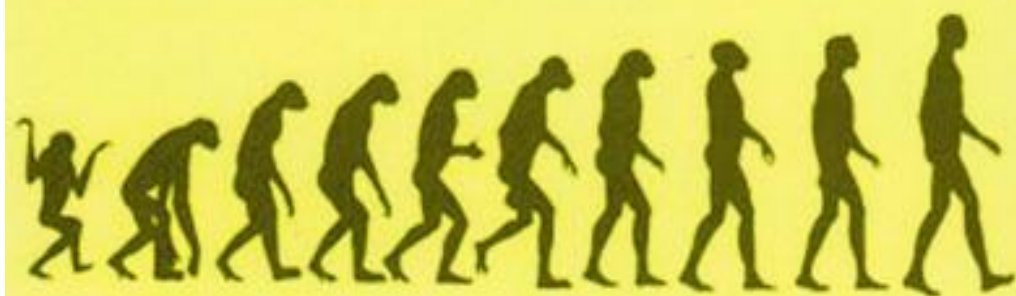


ارنست مایر

# تکامل چیست؟



ترجمه‌ی

سلامت رنجبر



ارنست مایر

# تکامل چیست؟

ترجمه‌ی

سلامت رنجبر

This is a persian translation of  
*Das ist Evolution*  
by Ernst Mayer  
München, Golomann, 2005  
Translated by Salamat Ranjbar



## فهرست مطالب

۷	مقدمه
۱۵	پیش‌گفتار
۲۱	<b>پاره‌ی نخست: تکامل چیست؟</b>
۲۳	فصل یکم: در چگونه دنیایی زندگی می‌کنیم؟
۳۷	فصل دوم: کدام مدارک به وجود تکامل دلالت می‌کنند؟
۷۷	فصل سوم: ظهور جانداران
۱۲۳	<b>پاره‌ی دوم: چگونه تغییر تکاملی و سازگاری را توضیح دهیم؟</b>
۱۲۵	فصل چهارم: چگونه و چرا تکامل انجام می‌گیرد؟
۱۴۱	فصل پنجم: تکامل از طریق دیگرگونی
۱۸۷	فصل ششم: انتخاب طبیعی
۲۳۵	فصل هفتم: سازگاری و انتخاب طبیعی: رشد صعودی
۲۵۳	<b>پاره‌ی سوم: پیدایش و تکامل انواع: شاخه‌زایی</b>
۲۵۵	فصل هشتم: یکان‌های تاکسون‌های زیست‌شناختی: گونه‌ها
۲۷۳	فصل نهم: گونه‌زایی
۲۹۳	فصل دهم: کلان‌تکامل

- ۳۵۹                      **پاره‌ی چهارم: تکامل انسان**
- ۳۶۱                      فصل یازدهم: انسان، چگونه پدید آمد؟
- ۴۱۱                      فصل دوازدهم: تازه‌ترین یافته‌های زیست‌شناسی مولکولی
- ۴۱۷                      پیوست الف: چه انتقاداتی از نظریه‌ی تکامل کرده‌اند؟
- ۴۲۵                      پیوست            ب: پاسخ‌های کوتاه به متداول‌ترین پرسش‌ها درباره‌ی تکامل
- ۴۴۱                      واژه‌نامه‌ی توصیفی
- ۴۶۱                      منابع
- ۴۷۵                      نمایه

## مقدمه

نظریه‌ی تکامل اساسی‌ترین و نیرومندترین کاخ تفکر بشری است که طی ۲۰۰ سال گذشته بنا شده است. این کاخ با جزئیات خود برای نخستین بار در سال ۱۸۵۹ در کتاب *منشأ انواع* تدوین و تنظیم شد؛ و نویسنده‌ی آن، چارلز داروین، از یک زندگی طولانی و پرباری بهره‌مند شد. او پیشرفت حرفه‌ای‌اش را در بیست‌ودو سالگی، هنگامی‌که برای سفر دور دنیا، به منظور گردآوری اسناد و مدارک، به عرشه‌ی کشتی پادشاهی انگلیس، بیگل<sup>۱</sup>، وارد شد، آغاز کرد، اما با تاریخ طبیعت از دوران نوباوگی خود مشغول بود.

انسان از زمان داروین تاکنون آگاهی‌های نوین و دانش دامنه‌داری درباره‌ی چگونگی کارکرد تکامل به‌دست آورده است. از این‌رو خیلی خوب می‌شد اگر که داروین، این بزرگ‌ترین زیست‌شناس دوران خویش، که در عین حال نویسنده‌ی متون اثربخشی نیز بوده است، شخصاً برای ما کتاب تازه‌ای درباره‌ی وضع کنونی اندیشه و پژوهش‌های تکاملی می‌توانست بنویسد. بدیهی است که چنین چیزی ممکن نیست، چون داروین در سال ۱۸۸۲ چشم از جهان فرو بست.

---

1. Beagle

برای این‌که ارنست مایر را در جایگاه واقعی خود قرار دهیم، مایلم یکی از تجربیات خودم را برایتان تعریف کنم. من می‌خواستم در سال ۱۹۹۰ دومین تحقیق کوتاه خود را درباره‌ی پرندگان سیکلوپ<sup>۱</sup> در ناحیه‌ی کوهستانی ساکت و پرت‌افتاده‌ای، در یک جزیره‌ی استوایی در گینه‌ی نو (در شمال استرالیا که بخش باختری آن جزو اندونزی بود) انجام دهم. این پروژه‌ی پژوهشی بسیار دشوار و خطرناک می‌نمود: هر روز این خطر وجود داشت تا در جاده‌های شیب‌دار و لغزنده سقوط کنیم، در میان جنگل انبوه گم شویم، دچار توفان و گردباد گردیم، یا با اهالی آن سرزمین که من به کمک آن‌ها نیاز مبرمی داشتم، درگیر شویم، خوشبختانه از چند سال پیش گینه نو «آرامش» یافته بود. قبایل آن سرزمین دیگر با یکدیگر نمی‌جنگیدند، و در برابر چشمان گردشگران و بازدیدکنندگان اروپایی صحنه‌های قابل اعتمادی را از خود به نمایش می‌گذاشتند، به گونه‌ای که آن‌ها دیگر از کشته شدن خود وحشتی نداشتند. اما در سال ۱۹۲۸ زمانی که ارنست برای نخستین بار پژوهش درباره‌ی پرندگان کوهستان‌های سیکلوپ را آغاز کرد، هنوز وضعیت به این ثبات نرسیده بود. با توجه به مشکلات بسیار سختی که من ناگزیر بودم در سال ۱۹۹۰ با آن‌ها دست و پنجه نرم کنم، به‌زحمت می‌توانستم تصور کنم که چگونه کسی از عهده‌ی چنین شرایط دشواری در تحقیقات نخست توانسته برآید.

این تحقیقات در سال ۱۹۲۸ توسط جوان ۲۳ ساله‌ای به‌نام ارنست مایر که با قابلیت بی‌نظیری توانسته بود دکترای خود در رشته‌ی جانورشناسی را با دوره‌ی پزشکی توأمان به پایان ببرد، انجام گرفته بود. ارنست نیز همانند داروین به هنگام جوانی با اشتیاق تمام خود را وقف کار زیست‌شناسی کرده، و از این طریق توانسته بود نظر اروین اشترومان<sup>۲</sup>، پرندشناس نام‌آور موزه‌ی جانورشناسی برلین را، به خود جلب کند.

1. Cyclop 2. Erwin Stresemann

اِشترزمان در سال ۱۹۲۸ به کمک پرنده‌شناسان آمریکایی موزه‌ی تاریخ طبیعت نیویورک و پرنده‌شناسان انگلیسی موزه‌ی لرد رویچلید اجرای برنامه‌ی جسورانه‌ای را به عهده گرفتند، تا باقی‌مانده‌ی اسرار مربوط به پرنندگان گینه‌ی نو را فاش سازند و زیستگاه اولیه‌ی مرغ بهشتی را کشف کنند، چون در آن زمان کلکسیونرهای اروپایی پرنندگان بومی گینه‌ی نو را تنها به شکل خشک‌شده در لابه‌لای کلکسیون‌ها دیده بودند و اساساً نمی‌دانستند این پرنندگان از کجا آمده‌اند. این پروژه‌ی پژوهشی دشوار را به ارنست، کسی که هرگز پای خود را از خاک اروپا بیرون نگذاشته بود، واگذار کردند.

این پژوهش دقیق و کلی درباره‌ی پرنندگان کوه‌های سواحل گینه‌ی نو برای ارنست مأموریتی جدی بود. امروزه به‌دشواری می‌توان تصور کرد که این کار در آن زمان چقدر سخت بوده است، چون‌که دیگر این روزها پرنده‌شناسان و دستیاران آن‌ها غفلتاً از پشت مورد حمله‌ی اهالی بومی آن‌جا قرار نمی‌گیرند، و کشته نمی‌شوند. ارنست موفق شده بود با قبایل آن‌جا دوستی و رفاقت برقرار کند؛ اما اشتبهاً به‌طور رسمی گزارش شده بود که توسط آن‌ها کشته شده است. او بعدها حتی از بیماری‌های مهلکی مانند مالاریا، تب استخوان‌شکن، اسهال خونی و دیگر امراض استوایی و همچنین از یک سقوط ناخواسته به پایین یک آبشار جان سالم به‌در برده بود و او هنگام سقوط با قایق خود توسط امواج بلند کم مانده بود که خفه شود. مایر موفق شده بود به هر پنج قله‌ی کوه‌های آن‌جا صعود کند و مجموعه‌ی بزرگی از پرنندگان را— از گونه‌ها و زیرگونه‌های متفاوت گردآوری کند. اما به‌رغم این جامعیت و دقت تأکید کرد که در کلکسیون وی حتی یک مرغ بهشتی «مفقوده» ندارد. آگاهی از این امر سر نخ‌های مهمی برای حل معما در اختیار اِشترزمان قرار داد: بنابراین همه‌ی پرنندگان «مفقوده» دورگه‌هایی از انواع مرغان بهشتی معروف و سایر گونه‌های کمیاب بودند.

ارنست از گینه‌ی نو به جزیره‌گان سلیمان در جنوب باختری اقیانوس آرام رفت، تا همراه یک گروه پژوهشی در پروژه‌ی تحقیقاتی پرنندگان دریایچه‌ی ویتنی<sup>۱</sup> در چندین جزیره، از جمله جزیره‌ی ساکت و آرام مالایتا<sup>۲</sup>، که در آن زمان از گینه‌ی نو هم خطرناک‌تر بود، شرکت کند. بعد او را به وسیله‌ی تلگرام در سال ۱۹۳۰ به موزه‌ی تاریخ طبیعت آمریکا دعوت کردند، تا در آن‌جا گونه‌ها و زیرگونه‌های هزاران پرنده‌ی مکشوفه‌ای را که در چارچوب پروژه‌ی تحقیقاتی ویتنی از ده‌ها جزیره واقع در اقیانوس آرام گردآوری شده بودند، رده‌بندی کند. همان‌طور که «تحقیق و مطالعه» روی کلکسیون کشتی‌چسب‌ها برای شکل‌گیری و تکامل اندیشه‌های داروین به‌اندازه‌ی بازدید از جزیره‌گان گالاپاگوس دارای اهمیت بود، برای ارنست مایر هم «مطالعه و تحقیق» در موزه‌ی پرنندگان به‌اندازه‌ی پژوهش‌هایش در گینه‌ی نو و جزیره‌گان سلیمان از اهمیت بالایی برخوردار بود؛ او می‌خواست بینش خود را درباره‌ی ارتباط بین تغییر جغرافیایی و تکامل ارتقا بخشد. در سال ۱۹۵۳ از موزه‌ی نیویورک به موزه‌ی جانورشناسی دانشگاه هاروارد رفت، که امروز هم در ۹۹ سالگی در آن‌جا مشغول است و تقریباً هر سال یکی دو کتاب به رشته‌ی تحریر درمی‌آورد. برای دانشمندانی که با تکامل یا تاریخ و فلسفه‌ی زیست‌شناسی سروکار دارند، صدها مقاله و ده‌ها کتاب وی، جزو کتاب‌های مرجع به‌شمار می‌آیند.

او آگاهی‌ها و معلومات خود را تنها از طریق کار در جزایر دورافتاده‌ی اقیانوس آرام و تحقیق روی پرنندگان در موزه‌ها به‌دست نمی‌آورد، بلکه در همکاری با سایر دانشمندان، دانش خود را درباره‌ی گونه‌های دیگر، از مگس‌ها و گیاهان گلدار گرفته تا حلزون‌ها و انسان‌ها، گسترش می‌دهد. چنین پروژه‌های مشترک زندگی خود مراهم دگرگون کرده است. همان‌طور که آشنایی با اروین اشتزمان نقطه‌ی عطفی در زندگی ارنست

1. Whitney      2. Malaita

شد. زمانی که من به دبستان می‌رفتم پدرم به عنوان پزشک و متخصص گروه‌های خونی با ارنست همکاری می‌کرد؛ آن‌ها می‌خواستند برای نخستین بار ثابت کنند که گروه‌های خونی انسان‌ها نیز در اثر انتخاب طبیعی از فرایند تکامل تبعیت می‌کنند. بدین‌سان بود که من برای نخستین بار در خانه‌ی پدری سرِ میز شام با ارنست آشنا شدم، بعدها او به من آموخت که چگونه پرندگان جزایر اقیانوس آرام را می‌توان رده‌بندی کرد؛ سپس در سال ۱۹۶۴ در نخستین مأموریت تحقیقاتی خود، از مجموع ۱۹ مأموریت، به گینه‌ی نو و جزیره‌گان سلیمان سفر کردم و از سال ۱۹۷۱ با ارنست روی یک کتاب جامع درباره‌ی پرندگان جزیره‌گان سلیمان و جزیره‌گان بیسمارک همکاری کردم، که آن را در سال ۲۰۰۱ پس از سی سال کارِ مشترک به پایان بردیم. به این ترتیب جریان زندگی و ترقی شغلی من مانند بسیاری از دانشمندان امروز، برای نشان دادن این‌که چگونه ارنست مایر زندگی دانشمندان سده‌ی بیستم را تحت تأثیر قرار داده است، بهترین نمونه است: او با ایده‌هایش، مقالاتش، همکاری صمیمانه‌اش، رفاقت صادقانه‌اش، اعتماد و خوش‌بینی و امیدواری‌اش و در یک کلام الگو بودنش زیست‌شناسی سده‌ی بیستم را زیر تأثیر خود داشت.

البته نه تنها متخصصان رشته‌های علمی باید از تکامل سررشته داشته باشند، بلکه عموم مردم نیز باید آن را بفهمند. دست‌کم بدون آگاهی مختصر از آن نه فرصتی برای فهمیدن طبیعت پیرامون خود داریم، و نه شانس برای درک بی‌بدیل بودن انسان، و بیماری‌های ژنتیکی و امکان درمان آن‌ها و تغییر ژنتیکی گیاهان با خطرات احتمالی‌شان. هیچ یک از جنبه‌های دیگر جهان جانداران به اندازه‌ی تکامل جذاب و پیچیده نیست. چگونه می‌توان توضیح داد که هر یک از گونه‌ها این قدر عالی با محیط اکولوژیکی خود سازگار شده است؟ چگونه می‌توان زیبایی مرغان بهشتی، پروانه‌ها یا شکوفه‌ها را توجیه کرده و مستدل ساخت؟ آیا ما می‌توانیم پیشرفت تدریجی باکتری‌های ساده، از سه‌ونیم میلیارد سال

پیش تا دایناسورها، نهنگ‌ها، ارکیده‌ها، صنوبرهای غول‌پیکر را توضیح دهیم؟ اساتید معقول و منقول چندین قرن است که این سؤالات را از خود می‌پرسند، اما هنوز نتوانسته‌اند برای این پرسش‌ها پاسخی بیابند. برای نخستین بار داروین به این دیدگاه اعتماد کرد، که جهان جانداران به تدریج و آن هم کاملاً به‌طور طبیعی از موجودات بسیار ساده و ابتدایی باکتری‌سان‌ها تکامل یافته است، و این ادعا را با نگره‌ی سنجیده و معقول تکامل نافذتر و استوارتر ساخت. مهم‌ترین اندیشه‌ای که او پرورد ارائه‌ی نگره‌ی انتخاب طبیعی بود.

ایده‌ی اصلی تکامل، یعنی این‌که تکامل باعث تنوع جانداران شده است. این نظریه بعد از ۱۸۵۹ عملاً از جانب همگان پذیرفته شد، با این‌همه برخی از جنبه‌های آن هنوز پس از ۸۰ سال باز هم مورد اختلاف بود. در خلال این دوران همواره نسبت به تغییرات تکاملی، و درباره‌ی پیدایش انواع و درباره‌ی این سؤال که آیا تکامل فرآگردی تدریجی است یا گسسته، اختلاف‌نظر وجود داشته است. هم‌نهادی که نتیجه‌ی پژوهش‌های تکاملی بود که در سال‌های ۱۹۳۷ تا ۱۹۴۷ تدوین و مطرح شد، به اتفاق نظر عمومی در میان دانشمندان انجامید و انقلاب زیست‌شناسی مولکولی در سال‌های بعدی تأییدی بود بر آموزه‌های داروین و تکیه‌گاهی در میان زیست‌شناسان. البته در این سال‌ها تلاش‌های فراوانی صورت گرفت تا نگره‌ی مخالفی را تدوین کنند، اما همه‌ی آن‌ها با شکست روبه‌رو شدند و به گونه‌ای قطعی نادرستی آن‌ها به اثبات رسید.

به‌گونه‌ی روزافزونی آشکار می‌شود که آموزه‌های داروین نه تنها برای توضیح تکامل بیولوژیک از اهمیت بالایی برخوردار است، بلکه همچنین عموماً برای شناخت و درک جهان و انسان نیز بسیار مهم است. این جریان به دریایی از مقالات و انتشارات انجامید که در آن‌ها به تمامی جنبه‌های تکامل پرداخته‌اند. اهل فن می‌توانند از کتاب‌های درسی دانشگاهی



زیست‌شناسی تکاملی ریدلی<sup>۱</sup>، اشتریک‌برگر<sup>۲</sup>، فوتویما<sup>۳</sup> که هر کدام از آن‌ها بیش از ۶۰۰ صفحه هستند و به هم‌هی جنبه‌های تکامل نیز پرداخته‌اند، کمک بگیرند. این کتاب‌ها فرصت بسیاری در اختیار ما می‌گذارند تا با واقعیت‌ها و نگره‌های زیست‌شناسی تکاملی آشنا شویم.

اما با تمام جامعیتی که این کتاب‌ها از آن برخوردارند، باز هم کمبودی در این بین احساس می‌شود: یک توضیح در سطح متوسط از تکامل در این میان جایش خالی است که، نه تنها برای اهل فن، بلکه برای عموم تحصیل‌کرده‌ها نوشته شده باشد و پدیده‌های تکامل را توضیح داده باشد. نقطه‌ی قوت این کتاب نیز درست در همین جاست. خوشبختانه ما می‌توانیم این احتمال را بدهیم: ارنست که عمری برای اهل فن قلم زده است، تجربیات بی‌نظیر خود را در این کتاب برای عموم یکجا خلاصه کرده است. هر یک از پدیده‌های مهم تکامل به یک سؤال تبدیل می‌شود که پاسخ کاملی را می‌طلبد. ارنست غالباً نظرات رده‌ی سابق را پیش می‌کشد تا راه‌حل درست و نهایی را توضیح دهد.

ارنست توضیحات خود را به سه بخش تقسیم کرده است، این کار به شما کمک بسیاری می‌کند: نخست، اسناد و مدارک برای تکامل؛ دوم، توضیحات مربوط به تغییر تکاملی و سازگاری جانداران با محیط؛ سوم و سرانجام پیدایش و اهمیت تنوع زیست‌شناسیک. در بخشی ویژه نیز درباره‌ی پیدایش انسان به روشنی توضیح می‌دهد که تکامل انسان و پیشینیان آن‌ها (هومینیدها)، بی‌هیچ پیرایشی همچون دیگر گروه‌های جانداران به وجود آمده‌اند. این بخش دارای ایده‌های نوینی است، مثلاً درباره‌ی علت احتمالی رشد ناگهانی و زیاد حجم مغز در جریان تکامل استرالوپیتکوس به هومو و رفتارهای نوع‌دوستانه و ایثارگرانه‌ی آن‌ها. ارنست این کتاب را خطاب به کدام گروه از خوانندگان نوشته است؟

برای تمام کسانی که به تکامل علاقه‌مندند، به‌ویژه برای تمام کسانی که تغییر زیست‌شناسیک و علت‌های اصلی آن را می‌خواهند بشناسند. جزئیات تخصصی، مثل تازه‌ترین کشف‌های زیست‌شناسی مولکولی را به عمد کنار گذاشته است - چون آن را همان‌گونه که در کتاب‌های درسی زیست‌شناسی جدید می‌توان یافت، در کتاب‌های مشروح تکامل نیز منعکس هستند. **تکامل چیست** برای سمیناری درباره‌ی تکامل که شرکت‌کنندگان آن زیست‌شناس نیستند، کتاب همراه ایده‌آلی است. دیرین‌شناسان و انسان‌شناسان از این کتاب استقبال خواهند کرد، چون که با تأکید تمام به ایده‌ها و توضیحات آن‌ها پرداخته است. فرمول‌بندی‌های روشن ارنست موضوع تکامل را برای تحصیل‌کردگان غیرمتخصص قابل فهم می‌کند.

در سال‌های اخیر داروین‌سیم به چنان موضوع جذابی تبدیل شده است که تقریباً هر سال دست‌کم یک کتاب جدید که نام «داروین» را در عنوان خود دارد به چاپ می‌رسد. هنگام مطالعه‌ی چنین آثاری و برای قضاوت درباره‌ی مطالب و ادعاهای آن‌ها، کتاب ارنست مایر مرجع یاری‌بخشی خواهد بود. اندیشه‌های داروینیستی، به‌ویژه قانون «تغییر و گزینش» امروزه در عرصه‌های عمومی جامعه‌شناسی و علوم انسانی بسیار نافذ است. برای درک چگونگی کاربرد این قانون این اثر راهنمای سودمندی به‌شمار می‌آید.

راجع به کتاب ارنست مایر به‌طور خلاصه باید بگوییم: هرکسی با اندکی علاقه‌مندی نسبت به تکامل، باید این کتاب را بخواند. او حتماً پاداش خود را خواهد گرفت. اثر دیگری بهتر از این درباره‌ی تکامل وجود ندارد. کتابی همانند آن در این زمینه در آینده هم هرگز نوشته نخواهد شد.

جِرد م. دایموند

## پیش‌گفتار

تکامل مهم‌ترین مفهوم در تمامی زیست‌شناسی است. در این رشته هیچ پرسشی بدون در نظر گرفتن دیدگاه تکامل پاسخ مناسب خود را نمی‌گیرد. اما اهمیت این اندیشه بسیار فراتر از زیست‌شناسی کاربرد دارد. این مهم نیست که ما از این موضوع آگاه باشیم یا نه: مجموعه‌ی اندیشه‌های بشری تحت تأثیر شدید دیدگاه تکاملی هستند - حتی لازم می‌بینم بگویم که اصلاً نظریه‌ی تکاملی همه‌ی اندیشه‌های انسانی را زیر پوشش خود گرفته است. ارائه‌ی کتابی درباره‌ی چنین موضوع با اهمیتی نیاز به هیچ‌گونه توجیهی ندارد.

البته ممکن است ایراد بگیرند که «آیا تفکر انسانی بیش از اندازه از متون و نوشته‌های مربوط به تکامل انباشته نشده؟» بله، با توجه به شمار کتاب‌هایی که در این رابطه منتشر شده‌اند، می‌توان به این پرسش پاسخ مثبت داد. به‌ویژه کتاب‌های درسی برجسته‌ی مربوط به زیست‌شناسی که مختص تحقیقات تکاملی هستند، به‌اندازه‌ی کافی منتشر شده‌اند. در بسیاری از آن‌ها از تکامل در برابر حملات آفرینش‌باوران دفاع شده است و در آثار دیگری درباره‌ی جنبه‌های جداگانه‌ی تکامل، مانند تکامل رفتار، بوم‌شناسی تکاملی، انتخاب جنسی و سازگاری سخن به میان آمده است. اما هیچ یک نتوانسته‌اند از عهده‌ی آنچه من در ذهن دارم به‌خوبی برآیند.

کتابی که پیش رو دارید برای سه گروه از خوانندگان نوشته شده است. نخست، خطاب به همه‌ی کسانی است -فرقی نمی‌کند که زیست‌شناس باشند یا نه- که می‌خواهند درباره‌ی تکامل آگاهی بیش‌تری به‌دست آورند. این دسته از خوانندگان می‌دانند این فرایند از چه اهمیتی برخوردار است، اما به‌طور دقیق نمی‌دانند که این فرایند چگونه کار می‌کند و چگونه می‌توان به حملات معینی علیه تفسیرهای داروینستی پاسخ داد. دومین گروه می‌پذیرند که تکامل وجود دارد، اما تردید دارند که ایده‌های داروینستی درست باشند. من کوشیده‌ام همه‌ی سؤالاتی را که احتمالاً برای چنین خوانندگانی ممکن است مطرح شوند، پاسخ دهم. و سرانجام گروه سوم؛ ایده‌های من خطاب به کسانی است که می‌خواهند راجع به وضعیت کنونی نگره‌ی تکامل آگاهی کسب کنند، و حتی مایلند تا بهتر بتوانند استدلال‌ات داروینستی را رد کنند. من قصد ندارم تا چنین خوانندگانی را از اعتقاداتشان منحرف سازم، اما مایلیم اسناد و مدارک متقن و مستندی را توضیح دهم که به‌خاطر آن‌ها زیست‌شناسی تکاملی ناگزیر نباشد تا دیدگاه‌های ضد تحولی را به رسمیت بشناسد.

کتاب‌های موجود که برای چنین آماجی نگاشته شده‌اند، دارای ضعف‌های گوناگونی هستند. همه‌ی آن‌ها بد طرح‌ریزی و تنظیم شده‌اند و از توضیحات موجز و قابل فهم برای خوانندگان تهی هستند. غالباً به جنبه‌های آموزشی توجه کافی مبذول نکرده‌اند -برای چنین موضوع دشواری چون تکامل، نخست باید یک سری سؤال طرح کرد و سپس در صدد پاسخ به آن‌ها برآمد: (۱) تقریباً همیشه به جنبه‌های ویژه‌ای مثل بنیان‌های ژنتیکی تغییرپذیری یا به مناسبات جنسی صفحات زیادی را اختصاص می‌دهند؛ (۲) عملاً همه‌ی آن‌ها به زبان علمی و تخصصی نوشته شده‌اند؛ و (۳) تقریباً یک چهارم از محتوای همه‌ی کتاب‌های جدید درسی مربوط به تکامل را بدون استثنا به ژنتیک اختصاص داده‌اند. البته من هم بر این نظرم که اصول و قوانین ژنتیک را باید به‌طور اساسی توضیح داد؛ اما

این‌همه محاسبات و توضیحات قوانین مندلی برای این کار ضروری نیست. نباید این‌همه اوراق را بی‌رویه سیاه کرد برای این‌که خوبی‌ها و بدی‌های ادعاهای قدیمی را برای هزارمین بار مورد بحث قرار داد؛ به‌طور مثال: آیا ژن موضوع انتخاب طبیعی هست یا نه، و یا برای رد تبارنمایی افراطی (که برطبق آن فردبالش<sup>۱</sup> نوع‌بالش<sup>۲</sup> را تکرار می‌کند) این‌همه قلم‌فرسایی کرد. از سوی دیگر در برخی از کتاب‌ها از بحث و گفت‌وگوی مبسوط راجع به اشکال گوناگون انتخاب طبیعی و به‌ویژه انتخاب اصلح سخنی به میان نیامده است.

دو نقطه ضعف دیگر نیز در بیش‌تر کتاب‌های مربوط به تکامل دیده می‌شود. نخست، آن‌ها متذکر نمی‌شوند که تقریباً همه‌ی پدیده‌های تکاملی را می‌توان به یکی از این دو جریان نسبت داد: یا به کسب و حفظ سازگاری با محیط و یا به پیدایش و کارکرد تنوع در میان جانداران (یعنی پیدایش انواع). البته هر دو فرایند توأمان جریان می‌یابند، اما اگر بخواهیم اهمیت آن‌ها را برای تکامل در همه‌ی ابعادشان درک کنیم، می‌باید آن‌ها را به‌طور جداگانه تحلیل کنیم.

دوم، بیش‌ترین برداشت‌ها و توصیفاتی که از تکامل ارائه شده گرایش شدیدی به تجزیه کردن و ساده‌سازی دارند: آن‌ها همه‌ی پدیده‌های تکاملی را به سطح ژن‌ها تنزل داده و معلول دگرگونی آن‌ها می‌دانند. سپس به تلاش‌هایی دست می‌یازند تا در سطح بسیار بالایی و با استدلالات بسیار پیچیده‌ای فرآگردهای تکاملی را از طریق «رشد صعودی»<sup>۳</sup> توضیح

1. Ontogeny=Ontogenie

2. Phylogeny=Phylogenie

۳. داروین‌سیم بر این دیدگاه استوار است که تکامل دارای دو جنبه است. یکی از آن‌ها حرکت «صعودی» خط تکاملی است که تغییرات تدریجی از وضعیت نیاکان به وضعیت اخلاف و اعقاب را نمایش می‌دهد. این را رشد صعودی می‌نامند. دیگری عبارت از واگرایی یا انشعاب از خط تکاملی، یا پیدایش شاخه‌ی جدید در شجره نسب انواع می‌باشد. این فرایند که علت پیدایش گونه‌ها و تنوع زیستی است، شاخه‌زایی نامیده می‌شود. بنابراین هر برداشت و توصیفی که یکی از این جنبه‌های تکامل را

دهند. چنین روشی محکوم به شکست است. تکامل درباره‌ی گونه‌ها، جمعیت‌ها و فنوتیپ‌های افراد بحث می‌کند، و نه از «تغییرات توده‌ی ژن‌ها». فرد و جمعیت دو واحد از مهم‌ترین یکان‌های تکامل هستند، که فرد موضوع اساسی انتخاب طبیعی، و جمعیت بستری برای پیدایش گونه‌ها هستند. این دو مهم‌ترین موضوعات تحلیل‌های من خواهند بود. شماری از پژوهندگان وقتی می‌کوشند برای مسئله‌ی مشخصی در تکامل پاسخی بیابند، در نهایت شگفتی اغلب به تلاش ناموفقی دست می‌یازند که رشته‌ی زیست‌شناسی تکاملی طی تاریخ طولانی خود بارها به آن متوسل شده است. نباید از یاد برد که آگاهی‌های امروزی ما درباره‌ی تکامل نتیجه‌ی ۲۵۰ سال کار فشرده‌ی تحقیقاتی است. اگر خواسته باشیم پاسخی برای مسائل تکاملی بیابیم، غالباً بسیار مفید خواهد بود که از اقداماتی که به کرات شکست خورده اما سرانجام به پاسخ رسیده‌اند، آگاهی پیدا کنیم. من به این دلیل پندآمیز غالباً با جزئیات توضیح می‌دهم که دانشمندان از چه مسیری به پاسخ مسائل دشوار دست یافته‌اند. سرانجام توجه ویژه‌ی من به تکامل هومو ساپینس معطوف است، و به بحث در این مورد خواهم پرداخت که چگونه دانش گسترده‌ی ما درباره‌ی تکامل دیدگاه‌ها و نظام ارزشی امروز را زیر تأثیر خود گرفته است.

من از طریق این کتاب که اکنون پیش روی شماست این هدف را پی‌گیری می‌کنم که بیش‌تر به اصول اندیشه‌ی تکامل بپردازم. و در جزئیات غرق نشوم. من می‌کوشم بدفهمی‌ها و سوءتعبیرها را از میان بردارم، اما به اختلاف‌نظرهای جزئی مانند مسائل مربوط به تعادل قطع‌شده و تکامل خنثی<sup>۱</sup> صفحات زیادی را اختصاص نخواهم داد. همچنین امروزه دیگر

→ نادیده بگیرد، تعریفی نادرست و غیرعلمی است. بعداً راجع به «رشد صعودی» و «شاخه‌زایی» بحث خواهد شد. م.

۱. در پرتو پژوهش‌های زیست‌شناسی مولکولی آگاهی یافته‌ایم که ژن‌ها دارای انواع گوناگونی هستند. بعضی از ژن‌ها تولید ماده‌ی آلی را (توسط آنزیم‌ها) مستقیماً هدایت

ضرورت ندارد که تعداد زیادی از اسناد و مدارک را برای اثبات تکامل ارائه دهیم. امروز دیگر این مسئله که تکامل صورت گرفته است، به‌اندازه‌ی کافی اثبات شده است. ما دیگر نیازی به تشریح دلایل و توضیح جزئیات نمی‌بینیم. ما با این کارها درصدد نیستیم کسی را که تا به حال متقاعد نشده است، متقاعدش کنیم.

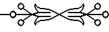
---

→ می‌کنند، برخی دیگر کنترل فعالیت مولکول‌هایی را که ژن‌ها را می‌سازند در اختیار دارند. مثلاً جهش‌های احتمالی در هشت‌هزار ژن از مجموع دوازده‌هزار ژنی که در ژنوم مگس سرکه وجود دارد هیچ تأثیری روی فنوتیپ نمی‌گذارد. تغییرات این ژن‌ها را تکامل خشتی می‌نامند — م.





پاره‌ی نخست



تکامل چیست؟



## فصل یکم

### در چگونه دنیایی زندگی می‌کنیم؟

انسان‌ها از روزگاران کهن این نیاز را احساس می‌کردند تا ناشناخته‌ها و مسائل پیچیده را برای خود توضیح دهند. حتی از روایات به‌جا مانده از ابتدایی‌ترین فرهنگ‌ها می‌توان دریافت که درباره‌ی منشأ و گذشته‌ی جهان اندیشه‌ورزی کرده‌اند. مثلاً در آن‌ها پرسیده می‌شود: چه کسی یا چه چیزی جهان را پدید آورده است؟ آینده با خود چه چیزی به ارمغان خواهد آورد؟ ما انسان‌ها چگونه به‌وجود آمده‌ایم؟ اسطوره‌های اقوام اولیه به چنین پرسش‌هایی پاسخ‌های گوناگونی داده‌اند. وجود جهان غالباً ساده برگزار شده، و هستی آن بدیهی فرض شده است، و باورشان بر این بوده است که جهان همواره همین‌طور بوده که امروز هست؛ اما درباره‌ی منشأ یا آفرینش انسان روایات گوناگونی به‌جا مانده است.

در دوران‌های بعدی بنیان‌گذاران ادیان و فیلسوفان نیز، درصدد برآمدند تا پاسخ‌هایی به همان سؤالات به دست دهند. اگر بخواهیم به این تلاش‌هایی که درصدد پاسخ برآمده‌اند از نزدیک بپردازیم، سه مقوله را می‌توان از هم تمیز داد: نخست، آن پاسخ‌هایی که جهان را تداوم بی‌پایان می‌دانند؛ دوم، آن‌هایی که جهان را بی‌تغییر و با عمری کوتاه توصیف می‌کنند؛ و سوم، آن‌هایی که از جهانی متحول و متغیر سخن می‌گویند.

### ۱. جهانی با طول عمری بی‌کران

ارسطو، فیلسوف یونانی، اعتقاد داشت جهان همواره وجود داشته است. برخی از فرزندگان معتقد بودند این جهان ابدی هرگز تغییر نکرده است و همیشه همین‌طور بوده و پیوسته نیز همین‌گونه باقی خواهد ماند؛ دانشوران دیگری مدعی بودند، جهان دوره‌های گوناگونی را طی می‌کند، اما همیشه به حالت پیشین خود بازمی‌گردد. باور به جهان کهن نامتناهی هیچ‌گاه مطلوب همگان نبوده است: ظاهراً همواره این نیاز وجود داشته تا منشأ آن توضیح داده شود.

### ۲. جهان بی‌تغییر با عمری کوتاه

البته این اعتقاد مسیحیان بود، همان‌گونه که در انجیل توضیح داده شده است. این دیدگاه در سراسر دوران سده‌های میانه و تا اواسط سده‌ی نوزدهم به تفکر جهان غرب تسلط داشت. پایه‌های این اندیشه براساس توضیحات تورات و انجیل استوار بودند.

این باور که جهان و آفرینش متعاقب آن را بی‌تغییر می‌بیند، آفرینش‌باوری نامیده می‌شود. طرفداران آن مدعی‌اند جهان امروز همان‌گونه است که از ازل بوده و جانوران و گیاهان در کنار هم و با محیط خود به بهترین وجه انطباق یافته‌اند. و اگر بلافاصله از ایشان سؤال شود پس میلیون‌ها نوعی که طی میلیون‌ها سال منقرض شده‌اند و این صدوپنجاه نوعی که هم‌اکنون به‌طور میانگین در روز از میان می‌روند را چگونه توضیح می‌دهید، پاسخی برای انقراض این میلیون‌ها نوع ندارند. بر طبق محاسباتی که بعضی از دانشمندان معقول و منقول به کمک تاریخ تطورات انجیل انجام می‌دادند، مشخص شد که جهان بسیار جوان است. بنابراین با محاسبات آن‌ها این نتیجه به‌دست آمده بود که جهان در سال ۴۰۰۴ پیش از میلاد آفریده شده است، یعنی ۶۰۰۰ سال پیش.

این آموزه‌ها با اطلاعات به‌دست آمده از علوم طبیعی بیه‌ویژه با دانش زمین‌شناسی، دیرین‌شناسی، سنگواره‌شناسی—به تناقض افتاد و به

مباحثات شدیدی میان دانشمندان علوم طبیعی و معتقدین به خلق‌الساعه‌ی جهان انجامید. این کتاب جای آن نیست تا دلایل و استدلالات آنان را مورد ارزیابی قرار دهیم -البته در این جا به‌اندازه‌ی کافی منبع معرفی کرده‌ایم تا خوانندگان به آن‌ها مراجعه کنند (در کادر ۱-۱ و فهرست کتاب‌های معرفی شده در پایان کتاب). تفصیلات بیش‌تر راجع به آفرینش از نظر انجیل را در کتاب آقای مؤر<sup>۱</sup> (۲۰۰۱) می‌توانید مطالعه کنید.

Berra, Tim M. 1990. *Evolution and Myth of Creationism*. Stanford University Press.

Eldredge, Niles. 2000. *The Triumph of Evolution and the Failure of Creationism*. New York: W. H. Freeman.

Futuyma, Dorglas J. 1983. *Science on Trial: The Case for Evolution*. New York: Pantheon Books.

Jessberger, Rolf. 1990. *Kreationismus: Kritik des modernen Antievolutionismus*. Berlin, Hamburg: Parey.

Kitcher, Philip. 1982. *Abusing Science: The Case Against Creationism*. Cambridge, Mass.: MIT Press.

Montagu, Ashley (Hrsg.) 1983. *Science and Creationism*. New York: Oxford University Press.

Newell, Norman D. 1982. *Creation and Evolution: Myth or Reality?* New York: Columbia University Press.

Peacocke, A. R. 1979. *Creation and the World of Science*. Oxford: Clarendon Press.

Ruse, Michael. 1982. *Darwinism Defended*. Reading, Mass: Addison-Wesley.

Young, Willard. 1985. *Faallacies of Creationism*. Calgaray, Alberta, Canada: Detreilig Enterprises.

کادر ۱-۱: کتاب‌هایی که در رد آفرینش باوری نوشته شده است

ما کمابیش با داستان‌های مشابهی در روایات به‌جامانده از اقوام ابتدایی در سراسر جهان روبه‌رو می‌شویم. آن‌ها هم از دیرباز، از زمان پایه‌ریزی نخستین فرهنگ‌ها، درصدد برآمده‌اند تا به پرسش‌های بسیار اساسی درباره‌ی جهان پاسخ گویند. ما امروز نیز این افسانه‌ها را به عنوان بخشی از میراث فرهنگی خودمان ارج می‌نهیم و برای حفظ آن‌ها تلاش می‌کنیم، اما اگر در پی حقیقت جهان باشیم، باید از علوم طبیعی پیروی کنیم.

### پیشرفت نگره‌ی تکامل

از زمانی که در سده‌ی هفدهم انقلاب علوم طبیعی<sup>۱</sup> آغاز شد، هر روز تناقضات بیشتری بین اکتشافات انجام شده در علوم طبیعی و گزارشات انجیل بروز کرد. درستی و اعتبار آن گزارشات و اخبار به علت کشفیات زیاد در عرصه‌ی زمین‌شناسی، دیرین‌شناسی، زیست‌شناسی هر روز بیش‌تر و بیش‌تر دچار سستی شدند. نخستین دلیلی که موجب شد تا دیگر همه‌ی ادعاهای انجیل نعل به نعل مورد اجابت قرار نگیرند، انقلاب کپرنیکی بود. در آغاز عمدتاً سخن بر سر علوم طبیعی نوپدید، به‌ویژه ستاره‌شناسی بود، که به خورشید، ستارگان، سیارات و سایر پدیده‌های فیزیکی می‌پرداختند. به‌مرور زمان به ناگزیر در میان بسیاری از دانشمندان علوم طبیعی نیز اشتیاق به یافتن توضیح برای بسیاری از پدیده‌های جهان پیدا شد.

حالا دیگر این کشفیات در عرصه‌های علمی دیگر نیز پرسش‌های تازه و پیچیده و حیرت‌آوری را مطرح می‌کردند. در سده‌های ۱۷ و ۱۸ یک زمین‌شناس کشف کرد که عمر زمین بسیار بسیار طولانی‌تر از محاسبات اساتید معقول و منقول کلیساها است، و کشف سنگواره‌های به‌جامانده از جانوران منقرض شده اعتقاد به تغییرناپذیری و ثبات

۱. مرحله‌ای در سده‌های ۱۶ و ۱۷ میلادی که طی آن دانشمندانی چون گالیله و نیوتون دانش طبیعی نوین را پایه‌گذاری کردند م.

در آفرینش را متزلزل ساخت. هرچند که این کشفیات به‌گونه‌ای فزاینده برخلاف پذیرش جهان «تغییرناپذیر و کم‌سن‌وسال» سخن می‌گفتند، و اگرچه به‌طور دائم علوم طبیعی و فلسفه اعتبار و درستی داستان‌های انجیل را بیش‌تر از پیش زیر سؤال می‌بردند، و با این‌که طبیعی‌دان فرانسوی، ژان باتیست لامارک، در ۱۸۰۹ با یک نگرهی کاملاً دوران‌ساز خود را به افکار عمومی معرفی کرد، لیکن تا ۱۸۵۹ کمابیش جهان‌بینی انجیلی نه‌تنها نزد عوام، بلکه حتی در میان دانشمندان علوم طبیعی و فیلسوفان نیز دست بالا را داشت. این شیوه‌ی تفکر یک پاسخ ساده برای همه‌ی سؤالات داشت: جهان به یکباره پدید آمده است و پیدایش آن چنان خردمندانه بوده که هر موجود زنده‌ای به عالی‌ترین شکل با محل زیست خود سازگار شده است.

در طول این دوران گذار آکنده از اطلاعات متناقض کوشش می‌شد تا با همه‌ی سازش‌های ممکن، تناقضات برطرف شود. نتیجه‌ی چنین تلاشی این به اصطلاح نردبان طبیعت بود، یک زنجیره‌ی بزرگ حیات (تصویر ۱-۱)، که در آن همه‌ی پدیده‌های جهان را در یک جدول صعودی طبقه‌بندی و تنظیم کرده بودند. در پایین‌ترین پله‌ها چیزهای بی‌جان قرار داشتند، مانند سنگ‌ها و مواد معدنی، در پله‌های بالاتر گل‌سنگ‌ها، خزها و گیاهان؛ بعد از آن مرجان‌ها و سایر جانوران کوچک و صعود به سمت جانوران عالی‌تر و سپس به پستانداران و سرانجام انسان‌ها. تو‌گویی که این نردبان طبیعت هرگز تغییری نمی‌کند و تنها اندیشه‌ی ساده‌ی آفرینش را بازتاب می‌کند، که همه‌چیز را در یک تسلسل صعودی که پیوسته به سمت کمال تنظیم شده بود نشان می‌داد (نقل به معنی از لووِجوی<sup>۱</sup> در سال ۱۹۳۶).

انسان	گژنه‌های دریایی
اورانگاوتان	درخت‌پریشم
میمون	درختان
چهارپایان	لیخن‌ها
سنجاب‌پرنده	کپک‌ها
شپ‌پره	قارچ‌ها
شترمرغ	ترفاس‌ها
پرندگان	مرجان‌وسپر
پرندگان‌آبزی	لیشوفیت‌ها
پرندگان‌دوزیست	پنبه‌سنگ‌باپنبه‌ی‌نوهی
ماهیان‌پرنده	تلک‌ها سنگ‌کچها سیلنت‌ها
ماهیان	تخته‌سنگ‌ها
ماهیان‌خزنده	سنگ‌ها
مارماهی‌ها	سنگواره‌ها
گیاه‌خواران‌آبزی	پلورها
گیاه‌خواران	نمک‌ها
خزون‌ها	سولفات‌ها
خزوتینان	فلزات
صدفداران	نیمه‌فلزات
بامسوی‌بنانات	جامدات
خرکت‌مینی	زفت‌ها
حشرات	خاک‌زبان
گالینزک‌ها	خاک‌خالص
نکزی‌ها (نک‌رست‌ها)	آب
گژنه‌های دریایی	هوا
	آتش
	موادو عناصر

تصویر ۱-۱: زنجیره‌ی بزرگ هستی. همه‌ی چیزهای روی زمین از اشکال گوناگون ماده، و از حیوانات گرفته تا انسان‌ها، می‌باید به یک زنجیره‌ی واحد یا نردبان طبیعت متعلق باشند. این اقتباس که در این‌جا درج شده نسخه‌ای است از بونه (Bonnet) (سال ۱۷۴۵).



اما سرانجام انسان‌ها به این آگاهی دست یافتند که جهان پیوسته دگرگون می‌شود و ثابت و بی‌حرکت نیست، و این ایده با مدارک و ادله‌ی فوق‌العاده زیاد تنفیذ و تأیید شد، به طوری که دیگر نمی‌شد آن را بیش از این انکار کرد. پی‌آمد آن این بود که یک جهان‌بینی سومی پیشنهاد شد و سرانجام نیز با اقبال همگان روبه‌رو گردید.

### ۳. جهان متغیر

براساس دیدگاه سوم جهان عمری بس دراز دارد که پیوسته دگرگون می‌شود؛ و در حال تکامل است. این تعریف ممکن است امروز بسیار بدیهی به نظر برسد، اما در آغاز طرح آن برای افکار دنیای غرب بسیار غریب بود و در نظر مردمان باخت‌زمین تصور تکامل بسیار بیگانه می‌نمود. جزم‌های قشری‌گرایانه‌ی مسیحی چنان قدرتی اعمال می‌کردند که در سده‌های ۱۷ و ۱۸ یک رشته تحولات و پیشرفت‌های علمی نیاز بود تا این‌که اندیشه‌ی تکامل در تمامیت خود بتواند جای پای خویش را در اذهان عموم محکم کند. اقبال عمومی از نگره‌های تکامل در عرصه‌ی علوم طبیعی موجب شد که دیگر جهان را تنها به‌مثابه‌ی جایی برای تأثیر قوانین فیزیکی ببینند؛ و این مستلزم آن بود تا پا فراتر می‌گذاشتند و گذشته‌ی جهان را سو حتی مهم‌تر از گذشته‌ی آن - دگرگونی‌های جهان جانداران را از فراسوی زمان مورد توجه قرار می‌دادند. به‌خاطر این دگرگونی‌ها بود که مفهوم و ایده‌ی «تکامل» سرانجام به کرسی نشست و مورد پذیرش همگان قرار گرفت.

### این تغییرات چه هستند؟

آشکارا، همه‌چیز در این جهان پیوسته در حرکت است. برخی از دگرگونی‌ها بسیار منظم روی می‌دهند. برای مثال تغییرات دوره‌ای گردش روز و شب، که چرخش زمین حول محور خود مسبب آن است. درست وضع مشابهی در مورد جزر و مد صادق است که جاذبه‌ی ماه موجب آن

می‌باشد. گسترده‌تر از آن‌ها دگرگون شدن فصل‌های سال است که به گردش سالانه‌ی زمین به گرد خورشید مربوط می‌شود. دگرگونی‌های دیگری هستند که به‌طور نامنظم روی می‌دهند، مانند: جابه‌جایی قاره‌ای، شدت سرمای زمستان در سال‌های گوناگون، دگرگونی‌های جوّی غیر دوره‌ای (مثل ال نینو، دوران‌های یخبندان) یا دوره‌های شکوفایی اقتصادی در یک کشور. تغییرات نامنظم را اساساً از قبل نمی‌توان پیش‌بینی کرد، چون آن‌ها تحت تأثیر اتفاقات گوناگون قرار می‌گیرند.

اما تغییراتی هم وجود دارند که آشکارا به‌طور دائم ادامه می‌یابند و به نظر می‌رسند که دارای جهت هستند. این دگرگونی‌ها را تکامل می‌نامند. نخستین اندیشه‌ای که برخلاف نظرات ثابت‌گرا مدعی شد جهان نه‌تنها تغییر می‌کند، بلکه حتی یک فرایند تکاملی را هم می‌پیماید، به سده‌ی هیجدهم بازمی‌گردد. سرانجام دریافتند که می‌توان از یک نردبان طبیعت ثابت و ایستا، یک پلکان گردان صعودی بیولوژیک ساخت، که از پست‌ترین سازواری زنده شروع و به سمت اشکال پیچیده‌تر و عالی‌تر حرکت می‌کند، تا این‌که سرانجام به انسان می‌انجامد. درست همان‌گونه که دگرگونی‌های تدریجی در جریان تکامل فردی یک سازواره از نخستین تخمکِ بارور شده شروع می‌شود و تا به موجود کامل می‌انجامد، به همان نحو دنیای جانداران نیز در تمامیت خود براساس این تفکر از ساده‌ترین شکل آغاز می‌کند و به اشکال پیچیده‌تر تکامل پیدا می‌کند و سرانجام در بالاترین نقطه‌ی آن، در پایان مسیر، انسان ایستاده است. نخستین دانشمندی که این اندیشه را با جزئیات آن تدوین و بیان کرد لامارک، طبیعی‌دان فرانسوی بود. حتی واژه‌ی «تکامل» را که اکنون در مورد دگرگونی پیوسته‌ی طبیعت زنده به‌کار می‌برند، برای نخستین بار چارلز بونه<sup>۱</sup> در مورد تکوین تخمک بارور شده به‌کار برده بود. تکامل عبارت

---

1. Charls Bonnet

است از تغییر از اشکال ساده به پیچیده، و از موجود پست به سوی موجودات عالی. تکامل در واقع یک تغییر بود، اما در آن دوران به‌گونه‌ای مطرح می‌کردند که به نظر می‌رسید گویا به سوی کمال می‌رود، برخلاف تغییرات دوره‌ای مانند تغییرات فصل‌ها یا دگرگونی‌های نامنظم مانند دوران‌های یخبندان و تغییرات هوا.

با وجود این بینیم اساساً در پس این دگرگونی پیوسته‌ی طبیعت زنده چه چیزی نهفته است؟ در آغاز همگان در مورد این سؤال هم‌داستان نبودند، حتی زمانی که داروین پاسخ آن را داد. سرانجام در چارچوب هم‌نهاد پژوهش‌های تکاملی، نظر یگانه‌ای زاده شد بدین مضمون: «تکامل تغییری است در صفات و خصوصیات جمعیت‌های موجودات زنده در طول زمان». به سخن دیگر، جمعیت به اصطلاح یکان تکامل است. البته ژن‌ها، افراد و گونه‌های بیولوژیک (یا انواع) هم دارای اهمیت هستند، لیکن تغییر جمعیت‌ها علامت مشخصه‌ی تکامل جانداران است.

تکامل نظم می‌آفریند. به همین دلیل گاهی ادعا می‌شود، آن با «قانون آنتروپی» فیزیک که براساس آن همه‌ی فرایندهای تکاملی به یک افزایش بی‌نظمی می‌انجامد، در تضاد است. در واقعیت چنین تناقضی وجود ندارد: یعنی قانون آنتروپی تنها در مورد سیستم‌های بسته صادق است، و حال آن‌که تکامل یک گونه در یک سیستم باز انجام می‌گیرد که در آن موجودات زنده تا زمانی که خورشید انرژی تأمین می‌کند، می‌توانند آنتروپی را کاهش دهند.

در نیمه‌ی دوم سده‌ی هیجدهم و نیمه‌ی نخست سده‌ی نوزدهم ایده‌ی تکامل به‌طور مرتب دامنه پیدا کرد، و آن هم نه تنها در زمینه‌ی بیولوژی، بلکه همچنین در رشته‌های زبان‌شناسی، فلسفه، جامعه‌شناسی، علم اقتصاد و سایر رشته‌های علمی نیز پیش رفت. اما تکامل برای مدتی طولانی نظر اقلیتی را در علوم طبیعی تشکیل می‌داد. گذار واقعی از باور به جهان ایستا به نظریه‌ی تکاملی در ۲۴ نوامبر ۱۸۵۹،

زمانی که چارلز داروین اثر نامی خود منشأ انواع را منتشر ساخت، صورت گرفت.

### داروین و داروینیسیم

این رویداد شاید بزرگ‌ترین انقلاب فکری در تاریخ اندیشه‌ی بشریت بوده باشد، که نه تنها ایستایی جهان (و عمر کوتاه آن) را زیر سؤال برد، بلکه همچنین فرایند شگرف قابلیت سازگاری موجودات زنده با محیط و جایگاه منحصربه‌فرد انسان را نیز در طبیعت توضیح داد؛ چیزی که در زمانه‌ی خود در آن دوران بسیار تکان‌دهنده بود. اما داروین از بسیاری جنبه‌ها نه تنها تکامل را (که برای وجود آن اسناد فراوانی ارائه کرده بود) اصل قرار داده بود، بلکه برای آن استدلالی ارائه کرده بود که به کلی مستقل از نیروهای ماورای طبیعی بود. براساس توضیح او تکامل فرآگردی کاملاً طبیعی است که به کمک پدیده‌ها و فرایندهایی حرکت می‌کند و همگان می‌توانند روزانه در طبیعت شاهد آن باشند. در واقع داروین نه تنها نگره‌ی تکامل را در این مفهوم، بلکه همچنین چهار نظریه درباره‌ی چگونگی و چرایی تکامل نیز فرموله کرد. بنابراین هیچ شگفت نبود که کتاب منشأ انواع چنان ناآرامی بزرگی را فراهم ساخت. این کتاب تقریباً به تنهایی موجبات سکولار کردن علوم طبیعی را فراهم آورد.

چارلز داروین در ۱۲ فوریه‌ی ۱۸۰۹ در لندن به دنیا آمد. پدرش پزشک بود، و از جوانی علاقه‌ی وافری به پژوهش در طبیعت از خود نشان می‌داد، و به‌ویژه نسبت به تحقیق درباره‌ی سوسک‌ها اشتیاق خاصی داشت. او بنا به خواست پدرش مدتی را در ادینبورگ در رشته‌ی پزشکی به تحصیل پرداخت، ولی جراحی‌ها برایش بسیار مضمّن‌کننده بودند، به همین خاطر پس از سال‌ها تحصیل پزشکی دانشگاه را نیمه‌تمام رها کرد. سپس خانواده‌ی وی تصمیم گرفتند تا او در رشته‌ی الهیات ادامه‌ی

تحصیل دهد؛ البته برای جوانی عاشق طبیعت، چون داروین، یک چنین روالی در آن دوران کاملاً عادی به نظر می‌آمد، چون که تقریباً همه‌ی طبیعی‌دانان هم‌دوره‌ی وی به مناصب روحانی گماشته می‌شدند. داروین در کمال دقت مجموع ادبیات کلاسیک و الهیات مورد نیاز را مطالعه کرد. اما با ایتار واقعی، هم خود را صرف مطالعه‌ی زیست‌شناسی می‌کرد. پس



تصویر ۱-۲: داروین در سن ۲۹ سالگی، که در اوج خلاقیت ذهنی خود بود. منبع: نگاتیو شماره‌ی ۳۲۶۶۹۴ از کتابخانه‌ی موزه‌ی ملی تاریخ آمریکا.

از این‌که دانشکده‌ی الهیات دانشگاه کمبریج از او آزمون گرفت، از جانب مدرسین دانشگاه از وی برای همراهی در سفر کشتی بیگل دعوت به عمل آوردند، که قرار بود سواحل آمریکای جنوبی، به‌ویژه بنادر آن‌جا، را

نقشه‌برداری کنند. کشتی بیگل در پایان دسامبر ۱۸۳۱ به سوی قاره‌ی آمریکا بادبان برافراشت. این سفر دریایی پنج سال به درازا کشید. داروین با ناخدای کشتی روبرت فیتسروی<sup>۱</sup> در یک کابین زندگی می‌کرد. در حالی که همراهان داروین کرانه‌های خاوری پاتاگونیا، تنگه‌ی ماژلان و کرانه‌های باختری آمریکای جنوبی و جزایر اطراف را نقشه‌برداری می‌کردند، داروین فرصت کافی داشت تا جانوران و گیاهان آن مناطق را در جزایر و سواحل آن‌جا مورد پژوهش و مقایسه قرار دهد. او در این سفر نه‌تنها کلکسیون پرارزشی از جانوران، پرندگان و گیاهان را گردآوری کرد، بلکه مهم‌تر از آن - هزاران سؤال درباره‌ی گذشته‌ی این سرزمین‌ها و جانوران و گیاهان آن‌ها مطرح کرد. این‌ها زمینه‌ای مستعد برای رشد اندیشه‌های وی راجع به تکامل را فراهم ساخت.

او پس از این‌که در اکتبر ۱۸۳۶ به انگلستان بازگشت، هم خود را صرف تحقیق و بررسی کلکسیون بی‌نظیر خود کرد و مقالات بی‌شماری درباره‌ی مطالعات زمین‌شناختی خود منتشر ساخت. چند سال بعد با دختر عموی خود، راما که پدرش چینی‌ساز هنرمند و پراوازه‌ی انگلیس بود - ازدواج کرد. او یک خانه‌ی ویلایی در نزدیکی لندن خرید و تا ۱۹ آوریل ۱۸۸۲ که زنده بود در آن‌جا زندگی کرد و تمامی مقالات و کتاب‌های مشهور خود را در آن‌جا به رشته‌ی تحریر درآورد.

چگونه داروین به یک دانشمند بزرگ و نواندیش تبدیل شد؟ او نظاره‌گر بسیار برجسته‌ای بود که با کنجکاوای سیری‌ناپذیری طبیعت را مطالعه می‌کرد. به‌علاوه هرگز چیزی را مسلم و اثبات شده نمی‌انگاشت و همواره در پی چون‌وچرایی پدیده‌ها بود. مثلاً چرا جانوران ساکن جزایر مجاور قاره‌ها با جانوران همان قاره‌ها این‌همه تفاوت دارند؟ آیا انواع جانورانی که در جزایر مجاور قاره‌ها زندگی می‌کنند از جانوران همان قاره‌ها نیستند که پس از

---

1. Robert Fitzroy

مهاجرت از سرزمین اصلی با محیط جدید سازگار شده‌اند؟ انواع جانداران چگونه به وجود می‌آیند؟ چرا شباهت‌های زیادی بین جانوران فسیل شده‌ی پاتاگونی با انواع موجود در آنجا وجود دارد؟ چرا در تک‌تک جزایر یک جزیره‌گان یک نوع بومی خاص از جانوران آن جزیره‌گان وجود دارد که شباهت‌هایشان باهم خیلی بیش‌تر از شباهت‌های‌شان با هم‌نوعانشان در سرزمین‌های دوردست است؟ او با پی بردن و دریافتن واقعیت‌های جذاب، و طرح پرسش‌های جالب در ارتباط با آنها، توانست اکتشافات علمی بسیاری انجام دهد و اندیشه‌های نوینی را طراحی و تدوین کند.

داروین همچنین آشکارا پی برد که تکامل دارای دو جنبه است. یکی از آن‌ها حرکت «صعودی» خط تکاملی است که تغییرات تدریجی از وضعیت نیاکانی به وضعیت اخلاف و اعقاب را نمایش می‌دهد. این رارشد صعودی می‌نامند. دیگری عبارت از واگرایی یا انشعاب از خط تکاملی، یا پیدایش شاخه‌ی جدید در شجره نسب انواع می‌باشد. این فرایند که علت پیدایش گونه‌ها و تنوع زیست‌شناختی است، شاخه‌زایی نامیده می‌شود. این جریان همیشه با یک رویداد گونه‌زایی (ایجاد نوع) آغاز می‌شود، اما شاخه‌ی جدید می‌تواند به‌مرور از گونه‌های اولیه گونه‌های دیگر و دیگری را از خود به‌وجود آورد، تا این‌که به یک شاخه‌ی مهم در «شجره‌ی نوع‌بالش» تبدیل شود. مطالعه و بررسی شاخه‌زایی یکی از مهم‌ترین موضوعات تحقیقات کلان‌تکامل است. رشد صعودی و شاخه‌زایی تا حد زیادی مستقل از هم طی می‌شوند (مایر ۱۹۹۱).

زیست‌شناسان و زمین‌شناسان آگاه در دهه‌ی هفتاد سده‌ی نوزدهم پذیرفته بودند که تکامل یک واقعیت است، اما توضیحات داروین در مورد منشأ و علت‌ها، همان‌گونه که در بخش‌های پسین دقیق‌تر از آن‌ها آگاه خواهیم شد، اعتراضات و مخالفت‌های شدیدی را دامن زدند. با این‌همه ما نخست می‌خواهیم دیدی کلی درباره‌ی کشفیاتی که از سال ۱۸۵۹ به این سو انجام گرفته‌اند، و تأیید می‌کنند که تکامل روی داده است، به‌دست آوریم.





## فصل دوم

### کدام مدارک به وجود تکامل دلالت می‌کنند؟

نظریه‌های تکاملی پیش از داروین در جهان دانش تأثیری از خود به جا نگذاشتند. البته اندیشه‌های تکاملی محدود و معینی بین زمین‌شناسان و زیست‌شناسان مطرح شد که حتی میان نویسندگان و فیلسوفان نیز رایج شده بود، اما داستان آفرینش در انجیل نه تنها توسط مردم عادی، بلکه همچنین از جانب همه‌ی دانشمندان و فیلسوفان تقریباً به اتفاق مورد پذیرش بود. زمانی که در سال ۱۸۵۹ منشأ انواع اثر چارلز داروین انتشار یافت، تقریباً یک شبه این وضعیت زیرورو شد. البته برخی از نگره‌هایی که داروین برای استدلال تکامل ارائه کرده بود، تا ۸۰ سال پس از انتشار نظراتش با مخالفت‌هایی روبه‌رو می‌شد، اما این تشخیص او که جهان براساس قوانین تکامل حرکت می‌کند، بعد از ۱۸۵۹ در عرض چند سال مورد پذیرش همگان قرار گرفت.

با این همه هرگاه که در سده‌ی نوزدهم درباره‌ی تکامل گفت‌وگو می‌شد، همواره به آن به چشم یک نظریه می‌نگریستند. البته این نحوه‌ی برخورد با مسئله درست بود، زیرا، این اندیشه که بر دنیای حیات قوانین تکامل حاکم است، در آغاز تنها یک شناخت نظری بود. ولی جهانیان از زمان داروین و از سال ۱۸۵۹ بدین سو پیوسته با واقعیت‌هایی روبه‌رو می‌شدند که تنها با ایده‌ی تکامل قابل توضیح

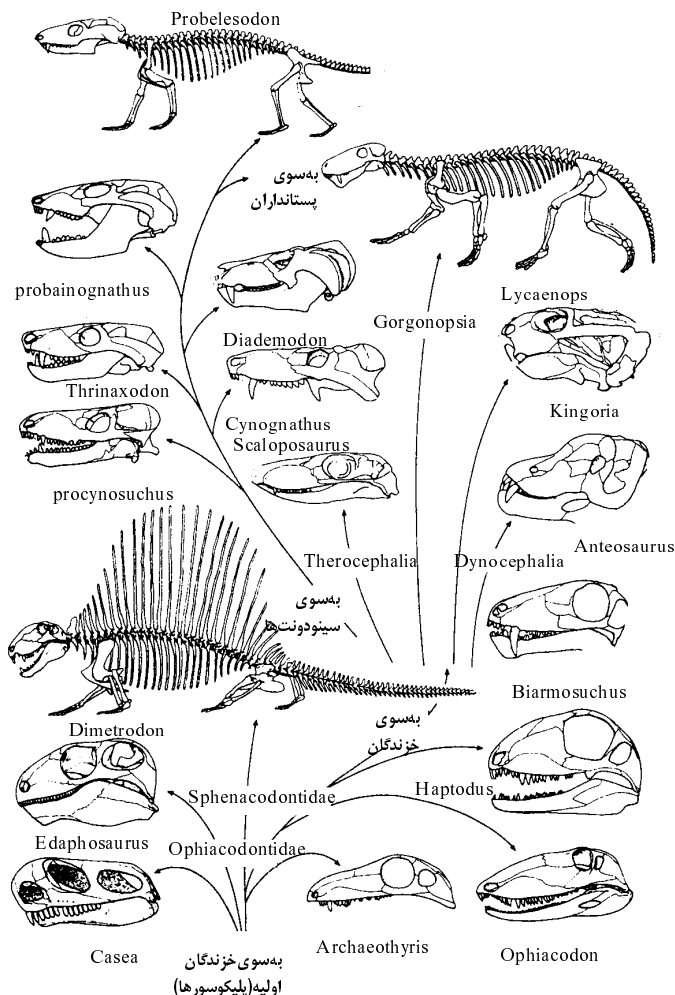
بودند، و سرانجام پذیرفتند که مدارک و شواهد بسیاری وقوع تکامل را تأیید می‌کنند، به طوری که دیگر تکامل تنها یک نظریه‌ی صرف به‌شمار نمی‌آید. در این بخش مدارک و نتایجی که دانشمندان را متقاعد ساخت که «تکامل یک واقعیت است»، ارائه خواهیم داد. و این مدارک کسانی را که هنوز هم نسبت به وجود تکامل تردید دارند، به چالش فراخواهد خواند.

تکامل فرایندی تاریخی است. بنابراین آن را با همان استدلالات و روش‌هایی که پدیده‌های صرفاً فیزیکی و یا عملی را اثبات می‌کنند، نمی‌توان به ثبوت رساند، بلکه تکامل را هم در کلیت خود و هم در تک‌تک رویدادهایش— باید از راه مشاهده استنتاج کرد. سپس چنین نتیجه‌گیری‌هایی می‌باید بارها و بارها به کمک مشاهده‌های جدید از نو به محک آزمایش درآیند، که طی آن یا مشاهده‌های نخست رد می‌شوند یا مورد پذیرش قرار می‌گیرند و به این طریق نافذتر و استوارتر می‌شوند. اما در این بین نتایج به‌دست آمده از پژوهش‌های تکاملی آن‌قدر از آزمون موفق سربرآورده‌اند که دیگر قطعی به شمار می‌آیند.

### تحقیقات تکاملی چه مدارکی در اختیار دارد؟

امروزه مدارک متقاعدکننده‌ی بسیاری برای اثبات تکامل در اختیار داریم. این اسناد و مدارک با تمام جزئیات در آثار فوتوئوما (۱۹۸۳ و ۱۹۹۸) و ریدلی (۱۹۹۶) و اشتریک‌برگر (۱۹۹۶) همچنین در کتاب‌هایی که برای رد فرضیه‌های خلق‌الساعه نوشته شده‌اند منعکس شده است، که من نام آن‌ها را در بخش نخست این کتاب ذکر کرده‌ام. توضیحات من روی مدارک گوناگونی که امروزه در دسترس هستند و تکامل را نافذتر و استوارتر می‌سازند، متمرکز شده است. در جریان ارائه‌ی آن‌ها روشن خواهد شد که کشفیات به‌دست آمده از عرصه‌های کاملاً متفاوت زیست‌شناسی با چه هماهنگی فوق‌العاده‌ای در تأیید تکامل سخن می‌گویند. و اگر خواسته

باشیم توضیحی غیر از تکامل برای این یافته‌ها ارائه کنیم، هیچ معنی و مفهوم منطقی نخواهند داشت.



تصویر ۱-۲: فرایند تکامل سیناپزیدها، یک گروه از خزندگان. تکامل سینودونتها که از اواسط فرایند تکاملی سیناپزیدها شروع می‌شود، حلقه‌ی رابط بین خزندگان و نخستین پستانداران هستند. (منبع: Ridley ۱۹۹۳).

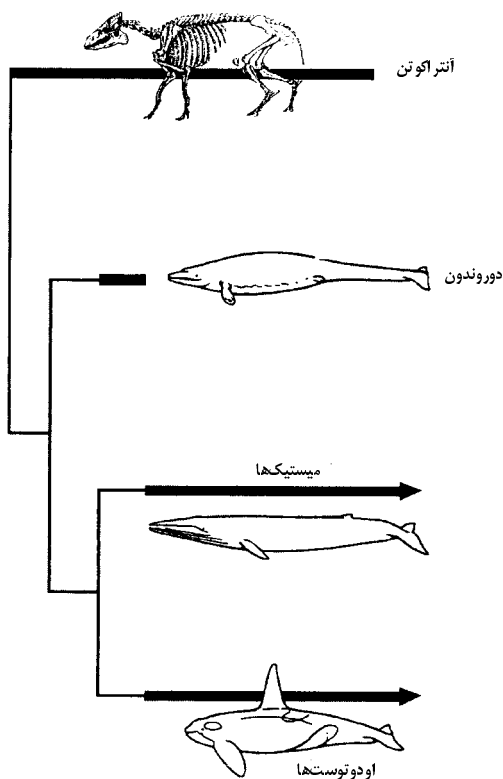
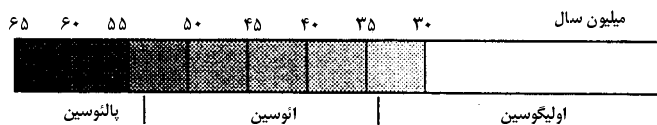
## مدارک سنگواره‌ای

سنگواره‌های جانداران منقرض شده قانع‌کننده‌ترین شواهد و مدارک را در سازندها و چینه‌های بسیار کهن زمین در تأیید تکامل عرضه می‌کنند. برخی از بقایای گیاهان و جانورانی<sup>۱</sup> که در مرحله‌ی معینی از گذشته‌ی زمین می‌زیسته‌اند، به شکل سنگواره‌ها در آن دوران در چینه‌های رسوبی زمین محصور و مسدود مانده‌اند. طی این فرایند چینه‌های قدیمی‌تر زمین جاندارانی را در خود جای داده و به فسیل تبدیل کرده‌اند که پیش‌گونه‌های موجوداتی هستند که در لایه‌های بعدی به شکل سنگواره در آمده‌اند. سنگواره‌های موجود در لایه‌های جدیدتر یا بیشتر به جانداران امروز شباهت دارند، یا در بعضی موارد اساساً هیچ تفاوتی با جانداران امروزی ندارند. سنگواره‌های یافت شده هرچه به چینه‌های ژرف‌تر متعلق باشند و در نتیجه قدیمی‌تر باشند به همان نسبت تفاوتشان با جانداران امروز بیشتر می‌شود. طبق نظر داروین هر چقدر از فسیل‌های متعلق به لایه‌های قدیمی‌تر زمین به تدریج جلوتر می‌آیم، در چینه‌های جوان‌تر با فسیل‌هایی روبه‌رو می‌شویم که به اعقاب و اخلاف آن سنگواره‌ها تبدیل شده‌اند.

اگر واقعاً تکامل به وقوع پیوسته باشد، بنابراین باید انتظار داشت که سنگواره‌ها تغییرات پیوسته‌ای، از اشکال ابتدایی جانداران به سمت اشکال پیچیده‌تر و عالی‌تر را منعکس سازند. اما یک چنین فرآشدی با یافته‌های دیرین‌شناسان هم‌خوانی ندارد. در عوض تقریباً در هر شاخه‌ی تکاملی گسست دیده می‌شود. غالباً به‌طور ناگهانی گونه‌های تازه‌ای در عرصه‌ی حیات ظاهر می‌شوند، در حالی که پیش‌گونه‌های بلافصل

۱. نویسنده در زبان اصلی از واژه‌ی Biota (به معنی کلیه‌ی گیاهان و جانوران یک ناحیه) استفاده کرده، اما مترجم آلمانی واژه‌ی *biocenosis = Lebensgemeinschaft* را به معنی «اجتماع زیستی» ترجیح داده است. اجتماع زیستی اجتماعی از جانوران و گیاهانی است که از نظر زیست‌شناسی هم‌بسته و یگانه‌اند م.

۴۱ کدام مدارک به وجود تکامل دلالت می‌کنند؟



تصویر ۲-۲: اشتقاق نهنگ‌ها از جفت سم‌ها را امروز از طریق سنگواره‌های انواع بینابینی به‌خوبی می‌توان اثبات کرد. منبع: اطلاعات فراوانی که شخصاً از پروفیسور فیلیپ دی. گینگریش (Philip D. Gingerich) گرفته‌ام.

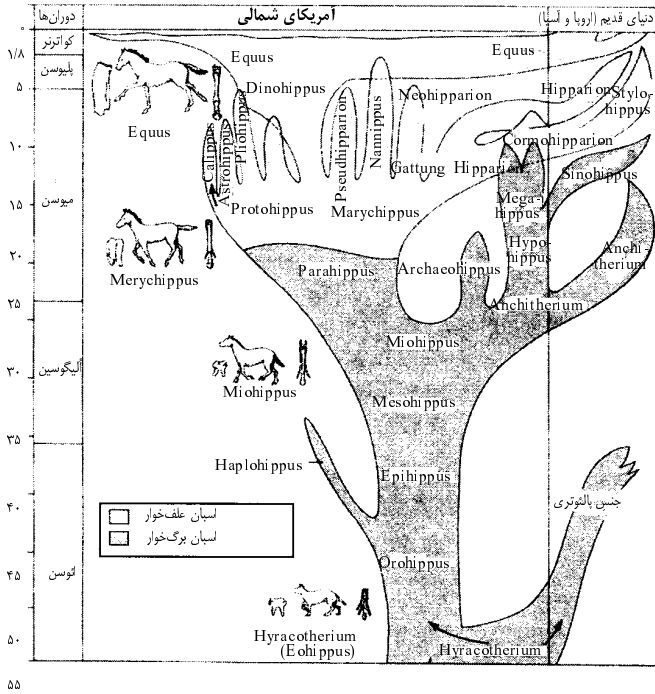
آن‌ها در چینه‌های قدیمی‌تر زمین (یا زمین‌شناختی) یافت نمی‌شوند. بسیار به‌ندرت یک شاخه از گونه‌ها را می‌توان یافت که بدون گسست تکامل یافته و به تدریج تغییر کرده باشند. سنگواره‌های مکشوفه ناپیوستگی نشان می‌دهند و آشکارا یک تکامل جهشی را به نمایش می‌گذارند، جهشی از یک گونه به گونه‌ی دیگری. این جریان پرسش دشواری را پیش می‌کشد: چرا یافته‌های سنگواره‌ای تغییر تدریجی را، که اساس نگره‌ی تکامل انتظار آن را دارد، بازتاب نمی‌کنند؟

داروین در سراسر عمرش بر این پای فشرده که این کمبود از نقص و ناکاملی غیرقابل درک سنگواره‌ها ناشی می‌شود. به این دلیل که تنها شمار بسیار ناچیزی از سازواره‌هایی که در گذشته می‌زیسته‌اند امکان یافته‌اند تا به شکل سنگواره درآیند و حفظ شوند. لایه‌های پرسنگواره غالباً در آن بخش از پوسته‌ی زمین هستند که پس از مدتی توسط تغییرات تکتونیک صفحه‌ای به ژرفای زمین فرو می‌روند و نابود می‌شوند. بقیه‌ی سنگواره‌ها نیز به شدت در هم فشرده شده، دگرذیسی پیدا کرده و تغییرشکل می‌یابند، تا جایی که در جریان آن دگرذیسی‌ها سنگواره‌ها از بین می‌روند. امروز تنها بخش ناچیزی از سنگواره‌های موجود در لایه‌های چینه‌های زمین‌شناختی به سطح زمین می‌آیند. گذشته از این اساساً احتمال کمی وجود دارد که یک موجود زنده به سنگواره تبدیل شود، زیرا بیش‌تر جانوران و گیاهان مرده یا توسط مردارخواران به مصرف می‌رسند و یا می‌پوسند و متلاشی می‌شوند. آن‌ها تنها زمانی به سنگواره تبدیل می‌شوند که بلافاصله پس از مرگ زیر نهشت‌ها یا خاکسترهای آتشفشان‌ها مدفون شده باشند. با این‌همه هرازگاهی سنگواره‌ای یافت می‌شود که شکاف بین پیشینیان و جانداران امروزی را پر می‌کند. مثل آرکئوپتریکس (پرنده-خزنده‌ی منقرض‌شده) که یک سنگواره از دوره‌ی فوقانی ژوراسیک (۱۴۵ میلیون سال پیش) بوده که افزون بر

دندان، دارای دمی بلند بوده و مشخصات پیش‌گونه‌هایش یعنی خزندگان— را با خود داشته است. اما سایر خصوصیاتش عمدتاً مانند پرندگان امروزی است: مثلاً مغز بزرگی دارد، دارای چشمانی درشت است و همچنین پروبال دارد. سنگواره‌ای که چنین شکافی را در رده‌بندی جانداران پر می‌کند، حقله‌ی گمشده نامیده می‌شود. کشف آرکئوپتریکس در سال ۱۸۶۱ به‌ویژه بسیار سودمند واقع شد، چون که کالبدشناسان بدون این کشف نیز به این نتیجه رسیده بودند که پرندگان باید از خزندگان سرچشمه گرفته باشند. این پیش‌گویی را کشف آرکئوپتریکس تأیید کرد.

نکنه‌ی جالب این‌که سنگواره‌های بعضی از شجره‌ی نسب‌ها و تبارهای تکاملی کامل هستند، مثلاً از گروه خزندگان (تراپسیدا) تا پستانداران (شکل ۱-۲). برخی از این سنگواره‌ها چنان آشکارا بین خزندگان و پستانداران قرار گرفته‌اند که می‌توان به دلخواه تصمیم گرفت که جزو کدام یک از دو گروه جای گیرند. همچنین، یک تبار کامل متشکل از انواع بینابینی میان پیش‌گونه‌های خاک‌زی نهنگ‌ها و اعقاب آب‌زی آن‌ها وجود دارد. این سنگواره‌ها اثبات می‌کنند که نهنگ‌ها از سُم‌داران (دقیق‌تر گفته‌باشم از جفت‌سمان) اشتقاق یافته‌اند و به‌مرور زمان هرچه بیشتر و بیشتر با زندگی در آب سازش پیدا کرده‌اند (شکل ۲-۲). استرالویپتیسین‌ها نیز، یک گروه از پیش‌گونه‌های انسان‌ها، گونه‌ی بینابینی بسیار مطلوبی بین شامپانزه‌گونه‌ها و انسان امروزی را به نمایش می‌گذارند. یکی از کامل‌ترین خانواده‌های بینابینی که سنگواره‌هاشان از یک نوع بسیار ابتدایی تا به انواع امروزی آن‌ها باقی است، سنگواره‌های نیای اولیه‌ی اسبان (آهیپوس) و اسب‌های امروزی (اکوئیس)<sup>۱</sup> است (تصویر ۲-۳).

1. Equus



تصویر ۲-۳: فرایند تکامل اسبان: تکامل از اسبان اولیه (Eohippus) مربوط به دوران انوسن (دومین دور از دوران سنوزویک) پا به عرصه‌ی هستی نهاده‌اند و در انواع گوناگون تکامل پیدا کردند که بسیاری از آن گونه‌ها بعداً منقرض شدند. منبع: اشتریک‌برگر، مونروه و. W. Monroe تکامل (۱۹۹۰).

تحقیق سیر تکاملی یا نوع‌بالش گونه‌ها در واقع عبارت است از: بررسی صفات و خصایص «هم‌ساخت». نظر به این‌که می‌باید همه‌ی اعضای یک تاکسون تخم و ترکیه‌ی آخرین نیای مشترک باشند، تنها از طریق بررسی خصایص هم‌ساخت‌شان می‌توان تبار مشترک آن‌ها را استنتاج کرد. اما چگونه می‌توانیم مشخص کنیم که خصوصیات دو نوع یا تاکسون‌های بالاتر (جنس، تیره، رده و...) هم‌ساخت هستند؟ زمانی یک



خصیصه را هم‌ساخت می‌نامند که تعریف زیر در مورد آن مصداق داشته باشد: یک صفت زمانی بین دو یا چند تاکسون هم‌ساخت می‌شود که از صفت همانند آخرین نیای مشترک سرچشمه گرفته باشد.

این تعریف درباره‌ی مشخصات ساختاری، فیزیولوژیکی، زیست‌شناختی مولکولی و رفتاری به یک اندازه صدق می‌کند. لیکن چگونه تعیین می‌کنند که در این یا آن مورد ویژه واقعاً هم‌ساختی برقرار است؟ خوشبختانه برای آن ملاک و معیار چندی وجود دارد (مایر و اشلوک ۱۹۹۱). آنچه به ساختمان بدن مربوط می‌شود، عبارت است از: ۱) موقعیت هر یک از قسمت‌های مختلف بدن در ارتباط با بخش‌ها و اندام‌های مجاور، ۲) پیوند خصیصه‌های گوناگون اعقاب با نیای مشترک از طریق انواع بینابینی، ۳) شباهت‌ها در تکامل فردی ارگان‌سیم‌های منفرد و ۴) وجود سنگواره‌های بینابینی. البته بهترین مدارک برای تأیید هم‌ساختی را در سال‌های اخیر زیست‌شناسی مولکولی در اختیار ما گذاشته است. به کمک این دانش مدارک معتبری را برای اثبات خویشاوندی تقریباً هم‌هی تاکسون‌های جانوران عالی می‌توان ارائه داد، و در این فاصله همچنین دانشمندان زیست‌شناسی مولکولی در امر تحقیق بر روی تیره‌ها، راسته‌ها و رده‌های گیاهان نیز پیشرفت داشته‌اند. تاکسون‌هایی که با روش‌های رده‌بندی داروینستی آرایه‌بندی شده باشد تک‌نیا نامیده می‌شود.

پیوستگی و توالی سیستماتیک سنگواره‌ها بسیار متقاعدکننده است، زیرا هر سنگواره درست در همان دوره‌ی زمانی که انتظارشان می‌رود، ظاهر می‌شود. مثلاً رشد و تکامل پستانداران امروزی در پایان دوران پالئوسین (یعنی ۶۰ میلیون سال پیش) پس از انقراض جانوران تنومند، که علت آن را آلوارز<sup>۱</sup> کشف کرده است، آغاز می‌شود. از این‌رو در چینه‌های

۱. لویس والتر آلوارز (Luis Walter Alvarez)، فیزیک‌دان آمریکایی، در سال ۱۹۶۸ برنده‌ی جایزه‌ی نوبل شده و شیوه‌ی تاریخ‌گذاری را بهبود بخشید. بر اساس نظریه‌ی

۱۰۰ الی ۲۰۰ میلیون سال قبل نباید از پستانداران امروزی اثری باشد، در واقع نیز چنین است و تاکنون هم در آن‌ها هیچ اثری از پستانداران به دست نیامده است. نمونه‌ی دیگر برای این مورد زرافه‌ها هستند: تکامل آن‌ها در میانه‌ی دوران سوم زمین‌شناسی تقریباً ۳۰ میلیون سال پیش آغاز شد. اگر ناگهان در چینه‌های متعلق به دوران پالئوسین (۶۰ میلیون سال قبل) زرافه‌ای یافت شود، همه‌ی یقین‌ها و محاسبات ما در هم می‌ریزد. بدیهی است که چنین سنگواره‌ای را نیز هنوز کسی به دست نیاورده است و هرگز هم به دست نخواهد آورد.

در گذشته در مورد قدمت سنگواره‌ها ناگزیر بودند به حدس و گمان متوسل شوند. تنها آگاهی که در این باره داشتند به این محدود می‌شد که چینه‌های ژرف‌تر زمین‌شناختی از چینه‌های نزدیک به سطح زمین قدیمی‌ترند. اما امروز ساعتی که توسط سرعت یکنواخت و پاشی رادیواکتیو کار می‌کند، برای تعیین قدمت دقیق چینه‌های مشخص، به‌ویژه برای تعیین تاریخ ایجاد لایه‌های گدازه‌ای و دیگر رسوبات آتشفشانی، که لایه‌های آن‌ها از سنگواره‌ها آکنده است، به‌کار می‌آید (به کادر ۱-۲ مراجعه نمایید). برای تعیین سن سنگواره‌های متعلق به گذشته‌ی نزدیک از کربن ۱۴ سود می‌جویند. با این روش امروزه سن سنگواره‌ها را به‌دقت تعیین می‌کنند، تنها لازم است که بدانیم از کدام چینه‌ی زمین‌شناختی به دست آمده‌اند (تصویر ۲-۴). در آغاز سده‌ی بیست‌ویکم پدیده‌ی تکامل را از طریق توالی سازندها، چینه‌ها و سنگواره‌های تعیین قدمت شده با قطعیت بسیار بالایی می‌توان مستدل ساخت (به صفحه‌ی ۴۷ مراجعه کنید).

---

→ آلوارز، اصابت یک سنگ آسمانی به زمین در پایان دوران کرتاسه، ۶۵ میلیون سال پیش، عامل انقراض گروهی دایناسورها و دیگر جانوران و گیاهان آن دوران بوده است. امروزه این اتفاق به احترام وی «رویداد آلوارز» خوانده می‌شود. م.

اشکال حیات	سال به میلیون	دوره	دوران	آبر دوران			
انسان‌های اولیه نخستین میمون‌های انسان نما نخستین نهنگ‌ها نخستین اسب‌ها انقرض دایناسورها پستانداران انجمندار نخستین پرندگان نخستین پستانداران	۱/۸	هولو سن	کوآترن	سوروزویک			
	۵/۲	پلیستوسن					
	۲۳/۸	پلیوسن					
	خزندگان شبه‌پستاندار نخستین خزندگان نخستین دوزیستیان	۳۳/۵	میوسن		نوژن	پیش از شش‌شاخه (پیش از شش‌شاخه)	
		۵۵/۶	اولیگوسن				
		۶۵	انوسن				
	نخستین حشرات نخستین گیاهان خاک‌زی نخستین ماهیان دهان دار	۹۸/۹	پالئوسن		پالئوژن	مژوروزویک	
		۱۴۴	پسین				
		۱۶۰	پیشین				
		۱۸۰	میان				
		۲۰۶	پیشین				
		۲۲۸	میان				
نخستین نرم تنان صدف دار نخستین جانداران پرسلولی نخستین باکتری‌ها پیدایش حیات؟ کهن‌ترین سنگ‌ها پیدایش زمین	۲۵۱	پیشین	تریاسه	پالموزویک			
	۲۹۰	پر میان					
		کربن علیا					
		کربن سفلی					
	۴۰۸/۵	دوئین					
		سیلورین					
		اردووسین					
		کامبرین					
	۴۳۹						
	۴۹۵						
۵۴۳							
۲۵۰۰				پرموزویک			
۳۶۰۰				آرکئال			
۴۶۰۰				هاتان			

تصویر ۲-۴: جدول زمانی زمین‌شناختی. دوران پرکامبرین (نخستین دوران زمین‌شناسی) از آغاز پیدایی حیات (تقریباً ۳/۸ میلیارد سال پیش) تا آغاز دوران کامبرین (۵۴۳ میلیون سال قبل) را دربر می‌گیرد. یافته‌های نوین سنگواره‌ای، غالباً تصحیح تاریخ‌گذاری پیدایش تاکسون‌های عالی‌تر را، الزامی می‌سازند.

## اشتقاق و منشأ مشترک در تکامل

نردبان طبیعت پیشرفتی بود در خط مستقیم از مدارج پست به مراتب عالی، و در تصویری که لامارک در ذهن خود داشت، هریک از تبارهای تکاملی از یک موجود تک‌یاخته‌ای سرچشمه می‌گرفتند که، گفته می‌شد، خودبه‌خود هستی یافته‌اند [یا به قول قدما خلق‌الساعه پدید آمده‌اند]، و

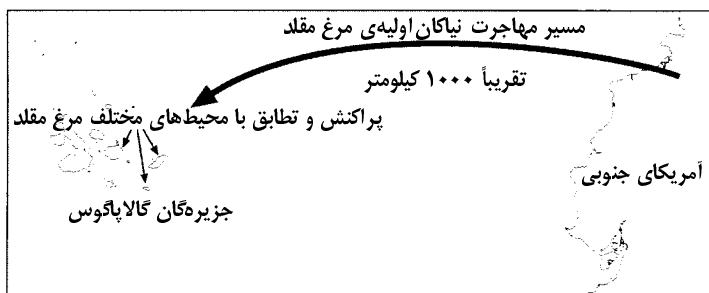
به‌طور پیوسته اخلاف و اعقابشان طی فرایند تکامل پیچیده‌تر و کامل‌تر شده‌اند. پیش از داروین اساساً همه‌ی طرح‌های تکاملی کمابیش از مسیر خطی مستقیم پیروی می‌کردند (به فصل چهارم مراجعه شود). برای نخستین بار این داروین بود که به این شناخت مهم دست یافت تا نگره‌ی تکامل از طریق اشتقاق را فرموله کند.

برخی از سنگ‌ها به‌ویژه سنگ‌های آتشفشانی دارای عناصر رادیواکتیو هستند، مانند کالیم اورانیم و توریم. هریک از این عناصر با آهنگ معینی متلاشی می‌شوند، برای مثال اورانیم طی ۴/۵ میلیارد سال به نصف خود به سرب تبدیل می‌شود. بنابراین از نسبت اورانیم تبدیل شده به سرب قدمت یک سنگ را محاسبه می‌کنند. سنگ‌ها و لایه‌های رسوبی‌ای را که دارای مواد رادیواکتیو نیستند، در رابطه با چینه‌هایی که سن آن‌ها را می‌شود تعیین کرد، تاریخ‌گذاری می‌کنند.

کادر ۱-۲: ساعت رادیواکتیو

او با مشاهده و مطالعه‌ی پرندگان در جزیره‌گان گالاپاگوس به نگره‌ی اشتقاق خود دست یافت. این جزایر اساساً قله‌های آتشفشانی برآمده از کف اقیانوس، در دوره‌های جدید زمین‌شناختی بودند، که هرگز با قاره‌ی آمریکای جنوبی یا با هیچ قاره‌ی دیگری پیوسته نبوده‌اند. همه‌ی جانداران موجود در آن‌ها از طریق آب دریا و یا توسط باد به این جزیره‌گان منتقل شده‌اند. داروین پیش از سفر خود به آن‌جا مطلع بود که در آمریکای جنوبی تنها یک گونه مرغ مقلد آمریکایی وجود دارد، اما او در سه جزیره از جزیره‌گان گالاپاگوس سه گونه‌ی مختلف از آن پرنده را دید، یعنی در هریک از جزیره‌ها نوع ویژه‌ی آن جزیره که از دیگر گونه‌ها متفاوت بودند

(تصویر ۵۲). از این رو داروین کاملاً به درستی استنتاج کرد که در روزگاران گذشته شماری از این پرندگان آمریکایی به آنجا مهاجرت کرده‌اند، و از طریق اشتقاق و متناسب با شرایط محیطی هرکدام از جزیره‌ها، سه نوع متفاوت پدید آمده است. بعد از آن این ایده به ذهن او راه یافت که شاید همه‌ی گونه‌های متفاوت مرغان مقلد روی زمین از یک نیای مشترک سرچشمه گرفته باشند، چون آن‌ها در عمده‌ترین فروزه‌های خود بسیار مشابه هم هستند. پس با این حساب مرغان مقلد آمریکایی و خویشاوندانشان یک نیای مشترک داشته‌اند.



تصویر ۵۲: مسیر احتمالی مهاجرت مرغان مقلد آمریکایی به جزیره‌گان گالاپاگوس و انشعاب بعدی آن‌ها در سه جزیره‌ی مربوطه.

داروین از طریق این استدلال‌ات سرانجام به این نتیجه‌گیری دست یافت که همه‌ی جانداران روی زمین نیای مشترکی دارند و احتمالاً حیات روی کره‌ی خاکی از منشأ یگانه‌ای سرچشمه گرفته است. او به سال ۱۸۵۹ در پایان منشأ انواع چنین می‌نویسد: «اگر بدین‌سان به حیات بنگریم، در آن عظمتی خواهیم یافت که با نیروهای متعددش، روزی به صورت چند موجود... پا به عرصه‌ی هستی نهاده و در حالی که سیاره‌ی ما بر طبق قانون ثابت جاذبه همچنان به سیر خود ادامه می‌دهد، از چنین آغاز ساده‌ای،

موجودات بی‌شمار زیباتر و شگفت‌انگیزتر به وجود آورده و نیز همچنان به ظهور خواهد رساند». همان‌گونه که در بخش‌های بعدی خواهیم دید بررسی‌ها و پژوهش‌های گوناگونی احتمال داروین را با نتایج تحقیقات و کشفیات مختلف به نحو متقاعدکننده‌ای مورد تأیید قرار داده‌اند. امروزه دیگر دانشمندان از نگرهی تبار مشترک سخن می‌گویند.

دیرین‌شناسان، وراثت‌شناسان و فیلسوفان دیری است راجع به این‌که در جریان تکامل چگونه و کی فرایند اشتقاق صورت گرفته و به نیای مشترک انجامیده است، به گمانه‌زنی مشغول‌اند. این مسئله از طریق رده‌بندی موجودات برحسب گونه و جنس و تیره و... پاسخ خود را گرفت: دانشمندان توانستند اثبات کنند که گونه‌زایی، به‌ویژه در نتیجه‌ی جدایی و تنوع جغرافیایی برانگیخته شده و به اشتقاق انواع انجامیده است (به فصل نهم نگاه کنید).

نظریه‌ی تبار مشترک پاسخی بود برای یک معمای قدیمی تاریخ طبیعت. به نظر می‌رسید که تضاد اساسی بین تنوع بی‌اندازه‌ی جانداران از یک‌سو و مشاهده‌ی خصایص معین مشترک در میان برخی از گروه‌های بیولوژیک از سوی دیگر وجود دارد. قورباغه‌ها، مارها، پرندگان و پستانداران با تمامی تفاوت‌هایی که از نظر رده‌بندی دارند، در تاکسون مهره‌داران به لحاظ ساختمان بدن اساساً مشابه‌اند، که این همه‌ی آن‌ها را از حشره‌ها متمایز می‌سازد. نظریه‌ی تبار مشترک توضیحی برای این مشاهده‌ی حیرت‌آور ارائه می‌کند. اگر موجودات معینی به‌رغم تفاوت‌های زیادی که با هم دارند ویژگی‌های مشترکی دارند، به این دلیل است که آن خصیصه‌ها از یک نیای مشترک سرچشمه گرفته‌اند. علت آن همانندی‌ها میراثی است که آن‌ها از نیای اولیه‌ی خود به‌ارث برده‌اند، و تفاوت‌ها را پس از جدایی خط تباری در خود تکامل بخشیده‌اند.

### نگرهی تبار مشترک را تا چه حدی می‌توان مستدل ساخت؟

سنگواره‌های مکشوفه اسناد فراوانی را در تأیید تبار مشترک ارائه می‌دهند. برای نمونه از چینه‌های میانه‌ی دوران سوم زمین‌شناسی سنگواره‌هایی به دست آورده‌اند که اجداد مشترک سگ‌ها و خرس‌ها را نشان می‌دهند. در چینه‌های کمی قدیمی‌تر با اجداد مشترک سگ‌ها و گربه‌ها مواجه می‌شویم. حتی دیرین‌شناسان توانسته‌اند اثبات کنند که همه‌ی گوشتخواران هم از همان نوع اولیه سرچشمه گرفته‌اند. سرچشمه گرفتن از یک نیای اولیه‌ی مشترک در مورد همه‌ی چونندگان، همه‌ی سُم‌داران و دیگر رده‌های پستانداران، همچنین برای پرندگان، خزندگان، ماهیان، حشرات و تمامی گروه‌های زیست‌شناختی دیگر نیز صادق است. جانورشناسان پیش از سال ۱۸۵۹ به‌طور نسبی رده‌بندی دقیقی را طراحی و تنظیم کرده بودند. اما آن‌ها هنوز در آن دوره نمی‌دانستند که اساساً چرا یک چنین رده‌بندی‌ای ایجاد شده است. برای نخستین بار این داروین بود که نشان داد که آن را با قانون «تبار مشترک» می‌توان توضیح داد. داروین اثبات کرد همه‌ی گونه‌های یک جنس، یک نیای مشترک دارند. و او ایضاً درباره‌ی همه‌ی جنس‌ها و گونه‌های یک تیره یا راسته در رده‌بندی جانداران نیز همین توضیح را ارائه داد. تبار مشترک دلیلی است بر این‌که چرا وابستگان به یک راسته این‌همه با یکدیگر شباهت دارند.

**تشابه ساختمان بدن.** کالبدشناسی مقایسه‌ای نیز اسناد بسیار آموزنده‌ای را در تأیید تبار مشترک ارائه می‌دهد. حتی در سده‌ی هیجدهم در میان دانشمندان عموماً مرسوم بود موجودات معینی را که با هم مشابه بودند خویشاوند بنامند. کُنت دو بوفون<sup>۱</sup>، طبیعت‌شناس فرانسوی، در آن زمان این «خویشاوندی» را در مورد اسب و خر و گورخر به‌کار برد. در آن زمان هرچه گونه‌ها تشابه کم‌تری داشتند، به همان نسبت «خویشاوندی»

---

1. Comte de Buffon

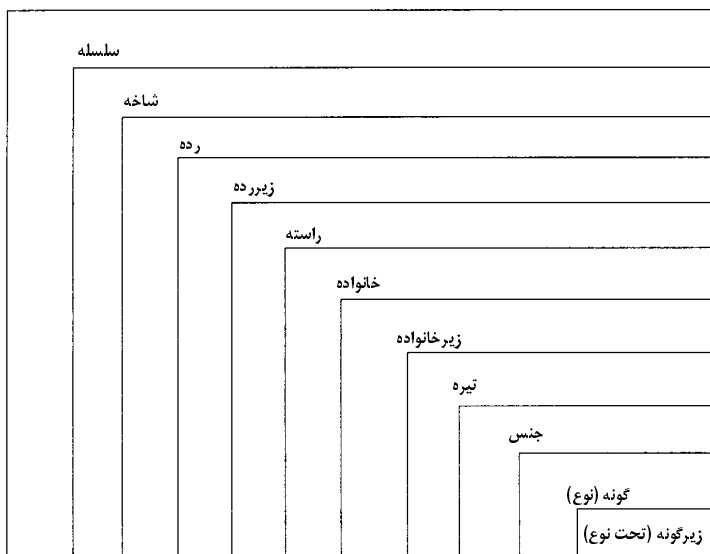
آن‌ها را از هم دورتر می‌دانستند. در آرایه‌بندی مبتنی بر زیست‌شناسی کوشش می‌شود بر پایه‌ی همانندی‌ها سلسله‌مراتبی از مقولات تاکسونیک ایجاد شود. همانندترین جانداران را جزو یک نوع یا گونه به‌شمار می‌آورند. گونه‌های همانند را در زیر گروه بزرگ‌تری به‌نام جنس جای می‌دهند، جنس‌های مشابه را در یک تیره و به همین نحو تا عالی‌ترین مقوله‌ی رده‌بندی بالا می‌روند.

یک چنین تقسیم‌بندی مبتنی بر تشابهات جانداران را که برای نخستین بار کارل فُن لینه<sup>۱</sup> (۱۷۷۸-۱۷۰۷)، گیاه‌شناس سوئدی، ابداع کرده است، به‌نام وی «دستگاه رده‌بندی لینه» نام‌گذاری کرده‌اند نظام «نام‌گذاری دوتایی» برای گونه‌ها هم از آفریده‌های لینه است (نمودار ۲-۶). جانداران در این رده‌بندی به ترتیب در مقولات کلی‌تر از نظر بیولوژیک جمع‌بندی می‌شوند، تا این‌که سرانجام همه‌ی جانوران و گیاهان در آن جای بگیرند. توسط مشخصات مربوط به یک گونه -مثلاً گربه- می‌توان چنین طبقه‌بندی را تنظیم کرد. در آن دوران بر این امر آگاه بودند که در کنار گربه‌های خانگی انواع مشابه دیگری نیز وجود دارند، که لینه آن‌ها را هم زیر جنس گربه‌ها طبقه‌بندی کرد. این گروه از گربه‌ها را می‌توان با شیرها، یوزپلنگ‌ها و سایر جانوران گربه‌سان، در یک گروه، جزو تیره‌ی گربه‌سانان آرایه‌بندی کرد. و تیره‌ی گربه‌سانان را همراه با دیگر درندگان پستاندار، مانند سگ‌سانان (سگ، گرگ، شغال، روباه...)، خرس‌ها، راسوها، و گروه‌های همانند را جزو راسته‌ی گوشتخواران طبقه‌بندی کرد.

طبق قانون مشابهی پستانداران دیگری را در راسته‌ی زوج‌سمان، فردسمان، جوندگان، نهنگان، خفاشان، نخستیان، کیسه‌داران و... می‌توان دسته‌بندی کرد، که همگی آن‌ها رده‌ی پستانداران را تشکیل می‌دهند. سلسله‌مراتب مشابهی نیز برای سایر جانوران، مثلاً برای پرنده‌گان یا

1. Carolus Linnaeus





تصویر ۲-۶: آرایه‌بندی لینه. روش رده‌بندی گیاهان و جانوران. هر طبقه‌ای توسط طبقه‌ی بلافصل بالاتر از خود محاط شده است؛ به‌طور مثال گونه زیرگروه جنس است.

حشرات و همچنین برای گیاهان وجود دارد. علت این رده‌بندی‌س نوع و جنس و تیره و... به‌شکل معما باقی بود، تا این‌که سرانجام داروین نشان داد علت آن ناشی از نتیجه‌ی «نیای مشترک» است. طبق توضیح داروین هر تاکسون از اعقاب یک نیای مشترک تشکیل می‌شود، و برای این‌که چنین اعقاب متفاوت با نیاکان- به‌وجود بیایند، تکامل ضرورت دارد. مشاهدات واقعی چنان با نظریه‌ی داروین هم‌خوانی دارند، که ایده‌ی «تبار مشترک از طریق تغییر» عملاً پس از ۱۸۵۹ در زمان بسیار کوتاهی با اقبال همگانی روبه‌رو شد. بعد از آن بود که برای تنظیم یک آرایه‌بندی، که این‌همه جانورشناسان و گیاه‌شناسان سده‌ی نوزدهم را به خود مشغول کرده بود، پایه و اساس علمی فراهم شد. جستجو به دنبال همانندی‌ها، دانش ریخت‌شناسی مقایسه‌ای و رویان‌شناسی مقایسه‌ای را در نیمه‌ی

دوم سده‌ی نوزدهم شکوفا کرد (بowler<sup>۱</sup> ۱۹۹۶).

**نوع‌بالش یا فیلوژنی.** رشته‌ی ویژه‌ای از زیست‌شناسی است که درباره‌ی الگوها، قوانین و تاریخ تبار موجودات زنده بحث می‌کند. در این رشته‌ی زیست‌شناسی الگوها یا مسیرهای تباری را غالباً به مثابه‌ی شجره‌نسب یا در مکتب معین رده‌بندی زیست‌شناختی- به مثابه‌ی شاخه‌نگاشت<sup>۲</sup> نمایش می‌دهند. ارنست هیکل جانورشناس آلمانی، هم‌دوره‌ی داروین، نیز مشوق آن شد تا جانورشناسان و گیاه‌شناسان با کوشش تمام در پی آن باشند که نوع‌بالش جانداران را به‌طور واقعی توضیح دهند (به فصل سوم مراجعه کنید).

**توضیح ریخت‌شناختی شاخه‌های جانوران.** رشته‌ی دیگری از رشته‌های وابسته به زیست‌شناسی نیز توجیه و استدلال خود را در تبار مشترک می‌بیند. در کالبدشناسی مقایسه‌ای که یکی از مدافعان سرشناسش نیز ژرژ کوویه بود- پی بردند که موجودات زنده را در شمار محدودی از شاخه‌ها و گروه‌ها با طرح ساختمان بدنی مشابه (الگوهای اصلی<sup>۳</sup>) می‌توان طبقه‌بندی کرد. کوویه در سال ۱۸۱۲ بین چهار شاخه، که طبق دریافت وی جانوران وابسته به هر کدام از آن چهار شاخه طرح بدنی مشابهی داشته‌اند، تمیز قائل شد. با این تشخیص که گونه‌های متفاوتی وجود دارند، که توسط انواع بینابینی و یا مراحل‌گذار به هم پیوند نمی‌یابند، سرانجام نادرستی قطعی نردبان طبیعت به اثبات رسید. کوویه این شاخه‌ها را تحت چهار نام، مهره‌داران، نرم‌تنان<sup>۴</sup>، بندپایان<sup>۵</sup> و شعاعیان نام‌گذاری کرد. به این ترتیب نخستین گام برداشته شده بود، اما همان‌گونه که به‌زودی معلوم شد سه تا از شاخه‌های او هر کدام چند گروه را شامل می‌شدند، و مهره‌داران را هم سرانجام در زیر گروه طنابداران جای دادند. امروز بیش از سی شاخه‌ی جانوری را از هم تمیز می‌دهند، و در غالب

1. Bowler      2. Kladogramm=cladogram      3. Archetype=archetype  
4. Mollusk      5. Arthropoda

آن‌ها زیر مجموعه‌های متعددی قرار می‌گیرند -مثلاً در زیر مهره‌داران، ماهیان، دوزیستیان، خزندگان، پرندگان و پستانداران جای دارند. وجود این شاخه‌های ریخت‌شناختی، پس از این‌که مشخص شد که هر کدام از آن‌ها از یک نیای مشترک با اختصاصات بدنی مشابه اشتقاق یافته‌اند، منطقی به نظر رسیدند.

در دوران پیش از تدوین و پیدایش نگره‌ی تکامل، ریخت‌شناسان، از جمله کوویه، از نظر ریخت‌شناسی خود راجزو پیروان افلاطون می‌دانستند و معتقد بودند هر شاخه، رده یا راسته‌ای کاملاً مستقل از دیگران به وجود آمده و غیرقابل تغییر می‌باشد و گونه‌ها را توسط ماهیت‌شان تعریف می‌کردند. گرچه شالوده‌ی فلسفی این به اصطلاح ریخت‌شناسی پندارگرایانه خطا بود، اما تأکید آن بر تحقیقات ریخت‌شناسی به کشف‌های متعددی انجامید که برای بازسازی نوع‌بالش گونه‌ها و به مفهوم وسیع‌تر برای شناخت ما از تکامل از ارزش والایی برخوردار بود.

**هم‌ساختی.** دانشمندان به کمک ریخت‌شناسی مقایسه‌ای بارها به‌خوبی موفق شدند مراحل میانی فرایندهای تکاملی را بازسازی کنند. مثلاً زمانی که هاکسلی<sup>۱</sup> نیای پرندگانی را که قادر به پرواز نبودند، بازسازی کرد، به این نتیجه‌گیری دست یافت که آن حیوان می‌باید همانند خزنده‌ای شبیه دایناسورهای اولیه باشد. چند سالی بیش نگذشت که در سال ۱۸۶۱ آرکتوپتریکس یک حلقه‌ی رابط بین پرندگان و خزندگان اولیه - کشف شد. طبق نظر حشره‌شناسانی که در مورد تکامل تحقیق کرده‌اند، می‌بایست مورچگان از حشره‌ای مشابه زنبور طلایی اشتقاق یافته باشند، و در نتیجه‌ی چنین استنباطی صفات احتمالی نخستین مورچگان را استنتاج می‌کردند. بعداً زمانی که مورچه‌ی فسیل شده‌ای در درون کهرابایی از دوران کرتاسه‌ی میانه کشف شد، این بازسازی «ذهنی‌نظری» را به‌طور

1. T. H. Huxley

قطعی مورد تأیید قرار داد. و این‌ها تنها موارد استثنایی نبودند: هر بار هنگامی که یک نیای مشترک ناشناخته بازسازی می‌شد، با نهایت شگفتی این طرح بازسازی شده با سنگواره‌ای که بعداً کشف می‌شد، یعنی با نیای واقعی کاملاً با هم منطبق بوده و هم‌خوانی می‌کردند.

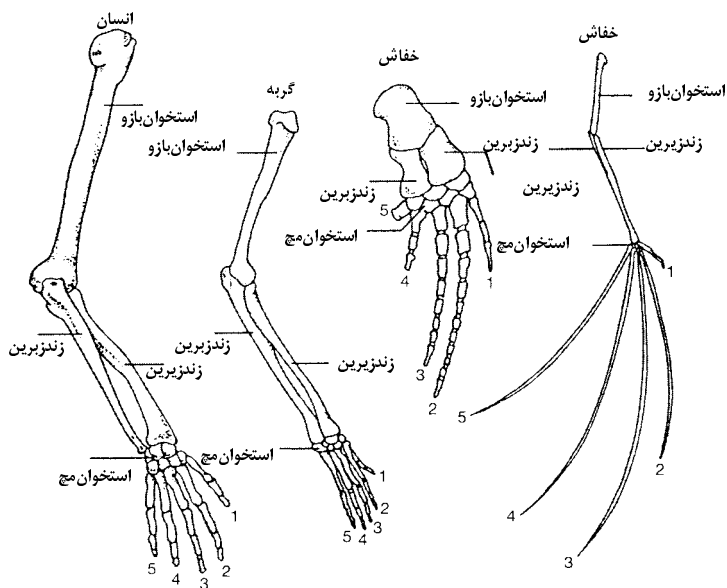
در جریان تکامل ممکن است هرکدام از خصیصه‌های یک موجود تغییر کند. با وجود این برخی از متخصصین کالبدشناسی مقایسه‌ای در دوره‌ی پیش از تدوین و طرح نگره‌ی تکامل به این نتیجه رسیده بودند که اندام‌های تغییر یافته، مثلاً بال‌های پرندگان و اندام‌های جلویی پستانداران، با هم هم‌خوانی و مطابقت دارند. ریچارد ئوئن<sup>۱</sup>، ریخت‌شناس متخصص در گونه‌شناسی، چنین اندام‌هایی را هم‌ساخت نامید و آن‌ها را به این صورت تعریف کرد: «اندام واحدی در نزد جانوران گوناگون با تمامی اشکال و کارکردهای متفاوتش». برای تصمیم‌گیری درباره‌ی این‌که دو ساختار در دو موجود متفاوت «اندام واحدی» است، طبیعتاً آزادی عمل بیش‌تر و میدان‌گزینش گسترده‌تر خواهد شد، و چنین چیزی باعث بروز اشکالاتی می‌شود. این مشکل را داروین حل کرد: او مشخصات دو جانور را، در صورتی‌که توسط فرایند تکامل از یک خصیصه‌ی متناسب از آخرین نیا (پیش‌گونه‌ی مشترک اشتقاق یافته باشند، هم‌ساخت نامید. به‌طور مثال اندام‌های جلویی یک پستاندار دونده مانند سگ، در طی تکامل برای نقش‌های کاملاً متفاوت تغییر یافته است: در نزد موش کور برای کندن زمین، نزد میمون‌ها برای بالا رفتن از درخت، نزد نهنگان برای شناکردن و نزد خفاشان برای پرواز تبدیل شده است (به تصویر ۷-۲ نگاه کنید). به‌علاوه همین اندام جلویی پستانداران با باله‌های سینه‌ای بعضی از ماهیان نیز تطبیق می‌کند.

این دیدگاه که خصیصه‌ی معینی در نزد دو گونه که از نظر خویشاوندی

---

1. Richard Owen

بسیار دور باشند، ممکن است هم‌اصل باشند، در ابتدا تنها یک احتمال و استنباط بود. برای نشان دادن این‌که این ادعا چقدر متقاعدکننده است، لازم بود تا به کمک ملاک‌ها آزموده شود (مایر و آشلوک ۱۹۹۱)، برای مثال: (۱) موقعیت یک ساختار (یا اندام) را در رابطه با اندام‌های مجاورش، (۲) وجود ساختارهای مشابه در گونه‌های بینایی در میان تاکسون‌های خویشاوند، (۳) یا همانندی‌های موجود در فرایند رشد جنین، (۴) وجود مراحل بینایی پیش‌گونه‌های فسیل‌شده و (۵) هماهنگی با کشفیاتی که از دیگر ارگان‌های هم‌اصل به‌دست آمده‌اند. هم‌ساختی را نمی‌توان اثبات کرد؛ چراکه همواره به مثابه‌ی یک احتمال و استنباط باقی خواهد ماند.

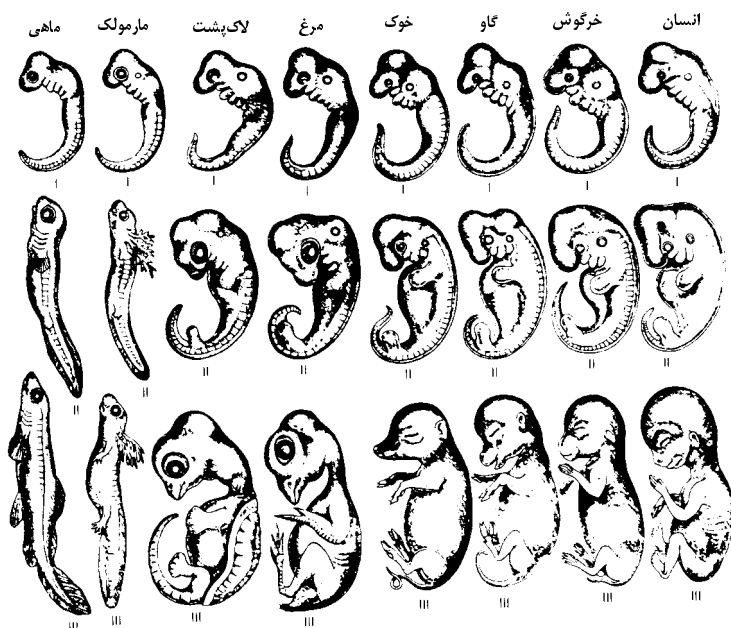


تصویر ۲-۷: این طرح‌ها نتیجه‌ی تغییرات صورت گرفته در اثر سازش با شرایط زیستی روی اندام‌های جلویی پستانداران را در طی تکامل به‌خوبی نشان می‌دهد. استخوان‌های هم‌ساخت را در دست انسان، گریبه، نهنگ و خفاش نشان می‌دهد که توسط انتخاب طبیعی به‌نحوی دگرگون شده‌اند، که بتوانند وظیفه‌ی خاص آن نوع را انجام دهند. (اشتریک‌برگر، تکامل، ۱۹۹۵).

هم‌ساخت‌ها را ناشی از این می‌دانند که سازواره‌های مورد نظر بخشاً ژنوتیپ مشابهی را از نیای مشترکشان به ارث برده‌اند. به همین دلیل هم اصلی‌نه‌تنها در اختصاصات ساختمان بدن، بلکه همچنین در هم‌ی صفات ارثی، از جمله در رفتار و عادات نیز ظاهر می‌شود. حتی خصایصی که مستقل از یکدیگر، از طریق تکامل موازی به‌وجود آمده‌اند، نیز می‌توانند هم‌ساخت باشند، چون آن‌ها هم به ژنوتیپ یک نیای مشترک متعلق هستند. غالباً دیده می‌شود که ساختارهای هم‌ساخت کاملاً به شکل‌های متفاوت تکامل یافته‌اند. شرح فشرده‌ای راجع به کاربرد معنی «هم‌ساخت» را در اثر مشترک باتلر<sup>۱</sup> و سیدل<sup>۲</sup> (۲۰۰۰) می‌توان دید.

رویان‌شناسی. کالبدشناسان تیزبین در سده‌ی هیجدهم در خلال مشاهدات خود پی بردند که جنین‌های جانوران خویشاوند معمولاً شباهت‌های بسیار زیادی به هم دارند و به‌مرور که رویان رشد می‌کند، این شباهت‌ها کم‌تر و کم‌تر می‌شوند. مثلاً جنین یک انسان در مراحل اولیه‌ی رشد خود نه‌تنها با جنین پستاندارانی مثل سگ، گاو یا موش بسیار شباهت دارد، بلکه در آغاز حتی با رویان‌های خزندگان، دوزیستیان و ماهیان نیز شباهت زیادی از خود نشان می‌دهد (به تصویر ۸۲ نگاه کنید). جنین هرچه بزرگ‌تر می‌شود، به همان نسبت صفات تاکسون بالاتر (جنس، تیره) مربوط به خود را آشکارتر بروز می‌دهد. به‌طور مثال مژک‌پایان یا پیچک‌پایان<sup>۳</sup>، گروهی از سخت‌پوستان، زمانی که بالغ می‌شوند کاملاً از نظر شکل با سایر خرچنگ‌ها تفاوت دارند، در حالی که لاروهاشان با لاروهای دیگر خرچنگ‌ها مشابه هستند (به تصویر ۹۲ نگاه کنید). برخی از مخالفین داروین مدعی بودند: این همانندی و شباهت هیچ چیزی را اثبات نمی‌کند. زیرا هرگونه تکاملی اجباراً از اشکال ساده به پیچیده‌تر پیش می‌رود، و به این دلیل، به نظر آن‌ها بدیهی بود که مراحل

1. Butler 2. Sidel 3. Rankenfüßer

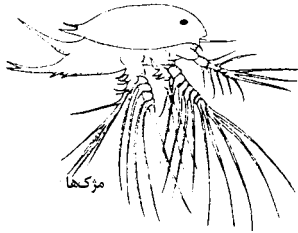


تصویر ۸۲: هیکل در شکل بالا به سال ۱۸۷۰ شباهت‌های جنین انسان و هفت نوع دیگر از مهره‌داران را در سه مرحله‌ی رشد جنین مورد مقایسه قرار داده است. البته هیکل در این جا به نیرنگ متصل شده و جنین سگ را به جای جنین انسان نشانده است (چون جنین انسان را در اختیار نداشته)، منتها آن دو آن قدر مشابهند که هر دو آن‌ها برای ادای مقصود عکس‌برداری کارکرد یکسانی دارند. منبع: اشتریک‌برگر، تکامل، ۱۹۹۰.

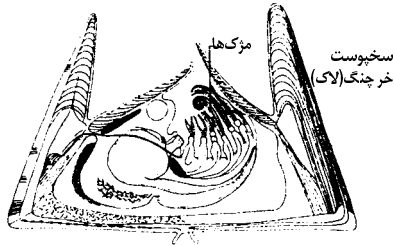
ساده‌تر جنینی این قدر به هم شبیه باشند در حالی که در مراحل پیچیده‌تر رویان این شباهت‌ها به مرور بیشتر و بیشتر از بین می‌رود. البته تا اندازه‌ای این سخن درست است، اما رویان‌ها و لاروها همواره خصایص ویژه‌ی شاخه‌ی تکاملی خاص خودشان را، که با آن‌ها نسبت خویشاوندی‌شان آشکارتر است، با خود دارند. به علاوه در پژوهش‌های مراحل جنینی غالباً معلوم می‌شود که حالت اولیه‌ی مشترک به مرور از میان می‌رود و مشخصات ویژه‌ی هر رده و راسته‌ی تکاملی به مرور در

جنین‌های مربوطه پدیدار می‌شود. همین فرایند است که موجب می‌شود تا ما مسیرهای تکاملی را بهتر درک کنیم.

لیسه‌ی سخت‌پوستان (اقتباس از اثر گوستاف دراتکین و گیلبرت)



بالاوس، یک سخپوستا (اقتباس از لویارنس)



تصویر ۹-۲: مرحله‌ی لاروی مژک‌پا یا پیچک‌پا (Cirripedia) یا Rankenfüßkrebse با اشکال لاروی دیگر گونه‌های خرجنگ‌ها شباهت بسیار دارند، اما انواع بالغ آن‌ها به اندازه‌ای تغییر شکل می‌دهند که نخستین جانورشناسان آن را جزو نرم‌تنان رده‌بندی کرده بودند. منبع: کلی، مالون جی. Kelly, Mahlon G. و مک‌گراث جان سی McGrath, John C. برگرفته از کتاب زیست‌شناسی: تکامل و سازگاری با محیط.

**تکرار تکامل یا بازپیدایی خصوصیات اجدادی.** فراگرد پدیداری و نابودی بعضی از ساختارها را در سیر تکوین رویان، در صورتی‌که این ساختارها در نزد اشکال بالغ تاکسون‌های خویشاوند حفظ شوند، «تکرار تکامل یا بازپیدایی خصوصیات اجدادی» می‌نامند. یعنی این اصطلاح به امحای خصایص اولیه در مراحل بعدی رشد جنین یک تبار تکاملی اشاره می‌کند، که در نزد انواع زنده‌ی تبارهای دیگر مشتق از نیای مشترک، آن خصیصه هنوز وجود دارد. برای مثال جنین‌های وال بی‌دندان در برخی از مراحل رشد هنوز دندان دارند، البته آن‌ها بعداً جذب شده و از بین می‌روند. این ظهور و سپس امحای بعدی خصایص آغازی در مراحل رشد جنین پدیده‌ی بسیار جالبی است که وجودش نظریه‌ی بازپیدایی خصوصیات اجدادی را ارائه کرده است. در رویان‌شناسی برای چنین مشاهداتی دو تفسیر کاملاً متفاوت وجود دارد.



۱) طبق نظریه‌ی کارل ارنست فُن بائر<sup>۱</sup> جنین‌های جانوران گوناگون در مراحل اولیه‌ی رشدشان به اندازه‌ای به هم شبیه‌اند که آن‌ها را نمی‌توان از هم تمیز داد، مگر این که منشأ آن‌ها را بشناسیم. آن‌ها در طی رشد به طور دائم به شکل بالغشان نزدیک‌تر می‌شوند، و به این ترتیب از مسیر تکاملی گونه‌های دیگر بیش‌تر فاصله می‌گیرند. فُن بائر نظرش را در این جمله‌ی مشهور خلاصه کرد: «یک گذار تدریجی از هم‌شکلی به سمت گونه‌گونی و از عام به خاص جریان دارد». این جمله بسیار معروف شد. اما این ادعا آشکارا با پدیده‌های مشخصی در طی رشد جنین به تناقض افتاد. به طور مثال چرا در جریان رشد جنین پرنندگان و پستانداران درست مثل جنین‌های ماهیان شکاف‌های برانشی ایجاد می‌شود؟ در حالی که می‌دانیم جریان شکاف‌های برانشی رویان در مهره‌داران خاک‌زی به هیچ روی یک مشخصه‌ی عمومی ناحیه‌ی گردن نیست (به تصویر ۸۲ نگاه کنید). شکاف‌های برانشی جنین را در دهه‌ی آخر سده‌ی هیجدهم (۱۷۹۰)، یعنی هفتاد سال پیش از انتشار کتاب منشأ انواع، کشف کرده بودند. در آن زمان برای این موضوع تنها یک توضیح وجود داشت: زنجیره‌ی بزرگ هستی، یعنی نردبان طبیعت، که در آن جانداران به ترتیب به سوی «کمال» عالی‌تری تنظیم شده بودند، از ارگانسیم‌های پست شروع می‌شد و بعد نوبت ماهی‌ها و خزندگان و... بود، تا برسد به انسان. چنین نظر حاکمی به این جا می‌انجامد که چنین فرایند تکوینی موجوداتی را که در «جدول طبیعت» پیش از یک جانور قرار گرفته‌اند، در مرحله‌ی جنینی آن جانور تکرار می‌کند. ۲) اما وقتی ایده‌ی تکامل مقبولیت همگانی یافت، هیکل در سال ۱۸۶۶ تعریف دیگری را به این صورت ارائه کرد: «فردبالش<sup>۲</sup> نوع‌بالش را تکرار می‌کند». با چنین بیانی او دیگر آشکارا زیاده‌روی کرده بود، چون که جنین پستانداران در هیچ یک از مراحل تکامل خود مانند

1. Karl Ernst von Bauer 2. ontogeny

ماهی بالغ به نظر نمی‌رسد. اما آنچه به مشخصات معینی مثل شکاف‌های برانشی مربوط می‌شود، جنین پستانداران واقعاً یک مرحله‌ی قدیمی‌تری را تکرار می‌کند. و چنین موارد تکراری استثنا نیستند. لاروهای مژک‌پایان به‌شدت با لاروهای سایر خرچنگ‌ها مشابهت‌های زیادی از خود نشان می‌دهند (تصویر ۲-۹ را ملاحظه کنید). و در هزاران مورد ساختارهای جنینی علائمی از پیش‌گونه‌های خود را نشان می‌دهند که در حالت بالعی حیوان حضور ندارند.

در رویان‌شناسی به ناگزیر این سؤال مطرح می‌شود که چرا جنین در جریان تکوین خود تا رسیدن به مرحله‌ی بالغ آن جانور، به عوض این‌که ساختارهای غیرضروری جنینی، مثل ایجاد ساختار تولید رنگدانه‌ی پوستی و چشم در انواع جانوران سوارخ‌کن (یا نقب‌زن) که رنگ‌دانه‌ی پوستی و چشم ندارند، حذف شوند، غالباً یک چنین مسیر دور و درازی را طی می‌کند. دلیل آن از طریق آزمایشات رویان‌شناسی کشف شد: این‌طور که معلوم شد ساختارهای اولیه همانند یک ارگان «اندام‌ساز یا سازواره‌ساز» برای مراحل بعدی تکامل مورد استفاده قرار می‌گیرند. به‌طور مثال اگر از جنین یک جانور دوزیست لوله‌ی «پیشین‌کلیه یا کلیه‌ی بدوی» حذف شود، بعداً «میان‌کلیه» تکوین پیدا نمی‌کند. و اگر نوار میانی پیشین‌روده را حذف کنیم بعداً طناب پشتی و سیستم عصبی تکامل نمی‌یابند. یعنی این پیشین‌کلیه و نوار میانی به اصطلاح «بی‌فایده» تکرار می‌شوند، چون آن‌ها وظیفه‌ی غیرقابل انصرافی را انجام می‌دهند: آن‌ها تکامل بعدی ساختارهای موجود را در جنین پایه‌ریزی می‌کنند. به دلیل مشابهی نزد همه‌ی مهره‌داران خاک‌زی در مرحله‌ی معینی از تکوین رویان شکل هلالی برانش‌ها ساخته می‌شود. این شکل‌های شبه برانشی هرگز برای تنفس به‌کار نمی‌آیند، اما آن‌ها در طی تکامل‌های بعدی خود به‌شدت دگرگون می‌شوند و به عنوان نقطه‌ی شروع بسیاری از ساختارها در ناحیه‌ی گردن خزندگان، پرندگان و پستانداران مورد استفاده قرار

می‌گیرند. توضیح این امر روشن است: طرح و برنامه‌ی تکوینی تعیین شده در ژن‌ها مربوط به مراحل تکاملی قدیمی‌تر قابل انصراف نیست و در مراحل بعدی باید به نحوی دگرذیسی پیدا کند که مناسب با روش زندگی ارگانیسم باشد. نطفه‌ی اندام اولیه حالا به مثابه‌ی برنامه‌ی اندام‌ساز برای دگرذیسی بعدی اندام مورد استفاده قرار می‌گیرد (نقل به معنی، مایر ۱۹۹۴). در جریان تکوین رویان همواره ساختارهای معینی از تاکسون‌های قبلی به صورت مختصر تکرار می‌شوند، اما نه در اشکال کامل بالغ پیش‌گونه‌های آن موجود.

**ساختارهای تحلیل‌رفته یا اندام‌های از تکامل بازمانده.** بسیاری از جانوران دارای اندام‌هایی هستند که یا اساساً کارکرد ندارند یا در تمامیت کامل خود کار نمی‌کنند. مثلاً روده‌ی کور در انسان‌ها، دندان در جنین نهنگان و چشم در بسیاری از جانوران سوراخ‌کن یا نقب‌زن. چنین ساختارهای از تکامل بازمانده، بقایای اندام‌هایی هستند که در نزد پیش‌گونه‌ها نقش و وظیفه‌ای را انجام می‌داده‌اند، اما امروز با تغییر محیط اکولوژیکی به شدت تحلیل‌رفته‌اند. اگر چنین ساختارهایی به خاطر تغییر روش در زندگی جانور کارکرد خود را از دست بدهند، دیگر توسط انتخاب طبیعی حمایت نمی‌شوند، به گونه‌ای که به مرور تحلیل می‌روند. این ساختارها بسیار آموزنده‌اند، چون از روی آن‌ها فرآیند تکاملی اولیه‌ی جانور مزبور را می‌توان مشاهده و مطالعه کرد.

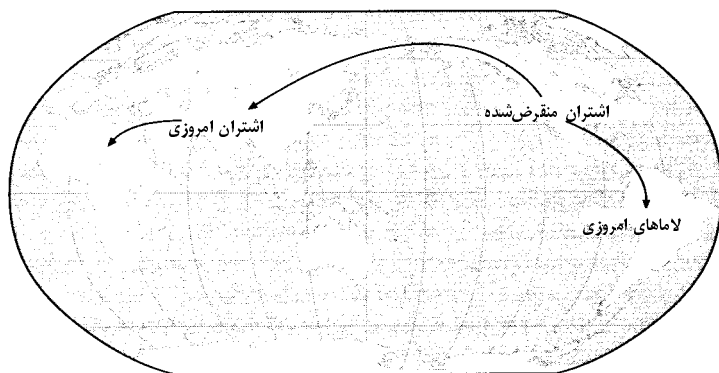
هرسه‌ی این پدیده‌ها یعنی همانندی جنین‌ها، تکرار تکامل و اندام‌های از تکامل بازمانده— برای توضیح آفرینش باورانه مشکلات غیرقابل حلی را پیش می‌کشند، اما با توضیح تکاملی که بر مبنای تبار مشترک، دگرش و انتخاب طبیعی استوار است، هماهنگی دارند.

**زیست جغرافیا.** نظریه‌ی تکامل همچنین در حل معمای بزرگ دیگری در زیست‌شناسی، یعنی مسئله‌ی گسترش جغرافیایی (پراکش) گیاهان و

جانوران نیز سهم به سزایی داشته است. چرا جانوران دو طرف اقیانوس اطلس شمالی، یعنی اروپا و آمریکای شمالی، این قدر به هم شبیه‌اند، در حالی که حیوانات دو سوی اقیانوس اطلس جنوبی، یعنی آفریقا و آمریکای جنوبی، این قدر متفاوت هستند؟ چرا جانوران استرالیا نسبت به سایر قاره‌ها تا این حد از نظر شکل متفاوت‌اند؟ چرا در جزایر اقیانوس‌ها معمولاً جانوران پستاندار یافت نمی‌شوند؟ آیا این شکل نامنظم پراکنش جانداران را از طریق «توزیع عمدی نمونه‌های نخستین» که نظریه‌ی خلق‌الساعه مدافع آن است، می‌توان توضیح داد؟ مدافعان نظریه‌ی خلق‌الساعه در توضیح این مسئله با مشکلات جدی روبه‌رو خواهند شد. اما داروین اثبات کرد که پراکندگی کنونی جانوران و گیاهان ناشی از پراکندگی اولیه از محل آغازین است، و هرچه این قاره‌ها طولانی‌تر از هم جدا بوده‌اند، به همان اندازه جانداران آن‌ها نسبت به هم تفاوت‌هاشان بیش‌تر شده‌اند.

در نحوه‌ی انتشار بسیاری از جانداران نوعی پراکنش گسسته [یعنی مناطق تهی از وجود آن جانداران] به چشم می‌خورد. به این معنی که مثلاً شترها و خویشاوندان آن‌ها در دو قاره به دو شکل کاملاً متفاوت هستند: در آسیا و آفریقا به صورت شترهای معمولی و کامل، و در آمریکای جنوبی به شکل لاماها دیده می‌شوند. اگر تکامل را یک فرآیند پیوسته بدانیم، می‌بایست بین دو نقطه‌ی جدا از هم امروز پیوندی برقرار باشد؛ به سخن دیگر، درواقع باید در آمریکای شمالی شتر وجود داشته باشد، اما در آن‌جا شتری وجود ندارد. مشاهده‌ی این امر ما را به این نتیجه می‌رساند که در گذشته‌ی دور در شمال آمریکا شترها می‌زیسته‌اند، تا این‌که به عنوان حلقه‌ی رابط در جریان گسترش جغرافیایی بین شترهای آسیا و شترهای آمریکای جنوبی به‌کاربیایند، منتها آن‌ها بعداً منقرض شده‌اند. مدتی بعد این احتمال مورد تأیید قرار گرفت. در پی اکتشافات فراوانی که در آمریکای شمالی صورت گرفت، فسیل‌هایی از شترها به

دست آمد که متعلق به دوران سوم زمین‌شناسی بودند (به تصویر ۲-۱۰ نگاه کنید). همچنین دلیل این‌که چرا جانوران آمریکای شمالی و اروپا این قدر به هم شبیه‌اند، برای نخستین بار زمانی آشکار شد که کشف کردند در آغاز دوران سوم زمین‌شناسی، یعنی ۴۰ میلیون سال پیش، میان این دو قاره که امروز جدا از هم هستند، راه ارتباطی وجود داشته و رفت و آمد فعالی بین حیوانات این دو قاره جریان داشته است. از طرف دیگر آفریقا و آمریکای جنوبی بر اثر رانه‌ی قاره‌ای ۸۰ میلیون سال پیش از هم جدا شده‌اند، و در خلال جدایی طولانی مدت این دو از هم، در هر کدام از آن‌ها حیوانات کاملاً جداگانه‌ای تکامل یافته‌اند. اکثر این نوع انتشار (پراکنش) عجیب و غریب را از طریق تبار مشترک می‌توان توضیح داد، و برخی از آن‌ها نیز به کمک انقراض انواع در سرزمین‌های واسطه که امروزه تهی از آن‌ها هستند، قابل توضیح‌اند. به این ترتیب نظریه‌ی تکاملی برای بسیاری از مشاهدات گیج‌کننده‌ی سابق توضیح منطقی ارائه می‌کند.



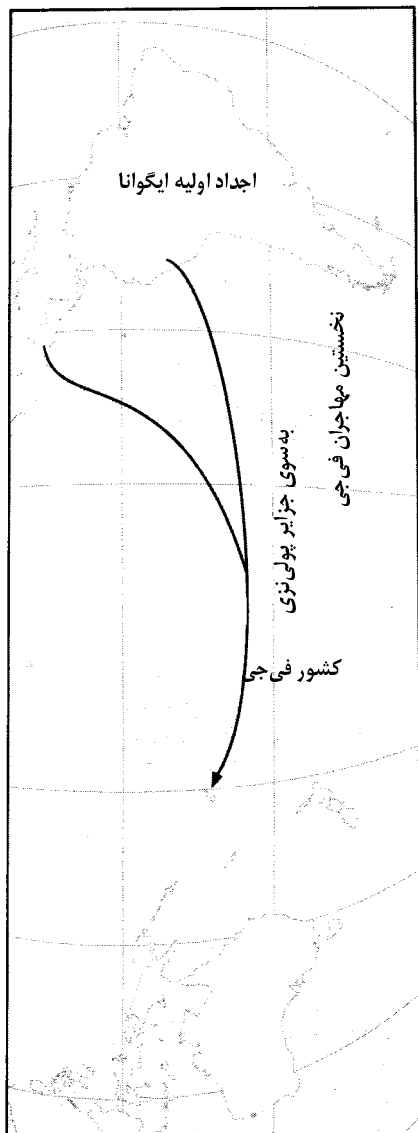
تصویر ۲-۱۰: مناطق انتشار امروزی خانواده‌ی شترها از هم بسیار دور هستند (آسیا و آمریکای جنوبی). بعد از این‌که فسیل‌های زیادی از شتران از دوران سوم زمین‌شناسی در آمریکای شمالی کشف شد، پراکندگی و انتشار بی‌انقطاع و پیوسته‌ی این گروه از حیوانات به ثبوت رسید.

پراکنش یا انتشار. هر یک از انواع گوناگون جانداران توانایی‌های بسیار متفاوتی برای گسترش خود دارند. بیش از ۱۰۰ نوع پرنده در گینه‌ی نو هستند که چنان بی‌میلی شدیدی برای گذشتن از آب دارند که هیچ کدام از آن‌ها را در جزایری که بیش از یک‌ونیم کیلومتر از سرزمین‌های اصلی فاصله ندارند، نمی‌توان یافت. از سوی دیگر برخی از گونه‌ها هم هستند که واقعاً به‌طرز شگفت‌انگیزی انتشار می‌یابند. سوسمارهای تیره‌ی ایگوانیدا<sup>۱</sup> فقط در آمریکای شمالی و جنوبی زندگی می‌کنند، به‌استثنای یک جنس (با دو نوع) از آن‌ها که در دریای جنوب و جزیره‌گان فی‌جی<sup>۲</sup> و تونگا<sup>۳</sup> یافت می‌شوند (تصویر ۲-۱۱ نگاه کنید). این‌ها انواع بومی آن‌جا هستند، یعنی توسط انسان به آن‌جا انتقال پیدا نکرده‌اند. برای حضور آن‌ها در این جزایر تنها یک توضیح وجود دارد: آن‌ها می‌باید در زمان‌های بسیار دور از طریق سوار شدن یا نشستن روی چوب‌های شناور بر روی آب بر اثر جریان آب دریا به این جزایر آمده باشند. و این‌که نخستین نمونه‌های این موجودات چگونه این مسافت چندهزار کیلومتری سفر دریایی را توانسته‌اند دوام بیاورند، در واقع تقریباً باورنکردنی است. حتی اگر آن‌ها نخست به پولی‌نزی شرقی مهاجرت کرده و سپس از آن‌جا به جزیره‌گان فی‌جی و تونگا رفته باشند باز هم توانایی بسیار خارق‌العاده‌ای بوده است. می‌توان علت عدم حضور امروزی آن‌ها را در پولی‌نزی شرقی به این شکل توجیه کرد که آن‌ها بعدها به‌دست انسان‌های ساکن در آن‌جا نابود شده‌اند. به‌رغم کمبود مدرک برای اثبات این نظر، توضیح دیگری وجود ندارد. موارد دیگری نیز ثبت شده‌اند، که نشان می‌دهند حیوانات مسافت‌های طولانی‌تری را روی تخته‌پاره‌ی شناور روی آب زنده مانده‌اند.

با استفاده از تفاوت در توان انتشار جانوران و گیاهان، اکثر

1. Iguanidae      2. Fidschi      3. Tonga

اختلاف نظرها راجع به گسترش جغرافیایی جانداران را می‌توان توضیح داد. معروف است که پستانداران (به‌استثنای خفاشان) از موانع آبی مانند



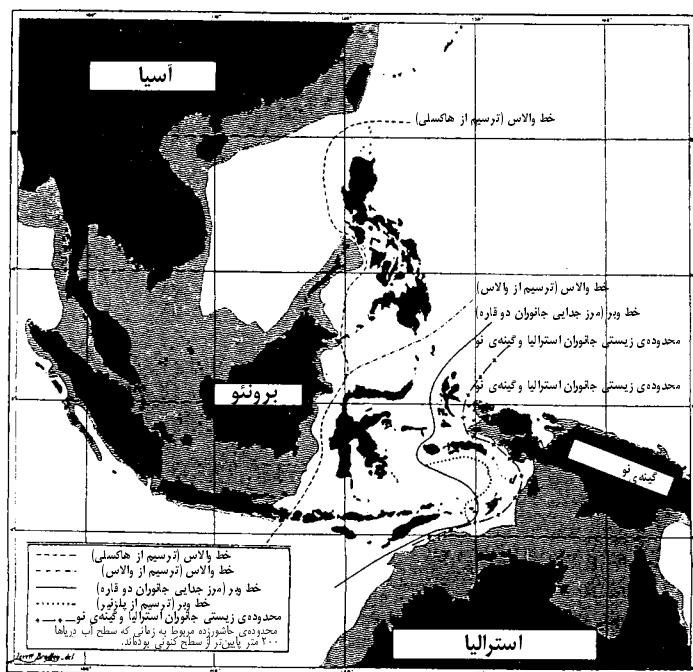
تصویر ۱۱-۲: توان انتشار خارق‌العاده. تیره‌ی خزندگان ایگوانیدا فقط در آمریکای شمالی و جنوبی وجود دارند، به‌استثنای دو نوع از جنس *براخلوفوس* (*Brachylophus*)، که هزاران کیلومتر دورتر در پولی‌نزی غربی (جزایر فی‌جی، تونگا) زیست می‌کنند. آن‌ها فقط از طریق نشستن و سوار شدن روی تکه‌های بزرگ چوب می‌توانسته‌اند از آمریکای جنوبی به این جزایر آمده باشند.

دریاها به سختی می‌توانند عبور کنند، و به همین خاطر در جزایر واقع در اقیانوس‌ها معمولاً از آن‌ها خبری نیست. به دلیل مشابهی خط والاس هم در جزیره‌گان مالزی که از میان سوندای<sup>۱</sup> بزرگ در غرب و سوندای کوچک و سولاووزی<sup>۲</sup> در شرق عبور می‌کند. برای پستانداران یک مرز زیست‌جغرافیایی مهمی است، اما در مورد پرندگان و گیاهان از اعتبار چندانی برخوردار نیست (به تصویر ۲-۱۲ نگاه کنید). در واقع این خط فلات قاره‌ی جزیره‌گان سوندالند را از آب‌های ژرف خاور جدا می‌کند. پستانداران در فلات قاره محدود شده‌اند، برعکس، بسیاری از پرندگان و گیاهان توانسته‌اند به سادگی از مانع آبی بگذرند.

**گسست‌هایی در پراکنش جانداران.** نواحی انتشار بعضی از گونه‌ها بر اثر گسست‌هایی، یعنی مناطقی که هیچ نماینده‌ای از آن انواع در آن‌جاها وجود ندارند، از هم جدا می‌شوند. یک چنین شکاف یا گسستی ممکن است به دو طریق پدید آمده باشد. شیوه‌ی نخست: همان‌گونه که آگاه شدید در آمریکای شمالی از خانواده‌ی شتران خبری نیست، چون نسل‌شان در همان‌جا منقرض شده است. در ابتدا، حوزه‌ی انتشار آن‌ها به‌طور پیوسته و بدون گسست از آسیا تا آمریکای جنوبی را می‌پوشانده است. این پدیده را «فرضیه‌ی ویکاریانس» می‌نامند. بیش‌تر ناپیوستگی‌ها در گسترش جغرافیایی جانداران آشکارا ناشی از وخیم شدن شرایط جوی و کوچ‌های اجباری جانوران و اخراج‌ها و تعقیب‌های دائم توسط سایر انواع در گذشته است. برای نمونه بسیاری از انواع ساکن شمالگان

۱. Sunda: در واپسین دوران یخبندان بخش بزرگی از آب‌های اقیانوس‌ها به‌شکل پوشش‌های یخی قطب‌ها در یخچال‌های نواحی شمالگانی و جنوبگانی منجمد شده بودند، به‌گونه‌ای که سطح دریاها در پاره‌ای از دوره‌ها تا ۱۵۰ متر پایین‌تر از سطح کنونی آن بوده و بخشی از فلات قاره (شیب دریا) نواحی زیرآبی پیرامون قاره‌ها خشک بوده‌اند. جزایر بزرگ اندونزی، بُرنو، سوماترا، سولاووزی و جاوه به اضافه‌ی بالی و بسیاری جزایر کوچک به قاره‌ی آسیا چسبیده بودند و شبه جزیره‌ی بزرگ پیش از تاریخ به‌نام سوندالند (Sundaland) را تشکیل می‌دادند م. Sulawesi: سومین جزیره، از نظر وسعت، از جزیره‌گان اندونزی م.





تصویر ۱۲-۲: جهان حیوانات هند و مالزی در این مرز از حیوانات استرالیا و گینه‌ی نو از هم جدا می‌شوند. مناطق هاشور خورده در غرب، فلات قاره‌ی آسیایی است (یا فلات قاره‌ی سوندا)، در شرق، فلات قاره‌ی استرالیا (یا فلات قاره‌ی ساهول) واقع شده است. منطقه‌ی فی‌مابین که هرگز در آن پیوند و ارتباط زمینی برقرار نبوده است و السیا نامیده می‌شود. در اصل مرز واقعی بین دنیای حیوانات آسیایی و استرالیایی خط وپر است. منبع: ارنست مایر (۱۹۴۴).

(قطب شمال) توانستند در اوج انجماد در دوران یخبندان (پلیستوسن) در کوهستان‌های آلپ و راکی ساکن شوند، و امروز، پس از این‌که یخ‌ها عقب‌نشینی کرده‌اند، هنوز بقایای آن انواع در نواحی کوهستانی، بسیار دورتر از جمعیت اصلی نوع خودشان در منطقه‌ی شمالگانی، زندگی می‌کنند.

شکل دیگری در ناپیوستگی و گسست در منطقه‌ی انتشار از آغاز وجود داشته است. این اشکالِ ناپیوستگی وقتی که وابستگان به یک نوع، از منطقه‌ی نامناسبی (مثلاً آب یا کوهستان یا منطقه‌ای با گیاهان نامناسب) می‌رفتند و بیرون از حوزه‌ی انتشار قبلی‌شان یک جمعیت بنیان‌گذاری می‌کردند، به وجود می‌آمدند. یک چنین گسترش ناپیوسته خاص شرایط جزایر است. تاکسون‌های جزیره‌گان گالاپاگوس هرگز یک ناحیه‌ی پراکنش پیوسته‌ای که تا آمریکای جنوبی، یعنی منطقه‌ی اولیه‌ی نیاکانی‌شان، ادامه داشته باشد را در اختیار نداشته‌اند.

همه‌ی انواع جانوران در جزیره‌گان گالاپاگوس از یک مانع آبی ۱۰۰۰ کیلومتری گذشته و به این‌جا رسیده‌اند. برای مدافعین نگره‌ی خلق‌الساعه یک چنین انتشار نامنظمی توضیح منطقی ندارد، در حالی که برعکس، استدلال تکامل تاریخی با این پدیده کاملاً هماهنگ است.

**مدارک زیست‌شناسی مولکولی.** در جریان پژوهش‌های زیست‌شناسی مولکولی به کشف نامتظره و فوق‌العاده‌ای دست یافتند: آن این‌که خود مولکول‌ها هم مانند ساختارهای بدن تکامل می‌یابند. معمولاً هرچه پیوند خویشاوندی بین دو سازواره نزدیک‌تر باشد، به همان نسبت مولکول‌هاشان نیز تشابه بیشتری به هم دارند. سابق بر این در بسیاری موارد درباره‌ی نسبت خویشاوندی بین گونه‌های متفاوت تردیدهای جدی وجود داشت، چون‌که نتایج به‌دست آمده از تحقیقات ریخت‌شناسی چند پهلوی و مبهم بودند؛ اما امروز از طریق انجام آزمایشات روی مولکول‌ها خویشاوندی واقعی را مشخص می‌کنند. به این دلیل زیست‌شناسی مولکولی به یکی از منابع مهم برای توضیح نسبت‌های خویشاوندی تباری (نوع‌بالشی) انواع تبدیل شده است.

ژن‌ها یا اگر دقیق‌تر گفته باشم: ساختارهای مولکولی که ژن‌ها را می‌سازند - درست مانند ساختارهای بزرگ سازواره‌ها دستخوش تغییرات تکاملی می‌شوند. از طریق هم‌سنجی ژن‌های هم‌اصل و دیگر

مولکول‌های هم‌اصل سازواره‌های گوناگون می‌توان تعیین کرد، آن‌ها چقدر مشابه هم هستند. البته که هر یک از انواع مولکولی در جریان تکامل با سرعت‌های متفاوت دگرگون می‌شوند. در بعضی‌ها مثلاً فیبرینوپتیدها<sup>۱</sup> - تغییر بسیار سریع صورت می‌گیرد، اما برخی مانند هیستون‌ها بسیار کند دگرگون می‌شوند. و یا مثلاً مسیر تکاملی انسان‌ها و شامپانزه‌ها ۶ الی ۸ میلیون سال پیش از هم جدا شده‌اند، در حالی که مولکول‌های هموگلوبین هردو نوع هنوز هم مشابه هم عمل می‌کنند. آنچه نویدبخش است این واقعیت است که، وقتی خویشاوندی نوع‌بالشی مبتنی بر ریخت‌شناسی یا رفتار به اثبات رسیده باشد، معمولاً کاشف به عمل می‌آید که آن‌ها عملاً درست با همان نسبت‌های خویشاوندی انطباق پیدا می‌کنند، که منحصراً براساس صفات مولکولی تحقیق شده باشند.

بنابراین مقایسه‌ی کشفیات و نتایج به‌دست آمده از هردو رشته‌ی علمی، به‌ویژه هنگامی که بررسی‌ها و پژوهش‌های ریخت‌شناختی به نتایج چند پهلو و مبهم انجامیده باشد، بسیار سودمند واقع می‌شوند. در چنین مواردی امروز درباره‌ی تاکسون‌های مورد تردید باید از نسبت خویشاوندی مولکولی بهره گرفت. برای چنین تحلیل‌هایی ژن‌های بسیار گوناگونی در اختیار ماست. در پاره‌ای موارد نتایج آزمایشات زیست‌شناسی مولکولی دقیق‌تر از ریخت‌شناسی، تکامل نوعی یا نوع‌بالش را بازتاب می‌کند. در این جا می‌باید دو مورد از ادبیات مربوط به زیست‌شناسی سال‌های اخیر را نام ببرم: همان‌طور که از آزمایشات و تحقیقات زیست‌شناسی مولکولی برمی‌آید، موش‌های کورطلایی آفریقای جنوبی و تیرک‌های ماداگاسکار به هیچ روی با حشره‌خواران خویشاوندی نزدیکی ندارند، در صورتی که آن‌ها را به دلیل ساختمان

1. Fibrinopeptiden

بدن‌شان در رده‌ی حشره‌خواران رده‌بندی می‌کردند. برعکس، خارداران و ریش‌داران همیشه جزو شاخه‌های مستقل به‌شمار می‌آمدند؛ با روش‌های زیست‌شناسی مولکولی اثبات شده است که با تیره‌ی خاصی از پرتاران<sup>۱</sup> نسبت خویشاوندی نزدیکی دارند تا با تیره‌ی دیگری از پرتاران. همچنین خویشاوندی بسیار نزدیک انسان‌ها با شامپانزه‌ها و سایر میمون‌های آدم‌نما نیز از طریق کشف‌های زیست‌شناسی مولکولی متقاعدکننده‌تر از خصایص جسمانی (یا تحلیل‌های ریخت‌شناسی) اثبات شده است.

**اهمیت تحلیل‌های زیست‌شناسی مولکولی.** یکی از مهم‌ترین کمک‌های زیست‌شناسی مولکولی به ما برای شناخت تکامل، این کشف بود که از عمر ساختار بنیادین مولکولی همه‌ی جانداران میلیاردها سال می‌گذرد، حال آن‌که ساختارهای ویژه‌ی بدنی که هر یک از شاخه‌های جانوران، گیاهان و قارچ‌ها برای بقا و رشد در زیست‌بوم یا در مناطق سازگاری‌شان به خود گرفته‌اند، کلاً بسیار جوان هستند. هرچند ما می‌توانیم چنین ساختارهای سازگار شده با محیط [یعنی صفات ریخت‌شناختی] را برای رده‌بندی حیوانات، گیاهان و قارچ‌ها مورد استفاده قرار دهیم، اما درباره‌ی این‌که بین قارچ‌ها و جانوران یا چه نسبت خویشاوندی برقرار است، چیزی دستگیرمان نمی‌شود. مثلاً رسم بر این بود که همواره قارچ‌ها جزو خانواده‌ی گیاهان محسوب شوند و تحقیق درباره‌ی آن‌ها وظیفه‌ی گیاه‌شناسان بود. البته همیشه این برای خود معمایی بود که چرا دیواره‌های یاخته‌های آن‌ها از جنس کیتین هستند، ماده‌ای که بخش‌های سخت بدن حشرات از آن تشکیل شده است، در حالی‌که در گیاهان هرگز چنین چیزی وجود ندارد. این پدیده را به‌سادگی همواره به عنوان یکی از استثناها در نظر می‌گرفتند، که در زیست‌شناسی هم از این استثناها کم نیست. برای نخستین بار تحلیل زیست‌شناسی مولکولی نشان داد که قارچ‌ها در

---

1. Polychaeta

بسیاری از خصوصیات بنیادین شیمیایی‌شان با جانوران خویشاوندی بسیار نزدیکی دارند.

خود همین امر را که امروزه توانسته‌ایم به هرج و مرج موجود در بین ۵۰ الی ۸۰ شاخه‌ی «آغازیان» تا حدودی نظم ببخشیم، مدیون یکی از قابلیت‌های زیست‌شناسی مولکولی (و نیز تحقیقات در مورد غشاها و دیگر اندامک‌های ظریف) هستیم. چراکه قبلاً از طریق تحلیل فروزه‌های ریخت‌شناختی موفق نشده بودیم این مسئله را روشن کنیم. همچنین، باز هم می‌باید از روش‌های زیست‌شناسی مولکولی سپاسگزار باشیم به خاطر این‌که تیره و راسته‌ی نهان‌دانه‌ها را در میان گروه‌های خویشاوندی معین کرد. شاید بزرگ‌ترین مزیت روش زیست‌شناسی مولکولی در این باشد که بسیاری از خصایص بالقوه را می‌تواند مورد تحقیق قرار دهد. اگر تحلیل ژن مشخصی به نتیجه‌ی نامشخصی بینجامد قاعدتاً می‌شود به سراغ هزاران ژن دیگر رفت تا این‌که ارتباط و پیوند احتمالی بین گونه‌ها یا تیره‌ها یا...ی مفروض مورد تأیید قرار گیرد.

**ساعت مولکولی.** طی سده‌های پیشین عملاً بشر قادر نبود سن بسیاری از تبارهای تکاملی جانداران را از نظر زمین‌شناختی تعیین کند، چون سنگواره‌ی مناسبی هنوز در رابطه با آن کشف نشده بود. اما همان‌طور که پاولینگ<sup>۱</sup> و زوچرکانگی<sup>۲</sup> (۱۹۶۲) به اثبات رساندند، بسیاری از شاید اغلب—مولکول‌ها در درازای زمان با سرعتی نسبتاً ثابت دگرگون می‌شوند. چنین مولکول‌هایی را می‌توانند به‌مثابه‌ی ساعت مولکولی مورد استفاده قرار دهند. فسیل‌های به‌دقت تاریخ‌گذاری شده به انضمام اعقاب زنده‌ی آن‌ها می‌توانند به عنوان مقیاس و ملاک برای سنجش و کنترل کردن ساعت مولکولی مشخصی به‌کار بیایند. دانشمندان به کمک ساعت مولکولی توانستند اثبات کنند که انشعاب میان شامپانزه‌ها و انسان‌ها بین ۶

1. Pauling 2. Zuckerkanki

تا ۸ میلیون سال پیش روی داده است و نه آن‌گونه که سابق بر این می‌پنداشتند، یعنی بین ۱۴ تا ۱۶ میلیون سال قبل.

البته در کاربرد ساعت مولکولی باید جانب احتیاط را رعایت کرد، چون آن‌گونه که درباره‌اش پنداشته می‌شود، با سرعتی یکنواخت کار نمی‌کند. نه تنها مولکول‌های گوناگون با سرعت‌های متفاوت تغییر می‌کنند، بلکه همچنین سرعت تغییر یک گونه‌ی معین از مولکول مشخصی ممکن است در طی زمان کاهش یابد. در چنین مواردی از تکامل موزائیکی سخن به میان می‌آید. این سخن بدین معناست که همیشه در موارد اختلاف نظر توصیه می‌شود سرعت تغییر مولکول‌های دیگر را اندازه‌گیری کنند و در عین حال در پی یافتن سنگواره‌ی مناسب دیگری هم باشند.

**تکامل مجموعه‌ی ژنوتیپ.** در این بین با کمک روش‌های بسیار پیشرفته امکان یافته‌ایم عملاً همه‌ی رشته‌های دی.ان.ای ژنوم یک سازواره را مورد پژوهش قرار دهیم. در آغاز این روش به شناخت ژنوم باکتری‌های متعددی (یوباکتری<sup>۱</sup>ها و آرچ‌باکتری<sup>۲</sup>ها) مثل اِشْرِیشیا کولی<sup>۳</sup> نائل شد، سپس به شناسایی ژنوم مخمری به نام زاکخارومیسه‌ها<sup>۴</sup>، و ژنوم گیاهی به نام آرابیدوپسی<sup>۵</sup> و چندین جانور، از جمله کرم نخ‌سانه<sup>۶</sup> و مگس سرکه<sup>۷</sup> موفق شد (به جدول ۱-۲ نگاه کنید). در ژوئن سال ۲۰۰۰ نیز کشف رمز ژنوم انسان را جشن گرفتند، و رشته‌ی تخصصی‌ای که با ساخت مولکولی ژنوم سروکار دارد نیز به نام ژنومیک نام‌گذاری شد.

امروزه این رشته‌های دی.ان.ای به‌دقت تحقیق شده‌ به عنوان مواد اصلی برای تحقیقات مقایسه‌ای بسیار عالی مورد استفاده قرار می‌گیرند.

---

1. Eubaterium

۲. Archbacterium یا: باکتری عمده.

3. Escherichia coli

4. Saccharomyces

5. Arabidopsis

6. Caenorhabditis

7. drosophila

البته امروز مشخص شده که خود این ژن‌ها (یعنی توالی جفت‌های پایه) هم تکامل می‌یابند، یعنی تغییر می‌کنند، اما کارکرد ژن است که برای دامنه‌ی این تغییر حد و مرز مشخصی تعیین می‌کند. به سخن دیگر: ساختار بنیادی یک ژن معمولاً میلیون‌ها سال حفظ می‌شود، و امکانی به وجود می‌آورد تا بتوان مسیر کامل تکامل هر یک از ژن‌ها را مورد تحقیق قرار داد. نتیجه‌ی شگرف چنین مطالعاتی رسیدن به این شناخت بود که بعضی از ژن‌هایی که در موجودات عالی‌تر نقش‌های اساسی انجام می‌دهند، ردشان را تا ژن‌های هم‌اصل باکتری‌ها می‌توان مشاهده کرد. اصل و منشأ بسیاری از ژن‌های مخمر ز اکثارومیسه‌ها، یا کریم‌نخ‌سانه و یا مگس سرکه به ژن‌های اسلاف مشابه خود بازمی‌گردد. یک چنین ژنی، در تمامی جانورانی که حضور پیدا کند، نباید حتماً نقش واحدی را انجام دهد، اما وظایف آن‌ها همیشه مشابه یا هم‌ارز خواهند بود.

سازواره	بزرگی ژنوم (جفت‌های پایه×۱۰)	دی.ان.ای کدگذاری شده (% کل ژنوم سازواره)
۱. باکتری	۰/۰۰۴	۱۰۰
۲. مخمر (ساکارومیسس)	۰/۰۰۹	۷۰
۳. نخ‌سانه	۰/۰۹	۲۵
۴. پشه‌ی میوه	۱۸	۳۳
۵. صدف تزئین	۱۹/۰	۱/۵۴/۵
۶. انسان (هومو ساپینس)	۳/۵	۹/۲۷
۷. ماهی دودمزن (ریه‌آبششی)	۱۴۰/۰	۰/۴- ۱/۲
۸. گیاهان گلدار	۰/۲	۳۱
۹. گیاهان گلدار	۱۳۰	۰/۰۲

جدول ۱-۲: بزرگی ژنوم و مقدار دی.ان.ای.

منبع: مینارد اسمیت و زاتمنی (۱۹۹۵)

**پیدایش ژن جدید.** هم باکتری‌ها و هم قدیمی‌ترین اوکاریوت‌ها (آغازیان) ژنوم نسبتاً کوچکی دارند (به کادر ۱-۳ نگاه کنید). در نتیجه این پرسش مطرح می‌شود که از طریق کدام فرایند ژن جدیدی پدید آمده است؟ اغلب، این جریان از طریق دوتا شدن ژن موجود انجام می‌گیرد، به نحوی که ژن کپی در کنار ژن اصلی در کروموزوم نصب می‌شود. حتی

به مرور زمان ممکن است ژن جدید وظیفه‌ی دیگری را به عهده بگیرد؛ بنابراین ژن اصلی با کارکردِ تاکسونیِ خودش به نام «ژن اُرتولوگ<sup>۱</sup> یا ژن درست» نامیده می‌شود. به کمک ژن‌های اُرتولوگ می‌توان تاریخ کامل نوع‌بالش همه‌ی ژن‌ها را ردگیری کرد. ژن جدید که حالا در کنار ژن اصلی موجود است، با نام ژن شبیه (یا پارالوگ<sup>۲</sup>) نامیده می‌شود. بخش بزرگی از تنوع جانداران در طی تکامل نتیجه‌ی همین پیدایش ژن‌های پارالوگ هستند. گاهی از طریق دو تا سازی تنها یک ژن منفرد تحت تأثیر قرار نمی‌گیرد، بلکه یک کروموزوم و یا حتی ممکن است مجموع ژنوم کامل هم دو تا سازی شود، یعنی ممکن است تحت تأثیر قرار گیرد.

### نتیجه‌گیری

همان‌گونه که در این بخش شرح داده شد، همه‌ی رشته‌های زیست‌شناسی مدارک غیرقابل انکاری در تأیید تکامل ارائه می‌کنند. و یا همان‌طور که وراثت‌شناس پرآوازه، دوپژانسکی<sup>۳</sup>، به درستی بیان کرده است: «هیچ چیز در زیست‌شناسی بیرون از نور تکامل معنا پیدا نمی‌کند». در حقیقت برای واقعیت‌های توصیف و تشریح‌شده در این بخش نیز هیچ توضیح دیگری غیر از تکامل وجود ندارد.

شاید ایده‌ی تکامل به هیچ یک از بخش‌های زیست‌شناسی بیش‌تر از عرصه‌ی پیچیده‌ی «رده‌بندی» جانداران، روشنی نبخشیده است. به همین دلیل است که ما امروز می‌توانیم ظهور تدریجی سازواره‌های عالی گیاهان و جانوران را از اشکال ساده‌ی حیاتی با جزئیاتِ درخور توجهی توصیف کنیم. در بخش بعدی کتاب به این ظهور خواهیم پرداخت.

1. Ortholog      2. Paralog

۳. تئودوسیوس دوپژانسکی (Theodosius Dobzhansky)، جانورشناس روسی‌الصل که در ۲۵ ژانویه‌ی ۱۹۰۰ به دنیا آمد و در ۱۸ دسامبر ۱۹۷۵ چشم از جهان فرو بست. در ۱۹۳۶ در پاسادانای کالیفرنیا استاد دانشگاه شد. در سال ۱۹۴۰ پروژه‌ی تحقیقی مهمی راجع به پشه‌ی میوه انجام داد م.

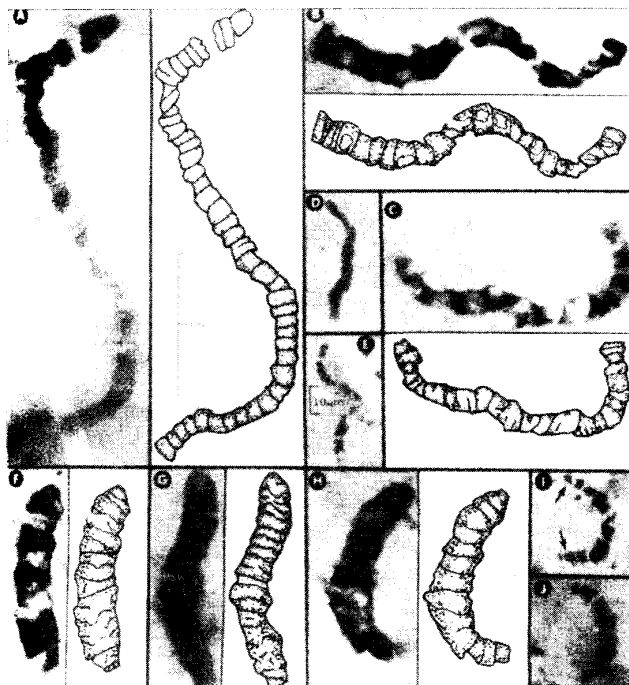


## فصل سوم

### ظهور جانداران

براساس نتایج پژوهش‌های ستاره‌شناسی و ژئوفیزیک، زمین در حدود ۴/۶ میلیارد سال پیش پدید آمده است. در آغاز، این سیاره‌ی جوان بسیار داغ که به شدت زیر تأثیر پرتوافشانی‌های خورشیدی و کیهانی قرار داشته، جای مناسبی برای حیات نبوده است. طبق برآوردهای اخترشناسان زمین حدود ۳/۸ میلیارد سال پیش به پیشواز زندگی شتافته است، و تقریباً در همین دوره‌ی زمانی نیز حیات پدید آمده است؛ اما این‌که حیات در آغاز به چه شکلی بوده است، هنوز بر ما روشن نیست. در این امر هیچ تردیدی نیست که حیات از به هم چسبیدگی درشت مولکول‌هایی که می‌توانستند مواد و انرژی را از مولکول‌های بی‌جان پیرامون خود و خورشید جذب کنند، پدید آمده است. البته این احتمال وجود دارد که حیات در مرحله‌ی اولیه چند بار پدید آمده باشد، اما در این باره هم چیزی بر ما معلوم نیست. اگر هم حیات چندین سرچشمه داشته باشد، اشکال دیگر آن بعداً از میان رفته‌اند، بدون آن‌که اثری از آن اشکال به‌جا مانده باشد. حیاتی که امروز ما روی زمین شاهد آن هستیم، از ساده‌ترین باکتری‌ها تا انسان، چنان‌که پیداست از یک منشأ منحصر به فرد سرچشمه گرفته است. این راه هم رمز ژنتیکی جانداران از جمله ساده‌ترین آن‌ها و هم بسیاری از صفات یاخته‌ها و ریزسازواره‌ها، از خود نشان می‌دهند. کهن‌ترین اشکال

سنگواره‌ای حیات را در میان لایه‌های سنگ‌هایی که در حدود ۳/۵ میلیارد سال قدمت دارند، کشف کرده‌اند. این فسیل‌های اولیه مشابه، و حتی درست مانند برخی باکتری‌های سبزآبی یا سیانوباکتری‌ها هستند که امروز هم وجود دارند (به تصویر ۱-۳ نگاه کنید).



تصویر ۱-۳: فسیل باکتری‌ها، کهن‌ترین اشکال حیات در حدود ۳/۵ میلیارد سال قدمت دارند، و تا به امروز هم تغییر چندانی در ظاهر آن پدید نیامده است. منبع: کپی با اجازه‌ی رسمی از جی. ویلیامز شُپف J. Williams Schopf

### سرچشمه‌ی حیات

آیا هنوز موضوع دیگری درباره‌ی پیدایش حیات باقی مانده که بشود راجع به آن چیزی نوشت؟ بعد از ۱۸۵۹ برخی از منتقدین داروین گفتند:

«این داروین شاید تکامل موجودات روی زمین را توانسته توضیح دهد، اما درباره‌ی چگونگی پدید آمدن خود حیات هیچ توضیحی نداده است. چگونه ممکن است ماده‌ی بی‌جان ناگهان دارای جان شود؟» در حقیقت این برای داروینیست‌ها سؤال دشواری بود، که از قرار معلوم ۶۰ سال پس از انتشار منشأ انواع قادر به پاسخ به آن نبودند. با این‌که داروین احتمال و گمان خود را درباره‌ی این موضوع (به سال ۱۸۵۹) در این جمله مطرح کرده بود: «همه‌ی شرایط برای پیدایش یک سازواره‌ی زنده ممکن است... در یک برکه‌ی گرم کوچک، که در آن همه‌ی نمک‌های آمونیاک و فسفر، نور، گرما و الکتریسیته جمع آمده باشند، به‌وجود بیاید». اما بعداً معلوم شد که مسئله به این سادگی‌ها هم که داروین تصور می‌کرده نبوده است.

### زیست‌سپهر<sup>۱</sup>

از آغاز پیدایش حیات، برهم‌کنش و تعامل پویایی بین جانداران و محیط بی‌جان آن‌ها، به‌ویژه با هوا، برقرار بوده است. زمین در دوران اولیه‌ی خود اتمسفری کم‌تر از امروز (یعنی عاری از اکسیژن) داشته، که به‌طور عمده از متان، مولکول‌های هیدروژن، آمونیاک و بخار آب تشکیل می‌شده. سیاره‌ی ما بعدها در اثر فعالیت جلبک‌های سبزآبی از اتمسفر اکسیژن‌دار برخوردار شد. همچنین سنگ آهک و دیگر سنگ‌ها تأثیرات موجودات زنده را بر روی محیط (مثلاً در شکل تپه‌های مرجانی) گواهی می‌دهند.

میان برهم‌کنش فعالیت موجودات زنده با محیط خود و واکنش محیط بی‌جان نسبت به آن‌ها غالباً حالت تعادل پایداری برقرار است. و همچنین روابط بین سازواره‌های گوناگون نیز به‌شدت روی زیست‌سپهر تأثیر می‌گذارند. تولید زیاد CO<sub>2</sub> در اثر رشد سریع شمار جمعیت حیوانات این

1. biosphere

امکان را پدید آورد تا گیاهان بتوانند CO<sub>2</sub> بیش‌تری را جذب کنند. اتمسفر پر اکسیژن پیش شرط لازم و تعیین‌کننده‌ای را برای تولید و تکثیر اعقاب پیچیده و عالی پروکاریوت‌ها - یعنی اوکاریوت‌ها (یا اوکاریوت‌ها) - فراهم ساخت. این رابطه و تأثیر متقابل گاهی به یک تعادل متوازن می‌انجامد که برخی از تکامل‌پژوهان «فرضیه‌ی گایا» را برای آن ارائه کرده‌اند که بر طبق آن جمادات و جانداران یک نظام متعادل و با برنامه‌ای را می‌سازند. اما دلایل و مدارک قانع‌کننده‌ای که نشان دهند واقعاً یک چنین «طرح و برنامه‌ای» وجود دارد، تاکنون به‌دست نیامده‌اند و اغلب تکامل‌پژوهان فرضیه‌ی گایا را رد می‌کنند. آن‌ها تعادل را بیش‌تر ناشی از این می‌دانند که جهان جانداران بسیار به موقع نسبت به دگرگونی‌های محیط بی‌جان که پیرامون آن‌ها را دربر گرفته است واکنش نشان می‌دهند، و محیط بی‌جان نیز به‌نوبه‌ی خود نسبت به جهان جانداران.

نخستین نگره‌ی جدی درباره‌ی منشأ حیات در دهه‌های نخست سده‌ی بیستم از جانب آپارین<sup>۱</sup> و هالدین<sup>۲</sup> مطرح شد. طی ۷۵ سال اخیر در رابطه با این موضوع آثار و مقالات بسیاری نوشته شده، و شش یا هفت نظریه‌ی رقیب هم درباره‌ی پیدایش حیات پیشنهاد شده است. البته تاکنون هنوز هیچ یک از این نظریه‌ها نتوانسته‌اند رضایت‌بخش باشند، اما امروز دیگر مسئله به‌دشواری آغاز سده‌ی بیستم به‌نظر نمی‌رسد. با حقانیت کامل می‌توان ادعا کرد که امروز برای پیدایش حیات از مواد بی‌جان سناریوی معقول و منطقی وجود دارد. برای درک نگره‌های گوناگون به دانش تخصصی زیست‌شیمی نیاز داریم. من نمی‌خواهم این کتاب را با چنین جزئیات و فرمول‌هایی بیش از اندازه سنگین کنم، و به همین دلیل خوانندگان را به آثار تخصصی در این زمینه ارجاع می‌دهم: (شوئف ۱۹۹۱، براک ۱۹۹۹، آپارین ۱۹۵۷، زویبی ۲۰۰۰).

1. Oparin      2. Haldane

نخستین پیشاهنگان حیات بر روی زمین باید دو مشکل بزرگ (و چند مشکل کوچک) را حل می‌کردند: نخست آن‌ها می‌بایست انرژی تأمین و جذب می‌کردند، دوم باید ماندسازی (تولیدمثل) می‌کردند. اتمسفر زمین در آن دوران عملاً عاری از اکسیژن بوده است. اما انرژی به صورت پرتوهای خورشیدی و البته به شکل سولفیدها در اقیانوس‌ها به وفور وجود داشته است. این‌گونه که این مقدمات نشان می‌دهند فرایند رشد مولکول‌های اولیه (پیش جانداران) و جذب انرژی توسط آن‌ها خیلی هم ناممکن نبوده است. حتی از جانب دانشمندان احتمالاتی بدین مضمون مطرح شده که سطح سنگ‌ها از لایه‌ی بسیار نازکی پوشیده بوده که در آن جریان‌ات متابولیستیک انجام می‌شده، به‌گونه‌ای که رشد می‌کرده‌اند، اما قادر به ماندسازی نبودند. یعنی ابداع فراگرد ماندسازی پیچیده‌تر و دشوارتر بوده است. امروز روشن شده است که وجود مولکول دی.ان.ای برای تکثیر و تولیدمثل [به‌جز بعضی از ویروس‌ها] ضروری است. اما اساساً دی.ان.ای چگونه توانسته این کارکرد را به‌دست آورد؟ برای پاسخ به این پرسش هنوز نظریه‌ی مناسبی وجود ندارد. برعکس، آر.ان.ای خاصیت آنزیمی دارد و در نتیجه این امکان بوده تا به خاطر این ویژگی مورد گزینش قرار گیرد؛ به این ترتیب وظیفه‌ی ماندسازی برای آر.ان.ای نباید کار دشواری بوده باشد. امروز اصل را بر این می‌گیرند که پیش از دی.ان.ای، آر.ان.ای وجود داشته است و از قرار معلوم سنتزهای پروتئینی در جهان آر.ان.ای انجام می‌گرفته‌اند، اما آن‌ها در بسیاری از جنبه‌ها به‌اندازه‌ی سنتزهایی که توسط دی.ان.ای ساخته می‌شدند، مؤثر نبوده‌اند. به‌رغم همه‌ی پیشرفت‌های نظری که در رابطه با موضوع منشأ حیات به آن نائل شده‌ایم، هنوز هم این یک واقعیت محض است که تاکنون هیچ‌کس موفق به تولید حیات در آزمایشگاه نشده است. برای این‌که نه تنها به یک اتمسفر بی‌اکسیژن نیاز است، بلکه احتمالاً شرایط نامتعارف دیگری هم لازم است (مثل حرارت ویژه، ترکیبات شیمیایی رسانگر) که

تا به حال نتوانسته‌ایم آن‌ها را بازسازی کنیم. این شرایط باید محیط آب‌گونه‌ای باشد و شاید به گرمای محیط دودکش‌های آتشفشانی کف اقیانوس‌ها. شاید هنوز لازم باشد سال‌های زیادی به آزمایشات خود ادامه دهیم، تا این‌که واقعاً در آزمایشگاه به پدیده‌ی جاننداری دست پیدا کنیم. البته پیدایش حیات، ممکن است به دلیل این‌که  $\frac{3}{8}$  میلیارد سال قبل انجام شده، خیلی هم بیش از اندازه مشکل نباشد، یعنی ظاهراً به مجرد این‌که شرایط مناسب و مستعد باشد، پدیده‌ی جاننداری به‌وجود می‌آید. متأسفانه ما فسیلی از ۳۰۰ میلیون سال فاصله‌ی زمانی بین  $\frac{3}{8}$  تا  $\frac{3}{5}$  میلیارد سال قبل در اختیار نداریم. قدیمی‌ترین سنگ‌های حاوی سنگواره‌ها  $\frac{3}{5}$  میلیارد سال عمر دارند، و سنگ‌های این دوران دنیای متنوعی از سنگواره‌های باکتری‌ها را در دل خود جا داده‌اند. اما این‌که پیشینیان آن‌ها طی ۳۰۰ میلیون سال به چه شکلی بوده‌اند، ما هیچ‌گونه آگاهی در این باره نداریم (و به دلیل این‌که از آن دوران سنگواره‌ای در دست نیست، احتمالاً شاید هرگز هم مطلع نشویم که آن موجودات آغازین به چه شکلی بوده‌اند).

## افزایش گونه‌گونی حیات

### پروکاریوت‌ها

حیات  $\frac{3}{8}$  میلیارد سال پیش، روی سیاره‌ی آبی‌رنگ ما پدیدار شد. نخستین موجودات زنده پروکاریوت (باکتری)‌ها بودند: ما با قدیمی‌ترین سنگواره‌های آن‌ها در دل سنگ‌هایی برخورد می‌کنیم که  $\frac{3}{5}$  میلیارد سال از عمرشان می‌گذرد. در طول سه‌میلیارد سال بعدی حیات بر روی زمین منحصراً از پروکاریوت‌ها تشکیل می‌شده است. پروکاریوت‌ها با موجودات عالی‌تر از خودشان یعنی اوکاریوت‌ها (سازواره‌هایی که در یاخته‌های خود دارای هسته بودند) در چند خصیصه تفاوت داشتند؛ بهترین توضیح در مورد این خواص، اشاره به

خصایص ویژه‌ی اوکاریوت‌ها است که پروکاریوت‌ها فاقد آن‌اند (به کادر ۳-۱ نگاه کنید). باکتری‌ها بسیار گوناگون‌اند از جمله با نام‌های جلبک‌های سبزی‌آبی، باکتری‌های گرام منفی و گرام مثبت، یا پوریوباکتری‌ها<sup>۱</sup> (باکتری‌های ارغوانی) یا آرچ‌باکتری‌ها (باکتری‌های عمده). دانشمندان در این باره که نسبت خویشاوندی بین آن‌ها به چه صورت باید باشد و چگونه باید آن را آرایه‌بندی کرد، هنوز همداستان نشده‌اند.

برای نبود این اتفاق نظر، دو دلیل مهم را می‌توان برشمرد. نخست در میان باکتری‌ها نه انواع بیولوژیکی وجود دارد - آن‌طور که در میان سایر جانوران - و نه تولیدمثل جنسی. آن‌ها ژن‌ها را بین خود معاوضه می‌کنند و بعضی مواقع حتی کل گروه ژن‌ها را از طریق مبادله می‌کنند که دانشمندان آن فرآشد را انتقال افقی نامیده‌اند. برحسب مثال یک باکتری ممکن است در مجموع به زیرگروه معینی مثل باکتری‌های گرام منفی تعلق داشته باشد، با وجود این ژن‌های ویژه‌ی زیرگروه دیگری را هم با خود داشته باشد. در نتیجه، این دشوار و گاهی حتی در بعضی موارد شاید کاملاً ناممکن باشد که در این‌جا هم رده‌بندی شجره‌نسی، همان‌طور که در بین اوکاریوت‌ها قابل ساخت است را بتوان ساخت. دوم این‌که متخصصان این رشته به مکتب‌های گوناگون رده‌شناسی (تاکسونومی) گرایش دارند، طبیعی است که اختلاف نظر وجود داشته باشد. رده‌بندی سنتی پروکاریوت‌ها از قاعده‌ی رایج و همیشگی تبعیت می‌کند، یعنی همه‌ی تاکسون‌ها را براساس اختلافات‌شان آرایه‌بندی می‌کنند. برعکس اینان، سایرین سیستم رده‌بندی هنینگ<sup>۲</sup> را به‌کار می‌گیرند که تاکسون‌ها را برحسب ترتیب نقاط انشعاب در شجره‌ی نسب طبقه‌بندی می‌کند.

1. Purpurbakterien = purpurbacteria

2. Henning

امروز بیش از ۳۰ تفاوت کلی میان پروکاریوت‌ها و اوکاریوت‌ها شناخته شده است. تفاوت‌های میان آرج باکتری‌ها و سایر باکتری‌ها در مقایسه با تفاوت‌های میان پروکاریوت‌ها و اوکاریوت‌ها نسبتاً ناچیز به نظر می‌رسند		
مشخصات	پروکاریوت‌ها	اوکاریوت‌ها(اوکاریوت‌ها)
اندازه‌ی یاخته هسته‌ی یاخته سیستم غشایی آندوپلاسمیک دی.ان.ای	کوچک تقریباً ۱ الی ۱۰ میکرون ندارند فقط کلتوتید(هم‌ارز هسته) ندارند(وجود ندارد)	بزرگ اکثراً بین ۱۰ الی ۱۰۰ میکرون دارند که با یک غشا پوشیده است دارای شبکه‌ی آندوپلاسمی و دستگاه گلژی
اندامک‌ها	غشا ندارند	در کروموزوم‌ها ترکیب شده است، با بیش از ۵۰٪ هیستون و یا پروتئین‌های دیگر معمولاً با اندامک‌هایی از قبیل میتوکندری‌ها، کلروپلاست‌ها و غیره
متابولیسم دیواره‌ی یاخته	به اشکال گوناگون در اوباکتری‌ها ساخته شده از پپتیدوگلیکانن	غالباً در پیوند با هوا از سلولز یا کیتین؛ در یاخته‌های جانوری فاقدند
تکثیر یا تولیدمثل	از طریق «شکافت دودویی» یاخته‌ها یا از طریق جوانه‌زدن	در یاخته‌های حیوانی و گیاهی از طریق چرخه‌ی جنسی یا میوز یا بارورسازی از طریق میتوز
تقسیم سلولی بازپیوست ژنتیکی	از طریق انتقال یک‌جانبه‌ی ژن	از طریق بازپیوست ژنتیکی در جریان میوز
تاژک‌ها	چرخشی، ساخته شده از پروتئین‌های فلاژلین	مژک‌های موج، ساخته شده از توپولین
دم‌زنش یاخته‌ی (یا تنفس یاخته‌ای)	در غشا انجام می‌گیرد	در میتوکندری‌ها صورت می‌گیرد
سازگاری با محیط عنصر تولیدمثل	بسیار زیاد اندواسپور و آگزواسپور	بسیار کم بسیار متنوع به تعداد تاکسون‌ها؛ از قبیل تلقیح و کیست‌سازی و غیره
اسپلیسوزوم‌ها پروکسی‌زوم‌ها هیدروگنوزوم‌ها	وجود ندارد	وجود دارند

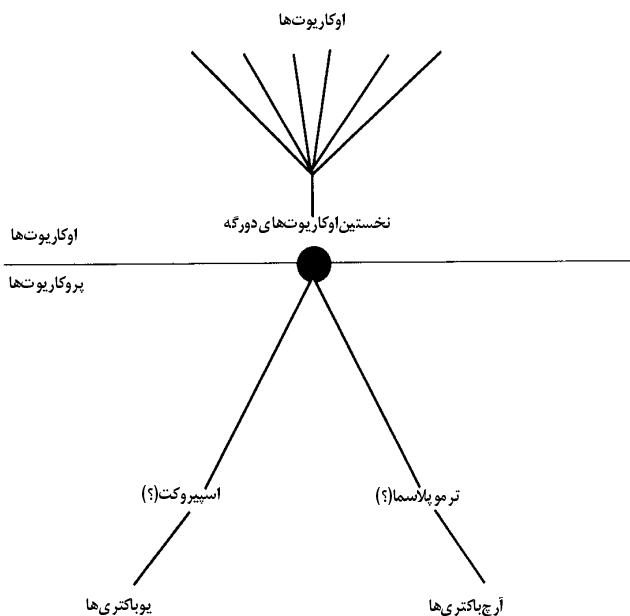
کادر ۳-۱: تفاوت بین پروکاریوت‌ها و اوکاریوت‌ها.

این بحث به‌ویژه رده‌بندی آرج باکتری‌ها را دربر می‌گیرد. باکتری‌های این گروه، که ووئس<sup>۱</sup> کاشف آن‌هاست، در بعضی از صفات به‌طور بارز از سایر باکتری‌ها متمایز می‌شوند، به‌ویژه با توجه به دیواره‌ی یاخته‌ای و ساخت ریبوزوم‌هاشان. اما آن‌ها در سایر خصوصیات کاملاً پروکاریوت

1. Woese



هستند. کوالیر اسمیت<sup>۱</sup>، یکی از متخصصان صاحب نظر در آرایه بندی باکتری ها، (۱۹۹۸)، آرچ باکتری ها را به عنوان یکی از چهار زیرگروه باکتری ها طبقه بندی می کند. طبق نظری تفاوت های آرچ باکتری ها نسبت به سه نوع دیگر بزرگ تر از اختلافات موجود بین گروه های آغازیان نیست. البته آن ها از لحاظ ساختار ریبوزوم ها و بعضی فروزه های دیگر با اوکاریوت ها مشترک اند. اما نخستین اوکاریوت ها از طریق هم زیستی<sup>۲</sup> میان یک آرچ باکتری و یک یوباکتری، که بعداً مشترکاً یک موجود دورگه (کیمر) را ساخته اند، به وجود آمده اند (به تصویر ۳-۲ نگاه کنید). علت



تصویر ۳-۲: یک مدل طراحی شده برای توضیح پیدایی نخستین اوکاریوت ها؛ در این طرح نشان داده می شود که چگونه اوکاریوت های اولیه به شکل دورگه ها مرکب از یک یوباکتری و یک آرچ باکتری تکامل یافته اند.

1. Cavalier Smith      2. Symbiosis

این‌که چرا تاکسون جدید اوکاریوت‌ها صفات آرچ‌باکتری‌ها و یوباکتری‌ها را در خود جمع آورده‌اند، باید در همین فرایند هم‌زیستی این دو جستجو کرد (به کادر ۱-۳ نگاه کنید).

به‌دشواری می‌توان تعیین کرد که کدام یک از یوباکتری‌ها در این فرایند تکاملی سهیم بوده و نقشی ایفا کرده‌اند. شاید اسپیروکت‌ها سهیم بوده باشند و مژک‌ها را ارائه کرده‌اند. لین مارگولیس<sup>۱</sup> تاکنون در میان ساده‌ترین آغازیان پنج ژنوم متفاوت از باکتری‌ها را شناسایی کرده است. نخستین سازواره‌های دورگه بی‌شک ژنوم‌های دیگری را هم از طریق «انتقال یک‌جانبه‌ی ژن‌ها» کسب کرده‌اند. البته به این خاطر که از یک‌سو این انتقال‌ها بسیار زیاد انجام گرفته‌اند، و از دیگر سو به این دلیل که پروکاریوت‌هایی مانند یوباکتری‌ها و آرچ‌باکتری‌ها فاصله‌ی خویشاوندی دوری با هم دارند، بازسازی مسیر تکاملی نوع‌بالش پروکاریوت‌ها امر بسیار دشواری است.

با کمال حقانیت می‌توان گفت پیدایش اوکاریوت‌ها مهم‌ترین رویداد در تمام تاریخ حیات سیاره‌ی خاکی ما بوده است. آن‌ها بودند که پیدایی و تکامل همه‌ی سازواره‌های عالی و پیچیده‌تر، مثل گیاهان، قارچ‌ها و جانوران را ممکن ساخته‌اند. یاخته‌هایی با یک هسته‌ی سلولی، توانایی تولیدمثل، میوز یا تقسیم کاهش‌ی و تمامی فروزه‌های دیگر پرسلولی‌های متکامل‌تر، دستاوردهایی هستند که در نزد فرزندان نخستین اوکاریوت‌ها تکامل یافته‌اند.

پس از این‌که اوکاریوت‌ها به‌وجود آمدند، هنوز پروکاریوت‌ها با تنوع زیادشان به حیات خود ادامه می‌دادند، و به این دلیل که آن‌ها یا از زواید آلی تغذیه می‌کنند یا زندگی انگلی دارند، احتمالاً شمارشان باز هم بیش‌تر افزایش یافته است. طبق برخی از محاسبات زیست‌توده‌ی<sup>۲</sup>

1. Lynn Margulis

2. Biomasse=biomass

پروکاریوت‌های کره‌ی خاکی روی هم با مجموع اوکاریوت‌ها برابری می‌کند.

باکتری‌ها صفات مشترک زیادی دارند، که توسط آن‌ها از اوکاریوت‌ها، یعنی سازواره‌های «عالی‌تر»، متمایز می‌شوند (به کادر ۱-۳ نگاه کنید): هسته‌ی یاخته‌ای ندارند؛ دی.ان.ای در گونوفور<sup>۱</sup>ها جای دارند؛ کروموزوم‌هاشان از پوشش پروتئینی برخوردار نیستند؛ تولیدمثل نمی‌کنند؛ تکثیر آن‌ها یا از راه تقسیم ساده‌ی سلولی یا از طریق جوانه‌زدن صورت می‌گیرد، اما بدون انجام مراحل میتوز یا میوز؛ تاژک‌های باکتریایی آن‌ها از پروتئین فلاژلین با آرایش مارپیچی چند رشته‌ای ساخته شده است؛ معمولاً ریزیاخته هستند با قطر تقریبی ۱-۱۰ میکرون، گاهی به شکل توده‌ی چندیاخته‌ای هستند؛ بدون اندامک‌هایی پوشیده از غشا (مثل میتوکندری‌ها و غیره) در یاخته‌هاشان.

در این باره که چگونه دنیای متنوع پروکاریوت‌ها را باید آرایه‌بندی کرد، دانشمندان نظرات گوناگونی دارند و هنوز به اتفاق نظر دست نیافته‌اند. برای نمونه هستند جنس‌هایی که با شرایط محیطی بسیار حاد از قبیل چشمه‌های داغ کف اقیانوس‌ها یا با چشمه‌های گوگرددار یا با آب‌های شور دریاچه‌های آب نمک سازگار شده‌اند، در عین حال جنس‌های دیگری هم وجود دارند که در جاهای معمولی مثلاً در آب دریاها و دریاچه‌های آب شیرین زندگی می‌کنند، که هر دو جنس جزو زیرگروه‌های آرچ‌باکتری‌ها محسوب می‌شوند.

قدیمی‌ترین پروکاریوت‌های سنگواره‌ای (از دوران ۳/۵ میلیارد سال پیش) سیانوباکتری‌ها بودند (به تصویر ۱-۳ نگاه کنید). پدیده‌ی بسیار جالب در این گروه تغییرناپذیری ریخت‌شناختی آن‌ها است. تقریباً یک‌سوم فسیل‌های پروکاریوت‌های آغازین از نظر ریخت‌شناسی از انواع

1. Gonophore

زنده‌ی امروز بازشناخته نمی‌شوند، و تقریباً همه‌ی آن‌ها را جزو جنس‌های امروزی می‌توان آرایه‌بندی کرد. این دگرش‌ناپذیری ریخت‌شناختی می‌تواند دلایل گوناگونی داشته باشد. باکتری‌ها به شیوه‌ی غیرجنسی تولیدمثل می‌کنند، جمعیت آن‌ها بسیار عظیم است و می‌توانند در شرایط بسیار گوناگون و در عین حال در محیط‌های غیرقابل تحمل زندگی کنند. این‌ها همه می‌توانند در رکود ریخت‌شناختی آن‌ها نقش خود را ایفا کرده باشند.

### اوکاریوت‌ها

تقریباً پس از یک‌میلیارد سال حاکمیت مطلق باکتری‌ها بر سیاره‌ی آبی ما، شاید اساسی‌ترین حادثه‌ی تاریخ حیات پیدایی اوکاریوت‌ها بوده است. اوکاریوت‌ها از بسیاری جنبه‌ها با پروکاریوت‌ها تفاوت دارند، زیرا که آن‌ها دارای هسته‌ای هستند که با غشا احاطه شده است و دارای کروموزوم‌های مجزا می‌باشند. ساخت نخستین اوکاریوت‌ها گام مهمی در فرایند تکامل بوده است. چنان‌که پیداست از طریق هم‌زیستی بین یک آرچ‌باکتری و یک یوباکتری، دوره‌ی آغازین به‌وجود آمده است، که نخستین اوکاریوت‌ها از این دوره‌های آغازین پدید آمده‌اند (به تصویر ۳-۲ نگاه کنید). مارگولیس و همکارانش در سال ۲۰۰۰ اعلام کردند: این تاریخچه‌ی پیدایش را می‌توان اساس قرار داد، چون در ژنوم اوکاریوت‌ها از سازه‌های هردو گروه این باکتری‌ها وجود دارند. در طی هزاره‌های بعدی این یاخته‌های اوکاریوتیک جدید هم‌زیستان متعددی را به‌شکل اندامک‌ها در یاخته‌هاشان پذیرا شدند، مثل میتوکندری‌ها در یاخته‌های جانوری و کلروپلاست‌ها در یاخته‌های گیاهی. احتمالاً این اندامک‌ها یکی یکی وارد یاخته‌های اوکاریوت‌ها شده‌اند، به دلیل این‌که امروز هنوز اوکاریوت‌های ساده‌ای وجود دارند که فاقد میتوکندری یا دیگر اندامک‌ها هستند. دانش بشری تا به امروز در این باره که هسته‌ی یاخته‌ها چگونه ایجاد شده است،

که کروموزوم‌های پوشیده در غشا در آن جای گرفته‌اند، پاسخی نداده است. در پیدایش و منشأ هسته‌ها ظاهراً هم‌زیستی نقشی نداشته است. میتوکندری‌ها از زیرگروه آلفای پیش‌باکتری‌ها<sup>۱</sup> مشتق شده‌اند؛ برعکس، کلروپلاست‌های موجود در یاخته‌های گیاهان از سیانوباکتری‌ها سرچشمه گرفته‌اند. این‌که به چه ترتیبی اندامک‌های نخستین اوکاریوت‌ها شکل گرفته‌اند و این‌که چگونه هسته‌ی یاخته‌های خود را شکل داده‌اند، هنوز هم مانند گذشته بین دانشمندان مورد نزاع است. یکی از نظریه‌ها درباره‌ی پیدایش هسته‌ی یاخته‌ای توسط مارتین<sup>۲</sup> و مولر<sup>۳</sup> (در سال ۱۹۹۸) ارائه شد که خیلی هم سروصدا کرد؛ پیش از آن‌که این نگره را بتوان به عنوان توضیح منطقی مورد توجه قرار داد، نیاز به بازسنجی‌ها و بررسی‌های دقیق دیگری دارد.

**آغازیان.** از نخستین اوکاریوت‌ها سنگواره‌های بسیار اندکی به جا مانده است. اما اخیراً سنگ‌هایی با قدمت ۲/۷ میلیارد سال به دست آورده‌اند که در آن‌ها لیبید یافته‌اند، که لیبید خود یک محصول فرعی ناشی از متابولیسم اوکاریوتیک است. یعنی چنان‌که پیداست سرمنشأ اوکاریوت‌ها به دوره‌های بسیار کهن‌تری از آن‌چه که پیش از این پنداشته می‌شد، می‌رسد. البته هنوز به‌کلی نمی‌توان متستی دانست که این مولکول‌ها از لایه‌های جوان‌تر زمین (یا زمین‌شناختی) به دست آمده‌اند؛ ولی اکثر زمین‌شناسان این احتمال را ناممکن می‌دانند. تقریباً درست در همین دوران میزان اکسیژن آزاد در اتمسفر زمین فزونی گرفته، و آشکارا در تکامل اوکاریوت‌ها نقش قطعی را ایفا کرده است. آزمایشات و پژوهش‌هایی که به کمک ساعت مولکولی انجام گرفته‌اند نیز به سود پیدایش زود هنگام اوکاریوت‌ها گواهی می‌دهند. نخستین سازواره‌ها از این قماش از یاخته‌های هسته‌دار با یا بدون اندامک‌ها- تشکیل می‌شدند، و

1. Proteobakterien      2. Martin      3. Müller

گرچه اوکاریوت‌های تک‌یاخته یک گروه بسیار متنوع و نامتجانسی هستند، معمولاً در زبان علمی به‌طور خلاصه آغازیان نامیده می‌شوند. با این حال آن‌ها را به چند سلسله نیز تقسیم‌بندی کردند (پروتوزوا، کمنیستا<sup>۱</sup> و غیره)، و حتی ساده‌ترین نمایندگان تاکسون‌های عالی‌تر گیاهان، قارچ‌ها و جانوران- نیز تک‌سلولی هستند. بعضی از آغازیان که امروز در یاخته‌هاشان دیگر هیچ اندامکی ندارند، از قرار معلوم آن‌ها را بعداً از دست داده‌اند.

پس از آن‌که اوکاریوت‌ها در ۲/۷ میلیارد سال پیش به‌وجود آمدند، به نحو چشمگیری از نظر شکل متنوع شدند. این‌که آغازیان از چه تنوع بالایی برخوردار بوده‌اند، زمانی آشکار شد که مارگولیس و شوارتس<sup>۲</sup> (۱۹۹۸) آغازیان را به ۳۶ شاخه تقسیم کردند، و نشان دادند که آن‌ها از نظر ریخت‌شناسی از چه تنوعی برخوردارند. از جمله‌ی آن‌ها آمیب‌ها، میکروسپوریدها<sup>۳</sup>، کپک‌های مخاطی<sup>۴</sup>، دینوفلاژلات<sup>۵</sup>‌ها، مژکداران (سیلیات‌ها<sup>۶</sup>)، هاگداران<sup>۷</sup>، کریپتوموناد<sup>۸</sup>‌ها، تازکداران (فلاژلات‌ها<sup>۹</sup>)، گزانتوفیت‌ها<sup>۱۰</sup>، دیاتومه‌ها، جلبک‌های قهوه‌ای (که بعضی از آن‌ها چندیاخته‌ای هستند)، جلبک‌های قرمز، جلبک‌های سبز، میکسوسپورئا (یا هاگزیان) اُمیکوت‌ها، رادیولاری<sup>۱۱</sup> و تقریباً ۲۰ شاخه‌ی کم‌تر شناخته‌شده‌ی دیگر هم جزو آن‌ها به‌شمار می‌آیند. اما ناکافی بودن دانش ما درباره‌ی روابط خویشاوندی اوکاریوت‌های تک‌یاخته خود را در این‌جا نشان می‌دهد که آغازیان را به ۸۰ شاخه تقسیم می‌کنند. از سوی دیگر تاکسون آغازیان را به دلیل تنوع زیادشان دیگر به عنوان یک تاکسون به رسمیت نمی‌شناسند. دلیل این امر که ما هنوز از رده‌بندی آغازیان فاصله‌ی زیادی داریم، بسیار روشن است؛ برای ساختن آن ناگزیریم

- 
1. Cnemista      2. Schwartz      3. Mikrosporidia  
 4. Schleimpilz=slimemold      5. Dinoflagellat      6. Cilia      7. Sporozoa  
 8. Cryptomonad      9. Flagellat      10. Xanthophyta      11. Radiolaria

هرچه بیش‌تر روش‌های زیست‌شناختی مولکولی را در ابعاد بسیار وسیعی به‌کار بگیریم.

کهن‌ترین فسیل‌های اوکاریوت‌های تک‌یاخته‌ای (آغازیان و جلبک‌ها) به ۱/۷ میلیارد سال پیش مربوط می‌شوند؛ اما به کمک روش‌های گوناگون پژوهشی و مقایسه‌ای می‌توانیم نتیجه‌گیری کنیم که آن‌ها در واقعیت باز هم یک میلیارد سال جلوتر از این تاریخ به‌وجود آمده‌اند. در دوره‌ی زمانی بین ۱/۷ میلیارد سال تا ۹۰۰ میلیون سال پیش، تا جایی که اطلاعات و آگاهی‌های مبتنی بر سنگواره‌ها به ما اجازه می‌دهند، نخستین اوکاریوت‌ها تنوع بسیار کمی پیدا کرده بودند، اما بعداً فرایند چندریختی شدن آن‌ها به سرعت فزونی گرفته، به‌طوری‌که در دوران کامبرین با افزایش شدید تنوع و گوناگونی ریز سنگواره‌های آغازیان روبه‌رو می‌شویم.

**پرسلولی‌ها.** پرسلولی‌ها در جریان تکامل بارها به‌وجود آمده‌اند. در میان باکتری‌ها پیش‌گونه‌های چندیاخته‌ای بسیاری وجود دارند. نخستین گام درجهت پرسلولی شدن به هم پیوستن و تجمع یافتن و بزرگ شدن آشکار تک‌یاخته‌ها بوده است، همان‌گونه که این فرآیند را در بین بیش از ده دوازده گروه از آغازیان تک‌سلولی، مثل جلبک‌ها و قارچ‌ها، شاهدیم. قاعدتاً این به هم چسبیدگی موجب می‌شود تا در میان این یاخته‌های روی هم انباشته شده، تقسیم کار صورت گیرد و سرانجام این فرآیند به تشکیل یک پرسلولی واقعی می‌انجامد.

نخستین اوکاریوت‌ها از یک تک‌یاخته ساخته شده بودند. حتی آغازیان زمان درازی تا همین چندی پیش به عنوان اوکاریوت‌های تک‌یاخته تعریف و شناخته می‌شدند. اما همان‌گونه که معلوم شد، در میان تک‌یاخته‌ای‌ها گیاهان تک‌یاخته‌ای (جلبک‌های سبز)، جانوران تک‌یاخته (پروتوزواها) پیش‌زیان و قارچ‌های تک‌یاخته‌ای نیز وجود دارند؛ یعنی تک‌یاخته‌ای‌ها تنها به اوکاریوت‌ها محدود نمی‌شوند. به‌علاوه، به این

گروه از تاکسون‌ها که عمدتاً تک‌یاخته‌ای هستند، بعضی از گونه‌های پرسلولی مانند جلبک‌های قهوه‌ای (فائوفیتا<sup>۱</sup>) و جلبک‌های قرمز (رودوفیتا<sup>۲</sup>) نیز تعلق می‌گیرند. کلان‌کیسه‌ها<sup>۳</sup> یا درشت‌کیسه‌ها که طول‌شان به بیش از صد متر می‌رسد، نیز خود یکی از آغازیان به‌شمار می‌آیند. این‌ها در واقع بعضی از اشکال پریاختگان می‌باشند که در بین تک‌سلولی‌ها فراوان هستند. حتی در برخی موارد باکتری‌ها گاهی در توده‌های سلولی انبوه گرد هم جمع می‌شوند. این جریان در اوج خود به سه سلسله‌ی سازواره‌های پرسلولی انجامید: گیاهان (گیاهان پریاخته<sup>۴</sup>)، قارچ‌ها و جانوران (پریاخته). نظام قدیم رده‌بندی در میان تک‌یاخته‌ای‌ها سه گروه را می‌شناخت: گیاهان تک‌یاخته (جلبک‌ها)، قارچ‌ها و جانوران (پیش‌زی یا پروتوزها)، اما امروزه همه‌ی تک‌یاخته‌ای‌ها را زیر عنوان آغازیان طبقه‌بندی می‌کنند.

### تاریخ کامل تکامل جانوران

چگونگی بازسازی نوع‌بالش یا سیر تکاملی گونه‌ها از دیرباز مورد اختلاف دانشمندان بود. در سده‌ی هیجدهم، پیش از تدوین و بیان نظریه‌ی تکامل، گویه در نگره‌ی نردبان طبیعت آن‌ها را در چهار شاخه تقسیم‌بندی کرده بود: مهره‌داران، نرم‌تنان، بندپایان و شعاعیان (به فصل دوم مراجعه کنید). اما دانشمندان به‌زودی دریافتند که شعاعیان یک شاخه‌ی غیرواقعی بوده است، و آن‌ها در واقع جزو کیسه‌تنان و خارپوستان<sup>۵</sup> هستند، یعنی درحقیقت یک مقوله‌ی ساختگی بود؛ و به همین نحو سایر شاخه‌هایی که توسط وی تعیین شده بودند گام‌به‌گام به شکل دیگری رده‌بندی شدند. سرانجام جانوران پریاخته را بین ۳۰ الی ۳۵ «شاخه‌ی مجزا زینه‌بندی کردند، این سخن بدین معنا است که آن‌ها

1. Phaeophyta      2. Rhodophyta      3. Macrocystis      4. Metaphyta  
5. Echinodermata



را در گروه‌های عالی‌تری مانند اسفنج‌ها، کیسه‌تنان، خارپوستان، بندپایان، کرم‌های حلقوی، نرم‌تنان، پهن‌کرم‌ها، طنابداران و تعدادی شاخه‌های کوچک‌تر، تقسیم‌بندی کردند. همه‌ی آن‌ها کمابیش با شکاف‌ها و فاصله‌های مشخصی از هم متمایز می‌شوند. پس از ۱۸۵۹ این دیگر جزو وظایف تکامل‌پژوهان بود که روابط خویشاوندی بین شاخه‌ها را مورد بررسی قرار داده و مشخص کنند که چگونه می‌توان هرکدام از آن‌ها را به یک شجره‌نسب واحدی منتسب کرد. تحقیق درباره‌ی این‌که نخستین جانوران پریاخته چه شکلی داشتند، و این‌که کدام تاکسون‌های عالی‌تر نتیجه‌ی گروه‌های باز هم عالی‌تری هستند، نیز به تکامل‌پژوهان واگذار شد. دانشمندان متخصص در عرصه‌ی نوع‌بالش یا سیر تکاملی گونه‌ها از دهه‌ی شصت سده‌ی نوزدهم با جدیت تمام به این تحقیقات پرداخته‌اند. امروز خطوط کلی تکامل جانوران شناخته شده است، اما جزئیات بسیاری هنوز هم چون گذشته بین دانشمندان مورد اختلاف است. مفیدترین تقسیم‌بندی به‌طور آشکارا بر اصول طبقه‌بندی داروینیستی متداول استوار است. گروه‌های سیستماتیک (تاکسون‌ها) نه برحسب نقاط انشعاب، بلکه براساس همانندی‌ها و تشابهات آن‌ها مرزبندی می‌شوند. تقریباً همه‌ی این شاخه‌های جانوری در پایان پرکامبرین و آغاز کامبرین، یعنی حدود ۵۶۵ تا ۵۳۰ میلیون سال پیش، در اشکال کاملاً متکامل ظاهر می‌شوند. هنوز سنگواره‌ای یافت نشده که بین این شاخه‌ها واقع شده باشد، امروز نیز چنین اشکال بینابینی وجود ندارند. یعنی این‌طور به نظر می‌رسد که شاخه‌ها با شکاف‌های غیرقابل عبوری از هم جدا هستند. اما چگونه می‌توان این شکاف‌ها را توضیح داد و چگونه می‌شود آن‌ها را پر کرد؟ من یک توضیح غیرقطعی موقتی را در زیر ارائه خواهم داد. از آن‌جا که نخستین جانوران هیچ سنگواره‌ای از خود به جای

۱. Plattwürm = flatworm. (شاخه‌ی پلاتی هلمیتس Platyhelminthes که شامل نوارکرم‌ها و غیره می‌شود.

نگذاشته‌اند، می‌باید تاریخ تکامل آن‌ها را از طریق تحقیق روی اعقاب زنده‌ی آن‌ها، بازسازی کرد. مقایسه‌ی دقیق ریخت‌شناختی بی‌مهرگان و پژوهش‌های مقایسه‌ای انجام شده روی تکوین جنین آن‌ها پس از یک‌صد سال به یک شجره‌نسب جانوری نسبتاً درست و قانع‌کننده‌ای انجامیده است. اما روابط خویشاوندی بین شاخه‌های فرعی‌تر هم چون گذشته مشخص نیست، و نیز در بعضی از مسائل بنیادین هنوز اتفاق نظر دست نداده است. زمان درازی به‌نظر می‌آید که تشابهات میان این شاخه‌ها، تکامل موازی، تخصصی شدن اندام‌ها، تکامل موزائیکی، فقدان خصایص مهم و دیگر پدیده‌های تکاملی، از هرگونه پیشرفتی جلوگیری می‌کند. اما از زمانی که دانشمندان در کنار مدارک ریخت‌شناختی، مشخصات مولکولی<sup>۱</sup> را هم در نظر گرفتند، این مشکل برطرف شد.

وقتی دانشمندان دریافتند که مولکول‌های سازنده‌ی ژن‌ها نیز مانند خصایص ریخت‌شناختی تکامل یافته و سیر تکاملی خاص خود را طی می‌کنند، امیدها فزونی گرفت که به‌زودی شجره‌نسب مشخص همه‌ی سازواره‌ها را می‌توان به‌دقت ترسیم کرد؛ قرار بود که هرگاه نتایج بررسی‌های ریخت‌شناختی کاملاً روشن نبودند، نتایج پژوهش‌ها و آزمایشات زیست‌شناسی مولکولی به موضوع پرتوافشانی کنند. اما متأسفانه به‌مرور روشن شد که مسئله به این سادگی‌ها هم که پنداشته می‌شد نبوده است، زیرا چنین برداشت‌هایی پدیده‌ی تکامل موزائیکی را نادیده می‌گیرد. در توضیح تکامل موزائیکی باید گفت: هر یک از سازه‌های ژنوتیپ (یعنی ژن‌ها) می‌تواند تا حدودی مستقل از سایر سازه‌ها به تکامل خود ادامه دهد. بررسی‌ها و تحقیقاتی که برپایه‌ی بازسازی جریان تکامل مولکول‌های معینی صورت گرفته غالباً به نتایجی

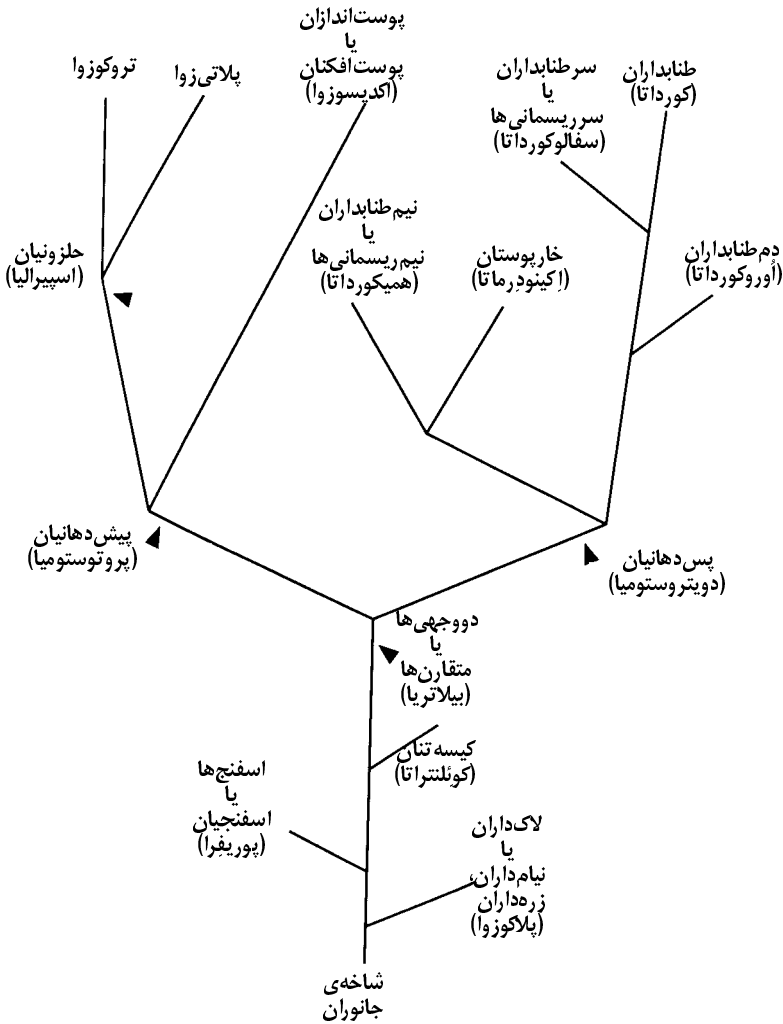
1. molekularbiologische Merkmale = molecular characters

انجامیده که با دلایل و اسناد ریخت‌شناختی و دیگر ادله به تناقض آشکاری افتاده است. در این جا صحبت بر سر مولکول‌های آر.ان.ای. ریبوزوم و دی.ان.ای میتوکندری‌ها است که برای نخستین بار در چنین تحلیل‌هایی به کار رفته‌اند. اما متأسفانه درست همین مولکول‌ها در جریان تکامل غالباً مسیر خاص خود را طی کرده‌اند. شجره‌نسب‌های ویژه‌ای که براساس 18S-RNA<sup>۱</sup> ساخته شده‌اند نشان می‌دهند که سازندگان آن‌ها غالباً به خطا رفته‌اند. اما چنین عدم موفقیت‌های هرازگاهی از ارزش والای نتایج تحقیقات و آزمایشات زیست‌شناسی مولکولی هیچ نمی‌کاهد. در همه‌ی تحلیل‌های زیست‌شناسی مولکولی نوین نتیجه‌گیری‌ها بر آزمایش و بررسی چندین مولکول، از جمله‌ی آن‌ها به ژن‌های درون‌هسته‌ای یاخته استوار هستند. به کمک اطلاعات نوین که برپایه‌ی دستاوردهای متقن ریخت‌شناسی و زیست‌شناسی مولکولی استوار هستند، امروز می‌توانیم تاریخ کاملی از تکامل جانوران را بسازیم (به تصویر ۳-۳). و با اطمینان بالایی می‌توانیم پیش‌گویی کنیم، که طی ۱۵ سال آینده عملاً درباره‌ی تاریخ تکامل حیوانات هم به اتفاق نظر دست خواهیم یافت. حتی هم‌اکنون شاخه‌های اندکی باقی مانده‌اند که جایگاه آن‌ها هنوز کاملاً مشخص نشده است.

#### از نخستین جانداران تا متقارن‌ها

ساده‌ترین جانور پرسلولی که امروز هم وجود دارد تریکوپلاکس (یا پلاکوزوا)<sup>۲</sup> نام دارد. این جانور آبزی است که اساساً تنها از یک لایه‌ی یاخته‌ای در بخش شکم و پشت تشکیل شده است. او از طریق «زیاتازک‌ها» تکثیر می‌شود. در مرحله‌ی بعدی و عالی‌تر تکامل،

۱. یعنی براساس تفاوت‌های بین ۱۸ جایگاه (Logus) کدی پروتئینی ژن‌ها بر روی کروموزوم‌ها م.



تصویر ۳-۳: شجره‌نسب یا تاریخچه‌ی تکاملی محتمل گروه‌های بزرگ جانوران. مربوط به شاخه‌ی پزُتوستومیا (Protostomia) در متن کتاب. برخی از گروه‌های موقتی و غیرقطعی که در این جا آورده‌ایم، از جانب بعضی از دانشمندان هنوز مورد قبول نیست.

اسفنج‌ها (از شاخه‌ی پُریفرا) قرار دارند که به نظر می‌رسد نیاکان آغازی<sup>۱</sup> آن‌ها کوانومونادها باشند. تحلیل‌های زیست‌شناسی مولکولی این احتمال را مطرح می‌کنند که کیسه‌تنان (سلانترات<sup>۲</sup>ها) که مرحله‌ی بعدی تکامل را نمایندگی می‌کنند، از اسفنج‌ها اشتقاق یافته‌اند. لیکن این احتمال هم هست که از اسفنج‌ها مشتق نشده، بلکه مستقلاً از سایر گروه‌های آغازیان به وجود آمده باشند. هردو شاخه‌ی کیسه‌تنان بدنشان شعاعی است. جنین آن‌ها (دیپلوبلاستیک<sup>۳</sup>) دارای دو لایه‌ی زایا است: یعنی آن‌ها از دو لایه‌ی یاخته، اکتودرم و انتودرم، تشکیل شده‌اند. هم‌هی جانوران پریاخته‌ی دیگر را متقارن می‌نامند: بدن آن‌ها از دو طرف ساخته شده‌اند و دارای لایه‌ی یاخته‌ای سومی به نام مزودرم می‌باشند؛ یعنی آن‌ها دارای سه لایه‌ی زایا هستند.

#### تکامل متقارن‌ها

دانشمندان درباره‌ی روابط خویشاوندی میان شاخه‌های متقارن‌ها بیش از یک‌صد سال منازعه کردند. پیش از این‌که روش تحلیل زیست‌شناسی مولکولی مورد پذیرش آنان قرار گیرد، این‌که کدام طبقه‌بندی را مرجح بدانند، منحصراً به این بستگی داشت که چه اهمیتی را برای کدام یک از مشخصات ریخت‌شناختی قائل می‌شدند. طی سالیان دراز مهم‌ترین صفت البته به خطا بود یا نبود سلوم<sup>۴</sup> شناخته می‌شد. از این‌رو پهن‌کرم‌ها، که دارای حفره‌ی بدنی نیستند، نخستین گروه متقارن‌ها به‌شمار می‌آمدند. براساس این نظریه، گروه‌های گوناگون متقارن‌های اولیه بعداً از آن‌ها منشعب شده‌اند. این رده‌بندی را امروز هم به رسمیت می‌شناسند، اما این نظر هم هست که پهن‌کرم‌ها خودشان یک گروه اشتقاق یافته‌اند که حفره‌ی بدنی و آنوس (مخرج) خود را بعداً از دست داده‌اند، که این نظریه

1. protistan ancestors

2. Coelenteraten

3. Diploblastic

4. Coelom

به مرور طرفداران بیش‌تری در میان دانشمندان پیدا می‌کند.

**حفره‌ی بدنی.** بدن کهن‌ترین متقارن‌ها منحصراً از مواد نرم تشکیل می‌شده است. آن‌ها در کف دریاها و دریاچه‌ها می‌خزیده‌اند. متقارن‌های دیگری که گروه‌های منشعب شده از آن‌ها هستند، نه تنها برای حفظ خود می‌توانند زیر خاک فرو بروند، بلکه همچنین می‌توانند در این محیط نیز از منابع غذایی غنی و موجود استفاده کنند. از طریق انقباض موجی یک لایه‌ی عضلانی نیرومند در لایه‌ی میانی (مزودرم) از میان ماده‌ی نرم خودشان را به جلو می‌کشند. این نحوه‌ی حرکت، به این علت ممکن شد که عضلات جداره‌ی بدن فشار نیرومندی را به مایع درون حفره‌ی بدن وارد می‌سازند. در بعضی از شاخه‌های جانوران خویشاوند آن‌ها خون میان‌بافتی جایگزین مایع مورد نیاز برای حرکت می‌شود. سایر شاخه‌ها دارای حفره‌های ویژه‌ی آکنده از مایع هستند که با نام سلوم (حفره) خوانده می‌شوند. نظام هیدرواستاتیک متشکل از عضلات دیواره‌ی تن و حفره استحکام لازم را برای حرکت موجی به وجود می‌آورند.

**پروتوستومیا (پیش‌دهانیان) و دویتروستومیا (پس‌دهانیان).** گام بعدی در تکامل عالی‌تر جانوران اشتقاق متقارن‌ها به دو خط تکاملی پیش‌دهانیان و پس‌دهانیان بود. در نزد پیش‌دهانیان بلاستوپور (دهان اولیه)<sup>۱</sup> سوارخ یا دهانه‌ی حفره‌ی بلاستولا در مرحله‌ی گاسترولا از مراحل رشد جنین- تکامل یافت که در مرحله‌ی بلوغ جانور به گشوده شدن دهان می‌انجامد، و آنوس (مخرج) در انتهای کیسه‌ی گاسترولا از نو شکل گرفت. از سوی دیگر، در نزد دویتروستومیا یک دهان دائمی و نهایی گشوده شد و (دهان اولیه) به مقعد تبدیل شد (به کادر ۲-۳ نگاه کنید). به‌علاوه این دو شاخه‌ی جانوری در ساخت حفره‌ی بدنی نیز از یکدیگر متمایز می‌شوند. تقسیم شدن آغازیان به دو گروه پیش‌دهانیان و

1. Blastopore

پس دهانیان یکی از اساسی ترین رده بندی های میان جانداران به شمار می آید.

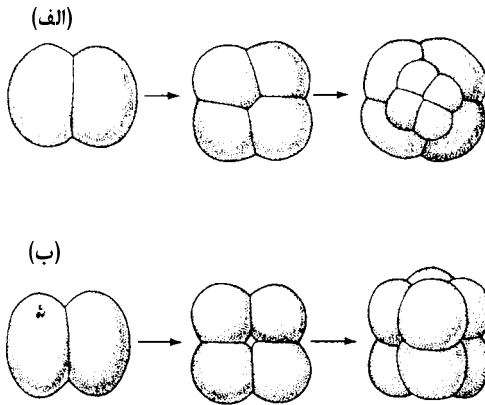
پس دهانیان	پیش دهانیان	خصیصه
دیرتر شکل می گیرد	به دهان حیوان بالغ تبدیل می شود	دهان اولیه یا رویان سوراخ (بلاستوپور)
از رویان سوراخ به وجود می آید	دیرتر ایجاد می شود	مخرج
همواره به شکل شعاعی	غالباً به شکل حلزونی	تقسیم سلولی
		تخمک بارور شده
از پیش تعیین نشده	از پیش تعیین شده	تکامل
با مژک های رو به بالا	در صورتی که باشند با مژک های راه راه رو به پایین	لاروها

کادر ۲-۳: تفاوت های میان پیش دهانیان و پس دهانیان.

پروتوستومیا عبارتند از کرم های حلقوی، نرم تنان، بندپایان، و نیز چند شاخه ی کوچک تر؛ لیکن شاخه ی خارپوستان و طنابداران (که شامل مهره داران و رتبرات ها یا ورتبراتا<sup>۱</sup> نیز می شود)، به اضافه ی سه گروه کوچک تر دویتروستومیا را تشکیل می دهند. این دو گروه بزرگ - یعنی پیش دهانیان و پس دهانیان - در چند مشخصه ی اساسی از یکدیگر باز شناخته می شوند. تخمک های بارور شده ی اکثر پیش دهانیان به شیوه ی تقسیم حلزونی شکل یاخته ها رشد می کنند، یعنی این که سطح تقسیم سلولی به صورت ماریچ مسطح حول محور رویان هم سطح افق شروع به رشد می کند. در صورتی که برعکس، تقسیم سلولی در نزد پس دهانیان به شیوه ی شعاعی و به شکل کروی و افشان انجام می گیرد (به شکل ۳-۴ نگاه کنید). البته در میان بعضی از انواع پیش دهانیان نیز شکل شعاعی - کروی تقسیم سلولی را می توان دید، مثلاً در میان اِکدیسوزوا<sup>۲</sup> (حشرات و سخت پوستان و پوست افکنان). در نزد بیش تر تخمک های پیش دهانیان تقسیم سلولی از پیش مشخص شده است - یعنی کارکرد نهایی هر بخش

1. Vertebrata      2. Ecdysozoa

زیگوت از آغاز تعیین شده است. اما در میان اکثر پس‌دهانیان تقسیم سلولی از پیش تعیین شده نیست: در این جا یاخته‌هایی که از طریق تقسیمات اولیه‌ی تخم‌های بارور شده به وجود می‌آیند، قابلیت تبدیل شدن به یک رویان کامل را در خود حفظ می‌کنند.



تصویر ۴۳: (الف) شکل ماریپیچ یا حلزونی تقسیم سلولی تخمک‌های بارور شده. (ب) شکل افشان‌کروی نخستین یاخته‌های منقسم تخمک‌های بارور شده منبع: فریمن و هرون (Freeman/Herron) در کتاب تحلیل تکامل ۱۹۹۷.

تا زمانی که دانش و آگاهی ما منحصرأً به مشخصات ریخت‌شناختی محدود و وابسته بود، همواره این موضوع که کدام یک از شاخه‌های جانوری به پیش‌دهانیان و کدام به پس‌دهانیان متعلق هستند، مورد اختلاف دانشمندان واقع می‌شد. به‌ویژه در مورد رده‌بندی پیش‌دهانیان (با آن‌همه شاخه‌های گوناگون‌شان) عدم اطمینان در نسبت دادن آن‌ها باز هم بیشتر می‌شد. برای رفع این مشکل تحلیل‌های زیست‌شناسی مولکولی وضوح بسیار بیشتری را به ارمغان آوردند. در این بین حتی شیوه‌های ریاضی نوینی هم ابداع کرده‌اند که به ما امکان می‌دهند تا نتایج تحقیقات زیست‌شناسی مولکولی را به نقاط اشتقاق یا انشعاب میان مسیرهای



تکاملی نیز انطباق دهیم. روش تحلیلی را که سعی در توضیح الگوهای اشتقاق تکاملی دارد، تحلیل شجره‌شناختی می‌نامند. مشخصات انحرافات از خط تکاملی اصلی اطلاعات مفیدی برای نشان دادن نقاط اشتقاق را ارائه می‌دهند.

در میان پیش‌دهانیان کلاً ۲۴ شاخه را می‌توان از هم تمیز داد. درباره‌ی سؤالاتی از این قبیل که آیا بعضی گروه‌های کوچک مثل ریش‌داران، خارداران یا فک‌کوچکان<sup>۱</sup> در حد شاخه هستند یا بهتر است که آن‌ها را در سطح رده یا زیرشاخه قرار دهیم، هنوز نمی‌توانیم نظر قطعی دهیم. موقعیت اکثر شاخه‌ها از جانب بسیاری از دانشمندان به رسمیت شناخته شده است؛ فقط درباره‌ی شمار اندکی از آن‌ها، از جمله پیکان‌کرم‌ها هنوز به قطعیت لازم دست نیافته‌اند. با این‌که فهرست زیر شاخه‌های پیش‌دهانیان اساساً مورد تأیید همگانی قرار گرفته، اما باز هم آن را به عنوان نظر قطعی و نهایی نمی‌توان تلقی کرد.

### پوست‌اندازان

#### پان آرتروپودها

تردیگاردها (کندروها)

آرتروپودها (بندپایان)

#### اینتروورت‌ها

کینورینخ‌ها

پریپاپولیدها

لورسیفرها

نماتودها (کرم‌های حلقوی یا نخ‌سازه‌ها)

نماتومورف‌ها

### کرم‌های حلقوی

#### پلاتی‌زوها

گاستروتوریک‌ها (شکم‌تاران)

پلاتی هلمینت‌ها (پهن‌کرم‌ها)

گناتوستومیولیدها (فکداران)  
 میکروگناتوزوها (ریزآواره‌ها)  
 کرم‌های خارسر (یا خارسران)  
 سیکلیوفورها  
 خائتوگنات‌ها

### تروخوزها

چرخ‌سانان  
 خزه‌سانان  
 گل‌دهان‌ها  
 درون‌مورزبان  
 کرم‌های شاخک‌دار  
 نرم‌تنان  
 کرم‌های حلقوی  
 کرم‌های خاردار  
 کرم‌های نواری

پیش‌دهانیان را به‌طور موقت می‌توان به دو گروه بزرگ تقسیم کرد: پوست‌افکنان (اک‌دیسوزوا) و حلزونی‌ها. همه‌ی پوست‌افکنان پوست‌اندازی می‌کنند. بسندپایان و نخ‌سانه‌ها (کرم‌های ریز) و خویشاوندان آن‌ها جزو این گروه محسوب می‌شوند، با این حساب برخی از پرگونه‌ترین شاخه‌های جانوری به این گروه پوست‌افکنان تعلق دارند. در میان حلزونیان دو گروه اصلی را تمیز داده‌اند: یکی کوفک‌دهانیان هستند [آن‌هایی که به‌جای دهان کوفک دارند که دستگاهی مرکب از شاخک‌ها است] (مثل خزه‌سانان و انواع بازوپایان<sup>۱</sup>) و دیگری، آن‌هایی که از طریق اشکال لاروی به چرخ‌توپک‌ها<sup>۲</sup> تبدیل می‌شوند (مثل کرم‌های حلقوی، نرم‌تنان و سایرین). چرخ‌داران و خویشاوندان آن‌ها و همچنین پهن‌کرم‌ها و تسمه‌سانان را هم به‌طور موقت در همین جا رده‌بندی می‌کنند. اکثر شاخه‌های جدید از طریق «جوانه زدن» ایجاد شده‌اند، یعنی از یک شاخه‌ی فرعی نشأت گرفته‌اند و در طی زمان کوتاهی از شاخه‌ی

1. brachiopod      2. Trochophore

اصلی به اندازه‌ای دور شده‌اند (تشابهات خود را به اندازه‌ای از دست داده‌اند) که خویشاوندی آن‌ها را با شاخه‌های بزرگ تنها از طریق روش‌های زیست‌شناسی مولکولی می‌توان به اثبات رساند. سرچشمه و منشأ بعضی از شاخه‌ها امروز نیز به‌طور قطعی مشخص و معین نشده است.

استفاده از روش‌های زیست‌شناسی مولکولی به کشف مهمی انجامید: خصایص پیچیده‌ای مانند تقسیم‌بندی بدن، سلوم، شکل ماریچی یا حلزونی تقسیم‌های سلولی تخمک‌ها و یا لاروهای چرخشی، بسیار کم‌تر از گذشته می‌توانند به عنوان دلیل قاطع خویشاوندی مورد اتکا قرار گیرند، چون که ممکن است آن‌ها در طی تکامل از بین بروند. برحسب مثال نشانه‌های زیادی حاکی از آن بودند که، پیش‌گونه‌های نرم‌تنان و ریش‌داران بدن منقسمی داشته‌اند، و نیای اولیه‌ی پهن‌کرم‌ها دارای سلوم بودند. مشخصات معینی از ریش‌داران در گذشته از نظر دانشمندان به عنوان علائم خویشاوندی با پُرتاران محسوب می‌شدند، لیکن مشخصات دیگری که می‌توانستند این خویشاوندی را مورد تأیید قرار دهند وجود نداشتند. امروزه براین نظرند که آن مشخصات در نزد ریش‌داران به‌مرور از میان رفته‌اند. خوشبختانه مشخصات مولکولی (یا زیست‌شناسی مولکولی) تقریباً در تمام مواردی که خصوصیات مزبور از میان رفته‌اند پاسخ روشنی داده است. یعنی تأیید می‌کند که آن مشخصات قبلاً در پیش‌گونه‌های سازواره‌های یاد شده وجود داشته‌اند، که در طی تکامل به‌مرور از میان رفته‌اند.

در جریان تحلیل خصیصه‌های تک‌تک این شاخه‌ها، به کرات معلوم شده که آن‌ها هر کدام از یک نیای واحد سرچشمه گرفته‌اند. به‌طور مثال بندپایان و کرم‌های حلقوی از یک پیش‌دهان اولیه<sup>۱</sup> اشتقاق یافته‌اند.

1. Ur-Protostomier = ancestral protostomian

پیش‌دهان‌ها و پس‌دهان‌ها اخلاف متقارن‌های اولیه هستند. جانوران، گیاهان و قارچ‌ها از اوکاریوت‌های تک‌یاخته‌ای آغازین اشتقاق پیدا کرده‌اند، اوکاریوت‌ها از باکتری‌های قدیم‌تر از خود، آن باکتری‌های بسیار قدیم‌تر هم به نوبه‌ی خود از اصل یگانه‌ی حیات پدید آمده‌اند.

شاید برای بسیاری کسان این جزئیات مربوط به ردگان‌شناسی خیلی جذاب نباشد. اما برای پژوهندگان تکامل همین جزئیات هستند که روشن می‌سازند تنوع کنونی جانداران در کدام مرحله تکوین یافته‌اند. و یا این که اشتقاق‌های جریان‌ات انشعابی معینی در گذشته به ایجاد گروه‌هایی منجر شده‌اند که امروز این موجودات (مثل پیش‌دهانیان و پس‌دهانیان) از هم متمایز شده‌اند، و تفاوت‌های بین تاکسون‌ها در دوران‌های طولانی بعدی حفظ شده‌اند؛ یا در موارد دیگری خصیصه‌ای به‌مرور زمان ظاهر شده (مثلاً بدن چند قسمت شده) و بعداً دوباره از بین رفته است. یک نظر اجمالی به تنوع گونه‌های عالی‌تر جانداران امروز و تشخیص این‌که این تنوع عظیم از چند نیای اولیه اشتقاق یافته‌اند، تصویر فوق‌العاده برجسته‌ای از جریان تکامل را به ما انتقال می‌دهد.

**دوران‌های تکامل جانوران.** هنوز از کشف کهن‌ترین سنگواره‌های متعلق به جانوران پایان دوران پرکامبرین — یعنی ۵۵۰ میلیون سال پیش — زمان زیادی نگذشته است. پیش از این چنین می‌پنداشتند که اشتقاق شاخه‌های حیوانات در زمانی بسیار کوتاه پس از آن، یعنی بین ۱۰ تا ۲۰ میلیون سال بعدی انجام گرفته است. این ارزیابی سابقاً هم منطقی نمی‌نمود، تا این‌که سرانجام در این میان خطا بودنش اثبات شد. حتماً حدس زده‌اید که با یاری پژوهش‌های زیست‌شناسی مولکولی این موفقیت نصیب دانش شده است.

حیات در آغاز منحصرراً در آب نقش‌آفرینی می‌کرده است. نخستین گیاهان خاک‌زی از زمان ۴۵۰ میلیون سال قبل سرچشمه می‌گیرند و نخستین گلداران (نهان‌دانه‌گان) از دوران سوم زمین‌شناسی، یعنی

۲۰۰ میلیون سال پیش. حشرات که امروز پر نوع‌ترین موجودات عالی هستند، دست‌کم ۳۸۰ میلیون سال پیش روی سیاره‌ی زمین حضور پیدا کرده‌اند. البته سرچشمه‌ی طنابداران به ۶۰۰ میلیون سال قبل بازمی‌گردد، اما خاک‌زیان (یعنی دوزیستیان) برای نخستین بار در چینه‌های ۴۶۰ میلیون سال پیش زمین یافت می‌شوند. طولی نکشیده که خزندگان از این‌ها منشعب شده‌اند. و سرانجام ۲۰۰ میلیون سال قبل پرندگان و پستانداران روی سیاره‌ی آبی ما پیدایشان شده است.

### پیدایش و انقراض شاخه‌های جانوران

دانش زمین‌شناسی دوران‌های گوناگون تاریخ زمین را مطالعه کرده و آن‌ها را از هم متمایز می‌کند. هریک از این مراحل با پیدایش و افزایش یا انقراض گونه‌های معینی از جانوران مشخص می‌شود. نخستین دور افزایش انواع اوکاریوت‌های پریاخته در دوران کامبرین، ۵۴۳ میلیون سال پیش آغاز شده است. سراسر دوران پیش از گسترش انواع اوکاریوت‌ها (از ۴/۶ میلیارد سال پیش تا ۵۴۳ میلیون سال قبل) با نام و عنوان «پرکامبرین» نامیده شده است، چون پس از زمان احتمالی پیدایش حیات در ۳/۸ میلیارد سال قبل، دست‌کم یک میلیارد سال منحصراً پروکاریوت‌ها حاکمان مطلق سیاره‌ی آبی ما البته بدون حضور ما بوده‌اند. در خلال دوره‌ی پروتروزوییک<sup>۱</sup> (از ۲/۷ الی ۱/۷ میلیارد سال پیش) اوکاریوت‌ها پدید آمده‌اند، و بلافاصله بعد از آن پریاخته‌های اوکاریوتیک از آن‌ها اشتقاق یافته‌اند. البته هیچ‌کدام از این‌ها از خود سنگواره‌ای به‌جای نگذاشته‌اند، اما به دلیل تکامل بسیار پیشرفته‌ی اعقاب آن‌ها در دوران کامبرین و براساس محاسبات ساعت تکاملی<sup>۲</sup> می‌توان این استنتاج را کرد که آن‌ها می‌باید بسیار پیش‌تر یا به عرصه‌ی هستی نهاده باشند. کهن‌ترین

1. Proterozoikum

2. evolutionary clock=biologischeUhr

سنگواره‌های جانوری به دوره‌ی ایدیاکار افاناو<sup>۱</sup>، دوره‌ی پایانی پرکامبرین، از ۶۵۰ الی ۵۴۳ میلیون سال پیش، مربوط می‌شوند. از دوران کامبرین تا به امروز، که آکنده از سنگواره‌های بسیاری است، فانروزویک<sup>۲</sup> نامیده می‌شود. دیرین‌شناسان این دوران را به سه دوره‌ی کوچک‌تر، پالئوزویک<sup>۳</sup>، مزوزویک<sup>۴</sup> و سنوزویک<sup>۵</sup> تقسیم می‌کنند و هر یک از این دوره‌های کوچک‌تر را دوباره به مراحل یا دوره‌های باز هم کوچک‌تری تقسیم می‌کنند. مرحله‌ی گذار از دوران پالوزویک به مزوزویک با یک انقراض دسته‌جمعی انواع جانداران، که در پایان دوره‌ی پریمیان<sup>۶</sup> حادث شده است، مشخص می‌شود؛ و انقراض دسته‌جمعی دیگری نیز بین مزوزویک و سنوزویک، یعنی در پایان کرتاسه (سومین دوره از دوره‌های مزوزویک) روی داده است.

#### ظهور جانوران پریاخته و تنوع عظیم جانداران در دوران کامبرین

مدت‌های مدید چنین می‌پنداشتند که جانوران پرسلولی در دوران کامبرین، یعنی ۵۴۳ میلیون سال پیش، پا به عرصه‌ی هستی نهاده‌اند. در میان سنگ‌های مربوط به این دوران، در یک فاصله‌ی زمانی کوتاه، از آغاز دوران کامبرین فسیل‌هایی ظاهر می‌شوند که غالباً دارای اسکلت هستند. جانورانی که در این دوران در شکل سنگواره‌ها ظاهر می‌شوند، عبارتند از حلزون‌ها (انواع شکم‌پایان آبزی و خاک‌زی دارای پوست‌سخت ماریچ)، لیسک‌ها، نرم‌تنان، بندپایان (سه‌لپی‌ها یا تریلوبیت‌ها) و خارپوستان. اگر بخواهیم گمان کنیم که این همه شاخه‌های جانوری در این دوره بدون هیچ پیوند قبلی با پیش‌گونه‌های ساده‌تر و مقدماتی‌تر از خود، ناگهان با هم حضور پیدا کرده‌اند، تنها می‌تواند یک توهم باشد، زیرا چنین برداشت و تصور غیرعلمی از پیدایش تنوع زیستی بی‌مقدمه و بدون

1. Ediacara-Fanau      2. Phanerozoikum      3. Paläozoikum  
4. Mesozoikum      5. Känozoikum      6. Permian

ارتباط با انواع قبلی خود را می‌توان به پدیده‌ی تکاملی هر دوره‌ی دیگری نیز نسبت داد. اکثر چنین فسیل‌هایی اساساً به این دلیل کشف می‌شوند که دارای اسکلت (دقیق‌تر گفته باشیم: دارای پوشش استخوانی) هستند، در حالی که نیاکان‌شان بدنی کاملاً نرم داشته‌اند، و به همین دلیل از آن‌ها اثری در میان نیست. اما بعداً از مناطق گوناگون کره‌ی زمین فسیل‌های یک دوره قدیم‌تر از اواخر پرکامبرین علیاً، یا وندیوم به دست آمده و این شاخه‌ی جانوری در کنار بسیاری از انواع شگفت‌انگیز دیگر، گونه‌هایی را نیز پرورده بوده که آشکارا با حیوانات دوران کامبرین خویشاوندی داشته‌اند. بعضی از حیوانات متعلق به دوران پرکامبرین علیا را نمی‌توان زیر هیچ یک از شاخه‌های جانوران امروزی آرایه‌بندی کرد، با این حال آن‌ها همه پیش از دوران کامبرین منقرض شده بودند. سن کهن‌ترین فسیل‌های سه لایه‌ای متعلق به دوران پرکامبرین علیا را ۵۵۵ میلیون سال تعیین کرده‌اند.

افزایش شدید شاخه‌های جانوران در آغاز دوران کامبرین بخشاً به این علت مربوط می‌شود که از انواع نرم‌تنان اسکلت‌هایی در این دوره به دست آورده بودند. امری که محتمل به نظر می‌رسد. این واقعیت به‌طور طبیعی این پرسش را پیش می‌کشد: چطور شد که ناگهان این همه شاخه‌های جانوری بدون پیوند خویشاوندی با پیشینیان خود دارای غلاف‌های استخوانی شدند؟ در جواب به آن معمولاً دو پاسخ داده می‌شود. نخست: ممکن است تغییرات شیمیایی در جو زمین (مثلاً افزایش اکسیژن موجود در آن) و نیز تغییراتی در اجزای سازنده و ترکیب آب دریاها صورت گرفته باشد، و دوم: ممکن است به پیدایی و تکامل دشمنان طبیعی آن‌ها مربوط باشد که یک پوشش حفاظی را ضروری

ساخته است. شاید هم هر دو احتمال با هم مؤثر واقع شده‌اند. این مرحله‌ی پیدایش و افزایش بیش از حد شاخه‌های جدید جانوران بعداً پایان گرفت. روی هم رفته در دوره‌ی پایانی پرکامبرین و اوایل کامبرین تقریباً ۷۰ الی ۸۰ شکل اساسی کالبد - یعنی شاخه‌ی جانوری - در جهان حیوانات آن زمان پدیدار شده‌اند، بعداً، تا جایی که بر ما معلوم است، شکل‌های تازه‌ای بر این‌ها اضافه نشده است. البته اعقاب برخی از گروه‌های سیستماتیکِ کوچک‌تر این جانوران را (که خودشان در اصل کالبد نرمی داشته‌اند) از میان فسیل‌هایی که به دوره‌های بعدی زمین‌شناسی متعلق بودند، به دست آورده‌اند، اما علت این‌که چرا آن‌ها در دوران کامبرین حضور ندارند، این است که از آن‌ها سنگواره‌ای به جا نمانده است. و آن هم به این دلیل بوده که همه‌ی آن‌ها به علت نرم‌تن بودن و این‌که هیچ پوشش سختی نداشتند، به‌کلی از میان رفته‌اند. از شش شاخه‌ی جانوری ریز و بدون تیره‌ی پشت که امروز هم در قید حیات هستند هرگز سنگواره‌ای به دست نیامده است.

زیست‌شناسان مدت‌های طولانی می‌پنداشتند، همه‌ی جانورانی که امروز نیز زنده‌اند در مجموع ۳۵ شاخه - در دوره‌ی ۱۰ میلیون سال اولیه‌ی کامبرین پدید آمده‌اند. چگونه می‌شود چنین نوزایی و افزایش گونه‌ها را طی این زمان کوتاه، توضیح داد؟ پژوهش‌های دوره‌ی اخیر حاکی از آن‌اند که دست‌کم بخشی از آن ناشی از توهمی است که از مشاهده‌ی سنگواره‌های مکشوفه به آدمی دست می‌دهد. چون‌که اگر دوره‌های زمانی پیدایش شاخه‌های جانوران به کمک متدولوژی ساعت مولکولی بازسازی شوند، به زمان بسیار پیش‌تری از آنچه از فسیل‌های موجود استنتاج می‌شود، اعتقاد پیدا خواهیم کرد. گرچه ساعت مولکولی گاهی بسیار تند کار می‌کند، اما کشفیات زیست‌شناسی مولکولی ما را وادار می‌کنند که برای پیدایش شاخه‌های جانوران، دیگر دوره‌ی



پرکامبرین را معتبر ندانسته، بلکه زمان بسیار متقدم‌تری را بپذیریم. آیالا<sup>۱</sup> و دستیارانش (۱۹۹۸) براساس تفاوت‌های بین ۱۸ جایگاه کدی پروتئینی ژن‌ها بر روی کروموزوم‌ها اظهار کردند که تقریباً ۶۷۰ میلیون سال قبل پیش‌دهانیان از پس‌دهانیان جدا شده‌اند. و اشتقاق طنابداران از خارپوستان نیز در حدود ۶۰۰ میلیون سال پیش روی داده است. احتمال داده می‌شود که کیسه‌تان و اسفنج‌ها حتی بسیار زودتر به وجود آمده‌اند، دست‌کم ۸۰۰ میلیون سال قبل.

افزایش گونه‌های آغازیان طی دوران پرکامبرین اعقاب پرسلولی گوناگونی را از خود به جا گذاشتند، که بعدها از برخی از انواع آن‌ها گیاهان، قارچ‌ها و جانوران پدید آمدند. البته بسیاری از آن‌ها منقرض شدند ولی همه‌ی گروه‌های چیره که امروز مشخص‌کننده‌ی حیات در سیاره‌ی ما هستند، در آن دوران به وجود آمده‌اند. یکی از نشانه‌های قدمت بالای آن‌ها، ساختمان بدن پیچیده‌ی برخی از سنگواره‌های یافت شده از دوران کامبرین می‌باشد که مستلزم فرایند تکاملی چند صدمیلیون سالی است که می‌باید قبلاً صورت گرفته باشد. عدم حضور پیش‌گونه‌های آن‌ها در چینه‌های دوران پرکامبرین را می‌توان به این صورت توضیح داد که نخستین جانوران پرسلولی بسیار ریز و نرم‌تن بوده‌اند. بنابراین نه تنها نتوانسته‌اند سنگواره تولید کنند، بلکه به دلیل بسیار ریز بودن‌شان حتی اثری یا طرح‌گونه‌ای هم نتوانستند از خود به جای بگذارند.

اما بدون در نظر گرفتن این عوامل هم می‌باید تکامل پریاختگان اولیه بسیار سریع انجام گرفته باشد. احتمالاً ژنوتیپ نخستین پریاختگان هنوز از طریق ژن‌های کنترل‌کننده، آن‌طور که این ژن‌ها در مورد اعقاب پریاختگان عمل کرده‌اند، محدود و کنترل نمی‌شده‌اند. به این نحو می‌توان پایه‌ی علمی این تنوع عظیم در طرح ساخت کالبد‌های جانوران اولیه را که ما

---

1. Ayala

شاهد آن‌ایم، توضیح داد. بعد از کامبرین اولیه ترکیب و ادغام ژنوتیپ به این‌جا انجامید که امکان تغییر در ساخت بدن هر دم محدود و محدودتر شد. با این اوصاف هنوز در درون تک‌تک اشکال ساختمان بدن میدان عمل وسیعی برای تغییرات باقی بود - این را می‌توان از تنوع تکاملی در میان سخت‌پوستان، بندپایان و طنابداران، به‌ویژه از تکامل مجزای نهان‌دانه‌ها دریافت.

شاید مهم‌ترین نتیجه‌گیری از چنین شواهد و دلایل این باشد که همه‌ی شاخه‌های بزرگ جانوران در دوران کامبرین، یعنی ۵۰۰ میلیون سال پیش، حضور داشته‌اند - دولایه رویان‌ها و دیپلوبلاست‌ها (اسفنج‌ها و کیسه‌تنان)، سه‌لایه رویان‌ها یا تریپلوبلاست‌ها (پیش‌دهانیان و پس‌دهانیان) و نیز مهم‌ترین زیرگروه‌های پیش‌دهانیان، پوست‌افکنان و حلزون‌ها (به جدول ۱-۳ نگاه کنید). اکنون دیگر شاخه‌های نامشخص که جایگاه خویشاوندی آن‌ها به‌کلی ناروشن باشد، وجود ندارند. حتی کونودنت‌ها<sup>۱</sup> که در میان سنگواره‌های دوران پالئوزویک بسیار غریب

رده	دوره	زمان ظهور
ماهیان فکدار (متکامل‌تر از ماهی‌های بی‌فک رده‌ی Agnatha)	اردووسین (بخش دوم دوران پالئوزویک)	۴۵۰ میلیون سال پیش
ماهیان لبه‌بال (هریک از ماهیان منقرض به‌نام Coelacanth)	سیلورین (بخش سوم دوران پالئوزویک)	۴۱۰ میلیون سال پیش
دوزیستان	دوئین‌علیا (بخش چهارم دوران پالئوزویک)	۳۷۰ میلیون سال پیش
خزندگان	پنسیلوانیان علیا (ششمین بخش دوران پالئوزویک در آمریکای شمالی)	۳۱۰ میلیون سال پیش
پرندگان	تریاسه‌ی علیا (اولین بخش مزوزویک)	۲۲۵ میلیون سال پیش
پستانداران	تریاسه‌ی علیا	۲۲۵ میلیون سال پیش

جدول ۱-۳: زمان احتمالی ظهور رده (گروه)‌های بزرگ مهره‌داران.

می نمودند، و تا همین چندی پیش تحت عنوان «فسیل ناشناخته» معرفی می شدند، در این بین هویت شان را از نظر رده بندی جانوران مشخص کردند که جزو طنابداران هستند. با وجود این هنوز در سطح رده ها عدم اطمینان درخور توجهی وجود دارد؛ چنین عدم اطمینانی به ویژه در مورد آغازیان که تاریخ تکامل آنها هنوز به اندازه ی کافی توضیح داده نشده - صدق می کند. اما چارچوب کلی رده بندی و مسیره های تکاملی پریاخته های جانوری امروز کاملاً شناخته شده اند.

#### تشخیص درست مشخصات

اعتبار و درستی یک رده بندی اساساً به این است که مشخصاتی که رده بندی مزبور بر آنها متکی است، درست ارزشیابی شده باشند. کوویه کیسه تنان و سخت پوستان را به خاطر شکل شعاعی بدن شان در تاکسون بالاتری - جزو شعاعیان - آرایه بندی کرده بود. اندکی بعد دریافتند که این هردو گروه شعاعی شکل، در سایر مشخصات بسیار متفاوت اند و حتی بعداً روشن شد که سخت پوستان شعاعی شکل از طریق تکامل هم گرا که براساس شکل بدن متقارن مبتنی بوده است، به وجود آمده اند. یکی از ویژگی های اکثر شاخه های جانوران چند بخش شدن بدن آنهاست - ببه ویژه کرم های حلقوی، بندپایان و مهره داران. اما نشانه های بسیاری حاکی از آن اند که این مشخصه در این سه گروه یاد شده مستقل از هم ایجاد شده اند. اگر در موارد دیگری در میان گروه های کاملاً متفاوت با چنین شباهت هایی برخورد کنیم، می باید مجدداً هم اصلی آن صفات را به دقت مورد بررسی قرار داد؛ تنها به این صورت می توان مشخص کرد که این هم اصلی از یک تکامل هم گرا ناشی شده است یا نه. اما شباهت های هم گرا ممکن است وقتی که دو گروه غیر خویشاوند مستقل از هم صفت واحدی را از دست بدهند نیز شکل بگیرد. برای مثال به احتمال بسیار قوی گروه هایی مانند نرم تنان، کرم های خاردار و کرم های ریش دار که

بدنشان بخش‌بخش نشده، از پیش‌گونه‌ی (یا نیای) بخش‌بخش‌شده‌ای سرچشمه گرفته‌اند، اما کرم‌های مزبور به‌مرور طی تکامل چندبخشه بودن بدن خود را از دست داده‌اند.

#### تبارهای موازی [گروه‌های غیرخویشاوند]

اگر گروه‌هایی که با یکدیگر خویشاوند نیستند در جریان تکامل صفات مشابهی به‌دست آورند، ممکن است موجب شود تا چندین گروه تکاملی را زیر یک شاخه یا رده با هم جمع‌بندی کنند (یعنی به چندتباری بینجامد) — یک مثال خوب برای چنین ترکیبی «ماهی‌های» لینیئوس هستند که او نهنگ‌ها را نیز جزو آن‌ها به حساب آورده بود. یک چنین چندتباری را باید از تبارهای موازی، که طی آن اعقاب گوناگون مستقل از هم صفت مشابهی را از یک نیای مشترک کسب می‌کنند، متمایز ساخت. (به فصل دهم نگاه کنید) در این حالت ژنوتیپ نیا، که برای همه‌ی اعقاب مشترک است، چندین فنوتیپ مشابه را مستقل از هم پدید می‌آورد. یک نمونه‌ی مشهور تکامل موازی (یا تبارهای موازی) شش گروه ماهی‌های بومی سیکلید آفریقایی در دریاچه‌ی تانگانیکا است که هر یک روی مواد تغذیه‌ای مشخصی تخصص پیدا کرده‌اند. این‌که چرا لگن خاصره و پاهای بعضی از دایناسورهای دویاپی دوران کرتاسه این‌قدر شبیه لگن خاصره و پاهای پرندگان است، اطلاعات تاکنونی به ما می‌گویند: ممکن است تبارهای موازی تکاملی دلیل آن بوده باشد. این توضیح با پذیرش این نظر که پرندگان در دوره‌ی تریاسه<sup>۱</sup> (بخش اول از دوران مزوزوویک) از دایناسورهای اولیه تکوؤنت<sup>۱</sup> که نیای دایناسورها هم بوده‌اند — اشتقاق یافته‌اند هماهنگ است، بنابراین احتمالاً ژنوتیپ مشابهی گرایشات ریخت‌شناختی مشابهی را دارا بوده‌اند (در صفحات بعد درباره‌ی منشأ پرندگان توضیح بیشتری خواهیم داد).

1. triassic

### ردیف تکامل تباری

طبق نظریه‌ی داروین می‌بایست در زنجیره‌ی فسیل‌ها در ترتیب چینه‌های زمین‌شناختی تداوم بی‌گسستی را شاهد باشیم. اما همان‌گونه که خود داروین در مورد این موضوع به این شکل اظهار شکایت کرده است: «به اعتقاد من دلیل این امر ناکافی بودن اسناد و مدارک سنگواره‌ای است»، ما در کشفیات سنگواره‌ای همواره با کمبودهایی روبه‌رو می‌شویم. خوشبختانه از سال ۱۸۵۹ بدین‌سو اسناد و مدارک سنگواره‌ای به شدت افزایش یافته‌اند، و امروز ما می‌توانیم درباره‌ی بسیاری از موارد، تغییرات تدریجی یک نوع و تبدیل آن به نوع دیگر را مرحله به مرحله با شواهدِ مدلل نشان دهیم؛ حتی مرحله‌ی گذار از یک جنس به جنس دیگر را مستدل و مستند سازیم. یک مثال بسیار قانع‌کننده، دگرگونی تدریجی گروه خزندگان با نام تراپزیدا<sup>۱</sup> از طریق سینودونت‌ها به پستانداران است. در این خط تکاملی چندین جنس از سینودونت‌ها مشخصات معینی را از پستانداران کسب کرده‌اند، به‌نحوی که آن‌ها را زیرگروه پستانداران می‌توان جای داد (به تصویر ۱-۲ نگاه کنید).

یک چنین تداوم بی‌گسستِ تغییراتِ تدریجی مرحله به مرحله را تکامل اسب‌های امروزی به نمایش می‌گذارند (به تصویر ۲-۳ نگاه کنید). تنها از یک جنس بینابینی مریخیپوس<sup>۲</sup> بیش از نُه جنس جدید اشتقاق یافته‌اند، یکی از آن‌ها یعنی دینوهیپوس<sup>۳</sup> فرایند تکاملی خود را تا به اسب‌های امروزی اِکوئیس ادامه داده است. همچنین میان پستانداران سُم‌دار منقرضِ مزونِخیلا<sup>۴</sup> متعلق به دوران پالئوسن-اوسن و اعقابشان، یعنی نهنگان، شماری از اشکال یا مراحل بینابینی وجود دارد (به تصویر ۲-۲ نگاه کنید). در اکثر این موارد به نظر می‌رسد که از طریق اشتقاق جمعیت‌هایی که در حواشی مناطق رشد و گسترش نوع اصلی منزوی

1. Therapsida

2. Merychippus

3. Dinohippus

4. mesonychiae

بوده‌اند، گونه‌های تازه به‌وجود آمده‌اند، اما یک چنین جمعیت‌های منزوی شده در میان اکتشافات سنگواره‌ای غالباً قابل تشخیص نیستند. آن‌ها به‌طور ناگهانی در لایه‌های زمین‌شناختی ظاهر می‌شوند و عمدتاً هم بی‌تغییر باقی می‌مانند، تا این‌که منقرض شوند. به‌ویژه چنین تکامل تباری این‌گونه‌ها را (چیتام<sup>۱</sup> ۱۹۸۷) - برای جنس خزه‌سانان متاراپدوها<sup>۲</sup> بسیار خوب مستند کرده است. فوتویما (۱۹۸۸) نیز تعداد دیگری از این موارد را بسیار مستدل و با اقتناع‌کنندگی بالا، تقریباً با توالی تباری کاملشان به کمک تصاویر توصیف کرده است.

### تکامل گیاهان

از گیاهان بسیار کهن سنگواره‌های بسیار اندکی به‌جا مانده‌اند. خزه‌هایی که امروز عموماً گیاهان خاک‌زی به‌شمار می‌آیند به‌شکل سنگواره از دوران دُوْنین<sup>۳</sup> به‌دست آمده‌اند، اما قطعاً این نوع از خزه‌ها پیش از این دوران نیز وجود داشته‌اند، بدون آن‌که به سنگواره بدل شده باشند. اما این‌که چرا پیش از دوران دُوْنین به سنگواره بدل نشده‌اند، دلیلش هنوز بر ما روشن نیست. آن‌ها به‌طور قطع از گروه سنگ‌خزه‌ها سرچشمه گرفته‌اند. برای تسخیر زمین‌های خشک و بی‌آب قارچ‌های همزی نقش مهمی ایفا کرده‌اند. نخستین گیاهان آوندی در دوره‌ی سیلورین (پیش از دوران دُوْنین) به‌وجود آمده‌اند. گیاهان چیره در دوران پالئوزویک (به‌ویژه دوره‌ی کربونیفر) پنجه‌گرگ‌ها و گروه سرخس‌ها بودند. در دوران مزوزویک بازدانه‌گان، به‌ویژه سرخس‌های نخلی، صنوبرها، کاج‌ها، و سروها جهان گیاهان را تشکیل می‌دادند؛ نهان‌دانه‌ها با آن‌که در دوره‌ی تریاسه پدید آمدند گروه‌های چیره‌ی امروزی هستند، دوران کرتاسه (تقریباً ۱۲۵ میلیون سال پیش) دوره‌ی گسترش و افزایش انواع آن‌ها بوده

1. Cheetham      2. Metaraptodos      3. devonian

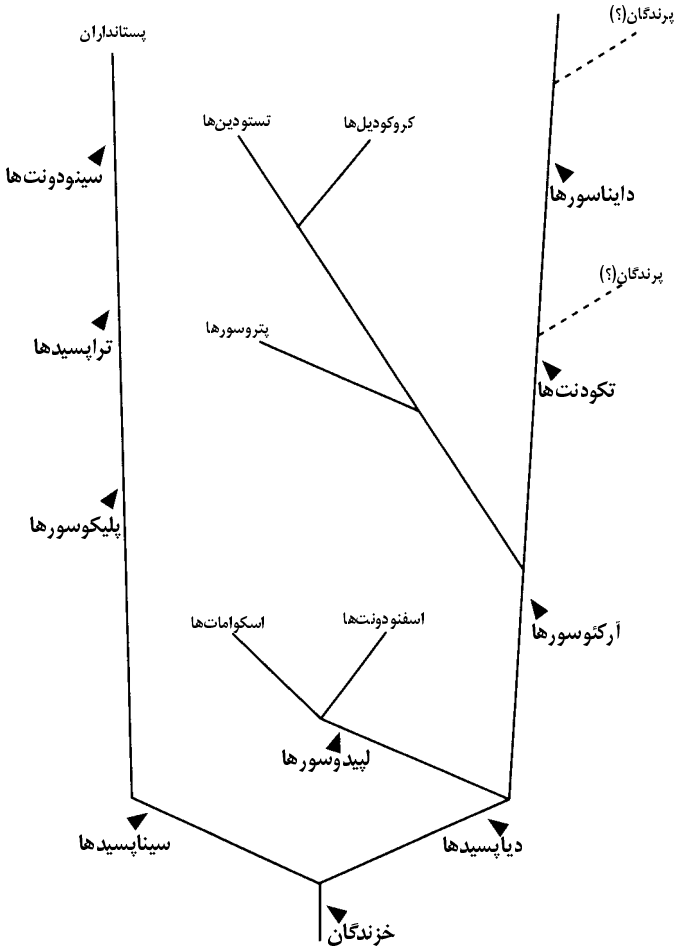
است (تایلور و تایلور ۱۹۹۳). تاکنون تقریباً ۲۷۰ هزار نوع از گلداران که در ۸۳ راسته و ۳۸۰ تیره تقسیم‌بندی شده‌اند، توسط دانشمندان تشریح و تعریف شده‌اند. در این میان به کمک روشی مرکب از ریخت‌شناسی و زیست‌شناسی مولکولی روابط خویشاوندی یا نوع‌بالش بین راسته‌های نهان‌دانه‌ها بی‌کم‌وکاست تعریف و تشریح شده است. تنوع عظیم اشکال و انواع گل‌داران برای نخستین بار از اواسط دوره‌ی کرتاسه پدید آمده، آن هم از زمانی که «تکامل مشترک» با تنوع حشرات توأم بوده است.

### پیدایش مهره‌داران

اگر روزی به موزه‌ی بزرگ تاریخ طبیعی سر بزیند در سالن‌های دراز و مرتفع آن‌جا انواع ماهی‌ها، دوزیستیان، لاک‌پشت‌ها، دایناسورها، پرندگان و پستانداران را خواهید دید. در رشته‌ی جانورشناسی همه‌ی این حیوانات را زیر شاخه‌ی مهره‌داران جمع‌بندی می‌کنند، که مهره‌داران نیز به‌نوبه‌ی خود زیرگروه طنابداران جای می‌گیرند. ۳۰ الی ۳۵ شاخه‌ی دیگر را به‌طور قراردادی «بی‌مهرگان» می‌نامند، اما در پس این نام انواع بسیار گوناگونی از جانوران پنهان‌اند. این‌ها چگونه جانورانی هستند و به چه صورت تکامل یافته‌اند؟

یک گروه از آغازیان به‌نام کوآنوفلاژلات‌ها<sup>۱</sup>، ساده‌ترین جانوران، یعنی اسفنج‌ها (شاخه‌ی پُریفرا) را پدید آوردند. از آن‌ها کیسه‌تان دولایه رویان‌ها (کیسه‌تان و شانه‌داران) به‌وجود آمدند، و از این‌ها متقارن‌های سه‌لایه رویان‌ها تکامل یافتند که اندکی بعد به دو گروه پیش‌دهانیان و پس‌دهانیان منشعب شدند (به فصل قبلی نگاه کنید). پس‌دهانیان خود به چهار شاخه تقسیم می‌شوند: خاربوستان آکینودرماتا، نیم‌طنابداران

1. choanoflagellates



تصویر ۵۳: نمودار کلی و کامل نوع‌بالش خزندگان، که به روشنی در آن نشان داده می‌شود که پستانداران از آن‌ها اشتقاق یافته‌اند. البته جدول زمانی زمین‌شناختی مشابهت در این دیاگرام مورد نظر نبوده است.





تصویر ۳-۶: شباهت میان پرنده‌گان و دایناسورها. A: آرکتوپتیریکس؛ B: کبوتر (پرنده‌ی امروزی)؛ C، ددیا، دایناسور ددیا. منبع: دگلاس جی. J. Douglas, فوتیما Futuyma زیست‌شناسی تکاملی، در سال ۱۹۹۸.

(شاخه‌ی همیکورداتا<sup>۱</sup> جانوران کرم مانند دریایی)، نیامداران یا دم‌طنابداران اُروکورداتا<sup>۲</sup> و طنابداران کورداتا. یکی از قدیمی‌ترین طنابداران سرریسمانی‌ها یا سرطنابداران<sup>۳</sup> امروز نیز به حیات خود ادامه می‌دهند، و تقریباً نشان می‌دهند که نخستین نیاکان ما به چه شکلی بوده‌اند. نظر به این‌که این جانوران دارای شکاف‌های برانشی و طناب پشتی بودند، زیرشاخه‌ی طنابداران رده‌بندی شده‌اند. سرطنابداران خوراک خود را از طریق برانش‌های خود از آب تصفیه و جذب می‌کنند، اما می‌توان اصل را بر این گرفت که نخستین مهره‌داران جانوران شکارچی بوده‌اند (از موجودات دیگر تغذیه می‌کردند). خویشاوند بسیار نزدیک رده‌ی طنابداران کونودنت‌های منقرض بوده‌اند، که بدن پیچیده‌ی دندان‌مانند آن‌ها، به شکل سنگواره در شمار زیاد یافت می‌شود.

مدارک سنگواره‌ای از مهره‌داران اولیه بسیار کم است. یکی از یافته‌های اخیر، سنگواره‌ای است با قدمت ۵۳۰ میلیون سال از ایالت یونان واقع در چین، که آن هم ماهی تشخیص داده شد. ماهی‌های بی‌فک و مکنده، که قدمت آن‌ها را تا ۵۲۰ میلیون سال قبل می‌توان ردگیری کرد، البته آن‌ها امروز نیز زندگی می‌کنند، اما نخستین مهره‌داران مجهز به دندان پلاکودماتا<sup>۴</sup> منقرض شده‌اند. زمان احتمالی پیدایش رده‌ی مهره‌داران متأخرتر در جدول ۱-۳ ارائه شده است.

### سرمنشأ پرنندگان

وقتی که بین قدیمی‌ترین پیش‌گونه‌های یک تاکسون جدید و اعقاب آن‌ها شکافی ایجاد می‌شود، غالباً صاحب‌نظران گوناگون تاریخ اشتقاق (یا انشعاب)‌های مختلفی را برای پیدایش اعقاب آن‌ها پیشنهاد می‌کنند. به‌ویژه این امر در مورد پیدایش پرنندگان آشکارتر انجام می‌گیرد.

1. Hemichordata      2. Urochordata      3. Amphioxus      4. Placodermata

۱. قدمت: دایناسورها که از نظر ساختمان بدن بیشترین شباهت را با پرندگان دارند، تقریباً ۸۰ الی ۱۱۰ میلیون سال جوان‌تر هستند؛ در حالی که آرکتوپتریکس بسیار قدیمی‌تر است (۱۴۵ میلیون سال) از دوره‌ی ژوراسیک آغازین یا تریاس تاکنون هیچ دایناسوری شبیه پرندگان به‌دست نیامده است که به عنوان پیش‌گونه‌ی پرندگان به حساب بیایند.

۲. سه انگشت دست دایناسورها در موقعیت ۱، ۲، ۳ هستند، در حالی که انگشتان پرندگان ۲، ۳، ۴ می‌باشند. بنابراین انگشتان پرندگان غیرممکن است که از دایناسورها سرچشمه گرفته باشد.

۳. دندان‌ها: دایناسورهای ذنپا Theropod دندان‌های خمیده‌ی مسطح‌شده‌ی کنگره‌دار دارند، کاملاً برخلاف دندان‌های مدادی شکل ساده و بلند بدون کنگره‌ی آرکتوپتریکس و دیگر پرندگان اولیه است.

۴. گردال سینه‌ای و اندام‌های قدامی (تروپویدهای) بزرگ آن‌قدر کوچک و ضعیف هستند که از آن‌ها امکان ندارد بال‌های قادر به پرواز تولید شده باشد، که پرندگان دارای چنین بال‌هایی توانسته باشند به آسمان برخاسته باشند. دانشمندان هیچ عاملی را نمی‌شناسند که به‌طور ناگهانی موجب رشد اندام‌های قدامی دنیاه را فراهم آورده باشد.

۵. طبق نظر متخصصین عرصه‌ی آبرودینامیک بال پرندگان (رابطه‌ی فشار هوا روی بال‌ها): تقریباً ناممکن است که پرواز به‌طور مستقیم از سطح زمین، بدون یک مرحله‌ی میانی، تکامل یافته باشد.

کادر ۳-۳: دلایل و اسناد علیه اشتقاق پرندگان از دایناسورها.

کهن‌ترین سنگواره‌ی یک پرنده با ۱۴۵ میلیون سال قدمت، آرکتوپتریکس، از دوره‌ی ژوراسیک علیا به‌دست آمده است. در مورد نوع‌بالش پرندگان در کنار چند نگره‌ی کم‌اهمیت دو مکتب مهم وجود دارد، یکی نظریه‌ی تکوونت‌ها<sup>۱</sup> و دیگری نظریه‌ی دایناسورها. طبق نظریه‌ی تکوونت‌ها پرندگان در دوره‌ی تریاسه‌ی علیا، از گروه آرکتوزائوریا<sup>۲</sup> (دایناسورهای اولیه)، احتمالاً ۲۰۰ میلیون سال پیش به‌وجود آمده‌اند. برعکس، طبق نظریه‌ی دایناسورها پرندگان از دایناسورهای گروه تروپیدا در دوره‌ی کرتاسه‌ی علیا (۸۰ تا ۱۱۰ میلیون سال پیش) منشعب شده‌اند (به تصویر ۵-۳ نگاه کنید). مهم‌ترین استدلالی که به سود نظریه‌ی دایناسورها گواهی می‌دهد، شباهت فوق‌العاده زیاد میان اسکلت پرندگان و بعضی از دایناسورهای دوپا، به‌ویژه آنچه که به ساخت لگن خاصره و پاها مربوط می‌شود، می‌باشد (به تصویر ۶-۳ نگاه کنید).

1. Thecodont      2. Archosaurian

ما چگونه می‌توانیم مشخص کنیم که کدام یک از این دو احتمال درست است؟ برحسب مثال اگر از دوره‌ی تریاسه، مثلاً در چینه‌ای به قدمت ۲۰۰ میلیون سال، فسیل پرنده‌ای یا پیش‌پرنده‌ای (پیش‌گونه‌ی پرنده‌ای) به دست می‌آید، به بهترین شکل می‌شد نظریه‌ی دایناسورها را رد کرد. اما متأسفانه هیچ سنگواره‌ای از پرندگان که قدیمی‌تر از ۱۵۰ میلیون سال باشد یافت نشده است. البته چنین فسیلی در سال ۱۹۹۷ با نام پروتوآویس<sup>۱</sup> به دست آمد (به نقل از شاترجه<sup>۲</sup>)، لیکن تاکنون هنوز هیچ‌یک از کارشناسان نام‌آور، آناتومی پرندگان این سنگواره را مورد آزمایش و بررسی قرار نداده است. بنابراین تا زمانی که فسیل مورد تأیید دانشمندان را در اختیار نداریم هیچ‌یک از معتقدین به این دو نظریه نمی‌توانند نظر مخالف را به‌طور قاطع رد کنند. من در کادر ۳-۳ اسناد و مدارکی که طرفداران نظریه‌ی تکوؤنت‌ها براساس آن‌ها نظریه‌ی طرفداران دایناسورها را رد کرده‌اند، گردآوری کرده‌ام. اما چگونه می‌توان شباهت در خور توجه اندام‌های حرکتی پرندگان و دایناسورها را توضیح داد؟ یک احتمال این است که این شباهت را به حرکت دوپایی مشابه و تکامل متوازی آن‌ها مربوط بدانیم. هردو گروه البته در دو مقطع زمانی کاملاً متفاوت- از همان شاخه‌ی دایناسورهای آغازین سرچشمه گرفته‌اند. تکوؤنت‌هایی که پرندگان از آن‌ها می‌بایست تکامل یافته باشند، با پیش‌دایناسورها (پیش‌گونه‌های دایناسورها) خویشاوندی نزدیکی داشته‌اند، و در نتیجه باید بپذیریم که آن‌ها ژنوتیپ کاملاً مشابهی مانند دایناسورها داشته‌اند. به این ترتیب گذر به مرحله‌ی دوپایی بایستی به این‌جا انجامیده باشد که ترکیب ژنتیکی بسیار مشابه آن‌ها یک ساختار ریخت‌شناختی مشابهی مانند پرندگان، که آن‌ها نیز روی دو پا حرکت می‌کرده‌اند، منجر شده است. تنها کشف فسیل‌های بیش‌تر در آینده ما را

1. Protoavis      2. Chatterjee

قادر خواهد کرد تا به این مباحثات نقطه‌ی پایان گذاشته و این اختلاف نظر را از میان برداریم.

### نتیجه‌گیری

طبق نظریه‌ی «تبار مشترک» داروین هر گروهی از جانداران از یک پیش‌گونه‌ی قبلی خود اشتقاق یافته‌اند. عکس این قضیه هم به این شکل مصداق پیدا می‌کند که از یک گروه پیش‌گونه می‌تواند گروه‌های گوناگونی به منصفی ظهور برسند. به لحاظ نظری می‌باید چنین چیزی ممکن باشد، تا بتوان شجره‌نسب هر گروهی از سنگواره‌ها یا سازواره‌های زنده‌ی امروز را ترسیم کرد.

هنگامی که منشأ انواع داروین در سال ۱۸۵۹ منتشر شد، طبیعی‌دانان از این هدف فاصله‌ی بسیاری داشتند. از هر شاخه‌ای فقط نزدیک‌ترین خویشاوندان آن برای دانشمندان شناخته شده بود. با این همه هاکسلی توانست اثبات کند که رده‌ی پرندگان ایوس<sup>۱</sup> بی‌شک از خزندگان نشأت گرفته‌اند. تحقیقات تکاملی (یا تحقیق روی نوع‌بالش) طی ۱۴۰ سال بعد از انتشار منشأ انواع به بازسازی اقناع‌کننده‌ی خط تباری شجره‌ی نسب جانداران انجامیده است. به‌طور مثال خزندگان از گروه دوزیستان اشتقاق یافته‌اند، و دوزیستان از ماهیان لبه‌بال<sup>۲</sup>، یک زیر راسته‌ی منقرض ماهیان، نشأت گرفته‌اند. اگر این مسیر تباری را تا پرکامبرین پی‌گیری کنیم، از طریق تقسیم کردن به راسته‌هایی مانند پس‌دهانیان یا متقارن‌ها چنین شاخه‌هایی را می‌توان گرد هم جمع کرد، حتی اگر بعضی از آن‌ها تبارشان با تمام جزئیات روشن نشده باشد.

آنچه مایه‌ی خوشبختی است این‌که همه‌ی کشفیات با نظریه‌ی داروین در رابطه با نیای مشترک هماهنگ هستند. به‌رغم تمامی کمبودها،

1. Aves      2. Rhipidistia

کشفیات سنگواره‌ای به اضافه‌ی دستاوردهای زیست‌شناسی مولکولی مدارک قطعی و انکارناپذیری هستند برای اثبات این‌که تکامل انجام گرفته است. اما امروزه ما به‌ندرت یک سری کامل از فسیل‌ها را که بتواند تبار تکاملی یک‌گونه را به‌طور کامل نمایندگی کند، در اختیار داریم؛ متأسفانه معمولاً یافته‌های سنگواره‌ای ناقص هستند. به‌طور مثال ما از دوره‌ی ۱۴ تا ۶ میلیون سال پیش هیچ سنگواره‌ای در اختیار نداریم، که گویای آثاری از پیش‌گونه‌های انسان‌ها باشد. متأخرترین فسیل مچ‌باله‌گان ۶۰ میلیون سال قدمت دارد، و طبیعی است که —چون دنیای دانش با سنگواره‌های آن‌ها آشنا بود— باور عموم بر این بود که این گروه منقرض شده‌اند؛ تا این‌که در نیم قرن اخیر دو گونه‌ی زنده‌ای از آن‌ها را کشف کردند. اما حتی کشف چنین مکشوفه‌های نامنتظره‌ای نیز همواره و تمام و کمال با چارچوب ایده‌های داروین (داروینیسیم) هماهنگ و همساز می‌آیند.

پاره‌ی دوم



چگونه تغییر تکاملی و سازگاری را توضیح دهیم؟





## فصل چهارم

### چگونه و چرا تکامل انجام می‌گیرد؟

ذهن کنجکاو بشر تنها به کشف واقعیت‌ها رضایت نمی‌دهد. ما در عین حال می‌خواهیم بدانیم این واقعیت‌ها چگونه و چرا به این یا به آن صورت روی داده‌اند. از زمان داروین بدین سو تکامل‌پژوهان با نبوغ بی‌پایانی کوشیده‌اند چنین سؤالاتی را پاسخ گویند. هرکدام از آن‌ها روی هر موجودی اعم از گیاهان، جانوران و یا فسیل‌ها که کار می‌کردند و با هر فلسفه‌ای که بر جهان‌بینی‌شان حاکم بوده، یک سری نظریه ارائه کرده‌اند که آن نظریه‌ها، هم با یکدیگر و هم با آموزه‌های اصلی داروین در تناقض بودند. پس از مباحثات و مناقشات طولانی سرانجام موفق شدند در دهه‌ی چهل سده‌ی بیستم به توافق نظر گسترده‌ای دست یابند که آن را هم‌نهاد پژوهش‌های تکاملی نامیدند.

### دیدگاه‌های فلسفی گسترده و تأثیرات بازدارنده‌ی آن‌ها

در نگاه به گذشته این‌گونه به نظر می‌رسد که اندکی پس از ۱۸۵۹ اطلاعات و معلومات آن‌قدر زیاد شده بودند که اقبال همگانی از آموزه‌های داروین را ممکن ساختند. با وجود این بیش از ۸۰ سال طول کشید تا ایده‌های وی تقریباً در اروپا و آمریکا مورد پذیرش همگان قرار گرفت. دلایل این

مقاومت‌ها چه بودند؟ با این‌که تاریخ‌نویسان چنین سؤالاتی را بارها و بارها با خود مطرح کرده بودند، اما تا همین چندی پیش موفق به یافتن پاسخ رضایت‌بخشی به آن نشده بودند. همان‌گونه که روشن شد علت این مقاومت‌ها در ایده‌های فلسفی رایج در همه‌جا بود که بر جهان‌بینی مخالفین داروین نیز حاکم بودند. یکی از آن‌ها مسئله‌ی باور به چند منشأ بودن جانداران بود<sup>۱</sup>، البته که این موضوع تأثیر بسیار غالب و پردوامی نداشت، به دلیل این‌که نظریه‌ی داروین درباره‌ی سرچشمه‌ی مشترک جانداران با سرعت تمام مقبولیت عام پیدا کرد (البته به‌استثنای آفرینش‌باوران). لیکن ایدئولوژی‌های دیگر نیز با دیدگاه‌های داروین به مخالفت برخاستند، به‌ویژه ماهیت‌گرایی و غایت‌گرایی.

برای ردّ و مقابله با این پندارهای خطا، داروین چهار ایده‌ی نوین را وارد جهان دانش کرد: تفکر جمعیتی<sup>۲</sup>، انتخاب طبیعی، تصادف و کروئولوژی که همه‌ی این ایده‌ها تا آن زمان در دنیای دانش ناشناخته بودند. به این دلیل داروین نه‌تنها ناگزیر به مقابله با ایدئولوژی‌های مخالف عصر خود بود، بلکه همچنین مفاهیم و اندیشه‌های نوینی آفرید که پایه و اساس فلسفه‌ی زیست‌شناسی نوین را برای دوران پس از ۱۹۵۰ پدید آوردند. بدون آگاهی از دیدگاه‌ها و فلسفه و جهان‌شناسی مخالفین داروین هرگز قادر نخواهیم شد تا به‌درستی از مباحثات میان مخالفین داروین و داروینیست‌ها سر در بیاوریم. به همین دلیل ضروری است، تا هرچند کوتاه، پایه‌های اساسی آن ایدئولوژی‌ها را در این‌جا توضیح دهیم.

۱. یعنی هر سازواره‌ی زنده‌ای، اعم از گیاهان و جانوران یا قارچ‌ها، از نمونه‌ی ازلی خود به‌وجود آمده است؛ سیب از روز ازل سیب بوده و زرافه زرافه م.

2. Populationsdenken = population thinking

### تفکر گونه‌شناختی<sup>۱</sup> (ماهیت‌گرایی)

از عهد کهن تا دوران داروین جهان‌بینی حاکم بر اندیشه‌ی بشری و حتی دانشمندان ماهیت‌گرایی بود. این جهان‌نگری که توسط فیثاغورث و افلاطون پایه‌گذاری شده بود، می‌آموخت که همه‌ی پدیده‌های به‌ظاهر متغیر طبیعت را می‌توان رده‌بندی کرد. طبق تعریف آنان هر گروه توسط ماهیت آن‌ها مشخص می‌شود. ذات و گوهر هر چیز ثابت و پایدار است و در برابر ماهیت و جوهر سایر چیزها و پدیده‌ها به‌شدت مرزبندی و مشخص شده است. برحسب مثال فیثاغورث می‌آموخت یک مثلث همواره یک مثلث است، دیگر فرقی نمی‌کند که قائم‌الزاویه و یا متساوی‌الاضلاع و یا... باشد، و آن را از طریق اشکال میانی با مربع و یا هیچ شکل هندسی دیگری نمی‌توان مرتبط و وابسته دانست. گروه درختان توسط ریشه و شکل برگشان تعریف می‌شوند. یک اسب توسط بلندی دندان‌ها و پاهای تک‌سم‌اش تعریف و مشخص می‌شود. طبق آموزه‌های مسیحیت هر نوعی، هر صنفی، هر نوع زیست‌شناختی بی‌همتا آفریده شده، و همه‌ی جانداران موجود وابسته به یک نوع، فرزندان یک جفت اولیه هستند. یعنی همواره به همین شکل بوده‌اند که امروز هستند. ماهیت یا رده‌بندی یک گروه کاملاً تغییرناپذیر است. آن امروز همان‌گونه است که از روز ازل به همان شکل بوده است. ماهیت‌گرایی نه‌تنها از جانب مسیحیان بلکه از جانب اکثر فیلسوفان لادری نیز به‌شدت دفاع می‌شد. از دید این نظریه گونه‌گونی آشکار در میان جانداران مربوط به شماری پدیده‌ی «تصادفی» و بی‌اهمیت بود. طبق آموزه‌های ماهیت‌گرا نوع زیست‌شناختی نیز یک چنین سنخ و تیپ بود که توسط فیلسوفان به عنوان نوع طبیعی معرفی می‌شد.

نخستین کسانی که در عصر داروین به پدیده‌ی تکامل پرداختند

1. Typenlehre = typological thinking

(از جمله‌ی آنان لامارک نیز) کمابیش تحت تأثیر ماهیت‌گرایی قرار داشتند: آن‌ها دگرش‌های تدریجی گونه‌ها را پذیرفتند. اما تا دوره‌ای طولانی برای آن دانشمندان «یک نوع» کمابیش هنوز پدیده‌ی تغییرناپذیری بود.

### تفکر جمعیتی

داروین با سنت رده‌بندی گونه‌شناختی ماهیت‌گرا به کلی قطع رابطه کرد و از طرز تفکر کاملاً نوینی به دفاع برخاست. پیام او این بود: آنچه که ما در نزد جانداران شاهدیم، گونه‌ها و رده‌های غیرقابل تغییر نیستند، بلکه جمعیت‌های دگرگون‌شونده‌ای هستند که تک‌تک افراد آن‌ها منحصربه‌فرد و تغییرپذیرند. هر نوع زیست‌شناختی<sup>۱</sup> از جمعیت‌هایی تشکیل می‌شوند که متناسب با شرایط محیطی و نوع تغذیه‌ی منطقه‌ای خود سازش پیدا کرده‌اند. در درون چنین جمعیت‌هایی هر فرد برخلاف آنچه که سابقاً در درون گروه‌ها و صنف‌های تقسیم‌بندی‌شده و بی‌تغییر باقی می‌ماندند—سازواره‌ی منحصربه‌فردی است که با تک‌تک آحاد دیگر در همان جمعیت متفاوت است. این تعریف حتی در مورد جمعیت انسانی، با شش میلیارد و اندی عضو نیز صادق است. طرز تفکر داروین که برمبنای پژوهش جمعیت‌ها استوار بود، امروز تفکر جمعیتی نامیده می‌شود. اغلب طبیعت‌پژوهان، بعد از این‌که در جریان پژوهش‌های سیستماتیک خود کشف کردند که همین تفاوت‌های بین تک‌تک انسان‌ها در میان جانوران و گیاهان نیز به همین ابعاد وجود دارد، از این طرز تفکر استقبال کردند. تغییرات تدریجی در گونه‌شناسی از منظر تفکر جمعیتی در دانش زیست‌شناسی تکاملی به یک اختلاف عقیده‌ی طولانی انجامید. همه‌ی نظریه‌های جهش‌باور تکامل براساس غایت‌گرایی استوارند. برعکس آن، تفکر جمعیتی تغییرات تدریجی را پایه‌ی تحلیل‌های خود قرار می‌دهد.

1. biologische art=biological species

تفکر جمعیتی یکی از مهم‌ترین ایده‌های زیست‌شناسی است: آن، پایه و اساس نگره‌ی تکاملیِ مدرن را می‌سازد و سنگ بنایی برای فلسفه‌ی زیست‌شناسی امروز است (در فصل‌های بعدی بیش‌تر در این باره سخن خواهیم گفت).

### غایت‌گرایی

یک ایدئولوژی دیگر سده‌ی نوزدهم و آغاز سده‌ی بیستم که با داروین سر ستیز داشت، غایت‌گرایی بود، که معتقد بود جهان جانداران «به‌طور دائم» در جهت «کمال بیش‌تر» می‌کوشد. طرفداران غایت‌گرایی می‌پنداشتند که تکامل می‌باید ناگزیر از پست به عالی، از ساده به پیچیده، از ناکامل به سمت کمال حرکت کند. آن‌ها یک نیروی درونی را برای ایجاد این حرکت بدیهی فرض می‌گرفتند، چون که می‌پرسیدند، اگر نیروی درونی وجود نداشته باشد چگونه می‌توان تکامل از باکتری‌های ساده تا به گیاهان و درختان بلند، از پروانه‌ها تا میمون‌ها و انسان‌ها را توضیح داد؟ باری اگر مسیر غایت‌گرایی را در فلسفه دنبال کنیم دست‌کم تا ارسطو ادامه دارد، که وی در این حکمت نه‌تنها یک علت، بلکه علت غایی را می‌دید. پس از ۱۸۵۹ نیز غایت‌گرایی هنوز بخش بزرگی از طبیعت‌پژوهان را تحت‌تأثیر خود داشت (بعدهاً بیش‌تر در این باره سخن خواهیم گفت). البته خود داروین هرگز از این فلسفه به دفاع برنخواست، بلکه باور به چنین نیروهای غیبی را صراحتاً رد کرد. به‌جای آن بی‌پرده و آشکار از ایده‌ی نوینی سخن به‌میان آورد که بر طبق آن جهان منحصرأ با نیروهای فیزیکی و شیمیایی و مکانیکی حرکت می‌کند. داروین به دانش طبیعت یک دیدگاه تاریخی را که در چهارچوب فکری نوین جایش خالی بود، وارد کرد. وقتی خواهیم پدیده‌های تکاملی را توضیح دهیم، باید تقریباً همیشه پیش‌شرط‌های تاریخی آن را نیز مطرح کنیم.

ایدئولوژی‌های ماهیت‌گرایی و غایت‌گرایی که با اندیشه‌های داروین

مخالفت می‌کردند، اصلی‌ترین پایه‌هایی بودند که مانع می‌شدند تا چونی و چرایی تکامل بلافاصله از جانب عموم مورد پذیرش قرار گیرد. به همین خاطر نظریه‌ی «تکامل از طریق تغییر» ۸۰ سال پس از انتشار منشأ انواع هنوز به زمان نیاز داشت تا با سه نگره‌ی تکاملی ذی‌نفوذ دیگر دست و پنجه نرم کند. از آن‌جا که این نظریه‌ها هنوز هم هرازگاهی از جانب بعضی‌ها مطرح و دفاع می‌شوند، لازم است تا از ادعاها و نقطه‌ضعف‌های آن‌ها آگاه باشیم. به‌علاوه توضیح کمبودهای چنین نظریه‌های رقیب داروینیسیم، به ما کمک می‌کند تا نقاط قوت نظریه‌ی تکاملی را بتوانیم باز هم بهتر بشناسیم.

### چه چیزی تکامل می‌یابد؟

درواقع همه‌ی چیزها در جهان هستی تغییر می‌یابند، یعنی همواره در یک توالی جهت‌دار و در جهتی مشخص در حال دگرگونی هستند. اما در جهان جانداران چه چیزهایی موضوع تکامل هستند؟ قطعاً گونه‌های زیست‌شناختی و همچنین همه‌ی جاندارانی که در رده‌بندی لینیئوس جای می‌گیرند، جزو آن‌ها هستند: جنس‌ها، تیره‌ها، راسته‌ها و... تا بالاترین تاکسون‌ها (یا یکان‌های رده‌بندی جانداران). اما در سطوح پایین‌تر وضع چگونه است؟ آیا افراد این تاکسون‌ها نیز تکامل می‌یابند؟ قطعاً به مفهوم ژنتیک نه. یقیناً فنوتیپ ما در طول حیات‌مان تغییر می‌کند، اما ژنوتیپ‌مان از تولد تا مرگ عملاً بی‌تغییر باقی می‌ماند، در میان سایر جانداران نیز وضع به همین منوال است. پس حال ببینیم در میان ساده‌ترین و ابتدایی‌ترین جانداران تکامل چگونه انجام گرفته است؟ پاسخ این است: در میان ساده‌ترین جانداران نیز دگرگونی باز هم در میان جمعیت انجام می‌گیرد. همان‌طور که روشن شد، در این بخش از جانداران نیز همچنان جمعیت مهم‌ترین عرصه برای انجام تکامل است. برای درک بهتر تکامل به‌جاست آن‌را به این صورت تعریف کنیم: تکامل عبارت است از تغییر ژنتیکی افراد هر جمعیت از نسلی به نسل دیگر.

برای این‌که توصیف دقیق تکامل را در میان گونه‌هایی که از طریق

جنسی تولیدمثل می‌کنند تکمیل کنیم، ضروری است تا جمعیت را به مفهوم تکاملی آن تعریف کنیم. یک گُشُنْ گروه عبارت است از افراد یک نوع زیست‌شناختی که در منطقه‌ی جغرافیایی معینی هستند و با هم می‌توانند آمیزش کنند (به فصل پنجم نگاه کنید). شگفت‌انگیز اما واقعیتی است که این مفهوم از جمعیت که در این‌جا تعریف شد، تا سال ۱۸۵۹ ناشناخته بود؛ حتی خود داروین در کاربرد مفهوم جمعیت برخورد یکسان و یگانه‌ای نداشته است. و دیگران هم مفهوم انواع و یا درست‌تر گفته باشم تپ (یا مون)ها را از آن مستفاد می‌کردند.

اگر در نظر بگیریم که در عصر داروین ایدئولوژی‌های متعددی بودند که با هم رقابت می‌کردند، آن وقت بهتر می‌توان درک کرد، چرا این همه نگره‌های گوناگون تکاملی رواج داشتند و در آن صورت راحت‌تر می‌شود ضعف‌هایی را که سرانجام به نابودی قطعی آن‌ها انجامیدند، تشخیص داد.

A. وقتی ماهیت‌گرایی پایه قرار گیرد

۱. نظریه‌ی جهش‌باوری: تکامل عبارت است از پیدایش گونه‌های جدید از طریق تغییرات جهشی یا موتاسیون.

۲. نظریه‌ی دگرذیسی: تکامل عبارت است از تغییرات تدریجی یک گونه‌ی موجود یا تبدیل یک صنف جدید یا یک گونه به گونه‌ی دیگر است؛ که این امر به سه صورت زیر روی می‌دهد.

a. از طریق تأثیر مستقیم زیست‌بوم (محیط‌زیست) و یا از طریق استفاده یا عدم استفاده از فنوتیپ موجود (یعنی کاربرد یا عدم کاربرد اندام‌ها)

یا

b. از طریق انگیزش درونی (نیروی رانشی درون‌خیز) در جهت هدف معین، به‌ویژه به سمت کمال برتر،

و

c. از طریق توارث صفات کسب‌شده

B. وقتی نظریه‌ی جمعیت پایه قرار گیرد

۳. تکامل از طریق وارث‌بوسون (داروینیستی): یک جمعیت یا یک گونه دگرگون می‌شود، به این دلیل که در میان آن‌ها اصناف، تحت صنف و نژادهای ژنتیکی نوینی پدید می‌آید؛ در هر نسلی شمار زیادی از افراد از بین می‌روند، به دلیل این‌که یا در جریان معدوم‌سازی غیرتصادفی نابود می‌شوند یا در جریان انتخاب جنسی شانس خوبی نداشته‌اند (یعنی موفقیت تولیدمثل کمتری دارند).

کادر ۴-۱: مقایسه‌ی نظریه‌ی تکامل در حالتی که ماهیت‌گرایی پایه قرار گرفته باشد، با حالتی که نظریه‌ی جمعیت پایه قرار گیرد.

## سه نظریه‌ی تکاملی مبتنی بر ماهیت‌گرایی

## نظریه‌ی جهش‌باوری

اگر همان‌گونه که فلسفه‌ی ماهیت‌گرا مدعی است، اصل را بر این بگیریم که همه‌ی پدیده‌های جهان تجلیات تیپ‌ها و نمونه‌های بنیادین و بی‌تغییری هستند، در چنین صورتی تنها از طریق پیدایش تیپ‌ها و انواع جدید تغییر می‌تواند صورت گیرد. نظر به این که یک تیپ (یا یک ماهیت) نمی‌تواند به تدریج تغییر کند (چون تیپ‌ها را بی‌تغییر می‌دانستند!)، بنابراین یک نوع جدید تنها در اثر یک «تغییر» ناگهانی پدید می‌آید، یعنی می‌بایست جهشی در نوع موجود صورت می‌گرفت، که از این طریق تیره یا گونه‌ی تازه‌ای را به وجود آورد. از دید طرفداران این نظریه که غالباً به عنوان جهش‌باوران نامیده می‌شدند، جهان آکنده از گسستگی‌ها و ناپیوستگی‌ها بود. طبق نگره‌ی جهش‌باوری تغییر موجب می‌شود تا در درون یک نوع به ناگهان یک فرد از تیپ جدید پدید آید. آن وقت این فرد و تخم و ترکه‌اش یک نوع جدید را به وجود می‌آورند.

اصول اولیه‌ی این تفکر جهش‌باور به فیلسوفان عهد عتیق یونان بازمی‌گردد، اما در سده‌ی هیجدهم پی‌یر موپرتویس<sup>۱</sup> فیلسوف فرانسوی نیز به دفاع از این فلسفه برخاست. و پس از ۱۸۵۹ نه‌تنها مخالفین داروین بلکه حتی بعضی از یاران او هم سازجمله‌ی آن‌ها هاکسلی نیز- از این نگره پشتیبانی می‌کردند. هرچند جهش‌باوری از جانب وایزمن<sup>۲</sup> و سایر داروینست‌ها زیر سؤال رفت، اما پس از گذشت یک‌صد سال باز هم طرفداران زیادی داشت. حتی در آغاز سده‌ی بیستم شماری از توارث‌شناسان از جمله دوریس<sup>۳</sup>، بیتسون<sup>۴</sup>، یوهانسن<sup>۵</sup> نیز جزو طرفداران آن به‌شمار می‌آمدند، که آن‌ها را مندلیست‌ها می‌نامیدند. آخرین آثار

1. P. Maupertuis

2. Weismann

3. De Vruse

4. Bateson

5. Johannsen



مدافع این نظر در میانه‌ی سده‌ی بیستم توسط (گلدشmidt<sup>۱</sup>، ۱۹۴۰، ویلیس<sup>۲</sup>، ۱۹۴۰، شینده‌ولف<sup>۳</sup>، ۱۹۵۰) انتشار یافتند.

پرطرفدار بودن جهش‌باوری طی این زمان طولانی تنها به این علت نبود که با شیوه‌ی تفکر ماهیت‌گرا هماهنگ بوده، بلکه همچنین به این دلیل بوده که ظاهراً با مشاهدات طبیعت‌پژوهان نیز سازگار و هماهنگ بوده است. به نظر می‌رسید در میان جانوران و گیاهان یک ناحیه‌گونه‌ها کاملاً از هم متمایز بودند، و حضور (و همچنین عدم حضور) یک گونه‌ی جدید در میان سنگواره‌ها همواره مثل یک رویداد ناگهانی و بی‌مقدمه به نظر می‌آمد. در طبیعت به هر سو که می‌نگریستی در همه‌جا گسستگی و ناپیوستگی در میان گونه‌ها، جنس‌ها و... را می‌شد دید، و در هیچ‌جا در میان فسیل‌ها تغییر تدریجی که داروین آن را بدیهی دانسته بود، دیده نمی‌شد. جهش‌باوری را نمی‌شد رد کرد، مگر این‌که هم‌زمان مستدل می‌ساختند که چرا این ناپیوستگی و «گسست» وجود دارد، و اساساً در کجا می‌باید احتمال حضور مراحل گذار پیوسته («مراحل بینابینی») را محتمل دانست؟ پیش از آن‌که بتوانند به این پرسش پاسخ دهند، می‌بایست در رده‌بندی گونه‌ها پیشرفت بیش‌تری صورت می‌گرفت، و این امر مدت‌ها پس از ورود به سده‌ی بیستم روی داد.

دانشمندان با مشاهدات و استدلال‌ات گوناگون خود برای ردّ قطعی جهش‌باوری سهم خود را ادا کردند. نخست دریافتند که یک گونه یک تیپ نیست تا بتواند به تیپ جدیدی جهش پیدا کند، بلکه آن از جمعیت‌های گوناگونی تشکیل می‌شود. از آن‌جا که امکان ندارد همه‌ی افراد یک جمعیت هم‌زمان دچار دگرگونی مشابهی شوند، پس ممکن نیست که در یک چشم به هم زدن یک گونه‌ی جدید پدید آید. و اگر از این دیدگاه به دفاع برمی‌خاستند که تغییر از یک فرد دچار جهش شده آغاز

1. Goldschmidt 2. Willis 3. Schindewolf

می‌شود، با مشکلات دیگری مواجه می‌شدند. مثلاً: ژنوتیپ یک فرد سیستم هماهنگ و متوازی است که طی میلیون‌ها سال شکل گرفته است و در هر نسلی از نو توسط انتخاب طبیعی با ظرافت تنظیم و تعدیل شده است. نظر به این‌که معلوم شده بود موتاسیون‌های احتمالی در جایگاه‌های<sup>۱</sup> ژن‌ها پی‌آمدهای مضر یا حتی مرگ‌آوری به دنبال دارد، آن وقت چگونه ممکن است یک جهش بزرگ که کل ژنوتیپ را در هم می‌ریزد، به یک موجود قادر به زندگی بینجامد؟ تنها و تنها در موارد استثنایی (گلداشمیت چنین مواردی را ناقص‌الخلقه‌ی امیدوار می‌نامد) ممکن است بخت بقا و موفقیت وجود داشته باشد، لیکن اکثر قریب به اتفاق افراد دچار «ابرجهش» شده، ناکام و نابود می‌شوند. اما حال باید از جهش‌باوران پرسید: کجایند آن میلیارد‌ها ناقص‌الخلقه‌های ناموفق که می‌بایست توسط ابرجهش به‌وجود آمده باشند؟ این‌ها هرگز یافت نشده‌اند، دلیل آن را ما امروز می‌دانیم: چنین ابرجهش‌هایی که در این نظریه اساس استدلال مبتنی بر آن است، هرگز روی نداده است.

واژه‌های «تدریجی» و «نایبوسته» را با معانی گوناگون به‌کار می‌برند، اگر معنی آن‌ها را به‌طور کامل مشخص و روشن نکنیم، ممکن است سوءتفاهماتی را فراهم کنند. زمانی‌که داروین مراحل گذار پیوسته و تدریجی را اعلام کرد، او به ناپیوستگی‌ها و گسست‌های آشکار میان تاکسون‌ها (گروه‌های سیستماتیک) واقف بوده است. حتی وقتی امروز هم گسستی بین دو نوع دیده شود ضرورتاً نایبوست از یک موتاسیون ناشی شده باشد. همان‌گونه که امروز از آن آگاه‌ایم هرگز یک «گسست آرایه‌شناختی»<sup>۲</sup> وجود نداشته، چون هردو نوع از طریق شماری از جمعیت‌های بینابینی به هم پیوسته به پیش‌گونه‌ی مشترکشان متصل می‌شوند. از سوی دیگر می‌تواند افراد یک جمعیت در مشخصات

1. Locus      2. Systematische Diskontinuität = taxic discontinuity

ظاهری معینی از هم متمایز باشند به‌طور مثال چشمان قهوه‌ای از چشمان آبی، دارندگان سه دندان کرسی از دارندگان دو دندان کرسی یا تفاوت‌های بارز دیگر. وجود چنین «ناپیوستگی‌های فنوتیپیک» در درون یک جمعیت از ویژگی‌های همه‌ی جمعیت‌های چندریختی است. یک موتاسیون موفق با تأثیر وسیع روی فنوتیپ می‌تواند به تدریج در درون یک جمعیت به تمامی غیر خودی‌ها چیره شود، به شرط آن‌که مرحله‌ی چندریختی را، که در طی آن این فرد جهش‌یافته در کنار فنوتیپ موجود زندگی می‌کند، بتواند تاب آورد، تا این‌که ژن اصلی را به‌طور کامل به تنگنا بکشانند و یعنی تخم‌وترکی‌ای این فرد جهش‌یافته به سایر صنف‌های موجود در جمعیت چیره شود. اما باید اعتراف کرد که گاهی به‌سختی می‌توان درک کرد که چگونه یک موجود مشخص زنده فنوتیپ جدیدی را از این طریق کسب کرده است. یک نمونه‌ی خوب برای این امر لپ‌کیسه‌های گوفر است.

داروین همواره تأکید می‌کرد که تغییرات تکاملی غالباً با گام‌های بسیار کوچک آغاز می‌شود. اما این امر در همه‌ی موارد صادق نیست. برخی تغییرات در کروموزوم‌ها، به‌ویژه چندپلوئیدی در میان گیاهان و بکرزایی دوره‌ها در نزد بعضی از جانوران، می‌تواند طی یک مرحله نوع تازه‌ای را به وجود آورند (به فصل نهم نگاه کنید). اما این‌ها بیش‌تر مسائل حاشیه‌ای هستند و در برابر تکامل تدریجی جمعیت‌ها، که بخش اساسی تکامل جانداران را تشکیل می‌دهد، موضوع قابل‌نیستند. با وجود این نباید از یاد برد که طیف گسترده‌ای از موتاسیون‌ها به تغییرات تکاملی می‌انجامند.

### نظریه‌ی دگرذیسی

در سده‌ی هیجدهم به‌اندازه‌ای اسناد و مدارک کارآمد برای تکامل به‌دست آورده بودند که دیگر آن‌ها را با گونه‌شناسی کلاسیک نمی‌توانستند توجیه کنند. به همین دلیل نظریه‌ی ماهیت‌گرایی تا اندازه‌ای

از شدت و حدت افتاد: حال می پذیرفتند که انواع می توانند با گذشت زمان به تدریج «دگر دیسی» پیدا کنند؛ اما آن را در هر لحظه‌ی معینی از نظر ماهوی، همچون گذشته، دگرش ناپذیر می دانستند. با آن‌که یک‌گونه تغییر می‌کرد، با این‌همه باز هم ماهیتاً همان چیز باقی می‌ماند. می‌گفتند تکامل گونه‌ها، چیزی است مثل تکوین یک تخم بارور که به یک فرد بالغ تبدیل می‌شود. عملاً واژه‌ی تکامل را برای نخستین بار فیلسوف سوئیسی، بونه، برای نظریه‌ی پیش‌ریختاری<sup>۱</sup> درباره‌ی تکوین سازواری منفرد به‌کار برد. در آلمان، هم فردبالش و هم تکامل تا سده‌ی بیستم تکوین نامیده می‌شدند. این برداشت از تکامل تدریجی را ترانسفورماسیونیسم نامیدند. این واژه به هر نظریه‌ای که براساس تغییر تدریجی شیء یا ماهیت آن چیز استوار بود، اطلاق می‌شد. به این معنی همه‌ی فرایندهای به ظاهر تکاملی در میان اشیای بی‌جان جزو این مقوله به‌شمار می‌آمدند: از جمله برای مثال ستاره‌ای که از نوع (سفید، زرد، سرخ، آبی) به نوع دیگر تبدیل می‌شود، و یا کوهی که از طریق نیروهای زمین‌ساز به تدریج بلندتر می‌شود، و سرانجام توسط فرسایش دوباره همسطح زمین می‌شود، نیز در این مفهوم گنجانیده می‌شدند (یعنی تکامل خوانده می‌شدند). از این مطلب که در این‌جا بیان کردیم برداشت می‌کنیم که ترانسفورماسیونیسم دو مشخصه‌ی اساسی دارد: نخست تغییر یک شیء و دوم جریان تدریجی و پیوسته‌ی تغییر.

یکی از طرفداران پرشور این نوع تدریج‌گرایی دوست و آموزگار داروین، چارلز لایل، زمین‌شناس پرآوازه‌ی انگلیسی بود، و او این نظریه را همدیس‌باوری نامید. از نظر لایل همه‌ی تغییرات در طبیعت، به‌ویژه تغییرات زمین‌شناختی، به تدریج صورت گرفته‌اند. گسستگی‌ها، جهش‌های ناگهانی و موتاسیون‌های بی‌مقدمه وجود نداشته‌اند. تأثیر لایل

---

1. preformationism

در پذیرش تدریج‌گرایی از جانب داروین بسیار بالا بوده است، منتها تدریج‌گرایی جمعیتی داروین چیزی به کلی متفاوت از همدیس‌باوری لایل بود.

تا جایی که به طبیعت جانداران مربوط باشد، می‌توان بین دو نگره‌ی اساسی تکامل مبتنی بر تغییر تمیز قایل شد، که یکی به تأثیر مستقیم زیست‌بوم باور دارد، و دیگری به تلاش برای دست‌یابی به کمال معتقد است.

**تغییرات از طریق تأثیرات زیست‌بوم.** طبق این نظریه که غالباً به‌نام لامارکیسم خوانده می‌شود، که البته این عنوان هم کاملاً درست نیست— تکامل از تغییرات تدریجی جانداران ناشی می‌شود، که این تغییرات از «کاربرد و عدم کاربرد» اندام‌ها یا سایر صفات ناشی می‌شوند، یا از طریق تأثیر مستقیم زیست‌بوم روی ژن‌ها ایجاد می‌شود. طبق این نگره مواد توارثی به اندازه‌ای تأثیرپذیرند که ممکن است از طریق تأثیر محیط زیست شکل بگیرند و بعداً چنین تغییراتی از راه «توارث صفات کسب‌شده» به نسل بعدی می‌توانند انتقال یابند، یعنی اساس این نظریه بر این باور پایه‌گذاری شده که خصوصیات ارثی ژن‌ها شکل پذیرند.

غالباً نمونه‌ای که برای توارث صفات کسب شده به عنوان دلیل ارائه می‌شود: گردن دراز زرافه را نام می‌برند. طبق نظر لامارک زرافه در هر نسلی، به دلیل این‌که تلاش می‌کرده از شاخه‌های بالاتر برگ‌ها را بخورد، اندکی گردنش درازتر شده است، و سپس این دراز شدن را به نسل بعدی به ارث می‌گذاشته است. عکس این قانون نیز به این شکل عمل می‌کند که اندامی از بدن به دلیل عدم کاربرد به‌مرور تحلیل می‌رود، برای مثال نابینا شدن و ازکارافتادن چشمان جانوران نقب‌زن. در ضمن ادعا می‌کردند که نه تنها نتایج کاربرد و عدم کاربرد اندام‌ها پدیده‌هایی توارثی هستند، بلکه حتی نتایج تأثیر مستقیم زیست‌بوم نیز وراثت‌پذیر می‌باشند. پیش از عصر داروین گمان می‌کردند که سیاهان به این خاطر که هزاران نسل زیر تأثیر آفتاب آفریقا قرار داشتند، سیاه

شده‌اند. آن وقت از این اصل این‌طور برداشت می‌شد که بسیاری از صفات موجودات زنده را نتیجه یا معلول تأثیر زیست‌بوم می‌دانستند. از سال ۱۸۵۹ نظریه‌ی دگرذیسی (ترانسفورماسیونیزم) بی‌شک پرطرفدارترین نگره‌ی تکاملی به‌شمار می‌آمد، تا این‌که در دهه‌ی چهل سده‌ی بیستم سنتز تکاملی نوینی طرح شد. با آن‌که خود داروین انتخاب طبیعی را مهم‌ترین عامل تکامل می‌دانست، با این‌همه حتی او نیز تا حدی ایده‌ی توارث «آسان» را پذیرفته بود، شاید از دید او توارث آسان یکی از علت‌های احتمالی تغییر بوده باشد. در دوران پیش از طرح ایده‌ی سنتز تکاملی طبیعی‌دانان به انضمام خود داروین، هم انتخاب طبیعی و هم توارث آسان را ممکن می‌دانستند.

لامارکیسم برای تغییرات تدریجی توضیحی ارائه کرد و به همین دلیل از جانب مخالفین نظریه‌ی جهش‌باوری به‌طور گسترده‌ای مورد تأیید قرار گرفت. اما همه‌ی آزمایشات انجام شده از جانب دانشمندانی که می‌خواستند آن را اثبات کنند، به شکست انجامیدند. قوانین وراثت مندل ثابت کرده بودند، که ژن‌ها دگرش‌ناپذیرند، و در نتیجه با ایده‌ی توارث آسان کاملاً در تناقض قرار داشتند. و سرانجام زیست‌شناسی مولکولی مستدل ساخت که به هیچ‌روی امکان ندارد اطلاعات از پروتئین‌های یک سازواره (ارگانیزم) به اسید نوکلئیک یاخته‌های زایشی وارد شود. به سخن دیگر: انتقال فروزه‌های کسب شده ممکن نیست. این هم به‌اصطلاح «دگم اصلی» زیست‌شناسی مولکولی است.

دگرذیسی در اثر تلاش برای رسیدن به کمال (راست‌زایی)، شالوده‌ی این نظریه (یا نظریه‌ها) مبتنی بر باور به غایت هستی است (غایت‌گرایی). بر طبق آن، طبیعت جاندار تلاش می‌کند، تا همواره در جهت کمال والاتر رشد کند. چنین تزهایی که از جانب اُیمر<sup>۱</sup>، برگ<sup>۲</sup>، برگسون<sup>۳</sup>، آزبورن<sup>۴</sup> و

1. Eumer 2. Berg 3. Bergson 4. Osborn

بسیاری از طبیعی‌دانان دیگر نمایندگی می‌شدند، راست‌زایی و یا خودزایی نامیده می‌شود. این انگاره‌ها فرض را بر این می‌گیرند که ماهیت‌ها توسط یک نیروی رانشگرِ درونی دائماً کامل‌تر و کامل‌تر می‌شوند؛ بنابراین تکامل از طریق پیدایی گونه‌های جدید روی نمی‌دهد، بلکه در اثر دگرگونیِ ماهیتِ گونه‌های موجود، انجام می‌گیرد. پس از این‌که هیچ سازوکاری را در درون جانداران کشف نکردند تا بتواند نقش این انگیزش درونی را ایفا کند، از این نظریه‌ها دست کشیدند. وانگهی چنین کوشش‌هایی از جانب دانشمندان واپس‌گرا که امروز هم وجود دارند- به تبار تکاملی خطی «مستقیم» منتهی می‌شد؛ که البته دیرین‌شناسان توانستند اثبات کنند که همه‌ی گرایش‌های تکاملی دیر یا زود جهت‌شان را تغییر می‌دهند، یا حتی ممکن است اصلاً در جهت عکس حرکت کنند. و سرانجام گرایش‌ات خطی را می‌توان به مثابه‌ی محصول انتخاب طبیعی توضیح داد. به هیچ روی نشانه‌ای که از اعتقاد به غایت‌گرایی حمایت کند وجود ندارد.

رَد وجود علت غایی برای فلسفه از اهمیت اساسی برخوردار بود، زیرا آن یکی از اصول موضوعه توسط ارسطو بود، که هیچ دلیلی هم برای آن ارائه نشده، و جای مهمی را نیز در تعالیم اکثر فیلسوفان به خود اختصاص داده بود. پذیرش غایت‌گرایی از جانب کانت، تأثیر ژرفی روی اندیشه‌های تکامل‌پژوهان آلمانی سده‌ی نوزدهم گذاشت.

به این ترتیب ملاحظه گردید که هر سه‌ی این جریان‌ات فکری که تلاش می‌کنند تا این جهان و دگرگونی‌های آن را (یعنی تکاملش را) با اندیشه‌های ماهیت‌گرایی توضیح دهند، در واپسین تحلیل به شکست انجامیده‌اند. می‌باید رویکرد کاملاً دیگری را برگزید، راهی را که چارلز داروین و آلفرد والاس به آن راه رفتند.





## فصل پنجم

### تکامل از طریق دگرگونی

واریاسیون یعنی دگرگونی و تغییر؛ این مفهوم نه در نظریه‌ی جهش‌باوری و نه در دو نظریه‌ی دگردیسی هیچ نقشی ایفا نمی‌کند. هر سه نگره به‌شدت بر ماهیت‌گرایی استوارند. طبق نظریه‌ی جهش‌باوری «تکامل» از طریق ایجاد ماهیت جدید در اثر جهش جریان می‌یابد، و طبق نگره‌ی دگردیسی از طریق تغییر تدریجی ماهیت انجام می‌گیرد.

#### واریاسیون و تفکر جمعیتی

داروین اثبات کرد تا زمانی که از تغییر ماهیت دست نشویم، تکامل را به‌آسانی نمی‌توانیم بفهمیم. گونه‌های جانداران و جمعیت‌ها تپ نیستند که بر مبنای ماهیت‌شان تعریف شوند، بلکه زیست‌جمعیت‌هایی<sup>۱</sup> هستند متشکل از تک‌تک افراد که از لحاظ ژنتیکی منحصر به فرد می‌باشند. این شناخت انقلابی به یک توضیح نظری انقلابی نیز نیاز داشت: نظریه‌ی واریاسیون و انتخاب طبیعی داروین یک چنین توضیح انقلابی برای چنین بینش انقلابی بود. داروین از طریق اسناد و مدارکی که از دو منبع به‌دست آورده بود به این بینش جدید دست یافت؛ نخست از طریق مشاهدات

---

1. Biopopulation

دقیق تنوع موجود در جمعیت‌های طبیعی<sup>۱</sup> (به‌ویژه تحقیقاتی که روی کشتی‌چسب‌ها انجام داده بود) و دوم تحقیق روی نتیجه‌ی کار پرورش‌دهندگان گیاهان و گل‌ها و کبوتران و گوسفندان و... دریافت که هیچ یک از افراد آن جمعیت‌ها مشابه فرد دیگری از همان جمعیت نیست. این افراد اجزای مقولات ماهیت‌شناختی نیستند، همان‌گونه که امروز همگان از آن آگاهند، همه‌ی آن‌ها اعضای یک جمعیت هستند که از طریق جنسی زادوولد می‌کنند، و از نظر ژنتیک منحصربه‌فرد می‌باشند.

ظاهراً برای بسیاری‌ها درک اهمیت بالای این منحصربه‌فرد بودن افراد یک جمعیت دشوار به نظر می‌رسد. به آن‌ها باید گفت که هیچ یک از شش میلیارد و اندی انسان با انسان دیگری کاملاً مشابه نیست - حتی اگر آن دو نفر دوقلو بوده باشند. این شناخت که بین یک گروه از اشیا با ماهیت مشابه و یک جمعیت جاندار متشکل از افراد منحصربه‌فرد یک تفاوت بنیادی وجود دارد، پایه و اساس «تفکر جمعیتی» را می‌سازد، و یک مفهوم اساسی در زیست‌شناسی جدید به‌شمار می‌آید.

مفروضات تفکر جمعیتی با گونه‌شناسی (یا تیپ‌شناسی) کاملاً متضادند. در تفکر جمعیتی مرکز ثقل روی منحصربه‌فرد بودن هر سازواره در جهان جانداران واقع شده است. آنچه که در مورد انسان‌ها صادق است - یعنی هیچ انسانی از هر نظر کاملاً شبیه انسان دیگر نیست - در مورد تمامی جانوران و گیاهان نیز صدق می‌کند. یک فرد تنها نیز در طول عمر خودش پیوسته تغییر می‌کند حتی اگر به زیست‌بوم دیگری برود. همه‌ی موجودات زنده به‌نوبه‌ی خود متشکل از فروزه‌های منحصربه‌فرد هستند. آن‌ها را تنها به مفهوم آماری-انتزاعی می‌توان جمع‌بندی کرد (یعنی در گونه‌ها و جنس‌ها و تیره‌ها و... تعریف و توصیف کرد). افراد و سازواره‌های آلی جمعیت‌ها را می‌سازند، ما برای تفهیم کردن آن‌هاست

1. variable natural populations=variabler natürliche Populationen

که از اصطلاحات و مفاهیم انتزاعی و کلی مثل گربه، سگ، گاو و... استفاده می‌کنیم. حد متوسط‌ها صرفاً مفاهیم انتزاعی هستند، اما واقعیت از افراد منحصره‌فرد تشکیل می‌یابد که سازنده‌ی جمعیت‌ها هم همان‌ها هستند. سرانجام این‌که متفکران نظریه‌ی جمعیتی و تیپ‌شناسان به نتایج کاملاً متضادی می‌رسند. برای گونه‌شناسان نوع واقعیت دارد، و واریاسیون‌ها وهم و پندار هستند؛ برعکس، تفکر جمعیتی گونه یا تیپ را مفاهیم و مقولات انتزاعی دانسته و واریاسیون‌ها را واقعیت می‌داند. از این دو شیوه‌ی متناقض مشاهده‌ی طبیعت نمی‌تواند در عین حال هر دو درست باشند، قطعاً یکی از آن‌ها طبیعت واقعی را می‌بیند (مایر ۱۹۵۹).

#### تکامل از نظر داروین از طریق دگرگونی

این طرز تفکر جدید را داروین به جهان دانش عرضه کرد. بینش اساسی او می‌گوید: جهان جانداران از ماهیت‌های تغییرناپذیر (یعنی از مقولات افلاطونی) ساخته نمی‌شوند، بلکه از جمعیت‌های بسیار متنوع تشکیل می‌شوند، و تغییرات چنین جمعیت‌های جانداران نیز تکامل نامیده می‌شود. بنابراین تکامل یعنی تغییر افراد هر جمعیتی از نسلی به نسل دیگر است.

زمانی که داروین به سال ۱۸۳۷ خود را طرفدار تکامل اعلام کرد (به فصل دوم نگاه کنید)، از خود پرسید: چگونه می‌توان فراشد تکامل را توضیح داد؟ آیا او می‌توانست یکی از توضیحاتی را که قبلاً موجود بود بپذیرد؟ سرانجام او نه نگره‌ی جهش‌باوری و نه نظریه‌ی دگردیسی، و نه هیچ نظریه‌ی دیگری را که براساس ماهیت‌گرایی مبتنی بود، نپذیرفت. و در این کار حق با او بود. همه‌ی نظریه‌های غایت‌گرایانه‌ی تکامل جانداران دچار اشتباهات بزرگی بودند و این امر در جریان مباحثات بعد از داروین به‌طور قطعی به اثبات رسید.

داروین برای توضیح گونه‌گونی (تنوع) سرشار طبیعت ناگزیر بود

استدلال نوینی را تدوین و ارائه کند. او در جریان این تلاش موفق به تدوین نگره‌ی انتخاب طبیعی شد که مبتنی بر تفکر جمعیتی بود (به فصل ششم نگاه کنید). البته کاملاً مستقل از وی آلفرد راسل والاس نیز به نظرات مشابهی دست یافته بود.

هرچند داروین منشأ انواع را در سال ۱۸۵۹ منتشر ساخت (البته برای نخستین بار مشترکاً با والاس در سال ۱۸۵۸ همین نظرات را منتشر کرده بودند)، با این‌همه این نگره که برپایه‌ی تکامل از طریق واریاسیون استوار بود، پس از ۸۰ سال که از انتشار آن می‌گذشت، مورد پذیرش همگان قرار گرفت. شالوده‌ی این نظریه براساس چندریختی و دگرش‌پذیری<sup>۱</sup> جمعیت استوار است. دو گروه کاری نخست آن‌هایی که با رده‌بندی زیست‌شناختی سروکار داشتند و دوم آنانی که به پرورش حیوانات و گیاهان مشغول بودند. از این چندریختی جمعیت آگاه بودند و داروین با هر دو گروه مناسبات تنگاتنگی داشت.

زمانی که داروین دسته‌بندی مجموعه‌ای را که در جریان سفر با بیگل گردآوری کرده بود، آغاز کرد، هرگاه در میان یک گونه از جانداران با تفاوت‌های جزئی روبه‌رو می‌شد، بلافاصله این پرسش به ذهنش راه می‌یافت که آیا این تفاوت‌های جزئی میان جانوران و گیاهان مکشوفه به دگرگونگی و جوراجوری درون یک جمعیت باز می‌گردد، یا از دو نوع گوناگون زیست‌شناختی ناشی می‌شود؟ هنگامی که او در دهه‌ی چهل سده‌ی نوزدهم اثر خود را درباره‌ی رده‌بندی کشتی‌چسب‌ها می‌نوشت به این نتیجه‌گیری دست یافت که در مجموعه‌ای که از یک جمعیت جمع‌آوری شده بود، هرگز دو نمونه به‌طور کامل شبیه هم نیستند. آن‌ها نیز، همان‌گونه که انسان‌ها هیچ کدام شبیه دیگری نیستند، منحصره‌فرد بودند. او مشابه همین تفاوت‌ها را در میان حیوانات و گیاهان

1. Vielgestaltigkeit = Variability

پرورش دهندگان، که با آن‌ها از دوران دانشجویی خود در کمبریج آشنایی و الفت داشت، مشاهده کرده بود. پرورش دهندگان همواره می‌دانستند که کدام جانور یا گیاه را از مجموعه‌ی خود برای پرورش نسل بعدی باید بگزینند و این کار تنها به خاطر تفاوت‌های فردی میان آن گیاهان و جانوران ممکن می‌شد.

نظر به این‌که مفاهیم «جهش‌باوری» و «دگردیی» برای نظریه‌ی نوین مناسب نبودند، نظریه‌ی داروین را تکامل از طریق انتخاب طبیعی نامیدند. دقیق‌تر و بهتر آن است که زیر عنوان تکامل از طریق واریاسیون نامیده شود. طبق این نظر در هر نسلی انبوهی از تغییرات توارثی (واریاسیون ژنتیکی) پدید می‌آید، اما از این شمار زیاد فرزندان افراد محدودی زنده می‌مانند و نسل بعدی را آن‌ها می‌سازند. پیش‌فرض این نظریه آن است که افرادی با بیش‌ترین شانس برای بقا و تناسل به دلیل ترکیب صفات ویژه‌ی خودشان به بهترین شکل با محیط انطباق یافته‌اند. از آن‌جا که این صفات را عمدتاً ژن‌ها تعیین می‌کنند، بنابراین ژنوتیپ چنین افرادی در جریان انتخاب ترجیح داده می‌شوند. و چون بارها و بارها چنین افرادی (یعنی چنین فنوتیپ‌هایی) که ژنوتیپ آن‌ها به بهترین شکلی از پس تغییرات زیست‌بوم برآمده‌اند، بقا می‌یابند، در نتیجه دگرگونی پیوسته‌ای در ترکیب ژنتیک همه‌ی جمعیت‌ها به وجود می‌آید. این تفاوت در بقای افراد بخشاً به رقابت ژنوتیپ‌های جدید حاصل بازپیوست ژنتیکی در درون جمعیت مربوط می‌شود، و بی‌شک بعضاً نیز به فرایند تصادفی که طی آن‌ها تکرار ژن‌ها تأثیر خود را می‌گذارند، بازمی‌گردد. تغییراتی را که از این طریق در جمعیت به وجود می‌آید، تکامل می‌نامند. و نظر به این‌که همه‌ی دگرگونی‌ها در درون جمعیت‌هایی متشکل از افراد از نظر ژنتیکی منحصربه‌فرد روی می‌دهد، تکامل به ناگزیر فرایندی تدریجی و پیوسته است.

نظریه‌ی تکامل داروین

نظرات داروین راجع به تکامل غالباً به نام «نظریه‌ی داروین» خوانده می‌شود. اما در واقع آن چندین نگره را دربر می‌گیرد، برای درک و شناخت درست آن‌ها، بهتر آن است که آن‌ها را از هم تفکیک کنیم. مهم‌ترین نظریه‌ی تکاملی داروین رادر مبحث بعدی مطرح خواهیم کرد. (کادر ۱-۵ را ملاحظه کنید).

۱. تغییرپذیری گونه‌ها (شالوده‌ی نظریه‌ی تکامل)
۲. نشأت‌گیری همه‌ی جانداران از نیاکان مشترک یا تبار مشترک (تکامل از طریق اشتقاق)
۳. جریان تدریجی تکامل یا تدریج‌گرایی (نه جهش‌ها، نه گسست‌ها)
۴. افزایش گونه‌ها یا گونه‌زایی در جمعیت (پیدایش تنوع زیست‌شناختی)
۵. انتخاب طبیعی

کادر ۱-۵: پنج نظریه‌ی اساسی داروین درباره‌ی تکامل

جدول زیر در یک نگاه دیدگاه‌های گوناگون طبیعی‌دانان را راجع به چهار نظریه‌ی تکامل اعلام می‌کند. اما به علت این‌که نخستین نگره از پنج نظریه‌ی یادشده در بالا (یعنی تغییرپذیری گونه‌ها) جهان جانداران را در حال دگرگونی می‌بیند و با جهان ثابت و بی‌تغییر به مخالفت می‌پردازد، از جانب همه‌ی این طبیعی‌دانان مورد پذیرش بوده است. از آوردن آن در این‌جا خودداری کردیم.

	تبار مشترک	تدریج‌گرایی	گونه‌زایی در جمعیت	انتخاب طبیعی	
لامارک	نه	بله	نه	نه	
داروین	بله	بله	بله	بله	
هکل	بله	بله	؟	تا حدودی	
نئولامارکسیست‌ها	بله	بله	بله	نه	
تی. اچ. هاکسلی	بله	نه	نه	نه	
دی. وریس	بله	نه	نه	نه	
تی. اچ. مورگان	بله	نه	نه	مهم نیست	

کادر ۲-۵: استدلال‌های طبیعی‌دانان مهم علیه نظریه‌ی داروین

این‌که آیا واقعاً پنج نظریه کاملاً مستقل از هم بوده‌اند، یا نه، از این‌جا آشکار می‌شود که صاحب‌نظران هم‌دوره‌ی داروین بعضی از آن‌ها را پذیرفته و برخی را رد کرده‌اند (به کادر ۲-۵ نگاه کنید).  
 دو نظریه از پنج نگره‌ی مزبور، یعنی یکی راجع به خود تکامل و

دیگری مربوط به تبار مشترک، اندکی پس از انتشار کتاب منشأ انواع در میان همگان با استقبال روبه‌رو شد. این نخستین انقلاب داروینستی بود. یک گام انقلابی ویژه تشخیص این امر بود که انسان یک پرمات بوده و متعلق به شاخه‌ی پرمات‌هاست. سه نظریه‌ی دیگر - تدریج‌گرایی، گونه‌زایی و انتخاب طبیعی - با مقاومت‌های شدیدی روبه‌رو شدند، و برای پذیرش همگانی می‌بایست تا دوران تدوین هم‌نهاد پژوهش‌های تکاملی انتظار می‌کشیدند. تدوین و ارائه‌ی این هم‌نهاد دومین انقلاب داروینستی بود. داروین‌سِم ارائه شده توسط وایزمن و والاس<sup>۱</sup>، که در آن وراثت صفات اکتسابی رد شده بود، از جانب جرج جان رومانس<sup>۲</sup> با نام نئوداروینسِم نامیده شد. بهتر آن است نظریه‌ای را که از زمان تدوین هم‌نهاد پژوهش‌های تکاملی از جانب عموم مورد پذیرش واقع شده است، همان داروینسِم بنامیم، زیرا آن در بیش‌تر جنبه‌های اساسی با داروینسِم سال ۱۸۵۹ مطابقت دارد. امروزه دیگر اعتقاد به توارث صفات اکتسابی به‌کلی منسوخ شده است، و هیچ لزومی ندارد که از طریق نئوداروینسِم روی آن تأکید کنیم.

نظریه‌ی تدریج‌گرایی داروین با نظریه‌ی دگردیسی خوب هماهنگ بود، اما طرفداران نگره‌ی جهش‌باوری مقاومت شدیدی در برابر این نظر داروین از خود نشان دادند، بنابراین نخست لازم بود که به هم‌نهاد پژوهش‌های تکاملی دست می‌یافتند، تا از این طریق ایده‌ی تکامل تدریجی مورد قبول همگان قرار گیرد. بدیهی است که داروین از تغییر تدریجی، برخلاف طرفداران نظریه‌ی دگردیسی، کاملاً برداشت دیگری داشت. طرفداران دگردیسی به تغییر تدریجی تیپ‌های ماهوی باور داشتند، در حالی که داروینسِم تغییر تدریجی ساختار جمعیت را مدنظر قرار می‌داد. از این‌جا آشکار می‌شود که چرا تکامل داروینستی که یک

1. Wallace      2. George John Romanes

پدیده‌ی جمعیتی است، همیشه می‌باید تدریجی جریان یابد (به فصل چهارم نگاه کنید). یک داروینست باید تکامل را در هر موردی که جهشی یا گسستی به نظر می‌آید، بتواند از طریق تغییر تدریجی جمعیت توضیح دهد.

### واریاسیون

وجود واریاسیون پیش شرط ضروری تکامل است، از این‌رو مطالعه‌ی ماهیت آن برای پژوهش تکاملی از اهمیت بسیار بالایی برخوردار است. همان‌گونه که پیش از این توضیح دادیم، واریاسیون یعنی منحصر به فرد بودن هر فرد، از ویژگی‌های همه‌ی انواع جاندارانی است که از طریق جنسی زادوولد می‌کنند. در نگاه نخست ممکن است همه‌ی افراد جمعیت مارها، پروانه‌ها و ماهی‌ها مشابه هم به نظر برسند، اما وقتی که به دقت مورد بررسی قرار دهیم با تفاوت‌های گوناگونی، اعم از بزرگی، رنگ و نقش و نگار، فلس‌ها، تفاوت در موها و یا صفات متفاوت دیگر روبه‌رو می‌شویم. در جریان تحقیق دقیق‌تر معلوم شده که واریاسیون تنها شامل صفات آشکار نبوده، بلکه فرآگردهای فیزیولوژیک، نحوه‌ی رفتار، جنبه‌های اکولوژیکی (مثلاً سازگاری با شرایط جوی) و مشخصات زیست‌شناختی مولکولی را نیز دربر می‌گیرد. همه‌ی این‌ها این شناخت را تقویت می‌کنند که هر فردی به نحوی از انحا از این یا آن منظر منحصر به فرد است. تنها این تفاوت‌های بی‌پایان هستند که فرایند انتخاب طبیعی را ممکن می‌سازند.

گرچه طبیعی‌دانان عصر داروین از تنوع یا گونه‌گونی فنوتیپ آگاهی داشتند، با وجود این، نخستین ژنتیک‌دانان اعلام کردند ژنوتیپ افراد چیز تقریباً هم‌شکلی است. زمانی که جمعیت‌وراثت‌شناسان در دهه‌های بیست تا شصت سده‌ی بیستم به تدریج آشکار ساختند که در پس این یک‌ریختی ظاهری چندریختی بسیار گسترده‌ای پنهان است، این کشف را



برخی از طبیعی‌دانان کلاسیک به‌کلی زیر سؤال بردند. اما حتی داروینست‌های پرشور نیز چنین تنوعی را که از طریق روش‌های زیست‌شناسی مولکولی کشف شدند، انتظار نداشتند. به‌مرور معلوم شد که نه تنها بخش بزرگ دی.ان.ای گُدگذاری نشده است (یعنی از دی.ان.ای اسقاط تشکیل می‌شود)، بلکه همچنین کشف شد که بسیاری و حتی شاید اکثر آلل‌ها<sup>۱</sup> «ختی» هستند: یعنی جهش آن‌ها روی شایستگی (اصح بودن) فنوتیپ‌ها تأثیر نمی‌کند (به مبحث بعدی نگاه کنید). به همین دلیل امروز می‌دانیم که در پس این فنوتیپ‌های ظاهراً یک‌جور، در سطح ژن‌ها، می‌تواند گونه‌گونی و جوراجوری بسیار زیادی پنهان باشد.

### چندریختی<sup>۲</sup>

گاهی دگرگونی‌ها را در اصناف و یا جورها طبقه‌بندی می‌کنند که چنین کاری را چندریختی می‌نامند. در میان انسان‌ها ما چندریختی را در تفاوت در رنگ چشم، رنگ مو، مجعد یا صاف بودن آن، گروه خونی و بسیاری صفات وراثتی نوع خودمان می‌بینیم. تحقیق چندریختی در افزایش شناخت ما راجع به قدرت و جهت انتخاب طبیعی نقش مؤثری ایفا کرده است، و ما از این طریق تا حدودی درباره‌ی علت‌های واریاسیون آگاهی پیدا کردیم. دو تحقیق از چنین پژوهش‌هایی توسط ساین<sup>۳</sup> و شپارد<sup>۴</sup> درباره‌ی چند رنگی حلزون‌های خوراکی<sup>۵</sup> و توسط دوپژانسکی درباره‌ی ترتیب کروموزوم‌های مگس سرکه انجام گرفته‌اند. در اغلب موارد ما نمی‌دانیم چرا یک چندریختی در یک جمعیت طی دوره‌های طولانی حفظ می‌شود. معمولاً دلیل آن را تعادل در فشار گزینش می‌دانند، اما صفت غالبِ ناقلاژن‌های هتروزیگوت نیز، که حفظ ژن‌های کمیاب را در جمعیت ترجیح می‌دهد، ممکن است موجب تقویت آن شود. همان‌گونه که

1. allele    2. polymorphism    3. Cain    4. Sheppard    5. cepaea

در مورد حلزون‌های خوراکی ملاحظه کردید، انتخاب می‌تواند در شرایط محیطی متنوع فنوتیپ‌های بسیار گوناگونی را پدید آورد.

### علل گونه‌گونی

چه چیزی این گوناگونی را به وجود می‌آورد؟ سرچشمه‌ی آن چیست؟ علت‌های آن کدام‌اند؟ چگونه از نسلی به نسل دیگر تداوم می‌یابد؟ داروین یک عمر با این سؤالات دست و پنجه نرم کرد و به‌رغم همه‌ی تلاش‌هایش پاسخی برای‌شان نیافت. ماهیت اساسی تنوع برای نخستین بار بعد از سال ۱۹۰۰، پس از این‌که دانش ژنتیک و زیست‌شناسی مولکولی پیشرفت بزرگی کرده بودند، شناخته شد. چگونگی فراگرد تکامل را زمانی می‌توان به تمامی و با همه‌ی جنبه‌هایش دریافت که واقعیت‌های بنیادین ژنتیک را شناخته باشیم، زیرا که آن‌ها واریاسیون را توضیح می‌دهند. به این دلیل است که دانش ژنتیک بخش ضروری و غیرقابل انصراف برای تحقیقات تکاملی است. چون‌که تنها آن بخش از تغییرات که به ارث می‌رسند در تکامل نقش ایفا می‌کنند.

### ژنوتیپ و فنوتیپ

در دهه‌ی هشتاد سده‌ی نوزدهم، زیست‌شناسان ژرف‌نگر تشخیص دادند که میان ماده‌ی وراثتی (که در آن زمان آن را یاخته‌های زایشی می‌نامیدند) و یاخته‌های بدنی تفاوت وجود دارد؛ برای نخستین بار پیروان اولیه‌ی مندل به این تفاوت‌ها پی بردند و اصطلاحات ژنوتیپ و فنوتیپ را نیز در دانش زیست‌شناسی آن‌ها باب کردند. اما نظر همگانی در آن دوره این بود که ماده‌ی وراثتی نیز مثل سایر بخش‌های بدن از پروتئین‌ها تشکیل شده‌اند. زمانی‌که در سال ۱۹۴۴ ایوری<sup>۱</sup> و همکارانش نشان دادند که

1. Avery

ماده‌ی وراثتی از اسیدهای نوکلویک تشکیل شده است، یک شوک واقعی به بخشی از جهان دانش وارد شد. از این پس تمیز قابل شدن بین مواد تشکیل‌دهنده‌ی ارگانسیم و مواد سازنده‌ی ژن‌ها، از نظر اصطلاح‌شناسیک اهمیت تازه‌ای پیدا کرد. خود ماده‌ی وراثتی ژنوم (هاپلوئید) یا ژنوتیپ (دیپلوئید) است که ساخت بدن سازواره را با تمامی صفاتش یعنی فنوتیپ آن را - کنترل و هدایت می‌کند. این فنوتیپ محصول و نتیجه‌ی برهم‌کنش (تأثیر متقابل) ژنوتیپ و زیست‌بوم در جریان رشد است. طیف تغییرات فنوتیپ که آن‌ها را ژنوتیپ مشخصی تحت شرایط محیطی گوناگون پدید می‌آورد، میانگین برهم‌کنش نامیده می‌شود. برای مثال یک گیاه در شرایط موجود بودن کود و آبیاری خوب از گیاهی که از چنین شرایط مساعدی برخوردار نیست، خیلی بهتر رشد می‌کند. برگ‌های آله‌های آبی<sup>۱</sup> که زیر آب رشد می‌کنند به شکل رشته‌های نخ‌سان هستند و با برگ‌های پهن شاخه‌هایی که بالاتر از آب هستند، فرق دارند (به تصویر ۳-۶ نگاه کنید). همان‌گونه که ملاحظه خواهید کرد، فنوتیپ در کلیت خود در معرض مستقیم انتخاب طبیعی قرار دارد، نه تک‌تک ژن‌های منفرد آن.

سابقاً درباره‌ی این که آیا صفات معین یک سازواره را ژن‌های آن سازواره یا محیط و طبیعتی که پیرامون آن را فرا گرفته تعیین می‌کنند، بحث‌های داغی صورت می‌گرفت. همه‌ی نتایج پژوهش‌های سده‌ی اخیر نشان می‌دهند که اکثر مشخصات یک ارگانسیم تحت تأثیر هردو این‌ها قرار دارند. این تأثیرپذیری از هردو عامل به‌ویژه در مورد صفاتی که از جانب چند ژن هدایت می‌شوند، بیش‌تر صادق است. در یک جمعیت، که از طریق تولیدمثل جنسی زادوولد می‌کند دو دلیل، که بر هم منطبق هستند، برای دگرگونی وجود دارد: ۱) دگرگونی ژنوتیپ (به این دلیل که دو فرد

---

1. *ranunculus flabellaris*

در میان جاندارانی که تناسل جنسی دارند، از نظر ژنتیک کاملاً مشابه نیستند) و ۲) دگرگونگی فنوتیپ (به این دلیل که هر ژنوتیپ میانگین برهم‌کنش ویژه‌ی خود را دارد). جانداران گوناگون که دارای واکنش متفاوت هستند، برهم‌کنش مختلفی نسبت به شرایط محیط یکسان از خود نشان می‌دهند.

### ژنتیک واریاسیون

ما شناخت و آگاهی خود را راجع به واریاسیون مدیون دانش ژنتیک هستیم. ژنتیک آن بخشی از زیست‌شناسی است که با توارث سروکار دارد. از زمانی که این رشته‌ی علمی در سال ۱۹۰۰ بنیان‌گذاری شد بدین سو به یک رشته‌ی بیولوژیک بسیار گسترده که با نگره‌ها و فاکت‌های بسیاری نیز سروکار دارد، انکشاف پیدا کرده است. حتی کتاب‌های درسی که منحصراً به حوزه‌ی ژنتیک تکاملی محدود می‌شوند، به راحتی بالای ۳۰۰ صفحه هستند. در کتابی که پیش رو دارید من خود را تنها به توضیح قوانین اساسی ژنتیک محدود کرده‌ام؛ یعنی این که بررسی جامع آن را می‌بایست به عهده‌ی کتاب‌های اختصاصی این رشته واگذار کرد. برای کسانی که به جزئیات مسئله علاقه‌مند هستند کتاب‌های مینارد اسمیت<sup>۱</sup> (۱۹۹۲) و کتابی که توسط جونز<sup>۲</sup> و هرتل<sup>۳</sup> (۱۹۹۹) نوشته شده‌اند، توصیه می‌شود. و در شروع برای خوانندگان تازه‌کار نیز مطالعه‌ی بخش ژنتیک کتاب‌های زیست‌شناسی سودمند خواهد بود، مثلاً کتابی که به قلم کمبل<sup>۴</sup> (۱۹۹۹) نوشته شده، یا بخش مفصل راجع به ژنتیک در کتاب‌های درسی تکامل به قلم فوتویما (۱۹۹۸)، ریدلی (۱۹۹۶) و اشتریک‌برگر (۱۹۹۶). برای آشنا شدن با قوانین اساسی ژنتیک که برای درک تکامل لازم است، خوشبختانه ضروری نیست که

1. Maynard Smith

2. Jones

3. Hartl

4. Campbell

همه‌ی آن‌ها را در این کتاب توضیح دهیم. به عقیده‌ی من اگر شمار محدودی از قوانین اساسی آن را هم بدانیم، کافی است البته این‌ها را بایست به‌طور بنیادی فهمیده باشیم. مهم‌ترین آن‌ها ۱۷ قانون است که من در پایین آن‌ها را توضیح می‌دهم.

#### ۱۷ ماده‌ی اساسی قانون توارث

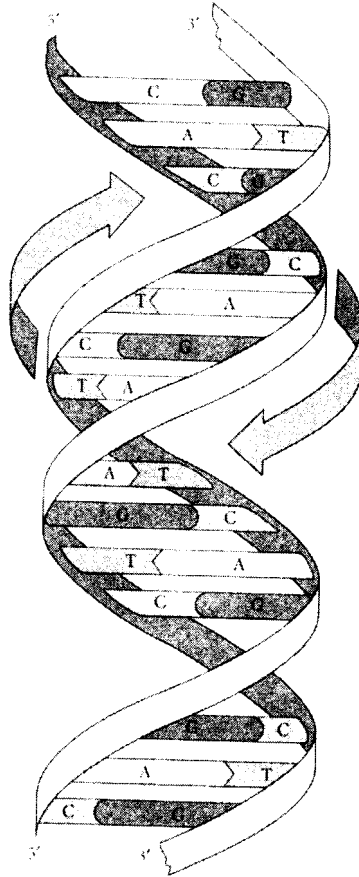
۱. ماده‌ی وراثتی درای ویژگی‌های بسیار پایدار بوده و همواره یکسان باقی می‌ماند (آن «بسیار سخت» است)؛ آن در اثر محیط‌زیست یا در اثر کاربرد و عدم کاربرد یک اندام فنوتیپ تغییر نمی‌کند، انتقال این ماده‌ی وراثتی را با نام «وراثت سخت» می‌نامند. ژن‌ها تحت تأثیر محیط‌زیست دگرگون نمی‌شوند. صفات اکتسابی که پروتئین‌های فنوتیپ کسب کرده‌اند به اسید نوکلئیک یاخته‌های زایشی منتقل نمی‌شوند. بنابراین توارث صفات اکتسابی ناممکن است.

۲. همان‌طور که ایوری و همکارانش در سال ۱۹۴۴ کشف کردند، در بیش‌تر سازواره‌ها ماده‌ی وراثتی مولکول دی.ان.ای است (اسید د‌اُکسی ریبونوکلئیک)، اما در بعضی از ویروس‌ها آر.ان.ای (اسید ریبونوکلئیک) ماده‌ی وراثتی به‌شمار می‌آید. مولکول دی.ان.ای توسط واتسون<sup>۱</sup> و کریک<sup>۲</sup> در سال ۱۹۵۳ کشف شد؛ و با نام ماریچ مضعف به جهان دانش معرفی شد (به تصویر ۱-۵ نگاه کنید).

۳. دی.ان.ای حاوی اطلاعاتی است که ساخت پروتئین‌ها را ممکن می‌سازد، و این پروتئین‌ها (همراه با لیپیدها و سایر مولکول‌ها) فنوتیپ همه‌ی سازواره‌ها را می‌سازند. این مولکول دی.ان.ای است که مجموعه‌ی اسیدهای آمینه را که به کمک ساختارها و سازوکارهای یاخته‌ها- به پروتئین‌ها تبدیل می‌شوند، کنترل و هدایت می‌کند.

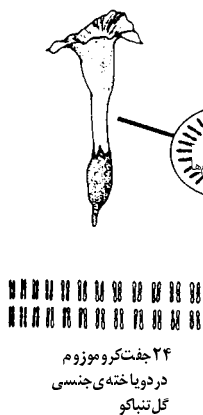
1. Watson      2. Crick

۴. در اوکاریوت‌ها بخش بزرگ دی.ان.ای در هسته‌ی هر سلول جای گرفته است. دی.ان.ای در اجسام ریز و درازی به نام کروموزوم جای دارند (به تصویر ۲۵ نگاه کنید). (مقدار کمی از دی.ان.ای و آر.ان.ای نیز در اندامک‌های یاخته وجود دارند، به‌ویژه در میتوکندری‌ها و کلروپلاست‌ها).



تصویر ۱۵: فرم معروف مارپیچ مضاعف. جفت‌های پایه، که هر کدام از یک پیریمیدینی (تیمین و سیتوزین) و یک پورینی (آدنین و گوانین) تشکیل شده است.

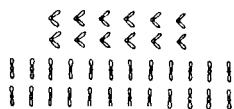
گل تنباکو نیکو تین دار



گل گلو تینوز ای نیکو تین دار



دورگه ی نازا



۲۳ جفت کروموزوم از دویا خته ی جنسی  
گل های بالاکنار هم قرار می گیرند

فرایند دوبر ابر شدن کروموزوم ها



یک دورگه ی نازا

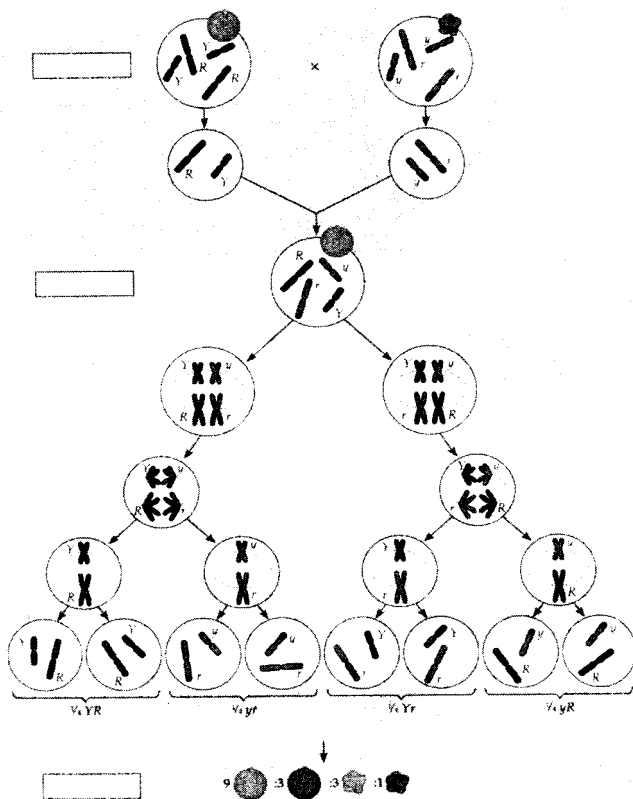


تصویر ۲۵: ایجاد چندپلوئیدی. از طریق تلاقی یا آمیزش بین دو گونه گیاه متفاوت غالباً دورگه ی نازا به وجود می آید. اما بعضی موارد از طریق دو برابر شدن شمار کروموزوم ها یک آلپلی پلوئید زایا به وجود می آید. منبع از: اشتریک برگر، و. مونرو (۱۹۹۰).

۵. سازواره‌هایی که از طریق جنسی تولیدمثل می‌کنند، قاعداً دیپلوئیدی هستند، یعنی دارای دو دست کروموزوم هومولوگ می‌باشند که هر دست از یکی از والدین به ارث می‌رسد.
۶. یاخته‌های زایشی نرو ماده هر کدام تنها یک دست کروموزوم دارند: آن‌ها هاپلوئید هستند. در جریان بارور شدن تخمک که طی آن سازواری جدید پدید می‌آید، از به هم پیوستن گامت‌های هاپلوئید دوباره حالت دیپلوئید تجدید می‌شود (زیگوت)، به دلیل این‌که کروموزوم‌های والدین درهم نمی‌آمیزند، بلکه جدا از هم باقی می‌مانند (به ماده‌ی هفتم نگاه کنید).
۷. در جریان بارور شدن یک تخمک توسط یاخته‌ی اسپرم کروموزوم‌های نرو ماده (که هر کدام حامل ژن‌های جنس خود هستند) با هم مخلوط نمی‌شوند و یا درهم نمی‌آمیزند، بلکه هر دو در درون تخمک بارور شده (زیگوت) در کنار هم قرار می‌گیرند. یعنی ماده‌ی توارثی بدون تغییر از نسلی به نسل دیگر انتقال می‌یابد؛ مگر این‌که در این میان جهشی روی دهد.
۸. ژن‌ها که در کروموزوم‌ها جای دارند، صفات یک سازواره را تعیین و مشخص می‌کنند.
۹. یک ژن از توالی‌ای از جفت‌های پایه‌ی سازنده‌ی اسید نوکلئیک تشکیل شده که یک برنامه با کارکردی ویژه را در خود دارند.
۱۰. روی هم‌رفته همه‌ی یاخته‌های بدن، ژن‌های مشابهی را دارا هستند.
۱۱. اگرچه معمولاً یک ژن بدون تغییر از نسلی به نسل دیگر منتقل می‌شود، اما از این توان برخوردار است که گاهی دچار موتاسیون شود. یک چنین ژن جهش‌یافته در صورتی که دچار یک موتاسیون جدید نشود دوباره از ثبات برخوردار می‌شود.
۱۲. مجموع ژن‌های یک فرد، ژنوتیپ آن فرد را تشکیل می‌دهد.



۱۳. هر ژنی به اشکال گوناگونی ظاهر می‌شود: ژن جهش یافته و ژن اولیه نسبت به هم آلل نامیده می‌شوند، که اکثر تفاوت‌های میان افراد درون یک جمعیت را همین آلل‌ها به وجود می‌آورند (به تصویر ۳-۵ نگاه کنید).



تصویر ۳-۵: یک ژن ممکن است دارای چند آلل باشد. مندل برای یکی از دورگه‌های خود یک ژن Y با هردو آلل Y (ژن چیره‌ی رنگ زرد) و y (ژن مغلوب سبز) و همچنین یک ژن R با هردو آلل R (ژن چیره‌ی گرد) و r (گوشه‌دار بودن صفت نهفته). دورگه‌های هردو گروه آلل‌ها به صفاتی که در بالا نمایش داده شده‌اند انجامیده‌اند.

۱۴. یک سازواری دیپلوئیدی دو نمونه از هر ژنی را در یاخته‌های خود دارد، که یکی از آن‌ها را از پدر و دیگری را از مادر به ارث می‌گیرد. اگر این دو ژن آلل‌های همانند باشند، سازواری که این ژن‌ها را دارند هموزیگوت<sup>۱</sup> می‌نامند؛ اگر آلل‌ها متفاوت باشند سازواری مزبور را هتروزیگوت<sup>۲</sup> می‌خوانند.

۱۵. وقتی در یک هتروزیگوت، تنها یکی از دو آلل در فنوتیپ مشهود شده باشد، آن آلل را غالب می‌نامند و آن دیگری را نهفته یا مغلوب.

۱۶. ژن‌ها ساخت پیچیده‌ای دارند: آن‌ها از کدهای ارثی آگرون‌ها<sup>۳</sup>، ایترون‌ها<sup>۴</sup> تشکیل می‌شوند که رشته‌هایی دو طرفه هستند (به تصویر ۴-۵ نگاه کنید).

۱۷. ژن‌ها از نظر طرز کار و کارکرد بسیار متفاوت‌اند، از جمله‌ی آن‌ها ژن‌هایی هستند که طرزکار و فعالیت ژن‌های دیگر را کنترل می‌کنند.

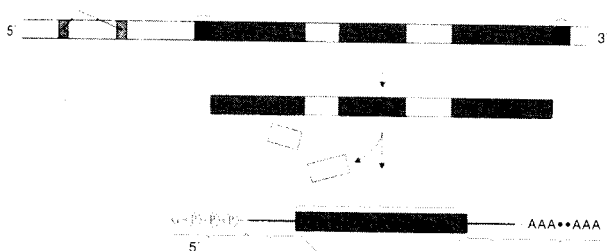
**سن و قدمت ژن‌ها.** شاید یکی از نامتظره‌ترین شناخت‌های زیست‌شناسی مولکولی نوین که از ژنوم به دست آمده، تشخیص این امر بوده که بسیاری از ژن‌ها از قدمت بسیار بالایی برخوردارند. ترتیب جفت‌های پایه غالباً ثابت است، و به همین دلیل می‌توان تعیین کرد که مثلاً یک ژن مشخص پستانداران در ژنوم مگس سرکه یا کرمک نخ‌ساز نیز وجود دارد. از قرار معلوم حتی اکنون دیگر می‌توانیم ردّ بعضی از ژن‌های گیاهان و جانوران را تا باکتری‌ها هم ردگیری کنیم. به‌ویژه این امر در شناخت ژن‌هایی که موجب بیماری‌ها می‌شوند، بسیار مهم است. برحسب مثال در کروموزوم‌های یک موش می‌توان ژنی را، که آن ژن در انسان موجب بیماری می‌شود، تزریق کرد، و سپس تأثیر شفابخش همه‌ی داروهای ممکن را روی آن موش آزمایش کرد. وانگهی امکانات بزرگی برای کاربست مهندسی ژنتیک را در خود دارند. و حتی اگر عملاً امکان چنین

1. Homozygot      2. Hetrozygot      3. Exon      4. Intron

کاربستی وجود نداشته باشد، مقایسه‌ی ژن‌های مربوطه با هم در میان سازواره‌های گوناگون قاعداً سهم به‌سزایی ایفا می‌کنند، تا ما کارکرد ژن‌ها را بهتر درک کنیم.

### تغییر ژنتیکی در یک جمعیت

طبق قانون هاردی-واینبرگ<sup>۱</sup> تعداد ژن‌های یک جمعیت در طول نسل‌ها تغییر نمی‌کند، مگر این‌که فرایندهایی موجب از دست دادن ژن‌های موجود یا کسب ژن‌های جدید شده باشند. این فرایندها علت تکامل هستند (به کادر ۳-۵ نگاه کنید).



تصویر ۴-۵: ساختمان یک ژن اوکاریوتیک، با اکسون‌ها و اینترون‌ها و توالی دو طرف.

به‌ویژه هفت فرایند از این فرآوردها برای تکامل از اهمیت بالایی برخوردارند: انتخاب، موتاسیون، تولید ژن‌های جدید، رانش ژن‌ها، تغییرات انحرافی، سازه‌های متحرک ژنتیکی، تلاقی جنسی غیرتصادفی (گزیدن جفت از جانب ماده‌ها و یا در میان بعضی از گونه‌ها از جانب نرها). انتخاب، موضوع بحث فصل ششم این کتاب است؛ اما با شش مورد دیگر می‌خواهیم در همین جا بیش‌تر آشنا شویم.

1. Hardy-Weinberg

## موتاسیون (جهش)

کاربرد واژه‌ی موتاسیون در زیست‌شناسی تاریخ پرماجری دارد. تا سال ۱۹۱۰ هر نوع تغییر چشمگیر در انواع را جهش می‌خواندند، به‌ویژه زمانی که چنین دگرگونی‌هایی به پیدایی گونه‌ی تازه‌ای می‌انجامید. مورگان در سال ۱۹۱۰ این واژه را منحصرأً درباره‌ی دگرگونی‌های ناگهانی ژنوتیپ یا اگر دقیق‌تر گفته باشیم: در مورد تغییر ناگهانی یک ژن به‌کار برد. جهش‌های ژنی در جریان تقسیم یاخته‌ای از طریق اشتباهات در همانندسازی روی می‌دهد. همانندسازی مولکول‌های دی.ان.ای در جریان تقسیم یاخته‌ای و تکوین یاخته‌ی زایشی (گامت) به‌طور قطع فراگرد بسیار دقیقی است، اما هرازگاهی در این فراشد اشتباهاتی نیز رخ می‌دهند. هرگاه یک جفت پایه در جایگاه جفت پایه‌ی دیگری قرار می‌گیرد، آن‌گاه آن را جهش ژنی یا موتاسیون نقطه‌ای می‌خوانند. البته مواردی هم که دگرگونی بزرگی در ژنوتیپ رخ دهد، مثلاً چندپلوئیدی یا تغییر آرایش ژن‌ها، آن‌طور که در جریان وارونگی کروموزومی روی می‌دهد؛ آن وقت چنین تغییراتی را جهش در کروموزوم‌ها یا جهش کروموزومی می‌نامند. مسلماً هر تغییری که در مسیر دی.ان.ای ژن‌ها به اسیدهای آمینه یا پلی‌پپتیدهای فنوتیپ که از طریق آر.ان.ای پیام‌رسان و ریبوزوم‌ها انجام می‌گیرد- روی می‌دهند نیز جزو موتاسیون‌ها به‌شمار می‌آیند. وانگهی جهش‌ها می‌توانند از طریق نصب یک سازه‌ی متحرک ژنتیکی در یک کروموزوم نیز به‌وجود بیایند. هر جهشی که به دگرگونی یک فنوتیپ بینجامد، از طریق انتخاب طبیعی یا گزیده می‌شود یا طرد می‌شود. جهش‌ها را متناسب با اهمیتی که هر کدام از آن‌ها ممکن است برای تکامل داشته باشند به سه دسته تقسیم می‌کنند: مفید، خنثی و مضر. افرادی که ژنوتیپ‌شان یک جهش مفید پیدا می‌کند، از طریق انتخاب طبیعی گزیده می‌شوند. همه‌ی افراد یک جمعیت که در زیست‌بوم نسبتاً بی‌تغییری زیست می‌کنند، تقریباً در گذشته‌ی نزدیکی توسط انتخاب طبیعی برگزیده شده‌اند، و به همین علت در میان آن‌ها بسیار به‌ندرت

در مراحل اولیه‌ی دانش ژنتیک، در این باره که چه چیزی تکرار آлл‌ها را در درون یک جمعیت تعیین می‌کند، سردرگمی کاملی حاکم بود. در سال ۱۹۰۸ ف واینبرگ در آلمان و هاردی در انگلستان توانستند از طریق روش‌های ریاضی اثبات کنند که، تکرار آلل‌ها در یک جمعیت از نسلی به نسل دیگر، در صورتی‌که جریانات معینی روی ندهد که منجر به نابودی برخی از ژن‌های موجود و یا افزایش ژن تازه‌ای نگردد، ثابت می‌ماند. آن‌ها این نگره را در یک فرمول ریاضی بیان کردند، که به‌شکل یک معادله‌ی دو جمله‌ای تبدیل کرده‌اند. از آن‌جا که یک راه‌حل کاملاً ریاضی است بنابراین به هیچ روی یک قانون زیست‌شناختی نیست. اجازه دهید تا از راه مثال به این موضوع روشی بیش‌تری بخشیم فرض کنیم یک ژن در یک جمعیت با دو آلل  $A_1$  و  $A_2$  حضور داشته باشد. تکرار  $A_1$ ،  $p$  است و تکرار  $A_2$  نیز  $q$  است، و  $p+q=1$ . تکرار گامت‌های موجود در تولیدمثل و ژنوتیپ‌های ایجاد شده از این تناسل طبق معادله‌ی زیر محاسبه می‌شود.

		یاخته‌های زایشی (گامت‌ها)	
		$A_1(p)$	$A_2(q)$
تخمک‌ها	$A_1(p)$	$A_1A_1(p^2)$	$A_1A_2(pq)$
	$A_2(q)$	$A_1A_2(pq)$	$A_2A_2(q^2)$

معادله‌ی دو جمله‌ای  $(p+q)(p+q)=p^2+2pq+q^2$  طی نسل‌های متناهی به همین شکل حفظ می‌شود، مگر این‌که ژنی اضافه یا کم شود (به متن اصلی مراجعه نمایید).

کادر ۳-۵: قانون هاردی-واینبرگ

جهش‌های مفید جدیدی روی می‌دهند. برعکس، جهش‌های به‌اصطلاح خنثی، که در شایستگی فنوتیپ مؤثر واقع نمی‌شوند، بسیار زیادند، در آینده در باره‌ی نقش آن‌ها در فرایند تکامل دقیق‌تر به بحث خواهیم پرداخت. موتاسیون‌های مضر در جریان انتخاب طبیعی مورد حمایت قرار نمی‌گیرند و دیر یا زود نابود می‌شوند. اگر آن‌ها جهشی مغلوب باشند، می‌توانند در یک جمعیت در حالت هتروزیگوت حفظ شوند. اگر به این‌جا بینجامد که سازواره‌های مزبور فوراً نابود شوند، آن جهش را کشنده (یا ژن کشنده) می‌نامند. یک ژن ممکن است برای انتخاب (طبیعی یا مصنوعی) از اهمیت متفاوتی برخوردار باشد، بستگی دارد به آن‌که در چه کنش متقابل با بقیه‌ی ژنوتیپ قرار گرفته باشد.

اگرچه همه‌ی ژن‌های جدید از طریق موتاسیون پدید می‌آیند، ولی بیش‌ترین تغییرات فنوتیپی در یک جمعیت طبیعی حاصل بازپیوست

می‌باشند (بعداً بیش‌تر به این مطلب خواهیم پرداخت). پیش از شناخت همه جانبه‌ی نقش انتخاب، بسیاری از طبیعی‌دانان معتقد بودند که برخی از تغییرات تکاملی نتیجه‌ی «فشار جهش» هستند. این پنداشت خطاست. تکرار یک ژن در یک جمعیت در دراز مدت، توسط انتخاب طبیعی و جهش‌های تصادفی تعیین می‌شود، و نه در اثر تکرار جهش‌ها. به سخن دیگر، جهش‌ها تنها مواد خام تحولات تکاملی به‌شمار می‌روند، و حال آن‌که تکامل در اثر گزینش طبیعی جهش‌های تصادفی انجام می‌گیرد، و نه در اثر جهش‌های جهت‌یافته و هدایت‌شده.

### جریان ژن‌ها

در هر گشن‌گروه، که کاملاً منزوی نباشد، تعداد ژن‌ها در اثر تبادل ژن‌ها با سایر جمعیت‌های همان نوع، به‌شدت تحت تأثیر قرار می‌گیرد. این تبادل ژن‌ها در درون جمعیت‌های وابسته به یک نوع را جریان ژن‌ها می‌نامند. این یک عامل ثابت و حفظ نوع است، زیرا مانع از آن می‌شود تا جمعیت‌های نسبتاً منزوی در جهت‌های متفاوت تکامل یابند (یعنی روند تکامل‌شان از هم دور شوند)، لذا این جریان دلیل اصلی تداوم و ثبات گونه‌هایی است که در مناطق وسیعی گسترده‌اند و یا گونه‌هایی که از لحاظ شمار بسیارند. میزان و ابعاد جریان ژن‌ها در میان جمعیت‌ها و گونه‌ها یکسان نیست. انواع ساکن در یک منطقه که هیچ‌گرایشی به مهاجرت ندارند (یعنی فیلوپاتریش<sup>۱</sup>) جریان ژنی بسیار ناچیزی دارند، اما در میان جمعیت‌هایی که در سرزمین بسیار وسیع پراکنده هستند و در میان گونه‌های کوچنده جریان ژنی پرآمیزی<sup>۲</sup> حاکم است.

تشخیص این‌که‌گرایش به پراکندگی در میان افراد یک جمعیت بسیار متفاوت است، از اهمیت بالایی برخوردار است. از این جنبه ممکن است

1. philopatrisch      2. panmixie

حتی چندریختی بارز به وجود آید. بعضی از افراد یک جمعیت مایل به مهاجرت نیستند و در نزدیکی محل تولدشان زادوولد می‌کنند، برخی دیگر در یک منطقه‌ی نسبتاً گسترده‌ای انتشار می‌یابند و انواع کمی نیز در سرزمین‌های بسیار وسیعی انتشار یافته و مهاجرت کرده و زادوولد می‌کنند - حتی گاهی چند صد کیلومتر - دور از زادگاهشان مهاجرت می‌کنند. بدیهی است که افراد این گروه سوم برای تکامل از بالاترین اهمیت برخوردارند. معمولاً اکثر آن‌ها موفق نمی‌شوند، چون آن‌ها به‌طور کامل با زیست‌بوم خود سازگار نشده‌اند، اما اگر آن‌ها از زادگاه خود خیلی دور شده باشند، می‌توانند جمعیت مؤسس را پایه‌گذاری کنند و دور از منطقه‌ی انتشار اولیه‌ی نوع خود یک زیست‌بوم مناسبی را برای خود پیدا کنند.

بعضی از انواع چنان خوب انتشار یافته‌اند که آن‌ها را در همه جای دنیا می‌توان دید، برحسب مثال گیاهان هاگزا و حیواناتی مانند تاردی‌گرادها و بعضی از سخت‌پوستان (انواع خرچنگ‌ها) که تخم‌هاشان از طریق باد پراکنده می‌شوند. اما انتشار در یک فاصله‌ی نسبتاً کوتاه، جریان تکامل انشعابی و اشتقاقی جمعیت‌های محلی را به‌شدت محدود می‌کند. واپسین سخن این‌که جریان ژن‌ها در فرایند تکامل یک عامل بسیار مؤثر و ثبات‌بخشی است.

#### رائش ژن‌ها

در جمعیت‌های کوچک ممکن است تصادفاً آلل‌ها گم شوند؛ این پدیده را رائش ژن‌ها می‌نامند. حتی در جمعیت‌های بسیار بزرگ نیز از دست رفتن یا احتمال گم شدن تصادفی آلل‌ها وجود دارد. چنین رویدادی برای گونه‌هایی که در سرزمین‌های گسترده‌ای انتشار یافته‌اند معمولاً بی‌نتیجه می‌ماند، به این دلیل که چنین فقدان ژن‌ها در بعضی مناطق در نسل‌های بعدی از طریق جریان ژن‌ها به سرعت جایگزین می‌شوند. اما

جمعیت‌های مؤسس کوچک که دور از مناطق انتشار نوع خود زندگی می‌کنند، هر کدام یک سهم تصادفی از خزانه‌ی ژن<sup>۱</sup> جمعیت اصلی نیاکان را دارا هستند. و چون آن‌ها دیگر امکان تبادل ژن با دیگر جمعیت‌های وابسته به نوع خود را ندارند، این فراگرد می‌تواند تغییر ساختار ژنوتیپ چنین جمعیت‌هایی را تسهیل کند (به بخش پایین نگاه کنید).

### تغییر انحرافی

برخی از ژن‌ها (که تا به امروز فقط در نزد بعضی از گونه‌ها دیده شده‌اند) جریان جدایی آلل‌ها را در مرحله‌ی میوز یک یاخته‌ی هتروزیگوت تحت تأثیر قرار می‌دهند، و آن‌هم به این صورت که آلل موجود در یکی از کروموزوم‌های والدین در بیش از ۵۰ درصد موارد به یاخته‌ی زایشی وارد می‌شود. اگر این آلل موجب شود که فنوتیپ نامناسبی به وجود آید، در جریان انتخاب مضر واقع خواهد شد. به ندرت پیش می‌آید که این تغییر انحرافی آن قدر قوی باشد تا بتواند در برابر نابودسازی انتخاب برتری خود را حفظ کند.

### سازه‌های متحرک ژنتیکی

سازه‌های متحرک ژنتیکی رشته‌های دی.ان.ای یا «ژن‌ها»یی هستند که در کروموزوم‌ها جایگاه مشخصی ندارند، آن‌ها ممکن است به جایگاه جدیدی در همان کروموزوم یا به کروموزوم دیگری جابه‌جا شوند. سازه‌های متحرک ژنتیکی انواع گوناگونی دارند که تأثیرات متفاوتی نیز می‌گذارند. اگر آن‌ها به جایگاه تازه‌ای در یک کروموزوم انتقال پیدا کنند، ممکن است موجبات جهشی را در ژن‌های مجاور خود فراهم سازند. این

1. gene pool



سازه‌های متحرک ژنتیکی به کرات رشته‌های کوتاه دی.ان.ای تولید می‌کنند که آن‌ها نیز به نوبه‌ی خود بارها و بارها همانندسازی می‌شوند. چنین رشته‌هایی را آلوا<sup>۱</sup> می‌نامند، که به کرات تکرار می‌شود و در پستانداران در هر فرد با بیش از ۵۰۰ هزار نمونه حضور دارند. پنج درصد از ژنوم انسان از آن‌ها تشکیل شده است. تا جایی که اطلاع داریم هیچ یک از سازه‌های متحرک ژنتیکی نقشی ایفا نمی‌کنند که در جریان انتخاب مفید واقع شود. اکثر این سازه‌ها مضرند، اما ظاهراً انتخاب طبیعی قادر نیست آن‌ها را از بین ببرد. کسانی که خواسته باشند اطلاعات بیشتری درباره‌ی اشکال بروز سازه‌های متحرک ژنتیکی به دست آورند، باید دست‌کم یک کتاب درسی ژنتیک را مطالعه کنند.

#### جفت‌گزینی غیرتصادفی

در میان همه‌ی جانورانی که از طریق جنسی زادوولد می‌کنند، در مورد جفت‌گزینی، علاقه‌ی ویژه‌ای برای فنوتیپ مشخصی وجود دارد. این علاقه موجب می‌شود تا ژنوتیپ معینی بیش از سایرین ترجیح داده شود. چنین جفت‌گزینی غیرتصادفی به بهترین نحو می‌تواند برخی از مواد گونه‌زایی هم‌بوم سیمپاتریک<sup>۲</sup> را توضیح دهد. در میان گروه‌های خاصی از ماهیان، به‌ویژه در نزد ماهی‌های سیکلید، ماده‌ها آشکارا با نرهایی آمیزش می‌کنند که زیستگاه معینی را در اختیار دارند. برای مثال دریاچه‌ای را در نظر بگیرید که در آن نوع A در ابتدا هم در آب‌های سطح دریاچه و هم در آب‌های کف دریاچه زندگی و تغذیه می‌کنند؛ حالا اگر یک گروه از ماده‌ها ترجیح دهند که با نرهای کف دریاچه جفت‌گیری کنند، این ماده‌ها در عین حال صفات نرهای کف‌زی را که در محیط‌زیست کف دریاچه زندگی می‌کنند نیز انتخاب می‌کنند. در این حالت دیگر تغذیه و

1. alu      2. sympatric

جفت‌گیری به‌طور تصادفی انجام نمی‌گیرد و به‌مرور زمان دو زیرگونه یا دو صنف به‌وجود می‌آید که اعضای آن برای خوراک و جفت‌گیری یا آب‌های عمقی یا آب‌های سطحی را ترجیح می‌دهند. سرانجام روزی فرا خواهد رسید که این دو زیرگونه به‌کلی از هم جدا شده، و به دو گونه‌ی هم‌بوم تبدیل خواهند شد. در میان اکثر گروه‌های ماهیان این شکل از گونه‌زایی انجام نمی‌گیرد. اما فرایند مشابهی در میان حشرات انگل‌زی نیز می‌تواند به گونه‌زایی هم‌بوم بینجامد، در صورتی‌که جفت‌گیری ترجیحاً روی گیاهی انجام گیرد که هر دو زوج این حشرات -یعنی هم نر و هم ماده- علاقه‌ی یکسانی به آن داشته باشند.

### تولیدمثل تک‌والدی و تکامل

تکامل از منظر داروین‌یسم تنها زمانی می‌تواند موفق شود که طیف گسترده‌ای از واریاسیون‌ها را در اختیار داشته باشد. عملاً بخش بزرگی از این دگرگونی‌ها در فنوتیپ‌ها بر اثر بازپیوست دوباره‌ی کروموزوم‌های والدین، یعنی فرآگردی که پس از ظهور اوکاریوت‌ها امکان‌پذیر گشته، ایجاد می‌شود. اما بسیاری از جانداران اساساً دارای جنسیت نیستند، بلکه از طریق تک‌والدی زادوولد می‌کنند. بنابراین سازواره‌های غیرجنسی برای این‌که بتوانند متناسب با تغییرات محیط از خود واکنش مناسب نشان دهند و پایه‌پای آن دگرگونی‌ها بتوانند تکامل یابند، چگونه به ایجاد تغییرات ضروری در خود موفق می‌شوند؟

در اکثر اشکال زادوولد تک‌والدی یا «تولیدمثل غیرجنسی» فرزندان از نظر جنسی با سازواره‌ی والد مشابه هستند. تباری که به این شیوه ایجاد شده باشد، کلون<sup>۱</sup> خوانده می‌شود. چگونه در یک کلون ممکن است واریاسیون ژنتیکی نوین به‌وجود آید؟ این پدیده غالباً در میان

1. clone

سازواره‌های عالی منحصرراً از راه موتاسیون انجام می‌شود: هر جهش تازه یک زیرکلون جدیدی به وجود می‌آورد. اگر موتاسیون جهش موفق باشد، یک کلون جدید پدید می‌آید، و اگر بعداً هم جهش‌های مناسب دیگری را در پی داشته باشد، به تدریج از کلون اصلی دورتر و دورتر می‌شود. این امر را که این فرآیند تا کجا ادامه می‌یابد، می‌توان در نزد بدلویدا<sup>۱</sup> ملاحظه کرد: یعنی این‌که در میان موفق‌ترین کلون‌ها تفاوت‌ها درست به اندازه‌ی تفاوت بین گونه‌هایی است، که از طریق جنسی تولیدمثل می‌کنند. کلون‌های ناموفق از بین می‌روند. به این طریق «گسست یا شکاف» بین تاکسون‌های تک والدی (یا غیرجنسی) پدید می‌آید.

پروکاریوت‌ها از طریق غیرجنسی تکثیر می‌شوند. در میان آن‌ها تغییرات توارثی از راه موتاسیون و انتقال یک جانه‌ی ژن‌ها به کلون‌های دیگر شکل می‌گیرد. اما به مجرد این‌که جنسیت تا حدودی در میان اوکاریوت‌ها «شکل گرفته» شد، تولیدمثل غیرجنسی در میان این گروه نسبتاً کمیاب شده است. معمولاً تولیدمثل غیرجنسی در میان حیوانات تا سطح جنس دیده می‌شود. بالاتر از سطح جنس تنها سه گروه عالی‌تر از جانوران هستند که منحصرراً از کلون‌های با تولیدمثل غیرجنسی پدید می‌آیند. در میان گیاهان نیز تولیدمثل غیرجنسی به ندرت دیده می‌شود؛ در عوض، در میان بعضی از گروه‌های قارچ‌ها بسیارند.

پروکاریوت‌ها از طریق غیرجنسی ز ادوولد می‌کنند، از این رو همه‌ی افرادشان به اصطلاح از نظر جنسی مشابه‌اند. آن‌ها تولیدمثل جنسی را نمی‌شناسند. برعکس، در میان اوکاریوت‌ها تقریباً شکل غالب ز ادوولد از طریق جنسی انجام می‌گیرد. اگر در میان جانوران یا گیاهان عالی‌تر از اوکاریوت‌ها تکثیر تک والدی دیده شود، آشکارا همه‌ی این موارد یک صفت ثانوی اشتقاق یافته است که معمولاً یا در میان یک جنس به یک نوع

---

1. bdelloidea

محدود می‌شود یا به یک جنس منزوی شده منحصر می‌گردد. تنها در موارد نادری بکرزایی در میان کل یک تیره‌ی جانوری دیده می‌شود (مطلب زیر را ملاحظه کنید). کاملاً آشکار است که در میان حیوانات تکثیر تک والدی بارها و بارها از نو ایجاد شده است، اما هر بار کلون‌های غیرجنسی پس از زمانی کوتاه دوباره نابود شده‌اند.

#### تولیدمثل جنسی در مقایسه با غیرجنسی

از این‌که تولیدمثل غیرجنسی در میان اوکاریوت‌ها بسیار به‌ندرت یافت می‌شود، چه نتیجه‌ای را می‌توان گرفت؟ چنین پدیده‌ای این احتمال را تقویت می‌کند که زادوولد تک والدی که امروزه هرازگاهی در نزد اوکاریوت‌ها شاهد آن می‌شویم، یک صفت اولیه نیست، بلکه خصیصه‌ی مشتق شده در اثر تغییرات شرایط بعدی است. این شکل از تولیدمثل در میان گروه‌هایی که خویشاوندی دوری با هم دارند به‌طور مستقل بارها بروز پیدا کرده است، اما معمولاً هر بار به سرعت منقرض شده است. مهم این نیست که زادوولد جنسی از چه مزیتی ممکن است برخوردار باشد، خود این واقعیت که تولیدمثل غیرجنسی عموماً هیچ موفقیتی نصیبش نمی‌شود، می‌تواند نشان‌دهنده‌ی آن باشد که تولیدمثل جنسی حتماً دارای مزیتی است.

وانگهی در نگاه نخست به‌نظر می‌رسد که زادوولد غیرجنسی فرایند بسیار زیاتری نسبت به تولیدمثل جنسی است. فرض کنیم در یک جمعیت دو نوع ماده وجود دارد: یکی A و دیگری B؛ هرکدام از این‌ها صد بچه به‌دنیا می‌آورد، در هر نسل دوتا از آن‌ها زنده می‌مانند. ماده‌های نوع A زادوولد جنسی می‌کنند، و نیمی از فرزندانشان نرو نیم دیگر ماده هستند. ماده‌های نوع B زادوولد غیرجنسی دارند و زادگان آن‌ها صددرصد ماده هستند. یک محاسبه‌ی ساده نشان می‌دهد که جمعیت پس از زمان کوتاهی منحصراً مرکب از ماده‌های نوع B خواهد بود.

سازواری ماده‌ای که یاخته‌های زایشی خود را از طریق «بکرزایی» غیرجنسی بارور می‌کند، بدون آن‌که برای تولید نرها گامت‌های خود را «هدر دهد»، و به این دلیل دو برابر سازواری که زادوولد جنسی می‌کند، و ناگزیر است هم نر و هم ماده را تولید کند، بچه می‌آورد. با این وصف پس چرا انتخاب طبیعی بکرزایی را ترجیح نمی‌دهد، یعنی این امتیاز سازواری ماده، که برای تولید یاخته‌های نر گامت‌های خود را هدر نمی‌دهد، مورد حمایت قرار نمی‌گیرد.

دانشمندان از ۱۸۸۰ بدین سو درباره‌ی این‌که چرا طبیعت زادوولد جنسی را ترجیح می‌دهد، به بحث‌های داغی پرداخته‌اند. تاکنون این گفت‌وگوها نتیجه‌ی قطعی به بار نیاورده و هیچ کدام از صاحب‌نظران در این بحث پیروز اعلام نشده‌اند. به چه دلیل در چنین گفت‌وگوهایی معمولاً چند پاسخ هم‌زمان می‌تواند درست باشد. به سخن دیگر، زادوولد جنسی چندین مزیت دارد، که روی هم رفته نسبت به مزیت ظاهری فرزندان بیش‌تر تولیدمثل غیرجنسی، اولویت می‌یابد. نخست لازم است تا ما کل جریان فرایند جنسی را درک کنیم؛ پس از آن آشکار خواهد شد، که چرا تولیدمثل جنسی به‌رغم باروری کم‌تر از لحاظ شمار، از نظر دراز مدت، موفق‌تر از زادوولد غیرجنسی بوده است.

### میوز و بازپیوست<sup>۱</sup>

برای این‌که جریان واهمیت زادوولد جنسی را با همه‌ی جنبه‌های آن بتوانیم درک کنیم، به بیش از یک سده پژوهش نیاز داشتیم. داروین سراسر عمرش را بیهوده برای پیدا کردن علت دگرگونی وراثتی (واریاسیون ژنتیکی) صرف کرد. برای دریافتن آن، نخست لازم بود تا هم درباره‌ی فرایند ایجاد گامت‌ها و هم در مورد تفاوت میان فنوتیپ و ژنوتیپ، و

1. recombination

اهمیت این دو برای انتخاب طبیعی و همچنین درباره‌ی واریاسیون درون جمعیت، آگاهی می‌یافتیم.

پاسخ این مسئله را آگوست وایزمن و گروهی از یاخته‌شناسان توانستند به‌دست آورند. آن‌ها به این صورت بود که آن‌ها توانستند ثابت کنند، در میان سازواره‌های دو جنسی دو جریان تقسیم سلولی پیاپی مقدم بر شکل‌گیری گامت‌ها صورت می‌گیرد (کادر ۴-۵ را ملاحظه کنید). در نخستین فرایند تقسیم سلولی کروموزوم‌های هومولوگ پدر و مادر تنگ در کنار هم قرار می‌گیرند، و سپس آن‌ها در یک یا چند جا می‌شکنند. این کروموزوم‌های شکسته با هم مبادله می‌شوند، به‌نحوی که در پایان طبق قانون احتمالات ترکیبی کاملاً تصادفی مرکب از قطعاتی از پدر و مادر به‌وجود می‌آید، این فراگرد را تقاطع کروموزومی می‌نامند. حاصل چنین «تقسیم کاهشی» به این‌جا می‌انجامد که هر یاخته‌ی زایشی تعدادی از کروموزوم‌های «هاپلوئیدی» را با خود خواهد داشت. این تعداد نصف تعداد کروموزوم‌های یاخته‌ی «دپلوئیدی» در زیگوت هستند، که در جریان بارور شدن یاخته‌ی زایشی به‌وجود می‌آیند. این فراگرد حاصل از دو تقسیم سلولی، که در نتیجه‌ی آن یاخته‌ی زایشی به‌وجود می‌آید، میوز نامیده می‌شود.

دو فراشد در جریان میوز به بازیوست همه‌جانبه‌ی ژنوتیپ والدین می‌انجامد: (۱) تقاطع کروموزومی در خلال نخستین تقسیم و (۲) انتقال تصادفی کروموزوم‌های هومولوگ به گامت‌های خواهر در جریان تقسیم کاهشی. حاصل این جریان یک ترکیب کاملاً جدید ژن‌های والدین خواهد بود، که هر کدام یک فنوتیپ منحصربه‌فردی را تولید می‌کنند که به‌کلی با یکدیگر متفاوت هستند. این ژنوتیپ‌ها هر کدام به‌نوبه‌ی خود فنوتیپ منحصربه‌فردی را به‌وجود می‌آورند، و به این ترتیب آن‌ها شمار فراوانی مواد خام در اختیار انتخاب طبیعی قرار می‌دهند.

دیگر فرقی نمی‌کند که تولیدمثل جنسی در این یا آن مورد خاص کدام

مزیت گزینشی را ارائه می‌کند: خود این واقعیت که تمامی تلاش‌ها برای بازگشت به زادوولد غیرجنسی به شکست انجامیده است، گویای این است که چنین مزیتی وجود دارد. در میان گیاهان عالی‌تر تولیدمثل غیرجنسی کامل وجود ندارد؛ اما در عوض آگاموسپرمی رایج است، یعنی تولید دانه بدون بارورسازی (گرانت<sup>۱</sup> ۱۹۸۱). لیکن در میان برخی از آغازیان و قارچ‌ها و همچنین پاره‌ای از گروه‌های گیاهان بی‌آوند بیش از تولیدمثل جنسی تولیدمثل تک والدی گسترده است. در میان پروکاریوت‌ها مکانیسم تولیدمثل ویژه‌ای رایج است؛ که طی آن انتقال افقی ژن‌ها موجبات تغییرات توارثی (واریاسیون ژنتیکی) را فراهم می‌کنند.

### چرا انتخاب طبیعی ساخت ژنوتیپ‌های گوناگون را ترجیح می‌دهد؟

زادوولد غیرجنسی در میان پاره‌ای از شاخه‌ها و رده‌های جانوری بسیار گسترده است (البته در میان پرندگان و پستانداران یافت نمی‌شود). اما تقریباً همه‌ی موارد تولیدمثل غیرجنسی در میان جانوران یا تنها به یک نوع از یک جنس منحصر است، که آن جنس هم به‌نوبه‌ی خود از طریق تولیدمثل جنسی زادوولد می‌کند، یا به یک جنس تنها در میان یک تیره محدود می‌شود. در جهان جانوران تنها سه تاکسون عالی‌تر (بالاتر از سطح جنس) وجود دارند که منحصراً از کلون‌های تک والدی تشکیل می‌شوند که آن‌ها هم عبارتند از: چرخداران و سپرپوستان و مایت‌ها. این کاملاً آشکار است که بعضی از انواع به تجربه‌ای مبادرت کرده‌اند که طی آن به بهای دست کشیدن از جنسیت خود باروری مضاعفی را «به‌دست آورده‌اند»، لیکن کلون‌های حاصل از تولیدمثل غیرجنسی دیر یا زود منقرض می‌شوند.

1. Grant

طبیعت پژوهان بیش از یک صد سال است راجع به مزیت بالای تولیدمثل جنسی به گمانه‌زنی مشغول‌اند، با این‌همه تا به امروز هنوز در این باره موفق نشده‌اند به نظر یگانه‌ای دست یابند. البته اگر یک جمعیت به‌طور ناگهانی دچار شرایط نامساعدی شود، این امر قطعی است که هرچه تنوع ژنتیکی آن گسترده‌تر باشد به همان نسبت شانس آن برای این‌که ژنوتیپ‌هایش بهتر بتوانند از عهده‌ی تغییرات محیط برآیند نسبت به یک کلون واحد و یا گروهی از کلون‌های همانند بیش‌تر است.

برای مکانیسمی که انتخاب طبیعی از طریق آن تولیدمثل جنسی یعنی بازپیوست ژنتیکی را ترجیح می‌دهد، توضیحات گوناگونی ارائه شده است. همه در این باره هم‌داستان‌اند که جهش‌های مفید در درون یک جمعیت دو جنسی بهتر می‌توانند بقا یابند تا در جمعیتی با تولیدمثل غیر جنسی، در عین حال جهش‌های مضر نیز در درون جمعیت دو جنسی سریع‌تر از میان می‌روند. برحسب مثال وقتی که ژنوتیپ مقاومی به وجود بیاید، بدن به بهترین شکلی در برابر میکروب‌های جدید مقاومت می‌کند. ژنوتیپ - یعنی اسید نوکلئیک - مستقیماً توسط انتخاب طبیعی گزیده نمی‌شود، بلکه در جریان تکوین یاخته‌های بارور شده به صورت پروتئین‌ها و دیگر اشکال سازه‌های فنوتیپ درمی‌آید (فصل ششم را ملاحظه کنید). فنوتیپ محصول برهم‌کنش زیست‌بوم و ژنوتیپ است.

از طریق تولیدمثل جنسی بسیار بیش‌تر از جهش یا مکانیسم‌های دیگر فنوتیپ‌های جدید در اختیار انتخاب طبیعی قرار می‌گیرند. از این‌رو تولیدمثل جنسی در میان جمعیت‌هایی که از طریق جنسی تکثیر می‌شوند، مهم‌ترین منبع ایجاد واریاسیون است. به نظر می‌آید این توانایی که واریاسیون زیادی را پدید می‌آورد، مهم‌ترین مزیتی است که موجب می‌شود تا انتخاب طبیعی تولیدمثل جنسی را بگزیند (مطالب دقیق‌تر را در شماره‌ی ویژه‌ی «تکامل جنسیت» از مجله‌ی *ساینس* شماره‌ی ۲۸۱ سال ۱۹۸۸ مطالعه کنید). این ظرفیت بالای بازپیوست ناشی از تولیدمثل



جنسی است که به این شیوهی زادوولد این اهمیت والای تکاملی را می بخشد.

میوز نامی است برای دو تقسیم یاخته‌ای پیاپی که پیش از تشکیل یاخته‌های زایشی هاپلوئیدی (گامت‌ها) انجام می‌گیرند. طی نخستین تقسیم کروماتیدهای خواهر کروموزوم‌های هومولوگ به هم می‌چسبند. اکنون تقاطع کروموزومی انجام می‌گیرد: کروماتیدها در جاهایی که روی هم قرار می‌گیرند می‌شکنند و از طریق تقاطع به انتهای کروماتیدهای خواهر به هم ملحق می‌شوند. به‌گونه‌ای که ترکیب نوینی از کروموزوم‌ها پدید می‌آید. در جریان تقسیم بعدی، که آن را تقسیم کاهش می‌نامند کروموزوم‌های هومولوگ طبق قانون تصادف (احتمالات) به دو سوی قطب‌های یاخته‌ای منتقل می‌شوند، به نحوی که در آنجا ترکیب کاملاً نوینی جفت کروموزوم‌ها را می‌سازند از طریق تقاطع کروموزومی و جابه‌جایی تصادفی کروموزوم‌ها به قطب‌های جداگانه در جریان این دو مرحله‌ی متوالی میوز بازیپوست جدیدی از کروموزوم‌های والدین به‌وجود می‌آید.

یاخته‌هایی که طی میوز تشکیل می‌شوند (تخمک‌ها و یاخته‌های اسپرم) تک پلوئید هستند اما پس از جریان بارورسازی حالت دیپلوئیدی دوباره برقرار می‌شود. جزئیات توصیف کامل‌تر این فرآیند پیچیده را در کتاب‌های درسی زیست‌شناسی می‌توانید مطالعه کنید.

کادر ۴-۵: میوز/ تقسیم کاهش

### بازیپوست

وقتی دو عضو از یک جمعیت دو جنسی با هم آمیزش می‌کنند و از آن‌ها فرزندی به دنیا می‌آید، این فرزند ترکیب کاملاً نوینی از ژن‌های والدین را با خود خواهد داشت. اصطلاح «خزانه‌ی ژن» یا «خزینه‌ی ژن» که برای مجموعه‌ی ژن‌های موجود در یک جمعیت به کار می‌رود، اندکی گمراه‌کننده است. ژن‌ها یک توده‌ی بی‌نظم نیستند و در درون یک «خزینه» در حال شنا هم نیستند، بلکه پشت سر هم در کروموزوم‌ها به ترتیب نصب شده‌اند، و هر فردی از یک گونه‌ی دیپلوئیدی که از طریق زادوولد جنسی تولیدمثل می‌کند روی کروموزوم‌هایش از هریک از والدین یک دست هاپلوئید دریافت می‌کند. این نظریه برای نخستین بار از جانب سائُن<sup>۱</sup> و بووری<sup>۲</sup> در آغاز سده‌ی بیستم اعلان شد و بعداً هم از جانب توماس

هانت مورگان<sup>۱</sup> مورد تأیید قرار گرفت. ترکیب دیپلوئیدی ماده‌ی ژنتیکی والدین ژنوتیپ نامیده می‌شود. هر فرد ترکیب منحصر به فردی از مجموعه‌ی ژنتیکی والدین را دریافت می‌کند، فنوتیپ حاصل از این ژنوتیپ (یعنی از این ترکیب جدید ژن‌های والدین) معمولاً هدف اصلی انتخاب طبیعی می‌باشد (مبحث بعدی را ملاحظه کنید). بازیوست در میان یک جمعیت سرچشمه‌ی اصلی واریاسیون فنوتیپی است، که در دسترس انتخاب طبیعی مؤثر قرار می‌گیرد.

### انتقال افقی ژن‌ها

در میان پروکاریوت‌ها تولیدمثل جنسی وجود ندارد، بنابراین از طریق بازیوست هیچ‌گونه نوشدگی ژنتیکی صورت نمی‌گیرد. در عوض واریاسیون ژنتیکی جدید در میان باکتری‌ها از طریق جریانی انجام می‌گیرد که انتقال افقی یک سویه‌ی ژن‌ها نامیده می‌شود: طی این فرآگرد یک باکتری به باکتری دیگری می‌چسبد و برخی از ژن‌های خود را به آن منتقل می‌کند. متتها در این باره که کدام یک از ژن‌ها در این جریان مبادله می‌شوند، هنوز آگاهی چندانی نداریم. احتمالاً این فرآورد به حوزه‌ی معینی از ژن‌ها محدود می‌شود، زیرا گروه اصلی پروکاریوت‌ها -مثلاً باکتری‌های گرام منفی و گرام مثبت یا سیانوباکتری‌ها- در این فرآیند به هم نمی‌چسبند. حتی آرچباکتری‌ها ژن‌های خود را با باکتری‌های گروه‌های دیگر مبادله می‌کنند.

پس از پدید آمدن تولیدمثل جنسی، انتقال افقی ژن‌ها به چه سرنوشتی دچار شد؟ تا دهه‌ی چهل سده‌ی بیستم چنین می‌پنداشتند که، این فرآگرد در میان سازواره‌هایی که از طریق جنسی تولیدمثل می‌کنند از میان رفته است. اما بعداً باربارا مک‌کلینتاک<sup>۲</sup> در میان ذرت‌ها یک جریان

1. Tomas Hant Morgan

2. Barbara McClintock

انتقالی را کشف کرد، که طی آن ژن‌ها می‌توانستند از یک جایگاه در کروموزوم به کروموزوم دیگری جابه‌جا شوند. این کشف آن‌قدر تازه و نامنتظر بود که تا به امروز آشکار نشده که دامنه‌ی این پدیده تا چه اندازه گسترده است. وانگهی ترکیباتی از اسید نوکلویک وجود دارد (پلاسمیدها)<sup>۱</sup> که تا اندازه‌ی زیادی از کروموزوم‌ها مستقل هستند. یک چنین سازه‌های ژنتیکی، به‌ویژه در میان پروکاریوت‌ها که از طریق غیرجنسی تکثیر می‌شوند، از اهمیت بالایی برخوردارند. به مجرد این‌که این سازه‌ها روی فنوتیپ‌ها مؤثر واقع می‌شوند، آن‌ها در معرض انتخاب طبیعی قرار می‌گیرند.

#### برهم‌کنش ژن‌ها

این مسئله که چگونه ژن‌ها فعالیت می‌کنند و فنوتیپ‌ها را می‌سازند، موضوع دانش ژنتیک نمو<sup>۲</sup> است. برای ساده کردن موضوع به‌طور سنتی اصل را بر این می‌گرفتند که هر ژن مستقل از دیگران تأثیر می‌کند. اما این درست نیست: زیرا عملاً بین ژن‌ها شمار زیادی برهم‌کنش (یا اثرگذاری متقابل) جریان دارد. برای مثال ژن‌های متعددی جنبه‌های گوناگون فنوتیپ را به‌طور هم‌زمان تحت تأثیر قرار می‌دهند، چنین اثری را چنداثری<sup>۳</sup> می‌نامند. چنداثری به‌طور آشکار در میان ژن‌های مضر ساز طریق آزمایشات<sup>۳</sup> - به اثبات رسیده است، مثل ژن‌هایی که آنمی یاخته‌ی داسی‌شکل را به‌وجود می‌آورند (کادر ۳-۶ را ملاحظه کنید)، یا فیبروکیستی را تولید می‌کنند، همچنین در هنگام جهش‌های مشابه که عملکرد مشخص و اصلی بافت‌ها در سازواره‌های زیادی را تحت تأثیر قرار می‌دهد. از سوی دیگر یک جنبه‌ی اخص فنوتیپ ممکن است توسط چند ژن گوناگون تحت تأثیر قرار گیرد. چنین مواردی را چندتباری

1. plasmide      2. enturicklunsgenetik = developmentalgenetics  
3. pleiotropie = pleiotropism

می‌نامند. چنداثری و چندتباری به ژنوتیپ انسجام می‌بخشند؛ کوتاه سخن: برهم‌کنش ژن‌ها اپیستازی نامیده می‌شود. این تأثیرات متقابل بین ژن‌ها نسبت به سایر خصوصیات ژنوتیپ کم‌تر از همه مورد تحقیق واقع شده‌اند. در فصل‌های بعدی به این تأثیرات متقابل در رابطه با پدیده‌هایی مانند ایست تکاملی، نیروی رانشی تغییرات تکاملی و تکامل موزائیکی باز هم خواهیم پرداخت. یک جنبه‌ی این کنش و واکنش‌ها به اصطلاح «پیوستگی ژنوتیپ» است (به بخش زیر توجه کنید). توضیح این مسئله که ساختار ژنوتیپ چگونه است، دشوارترین وظیفه‌ی آینده‌ی زیست‌شناسی تکامل است.

#### اندازه‌ی ژنوم

اگر تولید ژن‌های تازه به موازات پیشرفت تکاملی انجام گرفته باشد، یعنی اگر ژن‌ها به موازات تکامل افزایش یافته باشند، باید انتظار آن را داشت تا سازواره‌هایی که در رأس شاخه‌های شجره‌نسب تکاملی قرار گرفته‌اند، ژنوم بزرگی داشته باشند. این ارزیابی تا اندازه‌ای درست است. بزرگی ژنوم را برحسب جفت‌های پایه اندازه‌گیری می‌کنند، اما به دلیل عملی غالباً از واحد کلان‌پایه<sup>۱</sup> استفاده می‌کنند که کوتاه‌شده‌ی آن را به شکل (Mb) می‌نویسند (۱۰۰۰ جفت پایه=IMb). ژنوم انسان‌ها در حدود ۳۵۰۰ Mb را در خود جای داده است، باکتری‌ها غالباً تنها ۴ Mb دارند. منتها شمار بالای این جفت‌های پایه را باید در ژنوم انواع مارمولک‌ها و ماهی‌های شش‌دار سراغ گرفت.

چرا، از نظر اندازه، چنین تنوع گسترده‌ای بین ژنوم جانوران وجود دارد؛ به‌ویژه چرا تفاوت بین سازواره‌هایی که پیوند خویشاوندی نزدیکی دارند این‌همه زیاد است؟ پاسخ این است، چون‌که دو نوع دی.ان.ای

1. megabasen = megabasis

وجود دارد: یکی از آن‌ها (ژن‌های گُدگذاری شده) هستند که به صورت فعال در جریان تکامل عمل می‌کنند، و دیگری که آن را (دی.ان.ای گُدگذاری نشده) می‌نامند و ناکنش‌ور هستند (به کادر ۵۵ نگاه کنید). بیش‌ترین تفاوت‌ها در تعداد کلان بازها منحصراً معلول کمی و زیادی سهم دی.ان.ای گُدگذاری شده است، که غالباً هم با نام «دی.ان.ای اسقاط» خوانده می‌شود. برای تولید و تکثیر دی.ان.ای گُدگذاری نشده مکانیسم‌های چندی وجود دارد، به‌ویژه با شرکت سازه‌های رتروترانسپوزها<sup>۱</sup>. اما سازوکارهای دیگری نیز هستند که دی.ان.ای اسقاط را نابود می‌کنند، و در میان انواع گوناگون جانداران تأثیر این سازوکارها متفاوت هستند. پژوهش درباره‌ی عواملی که اندازه‌ی ژنوم را تعیین می‌کنند، هنوز تا زمان دست‌یابی به توضیح کامل فرایندهای مؤثر در بزرگی ژنوم، راه درازی در پیش دارد. چون‌که ما تازه دریافته‌ایم، نه‌تنها بخش فعال ژنوم از آنچه پیش از این پنداشته می‌شد بسیار کوچک‌تر است، بلکه از نظر شمار ژن‌هایش نیز از آنچه تا به حال احتمال داده می‌شد بسیار کم‌تر است.

### پیدایش ژن‌های جدید

یک باکتری به‌طور میانگین ۱۰۰۰ ژن دارد. یک انسان شاید ۳۰ هزار ژن مؤثر یا نقش‌مند داشته باشد. این ژن‌ها از کجا سرچشمه می‌گیرند؟ این‌ها از طریق دو تا شدن ژن‌ها پدید می‌آیند، که طی این فرایند ژن دوم در کنار «ژن خواهر» (یعنی ژن اصلی) در ژنوم جای می‌گیرد. یک چنین ژن جدیدی را پارالوگ می‌نامند. و در ابتدا این ژن کارکرد مشابهی مانند ژن اصلی دارد.

1. retrotranspos

به نظر می‌آید شمار زیادی از دی.ان.ای در کروموزوم‌ها هیچ کارکردی ندارند که بتوان آن‌ها را جزو آر.ان.ای یا جزو پروتئین‌ها کدگذاری کرد. این دی.ان.ای گاهی سبه خطا «اسقاط» نامیده می‌شود که طبق ارزیابی‌های دانشمندان همین بخش در نزد انسان‌ها ۹۷ درصد از مجموع دی.ان.ای را به خود اختصاص می‌دهند. اینترون‌ها، دی.ان.ای ریز ماهواره‌ای، و دیگر زنجیره‌های متوالی دی.ان.ای و نیز انواع گوناگون «سازه‌های پراکنده»<sup>۱</sup> جزو این بخش از ژنوم هستند، به‌طور مثال توالی رشته‌های آلو. در میان طبیعت‌پژوهان این نظر حاکم است که این دی.ان.ای به ظاهر مزاد، اگر به‌راستی نقشی نداشته‌اند نقشی که تاکنون ما نتوانستیم آن را کشف کنیم. انتخاب طبیعی می‌باید میلیون‌ها سال پیش آن‌ها را از میان می‌برد. برای اینترون‌ها یک چنین نقشی را در این میان تشخیص داده‌اند: آن‌ها افزون‌ها را پیش از فعال کردن یک ژن (یعنی تبدیل یا رله‌ی پیام‌های دی.ان.ای به پروتئین‌ها) از یک فاصله‌حمايت می‌کنند در جریان رله، پیش از تبدیل ژن به پروتئین‌ها، اینترون‌ها از جریان حذف می‌شوند. به‌علاوه اینترون‌ها عوامل کنترل‌کننده‌ی زیادی را شامل می‌شوند (یعنی بخش‌های مکرر دی.ان.ای که به مثابه‌ی محل اتصال برای تولید ژن‌های تنظیم‌کننده خدمت می‌کنند)، و احتمالاً آن‌ها همچنین در پیچیدگی ژنتیکی اوکاریوت‌ها نقش ایفا می‌کنند، زیرا آن‌ها اتصال‌های جایگزین را از طریق عوامل فعال «سیس-ترانس»<sup>۲</sup> امکان‌پذیر می‌کنند.

کادر ۵-۵: دی.ان.ای کدگذاری نشده

اما معمولاً جهش‌های دیگری را به خود می‌بیند و در نتیجه فرایند تکاملی ویژه‌ی خود را طی می‌کند، چندی بعد نقش‌هایی را به عهده می‌گیرد که از ژن خواهر (ژن اصلی) متمایز می‌شود. منتها ژن اصلی نیز در عین حال به تکامل خود ادامه می‌دهد؛ این ژن زاده‌ی مستقیم ژن اصلی را اُرتولوگ می‌نامند. در جریان پژوهش‌های اندام‌ها و ساختارهای هم‌اصل (یا هم‌ساخت) معمولاً تنها ژن‌های اُرتولوگ را مورد مقایسه قرار می‌دهند. با این‌همه ژنوم تنها از طریق دو تا شدن ژن‌ها توسعه نمی‌یابد، بلکه از طریق دو برابر شدن کروموزوم‌ها، و دو برابر شدن گروهی از ژن‌ها و یا حتی مضاعف شدن کل کروموزوم‌ها، به‌گونه‌ای که شمار کروموزوم‌ها نیز طی آن دو برابر می‌شود، نیز گسترش پیدا می‌کند. برحسب مثال مکانیسم ویژه‌ای با شرکت سانترومرها به دو برابر شدن کل کروموزوم‌ها در راسته‌های به‌خصوصی از پستانداران می‌انجامد، به‌نحوی که در این راسته‌ها شمار کروموزوم‌ها به شدت دچار تغییر می‌شوند. راه دیگری که

1. interspersed elements

2. cis-trans

ممکن است از آن طریق ژن‌ها افزایش یابند، انتقال افقی ژن‌ها می‌باشد.

### انواع ژن‌ها

در این میان در پرتو پژوهش‌های زیست‌شناسی مولکولی آگاهی یافته‌ایم که ژن‌ها دارای انواع گوناگونی هستند. بعضی از ژن‌ها تولید ماده‌ی آلی را (توسط آنزیم‌ها) مستقیماً هدایت می‌کنند، برخی دیگر کنترل فعالیت مولکول‌هایی را که ژن‌ها را می‌سازند در اختیار دارند. مثلاً جهش‌های احتمالی در هشت‌هزار ژن از مجموع دوازده‌هزار ژنی که در ژنوم مگس سرکه وجود دارد هیچ تأثیری روی فنوتیپ نمی‌گذارند. تغییرات این ژن‌ها را تکامل خنثی می‌نامند (به سطور زیر توجه کنید).

ژن‌هایی که برای پروتئین‌ها گلدگاری نشده‌اند، مدت‌ها «اسقاط» خوانده می‌شدند. اما آن‌ها در واقع نقش مهمی را در تنظیم سایر ژن‌ها ایفا می‌کنند، منتها جهان دانش تاکنون نتوانسته است این نقش را توضیح دهد. اگر دریابیم که دی.ان.ای گلدگاری نشده چه وظایفی را انجام می‌دهد، شاید در آن صورت پاسخ پاره‌ای از سؤالات درباره‌ی ساختار ژنوتیپ را بگیریم. همچنین در میان ماده‌ی توارثی گلدگاری نشده می‌توان انواع گوناگون را از هم تمیز داد، برای مثال ایترون‌ها، شبه ژن‌ها و دی.ان.ای بسیار تکرار شده (لی<sup>۱</sup> ۱۹۹۷). دست‌کم بخشی از دی.ان.ای غیرگدی یک کارکرد آشکار دارد؛ آن این‌که ایترون‌ها توالی رمزین یا گددار ژن‌ها را حفظ می‌کنند. به‌ویژه درک این‌که چرا مقدار دی.ان.ای غیرگدی این‌قدر زیاد است، هنوز بسیار دشوار است. طبق تخمین برخی از دانشمندان ۹۵ درصد از دی.ان.ای انسان‌ها غیرگدی یا «اسقاط» به‌شمار می‌آیند. یک فرد داروینست به‌زحمت می‌تواند باور کند که، اگر آن‌ها واقعاً بی‌فایده هستند، چرا تاکنون انتخاب طبیعی موفق نشده از شرشان خود را خلاص

1. Li

کند، به دلیل این که تولید دی.ان.ای با صرف هزینه‌ی بسیار بالایی برای ارگانسیم امکان‌پذیر می‌شود.

### ژن‌های ساختاری و ژن‌های تنظیم‌کننده

همه‌ی جانوران موجود را در چند طرح اصلی بدن (bauplane) می‌توان رده‌بندی کرد: آن‌ها یا متقارن شعاعی هستند، یا متقارن دوجانبه، و یا چندبخشه<sup>۱</sup> هستند، و یا این که جزو زیربخش‌های این گروه‌های اصلی به‌شمار می‌آیند. واژه‌ی «bauplan» توسط ریخت‌شناسان آلمانی وضع شده و بعداً –البته نه کاملاً دقیق– به زبان انگلیسی به شکل «body plan» ترجمه شده است. در حالی که «Plan» در زبان آلمانی منحصرأ به معنای «طرح و نقشه» یا «طرح کلی ساختمان» است، اما در زبان انگلیسی Plan با ایده‌ی طراح و آفریننده‌ی نقشه پیوند می‌یابد، به‌گونه‌ای که در زبان انگلیسی یک استنباط متافیزیکی از واژه‌ی «body Plan» به ذهن متبادر می‌شود.

تا همین چند سال پیش این موضوع که یک گروه از ژن‌ها هستند که تعیین می‌کنند کدام بخش از تخم بارور شده (زیگوت) بخش جلویی و یا قسمت عقبی، بخش شکم و یا قسمت پشت جنین را بسازند، و نیز کدام قسمت در رویان جانوران چندبخشه حاوی اندام‌های فرعی باشند، امری ناشناخته بود. اما در این بین دانش ژنتیکِ نمو برای این مجهولات توضیحات فراوانی را عرضه کرده است.

وانگهی همچنین کشف کرده است: در کنار (ژن‌های ساختمانی) که بدن رویان را می‌سازند، ژن‌های تنظیم‌کننده‌ای هستند که پروتئین‌های تولیدشده توسط آن‌ها قادرند تعیین کنند که کدام بخش از رویان برای بخش‌های جلویی و عقبی، پستی و یا شکمی اختصاص دارند (این‌ها را

1. metamer



ژن‌های Hox می‌نامند)، یا به اندام خاصی مثلاً چشم تعلق دارند (و این‌ها را نیز ژن‌های Pax می‌نامند). اسفنج‌ها تنها یک ژن Hox دارند، بندپایان هشت ژن Hox در اختیار دارند و پستاندارن ۴ گروه از ژن‌های Hox را دارا هستند که در مجموع ۳۸ ژن می‌باشند. موش‌ها و مگس‌ها دارای ۶ ژن همسان Hox هستند که این ژن‌ها می‌باید در میان اجداد مشترکشان، پیش‌دهانیان و پس‌دهانیان، وجود داشته باشند (به کادر ۵-۶ نگاه کنید).

همه‌ی نشانه‌ها حاکی از آن‌اند که نظام تنظیم‌کننده‌ی اصلی بسیار کهن است و میلیون‌ها سال پس از پیدایش، کارکردهای تازه‌ی به‌دست آورده است (اروین<sup>۱</sup> و همکاران ۱۹۹۷). چنین ژن‌های اختصاصی رشد از تأثیر سایر ژن‌ها بسیار مستقل هستند و مجال رشد مستقل برای اندام‌ها و بخش‌های گوناگون جنین را فراهم می‌کنند.

برای مثال در یک خفاش می‌تواند بال‌ها رشد کنند، بدون آن‌که چندان اختلالی برای سایر مسیرهای رشد به‌وجود آید. این رشد مستقل بخش‌های گوناگون (چگونگی کارکرد ژن‌های تنظیم‌کننده) قادر است توضیح دهد که چرا این به‌اصطلاح «تکامل موزائیکی» این‌همه رایج است.

### سرشت واریاسیون

در زمان داروین هنوز سرشت واریاسیون ناشناخته بود، و نمی‌دانستند چه چیزی موجب دیگرگونی و جوراجوری در جمعیت می‌شود. ما از این امر پس از کشفیات علمی پایان سده‌ی نوزدهم و آغاز سده‌ی بیستم آگاهی یافتیم. اما یک چیز برای داروین طبیعت‌پژوه و ردگان‌شناس پس از تحقیقات او برایش آشکار بود: این‌که امکانات واریاسیون در درون جمعیت‌های طبیعی تنوع بی‌پایانی به‌وجود می‌آورند. آن در میان جانداران، دست‌کم در میان گیاهان و جانورانی که از طریق جنسی

1. Erwin

تولیدمثل می‌کنند، مواد خام بی‌پایانی را در اختیار انتخاب طبیعی قرار می‌دهد. صفات بارز یک سازواره یعنی فنوتیپ آن - نتیجه و محصول دستورالعمل‌های ژن‌ها در جریان تکامل و تأثیر متقابل میان ژنوتیپ و محیط هستند.

در زیست‌شناسی رشد نیز درست مثل پژوهش‌های تکاملی می‌کوشند تا تکامل ساختارهای پیچیده و منشأ نوزایی‌های ریخت‌شناختی را بهتر درک کنند. برای رسیدن به این هدف، از جمله پژوهش‌هایی که انجام می‌دهند، الگوهای تجلی<sup>۱</sup> ژن‌های Hox را در جریان فردی‌نشی سازواره مورد تحقیق قرار می‌دهند. این ژن‌ها احتمالاً، به‌ویژه در تقسیم طرح بدنی، نقش بسیار مهمی را ایفا می‌کنند. ژن‌های Hox در ژنوم به‌شکل گروهی چیده شده‌اند و دسته‌ای از سازه‌های همانندسازی را کُنگداری می‌کنند (یعنی محصول فعالیت‌های آن‌ها نمود ژن‌های دیگر را کنترل و هدایت می‌کنند): به‌علاوه - و این به‌ویژه بسیار مهم است - آن‌ها از نظر مکانی و زمانی با نمودهایشان هماهنگ هستند. یعنی ژن‌های بخش جلویی در مجموعه‌های Hox در مرحله‌ی اولیه تکوین رویان و در قسمت جلو جنین تجلی پیدا می‌کنند، در حالی‌که ژن‌های پشتی دیرتر و در قسمت عقب جنین فعال می‌شوند.

احتمال می‌دهند که بین پیچیدگی فزاینده‌ی طرح‌های بدنی در جریان تکامل و پیچیدگی فزاینده‌ی مجموعه‌های ژنی Hox ممکن است رابطه‌ی علت و معلولی وجود داشته باشد. بی‌مهرگان در ژنوم خود تنها یک مجموعه ژن Hox دارند، و نیای مشترک همه‌ی طنابداران نیز احتمالاً یک مجموعه‌ی متشکل از ۱۳ ژن Hox داشته‌اند. در جریان تکامل طنابداران از ساده‌ترین سازواره‌های چندبخشه، از گروه سرطنابداران مانند Amphioxus تا اشکال متکامل‌تر مثل موش و انسان با چهار گروه ژن‌های Hox، احتمالاً در ژنوم آن‌ها دو بار فرایند دو برابر شدن مجموعه‌ی اصلی انجام می‌گیرد، به‌گونه‌ای که در مجموع ۵۲ ژن Hox به‌وجود آمده‌اند که در چهار گروه قرار دارند در این مراحل دو برابر شدن، نخست به دو و سپس تبدیل به چهار گروه شدن، احتمالاً هیچ یک از ژن‌ها، به تنهایی دو برابر نمی‌شوند، بلکه کل کروموزوم دو برابر شده است زیرا که مجموعه‌های ژنی در چهار کروموزوم متفاوت قرار گرفته‌اند؛ حتی کل یک ژنوم هم طی این جریان ممکن است دو برابر شود. در حالی‌که در مراحل بعدی تکامل در تبارهای تکاملی معینی ژن‌های منفرد Hox ناپدید شده‌اند، اما انسان‌ها و موش‌ها عملاً ۳۹ ژن Hox مشابه دارند که در چهار گروه تقسیم شده‌اند. دیگر در هیچ یک از مجموعه‌ها آن ۱۳ ژن اصلی حضور ندارند، بلکه هر کدام از این گروه‌ها از ترکیب جدیدی تشکیل شده‌اند.

امروزه فرض را بر این می‌گیرند که طرح‌های بدنی متفاوت شاخه‌های جانوری، دستکم بخشاً از تفاوت‌های موجود در ترکیب و نمود ژن‌های Hox ناشی می‌شوند. شگفت این‌که کارکرد بسیاری از این ژن‌ها در جریان تکامل بسیار ثابت مانده است و همین امر آزمایش‌های عجیبی را ممکن می‌سازند: همان‌گونه که توانسته‌اند اثبات کنند، که مثلاً ژن‌های Hox آمفیوکسوس می‌توانند کارکرد ژن‌های هومولوگ را در موش‌ها، که آن ژن‌ها را از موش‌ها به‌طور آزمایشی جدا کرده‌اند به عهده بگیرند. این‌که چگونه ژن مجموعه‌های Hox با توجه به یا به‌رغم ساختار و کارکرد تکاملی ثابت باز هم طرح‌های بدنی جدیدی به‌وجود می‌آورند و می‌توانند تکامل خود را ادامه دهند، خود سؤالی است بی‌پاسخ.

### کادر ۶-۵: ژن‌های Hox

1. Expressionsmuster = expression patterns

## تأثیرات انقلاب زیست‌شناسی مولکولی

اصول کلی دانش ژنتیک بین سال‌های ۱۹۰۰ تا ۱۹۳۵ توضیح داده شد، اما درک عمیق آن از طریق دانش دوران‌ساز زیست‌شناسی مولکولی میسر گشت. در سال ۱۹۴۴، زمانی که ایوری و همکارانش ثابت کردند که ماده‌ی توارشی از پروتئین ساخته نشده، بلکه از اسید نوکلئیک تشکیل شده است، این دانش آغاز فعالیت خود را اعلام کرد. در سال ۱۹۵۳ واتسون و کریک ساختار مولکولی دی.ان.ای را توضیح دادند، بعد از آن کشف‌های پی‌درپی یکی پس از دیگری به دنبال هم صورت گرفتند. اوج آن ۱۹۶۱ بود، که نیرنبرگ<sup>۱</sup> و ماتهی<sup>۲</sup> رمزهای توارشی (کدهای ژنتیکی) را کشف رمز کردند (کمی ۲۰۰۰). سرانجام تمامی مراحل از قوه به فعل درآمدن اطلاعات توارشی را در جریان تکامل شناختند. شگفت این‌که ایده‌های داروینستی راجع به واریاسیون و انتخاب طبیعی کاملاً به قوت خود به جا مانده‌اند. حتی این واقعیت که اسید نوکلئیک توانست پروتئین‌ها را به عنوان ناقل اطلاعات توارشی پس براند، نه تنها هیچ ضرورتی برای جرح و تعدیل در نظریه‌ی تکامل را پدید نیاورد، بلکه برعکس؛ پی بردن به این‌که اساساً دگرگونی توارشی (واریاسیون ژنتیکی) چیست، داروینسم را به شدت تقویت کرد، زیرا این نظریه‌ی ژنتیک‌دانان که توارث صفات کسب شده ناممکن است—را مورد تأیید قرار می‌داد.

بیش‌ترین سهم پژوهش‌های تکاملی را زیست‌شناسی مولکولی، که خود به یک رشته‌ی تخصصی نوین—یعنی ژنتیک نمُو—تبدیل شده است، به عهده دارد. در زیست‌شناسی رشد نیز، که سالیان دراز با هم‌نهاد پژوهش‌های تکاملی به مخالفت برخاسته بود، طرز تفکر داروینستی بر کرسی قبول نشسته، و به تحلیل کارکرد و اهمیت فنوتیپ پرداخته است.

1. Nirenberg      2. Matthäi

این امر به کشف ژن‌های تنظیم‌کننده (Pax, Hox و غیره) انجامیده است و از این طریق گسترش عظیمی به دانش و آگاهی ما درباره‌ی جنبه‌های تکاملی رشد بخشیده است.

### زیست‌شناسی تکاملی رشد

یکی از مهم‌ترین کشفیات زیست‌شناسی مولکولی آگاهی یافتن به قدمت بعضی از ژن‌ها بوده است. به سخن دیگر، ژن واحدی را (با توالی جفت‌های پایه‌ی بسیار همانند) در نزد جاندارانی می‌بینیم که خویشاوندی بسیار دوری با هم دارند، برای نمونه مثلاً مگس سرکه و پستانداران. دومین کشف، دریافتن ژن‌های معینی، که غالباً جزو ژن‌های تنظیم‌کننده به‌شمار می‌آیند فرایندهای اساسی تکوین سازواره را هدایت می‌کنند، مثل تعیین این‌که کدام بخش از زیگوت به اندام‌های عقب و کدام یک به قسمت جلو و بخش شکم و یا قسمت پشت اختصاص داشته باشند. این دستاوردها نه تنها به فرایندهای تکوینی<sup>۱</sup> رویان که سابقاً به‌کلی ناشناخته بودند. پرتوافشانی می‌کنند، بلکه درباره‌ی علل رویدادهای اساسی (مثل نقاط اشتقاق) در جریان نوع‌بالش، اطلاعات در اختیار ما می‌گذارند.

دانشمندان همیشه اصل را بر این می‌گرفتند که ژن مشابه همواره تأثیر فنوتیپی مشابهی از خود به‌جا می‌گذارد (یعنی فنوتیپ مشابهی را پدید می‌آورد)، مستقل از این‌که کجا قرار داشته باشد. اما دانش ژنتیک نمو اکنون نشان می‌دهد حتماً نباید همیشه این فرض درست باشد. در نتیجه ممکن است ژن مشابه در میان کرم‌های حلقوی (برحسب مثال پرتاران<sup>۲</sup>) نمود کاملاً متفاوتی نسبت به بندپایان (مثلاً سخت‌پوستان<sup>۳</sup>) داشته باشد. احتمالاً چنین می‌نماید که انتخاب طبیعی می‌تواند در فرایندهای تازه‌ی رشد، ژن‌هایی را به کار گیرد که قبلاً کارکرد کاملاً دیگری داشتند.

1. Entwicklungsprozesse = developmental processes      2. polychaetes  
3. crustaceans

دانشمندان سابق براین از طریق پژوهش‌های ریخت‌شناختی تکاملی<sup>۱</sup> دریافته بودند که اندام گیرنده‌ی نور (چشم‌ها) طی فرایند تکامل جانوران دست‌کم چهل بار مستقل از هم تکامل یافته‌اند. با وجود این دانش ژنتیک نمو توانست اثبات کند که همه‌ی حیواناتی که چشم دارند، ژن تنظیم‌کننده‌ی مشابهی را به نام Pax 6 که ساخت چشم آن‌ها را به عهده دارد، در ژنوم خود دارند. از این کشف نخست این نتیجه به دست آمد که همه‌ی چشم‌ها می‌بایست از یک چشم اولیه نشأت گرفته باشند، که آن را ژن Pax 6 می‌ساخته است. اما بعداً پژوهشگران ژن Pax 6 را در میان جانوران بی‌چشم نیز یافتند، این کشف این احتمال را تقویت کرد که این موجودات بی‌چشم می‌باید از پیش‌گونه‌ای (یا نیایی) اشتقاق یافته باشند که دارای چشم بوده است. لیکن این سناریو کاملاً غیرمحمتمل از آب درمی‌آید، زیرا که منحصراً گسترده‌ی Pax 6 در ژنوم جانوران گوناگون، که خویشاوندی بسیار دوری با هم دارند، مستلزم توضیح دیگری است. امروز اصل را بر این می‌گیرند که Pax 6 پیش از پیدایش نخستین چشم‌ها وجود داشته و در میان سازواره‌های بی‌چشم کارکردی داشته است که هنوز بر ما معلوم نیست؛ متنها بعداً وظیفه‌ی ساخت چشم‌ها را به عهده گرفته است.

### نتیجه‌گیری

در این بخش تشریح کردیم که داروین یک توضیح کاملاً جدیدی را برای تکامل ارائه داد: او مقولات افلاطونی را مبنای نظریه‌ی خود قرار نداد، بلکه جمعیت‌های زنده را شالوده و اساس نظریه‌ی خود ساخت. برپایه‌ی ایده‌های وی تغییرات وراثتی (واریاسیون ژنتیکی) بی‌پایان یک جمعیت توأم با انتخاب طبیعی (یا نابودسازی) کلید تغییرات تکاملی است. برای

1. morphologischen Stammesgeschichtsforschung = morphological-phylogenetic research

درک چگونگی انجام آن، لازم است تا حدودی درباره‌ی توارث آگاهی داشته باشیم و به همین دلیل بخش زیاد این فصل را به توضیح قوانین اساسی تغییرپذیری ژنتیک اختصاص دادیم. ماده‌ی ژنتیکی ثابت و یکسان می‌ماند و به وراثت صفات کسب شده اجازه نمی‌دهد. ژنوتیپ در ارتباط و تأثیر متقابل با زیست‌بوم قرار می‌گیرد و بدین ترتیب در جریان رشد و تکوین فنوتیپ را پدید می‌آورد. موتاسیون‌ها به‌طور دائم تغییرپذیری خزانه‌ی ژن‌ها را احیا می‌کنند. اما تغییرپذیری فنوتیپ‌ها که ماده‌ی خام در اختیار انتخاب طبیعی قرار می‌دهند، از طریق بازپیوست در میوز به‌وجود می‌آیند، فرایندی که کروموزوم‌ها طی آن تجدید ترکیب شده و از نو ترکیب می‌شوند.

## فصل ششم

### انتخاب طبیعی

همان‌گونه که در فصل‌های ۲ و ۴ بیان کردیم، دانشمندان تکامل‌پژوه برای نخستین بار در دهه‌ی سی سده‌ی بیستم به تمامی دریافته‌اند که هیچ استدلال مبتنی بر ماهیت‌گرایی نمی‌تواند تکامل را توضیح دهد. شگفت این‌که یک‌صد سال پیش یعنی ۱۸۳۸ داروین توضیح درست، یعنی مفهوم انتخاب طبیعی، را یافته بود هرچند این نظریه برای نخستین بار در سال‌های ۱۸۵۸/۱۸۵۹ انتشار یافت. آن‌چه در نوآوری ژرف نظریه‌ی داروین - والاس کاملاً تازگی داشت این واقعیت بود که آن نظریه‌ها برپایه‌ی ماهیت‌گرایی مبتنی نبوده، بلکه براساس تفکر جمعیتی استوار بودند. اما متأسفانه ماهیت‌گرایی در آن دوره طرز تفکری حاکم بود، و می‌بایست چند نسل سپری می‌شد تا این‌که ایده‌ی انتخاب طبیعی مورد پذیرش همگان قرار می‌گرفت. منتها به مجرد این‌که تفکر جمعیتی جای خود را باز کرد، نشان داد که از منطق قانع‌کننده‌ای برخوردار است.

همان‌گونه که داروین و والاس می‌پنداشتند، انتخاب طبیعی یک نگره‌ی کاملاً نوین و جسورانه‌ای بود که بر پنج واقعیت و سه نتیجه‌گیری استوار بود (به کادر ۱-۶ نگاه کنید). وقتی که انتخاب طبیعی را مورد بحث قرار می‌دهند و طی آن از تفکر جمعیتی سخن به میان می‌آید، معمولاً مقصود از آن انواع جاندارانسی هستند که از طریق جنسی زادوولد

واقعیت ۱. همه‌ی جمعیت‌ها آن قدر پر ز ادوولد هستند که بدون محدودیت‌ها و عوامل نامساعد به سرعت فزونی می‌گیرند. (منبع: پیلی و مالتوس)

واقعیت ۲. اندازه و شمار جمعیت‌ها صرف‌نظر از تغییرات فصلی آن‌ها، در درازمدت، یکسان می‌ماند (با مشاهده‌ی حالت تعادل پایدار). (منبع: مشاهدات کلی)

واقعیت ۳. منابعی که در اختیار هر نوع قرار دارند بسیار محدود هستند. (منبع: مشاهدات تأیید شده توسط مالتوس)

نتیجه‌گیری ۱. در میان گروه‌های وابسته به یک گونه رقابت شدیدی حاکم است (تنازع بقا). (منبع مالتوس)

واقعیت ۴. دو فرد از یک جمعیت هرگز کاملاً مشابه نیستند (تفکر جمعیتی). (منبع: پرورش دهندگان حیوانات و پرندگان و متخصصین ردگان‌شناسی)

نتیجه‌گیری ۲. افراد در درون یک جمعیت از نظر احتمال بقا با هم متفاوت هستند (یعنی انتخاب طبیعی انجام می‌شود). (منبع: داروین)

واقعیت ۵. بسیاری از تفاوت‌ها در میان افراد یک جمعیت دست‌کم بخشی از آن‌ها وراثت‌پذیر هستند. (منبع: پرورش دهندگان حیوانات و پرندگان)

نتیجه‌گیری ۳. انتخاب طبیعی که چندین نسل ادامه پیدا می‌کند، به تکامل می‌انجامد. (منبع: داروین)

کادر ۱-۶: مدل توضیح داروین برای انتخاب طبیعی

می‌کنند، اما این انتخاب طبیعی با پس‌زمینه‌ی تفکر جمعیتی در میان کلون‌های سازواره‌هایی که از طریق غیرجنسی تکثیر می‌شوند نیز جریان دارد.

نظریه‌ی انتخاب طبیعی که از جانب داروین و والاس پیشنهاد شده بود شالوده‌ای برای تفسیر نوین تکامل قرار گرفت. آن یک ایده‌ی واقعاً انقلابی بود، که هیچ فیلسوفی قبلاً از آن سخنی نگفته بود و دو تن از هم‌دوره‌های داروین (یعنی ویلیام چارلز والاس<sup>۱</sup> و پ. مالتوس) نیز کاملاً سطحی به آن اشاره کرده بودند. حتی امروز هم درک چگونگی کارکرد این قانون برای بسیاری کسان بس دشوار است. اما اگر تفکر جمعیتی به‌کار گرفته شود، همه‌چیز کاملاً ساده خواهد شد. لیکن به دلیل این‌که نگره‌ی انتخاب طبیعی تنها عامل نشان‌دهنده‌ی تکامل است، از جانب طرفداران ایدئولوژی‌های قدیمی و سستی با مخالفت‌های شدیدی روبه‌رو شد، این دیدگاه از سال ۱۸۵۹ تا دهه‌ی سی قرن بیستم نظر اقلیت بود، تا این‌که

۱. این والاس را با آلفرد والاس هم‌نظر داروین نباید اشتباه گرفت م.



سرانجام پس از اعلام نتایج هم‌نهاد پژوهش‌های تکاملی از جانب اکثریت جهانیان مورد تأیید قرار گرفت.

برای آگاهی یافتن از این امر که چرا درک انتخاب طبیعی بسیار دشوار است، می‌بایست این فراشد را از نزدیک به‌طور دقیق مورد بررسی قرار دهیم. ما می‌بایست سؤالات داروینستی را مطرح کنیم، برحسب مثال: در درون یک جمعیت مفروض در درازای زمان چه چیزهایی روی می‌دهد و چه چیزی نقش ایفا می‌کند؟ چگونه یک جمعیت از نسلی به نسل دیگر تغییر می‌کند؟ چه چیزی مسبب این تغییرات است و آن تغییرات چگونه جمعیت‌های یک گونه را تحت تأثیر قرار می‌دهند؟

### جمعیت

هرگاه یک گونه در جایی هستی بیابد، همیشه آن نوع در آن‌جا توسط یک گشن‌گروه نمایندگی می‌شود. از آن‌جا که افراد از نظر بقا و توان‌زیایی متفاوت هستند، در هر جمعیتی توسط قانون احتمالات و انتخاب طبیعی یک فراگرد تغییر ژنتیک دائمی جریان پیدا می‌کند. جمعیت‌های مجاور با یکدیگر آمیزش می‌کنند، تا حدی که می‌توان منطقه‌ی زیست آن‌ها را به یک فضای حیاتی یکپارچه تشبیه کرد. اما معمولاً فضاهای حیاتی مناسب به‌هم پیوسته نیستند، بلکه به‌گونه‌ای است که جمعیت‌ها مانند یک لحاف چهل تکه تقسیم شده‌اند. شکاف‌ها و گسست‌های بزرگ‌تر در میان جمعیت‌ها، وقتی که محدودیت‌ها و موانع جغرافیایی مانند کوه‌ها، دریاچه‌ها و رودخانه‌ها یا گیاهان نامناسب، سد راه گسترش جغرافیایی و پراکنش (انتشار) آن‌ها می‌شوند، باز هم بیش‌تر می‌شوند. در حواشی منطقه‌ی پراکنش یک نوع غالباً جمعیت‌هایی زیست می‌کنند که به‌شدت منزوی شده‌اند.

اگر خواسته باشیم تکامل را بفهمیم، آن وقت شناخت ماهیت جمعیت‌ها از اهمیت بسیار بالایی برخوردار خواهند شد، زیرا مجموع

تکامل و به‌ویژه انتخاب در درون زیست‌جمعیت‌ها (جمعیت‌های متشکل از سازواره‌های زنده) جریان می‌یابد. از این‌رو همه‌ی جنبه‌های جمعیت‌ها برای پژوهش‌های تکاملی دارای اهمیت والایی است. یک جمعیت محلی را گاهی گُشُرْ گروه می‌نامند، که می‌توان آن را هم‌زیستی افراد یک جمعیت تعریف کرد که در یک محدوده‌ی جغرافیایی زندگی می‌کنند و بالقوه با هم امکان آمیزش دارند.

همان‌گونه که پیش از این بیان کردیم، مفهوم انتخاب طبیعی براساس مشاهده‌ی طبیعت پایه‌گذاری شده است. هرکدام از گونه‌ها بسیار بیش‌تر از آنچه که برای ادامه‌ی حیات خود نیاز دارند، بچه می‌آورند. همه‌ی افراد موجود در یک جمعیت از نظر ژنتیک با هم تفاوت دارند. تمامی آن‌ها در معرض خطر عوامل نامساعد محیطی قرار دارند، و تقریباً همگی یا نابود می‌شوند یا نمی‌توانند تولیدمثل کنند. شمار بسیار کمی از این فرزندان به‌طور میانگین دو بچه از هر جفت-زنده می‌مانند و به‌نوبه‌ی خود زادوولد می‌کنند. اما بقایافته‌گان به‌هیچ‌رو نمونه‌برداری تصادفی از جمعیت نیستند؛ زیرا آن‌هایی می‌توانند به زندگی خود ادامه دهند که دارای صفات معینی هستند که بقای آن‌ها را در آن شرایط میسر کرده است.

### انتخاب طبیعی در واقع یک فرایند نابودسازی است

اگر بنا را بر این بگذاریم که این افراد مرجح انتخاب شده‌اند و به همین دلیل هم زنده مانده و ادامه‌ی حیات داده‌اند، بلافاصله این پرسش مطرح می‌شود که پس چه کسی این انتخاب را انجام می‌دهد؟ در جریان انتخاب مصنوعی عملاً پرورش‌دهندگان گل‌ها و پرندگان و دامداران حیوان یا گیاه خوب را برای تخم‌کشی و پرورش نسل بعدی انتخاب می‌کنند. اما در جریان انتخاب طبیعی، اگر دقیق‌تر گفته باشیم، چنین عاملی وجود ندارد. آنچه داروین تحت عنوان انتخاب طبیعی نامیده است، در واقع یک فرایند

نابودسازی است. والدین نسل بعدی آن افرادی هستند که خود در میان فرزندان والدین خویش (یعنی در بین خواهران و برادران خود) بقا یافته‌اند. آن هم به این دلیل بوده که یا بخت خوبی یا صفات خوبی داشته‌اند، که توسط آن‌ها توانسته‌اند با شرایط محیطی حاکم در آن منطقه خوب سازگار شوند. همه‌ی خواهران و برادران‌شان توسط انتخاب طبیعی نابود شده‌اند. زمانی که هربرت اسپنسر اعلام داشت انتخاب طبیعی چیزی به جز «بقای اصلح» نیست، کاملاً حق با او بود. انتخاب طبیعی یک فراگرد نابودسازی است، و داروین در اثر بعدی خود، این استعاره را از اسپنسر اقتباس و وارد نوشتار خود کرد. با وجود این مخالفین وی مدعی شدند که این تنها تکرار واضحات است، یک دور باطل؛ یعنی این‌که او فقط «اصلح» را به مثابه‌ی افرادی که بقا یافته‌اند تعریف می‌کند، اما این ادعای مخالفین گمراه‌کننده است. چون در واقع بقا صفت یک سازواره نیست، بلکه نشان‌دهنده‌ی وجود ویژگی‌هایی است که برای بقا مناسب‌ترند. شایسته بودن به معنای این است که از صفات معینی برخوردار باشیم تا احتمال بقا را بالا ببرد. اگر انتخاب طبیعی را «بقای غیرتصادفی» تعریف کنیم، آن وقت این تفسیر را نیز می‌توان به‌کار برد. احتمال بقا برای همه‌ی افراد یکسان نیست، زیرا افرادی که احتمال بقای آن‌ها به علت صفاتشان بیش‌تر است، یک بخش محدود و غیرتصادفی از مجموع جمعیت را تشکیل می‌دهند.

آیا انتخاب و نابودسازی در جریان تکامل تأثیرات متفاوتی را از خود به‌جا می‌گذارند؟ از قرار معلوم این پرسش در نوشتارهای مربوط به تکامل مطرح نشده است. یک فراگرد انتخاب، آماج معینی را پی‌گیری می‌کند: یعنی آن فرایند مشخص می‌کند که کدام فنوتیپ شایسته‌تر است. تنها افراد محدودی از هر نسل می‌توانند خواست‌های انتخاب را برآورده کنند و از فراشد نابودسازی جان به‌در ببرند. این تعداد ناچیز تنها می‌تواند بخش کوچکی از مجموع واریاسیون‌های جمعیت اصلی را حفظ کنند. دامنه‌ی

چنین انتخابی برای بقا می‌باید بسیار محدود بوده باشد. از سوی دیگر صرف نابودسازی ناشایسته‌ها امکانی به وجود می‌آورد، که تعداد زیادی از افراد زنده بمانند، زیرا شایستگی آن‌ها هیچ‌گونه کمبود آشکاری ندارد. برحسب مثال یک چنین نمونه‌ی افزایش‌یافته از نسل اولیه مواد خام لازم را در اختیار انتخاب جنسی قرار می‌دهد. این امر همچنین توضیح می‌دهد چرا شمار بقایافته‌گان از این سال به آن سال متفاوت است. این‌که چه درصدی از یک جمعیت کم‌تر شایسته هستند، منوط به آن است، که شرایط محیطی در سال مزبور چقدر نامناسب بوده است.

هر چقدر آن بخش از جمعیت که از جریان نابودی غیرتصادفی ناشایسته‌ها جان به‌در می‌برند، بیش‌تر باشد، به همان نسبت موفقیت جان به‌در بردگان تا رسیدن به مرحله‌ی تولیدمثل - به عوامل تصادفی و به انتخاب طبیعی شدیدتر وابسته می‌شود.

تکامل‌پژوهان برای نشان دادن شدت و حدت انتخاب، غالباً از استعاره‌ی «فشار گزینش» استفاده می‌کنند. البته این اصطلاح اقتباس شده از فیزیک در حالی‌که بسیار گویاست، اما در عین حال به‌راحتی قابل سوءتعبیر است: در رابطه با انتخاب طبیعی هیچ نیرو و هیچ فشاری وجود ندارد که با پدیده‌ی فیزیکی مشابهی قابل قیاس باشد.

### انتخاب فراگردی دو مرحله‌ای است

تقریباً همه‌ی کسانی که علیه نظریه‌ی انتخاب طبیعی نظری داشتند، تشخیص ن داده بودند که آن یک جریان دو مرحله‌ای است. به همین خاطر، برخی از مخالفین انتخاب را فرایند تصادف نامیده بودند، و بعضی دیگر آن را جبری می‌نامیدند. در واقعیت انتخاب طبیعی ترکیبی از هر دو این‌هاست. اگر این دو مرحله را جدا از هم مورد بررسی قرار دهیم، این کاملاً آشکار می‌شود.

همه‌ی فراشدهایی که به ایجاد یک تخم بارور شده (زیگوت) می‌انجامند و دگرگونی‌های جدیدی به وجود می‌آورند (از جمله میوز، ساخت تخمک و بارورسازی)، جزو مرحله‌ی نخست هستند. در این مرحله تصادف نقش نخست را ایفا می‌کند، البته به استثنای این‌که در یک جایگاه خاص ژن فقط امکان تغییر محدودی ممکن است انجام گیرد. (به کادر ۲-۶ نگاه کنید).

در مرحله‌ی دوم، «کیفیت خوب» افراد جدید توسط انتخاب (یا نابودسازی) به‌طور دائم، از مرحله‌ی لاروی یا جنینی تا زمان بلوغ و تولیدمثل، آزموده می‌شود. افرادی که در سازگاری با محیط به نحو مؤثری از عهده برآیند و در رقابت با سایر افراد جمعیت نوع خود و گونه‌های دیگر به بهترین وضع موفق شوند، بخت بالایی برای بقا و رسیدن به سن تولیدمثل دارند، تا این‌که خودشان بتوانند شخصاً زادوولد کنند. همان‌گونه که آزمایشات و مشاهدات بسیار نشان داده است افراد معدودی با صفاتی ویژه در طی این فراگرد نابودسازی آشکارا نسبت به همه برتری می‌یابند. آن‌ها آن افرادی هستند که به بهترین نحو «برای بقا مناسب» هستند. از میان آن‌ها همه فرزندان متعلق به یک جفت نر و ماده، به‌طور میانگین تنها دو عدد زنده می‌مانند که به نوبه‌ی خود پدر و مادر نسل بعدی می‌شوند. این مرحله‌ی دوم فرایندی است مرکب از جبر و تصادف. بدیهی است آن افرادی که صفاتشان بهترین سازگاری با محیط کنونی را برایشان میسر سازند، بیش‌ترین بخت بقا را خواهند داشت. ولی عوامل تصادفی گوناگونی نیز در جریان نابودسازی نقش خود را ایفا می‌کنند، یعنی این مرحله‌ی دوم هم منحصرراً از جبر تشکیل نشده است. همه‌چیز تا اندازه‌ای به احتمالات بستگی دارد. مثلاً توسط رویدادهای طبیعی مثل سیل، توفان، آتشفشان، آذرخش، باد و بوران می‌توانند حتی بهترین افرادی را که با محیط خود به بهترین شکلی سازگار شده باشند، نابود کنند. وانگهی ممکن است ژن‌های چیره در جمعیت‌های کوچک به‌طور تصادفی از میان بروند.

مرحله‌ی نخست پدید آمدن دگرگونی جهش تخم بارور شده از لحظه‌ی تشکیل تخمک (بارور سازی) تا لحظه‌ی از بین رفتن آن؛ میوز توأم با بازیوست از طریق تقاطع کروموزومی در جریان نخستین تقسیم و جابه‌جایی تصادفی کروموزوم‌ها در جریان دومین تقسیم (تقسیم کاهش‌ی)؛ شرکت داشتن هر عامل تصادفی در جریان جفت‌گزینی و بارورسازی.

مرحله‌ی دوم: عوامل غیرتصادفی بقا و تولیدمثل موفقیت بیش‌تر فنوتیپ‌های خاصی در جریان چرخه‌ی حیات (انتخاب از طریق بقا)؛ جفت‌گزینی غیرتصادفی و همه‌ی جنبه‌های دیگر که تولیدمثل مجدد فنوتیپ‌های مشخصی را افزایش می‌دهد (انتخاب جنسی). به‌طور همزمان در مرحله‌ی دوم در ابعاد گسترده‌ای نابودسازی تصادفی فرامی‌رسد.

### کادر ۲-۶: دو مرحله‌ی انتخاب طبیعی

به این ترتیب می‌بایست روشن شده باشد، کدام تفاوت بنیادین میان نخستین و دومین مرحله‌ی انتخاب طبیعی وجود دارد. در نخستین مرحله، مرحله‌ی ایجاد واریاسیون‌های ژنتیکی همه‌چیز به تصادف بستگی دارد. در مرحله‌ی دوم، یعنی تفاوت موفقیت در بقا و تولیدمثل، تصادف نقش بسیار ناچیزی ایفا می‌کند؛ اما بخش بزرگی از «بقای اصلح» به خصیصه‌های ژنتیکی ارائه شده بستگی دارد. این ادعا که انتخاب طبیعی فرآوردی منحصراً تصادفی است، یک سوءتعبیر ژرفی را نشان می‌دهد.

### آیا انتخاب به تصادف بستگی دارد؟

شگفت این‌که انتخاب طبیعی برای یک مسئله‌ی بسیار کهن فلسفه راه‌حلی ارائه می‌دهد. از دوران فیلسوفان یونان باستان بحث بسیار داغی گرد این موضوع که آیا رویدادهای این جهان بستگی به تصادف دارند یا از ضرورت ناشی می‌شوند، آغاز شده که هنوز هم ادامه دارد. آن‌چه که به تکامل بازمی‌گردد، داروین به این اختلاف‌نظرها نقطه پایانی می‌گذارد. کوتاه سخن این‌که تکامل، به دلیل دوجانبه بودن فرایند انتخاب طبیعی، محصول تصادف و ضرورت هردو است. آن درواقع عوامل تصادفی نیرومندی را در خود دارد، به‌ویژه تا جایی که به ایجاد دگرش‌های ژنتیکی مربوط می‌شود؛ اما جنبه‌ی دوم آن، دیگر فرقی نمی‌کند که آن را انتخاب یا

نابودسازی بنامند، فراشدی ضد تصادف است. برای نمونه آن‌گونه که مخالفین داروین ادعا می‌کنند، چشم به هیچ روی محصول تصادف نیست، بلکه نتیجه‌ی این واقعیت است، که نسل اندر نسل آن افرادِ مرجحی بقا یافته‌اند که از آن به عنوان بهترین وسیله‌ی دیدن استفاده می‌کردند (تحلیل مبسوط درباره‌ی این موضوع را در فصل دهم ملاحظه خواهید کرد).

خطا بودن یک نگره‌ی رایج دیگر درباره‌ی انتخاب نیز باید اثبات شده و کنار گذاشته شود: آن این‌که انتخاب طبیعی یک پدیده‌ی فرجام‌شناختی هم نیست. به‌راستی چگونه ممکن است یک فرایند نابودسازی هدف‌مندانه جریان یابد؟ انتخاب هیچ آماج دراز مدتی را پی‌گیری نمی‌کند، بلکه در هر نسلی مجدداً از نو تکرار می‌شود. این واقعیت که مسیر تکاملی در جریان تکامل به کرات دچار انقراض شده است و می‌شود یا جهتش را تغییر داده و می‌دهد، به هیچ تفسیر خطای فرجام‌شناختی اجازه نمی‌دهد. هیچ مکانیسم ژنتیکی را هم تاکنون کشف نکرده‌اند که بتواند به فراگرد تکاملی هدف‌مندی انجامیده باشد. خطا بودن نظریه‌ی راست‌زایی محرز است و دیگر سازوکارهای به‌اصطلاح غایت‌شناسانه اساساً مردود شناخته شده‌اند. (به فصل چهارم مراجعه کنید).

به سخن دیگر، می‌توان گفت: تکامل فراشدی جبری و محتوم نیست. فراگرد تکامل از شمار زیادی تأثیرات متقابل تشکیل می‌شود. ژنوتیپ‌های گوناگون در میان یک جمعیت واحد نسبت به تغییرات محیطی یگانه‌ای واکنش‌های متفاوتی از خود نشان می‌دهند. این دگرگونی‌ها به‌نوبه‌ی خود قابل پیش‌بینی نیستند، به‌ویژه که مسبب آن‌ها یک دشمن طبیعی جدید یا ظهور یک رقیب در منطقه باشند. اما در جریان یک انقراض دسته جمعی بقای برخی از افراد بستگی بسیار بالایی به تصادف دارد.

## آیا انتخاب طبیعی قابل اثبات است؟

اگر انتخاب طبیعی را به مثابه‌ی تغییرات همه جانبه‌ی جمعیت درک کنیم، آن به اندازه‌ای قابل فهم خواهد شد که نسبت به درستی این ایده کاملاً معتقد خواهیم شد. داروین نیز به مسئله از همین زاویه به تفصیل پرداخته است. اما در سال ۱۸۵۹ زمانی که منشأ انواع انتشار یافت، عملاً او هیچ یک از مدارک قانع‌کننده‌ی دال بر وقوع انتخاب طبیعی را در اختیار نداشت لیکن به مرور زمان اسناد و مدارک فراوانی کشف شدند. در این یک و نیم قرن بعد از ۱۸۵۹ مجموعه‌ی دلایل متقنی به دست آمده‌اند (اندلر<sup>۱</sup> ۱۹۸۶).

گاهی مثلاً در برخی موارد رنگ‌پذیری حفاظتی- ژنوتیپ بادقت بسیار به یک فشارگزینشی پاسخ می‌دهد، در حالی که در موقعیت‌های دیگر واکنش بسیار ناموفقی است. همان‌طور که<sup>۲</sup> و شپرد<sup>۳</sup> توانستند اثبات کنند، نقش و نگار راه‌راه روی جلد حلزون‌های *Cepaea nemoralis* در بعضی از زیست‌بوم‌ها مزیتی نسبت به جلدهای بدون طرح راه‌راه به حساب می‌آید، اما این واقعیت را که حلزون‌های دارای پنج راه‌راه در جریان انتخاب نسبت به حلزون‌های دارای سه راه‌راه برتری دارند، به‌دشواری می‌توان به عنوان مدرک ارائه کرد.

نخستین مدرک در جهت تأیید انتخاب طبیعی کشف رنگ‌پذیری حفاظتی بود. هنری والتربیتس<sup>۴</sup>، دانشمند انگلیسی، (در سال‌های ۱۸۴۹-۱۸۶۰) طی پژوهش‌های خود در جنگل‌های بکر برزیل پروانه‌هایی را دید که با این‌که برای دشمنان طبیعی خود ماکول بودند، اما از نظر نقش و نگار یا مشابه پروانه‌های سمی بودند و یا دست‌کم همسان انواع غیرماکولی بودند که در آن منطقه می‌زیستند. به مجرد این‌که در میان پروانه‌های یک نوع غیرماکول تغییری پدید می‌آمد، نوع ماکول مقلد نیز

1. Endler

2. Cain

3. Sheppard

4. Henry Walter Bates



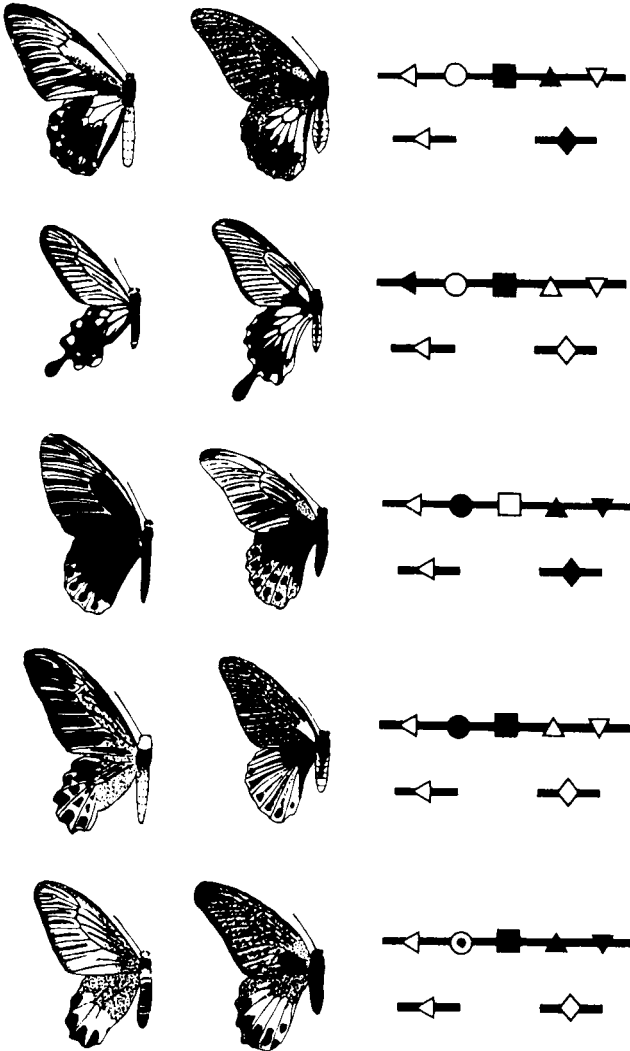
تغییر مشابهی را تقلید می‌کرد (به تصویر ۱-۶ نگاه کنید). در سال ۱۸۶۲ این پژوهشگر مشاهدات و نتایج پژوهش‌های خود را در نشریه‌ی علمی مشهور آن زمان انتشار داد. این پدیده را تحت نام رنگ‌پذیری حفاظتی بیتس نامگذاری کرده‌اند. دو سال پس از وی فریتس مولر<sup>۱</sup> در سال ۱۸۶۴ کشف کرد که حتی انواع سمی نیز از یکدیگر تقلید می‌کنند، به نحوی که پرندگان حشره‌خوار فقط با خوردن یک نوع از آن‌ها کافی بود تا از همه‌ی آن‌ها اجتناب کنند، از این رو سه چهار یا حتی ده دوازده نوع سمی به این شیوه گونه‌های مسموم که از همدیگر تقلید می‌کنند، بسیار کم‌تر توسط دشمنان طبیعی خود کشته می‌شوند، زیرا پرندگان جوان کافی است تنها یکی از این حشره‌های هم‌شکل را بیازمایند و بعد از همه‌ی آن انواع دوری کنند (رنگ‌پذیری حفاظتی مولر).

ژن گویچه‌ی داسی‌شکل انسان‌ها نشان می‌دهند که در شرایطی که حتی اگر چشم به تعویض تنها یک اسیدآمیننه منجر شده باشد، تأثیرات آن چقدر ژرف می‌تواند باشد. گویچه‌ی داسی در مناطق شیوع مالاریا و به‌ویژه در آفریقا شایع است زیرا آن ژن ناقل هنتوزیگوت را در مقابل مالاریا محافظت می‌کند. در چشم گویچه‌ی داسی معمولاً اسیدآمیننه اسیدگلوتامین در زنجیره‌ی بتای هموگلوبین در برابر وائین معاوضه می‌شود. در هوموزیگوت‌ها این چشم یا به بیماری خونی می‌انجامد یا بعد به مرگ بیمار منتهی می‌شود، اما هنتوزیگوت‌ها در برابر مالاریا محافظت شده‌اند. اما اگر یک ناقل بیماری گویچه‌ی داسی به نواحی بیرون از مناطق مالاریا، مثلاً آمریکا منتقل شود، این مزیت دیگر از میان می‌رود. در میان فرزندان بردگان به‌تدریج و فوراً گویچه‌ی داسی کاهش می‌یابد، چون ژن ناقل هوموزیگوت می‌میرد، چیزی که دیگر از طریق مزیت هنتوزیگوتی جبران نمی‌شود.

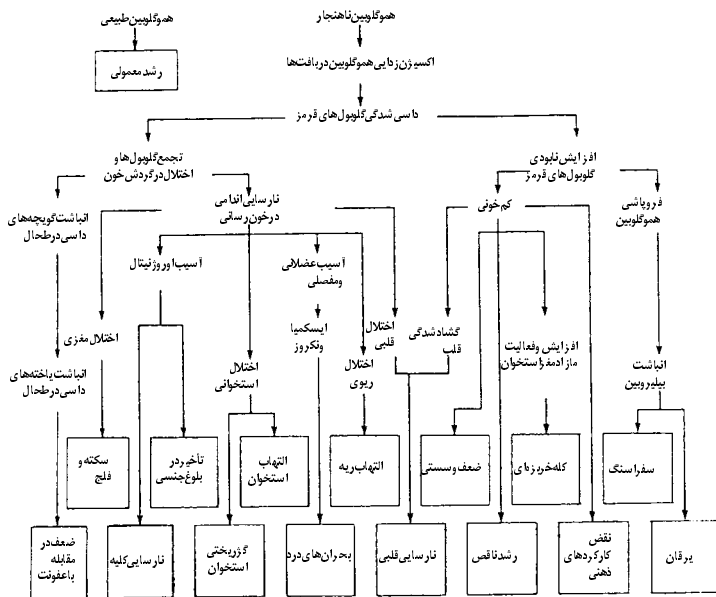
کادر ۳-۶: ژن گویچه‌ی داسی‌شکل و هموگلوبین

سرانجام پس از این‌که دانشمندان میکرب‌های مقاوم در برابر دارو و آفت‌های گیاهی مقاوم در برابر سموم دفع آفات را کشف کردند، دیگر کسی نمی‌توانست اهمیت انتخاب طبیعی را نادیده بگیرد. در سال‌های اخیر در آثار و نوشته‌های پزشکی و بهداشتی به موارد زیادی از انتخاب

1. Fritz Müller



تصویر ۱۲۶: رنگ‌پذیری حفاظتی باتیس: صنف‌های جغرافیایی پاپلیو ممنون (چپ) توسط اختلافاتی از مدل (راست) خود متمایز می‌شوند. منبع: کتاب زیست‌شناسی پروانه‌ها اثر آر. تی. ون و ای. بی. فورد.



تصویر ۲۶: تأثیرات چنداثری جهش گویچه داسی. منبع: مونروه ام. اشتریک برگر (۱۹۸۸).

برخورد می‌کنیم. یک نمونه‌ی خوب برای توضیح انتخاب طبیعی در آثار پزشکی می‌تواند رابطه‌ی متقابل میان ژن گویچه‌ی داسی و مقاومت در برابر مالاریا در آفریقا باشد (به جدول ۲۶ و کادر ۳۶ نگاه کنید). دانشمندان دیگری پدیده‌ی انتخاب را در ملانسیسم صنعتی نیز، طی آزمایشات گوناگون به‌دقت مورد تحقیق قرار داده‌اند پروانه‌ها و شب‌پره‌ها و دیگر سازواره‌ها رنگ خود را تغییر می‌دهند و از این طریق با محیط آلوده هم‌رنگ می‌شوند و سازگاری زیست‌شناختی پیدا می‌کنند.

## مبارزه برای بقا

داروین این اصطلاح «تنازع بقا» را برای عنوان فصل سوم کتاب دوران ساز خود یعنی **منشأ انواع** برگزید. هر فردی، چه جانور باشد چه گیاه و یا سازواره‌ای دیگر، برای بقای خود در هر لحظه‌ی هستی‌اش «مبارزه» می‌کند. اگر جانوری باشد که شکار می‌شود، علیه درندگان مبارزه می‌کند، اگر خود جزو درندگان باشد، با سایر درندگان بر سر صید مبارزه می‌کند. هر فرد برای بقا ناگزیر است که از عهده‌ی همه‌ی شرایط حیات برآمده و در خواست‌های آن را برآورده سازد. داروین در این جمله مقصود خود را ارائه کرده است: «اگرچه زندگی هر نبات به آب بستگی دارد ولی هستی گیاهی که در حاشیه‌ی بیابانی لم‌پزرع می‌روید در گرو مبارزه‌ی اختصاصی در برابر کم‌آبی است» (**منشأ انواع** ۱۸۵۹ در چاپ آلمانی سال ۲۰۰۲ صفحه‌ی ۸۲). گیاهی که در جریان مقاومت در برابر کم‌آبی نسبت به سایر افراد همان جمعیت برتری دارد، شانس بیش‌تری برای زنده ماندن خواهد داشت. معمولاً شدیدترین رقابت‌ها بین افراد یک جمعیت روی می‌دهد؛ این رقابت تنها به‌خاطر غذا نیست، بلکه همچنین برای به‌چنگ آوردن لانه و تمام شرایطی است که برای ادامه‌ی نسل ضروری هستند، مثلاً برای تصرف قلمرو و تصاحب جفت برای جفت‌گیری. داروین در همان‌جا ادامه می‌دهد: «از آن‌جا که هر جاندار همیشه بیش از افرادی که موفق به ادامه‌ی حیات می‌شوند تولیدمثل می‌کند، می‌باید پیوسته نبردی در میان افراد نوع با هم یا با شرایط محیطی در جریان باشد» (**منشأ انواع**، چاپ جدید آلمانی ۲۰۰۲، ص ۸۳).

اما چنین نبردی نه‌تنها در میان افراد یک نوع، بلکه بین افراد گونه‌های مختلف نیز جریان دارد. در شمال غربی آمریکا مورچگانی هستند که دانه‌های غلات را گردآوری می‌کنند، از این طریق با جوندگان رقابت می‌کنند. سنجاب‌های قرمز بر سر دانه‌های میوه‌ی کاج با سهره‌های هم‌برنوک دائم در ستیزند. من خود شاهد بودم که چگونه سارهای

چمن‌زارها با چکاوک‌های سینه زرد و زیبای مرغزار به رقابتی سخت برخاسته بودند. در حوزه‌ی جزرو مدی دریا نبرد تن به تن شدیدی بر سر تصاحب جا بین خرچنگ‌های کشتی چسب و صدف‌های ماسیل، کتانجک‌ها و سایر جانداران دریایی انجام می‌گیرد. در بسیاری از موارد این‌طور پیش می‌آید که یک «جفت‌گونه»<sup>۱</sup> با نیازهای یکسان می‌تواند در کنار هم هم‌زیستی کنند. لیکن اگر به‌طور آزمایشی یکی از آن‌ها را از منطقه حذف کنیم، در موارد زیادی دیده شده که، شمار افراد گونه‌ی دیگر به سرعت بالا می‌رود. اما بسیاری از «جفت‌گونه»های دیگر هستند که در کنار هم نمی‌توانند هم‌زیستی کنند، زیرا که نیازها و درخواست‌های آن‌ها از محیط بسیار شبیه هم هستند و یکی از آن دو نوع کم‌تر قادر به بقا است. دانشمندان این چنین مواردی را اصل طرد رقیب می‌نامند. در برخی از موارد این‌که چگونه انواع کاملاً مشابه می‌توانند با موفقیت در کنار هم زندگی کنند، واقعاً یک معماست. در بعضی از جزیره‌گان گالاپاگوس چندین گونه از سهره‌های داروین با هم هم‌زیستی می‌کنند که فقط اندازه‌های میانگین و دامنه‌ی تغییرات نوک آن‌ها با هم تفاوت دارند. اگر یکی از این گونه‌ها تنها و بدون رقیب در جزیره‌ای زندگی کند دامنه‌ی تغییرات نوک آن‌ها غالباً بسیار بزرگ‌تر خواهد بود و به‌اندازه‌ی نوک انواع رقیبی که در جزایر مجاور می‌زیند خواهد رسید.

اهمیت بالای رقابت زمانی خود را به آشکارترین شکل نشان می‌دهد که یک گونه به حوزه‌ی انتشار گونه‌ی دیگری وارد می‌شود و آن منطقه را با موفقیت به اشغال خود درمی‌آورد و در نتیجه گونه‌ی قبلی منقرض می‌شود. داروین خاطر نشان ساخت: پس از این که انواع حیوانات اروپایی را به زلاندنو آوردند و آن‌ها توانستند در آن‌جا با موفقیت زادوولد کنند، جانوران بومی آن‌جا را چنان تحت فشار قرار داده بودند که بسیاری از آن‌ها به‌کلی منقرض شدند.

1. pairs of species

رقابت و جنبه‌های دیگر تنازع بقا فشار گزینشی شدیدی را اعمال می‌کنند. آگاهی و شناخت از برهم‌کنش بین انواع گوناگون منقرض شده غالباً برای کشاورزی بسیار سودمند واقع می‌شود. زیرا با این روش توانستند باغ‌های مرکبات را با کمک حشرات شکارگری مثل کفشدوزک‌ها و... از وجود آفات نباتی مانند خست‌لاک‌زا<sup>۱</sup> و شته‌ی درختان<sup>۲</sup> به کلی پاک کنند. پس از این‌که انجیر هندی (جنس *Opuntis* و نوع *Cactus*) گیاهان وارداتی به استرالیا در ایالت کوئینزلند در چراگاه‌های گاو و گوسفندان با سرعت تمام تکثیر شده و همه‌جا را پوشاند، کارشناسان دفع آفات از طریق پروانه‌های آرژانتینی (حشرات چهارباله و شب پرواز از نوع پولک‌بالان، جنس *cactoblastis* که از پروانه کوچک‌تر و نارنگین‌ترند) طی زمان کوتاهی آن‌ها را از میان بردند، و دوباره چراگاه‌ها را به حالت اول خود بازگرداندند. این نمونه‌ها و موارد بسیار دیگر، که درباره‌ی آن‌ها در مجلات تخصصی<sup>۱</sup> کولوژیکی گزارش شده است، قانون واحدی را بیان می‌کنند: گونه‌هایی که برحسب معمول در کنار هم هم‌زیستی می‌کنند، در واقع امر در یک حالت هماهنگی پایدار به سر می‌برند، که از طریق انتخاب طبیعی به‌طور دائم از نو تنظیم و تعدیل می‌شود.

### موضوع انتخاب

چه کسی و یا چه چیزی انتخاب می‌شود؟ این سؤالی است که در کمال شگفتی بحث‌های بی‌پایانی را برانگیخته که هنوز هم پایان نگرفته است. از دیدگاه داروین بدیهی بود که یک سازواری زنده موجودی است بقا یافته و ادامه‌ی نسل داده، و از نظر طبیعی دانان بعد از وی دیگر عملاً این‌طور پذیرفته می‌شد. ولی در مورد مناسبات ژنتیکی مربوط به یک فرد

1. scale insect      2. aphid

در کل نمی‌شود به‌شيوه‌ی ریاضی رفتار کرد، و به همین دلیل اکثر جمعیت‌توارث‌شناسان با گرایش ریاضی ژن را به مثابه‌ی «واحد اصلی انتخاب» برمی‌گزینند. دانشمندان دیگر حتی به عنوان آماج احتمالی انتخاب، مثلاً گروهی از افراد و یا کل یک نوع را پیشنهاد می‌کنند.

برخی از پژوهندگان رفتار حیوانات و اکولوژیست‌ها گمان می‌کنند، انتخاب موجب «شایستگی» نوع می‌شود. و تا ۱۹۷۰ بعضی از توارث‌شناسان هنوز بر این نظر بودند که نه‌تنها ژن‌ها، بلکه جمعیت‌ها هم واحدهای انتخاب هستند. از سال ۱۹۸۰ بدین‌سو، تا حدودی اتفاق نظر حاصل شد که فرد مهم‌ترین موضوع انتخاب است.

اگر این موضوع را به دو جنبه‌ی مجزا تقسیم کنیم، بسیاری از سردرگمی‌های مربوط به این مسئله قابل اجتناب خواهند بود: یک، «چه‌کسی انتخاب می‌شود»، دو، «برای چه انتخاب می‌شود؟» اجازه دهید این موضوع را با آوردن مثالی از ژن گویچه‌ی داسی توضیح دهیم. در پاسخ به این پرسش که «چه کسی انتخاب می‌شود»، باید گفت: فردی که در ژنوم خود ژن گویچه‌ی داسی را یا دارد یا ندارد. و در پاسخ به این سؤال که «برای چی انتخاب می‌شود؟» باید گفت: در منطقه‌ی شیوع مالاریا ژن گویچه‌ی داسی به حامل هتروزیگوت خود مصونیت می‌بخشد. به مجرد این‌که به‌دقت بین این دو پرسش تمایز قائل می‌شویم، کاملاً آشکار می‌شود که هرگز یک ژن به‌تنهایی نمی‌تواند موضوع یا هدف انتخاب قرار گیرد. زیرا که ژن، تنها بخشی از ژنوتیپ را تشکیل می‌دهد، در حالی‌که آماج اصلی انتخاب فنوتیپ فرد در کل می‌باشد، که به ژنوتیپ متکی است (مایر ۱۹۹۷). این موضوع از اهمیت بالای ژن برای تکامل چیزی نمی‌کاهد: اگر فنوتیپ مفروضی بی‌اندازه شایسته است، البته می‌تواند به یک ژن منحصربه‌فرد متکی باشد. [برای این‌که این امکان هست که شایستگی بالای فنوتیپ مفروضی تنها به یک ژن خاص متکی باشد].

فرضیه ساده‌ساز و تقلیل‌گرا<sup>۱</sup> که مدعی است: ژن هدف انتخاب است، به دلیل دیگری نیز هنوز قانع‌کننده نیست. زیرا آن بر این فرض استوار است که هر ژن مستقل از سایر ژن‌ها نقش خود را روی صفات فنوتیپ ادا می‌کند. اگر این درست باشد، نقش مجموع ژن‌ها در ساخت فنوتیپ را می‌بایست از حاصل جمع تأثیر تک‌تک ژن‌ها به دست آورد. در این حالت دانشمندان از فرض «تأثیر جمع‌شوندهی ژن‌ها» سخن به میان می‌آورند. عملاً به نظر می‌رسد بعضی یا شاید حتی بسیاری از ژن‌ها به همین صورت مستقیم و مستقل از یکدیگر تأثیر می‌گذارند. مثلاً کسی که در ژنوم خود ناقل ژن هموفیلی است، او قطعاً فردی مبتلا به هموفیلی خواهد بود. منتها ژن‌های زیاد دیگری روی هم تأثیر متقابل می‌گذارند. برای نمونه ژن B می‌تواند ژن A را تقویت یا تضعیف کند. یا این‌که ژن A، وقتی که ژن B حضور داشته باشد، تأثیر می‌کند. چنین اندرکنش یا تعامل بین ژن‌ها را برهم‌کنش اپیستاتیک می‌نامند.

مسلماً اندرکنش یا تأثیر متقابل اپیستاتیک را به همان سادگی که تأثیر جمع‌شوندهی ژن‌ها را می‌شود نشان داد، نمی‌توان آشکار ساخت، و به همین دلیل در علم ژنتیک عموماً از تحقیق آن اجتناب می‌کنند. چنین برهم‌کنشی را «نفوذ ناکامل» می‌نامند، در چنین حالتی یک فرد ممکن است دارای ژن خاصی باشد، اما تأثیرش را نشان ندهد، در حالی‌که همان ژن در فنوتیپ عضو جمعیت دیگری که اندکی ژنوتیپ متفاوتی دارد، با تمام ابعاد خود را نشان دهد. برحسب مثال در یک نمونه‌ی شناخته‌شدهی وراثت شیوزوفرنی فرض بر این است که، ژن اصلی مؤثر در این بیماری، تنها ۲۵ درصد نفوذ دارد، یعنی تنها در ۲۵ درصد از حاملین این ژن اثر آن آشکار می‌شود. بعضی از ترکیبات ژن‌های برهم‌کنش‌گر ظاهراً چنان ظریف هماهنگ شده‌اند، که هرگونه انحرافی از تعادل مطلوب به معنای

---

1. reductionism



ضدیت با انتخاب خواهد بود. چنداثری و چندتباری مثال‌های مشهور برای چنین برهم‌کنش بین ژن‌ها هستند (به فصل پنجم نگاه کنید). دانشمندان در واقع پس از کشف ژن‌های تنظیم‌کننده‌ی Hox و Pax بود که تازه دریافتند برهم‌کنش‌های بین ژن‌ها از چه اهمیتی برخوردار هستند. در نزد این ژن‌های Hox و Pax وابستگی متقابل بسیار چشمگیر است، اما در نزد ژن‌های بسیار دیگری نیز همین وابستگی متقابل وجود دارد منتها کم‌تر بروز بیرونی پیدا می‌کند. اما در مورد این مسئله که همه‌ی این برهم‌کنش‌ها نشان‌دهنده‌ی چه چیزی هستند، دانشمندان هنوز هم داستان نیستند. نشانه‌های غیرمستقیم بسیاری حاکی از آن‌اند که نوعی «تعادل درونی» ژنوتیپ، یا آن‌طور که نامیده می‌شود، نوعی «انسجام ژنوتیپی» وجود دارد. با بیان این اصطلاح اصل بر این گرفته می‌شود که در تکامل یک عامل نگاه‌دارنده و ثبات‌بخشی هست که به واسطه‌ی آن تداوم تبار تکاملی (نوع‌بالش) بسیاری از شاخه‌های جانوری را می‌توان توضیح داد. گروه دیگری از دانشمندان با نظرات مشابهی می‌گویند: این دلیلی است بر این‌که چرا جمعیت‌های پایه‌گذار این چنین سریع و شدید می‌توانند تغییر کنند. در یک جمعیت پایه‌گذار دامنه‌ی تغییرات به شدت کاهش می‌یابد، و غالباً در خزانه‌ی ژن (مجموعه‌ی ژنتیکی) عدم تعادل نسبی حکم‌فرما می‌شود. یک چنین خزانه‌ی ژنی<sup>۱</sup> نسبت به فشار گزینشی جدیدی تحت شرایط به‌کلی ورای شرایط محیطی نوع والد اولیه واکنش نشان می‌دهد و به این دلیل می‌تواند فنوتیپ‌های کاملاً انحرافی تولید کند.

شناخت دقیق این امر که سهم یک ژن در اصلحیت یک ارگانیسم ممکن است به چه صورت نمود پیدا کند، برای روشن ساختن اختلاف‌نظرهای موجود در تحقیقات تکاملی از اهمیت بالایی برخوردار

1. gene pool

است. ژن‌های زیادی ارزش انتخابی مشخصی ندارند. یک ژن تحت شرایط معینی در پیوند با ژنوتیپ خاصی می‌تواند مفید قرار گیرد، در حالی‌که همان ژن در محیط دیگری در ارتباط با ژن‌های دیگر، ممکن است زیان‌آور باشد. یعنی اندرکنش‌ها یا تأثیرگذاری‌های متقابل بین ژن‌ها برای ارزش انتخابی (یعنی برای شایستگی) یک فرد از اهمیت بسیار بالایی برخوردار است. این به اصطلاح تکامل خنثی (بعداً درباره‌ی آن بیش‌تر سخن خواهیم گفت)، با توجه به این واقعیت که ژن آماج انتخاب نیست، اصطلاحی بی‌معنی است.

یک ژن می‌تواند تأثیرات گوناگونی روی شایستگی یک فرد داشته باشد، بستگی دارد به این‌که تنها حضور پیدا کرده باشد (در شکل هتروزیگوت)، یا این‌که حضور دوگانه داشته باشد (در شکل هوموزیگوت). اگر ژن گویچه‌ی داسی تنها عرضه شده باشد، در مناطق شیوع مالاریا، اصلحیت درخور توجهی برای حامل هتروزیگوت فراهم می‌آورد، اما اگر در حالت دوگانه عرضه شده باشد (یعنی در نزد هوموزیگوت‌ها) دیر یا زود برای حامل مرگ‌آور خواهد بود. با این مثال به‌ویژه روشن می‌شود که یک ژن الزاماً یک ارزش مشخص انتخابی ندارد، بلکه این ارزش وابسته به ژن‌های دیگر است، که با آن در ژنوتیپ حضور دارند.

### فنوتیپ

وقتی می‌گوییم فرد موضوع انتخاب است، مقصودمان چیست؟ انتخاب طبیعی وقتی‌که فردی را مورد حمایت و یا عدم حمایت قرار می‌دهد، در واقع به چه چیزی واکنش نشان می‌دهد؟ قطعاً به ژن‌ها و ژنوتیپ واکنش نشان نمی‌دهد، چون‌که آن‌ها برای انتخاب قابل رؤیت نیستند؛ اما فنوتیپ برای انتخاب مرئی است. فنوتیپ عبارت است از مجموعه‌ی صفات و خصیصه‌های ریخت‌شناختی، تَنکِرْدشناختی، زیست‌شناختی و رفتاری



تصویر ۳-۶. دیگرگونگی فنوتیپی برگ‌های آله‌ی آب‌زی *Ranunculus aquatilis* در این تصویر برگ‌های نخسان درون آب گیاه (A) با برگ‌های معمولی بیرون از آب گیاه (B) مقایسه شده است. منبع: هربرت میسون (۱۹۸۵).

یک فرد، در شرایطی و رای شرایط افراد دیگر. فنوتیپ در جریان تکوین (بلوغ) یاخته‌های جنسی و تبدیل آن به سازواره از طریق اندرکنش یا تعامل بین ژنوتیپ و محیط به وجود می‌آید. ژنوتیپ واحدی ممکن است متناسب با شرایط محیطی گوناگون فنوتیپ‌های کاملاً متفاوتی را تولید کند. مثلاً گیاهی که نیم آب‌زی است، برگ‌های زیر آبش با برگ‌های روی آب آن کاملاً متفاوت هستند (به تصویر ۳-۶ نگاه کنید).

فنوتیپ، تنها از ساختمان بدن و فیزیولوژی سازواره تشکیل نمی‌شود، بلکه نمود و حاصل ژن‌های رفتاری موجود را نیز شامل می‌شود. لانه‌سازی پرندگان و تارتنیدن عنکبوت‌ها و مسیری که پرندگان مهاجر در آن پروازهای سالانه‌ی خود را انجام می‌دهند و... نیز جزو

فنوتیپ سازواره به‌شمار می‌آیند. داوکینز<sup>۱</sup> (۱۹۸۲) چنین جنبه‌هایی از صفات یک سازواره را با عنوان «فنوتیپ گسترده» نامگذاری کرد. این جنبه‌های خصایص سازواره نیز، درست به همان اندازه‌ای که مختصات ساختمانی بدن در معرض انتخاب قرار می‌گیرند، (بعضاً حتی بیش‌تر) موضوع انتخاب واقع می‌شوند.

طیف گسترده‌ی تغییرات فنوتیپی را که ممکن است توسط ژنوتیپ خاصی تولید شود، معیار واکنش می‌نامند. بنابراین فنوتیپ محصول اندرکنش یا تعامل بین ژنوتیپ و محیط است. بعضی از گونه‌ها معیار واکنش بسیار گسترده‌ای دارند؛ آن‌ها می‌توانند فنوتیپ خودشان را با شرایط محیطی بسیار گوناگون سازگار کنند، یعنی فنوتیپ آن‌ها بسیار شکل‌پذیر هستند. این واقعیت که نه ژنوتیپ، بل فنوتیپ هدف انتخاب است، می‌تواند در خزانه‌ی ژن تغییرات شایان توجهی پدید آورد. چنین واریاسیون‌هایی، تا زمانی‌که فنوتیپ‌های تولید شده با انتخاب همساز هستند، ارزش انتخابی قابل قبولی دارند.

از آن‌جا که فنوتیپ محصول و پیامد ژنوتیپ است، بنابراین در فرایند تکامل هم دارای ثبات است و هم تحول‌پذیر می‌باشد. ما در این‌جا تعدادی از این فرآگردهای دارای ثبات را برمی‌شمیریم: بسیاری از فرآشدهای مهم درون یاخته‌ها، مثلاً (۱) مسیره‌های انتقال علائم و مدارهای تنظیم‌کننده‌ی ژنتیکی، در نزد همه‌ی پریاختگان یکسان مانده است، (۲) مثلاً اسکلت یاخته در نزد تمامی اوکاریوت‌ها ثابت مانده است و (۳) سوخت و ساز و تکثیر در همه‌ی اشکال حیاتی بی‌تغییر مانده است. و یا ثبات رشته‌های دی.ان.ای از چنان استحکامی برخوردارند که بیش از نیمی از رشته‌های دی.ان.ای مخمر در نزد موش‌ها و انسان‌ها هم حضور دارند. مثلاً آکتین مخمر با آکتین انسان‌ها

1. Dawkins

(آکتین پروتئینی است که در عضلات وجود دارد) ۹۱ درصد مشابه است. با این وصف، چنین فرآگردهای بنیادین نبایستی چنان ساخته شده باشند که از ادامه‌ی تکامل ساختارها و یا تکامل خود سازواره جلوگیری کنند. حتی قابل تکامل بودن فنوتیپ نیز به‌طور دائم از جانب انتخاب طبیعی گزیده می‌شود. سازواره‌ها تنها به کمک این شکل‌پذیری است که می‌توانند از طریق سازگاری و تطبیق خود با محیط، قلمروهای تازه‌ای را به تسخیر خود درآورند و از عهده‌ی چالش‌های تازه محیط برآیند. پژوهش و بررسی این موضوع که یک ژنوتیپ از یک‌سو از طریق کدام صفات با محدودیت‌های ثبات‌بخش وجودش مقابله می‌کند و از سوی دیگر چگونه به بهترین نحو قابلیت تکاملی و تحولی خود را می‌تواند حفظ کند، موضوع امروز زیست‌شناسی تکاملی است.

### دیگر موضوعات محتمل انتخاب

تکامل‌پژوهان گوناگون واحدهای دیگری را به جز فرد به عنوان موضوع انتخاب مطرح کرده‌اند. در بخش‌های پیشین نادرستی این ادعای‌شان را درباره‌ی ژن اثبات کردیم؛ و اکنون به واحدهای دیگر از جمله گامت‌ها، گروه‌ها، گونه‌ها و تاکسون‌های عالی‌تر و شاخه‌ها می‌پردازیم.

### انتخاب یاخته‌های جنسی (گامت‌ها)

همه‌ی یاخته‌های جنسی (گامت‌ها) در دوره‌ی زمانی بین چرخه‌ی مستقیم کاهشی (میوتیک) و بارور شدن گامت، یعنی مرگ آن، در معرض انتخاب قرار می‌گیرند. در این فراشد اغلب گامت‌ها نابود می‌شوند، تنها بخش بسیار ناچیزی از آن‌ها موفق می‌شوند. متأسفانه هنوز ما درباره‌ی عواملی که موجب نابودی آن‌ها می‌شوند، آگاهی بسیار اندکی داریم. همان‌گونه که از نتایج آزمایشات به‌دست آمده پروتئین دیواره‌ی تخمک‌های برخی از

جانوران دریایی بی‌مه‌ره توان آن را دارند تا از ورود پاره‌ای از اسپرم‌ها جلوگیری کنند، در حالی‌که به بعضی‌های دیگر اجازه‌ی ورود می‌دهند. اما این‌که کدام یک از معیارهای اصلحیت در این فراگرد نقش ایفا می‌کنند، هنوز برای ما ناشناخته است. خصیصه‌ها و صفاتی که برای این گزینش گامت‌ها اهمیت دارند، یک مکانیسم عایق‌بندی<sup>۱</sup> را نمایش می‌دهند؛ در این مورد از ناسازگاری گامت‌ها سخن به میان می‌آورند.

اندرکنش یا تعامل بین گامت‌ها (یاخته‌های جنسی) را در نزد گیاهان به‌طور کامل و با دقت تمام مورد تحقیق قرار دادند. در این‌جا عملاً به‌ویژه با سازگاری بین آوندها و استیگما<sup>۲</sup> یا خامه سروکار داریم. در میان تاکسون‌های زیادی مکانیسم‌های ویژه‌ای از گرده‌افشانی این گیاهان جلوگیری می‌کنند. درباره‌ی ناسازگاری میان گونه‌هایی که قادر به برون‌آمیزی<sup>۳</sup> هستند، آگاهی بسیار کمی داریم. یوت. گ. کول‌روپتر<sup>۴</sup>، گیاه‌شناس آلمانی، در دهه‌ی هفتاد سده‌ی هیجدهم اثبات کرد که وقتی مادگی یک گل را با گرده‌های همان نوع و گرده‌های نوع دیگر هم‌زمان گرده‌افشانی کنیم، همیشه با گرده‌های نوع خودش می‌آمیزد. از سوی دیگر اگر گرده‌ی گونه‌های نزدیک به نوع خود را جایگزین گرده‌ی خویش بکنند، در بعضی از گونه‌ها پیوند موفقی بار می‌آورد.

### 1. isolating mechanism

۲. Stigma؛ در گیاه‌شناسی: بالاترین بخش مادگی، که ماده‌ای مرطوب و چسبنده را برای به دام انداختن و نگهداشتن دانه‌های گرده‌ای که به آن می‌رسند ترشح می‌کند. از: فرهنگ جامع علوم پزشکی جهان.

### 3. out crossing

۴. G. J. Kölreuter نخستین کسی بود که اقدام به گرده‌افشانی مصنوعی برپایه‌ی اصول علمی کرد و اهمیت و نقش حشرات در گرده‌افشانی در جهان گیاهان را نشان داد م.

## انتخاب گروه‌ها

درباره‌ی این‌که آیا این امکان وجود دارد تا «گروهی از افراد» موضوع انتخاب قرار گیرند، مدت‌های مدید میان دانشمندان بحث‌های شدیدی جریان داشت. این وضعیت زمانی روشن شد که بین انتخاب گروهی «آسان» و انتخاب گروهی «دشوار» تفاوت قائل شدند (مایر ۱۹۸۶). انتخاب گروه‌هایی که تصادفاً به وجود آمده باشند، انتخاب گروهی آسان می‌نامند، برعکس، انتخاب گروه‌هایی را که دارای انسجام اجتماعی باشند، انتخاب گروهی دشوار می‌خوانند. در حالت انتخاب گروهی آسان شایستگی یا اصلحیت گروه، میانگینی از شایستگی اعضای گروه می‌باشد. این ارزش میانگین روی شایستگی افراد هیچ تأثیری ندارد. موفقیت یا شکست چنین گروهی در جریان تکامل (یعنی «انتخاب گروه») صرفاً حاصل و پیامد شایستگی افراد آن است. این واقعیت که آن‌ها همه اعضای یک گروه هستند روی شایستگی فردی آن‌ها هیچ تأثیری نمی‌گذارد. یک چنین انتخاب گروهی آسان برای تکامل هیچ نقش مستقلى را ایفا نمی‌کند. اساساً آن را نبایستی با این عنوان نامید، چون‌که گروه برای چنین چیزی گزیده نمی‌شود. غالباً جمعیت به مثابه‌ی یک کل در معرض چنین «گزینش گروهی» آسان واقع می‌شود (یعنی موضوع انتخاب قرار می‌گیرد).

با این وصف در میان بعضی از انواع شکل کاملاً خاصی از انتخاب گروهی انجام می‌گیرد. در این جریان گروه‌های اجتماعی موضوع انتخاب قرار می‌گیرند، و عملاً می‌توانند آماجی برای انتخاب باشند. چنین گروهی به علت همکاری اجتماعی میان اعضایش، شایستگی بالاتری از میانگین شایستگی تک تک اعضایش را به دست می‌آورد. این را می‌توان تحت عنوان انتخاب گروهی دشوار نامید. در این مورد اعضای گروه همکاری می‌کنند: آن‌ها هنگام حضور دشمن یکدیگر را خبر می‌کنند، هنگام دست یافتن به منبع خوراکی جدید مشترکاً از آن استفاده

می‌کنند، دسته‌جمعی در برابر دشمن به دفاع می‌پردازند، و... . این فعالیت دسته‌جمعی یا همکاری مشترک امکان بقای کل گروه را بالا می‌برد. گونه‌ی انسان دست‌کم در مرحله‌ی شکار و گردآوری خوراک از این شکل از همکاری اجتماعی بهره‌مند شده است، و به این‌جا انجامیده که برخی از گروه‌ها توانسته‌اند بهتر بقا یابند، در حالی‌که گروه‌های دیگر نابود شده‌اند. به همین دلیل هر سهم ژنتیکی برای رفتار مشترک توسط انتخاب طبیعی مورد حمایت واقع شده است. احتمالاً این همکاری اجتماعی عامل مهمی برای تکامل اخلاق انسانی بوده است (فصل یازدهم را مطالعه کنید). به این ترتیب انتخاب گروهی دشوار جایگزین انتخاب طبیعی افراد نمی‌شود، بلکه بر آن منطبق شده و با آن توأمان جریان می‌یابد.

#### انتخاب خویشاوندان

بسیاری از تکامل‌پژوهان از نوعی به‌اصطلاح انتخاب خویشاوندی<sup>۱</sup> به‌ویژه در ارتباط با تکامل نوع‌دوستی - سخن می‌گویند. آن را به‌عنوان انتخاب صفاتی تعریف می‌کنند که برای افراد خویشاوند سکه بخشی از آن‌ها دارای ژنوتیپ همانندی هستند - چشم‌انداز بقای بهتری را به‌وجود می‌آورد (که در این مورد حتی از شایستگی یا اصلحیت نوع‌دوستی) سخن به میان می‌آید. اگر مراقب‌های والدین از فرزندان و رفتار حشرات اجتماعی در کلنی‌هاشان را مستثنا کنیم، احتمالاً انتخاب خویشاوندی، آن‌گونه که برخی‌ها می‌پندارند، عامل تکاملی مهمی نیست. این وضعیت حتی در مورد گروه‌های همسایه که با هم تبادل اعضا دارند نیز صادق است. نوع‌دوستی‌ای که اعضای یک گروه اجتماعی نسبت به خویشاوندان بروز می‌دهند (به‌استثنای فرزندان خودشان) بسیار کم‌تر از نوع‌دوستی

1. kin selection



والدین (به‌ویژه مادر) نسبت به فرزند خود می‌باشد. شاید اگر ما این هردو شکل خویشاوندی را تحت اصطلاح واحد «انتخاب خویشاوندی» ادغام یا یکی کنیم، گمراه‌کننده باشد. زیرا اعضای یک گروه اجتماعی در موارد زیادی روابط خویشاوندی بسیار نزدیکی دارند، بخش بزرگی از انتخاب گروهی دشوار توأماً و هم‌زمان انتخاب خویشاوندی نیز هست (فصل یازدهم را ملاحظه کنید).

### انتخاب نوع

تاریخ تکامل جریانی مداوم از انقراض و پیدایش انواع است. از قرار معلوم این جابه‌جایی گونه‌ها به‌علت برتری نوع جدید نسبت به نوع موجود بوده است. حتی وقتی که انواع مربوط به دو زیستگاه متفاوت وارد رقابت شوند، برای نمونه آن‌طور که در مورد آمریکای شمالی و جنوبی، پس از این‌که در دوران پلیوسن<sup>۱</sup> راه آبی پاناما خشک شده بود، چنین چیزی پیش آمده است و هردو قاره به هم پیوسته بودند، تعداد شایان توجهی از گونه‌ها منقرض شدند، و بعضاً آن‌ها به‌خاطر رقابت بین انواع بومی با گونه‌های مهاجر بوده است. پاره‌ای از دانشمندان این پدیده را انتخاب نوع نامیده‌اند. همان‌گونه که پیش از این توضیح دادیم، داروین خاطر نشان ساخت، چگونه پس از این‌که مهاجران اروپایی حیوانات اروپایی را به زلاندنو آورده بودند، انواع گیاهان و جانوران بومی زلاندنو منقرض شده‌اند. بعضی از دانشمندان که این پدیده را جایگزینی برای انتخاب فرد در نظر می‌گیرند، مرتکب اشتباه می‌شوند. در واقع این به‌اصطلاح انتخاب نوع با انتخاب فرد بر روی هم منطبق بوده و توأماً طی می‌شوند (یعنی همدیگر را فراموشاندند). بعد از این‌که اعضای هردو نوع محیط یگانه‌ای را به اشغال خود درآوردند، در کنار هم

1. pliocene

هم‌زیستی می‌کنند؛ زمانی که اعضای یکی از گونه‌های مهاجر، به‌طور میانگین نسبت به اعضای نوع بومی برتری پیدا کنند، نوع بومی رو به انقراض می‌گذارد. یعنی آشکارا مسئله بر سر انتخاب افراد است. اگر برای تعریف این فرایند به جای «انتخاب نوع»، از اصطلاح «مهاجرت نوع» استفاده کنیم، از تعبیر غلط دوری کرده‌ایم (فصل دهم را نگاه کنید). نوع به مثابه‌ی یک واحد هرگز موضوع انتخاب قرار نگرفته، بلکه این افراد هستند که همواره و در تمامی شرایط موضوع انتخاب واقع می‌شوند.

برخی از دانشمندان دیگر حتی از واحدهای بالاتری مثل انتخاب شاخه سخن می‌گویند. یک شاخه واحدی از تاکسون‌ها است که همه‌ی افراد و انواع و جنس‌ها و تیره‌ها و راسته‌ها و رده‌های زیر مجموعه‌ی آن از یک نیای مشترک سرچشمه گرفته‌اند. در جریان انقراض دسته‌جمعی جانداران در پایان دوران کرتاسه که علت آن را آلوارس توضیح داده است— شاخه‌ی دایناسورها منقرض شدند ولی شاخه‌ی پرنده‌گان و پستانداران زنده ماندند. در جریان هر انقراض دسته‌جمعی تاکسون‌های معین و بالاتر بهتر از دیگر تاکسون‌ها بقا یافته‌اند. در این موارد هم افراد موضوع اصلی انتخاب بوده‌اند، اما افراد بعضی از شاخه‌ها صفات مشترکی داشتند، که در جریان انقراض، انتخاب طبیعی بقای آن‌ها را ترجیح داده و آن خصیصه را مورد حمایت قرار داده است؛ و حال آن‌که برعکس، شاخه‌های منقرض فاقد چنین صفاتی بودند. جالب این‌که انقراض دسته‌جمعی واقعی است که طی آن یک تاکسون بالاتر به‌طور کل و در یک آن یا دست‌کم در فاصله‌ی زمانی بسیار کوتاهی ممکن است نابود شود. گاهی حتی یک شاخه نیز به‌کلی نابود می‌شود، بدون آن‌که بتوان آن را ناشی از انقراض دسته‌جمعی دانست—یک نمونه احتمالاً نابودی سه‌لپه‌ها است.

## رقابت در میان تاکسون‌های عالی‌تر

از طریق شناخت و تحقیقِ انقراض دسته‌جمعی جانداران بود که دریافتند این احتمال هم وجود دارد که تاکسون‌های عالی‌تر نیز با هم رقابت کنند. زمانی‌که در پایان دوران کرتاسه انقراض وسیع انواع روی داد، پستانداران یک‌صد میلیون سال بود که بر روی کره‌ی خاکی می‌زیستند، اما آن‌ها کوچک و بی‌اهمیت بودند و به احتمال بسیار زیاد در شب فعالیت می‌کرده‌اند. چرا آن‌ها در مرحله‌ی بعدی، یعنی اوایل دوران سوم زمین‌شناسی، شاهد چنان افزایش شدید انواع شدند؟ معروف‌ترین پاسخ این است: آن‌ها همه‌ی زیستگاه‌هایی را که قبلاً در اشغال دایناسورهای حاکم بودند و پس از انقراض آن‌ها تهی شده بودند، به تصرف خود درآوردند. هردو گروه این جانوران - دایناسورها و پستانداران - آشکارا در سراسر دوران پیش از انقراض دایناسورها با هم در رقابت بوده‌اند، اما در این رقابت دایناسورها برتری داشتند. بسیار روشن است که پستانداران عامل انقراض دایناسورها نبوده‌اند، اما زمانی‌که رقبای غول‌پیکر از عرصه‌ی هستی ناپدید شدند، به علتی که به هیچ روی به زیست‌شناسی بستگی نداشت، جای آن‌ها را رقیبان کوچک و شب‌زی پر کردند.

این مورد افزایش و بالندگی پستانداران و در عین حال پدیده‌ی ایجاد انواع جدید را نیز در زیستگاه‌های خالی توضیح می‌دهد. مورد دیگر افزایش انواع ماهیان، نرم‌تنان و خرچنگ‌ها است در دریا‌های اولیه و انشعاب‌های سریع، در گونه‌های جدید، انواع جانورانی که جزیره‌گان اقیانوس‌ها را پر کرده بودند. در جزایر هاوایی ۷۰۰ نوع گوناگون مگس میوه و مگس سرکه وجود دارند و بیش از ۲۰۰ گونه زنجره. یک مثال بسیار معروف دیگر برای این شکل از گونه‌زایی مرغ عسل‌کش در جزایر هاوایی و سهره‌های داروین در جزیره‌گان گالاپاگوس می‌باشد.

در همه‌ی این موارد به این دلیل گونه‌زایی امکان‌پذیر گشت که یا اصلاً رقیبی وجود نداشته، و یا این‌که رقبا نابود شده بودند. مواردی را که طی

آن یک گروه سیستماتیک توسط یک رقیب برتر که به زیستگاه وارد شده، به نابودی کشانده می‌شود، دفع یا طرد رقیب می‌نامند. در یک چنین جریانی عملاً اثبات روابط علت و معلولی دشوار خواهد بود. مثلاً به این ترتیب است که Multituberculata، گروهی از پستانداران غیر جفتدار، در دوره‌ی پایانی کرتاسه و پالئوسین در آمریکای شمالی شاهد دوران افزایش انواع می‌شوند. اما بعداً زمانی که در ائوسن نخستین جونندگان (احتمالاً در آسیا) در عرصه‌ی هستی ظاهر می‌شوند و با موفقیت بسیار بالایی زادوولد کرده و همه‌جا را پر می‌کنند، به‌مرور Multituberculata کم و کم‌تر شده، تا این‌که به‌کلی نابود می‌شوند. احتمالاً مورد مشابهی، انقراض سه‌لپی‌ها (تریلوبیت‌ها)، پس از موفقیت صدف‌ها رخ داده است؛ البته یک فاجعه‌ی طبیعی را عامل نابودی آن‌ها معرفی می‌کنند. در سراسر تاریخ جانداران، تعداد بی‌شماری از چنین مواردی را می‌توان یافت تاکنونی که قبلاً همه‌جا را پوشانده بوده، پس از این‌که تاکسون جدیدی در همان محیط‌زیست ظهور کرده است، تاکسون قبلی نخست شاهد نزول خود شده و سرانجام منقرض گشته است. بدیهی است، در تمامی این موارد امکان این نیست تا اثبات کنیم که واقعاً علت انقراض آن‌ها، رقیب جدید بوده است، اما معمولاً یک چنین سناریویی برای واقعیت‌های شناخته شده بهتر از توضیحات دیگر جور درمی‌آید.

### چرا معمولاً فرایند تکامل آرام حرکت می‌کند؟

هنگامی که در مصر در آغاز سده‌ی نوزدهم نخستین گورهای فراعنه کشف شدند، نه تنها اجساد مومیایی‌شده‌ی انسان، بلکه اجساد مومیایی شده‌ی حیوانات به اصطلاح مقدس، مثل گربه و لک‌لک، نیز از میان آن گورها به‌دست آمدند. جانورشناسان وقتی کالبد این حیوانات ۴۰۰۰ ساله را با انواع امروزی آن‌ها با دقت مقایسه کردند، تفاوت

چندانی بین آن‌ها ندیدند. آن‌چه آن‌ها مشاهده کردند با تغییرات شدیدی که در اثر تلاش‌های پرورش‌دهندگان در حیوانات اهلی پدید آمده بود، به تناقض افتاد. به همین علت عدم تغییر شکل چشمگیر حیوانات مومیایی شده را، نسبت به انواع مشابه امروزی، دلیلی بر ضد نظریه‌ی تکامل لامارک تعبیر کردند. البته امروز ما می‌دانیم که معمولاً به‌جز استثناهایی اندک- برای ایجاد تغییرات تکاملی چشمگیر در یک نوع، در طبیعت، هزاران و یا حتی میلیون‌ها سال باید سپری شود. بنابراین عدم تغییر محسوس در کالبد حیوانات مومیایی شده دلیلی بر ضد تکامل نیست.

با توجه به این‌که در هر نسلی انتخاب با سخت‌گیری تمام انجام می‌گیرد، به‌جاست که این پرسش را مطرح کنیم: پس چرا تکامل معمولاً این قدر آرام جریان دارد؟ آن به‌ویژه به این دلیل است که طی میلیون‌ها سال گذشته یک جمعیت بیش از صدها و حتی هزاران نسل در معرض انتخاب قرار داشته، به‌گونه‌ای که آن به یک ژنوتیپ مطلوب بسیار نزدیک شده است. فرایند گزینشی را که چنین جمعیتی تحت تأثیر آن قرار گرفته است، انتخاب هنجارساز می‌نامند. این فرآیند، جمعیت را از وجود افرادی که از فنوتیپ مطلوب برخوردار نیستند پاک می‌کند، یعنی در درون یک جمعیت هم‌هی افرادی را که از فنوتیپ مطلوب دور شده باشند، نابود می‌کند. از طریق این نابودسازی دامنه‌ی واریاسیون (تغییرپذیری جمعیت) از هر نسلی به نسل بعدی کاهش می‌یابد، و تا زمانی‌که دگرگونی ژرفی در محیط‌زیست ایجاد نشود، فنوتیپ مطلوب معمولاً طی نسل‌های متمادی یکسان می‌ماند. همه‌ی جهش‌هایی که ژنوتیپ می‌توانسته آن‌ها را برتابد، و در عین حال ممکن بوده به بهبود ژنوتیپ استاندارد بینجامد، در نسل‌های سابق صورت گرفته‌اند. جهش‌های دیگر نیز همواره به وخامت می‌انجامد و به همین علت توسط انتخاب هنجارساز نابود شده‌اند. به‌علاوه سازوکارهای ژنتیکی ویژه‌ای نیز وجود دارند، که موجب حفظ

وضعیت کنونی می‌شود، مانند ثبات و تعادل ژنتیکی<sup>۱</sup> (چیرگی هتروزیگوت‌ها جزو آن به‌شمار می‌آید).

### جمعیت مؤسس

ژنوتیپ نظام کاملاً متعادلی است که حاصل برهم‌کنش اپیستاتیک ژن‌های خود می‌باشد. یعنی اگر ژن تازه‌ای را به جای یکی از ژن‌های سابق برگزیند، حتماً می‌باید در سایر جایگاه‌ها (لوکوس‌ها) از نو تغییری انجام گیرد. هرچه جمعیت بزرگ‌تر باشد، به همان نسبت امکان ورود و گسترش ژن جدید به درون آن کندتر می‌شود. اما برعکس، یک جمعیت مؤسس کوچک که از فرزندان یک ماده یا چند ماده تشکیل می‌شود، غالباً می‌تواند یک فنوتیپ مناسب و سازگار را بپذیرد، زیرا آن جمعیت مؤسس کوچک از طریق نیروهای ثبات‌بخش در یک خزانه‌ی بزرگ ژن محدود و محصور نشده است.

مشاهدات بسیاری حاکی از آن‌اند که دگرگونی‌های تکاملی تا رسیدن به مرحله‌ی گونه‌زایی کامل در درون جمعیت‌های کوچک، نسبت به جمعیت بزرگ‌تر که در منطقه‌ی بسیار وسیعی گسترده است، سریع‌تر صورت می‌گیرد (مایر و دایموند ۲۰۰۱). منتها دانشمندان هنوز هم درباره‌ی این‌که دلایل آن چه چیزهایی هستند، هم‌داستان نشده‌اند. همان‌گونه که دوپژانسکی و پاولوسکی<sup>۲</sup> مدت‌ها قبل (۱۹۵۷) توانستند به‌اثبات برسانند: یک جمعیت کوچک و هنگام تأسیس همه شبیه هم— نسبت به گروه هم‌نوع بزرگ‌تر، بسیار سریع‌تر اشتقاق پیدا می‌کند (به تصویر ۴-۶ نگاه کنید). با این حال در پژوهش‌های دیگری که از جمعیت‌های مؤسس به عمل آمده، تغییرات چشمگیری مشاهده نشده. اغلب چنین پژوهش‌هایی روی مگس سرکه انجام گرفته، و به‌نظر می‌رسد

1. genetic homeostasis

2. Pavlovsky

فنوتیپ این نوع، همان‌طور که در نزد خویشاوندان دیگر مگس سرکه تشخیص داده‌اند، بسیار ثابت است. این شکل از ثبات فنوتیپ مگس سرکه این احتمال را تقویت می‌کند که یک جمعیت مؤسس احیاناً نسبت به ایزولاسیون خود واکنش‌های گوناگونی از خود نشان می‌دهد. معمولاً این گندی تکاملی جمعیت‌های بزرگ‌تر را ناشی از مقدار زیاد چندآوری و چندتباری می‌دانند. اما دلیل دیگر آن احتمالاً توزیع ژن‌های تنظیم‌کننده‌ی گوناگون می‌تواند باشد. جریان ثبات‌بخش ژن‌ها به جمعیت‌های منزوی نمی‌رسد و به همین خاطر اشتقاق در میان آن‌ها اجتناب‌ناپذیر است. با حقانیت تمام می‌توانیم اصل را بر این بگیریم که کشفیات نوین در دانش ژنتیکِ نمو<sup>۱</sup> به درک و شناخت بهتر دلایل سرعت‌های متفاوت تکاملی، هم به‌طور کلی و هم به‌طور خاص در گونه‌زایی، خواهد انجامید.

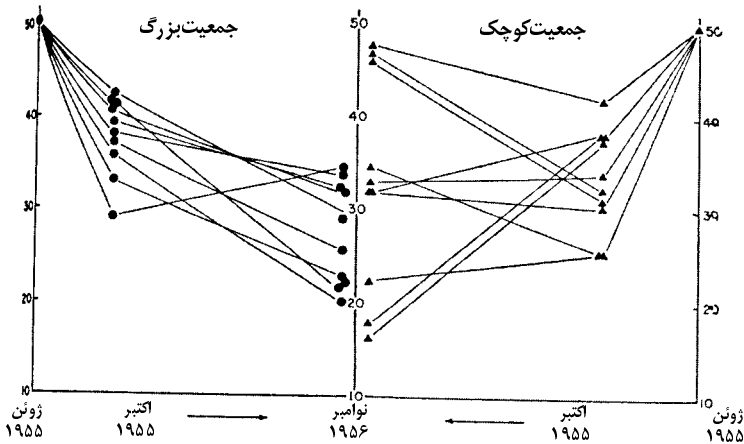
### رفتار در فراگرد تکامل چه نقشی ایفا می‌کند؟

لامارک رفتار را یکی از عوامل مهم تغییرات تکاملی می‌دانست. وی بر این نظر بود: تغییراتی که در اثر فعالیت‌های ممکن در سازواره‌ها پدید می‌آیند، از طریق توارث صفات اکتسابی به نسل‌های بعدی منتقل می‌شوند. برحسب نمونه وقتی زرافه‌ها تلاش می‌کردند به برگ‌های بالاتر درختان برسند، می‌بایستی این کار موجب دراز شدن گردن آن‌ها شده باشد، که به نسل‌های بعدی به ارث رسیده است. هرچند این نظریه در این فاصله به‌کلی رد شده است، اما در پژوهش‌های تکاملی – البته به دلایل کاملاً دیگری – هنوز هم معتقدند که رفتار دارای اهمیت بالایی است. یک رفتار مثلاً علاقه به مواد غذایی جدید یا اشتیاق به گسترش جغرافیایی – غالباً فشار گزینش<sup>۲</sup> جدیدی را به‌وجود می‌آورد، که موجب تغییر تکاملی می‌شود (مایر ۱۹۷۴). دلایل معتبری وجود دارند تا بپذیریم که رفتار در

1. Entwicklungsgenetik = developmental genetics

2. selection pressur

بیشتر نوآوری‌های تکاملی موثر بوده‌اند، و به همین دلیل این جمله را ارائه کرده‌اند: «رفتار جاده‌صاف‌کن تکامل است». هر طرز رفتاری که برای تکامل اهمیت داشته باشد، به احتمال بسیار قوی در اثر انتخابِ عوامل ژنتیکی ایجادکننده‌ی آن رفتار توسط انتخاب طبیعی، تقویت می‌شود. این پدیده را تأثیر بالدوین<sup>۱</sup> می‌نامند.



تصویر ۴۶: جوراجوری یا تنوع. تأثیرات ایستاتیک و رابطه‌ی آن با میزان جمعیت. تکرار و فراوانی کروموزوم‌های PP (مقدار درصد روی خط عمودی جدول) در میان بیست جمعیت مورد تحقیق مربوط به یک نوع که به مناطق جغرافیایی متعلق بودند (از نگزاس تا کالیفرنیا) جمعیت‌هایی که از نظر تعداد افراد در مضیقه بودند، پس از گذشت ۱۷ ماه تنوع ناشی از ایستازی بیش‌تری نسبت به جمعیت‌هایی که همواره پرشمار بودند، از خود نشان داده بودند. منبع: مایر (۱۹۶۷).

### انتخاب تولیدمثل موفق (انتخاب جنسی)

وقتی سخن از انتخاب به میان می‌آید، بی‌اختیار به یاد تنازع بقا می‌افتیم. ما به فکر عواملی می‌افتیم که بقا را ترجیح می‌دهند، به‌طور مثال قابلیت که

1. Baldwin effect



توسط آن از عهده‌ی وخامت اوضاع جوی می‌توان برآمد، با دشمنان طبیعی مقابله کرد، در برابر انگل‌ها و میکرب‌ها مقاومت نمود، یا در رقابت برای کسب خوراک و مأوا موفق شد کوتاه سخن، همه‌ی ویژگی‌هایی که امکان بهتر بقا را فراهم می‌سازند. مردم زمانی‌که از انتخاب طبیعی سخن می‌گویند، در واقع «انتخاب بقا» را در ذهنیت خود دارند.

با جود این همان‌گونه که داروین به روشنی تشخیص داده بود، گروه دیگری از عوامل هستند که این احتمال را بالا می‌برند، تا فرد بتواند تخم‌وترکه‌ای از خود به‌جا بگذارد: این عوامل همان چیزهایی هستند که در بالا بردن «تولیدمثل موفق» نقش دارند. داروین این عوامل را انتخاب جنسی نامید و مواردی از دوریختی را نیز ذکر کرد: از جمله شاخ‌های گوزن نر، پرهای زیبای طاووس نر، نقش‌ونگار زیبای مرغ بهشتی نریا مرغ مگس نر. از آن‌جا که معمولاً ماده‌ها این موقعیت را دارند تا جفت خود را انتخاب کنند، انتخاب جنسی نرهایی را ترجیح می‌دهد که می‌توانند نظر مساعد ماده‌هایی که جفت‌جویی می‌کنند را به سوی خود جلب کنند. در نزد نرهای سایر گونه‌ها انتخاب جنسی خصوصیات دیگری را ترجیح می‌دهد، که به دارندگان آن فروزه‌ها کمک می‌کند در مبارزه با رقبا برنده شوند، و موجب می‌شود تا نرهای مزبور بتوانند گروهی از ماده‌ها را تصاحب کنند. ما این پدیده را در نزد فک‌ها، گوزن‌ها، گوسفندان و سایر پستانداران شاهد هستیم. نرهایی که چنین صفاتی دارند، در تولیدمثل موفق هستند. البته با وسایل دیگری هم می‌توان به ازدیاد توالد و تناسل دست یافت، برحسب نمونه از طریق توان تصرف مأوا و قلمرو بهتر از سایر خواهران و برادران خود، یا از طریق مایه گذاشتن در مراقبت از فرزندان و یا در نتیجه‌ی برهم‌کنش‌های دیگر بین افراد یک خانواده یا یک جمعیت. داروین انتخاب جنسی را به این صورت تعریف می‌کند: «مزیتی صرفاً از نظر تولیدمثل - که افراد معینی نسبت به سایر هم‌جنسان و هم‌نوعان خود دارند». این تعریف جامع داروین را عبارت «انتخاب

تولیدمثل موفق» خیلی بهتر از اصطلاح «انتخاب جنسی» بیان می‌کند. وقتی که رقابت یا مبارزه در میان هم‌جنسان خویشاوند جریان داشته باشد، همان‌طور که نزد فک‌های نر، گوزن‌های نر شاهدیم، آن را «انتخاب درون‌جنسی»<sup>۱</sup> می‌نامند. اگر انتخاب بین جنس‌ها صورت گیرد، مثلاً به این دلیل که ماده‌ها جفت خود را از آن میان برمی‌گزینند، این مکانیسم را «انتخاب میان‌جنسی»<sup>۲</sup> می‌نامند. در سال‌های اخیر درباره‌ی این‌که براساس چه معیارهایی ماده‌ها گزینه‌ی خود را انتخاب می‌کنند، بحث‌های بسیاری انجام شده است. زهاوی<sup>۳</sup> (۱۹۹۸) اصل را بر این می‌گیرد که ماده‌ها نرهای توجه‌برانگیز را می‌گزینند، چون همین واقعیت که به‌رغم ظاهر نظیر برانگیزشان توانسته‌اند بقا یابند، نشانه‌ای برای کیفیت برتری آن‌ها است (اصل آوانتاژ<sup>۴</sup>).

#### توأم بودن انتخاب جفت و تصرف مأوا

اصولاً باید اصل را بر این گرفت که یک انتخاب هنجارساز، برای این‌که از تضعیف اصلحیت توسط هیبریداسیون جلوگیری شود، به نموده‌های رفتاری کاملاً ثابتی در مکانیسم‌های جداسازی یک نوع می‌انجامد. معمولاً هم همین‌طور است. البته در برخی موارد به‌نظر می‌رسد که جفت‌گزینی با انتخاب زیستگاه یا مأوا به هم مرتبط‌اند، و اگر چند زیستگاه در اختیار باشد، به تکامل مجزای جفت‌های گوناگون متناسب با زیستگاه‌ها می‌انجامد. آن‌گاه نرهای گوناگون در درون یک جمعیت در زیستگاه‌های متفاوت می‌توانند موفقیت تناسلی مختلفی داشته باشند. برای نمونه در میان بعضی از انواع ماهیان آب شیرین‌زی، مثلاً در نزد سیکلیدها<sup>۵</sup> برخی از نرها در کف دریاچه‌ها به دنبال خوراک می‌گردند، و برخی دیگر برعکس، آب‌های سطحی را ترجیح می‌دهند. آن وقت در

1. intrasexual selection      2. intersexual selection      3. Zahavi  
4. handicap-prinzip      5. cichlid

درون چنین گونه‌هایی ممکن است ماده‌های گوناگون پیدا شوند، که پاره‌ای از آن‌ها نرهای آب‌های سطحی و پاره‌ای دیگر نرهای آب‌های عمقی را ترجیح دهند. بنابراین سرانجام تحت این شرایط از طریق گونه‌زایی هم‌بوم، دو نوع متفاوت پدید می‌آید. یعنی در چنین صورتی انتخاب جنسی به گونه‌زایی می‌انجامد.

همان‌گونه که گای بوش<sup>۱</sup> سال‌ها پیش بیان کرده است، در میان حشراتی که از گیاهان تغذیه می‌کنند، «گونه‌زایی هم‌بوم» می‌تواند از طریق انتخاب هم‌زمان جفت و گیاه میزبان انجام گیرد. مثلاً حشراتی که در اصل، هدف‌مندانه گیاه A را برای تغذیه‌ی خود انتخاب می‌کنند، اما هرآنگاهی بخشی از آن‌ها گیاه نوع B را نیز برای زیست می‌گزینند، حالا اگر این گروه جدید روی گیاه B در انتخاب جفت علاقه به افرادی در میانشان پیدا شود، که خود آن افراد نیز به‌نوبه‌ی خویش به گیاه B سازگار شده‌اند، نوع جدیدی به‌وجود می‌آید که به گیاه B عادت کرده است، آن وقت دیگر بازگشت دوباره‌ی این گروه از گیاه B به A - به‌ندرت پیش می‌آید.

#### دوربختی جنسی

در میان اکثر گونه‌ها نرها و ماده‌ها از نظر ظاهر از هم بازشناخته می‌شوند. البته میزان این دوربختی جنسی بسیار متفاوت است. در میان بعضی از انواع ماهیان کوچک اعماق دریاها این تفاوت میان نر و ماده بسیار ناچیز است، نرها همیشه چسبیده به ماده‌های خود شنا می‌کنند، زیرا ماهی نر کوچک‌کی که در این ژرفا - محیط تقریباً به دور از زندگی - این سو و آن سو چرخ می‌زند، به‌ندرت بخت آن را می‌یابد تا به ماده‌ای برخورد کند. اما در میان جانوران دیگر، مثلاً فک‌های دریایی تفاوت میان نرها و ماده‌ها بسیار زیاد است، حتی در میان فیل‌های دریایی نرها چند برابر ماده‌ها هستند،

1. Guy Bush

چون نرهای بزرگ‌تر بهتر می‌توانند رقیبان خود را در مبارزه بر سر تصرف یا دفاع از ماؤا شکست دهند، و ماده‌های بیش‌تری را تصاحب کنند. پیش از این بال و پر پرشکوه مرغ بهشتی نر، مرغ مگس نر و دیگر پرنندگان چندمسر را در ارتباط با انتخاب جنسی توضیح دادیم. هیچ یک از این موارد، برای نظریه‌ی انتخاب طبیعی دشواری جدید پدید نمی‌آورد، زیرا مجموعه‌ی صفات ویژه‌ی نرانه برای موفقیت بالای تناسلی مزیت انتخابی به‌شمار می‌آید. همواره یک جریان ضدانتخاب<sup>۱</sup> در برابر رشد بیش از اندازه‌ی صفات نرانه ایجاد می‌شود. اگر آن صفات نرانه شانس بقا را کاهش دهند، در جریان انتخاب طبیعی مغضوب واقع می‌شوند.

**چرا انتخاب طبیعی در ایجاد یا حفظ حالت سازگاری این همه ناتوان است؟**

گاهی پاره‌ای از دانشمندان و طبیعت‌پژوهان در اوج شور و شعف ادعا می‌کنند که انتخاب طبیعی به هر کاری توانا است. این ادعا درست نیست. البته می‌توان به قول داروین به استعاره گفت: «انتخاب طبیعی به‌طور دائم هر روز و هر ساعت در سراسر دنیا به‌دقت ناظر است، تا کوچک‌ترین تغییری را کنترل و بازآزمایی کند»، در عین حال این هم بسیار روشن است، که حیثه‌ی تأثیر انتخاب نیز محدود است. با توجه به این واقعیت که ۹۹.۹۹ درصد از تبارها و شاخه‌های تکاملی منقرض شده‌اند، به بهترین نحو می‌توان به این محدودیت واقف شد. به همین دلیل ما باید از خود پرسیم: چرا معمولاً انتخاب طبیعی قادر نیست موجود کاملی را به‌وجود آورد؟ پژوهش‌های دوران اخیر برای این محدودیت دلایل فراوانی ارائه کرده‌اند. اگر به تفصیل به این محدودیت‌ها بپردازیم، کمک بزرگی به ما خواهد کرد تا تکامل را بهتر درک کنیم. من این محدودیت‌ها را در هفت مبحث در زیر از هم متمایز کرده‌ام.

1. Gegenselektion = counterselection

۱. ظرفیت محدود ژنوتیپ. ساختار ژنتیک یک جانور یا گیاه محدودیت‌های شدیدی را به رشد بیش‌تر آن‌ها تحمیل می‌کند. یا همان‌گونه که وایزمن گفته است: یک پرنده هرگز به یک پستاندار تبدیل نمی‌شود، و یک سوسک هم هیچ‌گاه پروانه نمی‌شود. دوزیستان هرگز نتوانستند تباری به وجود بیاورند که در آب‌های شور با موفقیت سازگار شوند. ما هنگامی که می‌بینیم از پستانداران تنها خفاشان قادر به پروازند، و فقط چند نوعی نیز (مانند فک‌ها و نهنگ‌ها) در درون آب سازگار شده‌اند، و این در حالی است که فضاهای حیاتی بسیاری هرگز به تصرف پستانداران درنیامده‌اند، در شگفت می‌شویم. بنابراین منطقاً نتیجه می‌گیریم که باید حد و مرز تنگی برای وزن وجود داشته باشد، و به همین علت نیز انتخاب طبیعی از جنبه‌های گوناگون اجازه نمی‌دهد تا پستانداران از موش‌های پوزه‌دار و خفاشان کوچک‌تر بشوند. از سوی دیگر محدودیت وزن مانع از آن می‌شود تا پرندگان قادر به پرواز از یک حدی بزرگ‌تر بشوند.

۲. فقدان تغییرات ژنتیکی مناسب. هر جمعیتی از یک نوع مفروض تنها مقدار محدودی از تغییرات ژنتیکی را می‌تواند برتابد. به این دلیل که هرگونه دگرگونی شدید در شرایط محیط‌زیست، مثلاً هنگام وخامت اوضاع جوی یا ظهور یک دشمن و یا رقیب در منطقه، نیازمند به واکنش مناسب و فوری از جانب جانداران ساکن آن محیط نسبت به آن می‌باشد، که ممکن است در خزانه‌ی ژن جمعیت برای پاسخ‌گویی به چنین فشارِ گزینشی جدید، ژن‌های لازم وجود نداشته باشند. تعدد انقراض‌های جانداران نشان می‌دهند که کمبود ژن‌های مناسب برای مقابله با تغییرات گوناگون تا چه اندازه‌ای در جریان تکامل اهمیت دارد.

۳. فرایندهای تصادفی. بیش‌تر تفاوت‌های موجود از نظر توانایی بقای بهتر و زادوولد بیش‌تر—در میان اعضای یک جمعیت، از انتخاب ناشی نمی‌شوند، بلکه به عوامل تصادف بستگی دارند. فرایندهای

تصادفی در تمامی سطوح فراشدهای ز ادوولد نقش ایفا می‌کنند، این فرآگردها از تقاطع کروموزومی (کروموزوم‌های والدین) در جریان میوز آغاز و تا بقای زیگوت‌های تازه ساخته شده ادامه می‌یابند. به علاوه ترکیبات ژنی بالقوه مفید نیز غالباً توسط تأثیرات محیطی نابود می‌شوند، در این جا دیگر فرقی نمی‌کند که مثلاً عامل آن سیل، زمین‌لرزه یا آتشفشان باشد. در چنین حالاتی دیگر انتخاب طبیعی امکان آن را پیدا نمی‌کند تا ژنوتیپ‌های معینی را مورد حمایت قرار دهد.

۴. محدودیت‌ها به دلیل تاریخ‌تباری. موجودات زنده نسبت به دگرگونی‌های محیط‌زیست ممکن است واکنش‌های گوناگونی از خود نشان دهند، یعنی هر سازواری مشخصی نسبت به آن دگرگونی متناسب با ساختمان بدنش از خود واکنش نشان می‌دهد. مزیت انتخابی اسکلت، زمانی در میان نیاکان مهره‌داران و بندپایان آشکار شد که دیگر نیاکان بندپایان تمامی پیش‌فرض‌های لازم برای ساخت اسکلت خارجی را دارا بودند. برعکس، از ساختمان بدنی نیاکان اولیه‌ی مهره‌داران اسکلت داخلی شکل گرفت. این گزینه‌ها - یعنی انتخاب اسکلت خارجی توسط بندپایان و انتخاب اسکلت داخلی توسط مهره‌داران، از جانب نیاکان بسیار دور این دو - کل مسیر تکامل این دو راسته‌ی جانوری را تحت تأثیر خود داشته است. از مهره‌داران موجودات گول‌پیکری چون دایناسورها، فیل‌ها و نهنگ‌ها تکامل یافتند، اما بندپایان برعکس، در بهترین حالت تا خرچنگ‌های دریایی رشد کردند. به دلیل این‌که اسکلت خارجی به‌طور مرتب باید از طریق پوست‌اندازی تجدید شود، در نزد بندپایان رشد عظیم اسکلت با فشارگزینش در تضاد قرار می‌گیرد.

هر بخش خاصی از بدن پس از آن‌که یک بار شکل گرفت و ساخته شد، دیگر، تغییرات اساسی بعدی در آن قسمت، امکان پیدا نمی‌کنند. برای نمونه مجاری تنفسی مهره‌داران خاک‌زی از میان حفره‌ی دهان و نای عبور می‌کند و با مجرای گوارشی که آن هم از حفره‌ی دهان عبور کرده و

در مری ادامه می‌یابد، از کنار هم می‌گذرند. این سازمندی (ساختار) برای نخستین بار در میان نیاکان آبزی ما، یعنی ماهیان گروه *Rhipidistia* پدید آمده است. گرچه از زمان ایجاد این سازمندی همیشه این خطر وجود داشته که خوراک وارد مجرای تنفسی شود، اما این ساختار نامناسب طی این میلیون‌ها سال تجدید ساخت پیدا نکرده است.

در میان بسیاری از اخلاف جانوران آبزی ساعم از این‌که در کف دریاها ساکن و بی‌حرکت باشند یا در میان آب‌ها به صورت فعالی شنا کنند- شیوه‌ی زندگی مشابهی تکامل پیدا کرد که آن‌ها از آن طریق می‌توانستند بدون هرگونه فعالیتی در میان آب به حال شناور باقی بمانند. آن‌ها به شاخه‌های جانوری گوناگونی تعلق داشتند و با مشخصات بدنی متفاوت خود را با شیوه‌ی زندگی جدید سازگار کردند: بعضی از آن‌ها قطرات روغن در بدنشان جمع کردند، پاره‌ای دیگر سطح بدنشان گسترش یافت، و قس‌علی‌هذا. هر راه‌حلی از این قماش سازشی است بین محدودیت‌ها و فرصت‌های تازه‌ی محیط خاص هر نوع و ساختمان بدن آن. یک واکنش ویژه به فرصت تازه در محیط‌زیست غالباً امکانات تکامل بعدی را به‌شدت محدود می‌کند.

۵. قابلیت دگرگونی اندام بدون علت ژنتیکی. فنوتیپ هرچه انعطاف‌پذیرتر باشد یعنی هرچه معیار واکنش آن به دلیل امکانات منعطف‌تر رشد بیشتر باشد- به همان اندازه فشار گزینش علیه آن بیش‌تر کاهش می‌یابد. گیاهان و به‌ویژه ریزسازواره‌ها بسیار بیش‌تر از حیوانات عالی‌تر قادرند فنوتیپ خودشان را دگرگون کنند. امکان تغییر اندام بدون علت ژنتیکی حتی در میان انسان‌ها نیز وجود دارد. این را در تغییرات فیزیولوژیکی که هنگام جابه‌جایی از دشت‌های هموار به نواحی کوهستانی صورت می‌گیرند، می‌توان مشاهده کرد: در طی چند روز یا نهایتاً چند هفته به‌خوبی با فشار هوای کم و در نتیجه با تأمین اکسیژن کم سازگار می‌شوند. بدیهی است که در این پدیده نیز انتخاب طبیعی نقش

دارد، چون که قابلیت تغییرات غیرژنتیکی به شدت تحت تأثیر هدایت ژنتیکی قرار دارد. همچنین اگر جمعیتی به محیط جدیدی وارد شود، در نسل‌های بعدی، آن ژن‌هایی انتخاب خواهند شد، که امکان سازگاری غیرژنتیکی را در برابر سازگاری ژنتیکی تأمین می‌کند.

۶. **عدم آمادگی برای مرحله‌ی پساتناسلی<sup>۱</sup> و یائسگی.** انتخاب طبیعی نمی‌تواند آمادگی ابتلا به بیماری‌های موروثی در سنین کهولت را از میان ببرد. مثلاً بیش‌تر کسانی که پس از رسیدن به سنین کهولت دچار بیماری‌هایی مانند آلزایمر و پارکینسون و سایر امراض از این دست می‌شوند، به‌طور نسبی در برابر انتخاب طبیعی مصون هستند، یعنی انتخاب طبیعی نمی‌تواند نسل آن‌ها را به‌مرور از ابتلا به این بیماری‌ها رهایی بخشد.<sup>۲</sup> تا حدی این توضیح حتی برای بیماری‌هایی که در بزرگسالی سراغ انسان‌ها می‌آیند، مانند پروستات و سرطان سینه که قاعدتاً در شروع یائسگی ظاهر می‌شوند، نیز صادق است.

۷. **برهم‌کنش در جریان رشد.** کالبدشناسانی مانند اتین ژفروا<sup>۳</sup> و سنت هیلر<sup>۴</sup> از طریق تحقیقات ریخت‌شناختی دریافتند که بین اندام‌ها و ساختارهای بدن یک سازواره رقابت وجود دارد. ژفروا این قانون را برای نخستین بار در سال ۱۸۲۲ در اثر خود به نام **قانون تعادل**<sup>۵</sup> فرمول‌بندی کرده و به قالب بیان درآورده است. هیچ یک از اعضای بدن مستقل از سایر قسمت‌های آن نیست، و هیچ یک از آن‌ها به تنهایی در برابر انتخاب طبیعی از خود واکنش نشان نمی‌دهد، بدون آن‌که اعضای دیگر در فرایند برهم‌کنش وارد شوند. کل دستگاه رشد یک نظام وابسته به هم و یگانه‌ای است. ساختمان بدن و کارکردهای یک سازواره سازشی است بین

1. postreproductive

۲. چون این بیماری‌ها زمانی بروز می‌کنند که افراد مبتلا به آن‌ها دوره‌ی تولیدمثل را پشت سر نهاده‌اند، بنابراین انتخاب طبیعی، که در واقع یک فرایند نابودسازی است، قادر نیست نسل آن‌ها را از میان ببرد.

3. Etienne Geoffroy

4. St. Hilaire

5. *La Loi de Balancement*



خواست‌ها و ضروریاتی که با هم رقابت می‌کنند. بخش اعظم واکنشی که یک اندام یا قسمتی از بدن در برابر انتخاب طبیعی از خود نشان می‌دهد، بستگی به آن دارد که بخش‌های دیگر و سایر اجزای ژنوتیپ در برابر این نیروها چقدر از خود مقاومت نشان دهند. ویلیام روکس بیش از یک سده‌ی قبل در رابطه با برهم‌کنش‌های رقابت‌کننده در جریان رشد از «تنازع اندام‌ها» در یک ارگانیسم سخن گفته است.

ساختمان بدن همگی سازواره‌ها به آشکارا نشان می‌دهد که نتیجه‌ی یک سازش تا چه ابعادی می‌تواند پیش برود. هر انتقالی به یک حوزه‌ی سازگاری جدید، از دوران قبل مشخصه‌های ریخت‌شناختی غیرضروری با خود به همراه دارد، که دیگر کاربردی ندارند و به مانع تبدیل شده‌اند. کافی است تنها به نقاط ضعف بدن انسان بیندیشیم که بقایای به‌جامانده از نیاکان چهارپا و گیاه‌خوار ما را نشان می‌دهند: مثلاً سینوس‌های صورت، دنبالچه و یا آپاندیس. چنین بقایای به‌جامانده از سازگاری دوران‌های گذشته را اندام‌های تحلیل رفته یا از فعالیت بازمانده می‌نامند (فصل دوم را ملاحظه کنید).

۸. ساختار ژنوتیپ. در گذشته دانشمندان و طبیعی‌دانان همواره برای تعریف ژنوتیپ از استعاره‌ی معروفی کمک می‌گرفتند بدین مضمون: ژن‌ها را به دانه‌های تسبیح یا مروارید تشبیه می‌کردند که به نخ کشیده شده باشند. در این تصویر هر ژنی کمابیش از سایر ژن‌ها مستقل بود، و خصایص همگی آن‌ها نیز کمابیش یکسان بودند. از این تصویر که ۵۰ سال پیش ارائه شده، دیگر چیزی به‌جا نمانده است. چون امروز می‌دانیم که نه ژن‌ها مستقل از هم هستند و نه مشخصات آن‌ها یکسان‌اند. مسلماً همگی ژن‌ها از دی.ان.ای تشکیل شده‌اند، و اطلاعات محتوی آن‌ها از جفت بازهای گُدگذاری شده‌ای که به ترتیب ردیف شده‌اند تشکیل می‌شوند. اما این‌طور که تحقیقات زیست‌شناسی مولکولی نوین نشان داده‌اند، اقسام گوناگونی از ژن‌ها با کارکردهای متفاوتی وجود دارند: بعضی‌ها مسئول

ساختن عناصر حیاتی هستند، برخی از آنها این فرآگردها را تنظیم و کنترل می‌کنند و پاره‌ای دیگر به نظر می‌رسد که هیچ کارکردی ندارند (به فصل پنجم نگاه کنید).

به‌علاوه نشانه‌های غیرمستقیم بسیاری حاکی از آن‌اند که غالباً ژن‌های زیادی متشکل در گروه‌ها با کارکردی مشترک به هم مرتبط‌اند و از جنبه‌های گوناگونی به‌مثابه‌ی یک واحد عمل می‌کنند (که آن‌ها را واریاسیون چندوجهی<sup>۱</sup> می‌نامند). اما در این عرصه از زیست‌شناسی مولکولی اختلاف‌نظر شدیدی حاکم است؛ در حال حاضر احتمالاً بیش از هر چیز می‌باید به یاد داشته باشیم که آن تصویر ۵۰ سال پیش «ژنوتیپ تسبیح‌وار» دیگر از اعتبار گذشته‌ی خود برخوردار نیست، و در ارتباط با فعالیت‌های ژنوتیپ بسیاری از مسائل هنوز بدون توضیح مانده‌اند. البته این هم واقعیت دارد که ما تاکنون پی برده‌ایم به این که جابه‌جایی‌های ژن‌ها، ایترون‌ها، تکرارهای متوسط و زیاد دی.ان.ای و بسیاری از اشکال دی.ان.ای غیرکدی وجود دارند، که حکایت از کارکردهای متفاوت آن‌ها دارند، اما هنوز بخش زیادی از موضوعات و مسائلی که آن‌ها چه جور عناصری هستند و چه برهم‌کنشی بر روی هم دارند، برای ما روشن نیستند. هیچ‌چیز دیگر به‌اندازه‌ای که دانش فزاینده‌ی کنونی ما راجع به ساختار و کارکرد ژنوتیپ ارائه کرده است، آگاهی نوین درباره‌ی فرایند تکامل عرضه نخواهد کرد.

### اهمیت تکوین رویان برای تکامل

تخمک بارور شده زیگوت - یک یاخته‌ی بی‌شکل است، که به‌مرور طی مراحل رویانی و یا لاروی رشد کرده و به سازواری کامل تبدیل می‌شود. تفاوت میان تبارهای تکاملی ناشی از تغییراتی است که طی تکوین رویان

1. modular variation

صورت می‌گیرند. به همین دلیل رویان‌شناسی -یعنی پژوهش زیگوت‌ها و جریان تکوین بعدی آن‌ها- برای تحقیق تکاملی بسیار ذی‌قیمت هستند. اما روش‌های سنتی رویان‌شناسی و به‌ویژه رویان‌شناسی تجربی (یا به اصطلاح مکانیک تکوین جنین<sup>۱</sup>) برای ایجاد تلفیق ضروری بین رویان‌شناسی و دانش ژنتیک مناسب نیستند؛ به این هدف برای نخستین بار از طریق زیست‌شناسی مولکولی دست یافتند. نخست می‌بایست تأثیر ژن‌ها مورد تحقیق قرار می‌گرفت، و روشن می‌شد که هر ژنی چه نقش و سهمی در تکوین رویان ایفا می‌کند. نتیجه‌ی این پژوهش‌ها ما را به این شناخت رساند که ژن‌ها بسیار متنوع هستند، و به‌ویژه به کشف ژن‌های تنظیم‌کننده نایل شدیم (فصل پنجم را ملاحظه کنید).

فرایند تکوین رویان به‌ندرت مسیر مستقیمی را طی می‌کند. بخش عمده‌ی جانوران یک یا چند مرحله‌ی لاروی را پشت سر می‌گذارند تا به مرحله‌ی کامل خود می‌رسند، که بعضی از آن مراحل به‌شدت مستلزم سازگاری‌های ویژه‌ای است: تنها کافی است که به لیسه‌ها و پروانه‌ها بیندیشیم یا به لاروهای کشتی چسب‌ها و اشکال بالغ آن‌ها که شبیه نرم‌تنان می‌باشند، فکر کنیم. در چنین مواردی در بعضی از مراحل تکوین رویان سازگاری‌های جدیدی ظاهر می‌شوند، اما در سایر موارد، به‌ویژه در نزد انگل‌ها، صفات و خصایص فنوتیپ‌ها در جریان تکوین و رسیدن به حالت بالغ جانور ناپدید می‌شوند -یک نمونه از آن سکولینا<sup>۲</sup>، انگل برخی از انواع خرچنگ‌ها، می‌باشد.

---

۱. Entwicklungsmechanik: کاربرد روش‌های علم مکانیک در بررسی رشد ساختارهای موجودات زنده به‌ویژه در مرحله‌ی رویانی یا به کار بردن قوانین مکانیکی در مورد رشد موجودات زنده، به‌ویژه رشد ساختارها در مرحله‌ی رویانی. امروزه دیگر این نظریه مردود است.

2. sacculina

## تکوین رویان

تکامل پژوهان از زمان داروین به این شناخت رسیده بودند که «گونه یا نوع» در جریان تکامل به مثابه‌ی یک واحد واکنش نشان نمی‌دهد، یعنی تکامل بخش‌های گوناگون یک سازواره با سرعت یکسانی طی نمی‌شوند. پاره‌ای از اجزای تشکیل‌دهنده‌ی فنوتیپ سریع رشد می‌کند و پاره‌ای دیگر کند. این پدیده را زمانی بهتر می‌توان دید که یک تبار تکاملی از یک حوزه‌ی سازگاری به حوزه‌ی سازگاری دیگری جابه‌جا شود، مثلاً از زمین به هوا یا از آب به خشکی و یا بالعکس. یک نمونه‌ی خوب برای این موضوع آرکئوپتریکس، قدیمی‌ترین پرنده‌ای که بیش از هر پرنده‌ی دیگری مورد تحقیق قرار گرفته، می‌باشد که شمار زیادی از مشخصات پرنده‌گان را دارا بوده است. پروبال، توانایی پرواز، چشمان درشت و مغزی به بزرگی مغز پرنده‌گان. اما سایر قسمت‌های بدنش (از جمله انگشتان پا و استخوان فقرات ناحیه‌ی دمش) هنوز در مرحله‌ی خزندگان باقی مانده بود. یک چنین تکامل نامتوازی را در بخش‌های قبلی تحت عنوان تکامل موزائیکی معرفی کردیم. در چنین مواردی این‌طور به نظر می‌رسد، که گویا گروه‌های ژن‌ها کمابیش مستقل از یکدیگر فنوتیپ را می‌سازند. در نتیجه دانشمندان به این خاطر اصل را بر این می‌گرفتند که ژنوتیپ متشکل از مجموعه‌ای چندبخشی از ژن‌ها است، که هرکدام یکی از موزائیک‌های فنوتیپ را تنظیم و کنترل می‌کنند. این اندیشه برای توارث‌شناسان ساده‌ساز ناگوار می‌آمد، اما اسناد و مدارک در جهت تأیید ساختار چندبخشی ژنوتیپ فزونی می‌گیرند. اگر در واقع این درست باشد، می‌بایست یک ژن تنظیم‌کننده بتواند چنین بخشی را کنترل کند. به سخن دیگر، باید یک جهش در ژن کنترل‌کننده بتواند دگرگونی بزرگی (یک گسست) را در فنوتیپ به دنبال آورد. در موارد دیگر یک بخش شاید صرفاً از چند ژن تشکیل شده باشد، که به‌طور موقت به هم پیوسته‌اند، چون انتخاب طبیعی برای حالت سازگاری خاصی به آن نیاز دارد، اما آن‌ها

در شرایط انتخابی دیگری دوباره ممکن است از هم جدا شوند. در ژنوتیپ، ساختارهای فراوانی وجود دارند، که از طریق نگرش ساده ساز نه می‌شود آن‌ها را اثبات کرد و نه می‌توان توضیح‌شان داد.

### تبادل در فشار گزینش

همان‌طور که داروین از آغاز تأکید داشت، هیچ فردی کاملاً با محیط خود سازگاری پیدا نمی‌کند. شاید این امر پیش از هر چیز از این ناشی شده باشد، که هر ژنوتیپ به‌نوبه‌ی خود سازشی از تغییرپذیری ژنتیکی و استواری ژنتیکی است. معمولاً شرایط محیطی پیوسته دگرگون می‌شوند، و در پایان یک دوره‌ی خشکسالی یک جمعیت نسبت به دوره‌ی بی‌بارانی بهتر سازگار می‌شود تا نسبت به دوره‌ی بارانی که در پی خواهد آمد. اگر مسئله را درازمدت در نظر بگیریم ژنوتیپ در تبادل بین خواست‌های متناقض نوسان می‌کند. عیناً همین قانون در مورد رفتار یک سازواره در برابر دشمنان و رقیبان نیز صادق است. تکامل‌پژوهان با گرایش ریاضی این قانون را تحت عنوان نظریه‌ی بازی و استراتژی برتر بیان کرده‌اند. در واقعیت بعید می‌نماید که حیوانات در ذهن خود قادر به اجرای استراتژی‌های گوناگون باشند. ژنوتیپ آن‌ها بیش‌تر موجب می‌شود که در جمعیت‌های متنوع بعضی از افراد ترسو شوند و برخی دیگر بی‌باک. در چنین صورتی بهترین شانس بقا از آن افرادی خواهد بود که در میان این دو قطب افراط و تفریط در موقعیت معینی بتوانند بهترین تبادل را ایجاد کنند. هرگز انتخابی برای بهترین فرم انجام نمی‌گیرد، بلکه میانگین جمعیت از تبادل بین موفقیت‌گرایشات ژنتیکی گوناگون و بعضاً متضاد تشکیل می‌شود.

در بسیاری موارد از قبل نمی‌توان پیش‌بینی کرد که چگونه یک سازواره نسبت به تغییر شرایط محیطی از خود واکنش نشان می‌دهد. در دوره‌ی پلیوسین (آخرین دوره از دوران سوم زمین‌شناسی) زمانی که

اوضاع جوی در آمریکای شمالی رو به خشکی نهاد، گیاهان آن مرز و بوم خودشان را با شرایط جدید سازگار کردند: همه جا را علفزارهای سخت فرپوشاندند، به مرور حتی علف‌های بدمزه برتری یافتند. انواع اسبان که از برگ‌ها تغذیه می‌کردند منقرض شدند، و جای آن‌ها را انواعی که دندان‌های بلندی داشتند، گرفتند (فصل دهم را ملاحظه کنید). وقتی که دوباره دوره‌ی پرباران به آن ناحیه دامن گسترد، بسیاری از انواع اسبان نیز دوباره به برگ‌های درختان روی آوردند، اما این بار دندان‌های بلند اسبان از میان نرفتند. در موارد دیگر بازگشت به شرایط محیطی سابق بازگشت در انتخاب طبیعی را در پی داشته است. مثلاً در همین سال‌های اخیر وقتی مواد آلاینده‌ی کارخانجات به شدت پایین آمد، یعنی به موازات کاهش دوده و دی‌اکسید گوگرد، شمار شب‌پره‌های سیاه<sup>۱</sup> نیز کاهش یافت.

---

1. biston btularia

## فصل هفتم

### سازگاری و انتخاب طبیعی: رشد صعودی

ما چگونه می‌توانیم توضیح دهیم: چرا سازواره‌ها به این خوبی با محیطی که در آن زندگی می‌کنند خود را سازگار کرده‌اند؟ هنگامی که به مسائل دیگری می‌پردازیم، این حالت سازگاری را بسیار مسلم می‌پنداریم. این که پرندگان بال دارند و می‌توانند با آن‌ها پرواز کنند، و نیز سایر مشخصه‌هایی که برای زندگی در آن فضای بالا ضروری هستند، از دید ما بسیار بدیهی به نظر می‌آیند. گویا بسیار طبیعی است که ماهی‌ها شکل آب‌لغز یا آئرودینامیک دارند، یا باله برای شنا، و یا این که می‌توانند توسط آبشش‌هاشان اکسیژن موجود در آب را جذب کنند. در مورد سایر سازواره‌ها نیز عیناً به همین نحو همه‌ی خصوصیات انطباق‌پذیری‌شان را نسبت به محیط‌زیستشان خیلی بدیهی تلقی می‌کنیم. اما اگر ژرف‌تر بیندیشیم، در شگفت خواهیم شد که چگونه این جهان‌جانداران توانسته است به این کمال برسد. در این جا منظور من از کمال این واقعیت است که هر بخش از بدن، یا هر فعالیت، یا هر رفتار یک سازواره نسبت به محیط بی‌جان و جاندارش که پیرامون او را فراگرفته است آشکارا سازگار شده است. مثال برای چنین کمال آشکاری: اندام‌هایی مانند چشم مهره‌داران و حشرات، یا کوچ سالانه‌ی پرندگان در فصل زمستان از نواحی گرمسیری و بازگشت آن‌ها درست به همان جایی که پاییز سال پیش از آن‌جا مهاجرت

کرده بودند، یا همکاری میان حشراتِ گروه‌زی مانند مورچگان و زنبوران. تا جایی‌که تاریخ مکتوب به ما اجازه می‌دهد، اندیشه‌وران و بنیان‌گذاران مذاهب همواره راجع به چونی و چرایی این موضوع اندیشیده‌اند، و درباره‌ی آن سؤالات چرا و چگونه را مطرح کرده‌اند. پیش از رشد و شکوفایی علوم طبیعی تنها مذاهب می‌توانستند به چنین سؤالاتی پاسخ گویند. در سده‌های ۱۷ و ۱۸ از نظر متعصبانی چون ریچارد پلی<sup>۱</sup>، سازگاری حتی دلیل و مدرکی بود برای اثبات این‌که هر سازواره‌ای با همه‌ی اندام‌ها و رفتارهایش ایجاد شده تا بتواند جای معینی را در طبیعت پر کند. الهیات طبیعی<sup>۲</sup>، یعنی پژوهش آثار خلقت، بخشی از معقول و منقول قرون وسطا در جهان غرب را تشکیل می‌داد. حتی هم امروز نیز، در دوران شکوفایی دانش و عصری که علوم طبیعی همگانی شده، آفرینش‌باوران برای ساخت جهانِ جانداران از همین ایده دفاع می‌کنند.

اما تفکر الهیات طبیعی با ادعاهایش، هر دم بیش‌تر و بیش‌تر با دشواری‌های بزرگ‌تری روبه‌رو می‌شد. واقعیت این است که گرگ‌ها گوسفندان را می‌درند. اینان به توجیه افتاده و مدعی می‌شدند که آفریدگار گوسفندان را برای این خلق کرده که گرگ‌ها گرسنه نمانند. اما در جریان پژوهش‌های دقیق طبیعت زنده روشن‌تر می‌شد که وحشی‌گری‌ها و اسراف در ابعاد هر اس‌انگیزی رخ می‌دهند. هرچه دانش بشری درباره‌ی جهان جاندارن ژرف‌تر و گسترده می‌شد، به همان نسبت باور به ایده‌ی «مخلوقات کامل» کم‌تر و کم‌تر می‌شد. هرچه پرسش‌ها در این باره که این انطباق‌پذیری چگونه به وجود می‌آید دقیق‌تر و ژرف‌تر می‌شدند، مشکلات نیز دو چندان می‌شدند. زیرا تنوع پدیده‌ی سازگاری ساختمان

1. Richard Paley

۲. رشته‌ای در الهیات جهان غرب که برپایه‌ی مشاهده‌ی فرایندهای طبیعی استوار شده و نه تجلیات ملکوتی. م.



بدن با محیط، فعالیت‌ها، رفتارها و چرخه‌ی حیاتِ میلیون‌ها گونه‌ی زیست‌شناختی، بسیار تخصصی‌تر از آن بود که با اصول کلی بتوان آن را توضیح داد. اما از سوی دیگر به نظر می‌رسید که این همه سببیت و اسراف هم دور از شأن این «مخلوقات کامل» باشد. زمانی که به نقش انگل‌ها و دیگر جنبه‌های خشونت و سببیتِ طبیعتِ زنده می‌پرداختند، از اعتماد به چنین ایده‌هایی باز هم بیش‌تر کاسته می‌شد. هنگامی که در سده‌ی نوزدهم طبیعت‌پژوهان توانستند توضیح طبیعی را به جای نظرات ماورای طبیعی «الهیات طبیعی» جایگزین کنند، برای پژوهندگان اندیشمند آسایش خاطری فراهم شد. منتها در عین حال این هم معلوم شد که دستیابی به یک توضیح طبیعی، کار بسیار دشواری است؛ امری است که به‌طور دائم باید صیقل بخورد و هر دم با اکتشافات نوین علمی دوباره و دوباره آن توضیحات به محک آزمایش کشیده شوند.

فراگرد سازگاری با تفکر الهیات طبیعی (که برپایه‌ی مشاهده‌ی فرایندهای طبیعی استوار است و نه تجلیات ملکوتی) و فرضیه‌ی «علت غایی» ارسطو بسیار هماهنگ بود. در نظریه‌های تکاملی ضد داروینیستی، از جمله‌ی آن‌ها راست‌زایی، سازگاری را به علت غایی درونی سازواره‌ها مربوط می‌کردند. حتی پس از ۱۸۵۹ نیز بسیاری از تکامل‌پژوهانی که با نظریه‌ی انتخاب طبیعی ستیز می‌کردند، هنوز سازگاری را کمابیش یک فرایند غایت‌شناختی می‌پنداشتند. برعکس، در توضیح داروین راجع به سازگاری کم‌ترین نشانه‌ای از جریان فرجام‌گرایانه دیده نمی‌شود.

داروین درباره‌ی سازگاری توضیحی را پیشنهاد کرد که بر تفکر جمعیتی استوار بود و تا به امروز توانسته تمامی تلاش‌هایی را که برای نقض آن صورت گرفته‌اند با سربلندی شکست دهد. او نظریه‌ی انتخاب طبیعی را با فرایند سازگاری به کار می‌گیرد (به فصل ششم نگاه کنید). این سخن بدین معناست که اگر خصیصه‌ای در یک سازواره در جمعیت‌های متنوع نیاکانی ترجیح داده شده و به همین دلیل نابود نشده باشد، با محیط

خود سازگار شده است. نابودسازی سازواره‌هایی که سازگاری کم‌تری پیدا کرده باشند، به آن‌جا می‌انجامد که افراد خوب سازگار شده بقا می‌یابند. نظر به این‌که این قانون در مورد فرزندان هم‌ی والدین به یک اندازه مصداق دارد، نتیجتاً یا جمعیت در مجموع خوب سازگار می‌شود، و یا حتی احتمالاً سازگاری آن با محیط فزونی می‌گیرد.

### تعریف سازگاری

بی‌اغراق از نوشتارها و آثار دانشمندان می‌توان صدها تعریف راجع به سازگاری بیرون کشید. در نهایت امر بیش‌تر آن‌ها در این باره هم‌داستان‌اند که یک خصیصه را زمانی می‌توان سازگار شده خواند، که آن، شایستگی یا «اصلحیت» یک سازواره را بالا ببرد، یعنی این‌که، آن خصیصه در بقا یا موفقیت تناسلی یک فرد یا گروهی از افراد سهمیم باشد. همچنین می‌توان گفت: یک صفت یک سازواره یعنی یک اندام، یا یک مشخصه‌ی فیزیولوژیک، یا یک رفتار، و یا هر ویژگی دلخواه دیگری— زمانی سازگار شده محسوب می‌شود، که داشتن آن برای فرد مزبور در مبارزه برای بقا مزیتی را به همراه داشته باشد. طبق شناخت امروزی بیش‌تر این صفات توسط انتخاب طبیعی به‌دست می‌آیند، یا این‌که از طریق تصادف به‌وجود می‌آیند، و سپس انتخاب طبیعی حفظ آن را به‌عهده می‌گیرد.

اگر بخواهیم تعیین کنیم که چه چیزی را سازگاری می‌دانیم، کارکرد کنونی آن خصیصه، اندام یا ساختار اهمیت پیدا می‌کند. برای «سازگار شده» خواندن یک خصیصه، دیگر اهمیتی ندارد که خصیصه‌ی مزبور کارکرد سازگاری خود را از همان آغاز انجام می‌داده، مثل پوشش بیرونی [یعنی اسکلت خارجی] بندپایان، یا این‌که بعداً پس از تغییر نقش، آن سازگاری را به‌دست آورده است، مثل باله‌های دلفین‌ها یا سخت‌پوستان دریایی. همواره باید در نظر بگیریم که «سازگاری» فرایندی غایت‌شناسانه نیست، بلکه نتیجه‌ی بعدی یک فرآگرد نابودسازی (یا انتخاب جنسی)

است. به دلیل این که فرایند سازگاری را با نگاهی به گذشته در نظر می‌گیریم -یعنی از واقعیت‌ها و نمونه‌های مشخص موجود بررسی آن را آغاز می‌کنیم- تاریخچه‌ی اولیه‌ی بخشی از فنوتیپ برای ارزش سازگاری آن از اهمیت ناچیزی برخوردار است. اگر در میان چندین سازواره که در محیط مشابهی سازگار شده‌اند که عمدتاً با هم پیوند خویشاوندی نزدیکی ندارند- سازگاری دیده شود، یا اگر کیفیت سازگاری خصیصه را از طریق آزمایشات مناسب بتوان تغییر داد، پدیده‌ی سازگاری را آسان‌تر می‌توان تشخیص داد. از جمله از راه تحقیق خصیصه‌ی سازگار شده در میان جمعیت‌های چندریخت می‌توان درباره‌ی سازگاری‌ها نظر داد. تحلیل دقیق این را که، چگونه می‌توان سازگاری را تعریف کرد، در آثار وست‌برهارد<sup>۱</sup> (۱۹۹۲) و براندون<sup>۲</sup> (۱۹۹۵) می‌توانید مطالعه کنید.

### معنای واژه‌ی «سازگاری» چیست؟

متأسفانه واژه‌ی «سازگاری» را در نوشتارهای مربوط به تکامل درباره‌ی دو موضوع کاملاً متفاوت به کار می‌گیرند، در یک مورد کاملاً به جا، اما در مورد دوم نه! به همین خاطر نتیجه‌ی این نحوه‌ی کاربست دوگانه به سردرگمی گسترده‌ای دامن زده است.

واژه‌ی «سازگاری» در کاربرد درست خود مشخصه یک موجود زنده است -اعم از این که موضوع سازگاری اندامی از آن سازواره باشد، یا خصیصه‌ای جسمانی، یا یک نحوه‌ی رفتار، و یا هر ویژگی دیگری- که ارگانیسم از آن برخوردار می‌باشد و از جانب انتخاب طبیعی در برابر سایر خصایص و ویژگی‌ها مورد حمایت قرار گرفته باشد. اما این واژه از جانب برخی از صاحب‌نظران به غلط در مورد روند تطبیق‌یابی‌ای به کار رفته است که طی آن می‌بایستی خصیصه مرجح به‌طور فعال کسب شود.

1. West-Eberhard      2. Brandon

سابقه‌ی این اندیشه را تا عقاید کهن می‌توان پی‌گیری کرد، آن هم بدین مضمون که موجودات زنده دارای قابلیت‌ی ذاتی برای بهبود خود هستند و به همین دلیل همواره «رو به کمال دارند». طبق این دیدگاه سازگاری فرایندی فعال است که به شالوده‌ی غایت‌شناختی متکی است. حتی در دوران اخیر نیز پاره‌ای از دانشمندان ظاهراً هنوز هم در سازگاری چنین جریانی را می‌بینند، و به همین دلیل آن‌ها مفهوم درست سازگاری را در کل خود انکار می‌کنند. اما این موضع‌گیری قابل دفاع نیست.

از نظر داروینست‌ها سازگاری پدیده‌ای است که آن را منحصرأ با نگاه به گذشته می‌توان مطالعه کرد، یعنی این واژه برپایه‌ی بررسی استقرایی واقعیت‌ها استوار است. در هر نسلی آن افرادی که از جریان نابودسازی جان به در می‌برند، عملاً «سازگار شده‌اند»، و عیناً همین استدلال درباره‌ی خصایصی که بقای آن‌ها را ممکن ساخته است نیز مصداق دارد. اما نابودسازی برای ایجاد سازگاری «هدف» یا «مقصد غایت‌شناسانه‌ای» ندارد؛ سازگاری عملاً یک نتیجه‌ی بعدی یا ثانوی فراگرد نابودسازی است.

برای اجتناب از ابهام معنای دوپهلوی واژه‌ی «سازگاری»، ترجیحاً بهتر است که برای حالت «تطبیق یافته بودن» از واژه‌ی سازگاری استفاده کنیم. اما هیچ دلیلی هم ندارد که مفهوم «سازگاری» را در مورد خصیصه‌ای که از طریق انتخاب طبیعی کسب یا حفظ شده است، به کار نبریم، زیرا چنین خصیصه‌ای در رقابت با افراد دیگر واقعاً موجبات بهبود بخت بقا را فراهم می‌سازد. بسیاری از سازگاری‌ها از طریق تغییر کارکرد خود اهمیت کاملاً تازه‌ای به دست می‌آورند، مثل کیسه‌ی شنای ماهیان که از شش آن‌ها سرچشمه گرفته است، یا استخوان‌های گوش میانی پستانداران که از استخوان مفصل آرواره‌ی خزندگان سنای اولیه‌ی پستانداران پدید آمده‌اند. فرایند سازگاری منحصرأ جریانی گنش‌پذیر است. افرادی که نمی‌توانند به خوبی سایرین با محیط خود سازگاری پیدا کنند، نابود

می‌شوند، اما این‌طور هم نیست که گویا بقایافته‌گان از طریق فعالیت‌های ویژه‌ای به‌طور دائم با محیط خود بهتر سازگار شده‌اند، آن‌گونه که نظریه‌ی تکاملی غایت‌شناسانه ادعای آن را دارد، و چنین فعالیت‌هایی را لازم می‌شمارد. اگر بین سازگاری‌هایی که قبلاً کارکرد دیگری داشته‌اند، با آن‌هایی که در نتیجه‌ی همان کارکرد سابق خود به‌وجود آمده‌اند، از نظر اصطلاح‌شناختی تفاوت قائل شویم، باز هم کمک چندانی نخواهد کرد. یک سازواره نه‌تنها از انطباق‌پذیری‌های ویژه برخوردار است، بلکه همچنین در مجموع به محیط خود سازگار شده است.

مشخصه	آلباتروس	اکثر پرندگان
تعداد تخم	۱	۲-۱ یا بیش‌تر
سال شروع تولیدمثل	۹-۷ سالگی	یک سالگی یا کم‌تر
چرخه‌ی جفت‌جویی و با هم بودن جفت‌ها	۲ سال یا بیش‌تر	یک سال یا کم‌تر
طول عمر	۶۰ سال یا بیش‌تر	غالباً کم‌تر از ۲ سال

کادر ۱-۷: زیایی و تولیدمثل پایین آلباتروس‌های بزرگ.

بعضی از سازواره‌ها برای بیش‌ترین موفقیت تولیدمثلی از سازگاری شگفت‌آوری برخوردارند. برای نمونه آلباتروس‌های بزرگ آب‌های قطب جنوب هر دو سال یک بار<sup>۱</sup> تنها یک جوجه به دنیا می‌آورند که آن هم پس از ۷ الی ۹ سال به سن زادوولد می‌رسد. چگونه انتخاب طبیعی توانسته به چنین کاهش باروری دست یابد؟ آن‌طور که از نتایج پژوهش‌ها استنباط می‌شود، فقط پرندگان باهوش و باتجربه، برای این‌که جوجه‌های خود را در این مناطق پرتوفان سیر کنند، می‌توانند خوراک کافی به‌دست آورند. از سوی دیگر آن‌ها دارای این مزیت هستند که می‌توانند در جزایری که در آن‌ها نه دشمن طبیعی وجود دارد و نه رقیب جدی، کلنی جوجه‌های خود را بنیان‌گذاری کنند. یعنی تأخیر در سن آمادگی برای زادوولد و فرزند

۱. در متن آلمانی چنین آمده: «سالی یک بار» -م.

کمتر یک مزیت انتخابی به‌شمار می‌آیند. مثال دیگر چرخه‌ی تولیدمثل پنگوئن امپراتور است. جفت‌جویی و جفت‌یابی و تخم‌گذاری تنها یک تخم در سال - در میان این پرندگان تحت شرایط بسیار نامساعدی، در آغاز یا میانه‌ی زمستان قطب جنوب، در کولاک برف و بوران صورت می‌گیرد. این فصل برای تخم‌گذاری این پرندگان مزیتی دربردارد، که جوجه‌ها در آغاز بهار سر از تخم برمی‌آورند و در طول تابستان که بهترین شرایط برای بقا و رشد حاکم است - رشد می‌کنند. کم‌ترین میزان تولیدمثل در میان آلباتروس‌ها است و درازترین طول عمر را نیز پنگوئن‌ها نسبت به سایر حیوانات دارند، از این‌ها گذشته محل تخم‌گذاری و رشد جوجه‌های آن‌ها در جزایر و روی یخ‌های قطب جنوب از تهدید دشمنان در امان هستند. از همه‌ی این‌ها شگفت‌انگیزتر انگل‌ها هستند، که «استادان» سازگاری به‌شمار می‌آیند.

### یک سازواره به چه چیزی سازگار می‌شود؟ ماوا یا محیط اکولوژیکی چیست؟

در پاسخ به چنین پرسشی غالباً گفته می‌شود یک سازواره با محیط‌زیست خود سازگار شده است. اما این پاسخ به‌اندازه‌ی کافی دقیق نیست. این عدم دقت از دو جنبه مطرح می‌شود: (۱) جنبه‌ی خاص سازگاری، (۲) جنبه‌ی عام سازگاری. زیرا از یک‌سو یک سازواره در محیط‌زیست خود با صدها گونه‌ی زیست‌شناختی دیگر نیز شریک است. از سوی دیگر برای مرغ مگسی که در تارک درختان جنگل‌های گرمسیری به دنبال خوراک خود می‌گردد و در همان‌جا هم لانه می‌سازد، این‌که زمین جنگل پوشیده از سنگ باشد یا نباشد، اهمیت چندانی در زندگی آن ندارد. هرگونه‌ای به شمار بسیار محدودی از ویژگی‌های محیط خود سازگار شده است. پاره‌ای از این خصیصه‌ها به شرایط عمومی (به‌ویژه اقلیمی) مربوط می‌شوند، اما پاره‌ای دیگر به منبع خوراکی و ماوا و... این مجموعه‌ی

ویژه از مشخصات محیطی (یعنی خوراک، مأوا و...) شرایط حیاتی را در اختیار یک نوع می‌گذارد که مأوا نامیده می‌شود. یک مأوا را به دو روش می‌توان تعریف کرد. طبق روش سنتی، طبیعت از هزاران و یا حتی میلیون‌ها مأوا بالقوه تشکیل می‌شود که در تصرف انواع گوناگونی است که در آن‌ها سازگار شده‌اند. طبق این تفسیر مأوا خصلتی از محیط‌زیست است. اما بعضی از زیست‌بوم‌شناسان در هر مأوایی خصلتی از سازواره‌ای که آن را متصرف می‌شود نیز می‌بینند. در نتیجه از نظر آن‌ها مأوا نمایشی برون‌سوی از نیازهای یک نوع است که آن مأوا را تصرف کرده است (کیفیتی است با نگاه به نیازهای گونه‌ی مربوطه).

آیا می‌توان مشخص کرد کدام یک از این دو برداشت از مأوا مستدل‌تر است؟ شاید مثال زیر در تصمیم‌گیری به ما یاری کند. در هر کدام از دو جزیره‌ی بزرگ سوندا<sup>۱</sup> - سبورئو<sup>۲</sup> و سوماترا<sup>۳</sup> - که در بخش باختری خط والاس واقع شده‌اند، تقریباً ۲۸ نوع دارکوب زندگی می‌کنند. در حالی که، در گینه‌ی نو، که در بخش خاوری خط والاس قرار دارد، اثری از دارکوب دیده نمی‌شود، با این‌که جنگل‌های هر دو به شدت مشابه‌اند و درختان موجود در آن‌ها نیز از یک جنس‌اند. آیا این بدان معنا است که در گینه‌ی نو مأوایی برای دارکوب‌ها وجود ندارد؟ البته که این‌طور نیست! اگر مأوای

۱. Sunda؛ در واپسین دوران یخبندان، بخش بزرگی از آب‌های اقیانوس‌ها به شکل پوشش‌های یخی قطب‌ها در یخچال‌های قطبی نواحی شمالگانی و جنوبگانی منجمد شده بودند، به‌گونه‌ای که سطح دریاها در پاره‌ای از دوره‌ها تا ۱۵۰ متر پایین‌تر از سطح کنونی آن بوده و بخشی از فلات قاره (شیب دریا) نواحی زیرآبی پیرامون قاره‌ها خشک بوده‌اند. جزایر بزرگ اندونزی، بُرنئو، سوماترا، سولاووزی و جاوه به‌اضافه‌ی بالی و بسیاری جزایر کوچک به قاره‌ی آسیا چسبیده بودند و شبه‌جزیره‌ی بزرگ پیش از تاریخ به‌نام سوندالند را تشکیل می‌دادند م.

۲. Borneo؛ بزرگ‌ترین جزیره‌ی جنوب شرقی آسیا، از نظر وسعت، سومین جزیره‌ی جهان، جزو کشور اندونزی است م.

۳. Sumatra؛ سوماترا دومین جزیره، از نظر وسعت، از مجمع‌الجزایر اندونزی م.

دارکوب‌های مالایا<sup>۱</sup> را دقیق‌تر مطالعه کنیم، متوجه می‌شویم که در گینه‌ی نو نیز مجموعه‌ی عوامل طبیعی با آن‌جا مشابه است. از این‌رو، ادعای این‌که در گینه‌ی نو مأوایی برای دارکوب‌ها وجود ندارد، بسیار گمراه‌کننده خواهد بود. در واقعیت مأواهای آن‌جا با تمام وجود پرندگان را به سوی خود فرا می‌خوانند، اما از قرار معلوم خود این پرندگان توان آن را ندارند تا از فراز آب‌ها بگذرند، و تاکنون نیز موفق نشده‌اند این فاصله‌ی آبی، بین سولوازی و گینه‌ی نو، را عبور کنند. و از تیره‌های پرندگان ساکن گینه‌ی نو هیچ یک تیره‌ای از «دارکوب»‌ها را تکامل نبخشیده‌اند. همچنین نشانه‌های بسیار دیگری حاکی از آن‌اند که تعریف سنتی مأوا به عنوان خصیصه‌ی محیط‌زیست، در مقابل تفسیر جایگزینی که در مأوا خصیصه‌ی موجود زنده را نیز در نظر می‌گیرد، ترجیح داده می‌شود. دانشمندان در زیست‌جغرافی کاملاً آگاه‌اند که هر نوع، که به منطقه‌ی جدیدی مهاجرت می‌کند، ناگزیر است با مأوای احتمالی سازگار شود. در ضمن خود «محیط‌زیست» را نیز غالباً به دو معنای متفاوت به‌کار می‌برند: از یک‌سو به تمامی پدیده‌های محیطی که پیرامون یک گونه را فرا گرفته‌اند، (یا یک زیواگان)، گفته می‌شود، از سوی دیگر تنها به عوامل سازنده‌ی خاص یک مأوا.

### سطوح سازگاری

بسیار مفید خواهد بود اگر بین سطوح گوناگون سازگاری سازگار شدن به یک منطقه‌ی سازگاری (مثل آب، هوا، زمین و...) و سازگار شدن به یک مأوای خاص برای یک گونه-تفاوت قائل شویم. سازگاری‌ها در این سطوح مختلف درجه‌بندی شده سامان یافته‌اند، به نحوی که تخصصی شدن در مأواهای بسیار ویژه میسر شده است. برحسب مثال ما در میان

۱. Malaya؛ گروهی از جزایر جنوب خاوری آسیا بین استرالیا و سرزمین اصلی آسیا که هندوستان را از اقیانوس آرام جدا می‌کند. آن مجموعه‌ای از جزایر مرکب از مالزی، اندونزی و فیلیپین است م.



پرنندگان دارکوب‌ها، پرنندگان خزننده، پرنندگان شکاری (انواع شب‌پرو و روزپرو)، پرنندگان آبچر (با انواع گوناگون)، پرنندگان شناگر، پرنندگان غواص یا شیرجه‌رو، پرنندگان دونده (شترمرغ، فاخته‌ی دونده)، مرغان ماهی‌خوار، پرنندگان مردارخوار یا انواع گوناگون لاشخورها، دانه‌خواران و شهدخواران، را از هم تمیز می‌دهیم. آن‌ها همه از سازگاری‌های ویژه‌ای برخوردارند، از جمله نوک‌هاشان، زبان‌هاشان، پاهایشان، چنگال‌هاشان، دستگاه گوارش و اندام‌های حسی و دیگر ساختارها، و سرانجام رفتارهاشان و اکثر این سازگاری‌ها به چگونگی تغذیه یا طرز حرکت آن‌ها مربوط می‌شوند. در تمامی این موارد موضوع بر سر سازگاری‌ها با مأواهایی است که به تصرف پرنندگان گوناگون در آمده‌اند. اما از سوی دیگر همه‌ی آن‌ها به شرایط و الزامات منطقه‌ی سازگاری خودشان که در آن زندگی می‌کنند یعنی فضای بالای آن مأواها- انطباق یافته‌اند. آن‌ها در نتیجه‌ی سازگاری‌های گوناگون که در خدمت پرواز آن‌ها است، از اجداد خزننده‌ی خود متمایز می‌شوند. آن‌ها پروبال دارند، وزنشان بر اثر ریختن دندان‌ها و از میان رفتن فقرات دم بلندشان کاهش یافته است، استخوان‌هاشان مجوف شده، جداره‌ی آن‌ها بسیار نازک گشته. به علاوه آن‌ها خون‌گرم هستند و به کمک خصایص فیزیولوژیکی متعددی با پرواز سازگار شده‌اند.

#### سازگاری عام و سازگاری خاص

اگر ما شیوه‌ی زندگی هر گروه از سازواره‌ها را مورد مطالعه قرار دهیم، فوراً سازگاری‌های بسیار خاصی که این شیوه‌ی زندگی را ممکن ساخته‌اند، توجه ما را به خود جلب خواهند کرد. چنین سازگاری‌هایی را در تمامی کتاب‌های مربوط به جانورشناسی توضیح داده‌اند. مثلاً: پرنندگان بال‌وپر دارند، دندان‌های سنگین خود را از دست داده‌اند، استخوان‌هاشان تو خالی شده‌اند، دمشان افتاده است، جزو جانوران

خون گرم به شمار می‌آیند واز سازگاری‌های فیزیولوژیکی برای پرواز برخوردارند. اما همان‌گونه که داروین توضیح داده است، پرندگان صفات دیگری نیز دارند که از نیاکان خزنده‌ی خود به‌ارث برده‌اند و در آن صفات با مهره‌داران دیگر مشترک‌اند. آن صفات هیچ ربطی به سازگاری‌های خاص پرواز ندارند، بلکه به ساختار بدنی آن‌ها که جزو مهره‌داران هستند، مربوط می‌شوند. ژن‌های این بخش از فنوتیپ پرندگان، اجزای اساسی دستگاه رشد آن‌ها هستند که نیاکان‌شان به‌ارث برده‌اند؛ این ژن‌ها در مجموع خود در خدمت سازگاری هستند، از این‌رو آن‌ها را به صفات مجزا نمی‌توان تقسیم کرد.

طرح ساختمانی بدن در مرحله‌ی تکوین رویان، پیش از آن‌که سازگاری‌های خاص نسبت به مأوای ویژه آغاز به شکل‌گیری کنند، طرح‌ریزی می‌شود. این توضیحی است برای تمامی موارد به‌اصطلاح تکرار تکامل (کافی است فرضیه‌ی قدیمی را به‌یاد آوریم: «فردبالش نوع‌بالش را در خود تکرار می‌کند»)، به‌طور مثال از میان رفتن دندان‌های جنین نهنگان، یا ایجاد هلال برانشی در جنین مهره‌داران خاکی. یک سازواره در کل می‌بایست خوب سازگار شده باشد، اما در عین حال باید قادر باشد تا هر لحظه با ژنوم موروثی خود رویارو شود. همه‌ی بخش‌های بدن یک سازواره دارای سازگاری‌های خاص برای طرز زندگی کنونی آن سازواره نیستند. این سازگاری‌های ویژه‌ی زندگی کنونی سازواره با طرح بدنی آن موجود برهم منطبق شده و یکدیگر را می‌پوشانند. هیچ چیزی این قانون را بهتر از این واقعیت آشکار نمی‌سازد که در میان آب‌ها و دریاها معمولاً ۱۵ الی ۲۰ شاخه‌ی جانوری وجود دارند، که در منطقه‌ی سازگاری واحدی در کنار هم زندگی می‌کنند. تفاوت‌های عظیم در طرح بدنی آن‌ها هیچ مانعی برای سازگاری عالی آن‌ها با محیط‌شان ایجاد نمی‌کند.

### برنامه‌ی سازگاری: آیا ما می‌توانیم تطبیق‌پذیری را اثبات کنیم؟

چگونه می‌توان ثابت کرد که افراد معینی با اقدام‌ها و رفتارشان واقعاً خوب سازگار شده‌اند؟ این سؤال منطقی و بسیار مهمی است. آن را به‌ویژه از طریق کنترل جدی و پی‌درپی خصوصیات علی‌الظاهر سازگار شده‌ی یک سازواره می‌توان پاسخ داد. این به اصطلاح طرح و برنامه‌ی سازگاری زیر نظر گولد<sup>۱</sup> و لئونتین<sup>۲</sup> در کتابی در سال ۱۹۷۹ خلاصه شده است. برای رد نظرات انتقادی گولد و لئونتین نسبت به برنامه‌ی سازگاری به آثاری از مایر (۱۹۸۳)، براندون (۱۹۹۵) و وست-اربهارد (۱۹۹۲) مراجعه کنید.

این بسیار مهم است که معمولاً در تحلیل سازگاری محدودیت‌هایی مورد توجه قرار گیرند، که مانع از آن می‌شوند تا اجزای تشکیل‌دهنده‌ی فنوتیپ حالت سازگاری مطلوبی را به‌دست آورند. همواره باید در نظر داشت که فرد در کل هدف انتخاب قرار می‌گیرد، و بین فشارهای گزینش بر جنبه‌های گوناگون فنوتیپ، برهم‌کنش (تعامل) برقرار است. این موضوع را آشکارا در آرکئوپتیریکس می‌توان دید: او نخست سازگاری‌هایی که مستقیماً برای پرواز ضرورت دارند - پرها، بال‌ها، چشمان تیزتر، مغز بزرگ‌تر - را کسب کرد، اما هنوز به‌طور کامل به‌شیوه‌ی زندگی تازه سازگار نشده بود، زیرا او باز هم شماری از مشخصات خزندگان را با خود داشت (از جمله دندان‌ها، دم و...).

به لحاظ نظری دو روش وجود دارد که از طریق آن‌ها می‌توان سازگاری‌پذیری یک خصیصه را اثبات کرد. روش نخست: می‌توان تلاش کرد و نشان داد که یک خصیصه به احتمال زیاد از طریق تصادف به‌وجود نیامده است. چون دگرگونی‌های تصادفی معمولاً در خدمت سازگاری سازواره‌ها قرار نمی‌گیرند. البته اثبات درستی چنین چیزی بسیار دشوار است.

1. Gould      2. Lewontin

روش دوم: می‌توان مجدداً مورد بررسی قرار داد و مشخص کرد که خصیصه‌ی سازگار شده چه مزایایی را فراهم کرده است؛ وقتی همه‌ی کوشش‌ها برای مردود شناختن این مزیت‌ها با شکست روبه‌رو شوند، آنگاه سازگاری‌پذیری آن خصیصه تأیید می‌شود. در این جریان می‌باید سازگاری‌پذیری هر یک از خصیصه‌های فنوتیپی مذکور به‌تنهایی مورد آزمایش قرار گیرد.

تقریباً برای هر خصیصه‌ی یک سازواره می‌توان یک مزیت انتخابی را به‌اثبات رساند، و دانشمندان همین کار را هم کرده‌اند. موارد بسیاری از طریق تجربی مورد آزمایش قرار گرفته‌اند، از جمله ملائیسیم صنعتی، نقش و نگار راه‌راه حلزون‌ها، رنگ‌پذیری حفاظی، جنبه‌های دوریختی جنسی و موارد بسیار دیگری که در کتاب‌های زیست‌شناسی راجع به آن‌ها گزارش شده است (اندلر ۱۹۸۶). از سوی دیگر عملاً نمی‌توان اثبات کرد که یک صفت یک سازواره برای انتخاب از اهمیت برخوردار نیست. به همین دلیل ناگزیر می‌شویم شیوه‌ی دوم را به‌کار گیریم و تنها وقتی که همه‌ی تلاش‌ها برای اثبات ارزش انتخابی یک خصیصه با شکست روبه‌رو شود، به توضیح آن از طریق تصادف روی می‌آوریم.

#### سازگاری به تدریج کسب می‌شود

معمولاً سازگاری‌های جدید کاملاً تدریجی ایجاد می‌شوند. سنگواره‌ی آرکتوپتريکس با قدمتی بیش از ۱۴۵ میلیون سال سند کاملی برای اثبات مرحله‌ی میانی بین خزندگان و پرنده‌گان است. او هنوز دندان‌های خود را حفظ کرده بود، دم سنگین و بلندش را با خود داشت، دارای دنده‌های ساده بود، استخوان‌های تهیگاهی و نشیمن‌گاهی‌اش مثل خزندگان جدا از هم بودند، اما پروبال و چشم‌ها و مغز پرنده‌گان را کسب کرده بود. یک چنین مرحله‌ی میانی را سنگواره‌های پیش‌گونه‌های نهنگان با انطباق‌پذیری خود در دو فضای حیاتی مختلف - خشکی و دریا - نشان

می‌دهند. داروین از این‌که اندام شگرفی چون چشم توانسته از طریق انتخاب طبیعی ایجاد شود، در شگفت بود، اما ما اکنون به کمک تحقیقات کالبدشناسی مقایسه‌ای می‌دانیم که چشم‌ها نه تنها در میان شاخه‌های گوناگون جانوری، طی فرایند تکامل، دست‌کم چهل بار مستقل از هم تکامل یافته‌اند، بلکه امروزه نیز در میان انواع مختلف حیوانات، از ساده‌ترین شکل آن نقاط حساس پوستی در برابر نور تا چشمان بسیار متکامل یافت می‌شود. در ژنوم همه‌ی جانورانی که دارای چشم هستند ژن تنظیم‌کننده‌ی (Pax 6) وجود دارد، همچنین در میان موجودات بدون چشم هم این ژن حضور دارد. ظاهراً این ژنی بسیار قدیمی است، که بعد از ترجیح آن توسط انتخاب طبیعی، پیوسته متکامل‌تر شده است.

#### هم‌گرایی

غالباً مناطق یا مأواهای اکولوژیکی خالی را سازواره‌های مختلفی که با هم هیچ نسبت خویشاوندی ندارند، به‌طور پیاپی به تصرف خود درمی‌آورند، اما آن‌ها در طی فرایند سازگاری خود در این مأواها از طریق هم‌گرایی شباهت‌های بسیاری به هم پیدا کرده‌اند. معروف‌ترین مثال کیسه‌داران استرالیا می‌باشند که جزو پستانداران هستند؛ چون در استرالیا هیچ پستاندار جفت‌داری نبود آن‌ها انواع سازگار شده‌ای را تکامل دادند که با انواع مشابه خود در نیمکره‌ی شمالی مطابقت می‌کردند (و با این‌ها به‌طور چشمگیری شبیه هستند)، مانند سنجاب‌های پرنده، موش‌های کور، گرگ‌ها، گورکن‌ها و مورچه‌خواران. همچنین پرندگان شهدخوار مشابهی که با یکدیگر خویشاوندی نزدیکی هم نداشتند، به دلیل این‌که در مناطق گوناگون فرایند تکامل مشابهی را طی کردند، بسیار شبیه هم هستند: در استرالیا (مرغ عسل‌خوار<sup>۱</sup>)، در آفریقا و هند (مرغ عسل‌خوار پرندگان

1. meliphagidae

تیره‌ی (Nectariniidae)، در هاوایی (مرغ عسل‌کش<sup>۱</sup>)، و در آمریکا (مرغ مگس) (تصویر ۱۰-۴ را ملاحظه کنید). شترمرغ‌های ناتوان از پرواز با بال‌های از رشدبازمانده در آمریکای جنوبی، آفریقا، ماداگاسکار، استرالیا، زلاندنو وجود دارند؛ و پرندگانی که روی درخت می‌خزند هم در استرالیا و فیلیپین، و هم در نیمه‌ی شمالی نیمکره‌ی شمالی و آمریکای جنوبی انتشار یافته‌اند. جوجه‌تیغی‌های آمریکایی و آفریقایی، جانوران به‌کلی غیرخویشاوندی هستند که به دلیل شباهت ظاهری‌شان تا همین اواخر زیست‌شناسی آن‌ها را جزو خویشاوندان نزدیک به حساب می‌آورد. حتی جانورانی که روابط خویشاوندی بسیار دوری دارند، مانند کوسه‌ماهی‌ها، ایکتیوسورها (خزندگان) و دلفین‌ها (پستانداران)، از نظر ظاهری بسیار شبیه هم هستند.

انطباق‌پذیری قانونی عمومی است که نه‌تنها در میان جانوران بلکه در میان گیاهان، قارچ‌ها، آغازیان و باکتری‌ها هم حاکم است. اشکال حیاتی از توانایی شگفت‌آوری برخوردارند که قادرند خود را دگرگون کنند، متناسب با خواست‌های انتخاب طبیعی انطباق یابند و از فرصت‌های زیست‌بوم بهره‌گیری کنند.

### جمع‌بندی

تکامل، در میان جاندارانی که از طریق جنسی زادوولد می‌کنند، عبارت است از تغییرات ژنتیکی درون جمعیت‌ها که از نسلی به نسل دیگر منتقل می‌شوند. این اصل در مورد یک گُشن‌گروه کوچک و محدود در یک منطقه همان‌قدر صادق است که برای مجموعه‌ی جمعیت‌های مربوط به یک نوع که در سراسر دنیا پراکنده‌اند و با هم آمیزش دارند، مصداق دارد. در تغییرات توارثی چندین فرایند، به‌ویژه جهش‌ها، دخالت دارند. آن‌ها

1. Honeycreeper

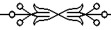
مجموعه‌ی متنوعی از فنوتیپ‌ها را که برای انتخاب طبیعی ضرورت دارند، فراهم می‌کنند. مهم‌ترین عامل در این فراشد بازپوست ژن‌هاست: عمدتاً همین بازپوست ژن‌ها دلیل بر آن است که در هر نسل عملاً ذخیره‌ی پایان‌ناپذیری از ژنوتیپ‌ها در معرض انتخاب طبیعی قرار می‌گیرند. در نتیجه انتخاب طبیعی هم ترتیبی می‌دهد تا تمامی فرزندان، به جز دو بچه به‌طور میانگین—از هر جفت از والدین نابود شوند. در این فرآگرد افرادی که به بهترین وجه با محیط خود سازگارند و بی‌جان—سازگار شده‌اند، بیش‌ترین بخت را دارند تا جزو بقایافته‌گان باشند. این فراشد باعث ایجاد سازگاری‌های تازه و نوزایی‌های تکاملی نوین می‌شود؛ یا به زبان زیست‌شناسی تکاملی، چنین سازگاری‌های نوینی به رشد تکاملی می‌انجامد. تکامل، یعنی مجموع تغییرات جمعیت‌ها، قاعداً فرایندی تدریجی است که یک استثنا دارد؛ و آن این است که فرآگردهای معینی در کروموزوم‌ها روی می‌دهند که ممکن است به یکباره به ظهور یک فرد بینجامد، و آن فرد به‌نوبه‌ی خود می‌تواند پایه‌گذار یک نوع جدید گردد.

ماده‌ی وراثتی (اسید نوکلویک) در برابر تأثیرات محیط بی‌تغییر و نفوذناپذیر می‌باشد. اطلاعات توارثی توسط پروتئین‌ها به اسید نوکلویک‌ها منتقل نمی‌شود، و به همین دلیل وراثت صفات اکتسابی ناممکن است. بنابراین نادرستی نظریه‌ی لامارکیستی تکامل به‌طور قطعی ثابت می‌شود. طرح یا الگوی تکامل داروینستی که برپایه‌ی تغییرات تصادفی و انتخاب طبیعی استوار است، به‌طور رضایت‌بخشی همه‌ی پدیده‌های تغییرات تکاملی، مسائل مربوط به انواع جانداران و به‌ویژه تمامی سازگاری‌ها را، توضیح می‌دهد.





پاره‌ی سوم



پیدایش و تکامل انواع: شاخه‌زایی



## فصل هشتم

### یکان‌های تاکسون‌های زیست‌شناختی: گونه‌ها

نخستین پژوهشگران باخت‌زمین هیچ تصور درستی از تنوع بسیار زیاد حیات روی زمین نداشتند. آن‌ها تنها جانوران و گیاهانی را می‌شناختند که در دیدرس‌شان قرار داشتند. پس از پایان سده‌های میانه دگرگونی سریعی در این وضع پیش آمد. سفرهای اکتشافی سده‌های ۱۶ تا ۱۹ آشکار ساختند که هر قاره‌ای جانوران و گیاهان خود را دارد و تازه هر قاره‌ای هم به‌نوبه‌ی خویش در مدارج جغرافیایی گوناگون خود سازواره‌های به‌کلی متفاوتی را تکامل بخشیده است: طبیعت در بخش استوایی نسبت به نواحی معتدله و یا قسمت‌های قطبی به‌کلی متفاوت است. تحقیقات دریازوئولوژی نشان دادند که اقیانوس‌ها نیز به سهم خود از آب‌های سطحی تا عمقی خویش جانداران گوناگونی را در خود پرورش داده‌اند، و میکروسکوپ‌ها پرده از راز تنوع عظیم پلانکتون‌ها، اوکاریوت‌ها، بندپایان بسیار ریز، جلبک‌ها، فارچ‌ها و باکتری‌ها برداشتند. و تازه با این‌همه هنوز اکتشافات به پایان نرسیده بود. چون از سوی دیگر دیرین‌شناسی بُعد دیگری از تحقیقات و اکتشافات را گشود، یعنی به موجودات پیش از تاریخ پرداخت.

این کتاب جای آن نیست تا نگاهی به کار عظیم رده‌بندی زیست‌شناختی بیندازیم که تقریباً چهارمیلیون گونه از جانداران را تاکنون

شناسایی و آرایه‌بندی کرده است (در حالی که شمار نامعلومی بین ۵ تا ۲۰ میلیون- از انواع را نیز هنوز نتوانسته تعریف کند). درعوض مایلم روی این امر متمرکز شوم تا این تنوع حیرت‌آور را از دیدگاه تکاملی توضیح دهم.

### موجودات زنده چند نوع هستند؟

در میان غیرمتخصصین کم‌تر کسی می‌داند که پاسخ به این پرسش چقدر دشوار است. نخست: سازواره‌هایی که از طریق غیرجنسی زادوولد می‌کنند به‌ویژه پروکاریوت‌ها- چیزی به‌کلی متفاوت از انواعی هستند که از طریق جنسی تولیدمثل می‌کنند. دومین چیزی که بسیار مهم است: این‌که شمار بسیاری از تاکسون‌ها را هنوز به‌طور کامل مورد تحقیق قرار نداده‌اند. غالباً در جریان پژوهش‌های دقیق از یک جنس حشرات یا عنکبوت‌های استوایی، کشف می‌شود که ۸۰ درصد از انواع مکشوفه اساساً برای دنیای دانش ناشناخته بوده‌اند. عیناً همین‌طور است در مورد نخ‌سازها، مایت‌ها و شمار زیادی از گروه‌های کم‌تر شناخته شده‌ی دیگر. کارولوس لینیوس (کارل لینه) در سال ۱۷۵۸ نه‌هزار گونه از گیاهان و جانوران را می‌شناخت. تا به امروز دانشمندان ۱/۸ میلیون از گونه‌های جانوری را کشف و تعریف کرده‌اند (انواع غیرجنسی جزو این‌ها به‌حساب نیامده‌اند)، و مجموع گونه‌های جانوری را دست‌کم بین ۵ تا ۱۰ میلیون تخمین می‌زنند. اکثر آن‌ها بر تارک درختان جنگل‌های استوایی زندگی می‌کنند و یک الی دو درصد از این جنگل‌ها نیز همه ساله توسط انسان‌ها نابود می‌شوند، بنابراین شمار انواع در آینده‌ی نزدیک کاهش چشمگیری خواهد یافت.

ارقام پیشنهاد شده از جانب رابرت می<sup>۱</sup> (جدول ۱-۸) بسیار

1. Robert May

محتاطانه برآورد شده‌اند. آن‌ها براساس مفهوم زیست‌شناختی نوع پی‌ریزی شده‌اند. اگر به جای آن، مفهوم تیپ‌شناسی را به‌کار گیریم (که شامل مفهوم نوع‌بالشی گونه نیز می‌شود)، می‌توان این تعداد را دو برابر کرد (سطور پایین را ملاحظه کنید). ارقام می به این خاطر پایین است، که گونه‌های خواهر را به حساب نیاورده است. اعلام رقم ۵/۷۵ میلیون برای مجموع انواع جانوران قطعاً خیلی کم است، اما پاره‌ای تخمین‌ها که سر به ۳۰ میلیون می‌زنند نیز حتماً بسیار زیاد خواهد بود. چنین ارقامی بیشتر برای مقاصد مقایسه‌ای کاربرد دارند. یعنی این‌که مثلاً: شمار انواع پستانداران خونگرم زمینی (۴۸۰۰)، کم‌تر از نصف گونه‌های پرندگان خونگرم قادر به پرواز (۹۸۰۰) است، (جدول ۲-۸ را نگاه کنید).

شاخه‌ها و رده‌های برگزیده	سلسله
۵۰ مهره‌داران	۱۰۰ پیش‌زبان
۵۰۰ نخ‌سانه‌ها	۲۰۰ جلبک‌ها
۱۲۰ نرم‌تنان	۳۲۰ گیاهان
۴۶۵۰ بندپایان	۵۰۰ قارچ‌ها
(۱۵۰ خرچنگ‌ها)	۵۵۷۰ جانوران
(۵۰۰ عنکبوت‌ها)	—
(۴۰۰۰ حشرات)	۶۷۹۰

جدول ۱-۸: تعداد گونه‌های زنده و توصیف‌شده (به هزار).

۳۷۰۰۰ ماهیان پیوسته استخوان
۴۰۰۰ دوزیستان
۷۱۵۰ خزندگان
۹۸۰۰ پرندگان
۴۸۰۰ پستانداران

جدول ۲-۸: شمار گونه‌ها در میان مهم‌ترین مهره‌داران.

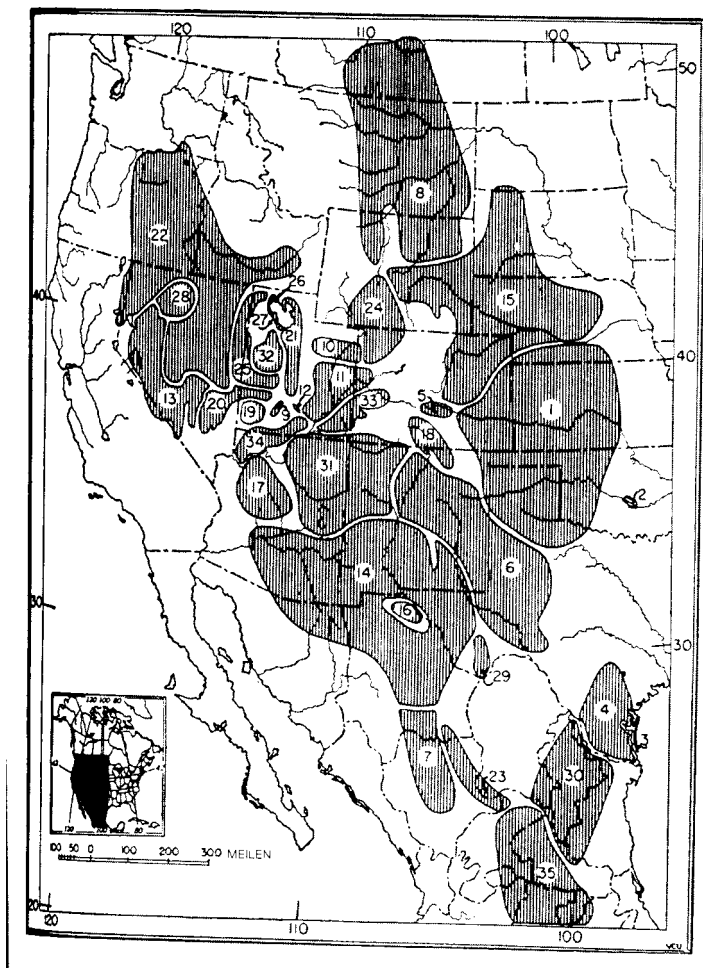
پستانداران و پرندگان بیش از هر گروه دیگری مورد تحقیق قرار گرفته‌اند، با این‌همه هر سال به‌طور میانگین سه گونه‌ی تازه کشف و

تعریف شده و به شمار آن‌ها افزوده می‌شود، و در میان پستانداران نه تنها به انواع جدید خفاشان و جوندگان برمی‌خوریم، بلکه در ویتنام اخیراً گونه‌های جالب و بزرگ‌تری از این انواع را کشف کرده‌اند. اظهار رقم ۹۸۰۰ برای مجموع انواع پرنندگان به تفسیرهای دست و دلبازانه‌ی گونه‌های چندمونه<sup>۱</sup> متکی است، چونکه جمعیت‌هایی منزوی در حواشی، در نزد این گونه‌های چندمونه، زیرگونه به حساب می‌آیند (یک نمونه از آن را تصویر ۱۸ نشان می‌دهد). اگر بخش زیادی از این اشکال جانداران جزو انواع جداگانه به حساب آیند، شمار پرنندگان حتی به ۱۲۰۰۰ نوع ارتقا می‌یابد. یک گروه پرگونه سوسک‌ها<sup>۲</sup> هستند. در حال حاضر برای بسیاری از این تیره‌های جانوران - حتی برای برخی راسته‌ها و رده‌ها - در جهان یک نفر متخصص هم وجود ندارد. بیم آن می‌رود که در آینده جریان تعریف و رده‌بندی این انواع ناشناخته‌ی جانداران بسیار کندتر از گذشته پیش برود. شرح خلاصه‌ای از این مسئله را در اثری از می، منتشر شده در سال ۱۹۹۰، می‌توانید مطالعه کنید.

طبیعت پژوهان مدت‌های مدید با تناقض گیج‌کننده‌ای مواجه بودند. از یک سو تغییر جمعیت‌های یک گونه - از نظر زمان و مکان - بی‌وقفه در جریان است، و از سوی دیگر شکاف‌ها (یا گسست‌ها) در میان انواع و تاکسون‌های عالی‌تر (جنس، تیره و...) دیده می‌شوند. وجود همین گسست‌ها موجب پیدایش نظرات غلط جهش‌باور بوده است. دیرین‌شناسان را هیچ چیز بیش از این ناپیوستگی‌های مدارک سنگواره‌ای تحت تأثیر خود قرار نداده است. این گسست‌های بین گونه‌ها دلیلی است بر آن‌که چرا بسیاری از سنگواره‌ها (اسناد سنگواره‌ای) مؤکداً نظریه‌های جهشی را مورد تأیید قرار می‌دهند. اما امروزه ما می‌دانیم که

1. polytype

۲. سوسک‌ها بیش از ۳۶۰۰۰ گونه هستند. موزه‌ی جانورشناسی برلین - م.



تصویر ۱۸: چندمونی‌انواع. انتشار ۳۵ زیرگونه‌ی موش جهنده (جنس *Dipodomys* تیره‌ی *Heteromyidae* که پا دراز و چونده بوده در بیابان‌های جنوب غربی ایالات متحده و مکزیک زیست می‌کنند) شماره‌های موجود در نقشه تعداد زیرگونه‌ها را در منطقه‌ی مزبور نشان می‌دهند. منبع: مایر (۱۹۷۵).

چنین جهش‌هایی انجام نگرفته، و به همین دلیل ناگزیریم بپرسیم: پس چگونه بین انواع این شکاف‌ها ایجاد شده‌اند؟

### مفهوم نوع و تاکسون‌های گونه‌ها

بدیهی است بدون آن‌که بدانیم نوع چیست نمی‌توانیم به شکاف یا گسست بین انواع پردازیم. اما دست یافتن به توافق نظر در این باره در میان طبیعی‌دانان امر بسیار دشواری بوده است. در آثار آنان چیزی به عنوان «مشکل نوع» موضوعی آشنا است. حتی امروز هم درباره‌ی آنچه که به تعریف گونه یا نوع مربوط می‌شود، به هیچ روی یگانگی آرا وجود ندارد. برای اختلاف آرا دلایل گوناگونی هست، از میان آن‌ها به‌ویژه دو دلیل از اهمیت بالایی برخوردارند. نخستین دلیل، واژه‌ی «نوع» در مورد دو چیز کاملاً متفاوت به‌کار می‌رود: از یک‌سو به نوع به عنوان مفهوم اطلاق می‌شود، از سوی دیگر به نوع به مثابه‌ی تاکسون (یا گروه سیستماتیک) گفته می‌شود. مفهوم نوع شامل اهمیت انواع در طبیعت و نقش آن‌ها در میان سایر جانداران است. تاکسون نوع یک پدیده‌ی جانورشناختی است: مجموعه‌ای از جمعیت‌ها، که مشترکاً تعریف مفهوم نوع را برآورده می‌کنند. بنابراین، تاکسون هومو ساپینس متشکل از شمار چندی از جمعیت‌های گسترده در سراسر جهان است که می‌توان آن‌ها را تحت مفهوم نوع معینی رده‌بندی کرد. دومین دلیل، «مشکل نوع» را باید در این جستجو کرد که اغلب طبیعی‌دانان طی ۱۰۰ سال اخیر از یک مفهوم تیپ‌شناختی نوع به یک مفهوم زیست‌شناختی نوع تغییر جهت داده‌اند. اگر بین جمعیت‌های جداگانه‌ی گسترده در یک گستره‌ی جغرافیایی تفاوت‌های ناچیزی وجود داشته باشد، که لزومی به مرزبندی‌های سیستماتیک (آرایه‌شناختی) نداشته باشد، آن نوع را تک‌گونه<sup>۱</sup> می‌نامند.

1. monotype



اما غالباً زیرگروه‌های یک نوع که در سرزمین‌های جداگانه انتشار یافته‌اند به اندازه‌ای با هم تفاوت دارند که می‌توان آن‌ها را تحت نوع خواند. نوعی که از چندین زیرگونه تشکیل شده باشد، چندمونه خوانده می‌شود (تصویر ۱-۸ را ملاحظه فرمایید).

#### مفهوم گونه

مرسوم چنین است که هر گروه از پدیده‌های طبیعت، اعم از جاندار یا بی‌جان، در صورتی که از گروه مشابه خود تفاوت زیادی داشته باشد، نوع خوانده می‌شود. چنین نوعی دارای خصایصی است، که توسط آن‌ها از انواع دیگر بازشناخته می‌شود. در فلسفه چنین گونه‌هایی را «مقولات طبیعی» می‌نامند. این تعریف که برطبق آن، گونه مقوله‌ای کاملاً مرزبندی شده است، مفهوم تیپ‌شناختی گونه نامیده می‌شود. برطبق این تعریف، گونه یک تیپ غیرقابل تغییر است، همچون یک «ماهیت»، که از گونه‌های دیگر توسط شکاف‌های غیرقابل عبوری جدا شده است. معمولاً موجودات زنده را مادامی که از طریق جنسی تولیدمثل می‌کنند، بدون مانع جدی می‌توان در انواع گوناگون آرایه‌بندی کرد. شرایط مقرر در این فرایند را «شرایط بی‌بعدی» می‌نامند. چنین گونه‌هایی در زمان و مکان واحدی در کنار هم زیست می‌کنند، و معمولاً توسط تفاوت‌های کاملاً آشکاری از یکدیگر متمایز می‌شوند.

در پایان سده‌ی نوزدهم و در آغاز سده‌ی بیستم در دانش زیست‌شناسی بیش از پیش آشکارتر شد که انواع جانداران مقوله یا تیپ نیستند، بلکه آن‌ها عمدتاً از جمعیت‌ها و پاره جمعیت‌ها تشکیل می‌شوند (فصل پنجم را ملاحظه کنید). به علاوه از تحقیقات این نتیجه به دست آمد که اصل بنیادی مفهوم تیپ‌شناختی نوع - یعنی: «میزان تفاوت‌های فنوتیپی موقعیت نوع را تعیین می‌کنند» - دیدگاهی خطا است. برحسب مثال: به‌طور دائم در طبیعت جمعیت‌های هم‌بومی فزونی می‌گیرند، که از نظر

رده‌بندی هیچ تفاوت قابل رؤیتی ندارند و به‌رغم این با یکدیگر آمیزش نمی‌کنند. یک چنین پدیده‌هایی اساساً با تعریف تیپ‌شناختی نوع مغایرت دارند. امروزه چنین مواردی را گونه‌های مبهم یا انواع خواهر می‌نامند. این انواع هم همان تفاوت‌های ژنتیکی، رفتاری و اکولوژیکی را بروز می‌دهند که انواع معمولی از خود نشان می‌دهند، اما تفاوت‌های آرایه‌شناختی (تاکسونومیک) معمول در میان آن‌ها دیده نمی‌شود. همان‌گونه که گرانت در سال ۱۹۸۱ ثابت کرد، انواع خواهر در میان گیاهان و آغازیان نیز وجود دارند.

### گونه‌های خواهر

در طبیعت بسیاری گونه‌های هم‌زیستی که از نظر خصایص تاکسونومیک غیرقابل تمیزاند. در گذشته شیوع مالاریا در اشکال گوناگون در اروپا بسیار معماگونه به‌نظر می‌آمد، تا این‌که کشف کردند، پشه‌ی مالاریا<sup>۱</sup> در واقع مجموعه‌ای است متشکل از شش نوع خواهر که برخی از آن‌ها ناقل مالاریا نیستند. تی.ام. سانیبورن<sup>۲</sup>، معروف‌ترین متخصص آغازیان، بیش از ۴۰ سال است روی مژکداران<sup>۳</sup> و گونه‌های متفاوت آن‌ها کار می‌کند، او نخست پی برد که آن‌ها از ۱۴ گونه‌ی خواهر تشکیل می‌شوند. تقریباً نیمی از آن‌ها انواع جیرجیرک‌های آمریکای شمالی هستند و با یکدیگر چنان شباهت دارند که تنها از طریق اختلاف صدایشان می‌توان آن‌ها را از هم تمیز داد. در مورد بیش‌تر شاخه‌ها و تیره‌های جانوری هنوز هم نمی‌دانیم چه تعداد انواع خواهر در میانشان وجود دارد (کادر ۱-۸ را ملاحظه کنید). به‌دنبال آگاهی یافتن از این‌که عکس این حالت نیز وجود دارد، ضربه‌ی مهلکی به رده‌بندی تیپ‌شناسانه (یا مفهوم تیپ‌شناختی) وارد آمد: دانشمندان در میان بسیاری از گونه‌ها افرادی را کشف کردند که با

1. anopheles maculipennis

2. T. M. Sonneborn

3. paramecium aurelia

سایر اعضای جمعیت خودشان تفاوت‌های بسیار زیادی داشتند و به‌رغم این می‌توانستند با آن‌ها به‌طور موفق تولیدمثل کنند. برای نمونه، مجموعه‌ای از غازهای آبی‌رنگ و غازهای برفی<sup>۱</sup> (بومی نواحی قطبی)؛ نمونه‌های بسیار دیگری هم در اثری از نگارنده ذکر شده‌اند (مایر ۱۹۶۳، صفحه‌های ۱۵۰-۱۵۸). این هردو کشف با تعریف تیپ‌شناختی نوع در تضاد بودند.

گونه‌های خواهر جمعیت‌هایی هستند که از نظر تولیدمثل نسبت به هم ایزوله شده‌اند؛ یعنی غالباً در کنار هم -در شکل هم‌بوم- زیست می‌کنند، بدون آن‌که با هم آمیزش جنسی داشته باشند آن‌ها را به کمک خصایص آرایه‌شناختی یا بزمخت می‌شود از هم تمیزشان داد یا اصلاً نمی‌توان از هم بازشناخت گونه‌های خواهر اتفاقاً در میان بسیاری از تاکسون‌های عالی‌تر بسیار زیاد دیده می‌شود.

کادر ۱-۸: گونه‌های خواهر.

سرانجام آرایه‌شناسان در رده‌بندی زیست‌شناختی به این شناخت دست یافتند که باید یک مفهوم نوین برای گونه (نوع) تدوین کنند، تا براساس میزان تفاوت‌ها متکی نباشد، بلکه بر روی ضوابط دیگر استوار باشد. این مفهوم جدید براساس دو مشاهده استوار بود: ۱) گونه‌ها از جمعیت‌ها تشکیل شده‌اند، ۲) این جمعیت‌ها اگر با یکدیگر بتوانند به‌طور موفق آمیزش کنند، جزو نوع واحدی به‌شمار می‌آیند. این استدلال به پیدایی و تدوین مفهوم زیست‌شناختی نوع<sup>۲</sup> انجامید، آن هم بدین معنا: «یک گونه عبارت است از چند جمعیت طبیعی که با هم قادر به آمیزش بوده و با گروه‌های دیگر قادر به ز ادوولد نیستند». به سخن دیگر، یک نوع یک جمعیت ز ادوولدکننده است. انزوای تولیدمثلی آن‌ها به کمک مکانیسم ایزولاسیون (جداسازی) میسر می‌گردد، یعنی از طریق صفات افراد وابسته به یک نوع، که موجب می‌شوند یا از آمیزش با افراد انواع دیگر جلوگیری شود (یا اگر آمیزشی هم انجام گیرد، عقیم بماند).

1. anser caerulescens      2. biological species concept (BSC)

## آیا مفهوم و یا تعریف دیگری هم از نوع وجود دارد؟

در پنجاه سال اخیر تقریباً شش هفت مفهوم دیگر از نوع مطرح شده است (ویلر<sup>۱</sup> و مایر<sup>۲</sup> ۲۰۰۰). آیا این مفاهیم جدید درست هستند؟ اگر در یک کلمه بخواهم بگویم: نه! چون هیچ یک از تدوین‌کنندگان آن‌ها تفاوت بین مفهوم نوع و تاکسون نوع را نفهمیده‌اند. در واقع مفهوم تازه‌ای پیشنهاد نشده، بلکه ضوابط عملی جدیدی برای مرزبندی انواع به‌مثابه‌ی تاکسون‌ها عرضه کرده‌اند (کادر ۲۸ را ملاحظه کنید).

مفهوم نوع، نقش نوع را در جهان زیست‌مند تعریف می‌کند. تاکنون برای آن تنها دو سیستم ضوابط پیشنهاد شده است: از نظر یکی از

متأسفانه واژه‌ی «نوع» در معانی گوناگونی به‌کار رفته است. اگر این معانی را کاملاً متمایز نکنیم، سردرگمی بزرگی را در پی خواهد داشت. به‌ویژه ضروری است که این سه معنی را در برابر یکدیگر مرزبندی کنیم (به نقل از بوک Bock در سال ۱۹۹۵):

**مفهوم نوع.** پیش از این توضیح دادم که چگونه مفهوم تیپ‌شناختی نوع که به دانش رده‌بندی سنتی حاکم بود، در پایان سده‌ی نوزدهم و آغاز سده‌ی بیستم به‌تدریج توسط مفهوم زیست‌شناختی نوع تصحیح شد و به‌مرور جای آن را گرفت. فیلسوفان در انواع تیپ‌شناختی، انواع طبیعی را مشاهده می‌کردند. اما این مفهوم تیپ‌شناختی با این واقعیت که انواع از جمعیت‌ها تشکیل شده و توانایی تکامل دارند، به تضاد افتاد. هر وقت در مورد جمعیتی دچار شک شویم که آیا آن از یک نوع تشکیل شده یا بیش از یک نوع، می‌توان به مفهوم زیست‌شناختی – یعنی آشتی‌پذیری با تولیدمثل – مراجعه کرد. اگر جمعیت‌ها هم‌بوم باشند، معمولاً با قطعیت می‌توان تصمیم‌گیری کرد. برعکس، در جمعیت‌های ناهم‌بوم (allopatric) تنها می‌شود احتمال آن را داد که آیا آن‌ها به همان درجه‌ای از ناهماهنگی که در میان جمعیت‌های هم‌بوم شاهد آن می‌شویم، عدم تجانس از خود نشان می‌دهند یا نه. چنین احتمالاتی بناچار تا حدی دل‌خواهی است. فقط دو مفهوم از گونه به‌طور کلی رایج و متداول هستند، مفهوم زیست‌شناختی نوع و مفهوم تیپ‌شناختی نوع:

**گونه به‌مثابه‌ی تاکسون.** اگر منطقه‌ی گسترش جغرافیایی یک نوع را مورد تحقیق قرار دهیم، معمولاً با شماری از جمعیت‌های محلی برخورد می‌کنیم که شدیداً از هم متمایز می‌شوند. چنین گروه‌هایی از جمعیت‌ها واحدهای تاکسون نوع هستند، که از طریق مفهوم زیست‌شناختی نوع تعریف می‌شوند. واحد سیستماتیک گونه (گونه به‌مثابه‌ی تاکسون) همواره دارای چندین جنبه است، در حالی که مفهوم گونه چندین جنبه‌ای نیست. انواعی که تاکسون‌های آن‌ها شامل چندین زیرگونه می‌باشند، چندمونه یا پرمونه نامیده می‌شوند. **گونه به‌مثابه‌ی مقوله.** این ردیفی است در طبقه‌بندی لینیوس (کارل لینه) که تاکسون نوع را در آن آرایه‌بندی می‌کنند. سازواره‌های غیرجنسی که از طریق آزمایشات از دیگر اشکال هم‌جنس خود متمایز می‌شوند در طبقه‌بندی لینیوس هم به‌مثابه‌ی نوع به‌حساب می‌آیند، هر چند که آن‌ها هیچ جمعیتی را به مفهوم زیست‌شناختی تشکیل نمی‌دهند.

کادر ۲۸: سه معنی «گونه»

سیستم‌ها، یک نوع یک تیپ است، چیزی ورای چیزهای دیگر، و تعریف آن ضوابطی را مشخص می‌کند، که آن نوع را از انواع دیگر متمایز می‌سازد (یعنی مفهوم تیپ‌شناختی نوع)، سیستم دیگر نوع را به‌مثابه‌ی یک جمعیت ز ادوولدکننده<sup>۱</sup> در نظر می‌گیرد (یعنی مفهوم زیست‌شناختی نوع). دانشمندان در انتخاب ضوابطی که توسط آن‌ها بتوان نوع را در چهارچوب مفهوم محدود کرد، سلیقه‌های گوناگونی دارند. در تعریف ویلی هنینگ<sup>۲</sup> مفهوم زیست‌شناختی نوع با نیازهای شاخه‌زایی<sup>۳</sup> متناسب است، و در تعریف وی گونه به نحوی تعریف شده که شاخه‌های متناسب آن مجاز می‌دارند. «مفهوم تشخیص نوع» تدوین شده توسط هیو پترسن<sup>۴</sup> نیز نحوه‌ی بیان دیگری از مفهوم زیست‌شناختی نوع است. این به‌اصطلاح مفهوم تکاملی نوع که از جانب جی. جی. سیمپسون<sup>۵</sup> پیشنهاد شده، ضوابط تعریف نشده‌ای را در خود دارد؛ در نتیجه عملاً بی‌فایده است. و «مفهوم‌های تبارزایی» نوع منحصراً پیشنهادات و رهنمودهای تیپ‌شناختی برای چگونگی مرزبندی کردن تاکسون نوع هستند. هیچ‌یک از این به‌اصطلاح مفاهیم فرضی جدید واقعاً یک مفهوم جدید نیست. آن‌ها یا همان فرمول‌بندی‌های دو مفهوم رایج هستند در واژگانی جدید و یا رهنمودهایی برای تعیین حدود تاکسون نوع می‌باشند.

تعریف یا مفهوم زیست‌شناختی نوع را تنها در مورد سازواره‌هایی که از طریق جنسی تولیدمثل می‌کنند می‌توان به‌کار بست. سازواره‌های غیرجنسی تحت عنوان گونه‌های غیرجنسی رده‌بندی می‌شوند (سطور پایین را ملاحظه کنید). در سال‌های اخیر تعریف‌های دیگری از نوع پیشنهاد شده‌اند، متنها هیچ‌یک از آن‌ها نتوانستند جایگزین تعریف یا مفهوم زیست‌شناختی نوع بشوند.

1. Fortpflanzungsgemeinschaft = reproductive community      2. Willi Hennig  
3. Kladistische Einteilung = cladification      4. Hugh Paterson  
5. G. G. Simpson

جی. جی. سیمپسون، دیرین‌شناس آمریکایی، بر این نظر بود که دیرین‌شناسی به «تعریفی یا مفهومی از نوع» نیاز دارد که مختص خود دیرین‌شناسی باشد، و به همین دلیل «تعریف تکاملی نوع» را طرح و پیشنهاد کرد. اما تعریف وی بر چند معیار مبتنی بود که حدود و ثغور آن‌ها را به روشنی نمی‌شد مشخص کرد. به علاوه برای محدود کردن نوع در درون یک تبار تکاملی نیز هیچ‌گونه کمکی نمی‌کرد. تعریف تبارشناختی نوع اساساً تعریف نیست، بلکه یک رهنمود تپ‌شناختی است، برای این‌که نوع را به مثابه‌ی تاکسون در شجره‌ی تبارشناختی تعیین حدود کند. ایضاً همین استدلال را می‌توانیم درباره‌ی «مفهوم تشخیص نوع» نیز تکرار کنیم، بدین معنا: «همان مفهوم زیست‌شناختی نوع است در فرمول‌بندی دیگری.

### معنی گونه‌ها

یک داروین‌گرا می‌خواهد بداند چرا هریک از این صفات فردی سازواره در جریان تکامل شکل گرفته است. به همین خاطر از خود می‌پرسد: «چرا انواع پدید آمده‌اند؟ چرا سازواره‌هایی که از طریق جنسی تولیدمثل می‌کنند، در گونه‌ها طبقه‌بندی می‌شوند؟ چرا طبیعت از افراد مستقلی تشکیل نشده تا با هر فرد دیگری که، تا حدودی با آن مشابه باشد و بر سر راه او قرار گیرد، بتواند تولیدمثل کند؟». پاسخ به چنین پرسش‌هایی بسیار روشن است، و به‌ویژه طی پژوهش دورگه‌ها روشن‌تر می‌شود. چنین دورگه‌هایی (به‌ویژه در پس‌زادگیری‌های ژنتیکی<sup>۱</sup>) تقریباً همیشه در معرض نابودی هستند و حتی غالباً زیستا نیستند و معمولاً نازا می‌شوند. این به‌ویژه در مورد حیوانات بیش‌تر مصداق پیدا می‌کند. این امر آشکار می‌سازد که ژنوتیپ‌ها به مثابه‌ی نظام‌های هماهنگ و متوازن می‌بایست بسیار شبیه هم باشند تا این‌که یک آمیزش نتیجه‌بخش شود. در

1. genetische Rückkreuzung = gentic backcross

غیر این صورت، مثل بیش‌تر دورگه‌ها، زیگوت‌های دورگه غالباً از ترکیبات ناهماهنگ و نامتوازن ژن‌های والدین تشکیل می‌شوند، و معمولاً افراد ناتوان یا افراد نازا به وجود می‌آورند.

بنابراین روشن است چرا می‌باید انواع وجود داشته باشند. سازوکار جداسازی بین انواع وسیله‌ای است که ژنوتیپ‌های هم‌هنگ و متوازن را حفظ و حراست می‌کند. طبقه‌بندی افراد و جمعیت‌ها در انواع گوناگون مانع از آن می‌شود که ژنوتیپ‌های هم‌هنگ و موفق نابود شوند، رویدادی که ممکن است در جریان آمیزش با ژنوتیپ‌های ناهماهنگ و بیگانه رخ دهد؛ به این ترتیب از توالد و تناسل دورگه‌های ناتوان و نازا جلوگیری می‌شود. این موجب می‌شود تا انتخاب طبیعی گونه‌ها را مثل چیزهای جدا از هم حفظ کند.

#### سازوکار جداسازی

این مکانیسم‌های جداسازی چگونه کار می‌کنند؟ تعریف آن‌ها چنین است: مکانیسم‌های جداسازی خصایص زیست‌شناختی سازواره‌های منفردی هستند که از آمیزش جمعیت‌های گوناگون انواع هم‌بوم جلوگیری می‌کنند.

این تعریف کاملاً روشن می‌سازد که موانع جغرافیایی و یا دیگر عوامل خارجی جداسازی به هیچ روی مکانیسم جداسازی نیستند. برای نمونه اگر رشته کوهی افراد دو جمعیت را از هم جدا سازد، در صورتی که آن‌ها هم‌بوم شوند، و باز هم با هم بتوانند آمیزش کنند، این را مکانیسم جداسازی نمی‌توان خواند. به‌علاوه مکانیسم‌های جداسازی به‌ویژه در میان گیاهان غالباً «سفت و سخت» نیستند، یعنی آن‌ها از «اشتباهات» گاه‌وبی‌گاهی که به ایجاد دورگه‌ها می‌انجامد، نمی‌توانند جلوگیری کنند. اما یک چنین دورگه‌سازی هرازگاهی برای آمیزش عمومی و اختلاط کلی جمعیت‌های هر دو نوع تکافو نمی‌کند.

برای تقسیم مکانیسم‌های جداسازی روش‌های گوناگونی پیشنهاد

شده‌اند. من روشی را برگزیده‌ام که آن‌ها را به ترتیب تقسیم‌بندی می‌کند، و طی این تقسیم‌بندی می‌باید این محدودیت‌ها از آمیزش جفت‌های بالقوه جلوگیری کنند (جدول ۳-۸ را ملاحظه کنید).

گروه‌های مختلف موجودات زنده مکانیسم‌های جداسازی متفاوتی دارند. برای مثال گونه‌های پستانداران و گونه‌های پرندگان معمولاً تنها به علت رفتارهای ناسازگار متقابل با هم نمی‌آمیزند و جدا از هم می‌مانند. چنین انواعی در صورت آمیزش ممکن است کاملاً زیبا باشند، اما جفت‌گیری نمی‌کنند - این اصل در مورد بسیاری از انواع مرغابی‌ها و اردک‌ها مصداق دارد. این درست نیست که گمان کنیم نازایی مکانیسم جداسازی رایج و غالب است. ناباروری در میان گیاهان بسیار بیش‌تر از جانوران اهمیت دارد، زیرا در میان گیاهان باروری فرایندی «کنش‌پذیر» است، یعنی آن توسط باد، حشرات، پرندگان، یا دیگر عوامل خارجی انجام می‌گیرد. به این علت معمولاً دورگه‌ها در نزد گیاهان بسیار بیش‌تر از حیوانات پدید می‌آید. اما ایجاد هرازگاهی چنین دورگه‌هایی تنها در موارد

۱. سازوکارهایی که پیش از جفت‌گیری یا تشکیل زیگوت (یاخته‌ی جنسی) تأثیر می‌گذارند و از جفت‌گیری بین گونه‌ها جلوگیری می‌کنند.
- a. از ملاقات جفت‌ها جلوگیری می‌شود (جداسازی ناشی از فصول سال و جداسازی ناشی از محیط زیست)
- b. ناهماهنگی رفتاری مانع جفت‌گیری می‌شود (جداسازی ناشی از رفتارشناسی حیوانی)
- c. علی‌رغم تلاش برای جفت‌گیری انتقال تخم انجام نمی‌گیرد (جداسازی مکانیکی)
۲. سازوکارهایی که پس از جفت‌گیری یا ایجاد زیگوت تأثیر می‌کند و از موفقیت کامل آمیزش بین گونه‌ها می‌کاهد.
- a. انتقال تخم صورت می‌گیرد، لیکن تخم بارور نمی‌شود (ناهماهنگی گامت‌ها)
- b. تخمک بارور می‌شود، اما زیگوت از بین می‌رود (نابودی زیگوت‌ها)
- c. زیگوت رشد کرده به مرحله‌ی دورگه‌ی نسل اول می‌رسد، البته با زیستایی پایین (نازیستایی دورگه)
- d. دورگه نسل دوم کاملاً زیستاست، اما بخشاً یا کلاً نازاست، یا این‌که اساساً نسل دوم ناقص می‌شود (عقیم بودن دورگه)

جدول ۳-۸: طبقه‌بندی مکانیسم جداسازی.



نادری به آمیزش کامل دو نوع والد می‌انجامد. با این‌همه دورگه‌سازی<sup>۱</sup> در میان گیاهان از طریق آلوپلی‌پلوئید واقعاً ممکن است به ایجاد گونه‌های جدید بینجامد (فصل نهم را ملاحظه کنید). پژوهش بنیان‌های ژنتیکی سازوکارهای جداسازی گوناگون هنوز دوران آغازین خود را طی می‌کند. شمار ژن‌هایی که در به‌وجود آوردن جداسازی تناسلی<sup>۲</sup> دخالت دارند بین یک بسته به نسبت فرمون‌های<sup>۳</sup> موجود بین دو نوع پروانه تا چهارده عدد یا بیشتر در نوسان است، که عامل نازایی دورگه‌های نر میان دو نوع خویشاوند مگس سرکه نیز همین ژن‌ها هستند.

### دورگه‌سازی

تعریف دورگه‌سازی به‌طور سنتی عبارت است از آمیزش میان دو نوع مجزا. بنابراین یک موجود دورگه حاصل چنین آمیزشی است. تبادل ژن بین جمعیت‌های گوناگون وابسته به یک نوع را که بسیار هم روی می‌دهد، جریان ژن‌ها می‌نامند، آن را نباید دورگه‌سازی نامید. بنابراین مواقع بسیاری که مکانیسم جداسازی صددرصد مؤثر نمی‌افتد عملاً چنین جریانی روی می‌دهد (باعث عقیم ماندن دورگه‌سازی می‌شود). یعنی تبادل ژن‌ها در درون یک نوع انجام می‌گیرد. در حالی که دورگه‌سازی موفق به «تداخل ژن‌ها»، یعنی ورود ژن‌های یک گونه به ژنوم گونه‌ی دیگر، می‌انجامد. در بعضی از جمعیت‌ها، به‌ویژه آن‌هایی که درصد درون‌زادگیری در آن‌ها بسیار بالاست، می‌تواند این فراگرد بهبود اصلحیت را در پی داشته باشد.

درصد رخداد دورگه‌سازی در میان انواع گوناگون بسیار متفاوت است و معمولاً در میان اکثر حیوانات عالی بسیار به‌ندرت پیش می‌آید، اما ممکن است به‌طور اتفاقی در بین یک جنس از جانداران بسیار دیده شود. برای مثال بین شش نوع از سهره‌های جزیره‌گان گالاپاگوس دورگه‌سازی فراوانی صورت می‌گیرد، بدون آن‌که از اصلحیت آن‌ها کاسته شود. آن

1. hybridization

2. reproductive

3. pheromone

همچنین در میان برخی از تیره‌های گیاهان بسیار دیده می‌شود. اما با وجود کثرت تداخل ژن‌ها در میان چنین تیره‌هایی، ظاهراً توسط دورگه‌سازی خیلی کم پیش می‌آید که آمیزش بین گونه‌ها صورت گیرد و بسیار بسیار به ندرت ممکن است از آن‌ها یک نوع جدید پدید آید. در میان گیاهان دو برابر شدن شمار کروموزوم‌های یک دورگه‌ی نازا می‌تواند به ایجاد یک گونه‌ی آلوتتراپلوئیدی بینجامد (تصویر ۵-۲ را ملاحظه کنید). در میان پاره‌ای از گروه‌های مهره‌داران (خزندگان، دوزیستیان و ماهی‌ها) گونه‌های آمیزتبار ممکن است تبدیل به بکرزا شوند و در نتیجه مانند گونه‌های مجزا عمل کنند. در میان بعضی از دورگه‌های نسل اول، یعنی دورگه‌های بین دو نوع، زیستایی افزایش می‌یابد (دورگه‌ی نیرومند<sup>۱</sup>)، اما از نسل دوم به بعد (و همچنین در پس‌زادگیری) دوباره این افزایش از بین می‌رود و به حالت اول خود بازمی‌گردد. اگر دو جمعیتی («نوع») که هنوز مکانیسم جداسازی کاملاً مؤثری کسب نکرده‌اند، به صورت ثانوی دوباره تماس پیدا کنند، معمولاً یک حوزه‌ی دورگه‌سازی به وجود می‌آید.

### صفات ویژه‌ی نوع

اگرچه هر فردی در درون یک جمعیت بی‌همتا است (یعنی با افراد دیگر تفاوت دارد) و با این‌که هر جمعیت محلی از نظر ژنتیکی اندکی از سایر جمعیت‌های هم‌نوع خود متفاوت است، با این‌همه این چندریختی در درون یک نوع بدین معنا نیست که اعضای آن‌ها دارای صفات مشترک — یعنی «صفات ویژه‌ی نوع» خود — نیستند. اما چنین خصایصی مانند یک ماهیت نیستند که تغییرناپذیر باشند، بلکه پیوسته دگرگون می‌شوند و حتی از این هم مهم‌تر، می‌توانند در نسل‌های بعدی به تکامل خود ادامه دهند. مهم‌ترین مشخصه‌ی ویژه‌ی نوع، مکانیسم‌های جداسازی هستند؛ دیگر ویژگی‌های نوع می‌توانند

1. hybrid vigor

سرشت اکولوژیکی داشته باشند، مثل ترجیح دادن یک زیستگاه خاص. علی‌رغم این‌که عامل‌های محلی گوناگون تنوع تکاملی (یعنی تکامل جدا از هم) را ترجیح می‌دهند، فرایندهای درهم آمیزی و یکپارچه‌سازی متعددی نیز حفظ نوع را تضمین می‌کنند. مهم‌ترین عامل در میان فرایندها جریان ژن‌ها است (به فصل پنجم نگاه کنید). منتها در «حفظ نوع» سرشت اساساً ایستای ژنوتیپ بیش‌ترین تأثیر را دارد. ژنوتیپ میانگین یک گشن‌گروه محصول انتخاب طبیعی در طی هزاران نسل است. معمولاً هر انحرافی از این حالت مطلوب بر ضد انتخاب هنجارساز عمل می‌کند.

البته در سراسر منطقه‌ی پراکنش یا گسترش جغرافیایی یک گونه عوامل گزینش مشابهی حاکم نیستند. یعنی در نقاط مختلف مربوط به زیستگاه یک نوع مفروض ممکن است عوامل گزینش گوناگونی وجود داشته باشد. برای مثال در عرض‌های جغرافیایی گوناگون درجه‌ی حرارت نیز تغییر می‌کند، و جمعیت‌های محلی بسیاری از انواع به گونه‌ای گزیده می‌شوند، تا هرکدام‌شان به بهترین نحوی با شرایط آب‌وهوایی (میزان درجه‌ی حرارت) زیستگاه خودشان سازگار باشند. این فرایند در میان چنین گونه‌هایی به ایجاد خصایص درجه‌بندی شده‌ای، که با درجه‌بندی اقلیمی هماهنگ هستند، می‌انجامد. چنین مواردی را «درجه‌بندی خصایص» می‌نامند. درجه‌بندی خصایص همواره به یک صفت مشخص مربوط می‌شود. این درجه‌بندی را معمولاً در تمامی ویژگی‌های جغرافیایی گوناگون یک نوع می‌توان مشاهده کرد.

#### انواع سازواره‌های غیرجنسی<sup>۱</sup>

برای گونه‌هایی که از طریق جنسی زادوولد می‌کنند، هیچ‌چیز معادلی در میان سازواره‌های غیرجنسی یافت نمی‌شود. جمعیت زادوولدکننده به

1. agamospecies

مفهوم زیست جمعیت‌ها در میان پروکاریوت‌ها وجود ندارد. به همین دلیل در برابر این پرسش که چند «نوع» باکتری را می‌توان از هم بازشناخت، پاسخ مطمئنی نمی‌توان داد. به‌علاوه باکتری‌های کاملاً غیرخویشاوند، مثل یوباکتری‌ها و آرچ‌باکتری‌ها، که گاهی حتی جزو سلسله‌های متفاوت هستند، ژن‌های خود را از طریق تبادل افقی ژن‌ها مبادله می‌کنند. در چنین مواردی ناگزیریم به تعریف قدیمی تیپ‌شناختی نوع متوسل شویم و این به‌اصطلاح گونه‌های غیرجنسی را منحصراً براساس تفاوت‌هایشان مرزبندی کنیم.

اما تولیدمثل غیرجنسی در میان اوکاریوت‌ها نیز زیاد روی می‌دهد. هر موجودی که به این شکل تکثیر شود جزو سازواره‌های کلون به‌شمار می‌آید که از نظر ژنتیک کاملاً مشابه‌اند. اگر جهشی روی دهد، آن، نقطه آغاز کلون جدیدی خواهد شد. همه‌ی کلون‌ها موضوع انتخاب هستند، و بسیاری از آن‌ها توسط انتخاب طبیعی نابود می‌شوند، به این ترتیب در میان گروه‌های کلون‌های موفق گسست‌های آشکاری پدید می‌آیند. اگر گسست‌ها بین چنین کلون‌هایی به‌اندازه‌ی کافی بزرگ باشند، آن‌ها را دو گونه‌ی متفاوت می‌نامند. گونه‌زایی پروکاریوت‌ها که در اثر جهش و پیامد ناشی از آن

— انقراض کلون‌ها — به‌وجود می‌آید، کاملاً با گونه‌زایی در میان انواع زیستی متفاوت است. گونه‌های غیرلقاحی (تبارهای تکاملی غیرجنسی) — که طبق ارزیابی‌های کلی — همان‌قدر از دیگر تبارهای تکاملی مشابه خود متفاوت هستند که تاکسون‌های انواع زیست‌شناختی از یکدیگر همان اندازه فاصله دارند، در نظام رده‌بندی لینه در شمار نوع جای می‌گیرند. من در بخش بعدی توضیح خواهم داد: علی‌رغم این‌که مکانیسم‌های جداسازی گوناگونی انسجام گونه‌ها را حفظ می‌کنند، باز چگونه است که انواع جدید می‌توانند به‌وجود آیند.

## فصل نهم

### گونه‌زایی

فرایندهای تکاملی درون یک جمعیت را در فصل‌های ۵ تا ۷ مورد بحث قرار دادیم. اگر همه‌ی فرآگردهای تکاملی به همین فرآشدهای درون یک جمعیت محدود می‌شدند، آن‌گاه شمار گونه‌های جانداران بر روی کره‌ی خاکی همواره بدون تغییر می‌ماندند، هرچند این احتمال هم وجود دارد که هر کدام از گونه‌ها به‌طور منفرد باز هم به تکامل خود ادامه دهند. بنابراین اگر هنوز هم پدیده‌ی انقراض به قوت خود باقی باشد، ناگزیر باید به این پرسش پاسخ داد: گونه‌هایی که جایگزین انواع منقرض می‌شوند از کجا سرچشمه می‌گیرند. دانشمندان به این مشکل از زمان لامارک آگاهی داشتند؛ خود او نیز این مسئله را به این صورت حل کرد که پیدایش پی‌درپی انواع جدید را از طریق «هستی‌یابی خودانگیخته» توضیح داد. از نظر او این انواع که دانش آن زمان از آن‌ها آگاهی داشت—می‌باید سازواره‌های ساده‌ای بوده باشند که بعداً به تدریج تکامل یافته و به گیاهان و جانوران عالی‌تر تبدیل می‌شدند. همان‌گونه که ما امروز از آن آگاهی‌یم، یک چنین «هستی‌یابی خودانگیخته‌ی» موجودات زنده  $\frac{3}{8}$  میلیارد سال قبل امکان یافته است، آن هم به دلیل این‌که ترکیب اتمسفر آن دوران دیگر هرگز بعد از آن تکرار نشده است. یعنی ما باید برای این مسئله به دنبال پاسخ دیگری باشیم.

## گونه‌زایی

پیدایش پی‌درپی گونه‌های تازه چیزی نیست که بشود آن را انکار کرد؛ بنابراین ما باید مکانیسمی را توضیح دهیم که به چنین افزایشی امکان می‌دهد. در نتیجه ما مایلیم بدانیم این میلیون‌ها گونه‌ی موجود چگونه به وجود آمده‌اند. این افزایش شمار گونه‌ها (یعنی گونه‌زایی) پدیده‌ای به‌کلی متفاوت با فرایند تکامل تباری انواع منفرد است که ترتیب و توالی سنگواره‌ها آن را نشان می‌دهند. و تازه خواست ما به همین‌جا پایان نمی‌گیرد: ما همچنین علاقه‌مندیم بدانیم، چگونه و چرا سازواره‌های گوناگون از باکتری‌ها و قارچ‌های بسیار ریز گرفته تا درختان غول‌پیکر، مرغان زیبا، نهنگ‌ها و میمون‌های انسان‌نما، به‌وجود آمده‌اند. کوتاه سخن: ما مایلیم نسبت به تنوع شگفت‌انگیز و خیره‌کننده‌ی جهان جانداران روی کره‌ی خاکی آگاهی کاملی پیدا کنیم.

از درون چنین سؤالاتی بسیار به‌کندی می‌توان پاسخ‌ها را بیرون کشید. خودِ داروین هم نتوانست مسئله‌ی گونه‌زایی را حل کند. حتی روی آوردن دوباره به قوانین مندل نیز در سال ۱۹۰۰- برای تحقیق تنوع حیات در شروع خویش به معنای یک شکست بود، زیرا دانش ژنتیک در آغاز کار خود در سطح ژن‌ها به‌دنبال پاسخ می‌گشت. به همین دلیل وراثت‌شناسانِ پرآوازه‌ای چون، تی. اچ. مورگان<sup>۱</sup>، اچ. جی. مولر<sup>۲</sup>، آر. ای. فیشر<sup>۳</sup>، جی. بی. هالدین<sup>۴</sup>، و سوال رایت<sup>۵</sup> نیز نتوانستند به دانش ما درباره‌ی گونه‌زایی چیز شایان توجهی بیفزایند. چراکه روش تحلیل آن‌ها روی فرایندهایی که در درون یک جمعیت واحد جریان داشتند، متمرکز شده بود، در نتیجه به آن‌ها اجازه نمی‌داد تا به موضوع تنوع زیست‌شناختی بپردازند.

برای پیشرفت در موضوع گونه‌زایی باید به شیوه‌ی دیگری عمل می‌شد، و آن این که جمعیت‌های گوناگون وابسته به یک نوع باید با هم

1. T. H. Morgan      2. H. J. Muller      3. R. A. Fischer  
4. J. B. S. Haldan      5. Sewall Wright

مورد مقایسه قرار می‌گرفتند، یعنی می‌باید تفاوت‌های جغرافیایی مورد تحقیق قرار می‌گرفت. این روش را عملاً طبیعت‌پژوهان با گرایش آرایه‌شناختی به‌ویژه در انگلستان، آلمان و روسیه در پیش گرفتند. پس از ۱۸۵۹ باید شصت سال دیگر سپری می‌شد تا پرنده‌شناسان، پروانه‌پژوهان و جانورشناسان به این توافق نظر دست می‌یافتند که این روش پژوهش جغرافیایی شیوهی درستی برای حل مسئله‌ی گونه‌زایی می‌باشد. آن‌ها نگرهی گونه‌زایی جغرافیایی یا گونه‌زایی ناهم‌بوم<sup>۱</sup> را تدوین و طرح کردند: طبق این نظریه، وقتی یک جمعیت از جمعیت اصلی خود جدا شود و بعداً برای خود دارای مکانیسم جداسازی ویژه‌ای گردد، گونه‌ی جدیدی پدید می‌آید. اما متأسفانه پژوهش‌های پیشاهنگان ژنتیک/جمعیت‌شناسان با گرایش ریاضی به‌کلی ناشناخته بود. برای نخستین بار در دهه‌ی چهل سده‌ی بیستم، هم‌زمان با هم‌نهاد پژوهش‌های تکاملی، وراثت‌شناسان و ردگان‌شناسان زیست‌شناسیک در جریان کار همدیگر قرار گرفتند، آن‌گاه نتیجه این شد که به هم‌نهادی از اکتشافات جمعی آن‌ها دست یافتند (مایر و پروین ۱۹۸۰).

این‌طور که مشخص شده دلایل تنوع زیست‌شناختی را تنها از طریق مطالعه‌ی یک جمعیت در مقاطع زمانی گوناگون، به‌اصطلاح «به‌طور عمودی» نمی‌توان دریافت، بلکه بیش‌تر باید جمعیت‌های زنده و گوناگون وابسته به یک نوع را با هم مورد مقایسه قرار داد. برای آغاز به پژوهش باید جمعیت‌های محلی را که هرکدام از آن‌ها از افراد بالقوه قادر به آمیزش در یک ناحیه‌ی معین تشکیل می‌شوند، با هم مقایسه کرد. سپس زیرگونه‌های وابسته به یک نوع که از نظر جغرافیایی متفاوت هستند را مورد مطالعه قرار داد. این‌ها یا به‌تدریج به دیگر زیرگونه‌های نوع خود، که از نظر جغرافیایی متفاوت هستند، می‌پیوندند، یا این‌که ساگر موانع جغرافیایی

---

1. allopatric speciation

آن‌ها را به‌کلی از هم جدا کرده باشد. بر اثر اختلاف خصیصه‌ی آرایه‌شناختی مشخص از هم متمایز می‌شوند. بعضی از جمعیت‌های از نظر جغرافیایی منزوی شده، عملاً چنان نسبت به هم متفاوت می‌شوند، که دانشمندان می‌توانند آن‌ها را به دلخواه خود زیرگونه یا اساساً گونه‌ی جدید بخوانند. و سرانجام باید تفاوت بین آن گونه‌هایی را به‌ویژه گونه‌های هم‌بوم که احتمال خویشاوندی نزدیکی میان آن‌ها می‌رود، مورد تحقیق قرار داد. اگر چنین جمعیت‌های متفاوتی را به ترتیب درستی بتوان رده‌بندی کرد، می‌توان جریان گونه‌زایی را بازسازی کرد.

گونه‌زایی جغرافیایی که بیش از دیگر اشکال گونه‌زایی مورد تحقیق قرار گرفته است، ظاهراً تنها شکل گونه‌زایی در میان پرندگان و پستانداران می‌باشد (مایر ۱۹۶۷، مایر و دایموند ۲۰۰۱). اگر بخواهیم گونه‌زایی را به‌طور همه‌جانبه تعریف کنیم، نخست باید از دیدگاه تاریخی به موضوع بپردازیم.

برای شناخت این‌که چگونه از یک نوع چندین نوع جدید به‌وجود می‌آید، می‌باید نخست روشن سازیم اساساً نوع چیست؟ همان‌گونه که در فصل هشتم توضیح دادیم، نوع عبارت است از: «گروهی از جمعیت‌های زیستی که با هم می‌توانند آمیزش کنند، ولی با دیگر جمعیت‌ها نمی‌توانند آمیزش کنند». یک چنین جمعیت ز ادوولدکننده هم از جمعیت‌های نیاکانی خویش و هم از جمعیت‌های اخلاف خود متمایز می‌شود، و اتفاقاً درست همین خصیصه گمراه‌کننده است. دیرین‌شناسان که در درون یک تبار تکاملی، یک جمعیت را در زمان‌های متفاوت مورد مقایسه قرار می‌دهند، غالباً آن‌ها را گونه‌های متفاوت می‌خوانند، زیرا به این نتیجه می‌رسند که آن‌ها از هم متفاوت‌اند؛ آن وقت چنین تغییراتی را گونه‌زایی می‌نامند. اما در واقعیت یک چنین تغییری در طول زمان به افزایش تعداد انواع نمی‌انجامد، و به همین علت آن را در بهترین حالت می‌توان تحت



عنوان تکامل تباری نامید (به تصویر ۹-۱ نگاه کنید). وقتی امروز در دورانِ نوینِ پژوهش‌های تکاملی سخن از گونه‌زایی به میان می‌آید، مقصود از آن افزایش گونه‌ها است، یعنی پیدایش گونه‌های جدید از یک گونه‌ی اولیه. داروین هم در سفر خود با بیگل دقیقاً همین امر را مورد مطالعه قرار داده بود، یعنی وقتی مشاهده کرد که از یک گونه‌ی اولیه‌ی مرغ مقلد مهاجرت کرده به جزیره‌گان گالاپاگوس، در جزایر گوناگون آن سه نوع متفاوت و جدید پدید آمده است، به این نتیجه‌گیری دست یافت. ما امروز چنین فراگردی را گونه‌زایی جغرافیایی یا گونه‌زایی ناهم‌بوم می‌نامیم.

### فرایند گونه‌زایی ناهم‌بوم

در ارتباط با گونه‌زایی ناهم‌بوم یک سؤال اساسی مطرح می‌شود: چگونه انزوای تولیدمثلی به وجود می‌آید؟ یعنی چه عواملی موجب می‌شوند تا یک گروه از جانداران از نظر تولیدمثل منزوی شوند؟ پاسخ به آن را تا زمانی‌که به یک نوع به چشم یک جمعیت منحصربه‌فرد نگاه کنیم، نمی‌توان یافت، بلکه به مجرد این‌که نوع را به مثابه‌ی تاکسون چند بعدی ببینیم پاسخ را خواهیم گرفت.

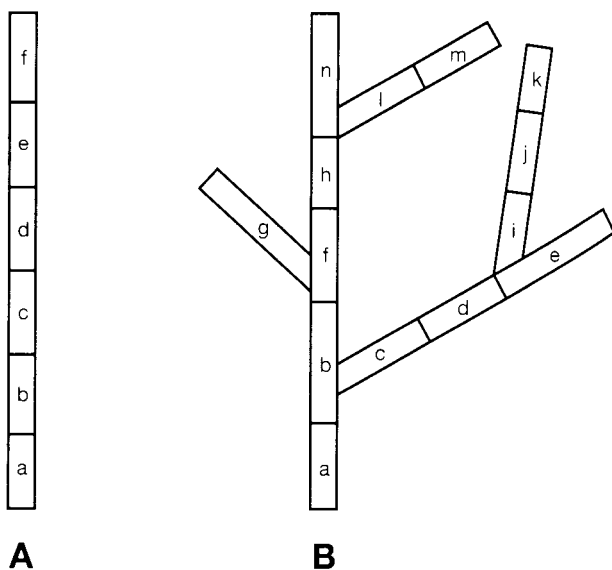
همه‌ی جمعیت‌های وابسته به یک نوع به‌طور دائم با یکدیگر در ارتباط نیستند و فعالانه ژن‌هایشان را بین خود مبادله نمی‌کنند. بعضی از جمعیت‌ها به علل جغرافیایی از سایرین جدا شده‌اند؛ موانع می‌توانند عبارت از آب، کوه، صحرا یا چیزهای دیگری باشند، برای هرگونه سازواره سرزمین نامساعدی متناسب با آن وجود دارد. چنین موانعی در میان جاندارانی که از طریق جنسی زادوولد می‌کنند، یا موجب کاهش جریان ژن‌ها می‌شوند و یا به‌کلی از آن جلوگیری می‌کنند، به‌نحوی که هر جمعیت منزوی مستقل از دیگر جمعیت‌های نوع خود بتواند به تکامل خویش ادامه دهد. چنین جمعیتی که در انزوا به تکامل

خود ادامه می‌دهد، نوع در شُرفِ تکوین<sup>۱</sup> نامیده می‌شود. در جمعیت‌های منزوی چه چیزی روی می‌دهد؟ در آن‌جا شمار زیادی فرایندهای ژنی جریان دارند، که از فرآگردهای مشابه در درون نوع اصلی متفاوت‌اند. آن‌جا می‌تواند جهش روی دهد، ممکن است ژن‌های معینی در اثر حوادث تصادفی از میان بروند، یا این‌که بازپیوست ژن‌ها به ایجاد تنوع فنوتیپ‌های نوین، که ورای فنوتیپ‌های نوع اصلی هستند، بینجامد، و همچنین گاه‌گذاری ممکن است ژن‌های مشتق شده از سایر جمعیت‌ها به این جمعیت منزوی منتقل شوند. اما یک چیز بسیار مهم‌تر، این‌که جمعیت منزوی در محیطی زیست می‌کند که از نظر فیزیکی و زیست‌شناختی غیراز محیطی است که جمعیت اصلی در آن زندگی می‌کند و به همین علت زیر فشار گزینش دیگری قرار می‌گیرد. جمعیت منزوی علی‌رغم تأثیر دائمی انتخاب هنجارساز ژن‌هایش را در طول زمان به‌نحوی تجدید ترکیب می‌کند، که هر آن از نظر تکاملی، از نوع اصلی فاصله‌ی بیش‌تری می‌گیرد. اگر این فرایند زمان درازی ادامه یابد، تفاوت‌های ژنتیکی به‌اندازه‌ی زیاد می‌شوند که جمعیت منزوی را می‌توان گونه‌ی جدید خواند. این گونه‌ی جدید در طی این تحولات معمولاً مکانیسم جداسازی تازه‌ای را به‌دست می‌آورد، آن‌گاه اگر موانع جغرافیایی از میان بروند و نوع جدید دوباره به منطقه‌ی نوع اصلی خود بازگردد، باز هم این مکانیسم جداسازی جدید از آمیزش آن‌ها با جمعیت اصلی جلوگیری می‌کند. وقتی که جمعیت منزوی (نوع در حال تکوین) به این مرحله برسد، یعنی تا این حد از نوع اصلی متفاوت شده باشد، نوع در حال تکوین را نوع جدید می‌خوانند. فرایندی که اکنون در این‌جا توضیح می‌دهیم گونه‌زایی جغرافیایی یا گونه‌زایی ناهم‌بوم را به تصویر می‌کشد. اکنون این پرسش مطرح می‌شود: در ادامه‌ی جریان بر سر گونه‌های

---

1. incipient species

در حال تکوین چه می‌آید؟ اغلب آن‌ها پیش از آن‌که به سطح نوع جدید برسند، مجدداً به گونه‌ی اصلی می‌پیوندند، و یا نابود می‌شوند. تنها بخش کوچکی از چنین جمعیت‌های منزوی (گونه‌های در مرحله‌ی آغازین) این فرایند گونه‌زایی را تا به آخر طی می‌کنند و تبدیل به گونه‌ی جدید می‌شوند. در واقع دو شکل از گونه‌زایی ناهم‌بوم وجود دارد: گونه‌زایی دوبوم<sup>۱</sup> و گونه‌زایی پیرابوم<sup>۲</sup>؛ که من در زیر آن‌ها را توضیح می‌دهم.



تصویر ۹-۱: تکامل تباری در مقایسه با گونه‌زایی. در جریان تکامل تباری (A)، گونه‌ی a پس از هزاران نسل به گونه‌ی f تکامل یافته است، متنها از یاد نباید برد که در این‌جا تنها یک نوع است که تکامل یافته است. برعکس، در گونه‌زایی (B)، از گونه‌ی a از طریق افزایش گونه‌ها پنج گونه‌ی مجزا (g, m, n, k, e) به‌وجود آمده‌اند.

1. dichopatric speciation      2. peripatric speciation

## گونه‌زایی دوبوم

در گونه‌زایی دوبوم ظهور موانع جغرافیایی بین دو جمعیت وابسته به یک نوع که قبلاً به درون یکدیگر رفت‌وآمد داشته‌اند، موجب پیدایش جداسازی می‌شود (به تصویر ۹-۲ نگاه کنید). مثلاً تنگه‌ی برینگ در پایان دوران یخبندان پر از آب شد و دریا مانع جدیدی بین سبیری و آلاسکا به وجود آورد. در نتیجه، جمعیت‌های وابسته به هریک از انواعی که قبلاً در سرزمین‌های قطبی تکامل واحدی را طی می‌کردند، در جهات گوناگون تکامل جدیدی را آغاز کردند. یک‌چنین گونه‌زایی دوبوم در نتیجه‌ی جداسازی ثانوی عمدتاً در مناطق قاره‌ای - یعنی در مناطق غیر جزیره‌ای - پدید می‌آید. برای مثال، بر اثر پیشروی یخسارها در آغاز هریک از دوره‌های یخبندان، جمعیت‌های گونه‌هایی که در حال عقب‌نشینی بودند، به مناطق منزوی رانده شدند و تا حدودی مستقل از هم تکامل یافتند. تقریباً پدیده‌ی مشابهی نیز در نواحی گرمسیری روی داد، جایی که جنگل‌ها در خلال دوره‌های بی‌باران دوران یخبندان (پلئستوسن<sup>۱</sup>) تکه‌تکه شده و به امانگاه‌های کوچک جانوران متعدد تبدیل شده بودند. در این مناطق جمعیت‌های زیادی به گونه‌های جدیدی تبدیل شدند.

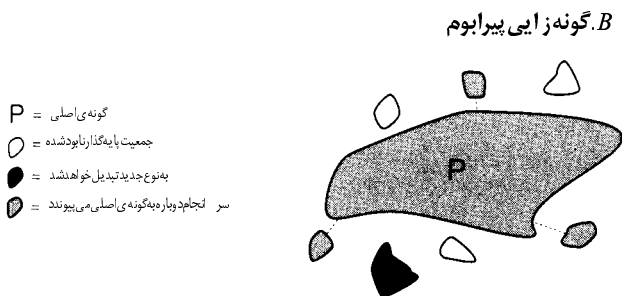
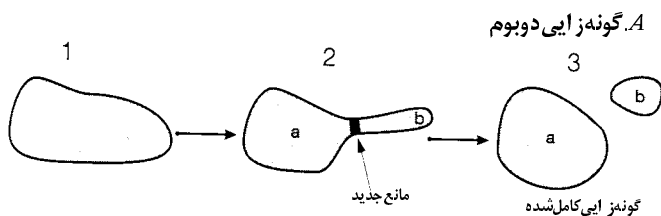
## گونه‌زایی پیرابوم

در گونه‌زایی پیرابوم ایجاد یک جمعیت پایه‌گذار بیرون از حوزه‌ی گسترش تاکنونی گونه‌ی اصلی موجب جداسازی می‌شود (به تصویر ۹-۲ نگاه کنید). این جمعیت پایه‌گذار را موانع جغرافیایی از بخش اصلی نوع خود جدا می‌کند و می‌تواند به‌طور مستقل به تکامل خود ادامه دهد. اهمیت بالای گونه‌زایی پیرابوم در این است که جمعیت پایه‌گذار هم کوچک است

---

1. pleistocene

و هم از نظر ژنتیک فقیر است، چون که مثلاً، یا توسط یک ماده‌ی بارور یا چند فرد محدود پایه‌گذاری می‌شود. به این علت خزانه‌ی ژن جمعیت جدید، به دلایل آماری از جمعیت اصلی متمایز می‌شود؛ این امر تجدید ساختار ژنوتیپ و به‌ویژه ایجاد یک برهم‌کنش «ایستاتیک» جدید بین



تصویر ۹-۲: دو شکل از گونه‌زایی ناهم‌بوم.

ژن‌ها را آسان می‌سازد. به‌علاوه جمعیت پایه‌گذار تحت فشار شدید گزینش محیط کاملاً جدید اعم از بی‌جان و جاندار قرار می‌گیرد. به این دلیل جمعیت‌های پایه‌گذار یک موقعیت بالقوه ایده‌آلی هستند برای تحقیق تکاملی ماواها و مناطق سازگاری جدید (مایر ۱۹۵۴). اما در عین حال از یک‌سو آن‌ها شدیداً در خطر نابودی قرار دارند، و از سوی دیگر جریان ژن‌ها که عامل ثبات‌بخشی است، از روند جدایی و گونه‌زایی آن‌ها جلوگیری می‌کند. برای این‌که بتوان گونه‌ی جدیدی پدید آید، باید

عملاً جداسازی کامل باشد (فصل دهم را ملاحظه کنید).

### دیگر اشکال گونه‌زایی

داروین در دهه‌ی پنجاه سده‌ی نوزدهم طرحی از گونه‌زایی را تدوین کرد که برپایه‌ی تفاوت تدریجی اکولوژیکی استوار بود. او اصل را بر این گرفت که افراد گوناگون یک جمعیت که علاقه‌ای نسبت به مأواهای مختلف پیدا می‌کنند، پس از چندین نسل به گونه‌های مجزا تبدیل می‌شوند. یک چنین گونه‌زایی، که آن را باید هم‌بوم نامید، بدون جداسازی جغرافیایی صورت می‌گیرد. این نظریه بیش از ۸۰ سال تنها نظریه‌ی گونه‌زایی در جهان شناخته می‌شد (مایر ۱۹۹۲). اما در هیچ یک از موارد تحقیق‌شده‌ی گونه‌زایی پستانداران، پرندگان، پروانه‌ها و سوسک‌ها مورد تأیید قرار نگرفته است. در کتابی که من به سال ۱۹۴۲ زیر عنوان *رده‌بندی و منشأ انواع منتشر کردم*، توانستم اثبات کنم که جداسازی جغرافیایی در میان این گروه از جانوران نامبرده تنها مکانیسم جداسازی بوده و حتی یک مورد گونه‌زایی هم‌بوم قابل اثبات ندیدم.

### گونه‌زایی هم‌بوم<sup>۱</sup>

این واقعیت که در میان پستانداران و پرندگان فقط گونه‌زایی ناهم‌بوم روی می‌دهد، بدین معنی نیست که این شکل از گونه‌زایی در میان سایر جانداران ناممکن است. پژوهشگران نیز همگی به کمک پژوهش‌هاشان درباره‌ی حشراتی که روی گیاه میزبان مشخصی تخصص یافته‌اند، این نظر را مورد تأیید قرار می‌دهند (بوش<sup>۲</sup> ۱۹۹۴). تحقیقات این دانشمندان به سناریوی زیر اشاره دارد: بعضی از افراد وابسته به حشره‌ی مفروضی که نسبت به زندگی روی گیاه نوع A تخصص یافته‌اند، گاهی به روی گیاه B

1. sympatric speciation

2. Bush

می‌روند. جفت‌گیری این حشرات مهاجر به محدوده‌ی گیاه میزبان که روی آن زندگی می‌کنند، منحصر می‌شود، حال این مهاجرین جدید به روی گیاه B با حشرات دیگر ساکن روی گیاه B آمیزش می‌کنند، به این ترتیب آن‌ها به تدریج مکانیسم جداسازی مناسبی را کسب می‌کنند. معمولاً به دلیل این‌که همچنان سایر افراد آن نوع از گیاه A به گیاه B نقل مکان می‌کنند و بالعکس نیز حشرات از گیاه B به گیاه A بازمی‌گردند، از یک چنین گونه‌زایی جلوگیری می‌شود. اما دلایل و قرائنی نیز برای این امر وجود دارد که مهاجرین به روی گیاه B در برخی موارد علاقه‌ای به آمیزش با افرادی پیدا می‌کنند که از قبل روی گیاه B می‌زیستند. یک چنین اولویت قائل شدن به جفت ویژه، بعداً به عنوان مانعی بین جمعیت اولیه A و مهاجرین به روی گیاه B عمل خواهد کرد، که به مرور موجب گونه‌زایی هم‌بوم در میان ساکنین روی گیاه B می‌شود.

همچنین در میان ماهیان آب شیرین‌زی نیز موارد زیادی از گونه‌های خویشاوند بسیار نزدیک یافت می‌شود که در یک آبگیر نسبتاً منزوی زیست می‌کنند، که می‌توان به بهترین شکل به عنوان گونه‌زایی هم‌بوم توضیح‌شان داد. برحسب مثال در بعضی از دریاچه‌های کوچک ساخته شده در دهانه‌های آتشفشان‌های خاموش واقع در کامرون چند نوع ماهی سیکلید خویشاوند در کنار هم زیست می‌کنند، که شباهت بسیار بیشتری با هم دارند تا نسبت به نیاکان خود یعنی ماهی‌های سیکلیدی که در رودخانه‌هایی که از این دریاچه‌ها جاری هستند، زندگی می‌کنند. در این مورد و در موارد مشابه در میان ماهیان مکانیسمی مسبب گونه‌زایی هم‌بوم بوده است، که در جریان آن ماده‌ها زیستگاه خاصی را با خصیصه‌ی ویژه‌ای از نرهای همان زیستگاه توأمان ترجیح داده‌اند. یک چنین ارجحیت قائل شدن را در میان سیکلیدهای آمریکایی نمی‌بینیم. گونه‌زایی هم‌بوم از طریق علاقه پیدا کردن توأمان به جفت معین (یعنی انتخاب جنسی) و زیستگاه خاص در میان تیره‌های متعدد ماهیان آب شیرین‌زی به

اثبات رسیده است. دورگه‌های ایجاد شده بین دو گونه‌ی در مرحله‌ی تکوین نسبت به فرزندان نوع اصلی کم‌تر زیستا هستند. چنین مواردی نظریه‌ی والاس<sup>۱</sup> و دوپرانسکی درباره‌ی گونه‌زایی از طریق دورگه‌سازی را مورد تأیید قرار می‌دهند. به دلیل این مکشوفات احتمال بسیار بالایی وجود دارد که گونه‌زایی هم‌بوم در میان حشراتی که از گیاه مشخصی تغذیه می‌کنند، نیز وجود داشته باشد؛ و در این حالت هم علاقه‌ی هم‌زمان به ماوا و جفت مسبب آن می‌باشد. اما این امر امکان تکامل انواع تخصص یافته روی گیاه میزبان را از طریق گونه‌زایی ناهم‌بوم در جمعیت‌های پایه‌گذار ناممکن نمی‌داند.

#### گونه‌زایی ناگهانی<sup>۲</sup>

از طریق تغییرات گوناگون کروموزوم‌ها ممکن است فردی به‌وجود آید که بلافاصله پس از ایجاد توسط سایر افراد جمعیت، از نظر تولیدمثل، ایزوله شود. برای مثال، در میان گیاهان بسیار دیده شده که کروموزوم‌های یک دورگه‌ی نازا از گونه‌ی A و گونه‌ی B (با یک دست کروموزوم از هر کدام از گونه‌های A و B) مضاعف می‌شوند، که بر اثر آن میوز و تولید یاخته‌های جنسی دوباره میسر می‌گردد (AABB). بنابراین این گونه‌ی جدید چندپلوئیدی زیستا است (به تصویر ۲۵ نگاه کنید). از طریق دورگه‌سازی‌های دیگر و مضاعف شدن‌های کروموزوم‌ها می‌توان اشکال دیگری از چندپلوئیدی‌ها را تولید کرد. در عوض در میان بعضی از جانوران (که البته هنوز در میان پستانداران و پرندگان یافت نشده) چیز دیگری روی می‌دهد: دورگه‌های نازا از بکرزایی و تولیدمثل جنسی فراتر می‌رود. چنین مواردی در میان ماهیان، دوزیستیان و خزندگان نیز مشاهده شده است. در این جا نیز مثل چندپلوئیدی‌ها این‌طور به نظر می‌رسد که

1. Wallace      2. instantaneous speciation



گویی چنین مواردِ گونه‌زایی غیر جغرافیایی بسیار به ندرت به بن‌بست تکاملی می‌انجامد. آگاهی ما درباره‌ی تولیدمثل و گونه‌زایی در میان جانوران پست بسیار کم‌تر از شناخت ما راجع به کثرت گونه‌زایی غیر جغرافیایی در میان این گروه‌ها می‌باشد.

### گونه‌زایی چندتباری<sup>۱</sup>

برخی از تکامل‌پژوهان بر آن‌اند: جمعیت‌های وابسته به یک نوع که به درون هم رفت‌وآمد می‌کنند، در دو سوی مناطقی که از نظر اکولوژیکی از هم متمایز می‌شوند، می‌توانند به دو نوع گوناگون انشقاق یابند. این نظریه که بر مشاهدات به اصطلاح مناطق دورگه‌پرور<sup>۲</sup> استوار است، از جانب اکثر تکامل‌پژوهان مردود شناخته شده است. پیروان این نظریه می‌خواهند بگویند: مقصود آن مناطقی است که در آن‌ها دو جمعیت واقعاً متفاوت («دو گونه») به هم می‌رسند و شروع به تولید دورگه‌سازی می‌کنند. اما طبق تفسیر غالب دانشمندان چنین مناطق دورگه‌پرور ناحیه‌هایی هستند که در آن‌ها دو گونه‌ی در حال تکوین هم‌نزوی شده-پس از زمانی دراز دوباره با هم تلاقی می‌کنند و سپس به‌رغم تفاوت‌های بسیاری که طی انزوای پیشین خود کسب کرده‌اند، دوباره می‌توانند آمیزش کنند، یعنی آن تفاوت‌ها هنوز به مکانیسم جداسازی کاملاً مؤثری تبدیل نشده‌اند.

داروین از چنین مواردی آگاهی داشت. او با آلفرد راسل والاس درباره‌ی این‌که آیا انتخاب طبیعی از یک منطقه دورگه‌پرور می‌تواند دو نوع کاملاً مجزا پدید آورد یا نه، به بحث‌های بیهوده‌ای پرداخته بودند. پاسخ والاس به این پرسش آری بود، بعدها هم دو‌بژانسکی و دیگر تکامل‌پژوهان شناخته‌شده به او پیوستند؛ برعکس، پاسخ داروین منفی

1. parapatric speciation

2. Hybridenzügel = hybrid belts

بود، و بعدها اچ. جی. مولر و نویسنده‌ی این سطور از او پیروی کردند. امروز موارد نادری را می‌توان یافت که مؤید نظر والاس باشند. غالباً مناطق دورگه‌پرور نابودگاهی است که به‌طور دائم دورگه‌های ضعیف و نازا در آنجا نابود می‌شوند، این در حالی است که مهاجرین از جمعیت‌های مجاور هر دو نوع اصلی جای آن‌ها را می‌گیرند. این روند مهاجرت مانع از آن می‌شود تا این گونه‌های در حال تکوین یا افرادی از آن‌ها که مکانیسم جداسازی‌شان بهبود یافته، توسط انتخاب طبیعی مورد گزینش قرار گیرند.

#### گونه‌زایی از طریق دورگه‌سازی

در موارد بسیار نادر، از یک گیاه دورگه نوع جدیدی به‌وجود می‌آید که چندپلوئیدی نیست. خود همین امر که در مجموع تنها هشت نمونه از چنین گیاهان دورگه تاکنون طبق مقررات به ثبت رسیده‌اند، گویای آن است که این پدیده باید چقدر نادر روی داده باشد (ریزنبرگ<sup>۱</sup> ۱۹۹۷). اکثر این موارد از جمعیت‌های کوچک پیرامونی/فرعی سرچشمه می‌گیرند. در میان جانوران تاکنون پدیده‌ی مشابهی یافت نشده، اما تبادل ژن‌ها بین گونه‌های هم‌بوم (یعنی دورگه‌سازی از طریق تداخل ژن‌ها) در برخی گروه‌ها زیاد دیده می‌شود، به‌طور مثال در میان ماهیان و دوزیستیان، به‌ویژه وقتی که زیستگاه آن‌ها توسط مداخله‌ی انسان‌ها به‌شدت دگرگون شده باشد. گیاهان فسیل شده نشان می‌دهند که دورگه‌سازی از طریق تداخل ژن‌ها ممکن است بین دو گونه بیش از میلیون‌ها سال نیز جریان داشته باشد، بدون آن‌که تفاوت‌های موجود بین گونه‌های مزبور را از میان بردارد.

---

1. Riesenberg

گونه‌زایی از طریق فاصله‌گیری (هم‌پوشی درونی)<sup>۱</sup>

موارد بسیار نادری را می‌شناسیم که در آن‌ها زنجیره‌ی بلندی از جمعیت‌ها به گونه‌ای زنجیروار (همچون زنجیر دوچرخه) ادامه می‌یابند که انتهای این زنجیره همدیگر را می‌پوشانند. این زنجیره‌ی جمعیت‌ها به‌مرور که از دو سو از هم فاصله می‌گیرند از نظر ژنتیکی نیز از هم فاصله می‌گیرند، به‌گونه‌ای که در دو نقطه‌ی انتهایی تفاوت‌های ژنتیکی چنان زیاد می‌شوند که دیگر بین آن جمعیت‌ها هیچ آمیزشی صورت نمی‌گیرد؛ به سخن دیگر، آن‌ها با یکدیگر همچون دو نوع گوناگون رفتار می‌کنند. چنین پدیده‌هایی به هیچ روی با قوانین داروینیسیم متناقض نیستند. اما همان‌گونه که به‌آسانی آشکار شد ظاهراً آن‌ها برای رده‌بندی زیست‌شناختی مشکل ایجاد می‌کنند. آیا چنین زنجیره‌ی جمعیتی را به‌رغم رفتار هم‌بوم دو انتهای آن، باید یک نوع یگانه در نظر گرفت، یا این‌که باید آن را به دو (و یا حتی به چند) گونه تقسیم کرد؟ از چندی پیش اطلاعات زیادی به‌دست آمده‌اند و ویژه تحلیل‌های ظریف کل زنجیره— که به سود احتمال دوم گواهی می‌دهند. یعنی هرچند به کرات دیده شده که این زنجیره به ظاهر پیوسته می‌نماید، اما در واقعیت گسست‌ها و یا بقایای انزوای سابق را با خود دارند. اگر این گسست‌ها و انزواها را به مثابه‌ی مرزهای نوع تعریف کنیم، در آن صورت این «زنجیره» چند نوع را دربر می‌گیرد، در حالی‌که دیگر در طبیعت هیچ جا دو جمعیت هم‌بوم متعلق به یک نوع وجود ندارد. دو مورد که به‌خوبی مورد تحقیق قرار گرفته‌اند یکی مرغان دریایی *Larus argentatus* (مایر ۱۹۶۳) و دومی مارمولک *Ensatina* (ویک ۱۹۹۷)؛ در تصویر ۳-۹).

---

1. circular Overlaps

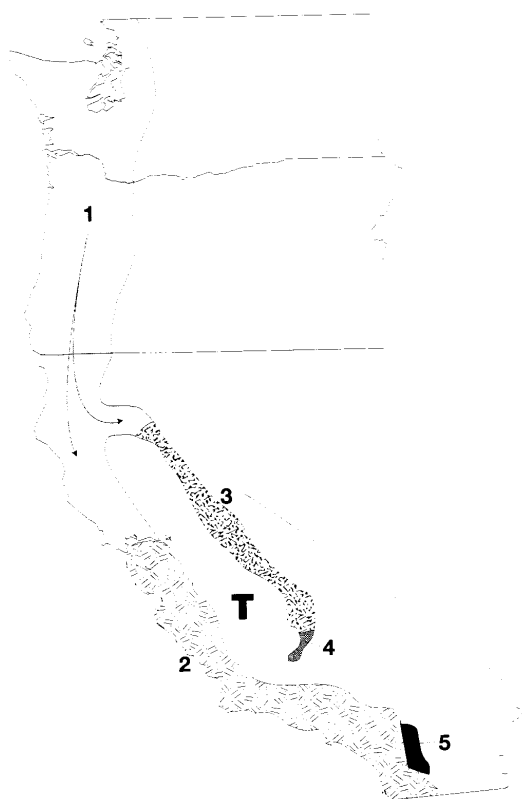
### چگونه جدایی ژنتیکی بین دو نوع در مرحله‌ی تکوین به وجود می‌آید؟

لازم به توضیح نیست که، مکانیسم‌های جداسازی پیش از آن‌که دو نوع در مرحله‌ی تکوین به هم برسند، باید بسیار مؤثر واقع شده باشند، تا این‌که آن‌ها پس از نزدیک شدن از نظر جغرافیایی - بدون آن‌که آمیزش‌های گسترده‌ای میانشان انجام گیرد، بتوانند در کنار هم همانند دو نوع مجزا زیست کنند. اما انتخاب طبیعی چگونه چنین مکانیسم‌هایی را حمایت می‌کند، در حالی که جمعیت‌های مزبور از نظر جغرافیایی از یکدیگر جدا هستند؟ معمولاً از سه روش یاد می‌کنند، و در این عرصه نیز تاکنون در میان دانشمندان یگانگی آرا به وجود نیامده است. احتمالاً این فرآگرد در موارد گوناگون به اشکال مختلف جریان می‌یابد.

۱. مکانیسم‌های جداسازی در درون جمعیت منزوی به مثابه‌ی پیامد تصادفی تفاوت‌های زیستی به‌ویژه تفاوت‌های اکولوژیکی - تکامل می‌یابند.

۲. تفاوت‌ها در درون جمعیت‌های منزوی بر اثر تصادف به وجود می‌آیند، این امر را از طریق تفاوت‌های کروموزوم‌های میان جمعیت‌های منزوی به‌خوبی می‌توان مستدل ساخت. انگل‌ها و حشرات انگل صفت ممکن است به‌طور تصادفی جانور میزبان و یا گیاه میزبان خود را تغییر دهند، به این ترتیب خودبه‌خود مکانیسم جداسازی جدیدی برای نوع جدید حاصل می‌شود.

۳. صفاتی که در اثر انتخاب جنسی کسب شده باشند، ممکن است کارکرد خود را عوض کنند (فصل دهم را نگاه کنید). یعنی مثلاً ممکن است مشخصه‌های رنگی، که نرها در درون جنس‌های معینی از ماهیان از طریق انتخاب جنسی به خود می‌گیرند، به هنگامی که دو جمعیت متفاوت از این ماهی‌ها به‌طور ثانوی دوباره به هم برسند، به یک مکانیسم جداسازی فیزیولوژی رفتاری تبدیل شود.



تصویر ۹-۳: در گرافیک بالا «زنجیره‌ی نوع» (Ringspezies) در میان مارمولک‌های *Ensatina eschschotzii* به نمایش گذاشته شده است. گونه‌ها در طول دره از شمال، یعنی از منطقه‌ی ۱ به جنوب در طول سالیان گسترش یافته‌اند، در میانه‌ی دره -در منطقه‌ی T - به دو قسمت (یعنی به دو زیرگونه) تقسیم شده و جمعیت‌های مهاجر به سمت جنوب دره سرزیر شده‌اند. یک زیرگونه مسیر ۳ و ۴ را دنبال کرده به منطقه‌ی کوهستانی ۵ می‌رسد، زیرگونه‌ی دیگر ادامه‌ی مسیر ۱ و تپه ماهورهای منطقه‌ی ساحلی ۲ را طی کرده است. هر دو بخش گونه در ناحیه‌ی ۵ در جنوب کالیفرنیا دوباره به هم می‌رسند و در آن‌جا بدون آمیزش در کنار هم زندگی می‌کنند.

سابقاً، به‌ویژه در زمانی که هنوز بر این گمان بودند، که گونه‌های جدید در اثر جهش‌ها پدید می‌آیند، درباره‌ی ژنتیکِ گونه‌زایی بحث‌های زیادی می‌شد، و دانشمندان به دنبال ژن‌هایی می‌گشتند که عامل گونه‌زایی بودند. امروزه آشکار شده است که این رویکرد به موضوع درست نیست. تعریف گونه آشکار ساخت که «گونه‌زایی» در واقع به معنی کسب مکانیسم جداسازی مؤثر است. از سوی دیگر بدین معنا است که ژنتیکِ گونه‌زایی چیزی نیست مگر ژنتیکِ مکانیسم جداسازی، نتیجه این‌که گونه‌ها باید بسیار متنوع باشند، زیرا مکانیسم‌های جداسازی گوناگون بنیان‌های ژنتیکی گوناگونی دارند. به نظر من فعلاً آنالیز مشخصی از ژن‌ها وجود ندارد، تا مدعی باشد که ژن‌ها در مورد معینی در گونه‌زایی نقشی ایفا می‌کنند، اما ما نشانه‌هایی در دست داریم حاکی از آن‌که مثلاً انزوای ناشی از رفتار در میان گونه‌های معینی از ماهیان سیکلید اندکی توسط ژن‌ها هدایت می‌شوند. برعکس، کل کروموزوم‌ها مسبب انزوای تولیدمثلی هستند، همچنین ممکن است در این کار شمار زیادی از ژن‌ها هم نقش داشته باشند. و به‌علاوه از آن‌جا که مکانیسم‌های جداسازی گوناگونی وجود دارند، بایستی در گونه‌زایی نیز ژن‌ها و کروموزوم‌های کاملاً گوناگونی مؤثر بوده باشند. این هم روشن نیست که اساساً ژن‌های تنظیم‌کننده در گونه‌زایی نقش دارند یا نه.

### چه چیزی سرعت گونه‌زایی را تعیین می‌کند؟

زمان درازی دانشمندان بر این گمان بودند که سرعت گونه‌زایی را «فشار جهش»<sup>۱</sup> کنترل می‌کند. اما نتایج پژوهش‌ها و مکشوفه‌های اندکی هستند که به سود چنین دیدگاهی گواهی می‌دهند. به نظر می‌رسد سرعت گونه‌زایی را عمدتاً عوامل اکولوژیکی تعیین می‌کنند. اگر منطقه‌ی گسترش

1. Mutatiohndruck = mutation pressur

یک نوع را موانع جغرافیایی و اکولوژیکی به چند پاره بخش کنند، در حالی که هم‌زمان جریان ژن‌ها در میان این نوع بسیار محدود باشد، به سرعت گونه‌ی جدید به وجود می‌آید. در جزایر و یا نواحی قاره‌ای صعب‌العبور (جزیره مانند) گونه‌زایی به سرعت انجام می‌گیرد. برعکس، در قاره‌های بزرگ و سرزمین‌های به هم پیوسته به ندرت روی می‌دهد. این موضوع باید به نوبه‌ی خود پایه‌ای شود برای کارهای تحقیقاتی دیگر. ما در مورد گونه‌زایی در میان بخشی از گونه‌های پرندگان و پستانداران تحلیل‌های خوبی در اختیار داریم، اما درباره‌ی سرعت گونه‌زایی در شرایط محیطی گوناگون- در میان بسیاری از گیاهان و جانوران آگاهی ما بسیار ناچیز است. آشکارترین جمع‌بندی می‌گوید: هرچه بین جمعیت‌ها جریان ژن‌ها کم‌تر صورت گیرد در صورتی که سایر شرایط یکسان بمانند- به همان اندازه گونه‌زایی سریع‌تر جریان می‌یابد.

اما محیط تنها یکی از چند عامل مؤثر در مسئله است. یکی از مشاهدات دانشمندان می‌گوید: در میان برخی از گروه‌های جانداران ایجاد نوع جدید یا به ندرت و یا بسیار کند صورت می‌گیرد که تاکنون برای آن هیچ توضیح اکولوژیکی پیدا نکرده‌اند. این به اصطلاح فسیل‌های زنده جزو همان سازواره‌هایی هستند که گفتیم به ندرت در میان آن‌ها گونه‌زایی انجام می‌گیرد. در شمال خاوری آمریکا تعدادی از گونه‌های گیاهان وجود دارند (از جمله کلم گندو) که جمعیت‌هایی از آن‌ها را حتی در مناطق خاصی در آسیای خاوری یافته‌اند. این جمعیت‌های مجزا از هم روی دو قاره، نه تنها از نظر ریخت‌شناسی از هم قابل تمیز نیستند، بلکه کاملاً قادر به آمیزش بوده و زایا می‌باشند، هرچند که آن‌ها دست‌کم شش هفت میلیون سال مجزا از هم بوده‌اند. گیاه‌شناس آمریکایی، آسا گری<sup>۱</sup>، توجه داروین را به این واقعیت جلب کرد (۱۹۶۳ [ ۱۸۷۶ ]). عکس این حالت را در میان

۱. Asa Gray (۱۸۱۰-۱۸۸۸): او که شرح و تعریف گیاهان شمال آمریکا را بسط داده و مهم‌ترین مدافع نظریه‌ی داروین در آمریکا بوده است -م.

ماهیان سیکلید می‌توان دید. تا چندی پیش، بیش از ۴۰۰ نوع از این ماهیان در دریاچه‌ی ویکتوریا واقع در آفریقا می‌زیستند، با این‌که بستر دریاچه ۱۲ هزار سال قبل زمین بایری بوده است. از آن‌جا که همه‌ی ماهیان سیکلید این دریاچه، نسبت به یگانه نوعی که در رودخانه‌ی این دریاچه زیست می‌کند، رابطه‌ی خویشاوندی نزدیک‌تری باهم دارند، آن‌ها باید طی این ۱۲ هزار سال اخیر به‌وجود آمده باشند. متأسفانه این تنوع بیش از اندازه‌ی ماهیان سیکلید در سال‌های اخیر توسط نوع جدید دَد ماهی تازه واردِ درشت به نام نیل باس<sup>۱</sup> به نابودی کشانده شده است.

برآورد سرعت میانگین گونه‌زایی که بر اکتشافات سنگواره‌ها متکی است، به اشتباهات در رده‌بندی می‌انجامد، زیرا گونه‌های بسیار پرجمعیت و انتشاریافته در این اکتشافات حضور زیادی دارند، و در عین حال معمولاً عمر درازی دارند، به نحوی که سرعت گونه‌زایی کم است. برعکس، به‌نظر می‌رسد احتمال این‌که انواع محدود به محل با گونه‌زایی سریع به مثابه‌ی سنگواره دوباره یافت شوند، بسیار کم است. اگر طیف گسترده‌ی سرعت گونه‌زایی را مدنظر قرار دهیم، معلوم نیست که آیا اعلام یک سرعت «میانگین» گونه‌زایی اساساً مفید باشد.

---

1. Nile bass



## فصل دهم

### کلان تکامل<sup>۱</sup>

اگر پدیده‌های تکاملی را در یک نگاه کلی در نظر بگیریم، بلافاصله مشخص می‌شود که آن‌ها را به آسانی می‌توان به دو گروه تقسیم کرد. همه‌ی رویدادها و فرآگردهایی که در سطح گونه یا پایین‌تر از آن نقش آفرینی می‌کنند، مثل گوناگونی جمعیت‌ها، تغییرات ناشی از سازگاری در درون جمعیت‌ها، گوناگونی جغرافیایی و گونه‌زایی جزو گروه نخست هستند. در این سطح به‌استثنای موارد نادر—تنها و تنها با پدیده‌های مربوط به جمعیت سروکار داریم. این سطح مقوله‌ای است که آن را می‌توان زیر نام *تُخرَد تکامل*<sup>۲</sup> خلاصه کرد؛ ما آن را در فصل‌های ۵ تا ۹ به‌دقت مورد بررسی قرار دادیم. گروه دوم فرایندهایی هستند که بالاتر از سطح گونه‌ها جریان دارند، به‌ویژه پیدایی تاکسون‌های عالی‌تر (جنس، تیره و...) جدید، اشغال مناطق سازگاری نوین (یعنی موجودات آب‌زی دوزیست یا خاک‌زی شوند، یا سازواره‌های زمین‌زی هوازی شوند و...) و در این رابطه معمولاً کسب نوآوری‌های تکاملی مثل بال‌ها در میان پرنندگان، سازگاری چهارپایان با زندگی روی زمین یا خون‌گرم شدن پرنندگان و پستانداران. این گروه دوم پدیده‌های تکاملی را *کلان تکامل* می‌نامند.

---

1. Macroevolution      2. microevolution

کلان تکامل رشته‌ی مستقلی در دانش تکامل است. دیرین‌شناسان و آرایه‌شناسان<sup>۱</sup> نخستین کسانی بودند که موجبات پیشرفت فکری ما را در این رشته فراهم آورده‌اند. اما در این سال‌های اخیر این زیست‌شناسی مولکولی بوده که مهم‌ترین نقش را در بالا بردن دانش ما نسبت به تغییرات کلان تکامل ایفا کرده است، و در عین حال پیشرفت شگفتی را در دانش تکامل برای ما میسر ساخته است.

دانشمندان از زمان داروین تا به امروز، درباره‌ی این که آیا کلان تکامل همان‌گونه که داروین و پیروانش اعلام کرده‌اند، ادامه‌ی بی‌وقفه‌ی تُخرد تکامل است، یا آن‌طور که مخالفین ادعا می‌کنند، کاملاً جدا از تُخرد تکامل بوده و می‌باید آن را با نظریه‌ی دیگری توضیح داد، به مباحثات شدیدی پرداخته‌اند. طبق نظر مخالفین گسست آشکاری میان پدیده‌های مربوط به سطح گونه و فرآگردهای مربوط به سطح تاکسون‌های عالی‌تر وجود دارد.

چرا این بحث‌ها تا به امروز پایان نیافته‌اند؟ دلیل آن را پیش از هر چیز باید در این جا دید که میان نظریه و مشاهدات عینی تناقض شگرفی وجود دارد. طبق نظریه‌ی داروینیستی تکامل پدیده‌ای است ناشی از جمعیت، یعنی آن تدریجی و پیوسته جریان می‌یابد. در نتیجه، این نظریه نه تنها باید در مورد تُخرد تکامل صادق باشد، بلکه همچنین درباره‌ی کلان تکامل و مرحله‌ی گذار بین این دو نیز مصداق داشته باشد. اما متأسفانه این گونه به نظر می‌رسد که گویی مشاهدات چیزی خلاف آن را نشان می‌دهند. در هر جایی که به جهان عینی جانداران بنگریم، چه در سطح عالی تاکسون‌ها، چه در سطح تک تک گونه‌ها، موارد فراوانی از گسست‌ها را مشاهده می‌کنیم. از این رو است که امروز در میان تاکسون‌های موجود نهنگ‌ها و پستانداران خاک‌زی (یا زمین‌زی) هیچ سازواره‌ای بینایی وجود ندارد،

---

1. systematicer

ایضاً همین‌طور است بین خزندگان و پزندگان و از سوی دیگر بین خزندگان و پستانداران نیز هیچ اشکال بینابینی نیست. تمامی سی شاخه‌ی جانوری توسط گسست‌های بزرگ از یکدیگر جدا هستند. همچنین میان گیاهان گلدار (نهان‌دانه‌گان) و نزدیک‌ترین خویشاوندان‌شان فاصله‌ی آشکاری دیده می‌شود. چنین گسست‌هایی در میان اکتشافات سنگواره‌ای بیش‌تر توجه انسان را به خود جلب می‌کنند. معمولاً گونه‌های جدید کاملاً ناگهانی هویدا می‌شوند، بدون آن‌که توسط گونه‌های واسطه‌ها با پیش‌گونه‌های خود پیوند داشته باشند. در واقع موارد اندکی را می‌توان یافت که در طی آن‌ها تباری از گونه‌ها به تدریج و بدون گسست تکامل یافته باشند.

چگونه این تناقض آشکار را می‌توان توضیح داد؟ در نگاه نخست این‌طور به نظر می‌رسد که هیچ روشی وجود ندارد تا پدیده‌های کلان تکامل را از طریق نظریه‌های مربوط به خُردتکامل بتوان توضیح داد. با وجود این آیا چنین امکانی وجود ندارد تا فرآیندهای خُردتکامل را به عرصه‌ی کلان تکامل نیز تسری بخشید؟ به علاوه آیا نمی‌توان ثابت کرد که نظریه‌ها و قوانین کلان تکامل کاملاً با نتایج تحقیقات مربوط به خُردتکامل هماهنگ هستند؟

بسیاری از تکامل‌پژوهان، به‌ویژه بی. رنش<sup>۱</sup> و جی. جی. سیمپسون، در چارچوب سنتز نظریه‌ی تکاملی نشان دادند که امکان چنین توضیحی وجود دارد. آن‌ها موفق شدند درباره‌ی کلان تکامل جمع‌بندی داروینیستی را طرح و تدوین کنند، بدون آن‌که مجبور به تحلیل تغییرات مربوط به تکرار ژن<sup>۲</sup>‌ها باشند. این رویکرد با تعریف تکامل به‌مثابه تغییر در سازگاری و تنوع، و نه به‌مثابه تغییر در تکرار ژن‌ها، که پیش‌نهادی ساده‌سازان است، سازگاری دارد. خلاصه این که داروینیست‌ها برای

1. B. Rensch      2. Genhäufigkeiten = gene frequencies

اثبات این‌که میان کلان‌تکامل و خردتکامل مرحله‌ی گذار دائم و بی‌گسستی وجود دارد، می‌باید نشان دهند که «گونه‌های به‌ظاهر متفاوت جانداران چیزی نیستند مگر محصول نهایی رشته‌ی بی‌گسست جمعیت‌هایی که تکامل یافته‌اند.

### تکامل به مثابه‌ی فرایند تدریجی

باید به این امر اهمیت دهیم و روی آن تأکید کنیم که همه‌ی فراگردهای کلان‌تکامل درون جمعیت‌ها و در ژنوتیپ‌های افراد وابسته به آن جمعیت‌ها روی می‌دهند، در عین حال آن‌ها فرایندهای خردتکامل نیز هستند. همیشه زمانی که تغییر تکاملی را در درون جمعیت‌های زنده مورد پژوهش قرار می‌دهیم، شاهد چنین تغییر و تحولات تدریجی می‌شویم. یک مثال خوب برای توضیح این مطلب باکتری‌های مقاوم در برابر آنتی‌بیوتیک‌ها هستند. هنگامی که در دهه‌ی چهل سده‌ی بیستم پنی‌سیلین کشف و وارد بازار شد، در برابر بسیاری از باکتری‌ها تأثیر شگفت‌آوری از خود نشان داد. برحسب مثال هرگونه ابتلا به استریتوکوک‌ها<sup>۱</sup> یا اسپیروکت‌ها<sup>۲</sup>، فوراً درمان می‌شدند، اما باکتری‌ها از نظر ژنتیکی تغییرپذیرند، و در نتیجه آسیب‌پذیرترین آن‌ها در برابر آنتی‌بیوتیک هلاک می‌شدند. منتها برخی از آن‌ها بر اثر جهش در مجموعه‌ی ژن‌هاشان در برابر پنی‌سیلین مقاوم شدند و به همین دلیل بیش‌تر دوام آوردند، حتی بعضی موارد تا پس از پایان دوره‌ی درمان نیز بقا می‌یافتند. به این ترتیب تعداد گونه‌های باکتری‌های مقاوم در میان جمعیت انسانی فزونی گرفتند. در عین حال جهش‌های جدیدی انجام گرفت که به مقاومت‌های بیش‌تری منجر شدند. این انتخاب غیرعمد باکتری‌های مقاوم‌شونده، به‌رغم تجویز بالای پنی‌سیلین و طولانی‌تر کردن دوره‌ی درمان، دوام یافت. سرانجام چند شاخه‌ی کاملاً

1. streptococci      2. spirochetes

مقاوم در برابر آنتی‌بیوتیک به وجود آمدند. یعنی در نتیجه‌ی تکامل تدریجی، هریک از این باکتری‌ها، از یک نوع کاملاً آسیب‌پذیر در برابر آنتی‌بیوتیک، به گونه‌های کاملاً مقاوم تبدیل شدند. در مجلات ویژه‌ی پزشکی و کشاورزی درباره‌ی حشرات مقاوم در برابر سموم دفع آفات، بی‌اغراق از صدها مورد مشابه گزارش شده است.

به هر سو که بنگریم، در همه‌جا شاهد چنین تکامل تدریجی خواهیم بود. سرگذشت جانوران و گیاهان اهلی به‌نوبه‌ی خود بازگوکننده‌ی بخشی از تاریخ تکامل تدریجی است، که البته در این مورد انتخاب مصنوعی عامل ایجاد آن‌ها بوده است. به‌علاوه در دوران اخیر چینه‌های آکنده از فسیل کشف شده‌اند، که در آن‌ها رشته‌ای از سنگواره‌ها مشاهده شده‌اند، که می‌توان تغییرات تدریجی را از طریق آن‌ها نیز به‌اثبات رساند.

از این‌ها هم متقاعدکننده‌تر پژوهش‌های گونه‌زایی جغرافیایی است (فصل نهم را نگاه کنید)؛ در جریان آن‌ها به‌خوبی می‌توان پی‌گیری کرد که چگونه انواع متمایز از یکدیگر، در اثر فرایندی که در جمعیت‌ها جریان داشته‌اند، از هم فاصله‌ی بیش‌تری گرفته‌اند. حتی تکامل تدریجی جنس‌ها را به کمک مدارک و اسناد فراوانی می‌توان به اثبات رساند. تمامی این‌ها با نظریه‌ی داروینیستی کاملاً هماهنگ هستند. اما باز هم ناگزیر این پرسش مطرح می‌شود: چرا تغییرات تدریجی به‌طور کامل در مدارک و یافته‌های سنگواره‌ای بازتاب پیدا نمی‌کند؟

خود داروین پاسخی به آن داد، و بعدها نیز معلوم شد که درست بوده است. او توضیح داد، این شکاف‌های ظاهری در مدارک سنگواره‌ای از یک سو به علت تبدیل به فسیل نشدن سازواره‌های سابق است و از سوی دیگر نابود شدن آن بخش تبدیل به سنگواره شده‌ی آن‌ها است، و سرانجام به دلیل تاکنون یافت نشدن سنگواره‌های موجود در دل خاک می‌باشد. داروین می‌گفت که سنگواره‌های موجود یافته‌های اتفاقی بسیار ناکاملی از اشکال حیاتی و سازواره‌های سابق هستند، و این ناکاملی دلیلی

است بر آن که چرا تکاملی که در واقعیت پیوسته است، این چنین ناپیوسته به نظر می‌رسد. تمامی نتایج پژوهش‌های جدید نتیجه‌گیری داروین را تأیید می‌کنند. البته مشکلات در اثر دو فرض اعلام نشده، که هر دو هم نادرست بودند، بزرگ‌تر شد.

### اشتقاق و جوانه‌زدن

نخستین فرض مدعی است: تکامل عبارت است از اشتقاق در تبارهای تکاملی، که بعداً با سرعت یکسانی در دو جهت دورشونده از هم تکامل می‌یابند. اما هم مشاهدات و هم نظریه‌ی تکامل از طریق گونه‌زایی نشان دادند که این فرض اشتباه است (سطور زیر را ملاحظه کنید). ولی باید اعتراف کرد: یک چنین اشتقاقی در اثر گونه‌زایی دو بوم در تبارهای تکاملی جانداران واقعاً روی می‌دهد. متتها در موارد بسیاری بر اثر گونه‌زایی پیرامونی تبار تازه‌ای از سازواره‌ی اولیه جوانه می‌زند، و منطقی‌سازی سازگاری جدیدی را به اشغال خود درمی‌آورد، که بعداً در آن تکامل سریعی را طی می‌کند، در حالی که تبار اصلی در محیط سابق خود باقی می‌ماند و همچنان سرعت ناچیز تغییرات خود را حفظ می‌کند. برحسب مثال فرض کنیم آن تبار تکاملی که به پرنندگان انجامیده است، از یکی از تبارهای آرکتوزاوریان اشتقاق یافته است.

این تبار جدید پرنندگان به علت زندگی در هوا زیر فشار شدید گزینش قرار گرفته، و به سرعت خود را دگرگون کرده است، در حالی که برعکس، تبار اصلی آرکتوزاوریان به احتمال با تغییرات بسیار کم‌تری به حال خود باقی مانده است. در همه‌ی یافته‌های سنگواره‌ای از تمامی تاکسون‌های مهم این امر هویدا است که تکامل غالباً طبق چنین قانونی جریان یافته است، اما در بحث‌های نظری معمولاً این واقعیت نادیده گرفته می‌شود. این دگرگونی سریع در تبار اشتقاق یافته، در مقایسه با دگرگونی آرام تبار اصلی بی‌تردید در مکشوفه‌های سنگواره‌ای به شکل گسسته‌ها بازتاب

پیدا می‌کند. اما باید این واقعیت را تأکید کرد که اکثر تبارهای تکاملی نه از طریق انشقاق (یا اشتقاق)، بلکه از طریق جوانه‌زدن به وجود آمده‌اند، شگفتا که فقط شمار اندکی از دیرین‌شناسان این پدیده را به حساب آورده‌اند. و جوانه‌زدن معمولاً از طریق گونه‌زایی پیرامونی انجام می‌گیرد. همچنین گونه‌زایی هم‌بوم نیز به همین شکل صورت می‌پذیرد.

اشتباه دوم، که معمولاً پژوهندگان کلان تکامل دچار آن می‌شوند، تصویری است که گمان می‌کند: تکامل منحصرأً فرآگرادی خطی در بعد زمان است. اگر ترتیب و توالی سنگواره‌ها گسست آشکاری از خود نشان دهند، آن‌گاه آن را یا یک تکامل جهشی یا یک افزایش شدید سرعت تکامل می‌پندارند. هیچ یک از این دو فرض با نظریه‌ای که از طریق سنتز تحقیق تکاملی تدوین شده است جور در نمی‌آیند، و همچنین اسناد معتبر نیز به سود آن‌ها گواهی نمی‌دهند. بنابراین چگونه می‌توان تناقضات گوناگون را توضیح داد؟ علت چنین گسست‌هایی چه می‌تواند باشد؟

### گسست یا شکاف

مدت‌های مدید، به دلیل عدم تمایز بین دو معنی واژه‌ی «گسست»، شناخت بهتر تکامل ممکن نبود. می‌بایستی میان گسست فنتیک<sup>۱</sup> و گسست آرایه‌شناختی تفاوت قائل می‌شدند. گسست فنتیک عبارت است از تفاوت آشکار بین وابستگان به یک گُشن‌گروه. یعنی اگر در میان یک گُشن‌گروه از پستانداران، یک گروه دارای دو دندان آسیا و گروه دیگر دارای سه دندان آسیا باشد، یا اگر در میان یک گُشن‌گروه از پرندگان یک گروه دارای ۱۲ پر در ناحیه‌ی دم و گروه دیگر ۱۴ پر باشد، این یک گسست فنتیک است. اما اگر تفاوت‌های مشابهی دوگونه یادو تاکسون را از هم جدا سازد، آن را باید گسست آرایه‌شناختی نامید. هرگونه تفاوت

1. phenetic discontinuity

مشهود بین دو تاکسون، جدا از این که در چه سطحی از رده بندی باشد، یک گسست آرایه شناختی به شمار می آید.

متأسفانه بعضی از تکامل پژوهان گرفتار تفکر تیپ شناختی، به نتیجه گیری غلطی رسیدند، آن هم بدین معنی که یک گسست فتیک در یک گام (یعنی یک ضرب) به گسست آرایه شناختی می انجامد. در واقعیت یک گسست فتیک جدید فقط دگرگونی و جوراجوری را در درون یک گشن گروه بیش تر می کند؛ که آن موجب چندریختی می شود، ولی پیش از آن که یک گسست فتیک به یک گسست میان دو تاکسون تبدیل شود، به یک فرایند طولانی انتخاب نیازمند است. اما کی و کجا یک چنین دگرگونی و چندسانی افراد در یک گشن گروه یا در درون شماری از جمعیت های محلی به تفاوت و جدایی میان تاکسون ها می انجامد؟

### تکامل از طریق گونه زایی

به این پرسش به یاری تحقیقات گونه زایی در میان سازواره های موجود پاسخ داده اند. در جریان این پژوهش ها آشکار شد که تاکسون نوع در فرایند تکامل خود نه تنها یک بعد زمانی را طی می کند، بلکه دارای طول و عرض جغرافیایی نیز هست. یعنی تاکسون هم از نظر زمانی و هم از لحاظ مکانی به شدت محدود است. به سخن دیگر، گویا که پیرامون گونه را شکاف هایی احاطه کرده اند. باین همه یک گذار دائم از نوع اصلی، که گذار از آن پدید آمده است، به نوع دختر، که گذار آن را پدید آورده است، جریان دارد. به علاوه اکثر گونه های جانوری تنها از یک جمعیت کم و بیش گسترده تشکیل نمی شوند، بلکه آن ها حقیقتاً چندمونه هستند، یعنی آن ها متشکل از چندین جمعیت محلی هستند، که بسیاری از جمعیت ها به ویژه در پیرامون منطقه ی انتشار نوع خود از یکدیگر جدا و منزوی شده اند. آگاهی از این جریان به تدوین نظریه ی تکامل از طریق گونه زایی انجامید (که در اثری از راقم همین سطور زیر نام تکامل از طریق گونه زایی



در سال ۱۹۵۴ بازتاب یافته است): جمعیت‌های پایه‌گذار منزوی شده که بیرون از منطقه‌ی انتشارِ نوع خویش، مستقر شده‌اند، ممکن است بازپیوست ژنتیکی نسبتاً شدیدی را به خود ببینند. این فراگرد می‌تواند همراه با درون‌زادگیری که در پی دارد در درون جمعیت نوپا به آن‌جا بینجامد که ژنوتیپ‌های غیرعادی جدید و یک حالت پایدار اپیستاتیکی تازه‌ای به وجود آید. از قرار معلوم جمعیت‌های بزرگ البته از این نظر آشکارا بی‌تحرک‌ترند: آن‌ها نسبت به جمعیت‌های کوچک‌تر و از نظر ژنتیکی فقیر، کم‌تر می‌توانند به اثرات برهم‌کنش‌های اپیستاتیک بی‌اعتنا باشند. چنین جمعیت‌های کوچکی ندرتاً دچار محدودیت می‌شوند، و می‌توانند شدیدتر از جمعیت اصلی خود اشتقاق پیدا کنند. این پدیده طی آزمایشات انجام شده بر روی جمعیت‌های کوچک و بزرگ مگس سرکه به اثبات رسیده‌اند (نمودار ۴-۶ را نگاه کنید). هم‌زمان جمعیت پایه‌گذار به علت ویژگی‌های محیطی‌اش شدیداً زیر فشار گزینش تازه‌ای قرار می‌گیرد. به همین علت چنین جمعیتی می‌تواند سریعاً به گونه‌ی جدیدی تبدیل شود (فصل نهم را ملاحظه کنید). گیاه‌شناسان متعددی مستقل از هم به این نظریه دست یافته‌اند (گران ۱۹۶۳). البته احتمال آن بسیار ضعیف است تا یک چنین جمعیت منزوی، که در اثر گونه‌زایی پیرابوم به گونه‌ی جدیدی تبدیل شده، در سنگواره‌ها کشف شود. یعنی با این‌که در جریان چنین تکاملی در نتیجه‌ی گونه‌زایی یک گذار پیوسته و بی‌گسست میان جمعیت‌ها انجام می‌گیرد، اما همین فرایند در واقع تدریجی و پیوسته در شکل سنگواره بسیار نادر کشف می‌شوند، وجود این کشف‌های نادر نیز همچون جهش به نظر می‌رسند و پاره‌ای از کاشفین هم متأسفانه آن‌ها را به مثابه‌ی جهش تعریف می‌کنند. این چنین مواردی آشکارا تفسیرها و تعبیرات اشتباه‌آمیزی است، زیرا تکامل در اثر گونه‌زایی در هر مرحله‌اش یک فراگرد تدریجی در درون جمعیت‌ها است.

گولد و الراج<sup>۱</sup> نخستین تکامل‌پژوهانی بودند که این فراگرد را با عنوان «تکامل ناشی از تعادل قطع شده» تعریف کردند. آن‌ها نشان دادند که یک چنین گونه‌ی جدیدی، اگر بقا یابد و خود را به یک مأوای دیگری یا منطقه‌ی سازگاری تازه‌ای تطبیق دهد، بعد از آن ممکن است هزاران سال یا حتی میلیون‌ها سال بدون تغییر باقی بماند. یک چنین ایستش<sup>۲</sup> گونه‌های پرجمعیت و بسیار انتشاریافته در میان مکشوفه‌های سنگواره‌ای زیاد دیده می‌شود.

### تکامل از طریق گونه‌زایی از چه اهمیتی برخوردار است؟

نظریه‌ی تکامل از طریق گونه‌زایی نه بر اساس تفرکات و تعمق‌های نظری، بلکه تنها و تنها برپایه‌ی مشاهدات واقعی استوار است. من شمار زیادی از جمعیت‌های منزوی وابسته به یک نوع پرنده را مورد تحقیق قرار داده و دریافتم که دورافتاده‌ترین جمعیت‌ها، که در نتیجه‌ی فرایندهای ناشی از مهاجرت و اسکان‌یابی جدا از جمعیت اصلی به وجود آمده بودند، معمولاً تفاوت‌ها و جدایی‌های شدیدی نسبت به جمعیت اصلی از خود نشان می‌دهند. این مشاهدات من از جانب اچ. ال. کارسون<sup>۳</sup>، کی. وی. کینشیرو<sup>۴</sup> و ای. آر. تمپلتون<sup>۵</sup> که بر روی گونه‌های مگس‌سرکه در جزایر هاوایی تحقیق کرده و مشاهدات یکسانی را شاهد بودند، مورد تأیید قرار گرفتند. طبق تحقیقات آن‌ها استقرار در جزیره‌ی دیگر یا کوهستان دیگر واقع در همان جزیره می‌تواند به جدایی یا تمایز ریخت‌شناختی شدید گونه‌ی جدید بینجامد، و حتی در میان مگس‌های سرکه به یک جنس با یک فنوتیپ با ثبات منتهی گردیده است.

اما اکثر این جمعیت‌های منزوی پیرامونی یا تفاوت بسیار ناچیزی با جمعیت اصلی دارند، یا اصلاً از آن تمیز داده نمی‌شوند. این جمعیت‌های

1. Elredge      2. stasis      3. H. L. Carson      4. K. V. Kaneschiro  
5. A. R. Templeton

منزوی معمولاً عمر کوتاهی دارند، زیرا دیر یا زود یا نابود می‌شوند، یا دوباره به نوع اصلی، که از آن جدا شده بودند، می‌پیوندند. اما اگر در میان یک نوع به یک جمعیت اشتقاق یافته برخورد کنیم، آن همیشه همچون گروهی که از جمعیت اصلی بسیار دورافتاده و کاملاً منزوی شده رفتار خواهد کرد. چنین فرآگرد تکامل از طریق گونه‌زایی را به نام «تکامل ناشی از جدایی جغرافیایی» می‌نامند. این فرآشد می‌تواند همچنین در جمعیت موقتاً به شدت منزوی یا بازمانده نیز عمل کند.

گونه‌ی جدید برای این‌که بتواند زنده بماند، باید با گونه‌های پرجمعیت و متنوع رقابت کند. تحقیقات انجام گرفته در نواحی پراکنش گونه‌هایی که در جزایر مالزی و پولینزی منزوی بودند، نشان می‌دهند که آن‌ها نتوانسته بودند به مناطق گونه‌هایی که در بخش باختری انتشار یافته بودند، وارد شوند. بنابراین برای این‌که چنین جمعیت‌های پایه‌گذاری در رقابت با گونه‌های اصلی و انواع خواهر خود موفق باشند، ناگزیرند نخست جمعیت و تنوع خود را افزایش دهند. یک چنین تکاملی در میان بازماندگان (یعنی جمعیت‌های برجامانده) در دوران عقب‌نشینی یخبندان‌ها - دوران پلیستوسن - میسر شده است: اگر شرایط محیطی دگرگون شوند، آن‌ها می‌توانند مناطق پراکنش خود را دوباره گسترش دهند.

### سرعت تغییرات تکاملی

برحسب مثال فرایندهای فیزیکی، واکنش‌های شیمیایی یا فروپاشی خودانگیخته‌ی اتم‌های پرتوزا (رادیواکتیو)، معمولاً با سرعت ثابت روی می‌دهند. اما اگر بخواهیم بدانیم که تغییرات فرآگردهای تکامل (یا تغییرات در تکامل) با چه سرعتی روی می‌دهند، با چیزی کاملاً خلاف آن‌ها روبه‌رو خواهیم شد. به‌ویژه جی. جی. سیمپسون و بی. رنش آشکارا نشان دادند که سرعت‌های تکاملی می‌توانند چقدر متنوع و متفاوت باشند.

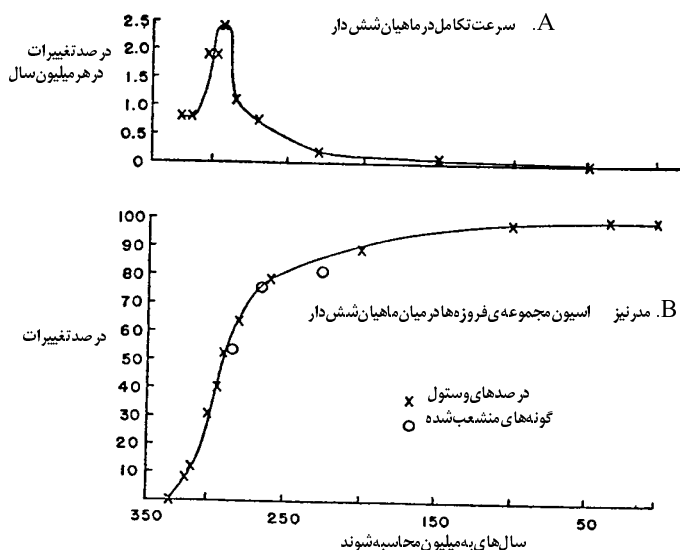
در فصل نهم از سرعت‌های متفاوت گونه‌زایی سخن گفتیم. همچنین سرعت دگرگونی‌های ساده‌ی تکاملی در خط تباری شجره‌نسب جانداران نیز به همان اندازه متفاوت است. یک نمونه از اشکال افراطی در این زمینه سنگواره‌های زنده هستند یعنی انواع جانوران و گیاهانی که بیش از ۱۰۰ میلیون سال بدون تغییر چشمگیر زیسته‌اند. از جمله‌ی آن‌ها عبارتند از: خرچنگ نعلی<sup>۱</sup>، میگوی پریان<sup>۲</sup> و بازوپایان<sup>۳</sup>. در میان گیاهان نیز چندین جنس کشف کرده‌اند که میلیون‌ها سال تقریباً به یک شکل باقی مانده‌اند: درخت گینکو<sup>۴</sup> (که به دوران ژوراسیک مربوط می‌شود)، کاج آراوکاریا<sup>۵</sup> (احتمالاً به دوران تریاسه بازمی‌گردد)، گیاهان دم‌اسبی<sup>۶</sup> و سیکاس‌ها<sup>۷</sup>.

یک چنین ایستش کامل در تبار تکاملی که بیش از میلیون‌ها سال گاهاً صدها میلیون سال- دوام می‌آورد، ظاهراً بسیار معماگونه به نظر می‌رسد. چگونه می‌توان آن را توضیح داد؟ همه‌ی گونه‌هایی که با این فسیل‌های زنده در ۱۰۰ یا ۲۰۰ میلیون سال قبل- هم‌دوره بودند، یا تغییرات بسیار زیادی کرده‌اند، یا از میان رفته‌اند.

چرا یک گونه می‌تواند کماکان بدون تغییر فنوتیپ خود را نشو و نما دهد؟ بعضی از وراثت‌شناسان گمان می‌کردند که به یاری «انتخاب هنجارساز» که همه‌ی انحرافات از ژنوتیپ مطلوب را نابود می‌سازد- پاسخ این پرسش را یافته‌اند. اما انتخاب هنجارساز در تبارهای تکاملی نیز، که با سرعت به تکامل ادامه می‌دهند، دست اندر کار است. برای توضیح این‌که چرا ژنوتیپ اساسی فسیل‌های زنده و دیگر تبارهای تکاملی با تکامل بسیار آرام خود باز هم موفق شده‌اند، به اطلاعاتی درباره‌ی تکوین جنین نیازمندیم که پیش از این آن را در اختیار نداشتیم. نه تنها گونه‌ها و جنس‌ها، بلکه تاکسون‌های عالی‌تر (تیره‌ها و رده‌ها

1. horseshoe crab      2. Fairy shrimp      3. Iamshell  
4. ginkgo (Ginkgo bilba)      5. araucaria      6. horsetail      7. cycas

و... نیز با سرعت‌های گوناگون تکامل می‌یابند. مثلاً دیرین‌شناسان توانسته‌اند اثبات کنند، که پستانداران بسیار سریع‌تر از نرم‌تنان دوکپه‌ای (صدف‌ها) تکامل می‌یابند. بعضاً ممکن است این تفاوت از جعل ناآگاهانه‌ی آرایه‌شناسان ناشی شده باشد یعنی پیامد روش آرایه‌شناختی. صدف‌های نرم‌تنان در مقایسه با اسکلت پستانداران خصوصیات آرایه‌شناختی قابل استفاده‌ی بسیار ناچیزی دارند، به همین دلیل بوده که رده‌بندی تاکسون‌ها در میان صدف‌ها تاکنون انجام نشده است. نتیجه‌ی طبیعی چنین برداشتی این می‌تواند باشد که صدف‌ها



تصویر ۱۰-۱: نمودارهای بالا نشان می‌دهند چگونه و با چه سرعتی ماهی‌های شش‌دار خصوصیات ویژه‌ی خود را پس از پیدایش، کسب کرده‌اند. (A) کسب خصوصیات تازه در هر یک میلیون سال. (B) سرعت نزدیک شدن به شکل نهایی ماهی‌های شش‌دار در هر یک میلیون سال. بخش بزرگ شکل‌گیری جدید بدن هر یک از تاکسون‌ها طی نخستین ۲۰ درصد عمرشان انجام می‌گیرد. منبع: جورج سیمپسون (۱۹۵۳).

«تکامل نیافته‌اند!» اما حتی در تبار تکاملی جانوران، که با سرعت زیاد تکامل می‌یابند، نیز تغییر در هریک میلیون سال معمولاً بسیار اندک است. اما عکس این حالت یعنی تغییر تکاملی بسیار سریع، برای همه‌ی ما آشنا است. مقاوم شدن میکرب‌ها نسبت به آنتی‌بیوتیک‌ها و مقاوم شدن آفات کشاورزی در برابر سموم دفع آفات از جمله‌ی آن موارد هستند. وضع مشابهی، به احتمال بسیار بالا برای انسان‌های ساکن مناطق مالاریا صادق است: در این سرزمین‌ها احتمالاً در کم‌تر از ۱۰۰ نسل جمعیت انسانی ژن مولد گلبول‌های قرمز داسی‌شکل و ژن سازنده‌ی گلبول‌های قرمز را در خود انباشته‌اند، که یک مقاومت نسبی علیه این انگل را به آن‌ها اعطا می‌کند.

یک تبار تکاملی ممکن است هم مراحل کند و هم مراحل سریع تغییرات را تجربه کند. این پدیده را در تکامل ماهی‌های شش‌دار بسیار آشکار می‌توان دید (وستول<sup>۱</sup> ۱۹۴۹). در میان این رده‌ی ماهیان در طی ۷۵ میلیون سال یک دگرگونی اساسی روی می‌دهد، و سپس در ۲۵۰ میلیون سال بعدی عملاً هیچ تغییر مهم دیگری انجام نمی‌گیرد (تصویر ۱-۱۰ را نگاه کنید). یک چنین تفاوت چشمگیری در سرعت دگرگونی‌های تکاملی عملاً در میان تاکسون‌های جوان و متکامل‌تر امری معمول است. خفاشان طی دو سه میلیون سال از پیش‌گونه‌های جانوران شبه حشره‌خوار تکامل یافته‌اند، و برعکس، در ۴۰ میلیون سال بعدی ساختمان بدنی آن‌ها اساساً تغییری پیدا نکرده است. نهنک‌ها نیز اگر زمان را در مقیاس زمین‌شناختی آن در نظر بگیریم— بسیار سریع پدید آمده‌اند، و بعد از آن عملاً ساختار کالبدشناختی آن‌ها یک ایستش را شاهد بوده است. در همه‌ی این موارد تبار تکاملی به یک منطقه‌ی جدید سازگاری وارد شده، و آن‌جا زیر فشار شدید گزینش قرار داشته، تا این‌که

---

1. Westoll

با محیط تازه‌ی خود به بهترین شکل سازگار شده است. به مجرد رسیدن به این سازگاری، سرعت تغییرات به شدت کاهش یافته است. بعضی از دانشمندان این کاهش سرعت تکامل را نادیده گرفته‌اند، و در نتیجه تحلیل‌های آن‌ها به نتایج خطایی انجامیده‌اند.

### سرعت تکامل را چگونه می‌سنجند؟

مدت‌های مدیدی روشن نبود که حیات از چه زمانی روی کره‌ی خاکی ما پدید آمده است، و همچنین درباره‌ی این‌که کی و چه موقع اوکاریوت‌ها، مهره‌داران یا حشرات به وجود آمده‌اند نیز آگاهی‌های بسیار نادرستی داشتیم. امروزه دانشمندان شمار زیادی از این تاریخ‌ها را با دقت بسیار بالایی مشخص کرده‌اند. قدیمی‌ترین بقایای سنگواره‌ای (باکتری‌ها) ۳/۵ میلیارد سال قدمت دارند، دوران کامبرین ۵۴۴ میلیون سال پیش آغاز شده است و قدیمی‌ترین سنگواره‌های استرالیوپیتیکوس‌ها ۴/۴ میلیون سال قبل ایجاد شده‌اند. چگونه توانسته‌اند به این ارقام دست یابند؟

زمین‌شناسی مهم‌ترین اطلاعات را در این باره در اختیار ما قرار می‌دهد. بسیاری از چینه‌های زمین‌شناختی، به‌ویژه لایه‌های آتشفشانی مرکب از خاکسترهای آتشفشان‌ها یا سنگ‌های گدازه‌ها، دارای مواد معدنی پرتوزا هستند، که سن آن‌ها را به کمک فروپاشی اتم‌های شان می‌توان تعیین کرد (به کادر ۱-۲ نگاه کنید). امروزه برای رسیدن به این هدف روش‌های گوناگونی را ابداع کرده‌اند، و جدیدترین آن‌ها نتایج بسیار دقیقی را در اختیار می‌گذارند.

امروزه می‌توان با روش کاملاً دیگری استنتاج کرد که آخرین نیای مشترک دو گونه‌ی موجود در چه تاریخی می‌زیسته است: برای این کار از ساعت مولکولی استفاده می‌کنند (به کادر ۱-۱۰ نگاه کنید). شالوده‌ی این روش براساس مشاهداتی استوار است که می‌گوید: همه‌ی ژن‌ها (مولکول‌ها) با سرعت نسبتاً همسانی دگرگون می‌شوند و دو تبار تکاملی

مشتق از یک نیای مشترک به مرور زمان از هم بیش تر متمایز می شوند. اگر از نیای مشترک سنگواره‌ای کشف شود، و سن آن با روش زمین‌شناختی تعیین گردد، سپس می توان سرعت میانگین تغییرات مولکولی را به کمک ساعت مولکولی دقیقاً مشخص کرد. این روش تنها زمانی قابل اطمینان خواهد بود که تغییرات در مولکول‌ها با سرعت ثابتی جریان یافته باشد. اما متأسفانه در سرعت ساعت مولکولی هرگونه بی‌نظمی ممکن است روی دهد، تا جایی که باید مواد گوناگونی مورد آزمایش قرار گیرند تا نتیجه‌ی قابل اطمینانی به دست آید. معمولاً ژن‌های غیرکُدی (یا کدگذاری نشده) نسبت به ژن‌هایی که دستخوش تغییرات ناشی از انتخاب طبیعی می شوند مرجح هستند. این مشکلات هنگامی که بخواهیم زمان پیدایش تاکسون‌های عالی تر (تیره‌ها و رده‌ها و...) پستانداران و پرندگان را محاسبه کنیم، بسیار آشکار می شوند. معمولاً قدیمی ترین سنگواره‌ها به دوره‌ی زمانی ۵۰ تا ۷۰ میلیون سال قبل مربوط می شوند؛ سنگواره‌های قدیم تر از این دوره‌ی زمانی وجود ندارد، گرچه از دوره‌ی زمانی پیدایش حیات آثار و بقایای بسیار عالی سنگواره‌ای در اختیار داریم. اما طبق نتایج آزمایشات زیست‌شناسی مولکولی این تاکسون‌ها باید در آغاز دوران کرتاسه بیش از ۱۰۰ میلیون سال قبل—ایجاد شده باشند. آیا سرعت ساعت مولکولی تغییر کرده است؟

### تکامل خنثی

دانش ژنتیک مولکولی کشف کرده است که جهش‌های فراوانی انجام می‌گیرند، بدون آن‌که آلل‌های پدید آمده توسط آن‌ها بتوانند تغییری در شایستگی فنوتیپ ایجاد کنند (کیمورا<sup>۱</sup> ۱۹۸۳). چنین جهش‌هایی را تکامل خنثی می‌نامند، از سوی دیگر پژوهندگانی نیز هستند که آن را

1. Kimura



تکامل غیرداروینستی می‌خوانند. هر دو این نامگذاری‌ها گمراه‌کننده‌اند. تکامل، شایستگی افراد و جمعیت‌ها را تحت تأثیر قرار می‌دهد، و نه ژن‌های تنها را. به سخن دیگر شایستگی افراد و جمعیت‌ها هستند که تکامل می‌یابند، و نه ژن‌ها. وقتی انتخاب طبیعی ژنوتیپی را ترجیح داده باشد، اگر آن ژنوتیپ چند آلل کاملاً خنثی را نیز با خود همراه کند، این‌ها روی فرایند تکامل هیچ تأثیری نخواهند داشت. اما کیمورا حق دارد که می‌گوید: بخش بزرگی از دگرگونی‌های مولکولی در ژنوتیپ به جهش‌های خنثی مربوط می‌شوند. از آن‌جا که آن‌ها روی فنوتیپ مؤثر نیستند، در نتیجه در برابر انتخاب طبیعی مصون می‌مانند.

بر اساس فرضیه‌ی ساعت مولکولی تغییرات تکاملی در همه‌ی تبارهای تکاملی تقریباً با سرعت یکسانی طی می‌شود. اما در واقعیت یک سرعت «کلی» برای همه‌ی مولکول‌ها و تبارهای تکاملی وجود ندارد. بلکه هر مولکولی، اعم از دی.ان.ای یا پروتئین، با سرعت خاص خود تغییر می‌یابد اگر اکثر جهش‌ها در تأثیر گزینش خودشان خنثی یا تقریباً خنثی باشند و اگر این سرعت جهش در درازمدت تغییر نکرده باشد، باید سرعت تکاملی یک مولکول نیز ثابت بماند، به‌گونه‌ای که سن (یا قدمت) تبار تکاملی را بشود تخمین زد. اما چگونه توانستند اثبات کنند که در واقعیت سرعت تکاملی در پاره‌ای از تبارهای تکاملی، به دلایل گوناگون، تندتر از دیگر تبارها طی می‌شود (مثلاً درباره‌ی جوندگان و پرمات‌ها این امر صادق است). اگر از چنین محدودیت‌ها یا محدودیت‌های مشابهی صرف‌نظر کنیم، می‌توانیم مولکول‌هایی که با سرعت یکنواخت دگرگون می‌شوند را به‌مثابه‌ی «ساعت» به‌کار گرفت و زمان انشعاب «تبار تکاملی» مربوط به دو گونه را محاسبه کرد. در نتیجه سن آخرین نیای مشترک آن‌ها را از آن استنتاج کرد.

برای این‌که بتوانیم با این روش از ساعت مولکولی استفاده کنیم، باید «سرعت ضربات» آن را مدرج‌سازی کنیم. برای این کار وسایل متعددی وجود دارد، مثلاً مکشوفات سنگواره‌ای (در این جریان باید توجه داشت که نخستین سنگواره‌ی کشف شده ساز چینه‌های متأخرتر و زمین‌شناختی- همواره کم سن‌ترین سنگواره‌ی مربوط به تبار خود می‌باشد). با فرایندهای خاص تکنونیک صفحه‌ای، مثلاً اگر ژن هومولوگ A از دو نوع تکرار شده باشد و اگر از سرعت تکاملی این دو ژن به دلیل مدرج‌سازی سابق مطلع باشیم (مثلاً ۲٪ در هر یک میلیون سال باشد)، می‌توانیم به کمک سهم درصد متفاوت در دی.ان.ای سن آخرین نیای مشترک را حساب کنیم. در این مثال اگر بین ژن Aی موجود در دی.ان.ای دو گونه‌ی ۱ و ۲٪ اختلاف وجود داشته باشد، آخرین نیای مشترک آن‌ها را در زمان ۲/۵ میلیون سال قبل تخمین می‌زنند یعنی تبار تکاملی آن‌ها به این مقدار زمان نیاز داشته‌اند تا خود را بتوانند تغییر دهند. سبزی هر ۲٪ یک میلیون سال- برای این‌که بتوانند به این ۱۰٪ اختلاف برسند.

کادر ۱-۱۰: تعیین سن (یا قدمت) سنگواره‌ها و... به کمک ساعت مولکولی

## تغییر و نابودی گونه‌ها

در پژوهش‌های دیرین‌شناسی با نهایت شگفتی شاهد دگرگونی پیوسته‌ی جهان جانداران هستیم، زیواگان از یک مرحله‌ی زمین‌شناختی به مرحله‌ی بعدی به‌طور دائم دگرگون می‌شود. گونه‌های جدیدی پدیدار شده و به زیواگان اضافه می‌شوند و قدیمی‌ها به دلیل انقراض، ناپدید می‌شوند. این انقراض گونه‌ها همیشه با سرعت یکنواختی طی نمی‌شود، با این‌همه معمولاً در هر دوره‌ی زمانی دلخواه تنها شمار اندکی از گونه‌ها منقرض می‌شوند. این انقراض دائم<sup>۱</sup> از زمان پیدایش حیات بر روی زمین تاکنون پیوسته جریان داشته است (نیتکی<sup>۲</sup> ۱۹۸۴). علت آن این است که هر ژنوتیپی برای تغییر خود دارای توانایی تغییر محدودی است، و این محدودیت می‌تواند در تغییرات شرایط محیطی معینی به‌ویژه هنگامی که ناگهانی روی دهد، نابودکننده باشد. از این‌رو مثلاً اگر اوضاع جوی به ناگهان تغییر کند و یا به‌طور ناگهانی رقیب جدیدی، یا دشمن طبیعی و یا میکروبی در منطقه پیدا شود، در ژنوتیپ جهش‌های لازم با همان سرعت برای سازگار شدن با شرایط نوین روی نمی‌دهند. هر جمعیتی که برای جبران نابودی افرادش که در اثر عوامل طبیعی روی می‌دهند، بچه‌های کافی به‌دنيا نیاورد، نابود می‌شود. همان‌گونه که داروین به‌درستی تأکید می‌کرد، هیچ سازواره‌ای کامل نیست؛ باید هر سازواره‌ای همان قدر خوب باشد که بتواند با موفقیت از عهده‌ی رقابت با رقیبان معاصر خودش برآید. اگر وضعیت وخیمی پدیدار گردد، در آن حالت وقت کافی در اختیار نخواهد بود، تا این‌که ساختار ژنتیکی را متناسب با آن وضعیت دگرگون کنند؛ پیامد قطعی آن نابودی است. این فرایند انقراض پی‌درپی گونه‌های منفرد، تقریباً در همه‌ی موارد از علل بیولوژیک ناشی شده‌اند. به‌علاوه معمولاً مشاهده می‌کنیم که هر چقدر

1. Hintergrundaussterben = Background extinction      2. Nitecki

جمعیت یک گونه کم تر باشد، راحت تر نابود می شود. اما هرازگاهی نیز دیده شده که جمعیت های کوچک در برابر انقراض ایستادگی موفق از خود نشان داده اند.

انقراض واقعی را نباید با شبه انقراض اشتباه کرد. گاهی در دیرین شناسی مرتکب این خطا می شوند، و این اصطلاح را به فرایندی اطلاق می کنند که طی آن از یک گونه نوع جدیدی تکامل می یابد، تا جایی که دیرین شناسان حتی به آن گونه نام جدیدی هم می دهند. به این دلیل سپس نام قدیم از فهرست گونه های جانداران زدوده می شود. در میان گروه های زیست شناختی، که نامشان را تغییر داده اند، به هیچ وجه انقراضی صورت نگرفته، بلکه تنها ناپدید شدن ظاهری آنها به تغییر نامشان انجامیده است.

در پاره ای موارد تغییر چشمگیری در محیط خارجی نقشی ایفا نکرده و هیچ تأثیری نگذاشته است، و با این همه وضع بخش بزرگی از سازواره ها رو به وخامت نهاده، تا این که سرانجام به کلی نابود شده اند. در نتیجه احتمالاً جهان به کام تریلوبیت ها بوده است. دیرین شناسان احتمال می دهند، با توجه به فقدان پاسخ بهتر: این جانوران در رقابت با نرم تنان بزرگ تر صدف دار و قوی تر به انقراض کشانده شده اند. البته این نظریه به نظر منطقی می آید، ولی مدارکی که بخواهند به سود آن گواهی دهند، فعلاً بسیار ناکافی هستند. در این میان برخی از اربابان اندیشه دگرگونی آب و هوایی را عامل انقراض تریلوبیت ها می دانند.

### رقابت

اغلب در طبیعت منابع مورد نیاز برای یک جمعیت فقط به مقدار محدود وجود دارد. در چنین وضعی افراد این جمعیت با یکدیگر به رقابت برمی خیزند (رقابت درون گونه ای). این رقابت بخشی از مبارزه برای بقا است. این مبارزه از دو بخش ترکیب می شود: (۱) یا منابع مصرف شده و

تمام می‌شود، ۲) یا رقبا به‌طور دوجانبه به هم آسیب رسانده و یکدیگر را محدود می‌کنند. به‌علاوه در مقالات و مجلات اکولوژیکی مثال‌های فراوانی درباره‌ی رقابت میان افراد گونه‌های مختلف توصیف شده‌اند. در آن‌ها همیشه موضوع رقابت‌ها بین گونه‌های مشابه نیست. مثلاً حتی مورچگان با جوندگان کوچک نیز در صحراهای جنوب باختری آمریکا بر سر گردآوری دانه‌ی غلات با هم رقابت می‌کنند. اگر رقابت بین دو گونه بسیار شدید باشد، یکی از آن دو به‌طور قطع نابود می‌شود. در چنین مواردی اصل طرد رقیب<sup>۱</sup> صادق است: بر پایه‌ی این اصل دو یا چند گونه‌ی در حال رقابت، اگر از منابع یکسانی تغذیه کنند، نمی‌توانند در دراز مدت در کنار هم هم‌زیستی کنند. البته تفاوت‌ها ممکن است ناچیز باشند. در این مجلات و مقالات راجع به مواردی گزارش شده که در آن‌ها دو گونه‌ی رقیب هم‌عصر هیچ تفاوتی در استفاده از منابع با هم نداشته‌اند. اما یک چنین چیزی واقعاً بسیار نادر است. معمولاً رقابت مهم‌ترین بخش فشارگزینش است، که افراد یک جمعیت در معرض آن قرار دارند و توسط آن گزیده می‌شوند. رقابت میان دو گونه بر سر منابع محدود غالباً دلیل اصلی انقراض یکی از آن‌ها است.

### انقراض یا نابودی دسته‌جمعی

انقراض دسته‌جمعی تقریباً پدیده‌ای و رای نابودی معمولی گونه‌های منفرد است، که طی آن بخش بزرگی از زیواگان در زمان کوتاهی – اگر زمان را در مقیاس زمین‌شناختی آن در نظر بگیریم – نابود می‌شوند (نیتکی ۱۹۸۴). انقراض گروهی علت طبیعی دارد. شناخته شده‌ترین آن‌ها رویداد پایان دوران کرتاسه است که به نابودی دایناسورها و بسیاری از جانوران خاک‌زی و آبی آن دوران انجامید. مدت‌های مدید علت‌های این انقراض‌های ناگهانی و شدید ناشناخته بودند؛ اما امروزه به‌دنبال پیشنهاد والتر آلوارز<sup>۲</sup>، فیزیک‌دان

1. Konkurrenzschlussprinzip=Competitiveexclusion principle

2. Walter Alvarez

آمریکایی، که می‌گوید یک سنگ آسمانی ۶۵ میلیون سال قبل به زمین اصابت کرده است، تکامل‌پژوهان به بهترین نحوی مسئله را توضیح می‌دهند. امروزه حتی گودال عظیم به‌جا مانده از آن اصابت را در شبه‌جزیره‌ی یوکاتان<sup>۱</sup> واقع در آمریکای مرکزی (جنوب مکزیک) کشف کرده‌اند. گردوغبار عظیم ناشی از این اصابت دگرگونی سترگی در درجه‌ی حرارت و وخامت شرایط محیطی زمین را به‌دنبال داشته، به‌گونه‌ای که بخش بزرگی از سازواره‌های موجود در آن زمان نابود شده‌اند. از گروه خزندگان البته دایناسورها منقرض شدند، اما گونه‌های دیگر این گروه، مثلاً لاک‌پشت‌ها، سوسمارها، مارمولک‌ها و مارها به بقای خود ادامه دادند. همچنین برخی از پستانداران کوچک، احتمالاً شب‌گرد، از فاجعه جان‌به‌در بردند و بعداً در دوران‌های پالئوسین و ائوسین شاهد تکثیر و افزایش شمار انواع خود شدند؛ در طی این فرایند طولانی همه‌ی راسته‌ها و بسیاری از تیره‌های پستانداران امروزی پدید آمدند. گونه‌های اندکی از پرندگان نجات‌یافته از آن فاجعه‌ی دوران کرتاسه، از قرار معلوم در ۲۰ میلیون سال نخست دوران سوم زمین‌شناسی شکوفایی و افزایش انواع مشابهی را شاهد شدند.

رویدادهای انقراض	تاریخ (سال × ۱۰)	(%) تیره	(%) جنس	(%) گونه
ائوسن پسین (یا علیا)	۳۵/۴	-	۱۵	۳۵+/-۸
پایان دوران کرتاسه	۶۵/۰	۱۶	۴۷	۷۶+/-۵
آغاز دوران کرتاسه‌ی	۹۰/۴	-	۲۶	۲۵+/-۷
پسین				
پایان دوران ژوراسیک	۱۴۵/۶	-	۲۱	۴۵+/-۷/۵
آغاز دوران ژوراسیک	۱۸۷/۰	-	۲۶	۵۳+/-۷
پایان دوران تریاسه	۲۰۸/۰	۲۲	۵۳	۸۰+/-۴
پایان دوره‌ی پرمیان	۲۴۵/۰	۵۱	۸۲	۹۵+/-۲
دوران دونین پسین	۳۶۷/۰	۲۲	۵۷	۸۳+/-۴
(علیا)				
پایان دوران	۴۳۹/۰	۲۶	۶۰	۸۵+/-۳
اوردووشین				

جدول ۱۰-۱: انقراض دسته‌جمعی.

این کوهی آبی‌رنگ ما از آغاز پیدایش حیات انقراض‌های گروهی بسیاری را به خود دیده است؛ این پدیده را انقراض‌هایی که پس از پدیداری جانوران (پریاخترگان<sup>۱</sup>) به‌وقوع پیوسته‌اند، به بهترین وجهی به اثبات می‌رسانند (جدول ۱۰-۱ را نگاه کنید). شدیدترین انقراض گروهی که ابعاد آن حتی فاجعه‌بارتر از توصیف آلورس بوده، در پایان دوره پرمیان روی داده است، و طبق تخمین‌های دانشمندان به ناپودی ۹۵ درصد از سازواره‌های آن دوران انجامید. آن در اثر اصابت سنگ آسمانی به زمین ایجاد نشده بود، بلکه در نتیجه‌ی تغییر شرایط جوی یا دگرگونی در ترکیب شیمیایی اتمسفر، پدید آمده بود. افزون بر این در سه دوره بعدی، یعنی در دوران‌های تریاسه، دُونین و اُردووسین<sup>۲</sup>، سه انقراض دسته‌جمعی دیگر روی داده است، که در جریان آن‌ها ۷۶ الی ۸۵ درصد از جانداران زمان خود را نابود کرده‌اند، حتی امروزه نیز ما در یک دوران انقراض گروهی به‌سر می‌بریم؛ اما این بار علت آن ناپودی فضای حیاتی جانداران و آلودگی زیست‌بوم است، که انسان‌ها عامل آن‌ها هستند.

انقراض‌های کوچک شامل گروه‌های منفرد جانداران می‌شوند. طی یک دوره‌ی بی‌باران در پلیوسن (تقریباً ۶ میلیون سال قبل) در شمال آمریکا گیاهان کم‌استقامت C3 را گونه‌ی با استقامت‌تر C4، که سیلیکای (دی اکسید سیلیسیم SiO<sub>2</sub>) موجود در آن سه برابر بود، به‌طور گسترده‌ای به انقراض کشاندند. در نتیجه همه‌ی انواع اسبان علف‌خوار به‌استثنای یک گونه که دندان‌های بلندی داشتند، از میان رفتند.

در مرحله‌ای از دوران پلئستوسن، ۱۰۰۰۰ سال پیش، به علت یک وخامت اوضاع جوی بخش بزرگی از پستانداران تنومند در همه‌ی قاره‌ها، از جمله استرالیا نابود شدند، این رویداد در عین حال با ظهور انسان‌های شکارگر نیز توأم شده بود. به احتمال قوی هر دو عامل در این ناپودی

1. metaza      2. ordovician

گسترده‌ی پستانداران سهیم بوده‌اند. نقش انسان‌ها در نابودی حیوانات در بسیاری از جزایر (مثل هاوایی، زلاندنو، ماداگاسکار و...) به خوبی قابل اثبات است.

بدیهی است که انتخاب طبیعی نمی‌تواند از نابودی گروهی حیوانات جلوگیری کند. به احتمال بسیار بالا جان به‌در بردن آن‌هم در تعداد زیاد- از یک چنین رویدادهای انقراض دسته‌جمعی بیش‌تر به اتفاق بستگی دارد. برای مثال چه‌کسی می‌توانست در آغاز دوران کرتاسه پیش‌بینی کند که دایناسورها در دورانی که آن‌ها موفق‌ترین گروه مهره‌دارانی بودند که زیست‌گاه‌های گوناگونی را در تصرف خود داشتند- ۶۰ میلیون سال بعد در اثر اصابت یک سنگ آسمانی و پیامدهای ناشی از آن به‌کلی نابود خواهند شد؟ همچنین بودند گروه‌های دیگری که سابقاً غلبه داشتند، اما در پایان دوران کرتاسه منقرض شدند، از جمله بسیاری از ساکنین دریاها، مثل ناتیلوئیدها<sup>۱</sup> و آمونیت‌ها<sup>۲</sup>، که هر دو آن‌ها قبلاً بسیار موفق بوده‌اند. آن‌ها همچنین با فشار زیاد انتخاب طبیعی نیز موفق به تولید ژنوتیپ‌هایی نشدند که بتوانند بقای‌شان را تضمین کنند.

انقراض دائم و انقراض دسته‌جمعی از جنبه‌های بسیاری پدیده‌های اساساً متفاوتی هستند. در انقراض دائم عمدتاً علل زیست‌شناختی و انتخاب نقش تعیین‌کننده را ایفا می‌کنند. اما در انقراض گروهی عوامل فیزیکی نقش تعیین‌کننده را عهده‌دار هستند. در جریان انقراض دائم گونه‌ها تک‌تک به نابودی کشانده می‌شوند، اما در جریان انقراض گروهی تاکسون‌های عالی‌تر به‌طور دسته‌جمعی نابود می‌شوند. البته بعضی از تاکسون‌های عالی‌تر نسبت به پاره‌ی دیگر در برابر رویدادهای انقراض گروهی آسیب‌پذیرترند. اگر این انقراض‌ها از نظر آماری مورد تحلیل قرار گیرند، نباید هر دو آن‌ها را یکی دانست.

1. nautiloid      2. amonit

### مراحل گذار سترگ

اگرچه کلان تکامل به تدریج جریان می‌یابد، منتها نوانگیزی‌های بسیاری جزو مشخصه‌های اصلی آن به‌شمار می‌آیند، که براساس نظر برخی از تکامل‌پژوهان این نوانگیزی‌ها مراحل تعیین‌کننده‌ای را در ادامه‌ی تکامل جانداران مجسم می‌کنند. این فرایند کلان تکامل از زمان مراحل تخمینی‌گذار، که پیدایش حیات و تکوین پروکاریوت‌ها را دربر می‌گیرد، آغاز می‌شود. تکامل حیات، از پروکاریوت‌ها گرفته تا انواع جانوران و گیاهان، عبارت است از: تاریخ تعداد بی‌شماری از چنین مراحل انتقالی. از جمله افزایش یوباکتری‌ها (دارای یک هسته‌ی سلولی با غشا، کروموزوم‌ها، میتوز، میوز، و دارای جنسیت)، وجود هم‌زیستی اندامک‌های سلولی، پیدایش پرسلولی‌ها، گاسترولاسیون، چندپاری<sup>۱</sup>، اندام‌های اختصاصی، بهبود یافتن اندام‌های سوهشی، تکامل بخشیدن به سیستم عصبی، رسیدن جانوران به مرحله‌ی حفاظت از توله‌ها و جوجه‌ها و فرزندان خود، دست یافتن برخی از جانوران به انتقال دستاوردهای فرهنگی خود به نسل‌های بعدی پدیدیده‌ای که در میان میمون‌های انسان‌نما می‌بینیم. تقریباً همه‌ی این مراحل ظاهراً به سازگاری بهتر تبار تکاملی کمک می‌کنند، که طی آن فرایندهای سازگاری آن‌ها ظاهر می‌شوند (اقتباس از مینارد اسمیت و ساتمری<sup>۲</sup> ۱۹۹۵).

### منشأ نوانگیزی‌های تکاملی

برخی از منتقدان داروین بی‌پرده اعتراف می‌کنند که یک اندام یا یک ساختار ممکن است در اثر کاربرد و عدم کاربرد یا در نتیجه‌ی انتخاب طبیعی بهبود پیدا کند، اما باز هم این پرسش را مطرح می‌کنند که چگونه چنین فرایندهایی می‌توانند به ساختار نوینی تبدیل شوند؟ برای مثال آن‌ها

1. segmentation

2. Szathmary



می‌پرسند: «چگونه می‌توان شکل‌گیری بال پرنندگان را به کمک انتخاب طبیعی توضیح داد؟» در واقع مقصودشان این است که یک بال کوچک برای پرواز مناسب نیست، در نتیجه هیچ مزیتی برای انتخاب طبیعی عرضه نخواهد کرد. و حال آن‌که انتخاب طبیعی پس از این‌که یک اندام به‌طور کامل شکل گرفته باشد، تازه می‌تواند مؤثر واقع شود. ولی این ادعا در واقعیت تنها نیمی از حقیقت را بیان می‌کند، زیرا یک اندام می‌تواند در اثر یک تغییر رفتار نقش مضاعفی را به‌عهده بگیرد، و این تغییر رفتار بعداً ممکن است ساختار را چنان دگرگون کند که در جریان تکامل چیز جدیدی شود. نوگرایی تکاملی و نوزایی اندام‌ها یا ساختارهای جدید ممکن است به دو شیوه کسب شود: ۱) از طریق تقویت یک کارکرد. ۲) از طریق نقبل یک نقش کاملاً جدید (مایر ۱۹۶۰).

**تقویت کارکرد.** در جریان تکامل تدریجی معمولی اغلب تاکسون‌های عالی‌تر نسبت به پیش‌گونه‌های خود تنها از نظر کمی تفاوت پیدا می‌کنند. آن‌ها شاید به لحاظ هیكل بزرگ‌تر شده‌اند، یا شاید سریع‌تر می‌توانند حرکت کنند، احتمالاً رنگ‌آمیزی‌شان اسرارآمیزتر شده است، یا در نمایاندن دیگر خصوصیات پیش‌گونه‌های خود متمایز شوند. اما سازواره‌های حاصل از تغییرات تدریجی تکاملی معمولاً آن‌قدر با نیاکان اولیه‌ی خود تفاوت پیدا می‌کنند، که به نظر می‌رسد گویا یک جهش بزرگ صورت گرفته است. بهترین مثال اندام‌های جلوی پستانداران هستند که البته برای راه رفتن سازگار شده‌اند، ولی در نزد موش کور و دیگر پستانداران سوراخ‌زی (یا نقب‌زن) برای کندن زمین بسیار مناسب هستند؛ در میان گونه‌هایی که بالای درختان زندگی می‌کنند مثل میمون‌ها— برای گرفتن شاخه‌ها و بالا رفتن از درختان بسیار سازگارند، در میان پستانداران دریایی برای پارو زدن و شنا کردن و سرانجام در نزد خفاشان تبدیل به بال شده‌اند. در همه‌ی موارد مزبور به‌استثنای مورد آخر، تغییرات تنها در عرصه‌ی پیشرفت کمی یک اندام صورت گرفته

است. این حالت را تکامل پژوهان تقویت کارکرد می‌نامند. شاید جالب‌ترین نمونه را تکامل چشم به نمایش می‌گذارد. این‌که چگونه یک چنین اندام کاملی توانسته به تدریج تکامل یابد، برای داروین همچون معما بود. پاسخ آن معما را از طریق پژوهش‌های کالبدشناسی مقایسه‌ای سازواره‌های گوناگون به دست آوردند. ساده‌ترین و ابتدایی‌ترین مرحله از این مراحل تکاملی لکه‌های حساس به نور روی پوست جانوران اولیه اپی‌درمی‌ها هستند، که پس از طی فرایند طولانی تکامل به چشم انجامیده‌اند. آن‌ها از همان آغاز یک مزیت انتخابی عرضه می‌کنند، و تغییر اندام بعدی فنوتیپ، که به بهبود کارکرد لکه‌های حساس به نور انجامیده است، توسط انتخاب طبیعی حمایت شده است. یک چنین دگرش اندامی، برای مثال، عبارت‌اند از: ۱) انباشت رنگدانه‌ها گرد این لکه، ۲) ضخیم شدن لکه‌ی حساس، ۳) تکامل بخشیدن به یک عدسی ۴) ساخت عضلاتی که بتوانند چشم را حرکت دهند، ۵) و سرانجام تولید ساختارهای کمکی دیگر؛ اما بدیهی است که از همه‌ی آن‌ها مهم‌تر ایجاد بافت عصبی حساس به نور مثل شبکیه بوده است.

اندام‌های شبه‌چشم حساس به نور، در جهان جانوران دست‌کم چهل مرتبه مستقل از هم تکامل یافته‌اند، و در نزد حیوانات وابسته به تاکسون‌های گوناگون نیز از تمام مراحل تکامل چشم از ساده‌ترین لکه‌های حساس به نور گرفته تا چشم‌های بسیار پیچیده‌ی مهره‌داران، پابرسران و حشرات را می‌توان یافت (به تصویر ۱۰-۲ نگاه کنید). در بین این اندام‌ها و ساختارها همچنین مراحل بینابینی وجود دارند، و در نتیجه نادرستی این ادعا که «ناممکن است که اندام پیچیده‌ای چون چشم تدریجی تکامل یافته باشد» ثابت می‌شود (سالوینی-پلیو<sup>۱</sup> و مایر ۱۹۹۷).

اغلب اندام‌های حساس به نور بی‌مهرگان فاقد آن‌کمالی هستند که اندام

1. Salvini-Plawo

چشم در میان مهره‌داران، پابرسران و حشرات از آن بر خوردارند، با وجود این پیدایش و تکامل بعدی آن‌ها توسط انتخاب طبیعی حمایت شده است. تا زمانی که یک گونه برتر باشد، آن ترجیح داده می‌شود، که در طی این فرایند ترجیح، مزیت‌های کوچک متعددی یکدیگر را به‌طور متقابل تقویت می‌کنند.

هر فردی نسبت به سایر اعضای جمعیت خود دارای تفاوت‌های کوچک بسیاری شاید صدها است. گاهی این احساس به انسان دست می‌دهد که این تفاوت‌ها بسیار کوچک‌تر از آن هستند که انتخاب طبیعی بتواند آن‌ها را ترجیح داده و بگزیند. اما در جریان چنین قضاوتی فراموش می‌کنیم که این مزیت‌های بسیار کوچک هنگامی که روی هم انباشته می‌شوند تأثیر سترگی از خود به جا می‌گذارند. چنین مزیت‌های کوچک در جریان نسل‌ها روی هم انباشته می‌شوند و در نتیجه در تکامل نقش دائماً بزرگ‌تری را ایفا می‌کنند. مثلاً تنها انباشت رنگدانه‌های کوچک و لکه‌های حساس در برابر نور شاید هنوز یک هدف جالب برای انتخاب طبیعی نباشد، اما آن‌ها با هم همراه با بسیاری از مزیت‌های کوچک دیگر فنوتیپ شانس بقا را بهبود می‌بخشند.

ایجاد چشم‌ها در ۴۰ شاخه‌ی شجره‌ی تکاملی همواره مثالی برای تکامل مستقل و هم‌گرا به حساب می‌آید. اما ما در این میان آگاهی یافته‌ایم که نتایج تحقیقات زیست‌شناسی مولکولی این دیدگاه را کاملاً مورد تأیید قرار نمی‌دهد. اخیراً ژن‌های تنظیم‌کننده‌ی بنیادی به نام Pax 6 کشف شد که آشکارا در همه‌ی شاخه‌های شجره‌نسب جانوران هدایت تکامل چشم‌ها را به عهده دارند (به فصل پنجم نگاه کنید). ولی همان ژن در تاکسون‌هایی که گونه‌های انواع مربوط به آن‌ها اصلاً اندامی شبیه چشم ندارند، نیز وجود دارند. ژن Pax 6 یک ژن تنظیم‌کننده‌ی بنیادی است که احتمالاً در سیستم اعصاب و وظایف دیگری را هم انجام می‌دهد. به کمک زیست‌شناسی مولکولی شمار زیادی ژن‌های تنظیم‌کننده‌ی بنیادی دیگر

را نیز کشف کرده‌اند، که بعضی از آن‌ها به دوران پیش از اشتقاق شاخه‌های بزرگ جانوری مربوط می‌شوند. وقتی که بقای یک سازواره بر اثر کسب یک اندام جدید یا یک خصیصه‌ی دیگر مورد حمایت قرار می‌گیرد، انتخاب طبیعی از همه‌ی مولکول‌های موجود در ژنوتیپ آن استفاده می‌کند.

پیدایش چشم در جهان جانداران به هیچ روی یک مورد استثنا نیست، به‌ویژه وقتی که این اندام در نزد گونه‌های مختلف جانوران بارها و بارها مستقل از هم به‌وجود آمده است. پس از این که در میان جانوران یاخته‌های دریافت‌کننده‌ی نور تکامل یافته بودند، در نزد گونه‌های متفاوت دست‌کم سی مرتبه مستقل از هم اندام‌های تولید نور (مثل کرم شب‌تاب) به‌وجود آمدند. در طی این جریان این جانوران از توانایی‌های بالقوه‌ی ژنوتیپ به ارث رسیده از نخستین نیای خود بهره می‌گیرند.

**تغییر کارکرد.** آیا تقویت کارکرد تنها روشی است که از آن طریق اندام جدیدی می‌تواند پدید آید؟ پاسخ به این پرسش «منفی» است! به‌راستی روند دومی هم هست که تأثیر مشابهی دارد، و داروین، آنتون دورن<sup>۱</sup> و ای. ان. سورتسوف<sup>۲</sup> به‌ویژه از آن، این‌گونه یاد کرده‌اند: اندام‌های جدید همچنین از طریق تغییر کارکرد اندام‌های موجود نیز می‌توانند ایجاد شوند. یک چنین تغییری مستلزم آن است که اندام مزبور در عین حال هم کارکرد پیشین و هم نقش نوین خود را هم‌زمان بتواند انجام دهد. مثلاً بال‌های پرندگان اولیه که برای سر خوردن در هوا به کار گرفته می‌شد روزی از روزگاران در زمان‌های کهن به بال‌های پرواز کردن تبدیل شده‌اند. بسیاری از نوگرایی یا نوزایی‌های تکامل را به این صورت می‌شود توضیح داد. باله‌های شنای دولفین‌ها در ابتدا اندام‌های سوهشی (یا آنتن‌های) آن‌ها بوده‌اند، و این کارکرد را هنوز هم انجام می‌دهند، هم‌زمان به عنوان اندام

1. Anton Dohn

2. A. N. Sewertzoff

حرکتی در خدمت شنای آن‌ها نیز قرار دارند. در نزد ماهیان شش‌ها به کیسه‌ی شنا تبدیل شدند، و اندام‌های جلوی بندپایان کارکردهای به‌کلی نوینی را به‌عهده گرفتند. در بسیاری از این موارد درست‌تر آن است که این تغییرات را به‌جای نقش نوین، کارکرد اکولوژیکی نوین بنامیم. ساختاری که قادر به پذیرفتن کارکرد جدید باشد، گفته می‌شود برای چنین تغییری پیش‌سازش<sup>۱</sup> داشته است. این اصطلاح واقعاً یک مفهوم خلص توصیفی است، به‌هیچ‌وجه مستلزم نیروهای غایت‌شناسانه‌ای نیست.

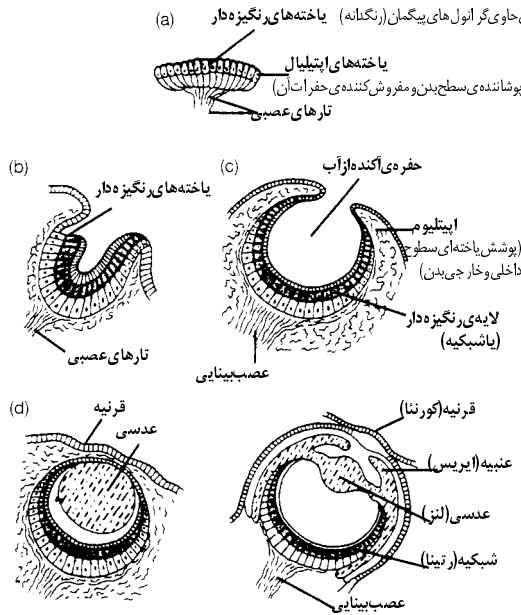
همه‌ی اندام‌ها و ساختارهای خارق‌العاده در تاریخ جانداران از طریق تغییر کارکرد اکولوژیکی به‌وجود آمده‌اند. چنین تغییراتی به‌طرزی عالی نشان می‌دهند که عملکرد تکامل چقدر فرصت‌طلبانه است. همان‌گونه که یاکوب<sup>۲</sup> (۱۹۷۷) به کمک «اصل تعمیر کردن» آشکار ساخت که می‌توان هر ساختار اندام موجود را برای یک هدف نوین به‌کار گرفت.

تغییر کارکرد می‌تواند در گونه‌زایی نیز در برخی موارد نقش ایفا کند. به‌ویژه در حالت گونه‌زایی هم‌بوم، این امکان وجود دارد تا عاملی که از طریق انتخاب جنسی حمایت می‌شود، کارکرد جدید مکانیسم جداسازی رفتاری را به‌عهده گیرد.

هر تغییر نقشی یک جهش به نظر می‌رسد، اما در واقعیت همواره یک تغییر تدریجی جمعیت‌ها است. آن در ابتدا در درون یک جمعیت فقط روی یک فرد تنها تأثیر می‌گذارد؛ آن تغییر، پس از این‌که توسط انتخاب طبیعی مورد حمایت قرار گرفت و به‌تدریج به افراد دیگر و نیز بعداً به جمعیت‌های دیگر سرایت کرد، تازه برای تکامل دارای اهمیت می‌شود. یعنی تکامل در اثر تغییر کارکرد نیز یک فراگرد تدریجی است.

1. Präadaptation = preadaptation

2. Jacob



تصویر ۲-۱۰: مراحل تکامل چشم در میان نرم‌تنان؛ (a) لکه‌ی رنگدانه؛ (b) یک حفره‌ی رنگیزه‌دار ساده؛ (c) کاسه‌ی ساده‌ی چشم صدف آبالون abalone؛ (d) چشم پیچیده و عدسی‌دار حلزون‌های دریایی و آختاپوس‌ها. منبع: فریمن و هرون (۱۹۹۷).

### پراکنش و سازگاری

هر بار که یک نوع زیست‌شناختی توانایی نوینی کسب می‌کند، به تعبیری می‌توان گفت که آن نوع کلیدی برای ورود به مأوا یا منطقه‌ی سازگاری جدیدی را در طبیعت به‌دست آورده است. آن شاخه‌ای از خزندگان که به‌مرور پُر روی پوستشان را پوشاند و بعداً توانایی پرواز پیدا کردند، یک منطقه‌ی سازگاری تازه و گسترده‌ای را به‌تصرف خود درآوردند. در نتیجه به خاطر همین تسخیر یک منطقه‌ی سازگاری جدید بود که امروزه پرنندگان، بالغ بر ۹۸۰۰ گونه هستند، در حالی که پستانداران بیش از ۴۸۰۰ نوع نیستند، و خزندگان نیز از ۷۱۵۰ نوع تجاوز نمی‌کنند. به‌ویژه «حشرات» از

نظر ساختمان بدن بسیار موفق بوده‌اند: آن‌ها میلیون‌ها نوع به جهان جانوران عرضه کرده‌اند. از سوی دیگر، همه‌ی تلاش‌های پرندگان برای تسخیر آب‌ها، با موفقیت محدودی روبه‌رو شده‌اند. تقریباً ۱۵۰ نوع پرنده‌ی آبی‌زی اردک مانند وجود دارد، به‌اضافه‌ی مرغایان شانه‌به‌سر [بیست‌گونه]، آک‌ها [بیست‌ویک‌گونه]، لُن‌ها [چهارگونه]، و پنگوئن‌ها که بهتر از سایر پرندگان آبی‌زی، با زندگی در آب سازگار شده‌اند، تنها ۱۵ نوع هستند؛ یعنی فقط دو درصد از مجموع انواع پرندگان را پرندگان آبی‌زی تشکیل می‌دهند. در میان پستانداران شمار قابل ملاحظه‌ای از گونه‌های موفق، برگ‌خوار شده‌اند، اما در میان پرندگان فقط شمار اندکی از انواع هستند که این زیست‌بوم را تسخیر کرده‌اند، از جمله‌ی آن‌ها هواتزین‌ها هستند که خیلی هم موفق بوده‌اند. و هیچ یک از گونه‌های دوزیستان موفق نشده‌اند تا در آب‌های شور سازگار شوند.

#### تاریخ حیات: تاریخ پراکنش و سازگاری با محیط‌های گوناگون است

وقتی یک تبار تکاملی موفق شود با محیط‌ها و مناطق سازگاری گوناگون خود را تطبیق دهد، این پدیده را پراکنش و سازگاری یا فراسازگاری می‌نامند. آن را به آشکارترین شکل در میان یکان‌های تاکسون‌های بالاتر می‌توان دید. خزندگان در فرایند تکامل تحول یافتند و سوسمارها، لاک‌پشت‌ها، مارمولک‌ها، مارها، ایکتیوسورها، پتروداکتیل‌ها را به‌وجود آوردند، بدون آن‌که ساختار اصلی بدن خود را از دست بدهند. پستانداران نیز از میان خود موش‌ها، میمون‌ها، خفاشان، نهنگان را به جهان زیست‌مند هدیه کردند؛ تکامل پرندگان هم در زیستگاه‌هایشان به بازاها، شاهین‌ها، لک‌لک‌ها، مرغان نغمه‌سرا، شترمرغ‌ها، مرغ‌مگس‌ها، و پنگوئن‌ها انجامید. هریک از این گروه‌ها در طبیعت زیستگاه ویژه‌ی خود را به تصرف خویش در آوردند، بدون آن‌که ساختمان اصلی بدن خود را به‌طور اساسی تغییر داده باشند.

درواقع می‌توان کل افزایش جانداران را به‌مثابه‌ی پراکنش و سازگاری (فراسازگاری) در بُعد زمانی آن در نظر گرفت. از نخستین مولکول‌های همتاساز<sup>۱</sup> گرفته تا ایجاد انواع یاخته‌های غشادار، و همچنین ساخت کروموزوم‌ها و اوکاریوت‌های دارای هسته، و نیز پیدایش نخستین پرسلولی‌ها، موفقیت در تبدیل ارگانسیم‌های خون‌سرد به خون‌گرم و سرانجام تکامل سیستم عصبی بسیار پیچیده، هریک از این مراحل استفاده از منابع محیطی را میسر ساخت یعنی تسخیر منطقه‌ی سازگاری جدیدی را ممکن ساخت.

### تفاوت یا ناهم‌گونی<sup>۲</sup>

تنوع جانداران اشکال گوناگونی دارد. آن می‌تواند، صرفاً از نظر کمی، مانند کلنی‌های بزرگ مورچگان و مورینه‌ها به نمایش درآید و یا در شمار بسیار انواع وابسته به تیره‌ی سوسک‌ها و سوسکچه‌ها، و همچنین در شکل زیست‌توده‌ی پروکاریوت‌ها خود را نشان دهد. اما تنوع جهان زیست‌مند ممکن است در میزان تفاوت‌ها و در تعداد حیرت‌انگیز تیپ‌های متفاوت سازواره‌ها نیز خود را نشان دهد. و درحقیقت تکامل به سرانجام نامنتظره‌ای منجر شده است. اگر افزایش پریاختگان (یعنی جانوران) را در نظر بگیریم، باید انتظار آن را داشته باشیم که آن‌ها اندکی پس از ظهورشان در مکشوفه‌های سنگواره‌ای می‌بایست در یک سری از راسته‌های کاملاً مشابه تشکیل شده باشند، که به تدریج از هم تفاوت بیش‌تری یافته باشند. اما واقعیت‌ها کاملاً خلاف این را نشان می‌دهند! در نخستین سنگواره‌های پریاختگان متعلق به ۵۵۰ میلیون سال پیش (قطعاً بایستی دست‌کم ۲۰۰ میلیون سال قبل از آن دوران به‌وجود آمده باشند، تا در آن زمان به‌شکل کامل خود درآمده باشند) چهار الی هفت شکل

1. replicating=selbstverdoppelnde      2. Unterschiedlichkeit=disparity



عجیب بدن دیده می‌شود، که بلافاصله پس از این مرحله منقرض شده‌اند. همه‌ی شاخه‌های دیگر دوران کامبرین زنده مانده و بقا یافته‌اند، و شگفتا که بعداً تغییری اساسی در ساختمان بدن آن‌ها ایجاد نشده. اگر شاخه‌های جانوری را به‌طور تک‌تک در نظر بگیریم، بازهم با وضع مشابهی روبه‌رو می‌شویم. رده‌های موجود بندپایان با همین ساختمان بدنی در دوران کامبرین حضور داشته‌اند. اما برعکس، در دوران کامبرین شماری هم‌گونه‌های عجیب و غریب از بندپایان وجود داشته‌اند، که امروزه دیگر از آن‌ها خبری نیست. این یافته‌ها موجب شدند تا من هم مانند سایرین بر این نظر باشم که در قیاس با امروز، در دوران کامبرین تنوعی از گونه‌های متفاوت با اشکال متنوع بدن حضور داشته‌اند. مضافاً بر این‌که طی ۵۰۰ میلیون سال بعد از دوران کامبرین، دیگر هیچ شکل بدنی جدیدی پدید نیامده است.

این تنوع فراوان در ساختمان بدن جانوران دوران کامبرین و عدم تغییر اساسی بعدی آن خود معمایی است که پاسخ آن را باید از زیست‌شناسی رشد بگیریم. تکامل در شاخه‌های جانوری موجود توسط ژن‌های Hox و دیگر ژن‌های کنترل‌کننده به‌شدت کانالیزه شده است. شواهدی در دست است دال بر این‌که این سیستم کنترل از زمان کامبرین به بعد بسیار شدیدتر شده است. بنابراین هنگام پیدایش پریاختگان توانایی سیستم کنترل‌کننده برای کانالیزه کردن تکامل هنوز در سطح بسیار ابتدایی بوده است. از قرار معلوم در آن دوران جهش‌های کوچک می‌توانستند ساختارهای کاملاً جدیدی را پدید آورند. این «آزادی در تغییر ساختمان» به‌مرور همراه با تکمیل شدن دستگاه کنترل‌کننده محدود و محدودتر شد تا سرانجام به‌کلی از میان رفت. درست است که امروز صدها میلیون سال بعد از آن، هنوز هم ماهی‌های سیکلید گوناگونی می‌توانند به‌وجود بیایند، منتها دیگر نباید از یاد برد که همه‌ی آن‌ها از جنس سیکلید هستند. این ادعا که امروزه هم در میان حیوانات موجود همان تفاوت‌ها و تنوع در ساختمان بدن مثل

دوران کامبرین وجود دارد، واقعیت ندارد. با وجود این، اگر جدیدترین نتایج تحقیقات زیست‌شناسی مولکولی را در نظر بگیریم، دیگر تضاد بین نوگرایی‌های ایجاد شده در دوران کامبرین و بی‌تغییری مشخصات ساختار بدنی جانوران امروز معمای غیرقابل حلی به نظر نمی‌آید.

### تکامل مشترک<sup>۱</sup>

همواره هنگامی که بین دو سازواری موجود برهم‌کنش دوجانبه به وجود آید سبب‌طور مثال همچون صید و صیاد، انگل و میزبان، گیاهان گلدار و حشرات گرده‌افشان. آن‌ها نسبت به هم به‌طور دوجانبه فشار گزینش اعمال می‌کنند. نتیجه این خواهد شد که آن‌ها مشترکاً تکامل خواهند یافت. برحسب مثال یک جانور صیدشونده مکانیسم فرار بهتری را برای خود فراهم می‌کند، همین امر از سوی دیگر حیوان شکارگر را وادار می‌کند تا توانایی شکار خود را بهبود بخشد. بسیاری از فرایندهای تکاملی در شکل چنین تکامل مشترکی جریان پیدا می‌کنند.

جانورانی که گل‌های گیاهان را گرده‌افشانی می‌کنند، خواه پروانه‌ها یا دیگر حشرات باشند، خواه پرندگان یا خفاشان، با گل‌های میزبان خودشان سازگار شده‌اند، و گل‌ها نیز به‌سهم خود در جریان تکامل چنان تکامل یافته‌اند، که گرده‌افشانی توسط این جانوران به نحو احسن انجام می‌گیرد. داروین در یکی از خیره‌کننده‌ترین پژوهش‌های خود سازگاری اُرکیده‌ها را با پرندگان گرده‌افشان مورد تحقیق قرار داده است. اگر در طبیعت مواردی از هم‌زیستی یا همیاری دیده شود، به‌علت انتخاب طبیعی همواره در معرض چنین تکامل مشترک قرار دارند.

گیاهان با ترشح مواد سمی گوناگون در برابر گیاه‌خواران از خود محافظت می‌کنند، و مثلاً با ترشح آکالوئید، برای بسیاری از گیاه‌خواران

1. Coevolution=Coevolution

ناماکول می‌شوند. گیاه‌خواران نیز به‌نوبه‌ی خود برای رفع این مشکل آنزیمی تولید می‌کنند که این ماده‌ی سمی را تجزیه می‌کند، یعنی سم‌زدایی می‌کند. در پاسخ به این پادزهرسازی، گیاهان از سوی دیگر ترکیبات شیمیایی تازه‌ای برای حفاظت از خود ترشح می‌کنند. گیاه‌خواران نیز مجدداً ناگزیرند آنزیم (پادزهر)های متناسب با آن‌ها را تولید کنند، تا بتوانند در برابر این سموم از خود دفاع کنند. یک چنین تأثیر و تأثر متقابل را «مسابقه‌ی تسلیحاتی تکاملی» می‌نامند، و یک چنین پدیده‌ای را نزد سازواره‌های بی‌شماری می‌توان دید. مثلاً حلزون‌های دریایی در مقابل خرچنگ‌های حلزون‌خوار از طریق تکامل بخشیدن به پوشش (غلاف) سخت خود، که ساختار آن متشکل از مواد گوناگون چنان ساخته می‌شود که خرچنگ مزبور نمی‌تواند آن را درهم بشکند. از سوی دیگر خرچنگ‌ها انبرک‌های بسیار قوی می‌سازند، و موجب آن می‌شود تا حلزون‌ها غلاف مقاوم‌تری را بسازند و قس‌علی‌هذا.

به‌طور قطع برای یک انگل (یا میکرب) بهترین استراتژی تکاملی این نیست که میزبان خود را نابود کند. بلکه برعکس، تکامل انگل‌های کم‌تر خطرناک پاداش خود را می‌گیرند. گاهی حتی یک‌چنین فرایند تکاملی را واقعاً می‌توان مشاهده کرد. مثلاً زمانی که در استرالیا ویروس میکسوماتوسیس را عمده‌آبه‌منظور کنترل جمعیت خرگوش‌ها به آن‌جا وارد کردند. این ویروس‌های خطرناک جانوران میزبان خود را با چنان سرعتی می‌کشتند که دیگر، ویروس‌ها فرصت این را پیدا نمی‌کردند تا سایر خرگوش‌ها را نیز بیمار کنند. نتیجه این شد که ویروس‌های بسیار خطرناک به‌کلی نابود شدند؛ و خرگوش‌هایی که به گونه‌های ضعیف‌تر این ویروس‌ها مبتلا شده بودند، بیش‌تر عمر کردند و به منع سرایت برای دیگر هم‌نوعان خود تبدیل شدند. سرانجام این فرایند تکاملی به بقای بسیار ضعیف ویروس‌ها انجامید، که فقط درصد محدودی از خرگوش‌ها را می‌توانستند بکشند، در حالی که بخش بزرگی از آن‌ها زنده می‌ماندند.

هم‌زمان خرگوش‌های ضعیف و آسیب‌پذیر در برابر این ویروس‌ها نابود می‌شدند و جمعیت‌هایی که در برابر ویروس‌های میکسوماتوسیس به میزان کم‌تری آسیب‌پذیر بودند تکامل پیدا کرده و رشد کردند.

اکثر بیماری‌های واگیردار در اروپای امروز در حالت پایدار مشابهی قرار دارند. مردم اروپا در طول هزاره‌ها در محیطی بودند که در برابر میکرب (پاتوژن)‌های مربوطه مقاوم شده‌اند، به‌گونه‌ای که امروزه میزان مرگ‌ومیر در میانشان به‌طور نسبی پایین است. اما در مورد مردمان غیراروپایی که پس از ۱۴۹۲ برای نخستین بار با اروپاییان در مرادده قرار گرفتند، چیزی غیر از این بوده است. در سراسر دنیا، طبعاً در آمریکا مردمان بومی از طریق سرایت بیماری‌های واگیردار اروپایی به نابودی کشانده شدند، به‌ویژه در اثر آبله. شمار مردمان بومی در زمانی که کلمبوس (همان کریستف کلمب دریاورد مشهور ایتالیایی کاشف آمریکا) برای نخستین بار به باهاما گام نهاد ۶۰ میلیون نفر تخمین زده می‌شود. ۲۰ سال بعد به ۵ میلیون نفر کاهش پیدا می‌کند. این بیماری‌ها برای مردم بومی قاره‌ی آمریکا بسیار کشنده بوده‌اند، زیرا آن‌ها با این‌گونه بیماری‌ها تکامل مشترک نداشته‌اند. بعد از این‌که میکرب‌ها در میان مردمان بومی آمریکا شایع شد، بدن آن مردمان در برابر میکرب‌ها بی‌دفاع بود.

معمولاً انگل‌های داخلی مثل کرم کدو، کرمک‌ها<sup>۱</sup> و کرم سوراخ‌دار<sup>۲</sup> همیشه برای میزبان خاصی تخصص پیدا می‌کنند؛ پس از این‌که به سازواری جدیدی وارد شوند با آن ارگانیسم تکامل مشترکی را ادامه می‌دهند. اگر جانور میزبان به دو گونه اشتقاق یابد، هم‌زمان با فرایند اشتقاق، انگل مربوطه نیز عیناً کار مشابهی را انجام می‌دهد. به همین دلیل در برخی از موارد شجره‌ی تکاملی ترسیم شده برای انگل‌ها موازی با شجره‌ی تکاملی میزبان طی می‌شود. طبعاً استثنائاتی هم وجود دارند،

1. nematode      2. Trematode

زیرا هرازگاهی یک انگل موفق می‌شود به یک حیوان میزبان وابسته به تبار تکاملی کاملاً دیگری نقل مکان کند. این اصل تنها درباره‌ی انگل‌های داخلی معتبر نیست، بلکه همچنین برای انگل‌های خارجی، مانند شپش‌ها، شیشک‌ها، مالوفاک‌ها و کک‌ها نیز صادق است.

### هم‌زیستی

در مباحث مربوط به تکامل به‌اندازه‌ی کافی نظرات و توجهات به اهمیت بالای هم‌زیستی معطوف نمی‌شوند. هم‌زیستی عبارت است از برهم‌کنش میان دو نوع از سازواره‌ها در یک سیستم استوار بر کمک دوجانبه. یک مثالی که بسیار زیاد مطرح می‌شود گل‌سنگ‌ها هستند، ساختاری متشکل از یک قارچ و یک جلبک. ظاهراً هم‌زیستی در میان باکتری‌ها هم‌زیگانه زیست‌گروهی که زیواگان در آنجا تکامل مشترکی را طی می‌کنند. بسیار رایج است؛ به‌طور مثال این امر در مورد باکتری‌های خاک صادق است، که هر کدام از گونه‌های آن‌ها متابولیت‌های گوناگونی را که برای انواع دیگر باکتری‌ها مفید هستند، تولید می‌کنند و از این طریق به همسایگان خود کمک می‌کنند.

همه‌ی حشراتی که از گیاهان و شیرهی گیاهان تغذیه می‌کنند، در یاخته‌های خود هم‌زیست‌های خاص خود را دارند که آنزیم‌های مناسب برای گواردن مواد گیاهی تولید می‌کنند. همچنین در میان حشرات خونخوار غالباً هم‌زی درون یاخته‌هاشان هضم موادی را که جذب کرده‌اند، تسهیل می‌کنند.

مهم‌ترین رویداد در تاریخ حیات روی کره‌ی آبی‌رنگ ما، پیدایش نخستین اوکاریوت‌ها بوده است، که آشکارا با هم‌زیستی میان یک یوباکتری و یک آرچ‌باکتری شروع شد، و بعداً به موجود مرکبی متشکل از هردو نوع باکتری تبدیل شد. در ادامه‌ی رویدادها اوکاریوت‌های جدید باکتری‌های ارغوانی-هم‌زیستای بیش‌تری را جذب کردند، که بعدها

این باکتری‌های ارغوانی به‌نوبه‌ی خود به میتوکندری‌ها تبدیل شدند، و در یاخته‌های گیاهان (سیانوباکتری) جلبک‌های سبز و آبی مهاجر به کلروپلاست تبدیل شدند (مارگولیس ۱۹۸۱؛ مارگولیس و فستر<sup>۱</sup> ۱۹۹۱؛ ساپ<sup>۲</sup> ۱۹۹۴).

### پیشرفت تکاملی

تکامل یعنی دگرگونی جهت‌دار. از زمان پیدایش حیات بر روی کره‌ی آبی‌رنگ ما و افزایش نخستین پروکاریوت‌ها (باکتری‌ها) در ۳/۵ میلیارد سال پیش، جانداران بسیار متنوع‌تر و پیچیده‌تر شده‌اند. یک نهنگ، یک شامپانزه، یک درخت صنوبر غول‌پیکر قطعاً با یک باکتری به‌کلی متفاوت است. چگونه می‌توان این دگرگونی را توصیف کرد؟

در برابر چنین پرسشی غالباً این پاسخ را می‌شنویم، که حیات همواره پیچیده‌تر شده است. حیات را اگر در کل در نظر بگیریم واقعاً این سخن درست است، اما در تک‌تک موارد این قانون صدق نمی‌کند. بسیاری از تبارهای تکاملی یک روند ساده‌شونده را طی می‌کنند - این به‌ویژه در مورد جانوران تخصص‌یافته، مثلاً غارزیان و انگل‌ها بیش‌تر صادق است. با این همه باز هم مدعی هستند تکامل با پیشرفت توأم می‌باشد. آیا مهره‌داران و گیاهان گلدار از جانوران و گیاهان «نازل‌تر» متکامل‌تر نیستند، و آیا واقعاً پیشرفته‌تر از باکتری‌ها نمی‌باشند؟ ما تا همین جا به این مدعا پرداختیم، و ملاحظه کردیم که کاربرد توصیفاتی مانند «عالی‌تر» و «نازل‌تر» چقدر مشکل‌آفرین است. اگر در کل در نظر بگیریم، پروکاریوت‌ها واقعاً همان قدر موفق هستند که اوکاریوت‌ها. اما از سوی دیگر نسل اندر نسل، هر مرحله‌ی تکاملی که سرانجام به جوندگان، نهنگان، علف‌ها و صنوبرهای غول‌پیکر انجامیده است، زیر کنترل انتخاب

طبیعی انجام گرفته است. آیا این امر ناگزیر به آن جا نمی‌انجامد که هر تبار تکاملی نسل اندر نسل همواره بهتر می‌شود؟ پاسخ این است: نه، زیرا اغلب تغییرات تکاملی در اثر ضرورت دیکته شده است، که جانداران از طریق آن‌ها بتوانند از پس تغییرات فیزیکی و بیولوژیکی برآیند. اگر باز هم تکرار زیاد انقراض جانداران و واپس‌گرایی تکامل را در نظر بگیریم، بنابراین ایده‌ی یک پیشرفت تکاملی عمومی مورد تردید قرار می‌گیرد. اما اگر تبارهای تکاملی منفرد را در مقاطع معین تکاملشان در نظر بگیریم، به پاسخ دیگری غیر از نظریه‌ی «پیشرفت تکاملی» نمی‌توان دست یافت. در مورد بسیاری از تبارهای تکاملی سبه‌ویژه در رابطه با افزایش و گسترش آن‌ها - با قطعیت می‌توان از پیشرفت سخن گفت.

### آیا انتخاب طبیعی به پیشرفت و کمال می‌انجامد؟

در سده‌ی هیجدهم عموماً بر این باور بودند که همه‌ی جانداران در شکل کامل خود هستند، آن‌هایی هم که هنوز به کمال نرسیده‌اند، به کمک قوانین حاکم بر جهان سرانجام به اوج کمال دست خواهند یافت. در این باور نه تنها تفکرات الهیات طبیعی (که برپایه‌ی مشاهده‌ی فرایندهای طبیعی استوار است و نه تجلیات ملکوتی) بازتاب یافته بود، بلکه همچنین خوشبینی عصر روشنگری و طرز تفکر غایت‌شناختی، که در آن دوران بسیار رایج بودند نیز، نقش خود را داشتند. مثلاً نظریه‌ی تکامل لامارک به اصل صعود دائم به سوی کمال مبتنی بود. تکامل پژوهان نواندیش همگی امروزه این باور را (که تکامل می‌تواند سرانجام به کمال برسد) مردود می‌شناسند. با وجود این اکثر کارشناسان در این رشته بر این نظرند که از زمان پیدایش حیات بر روی زمین یک روند پیشرفت تکاملی معینی جریان پیدا کرده است. تغییر تدریجی از باکتری‌ها و اوکاریوت‌های تک‌یاخته‌ای تا گیاهان گلدار و جانوران عالی‌تر به کرات به نام تکامل مبتنی بر پیشرفت نامیده شده است. به‌ویژه چنین اصطلاحی در ارتباط با انسان به کار رفته

است: زیرا انسان در پایان فرایند تکامل تباری قرار گرفته است که از خزندگان شروع و به پستانداران اولیه، تا به جفتداران و سرانجام میمون‌های کوچک، میمون‌های انسان‌نما و هومینیدها ختم می‌شود. سابقاً این نظر به‌طور غالب حاکم بود که انسان اشرف مخلوقات است، تمامی آن‌چه که به کمال آن انجامیده است یک فرایند مبتنی بر پیشرفت بوده است.

آیا خود همین زنجیره‌ای که از باکتری‌ها شروع و به انسان ختم می‌شود، واقعاً سندی برای اثبات وجود پیشرفت نیست؟ و اگر پاسخ مثبت است، چگونه این تغییر مبتنی بر پیشرفت را می‌توان توضیح داد؟ در سال‌های اخیر کتاب‌های بسیاری انتشار یافتند که در آن‌ها مسئله‌ی پیشرفت تکاملی به‌طور مشروح مورد بحث قرار گرفته است. درباره‌ی این موضوع اختلاف نظر شدیدی وجود دارد، به‌ویژه به این دلیل که واژه‌ی «پیشرفت» معانی بسیاری دارد. مثلاً طرفداران طرز تفکر غایت‌گرایانه که از این دیدگاه دفاع می‌کنند، مدعی‌اند: پیشرفت از یک انگیزه‌ی درونی یا تلاش برای رسیدن به کمال ناشی می‌شود. داروین چنین رابطه‌ی علت و معلولی را مردود شناخت، و داروینسم نوین نیز آن را رد می‌کند؛ واقعاً هم تاکنون هیچ مکانیسم ژنتیکی یافت نشده تا یک چنین انگیزه‌ی درونی را بتواند هدایت کند. با وجود این می‌شود پیشرفت را کاملاً به‌طور تجربی تعریف کرد؛ دست‌یابی چیزی به موقعیتی بهتر، کاراتر و موفق‌تر از آن‌چه که قبلاً بوده است. واژه‌های «عالی‌تر»، «نازل‌تر» نیز مورد انتقاد قرار گرفتند. واژه‌ی «عالی‌تر» به‌هیچ‌روی معنی ارزش‌گذاری ندارد، بلکه در داروینسم جدید، از نظر زمین‌شناختی، تنها به معنای «جوان‌تر»، یعنی در شجره‌ی تکامل نوعی بالاتر قرار دارد. منتها آیا یک سازواره به این دلیل که در شجره‌ی تکامل نوعی در جای بالاتری قرار گرفته باشد، «بتر» است؟ در پاسخ ادعا می‌کنند که پیشرفت در اثر افزایش پیچیدگی مشخص می‌شود، یعنی از طریق کار بهتر میان اندام‌ها، استفاده‌ی بهتر از منابع



موجود و سازش بهتر با محیط. این ادعا تا اندازه‌ای درست است، اما مجموعه‌ی یک پستاندار یا پرنده تقریباً از مجموعه‌ی نیای قدیمی‌تر از خودش که جزو ماهیان هستند، پیچیده‌تر نیست. و یا این‌که پستانداری وجود دارد که مجموعه‌اش از مجموعه‌ی نیای قدیمی‌تر از خودش که جزو ماهیان هستند، نه‌تنها پیچیده‌تر نیست، بلکه حتی می‌توان گفت ساده‌تر هم شده است.

منتقدین واژه‌ی پیشرفت خاطر نشان می‌سازند که باکتری‌ها از برخی نظرات دست‌کم به‌اندازه‌ی مهره‌داران یا حشرات موفق بوده‌اند بنابراین چرا باید این پرسش مطرح شود که آیا مهره‌داران را در مقایسه با پروکاریوت‌ها باید پیشرفته خواند؟ تعیین این‌که حق با کدام یک از این‌ها است، به‌طور اساسی به این بستگی دارد که چه درکی از واژه‌ی پیشرفت داشته باشیم؟

اگر فرایند تکامل را بخواهیم همان‌طور که هست نگاه کنیم درمی‌یابیم: پاره‌ای از تاکسون‌هایی که در دوران اخیر تکامل یافته‌اند، مکانیسمی از سازگاری در خود تکامل بخشیده‌اند که بقای آن‌ها را خیلی خوب ممکن ساخته است. مثلاً در نتیجه‌ی خون‌گرم شدن بخشی از جانوران نسبت به سازواره‌هایی که خون‌گرم نیستند، در برابر دگرگونی‌های اوضاع آب‌وهوایی بهتر می‌توانند دوام بیاورند. تکامل مغز و نگهداری طولانی مدت از فرزندان، امکان ایجاد فرهنگ و انتقال سنت‌ها را از نسلی به نسل دیگر فراهم می‌سازد (به سطور زیر نگاه کنید). هر کدام از این پیشرفت‌ها نتیجه‌ی انتخاب طبیعی بوده است در برابر آن‌هایی که نتوانستند زنده بمانند و منقرض شدند، آن‌هایی زنده مانده‌اند و ادامه‌ی حیات دادند که مزیتی را دارا بودند. تکامل به معنی توصیفی آن در میان تبارهای تکاملی معینی طبعاً با پیشرفت در ارتباط است. این پیشرفت از همان قماش پیشرفتی است که مثلاً در مورد دو مدل خودرو که یکی قدیمی است و دیگری مدل جدید است، به‌کار می‌رود. خودروسازان

همه‌ساله نوآوری تازه‌ای را به‌کار می‌گیرند که تحت تأثیر فشار گزینش بازار به‌کار گرفته می‌شوند. بسیاری از مدل‌ها همراه با افزوده‌های فناورانه‌ی نوین خود مجدداً از رده خارج می‌شوند؛ آن مدل‌هایی که نوآوری‌شان می‌تواند برای نوآوری‌های بعدی پایه و اساس قرار گیرند می‌توانند ادامه‌ی حیات دهند. این فراگرد پیامدی خواهد داشت، آن این‌که خودروها همه‌ساله از نظر ایمنی، سرعت و اقتصادی-بهبود پیدا می‌کنند. طبعاً خودروهای جدید پیشرفت را نمایندگی می‌کنند. اگر با توجه به چنین توضیحی، مقصود ما این باشد که خودروهای جدید پیشرفته‌تر از خودروهای قدیم هستند، در آن صورت می‌توانیم با استدلال مشابهی همچنین ادعا کنیم که نوع انسان پیشرفته‌تر از اوکاریوت‌ها یا پروکاریوت‌ها هستند. یک چنین برداشتی فقط به این بستگی دارد که واژه‌ی «پیشرفت» را چگونه تعریف کنیم. متنها یک اصل را نباید فراموش کرد که پیشرفت از نظر داروینیسیم به‌هیچ‌وجه غایت‌جویانه و هرگز هدف‌مند نبوده و نیست. برای پیشرفت تکاملی تعاریف گوناگونی تدوین و پیشنهاد شده است. من شخصاً آن تعریفی را ترجیح می‌دهم که تأکید خود را روی سازگاری نهاده است: پیشرفت «گرایش تبارهای تکاملی است که شایستگی منطبق با طرز زندگی‌شان را به‌طور فزاینده‌ای بهبود می‌بخشد، و به این ترتیب شمار خصایص سازگاری را افزایش می‌دهد» (تکامل، ریچارد داوکینز<sup>۱</sup> ۱۹۹۷). تعاریف و توصیفات دیگر در مورد پیشرفت را می‌توانید در اثری از نیتکی (۱۹۸۸) مطالعه کنید.

پذیرش پروکاریوت‌های هم‌زیستا توسط نخستین آغازیان یک عمل مبتنی بر پیشرفت بود که به تنوع بسیار عظیم اوکاریوت‌های موفق انجامید. غالباً دانشمندان از این مراحل یاد می‌کنند: پر سلولی شدن ارگانیسیم‌های اولیه، تکوین و تکامل بخشیدن به اندام‌های اختصاصی، خون‌گرم شدن

1. Richard Dawkins

جانوران خون سرد، نگهداری و مراقبت از جوجه‌ها و توله‌ها و بچه‌ها، تکوین بخشیدن به یک سیستم عصبی توانمند و بسیار پیچیده. «پدیدآورندگان» هریک از این نوآوری‌ها در زمانه‌ی خود بسیار موفق بوده‌اند، و نقش اساسی خود را در تفوق اکولوژیکی خود ایفا کرده‌اند. هسته‌ی اصلی هرکدام از رویدادهای انتخاب در این‌جا نهفته است: انتخاب طبیعی افرادی را ترجیح می‌دهد که موفق شده‌اند راه‌حل مبتنی بر پیشرفت برای مشکل آن دوره‌ی خود پیدا کنند.

من مایل‌م تحلیل خود را ادامه دهم: پس از تولید خودرو آشکال دیگر حرکت از میان نرفتند. مثلاً راه رفتن انسان‌ها، اسب‌سواری. دوچرخه‌ها و قطارها در کنار خودروها همچنان به کار خود ادامه می‌دهند، و انسان‌ها از همه‌ی آن‌ها متناسب با شرایط استفاده می‌کنند. همان‌گونه که پس از اختراع هواپیما، قطار یا خودرو زاید و بی‌مصرف نشده‌اند. عیناً اوضاع مشابهی را ما در فراگرد تکامل جانداران شاهدیم. پروکاریوت‌های واقعاً ابتدایی بیش از سه میلیارد سال پس از پیدایش‌شان بر روی زمین هنوز هم زیست می‌کنند. در اقیانوس‌ها همچنان ماهی‌ها مانند گذشته حاکمان آب‌ها هستند، و اگر از انسان‌ها صرف‌نظر کنیم، جوندگان در اکثر فضاهای حیاتی (یا زیستگاه‌ها) بسیار موفق‌تر از پریمات‌ها هستند. و همان‌طور که از مطالعه‌ی آغازیان و انگل‌ها دریافتیم، حتی گاهی تکامل به معنای واپس‌گرایی نیز هست. مع‌هذا این هم درست است که مراحل گذار پروکاریوت‌ها به اوکاریوت‌ها، مهره‌داران، پستانداران، و انسان‌ها را پیشرفت بدانیم. هریک از این مراحل نتیجه‌ی یک انتخاب طبیعی موفق بوده است. بقایافته‌گان این فرایندها در برابر آن‌هایی که نابود شدند، برتری خود را ثابت کرده‌اند. مثل هر به‌اصطلاح مسابقه‌ی تسلیحاتی موفق می‌توانیم حاصل نهایی را نمونه‌ی پیشرفت بخوانیم.

## زیست‌سپهر و پیشرفت تکاملی

تاریخ حیات را بر روی کره‌ی خاک معمولاً این‌گونه تعریف می‌کنند که گویا زیست بوم در طول زمان بی‌تغییر مانده است، و حال آن‌که در واقعیت این‌طور نبوده است. به‌ویژه در رابطه‌ی اتمسفر دگرگونی‌ستریگی انجام گرفته است. تقریباً  $\frac{3}{8}$  میلیارد سال پیش، هنگام پیدایش حیات، زمین از اتمسفر سبک احاطه شده بود که عمدتاً از گاز متان  $\text{CH}_4$ ، آمونیاک  $\text{NH}_3$ ، مولکول‌های هیدروژن  $\text{H}_2$  و بخار آب  $\text{H}_2\text{O}$  تشکیل می‌شد. اکسیژن آزاد وجود نداشت، و آن مقدار اندکی را هم که سیانوباکتری‌ها تولید می‌کردند، به سرعت جذب موادی می‌شد که میل ترکیبی شدیدی با اکسیژن داشتند و از میان می‌رفتند. به‌ویژه در اثر اکسیداسیون آهن به اکسید آهن تبدیل می‌شد. این فراگرد به رسوب و تشکیل به‌اصطلاح سازندهای آهن‌نواری<sup>۱</sup> منجر می‌شد. تقریباً ۲ میلیارد سال پیش ذخایر آهن قابل اکسید در جهان اشباع شد. اما به دلیل این‌که سیانوباکتری‌ها همچنان اکسیژن آزاد تولید می‌کردند، حالا این اکسیژن‌های آزاد اتمسفر تهی از اکسیژن را غنی ساختند، و این امر موجب پیدایش و تکامل پریاختگان گوناگونی شد. دانشمندان فرض را بر این می‌گیرند که این به‌اصطلاح «افزایش اشکال گوناگون حیواناتِ دوران کامبرین» در اثر غنی شدن هم‌زمان اتمسفر از اکسیژن تشدید یافته است.

تغییرات تکاملی جهان جانداران در طی ۵۵۰ میلیون سال گذشته شدیداً روی ترکیب اتمسفر مؤثر بوده است. مهم‌ترین آن تغییرات تکاملی عبارت بودند از گسترش گیاهان در سطح زمین (که این فراگرد تقریباً ۴۵۰ میلیون سال پیش آغاز شد)، ایجاد جنگل‌های نهان‌دانه با توانایی جذب  $\text{CO}_2$ ، و تکامل باکتری‌های سنگریزه‌خوار یا خاکروبه‌خوار. ورنادسکی<sup>۲</sup> نخستین گیاه‌شناسی بود که در سال ۱۹۲۶ به وجود

1. Gestreifteeisen formation = banded iron formation

2. Vernadsky

تکامل مشترک میان ارگانسیم‌های تولیدکننده‌ی اکسیژن و جذب‌کننده‌ی آن پی برد و آن را به جهان دانش معرفی کرد و اعلام نمود: درست است که بخشی از تغییرات در جهان جانداران را رویدادهای فاجعه‌بار محیط‌زیست مثل انقراض دسته‌جمعی ایجاد کرده‌اند، اما به‌طور اساسی تغییرات تدریجی موجب آن بوده است. موجودات زنده نسبت به دگرگونی‌های زیست بوم تنها بعد از آن‌که به سرعت انواع مناسب و ضروری از طریق انتخاب طبیعی به‌وجود آمده باشند، می‌توانند واکنش نشان دهند. آن‌ها اگر موفق به این کار نشوند، نابود می‌شوند. اکسیژن تنها عنصری نیست که سازواره‌های زنده با آن رابطه‌ی تنگاتنگی دارند. درست عین همین پیوند تنگاتنگ درمورد کلسیم (در شکل: گچ، سنگ‌آهک، مرجان‌ها، صدف‌ها) و ترکیبات کربن (در شکل: ذغال‌سنگ، نفت خام) نیز صادق است. همچنین دگرگونی‌های اوضاع جوی جهان نیز طبعاً به‌شدت روی تکامل مؤثر بوده است؛ این مسئله درمورد دوران یخبندان و تغییرات مرتبط با آن در مسیر جریان‌های دریایی<sup>۱</sup> به‌ویژه در پیرامون جنوبگان (اطراف قطب جنوب) نیز مصداق دارد.

### چگونه گرایشات تکاملی را می‌توان توضیح داد؟

وقتی که دیرین‌شناسان ارگانسیم‌های خویشاوند را در ترتیب و توالی سنگواره‌های‌شان با هم مقایسه می‌کنند، غالباً با این «گرایشات» روبه‌رو می‌شوند. برحسب مثال در موارد زیادی اعقاب نسبت به اجدادشان مدام بزرگ‌تر و بزرگ‌تر می‌شوند. این گرایش به بزرگ‌تر شدن، که در میان تبارهای تکاملی جانوران بسیار دیده می‌شود، به‌نام قانون مواجهه<sup>۲</sup> مشهور است. یک گرایش را می‌توان این‌گونه تعریف کرد: یک گرایش عبارت است از تغییر جهت‌دار یک خصیصه در یک تبار تکاملی یا در

1. Meersströmungen = ocean currents

2. Cope's Law

درون یک گروه خویشاوند از جانداران. مثلاً هنگامی که دانشمندان تکامل اسبان را در دوران سوم زمین‌شناسی مورد تحقیق قرار می‌دادند، با گرایش کاهش تعداد انگشتان پاهای اسبان روبه‌رو شدند؛ اسبان امروزی از پنج انگشت اصلی و اولیه‌ی خود تنها یک انگشت خود را حفظ کرده‌اند. به‌موازات این گرایش، در میان برخی از تبارهای تکاملی اسبان گرایشی مشاهده شد که دندان آسیای بزرگ آن‌ها به‌طور دائم بزرگ‌تر می‌شد و در عین حال حیات در کل از خود رشد نشان می‌داد، پدیده‌ای که آن را پدیده‌ی بلنددندانی<sup>۱</sup> می‌نامند. در میان آمونیت‌ها، رده‌ی تریلوبی‌ها و عملاً در میان همه‌ی گروه‌های مهره‌داران نیز گرایش مشابهی مشاهده می‌شود. افزایش حجم مغز نه‌تنها در میان پرمات‌ها، بلکه در میان همه‌ی پستانداران نیز در سراسر دوران ترشیاری (دوران سوم) نیز یک گرایش رایج بوده است. یک چنین تکاملی در یک خصیصه‌ی مرجح (مثلاً بلنددندانی در میان اسبان) می‌تواند گرایشات موجود در دیگر خصایص خویشاوند را به طرف خود جلب کند. به سخن دیگر: یک گرایش منفرد احیاناً چیزی نیست مگر محصول جانبی گرایشی در مشخصه‌ی دیگر، مثل بزرگ‌شدن بدن.

بعضی از دیرین‌شناسان از این‌که می‌دیدند برخی از این گرایشات به‌نظر می‌رسد چون خط مستقیمی جریان پیدا کرده‌اند، در شگفت می‌شدند. به نظر آنان انتخاب طبیعی از عوامل تصادفی بسیاری تأثیر می‌پذیرد، بنابراین نمی‌تواند مسبب پیدایش یک چنین تکامل خطی باشد. اما آن‌ها با چنین استدلالی از یاد می‌بردند که هر تغییر تکاملی در میان یک ردیف از سازواره‌های گوناگون زیر محدودیت‌های تنگی قرار دارد. برای مثال بزرگ‌شدن بدن اسبان فقط در یک محدوده‌ی معینی می‌تواند به بزرگ‌شدن دندان‌ها اجازه دهد. از سوی دیگر بزرگی بدن در میان

1. hochkronigkeit=hypsodonty

جانوران قادر به پرواز زیر محدودیت‌های شدیدی قرار دارد، و این دلیلی است بر این که چرا مهره‌داران پرنده (خفاشان، پرندگان، پتروزاوریا) تنها توانسته‌اند به اندازه‌ی یک‌هزارم خویشاوندان خاک‌زی خود رشد کنند. به‌اضافه تقریباً همه‌ی گرایشات به‌طور دائم مستقیم طی نمی‌شوند، بلکه دیر یا زود، و گاهی مکرراً، جهتشان تغییر می‌کند، یا حتی جهتشان را به‌کلی در جهت مخالف برمی‌گردانند.

در دورانی که هنوز افکار غایت‌شناسانه بر اندیشه‌ی عموم حکمیت می‌کرد، این گرایش را دلیلی بر تأیید تمایل و یا تلاش درونی تفسیر می‌کردند. این مهم‌ترین استدلال همه‌ی مکاتب تحقیقات تکاملی محبوبی بود، که مدافعانش به راست‌زایی غایت‌شناسانه‌ای معتقد بودند (به فصل چهارم نگاه کنید). این مکاتب معتقد بودند که پیشرفت در برخی از این گرایشات با انتخاب طبیعی داروین متضاد است. اما تحقیقات بعدی مدارکی را ارائه دادند دال بر این که چنین تناقضی در واقعیت وجود ندارد. در تمامی پژوهش‌های انجام گرفته کوچک‌ترین نشانه‌ای حاکی از وجود «گرایشات تکاملی درونی» به‌دست نیامد؛ حتی برخلاف ادعای آن‌ها بیش از پیش همه‌ی گرایشات را کاملاً با اطمینان و اعتماد به نفس می‌شود با مدل داروینیستی توضیح داد، اگر محدودیت‌های موجود را به‌طور شایسته‌ای در نظر بگیریم. امروز کاملاً روشن است که همه‌ی گرایشات تکاملی ملاحظه شده را می‌توان در کلیت خودش به‌مثابه‌ی نتیجه‌ی انتخاب طبیعی توضیح داد.

#### تکامل هم‌بسته

هر سازواره یک سیستم هماهنگ و متعادل است و هیچ بخشی از آن بدون آن که روی بخش‌های دیگر تأثیر بگذارد نمی‌تواند دگرگون شود. اجازه دهید ما یک بار دیگر بلندتر و بزرگ‌تر شدن دندان‌های اسبان را به‌طور خلاصه از نظر بگذرانیم. این تغییر از یک سو مستلزم بزرگ شدن استخوان

آرواره‌ها بود، و از سوی دیگر بزرگ‌شدن مجموعه را ضروری می‌ساخت. در نتیجه برای این‌که گردن بتواند این مجموعه‌ی بزرگ را حمل کند، بایستی ساختار جدیدی پیدا می‌کرد. افزایش حجم مجموعه بر سایر قسمت‌های بدن، به‌ویژه روی راه رفتن آن تأثیر می‌گذاشت. یعنی برای این‌که اسب بتواند دندان‌های بزرگ‌تری داشته باشد، تا حدی می‌بایست کل بدنش تجدید ساختار پیدا می‌کرد. این پدیده از طریق پژوهش‌های دقیق اسبان دندان بلند مورد تأیید قرار گرفته است. و از آن‌جا که باید کل اسب ساختار تازه‌ای پیدا می‌کرد، این تغییرات می‌توانستند تنها به تدریج و آرام و طی هزاران سال انجام گرفته باشند. بسیاری از تبارهای تکاملی اسبان با دندان‌های آسیای کوتاه هنگام دگرگونی‌های زیست‌محیطی آن دوران— در ایجاد تغییرات ژنتیکی ضروری، در جهت بلند شدن دندان‌هاشان برای سازگاری بهتر با آن شرایط ناکام ماندند و در نتیجه نابود شدند.

همچنین گذار سازواره‌ی شبه‌خزنده از حرکت چهارپایی به راه رفتن دوپایی (روی دو پا) و تبدیل آن به پرنده‌ی قادر به پرواز با تغییر ساختار چشمگیر ساختمان بدن توأم بود: کل بدن باید جمع و جورتر می‌شد تا این‌که مرکز ثقل آن در جای مناسب‌تری قرار می‌گرفت، لازم بود تا قلب نیرومندتری را با چهار حفره تکامل بخشید، مسیر تنفسی، شش‌ها و کیسه‌های هوایی می‌بایست به‌گونه‌ای دیگر شکل می‌گرفتند، توان بینایی می‌بایست بهبود می‌یافت، سیستم عصبی مرکزی می‌بایست گسترش پیدا می‌کرد، و جانور شبه‌خزنده‌ی خون‌سرد می‌بایست خون‌گرم می‌شد. کسب همه‌ی این سازگاری‌ها از ضرورت‌ها ناشی می‌شدند. ولی جزئیات غالباً در نتیجه‌ی محدودیت‌ها و گوناگونی‌های ژنتیکی موجود تعیین می‌شوند.

گاهی تغییری در یک بخش فنوتیپ پیامد کاملاً نامنتظره‌ای را در سایر بخش‌های بدن به وجود می‌آورد. این پدیده را در جریان تکامل خزندگان آشکارا می‌توان دید. در این تاکسون دو زیر رده‌ی بزرگ را از هم



بازشناخته‌اند: هم‌رأسی‌ها<sup>۱</sup> که یک روزن در ناحیه‌ی گیجگاهی دارند، و دورأسی‌ها<sup>۲</sup> که دارای دو روزن در آن‌جا هستند. سابقاً لاک‌پشت‌ها را که به‌کلی فاقد چنین روزنی در ناحیه‌ی گیجگاهی هستند، جزو گروه قدیمی‌تری به‌شمار می‌آوردند، که پیش از پیدایش روزن گیجگاهی پا به جهان هستی نهاده‌اند. اما در جریان تحلیل‌های زیست‌شناسی مولکولی کاشف به عمل آمد که لاک‌پشت‌ها در واقع جزو دورأسی‌ها هستند. نزدیک‌ترین خویشاوندان آن‌ها در میان خزندگان موجود کروکودیل‌ها هستند. از قرار معلوم این روزن‌های مجعده در جریان تکامل لاک‌خارجی لاک‌پشت‌ها، که در طی آن مجموعه‌ی روزن‌هایی که به سمت بیرون گشوده می‌شدند کاهش یافته‌اند، از میان رفته است. در ضمن این مثال همچنین نشان می‌دهد که تا چه حد مشخصات یک خصیصه‌ی آرایه‌شناختی در طی تکامل می‌تواند دگرگون شود.

### پیچیدگی

بسیاری از تکامل‌پژوهان در آغاز دوران پژوهش‌های تکاملی معتقد بودند که تکامل همواره در جهت پیچیدگی بیش‌تر حرکت می‌کند. در واقع نیز پروکاریوت‌ها که بیش از یک‌میلیارد سال تنها موجوداتی بودند که حیات را بر روی کره‌ی آبی‌رنگ ما نمایندگی می‌کردند، بسیار ساده‌تر از اوکاریوت‌هایی بودند، که بعداً تکامل یافتند و پیچیده‌تر شدند. از سوی دیگر باید توجه داشت که در درون پروکاریوت‌ها به‌هیچ‌روی نشانی وجود ندارد حاکی از این‌که در طول هستی درازمدت خودشان پیچیده‌تر شده باشند. در میان اوکاریوت‌ها نیز هیچ نشانه‌ای از چنین گرایش به پیچیدگی دیده نمی‌شود. اگر بخواهیم در کل نگاه کنیم پریاختگان طبعاً پیچیده‌تر از آغازیان هستند، اما در عین حال در میان گیاهان و جانوران تبارهای

1. synapsida      2. diapsida

تکاملی بسیاری را می‌توان یافت که از پیچیدگی به سمت سادگی بیشتر تحول پیدا کرده‌اند. مثلاً مجموعه‌ی یکی از پستانداران بسیار ساده‌تر از پیش‌گونه‌ی نیاکانش به نام پلاکودرم<sup>۱</sup> - ساخته شده است. به هر سویی که نظر اندازیم، در همه‌جا نه تنها گرایش به پیچیدگی را مشاهده می‌کنیم، بلکه همچنین گرایش به ساده‌شدن را نیز می‌بینیم. تمامی گروه‌های انگل‌ها اتفاقاً به خاطر تنوع اشکال بدنی و سادگی فیزیولوژیکی‌شان شناخته شده هستند. همه‌ی نظریه‌هایی که مجموع جانداران را در یک حالت پیچیده شدن دائم می‌بینند، یعنی گرایش به سمت پیچیدگی را به عنوان اصل تکامل جانداران مبنا قرار می‌دهند، برای همیشه مردود شناخته شدند. دیدگاهی که پیچیدگی بیش‌تر را مشخصه‌ی پیشرفت تکاملی می‌دانست، دیگر قابل دفاع نیست.

### تکامل موزائیکی

جانداران هرگز همچون یک نوع تکامل نمی‌یابند؛ همواره فشار گزینش روی پاره‌ای از صفات بیش‌تر مؤثر واقع می‌شود، و روی بعضی دیگر کم‌تر، و در نتیجه فرایند تکامل نیز در آن صفات سریع‌تر جریان می‌یابد. مثلاً در تکامل انسان‌ها آنزیم‌ها و پروتئین‌های دیگر از شش میلیون سال پیش بدین سو یا حتی بیش‌تر - تغییر نیافته‌اند، یعنی آن‌ها امروز نیز با آنزیم‌ها و پروتئین‌های شامپانزه‌ها یا با پیش‌گونه‌های سابق پرمات‌ها یکی هستند. از جنبه‌ی دیگر هومینیدها در مقایسه با پرمات‌ها به شدت تغییر کرده‌اند، به‌ویژه از نظر سیستم عصبی مرکزی. پلاتیپوس استرالیایی بدنش از مو پوشیده است، بچه‌هایش را شیر می‌دهد، و دیگر خصوصیات پستانداران ابتدایی را دارا است، اما همانند خزندگان تخم می‌گذارد و علامت مشخصه‌ی ویژه‌ی، تیغ‌های سمی مانند خارپشت و نوکی مثل

1. placoderm

نوک اردک دارد که «بن‌بست» تکاملی را نمایش می‌دهند. یک چنین سرعت ناهمسان تکاملی در خصیصه‌های متفاوت یک ارگانیسم، این به اصطلاح تکامل موزائیکی، می‌تواند دشواری‌هایی را در آرایه‌بندی پیش بیاورد. نخستین گونه در شاخه‌ی جدید شجره‌ی تکاملی تنها یک خصیصه‌ی مهم تغییر یافته را با خود دارد، اما در سایر صفات با گونه‌ی خواهر خود مطابقت داشت. در رده‌بندی داروینستی چنین گونه‌هایی را معمولاً با گونه‌های خواهرشان، که در اکثر مشخصات با هم شبیه هستند، مشترکاً رده‌بندی می‌کنند. اما در روش شاخه‌زایی هینگ<sup>۱</sup> آن‌ها را جزو یک شاخه‌ی جدید به‌شمار می‌آورند.

این واقعیت که عناصر گوناگون فنوتیپ یک سازواره تا حدی مستقل از هم تکامل می‌یابند، به انعطاف‌پذیری زیادی در ادامه‌ی تکامل آن ارگانیسم میدان می‌دهد. برای این‌که یک ارگانیسم بتواند در یک حوزه‌ی سازگاری نوین با موفقیت وارد شود، شاید درست این باشد که جنبه‌های محدودی از فنوتیپ خود را تغییر دهد. یک مثال خوب برای این مورد آرکئوپتیریکس است: آرکئوپتیریکس از جنبه‌های بسیاری (مثلاً دندان‌ها و دم) هنوز خزنده است، در حالی که پرو بال و چشم و مغز یک پرنده را با خود دارد. تکامل موزائیکی حتی در سرعت‌های تکاملی گوناگون پروتئین‌های مختلف و دیگر مولکول‌ها خود را آشکارتر نشان می‌دهد.

مدت‌های مدیدی وراثت‌شناسان تکامل موزائیکی را نادیده می‌گرفتند، چون که دانش زیست‌شناسی هنوز قادر نبود آن را توضیح دهد. در این میان یک نظریه به نام «یکان‌های ژنی»<sup>۲</sup> پیشنهاد شد که طبق آن تأثیر جمعی گروه ویژه‌ای از ژن‌ها (یکان‌ها) را اصل قرار داده بودند. چنین یکان‌هایی می‌توانند تا حدی نسبتاً مستقل از هم به تکامل خود ادامه دهند.

1. Hennigschen kladistik = Hennigian cladistic      2. genmodule

### راه حل چندگانه

تکامل فرایندی فرصت طلبانه است. هر جایی که مجالی دست دهد تا از رقیبی پیشی گرفت یا مأوای جدیدی را متصرف شد، انتخاب طبیعی فرصت را غنیمت شمرده از یک یک ویژگی های فنوتیپ استفاده می کند تا قصد خود را پیش ببرد.

مهره داران سه بار اقدام به پرواز کردند، اگر بخواهیم دقیق تر گفته باشیم سه مرتبه پرواز را ابداع کردند، اما بال ها در هر یک از گروه های قادر به پرواز پرنندگان، پتروزاورها و خفاشان به یک شکل تکامل یافته بود. از این هم متفاوت تر بال های حشرات هستند که نسبت به هم تفاوت بسیار بیشتری دارند؛ به طور مثال سنجاقک ها، پروانه ها و سوسک ها، با این که همه ی آن ها از یک نیای مشترک اولیه اشتقاق یافته اند، اما اختلاف بال هاشان بسیار زیاد است.

کثرت گرایی از ویژگی های شاخص همه ی جنبه های فرایند تکاملی است. در میان اکثر یوباکتری ها تنوع ژنتیکی در نتیجه ی تولید مثل جنسی (یا بازیوست) حفظ می شود، پروکاریوت ها این وظیفه را از طریق انتقال یک جانبه ی ژن ها در میان خود انجام می دهند. علت «جداسازی تولید مثلی» در میان اکثر حیوانات عالی تر مکانیسمی است (مثلاً در رفتار)، که پیش از ساخت زیگوت<sup>۱</sup> مؤثر واقع می شود، در موارد دیگر، آن از طریق ناسازگاری های کروموزوم ها، سترونی و دیگر مکانیسم های جداسازی پسازگوتی<sup>۲</sup> به وجود می آید. علت اصلی گونه زایی در میان مهره داران خاکزی معمولاً عوامل جغرافیایی است، اما در میان گروه های خاصی از ماهیان و همچنین شاید در میان حشراتی که نسبت به گیاهان میزبان ویژه ای تخصص یافته اند، گونه زایی هم بوم انجام می گیرد. در حالی که جریان ژن ها (یا جریان ژنی) در بعضی از گونه ها بسیار کاهش

1. prezygotic      2. postzygotic

یافته است، گونه‌های دیگر ژن‌هایشان را در بین خود به‌حدی آسان مبادله می‌کنند که عملاً کل گونه در یک حالت پرمیزی به‌سر می‌برد. به‌علاوه در میان پاره‌ای از تیره‌ها، همه‌ی جنس‌ها در درون خود گونه‌زایی بسیار فعالی دارند، در حالی‌که در میان گروه‌های دیگر گونه‌زایی تنها در جنس‌های تک‌مونه و تقریباً قدیمی دیده می‌شود.

با توجه به این کثرت‌گرایی شایع در سطوح کلان تکامل و خردتکامل، در تعمیم دادن نتایج بررسی‌های به‌دست آمده از یک گروه از ارگانیسم‌ها به گروه‌های دیگر، می‌باید محتاط بود. آنچه برای یک گروه معتبر است، الزاماً نباید به معنای رد و یا ابطال پژوهش‌ها و بررسی‌های مربوط به گروه‌های دیگر باشد.

### تکامل هم‌گرا

قدرت انتخاب طبیعی به‌ویژه در پدیده‌ی تکامل هم‌گرا خود را بهتر نشان می‌دهد. غالباً ماواها یا مناطق سازگاری مشابه در قاره‌های گوناگون به‌تصرف ارگانیسم‌های بسیار مشابهی که به‌هیچ‌وجه با هم رابطه‌ی خویشاوندی ندارند، درآمده‌اند. موقعیت ناشی از مناطق سازگاری مشابه به تکامل فنوتیپ‌های مشابه می‌انجامد. این فرایند را هم‌گرایی می‌نامند. معروف‌ترین مثال برای آن کیسه‌داران استرالیا هستند. از آن‌جا که در استرالیا هیچ جانور جفتداری وجود نداشت، پستانداران بومی آن قاره انواع زیادی از کیسه‌داران را تکامل بخشیدند که با پستانداران جفتدار قاره‌های شمالی کره‌ی زمین هم‌ارز [مشابه از نظر عملکرد ولی غیرمشابه از نظر ساختمان بدن] هستند. گرگ‌های قاره‌های شمالی با گرگ‌های کیسه‌دار تاسمانی برابری می‌کنند، موش‌های کور جفتدار با موش کور کیسه‌دار، سنجاب‌های پرنده با فلانجر و دیگرانی نیز هستند که از همسانی کم‌تری برخوردارند: موش، گورکن (در استرالیا Wombat)، مورچه‌خوار (تصویر ۱۰-۳). گونه‌هایی که در زیر زمین زندگی می‌کنند و

هم‌گرایی‌های زیادی از خود نشان می‌دهند، در چهار راسته‌ی پستانداران و هشت تیره‌ی جونندگان تکامل یافته‌اند (نووا<sup>۱</sup> ۱۹۹۹). چنین مواردی از تکامل هم‌گرا به‌هیچ‌وجه جزو استثنائات نیستند، بلکه بسیار هم رایج‌اند. شمار دیگری از آن‌ها عبارت‌اند از جوجه‌تیغی‌های آمریکایی و آفریقایی، کرکس‌های قاره‌ی آمریکا (Cathartidae) که با لک‌ها خویشاوندی دارند)، کرکس‌های قاره‌های آسیا-آفریقا (Accipitridae) که با بازها و شاهین‌ها خویشاوندی دارند)، و پرندگان شهدخوار: مرغ مگس (تیره‌ی Trochilidae) در آمریکا، مرغ عسل‌خوار (تیره‌ی Nectariniidae) در آفریقا و جنوب آسیا، مرغ عسل‌خوار (تیره‌ی Meliphagidae) از گنجشک‌سانان) در استرالیا، و مرغ عسل‌کش (تیره‌ی Drepanididae) در هاوایی (تصویر ۱۰-۴). هر جانورشناسی که اندکی از کار خود آگاهی داشته باشد می‌تواند فهرست بلندی از چنین موارد تکامل هم‌گرا را تهیه کند.

از طریق تکامل هم‌گرا، مهره‌داران در آب‌ها کوسه‌ها، دلفین‌ها (پستانداران دریایی) و ایکتیوسورها<sup>۲</sup> (خزندگان منقرض) را پدید آوردند. ولی تکامل هم‌گرا نه‌تنها در بین بسیاری از گروه‌های جانوری پدید آمده است، بلکه همچنین در میان گیاهان نیز کم نیستند. برای نمونه، به‌موازات انواع کاکتوس‌های آمریکایی در آفریقا گونه‌های هم‌ارزشان شبرم‌ها وجود دارند (تصویر ۱۰-۵). هم‌گرایی به‌طرزی عالی نشان می‌دهد که انتخاب طبیعی چگونه در خدمت تنوع و چندریختی سازواره‌ها قرار گرفته است، تا گونه‌های سازگار شده به هر مأوایی را در زیست‌بوم بپروراند.

### چندتباری و تبارهای موازی

پیش از داروین آرایه‌شناسان گروه‌های هم‌گرا را به دلیل شباهت‌هاشان غالباً در یک تاکسون جای می‌دادند. یک چنین انتساب آرایه‌شناختی را

1. Nevo

۲. Ichthyosaur جنس Ichthyosauria

جفتداران

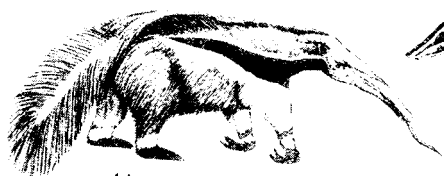


اوسلوت

کیسه‌داران



«گر به» ی استرالیایی



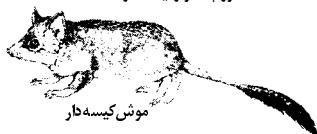
مورچه‌خوار



مورچه‌خوار کیسه‌دار



موش



موش کیسه‌دار



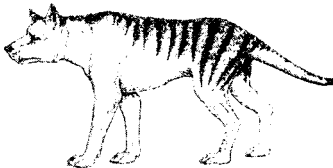
سنجاب پرنده



فالنجر پرنده‌ی کیسه‌دار



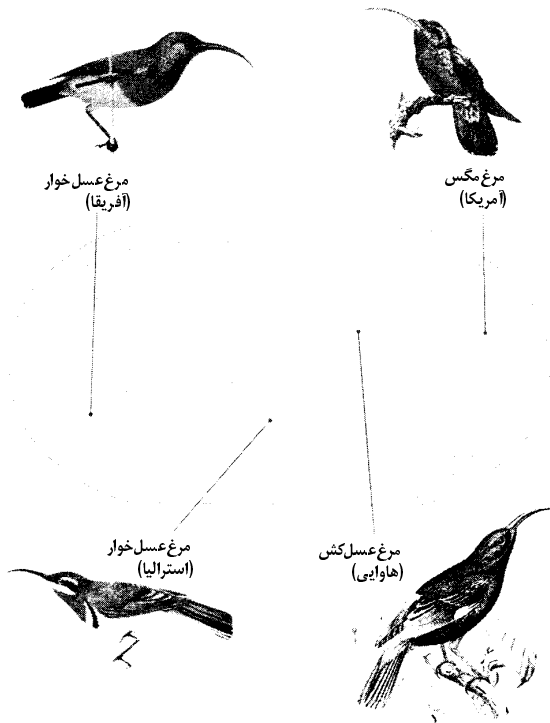
گرگ



«گرگ» تاسمانی کیسه‌دار

تصویر ۱۰-۳: تکامل هم‌گرا؛ کیسه‌داران استرالیا (راست) و جفتداران سایر قاره‌ها (چپ). این‌ها هم در ساختمان بدن و هم در رفتار با هم همسان هستند. منبع:

Salvador E. Luria et al, *A View of Life*, Benjamin Cummings, 1981



تصویر ۴-۱۰: تکامل مستقل؛ سازگاری شهدخواران در چهار تیره‌ی پرنندگان آوازخوان: مرغ عسل خوار (تیره‌ی Nectariniidae)، مرغ مگس (تیره‌ی Trochilidae)، مرغ عسل خوار (تیره‌ی Meliphagidae) و مرغ عسل کیش (تیره‌ی Drepanidae). منابع:

Wilson, S.B. and Evans, A.H. (1890-1899) *Aves* (هاوایی):

*Hawaiians: The Birds of the Sandwich Islands*;

Serenty, D.L. and Whittell, H.M. (1962) *Birds of Western* (استرالیا):

*Australia* (3rd ed.) Paterson Brokensha: Perth;

Newman, K. (1996). *Newmans Birds of Southern Africa*: مرغ عسل خوار (آفریقا):

*The Green Edition*. University Press of Florida: Gainesville, FL;

James Bond (1974) *Field Guide to the Birds of the West* (آمریکا):

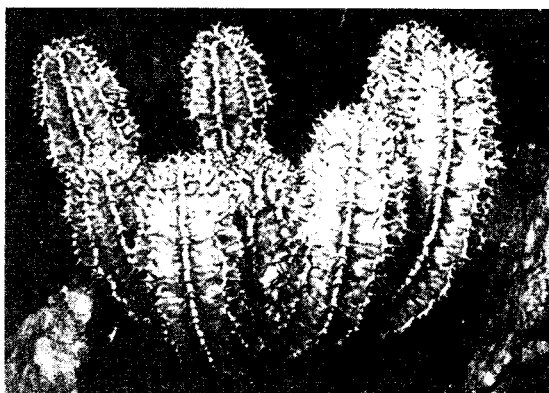
*Indies*. HarperCollins Publishers.





A

B

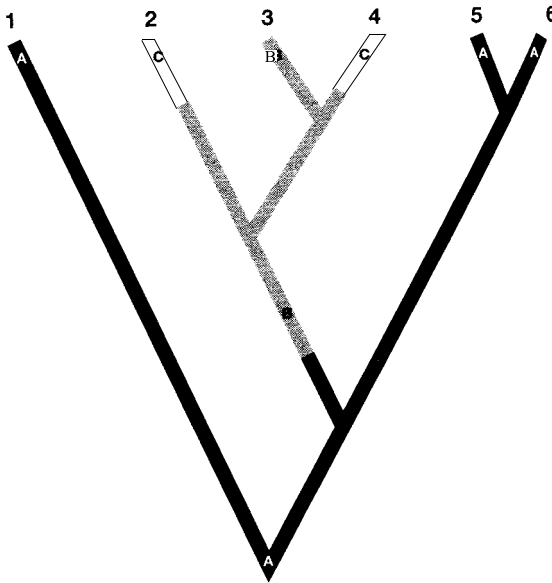


تصویر ۵۱۰: تکامل موازی سازگاری‌های مشابه در مناطق خشک، (A) کاکتوس آمریکایی و (B) شبرم آفریقایی. تصاویر برگرفته از استار و همکارانش (۱۹۹۹).

چندتباری می‌نامند. ایجاد تاکسون‌های چندتبار با الزامات و ضروریات داروینستی در تضاد قرار می‌گرفتند، چون طبق نظریه‌ی داروین هر گروه (تاکسون) ناگزیر بود تک‌تبار باشد، یعنی می‌بایست منحصراً فرزندان آخرین نیای مشترک باشند. آرایه‌شناسان پیرو داروین به این دلیل گروه‌های چندتبار را از هم تفکیک کردند و در چندین بخش جدا رده‌بندی کردند، که هرکدام از آن‌ها به نزدیک‌ترین

خویشاوندان خود تعلق می‌گرفتند. یکی از همین تاکسون‌های چند تبار، که بعداً هم رسماً مردود شناخته شد، از نهنگ‌ها و ماهی‌ها تشکیل می‌شد.

اما می‌باید میان هم‌گرایی و تبارهای موازی -یعنی ظهور مستقل خصیصه‌ی مشابه در دو تبار خویشاوند که از آخرین نیای مشترک سرچشمه گرفته‌اند- به دقت تمیز قائل شد (تصویر ۱۰-۶). بنابراین مثلاً چشم‌های پایه‌دار مستقل از هم و بدون قاعده‌ی معینی در تبارهای



تبارهای موازی

تصویر ۱۰-۶: تبارهای موازی: تکامل موازی فنوتیپ‌های مشابه (۲، ۴) از طریق توارث گرایش ژنوتیپ نیای مشترک (۳)

گونگونی از مگس‌های آکالیپتر<sup>۱</sup> تکامل یافته است، چون این تبارها از نیای مشترک خود توانایی ساخت ژنوتیپ چنین چشمانی را به ارث برده‌اند. اما این گرایش فقط در بخشی از تبار تکاملی از قوه به فعل درآمده است. بسیاری از مواردِ هوموپلاسی<sup>۲</sup> -اگر نه تمامی آن‌ها- از طریق چنین تبارهای موازی پدید می‌آیند. در بازسازی سیر تکاملی گونه بایستی نه فقط فنوتیپ را در نظر گرفت، بلکه همچنین ژنوتیپ نیاکانی و امکان بالقوه‌ی آن در ایجاد مکرر همان فنوتیپ را نیز می‌باید به حساب آورد.

#### منشأ پرندگان: یک مورد تحقیقی

شاید بهتر باشد به بحث‌های معمولِ مربوط به سیر تکاملی گونه‌ها، اگر تبار موازی را در نظر بگیریم، فیصله دهیم؛ چراکه آن‌چه دارای اهمیت است منشأ پرندگان است. در میان دانشمندان در مورد این تشخیص که پرندگان از گروه خزندگان Diapsida اشتقاق یافته‌اند، اختلاف نظری وجود ندارد. تنها چیزی که مورد سؤال است این است که پیدایش پرندگان چه زمانی روی داده است. در دهه‌ی شصت سده‌ی نوزدهم توماس هنری هاکسلی توجه جهانیان را نسبت به شباهت‌های موجود در میان اسکلت پرندگان و بخشی از خزندگان معطوف داشت، و خود او از این شباهت‌های درخور توجه این نتیجه را بیرون کشید که پرندگان از دایناسورها اشتقاق یافته‌اند. جانورشناسان دیگری بعد از هاکسلی اعلام کردند اشتقاق پرندگان بسیار زودتر از آن تاریخ انجام گرفته است، اما اخیراً شاخه‌گرایان دوباره با تمام توان خود از نظریه‌ی اشتقاق پرندگان از دایناسورها به دفاع برخاسته‌اند، و فعلاً مقبول‌ترین توضیح برای اکثر آرایه‌شناسان، به نظر می‌رسد همین توصیفی باشد که از جانب

1. akalyptera=akalypteran

2. homoplasy

شاخه‌گرایان ارائه شده است. در واقع هم لگن خاصره و پاهای پرندگان با دایناسورهای دوپای ایستاده‌رو به‌طور حیرت‌آوری شباهت دارد (تصویر ۳-۶ را ملاحظه کنید).

مع‌هذا مخالفان این دیدگاه استدلال قوی‌تری دارند. آن‌ها می‌گویند: توالی و کرومولوژی سنگواره‌های کشف شده با نظریه‌ی دایناسورها متضاد به‌نظر می‌رسد. یعنی: در جریان اکتشافات زمین‌شناختی سنگواره‌های دایناسورهای دوپای ایستاده‌رو که اتفاقاً شباهت‌های زیادی با پرندگان از خود نشان می‌دهند، در پایان دوران کرتاسه (سومین دوره از دوران دوم زمین‌شناسی، از ۷۰ تا ۱۰۰ میلیون سال پیش) ظاهر می‌شوند، و حال آن‌که، آرکئوپتریکس قدیمی‌ترین پرنده‌ای که فسیل آن یافت شده است — ۱۴۵ میلیون سال قبل می‌زیسته است. آرکئوپتریکس آن‌قدر نشانه‌های پیشرفته‌ی پرندگان را در خود دارد که سرچشمه‌ی پرندگان را نه‌تنها نمی‌بایست در دوره‌ی متأخر ژوراسیک جستجو کرد، بلکه می‌باید به دوران بسیار بسیار زودتری منتقل شود، شاید حتی دوره‌ی تریاسه (بخش اول دوران مروزوییک از ۱۹۰ تا ۲۲۵ میلیون سال قبل)؛ اما از این دوران هیچ دایناسور شبیه پرندگان به‌دست نیامده است. وانگهی دایناسورها ردیف انگشتان دستشان به‌ترتیب ۲، ۳ و ۴ است، حال آن‌که در پرندگان این ترتیب، ۱، ۲ و ۳ است. به‌علاوه اندام‌های جلو دایناسورهای شبیه پرندگان به‌شدت تحلیل رفته‌اند و به‌هیچ‌روی مناسب آن نیستند تا از آن‌ها بتواند بال ساخته شود. سرانجام این‌که آن اندام‌های تحلیل رفته چگونه برای پرواز مورد استفاده قرار گرفته‌اند، از نظر من به‌شدت زیر سؤال است. در کنار این ملاحظات واقعیت‌های بسیار دیگری نیز وجود دارند که بر علیه اشتقاق پرندگان از دایناسورها، در عصر کرتاسه، سخن می‌گویند. شاید اگر سنگواره‌ی دیگری از دوران تریاسه یافت شود، این بحث‌ها فیصله پیدا کند.

### آیا بر تکامل قوانینی حاکم است؟

این پرسش را به‌ویژه فیزیک‌دانان و فلاسفه بیش از دیگران مطرح می‌کنند. اگر بخواهیم درصدد پاسخ به آن‌ها برآییم، نخست باید روشن کنیم مقصود ما از واژه‌ی «قانون» چیست. یعنی ما از واژه‌ی «قانون» چه درک و برداشتی داریم. قوانین در برخی کارکردهای بیولوژیک، درست همان‌طور عمل می‌کنند که وجه مشخصه‌ی قوانین دانش‌های مادی (علوم طبیعی) است - یعنی با امکان تنظیم ریاضی وبدون هرگونه استثنایی. درباره‌ی بسیاری از پدیده‌های بیولوژیک تعمیم‌های مربوط به عرصه‌ی ریاضیات را می‌توان به‌کار گرفت، برای نمونه موازنه‌ی هاردی-واینبرگ مربوط به توزیع آلل‌ها در جمعیت‌ها. از سوی دیگر، تمامی به‌اصطلاح قوانین تکاملی تعمیم‌هایی موقتی هستند و در نتیجه هم‌ارز یا معادل قوانین دانش‌های مادی نیستند. «قوانینی» مانند قانون تکامل بی‌بازگشت<sup>۱</sup> یا قانون مواجهه درباره‌ی بزرگ‌شدن بدن در جریان تکامل، تعمیم‌های مبتنی بر تجربه هستند؛ آن‌ها استثنائات بسیاری دارند و به‌طور اساسی با قوانین دانش‌های مادی متفاوت‌اند. تعمیم‌های تجربی زمانی سودمند واقع می‌شوند که بخواهیم مشاهدات خود را تنظیم کنیم و در پی یافتن عوامل علی باشیم. در سال ۱۹۴۷، رنش با اعلام کردن این نکته که اعتبار «قوانین» تکاملی، هم از نظر زمانی و هم از لحاظ مکانی، بسیار محدود است و به همین دلیل با تعریف متداول قوانین دانش‌های مادی هم‌ارز نیست، نقش مفیدی را در رابطه با این موضوع ایفا کرد.

### تصادف یا ضرورت؟

سالیان دراز بحث‌های شدیدی در این باره جریان داشت که آیا تصادف یا ضرورت (یا سازگاری) عامل تعیین‌کننده در تکامل است. داروینیست‌های

1. Dollo

معتقد و پرشور بیش تر به این گرایش داشتند که خصیصه‌ی موجود زنده را عامل سازگاری توضیح دهند. بنابر استدلال آنان در هر نسلی همه‌ی فرزندان از میان می‌روند، به‌گونه‌ای که از صدها، هزاران، یا در پاره‌ای موارد حتی از میلیون‌ها فرزند مربوط به یک جفت والد، فقط دو تا باقی می‌ماند. تنها بهترین افرادی که به بهترین نحوی با شرایط سازگار می‌شوند، می‌توانند از این فرایند نابودسازی انتخاب طبیعی جان به‌در ببرند. به این ترتیب آن‌هایی که عامل تعیین‌کننده‌ی تکامل را در سازگاری می‌بینند، عملاً دلیل قانع‌کننده‌ای در اختیار دارند.

اما متأسفانه برخی از پیروان نظریه‌ی سازگاری این را نادیده می‌گیرند، که انتخاب طبیعی از فرایندی دو مرحله‌ای تشکیل می‌شود. مرحله‌ی دوم انتخاب طبیعی برای سازگاری واقعاً تعیین‌کننده است. اما پیش از آن، مرحله‌ی نخست قرار دارد، یعنی ایجاد تغییرات، که آن برای انتخاب طبیعی مواد اولیه فراهم می‌کند، و در این مرحله‌ی نخست است که فرایندهای تصادفی حاکم هستند. این تصادفی بودن تغییرات عامل اصلی برای تنوع عظیم و غریب جهان جانداران است. دو مورد از این‌ها را می‌خواهیم مورد بررسی قرار دهیم. نخستین مورد تنوع عظیم اوکاریوت‌های تک‌یاخته («آغازیان») هستند. مارگولیس و شوارتس در سال ۱۹۹۸ در میان این ارگانسیم‌ها ۳۶ شاخه را شناسایی کردند که بیش‌ترشان ارگانسیم‌های تک‌یاخته بودند، بسیاری از آن‌ها انگل بودند. از جمله‌ی معروف‌ترین آن‌ها که از ارگانسیم‌های بسیار متفاوتی تشکیل می‌شوند عبارت‌اند از: آمیب‌ها، پرتوزیویان<sup>۱</sup> (جانوران تک‌یاخته از پرتویان)، فورمینا‌فرها<sup>۲</sup>، هاگزی‌ها<sup>۳</sup>، پلاسمودیوم<sup>۴</sup>، زیباتازکدارها<sup>۵</sup>، مژکدارها، جلبک‌های سبز، جلبک‌های قهوه‌ای، جلبک‌های دیاتومه<sup>۶</sup>،

---

1. radiolarians      2. forminifera      3. sporozoans      4. plasmodium  
5. zooflagellates      6. diatoms

اوگlena<sup>۱</sup>، میکسومیسته<sup>۲</sup>، کیتریدیومیکوت‌ها<sup>۳</sup>. انگل شناسان دیگر حتی مدعی‌اند که اوکاریوت‌ها ۸۰ شاخه هستند. بسیاری از این گروه‌ها به‌شدت از یکدیگر متمایز می‌شوند، متها در پاره‌ای موارد هنوز روشن نیست که بهتر است آن‌ها را جزو قارچ‌ها قرار دهیم یا جزو گیاهان و یا باید در زمره‌ی جانوران قرار گیرند. آیا واقعاً ضروری است که در میان اوکاریوت‌های تک‌یاخته تنها به خاطر سازگاری خوب این‌همه ساختمان بدن گوناگون ایجاد شده باشد؟

حیرت‌آورتر از این، تنوع عظیم در میان سازواره‌های پرسلولی است. ما نه تنها از وجود پرسلولی‌ها، مثل جلبک‌های قهوه‌ای، در میان «آغازیان» آگاهی داریم، بلکه می‌دانیم که تفاوت‌های بسیار شدیدتر بین سه گروه اصلی پرسلولی‌ها، یعنی قارچ‌ها، گیاهان و جانوران وجود دارد. آیا به‌راستی همه‌ی این گوناگونی‌ها تنها به این خاطر ضرورت پیدا کرده که آن‌ها خوب بتوانند سازگار شوند؟ به‌طور مثال بیاید جانوران عجیب و غریب در لایه‌های رُسی بورگس<sup>۴</sup> را مورد ملاحظه قرار دهیم. احتمال زیاد دارد که بسیاری از آن‌ها پیامد جهش‌های اتفاقی بوده‌اند، که انتخاب طبیعی آن‌ها را از بین نبرده است. حتی گاهی از خود می‌پرسیم، آیا فرایند گزینش گاه و بی‌گاه دست و دلبازتر از آنچه که در اذهان همگانی درک می‌شود، عمل نمی‌کند؟ به‌علاوه، نباید فراموش کنیم که تصادف حتی در مرحله‌ی دوم تکامل، برای بقا و تولیدمثل نقش شایانی ایفا می‌کند. و در عین حال انتخاب طبیعی همه‌ی جنبه‌های حالت سازگاری را در هر نسلی بازسنجی نمی‌کند. یعنی در هر نسلی تنها برخی از جنبه‌های سازگاری‌پذیری مورد بازسنجی قرار می‌گیرد.

امروزه ما همچنین می‌توانیم تقریباً تمامی ۳۵ شاخه‌ی جانوری را بینیم. این‌ها از میان دست‌کم ۶۰ شکل اصلی بدن که در دوران کامبرین

1. euglena

2. slime molds

3. chytridiomycota

4. Burgess

می‌زیسته‌اند، توانسته‌اند به بقای خود ادامه دهند. اگر تفاوت‌های آن‌ها را به‌دقت مورد بررسی قرار دهیم، در نتیجه یک برداشت به انسان دست می‌دهد: همواره این تغییرات از ضرورت‌ها ناشی شده‌اند. ممکن است حتی بسیاری از خصایص بی‌همتای آن‌ها از یک تغییر تصادفی تکامل ریشه گرفته باشد، که انتخاب طبیعی با آن با مدارا رفتار کرده است، در حالی که اشکال دیگر ناشی از عوامل تصادفی (مثل انقراض دسته‌جمعی پیامد شهاب‌سنگ آلوارس) از میان رفته‌اند. چنین رویدادهای تصادفی موضوع اصلی کتاب *حیات شگرف*، نوشته‌ی اس. جی. گولد<sup>۱</sup> است، و من به این نتیجه رسیدم که او در این مورد محق بوده است.

از چنین مشاهداتی می‌توان دریافت که تکامل نه منحصراً از یک رشته اتفاقات تشکیل می‌شود، و نه صرفاً تحولی است ناشی از ضرورت‌ها در جهتی که همواره بهتر از قبل سازگار می‌شود. به یقین تکامل بخشاً فرایند سازگاری است، چون‌که انتخاب طبیعی در هر نسلی مؤثر واقع می‌شود. داروینست‌ها نظریه‌ی سازگاری را به‌طور گسترده‌ای به‌رسمیت شناختند، چون‌که آن روشی اکتشافی و رهگشا<sup>۲</sup> است. پی‌جویی این‌که در هر ویژگی یک ارگانیسم کدام خصیصه‌ی سازگار وجود دارد، ناگزیراً به درک ژرف مسئله می‌انجامد، اما هر خصیصه‌ای در واپسین تحلیل حاصل تغییرپذیری‌ها است، و این تغییرات نیز به‌نوبه‌ی خود اساساً پیامد رویدادهای تصادفی هستند. گویا بسیاری از دانشمندان این رشته درکی از این مسئله ندارند که در این جا دو فرایند علیّ مخالف هم، یعنی تصادف و ضرورت، عملاً هم‌زمان دست‌اندرکارند.

آیا می‌توان چنین نتیجه‌گیری‌هایی را در مورد انسان‌ها نیز به کار بست؟ پاره‌ای از مدافعان پرشور اصل تصادف مدعی شده‌اند، انسان چیزی غیر از «حاصل یک تصادف» نیست. بدیهی است که این نظر کاملاً با

1. S. J. Gould

2. heuristische Metodik=heuristic methodology



آموزه‌های اغلب مذاهب در تضاد است، زیرا از نظر آن‌ها انسان اشرف مخلوقات یا حاصل تلاش طولانی به سوی کمال می‌باشد. موفقیت بشریت در ۵۰۰ سال اخیر دست‌کم در رابطه با رشد جمعیت و گسترش جغرافیایی - به نظر مدرکی است حاکی از این‌که انسان واقعاً خوب سازگار شده است. اما آیا پیدایش انسان‌ها فرآگردی جبری بوده است. از سوی دیگر این پرسش را مطرح می‌کنند: پس چرا ۳/۸ میلیارد سال به درازا کشید، تا او پدید آمد؟ نوع انسان اندیشه‌ورز تقریباً ۲۸۰ هزار سال قدمت دارد، پیش از این دوران پیش‌گونه‌های ما در دنیای جانوران از جایگاه ویژه‌ای برخوردار نبودند. هیچ‌کس نمی‌توانست پیش‌بینی کند یک موجود بی‌دفاعی که روی دو پا راه می‌رفت، بتواند به اشرف مخلوقات تبدیل شود. اما جمعیتی از استرالوپیتکوس‌ها به نحوی از انحا توانایی ضروری مغزی را کسب کردند، تا با قدرت هوش خود ادامه‌ی حیات دهند. به دشواری بتوان از چنگ این اندیشه‌رها شد که این امر کمابیش تصادف بوده است، اما از سوی دیگر تنها تصادف هم نبوده است، چون تک‌تک مراحل از جریان تبدیل استرالوپیتکوس به انسان اندیشه‌ورز را انتخاب طبیعی به پیش رانده است.



پاره‌ی چهارم

---

تکامل انسان



## فصل یازدهم

### انسان، چگونه پدید آمد؟

انسان‌ها همواره معتقد بودند که برتر از سایر جانداران هستند. این ادعا در مذاهب باستانی عنوان شده است، و فلاسفه نیز از افلاطون تا دکارت و کانت آن را به تمامی تأیید کرده‌اند. البته در سده‌ی ۱۸ برخی از فلاسفه انسان‌ها را در نردبان طبیعت جای دادند، اما این ابتکار آن‌ها به هیچ‌روی تأثیر چندانی بر اندیشه‌ی میانگین مردم نگذاشت. همچنان در افواه عموم انسان اشرف مخلوقات باقی بود، به‌ویژه به این دلیل که دارای شعور بود. به همین خاطر، زمانی که داروین منشأ مشترک انواع را اساس نظریه‌ی خود قرار داد، و انسان را به عنوان ادامه‌ی پریمات‌ها در دنیای جانوران جای داد، در عصر ویکتوریا ضربه‌ی بسیار هولناکی بود. البته داروین شخصاً در آغاز بسیار محتاطانه اظهار نظر می‌کرد، اما برخی از پیروانش مثل هاکسلی (۱۸۶۳) و هیکل (۱۸۶۶) با شور و شوق میمون‌های انسان‌نما را به عنوان پیش‌گونه‌ی انسان معرفی کردند. و داروین نیز نظرش را سرانجام درباره‌ی تکامل انسان‌ها در اثر جامع خود *تبار انسان* (به سال ۱۸۷۱) شرح داد.

بدیهی است که شباهت آشکار میان انسان‌ها و میمون‌های انسان‌نما از نظر طبیعت‌پژوهان آن دوران دور نمانده بود. لینه حتی شامپانزه‌ها را جزو هومینیدها (جنس انسان) به‌شمار آورد. با این‌همه، نه تنها دانشمندان معقول و منقول و فیلسوفان، بلکه عملاً عموم مردم نیز این شباهت آشکار را

رسماً نادیده می‌گرفتند. افکار عمومی با توضیحات لامارک راجع به تکامل انسان نیز عیناً همین رفتار را کردند. تازه پس از این‌که نظریه‌ی تبار مشترک، یعنی نظریه‌ی جدید داروین، که براساس آن همه‌ی جانداران از نیای مشترکی سرچشمه گرفته‌اند، مطرح و مقبول همگان واقع شد، ناگزیر به این شناخت انجامید که منشأ انسان‌ها را باید در میان پرمات‌ها جستجو کرد.

### پرمات‌ها چه هستند؟

پرمات‌ها یعنی «سرور جانوران» جزو راسته‌ی پستانداران هستند که نیمه‌میمون‌ها (لمورها و لوریس‌ها)، تارسیه‌ها، میمون‌های دنیای جدید (قاره‌ی آمریکا) و دنیای قدیم (قاره‌ی آسیا و آفریقا) را دربر می‌گیرد (به جدول ۱-۱۱ نگاه کنید). آن‌ها با هیچ‌یک از جانوران دیگر راسته‌های پستانداران این‌قدر خویشاوندی نزدیک ندارند، نزدیک‌ترین خویشاوندان آن‌ها لمورهای پرنده و موش شبگرد می‌باشند. قدیمی‌ترین سنگواره‌های پرمات‌ها به دوران کرتاسه‌ی پسین مربوط می‌شوند.

میمون‌های دنیای قدیم که بین ۲۴ تا ۳۳ میلیون سال قبل می‌زیسته‌اند، از دل خود میمون‌های انسان‌نما را تکامل بخشیدند. سنگواره‌های میمون *اجیپتوپیتکوس*<sup>۱</sup> یافت شده از دوره‌ی پسین عصر آلیگوسین پاره‌ای از ویژگی‌های آنتروپوئیدها (شبیبه میمون انسان‌نما) را با خود دارد. پروکنسول<sup>۲</sup> یافت‌شده از شرق آفریقا (که در فاصله‌ی ۱۵ تا ۲۳ میلیون سال پیش می‌زیسته است) آشکارا یک میمون انسان‌نما بوده و پیش‌گونه‌ی انسان و میمون‌های بزرگ آفریقایی محسوب می‌شود. اما متأسفانه هیچ فسیلی از میمون‌های انسان‌نما از آفریقا به‌دست نیامده است که در

1. Aegyptopithecus      2. Proconsul

فاصله‌ی بین ۷ تا ۱۳/۵ میلیون سال قبل می‌زیسته‌اند (نمودار ۱-۱۱ را نگاه کنید).

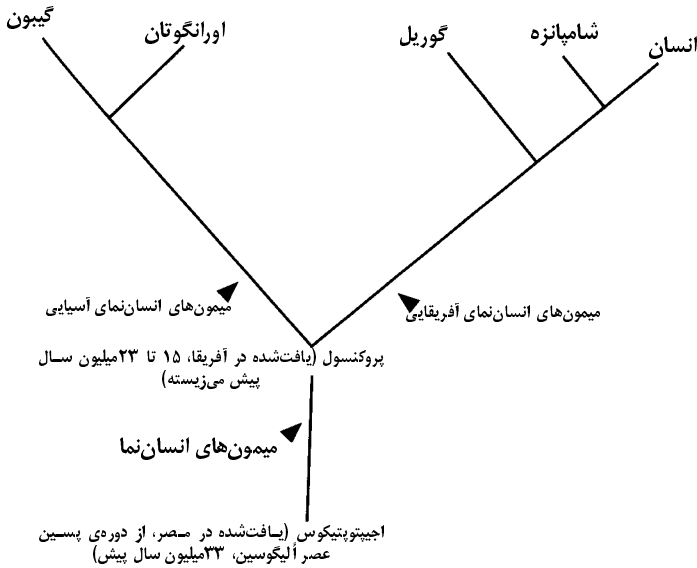
میمون‌های بزرگ امروزی را می‌توان به دو گروه تقسیم کرد: میمون‌های انسان‌نمای آفریقایی (گوریل‌ها، شامپانزه‌ها و انسان‌ها) و میمون‌های انسان‌نمای آسیایی (گیبون‌ها و اورانگوتان‌ها). بین این دو گروه فاصله‌ی آشکاری وجود دارد؛ این شکاف یا انشعاب بین این گروه در فاصله‌ی بین ۱۲ الی ۱۵ میلیون سال پیش ایجاد شده است.

راسته‌ی پریمات‌ها («سرور جانوران»)
زیر راسته‌ی پیش‌نخستی‌ها (نیمه میمون‌ها)
بخش راسته‌ی لمورسانان (لمورها)
بخش راسته‌ی لوریس‌سانان (گالاگوا، لوریس‌ها)
زیر راسته‌ی تارسیه‌سانان
زیر راسته‌ی انسان‌نماها (میمون‌های انسان‌نما)
بخش راسته‌ی بینی‌پهن‌ها (میمون‌های دنیای جدید)
بخش راسته‌ی بینی‌باریک‌ها (میمون‌های دنیای قدیم)
ابر تیره‌ی انسان‌ریخت‌ها (انسان، میمون‌های انسان‌نما)
تیره‌ی درخت‌زی‌ها (گیبون‌ها)
تیره‌ی هومینیدها (میمون‌های انسان‌نما)
زیر تیره‌ی میمون‌های درشت اندام‌ها (اورانگوتان‌ها)
زیر تیره‌ی هومینیان (میمون‌های انسان‌نمای آفریقایی، انسان‌ها)
در این رده‌بندی این گروه‌های پریمات‌ها اساساً بر پایه‌ی تفاوت‌های ریخت‌شناختی از هم متمایز شده‌اند. درستی این تفکیک و مناسبات خویشاوندی هر یک از آن‌ها در سال‌های اخیر توسط یافته‌ها و نتایج زیست‌شناسی مولکولی نیز تأیید شده است.

جدول ۱-۱۱: رده‌بندی پریمات‌ها

### چه مدارکی اشتقاق انسان را از پریمات‌ها تأیید می‌کند؟

امروزه دیگر هیچ انسان دانش‌آموخته‌ای تردید ندارد که ما از پریمات‌ها به‌ویژه از میمون‌های انسان‌نما سرچشمه گرفته‌ایم. مدارک درجهت تأیید این شناخت بسیارند؛ عمدتاً این مدارک از سه قماش تشکیل می‌شوند.



تصویر ۱-۱۱: شجره‌ی تبار تکاملی میمون‌های انسان‌نما

**مدارک کالبدشناختی.** ساختار بدن انسان، حتی تا جزئی‌ترین بخش‌های آن، با بدن میمون‌های آدم‌نمای آفریقایی، به‌ویژه با شامپانزه‌ها، مشابهت دارد. سابقاً ار. آوون<sup>۱</sup> معتقد بود که یک تفاوت واقعی بین ساخت مغز انسان و میمون‌ها کشف کرده است. اما این ادعا را هاکسلی از بیخ و بن رد کرد؛ وی ثابت کرد تنها تفاوت بین مغز انسان و شامپانزه‌ها وزن بیش‌تر مغز انسان است، هیچ تفاوت کیفی میان آن‌ها وجود ندارد. اندکی بعد نیز از نتایج پژوهش‌ها و آزمایشات به کمک داده‌های نوین نظر هاکسلی مورد تأیید قرار گرفت. تنها ویژگی‌های شاخص انسانی عبارت‌اند از: تناسب دست‌ها و پاها، تحرک و شکل قرارگیری و ظریف‌کاری انگشت شست

1. R. Owen



دست‌ها، ریزش موی تن در انسان‌ها، رنگیزه‌ی پوست بدن (پیگمانتاسیون)، غدد و روزن‌های تعریقی و بزرگی و گستردگی سیستم عصبی، به‌ویژه بخش پیشین مغز.

**مدارک سنگواره‌ای.** زمانی که داروین در سال ۱۸۵۹ ایده‌های جسدورانه‌ی خود را منتشر ساخت، هنوز هیچ سنگواره‌ای که نشان‌دهنده‌ی موجوداتی باشد که مراحل تدریجی گذار از نیای شبه‌میمون/شامپانزه تا انسان امروزی باشد، در اختیار نبود.

تا همین امروز هم هیچ فسیلی از فاصله‌ی زمانی ۶ الی ۸ میلیون سال قبل که طی آن انشقاق اصلی میان نخستین نیای انسانی و پرمات‌ها در آن دوران صورت گرفته‌یافت نشده است، اما سنگواره‌های زیادی از ۵ میلیون سال پیش بدین سو به دست آمده که نشان می‌دهند موجودات بینابینی مراحل میانی بین شامپانزه‌ها و انسان‌ها به چه شکلی بوده‌اند.

**تکامل مولکولی.** یکی از مهم‌ترین دستاوردهای زیست‌شناسی مولکولی اثبات این امر بود که درشت‌مولکول‌ها<sup>۱</sup> هم درست مثل مشخصات ظاهری بدن تکامل می‌یابند. به این دلیل می‌شد امیدوار بود که مقایسه بین درشت‌مولکول‌های انسان و میمون‌های انسان‌نما روشنی بیشتری به تکامل انسان خواهد بخشید، که درست همین‌طور هم شد. واقعاً هم توانستند مشخص کنند که مولکول‌های انسان‌ها، در مقایسه با سایر جانوران، بیش‌ترین تشابهات را با مولکول‌های شامپانزه‌ها دارند، و افزون بر این میمون‌های انسان‌نمای آفریقایی، در مقایسه با دیگر پرمات‌ها، بیش‌ترین تشابهات را با انسان‌ها دارند. پاره‌ای از آنزیم‌ها و دیگر پروتئین‌ها مثل هوموگلوبین، در انسان و شامپانزه عملاً عین هم هستند.

---

1. Macromolecule

اگر این اسناد و مدارک کالبدشناختی، سنگواره‌ای و مولکولی را با هم جمع‌بندی کنیم، می‌توانیم خویشاوندی نزدیک بین انسان‌ها، شامپانزه‌ها و دیگر میمون‌های انسان‌نما را امروزه بسیار متقاعدکننده‌تر از گذشته به اثبات برسانیم. امروز دیگر زیر سؤال بردن چنین اسناد و مدارک قاطع خردمندانۀ نخواهد بود.

### تبار هومینیدها چه زمانی از موجودی که به شامپانزه‌ها انجامیده منشعب شد؟

یا به سخن دیگر: تبار تکاملی هومینیدها از چه قدمتی برخوردار است؟ زمانی که هنوز باور همگانی بر این بود که انسان کاملاً با دیگر حیوانات تفاوت دارد، نقطه‌ی انشعاب را به گذشته‌های بسیار دور می‌بردند، مثلاً به اوایل دوران سوم، یعنی ۵۰ میلیون سال پیش. اما هنگامی که سنگواره‌های تازه‌ای با شباهت‌های زیاد از موجودات بینابینی میان انسان‌ها و میمون‌های انسان‌نمای آفریقایی به دست آمدند، به تدریج تاریخ متأخرتر مورد قبول‌تر واقع می‌شد. تاریخ انشعاب به ۱۶ میلیون سال قبل منتقل شد. اما زمانی که قادر به آزمایش پروتئین‌ها و دی.ان.ای شدند و یک ساعت مولکولی هم تهیه و تنظیم شد، تخمین‌ها نزدیک‌تر و نزدیک‌تر شد، تا این که مشخص شد انشقاق در واقع ۶ الی ۸ میلیون سال قبل روی داده است. آخرین یافته‌ها و نتایج که از طریق روش‌های گوناگون به دست آمده‌اند، همین تاریخ را تأیید می‌کنند. با این روش‌ها همچنین اثبات کرده‌اند که جدایی انسان‌ها و شامپانزه‌ها دیرتر از جدایی شامپانزه‌ها از گوریل‌ها صورت گرفته است. براساس دانسته‌های امروزی قطعی‌تر شده است که شامپانزه‌ها نزدیک‌ترین خویشاوندان ما هستند و آن‌ها به انسان‌ها نزدیک‌تر هستند تا به گوریل‌ها.

### سنگواره‌ها به ما چه می‌گویند؟

پیش از سال ۱۹۲۴ تنها شمار اندکی از فسیل‌های هومینیدها کشف شده بود، و تازه همه‌ی آن‌ها هم به مراحل اخیر انسان شدن مربوط می‌شدند، یعنی پیدایی و ظهور جنس انسان را نمایندگی می‌کردند. این یافته‌ها از اروپا، جاوه و چین به دست آمده بودند. به این دلیل عموماً چنین می‌پنداشتند که اساساً انسان در جایی در آسیا یا به عرصه‌ی هستی نهاده، در نتیجه هیئت‌های اکتشافی بزرگی از اروپا و آمریکا عازم آسیای مرکزی می‌شدند، تا قدیمی‌ترین سنگواره‌های نیاکان انسان را کشف کنند. اما متأسفانه با این اقدامات موفق نشدند. البته بعضی از نویسندگان دوران‌دیش اعلام کرده بودند که، به‌علت خویشاوندی نزدیک انسان با شامپانزه‌ها و گوریل‌ها به احتمال زیاد به‌دنبال سرچشمه‌ی انسان باید به آفریقا رفت، اما نخستین کشف از قاره‌ی سیاه در سال ۱۹۲۴ صورت گرفت، و آن هم فسیل یک انسان‌ریخت بود (که آن را استرالوپیتکوس آفرانسیس نامگذاری کردند). از آن پس فسیل‌های بسیاری به دست آمده‌اند، تنها در این قاره بوده که سنگواره‌های هومینیدهای قدیم‌تر از ۲ میلیون سال یافت شده است. امروزه دیگر هیچ شکی نیست که آفریقا خاستگاه انسان‌ها بوده است.

### فرایند پیدایی سنگواره‌های انسان

در آثار دیرین انسان‌شناسان سابقاً رسم بر این بود که تاریخچه‌ی سنگواره‌های انسان‌ها را به ترتیب تاریخ کشف‌شان توضیح می‌دادند. معمولاً این ترتیب نیز با کشف نئاندرتال‌ها (در سال‌های ۱۸۴۹ و ۱۸۵۶) آغاز می‌شد، و از طریق کشف هوموارکتوس‌ها (در جاوه در سال ۱۸۹۴، و در چین در سال ۱۹۲۷) ادامه می‌یافت و به کشف سنگواره‌ها در آفریقا (در سال ۱۹۲۴) ختم می‌شد. اما از دید دانش تحقیق تکاملی و از نظر تکامل پژوهان، منطقی‌تر خواهد بود که توضیح تاریخچه‌ی سنگواره‌های

انسانی با قدیم‌ترین سنگواره‌ها آغاز شود و سپس درباره‌ی کشفیات مربوط به لایه‌های جوان‌تر زمین‌شناختی گزارش دهند. من این روش توضیح را در این جا برگزیده‌ام.

تبار تکاملی شامپانزه‌ها اندکی پس از انشعاب از تبار هومینیدها به دو گونه‌ی ناهم‌بوم تقسیم شد. یکی از این گونه‌ها همان شامپانزه‌های معروف (Pan troglodytes) است که حوزه‌ی پراکنش آن‌ها از غرب تا شرق آفریقا را دربر می‌گیرد، گونه‌ی دیگر شامپانزه‌ی کوتوله یا بونوبوها (Pan paniscus) هستند، که تنها در جنگل‌های ساحلی رودخانه‌ی کنگو، در آفریقای مرکزی، زیست می‌کنند. این رود این دو نوع شامپانزه را از هم جدا کرده است. به نظر می‌رسد در پاره‌ای از رفتارها بونوبوها شباهت بیشتری به انسان‌ها دارند تا شامپانزه‌ها، اما این بدان معنا نیست که بونوبوها نیاکان ما بوده‌اند. اشتقاق میان شامپانزه‌ها و بونوبوها همین چندمیلیون سال اخیر، یعنی مدت‌ها پس از انشعاب تبار تکاملی هومینیدها و شامپانزه‌ها از هم، روی داده است.

#### چگونه مسیر تکاملی میمون‌ها و انسان را بازسازی می‌کنند؟

یکی از وظایف دیرین انسان‌شناسی این است که ترتیب و توالی تغییرات میمون‌ها به سوی انسان شدن را بازسازی کند. نخستین کارشناسانی که سنگواره‌های انسانی را مورد آزمایش و پژوهش قرار دادند و اقدام به چنین بازسازی‌هایی کردند، کالبدشناسان بودند، و تمامی آموزش‌های لازم برای تشریح و توضیح تغییرات ایجاد شده در زنجیره‌ی سنگواره‌ها را نیز دیده بودند. اما از نظر بینشی و جهان‌بینی مفهومی آن‌ها برای این کار خود را خوب آماده نکرده بودند. آن‌ها به عنوان گونه‌شناس تاریخ‌های تغییرات فرایند گذار از «میمون‌های آدم‌نما» به «جنس انسان» را در نظر می‌گرفتند. آن‌ها می‌خواستند مراحل را پیدا کنند تا گذار تدریجی از نوع «میمون‌های آدم‌نما» به گونه‌ی «انسان» را بتوانند به خوبی بازتاب دهند.

به‌علاوه عموماً با دید غایت‌گرایانه به روند گذار تدریجی «به‌سوی کمال بیش‌تر» معتقد بودند، یعنی به یک تکامل متکی بر پیشرفت، که در انسان اندیشه‌ورز به اوج کمال خود رسیده است.

اما متأسفانه در عمل روشن شد که بازسازی مراحل انسان‌شدن کار بسیار دشواری است. مانع اول این است که نخستین سنگواره‌های یافت‌شده به دوران اخیر مربوط می‌شدند. نتیجه این شد که مسیر بازسازی از میمون‌های انسان‌نما به سوی انسان جریان نمی‌یافت، بلکه برعکس، از انسان به سمت میمون‌های آدم‌نما طی می‌شد. از این‌ها هم گمراه‌کننده‌ترین بود که مشخص شد: اثبات تداوم بی‌گسست امری کاملاً ناممکن است. یعنی در بین سنگواره‌های یافت‌شده فاصله‌های خالی بسیار است، که شاید در آینده بتوان آن‌ها را کشف کرد. بدیهی است که آن عمدتاً به ناکاملی ترتیب سنگواره‌ها بازمی‌گشت، اما آن تنها دلیل این آشفتگی‌ها نبود، و دانشمندان هم دقیقاً از همین امر بسیار نگران بودند. همان‌گونه که خواهیم دید (جزئیات را در پایین ملاحظه خواهید کرد) برخی از انواع سنگواره‌ها مثل استرالوپیتکوس آفریکانوس، استرالوپیتکوس آفرانسیس و هومو ارکتوس معمولاً به‌طور نسبی هم زیاد کشف می‌شدند، هم در همه‌جا یافت می‌شدند، اما از موجوداتی که در بین این‌ها قرار داشته‌اند و از پیش‌گونه‌ها و اخلاف بعدی آن‌ها خبری نیست. این کمبود به‌ویژه بین استرالوپیتکوس و جنس انسان دیده می‌شود.

### امروزه سنگواره‌ها چه مدارکی را ارائه می‌کنند؟

متأسفانه امروز از فاصله‌ی ۷ تا ۱۳ میلیون سال قبل هیچ سنگواره‌ای نه از شامپانزه‌ها و نه از هومینیدها در اختیار نداریم. بنابراین مدرکی در تأیید رویداد انشعاب بین تبارهای تکاملی هومینیدها و شامپانزه‌ها در دست نیست. به‌علاوه هنوز اکثر سنگواره‌های مربوط به هومینیدها ناقص هستند. بیش‌تر سنگواره‌های هومینیدها عبارت‌اند از تکه‌ای از فک پایین،

قطعاتی از مجموعه‌ی بدون استخوان‌های صورت و دندان‌ها یا قسمت‌هایی از استخوان‌های دست‌ها و پاها. بنابراین بازسازی بخش‌های مفقوده ناگزیر امری ذهنی است. از زمان آغاز پایه‌گذاری دانش دیرین انسان‌شناسی این گرایش رایج بود که هر سنگواره را با انسان اندیشه‌ورز مقایسه کنند. یک سنگواره [و یا بخش خاصی از آن] یا «پیشرفته» به حساب می‌آمد و یا این که ابتدایی (یعنی «شبه میمون‌های انسان‌نما») شمرده می‌شد. در جریان چنین مقایسه‌هایی غالباً این نتیجه به دست می‌آمد که تکامل هومینیدها بیش‌تر به «چل‌تکه»ای شبیه می‌شد که هیچ هماهنگی و پیوند ارگانیک با هم ندارند. مثلاً فک شبیه فک جنس انسان با دست و پای شبیه به دست و پای میمون‌های انسان‌نما باهم یافت می‌شدند، به همین منوال ترکیبات دیگری از قطعات اسکلت‌ها را کشف می‌کردند که باهم جور در نمی‌آمدند.

کتابی که برای همگان نوشته شده باشد، مثل کتابی که در دست دارید، نمی‌تواند تمامی نظرات موافق و مخالف مربوط به فسیل‌های هومینیدهای مورد اختلاف دانشمندان را بیان کند، (عملاً هم کمابیش همه‌ی آن سنگواره‌ها مورد اختلاف دانشمندان هستند!). چنین کاری برای خوانندگانی غیرمتخصص در این رشته بسیار گمراه‌کننده خواهد بود. به این خاطر من کاری کرده‌ام که انتقادات زیادی را برایم به همراه خواهد داشت: من از میان بسیاری از آن تفسیرها و نظرات، آن‌هایی را که به گمانم به احتمال زیاد درست به نظر می‌آمده‌اند، گزیده‌ام. در همین جا باید روشن کنم که دسته‌بندی و تعیین جایگاه این سنگواره‌ها در توصیفی که من از آن‌ها ارائه می‌دهم یک وضعیت موقت دارند. یعنی هر کشف تازه‌ای ممکن است وضعیت آن‌ها را به کلی دگرگون کند. به‌ویژه پیشنهاداتی مثل جای دادن هومو هابیلیس در میان استرالوپیتیسین‌ها یا احتمال این که جنس انسان از مناطق دیگر آفریقا به شرق آن قاره مهاجرت کرده است، جای اعتراض بسیار دارد. در این وضع آشفته مهم این است که هیچ چیز را

قطعی نپنداریم. یک گزارش بسیار سودمند درباره‌ی گونه‌گونی و تنوع سنگواره‌های هومینیدها توسط تاترزال<sup>۱</sup> و شوارتس (۲۰۰۰) تهیه شده است. انسان‌شناسانی که سنگواره‌های هومینیدها را بدون در نظر گرفتن شرایط پس‌زمینه‌ی آنها - می‌خواهند رده‌بندی کنند، می‌باید به این بیندیشند که نام‌های آرایه‌شناختی مثل آفانسیس، اکتوس یا هوموهایلیس به هیچ‌وجه نشانه‌ی یک نوع نیست، بلکه بیش‌تر نشانه‌ی تنوع جمعیت‌ها یا زیر جمعیت‌های هومینیدها است.

همین واقعیت که تنها در فاصله‌ی سال‌های ۱۹۹۴ تا ۲۰۰۱ بیش از شش سنگواره از هومینیدها را شناسایی و تشریح نکرده‌اند، آشکارا نشان می‌دهد که اطلاعات و آگاهی‌های ما در این باره چقدر محدود است. تاکنون کسی تلاش نکرده تا در شجره‌ی جدید هومینیدها، آنها را در جایگاه درستی قرار دهد. به دلیل سنگواره‌های اندک به‌جامانده نمی‌توان تعیین کرد که تفاوت‌های بین سنگواره‌ها تاجه‌اندازه به تنوع جغرافیایی آنها بازمی‌گردد.

### مراحل پیدایش انسان

با همه‌ی این اوصاف، تا جایی‌که به روند کلی تکامل انسان‌ها مربوط می‌شود، سنگواره‌های کشف شده کمک شایان توجهی می‌کنند. من در این‌جا مایل‌ام کرونولوژی توصیفات تاریخی مربوط به مراحل مختلف مسیر طی شده از میمون‌های آدم‌نما تا انسان‌ها را بازسازی کنم؛ که در جریان آن به تفسیرهای نویسندگان زیادی اتکا خواهم کرد، به‌ویژه به استانلی (۱۹۹۶) و رانگهم<sup>۲</sup> (۲۰۰۱). تصویری که از این توصیفات به‌دست خواهد آمد، منحصراً استنتاج‌های مبتنی بر استنباط خواهد بود، و هر آن ممکن است نادرستی بخش‌هایی از آن به‌اثبات برسد. اما از سوی

1. Tattersall      2. Wrangham

دیگر، تاریخچه‌ی به هم پیوسته‌ای که من ارائه خواهم داد بسیار آموزنده‌تر از فهرستی خواهد بود که سابقاً مرسوم بود که از واقعیت‌های صرف، منتها بدون ارتباط علی باهم، ارائه می‌شد. اطلاعات مهم و قابل اطمینانی که از پژوهش‌های دوران اخیر حاصل شده‌اند، می‌گویند: انسان اندیشه‌ورز حاصل نهایی دو تغییر بزرگ اکولوژیکی است که در زیست‌بوم نیاکانِ هومینید ما رخ دادند. به این دلیل سه مرحله‌ی پیدایش انسان را می‌توان از هم تفکیک کرد:

مرحله‌ی شامپانزه‌ها	مرحله‌ی جنگل‌های گرمسیری
مرحله‌ی ساوانا درخت	استرالوپیتکوس‌ها
مرحله‌ی ساوانا بی‌درخت	جنس انسان

مرحله‌ی شامپانزه‌ها. در جنگل‌های انبوه استوایی میمون‌های انسان‌نما در میان درختان از این شاخه به آن شاخه و از این درخت به آن درخت حرکت می‌کردند. خوراک آن‌ها عمدتاً از میوه‌های همان درختان تأمین می‌شد، و تاحدودی نیز از ساقه‌ها و برگ‌های نرم و غیره. ویژگی اساسی آن‌ها کوچکی مغزشان بود و دوریختی جنسی آشکاری در میان آن‌ها حاکم بوده است. میمون‌های انسان‌نما اغلب روی درختان زندگی می‌کردند؛ بنابراین هیچ فشار گزینش به سود راه رفتن دوپایی برای آن‌ها وجود نداشته و امروز هم وجود ندارد.

مرحله‌ی استرالوپیتسین‌ها. تقریباً ۶ الی ۸ میلیون سال پیش در دوران واپس‌نشینی جنگل‌ها و ایجاد مناطق نیمه دشت و نیمه درخت‌زار، یک نوع از میمون‌های انسان‌نمای شبه شامپانزه موفق شد در پیرامون جنگل‌ها (یعنی مناطق ساوانا درخت) جمعیت‌های پایه‌گذار خود را تأسیس کند. دشت‌های پوشیده از درخت‌زاران تُنک در این دوران نواحی گسترده‌ای از آفریقا را پوشانده بود، و از میان نخستین ساکنان این مناطق استرالوپیتسین‌ها تکامل یافتند. این‌طور که از شمار و گسترده‌ی سنگواره‌ها برداشت می‌شود، آن‌ها بسیار موفق بوده‌اند و در هر جایی که



در قاره‌ی سیاه‌دشت‌های درخت‌زار گسترده بود، آن‌ها نیز در آن‌جاها انتشار یافتند، اگرچه تاکنون سنگواره‌های آن‌ها تنها در آفریقای خاوری، از اتیوپی تا تانزانیا و آفریقای جنوبی، به دست آمده‌اند. استثنائاً شماری از آن‌ها را در چاد واقع در آفریقای مرکزی نیز به دست آورده‌اند.

این میمون‌های انسان‌نما برای سازگاری با زیست‌بوم جدید به تغییرات اندکی نیاز داشتند. در میان تک درختان گرم‌دشت‌های اطراف جنگل‌ها معمولاً فاصله‌ی کافی وجود داشت، که میمون‌ها مجبور می‌شدند این فاصله‌ها را روی دوپای خود طی کنند، اما به‌طور اساسی آن‌ها هنوز روی درختان می‌زیسته‌اند، همان‌طور که دیگر میمون‌های آدم‌نمای امروزی روی شاخه‌ها می‌خوابند، استرالوپیتیسین‌ها نیز در آن دوران روی درختان می‌خوابیده‌اند. بنابراین گذار از حرکت چهارپایی به راه رفتن دو پایی برای پرمات‌ها نباید آن‌طور که گاهی پنداشته می‌شود، کار زیاد دشواری بوده باشد. خود من شخصاً شاهد بودم که در باغ وحش فونیکس واقع در ایالت آریزونا، میمون‌های درازدست آمریکای جنوبی فاصله‌های نسبتاً طولانی را به چه خوبی روی دو پای خود طی می‌کردند. در نتیجه استرالوپیتیسین‌ها به تنها مورد سازگاری جدی که نیاز داشتند، کسب دندان‌های بلندتر و محکم‌تر بوده است: چون که دیگر آن میوه‌های نرم مناطق جنگلی گرمسیری در این دشت‌های خشک و کم‌درخت کمیاب بودند، به‌گونه‌ای که آن‌ها ناگزیر بوده‌اند مواد گیاهی سخت‌تری را در صورت غذایی خودشان وارد کنند. طبق نظر برخی از انسان‌شناسان، آن‌ها دریافته بودند که ریشه‌های غده‌ای گیاهان مثل چغندر و... خوردنی هستند، و معمولاً در سرزمین‌های خشک از این گیاهان کم نیستند. شیرها، پلنگ‌ها، سگ‌های وحشی و دیگر درندگان که معمولاً از طعمه‌های خود سریع‌تر می‌دوند- در نواحی ساوانای درخت‌زار یا کم بودند و یا در پاره‌ای مناطق اصلاً حضور نداشتند، و افزون بر این درختان هم همواره در اختیار آن‌ها بوده تا بتوانند در صورت لزوم از چنگ دشمنان طبیعی خود

به‌روی آن‌ها فرار کنند. به همین دلیل برای استرالوپیتیسین‌ها که اکثر مشخصات جسمی‌شان شبیه شامپانزه‌ها بوده است، برای زیستن در چنین محیطی تغییرات چندانی ضرورت پیدا نمی‌کرد: مثلاً استرالوپیتیسین‌ها نیز مانند نیاکان خود ریزنقش بودند، دوریختی جنسی در میان استرالوپیتیسین‌ها تغییری نکرده بود (نرها ۵۰ درصد از ماده‌ها بزرگ‌تر بودند)، مغز آن‌ها همچون نیاکانشان کوچک مانده بود، تناسب دست و پایشان نیز تغییری نکرده بودند.

دو گونه از استرالوپیتیسین‌های باریک‌اندام به‌اندازه‌ی کافی از خود سنگواره به جای گذاشته‌اند تا بتوان وجودشان را مستند کرد: استرالوپیتیکوس آفرانسیس در شرق آفریقا از اتیوپی تا تانزانیا که در فاصله‌ی ۳ تا ۳/۹ میلیون سال قبل می‌زیسته‌اند و استرالوپیتیکوس آفریکانوس در آفریقای جنوبی که در فاصله‌ی ۲/۴ الی ۳ میلیون سال پیش زندگی می‌کردند (تصویر ۱۱-۲ را نگاه کنید). هر دو این‌ها دارای مغز کوچکی بودند، تقریباً ۴۳۰ الی ۴۸۵ سانتی‌متر مکعب حجم مغز آن‌ها بوده است. این‌ها نسبت به هم دگرنوع<sup>۱</sup> بودند، اما آفریکانوس متأخرتر می‌زیسته و به جنس انسان، به‌استثنای تناسب میان دست و پایش، شباهت بیشتری داشته است. با توجه به این واقعیت که شامپانزه‌ها در استفاده از ابزار بسیار ماهرند، می‌توان تصور کرد که استرالوپیتیسین‌ها نیز قادر به این کار بوده‌اند؛ دانشمندان تاکنون ابزارهای سنگی‌ای که بتوان به آن‌ها نسبت داد را پیدا نکرده‌اند. از ابزار و وسایلی که احتمالاً آن‌ها از چوب و رشته‌های گیاهی، ترکه‌ها و یا پوست حیوانات می‌ساخته‌اند، چیزی به جای نمانده است. هیچ دلیلی در دست نیست که نشان دهد تمام مناطق ساوانا درخت‌کاره‌ی سیاه را استرالوپیتیسین‌ها به تصرف خود درآورده بودند. استرالوپیتیکوس اساساً گیاه‌خوار بوده است. دندان‌های نیش او از

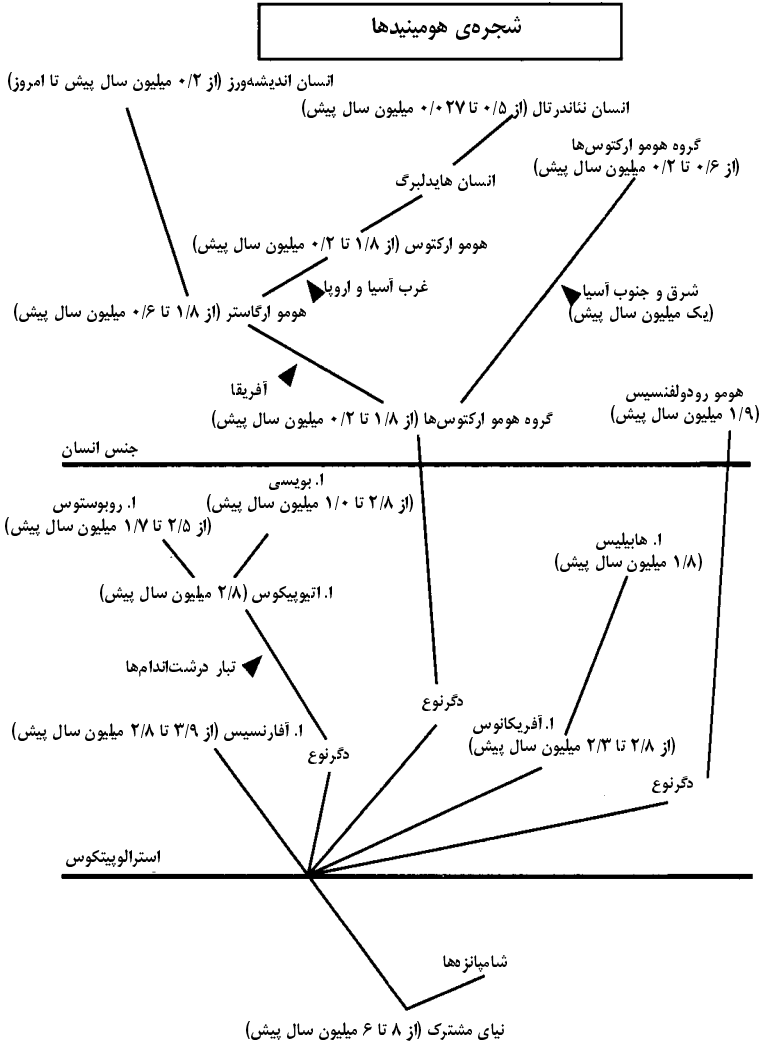
1. Allospezies=allospecies

دندان‌های نیش انسان امروزی بزرگ‌تر بوده است، و همچنین دندان‌های آسیایش نیز بزرگ بوده‌اند، باید در نظر داشت که دندان‌های آسیای شامپانزه‌ها کاملاً کوچک هستند.

بدیهی است که استرالوپیتکوس می‌توانسته روی دوپای خود راه برود، اما ظاهراً هنوز هم روی درختان می‌زیسته، و بسیاری از مشخصات بدنش، مثل دست‌های بلندش او را از انسان‌های امروزی متمایز می‌ساختند. به نظر استانلی (۱۹۹۶) از بلندی دست‌ها می‌شود استنباط کرد که ماده‌های آن‌ها بچه‌های شیرخوار خود را نمی‌توانستند روی دست‌هاشان حمل کنند (چون که آن‌ها دست‌هاشان را برای بالا رفتن از درختان نیاز داشته‌اند)؛ با این حساب باید بچه‌های آن‌ها نیز مثل بچه‌های دیگر میمون‌های انسان‌نما قادر بوده‌اند به مادرشان بچسبند. در ضمن بچه‌های استرالوپیتکوسین‌ها هنگام تولد مثل بچه‌های شامپانزه‌ها می‌باید تکامل یافته به دنیا می‌آمده‌اند. یعنی نه مثل بچه‌های انسان که بسیار نامتکامل به دنیا می‌آیند.

چه در دنیای قدیم و چه در دنیای جدید به ندرت دیده می‌شود که دو یا چندگونه‌ی وابسته به یک جنس از پرمات‌ها (مثلاً جنس میمون دم‌دراز<sup>۱</sup>، در یک ناحیه در کنار هم زیسته باشند. اما از قرار معلوم در مورد استرالوپیتکوسین‌ها چنین وضعی عمومیت داشته است، یعنی از کشفیات سنگواره‌های آن‌ها چنین مستفاد می‌شود که چند نوع متعلق به یک جنس از آن‌ها در کنار هم می‌زیسته‌اند. مثلاً در جنوب آفریقا در منطقه‌ی پراکنش نوع باریکاندام استرالوپیتکوس آفریکانوس، نوعی از تبار درشت‌اندام‌ها به نام استرالوپیتکوس رویوستوس نیز می‌زیسته است. و در آفریقای خاوری در دوران ۳ تا ۳/۵ میلیون سال قبل در کنار استرالوپیتکوس بویسی درشت‌اندام، استرالوپیتکوس آفرانسیس لاگراندام زندگی می‌کرده، در

1. Cercopthacus



تصویر ۲-۱۱: یک طرح پیشنهادی موقت برای تبار تکاملی هومینیدها. در این شجره‌نامه به‌ویژه هر لحظه که لازم باشد زمان ظهور هریک از این گونه‌ها را می‌توان تغییر داد. در این طرح پیشنهادی، کشفیات بعد از ۱۹۹۰ در نظر گرفته نشده است.

فاصله‌ی ۱/۹ تا ۲/۴ میلیون سال پیش نیز در کنار استرالوپیتکوس بویسی درشت‌اندام، جنس انسان اقامت داشته است.

تقریباً ۳/۸ میلیون سال قبل گونه‌ی متقدم‌تری از درشت‌اندام‌ها به نام استرالوپیتکوس اتیوپیکوس، که احتمالاً از استرالوپیتکوس بویسی به‌سادگی قابل تمیز نبوده، می‌زیسته است. با این‌که استرالوپیتکوس‌های درشت‌اندام ظاهراً تنومندتر و قوی‌تر بوده‌اند، اما همه‌ی شواهد و قرائن حاکی از آن‌اند که آن‌ها گیاه‌خوار بوده و درنده‌خو نبوده‌اند. اساساً آن‌ها با باریک‌اندام‌ها از نظر ساختمان بدن مشابه بوده‌اند، متنها برخی از دیرین‌شناسان برای آن‌ها جنس جدیدی به نام پارانتروپوس<sup>۱</sup> را پیشنهاد کرده‌اند.

جمعیت‌های باریک‌اندام استرالوپیتکوس‌ها در فاصله‌ی ۲/۴ تا ۳/۸ میلیون سال قبل می‌زیسته‌اند. آن‌ها هم از نظر قد و هیكل و هم از لحاظ بزرگی و حجم مغز شبیه میمون‌های انسان‌نما بودند. اما یک چیز در آن‌ها به‌ویژه توجه‌برانگیز است، که آن‌ها طی این ۱/۵ میلیون سال -این دوران طولانی- اساساً تغییری نکرده بودند؛ آن یک دوره‌ی سکون از نظر زیست‌شناختی بوده است. البته تفاوت معینی بین هومو آفریکانوس از آفریقای جنوبی و هومو آفرانسیس از شرق آفریقا که هم‌زمان در کنار هم می‌زیسته‌اند، دیده می‌شود، اما این تفاوت‌ها را می‌توان ناشی از اختلافات جغرافیایی دانست، که اوضاع جوی و دیگر شرایط زیست‌محیطی مسبب آن‌ها بوده‌اند. در خلال این دوران طولانی، هیچ تشابهی از نظر صفات با جنس انسان در آن‌ها پدید نیامده است.

### استرالوپیتکوس‌ها میمون بوده‌اند یا انسان؟

این پرسش از سال ۱۹۲۴، زمانی‌که سنگواره‌ی هومو آفریکانوس -نخستین استرالوپیتکوس کشف شده از معادن آهک آفریقای جنوبی-

1. Paranthropus

به دست آمد، موضوع بحث‌های داغ میان دیرین انسان‌شناسان سراسر دنیا شده است. بدیهی است که چگونگی پاسخ بدان بستگی به ارزش‌گذاری آن مشخصاتی دارد، که استرالوپیتکوس‌ها را از شامپانزه‌ها و جنس انسان متمایز می‌سازند. از زمانی که طبیعی‌دانان تشخیص دادند جنس انسان از قماش میمون‌های انسان‌نما هستند، حرکت قائم و راه رفتن روی دو پا همواره به‌مثابه‌ی صفت ویژه‌ی انسان شمرده می‌شد، و به دلیل این‌که استرالوپیتکوس در این مشخصه با ما مشترک بود، استرالوپیتکوسین‌ها را جزو جنس انسان به حساب می‌آوردند. در نیمه‌ی دوم سده‌ی نوزدهم و در سراسر سده‌ی بیستم ایستاده راه رفتن مهم‌ترین مشخصه‌ی انسانی به حساب می‌آمد. استدلال می‌کردند که راه رفتن قائم دست‌ها را آزاد می‌کند تا وظایف دیگری ساخت و کاربرد ابزار را انجام دهد و وظیفه‌ی پاها را برای رفتن مشخص می‌کند. از سوی دیگر موجب تشدید فعالیت‌های مغز شده است، و در نتیجه عامل اصلی رشد و بزرگ شدن مغز در انسان بوده است. به خاطر چنین استدلالاتی بود که راه رفتن روی دو پا را مهم‌ترین مرحله‌ی پیشرفت در فرایند انسان‌شدن<sup>۱</sup> به حساب می‌آوردند.

امروزه این استدلالات دیگر مدت‌ها است که توان متقاعدکنندگی سابق خود را از دست داده‌اند. استرالوپیتکوسین‌ها بیش از دومیلیون سال روی دو پای خود ایستاده راه می‌رفتند، بدون آن‌که در این دوران طولانی کوچک‌ترین تغییر چشمگیری در حجم مغز آن‌ها پدید آمده باشد. همچنین امروز دانشمندان آن ارزش سابق را برای ساخت و کاربرد ابزار قائل نیستند، به‌ویژه بعد از این‌که پی بردند شامپانزه‌ها و کلاغ‌ها و سایر جانوران نیز از ابزار استفاده می‌کنند، شامپانزه‌ها حتی ابزار می‌سازند، در نتیجه ابزار دیگر آن اهمیت پیشین خود را از دست داده است. به‌علاوه،

1. Menschwerdung = hominization

استرالوپیتیسین‌ها به‌استثنای راه رفتن دو پایایی و برخی تفاوت‌ها در دندان‌هاشان، در همه‌ی صفات دیگر با شامپانزه‌ها یکی هستند. غیر از این چه چیزهای مهمی باقی مانده است که باید در این‌جا ذکر شوند: آن‌ها فاقد خصایص ویژه‌ی جنس *انسان* بودند. مغز آن‌ها به‌هیچ‌وجه بزرگ نبوده است، آن‌ها سنگ ابزار نمی‌ساخته‌اند، دوریختی جنسی در میان آن‌ها به همان میزانی بوده که نزد میمون‌های انسان‌نما دیده می‌شود، دست‌هاشان کوتاه و پاهایشان بلند بوده است، و قد و قامتشان کوچک بوده است. افزون بر این باید مابین دو قماش راه رفتن دوپایایی تمیز قائل شد: از یک‌سو استرالوپیتیسین‌هایی هستند که اساساً روی درخت می‌زیسته‌اند، از سوی دیگر انسان‌ها که منحصراً روی زمین زندگی می‌کرده‌اند. احتمالاً به‌حق می‌توان ادعا کرد که استرالوپیتیسین‌ها در کل به شامپانزه‌ها نزدیک‌تر بوده‌اند تا به جنس *انسان*. گذر از مرحله‌ی شبه میمونی استرالوپیتیکوس‌ها به مرحله‌ی جنس *انسان* رسماً مهم‌ترین رویداد در تاریخ انسان شدن بوده است.

### تسخیر گرم‌دشت‌ها

تاریخ انسان‌ها همواره تحت تأثیر شدید دگرگونی‌های زیست‌بوم آن‌ها بوده است. ۲/۵ میلیون سال پیش اوضاع جوی در نواحی گرمسیری آفریقا در آغاز دوران یخبندان در نیمکره‌ی شمالی، روبه‌وخامت نهاد. پیوسته آب‌وهوای منطقه روبه‌خشکی می‌رفت، نخست جنگل‌ها عقب‌نشینی کردند، درختان در نواحی ساوانا درخت با کم‌آبی روبه‌رو شدند، دائماً خشک می‌شدند، و این سرزمین‌ها به‌مرور از درختان تهی شدند. نتیجه‌ی این فرایند این شد که استرالوپیتیسین‌ها امکان فرار خود را از دست دادند- در دشت‌های بی‌درخت آن‌ها کاملاً بی‌دفاع بودند. شیرها، پلنگ‌ها، کفتارها و سگ‌های وحشی آن‌ها را تعقیب می‌کردند، و همه‌ی درندگان هم از استرالوپیتیکوس‌ها تندتر می‌دویدند. استرالوپیتیکوس‌ها به

عنوان سلاح نه شاخ داشتند و نه دندان‌های نیش قوی که بدان وسیله بتوانند از خود دفاع کنند، و در عین حال نیروی کافی هم نداشتند تا بتوانند در نبرد با دشمنان خود پیروز شوند. در طی صدها هزار سال، در نتیجه‌ی تغییر وضعیت گیاهان منطقه، اکثر استرالوپیتیسین‌ها ناگزیر به نابودی کشانده شدند. تنها دو استثنا وجود داشته است. نخست در برخی مناطق، ساوانا درخت وجود داشت که بعضی از استرالوپیتیسین‌ها مثل هومو هابیلیس و دو نوع درشت‌اندام پارانتروپوس در آن‌جاها توانستند تا مدتی به حیات خود ادامه دهند.

اما واقعیت دوم برای تاریخ انسان از اهمیت بالایی برخوردار بوده است: پاره‌ای از جمعیت‌های استرالوپیتیسین‌ها به این دلیل که توانسته بودند به یاری هوش خود مکانیسم دفاعی مؤثری را ابداع کنند، توانستند زنده بمانند. در پاسخ به این پرسش که آن‌ها چه مکانیسمی را ابداع کردند، تنها می‌توان به گمانه‌زنی پرداخت. شاید آن‌ها سنگ پرتاب می‌کرده‌اند، یا از ابزارهای ابتدایی که از چوب می‌ساختند استفاده می‌کرده‌اند. آن‌ها می‌توانسته‌اند از چماق‌های بلند استفاده کنند، همان‌گونه که شامپانزه‌ها در آفریقای باختری این کار را می‌کنند، یا این‌که شاخه‌های بلند پر خار را دور سرشان چرخانده و به دشمن بزنند، شاید از چیزهای طبل‌مانندی استفاده می‌کردند که ایجاد صدا می‌کرده و به این طریق دشمنان خود را می‌ترسانده و فرار می‌داده‌اند. اما مهم‌ترین دفاع آن‌ها قطعاً استفاده از آتش بوده است، و به دلیل آن‌که حالا دیگر در لانه‌های روی درختان نمی‌خوابیدند، به احتمال بسیار قوی در منزلگاه‌ها در پناه آتش به استراحت می‌پرداختند. حال آن‌ها اقدام به ساختن ابزارهای سنگی اولیه کرده‌اند، و احتمالاً با سنگ‌های تیز نیزه‌های ابتدایی خود را تیز می‌کردند. در هر حال این اخلاف استرالوپیتیسین‌ها بودند که بقا یافتند، و به جنس انسان تبدیل شدند، تا این‌که روزی از روزگاران وضعیت آن‌ها رو به بهبودی نهاده است.



این مرحله‌ی انتقالی اساسی‌ترین تغییر در سراسر تاریخ هومینیدها بوده است. آن دگرگونی بسیار بزرگ‌تر از تغییر زیست‌بوم - یعنی تبدیل جنگل‌های انبوه به دشت‌ها - بوده است، و به تکامل چندین صفت ویژه‌ی جنس جدید - جنس انسان - انجامیده است. حجم مغز به سرعت رشد کرده و در هومو اریکتوس به بیش از دو برابر رسید. دوریختی جنسی تا ۵۰ درصد کاهش یافت، مردان فقط ۱۵ درصد از زنان سنگین‌تر بودند. دندان‌ها، به‌ویژه دندان‌های آسیا، به‌طور اساسی کوچک شدند، دست‌ها کوتاه‌تر و پاها نیز بلندتر شدند. از قرار معلوم، انسان اولیه آتش را نه تنها برای دفاع از خود به‌کار می‌برده، بلکه ظاهراً از آن برای پختن نیز استفاده می‌کرده است. بخشی از دانشمندان کوچک شدن دندان‌های جنس انسان را ناشی از افزایش سهم گوشت در تغذیه آن‌ها می‌دانند. اما رانگهم و همکارانش (۲۰۰۱) بر این نظر بودند که پختن خوراک گیاهی مهم‌ترین دلیل کوچک شدن دندان‌ها بوده است. تقریباً تمامی چنین نظراتی در میان دانشمندان مورد اختلاف بوده و هنوز در مورد آن‌ها به توافق نظر اصولی دست نیافته‌اند. به‌ویژه این عدم توافق در مورد مقطع زمانی مهار آتش بیش‌تر به چشم می‌خورد، چون پاره‌ای از تاریخ‌هایی که دانشمندان پیشگام پیشنهاد داده بودند، در این میان خطا بودنشان آشکار شده است. اگر همان‌طور که امروزه توضیح می‌دهند، آتش برای تکامل جنس انسان واقعاً از چنین اهمیتی برخوردار بوده، می‌باید قدیم‌ترین نمایندگان این جنس، یعنی نخستین هومینیدها کاربرد آتش را آموخته باشند، اما به‌سود این نظر هنوز مدرکی به‌دست نیامده است.

### سرچشمه‌ی جنس انسان

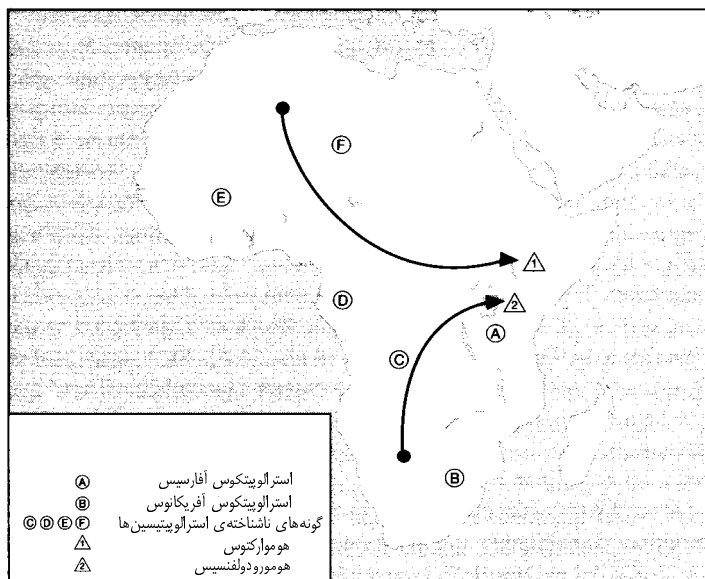
تکامل جنس انسان از طریق سنگواره‌های یافت شده که البته بسیار ناقص هستند - به‌اثبات رسیده است. تقریباً از دو میلیون سال قبل ناگهان سنگواره‌های گونه‌های تازه‌ای از هومینیدها ظاهر می‌شوند. این‌ها را

نخست به نام هومو هابیلیس نامگذاری کردند، اما همان طور که به زودی معلوم شد، سنگواره‌هایی که تحت این نام رده‌بندی شده بودند به اندازه‌ای متنوع بودند که به هیچ وجه نمی‌شد آن‌ها را تنها به یک گونه نسبت داد. به همین دلیل سنگواره‌هایی که دارای مغز بزرگ‌تری بودند تحت نام هومو رودلفنسیس طبقه‌بندی شدند. به مرور کشف‌های تازه‌تری از این «نوع» به عمل آمد، و به تفسیر کاملاً جدیدی از آن منجر شد. اکنون نام هابیلیس را فقط به سنگواره‌های کوچک مغز اطلاق می‌کنند. حجم مغز یافته‌هایی که به «هومو» هابیلیس نسبت داده می‌شوند ۴۵۰، ۵۰۰ الی ۶۰۰ سانتی‌متر مکعب هستند، که تشابهات زیادی با مغز استرالوپیتیکوس‌ها از خود نشان می‌دهند؛ و حال آن‌که حجم مغز رودلفنسیس بین ۷۰۰ الی ۹۰۰ سانتی‌متر مکعب بوده است (جدول ۱۱-۲). در مشخصات دیگر نیز هومو رودلفنسیس از استرالوپیتیسین‌ها متمایز می‌شده است؛ او دست‌های کوتاهی و پاهای بلندی داشته است، دندان‌های آسیای وی کوچک‌تر از استرالوپیتیکوس‌ها بوده، ولی نیش‌های بزرگ‌تری داشته است. ابزارهای سنگی که در اساس به حساب هابیلیس گذاشته شده بودند، امروز به حساب هومو رودلفنسیس نوشته می‌شوند، و امروز «هومو» هابیلیس به گونه‌ای متأخر استرالوپیتیکوس‌ها اطلاق می‌شود. دلیل این‌که چرا کل موضوع این همه غامض به نظر می‌رسد، این است که به نظر نمی‌آید هومو رودلفنسیس از یکی از گونه‌های شناخته‌شده‌ی استرالوپیتیکوس‌های شرق یا جنوب آفریقا اشتقاق یافته باشد، بلکه آشکارا از جای دیگر این قاره به شرق آن مهاجرت کرده است. می‌توان با قطعیت گفت که زیرگونه‌ها یا دگرگونه‌های استرالوپیتیسین‌ها در شمال و غرب آفریقا می‌زیسته‌اند، هرچند که تاکنون سنگواره‌های آن‌ها در آن‌جا به دست نیامده است. اما جنس انسان می‌باید از یکی از همین جمعیت‌های فرعی پیرامونی اشتقاق یافته باشد. تنها یک چنین توصیفی می‌تواند توضیح دهد که چرا هومینیدهای رشد کرده وابسته به جنس انسان بسیار ناگهانی و

بی مقدمه در شرق آفریقا ظهور پیدا می کنند (تصویر ۱۱-۳). تفسیر مخالف با مهاجرت هومینیدهای اولیه را در اثر مشترک استرایت<sup>۱</sup> و وود<sup>۲</sup> (۱۹۹۹) می توانید مطالعه کنید. این نویسندگان بر این فرضیه متکی

گونه	وزن بدن (به کیلوگرم)	وزن مغز (به گرم)
سرکوپیتیکوس	۴/۲۴	۶۶
گوریل	۱۲۶/۵	۵۰۶
شامپانزه	۲۶/۴	۴۱۰
استرالوپیتیکوس آفاریسیس	۵۰/۶	۴۱۵
هومو رودلفنسیس	-	۹۰۰-۷۰۰
هومو اریکتوس	۵۸/۶	۸۲۶
هومو ساپینس	۳۴/۰	۱۲۵۰

جدول ۱۱-۲: افزایش حجم مغز در تبار هومینیدها



تصویر ۱۱-۳: خاستگاه فرضی جنس انسان از دگرنوع استرالوپیتیسینها

1. Strait 2. Wood

هستند که هومینیدها فقط در همان قسمت‌هایی از آفریقا که در آنجا سنگواره‌هاشان یافت شده است، می‌توانند پا به هستی گذاشته باشند. داستان مشابهی را نیز باید برای هومو اِرتکوس فرض بگیریم، که آن‌هم تقریباً هم‌زمان با هومو رودلفنسیس در آفریقا پا به هستی نهاده است. البته اِرتکوس‌ها را برای نخستین بار پس از سنگواره‌های به‌دست آمده از جاوه (۱۸۹۲) و چین (۱۹۲۷) تعریف و توصیف کرده‌اند، چون‌که پیش از آن تاریخ هنوز دانشمندان از آفریقا سنگواره‌های انسان‌های اولیه را از زیر خاک بیرون نکشیده بودند. نخستین نماینده از تبار آفریقایی اِرتکوس که از آن قاره یافت شده، دارای قدمتی بیش از ۱/۷ میلیون سال است که زیر نام هومو اِرتکوس ثبت شده است، البته بهتر است به عنوان یکی از زیرگونه‌های هومو اِرتکوس طبقه‌بندی شود. این جمعیت آفریقایی در فاصله‌ی ۱/۷ الی ۱/۹ میلیون سال قبل به سمت آسیا رهسپار شده‌اند. این‌گونه که از گستردگی جغرافیایی و شمار زیاد یافته‌های سنگواره‌ای هومو اِرتکوس‌ها استنباط می‌شود، آن‌ها بسیار موفق بوده‌اند. آن‌ها نخستین هومینیدی بوده‌اند که حوزه‌ی پراکنش خود را به بیرون از قاره‌ی سیاه گسترش دادند. سنگواره‌های وابسته به این نوع را از آسیای خاوری (پکن) و جاوه گرفته تا گرجستان در سرزمین‌های قفقاز (با قدمتی بیش از ۱/۷ میلیون سال) تا شرق و جنوب آفریقا کشف کرده‌اند. این هومینید نه‌تنها در پهنه‌ی وسیعی از جهان گسترش یافته بود، بلکه بیش از یک میلیون سال بدون تغییر محسوسی در ساختار بدنش توانسته بود ادامه‌ی حیات دهد. بازپسین سنگواره‌های هومو اِرتکوس‌های یافت شده از آفریقا تقریباً یک میلیون سال قدمت دارند، و از نظر ساختمان بدنی گرایشی را در جهت هومو ساپینس در آن‌ها می‌توان دید. این می‌تواند یکی از دلایلی باشد که هومو ساپینس از آفریقا سربرآورده است. از نشانه‌های ویژه‌ی هومو اِرتکوس ساخت سنگ‌ابزارهای ساده بوده است، اما او موفق به رام کردن آتش شده بود. کاربرد آتش شاید

مهم‌ترین گام در فرایند پیدایش انسان بوده است.

افزایش فوق‌العاده‌ی حجم مغز درست در دورانی که ساوانا درخت‌ها در حال نابودی بوده و گرم‌دشت‌های بی‌درخت جایگزین آن‌ها می‌شدند، صورت گرفته است. استرالوپیتیسین‌ها دیگر در این دشت‌های بی‌درخت نمی‌توانستند هنگام فرار از چنگ درندگان به درخت‌ها پناه ببرند، در عوض ناگزیر شده بودند هوش و ذکاوت خود را به‌کار گیرند. این چنین بوده که یک فشار گزینش شدیدی به سود رشد مغز به‌وجود آمده است. این تفسیر ما را از موضوع، می‌توان به کمک افزایش حجم مغز سنگواره‌های یافت شده از جنس انسان در این دوران مستند ساخت. مغز هومو رودلفنسسیس (که ۱/۹ میلیون سال پیش می‌زیسته) دارای حجمی بوده بین ۷۰۰ تا ۹۰۰ سانتی‌متر مکعب. بنابراین تقریباً دوبرابر حجم مغز استرالوپیتیکوس بوده، که حجم مغزش به‌طور میانگین بالغ بر ۴۵۰ سانتی‌متر مکعب می‌شده. فرایند رشد مشابهی را در حجم مغز تبار هومو اریکتوس‌ها می‌بینیم، که سرانجام حجم مغز آن‌ها به بیش از ۱۰۰۰ سانتی‌متر مکعب بالغ شده بود.

رشد مغز یک پایه و اساس ژنتیک داشته، و برای ساختمان بدن نوزاد و مادرش پی‌آمدهای چندی داشته است. در ضمن، این واقعیت که حالا دیگر زمین تنها زیستگاه این هومینیدها شده بود، نقش تعیین‌کننده‌ای در ایجاد این دگرگونی‌ها ایفا کرده است. به مجرد این‌که مادر دیگر ناگزیر نبود از شاخه‌ها آویزان شود، و از درخت‌ها پایین آمده بود، دست‌های خود را برای انجام کارهای دیگر آزاد ساخت، در نتیجه از همان محدودیت‌هایی که استرالوپیتیکوس‌های ماده از آن رنج می‌بردند، رهایی یافت. نوزاد استرالوپیتیکوس ناگزیر بود مثل نوزاد شامپانزه در رحم مادر به‌اندازه‌ی کافی تکامل یافته و زمانی پا به عرصه‌ی هستی بگذارد، که به‌طور غریزی هم می‌دانست و هم می‌توانست به مادر خود بچسبد. در مجرای زایمان مادر نیز برای عبور سر نسبتاً کوچک نوزاد جا به‌اندازه‌ی

کافی بود، چون که این مغز قرار بود نیازهای محدود یک استروئوئیتیکوس را برآورده سازد.

افزایش فوق‌العاده‌ی حجم مغز در کل تاریخ پیش‌گونه‌های اولیه‌ی انسان‌ها، در مرحله‌ی آغازین پیدایش جنس انسان روی داده است. هومو رودلفنسیس و هومو اریکتوس به این دلیل توانستند زنده بمانند، که توانستند با قوه‌ی ابتکارشان موقعیت بی‌دفاع خود را جبران کنند. رشد مغز از طریق فشار شدید گزینش مورد حمایت قرار گرفت، اما به نوبه‌ی خود مشکلات نوینی را پیش آورد. مغز حجیم به سر بزرگ نیازمند بود، در نتیجه نوزادان کله‌گنده از مجرای زایمان مادر به راحتی نمی‌توانستند عبور کنند. اما همان‌طور که کشفیات و مدارک دیرین‌شناسی نشان می‌دهند، گشاد شدن مجرای زایمان مادر با حالت ایستاده راه رفتن انسان در تضاد قرار می‌گرفت. به این دلیل باید بخش زیادی از رشد مغز به دوران بعد از تولد منتقل می‌شد، یا به سخن دیگر: نوزادان می‌باید پیش‌رس و نامتکامل به دنیا می‌آمدند. خوشبختانه دست‌های مادران پیش از این از شاخه‌های درختان رها شده بودند و دیگر برای حرکت روی درختان به آن‌ها نیاز نداشتند و دست‌هایشان برای نگهداری از بچه‌هایشان آزاد شده بودند. به این ترتیب تولد زودرس مورد حمایت قرار گرفته و تسهیل شد. گذار از زندگی درختی به زندگی زمینی در تاریخ انسان می‌باید مرحله‌ی دشواری بوده باشد. دگرگونی‌هایی که در این دوره‌ی تحولات صورت گرفته بود هم روی مادر و هم روی نوزاد تأثیر گذاشته بودند، زیرا هر دو ناگزیر بودند خود را با موقعیت نوین و فشار گزینش تازه سازگار کنند. اگر نوزاد مغزش به تمامی تکامل می‌یافت و بنابراین سرش کاملاً بزرگ می‌شد، هنگام تولد نمی‌توانست از مجرای زایمان بیرون بیاید، و در نتیجه می‌مرد. او تنها در یک صورت امکان داشت زنده بماند، یعنی اگر اندکی زودتر از موعد به دنیا می‌آمد، و اگر مغز می‌توانست ادامه‌ی تکامل و رشد خود را به بیرون از رحم مادر منتقل کند. نوزاد انسان اساساً ۱۷ ماه زودتر از موعد

واقعی خود به دنیا می آید. در مورد مادر هم چندین تغییر از این قماش پدید آمده بود. او مجبور بود بزرگ تر و تنومندتر شود تا بتواند چنین بچه‌ی سنگینی را طی دورانی طولانی هم نگهداری کند و هم آن را به این طرف و آن طرف روی دستان خود حمل کند. این امر به کاهش چشمگیر دوریختی جنسی در وزن بدن انجامید.

به دیگر سخن، نوزاد انسان تازه پس از ۱۷ ماه بعد از تولد به آن اندازه از تحرک و ناوابستگی دست می‌یافت که بچه‌ی شامپانزه روز تولد از آن برخوردار بود. آیا چنین نوزاد پیش از موعد به دنیا آمده قادر به بقا خواهد بود؟ برای یک بچه‌ای که امروز زودتر از موعد به دنیا می‌آید مثلاً شش ماهه - بیش‌ترین نیاز او به گرما است، بچه‌های انسان‌های اولیه نیز درست به همین چیز نیاز داشتند. ارگان‌یسم زنان اولیه برای پاسخ به این فشار گزینش در زیر پوست خود به‌مرور یک لایه‌ی چربی به‌وجود آورد، که حایل (حفاظ) بسیار مؤثری در برابر سرما ایجاد می‌کرد؛ بعد از آن بود که دیگر آن‌ها به پوشش موئین خود نیازی نداشتند و آن را از دست دادند. بی‌تردید به جلو کشیده‌شدن زمان تولد، سازگاری‌های چندی را طلب می‌کرد، به‌ویژه در عرصه‌ی آنچه که به سرعت رشد مادر و کودک مربوط می‌شد، اما از سوی دیگر، رشد عظیم مغز در عرض چند میلیون سال ممکن شده بود، بدون آن‌که مجرای زایمان نیازی به اتساع داشته باشد. به تعویق افتادن رشد مغز به دوران پس از تولد، مستلزم آن بود که مغز نوزاد انسان در نخستین سال پس از تولد تقریباً تا دو برابر حجم خود بزرگ شود.

### فرزندان هومو اِرکتوس

همان‌طور که غالباً در جریان تکامل ناشی از گونه‌زایی، یک دوره‌ی ایستش پیش می‌آید، در جریان تکامل هومو اِرکتوس‌ها نیز همین‌طور شد: بدین معنا که هومو اِرکتوس پس از یک مرحله‌ی بسیار سریع دست‌خوش یک دوره‌ی ایستش شد، یعنی صرف‌نظر از رشد مغزی، در ادامه‌ی تکامل

خود از هومو اِرتکتوس فراتر نرفته و به هومو ساپینس تبدیل نشد. اِرتکتوس نخستین هومینید پرتحرکی بود، که در حوزه‌ی بسیار گسترده‌ی پراکنش خود از شمال چین، و آسیای جنوب شرقی گرفته تا اروپا و سراسر آفریقا- در نژادهای جغرافیایی گوناگونی به تکامل خویش ادامه داده بود. مرحله‌ی تدریجی گذار از هومو اِرتکتوس به هومو هایدلبرگنسیس، و سپس در ادامه به سوی نئاندرتال با سنگواره‌های بسیار زیادی مستند شده است. محل‌های کشف این سنگواره‌ها از سوانزگمب<sup>۱</sup> واقع در انگلستان، اشتاینهایم<sup>۲</sup> در آلمان و پترالونا<sup>۳</sup> در یونان گرفته تا ناندونگ<sup>۴</sup> در جاوه گسترده است.

حتی با دست و دلبازانه‌ترین ارزش‌گذاری‌ها، تنها می‌توان این سنگواره‌ها را در سطح «نئاندرتال ابتدایی» جای داد. آن‌ها به‌طور دائم از اشکال قطعی اِرتکتوس به اشکالی شبه نئاندرتال تغییر کرده‌اند. آنچه در مورد اروپا و خاورمیانه باید گفت: تردیدی نیست که جمعیت‌های غربی هومو اِرتکتوس‌ها در آن‌جا سرانجام به نئاندرتال‌ها تبدیل شده‌اند. اما هنوز روشن نیست که هومو اِرتکتوس در آسیای شرقی و جنوبی و در آفریقا چه تحولاتی را از سر گذرانده است.

نئاندرتال‌ها در فاصله‌ی زمانی بین ۲۵۰ هزار سال تا ۳۰ هزار سال پیش می‌زیسته‌اند. تقریباً ۱۰۰ هزار سال پیش، انسان‌های اندیشه‌ورز به حوزه‌ی پراکنش آن‌ها وارد شدند، که خود این انسان‌ها به‌نوبه‌ی خود احتمالاً ۲۰۰ هزار سال قبل از جنوب صحرا واقع در آفریقا رهسپار شده بودند. انسان اندیشه‌ورز از جمعیت‌های آفریقایی هومو اِرتکتوس‌ها تکامل یافته است. احتمالاً هومو اِرتکتوس آسیایی از ۵۰۰ هزار سال قبل او را منزوی کرده بود، و در همین زمان او ویژگی‌های شاخص اندیشه‌ورزی را کسب کرده است. سرانجام او در امواج بزرگی قاره‌ی آفریقا راترک گفته و

1. Swanscomb      2. Steinheim      3. Petralona      4. Ngandong



با سرعت به سراسر جهان گسترش یافته است. او در فاصله‌ی ۶۰ کیلومتر به ۵۰ هزار سال پیش به استرالیا رسید، به اروپای غربی ۳۲ هزار سال پیش، به شرق آسیا ۳۰ هزار سال قبل و به آمریکای شمالی برطبق گزارشات ۱۲ هزار سال پیش. اما پاره‌ای شواهد به سود اسکان‌یابی زودتر قاره‌ی آمریکا سخن می‌گویند، شاید ۵۰ هزار سال قبل.

کرونولوژی هومینیدهای اروپایی اندکی بغرنج است. سنگواره‌های نئاندرتال‌ها را از ترکستان، شمال ایران و فلسطین، همچنین کرانه‌های شمالی مدیترانه، اروپای میانه و از غرب اروپا، اسپانیا و پرتقال به دست آورده‌اند. آزمایشاتی که از دندان‌های آن‌ها انجام گرفته و بقایای به جا مانده از زیستگاه‌های آن‌ها این احتمال را تقویت می‌کنند که نئاندرتال‌ها عمدتاً از گوشت تغذیه می‌کرده‌اند. منتها هیچ نشانه‌ای حاکی از این وجود ندارد، که آن‌ها از طریق کشتار وسیع حیوانات بقای خود را به خطر انداخته باشند. تقریباً ۳۵ هزار سال قبل اسکان‌یابی انسان اندیشه‌ورز تا اروپای غربی نیز رسید، و پس از چند هزار سال هم‌زیستی این دو گونه انسان در کنار هم، نئاندرتال‌ها ناپدید شدند. این‌که به‌طور دقیق چه اتفاقی یا اتفاقاتی افتاد که به این صورت درآمده (عوامل جوی و اقلیمی، ضعف فرهنگی یا کشتار وسیع نئاندرتال‌ها به دست هومو ساپینس) تا به امروز دانشمندان به توافق نظری در این باره نرسیده‌اند. یکی از آنالیزهای دی.ان.ای وابسته به میتوکندری‌ها نشان داده است که تبار نئاندرتال‌ها و هومو ساپینس تقریباً ۴۵۷ هزار سال پیش از هم جدا شده‌اند.

گروهی از هومو ساپینس‌هایی که به اروپای غربی مهاجرت کرده بودند، کرومانیون نامیده می‌شوند، و بسیار هم موفق بوده‌اند؛ ولی از نظر کالبدشناختی با این‌که از نئاندرتال‌ها کوچک‌تر بودند، به‌ویژه بزرگی مغز (با این‌که به‌طور میانگین ۱۳۵۰ سانتی‌متر مکعب بیش نبود در مقایسه با نئاندرتال‌ها ۱۶۰۰ سانتی‌متر مکعب)، منتها در طول ۱۰۰ هزار سال در برتری آن‌ها نسبت به نئاندرتال‌ها هیچ تأثیر نداشتند. کرومانیون‌ها

فرهنگی عالی از خود به جا گذاشتند که از جمله‌ی آن‌ها نقاشی‌های دیواری در غارهای لاسکو<sup>۱</sup> و شووه<sup>۲</sup> هستند.

اگر بخواهیم تکامل هومینیدها را از میمون‌های انسان‌نما تا به امروز به‌طور خلاصه بیان کنیم، باید به‌ویژه به دگرگونی‌های ژرفی که در ساختمان بدن آن‌ها طی این زمان صورت گرفته اشاره کنیم. چشمگیرترین رویداد در این مرحله‌ی انتقالی زندگی نیمه درخت‌زی استرالوپیتکوس به زندگی کاملاً زمینی جنس انسان بوده است. حجم مغز طی این چهارمیلیون سال تا سه برابر افزایش یافت، و یک تکامل فرهنگی شگفت‌انگیزی را ممکن ساخت. دگرگونی‌ها همواره با سرعت یکسانی طی نمی‌شوند، بنابراین سرعت تغییرات پس از گذار به مرحله‌ی جنس انسان شتاب بیشتری به خود گرفت. در حالی‌که در دوران استرالوپیتکوس‌ها که بیش از دویلمیون سال به‌درازا کشیده است، تغییر چندانی صورت نگرفته بود. پدیده‌های نو با ظهور جنس انسان پدیدار شدند، اگرچه هنوز نسبت به خویشاوندی میان هومو ساپینس، هومو رودلفنسیس و هومو اریکتوس عدم قطعیت‌هایی وجود دارد. جنس انسان منحصراً روی زمین زندگی می‌کرد و کاملاً مغزش از میمون‌های آدم‌نما بسیار بزرگ‌تر بوده است. این‌طور که از سنگواره‌های یافت شده برمی‌آید در دوران هومو اریکتوس‌ها دوباره با یک مرحله‌ی ایستش روبه‌رو می‌شویم: یعنی در این ۱/۵ میلیون سالی که آن‌ها در طی آن می‌زیسته‌اند تقریباً دگرگونی‌های اندکی در ساختمان بدنشان صورت گرفته است.

در یکی دو مورد از جنبه‌های فنوتیپ انسانی، در مسیر از میمون تا انسان، دگرگونی‌هایی با شدت‌های متفاوت صورت گرفته (که آن‌ها را هم باید به حساب تکامل موزائیکی گذاشت). منتها بسیاری از آنزیم‌های بنیادی و درشت‌مولکول‌های دیگر، مثل هموگلوبین، اساساً هیچ تغییری

1. Lascaux      2. Chauvet

نکرده‌اند. همچنین ساختار اساسی بدن انسان‌ها با شامپانزه‌ها تقریباً همسان است. در واقع دلیل این‌که لینه بدون لحظه‌ای تردید شامپانزه‌ها را جزو جنس انسان رده‌بندی کرده بود، همین شباهت اساسی ساختار بدن آن‌ها بوده است. اما یک بخش از بدن انسان، یعنی مغز، با سرعت زیادی تغییر یافته بود؛ این دگرگونی از ۲/۴ میلیون سال قبل آغاز شده است، ولی در این پانصد هزار سال اخیر سرعت تغییرش شتاب زیادی داشته است. چه چیزی درباره‌ی مغز انسان می‌توان گفت؟

### مغز

مغز انسان پدیده‌ی بسیار پیچیده‌ای است. آن در انسان‌های بالغ دارای بیش از ۳۰ میلیارد یاخته‌ی عصبی است. کورتکس مغز که در نوع انسان تکامل بسیار زیادی پیدا کرده است، تقریباً از ۱۰ میلیارد نورون یا یاخته‌ی عصبی و حدود یک میلیون میلیارد پیوند که سیناپس نامیده می‌شوند تشکیل شده است. هرکدام از یاخته‌های عصبی یک زائده‌ی بلند به نام آکسون دارد، و چند شاخه‌ی کوچک، به نام دندریت، که از طریق سیناپس‌ها با سایر نورون‌ها (یاخته‌های عصبی) ارتباط برقرار می‌کنند. درباره‌ی جریان‌ات الکتروفیزیولوژیک در نورون‌ها اطلاعات فراوانی داریم، لیکن درباره‌ی کارکرد آن‌ها در مشاعر انسانی آگاهی‌های ما بسیار ناچیزند. مثلاً به نظر می‌رسد سیناپس‌ها نقش مهمی در ضبط خاطرات ایفا می‌کنند، اما این‌که چگونه این وظیفه را انجام می‌دهند، هنوز برای دنیای دانش کاملاً ناشناخته است.

زمان درازی این دیدگاه بر ذهنیت دانشمندان حاکم بود که مغز را عامل اصلی انسان شدن ما می‌دانستند. در ازای هر عضو دیگر بدن ما به غیر از مغز—در سایر جانوران ساختار متناسبی وجود دارد که یا هم‌سنگ و برابر با ماست یا حتی نسبت به اعضای بدن ما برتری کاملی دارند. با وجود این مغز انسان با مغز پستانداران کوچک اندام در اساس مشابه

است. مشخصه‌ی بسیار ویژه‌ی آن این است که انواع گوناگون نورون‌ها (شاید ۴۰ گونه از آن‌ها را در خود دارد)، که بعضی از آن‌ها تنها در مغز ما انسان‌ها یافت می‌شوند.

شگفت‌ترین پدیده‌ای که از یافته‌های سنگواره‌ای استنباط می‌شود شاید این باشد که مغز انسان از ظهور نخستین هومو ساپینس تقریباً ۱۵۰ هزار سال پیش بدین‌سو – هیچ تغییر چشمگیری نداشته است. این نیز اکنون آشکار شده که در یک جامعه‌ی وسیع و پیچیده هم یک مغز بزرگ‌تر از طریق برتری و مزیت در تولیدمثل حمایت نمی‌شود. خود همین پدیده هم با قاطعیت نشان می‌دهد که در تبار هومینیدها هیچ گرایش غایت‌گرایانه‌ای به سمت بزرگ شدن دائم مغز وجود نداشته است.

سابقاً چنین می‌پنداشتند که راه رفتن قائم و استفاده‌ی از ابزار مراحل اساسی در فرایند پیدایش انسان بوده‌اند. اما پی بردن به این که استرالوپیتکوس راست قامت که همواره روی دو پای خود راه می‌رفته و همیشه هم میمون انسان‌نما باقی مانده بود، و دریافتن این‌که کاربرد ابزار را شامپانزه‌ها (و برخی دیگر از جانوران) می‌دانند، به این نتیجه‌گیری انجامید که دانشمندان دست از این پندار سابق خود برداشتند. در واقعیت بیش‌تر به نظر می‌رسد که رشد سریع مغز پیوند تنگاتنگی با دو تحول در تکامل انسانی پیدا می‌کند: (۱) با رهایی از زندگی امن روی درختان و (۲) با تکوین زبان، یعنی وسیله‌ی ویژه‌ی ارتباط انسانی. بنابراین، فرایند پیدایش انسان بیش از هر چیز دیگر با این دو پیوند نزدیک دارد. این‌ها چه علتی داشتند؟

### بی‌همتایی انسان

پس از این‌که دانشمندان تشخیص دادند میمون‌های انسان‌نما پیش‌گونه‌های انسان بوده‌اند، شمار نویسندگانی که ادعا می‌کردند: «انسان چیزی ورای حیوان نیست» فزونی گرفت. اما این ادعا به‌هیچ‌روی درست

نیست. انسان واقعاً همان قدر با دیگر جانوران تفاوت دارد، و همان قدر بی‌همتا است که دانشمندان معقول و منقول و فلاسفه از قرن‌ها پیش مدعی آن بودند. این هم مایه‌ی مباحثات است و هم بار مسئولیت بزرگی بر دوش ما است.

من تا به این‌جا توضیح دادم که طی کدام مراحل تفاوت‌های میان انسان‌ها و پیش‌گونه‌های میمونی آن‌ها به‌طور دائم بیش‌تر شده‌اند؛ حالا باید توضیح دهم کدام صفات منحصراً صفاتی انسانی هستند. بسیاری از این صفات و خصایص در ارتباط با رشد عظیم مغز و افزایش زمان نگهداری فرزند، و بهبود کیفیت مراقبت از کودک به‌وجود آمده‌اند. در میان بی‌مهرگان (به‌ویژه حشرات) والدین پیش از آن‌که نوزادان و لاروها سر از تخم درآورند، می‌میرند. آن‌چه که به رفتار مربوط می‌شود، منحصراً در اطلاعاتی جمع آمده است که در دی.ان.ای نوزاد وجود دارد. بعداً، در طول زندگی بسیار کوتاه‌شان، آن‌ها فقط در محیط‌زیست محدود خود در رابطه با رفتار چیز اندکی می‌توانند بیاموزند، که آن‌هم به فرزندان آن‌ها منتقل نمی‌شود. تنها در میان گونه‌هایی که مراقبت و نگهداری طولانی‌تری از فرزندان خود می‌کنند، مثل بعضی از پرندگان و پستانداران، بچه‌ها این فرصت را پیدا می‌کنند که افزون بر اطلاعات موجود در ژن‌هاشان از والدین و خواهر و برادران خود، و هرازگاهی حتی از دیگر اعضای گروه خودشان چیزی بیاموزند. چنین آموخته‌هایی را می‌توانند از نسلی به نسل دیگر منتقل کنند، با این‌که آن اطلاعات در برنامه‌ی ژنتیکی آن‌ها وجود ندارد. حجم اطلاعاتی که از طریق چنین سیستم انتقال غیرژنتیکی می‌توان انتقال داد، در میان اکثر جانوران بسیار محدود است. برعکس، نزد انسان‌ها انتقال اطلاعات و آموخته‌های فرهنگی به جنبه‌ی اصلی زندگی انسانی تبدیل شده است. تکوین زبان نیز به این توانایی انتقال اطلاعات یاری رسانده است، تا جایی‌که حتی می‌توان گفت: خود همین انتقال اطلاعات فرهنگی بوده که تکوین زبان را ضروری ساخته است.

ما واژه‌ی «زبان» را غالباً در رابطه با انتقال اطلاعات در میان جانوران نیز به کار می‌بریم، مثلاً وقتی که می‌گوییم: «زبان زنبورها». اما در واقعیت همه‌ی این جانوران تنها دارای یک سیستم ارتباطی هستند که از طریق آن می‌توانند علائم را بفهرستند و دریافت کنند. به این ترتیب زمانی که یک سیستم ارتباطات تبدیل به زبان می‌شود، می‌باید نحو و دستورزبان نیز به آن اضافه شود. روان‌شناسان بیش از نیم قرن است که بیهوده تلاش می‌کنند به شامپانزه‌ها زبان بیاموزند، اما این تلاش‌ها بی‌نتیجه بوده است. برای این‌که شامپانزه‌ها فاقد یاخته‌های ویژه‌ی تبادل عصبی هستند که با آن‌ها بتوانند نحو را فرا بگیرند. به همین دلیل آن‌ها نمی‌توانند دربارهی آینده و یا گذشته صحبت کنند. پس از این‌که نیاکان ما زبان را ابداع کردند، سنت گفتاری کاملی از روایات دهان به دهان را به وجود آوردند، بسیار پیش از آن‌که خط و کتابت رایج شود. تکوین زبان به‌نوبه‌ی خود دوباره یک فشار گزینش عظیمی را در جهت رشد مغز وارد ساخت، به‌ویژه در بخشی که کارش ضبط اطلاعات بود (یعنی حافظه). سرانجام این مغز انکشاف یافته بود که به آفرینش هنر، ادبیات، ریاضیات و علوم امکان داد.

اندیشه و هوش نزد مهره‌داران خون‌گرم (پرندگان و پستانداران) بسیار متداول است. اما به نظر می‌رسد که هوش انسان‌ها حتی از باهوش‌ترین حیوانات نیز بسیار فراتر رفته است. در کمال شگفتی آن‌چه را که به تکامل مغز مربوط می‌شود، از روی سنگواره‌های به‌دست آمده، به‌خوبی می‌توانیم استنتاج کنیم. در گذشته اساساً معتقد بودند، راه رفتن روی دو پا عامل مهمی برای رشد مغز بوده است، چراکه دست‌ها را برای کارهای دیگری به‌غیر از راه رفتن آزاد ساخته است. ولی استرالوپیتیسین‌های راست قامت طی دو میلیون سال مغزشان به‌طور میانگین ۵۰۰ سانتی‌متر مکعب بوده و در این دوران طولانی هم هیچ تغییری نکرده، تقریباً با مغز شامپانزه‌ها همسان بوده است. بنابراین چه چیزی رشد چشمگیر مغز را نزد جنس انسان موجب شد؟ درست مثل دیگر مسائل مورد اختلاف، در

این مورد نیز به طور فزاینده‌ای آشکار شد که در رشد مغز نیز چندین عامل نقش ایفا کرده‌اند، که هرکدام از آن عوامل در مراحل گوناگون تاریخ پیدایش ما متناسب با موقعیت بیش‌ترین تأثیر را در رشد مغز داشته‌اند.

این تصور که فرایند پیدایش انسان طی مراحل انتقالی بی‌گسست و پیوسته‌ای صورت گرفته باشد، تصویری مبتنی بر طرز فکر گونه‌شناختی است. حتی پیش از داروین هم طبیعت‌پژوهان اثبات کرده بودند، که جانوران عالی‌تر را نباید همچون یک نوع در نظر گرفت، بلکه درست آن است که آن‌ها را به شکل جمعیت‌های متنوع در نظر بگیریم، چون در واقع جمعیت‌های متنوعی هستند. آن‌ها انواع متفاوت جغرافیایی هستند که غالباً از یک جمعیت مرکزی منسجمی تشکیل می‌شوند که پیرامون آن جمعیت مرکزی را گونه‌های منزوی در مرحله‌ی تکوین و دگرگونه‌ها احاطه کرده‌اند. نشانه‌های بسیاری حاکی از آن هستند که گونه‌های پرشمار خیلی گسترده فقط تغییرات تکاملی نسبتاً کوچکی را می‌توانند تحمل کنند (به فصل نهم نگاه کنید). و اساساً نوزایی‌ها در درون گونه‌های در شرف تکوین ظهور می‌کنند که معمولاً در پیرامون جمعیت مرکزی زیست می‌کنند. دلایل اقناع‌کننده‌ای این فرض را تأیید می‌کنند که تکامل و گونه‌زایی در میان هومینیدها نیز بر طبق همان الگوی اصلی انجام شده که در درون بسیاری از مهره‌داران خاک‌زی روی می‌دهد.

جمعیت‌های منزوی‌شده‌ی پیرامونی غالباً بسیار موفق هستند، طوری که حوزه‌ی پراکنش گونه‌ی اصلی را تصرف می‌کنند و گاهی حتی آن را به انقراض می‌کشانند. چنین رویدادی در سنگواره‌های کشف شده به شکل گسست آشکار ظاهر می‌شود، همچون «جهش»ی میان نوع والد و نوع دختر به نظر می‌رسد. اما در واقعیت قضیه فقط یک جابه‌جایی جغرافیایی است. مثلاً فرض بگیریم یک دگرگونه‌ی استرالوپیتکوس آفریکانوس از شمال یا غرب آفریقا به تدریج مشخصاتی از جنس انسان را در میان خود تکامل داده باشند، و بعداً آن ناگهان در

شکل هومو رودلفنسیس به شرق آفریقا مهاجرت کرده باشد. بین این سناریو و توضیح داروینستی هیچ تناقضی وجود ندارد، زیرا در سرتاسر این فرایند گونه‌زایی جغرافیایی هومو رودلفنسیس از نظر زیست‌شناختی - در میان جمعیت‌ها پیوستگی کاملی وجود داشته است. اما ما باید از آن بیاموزیم که تکامل هومینیدها را به مثابه‌ی فرایند خطی و گونه‌شناختی در بعد زمان نبینیم، که در یک منطقه‌ی جغرافیایی محدود شده است، بلکه آن را به مثابه‌ی یک زنجیره‌ی گونه‌زایی جغرافیایی با جنبه‌های گوناگون آن در نظر بگیریم. چنین دیدگاه و چنین تفسیری از پیچیدگی فرایند پیدایش انسان بسیار می‌کاهد.

در این مرحله مغزی که از استرالوپیتیسین‌ها به ارث رسیده بود، زیر فشار شدید گزینش از ۵۰۰ تا ۷۰۰ سانتی‌متر مکعب افزایش یافت. به این ترتیب مرحله‌ی انتقالی به جنس انسان صورت عمل به‌خود گرفت. در این مرحله از تکامل هومینیدها هیچ‌چیز بیش‌تر از هوش آن‌ها، در بقای ایشان دخالت نداشته است. هومو رودلفنسیس‌ها و هومو اِرکتوس‌ها نخستین گونه‌هایی هستند که ثابت شده است به این سطح از انسان شدن دست یافته بودند. شگفت این که افزایش حجم مغز پس از رشد مرحله‌ی اول خود که به هومو رودلفنسیس انجامید، در هومو اِرکتوس‌ها تقریباً یک‌میلیون سال بسیار به‌کندی رشد کرد، اما در نزد هومو اِرکتوس‌های متأخر بین ۸۰۰ الی ۱۰۰۰ سانتی‌متر مکعب هم بالغ شد، تا این‌که سرانجام در انسان اندیشه‌ورز به‌طور میانگین به ۱۳۵۰ سانتی‌متر مکعب رسید. البته مغز نئاندرتال‌های تنومند به‌طور میانگین تا ۱۶۰۰ سانتی‌متر مکعب هم بالغ می‌شد؛ که به نسبت درشتی هیكل آن‌ها در مقایسه با مغز انسان اندیشه‌ورز تفاوت چندانی از نظر حجم نداشته است.



## فرهنگ ابزارسازی

گونه‌های متفاوتی از جنس انسان وجود دارند که به کمک ابزارهایی که از آن‌ها به‌جا مانده است، تاحدودی شناسایی شده‌اند. قدیمی‌ترین ابزارهای سنگی به‌دست آمده از آفریقا را، که به فرهنگ اُلدووان<sup>۱</sup> تعلق دارند، نخست به حساب هومو هابیلیس گذاشته شده بود. لیکن امروز پس از این‌که دانشمندان میان هومو رودلفنسیس و هومو هابیلیس تمیز قائل شده‌اند، هومو رودلفنسیس را سازنده‌ی آن ابزارها می‌شناسند. هومو اُرتوس ابزارهای بهتری را می‌ساخته که آن‌ها را فرهنگ اِشولیان<sup>۲</sup> نامیده‌اند. شگفت این‌که این فرهنگ در طول ۱/۵ میلیون سال دوره‌ی زندگی هومو اُرتوسها تغییرات ناچیزی به خود دیده است، ولی تفاوت‌های اندکی ناشی از اختلافات جغرافیایی در میان آن‌ها دیده می‌شود. از این هم کاراترو و ظریف‌تر فرهنگ موستری<sup>۳</sup> متعلق به نئاندرتال‌ها، و سرانجام در زنجیره‌ی یافته‌های سنگواره‌ای انسان اندیشه‌ورز (کرومانیون) ظاهر می‌شود، ابزارهای او را تحت نام فرهنگ اوریناسی<sup>۴</sup> نامگذاری کرده‌اند، از تمامی ابزارهای پیشین کاراترو بهتر بوده‌اند. این‌که چرا ابزارهای اوریناسی در برخی از غارهایی که یافت شده‌اند، در آن‌ها سنگواره‌های نئاندرتال‌ها نیز به‌دست آمده‌اند، هنوز روشن نشده است. آیا نئاندرتال‌ها و همسایگان‌شان، کرومانیون‌ها، با هم تبادل ابزار داشته‌اند؟

## جنس انسان چیست؟

درست است که مغز هومو رودلفنسیس و هومو اُرتوس اولیه نه به‌اندازه‌ی مغز نئاندرتال‌ها (۱۶۰۰ سانتی‌متر مکعب) بوده و نه به پای مغز هومو ساپینس (۱۳۵۰ سانتی‌متر مکعب) می‌رسیده، اما رشد مغز

1. Oldowan    2. Acheulian    3. Mousterian    4. Aurignacien

استرالوپیتیسین‌ها از ۴۵۰ سانتی‌متر مکعب به ۷۰۰ الی ۹۰۰ سانتی‌متر مکعب در مغز هومو رودلفنسیس یک افزایش کیفی را نشان می‌دهد، و در جای خود، نسبت به افزایش از ۹۰۰ به ۱۳۵۰ سانتی‌متر مکعب، پیشرفت بزرگ‌تری است؛ که من در این تغییر اخیر به هیچ‌وجه نتوانستم یک رشد کیفی را تشخیص دهم به‌طور معمول یک جنس نشانی است برای یک واحد اکولوژیکی، یعنی برای تفاوت چشمگیر در بهره‌گیری از عوامل محیطیست. نامگذاری جنس انسان (*Homo*) نیز در واقع یک چنین معنایی دارد. آن، نماد و مظهری است برای نشان دادن رهایی از زندگی روی درختان. به مجرد رسیدن به رهایی، اهمیت در تکامل به افزایش هوش منتقل شد، به شرط آن‌که واحد تکاملی آن‌قدر کوچک می‌شد که می‌توانست در برابر انتخاب طبیعی واکنش نشان دهد. رشد مغزی ناشی از تکامل، زمانی‌که دیگر انتخاب طبیعی رشد بیش‌تر را در فرایند تولیدمثل ترجیح نمی‌داد، پایان یافت.

زمانی‌که، در نیمه‌ی سده‌ی بیستم، آگاهی‌های ما در نتیجه‌ی پژوهش‌های دانشمندان درباره‌ی توانایی‌های ذهنی و احساسات مهره‌داران خون‌گرم فزونی گرفت، به‌مرور به شباهت‌های بسیاری میان آن‌ها و انسان‌ها پی بردیم، ولی پیش از آن، هنگامی‌که باور همگانی عمده‌تاً انسان را بی‌همتا می‌دانست، به‌همه‌ی کسانی‌که چنین شباهت‌هایی را میان انسان و جانوران خاطر نشان می‌ساختند، برچسب *انسان‌ریخت‌انگاری*<sup>۱</sup> می‌زدند. امروزه ما به‌مرور در نتیجه‌ی مشاهدات علمی خود تشخیص می‌دهیم که چنین تشابهاتی با توجه به پیشینه‌ی تاریخی ما - جای هیچ تردید و تعجبی ندارد.

شباهت‌هایی که با بقیه‌ی گروه‌های وابسته به تبار مهره‌دار و خون‌گرم خود داریم، تنها به ویژگی‌های جسمانی ما محدود نمی‌شوند. مثلاً این‌که

---

1. Anthropomorphism

بسیاری از پستانداران و پرندگان (از جمله کلاغ‌ها و طوطی‌ها) از هوش بالایی برخوردارند، امروزه دیگر از جانب روان‌شناسان به هیچ وجه زیر سؤال نمی‌رود. به علاوه این نیز آشکار شده است که در میان بسیاری از جانوران ترس، شادی، احتیاط، افسردگی و تقریباً همه‌ی احساسات انسانی را می‌توان مشاهده کرد. شاید همه‌ی گزارشات طبیعت‌پژوهان راجع به این احساسات و عواطف حیوانات را نتوان پذیرفت، اما موارد تأیید شده‌ی بسیاری وجود دارند که مشاهدات و آزمایشات دقیق علمی آن‌ها را مورد تأیید قرار داده‌اند (گریفین<sup>۱</sup>، ۱۹۸۱، ۱۹۸۴، ۱۹۹۲؛ کافمن<sup>۲</sup> ۱۹۸۱؛ موسون<sup>۳</sup> و مک کارتی<sup>۴</sup> ۱۹۹۵). بسیار روشن است که این ویژگی‌های انسانی هم‌زمان با پیدایش انسان اندیشه‌ورز با یک پرش بلند نمی‌توانسته یکباره پدید آمده باشد. در نتیجه این که ما مراحل ابتدایی این ویژگی‌های ذهنی و روحی انسانی را در حیوانات بسیاری مشاهده می‌کنیم، این هم کاملاً امری بدیهی است.

### تکامل اخلاق انسانی

در میان صاحب‌نظران، هیچ یک از جنبه‌های تکامل به‌اندازه‌ی توضیح منشأ اخلاقیات انسانی مورد مناقشه نبوده است. از ۱۸۵۹، همواره ایراد گرفته‌اند که رفتار ایثارگرایانه با انتخاب طبیعی در تضاد است. غالباً این پرسش مطرح می‌شود: آیا رفتار خودخواهانه تنها شکل رفتار نیست که انتخاب طبیعی از آن حمایت می‌کند؟ نوع‌دوستی و ایثارگرایی چیست و آن را چگونه می‌توان تعریف کرد؟ آیا ایثار و فداکاری به گرایش ژنتیکی متکی است، یا تنها از تربیت و آموزش ناشی می‌شود؟

با حقانیت کامل می‌توان گفت که در پاسخ‌گویی به چنین سؤالاتی زمانی پیشرفت حاصل شد که رفتارهای مشابهی را نزد حیوانات مورد

1. Griffin      2. Kaufmann      3. Mosson      4. Mc Carthy

مطالعه قرار دادیم. در جریان این پژوهش‌ها روشن شد که باید میان انواع گوناگون ایثار تفاوت قائل شد، و متناسب با آن‌ها می‌توان انواع مختلف دریافت‌گرها، که رفتار ایثارگرایانه به‌سوی آن‌ها سمت‌گیری شده است، را از هم تمیز داد.

طبق تعریف متداول، یک رفتار زمانی ایثارگرایانه است، که برای دریافت‌گر مفید باشد، در حالی‌که آن برای ایثارگر مستلزم هزینه‌ای است. این تعریف تمامی اشکال محبت و نیکوکاری را، که مستلزم هزینه‌ی چندانی نباشد، نادیده می‌گیرد. اما در یک گروه اجتماعی بیش‌ترین رفتارها عبارت‌اند از اقدامات محبت‌آمیز یا مراعات همدیگر، که انجام آن‌ها «هزینه‌ای» مادی و مشخصی هم بار نمی‌آورد. و اتفاقاً درست این نوع رفتارها هستند که نه‌تنها برای انسجام گروهی از اهمیت بالایی برخوردارند، بلکه همچنین زمینه‌ای فراهم می‌سازند برای ایثار به معنای محدود و مشخص آن.

### سه نوع ایثار

اگر اشکال مختلف رفتار ایثارگرایانه را باهم مقایسه کنیم، می‌توانیم سه قماش از آن‌ها را، که در میزان و اهمیت تکاملی ایثارگری متمایز هستند، از هم تمیز دهیم.

**ایثار در راه فرزندان خود.** لازم به توضیح نیست که انتخاب طبیعی این شکل از ایثار را حمایت می‌کند. هر عمل پدر و مادر که در خدمت سلامتی و بقای فرزندان باشد، در واقع به سود ژنوتیپ خودش است.

**رفتار دلخواه خویشاوندان نزدیک (انتخاب خویشاوندان).** افراد یک گروه اجتماعی اعضای یک خانواده‌ی بزرگ محسوب می‌شوند و بخشی از ژنوتیپ آن‌ها باهم مشترک است. به این دلیل است که هر ایثاری میان خویشاوندان از طریق انتخاب طبیعی مورد حمایت قرار می‌گیرد. این قماش از ایثار از ویژگی‌های خواهران و برادرانی است که یکدیگر را از

روز تولد می‌شناسند و باهم بزرگ شده‌اند. به قول جی. بی. هالدن که شاید نخستین کسی بوده که این مطلب را بیان کرده است: هر کمکی که به یکی از خویشاوندان نزدیک بشود، کمکی است به اصلحیت خود، زیرا آن‌هایی مورد حمایت قرار گرفته‌اند که بخشی از ژنوتیپ کمک‌دهنده را با خود دارند. درستی و اقناع‌کنندگی این نتیجه‌گیری را همیلتون<sup>۱</sup> (۱۹۶۴) ثابت کرده است؛ او با روشن ساختن این مطلب که چرا در کلنی حشرات اجتماعی (مثل مورچگان و زنبوران) دستجات و صنف‌های گوناگونی وجود دارند، این موضوع را توضیح داد. اما این مسئله که آیا خویشاوندان دور هم مورد حمایت قرار می‌گیرند یا نه، هنوز مورد مناقشه است.

**ایثار بین اعضای یک گروه اجتماعی.** معمولاً افراد گروه‌های اجتماعی تنها به اعضای یک خانواده‌ی بزرگ محدود نمی‌شوند، بلکه شامل «مهاجرینی» که از گروه‌های دیگر آمده و دنبال محبت و ارتباط می‌گشته‌اند نیز می‌شود. اعضای یک گروه درمی‌یابند که نیروی کار اضافی یا پدرومادرهای بالقوه در برخی موارد گروه را تقویت می‌کنند، و به همین دلیل غالباً در برابر تازه‌واردین از خود مدارا نشان می‌دهند. حتی شاید ایجاد احساسات دوستی و همکاری میان تمامی افراد یک گروه اجتماعی از جانب انتخاب طبیعی حمایت می‌شود. اما این‌که ایثار در چنین گروه‌هایی تا چه دایره‌ای از نظر سببی و نسبی - میان خویشاوندان (یعنی انتخاب خویشاوندان) نسبت به ایثار به افراد وابسته به گروه بیشتر است، یقیناً امری ناشناخته است.

**کمک متقابل.** کمک‌های دوجانبه همبستگی درونی گروه اجتماعی را تقویت می‌کند. در تصاویر اجتماعی حیوانات غالباً مشاهده می‌کنیم که فردی به فرد دیگر کمک می‌کند و در ازای آن توقع دارد که او نیز در آینده یک بار آن را جبران کند. یک چنین رفتاری را معمولاً ایثار متقابل

---

1. Hamilton

می‌نامند، اما به‌خاطر «توقعی» که از طرف مقابل دارند، باید گفت در پس این کمک انگیزه‌ی شخصی نهان است. کمک متقابل را نه تنها در میان اعضای یک گروه اجتماعی می‌توان دید، بلکه تا حدودی بین اعضای گروه‌های گوناگون هم دیده شده، گاهی حتی بین افراد وابسته به گونه‌های مختلف نیز مشاهده شده است. یک نمونه‌ی خوب برای نشان دادن این کمک در میان گونه‌ها «ماهی‌های» نظافتچی هستند، که انگل‌های پوستی کوسه‌ماهی بزرگ را می‌خورند و آن را از آزار انگل‌های خارجی‌اش رهایی می‌بخشند (البته باید اعتراف کرد که این نوع کمک از جانب ماهی‌های نظافتچی در ازای دریافت خوراک و تأمین جانی است که توسط کوسه‌ها عرضه می‌شود). حتی می‌توان پا را فراتر گذاشت و تمامی ارتباطات متقابل میان جانداران - روابط هم‌زیستی- را جزو این مقوله طبقه‌بندی کرد.

**رفتار در برابر افراد بیرون از گروه.** بسیار به‌ندرت پیش می‌آید که افراد بیرون از گروه اجتماعی از همان ایثار متقابلی که در درون گروه جاری است بهره‌مند شوند. گروه‌های اجتماعی گوناگون معمولاً با یکدیگر رقابت می‌کنند، و کم هم نیستند که حتی باهم می‌جنگند. هیچ تردیدی نباید کرد که تاریخ هومینیدها نیز آکنده از قتل‌عام‌ها و نسل‌کشی‌ها بوده است. عیناً وضع در میان شامپانزه‌ها نیز به همین منوال بوده است. پس با این حساب چگونه توانسته‌اند گرایش به رفتار ایثارگرایانه را از اعضای گروه خود به افراد سایر گروه‌ها نیز که جزو گروه خودشان نبوده‌اند سرایت دهند؟ چگونه می‌توان چنین ایثاری را نسبت به افراد بیرون از گروه ایجاد کرد؟ امری بدیهی است که اخلاق بی‌ریا تنها زمانی ممکن است به‌وجود آید که به این اخلاق «خودخواهانه»ی گروه اجتماعی یک اخلاق فرآگیر افزوده شود.

ایثار نسبت به بیگانگان در میان نوع انسان چگونه جای خود را باز کرد و معمول شد؟ آیا می‌توان بابت آن به انتخاب طبیعی استناد کرد؟ بارها به

این تلاش دست زده‌اند، خواسته‌اند این نوع ایثار را از طریق انتخاب طبیعی توجیه کرده و توضیح دهند، اما همواره موفقیت کمی نصیبشان شده است. به‌سختی می‌توان سناریویی نوشت که طی آن رفتار خیرخواهانه نسبت به رقبای و دشمنان را انتخاب طبیعی حمایت کند. در این رابطه خواندن تورات و انجیل بی‌ثمر نخواهد بود؛ به کرات در تورات می‌خوانیم که بین رفتار درون گروهی با رفتار نسبت به بیگانگان تفاوت قائل می‌شود. این اخلاق کاملاً با اخلاقی که در انجیل توصیه می‌شود متضاد است. حکایت حضرت عیسی درباهی ایثارِ سامری نیکوکار روی‌گرداندن از سنت رایج بود. ایثار در برابر بیگانگان رفتاری است که از جانب انتخاب طبیعی حمایت نمی‌شود.

گرایش به رفتار ایثارگرایانه در برابر افراد گروه خود یکی از مهم‌ترین مؤلفه‌های اساسی در تکامل اخلاق بی‌توقع (بی‌ریا) بوده است. اما این فرایند به یک عامل فرهنگی نیاز دارد، یعنی عملی ساختن آموزه‌های یک پیشوای مذهبی یا یک فیلسوف. این جریان از طریق تکامل خود به خود انجام نمی‌گیرد. اخلاق بی‌ریا نتیجه‌ی اندیشه‌های رهبران فرهنگی جامعه است. ما با احساسات ایثارگرایانه نسبت به بیگانگان زاده نمی‌شویم، بلکه آن را از طریق آموزه‌های ناشی از فرهنگ می‌آموزیم. آن آموزه‌ها مستلزم آن‌اند که ما گرایش‌های ایثارگرایانه‌ی مادرزادی خود را به سوی هدف دیگری برگردانیم: به سمت بیگانگان.

گرایش‌های ایثارگرایانه در افراد گوناگون کاملاً با شدت و ضعف متفاوتی نمود پیدا می‌کند. گاه‌گذاری ما با کسی برخورد می‌کنیم که وجودش از انسان‌دوستی، ایثار، گذشت، دوستی و همکاری آکنده است. غالباً خانواده‌ی چنین فردی همیشه مصرانه ادعا می‌کنند که او از کودکی همین اخلاق را داشته است. اما مواردی را هم دیده‌ایم که کاملاً برخلاف این شخص رفتار ضداجتماعی داشته‌اند. بسیاری از این جنایت‌کاران یک چنین گرایش بیمارگونه‌ای دارند، و در نتیجه معمولاً همه‌ی تدابیر و

باز آموزی‌ها که درباره‌ی آن‌ها صورت می‌گیرد با شکست روبه‌رو می‌شود. اما بیش‌تر مردم در جایی بین این دو قطب قرار دارند. آن‌ها می‌توانند در اثر آموزش یک اخلاق اصیل را کسب کنند (همچنین نسبت به بیگانگان). میزان بسیار پایین بزهکاری در ایالت یوتا واقع در آمریکا، که در آن اصول اخلاقی مورمون‌ها در میان مردم متداول است، به‌اثبات می‌رساند که چگونه این شکل آموزش می‌تواند مؤثر واقع شود.

طرفداران اصول اخلاقی انسان‌دوستانه از دیرباز با مشکلات بسیار زیادی روبه‌رو بودند، زیرا گرایش مادرزادی دشمنی و بی‌اعتمادی نسبت به بیگانگان بسیار جان‌سختی می‌کرده و به‌سادگی مغلوب گفتار نیک و پندار نیک نمی‌شود. منتها عواملی نیز هستند که آموزش و پذیرش اخلاق را تسهیل می‌کنند. کمک متقابل نسبت به بیگانگان نیز درست به همان خوبی کمک دوجانبه میان افراد گروه خود عمل می‌کند. با وجود این تنوع اخلاقی در میان گروه‌های انسانی بسیار مهم بود. در میان همه‌ی خلق‌ها همیشه انسان‌هایی با گرایش‌ات انسان‌دوستانه وجود دارند، که می‌کوشند بین خلق‌ها و اجتماعات انسانی پل دوستی برقرار کنند. این تنوع اخلاقی و تقدیر از خیرخواهی کمک بسیار بزرگی بوده برای این‌که تفسیرهای گونه‌شناسانه‌ی واژه‌هایی مثل «نژاد» مردود شناخته شوند.

شاید مهم‌ترین دلیل برای این‌که چرا یک اخلاق عمومی هنوز تا امروز در دنیا جان‌یافته است، تبعیض قائل شدن در حق بیگانگان باشد، که این تبعیض‌گذاری به تدریج توسط اصول بنیادی اجتماعی که در اصطلاحاتی مثل برابری حقوق، دموکراسی، رواداری و حقوق بشر تجسم می‌یابند، تحت فشار قرار گرفته است. ادیان بزرگ جهانی آموزش اخلاقی را با موفقیت تمام به‌صورت اجرا درآورده‌اند. و در هر جایی هم که مذاهب موفق نبوده‌اند، مثل پیشگیری از دو جنگ وحشتناک جهانی در دنیای مسیحیت، امروز می‌توانیم امیدوار باشیم که جهان از اشتباهات گذشته‌ی خود درس لازم را فرا گرفته است. در هر صورت باید بپذیریم که



فرهنگ‌های جهان واقعاً دارای اصول اخلاقی هستند که اگر در کل نگاه کنیم خوب و معقول هستند، اگرچه ما معمولاً پایبند آن‌ها نبوده‌ایم.

### انسان و محیط زیست

مغز فوق‌العاده‌ی ما این قدرت را به ما بخشیده است تا اختراعات و اکتشافات فراوانی انجام دهیم و در نتیجه به‌طور روزافزونی از وابستگی به طبیعت‌های یافته‌ایم. هیچ‌یک از جانوران نتوانسته در هم‌هی قاره‌ها و در تمامی اقلیم‌ها با موفقیت مستقر شود. هیچ‌یک از جانداران تاکنون نتوانسته به اندازه‌ی انسان به طبیعت سلطه پیدا کند. اما در ۵۰ سال اخیر به‌طور روزافزون آشکار شده است که ما همچون گذشته کاملاً به طبیعت وابسته‌ایم، و تلاش‌های ما برای غلبه بر آن، به بهای بسیار گرانی تمام شده است. هزینه‌هایی که امروز در برابر ما قد برافراشته‌اند، عبارت‌اند از بهره‌برداری بیش از حد از منابع پایان‌پذیر انرژی و تداوم نابودی منابع بی‌جایگزین زیرزمینی و روی زمینی. از جمله‌ی آن‌ها آلودگی هوا، آلودگی آب‌ها، تسریع نابودی فضا‌های حیاتی و ثمره‌های تکامل تنوع گیاهان و جانوران- قطعاً ظهور پدیده‌های وحشتناک اجتماعی مثل بیغوله‌ها، فقر و محلات فقیرنشین را در پی خواهد داشت (ارلیش<sup>۱</sup> ۲۰۰۰).

### آینده‌ی بشریت

اغلب دو پرسش درباره‌ی آینده‌ی بشریت مطرح می‌شود. نخستین سؤال می‌پرسد: چقدر احتمال دارد که نوع انسان به چنگ‌گونه تقسیم شود؟ در پاسخ به آن جواب روشنی وجود دارد: این احتمال صفر است. انسان‌ها تمامی مأواها و زیستگاه‌هایی از قطب‌ها گرفته تا منطقه‌ی استوایی- را که در آن‌ها جاندارانی انسان‌وش بتوانند زنده بمانند، به اشغال خود

1. Ehrlich

در آورده‌اند. افزون بر آن بین جمعیت‌های انسانی هیچ منطقه‌ی جغرافیایی منزوی وجود ندارد. اگر در خلال ۱۰۰ هزار سال گذشته در جاهایی نژادهای منزوی شده از نظر جغرافیایی ایجاد شده است، امروزه داوطلبانه با نژادهای دیگر آمیزش می‌کنند، به‌گونه‌ای که تماس میان آن‌ها دوباره برقرار شده است. امروزه میان اجتماعات انسانی به‌اندازه‌ای تماس و معاشرت وجود دارد، که به هیچ شکلی امکان جدایی درازمدت به هیچ گروهی داده نمی‌شود تا بتواند به گونه‌زایی منجر شود.

به عنوان دومین پرسش معمولاً می‌پرسند: آیا ممکن است نوع انسان امروزی به نوع جدید «بهتری» متکامل‌تر شود؟ آیا این امکان هست که انسان به ابرانسان تبدیل شود؟ در این مورد هم امید زیادی نمی‌رود. قطعاً ژنوتیپ انسان‌ها از گوناگونی ژنتیکی بالایی برخوردار است، که به عنوان ماده‌ی خام در خدمت یک انتخاب طبیعی قرار می‌گیرد، اما امروزه شرایط کاملاً غیر از زمانی است که هومو اریکتوس به هومو ساپینس تحول پیدا کرد. در آن دوران نوع انسان از گروه‌های کوچکی تشکیل می‌شد که انتخاب طبیعی نیرومندی مشخصه‌هایی را که سرانجام به انسان اندیشه‌ورز انجامیدند، مورد حمایت قرار داد. علاوه‌براین بی‌شک در میان گونه‌ی انسان نیز، درست مثل سایر جانوران، یک انتخاب گروهی قطعی صورت می‌گیرد.

برعکس، امروز انسان‌ها یک جامعه‌ی انسانی برپا کرده‌اند، که به‌هیچ‌وجه نشانه‌هایی حاکی از انتخاب طبیعی ژنوتیپ‌های برتر در آن وجود ندارد، که آن ژنوتیپ‌ها صعود از سطح توانایی‌های کنونی انسان را برای گروهی خاص ممکن سازد. به دلیل آن‌که دیگر هیچ انتخابی برای بهبود صورت نمی‌گیرد، بنابراین هیچ چشم‌اندازی نیز در برابر تکامل به‌منظور ایجاد یک نوع انسان برتر هم وجود ندارد. به‌راستی که برخی از متخصصین از چنین سؤالاتی می‌ترسند، چون ممکن است تحت شرایط جامعه‌ی انبوه ناگزیراً به نابودی نوع ما بینجامد. اما در مورد انقراض

ژنتیکی باید گفت با توجه به تنوع عظیم در خزانه‌ی ژنی انسان‌ها هیچ خطر بلافصلی ما را تهدید نمی‌کند.

آیا انسان‌ها از نژادهای گوناگونی تشکیل می‌شوند؟

اگر یک سرخپوست اینویت<sup>۱</sup> را با یک بوشمن آفریقایی، یا یک رنگین پوست مصری را با یک بومی استرالیایی، یا یک چینی را با یک چشم آبی موطلایی اروپایی مقایسه کنیم، آن وقت دیگر تفاوت بین نژادها را نمی‌توان نادیده گرفت. آیا این واقعیت با این اعتقاد که همه‌ی انسان‌ها برابرند، متناقض نیست؟ پاسخ کاملاً روشن است: نه! به شرط آن‌که هم برابری و هم نژاد را درست تعریف کنیم.

برابری به معنای حقوق برابر در جامعه است. این سخن یعنی برابری در برابر قانون و یعنی برخورداری از فرصت‌های برابر. منتها به معنای برابری در تمامی هویت ما نیست، زیرا همان‌گونه که امروز می‌دانیم: تک‌تک این شش و اندی میلیارد انسان از نظر ژنتیک و بسیاری مشخصات بیولوژیک و آناتومیک یگانه و بی‌همتا هستند. هر انسانی توانایی ریاضی اینشتین را ندارد، یا به سرعت قهرمانان المپیک نمی‌تواند بدود، هرکسی هنرمند و یا نویسنده‌ی توانایی نیست. هر پدر و مادری می‌داند که هر یک از فرزندان‌ش منحصر به فرد است و با دیگران فرق دارد. وقت آن رسیده تا با این تفاوت‌ها کنار بیاییم و آن‌ها را بپذیریم و آن‌ها را قدر بدانیم. آگاهی از این امر هم بسیار مهم است که عین همین تفاوت‌ها در میان افراد هر نژادی نیز وجود دارد.

ریشه‌ی اصلی مشکلات نژادی در این‌جا نهفته است که بسیاری از انسان‌ها درک کاملاً اشتباهی از نژاد دارند. دیدگاه این انسان‌ها گونه‌شناسانه است: در چشم اینان هر یک از افراد یکی از نژادها همه‌ی

---

۱. Inuit: اینویت‌ها یا اسکیموها در شمال کانادا و آلاسکا زیست می‌کنند و واژه‌ی اینویت را به واژه‌ی اسکیمو ترجیح می‌دهند م.

مشخصات واقعی و احتمالی آن نژاد را دارا است. برای نشان دادن پوچی این پیش‌داوری، کافی است فرض بگیریم هرکدام از سیاه‌پوستان آمریکایی از سفیدپوستان آن کشور تندتر می‌دود. منتها اگر دانش‌آموزان یک کلاس -از نظر نژادی مختلط- را براساس توانایی‌های ذهنی، هنری، عملی و بدنی آن‌ها بخواهیم کنار هم بنشانیم، آن وقت شاهد خواهیم بود که تقریباً از همه‌ی «نژاد»ها در این تقسیم‌بندی در کنار هم حضور پیدا خواهند کرد. به سخن دیگر: اگر طرز فکر گونه‌شناختی را که برطبق آن هریک از افراد یک نژاد یک تیپ است -کنار بگذاریم و به جای آن تفکر جمعیتی را جایگزین کنیم، و در نتیجه هر فردی را براساس توانایی‌های ویژه‌ی فردی آن در نظر بگیریم، آن وقت به درک بهتر واقعیت دست خواهیم یافت. هم‌زمان از درجه‌بندی گونه‌شناختی، و تبعیضات مبتنی بر آن نیز جلوگیری می‌شود.

#### آیا ما در این جهان تنها هستیم؟

معمولاً این پرسش به این صورت مطرح می‌شود: آیا ما تنها موجود هوشمند در این جهان لایتناهی هستیم؟ اگر بخواهیم پاسخی برای آن پیدا کنیم، مجبوریم سؤال را به چند بخش تقسیم کنیم. حیات در کجا ممکن است وجود داشته باشد؟ تنها در سیاره‌ها، زیرا ستارگان بسیار سوزان هستند. به‌طور قطع بسیاری از ستارگان توسط چند سیاره احاطه شده‌اند، اما برای نخستین بار در سده‌ی بیستم به‌وجود چنین اجرام آسمانی در بیرون از منظومه‌ی شمسی پی بردیم. منتها همه‌ی آن‌ها تاکنون نشان داده‌اند که کاملاً برای پیدایش و ادامه‌ی حیات نامناسب بوده‌اند. شرایط زمین (و شاید در گذشته در مریخ و زهره نیز)، که حیات را ممکن ساخته است، این‌طور به‌نظر می‌رسد که تقریباً یک استثنا بوده است. ولی اگر شمار بسیار زیاد سیاره‌ها را در نظر بگیریم، می‌توان حدس زد که ممکن است روی برخی از آن‌ها احتمالاً شرایطی

وجود داشته باشد که برای ایجاد حیات مناسب باشند.

چقدر احتمال دارد که روی یکی از این سیاره‌های مناسب حیات پدید آید؟ چنین احتمالی بسیار زیاد است. بسیاری از مولکول‌هایی که برای ساخت حیات به‌کار رفته‌اند، مثل پورین<sup>۱</sup>، پیریمیدین<sup>۲</sup> و اسید آمینه‌ها، در سراسر عالم بسیار پر اکندند. در آزمایشگاه‌ها به کمک آزمایشات گوناگون توانسته‌اند اثبات کنند که تحت شرایط معینی در محیط بی‌اکسیژن از مولکول‌های بسیار ساده‌ای به‌طور خودانگیخته می‌تواند مولکول‌های آلی نسبتاً پیچیده‌ای به‌وجود آید. بنابراین می‌توان این تصور را کرد که برخی از اشکال ساده‌ی حیات روی سیارات دیگر بارها ایجاد شده است. اگر چنین تکاملی در این کُرَت موفق بوده باشد، ممکن است سرانجام در آن‌جاها به ارگانسیم‌های باکتری‌سان انجامیده باشد.

اما متأسفانه راهی دراز و دشوار در فاصله‌ی میان باکتری‌ها و انسان‌ها قرار گرفته است. پس از پیدایش حیات روی زمین بیش از یک میلیارد سال چیزی غیر از پروکاریوت‌ها وجود نداشت. حیات اندیشه‌ورز برای نخستین بار تقریباً ۳۰۰ هزار سال پیش تکامل یافته است، آن‌هم از میان بیش از یک میلیارد نوعی که کره‌ی خاکی در طول تاریخ خویش به‌خود دیده است، تنها در میان یک نوع این هوش عالی تکامل پیدا کرده است.

و حتی اگر در جایی از این جهان بی‌پایان چیزی رخ داده باشد که با سرچشمه‌ی هوش انسانی بتوان مقایسه کرد، می‌باید امکان این را که ما بتوانیم با آن مرادده داشته باشیم، صفر دانست. بله، با توجه به تمامی این مقتضیات و ملاحظات انسان در این عالم لایتناهی تنها است.

۱. purine: ترکیب بی‌رنگ و بلورین و آلی به فرمول  $(\text{CHN})_{544}$

۲. pyrimidin: ترکیب آلی به فرمول  $(\text{CHN})_{442}$

## نتیجه‌گیری

غالباً تکامل پدیده‌ای پیش‌بینی نشده است. پاره‌ای از مخالفان تکامل می‌پرسند، آیا خیلی طبیعی‌تر نمی‌شد اگر همه‌چیز همیشه یکسان می‌ماند؟ شاید زمانی که هنوز از علم ژنتیک آگاهی نداشتیم، این پرسش منطقی و به‌جایی می‌بود، اما امروز دیگر چنین سؤالاتی بی‌معنا است. در واقعیت به این روشی که ارگانیسم‌ها پدید آمده و ادامه‌ی حیات داده‌اند، تکامل امری ناگزیر است. هر ارگانیسمی، حتی ساده‌ترین باکتری‌ها دارای ژنومی است که از هزاران تا میلیون‌ها جفت پایه تشکیل می‌شود. از نتایج مشاهدات آگاهی یافته‌ایم که هر جفت پایه هرازگاهی دستخوش جهشی می‌شود. در جمعیت‌های گوناگون جهش‌های متفاوتی روی می‌دهد، و اگر آن جمعیت‌ها مجزا از هم باشند، تفاوت‌های بین جمعیت‌ها به ناگزیر نسل اندر نسل بیش‌تر و بیش‌تر می‌شود. حتی این ساده‌ترین سناریوی احتمالی نیز حاکی از آن است که به ناگزیر تکامل صورت گرفته است. اگر فرایندهای زیست‌شناختی دیگری چون بازیوست کروموزوم‌ها و انتخاب طبیعی را به آن بیفزاییم سرعت تکامل شتاب بیش‌تری می‌گیرد. به دلیل این‌که اساساً برنامه‌های ژنتیکی وجود دارد، دیگر تصور دنیای بی‌تغییر ناممکن شده است. تکامل یک احتمال یا یک فرضیه نیست، بلکه یک واقعیت عینی است. اکنون دیگر خیلی جای بحث دارد که آیا امروزه هم باید اصطلاح «نظریه‌ی تکامل» را به‌کار ببریم. این‌که تکامل صورت گرفته است و دائماً هم روی می‌دهد، یک واقعیت قابل اثبات و بدیهی است، به این خاطر دیگر منطقی نیست درباره‌ی آن از نظریه سخن بگوییم. قطعاً هنوز نظریه‌های تکاملی چندی وجود دارد، مثل نظریه‌ی منشأ مشترک، نظریه‌ی پیدایش حیات، نظریه‌ی تدریج‌گرایی، نظریه‌ی گونه‌زایی و نظریه‌ی انتخاب طبیعی، اما ادامه‌ی بحث‌های علمی درباره‌ی نظریه‌های در حال اثبات، که به این موضوعات مربوط می‌شوند، به‌هیچ‌وجه این‌که تکامل یک واقعیت است را زیر سؤال نمی‌برد. تکامل از لحظه‌ی پیدایش حیات جریان دارد.

## فصل دوازدهم

### تازه‌ترین یافته‌های زیست‌شناسی مولکولی

همان‌گونه که همگان می‌دانند، شناخت ما از جهان به‌رغم همه‌ی پیشرفت‌های سترگ در دانش‌های طبیعی هنوز هم ناکافی و ناکامل است. به همین دلیل باید از خود پرسید: کمبود شناخت ما در حوزه‌ی دانش زیست‌شناسی تکاملی تا چه حدی است؟

در همین آغاز باید تأکید کنیم که پیشرفت در دانش زیست‌شناسی مولکولی موجب افزایش بی‌اندازه‌ی آگاهی ما نسبت به تکامل شده است. دست‌کم یک‌سوم از مقالات تخصصی که امروزه در عرصه‌ی زیست‌شناسی مولکولی منتشر می‌شوند، به مسئله‌ی تکامل می‌پردازند. با روش‌های زیست‌شناسی مولکولی می‌توانیم درباره‌ی بسیاری از مسائلی که سابقاً هیچ پاسخی برایشان نداشتیم، تحقیق کنیم. به‌ویژه موضوعات مربوط به تبار تکاملی، جریان کرومولوژیکی تکامل و اهمیت تکوین جنین از جمله‌ی آن موارد بودند.

اگر به مباحثات علمی ۱۴۰ سال گذشته نظری بیفکنیم، آن‌چه نظرها را جلب می‌کند این است که آموزه‌های داروینیستی چقدر عالی توانسته‌اند جای خود را باز کرده و به کرسی قبول بنشینند. سه نظریه‌ی مهمی که در عین حال با هم رقابت می‌کردند نظریه‌ی جهش‌باوری، نظریه‌ی لامارکیسم و نظریه‌ی راست‌زایی – تقریباً تا ۱۹۴۰ نادرستی‌شان

به طور قطعی به اثبات رسید، و در ۶۰ سال اخیر هیچ اندیشه‌ای نتوانسته جایگزین داروینیسیم شود. لیکن این سخن بدین معنی نیست که ما از همه‌ی جنبه‌های تکامل آگاهی کامل داریم. من مایلم در زیرشماری از پدیده‌های تکاملی را که نیازمند تحقیق و توضیح هستند ذکر کنم.

نخست این‌که ما اطلاعات بسیار ناقصی درباره‌ی تنوع زیستی در اختیار داریم. البته تا به حال بیش از دومیلیون نوع از جانوران تشریح و تعریف شده‌اند، اما شمار احتمالی گونه‌های تعریف نشده بالغ بر ۳۰ میلیون تخمین زده می‌شود. از این بدتر، قارچ‌ها، گیاهان پست‌تر، آغازیان (پروتیستاها) و پروکاریوت‌ها هستند که بسیار کم مورد پژوهش قرار گرفته‌اند. روابط خویشاوندی نوع‌بالشی بین تاکسون‌های این‌ها یا بسیار ناقص توضیح داده شده یا اساساً ناشناخته‌اند، با این‌که امروزه روش‌های زیست‌شناسی مولکولی همه‌روزه آگاهی‌های نوینی را درباره‌ی آن‌ها به ما عرضه می‌کنند. اکتشافات سنگواره‌ای که از رویدادهای تکاملی گذشته ما را آگاه می‌سازند، متأسفانه هنوز هم همچون سابق ناقص هستند. این امر به‌ویژه درباره‌ی سنگواره‌های هومینیدها بیش‌تر محسوس است. تقریباً هر ماه یک بار در گوشه‌ای از جهان سنگواره‌ای کشف می‌شود، که یا پاسخ یکی از سؤالات سابق را می‌دهد یا خود پرسش نوینی را پیش می‌کشد. و تحقیق درباره‌ی چند و چون زیواگان سابق پرسش‌های بی‌شماری را جبهه‌به‌علل انقراض‌های دسته‌جمعی و سرنوشت تبارهای گوناگون تکاملی و تاکسون‌های عالی‌تر را مطرح می‌کند. حتی در این سطحی که بیش‌تر مسائلش عمدتاً توصیفی است، باز هم عدم آگاهی و بی‌اطلاعی حاکم است. منتها دوباره باید تأکید کنیم که در بسیاری از جنبه‌های نظریه‌های تکاملی هنوز هم عدم قطعیت و شک حاکم است.

البته هیچ تردیدی نیست که گونه‌زایی جغرافیایی (ناهم‌بوم) و (در میان گیاهان) گونه‌زایی چندپلوئیدی مکانیسم‌های حاکم گونه‌زایی هستند، اما درباره‌ی فراوانی مکانیسم‌های دیگر مانند گونه‌زایی هم‌بوم، ما هیچ



شناخت و آگاهی قطعی در اختیار نداریم. همچنین این‌که چه عواملی در گونه‌زایی بسیار سریع (کم‌تر از ده‌هزار یا حتی هزار سال) در میان گروه‌های خاصی از ماهیان نقش و دخالت دارند، نیز هنوز بر ما ناشناخته مانده است.

این مسئله‌ی کندی یا ایستش تبارهای تکاملی خاصی (مثل «سنگواره‌های زنده») هم هنوز پاسخ خود را نگرفته است، به‌ویژه با در نظر گرفتن این واقعیت که اعضای دیگر زیواگانِ مربوطه با سرعت معمول به تکامل خود ادامه داده‌اند. جریانات کاملاً خلاف این رویدادها نیز، مثل بازپیوست (تجدید ساختار) بسیار سریع ژنوتیپ‌های ویژه‌ای در میان جمعیت‌های پایه‌گذار، به‌نوبه‌ی خود پرسش‌های بی‌پاسخی هستند.

تمامی این معماهای حل نشده در واپسین تحلیل از ترکیب ساختار ژنوتیپ ناشی می‌شوند. با کمک روش‌های زیست‌شناسی مولکولی دریافته‌اند که ژن‌های کاملاً گوناگونی وجود دارند: برخی از آن‌ها مواد مشخصی (مثل آنزیم‌ها) را تولید می‌کنند، برخی دیگر فعالیت‌های سایر ژن‌ها را کنترل می‌کنند. از ظواهر چنین مستفاد می‌شود که اکثر ژن‌ها به‌طور پیوسته فعال نیستند، بلکه تنها در یاخته‌های خاصی (مثلاً در بافت‌ها) و در دوره‌های معینی از دوران حیات فعالیت دارند. پاره‌ای دیگر از ژن‌ها ظاهراً خنثی به‌نظر می‌رسند، و در کمال شگفتی به‌نظر می‌آید بخش عظیمی از دی.ان.ای هیچ کارکردی از خود نشان نمی‌دهند. بنابراین بین ژن‌های یک ژنوتیپ برهم‌کنش بسیار پیچیده‌ای وجود دارد. به‌علت این برهم‌کنش‌های زیاد بین تمام ژن‌ها چنین سیستمی دستخوش محدودیت‌های شدیدی است. آن سیستم نسبت به بعضی از تأثیرات و فشارهای محیط می‌تواند واکنش نشان دهد، اما بیش‌تر آن تأثیرات و فشارها به عدم تعادل و پادگزینش و خنثی شدن نقش انتخاب طبیعی می‌انجامد.

طبق برخی از احتمالات ژنوتیپ‌ها در مرحله‌ی آغازین پیدایش

پرسلولی‌ها به شدت دچار محدودیت شدند، به طوری که در پرکامبرین پسین (دوره‌ی پسین دوران پرکامبرین) و کامبرین پیشین (دوره‌ی نخستین دوران کامبرین) طی ۲۰۰، ۳۰۰ میلیون سال نتوانستند بیش از ۷۰ الی ۸۰ شکل اصلی بدن تکامل پیدا کنند. امروزه از آن تعداد تنها ۳۵ شکل اصلی بدن باقی مانده است، و هیچ کدام از آن‌ها نیز طی این ۵۰۰ میلیون سال اخیر در ساختمان اساسی خود هیچ تغییری نداده‌اند. چگونه یک چنین کاهش شدید در سرعت تکاملی را می‌توان توضیح داد؟ اما با وجود این در ساختارهای ارگانسیم‌های هریک از این ۳۵ شکل اصلی و در اشکال پراکنش و تطابق با محیط‌های گوناگون در میان آن‌ها تنوع بسیار زیادی صورت گرفته است، مثلاً در میان حشرات و مهره‌داران.

### فایده‌ی تفکر تکاملی

طرزفکر مبتنی بر تکامل یا تفکر تکاملی، به‌ویژه شناخت و آگاهی داشتن نسبت به اصطلاحات تازه‌ی زیست‌شناسی تکاملی مثل جمعیت، نوع زیست‌شناختی، تکامل مشترک، سازگاری و رقابت، برای اکثر فعالیت‌های انسان‌ها ضرور هستند. ما هنگامی که به مسائل و موضوعاتی چون مقاومت میکروب‌ها در برابر آنتی‌بیوتیک‌ها، مقاومت حشرات موزی در برابر سموم دفع آفات، مقابله با عوامل سرایت بیماری‌ها (مثل پشه‌ی مالاریا)، بیماری‌های مسری، تولید نباتات خوراکی به کمک ژنتیک تکاملی و بسیاری کارهای دیگر می‌پردازیم، درواقع از طرزفکر تکاملی و الگوهای تکاملی استفاده می‌کنیم (فوتویما ۱۹۹۸).

و سرانجام، تکامل را به این دلیل مورد تحقیق قرار می‌دهند تا دانش و آگاهی ما را درباره‌ی پدیده‌هایی که حیات را از جنبه‌های گوناگون تحت تأثیر خود دارند، گسترش و افزایش دهند. افزون بر این، تحقیقات تکاملی همچنین نقش مهمی در بهزیستی انسان‌ها ایفا کرده است، و طرزفکر تکاملی تقریباً همه‌ی عرصه‌های دیگر زیست‌شناسی را به شدت

غنی‌تر ساخته است. در نتیجه، امروزه مثلاً در بیش‌تر آثار منتشر شده درباره‌ی زیست‌شناسی مولکولی نشان می‌دهند که چگونه با روش‌های مبتنی بر تکامل می‌توان سرشت و گذشته‌ی مولکول‌های زیست‌شناختی مهم را توضیح داد. برای نخستین بار از زمان آشنایی انسان با مسئله‌ی تکامل، زیست‌شناسی رشد شاهد یک تجدید حیات واقعی است: مثلاً پی بردن به صنف‌های گوناگون ژن‌ها و تکامل آن‌ها در روند نوع‌بالش. به‌علاوه طرزفکر تکاملی نسبت به تاریخ بشر نیز نگرش و دیدگاه فوق‌العاده‌ی عالی به انسان بخشیده است. هیچ‌چیز به درک و شناخت ما درباره‌ی خصایص ویژه‌ی انسانی مثل ذهن، آگاهی، ایثار، ویژگی‌های شخصیتی، احساسات و... بیش‌تر از تحقیق مقایسه‌ای مبتنی بر تکامل رفتار حیوانات دخالت نداشته است.

هرگز نباید فراموش کرد که ژنوتیپ سیستمی از برهم‌کنش‌های گوناگونی است، که در کل خود در معرض انتخاب طبیعی قرار دارند. به مجردی که این ژنوتیپ نسبت به ژنوتیپ دیگر ضعیف‌تر شود، از جانب انتخاب طبیعی مورد تبعیض واقع می‌شود و این فرایند می‌تواند به انقراض گونه‌ی ضعیف‌تر بینجامد.

در زیست‌شناسی همچنین می‌کوشند سه سیستم پیچیده‌ی دیگر را نیز توضیح دهند: سیستم تکوین جنین، سیستم عصبی و اکوسیستم. درواقع با پرداختن به این سه، به سه بخش از مهم‌ترین بخش‌های زیست‌شناسی پرداخته می‌شود. مطالعه و تحقیق سیستم تکوین جنین و وظیفه‌ی زیست‌شناسی رشد است، تحقیق و پژوهش سیستم عصبی مرکزی و تأثیر آن در رفتار و وظیفه‌ی نورویولوژی است و مطالعه‌ی اکوسیستم موضوع حوزه‌ی اکولوژی است. ولی در هر سه مورد در واپسین تحلیل این ترکیب ژنوتیپ است که تعیین می‌کند یک ارگانیسم چگونه بتواند خواست‌های سه سیستم را برآورده سازد. شناخت و آگاهی‌های ما درباره‌ی سازه‌های بنیادی این سه سیستم تا هم الآن نیز

بسیار پیشرفته است، اما هنوز کنترل و هدایت برهم‌کنش‌های بین اجزای تشکیل‌دهنده‌ی این سه سیستم را نمی‌توانیم توضیح دهیم. همچنین در این موضوع نیز بی‌تردید زیست‌شناسی تکاملی نقش عمده‌ای برعهده خواهد داشت.

## پیوست الف

### چه انتقاداتی از نظریه‌ی تکامل کرده‌اند؟

اطلاعات و آگاهی‌های مربوط به تکامل که طی ۵۰ سال گذشته گردآوری شده است، به‌طور دائم مورد انتقاد قرار داشته‌اند. این انتقادات یا از جانب معتقدین به ایدئولوژی‌های کلاً مخالف داروین - یعنی آفرینش‌باوران - بوده است، یا از جانب کسانی بوده که آموزه‌های داروین را خوب درک نکرده‌اند. کسی که می‌گوید: «من نمی‌توانم باور کنم که اندامی همچون چشم از طریق یک سری تصادفات تکوین یافته باشد»، بدین طریق نشان می‌دهد که او انتخاب طبیعی و تکامل را هنوز به‌مثابه‌ی «فرایندی دو مرحله‌ای» درک نکرده است. یک دانشمندی که به تفکر گونه‌شناختی باور دارد و هنوز با تفکر جمعیتی (یعنی طرزفکر مبتنی بر جمعیت) مأنوس نشده است، عملاً برایش دشوار خواهد بود که ابعاد و میزان تنوع ژنتیکی را که انتخاب طبیعی در درون جمعیت در اختیار دارد - درک کند.

همه‌ی نظریه‌های داروینیستی را، در صورتی‌که نادرستی آن‌ها به‌اثبات برسد، می‌توان رد کرد. آن‌ها با آموزه‌های مذهبی تفاوت دارند، چون که قابل تغییرند. در تاریخ زیست‌شناسی تکاملی موارد بسیاری را سراغ داریم که دیدگاه‌های نظری گوناگون نتوانستند از عهده‌ی آزمون‌ها موفق بیرون بیایند. یکی از آن نگره‌های رده‌شده، ایده‌ای بود که مدعی بود: یک ژن می‌تواند مستقیماً موضوع انتخاب

طبیعی واقع شود. ایده‌ی دیگر موروثی دانستن صفات اکتسابی بود. من در بخش‌های پیشین کوشیده‌ام پدیده‌ها و فرایندهای تکامل را به‌گونه‌ای تعریف و توصیف کنم که با یافته‌ها و اطلاعات امروزی تحقیق تکاملی همخوانی داشته باشند. لیکن این نتیجه‌گیری‌ها هنوز مورد پذیرش همگان قرار نگرفته‌اند، و به همین دلیل ارزش آن را دارد تا چند نکته‌ی انتقادی و پاسخ به آن‌ها را از منظر تحقیق تکاملی به‌طور خلاصه در این جا بیاورم. به‌علاوه مایل‌م، بعضی از پدیده‌های بیولوژیکی را که طبق نظر برخی از زیست‌شناسان با داروینسم متضاد هستند، در این جا مورد بحث قرار دهم.

#### آفرینش‌باوری

داعیه‌های آفرینش‌باوران را تاکنون آن قدر به نقد کشیده‌اند، که دیگر من لزومی نمی‌بینم یک بار دیگر به آن‌ها بپردازم. من در این رابطه خوانندگان خود را تنها به کتاب‌هایی که در این مورد منتشر شده‌اند ارجاع می‌دهم. فهرست این کتاب‌ها در کادر ۱-۱ (فصل اول) آمده است.

#### تبادل قطع شده

برخی از زیست‌شناسان مثل گلد<sup>۱</sup> (۱۹۷۷) ادعا کرده‌اند که ظهور تبادل قطع شده با تکامل تدریجی داروینیستی متضاد است. این سخن درست نیست. حتی تبادل قطع شده که ظاهراً در نگاه نخست مثل تکامل جهشی به نظر می‌رسد و عدم تداوم را مورد حمایت قرار می‌دهد، در واقعیت یک پدیده‌ی جمعیتی است و بنابراین فرایندی تدریجی است (مایر ۱۹۶۳). به این ترتیب به‌هیچ‌روی در تضاد با نتیجه‌گیری‌های سنتز نظریه‌ی تکاملی نیست (به فصل دهم نگاه کنید).

1. Gould

### تکامل خشتی

کایمورا<sup>۱</sup> (۱۹۸۳) و دیگران ادعا کرده‌اند، تکامل خشتی با داروینیسم در تضاد است. این ادعا به این صورت که جای هیچ اماوگری نگذاشته است، درست نیست، زیرا نظریه‌ی تکامل خشتی بر این فرض استوار است که نه فرد، بلکه ژن موضوع انتخاب طبیعی است. اما در واقع انتخاب از طریق فرد به مثابه‌ی یک کل انجام می‌گیرد. موضوع را اگر از این منظر بنگریم، و آنگاه اگر در جریان انتخاب افراد برگزیده و مشخص، بعضی تبادلات خشتی نیز در میان ژن‌ها روی دهد و ژن‌های مزبور آن وقت به مثابه‌ی اجزای تصادفی ژنوتیپ برگزیده به نسل بعد منتقل شوند (به فصل دهم نگاه کنید)، باز هم هیچ تضادی با داروینیسم به وجود نخواهد آمد.

### ریخت‌زایی<sup>۲</sup>

پاره‌ای از صاحب‌نظران ادعا کرده‌اند که پدیده‌ی ریخت‌زایی بیه‌ویژه فرایند تکوین جنین-با داروینیسم در تضاد است. اگرچه بسیاری از روابط علی در جریان تکوین جنین هنوز به اندازه‌ی کافی توضیح داده نشده، اما یک چیز روشن است: آن‌ها با توضیحات داروینیستی هماهنگ و سازگارند. برخی از آن‌ها که در این باره انتقاد می‌کنند، از قرار معلوم اصل را بر این می‌گیرند که فنوتیپ بالغ در مرحله‌ی پایانی رشد خود موضوع انتخاب طبیعی قرار می‌گیرد. در واقع، یک ارگانیسم در حال رشد در تمامی مراحل رشد خود، از مرحله‌ی زیگوت (تخم‌بارور) تا رسیدن به مرحله‌ی بالغ خویش، پیوسته در معرض انتخاب است. اما پس از پایان مرحله‌ی تولیدمثل دیگر سرنوشت بعدی فرد برای تکامل [یعنی انتخاب طبیعی] مهم نیست (فصل ششم).

1. Kimura      2. morphogenesis

## علل کژفهمی‌ها

این‌که چرا فرایند تکامل این‌همه کژ برداشت شده و مورد سوءتعبیر قرار گرفته است، دلایل زیادی دارد. اجازه دهید پاره‌ای از آن‌ها را در این‌جا به‌دقت مورد بررسی قرار دهیم.

**عوامل مؤثر هم‌زمان.** هنگام مطالعه و تحقیق یک پدیده‌ی تکاملی معین، بسیاری از پژوهشگران پدیده‌ی مزبور را تنها از یک جنبه در نظر می‌گیرند و به یکی از دلایل مؤثر در آن توجه می‌کنند. یا به عامل نزدیک که بلافاصل در پدیده مؤثر است، یا به دلیلی که تکامل بر آن متکی است توجه می‌کنند. چنین برخوردی به مسئله به نتیجه‌گیری‌های اشتباه می‌انجامد، زیرا هر پدیده‌ی تکاملی هم تحت‌تأثیر عوامل مستقیم قرار دارد و هم زیر نفوذ عوامل و دلایل غیرمستقیمی که بعداً با واسطه عمل می‌کنند. چنین حالت دلایل هم‌زمان در تمامی فرایندهای انتخاب مؤثر بوده و نقش عمده‌ای ایفا می‌کنند، زیرا در کنار انتخاب همواره رویدادهای تصادفی نیز نقش خود را ایفا می‌کنند. من مایلم در این‌جا مثالی بزنم: گونه‌زایی هرگز تنها یک مسئله‌ی ژن‌ها یا کروموزوم‌ها نبوده، بلکه همواره ویژگی‌ها و پراکنش جغرافیایی جمعیت‌هایی که تغییرات ژنتیکی در آن‌ها رخ می‌دهد، نیز مؤثر بوده‌اند. هردو تغییر، چه گسترش جغرافیایی چه تغییر ژنتیکی، هم‌زمان در جمعیت روی فراگرد گونه‌زایی تأثیر می‌گذارند.

**راه‌حل چندگانه.** تقریباً برای تمامی مسائل تکاملی چندین پاسخ وجود دارد. مثلاً در جریان گونه‌زایی در یک گروه از سازواره‌ها نخست مکانیسم جداسازی جدید پیش از جفت‌گیری وارد صحنه می‌شود، در حالی‌که در میان گروه دیگری برای نخستین بار مکانیسم‌های جداسازی پس از جفت‌گیری بروز می‌کنند. نژادهای ناشی از تفاوت‌های جغرافیایی از نظر فنوتیپ گاهی درست به‌اندازه‌ی گونه‌های زیست‌شناختی از هم تفاوت پیدا می‌کنند، بدون آن‌که از نظر تولیدمثل جداسازی شده باشند؛ از سوی دیگر ممکن است در میان گونه‌های غیرقابل تمیز از نظر فنوتیپی



(گونه‌های خواهر) جدایی کامل ژنتیکی به وجود آید. در میان برخی از گروه‌های جانداران، چندپلوئیدی و زادوولد غیرجنسی نقش اساسی برعهده دارند، در حالی که در پاره‌ای دیگر نه چندپلوئیدی دیده می‌شود و نه تولیدمثل غیرجنسی. در بعضی از گروه‌ها این طور به نظر می‌رسد که بازیوست کروموزوم‌ها عامل تعیین‌کننده‌ای در گونه‌زایی است، و حال آن‌که در میان گروه‌های دیگر چنین چیزی رخ نمی‌دهد. پاره‌ای از گروه‌ها گونه‌های جدید بسیاری را می‌آفرینند، در میان پاره‌ای دیگر گونه‌زایی پدیدهی نادری است. جریان ژنی (جریان ژنی) در میان بعضی از گونه‌ها بسیار شایع است، در میان پاره‌ای دیگر بسیار کاهش پیدا کرده است. یک تبار تکاملی گاهی به سرعت تکامل می‌یابد، در حالی که گونه‌های منزوی شده از نظر جغرافیایی ممکن است میلیون‌ها سال در یک حالت ایستش باقی بمانند. کوتاه سخن: برای اکثر چالش‌های تکامل چند پاسخ ممکن وجود دارد، منتها همه‌ی آن‌ها با آموزه‌های داروینیستی هماهنگ‌اند. از این چندثری باید این درس را گرفت که در زیست‌شناسی تکاملی تنها در موارد بسیار نادری ممکن است تعمیم‌های سراسری درست از آب درآیند. حتی وقتی که چیزی «به‌طور معمول» پدید آید، به این معنا نیست که همیشه رخ دهد (به فصل دهم نگاه کنید).

**تکامل موزائیکی.** من تا این جا بارها به تفاوت‌های زیاد میان سرعت‌های تکاملی اشاره کرده‌ام. این اصل نه‌تنها درباره‌ی تبارهای خواهر صادق است، بلکه در مورد اجزای تشکیل‌دهنده‌ی یک ژنوتیپ منفرد نیز مصداق دارد. به عنوان نمونه من انشعاب میان شامپانزه‌ها و انسان‌ها، و ایجاد تفاوت تدریجی میان آن‌ها از زمان سرچشمه گرفتن‌شان از پیش‌گونه‌ی مشترک را مورد بحث قرار می‌دهم. در این مورد بعضی از ژن‌های پروتئین اصلاً هیچ تغییر نکرده‌اند، در حالی که آن ژن‌هایی که در تبار انسانی در رشد و تکوین تکامل سیستم انسان‌ها دخالت داشتند، تکامل بسیار سریعی را پشت سر نهاده‌اند. این‌که چرا برخی از تبارهای

تکاملی ظاهراً قادر شده‌اند در یک حالت ایستش کامل وارد شوند، و بعداً به‌مثابه‌ی «سنگواره‌ی زنده» میلیون‌ها سال در آن حالت باقی بمانند، هنوز تا به امروز توضیح داده نشده است (فصل دهم را ملاحظه کنید).

#### یافته‌های زیست‌شناسی مولکولی

گاهی برخی از نویسندگان ادعا می‌کنند که یافته‌های زیست‌شناسی مولکولی تجدیدنظر کلی در نظریه‌های داروین را ضروری ساخته است. این سخن درست نیست. تمام یافته‌های زیست‌شناسی مولکولی که به تکامل مربوط می‌شوند، درباره‌ی سرشت و منشأ تنوع ژنتیکی است. البته برخی از پدیده‌های نامنتظره مثل ترانسپوزن‌ها<sup>۱</sup> (ژن‌هایی که می‌توانند از یک موضع یا از روی یک کروموزوم به موضع دیگر یا روی کروموزوم دیگر «بپرند»)، جزو آن‌ها به‌شمار می‌آیند، اما آن‌ها سرشت و میزان تغییرات موجود را به‌زحمت تحت‌تأثیر قرار می‌دهند، و تمامی این واریاسیون‌ها اساساً سرانجام مغلوب انتخاب طبیعی می‌شوند، یعنی آن‌ها بخشی از فرایندهای داروینیستی هستند. سه کشف از مهم‌ترین کشفیات زیست‌شناسی مولکولی را من در زیر می‌آورم:

۱. برنامه‌ی ژنتیکی (یعنی دی.ان.ای) مواد ساختمانی برای ارگانیسم جدید را تولید نمی‌کند، بلکه فقط طرح کلی (یعنی اطلاعات) برای ساختن است که به کمک آن‌ها پروتئین‌های فنوتیپ ساخته می‌شوند.

۲. جریانی که از اسیدهای نوکلئیک به سمت پروتئین‌ها طی می‌شود مسیری یک‌طرفه است. پروتئین‌ها و اطلاعات موجود در آن‌ها را دوباره به اسید نوکلئیک‌ها نمی‌توان تبدیل کرد.

۳. نه تنها کدهای ژنتیکی، بلکه بیش‌تر مکانیسم‌های اصلی مولکولی در یاخته‌های همه‌ی ارگانیسم‌ها از ساده‌ترین پروکاریوت‌ها گرفته تا

1. Transposons

یاخته‌های انسانی- همسان هستند (به فصل پنجم نگاه کنید).

### پرسش‌های بی‌پاسخ

تکامل‌پژوهان داروین‌ست حق دارند به‌خاطر پی‌ریزی آموزه‌ها و اصول زیست‌شناسی مولکولی، که دستاورد تلاش‌های آن‌ها بوده است، به خود ببالند. در ۵۰ سال گذشته همه‌ی کوشش‌هایی که برای رد این نظرها یا هریک از نظریه‌های دیگر داروین صورت گرفته، با شکست روبه‌رو شده‌اند. به‌اضافه هیچ نگره‌ی رقیبی ارائه نشده، که کم‌ترین موفقیتی نصیب آن شده باشد. این سخنان به چه معنا است؛ یعنی این‌که ما در این فاصله نسبت به همه‌ی فرایندهای تکاملی با تمام جزئیاتشان- آگاهی یافته‌ایم؟ پاسخ به این پرسش رسماً این است: نه!

به‌ویژه، یک مسئله وجود دارد که پاسخ خود را هنوز نگرفته است. وقتی به آن‌چه که در ژنوتیپ در جریان تغییرات تکاملی به‌ویژه در رابطه با پدیده‌های غیرعادی مثل تکامل بسیار سریع و ایستش کامل- نقش ایفا می‌کنند، به‌دقت باریک می‌شویم، باید اعتراف کنیم که شناخت ما هنوز ناکافی است. این کمبود پیش از هر چیز به این مربوط می‌شود که تکامل عبارت از تغییر تک‌تک ژن‌ها نیست، بلکه تغییر کل ژنوتیپ را شامل می‌شود. در تاریخ علم ژنتیک خیلی سریع دریافتند که اکثر ژن‌ها چنداثیری هستند، یعنی یک ژن تنها می‌تواند به‌طور هم‌زمان تأثیرات چندی روی جنبه‌های گوناگون فنوتیپ داشته باشد. در عین حال این را نیز مشخص کردند که بیش‌تر اجزای فنوتیپ به‌طور چندتباری تعیین می‌شوند، یعنی هریک از آن عناصر از ژن‌های گوناگون تأثیر می‌پذیرند. چنین تأثیرات متقابل گسترده‌ای در بین ژن‌ها برای اصلحیت افراد و موفقیت تکاملی فرد و تأثیرات انتخاب طبیعی دارای اهمیت بالایی هستند. ولی از سوی دیگر بسیار به‌سختی می‌توان آن‌ها را تحلیل کرد. دانش ژنتیک جمعیت نیز امروزه روی تأثیر جمعی ژن‌ها و تحلیل جایگاه ژن منفرد متمرکز شده

است. این دلیلی است بر آن‌که چرا مطالعه‌ی پدیده‌هایی مثل ایستش تکاملی و عدم تغییر در شکل ساختمان بدن موضوع بسیار دشواری است. دلایل بسیاری حاکی از آن‌اند که در یک ژنوتیپ حوزه‌های مجزایی وجود دارد، و مجتمع‌های معینی از ژن‌ها با هم از انسجام درونی برخوردارند که جدایی آن‌ها در اثر بازیوست کروموزوم‌ها تأثیر مخالف می‌گذارد. اما تا به امروز این سخنان تنها در سطح نظر باقی مانده است؛ تحلیل‌های ژنتیکی متناسب با آن‌ها در آینده باید صورت گیرد. شاید ساختار ژنوتیپ دشوارترین مسئله‌ی باقی‌مانده برای زیست‌شناسی باشد.

## پیوست ب

### پاسخ‌های کوتاه به متداول‌ترین پرسش‌ها درباره‌ی تکامل

۱. آیا تکامل یک واقعیت است؟
۲. آیا هیچ‌یک از فرایندهای تکامل به توضیحی غایت‌گرایانه نیاز دارند؟
۳. نظریه‌ی داروین چیست؟
۴. آیا «واقعیت‌های» مربوط به تکامل با واقعیت‌های مربوط به فیزیک تفاوت دارند؟
۵. چگونه می‌توان نظریه‌های تکامل را اثبات کرد؟
۶. آیا داروین‌یسم جزم غیرقابل‌تغییری است؟
۷. چرا تکامل قابل‌پیش‌بینی نیست؟
۸. هم‌نهاد پژوهش تکاملی چه دستاوردهایی داشت؟
۹. آیا یافته‌های زیست‌شناسی مولکولی تغییری در آموزه‌های داروینیستی به وجود آورده‌اند؟
۱۰. آیا واژه‌های «تکامل» و «نوع‌بالش» مترادف هستند؟
۱۱. آیا تکامل با پیشرفت هم‌بسته است؟
۱۲. چگونه می‌توان ایستش پایدار را توضیح داد؟
۱۳. چگونه می‌توان دو معمای موجود در نوع‌بالش جانوران را توضیح داد؟
۱۴. آیا فرضیه‌ی گایا با داروین‌یسم در تضاد است؟

۱۵. جهش‌ها چه نقشی در تکامل ایفا می‌کنند؟
  ۱۶. آیا مفهوم انتخاب گونه معتبر است؟
  ۱۷. آیا این ادعا که فرد هدف انتخاب طبیعی است، در مورد ارگانیسم‌های غیرجنسی نیز صادق است؟
  ۱۸. موضوع انتخاب طبیعی چیست؟
  ۱۹. فرد در کدام مرحله از رشد خود موضوع انتخاب طبیعی واقع می‌شود؟
  ۲۰. آیا اصطلاح «تنازع بقا» را باید به معنای لغوی آن درک کرد؟
  ۲۱. آیا انتخاب طبیعی یک نیرو است یا یک فشار؟
  ۲۲. تصادف در چه مراحل در انتخاب طبیعی نقش ایفا می‌کند؟
  ۲۳. آیا انتخاب طبیعی به کمال می‌انجامد؟
  ۲۴. آگاهی انسان در جریان تکامل چگونه به وجود آمده است؟
- تکامل موضوعی چندجانبه است، و کسی که برای نخستین بار به آن می‌پردازد، با پرسش‌های بی‌شماری روبه‌رو می‌شود؟ من با این‌که کوشیده‌ام به این پرسش‌ها در ۱۲ فصل پاسخ‌های نسبتاً جامعی بدهم، منتها در زیر هم می‌خواهم سؤالات بسیار مهم را یک بار دیگر به‌طور موجز پاسخ دهم.

#### ۱. آیا تکامل یک واقعیت است؟

امروزه دیگر تکامل تنها یک نگره یا برداشت نیست، بلکه نام یک فرایند طبیعی است. وقوع این فراگرد را با کوهی از اسناد و مدارک اثبات کرده‌اند، ما هم هر آن‌که اراده کنیم می‌توانیم با چنان قاطعیتی به اثبات برسانیم که دیگر کسی را یارای این نباشد تا بخواهد آن را تکذیب یا رد کند. پاره‌ای از این شواهد و مدارک را به صورت جمع‌بندی شده در سه فصل نخست آورده‌ام. امروزه، به‌ویژه پس از این ۱۴۰ سال اخیر که مدارک فراوانی دال بر وجود تکامل کشف شده است، دیگر نظریه خواندن آن

اشتباه است. تکامل دیگر یک نظریه‌ی صرف نیست، بلکه واقعیتی عینی است.

### ۲. آیا هیچ‌یک از فرایندهای تکامل به توضیحی غایت‌گرایانه نیاز دارند؟

پاسخ مؤکد به این پرسش این است: نه! سابقاً در مراحل اولیه‌ی طرح ایده‌ی تکامل، بسیاری از نویسندگان و صاحب‌نظران معتقد بودند تکامل فرایندی به سوی کمال است. پیش از پی بردن به قانون انتخاب طبیعی، برای پدیده‌هایی نظیر ساختمان چشم، مهاجرت سالانه‌ی برخی از جانوران، مقاومت پاره‌ای از گونه‌ها در برابر بیماری‌ها و دیگر صفات و خصایص جانداران، نمی‌توانستند غیر از غایت‌گرایی توضیح دیگری داشته باشند. اما امروز خطا بودن پندارهایی چون راست‌زایی و دیگر توضیحات غایت‌گرایانه برای تکامل را به‌گونه‌ای اساسی به‌اثبات رسانده‌اند؛ و ثابت کرده‌اند که واقعاً انتخاب طبیعی می‌تواند همه‌ی سازگاری‌هایی را که سابقاً با دیدگاه راست‌زایی توضیح می‌دادند، با نیروی خود به‌وجود آورد.

### ۳. نظریه‌ی داروین چیست؟

این سؤال غلط مطرح شده است، چون که داروین در منشأ انواع و دیگر آثار خویش نشریه‌های بسیاری مطرح کرده است، که پنج‌تای آن‌ها بسیار مهم هستند. (به فصل چهارم نگاه کنید). یکی خودِ نظریه‌ی تکامل و دیگری نظریه‌ی تبار مشترک، چند سال پس از مطرح شدن آن‌ها و انتشار کتاب منشأ انواع (۱۸۵۹) از جانب همه‌ی زیست‌شناسان به رسمیت شناخته شدند (به کادر ۱۵ نگاه کنید). این نخستین انقلاب داروینیستی بود. اما سه نظریه‌ی دیگر - تدریج‌گرایی، گونه‌زایی و انتخاب طبیعی - خیلی دیرتر، یعنی در دهه‌ی چهل سده‌ی بیستم، پس از دستیابی به سنتز تحقیق تکاملی، توانست مورد پذیرش همگان واقع شود. این‌هم دومین انقلاب داروینیستی بود.

۴.۴ آیا «واقعیت‌های» مربوط به تکامل با واقعیت‌های مربوط به ستاره‌شناسی (مثلاً این که زمین به گرد خورشید می‌چرخد و نه برعکس) تفاوت دارند؟

بله، البته که از برخی جنبه‌ها با هم متفاوت‌اند. زیرا ما حرکت سیاره‌ها را می‌توانیم مستقیماً ببینیم. تکامل فراشدی تاریخی است. مراحل پیشین را به‌طور مستقیم نمی‌توان دید، بلکه باید آن‌ها را از شواهد و قرائن ارتباطات میان پدیده‌ها نتیجه‌گیری کرد. در ضمن این راه باید تأکید کنیم که البته با اطمینان می‌توان چنین نتیجه‌گیری‌هایی را اتخاذ کرد، زیرا نخست به این دلیل که پاسخ‌های مزبور غالباً از طریق یافته‌های واقعی مورد تأیید واقع می‌شوند، دوم به این علت که می‌توان پاسخ‌ها را توسط شواهد و قرائن مستقل دیگری مورد تأیید قرار داد، و سوم به این خاطر که در اکثر موارد هیچ توضیح منطقی دیگری وجود ندارد.

مثلاً وقتی که در یک ردیف کروئولوژیک لایه‌های زمین‌شناختی به یک‌سری سنگواره‌های خزندگان گروه تراپزیدها روبه‌رو می‌شویم، که در لایه‌های جوان‌تر (متأخرتر) به پستانداران بیش‌تر و بیش‌تر شباهت پیدا می‌کنند، و آن‌وقت سرانجام در لایه‌ی پایانی گونه‌ای دیده می‌شود که متخصصین بر سر این که آیا خزنده است یا پستاندار دستخوش اختلاف نظر می‌شوند، در نتیجه من برای چنین پدیده‌ای هیچ توضیح منطقی دیگری نمی‌بینم جز این که تراپزیدها پیش‌گونه‌ی پستانداران بوده‌اند. عملاً در میان سنگواره‌ها هزاران نمونه‌ی دیگر از چنین توالی‌های کروئولوژیک یافت می‌شوند، البته باید اعتراف کرد در اکثر موارد با گسست‌ها و کمبودها همراه است، که این شکاف‌ها به کمبود لایه‌های فسیلی مربوط می‌شوند.

راستش را بخواهید، من نمی‌دانم چنین نتیجه‌گیری‌های مبتنی بر دلایل و شواهد متقاعدکننده، چرا نباید دارای همان اعتبار علمی باشند که مشاهدات مستقیم از آن بر خوردارند. همان‌گونه که همگان می‌دانند، نگره‌های دیگری در دانش‌های تاریخی مانند زمین‌شناسی و



کیهان‌شناسی نیز براساس چنین نتیجه‌گیری‌هایی مبتنی هستند. تلاش بعضی از فلاسفه برای این‌که میان اسناد و مدارک علمی تکامل با سایر رشته‌های دانش تاریخی تفاوت بنیادی قائل شوند، به‌نظر من به بیراهه می‌روند.

۵. چگونه می‌توان نظریه‌های تکامل را اثبات کرد، در حالی نمی‌توانیم روش‌های معمول علوم طبیعی را در مورد آن‌ها به کار بگیریم؟

مثلاً بسیار روشن است که ما هیچ آزمایشی درمورد دایناسورهای منقرض نمی‌توانیم انجام دهیم. درعوض برای توضیح فرایندهای تاریخی (از جمله‌ی آن‌ها تکامل)، به «گزارشات تاریخی» (یا به روایت‌پردازی تاریخی) متوسل می‌شویم: یک سناریوی تاریخی محتمل را به عنوان توضیح محتمل ارائه می‌کنند، و سپس به‌طور اساسی تحقیق می‌کنند که احتمالات مربوطه چقدر درست هستند. درمورد مثال انقراض دایناسورها، شماری از سناریوهای محتمل (مثلاً شیوع یک ویروس یا فاجعه‌ی اقلیمی) را مورد بررسی قرار دادند و پس از این‌که نادرستی آن‌ها را اثبات کردند، آن‌ها را رها کردند، زیرا با یافته‌های واقعی هماهنگی نداشتند. در پایان توانستند نظریه‌ی آلواریز (که بر طبق آن اصابت یک شهاب‌سنگ علت انقراض دایناسورها بوده است) را با ادله و شواهد موجود و نتایج پژوهش‌های بعدی تطبیق دهند، به‌طوری‌که آن نگره امروز از جانب همگان پذیرفته شده است.

۶. آیا داروین‌سیم جزم غیرقابل‌تغییری است؟

همه‌ی نظریه‌های علوم طبیعی، همچنین نگره‌های داروین نیز، ممکن است مردود اعلام شوند. این نظریه‌ها با آموزه‌های مذهبی که نه قابل‌تغییرند و نه قابل‌رد کاملاً فرق می‌کنند. در میان نوشتارهای مربوط به تکامل نظریه‌های موقتی چندی وجود دارد که پس از مدتی کنار گذاشته

شده‌اند. یکی از آن نگره‌های تکاملی ردشده این باور بود که ژن می‌تواند مستقیماً موضوع انتخاب واقع شود. همچنین نظریه‌های جهش‌باوری و نظریه‌ی ترانسفورماسیونیسم که سابقاً مقبول همگان بودند نیز مردود اعلام شدند.

#### ۷. چرا تکامل قابل پیش‌بینی نیست؟

برهم‌کنش‌های بسیاری فراگرد تکامل را زیرتأثیر خود دارند. در درون یک جمعیت ممکن است ژنوتیپ‌های گوناگونی نسبت به تغییر محیط‌زیست از خود واکنش‌های متفاوتی نشان دهند. دگرگونی‌های زیست‌بوم نیز قابل پیش‌بینی نیستند، به‌ویژه زمانی که در یک منطقه دشمن طبیعی یا رقیبی پیدا شود، از قبل نمی‌شود پیش‌بینی کرد. و سرانجام این‌که هرازگاهی هم دگرگونی‌های سترگی در سطح جهانی رخ می‌دهد که به انقراض‌های دسته‌جمعی می‌انجامد. در جریان چنین رویدادهای سترگ و جانکاه بقای جانداران از هر نظر به تصادف بستگی پیدا می‌کند. از آن‌جا که همه‌ی این عوامل غیرقابل پیش‌بینی هستند، ناگزیر نمی‌توان پیش‌بینی کرد که با کدام تغییرات تکاملی روبه‌رو خواهد شد. اما اگر راجع به توان بالقوه‌ی یک ژنوتیپ و محدودیت‌های موجود آگاهی داشته باشیم، در اکثر موارد پیش‌بینی نزدیک به واقع ممکن خواهد شد.

#### ۸. هم‌نهاد پژوهش تکاملی چه دستاوردهایی داشت؟

سه دستاورد از میان آن‌ها به‌ویژه بسیار مهم هستند. نخستین آن‌ها به این‌جا انجامید که سه نظریه از مهم‌ترین نظریه‌های مخالف داروینیسم را برای همیشه از عرصه‌ی رقابت‌ها کنار گذاشت: نظریه‌ی راست‌زایی (یا غایت‌گرایی)، نگره‌ی جهش‌باوری (که مبتنی بر جهش تکاملی است) و نظریه‌ی توارث صفات اکتسابی؛ دومین دستاورد به سنتزی در طرز فکر محققین رشته‌های سازگاری (اصل شبیه‌زایی) و تنوع (اصل شاخه‌زایی)

انجامید؛ و سومین دستاورد آموزه‌های داروینیستی راجع به تغییرپذیری و انتخاب طبیعی را مورد تأیید قرار داد، ضمن آن‌که خطا بودن همه‌ی انتقادات به آن‌ها را اثبات کرد.

۹. آیا یافته‌های زیست‌شناسی مولکولی تغییری در آموزه‌های داروینیستی به وجود

آورده‌اند؟

زیست‌شناسی مولکولی تأثیرات بزرگی در بالا بردن شناخت و آگاهی ما راجع به فرایندهای تکاملی داشته است. اما شالوده‌ی اساسی نظرات داروینیستی نسبت به تغییرپذیری و انتخاب طبیعی به هیچ‌وجه تحت تأثیر کشفیات زیست‌شناسی مولکولی قرار نگرفته است. حتی پی بردن به این‌که حاملین اطلاعات ژنتیکی اسیدنوکلئیک‌ها هستند و نه پروتئین‌ها، هیچ تغییری در نگره‌ی تکامل را ضروری نساخت. بلکه برعکس: آگاهی یافتن از سرشت تغییرات ژنتیکی، داروینسم را به شدت تقویت کرد. بنابراین مثلاً در اثر یافته‌های ژنتیک تأیید شد که توارث صفات اکتسابی ناممکن است. افزون بر این کشفیات زیست‌شناسی مولکولی در عرصه‌ی آگاهی‌های کالبدشناختی به آن‌جا انجامید که بسیاری از پرسش‌های مربوط به نوع‌بالش را توانستند پاسخ دهند.

۱۰. آیا واژه‌های «تکامل» و «نوع‌بالش» مترادف هستند؟

نه! واژه‌ی تکامل بسیار جامع‌تر است. نوع‌بالش تنها یکی از پدیده‌های گوناگون تکامل می‌باشد، بدیهی است که آن، الگو و طرح تبار مشترک است. اما در جریان بررسی‌های دقیق نوع‌بالش ملاحظه می‌کنیم که آن، تنها به معنی طرح و نقشه‌ی نقاط انشعاب نیست، بلکه تغییرات صورت گرفته میان این نقاط انشعاب را نیز دربر می‌گیرد.

## ۱۱. آیا تکامل با پیشرفت هم‌بسته است؟

آیا ارگانیسم‌هایی که از لحاظ سیر تکامل دیرتر به وجود آمده‌اند نسبت به پیش‌گونه‌های خود در جایگاه «بالتری» هستند؟ بله، در شجره‌ی نوع‌بالش گونه‌ها آن‌ها بالاتر از پیشینیان خود قرار دارند. اما آیا بدین معنا است که آن‌ها «بهتر» از پیشینیان خود هستند؟ مدافعان این ادعا یک مشت مشخصه‌ی «برتر» ارگانیسم بالاتر را برمی‌شمرند، که به اصطلاح پیشرفت را نشان می‌دهند، مثل ایجاد تقسیم کار در میان اندام‌ها، تمایزیابی<sup>۱</sup>، پیچیدگی بیشتر، استفاده‌ی بهتر از منابع طبیعت و سازگاری بهتر با محیط. اما آیا این به اصطلاح معیارها واقعاً «رشدی» در جهت پیشرفت را با اسناد اقناع‌کننده‌ای ارائه می‌دهند؟

کسی که در زنجیره‌ی جانداران، از باکتری‌ها تا سازواره‌های عالی‌تر، نشانه‌های پیشرفت را انکار کند، برای مفهوم واژه‌ی پیشرفت یک دیدگاه غایت‌گرایانه‌ای را قائل می‌شود. اگر زنجیره‌ی جانداران از باکتری‌ها و آغازیان تک‌یاخته گرفته تا گیاهان و جانوران عالی‌تر، و سرانجام پرمات‌ها و انسان را در نظر بگیریم، در آن صورت تکامل واقعاً در حال پیشرفت به نظر می‌رسد. اما از سوی دیگر قدیمی‌ترین این موجودات، یعنی باکتری‌ها در عین حال موفق‌ترین آن‌ها نیز هستند: زیست توده‌ی آن‌ها روی هم بسیار زیادتر از زیست توده‌ی مجموع ارگانیسم‌های دیگر است. به‌علاوه در میان موجودات بالاتر تبارهایی وجود دارند مثل انگل‌ها، و یا نقب‌زیان که در زیر زمین زندگی می‌کنند، و دیگر جانورانی که در میان آن‌ها گرایشات پسرونده و ساده‌سازی دیده می‌شود. آن‌ها ممکن است در شجره‌ی نوع‌بالشی بالاتر قرار بگیرند، اما همواره فاقد نشانه‌هایی هستند که دال بر پیشرفتِ تکاملی‌شان باشد. یک نکته را نباید انکار کرد: در هر نسل از فراشد تکاملی افرادی که زنده می‌مانند نسبت به آن‌هایی که

---

1. Differenzierung = differentiation

نابود شده‌اند، به‌طور میانگین بهتر سازگار شده‌اند. اگر از این منظر به تکامل نگاه کنیم، آری یقیناً تکامل فرایندی در حال پیشرفت است. به‌علاوه در سراسر تاریخ تکامل همواره نوزایی‌هایی ظهور کرده‌اند که در اثر آن فرآگردهای معینی کارآمدتر و مؤثر شده‌اند.

### ۱۲. چگونه می‌توان ایستش پایدار را توضیح داد؟

گاهی موارد دیده شده، پس از این‌که یک گونه، مکانیسم جداسازی مؤثری را کسب می‌کند، طی میلیون‌ها سال تغییر چندانی پیدا نمی‌کند. به‌راستی این به‌اصطلاح فسیل‌های زنده صدها میلیون سال است که بی‌تغییر مانده‌اند. چگونه می‌توان چنین پدیده‌ای را توضیح داد؟ یک نظر این است که ایستش از انتخاب هنجارسازی ناشی می‌شود که همه‌ی انحرافات از ژنوتیپ مطلوب را نابود می‌کند. اما انتخاب هنجارساز در میان تبارهایی که تکامل سریعی را طی می‌کنند، نیز به همان اندازه فعال است. از قرار معلوم ایستش نشانه‌ای است برای ژنوتیپی که به همه‌ی تغییرات محیط خود توانسته سازگار شود، بدون آن‌که تغییرات اساسی در فنوتیپ لازم باشد. توضیح این‌که چگونه این پدیده صورت عمل به خود می‌گیرد، وظیفه‌ی دانش «ژنتیک رشد» است.

### ۱۳. چگونه می‌توان دو معمای موجود در نوع بالش جانوران را توضیح داد؟

نخستین معما در این واقعیت نهفته است، که در آغاز دوران کامبرین ناگهان ۶۰ تا ۸۰ شکل بدنی گوناگون پدیدار شدند، و دومین معما این مسئله است که چرا طی ۵۰۰ میلیون سال بعد از کامبرین هیچ شکل جدید مهم دیگری به‌وجود نیامده است.

در این میان آشکار شده است که این ظهور به‌ظاهر ناگهانی (در فاصله‌ی ۱۰ تا ۲۰ میلیون سال) حیوانات مختلف‌الشکل در دوره‌ی اولیه‌ی کامبرین (که ۵۴۴ میلیون سال پیش شروع شده است) برداشت

غلطی بوده، که از سنگواره‌های به‌جا مانده صورت گرفته بود. به کمک ساعت مولکولی می‌توان پیدایش اشکال بدن آن جانوران را به ۶۷۰ میلیون سال قبل عقب بکشیم، اما حیواناتی که در فاصله‌ی ۶۷۰ تا ۵۴۴ میلیون سال پیش می‌زیسته‌اند، در شکل سنگواره باقی نمانده‌اند، چون آن‌ها بسیار ریز بوده‌اند و هیچ اسکلت یا پوشش سختی هم نداشته‌اند.

این سؤال که چرا طی ۵۰۰ میلیون سال بعدی، یعنی پس از ایجاد اولیه‌ی آن‌ها، هیچ شکل بدنی جدید مهمی به‌وجود نیامده است، پرسش بسیار پیچیده‌ای است که تا حدودی پاسخ خود را گرفته است. یک توضیح احتمالی را ژنتیک مولکولی کوشیده است فراهم کند.

تکوین جانوران از طریق «گروه‌های کار» ژن‌های تنظیم‌کننده به‌شدت کنترل می‌شود. چنان‌که از شواهد پیداست در دوران پرمبرین از این قماش ژن‌ها بسیار کم بودند، و در نتیجه جریان تکوین جانوران آن دوران را با همان شدتی کنترل نمی‌کردند که بعدها پس از ازدیاد آن ژن‌ها انجام دادند. این عدم کنترل تغییر بسیار زیاد در ساختمان بدن جانوران را ممکن ساخته بود. اما در پایان دوران کامبرین این ژن‌های تنظیم‌کننده به مرحله‌ی کارایی رسیده بودند، به‌طوری که ایجاد کالدهای نوین را دشوار و یا حتی ناممکن ساخته بودند. باید همواره در نظر داشته باشیم که در دوران پیش از کامبرین نیز دگرگونی‌ها ناگهان صورت نگرفته است، بلکه طی یک دوره‌ای که صدها میلیون سال به‌درازا انجامیده است، هرچند که برای اثبات این امر سنگواره‌ای در اختیار نداریم.

#### ۱۴. آیا فرضیه‌ی گایا با داروینیسیم در تضاد است؟

اگرچه فرضیه‌ی گایا را اکثر داروینیسیم‌ها نپذیرفته‌اند، ولی مدافعان مشهور آن فرضیه مثل لین مارگولیس هیچ شک و تردیدی در درستی نظریه‌های داروین ندارند. بنابراین هیچ تضادی میان آن دو نیست.

### ۱۵. جهش‌ها چه نقشی در تکامل ایفا می‌کنند؟

جهش‌ها منبع اصلی دگرگونی‌های ژنتیکی در درون یک جمعیت هستند. بیش‌تر جهش‌ها در اثر اشتباهات در جریان هم‌تاسازی (یا کپی کردن) دی.ان.ای در مرحله‌ی میوز، که «مکانیسم ترمیم» آن‌ها را تصحیح نکرده است، روی می‌دهد. هیچ‌گونه فشار جهشی وجود خارجی ندارد. بیش‌تر گوناگونی‌ها و چندسانی‌های ژنوتیپ که در درون یک جمعیت در اختیار انتخاب طبیعی قرار می‌گیرند، نه در اثر جهش‌های تازه، بلکه در جریان بازپیوست کروموزوم‌ها انجام می‌گیرند.

### ۱۶. آیا مفهوم انتخاب‌گونه معتبر است؟

سابقاً داروین یادآور شده بود که حیوانات و نباتاتی که انگلیسی‌ها از انگلیس و دیگر مستعمرات به زلاندنو وارد کرده‌اند، غالباً موجب انقراض جانوران و گیاهان بومی آن سرزمین شده‌اند. همچنین در بخش‌های دیگر دنیا نیز دیده شده که موفقیت یک نوع باعث نابودی گونه‌ی دیگر می‌شود. این پدیده سبب شده تا برخی از نویسندگان آن را انتخاب‌گونه بدانند، لیکن چنین اصطلاحاتی ما را گمراه می‌کنند. درواقع، انتخاب روی افراد هر دو نوع تأثیر می‌گذارد، به‌گونه‌ای که گویا آن‌ها به یک جمعیت وابسته‌اند. درنتیجه «مبارزه برای بقا» برای افراد هر دو نوع جریان دارد، اما افراد وابسته به یکی از آن دو نوع در درازمدت موفق‌تر از گونه‌ی دیگر از این مبارزه سر بر می‌آورند. این یک نمونه‌ی واقعی و یک مثال بارز انتخاب طبیعی افراد از نظر داروین است. نوع در کلیت خود هرگز موضوع و هدف انتخاب طبیعی قرار نمی‌گیرد. اما باید اعتراف کنیم که انتخاب افراد با موفقیت کل‌گونه توأمان و هم‌زمان روی می‌دهد. برای پرهیز از سوءتعبیر ترجیحاً به جای گفتن انتخاب‌گونه بهتر است آن را تبدیل یا جایگزینی نوع بنامیم.

۱۷. آیا این ادعا که فرد هدف انتخاب طبیعی است، در مورد ارگانیسم‌های غیرجنسی نیز

صادق است؟

در میان ارگانیسم‌هایی که از طریق غیرلقاحی تکثیر می‌شوند، تمامی کلون -یعنی همه‌ی افراد از نظر ژنتیکی همسان- یک «فرد» را نمایش می‌دهند. یک چنین فردی زمانی توسط انتخاب طبیعی نابود می‌شود که آخرین عضو کلون از میان برود. در واقع، این فراگرد درست مثل فرایند نابودسازی افراد از طریق انتخاب طبیعی در سازواره‌هایی است که از طریق جنسی تولیدمثل می‌کنند.

۱۸. موضوع انتخاب طبیعی چیست؟

چرا در مورد موضوع انتخاب طبیعی این‌همه اختلاف نظر وجود دارد؟ در حال حاضر در عصر سنتز تحقیق تکاملی، ژنتیک‌دانان معتقدند ژن موضوع انتخاب طبیعی است، حال آن‌که طبیعی‌دانانی که خود را پیرو داروین می‌دانند معتقدند انتخاب طبیعی فرد را در کلیت آن زیر تأثیر خویش می‌گیرد. سرانجام در تحقیقات دهه‌ی ۴۰ سده‌ی بیستم آشکار شد که ژن به تنهایی هرگز هدف مستقیم انتخاب قرار نمی‌گیرد. اما در کنار فرد ممکن است که یک گروه، آن‌هم اگر گروه اجتماعی باشد، موضوع انتخاب قرار گیرد، زیرا همکاری آن‌ها شانس بقا را بهبود می‌بخشد. در پایان هم باید یادآور شویم که گامت‌ها (یاخته‌های جنسی) نیز مستقیماً در معرض انتخاب قرار دارند، و این امکان هست تا گامت‌های متفاوت مربوط به یک فرد از نظر بارورسازی از توان گوناگونی برخوردار باشند.

۱۹. فرد در کدام مرحله از رشد خود موضوع انتخاب طبیعی واقع می‌شود؟

فرد از مرحله‌ی زیگوت (بارور شدن یاخته‌ی تخم) در معرض انتخاب طبیعی قرار می‌گیرد. برخی از پژوهندگان تکامل کوتاهی کرده و مرحله‌ی جنینی یا لاروی جانوران را از قلم انداخته‌اند. غالباً جانوران در این مرحله



تحت فشار گزینش (انتخاب) شدیدتری هستند، تا مرحله‌ی بلوغ خود. تأثیر انتخاب طبیعی روی فرایند تکامل جانوران با پایان یافتن دوران توانایی تولیدمثلی پایان می‌یابد. مثلاً در میان انسان‌ها انتخاب طبیعی روی بیماری‌هایی که پس از دوران توانایی باروری (یعنی پس از شروع یائسگی) به سراغ آدمی می‌آیند، مثل پروستات و... عملاً نمی‌تواند مؤثر واقع شوند. البته در میان موجوداتی که اجتماعی زندگی می‌کنند، تأثیر انتخاب طبیعی می‌تواند نقشی را که پدربزرگ‌ها و مادربزرگ‌های سالم در انتخاب خویشاوندان ایفا می‌کنند، کاهش دهد.

#### ۲۰. آیا اصطلاح «تنازع بقا» را باید به معنای لغوی آن درک کرد؟

یقیناً نه! حتی داروین خاطرنشان ساخته است که باید این اصطلاح را با استعاره تفسیر کرد. مثلاً وقتی که می‌گوییم: در حاشیه‌ی بیابان گیاهان برای بقای خود با همدیگر «مبارزه» می‌کنند، کاربرد این واژه در این جا به این دلیل است که تعداد اندکی از آن‌ها زنده می‌مانند، و بیش‌تر آن‌ها مغلوب شرایط بیابان شده و از پا درمی‌آیند. این چنین «مبارزاتی» در واقع یک مبارزه‌ی حقیقی به معنی واقعی کلمه نیست. مبارزه به معنای واقعی کلمه در میان حیواناتی که نرهاشان چندین ماده را تصاحب می‌کنند، بین نرها برای تصرف قلمرو و تصاحب ماده‌ها انجام می‌گیرد، یا در میان جانوران دریایی برای تصرف محل زیست و همچنین تصاحب ماده‌ها. آشکارترین مبارزه بین جانداران را وقتی که ارگانیسم‌ها بر سر محل زیست باهم رقابت داشته باشند، دیده می‌شود. در میان کلنی جانوران اجتماعی وقتی که گروه‌های زیردست با بالادستی‌ها بر سر ذخایر خوراکی باهم مبارزه می‌کنند نیز، مبارزه به معنی واقعی کلمه مشاهده می‌شود.

## ۲۱. آیا انتخاب طبیعی یک نیرو است یا یک فشار؟

در جریان گفتمان‌های تکامل غالباً ادعا می‌کنند، که یک «فشار گزینش» به چیره شدن و یا ناپدید شدن یک صفت ویژه می‌انجامد. طبیعی‌دانان در این مورد این اصطلاح را از فیزیک به عاریت گرفته‌اند. البته از بیان آن صرفاً منظورشان این است که چیره نشدن فنوتیپ‌های مشخص و نابودی آن‌ها منجر به دگرگونی‌های درون یک جمعیت می‌شود. همواره باید به یاد داشته باشیم که واژگانی چون «نیرو» یا «فشار» در این جا منحصرأً به معنای استعاری آن به کار گرفته شده است؛ در این جا برخلاف فیزیک هیچ نیرو و یا فشاری عملاً از جانب انتخاب طبیعی وارد نمی‌شود، آن‌گونه که مفاهیم این واژگان در فیزیک عمل می‌کنند.

## ۲۲. تصادف (فرایند استکاستیک) در چه مراحل در انتخاب طبیعی نقش ایفا می‌کند؟

نخستین مرحله‌ی انتخاب طبیعی، یعنی ایجاد تغییرات ژنتیکی، تقریباً بر اثر تصادف شکل می‌گیرد، البته با محدودیت‌هایی؛ بدین معنا که ممکن است در جایگاه ژن‌های معینی تغییر خاص و محدود به آن جا روی دهد. همچنین در مرحله‌ی دوم یعنی نابودسازی افراد ناشایست، بازهم تصادف نقش تعیین‌کننده‌ای ایفا می‌کند. به‌ویژه در دوره‌های انقراض‌های دسته‌جمعی ممکن است تصادف اهمیت پیدا کند، که در این موارد تنها تصادف است که سرنوشت بقا را تعیین می‌کند.

## ۲۳. آیا انتخاب طبیعی به کمال می‌انجامد؟

همان‌گونه که قبلاً داروین تصریح کرده است، انتخاب طبیعی به‌کمال نمی‌انجامد، بلکه تنها سازگاری با شرایط موجود را فراهم می‌کند. برای نمونه، در زلاندنو جانوران و گیاهان در اثر انتخاب طبیعی چنان شکل گرفته بودند که با یکدیگر سازگار شده بودند. آن‌گاه زمانی که انگلیسی‌ها حیوانات و نباتات خودشان را به آن جا بردند، بسیاری از آن ارگانسیم‌ها

نابود شدند - یعنی این‌که آن‌ها «کامل» نبودند، چون‌که با سازواره‌های تازه‌وارد نتوانستند سازگاری پیدا کنند. نوع انسان موفق‌ترین موجود جاندار است؛ و این در حالی است که مرحله‌ی انتقالی از حرکت چهار دست و پایی به راه رفتن دو پایی هنوز در تمامی اعضای بدن به پایان خود نرسیده است. از این زاویه و به این مفهوم نیز انسان موجود کاملی نیست.

#### ۲۴. آگاهی انسان در جریان تکامل چگونه به وجود آمده است؟

این پرسشی است که روان‌شناسان خیلی دوست دارند بپرسند. اما اساساً پاسخ آن بسیار ساده است: از آگاهی جانوران! زیرا برای این پندار متداول که آگاهی منحصرأ یک ویژگی انسانی است، هیچ توجیهی وجود ندارد. پژوهندگان رفتار جانوران، به کمک اسناد و مدارک بسیاری نشان دادند که حیوانات زیادی نیز از نعمت آگاهی سهمی برده‌اند. هرکسی که سگ دارد می‌تواند ببیند، که سگ وقتی در غیاب صاحبش کاری کرده باشد که سزاوار تنبیه باشد، از خود «احساس گناه» نشان می‌دهد. درباره‌ی این‌که تا چه سطحی از حیوانات «پست» نشانه‌های آگاهی را می‌توان سراغ گرفت، هنوز در میان پژوهندگان اتفاق نظر دست نداده است. شاید واکنش پرهیز یا دوری جستن را تا سطح بی‌مهرگان بتوان سراغ گرفت، و یا حتی پروتوزوآها را نیز بتوان جزو این قماش به حساب آورد که واکنش پرهیز از خود نشان می‌دهند. اما یقیناً آگاهی انسانی به‌طور کامل به یکباره و یکجا با پیدایش انسان پدید نیامده است، بلکه تنها با پیدایش انسان نقطه‌ی اوج یک فرایند طولانی تاریخ تکاملی آگاهی است که به شکل عالی خود در شعور انسانی متجلی شده است.



## واژه‌نامه‌ی توصیفی

آرکتوپتیریکس: پرنده‌ای است که در ۱۴۰-۱۷۰ میلیون سال پیش زندگی می‌کرده و از بسیاری جهات شبیه خزندگان بوده است.

آرکتوزاوریان (archosaurian): زیررده‌ی بزرگی از خزندگان که شامل دایناسورها، پتروزاوریا و کروکودیل‌ها می‌باشد.

آسلومیت‌ها (acoelomata=acoelomate): جانوران بدون حفره‌ی بدنی (سیلوم). مانند: پهن‌کرم‌ها.

آغازیان (protisten): اسم جمع مناسبی برای اوکاریوت‌های تک‌یاخته که بسیار متنوع هستند.

آفرینش‌باوری (kreationismus): این باور که اصل و منشأ مخلوقات از خداست، و خداوند بر هر انسانی که زاده می‌شود یک روح تازه می‌آفریند.

آکسون (hauptfortsatz=axon): زنده‌ی بلند یاخته‌ی عصبی که معمولاً تحریرات عصبی دورشونده از جسم یاخته‌ای را انتقال می‌دهد.

آک‌ها (auks): انواع پرندگان کرانه‌زی و شیرجه‌رو بومی دریاهای شمالی.

آلل (allel): یکی از اشکال احتمالی (توالی نوکلئوتیدها)ی یک ژن. معمولاً آلل‌های گوناگون یک ژن تأثیرات متفاوتی روی فنوتیپ می‌گذارند.

آلوپلی‌پلوئید (allopolyploid): یک موجود پلی‌پلوئید که کروموزوم‌های موجود در آن از دو گونه‌ی متفاوت سرچشمه گرفته است.

آلوتتراپلوئید (allotetraploid): یاخته یا فرد یا موجود دارای چهار مجموعه از کروموزوم‌های مشتق از دو گونه‌ی متفاوت پیشینیان خود.

آلوزیم (allozym=allozyme): هر یک از توالی‌های اسیدهای آمینه‌ی یک آنزیم، که

توسط آل‌های واقع بر یک لوکوس (locus) ژنتیکی تعیین می‌شوند.

آمفیوکسوس (amphioxus): جنسی از طنابداران یا کوردات‌های ماهی‌مانند شفاف و کوچک که در آب‌های دریاها گرم یافت می‌شوند.

آمونیت‌ها (amonit): جانوران نرم‌تن پابرسر متعلق به دوران مزوزویک.

آنتروپی (entropie = entropy): از هم پاشیدگی و کاهش انرژی و ماده در عالم که به یک حالت نهایی یکنواختی همسانی ناجنبا می‌انجامد. آنتروپی فقط در یک سیستم بسته قابل دستیابی است.

آنوکسیا (anoxie = anoxia): کمبود یا فقدان کامل اکسیژن.

اپیستازی (Epistase = Epistasis): رابطه‌ی متقابل میان دو یا چند ژن.

اسپیروکت (Spirochaeta): باکتری‌های تک‌سلول ماریچی با دیواره‌ی نازک.

اسپیلیستوزوم‌ها (Spliceosome): هر یک از اجسام ریز گره‌ی شکل موجود در یاخته‌های سازواره‌های پریاخته و تک‌یاخته.

استرالوپیتکوس (Australopithecus): نامی است برای جنس هومینیدها، که در فاصله‌ی ۴/۴ تا ۲ میلیون سال پیش در آفریقا می‌زیسته‌اند، آن‌ها مغز کوچکی داشتند، روی دو پای خود به حالت ایستاده راه می‌رفته‌اند، اما بخش عمده‌ی زندگی خود را روی درختان می‌گذراندند، و هنوز به مرحله‌ی تولید سنگ‌ابزار نرسیده بودند.

استرالوپیتسین‌ها (Australopithecinen = Australopithecines): هومینیدهای اولیه‌ی آفریقایی که تقریباً ۲ تا ۴/۴ میلیون سال قبل می‌زیستند؛ آن‌ها مغز کوچکی داشتند (کم‌تر از ۵۰۰ سانتی‌متر مکعب)، روی دو پا راه می‌رفته‌اند، با این همه بیش‌تر روی درختان می‌زیسته‌اند و ابزارهای سنگی هم نمی‌ساختند.

اسید آمینه (amino acid): هر یک از ترکیبات آلی حاوی گروه‌های آمینو (NH<sub>2</sub>) و کربوکسیل (COOH)، که به‌طور طبیعی در بافت‌های گیاهی و جانوری یافت می‌شوند.

اصل آوانتاژ (Handicap-prinzip): نظریه‌ای است که اموتس زهاوی و اویشگ زهاوی، زیست‌شناسان اسرائیلی، در سال ۱۹۷۵ مطرح کردند و در آن اندیشه‌های تکاملی و دستاوردهای تجربی پژوهش رفتاری با هم ترکیب شده‌اند. این اصل حالتی را توصیف می‌کند که در آن یک جانور به‌رغم داشتن نقص، باز هم از عهده‌ی رقابت با هم‌نوعان و رقبایش برمی‌آید، و از نظر جنس مخالفش مقتدر و جذاب به‌نظر می‌رسد.

اکتودرم (ectoderm): بیرونی‌ترین لایه‌ی یاخته‌ها از سه لایه‌ی زبای نخست رویان که در قسمت بیرونی رویان پدید می‌آید.

اگزون (exon): توالی‌گُدار در ژن.

**الیگوسن (Oligocene):** وابسته به عصر سوم دوران سوم زمین‌شناسی. **انتخاب جنسی (Sexuelle Selektion):** انتخاب ویژگی‌هایی که موفقیت در تولیدمثل را ارتقا می‌دهد.

**انتخاب خویشاوندی (Verwandtenselektion):** مزیت انتخابی مبتنی بر مناسبات اینارگرانه بین افرادی که بخشی از زئوتیپ آن‌ها مشترک است (مثلاً خواهران و برادران).

**انتخاب طبیعی (natürliche Selektion):** فرایندی که از طریق آن افراد ناشایست یا غیراصالح در هر نسل از جمعیت‌های زیست‌شناختی حذف می‌شوند. **انتخاب گروهی (Groppenselektionstheorie):** نظریه‌ای که طبق آن یک گروه اجتماعی می‌تواند موضوع انتخاب قرار گیرد، اگر همکاری بین اعضای آن جمعیت اصلحیت مجموع گروه را تقویت کند.

**انتخاب هنجارساز (Normalisierende Selektion):** حذف تغییرات و تنوع ناشی از انتخاب طبیعی که خارج از طیف یک جمعیت قرار داشته باشد. **انتودرم (endoderm = entoderm):** درونی‌ترین لایه از لایه‌های زایای اولیه سه‌گانه‌ی رویان.

**اندامک (organelle):** ساختار دیرپای تخصص یافته که بخشی از یک یاخته است، مانند میتوکندری یا دستگاه گلژی، لیزوزوم، ریبوزوم، مژک‌ها یا تاژک که هم‌ارز یک اندام در یک سازواره‌ی کامل است.

**انسان اندیشه‌ورز (Homo Sapiens):** همین انسان امروزی است که از صد هزار سال پیش بدین سو می‌زید.

**انسان‌ریخت‌انگاری (Anthropomorphismus):** نسبت دادن خصوصیات انسانی به خدا، حیوانات و اجسام دیگر.

**انقراض دائم (Hintergrundausterben = Background extinction):** نابودی دائم شمار معینی از انواع که در همه‌ی دوره‌های تاریخ زمین، روی داده است و می‌دهد و خواهد داد.

**انقراض دسته‌جمعی (Massenaussterben):** نابودی و محو شدن بخش بزرگی از زیواگان از روی زمین، که فرایندهای مخرب جوی، زمین‌شناختی، کیهانی و یا دیگر تغییرات در محیط موجب آن شده باشد.

**انقلاب علمی (Naturwissenschaftliche Revolution):** دوره‌ای در سده‌های ۱۷-۱۶ که طی آن دانشمندانی چون گالیله و نیوتون علوم مدرن را پایه‌گذاری کردند. **اوکاریوت (Eukaryote = eucaryote):** یاخته‌هایی که دارای هسته‌ی حقیقی هستند

که غشایی آن را پوشانده است و کروموزوم‌های ترکیب شده با پروتئین‌ها در داخل آن جای دارند.

**ایستش (Stasis):** مرحله‌ای در تاریخ یک تاکسون که در خلال آن به نظر می‌رسد تکامل دچار سکون شده است.

**ایکتیوسورها (Ichthyosauria):** از خزندگان قدیمی که نسل آن‌ها منقرض شده است.

**اینترون (intron):** این توالی غیرکدی در میان دو توالی کدی در داخل ژن.

این نظریه در دانش زیست‌شناسی رفتار امروزه به‌گونه‌ای گسترده برای توضیح اندام‌های تزئینی و انواع معطر یا گونه‌های خوش‌الحان و خوش‌اندام از جانب دانشمندان مورد قبول واقع شده است.

**باروری (Befruchtung=Fertilization):** ترکیب اسپرم با تخمک. در جریان باروری از هریک از والدین نصف تعداد جفت کروموزوم‌ها با هم ترکیب شده و یک تخمک بارور شده (زیگوت) که دیپلوئید است، به وجود می‌آید.

**بازپیدایی خصوصیات اجساد (Rekapitulation):** ظهور یک ساختار یا یک خصیصه در مرحله‌ی لاروی یا جنینی که با خصیصه‌ی افراد بالغ پیش‌گونه‌های آن ارگانسیم مشابهت داشته باشد، که ظهور چنین خصیصه‌ای در مرحله‌ی جنینی نشانه‌ای است حاکی از این‌که این ارگانسیم از آن پیش‌گونه اشتقاق یافته است.

**بازپیوست ژنتیکی (genetic recombination):** تشکیل ترکیبات ژنی جدید در اثر تقاطع کروموزومی با کروموزوم‌های هومولوگ.

**بازپیوست (Rekombination):** تغییر ترتیب یا تغییر آرایش ژن‌ها در یک زیگوت در نتیجه‌ی تقاطع کروموزومی و بازتنظیم کروموزوم‌ها در جریان میوز. به این طریق در هر نسلی ژنوتیپ‌های جدیدی پدید می‌آید.

**باکتری‌های سبزآبی (Cyanobakterien=Cyanobacteria):** زیرگروهی از باکتری‌ها که فتوسنتزکننده هستند و سبب تثبیت نیتروژن می‌شوند.

**بدلویدا (bdelloidea):** جانورانی که به وسیله‌ی دیسک مژک‌دار آزادانه شنا می‌کنند و همچنین مثل زالوها می‌خزند.

**برنامه‌ی ژنتیکی (Genetisches programm):** اطلاعات کُدگذاری شده در دی.ان.ای یک موجود زنده.

**برنامه‌ی سازگارباور (Adaptationistische Programm):** تحقیق و مطالعه‌ی میزان احتمالی سازگاری یک ساختار، یک اندام یا دیگر ویژگی‌های یک تاکسون.

**برنامه‌ی سوماتیک (Somatisches Programm):** در جریان تکوین جنین، اطلاعات موجود در بافت‌های همجوار که می‌توانند رشد بعدی یک اندام یا بافت را تحت تأثیر



قرار می‌دهند یا آن را هدایت و کنترل کنند.

**برون‌آمیزی (out crossing):** تولیدمثل در اثر آمیزش افرادی که نسبت خویشاوندی نزدیکی ندارند.

**بکرزایی (Parthenogenesis):** رشد تخمک و تبدیل آن به یک فرد بالغ بدون انجام لقاح.

**بلاستوپور (Blastopore):** منفذ موقتی که در اثر درون‌روی یاخته‌های سطح رویان در مرحله‌ی گاسترولا، در سطح رویان، پدیدار می‌شود و لوله‌ی گوارش اولیه توسط آن به بیرون راه می‌یابد.

**بلاستولا (Blastula):** توده‌ی معمولاً کروی حاصل از کلیواژ تخمک بارور، متشکل از لایه‌ی منفردی از یاخته‌ها (بلاستودرم) که حفره‌ای آکنده از مایع (بلاستوسل) را احاطه کرده‌اند.

**بندپایان (arthropod):** بزرگ‌ترین شاخه در سلسله‌ی جانوران، متشکل از جانداران سخت‌پیکر، متقارن، دارای پاها و کالبد بندبند. این شاخه هشت رده دارد که از آن جمله است عنکبوتیان، سخت‌پوستان، و بزرگ‌ترین رده‌های جانوری، حشرات.

**بیماری گویچه‌ی داسی (Sichellenkrankheit):** بیماری کم‌خونی ارثی یا بیماری ارثی گویچه‌های قرمز خون. در حالت هموزیگوت این بیماری به مرگ منجر می‌شود. اما در حالت هتروزیگوت مبتلایان به آن در منطقه‌ی مالاریاخیز نسبت به اشخاص سالم از مزیت برخوردارند.

**پالئوزویک (Paleozoic):** دوران زمین‌شناسی که از ۵۷۰ میلیون تا ۲۲۵ میلیون سال پیش دوام داشته است.

**پتروزاور (Pterosaur):** خزنده‌ی پروازکننده‌ی متعلق به دوران ژوراسیک و کرتاسه. **پُرامیزی (panmiktisch):** ویژگی جمعیت‌ها و گونه‌هایی که به‌اندازه‌ای انتشار یافته‌اند که جمعیت‌شان در کل منطقه‌ی پراکنش می‌توانند بدون مانع در بین خود آمیزش داشته و زاد و ولد کنند.

**پراکنش (Ausberitung):** پراکندگی افراد وابسته به یک نوع در مناطقی فراتر از حوزه‌ی زیست کنونی آن‌ها.

**پرنده‌گان خزننده (Tree creeper):** انواع پرنده‌های مهاجر که بر درخت و دیوار و غیره می‌خزند.

**پروداکتیل (pterosaur):** خزنده‌ی پروازکننده‌ی متعلق به دوره‌های ژوراسیک و کرتاسه.

**پروکاریوت‌ها (Prokaryonten = prokaryotes):** موجود تک‌سلولی فاقد هسته‌ی

حقیقی و غشای هسته‌ای که ماده‌ی ژنتیکی آن فقط از یک لوپ دی.ان.ای دو زنجیره‌ای تشکیل شده است.

**پروکسی‌زوم (Peroxisome):** هریک از اجسام ریز موجود در یاخته‌های جانوران مهره‌دار، به‌ویژه یاخته‌های کلیه و کبد.

**پریاخته (Metazoan):** جانورانی که پیکرشان دارای یاخته‌های بسیار است. همه‌ی جانوران معمولی وانسان در این گروه جای می‌گیرند.

**پس‌دهانیان (Deutrostomia):** بخش بزرگی از جانوران که شامل همه‌ی متقارن‌ها (مثل طنابداران) می‌شود که فاقد اکتومزودرم بوده و دارای شکافش بی‌شمار و دهانی که از رویان سوراخ به وجود نیامده باشد.

**پلی‌پپتید (Polypeptide):** زنجیری مرکب از سه اسید آمینه یا بیش‌تر که هریک به‌وسیله‌ی یک پیوند پپتیدی به اسیدهای آمینه‌ی مجاور خود متصل است.

پنگوئن امپراتور: بزرگ‌ترین گونه‌ی پنگوئن و بومی جنوبگان.

**پیش‌دهانیان (Protostomia):** بخش بزرگی از جانورانی که در آن‌ها دهان مشخص مستقیماً از بلاستوپور تکامل می‌یابد (مثل اکثر کرم‌ها، خزسانان، بازوپاها، نرم‌تان، بندپایان).

**پیش‌زیان (Protozoa):** موجودات ذره‌بینی و تک‌یاخته‌ای یا همسان‌یاخته.

**پیش‌سازش (Präadptation):** نامی برای خصیصه (ویژگی)‌ای که کارکرد اکولوژیکی جدیدی را بتواند به عهده بگیرد، بدون آن‌که از اصلحیت آن کاسته شود؛ کسب ویژگی‌هایی که برای ورود به محیط اکولوژیکی یا زیستگاه جدید ضروری هستند، بدون آن‌که کارکردهای اصلی سابق تحت تأثیر قرار بگیرند.

**پیکان‌کرم‌ها (Pfeilwurm):** انواع آب‌زیان کوچک از شاخه‌ی Chaetognatha که بدن شفاف دارند و از پلانکتون‌ها تغذیه می‌کنند.

**پیوستگی به جنس (Geschlechtskopplung):** قابل انتقال بودن توسط ژن‌های موجود روی کروموزوم جنسی (X یا Y).

**تارسیه‌ها:** انواع نخستیان بومی جنوب شرقی آسیا.

**تأثیر بالدوین (Baldwin effect):** انتخاب ژن‌هایی که شالوده‌ی ژنتیکی را برای تنوع بخشیدن به فنوتیپ تقویت می‌کند.

**تجزیه‌گرایی و ساده‌سازی (Reduktionismus):** این باور که تمامیت یک سیستم پیچیده را می‌توان از طریق آگاهی به اجزای آن به‌طور کامل توضیح داد.

**تراپزیدا (Therapsida):** رده‌ی خزندگان سنگواره شده که پستانداران از آن‌ها اشتقاق یافته‌اند.

**ترانسفورماسیونیسم (Transformationismus):** نظریه‌ی مردودی که بنا بر آن، تکامل از تغییر ماهیت یک نوع ناشی می‌شود، یا از طریق توارث صفات اکتسابی ناشی از تأثیر مستقیم محیط است، یا ناشی از علت غایی.

**تریلوبیت (trilobites):** رده‌ای از بندپایان که امروزه از بین رفته‌اند و از نظر ظاهری به خرخاکی شباهت داشته‌اند.

**تصادف (Zufälligkeit):** رویداد غیرقابل پیش‌بینی.

**تعادل ژنتیکی (Homöostase, genetische=Homeostasis, genetic):** قابلیت ژنوتیپ در ایجاد تعادل در مقابل تأثیرات مخرب محیط.

**تعادل قطع‌شده (Unterbrochenes Gleichgewicht):** جایگزین شدن یا تناوب تغییرات تکاملی سریع و کند در میان یک تبار به عنوان نتیجه‌ی تکامل از طریق گونه‌زایی.

**تقاطع کروموزومی (Crossing-over):** تبادل ماده‌ی ژنتیکی بین کروموزوم‌های هومولوگ در جریان نخستین تقسیم میوزی که سبب پیدایش ترکیب‌های جدیدی از ژن‌ها می‌شود.

**تقسیم سلولی (Furchungen):** تقسیمات میتوزی تخمک بارور شده، که موجب پیدایش نخستین بافت‌های جنینی می‌شوند.

**تکامل (Evolution):** فرایند تدریجی تحول جهان جانداران پس از پیدایش حیات.

**تکامل تباری (Stammesgeschichte Evolution):** تغییرات تکاملی یک تبار در طول زمان.

**تکامل در نتیجه‌ی گونه‌زایی (Evolution durch Artbildung):** پیدایش و ظهور سریع یک گونه‌ی جدید در یک جمعیت پایه‌گذار، که گاهی اوقات به پیدایی یک تاکسون جدید می‌انجامد.

**تکامل مشترک (Koevolution):** تکامل موازی دو گونه مثل گل‌ها و حشرات گرده‌افشان که به هم وابسته هستند، یا دست‌کم تکامل یکی از آن‌ها وابسته به حیات دیگری است. مثل درندگان که حیاتشان به وجود حیواناتی وابسته است که طعمه‌ی آن‌ها می‌شوند، یا تکامل انگل‌ها که وابسته به وجود گیاه یا جانور میزبان است؛ هرگونه تغییر در یک نوع منجر به تغییر واکنش در نوع وابسته می‌شود.

**تکامل موازی (Parallelophyly):** ظهور مکرر و مستقل خصیصه‌ی واحدی در نزد گونه‌های متفاوت که آخرین نیای مشترک آن‌ها در ژنوم خود این خصیصه را داشته است، اما آن ویژگی در فنوتیپ آن جد مشترک نمود بیرونی نداشته است.

**تکامل موزائیکی (Mosaikevolution):** تغییرات تکاملی در درون یک تاکسون که در

ساختارها، اندام‌های مختلف و دیگر بخش‌های فنوتیپ آن با سرعت‌های گوناگون روی می‌دهد.

**تکتونیک صفحه‌ای (Plattentektonik):** نظریه‌ای که طبق آن پوسته‌ی زمین از صفحاتی متحرک تشکیل شده است، که در طی میلیون‌ها و میلیاردها سال به هم نزدیک، یا از هم دور می‌شوند.

**تک‌نیا (monophyletic):** تاکسون‌هایی که افراد آن‌ها از یک نیای مشترک که به همان تاکسون تعلق دارد، سرچشمه گرفته‌اند.

**تکوُّدنت‌ها:** راسته‌ای از خزندگان دوران تریاسه که دربرگیرنده‌ی اشکال محتمل خط تباری مشترک دایناسورها، تمساح‌ها و پرندگان است.

**تمایز یابی (differenzierung):** فرایندی که در یاخته‌ها، بافت‌ها و یا اندام‌ها در دوره‌ی رویانی و یا در هنگام بازسازی پیش می‌آید و در اثر آن یاخته‌ها، بافت‌ها و یا اندام‌ها از نظر شکل، ساختمان و عمل از یکدیگر متمایز می‌گردند.

**تنوع زیست‌شناختی (biologische Vielfalt = biodiversity):** تنوع گیاهان و جانوران یک ناحیه یا محیط به‌خصوص.

**توارث چندتباری (Polygene Vererbung):** توارث یک ویژگی (مثلاً بزرگی هیکل یا درشتی اندام)، که هم‌زمان تحت تأثیر چند ژن قرار داشته باشد.

**جایگاه (Locus):** محل هر ژن معین روی یک کروموزوم.

**جریان ژنی (Genfluss = Gene flow):** جابه‌جایی ژن‌ها در میان جمعیت‌های گوناگون وابسته به یک نوع.

**جمعیت پایه‌گذار (Gründerpopulation):** جمعیتی که خارج از منطقه‌ی انتشار اصلی یک گونه توسط یک فرد از آن نوع یا توسط شمار اندکی از هم‌نوعان آن پایه‌گذاری شود.

**جوانه‌زدن (Knospung):** ایجاد شاخه‌ی جانبی جدیدی در یک تبار تکاملی در اثر گونه‌زایی و ورود بعدی این گونه و فرزندانش به یک مأوا و منتهی شدن به یک تاکسون متمایز و بالاتر جدید.

**جهش تکاملی (Evolutionssprung):** رویداد ناگهانی، که به یک گسست در شجره‌نسب تکاملی منجر می‌گردد، مثل پیدایش ناگهانی یک گونه‌ی جدید یا یک تاکسون عالی‌تر.

**جهش سوماتیک (Somatische Mutation):** جهشی که در یک یاخته‌ی سوماتیک انجام می‌گیرد.

**جهش باوری (Transmutationismus):** نظریه‌ای که بنابر آن، تغییرات تکاملی به دلیل

وقوع ناگهانی جهش‌های تازه‌ای است که در اثر آن‌ها یک گونه‌ی کاملاً جدیدی پدید می‌آید.

**جهش (Mutation):** تغییرات ارثی در ماده‌ی ژنتیکی که معمولاً از اشتباهات همانندسازی در جریان تقسیم سلولی ناشی می‌گردد و در پی آن یک آلل جایگزین آلل دیگر می‌شود.

**چرخداران (Bdelloid):** شاخه‌ای از پریاخته‌گان کوچک که به‌وسیله‌ی یک دسته‌ی مژکی شنا و تغذیه می‌کند.

**چنداثری (Pleiotropie):** مشخصه‌ی یک ژن که جنبه‌های متعددی از فنوتیپ را تحت تأثیر قرار می‌دهد.

**چندپاری (segmentation):** تکرار شدن واحدها و اندام‌های اصلی در امتداد محور پیشین‌پسین بدن و یا تکرار قسمت‌های همانند در یک زایده.

**چندپلوئیدی (Polyploidy):** یاخته‌ای دارای بیش از دو دست کروموزوم.

**چندتباری (Parapatrisch):** خصیصه‌ی جمعیت‌ها یا انواع، که تنگ در کنار هم قرار دارند، اما با هم آمیزش یا زاد و ولد نمی‌توانند بکنند.

**چندتباری (Polyphylie):** اشتقاق یا نشأت‌گیری یک تاکسون از دو یا چند پیش‌گونه.

**چندریختی متعادل (Polymorphismus, balancierter):** حالتی که در آن دو آلل مختلف موجود در یک جمعیت یک ارگانسیم هتروزیگوت به وجود می‌آورند، که از هر دو هوموزیگوت اصلحیت بیش‌تری دارد.

**چندریختی (Polymorphismus):** ظهور هم‌زمان چندین آلل گوناگون یا فنوتیپ‌های مختلف در یک جمعیت. تغییراتی که از این طریق در جمعیت‌های جانداران به‌طور دائم به وجود می‌آید، بسیار شایع‌تر و بیش‌تر از حالتی است که در نتیجه‌ی تکرار جهش‌ها به وجود می‌آید.

**حذف غیرتصادفی (Beseitigung, nicht zufällige):** فرایند حذف افراد کم‌تر شایسته از یک جمعیت در اثر انتخاب طبیعی.

**حلقه‌ی گمشده (Missing Link (fehlendes Bindeglied):** سنگواره‌ای که شکاف بین یک نیا و گروه‌های جانوران اشتقاق‌یافته از آن نیا را پر می‌کند، مثل آرکئوپتیریکس، که شکاف میان خزندگان و پرندگان را پر می‌کند.

**خارپوستان (echinoderm):** شاخه‌ای از جانوران دریایی که شامل توتیای دریایی، خیار دریایی، ستاره‌ی دریایی و سوسن دریایی است.

**خُردتکامل (Mikroevolution):** تکامل صورت‌گرفته در سطح گونه یا زیرگونه.

**خزه‌سانان (bryozoan):** انواع جانداران ریز و آب‌زی از شاخه‌ی Bryozoa که از طریق

جوانه زنی تولیدمثل می‌کنند و تشکیل کلنی‌های خزه‌مانندی را می‌دهند.  
**خصیصه‌ی تحلیل‌رفته (Rudimentäres Merkmal):** خصیصه‌ای که در نزد نیاکان  
 یک نوع کارکرد داشته است، اما دیگر کارکرد ندارد مثلاً مانند چشم نزد جانوران  
 نقب‌کن یا رودی کور نزد انسان‌ها.

**خطا در همانندسازی (Kopierfehler):** ناتوانی در همانندسازی دقیق یک ژن در  
 مرحله‌ی میتوز یا میوز؛ که پیامد آن یک جهش است.

**خط والاس (Wallace Linie):** یک خط زیست‌جغرافیایی که از میان جزیره‌گان مالزی  
 می‌گذرد؛ کرانه‌ی خاوری قاره‌ی سوندا منطقه‌ی پراکنش و انتشار جانوران بسیاری از  
 نواحی گرمسیری آسیا، به‌ویژه پستانداران است.

**خودزایی (Autogenesis):** منشأگیری از درون ارگانیسم.

**خورشیدمرکزی (Heliozentrisches Weltbild=Heliocentricity):**  
 جهان‌بینی‌ای که می‌گوید خورشید در مرکز منظومه‌ی شمسی قرار دارد و سیارات گرد  
 آن می‌چرخند.

**داروینیسیم اجتماعی (Sozialdarwinismus):** نظریه‌ی سیاسی که طبق آن  
 خودخواهی بی‌رحمانه موفق‌ترین خط‌مشی است.

**داروینیسیم (Darwinismus):** مفاهیم و نظریه‌هایی که داروین آن‌ها را تدوین کرد و  
 پیروان وی توضیحات خود را در مورد تکامل بر مبنای آن‌ها استوار ساختند.

**درجه‌بندی خصایص (Merkmalsgradient (Klin):** تغییر تدریجی ویژگی‌های  
 گیاه یا جانور در ناحیه‌ی معینی که معمولاً به موازات تغییرات تدریجی جوی و دیگر  
 عوامل محیطی روی می‌دهد.

**دگرپدسی (Transformationstheorie=transformationism):** نظریه‌ی  
 مردودی که تکامل را نتیجه‌ی تغییرشکل در ماهیت موجودات می‌داند که در اثر  
 توارث ویژگی‌های اکسابی، یا مستقیماً از طریق تأثیر محیط و یا از علت غایی ناشی  
 شده باشد.

**دگرنوع (Allospesies=Allospesies):** گونه‌ای که خود جزو یک فراگونه است و  
 نسبت به سایر گونه‌های وابسته به آن فراگونه از نظر جغرافیایی مجزا است.

**دندریت (Dendrit):** زائده‌ی رشته‌ای و منشعب‌شونده‌ی ستوپلاسم نوروں که با  
 آکسون سلول‌های عصبی دیگر پیوند دارد و تحریکات رسیده از آن‌ها را دریافت  
 می‌کند.

**دورگه‌ها (chimaera):** جانور یا گیاهی که از آمیزش بین دو فرد از دو گونه‌ی متفاوت یا  
 دو صنف و دو جور متعلق به یک گونه به‌وجود می‌آید. فرد دورگه ممکن است

سترون یا دارای توانایی باروری باشد. هرچه تفاوت‌های ژنتیکی بین پدر و مادر بیش‌تر باشد احتمال سترون بودن دورگه‌ها بیش‌تر است.

**دوربختی (Dimorphism):** وجود دو فرد وابسته به دو جنس گوناگون از یک گونه که از نظر اندازه، رنگ و رفتار و غیره با هم تفاوت دارند.

**دوئین (Devonian)** دوران زمین‌شناسی که از ۳۹۵ میلیون تا ۳۴۵ میلیون سال پیش دوام داشته است.

**دیپلوئید (Diploid=diploid):** مشخصه‌ی یک موجود زنده که در ژنوم خود دو مجموعه‌ی کامل از کروموزوم‌های هومولوگ دارد؛ یک مجموعه‌ی کامل از کروموزوم‌ها را از مادر و مجموعه‌ی دیگر را از پدر می‌گیرد.

**راست‌زایی (Orthogenesis):** فرضیه‌ی غایت‌گرایی مردود شده‌ای که بر مبنای آن تکامل در جهت معینی پیش می‌رود.

**رائش ژن‌ها (Gendrift=Genetic drift):** وقوع تغییرات در توالی ژن‌ها که نه در اثر انتخاب جنسی، بلکه از طریق تصادف روی می‌دهد.

**رائش قاره‌ای (Kontinentalverschiebung):** حرکت قاره‌ها در طی تاریخ زمین که موجب جابه‌جایی قاره‌های عظیم در پوسته‌ی زمین می‌شود.

**رده‌بندی لینه (Linnaeussches System):** نظام رده‌بندی زیست‌شناختی که توسط طبیعی‌دان سوئدی، کارل لینه (۱۷۷۸-۱۷۰۷)، تدوین شده است.

**رشد صعودی (Anagenese=Anagenesis):** که ویژگی شاخص آن در حرکت رو به بالا فرایند تکامل است.

**رمز ژنتیکی (genetic code):** آرایش نوکلئوتیدها در زنجیره‌ی پلی‌نوکلئوتیدی کروموزوم که تعیین‌کننده‌ی نحوه‌ی انتقال اطلاعات ژنتیکی به پروتئین‌ها یعنی تعیین‌کننده‌ی توالی اسیدهای آمینه در زنجیره‌ی پلی‌پپتیدی است.

**رنگ‌پذیری حفاظتی باتیسی (Mimikry, Batessche):** شباهت ظاهری رنگ‌آمیزی و نشانه‌های هشداردهنده میان افراد دوگونه که یکی از آن‌ها سمی یا تلخ است، و آن دیگری خوراکی است.

**رنگ‌پذیری حفاظتی مولر (Mimikry, Müllersche):** شباهت ظاهری رنگ‌آمیزی و نشانه‌های هشداردهنده بین افراد دوگونه که هر دو آن‌ها سمی یا تلخ هستند.

**رویان‌شناسی (embryology):** بررسی تکوین ارگانسیم‌های گیاهی و جانوری از تخم یا دانه تا پیدایش ریخت یا شکل.

**رویداد آلوارس (Alvarez-Ereignis=Alvarez event):** اصابت یک سنگ آسمانی

در پایان دوران کرتاسه در ۶۵ میلیون سال پیش که از نظر والتر آلوارز، فیزیکدان آمریکایی، علت انقراض دسته‌جمعی دایناسورها و دیگر حیوانات و گیاهان در آن زمان بوده است.

**ریبوزوم** (Ribosom = ribosome): ذراتی که از پروتئین و آر. ان. ای ساخته شده‌اند و در سیتوپلاسم همه‌ی سلول‌ها یافت می‌شوند.

**زادگاه‌دوست** (Ortstreue): تلاشی که فرد برای بازگشت به زادگاهش می‌کند. مثل بازگشت ماهی‌های آزاد برای تخم‌ریزی و مردن در جایی که به دنیا آمده‌اند.

**زادگیری** (inbred): آمیزش افراد برخوردار از قرابت نزدیک یا افرادی که سرشت ژنتیکی کاملاً مشابهی دارند.

**زوج‌سمان**: انواع پستانداران راسته‌ی Artiodactyla مانند خوک و اسب آبی و نشخوارکنندگان.

**زیباتازک** (Schwärmer = swarmer (Zoospore)): عنصر تولیدمثلی برخی از ارگانسیم‌های پست.

**زیاگان** (Fauna): مجموع جانورانی که در یک منطقه‌ی جغرافیایی خاص و در زمانی معین می‌زیند.

**زیست‌توده** (Biomasse = biomass): توده و شمار سازواره‌های زنده در جا یا ناحیه‌ی معین.

**زیست‌جغرافیا** (Biogeografie = biogeography): مطالعه‌ی توزیع جغرافیایی گیاهان و جانوران در سراسر کره‌ی زمین در ارتباط با شرایط اقلیمی کنونی یا سال‌های اخیر. **هیستون‌ها** (Histones): هر یک از پروتئین‌های اساسی و ساده که در هسته‌ی یاخته یافت شده و با دی. ان. ای رابطه دارد.

**زیگوت** (Zygote): تخمک بارور شده که از ترکیب دو یاخته‌ی جنسی نر و ماده و هسته‌های آن‌ها پدید می‌آید.

**زیوگان** (Biom = Biota): همه‌ی گیاهان و جانوران یک منطقه‌ی جغرافیایی خاص یا یک دوره‌ی زمین‌شناسی معین.

**ژن‌کشنده** (Letal = Lethal) ژنی که باعث مرگ فرد دارای آن ژن می‌شود.

**ژن مغلوب** (Rezessives Gen): ژنی که نمی‌تواند تأثیر آن ظاهر شود، وقتی که در حالت هتروزیگوت است (یعنی تنها یکی از والدین در تخم بارور شده حضور داشته باشد)، تأثیر آن فقط وقتی که در وضع هوموزیگوت باشد بروز می‌کند (یعنی وقتی که از هر دو والد این ژن در زیگوت حضور داشته باشد).

**ژنوتیپ** (Genotype): مجموعه‌ی ژن‌های یک فرد.



ژن‌های ارتولوگ (Orthologe Gene): ژن‌های متعلق به گونه‌های مختلف که توالی‌های نوکلئوتیدی آن‌ها آن‌قدر مشابه هم هستند که می‌توان آن‌ها را مشتق از یک نیای مشترک دانست.

ژن (Gen=Gene): واحد ارثی که در جایگاه معینی روی یک کروموزوم قرار دارد. سازگاری (Anpassung=Adaptation): هر خصیصه‌ی یک سازواره (ارگانیسم) که قابلیت‌های آن را افزایش دهد.

سازمانده‌بافتی (Organisator): که بتواند در دیگر بافت‌های تعریف‌نشده‌ی یک مسیر تکاملی مشخصی را به جریان بیندازد.

ساعت مولکولی (Molekulare Uhr): تغییرات قاعده‌مند رخ داده در یک ژن یا کل ژنوتیپ طی میلیون‌ها سال.

سانترومر (Centromere=Kinetochore): بخش باریک و مشخص کروموزوم که محل به هم پیوستن کروماتیدها و نیز محل اتصال کروموزوم به دوک در جریان تقسیم یاخته هنگام میتوز است.

سپرپوستان (Ostracod): انواع سخت‌پوستان آب‌زی. سخت‌پوستان (Crustacea): زیرشاخه‌ای از بندپایان که آب‌زی و آبشش‌دار هستند مانند خرچنگ.

سلوم (Coelom): حفره‌ی بدنی، به‌ویژه حفره‌ی بدنی رویان پستانداران. سنگواره‌ی زنده (Lebendes Fossil): گونه‌ی جانور یا گیاهی که تا به امروز زنده مانده است، درحالی‌که جانوران هم‌عصرش دست‌کم ۵۰ الی ۱۰۰ میلیون سال پیش منقرض شده‌اند.

سوسکچه‌ها (weevils): انواع سوسک‌های سرخرطومی که آفت پنبه و غلات‌اند. متابولیت (metabolite): ماده‌ی تولیدشده از فرایند متابولیسم.

سیکاس (cycas): گیاه نخل‌مانند و تزئینی و گرمسیری که ساقه‌ی کلفت و کوتاهی دارد. سیکلید (Cichlidae): ماهی کوچک و رنگارنگ و حاره‌ای و آب شیرین‌زی که برای زینت نگهداری می‌شود.

سیناپس (Synaps): محل ارتباط عملی بین چند سلول عصبی که در آن ناحیه تحریکات عصبی توسط واسطه‌هایی شیمیایی از یک نورون به نورون دیگر انتقال می‌یابد.

سینودونتاها (Cynodonta=Cynodonts): گروهی از خزندگان منقرض که نیاکان اولیه‌ی پستانداران به حساب می‌آیند.

شاخه‌زایی (Kladogenese): یکی از دو جنبه‌ی اساسی فرایند تکامل است، که ویژگی شاخص آن انشعاب است. وجه دیگر آن اصل حرکت صعودی است.

شاخه‌گرایان (Kladisten=cladists): پیروان روش رده‌بندی جانداران برحسب شاخه و دودمان.

شاخه (Klade): یکی از انشعابات شجره‌نسب در رده‌بندی جانداران که از نقطه‌ی انشعاب از تنه‌ی اصلی شروع و در انتهای آن پایان می‌گیرد.

شجره‌نسب (Dendrogramm): طرحی در شکل یک درخت که مناسبات خویشاوندی بین گروه‌های رده‌بندی جانداران را بازتاب می‌دهد.

شکافت دودویی (Binary fission): شکافت یاخته که در جریان آن به دو یاخته‌ی تقریباً مساوی تقسیم می‌شود.

شکافت هسته‌ای: فرایندهای متابولیسمی انرژی‌زا در یاخته‌های زنده.

صفحه‌ی تکتونیک (Plattel): بخشی از پوسته‌ی زمین که طبق قوانین تکتونیک حرکت می‌کند.

ضرورت (Notwedigkeit): نیرو و قدرت‌گریزناپذیر شرایط.

طرح بدنی (Bauplan): الگوی اولیه‌ی ساختمان بدن، مانند: مهره‌داران یا بندپایان.

طرد رقیب (Konkurrenzausschlussprinzip): این اعتقاد که دو نوع جانور یا گیاه با نیازهای اکولوژیکی مشابه در یک منطقه‌ی واحد نمی‌توانند هم‌زیستی داشته باشند، حتماً یکی از آن‌ها آن دیگری را نابود می‌کند.

طنبنداران (chordate): شاخه‌ای از سلسله‌ی جانوران شامل همه‌ی جانورانی که در مرحله‌ای از تکوین خود دارای نوتوکورد یا تیره‌ی پشت هستند.

علت مستقیم یا علت بلافصل (Ursache, Unmittelbare): علتی که محصول عمل عوامل زیست‌شناختی، شیمیایی یا فیزیکی است.

غایت‌گرایی (Teleologie): نظریه‌ای که می‌گوید رویدادها و تحولات به قصد آن‌اند که غایت و غرضی را برآورند و پیش‌آمدن‌شان برای نیل به آن غایت و غرض است.

فراسازش تکاملی (Adaptive Radiation): انتشار اعضای یک تبار تکاملی و سازش آن‌ها با محیط‌های مختلف، که پس از پراکنش، مأواها و مناطق سازگاری گوناگونی را تسخیر کنند.

فرجام‌باوری (Finalismus): اعتقاد به این که در طبیعت گرایش به سوی یک هدف یا مقصد از پیش تعیین‌شده وجود دارد، مثلاً به سوی کمال.

فشار گزینش (Selektionsdruck=selection pressur): میزان کارایی گزینش طبیعی در دگرگون کردن ترکیب ژنتیکی یک جمعیت.

فلاژلین (Flagellin): نوعی پروتئین تاژک باکتریایی که از زیرواحدهایی با آرایش مارپیچی چند رشته‌ای ساخته شده است.

**فلانجر (Phalanger):** انواع پستانداران کیسه‌دار و گیاه‌خوار استرالیایی که درخت‌زی هستند.

**فنوتیپ (Phänotyp):** نتیجه و حاصل برهم‌کنش و تعامل بین ژنوتیپ و محیط.  
**فیبروزیکستی (cystic fibrosis = Mukoviszidose, mucoviszidose):** نوعی اختلال ارثی عمومی شیرخواران و بزرگسالان جوان، که با بدکاری گسترده‌ی غدد برون‌ریز همراه است.

**کارکرد اکولوژیکی (Ökologische Funktion):** نقش یک خصیصه برای بقای یک ارگانیزم.

**کتانجک‌ها (Kelp):** خزه‌های درشت و گیاهان دریایی از راسته‌ی Laminariales.  
**کُدون (Codon):** رشته‌ای از سه باز مجاور هم در یک زنجیره‌ی پلی‌نوکلئوتیدی در درون کروموزوم‌ها که رمز اسیدآمینوی خاصی است.

**کروموزوم (Chromosomen = Chromosome):** اجسام رشته‌ای‌شکل که در هسته‌ی یاخته‌ها یافت می‌شوند، بخش اعظمی از ژن‌ها را در خود دارند. کروموزوم‌ها از دی.ان.ای و پروتئین‌ها تشکیل می‌شوند.

**کشتی‌چسب‌ها (Rankenfüßer):** مژک‌پایان یا پیچک‌پایان Cirriped، انواع سخت‌پوستان آب شور از رده‌ی Cirripedia.

**کلان‌تکامل (Makroevolution):** تکامل بالاتر از سطح نوع، پیدایش تاکسون‌های عالی‌تر و نوزایی تکاملی، مثلاً ظهور یا پیدایش یک طرح بدنی جدید.

**کلروپلاست (Chloroplast):** اندامک کلروفیل‌دار یاخته‌های گیاهی اوکاریوتیک.

**کلون (Klon):** فرزندان از نظر ژنتیکی همسان، حاصل از تولیدمثل غیرجنسی.  
**کورتکس (Großhirnrinde = cerebral cortex):** لایه‌ی بیرونی و شکنج‌دار از ماده‌ی خاکستری که سطح مغز را می‌پوشاند.

**گاستروتلاسیون (Gastrulation):** حرکت‌های جنینی پس از مرحله‌ی بلاستولا که موجب می‌شود تا یاخته‌هایی را که بعداً بافت‌ها و اندام‌های درونی را به‌وجود می‌آورند، از سطح به درون می‌کشد.

**گاسترولاستادیوم (Gastrulastadium):** مرحله‌ای از دوران جنینی جانوران که پس از مرحله‌ی بلاستولا است، و با جنبش‌های گاسترولایی شدن مشخص می‌شود.

**گامت (Gameten = Gamete):** یاخته‌های جنسی نر یا ماده.

**گایا (فرضیه) (Gaia hypothesis):** فرضیه‌ای که براساس آن کنش و واکنش بین سازواره‌ها و محیط بی‌جان آن‌ها به‌ویژه فعل و انفعال شیمیایی (که شامل اتمسفر نیز می‌شود)، توسط برنامه‌ی کنترل‌کننده‌ای هدایت می‌شود.

گسست آرایه شناختی (Taxonomisch Diskontinuität, = Discontinuity, taxic): شکاف در میان طیف تاکسون‌های خویشاوند، به‌طور مثال انواع متعلق به یک جنس یا جنس‌های متعلق به یک تیره.

گسست فنیکی (phenetic Discontinuity): شکاف بین طیف فنوتیپ‌های یک جمعیت.

گش‌گروه (Dem=Deme): یک جمعیت محلی و محدود متشکل از افرادی که می‌توانند با هم آمیزش و زاد و ولد کنند.

گورکن‌ها: پستاندارانی گوشتخوار و حفار که پاهای کلفت و کوتاه و دست‌ها و پنجه‌های دراز و نیرومندی دارند.

گوفر (gopher): جوندۀ ای‌نقب‌زن به‌اندازۀ می‌موش صحرایی که گونه‌های کیسه‌مانند دارد. (بومی آمریکای شمالی)

گونه‌زایی پیرابوم (Artbildung, peripatrische): ظهور یک گونه‌ی جدید در اثر دگرگونی ارگانسیم‌های جمعیت پایه‌گذار منزوی شده و در حاشیه قرار گرفته.

گونه‌زایی دوبوم (Artbildung, dichopatrische): ظهور یک گونه‌ی جدید از طریق تقسیم جمعیت پایه‌گذار، که در اثر محدودیت‌های جغرافیایی، وضعیت گیاهی منطقه یا محدودیت‌های خارجی دیگر پدید آمده باشد.

گونه‌زایی ناهم‌بوم (Artbildung, allopatrische): ظهور یک گونه‌ی جدید در اثر اکتساب مکانیسم جداسازی مؤثر در جمعیت پایه‌گذار که از نظر جغرافیایی منزوی است.

گونه‌زایی هم‌بوم (Artbildung, sympatrische): ظهور گونه‌ی جدید بدون انزوای جغرافیایی؛ ایجاد مکانیسم‌های جداسازی جدید در یک گش‌گروه.

گونه‌شناسی (Typologie): ایده‌ای که تنوع موجود در میان جانداران را در نظر نمی‌گیرد و افراد یک جمعیت را نسخه‌ای از یک گونه می‌انگارد: یعنی ماهیت‌گرایی یا ذات‌گرایی.

گونه یا نوع (Biologische Art=Biological species): گونه یا نوع زیست‌شناختی: گروهی از جمعیت‌های طبیعی، که با یکدیگر آمیزش و زاد و ولد می‌کنند یا می‌توانند آمیزش کنند، اما نه آن‌ها با گروه‌های دیگر و نه گروه‌های دیگر با آن‌ها آمیزش می‌کنند و نه می‌توانند آمیزش بکنند.

گیا (Flora): مجموعۀ انواع گیاهانی که در منطقۀ جغرافیایی خاص و در زمانی معین می‌رویند.

لمسورهای پرنده (Galeopithecus): نوعی میمون دم‌دراز از گروه نخستیان که

درخت‌زی و بومی آسیای جنوب شرقی است.

لون‌ها (Loons): پرندگان شمالگانی که شیرجه‌رونده و ماهی‌خوار و نوک‌تیز بوده و فریاد ناهنجاری می‌کشند.

لیپیدها: هریک از ترکیبات آلی چربی‌دار که بخش مهمی از یاخته را تشکیل می‌دهند.  
 ماهیت‌گرایی (Essentialism): نظریه‌ای که همه‌ی گوناگونی‌های طبیعت را از چند نوع محدودی ناشی می‌داند که ثابت و مجزا از هم هستند.

ماهی‌های بی‌فک: ماهیان مارمانند و بی‌آرواره که دهان گرد و مکنده دارند.  
 ماهی‌های مکنده (hagfishes lampreys): ماهی‌های مکنده که بی‌آرواره‌اند و دهان قیفی شکل دارند.

مایت (Mite): جانور بسیار ریزی که انگل جانور و گیاه و خوراک بوده و گاهی بیماری‌زا است.

ماؤا یا محیط اکولوژیکی (Ökologische Nische): مجموعه‌ای از خصوصیات محیطی که برای جادادن به یک گونه در خود مناسب است.

مرغ عسل‌کش (Honeycreeper): پرندگان Drepanididae - حشره‌خوار و بومی هاوایی، و همچنین پرندگان کوچک‌تر تیره‌ی Emberizidae - میوه‌خوار و شهدخوار و بومی نواحی قاره‌ی آمریکا.

مزودرم (mesoderm): لایه‌ی میانی از لایه‌های سه‌گانه‌ی زایای اولیه‌ی رویان، واقع در بین اکتودرم و انتودرم.

معیار واکنش: عوامل ارثی موجود در ژنوتیپ که به علت تأثیر متقابل با عوامل محیطی رشد و تکامل یک موجود زنده را هدایت می‌کنند.

مفهوم گونه‌شناختی نوع (Typologischer Artbegriff): تمیز و تفاوت‌گذاری بین گونه‌ها براساس درجه‌ی تفاوت‌های فنوتیپی آن‌ها.

مفهوم نوع (Artbegriff): معنی زیست‌شناختی یا تعریف واژه‌ی «نوع»: «معیارهایی که به کمک آن‌ها تاکسون نوع را با دیگر گروه‌بندی‌های جانداران مانند جنس، تیره، راسته و... مرزبندی می‌کنند.

مقوله‌ی تاکسونومیک (Kategorie): موقعیت یک تاکسون در یک رده‌بندی. همه‌ی تاکسون‌های موجود در یک مقوله از درجه‌ی یکسانی برخوردارند.

مکانیسم جداسازی (Isolationsmechanismus): خصیصه‌ی ارثی افرادی که جمعیت آن‌ها به گونه‌های مختلف تعلق دارند، و نمی‌توانند با هم آمیزش جنسی داشته و زاد و ولد کنند، حتی اگر آن‌ها در منطقه‌ی واحدی در کنار یکدیگر زندگی کنند.

**ملانیسم صنعتی (industrial melanism):** ملانیسم عبارت است از فزونی رسوب یا نشست ماده رنگین (ملانین) یا تیره‌شدگی بافت‌ها و پوست در اثر ملانین که معمولاً ارثی است. هنگامی که ملانیسم بین گروهی از جانوران در منطقه‌ی صنعتی غلبه پیدا می‌کند آن را ملانیسم صنعتی می‌نامند.

**موش شبگرد (scandentia):** انواع پستانداران حشره‌خوار موش مانند. **مهره‌داران (Vertebrate):** بزرگ‌ترین زیرشاخه‌ی طنابداران که شامل همه‌ی پستانداران و ماهی‌ها و پرندگان و خزندگان و دوزیستیان می‌شود.

**میتوز (Mitose):** شکلی از تقسیم سلولی که در جریان آن هر کروموزومی همانندسازی می‌کند. کروموزوم‌ها از درازا به دو بخش تقسیم می‌شوند، به نحوی که یاخته‌ی دختر عیناً مثل یاخته‌ی اصلی دارای یک مجموعه‌ی کروموزومی می‌شود. این معمول‌ترین تقسیم یاخته‌های سوماتیک است.

**میتوکندری‌ها (Mitochondria):** اجسام میکروسکوپی که در سیتوپلاسم یاخته‌های همه‌ی موجودات زنده، به جز، باکتری‌ها و جلبک‌های سبز و آبی وجود دارند و انرژی مورد نیاز برای بسیاری از اعمال سلولی را فراهم می‌کنند.

**میوتیک (meiotic):** تقسیم یاخته‌ای در جریان تکوین یاخته‌های جنسی که طی آن دو تقسیم یاخته‌ای پیاپی در یاخته‌های دیپلوئیدی انجام می‌شود.

**میوز (Meiose):** شکل خاصی از تقسیم هسته‌ی سلولی که در میان موجوداتی که از طریق همآوری جنس زاد و ولد می‌کنند در جریان تکوین یاخته‌های زایشی صورت می‌گیرد. در جریان میوز تقاطع کروموزومی رخ می‌دهد و تعداد کروموزوم‌ها نصف می‌شود.

**ناهم‌بوم (allopatrisch=Allopatric):** مشخصه‌ی گونه‌هایی که مناطق انتشار آن‌ها یکدیگر را نپوشانند.

**نخستیان (Primates):** راسته‌ای در رده‌ی پستانداران که، نیمه میمون‌ها، میمون‌ها، میمون‌های انسان‌نما و انسان جزو این راسته به حساب می‌آیند.

**نردبان طبیعت (Scala naturae):** رده‌بندی خطی همه‌ی اشکال حیات از پایین‌ترین آن، تقریباً از موجودات بی‌جان تا گونه‌های کامل جانداران؛ یعنی یک زنجیره‌ی بزرگ هستی.

**نرم‌تنان (mollusc):** شاخه‌ی بزرگی از جانداران که بی‌مهره‌اند و معمولاً تمام یا بخشی از بدن آن‌ها در پوسته‌ی آهکی لاک ماندنی قرار دارد و شکم‌پایان و پابرسان از این شاخه‌اند.

**نفوذ (Penetrance):** در دانش ژنتیک، فراوانی بروز ژنوتیپ؛ فراوانی بروز خصیصه‌ای

ارثی در افراد حامل ژن یا ژن‌های اصلی تعیین‌کننده‌ی آن.  
**سورع‌بالش** (Stammesgeschichte (Phylogenie)): سیر تکاملی گونه‌ها یا  
 شجره‌نامه‌ی یک حیوان برحسب تبار تکاملی.

**واریاسیون** (Variation): فرایندی که منجر به تمایز میان افراد گونه‌ی واحدی می‌شود.  
 می‌توان بین دگرگونگی موروثی و دگرگونگی فنوتیپی تفاوت قایل شد: (۱) دگرگونی  
 قابل توارث که نتیجه‌ی تفاوت‌های توارثی است و بنابراین ممکن است تکثیر یافته و  
 به نسل بعد برسد. (۲) دگرگونی فنوتیپی نتیجه‌ی تفاوت‌های محیط یا پرورش است.  
 دگرگونگی فنوتیپی قابل توارث نیست و بنابراین سهم مستقیمی در تغییر تکاملی  
 ندارد.

**هاپلوئید** (Haploid=haploid): خاصیت گامت‌های گونه که دارای یک مجموعه‌ی  
 کروموزومی است که در یاخته‌های سوماتیک ارگانسیم قرار دارند.  
**هتروزایگوت** (Heterozygous=Heterozygot): خاصیت یک یاخته یا یک  
 ارگانسیم دیپلوئید که در دو مجموعه‌ی کروموزوم‌های هومولوگ دارای دو آلل  
 متفاوت از ژن خاصی است.

**هستی‌یابی خودانگیخته** (Spontanzeugung): نظریه‌ای که بر مبنای آن ارگانسیم‌های  
 پیچیده می‌توانند به صورت خودانگیخته از مواد بی‌جان به وجود آیند. علم امروز این  
 نظریه را مردود می‌شناسد.

**همانندسازی** (Replikation): فرایند دو برابر شدن یا مضاعف شدن، مانند  
 همانندسازی نسخه‌ی کاملی از رشته‌ی پلی‌نوکلئوتیدی دی.ان.ای یا آر.ان.ای.

**هم‌بوم** (Sympatrisch): خصیصه‌ی گونه‌هایی که منطقه‌ی پراکنش آن‌ها هم‌پوشی  
 می‌کند، به نحوی که بخشی از آن‌ها در ناحیه‌ی واحدی در کنار هم زندگی می‌کنند.

**هم‌دیس‌باوری** (Uniformitarianismus): نظریه‌ی برخی از زمین‌شناسان پیش از  
 داروین، به‌ویژه چارلز لایل؛ طبق این نظریه هیچ یک از تغییرات در تاریخ کره‌ی زمین  
 ناگهانی صورت نگرفته، بلکه کاملاً تدریجی بوده است. به این دلیل نمی‌توان چنین  
 تغییراتی را محصول آفرینش یکباره دانست.

**هم‌زیستی** (Symbiose): کنش و واکنش بین افراد گونه‌های متفاوت که معمولاً برای  
 هر دو طرف سودمند است.

**هم‌ساخت** (Homologie=Homology): ویژگی ساختار، رفتار و خصوصیات دو  
 تاکسون که از یک صفت مشابه یا هم‌ارز از آخرین نیای مشترک‌شان ناشی شده باشند.  
**هم‌گرایی** (Konvergenz): شباهت ظاهری (فنوتیپی) دو تاکسون که نه از ژنوتیپ نیای  
 مشترک بلکه به صورت مستقل کسب شده باشد.

هم‌نهاد پژوهش‌های تکاملی (Synthese der Evolutionsforschung): نیل به اتفاق نظر در میان مکاتب گوناگون پژوهش‌های تکاملی، مثل ژنتیک تجربی، طبیعت‌شناسی و دیرین‌شناسی؛ این هم‌نهاد بین سال‌های ۱۹۳۷-۱۹۴۷ شکل گرفت. تاکسون (Taxon): گروه‌های تک‌تبار جانداران (گروه‌های پایین رده‌بندی جانداران)، که از طریق شمار معین ویژگی‌های مشترک قابل شناخت هستند. هواتزین (Hoatzin): پرنده‌ی شانه‌به‌سر بومی آمریکای جنوبی. هموزیگوت (Homozygot=Homozygous): خاصیت یک یاخته که در دو مجموعه‌ی کروموزوم‌های هومولوگ، دو آلل مشابه از ژن خاصی را دارا باشد. هومو (Homo): جنس انسان تیره‌ی هومینیدا که شامل انسان کنونی و انسان‌های منقرض شده مانند هومو اکتوس، هومو هابیلیس. هومینیدا (Hominid): تیره‌ی همه‌ی انسان‌گونه‌هایی که انسان و تمامی پیشینیان و همه‌ی انواع منقرض شده‌ی انسانی جزو آن به‌شمار می‌آیند. هیدروگنوزوم (Hydrogenosome): هریک از اجسام ریز موجود در انواع بسیاری از یاخته‌ها که حاوی آنزیم‌های هیدرولیزی گوناگون هستند. یاخته‌شناسی (Cytology): شاخه‌ای از زیست‌شناسی است که به مطالعه‌ی منشأ، ساختمان، کارکرد، و پاتالوژی یاخته‌ها می‌پردازد. یاخته‌های بدنی (Soma): یاخته‌های پیکر جانور یا گیاه یا انسان به‌استثنای یاخته‌های زایشی. یاخته‌های زایشی (germ plasm=Keimplasma): سلول‌هایی که عامل وراثت هستند.



## منابع

- Alters, B. J. und S. M. Alters. 2001. *Defending Evolution in the Classroom*. Sudbury, Mass.: Jones and Bartlett.
- Anderson, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton: Princeton University Press.
- Arnold, Michael L. 1997. *Natural Hybridization and Evolution*. Oxford: Oxford University Press.
- Avery, O. T, C. M. MacLeod und M. McCarthy. 1944. Studies on the chemical nature of the substance inducing transformation of pneumococcal types. I. Induction of transformation by a deoxyribonucleic acid fraction isolated from pneumococcus type III. *Journal of Experimental Medicine* 79: 137-158.
- Avise, John. 2000. *Phylogeography*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- Baer, K. E. von. 1828. *Entwicklungsgeschichteder Thiere*. Königsberg: Bornträger.
- Bartolomaeus, T. 1997/1998. Chaetogenesis in polychaetous Annelida. *Zoology* 100: 348-364.
- Bates, H. W. 1862. Contributions to an insect fauna of the Amazon Valley. *Trans. Linn. Soc. London* 23: 495-566.
- Bekoff, M. 2000. Animal emotions: Exploring passionate natures. *Bioscience* 50: 861-870.
- Bell, G. 1996. *Selection*. New York: Chapman and Hall.
- Berra, Tim M. 1990. *Evolution and the Myth of Creationism*. Stanford: Stanford University Press.
- Bock, G. R. und G. Cardew (Hrsg.). 1999. *Homology. Novartis Symposium*. New York: John Wiley & Sons.
- Bodmer, W. und R. McKie. 1995. *The Book of Man: The Quest to Discover Our Genetic Heritage*. London: Abacus.
- Bonner, J. T. 1998. *The origins of multicellularity Integrative Biology*, S. 27-36.

- Bowler, Peter J. 1996. *Life's Splendid Drama: Evolutionary Biology and the Reconstruction of Life's Ancestry*. Chicago: University of Chicago Press.
- Brack, Andre (Hrsg.). 1999. *The Molecular Origins of Life: Assembling Pieces of the Puzzle*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Brandon, R. N. 1995. *Concepts and Methods in Evolutionary Biology*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Bush, G. L. 1994. Sympatric speciation in animals. *TREE* 9:285-288.
- Butler, A. B. und W. M. Saide. 2000. Defining sameness: Historical, biological, and generative homology. *Bioessays* 22: 846-853.
- Cain, A. J., und P. M. Sheppard. 1954. Natural selection in *Cepaea*. *Genetics* 39: 89-116.
- Campbell, Neil A. et al. 2002. *Biologie*, 2. dt. Auflage. Heidelberg: Spektrum Akademischer Verlag.
- Cavalier-Smith, T.: 1998. A revised six-kingdom system of life. *Biol. Rev.* 73: 203-266.
- Chatterjee, Sankar. 1997. *The Rise of Birds: 225 Million Years of Evolution*. Baltimore: Johns Hopkins University Press.
- Cheetham, A. H. 1987. Tempo in evolution in a neogene bryozoan. *Paleobiology* 13: 286-296.
- Corliss, J. O. 1998. Classification of protozoa and protists: The current status. In G. H. Coombs, K. Vickerman, M. A. Sleigh und A. Warren (Hrsg.), *Evolutionary Relationships Among Protozoa*, S. 409-447. London: Chapman and Hall.
- Cracraft, Joel. 1984. The terminology of allopatric speciation. *Syst. Zoo* /, 33: 115-116.
- Cronin, H. 1991. *The Ant and the Peacock*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Cuvier, G. 1812. *Recherches sur les ossements fossiles des quadrupedes*,.... 4 Bde. Paris: Deterville.
- Darwin, C. 1859/1992. *Die Entstehung der Arten*. Darmstadt: Wissenschaftliche Buchgesellschaft.
- Darwin, C. 1871/1966. *Die Abstammung des Menschen*. Wiesbaden: Fourier.
- Dawkins, Richard. 1982. *The Extended Phenotype: The Gene as the Unit of Selection*. Oxford: Freeman.
- Dawkins, Richard. 1990. *Der blinde Uhrmacher*. MÜNchen: dtv.
- Dawkins, Richard. 1995. *Und es entsprang ein Fluss in Eden. Das Uhrwerk der Evolution*. MÜNchen: C. Bertelsmann.

- Dawkins, Richard. 1999. *Gipfel des Unwahrscheinlichen* Reinbek: Rowohlt.
- de Waal, Frans. 1997. *Der gute Affe: der Ursprung von Recht und Unrecht bei Menschen und anderen Tieren*. München: Hanser.
- Dobzhansky, R. und O. Pavlovsky. 1957. An experimental study of interaction between genetic drift and natural selection. *Evolution* 11: 311-319.
- Ehrlich, P. 2000. *Human Natures*. Washington, D.C.: Island Press.
- Ehrlich, P. und D. H. Raven. 1965. Butterflies and plants: A study in coevolution. *Evolution* 18: 586-608.
- Eldredge, N. 2000. *The Triumph of Evolution und the Failure of Creationism*. New York: W. H. Freeman.
- Eldredge, N. und S. J. Gould. 1972. Punctuated equilibria: An alternative to phyletic gradualism. In T. J. M. Schopf und J. M. Thomas (Hrsg.), *Models in Paleobiology*, S. 82-115. San Francisco: Freeman, Cooper.
- Endler, John A. 1986. *Natural Selection in the Wild*. Princeton: Princeton University Press.
- Erwin, D., J. Valentine und D. Jablonski. 1997. The origin of animal body plans. *American Scientist* 85: 126-137.
- Fauchald, K. und G. W. Rouse. 1997. Polychaete systematics: Past and present. *Zool. Scripte*. 26: 71-138.
- Feduccia, Alan. 1999. *The Origin and Evolution of Birds*, 2nd ed. New Haven: Yale University Press.
- Freeman, Scott und Jon C. Herron. 2000. *Evolutionary Analysis*, New York: Prentice Hall.
- Futuyma, Douglas J. 1983. *Science on Trial. The Case for Evolution*. New York: Pantheon Books.
- Futuyma, Douglas J. 1998. *Evolutionary Biology*, 3rd ed. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates.
- Gehring, W. J. 1999. *Master Control Genes in Development and Evolution*. New Haven: Yale University Press.
- Geoffroy St. Hilaire, Etienne. 1822. *La Loi de Balancement* Paris.
- Gesteland, R., T. Cech und J. Atkins. 1999. *The RNA World*. Cold Spring Harbor Laboratory Press.
- Ghiselin, Michael T. 1996. Charles Darwin, Fritz Müller, Anton Dohm, and the origin of evolutionary physiological anatomy. *Memorie della Societa Italiana di Scienze Naturali a del Museo-Civico di Storia Naturale di Milano* 27: 49-58.
- Giribet, G., D. L. Distel, M. Polz, W. Sterner und W. C. Wheeler. 2000. Triploblastic relationships with emphasis on the acoelomates and the position

- of Gnathostomulida, Cyclophora, Plathelminthes, and Chaetognatha. *Syst. Biol.* 49: 539-562.
- Givnish, T. J. und K. J. Sytsma (Hrsg.). 1997. *Molecular Evolution and Adaptive Radiation*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Goldschmidt, R. 1940. *The Material Basis of Evolution*. New Haven: Yale University Press.
- Gould, S. J. 1977. The return of hopeful monsters. *Natural History* 86 Juni/Juli: 22-30.
- Gould, S. J. 1991. *Zufall Mensch: Das Wunder des Lebens als Spiel der Natur*. München: Hanser.
- Gould, S. J., und R. Lewontin. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: A critique of the adaptationist programme. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 205: 581-598.
- Gram, D., und W. H. Li. 1999. *Fundamentals of Molecular Evolution*, 2. Aufl. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates.
- Grant, Verne. 1963. *The Origin of Adaptations*. New York: Columbia University Press.
- Grant, Verne. 1981. *Plant Speciation*, 2. Aufl. New York: Columbia University Press.
- Grant, Verne. 1985. *The Evolutionary Process*. New York: Columbia University Press.
- Graur, Dan und Wen-Hsiung Li. 1999. *Fundamentals of Molecular Evolution*, 2. Aufl. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates.
- Gray, Asa. 1963 [1876]. *Darwiniana* (neue Ausgabe A. H. Dupree, Hrsg.), S. 181-186. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- Griffin, Donald R. 1981. *The Question of Animal Awareness: Evolutionary Continuity of Mental Experience*, rev. Aufl. Los Altos, Calif.: Kaufmann.
- Griffin, Donald R. 1985. *Wie Tiere denken: ein Vorstoß ins Bewusstsein der Tiere*. Miin-chen, Wien, Zurich: BLV.
- Griffin, Donald R. 1992. *Animal Minds*. Chicago: University of Chicago Press.
- Haeckel, E. 1866. *Generelle Morphologie der Organismen* Berlin: Georg Reimer.
- Haldane, J. B. S. 1929. The origin of life. *Rationalist Ann.*, S. 3.
- Haldane, J. B. S. 1932. *The Causes of Evolution*. New York: Longman, Green.
- Hall, B. K. 1998. *Evolutionary Developmental Biology*, 2. Aufl. Norwell, Mass.: Kluwer Academic Publishers.
- Hall, B. K. 2001. *Phylogenetic Trees Made Easy*. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates.

- Hamilton, W. D. 1964. The genetic evolution of social behavior. *Journal of Theoretical Biology* 7: 1-52.
- Hartl, Daniel L. und Elizabeth W. Jones. 1999. *Essential Genetics*, 2. Aufl. Sudbury, Mass.: Jones and Bartlett.
- Hatfield, T. und D. Schluter. 1999. Ecological speciation in sticklebacks: Environment dependent fitness. *Evolution* 53: 866-879.
- Hines, P. und E. Culotta. 1998. The evolution of sex. *Science* 281: 1979-2008.
- Hopson, J. A. und H. R. Barghusen. 1986. An analysis of therapsid relationships. In N. Hotton III et al. (Hrsg.), *The Ecology and Biology of Mammal-like Reptiles*, S. 83-106. Washington/London: Smithsonian Institution Press.
- Howard, D. J. und S. H. Berlocher (Hrsg.). 1998. *Endless Forms: Species and Speciation*. New York: Oxford University Press.
- Huxley, T. H. 1863. *Evidence as to Man's Place in Nature*.
- Huxley, T. H. 1868. On the animals which are most closely intermediate between the birds and the reptiles. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 2: 66-75.
- Jacob, E. 1977. Evolution and tinkering. *Science* 196: 1161-1166.
- Kay, Lily E. 2000. *Who Wrote the Book of Life? A History of the Genetic Code*. Stanford: Stanford University Press.
- Keller, E. F. und E. A. Lloyd. 1992. *Keywords in Evolutionary Biology*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- Keller, L. (Hrsg.). 1999. *Levels of Selection in Evolution*. Princeton: Princeton University Press.
- Kimura, Motoo. 1983. *The Neutral Theory of Molecular Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Kirschner, M., und J. Gerhart. 1998. *Evolvability. Proceedings of the National Academy of Sciences* 98: 8420-8427.
- Kitcher, Philip. 1982. *Abusing Science. The Case Against Creationism*. Cambridge, Mass.: MIT Press.
- Lack, David. 1947. *Darwin's Finches*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Lamarck, Jean-Baptiste. 1809. *Philosophie Zoologique*. Paris.
- Lawrence, P. A. 1992. *The Making of a Fly*. London: Blackwell.
- Li, W. H. 1997. *Molecular Evolution*. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates.
- Lovejoy, A. B. 1993. *Die grobe Kette der Wesen: Geschichte eines Gedankens*. Frankfurt: Suhrkamp.
- Magurran, Ann E. und Robert M. May (Hrsg.). 1999. *Evolution of Biological Diversity*. Oxford/New York: Oxford University Press.
- Margulis, L. 1981. *Symbiosis in Cell Evolution*. San Francisco: W. H. Freeman.

- Margulis, L. 1996. Archaeal-eubacterial mergers in the origin of Eukarya. Phylogenetic classification of life. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 93: 1071-1076.
- Margulis, Lynn und Rene Fester (Hrsg.). 1991. *Symbiosis as a Source of Evolutionary Innovation*. Cambridge, Mass.: MIT Press.
- Margulis, L. und K. V Schwartz. 1998. *Five Kingdoms* 3rd ed. New York: W. H. Freeman.
- Margulis, Lynn, Dorion Sagan und Lewis Thomas. 1997. *Microcosmos: Four Billion Years of Evolution from Our Microbial Ancestors*. Berkeley: University of California Press.
- Margulis, Lynn, Michael E. Dolan und Ricardo Guerrero. 2000. The chimeric eukaryote: Origin of the nucleus from the karyomastigont in amitochondriate protists. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97: 6954-6959.
- Marshall, Charles und J. W. Schopf (Hrsg.). 1996. *Evolution and the Molecular Revolution*. Sudbury, Mass.: Jones and Bartlett.
- Martin, W. und M. Müller. 1998. The hydrogen hypothesis for the first eukaryote. *Nature* 392: 37-41.
- Masson, V. J. und Susan McCarthy. 1995. *When Elephants Weep: The Emotional Lives of Animals*. New York: Delacorte Press.
- May, R. 1990. How many species? *Philos. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B* 330: 293-301; (1994) 345: 13-20.
- May, R. 1998. The dimensions of life on earth. In *Nature and Human Society*. Washington, D.C.: National Academy of Sciences.
- Maynard Smith, J. 1982. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Maynard Smith, J. 1992. *Evolutionsgenetik* Stuttgart, New York: Thieme.
- Maynard Smith, J. und E. Szathmary. 1995. *The Major Transitions in Evolution*. Oxford: Freeman/Spektrum.
- Mayr, Ernst. 1942. *Systematics and the Origin of Species*. New York: Columbia University Press.
- Mayr, Ernst. 1944. Wallace's line in the light of recent zoogeographic studies. *Quarterly Review of Biology* 19: 1-14.
- Mayr, Ernst. 1954. Change of genetic environment and evolution. In J. Huxley, A. C. Hardy und E. B. Ford (Hrsg.), *Evolution as a Process*, S. 157-180. London: Alien and Unwin.
- Mayr, Ernst. 1959. Darwin and the evolutionary theory in biology. In *Evolution and Anthropology: A Centennial Appraisal*, S. 1-10. Washington, D.C.:

- Anthropological Society of America.
- Mayr, Ernst. 1960. The emergence of evolutionary novelties. In Sol Tax (Hrsg.), *Evolution after Darwin. I. The Evolution of Life*, S. 349-380. Chicago: University of Chicago Press.
- Mayr, Ernst. 1967. *Artbegriff und Evolution*. Hamburg, Berlin: Parey.
- Mayr, Ernst. 1974. Behavior programs and evolutionary strategies. *American Scientist* 62: 650-659.
- Mayr, Ernst. 1975. *Grundlagen der zoologischen Systematik*. Hamburg, Berlin: Parey.
- Mayr, Ernst. 1982. *The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- Mayr, Ernst. 1983. How to carry out the adaptationist program? *American Naturalist* 121: 324-334.
- Mayr, Ernst. 1986. The philosopher and the biologist. Rezension von *The Nature of Selection: Evolutionary Theory in Philosophical Focus* von Elliott Sober (MIT Press, 1984). *Paleobiology* 12: 233-239.
- Mayr, Ernst. 1991. *Principles of Systematic Zoology*, rev. Ausg. mit Peter Ashlock. New York: McGraw-Hill.
- Mayr, Ernst. 1992. Darwin's principle of divergence. *J. Hist. Biol.* 25: 343-359.
- Mayr, Ernst. 1994. Recapitulation reinterpreted: The somatic program. *Quart. Rev. Biol.* 64: 223-232.
- Mayr, Ernst. 1997. The objects of selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94: 2091-2094.
- Mayr, Ernst und J. Diamond. 2001. *The Birds of Northern Melanesia*. New York: Oxford University Press.
- Mayr, Ernst und W. Provine (Hrsg.). 1980. *The Evolutionary Synthesis* (2. Aufl. mit neuem Vorwort 1999). Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- McHugh, D. 1997. Molecular evidence that echiurans and pogonophorans are derived annelids. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94: 8006-8009.
- Michod, Richard E. und Bruce R. Levin. 1988. *The Evolution of Sex*. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates.
- Midgley, M. 1994. *The Ethical Primate*. London: Routledge.
- Milkman, R. 1982. *Perspectives on Evolution*. Sunderland, Mass.: Sinauer Associates.
- Montagu, Ashley (Hrsg.). 1983. *Science and Creationism*. New York: Oxford University Press.

- Moore, J. A. 2001. *From Genesis to Genetics*. Berkeley: University of California Press.
- Morgan, T. H. 1910. Chromosomes and heredity. *American Naturalist* 44: 449-496.
- Morris, S. Conway. 2000. The Cambrian "explosion": Slow fuse or megatonnage? *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97: 4426-4429.
- Müller, Fritz. 1864. Für Darwin. In A. Moller (Hrsg.), *Fritz Müller, Werke, Briefe und Leben*. Jena: Gustav Fischer.
- Nevo, Eviatar. 1995. Evolution and extinction. In W. A. Nierenberg (Hrsg.), *Encyclopedia of Environmental Biology*, Bd. 1, S. 717-745. San Diego, Calif.: Academic Press.
- Nevo, Eviatar. 1999. *Mosaic Evolution of Subterranean Mammals: Regression, Progression, and Global Convergence* New York: Oxford University Press.
- Newell, Norman D. 1982. *Creation and Evolution: Myth or Reality*: New York: Columbia University Press.
- Nitecki, Matthew H. (Hrsg.). 1984. *Extinctions*. Chicago: University of Chicago Press.
- Nitecki, Matthew H. 1988. *Evolutionary Progress* Chicago: University of Chicago Press.
- Oparin, A. I. 1957. *Die Entstehung des Lebens auf der Erde*. Berlin: Deutscher Verlag der Wissenschaften.
- Page, R. D. M. und E. C. Holmes. 1998. *Molecular Evolution: A Phylogenetic Approach*. Oxford: Blackwell Science.
- Paley, William. 1802. *Natural Theology: On Evidences of the Existence and the Attributes of the Deity*. London: R. Fauldner.
- Paterson, Hugh E. H. 1985. The recognition concept of species. In E. S. Uerba (Hrsg.), *Species and Speciation*, Transvaal Museum Monograph No. 4, S. 21-29. Pretoria, Südafrika: Transvaal Museum.
- Peacocke, A. R. 1979. *Creation and the World of Science*. Oxford: Clarendon Press.
- Pickford, M. und B. Senut. 2001. *Comptes Rend. Acad. Sci.*
- Raff, R. A. 1996. *The Shape of Life. Development and the Evolution of Animal Form*. Chicago: University of Chicago Press.
- Ray, John. 1691. *The Wisdom of God Manifested in the Works of the Creator*.
- Rensch, B. 1947. *Neuere Probleme der Abstammungslehre* Stuttgart: Enke.
- Rice, W. R. 1987. Speciation via habitat specialization: The evolution of reproductive isolation as correlated character. *Evolution and Ecology* 1: 301-314.



- Ridley, Mark. 1996. *Evolution*, 2. Aufl. Cambridge, Mass.: Blackwell Science.
- Riesenberg, Loren H. 1997. Hybrid origins of plant species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 359-389.
- Ristan, Carolyn A. (Hrsg.). 1991. *Cognitive Ethology: The Minds of Other Animals*. Hillsdale, NJ.: Lawrence Erlbaum Associates.
- Rizzotti, M. 1996. *Defining Life*. Padova: University of Padova.
- Rizzotti, M. 2000. *Early Evolution: From the Appearance of the First Cell to the First Modern Organisms* Boston: Birkhäuser.
- Rose, Michael R. und G. V. Lander (Hrsg.). 1996. *Adaptation*. San Diego, Calif.: Academic Press.
- Rüber, L., E. Verheyen und Axel Meyer. 1999. Replicated evolution of trophic specializations in an endemic cichlid fish lineage from Lake Tanganyika. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96: 10230-10235.
- Ruse, Michael. 1982. *Darwinism Defended*. Reading, Mass.: Addison & Wesley.
- Ruse, Michael. 1998 [1986]. *Taking Darwin Seriously*. Amherst, N.Y.: Prometheus Books.
- Sagan, Dorion und Lynn Margulis. 2001. Origin of eukaryotes. In S. A. Levin (Hrsg.), *Encyclopedia of Biodiversity*, Bd. 2 S. 623-633. San Diego, Calif.: Academic Press.
- Salvini Plawen, L., und Ernst Mayr. 1977. On the evolution of photoreceptors and eyes. *Evolutionary Biology* 30:207-263.
- Sanderson, Michael und Larry Hufford (Hrsg.). 1996 *Homoplasy: The Recurrence of Similarity in Evolution*. San Diego, Calif.: Academic Press.
- Sapp, J. 1994. *Evolution by Association: A History of Symbiosis*. New York/Oxford: Oxford University Press.
- Schindewolf, H. O. 1950. *Grundfragen der Palaontologie*. Stuttgart: Schweizerbart.
- Schopf, J. W. 1999. *Cradle of Life*. Princeton: Princeton University Press.
- Simpson, G. G. 1953. *The Major Features of Evolution*. New York: Columbia University Press.
- Singh, R. S. und C. B. Krimbas (Hrsg.). 2000. *Evolutionary Genetics: From Molecules to Morphology*. Cambridge/New York: Cambridge University Press.
- Sober, E. und D. S. Wilson. 1998. *Unto Others*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- Stanley, Steven M. 1998. *Children of the Ice Age: How a Global Catastrophe Allowed Humans to Evolve*. New York: W. H. Freeman.
- Starr, Cecie und Ralph Taggart. 1992. *Diversity of Life*. Pacific Grove, Calif.: Brooks/Cole.

- Stewart, W. N. 1983. *Paleobotany and the Evolution of Plants*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Strait, D. S. und B. A. Wood. 1999. Early hominid biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 96: 9196-9200.
- Strickberger, Monroe W. 1988. *Genetik*. München, Wien: Hanser.
- Strickberger, Monroe W. 1996. *Evolution*, 2. Aufl. Sudbury, Mass.: Jones and Bartlett.
- Sussmen, Robert. 1997. *Biological Basis of Human Behavior*. New York: Simon and Schuster Custom Publishing.
- Tattersall, I. und J. H. Schwartz. 2000. *Extinct Humans*. New York: Westview Press.
- Taylor, T. und E. Taylor. 1993. *The Biology and Evolution of Fossil Plants*. New York: Prentice Hall.
- Thompson, J. N. 1994. *The Coevolutionary Process*. Chicago: University of Chicago Press.
- Vanosi, S. M. und D. Schluter. 1999. Sexual selection against hybrids between sympatric stickleback species. Evidence from a field experiment. *Evolution* 53: 874-879.
- Vernadsky, Vladimir I. 1926 [1998], *Biosfera (The Biosphere)*. Vorwort von Lynn Margulis et al.; Einführung von Jacques Grinevald; Übersetzt von David B. Langmuir; Überarbeitet und mit Anmerkungen versehen von Mark A. S. McMenamin. New York: Copernicus.
- Wake, D. B. 1997. Incipient species formation in salamanders of the *Ensatina* complex. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94: 7761-7767.
- Wakeford, T. 2001. *Liaisons of Life: How the Unassuming Microbe Has Driven Evolution*. New York: John Wiley & Sons.
- Watson, James D. und F. Crick. 1953. Molecular structure of nucleic acid. *Nature* 171: 737-738.
- West-Eberhard, W. J. 1992. Adaptation. Current usages. In E. F. Keller und E. A. Lloyd (Hrsg.), *Keywords in Evolutionary Biology*, S. 13-18. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- Westoll, T. Stanley. 1949. On the evolution of the Dipnoi. In Glenn L. Jepsen, Ernst Mayr und George Gaylord Simpson (Hrsg.), *Genetics, Paleontology, and Evolution*. Princeton: Princeton University Press.
- Wheeler, Quentin D. und Rudolf Meier (Hrsg.). 2000. *Species Concepts and Phylogenetic Theory: A Debate*. New York: Columbia University Press.
- Willis, J. C. 1940. *The Course of Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.

- Wills, C. und Jeffrey Bada. 2000. *The Spark of Life*. Boulder: Perseus Books.
- Wilson, James Q. 1994. *Das moralische Empfinden: Warum die Natur des Menschen besser ist als ihr Ruf*. Hamburg: Kabel.
- Wolf, J. B., E. D. Bradie und M. J. Wade. 2000. *Epistasis and the Evolutionary Process*. New York: Oxford University Press.
- Wrangham, Richard W. 2001. Out of the pan and into the fire: From ape to human. In F. de Waal (Hrsg.), *Tree of Origins*. Cambridge, Mass.: Harvard University Press.
- Wright, R. 1996. *Diesseits von Gut und Base: Die biologischen Grundlagen unserer Ethik*. München: Limes.
- Wright, S. 1931. Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16: 97-159.
- Young, Willard. 1985. *Fallacies of Creationism*. Calgary, Alberta, Canada: Detreilig Enterprises.
- Zahavi, Amotz. 1998. *Signale der Verstandigung: Das Handicap-Prinzip*. Frankfurt am Main, Leipzig: Insel.
- Zimmer, Carl. 1998. *Die Quelle des Lebens: Von Darwin, Dinos und Delphinen*. Wien, München: Deuticke.
- Zubay, G. 2000. *Origins of Life on Earth and in the Cosmos*. San Diego, Calif.: Academic Press.
- Zuckerandl, E. und L. Pauling. 1962. In M. Kasha und B. Pullmann (Hrsg.), *Horizons in Biochemistry*, S. 189-225. New York: Academic Press.

