الجزء الرابع

أصل الأنواع وأصل الطبقات العليا

الفصل الخامس عشر

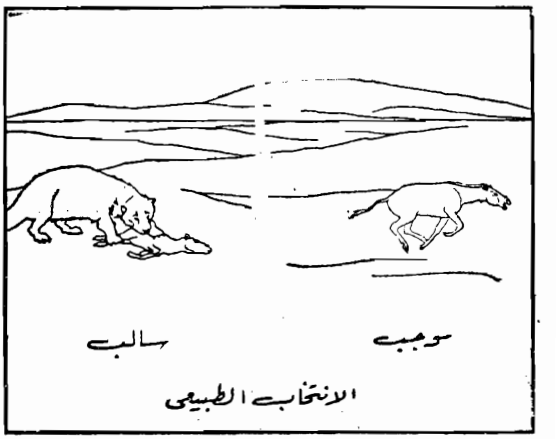
الانتخاب الطبيعى

كان تلاميذ التطور فى الفترة التى أعقبت عصر داروين مباشرة جد متزمتين فى تحيزهم لظاهرة الانتخاب الطبيعى ، بمعنى أن الكائن الحى فى رأيهم إما أن يكون مؤهلا لينتج نسلا فينتج، وإما أن يكون غير مؤهل فيموت فى عملية التنازع على البقاء دون أن يترك نسلا ، كما يدل على ذلك شكل ٨٨ . وكان ذلك فى حد ذاته من العوامل التى استند إليها معارضو نظرية داروين فى أواخر القرن التاسع عشر ؛ إذ لم يلاحظ مثل هذا « الانتخاب » المبالغ فيه كظاهرة عامة فى الطبيعة ، ولو فرض أنها وجدت لما خفيت على أحد . ويستثنى من ذلك بالطبع حالات الإصابة بالعجز الشديد فى الحيوانات : فالغزلان التى يقعدها العجز عن الجرى لا تستطيع أن تهرب من أعدائها ؛ بيد أن كثيراً من الحالات الأخف وطأة استطاعت البقاء وأنجبت نسلا . ومما ساعد على تزعزع الثقة فى الانتخاب الطبيعى أيضاً — بالإضافة إلى ما تقدم — هو ظهور نظرية الطفرة للعالم « دى فريز » والتى بموجبها يمكن أن ينشأ النوع الجديد من الكائنات الحية فجأة دون مقدمات .

التطرف والاعتدال فى القوى المؤثرة فى الانتخاب الطبيعى

بيد أنه ثمة احتمالا آخر لم يفطن إليه معارضو النظرية فى أواخر القرن الماضى . فلو أن صفة من الصفات كانت ضارة بدرجة ضئيلة فقط بجماعة من الكائنات الحية التى تظهر تلك الصفة فإن نسبة الوفيات فى تلك الجماعة قد تزداد بالنسبة لأبناء عمومتها الأصحاء ، وتكون النتيجة أن عدداً أقل من أفراد الجماعة الأولى سيصل إلى سن التناسل وسينتج بالتالى نسلاً أقل . وبنفس

الاستطراد يمكن القول بأن الصفة التى تكون فى صالح جماعة من الكائنات الحية، ولو بدرجة بسيطة أيضاً، فإن عدداً أكبر من أفراد تلك الجماعة سيصل إلى سن التناسل وينتج بالتالى نسلا أوفر . والنتيجة النهائية فى أى من الحالتين



(شكل ٨٨)
عن سمبسون – مجلة أكاديمية العلوم بواشنطن ؛ مجلد ١٥١ عدد ٣١ سنة ١٩٤١ .

هى التغير التدريجى فى نسب كل عامل وراثى فى النوع الطبيعى من الأحياء . وعندما يتضح أن التغيرات التدريجية – والتى يمكن ملاحظتها فقط بالتحليل الرياضى الاحصائى – يمكن أن تحدث نتيجة الانتخاب وليس نتيجة لتغيرات متطرفة ، فقد أصبح من الممكن دراسة التغيرات الانتخابية فى الجماعات الطبيعية ، بل ويمكن إلى حد ما إجراء التجارب على الانتخاب .

مثال تجريبى للانتخاب الطبيعى

لقد حلل العالم سوكاتشو مثل هذه التغيرات فى نبات الدفلة المعروف بالاسم اللاتينى « تاراكساكم أوفيسينالى » . فقد جمع هذا العالم سلالات ذلك النبات التى أجرى عليها تجاربه من مناطق القرم ولننجراد وأركانجل (بالاتحاد السوفييتى) ، وهذه المناطق تقع على خطوط العرض ٤٥° ، ٦٠° ، ٦٤° شمالا . ويمكن مقارنة القرم بمنيابوليس بأمريكا الشمالية ، كما يمكن مقارنة لننجراد بسيوارد فى ألاسكا ، وكذا أركانجل بمدينة دودسون ، وهى المدينة التى تهافت عليها الباحثون عن الذهب فى وادى يوكون . أما عن

نبات الدفلة الذى كان موضع الاختبار فقد كيف للمعيشة تحت ظروف المناخ المعتدل وتحت القطبى والقطبى على التوالى . ثم غرست السلالات الثلاث المتقدم ذكرها فى أحواض مختلفة فى لننجراد بحيث كانت المسافة بين كل نبت وآخر فى بعض الأحواض ثلاثة سنتيمترات ، وفى أحواض أخرى ثمانية عشر سنتيمتراً . فلوحظ أن سلالات القرم قد نجحت فى الأحواض ذات المسافات المتباعدة بين كل نبت وآخر بمعدل ٦٠٪ . أما فى الأحواض الكثيفة حيث كان التنافس على المعيشة أشد (ومن ثم يلعب التنافس دوره) فلم تزد نسبة النجاح عن ١٪ .

أما سلالة أركانجل فقد كانت نسبة نجاحها أكبر من نسبة نجاح سلالة لننجراد فى الأحواض الكثيفة (٧٠٪ : ١١٪) ، إلا أنه فى الأحواض قليلة الكثافة كان التفوق حليف سلالة لننجراد وإن كان ذلك بنسبة صغيرة بيد أنها ملموسة (٩٦٪ : ٨٨٪) . ومثل هذه الملاحظات على جانب كبير من الأهمية لسببين : أما السبب الأول فلأنها تثبت أن الفروق التى توجد بين جماعات من نفس النوع تؤدى إلى تفاوت فى نسب النجاح إذا تعرضت مجموعة مختلطة من هذه الجماعات لنفس الظروف . أما السبب الآخر فلأن هذه الملاحظات تثبت أيضاً أن عملية الانتخاب لا تتطلب أن تكون ظاهرة متطرفة ، بل يمكن أن تعمل وفقاً للتحولات التى يمكن إثبات صحتها بقوانين الإحصاء .

وعلى نفس النهج أجرى العالم تيموفيف — ريسوفسكى فى برلين تجارب قارن بها حيوية نوعين من أنواع ذبابة الفاكهة هما « دروسوفيلا ميلانوجاستر » و « دروسوفيلا فيونيبريس » فى درجات حرارة ١٥° ، ٢٢° ، ٢٩° مئوية . والنوع الأخير هو أصلا من الأنواع الشمالية . أما الأول فهو أصلا من الأنواع الاستوائية . وتتلخص طريقة هذا العالم فى أنه وضع ١٥٠ بويضة من كل نوع من هذين النوعين معاً فى مزرعة بداخل زجاجة محكمة القفل ، إلا أن كمية الغذاء فى هذه المزرعة لم تكن تكفى لتغذية الثلاثمائة يرقة . وفى

نهاية التجربة قارن العالم بين كمية الأفراد اليافعة من كل نوع فى المزرعة . ولما كان نوع « دروسوفيلا ميلانوجاستر » هو الأكثر حيوية فى الغالب فإن نتائج التجربة كانت توضح كنسبة مئوية لحيوية نوع د . فيونيبريس بالنسبة إلى نوع د . ميلانوجاستر أو بمعنى آخر : $\frac{\text{عدد أفراد فيونيبريس اليافعة}}{\text{عدد أفراد ميلانوجاستر اليافعة}} \times ١٠٠$

وكما ذكرنا آنفاً فإن نسبة نجاح نوع ميلانوجاستر كانت فى أغلب الأحوال أعلى من نوع فيونيبريس . ولكن وجد أنه فى درجات الحرارة المنخفضة (١٥°) تتفوق السلالات الشمالية من نوع د . فيونيبريس نسبياً عن السلالات الجنوبية لهذا النوع . وفى الواقع وجدت سلالة واحدة من السلالات الشمالية أثبتت تفوقاً بسيطاً على نوع د . ميلانوجاستر نفسه . بيد أنه فى درجات الحرارة العالية لم تزد نسبة نجاح د . فيونيبرس بحال من الأحوال على ٥٠٪ من نسبة نجاح نوع د . ميلانوجاستر . ونرى فى جدول (٢) تلخيصاً لنتائج التجربة الكاملة .

ولقد درس جولدشميدت الملاءمة للظروف الجوية فى فراشة الغجر المسماة « ليمانتريا ديسبار » . وعلى الرغم من أن ظروف النمو فى هذه الحالة كانت تحكمها عوامل الجو أكثر من عوامل التجربة، إلا أنها تسمح مع ذلك بتفهم طبيعة الدور الذى تلعبه قوى الانتخاب . فالفراشات تضع بويضاتها فى فصل الخريف . ولكن تلك البويضات تظل فى حالة سبات حتى فصل الربيع التالى . وفى هذا الفصل يبدأ التحول والنمو وظهور اليرقات حينما تبلغ درجات الحرارة اليومية معدلا معلوماً . وتبدأ اليرقات بعد ذلك فى التغذية على الأوراق الخضراء لبعض النباتات . وقد لوحظ أن مدة حضانة البويضات تكون قصيرة للسلالات الشمالية وتطول كثيراً بالنسبة لسلالات البحر المتوسط . ومن الواضح أن تاريخ حياة السلالات الشمالية يتم فى مدة أقصر نظراً لقصر مدة الصيف . وحينما تكون مدة الحضانة قصيرة فى سلالة من سلالات الجنوب فإن من المحتمل أن تفقس البويضات بعد الشتاء المعتدل ، وتظهر اليرقات قبل ظهور الأوراق الخضراء على النباتات . ومن المعلوم أن نباتات البحر المتوسط مدة

جدول (٢) الحيوية النسبية لسلالات من د. فيونيبريس من مناطق جغرافية مختلفة (عن تيموفيف ريسوفسكى)(١)

سلالات د. فيونيبريس	الحيوية ٪ بالنسبة لنوع د. ميلانوجاستر			الحيوية ٪ بالنسبة لسلالات برلين من د. فيونيبريس		
	١٥°م	٢٢°م	٢٩°م	١٥°م	٢٢°م	٢٩°م
برلين	٨١	٤٢	١٨	١٠٠	١٠٠	١٠٠
السويد	٨٨	٤٠	٢١	١٠٨,٦	٩٥,٢	١١٦,٦
النرويج	٨٠	٤١	٢١	٩٨,٧	٩٧,٦	١١٦,٦
الدانمارك	٧٩	٤٤	٢٢	٩٧,٥	١٠٤,٧	١٢٢,٢
أسكتلندة	٨٤	٤٣	٢٠	١٠٣,٧	١٠٢,٤	١١١,١
إنجلترا	٧٨	٤٢	٢١	٩٦,٣	١٠٠,٠	١١٦,٦
فرنسا	٨٠	٤٤	٢٥	٩٨,٧	١٠٤,٧	١٣٨,٨
البرتغال	٧١	٤٥	٢٨	٨٧,٦	١٠٧,١	١٥٥,٥
اسبانيا	٦٩	٤٨	٣٠	٨٥,٢	١١٤,٣	١٦٦,٨
إيطاليا	٧٨	٤٣	٢٥	٩٦,٣	١٠٢,٤	١٣٨,٨
غاليبولى	٧٥	٤٤	٢٦	٩٢,٦	١٠٤,٧	١٤٤,٤
طرابلس	٦٤	٤٧	٣١	٧٩,٠	١١١,٩	١٧٢,٢
مصر	٦٨	٤٦	٣٠	٨٣,٩	١٠٩,٥	١٦٦,٦
لنينجراد	٩٠	٤٣	٢٢	١١١,١	١٠٢,٤	١٢٢,٢
كييف	٩١	٤٤	٢٨	١١٢,٣	١٠٤,٧	١٥٥,٥
موسكو	١٠١	٤٣	٢٨	١٢٤,٧	١٠٢,٤	١٥٥,٥
ساراتوف	٩٢	٤٢	٣٠	١١٣,٦	١٠٠	١٦٦,٦
برم	٩٨	٤١	٢٠	١٢١,٠	٩٧,٦	١٤٤,٤
تومسك	٩٦	٤٢	٢٨	١١٨,٥	١٠٠,٠	١٥٥,٥
القرم	٨٧	٤٢	٢٨	١٠٧,٤	١٠٠,٠	١٥٥,٥
القوقاز (١)	٨٩	٤٣	٣١	١٠٩,٩	١٠٢,٤	١٧٢,٢
القوقاز (٢)	٨٦	٤٥	٣٢	١٠٦,٢	١٠٧,١	١٧٧,٧
التركستان	٩٠	٤٤	٣٤	١١١,١	١٠٤,٧	١٨٨,٨
سمرنجيا	٩٢	٤٦	٣٦	١١٣,٦	١٠٩,٥	٢٠٠,٠

(١) هذا الجدول منقول بإذن من دوبزانسكى من كتابه «علم الوراثة وأصل الأنواع». الطبعة الثالثة – مطبعة كولومبيا سنة ١٩٥١.

اخضرارها طويلة ، فى حين تكون مدة نمو نباتات المناطق الباردة قصيرة تبعاً لقصر فصل النمو فى تلك المناطق .

التغيرات المشاهدة فى الجماعات الطبيعية

إن المشاهدات المتقدم ذكرها لا تدع مجالا للشك فى أن الانتخاب الطبيعى يمكن بالفعل أن يحدث تغيرات فى الخصائص الأساسية للأنواع . أما أن مثل هذه التغيرات قد حدثت فى تاريخنا المعاصر فمسألة أخرى . ولحسن الحظ هناك من الدلائل ما يثبت أن تغيرات هامة قد حدثت فى بعض الأنواع خلال هذا التاريخ ، وكانت نتيجة لقوى انتخابية معروفة . فمن ذلك :

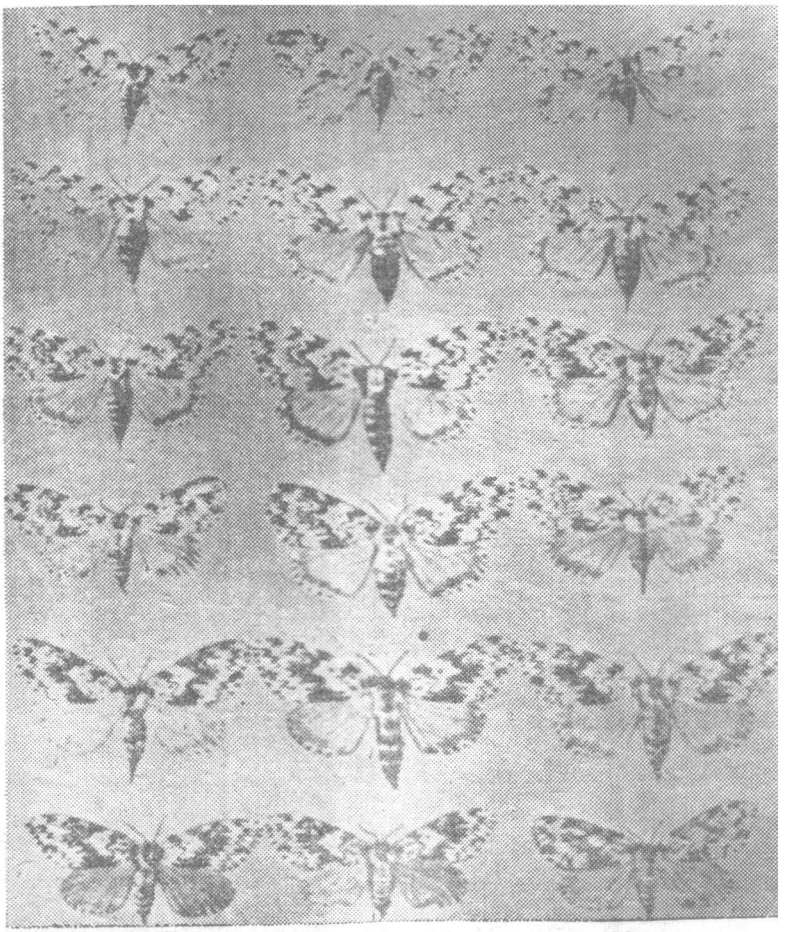
تغير اللون إلى الداكن نتيجة لانتشار الصناعة : ولعل أحسن مثال لذلك هو الظاهرة المعروفة « بتغير اللون بسبب الصناعة » الذى حدث فى أنواع مختلفة من الفراشات نتيجة للتوسع الصناعى الذى أحدثته الثورة الصناعية (فى أوروبا) . وفى تلك الأنواع القاتمة اللون لم يكن اللون الأسمر (الداكن أو القاتم) معروفاً لمئات السنين إلا فى قلة نادرة من الأفراد . ولكن فى خلال المائة عام الأخيرة ازداد عدد الفراشات الدكناء فى تلك الأنواع زيادة عظيمة الاطراد حتى أضحى اللون الفاتح مميزاً فقط للقلة النادرة منها ، كما أضحى العثور عليه أمراً يستحق التنويه . وقد وجد أن هذه الأنواع الداكنة من الفراش تتركز فى المدن الصناعية الكبرى . وقد حلل جولدشميدت هذه الظاهرة فى الفراشة المعروفة باسم الفراشة الراهبة « ليمانتريا موناركا » . ويلاحظ فى هذه الفراشة أن نمط التلون الأصلى ينتج عن خطوط متعرجة سمراء على أرضية قاتمة اللون . وما حدث إذن هو ظهور طفرتين أساسيتين مستقلتين سببتا زيادة فى سمك هذه الخطوط مع ترسيب بعض جينات اللون الأسمر بينها ، وهناك ناسل أو جين آخر يمت بصلة للجنس يحدث تقوية لهذا اللون . وهذه الأزواج الثلاثة من الناسلات أو الجينات (يتضاعف الناسل كما هو معروف فى عملية الانقسام الجنسى للخلية) تحدث تأثيرات تراكمية بعملية تباديل وتوافيق

مختلفة ، ومن ثم تؤدى إلى ظهور عدد كبير من الأفراد الملونة بدرجات مختلفة ، أو ذات ظلال مختلفة من اللون الأسمر . كما هو موضح فى شكل ٨٩ . ولما كان حساب ظهور مثل هذه الأفراد على أساس سرعة الطفرة وحدها يعطينا أرقاماً خيالية ، لذلك استنتج العلماء أن ظهور الفراشات السمراء تم عن طريق الانتخاب .

أما عن طبيعة القوة الانتخابية التى أدت إلى ظاهرة التلون الصنـــاعى فكانت موضوع خلاف . وأكثر التعليلات شيوعاً هو أن الفراشات الدكناء فى المناطق الصناعية (حيث ينتشر دخان المصانع فى الجو) لا تراها أعداؤها بسهولة ، وذلك بعكس الفراشات الفاتحة اللون أصلا . وفى بعض الحالات أحصى عدد الفراشات التى افترستها الطيور ووجد مؤيداً لهذا الرأى . ولكن العالم فورد من ناحية أخرى يعتقد أن ظاهرة التلون تأتى فى المقام الثانى بعد التغيرات الفسيولوجية مثل مقاومة التسمم بأملاح الرصاص المنتشرة فى دخان المصانع . وإن ما حدد انتشار الفراشات الداكنة فى عصر ما قبل التصنيع هو أن مثل هذه الفراشات (بحالة لونها) كانت فريسة واضحة لأعدائها ، ولم يكن ثمة قيمة لظهور عامل مقاومة التسمم بالرصاص . بيد أنه قد ثبت أن هذين العاملين هما من العوامل التى ساعدت على ظهورها البيئة الصناعية ، ومن ثم فقد انتشر التلون باللون الداكن بسرعة فى الفراشات . ومهما تكن طبيعة القوة الانتخابية فهذه حالة من الحالات المدعمة التى تثبت تحول النوع إلى درجة نوعية على الأقل وذلك فى تاريخنا المعاصر ؛ ولما كان مثل هـــذا التحول مرتبطاً بتغير معروف فى البيئة (وهو انتشار الصناعة فى هذه الحالة) فإن من المسلم به أن الانتخاب هو المسئول عن هذا التغير .

أمثلة أخرى : وثمة مثال آخر شائع هو حالة السرطان البحرى المعروف باسم « كارسينس مينس » التى وصفها ويلدون فى عام ١٨٩٩ . وتتلخص هذه الحالة فيما لوحظ من علاقة بين درجة تعكير الماء وقطر درقة هذا السرطان عقب بناء حاجز للأمواج على أحد الخلجان الإنجليزية . فقد سبب بناء هذا

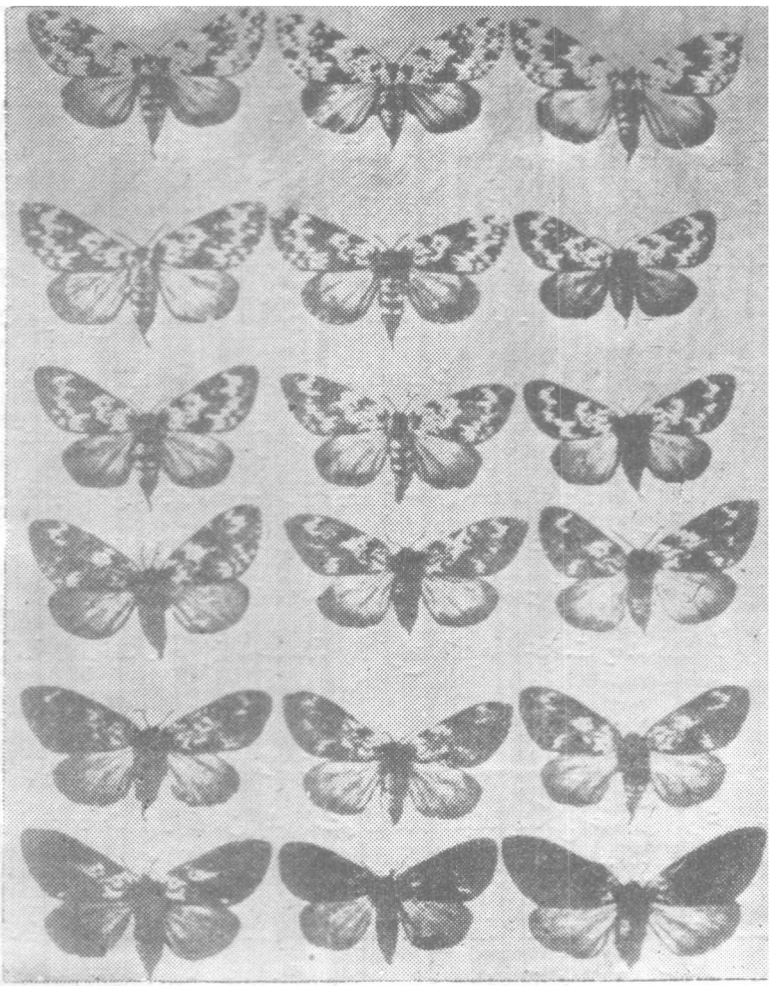
الحاجز ازدياد محتوى الغرين « الطمى » فى الماء . وعلى مدى خمس سنوات لوحظ أن معدل قطر درقة هذا السرطان فى الخليج قد تناقص . وقد جمع ويلدون عينات من هذا السرطان ذات درقة عريضة، وأخرى ذات درقة ضيقة ، ورباها فى مراب مائية بها مياه عكرة . وكانت النتيجة أن السرطانات ذات الدرقة الضيقة واصلت الحياة ، أما ذات الدرقة العريضة فقد ماتت . وقد علل ويلدون ذلك بتراكم حبيبات الطمى على خياشيم السرطانات ذات الدرقة العريضة ، كما افترض أن ما حدث فى الطبيعة يعزى لنفس السبب ،



(شكل ٨٩) : (انظر الصفحة المقابلة لشرح المصطلحات)

ومن ثم يشكل قوة انتخابية . وعلى الرغم من أن عملية تراكم الغرين « الطمى » على الخياشيم لم توضح فى التجربة فإن من الممكن تصور حدوثها .

وهناك مثل آخر يتضح من العلاقة بين نبات القمح ومرض الصدأ الذى يصيبه . فإن أهم ما يهدف إليه المهتمون بتربية النباتات هو الحصول على



(شكل ٨٩) الميلانية (التلون باللون الأسود) الصناعية فى « ليمانتريا موناكا » — يتكون كل صنف من ثلاثة أفراد ويمثل تجمع واحد لزوجين من الجينات الجسدية وزوج واحد من جينات الترابط الجنسى التى تسيطر على التلون يمثلون الأسود فى هذا النوع .

أصناف من القمح تقاوم الصدأ ذات أهمية اقتصادية . ومن البديهى أن ندرة العائل بالنسبة للطفيل المسبب للمرض هو فى حد ذاته قوة انتخابية عنيفة . إن تاريخ سلالات القمح المنبتة يتسم بالرتابة المتكررة . فعندما يظهر نوع من القمح منيع بالنسبة لمرض الصدأ فإنه يعطى غلات « محصولات » ممتازة خالية من الإصابات ، وسرعان ما تعمم زراعته . ولكن يتضح بعد سنوات قليلة أن بعض حقول هذا القمح تظهر فيها إصابات نشيطة بمرض الصدأ . وسرعان ما ينتشر هذا المرض وتصبح الحاجة ملحة مرة أخرى لاستنباط نوع من القمح أكثر مقاومة للمرض . ويتضح من هذا المثال أن أصنافاً من مرض الصدأ ملائمة للقمح الجديد تظهر بالطفرة عن طريق المصادفة ، وهذه الأصناف تنتشر بسرعة تحت ضغط انتخابى شديد يكون فى صالحها . ومثل هذا المثل كان موضوع دراسة واسعة أجراها العالم ستاكمان .

وقد سجل العالم كويل حالة هامة لعمليات الانتخاب فى الحشرات القشرية التى تتطفل على أشجار الموالح . فمن المعلوم أن الطريقة المثلى لمحاربة هذه الحشرة هى تغطية كل شجرة بخيمة وتدخينها بحمض الهيدروسيانيك . غير أنه وجد أن فى كل نوع من أنواع الحشرة الثلاثة موضع الاختبار ظهرت أصناف منها تقاوم فعل المبيد ، وسرعان ما حلت هذه محل الأصناف الأصلية التى كانت حساسة للسيانيد . ثم إن أحد هذه الأنواع المنيعة اختفت بعد ذلك لأسباب غير معروفة .

وقد لوحظت مؤخراً ظاهرة مماثلة بالنسبة للتسمم بالمبيد الحشرى المعروف باسم « د د ت » . فحين بدأ استعمال هذا المبيد بشكل عام فى أواخر عام ١٩٤٥ كانت نتائجه تبشر بأنه مبيد مثالى للحشرات المنزلية كالذباب . ولكن سرعان ما بدأت تظهر سلالات منيعة لفعل هذا المبيد . وما لبثت هـذه السلالات أن ازدادت رسوخاً ، بل حلت محل الذباب التى كانت منيعة لـ د د ت فى مبدأ الأمر ، وذلك بفعل القوة الانتخابية التى ظهرت نتيجة لاستعمال المبيد على نطاق واسع .

وقد درس العالمان براون وويلسون حالة هامة أخرى تتمثل فى نملة النار المعروفة « باسم سولينوبسيس سافيسيما » . ففى حوالى عام ١٩١٨ دخل بطريق المصادفة إلى ولاية ألاباما صنف كبير داكن من هذه الحشرة قادماً من أمريكا الجنوبية . وأخذ هذا الصنف ينتشر ببطء شديد دون أن ينجم عنه أى خطر . بيد أنه حدث فى الثلاثينيات من هذا القرن أن ظهرت فى ولاية ألاباما أيضاً سلالة أخرى صغيرة قاتمة اللون من هذه النملة يحتمل أنها هاجرت إلى تلك الولاية قادمة من أمريكا الجنوبية هى الأخرى . ولقد كانت هذه السلالة الأخيرة أشد بأساً وأكثر انتشاراً من الصنف الداكن ، حتى إنها قضت على أعشاش هذا الأخير . وعلى ذلك فهذه السلالة الأخيرة حبتها الظروف بالانتخاب ، فلا تحتل مكان النوع الداكن بسرعة وتنتشر فى مساحات أوسع ، بل إنها أضحت من الآفات الخطرة التى تهدد المناطق الجنوبية الشرقية للولايات المتحدة .

تعدد الشكل : إن الانتخاب لا يؤدى إلى الثبات ، وإنما إلى تغلب الجينات التى من شأنها العمل على تفوق الطرز الجينية . بيد أن ظاهرة تباين الازدواج فى حد ذاتها لها فائدة كبرى من حيث إنها تشكل مصدراً للتباين يسمح للنوع أن يتكيف بسرعة للتغيرات البيئية . ويلاحظ أن معظم الجماعات الطبيعية التى يتزاوج أفرادها جنسياً تتميز بظاهرة تباين الازدواج . وعندما تنجم عن هذا التباين طرز ظاهرية يختلف بعضها عن بعض بوضوح فإننا نتكلم عن ظاهرة تعدد الشكل . وأوضح حالاته هى تعدد الشكل للمماثنة (انظر ما سيلى ذكره) . كما يلاحظ أن قوى انتخابية معينة قد تؤدى إلى تعدد شكلى متوازن . وقد سبق أن قدمنا مثالا لحالات ذبابة الفاكهة المعروفة باسم « دروسوفيلا بسودوابسكيورا » . كما لاحظ العالم دوبزانسكى أن بعض التغيرات الترتيبية فى الكروموسومات تتزايد فى فصل الصيف بينما يتزايد بعضها الآخر فى الشتاء . وعلى ذلك فمثل هذه التغيرات الترتيبية لا بد أن تكون ذات صلة بالتكيفات الموسمية . وهناك حالة هامة معروفة فى الإنسان

نؤيد هذا الأمر . فمرض الأنيميا الذى تسببه الخلايا المنجلية هو مرض خبيث ينجم عن ظاهرة تماثل الازدواج بالنسبة لجينة معينة . وهذه الجينة نفسها لا تسبب مثل هذا الخطر عندما تكون فى حالة تباين الازدواج ، ومن المعلوم أنه نتيجة لضغط انتخابى شديد ، فإن مثل هذه الجينة لا بد أن تستبعد وتختفى إلا أنها مع ذلك منتشرة فى إفريقية الاستوائية . ولم يكن يعرف لذلك سبب حتى اكتشف أن الأشخاص متباينى الازدواج لديهم مناعة ضد مرض الملاريا الذى يسود هو أيضاً نفس المنطقة . وعلى ذلك يمكن القول بأن الانتخاب فى صالح تباين الازدواج بالرغم مما يعتوره من عيب شديد .

إن الحقيقة التى أشار إليها داروين من قبل عن أهمية الانتخاب فى الطبيعة كنتيجة ضرورية لظاهرة إسراف الطبيعة ، ولتباين جميع الأنواع ، قد تأيدت إلى حد كبير بملاحظات مثل تلك التى تقدم ذكرها . بيد أن بعض مظاهر الانتخاب الطبيعى لم تلق مثل هذا الترحيب حين عرضت للاختبار والتمحيص ، ومن ذلك مظهران هما : التشابه التكيفى أو التلون ثم الانتخاب الجنسى . وهذان سيكونان موضع مناقشة فيما يلى :

التشابهات التكيفية

لعل من أهم العوامل التى سببت رد فعل شىء لنظرية التطور هو تحيز علماء التطور فى القرن التاسع عشر تحيزاً ظاهراً للتشابهات التكيفية ، حتى إن كل صفة غريبة ممكنة فى الطبيعة سرعان ما وجدت من يجد لها تعليلا فى « التكيف » بالنسبة للكائن ، ومن ثم فهى موضوع للانتخاب ، ولها فائدة محققة للكائن . ووصل من مبالغة البعض أنهم وصفوا حالات افتراضية من مجرد ملاحظتهم لعينات محفوظة من الأحياء فى المتاحف لا تؤيدها المشاهدة من واقع البيئة الحية للكائن . كما افترض هؤلاء العلماء على الدوام أن ملكات الحس لدى الحيوانات الجارحة تشبه مثيلاتها عند الإنسان .

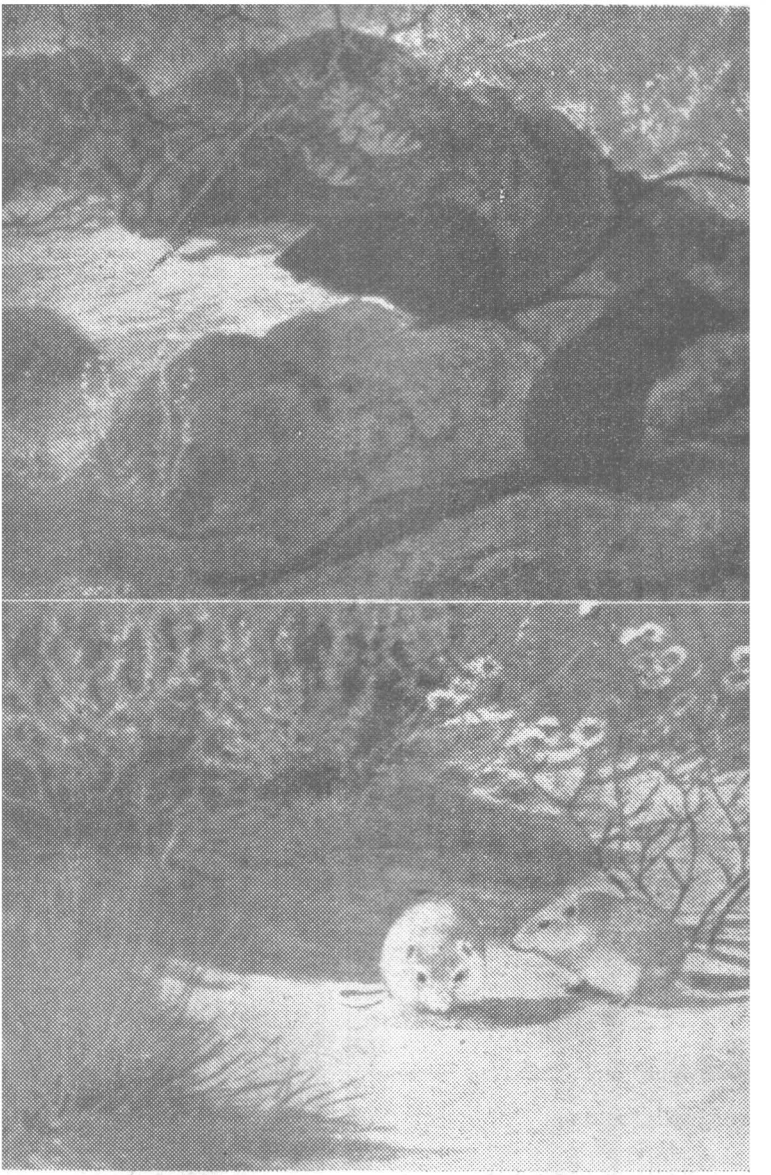
أما أهم أنواع التلون التكيفى فهو « المماثنة » أو « مضاهاة البيئة » ، بمعنى أن الحيوان يضاهى فى لونه لون الخلفية التى يعيش عليها (انظر شكل

٩٠) ، ثم التلون التحذيرى وبموجبه يكون لون حيوان من الحيوانات الخطرة أو الضارة متميزاً بالنسبة لأعدائه، ثم التقليد، وهو الذى بموجبه يشبه نوع من الحيوان نوعاً آخر ليستطيع التمويه والاستخفاء من أعدائه .

المماثلة أو الاستخفاء باللون : تعتبر هذه الظاهرة عامة جداً بالنسبة لعالم الحيوان . ويتضح نفعها ليس فقط لحماية بعض الحيوانات من الجوارح التى تفترسها ، بل هى تنفع الأخيرة أيضاً ؛ إذ تتيح لها فرصاً أكبر للحصول على صيدها قبل أن تكتشفها فرائسها أو أعداؤها . ولعل أبسط أنواع المماثلة هى المعروفة بتضاد الظلال . ومعنى ذلك أن الجانب المواجه للضوء من الحيوان كالسطح العلوى يكتسى بلون داكن ، فى حين يكتسى الجانب الآخر البعيد عن الضوء كالسطح السفلى بلون فاتح . ويتضح هذا النوع من الحماية إلى حد بعيد فى الأسماك التى تسبح فى البحار ؛ فالطيور التى تغتذى بالأسماك ترى فرائسها من الجو بلون داكن يحاكى لون الأعماق ؛ وفى نفس الوقت حين تنظر سمكة مفترسة كبيرة من أسفل إلى تلك الأسماك التى تسبح فوقها فإنها قلما تستطيع تمييزها ؛ إذ تراها ناصعة فى لون ضوء النهار . إن الحماية التى يوفرها هذا الطراز من التلون للحيوان معقولة إن لم تكن محتملة الحدوث ، ولكن لا يمكن القول بالتأكيد رغم ذلك أن هذه الظاهرة قد حدثت لتبرر قيمة انتخابية . ومن حيث إن هذه الظاهرة عامة الشمول فالأوفق إرجاعها إلى عامل طبيعى بحت ؛ وهو أن ظهور اللون يتطلب فى الغالب التعرض للضوء بدرجة أكبر . وكثيراً ما نرى ظهور الحيوانات أو سطوحها العليا المعرضة للضوء تكتسى بألوان داكنة، بينما بطونها فاتحة اللون . ولما كانت بعض الأسماك تعوم فى أغلب الأوقات وبطونها إلى أعلى فإن تلك البطون تكتسى باللون القاتم على غير المألوف ، وتكون ظهورها فاتحة اللون .

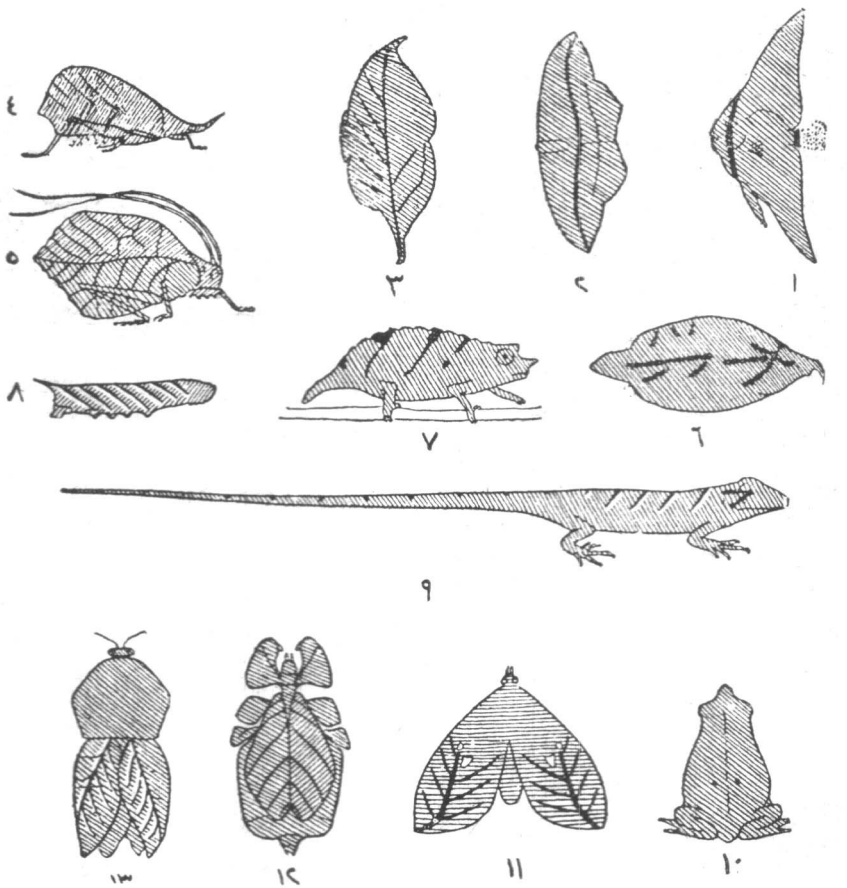
وهذا الطراز من التلون قد أمكن عكسه أيضاً بتجارب عملية عرضت فيها بعض الأسماك فى أحواض التربية لضوء ينبعث من أسفل .

وبينما تشرح هذه الحقائق طرق تكون الظلال المتضادة فإنها فى نفس



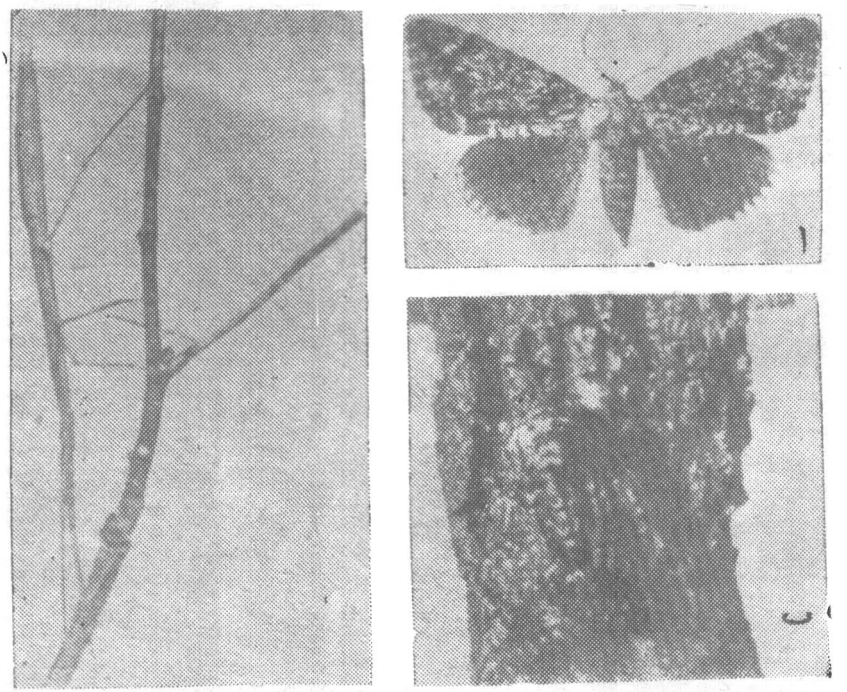
(شكل ٩٠) اكتساب لون البيئة فى حيوان « فأر الجيب » فى منطقتين متجاورتين ويلاحظ أن النوع المسمى « بيروجناثوس انترميديوس آتر » يعيش فوق صخور اللافا السوداء بينما نوع ب . جيبس يعيش على الرمال الجبسية البيضاء .
(والرسمان من عمل آلات بروك من كتاب بنسون عام ١٩٣٣ بإذن من مطبعة كاليفورنيا)

الوقت لا تنفى قيمتها الوقائية للحيوان . وللتأكد من أن تلك الآلية التى تعزى لضوء الشمس فى تلون الحيوان ليست هى كل القصة نجد أن أسماك المياه الضحلة غالباً ما تكون أجسامها شفافة ، أما الأسماك التى تقطن المياه العميقة فتكون ألوانها قاتمة . وكلتا الصفتين — رغم مخالفتهما لنظام تدرج الظلال —



(شكل ٩١) مشابهة الحيوانات لأوراق الأشجار : ١ – بلاتكس فسبرتليو ٢ – تيماندرا أماتا ٣ – كاليما بارالكتا ٤ – سستلارا فليزى ٥ – سيكلوبترا ٦ – مرنوسيرس بوليكانثس ٧ – رامفوليون بولنجيرى ٨ – سمير نثس اسلاتس ٩ – بوليكرس مارموراتس ١٠ – بوفو تيفوينوس ١١ – مينودس أرناتا ١٢ – فيليوم كروريفوليوم ١٣ – كيرادودس رمبويدا . يلاحظ أن الأشكال من ٥ وكذا ٨ ، ١١ ، ١٢ ، ١٣ تنتمى للحشرات أما الشكلين ١ ، ٦ فتنتمى للأسماك بينما شكل ١٠ من البرمائيات وشكلى ٧ ، ٩ من الزواحف .

لها فائدة واضحة فى حماية الحيوان بالنسبة للبيئة التى يعيش فيها كل نوع . بيد أن هناك حالات أخرى كثيرة للمماثلة البيئية لا يمكن شرحها وفقاً لما تقدم ذكره . فهناك على سبيل المثال الأرنب القطبى ، وابن عرس الشمالى ، وطائر الطرمجان ، وكلها تبدل فراءها أو ريشها الأبيض فى الخريف وترتدى حلة بنية فى الربيع . وليس من السهل فى هذه الحالات شرح الفائدة الوقائية التى تعود على الحيوان من جراء هذا التلون . وإلى جانب ذلك هناك حالات عديدة تتمثل فى الحشرات التى تحاكى أوراق النبات أو سوقها (شكل ٩١) ، وتلك الحشرات لا يمكن تمييزها من أجزاء النبات التى توجد عليها ما دامت هى ساكنة لا تتحرك . كما أن كثيراً من الفراشات تحاكى وهى ساكنة لحاء الأشجار التى تتواجد عليها (شكل ٩٢) فى أغلب الأحوال . وفى حالات معينة سرعان ما يكتسب الحيوان شكل البيئة التى يوجد عليها . ومن أمثلة



(شكل ٩٢) التشابهات الوقائية فى الحشرات : إلى اليسار حشرة صولجانية وإلى اليمين فراشة من نوع «كاتوكالا» مفرودة الجناحين فى (ا) ثم أثناء الراحة على لحاء شجرة فى (ب) .

ذلك سرطانات البحر المتخفية ، ومن أنواعها الحية النوع المعروف باسم « لوكسورينكس كريسباتس » . وتبدو هذه الكائنات كما لو كانت « تزرع » فوق أجسامها أنواعاً مختلفة من الطحالب والهيدرات والإسفنج وأنواعاً غيرها من الكائنات المثبتة الأخرى التى تعيش معها فى نفس البيئة . ولو فرضنا أن مثل هذه السرطانات نقلت من مكانها إلى مكان آخر فإنها تسعى فى بيئتها الجديدة للوصول إلى بقعة بنفس أنواع الكائنات التى تحملها فوق ظهورها . وإذا تعذر عليها العثور على مثل هذه البقعة فانها لا تتورع عن نزع ما قد يكون نامياً فوق درقاتها ووضع أنواع غيرها من النباتات والحيوانات التى تتميز بها البيئة الجديدة . ولا ريب فى أن إنكار القيمة الوقائية لمثل هـذه الغريزة المعقدة سوف لا يؤدى إلا إلى المزيد من الفروض المتخبطة غير المؤكدة أو البعد بنا عن النظرية السليمة التى تشرح الحقائق بالمشاهدة .

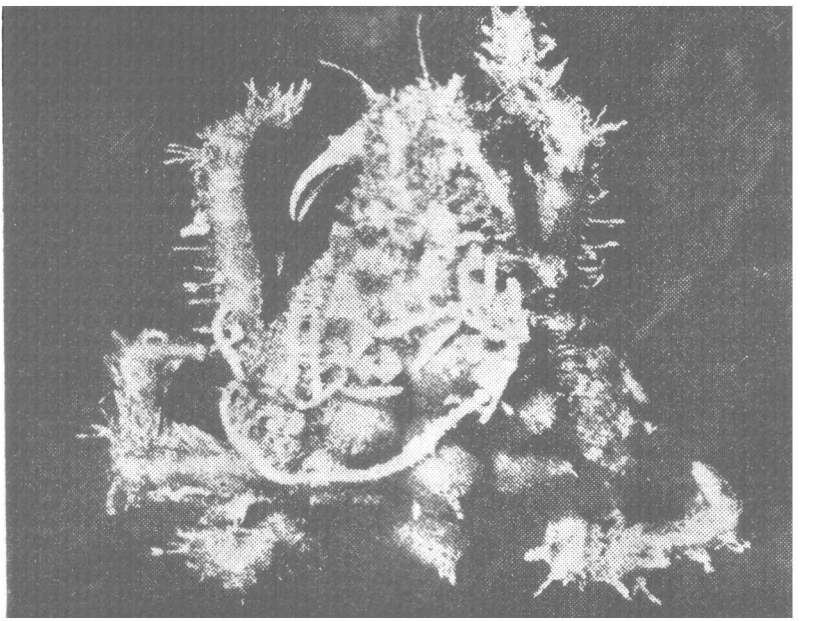
التلون التحذيرى : وهذا النوع من التلون ينتشر كذلك على نطاق واسع فى عالم الحيوان ، والهدف منه مناقض للهدف من المماثنة . فبينما يهدف طراز التلون فى المماثنة إلى إخفاء الحيوان ، إذ بنا نجد أن التلون التحذيرى يظهره ويعلن عنه . وقد عبر العالم كوت[1] عن ذلك بقوله : « إن عضة تلك الحيوانات أسوأ من نباحها » . إن مثل هذه الحيوانات قد زودتها الطبيعة فى العادة بأسلحة دفاعية خطيرة ، أو هى قد تستطيع أن تبعث بروائح كريهة ، أو قد يكون مذاقها غير مستساغ . والهدف من كل هذا أن تعلم تلك الحيوانات أعداءها درساً لا تنساه بعد تجربتها السيئة الأولى معها ، حتى إذا ما تعرف عليها عدوها بعد ذلك من لونها التحذيرى أمكنه تجنب الاشتباك معها . إن الفعل المؤكد لهذه الطريقة يعرفه أبناء الفلاحين الذين تشتبك كلابهم مرة مع حيوان مثل الظربان الأمريكى أو المدلدل فى معركة قلما تتكرر ثانية .

والأمثلة على التلون التحذيرى عديدة . فالظربان الأمريكى ، والمدلدل

---

(١) كوت : « التلون التكيفى فى الحيوانات » – الناشر ميثوين وشركاه . لندن ١٩٤٠

السابق ذكره ، من الأمثلة الحية بين الثدييات . كما يلاحظ أن كثيراً من الثعابين السامة تكون ألوانها زاهية . ومن المرجح أن يعلل ذلك وفقاً للتلون التحذيرى . وتغلب على الحيوانات البرمائية صفة التلون بلون البيئة

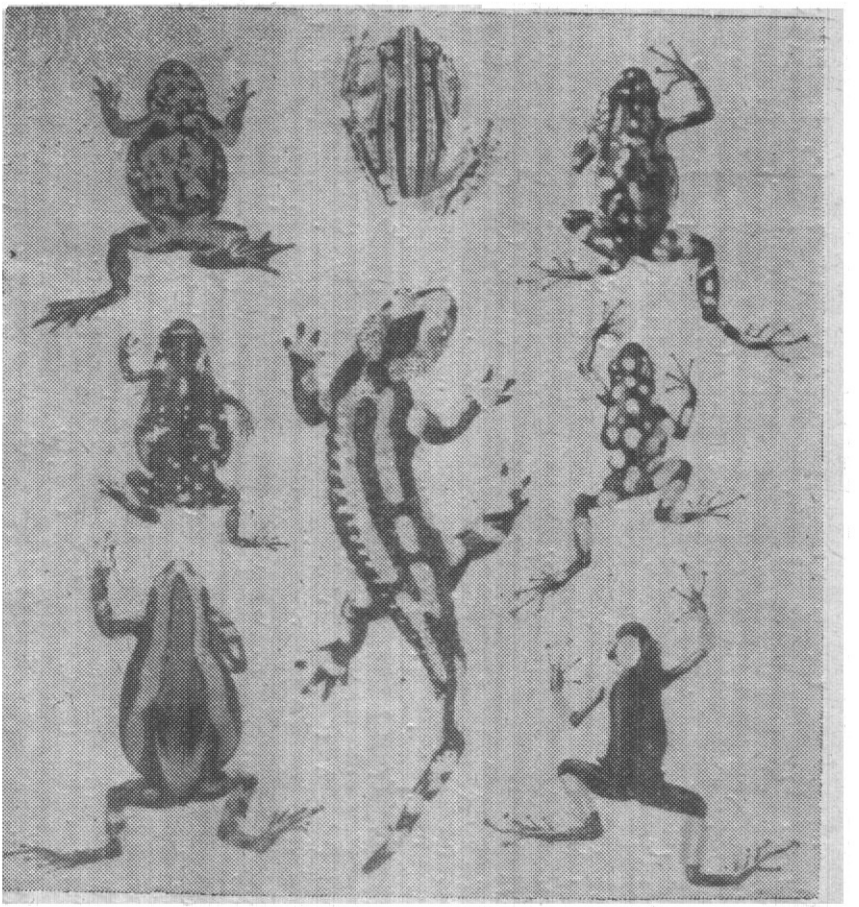


(شكل ٩٣) سرطان مقنع « لوخورينكس كريسباتوس » .

للاستخفاء ، وإن كان بعضها يتميز بألوان زاهية تعزى هى الأخرى للتلون التحذيرى . ومن أمثلة هذه الأخيرة الحيوان المعروف باسم « تريتوروس توروسوس » أو « كلب الماء الغربى » ، وهذه الحيوانات تتميز بوجود غدد جلدية سامة .

وقد عرف عن أغلب الحشرات زاهية الألوان أن لها طعماً كريهاً ، ومن أمثلة ذلك بعض الفراشات . وهناك حشرات أخرى تتميز بوجود لادغة كالنحل أو هى تستطيع أن تخرج سوائل كريهة الرائحة مثل بعض أنواع الخنـــافس .

المحاكاة : وأخيراً فثمة نوع من التشابهات التكيفية ثار حوله جـــدل كبير ، وهو ما يطلق عليه اسم « المحاكاة » . ويتلخص الموقف الأساسى هنا فى عملية تشابه لونى يبدو فيها نمط لونى معين (أو أنماط قريبة جداً بعضها



(شكل ٩٤) التلون التحذيرى فى البرمائيات ، وتظهر منها الألوان الطبيعية كخلط عجيب من الأسود والأحمر والأصفر والبرتقالى والأبيض . والحيوانات المذكورة مرتبة من أعلى إلى أسفل فى صفوف كما تبدو من اليســـار هى :

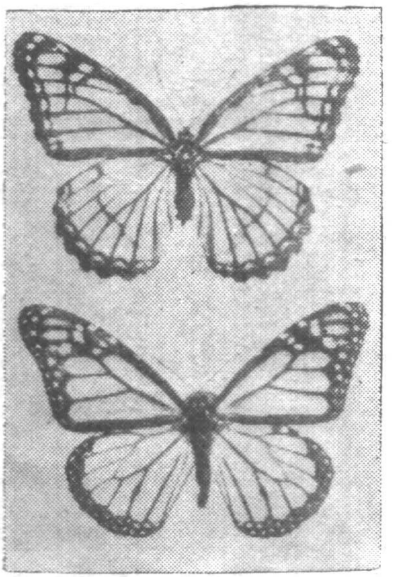
بومبيناتور اجنيوس	هيپراوليوس مارموزاتوس	دندروباتس تنكتوريوس
اتلوبس ستلزنيرى	سلامندرا ماكيولوزا	دندروباتس تنكتوريوس
فرينوميروس بيفاسياتس		دندروباتس تنكتوريوس

من بعض) يكون مميزاً لنوعين أو أكثر من أنواع الحيوان . وفى الوصف الأصلى لهذه الظاهرة افترض العالم بيتس أن أحد النوعين — وهو الأصل — يتميز بلون زاه ذى خطوط مميزة ، فى حين أن الآخر — وهو المقلد ، ويكون فى الغالب فريسة مرغوبة للنوع الأول ، فيتخذ لنفسه حماية عن طريق محاكاة لون الأصل فيسهل بذلك زوغانه . وتعرف هذه الحالة باسم « المحاكاة البيتسية » نسبة إلى مكتشفها . ولقد وصف العالم موللر فيما بعد ما عرف بأنه حالة خاصة من المحاكاة اللونية توفر الحماية لكل من الأصل ومقلده بسبب أن كلا منهما له أعداء مشتركة . ويسمى هذا النوع من المحاكاة — الذى يتخذ فيه نوعان أو أكثر من الأحياء نفس طراز اللون التحذيرى لتنبيه عدد مشترك « بالمحاكاة المولبرية » نسبة إلى العالم موللر . وقد أضحى هذا النوع الأخير اليوم أكثر انتشاراً من المحاكاة البيتسية ، ويهدف إلى توفير الحماية المشتركة لنوعين أو أكثر .

والمحاكاة اللونية واسعة الانتشار فى عالم الحيوان كله ، بيد أن أكثر أمثلتها شيوعاً هى المعروفة فى رتبة حرشفية الأجنحة (الفراشات) . ومن الأمثلة المشهورة فى الولايات المتحدة النوعان المعروفان باسم « الملك » و « الوالى » وهما نوعان من الفراشات يكون فيهما « الملك » بمثابة الأصل و « الوالى » بمثابة المقلد (شكل ٩٥) .

ومن الأدلة على أن المحاكاة تلعب دوراً مماثلا لدى الطيور أيضاً تلك التجربة التى أجراها سوينرتون وتتلخص فى أن طيور السويد الإفريقية ، ومنها نوعا : « ديكرورس آفر » و « د. لودفيجى » تتسم باللون الأسود الذى يغطى كل جسمها . وهذه الطيور غير مستساغة الطعم فى نفس الوقت . بيد أن هناك طيوراً أخرى قريبة الشبه بها جداً مثل خاطف الذباب المعروف باسم « براديورنيس آتر » والصداح شبيه الكوكو المعروف باسم « كامبيفاجا نيجرا » ولكنها فى نفس الوقت لها طعم مستساغ . أما طائر سن المنجل المعروف باسم « باروس نيجر » فهو يشبه الطيور سالفة الذكر من الجانب البطنى

فقط ، فى حين يتميز ظهره بخطوط بيضاء ظاهرة . وتتلخص تجربة سوينتر ون فى أنه وضع نماذج من هذه الطيور كلها مع قطة بحيث كانت بطونها مقلوبة إلى أعلى فأعرضت القطة عن أكل أى منها ، ولكن حين اتخذت هذه الطيور وضعها المعتاد بحيث ظهرت بطونها للقطة سرعان ما انتقت القطة طائر سن المنجل والتهمته دون سواه من الأنواع الأخرى .



(شكل ٩٥)
محاكاة « فراشة الحاكم » المعروفة باسم داناوس بلكسيبوس (السفلى) ونائبه المعروف باسم « باسيلارخوس أرخيبوس » (العلوى)
(عن ستورر واوسينجر « الحيوان العام » طبعة ثالثة — ماكجروهيل وشركاه ١٩٥٧)

رد الفعل المضاد للتلون الوقائى : فى العصر الرومانطيقى للتطور كان كل طراز من طرز التلون فى الحيوان يرد لسبب أو آخر ، فاللون الباهت للتخفى ، وكل لون زاه هو لون تحذيرى . كما كان كل تشابه فى اللون بين زوج من الأنواع هو محاكاة . وكان من شأن هذا الغلو فى الحكم الوقوع فى أخطاء كثيرة والاعتقاد فى فروض غير مدعمة بالأدلة الكافية . وفى السنين التى أعقبت هذه الفترة أنكر العلماء كلية أية قيمة انتخابية للون ، بل ونظروا إلى هذه المسألة كظاهرة من الظواهر المشكوك فيها كثيراً فى نظرية التطور . ولرد الفعل العنيف هذا أسس ثلاثة ، فضلا عن العامل النفسانى بالطبع .

أما الأول فاعتبار حاسة البصر عند الجوارح مختلفة عنها عند الإنسان . ومن شأن هذا أن يجعل حكم الإنسان غير صحيح (ويتوقف هذا الاختلاف مثلا على مدى الاستجابة للأشعة فوق البنفسجية) . أما الأمر الثانى فيتعلق بموضوع المذاق غير المستساغ للحشرات التى يضرب بها المثل فى المحاكاة اللونية . فمثل هذا الأمر لم يثبت بشكل قاطع ، كما أن كثيرين من علماء البيواوجيا يعتقدون فى صحته . أما الأمر الثالث فيتعلق بموضوع التلون التكيفى وما قام به العالم ماكاتى من نشر بحث مبنى على اختيار محتوى المعدى لنحو ٨٠٠٠٠ طير من الطيور . وفيه وجد أن كل الحشرات ذات اللون الوقائى وذات اللون غير الوقائى تقع فريسة لطيور أمريكا الشمالية بنسبة الأعداد التى توجد فيها جماعات من كل نوع . ونظراً لكبر عدد الطيور التى فحصت فإن هذه الدراسة كان لها أثر كبير فى الإقلال من أهمية موضوع التلون التكيفى . وكان هذا مما حدا بالعالم شل على سبيل المثال أن يقرر فى عام ١٩٣٦ أنه « إن أمكن لنظرية الانتخاب الطبيعى أن تظهر بدون . . . الألوان التحذيرية والمحاكاة وألوان الإشارة لكان رد الفعل الذى يمكن أن تقابل به فى نهاية القرن الماضى أحسن بكثير ... » .

التغلب على الصعاب : ومضى الوقت أمكن تجميع الأدلة الكافية للرد على الاعتراضات التى أثيرت حول نظرية التلون التكيفى . وأول هذه الاعتراضات كما ذكرنا آنفاً هو موضوع اعتماد الحيوانات الجارحة على تأثر حاسة البصر بالأشعة فوق البنفسجية أو تحت الحمراء ، وعلى ذلك فإن رؤيتها للألوان كما يراها الإنسان قد تختلف اختلافاً بيناً . ولكن هذا الاعتراض قد بحث بتفصيل كبير بوساطة نوعين من التجارب ، الأول منهما باختبار حاسة البصر عند الجوارح بالنسبة لألوان الطيف المختلفة ، والثانى بتصوير الحيوانات التى يظن أنها تتخفى بالتلون ، وذلك بالأشعة فوق البنفسجية وتحت الحمراء إلى جانب الضوء العادى . وقد أظهرت النتائج أن أى لون من ألوان الطيف قد يستعمله نوع أو آخر من الجوارح . كما أن بعض الحيوانات التى يظن أن لها ألواناً واقية بالنسبة للعين البشرية هى فى الواقع ليست كذلك

عندما أخذت لها صور بلون الضوء الذى تكون أعداؤها حساسة له فى العادة . ثم إن حيوانات كثيرة تشذ عن هذه القاعدة . على أنه من الممكن جداً أن الكثير من الكائنات التى لا يشك فى كونها تتلون بألوان واقية إنما تظهر كذلك إذا صورت بضوء ذى موجة مناسبة الطول . وهذه التجربة فى حد ذاتها هى سلاح ذو حدين .

أما الاعتراض الثانى فقد كان مبنياً على عدم كفاية الأدلة التى تؤيد الاعتقاد بأن الحيوانات ذات التلون التحذيرى ، وبخاصة الحشرات ، هى غير مستساغة الطعم بالنسبة للحيوانات التى تغتذى بها . ولو أنه قد ثبت بالفعل فى حالات خاصة كثيرة أن الحيوانات المشار إليها هى غير مستساغة بالفعل ولو لأعدائها الطبيعيين على الأقل . فلو أجرينا على سبيل المثال تجربة وضعنا فيها عدداً من الحشرات المختلفة التى قتلت حديثاً على حافة غابة طبيعية اوجدنا أن الطيور تحط عليها لتأكل منها . وأكثرما تأكل هذه الطيور تلك الأنواع من الحشرات التى تماثل ألوانها لون البيئة ، كما لوحظ أن تلك الطيور لا تقبل على أكل الحشرات ذات الألوان الزاهية إلا بقدر يسير جداً . وقد أجرى العالم براور مؤخراً تجارب أثبت فيها أن بعض أنواع الفراشات طعمها غير مستساغ لأنواع معينة من الطيور . وفى هذه التجارب درب براور هذه الطيور تدريباً « شرطياً » على الاغتذاء على دمى تشبه الفراشات آنفة الذكر . وحين قدمت لهذه الطيور الفراشات الأصلية وشبيهاتها رفضتها . أما الطيور التى لم تدرب مثل هذا التدريب فقد تناولت الفراشات المقلدة حين قدمت لها بسهولة . وكذلك فقد لوحظ أن الحيوان الرخوى الزاهى اللون المعروف باسم « اسكانيوس ممبرانيسيوس » يفرز حامض الكبريتيك المخفف . وأغلب الأسماك تحجم عن أكل هذا الحيوان المحارى ، بل وعن أكل الأنواع الأخرى الصالحة للأكل فى العادة إذا ما تلوثت هذه الأنواع بذلك الحمض المخفف . وقد لوحظ أنه حين قدمت يرقات الفراشة المعروفة باسم « ابراكساس جروسولاريانا » للسحالى والضفدع فإن الأخيرة تناولتها على الفور ثم لفظتها .

بسرعة ، ولم تقربها فيما بعد . وقد لوحظ أن الطيور عقب إلقاء هذه الفراشات أخذت تحرك أفواهها وتلوى ألسنتها كما لو كانت تريد التخلص من مذاق سام . وفى تجارب مماثلة وضح أن بعض الأنواع المقلدة — فى حالات خاصة على الأقل — تحظى بالحماية التى تتوافر للأصل .

وهناك أخيراً الاعتراض الهام الذى يقوم أساساً على دراسات « ماكاتى » ويقول بأن الحيوانات الجارحة تقدم على افتراس الأفراد المحمية وغير المحمية فى أعداد تتناسب مع حجم جماعاتها ؛ وبذلك فليس هناك ما يثبت وجود قيمة وقائية . وقد تعرضت الدراسة التى قام بها ماكاتى لنقد شديد نتيجة للطريقة المضللة التى قدم بها بياناته . فهو لم يسجل العدد الفعلى للحشرات المحمية وغير المحمية التى افترستها الطيور ، وإنما عمد إلى تسجيل عدد المعدات التى عثر فيها على كل طراز من هذين الطرازين من الحشرات . وبذلك فإنه إذا عثر على ١٠٠٠ عينة من نوع خاص من الحشرات فى ٨٠ معدة ، ثم عثر على ١٠٠ عينة من نوع آخر من الحشرات فى ٨٠ معدة أيضاً فإن العدد الذى يخرج به يكون متساوياً فى الحالتين . هذا بالإضافة إلى أنه لم يميز بين الأنواع المختلفة من الطيور . ونحن لا نستطيع أن نفترض أن أى حيوان يمكن أن يكون محمياً حماية تامة من كل أعدائه المحتملين . على أنه إذا كان الحيوان محمياً ولو بقدر من بعض أعدائه المحتملين فإن هذه الحماية لا بد أن تهيىء له فرصة أفضل للبقاء فى مجتمع حيوانى يسوده تنافس شديد .

وهناك أدلة إيجابية تثبت أن الحيوانات الجارحة لاتفترس من الحيوانات المحمية بقدر ما تفترس من الأنواع غير المحمية . وقد أوردنا بعض الأمثلة على ذلك فى حديثنا عن الحيوانات ذات الألوان التحذيرية . ويجب أن نعود فنقول إنه ليس من الضرورى أن تكون الحماية مطلقة . فالدلدل مثلا لا يقع فريسة للغالبية العظمى من اللواحم ، بيد أن السماك (مارتس) ينجح فى افتراس الدلادل ، وذلك بقلبها على ظهورها ، ثم تمزيق سطحها البطنى الذى يفتقر إلى الحماية . وليس هناك من يستطيع الادعاء بأن الحماية التى تتمتع بها الدلادل

ليست فعالة ، نظراً لأنها تقع فى براثن نوع واحد من أنواع اللواحم . فمن الواضح أنه لولا تلك الحماية لكثرت عدد اللواحم التى تتمكن من افتراس الدلادل .

وهناك أدلة تجريبية متوافرة تؤيد الملاحظات المذكورة آنفاً . ومن أفضل التجارب التى تصور هذا الأمر تلك التى أجراها « سمنر » على افتراس البطاريق لسمكة البعوض (جامبوزيا) . فلون هذه الأسماك يتغير ببطء ليلائم « الخلفية » . وإذا وضعت مجموعة من أسماك البعوض فى حوض أسود ، ومجموعة أخرى فى حوض ناصل فإن كلا من المجموعتين سيصبح لونها ملائماً للون « الخلفية » الخاصة بها . فإذا حدث بعد ذلك أن نقلت أسماك من إحدى المجموعتين إلى المجموعة الأخرى فإن لونها سوف يكون مغايراً للون الخلفية حتى تكيف نفسها لها من جديد . وقد عمد سمنر إلى تعريض مجموعات مختلطة من الأسماك المكيفة وغير المكيفة للافتراس بواسطة البطاريق . وقد كانت البطاريق تقدم دائماً على افتراس كلا الطرازين ، على أن الأسماك غير المكيفة كانت تفترس بنسب أعلى جداً من تلك التى كانت تفترس بها الأسماك المكيفة (جدول ٣) . وقد كانت الفروق بين أعداد الأسماك المفترسة فى كل من الحوضين ذات مغزى إحصائى عظيم ، وهى بذلك تؤيد القيمة الوقائية لتغيرات اللون فى الحيوان .

(جدول ٣) افتراس البطاريق لأسماك البعوض المكيفة وغير المكيفة(١)

التفرقة	الخسائر		عدد الأفراد الباقية		المجموع
اللـــون	عدد الأسماك المفترسة				
أسماك مكيفة « بيضاء » فى حوض باهت	١٠٣	(٣٦ ٪)	١٨٣	(٦٤ ٪)	٢٨٦
أسماك مكيفة « سوداء » فى حوض أسود	٧٣	(٣١ ٪)	١٦٢	(٦٩ ٪)	٢٣٥
المجموع	١٧٦	(٣٤ ٪)	٣٤٥	(٦٦ ٪)	٥٢١
أسماك غير مكيفة « سوداء » فى حوض باهت	١٦٥	(٥٨ ٪)	١٢١	(٤٢ ٪)	٢٨٦
أسماك غير مكيفة « بيضاء » فى حوض أسود	٢٠١	(٨٦ ٪)	٣٤	(١٤ ٪)	٢٣٥
المجموع	٣٦٦	(٧٠ ٪)	١٥٥	(٣٠ ٪)	٥٢١

(١) نقلا عن كتاب كوت (التلون التكيفى فى الحيوانات) – مثوين وشركاه ليمتد – لندن ١٩٤٠ .

وعمد « دايس » إلى تعريض سلالات متباينة اللون من الفأر أبيض القدم (بيروميسكس) للافتراس بواسطة البوم . فعندما كان يعرض عدة سلالات لونية للافتراس على خلفية تلائم لون واحدة منها ، كانت تلك السلالة تفترس بنسبة أقل من تلك التى تفترس بها السلالات الأخرى .

وقد قام « كوت » بتلخيص المقالات العلمية والبحوث الضخمة العدد التى تعالج كل حالات وصور التلون التكيفى ، كما قام بدراسة تلك المقالات دراسة ممحصة دقيقة . وقد استنتج من دراساته أنه بالرغم مما أصاب المبادئ المتضمنة من أضرار نتيجة للنزعة التى سادت خلال الفترة الرومانسية نحو عدم الحرص فى تصديق المعلومات وتمييز غثها من ثمينها ، فإن هذه الظواهر حقائق لا مراء فيها . وهو يدعم رأيه هذا بإيراد عدد كبير من الأمثلة التى تبدو فيها جميعاً دقة التفكير وإحكامه ، على أن كثيراً منها يمكن أن يفسر على أساس المصادفة البحتة . بيد أن كوت يعتقد أن الأثر يكون تراكمياً ، وأن هذه الدلائل مجتمعة تثبت أن التلون التكيفى هو إحدى النتائج الرئيسية للانتخاب الطبيعى . ومن العسير جداً أن نقرأ كتاب كوت دون أن ننحاز إلى وجهة نظره .

الانتخاب الجنسى

كان الانتخاب الجنسى سمة ثابتة من سمات نظرية داروين . وقد كان النجاح الذى لاقته فكرة الانتخاب الجنسى أقل حتى من ذلك الذى أصابته فكرة التشابهات التكيفية . كان داروين يعتقد أن النظرية العامة للانتخاب الطبيعى لا يمكنها أن تفسر الاختلافات اللونية التى يختص بها الجنسان ولا طرز الزينة الأخرى التى تميز بينهما . ولهذا عمد داروين إلى اقتراح نظرية الانتخاب الجنسى لمحاولة تفسير تلك الاختلافات . وتتلخص هذه النظرية فى أن الأنثى تقوم بانتخاب قرينها ، ولهذا فإن أى ذكر ذى جاذبية خاصة له فرص أفضل فى الحصول على زوجة وفى إنسال ذرية . ويؤدى هذا إلى أن تظهر فى الذكور ألوان زاهية أو أمشاط معقدة أو خطاطيف زخرفية مزينة أو أية صفة جنسية

ثانوية يمكن أن يكون لها أثر فى جذب الأنثى إليه . ويضمن داروين هذه المجموعة من التراكيب أيضاً المناطيح والأنياب والمهاميز . بالرغم من أن هذه يمكن تفسير وجودها أيضاً على أساس النظرية العامة للانتخاب الطبيعى .

وتستلزم فكرة الانتخاب الجنسى أموراً ثلاثة . هى أن تكون الذكور أكثر عدداً من الإناث ، أو أن يكون تعدد الزوجات هو القاعدة العامة ، وأن تقوم الإناث باختيار الأزواج ، وأن تمتاز الذكور بجاذبية تجذب الإناث إليها . وقد أمكن الحصول على بعض الأدلة الإيجابية التى تؤيد هذه النظرية . ولكنها كانت قليلة متناثرة . ويبدو بشكل عام أن عدد الذكور والإناث يكون عادة متساوياً . وهناك بعض من الأمثلة البارزة للمجتمعات الحيوانية التى يسودها تعدد الزوجات . ومن أفضل تلك الأمثلة جماعات فقمة الفراء التى تتكاثر على جزر «بريبيلوف» القريبة من ألاسكا . وتصل الذكور إلى مناطق التزاوج قبل الإناث . وهى سرعان ما تصطرع صراعاً مميتاً ينتهى بمقتل معظم الذكور أو بطردها من ساحات التزاوج . وعندما تصل الإناث يستحوذ كل ذكر من الذكور المنتصرة الباقية على « حريم » ضخم . ومن الحقائق الأخرى التى تفسر على أساس مساندة هذه النظرية أيضاً . تلك الحالات التى تتضمن نمطاً من السلوك الجنسى معاكساً للسلوك الجنسى العادى . فالفلاروبات مثلا (وهى من أنواع عصافير كلب الماء) تتميز بأن إناثها زاهية الريش . أما ذكورها فلون ريشها مغبر ، على أن الأنثى هى التى تقوم بالغزل فى هذه الحالة ، فى حين يتكفل الذكر ببناء العش وحضانة البيض .

وهناك كثير من الشك حول مدى أثر الزينة على الاختيار الفعلى للأزواج . وللذكور الفقام المشار إليها آنفاً أنياب قوية . بيد أنه لا يبدو أن الإناث تقوم باختيار الأزواج . وإنما هى تخضع للذكر الذى تصادفه عند وصولها إلى أرض التزاوج . ويبدو أن الصفات الجنسية الثانوية تعمل أحياناً على إثارة النشاط الجنسى دون أن يكون لها أثر فعال فى اختيار الأزواج . ففى ذباب « الدروسوفيلا » مثلا يكون التزاوج مسبوقاً بسلوك غزل يشمل حركات

بالجناحين يأتيها الذكر . وتستطيع الذكور العاطلة من الأجنحة أن تتزاوج من إناث طبيعية ، ولكن الأمر يتطلب فى هذه الحالة فترة أطول جداً . وقد أثبت « ستورتفانت » أنه إذا وضع زوج من الذباب الطبيعى فى زجاجة ووضع معهما ذكر عاطل من الجناحين ، فإن الأنثى تتزاوج بعد انقضاء الفترة الزمنية العادية ، على أن استعدادها للتزاوج مع الذكر عديم الأجنحة يكون معادلا لاستعدادها للتزاوج مع الذكر الطبيعى . ومن الواضح فى هذه الحالة أن الغزل الذى أداه الذكر الطبيعى قد أسرع من قابلية الأنثى دون أن يؤثر فى اختيارها للذكر الذى تتزاوج معه .

ويمكن القول أخيراً بأن معظم المحاولات التى جرت لتحديد العوامل الخاصة باختيار الأزواج لم تكن نتائجها حاسمة . ولعل سلوك الغزل بشكل عام أوثق صلة بالإثارة الجنسية منه باختيار الأزواج . ومن المحتمل أيضاً أن عامل القرب له أثر فى اختيار الأزواج يفوق أياً من العوامل الأخرى بالنسبة لمعظم الحيوانات . فبالنسبة لمشكلة الانتخاب الجنسى إذن — كما هى قائمة اليوم — فلا يوجد سوى قليل من البيولوجيين الذين ينادون بأن الانتخاب الجنسى لا يلعب دوراً فى التطور ، على أن قلة قليلة منهم أيضاً هى التى تقدم على إسناد دور هام للانتخاب الجنسى فى عملية التطور .

الانتخاب والصفات غير التكيفية

من الاعتراضات التى كثيراً ما تقوم ضد نظرية الانتخاب الطبيعى أنها لا تستطيع أن تفسر الحالات العديدة التى لا تكون فيها للاختلافات بين الكائنات القريبة الصلة أية قيمة تكيفية واضحة . وهناك طرق عديدة يمكن بواسطتها التوفيق بين مثل تلك الحالات وبين النظرية . ويجب علينا بادئ ذى بدء أن نشير إلى أنه من الصعب جداً فى أية حالة معينة إثبات أن الصفة المعينة ليست لها قيمة انتخابية . فقد كان المعتقد مثلا حتى عهد قريب أن الغدد الصم فى الفقاريات ليست لها وظيفة تؤديها ، ولم يتم إثبات وظائفها المتعددة حتى أستحدثت الطرق المناسبة لذلك . وهذا الشىء نفسه محتمل أيضاً بالنسبة

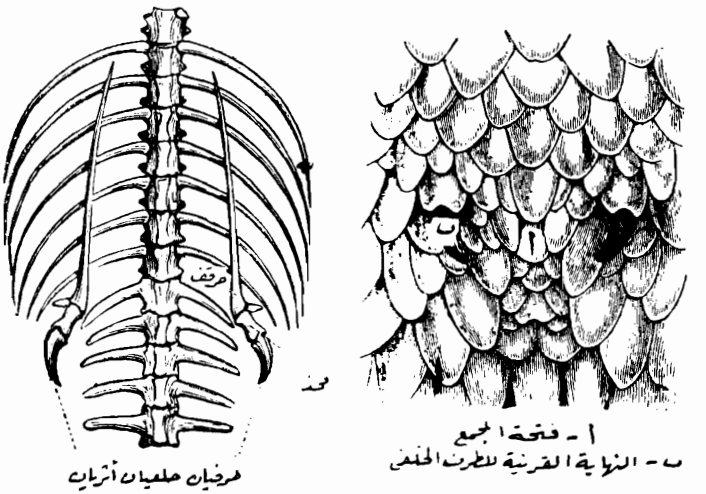
لأية صفة لا يبدو لها أى مغزى تكيفى عند دراستها بالطرق أو الوسائل الحـــالية .

من الاحتمالات الخاصة أن الصفة التى تبدو كأنها غير تكيفية قد تكون لها قيمة تكيفية خلال مرحلة محدودة من دورة الحياة . فعلى سبيل المثال يعمد كثير من الحيوانات الأرضية إلى العودة إلى الماء لأغراض التكاثر . ولو أن هذه الحيوانات درست خلال أطوارها الأرضية فقط لكانت تكيفاتها للبيئة المائية من الأمور المغلقة والمحيرة . ثم إن صفة ما قد لا تكون لها قيمة انتخابية فى ظل الظروف العادية ، ولكن قيمتها تكون عظيمة جداً تحت الظروف المتطرفة التى قد يتعرض لها الكائن أحياناً . فنباتات منطقة خليج سان فرنسيسكو قد لا تتعرض أبداً خلال أجيال عديدة لظروف درجات حرارة متطرفة . ونتيجة لسيادة هذا المناخ المعتدل فقد نجحت زراعة أنواع عديدة متباينة من النباتات التى أدخلت إلى هذه المنطقة . على أنه يحدث أحياناً أن ينقلب المناخ وتهبط درجة الحرارة إلى درجة التجمد مما ينزل بالنباتات أضراراً فادحة ، ويكون الضرر الذى يلحق بالأنواع التى أدخلت أشد وأفدح من ذلك الذى يصيب الأنواع المحلية . وإذا درست هذه النباتات خلال السنوات العادية ، فإنه يكون من الصعب تفهم مغزى الخصائص التى تكيفها لتحمل المناخ القاسى .على أن النباتات المحلية قد أمكنها أن تثبت أقدامها هناك ، ليس فقط لأنها تستطيع أن تعيش فى ظروف المناخ العادى المعتدل ، وإنما لأنها قادرة أيضاً على تحمل الظروف المتطرفة . وقد يشكل المناخ القاسى الذى يحل بالمنطقة أحياناً أشد القوى الانتخابية التى لا بد لهذه النباتات أن تصبح مكيفة لها .

وهناك أخيراً احتمال كون صفة ما ليست لها فعلا أية قيمة انتخابية . ويمكن تفهم مثل هذه الصفات على عدة أسس . فهى قد تكون عبارة عن آثار عرضية لجينات متعددة الآثار ، أى جينات تحدث أكثر من نمط ظاهرى واحد . فبينما يعمل الانتخاب الطبيعى على تفضيل أثر واحد من آثار تلك الجينة

نجد أن آثاراً أخرى لها تبقى إلى جانبها أيضاً . أو أن تكون الجينة المحددة لإحدى الصفات ليست لها قيمة انتخابية مرتبطة عن كثب بجينة ذات قيمة انتخابية محددة . كما قد تكون الجينة قد استقرت فى النوع كنتيجة للتباعد

أصـــلة

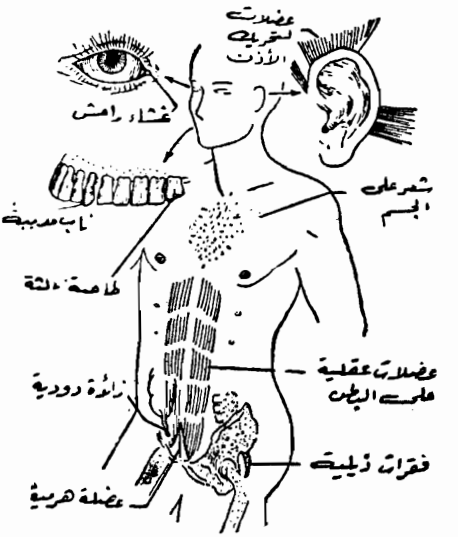


(شكل ٩٦) الطرفان الخلفيان الأثريان للأصلة . نقلا عن كتاب رومانيس « داروين وما بعـد داروين » شركة أوبن كورت للنشر ؛ ١٩٠٢ .

الوراثى (انظر فصل ١٦) . وأخيراً قد تكون الصفة موجودة فى صورة أثرية لأنها كانت ذات قيمة فى الماضى ، وكل ما فى الأمر أنه لم يتم بعد استبعادها تماماً . والأمثلة على مثل هذه الصفات الأثرية عديدة . فالثعابين التى لا حاجة بها إلى الأطراف منحدرة من زواحف نموذجية كانت لها أطراف حسنة النمو . ومن الثعابين ما زالت له آثار من الطرفين الخلفيين (شكل ٩٦) . ويصور شكل ٩٧ بعضاً من التراكيب الأثرية الموجودة فى الإنسان .

وقد أكد « شمالهاوزن » — وهو عالم روسى مبرز من دارسى التطور — الدور المحافظ الذى قد يلعبه الانتخاب الطبيعى فى التطور . وهو يشير إلى أنه نظراً لأن معظم « الطافرات » التى قد تنشأ تكون ضارة فإن الانتخاب ينزع إلى استبعادها ، فيعمل بذلك على المحافظة على الوضع القائم . وهذا صحيح

دون شك . بيد أن العلاقات بين الأنواع الطبيعية وبيئاتها (أى الحاصل الكلى للعوامل الانتخابية) تكون دائماً فى حالة تغير ، وبذلك فلنا أن نتوقع أن الأثر الخلاق للانتخاب الطبيعى يكون أقوى من أثره المحافظ ، فى المدى البعيد على الأقل .



(شكل ٩٧)
بعض التراكيب الأثرية فى الإنسان (عن كتاب ستورر وأوزينجر ، بعنوان « علم الحيوان العام » الطبعة الثالثة ؛ شركة ماكجروهيكل ؛ ١٩٥٧) .

التعاون والانتخاب : كان جانب من المعارضة الأولى التى ووجهت بها الداروينية يقوم على أساس قصور داروين عن مناقشة الجوانب التعاونية للسلوك الحيوانى أو التعرض لها . فالكائنات الاجتماعية تبدى درجة أو أخرى من درجات التعاون . ففى الحشرات الاجتماعية كالنمل والأرض يكون التعاون داخل المستعمرة من أبرز معالم بيولوجية النوع . أما فى الإنسان فإن الجوانب التعاونية توجد جنباً إلى جنب مع الجوانب التنافسية . وقد كان بعض نقاد القرن التاسع عشر يعتقدون أن هذا الأمر يبطل الانتخاب الطبيعى . على أن هذه النظرة كانت خاطئة ؛ وذلك لأن التعاون نفسه قد يكون ذا قيمة انتخابية ، فيزيد من احتمال البقاء . ولا شك أن المجتمعات المعقدة التى يعيش فيها النمل قد أعانت هذه الأنواع على التنافس مع غيرها . أما المجتمعات الأقل

تماسكاً التى تنتظم فيها الحيوانات الراعية كالأيائل والكاريبو فإنها تهيىء حماية متبادلة ضد الضوارى أو الحيوانات المفترسة . ولا مراء فى أنه من الواضح البين أن التعاون البشرى فى مجالات عديدة مسئول جزئياً عن النجاح العظيم الذى أحرزه الإنسان . فالتعاون الحيوانى الذى يبدو فى مظهره مناقضاً للانتخاب الطبيعى إن هو فى الواقع إلا نتيجة من نواتج ذلك الانتخاب .

المراجع :

Brower, Jane v. Z., 1958. "Experimental Studies of Mimicry in Some North American Butterflies," *Evolution,* 12, 32—47; 123—136; and 273—285. The technical report on an excellent series of experiments. (Bates, Ford, Müller.)

Cott, H. B., 1940. "Adaptive Coloration in Animals," Methuen and Co., Ltd., London. An extraordinarily comprehensive review. (Swinnerton, Sumner.)

Dobzhansky, Th., 1951. "Genetics and the Origin of Species," 3rd Ed., Columbia University Press, New York, N.Y. (Dice, Quayle, Stakman, Sukatchew, Timofeeff-Ressovsky.)

Fisher, R. A., 1930. "The Genetical Theory of Natural Selection," Oxford University Press. A classic.

McAtee, W. L., 1932, "Effectiveness in Nature of the So-Called Protective Adaptations in the Animal Kingdom, Chiefly as Illustrated by the Food Habits of Nearctic Birds," *Smithsonian Misc. Collections,* 85, 1—201. An excellent example of the evolutionary biology of the Agnostic Period.

Montagu, M. F. Ashley, 1952. "Darwin, Competition and Cooperation," H. Schumann, New York, N.Y. A systematic study of the role of cooperation in evolution.

Schmalhausen, I., 1949. "Factors in Evolution," McGraw-Hill Book Co., Inc., New York, N.Y. Develops the role of selection as a conservative factor.

الفصل السادس عشر

بعض الجوانب الكمية للتطور

لقد أمكن تبين الحقيقة القائلة بأن التطور لا يتحتم أن يكون قوة لا تعمل إلا دفعة واحدة ، وإنما يستطيع أن يتقدم عن طريق تغيرات تدريجية فى معدل وجود خصائص معينة ، أو مجموعات من الخصائص الموجودة فى نوع من الأنواع . وقد تطلب تبين هذه الحقيقة إجراء تحليل إحصائى للتغيرات التى تعترى التركيب الجنينى للنوع ، تلك التغيرات التى قد نتوقعها تحت الظروف المختلفة للطفرة والانتخاب وبذيان الجماعات . وقد قام « فيشر » و « هالدين » و « رايت » وغيرهم بمعالجة هذه المشكلة من الوجهة الرياضية . وتشكل نتائج حساباتهم واحدة من المنجزات الأساسية للمدرسة الداروينية الحديثة . وقد استهل دوبزانسكى[1] فى الطبعة الأولى لكتابه اللامع مناقشة التحليل الإحصائى للتباين الذى يظهر فى الجماعات بالعبارة التالية : « لم يحدث إلا فى السنوات الأخيرة أن تولى عدد من البحاث القيام بتحليل رياضى لهذه العمليات واستنتاج انتظامها من السمات المعروفة للطريقة المندلية فى الوراثة . وما زال العمل التجريبى اللازم لاختيار هذه الاستنتاجات الرياضية فى طيات المستقبل ، كما أن البيانات اللازمة لتحديد حتى أهم الثوابت فى هذا الحقل لا تزال مفتقدة تماماً » . وفى خلال السنوات التى انقضت منذ كتب دوبزانسكى هذا الكلام تمكن بحاث عديدون من المختصين فى علم وراثة الجماعات الجديد من تلطيف هذه الصورة ، ومع ذلك فإنه ما زال من الحقيقى أن الرياضيات النظرية

---

(١) ث . دوبزانسكى « علم الوراثة وأصل الأنواع » – الطبعة الأولى – مطبعة جامعة كولومبيا ١٩٣٧ .

للتطور أكثر نمواً وتقدماً من تطبيقاتها التجريبية على التطور فى الطبيعة ، وما زال من الممكن أن يخرق التحليل الرياضى للظواهر التطورية — بصورته المقبولة اليوم — مبدأ جوهانسن القائل بأن « البيولوجيا يجب أن تعالج بواسطة الرياضيات ، ولكن ليس كما تعالج الرياضيات نفسها » . ولن نتعرض هنا إلا لبعض من أبسط الأعمال الرياضية وأهمها .

الرياضيات التطورية

قانون هاردى — واينبرج : تبدأ الرياضيات التطورية بقانون هاردى — واينبرج الذى يقول بأنه إذا وجدت صور متباينة لجينة ما بنسبة معينة فى جماعة من الجماعات ، وإذا كانت هذه الجماعة يسود فيها التزاوج العشوائى . وتتساوى فيها إمكانيات الحياة بالنسبة لكل الأنماط الجينية . فعندئذ تظل النسبة الأصلية مستمرة فى كل الأجيال التالية ، إلا إذا أخلت بها بعض العوامل الأخرى كالطفرة أو الانتخاب . وفى عبارات رياضية يمكننا أن نشير إلى النسبة التى يوجد بها البديل A مثلا بحرف q فتكون نسبة البديل الآخر هى ١ — q ، وبذلك يكون مجموع نسبتى البديلين واحداً صحيحاً . وهكذا نجد أن نسب الأنماط الجينية المحتملة فى الجيل الثانى F_2 وكل الأجيال التى تعقبه ستكون $AA\ q^2$: $Aa\ (q-1)\ q\ 2$: $aa\ (q-1)^2$ ، وستكون نسب الجينات هى q فى حالة A و ١ — q فى حالة a . ولنحاول الآن إحلال أعداد محل الرموز فى حالة تزاوج أحادى التهجين . ففى التزاوج $AA \times aa$ فان q تساوى ٠,٥ كما أن ١ — q تساوى أيضاً ٠,٥ ، وهذا معناه ببساطة أن البدائل توجد بأعداد متساوية فى الجماعة التجريبية . والتوسع فى المعادلة ذات الحدين $[q + (1-q)]^2$ يعطينا إحداثيات الجيل الثانى F_2 : $q^2 + 2\ q\ (1-q) + (1-q)^2$ ، كما ذكرنا سلفاً . وبتعويض الأعداد والأنماط الجينية تصبح الصيغة هكذا : $(A\ ٠,٥ + a\ ٠,٥)^2 = AA,\ ٢٥ + Aa\ ٥٠ + aa\ ٢٥$. ولما كانت

هذه هى نفسها نسبة الأنماط الجينية ١ : ٢ : ١ المألوفة فى الجيل الثانى المندلى أحادى التهجين فمن الواضح أن النسب المندلية الأولية تمثل تطبيقات خاصة لقانون هاردى — واينبرج .

ويمكن تطبيق قانون هاردى — واينبرج بنفس الصلاحية أيضاً على حالات تتضمن نسباً جينية أصلية لا تمت بأية علاقة خاصة إلى النسب المندلية النموذجية . فلو أن معدل A هو ٠,٨ ومعدل a هو ٠.٢ فإن المعادلة الموسعة تكون هكذا $(٠.٨\ A + ٠,٢\ a)^{٢} = ٠,٦٤\ AA + ٠,٣٢\ Aa + ٠,٠٤\ aa$. فما زال مجموع معدلات الطرز الجينية العديدة يساوى واحداً صحيحاً ، مما يثبت صحة المعادلة . فاذا كان هذا يمثل خمسين كائناً ، فهو يمثل مائة جينة . ومن هذه الجينات المائة تكون ثمانون A (وهى كل الجينات الـ ٦٤ الموجودة فى ٣٢ فرداً تكوينهم AA ، بالإضافة إلى ١٦ من الجينات الـ ٣٢ الموجودة فى ١٦ فرداً تكوينهم Aa) فى حين تكون ٢٠ A (وهى عبارة عن الجينات الـ ١٦ الأخرى الأفراد ذات التكوين Aa بالإضافة إلى جميع الجينات الأربع الموجودة فى الفردين ذوى التكوين aa) وهكذا نرى أن القيمتين $q = ٠,٨$ و $١ - q = ٠,٢$ تظلان قائمتين .

ولو تغيرت الافتراضات بأن أضيف فقط عامل التزاوج غير العشوائى كالإخصاب الذاتى أو التزاوج التفضيلى الذى تنزع فيه أفراد ذات أنماط ظاهرية متشابهة إلى التزاوج بعضها ببعض . فإنه سينتج عن ذلك ازدياد للنمطين الجينيين AA ، aa على حساب النمط Aa . غير أن نسب هذه الجينات بعضها إلى بعض لن يعتريها تغير .

ويمكننا استخدام هذه الصيغة فى تعيين نسب الجينات إذا كانت نسب الصفات معروفة . فحوالى ١٦٪ من سكان نيويورك البيض مثلا سلبيون بالنسبة للعامل « الريسى » . ولما كان الشخص السلبى بالنسبة للعامل الريسى يكون متماثل الازدواج ومتنحياً (rhrh) فإنه فى هـذه الحالة يكون $(١ - q)^{٢} = ٠,١٦$ و $(١ - q) = ٠,٤$. وبذلك تكون نسبة الجينة

المتنحية هى ٠,٤ فى حين تكون نسبة البدائل السائدة هى ٠,٦ وبالتعويض بهذه الأعداد فى المعادلة ٢ q (١ — q) يسهل علينا التوصل إلى أن نسبة الأفراد المتباينى الازدواج هى ٠,٤٨ وبذلك فإن نسبة الأفراد المتشابهى الازدواج السائدين لا بد أن تكون ٠,٣٦ وهكذا نرى أن صيغة هاردى — واينبرج هى أداة فعالة جداً لتحليل التكوين الجينى للجماعات . وثم مثل آخر ، ألا وهو حالة الخلية المنجلية (انظر فصل ١٥) التى يرتبط وجودها بالنمط الجينى المتباين الازدواج Ss ، وهى حالة تصل نسبتها إلى ٤٠ فى المائة فى بعض قبائل إفريقية الاستوائية ، ويكون الـ ٦٠٪ الباقون من الأفراد طبيعيين (ss) ويكشف التعويض فى الصيغة المألوفة عن وجود تشابه مع الحالة الفرضية حيث A = ٠,٨ ، a = ٠,٢ على أنه يوجد فى هذه الحالة عامل إضافى سوف نناقشه فيما بعد ، ذلك العامل هو أن هناك انتخاباً شديداً ضد النمط الجينى SS (أنيميا الخلية المنجلية) .

فقانون هاردى — واينبرج يعمل إذن للإبقاء على الوضع القائم ، وهو بهذا يشكل عاملا محافظاً فى التطور . ولكى نطبق تلك الصيغة على المشاكل التطورية لا بد لنا أن ندخل فى حسابنا العوامل التى قد تخل بالتوازن وتسبب تغيراً فى المعدل النسبى للبدائل . وأهم العوامل التى يمكن حسابها هى الطفرة والانتخاب . ولما كانت رياضيات الطفرة والانتخاب معقدة إلى حد بعيد فلن نتعرض لها هنا . ويمكن للقارئ أن يرجع إلى كتاب دوبزانسكى للاستدلال على بحوث فيشر وهالدين ورايت .

الضغط الانتخابى ومعدلات التطور : يكون حساب أثر الانتخاب فى أبسط صوره فى الحالات التى يعمل فيها الانتخاب على تفضيل جينة ذات سيادة كاملة . فلو أن ١٠٠٠ فرد تكوينهم AA أو Aa عاشوا مقابل كل ٩٩٩ فرد تكوينهم aa تكتب لهم الحياة ، فإنه يمكن القول بأن الصورة السائدة مفضلة عن طريق ضغط انتخابى إيجابى مقداره ٠٠١, (وبالعكس يمكن القول بأن الصورة aa تتعرض لضغط انتخابى سلبى له نفس المقدار) .

وبذلك فإن الانتخاب سوف يسبب تغيراً فى اتزان هاردى — واينبرج فى كل جيل بمقدار هذا العامل الصغير الذى يمكن حسابه بالرغم من صغره . وقد قام هالدين بحساب نتائج مثل هذا المعدل الانتخابى على جماعات تختلف فيها النسب الأصلية للجينة السائدة المفضلة . وقد تبين له أن معدل الزيادة فى نسبة الجينة — فى الجماعات الكبيرة — تكون بالغة البطء عندما تكون النسبة الأصلية للجينة المفضلة شديدة الانخفاض أو شديدة الارتفاع . أما إذا كانت النسبة الأصلية للجينة المفضلة السائدة معتدلة أو متوسطة فإن الزيادة قد تكون سريعة إلى حد بعيد . وبذلك فقد تبين له أن الأمر يتطلب ١١٧٣٩ جيلا لكى تزيد نسبة الجينة السائدة من ٠٠٠٠٠١ر إلى ٠٠٠٠٠٢ر (من واحد فى المليون إلى اثنين فى المليون) نتيجة لوجود ضغط انتخابى قدره ٠٠٠١ر . أما التغير فى نسبة الجينة من ٠٠٠٠١ر إلى ٠١ر فإنه لا يتطلب سوى ٦٩٢٠ جيلا ؛ ويتطلب التغير من ٠١ر إلى ٥٠ر ٤٨١٩ جيلا فقط . ولكن التغير من ٩٩٠ر إلى ٩٩٩٩٩ر يتطلب تعاقب ٣٠٩٧٨٠ جيلا . ويبدو إذن أنه من الصعب جداً أن يؤدى الضغط الانتخابى المعتدل دون معونة أى عامل آخر إلى انتشار جينة سائدة جديدة فى نوع من الأنواع ، أو إلى رفع معدل وجود جينة سائدة موجودة فعلا فى النوع إلى نسبة ١٠٠٪ أى إلى « تثبيتها » فيه . على أن مثل هذه الضغوط الانتخابية قد تؤدى بسهولة إلى زيادة نسبية فى معدل وجود جينة قائمة فعلا فى نوع من الأنواع . وإذا كان الانتخاب يعمل على تفضيل جينة متنحية فإن العملية تكون مماثلة ولكنها تكون أشد بطئاً . فالخطوة الأولية التى تتناول زيادة نسبة الجينة من ٠٠٠٠٠١ر إلى ٠٠٠٠٠٠٢ر تتطلب فى هذه الحالة تعاقب ٣٢١٤٤٤ جيلا .

وليست هذه الطرز من الدراسات الرياضية البحتة والدراسات التى تتناول الجماعات التجريبية بنادرة ؛ على أن تطبيقها على الجماعات الطبيعية أمر أشد صعوبة . وبالرغم من هذا فقد استعرض « كورتين » تاريخ زوج من البدائل على مدى المليون السنة الماضية . ففى الدببة تنمو الطواحن الأمامية

العلوية نمواً أللومترياً أى تفاضلياً (انظر ما يلى) ، أو بمعنى آخر يكون نموها فى الارتفاع أسرع من نموها فى الطول . وتتحكم فى درجة الأللومترية أو النمو التفاضلى عوامل وراثية ، فهى تكون واضحة فى بعض الدببة ومعتدلة فى بعضها الآخر . على أن الملاحظ أنه فى أنواع الدببة كافة ، كلما كان الدب أكبر حجماً كان تاج السن الطاحنة أكبر حجماً بالنسبة لطولها (شكل ٩٨) . وتوجد الأللومترية المتطرفة فى الدببة الحديثة من نوع

(شكل ٩٨) الطواحن الأمامية العلوية للدببة . ب : باراكون ، م ميتاكون وهما البروزان الناتئان للسنة . أ ، ب من أورسوس أركتوس صغير وكبير ، د ، هـ من أورسوس سبيليوس صغير وكبير ، جـ سنة من أورسوس أركتوس تتميز بنمو تفاضلى معتدل . يشير الخط المنقط فى هـ إلى ما كان يمكن أن يكون عليه ارتفاع الباركون لو أن النمو التفاضلى الأركتويدى أى المتطرف كان هو السائد (عن كورتين : التطور ، الجزء التاسع ، ١٩٥٥) .

« أورسوس أركتوس » ، بينما كانت درجة معتدلة منها تميز دب الكهوف المسمى « أورسوس سبيليوس » الذى كان يعيش خلال الجزء الأخير من عصر البليستوسين ثم لحقه الانقراض بعد ذلك . وقد وجد كلا الطرازين من الأللومترية فى نوع « أورسوس إتروسكس » وهو من دببة البليستوسين المبكر ، وكان هذا النوع هو السلف الذى انحدر منه النوعان السالفان . وقد وضع كورتين افتراضاً معقولا ولو أنه لم تثبت صحته ، وهو يقول بأن الجينتين اللتين تتحكمان فى نوعى الأللومترية هما بديلتان ورمز لها بالحرف A_a للطراز الأركتويدى المتطرف و A_s للطراز البليستوسينى المعتدل . وقد كان البديلان إذن موجودين فى الدب السلف « أورسوس إتروسكس » . وبفحص عينة من دببة البليستوسين الأوسط لعله كان من أسلاف نوعى سبيليوس وأركتوس يتضح أن نسبة A_a كانت حوالى ٦٧ فى المائة ونسبة A_s حوالى

٣٣ فى المائة . وبتطبيق معادلة هاردى واينبرج تكون النسبة المتوقعة هى $A_s A_s$ ١ : $A_a A_s$ ٤ : $A_a A_a$ ٤ ، وفى العينة السابق الإشارة إليها كانت كثير من الطواحن ذات صفات متوسطة مما يوحى باحتمال قيامها على بدائل متباينة الازدواج. وقد كان العدد الفعلى فى العينة المدروسة هو ٤٢ سنة أركتويدية و ٥٠ سنة متوسطة وثمانى أسنان سبيليويدية . وهى نسب لا تختلف اختلافاً ذا مغزى عن الصورة الرياضية المتوقعة ألا وهى ٤٤,٥٤ : ٤٤,٤٥ : ١١,١ (= ١٠٠ ، وهى حجم العينة المدروسة) . وفى « أورسوس سبيليوس » الذى ظهر فيما بعد اختفت الجينة A_a تماماً، فى حين ظلت الجينتان موجودتين فى « أورسوس أركتوس » ، على أن الجينة A_s توجد بنسبة أقل وفرة حيث تكون ٢٣ فى المائة من مجموع الجينات الخاصة بجماعة فنلندية حديثة من الدببة . وهكذا نرى أن كورتين قد زودنا بتاريخ إجمالى لزوج من البدائل خلال المليون سنة الماضية .

ويمكننا أن نستنتج بعض القوى الانتخابية المحتملة . « فأورسوس سبيليوس » كان دباً كبير الحجم ، ولا شك أن الأللومترية الأركتويدية لو سادت فيه لأنتجت سناً بالغة الارتفاع تبرز ناتئة من صف الأسنان ولا تعمل فى توافق مع بقية الأسنان ، أما النمط السبيلويدى فى « أورسوس أركتوس » فإنه يؤدى إلى تكوين سن ذات تاج منخفض لا بد أن تبلى بسرعة أكبر من تلك التى تبلى بها جيرانها .

الضغط الانتخابى والتوازن الوراثى : لقد افترضت المناقشة السابقة عدم حدوث طفرات ، وهذا الافتراض غير صحيح بطبيعة الحال . وفى أية حالة معينة يحتمل أن تحدث الطفرة فى اتجاه واحد هكذا مثلا $A \longrightarrow a$. كما أنها قد تحدث فى كلا الاتجاهين هكذا $A \rightleftharpoons a$. ففى الحالة الأولى يؤدى أقل ضغط طفرى إلى تكوين نوع متماثل الازدواج تماماً بالنسبة للجينة الطافرة إلا إذا حالت دون ذلك سيئة انتخابية مرتبطة بالجينة الطافرة . ولو كانت تلك هى الحال ، ولو كانت لكل الطرز الظاهرية قيمة انتخابية

متساوية فإن معدلات البديلتين سوف تصل إلى حالة توازن تعتمد قيمته العددية على الحجم الفعلى لمعدل الطفرة فى كلا الاتجاهين .

وترتبط نقطة التوازن بمعدلى الطفرة بعلاقة بسيطة . فإذا كان معدل الطفرة A ← a = u ، ومعدل الطفرة a ← A = v فإن مقدار a عند التوازن $q = \frac{u}{u + v}$. فعلى سبيل المثال إذا كان المعدلان متساويين فإن $q = \frac{١}{١ + ١} = \frac{١}{٢}$ أى إن التوازن سوف يتم عندما تصبح قيمتا A ، a متساويتين . وإذا كانت u = ٢ v فإن a تظهر أو تتكون بسرعة تساوى ضعف السرعة التى تتكون بها A وتصبح $q = \frac{٢}{٢ + ١} = \frac{٢}{٣}$ أى إن الأمر يبلغ نقطة التوازن عندما تشكل a ثلثى الجينات . وإذا كانت u = ٤ v فإن a تشكل ٨٠ فى المائة من الجينات عند نقطة التوازن .

وتصلح صفة الخلية المنجلية كمثل فى هذا السياق أيضاً . إن تطبيق معادلة هاردى واينبرج على القبائل الإفريقية التى جرت دراستها يؤدى إلى توقع النسبة التالية : ٠,٦٤ ss : ٠,٣٢ Ss : ٠,٠٤ SS . ويجب أن يؤدى التزاوج العشوائى إلى أفراد طبيعيين وإلى أفراد متباينى الازدواج بنسبة ٢ : ١ أى ٠,٦٧ : ٠,٣٣ حيث إن الطراز الجينى SS يتعرض لانتخاب سلبى قدره ١٠٠ فى المائة . ويجب أن يؤدى هذا إلى انخفاض قدره ٧ فى المائة فى مقدار S (وزيادة مساوية فى مقدار s) فى الجيل الواحد . ويجب أن يؤدى هذا بالتالى إلى استبعاد S بسرعة ، وعلى الرغم من هذا فإن الجماعة المدروسة تبدو دائماً فى اتزان من هذه الوجهة . ويرجع السبب فى هذا إلى أن الاستبعاد الانتخابى للأفراد ذوى التكوين ss بواسطة الملاريا يعطى ميزة انتخابية للطراز الجينى Ss الذى يضفى على صاحبه مقاومة لمرض الملاريا هذا بالرغم من الضغط الانتخابى الشديد ضد الأفراد المتماثلى الازدواج بالنسبة للجينة S .

وفى الطبيعة لا يحدث أى من الطفرة أو الانتخاب على حدة عادة ، وإنما هما يعملان فى نفس الوقت ويكون عملهما أحياناً فى اتجاه واحد ، وأحياناً أخرى فى اتجاهين متضادين ، ويؤديان إلى الإخلال باتزان هاردى واينبرج . ويعمل الانتخاب فى معظم الأحوال ضد الطفرة ، وذلك نظراً لأن الجانب الأعظم من الطفرات الممكنة تكون ذات أثر ضار . ويؤدى هذا الأمر إلى تغير شديد البطء . هذا إذا كان يؤدى إلى أى تغير على الإطلاق . أما إذا كانت هناك طفرة معينة عمل الانتخاب على تفضيلها . وإذا كان معدل ظهور تلك الطفرة ذا بال . فان الأثر المجتمع الذى تحدثه الطفرة والانتخاب معاً قد يؤدى إلى تغير سريع نوعاً .

لقد أشرنا سلفاً إلى حسابات « هالدين » التى أوضحت شدة بطء المعدل الذى تعمل به الضغوط الانتخابية الصغيرة على إقامة طافرة جديدة أو على تثبيت طافرة كانت قائمة فعلا . ولا شك أن مثل هذا الطراز من الحسابات هو أكثر من مجرد تمرينات إحصائية ، وذلك نظراً لأهمية طفرات الجينات الكمية (انظر فصل ١٣) . وليس من المحتمل أن تتعرض الطفرات الصغيرة جداً لضغوط انتخابية أكبر بكثير من تلك التى استخدمت فى إجراء الحسابات على أن تمايز الأنواع لا بد أن يتضمن تراكم عدد كبير من مثل تلك الاختلافات التى تقع أحياناً متوافقة وأحياناً أخرى متعاقبة . هذا إن صحت النظرية الداروينية الحديثة . وقد أوضح دوبزانسكى[1] أن « عدد الأجيال اللازمة للتغير قد يكون مع ذلك هائلا لدرجة تلقى ظلالا من الشك على كفاءة الانتخاب وحده كعامل تطورى حتى إذا تهيأ له زمن طويل جداً بالمقياس الجيولوجى » . وقد كان ذلك جانباً من الأسباب التى دعت (جولشمدت » إلى الاعتقاد بأن الداروينية الحديثة قد أسندت إلى الانتخاب الطبيعى دوراً أعظم بكثير مما يستطيع القيام به فعلا ، ولذلك فإن من رأيه أنه يجب اختصار الدور الذى يلعبه الانتخاب ، وذلك بعملية أخرى ألا وهى الطفرة الجهازية .

---

(١) ث . دوبزانسكى : « علم الوراثة وأصل الأنواع » – الطبعة الأولى ١٩٣٧ .

حجم الجماعة وكفاءة الانتخاب : يقـــوم كل ما سبق أن ذكرناه على أساس افتراض أن الطفرة والانتخاب فى جماعة حجمها لانهائى فى كبره ، بيد أن « سيوال رايت » قد أثبت أن فاعلية الانتخاب تتأثر إلى حد بعيد بحجم الجماعة المعنية . والأساس الرياضى لهذا الغرض معقد . أما النتائج فهى بسيطة. فيبدو أن الضغوط الانتخابية المعتدلة تكون عديمة الفاعلية نسبياً فى كل من الجماعات الصغيرة جداً والكبيرة جداً . ويبدى الانتخاب أقصى فاعليته فى الجماعات ذات الحجم المتوسط . وليس معنى هذه الحجوم النسبية للجماعات بمفهوم فى التعبير العددى على القدر المرغوب . على أننا يجب أن نشير هنا إلى أن الجماعة المتزاوجة فعلا هى المهمة فى هذا الصدد وليست الجماعة الكلية . ويقول معارضو هذه الفكرة بأن جماعات الأنواع الطبيعية تكون فى معظم الحالات ضخمة جداً بالرغم من أن التقديرات السليمة ليست متوافرة إلا بالنسبة لبضعة أنواع متوطنة . أما مؤيدوها فإنهم يقولون إن مثل هذه الأنواع الطبيعية الهائلة العدد تكون مقسمة إلى نويعات ينعزل بعضها عن بعض بدرجة أو بأخرى ، وأن تلك النويعات تنقسم بدورها إلى جماعات محلية ، وأن هذه الجماعات المحلية هى الوحدات التزاوجية ذات المغزى الفعلى . وتميل الهجرة من إحدى هذه الوحدات إلى الأخرى إلى طمس الخطوط الفاصلة بينها . على أنه يمكن القول بشكل عام إن العوامل التى تنزع إلى تمييز الجماعات المحلية والنويعات تكون أقوى من ضغط الهجرة . ويبدو أن هذا الطراز من بنيان الجماعات التزاوجية قائم وراسخ القدم ، على أن السؤال الأساسى الذى ما زال علينا أن نجد الإجابة عليه هو : ما مدى الكبر عندما نقول « جماعة كبيرة »، وما مدى الصغر عندما نقول « جماعة صغيرة » من وجهة نظر ديناميكية الجماعات ؟

يعتقد « رايت » أن التغيرات التطورية قد تحدث بسرعة « انفجارية » إذا ما اجتمعت على الدفع بها عدة عوامل هى الطفرة والانتخاب لصفة ، (أو مجموعة صفات) والبنيان الأمثل للجماعة كما بينا آنفاً . وقد تكون فى هذا

إجابة على تساؤلنا السابق عما إذا كان من المحتم وجود عامل جديد يكون مسئولا — إلى جانب الطفرة والانتخاب — عن النتائج الملاحظة للتطور .

الابتعاد الوراثى — أثر سيوال رايت : وثم عامل آخر يعمل على الإخلال باتزان هاردى واينبرج ، ذلك هو العامل الذى أشير إليه بأسماء عدة، منها الابتعاد الوراثى (ولعل هذا هو أفضل الأسماء التى أطلقت عليه)، أو انتثار التباين ، وأثر سيوال رايت . وقد كان فيشر أول من وصف هذه الظاهرة، ولكنه عاد بعد ذلك فأنكر قيمتها تماماً . ويعود الفضل الأعظم فى ظهور هذه الفكرة ونموها إلى رايت . ويشير الابتعاد الوراثى إلى التقلب أو التراوح الطارئ فى نسبة بديلة معينة والذى يعتمد على حقيقة كون تشكيلة الجينات أو توزيعها فى مجموعات فى الأمشاج ، وكذلك اتحاد الأمشاج لتكون زيجوتات هى عمليات عشوائية . ومن المعروف جيداً أن مثل هذه الانحرافات الطارئة عن تشكيلات البدائل المتوقعة نظرياً وكذلك عن عودة التشكيلات إلى التجمع فى مجموعات متوقعة عند الإخصاب ، نقول إن الانحرافات عن هذه وتلك هى المسئولة عن كوننا لا نحصل على النسب المندلية إلا فى القليل النادر . على أنه نظراً لأن الانحرافات فى كل تجربة تكون عشوائية فإنها تنزع إلى أن يلغى بعضها بعضاً ، ولذلك فإن صحة المبادئ المندلية يمكن إثباتها بتجميع نتائج تجارب عديدة أو باجراء تجارب واسعة النطاق .

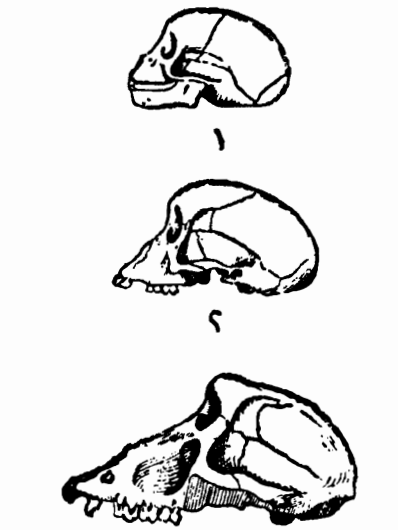
ومثل هذه التجارب الواسعة النطاق قائمة فعلا فى الطبيعة . وليس لاختيار الأمثلة أو العينات أثر هام على الجماعات التزاوجية الكبيرة ، وذلك لأن أية زيادة طارئة فى الجينة A قد تحدث فى جانب من الجماعة سوف توازنها بشكل عام زيادة طارئة فى الجينة a فى جزء آخر من نفس الجماعة ، أو أن الابتعاد الوراثى الذى يحدث فى موسم ما سوف ينعكس اتجاهه فى الموسم التالى . أما فى الجماعات الصغيرة فإن الأمر يختلف اختلافاً بعيداً . فلو أن جماعة بعينها كانت تتكون من مائة فرد فقط (والجماعات التزاوجية الصغيرة موجودة فعلا كما هى

الحال فى الكركى الصياح) ، ولو أن بديلة بعينها كانت توجد مرة واحدة فقط فإن حادثة من حوادث أخذ العينات قد تعمل بسهولة على إزالة تلك البديلة تماماً فى جيل واحد أو هى قد تعمل على زيادة نسبتها عدة أضعاف إلى ١٠ فى المائة مثلا . وتكون النتيجة أنه فى الجماعات الصغيرة المعزولة قد يحدث أن تفقد بعض الجينات تماماً كما أنها قد تثبت تماماً بواسطة الابتعاد الوراثى دون أن تكون لذلك علاقة بقيمتها الانتخابية . فالابتعاد الوراثى إذن هو عبارة عن قوة تعمل ضد الانتخاب ، إذ أنه ينزع إلى المحافظة على جينات أو القضاء عليها دون ما تمييز بين نافعة ، أوضارة ، أومحايدة . أما الانتخاب فهو ينزع إلى الحفاظ على الجينات التى تضفى بعض القيمة التكيفية وإلى القضاء على تلك التى تضر بالقيمة التكيفية للنوع . وتعمل القوى الانتخابية الشديدة بطبيعة الحال على القضاء على الجينات الضارة بصرف النظر عن حجم الجماعة .

وقد أسيء فهم وجهة نظر رايت فى مغزى الابتعاد الوراثى إلى حد بعيد بواسطة مؤيديه ومعارضيه على حد سواء . فكثيراً ما قيل إنه يعتبر الجماعات الصغيرة المعزولة مثالية للتطور السريع . على أن هذا ليس صحيحاً . فنظراً لأن الابتعاد الوراثى يفوق الانتخاب فى مثل هذه الجماعات فإن رايت يعتقد أنها تبين عن درجة من تماثل الازدواج أعلى من تلك التى تبين عنها الجماعات الأكثر نموذجية ، وأنها تميل بشكل عام إلى أن تكون ضعيفة التكيف . وكنتيجة لهذا فهى قد تصبح طرقاً تطورية مسدودة .

ومن النتائج المترتبة على أثر « سيوال رايت » تلك الظاهرة التى يطلق عليها « ستيبنز » اسم ظاهرة « عنق الزجاجة » . فكثيراً ما يقال إن عدد أفراد النوع الواحد يميل إلى أن يظل ثابتاً تقريباً فى المنطقة الواحدة . على أن كل علماء البيولوجيا الحقلية يعلمون أن النوع الذى يوجد بوفرة عظيمة خلال سنة من السنوات قد يكون من الصعب العثور عليه فى سنة أخرى ، ثم هو يعود إلى التزايد ثانية وهكذا . وفى خلال سنوات الندرة تصبح الجماعات الصغيرة ذات أهمية خاصة ، إذ أنها تكون المصدر الوحيد الذى يمكن أن يبنى منه النوع

من جديد . وهذا هو منشأ عبارة « عنق الزجاجة » . والتغيرات الطارئة فى التكوين الجينى لجماعات عنق الزجاجة هذه سوف تحدد إذن التغيرات التى تحدث فى الجماعات الأكبر التى سوف تستمد منها ، وهذه التغيرات تكون



(شكل ٩٩)

النمو التفاضلى فى جماجم قردة الميمون (الرباح) — وهى تبين الزيادة العظمية فى طول الوجه بالنسبة لطول القرنيوم (علبة المخ) مع الزيادة فى الحجم الكلى . (عن هكسلى : « مشكلات النمو النسبى ») .

بشكل عام ذات صفة غير تكيفية . فالأرنب البرى القطبى مثلا تصل أعداد جماعاته دورياً إلى ذرى عظيمة تبدأ عندها الأمراض فى الإنقاص من تلك الجماعات . وتلى ذلك سنة تندر فيها الأرانب ، تعقبها عدة أعوام تستعيد الأرانب خلالها مركزها وأعدادها . ولا بد أن يكون للتغيرات الطارئة فى معدلات وجود الجينات خلال سنوات الندرة أثر جوهرى على جماعات سنوات الوفرة . ولا بد أن هذا الأمر ينطبق أيضاً على « اللامنج » ، وهو

قارض صغير يعيش فى جبال اسكنديناوة . وكلما انقضت بضع سنوات بلغت جماعات اللامنج أعداداً هائلة واتخذت شكلا وباثياً يسبب خسائر جسيمة . وحينئذ تهاجر حيوانات اللامنج مصوبة نحو الساحل وتلقى بنفسها فى البحر ، وتسبح فيه حتى تموت . وتعود جماعة اللامنج فتؤسس من جديد عن

(شكل ١٠٠)
النمو التفاضلى «للذيل» فى أبى دقيق ذيل الخطاف المعروف باسم بابيليو داردانس . وتظهر هذه الألومترية الموجبة المعتدلة فى الذكور فقط . (عن هكسلى ، «مشاكل النمو النسبى»)

طريق القلة التى تلازم موطنها فى الجبال ولا تهاجر إلى البحر فتغرق فيه . وكذلك فإن الأنواع العديدة التى تقتصر أعدادها على جماعات صغيرة أثناء الشتاء تبدو فيها ظاهرة عنق الزجاجة .

الألومترية أو النمو التفاضلى : فى أثناء نمو الكائن ، تنمو أجزاؤه المختلفة بمعدلات متباينة مما ينتج عنه تغير فى نسب تلك الأجزاء بعضها إلى بعض . فرأس الطفل مثلا يكون كبيراً نسبياً ، ولكن نمو ذلك الرأس لا يتمشى مع نمو بقية الجسم ، ولذلك يصبح حجمه النسبى أكثر اعتدالا فى الإنسان البالغ . ونحن نقول عندئذ إن الرأس يبين عن ألومترية سالبة

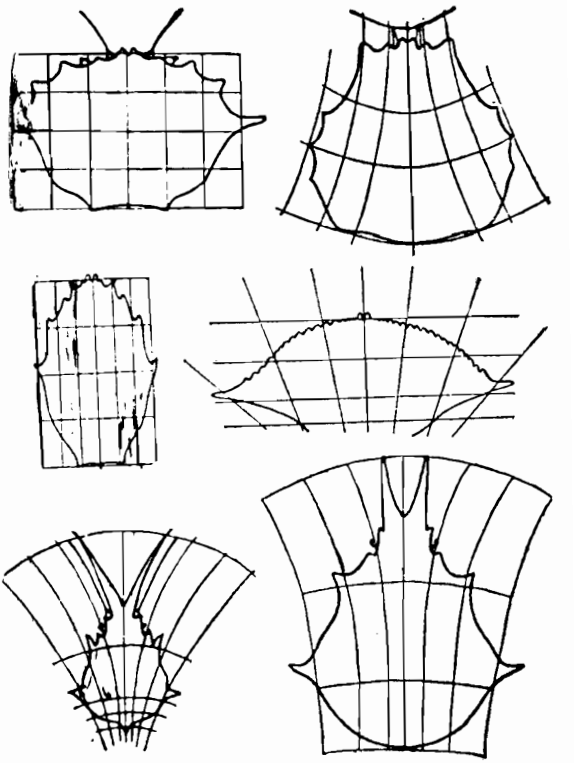
(كلمة أللومترية كلمة يونانية معناها قياس تفاضلي) . أو نمو غير متكافىء . وعلى العكس من ذلك تكون الأسنان فى الإنسان البالغ أكبر حجماً بالنسبة للرأس من الأسنان اللبنية . ولذلك فإن نمو الأسنان يعد موجب الأللومترية . وقد كان « دارسى تومسون » أول من بين أن اتجاهات النمو التفاضلى يمكن تحليلها رياضياً . وأنها تضاهى المعادلة التالية :

$y = bx^k$ حيث y هو حجم العضو المدروس ، و x هو حجم الحيوان كله (أو حجم عضو من أعضائه يستخدم للموازنة) و b ثابت تحدده قيمة y عندما تكون x مساوية للواحد الصحيح ، و k هو معامل النمو التفاضلى . فإذا كانت k أقل من واحد صحيح فإن الأللومترية أو النمو التفاضلى يكون سالباً . أما إذا كانت k أكبر من واحد صحيح فإن الأللومترية تكون موجبة .

ويكون تطبيق هذا التحليل فى أوضح صوره على مراحل نمو الفرد . فصغار قردة الميمون تمتاز باعتدال استطالة الفكين فيها . على أن الفكين يزدادان بروزاً بالتدريج كلما اقترب الحيوان من حجمه الكامل (شكل ٩٩) وفى هذه السلسلة وجد أن $k = ٤,٢٥$ وهى قيمة مرتفعة حقاً . وفى الأيائل تبدى المناطيح نمواً تفاضلياً موجباً . ففى الأيل الأحمر المسمى « سير فس إليفس » تكون $k =$ حوالى ٣ فى العجول الصغيرة ولكنها تتناقص إلى حوالى ١,٦ كلما ازدادت تلك العجول بدانة . وكذلك تبدى « ذيول » أبا دقيق ذيل الخطاف نمواً تفاضلياً موجباً (شكل ١٠٠) .

وقد بين « تومسون » و « هكسلى » أن ما يتم خلال تاريخ تطور النوع من تغيرات فى نسب الحجم يمكن تحليله على نفس النمط الذى نحلل به ما يحدث من تغير خلال تاريخ حياة الفرد . أى إنه إذا كان الانتخاب يعمل على تفضيل الزيادة فى الحجم الكلى للجسم فما دامت الجينات الخاصة بالأللومترية دون تغير فإن هذا سوف يتطلب زيادة إضافية فى الحجم النسبى لأجزاء بعينها . فالإلك الأيرلندى المسمى « سير فس أنتيكس » كان يشارك غيره من الأيائل فى النمو

التفاضلى الموجب للمناطيح . وقد نما حجم هذا النوع تدريجياً خلال الجزء الأخير من البليستوسين وواصلت مناطيحه نموها التفاضلى الموجب حتى بلغت حجماً هائلا حقاً . وكثيراً ما قيل إن الإلك الأيرلندى قد انقرض لأن



(شكل ١٠١)
استنباط درقات سرطانات متباينة الشكل عن طريق تحويلات كارتيزية لطراز أصلى واحد . (عن هكسلى : « مشاكل النمو النسبى ») .

مناطيحه بلغت من كبر الحجم حداً تعذر على الحيوان معه أن يرفع رأسه . وليست هناك أدلة تساند هذا الرأى غير المحتمل . فلو أن الانتخاب ضد زيادة حجم المناطيح كان على هذه الشدة لعمل دون شك على تفضيل جينات مسئولة عن أجسام أصغر حجماً . والواقع أن السبب الحقيقى فى انقراض هذا الأيل العملاق غير معروف حتى الآن .

ويمكن تحليل شكل الجسم العام عن طريق التحويل الكارتيزى الذى هو جانب خاص من جوانب الألومترية ، ويصدق هذا بصفة خاصة بالنسبة

للمجموعات الشديدة التباين . والطريقة هى أن ترسم الخطوط الخارجية لأحد الأنواع البدائية فى المجموعة على شبكة مستطيلة . ثم تحدث تغيرات فى شكل الشبكة وذلك بمط أو شد أجزاء معينة منها فى اتجاه ما . وتصبح الأشكال الناتجة شبيهة بالشكل أو الخطوط الخارجية لأنواع قريبة الصلة بالنوع المرسوم أصلا . ولكنها تختلف عنه من حيث عوامل النمو التفاضلى . ويبين شكل (١٠١) هذا الأمر بالنسبة لمجموعة من السرطانات . وفى هذا دليل قوى على أن مثل هذه التغيرات التطورية تقوم على أساس طفرات تعترى جينات تتحكم فى النمو التفاضلى . وهذا الاستنتاج تؤيده أيضاً دراسة « كورتين » على أسنان الدببـــة .

المراجع :

Huxley, J. S., 1932. "Problems of Relative Growth." Methuen and Co., Ltd., London. A thorough study of problems of allometry.

Kurtén, B., 1955. "Contribution to the History of a Mutation During 1,000,000 Years," *Evolution*, 9, 107-118. An interesting study, reported without difficult mathematics.

Li, C. C., 1955. "Population Genetics." University of Chicago Press. An authoritative treatment which, however, requires a good mathematical background. (Hardy, Weinberg).

Simpson, George Gaylord, Anna Roe, and Richard C. Lewontin, 1960. "Quantitative Zoology." Revised Ed., Harcourt, Brace, and Co., Inc., New York, N.Y. An unusually lucid introduction to biometry, based upon zoological examples.

Thompson, D'Arcy, 1952. "On Growth and Form." 2nd Ed., Cambridge University Press. This book is a beautifully written classic, and the foundation of the allometry concept.

Wright, S., 1940. "The Statistical Consequences of Mendelian Heredity in Relation to Speciation." in Huxley, "The New Systematics." Oxford University Press. A succinct statement by one of the major architects of evolutionary mathematics.

الفصل السابع عشر

الاختلاف المتدرج وغير المتدرج

إننا إذا تمعنا فى العالم الحى لظهرت لنا حقيقة وجود التباين فى كل مكان بوصفها أبرز الحقائق وأوضحها . وعلى أعلى المستويات نجد التمايز واضحاً بين عالم النبات وعالم الحيوان . كما أننا نجد أن الطرز الأساسية التى تمثلها الشعب والطوائف تكون متمايزة فى داخل كل من هذين العالمين بنفس القدر من الوضوح . وإذا تدرجنا هابطين على الهرم التصنيفى لوجدنا أن الاختلاف يكون واضحاً أيضاً داخل كل مرتبة تصنيفية ، مع ملاحظة أننا قد نحتاج إلى طرق فى الملاحظة أكثر دقة حتى يمكننا أن نتبين هذا الأمر عند أدنى المستويات . وهناك حقيقة أخرى على نفس القدر من الأهمية ، ألا وهى أن الكائنات المتباينة مرتبة فى مجموعات غير متدرجة ، أو بمعنى أدق فى نظام هرمى من المجموعات غير المتدرجة ، تلك هى الحقيقة الأساسية لعلم التصنيف .

أسس التغاير غير المتدرج

وبالرغم من ذلك فإنه كثيراً ما يقال إن ما نلاحظه من عدم تدرج فى الفلورة والفونة التى توجد فى عالمنا اليوم إن هو إلا خداع ليس له نصيب من الصحة ، لأنه ناشىء عن انقراض طرز متوسطة كانت تعيش فعلا فى الماضى . وتقول وجهة النظر هذه إننا إذا رتبنا الأنواع التى عاشت فى العالم خلال تاريخه الطويل كله بادئين من أكثرها بدائية إلى أكثرها تخصصاً للاحظنا تدرجاً يكاد يكون تاماً ، ليس به تغايرات فجائية سوى تلك التى ترجع إلى اختلاف فى جينة واحدة . وبمعنى آخر فإن عالم الأحياء كله لا يبدى من عدم التدرج سوى ذلك القدر الذى يميز نوعاً واحداً عن نوع آخر قريب الصلة به .

حقيقة أن مثل هذا الحشد متعذر تماماً نظراً للقدر الهائل من عمليات الانقراض التى تميز بها تاريخ الحياة على هذه الأرض . كما أنه من المتعذر أيضاً تجميع سلسلة من الحفريات تكون من الاكتمال بدرجة تكفى لأن تقترب من المجموعة المقترحة . وذلك لأن السجل الحفرى ناقص جداً . ولكن وجهة نظر الداروينية الجديدة تميل إلى تصديق الاحتمال القائل بأنه كانت هناك سلسلة متصلة ومتدرجة وإنما لم تعش حلقاتها كلها أبداً فى نفس المستوى الزمنى . وهناك وجهة نظر أخرى تقول أن الخطوات الكبرى فى التطور يحتمل أن تكون قد تمت عن طريق طفرات جهازية أو بواسطة نوع آخر من التغير التطورى الكبير . ولو أن هذا كان صحيحاً فإن جانباً — على الأقل — من النقص الذى يعتور السجل الحفرى يرجع إلى أن الصور المتوسطة المفروضة لم يكن لها وجود على الإطلاق .

طفرات الجينات : عمد « رايت » إلى مواجهة مشكلة التغايرات المتصلة والتغايرات المتقطعة من وجهة نظر التحليل الإحصائى للطفرات فى المجموعات الجينية . فقد بدأ بافتراض بسيط هو أن كل كائن قد يكون له ١٠٠٠ زوج من الجينات ، وأن كلا من هذه الجينات قد يكون سلسلة من عشر من البدائل المتعددة . وبذلك يكون عدد التجمعات التى يمكن أن تتكون من هذه البدائل هو $١٠^{١٠٠٠}$ فلو أمكن تكوين كل الطرز الجينية المحتملة — ولو أن كل الكائنات الناتجة رتبت بحيث كان كل منها يختلف عن كل من جاريه فى جينة واحدة فقط — فإنها ولا شك سوف تكون سلسلة مصقولة مستمرة من أحد طرفيها إلى الطرف الآخر . على أنه من الواضح البين استحالة تكون هذه السلسلة كلها ، وذلك لأن عدد الإلكترونات التى يقدر وجودها فى الكون كله هو فقط $١٠^{٧٩}$. ولو تكونت الطرز الجينية المتوقع تكوينها تبعاً لذلك الفرض لكان الجانب الأكبر منها عبارة عن مسوخ يقضى عليها الانتخاب الطبيعى . ومن بين تلك الطرز الجينية التى تتكون فعلا لا بد لتلك التى تظل على قيد الحياة منها أن تتجمع حول « ذرى تكيفية » أى مجموعات من الصفات

تكون متوافقة فسيولوجياً ومهيأة بيئياً بدرجة تكفى لمواجهة متطلبات البيئة التى يتعين على الكائن أن يواجه فيها اختبارات الانتخاب الطبيعى . وتفصل بين هذه « الذرى التكيفية » « وديان تكيفية » تمثل مجموعات من الصفات غير المتوافقة التى تقضى على صلاحية الكائن الذى يحملها للحياة .

وفى مثل هذا النظام تمثل كل مجموعة من الذرى الوثيقة الترابط نوعاً من الأنواع ، وتمثل كل ذروة من تلك المجموعة نويعاً من نويعات ذلك النوع ، وتمثل السلاسل الصغيرة من مجموعات الذرى أجناساً . أما السلاسل الكبيرة فهى تمثل فصائل . ويرجع ما يوجد من عدم تدرج فى بعض المواضع جزئياً إلى استحالة تكوين السلسلة الكاملة من الطرز الجينية ، كما يرجع أيضاً إلى ما يقوم به الانتخاب الطبيعى من استبعاد كثير من الطرز التى تتكون فعلا . ولا بد لنا أن ندرك أن هذا التفسير النابه ما هو إلا نموذج افتراضى يجب ألا نتوقع له أن ينطبق على حقائق الطبيعة ، لأن هذا يتطلب أن تكون مجموعة البدائل الجينية التى تكيف الإنسان هى نفس تلك المجموعة التى تكيف الأميبا . والواقع أن مدى إمكان تطبيق هذا النموذج على الطبيعة موضع جدل كثير ، فالبعض يعتقد أنه ممكن التطبيق على نطاق عام جداً ، ويعتقد « جولد شميدت » أنه لا يمكن تطبيقه إلا فى حالة التمييز بين النويعات فقط .

فكرة النوع

وعلى أية حال فإن التصنيف ممكن نظراً لأن هناك عدم تدرج فعلا بين المجموعات المتباينة من الكائنات ، ويمكن بسهولة التثبت من حدود المجموعات المنفصلة فى المستويات العليا ، هذا بالرغم من أن تحديد مرتبة مجموعة بعينها وقراباتها بغيرها قد يكون موضع جدل . فبعض علماء التصنيف يعالجون المخلبيات مثلا بوصفها إحدى طوائف الحلقيات ، بينما يعتبرها البعض الآخر طائفة من المفصليات ، كما أن نفراً ثالثاً منهم يفضل اعتبارها شعبة مستقلة . بل هناك من المصنفين من يضم المجموعات الثلاث فى شعبة واحدة تسمى شعبة المتمفصلات . بيد أن دعاة هذه الآراء جميعها يتفقون على أى الحيوانات

مخلبيات وأنها ليست مخلبيات . ومن المجموعات أيضاً ما قد يعتبرها المصنف الذى ينزع إلى التفتيت رتبة تضم عدة فصائل . على حين يعالجها مصنف آخر يميل إلى التجميع بوصفها فصيلة واحدة . هذا فى الوقت الذى يتفق فيه الرجلان على الأجناس التى تتكون منها المجموعة . وبالقدر الذى تمثل به المجموعات الموصوفة مجموعات منفصلة فعلا فى الطبيعة — وهذا هو الواقع بشكل عام — فإنه يمكن القول إن التصنيف المصطلح عليه طبيعى . أما من ناحية كون المرتبة التى تنسب إلى كل مجموعة تكون عرفية فإن النظام التصنيفى نفسه عرفى أكثر منه طبيعى . ويتفق علماء التصنيف بشكل عام على أنه بالرغم من أن عدم التدرج أو الاتصال بين المجموعات الكبيرة أمر حقيقى فإن نسبتها إلى مراتب تصنيفية مسألة اتفاقية أولا وقبل كل شىء . وقد قال « لينيس » نفسه هذا الكلام عن المراتب العليا . أما النوع فقد اعتبره شيئاً حقيقياً . واعتبر كل نوع وحدة خلقت خلقاً خاصاً . وحدث أن حلت النظرة التطورية محل نظرة « المثال الأصلى » . على أن هذا لم يكن مصحوباً بنبذ فكرة « لينيس » عن تحدد الأنواع . فكما قال باتيسون « بالرغم من أننا لا نستطيع أن نعرف الأنواع بدقة إلا أن لها خواص ليست للسلالات . . . وليس التمييز بين الأنواع والسلالات يقائم على مجرد فارق فى الدرجة » .

ويتعين علينا إذن أن نناقش طبيعة هذه الوحدة التصنيفية الفريدة . ألا وهى النوع . وفى الفصل الثالث قدمنا تعريفاً للأنواع على أنها طرز من النبات أو الحيوان تختلف أفرادها « بعضها عن بعض فى صفات ضئيلة فقط — هذا فيما خلا الجنس[1] — وتكون مميزة بوضوح فى بعض صفاتها عن كل ما عداها من أنواع . وهى ذات إخصاب متبادل . ولكنها تبدى عقماً جزئياً على الأقل إذا ما زوجت بأنواع أخرى » .

---

(١) أى الشق .

مقدار الاختلاف : وقد نشرت تعريفات عديدة أخرى للنوع وهى جميعاً ، بما فى ذلك التعريف المذكور آنفاً ، غير مرضية من حيث إنها لا تزودنا بأساس يستطيع المصنف العملى أن يستند إليه فى تقرير ما إذا كانت مجموعتان متشابهتان تمثلان نوعين مستقلين ، أم أنهما مجرد نوعين . وقد حاول البعض تحديد درجة الاختلاف الضرورية للفصل بين الأنواع الحقيقية، على أن هذا ليس بالشىء العملى — ليس فقط نتيجة لصعوبة صياغة تعبير كمى — بل لأنه يبدو أن درجة الاختلاف بين الأنواع تكون فى بعض المجموعات أكبر جداً منها فى مجموعات أخرى ، وكذلك لأن بعض الأنواع التى لا يعترى صحتها أى شك مثل « دروسوفيلا بسودوأوبسكيورا » ، و « دروسوفيلا برسيميليس » لا تبدى من التباين إلا أقله ، فى حين تبدى السلالات المختلفة لنوع واحد كالإنسان مثلا تبايناً واضحاً . ويبدو من هذا أن درجة الاختلاف تقل فى الأهمية جداً عن ثبات ذلك الاختلاف، أى عن عدم التدرج بين المجموعات .

عدم التدرج والعقم بين النوع : غير أنه حتى الاختلافات غير المتدرجة الحقة ليس من المحتم أن تكون دلالات على الحـــدود النوعية . فالاختلافات التى تسيطر عليها جينة واحدة تبدى عدم تدرج كامل إذا كانت السيادة تامة (لأى من البديلين) ، ومثل هذه الاختلافات قد تكون بالغة القدر . فطافرة « تترابترا » فى الدروسوفيلا مثلا تتميز بظهور زوجين من الأجنحة ، كما هى الحال فى حشرات الرعاش ورتب حشرية عديدة أخرى . وأعظم طرز عدم التدرج هو ذلك الذى ينتج عن عدم قدرة أنواع وثيقة القرابة على أن تتزاوج بعضهـــا مع بعض ، وهى ظواهر العقم بين النوعى وعقم الهجين التى كتبت عنها مؤلفات عظيمة، وأجريت فيها بحوث عديدة . وقد شددت كثير من التعريفات التى وضعت للأنواع على هذا الأمر وأوضحته . ولا شك أنه يمتاز بأنه صحيح بشكل عام جداً ، بيد أنه تشوبه أيضاً بعض الأخطاء . فأولا وقبل كل شىء نجد أن علماء التصنيف مضطرون إلى القيام

بمعظم دراساتهم على عينات محفوظة وبذلك يكون من العسير استخدام حاجز العقم حتى فى حالة ما إذا كان الاتفاق تاماً على صحة الفكرة نفسها . على أن هناك بعض الحقائق التى تلقى ظلالا من الشك على صحة الفكرة نفسها . فمن العسير أولا التمييز بين الحالات التى يتعذر فيها على الكائنات أن تتزاوج بعضها ببعض، وبين الحالات التى تستطيع فيها أن تتزاوج ولكنها لا تفعل ذلك لأسباب أخرى . فالنوعان القريبا الشبه المسميان « دروسوفيلا بسودو أوبسكيورا » ، و « دروسوفيلا برسيميليس » لا يتزاوجان فى الطبيعة نتيجة لوجود حاجز عقم حقيقى بينهما . ولكن طائفتى الباريا والهندو لا تتزاوجان أيضاً بالرغم من أنه ليس هناك شك فى عدم وجود حاجز عقم يمنع تزاوجهما . وقد توجد حواجز العقم داخل مجموعة لا مراء فى أنها تشكل نوعاً واحداً كما هى الحال فى نوع « نيمانتريا ديسبار » التى قد يؤدى التزاوج بين سلالات متباينة منها إلى إنتاج هجائن عقيمة لأنها تكون (من حيث الجنس) بين الذكورة والأنوثة . وهناك أخيراً حالات عديدة — وبخاصة بين النباتات — يسهل فيها التزويج بين نوعين مميزين بوضوح . وكثيراً ما يكون خصب مثل هذا التزاوج — أو خصب الجيل الأول الناتج عنه — عطباً جزئياً أو بالغاً . بيد أن مثل هذه الحالات تجعل من الصعب الزعم بأن العقم معيار مطلق فى التمييز بين الأنواع .

وبالرغم من هذا فإن العقم بين النوعى لا يزال هو العنصر المشترك بين معظم التعريفات التى وضعت للنوع . لقد عرف « دوبزانسكى » النوع بأنه تلك المرحلة فى عملية التطور « التى يحدث عندها مجموعة كانت تتزاوج فعلا فيما بينها يوماً ما أو كان يمكن أن يتم بينها التزاوج أن تنعزل إلى مجموعتين منفصلتين أو أكثر عاجزة فسيولوجياً عن أن تتزاوج إحداهما بالأخرى » . ويقول « جولدشميدت » إن المجموعات التى يمكن التزويج بينها بنجاح يجب أن تعالج بوصفها نوعاً واحداً بالنسبة للدراسات التطورية ، وهو يسلم فى نفس الوقت بأن علماء التصنيف قد يكونون محقين على أسس أخرى فى الفصل

بين تلك المجموعات لخدمة أغراض التقسيم الشكلية . وقد عرف مايير[1] أخيراً النوع بأنه « مجموعة من الجماعات المتزاوجة فعلا أو التى يمكن أن يقع بينها التزاوج والتى تكون معزولة تناسلياً عن المجموعات الأخرى المماثلة » . وهو يعود فيقول « إنه بالمعنى الدقيق للكلمة فإن تكوين الأنواع معناه نشأة وسائل عزل تناسلية » . وتقوم هذه النظرة إلى النوع على أساس تدفق الجينات وانتقالها بين الجماعات القريبة الصلة . وكثيراً ما يشار إليها باسم النظرة البيولوجية للنوع . ولا شك أن لها جاذبية واضحة من الوجهة المنطقية ، خاصة فى الآونة الحاضرة ، وبعد ما حققه علم الوراثة من منجزات باهرة فى تحليل مشاكل التطور . على أن « سونبورن » قد لجأ مؤخراً إلى الاعتراض على هذه النظرة وبنى اعتراضه على أساسين . فهو يقول (أولا) إن من الصعب تطبيقها على أكثر من بضعة من الكائنات المدروسة دراسة دقيقة ، وذلك لعظم حجم الدراسة التى يتطلبها تطبيقها تطبيقاً سليما . و (ثانياً) إنها متعذرة التطبيق على الأنواع العديدة من الأوليات والبعديات الدنيا والنباتات التى تتكاثر لاجنسياً أو بكرياً . وبالرغم من أن بعض علماء البيولوجيا يرون أن الأنواع فى مثل هذه الكائنات لا تقابل الأنواع فى الكائنات التى تتكاثر جنسياً فإن « سونبورن » قد أتى بأدلة وحجج تساند الرأى القائل بأن الأنواع فى هـذه المجموعات تقوم أيضاً على أساس تراكم فروق أو اختلافات وراثية نتيجة لفعل الانتخاب الطبيعى ، وبذلك تكون النظرة إلى النوع التى تستبعد تلك المجموعات غير سليمة .

ونتيجة للموقف الذى شرحناه عاليه والصعوبات التى يتضمنها فى تحديد الأنواع فى المجموعات التى تتكاثر تكاثراً لاجنسياً فإن كثيراً من علماء البيولوجيا قد توصلوا إلى الاستنتاج القائل بأن النوع لا يعدو أن يكون عبارة عن وحدة عرفية ، مثله فى ذلك مثل المراتب العليا للتصنيف . على أن كثيراً من علماء البيولوجيا يرون أن هذا خطأ ، وأن النوع هو وحدة حقيقية وطبيعية

---

(١) إ . مايير « المراتب التصنيفية فى الحفريات البشرية » .

حتى بالرغم من عجزنا عن تعريفه تعريفاً وافياً . ولا شك أن العبارة المقتبسة عن « باتسون » والتى قدمنا بها لهذه المناقشة تعبر عن وجهة النظر هذه تعبيراً جيداً . وقد قال دوبزانسكى[1] « إن بعض البيولوجيين الذين يعوزهم الإلمام بالموضوع قد وقعوا حقيقة فى هذا الخطأ (ألا وهو الاعتقاد بأن الأنواع هى وحدات محددة عرفياً فقط) . والواقع أنه ليس من المراتب ما هو عرفى ما دامت جعلت حدوده متفقة ومنطبقة على حدود المجموعات المتباينة وغير المتدرجة من صور الأحياء . وبالإضافة إلى هذا فإن مرتبة النوع تتميز بأن لها صفات خاصة بها تحدد حرية استعمالها وتجعلها نتيجة لذلك أعظم قيمة من بقية المراتب فى طرق استعمالها » . وقد وجد « جولدشميدت » أن الأنواع التى قام بدراستها تتميز بعضها عن بعض بفروق واضحة محددة — وإن لم تكن بالضرورة شاسعة — مما جعله يؤمن بأنه محق فى القول بوجود « فجوة لا يمكن تخطيها » تفصل الأنواع بعضها عن بعض .

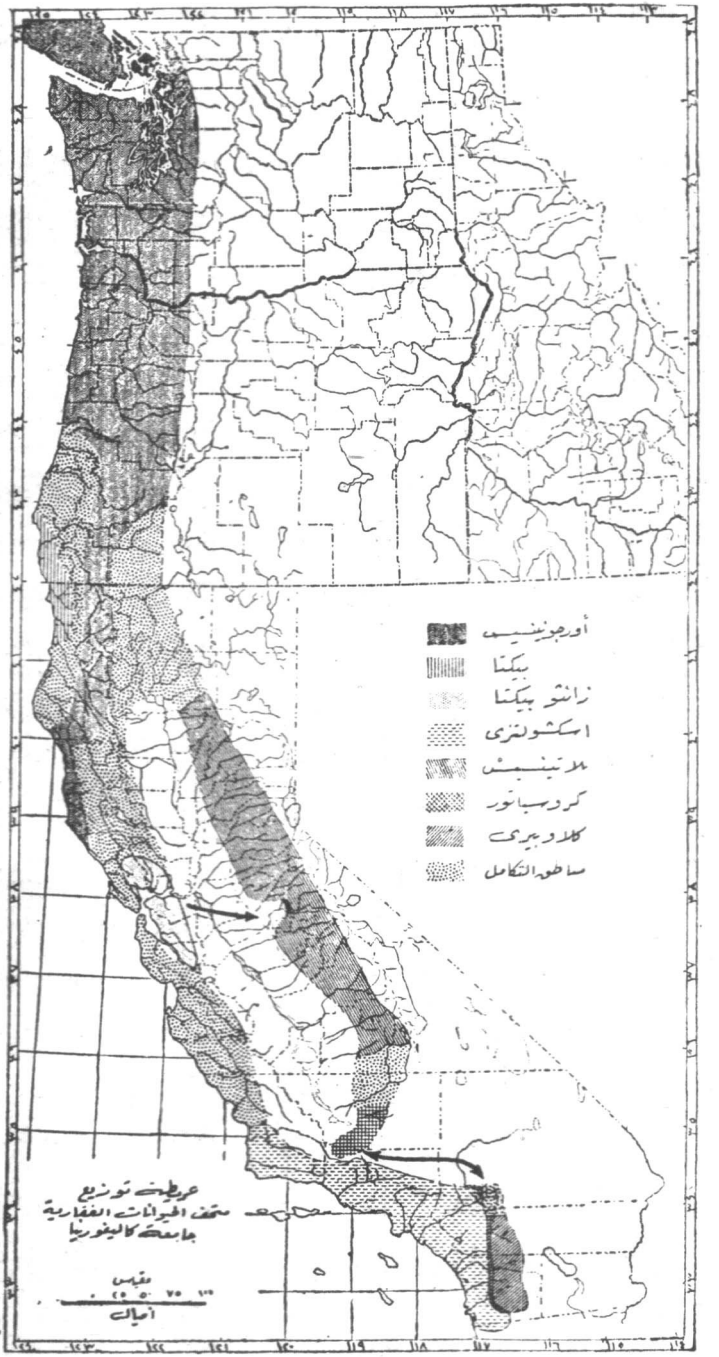
الراسنكرايس وتكوين الأنواع : يعتقد دوبزانسكى أن هذه البلبلة والالتباس إنما ترجع إلى طريقة نشوء الأنواع الجديدة . فتبعاً للنظرة الداروينية الجديدة يكون مصير النوع الواسع الانتشار هو أن ينقسم إلى نويعات منعزلة انعزالا جزئياً ، وتتمايز هذه النويعات بعضها عن بعض تدريجياً عن طريق انتخاب صفات متباينة ، وكذلك عن طريق التباعد الوراثى . وهكذا يتكون راسنكرايس أو دائرة من السلالات تصبح مجموعاتها الطرفية فى آخر الأمر متمايزة بعضها عن بعض لدرجة يؤدى معها ما بينها من اختلافات إلى إقامة حاجز عقم . وعندئذ تكون كل من هذه المجموعات قد أصبحت نوعاً جديداً حقاً . ويمثل هذه النشأة التدريجية لا يكون هناك فارق أو فاصل حاد فى الصفات المورفولوجية . ولذلك فإن علماء التصنيف الذين يتعين عليهم أن يعتمدوا أساساً على الصفات المورفولوجية يجدون صعوبة فى تحديد ما إذا

---

(١) ث . دوبزانسكى ، « علم الوراثة وأصل الأنواع » الطبعة الأولى .

كانت مجموعة ما قد بلغت المستوى النوعى للتمايز أم لم تبلغه بعد . ويقوم هذا كله على أساس الافتراض بأن عمليات التطور على كل من المستويين التطورى الدقيق (أى التغيرات التى تتم داخل النوع) والتطورى الكبير (أى نشأة أنواع جديدة أومراتب أعلى من النوع) . وهو افتراض معقول ولكنه لم يثبت بعد ولا يزال حتى الآن محوراً لجدل كثير .

ولعل أكثر الدراسات التى نشرت عن الراسنكرايسات إيحاء هى تلك التى أجراها « ستيبنز » على أحد « سمادل » ساحل المحيط الهادى يعرف باسم « انساتينا إسكشولتزى » . وينتشر هذا النوع على نطاق واسع جداً فى جبال كاليفورنيا ومناطق الشمال الغربى القريبة من المحيط الهادى (شكل ١٠٢) . على أنه لا يوجد فى وادى كاليفورنيا المتوسط العظيم ، وهو منطقة واطئة حارة جرداء . وبذلك فإن توزيع هذا النوع يكون شكلا بيضاوياً يمثل أحد جانبيه الجبال الساحلية، ويمثل الجانب الآخر جبال سيرانيفادا . ويتصل الجانبان أحدهما بالآخر عند كل من طرفيهما . ونحن نجد — كما هو متوقع — أن مجموعات هذا النوع لا تكون جماعة متجانسة وإنما هى مقسمة إلى سبعة نويعات ، توجد بينها عادة جماعات متدرجة الصفات حيثما يتقابل مدى انتشار نويعين من هذه النويعات السبعة . ويبدو من المحتمل أن هذا النوع نشأ أصلا فى الشمال الغربى ثم انتشر جنوباً على السلسلة الجبلية الساحلية وسلسلة سيرا نيفادا وأخذ ينقسم إلى نويعات فى طريق انتشاره هذا . تتميز النويعات الأربعة الساحلية بأن لون ظهورها متجانس ويتراوح بين البنى الداكن والبنى المحمر . أما الثلاثة النويعات الداخلية فهى تبدى بقعاً برتقالية أو صفراء تتزايد كلما اتجهنا من الشمال إلى الجنوب . وفى جنوب كاليفورنيا يلتقى طرفا السلسلة حيث يمثل « إنساتينا انساتينا اسكشولتزى » القسم الساحلى، ويمثل « انساتينا ا . كروسياتور » و « إنساتينا ا . كلاوبيرى » القسم الداخلى . والاختلاف بين هذه النويعات واضح جداً . وكان بحث « ستيبنز » الأول قائماً على دراسة ٢٠٣ عينات من اسكشولتزى و ١٥ عينة من كروسياتور و ٤٨ عينة من



(شكل ١٠٢) توزيع إنساتينا (عن ستينز)

كلاوبيرى . ولم يحدث أن جمعت الطرز الساحلية والداخلية من مكان واحد ، كما أنه لم يعثر على أفراد متوسطة فى صفاتها بين هذه النويعات . وقد زادت هذه المجموعات كلها نتيجة لعمليات الجمع التى تلت العملية الأولى ، وجمعت عدة حيوانات كانت فى صفاتها وسطاً بين كروسياتور وكلاوبيرى من مواضع لا تبعد سوى بضع مئات من الياردات عن تلك التى جمع منها إسكشولتزى ، وفى نفس الخانق ونفس المنطقة البيئية ، وبالرغم من هذا فلم يعثر على صور وسط بين أى من النويعين الأولين وبين نويع إسكشولتزى . ولم يعثر على دلائل تشير إلى وجود انعزال بيئى أو اختلافات موسمية فى التزاوج . ولذلك فإن ستيبنز يعتقد أن هذه الطرز الطرفية من « راسنكرايس » الإنساتينا لا بد أنها تتقابل دون أن يتم بينها أى تزاوج ، وأنها كانت تنتج أنواعاً مميزة مستقلة لو أنه قدر للطرز الوسطية التى تربط بينها فى الراسنكرايس أن تنقرض . ولسنا نعرف عن سلوك التزاوج فى هذه الطرز سوى النزر اليسير ، ومن المحتمل أن السبب فى عدم وجود طرز متوسطة لا يرجع إلى وجود عقم متبادل بين النويعات وإنما يرجع إلى أسباب أخرى كالتزاوج التفضيلى مثلا ، بيد أنه ليست هناك أدلة على ذلك . ولا شك أن الدراسات الوراثية فى هذا « الراسنكرايس » ، وخاصة فى طرزه الطرفية ستكون بالغة الأهمية وذات دلالة عظيمة بالرغم من شدة صعوبتها ، وذلك لأن هذه الحيوانات لا تتزاوج بسهولة فى ظل ظروف الأسر . وهذا « الراسنكرايس » على نحو خاص يبرز الأمور ويوضحها بجلاء . وتشكل الحقائق التى يتضمنها واحدة من أعظم أسانيد النظرية الداروينية الجديدة .

فمسألة النوع إذن هى واحدة من المشاكل الأساسية للبيولوجيا وللتطور ، وهى فى نفس الوقت من المشاكل التى لم يتيسر إيجاد حل لها حتى الآن . ومما يعمل على تعقيد هذه المشكلة صعوبة المقارنة بين الأنواع الجنسية والأنواع اللاجنسية ، ووجود حالات تكون فيها مرتبة الكائن — وهل هو نوع أم نويع — موضع جدل وكذلك وجود الأنواع الخفية أو الشقيقة التى لا تبدى

سوى اختلافات طفيفة فى طرزها الظاهرية بالرغم من أنها تكون منعزلة تناسلياً . وقد قال داروين إن النوع فى أية مجموعة من المجموعات هو ما يقول المختص القدير فى شئون تلك المجموعة إنه نوع ، ولعل الحقيقة هى أن الأنواع ليست متناظرة فى المجموعات الرئيسية المختلفة . ومن المحتمل أن عدم التدرج سيلعب دوراً فى التوصل إلى حل لمشكلة النوع أعظم من ذلك الذى يمكن أن تلعبه درجة الاختلاف بين المجموعات المدروسة . ولهذا فإننا سوف نتعرض فى الفصل القادم لبعض أوجه نشوء عدم التدرج .

المراجع :

Huxley, J. S. (Ed.), 1940. "The New Systematics," Oxford University Press. A valuable collection of essays on many aspects of taxonomy.

Mayr, E. (Ed.), 1957. "The Species Problem," American Association for the Advancement of Science, Washington, D.C. Another valuable collection of essays by many specialists. (Sonneborn.)

Stebbins, R. C., 1949. "Speciation in Salamanders of the Plethodontid Genus *Ensatina*," *Univ. Calif. Publ. Zoöl.*, 48, 377-526.

Stebbins, R. C., 1957. "Intraspecific Sympatry in the Lungless Salamander *Ensatina eschscholtzii*," *Evolution*, 11, 265-270. These two papers by Stebbins form the basis of the above discussion of the *Ensatina* Rassenkreis.

الفصل الثامن عشر

الوسائل العازلة وتكوين الأنواع

كثيراً ما كان داروين ومعاصروه يفكرون فى الاحتمال القائل بأن الاختلافات التى تكون المواد الخام للتطور قد « تغرق » أو تختفى عن طريق التزاوج مع الطراز الأصلى ، ونتيجة لذلك فإنه لا يمكن أن يحدث تغير فعلى فى النوع إلا إذا حيل دون وقوع مثل هذا التهجين وذلك بعزل الأفراد التى تحمل الاختلافات الجديدة عن مجموعة أبويها . وقد كانت هذه الفكرة مبنية على نظرية قبل مندلية للوراثة تعرف بنظرية « الخلط » ؛ ومؤداها أن النتاج لابد أن يكون دائماً وسطاً فى صفاته بين الأبوين. ولو أن هذه النظرية كانت سليمة لتحتم أن يؤدى تكرار إعادة تزويج مجموعة الهجائن بالطراز الأصلى إلى اقتراب أوثق إلى ذلك الطراز الأصلى . وفى رأى موريتز فاجنر (١٨٦٨) أصبح انعزال السلالات المتباينة هو الشرط الضرورى ، والسبب الذى لامحيص عنه لتكوين الأنواع .

الوراثة المندلية والانعزال وتكوين النويعات

وبظهور مبادئ الوراثة المندلية وتقدمها أصبح من المتعذر الدفاع عن فكرة داروين وفاجنر الأصلية . فالصفة التى تحددها جينة من الجينات لا يمكن أن يقضى عليها بالتهجين مع الطراز الأصلى : إنها قد تصبح متباينة الازدواج ، ولكن احتمال عودة ظهور تماثل الازدواج يظل قائماً باستمرار . وهكذا قد تصبح الجينة موزعة توزيعاً متساوياً فى نوع من الأنواع بحيث لا يمكننا أن نلاحظ أى اتجاه نحو تكوين نويع ، على أن هذا لا يؤدى إلى فقدان الجينة ولا الطراز الذى هى مسئولة عنه . ومع أن التزاوج مع الطراز

الأصلى لا يمكن أن يقضى على جينة مندلية . فهو يمكن أن يفرق أو يحل مجموعات أو «توليفات »من تلك الجينات . ولا يمكن للانتخاب أن يعمل إلا على كائنات بأكملها ؛ وبذلك فقد تكون لمجموعات معينة من الجينات قيمة لا تمتلكها الجينات المنفصلة للطراز الجينى . فالطافرات نحو حاسة شم قوية ونحو الجرى السريع (كاستطالة عظام الأرجل) تكون لكليهما قيمة انتخابية بالنسبة لحيوان مفترس يعتمد على المطاردة كالذئب مثلا . على أن الطافرتين إذا كانتا متلازمتين صارت لهما قيمة أعظم جداً من قيمة كل منهما على حدة. ومع أنه لا يمكن القضاء على أى من الطافرتين بالتهجين مع الطراز الأصلى إلا أنه من المؤكد أن ارتباطهما سينفصم إما عن طريق التوزيع المستقل وإما عن طريق العبور .

ولما كان تكوين النويعات هو الضرورة الطبيعية التى تفضى إلى تكوين الأنواع فى المنهج الداروينى الجديد فان تكوين جماعات متزاوجة لها مجموعات جينية متمايزة (أى نويعات) لهو أمر على جانب عظيم من الأهمية . إن التزاوج العشوائى تماماً فى داخل النوع يؤدى إلى توزيع متساو لكل اختلافاته الجينية ، وبذلك لا يمكن أن تتكون أية نويعات ، بالرغم من أن هذا لا يحول دون تحول كلى لنوع ما إلى نوع جديد إذا كانت هناك قوة انتخابية مناسبة تأتى فعلها فيه كما بين « رايت » . على أنه من المحتمل أن التزاوج العشوائى التام لا يحدث أبداً إلا فى الأنواع المتوطنة الصغيرة جداً . والحالة النموذجية هى أن يتم معظم التزاوج داخل الجماعات المحلية ؛ وأن يكون التزاوج الخارجى مع الجماعات الأخرى لنفس النوع قليلا نسبياً . وتكون النتيجة أن الجماعات المختلفة للنوع الواحد تستطيع أن تكون طرزاً جينية يختلف بعضها عن بعض باستمرار فى بعض البؤر أو فى عديد منها . وهذه يمكن أن تصنف كنويعات على أساس الطرز الظاهرية الناتجة . وحيثما تقابل اثنان من هذه النويعات فإنهما يتزاوجان عادة مما يؤدى إلى إعادة تكوين التوليفات المندلية المتوقعة ، وتكون نتيجة ذلك تكوين جماعة واحدة عظيمة التباين ومتوسطة الصفات

بشكل عام . وبذلك تضيع هباء أية خطوة يكون النويع قد خطاها فى سبيل بلوغ منزلة النوع . أما إذا ظل النويع منعزلا بدرجة كافية خلال فترة طويلة من الزمن يمتنع فيها تزاوجه مع أقاربه فإنه قد يستمر فى تجميع الاختلافات وتكتيلها حتى يكتسب حاجزاً فسيولوجياً يحول دون ذلك التزاوج . ونستطيع عندئذ أن نعتبر النويع نوعاً جديداً . وطالما ظلت المجموعات التى تربطها صلة القرابة منعزلة بعضها عن بعض جغرافياً فإنه يشار إليها باسم الأنواع الألوباترية أو غير المتواطنة . وكثيراً ما يكون هناك شك كبير فيما إذا كانت مجموعتان منفصلتان جغرافياً تمثلان فى الواقع نوعين ألوباتريين أم مجرد نويعين . ولكنهما إذا انتقلتا بعد ذلك إلى منطقة واحدة وأخفقتا فى التزاوج ، إحداهما بالأخرى ، وفى إنتاج صور متوسطة بينهما ، فإنهما تعتبران من الأنواع السمباترية أو المتواطنة ويقل الشك جداً فى منزلتهما .

وبذلك فإن دراسة الوسائل التى قد يتم عن طريقها انعزال النويعات ، بل والأنواع نفسها بعضها عن بعض قد لعبت دوراً أساسياً فى الدراسات التطورية الحديثة . حقيقة إن قليلين جداً هم الذين يوافقون اليوم على النص الحرفى لعبارة رومانيس القائلة « إن التطور لا يكون ممكناً بحال من الأحوال بدون الانعزال أو الحيلولة دون التزاوج المتبادل » . على أن هذا الرأى — مع بعض التعديل — أصبح يمثل روح كثير من الدراسات الحديثة .

الوسائل العازلة

قام مايير بتصنيف الوسائل التى يمكن بواسطتها للنويعات أو للأنواع القريبة الصلة أن ينعزل بعضها عن بعض إلى ثلاثة طرز من الوسائل العازلة . فأولا ، قد يكون هناك تقييد للانتشار العشوائى بحيث يتعذر على الأفراد التى يمكن أن تتزاوج أن يقابل بعضها بعضاً . ويعتبر هذا إلى حد كبير مناظراً للوسيلة الجغرافية فى عرف دوبزانسكى وآخرين . وقد يكون هناك ثانياً تقييد للتزاوج العشوائى بحيث لا تتزاوج الأفراد التى هناك إمكانية تزاوجها بالرغم من توافر الفرصة لذلك . وأخيراً قد يكون هناك اختزال فى الخصوبة بحيث

لا ينتج التزاوج سوى عدد قليل من النتاج ، أو هو لا ينتج نتاجاً على الإطلاق .

تفسير الانتشار المتوالى : تشير خرائط التوزيع إلى أن نوعاً معيناً يوجد وجوداً متصلا فى مناطق شاسعة ، ولكن الواقع أن الأنواع جميعها تنتخب من مثل هذه المناطق الشاسعة تلك الأجزاء المحدودة التى تمتاز بصفات بيئية ملائمة . وهكذا نجد أن رقعة الشطرنج تكون أفضل من خريطة التوزيع النموذجية فى التعبير عن توزيع الأنواع . فنحن نرى على سبيل المثال أن خريطة توزيع السيكامور الأمريكى ، أو شجرة الدلب المعروفة باسم « بلاتانس أوكسيد نتاليس » ، تبدى توزيعاً متصلا يمتد فوق مساحة تزيد على نصف الولايات المتحدة من تكساس فى الجنوب وأيوا فى الشمال حتى ساحل الأطلنطى . على أن المرء إذا أراد أن يعثر على غياض طبيعية من أشجار السيكامور فى تلك المنطقة الشاسعة فإنه يتعين عليه أن يبحث فى أراض واطئة غنية وعلى ضفاف المجارى المائية . وتبين خرائط التوزيع أيضاً أن قبرة المروج الشرقية توجد فى معظم أنحاء الولايات المتحدة شرقى جبال روكى ، بيد أنها لا توجد فى الواقع إلا فى أراضى الحشائش المكشوفة . وكذلك تكون الجماعات المحلية لمعظم الأنواع منفصلة بعضها عن بعض بواسطة حواجز متباينة المدى من أراض أو مناطق يتعذر عليها الانتفاع بها أو الاستقرار عليها لسبب ما . ففى داخل المناطق العراض للتوزيع المبين على الخرائط تكاد كل سمة من السمات الجغرافية أن تشكل حاجزاً يقف فى وجه انتشار نوع من الأنواع .

وحتى كمية صغيرة من الماء الملح تشكل حاجزاً يكاد يكون مطلقاً بالنسبة للبرمائيات . ولهذا السبب فإن جزر المحيط الهادى تكون عادة غير مأهولة بالبرمائيات إلا فى الحالات التى عمد فيها الإنسان إلى إدخالها ، كما هى الحال فى جزر هاواى مثلا . وتعمل المياه الملحة أيضاً على الفصل بين عديد من أنواع أسماك المياه العذبة . فنحن نجد على سبيل المثال أن كثيراً من مجارى

المياه العذبة الموجودة قرب ساحل المحيط الهادى تتبع فى طرقها لتصب فى المحيط مسالك تكاد تكون متوازية . وفى معظم الحالات يحتوى كل مجرى على نويع أو حتى نوع خاص به . وبالرغم من أن امتداد الماء الملح الذى يفصل بين أفواه المجارى المائية المتجاورة قد يكون صغيراً فإن الأسماك لا تعبره . ولكن إذا حدث أن اختلطت مياه الفيضان فى المجارى المتقاربة خلال الفصل المطير ، فإن تلك المجارى تشترك بعضها مع بعض فى أسماكها . وهذا يثبت أن ما يفصل بين الفونات السمكية للمجارى المتجاورة هو فى الواقع حاجز الماء الملح ، وليس غريزة التزام الموطن ، أو أى عامل آخر .

ومن بين أكثر الحواجز التى تقف فى وجه طيور اليابسة فعالية ساحات المياه الكبيرة . فالبادى أن نهر الأمازون يعمل كحاجز مطلق فى وجه كثير من الطيور . فبالنسبة لأنواع كثيرة نجد أن النويعات الموجودة على إحدى ضفتيه تختلف عن تلك التى تقطن الضفة الأخرى . وقد أشار ماير إلى حالات كثيرة لجزر استوائية متجاورة مأهولة بنويعات متباينة بالرغم من أن المسافات بينها تكون قصيرة نوعاً . وعندما قام داروين بدراسة طيور جزر الجالاباجوس وجد بها ٢٦ نوعاً من طيور اليابسة و ١١ نوعاً من الطيور البحرية . ولكن من هذه كانت ٢١ نوعاً من طيور اليابسة متوطنة ، فى حين كان نوعان فقط من الأنواع البحرية متوطنين . وقد تكون للجزر التى لا تفصلها سوى مسافات قصيرة نويعات أو أنواع مميزة على أن القاعدة العامة هى أن أشد الجزر انعزالا هى التى تكون لها أعلى نسبة من الأنواع المتوطنة .

وهناك أيضاً كثير من الثدييات التى تقف فى وجهها الحواجز المائية . فنويعات الفئران التى توجد على الضفتين المتقابلتين للأنهار الرئيسية تكون عادة مختلفة . وقد عرفت المناطق الجغرافية الحيوانية أصلا على أساس فونتها الثديية ، ومما يجدر ذكره أن الحواجز المائية — أى المحيطات — تفصل عديداً من تلك المناطق وإن لم تكن كلها .

وقد وصفت الجبال فى بعض الأحيان بأنها جزر فى بحر من الأراضى الواطئة . وكذلك تكون فلورة وفونة الجبال محدودة فى انتشارها بعجزها عن عبور الأراضى المنخفضة التى تفصل بين الجبال أو السلاسل الجبلية المتجاورة. وقد قام مايير بدراسة الطيور الجبلية فى غينيا الجديدة ووجد أن جميعها تقريباً قد انقسمت إلى نويعات على نحو مشابه جداً لما فعلته طيور الأرخبيلات ، بل إنه توجد فى بعض الحالات سلسلة من السلالات المميزة يقطن كل منها مستوى أو ارتفاعاً خاصاً به ، وهى تشمل سلالات توجد فى الأراضى المنخفضة وأخرى تعيش فى المناطق الجبلية المتوسطة الارتفاع كما تشمل سلالات ألبية . وهناك ثدييات عديدة — كالماعز الجبلى والأغنام كبيرة القرن — يقتصر وجودها على أعلى البيئات الجبلية . وقد وجد « توريل » أن نسبة كبيرة جداً من النباتات الألبية تنتمى إلى سلالات متوطنة .

وكذلك تعمل الجبال كحواجز بالنسبة لكائنات الأراضى المنخفضة . فالأوبوسوم الأمريكى المسمى « دايديلفيس فيرجينيانا » ينتشر انتشاراً واسعاً فى شرق الولايات المتحدة . ولا تشكل الجبال الشرقية القليلة الارتفاع حاجزاً بالنسبة له . وقد أدخل هذا الأوبوسوم فى كاليفورنيا منذ حوالى ٩٠ سنة مضت لأغراض رياضية . وقد ازدهر وأفلح فى السلطة الساحلية المنخفضة ولكنه عجز عن غزو جبال السيرا . وينتشر سنجاب الأرض ذو الثلاثة عشر خطاً المسمى « سيتللاس ترايديسيملينياتس » انتشاراً واسعاً فى برارى شمال وسط الولايات المتحدة ، ولكنه لا يمتد إلى جبال روكى . وينتشر الأرنب قطنى الذيل المعروف باسم « سيلفيلاجس فلوريدانس » فى معظم الولايات المتحدة شرقى جبال روكى ، أما فى الجبال فيحل محله ابن عمه أرنب جاك . والفأر أبيض القدم المسمى « بيروميسكس ليوكوبس » له توزيع مشابه ، فى حين تمكن قريبه الوثيق « بيروميسكس مانيكيولاتس » من غزو الجبال .

وكذلك تعمل الغابات الشاسعة كحواجز فى وجه انتشار كائنات أراضى الحشائش ، وتعمل البرارى كحواجز بالنسبة لانتشار كائنات الغابات ، بل إنه

يمكننا من الوجهة العملية أن نضع تصانيف أكثر دقة . ففأر الشجر الأحمر المسمى « فيناكومس لونجيكوداس » يقتات بابر التنوب ، كما أنه يعشش فى أشجار التنوب ويقضى معظم حياته فيها . ولذلك فليست البرارى فقط هى التى تقف حائلا دون انتشاره ، بل إن الغابات الخالية من التنوب أيضاً تعمل كحواجز فعالة فى وجه ذلك الانتشار . وحتى مجرد بعد الشقة قد يعمل كحاجز . فقد وجد « دايس » و « بلوسوم » أن هناك سبعة أنواع من الثدييات الصغيرة تتميز على المستوى النوعى فى تاكسون عنها فى يوما ، هذا بالرغم من عدم وجود حواجز تحول دون انتشارها الحر سوى بعد المسافة أو الشقة . وكما ذكرنا فى أول هذه المناقشة فكل سمة من السمات الطبيعية يمكن أن تشكل حاجزاً لنوع ما من أنواع النبات أو الحيوان .

إننا حتى الآن لم نتعرض إلا للعوامل الجغرافية فى تحديد الانتشار العشوائى . ولكن مايير قد أشار إلى خصائص عديدة لبعض الحيوانات تميل إلى الحد من انتشارها حتى فى غياب الحواجز الجغرافية . ومن بين هذه الخصائص صفة الاستقرار التى تمتاز بها حيوانات كثيرة . ومن العجيب أن هذا الأمر لا ينطبق بأجلى معانيه على الحيوانات الجالسة كشقائق النعمان البحرية مثلا ؛ إذ أن لهذه اللافقاريات البحرية يرقانات صغيرة تسبح سباحة حرة وقد تنتشر انتشاراً واسعاً بفعل التيارات البحرية . وكذلك فإن معظم النباتات بالرغم من كونها مثبتة أو جالسة تماماً فإنها تمتلك وسائل لانتشار البذور لا تقل كفاءة عن الوسائل النموذجية للانتشار فى الحيوانات ، بل إنها كثيراً ما تكون أكفأ من هـذه الأخيرة . أما الحيوانات الأكبر حجماً — وبخاصة الفقاريات — التى تعد أعضاء الحركة فيها من بين أوضح خصائصها ، فيبدو أنها تستخدم قدراتها على الحركة للبقاء داخل حدود مواطنها أكثر منه لتوسيع تلك المواطن . وتقدم لنا التجارب الواسعة فى تثبيت الحلقات المعدنية على الطيور أفضل الأدلة على هذا الأمر ، كما أنها تزودنا بأفضل ما لدينا من أمثلة . على أن أدلة أخرى مشابهة قد أخذت تتراكم لدينا عن مختلف مجموعات الفقاريات .

ولا شك أن غريزة العودة إلى الموطن التى يمتاز بها كثير من الطيور المهاجرة لهى من الأمور المعروفة الشائعة . ومن الواضح أن هذا أيضاً من العوامل التى تعمل على تحديد الانتشار العشوائى . وقد كتبت تقارير كثيرة عن غريزة العودة إلى الموطن فى فقاريات أخرى ، بل وفى بعض اللافقاريات وقد يكون للبنيان الاجتماعى لبعض الأنواع تأثير مماثل . ففى الإوز لاتتشتت المجموعات الأسرية فى نهايةفصل التعشيش ، وإنما هى تهاجر سوياً ولا تتفرق إلا بعد العودة إلى أرض التعشيش فى العام التالى . وتكون نتيجة ذلك درجة عالية من التزاوج الداخلى (تزاوج الأقارب) .

تقييد التزاوج العشوائى : إن العوامل الرئيسية التى تحد من التزاوج العشوائى فى غياب الانفصال الجغرافى هى الاختلافات البيئية ، واختلافات السلوك والاختلافات الميكانيكية فى أعضاء الجماع . والعاملان الأولان قائمان على أسس قوية ، وسوف نتعرض لهما بشىء من التفصيل ، أما العامل الثالث فان الأدلة على ثبوته محدودة .

ومن الطرز الهامة للإختلاف البيئى بين النويعات (أو بين الأنواع) والتى قد تفضى إلى منع التزاوج بينها هو اختيار كل نويع لبيئة تختلف عن تلك التى يختارها النويع الآخر مما تكون نتيجته ألا تتقابل الأزواج المحتملة من الجماعات المختلفة بالرغم من أنها تعيش فى نفس المنطقة بشكل عام. فقد وجد « دايس » على سبيل المثال أن المحالين اللذين يقطنهما نويعان من « بيروميسكس مانيكيولاتس » يتداخلان فى شمال ميتشيجان ومع ذلك فليس هناك دليل على وقوع التزاوج بينهما فى الطبيعة بالرغم من أنهما يتزاوجان فى المعمل . وتعيش إحدى هاتين السلالتين فى الغابات أساساً ، أما السلالة الأخرى فتقطن الشواطئ الرملية . وقد قام « ميورى » بدراسة حالة مشابهة فى نفس النوع فى حدائق جلاسيار الوطنية ، فوجد أن إحدى السلالتين تلزم الغابات بينما تلزم الأخرى البرارى . ويمثل ثعبان الماء الشائع المسمى « ناتريكس سبيدون » حالة مقابلة فى فلوريدا حيث تقترب سلالته التى تعيش فى الماء العذب من

سلالاته التى تعيش فى الماء الملح اقتراباً شديداً ، ولكنها تظل منفصلة بعضها عن بعض نتيجة تفضيل كل منها لبيئته الخاصة . وقد وصف « بيكتيت » حالة غريبة فى الفراشات السويسرية . فهناك سلالات مختلفة من الفراشة « نيميوفيلا بلانتاجينيس » يعيش كل منها على مستوى غير الذى تعيش عليه الأخرى . وتوجد إحداها على ارتفاعات تزيد عن ٢٧٠٠ متر ، وتوجد أخرى على مستويات تقل عن ١٧٠٠ متر . وتختلف هاتان السلالتان إحداهما عن الأخرى فى جينة واحدة . وعلى ارتفاع ٢٢٠٠ متر توجد جماعة هجينة أثبتت جميع فراشاتها أنها متباينة الازدواج . وعندما تزوج السلالتان النقيتان فى المعمل فإن النتاج يشمل الطرز الثلاثة جميعها فى الجيل الثانى . فالواضح إذن أنه لا بد أن الطرازين المتماثلى الازدواج يتعرضان لاستبعاد انتخابى شديد على ارتفاع ٢٢٠٠ متر ، هذا إذا كانت تلك البيانات صحيحة . وقد أخذت بيانات مشابهة تتجمع فيما يختص بمجموعات عديدة متباينة نباتية وحيوانية ، ويبدو من الواضح أن مثل هذه الاختلافات فى متطلبات البيئة ذات أهمية عامة كحواجز تقوم فى وجه التزاوج العشوائى .

ومن العوامل البيئية الأخرى الانعزال الموسمى أى أن تكون فصول التزاوج من الاختلاف إلى درجة تكفى لجعل التزاوج المتبادل غير محتمل الوقوع . ففى كاليفورنيا توجد خمسة أنواع موصوفة من أشجار السرو (كوبريسس) . وتنقسم هذه الأنواع بالتالى إلى عشر مجموعات مميزة يمكن أن تسمى نويعات ولكل واحد منها جميعاً توزيع محدود حتى أن بعضها ممثل بغيضة واحدة . وقد تنمو هذه النويعات جنباً إلى جنب ، ومع ذلك فلا تنمو بينها سوى بضع شجرات هجينة ، وقد لا تنشأ هجائن على الإطلاق . ويبدو أن العامل الذى يحول دون تزاوج هذه النويعات هو ببساطة أن تلك النويعات العديدة تنمو حبوب اللقاح فى كل منها فى وقت يختلف عنه فى الأخرى وبذلك لا تكون هناك فرصة للتهجين ويمكن تفسير ظهور العدد القليل من الأشجار الهجينة بسهولة إذا علمنا أن بعض أشجار سلالة مبكرة تظهر حبوب

لقاحها متأخرة عن أوانها المعتاد وأن بعض أشجار السلالة المتأخرة تظهر حبوب لقاحها مبكرة عن أوانها المعتاد . وقد أثبت « أندرسون » أن مثل هذه الاختلافات الموسمية تكون ذات أهمية فى انعزال بعض أنواع السوسن . وقد أمكن إثبات نفس هذه الظاهرة فى بعض الأجناس الأخرى ؛ ويبدو من المحتمل أن الانعزال الموسمى شائع بين النباتات .

والانعزال الموسمى معروف أيضاً بين الحيوانات . ومن المعروف بشكل عام أن موسم التزاوج فى الفقاريات ذوات الدم الحار يكون طويلا نوعاً . وأن المواسم الخاصة بأنواع عديدة تنتمى إلى مجموعة واحدة قد تتفق بعضها مع بعض . أو هى تتداخل إلى حد بعيد . ومع هذا فإن « ماير » يسوق عدة أمثلة من الطيور يبدو أن للانعزال الموسمى أثراً فعالا فيها . أما فى الفقاريات ذوات الدم البارد وفى اللافقاريات فإن مواسم التزاوج قد تكون محدودة جداً ، وبذلك يكون الانعزال الموسمى ذا أثر فعال جداً فيها . ففى شمال شرقى الولايات المتحدة قد تتزاوج كل من الضفادع المعروفة باسم « رانا كلاميتانس » و « رانا بيبنس » و « رانا سيلفاتيكا » فى نفس البركة . على أن الذى يحدث بشكل عام هو أن يبدأ نوع سيلفاتيكا فى التزاوج قبل أن يبدأ النوعان الآخران فى الظهور فى البرك . وقد لا يبدأ نوع كلاميتانس فى التزاوج قبل أن يفرغ النوعان الآخران منه . وتشكل درجة حرارة الماء العامل الحاسم فى تحديد الموعد الذى يبدأ فيه كل نوع تزاوجه . ويبدأ نوع « رانا سيلفاتيكا » فى النقيق عند درجة حرارة منخفضة نسبياً تقرب من ٤٤° فهرنهايت فى جنوب ولاية ميتشيجان ولعله يتزاوج عند درجات حرارة لا تزيد عن هذه إلا قليلا . أما « رانا بيبنس » فهى تبدأ فى التزاوج عندما تصل درجة حرارة الماء إلى ٥٥° فهرنهايت أو أكثر قليلا . ولا تظهر « رانا كلاميتانس » فى البرك حتى ترتفع درجة حرارة الماء إلى ما فوق ٦٠° فهرنهايت ؛ ولم يعين أحد بعد درجة الحرارة الصغرى للتزاوج فى هذا النوع . والواقع أن التهجين بين هذه الأنواع الثلاثة يفشل فى المراحل الجنينية المبكرة ؛ على أنه من المحتمل

أن الانعزال الموسمى جاء سابقاً على حاجز العقم وأنه هو الذى أدى إليه وجعل نشوءه ممكناً . وتسود حالة مشابهة بين السمادل من أنواع « أمبيستوما تيجرينم » و « أمبيستوما ماكيولاتم » فى نفس المنطقة . فنوع « أمبيستوما تيجرينم » يبدأ تزاوجه فى الربيع فى أعقاب ذوبان الثلوج مباشرة ، وينتهى منه عادة فى أواخر شهر مارس . أما نوع « أمبيستوما ماكيولاتم » فلا يبدأ تزاوجه حتى أواخر مارس أو أوائل أبريل . وقد نشر بلير بيانات مقابلة عن التودات من جنس « بوفو » .

وهناك عدة حالات معروفة تعمل فيها الاختلافات السلوكية — وبخاصة تلك التى تتعلق بالغزل — على تحديد التزاوج العشوائى بين أفراد أنواع مختلفة . ففى النباتات يقوم التزاوج عادة على ظروف ميكانيكية (من وجهة نظر النبات) بدرجة ما ، كالتلقيح بواسطة الريح أو بواسطة الحشرات مثلا . أما فى حالة الحيوان فإن التزاوج يكون عادة مسبوقاً ببعض الإعداد . وقد يكون هذا الإعداد بالغ الضآلة فى بعض الحيوانات البحرية كقنافذ البحر مثلا حيث يعمل إطلاق الجاميطات ومعها بعض من مادة مثيرة للجنس بواسطة أحد الأفراد على حفز كل أفراد المستعمرة أو معظمها على طرح خلاياها الجنسية فى الماء . وبذلك تختلط الجاميطات بعضها ببعض بفعل التيارات المائية فيتم الإخصاب ، وعلى النقيض من هذا قد يكون التزاوج مسبوقاً بغزل بالغ التعقيد يستمر أحياناً لأيام عديدة . وقد أشار ماير إلى أنه يحدث فى كثير من الطيور أن يتآلف الطير فى أزواج قبل أن يقع التزاوج بفترة قد تمتد لعدة أسابيع . وقد وجد أنه فى مثل هذه الأنواع تكون الهجائن بين النوعية نادرة جداً ، فى حين تكون على جانب من الشيوع بين الأنواع الوثيقة القرابة التى ليست لديها فترة خطبة « خطوبة » كهذه . وهو يعزو عدم وجود الهجائن فى الأنواع الأولى إلى أثر الاختلافات فى النمط السلوكى التى قد تؤدى إلى « فسخ » « خطبة » وليفين لا ينتميان إلى نفس النوع .

وقد قام « سبيث » بدراسة مفصلة للسلوك الجنسى فى أنواع الدروسوفيلا

الستة ، فوجد أن الغزل والتزاوج يمكن تقسيمهما إلى ست مراحل، وأن عدم توافق سلوك الذكر والأنثى فى أى من تلك المراحل الست قد يؤدى إلى توقف الغزل تماماً . وبالرغم من أنه قد بذلت عدة مئات من المحاولات للحصول على هجائن بين نوعية إلا أن الجماع الفعلى لم يتم إلا فى واحدة فقط من تلك المحاولات . وفى معظم الحالات كان الغزل يتوقف خلال المرحلة الأولى . ومع ذلك فإن الاختلافات الملحوظة فى أنماط الغزل بين هذه الأنواع العدة لا تعدو أن تكون اختلافات بسيطة تتعلق بربت الذكر على الأنثى وبالانعكاسات الوضعية وغيرها من الحركات المشابهة . على أن هناك أنواعاً أخرى تكون الاختلافات بين أنماط الغزل فيها أكثر بروزاً وأشد وضوحاً . ففى السرطانات التابعة لجنس « أوكا » يمكن التمييز بين الأنواع عن بعـــد ، وذلك عن طريق أسلوب حركتها أثنـــاء الغزل . والطيور التى لا تظهر عليها سوى اختلافات مورفولوجية ضئيلة قد يسهل التمييز بينها بواسطة أغانيها . وتقوم بعض السمادل والسلاحف « برقصات » تزاوج تدعو إلى العجب وتثير الدهشة .

ولعل الروائح والأغانى وعلامات التعرف تنضوى جميعها تحت هذا الباب . فمن الثابت بشكل قاطع أن الرائحة تلعب دوراً رئيسياً فى انفعالات التزاوج فى حرشفية الأجنحة . فإذا وضعت أنثى تنتمى إلى واحد من الأنواع النادرة داخل قفص من السلك الشبكى ووضع ذلك القفص فى الخارج فسرعان ما تتجمع حوله ذكور عديدة . أما إذا وضعت الأنثى داخل وعاء زجاجى بدلا من القفص السلكى فإن الذكور لا تتجمع حولها . ويمكن إثبات أن هذه الروائح ذات نوعية عظيمة ، وذلك عن طريق الاستجابة الانتخابية التى تبديها الذكور عندما توضع فى منطقة واحدة أنثيان تنتميان إلى نوعين وثيقى القرابة . ولا تحدث ارتباطات « خاطئة » إلا فيما ندر . وقد قام « بيترسن » بدراسة حالة تتضمن ما لا يقل عن ٣٧ نوعاً تنتمى إلى جنس واحد وتعيش كلها فى واد واحد دون أن يحدث بينها تزاوج . والاختلافات المرئية بين هذه الأنواع

ضئية ، ويعتقد « بيترسن » أن التزاوج بين ذكور وإناث النوع الواحد تضمنه روائح الفراشات .

والدور الذى تلعبه تغاريد الطيور فى التزاوج معروف جيداً ، كما أننا نعرف حالات عديدة تلعب فيها الأصوات التى تطلقها الحشرات دوراً مماثلا . وبالإضافة إلى فائدة هذه الأصوات فى الاهتداء إلى الزوج الذى ينتمى إلى نفس النوع فإنها قد تعمل أيضاً على حفز النشاط الجنسى . فكما أشرنا سلفاً تعمل حركة الجناحين فى ذكر الدروسوفيلا على إسراع قابلية الأنثى ، على أنها ما إن تنفعل لهذا الحافز حتى يمكنها أن تتقبل ذكراً عديم الأجنحة . ويعتقد مايير أن الظواهر العديدة التى كانت توصف سابقاً بأنها انتخاب جنسى قد يمكننا أن نتفهمها على الوجه السليم إذا اعتبرناها ببساطة طرق إثارة جنسية . وهذا قول معقول جداً ، وهو إن صح فإنه سيعود بتلك الظواهر إلى التوافق مع النظرية العامة للانتخاب الطبيعى .

وقد كانت العوامل الميكانيكية تعتبر يوماًما وسائل عازلة هامة ، أما اليوم فيبدو أن أهميتها كانت مبالغاً فيها إن لم تكن قد أخطئت تماماً . ففى الحشرات قد تكون مورفولوجية الأعضاء التناسلية بالغة التعقيد، وهى كثيراً ما تشكل أفضل ما لدينا من صفات تصنيفية . وعلى هذا الأساس اقترح « دوفور » منذ أمد بعيد نظرية « القفل والمفتاح » التى تقول بأنه لا بد — لكى يتم الجماع — من وجود تقابل وتوافق تام الانضباط بين مورفولوجية أعضاء الذكر والأنثى . وهكذا تشبه الأعضاء التناسلية للأنثى بقفل لا يمكن أن ينجح فى فتحه سوى مفتاح واحد ألا وهو الأعضاء التناسلية للذكر من نفس النوع . وهذه النظرية موحية جداً ، بيد أنه مما يؤسف له أن هناك من الأدلة ضدها ما يفوق تلك التى تعضدها . فمن الناحية الإيجابية وصفت بضع عمليات تهجين « بين نوعية » انتهت بموت المتزاوجين نتيجة لعجزهما عن الانفصال بعد الجماع . كما لوحظ حلزونان من نوعين مختلفين وهما يحاولان التسافد لساعات عديدة دون جدوى ، والمفروض أن عجزهما كان نتيجة لمصاعب ميكانيكية .

آما من الناحية السلبية فإن هناك مجموعة عظيمة من الأدلة. ففى بعض الحالات لاتقوم الاختلافات الشديدة فى الأعضاء التناسلية حائلا دون الجماع . وقد لوحظ وقوع الجماع بين حشرات ذات مورفولوجية عظيمة الاختلاف . وفى كثير من الأجناس تكون الأعضاء التناسلية الإناث متماثلة فيها جميعاً فى حين تبين الذكور عن اختلافات ذات أهمية تصنيفية . وحتى الاختلافات القصوى فى الحجم قد لا تقف حائلا دون الجماع فقد نجح تزويج الكلاب من نوع داكسهوند ونوع سانت برنارد .

إحلال الصفات : من الوسائل العازلة التى يمكن مناقشتها باعتبارها تعمل على الحد من التزاوج العشوائى أو على اختزال الخصوبة ما يعرف « باحلال الصفات » ، وهى فكرة ظهرت حديثاً بفضل « براون وويلسون » . فقد لاحظ هذان العالمان حالات عديدة تكون فيها الأنواع الوثيقة القرابة فى أقصى حالات التمايز عنـــدما تكون مشتركة الموطن ، ولكنها تقترب بعضها من بعض فى الشبه حيث تكون منفصلة الموطن . فالنملة المعروفة باسم « لاســـياس فلافس » لها توزيع هولاركتى واســـع بينما يقتصر وجود النملة المسماة « لاسياس نياركتيكس » على شمال شرقى الولايات المتحدة . وفى هذه المنطقة الأخيرة التى هى وطن مشترك لكلا النوعين نجد أنهما يختلفان أحدهما عن الآخر اختلافاً بيناً من الناحيتين المورفولوجية والبيئية ، أما فى المناطق الأخرى من مدى انتشار نوع فلافس فإننا نجده شبيهاً إلى حد ما بنوع نياركتيكس . وقد كان تفسير براون وويلسون لهذا الأمر هو أن الأنواع الحديثة الانفصال إذا ما أصبحت مشتركة الموطن فان الانتخاب الطبيعى يعمل على تفضيل التمايز القوى الواضح الذى يقلل من احتمالات بوار الجاميطات عن طريق الزيجات ذات الإخصاب المنخفض . هذا بالإضافة إلى أن التمايز البيئى ينقص من المنافسة المباشرة بين الأنواع ، وبذلك يسمح بوجود جماعة أكبر عدداً فى مجموعها فى منطقة بعينها . وقد يؤثر إحلال الصفات على أى وجه من أوجه بيولوجية النوع بما فى ذلك .

الإخصاب . وقد أورد براون وويلسون أمثلة عديدة من مجموعات شديدة التباين كالطيور والنمل والأسماك والسرطانات .

نقص الإخصاب : والفئة الأخيرة من الوسائل العازلة تتضمن تلك الوسائل التى تعمل من خلال نقص الإخصاب . وتقسم هذه الوسائل عادة إلى العقم « بين النوعى » الذى يشمل الاخفاق فى إنتاج جيل أول ، ثم عقم الهجين الذى ينتج فيه جيل أول ، ولكن هذا الهجين يكون عقيما وبذلك لا ينتج عنه جيل ثان . على أن هذه المسألة مبالغ فيها حتى عند هذا الحد من مقالتنا ، ذلك لأن هذه الظاهرة ليست مطلقة . فالخصوبة قدتنقص دون أن ينتج عن ذلك عقم مطلق ، وهذه هى الحالة الشائعةعلى نطاق واسع خاصة بين النباتات . والمراجع المنشورة التى تتناول العقم « بين النوعى » عظيمة الوفرة وتمتد إلى الوراء حتى عهد أرسطو . وبينما يتعذر علينا أن نقدم موجزاً لها هنا فإننا سوف نقدم فيما يلى مناقشة لبعض الحقائق البارزة التى تتعلق بهذا الموضوع .

من الممكن أن يكون العقم « بين النوعى » ناتجاً عن إخفاق حبة اللقاح أو الحيوان المنوى فى بلوغ البويضة النباتية أو الحيوانية ، كما أنه يمكن أن يكون راجعاً إلى إنتاج لاقحة أو زيجوت غير قادر على الحياة . والطراز الأول شائع على وجه الخصوص بين النباتات . فكثيراً ما يحدث أن يبطؤ نمو أنابيب اللقاح فى حالات التزاوج « بين النوعى » أو أن تنفجر أنبوبة اللقاح مما يؤدى إلى تعذر الإخصاب . فإذا كان النوعان المتزاوجان لا تربطهما إلا قرابة نائية فإن أنابيب اللقاح قد لا تنمو على الإطلاق . أما إذا كان أوثق قرابة فإن أنابيب اللقاح قد تنمو بمعدل أبطأ من ذلك الذى نجده فى الحالات الطبيعية ، ونتيجة لذلك فإنه إذا حدث أن لقح النوع أ مثلا بحبوب لقاح مستمدة من فردين أحدهما ينتمى إلى النوع أ والآخر ينتمى إلى النوع ب لوجدنا من الوجهة العملية أن جميع عمليات الإخصاب تتم بين فردى النوع الواحد (أ×أ) ، ولا تتم عمليات إخصاب بين النوعين المتباينين (أ×ب) . ويرجع السبب فى هذا إلى أن حبوب لقاح أ تنمو بمعدل طبيعى على أقلام

نفس النوع أ ، أما حبوب لقاح ب فإنها تنمو على أقلام أ بمعدل منخفض . وبينما نجد هذه الظاهرة شائعة فى التزاوج « بين النوعى » إلا أنها ليست غائبة تماماً فى التزاوج بين أفراد النوع الواحد. فنباتا الذرة السكرية والذرة النشوية يختلفان أحدهما عن الآخر فى جينةواحدة فقط ، وبالرغم من هذا فإن معدل نمو أنابيب لقاح الذرة السكرية على أقلام الذرة النشوية أبطأ من معدل نمو أنابيب لقاح الذرة النشوية على تلك الأقلام . أما على أقلام الذرة السكرية فإن للطرازين معدل نمو واحداً .

أما انفجار أنابيب اللقاح فهو محتمل الحدوث على وجه خاص فى حالات التزاوج التى يكون الأب فيها عدد من الكروموسومات أكبر من ذلك الذى للأم . وحيثما كانت أعداد الكروموسومات فى النوعين متساوية فإن نسبة عدد الكروموسومات فى القلم إلى عدد الكروموسومات فى أنبوبة اللقاح تكون ٢ : ١ (العدد المضاعف : العدد النصفى) . أما عندما تقترب النسبة من ١ : ١ فإن ذلك يؤدى عادة إلى انفجار أنابيب اللقاح . ويكون هذا الأمر محتمل الحدوث عادة على وجه خاص فى حالات التزاوج بين الأنواع ذات التضاعف الكروموسومى المتعدد (انظر فصل ١٩) ، وفى أسلافها من الأنواع ذات التضاعف الكروموسومى المزدوج . فالبادى مثلا أن الطباق التجارى واسمه العلمى « نيكوتينا تاباكم » وعدد كروموسوماته ٤٨ مشتق من نوعى « نيكوتيانا سيلفستريس » و « نيكوتيانا تومنتوزا » ، ولكل منهما ٢٤ كروموسوماً . ومن السهل التهجين بين أى من النوعين الأخيرين وبين نوع تاباكم على شريطة أن يكون تاباكم هو الفرد الأم . وعندئذ تكون النسبة بين كروموسومات القلم وكروموسومات أنبوبة اللقاح هى ٤ : ١ . أما إذا جرت محاولة التهجين باتخاذ تاباكم كأب (أى استخدمت حبوب لقاحه فى إخصاب بويضات أى من النوعين الآخرين) فان النسبة تكون ١ : ١ فإن التزاوج أو التهجين يخفق عادة نتيجة لانفجار أنابيب اللقاح . وفى بعض الحالات أمكن إثبات أن انفجار أنابيب اللقاح ينتج عن زيادة الضغط الأسموزى فى

أنبوبة اللقاح عنه فى القلم . وبالرغم من أن هذا الأمر له علاقة بعدد الكروموسومات فإن من الواضح أن الضغط الأسموزى الأكثر ارتفاعاً فى أنابيب اللقاح هو عبارة عن أثر فسيولوجى للطراز الجينى وليس أثراً مباشراً لعدد الكروموسومات ؛ وذلك لأن الكروموسومات لا توجد أبداً فى أعداد تكفى لإحداث آثار ذات بال على الضغط الأسموزى . ولسنا نعرف بوجود أمثلة مقابلة تماماً فى عالم الحيوان . بيد أن « سيريبروفسكى » قد أثبت أن تركيز أيون الأيدروجين والضغط الأسموزى للإفرازات المهبلية فى ثدييات مستاتسة مختلفة تبدى اختلافات صغيرة ولكنها ثابتة . وتؤدى عمليات التلقيح الصناعى بين الأنواع بنقل الحيوانات المنوية من ذكر إلى أنثى نوع آخر إلى موت تلك الحيوانات المنوية ، وقد يكون هذا ناتجاً عن عدم توافق أسموزى .

وبعد أن تتكون لقيحة أو زيجوت هجين فليس هناك ضمان بأنها سوف تصل إلى طور البلوغ ؛ إذ أن الموت قد يلحق بها فى أى طور من أطوار تكوينها . ففى التزاوج « بين الفصائلى » لقنافذ البحر تلفظ الكروموسومات الآتية من الأب وتموت اليرقة الناتجة ذات العدد النصفى من الكروموسومات فى مرحلة مبكرة . وفى التزاوج بين نبات « داتورا سترامونيام » ونبات « داتورا ميتيل » (أعشاب جيمسون) تسير عملية التكوين حتى مرحلة الثمانى خلايا ثم تتوقف . ويبدو فى كثير من الهجائن النباتية أن الموت ينتج عن قصور فى العلاقة الغذائية بين الإندوسبرم أو السويداء وبين الجنين ؛ إذ أن الأجنة التى تستخرج من البذرة وتربى على وسط غذائى صناعى لا تموت كتلك التى تترك فى البذور ، وإنما تنمو لتصل إلى طور البلوغ . وقد تكون النباتات البالغة التى يحصل عليها بهذه الطريقة فى شدة وقوة النوعين اللذين ينتمى إليهما الأبوان .

ونحن لم نحرز إلا تقدماً يسيراً فى تحليل الأسس الوراثية للعقم « بين النوعى » ، ولذلك فإن الحالتين اللتين سنذكرهما فيما يلى لهما أهمية خاصة قام « هولينجز هيد » باجراء تهجينات « بين نوعية » عديدة فى جنس كريبيس ، الذى هو عشب

عالمى التوزيع مستخدماً فى ذلك المجموعات الهائلة الموجودة فى معمل بابكوك . عندما يهجن « كريبيس كابيلاريس » مع « كريبس تكتورم » فإن النتيجة تعتمد على أية سلالة من النوع الأخير استخدمت فى التهجين . ويكون الجيل الأول المستمد من بعض السلالات سليما تماماً . أما من بعض سلالات أخرى ، فإن الجيل الأول يشمل نباتات سليمة تماماً . وأخرى تموت وهى فى طور الفلقة وذلك بنسبة ١ : ١ . ومن بعض آخر من السلالات تموت كل الذرية فى مرحلة الفلقة . ويبدو إذن أن نوع تكتورم له جينة تسلك عند التهجين مع نوع كابيلاريس كجينة سائدة مميتة . ولقد فشلت كل الجهود التى بذلت للعثور على أى أثر لهذه الجينة على الطراز الظاهرى فى نوع تكتورم النقى ، بيد أنه قد وجد أن هذه الجينة تسلك كجينة سائدة مميتة فى تهجينات مع عدة أنواع أخرى من جنس كريبيس ومن الواضح أن هذه الجينة تعمل فى توافق مع التكوين الجينى لنوع تكتورم ولكن بطريقة غير معروفة . أما إذا اتحدت مع التكوين الجينى لنوع كابيلاريس فإنها تكون من عدم التوافق إلى حد يفضى إلى الموت .

وهناك حالة مشابهة مفهومة على وجه أكمل من الحالة التى ذكرناها توا . تلك هى الحالة التى اكتشفها بيلامى فى الأسماك الاستوائية . ففى سمكة القمر المعروفة باسم « زيفوفورس ماكيولاتس » هناك جينة سائدة مرتبطة بالجنس يشار إليها بالحرف N تسبب زيادة فى كمية الصبغ الأسود . فالأسماك التى لها NN تكون أدكن لوناً من تلك التى لها Nn . وفى النوع الوثيق القرابة ذى الذيل السيفى والمسمى « زيفوفورس هيلبرى » لا توجد سوى البديلة المتنحية لهذه الجينة . على أن النوعين يمكن التهجين بينهما . كما أن الجيل الأول الناتج عن تزاوجهما يكون خصباً أيضاً . وإذا استخدمت فى عملية التزاوج هذه أسماك قمر لها NN فإن الهجائن الناتجة ستكون جميعها Nn وستكون من جميع الأوجه الأخرى جامعة لمجموعة كروموسومية من كل من النوعين اللذين ينتمى إليهما الأبوان . وكمية الصبغ الأسود الموجودة فى هذه الهجائن Nn تفوق تلك التى توجد فى سمكة القمر الأب (أو الأم) NN . وإذا ما عدنا فزوجنا هجائن الجيل الأول بأسماك ذات ذيل سيفى نقية nn فإن الجيل الناتج

يجب أن تكون ثلاثة أرباع كروموسوماته مستمدة من ذوات الذيل السيفى وسيكون بعض هذه أيضاً Nn . وفى هذه الأخيرة يتحول النسيج الصبغى إلى أورام ، ولذلك ففى إمكاننا اعتبار الجينة ممية . فالجينة N إذن تنتج لوناً طبيعياً مغايراً فى أسماك القمر النقية ، وهى تنتج فى الهجائن تعبيراً أكثر تطرفاً لنفس الصفة . أما فى طراز جينى أقرب إلى الذيل السيفى النقى فإن هذه الجينة N نفسها تنتج أثراً أشد تطرفاً ، ألا وهو الأورام الميلانوتية أو السوداء ، وبذلك فقد أصبحت جينة « بين نوعية » ممية . وبمعنى آخر فإن الجينة التى تكون مفيدة أو على الأقل غير ضارة فى خلفيتها الوراثية الأصيلة قد تصبح ممية فى وضع وراثى مختلف . وليس من المعروف ما إذا كانت لهذه المعلومات أية صلة بحقيقة كون النموات الصبغية فى الثدييات تكون أحياناً نذراً لظهور السرطـــان .

ولا تختلف مشكلات عقم الهجائن اختلافاً أساسياً عن مشكلات العقم « بين النوعى » . والواقع أن عقم الهجائن يمكن اعتباره صورة خاصة من صور العقم « بين النوعى » تأجل فيه ببساطة ظهور الخلل لجيل واحد . على أن هذا التأخير فى ظهور الخلل يهيىء لنا مزيداً من الإدراك للطرق الوراثية والسيتولوجية التى تعمل فى هذا المضمار . فعندما ندرس الهجائن العقيمة دراسة سيتولوجية نجد أن أشيع ما تشذ فيه هو إخفاق الكروموسومات فى الاعتناق . ويحدث فى الحالة النموذجية أن تتوزع الكروموسومات غير المعتنقة عند أحد انقسامات النضج بين الخليتين الناتجتين دون أن تنقسم هى نفسها ، وتكون نتيجة ذلك أن يصبح توزيع الكروموسومات عشوائياً . فقد تذهب كل الكروموسومات إلى أحد القطبين ولا يذهب أى منها إلى القطب الآخر ، كما قد يذهب عددان متساويان من الكروموسومات إلى كل من القطبين ، أو قد تنتج أى حالة متوسطة بين هذين النقيضين . أما الانقسام الآخر فإنه يكون عادة متساوياً . وتكون معظم الجاميطات الناتجة فى هذه الحالات غير قابلة للحياة . على أن هناك احتمالا فى أن تنفصل التكوينات الجينية للنوعين الأبوين بدقة عن

طريق الانقسام العشوائى مما تنتج عنه جاميطات خصبة . وهناك تقارير لا يتطرق إليها الشك عن إناث بغال أنتجت نسلا . وفى النباتات قد يؤدى احتواء كل كروموسومات الهجين داخل جاميطة واحدة إلى إنتاج نسل صالح للحياة قادر عليها . على أنه يكون عندئذ مضاعف الكروموسومات (انظر فصل ١٩) .

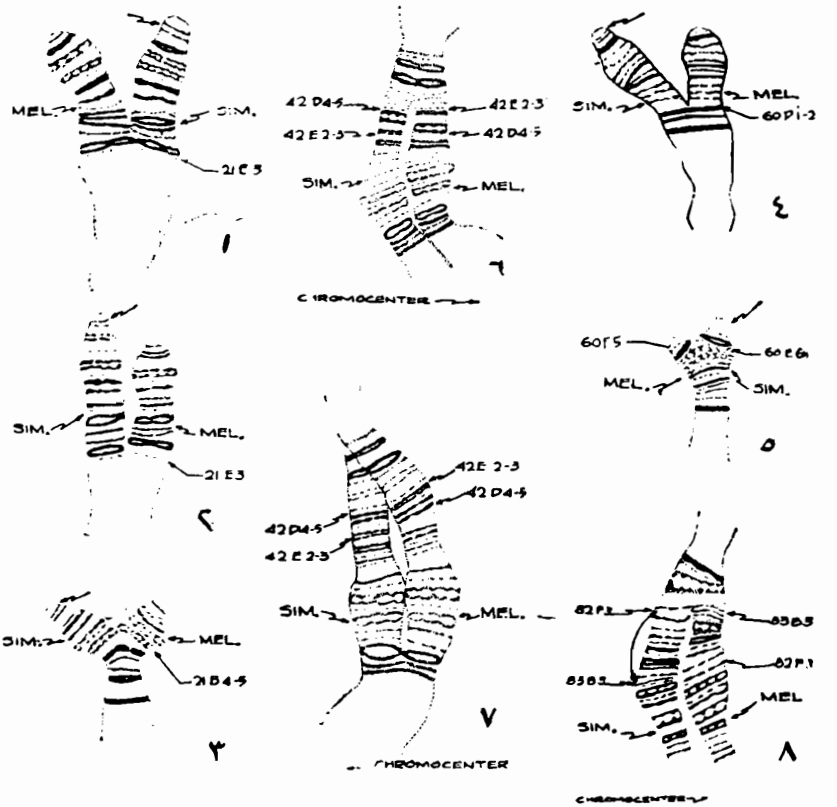
بيد أن إخفاق الكروموسومات فى الاعتناق لا يمكن أن يشكل التفسير الكامل لعقم الهجين . وذلك لأن الأجهزة التناسلية للهجائن « بين الأنواع » كثيراً ما تكون بالغة الشذوذ . ففى الهجائن بين « دوروسوفيلا ميلانوجاستر » و « دروسوفيلا سيميولانس » نجد أن الغدد التناسلية تكون أثرية وأن الانقسام الاختزالى لا يبدأ على الإطلاق . وهناك حالات أخرى يحدث فيها أن تعتنق الكروموسومات فعلا ولكن الهجين يكون عقيماً بالرغم من ذلك . وقد وصف دوبزانسكى حالة ذات مغزى خاص فى الهجائن بين « دروسوفيلا بسودوأوبسكيورا » و « دروسوفيلا بيرسيميليس » . فلو انتخبت للتهجين السلالات المناسبة فإن الاعتناق فى الهجين سوف يكون كاملا . أما السلالات الأخرى فانها تعطى اعتناقاً جزئياً أو هى لا تعطى أى اعتناق على الإطلاق . فلو أن الإخفاق فى الاعتناق كان هو العامل الأساسى فى عقم الهجين لتعين آن تكون المجموعة الأولى من الهجائن خصبة . والمجموعة الثانية ذات خصب جزئى ، والمجموعة الأخيرة عقيمة جداً . ولكن واقع الأمر أن النتيجة تكون متماثلة دائماً . فانقسام النضج الأول يجرى طبيعياً حتى المرحلة الانتقالية ، أما المرحلة الانفصالية فتكون بالغة الشذوذ وتنتج عنها خلية واحدة ذات نواتين . ولا يحدث الانقسام الثانى مطلقاً وتتداعى الطلائع المنوية العملاقة وتحلل . ومن الواضح إذن أن عقم الهجين قد يحدث من اضطراب يقع عند آى نقطة فى سلسلة العمليات الطويلة المعقدة التى تمتد من الزيجوت أو اللاقحة حتى الجاميطات الناضجة والتى يكون الهدف منها إنتاج الجيل التالى .

وفى كل الحالات التى تحقق الكروموسومات فيها إخفاقاً تاماً فى الاعتناق لا يمكننا أن نضع أيدينا على أسباب ذلك الإخفاق . أما الاعتناق الجزئى فهو كثير الحدوث ، وهذا قد يهيىء لنا دراسة العوامل التى تمنع إتمامه . وكثيراً

ما يتضح أن تغيرات تحدث فى ترتيب البنيان الكروموسومى ، وأن هذه التغيرات تضع عراقيل ميكانيكية بحتة فى سبيل إتمام الاعتناق . وتوضح دراسات « هورتون » للاعتناق فى الهجائن بين « دروسوفيلا ميلانوجاستر » و « دروسوفيلا سيميولانس » هذا الأمر بجلاء . ومن غير الممكن الحصول على كروموسومات الانقسام الاختزالى لهذا الهجين نظراً لأن غدده التناسلية تكون أثرية كما ذكرنا سلفاً . بيد أن الأسباب جميعها تدعونا إلى الاعتقاد بأن كروموسومات الغدد اللعابية ، وهى حسنة التكوين فى الهجين ، تعطينا صورة دقيقة للسلوك الاعتناقى لكروموسومات الغدد التناسلية . ويمكننا أن نعتبر أن أى تغيرات ترتيبية تبديها كروموسومات النوعين أحدهما بالنسبة للآخر قد نشأت منذ انفصالهما ، على أنه ليست لدينا وسيلة نحدد بها أى النوعين له الترتيب الأكثر بدائية .

وبشكل عام يتم اعتناق كروموسومات الغدد اللعابية لهذا الهجين على نحو حسن ، ولكن هناك عدداً كبيراً من المناطق يكون الاعتناق فيها غير منتظم أو غائباً تماماً (شكل ١٠٣) . وقد أمكن التعرف بصفة مؤكدة على عشرة تغيرات ترتيبية فى تلك المناطق . وستة من هذه التغيرات العشرة هى عبارة عن انقلابات ، خمس منها صغيرة جداً (تتناول شريطين إلى اثنى عشر شريطاً) وواحد كبير نوعاً (يتناول تسعة أجزاء من الكروموسوم الثالث ويتضمن ما يقرب من ٢٥٠ شريطاً) . وقد كانت الانقلابات الصغيرة من القصر بحيث لم تسمح بتكوين خيات الانقلاب النموذجية ولكنها عملت على منع الاعتناق ، ليس فقط على امتداد كل منها وإنما كذلك على مسافات متباينة فيما وراء نهايات الأجزاء المنقلبة . وقد حدث أحياناً أن اعتنق زوج من الشرائط المتماثلة فى انقلابات بالغة القصر مما يثبت أن الترتيب المتماثل للشرائط ليس ضرورياً لحدوث الاعتناق . ومن هنا — كما أشار هورتون — تنشأ إمكانية أن الانقلابات التى تتناول شريطاً واحداً لا يمكن الكشف عنها بأى سبيل من السبل المتوفرة لدينا حالياً . ومع هذا فقد يكون لها أثر طفرى . أما التغيرات

الترتيبية الأربعة الأخرى التى أمكن تعرفها فكانت توجد عند نهايات الكروموسومات وكانت أصعب فى تحليلها . وبالرغم من هذا فإن الدلائل تشير إلى أنها كانت قائمة على أساس سلسلة من الانتقالات غير السليمة الصغيرة . وبالإضافة إلى ذلك كانت هناك أربع عشرة منطقة لم يكن امتناع الاعتناق فيها مرتبطاً بأية تغيرات ترتيبية واضحة محددة . ولكن « هورتون » يعتقد أن ثمة تغيرات ترتيبية صغيرة لا يمكن الكشف عنها سيتولوجياً هى فى



(شكل ١٠٣) إخفاق الاعتناق بسبب التغيير فى الترتيب الكروموسومى فى هجين بين « دروسوفيلا ميلانوجاستر » و « دروسوفيلاسيميولانس » . وقد وضح فى كل شكل النوع الذى استمدت منه كل قطعة كروموسومية . وهناك أرقام وضعت لتمييز الشرائط بالنسبة للخريطة القياسية لكروموسومات الغدد اللعابية فى « دروسوفيلا ميلانوجاستر » . (عن هورتون فى كتاب علم الوراثة) .

غالب الأمر المسئولة عن تثبيط الاعتناق فى تلك المناطق . وقد خلص هورتون من ذلك إلى أن تمايز « دروسوفيلا ميلانوجاستر » و « دروسوفيلا سيمولانس » من سلفهما المشترك قد تضمن تغيرات ترتيبية فى الكروموسومات تبلغ أربعة وعشرين تغيراً .

التغيرات الترتيبية فى الكروموسومات كوسائل عازلة

لما كانت التغيرات الترتيبية فى الكروموسومات تعترض هكذا السير الطبيعى للانقسام الاختزالى فى الهجائن فإن هذا يثير التساؤل عن المدى الذى يمكن لهذه التغيرات فيه أن تشكل حواجز وراثية بين الأنواع التى تربطها صلات القربى . ومن الواضح بطبيعة الحال أن إخفاق الاعتناق لا يمكن أن يعزى فى كل حالة إلى تغيرات ترتيبية واسعة النطاق فى الكروموسومات ؛ إذ أن مجرد وجود تماثل كروموسومى يحول أيضاً دون حدوث الاعتناق فى الهجين . على أن الأنواع القريبة الصلة بعضها ببعض لا بد وأن تكون على درجة كبيرة من التماثل بين كروموسوماتها ، هذا إن كانت هناك أية صحة فى نظرة علم الوراثة الحديث لمشكلات التطور . وهناك عدة حالات محددة ، كتلك التى وصفناها عاليه ، تسبب فيها التغيرات الترتيبية فى الكروموسومات اضطراباً بالغاً فى عملية الانقسام الاختزالى .

أمثلة من دروسوفيلا : إن المتطلب الأساسى لوسائل العزل الوراثية « بين النوعية » هو أن يكون كلا الطرازين المتماثلى الازدواج (النوعان النقيان) مكتملى الخصب ، فى حين يكون الهجين على جانب عظيم من العقم أو عقيما كلية . ونحن نجد بشكل عام أن التغيرات الترتيبية فى الكروموسومات التى تدرس فى المعمل لا توفى بهذا المطلب : فبينما تبدى الطرز المتباينة الازدواج نقصاً فى الإخصاب نجد أن التغيرات الترتيبية المتماثلة الازدواج تكون عادة غير قابلة للحياة فى الدروسوفيلا (ولكن كثيراً ما يكون الأمر على غير ذلك فى النباتات) . على أن هناك حقيقة تثبت أن الأمر لا يشترط أن

يكون كذلك ألا وهى أننا نعرف عن وجود أنواع تامة الخصوبة فى الطبيعة بالرغم من أنه يمكن إثبات أن كروموسوماتها قد اعترتها تغيرات ترتيبية بالنسبة لبعضها البعض . وفى المثل الذى أوردناه آنفاً إذا اعتبرنا أن « دروسوفيلا ميلانوجاستر » قد احتفظت بالنمط الكروموسومى للسلف (وهو افتراض عرفى) فلا بد إذن أن تكون « دروسوفيلا سيميولانس » متماثلة الازدواج بالنسبة لما يربو على عشرين تغيراً ترتيبياً تشمل على وجه التأكيد انقلابات وانتقالات غير سليمة . كما يحتمل أنها تشمل أيضاً تضاعفات وحذفاً . ومن الواضح إذن أنه بينما تكون معظم التغيرات الترتيبية ضارة مثلها فى ذلك مثل معظم الطفرات الجينية . إلا أن هناك احتمالا بأن يؤدى تغير ترتيبى خاص أو مجموعة من التغيرات الترتيبية إلى إقامة نظام وراثى جديد متناسق يمكن الحفاظ عليه فى حالة متماثلة الازدواج ، كما أنه يكون معزولا عن الطراز الأبوى عن طريق عقم الهجائن . وتثبت أزواج الأنواع — مثل « دروسوفيلا ميلانوجاستر » و « دروسوفيلا سيميولانس » — أن هذا قد يحدث فعلا فى تكوين الأنواع الموجودة اليوم .

ولعل أكثر ما درس من الحالات التى تعمل فيها الانقلابات على تمييز كروموسومات الأنواع هى حالة مجموعة « دروسوفيلا بسودوأو بسكيورا » التى قام بدراستها دوبزانسكى ومعاونوه ، والتى أوردناها فى الفصل الرابع عشر . ويمكننا هنا أن نعيد سرد الحقيقة الأساسية فى هذا الشأن : ألا وهى أن سلسلة من الانقلابات المتراكبة قد مكنت الدارسين من تحديد صلات القرابة والأرومة بدقة بالنسبة لثلاثة أنواع هى بسودأوبسكيورا وبيرسيميلس وميراند . هذا بالإضافة إلى تفاصيل تكوين نويعات فى النوعين الأولين .

إينوثيرا وحركيات الانتقال غير السليم : توجد فى جنس إينوثيرا ، الذى يضم أنواع أقحوان المساء ، حالة غير عادية . وقد برزت أهمية هذا النبات خلال التجارب الأولى فى علم الوراثة إذ أنه كان موضع دراسات « دى فريز » خلال الفترة التى أعاد فيها اكتشاف قوانين مندل . على أنه

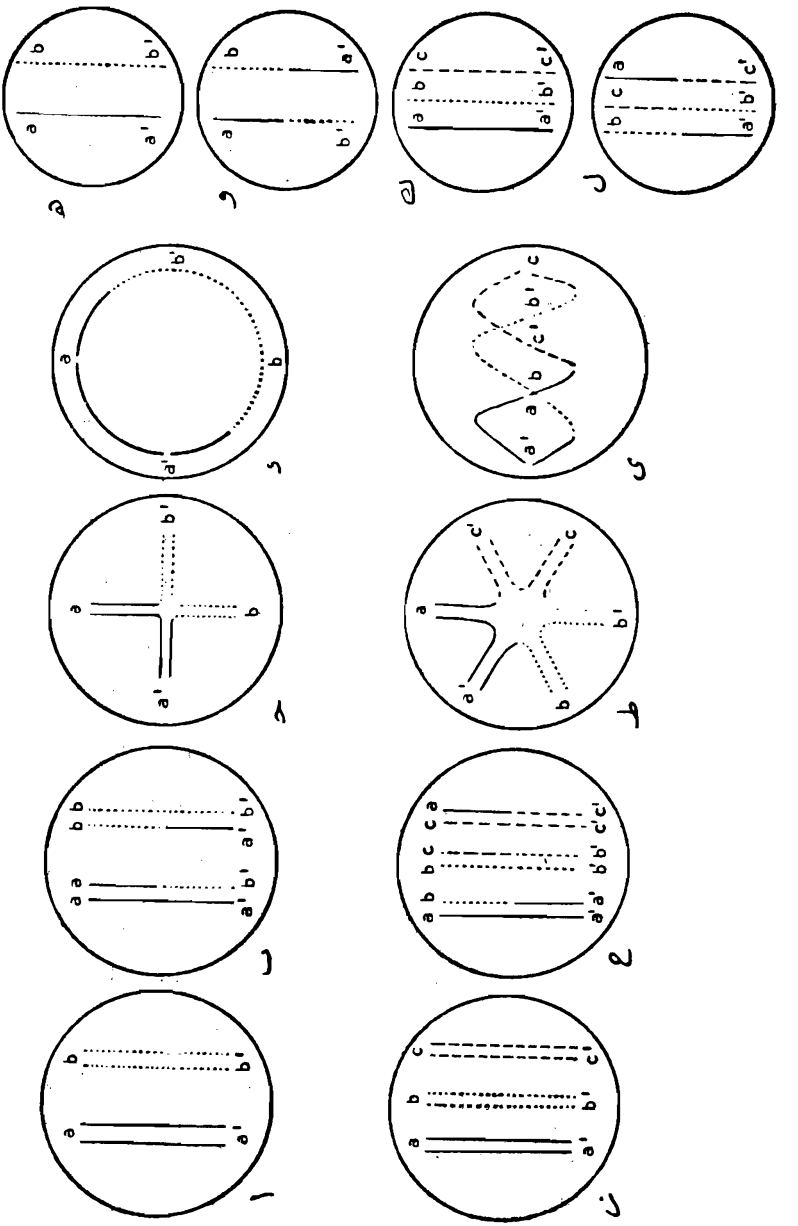
سرعان ما أصبح من الواضح أن بعض جوانب السلوك الوراثى للإينوثيرا كانت على درجة كبيرة من الشذوذ . فهناك نوع واحد هو « إينوثيرا هوكيرى » الذى يستوطن الساحل الباسيفيكى لأمريكا الشمالية يسلك من الناحية الوراثية كنبات نموذجى . ولهذا النبات أزهار كبيرة ويتم فيه عادة الإخصاب الخلطى . أما بقية الأنواع فتوجد شرقى جبال روكى ومن الصعب معالجتها من الوجهة التصنيفية. وليس هناك اتفاق عام بين المصنفين على عددها إذ أن منهم من يميلون إلى المغالاة فى التكتيل فيعتبرون أنها جميعاً لا تعدو أن تكون نوعاً واحداً ، ومنهم من يميل على النقيض من ذلك إلى التفتيت ، فيصل بهم الأمر إلى اعتبار أنها تشمل مائة نوع . وهى تمتاز جميعاً بأزهار صغار وبتلقيح ذاتى ، كما أنها كلها تبدى سلوكاً وراثياً غير عادى .

وتتميز معظم أنواع الإينوثيرا بالسمات الوراثية الأربع التالية : أولا : أن نسبة الإخصاب فيها هى ٥٠٪ من إخصاب « إينوثيرا هوكيرى » . وهذا ناتج عن تكوين بذور معيبة أكثر مما يكون ناتجاً عن نقص فى إنتاج البذور . ثانياً : أن تهجيناً مع إينوثيرا هوكيرى يؤدى إلى إنتاج هجائن (توأمية) ، أى أن الجيل الأول يضم طرازين من النباتات يختلف أحدهما عن الآخر فى عديد من الصفات . ثالثاً : أنه بالرغم من النسبة العالية من التباين الازدواجى الذى يدل على وجوده تكوين الهجائن التوأمية فإن النباتات تبين عن نقاوة عندما تلقح تلقيحاً ذاتياً (وهى طريقة تكاثرها الطبيعية) . وأخيراً فان من النادر أن يتدخل العبور فى نتائج تزويج الأينوثيرا ، وهو إذا ما فعل فإنه يتضمن دائماً كتلا كبيرة من الصفات . فنتائج العبور فى إينوثيرا تكون من الشدة لدرجة أن نواتجها كثيراً ما كانت تفسر على أنها طفرات كبيرة .

ويمكن تفهم هذه الخصائص جميعها على أساس قيامها على سلسلة من الانتقالات غير السليمة فى الأنواع المختلفة من إينوثيرا . على أن مناقشة دقيقة لسلوك الانتقالات غير السليمة المتباينة الازدواج قد تكون خير عون لنا قبل أن نطرق حالة الإينوثيرا . دعنا نفترض أن هناك زوجين من الكروموسومات

يسميان بالترتيب أ . آ . ب . بَ ، وأن كل حرف من هذه الحروف يميز نهاية كروموسوم (شكل ١٠٤) . ويحدث عند الاعتناق أن تتكون الأزواج على النحو الطبيعى ويسلك كل زوج مستقلا عن الآخر . ولكن دعنا نفترض بعد ذلك حدوث انتقال غير سليم بحيث يبقى من كل زوج كروموسوم واحد عادى ، فى حين يصبح تركيب الكروموسومين الآخرين هو أ . بَ . ب . آ . ومع ذلك فإن النقط الموجودة على كروموسوم ماتعتنق مع نظيراتها الكروموسوم الآخر بحيث يربط الكروموسومان اللذان تعرضا للانتقال غير السليم الجسمين الرباعيين أحدهما بالآخر ، وينتج عن ذلك تقاطع فى الطور التزاوجى (وهى مرحلة واضحة بوجه خاص تأتى عقب إتمام الاعتناق مباشرة) ثم تتكون حلقة من أربعة كروموسومات على صفيحة المرحلة الانتقالية . وعند انقسام مثل هذه الخلقة يحدث فى الحالة النموذجية أن تذهب الأفراد المتبادلة إلى نفس القطب عند الحركة التى تتم فى المرحلة الانفصالية ، وينتج عن هذا أن تحصل نصف الجاميطات المتكونة على كلا الكروموسومين العاديين ويحصل نصفها الآخر على كلا الكروموسومين اللذين تعرضا للانتقال غير السليم .

وليست هناك أسباب تجعل مركب الانتقال غير السليم مقصوراً على زوجين من الكروموسومات فقط . فلو أن ثلاثة كروموسومات مشار إليها بالرموز أ . آ ، ب . بَ ، حـ . حَ تعرضت لانتقال غير سليم بحيث تعطى بالإضافة إلى الكروموسومات العادية كروموسومات لها التراكيب التالية : ب . آ ، جـ . بَ ، أ . جَ ، لتكونت حلقة من ستة كروموسومات كما هو مبين فى شكل ١٠٤ . ثم يحدث بعدذلك انفصال متبادل عند المرحلة الانفصالية بحيث يحصل نصف الجاميطات على كروموسومات لم تتعرض للانتقال غير السليم ، فى حين يحصل النصف الآخر من الجاميطات على كروموسومات تناولها الانتقال غير السليم . ومن الوجهة النظرية لا يفرض الحد الأعلى لعدد الكروموسومات التى قد تلتصق ببعضها فى مثل مركب



(شكل ١٠٤) سلوك مركبات الانتقال غير السليم خلال الانقسام الاختزالى : أ – زوجان من الكروموسومات لا يتعرضان لانتقال غير سليم . ب – انتقال سليم متباين الازدواج بين زوجين من الكروموسومات جـ – ترتيب الكروموسومات فى أثناء الطور التزاوجى فى زيجوت متباين الازدواج تعرض لانتقال غير سليم . د – حلقة المرحلة الانتقالية وفيها تقع الكروموسومات التى تعرضت لانتقال غير سليم فى مواضع متبادلة مع تلك التى لم تتعرض لانتقال غير سليم . هـ ، و – نوعا ←

الانتقال غير السليم هذا إلا العدد الكلى للكروموسومات التى يمتلكها النبات . وقد بلغت بعض أنواع إينوثيرا هذا الحد فعلا . فنوع « إينوثيرا هوكيرى » له سبعة أزواج من الكروموسومات ، تسلك جميعها مستقلة بعضها عن بعض . أما الأنواع الأخرى جميعها فهى تبين بدرجة أو بأخرى عن تكوين نتيجة لانتقالات غير سليمة ، وفى بعض منها تكون الكروموسومات الأربعة عشر حلقـــة واحدة كبيرة عند المرحلة الانتقالية الانقسام الاختزالى الأول .

ويمكن استنتاج الخصائص الوراثية المشار إليها آنفاً من سلوك اللقائح أو الزيجوتات متباينة الازدواج ، هذا إذا أضفنا سمة خاصة واحدة أخرى . فنظراً لتبادل توزيع الكروموسومات فى هذه الحلقات لا يتكون سوى طرازين من الجاميطات . وهذا لا بد أن يتيح تكوين ثلاثة طرز من اللقائح أو الزيجوتات ، ألا وهى : طرازان متماثلا الازدواج وطراز متباين الازدواج . بيد أنه لا يظهر فى ذرية النباتات التى تلقح تلقيحاً ذاتياً سوى الطراز المتباين الازدواج . ويرجع هذا إلى أن كل مركب كروموسومى (والمركب الكروموسومى هو مجموعة من الكروموسومات تورث كوحدة واحدة نتيجة للانفصال المتبادل) يحتوى على جينة متنحية مميتة ، على أنها تختلف فى كل مركب كروموسومى عنها فى المركب الآخر . وتكون النتيجة أنه يتعذر على أى من المركبين أن يصبح متماثل الازدواج .

وهكذا فإن « إينوثيرا الاماركيانا » — وهى من الأنواع التى قام دى فريز بدراستها — هى نوع متباين الازدواج ذاتى التلقيح . على أن التلقيح الذاتى

← الجاميطات التى تتكون نتيجة للانفصال التبادلى . س — ثلاثة أزواج من الكروموسومات لم تتعرض لانتقال غير سليم . ص — انتقال غير سليم ثلاثى . ط — الطور التزاوجى فى الزيجوت المتباين الازدواج الذى تعرض لمركب انتقال غير سليم . لاحظ أن القسم الأوسط من كل كروموسوم غير معتنق . ظ — المرحلة الانفصالية المبكرة ويظهر فيهـــا الانفصال التبادلى للكروموسومات . ف ، ق — الطرازان من الجاميطات اللذان يتكونان نتيجة للانفصال التبادلى .

لا ينتج عنه إلا نباتات من الطراز الأبوى ، كما لا تكون نسبة البذور القابلة للحياة سوى ٥٠ فى المائة . وعندما يهجن هذا النوع مع « إينوثيرا هوكيرى » تنتج هجائن توأمية ، وهذا يتيح لنا إمكانية إثبات الاختلافات الوراثية بين المركبين الكروموسوميين فى « إينوثيرا لاماركيانا » . ويعرف المركبان الكروموسوميان الموجودان فى هذا النوع باسم جودنس وفيلانس . ويحمل جودنس الجينة المميتة ١١ . أما فيلانس فيحمل الجينة المميتة ١٢ . ويحمل كل منها البديلة العادية للجينة المميتة التى يحملها الآخر . وكنتيجة لذلك تموت اللقائح ج . ج و ف . ف. أما اللقائح ج . ف فيكتب لها البقاء . وعند الاعتناق تكون كروموسومات « إينوثيرا لا ماركيانا » حلقة من اثنى عشر كروموسوماً بالإضافة إلى زوج من الكروموسومات . وليس هذا يعنى أن كل كروموسومات المجموعة الواحدة تكون عادية وأن ستة من كروموسومات المجموعة الأخرى قد تعرضت لانتقالات غير سليمة . فإذا اعتبرنا أن « إينوثيرا هوكيرى » هى النوع القياسى لوجدنا أن هناك كروموسومات تعرضت لانتقالات غير سليمة فى كل من مركبى جودنس وفيلانس . ولو أننا رمزنا إلى كروموسومات « إينوثيرا هوكيرى » بالرموز أ . أَ ، ب . بَ ، ج . جَ ، د . دَ ، هـ . هَ ، و . وَ ، ى . يَ . لأصبح فى إمكاننا أن نصف كروموسومات الأنواع الأخرى من إينوثيرا على أساس انتقالات غير سليمة فى هذه المجموعة القياسية . ويتكون مركب فيلانس كالتالى أ . أَ ، ب . بَ ، ج . جَ ، د . دَ ، هـ . هَ ، و . وَ . ى . يَ . وتسمح المعلومات المتوافرة بوضع تفسيرين محتملين لتركيب مركب جودنس كالتالى :

أ . اَ ، ب . و ، ج . جَ ، د . وَ ، هـ . بَ ، دَ . يَ ، ى . هَ .

أو أ . اَ ، ب . و ، ج . جَ ، د . ى ، هـ . يَ ، هَ . بَ ، وَ . دَ .

ويحتاج الأمر إلى مزيد من البيانات حتى يمكننا أن نحدد أى هذين التركيبين هو الصحيح .

وترجع نسبة الإخصاب التى قدرها ٥٠ فى المائة والتى تتميز بها معظم

أنواع إينوثيرا إلى الجينات المميتة المتوازنة التى تحملها المركبات الكروموسومية العدة . وتتكون الهجائن التوأمية عندما يهجن أى نوع مع « إينوثيرا هوكيرى» نظراً لأن كل مركب كروموسومى للأب متباين الازدواج يختلف اختلافاً جذرياً فى محتواه الوراثى عن المركب الآخر (يجب أن نتذكر أن « إينوثيرا هوكيرى » متماثلة الازدواج إلى حد بعيد) . وبمعنى آخر فإن معظم أنواع إينوثيرا متباينة الازدواج إلى حد بالغ . وهكذا يتكون طرازان متباينان من الذرية عندما يهجن أى نوع آخر من أنواع هذا الجنس مع « إينوثيرا هوكيرى» على أنه بالرغم مما تتميز به هذه النباتات من تباين الازدواج فإنها لا تنتج إلا نباتات مماثلة لها عندما تلقح ذاتياً . فالتوزيع المستقل يحول دونه التوزيع التبادلى لكروموسومات الحلقة الذى يؤدى إلى انعزال كل الكروموسومات التى تعرضت لانتقال غير سليم فى رتبة واحدة من الجاميطات ، فى حين تنعزل كل الكروموسومات التى لم تتعرض لانتقال غير سليم فى رتبة أخرى من الجاميطات . ولا يتكون النسل إلا من لاقحات أو زيجوتات من الطراز الأبوى ، وذلك لأن اللاقحات المماثلة الازدواج تستبعد بواسطة الجينات المميتة المتوازنة .

أما مشكلة عدم ظهور آثار للعبور فى عمليات تهجين الإينوثيرا فهى أعقد قليلا من ذلك . وإذا تمعنا فى رسم تخطيطى لكروموسومات الطور التزاوجى لمركبات الانتقال غير السليم التى تتضمن عدة أزواج من الكروموسومات لتبين لنا أن كل كروموسوم يتركب من طرفين معتنقين اعتناقاً تاماً ومن منطقة وسطية حيل ميكانيكياً بينها وبين الاتصال بنظيرتها . ومن الواضح أن العبور لا بد أن يتم طبيعياً فى الأذرع المتعانقة لمثل هذه الكروموسومات . بيد أن الأذرع المتعانقة تبدو متماثلة الازدواج بصفة أساسية فى الجنس كله ، وتكون نتيجة ذلك ألا يأتى العبور بأية آثار وراثية . أما الأجزاء الوسطية من الكروموسومات فهى مصونة من العبور نظراً لأن الأجزاء المتناظرة فيها يحال بينها وبين التلامس الاعتناقى .

وفى هذا الجنس تتركز الاختلافات الوراثية بين المجموعات الكروموسومية فى تلك الأجزاء التى لا تعتنق ، ولذلك تكون المجموعات الجينية التى تميز المجموعات الكروموسومية المتباينة على درجة عظيمة من الثبات . وفى حالات نادرة يحدث العبور فى الأجزاء الوسطية من الكروموسومات ، وعندئذ تنشأ مزائج أو توليفات من الصفات مختلفة اختلافاً جذرياً . وهذه هى عبارة عن « أنصاف الطافرات » التى أشير إليها فى البحوث القديمة (ويبدو أن التسمية ترجع إلى أن تلك الظاهرة تأتى أثرها فى نصف الذرية) . وهكذا نرى أن الصفات الوراثية المميزة لجنس إينوثيرا إن هى إلا نتائج بسيطة لحقيقة كون هذه النباتات متباينة الازدواج ذات انتقالات غير سليمة على الدوام .

الطافرات الكروموسومية للداتورا : كشف « بليكسلى » ومعاونوه عن وجود ظواهر انتقال غير سليمة فى جنس داتورا الذى تعرف نباتاته باسم أعشاب جيمسون . وكانت تلك الظواهر فى بعض النواحى أكثر تعقيداً حتى من تلك التى توجد فى إينوثيرا . والعدد العادى للكروموسومات فى هذه النباتات هو ٢٤ ، وعلى هذا الأساس يجب أن يكون هناك ١٢ زوجاً من الكروموسومات على صفيحة المرحلة الانتقالية لانقسام النضج الأول . والواقع أن الأمر يسير على هذا النحو بشكل عام ، أما فى الهجائن « بين السلالية » و « بين النوعية » فإننا نجد عادة حلقات من أربعة أو ستة كروموسومات . وهذا يثبت أن الأنواع المختلفة والسلالات التى يضمها النوع الواحد تختلف بعضها عن بعض فى بضعة انتقالات غير سليمة تكون السلالات العدة والأنواع فيها متماثلة الازدواج . ويبدو أن كل مجموعة من الانتقالات غير السليمة تكون مرتبطة بطراز ظاهرى يختلف عن ذلك الذى ترتبط به المجموعات الأخرى .

وظاهرة التثلث الكروموسومى شائعة أيضاً فى هذا الجنس . ومعنى التثلث الكروموسومى أن واحداً من مجموعة الكروموسومات قد يكون موجوداً فى حالة ثلاثية مما يجعل مجموع الكروموسومات ٢٥ كروموسوماً (٢ ن + ١)

وليس ٢٤ كما هى العادة فى زيجوتات هذه النباتات . وقد تعترى هذه الظاهرة أياً من الاثنى عشر زوجاً من الكروموسومات . ويعتمد الطراز الظاهرى للنبات على أى هذه الكروموسوماتهو الذى يوجد ثلاثياً . ويعرف كل منها « بالطراز الأولى » . وبالرغم من أن أى نوع من التثلث الكروموسومى يسبب تغيرات فى الطراز الظاهرى تعترى جميع أجزاء النبات إلا أنها تسمى على أساس التغيرات التى تعترى مورفولوجية محافظ البذور . وعند الانقسام الاختزالى يجب أن يذهب الكروموسوم الزائد إلى نصف الجاميطات ، او الأمشاج على أنه يميل إلى التخلف عن بقية الكروموسومات فى حركتها أثناء بعض مراحل الانقسام . وتكون النتيجة أحياناً أن يتحلل فى السيتوبلازمة ويقضى عليه . وبذلك فإن أقل من نصف الجاميطات التى ينتجها نبات ذو تثلث كروموسومى تنقل حالة التثلث الكروموسومى . ولما كانت الحالة ن + ١ قاتلة لحبوب اللقاح فإنها لا يمكن أن تنتقل إلا خلال البويضات . ومثل هذه النباتات ذات التثلث الكروموسومى التى يوجد فيها كروموسوم كامل وطبيعى فى حالة ثلاثية تعرف بأنها ذات تثلث كروموسومى أولى . وحالات التثلث الكروموسومى الأولى الاثنى عشرة معروفة جميعها فى الداتورا .

على أن التثلث الكروموسومى الثانوى معروف أيضاً . وفيه يكون الكروموسوم الزائد ممثلا بنصف كروموسوم فقط . على أن هذا النصف يكون مضاعفاً (شكل ١٠٥) . ويكون وجود هذه الكروموسومات على ذلك النحو مرتبطاً بطراز ظاهرى مميز . وهناك ٢٤ حالة تثلث كروموسومى ثانوى محتملة . على أنه لم يعثر عليها جميعاً . وأخيراً هناك أيضاً حالات تثلث كروموسومى ثلاثى يكون فيها الكروموسوم الزائدناتجاً عن انتقال غير سليم ويكون مبنياً من نصفى كروموسومين مختلفين . ويكون كل من هـــذه الحالات مميزاً كذلك بطراز ظاهرى خاص . وفى أثناء الانقسام الاختزالى يربط الكروموسوم الزائد الجسمين الرباعيين اللذين يناظرهما معاً فتتكون بذلك حلقة من خمسة كروموسومات على صفيحة المرحلة الانتقالية .

(شکل ۱۰۵)

تقويم المعلومات : من الواضح إذن أنه فى بعض الحالات التى أقيمت عليها الأدلة القوية تكون الانقلابات والانتقالات غير السليمة المماثلة الازدواج من ضمن الصفات التى تميز بين السلالات المختلفة أو بين الأنواع المتباينة . أما ما بين أيدينا من أدلة تتعلق بالتضاعف والحذف أو النقص فهو أقل تفصيلا (فصل ١٤) . ومع ذلك فمن المعروف أن هذين النوعين من التغيرات الترتيبية هما من الأسس التى يقوم عليها الاختلاف بين أنواع اسكيارا . كما أن كثيراً من الاختلافات التى توجد فى كروموسومات الطور الانتقالى لعديد من الحشرات التى لم يتم حتى الآن فحص كروموسومات غددها اللعابية — نقول إن كثيراً من هذه الاختلافات يمكن فهمها بسهولة بالغة على أساس وجود حالات من التضاعف والحذف .

ويعود بنا هذا إلى السؤال الذى بدأت به هذه المناقشة ألا وهو : إلى أى مدى تعمل التغيرات الترتيبية فى الكروموسومات كوسائل عازلة وراثية ؟ وهل هى مسئولة أيضاً عن الاختلافات فى الطراز الظاهرى للأنواع التى تربطها صلات القرابة ؟ أم أن هذا أمر يرجع إلى التراكم المستقل للطفرات الجينية ؟

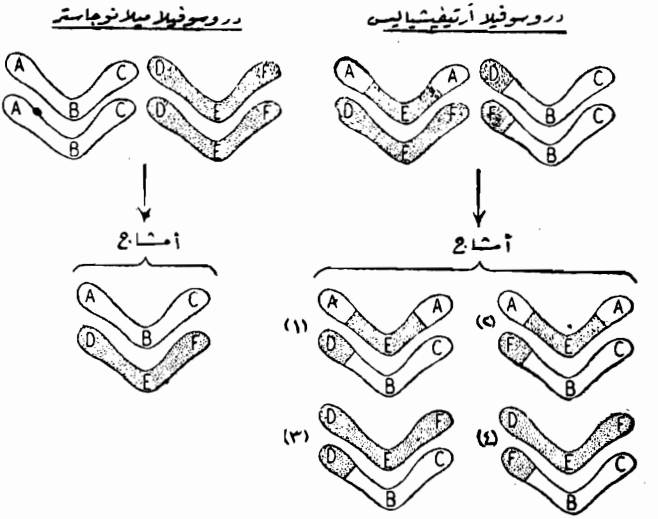
فيما يتعلق بالسؤال الأخير يتفق رأى علماء الوراثة جميعاً على أن تأثير مواضع الجينات ينتج عن التغيرات الترتيبية فى الكروموسومات . على أن دراسة الكثير من التغيرات الترتيبية لم تؤد إلى إماطة اللثام عن أدلة على وجود تأثيرات مواضعية مقابلة . ويصدق هذا القول بصفة خاصة على الذرة التى تعد أكثر ما درس من النباتات من الوجهتين الوراثية والخلوية . ولذلك فإن

← التثلث الكروموسومى فى الداتورا : يبين العمود الأوسط مخفضة البذور وكروموسومات الانقسام الاختزالى والنباتات نفسه فى حالة التثلث الكروموسومى الأولى ٢ ن + ٢ ، ١ المعروف باسم « الملفوف » . ويبين العمود الأيسر إحدى حالات التثلث الكروموسومى الثانوى فيها ٢ ن + ١ ، ١ المسماة « عديدة الكريلات » . أما العمود الأيمن فيبين حالة التثلث الكروموسومى الثانوى الأخرى فيها ، ٢ ن + ٢ ، ٢ أو المسماة « برغيف السكر » . (من بلاكسلى أ . ف) .

معظم علماء الوراثة يشكون فى أن التغيرات الترتيبية تلعب دوراً أساسياً فى تمايز الطرز الظاهرية للأنواع . ويرى « سنجلتون » أن من المفيد التغاضى عن التمييز بين الطفرات الكروموسومية والطفرات الجينية . أما « جولد شميدت » فيعتبر أن الطفرات الكروموسومية هى أساس الطفرات الجهازية ذات الأهمية الجوهرية فى ظهور الأنواع أو نشوئها .

اما فيما يتعلق بالسؤال الأخير فالخلاف فى الرأى حوله أقل . ويبدو أنه ليس هناك مجال للشك فى أن التغيرات الترتيبية فى الكروموسومات تقوم فعلا بوظيفة هامة فى عزل الجماعات ذات القرابة بعضها عن بعض . وقد أجرى « كوزيفنيكوف » سلسلة من التجارب على هذه المشكلة كانت لها أهمية خاصة . فقد جمع فى أصل واحد من « الدروسوفيلا ميلانوجاستر » انتقالين غير سليمين بين الكروموسومين الثانى والثالث ، وبهذه الطريقة حصل على ما اعتبره نوعاً مخلقاً وأسماه « دروسوفيلا أرتيفيشياليس » (شكل ١٠٦) . وتكون « دروسوفيلا أرتيفيشياليس » أربعة طرز من الجميطات أو الأمشاج التى يتحد بعضها ببعض فينتج عنها ستة عشر طرازاً من اللقائح أو الزيجوتات . على أن أربعاً فقط من هذه الطرز الستة عشر من اللقائح هى التى يكتب لها البقاء . إذ أن الاثنى عشر طرازاً الأخرى تحتوى على حالات نقص وتضاعف كبيرين . وهى تكون معزولة تماماً عن النوع الأم — وهو دروسوفيلا ميلانوجاستر — لأن كل الزيجوتات التى تتكون من التهجين بين النوعين تكون غير قابلة للحياة نظراً لما بها من نقص وتضاعف كبيرين . على أن « النوع » الذى تقتصر القدرة على الحياة فيه على ٢٥٪ من أفراده ليس من المحتمل أن يكتب له النجاح فى الطبيعة . بيد أنه إذا حدث أن قام تغير ترتيبى إضافى بتثبيت هذا الطراز الجينى وتوطيد دعائمه بحيث يصبح ذا قدرة على الحياة فى الحالة المتماثلة الازدواج لأمكننا عندئذ أن نقول بأننا نجحنا فعلا فى تخليق نوع حقيقى فى المعمل عن طريق مجموعة موفقة من بضعة تغيرات ترتيبية فى الكروموسومات .

وبينما نحن قد أحرزنا تقدماً عظيما فى مجال التعرف على الوسائل العازلة وتصنيفها ، ونجحنا كذلك فى وضعها فى مركزها السليم من النظرية الداروينية الحديثة بوصفها تشكل جانباً أساسياً فى عملية التطور ، إلا أننا لم نحقق سوى تقدم ضئيل فى تحليل الأساس الوراثى للوسائل العازلة . وتعتبر التغيرات



(شكل ١٠٦) الانتقـالات غير السليمة لدروسوفيلا أرتيفيشياليس بالنسبة لدروسوفيلا ميلا نوجاستر . عن كوزيفنيكوف من كتاب دوبزانسكى « علم الوراثة وأصل الأنواع » ، الطبعة الأولى ، مطبعة جامعة كولومبيا ، ١٩٣٧ .

الترتيبية فى الكروموسومات استثناء بارزاً من هذا التعميم ، وذلك بالرغم من أن الدور المحدد الذى تلعبه فى التطور ليس واضحاً . ومع هذا فإن جميع الآراء تتفق مع دوبزانسكى فيما قاله من أنه « لا يكاد يكون هناك شك فى أن التغيرات الكروموسومية هى أحـد العوامل الرئيسية فى التطور » . بيد أن علماء الوراثة يسودهم شعور عام بأن الوسائل العازلة والتمايز فى الطرز الظاهرية تقوم عموماً على صفات كمية تتأثر بدرجة صغيرة بكل واحد من عدة أزواج متباينة من الجينات .

ومن المفيد أن نشير هنا إلى أنه إذا كان جولدشميدت على حق فيما رآه من

أن الطفرة الجهازية وليس التراكم التدريجى للطفرات الصغيرة هى أساس ظهور الأنواع ، فبذلك فقط يصبح الانعزال الوراثى هاماً فى نشوء الأنواع . أما بالنسبة للطرز الأخرى من الوسائل العازلة فمع أنها تكون ذات أهمية بالنسبة لبيولوجية النوع فهى لا يمكن أن توثر فى تطوره بعد المستوى النويعى ؛ والتغيرات الكروموسومية الحاسمة التى تشكل فى وقت واحد أساساً للانعزال الوراثى وللتمايز فى الطرز الظاهرية يمكن أن تنشأ فى جماعة متصلة كما يمكن أن تنشأ فى جماعة بدأ فيها الانعزال الجزئى فعلا . وحتى فى حالات الانعزال الطويل جداً الذى يكون قد تم بطرق أخرى ، قد لا يحدث الانعزال الكروموسومى الحاسم أبداً .

إخفاق الوسائل العازلة

كائناً ما كان الأسلوب الذى نتبعه فى تقويم دور الوسائل العازلة فمن الواضح أن من خصائصها الهامة إخفاقها فى بعض الأحيان . فالنويعات والأنواع التى تكون منفصلة عادة بواسطة وسيلة واحدة أو عدة وسائل عازلة قد تنتج هجائن فى بعض الأحيان . وقد تكون لهذه الهجائن دلالة بالغة . فإذا كان الحاجز القائم جغرافياً لكان من الأساسى على الكائنات أن تعبره أولا حتى يمكن أن يحدث التهجين . وقد يتم هذا العبور عن طريق أحداث طبيعية أو بفعل الإنسان . ففى الحالة الأولى تندرج الأمثلة العديدة التى كانت فيها الجماعات منفصلة خلال العصور الجليدية وأخذت تتباعد فى صفاتها أثناء تلك العصور ، ولعلها وصلت بذلك إلى المرتبة النوعية أو أنها لم تبلغ إلا مستوى النويعات . وبانحسار الثلاجات عادت تلك الجماعات المتباعدة إلى الهجرة إلى مجالاتها القديمة ، وعندئذ قام احتمال حدوث التهجين . وقد قام مايير بتجميع المعلومات عن حالات عديدة من هذا النوع من فونة وسط أوربا ، ومن طيورها على وجه خاص . ففى أثناء التثلج البليستوسينى تقدمت القمم الثلجية الاسكندیناوية والألبية فى وسط أوربا فأصبحت المسافة بينهما ٣٠٠ ميل تقريباً . وكانت نتيجة ذلك أن اضطرت فلورة وفونة المناطق المعتدلة التى

كانت تقطن تلك المنطقة من قبل إلى الالتجاء إما إلى جنوب فرنسا وإسبانيا أو إلى البلقان . وبذلك أصبحت أجزاء من الجماعات التى كانت متصلة فيما سلف منعزلة بعضها عن بعض عند الطرفين المتقابلين من البحر المتوسط . وفى خلال هذا الانعزال أخذت جماعتا كل نوع من الأنواع المختلفة تتباعد إحداهما عن الأخرى . على أنه حدث بعد انحسار الثلوج أن تحركت الجماعات الشرقية والغربية فغزت أراضيها الأصلية من جديد .

ويختلف سلوك هذه الجماعات التى كانت معزولة يوماً ما ثم أصبحت مشتركة الموطن اختلافاً شاسعاً فى الحالات المختلفة . ففى بعضها لا يحدث بينها تزاوج مما يدل على أن الجماعتين المتباعدتين قد بلغتا منزلة نوعين مميزين . وفى حالات أخرى مثل حالة القنفذين « إريناسيس يوروبيس » (الغربى) و « إيريناسيس رومانيكس » تكون الهجائن نادرة ولكنها موجودة . ويعالج هذان الطرازان بوصفهما نوعين حقيقيين على أن منزلتهما قد تكون موضع جدل . وهناك حالات أخرى أيضاً — مثل حالة الغرابين المسمين « كورفس كورون » و « كورفس كورنيكس » نجد أن هناك جماعة مستقرة ثابتة من الهجائن حيثما تقابلت الجماعات الشرقية بالغربية . ويعالج هذان الطرازان اليوم بوصفهما من الراسنكرايسات تحت الاسم الأول (كورفس كورون) .

وفى حالة الأنواع العديدة من شجرة الدلب (بلاتانس) اجتيزت الحواجز الجغرافية عن طريق تدخل الإنسان . فقد كان هذا الجنس فى يوم من الأيام واسع الانتشار فى جميع أجزاء المنطقة القطبية . على أنه حدث فى وقت ما خلال الفترة الثلاثية أن صار توزيعه متقطعاً إلى حد بعيد . وقد أدى انغمار مضيق برنج إلى فصل جماعاته التى تقطن الدنيا القديمة عن تلك التى تعيش فى الدنيا الجديدة . وفى الدنيا القديمة أدى ارتفاع السلاسل الجبلية العظيمة إلى قصر مدى انتشاره على آسيا الصغرى ومنطقة شرقى البحر المتوسط حيث وصف تحت اسم « بلاتانس أورينتاليس » . وفى نفس الوقت أدى ارتفاع السلاسل الجبلية الغربية وتكوين الصحارى إلى تقسيم أشجار الدلب الموجودة

فى الولايات المتحدة إلى ثلاث جماعات غير متصلة . وتعرف إحدى هذه الجماعات، وهى التى تقطن معظم الولايات المتحدة شرقى جبال روكى، باسم « بلاتانس أوكسيد نتاليس » . وتعرف الجماعة التى تقطن الجنوب الغربى باسم « بلاتانس رايتياى » ، والتى توجد فى كاليفورنيا باسم « بلاتانس راسيموزا » وهناك أيضاً نوع مكسيكى . وتشيع شجرة الدلب اللندنية فى غرب أوربا حيث تزرع لما لها من ظلال وارفة وهى تعرف باسم « بلاتانس أسيريفوليا » ، وتعتبر بشكل عام هجيناً بين « بلاتانس أوكسيدنتاليس » و « بلاتانس أورينتاليس » بالرغم من أن هذين النوعين لا يمكنهما المعيشة فى غرب أوربا اليوم . وكل أنواع جنس بلاتانس خصبة تماماً فيما بينها إذا ما زوجت صناعياً ؛ ومن المعضلات الصعبة الحكم على ما إذا كانت الحواجز البيئية أو غيرها من أنواع الحواجز تعمل على الحد من قابلية هذه الأنواع على التزاوج إذا لم يعمد الإنسان إلى زرع الهجائن بنفسه . وكثيراً ما ثار النقاش حول احتمال كون التهجين قد يؤدى إلى تكوين أنواع جديدة . وبالنسبة لأولئك الذين يقبلون « بلاتانس أسيريفوليا » على أنه نوع حقيقى فإنه يعد مثلا واضحاً فى هذا الشأن ولكن أقل ما يمكن أن يقال هناهو أن أنواع بلاتانس أقل وضوحاً من الأنواع الحقيقية النموذجية ، كما أننا لا نستطيع أن نستقى من المصادر الأخرى إلا القليل جداً من التأييد للفكرة القائلة بنشوء الأنواع عن طريق التهجين . وهناك استثناء هام سوف نناقشه فى الفصل القادم من هذا الكتاب ، ألا وهو النباتات ذات التضاعف الكروموسومى المتباين .

التهجين الداخلى : وهناك نتيجة أكثر أهميـــة ينبثق عنها التهجين بين الأنواع ، وتلك هى التى أطلق عليها أندرسون اسم « التهجين الداخلى » . والواقع أن ما فى هذا الاسم من هيبة لا يتناسب مع بساطة تلك الظاهرة . إذا نشأ هجين طبيعى ، فمن المحتمل جداً أنه لن يتزاوج مع هجين آخر وإنما سيكون تزاوجه مع فرد ينتمى إلى نوع أحد الأبوين النقيين . وكنتيجة لهذا التهجين العكسى فإن بعض جينات كل من نوعى الأبوين سوف « تتداخل »

فى الطراز الجينى لنوع الأب الآخر . وتعطينا دراسات هايزر على نباتات عباد الشمس من نوعى « هيليانثس أنيواس » و « هيليانثس بولانديرى » مثلا طيباً لهذه الظاهرة . فنبات « هيليانثس بولانديرى » يقتصر وجوده على الساحل الشرقى للولايات المتحدة . أما « هيليانثس أنيواس » فيبدو أنه كان فى الأصل نوعاً شرقياً ولكنه أدخل إلى الولايات الساحلية بواسطة الإنسان وأصبح راسخ الأقدام واسع الانتشار . وهناك شىء من الانفصال البيئى بين النوعين على أنهما يوجدان معاً فى المناطق التى أحدث الإنسان اضطراباً فى طبيعتها فنشأت فيها بيئات متوسطة بين تلك التى يحتلها هذان النوعان عادة . وقد عثر فى مثل هذه المناطق على عدة هجائن طبيعية كما عثر على جانب أحد الطرق على « حشد هجينى » واحد كبير . والحشد الهجينى هو عبارة عن جماعة يختلط فيها الجيل الأول (F_1) والجيل الثانى (F_2) والأجيال التالية الناتجة من الانعزال الهجينى مع ذريات ناتجة عن تهجين عكسى متفاوت الدرجات. ومن الطبيعى أن تبدى مثل هذه الجماعة تبايناً بالغاً بين أفرادها . وقد تميزت جميع الهجائن التى أمكن التعرف عليها بشىء من النقص فى الخصوبة ، بلغ فى بعضها مبلغاً عظيما ، فلم تزد نسبة اللقائح أو الجاميطات الصالحة للحياة فيه عن ثلاثة فى المائة . وإذا ما هجنت هذه النباتات تهجيناً عكسياً مع واحد من النوعين النقيين زادت الخصوبة ثانية . وهكذا نرى أنه من الممكن انتقال جينات من كل من هذين النوع إلى النوع الآخر . وقد وجد هايزر أن كلا من هذين النوعين من عباد الشمس يتغير فى اتجاه النوع الآخر . وبالرغم من أن هذا الأمر يمكن تفسيره على أساس حدوث طفرات متشابهة أو متوازية فى كلا النوعين ، إلا أنه يعتقد أن التهجين الداخلى هو التفسير الأكثر احتمالا .

سبق أن أشرنا أن التهجين بين هذين النوعين محتمل الحدوث على وجه خاص فى المناطق التى أحدث الإنسان اضطراباً فى طبيعتها . ويعتقد أندرسون — الذى قام بدراسات واسعة على التهجين الداخلى فى النبات — أن هذا قد يكون شرطاً ضرورياً لا بد من توافره لكى تكتب الحياة للحشود الهجينية .

ويرجع السبب فى ذلك إلى أن الهجائن يحتمل أن تتطلب بيئات متوسطة بين تلك التى تكيف لها كل من النوعين الأبوين . وهو لهذا يشير إلى « تهجين البيئة » . ويحتمل أن تتكون مثل هذه « البيئات الهجينية » حيثما عمد الإنسان عن طريق مناشطه المتعددة الجوانب إلى إحداث اضطراب فى الطبيعة وهو بذلك يسهل تبادل الاختلافات الجينية بين الأنواع القريبة الصلة، وهكذا يزيد من مدى الطرز التى يختار منها الانتخاب الطبيعى أكثرها صلاحية .

ولم يدرس التهجين الداخلى على نطاق واسع بعد فى الحيوانات . على أن هايزر قد قرر أن دراساته على الأسماك تدل على أن هذه العملية نشطة أيضاً فى تطور تلك الحيوانات . وقد نشرت كذلك أمثلة أخرى تتعلق بالطيور ومجموعات غيرها .

المراجع :

Anderson, E., 1949. "Introgressive Hybridization," John Wiley & Sons, Inc., New York, N.Y. Still the major work on this subject.

Dobzhansky, T., 1951. "Genetics and the Origin of Species," 3rd Ed., Columbia University Press, New York, N.Y. (Dice and Blossom, Spieth.)

Goldschmidt, R. B., 1940. "The Material Basis of Evolution," Yale University Press, New Haven, Conn. (Turel.)

Mayr, E., 1942. "Systematics and the Origin of Species," Columbia University Press, New York, N.Y.

(The above three books, all of which have been introduced in connection with preceding chapters, all make important contributions to the subject of isolation.)

الفصل التاسع عشر

التضاعف الكروموسومى

منذ زهاء أربعين سنة مضت نشر «وينج» دراسة لأعداد الكروموسومات فى النبات . وبالرغم من أن ما سجل من الأعداد المضاعفة للكروموسومات يتراوح بين ٤ وأكثر من ٢٠٠ . فإن الترددات فى هذه الأعداد لم تكن عشوائية بحال من الأحوال . فقد كان العدد ١٢ هو أكثر الأعداد تردداً . ويليه العدد ٨ . وفى حوالى ٥٠ فى المائة من النباتات نجد أن عدد الكروموسومات يقل عن ١٢ . ومن بين النباتات ذات الأعداد الكبيرة من الكروموسومات نجد أن أكثر الأعداد تردداً هى مضاعفات للأعداد الصغيرة . وكثيراً ما نحدث داخل نطاق الجنس الواحد أن نجد سلسلة من الأنواع تكون أعداد الكروموسومات فى بعضها مضاعفات للعدد الكروموسومى للبعض الآخر منها . فمثلا هناك أنواع من القمح لها ١٤ ، ٢٨ ، ٤٢ كروموسوماً . فيبدو أن سبعة كروموسومات هو العدد النصفى الأساسى فى هذا الجنس . ولو أننا رسمنا رسما بيانياً لتوضيح التردد فى الأعداد النصفية لكروموسومات الخاصة بنباتات كثيرة لتبين لنا أن النهايات القصوى لا تقع أبداً على أعداد أولية .

التضاعف الكروموسومى كظاهرة أساسية فى تطور النباتات

استنتج « وينج » أن أصلح تفسير لهذه الحقائق هو افتراض أن أكثر من نصف النباتات الراقية هى أنواع ذات تضاعف كروموسومى . أى إن العدد النصفى للكروموسومات فيها يتكون من اثنين أو أكثر من المجموعات الكروموسومية الأساسية التى توجد بعضها مع بعض فى نفس النواة . وهذه الظاهرة يمكن أن تحدث عن أحد طريقين . فإما أن يوجد طاقم نصفى واحد

من الكروموسومات أكثر من مرتين (ويعرف هذا بالتضاعف الكروموسومى الذاتى) ، وإما أن يكون هناك « طاقمان » مختلفان من الكروموسومات بحيث يكون المجموع أكثر من « طاقمين » أو مجموعتين نصفيتين (وهذا ما يعرف بالتضاعف الكروموسومى المتباين) . وقد جازف « وينج » فحدس أن الطراز الآخير من التضاعف الكروموسومى لا بد أن يكون موجوداً بوفرة أكثر من الطراز الأول . وقد بنى رأيه هذا على افتراض أن عدم وجود التشابه بين الكروموسومات يمنع اعتناقها فى الأنواع الهجينة ، وأن ضرورة الاعتناق تعمل على الدفع بمجموعة الكروموسومات الموجودة فى مثل هذه الهجائن إلى مضاعفة نفسها . وبالرغم من أن السبب الذى بنى عليه « وينج » رأيه قد يكون موضع شك فإن النتيجة التى خلص إليها وبقيةما توصل إليه من استنتاجات قد تأيدت منذ نشر بحثه الأصيل . ويبدو أن ظهور سلاسل الأنواع ذات التضاعف الكروموسومى كان يمثل إحدى الظواهر الأساسية لتطور النباتات ، كما أنها من أفضل ما هو معروف لدينا من تلك الظواهر .

إنتاج الطرز ذات التضاعف الكروموسومى بواسطة الكولتشيسين :

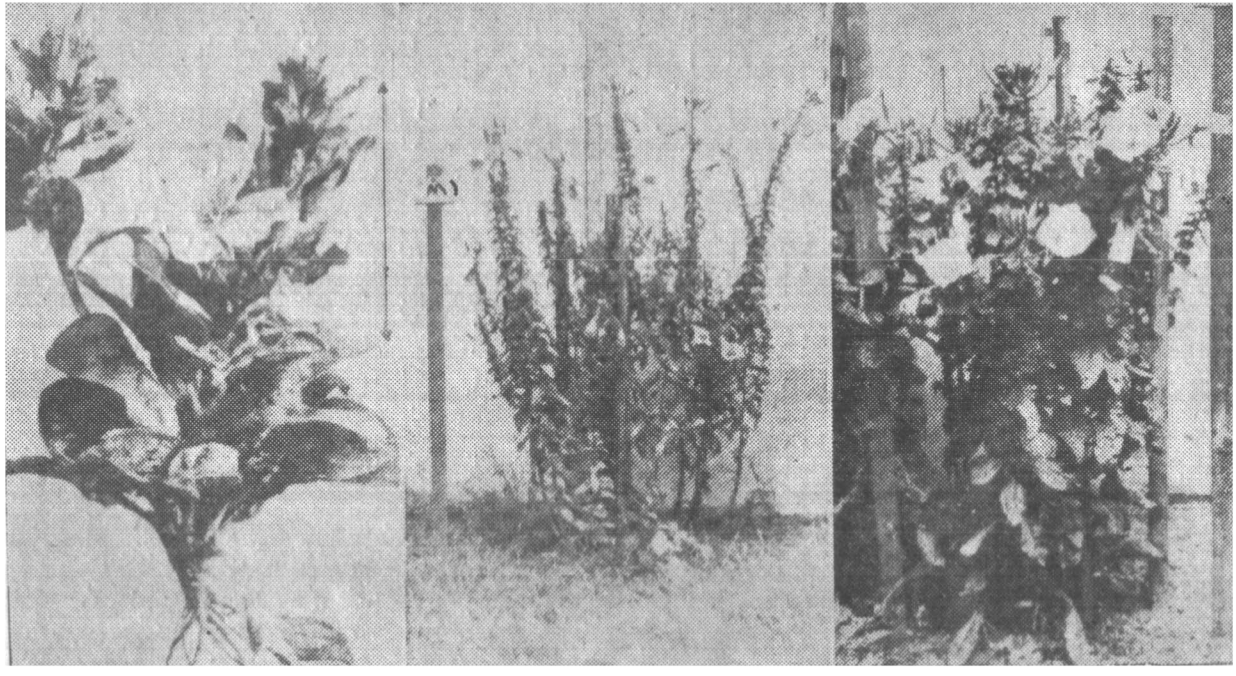
كان من العوامل التى سهلت دراسة التضاعف الكروموسومى إلى حد بعيد استنباط طرق تجريبية لإنتاجه صناعياً . وقد أدخلت وسائل عديدة متوسطة الكفاية ، كان من بينها انتخاب البراعم المغايرة التى تبدو عليها الصفات النموذجية للتضاعف الكروموسومى . ومعالجة البذور بصدمات حرارية ، وتعريض البذور للإشعاع ، وقطع ساق نبات ما ثم انتخاب الأفراد ذات التضاعف الكروموسومى الرباعى من بين البراعم التى تنمو أسفل الجرح أو القطع مباشرة . وهذه الطريقة الأخيرة تنتج حوالى ١٥٪ من الأفراد رباعية التضاعف الكروموسومى فى الطماطم . أما فى بعض النباتات الأخرى فقد يكون من الضرورى معالجة الجرح بأوكسين (أو هرمون نمو) مغاير حتى يمكن الحصول على نتائج طيبة . على أن هذه الطرق جميعها قد أصبحت بالية بعد ظهور الكولتشيسين . والكولتشيسين هو عبارة عن عقار مستخلص من جذور

نبات كركم الخريف المعروف باسم « كولتسيكم أو تمنال » . وقد كان المعروف منذ سنين عديدة أن هذا العقار يحدث اضطراباً فى أيض الحمض النووى (وهو من المكونات الأساسية للكروموسومات ولأجزاء أخرى من الخلية أيضاً) ، على أنه لم يصبح معروفاً أنه يشكل سماً بالنسبة لعملية الانقسام الفتيلى إلا فى عام ١٩٣٧ . والمرحلة التحضيرية للانقسام الفتيلى الذى يحدث فى وجود الكولتشيسين تبدو طبيعية تماماً ، ويتم تضاعف الكروموسومات كما يحدث فى الظروف العادية . بيد أن المغزل يكون مشوباً جداً أو غائباً تماماً ، وبذلك فإن الكروموسومات التى تم تضاعفها فعلا تتجمع كلها داخل نواة جديدة واحدة . وبذلك تنشأ حالة من التضاعف الكروموسومى الرباعى . ويستعمل الكولتشيسين عادة إما فى شكل محلول مائى أو فى دهان من اللانولين وفى كلتا الحالتين يكفى أن يكون تركيز العقار حوالى ٠,٤ فى المائة . ويرش المحلول على الأزهار أو تنقع فيه البذور . أما الدهان فإن البادرات تنقع فيه أو تدهن به الساق المقطوعة حتى تتكون براعم رباعية التضاعف الكروموسومى أسفل القطع . وباستخدام الكولتشيسين كثيراً ما نحصل على غلة من النباتات رباعية التضاعف الكروموسومى تبلغ من ٥٠ — ١٠٠ فى المائة .

الشكل العمرى : إن الغالبية العظمى من الطرز ذات التضاعف الكروموسومى تكون رباعية التضاعف الكروموسومى ، أى إن لها أربعة « أطقم » كروموسومية نصفية (٤ ن) فى خلاياها البدنية . وبذلك فإن عدد الكروموسومات فى جاميطات أو أمشاج هذه الطرز يكون (٢ ن) والطرز ذات التضاعف الكروموسومى الرباعى الذاتى تظهر فى الطبيعة وكذلك فى الكائنات المعملية التى تجرى عليها التجارب . والواقع أن أحد الأسس التى قامت عليها نظرية الطفرة التى وضعها « دى فريز » كان عبارة عن سلالة طافرة من « إينوثيرا لاماركيانا » (شكل ١٠٧) اتضح أنها عبارة عن طراز رباعى التضاعف الكروموسومى ينتج تلقائياً ، إذ أن له ٢٨ كروموسوما بدلا من الكروموسومات الأربعة عشر التى توجد عادة فى هذا النوع . ويصور

هذا النبات تصويراً حسناً لمجموعة من الخصائص التى توجد بشكل عام فى معظم النباتات رباعية التضاعف الكروموسومى ، ولكنها لا تعتبر على الإطلاق قاعدة ثابتة فيها جميعاً . فهى أولا أكبر بوضوح من نوع لاماركيانا ذى العدد المزدوج من الكروموسومات . ولهذا السبب فقد عمد « دى فريز » إلى تسميتها « إينوثيرا جايجاس » ، واعتبرها نوعاً جديداً . والسوق فيها أغلظ ، والأوراق أقصر وأعرض وأغلظ من الطراز المزدوج الكروموسومات . وأوضح الفروق الفسيولوجية بين الطرازين هو أن معدل النمو يكون أبطأ فى الطرز رباعية التضاعف الكروموسومى ، ولكن هناك من التقارير ما يشير إلى ارتفاع المحتوى الفيتامينى فى الطماطم رباعية التضاعف الكروموسومى . ويبدو من المحتمل أن فسيولوجية النباتات رباعية التضاعف الكروموسومى لا تقل تحوراً عن مورفولوجيتها . ويشار إلى هذه الصفات مجتمعة باسم « الشكل العملاق » نظراً لأنها كثيراً ما تميز الطرز الرباعية التضاعف الكروموسومى . على أن هناك استثناءات لها جميعاً . فهناك من ذوات التضاعف الكروموسومى الرباعى ما هو قزم بالنسبة للطراز المزدوج الكروموسومات .

ولعل من المناسب هنا أن نشير إلى أن الطراز الرباعى التضاعف الكروموسومى من « إينوثيرا لاماركيانا » يمكن اعتباره ذا تضاعف كروموسومى رباعى ذاتى ، أو ذا تضاعف كروموسومى ذاتى متباين . فنظراً لأن سلالة جايجاس مستمدة من نوع أبوى واحد مزدوج الكروموسومات ، ففى إمكاننا اعتبارها ذات تضاعف كروموسومى رباعى ذاتى . ولكن لما كان نوع لاماركيانا المزدوج الكروموسومات نفسه هو عبارة عن هجين بذيانى دائم فإن سلالة جايجاس يمكن اعتبارها ذات تضاعف كروموسومى رباعى متباين . ومثل هذه البلبلة لا توجد عادة ، ومع هذا فإن الفرق بين هذين النوعين من التضاعف الكروموسومى هو فارق فى الدرجة وليس فى الاختلاف أو التمايز المطلق ، فالتعريف ينص على أن المجموعات النصفية العدد التى تشكل المجموعة الكلية للكروموسومات فى كائن ذى تضاعف كروموسومى ذاتى



(شكل ١٠٧) إينوثيرا لاماركيانا ، الطراز القزم ، والعادى والعملاق (منقول بتصريح عن « أسس علم "وراثة » الطبعة الرابعة لمؤلفيه سينوت ودان ودوبزانسكى (حقوق الطبع ، ١٩٥٠) .

لا يختلف بعضها عن بعض بدرجة أكبر من تلك التى تختلف بها المجموعتان النصفيتان اللتان توجدان فى الطراز المزدوج الكروموسومات المقابل . ولكن أول المتطلبات فى تكوين طراز ذى تضاعف كروموسومى رباعى متباين هو أن يكون النوعان الأبوان قادرين على تكوين هجين قابل للحياة (ولو لم يكن بالضرورة خصباً) . وكما قلنا فى الفصل السابق يصبح هذا الأمر أقل فأقل احتمالا كلما بعدت صلة القرابة بين الأبوين المحتملين . وأكثر الحالات شيوعاً هى أن ينتمى النوعان الأبوان إلى نفس الجنس ، على أننا نعلم بوجود حالات كثيرة تكونت فيها طرز ذات تضاعف كروموسومى متباين من أبوين ينتميان إلى جنسين مختلفين من نفس الفصيلة . وفى غالب الأحوال تكون العلاقة على درجة كافية من القرب بحيث لا يمكن أن يكون هناك شك فى وجود درجة كبيرة من التشابه بين كروموسومات النوعين الأبوين . وكثيراً ما يظهر هذا جلياً فى العدد المحدود من الاعتناقات التى تلاحظ فى الجيل الهجين الأول . وبذلك فإنه يبدو من المحتمل أن توافر قدر معين من التشابه بين الأطقم الكروموسومية العديدة التى توجد فى الطراز ذى التضاعف الكروموسومى هو شرط أساسى لتكوينه . وفى الطرز ذات التضاعف الكروموسومى الذاتى يكون هذا التشابه كاملا ، أما فى الطرز ذات التضاعف الكروموسومى المتباين فإنه يكون ناقصاً إلى حد بعيد .

التضاعف الكروموسومى الذاتى فى التطور

لقد أمكن باستخدام الكولشيسين استنباط عدد كبير من السلالات ذات التضاعف الكروموسومى الرباعى الذاتى . ثم دراستها . على أن السلالات ذات التضاعف الكروموسومى الرباعى الذاتى توجد فى الطبيعة أيضاً . ففى عام ١٩٣٦ قام « مونتزينج » باستعراض ثمانية وخمسين مثلا لهذا الطراز من التضاعف الكروموسومى لا يرقى إليها أى شك ، وكان يرى أن فى الإمكان توسيع القائمة حتى تضم مائة نوع . وقد كان إدخال طريقة الكولشيسين حافزاً عظمياً دفع إلى الأمام بدراسة التضاعف الكروموسومى على صوره وأطواره

كافة ، وما من شك فى أن القائمة تكون أكبر جداً لو أجرى لها حصر شامل اليوم . ولا يبدو أن التضاعف الكروموسومى الذاتى يؤدى إلى تكوين أنواع جديدة، وإنما هو يؤدى إلى تكوين سلالات مميزة بوضوح . بيد أن هناك انعزالا تناسلياً بعيدالمدى بين السلالة المزدوجة الكروموسومات وبين السلالة ذات التضاعف الكروموسومى الرباعى الذاتى المقابلة لها وذلك نظراً لأن الهجين الناتج عن تزويجهما يكون ذا تضاعف كروموسومى ثلاثى (أى تكون له ثلاثة أطقم كروموسومية نصفية فى كل خلية من خلاياه البدنية) . والكائنات ذات التضاعف الكروموسومى الثلاثى تكون شديدة العقم نظراً لأن توزيع الكروموسومات عند الانقسام الاختزالى فيها يكون غير منتظم . ويمكننا أن نناقش هنا بعضاً من الأمثلة التى ساقها « مونتزينج »

هناك نوع من الحشائش يعرف باسم « فليوم ألبينوم » (وهو وثيق القرابة بحشائش تيموثى التى تستخدم كعلائق) ، توجد منه سلالة مزدوجة الكروموسومات لها ١٤ كروموسوماً ، وسلالة أخرى رباعية التضاعف الكروموسومى لها ٢٨ كروموسوماً . والسلالتان مميزتان إحداهما عن الأخرى مورفولوجياً ، كما أنهما منفصلتان جغرافياً إلى حد ما . فالسلالة المزدوجة الكروموسومات لا توجد إلا فى أسكتلنده ، فى حين توجد السلالة رباعية التضاعف الكروموسومى فى كل من أسكتلنده وشمال اسكندیناوة . ومن الخصائص المميزة للسلالات ذات التضاعف الكروموسومى الرباعى أنها تنتشر فى مدى أوسع جداً من مدى انتشار أسلافها ذات العدد المزدوج من الكروموسومات ، وهى كثيراً ما تغزو مناطق أكثر حداثة من الوجهة الچيولوچية . وتنجح عمليات التهجين بين هاتين السلالتين ، ولكن الجيل الأول الناتج عن هذا التهجين يكون عقيما نظراً لأنه ثلاثى التضاعف الكروموسومى وحالة « ناستورتيام أوفيسينال » هى حالة مماثلة أيضاً. فهناك سلالات معروفة من هذا النوع لها ٣٢ ، ٤٨ ، ٦٤ كروموسوماً ، أى إنها مزدوجة الكروموسومات وذوات تضاعف ثلاثى وتضاعف رباعى على الترتيب .

وكما هى الحال فى فليوم نجد أن توزيع السلالات ذات التضاعف الكروموسومى يمتد شمالا إلى مناطق لا تبلغها السلالة المزدوجة الكروموسومات . هـذا بالإضافة إلى أن السلالات ذات التضاعف الكروموسومى معمرة . أما السلالة المزدوجة الكروموسومات فهى حولية . وهذا الفارق بين السلالات الكروموسومية شائع جداً ولو أنه لا يشكل قاعدة عامة مطلقة . ويكون التهجين بين السلالة الرباعية التضاعف والمزدوجة هنا أصعب منه فى حالة فليوم . فالبذور الناتجة عن هذا التهجين تكون كلها تقريباً منكمشة غير قابلة للحيـاة .

وهنـاك أمثلة ذات دلالة خاصة توفرها لنا السلالات المزدوجـة الكروموسومات والسلالات ذات التضاعف الكروموسومى الرباعى مـن حشيشة العنكب المعروفة باسم « ترادیسكانتيا كانيكيولاتا » والتى توجد فى جنوبى الولايات المتحدة . وعدد الكروموسومات فيها ١٢ ، ٢٤ . وينتشر هذا النوع على نطاق واسع فوق السهول العظمى التى تمتد من جبال روكى نحو الشرق حتى نهر المسيسيبى . وفى معظم أجزاء هذه المنطقة نجد أن نباتات « ترادیسكانتيا كانيكيولاتا » رباعية التضاعف الكروموسومى . ولكن هناك منطقة صغيرة فى شمال تكساس توجد فيها السلالة ذات العدد المزدوج من الكروموسومات . وهذه المنطقة تعد من الوجهة الچيولوچية أقدم الأجزاء فى مـدى انتشار ذلك النوع كله . ويبدو أن السـلالة رباعيـة التضاعف الكروموسومى هى وحدها التى تمكنت من غزو تلك المناطق التى لم تنفتح أمام الغزو النباتى إلا حديثاً . وهذه القوة والقدرة على غزو مناطق جديدة تعد من خصائص النباتات ذات التضاعف الكروموسومى . وهناك نوع آخر ينتمى إلى نفس الجنس وهو نوع « ترادیسكانتيا أوكسيدنتاليس » ، يتداخل مدى انتشاره مع الجزء الشرقى من مدى انتشار « ترادیسكانتيا كانيكيولاتا » . ومما يدعو للاهتمام أن هذا النوع الذى يمتد توزيعه شرقاً رباعى التضاعف الكروموسومى فى معظم مدى انتشاره ، على أن طرازه المزدوج الكروموسومات

يوجد هو الآخر فى نفس الملاذ الذى يقع فى شمال تكساس . وفى كلا النوعين المشار إليهما نجد أن السلالات الرباعية التضاعف الكروموسومى أقوى وأصلب عوداً من السلالات ذات العدد المضاعف من الكروموسومات . ويمكن الحصول على هجائن بين السلالات ولكن النتاج يكون عقيما دائماً .

وفى معظم النباتات التى قام « مونتزينج » بدراستها أفضى التضاعف الكروموسومى إلى تكوين سلالات ولكنه لم يؤد إلى تكوين أنواع . على أنه قام بدراسة ستة عشر زوجاً من السلالات الكروموسومية كان علماء التصنيف قد اختلفوا حولها بين من يؤيد إحالة كل سلالة لنوع مختلف وبين من يجادل فى صواب هذا الرأى . وتوجد هذه السلالات فى أجناس معروفة معرفة جيدة مثل حشائش فليوم وفيستوكا وأزهار الحدائق فيولا وديانتس وكريزانثيمم . والاختلافات بين هذه الأزواج من السلالات الكروموسومية أو الأنواع تشبه من الناحية الكيفية الاختلافات التى ناقشناها آنفاً ، ولكنها أعظم من الوجهة الكمية . وتشمل الاختلافات البنيانية بعضاً من كل صفات المركب العملاقى . وهى تكون عادة منفصلة جغرافياً وبيئياً . فنجد مثلا أن « كريزانثيمم شيموتومای » هومن نباتات شاطئ البحر بينما يقطن « كريزانثيمم إنديكم » الجبال والحقول الداخلية . وهما شديدا العقم إذا ما هجنا .

وقد درست السلالات ذات التضاعف الكروموسومى الرباعى الذاتى المنتجه صناعياً دراسة دقيقة من الوجهة الوراثية . فبالرغم من أن هذه النباتات كثيراً ما تكون أقوى وأصلب عوداً من قريباتها ذات العدد المزدوج من الكروموسومات إلا أنها لم تحرز نجاحاً بارزاً . وذلك لأنها تبدى اختزالا ملحوظاً فى الإخصاب . كما أنها تنزع إلى الارتداد إلى حالة الازدواج الكروموسومى . ويمكن الكشف عن العلة فى وجود هذه الخصائص بدراسة الانقسام الاختزالى فى السلالات ذات التضاعف الكروموسومى الرباعى الذاتى . ففى الانقسام الاختزالى العادى أو الطبيعى لا ترتبط الكروموسومات إلا فى أزواج . أما فى حالتنا هذه فتوجد أربعة نظائر كروموسومية من كل

نوع بدلا من نظيرين فقط . وكثيراً مايحدث أن تعتنق الكروموسومات فى أزواج فقط مما ينتج عنه تكوين جاميطات أو أمشاج طبيعية . بيد أنه يحدث أحياناً أن تعتنق ثلاثة نظائر بينما يكون النظير الرابع مستقلا فى سلوكه . وفى مثل هذه الحالة يذهب اثنان من الكروموسومات الثلاثة المعتنقة إلى أحد قطبى الخلية بينما يذهب الكروموسوم الثالث إلى القطب الآخر . وقد يعمل الكروموسوم المستقل على موازنة هذا الوضع كما أنه قد يعمل على زيادة عدم توازنه . وقد يحدث أيضاً أن تعتنق الكروموسومات المتناظرة الأربعة جميعها مكونة جسما رباعياً . والذى يحدث عادة هو أن ينقسم الجسم الرباعى بحيث يذهب اثنان من الكروموسومات الأربعة المكونة له إلى كل قطب من قطبى الخلية ، فتتكون بذلك أمشاج طبيعية . بيد أن الأجسام الرباعية قد تنقسم أيضاً بحيث تعطى ثلاثة كروموسومات تذهب إلى أحد القطبين وكروموسوم واحد يذهب إلى القطب المقابل . ولو كان النقص أو الزيادة فى عدد الكروموسومات الخاصة بزيجوت رباعى التماثل مقصوراً على كروموسوم واحد أو قلة من الكروموسومات فإن هذا الزيجوت قد يفلح ويكتب له البقاء . ومثل هذه السلالات ذات التثلث الكروموسومى أو الأحادية معروفة جيداً لدى القائمين بتربية النباتات . على أن الأمر إذا تعدى هذا النطاق الضيق فشمل عدم التوازن ما يزيد على نسبة صغيرة من الأزواج الكروموسومية فإنه يفضى إلى الموت . والمعتقد أن هذا هو السبب فيما تتميز به السلالات ذات التضاعف الكروموسومى الرباعى الذاتى من اختزال فى الخصوبة . ولعل الارتداد إلى حالة الازدواج الكروموسومى يقوم على أساس تكوين أفراد من بويضات غير مخصبة .

وتكشف دراسة الانقسام الاختزالى فى السلالات ذات التضاعف الكروموسومى الرباعى الذاتى التى توجد فى الطبيعة عن شواذ مقابلة كماً وكيفاً لتلك التى توجد فى نظيراتها التى تنتج تجريبياً . ويحق لنا أن نتساءل هنا : كيف أمكن لتلك السلالات — وهى تواجه مثل هذه النقيصة — أن تثبت

أقدامها فى الطبيعة ، بل وأن تصبح أوسع انتشاراً من أسلافها المزدوجة الكروموسومات كما هو ملاحظ دائماً . على أن السلالات رباعية التضاعف الكروموسومى تكون عادة أقوى وأصلب عوداً وأكثر تكيفاً لبيئات أشد قسوة . ويبدو من المحتمل أن ما لها من ميزات انتخابية قيمة فيه أكثر من تعويض لما يعتور قدراتها التناسلية من نقائص . ومع هذا فإن معظم السلالات المضاعفة الكروموسومات التى توجد فى الطبيعة والتى جرى تحليلها قد ثبت أنها من الطراز ذى التضاعف الكروموسومى المتباين ، ومن المحتمل جداً أن النقص فى القدرة التناسلية قد عمل على تحديد دور التضاعف الكروموسومى الذاتى .

التضاعف الكروموسومى المتباين فى التجارب وفى الطبيعة

تمكن العلماء من إنتاج التضاعف الكروموسومى الرباعى المتباين أيضاً تجريبياً . وهناك عدة طرق لبلوغ هذه الغاية ، أبسطها هو التهجين بين نوعين مميزين ، ثم معالجة جيل الهجائن الأول بالكولتشيسن . بيد أن هناك طرقاً أخرى تعطينا نظرة أعمق للوسيلة التى تنتج بها السلالات ذات التضاعف الكروموسومى الرباعى المتباين فى الطبيعة . ومن هذه الطرق التزويج بين سلالتين مختلفتين من السلالات ذات التضاعف الكروموسومى الرباعى الذاتى . فعلى سبيل المثال إذا كان كل من أ ، ب يرمز إلى مجموعتين مختلفتين من الكروموسومات النصفية العدد فان كلا من أ أ أ أ ، ب ب ب ب يرمز إلى السلالة المقابلة ذات التضاعف الكروموسومى الرباعى الذاتى . وفى ظروف الانقسام الاختزالى الطبيعى تكون هاتان السلالتان جاميطات أو أمشاجاً معادلتها أ أ ، ب ب . وعند الإخصاب الخلطى تتكون السلالة أ أ ب ب ذات التضاعف الكروموسومى الرباعى المتباين . ونظراً لأنها تضم فى الواقع مجموعتين نصفيتين مختلفتين فى نواة واحدة ، فكثيراً ما تستخدم عبارات « ثنائى الازدواج » و « مضاعف الازدواج » كمرادفات لرباعى التضاعف الكروموسومى المتباين . على أنه لما كانت السلالات ذات التضاعف

الكروموسومى الرباعى المتباين أكثر شيوعاً فى الطبيعة من السلالات ذات التضاعف الكروموسومى الرباعى الذاتى ، ولما كان التهجين بين سلالتين ذواتى تضاعف كروموسومى أصعب بشكل عام من التهجين بين السلالتين المزدوجتى الكروموسومات المقابلتين لها ، فإنه يبدو من غير المحتمل أن هذه الطريقة كانت لها أهمية عامة فى الطبيعة .

وهناك طريقتان تقومان على ما يحدث أحياناً من إخفاق فى الانقسام الاختزالى ؛ وهو أمر كثير الحدوث بوجه خاص فى النباتات ذات المجموعات الكروموسومية التى لا تعتنق بسهولة . ففى تزويج أ أ × ب ب (مع استخدام نفس الرموز التى استخدمناها آنفاً أعلاه) يكون الجيل الأول أ ب . ولكن إذا كان التناظر بين الطاقمين الكروموسوميين أ ، ب غير كاف للسماح بحدوث الاعتناق فإن احتمالات عدم الاختزال تصبح كبيرة . وبذلك قد تنتج نسبة ذات مغزى من الجاميطات أو الأمشاج ذات التركيب أ ب . وفى نبات يتم فيه التلقيح الذاتى نجد أن من المحتمل جداً أن إخصاب بعض البويضات أ ب بوساطة حبوب اللقاح أ ب يؤدى مباشرة إلى إنتاج السلالة أ أ ب ب وهى ذات تضاعف كروموسومى رباعى متباين . وقد أصبح لكل كروموسوم الآن قرين مناظر له ، ولما كانت نزعة الكروموسومات أ للاعتناق بالكروموسومات ب ضئيلة فليس هناك اتجاه إلى تكوين ارتباطات اعتناقية أكثر تعقيداً من هـذا . وهكذا تجرى الانقسامات الاختزالية بطريقة طبيعية تماماً وينتج عنها جاميطات لها التركيب أ ب ، ولا يصيب الإخصاب أى ضرر .

وهناك طريقة أخرى لإنتاج السلالات ذات التضاعف الكروموسومى الرباعى المتباين وهى تتضمن استغلال عدم الاختزال على خطوتين . فلو أن الهجين أ ب أخصب إخصاباً خلطياً فإن هناك احتمالا كبيراً أنه سوف يخصب باعادة التهجين مع واحد من النوعين الأبويين ، وليكن أ أ . فإذا كانت ظاهرة عدم الاختزال قد حدثت فى أ ب ، فإن نتاج إعادة التهجين سوف

يكون تركيبه أ أ ب . وقد تتعرض هذه النباتات لظاهرة عدم اختزال أخرى فتنتج جاميطات لها التركيب أ أ ب . وإذا ما أعيد التهجين بينهما وبين الأب ب ب فإن النتاج الناشىء من إعادة التهجين سوف يكون تركيبه أ أ ب ب ، أى أنه سيكون ذا تضاعف كروموسومى رباعى متباين . وقد ينتج التضاعف الكروموسومى الرباعى المتباين أيضاً نتيجة لتضاعف الكروموسومات فى زيجوت أو لقيحة الهجين الأصلى أ ب ، بطريقة مشابهة لتلك التى تسببها المعالجة بالكولتشيسين . وتبدى هذه السلالات ذات التضاعف الكروموسومى الرباعى المتباين صفات مستمدة من كلا النوعين الأبوين مع بعض الصفات النموذجية للتضاعف الكروموسومى فى خليط مميز جديد . وهى تتناسل كسلالات نقية ، كما أنها معزولة عزلا فعالا عن النوعين الأبوين وذلك نظراً لأن الهجائن التى تتكون بين السلالة ذات التضاعف الكروموسومى الرباعى المتباين وبين أى من النوعين الأبوين تكون عقيمة . وينشأ هذا العقم نتيجة لسلوك الكروموسومات فى أثناء الانقسام الاختزالى . ففى الهجائن المتكونة بين أ أ ب ب و أ أ سوف تكون المعادلة الكروموسومية أ أ ب . وسوف تتعانق كروموسومات طاقمى أ بالطريقة الطبيعية وتوزع بين الخليتين الناتجتين بالشكل المألوف . أما كروموسومات « الطاقم » ب فليس لها أقران تتعانق معها ، ولذلك فإن توزيعها يكون عشوائياً . فقد تذهب جميعها إلى قطب واحد مما يؤدى إلى إنتاج طرازين من الجاميطات ــ لها التركيب أ ، أ ب ــ فى أعداد متساوية ، أو هى قد تذهب فى أعداد متساوية (ولكن غير متناظرة من الناحية الوراثية) إلى كل من القطبين. كما أن الأمر قد ينتهى إلى حالات متوسطة مختلفة بين الحالتين المذكورتين ، وهذه التشكيلات الأخيرة تكون كلها غير قابلة للحياة ، ولما كانت تشكل معظم جاميطات النبات ذى التركيب أ أ ب ، فإن مثل هذه النباتات ذات التضاعف الكروموسومى الثلاثى تكون شديدة العقم . وتنتج أيضاً بعض الجاميطات القادرة على الحياة وذلك عن طريق ظاهرة عدم الاختزال . وبذلك فإن السلالات ذات التضاعف الكروموسومى

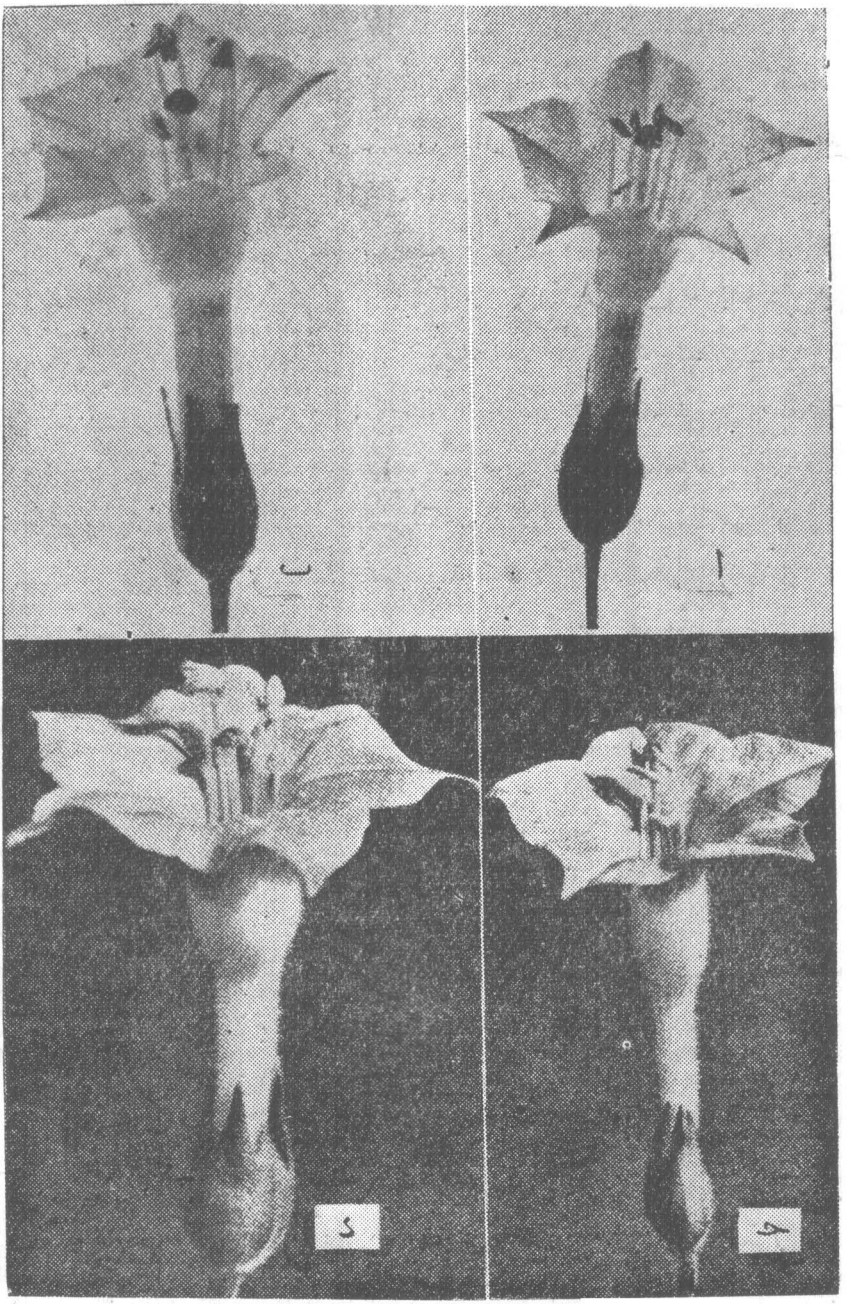
الرباعى المتباين يمكن اعتبارها أنواعاً حقة نتجت فى خطوة واحدة أو فى بضع خطوات قليلة ، بل إن هناك أيضاً من الآراء ما يقول بأن الأجناس والفصائل الجديدة والمراتب التصنيفية الأعلى منها قد تنشأ بهذه الطريقة . ولكن ما بين أيدينا من حالات يدل على أنه بينما قد تنشأ أنواع وأجناس عن طريق التضاعف الكروموسومى المتباين فإن المجموعات الأعلى لا يمكن أن تنشأ عن هذا الطريق . ويعتقد « ستبنز » أن هذا يكمن فى حقيقة معينة ، ألا وهى أن الأمر لا يتضمن مادة وراثية جديدة حقاً (طفرات) وإنما هو يقوم على تشكيلات أو توليفات جديدة لأطقم كروموسومية قديمة تربطها صلات القربى .

كانت المناقشة السالفة مقتصرة تماماً على التضاعف الكروموسومى الرباعى وهو أبسط طرز التضاعف الكروموسومى وأكثرها شيوعاً . وهناك عدة درجات من التضاعف الكروموسومى أعلى من هذا ، وهى معروفة فى الطبيعة وكذلك فى نباتات منتجة تجريبيا . على أن تلك الدرجات الأعلى من التضاعف الكروموسومى لا تتضمن أية مبادئ أو أسس جديدة ، ولذلك فإننا سوف نناقش كل تلك الدرجات معاً دون تمييز . وتكون النباتات ذات التضاعف الكروموسومى التى لها عدد زوجى من الأطقم الكروموسومية فى خلاياها البدنية (رباعية أو سداسية أو ثمانية أو عشرية التضاعف . . الخ) مكتملة الخصب . أما تلك التى لها عدد فردى من الأطقم الكروموسومية (ثلاثية أو خماسية أو سباعية التضاعف . . . الخ) فلا بد أنها تكون شديدة العقم نظراً لشذوذ الانقسامات الاختزالية فيها ، ولذلك فلا يمكن أن يكتب لها البقاء فى الطبيعة إلا إذا كانت تمتلك وسيلة فعالة للتكاثر اللاجنسى .

تخليق الأنواع : كان من أهم النباتات ذات التضاعف الكروموسومى الرباعى المتباين ذلك الذى أنتجه « كاربتشنكو » فى عام ١٩٢٤ فى أثناء تجاربه على التهجين بين الفجـــل من نوع « رافانس ساتيفس » والكرنب من نوع « براسيكا أوليراسيا » . والعدد النصفى للكروموسومات فى كل من هذين النوعين هو ٩ . وكان عدد الكروموسومات فى الهجين الناتج ١٨

كروموسوماً (٩ر+٩ب) ، على أن هذه الكروموسومات سلكت فى أثناء الانقسام الاختزالى كثمانية عشر كروموسوماً مفرداً (وليس كتسعة أزواج) ، فكان ميلها للاعتناق ضئيلا أو منعدماً . ونتيجة لذلك كانت معظم الجاميطات الناتجة غير صالحة للحياة . بيد أنه أمكن الحصول على بضعة هجائن خصبة . وقد أثبت الفحص السيتولوجى أن هذه الهجائن لها ١٨ زوجاً من الكروموسومات التى تعتنق اعتناقاً كاملا فى أثناء الانقسام الاختزالى . فكان من الواضح إذن أن تضاعفاً كروموسومياً متبايناً قد حدث تلقائياً فى بعض النباتات الهجينة . وكانت هذه النباتات تبدى خليطاً من صفات الجنسين لم يسبق أن شاهده أحد من قبل . وقد كان هذا النبات ذو التضاعف الكروموسومى الرباعى المتباين يتناسل كسلالة نقية وكان معزولا من الوجهة التناسلية عن كلا الأبوين . ولذلك فقد شعر « كاربتشنكو » أنه محق فى اعتبار هذا النبات الذى استنبطه جنساً جديداً مخلقاً صناعياً وأطلق عليه اسم رافانوبراسيكا .

وقد أجرى « كلاوزن » و « جودسبيد » عملية تخليق مماثلة أنتجت نوعاً جديداً من الطباق . فقد هجنا الطباق التجارى المسمى « نيكوتيانا تاباكم » مع نوع برى اسمه « نيكوتيانا جلوتينوزا » . وكانت الهجائن عقيمة بشكل عام ، ولكن نباتاً واحداً منها كان مخصباً . وقد تناسل هذا النبات كما تتناسل السلالات النقية وكانت له صفات مورفولوجية مميزة تشمل خصائص الشكل العملاق ، كما أنه كان يبدى انعزالا تناسلياً عن كلا النوعين الأبوين . ولذلك فقد اعتبر هذا الهجين المخصب نوعاً جديداً مخلقاً صناعياً وأطلق عليه اسم « نيكوتيانا دبجلوتا » (شكل ١٠٨) . وقد أعيد تخليقه فيما بعد بسهولة أعظم باستخدام طريقة الكولتشيسين . ونبات « نيكوتيانا تاباكم » له ٢٤ زوجاً من الكروموسومات . أما « نيكوتيانا جلوتينوزا » فله ١٢ زوجاً فقط . وكما هو متوقع فقد كان للهجائن العقيمة ٣٦ كروموسوماً (وليس ٣٦ زوجاً من الكروموسومات) . أما الهجائن المخصبة فكان لها ٣٦ زوجاً من



(شكل ١٠٨)

الكروموسومات ، وبذلك فقد كانت ذات تضاعف كروموسومى رباعى متباين ، بل الواقع أنها كانت ذات تضاعف كروموسومى سداسى متباين ذلك لأن نبات « نيكوتيانا تاباكم » نفسه هو نوع ذو تضاعف كروموسومى رباعى متباين كما سوف نبين فيما يلى .

تحليل الأطقم الكروموسومية : هناك أدلة كثيرة تثبت أن السلالات ذات التضاعف الكروموسومى المتباين واسعة الانتشار فى الطبيعة . ويتكون الجانب الأكبر من الأدلة التى تثبت هذا الأمر من وجود سلاسل من الأعداد الكروموسومية فى داخل الجنس الواحد أو الفصيلة الواحدة تكون عبارة عن مضاعفات أعداد أصغر توجد فى نفس المجموعة . وبالإضافة إلى هذا فان الأنواع ذات الأعداد الكروموسومية الكبيرة كثيراً ما تبدى خليطاً من الصفات التى تخص أكثر من واحد من الأنواع الأساسية . على أن أقوى الأدلة إقناعاً هو ما أطلق عليه « كلاوزن » اسم «تحليل الأطقم الكروموسومية» وهذا يعنى إجراء سلسلة من عمليات التهجين لتحديد المصادر الفعلية للأطقم الكروموسومية المختلفة الموجودة فى نبات يشك أنه ذو تضاعف كروموسومى متباين . ومن الأمثلة التى تصور هذا الأمر تحليل الأطقم الكروموسومية فى « نيكوتيانا تاباكم » . والخطوة الأولى فى تحليل الأطقم الكروموسومية هى اختيار نوع أبوى محتمل على أساس من صفات مشتركة توجد فى كل من

← هجائن نيكوتيانا . أ – نيكوتيانا تاباكم × نيكوتيانا جلوتينوزا (٣٦ كروموسوما) نبات عقيم ، بينما نجد أن ب – وهو النبات الرباعى التضاعف الكروموسومى المقابل له والمنتج بوساطة الكولتشيسن له ٧٢ كروموسوماً (= نيكوتيانا ديجلوتا) ، وهو مخصب . جـ – نيكوتيانا جلوتينوزا × نيكوتيانا سيلفستريس له ٢٤ كروموسوما وهو عقيم، بينما نجد أن النبات رباعى التضاعف الكروموسومى المقابل له د – يمتلك ٤٨ كروموسوماً وهو مخصب . لاحظ أن كل أجزاء الأزهار رباعية التضاعف الكروموسومى أكبر من الأجزاء المقابلة لها فى الأزهار المزدوجة الكروموسومات . (عن هـ . ا . وارمك و أ . ف . بليكسلى) .

السلالة ذات التضاعف الكروموسومى المتباين والأبوين المحتملين . ومن الطبيعى أن أى نوع يختار على هذا النحو يجب أن يكون فى عدد كروموسوماته ما يوحى بأنه يمكن أن يكون قد أسهم بطاقم كروموسومى أو أكثر فى كروموسومات النوع الذى يجرى تحليله . وقد رأى « كلاوزن » ، و « جودسبيد » — على أسس مورفولوجية — أن أقوى الاحتمالات تشير إلى أن نوع « نيكوتيانا سيلفستريس » وطرازاً من نوع « نيكوتيانا تومنتوزا » هما النوعان الأبوان اللذان نشأ منها نوع « نيكوتيانا تاباكم » . وقد أثبتت دراسة الكروموسومات — وهى الخطوة الثانية فى التحليل — أن « نيكوتيانا تاباكم » له ٢٤ زوجاً من الكروموسومات ، بينما لكل من « نيكوتيانا سيلفستريس » و « نيكوتيانا تومنتوزا » ١٢ زوجاً منها . فأعداد الكروموسومات فى الأنواع الثلاثة إذن تتمشى مع متطلبات المشكلة . وبالإضافة إلى هذا فإن كروموسومات النوعين الأساسيين تشبه بعض كروموسومات النوع ذى التضاعف الكروموسومى من حيث الحجم والشكل . وأخيراً أجريت سلسلة من عمليات التهجين لاختيار العلاقة الفعلية للكروموسومات .

ويمكننا أن نشير إلى « الطاقم » الكروموسومى لنوع « نيكوتيانا سيلفستريس » بالرمز س وإلى الطاقم الكروموسومى لنوع «نيكوتيانا تومنتوزا» بالرمز ت ، وبذلك تكون المعادلتان الخاصتان بالنباتين العاديين اللذين لهما عدد مزدوج من الكروموسومات هما س س ، ت ت . وسوف نفترض أن هذين الطاقمين الكروموسوميين قد تميزا وحدثت بهما تغيرات نتيجة لما حدث بهما من طفرات ومن تغير فى الترتيب الكروموسومى منذ الوقت الذى نشأ فيه نوع « نيكوتيانا تاباكم » وحتى اليوم . ولذلك فإننا سوف نشير إلى هذا النوع الأخير بالمعادلة س^{1} س^{1} ت^{1} ت^{1} . وفى الهجين المتكون من تزويج سيلفستريس وتاباكم ، ومعادلته س^{1} س ت^{1} نجد عند الانقسام الاختزالى أنه يتكون ١٢ زوجاً من الكروموسومات و ١٢ كروموسوماً منفرداً . وهذا يدل على أن كل كروموسومات سيلفستريس قريبة التشابه بكروموسومات

تاباكم لدرجة أنها اعتنقت معها اعتناقاً طبيعياً . ومن الطبيعى أن هذا الهجين يكون عقيماً نظراً لأن توزيع الكروموسومات غير المعتنقة ت[1] لا يكون منتظماً بين الجاميطات المتكونة . وكذلك إذا هجن تومنتوزا مع تاباكم فإن الخلايا الجاميطية الأولية للهجين تحتوى على ١٢ زوجاً من الكروموسومات بالإضافة إلى ١٢ كروموسوماً مفرداً . وهكذا نرى أن كروموسومات تومنتوزا الاثنى عشر لها أيضاً مشابهات أو مناظرات بين الكروموسومات الأربعة والعشرين التى يمتلكها تاباكم . وكانت الخطوة التالية هى التهجين بين سيلفستريس وتومنتوزا . وقد نتج عن هذا التهجين نبات قادر على الحياة لكنه عقيم له المعادلة س ت وهو قريب الشبه جداً بسلالة تاباكم نصفية الكروموسومات التى يمكن إنتاجها تجريبياً . وهناك قدر صغير من الاعتناق الذى يحدث فى هذا الهجين ، يصل فى المتوسط إلى حوالى زوجين ونصف زوج فى كل خلية من الخلايا تتعرض للانقسام الاختزالى . وقد أثبت هذا أن هناك بعض التشابه بين كروموسومات سيلفستريس وكروموسومات تومنتوزا ، على أن هذا التشابه لم يكن قريباً حتى إنه كثيراً ما يمتنع الاعتناق تماماً . وقد عولج هذا التهجين س ت بعد ذلك بالكولتشيسين لإنتاج النوع ذى التضاعف الكروموسومى الرباعى المتباين س س ت ت .

وقد كان النبات الناتج أقرب شبهاً بنوع « نيكوتيانا تاباكم » منه بأى من النوعين الأبوين . وبالرغم من أنه لا يماثل أياً من السلالات المعروفة لنوع تاباكم فإنه لا يختلف عنها أكثر مما تختلف هى بعضها عن بعض . ويظل الاحتمال قائماً لو وفقنا فى اختيار السلالات المناسبة من سيلفستريس وتومنتوزا فى أننا قد نكون أكثر توفيقاً فى نسخ نوع نشأ طبيعياً هو « نيكوتيانا تاباكم » . على أن هناك سمة واحدة مخيبة للظنون بعض الشىء ، ألا وهى أننا نجد أنه بينما أن نبات « نيكوتيانا تاباكم » س س ت ت المنتج صناعياً يكون مخصباً تماماً إذا ما استخدم كمصدر لحبوب اللقاح فإنه كأنثى عقيم تماماً . ولهذا

السبب ، ولأسباب أخرى أيضاً ، يظن أن عضواً أو طرازاً آخر من مجموعة تومنتوزا قد يكون هو الأب الفعلى لنوع تاباكم ، ويبدو أن لطراز « نيكوتيانا أوتوفورا » احتمالات عظيمة فى هذا المضمار .

ومن الأمثلة الأكثر استدلالا لتحليل الأطقم الكروموسومية الدراسة التى قام بها « مونتزينج » للقنب اللاسع من نوع « جاليوبسيس تتراهيت » . والعدد النصفى للكروموسومات فى هذا النوع ١٦ كروموسوماً ، على حين نجد أن العدد النصفى لمعظم أنواع هذا الجنس هو ٨ كروموسومات . وقد كان هذا مما حدا « بمونتزينج » إلى الارتياب فى وجود تضاعف كروموسومى . وقد قام على أساس من المقارنة المورفولوجية بين تتراهيت وبين الأنواع ذات ثمانية الكروموسومات باختيار « جاليوبسيس بوبيسينس » و « جاليوبسيس سبيسيوزا » كأكثر الأنواع احتمالا لأن تكون الأبوان اللذان نشأ منهما نوع تتراهيت . وقد كان الهجين الناتج من تزويج بوبيسينس وسبيسيوزا شديد العقم ، بيد أنه كون بعض الجاميطات السليمة . وأمكن الحصول على نبات واحد من الجيل الثانى ، وثبت أنه ذو تضاعف كروموسومى ثلاثى ويبدو أنه نتج عن اتحاد جاميطة غير مختزلة وجاميطة تحمل الطاقم الكروموسومى لنوع سبيسيوزا . وقد أعيد تهجين هذا النبات ثلاثى التضاعف الكروموسومى مع نبات نقى من نوع بيوبيسينس ، فأمكن الحصول أيضاً على نبات واحد قادر على الحياة . ولما كان هذا النبات الأخير رباعى التضاعف الكروموسومى فلا بد أنه نشأ من اتحاد جاميطة غير مختزلة مستمدة من الأب ثلاثى التضاعف الكروموسومى بجاميطة طبيعية مستمدة من الأب الآخر الذى هو من نوع بيوبيسينس . وقد كان « التتراهيت الصناعى » مخصباً تماماً مع نفسه ، وكذلك مع التتراهيت الطبيعى الذى هو شبيه به . وهو يتناسل كما تتناسل السلالات النقية ، ويكون عقيما إذا ما حاولنا تهجينه مع أى من النوعين الأبوين . وبذلك فليس هناك شك على الإطلاق فى أن « مونتزينج » قد أفلح فى نسخ « التخليق » الطبيعى لنوع « جاليوبسيس تتراهيت » .

نباتات القمح : هناك مجموعتان من النباتات ذات التضاعف الكروموسومى. إحداهما ذات أهمية اقتصادية عظيمة وتتمثل فى جنس تريتيكم الذى يضم أنواع القمح . أما الأخرى فليست لها أهمية اقتصادية وتتمثل فى جنس إيجيلوبس الذى يضم طرزاً من الحشائش التى تمت إلى القمح بصلة القرابة . وهناك ثلاث مجموعات من نباتات القمح لكل منها عدد كروموسومى يختلف عن ذلك الذى تتميز به المجموعتان الأخريان . فمجموعة آينكورن تضم ثلاثة أنواع أهمها هو « تريتيكم مونوكوكم » وله ٧ أزواج من الكروموسومات . وليست لهذه الأنواع الثلاثة أية قيمة تجارية. وتضم مجموعة إيمر ثمانية أنواع ، منها نوعان من نباتات المحصولات الهامة هما « تريتيكم ديورم » و « تريتيكم تيرجيدم » . ولكل من هذه الأنواع ١٤ زوجاً من الكروموسومات . وأخيراً هناك مجموعة فلجارى وهى تشمل أربعة أنواع . اثنان منها لها أهمية اقتصادية عظمى وهما « تريتيكم فلجاري » و « تريتيكم كومباكتم » . وكل نباتات القمح التى تنتمى إلى مجموعة فلجارى لها ٢١ زوجاً من الكروموسومات . وهـــذا التسلسل فى الأعداد الكروموسومية ٧ — ١٤ — ٢١ توحى إيحاء قوياً بوجود سلسلة من الطرز مزدوجة الكروموسومات ، ثم ذات تضاعف كروموسومى رباعى وذات تضاعف كروموسومى سداسى . على أنه من الممكن بالإضافة إلى هذا إنتاج نباتات نصفية العدد الكروموسومى فى كل من مجموعتى إيمر وفلجارى . وفى هذه النباتات ذات العدد النصفى من الكروموسومات لا يكون هناك اعتناق للكروموسومات فى أثناء الانقسام الاختزالى . ولذلك فالمعتقد أن التشابه أو التناظر بين الأطقم الكروموسومية المختلفة فى الأنواع ذات التضاعف الكروموسومى لا بد أن يكون على شىء من القدم . وبذلك فهذه النباتات هى فى الواقع ذات تضاعف كروموسومى متباين . وإذا أجرى تهجين بين « تريتيكم مونوكوكم » ونبات قمح من مجموعة إيمر ظهرت بالهجين عند الانقسام الاختزالى سبعة أزواج من الكروموسومات وسبعة كروموسومات مفردة ، مما يثبت أن الكروموسومات السبعة الخاصة بنوع مونوكوكم لهـــا

مناظرات أو مشابهات فى مجموعة إيمر . وإذا أجرى تهجين بين « تريتيكم مونوكوكم » و « تريتيتكم فلجارى » ظهرت بالهجين عند الانقسام الاختزالى سبعة أزواج من الكروموسومات وأربعة عشر من الكروموسومات المفردة . ويبدو إذن أن « الطاقم » الكروموسومى لمجموعة آينكورن — ولنرمز إليه بالرمز « أ » موجود فى الجنس كله . وكذلك إذا هجن نبات قمح من مجموعة إيمر بآخر ينتمى إلى مجموعة فلجارى لظهرت بالانقسام الاختزالى فى الهجين أربعة عشر زوجاً من الكروموسومات وسبعة كروموسومات مفردة ، مما يدل على أن كل كروموسومات مجموعة إيمر توجد أيضاً فى « الطـاقم » الكروموسومى لمجموعة فلجارى . وتوجد فى جنس إيجيلوبس الذى هو وثيق القرابة بجنس تريتيكم — أنواع لها ٧ أزواج من الكروموسومات وأخرى لها ١٤ زوجاً من الكروموسومات . وعندما يهجن إيجيلوبس مع نباتات قمح من مجموعة آينكورن أو إيمر ، لا يحدث أى اعتناق عند الانقسام الاختزالى فى الهجين مما يدل على أنه ليس هناك تشابه أو تناظر بين الطاقمين الكروموسوميين ولكننا إذا أجرينا التهجين بين نوع « إيجيلوبس سيليندريكا » الذى له ١٤ زوجاً مع الكروموسومات وبين قمح من مجموعة فلجارى لظهرت عند الانقسام الاختزالى فى الهجين سبعة أزواج من الكروموسومات وواحـد وعشرون كروموسوماً مفرداً (٧ مستمدة من إيجيلوبس و ١٤ من القمح) . وهذا يدل على أن « الطاقم » الكروموسومى الثالث فى نباتات القمح من مجموعة فلجارى تناظر واحداً من الأطقم الكروموسومية الموجودة فى جنس إيجيلوبس وأن القمح قد حصل عليه عن طريق تهجين حدث بين الجنسين أعقبـه تضاعف كروموسومى للكروموسومات أدى إلى تكوين نوع مخصب ذى تضاعف كروموسومى متباين .

ويمكن تفسير هذه المعلومات على النحو التالى . لا شك أن مجموعـة آينكورن هى أقدم مجموعات القمح وذلك لأن نباتاتها ذات عدد كروموسومى مزدوج ، وهى فى ذلك دون المجموعات الأخرى كلها . ويمكننا أن نمثلها

بالمعادلة أ أ . وحدث بعد ذلك أن تغير الطاقم الكروموسومى أ عن طريق الطفرة وإعادة الترتيب الكروموسومى للدرجة تكفى لأن نعتبره « طاقماً » مختلفاً ولكنه قريب من أ ، ولنرمز إليه بالحرف ب . ولنفترض أن هذا التغير قد تم فى سلالة لحقها الانقراض فيما بعد . ثم حدث تهجين بين السلالتين أ أ ، ب ب أدى إلى تكوين نوع ذى تضاعف كروموسومى رباعى متباين ينتمى إلى مجموعة إيمر ومعادلته هى أ أ ب ب . وجنس إيجيلوبس — كما هو معروف اليوم — هو الآخر ذو تضاعف كروموسومى رباعى متباين له المعادلة ج ج د د ولكن ما من شك فى أن هذا الجنس كان يضم فى الماضى نوعاً ذا عدد مزدوج من الكروموسومات ورمزه ج ج . والمعتقد أن تهجيناً قد تم بين هذا النوع البدائى من جنس إيجيلوبس وبين نباتات القمح من مجموعة إيمر فنتج عنه تكوين نباتات القمح ذات التضاعف الكروموسومى السداسى المتباين أ أ ب ب ج ج التى تضمها مجموعة فلجارى .

التضاعف الكروموسومى فى بروماس — حالة مركبة — هنـــاك حالة أكثر تعقيداً مما سبق وصفه قام « ستيبنز » ومعاونوه بتحليلها ؛ تلك هى حالة جنس بروماس الذى يمثل مجموعة واسعة الانتشار من حشائش البطاح . ويعتقد « ستيبنز » أن العدد الأساسى للكروموسومات فى هذه المجموعة هو ٧ ، ولكن معظم الأنواع الأمريكية — التى يمثل « بروماس كاريناتس » النوع النموذجى منها — لهـــا ٢٨ زوجاً من الكروموسومات ؛ أى ٥٦ كروموسوماً فى خلاياها البدنية . وتشمل هذه الكروموسومات ٢١ زوجاً من كروموسومات متوسطة الحجم و ٧ أزواج من كروموسومات كبيرة الحجم . على أن هناك نوعاً يقطن أمريكا الجنوبية واسمه « بروماس كاثارتيكس » وله ٢١ زوجاً من الكروموسومات فقط وهى جميعاً متوسطة الحجم . فهذا النوع إذن سداسى التضاعف الكروموسومى . وهناك نوع أمريكى واحد اسمه « بروماس أريزونيكس » وجد أن له ٨٤ كروموساً جميعها متوسطة الحجم . فهذا النوع إذن ذو تضاعف كروموسومى اثنى عشر .

وقد أجريت عمليات تهجين بين هذه الأنواع ثم درس سلوك الكروموسومات أثناء الانقسام الاختزالى فى الهجائن الناتجة . وعنـــدما يهجن « بروماس كاريناتس » مع « بروماس كاثارتيكس » تظهر فى الهجين ٢١ زوجاً من الكروموسومات المتوسطة الحجم . أما الكروموسومات السبع الكبيرة المستمدة من « بروماس كاريناتس » فتسلك كعناصر مفردة . ويشار إلى المجموعات الثلاث من الكروموسومات متوسطة الحجم بالرموز أ ، ب ، ج بينما تسمى مجموعة الكروموسومات الكبيرة بالحرف ل . وعلى هذا الأساس تكون المعادلة التى ترمز إلى النوع السداسى التضاعف الكروموسومى « بروماس كاثارتيكس » هى أ أ ب ب ج ج ، أما نـــوع « بروماس كاريناتس » الثمانى التضاعف الكروموسومى فمعادلته هى أ أ ب ب ج ج ل ل . وعندما يهجن « بروماس كاريناتس » مع « بروماس أريزونيكس » ينتج فى الهجين نمط من الانقسام الاختزالى بالغ التعقيد . فمثل هذا الهجين سوف يتلقى ٤٢ كروموسوما متوسط الحجم من « بروماس أريزونيكس » ، ويتلقى ٢١ كروموسوما متوسط الحجم بالإضافة إلى ٧ كروموسومات كبيرة من « بروماس كاريناتس » . وعند الانقسام الاختزالى تسلك الكروموسومات السبعة ذات الرمز ل المستمدة من كاريناتس والكروموسومات الأربعة عشر المستمدة من أريزونيكس كعناصر مفردة . ويوجد أربعة عشر من الأجسام الثنائية (أى الأجسام الرباعية العادية) ، ممـــا يدل على أن مجموعتين من الكروموسومات — يتفق على تسميتها مجموعة أ ومجموعة ب — توجدان فى النوعين كليهما . على أنه قد يتكون بالإضافة إلى هذا أجسام ثلاثية قد يصل عددها إلى سبعة (وهى عبارة عن تجمعات مركبـــة من ثلاثة أزواج من الكروموسومات) . ويبدو من هذا أن واحدة من المجموعات الكروموسومية الموجودة فى كاريناتس تحمل شبهاً أو تناظر مجموعتين من المجموعات الموجودة فى أريزونيكس . وقد اتفق على الإشارة إلى هذه المجموعة بالرمز ج$_1$ ، فى حين تعرف مجموعة ج فى أريزونيكس بالرمز ج$_2$. أما المجموعتان

الكروموسوميتان الموجودتان فى أريزونيكس وغير الممثلين على الإطلاق فى كاريناتس فتسميان د . هـ . وهكذا يشار إلى النوع السداسى التضاعف الكروموسومى « بروماس كاثارتيكس » بالمعادلة أ أ ب ب جـ جـ ، وإلى النوع ثمانى التضاعف الكروموسومى « بروماس كاريناتس » بالمعادلة أ أ ب ب جـ جـ لـ لـ . وإلى النوع اثنى عشرى التضاعف الكروموسومى « بروماس أريزونيكس » بالمعادلة أ أ ب ب جـ جـ جـ جـ د د هـ هـ .

بعض التعميمات عن التضاعف الكروموسومى

يبدو إذن أن التضاعف الكروموسومى المتباين ظاهرة عامة جداً واسعة الانتشار . وفى عام ١٩٤٢ نشر « جودسبيد » و « برادلى » عرضاً أوردا فيه قائمة تضم ١٢٤ حالة من حالات التضاعف الكروموسومى المتباين الموثوق فى صحتها . تشمل أمثلة طبيعية وأخرى تجريبية . وما من شك أن هذه القائمة سوف تكون أكبر جداً لو أضفنا إليها ما اكتشف منذ ذلك الحين من أمثلة لهذه الظاهرة . ويبدو أن الأنواع ذات التضاعف الكروموسومى الطبيعية تكون بشكل عام ذات تضاعف كروموسومى متباين وليس بتضاعف كروموسومى ذاتى . ولذا فمن الواضح أن هذا الطراز من التضاعف الكروموسومى له أهمية خاصة بالنسبة للتطور . وتدل دراسة الجداول الكروموسومية على أن من المحتمل أن أكثر من نصف النباتات العليا ذات تضاعف كروموسومى من درجة أو أخرى . وبالرغم من أن نشوء السلاسل ذات التضاعف الكروموسومى لايستتبع ظهور أية مادة وراثية جديدة إلا أنه يؤدى إلى إنتاج تركيبات (أوتوليفات) جديدة يمكن للانتخاب أن يعمل أثره فيها ، ومثل هذه التركيبات قد تكون مختلفة جداً عن غيرها من التركيبات التى تنشأ عن أى طريق آخر . فليس من الغريب إذن أن الأنواع ذات التضاعف الكروموسومى كثيراً ماتغزو مناطق لا تقطنها أسلافها ذات العدد المزدوج من الكروموسومات . فهى تبدو أكثر قوة واندفاعاً وقدرة من أقاربها ذات العدد المزدوج من الكروموسومات على غزو مناطق جديدة ؛ فمثلا أثبت « أندرسون » أنه يكاد

يكون من المؤكد أن « أيريس فيرسيكولور » هو نوع ذو تضاعف كروموسومى متباين مستمد من « أيريس فيرجينيكا » و « أيريس سيتوزا » . وينتشر نوع « أيريس فيرجينيكا » على نطاق واسع فى المناطق الجنوبية الشرقية من الولايات المتحدة . أما « أيريس سيتوزا » فيوجد فى منطقتين تفصلهما مسافة شاسعة تقع إحداهما على ساحـــل ألاسكا ، على حين تقع الأخرى فى لابرادور ونوفاسكوشيا ونيوفاوندلاند . وتعتبر هذه الأنواع البقايا الباقية من الفلورات التى كانت تقطن المناطق المذكورة فيما قبل العصور الجليدية ، وهى لم توسع نطاق انتشارها إلى المناطق الجليدية من أمريكا الشمالية . بيد أن نوع « أيريس فيرسيكولور » الذى هو سليلها ذو التضاعف الكروموسومى المتباين فإنه ينتشر من لبرادور وشمال شرقى الولايات المتحدة غرباً خلال منطقة البحيرات الكبرى حتى ويسكونسن ووينيبيج . وهكذا نرى أنه منتشر على نطاق واسع فى المنطقة الجليدية من أمريكا الشمالية .

وهناك مشكلة هامة ما زالت غامضة إلى حد بعيد يعوزها الحل والتفسير ألا وهى مشكلة أثر التضاعف الكروموسومى على ظهور التغيرات الوراثية الجديدة الناتجة عن الطفرات . ويرى بعض علماء الوراثة أن التضـــاعف الكروموسومى يجب أن يزيد بسرعة من القابلية الكلية للتغير الوراثى نظراً لأن الطفرات العشوائية قد تحدث فى أى من الأطقم الكروموسومية ثم تصبح متماثلة الازدواج . ويشير غير هؤلاء من علماء الوراثة إلى أن طافرة متنحية جديدة تنشأ فى أحد الأطقم الكروموسومية سوف تغطى عليها بديلتها السائدة الموجودة فى ثلاثة أطقم كروموسومية أخرى (أو أكثر فى الأنواع ذات التضاعف الكروموسومى) بحيث يصبح الأثر الذى تحدثه فى الطراز الظاهرى أقل احتمالا منه فى حالة نوع ذى عدد مزدوج من الكروموسومات . ولعل هذين الرأيين ليسا متناقضين تماماً وأنه يمكن التوفيق بينهما . ومن المحتمل أن الرأى الثانى يكون صحيحاً إذا نظرنا إلى الأمر على المدى القصير ، ولكننا إذا تصورنا توافر الزمن على المقياس الجيولوجى لتبين لنا أن تمايز « الأطقم »

الكروموسومية عن طريق الطفرة العشوائية يمكن أن يفضى فى النهاية إلى قابلية كلية للتغير أعظم مما يمكن أن يتحقق فى نوع ذى عدد مزدوج من الكروموسومات .

ويبدو أنه حقيقى بشكل عام أن الأنواع ذات العدد الكروموسومى المزدوج توجد فى المناطق القديمة من مدى انتشار مجموعة بعينها ، بينما تغزو الأنواع ذات التضاعف الكروموسومى المناطق الأحدث جيولوجياً . ففى المجموعات التى يشيع فيها التضاعف الكروموسومى تميل الأنواع ذات العدد الكروموسومى المزدوج إلى أن تصبح آثاراً أو بقايا . أما الأنواع المضاعفة الكروموسومات والتى تكون أكثر تبايناً فإنها تملأ البؤر البيئية المتاحة لها . ويقول « ستيبنز » إن من نتائج هذه الظاهرة أنه عندماتصبح الظروف غير ملائمة بالنسبة لمجموعة كهذه فإن الأنواع ذات العدد الكروموسومى المزدوج تكون أول ما يلحقه الانقراض . وأنه إذا لم يتخلف من مجموعة كانت بارزة ومزدهرة فى يوم من الأيام سوى مجرد بقايا أثرية فإن هذه البقايا قمينة أن تتكون من عدد قليل من الأنواع ذات التضاعف الكروموسومى التى ليس لها أقارب . فرتبة بسيلوتيليس كلها — التى كانت يوماً ما تمثل مجموعة سائدة ومزدهرة — لم يعد يمثلها اليوم سوى جنسين يعتبرهما علماء النبات من طراز واحد . ولكل من هذين الجنسين ما يزيد على مائة زوج من الكروموسومات ، فيكاد يكون من المؤكد إذن أنهما يمثلان البقايا الأخيرة لمجموعة ذات تضاعف كروموسومى كانت عظيمة فى يوم من الأيام .

التضاعف الكروموسومى فى عالم الحيوان

بالرغم من أن التضاعف الكروموسومى يمثل ظاهرة أساسية فى التطور النباتى فإن الدور الذى لعبه فى التطور الحيوانى لم يتم تقييمه حتى الآن . والمعتقد بشكل عام أنه قليل الأهمية . وليس السبب فى هذا الاختلاف بين عالمى النبات والحيوان بمعروف على وجه التأكيد . غير أن « موللر » يقترح أن السبب قد يكون راجعاً إلى أن الجنسين أو الشقين يكونان منفصلين عادة فى

الحيوانات . أما النباتات فهى عادة خناث (وحيدة المسكن) . فالانعزال العشوائى لعدة أزواج من كروموسومات الجنس فى كائن ذى تضاعف كروموسومى قد يؤدى إلى ارتباطات أو توليفات عقيمة . وقد حاز هذا التفسير قبولا واسع النطاق . وقام « فانديل » باستعراض جميع الحالات المعروفة للتضاعف الكروموسومى فى الحيوانات ، فظهر أن المعلومات التى تجمعت لديه تؤيد نظرية موللر وتساندها . ففى النباتات لم يجد سوى إحدى عشرة حالة يكون فيها النبات ذا تضاعف كروموسومى وثنائى المسكن (أى له شقان منفصلان) فى نفس الوقت . وتشمل هذه الحالات الإحدى عشرة حالة « فراجاريا إلاتيور » ، وهى نوع من الشليك سداسى التضاعف الكروموسومى . وقد أمكن إثبات أنه لا يوجد إلا زوج واحد من الكروموسومات الجنسية فى هذا النوع . وهناك احتمال من احتمالين اثنين : فإما أن يكون الزوجان الآخران من الكروموسومات الجنسية قد فقدا وظيفتهما الأصلية ألا وهى تمييز الجنس ، وإما أن يكون التضاعف الكروموسومى قد نشأ أولا فى سلف وحيد المسكن ثم جاء انفصال الشقين أو الجنسين وتمايزهما بعد ذلك . وليس فى مقدورنا أن نرجح كفة أحد الاحتمالين على وجه التأكيد . بيد أن « فانديل » يفضل الفرض الأول . وعلى أية حال فإنه يبدو أن ظاهرة التضاعف الكروموسومى التى هى شائعة بين النباتات بشكل عام ، تكون نادرة فى النباتات التى اكتسبت صفة ثنائية المسكن .

إن غالبية الحيوانات التى ثبت أنها ذات تضاعف كروموسومى هى من الأنواع التى تتوالد توالداً بكرياً . ومن العجيب أن كل هذه الأنواع البكرية التوالد المضاعفة الكروموسومات هى من مفصلية الأرجل . فبرغوث الماء الشائع المعروف باسم « دافنيا بيوليكس » يوجد فى شكل مزدوج الكروموسومات ، يتكاثر تكاثراً جنسياً ، وفى شكل سداسى التضاعف الكروموسومى يتكاثر تكاثراً بكرياً . ويوجد إربيان الأجاج المسمى « أرتيميا ساللينا » فى شكل رباعى التضاعف الكروموسومى وآخر سداسى التضاعف

الكروموسومى ، وكلاهما يتكاثر بكرياً . على أنه توجد منه سلالة ثالثة رباعية التضاعف الكروموسومى وتتكاثر تكاثراً جنسياً . وبقة الزرع الأوربية المسماة « ترايكونيسكس إليزابيثى » نوع ثلاثى التضاعف الكروموسومى يتكاثر بكرياً ، أما « سيبريس فوسكاتا » — وهو من القشريات الصدفية بكرية التوالد — فليس من المؤكد ما إذا كان ثلاثى التضاعف الكروموسومى أم رباعيه . وهناك الحشرتان العصويتان « كاروزياس موروزس » ، و « كاروزياس فورسيلاتس » ، وأولاهما ثلاثية التضاعف الكروموسومى ، وثانيتهما رباعية التضاعف الكروموسومى ، وكلتاهما تتكاثران تكاثراً بكرياً أيضاً . والفراشتان البسيكيديتان « سولينوبيا ترايكيتريلا » و « سولينوبيا لايكينيلا » تتكاثران أيضاً تكاثراً بكرياً وهما رباعيتا التضاعف الكروموسومى بيد أن لأولاهما سلالة مزدوجة الكروموسومات . وهناك أخيراً الخنفساء المسماة تراكيفلياس وهى تتكاثر تكاثراً بكرياً ، ويبدو أنها رباعية التضاعف الكروموسومى أيضاً .

وقلة قليلة جداً من الحيوانات رباعية التضاعف الكروموسومى هى التى تتكاثر تكاثراً جنسياً ثنائياً . فهناك دودة « باراسكارس إيكوورم » (التى كانت تعرف باسم « أسكارس ميجالوسيفلا » فى البحوث القديمة) وهى من طفيليات الخيل الهامة ، وتعرف منها سلالات مزدوجة الكروموسومات وأخرى رباعية التضاعف الكروموسومى وثالثة سداسية التضاعف الكروموسومى. وتتكاثر هذه السلالات جميعها تكاثراً جنسياً ثنائياً . ونجوم البحر من أنواع « أستيرياس فوربيزياى » و « أستيرياس جلاسياليس » ، وقنفذ البحر المسمى « إيكاينس مايكروتيوبركيولاتس بايفيلنس » ، كلها طرز رباعية التضاعف الكروموسومى تتكاثر تكاثراً جنسياً ثنائياً . ولعل الهامستر الذهبى المسمى « كريسيتس أوراتس » ينتمى إلى هذه المجموعة من الحيوانات أيضاً ، ذلك لأن له ٢٢ زوجاً من الكروموسومات ، بينما تمتلك أقاربه القريبة ١١ زوجاً من الكروموسومات فقط . وقد ادعى البعض أن هذا النوع هو عبارة عن

نوع ذى تضاعف كروموسومى رباعى متباين نشأ من النوعين « كريسيتس كريسيتس » و « كريسيتس جريزياس » . وهكذا يبدو أن أى اختلال جنسى ينشأ عن الانعزال العشوائى للكروموسومات الجنسية فى ذوات التضاعف الكروموسومى يمكن التغلب عليه . بيد أنه لا يحدث كثيراً أن يتغلب عليه . والدليل على هذا هوندرة التضاعف الكروموسومى بين الحيوانات والنباتات التى تتكاثر تكاثراً جنسياً ثنائياً ، وندرته بشكل عام فى عالم الحيوان حيث يشكل انفصال الجنسين قاعدة عامة .

وهناك ظاهرة قريبة الصلة بالتضاعف الكروموسومى ؛ تلك هى ظاهرة تكسر الكروموسومات التى ينتج عنها ظهور مضاعفات لعدد أساسى فى سلسلة من العد الكروموسومى . ويورد « فانديل » أمثلة من معظم المجموعات الرئيسية للحيوانات يكون عدد الكروموسومات فى بعض أنواعها ضعف عدده فى أنواع أخرى منها أكثر بدائية . وزيادة عدد الكروموسومات فى الحيوانات عن طريق التكسر يشبه التضاعف الكروموسومى فى النباتات من حيث إنه يرتبط ارتباطاً وثيقاً باطراد التخصص : فعدد الكروموسومات فى الثدييات الدنيا هو بشكل عام ٢٤ ، وفى الثدييات الحقيقية يكون بشكل عام ٤٨ كروموسوماً ، أما فى الثدييات الحقيقية المتخصصة جداً كالحافريات مثلا فهو كثيراً ما يكون ٦٠ كروموسوماً ، وفى الثدييات البالغة التخصص كالقوارض مثلا قد يرتفع عدد الكروموسومات إلى ٨٤ . على أن السبب فى ارتباط تكسر الكروموسومات بالتخصص التطورى يمثل نقطة غامضة ، ولكنه يحتمل أن يكون قائماً على آثار مواضع الجينات ، أو على ظاهرة أخرى قريبة الشبه بها .

المراجع :

Goodspeed, T. H., and M. V. Bradley, 1942. "Amphidiploidy." *Botan. Rev.*, 8, 271—316.

Müntzing, A., 1936. "The Evolutionary Significance of Autopolyploidy," *Hereditas*, 21, 263—378.

Stebbins, G. L., 1950. "Variation and Evolution in Plants." Columbia University Press. (Karpechenko, Winge.)

Vandel, A., 1937. "Chromosome Number, Polyploidy, and Sex in the Animal Kingdom," *Proc. Roy. Zool. Soc.*, London, *Series A*, 107, 519—541.

(Three of the above papers are thorough reviews of the subjects stated. Unfortunately, none is up to date. Stebbins' book is a comprehensive review of evolution in plants, and it includes a more timely study of polyploidy.)

الفصل العشرون

توزيع الأنواع

ظلت الجغرافيا البيولوجية تمثل حقلا نشطا من حقول المعرفة منذ وقت لينيوس حتى تاريخ متقدم من عهد ما بعد الداروينية .وخلال هذه الفترة عمل كثير من البيولوجيين المبرزين . وما من شك فى أن العمل الجاد الكفء فى هذا الحقل يؤدى دائماً إلى اكتشافات جديدة ذات أهمية عظمى . فكانت شعب جديدة تكتشف ويقدم وصف لها بين آن وآخر ، أما الطوائف والرتب الجديدة فقد كانت تظهر بانتظام . على أنه بحلول أواخر القرن التاسع عشر كانت كل المناطق الرئيسية للجغرافيا البيولوجية قد أصبحت معروفة معرفة جيدة ، وتم تبويب فلوراتها وفوناتها ، ولم يعد يواجه المحدثين من المشتغلين بالجغرافيا البيولوجية سوى مشكلات خاصة بالتفاصيل والمراجعة . وفى ذلك الوقت كان تقدم البيولوجيا التجريبية قد جعل الجغرافيا البيولوجية والتصنيف يبدوان من دراسات الماضى التى لا تمالىء روح العصر ، وأصبح المشتغلون بهما يعتبرون من العاملين بالأمور الروتينية التى ليس من ورائها طائل . وقد كان لدبيب الحياة فى الدراسات التطورية من جديد أثر فى تجديد الاهتمام بعلم التصنيف ،ثم أخذت الجغرافيا البيولوجية بعد ذلك ، وفى عهد أقرب تسهم فى تلك النهضة . وهناك من المشكلات فى التطور ما لا يمكن معالجته على نحو مرض ومفيد إلا بدراسة معلومات مفصلة من الجغرافيا البيولوجية خاصة بكل من الحاضر والماضى . وسوف نتعرض لبعض من تلك المشاكل بعد قليل .

وإذا نحن نظرنا من وجهة نظر معينة لوجدنا أن مشكلات التوزيع تتداخل مع مشكلات الانعزال . إن وجود قرابة بين نوعين معينين يستلزم حداً أدنى

من المتطلبات الجغرافية البيولوجية ألا وهو أن أسلاف هذين النوعين لا بد أنها كانت تقطن منطقة واحدة فى وقت من الأوقات . وبمعنى آخر يمكننا القول بأن الانعزال الدائم . والقرابة الدائمة يكون كل منهما مانعاً للآخر أو نجب أحدهما الآخر . فمثلا إذا كانت نباتات المانوليا التى توجد فى جنوب شرقى الصين تمت بصلة القرابة إلى تلك التى توجد فى جنوب شرقى الولايات المتحدة ، فلا يمكننا على الإطلاق القول بأن انعزالهما الحالى كان قائماً فى كل العصور الماضية . والواقع أنه ثبت بما لا يدع مجالا للشك أن توزيعهما كان متصلا خلال الفترة الثلاثية . ونحن نجد من ناحية أخرى أن نشوء الانعزال الجغرافى بين الجماعات التى تربطها صلات القربى يشكل وجهاً هاماً من أوجه الجغرافيا البيولوجية .

الحياة على الجزر

كانت الدراسات التى أجراها داروين على فورة وفونة جزر جالاباجوس أول ما قاده إلى التفكير فى احتمال تغير الأنواع وتطورها . وكذلك لعبت أشكال الحياة الموجودة فى أرخبيل الملايو دوراً أساسياً فى الدفع بوالاس إلى نفس الاستنتاج . ومنذ عهد هذين العالمين ظلت دراسة الحياة فى جزر المحيطات تكون جانباً هاماً من دراسة التطور . وهناك عوامل عديدة فى بيئة الجزر ترتبط معاً وتتحد لتؤدى إلى هذه النتيجة . فوجود التشابه بين الأنواع التى تقطن الجزر وبين الأنواع التى تعيش على الأرض الرئيسية أو القارة القريبة منها لا يدع مجالا للشك فى أن الكائنات التى تسكن الجزر لا بد قد أتت إليها مهاجرة من الأرض الرئيسية . بيد أنه إذا لم تكن الجزيرة قريبة جداً من الأرض الرئيسية فإن المصاعب التى يتضمنها عبور الحاجز المائى سوف تقف حائلا فى وجه جانب كبير من الكائنات التى كان يحتمل أن تهاجر . ولذلك فإن المنافسة تكون فى بيئة الجزر أقل ضراوة والضغط الانتخابى أكثر انخفاضاً مما هما عليه فوق الأرض الرئيسية . ويحدث فى غياب القوى الضابطة التى تفرضها المنافسة بين الأنواع فى الظروف العادية . وكذلك فى غياب

الأنواع المفترسة فى كثير من الحالات أن تبلغ الجماعات التى تقطن الجزر أعداداً هائلة بالنسبة للحيز المتوافر لها . وبالرغم من هذا فإن العدد الكلى للكائنات ساكنة الجزر يكون صغيراً إذا ما قورن بأعداد الجماعات القارية ، كما أنها قمينة أن تنقسم تحت تأثير العوامل البيئية إلى مستعمرات أو مجموعات تزاوجية محصورة أكثر من مقابلاتها التى توجد فوق القارة . وفى ظل ظروف كهذه قد يصبح التباعد الوراثى أقوى وأعظم أثراً من الانتخاب ، مما ينتج عنه أن الطرز التى تقطن الجزر تنزع إلى أن يكون تكيفها لبيئاتها أقل جودة ، ومستوى من قريباتها التى تقطن الأرض الرئيسية . وهناك حقيقة أخرى تبدو فى ظاهرها مناقضة لهذا ، ولكنها ليست كذلك فى الواقع ؛ تلك هى أن الأنواع القريبةالصلة بعضها ببعض والتى تقطن جزيرة واحدة قد تصبح مكيفة لظروف شديدة التباين إلى حد يمكن مقارنته بما بين مجموعات قارية لا تربطها سوى صلات بعيدة . وسوف نتعرض فيما يلى لمثل واحد من كل حالة :

التباعد الوراثى على جزر المحيطات : من الأمثلة الشهيرة على الحالة الأولى الحلازين من جنس بارتيولا التى تقطن جزر تاهيتى وموريا وهما جزيرتان متجاورتان ضمن مجموعة جزر سوسايتى التى تقع على بعد حوالى ٢٤٠٠ ميل جنوب جزر هاواى . وتعد هاتان الجزيرتان من الجزر البركانية النموذجية التى تتميز بوجود بركان وسطى تتشعع منه نحو البحر وديان عميقة تفصل بينها حيود ضيقة . وتغتذى تلك الحلازين بنباتات الوديان وتكاد الحيود القائمة بين الوديان تكون حواجز أو حوائل لا يمكن تخطيها بالنسبة لها . وجنس بارتيولا ممثل بعدة أنواع فى هذه الجزر . ومن الأنواع ما يوجد فى كثير من الوديان ، بينما توجد بعض أنواع أخرى فى عدد قليل من الوديان أو يقتصر وجودها على واد واحد فقط . وفى كل حالة تشكل الحلازين التى تقطن كل واد سلالة مميزة ذات صفات خاصة من حيث الحجم واتجاه لفات الصدفة وتفاصيل الهيئة العامة واللون . وليس من بين هذه الأنواع ما يقتصر على طراز واحد فقط إلا تلك التى ينحصر وجودها فى واد واحد ، ومن أمثلتها

نوع « بارتيولا توهيفينا » . ومن المؤكد أن التباين بين السلالات العديدة للنوع الواحد ليس تدريجياً . فالسلالات التى تقطن وديياناً متجاورة قد تختلف بعضها عن بعض اختلافاً شديداً ، وقد تكون السلالات التى تقطن أحد طرفى الجزيرة قريبة الشبه جداً بتلك التى تقطن الطرف الآخر منها . وقد تكون للأنواع المختلفة التى تقطن وادياً واحداً نفس المتطلبات البيئية، وهى تعيش وتغتذى بنفس النباتات ولكنها لا تبدى أية نزعة نحو التباين المتوازى . وقد فشلت جميع المحاولات التى بذلت لتفسير هذا الأمر على أساس القوى الانتخابية المتباينة التى تسود الوديان المختلفة . ويبدو من المحتمل إذن أن كل سلالات بارتيولا تتعرض لقوى انتخابية متماثلة أساساً ، وأن الاختلاف بينها ناتج عن التباعد الوراثى . على أن التباعد الوراثى غير ممكن على نطاق واسع كهذا إلا نتيجة لأن السمات الجغرافية لتلك الجزر تفرض على الجماعات المحلية المتزاوجة انعزالا يكاد يكون تاماً . وقد درست هذه الحلازين دراسة دقيقة ثلاث مرات على فترات متباعدة خلال الثمانين سنة الماضية ، ويبدو أن كثيراً من السلالات قد ظهرت فيها تغيرات ذات مغزى حتى خلال هذه الفترة القصيرة .

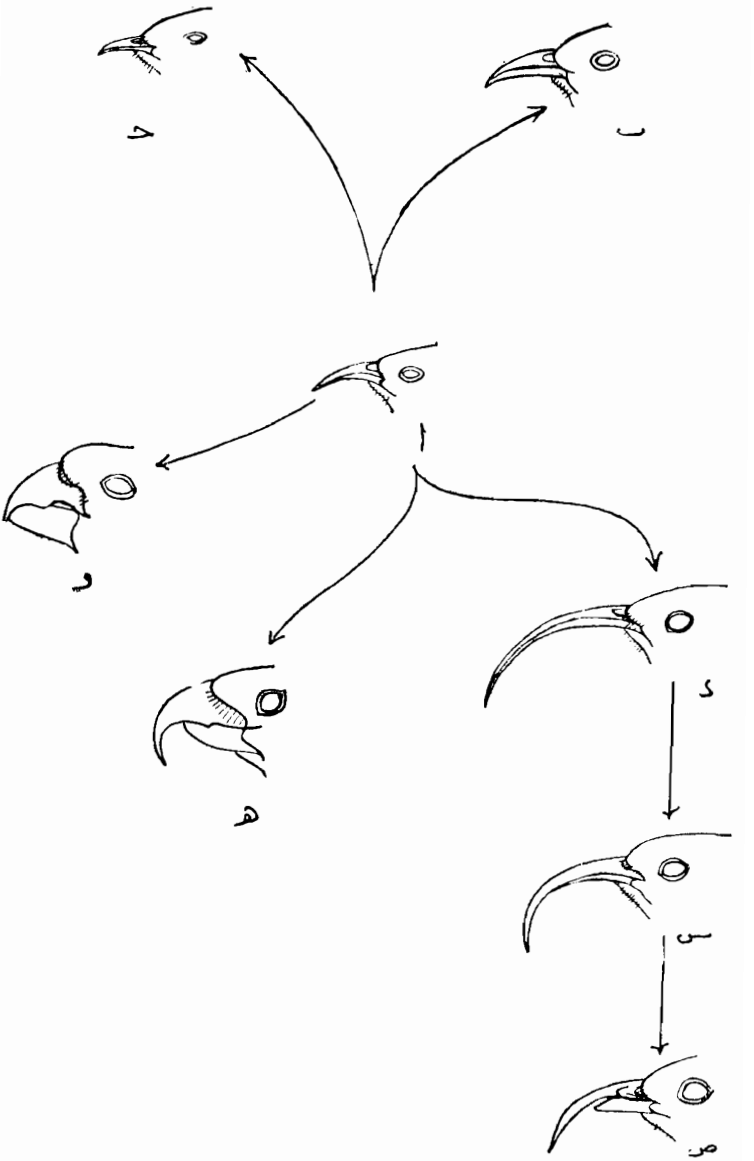
التمايز الانتخابى السريع على جزر المحيطات : تناولت إحدى الدراسات التى أجراها داروين فى جزر جالاباجوس فصيلة من فصائل العصافير تعرف باسم جيوسبيزيدى أصبحت مكيفة لمدى عجيب من البؤر البيئية فى تلك الجزر ، فأصبح تمايزها من حيث الشكل الظاهرى أشد وأعظم مما هو معتاد داخل نطاق الفصيلة الواحدة . وهناك فصيلة أخرى من الطيور تعرضت لإشعاع تكيفى مماثل خلال فترة بيولوجية قصيرة ، تلك هى فصيلة دريبانيدى أو زاحفات الشهد التى تقطن جزر هاواى . ويبدو أن جزر هاواى لم تنشأ قبل عصر البليوسين . ولما كانت زاحفات الشهد من الطيور التى تقطن الغابات فإن أسلافها الأصلية لا يمكن أن تكون قد بلغت جزر هاواى (مهاجرة من أمريكا الوسطى) قبل نشوء الغابات على تلك الجزر . ولعل هذا حدث فى

البليوسين الأوسط أو بعد ذلك . وبذلك يكون الحد الأقصى للفترة التى تمكنت خلالها هذه الفصيلة من أن تبلغ ما هى عليه اليوم من تمايز طرزها هو خمسة ملايين من السنين . وليست هذه بفترة كبيرة على الإطلاق بالنسبة لما تم خلالها من تمايز ، بل هى فترة قصيرة جداً نسبياً ؛ إذ أننا نعلم عن أمثلة كثيرة أخرى استغرق فيها التمايز على نطاق النويعات فقط فترات بلغت ٥٠ مليوناً من السنين .

وعندما هاجر السلف البعيد لفصيلة دريبانيدى فى أول الأمر من الأرض الرئيسية إلى غابات هاواى وجد أمامه مجالا غنياً لا ينافسه عليه منافس . وقد أدى هذا إلى اتساع جماعاته وزيادة عددها بسرعة، وبذلك خلقت المنافسة بنفسها، أى إن الجماعة بدأت تفوق مؤنة الغذاء التى كانت متوافرة لتلك الطيور « عن طريق الأسلوب الأصلى للاغتذاء » . ولعل ذلك السلف الدريبانيدى كان شبيهاً بنوع « لوكسوبس فايرنز كلوريس » الموجود اليوم والذى له منقار متوسط الحجم مقوس قليلا ومكيف للاغتذاء بالحشرات العالقة بأوراق الشجر . بيد أن الطيور تعمد أحياناً إلى الحفر والتنقيب عن الحشرات داخل القلف المفكك أو إلى سبر الأزهار لبلوغ ما بها من رحيق أو حشرات . وما من شك فى أن نشوء سلالات أو أنواع متباينة من حيث عادات الاغتذاء يضمن البقاء لجماعات من هذه الطيور الدريبانيدية أكثر جداً مما لو بقيت كلها ضمن سلالة واحدة متجانسة . ويمكننا أن نستشف أو نستنتج الكيفية التى تكونت بها تلك السلالات من دراسة الطرز المتباينة لجنس كوكسوبس الذى يوجد على قيد الحياة اليوم . فالنويع المعروف باسم « لوكسوبس فايرنز كلوريس » منتشر على نطاق واسع فى كل جزر هاواى ، ولكننا نجد فى جزيرة كواى — وهى من أكثر الجزر انعزالا — أن نوع « لوكسوبس فايرنز » ممثل بنويع آخر هو « لوكسوبس فايرنز ستيجنيجيرى » . وهناك نوع آخر هو « لوكسوبس بارفا » لا يوجد إلا على جزيرة كواى . وخصائص المناقير فى هذين النوعين من جنس لوكسوبس توحى لنا بالكثير . فمنقار

« لوكسوبس فايرنز ستيجنيجيرى » أكبر حجماً وأمتن بناء وأكثر انحناء من منقار « لوكسوبس فايرنز كلوريس » . وبالرغم من أنه ما زال محتفظاً بعادات اغتذاء شبيهة بتلك التى تميز « لوكسوبس فايرنز كلوريس » إلا أنه أكثر اعتماداً على الحفر فى القلف المفكك بحثاً عن الحشرات . كماأنه يقوم بزيارة الأزهار سعياً وراء الرحيق والحشرات الصغيرة . ولكن منقـــار « لوكسوبس بارفا » أصبح يختلف عن منقار « لوكسوبس فايرنز كلوريس » فى الاتجاه المضاد تماماً ؛ فقد أصبح أقصر وأكثر استقامة . ويعتمد « لوكسوبس بارفا » بصفة أساسية على الحشرات التى توجد على سطوح الأغصان والأوراق . ومنقاره ليس مكيفاً تكيفاً حسناً للحفر ولذلك فإنه نادراً ما يحاول أن يفعل هذا . وبالرغم من أن منقاره ليس مكيفاً على وجه حسن لزيارة الأزهار فإنه كثيراً ما يقوم بزيارة أزهار السنط . ويبدو من المحتمل أنه عندما فرضت الظروف على هذين النوعين من جنس لوكسوبس الدخول فى منافسة أحدهما مع الآخر فإن الانتخاب الطبيعى أخذ يعمل على تفضيل أى اختلاف أو تباين يظهر فيهما ويكيفهما للاعتماد على مصادر غذائية مختلفة . وكانت النتيجة أن هذين النوعين اللذين يختلفان اختلافاً شـــديداً فى تركيب المنقار لا يكاد أحدهما يختلف عن الآخر من أية وجهة أخرى .

على أن جنس لوكسوبس ما زال مبتدئاً فى إبداء مدى الاختلافات فى المناقير داخل فصيلة دريباينى (شكل ١٠٩) . أما جنس هيميجناثس ، الذى لحق الانقراض معظم طرزه فى الأزمنة الحديثة ، فإنه كان يبدى مدى من التباين أوسع جداً من ذلك الذى تبديه عادة فصائل بأكملها . ففى « هيميجناثس أوبسكيورس » — الذى يحتمل أنه كان قريب الصلة بنوع « لوكسوبس فايرنز » — كان المنقار طويلا جداً ، ورفيعاً شديد الانحناء . وكان مكيفاً لسبر الشقوق الدقيقة الموجودة فى قلف الأشجار وللتردد على الأزهار . وفى « هيميجناثس لوسيدس » كان الفك شبيهاً بمقابله فى



(شكل ١٠٩) التطور فى فصيلة دريبانيدى . آ — لوكسوبس فايرنزكلوريس ، ب — لوكسوبس فايرنز ستيجنيجيرى ، جـ — لوكسوبس بارفا ، د — هيميجناثس أوبسكيورس ، س — هيميجناثس لوسيدس ، ص — هيميجناثس ويلسونى ، هـ — بسودونستور زانثوفريس ، و — بسيتاروسترا كونا (معاد رسمه من أمادون) .

« هيميجناثس أوبسكيورس » وكان يستخدم على نحو مماثل فى كسح الحشرات واستخراجها من شقوق قلف الأشجار . أما الفك السفلى فكان أشد قصراً وغلظاً ، وكان الطائر يستخدمه كما يفعل نقار الخشب فى نزع أو زحزحة قطع من القلف وكشف ما يوجد تحتها من فرائس. وقد كان هذا النوع نادر التردد على الأزهار ، إذ أن منقاره لم يكن مهيأ لامتصاص الرحيق . أمـــا « هيميجناثس ويلسونى » الذى ما زال على قيد الحياة فيختلف عن النوعين الآخرين فى أن فكه السفلى بالغ القوة والمتانة إزميلى الشكل ، وهو يستخدمه فى كسر الخشب والقلف . ثم يستخدم فكه العلوى فى كسح ما يوجد داخل الشقوق التى كشفها بهذه الوسيلة ، وهو لا يزور الأزهار أبداً . وهناك جنس بسودونستور وهو وثيق القرابة بجنس هيميجناثس وله منقار قوى متين مهيأ لفدغ الأفرع الميتة الجافة لكشف ما بداخلها من يرقات الحنافس . وفى جنس رابع هو جنس بسيتاروسترا الذى يبدو أنه قريب الصلة بجنس لوكسوبس نجد أن المناقير تشبه مناقير العصافير ، أى إنها قصيرة وقوية ومهيأة لفلق البذور الصلبة . وهكذا نرى أن هذه الفصيلة تشمل مدى واسعاً من البنيان المنقارى وعادات الاغتذاء . وأنها بلغت هذه الحال من التنوع خلال فترة قصيرة من الزمن . على أن التمايز فى التراكيب الأخرى لهذه الطيور كان أبطأ من ذلك بكثير . فالتنافس بين طيور وثيقة القرابة بعضها ببعض من أجل مصادر غذائية محدودة قد أضفى قيمة تكيفية عظيمة على تلك الاختلافات التى تميل إلى تمكينها من أن تنهل من مصادر غذائية جديدة . ويعد هذا مثلا ممتازاً على إحلال الصفات (انظر الفصل ١٨) .

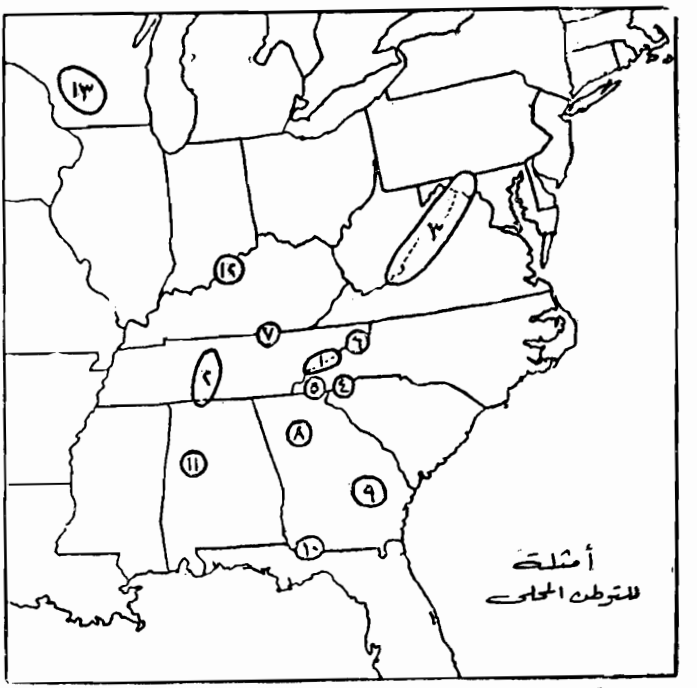
التوطنية

هناك ظاهرة أخرى ترتبط ارتباطاً وثيقاً بظواهر الحياة على الجزر ، تلك هى ظاهرة التوطنية . ويعرف المتوطن بأنه يقتصر فى وجوده أو يسود على منطقة معينة . وبهذا التعريف تصبح الأنواع جميعها متوطنة ؛ ذلك لأنها كلها تقتصر فى وجودها على مناطق محددة بالرغم من أن تلك المناطق قد تكون

عظيمة الاتساع . أما بالنسبة للأغراض العملية ، فإن نوعاً من الأنواع يعتبر متوطناً إذا كان توزيعه أكثر تحدداً بكثير من الأنواع النموذجية . فمثلا نجد الصنوبر الأبيض الشمالى المعروف باسم « بينس ستروبس » منتشراً على نطاق واسع فى شمال شرقى الولايات المتحدة وكندا ، وهو لا يعد متوطناً ، أما شجر الخشب الأحمر المعروف باسم « سيكويا سمبرفايرنز » الذى يقتصر وجوده على الوديان الساحلية لكاليفورنيا فهو يعتبر متوطناً . ومن الأنواع المتوطنة الأكثر تحدداً نوع من جنس ميتا سيكويا ما زال على قيد الحياة تم اكتشافه حديثاً ، وجنس ميتا سيكويا كان يضم أنواعاً عديدة لحق الانقراض معظمها . وهذا النوع الذى اكتشف حديثاً يقتصر وجوده على واد واحد فى وسط الصين . وهناك طرازان من الأنواع المتوطنة . فالنوع من الأنواع قد يكون له توزيع محدود جداً نتيجة لكونه حديث النشأة لم يتوافر له الزمن الكافى لتوسيع مدى انتشاره . ومن الأنواع ما قد يكون مدى انتشاره محدوداً لأنه يمثل آخر الطرز التى تنتمى إلى مجموعة شارفت على الانقراض . ويميل بعض البيولوچيين إلى الاحتفاظ باصطلاح « متوطن » للطراز الأول ، فى حين يسمون الأنواع من الطراز الثانى « فوق حيوية » . على أن معظم الأنواع ذات التوزيع المحدود تنضوى تحت المجموعة أو الطراز الثانى . وهى عادة لا يكون لها سوى عدد قليل من الأنواع الوثيقة القرابة ، كما أنها كثيراً ما تكون ممثلة تمثيلا حسناً فى السلاسل أو المجموعات الحفرية ، كما هى الحال فى جنس سيكويا .

وتزخر الحياة على الجزر — وخاصة جزر المحيطات — بالأنواع المتوطنة ، وقد قدر أن أكثر من ٩٠ فى المائة من نباتات جزر هاواى متوطنة ، ومن المحتمل أن العدد المقابل بالنسبة للحيوانات سوف يكون على نفس هذا المستوى تقريباً لو أننا قمنا بحسابه ، وكما سبق أن ذكرنا كانت النسبة العالية من الأنواع المتوطنة التى تقطن جزر جالاباجوس من بين العوامل التى وجهت أفكار داروين نحو احتمال تغير الأنواع وتطورها . وقد أشار مايير إلى أن كثيراً من

طيور جزر جنوب المحيط الباسيفيكى التى قام بدراستها متوطنة . ومن السهل اليسير علينا أن نفهم السبب فى أن فلورة وفونة جزر المحيطات تكون متوطنة ؛ وفيما يختص بالتوطنية القارية فإن هذه المشكلة لم تدرس دراسة جيدة بالنسبة للحيوانات ، على أن المشتغلين بالجغرافيا النباتية قد أولوا هذا الموضوع اهتماماً عظيما . وقد أوردنا عاليه حالتى « سيكويا سمبر فايرنز » و « ميتا سكويا » ؛ وهناك أيضاً نوع « سيكويا جايجانتيا » التى يقتصر وجودها على جبال سيرا نيفادا . وقد قدم كين قائمة أدرج فيها ثلاث عشرة منطقة يوجد فى كل منها ما لا يقل عن خمسة وعشرين نوعاً من النباتات المتوطنة (شكل ١١٠) . ويمكننا أن نستطرد فى إيراد أمثلة لا حصر لها على النباتات المتوطنة . على أن ما ذكرناه يكفى للدلالة على انتشار هذه الظاهرة . ولعلنا الآن نتساءل عن السبب فى أن المتوطنات القارية تكون مقتصرة فى وجودها على مثل هذه المناطق المحدودة . وفى حالة الأنواع المتوطنة الحديثة النشأة فإن الإجابة عن هذا السؤال تكون واضحة . فهى ببساطة لم يتوافر لها الزمن اللازم لبلوغ ذلك المدى من الانتشار الذى قد نتوقعه لها فى المستقبل . وسوف نناقش فيما بعد ما إذا كان هذا الوضع من الكثرة بحيث تصبح له أهمية عامة أم لا . وذلك فى ضوء نظرية « العصر والمنطقة » التى وضعها ويليس . أما الوضع الأكثر شيوعاً فهو أن الأنواع المتوطنة عبارة عن مخلفات مجموعات قديمة كالسيكويات وأشجار السعد . ويبدو أن مثل هذه المتوطنات ليس بها سوى القليل جداً من القدرة على التباين الوراثى مما ينتج عنه أنها غير قادرة على التكيف إلا لمدى ضيق جداً من البيئات . ولا بد أن هذا راجع بصفة جزئية إلى أن لها مدى من الطفرة بالغ الانخفاض . ومن المحتمل أيضاً أن جانباً كبيراً من القدرة على التباين التى كانت مثل هذه الأنواع تمتلكها فى الماضى قد فقد عن طريق التباعد الوراثى الذى حدث أثناء انكماش جماعاتها .



(شكل ١١٠) أمثلة للنباتات المتوطنة فى شرق الولايات المتحدة . الأسماء الشائعة مذكورة فى حالة الأجناس المعروفة معرفة جيدة . ١ – كالامجروستيس كانيباى ، سينيسيو روجيليا ، روبس كارولينيانس (توت العليق) ، ٢ – ليسكريلا ليسكوريباى ، بيتالوستيمون جاتينجيرى (برسيم البرارى) ، لوبيليا جاتينجيرى ، بسوراليا سباكوليس ، ٣ – أليوم أوكسيفيلم (البصل البرى) ، إيريوجونم أللينى ، إينوثيرا أرجيليكولا (زهرة الربيع المسائية) ، بسودوتينيديا مونتانا ، سوليداجو هاريسيباى ، آستر شستوزس ، كونفولفيوس بورشيانس ، شورتيسا جلاسيفوليا ، ٥ – ليندرنيا ساكسيكولا ، ٦ – باكليا ديستيكوفيلا ، ٧ – كونرادينا فيرتيسيلاتا ، ٨ – أمفيانثس بوسيلاس ، ٩ – بنستيمون ديسيكتس (لسان اللحية) ، ١٠ – توريا تاكسيفوليا ، ١١ – نيفيوزيا الابامنسيس ، ١٢ – بنستيمون ديامياى ، ١٣ – بنستيمون ويسكونسنسيس . (عن كتاب كين «أسس الجغرافيا النباتية») .

التوزيع القارى

على أن الحياة على الجزر والتوطنية هما من الظواهر المتخصصة . ولا بد أن التوزيع القارى لمعظم الكائنات يقوم على مبادئ أخرى . وقد أثبت سمبسون أن تاريخ الماستودونات ، وهى فصيلة بائدة وثيقة القرابة بالفيلة ،

يصور بوضوح المبادئ الأعم للتوزيع . وتظهر الماستودونات أول ما تظهر فى السجل الحفرى لشمال إفريقية فى عصر الأوليجوسين . ولما كانت فونات عصر الأوليجوسين معروفة لدينا من شتى أرجاء العالم ، فإنه من الثابت المؤكد أن شمال إفريقية هو المكان الذى نشأت فيه الماستودونات وأنها لم تكن توجد فى أى مكان آخر فى ذلك الزمن . على أنها ما لبثت أن بدأت عقب ظهورها فى توسيع مدى انتشارها بالهجرة النشطة ، وما حلت بداية عصر الميوسين حتى كانت قد بلغت أواسط القارة الإفريقية جنوباً ومنطقة البلطيق شمالا والهند شرقاً . وبحلول أواسط الميوسين كانت هذه الحيوانات تقطن حوالى نصف أفريقيا ومعظم أوروبا وآسيا فيما عدا أجزاءهما الشمالية القصوى . وفى أواخر الميوسين عبرت الماستودونات مضيق بيرنج فبلغت أمريكا الشمالية ثم انتشرت فى شتى أرجائها خلال البليوسين . ولم تصل الماستودونات إلى أمريكا الجنوبية إلا حوالى أواخر البليوسين ، ثم انتشرت فى معظم أرجاء هذه القارة خلال البليستوسين . وفى حوالى هذه الفترة انقرضت الماستودونات فى الدنيا القديمة ، ولما حلت أواخر البليستوسين كانت الأمريكتان قد أصبحتا الملاذ الأخير الذى بقى لتلك الحيوانات . وأخيراً اختفت الماستودونات الأمريكية أيضاً ولحقها الانقراض .

ويمكننا أن نعيد سرد هذا التاريخ على خطوط أعم وأكثر إيضاحاً . فالنوع المعين (أو أى مجموعة أكبر منه) ينشأ فى منطقة معينة محدودة (مثل شمالى إفريقية فى حالة الماستودونات) . ثم هو ينزع بعد ذلك إلى الانتشار عن طريق الهجرة النشطة فى جميع الاتجاهات فيحتل ما يصادفه من بيئات صالحة له إلى أن يبلغ حواجز يتعذر عليه تخطيها (مثل حدود قارات إفريقية وأوروبا وآسيا فى المثل الحالى) . وهنا قد يتوقف استمرار الهجرة إلى مناطق أبعد ، أو قد يحدث أن تجد المجموعة وسيلة لتخطى الحاجز الذى يعترض سبيلها ، كما فعلت الماستودونات عندما عبرت مضيق بيرنج وبلغت أمريكا الشمالية . وقد يتم هذا عن طريق زوال الحاجز نتيجة لتغيرات جيولوجية أو مناخية . وما إن

يتم عبور الحاجز حتى تصبح نقطة العبور مركزاً جديداً للانتشار تنطلق المجموعة منه فى توسيع مداها حتى تواجه بحاجز يتعذر عليها تخطيه . وبعد مضى فترة من الزمن تتغير الظروف المناخية أو الطوبوغرافية أو البيولوچية لدرجة تكفى لجعل المجموعة غير قادرة على التنافس مع غيرها بنجاح فى كل مدى انتشارها أو فى جزء منه . وعندئذ تصبح جماعاتها المحلية أقل عدداً ثم تنقرض تماماً . وأخيراً لا يبقى سوى جماعة محلية يمكننا اعتبارها متوطنة ؛ وبانقراض هذه المجموعة المتبقية يسدل الستار على تاريخ المجموعة بأكملها .

التوزيع المتقطع أو غير المتصل والجسور

يجب أن يكون فهمنا لمشكلة التوزيع المتقطع على نطاق واسع مرتبطاً بهذا الطراز من التاريخ . ففى أية حالة بعينها قد يكون عدم اتصال التوزيع ناتجاً عن انقراض لحق بجماعات النوع فى المناطق المتوسطة من مدى انتشار واسع أو عن طريق عبور حاجز بين منطقتين مميزتين ، أو هو ينتج عن اجتماع العاملين كليهما . ويجرنا هذا إلى المشكلة المتعلقة بالكيفية التى يتم بها عبور أو اجتياز الحواجز . وقد عمد سمبسون إلى تحليل هذه المشكلة وقام بتصنيف الجسور فى ثلاثة طرز هى : الدهاليز والجسور المصفّية وجسور « اليانصيب » فالدهليز هو اتصال مستمر واسع يظل فترة طويلة من الزمن بحيث يسمح بتبادل واسع النطاق للفلورات والفونات بين المنطقتين المتصلتين . ومثل هذا الاتصال موجود الآن بين أوروبا وآسيا ، ونتيجة لذلك أصبحت هاتان القارتان تكونان منطقة جغرافية بيولوچية واحدة . أما الجسر المصفى فإن زمن بقائه أقصر والظروف التى تسوده أكثر تجانساً ، وتكون نتيجة ذلك أنه يعمل على « تصفية » الفلورة والفونة التى تستخدمه ، فلا يتمكن من عبوره إلا تلك الطرز ذات الخصائص المناسبة . وقد عمل مضيق بيرنج كجسر مصف للثدييات خلال البليوسين ، فلم تتمكن من عبوره سوى تلك الثدييات التى كانت قادرة على العبور السريع وعلى تحمل الطقس البارد . أما جسر « اليانصيب » فهو يختلف عن الطرازين السابقين ؛ إذ أنه لا يتضمن هجرة

عبر اتصال أرضى ، وإنما هو يعتمد على انتقال عرضى يحدث بطريق المصادفة فى غياب أى اتصال فعلى . وتعمل الدهاليز والجسور المصفية بنفس القدر من الكفاءة فى كلا الاتجاهين وتؤدى حتما إلى تبادل طرز عديدة ، أما جسر اليانصيب فلا بد أن يعمل فى اتجاه واحد فقط . ولا تفلح فى عبوره سوى طرز قليلة العدد . فهو يمثل ظاهرة من الظواهر التى تقدر نسبة حدوثها بواحد فى المليون . على أن هذا قد يتيح فرصاً عديدة حقاً إذا توافر الزمن على مقياس چيولوچى .

الدهاليز : تبدو الدهاليز عجيبة أخاذة بعد اختفائها . أى بعد أن تعمل الأحداث الچيولوچية على الفصل بين كتل من الأرض كانت يوماً ما متصلة بعضها ببعض . ومن رأى سمبسون أن فى الإمكان اعتبار نيوميكسيكو وفلوريدا متصلتين إحداهما بالأخرى فى الوقت الحالى بوساطة دهليز . وكما هو متوقع نجد أن الولايتين تشتركان فى معظم مجموعاتهما الرئيسية . كما تشتركان فى عدد كبير من أجناسهما ، أما الأنواع فيحتمل أن تكون مختلفة نظراً لأن الظروف المناخية فى كل من الولايتين تتطلب تكيفات على درجة من التباين . ولا شك أننا لا نلقى بالا كثيراً لظواهر كوجود « جسر » ، ويرجع ذلك ببساطة إلى أننا لا نتساءل أبداً عن السبب فى أن المنطقتين المعينتين يجب ألا تكون لهما فلورة وفونة متماثلة . على أنه من المحتمل جداً أنهما سوف تصبحان منفصلتين فى العصور القادمة بواسطة بحر داخلى يحتل حوض تصريف المسيسبى الموجود اليوم مثلا . وقد يعمد علماء الحفريات عندئذ إلى استخدام حفريات عصرنا نحن ، أو الأجناس المشتركة فى زمانهم هم لإثبات أن دهليزاً كان يصل بين نيوميكسيكو وفلوريدا فى وقت ما .

هذا هو الموقف فيما يختص بشرق آسيا وشرق أمريكا الشمالية . كانت آسيا وأمريكا متصلتين إحداهما بالأخرى اتصالا عريضاً عبر شمال الباسيفيكى خلال جانب كبير من تاريخ الأرض . وفى زمن مبكر من الفترة الثلاثية غمرت المياه تلك الوصلة العريضة ولم تترك من الأرض ما يبرز فوق السطح

سوى جزر مضيق بيرنج . وعندما أصبح المناخ أكثر دفئاً خلال حقب الحياة الوسطى وحتى زمن متقدم من العصر الإيوسينى حدث تبادل واسع النطاق فى الفلورات والفونات عبر هذا الجسر الذى كان يوجد فى شمال المحيط الباسيفيكى . وهناك حقيقة تشير إلى مدى اكتمال هذا التبادل ، ألا وهى أن هناك ما لا يقل عن ١٥٦ جنساً من النباتات الحية مشتركة بين المنطقتين فى عصرنا هذا ، أى إنها توجد فى كلتا المنطقتين . وفى بعض الحالات كما فى حالة «سيمبلوكاربس فيتيدس» (كرنب الظربان) مثلا نجد أن الأنواع تبدو متماثلة ، بل إن السلالات نفسها تبدو قريبة الشبه فى كلتا المنطقتين . وليست الأجناس المتبادلة بمقصورة أبداً على الطرز السريعة الهجرة كالأعشاب ، إذ أن كثيراً من أجناس الأشجار مشتركة بين المنطقتين مثل آسر (الاسفندان) وكاتالبا ومانوليا . ومن الأجناس الكثيرة التى عثر على حفرياتها فى كلتا المنطقتين ما يعيش اليوم فى إحداهما دون الأخرى . فجنس كاستانيا أو شجرة الكستناء ما زال يوجد على قيد الحياة فى شرقى أمريكا الشمالية ، فى حين أنه لا يزال جنس جينكو — وهو شجرة شعر العذراء البدائية جداً — يعيش فى آسيا . وكانت الدراسات التى أجريت على هذه المشكلة فى الحيوانات أقل مما أجرى على النباتات ، على أن هناك أمثلة مقابلة معروفة من عالم الحيوان . فالأليجاتور لا يوجد إلا فى الولايات المتحدة والصين ، كما توجد السمادل من أجناس ترايتيورس وكريبتوبرانكس فى كل من هاتين المنطقتين التى تفصل بينهما مسافات شاسعة . وقد تحقق الانعزال الحالى الذى توجد عليه هذه الطرز بوساطة تغيرات چيولوچية ومناخية . فمن الناحية الچيولوچية غمرت المياه معظم دهليز شمال الباسفيكى ، وارتفعت جبال غربى أمريكا الشمالية مما جعل المناخ والطوبوغرافيا غير ملائمة للطرز التى كانت تقطن تلك المنطقة قبل ذلك . وبالإضافة إلى ذلك أصبح مناخ الجزء الشمالى من العالم كله أكثر برودة مما أدى إلى انقراض كائنات المناطق المعتدلة وشبه الاستوائية فى جانب كبير من مدى انتشارها السابق ، وأصبح التوزيع كما نجده اليوم .

الجسور المصفية : إن أهم خصائص الجسر المصفى هو أنه يقوم فعلا بتصفية كثير من الكائنات التى توجد فى المنطقتين اللتين يصل بينهما . والجسر المصفى يكون أيضاً — فى الحالة النموذجية — قصير البقاء ، على عكس الدهليز الذى يستمر لفترات تعتبر طويلة بالمقياس الچيولوچى . ولكن فى الوقت الذى يبدوفيه أن الدهاليز الحقيقية بين القارات كانت نادرة ، ولعلها كانت مقصورة على تلك التى أوردنا ذكرها عاليه ، فإننا نجد أن الجسور المصفية كانت شائعة إلى حد ما . وقد اتخذ مضيق بيرنج هذه الصفة مراراً متكررة خلال البليستوسين (شكل ١١١) . ولعل فعله المصفى كان يرجع بصفة جزئية إلى أن الوصلة الأرضية من المحتمل أنها لم تكن كاملة الاتصال . وهناك من الكائنات ما تشكل المساحات الصغيرة من المياه المالحة عائقاً لا يمكن تخطيه بالنسبة لها . مثل هذه الكائنات لم يكن فى مقدورها العبور . هـذا بالإضافة إلى أن قصر المدة التى يستمر خلالها الاتصال يجعل عبوره ميسوراً فقط بالنسبة للنباتات والحيوانات القادرة على الهجرة السريعة . على أن هناك عاملا أعظم أهمية،ألا وهو موقع الجسر والظروف المناخية السائدة . وفى هذا المثل كان الجسر يقع تحت الدائرة القطبية مباشرة ، وكان المناخ بارداً ؛ إذ أن البليستوسين هو العصر الذى وجدت فيه الثلاجة العظمى . ولذلك لم ينجح فى عبور الجسر من الحيوانات البالياركتية والنيباركتية[1] إلا تلك التى كانت مكيفة لتحمل البرودة الشديدة . وكانت حيوانات المناطق المعتدلة وشبه الاستوائية مستبعدة نظراً لأنها كانت ببساطة غير قادرة على الاقتراب من الجسر . وكانت معظم الكائنات التى تمكنت من العبور من الثدييات ، ولعل ذلك يرجع إلى ما تتمتع به الثدييات من قدرات فائقة على الحركة تبز بها عن غيرها . ويبدو أن حيوانات مختلفة كالدببة والقطط والجاموس البرى والأيائل والماموث عبرت الجسر من آسيا إلى أمريكا الشمالية ، على حين

---

(١) منطقتان جغرافيتان حيوانيتان تضم الأولى منها أوربا ومعظم آسيا (فيما عدا جنوبها الشرقى) وشمال أفريقيا . وتشمل الثانية قارة أمريكا الشمالية . المترجم

عبرته فى الاتجاه المضـــاد حيوانات أخرى كالكلاب والخيـــل والجمال (شكل ١١١) .

(شكل ١١١) تصوير تخطيطى للجسر المصفى البليستوسينى الذى كان يمتد عبر مضيق بيرنج (عن سمبسون ، مجلة أكاديمية واشنطون للعلوم ، العدد ٣٠ ، ١٩٤٠) .

ومن المحتمل أن أستراليا قد استعمرت من آسيا عن طريق جسر مصف . وفى يومنا هذا يمتد أرخبيل الملايو من شبه جزيرة الملايو نحو أستراليا فى شكل قوس طويلة . ولكن فى خلال حقب الحياة الوسطى عندما نشأت الثدييات البدائية لأول مرة ، كان هناك اتصال أرضى متصل أو يكاد يكون متصلا بين المنطقتين ، وعن طريق هذا الاتصال بلغت الثدييات الأولية والكيسية أستراليا . ونتيجة لأن هذا الجسر قد انهار قبل نشأة الثدييات الحديثة (المشيميات) فإن هذه الأخيرة لم تبلغ أستراليا ، باستثناء الخفافيش وصغار القوارض التى يحتمل أن تكون قد وصلت إلى أستراليا عن طريق واحد من « طرق اليانصيب » .

وثمة جسر مصف آخر معروف معرفة جيدة ، ذلك هو جسر أمريكا الوسطى الممتد بين أمريكا الشمالية وأمريكا الجنوبية والذى أدى دوره مرتين

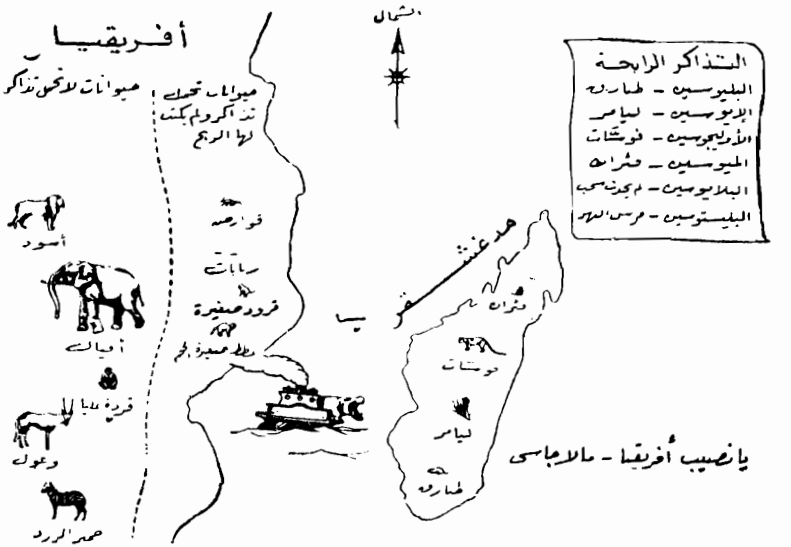
على الأقل . ففى العصر الطباشيرى والباليوسينى المبكر جداً وصلت أقدم الثدييات التى نجدها فى أحواض الحفريات فى أمريكا الجنوبية إلى هذه القارة قادمة من أمريكا الشمالية عبر ذلك الجسر المصفى . وقد اشتملت تلك الثدييات على تشكيلة كبيرة من الكيسيات التى تطورت طرز عديدة منها فى أمريكا الجنوبية ، فأدت إلى الطرز اللاحمة المختلفة التى نجدها اليوم هناك . وكانت الثدييات المشيمية التى دخلت إلى أمريكا الجنوبية فى ذلك الزمن بدائية جداً ، وكان منها بعض من الفيرانجيولات التى لم تكن قد تمايزت بعد إلى طرز عاشبة وأخرى لاحمة . وكذلك درديات مثل المدرعات وآكلات النمل وأنواع من كسلان الأرض وكسلان الشجر . وفى أمريكا الجنوبية تطورت الفيرانجيولات متجهة بصفة أساسية نحو إنتاج طرز عاشبة . ولعل هذا يرجع إلى أن البؤرات البيئية اللاحمة كانت محتلة بوساطة الكيسيات . والانتخاب يعمل دائماً على تفضيل التباين والتنوع ، إلا أنه فى أثناء الجانب الأكبر من الباليوسين غمرت المياه ذلك الجسر بين القارتين غمراً تاماً . وبذلك أخذ التطور فى الأمريكتين يتقدم مستقلا فى كل منهما عن الأخرى . وفى أواخر الإيوسين وفى الأوليجوسين ارتفعت الوصلة الأرضية ثانية ، ولكن بالقدر الذى يسمح فقط بتكوين سلسلة من الجزر المتباعدة بقدر كبير أو صغير . وبذلك تكون نوع من جسور اليانصيب . وهو جسر لا يحتمل أن تعبره سوى الحيوانات التى يمكن أن تحمل من جزيرة لأخرى بوسائل عرضية لا تخضع إلا للمصادفة كأن تنتقل طافية أو متعلقة بأخشاب طافية . ومن الطبيعى أنه لم يتمكن من العبور سوى عدد قليل من الثدييات الصغيرة . فكانت تلك « القافزات بين الجزر » تتكون أساساً من قوارض من طراز خنزير غينيا وكذلك من القردة . على أن المياه عادت فغمرت تلك الجزر فى أواخر الأوليجوسين . وفى أثناء البلايوسين أدى ارتفاع الأرض من جديد إلى ظهور سلسلة من الجزر ، على أن الارتفاع فى هذه المرة استمر حتى أفضى إلى تكوين وصلة أرضية متصلة

فى البليستوسين استمرت حتى يومنا هذا . وقد عبرت فوق هذا الجسر تشكيلة كبيرة من الثدييات . فمن الثدييات التى انتقلت من أمريكا الشمالية إلى أمريكا الجنوبية الأيائل والجمال والتابيرات والخيل والماستودونات والقطط وبنات عرس والراقونات والدببة والكلاب والفئران والسناجب والأرانب والزبابات أما عدا هذا من ثدييات أمريكا الشمالية فقد صفيت أى لم تتمكن من العبور نظراً لوجود حواجز بيئية أو طوبوغرافية حالت بينها وبين بلوغ الجسر . وقد شملت هذه الأنواع من الثدييات الجفر الكيسى والقنادس والقطط البرية الأمريكية والجاموس البرى والأغنام . أما الدلادل والمدرعات والكابيبارات وكسلان الأرض فقد غزت أمريكا الشمالية قادمة من القارة الجنوبية. وما زالت هناك أنواع تمثل الطرازين الأولين تعيش فى أمريكا الشمالية ، أما الطرازان الآخران فقد لحقهما الانقراض من هذه القارة منذ زمن بعيد . ويقول سمبسون إنه كانت هناك تسع وعشرون فصيلة من الثدييات الأرضية فى أمريكا الجنوبية ، وست وعشرون فصيلة منها فى أمريكا الشمالية قبل أن يتكون الاتصال البليستوسينى ، ومن هذه كلها كان عدد الفصائل المشتركة فى القارتين اثنتين فقط . وبذلك كان مجموع عدد الفصائل فى الأمريكتين ستا وخمسين فصيلة ، أما بعد أن نشأ الاتصال بين القارتين فسرعان ما أصبح عدد الفصائل المشتركة اثنتين وعشرين . ومن هذه الفصائل الاثنتين والعشرين كانت أربع عشرة من أمريكا الشمالية أصلا وسبع من أمريكا الجنوبية أصلا . أما الفصيلة الباقية فمشكوك فى أصلها . وظلت تسع فصائل مقتصرة على أمريكا الشمالية ، كما ظلت تسع عشرة فصيلة مقتصرة على أمريكا الجنوبية . وبذلك كان المجموع ثمانيا وأربعين فصيلة فقط ؛ إذ أن ثمانى فصائل كان قد لحقها الانقراض . وفى يومنا هذا توجد أربع عشرة فصيلة مشتركة ، وتسع فصائل تقتصر على أمريكا الشمالية وخمس عشرة فصيلة تقتصر على أمريكا الجنوبية ، مما يجعل العدد الكلى لفصائل الثدييات فى الأمريكتين ثمانيا وثلاثين فصيلة . وهكذا نرى أن الانقراض قد استمر منذ البليستوسين . ولقد أدى وجود هذا

الجسر المصفى إذن إلى تبادل واسع النطاق بين الفونتين ولكنه لم يؤد إلى إدماجهما فى فونة واحدة . وقد ناقشنا هذا المثال فيما يتعلق بالثدييات وذلك لأن حفريات الثدييات فى الأمريكتين قد درست دراسة واسعة النطاق . على أنه من المحتمل أننا سوف نحصل على نتائج مقابلة بالنسبة لأية مجموعة حيوانية لو أننا جمعنا المعلومات الخاصة بها ودرسناها دراسة كافية .

طرق «اليانصيب» : تكون طرق اليانصيب أقل وضوحاً بكثير . وذلك لأنها لا تتضمن اتصالا أرضياً فعلياً . وكثيراً ما قيل إن الأطواف الطبيعية — كالأخشاب الطافية أو الأشجار المنزوعة مثلا — قد تحمل نباتات . وخاصة فى هيئة بذور . وحيوانات من مكان إلى آخر . وهذا هو طراز الانتقال الذى يتخيله معظم المتأملين فى طرق اليانصيب . بيد أنه ليس ثم ما يدعو إلى قصر هذه الفكرة على الحواجز المائية . ففى الإمكان تطبيقها على أى طراز من طرز الحواجز إذا كان عبورها غير محتمل ولكنه ليس بمستحيل . وقد لخص سمبسون خصائص طرق اليانصيب كما يلى : بشكل عام لا تتمكن من العبور سوى الحيوانات الصغيرة الحجم وخاصة الطرز الشجرية . وتكون الفرص أعظم بالنسبة لبعض من هذه الحيوانات منها بالنسبة للبعض الآخر . غير أن احتمالات العبور الناجح تكون عادة صغيرة جداً بالنسبة لأى كائن فى أى وقت معين . ولكن المصادفة هى العامل الأساسى فى تقرير ما إذا كان العبور سوف يتم ، وبهذا قد تنجح فى العبور كائنات كانت احتمالات نجاحها فيه أقل من احتمالات نجاح كائنات أخرى أخفقت فيه . وهذا الأمر شبيه باليانصيب (وهذا هو السبب فى التسمية) الذى قد يربحه شخص لا يحمل سوى تذكرة واحدة . فى حين قد يخسره شخص آخر يمتلك تذاكر عديدة . وأخيراً تنزع طرق اليانصيب إلى أن تكون طرقاً ذات اتجاه واحد بعكس الدهاليز والجسور المصفية . وتقوم الحياة على الجزر عادة عن طريق وسيلة اليانصيب ، ولهذا السبب فإنها تنزع نحو عدم الاتزان .

وقد لخص سمبسون نتائج استعمار مدغشقر بطريقة اليانصيب فى شكل ١١٢ . وقد اختار الأسود والفيلة والقردة العليا والوعول وحمير الزرد لتمثيل الحيوانات التى يتعذر عليها عبور قناة موزمبيق ، وذلك نظراً لأنها أكبر حجماً من أن تحملها الأطواف الطبيعية أو لأنها لا تقترب من شاطئ البحر لأسباب بيئية . أى إن هذه الحيوانات لا تحمل تذاكر يانصيب . على آن هناك حيوانات كثيرة تحمل تذاكر . فليست هناك أسباب ظاهرة تجعلها غير قادرة على العبور بنفس السهولة التى صادفها عبور الأنواع التى نجحت فى ذلك فعلا ، ومع ذلك فإن هذه المجموعة من « حاملى التذاكر سيئى الحظ » لم تعبر القناة . ومن بين الأعداد الكبيرة من حاملى التذاكر من طرز الفونة الإفريقية لم « يربح » سوى عدد قليل ، وكانت المصادفة هى التى تحكم نجاح العبور ، وليست خصائص الحيوانات نفسها . ومن أمثلة هذه الحيوانات « الرابحة » بعض الفئران ، وطرز معينة من اللواحم شبيهة بالقطط تنتمى إلى فصيلة فيفيريدى وهى تشمل الفوسا المبينة فى الشكل ، والليامر وبعض



يانصيب أفريقيا - مالاجاسى

(شكل ١١٢) « يانصيب » إفريقية – مالاجاسى (عن سمبسون ، مجلة أكاديمية واشنطون للعلوم ، العدد ٣٠ ، ١٩٤٠) .

الرئيسيات البدائية الأخرى والطرق، وهو طراز غريب من آكلات الحشرات وفرس النهر القزم الذى يحتمل أن يكون قد عبر القناة سباحة . هذه هى كل الطرز التى تمثلها فى أفريقيا مجموعات على درجة عظيمة من التنوع . ولو كان هناك جسر مصفى — ناهيك بالدهليز — لوجدنا تمثيلا أوسع نطاقاً جداً ولعبرت إلى جزيرة مدغشقر طرز تمثل كل رتبة من الرتب الموجودة فى إفريقية . فلواحم إفريقية تضم تشكيلة كبيرة من القطط ، على أنه لم تبلغ مدغشقر منها سوى الفيفريدات . وكذلك تشمل الرئيسيات الإفريقية قردة عديدة وقردة عليا ولكن لم يصل أى نوع من هذه أو من تلك إلى جزيرة مدغشقر . ومن بين فونة الحافريات العظيمة التى تقطن إفريقية لم تبلغ مدغشقر سوى اثنتين من ذوات الحافر ، هما : خنزير الشجيرات . وفرس النهر القزم الذى أصبح اليوم منقرضاً .

التوزيعات صعبة التفسير

قد تبدو التوزيعات المتقطعة أو غير المتصلة لكثير من الأنواع عسيرة على الفهم لأول وهلة . على أنه بتجمع المعلومات الجيولوجية كثيراً ما يصبح تفهم هذه المسائل ميسوراً على أساس دهاليز أو جسور مصفية لم تعد موجودة اليوم . ولو كان الجسر ما زال قائماً فمن الطبيعى أن المسألة لا تتضمن صعوبة على الإطلاق . ولكن بعض التوزيعات لا يمكن فهمها إلا على أساس افتراض أن عدم الاتصال قد نشأ بواسطة طريق من طرق اليانصيب . ومن المحتمل أن تظل مثل هذه الحالات موضوع جدل حتى بعد دراستها دراسة كاملة . وذلك لأن كثيراً من البيولوجيين لا يستطيعون قبول حقيقة مثل هذه الطرق غير المحدودة . وهم يفضلون أن يبدأوا بالبحث عن وصلات أرضية ثم يبحثون بعد ذلك عن بعض العوامل التى قد تحول دون استخدامها بوساطة طرز عديدة من الفلورات والفونات . وقد أدى هذا فى بعض الأحيان إلى نشوء صعوبات كثيرة تدل دلالة واضحة على أن الهدف الذى يسعون إليه هدف مصطنع .

وقد أورد كين ما لا يقل عن سبعة عشر زوجاً من المناطق التى يوجد بينها انقطاع أو عدم اتصال رئيسى . وهو لا يعتبر أن قائمته هذه شاملة حاوية ، وإنما هو يقترح أن بعض الكتاب الآخرين قد يرغبون فى الإضافة إليها. ولن نتعرض فيما يلى إلا لبعض الأمثلة القليلة الأخرى .

حالة شرقى آسيا وأمريكا الشمالية : عندما اكتشفت التشابهات البيولوچية القائمة بين شرقى أمريكا الشمالية وآسيا لأول مرة لم يكن وضع تفسير لهذا الأمر بالشىء السهل على الإطلاق . فها نحن أولاء أمام منطقتين بيولوچيتين متشابهتين جداً ، تفصل بينهما مسافة تقرب من نصف محيط الأرض ، وبالرغم من هذا فإنهما تشتركان فى بعض الأجناس ، بل وفى بعض الأنواع أيضاً . على أن الدراسات الچيولوچية ودراسات علم الحفريات كشفت النقاب عن أن هاتين المنطقتين كانتا متصلتين اتصالا عريضاً خلال حقب الحياة الوسطى ، وكذلك خلال الجزء الأكبر من الفترة الثلاثية . وقد كان المناخ عندئذ أدفأ مما هو عليه اليوم ، وبذلك كان فى استطاعة تلك الطرز من نباتات وحيوانات المناطق المعتدلة وشبه الاستوائية أن تستوطن المساحة الشاسعة التى تفصل اليوم بينها . وقد سبق لنا أن ناقشنا تفاصيل ما حدث بينها من انفصال بعد اتصال .

الانعكاسية ذات القطبين : قام دورايتز بدراسة ما أسماه « الانعكاسية ذات القطبين » لفلورات نصفى الكرة الشمالى والجنوبى التى قد توجد بها نفس الأنواع أو أنواع قريبة الصلة فى المناطق المعتدلة والقطبية لكلا النصفين . وقد وجد أن هناك تقابلا نباتياً بين هضبة المكسيك وبيرو ، وكذلك بين تكساس والأرجنتين ، وبين شيلى وكاليفورنيا . وبين مضايق ماجلان وأمريكا الشمالية القطبية . وكانت النباتات التى قام دورايتز بدراستها هى أساساً الحزاز والأشن والحلفاء والحشائش وغير هذه وتلك من الأنواع غير المألوفة لدى غير المختصين . على أن فى إمكاننا أن نسرد بعض الأمثلة . فشجيرة توت الغراب من جنس إمبترم توجد فى أمريكا الشمالية وفى جبال الأنديز . أما أشجار

الحور من جنس ألنوس فتوجد فى جبال المكسيك وفى أمريكا الوسطى ، كما توجد أيضاً فى جبال الأنديز فى بيرو . وتنتشر أشجار الزان من جنس فاجوس على نطاق واسع فى نصف الكرة الشمالى ، وتوجد الشجرة الوثيقة القرابة بها والتى من جنس نوثوفاجوس فى كل من أمريكا الجنوبية وأستراليا . وتبدى كثير من الحزاز والحشائش والحلفاء توزيعاً مقارباً . ولا يمكن أن تكون هذه الانعكاسية ذات القطبين ناتجة عن وجود دهليز ، وذلك لأن المناطق المعنية ليس بها القدر الكافى من الطرز المشتركة ، كما أن معظم النباتات المشتركة بينها صغيرة الحجم . ولا يوجد فى المناطق المعنية سوى عدد قليل جداً من الأشجار المشتركة . ولو أن دهليزاً كان يوجد فى يوم من الأيام لكان قد أدى إلى تبادل عام جداً ينتهى إلى توحيد الأنواع النباتية فى المنطقتين اللتين يصل بينهما . وقد اقترح دورايتز أنه كان يوجد جسر مصفى عن طريق جزر الباسفيكى . بيد أن سلسلة الجزر التى تمتد من كاليفورنيا الدنيا فى اتجاه أمريكا الجنوبية تنتهى فى المنطقة الاستوائية ، أما الانعكاسية فلا تبدأ فى المنطقة الاستوائية وإنما فى المناطق المعتدلة . فحقائق الانعكاسية ذات القطبين تتعارض مع وجود دهليز ، وكذلك تتعارض مع وجود جسر مصفى . وبذلك يبدو أن طرق اليانصيب هى أصلح التفسيرات التى يمكن أن نعتمد عليها فى تعليل هذا الطرز من التوزيع . ومن العوامل المحتملة أيضاً نقل البذور بوساطة الطيور المهاجرة .

حالة أستراليا وأمريكا الجنوبية : ومن مشكلات التوزيع الصعبة أيضاً تلك التى تتعلق بالتشابهات القائمة بين الطرز التى تقطن أمريكا الجنوبية ، وتلك التى تقطن المنطقة الأسترالية بما فيها نيوزيلندة . ولعل كون فونة الثدييات الأسترالية تتكون أساساً من الكيسيات هى أفضل ما نعرف من حقائق عن التاريخ الطبيعى لأستراليا . وفى الفترة الثلاثية كانت توجد بأمريكا الجنوبية فونة كبيرة من الكيسيات معظمها لاحمة ، ومشابهة للواحم الكيسية الأسترالية إلى حد بعيد . وبالرغم من أن الجانب الأكبر من هذه الكيسيات اللاحمة قد

لحقه الانقراض عندما قدمت الثدييات المشيمية من أمريكا الشمالية خلال البليستوسين ، فما زال هناك فى أمريكا الجنوبية من أنواع الثدييات الكيسية عدد أكبر مما يوجد فى أية قارة أخرى عدا أستراليا . وهناك أجناس كثيرة من النباتات مشتركة بين القارتين . وقد سبق لنا ذكر جنس نوثوفاجوس . وهناك أمثلة أخرى منها الحلفاء من جنس كاركس والحزاز من جنس سفاجنم . وبناء على هذه الحقائق افترض بعض المشتغلين بالجغرافيا البيولوچية أنه كان يوجد اتصال أرضى بين أمريكا الجنوبية وأستراليا فى الأزمنة القديمة . على أن هذا الأمر بعيد الاحتمال جداً نظراً لعدم وجود أدلة چيولوچية إيجابية تشير إلى أن مثل هذا الدهليز كان قائماً يوماً ما ، وكذلك نظراً لأن الأدلة البيولوچية نفسها لا تتفق مع وجود دهليز . حقيقة أن هناك عناصر مشتركة فى فلورات وفونات هاتين القارتين ولكن ليس هناك أى مظهر للتطابق أو الوحدة بينهما . أضف إلى هذا أن الدهليز لا بد أن يستخدم بسهولة بوساطة الثدييات ، ولكننا نجد أن فصائل الثدييات الكيسية تختلف جميعها فى كل من القارتين عنها فى الأخرى ، وأنه ليس من بين الثدييات المشيمية التى تقطن أمريكا الجنوبية ما بلغ أستراليا . ولعل أكثر النظريات احتمالا هى أن هـذه التبادلات تمت عن واحد من طرق اليانصيب كان يمر بالقارة القطبية الجنوبية والجزر الواقعة بينهما وبين القارتين المعنيتين خلال عصور أدفأ . وهناك حقيقة هامة تؤيد هذا الرأى ألا وهى أن النبات الوعائى الوحيد الذى يوجد فى القارة القطبية الجنوبية ، وهو نوع من الحشائش يسمى « ديسكامبزيا أنتاركتيكا » ، ممثل بأنواع أخرى من نفس الجنس فى كل من أمريكا الجنوبية ونيوزيلندة . على أنه لا بد لنا أن نضيف هنا أن كل الأسباب التى لدينا تدعونا إلى الاعتقاد بأن الكيسيات التى غزت أستراليا قدمت إليها من الشمال .

نظريات التوزيع

لقد اقترحت نظريات عديدة للتوزيع ، وكان الهدف الأساسى لكثير منها هو حل هذه الحالات الصعبة . وتشمل النظريات التى سوف نناقشها فيما

يلى الغرض الذى وضعه فيجنر عن التباعد القارى ، ونظرية العصر والمنطقة التى وضعها ويليس ، ونظريق المناخ والتطور لماثيو .

التباعد القارى : يرتبط فرض التباعد القارى بشكل عام باسم فيجنر بالرغم من أن أصل الفكرة لم يكن مقصوراً عليه تماماً . ويرجع الفضل فى تجديد هذه الفكرة وتصحيحها إلى دوتوا . ومختصر ما تقوله هذه النظرية هو أنه منذ حقبة الحياة القديمة وحتى زمن متأخر من حقبة الحياة الوسطى لم تكن هناك سوى كتلتين أرضيتين أساسيتين يشار إليهما بالاسمين جوندوانا ولورازيا ، وقد كانت هاتان الكتلتان على اتصال إحداهما بالأخرى فى بعض الأزمنة . وكانت جوندوانا تحيط بالقطب الجنوبى . أما لورازيا فكانت تغطى خط الاستواء، وتمتد إلى مسافات بعيدة فى نصف الكرة الشمالى . وفى خلال العصر الطباشيري انقسمت هاتان الكتلتان وتكونت منهما القارات الحالية . وقد أخذت هذه القارات منذ ذلك الحين تتباعد بعضها عن بعض فى بطء شديد متجهة نحو مواضعها الحالية . وقد نشأت من جوندوانا القارات الجنوبية وهى أفريقيا وأمريكا الجنوبية وأستراليا والقارة القطبية الجنوبية وكذلك شبه الجزيرة العربية وشبه جزيرة الهند وجزر الباسيفيكى الرئيسية مثل مدغشقر ونيوزيلندة . أما لورازيا فقد انقسمت إلى أمريكا الشمالية وأوربا وآسيا . ومنذ ذلك الحين أخذت القارات كلها تتحرك شرقاً أو غرباً حتى بلغت مواقعها الحالية . ولما كان المفترض دائماً أن هذه التحركات كانت تجرى فى بطء شديد ففى إمكاننا أن نستنتج أن القارات لم تبتعد بعضها عن بعض ابتعاداً شديداً إلا فى زمن متقدم من الفترة الثلاثية . هذا إذا كان الفرض صحيحاً .

وقد قام هذا الفرض أصلا على أساس بعض الحقائق المستمدة من فلورات حقبة الحياة القديمة ، مثل وجود حفريات لنباتات استوائية وشبه استوائية فى ألاسكا . ويمكن تفسير هذا الأمر على أساس نشأة القارات فى منطقة جنوبية بشكل عام . بيد أنه تعترضنا هنا بعض الصعوبات الخطيرة . فالأدلة الچيولوچية على حدوث التباعد القارى شحيحة وتعتمد أساساً على انعكاس

منحنيات الخطوط الساحلية لكتل الأرض التى يقال إنها انشقت بعضها من بعض . فلو أننا طابقنا بين الساحل الشرقى لأمريكا الجنوبية والساحل الغربى لأفريقيا لوجدنا أنهما يتداخلان ويتراكبان بإحكام . ولكن الموازنة بين الطبقات الچيولوچية فى القارتين أقل إقناعاً ، ولذلك فان الچيولوچيين تساورهم شكوك كثيرة حول صحة فرض التباعد القارى . أما من وجهة النظر البيولوچية فإن الصعوبة الأساسية التى تواجه فرض التباعد القارى لا تعود إلى قصوره عن تفسير توزيعات معينة ، وإنما هى تعود إلى عدم وجود أمور أو عناصر يجب تفسيرها . فالنظرية تقول بأن القارات كانت تتصل بعضها ببعض اتصالا وثيقاً حتى زمن متأخر من حقبة الحياة الوسطى ، وأنها لا يمكن أن تكون قد أصبحت تبعد بعضها عن بعض بمسافات شاسعة إلا فى وقت متقدم من الفترة الثلاثية . ومعنى هذا أن اتصالات دهليزية ظلت قائمة إلى عهد متأخر يكفى للسماح بحدوث تبادلات عامة وواسعة جداً كتلك التى حدثت عبر دهليز شمال الباسيفيكى ولكن على نطاق العالم كله . ولما كانت المناطق الجغرافية البيولوچية هى فى الواقع واضحة ومميزة تماماً بعضها عن بعض ، فمن العسير علينا أن نصدق أنها كانت متصلة بعضها ببعض اتصالا عريضاً حتى عهد قريب نسبياً .

نظرية العصر والمنطقة لويليس : قامت نظرية العصر والمنطقة التى وضعها ويليس على أساس دراسات واسعة جداً للجغرافيا النباتية . ونظراً لأن النوع المعين لا بد أن ينشأ فى مكان محدد ، ونظراً لأن النباتات تنزع إلى توسيع مدى انتشارها عن طريق الهجرة البطيئة فى جميع الاتجاهات فقد استنتج ويليس أن عمر أى نوع (أو مجموعة أعلى من النوع) لا بد أن يكون بشكل عام متناسباً تناسباً طردياً مع مساحة المنطقة التى يحتلها اليوم . فالأنواع التى تنتشر فى شتى أرجاء العالم يفترض أنها قديمة جداً ، أما الأنواع المتوطنة فالمفروض أنها حديثة النشأة . وقد أضاف ويليس إلى هذا ما أسماه مبدأ التطور عن طريق التمايز . ومعنى هذا المبدأ هو أن التطور يسير من المجموعات

الأعلى إلى المجموعات الأدنى ، وليس من الأدنى إلى الأعلى كما يعتقد معظم علماء البيولوجيا . وهو يعنى بهذا أن طفرة كبيرة قد تؤدى فى خطوة واحدة إلى إنتاج طائفة أو رتبة جديدة أو حتى مجموعة أكبر . وتكون المجموعة الجديدة — ولنفترض أنها رتبة — ذات طراز واحد متجانس ، ثم ما تلبث طفرات كبيرة أخرى حتى تؤدى إلى إنتاج أقسام مختلفة هى الفصائل، ثم تنقسم هذه الأخيرة إلى أجناس متباينة، وتنقسم الأجناس إلى أنواع ، ولما كان أقدم أقسام أى مجموعة هو ذلك القسم الذى وجد عند موضع نشأتها فإنه لا بد أن يمثل أيضاً مركز تباين تلك المجموعة ، وذلك لأنه قد تهيأ له القدر الأقصى من الزمن اللازم للتمايز .

وأهم أركان نظرية العصر والمنطقةحقيقة مسلم بها وهى فى بساطة عبارة عن سرد جديد للمرحلة التوسعية من تاريخ أى مجموعة من المجموعات والتى سبق لنا أن مثلناها هنا بتاريخ الماستودونات . ولكن السؤال الأساسى هو : هل من المحتمل أن يسير انتشار نوع ما ، أو مجموعة أكبر من النوع ، على درجة من البطء تكفى لأن تجعل من التوزيعات الحالية للأنواع دليلا حسناً على أعمارها النسبية ؟أم تكون التوزيعات الحالية قد بلغت أقاصيها بشكل أعم ، وأنها تدل على الحدود التى فرضتها الحواجز الفيسيوغرافية والمناخية ؟ وقد أوضح فيرنالد أن هناك حالات كثيرة معروفة كان انتشار النباتات فيها سريعاً جداً أو أسرع على الأقل من أن يسمح بأن يكون لنظرية العصر والمنطقة تطبيق مجد عندما يكون الزمن متوافراً على المقياس الچيولوچى . فعلى سبيل المثال ، لم تمض سوى ٢٥٠٠٠ سنة منذ انحسار الثلاجات عن شمال الولايات المتحدة وكندا ، ومع هذا ففى خلال تلك الفترة القصيرة تمكنت فلورة كبيرة تتميز بقدر من التوازن من احتلال المنطقة الشاسعة التى كانت تغطيها الثلاجات والتى تقرب من ربع مساحة القارة كلها . وتشمل هذه النباتات أشجاراً مثل التنوب الأبيض المسمى « بيسيا كانادنسيس » وقامول الزوارق المسمى « بتيولا بابيريفيرا » ، والأرز الأبيض المسمى « ثوجا أوكسيدنتاليس » ، والإسفندان الجبلى المسمى « آسرسبيكاتم » . ومن النباتات الصغيرة التى تدخل فى هذه

المجموعة الغاب الشوكى من جنس سبار جانيام ، وأعشاب البرك من أجناس بوتاموجيتون وأيريس وفيولا ، وآلاف من نباتات أخرى من طرز كثيرة . وقد استعمرت هذه النباتات كلها منطقة شاسعة فى فترة تقل عن ٢٥٠٠٠ سنة ، ولم تتوقف إلا حيثما حالت حواجز معينة دون انتشارها — ولما كانت معظم الأنواع يزيد عمرها على ٢٥٠٠٠ سنة — وهى فترة تعتبر مجرد لحظة قصيرة من الزمن الچيولوچى — فإنه يبدو أن عمر الأنواع لا يلعب بشكل عام سوى دور ثانوى فى توزيعها .

ومن العيوب الخطيرة الأخرى التى تشوب نظرية العصر والمنطقة تأكيد ويليس أن الطرز المتوطنة هى عبارة عن أنواع حديثة النشأة . وقد تبين ويليس أن التوطنية قد تنتج أيضاً عن طريق انقراض نوع ما فى كل أنحاء مدى انتشاره عدا بقعة واحدة صغيرة . ولكنه اعتبر أن هذا أمر غير عادى . ويبدو أنه يعتبر أن الانقراض (الذى قد تسبقه التوطنية) ظاهرة غير عادية بدرجة كبيرة أو صغيرة . على أن الواضح من السجل الحفرى أن الانقراض كان مصير الغالبية العظمى من الأنواع . وكما سبق أن ذكرنا فى مناقشتنا الطرز المتوطنة فإن معظم المشتغلين بالجغرافيا البيولوچية يعتبرونها بقايا متخلفة من الماضى أكثر منها أنواع حديثة النشأة . وفكرة ويليس عن التطور بوساطة التمايز مبنية تماماً على أدلة إحصائية، وهى لم تحظ أبداً بموافقة معظم البيولوچيين فى وقت من الأوقات .

نظرية ماتيو عن المناخ والتطور : بنى ماتيو أفكاره عن المناخ والتطور على أساس من خبرته الطويلة كچيولوچى وعالم من علماء الحفريات الثديية . فقد كان يعتقد أن القارات وأحواض المحيطات لا تعتريها تغيرات أساسية وأن النظريات تتضمن تباعداً قارياً أو قارات مفقودة أو جسوراً أرضية تمتد عبر محيطات عميقة ، لا تتفق مع الحقائق الچيولوچية المعروفة . وعلى العكس من هذا فهويرى أن مناخ العالم قد مر على طول تاريخ الأرض خلال مراحل متبادلة . ففى خلال بعض العصور كان المناخ المعتدل الدافىء الرطب يسود

شتى أرجاء العالم كله، وتلت هذه العصور مراحل قاحلة اختلفت أثناءها المناطق المناخية بعضها عن بعض . وفى أثناء مراحل الدفء كانت البحار الضحلة تغطى جانباً كبيراً من أراضى القارات الواطئة . وكانت الكائنات الاستوائية قادرة على استيطان المناطق الشمالية . أما فى المراحل القاحلة ذات المناطق المناخية المتباينة ، فقد كانت المناطق القطبية باردة والقارات مرتفعة . وكانت الثلاجات أحياناً تغطى أجزاء كبيرة من القارات الشمالية . ولم تحتفظ بالمناخ المعتدل سوى المناطق الاستوائية . وقد استعان مرتيو بخرائط المسقط القطبى (شكل ١١٣) فى إيضاح أن الكتل الأرضية العظمى فى العالم تقع غالبها فى

(شكل ١١٣) مسقط قطبى لخريطة العالم – معاد رسمها من مرتيو

نصف الكرة الشمالى . أما القارات الجنوبية الثلاث الرئيسية فهى على درجة أو أخرى من الانعزال وتقع فى مواضع تتميز بمناخ معتدل حتى فى الفترات ذات المناخ القاسى .

وعندما يبدأ المناخ القاسى فى المناطق القطبية ويتقدم جنوباً على كتلة الأرض الهولاركتية ، فإن الكائنات التى تكون هناك يتعين عليها أن تكيف نفسها للظروف الجديدة أو أن تهاجر جنوباً أو تتعرض للانقراض . ونتيجة لذلك فإن الطرز التقدمية من الكائنات ، وهى تلك التى تنجح فى تكييف نفسها للظروف الجديدة ، لا بد أن تنشأ فى مراكز هولاركتية ، بينما تصبح القارات الجنوبية ملاذات تلجأ إليها الطرز الأكثر بدائية والأقل قدرة على التكيف . وقد وجد ماتيو أن السجل الحفرى يؤيد هذا التتابع من الأحداث بالنسبة للثدييات . فكل المجموعات الرئيسية للثدييات نشأت فى المنطقة الهولاركتية ، كما أن جميع الثدييات البدائية توجد فى القارات الجنوبية وكان هذا هو حالها دائماً . ومن الأمثلة على ذلك ، الثدييات الأولية (وحيدة المسلك) والكيسيات فى أستراليا . وقد أقنعته دراسته لتوزيع الثدييات فى الماضى والحاضر بأن التغيرات الجغرافية الواسعة النطاق ليست ضرورية لتفسير ذلك التوزيع . وأن التفسير الكافى يكمن فى بقاء القارات على حالها وعدم تعرضها إلا لتغيرات طفيفة فى المستوى وفى تبادل فترات المناخ الدافىء المتجانس مع فترات يختلف فيها المناخ من منطقة إلى أخرى خلال العصور الجيولوجية واستخدام الجسور التى سبق لنا وصفها . وبذلك فإننا لسنا بحاجة للجوء إلى ظواهر يتعذر إثباتها مثل التباعد القارى أو إلى جسور أرضية كانت تمتد عبر أعمق ما نعرف اليوم من محيطات .

ولم يدع ماتيو لنفسه القدرة على الحكم على الأدلة المستقاة من توزيع النباتات أو اللافقاريات ، ولكنه كان يعتقد أن نظريته يتعين عليها أن تكون متفقة مع الأدلة المستمدة من كل المجموعات ، وإلا فهى لن تكون سليمة . وقد كان يعتقد أن هذا الأمر سوف تثبت صحته .

ويؤيد دارلنجتون بما قام به من مراجعة للجغرافيا الحيوانية رأى ماتيو فيما يتعلق باستقرار القارات ؛ ولكنه يرى كثيراً من الأدلة التى تثبت أن المجموعات الرئيسية للفقاريات نشأت فى المناطق الاستوائية من العالم القديم ، ومنها غزت المنطقة الهولاركتية وبقية العالم . وتبلغ جميع طوائف الفقاريات أقصى وفرتها وتنوعها فى المناطق الاستوائية كما تكاد كل المجموعات السائدة تكون ممثلة هناك ؛ فى حين نجد أن عدد المجموعات السائدة التى يقتصر وجودها على المنطقة المعتدلة الشمالية لا يتعدى قلة قليلة . وقد قيل نفس الشىء تقريباً بالنسبة للنباتات لسنوات عديدة على لسان كامب ثم أكسلرود من بعده .

وتتصل بهذه المسألة فكرة براون عن تكوين الأنواع على نمط قوة الطرد المركزية . إذ لما كانت أكبر الجماعات توجد فى المناطق الشاسعة الملائمة فإن المصادفة تعمل على تفضيل تلك المناطق كأماكن نشأة لأكثر الطفرات تقدمية . وتحدث بعد ذلك هجرات تنتج عن تزايد ضغط الجماعات الذى ينشأ من زيادة أعدادها. وبذلك تنتشر قدرة النوع على التغير والتباين على مدى مطرد الاتساع . وإذا حدث أن أصبحت الظروف أقل ملاءمة تداعى النوع وضعف وتراجع من الجانب الأكبر من المناطق التى يحتلها ولاذ بأكثر الأجزاء ملاءمة فى مدى انتشاره . وهذا يؤدى إلى الانعزال ؛ كما أنه قد يؤدى إلى تكوين أنواع جديدة . فإذا حدث أن عادت بعض الأنواع الجديدة فالتقت ببعض آخر منها فإن ظاهرة إحلال الصفات سوف تعمل على الإسراع من إحداث المزيد من التمايز . وتكون نتيجة هذا كله ظهور نمط من التنوع أو تكوين الأنواع يبدأ من المركز ويتجه نحو أطراف تلك المناطق الشاسعة التى هى أكثر ملاءمة بالنسبة لأية مجموعة بعينها :

المراجع :

Cain, A. S., 1944. "Foundations of Plant Geography," Harper & Brothers, New York, N.Y. Sound botanical geography. (DuReitz, Fernald.)

Darlington, P. J., 1957. "Zoogeography," John Wiley & Sons, Inc., New York, N.Y. This very important book is the first thorough reassessment of its subject since Wallace. (Amadon, Brown.)

Du Toit, A. L., 1937. "Our Wandering Continents," Oliver & Boyd, Edinburgh. The basic reference on continental drift.

Hesse, R., W. C. Allee, and K. P. Schmidt, 1951. "Ecological Animal Geography," 2nd Ed., John Wiley & Sons, Inc., New York, N.Y. Primarily ecology, but very informative in relation to animal distribution.

Matthew, W. D., 1939. "Climate and Evolution," New York Academy of Sciences. A reprint of a classic.

Simpson, G. G., 1940. "Land Bridges and Mammals," *Proc. Wash. Acad. Sci.*, 30, 137—163. A brilliant paper, and the basis for the discussion of bridges in this chapter.

Wallace, A. R., 1876. "The Geographical Distribution of Animals," The Macmillan Co., London.

Wallace, A. R., 1911. "Island Life," 3rd Ed., The Macmillan Co., London. These two books are still sound and deserve careful study by every serious student of biogeography.

Willis, J. C., 1949. "Age and Area," Rev. Ed., Cambridge University Press. A side issue in biogeography.