm rằng, các nucleotit trong "nước canh" nguyên thủy đã tập hợp thành những mạch polynucleotit cấu tạo hỗn độ bằng con đường phi sinh học chứ không phụ thuộc vào tác động xúc tác nào đó của những chất giống protein. Cấu tạo của polynucleotit nguyên thủy có thể đơn điệu hơn nhiều so với axit nucleic ngày nay. Theo Đaclinhton, có thể hình dung khởi đầu là một mạch chỉ gồm cùng loại nucleotit như adenin, sau đó mạch polynucleotit có thể gồm 2, 3 loại nucleotit; loại mạch này có khả năng kéo dài thêm (ADN của virus  $S_{13}$  và thể ăn khuẩn  $\phi X_{174}$  hiện chỉ có một mạch). Khi mạch polynucleotit đã gồm đủ 4 loại nucleotit (A, T, G, X) nó có khả năng lắp thêm một mạch bổ sung. Với cấu trúc hai mạch bổ sung, ADN có khả năng tự nhân đôi, tự sao chép đúng mẫu. Từ mạch thẳng, phân tử ADN đã chuyển sang mạch xoắn là dạng cấu trúc bền vững hơn theo những quy luật nhiệt động học đối với các đa phân tử (M. Calvin, 1965).

Mặt khác, trong hầu hết các cơ thể sống hiện nay, phân tử ADN làm khuôn tổng hợp nên phân tử mRNA để từ đó dịch mã thành phân tử protein. Các phân tử ADN có khả năng tự sao, nhờ đó thông tin di truyền được truyền đạt một cách chính xác. Rõ ràng là axit nucleic phải xuất hiện trước. Nhưng như thế thì lý giải thế nào về sự hiện diện cần thiết của các enzym – những protein xúc tác để sự tổng hợp ADN xảy ra trong tế bào sống?



Hình 12.5. Các vi cấu được hình thành ngẫu nhiên khi đun nóng các protein nhất định trong thí nghiệm của Foxơ những năm 1970

Một số nhà khoa học khác lại cho rằng, protein xuất hiện trước, axit nucleic đã hình thành dần về sau trong các coaxecva có khả năng trao đổi chất và chúng có chức năng điều khiển sự tổng hợp protein. Rằng, các polypeptit và protein nguyên thủy nhất đã phát sinh không cần sự tham gia của các axit nucleic. Ví dụ, trong thí nghiệm của Phôcxơ (1959), các polypeptit được tạo thành nhờ sự trùng hợp các axit amin không cần vai trò khuôn mẫu của ADN. Nghiên cứu của Lipmann (1971) cho thấy: gramixidin S và tyroxidin là hai loại kháng sinh được tổng hợp trong vi khuẩn *Bacillus brevis* là nhờ enzym lắp ghép các axit amin lại với nhau theo một trình tự đặc biệt mà không cần có sự tham gia của mRNA.

Cơ chế trao đổi chất hay cơ chế tự sao chép xuất hiện trước còn là vấn đề tồn tại. Có điều rõ ràng là, trong các cơ thể sống hiện nay chúng luôn luôn song song tồn tại. Cả ADN và protein phụ thuộc một cách mật thiết để cả hai cùng tồn tại. Thật khó để hình dung rằng, một trong hai đối tượng này đã tiến hoá hay đã xuất hiện đầu tiên trên Trái Đất. Mặt khác, cũng thật vô lý nếu cả hai xuất hiện đồng thời trong *chảo canh nguyên thủy*.

Theo Oparin (1977), có lẽ trong lịch sử, sự phức tạp hoá và hoàn thiện dần cấu trúc của các polynucleotit và các polypeptit đã được thực hiện song song: nối dài mạch, tăng cường sự nhiều dạng của các đơn phân trong mạch, xác định trật tự phân bố nhất định trong mạch.

Chọn lọc tự nhiên đã phát huy tác dụng đối với các tổ hợp đại phân tử, nhưng chỉ có tổ hợp protein – axit nucleic là có khả năng phát sinh những thuộc tính riêng cho sự sống như tự nhân đôi, tự đổi mới, tự điều chỉnh. Các hệ đại phân tử đã được chọn lọc cả về cấu trúc và về chức năng.

Những năm 1980 của thế kỷ XX, Altman và Cech đã độc lập phát hiện các phân tử ARN có hoạt tính xúc tác như một enzym gọi là các ribozyme, đó là những phân tử ARN có khả năng loại bỏ các intron khỏi phân tử và hình thành trở lại các liên kết hoá học đã cấu trúc nên mạch của phân tử ARN nguyên vẹn. Như vậy, ARN đã đóng vai trò như một enzym xúc tác mà không cần tới enzym xúc tác có bản chất protein. Phát hiện này là một bước tiến quan trọng trên con đường nhận thức về nguồn gốc sự sống (Altman và Cech đã được nhận giải Nobel do phát hiện quan trọng này).

Các nhà khoa học ngày nay cho rằng, trong giai đoạn đầu của lịch sử sự sống, Trái Đất là một “thế giới ARN” mà ở đó các phân tử ARN sống tự do, tự tái bản và hoạt động như những enzym. Phân tử ARN vừa là một phân tử mang thông tin di truyền, vừa là một phân tử tham gia xúc tác phản ứng như một protein. Một số ARN cũng có thể bật/tắt gen, trong khi đó một số khác lại liên kết với protein và những phân tử khác. Các thực nghiệm trong phòng thí nghiệm cũng cho thấy ARN có thể tái bản chính xác và thực hiện những chức năng khác để giữ cho một dạng tế bào nguyên sơ tiếp tục sống. Một số phân tử ARN nhất định hoạt động như là những polymerase xúc tác hình thành các mạch ARN từ những đơn phân monome của nó. Quá trình tự sao này là một bước quyết định trong sự hình thành sự sống. Có thể nói, các bằng chứng có được cho đến nay đã cho thấy rằng, ARN có trước rồi mới xuất hiện ADN. Nhưng như thế thì tại sao vật chất di truyền của hầu hết các sinh vật ngày nay lại là ADN chứ không phải là ARN? Có lẽ trong quá trình tiến hoá, các ribonucleotit kết hợp với nhau tạo nên các phân tử ARN và quá trình chọn lọc tự nhiên đã chọn lọc những phân tử ARN có khả năng tự sao và có hoạt tính xúc tác tốt hơn. Về sau, chức năng xúc tác đã được chuyển cho các protein. Các protein có hiệu suất xúc tác cao gấp hàng ngàn lần so với phân tử ARN, do đó được chọn lọc tự nhiên ưu ái lựa chọn. Đồng thời, thông tin di truyền được lưu giữ trong phân tử ADN với dạng cấu trúc mạch kép và khả năng tự tái bản và tích lũy thông tin đảm bảo sự truyền đạt thông tin chính xác, ít mắc lỗi hơn là khi lưu giữ ở dạng

phân tử ARN. Như vậy, ARN là dạng hợp chất hoá học sơ khai hình thành nên sự sống, nhưng sự sống chỉ thật sự bắt đầu khi ARN tiến hoá để cho ra hai đồng phiên bản hoàn hảo hơn là protein và ADN.

### **b) Sự xuất hiện tế bào đầu tiên**

Các polynucleotit, các nucleotit mới tổng hợp được giữ lại ở cùng một vùng. Các polypeptit sử dụng cho sự tổng hợp polynucleotit cũng được giữ ở cùng vùng lân cận. Sự tiến hoá dần tới hình thành lớp màng bao bọc các đại phân tử này. Các tế bào ngày nay được bao bởi màng sinh chất, bao lấy các bào quan bên trong. Nghiên cứu gần đây cho thấy, tế bào đầu tiên đã được hình thành khi các phân tử phospholipit kết hợp ngẫu nhiên thành cấu trúc màng trong điều kiện nguyên thủy. Các oligonucleotit sau đó được tiến hoá và chọn lọc tự nhiên đã chọn lọc tế bào có hệ thống tái bản có hiệu quả nhất.

Sự xuất hiện tế bào sống đầu tiên đã kết thúc sự tiến hoá hoá học và tiến hoá tiền sinh học mở đầu thời kỳ tiến hoá sinh học với những quy luật riêng của sinh vật. Trong giai đoạn này (kéo dài hơn 3 tỷ năm) sinh vật đã hoàn thiện dần về tổ chức, từ chỗ tế bào chưa có nhân điển hình (sinh vật nhân sơ, Prokaryote) đến dạng tế bào có nhân điển hình (sinh vật nhân thực, Eukaryote); từ đơn bào đến cơ thể đa bào, hình thành nên các loài vi sinh vật, thực vật và động vật phong phú ngày nay.

Về kiểu sử dụng năng lượng, Oparin cho rằng, dị dưỡng là dạng nguyên thủy nhất. Các coxalceva nhận năng lượng từ sự phân huỷ các coxalceva khác, hoặc các chất hữu cơ tổng hợp hoá học trong "nước canh" nguyên thủy. Đến lúc nguồn chất hữu cơ dự trữ trong nước đại dương nguyên thủy đã cạn thì xuất hiện hình thức tự dưỡng. Sự quang hợp của thực vật có diệp lục đã tạo ra oxy phân tử. Sau đó là kiểu dị dưỡng của động vật, sử dụng chất hữu cơ do thực vật tổng hợp nên và hô hấp bằng oxy.

Theo một quan điểm khác, tự dưỡng không nhờ diệp lục (tức hoá dưỡng) là dạng sử dụng năng lượng nguyên thủy nhất. Những quá trình oxy hoá nguyên thủy đã được tiến hành nhờ oxy do chính sinh vật tạo nên. Hình thức hoá dưỡng có lẽ đã phổ biến ở giai đoạn đầu cho tới khi xuất hiện kiểu quang hợp của cây xanh.

Sự sống đã tiến hoá từ biển. Nó đã tồn tại trong nước biển đối với phần lớn lịch sử Trái Đất. Tổ tiên chung của tất cả sự sống có thể đã sử dụng ARN như là vật chất di truyền của nó. Từ tổ tiên chung đó

đã xuất hiện các sinh vật nhân sơ, cổ khuẩn (Archaeobacteria: thermophilic (ưa nhiệt), methanogenic và halophilic (ưa muối) bacteria), và các sinh vật nhân thực. Thuộc nhóm Eukaryote gồm các protista (cơ thể đơn bào giống amoeba và tảo cát (diatoms) và một vài dạng đa bào như tảo bẹ (kelp), nấm (bao gồm cả nấm và nấm men), thực vật và động vật. *Eukaryote* và *Archaeobacteria* là gần nhau nhất trong 3 nhóm này. Quá trình dịch mã tổng hợp protein từ ARN thông tin là giống nhau trong cơ thể sống ở cả 3 nhóm, nhưng tổ chức genome và sự phiên mã (tổng hợp ARNm từ ADN khuôn) là rất khác nhau giữa các Prokaryote so với các Eukaryote hơn là ở Eukaryote với Archaeobacteria. Các nhà khoa học giải thích rằng, dạng tổ tiên chung là các ARN đã tạo ra hai nhánh hình thành một cách độc lập genome ADN và từ đó các cơ chế tiến hoá độc lập dẫn tới phiên mã thành ARN.

Hoá thạch cổ nhất phát hiện ở Tây Úc có niên đại khoảng 3465 triệu năm. Mười một loài đã được mô tả, bảy loài trong đó hình như là các Cyanobacteria. Vì nhiệt độ bề mặt Trái Đất chỉ nguội lạnh xuống dưới nhiệt độ sôi của nước vào khoảng 3800 triệu năm trước, do đó phát hiện này cho thấy sự sống đã xuất hiện và có mức độ phức tạp như Cyanobacteria, có khả năng quang hợp.

Sự quang tổng hợp đã xuất hiện cách đây khoảng 3,4 tỷ năm trước. Hệ quang tổng hợp đầu tiên hay quang hợp hệ I (PSI) sử dụng ánh sáng để biến đổi  $CO_2$  và  $H_2S$  thành glucozơ và giải phóng S. Khoảng một tỷ năm sau, quang hợp hệ II (PSII) xuất hiện có thể do sự nhân đôi của PSI. Cơ thể có PSII sử dụng cả 2 hệ quang năng để biến đổi  $CO_2$  và  $H_2O$  thành glucozơ. Quá trình này giải phóng  $O_2$ . Quang tổng hợp không ôxy hay  $H_2S$  sử dụng PSI quan sát thấy ở vi khuẩn lam và vi khuẩn tía. Quang tổng hợp ôxy hay  $H_2O$  sử dụng PSI và PSII có ở vi khuẩn lam Cyanobacteria. Cyanobacteria có quan hệ rất gần với vi khuẩn tía, từ đó mà người ta cho rằng, có thể vi khuẩn cyanua đã tiến hoá từ vi khuẩn tía. Vì vi khuẩn oxygen là một nhánh trong nhóm các vi khuẩn quang tổng hợp không oxygen nên các nhà khoa học cho rằng, PSI đã xuất hiện đầu tiên. Nhận định này cũng phù hợp với các bằng chứng địa học.

Cây xanh và tảo cũng sử dụng cả hai quang hệ này và quá trình quang tổng hợp xảy ra trong bào quan gọi là lục lạp (Chloroplast). Các bào quan này có nguồn gốc như vi khuẩn sống tự do gần với vi khuẩn cyanua được bao bởi các Eukaryote khởi nguyên và nằm



trong môi quan hệ cộng sinh nội bào. Thuyết cộng sinh nội bào này do Lynn Margulis đề xuất. Theo thuyết cộng sinh nội bào, các tế bào Eukaryote bắt đầu trong quá trình tiến hoá như là những cơ thể nguyên thủy không có ty thể và lục thể, mà sau đó thiết lập quan hệ cộng sinh nội bào ổn định với vi khuẩn. Vì ty thể trong tế bào động vật và thực vật là rất giống nhau, các diễn biến nội bào đưa đến sự phát sinh ty thể được xem như là đã xảy ra rất sớm trong quá trình tiến hoá của tế bào Eukaryote, trước khi nhánh thực vật và động vật tách ra. Về sau, lục thể có lẽ được bắt nguồn từ một diễn biến nội bào khác liên quan với một Cyanobacteria quang tổng hợp xâm nhập vào một tế bào Eukaryote cung cấp khả năng quang tổng hợp trong tế bào đã có khả năng hô hấp. Quá trình mang tính chu kỳ hoàn thiện của quang tổng hợp cộng với hô hấp tự nó được thiết lập. Vi khuẩn quang tổng hợp cũng giữ lại một phần genome của nó trong tế bào chủ, bây giờ được gọi là lục thể (Chloroplast). Từ đó, ba hệ gen (genome) đã tiến hoá quá trình di truyền trong tế bào Eukaryote quang tổng hợp. Vì thế, tế bào thực vật là tế bào 3 genome (trigenomic). Tất cả các thực vật xanh bậc cao đã tiến hoá từ một Eukaryote nào đó có lục thể. Tất cả các Protozoa, nấm và động vật đã tiến hoá từ những tổ tiên Eukaryote còn lại.

Vì đa số các gen mã hoá cho các protein bào quan ty thể và lục thể hiện nay nằm trong nhân tế bào trên nhiễm sắc thể, hình như một sự di chuyển gen từ bào quan tới ADN nhân đã xảy ra rất sớm trong sự tiến hoá tế bào Eukaryote. Điều này có thể giải thích tại sao một số gen nhân mã hoá cho các protein ty thể giữ lại sự giống nhau đáng kể với các gen vi khuẩn.

Loại vi khuẩn nào cho ra ty thể (mitochondria)? Các phân tích trình tự đầy đủ và phân tích hình ảnh không gian ba chiều nhiều loại vi khuẩn khác nhau đã cho thấy rằng, các protein này có liên quan rất gần với nhau và với cytochrom C của chuỗi hô hấp ty thể thực vật và động vật. Các số liệu này và các thông tin sinh hoá khác đã phán đoán rằng, *ty thể bắt nguồn từ một loại vi khuẩn tía quang tổng hợp mất khả năng tiến hành quang tổng hợp và chỉ để lại duy nhất dây chuyền hô hấp.*

Thuyết cộng sinh nội bào gây nhiều tranh cãi ngay sau khi nó ra đời nhưng ngày nay đang được nhiều người ủng hộ nhờ các thành tựu giải mã bộ gen lục thể. Trình tự các gen lục thể là giống với trình tự các gen vi khuẩn cyanua hơn là với trình tự của gen thực vật có lục thể.

Sau khi quang hợp hệ II xuất hiện, hàm lượng ôxy hoà tan trong các đại dương cũng như trong khí quyển tăng lên. Ôxy là chất nhận điện tử rất tốt và có thể gây hại cho cơ thể sống. Nhiều loại vi khuẩn kỵ khí bị giết chết ngay lập tức khi có mặt ôxy. Các sinh vật khác như động vật chẳng hạn có cơ chế để tránh tác hại cho tế bào do ôxy. Mỡ dầu, khi mà ôxy bắt đầu được tạo ra trong môi trường thì nó được trung tính hoá nhờ các chất sẵn có. Sắt có nhiều trong đại dương đã bị ôxy hoá và kết lắng. Bằng chứng là các lớp trầm tích chứa sắt dưới đáy đại dương. Hàm lượng sắt cao có thể gây nguy hiểm cho các vật sống. Nhiều loài đã bị tuyệt chủng, một số vẫn tiếp tục phát triển mạnh trong các tiểu môi trường yếm khí, một số nhánh tiến hoá độc lập hô hấp bằng ôxy.

## **12.3. TIẾN HOÁ ADN, GEN VÀ PROTEIN**

### **12.3.1. Tiến hoá của ADN**

Lịch sử của sự tiến hoá đã được ghi lại trong genome của các cơ thể sinh vật ngày nay. Giờ đây, người ta có thể hiểu lịch sử tiến hoá từ nhiều trình tự ADN đã biết nhờ kỹ thuật tái tổ hợp ADN. Một số lượng lớn các gen đã được giải trình tự, nhờ đó có thể thấy được các ADN mã hoá protein đã tiến hoá như thế nào qua hàng trăm triệu năm. Qua nghiên cứu đặc tính ADN trong các sinh vật đang sống, chúng ta có thể phán đoán được các sự kiện tiến hoá:

#### **12.3.1.1. Tái tổ hợp di truyền đưa đến những thay đổi tiến hoá**

Mặc dầu, quá trình sao chép và sửa chữa ADN đã đảm bảo tính ổn định của các trình tự (tốc độ thay thế ngẫu nhiên chỉ khoảng một cặp bazơ/1000 cặp/200000 năm). Nhưng cũng có những sắp xếp lại đáng ngạc nhiên. Nhiều trình tự ADN lặp lại cao tồn tại trong genome. Ý nghĩa của các trình tự lặp lại cao này vẫn chưa được biết đầy đủ, nhưng rất nhiều trường hợp như thế đã tạo ra sự đa dạng trong tiến hoá:

- ADN của hầu hết sinh vật nhân thực là các trình tự nucleotit lặp lại. Mức độ lặp lại của các trình tự nucleotit nhất định được xác định bằng tốc độ tái bắt cặp của các sợi đơn ADN sau khi làm biến tính phân tử ADN. Khoảng 30% ADN genome của tế bào động vật có vú là tái bắt cặp chậm trọng lại ADN. Các trình tự lặp lại cao như thế chưa phát hiện trong hầu hết tế bào vi khuẩn.