

20 الفصل

الجينات ضمن المجموعات السكانية Genes Within Populations

مقررات

ما لم يكن لديك أخ توأم مماثل، فإنه لا يوجد مخلوق آخر يماثلك. إن الصفات الخاصة بالمخلوق الفرد لها تأثير مهم في بقائه وفرصه في التكاثر ونجاح نسله. إن التطور تدفعه نتائج مختلفة كزيادة أو نقص الأليلات المختلفة في المجموعات السكانية. وهذه الأمور التي تبدو بسيطة بشكل مخادع تقع في صميم علم الأحياء التطوري الذي هو موضوع هذا الفصل والفصول 21-25.

6-20 الحفاظ على الاختلافات

- الانتخاب المعتمد على التكرار قد يحيد الطراز الشكلي الشائع أو النادر.
- في الانتخاب المتذبذب، يتغير الطراز الشكلي المفضل كلما تغيرت البيئة.
- في بعض الحالات، تُظهر الأفراد الخليطة تلاؤماً أفضل من الأفراد متماثلة الجينات.

7-20 الانتخاب يعمل على صفات تتأثر بالجينات المتعددة

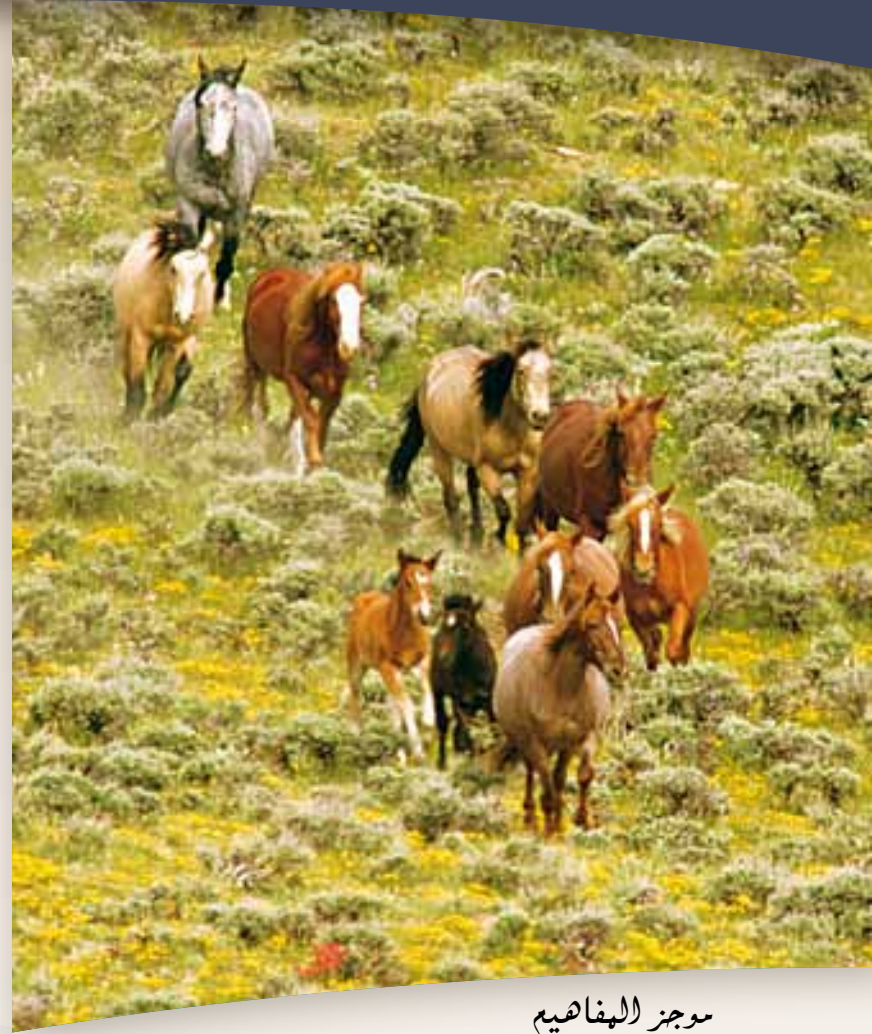
- الانتخاب المسبب للاضطراب يلغي الأفراد الوسيط.
- الانتخاب الموجه يحذف الطرز الشكلية عند أحد طرفي المدى.
- الانتخاب المسبب للاستقرار يُحابي الأفراد ذات الطرز الشكلية الوسطى.

8-20 الدراسات التجريبية في الانتخاب الطبيعي

- اختلاف لون السمكة الفطساء في البيئات المختلفة يقترح حدوث الانتخاب الطبيعي.
- التجريب يكشف عوامل الانتخاب.

9-20 حدود الانتخاب الطبيعي

- الجينات ذات تأثيرات متعددة.
- التطور يتطلب تغيراً وراثياً.
- تفاعل الجينات يؤثر في تلاؤم الأليلات.



موجز المفاهيم

- 1-20 التغير الوراثي والتطور
 - الانتخاب الطبيعي آلية مهمة للتغير التطوري.
- 2-20 التغيرات في تكرار الأليل
 - يصف مبدأ هاردي - واينبرج المجموعات السكانية المستقرة.
 - يمكن تطبيق مبدأ هاردي - واينبرج على البيانات لإيجاد الدليل على العمليات التطورية.
- 3-20 خمسة عوامل تسبب التغير التطوري
 - الطفرة تغير الأليلات.
 - يحدث التزاوج غير العشوائي إزاحة في تكرار الطراز الجيني.
 - تحدث حركة الجينات عندما تتحرك الأليلات بين المجموعات السكانية.
 - الانجراف الوراثي قد يغير تكرار الأليلات في مجموعات صغيرة.
 - الانتخاب يحيد بعض الطرز الجينية على غيرها.
- 4-20 التلاؤم وقياسه
 - الطراز الشكلي الأكثر تلاؤماً يزداد عادة في تكراره.
 - التلاؤم قد يتألف من مكونات عدة.
- 5-20 التفاعل بين القوى التطورية
 - الطفرة والانجراف الوراثي قد يعاكسان الانتخاب.
 - حركة الجينات قد تسمح أو تقيد التغير التطوري.

التغير الوراثي والتطور

تجلب الأفراد المهاجرة معها بعض الأليلات. إضافة إلى ذلك، عندما تكون المجموعات السكانية صغيرة، فإن تكرار الأليلات يمكن أن يتغير عشوائياً نتيجة لعوامل المصادفة، لكن عامل الانتخاب الطبيعي غالباً ما يطغى أثره على العوامل الأخرى، وإن لم يكن ذلك بشكل دائم، كما سنرى لاحقاً في الفصل.



الشكل 20 - 1

فكرتان تبيينان كيف طور الزراف رقاباً طويلة.

يشكل التغير الوراثي، الذي هو الاختلاف بين أليلات الجينات الموجودة ضمن المخلوق الفرد في المجموعة السكانية، المادة الخام للانتخاب الطبيعي الذي سنصفه عما قريب. إن التجمعات السكانية الطبيعية تحتوي كمية كبيرة من هذا التغير، ففي النباتات والحشرات والفقرات يُظهر كثير من الجينات درجة من التغير. وفي هذا الفصل، نستكشف التغير الوراثي في المجموعات السكانية الطبيعية، ونأخذ في الحسبان القوى التطورية التي تسبب تغيراً في تكرار الأليلات في هذه المجموعات.

تستخدم كلمة **تطور Evolution** بشكل واسع في العلوم الطبيعية والاجتماعية، وهي تشير إلى التغيرات التي تحدث عبر الزمن لشيء ما، سواء أكان نظاماً اجتماعياً أم كوكباً أم مخلوقاً. وعلى الرغم من أن مفهوم التطور في العلوم الحياتية يعود إلى كتاب داروين المشهور "حول أصل الأنواع" فإن الطبقات الخمس الأولى من هذا الكتاب لم تستخدم مصطلح التطور فعلاً، إذ استخدم عبارة "التحدر مع التحوير". وعلى الرغم من ظهور كثير من التعريفات المعقدة للتطور، فإن عبارة داروين وصفت جوهر التطور البيولوجي: "ذلك أن الأنواع تُراكم اختلافات عبر الزمن، ونتيجة لذلك، فإن الأحماد تختلف عن الأسلاف. وهكذا تظهر الأنواع من أنواع موجودة أصلاً".

الانتخاب الطبيعي آلية مهمة للتغير التطوري

لقد تعلمت شيئاً في الفصل الأول عن تطور أفكار داروين، إذ لم يكن داروين هو الأول في وضع نظرية في التطور، فقد سبقه عدد كبير من الفلاسفة وعلماء الطبيعة الذين استتجوا أن الأنواع الكثيرة للمخلوقات حولنا جاءت بعملية تطور، وخلافاً لكل من سبقه، فقد اقترح داروين أن **الانتخاب الطبيعي Natural selection** هو الآلية التي يحدث بها التطور. يُنتج الانتخاب الطبيعي تغيراً تطورياً عندما تمتلك بعض الأفراد صفات مورثة معينة، وتتمكن من إنتاج نسل قادر على البقاء أكثر من الأفراد الذين يفتقدون هذه الصفات.

نتيجة لذلك، فإن المجموعة السكانية تُدخل ضمنها بالتدرج مزيداً من الأفراد ذوي الصفات المفيدة في البقاء. وعليه، فإن المجموعة السكانية تتطور، وتصبح متكيفة بصورة أفضل للظروف المحيطة بها.

كان عالم الأحياء جين بابتست لامارك يتبنى نظرية مناوئة، افترضت أن التطور يحدث عند **توريث الصفات المكتسبة**. ووفقاً لهذه النظرية، فإن الأفراد تمرر بالتوريث إلى نسلها التغيرات الجسمية والسلوكية التي اكتسبتها خلال حياتها. فمثلاً، اقترح لامارك أن أسلاف الزراف ذوات الرقاب القصيرة حاولت مد رقابها للتغذي على أوراق الأشجار، وأن استطالة رقاب هذه الحيوانات كانت تنتقل وراثياً إلى الأجيال اللاحقة، ما يعطي جيلاً برقاب طويلة (الشكل 1-20 أ). وفي نظرية داروين للمقارنة، فإن الاختلاف لا ينشأ بسبب الخبرة، ولكن نتيجة لفروق وراثية موجودة أصلاً بين الأفراد (الشكل 1-20 ب).

يمكن أن نرصد كيف تتغير المجموعة السكانية عبر الزمن بالنظر إلى التغير في تكرار الأليلات جين معين من جيل إلى الجيل اللاحق. فالانتخاب الطبيعي، بتفضيله بعض الأفراد التي تحمل أليلاً معيناً، يمكن أن يقود إلى تغير في تكرار الأليلات، ولكنه ليس العملية الوحيدة التي تتجز ذلك، إذ يمكن أن يتغير تكرار الأليلات عندما تحدث الطفرات بشكل متكرر، فتغير أليلاً إلى آخر، كما يحدث ذلك عندما



الشكل 20 - 2

التباين متعدد الأشكال. تُبدي هذه المجموعة السكانية الطبيعية من نبتة *Lythrum salicaria* تبايناً كبيراً في لون الزهرة. والفروق الفردية هنا تورث، ثم تنتقل إلى النسل.

تعدد أشكال تتابع DNA

لقد جعلت تقنيات الجينات أمر تقييم الاختلافات الوراثية أمراً ممكناً بمعرفة تتابعات DNA نفسها مباشرة. فمثلاً، عند دراسة جينات *ADH* (المسؤول عن إنتاج أنزيم مزيل هيدروجين الكحول) لأحد عشر فرداً من ذبابة الفاكهة *Drosophila melanogaster* ومعرفة تتابعاته، وجد العلماء أن هناك 43 موقعاً مختلفاً. وباستخدام التهجير الكهربائي للبروتين، لم يظهر إلا واحد منها فقط! وقد أثبتت هذا الاكتشاف دراسات عدة على مستوى DNA. فالاختلافات الكثيرة وجدت في الجين في المناطق المنتجة للبروتين، كما وجدت في المناطق غير المشفرة Intron التي لا تترجم، وهذه الاختلافات هي أكبر من قدرتنا على تحريها بفحص الأنزيمات بالتهجير الكهربائي فقط.

اقترح داروين أن الأنواع تمر بتحدٍ يصحبه تحوير، وهذا هو المفهوم الذي تعتمد عليه نظرية التطور.

الانتخاب الطبيعي الذي به تُفضّل بعض الأليلات على بعضها الآخر، وتترك نسلاً أكبر، هو إحدى الطرق التي تتطور بها الأنواع.

المجموعات السكانية الطبيعية تحتوي كميات كبيرة من التباين الوراثي - أكثر مما يمكن تفسيره بالطفرة وحدها.

ينتج التطور من أي عملية تسبب تغييراً في التركيب الوراثي للمجموعة السكانية، لهذا، لا يحق لنا الحديث عن التطور دون الأخذ في الحسبان وراثية المجموعات السكانية **Population genetics**، وهي التي تُعنى بدراسة خصائص الجينات في المجموعات السكانية. ومن المناسب دوماً أن نبدأ بالنظر إلى التغيرات الوراثية الموجودة بين الأفراد في النوع الواحد؛ فهي التي تشكل المادة الخام المتوافرة لعملية الانتخاب.

كما تعلمت في (الفصل الـ 12)، تحتوي المجموعة السكانية الطبيعية الكثير من الاختلافات الوراثية. ما مقدار هذه الاختلافات؟ يعد الإنسان ممثلاً لمعظم (وليس لكل) الأنواع من حيث إن المجموعة السكانية البشرية تحتوي قدرًا مهمًا من الاختلافات الوراثية. فمثلاً:

1. الجينات التي تتحكم في مجموعات الدم. يبين التحليل الكيميائي

وجود أكثر من 30 جيناً لمجموعات الدم في الإنسان إضافة إلى موقع المجموعة ABO. ويوجد نحوثلث هذه الجينات على الأقل بشكل روتيني في أشكال أليلية عدّة متبادلة في المجموعة السكانية البشرية. علاوة على ذلك، هناك أكثر من 45 جيناً متغيراً مسؤولاً عن إنتاج بروتينات خلايا الدم والبلازما، التي لا تعد ضمن مجموعات الدم. باختصار، هناك الكثير من الجينات المتغيرة وراثياً توجد في هذا النظام وحده.

2. الجينات التي تتحكم في الأنزيمات. يمكن بسهولة تمييز الأليلات

المتبادلة للجينات المتحكممة بإنتاج الأنزيمات لقياس مدى سرعة هجرة البروتينات المتبادلة في حقل كهربائي (عملية تدعى التهجير الكهربائي الفصل الـ 17). هناك كثير من التباين عند المواقع الجينية المحددة للأنزيمات، وأن ما نسبته 5% تقريباً من مواقع الأنزيمات هذه في إنسان طبيعي تكون خليطة الجينات Heterozygous. فإذا ما اخترت فرداً عشوائياً، ثم اخترت جيناً يتحكم في الأنزيمات عشوائياً أيضاً في ذلك الفرد، فإن هناك احتمالاً يقدر بنحو 5% أن يكون ذلك الجين خليطاً.

وعند الأخذ في الحسبان كامل المحتوى الجيني، فإن من الإنصاف القول: إن بني البشر يختلف كل منهم عن الآخر ما عدا حالة التوائم المتماثلة. وينطبق الأمر نفسه على مخلوقات الأخرى بإستثناء تلك التي تتكاثر لا جنسياً، ففي الطبيعة، الاختلاف الوراثي هو القاعدة.

تعدد أشكال الأنزيمات

لو أخذنا مجموعة سكانية معينة، لوجدنا أن كثيراً من المواقع الجينية لها لديها أليل أو أكثر موجود بتكرار أكبر كثيراً ما يمكن أن يحدث نتيجة للطفرة وحدها. ويشير العلماء إلى موقع كهذا، أنه متعدد الأشكال **Polymorphic** (الشكل 20-2). إن مقدار تباين كهذا ضمن المجموعة السكانية الطبيعية لم يكن ليراد خيالنا قبل عقود عدة، ولكن التقنيات الحديثة مثل التهجير الكهربائي للبروتينات مكنتنا من فحص الأنزيمات والبروتينات مباشرة.

نحن نعرف الآن أن معظم المجموعات السكانية للحشرات والنباتات هي متعددة الأشكال في أكثر من نصف مواقعها الجينية المتحكممة في الأنزيمات. بمعنى آخر، المواقع الجينية لديها أكثر من أليل يوجد بتكرار أكثر من 5%. أما الفقرات فإنها أقل درجة في تعدد الأشكال. إن عدم تماثل الجينات **Heterozygosity**، وهو احتمال أن يكون جين ما في فرد يُختار بشكل عشوائي خليطاً، هو 15% في ذبابة الفاكهة واللافقرات الأخرى، وهو بين 5 - 8% في الفقرات، ونحو 8% في النباتات ذات التلقيح الخلطي (تميل قيم عدم تماثل الجينات إلى أن تكون أقل من نسب المواقع الجينية متعددة الأشكال؛ لأن المواقع الجينية متعددة الأشكال سيكون لديها كثير من الأفراد متماثل الجينات). ويشكل هذا المستوى العالي من الاختلاف الوراثي مادة خاماً مهمة للتطور.

التغيرات في تكرار الأليل

ولأن نسب التراكيب الجينية لا تتغير يقال: إنها في توازن هاردي-واينبرج **Hardy-Weinberg equilibrium**.

معادلة هاردي واينبرج لأليلين - امتداد ذو حدين

يُكتب مبدأ هاردي-واينبرج على صورة معادلة بطريقة جبرية. افترض مجموعة سكانية مكونة من 100 قط، 84 منها سوداء، و16 بيضاء. إن تكرار الطرازين الشكليين هما 0.84 (84%) سوداء، 0.16 (16%) بيضاء. هل يمكن استنتاج تكرار الطرز الجينية بناء على تكرار الطرز الشكلية؟

إذا افترضنا أن القطط البيضاء متماثلة الجينات متحبة لأليل نرّمز له بالحرف b وأن القطط السوداء هي إما متماثلة الجينات سائدة BB أو غير متماثلة الجينات Bb ، فإننا نستطيع أن نحسب تكرار كل أليل في المجموعات السكانية من نسبة الأفراد السوداء والبيضاء بافتراض أن المجموعة السكانية هي في توازن هاردي-واينبرج.

افترض أن الحرف p يمثل تكرار الأليل B ، والحرف q يمثل تكرار الأليل المبادل b . ونظرًا لوجود أليلين فقط، فإن مجموع $q+p$ يجب أن يكون مساويًا 1 دائمًا (أي كامل المجموعة السكانية). من ناحية أخرى، يجب أن يكون مجموع التراكيب الجينية الثلاثة مساويًا 1 أيضًا. إذا كان تكرار الأليل B هو p فإن احتمال أن يكون فرد ما لديه أليلان من نوع B سيكون مساويًا لاحتمال أن كلا من أليليه هو B ، إن احتمال وقوع حدثين مستقلين يساوي حاصل ضرب احتمال كل حدث على حدة؛ في حالتنا هذه، احتمال أن يتلقى الفرد الأليل B من أبيه هو p واحتمال أن يتلقى الأليل B من أمه هو p أيضًا. ولهذا، فإن احتمال وقوع الحدثين معًا هو $p \times p = p^2$ (الشكل 20-3). وبالمثل نفسه، فإن احتمال حصول فرد على الأليلين b هو q^2 .

ما احتمال أن يكون فرد ما غير متماثل الجينات؟ هناك طريقتان يتم بهما ذلك: قد يحصل الفرد على الأليل B من أبيه، والأليل b من أمه أو العكس تمامًا.

شكّل التغير الوراثي ضمن المجموعة السكانية الطبيعية لغزًا لداروين ولمعاصريه من العلماء في منتصف القرن التاسع عشر. آنذاك، لم يكن معروفًا دور الانقسام الاختزالي في انعزال الصفات بين النسل الناتج لهجين. وعلى الرغم من أن مندل كان قد أجرى تجاربه في الوراثة في هذا الوقت، فإن أعماله لم تكن معروفة على نطاق واسع بعد. وقد اعتقد العلماء آنذاك أن الانتخاب يجب أن يُفضل الشكل الأمثل، وبذا يحدف كل اختلاف ممكن. وفي ذلك الوقت أيضًا، كانت نظرية الوراثة المزيغ - كان يعتقد بحسب هذه النظرية أن النسل يكون وسطًا في صفاته الشكلية بالنسبة إلى أبويه - مقبولة بشكل واسع. فإذا ما كان ذلك صحيحًا، فإن تأثير أي تغير وراثي سوف يضمحل بسرعة ضمن المجموعة، لدرجة عدم ظهوره في الأجيال اللاحقة.

يصف مبدأ هاردي-واينبرج

المجموعات السكانية المستقرة

بعد اكتشاف أبحاث مندل، قام العالمان؛ جودفري هاردي عالم الرياضيات الإنجليزي وولهم واينبرج الفيزيائي الألماني، عام 1908 بحل لغز استمرار التغير الوراثي. لقد حار هذان العالمان في الإجابة عن سؤال: لماذا لا تصبح المجموعات السكانية مكونة من أفراد ذات صفات سائدة فقط بعد أجيال عدة؟ وقد توصل كل منهما على حدة إلى استنتاج مفاده أن النسب الأصلية للتراكيب الجينية في المجموعة السكانية تبقى ثابتة من جيل إلى آخر طالما تحققت الافتراضات الآتية:

1. عدم حدوث طفرة.
2. عدم انتقال الجينات منها أو إليها من مصادر أخرى (لا هجرة داخلية ولا خارجية).
3. حدوث تزاوج عشوائي.
4. حجم المجموعة السكانية يكون كبيرًا جدًا.
5. عدم حدوث الانتخاب.

الجيل الثاني		
♀	b $q = 0.40$	B $p = 0.60$
♂	Bb $pq = 0.24$	BB $p^2 = 0.36$
	bb $q^2 = 0.16$	Bb $pq = 0.24$
		b $q = 0.40$
$p^2 + 2pq + q^2 = 1$		

الجيل الأول			
16%	84%		الطرز الشكلية
bb	Bb	BB	الطرز الجينية
0.16	0.48	0.36	تكرار الطرز الجينية في المجموعة السكانية
$0.24 + 0.16 = 0.40b$	$0.36 + 0.24 = 0.60B$		تكرار الجاميتات

الشكل 20 - 3

اتزان هاردي-واينبرج. يبقى تكرار الجاميتات والطرز الجينية والشكلية ثابتًا جيلًا بعد آخر عند غياب العوامل التي تؤثر فيه.

استقصاء

إذا ماتت القطط البيضاء جميعها، فما نسبة القطط البيضاء، في الجيل المقبل؟

تكهن هادي-واينبرج يمكن أن يطبق على البيانات لإيجاد دليل على عمليات التطور

يبين مثال القطط السابق الذكر أنه إذا تحققت الافتراضات الخمسة جميعها، فإن تكرار الأليل والطرز الجيني لن يتغير من جيل إلى آخر. لكن هذه الافتراضات الخمسة لا تتحقق جميعها في معظم المجموعات السكانية في الطبيعة. إن الاستفادة الأولية من هذه الطريقة هو تحديد ما إذا كانت عملية تطورية أو أكثر تؤثر في المجموعات السكانية.

لنفرض مثلاً، أن التكرار الملاحظ للطرز الجينية BB و bb في مجموعة مختلفة من القطط كانت 0.45 ، وأن تكرار الطراز الجيني Bb كان 0.10 نستطيع هنا أن نحسب التكرار للأليلين B و b أنه 0.50 ، وأن تكرار الطرز الجينية $BB/Bb/bb$ سيكون $0.25/0.50/0.25$ على التوالي. في هذه الحالة لن تكون المجموعات السكانية التي ندرسها في اتزان هاردي-واينبرج وبالتحديد سيكون هناك الكثير من الأفراد متماثلة الجينات والقليل من الأفراد غير متماثلة الجينات.

ما الذي يمكن أن يسبب زيادة الأفراد متماثلة الجينات؟ هناك احتمالات عدة، من بينها: (1) انتخاب طبيعي يعيد بقاء متماثلة الجينات على خليطة الجينات، (2) أفراد تختار التزاوج من أفراد أخرى ذات طراز جيني مماثل لأن تزاوج $BB \times BB$ أو $bb \times bb$ سينتج دوماً نسلاً متماثل الجينات ما يؤدي إلى زيادة الأفراد متماثلة الجينات، أو (3) تدفق أفراد متماثلة الجينات من خارج المجموعة السكانية (أو العكس، خروج الأفراد غير متماثلة الجينات إلى مجموعات أخرى). وهكذا، فإنه بعدم وجود اتزان هاردي-واينبرج نستطيع أن نصوغ فرضية، ونختبرها مباشرة.

يمكن كذلك تحري وجود العمليات التطورية بطريقة ثانية. فإذا تحققت افتراضات هاردي-واينبرج، فإن تكرار الأليلات سيبقى ثابتاً من جيل إلى آخر، أما إذا تغير تكرار الأليلات بين الأجيال، فإن ذلك يشير إلى أن أحد الافتراضات لم يتحقق.

لنفترض أن تكرار b كان 0.53 في أحد الأجيال، ثم أصبح 0.61 في الجيل المقبل. هناك أيضاً عدة تفسيرات محتملة: فمثلاً (1) انتخاب يُعبد b على B ، (2) هجرة b إلى المجموعة أو هجرة B خارج المجموعة، (3) نسبة عالية من الطفرة التي تحدث غالباً من B إلى b وليس العكس. احتمال آخر يتمثل في أن المجموعة السكانية صغيرة، وأن التغير يمثل تذبذباً عشوائياً يحدث بمحض المصادفة؛ لأن بعض الأفراد تورث جيناتها أكثر من أفراد آخرين. وسنناقش كيف تدرس كل من هذه العمليات فيما تبقى من هذا الفصل.

ينص مبدأ هاردي-واينبرج على أنه في مجموعة سكانية كبيرة يحدث بها التزاوج بشكل عشوائي وبغياب العوامل الأخرى التي تغير نسب الأليلات لا تغير عملية التكاثر الجنسي وحدها هذه النسب.

عندما نجد أن مجموعة سكانية هي ليست في اتزان هاردي - واينبرج أو أن تكرار الأليلات بها تغير من جيل لآخر، فإن ذلك يشير إلى أن واحداً أو أكثر من عوامل التطور قد أثر في تلك المجموعة.

إن احتمال الحالة الأولى هو $p \times q$ ، واحتمال الحالة الثانية هو $q \times p$. ونظراً لأن النتيجة في كل حالة هي أن الفرد سيكون غير متماثل الجينات، فإن الاحتمال لهذه النتائج هو مجموع الاحتمالين؛ أي $2pq$.

باختصار، إذا كانت المجموعة السكانية في اتزان هاردي - واينبرج ذات تكرار الأليلات p و q فإن احتمال أن يكون لفرد ما أي من الطرز الجينية المحتملة سيكون $q^2 + 2pq + p^2$. تذكر أن هذه الصيغة هي امتداد ذو حدين:

$$(p + q)^2 = p^2 + 2pq + q^2$$

أخيراً، يمكن استخدام هذه الاحتمالات للتنبؤ بتوزيع الطرز الجينية في المجموعة السكانية. فإذا كان احتمال أي فرد أن يكون غير متماثل الجينات هو $2pq$ فإننا نتوقع أن تكون نسبة الأفراد غير متماثلة الجينات في المجموعة السكانية هو $2pq$ ، وبشكل مماثل، فإن تكرار الأفراد المتماثلة الجينات BB ، bb سيكون p^2 ، q^2 .

بالعودة إلى المثال السابق، تذكر أن 16% من القطط بيضاء، فإذا كان اللون الأبيض صفة متنحية، فهذا يعني أن مثل هؤلاء الأفراد سيكون طرازهم الجيني هو qq . وإذا كان تكرار هذا الطراز الجيني هو $q^2 = 0.16$ (تكرار القطط البيضاء) فإن تكرار q هو 0.4 ونظراً لأن $p + q = 1$ فإن p التي تمثل تكرار الأليل B ستكون $1.0 - 0.4 = 0.6$ (تذكر أن مجموع التكرارات يجب أن يساوي 1). نستطيع الآن أن نحسب تكرار الطرز الجينية للقطط متماثلة الجينات السائدة BB إذ ستشكل مجموعة p^2 وقيمتها $(0.6)^2 = 0.36$ أي 36% قطعاً متماثل الجينات سائد من أصل 100 قط. أما القطط غير متماثلة الجينات، التي لديها الطراز الجيني Bb . ولها تكرار يساوي $2pq \times 2 = 0.4 \times 0.6 \times 2 = 0.48$ أي 48% فرداً غير متماثلة الجينات.

استخدم معادلة هاردي-واينبرج للتنبؤ بالتكرار في أجيال لاحقة

إن معادلة هاردي-واينبرج امتداد بسيط لمربع بونيت Punnett الذي وصف (في الفصل الـ 12)، حيث حُدد للأليلين التكرار p و q . يمكننا (الشكل 20-3) من تتبع إعادة التوزيع الوراثي في أثناء التكاثر الجنسي، ويمكننا أن نرى كيف يؤثر في تكرار الأليلين b و B في الجيل المقبل.

عند بناء المخطط، نفترض أن اتحاد الحيوان المنوي والبويضة في هذه القطط عشوائي، بحيث إن كل التشكيلات المكونة من b و B يمكن أن تحدث. لهذا، فإن الأليلات تختلط عشوائياً، ويمكن أن تمثل في الجيل المقبل بنسبة مماثلة لوجودها الأصلي. إن كل بويضة أو حيوان منوي في كل جيل لديه فرصة مقدارها 0.6 بأن يلتقي الأليل B ($p = 0.6$) وفرصة مقدارها (0.4) بأن يلتقي الأليل b ($q = 0.4$).

في الجيل المقبل، ستكون فرصة اتحاد أليلين من نوع B هي P^2 أي (0.36) ومن ثم ستبقى نسبة 36% من الأفراد في المجموعة السكانية لديها الطراز الجيني BB . إن تكرار الأفراد bb سيكون q^2 أي 0.16 وهذا يعني أن نسبة 16% من الأفراد ستبقى bb وكذلك الحال، فإن نسبة الأفراد الخليطة Bb ستبقى بتكرار $2 \times 0.6 \times 0.4$ أي 48% .

ومن ناحية الطرز الشكلية، إذا بقي حجم المجموعة السكانية 100 قطعاً، فإننا سنستمر في الحصول على 84 قطعاً أسود (طرزها الجينية BB أو Bb) و 16 قطعاً أبيض (طرزها الجينية bb). وهكذا، فإن تكرار كل من الأليلات والطرز الجينية والطرز الشكلية سيبقى ثابتاً من جيل إلى آخر على الرغم من إعادة خلط الجينات التي حدثت في أثناء الانقسام الاختزالي والتكاثر الجنسي. فالسيادة والتنحي للأليلات يمكن أن يؤثر فقط في كيفية تعبير الأليل عن نفسه في الفرد لا أن يؤثر في تكرار الأليل عبر الزمن.

خمسة عوامل تسبب التغير التطوري

وقد تكون بعض الأنواع من حركة الجينات غير واضحة تمامًا. وتشمل هذه الحركات الدقيقة انجراف الجاميتات أو الأطوار غير الناضجة للنباتات وللحيوانات البحرية من مكان إلى آخر (الشكل 20-4 ب). فحبوب اللقاح، وهي الجاميتات المذكورة للنباتات المزهرة تنتقل غالبًا لمسافات بعيدة عن طريق الحشرات والحيوانات الأخرى عند زيارتها للأزهار. ويمكن أن تنتقل البذور عن طريق الرياح أو الحيوانات إلى مجموعات سكانية جديدة بعيدًا عن موقعها الأصلي. كذلك، تحدث حركة للجينات من تزاوج أفراد تنتمي لمجموعات متجاورة.

لو كان لدينا مجموعتان سكانيتان تختلفان في الأصل في تكرار الأليلات: في المجموعة الأولى كانت $p = 0.2$ ، $q = 0.8$ وفي المجموعة الثانية كانت $p = 0.8$ ، $q = 0.2$ ، فإن حركة الجينات تميل لجلب الجين الأكثر ندرة إلى كل مجموعة. وهكذا، فإن تكرار الأليل سيتغير من جيل إلى آخر، وسوف تكون المجموعة السكانية في اتران هاردي - واينبرج. وعندما يصبح تكرار الأليل 0.5 لكل أليل في كل من المجموعتين، فإنه يصبح لدينا اتران. وهذا المثال يوضح أن حركة الجينات تميل لإحداث تجانس في تكرار الأليلات بين المجموعات السكانية.

يحدث التزاوج غير العشوائي إزاحة

في تكرار الطراز الجيني

إن الأفراد ذوي الطرز الجينية المعينة يتزاوجون أحيانًا مع أفراد من الطرز نفسها بصورة أكثر شيوعًا مما هو متوقع من التزاوج العشوائي، وتدعى هذه الظاهرة التزاوج غير العشوائي (الشكل 20-4 ج). إن التزاوج المتجانس Assortive mating الذي تتزاوج به أفراد متشابهة في الطراز الشكلي هو نوع من التزاوج غير العشوائي الذي يسبب اختلافًا كبيرًا في تكرار طرز جينية معينة عن تلك المتوقعة من مبدأ هاردي - واينبرج.

إن الافتراضات الخمسة لمبدأ هاردي - واينبرج تشير كذلك إلى العوامل الخمسة التي تقود إلى التغير التطوري في مجموعة سكانية. فالطفرة، وحركة الجينات والتزاوج غير العشوائي، والإزاحة الوراثية في مجموعات سكانية صغيرة، والضغط الناتجة عن الانتخاب الطبيعي يسبب أي منها تغييرًا في نسب الأليلات والطرز الجينية.

الطفرة تغير الأليلات

إن حدوث طفرة في أليل يمكن أن تغير نسب الأليلات في المجموعة. لكن معدل الطفرات بشكل عام متدن جدًا لدرجة أنه يُحدث تأثيرًا ضئيلاً في نسب هاردي - واينبرج للأليلات المشتركة. فالجين المثالي تحدث به الطفرة بمعدل مرة في كل 100,000 انقسام خلوي. وبسبب هذا المعدل المتدني، فإن العمليات التطورية الأخرى تعد أكثر أهمية في تحديد كيف يتغير تكرار الأليل. مع ذلك، فإن الطفرة تشكل المصدر الأساسي للتغير الوراثي، ومن ثم فإنها تجعل التطور ممكنًا (الشكل 20-4 أ). من المهم أن نتذكر هنا أن احتمال حدوث طفرة معينة لا يتأثر بالانتخاب الطبيعي، بمعنى أن الطفرات لا تحدث بمعدل أعلى في الأوضاع التي يجذب الانتخاب الطبيعي بقاءها.

تحدث حركة الجينات عندما تتحرك الأليلات

بين المجموعات السكانية

إن حركة الجينات أو تدفقها هي حركة الأليلات من مجموعة سكانية إلى أخرى، وهي قد تشكل عاملاً قوياً للتغيير. قد تكون حركة الجينات واضحة أحياناً كما يحدث عند انتقال حيوان من مكان إلى آخر. فإذا كانت خصائص الفرد الذي وصل حديثاً مختلفة عنها للحيوانات الموجودة أصلاً، وإذا كان القادم الجديد متكيفاً بشكل مناسب للمنطقة الجديدة، بحيث يبقى ويتكاثر بنجاح، فإن التكوين الوراثي للمجموعة المستقبلية سيتغير.



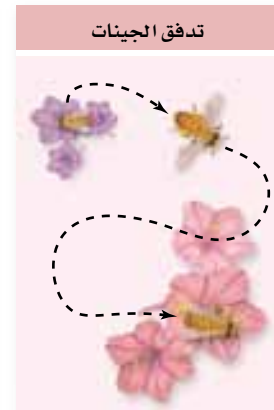
هـ. الانتخاب هو العامل الوحيد الذي ينتج تغييراً تطورياً جينياً.



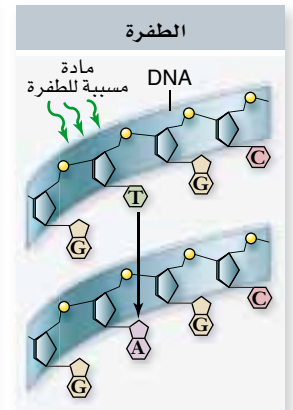
د. حوادث إحصائية. إن التذبذب العشوائي في تكرار الأليلات يزداد كلما نقص حجم المجموعة السكانية.



ج. التزاوج الداخلي هو الشكل الأكثر شيوعاً. إنه لا يغير تكرار الأليل، ولكنه يغير نسب الأفراد الخليطة.



ب. عامل مهم في التغيير. تنتقل الأفراد أو الجاميتات من مجموعة إلى أخرى.



أ. المصدر النهائي للتغيير. تحدث الطفرات المفردة بشكل نادر لدرجة أن الطفرة وحدها عادة لا تغير كثيراً في تكرار الجينات.

(الشكل 20 - 4)

العوامل الخمسة المحدثة للتغير التطوري: أ. الطفرة. ب. حركة الجينات. ج. التزاوج غير العشوائي. د. الانجراف الوراثي. هـ. الانتخاب.

لا يغير التزاوج المتجانس من تكرار الأليلات، ولكنه يزيد من نسب الأفراد متماثلة الجينات نظرًا؛ لأن الأفراد المتماثلة في طرازها الشكلي غالبًا ما تكون متماثلة وراثيًا، وأكثر احتمالًا لأن تُنتج نسلاً لديه نسختان من الأليل نفسه. لهذا، فإن المجموعات السكانية للنباتات ذات التلقيح الذاتي تتكون بشكل أساسي من أفراد متماثلة الجينات. في المقابل، فإن التزاوج المتنوع **Disassortive** الذي به تتزاوج أفراد مختلفة في طرازها الشكلية ينتج مزيدًا من الأفراد الخليطة.

الانجراف الوراثي قد يغير تكرار الأليلات في مجموعات صغيرة

في المجموعات السكانية الصغيرة، قد يتغير تكرار أليلات معينة بشكل كبير بمحض المصادفة فقط. إن هذه التغيرات تدعى **الانجراف (الإزاحة) الوراثي Genetic drift** (الشكل 20-4 د). لهذا السبب، فإن المجموعات السكانية يجب أن تكون كبيرة الحجم لكي تبقى في اتزان هاردي - واينبرج.

فإذا شكلت الجاميات عدد قليل من الأفراد فقط الجيل الثاني، فإن الأليلات التي تحملها قد لا تمثل المجموعة السكانية للآباء الذين انحدروا منها بفعل عامل المصادفة (الشكل 20-5). ففي هذا المثال، أخذت مجموعة صغيرة من الأفراد من زجاجة تحتوي على كثير من الأفراد. وكما نرى، فإن معظم الأفراد التي أخذت كانت ذات لون أخضر بالمصادفة. ولهذا، فإن الجيل المقبل سيكون به أفراد بلون أخضر أكثر مما كان لدى جيل الآباء.

إن مجموعات صغيرة عدة معزولة عن بعضها قد تصبح مختلفة تمامًا نتيجة لهذا الانجراف الوراثي، حتى إن كانت قوى الانتخاب الطبيعي متماثلة لكتل المجموعتين. وبسبب الانجراف الوراثي، فإن بعض الأليلات المؤدية قد يزداد تكرارها في المجموعات الصغيرة على الرغم من ضررها الانتخابي، وإن الأليلات المفيدة قد تُفقد على الرغم من فائدتها الانتخائية. ولعل من المثير للاهتمام معرفة أن الإنسان قد عاش في مجموعات صغيرة في أثناء الشطر الأكبر من مسيرته التطورية، وبالنتيجة، فإن الانجراف الوراثي ربما كان عاملاً حاسماً في تطور النوع الإنساني.



(الشكل 20 - 5)

الانجراف الوراثي. تأثير عنق الزجاجة: تحتوي المجموعة الأبوية أعدادًا متساوية تقريبًا من الأفراد الصفراء والخضراء، وعددًا قليلًا من الأفراد الحمراء. إن الأفراد القليلة المتبقية التي ستشكل الجيل المقبل معظمها خضراء، بمحض المصادفة. يحدث تأثير عنق الزجاجة؛ لأن أفرادًا قليلين يشكلون الجيل المقبل كما قد يحدث عند حصول وباء أو عاصفة مدمرة.

قد تُظهر المجموعات الكبيرة كذلك أثر الانجراف الوراثي. فهذه المجموعات ربما كانت صغيرة في السابق، وربما أدى الانجراف الوراثي إلى تغير كبير في تكرار الأليلات في ذلك الوقت. تصور مجموعة سكانية تحتوي أليلين فقط لجين هما B و b وبتكرار متماثل (أي إن $p = q = 0.50$). ففي مجموعة سكانية كبيرة تلتزم مبدأ هاردي - واينبرج يكون تكرار الطرز الجينية المتوقع هو، $BB = 0.25$ ، $Bb = 0.50$ ، $bb = 0.25$ إذا أُنتجت عينة صغيرة من أفراد الجيل المقبل، فمن الممكن حدوث انجراف كبير في تكرار الطرز الجينية بمحض المصادفة فقط.

افترض، مثلًا، أن أربعة أفراد تكوّن الجيل المقبل، وأنه بعامل المصادفة كان الأفراد: اثنين Bb واثنين BB فهذا يعني أن تكرار الأليلات في الجيل المقبل هو $p=0.75$ ، $q=0.25$. وفي الحقيقة، فإنك لو حاولت تكرار هذه التجربة 1000 مرة، وفي كل مرة تختار عشوائيًا أربعة أفراد من المجموعة الأبوية، فإنه في نحو 8 حالات من 1000 سيحذف واحد من الأليلين تمامًا. إن هذه النتيجة تقود إلى استنتاج مهم، وهو أن الانجراف الوراثي يمكن أن يقود إلى فقدان الأليلات في المجموعات المعزولة. فالأليلات التي تكون في البداية غير شائعة تكون معرضة بشكل خاص للاختفاء (الشكل 20-5 أ).

وعلى الرغم من أن الانجراف الوراثي يمكن أن يحدث في أي مجموعة سكانية، فإنه أكثر احتمالًا على وجه الخصوص في المجموعات التي أسست من قبل أفراد قليلين أو في المجموعات التي اختزلت إلى حد كبير في وقت من الأوقات في الماضي.

تأثير المؤسس *The Founder Effect*

ينتشر أحيانًا فرد، أو عدد قليل من الأفراد، ويصبح مؤسسًا لمجموعة سكانية جديدة معزولة وعلى مسافة من الموطن الأصلي. لا يُتوقع أن يحمل هؤلاء الرواد جميع الأليلات الموجودة في المجموعة الأصل. ولهذا، قد تفقد بعض الأليلات من المجموعة الجديدة، وقد يتغير تكرار بعض الأليلات الأخرى. وفي بعض الحالات، قد تصبح بعض الأليلات التي كانت نادرة في المجموعة الأصل جزءًا مهمًا من التكوين الوراثي للمجموعة السكانية الجديدة. تدعى هذه الظاهرة تأثير المؤسس. إن تأثير المؤسس ليس نادرًا في الطبيعة، فكثير من النباتات ذاتية التلقيح تبدأ مجموعة سكانية من بذرة واحدة. وتعد ظاهرة تأثير المؤسس مهمة على وجه الخصوص في تطور المخلوقات على الجزر المحيطية البعيدة، مثل هاواي وغلاباغوس. فمعظم المخلوقات على هذه الجزر اشتقت من مؤسس واحد أو عدد قليل من المؤسسين. بالطريقة نفسها، فإن المجموعات السكانية البشرية المعزولة التي بدأت بأفراد قليلين طغت عليها الصفات الوراثية لمؤسسيها. فمجموعة أميش Amish السكانية في الولايات المتحدة مثلًا لديها تكرار عالٍ لعدد من الحالات، مثل تعدد الأصابع (وجود ستة أصابع).

تأثير عنق الزجاجة

قد يقل حجم المجموعة السكانية بشكل حاد، حتى إن لم ينتقل أفرادها من مكان إلى آخر. فقد يحدث ذلك بسبب الفيضان، أو الجفاف، أو الأمراض المعدية، أو العوامل الطبيعية الأخرى أو من تغير في البيئة. إن الأفراد القليلين الباقين قد يشكلون عينة وراثية عشوائية للمجموعة الأصلية (إلا إذا تمكن بعض الأفراد من البقاء بشكل خاص بسبب تكوينهم الوراثي). تدعى التغيرات الناتجة وفقد الاختلاف الوراثي تأثير عنق الزجاجة **Bottleneck effect**.

3. **الاختلافات يجب أن تنتقل وراثياً.** لكي يُحدث الانتخاب تغيراً تطورياً يجب أن يكون هناك أساس وراثي للزئوق المنتخبة. إذ ليس لجميع الاختلافات أساس وراثي، حتى إن الأفراد المتطابقين وراثياً قد يكونون متميزين شكلياً إذا عاشوا في بيئات مختلفة. وهذه التأثيرات البيئية شائعة في البيئة، ففي كثير من السلاحف مثلاً، نجد أن الأفراد التي تققس من بيوض وضعت في تربة رطبة تكون أثقل، وتكون لديها أصداف أطول وأوسع من الأفراد التي تنتج من أعشاش وضعت في منطقة أكثر جفافاً.

وعندما لا تختلف الأفراد ذات الطرز الشكلية المختلفة وراثياً، فإن الفروق في عدد النسل لن تغير التكوين الوراثي للمجموعة السكانية في الجيل المقبل، وهكذا لن يحدث التغير التطوري. ومن المهم تذكّر أن الانتخاب الطبيعي والتطور ليسا الشيء ذاته، فالمفهوم غالباً ما يُعتقد خطأً أنهما متساويان. الانتخاب الطبيعي هو العملية، أما التطور فهو السجل التاريخي أو النتيجة لهذا التغير عبر الزمن. إن الانتخاب الطبيعي يمكن أن يقود إلى التطور، وهو واحد من عمليات عدة يمكن أن تحدث التغير التطوري. إضافة إلى ذلك، يمكن أن يحدث الانتخاب الطبيعي دون أن يحدث تغير تطوري، إذ إنه يقود إلى التطور فقط عندما تكون الاختلافات ذات أساس وراثي.

الانتخاب لتجنب المفترس

إن نتيجة التطور التي يدفعها الانتخاب الطبيعي هي جعل المجموعات السكانية أفضل تكيفاً لبيئاتها. كثير من حالات التكيف الموثقة تتضمن تغيراً وراثياً يقلل من احتمال إمساك المفترس لها، فريقة الحفار لفراشة الكبريت (*Colias eurytheme*) الشائعة تبدي عادة لوناً أخضر باهتاً، ما يعطيها محاكاة رائعة مع النباتات الغضة التي تتغذى عليها، أما الشكل الأزرق الفاقع البديل لبعضها فيبقىها

إن التغير الوراثي لبعض الأنواع الحية نضّب بشكل حاد ربما بسبب تأثير عنق الزجاجة في الماضي. فمثلاً، فقمة الفيل الشمالية التي تتكاثر على سواحل أمريكا الشمالية والجزر المجاورة تم اصطيادها على نحو جائر، ما كاد يؤدي إلى انقراضها ولم يبقَ منها إلا نحو 20 فرداً على جزيرة جودالوب في سواحل كاليفورنيا (الشكل 20-6). نتيجة لهذا التأثير، فقد هذا النوع كل اختلافاته الوراثية على الرغم من زيادة أعداده مجدداً إلى عشرات الآلاف، وامتداد أماكن تكاثره نحو الشمال حتى سان فرانسيسكو. إن تأثير عنق الزجاجة يعد مشكلة كبيرة في الأنواع المهددة بالانقراض، وتلك التي يقل عدد أفرادها بشكل حاد في أي وقت. حتى إن ازداد حجم المجموعة السكانية ثانية، فإن انعدام الاختلاف الوراثي قد يعني أن النوع يبقى معرضاً للانقراض - وهو موضوع سنناقشه في الفصل 59.

الانتخاب يحبذ بعض الطرز الجينية على غيرها

بين داروين أن بعض الأفراد تترك نسلأ أكثر من غيرها، والمعدل الذي يتم به ذلك يتأثر بالطراز الشكلي وبالسلوك. توصف نتائج هذه العملية بأنها انتخاب (انظر الشكل 20-4هـ). وفي الانتخاب الاصطناعي، يختار المهجن الصفات المرغوب فيها، أما في الانتخاب الطبيعي فإن الظروف البيئية تقرر أي الأفراد في المجموعة السكانية ينتجون أكبر عدد من النسل. لكي يتم الانتخاب الطبيعي، ويحدث التغير التطوري لا بد أن تتحقق ثلاثة أمور:

1. وجود اختلافات بين الأفراد في المجموعة السكانية. فالانتخاب الطبيعي يعمل بتفضيل الأفراد ذوي الصفات الجيدة على الأفراد ذوي الصفات المغايرة. فإن لم يكن هناك اختلاف، فلن يعمل الانتخاب الطبيعي.
2. الاختلافات بين الأفراد يجب أن تنتج فروقاً في عدد النسل الباقي في الجيل المقبل. وهذا هو جوهر الانتخاب الطبيعي؛ فبعض الأفراد أكثر نجاحاً من غيرهم في إنتاج النسل بسبب طرزهم الشكلي أو سلوكهم. وعلى الرغم من أن كثيراً من الصفات تتباين مظهرياً، فإن الأفراد الذين يظهرون هذه الاختلافات لا يختلفون في معدل بقائهم ونجاحهم التكاثري دائماً.

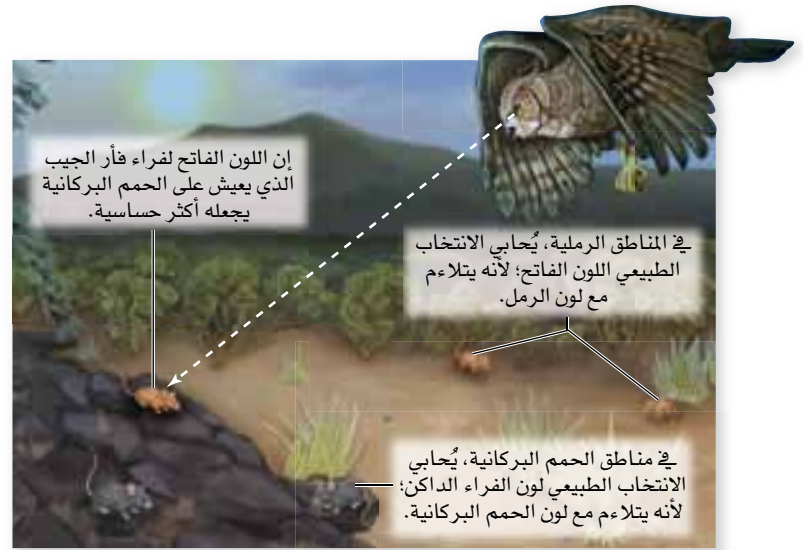
(الشكل 20 - 6

تأثير عنق الزجاجة: دراسة حالة. تعيش فقمة الفيل الشمالية *Mirounga angustirostris* في المياه الباردة جداً، وتعد أكبر أنواع الفقمة في العالم. لديها طبقة سميكة من الدهون؛ ولهذا فقد جرى اصطيادها، لدرجة الانقراض تقريباً في أواخر القرن التاسع عشر. وقد بلغ عدد المجموعة المتبقية منها في جزيرة جودالوب نحو 20 فرداً فقط. وخلال هذه المدة، تلاشت الاختلافات الوراثية عن طريق الانجراف الوراثي العشوائي. منذ أن بدأت حمايتها من الصيد، بدأ النوع في استعادة الانتشار في كامل موطنه الأصلي، وازدادت أعدادها لتصل إلى عشرات الآلاف، ولكن الاختلاف الوراثي بينها سيستعيد عافيته تدريجياً مع الزمن بتراكم الطفرات.



الانتخاب لمقاومة مبيدات الآفات

أحد الأمثلة الواضحة في المجموعات السكانية الطبيعية ما تقدمه دراسات مقاومة مبيدات الآفات في الحشرات. إن الاستخدام الواسع للمبيدات الحشرية أدى إلى تطور سريع للمقاومة في أكثر من 500 نوع من الآفات. ففي الذبابة المنزلية، يسبب أليل المقاومة عند الجين *pen* انخفاضاً في امتصاص المبيد الحشري، في حين يسبب الأليل للجين *kdr* والجين *dld-r* انخفاضاً في عدد المواقع الهدف، وبهذا تتخفف قدرة المبيدات على الارتباط (الشكل 20-8). وإن هناك آليات تُحسن قدرة أنزيمات الحشرات على التعرف إلى جزيئات المبيدات الحشرية وتحطيمها. إن الجينات المفردة مسؤولة كذلك عن المقاومة في مخلوقات أخرى، فالجرذان النرويجية حساسة عادة لمبيد الآفات "وارفرين" الذي يمنع تجلط الدم في الجرذان، ويؤدي إلى نزيف قاتل. لكن أليل المقاومة عند هذا الجين المفرد يخفف قدرة وارفرين على الارتباط، ويجعله غير فعال.



الشكل 20 - 7

فأر الجيب من حوض تولاروزا في المكسيك الجديدة له ألوان تلائم ألوان الخلفية التي يعيش فيها. تشكيلات الحمم البركانية السوداء تحيط بها الصحراء، والانتخاب الطبيعي يُفضل لون الفراء لهذه الفئران الذي يتناسب جيداً مع المنطقة المحيطة به.

بأعداد قليلة جداً؛ لأن هذا اللون يجعل اليرقات واضحة تماماً، ويمكن الطيور المفترسة من رؤيتها بسهولة كبيرة (الشكل 20-4 هـ).

أحد الأمثلة الواضحة على أهمية التلاؤم مع الخلفية يتضمن تدفق الحمم القديمة في الصحاري في جنوب الغرب الأمريكي. في هذه المناطق، يتضارب التكوين الصخري الأسود الناتج عن الحمم بعد أن تبرد كثيراً مع الوهج اللامع لرمال الصحراء المحيطة. كثير من الأنواع الحيوانية التي توجد على هذه الصخور، بما في ذلك الزواحف والقوارض والحشرات داكنة اللون، في حين نجد أن التجمعات السكانية التي تعيش في الرمال المحيطة أفتح لوناً بكثير (الشكل 20-7). إن الافتراض هو السبب المحتمل لهذه الفروق في اللون. وقد أثبتت الدراسات المخبرية أن الطيور المفترسة كالبوم أقدر على التقاط الأفراد الموجودين على خلفية لم تتكيف معها.

الانتخاب يتماشى مع الظروف المناخية

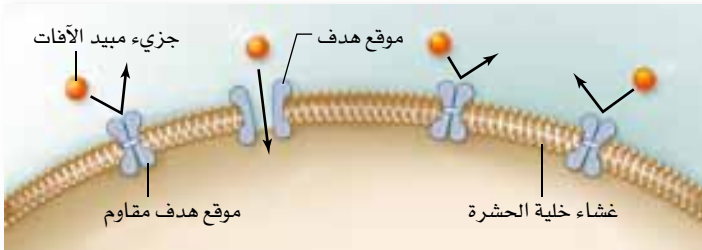
تركز كثير من دراسات الانتخاب على الجينات المتحكمة في الأنزيمات؛ لأن الباحث يستطيع في هذه الحالات أن يقيّم بشكل مباشر نتائج التغير في تكرار أليلات الأنزيمات المتبادلة على المخلوق. يجد الباحثون غالباً أن تكرار أليلات الأنزيم يتغير مع خطوط العرض، بحيث يكون أليل ما أكثر شيوعاً في التجمعات السكانية الشمالية، لكنه أقل شيوعاً في المواقع الجنوبية.

ومن الأمثلة الرائعة دراسة عن السمكة القاتلة الصغيرة (*Fundulus heteroclitus*) التي توجد على طول الساحل الشرقي لأمريكا الشمالية. في هذه السمكة، توجد اختلافات جغرافية في تكرار أليل الجين المنتج لأنزيم مزيل هيدروجين اللاكتيك الذي يحول بيروفيت إلى لاكتيك (انظر الجزء 9-4).

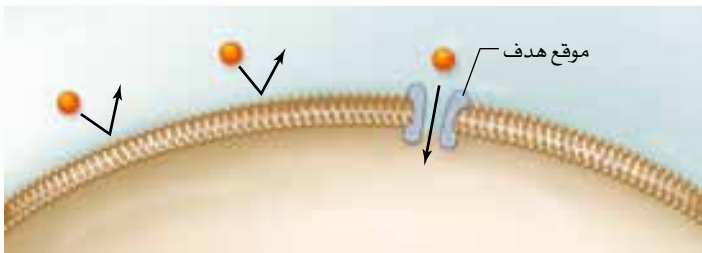
لقد بينت الدراسات الكيميائية الحيوية أن الأنزيمات التي تنتجها هذه الأليلات تعمل بشكل مختلف على درجات الحرارة المختلفة، ما يفسر التوزيع الجغرافي.

فشكل الأنزيم الأكثر تكراراً في الشمال يعمل بوصفه عاملاً مساعداً بشكل أفضل على درجات حرارة منخفضة من الشكل الموجود في الجنوب. إضافة إلى ذلك، تشير الدراسات إلى أنه على درجات حرارة منخفضة، نجد أن الأفراد ذات الأليل الشمالي تسبح بسرعة أكبر، وتستطيع البقاء بشكل أفضل من الأفراد ذات الأليل المغاير.

خمس عوامل تسبب انجرافاً عن نسب متماثلة الجينات ومختلفة الجينات المتوقعة بحسب مبدأ هاردي-واينبيرج والانتخاب وحده يسبب تغيراً تطورياً تكيفياً بشكل منظم. لكن التكوين الوراثي للمجموعة السكانية، ومن ثم مجرى التطور يمكن أن يتأثر بالطفرة وبحركة الجينات وبالتزاوج العشوائي وبالانجراف الوراثي.



أ. خلايا الحشرات التي لديها جين المقاومة *pen*: انخفاض التقاط مبيد الآفات.



ب. خلايا الحشرة التي لديها جين المقاومة *kdr*: انخفاض عدد المواقع الهدف للمبيد الحشري.

الشكل 20 - 8

الانتخاب لمقاومة مبيدات الآفات. إن آليات المقاومة لجينات مثل *pen* و *kdr* تجعل الحشرات أكثر مقاومة للمبيدات. إن الحشرات التي تمتلك آليات مقاومة أصبحت أكثر انتشاراً بسبب الانتخاب.

التلاؤم قد يتألف من مكونات عدة

على الرغم من أن الانتخاب يوصف غالباً بأنه "البقاء للأصلح" فإن الفروق في البقاء تشكل مكوناً واحداً فقط من مكونات التلاؤم. حتى إن لم تكن هناك فروق في البقاء، فإن الانتخاب يعمل إذا كانت بعض الأفراد أكثر نجاحاً في جذب شريك الزواج من الأفراد الأخرى. ففي كثير من أنواع الحيوانات التي تحدد منطقة للتكاثر مثلاً، نجد أن الذكور ضخمة الحجم تلقح إناثاً عدة، في حين لا يتاح للذكور الصغيرة التزاوج إلا نادراً. إن الانتخاب بالنسبة إلى النجاح في التزاوج يدعى الانتخاب الجنسي، وسنصف هذا الموضوع بالتفصيل في الفصل 54. إضافة إلى ذلك، فإن عدد النسل الناتج عن كل تزاوج مهم أيضاً؛ فالإناث الضخمة للضفادع والأسماك تضع عدداً أكبر من البيوض من الإناث الأصغر. ولهذا، فإنها ستخلف نسلاً أكثر في الجيل المقبل.

إذن، التلاؤم تشكيلة من البقاء والنجاح في التكاثر وعدد النسل لكل تزاوج. والانتخاب يحيد الطرز الشكلية الأكثر تلاؤماً، لكن التكهن بالتلاؤم بالنظر إلى مكون واحد فقط يمكن أن يكون خادعاً؛ لأن الصفات المرغوبة في مكون من مكونات التلاؤم قد لا تكون مفيدة بالنسبة إلى مكون آخر. ففي بعوض قافز الماء مثلاً، تضع الإناث الضخمة بيوضاً أكثر في اليوم (الشكل 20-9) لهذا، فالانتخاب الطبيعي في هذه المرحلة يحيد الإناث الضخمة، التي تنفق عادة في عمر أصغر. وهكذا، فإن لديها فرصاً أقل في التكاثر. وبالنتيجة، فإن الإناث الأصغر لديها ميزة أفضل للبقاء. بشكل عام، فإن هذين الاتجاهين المتعارضين في الانتخاب يلغي كل منهما الآخر. ومن ثم، فإن الإناث ذات الحجم الوسط تخلف أكبر عدد من النسل في الجيل المقبل.

يتأثر النجاح التكاثري للمخلوق بطول مدة بقائه، وبعده مرات تزاوجه، وبعده أفراد النسل التي ينتجها في كل تزاوج.

يحدث الانتخاب عندما تترك أفراد ذات طراز شكلي معين نسلاً حياً في الجيل الثاني أكثر من الأفراد ذات الطراز الشكلي المغاير. ويقدر علماء الأحياء التطوري النجاح التكاثري بمقدار التلاؤم، أي عدد النسل الحي الذي يبقى في الجيل المقبل. والتلاؤم مفهوم نسبي، فالطراز الشكلي الأكثر تلاؤماً هو، ببساطة، الطراز الذي يُنتج في المعدل العدد الأكبر من النسل.

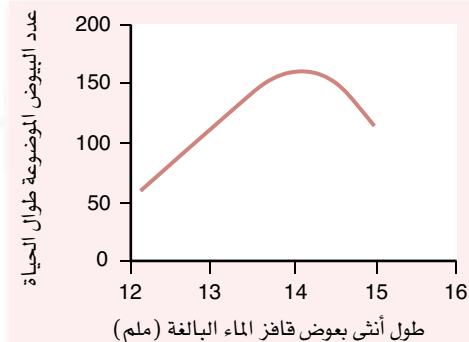
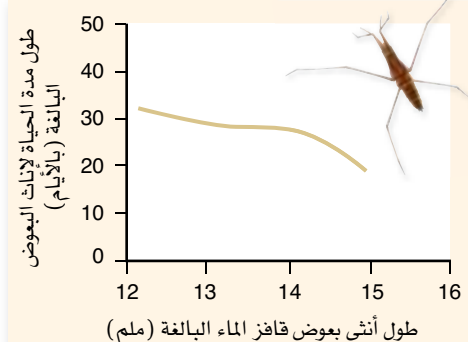
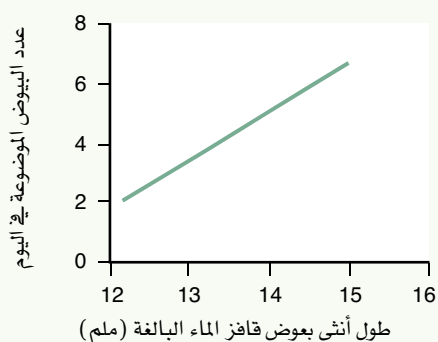
الطراز الشكلي الأكثر تلاؤماً يزداد عادة في تكراره

افتراض مثلاً أنه يوجد في مجموعة من الضفادع طرازان شكليان؛ أخضر وبني، افترض كذلك أن الضفادع الخضراء تُنتج بالمعدل 4.0 أبناء في الجيل المقبل، في حين تنتج الضفادع البنية 2.5 فقط. وقد جرت العادة أن نخصص للطراز الشكلي الأكثر تلاؤماً القيمة (1.0) وللطرز الشكلية الأخرى قيمةً نسبية. في هذه الحالة سيكون تلاؤم الطراز الشكلي الأخضر $\frac{4.0}{2.5} = 1.6$ ، وسيكون تلاؤم الطراز الشكلي البني $\frac{2.5}{2.5} = 1.0$. إن الفرق في التلاؤم سيكون في هذه الحالة $1.6 - 1.0 = 0.6$. إن هذا الفرق في التلاؤم كبير جداً، فالانتخاب الطبيعي في هذه الحالة يحيد الطراز الشكلي الأخضر بقوة.

فإذا كانت الفروق في اللون ذات أساس وراثي، فإننا نتوقع أن يحدث التغيير التطوري، وأن تكرر الضفادع الخضراء سيكون أكثر بشكل واضح في الجيل المقبل. أبعد من ذلك، نتوقع أنه إذا بقي تلاؤم الطرازين الشكليين دون تغيير فإن أجيال الطراز البني ستختفي في النهاية من المجموعة السكانية.

استقصاء

لماذا قد لا تزداد أعداد الضفادع الخضراء في الجيل المقبل، حتى إن كانت الفروق في اللون ذات أساس وراثي؟



الشكل 20 - 9

حجم الجسم ووضع البيض في بعوض قافز الماء. تضع الإناث الأكبر حجماً من البعوض القافز على الماء عدداً أكبر من البيوض في اليوم (اللوحة اليسرى) ولكنها تُعمر مدة أقل من الوقت (اللوحة الوسطى). نتيجة لذلك، فإن الإناث ذات الحجم المتوسط تنتج نسلاً أكبر على مدى حياتها ومن ثم فإن لديها تلاؤماً أعلى (اللوحة اليمنى).

استقصاء

ما نوع التغيير التطوري في حجم الجسم الذي نتوقعه؟ إذا كان عدد البيوض الموضوعة في اليوم لا يتأثر بحجم الجسم فهل سيتغير توقعك؟

حركة الجينات قد تسمح أو تقيد التغير التطوري

قد تكون حركة الجينات إما قوة بانية أو قوة مقيّدة، فمن ناحية تستطيع حركة الجينات أن تشر طفرة مفيدة نشأت في مجموعة معينة إلى مجموعة أخرى. ومن ناحية أخرى يمكن أن تعيق حركة الجينات التكيف ضمن المجموعة، وذلك باستمرار التدفق الجيني للأليلات غير المفيدة القادمة من مجموعات أخرى.

فلو أخذنا مجموعتين سكانيتين لنوع ما تعيشان في بيئتين مختلفتين، في وضع كهذا، قد يحيد الانتخاب الطبيعي أليلات مختلفة B - لمجموعة، b لمجموعة أخرى. وفي غياب عمليات أخرى كحركة الجينات مثلاً، نتوقع أن يصل تكرار B إلى 100% في إحدى المجموعات و0% في الأخرى. لكن إذا حدث تدفق للجينات بين المجموعتين فإن الأليل الأقل تفضيلاً سيدخل بشكل مستمر إلى كل مجموعة من المجموعتين. نتيجة لذلك، فإن تكرار الأليلين في كل مجموعة سيعكس التوازن بين المعدلات التي يجلب بها تدفق الجينات الأليل غير المفيد إلى المجموعة والمعدل الذي يُزيل به الانتخاب الطبيعي هذا الجين.

أحد الأمثلة التقليدية التي يعاكس بها تدفق الجينات الانتخاب الطبيعي يحدث في المناجم المهجورة في بريطانيا. فعلى الرغم من توقف نشاط التعدين منذ مئات السنين، فإن تركيز أيونات المعادن في التربة مازال عالياً جداً في المناطق المحيطة. إن التراكم المرتفعة للمعادن الثقيلة تكون عادة سامة للنباتات، لكن أليلات بعض الجينات تعطي هذه النباتات قدرة على النمو في تربة غنية بالمعادن الثقيلة. إن هذه القدرة على تحمل المعادن الثقيلة ليست بلا ثمن، فالأفراد ذات الأليل المقاوم لها قدرة متدنية على النمو في تربة غير ملوثة. بالنتيجة، نتوقع أن يوجد الأليل المقاوم بتكرار 100% في المناجم و0% في أماكن أخرى.

لقد دُرُس تحمل المعادن الثقيلة بشكل مكثف في نبات الحشيش المنحني (*Agrostis tenuis*) الذي يوجد به الأليل المقاوم بمستويات متوسطة في مناطق كثيرة (الشكل 10 - 20). يعتمد تفسير هذه الملاحظة على النظام التكاثري لهذا النوع من الحشائش، حيث إن حبوب لقاحها تنتقل عن طريق الرياح. وبالنتيجة، فإن حبوب اللقاح، وما تحمله من أليلات يمكن أن تنتقل إلى أماكن بعيدة ما يقود إلى مستويات عالية من حركة الجينات بين مناطق المناجم والمناطق غير الملوثة بما يكفي لمعاكسة أثر الانتخاب الطبيعي.

عموماً، فإن المستوى الذي قد تعيق به حركة الجينات أثر الانتخاب الطبيعي يجب أن يعتمد على القوى النسبية لكل من العمليتين. ففي الأنواع التي تكون فيها حركة الجينات قوية عادة، كما في النباتات التي يتم التلقيح بها عن طريق الرياح أو الطيور يكون تكرار الأليل الأقل تفضيلاً عالياً نسبياً. أما في الأنواع المستقرة التي تبدي مستوى متدنياً من حركة الجينات كالمسلمندر، فإن تكرار الأليل المفضل يكون قريباً من 100%.

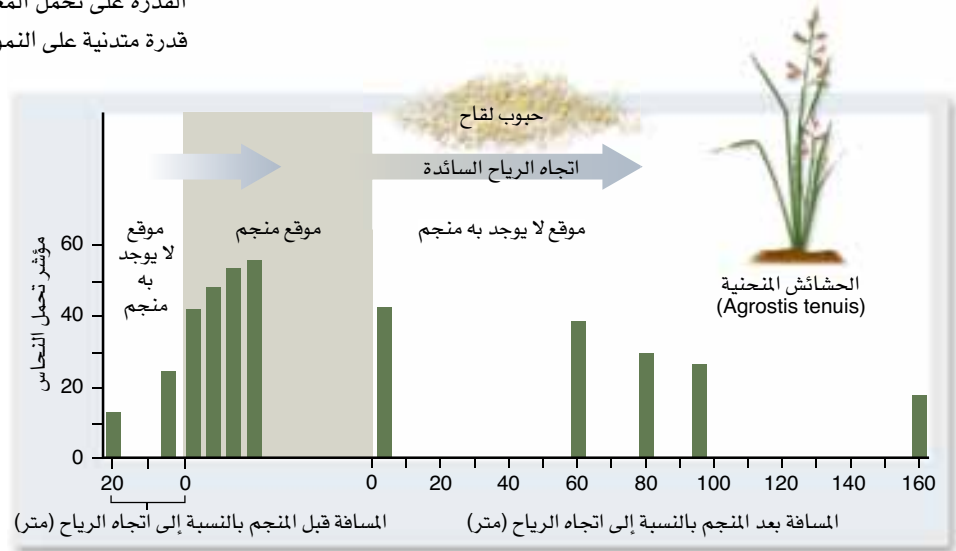
يعكس تكرار الأليلات أحياناً توازناً بين العمليات المتعارضة، مثل حركة الجينات والانتخاب الطبيعي. وفي مثل هذه الحالات، يعتمد التكرار الملاحظ على القوة النسبية لكل هذه العمليات.

إن كمية الاختلافات الوراثية في المجموعة السكانية تقررها القوة النسبية للعمليات التطورية المختلفة. وقد تعمل هذه القوى معاً أحياناً، وتعمل بتعارض في أحيان أخرى.

الطفرة والانجراف الوراثي قد يعاكسان الانتخاب

من ناحية نظرية، إذا حدث طفرة للأليل B نحو الأليل b بمعدل عالٍ، فإن الأليل b سيُحافظ عليه في المجموعة السكانية حتى إن كان الانتخاب الطبيعي يحيد الأليل B بقوة. وفي الطبيعة، لا يكون معدل الطفرات عادة مرتفعاً ليعاكس أثر الانتخاب الطبيعي.

إن أثر الانتخاب الطبيعي قد يعاكسه أيضاً الانجراف الوراثي، فكلتا العمليتين قد تعمل على إزالة الاختلافات من المجموعة، لكن الانتخاب عملية غير عشوائية تعمل على زيادة تمثيل الأليلات التي تحسن البقاء والنجاح التكاثري، أما الانجراف الجيني فهو عملية عشوائية قد يزداد بها أي أليل. وهكذا، فإنه في بعض الحالات، قد يقود الانجراف إلى تقليل تكرار أليل ما يحبذ الانتخاب. وفي حالات متطرفة، قد يقود الانجراف إلى خسارة الأليل المفضل في مجموعة ما. تذكر كذلك أن مقدار الانجراف يتناسب عكسياً مع حجم المجموعة السكانية، ولهذا فإننا نتوقع أن يفوق أثر الانتخاب الطبيعي أثر الانجراف، إلا إذا كانت المجموعات السكانية صغيرة.

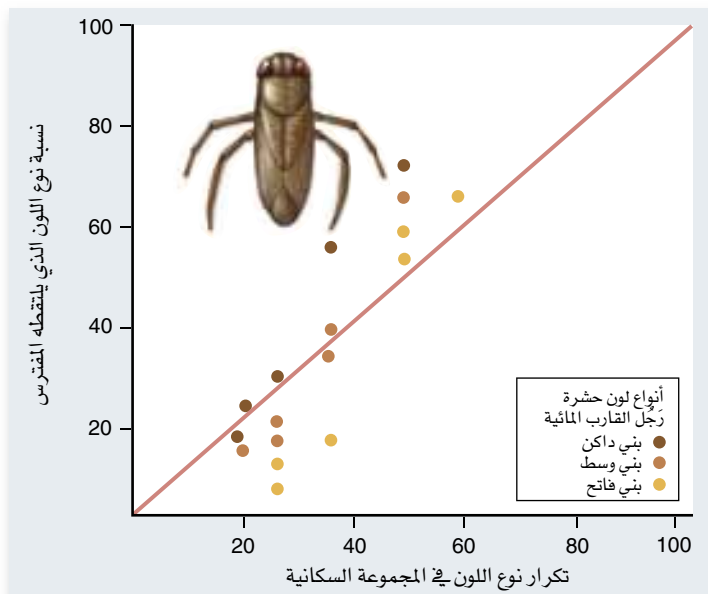


الشكل 10 - 20

درجات تحمل النحاس في نباتات الحشائش عند موقع منجم قديم وبالقرب منه. إن الأفراد ذات الأليلات المقاومة لها معدل نمو منخفض في التربة غير الملوثة. ولهذا، فإننا نتوقع أن يكون تحمل النحاس 100% في موقع المنجم، وصفر% في موقع بعيد عن المنجم. لكن الرياح السائدة قد تشر حبوب اللقاح التي تحمل أليلات غير متحملة للنحاس نحو موقع المنجم، والتي تحمل أليلات للتحمل خلف حدود الموقع. وتتنخفض كمية حبوب اللقاح المستقبلية بازدياد المسافة ما يفسر التغير في مستوى التحمل. إن مؤشر تحمل النحاس يُحسب على أنه معدل نمو نبات على أرض ذات تركيز عالٍ من النحاس نسبة لمعدل النمو على أرض ذات تركيز منخفض للنحاس، وكلما كان المؤشر مرتفعاً كان النبات أكثر تحملاً للتلوث بالمعادن الثقيلة.

لستقصاء

هل تتوقع أن يتأثر تكرار تحمل النحاس بالمسافة من موقع المنجم؟



أ. الانتخاب المعتمد على التكرار السلبي.



ب. الانتخاب المعتمد على التكرار الإيجابي.

الشكل 20 - 11

الانتخاب المعتمد على التكرار. أ. يكون المفترس غالبًا صورة بحث نمطية للفريسة الأكثر شيوعًا. ففي تجربة، وضعت الأسماك والحشرة (رَجُل القارب) بألوان ثلاثة في حوض مائي واحد. وعندما كان أحد الألوان شائعًا أكثر من الألوان الأخرى افترسته الأسماك بكثرة بصورة غير متناسبة مع أعداد ذلك اللون. في المقابل، نادرًا ما التقطت الأسماك لونًا غير شائع (انتخاب سلبي معتمد على التكرار) ب. في بعض الحالات، تبرز الأفراد النادرة اللون من بين البقية، وتجلب انتباه المفترس. وفي مثل هذه الحالات، يكون للطراز الشكلي الشائع ميزة البقاء (انتخاب إيجابي معتمد على التكرار).

في الصفحات السابقة، ناقشنا الانتخاب الطبيعي على أساس أنه عملية تزيل الاختلافات من المجموعات السكانية بتفضيل أليل على آخر عند الموقع الجيني. ومع ذلك، ففي بعض الظروف يعمل الانتخاب عكس ذلك تمامًا، إذ يحافظ في الواقع على الاختلافات في المجموعة.

الانتخاب المعتمد على التكرار قد يحدد الطراز الشكلي الشائع أو النادر

في بعض الظروف، يعتمد تلاؤم طراز شكلي معين على تكراره ضمن المجموعة، وهي ظاهرة تدعى الانتخاب المعتمد على التكرار. إن هذا النوع من الانتخاب يحدد طرازًا شكلية محددة اعتمادًا على درجة شيوعها أو عدم شيوعها.

الانتخاب المعتمد على التكرار السلبي

في هذا النوع، يُحابي الانتخاب الطرز الشكلية النادرة. وبافتراض وجود أساس وراثي لهذا الاختلاف في الطراز الشكلي، فإن تأثير هذا الانتخاب يكون بجعل الأليل النادر أكثر شيوعًا، وهكذا يحافظ على الاختلاف.

يحدث الانتخاب السلبي لأسباب عدة. مثلًا، من المعروف أن الحيوانات أو البشر عندما يفتشون عن شيء ما، فإنهم يشكلون "صورة بحث" بمعنى أنهم يتهيؤون بشكل خاص لالتقاط أشكال معينة. فالمفترس يشكل صورة بحث للطراز الشكلي الشائع للفريسة، وهكذا فإن الأشكال النادرة سيتم افتراسها بصورة أقل.

ومن الأمثلة على ذلك افتراس سمكة حشرة رَجُل القارب المائية التي توجد بثلاثة ألوان مختلفة. تشير التجارب إلى أن كل لون من الألوان الثلاثة يُفترس بصورة لا تتناسب مع أعداده، عندما يكون أكثر شيوعًا، إذ إن السمكة تفترس الحشرات ذات اللون الشائع أكثر مما قد يحدث عن طريق المصادفة وحدها (الشكل 20-11).

ثمة سبب آخر للانتخاب السلبي هو التنافس على الموارد؛ فإذا اختلفت الطرز الجينية فيما تتطلبه من موارد، كما يحدث لدى كثير من النباتات، فإن الطراز الجيني النادر سيحظى بمنافسين أقل. أما عندما تكون أنواع المصادر المختلفة متوافرة بدرجة متساوية، فإن الطراز الجيني النادر يكتسب ميزة بالنسبة إلى الطراز الجيني الأكثر شيوعًا.

الانتخاب المعتمد على التكرار الإيجابي

الانتخاب الإيجابي له تأثيرات مضادة، إذ يُحابي الأشكال الشائعة، ويميل لإلغاء الاختلافات من المجموعة. على سبيل المثال، لا تختار المفترسات دائمًا الشكل الشائع، في بعض حالات أسماك "الكرة الشاذة" تبرز هذه الأشكال من بين البقية، وتجلب انتباه المفترس (الشكل 20-11 ب).

إن قوة الانتخاب يجب أن تتغير مع الزمن نتيجة الانتخاب المعتمد على التكرار، ففي الانتخاب السلبي، يجب أن تصبح الطرز الجينية النادرة أكثر شيوعًا، وأن تتناقص قيمتها الانتخابية تبعًا لذلك. وعلى العكس من ذلك، ففي الانتخاب الإيجابي، كلما أصبح الطراز الجيني أكثر ندرة زادت الفرصة في الانتقاء ضده.

في الانتخاب المتذبذب، يتغير الطراز الشكلي المفضل

كلما تغيرت البيئة

يُحابي الانتخاب في بعض الحالات طرازًا شكليًا في وقت ما، وطرازًا شكليًا آخر في وقت آخر، وهي ظاهرة تدعى الانتخاب المتذبذب. فإذا تذبذب الانتخاب بشكل متكرر بهذه الصورة، فإن النتيجة ستكون الحفاظ على التغير الوراثي في المجموعة. ومن الأمثلة التي سنناقشها في (الفصل الـ 21) ما يتعلق بطيور الحسون الأرضية المتوسطة في جزر غالاباغوس. ففي أوقات الجفاف، تنضج البذور الصغيرة اللينة، ولكن هناك الكثير من البذور الكبيرة المتوافرة. والنتيجة أن الطيور ذات المناقير الكبيرة تُحابي، أما عندما تعود الظروف الماطرة، فإن توافر البذور الصغيرة يُحابي الطيور ذات المناقير الصغيرة.

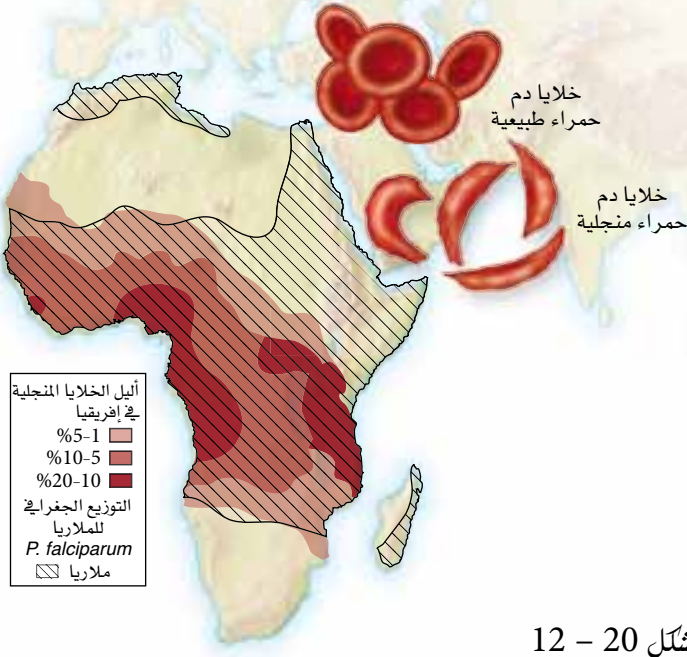
إن الانتخاب المتذبذب والانتخاب المعتمد على التكرار يتشابهان؛ ففي كلتا الحالتين يتغير شكل الانتخاب عبر الزمن. لكن من المهم أن ندرك أنهما ليسا الشيء ذاته، ففي الانتخاب المتذبذب، لا يعتمد تلاؤم طراز شكلي على تكراره، وإنما يقود التغير البيئي إلى تذبذب في الانتخاب. في المقابل، في الانتخاب المعتمد على التكرار، يقود التغير في التكرارات نفسها إلى تغيرات في تلاؤم الطرز الشكلية المختلفة.

في بعض الحالات، تُظهر الأفراد الخليطة تلاؤمًا أفضل من الأفراد متماتلة الجينات

إذا تم تفضيل الأفراد الخليطة على متماتلة الجينات، فإن الانتخاب الطبيعي يميل فعلاً إلى الحفاظ على التغير في المجموعة. إن ميزة الخليط هذه تُحابي الأفراد التي تمتلك نسجًا من كلا الأليلين، وهي بهذا تعمل للحفاظ على الأليلين معًا في المجموعة. ويعتقد بعض علماء التطور أن ميزة الخليط شائعة، ويمكن أن تفسر المستوى العالي من تعدد الأشكال الذي نلاحظه في المجموعات الطبيعية، في حين يعتقد آخرون أنها نادرة نسبيًا.

أفضل الأمثلة الموثقة لميزة الخليط هي مرض فقر الدم المنجلي، وهو مرض وراثي يؤثر في الهيموجلوبين عند الإنسان. إذ يُظهر الأشخاص المصابون بفقر الدم المنجلي أعراض فقر دم شديد، ولديهم خلايا دم حمراء غير طبيعية وغير منتظمة الشكل، إذ يوجد أعداد كبيرة من خلايا دم متطاولة تشبه المنجل (الشكل 12-20). ويناقش الفصل الـ 13 كيف تسبب طفرة الخلايا المنجلية الشكل المنجلي لخلايا الدم الحمراء. إن معدل وجود الأليل *S* في سكان إفريقيا الوسطى نحو 0.12 وهو رقم أعلى بكثير مما هو موجود بين السود في أمريكا، وباستخدام مبدأ هاردي-واينبرج يمكن أن نحسب أن 1 من كل 5 أفراد في وسط إفريقيا هو خليط للأليل *S*، وأن 1 من كل 100 هو متماتل الجينات، ويظهر لديه الشكل القاتل من المرض. إن الأشخاص متماتلي الجينات، لأليل الخلايا المنجلية لا يتكاثرون غالبًا؛ لأنهم يموتون عادة قبل سنّ التكاثر. لماذا إذن لا يحذف الأليل *S* من سكان وسط إفريقيا بالانتخاب بدلاً من المحافظة على معدل عالٍ كهذا؟

كما تبين لاحقًا، وجد أن أحد الأسباب الرئيسية للمرض والموت في وسط إفريقيا، وخاصة بين الأطفال هو الملاريا. فالأشخاص الذين هم خليطون لأليل فقر الدم المنجلي (وهم أشخاص لا يعانون المرض) هم أقل حساسية للملاريا، وسبب ذلك أن الطفيل المسبب للملاريا *Plasmodium falciparum* يدخل خلايا الدم الحمراء، ويسبب نقصًا حادًا في توتر الأكسجين في الخلايا ما يؤدي إلى أن تأخذ الخلايا الشكل المنجلي في الأشخاص متماتلي الجينات أو خليط الجينات لأليل الخلايا المنجلية (ولكن ليس في الأشخاص الذين لا يملكون الأليل). وهذه الخلايا



الشكل 20 - 12

تكرر أليل الخلايا المنجلية وتوزيع الطفيل *P.falciparum* المسبب للملاريا. تتخذ خلايا الدم الحمراء للأشخاص متماتلي الجينات لأليل الخلايا المنجلية شكل المنجل، عندما يتدنى تركيز الأكسجين في الدم. ويتطابق توزيع أليل الخلايا المنجلية في إفريقيا بقوة مع توزيع طفيل الملاريا *P.falciparum*.

ترشح بسرعة من تيار الدم من الطحال، وبذلك يزال الطفيل (إن تأثير الترشيح في الطحال هو الذي يُسبب فقر الدم في الأشخاص متماتلي الجينات لأليل الدم المنجلي؛ لأن أعدادًا كبيرة من خلايا الدم الحمراء تُزال، وفي حالة الملاريا، تأخذ فقط الخلايا المحتوية على الطفيل الشكل المنجلي، في حين لا تتأثر الخلايا الأخرى، وهكذا لا يحدث فقر الدم.

نتيجة لذلك، وعلى الرغم من أن معظم الأفراد متماتلي الجينات المتحمية يموتون قبل أن ينجبوا أطفالًا، فإن أليل الخلايا المنجلية يُحافظ عليه عند مستويات مرتفعة في هذه المجموعات؛ لأنه مرتبط بمقاومة الملاريا في الأشخاص خليط الجينات، ولسبب غير مفهوم تمامًا بعد، وبزيادة خصوبة الإناث الخليطة. ويبين (الشكل 12-20) المناطق التي يتطابق فيها انتشار فقر الدم المنجلي وانتشار الملاريا. ففي الأشخاص الذين يعيشون في مناطق تسود فيها الملاريا يُعد وجود أليل الدم المنجلي في الحالة الخليطة قيمة تطويرية (الشكل 12 - 20). أما بين السود في أمريكا الذين عاش كثير من أسلافهم في بلدان لا توجد فيها الملاريا، فإن البيئة لا تعول كثيرًا على مقاومة الملاريا. ولهذا، لا توجد قيمة تكيفية تعاكس التأثيرات الضارة للمرض. ففي البيئة التي لا توجد فيها الملاريا، يعمل الانتخاب على حذف الأليل *S* ويطور شخص واحد من أصل 375 من السود في أمريكا المرض، وهذا أقل بكثير مما في إفريقيا الوسطى.

يستطيع الانتخاب أن يحافظ على الاختلافات بين المجموعات بطرق عدة، فالانتخاب السلبي يميل لمحابة الطرز الشكلية النادرة، والانتخاب المتذبذب يُحابي طرزًا شكلية مختلفة في أوقات مختلفة اعتمادًا على الظروف البيئية، وفي أحيان أخرى يكون لدى الخليط ميزة انتخابية تساعد أحيانًا على إبقاء الأليلات الضارة في المجموعة السكانية.

الانتخاب يعمل على صفات تتأثر بالجينات المتعددة

أحجام المناقير المختلفة لطيور الحسون الإفريقية سوداء البطن *Pyrenestes ostrinus* (الشكل 20-14). تحتوي المجموعات السكانية لهذه الطيور أفراداً ذات مناقير صغيرة وكبيرة، وأفراداً قليلة جداً ذات مناقير متوسطة الحجم.

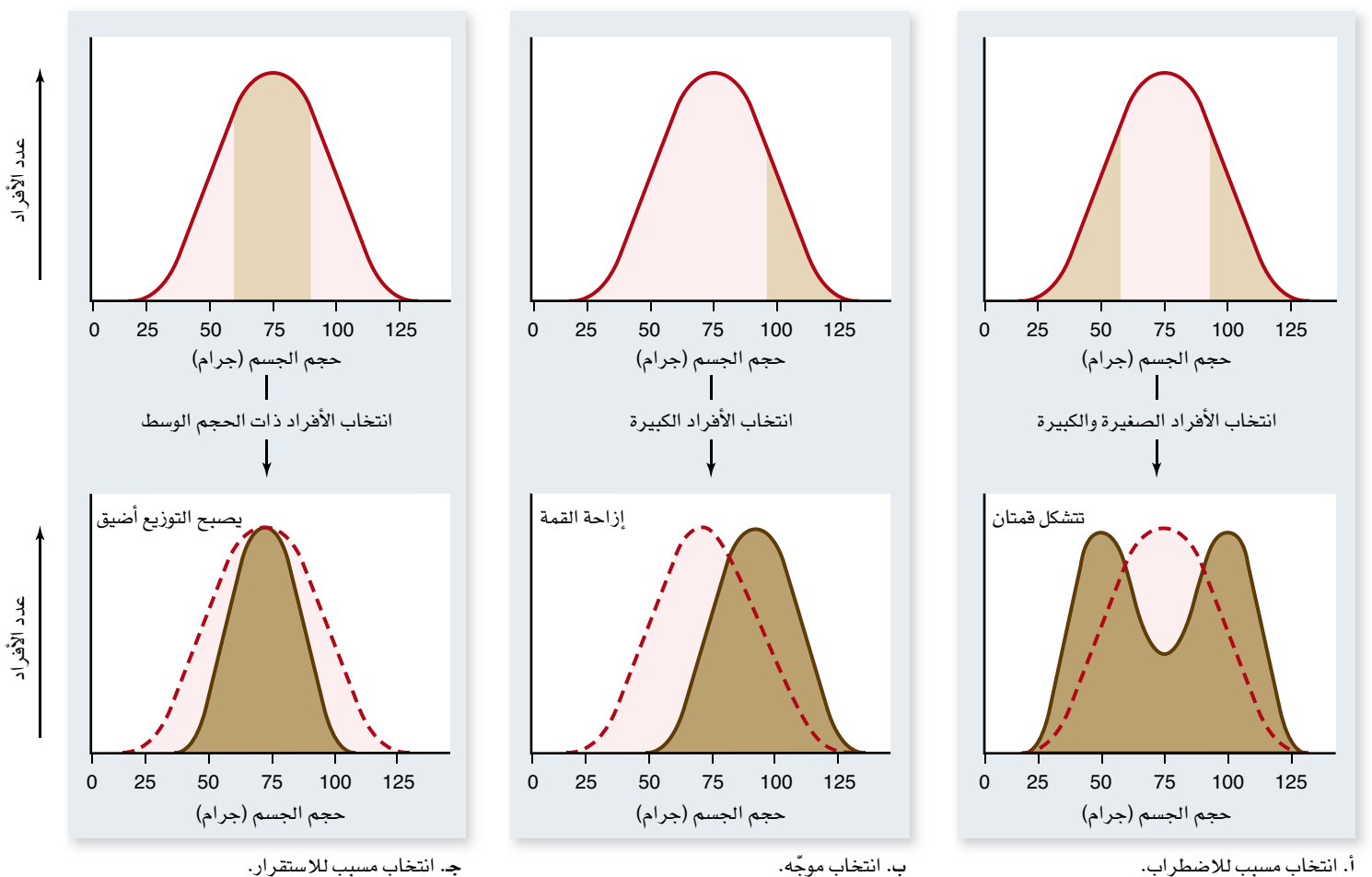
تتغذى هذه الطيور على البذور التي يقع حجمها في مجموعتين: كبيرة وصغيرة. تستطيع الطيور ذات المناقير الكبيرة فقط أن تكسر القشرة القاسية للبذور الكبيرة، في حين تستطيع الطيور ذات المناقير الصغيرة معالجة البذور الصغيرة فقط. أما الطيور ذات المناقير المتوسطة، فليس لديها ميزة مع أي من نوعي البذور، فهي غير قادرة على كسر البذور الكبيرة، وتبدو خرقاء عند محاولة معالجة البذور، الصغيرة بفعالية.

بالنتيجة، يعمل الانتخاب على حذف الطرز الشكلية الوسطية مسبباً توزيعاً (أو اضطراباً) للمجموعة السكانية إلى مجموعتين متميزتين شكلاً.

في الطبيعة، كثير من الصفات، إن لم يكن معظمها، تتأثر بأكثر من جين واحد. وكما درسنا في (الفصل الـ 12)، فإن التفاعل بين الجينات معقد جداً. مثلاً، هناك أليات لجينات مختلفة كثيرة تؤدي دوراً في تحديد طول الإنسان (انظر شكل 12-16). في هذه الحالات، يعمل الانتخاب على جميع الجينات، ويؤثر بقوة في تلك التي لها المساهمة الكبرى في تحديد الطراز الشكلي. أما كيف يغير الانتخاب المجموعات السكانية فيعتمد على أي الطرز الجينية هو المفضل.

الانتخاب المسبب للاضطراب يلغي الأفراد الوسط

في بعض الأوضاع، يعمل الانتخاب على حذف الأنواع الوسطية، وهي ظاهرة تدعى الانتخاب المسبب للاضطراب (الشكل 20-13 أ). أحد الأمثلة الواضحة هو



الشكل 20 - 13

ثلاثة أنواع من الانتخاب. اللوحة العليا تبين المجموعات السكانية قبل حدوث الانتخاب (تحت خط المنحنى الأحمر). ضمن كل مجموعة، فإن الأفراد التي يحايها الانتخاب يمثلها اللون البني الفاتح. تبين اللوحة السفلى كيف تبدو المجموعات في الجيل المقبل. الخط الأحمر المتقطع يمثل المجموعة الأصلية فيما يمثل الخط البني الداكن المتصل التوزيع الحقيقي في الجيل المقبل. أ. انتخاب مسبب للاضطراب: هنا يجري الانتخاب ضد الأفراد في منتصف المدى، وتُحايب الأشكال المتطرفة. ب. انتخاب موجه: هنا يُحايب الأفراد الموجودون في أحد طرفي المدى. ج. انتخاب مسبب للاستقرار: هنا يُحايب الأفراد في منتصف المدى من حيث الطرز الشكلية، ويتم انتخاب ضد كل من طرفي المدى.

الانتخاب المسبب للاستقرار يُحابي الأفراد

ذات الطرز الشكلية الوسطى

عندما يعمل الانتخاب لحذف كلا الطرفين من تشكيلة من الطرز الشكلية، فإن النتيجة هي زيادة تكرار الطرز الشكلية المتوسطة الشائعة. يدعى هذا الشكل من الانتخاب الانتخاب المسبب للاستقرار (انظر الشكل 20-13 ج). بالنتيجة يعمل الانتخاب لمنع التغير بعيداً عن القيم الوسطية لهذا المدى، فالانتخاب لا يغير الطراز الشكلي الشائع في المجموعة، ولكن يجعله أكثر شيوعاً بحذف الطرز المتطرفة. هناك أمثلة معروفة كثيرة، ففي الإنسان، نجد أن المواليد ذات الوزن المتوسط عند الولادة لها أعلى نسبة من البقاء (الشكل 20-16). وفي البط والدجاج نجد أن البيوض ذات الوزن الوسط لها أعلى نسبة نجاح في الفقس.



الشكل 20 - 14

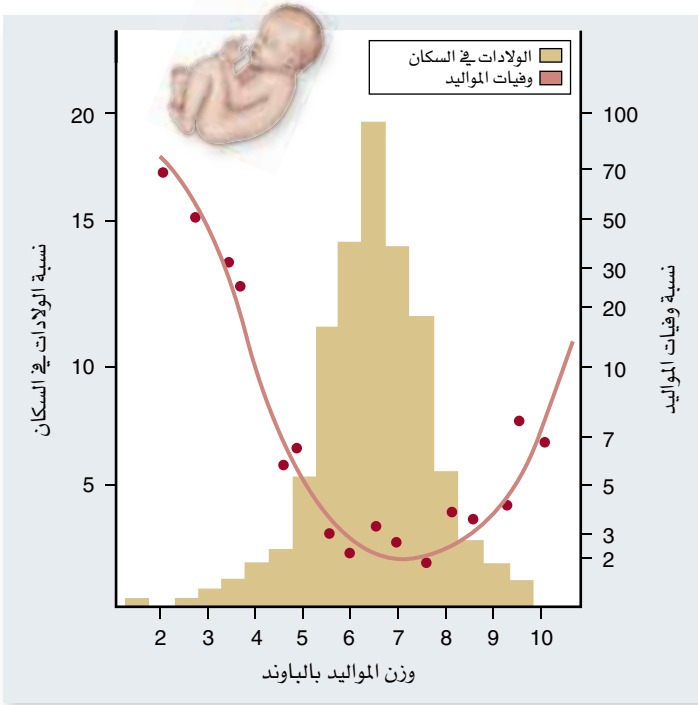
الانتخاب المسبب للاضطراب للمناقير الكبيرة والصغيرة. إن الفروق في حجم مناقير طيور الحسون ذات البطن الأسود في غرب إفريقيا هي نتيجة للانتخاب المسبب للاضطراب.

الانتخاب الموجه يحذف الطرز الشكلية

عند أحد طرفي المدى

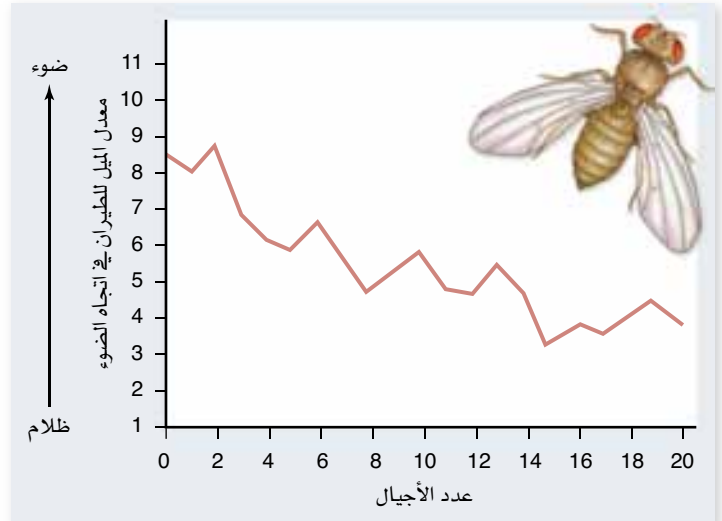
عندما يعمل الانتخاب لحذف أحد الطرفين من تشكيلة من الطرز الشكلية، فإن الجينات المنتجة لهذا الطرف تصبح أقل تكراراً في المجموعة. يدعى هذا الشكل من الانتخاب الانتخاب الموجه (انظر الشكل 20-13 ب). ففي ذبابة الفاكهة كما يظهر في الشكل (20-15) يؤدي حذف الذباب الذي يتحرك في اتجاه الضوء إلى احتواء المجموعة مع الزمن أفراداً أقل ذات أليلات تحفز هذا السلوك. وإذا كان عليك أن تختار فرداً بشكل عشوائي من جيل لاحق لهذا الذباب، فإن فرصة التقاط ذبابة تتجه تلقائياً نحو الضوء تبدو أقل مما لو اخترت ذبابة من المجموعة الأصلية. فالانتخاب الاصطناعي غير المجموعة، فأصبحت أقل انجذاباً نحو الضوء.

إن الانتخاب على الصفات المتأثرة بجينات عدة قد يُحابي كلاً من طرفي الصفة، أو أحد الطرفين فقط، أو الأشكال الوسطية.



الشكل 20 - 16

الانتخاب المسبب للاستقرار لوزن المواليد في الإنسان. تكون نسبة الوفيات بين المواليد (المنحنى الأحمر، الإحداثي الصادي الأيمن) أقل ما يمكن عندما يكون وزن المواليد متوسطاً، أما المواليد الأصغر والأكبر وزناً فليديها ميل أكبر للوفاة من تلك التي لها التكرار الأكثر (المساحة ذات اللون الأحمر المصفر؛ الإحداثي الصادي الأيسر)، والواقع بين 7-8 باوندات. وقد خفّض التقدم الطبي من معدل وفيات الأحجام الأصغر والأكبر.



الشكل 20 - 15

الانتخاب الموجه للانتحاء الضوئي السلبي في ذبابة الفاكهة. لقد أهملت الذبابة التي اتجهت نحو الضوء، واستخدمت فقط الذبابة التي ابتعدت عن الضوء كأباء للجيل المقبل. وقد جرى إعادة هذه التجربة 20 جيلاً ما أنتج تغيراً تطورياً كبيراً.

استقصاء

يؤدي التقدم الطبي إلى خفض معدل وفيات المواليد. كيف تتوقع أن يتغير توزيع وزن المواليد في المجموعات السكانية؟

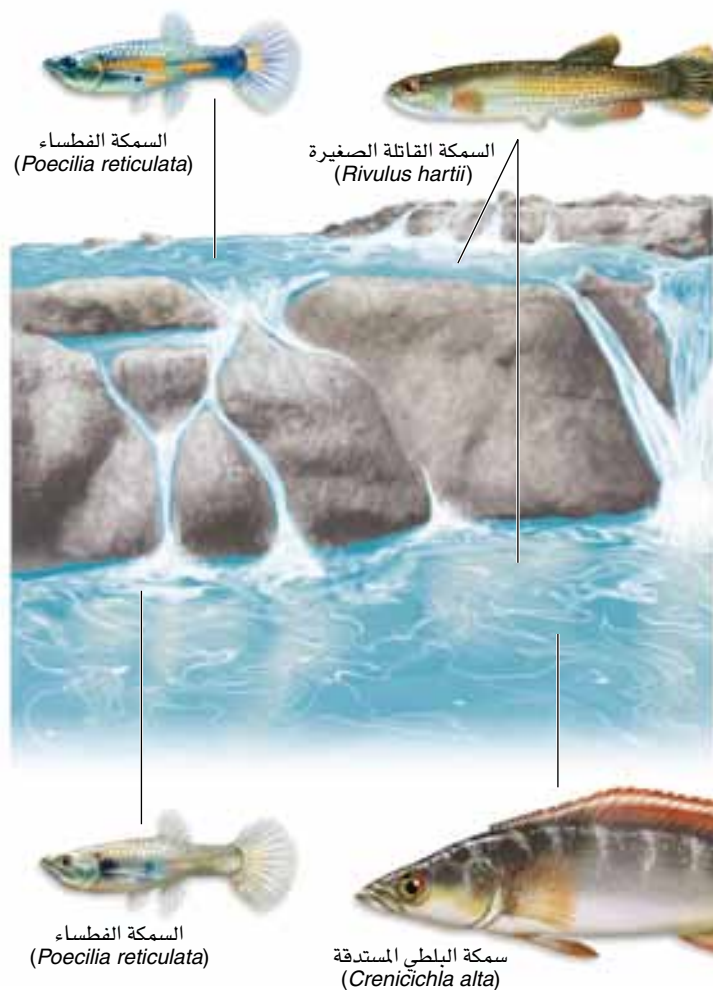
استقصاء

ما المتوقع حدوثه بعد 20 جيلاً، لو قام الباحث بالاحتفاظ بالذباب الذي يتحرك نحو الضوء وأهمل البقية؟

الدراسات التجريبية في الانتخاب الطبيعي

البطي المستدقة خطرًا كبيرًا، ويكون معدل البقاء منخفضًا نسبيًا. أما في البرك المماتلة فوق الشلال، فإن المفترس الوحيد فيها هو السمكة القاتلة الصغيرة التي نادرًا ما تقترب السمكة الفطساء.

تُظهر مجموعات الأسماك الفطساء أعلى الشلالات وأسفلها فروقًا كبيرة. ففي البرك، حيث الافتراس العالي يكون لونها أسمر فاتحًا، وتميل للتكاثر بعمر أصغر، وتبلغ حجمًا أصغر نسبيًا عندما تكون بالغة، أما أعلى الشلالات، فإن الذكور تكون فاقعة التلوين، وتتضح في عمر متأخر، وتنمو لأحجام أكبر.



الشكل 20 - 17

تطور التلوين الوقائي في السمكة الفطساء. تكون ألوان ذكور السمكة الفطساء في البرك الواقعة أسفل الشلال، حيث الافتراس شديد، سمراء فاتحة، أما في البرك الواقعة أعلى الشلال، حيث تغيب سمكة البلطي، فإنها تكون فاقعة التلوين لجذب الإناث. وعلى الرغم من أن السمكة القاتلة الصغيرة *R. hartii* مفترسة أيضاً، فإنها نادرًا ما تقترب السمكة الفطساء. إن تطور هذه الفروق في السمكة الفطساء يمكن اختبارها تجريبيًا.

لدراسة التطور، استقصى علماء الأحياء ما حدث في الماضي، أي منذ ملايين عدة من السنين. فلمعرفة ما حدث للديناصورات، ينظر عالم المستحاثات (المتحجرات) إلى متحجرات الديناصور، ولمعرفة تطور الإنسان، ينظر عالم الأنثروبولوجيا إلى متحجرات الإنسان، ويفحص شجرة النسب للطفرة التي تراكمت في DNA الإنساني عبر ملايين السنين. في هذه المقاربة التقليدية، يشبه علم الأحياء التطوري علم الفلك والتاريخ؛ إذ يعتمد على الملاحظات لفحص الأفكار حول الأحداث الماضية، وليس على التجريب.

مع ذلك، فإن علم الأحياء التطوري ليس علمًا يعتمد على الملاحظة كليًا. لقد كان داروين محققًا في كثير من الأشياء، ولكنه كان مخطئًا في أمر واحد يتعلق بسرعة حدوث التطور، لقد ظن داروين أن التطور يحدث بشكل بطيء جدًا، لكن السنوات الحديثة شهدت كثيرًا من الدراسات التي أظهرت أن التغير التطوري قد يحدث بسرعة في بعض الظروف. وهكذا، فإن الدراسات التجريبية يمكن أن تصمم لاختبار فرضية التطور. وعلى الرغم من أن الدراسات المخبرية على ذبابة الفاكهة وعلى مخلوقات أخرى كانت شائعة منذ أكثر من 50 سنة، فقد بدأ العلماء حديثًا بإجراء دراسات مخبرية على التطور في الطبيعة. ومن الأمثلة الرائعة على كيفية دمج الملاحظات من العالم الطبيعي مع التجارب المخبرية الدقيقة، ومع ما يشاهد في الحقل ما يتعلق بالبحث حول السمكة الفطساء *Poecilia reticulata*.

اختلاف لون السمكة الفطساء في البيئات المختلفة

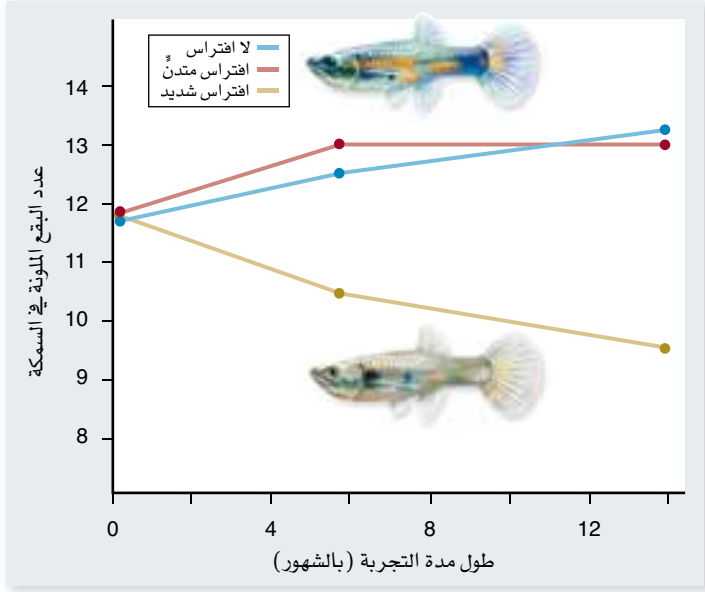
يقترح حدوث الانتخاب الطبيعي

إن السمكة الفطساء مشهورة جدًا في أحواض الزينة بسبب لونها الفاقع وتكاثرها المتزايد، أما في الطبيعة، فتوجد في الجداول الصغيرة بأمريكا الجنوبية وبالجدال الجبلية بالقرب من جزيرة ترينيداد. إحدى الميزات المثيرة للاهتمام في معظم هذه الجداول أن بها شلالات. ومن المدهش أن تجد أن هذه السمكة وأنواعًا أخرى من الأسماك قادرة على العيش في الجداول فوق مساقط المياه والشلالات.

إن السمكة القاتلة الصغيرة *Rivulus hartii* هي مستوطن جيد بشكل خاص؛ ففي الليالي الماطرة، تستطيع الخروج من التيار والحركة عبر أوراق الأشجار الرطبة نحو أعلى مساقط المياه. أما السمكة الفطساء فهي ليست محترفة إلى هذا الحد، ولكنها جيدة في السباحة بعكس التيار، ففي فصل الفيضان، تفيض الأنهار مشكلة قنوات ثانوية تجري عبر الغابة، حيث تتمكن الأسماك الفطساء في هذه الظروف من السباحة عكس التيار في هذه القنوات الفرعية، وتغزو البرك الواقعة فوق الشلالات.

بالمقارنة، نجد أنواعًا أخرى من الأسماك غير قادرة على هذا الانتشار. ولهذا، فهي توجد فقط تحت الشلال الأول. ومن الأنواع التي يحدد وجود الشلالات توزيعها سمكة البلطي المستدقة *Crenicichla alta*. وهي سمكة مفترسة شرسة تتغذى على أسماك أخرى من ضمنها السمكة الفطساء.

بسبب وجود الحواجز التي تمنع الانتشار، فإن السمكة الفطساء يمكن أن توجد في بيئتين مختلفتين. ففي البرك أسفل الشلالات يشكل الافتراس من قبل سمكة



الشكل 20 - 18

التغير التطوري في عدد البقع الملونة في عدد تنمية الأسماك الفطساء لعشرة أجيال في بيئة ليس بها افتراس أو ذات افتراس متدن في بيوت زجاجية. وقد طورت هذه الأسماك عددًا أكبر من البقع. أما عند تنميتها في بيئة أكثر خطورة كالبرك التي تحتوي سمكة البلطي المفترسة، فقد أصبحت الأسماك أقل تلوينًا. وقد تم الحصول على النتائج نفسها في تجارب حقلية باستخدام برك أعلى الشلال وأسفله.

استقصاء

كيف تعتمد هذه النتائج على الطريقة التي يُحدّد بها سمك البلطي فريسته؟

ونضجت مبكرة عند حجم صغير (الشكل 20-18). وقد أثبت التحليل المخبري أن الاختلافات بين المجموعات كانت نتيجة فروق وراثية.

تظهر النتائج حدوث تغير تطوري مهم في أقل من 12 سنة. وعلى العموم، تشير الدراسات إلى أنه كيف يستطيع العلماء أن يصوغوا فرضياتهم عن حدوث التطور، وكيف تختبر هذه الفرضيات في الظروف الطبيعية. إن النتائج تعطي دليلًا قويًا لنظرية التطور بالانتخاب الطبيعي.

إن علم الأحياء التطوري هو علم تاريخي. ومع ذلك، ففي بعض الحالات يمكن إجراء التجارب في الطبيعة لاختبار الفرضيات حول كيفية حدوث التطور. هذه الدراسات تكشف أن الانتخاب الطبيعي يمكن أن يسبب تغيرًا تطوريًا سريعًا.

تقترح هذه الفروق أن الانتخاب الطبيعي هو قيد العمل. ففي البيئة ذات الافتراس المتدني، تُظهر الذكور ألوانًا فاقعة وبقعًا تجذب الإناث للمغازلة، وإن الذكور الأكبر حجمًا تكون أكثر نجاحًا في حماية منطقة التكاثر، وفي التزاوج مع الإناث، وإن الإناث الأكبر حجمًا تضع بيضًا أكثر. وهكذا، فإنه بغياب المفترس تستطيع الأسماك الأكثر تلوينًا والأكبر حجمًا أن تنتج نسلًا أكبر ما يؤدي إلى تطور هذه الصفات.

أما في البرك تحت الشلال، فيحابي الانتخاب الطبيعي صفات مختلفة؛ فالذكور الملونة قد تجلب اهتمام المفترس من نوع البلطي، وهذا المعدل العالي من الافتراس يعني أن تعيش معظم الأسماك حياة قصيرة. أما الأفراد ذات اللون الأسمر الفاتح التي توجه الطاقة نحو تكاثر مبكر أكثر مما توجهه نحو النمو للوصول إلى حجم أكبر فهي التي يفضلها الانتخاب الطبيعي.

التجريب يكشف عوامل الانتخاب

على الرغم من أن الفروق بين الأسماك الفطساء التي تعيش فوق الشلالات وتحتها تقترح استجابة تطورية للفروق في قوة الافتراس، فإن هناك تفسيرات بديلة محتملة، منها أن سمكة واحدة كبيرة الحجم فقط قد تكون قادرة على الزحف نحو البرك أعلى الشلال والاستيطان بها. فإذا كانت تلك هي الحال، فإننا نلاحظ هنا تأثير المؤسس الذي به تنشأ مجموعة سكانية جديدة من أفراد ذات جينات للحجم الكبير فقط، إن الطريقة الوحيدة للتأكد من ذلك هي بإجراء تجربة محكمة.

التجربة المخبرية

أجريت التجربة الأولى في برك كبيرة في مختبر للبيوت الزجاجية. عند بدء التجربة، وزعت 2000 سمكة فطساء بالتساوي على 10 برك كبيرة. وبعد 6 أشهر أدخلت الأسماك المفترسة من نوع البلطي إلى أربع برك، ومن نوع السمكة القاتلة الصغيرة إلى أربع برك أخرى، وبقيت بركتان لتشكلا التجربة الضابطة، حيث لا افتراس. بعد 14 شهرًا (توازي 10 أجيال للسمكة الفطساء). قارن العلماء مجموعات الأسماك. لقد كانت الأسماك في البرك الضابطة وفي البرك التي أدخلت إليها السمكة القاتلة الصغيرة متماثلة، ولا يمكن التفرقة بينها - كلها فاقعة اللون وحجمها كبير. في المقابل، كانت الأسماك الموجودة في البرك التي أدخلت إليها سمكة البلطي المفترسة داكنة اللون وأصغر حجمًا. وهكذا، فإن النتائج تبين أن الافتراس يقود إلى تغير تطوري سريع. ولكن، هل تعكس التجارب المخبرية ما يحدث في الطبيعة حقًا؟

التجربة الحقلية

لكي نعرف ما إذا كانت النتائج المخبرية تعد تمثيلًا صادقًا للعمليات الطبيعية، وجد العلماء جدولين توجد فيهما الأسماك الفطساء في برك تحت الشلال، وليس في البرك أعلاه. وكما هو الحال في جداول ترينيداد، يوجد البلطي المفترس في البرك السفلى، وتوجد السمكة القاتلة في البرك أعلى الشلال.

قام العلماء بوضع الأسماك الفطساء في البرك أعلى الشلال، وعادوا على مدد بعد بضع سنوات لدراسة المجموعات السكانية. وعلى الرغم من أن المجموعات نشأت من مجموعات ذات معدل افتراس عال، فإن المجموعات المنقولة طورت بسرعة صفات مشابهة لصفات الأسماك الفطساء، حيث الافتراس المنخفض: لها ألوان فاقعة، وبلغت حجمًا أكبر، ونضجت متأخرة، أما المجموعات الضابطة في هذه التجربة الموجودة في البرك السفلى، فقد استمرت في الاحتفاظ بلون داكن



الشكل 20 - 20

اختلاف الطرز الشكلية لعيينات الحشرات. في بعض الأفراد يكون عدد العيينات في العين اليسرى أكثر من عددها في العين اليمنى.

(موصوفة في الفصل الـ 34). وفي بعض الأفراد تحتوي العين اليسرى عددًا من العيينات أكبر من اليمنى، وفي بعضها الآخر يحدث العكس (الشكل 20-20). وعلى الرغم من تجارب الانتخاب الكثيفة التي أجريت في المختبر، فإن العلماء لم يتمكنوا من إيجاد سلالة من ذبابة الفاكهة لديها عيينات أكثر في العين اليسرى بصورة منتظمة.

ويعود السبب في ذلك إلى عدم وجود جين منفصل لكل عين، بل إن الجينات نفسها تؤثر في كلتا العينين، وإن الفروق في عدد العيينات تنتج من اختلافات تحدث في أثناء عملية التطور الجيني. وهكذا، فإنه على الرغم من وجود اختلافات في الطرز الشكلية، فإن الاختلافات الوراثية المسببة لها ليست موجودة لكي يحابي الانتخاب أحدها.

تفاعل الجينات يؤثر في تلاؤم الأليلات

كما نوقش في (الفصل الـ 12)، فإن السيادة الفوقية ظاهرة يكون فيها لأليل ما لأحد الجينات تأثيرات مختلفة اعتمادًا على الأليلات الموجودة على جينات أخرى، وبسبب هذه السيادة الفوقية، فإن القيمة الانتخابية لأليل ما لأحد الجينات يمكن أن تتغير من طراز جيني إلى آخر. فإذا كانت المجموعة السكانية متعددة الأشكال لجين ثانٍ، فإن الانتخاب قد يضع قيودًا على الجين الأول؛ لأن الأليلات المختلفة تحابي في الأفراد المختلفة في المجموعة نفسها.

تبين الدراسات على البكتيريا كيف يمكن أن يعتمد انتخاب الأليلات لجين ما على أي الأليلات موجود للجينات الأخرى. ففي بكتيريا الأمعاء *E. coli* هناك مساران لتحطيم مادة جلوكونيت gluconate، وكل منهما يستخدم أنزيمًا تنتجه جينات مختلفة. وينتج أحد الجينات الأنزيم 6-PGD الذي يوجد له أليلات عدة. وعندما يكون الأليل المشترك للجين الثاني، الذي يتحكم في المسار الأيضي الثاني، موجودًا فإن الانتخاب لا يجهد أليلًا للجين 6-PGD على الآخر. في بعض أفراد *E. coli* يوجد أليل بديل غير عامل عند الجين الثاني. إن البكتيريا ذات الأليل غير العامل مجبرة إذاً أن تعتمد على المسار الأيضي المعتمد على أنزيم 6-PGD. لذا، فإن التفاعل المتمثل في السيادة الفوقية يوجد بين الجينين، وإن نتيجة الانتخاب الطبيعي على الجين 6-PGD تعتمد على أي الأليلات موجود عند الجين الثاني.

إن قدرة الانتخاب على إنتاج تغير تطوري تعيقها عوامل عدة، مثل التأثيرات المتعددة للجين الواحد، وانعدام الاختلاف الوراثي، وتفاعل الجينات.

على الرغم من أن الانتخاب الطبيعي يُعد أقوى العوامل الرئيسة المسببة للتغير الوراثي، فإن هناك حدودًا لما يستطيع أن ينجزه. تنشأ هذه الحدود من التأثيرات الشكلية المتعددة للأليلات، ومن انعدام التغيرات الوراثية التي يمكن أن يعمل عليها الانتخاب، ومن التفاعل بين الجينات.

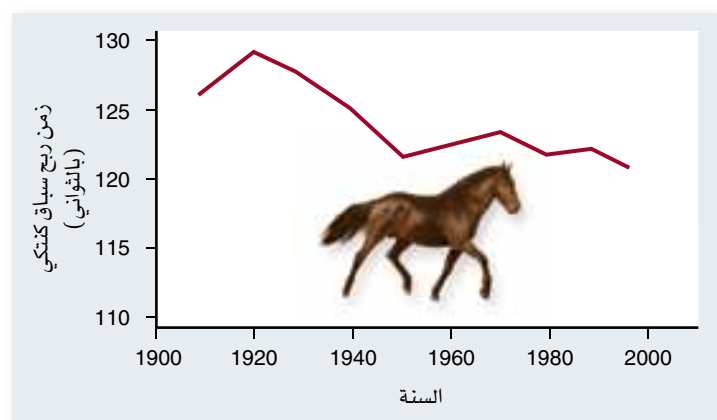
الجينات ذات تأثيرات متعددة

تؤثر الأليلات في نواحٍ متعددة للطراز الشكلي (ظاهرة التأثير المتعدد للجينات *Pleiotropy*، الفصل الـ 12). تميل هذه التأثيرات المتعددة إلى وضع قيود على مدى تغير الطراز الشكلي. فمثلًا، إذا تم انتخاب الدجاج الذي يضع بيضًا كثيرًا للتكاثر، فإن ذلك يقود إلى بيوض ذات قشرة أقل سمكًا، ويمكن أن تنكسر بسهولة. ولهذا السبب، فإننا لن نتمكن من إنتاج دجاجات قادرة على وضع ضعف عدد البيوض التي تضعها أحسن أنواع الدجاج البياض حاليًا. وبالمثل، فإننا لن نستطيع إنتاج أبقار عملاقة الحجم لتعطي لحمًا أكثر بكثير مما تنتجه السلالات الممتازة حاليًا، ولا أن ننتج نباتات ذرة تعطي كوزًا في قاعدة كل ورقة بدلًا من إعطاء كوز في قاعدة كل مجموعة من الأوراق.

التطور يتطلب تغيرًا وراثيًا

يعود أكثر من 80% من مستودع الجينات في سلالات الخيول الأصيلة التي تشارك في السباقات اليوم إلى 31 سلفًا معروفًا تناسلت منذ القرن الثامن عشر. وعلى الرغم من الانتخاب الموجه الكثيف نحو السلالات الأصيلة، فإن تحسن إنجازاتها في السباق لم يزد بأكثر من 50% (الشكل 19-20). لقد أدت سنوات الانتخاب المكثف إلى إزالة الاختلافات من المجموعة بمعدل أعلى مما يمكن تعويضه بالطفرات، وهذا يعني بقاء القليل من الاختلافات الوراثية ما يعني استحالة حدوث تغير تطوري.

في بعض الحالات، نجد أن التغيرات في الطرز الشكلية لصفة ما ليس لها أساس وراثي. فالعين المركبة للحشرات مؤلفة من مئات وحدات بصرية تدعى عُيُنَات



الشكل 19 - 20

انتخاب زيادة السرعة في خيول السباق لم يعد فعالًا. لم تتحسن سرعة الحيوان في سباق كنتكي بشكل ملحوظ منذ عام 1950.

استقصاء

ما الذي قد يفسر عدم وجود تغير في سرعات ربح السباق؟

1-20

التغير الوراثي والتطور

- يشكل التغير الوراثي، وهو الفروق في تكرار الأليلات، المادة الخام للانتخاب الطبيعي.
- الانتخاب الطبيعي هو الآلية الأساسية للتطور، وهو يشير إلى التغير الذي يحدث عبر الزمن.
- يحابي الانتخاب الطبيعي أليلات معينة، ويمكن أن يقود إلى تغير في تكرار الأليلات. ويمكن أن يتغير تكرار الأليلات بفعل عمليات أخرى.
- تكون المواقع الجينية متعددة الأشكال إذا احتوت أكثر من أليل بتكرار أكبر مما قد يحدث نتيجة للطفرة وحدها.

2-20 التغيرات في تكرار الأليل (الشكل 20-3)

- يتنبأ مبدأ هاردي-واينبرج ثباتاً في تكرار الأليلات في المجموعة السكانية طالما تحققت الافتراضات الآتية:
- عدم حدوث الطفرة.
- عدم حدوث تدفق للجينات بسبب الهجرة بين المجموعات السكانية.
- عدم حدوث التزاوج بصورة عشوائية.
- أن يكون حجم المجموعة كبيراً جداً.
- عدم حدوث انتخاب طبيعي.
- ويقدم مبدأ هاردي-واينبرج دليلاً على حدوث التطور.
- إذا لم يكن تكرار الأليلات هو نفسه في الأجيال اللاحقة، فإن أحد افتراضات هاردي-واينبرج لم يتحقق، وإن التطور يتم.
- إذا بقي تكرار الأليلين في مجموعة سكانية تحقق الافتراضات السابقة هونفسه في الأجيال اللاحقة، فإن التطور لا يحدث.
- تصف المعادلة $1 = q^2 + pq + p^2$ تكرار الأليلين هما q و p في مجموعة سكانية تحقق مبدأ هاردي-واينبرج.

3-20

خمسة عوامل تسبب التغير التطوري (الشكل 20-4)

- يشكل حدوث الطفرات في الأليلات المادة الخام النهائية للتطور.
- يمكن أن تُشكل هجرة أليلات جديدة إلى المجموعة السكانية عاملاً قوياً للتغير.
- يسبب تدفق الجينات تجانساً في تكرار الأليلات بين المجموعات.
- يحدث التزاوج المتناسق (المتجانس) عندما تتزاوج أفراد متماثلة شكلاً، وبذلك قد تزداد نسبة الأفراد متماثلة الجينات.
- يحدث التزاوج غير المتناسق (المنوع) عندما تتزاوج أفراد مختلفة شكلاً، وبذلك قد تزداد نسبة الأفراد الخليطة.
- يحدث تأثير المؤسس عندما تغادر مجموعة صغيرة من الأفراد ذات توزيع مختلف للأليلات، وتوطن منطقة جديدة على مسافة من الموطن الأصلي للمجموعة السكانية.
- يحدث تأثير عنق الزجاجة، عندما ينخفض حجم المجموعة السكانية بصورة كارثية، ويكون توزيع الأليلات في المجموعة المتبقية مختلفاً عنه في المجموعة الأصلية (الشكل 20-5).
- لكي يحدث الانتخاب الطبيعي، يجب أن يكون هناك اختلافات وراثية في المجموعة، وأن تنتج هذه الاختلافات تفاضلاً في النجاح التكاثري - نتيجة لزيادة البقاء، أو نجاح التزاوج أو الإخصاب - وأن تورث هذه الاختلافات.
- إن النتيجة المتوقعة للانتخاب الطبيعي هي أن تكون الأجيال المستقبلية أفضل تكيّفاً للبيئة.

4-20 التلاؤم وقياسه

- يعرف التلاؤم بأنه النجاح التكاثري لطرز شكلي، وهو قد يتألف من مكونات عدة.
- بعض الطرز الشكلية قد تبقى بصورة أفضل من طرز أخرى.
- الانتخاب الجنسي يشير إلى الفروق بين الطرز الشكلية في النجاح التزاوجي.
- بعض الطرز الشكلية قد تنتج نسلًا في كل تزاوج أكثر من طرز أخرى.

5-20 التفاعل بين القوى التطورية

- مقدار الاختلافات الوراثية قد يعكس توازنًا بين قوى متعارضة.
- إن معدلات الطفرة نادرًا ما تكون عالية جدًا لكي تعاكس أثر الانتخاب الطبيعي.
- قد يقود الانجراف الوراثي إلى زيادة تكرار الأليلات التي لا يفضلها الانتخاب الطبيعي.
- قد ينشر تدفق الجينات طفرة مفيدة إلى مجموعات أخرى.
- قد يُعيق تدفق الجينات التكيفات بسبب تدفق جينات ضارة.

6-20

الحفاظ على الاختلافات

- يُحابي الانتخاب المعتمد على التكرار السلبي الطرز الشكلية النادرة.
- يميل الانتخاب المعتمد على التكرار الإيجابي إلى إزالة الاختلافات.
- الانتخاب المتذبذب يحدد طرزًا شكلية مختلفة في الأوقات المختلفة بسبب الظروف البيئية المختلفة.
- تُحابي ميزة الخليط الأفراد التي تملك كلا الأليلين، حتى إن كان أحدهما ضارًا، عندما يوجد في الفرد تماثل الجينات.

7-20 الانتخاب يعمل على صفات تتأثر بالجينات المتعددة (الشكل 20-13)

- يعمل الانتخاب بطرق مختلفة.
- الانتخاب المسبب للاضطراب يميل إلى إزالة الأفراد ذات الطراز الشكلي المتوسط، ما ينتج طرفين متميزين، كلٌ بطراز شكلي.
- الانتخاب الموجّه يحابي أحد الأطراف، ويزيل بشكل مستمر الطرف الآخر.
- الانتخاب المسبب للاستقرار يحذف كلاً من الطرفين، ويزيد تكرار الطراز الوسطي الشائع.

8-20

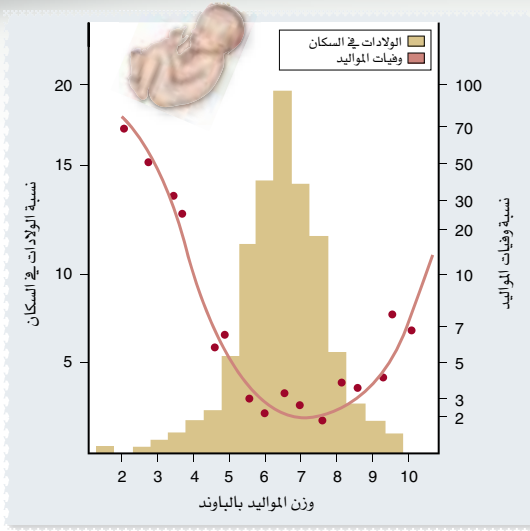
الدراسات التجريبية في الانتخاب الطبيعي

- تبين الدراسات المخبرية والحقلية ما إذا كان التطور يتم فعلاً، ومدى السرعة التي يتم بها.

9-20

حدود الانتخاب الطبيعي

- على الرغم من قوة الانتخاب الطبيعي فإن هناك حدوداً لما يمكن إنجازه.
- الأليلات ذات التأثيرات المتعددة تضع قيوداً على المقدار الذي يمكن أن يتغير به طراز شكلي.
- الضغوط الانتخابية المكثفة قد تزيل الاختلافات الوراثية (وهي أساس التطور) من المجموعة.
- التفاعلات الجينية يمكن أن تؤثر في تلاؤم الأليلات، عندما تكون التأثيرات الشكلية لأحد الأليلات معتمدة على نوع الأليل الموجود عند الجين الثاني، وهذا يدعى السيادة الفوقية. إن انتخاب الأليل الأول قد يقيد كونه الأليل الثاني متعدد الأشكال.



اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. التزاوج المتجانس

- يؤثر في تكرار الطرز الجينية المتوقعة تحت ائزان هاردي-واينبرج.
 - يؤثر في تكرار الأليلات المتوقعة تحت ائزان هاردي-واينبرج.
 - ليس له أثر في تكرار الطرز الجينية المتوقعة بحسب ائزان هاردي-واينبرج؛ لأنه لا يؤثر في النسب التقريبية للأليلات في المجموعة.
 - يزيد تكرار الأفراد الخليطة فوق ما هو متوقع بحسب هاردي-واينبرج.
2. في مجموعة سكانية تحت ائزان هاردي-واينبرج بها اللون الأحمر (أليل سائد) ولون الأبيض، إذا كان تكرار الأزهار الحمراء 91%، فإن تكرار أليل اللون الأبيض:
- 9%.
 - 30%.
 - 91%.
 - 70%.

3. يمكن أن يقود كل من الانجراف الوراثي والانتخاب الطبيعي إلى معدل عالٍ من التطور، لكن:

- يعمل الانجراف الوراثي بشكل أسرع في المجموعات الكبيرة.
 - الانجراف الوراثي وحده يقود إلى التكيف.
 - يتطلب الانتخاب الطبيعي حدوث الانجراف الوراثي لإنتاج اختلافات جديدة في المجموعة.
 - يمكن إبطاء عمليتي التطور هاتين بتدفق الجينات.
4. عندما تتغير البيئة من عام إلى آخر، وتُظهر الطرز الشكلية المختلفة درجات مختلفة من التلاؤم في البيئات المختلفة:
- يعمل الانتخاب الطبيعي بصورة تعتمد على التكرار.
 - يتذبذب أثر الانتخاب الطبيعي من عام إلى آخر محبداً طرازاً شكلياً مختلفاً في الأعوام المختلفة.
 - الاختلافات الوراثية ليست مطلوبة لإحداث التغيير التطوري عن طريق الانتخاب الطبيعي.
 - لا شيء مما ذكر.

5. إن تكرار أليل الخلايا المنجلية (S) هو 0.12 في الأفارقة الذين يتعرضون للملاريا، ولكنه انخفض بعد 15 جيلاً إلى نحو 0.003 في مناطق انقرضت فيها الملاريا (الولايات المتحدة). أخذاً في الحسبان آلية ميزة الخليط، طول المدة التي يجب أن تقرض فيها الملاريا في إفريقيا قبل أن نتوقع انقراضاً تاماً للجين (S) هي:

- أقل من 15 جيلاً.
- أكثر من 15 جيلاً.
- لا توجد معلومات كافية للتنبؤ.
- ما الذي نتوقع حدوثه لمعدل وزن المواليد إذا ما أدى التقدم في التكنولوجيا الطبية في السنوات القليلة القادمة إلى انقاص معدل وفيات المواليد ذوي الوزن الكبير ليصبح مشابهاً لذلك للمواليد متوسطي الوزن (انظر الشكل الآتي- المنحنى الأحمر). افترض أن الفروق في وزن المواليد لها أساس وراثي:
- سيزداد معدل وزن المواليد مع الزمن.
- سينقص معدل وزن المواليد مع الزمن.
- أوب معاً.
- لا شيء مما ذكر.

7. العوامل الكثيرة التي يمكن أن تحدد قدرة الانتخاب الطبيعي على إحداث التغيير التطوري تشمل:

- نزاعاً بين التكاثر والبقاء، كما شوهد في السمكة الفطساء في ترينيداد.

- انعدام الاختلافات الوراثية.
- تعدد تأثيرات الجين.
- كل ما سبق.

8. يختلف الانتخاب المسبب للاستقرار عن الانتخاب الموجه؛ لأن:

- في الأول يقل التباين في الطراز الشكلي، ويبقى معدل الطراز الشكلي نفسه، أما في الثاني فإن كلاً من التباين ومعدل الطراز الشكلي يتغيران.
- يتطلب الأول تغييراً وراثياً في حين لا يحتاج الثاني إلى ذلك.
- الطرز الشكلية الوسطية تُحابي في الانتخاب الموجه.
- لا شيء مما ذكر.

9. أثر المؤسس وعتق الزجاجة:

- يُتوقعان فقط في مجموعات سكانية كبيرة.
- هما الآليتان اللتان تسببان زيادة في الاختلافات الوراثية في المجموعة.
- هما طريقتان مختلفتان للانتخاب الطبيعي.
- هما شكلان للانجراف الوراثي.

أسئلة تحدد

1. في سمكة ترينيداد، أسهمت الدراسات المخبرية والحقلية في بناء دليل قوي على أثر المفترس في إحداث تغيير تطوري في صفات اللون وتاريخ الحياة. هناك احتمال لا يزال قائماً - وإن لم يكن محتملاً - يتمثل في وجود اختلافات أخرى بين المواقع أعلى الشلال وأسفله، إضافة إلى وجود المفترس. ما الدراسات الإضافية التي يمكن أن تعزز من تفسير النتائج؟
2. أخذاً في الحسبان قوة الانتخاب الطبيعي في إزالة الاختلافات الوراثية المتعلقة بالسرعة في الخيول الأصيلة، يبقى السؤال هو: لماذا يوجد هذا المقدار الكبير من الاختلاف في سرعة (وهي صفة متصلة) وفي صفات أخرى غيرها؟ إن هذا الأمر ينطبق حتى في صفات نعرف أنها تحت أثر الانتخاب الطبيعي القوي. من أين تأتي الاختلافات الوراثية في الأصل؟ وكيف يقارن معدل الانتاج مع قوة الانتخاب الطبيعي؟ ما الآليات الأخرى التي تحافظ على الاختلافات الوراثية، وتزيدها في المجموعات الطبيعية؟

21 الفصل

الأدلة على حدوث التطور

The Evidence for Evolution

مقدمة

كما قدمنا في الفصل الأول، عندما وضع داروين نظريته الثورية في التطور عن طريق الانتخاب الطبيعي، لم يتوافر آنذاك إلا القليل من الأدلة لإسناد تلك النظرية. بدلاً من ذلك، اعتمد داروين على الملاحظات من العالم الطبيعي، والمنطق، والنتائج التي يصل إليها مربو الحيوانات الداجنة. لكن الدليل على صحة نظريته أصبح غامراً منذ ذلك الحين.

تعتمد النظرية على دعامتين: الأولى، دليل على أن الانتخاب الطبيعي ينتج تغييراً تطورياً، والثانية، دليل من سجل الأحافير أن التطور قد حدث. إضافة إلى ذلك، فإن المعلومات من حقول علوم الحياة المتباعدة-حقول مختلفة كالتشريح، وعلم الحياة الجزيئي، والجغرافيا الحيوية- يمكن تفسيرها علمياً بأنها نتائج للتطور.

- يعد تطور الخيول مثالاً رئيساً للأدلة التي تقدمها الأحافير.
- 21-5 دليل تشريحي على حدوث التطور
 - تقترح التراكيب المتماثلة اشتقاقاً مشتركاً.
 - يبين التطور الجنيني المبكر تشابهاً في بعض المجموعات.
 - بعض التراكيب قد لا تناسب بشكل كامل استعمالها.
 - التراكيب المختزلة تفسر على أنها مخلفات من الماضي.
- 21-6 التطور الالتقائي والسجل الجغرافي الحيوي
 - تظهر الجرابيات والمشيميات التقاءً تطورياً.
 - التطور الالتقائي ظاهرة واسعة الانتشار.
 - تزودنا الدراسات الجغرافية الحيوية بمزيد من الأدلة على حدوث التطور.
- 21-7 نقد داروين



موجز المفاهيم

- 21-1 مناقير حسون داروين: دليل على الانتخاب الطبيعي
 - تظهر طيور الحسون في جزر غالاباغوس اختلافات تتعلق بجمع الطعام.
 - أثبتت البحوث الحديثة فرضية داروين في الانتخاب.
- 21-2 العث المفضل والاصطباغ الصناعي بميلانين: مزيد من الأدلة على التطور
 - تناقص أعداد العث ذي اللون الفاتح بسبب الانتخاب الناتج عن الافتراس.
 - عندما تنعكس الظروف البيئية يتغير الضغط الانتخابي.
 - قد يصعب تحديد عوامل الانتخاب بدقة.
- 21-3 الانتخاب الاصطناعي: التغيير الذي يحدثه الإنسان
 - يبين الانتخاب التجريبي حدوث التغيير في المجموعات السكانية.
 - أدى الانتخاب الزراعي إلى تحوير كبير في المحاصيل والماشية.
 - السلالات المدجنة نشأت من انتخاب اصطناعي.
- 21-4 دليل على التطور من الأحافير
 - يقدر عمر الأحافير تاريخاً بمعدل تحلل المواد المشعة.
 - تقدم الأحافير تاريخاً للتغيير التطوري.
 - توثق الأحافير التحول التطوري.

مناقير حسون داروين: دليل على الانتخاب الطبيعي

والبراعم، وغيرها تتغذى على ثمار الصبار والحشرات التي يجذبها إليه، إضافة إلى مجموعات ماصة للدماء كالحسون الأرضي ذي المنقار الحاد الذي يزحف على الطيور البحرية، ويستخدم منقاره الحاد لثقب جلد هذه الطيور، ويمتص دمها. إن الأكثر إثارة هو الحسون الذي يستخدم الأدوات، فالحسون نقار الخشب يلتقط غصناً، أو شوكة صبار، أو عنق ورقة، ويهذه بمنقاره، ثم يتقب به الأغصان اليابسة، ويلتقط به ما لديها من يرقات.

إن التطابق بين مناقير أنواع الحسون ومصدر غذائها، أوحى لداروين أن الانتخاب الطبيعي قد هذب هذه المناقير. وفي كتابه "رحلة السفينة بيجل"، كتب: إن رؤية هذا التدرج والتنوع في التركيب في مجموعة صغيرة من الطيور شديدة التقارب، يمكن المرء أن يتخيل أنه في ضوء قلة الطيور الأصلية في هذا الأرخيل، فإن نوعاً واحداً قد تم العمل عليه وتحويله في اتجاهات مختلفة.

أثبتت البحوث الحديثة فرضية داروين في الانتخاب

تقترح ملاحظات داروين أن الاختلافات بين الأنواع في حجم المنقار وشكله تطورت، عندما تكيف النوع لاستعمال مصادر مختلفة من الغذاء، ولكن هل يمكن اختبار هذه الفرضية؟ في الفصل 20 تعلمت أن نظرية التطور بالانتخاب الطبيعي تتطلب تحقق ثلاثة شروط:

1. وجود اختلافات في المجموعة السكانية.
2. يجب أن تقود هذه الاختلافات إلى اختلافات في النجاح التكاثري للأفراد على مدى الحياة.

كما تعلمت في الفصل السابق، تنتج مجموعة من العمليات التغير التطوري. يتفق معظم علماء الأحياء التطوري مع داروين، على أن الانتخاب الطبيعي هو العملية الأساسية المسؤولة عن التطور. وعلى الرغم من عدم قدرتنا على الرجوع عبر الزمن، فإن الدليل الحديث يؤكد قوة الانتخاب الطبيعي بوصفه عاملاً مسبباً للتغير التطوري. هذا الدليل يأتي من كل من المختبر، والحقل، ومن الأوضاع الطبيعية، والأوضاع التي أحدث بها الإنسان تغييراً.

إن طيور حسون داروين مثال تقليدي للتطور عن طريق الانتخاب الطبيعي. فعندما زار داروين جزر غالاباغوس بالقرب من شواطئ الإكوادور عام 1835، جمع 31 عينة من طيور الحسون من ثلاث جزر. ولأن داروين لم يكن خبيراً في الطيور، فقد كانت لديه مشكلة في تحديد أنواعها، واعتقد بالنظر إلى مناقيرها أنه جمع خليطاً من طيور النُممة، وذات المنقار العريض، والشحور.

لدى عودته إلى إنجلترا أعلمه عالم الطيور جون جولد أن المجموعة التي أحضرها ليست في الواقع إلا مجموعة مترابطة بقوة من أنواع محددة، يشابه بعضها بعضاً باستثناء المناقير. وفي المحصلة، فإن هناك الآن 14 نوعاً يمكن تمييزها.

تظهر طيور الحسون في جزر غالاباغوس اختلافات تتعلق بجمع الطعام

يوضح (الشكل 1-21) تنوع طيور حسون داروين. فبينما يتغذى الحسون الأرضي على الحبوب، ويطحنها بمنقاره القوي، تتغذى الأنواع ذات المناقير الأصغر والأضيق كحسون الهازجة على الحشرات. وهناك أنواع أخرى تتغذى على الفواكه



حسون نقار الخشب (*Cactospiza pallida*)



الحسون الأرضي الضخم (*Geospiza magnirostris*)



حسون الصبار (*Geospiza scandens*)



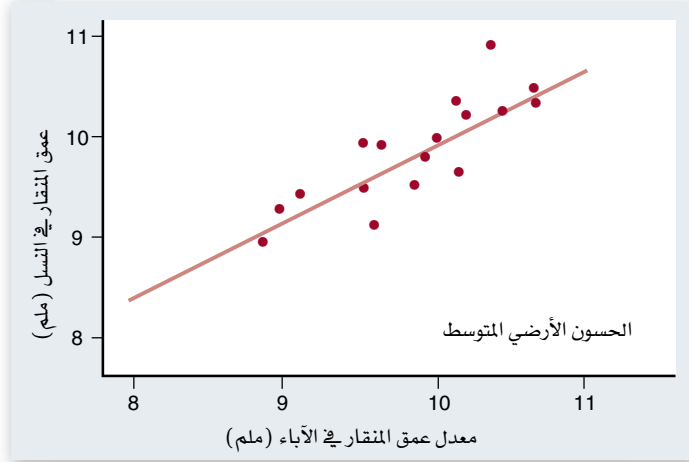
الحسون الهازج (*Certhidea olivacea*)



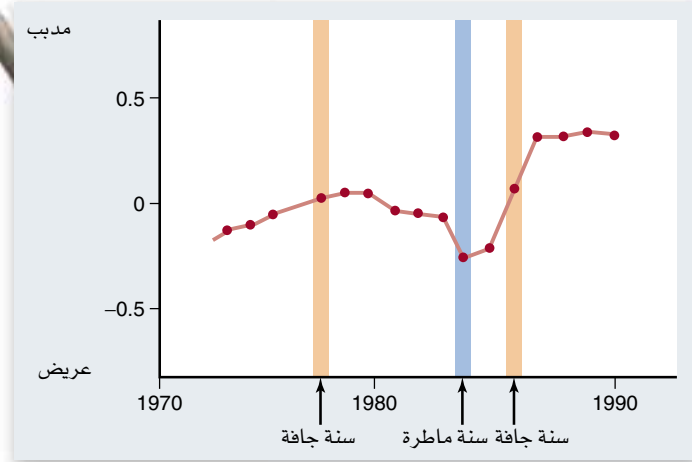
حسون الأشجار النباتي (*Platyspiza crassirostris*)

الشكل 1-21

حسون داروين. تظهر هذه الأنواع فروقاً في المنقار وعادات التغذية بين طيور حسون داروين. نتج هذا التنوع عندما استوطنت أسلاف الحسون هذه الجزر، وتباينت في بيئاتها التي تخلو من الأنواع الأخرى من الطيور الصغيرة. إن مناقير أنواع عدة تشبه تلك التي تملكها عائلات مختلفة من الطيور على البر الرئيس. فمثلاً، يشبه منقار الحسون الهازج منقار الطيور الهازجة التي لا يربطها بها أي رابط قرابة.



ب.



الشكل 21-2 أ.

الدليل على أن الانتخاب الطبيعي يغير شكل المنقار في الطائر *Geospiza fortis* أ. في السنوات الجافة، حيث لا توجد إلا البذور الكبيرة القاسية، يزداد معدل عمق المنقار. ب. يورث عمق المنقار من الآباء إلى النسل.

استقصاء

5

افترض أن طائراً ذا منقار كبير يتزاوج مع طائر ذي منقار صغير، هل ستكون مناقير النسل الناتج أكبر أم أصغر من مناقير نسل نتج عن تزاوج زوج من الطيور ذات المناقير المتوسطة؟

ذات المناقير الأعمق والأقوى تحافظ على بقائها بصورة أفضل؛ لأنها أكثر قدرة على كسر البذور الكبيرة. في السنة اللاحقة، وجدنا أن معدل عمق منقار الطيور في المجموعة السكانية يزداد نتيجة لذلك. وعندما تعود السنوات الماطرة، فإن معدل عمق المنقار يقل حتى يعود إلى حجمه الطبيعي (الشكل 21-2 أ).

وبالعكس تماماً، ففي السنوات الماطرة بشكل خاص، تزدهر النباتات، وتنتج وفرة من البذور الصغيرة، وبالنتيجة، فإن الطيور ذات المناقير الصغيرة تزدهر، وينقص عمق المنقار بشكل كبير. هل تعكس هذه التغيرات في أبعاد المنقار فعل الانتخاب الطبيعي؟ أحد الاحتمالات البديلة أن التغيرات في عمق المنقار قد لا تعكس تغييراً في تكرار الجينات، بل هو ببساطة استجابة لنوع المادة الغذائية - مثلاً ربما يؤدي طحن البذور الكبيرة إلى أن تطوّر الطيور التي هي قيد النمو مناقير كبيرة.

لاستبعاد مثل هذا الاحتمال، قارن العالمان السابقان العلاقة بين حجمي منقار الوالدين ومنقار النسل بفحص كثير من الأعشاش على مدى سنوات عدة. لقد وجدنا أن عمق المنقار ينتقل بدقة من جيل إلى آخر بغض النظر عن الظروف البيئية (الشكل 21-2 ب)، ما يشير إلى أن الفروق بين الأفراد في حجم المنقار تعكس فروقاً وراثية، وأن التغيرات التي تتم من عام إلى آخر في معدل عمق المنقار تمثل تغييراً تطورياً ينتج من الانتخاب الطبيعي.

يعدل الانتخاب الطبيعي شكل منقار حسون داروين استجابة لطبيعة الغذاء المتوافر، وهذه التعديلات يمكن رؤية حدوثها اليوم.

3. يجب أن تنتقل الاختلافات بين الأفراد وراثياً إلى الجيل المقبل. يكمن السر في النجاح في اختبار فرضية داروين في الصبر. فلمدة تزيد على 30 عاماً، بدأ العالمان بيتر وروزماري جرانت وتلاميذهما عام 1973 دراسة الحسون الأرضي المتوسط *Geospiza fortis* على جزيرة صغيرة في وسط غالاباغوس، تدعى دافني الكبرى. يتغذى هذا الحسون بشكل رئيس على البذور الصغيرة الطرية التي تنتجها النباتات بكثرة في الأعوام الماطرة. وتلجأ الطيور للتغذية على البذور الأكبر والأكثر جفافاً، التي يصعب كسرها، فقط عندما تختفي البذور الصغيرة بعد سنوات عدة من الجفاف، حيث تنتج النباتات عدداً أقل من البذور.

قام العالمان بيتر وروزماري بقياس كمي لشكل منقار طيور الحسون الأرضي المتوسط على جزيرة دافني الكبرى؛ قاسوا عمق المنقار (عرض المنقار من الأعلى إلى الأسفل عند قاعدته) لكل طائر على حدة. وبقياس كثير من الطيور كل عام استطاعا إعداد لوحة تفصيلية للمرة الأولى للتطور في أثناء حدوثه. لم يكتشف العالمان بيتر وروزماري وجود تغيرات في عمق المنقار بين أفراد المجموعة السكانية فحسب، بل وجدنا أن معدل عمق المنقار يتغير من عام إلى آخر، وبصورة يمكن التكهّن بها أيضاً.

تنتج النباتات بذوراً قليلة في أثناء الجفاف، والصغيرة منها تؤكل بسرعة، ما يجعل البذور الكبيرة المصدر الرئيس المتبقي للطعام. نتيجة لذلك، فإن الطيور

العث المفلغل والاصطباغ الصناعي بميلانين: مزيد من الأدلة على التطور

من كل نوع سيبقى. لتقييم نتائجه، كان كِتْلُول قد علّم العث بوضع نقطة من الدهان تحت أجنحتها، بحيث لا تبدو واضحة للطيور.

في منطقة بيرمنجهام الملوثة، استطاع كِتْلُول اصطياد 19% فقط من العث الفاتح و 40% من العث الأسود. يشير هذا إلى أن العث الأسود كانت لديه فرصة أكبر في البقاء في الغابات الملوثة، حيث جذوع الأشجار دكناء اللون. أما في دورسييت غير الملوثة فقد جمع كِتْلُول 12.5% من العث الفاتح و 6% فقط من العث الأسود. تشير هذه النتيجة إلى أنه حيثما بقيت جذوع الأشجار فاتحة اللون فإن العث الفاتح لديه فرصة أكبر للبقاء. وقد عزز كِتْلُول من تفسيره بأن وضع عثاً على الأشجار، وقام بتصوير الطيور، وهي تبحث عن الغذاء، حيث وجد أن بعض الطيور كانت تمر أحياناً فوق العث الذي له لون الخلفية نفسها دون أن تراه.

إن ملاحظة كِتْلُول أن الطيور ترى العث ذا اللون الذي لا يماثل لون الخلفية عززتها لاحقاً ثماني دراسات حقلية مستقلة، كل منها لها تصميم مختلف، وأخذت جميعها بتصحيح العيوب في تصميم تجارب كِتْلُول الأولية. زودتنا هذه النتائج مقرونة بتجربة إعادة الاصطياد بدليل قوي على فعل الانتخاب الطبيعي، وأشارت إلى دور الطيور بوصفها عاملاً في هذا الانتخاب في حالة العث المفلغل.

عندما تنعكس الظروف البيئية يتغير الضغط الانتخابي

في المناطق الصناعية في قارات آسيا، وأوروبا، وأمريكا الشمالية تطورت أنواع عدة من العث بالطريقة نفسها، كما العث المفلغل. يشير تعبير **الاصطباغ الصناعي بالميلانين Industrial melanism** إلى الظاهرة التي تسود بها الأفراد ذات اللون الأذكى على ذات اللون الأفتح. في النصف الثاني من القرن العشرين، وحيث جرى تطبيق ضبط التلوث بشكل واسع، بدأ الميل تجاه الاصطباغ بميلانين ينعكس لكثير من الأنواع في القارات الشمالية.

عندما تتغير البيئة، فإن الانتخاب الطبيعي غالباً ما يحابي صفات معينة في النوع. أحد الأمثلة التقليدية يتعلق بالعث المفلغل *Biston betularia*. يوجد العث البالغ بتشكيلة واسعة من الألوان، ابتداء من اللون الرمادي الفاتح ذي البقع السوداء (ومن هنا يسمى العث المفلغل) وحتى اللون الأسود التام (ميلانيني). يبين التحليل الوراثي أن لون جسم العث هو صفة وراثية تعكس آليات مختلفة لجين واحد. الأفراد السود لديها الأليل السائد الذي كان موجوداً، وإن بصورة نادرة، قبل عام 1850. منذ ذلك الحين، تزايد تكرار الأفراد السود في مجموعات العث بالقرب من المراكز الصناعية، حتى أصبح يشكل نحو 100% من هذه المجموعات. وقد لاحظ علماء الأحياء أنه في المناطق الصناعية، حيث ينتشر العث الأسود تكون جذوع الأشجار دكناء بفعل سناج التلوث، ما أدى أيضاً إلى قتل كل الأشنات الفاتحة اللون على جذوع هذه الأشجار.

تناقص أعداد العث ذي اللون الفاتح بسبب الانتخاب

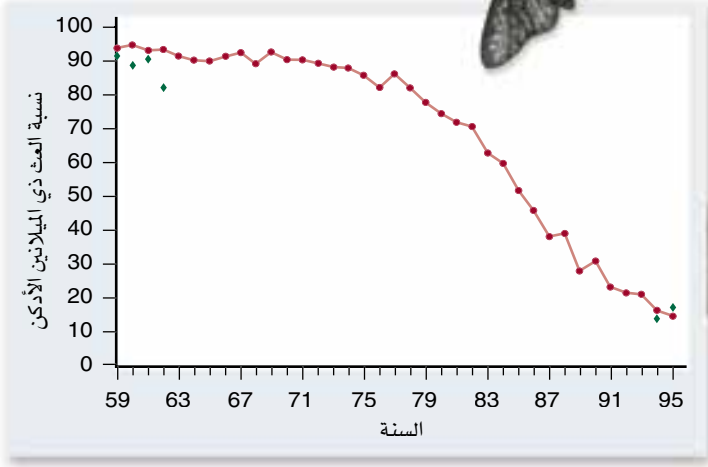
النتائج عن الافتراض

لماذا اكتسب العث الأسود ميزة البقاء حول عام 1850؟ اقترح هاوي جمع العث J.W. Tutt عام 1896 الفرضية الأكثر قبولاً لتفسير انخفاض عدد العث المفلغل. فقد اقترح أن شكل العث المفلغل أكثر وضوحاً للمفترسات على الأشجار المغطاة بالسناج التي فقدت الأشنات الفاتحة أيضاً. لهذا، فقد تغذت الطيور على العث المفلغل الذي كان يستريح على جذوع الأشجار في أثناء النهار، أما الأشكال السود في المقابل فقد كانت لديها ميزة بسبب محاكاتها للون الأشجار (الشكل 21-3). وعلى الرغم من أن Tutt لم يكن لديه دليل، فإن عالم البيئة البريطاني بيرنارد كِتْلُول اختبر هذه الفرضية عام 1950 بإطلاقه أعداداً متساوية من العث الأسود والفاتح في غابتين: إحداهما في منطقة ملوثة جداً قرب بيرمنجهام، والأخرى في دورسييت غير الملوثة. ثم وضع كِتْلُول مصائد في كلتا الغابتين؛ ليرى كم من العث



الشكل 21-3

فرضية Tutt لتفسير الاصطباغ الصناعي بالميلانين. تبين الصور الفوتوغرافية نماذج محفوظة للعث المفلغل *Biston betularia* موضوعة على الأشجار. لقد افترض Tutt أن أشكال العث ذات الميلانين الدكناء أكثر وضوحاً للمفترسات، عندما تكون على الأشجار غير الملوثة (يسار)، يكون العث المفلغل ذو اللون الفاتح أكثر وضوحاً للمفترسات على قلف الأشجار في المناطق الملوثة صناعياً (يمين).



الشكل 21-4

الانتخاب ضد الاصطباغ بالميلانين. تمثل الدوائر تكرار العث ذي اللون الأذكن من نوع *Biston betularia* في منطقة كالدي كومن بإنجلترا الذي جرى أخذ عينات منه ابتداء من 1959 وحتى 1995. وتبين الأشكال المعينية تكرار العث ذي اللون الأذكن *B. betularia* في ميشجان منذ 1959 وحتى 1962 ومن الأعوام 1994 وحتى 1995.

استقصاء

ما الذي تستطيع استنتاجه من حقيقة أن تكرار العث ذي اللون الأذكن يتناقص بالدرجة نفسها في الموقعين؟

واضح. فقد بينت تجارب كِتْلُول بما لا يدع مجالاً للشك أن الانتخاب يحايي العث الأذكن في البيئات الملوثة، والعث الفاتح في المناطق التي ما زالت نقية. إن الزيادة والانخفاض اللاحق لتكرار العث الأذكن يرتبط مع مستويات التلوث بشكل مستقل في القارتين، ما يبين بوضوح أن الانتخاب هو الذي يقود التغيير التطوري. إن إعادة النظر في عوامل الانتخاب الطبيعي توضح الطريقة التي يتحقق بها التقدم العلمي: فالفرضيات، كفرضية Tutt، توضع ثم تُختبر، وإذا ما رفضت، فإن فرضية أخرى تتم صياغتها، وتبدأ العملية من جديد.

يحايي الانتخاب الطبيعي الأشكال الدكناء اللون من العث المفضل في المناطق التي تتعرض لتلوث الهواء، وذلك ربما لأنها لا تُرى بوضوح على الأشجار الدكناء من قبل الطيور المفترسة لها، وإن الانتخاب بدوره يحايي العث الفاتح اللون، عندما ينحسر التلوث.

بدأ الاصطباغ الصناعي بالميلانين بالانعكاس في بريطانيا عقب تفعيل قانون الهواء النظيف عام 1956. وبدءاً من عام 1959، أخذت عينات من المجموعات السكانية للعث *Biston* في منطقة كالدي كومن خارج مدينة ليفربول. وقد وجد أن الأشكال ذات الميلانين الأذكن تناقصت من 93% عام 1959 إلى 15% عام 1995 (الشكل 21-4).

إن هذا الانخفاض بيدي ارتباطاً واضحاً مع انخفاض كبير في تلوث الهواء، وبشكل خاص انخفاض في معدلات ثاني أكسيد الكبريت والمواد العالقة، وهما أمران كلاهما يسبب تلويناً لجذوع الأشجار. وإن الانخفاض ينطبق مع انتخاب انتقائي ضار مقداره 15% ضد العث ذي الأليل السائد المنتج لميلانين.

ومن المثير للاهتمام أن المقدار نفسه من انعكاس الاصطباغ بميلانين حدث في الولايات المتحدة. فمن بين 576 عثاً مفلطلاً جمعت من حقل بالقرب من ديترويت الصناعية في الأعوام 1959-1961 كان 515 منها ذا لون أذكن بنسبة مقدارها 89%، وعندما أقرّ قانون الهواء النظيف في أمريكا عام 1963 حدث انخفاض كبير في تلوث الهواء. عند إعادة جمع عينات من حقل ديترويت عام 1994، كانت نسبة العث الأذكن فقط 15% (انظر الشكل 21-4)، إن المجموعات السكانية للعث في ليفربول وديترويت التي كانت جزءاً من التجربة الطبيعية نفسها أظهرت دليلاً قوياً على الانتخاب الطبيعي.

قد يصعب تحديد عامل الانتخاب بدقة

على الرغم من قوة الدليل على الانتخاب الطبيعي في حالة العث المفضل، يجري حالياً إعادة تقييم فرضية Tutt حول عوامل الانتخاب. لقد لاحظ الباحثون أن الانتخاب الحديث ضد العث الأذكن لا يظهر ارتباطاً كافياً مع التغيير في أشنات الأشجار. ففي منطقة كالدي كومن بدأ الشكل الفاتح من العث المفضل في الزيادة في تكراره قبل ظهور الأشنات على الأشجار. وفي منطقة ديترويت، لم تتغير الأشنات بشكل ملحوظ عندما ازدادت أعداد العث الأذكن أولاً، ثم عادت للانخفاض بعد 30 عاماً. وفي الحقيقة، فإن الباحثين لم يتمكنوا من إيجاد عث مفضل إطلاقاً على أشجار ديترويت، سواء أكانت مغطاة بالأشنات أم لم تكن. يقترح أحد الأدلة على أن العث كان يستريح على الأوراق في أعالي الأشجار، ولكن أحداً لم يكن متأكداً. فهل يمكن أن يكون التسمم بالملوثات، وليس الافتراض هو عامل الانتخاب الطبيعي لهذا العث. ربما- ولكن حتى هذا التاريخ، فإن الدليل التجريبي يدعم الافتراض عن طريق الطيور. يشير الباحثون الذين يدعمون فرضية الافتراض من قبل الطيور إلى أن قدرة الطائر على رؤية العث قد لا تعتمد على وجود الأشنات أو عدم وجودها، بل تعتمد أكثر على طرق أخرى بها أصبحت البيئة دكناء بسبب التلوث الصناعي. فالتلوث يميل إلى تغطية جميع الأجسام في البيئة بطبقة رقيقة من الغبار الدقيق الذي قد يقلل درجة عكس الأجسام الفاتحة للضوء. إضافة إلى ذلك، فإن للتلوث آثاراً حادة في أشجار البتولا، وهي أشجار فاتحة اللون. إن كلا الأثرين يميل لجعل البيئة دكناء بصورة أكبر، ولهذا فهي قد تحايي العث الأذكن بحمايته من افتراض الطيور. وبغض النظر عن عدم اليقين هذا حول عوامل الانتخاب، فإن النمط الإجمالي

الانتخاب الاصطناعي: التغيير الذي يحدثه الإنسان

3-21

إلى تغيير تطوري، وهذا ما حدث فعلاً.

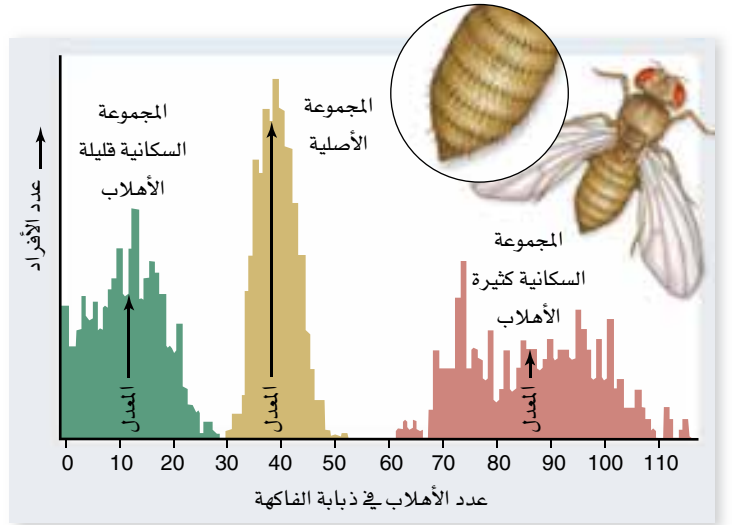
لقد أدى الانتخاب الاصطناعي الذي تفرضه التجارب المخبرية والزراعية، وعمليات التدجين إلى تغيير كبير في كل حالة جرى تطبيقه فيها تقريباً. إن هذا النجاح برهان قوي على أن الانتخاب عملية تطويرية فعالة.

فرض الإنسان الانتخاب على النباتات والحيوانات منذ فجر الحضارة. وكما هو حال الانتخاب الطبيعي، يعمل الانتخاب الاصطناعي بتفضيله أفراداً ذوي صفات مظهرية معينة، ويسمح لها بالتكاثر، ونقل جيناتها إلى الجيل المقبل. وبافتراض أن الفروق في الصفات المظهرية تُقرر وراثياً، فإن الانتخاب الموجه يجب أن يؤدي

يبين الانتخاب التجريبي حدوث التغيير في المجموعات السكانية

منذ ظهور علم الوراثة بوصفه فرعاً من العلوم في عشرينيات القرن العشرين وثلاثينياته، أجرى العلماء تجارب لاختبار فرضية أن الانتخاب يمكن أن ينتج تغييراً تطورياً. أحد حيوانات التجارب المفضلة هو ذبابة الفاكهة المخبرية من نوع *Drosophila melanogaster*. لقد أخضع علماء الوراثة كل جانب ممكن من صفات هذه الذبابة للانتخاب، بما في ذلك حجم الجسم، ولون العين، ومعدل النمو، وطول العمر، والسلوك الاستكشافي، وكانت النتيجة المنتظمة التي حصلوا عليها هي: انتخاب صفة ما يقود إلى استجابة تطورية قوية، ويمكن التكهن بها.

ففي إحدى التجارب التقليدية، اختار العلماء ذباباً ذا أهلاب (تراكيب صلبة تشبه الشعر) على بطنه. في بداية التجربة، كان معدل عدد الأهلاب 9.5. في كل جيل، قام العلماء باختيار 20% من ذباب المجموعة ذات العدد الأكبر من الأهلاب، وسمحوا لها بالتزاوج لتعطي جيلاً مقبلاً. بعد 86 جيلاً من هذا الانتخاب الموجه، وجد أن عدد الأهلاب تضاعف أربع مرات إلى نحو 40 هلياً، وفي تجربة أخرى، اختار الباحثون ذباباً ذا أعداد كبيرة من الأهلاب، وفي قفص مجاور اختاروا الذباب ذا العدد الأقل من الأهلاب. بعد 35 جيلاً، وجد أن المجموعتين لا التقاء



(الشكل 21-5)

الانتخاب الاصطناعي في المختبر. في هذه التجربة، جرى انتخاب أفراد من ذبابة الفاكهة *Drosophila* ذات العدد الأقل من الأهلاب، والأفراد ذات العدد الأكثر. لاحظ أنه لم يتغير معدل عدد الأهلاب في المجموعتين بشكل كبير فحسب خلال 35 جيلاً، ولكن الأفراد في كلتا المجموعتين التجريبيتين جميعهم كان خارج مدى المجموعة الأصلية. فالانتخاب يمكن أن يزيح مجموعة بعيداً عن المدى الأصلي؛ لأن الطفرة، وإعادة تشكيل الجينات تدخلان تغييرات جديدة في المجموعة بالتبادل.

استقصاء

ماذا يمكن أن يحدث إذا سمح للأفراد ذات الحجمين؛ الصغير، والكبير في مجموعة ما، بأن تتزاوج فيما لم يسمح للأفراد ذات الحجم الوسط بالتزاوج؟

بينهما على كامل المدى من التغيرات (الشكل 21-5).

أجريت تجارب مماثلة على تشكيلة واسعة من مخلوقات مخبرية أخرى. فمثلاً بانتخاب الجرذان المقاوم لتسوس الأسنان، تمكن العلماء في أقل من 20 جيلاً من زيادة معدل الزمن الضروري لحدوث التسوس، من أكثر من 100 يوم بقليل إلى أكثر من 500 يوم.

أدى الانتخاب الزراعي إلى تحويل كبير

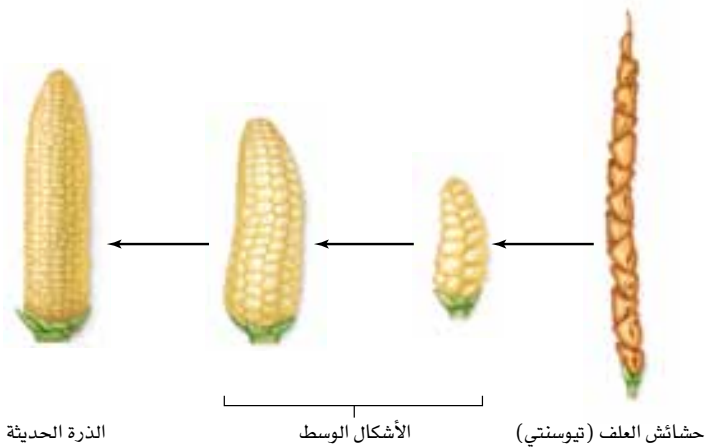
في المحاصيل والماشية

تختلف الماشية المألوفة كالأبقار والخنازير، والمحاصيل كالذرة والفاصوليا، اختلافاً كبيراً عن أسلافها البرية (الشكل 21-6). نجمت هذه الاختلافات نتيجة لأجيال من الانتخاب من قبل الإنسان للصفات المرغوبة مثل كمية أكبر من الحليب، أو حجم كوز أكبر من الذرة. إن تجربة على الذرة توضح قدرة الانتخاب الاصطناعي على إنتاج تغيير كبير بسرعة في نباتات الذرة. فعام 1896، بدأ علماء الزراعة بانتخاب كوز الذرة ذي المحتوى الأكبر من الزيت، الذي كان في البداية 4.5%. وكما هو الحال في تجارب ذبابة الفاكهة، سمح لـ 20% من الأفراد ذوي المحتوى الأكثر من الزيت بالتكاثر. بعد مرور 90 جيلاً أي عام 1986، كان معدل محتوى الذرة من الزيت قد ازداد إلى 45%.

السلالات المدجنة نشأت من انتخاب اصطناعي

أنتج الانتخاب الذي فرضه الإنسان تشكيلة واسعة من سلالات القطط والكلاب (الشكل 21-7) والحمام وحيوانات داجنة أخرى. في بعض الحالات، طورت السلالات لأغراض خاصة. فالكلب السلوقي، مثلاً، نتج عن انتخاب للقدرة القصوى للعدو، ما أعطى حيواناً ذا أرجل طويلة، وذنب طويل للتوازن، وظهر مقوس لزيادة طول الوثبة، وكتلة عضلية ضخمة. في المقابل، فالكلب الدشهند غير المتناسق الأجزاء نتج عن الانتخاب لكلاب تستطيع دخول الجحور الضيقة لمطاردة حيوان الغرير. وفي أحيان أخرى، أنتجت السلالات بشكل أساسي بناء على مظهرها ككثير من السلالات الملونة للحمام أو للقطط.

كذلك، فإن التدجين قاد بشكل غير مقصود للانتخاب لبعض الصفات. في السنوات الحديثة، وجزءاً من محاولة لتدجين الثعلب الفضي، قام العلماء الروس



(الشكل 21-6)

تبدو الذرة مختلفة جداً عن أسلافها. فحشائش العلف البري (تيوسنتي) الذي يمكن أن يوجد الآن في الأجزاء البعيدة من المكسيك شبيهة جداً بأسلاف الذرة الحديثة. وقد حوله الانتخاب الاصطناعي إلى الشكل الذي نعرفه اليوم.



الشكل 21-8

الثعالب المدجنة. بعد 40 سنة من التزاوج الانتقائي لأكثر الأفراد طواعية، أنتج الانتخاب الاصطناعي ثعالب فضية ليست ودودة كالكلب الداجن فحسب، بل إنها تظهر صفات طبيعية عدة كالتى نراها في سلالات الكلاب.

هذه التغيرات صغيرة نسبياً في مجالها، ولا تساوي التغيرات الجذرية التي توثقها الأحافير. بعبارة أخرى، يرون أن تغيير عدد الأهداب في ذبابة الفاكهة، أو حجم كوز الذرة شيء، وإنتاج نوع جديد كلياً شيء آخر تماماً.

إن هذه المحاجة لا تُقدَّر بشكل تام مقدار التغير الذي ينتجه الانتخاب الاصطناعي. خذ مثلاً السلالات الموجودة من الكلاب التي نتجت جميعاً منذ تدجين الذئب، ربما قبل 10,000 سنة. لو لم توجد هذه السلالات المختلفة من الكلاب، وعثر علماء الأحافير على متحجرات لحيوانات شبيهة بالذئب، والسلوقي، والدرواس، والشيووا، فإنه لا مرأى في أن تُعدَّ أنواعاً مختلفة. وفي الواقع، فإن الاختلافات في الحجم والشكل اللذين تبديهما هذه السلالات هي أكبر بكثير من تلك التي نراها بين الأجناس المختلفة في العائلة الكلبية-مثل القيوط وابن أوى، والثعالب، والذئاب- التي تطورت باستقلال عن بعضها منذ 5-10 ملايين سنة خلت. وبالنتيجة، فإن الادعاء بأن الانتخاب الاصطناعي ينتج تغيرات صغيرة هو غير صحيح إطلاقاً. فإذا كان الانتخاب الذي يعمل على مدى زمني قدره 10,000 سنة قادراً على إنتاج هذه الاختلافات الجذرية، فإنه سيكون من القوة، بحيث ينتج مختلف أشكال الحياة التي نراها اليوم إذا ما عمل ملايين عدة من السنوات.

يقود الانتخاب الاصطناعي إلى نتائج سريعة وكبيرة عبر مدة قصيرة من الزمن، ما يوضح قدرة الانتخاب في إنتاج تغير تطوري كبير.



الشكل 21-7

سلالات الكلاب. إن الاختلافات بين سلالات الكلاب أكبر بكثير من الاختلافات التي تظهرها الأنواع البرية للعائلة الكلبية.

باختيار الحيوان المطواع في كل جيل، وسمحوا له بالتكاثر. وفي غضون 40 سنة كانت الثعالب مطوعة بشكل غير عادي؛ إذ إنها تسمح بتربيتها في البيوت، وتتن لجلب الانتباه لها، كما تقوم بشم ولعق من يهتم بها (الشكل 21-8). وهكذا، فقد أصبحت في كثير من النواحي لا تختلف كثيراً عن الكلاب الداجنة.

ولم يكن سلوكها فحسب قد تغير، بل إن هذه الثعالب بدأت بإظهار صفات أخرى تشاهد في سلالات الكلاب مثل أنماط اللون المختلفة، والأذان المتهذلة، والذيل المعوج، والأرجل، والذيل القصير. وعلى ما يبدو، فإن الجين المسؤول عن السلوك المطواع، إما أنه يؤثر في هذه الصفات الأخرى، أو أنه مرتبط بشدة مع جينات هذه الصفات (ظاهرة تعدد تأثير الجينات التي نوقشت في الفصلين 12، 13).

هل يُنتج الانتخاب تغيرات تطورية كبيرة؟

لو سلّمنا أننا نستطيع ملاحظة نتائج الانتخاب، وهي تعمل عبر مدة قصيرة نسبياً من الزمن، فإن معظم العلماء يعتقد أن الانتخاب الطبيعي هو العملية المسؤولة عن التغيرات التطورية التي توثقها سجلات الأحافير. إن بعض من يعتقدون في التطور يقبلون فكرة أن الانتخاب يقود إلى تغيرات ضمن النوع، ولكنهم يجادلون بأن

دليل على التطور من الأحافير

4-21

تشأ أحافير الصخور عند حدوث ثلاثة أمور: الأول، يجب أن يظهر المخلوق في الرواسب، والثاني، أن الكالسيوم في العظام وفي التراكيب الصلبة الأخرى يتخذ شكل المعدن، والثالث، أن تتصلب الرواسب المحيطة لتشكّل صخوراً. نادراً ما تحدث عملية تكوين الأحافير، فعادة ما تتحلل بقايا النبات أو الحيوان، أو تتم التغذية عليها قبل أن تبدأ العملية. إضافة إلى ذلك، فإن كثيراً من

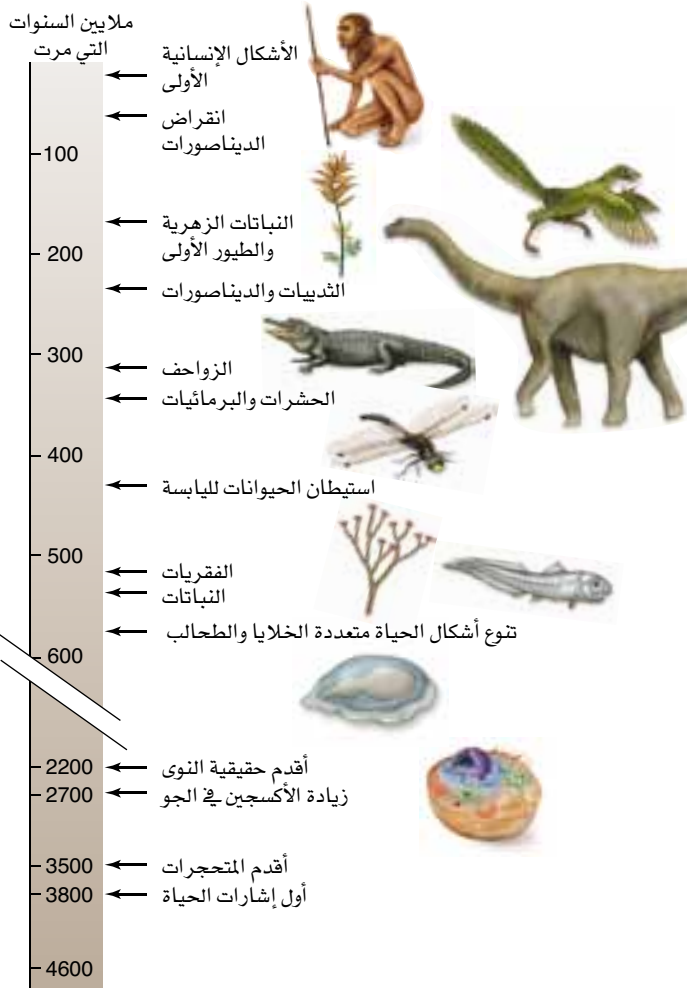
إن الدليل المباشر الأقوى على حدوث التطور جاء من سجل الأحافير. واليوم لدينا فهم أكمل لهذا الدليل مما كان متاحاً في زمن داروين. الأحافير هي بقايا محفوظة لمخلوقات كانت حية يوماً ما، وهي تشمل عينات حفظت في العنبر، وفي الجمد السرمدي في سيبيريا، وفي الكهوف الجافة، إضافة إلى الأحافير الأكثر شيوعاً المحفوظة في الصخور.

تقدم الأحافير تاريخًا للتغير التطوري

عندما ترتب الأحافير تبعًا لعمرها (الشكل 21-10) من الأقدم إلى الأحدث، فإنها غالبًا ما تقدم دليلًا على التغير التطوري المتعاقب. وعلى مقياس واسع، فإن سجل الأحافير يوثق تطور الحياة عبر الزمن، ابتداءً من أصل المخلوقات بدائية النوى الأولى، مرورًا بالمخلوقات حقيقية النوى، ثم تطور الأسماك، وظهور المخلوقات التي استوطنت اليابسة، ثم حقبة الديناصورات، وهكذا حتى أصل الإنسان. إضافة إلى ذلك، يبين سجل الأحافير عملية المد والجزر التي طرأت على التنوع الحيوي عبر الزمن، مثل الانقراض الجماعي الدوري الذي خفض عدد الأنواع الحية.

توثق الأحافير التحول التطوري

عند الأخذ في الحسبان الاحتمالية المتدنية لحفظ الأحافير واستعادتها ثانية، فليس مستغربًا إذا وجود ثغرات في سجل الأحافير. ومع ذلك، فإن الأشكال الوسطية غالبًا ما كانت موجودة لتوضح كيف تم التحول الأعظم في أشكال الحياة. تعد متحجرة الطائر *Archaeopteryx* (الريش القديم) التي عاشت منذ 165 مليون سنة خلقت، المتحجرة الأقدم التي ألم بها العلماء والأكثر شهرة دون ريب. تمثل هذه العينة حلقة وسطى بين الطيور والديناصورات بشكل واضح. فريشها الشبيه من جوانب عدة بريش طيور اليوم، يبين بشكل جلي أنها طائر. ومع ذلك،



الشكل 21-10

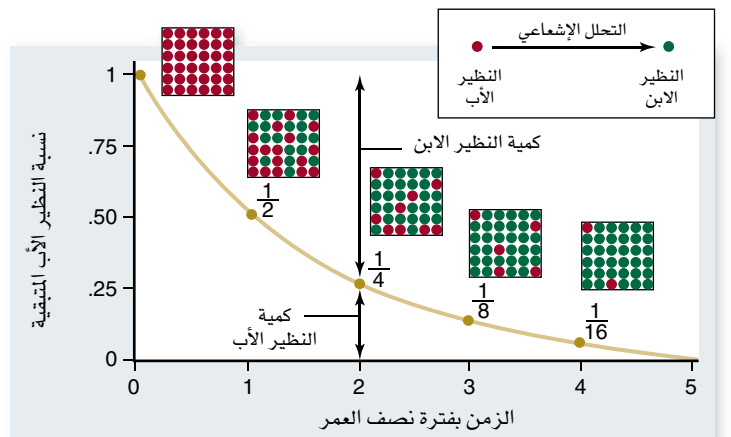
تاريخ التغير التطوري كما يكشفه سجل الأحافير.

المتحجرات توجد في الصخور التي لا يستطيع العلماء الوصول إليها. وعندما تصبح في متناول أيديهم، فإن التعرية وعوامل أخرى طبيعية تدمرها قبل أن تجمع. نتيجة لذلك، فإن كسرًا بسيطًا من الأنواع التي وجدت (يقدر من قبل بعض العلماء بأنه 500 مليون نوع) عرفت عن طريق الأحافير. مع كل ذلك، فإن المتحجرات التي اكتشفت كافية جدًا لتزويدنا بمعلومات مفصلة عن مجرى التطور عبر الزمن.

يقدر عمر الأحافير بمعدل تحلل المواد المشعة

بمعرفة عمر الصخور التي توجد بها الأحافير، يمكن الحصول على فكرة دقيقة عن عمر الأحافير. وفي أيام داروين، كان عمر الصخور يقدر بموضعها بالنسبة إلى بعضها (تقدير العمر النسبي)، فالصخور الموجودة في طبقات أعمق تكون عادة أكبر عمرًا. وبمعرفة الموضع النسبي للصخور الرسوبية، ومعدل التعرية للأنواع المختلفة للصخور الرسوبية في الظروف المختلفة، كَوَّن علماء الأرض في القرن التاسع عشر فكرة دقيقة عن العمر التقريبي للصخور.

يستفيد علماء الأرض اليوم من التحلل الإشعاعي في معرفة عمر الصخور (تقدير العمر المطلق). فكثير من أنواع الصخور كالصخور النارية (البركانية) التي تشكلت عندما بردت الحمم، تحتوي عناصر مشعة مثل يورانيوم-238. تتحول هذه النظائر بمعدل دقيق معروف إلى أشكال غير مشعة. فمثلاً، فترة نصف الحياة (مقدار الوقت المطلوب لتتحول نصف الكمية الأصلية) لليورانيوم-238 هي 4.5 بليون سنة. وعندما تتشكل إحدى الصخور، فإنه لا يضاف إليها نظائر مشعة جديدة. لهذا، فإنه بقياس النسبة بين النظير المشع والنظير "الابن" المشتق منه (الشكل 21-9)، يستطيع علماء الأرض أن يقدروا عمر الصخرة. وإذا وجدت الأحفورة بين طبقتين من الصخور، فإنه يمكن تقدير عمر كل منهما، ويمكن من ثم تقدير عمر الأحفورة في ضوء ذلك.



الشكل 21-9

التحلل الإشعاعي. تتحلل العناصر المشعة بمعدل معروف يدعى فترة نصف العمر. بعد فترة نصف عمر واحدة، تتحول نصف الكمية الأصلية من النظير الأب إلى نظير ابن غير مشع. وبعد كل فترة نصف عمر لاحقة، تتحول نصف الكمية المتبقية من النظير الأب.

الشكل 21-11

متحجرة *ARCHAEOPTERYX*. الطائر الأول. يبين الحفظ المدهش لهذه العينة الأجزاء الطرية التي لا تُحفظ عادة في المتحجرات؛ إن وجود الريش يبين بوضوح أن *Archaeopteryx* طائر، على الرغم من وجود صفات الديناصورات بها.



فإنها من نواح عدة أخرى، كما تلاكها للأسنان مثلاً، ووجود ذيل عظمي، وميزات تشريحية أخرى لا يمكن تمييزها عن بعض الديناصورات آكلة اللحوم. وفي الواقع، إنها تشبه الديناصورات بشكل كبير، لدرجة أن عينات عدة منها ينقصها الريش المحفوظ، كانت قد عُرِّفت على أنها ديناصورات، ووضعت خطأً معها في خزائن متحف التاريخ الطبيعي عقوداً عدة قبل أن يكتشف هذا الخطأ.

تكتشف متحجرة آركيوبتركس نمطاً يشاهد بشكل شائع في المتحجرات الوسطية - فبدلاً من أن تكون وسطية في كل صفة، نجد هذه المتحجرات تظهر بعض الصفات كأجدادها، وبعضها الآخر كأحفادها. بعبارة أخرى، فإن الصفات تتطور بمعدلات مختلفة، وفي أزمان مختلفة، وأن توقع وجود شكل حياة وسطي في كل صفة لن يكون صحيحاً.

اكتشفت أول متحجرة آركيوبتركس عام 1859، وهي السنة ذاتها التي نشر فيها داروين كتابه "حول أصل الأنواع". منذئذ، استمر علماء الأحافير في ملء الفجوات في سجل الأحافير. واليوم يعد هذا السجل أكثر اكتمالاً، وخاصة بين الفقريات، إذ وجدت أحافير تربط كل المجموعات الرئيسية.

وقد شهدت السنوات الأخيرة اكتشافات مثيرة، ما أغلق بعض الفجوات الكبيرة المتبقية في فهمنا لتطور الفقريات. فعلى سبيل المثال، اكتشف حيوان ليون (ثديي) مائي ذو أربع فوائم حديثاً، ما أعطانا إضاءة تتعلق بتطور الحيتان والدلافين في أسلاف كانت ذات حوافر، واستوطنت اليابسة (الشكل 21-12). وبالمثل أدى اكتشاف أفعى ذات أرجل إلى تسليط الضوء على تطور الأفاعي التي انحدرت من العظايا، التي أصبحت أكثر فأكثر استطالة مع اختزال مترامن واختفاء نهائي للقوائم. وسناقش في الفصل 35 أحدث اكتشاف لمتحجرة *Tiktaalik* وهي نوع يسدّ الفجوة بين الأسماك والبرمائيات الأولى.

على مستوى أضيق، عُرف التغير التطوري ضمن بعض أنواع الحيوانات بتفاصيل استثنائية. فمثلاً طرأ تغير منذ 200 مليون سنة خلت على المحارات لتتحول من أصداف صغيرة مقوسة لأصداف مسطحة وأكبر حجماً، حيث ظهرت المتحجرات الأكثر تسطحاً بشكل تدريجي في سجل المتحجرات على مدة مقدارها 12 مليون سنة. وهناك تشكيلة واسعة من الأمثلة توضح سجلاً مشابهاً للتغير المتعاقب. إن إظهار هذا التغير المتعاقب وعرضه بشكل خطأً قوياً من الأدلة على حدوث التطور.

يعد تطور الخيول مثلاً رئيساً للأدلة التي تقدمها الأحافير

إحدى أكثر الحالات التي درست في سجل المتحجرات تتعلق بتطور الخيول. إن أفراد عائلة الخيول الحديثة تشمل الخيول، والزراف، والحمير، وكلها حيوانات كبيرة الحجم، طويلة الأرجل، سريعة الركض ومتكيفة للعيش في مناطق الحشائش المفتوحة. تصنف جميع هذه الأنواع في الجنس *Equus*، وتمثل آخر الأحفاد الحية



الحيتان الحديثة المسننة

الأطراف الخلفية المختزلة للحوت *Rodhocetus kasrani's* لم تساعده على المشي أو السباحة، ولهذا، فإن *Rodhocetus* كان يسبح بحركة نحو الأعلى والأسفل كما تفعل الحيتان الحديثة.

المخلوق *Ambulocetus natans* ربما كان يمشي على اليابسة (كما يفعل أسد البحر الحديث)، وكان يسبح بثني عموده الفقري والتجديف بأطرافه الخلفية (كما تفعل القضاة أو ثعلب الماء الحديث).

المخلوق *Pakicetus attocki* عاش على اليابسة، لكن جمجمته اختلفت عن جماجم أسلافه، وأظهر كثيراً من الصفات التي تشاهد في الحيتان الحديثة.

الشكل 21-12

"الحلقة المفقودة" للحيتان. الاكتشاف الحديث لكل من: *Ambulocetus*، *Pakicetus*، *Rodhocetus* ملأ الفجوات بين الحيتان وأسلافها الثديية ذات الحوافر. تبين الصفات الشكلية للمخلوق *Pakicetus* أن الأشكال الوسطية لا تكون وسطية في كل صفاتها، بل إن بعض الصفات تتطور قبل غيرها. ففي حالة تطور الحيتان، حدثت تغيرات في الجمجمة قبل حدوث تحوير تطوري في الأطراف. إن أشكال الأحافير الثلاثة ظهرت في حقبة العصر الجيولوجي الحديث، أي منذ 45-55 سنة خلت.

لخط طويل، أنتج 34 جنساً منذ نشوئه في حقبة العصر الحديث السابق، قبل نحو 55 مليون سنة تقريباً. لقد زدنا فحص المتحجرات بحالة موثقة عن كيفية حدوث التطور من خلال التكيف لظروف البيئة المتغيرة.

الخيول الأولى

إن أقدم أفراد عائلة الحصان المعروف لدينا، وهو نوع في الجنس *Hyracotherium*، لم يكن يشبه حصان اليوم البتة. هذا النوع الذي كان صغيراً، وذا أرجل قصيرة وأقدام عريضة، كان يوجد في بيئات ذات أشجار، حيث كان يتغذى على الأوراق والأعشاب، وكان يتجنب المفترسات بالهروب خلال المناطق المفتوحة في الغابات. إن المسار التطوري من هذا المخلوق القمي نحو خيول العمل الحديثة، تضمن تغيرات في كثير من الصفات تشمل الحجم، واختزال الأصابع، وحجم الأسنان وشكلها (الشكل 21-13).

التغيرات في الحجم

لقد كان حجم أنواع الخيول الأولى كحجم الكلب أو أصغر. وللمقارنة؛ فإن حجم الخيول الحديثة قد يزن أكثر من نصف طن. يظهر فحص سجل المتحجرات أن الخيول تغيرت قليلاً في حجمها خلال الثلاثين مليون سنة الأولى من تطورها، لكن عدداً من السلالات المختلفة أظهر زيادة جذرية وسريعة منذ ذلك الوقت. ومع ذلك فإن ميلاً نحو صغر الحجم قد ظهر في بعض فروع شجرة تطور الخيول.

اختزال الأصابع

تمتلك أقدم الخيول الحديثة إصبعاً واحداً مغلفاً بحافز عظمي صلب. للمقارنة؛ فإن *Hyracotherium* كان لديه أربع أصابع في أقدامه الأمامية، وثلاث في أقدامه الخلفية. وبدلاً من الحوافر، فقد كانت هذه الأصابع محاطة بلبادة لحمية شبيهة بتلك التي عند الكلاب والقطط.

يبين فحص الأحافير التحول عبر الزمن: زيادة عامة في طول الإصبع الأوسط، تطور للحافز العظمي، واختزال وفقدان للأصابع الأخرى (انظر الشكل 21-13)، وكما هو الحال في حجم الجسم، فإن هذا الاتجاه ظهر متزامناً في أفرع مختلفة من الشجرة التطورية للخيول، ولم تظهره السلالات جميعها.

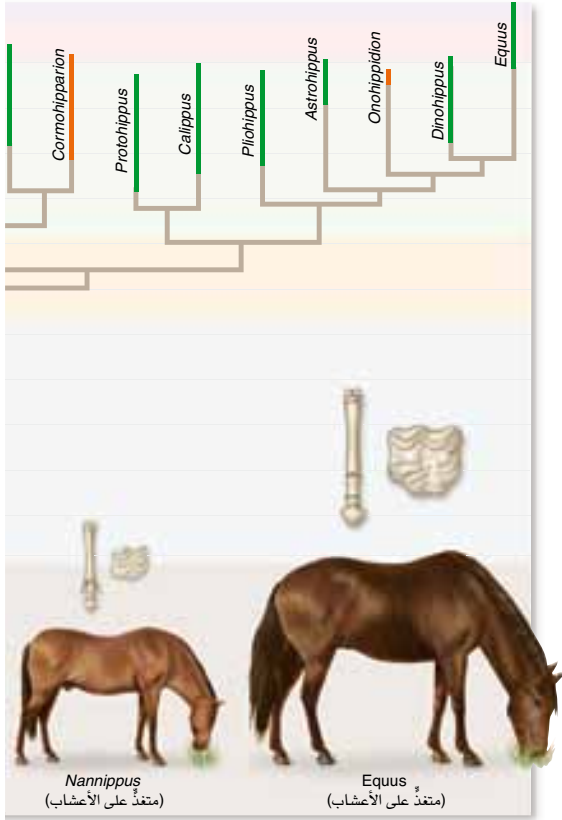
وفي الوقت نفسه الذي حدث فيه اختزال الأصابع، كانت هذه السلالات تطور تغييرات في طول أطرافها، وفي تركيبها العضلي، ما أدى إلى ظهور حيوانات قادرة على الجري مسافات طويلة وبسرعات عالية.

حجم الأسنان وشكلها

كانت أسنان *Hyracotherium* صغيرة وبسيطة نسبياً في شكلها. مع الزمن ازدادت أسنان الحصان كثيراً في طولها، وطورت نمطاً من النتوءات على الطواحن وقبل الطواحن. إن نتيجة هذه التغيرات هي إنتاج أسنان أكبر قدرة على قضم النباتات القاسية والملوثة بالرمل كالحشائش التي تسبب تآكل الأسنان واهترائها.

وقد صاحب هذه التغيرات تغيرات في شكل الجمجمة التي زادت من قوة الجمجمة لمقاومة الضغوط الناجمة عن القضم المستمر. وكما هو حال حجم الجسم، لم تكن التغيرات التطورية ثابتة عبر الزمن، بل إن معظم التغير في شكل الأسنان تم خلال العشرين مليون سنة الأخيرة، وإن هذه التغيرات لم تكن ثابتة في جميع سلالات الحصان.

يمكن أن تفهم جميع هذه التغيرات أنها تكيف لظروف مناخية متغيرة. بشكل خاص، فإنه خلال عصر الميوسين (الثلاثي الأوسط) والعصر الضحوي (الحديث اللاحق) (نحو 20-25 مليون سنة خلت) انتشرت أراضي الحشائش في



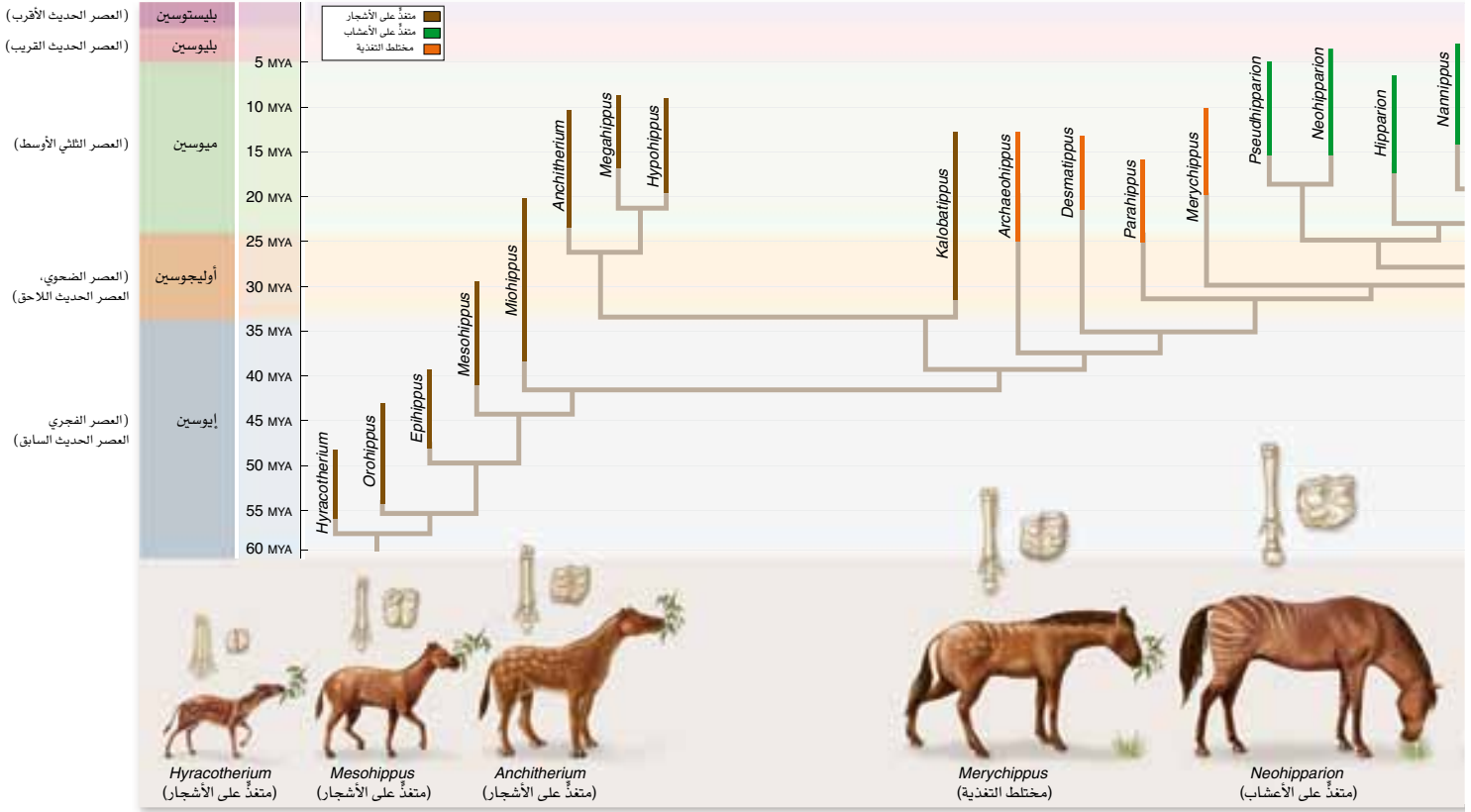
الشكل 21-13

التغير التطوري في حجم الجسم في الحصان. تبين الخطوط العلاقات التطورية لعائلة الخيول. إن تطور الحصان أكثر شبيهاً بالأجمة منه بالشجرة، فالتنوع كان أكبر كثيراً في الماضي منه اليوم. وبشكل عام، فإن الميل هو لزيادة الحجم، ولظهور طواحن أكثر تعقيداً، ولأصابع أقل، ولكن لهذا الميل استثناءات. فمثلاً، في الشكل الحديث نسبياً *Nannippus*، تطور هذا الحصان في الاتجاه المضاد، أي نحو صغر الحجم.

استقصاء

لماذا عانى الخط التطوري المؤدي إلى *Nannippus* تطوراً في اتجاه صغر حجم الجسم؟

أمريكا الشمالية، وهي المناطق التي شهدت معظم عملية التطور في الخيول. فعندما تكيفت الخيول لهذه البيئات كان الجري بسرعة ربما أكثر الصفات أهمية للهروب من المفترس. وفي المقابل، فقد أصبحت المرونة الأكبر المتمثلة في الأصابع المتعددة والأطراف القصيرة، وهي صفات كانت مفيدة للهروب بين أشجار الغابات المعقدة، غير ذات فائدة. في الوقت نفسه، كانت الخيول تتغذى على الحشائش والنباتات الأخرى الملوثة بالرمل والمواد القاسية الأخرى، وهذا يدفع في اتجاه تطور أسنان مهيأة أكثر لمقاومة مثل هذه المواد.



تنوع الخيول

إن أحد الأسباب التي أعتقد في الأصل أن تطور الخيول كان خطياً عبر الزمن، قد يعود إلى أن تنوع الحصان الحديث محدود نسبياً. ولهذا السبب، فإن من السهل عقلياً تخيل خط مستقيم من *Hyracotherium* إلى الحصان الحديث *Equus*. ولكن تنوع الحصان الحديث المحدود - يوجد جنس واحد - غير عادي. إذ إنه، في الحقيقة، عندما كان تنوع الخيول في أوجه في عصر الميوسين، كان هناك 13 جنساً في أمريكا الشمالية وحدها. هذه الأجناس اختلفت في حجم الجسم، وفي تشكيلة واسعة من الصفات الأخرى. ويفترض أنها عاشت في بيئات مختلفة، وأظهرت تفضيلاً مختلفاً لأنواع الغذاء. ولو أن مثل هذا النوع استمر حتى العصر الحاضر، فإن علماء الأحياء التطوري كانوا سينحون منحى آخر فيما يتعلق بتطور الحصان.

يزودنا سجل الأحافير بسجل واضح للتحويلات التطورية الكبيرة التي حدثت عبر الزمن. ويقدم سجل أحافير الخيول الواسع صورة تفصيلية للتنوع التطوري لهذه المجموعة، ابتداءً من حيوانات صغيرة تقطن الغابات إلى الحيوانات الضخمة السريعة الحالية التي تقطن مناطق الحشائش.

الميل التطوري

منذ سنوات عدة، اعتبر تطور الحصان مثلاً على التغير التطوري الثابت عبر الزمن. بل إن بعضهم عدّ سجل تطور الخيول دليلاً على قوة موجة تدفع التطور بشكل مستمر في اتجاه واحد. نحن نعرف الآن أن هذه الآراء أساءت الفهم، وأن مسار التغير التطوري عبر ملايين السنين نادراً ما يكون بسيطاً هكذا.

يبين سجل الأحافير أنه على الرغم من أن الاتجاه الكلي للتطور واضح في تشكيلة من الصفات، فإن التغير التطوري كان أبعد ما يكون عن الثبات والانتظام عبر الزمن. بدلاً من ذلك، فإن معدلات التطور تباينت بشكل واسع، حيث هناك مدد زمنية طويلة شهدت تغيراً قليلاً ملحوظاً، ومدد زمنية قصيرة شهدت تغيراً كثيراً. أكثر من ذلك، أنه عند حدوث التغيرات، فإنها غالباً ما تحدث متزامنة في سلالات مختلفة ضمن الشجرة التطورية للخيول.

وأخيراً، وحتى مع وجود مثل واضح، فإن الاستثناءات موجودة، كما هو صغر حجم الجسم الذي أظهرته بعض السلالات. إن هذه الأنماط اكتشفت في أي مجموعة من النباتات والحيوانات، ويوجد لها سجل أحافير واسع، كما سنرى عندما نناقش تطور الإنسان في الفصل 35.

دليل تشريحي على حدوث التطور

تطور الفقريات المبكرة تمتلك الأجنة أكياساً بلعومية (الشكل 21-15)، تتطور لاحقاً إلى تراكيب مختلفة. ففي الإنسان مثلاً، تصبح غددًا وقنوات مختلفة، وفي الأسماك تصبح شقوقاً خيشومية. وفي مراحل متأخرة، يمتلك جنين كل إنسان ذيلًا عظمياً طويلاً نحمل ما تبقى منه في أثناء مرحلة البلوغ على هيئة عظم العصص الموجود في نهاية العمود الفقري.

يمتلك جنين الإنسان كذلك فرواً يدعى الزيب أو العقيقة *Lanugo* في أثناء الشهر الخامس من الحمل. هذه الأشكال التطورية المختلفة دون تغيير، تقترح وبقوة أن تطورنا الجنيني قد أصابه التطور؛ إذ أعطيت تعليمات جديدة لتحويل أنماط التطور الجنيني للأسلاف. وسنعود لموضوع التطور الجنيني للفقريات، والتطور في (الفصل الـ 53).

بعض التراكيب قد لا تناسب بشكل كامل استعمالاتها

نظراً لأن الانتخاب الطبيعي يعمل فقط على الاختلافات الموجودة في المجموعات السكانية، فلا يكون مستغرباً إذاً أن بعض المخلوقات لا تبدو متكيفة بشكل كامل لبيئاتها، فمثلاً، معظم الحيوانات ذات الرقاب الطويلة لها كثير من فقرات العنق لزيادة مرونتها؛ فالأوز له 25 فقرة، وكائن البلصور، وهو زاحف طويل الرقبة كان يجول في البحار في أثناء عصر الديناصورات، له 76. بالمقارنة، فإن معظم الثدييات لها 7 فقرات عنق فقط بما في ذلك الزرافة. بغياب هذا الاختلاف في عدد الفقرات، قاد الانتخاب إلى زيادة تطورية في حجم الفقرات لمنح الزرافة عنقاً طويلاً.

تتبع قوة نظرية التطور من قدرتها على تزويدنا بإطار منطقي لفهم تنوع الحياة. إن كثيراً من الملاحظات التي تأتي من كل حقل في علوم الحياة لا يمكن فهمها بشكل ذي معنى إلا بوصفها نتيجة للتطور.

تقترح التراكيب المتماثلة اشتقاقاً مشتركاً

عندما تطورت الفقريات، فإن العظام نفسها استخدمت لأغراض شتى. مع ذلك فإن العظام بقيت متميزة؛ وجودها ينم عن ماضيها التطوري. فمثلاً، الأطراف الأمامية للفقريات كلها تراكيب متماثلة **Homologous structures** تراكيب لها مظاهر ووظائف مختلفة، ولكنها جميعاً مشتقة من نفس الجزء من الجسم في السلف المشترك.

وكما تشاهد في (الشكل 21-14)، فإن عظام الطرف الأمامي تحولت بطرق مختلفة في الثدييات المختلفة. لماذا ينبغي أن تكون هذه التراكيب المختلفة مكونة من العظام نفسها؟ إن ذلك يبدو لغزاً لولم يحدث التطور. ولكن عندما نأخذ في الحسبان أن جميع هذه الحيوانات تحدرت من سلف واحد مشترك، فيصبح من السهل فهم أن الانتخاب الطبيعي حور الوحدات البنائية الأولية لخدمة أغراض مختلفة.

يبين التطور الجنيني المبكر تشابهاً

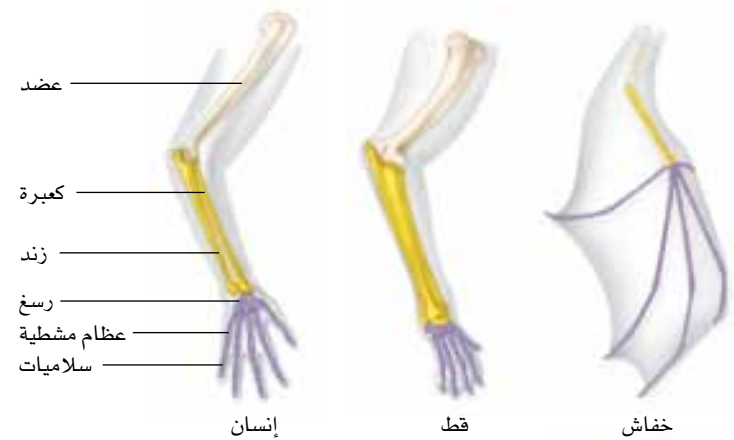
في بعض المجموعات

يأتي أقوى الأدلة التشريحية الداعمة للتطور من مقارنة كيفية تطوّر أجنة المخلوقات. فأجنة أنواع مختلفة من الفقريات مثلاً غالباً ما تكون متشابهة في المراحل المبكرة، ولكنها تصبح أكثر اختلافاً باستمرار تطورها. ففي مراحل



الشكل 21-15

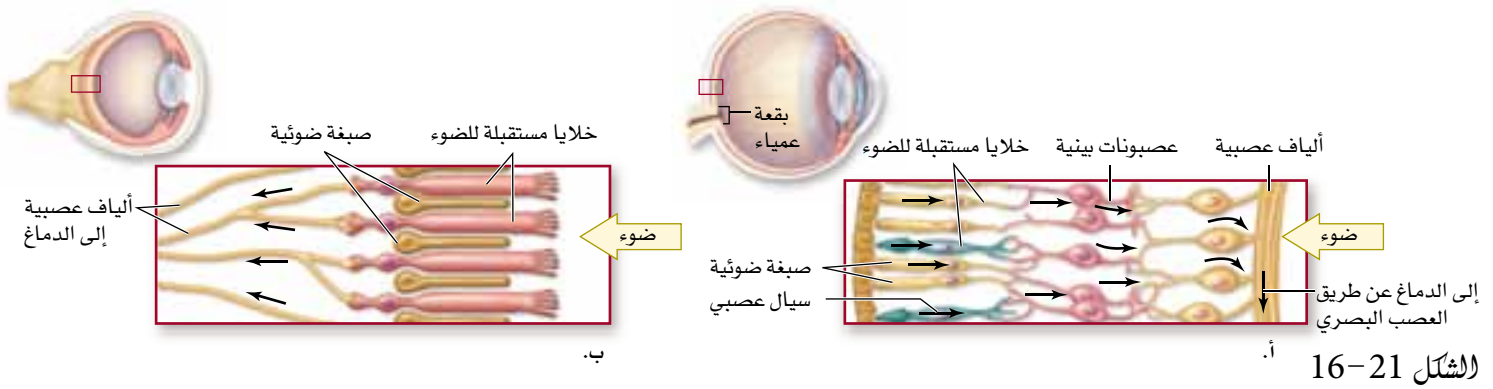
يعكس التشابه في التطور الجنيني التحدر من سلف مشترك. تمتلك أجنة الفقريات أكياساً بلعومية، وذيلاً، تتحول خلال مراحل التطور الجنيني إلى تراكيب مختلفة، وأحياناً تختفي تماماً.



الشكل 21-14

تماثل عظام الطرف الأمامي في الثدييات. على الرغم من أن هذه العظام تظهر اختلافات ملاحظة في الشكل والوظيفة، فإن العظام الأساسية نفسها موجودة في الأطراف الأمامية للإنسان، والقط، والخفاش، والدلفين، والحصان.





(الشكل 21-16)

عيون الفقريات والرخويات. أ. تتجه مستقبلات الضوء في الفقريات نحو الخلف في حين (ب) تتجه تلك التي في الرخويات إلى الأمام. نتيجة لذلك تمر الألياف العصبية للفقريات أمام مستقبلات الضوء، وحيث تشكل حزمة عندما تغادر العين، تتكون بقعة عمياء. عيون الرخويات ليس لديها أي من هاتين المشكلتين.

في الإنسان. في كثير من النواحي تعد الزائدة عضوًا خطيرًا، فالتهاب الزائدة الذي ينتج عن العدوى قد يكون قاتلاً.

إن من الصعب فهم التراكيب المختزلة إلا على أنها تراث تطوري متخلف من الماضي. ومع ذلك، فإن وجود هذه التراكيب المختزلة يدافع بقوة عن وجود سلف مشترك لأفراد المجموعات التي تتشاطر هذه الأعضاء، بغض النظر عن الدرجة التي أصبحت بها هذه المجموعات متباينة.

يمكن فهم هذه الأدلة التشريحية جميعها، التماثل، والتطور الجنيني، والتراكيب المختزلة والتراكيب غير الكاملة، بسهولة على أنها نتيجة للتحدّر مع التحوير، أي للتطور.

إن مقارنة تشريح الحيوانات الحية المختلفة غالبًا ما يكشف أدلة على وجود سلف مشترك. ففي بعض الحالات يتطور العضو نفسه لينجز وظائف مختلفة، وفي حالات أخرى، يفقد العضو وظيفته كلية.

أحد الأمثلة الرائعة على التصميم غير الكامل يتمثل في عين الفقريات التي تتجه بها المستقبلات الضوئية نحو الخلف في اتجاه جدار العين (الشكل 21-16 أ). نتيجة لذلك، فإن الألياف العصبية لا تمتد نحو الخلف في اتجاه الدماغ، بل نحو الأمام في حجرة العين، حيث تحجب الضوء قليلاً. فضلاً على ذلك، تشكل هذه الألياف حزمة مع بعضها لتشكل في النهاية العصب البصري الذي يخرج من فتحة بمؤخرة العين مشكلاً ما يدعى البقعة العمياء.

بالمقارنة، تبدو عين الرخويات - كالحبار والإخطبوط - أكثر مثالية في تصميمها: فالمستقبلات الضوئية تتجه نحو الأمام، وتخرج الألياف العصبية من الجهة الخلفية للعين، لذا، فإنها لا تعترض طريق الضوء القادم، ولا تشكل بقعة عمياء (الشكل 21-16 ب).

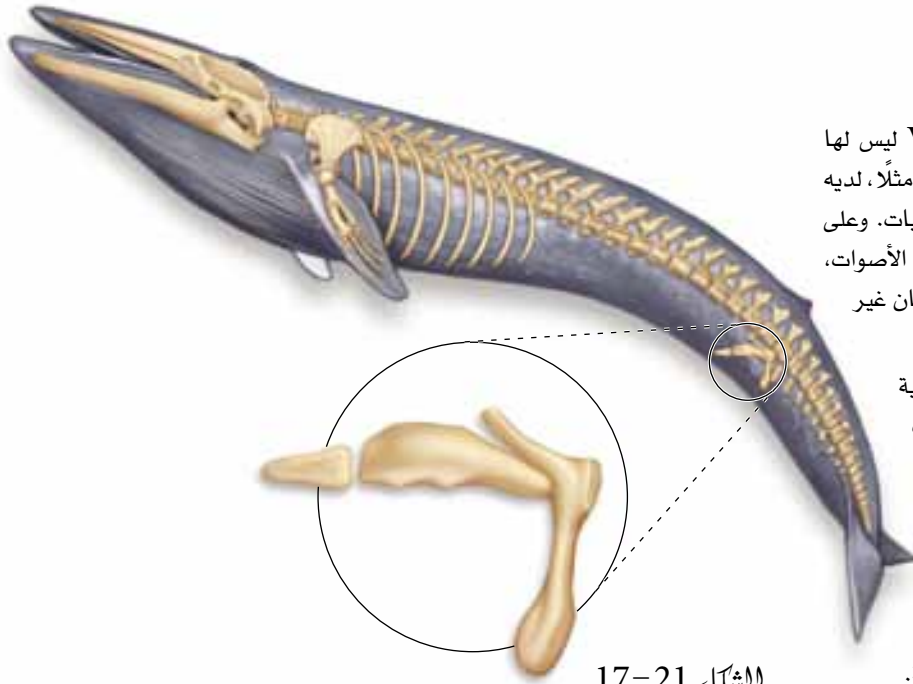
توضح هذه الأمثلة أن الانتخاب الطبيعي يشبه السمكري الذي يعمل بما يتوافر لديه من مواد ليصنع منها شيئاً عملياً، وليس كالمهندس الذي يستطيع أن يصمم ويبنى أفضل تركيب لأداء وظيفة معينة. وعليه، فإن تراكيب عملية، وإن كانت غير مثالية معين الفقريات، هي النتيجة المتوقعة للتطور عن طريق الانتخاب الطبيعي.

التراكيب المختزلة تُفسر على أنها مخلفات من الماضي

تمتلك مخلوقات كثيرة تراكيب مختزلة **Vestigial structures** ليس لها وظيفة واضحة، ولكنها تشبه التراكيب التي امتلكتها الأسلاف. فالإنسان مثلاً، لديه مجموعة كاملة من العضلات لتحريك أذنيه كما تفعل كثير من الثدييات. وعلى الرغم من أن هذه العضلات تمكن الثدييات من تحريك آذانها لتحديد الأصوات، كصوت المفترس أو حركته بدقة، فإنه ليس لها غرض محدد في الإنسان غير التسلية.

من الأمثلة الأخرى، تمتلك الأصلة العاصرة عظام حوض، وأرجلاً خلفية أثرية، وتمتلك بقرة البحر (نوع من الثدييات المائية) أظافر عند أطراف زعانفها التي تطورت من الأرجل. أما سمكة الكهوف العمياء التي لم ترّ النور إطلاقاً، فلديها عيون صغيرة غير عاملة. وبيّن (الشكل 21-17) هيكل حوت البالين الذي يحتوي عظام حوض، كما لكل هياكل الثدييات، حتى إن كانت هذه العظام ليس لها وظيفة لدى الحوت.

الزائدة الدودية في الإنسان هي تركيب مختزل؛ إنها تمثل الجزء النهائي المتلاشي من الأعور، وهو الكيس الذي تبدأ به الأمعاء الغليظة. في ثدييات أخرى كالفأر، يشكل الأعور الجزء الأكبر من الأمعاء الغليظة، ويعمل على الخزن - عادة كميات من السليلوز في أكلات الأعشاب. وعلى الرغم من أنه اقتراح بعض الوظائف، فإن من الصعب تحديد أي وظيفة راهنة للزائدة الدودية



(الشكل 21-17)

التراكيب المختزلة. يكشف هيكل الحوت وجود عظام للحوض. تشبه هذه العظام تلك الموجودة في ثدييات أخرى، ولكنها تطورت بصورة ضعيفة في الحوت، وليس لها وظيفة واضحة.

التطور الالتقائي والسجل الجغرافي الحيوي

ماذا تشبه الجراييات الأسترالية؟ إنها تشبه إلى درجة الدهشة الثدييات المشيمية التي تعيش اليوم على القارات الأخرى (الشكل 21-18). إن التشابه بين أفراد هاتين المجموعتين من الثدييات، يثبت بقوة على أنهما جاءتا نتيجة للتطور الالتقائي، فالأشكال المتشابهة تطورت في مناطق معزولة مختلفة بسبب الضغوط الانتخائية المتشابهة في بيئات متشابهة.

التطور الالتقائي ظاهرة واسعة الانتشار

عندما تتفاعل الأنواع مع البيئة بطرق متماثلة، فإنها غالباً ما تتعرض للضغوط الانتخائية نفسها، وإنها لهذا غالباً ما تطور التكيفات التطورية نفسها. مثلاً، خذ مفترساً بحرياً سريع الحركة (الشكل 21-19). تتطلب ديناميكا الماء عند الحركة داخله أن يكون شكل الجسم انسيابياً لتقليل الاحتكاك. لهذا، فليس مصادفة أن تتطور كل من الدلافين، وكلاب البحر، وسمك التونا- وهي من أسرع الأنواع البحرية - الشكل الأساسي نفسه. نستطيع التكهّن كذلك أن الإكصور- زاحف بحري عاش في أثناء حقبة الديناصورات - أظهر نمط حياة مشابهاً.

تظهر أشجار الجزر ظاهرة مماثلة، فمعظم الجزر مغطاة بالأشجار (أو كانت مغطاة إلى أن وصل الإنسان). إن فصلاً متأنياً لهذه الأشجار، يبين أنها ليست شديدة القرابة بالأشجار التي نألفها. فعلى الرغم من أن لها كل خصائص الأشجار كأن تكون طويلة، ولها غلاف خارجي قاس، نجد أن أشجار الجزر في معظم الأحوال هي أفراد لعائلات نباتية توجد في مناطق أخرى على هيئة أزهار، أو شجيرات، أو أجسام صغيرة. فمثلاً، على كثير من الجزر، تكون الأشجار المتوطنة أفراداً لعائلة دوار الشمس.

تكشف الجغرافية الحيوية **Biogeography** — دراسة التوزيع الجغرافي للأنواع — أن المناطق الجغرافية المختلفة تظهر أحياناً مجموعات من النباتات والحيوانات ذات مظهر شديد التشابه، حتى إن كانت هذه المخلفات بعيدة القرابة عن بعضها.

من الصعب تفسير هذا التشابه الكبير نتيجة للمصادفة وحدها. بدلاً من ذلك، يبدو أن الانتخاب الطبيعي يحابي التكيفات التطورية المتوازية في البيئات المتشابهة. ونظراً لأن الانتخاب في مثل هذه الحالات يميل إلى محاكاة التغيرات التي تجعل المجموعتين متشابهتين، فإن الطرز الشكلية لها تقاربت. يشار إلى هذا التغير أنه **تطور التقائي أو تقاربي Convergent evolution**.

تظهر الجراييات والمشيميات التقاء تطورياً

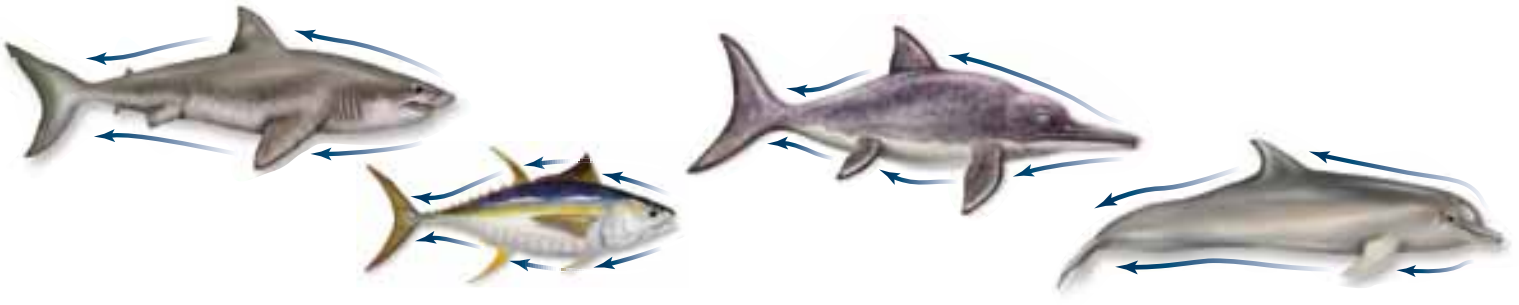
في أفضل الأمثلة على التطور الالتقائي، تطورت مجموعتان من الثدييات - الجراييات والمشيميات - بطرق متشابهة تماماً في أجزاء مختلفة من العالم. فالجراييات مجموعة يولد بها الصغير بحالة غير ناضجة إطلاقاً، ويحضن في كيس إلى أن يصبح قادراً على الخروج إلى العالم الخارجي. أما في الثدييات، في المقابل، فإن النسل لا يولد إلا إذا كان قادراً على العيش بسلام في البيئة الخارجية (مع درجات متباينة من العناية الأبوية).

انفصلت قارة أستراليا عن بقية القارات منذ أكثر من 70 مليون سنة. في ذلك الوقت تطورت كل من الجراييات والمشيميات، ولكن في أماكن مختلفة. بشكل خاص، وجدت الجراييات في أستراليا. نتيجة لهذا الانفصال القاري، فإن الثدييات المشيمية الوحيدة التي توجد اليوم في أستراليا هي الخفافيش، وبعض القوارض المستوطنة (وصلت حديثاً نسبياً)، وهكذا فإن الجراييات هي التي تسود أستراليا.



للشكل 21-18

التطور الالتقائي. تشبه الأنواع الجرابية الأسترالية الثدييات المشيمية التي تحتل بيئات ملائمة صغيرة في أماكن أخرى في بقية العالم. لقد تطورت الجراييات في العزلة بعد انفصال أستراليا عن بقية القارات.



الشكل 21-19

الالتقاء بين مفترسات سريعة السباحة. تتطلب السباحة السريعة شكل جسم انسيابياً، وهو أمر تطور مرات عدة.

الاستيطان عبر مسافات طويلة ممكناً أحياناً. بعض الأنواع، تلك التي تطير، أو تعوم، أو تسبح، لها احتمال أكبر أن تصل الجزر دون غيرها. أما بعضها الآخر، كالضفادع التي هي حساسة بشكل خاص للجفاف، عندما تتعرض لماء البحر، فليس لديها أي فرصة غالباً في استيطان الجزر.

إن غياب بعض أنواع النباتات والحيوانات يعطي فرصة لتلك التي تمكنت من الوصول. ونتيجة لذلك، فإن المستوطنات غالباً ما تتطور إلى أنواع تظهر درجة كبيرة من التنوع الشكلي والبيئي.

إن القرب الجغرافي لا يُعدّ دائماً وسيلة جيدة للتنبؤ بالعلاقات التطورية. إن قارات الأرض لم تكن دوماً حيث هي اليوم، بل إنها تتحرك بشكل ثابت نتيجة لعملية تدعى الانجراف القاري. وعلى الرغم من أن معدل الحركة بطيء بمقدار سنتمترات عدة في العام، فإن التشكيل القاري يمكن أن يتغير، وقد تغير بشكل ملموس عبر الزمن الجيولوجي. نتيجة لذلك، فإن الأنواع شديدة القرابة التي كانت متجاورة مع بعضها في يوم ما، ربما انفصلت الآن، وتباعدت بألاف الأميال. توجد أمثلة عدة على القارات الجنوبية التي كانت متحدة لآخر مرة على هيئة قارة جوندوانا الكبرى منذ أكثر من 100 مليون سنة. أحد هذه الأمثلة هو شجرة الشاطئ الجنوبية التي تعيش في تشيلي، وفي كل من أستراليا ونيوزلندا الجديدة. في حالات كهذه يجب أن يُدرس تاريخ الأرض والتاريخ التطوري معاً؛ لتتمكن من فهم التوزيع الجغرافي الحيوي.

الالتقاء وتطور أشكال حياة متشابهة في سلالات مختلفة، عندما تتعرض للضغوط الانتخابية نفسها. إن التوزيع الجغرافي الحيوي للأنواع يعكس غالباً نتيجة التنوع التطوري.

لماذا تتطور هذه النباتات إلى أشجار على الجزر؟ ربما يعود السبب إلى أن بذور الأشجار نادراً ما تتمكن من الوصول إلى الجزر المعزولة. ولهذا، فإن الأنواع النباتية التي تتجح في إيصال بذورها إلى جزر بعيدة وتستوطنها، تجد نفسها في أراضٍ بيئية واسعة خالية عند وصولها. وبغياب نباتات كالأشجار، فإن الانتخاب الطبيعي يحابي النباتات التي تستطيع التقاط الكمية الأكبر من ضوء الشمس للقيام بالبناء الضوئي، وهكذا فإن النتيجة هي تطور أشكال شبيهة بالأشجار على هذه الجزر.

تزودنا الدراسات الجغرافية الحيوية بمزيد من الأدلة

على حدوث التطور

لقد جمع داروين ملاحظات عدة مهمة في أثناء رحلته حول العالم. لاحظ أن الجزر غالباً ما تفقد النباتات والحيوانات الشائعة على القارات كالضفادع وطيور اليابسة. إن قيام الإنسان بإدخال هذه المخلوقات بصورة غير مقصودة أثبت أن هذه الأنواع تستطيع العيش على الجزر. ولهذا، ففيهاها في الأصل ليس بسبب عدم ملاءمة البيئة. إضافة إلى ذلك، فإن هذه الأنواع الموجودة على الجزر غالباً ما ابتعدت عن أقاربها القارية، وأحياناً - كما في حالة حسون داروين وأشجار الجزر التي نوقشت توّاً - تحتل بيئات مصغرة ملائمة لها شبيهة بتلك التي للأنواع القارية. وأخيراً، فإن الأنواع على الجزر عادة ما تكون شديدة القرابة بالأنواع على القارات المجاورة، حتى إن كانت الظروف البيئية غالباً ليست مماثلة لتلك التي على الجزيرة.

استنتج داروين تفسيراً لهذه الظاهرة، كثير من الجزر لم تكن يوماً مرتبطة بالمناطق القارية، والأنواع التي توجد هناك وصلت بالانتشار عبر الماء، والانتشار من المناطق المجاورة هو أكثر احتمالاً من أن يكون من مناطق بعيدة، وإن كان

نقد داروين

7-21

2. ليس هناك متحجرات وسطية: لم يشاهد أحد منا زعنفة كانت على الطريق لتصبح رجلاً. هكذا يدعى النقاد مشيرين إلى الثغرات الكثيرة في سجل الأحافير في أيام داروين. منذ ذلك الوقت وجدت فعلاً كثير من المتحجرات الوسطية في تطور الفقريات. فهناك خط واضح من المتحجرات يقفني أثر الانتقال بين الثدييات ذات الحافر والحيتان، وبين الزواحف والثدييات، وبين الديناصورات والطيور، وبين القردة والإنسان. إن دليل الأحافير على حدوث التطور بين الأشكال المختلفة هو طاع.

3. حجة التصميم الذكي: «إن أعضاء المخلوقات الحية أكثر تعقيداً من أن تكون قد نتجت بفعل عملية عشوائية وجود الساعة دليل على وجود صانعها». إن التطور بالانتخاب الطبيعي ليس عملية عشوائية. على العكس من ذلك

أصبحت نظرية داروين في التطور منذ اقتراحها عن طريق الانتخاب الطبيعي مقبولة عالمياً تقريباً من قبل علماء الأحياء، ولكنها كانت مصدرًا للجدل بين أفراد العامة. وناقش هنا سبعة اعتراضات أساسية يثيرها الذين ينتقدون تدريس التطور بوصفه حقيقة بيولوجية، مع بعض الإجابات التي يقدمها العلماء استجابة لذلك:

1. لم يقدّم الدليل على التطور بشكل واضح: «التطور هو مجرد نظرية»، هكذا يشير نقاد داروين، وكأن كلمة «نظرية» تعني غياب المعرفة أو نوع من التحزر. يستخدم العلماء كلمة «نظرية» بمعنى مختلف تمامًا عما يستخدمه العامة. فالنظريات هي أساس صلب للعلوم - التي نحن متأكدون منها. فقليل منا من يشكك في نظرية الجاذبية؛ لأنها «مجرد نظرية».

7. حجة التعقيد غير القابل للاختزال: نظراً لأن كل جزء من الآليات الخلوية المعقدة، كتجلط الدم مثلاً ضروري للعملية الإجمالية، فإن الآلية المعقدة للخلية لا يمكن تفسيرها بفعل التطور من مراحل أبسط. يكمن الخطأ في هذه الحجة في أن كل جزء من الآلة الجزيئية المعقدة يتطور بوصفه جزءاً من نظام متكامل. يستطيع الانتخاب الطبيعي أن يعمل على نظام معقد؛ لأن النظام لا يزال يقوم بوظيفته في أثناء كل مرحلة من التطور. والأجزاء التي تُحسن من أداء الوظيفة تضاف. وبالنتيجة، فإن الأجزاء الأخرى قد تحور أو قد تفقد. وكذلك فإن الأجزاء التي لم تكن ضرورية عندما تطورت أول مرة قد تصبح ضرورية. وبهذه الطريقة يمكن "لنظام معقد غير قابل للاختزال" أن يتطور بفعل الانتخاب الطبيعي. إن العملية نفسها تعمل على المستوى الجزيئي.

فمثلاً، تطور سم الأفاعي في البداية بوصفه أنزيمات لزيادة قدرة الأفاعي على هضم الفرائس الضخمة التي كانت تمسك بها، بعض الفريسة أولاً، ثم الالتفاف حولها وقتلها. لاحقاً، تطورت هذه الأنزيمات الهاضمة لتصبح أكثر فتكاً. فالأفاعي المججلة تقتل الفرائس الكبيرة بحقنها بالسم، وتركها تذهب، ثم تعود لتتبعها ولأكلها بعد أن تموت. ولكي تتم ذلك العمل، طورت سمّاً شديد السمية وأسناناً أمامية محورة جداً تشبه إبرة العلاج، وكثيراً من الصفات الأخرى. ولو أزلنا هذه الأنياب أو جردناها من السم، فإن الأفعى المججلة لن تستطيع التغذية والعيش - فما تطور في البداية بوصفه جزءاً غير ضروري أصبح الآن لا يمكن الاستغناء عنه، فالتعقيد الذي لا يقبل الاختزال تطور بفعل الانتخاب الطبيعي.

إن نظام تجلط الدم في الثدييات مثلاً تطور من أنظمة أكثر بساطة. تطور لب هذا النظام مع ظهور فجر الفقريات منذ أكثر من 500 مليون سنة، وهو موجود الآن في الأسماك البدائية كاللامبري.

بعد نحو 100 مليون سنة أخرى، وباستمرار تطور الفقريات، أضيفت لنظام التخثر البروتينات، ما جعله أكثر حساسية للمواد المتحررة من الأنسجة المهشمة. في الخمسين مليون سنة اللاحقة أضيف له مكون ثالث يحفز على التخثر بملامسة السطوح الخشنة والمسننة الناتجة عن الإصابة. في كل مرحلة، وبارزاد تطور عملية التخثر لتصبح أكثر تعقيداً، أصبح الإنجاز الكلي للعملية أكثر اعتماداً على العناصر المضافة. وهكذا، فإن تخثر الدم أصبح "تعقيداً غير قابل للاختزال" بفعل التطور الدارويني.

إن التصريحات التي تقول: إن التراكيب المختلفة لا يمكن أن تكون قد نشأت بفعل الانتخاب الطبيعي تكرر كثيراً خلال القرن الماضي، وفي كل حالة، وبعد دراسة علمية تفصيلية، تمكن العلماء من اكتشاف المسار المحتمل لتطور هذه التراكيب.

أثبتت نظرية داروين للتطور، أنها مثيرة للجدل بين جمهور العامة، على الرغم من أن الاعتراضات الشائعة التي يثيرونها لا تستند إلى أساس علمي.

تماماً، فبمحابتها للاختلافات التي تقود إلى أعلى درجة من النجاح التكاثري، يكون الانتخاب الطبيعي عملية غير عشوائية قادرة على أن تبني أعضاء بالغة التعقيد بتحسينها شيئاً فشيئاً من جيل إلى آخر.

فمثلاً، تشاهد الأشكال الوسطية في تطور أذن الثدييات في المتحجرات، وإن "العيون" الوسطية معروفة في اللافقريات - فالقدرة على الإحساس الخفيف بالضوء أفضل من عدم القدرة على الإحساس به أبداً. إن تراكيب معقدة كالعيون تطورت نتيجة تحسينات طفيفة متراكمة. أكثر من ذلك، فإن عدم فعالية بعض التصاميم، كما في عين الفقريات، ووجود الأعضاء المختزلة، لا يدعم فكرة التصميم الذكي.

4. التطور يتعارض مع القانون الثاني لديناميكا الحرارية: "خلطة من علب المشروبات الغازية لا تقفز من تلقاء نفسها إلى مجموعة من العلب المرتبة بعناية. الأشياء تصبح أكثر فوضى بفعل الأحداث العشوائية، لا أكثر تنظيمياً."

يبين علماء الحياة أن هذه الحجة تهمل ما ينص عليه القانون الثاني فعلاً: الفوضى تزداد في نظام مغلق، والأرض ليست نظاماً مغلقاً. تدخل الطاقة بشكل مستمر إلى الكرة الحيوية (الأرض وما عليها) من الشمس، وتزود الحياة وكل العمليات التي تنظمها بالطاقة.

5. البروتينات غير مرجحة الاحتمال: "فالهيموجلوبين مكون من 141 حمضاً أمينياً، واحتمال أن يكون الأول منها لوسين هو 20/1، واحتمال أن تكون المئة وواحد وأربعون جميعها هي نفسها التي يتكون منها فعلاً عن طريق المصادفة هو $1/20^{141}$ وهو احتمال نادر جداً لدرجة المستحيل."

تبين هذه الحجة انعدام فهم للاحتمالية وللإحصاء - فالاحتمالية لا يمكن استخدامها للجدل في اتجاه الوراء. فاحتمالية أن يكون طالب في صف ما له تاريخ ميلاد معين هي 1/365، فإذا استخدمنا هذه الحجة لحساب احتمال أن كل شخص من صف مؤلف من 50 طالباً لديه عيد ميلاد في أيام عيد ميلادهم هي $1/365^{50}$ وهو احتمال ضئيل جداً، ومع ذلك فإننا في الواقع لدينا صف من الطلاب أمامنا، كل منهم بعيد ميلاده الحقيقي.

6. الانتخاب الطبيعي لا ينطوي بدهاءة على التطور: "لم يقدم عالم ما تجربة بها تتطور سمكة إلى ضفدع، وتقفز بعيداً عن المفترسات."

هل يمكن الاستقراء من فهمنا أن الانتخاب الطبيعي ينتج تغيرات طفيفة تلاحظ في المجموعات السكانية ضمن النوع الواحد، لتفسير الفروق الكبيرة التي نلاحظها بين الأنواع المختلفة؟ يعتقد معظم علماء الأحياء الذين درسوا هذه المسألة أن ذلك ممكن. فالفروق بين السلالات الناتجة عن الانتخاب الاصطناعي - كما في كلاب الشيبواو، والدرواس، والسلوقي - هي أكبر وضوحاً من الفروق بين الأنواع البرية، وتجارب الانتخاب المخبرية أنتجت أشكالاً لا تستطيع التزاوج داخلياً. ولهذا، فإنها تُعدّ أنواعاً مختلفة في الطبيعة. وهكذا فإن إنتاج أشكال مختلفة جذرياً لوحظ فعلاً بشكل متكرر. ولمعارضة فكرة أن الانتخاب لا يفسر الفروق الكبيرة حقاً كتلك الموجودة بين الأسماك والبرمائيات، فإن علينا العودة إلى النقطة رقم 2. فهذه التغيرات تحتاج إلى ملايين السنين، وهي تشاهد بوضوح في سجل الأحافير.

1-21 مناقير حسون داروين: دليل على الانتخاب الطبيعي

■ استخدم سجل الأحافير لتوثيق التحول التطوري الكبير الذي حدث عبر الزمن، كذلك الموجود في الخيول.

5-21 دليل تشريحي على التطور

■ إن الدليل على حدوث التطور يدعم مبدأ التحدر مع التحوير. قد يكون للتراكيب المتماثلة مظاهر ووظائف مختلفة، حتى إن كانت قد اشتقت من الجزء نفسه من الجسم للسلف المشترك (الشكل 21-14).

■ يبدي التطور الجنيني تشابهاً في الأنماط التطورية بين الأنواع التي تختلف الطرز الشكلية اليافعة منها اختلافاً شديداً.

■ يستطيع الانتخاب الطبيعي أن يؤثر في الاختلافات الموجودة في المجموعة السكانية فقط، ولهذا السبب، فإنه ينتج تراكيب عاملة، ولكنها قد لا تكون مثالية.

■ إن وجود التراكيب المختزلة يدعم مبدأ السلف المشترك بين المخلوقات التي بها هذه التراكيب.

6-21 التطور الانتقائي والسجل الجغرافي الحيوي

■ يحابي الانتخاب الطبيعي التكيفات التطورية المتوازية في البيئات المتماثلة. تكشف الجغرافية الحيوية، وهي علم التوزيع الجغرافي للأنواع، أن مجموعات المخلوقات يمكن أن يكون لها مظاهر متماثلة، حتى إن كانت متباعدة القرابة. يمكن أن يحدث التطور الانتقائي في أنواع متباعدة القرابة تعرضت لضغوط انتقائية متماثلة.

■ المستوطنات الأوائل لبيئات جديدة جاءت من مناطق مجاورة، وتطورت في الغالب إلى أنواع مختلفة، إذ لا توجد منافسة من أنواع موجودة سلفاً.

■ الأنواع التي استوطنت الجزر عادة ما تكون شديدة القرابة بأنواع على القارات المجاورة، حتى مع اختلاف البيئات.

■ العلاقات التطورية لا يمكن دوماً التكهّن بها بالنظر إلى القرب الجغرافي الراهن. فالانجراف القاري أدى إلى فصل الكتل القارية التي كانت متصلة أصلاً.

7-21 نقد داروين

■ إن نظرية داروين في التطور بالانتخاب الطبيعي مقبولة عالمياً لدى كل علماء الأحياء تقريباً؛ لأن البيانات لها ما يدعمها علمياً.

■ يقبل العلماء التطور بوصفه نظرية مؤسسة على الحقائق المشتقة من استخدام الطريقة العلمية، فالتطور لا يعتمد على التحرز.

■ تطورت التراكيب المعقدة عبر الزمن نتيجة لتراكم تحسينات صغيرة، فالتطور ليس عملية عشوائية.

■ يحتوي السجل الجيولوجي أشكالاً وسطية بين أشكال الحياة الرئيسية، فلا يمكن إلغاء التطور بافتراض غياب البيانات.

■ يدعم علم الإحصاء التطور إذا ما أحسن استخدامه، فالتطور لا يمكن إلغاؤه باستخدام الإحصاء رجوعاً نحو الوراء.

■ يمكن استخدام تراكم التغيرات الصغيرة الملاحظة ضمن النوع الواحد لتفسير الفروق الكبرى بين الأنواع، فالتغير الناتج عن الانتخاب الاصطناعي لا يمكن إغفاله.

■ تطور الأنظمة الكاملة يحدث عند جميع مستويات التعقيد البيولوجي، فالانتخاب الطبيعي ليس مقصوراً على مستوى محدد من التنظيم البيولوجي.

■ يمكن للانتخاب الطبيعي أن يبني التراكيب المعقدة، وإن وجود التراكيب المختزلة والتراكيب ليست ذات التصميم الأمثل، تقدم حجة ضد "التصميم الذكي".

■ الانتخاب الطبيعي هو العملية الأساسية التي تسهم في التطور

■ تختلف طيور الحسون في جزر غالاباغوس في طرق حصولها على الغذاء.

■ تطورت الاختلافات في حجم المنقار وشكله بين طيور الحسون عندما تكيفت الأجيال المتحدرة من أنواع سلفية لمصادر الغذاء المختلفة.

■ عبر أجيال متعددة، تغير شكل منقار الحسون المعاصر استجابة لنوع الغذاء المتوافر، وهذه التغيرات تعكس فروقاً وراثية (الشكل 21 - 2).

■ لكي يحدث التطور، فإن الفروق المحددة وراثياً يجب أن تقود إلى فروق في النجاح التكاثري.

2-21 العث المفضل والاصطبغ الصناعي بميلانين: مزيد من الأدلة على التطور

■ عندما تتغير البيئة، فإن الانتخاب الطبيعي قد يحابي صفات مختلفة في الأنواع.

■ يغير الانتخاب الطبيعي تكرار الآليات عندما تتغير البيئة.

■ قد يؤثر التلوث بصورة غير مباشرة، ويحدث تغييراً في الطرز الشكلية. ففي الاصطبغ الصناعي بميلانين يسود العث الأذكن اللون. تقترح الدراسات الأولية أن الطيور المفترسة التقطت العث ذا اللون الفاتح الذي كان واضحاً على أرضية مختلفة اللون.

■ عندما تنعكس الظروف البيئية، ينعكس كذلك الضغط الانتخابي (الشكل 21-4).

■ قد لا يكون من السهل تحديد هوية العوامل المسببة للانتخاب.

3-21 الانتخاب الاصطناعي: التغير الذي يحدثه الإنسان (الشكل 21-5)

■ يفرض الإنسان انتخاباً اصطناعياً على الأنواع بتفضيله بعض الصفات الشكلية.

■ الانتخاب الموجه للصفات المفضلة يقود إلى تغير تطوري في المجموعة السكانية.

■ ينتج الانتخاب الاصطناعي في التجارب المخبرية، وفي الزراعة تغيرات سريعة وجذرية.

■ إذا كان الانتخاب الاصطناعي ينتج تغييراً سريعاً، فمن المعقول إذاً افتراض أن الانتخاب الطبيعي ينتج تنوعاً في أشكال الحياة في العالم عبر ملايين السنين.

4-21 دليل على التطور من الأحافير

■ يوجد أكثر الأدلة المباشرة على التطور في سجل الأحافير

■ تتحجر النماذج من النباتات والحيوانات بطرق مختلفة: تتلمر في العنبر، تتجمد في الجمد السرمدي، تحفظ في الكهوف الجافة، وتتشرب المعادن في الصخور.

■ تنشأ متحجرات الصخور بطمر أجزاء الجسم في الرسوبيات وبتشرب المعادن وبالتصلب كالصخور.

■ تحفظ نسبة صغيرة فقط من الأنواع بوصفها متحجرات بسبب التحلل والالتهام بعد الوفاة بسبب عدم القدرة في الوصول إليها، وبسبب عوامل التعرية.

■ تقدير العمر النسبي للمتحجرات يشير إلى عمر هذه البقايا بحسب موضعها في طبقات الصخور الرسوبية.

■ يعتمد تقدير العمر المطلق على معدل تحلل المواد المشعة، وهو أكثر دقة.

■ عندما ترتب الأحافير من الأقدم إلى الأحدث، فإنها تزودنا بفكرة ثابتة عن تاريخ التغير التطوري.

■ يمكن أن تُسَدَّ الفجوات في سجل الأحافير باكتشاف أشكال حياة وسطية تحتوي صفات موجودة لدى الأسلاف والأحفاد.

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

10. النقد المحق الذي يقوض نظرية التطور هو:
 - أ . التطور يناقض القانون الثاني للديناميكا الحرارية.
 - ب. لا توجد متحجرات وسطية.
 - ج. التعقيد غير القابل للاختزال في التراكيب البيولوجية.
 - د . كل ذكر.
 - هـ. لا شيء مما ذكر.
11. تعد طيور حسون داروين دراسة حالة مهمة للتطور عن طريق الانتخاب الطبيعي؛ لأن الدليل يبين أنها:
 - أ . تحدرت من أنواع مختلفة عدة استوطنت جزر غالاباغوس.
 - ب. انبثقت من نوع واحد استوطن جزر غالاباغوس.
 - ج. أكثر قرباً إلى الأنواع على البر الرئيس منها لبعضها بعضاً.
 - د . لا شيء مما ذكر.
12. التراكيب المختزلة:
 - أ . من الصعب تفسير وجودها في ضوء نظرية التطور.
 - ب. تزودنا بدليل على التطور الالتقائي.
 - ج. يمكن أن تساعد على معرفة أنماط الأسلاف المشتركة.
 - د . يجب أن تؤثر بحدّة في البقاء أو التكاثر دوماً.
13. أحد أمثلة التطور الالتقائي هو:
 - أ . الجرابيات الأسترالية والثدييات المشيمية.
 - ب. زعانف الأسماك ونظائرها في البطريق والدفنين.
 - ج. أجنحة الطيور والخفاش والحشرات.
 - د . كل ما ذكر.
14. المتحجرة *Archaeopteryx*:
 - أ . شكل وسطي بين الخيول المنقرضة والخيول الحاضرة.
 - ب. شكل وسطي بين الحيتان المنقرضة والحالية.
 - ج. شكل وسطي بين الديناصورات والطيور، وهي متوسطة في جميع صفاتها.
 - د . تبين نمطاً شائعاً للأشكال الوسيطة يتمثل في مزيج من الصفات التي تشابه الأحفاد والصفات التي تشابه الأسلاف.
15. إن شكل مناقير حسون داروين، والاصطباغ الصناعي بميلانين، والتغيرات في أسنان الخيول، كلها أمثلة على:
 - أ . الانتخاب الاصطناعي.
 - ب. الانتخاب الطبيعي.
 - ج. تنوع متحد الموطن.
 - د . الانتخاب المسبب للاستقرار.

أسئلة تحدّد

1. ما الشروط الضرورية لحدوث التطور بالانتخاب الطبيعي؟
2. عد إلى (الشكل 21-2) في السؤالين الآتيين: اشرح كيف ترتبط البيانات في (الشكل 21-2 أ، ب) بالظروف المشار إليها في السؤال 1.
3. عد إلى (الشكل 21-2 ب)، ارمس العلاقة بين عمق منقار النسل وعمق منقار الآباء، بافتراض عدم وجود أساس وراثي في الحسّون الأرضي المتوسط.
4. عد إلى (الشكل 21-5). المتعلق بالانتخاب الاصطناعي في المختبر. في هذه التجربة اختيرت إحدى مجموعات ذبابة الفاكهة ذات عدد قليل من الأهلاب، والأخرى لعدد كبير منها. لاحظ أنه لم يتغير فقط معدل المجموعات بشكل واضح خلال 35 جيلاً، ولكن وقعت كل الأفراد في إحدى المجموعات خارج مدى المجموعة الأصلية.

ما المتوقع حدوثه لو أنه ضمن المجموعة السكانية، سمح للأفراد الصغيرة والكبيرة أن تتزاوج، ومنعت الأفراد ذات الحجم الوسط من التزاوج؟

1. في حسون داروين:
 - أ . حدوث السنوات الماطرة والسنوات الجافة يحفظ التغيرات الوراثية لحجم المنقار.
 - ب. زيادة حجم المنقار عبر الزمن يثبت أن حجم المنقار يورث.
 - ج. يحابي حجم المنقار الأكبر دوماً.
 - د . كل ما ذكر.
2. في حالة العث المفضل، فإن حالة موازية لها في الولايات المتحدة:
 - أ . من الأفضل اعتبارها مصادفة.
 2. تضيف دليلاً إلى فرضية الاصطباغ الصناعي بميلانين.
 - ج. يوضح أن الطيور لا تفتقر العث.
 - د . لا شيء مما ذكر.
3. يختلف الانتخاب الاصطناعي عن الانتخاب الطبيعي؛ لأن:
 - أ . الانتخاب الاصطناعي ليس قادراً على إنتاج تغيرات كبيرة.
 - ب. الانتخاب الاصطناعي لا يتطلب تغيرات وراثية.
 - ج. الانتخاب الطبيعي غير قادر على إنتاج أنواع جديدة.
 - د . المربين يختارون الأفراد للتكاثر بناء على الخصائص والصفات المرغوبة.
4. الفجوات في سجل المتحجرات:
 - أ . تبين عدم قدرتنا على تقدير عمر الرسوبيات الجيولوجية.
 - ب. متوقعة؛ لأن احتمال تحجر أي مخلوق متدن جداً.
 - ج. لم يتم تجسيدها عندما اكتشفت متحجرات جديدة.
 - د . يقوض دعائم نظرية التطور.
5. المتحجرات الوسيطة التي توضح تطور الحيتان من أسلاف ذات حوافر تشمل *Pakicetus*.
 - أ . *Archaeopteryx*.
 - ب. *Equus*.
 - ج. *Equus*.
 - د . كل ما ذكر.
6. تطور الخيول الحديثة *Equus* يوصف:
 - أ . بالتغير المستمر مع استبدال نوع مكان آخر عبر الزمن.
 - ب. بتاريخ معقد من السلالات التي تغيرت عبر الزمن، وانقرض الكثير منها.
 - ج. بتاريخ بسيط من السلالات التي شابهت دوماً الخيول الحاضرة.
 - د . لا شيء مما ذكر.
7. التراكيب المتماثلة:
 - أ . هي تراكيب في نوعين أو أكثر نشأت في الأصل بوصفها تركيباً واحداً في سلف مشترك.
 - ب. هي تراكيب تبدو نفسها في الأنواع المختلفة.
 - ج. لا تستطيع أن تخدم وظائف مختلفة في الأنواع المختلفة.
 - د . يجب أن تخدم وظائف مختلفة في الأنواع المختلفة.
8. التطور الالتقائي:
 - أ . يتضمن الأنواع شديدة القرابة من ناحية تطورية.
 - ب. يعتمد على الانتخاب الطبيعي لإنتاج استجابات شكلية متشابهة في سلالات غير مترابطة.
 - ج. يحدث على الجزر فقط.
 - د . يمكن توقعه، عندما تتعرض السلالات المختلفة لبيئات انتخابية مختلفة بشكل واسع.
9. التطور الالتقائي:
 - أ . يحدث، عندما ينتج الانتخاب الطبيعي خصائص متشابهة في أنواع غير مترابطة.
 - ب. نقطة ضعف في نظرية التطور.
 - ج. أفضل تفسير لوجود فجوات في سجل المتحجرات.
 - د . يشمل دوماً التراكيب المتماثلة.

22 الفصل

أصل الأنواع The Origin of Species

مقررات

على الرغم من أن داروين عنون كتابه «حول أصل الأنواع» لكنه لم يناقش فعلاً ما أشار إليه بعبارة «لفز الألفان»- كيف يعطي نوع نوعاً آخر. فحجته تعلقت بالتطور عبر الانتخاب الطبيعي، أي كيف يتطور النوع عبر الزمن ليتكيف مع بيئته المتغيرة. وعلى الرغم من أنها آلية مهمة للتغير التطوري، فإن عملية التكيف لا تفسر كيف يصبح نوع نوعاً آخر، وهي عملية نسميها التنوع. وكما سنرى، فإن التكيف قد يدخل ضمن عملية التنوع، ولكن ليس بالضرورة. وقبل أن نناقش كيف يعطي نوع نوعاً آخر، فإن علينا أن نفهم بالضبط ما المقصود بالتنوع. وعلى الرغم من أن تعريف النوع ذو أهمية أساسية لعلم الأحياء التطوري، فإن هذا الموضوع لم يستقر تماماً بعد، وهو يخضع الآن للكثير من البحث والجدل.



سوجز المفاهيم

1-22 طبيعة النوع

- الأنواع متحدة الموطن تقطن المكان نفسه، لكنها تبقى متميزة.
- المجموعات السكانية للأنواع تظهر تبايناً جغرافياً.

2-22 مفهوم النوع البيولوجي

- آليات العزل قبل الازيجوتية تمنع تكون الازيجوت.
- آليات العزل بعد الازيجوتية تمنع التطور الجنيني الطبيعي ليكون أفراداً بالغة قادرة على التزاوج.
- مفهوم النوع البيولوجي لا يفسر الملاحظات جميعها.

3-22 تطور العزل التكاثري

- الانتخاب قد يعزز آليات العزل.

4-22 دور الانجراف الوراثي والانتخاب الطبيعي في التنوع

- التغيرات العشوائية قد تسبب عزلاً تكاثرياً.
- التكيف قد يقود إلى التنوع.

5-22 جغرافية التنوع

- التنوع مختلف الموطن يحدث، عندما تكون المجموعات معزولة جغرافياً.
- التنوع متحد الموطن يحدث دون عزل جغرافي.

6-22 تجمعات الأنواع دليل على التطور السريع

- ذبابة الفاكهة في هاواي استغلت بيئة غنية متباينة.
- تكيف حسون دارون لاستعمال أنواع مختلفة من الغذاء.
- سمك البلطي في بحيرة فيكتوريا تنوع بسرعة كبيرة.
- الحوذان الجبلي في نيوزيلندا تنوع في البيئات الجليدية.

7-22 مسار التطور

- التدرج هو تراكم تغيرات صغيرة.
- الاتزان المنقط فترات طويلة من الركود يعقبها تغير سريع نسبياً.
- التطور قد يشمل كلا النوعين من التغير.

8-22 التنوع والانقراض عبر الزمن

- خمسة انقراضات كبيرة حدثت في الماضي البعيد.
- انقراض سادس على الطريق.

9-22 مستقبل التطور

إن أي مفهوم للنوع يجب أن يأخذ في الحسبان ظاهرتين: الأولى، تميز الأنواع التي توجد معاً في بقعة واحدة. والثانية، العلاقة التي توجد بين المجموعات المختلفة المنتمية للنوع نفسه.

الأنواع متحدة الموطن تقطن المكان نفسه لكنها تبقى متميزة

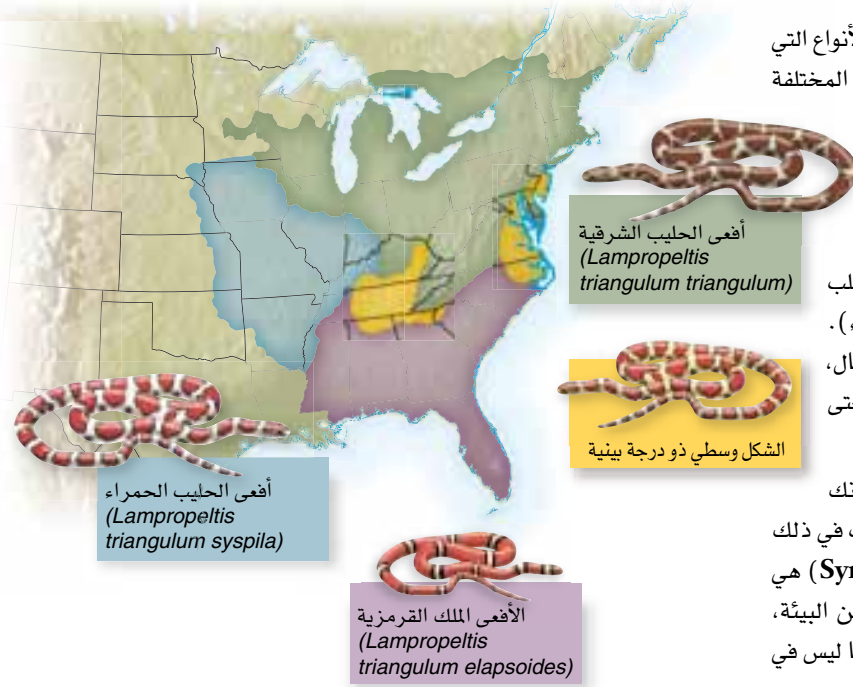
ضع وعاءً لإطعام العصافير على شُرفة منزلك الخلفية، وستجد أنك تجلب تشكيلة واسعة من الطيور (خاصة إذا وضعت أنواعاً مختلفة من الغذاء). ففي وسط الولايات المتحدة مثلاً، قد ترى بشكلٍ روتيني طيور الكاردينال، والقيق الأزرق (أبو زريق)، ونقار الخشب الرُغبي، وحسون المنازل، وحتى الطائر الطنان في الصيف.

وعلى الرغم من أنك ستحتاج إلى بضعة أيام من الملاحظة الدقيقة، فإنك سريعاً ما تصبح قادراً على تمييز الأنواع المختلفة الكثيرة بيسر. السبب في ذلك يعود إلى أن الأنواع التي توجد معاً (تسمى **متحدة الموطن Sympatric**) هي وحدات متميزة تختلف في طرزها الشكلية، وتستغل أجزاء مختلفة من البيئة، وتتصرف بطريقة مستقلة عن بعضها. إن هذه الملاحظة صادقة عموماً ليس في الطيور فحسب، ولكن عند معظم أنواع المخلوقات.

أحياناً قد يوجد نوعان معاً، ويبدوان متماثلين تقريباً. في هذه الحالة، نحتاج إلى الذهاب إلى أبعد من التشابه الظاهر. فعندما نختبر نواحي أخرى من الشكل المظهري، كنداء التكاثر أو المواد الكيميائية التي يطلقها كل نوع، فإنها تكشف لنا فروقاً عظيمة في العادة. بعبارة أخرى، فحتى إن كان لدينا مشكلة في تمييزها عن بعضها بعضاً، إلا أن المخلوقات نفسها ليس لديها مثل هذه المشكلة.

المجموعات السكانية للأنواع تظهر تبايناً جغرافياً

ضمن النوع الواحد، قد تكون الأفراد في المجموعة السكانية التي توجد في مناطق مختلفة متميزة عن بعضها. إن مجموعات متميزة من الأفراد كهذه تصنف على أنها تحت أنواع **Subspecies** (المصطلح الغامض سلاله له



أفعى الحليب الشرقية
(*Lampropeltis
triangulum triangulum*)

الشكل وسطي ذو درجة بيضاء

أفعى الحليب الحمراء
(*Lampropeltis
triangulum sypsiola*)

الأفعى الملك القرمزية
(*Lampropeltis
triangulum elapsoides*)

الشكل 1-22

الاختلافات الجغرافية في أفعى الحليب، *Lampropeltis triangulum*. على الرغم من أن تحت الأنواع تبدو متميزة تماماً في طرزها الشكلية عن بعضها بعضاً، لكنها موصولة عن طريق مجموعات تبدو وسطية في طرزها الشكلية.

معنى مماثل، ولكنه لم يعد يستعمل بشكلٍ شائع). وفي المناطق التي تقترب فيها هذه المجموعات بعضها من الآخر، فإن الأفراد يظهرون غالباً تشكيلة من الصفات مميزة لكلا المجموعتين (الشكل 1-22)، بعبارة أخرى، وحتى إن بدت المجموعات السكانية المتباعدة جغرافياً متميزة، إلا أنها عادةً ما تكون مرتبطة عن طريق مجموعاتٍ متداخلة تكون وسطية في صفاتها.

مفهوم النوع البيولوجي

بعبارة أخرى، يشير مفهوم النوع البيولوجي إلى أن النوع مكون من مجموعات سكانية يتزاوج أفرادها مع بعضهم لإنتاج نسل خصب، أو تستطيع أن تقوم بذلك إذا ما اجتمعت معاً. وعلى العكس من ذلك، فالمجموعات التي لا يتزاوج أفرادها مع بعضهم، أو لا يستطيعون إنتاج نسل خصب تدعى مجموعتهم **معزولة تكاثرياً Reproductively isolated** وهي من ثم أفراد لأنواع مختلفة.

ما الذي يسبب العزل التكاثري؟ إذا لم تستطع المخلوقات التزاوج فيما بينها، أو إنتاج نسل خصب، فمن الواضح أنها تنتمي لأنواع مختلفة. مع ذلك، بعض المجموعات السكانية التي تعدّ أنواعاً منفصلة يمكنها التزاوج فيما بينها، وتنتج نسلًا خصبًا، لكنها لا تفعل ذلك في الظروف الطبيعية. فهي لا تزال معزولة تكاثرياً من حيث إن الجينات من نوع ما عادة لا تدخل مستودع الجينات للنوع الآخر.

علامٌ يقوم تمييز الأنواع متحدة الموطن، وارتباط المجموعات السكانية المنفصلة جغرافياً للنوع الواحد؟ أحد الاحتمالات الواضحة هو أن كل نوع يتبادل مادة وراثية فقط مع الأفراد الأخرى لنوعه. فإذا كانت الأنواع متحدة الموطن تتبادل الجينات بشكلٍ شائع، وهو ما تقوم به عادةً، فإننا نتوقع أن تفقد هذه الأنواع تميزها بسرعة؛ لأن **مستودع جينات Gene pool** (كل الأليلات الموجودة في النوع) الأنواع المختلفة أصبح متجانساً. وعلى العكس من ذلك، فإن قدرة المجموعات السكانية المتباعدة جغرافياً للنوع الواحد على أن تتشارك في الجينات من خلال عملية تدفق الجينات، قد يبقي هذه المجموعات متكاملة بوصفها أفراداً للنوع نفسه.

واعتماداً على هذه الأفكار، وضع عالم الأحياء التطوري إيرنست ماير عام 1942 مفهوم النوع البيولوجي الذي يعرف النوع على أنه «... مجموعات من أفرادٍ طبيعية تتزاوج فيما بينها فعلاً، أو قادرة على التزاوج فيما بينها، وهي معزولة تكاثرياً عن مجموعاتٍ أخرى».

آليات العزل قبل الزيجوتية تمنع تكون الزيجات

آليات العزل قبل الزيجوتية تشمل كلاً من العزل: البيئي، والسلوكي، والزمني، والميكانيكي، ومنع اتحاد الجاميتات.

العزل البيئي

حتى إن وجد نوعان في المساحة نفسها، فإنهما قد يستغلان أجزاء مختلفة من البيئة، ولهذا لا يتزاوجان؛ لأنهما لا يصادف أحدهما الآخر. فمثلاً في الهند، نجد أن المدى للأسود والنمور تطابق حتى المئة وخمسين سنة الأخيرة. ومع ذلك، لا يوجد سجل لتزاوج طبيعي بينهما. فالأسود بقيت بشكل رئيس في مناطق الحشائش المفتوحة، واصطادات في مجموعات تدعى Prides، في حين تميل النمور إلى الانعزال في الغابة (الشكل 22-2).

فبسبب الفروق البيئية والسلوكية، نجد أن الأسود والنمور نادراً ما تلتقي في اتصال مباشر مع بعضها، حتى إن كان مدى كل منها يتطابق مع الآخر فوق آلاف الكيلو مترات المربعة.

في مثال آخر، يتطابق مدى نوعي الضفدع *B. americanus*, *Bufo woodhousei* في بعض المناطق. وعلى الرغم من أن النوعين يستطيعان إنتاج نسل حي، فإنهما عادة لا يتزاوجان؛ لأنهما يستخدمان أجزاء مختلفة من البيئة في أثناء التكاثر، فالنوع *B. woodhousei* يفضل التزاوج في الجداول، والنوع *B. americanus* يتزاوج في برك ماء المطر.

تحدث أوضاع مماثلة بين النباتات؛ هناك نوعان من البلوط يوجدان بكثرة في كاليفورنيا: بلوط الوادي *Quercus labata* والبلوط الخشن القصير *Q. dumosa*. بلوط الوادي شجرة متساقطة الأوراق قد يصل طولها إلى 35 متراً، تنمو في التربة الخصبة لمناطق الحشائش المفتوحة على المنحدرات اللطيفة وأراضي الوديان. في المقابل، فإن البلوط القصير الخشن هو شجيرة دائمة الخضرة يتراوح طولها بين 1-3 أمتار، ويشكل شجيرات كثيفة، ويوجد على السفوح الحادة في التربة الأقل خصوبة. إن الخليط بين هذين النوعين المختلفين من البلوط قليل الوجود، ولكنه كامل الخصوبة. فالبيئات الواضحة التمايز لأبائهما تحد من وجودهما معاً. وهناك بيئات وسطية قليلة يمكن أن يزدهر بها الهجين منهما.

الشكل 22-2

الأسود، والنمور معزولة وراثياً. يتطابق مدى كل من الأسود والنمور في الهند. لكن الأسود والنمور لا تتزاوج في البرية؛ لأن كلاً منهما يحتل جزءاً مختلفاً من البيئة. فالأسود تعيش في مناطق الحشائش المفتوحة، في حين تكون النمور منفردة، وتعيش في الغابات، ولقد أنتج الهجين من النمر والأسد (نمر أسد) بنجاح في الأسر، لكن التهجين لا يحدث في البرية.



يلخص (الجدول 1-22) الخطوات التي تحدث بها الحواجز والعوائق أمام التكاثر الناجح. تسمى هذه العوائق آليات العزل التكاثري؛ لأنها تمنع التبادل الوراثي بين الأنواع. وسوف نناقش لاحقاً أمثلة لها ابتداءً من تلك العوائق التي تمنع تكوين الزيجات، والتي تدعى آليات العزل قبل الزيجوتية **Prezygotic isolating mechanisms**. أما الآليات التي تمنع قيام الزيجات بوظيفته بشكل صحيح، فإنها تدعى آليات العزل بعد الزيجوتية **Postzygotic isolating mechanisms**.

آليات العزل التكاثري		الجدول 1-22
الوصف	المثال	الآلية
آليات العزل قبل الزيجوتية		
توجد الأنواع في مناطق مختلفة، وتكون مفصولة عادة بحاجز طبيعي كالنهر، أو السلاسل الجبلية.		عزل جغرافي
توجد الأنواع في المنطقة نفسها، ولكنها تحتل بيئات مختلفة، ونادراً ما تلتقي مع بعضها.		عزل بيئي
تختلف الأنواع في طقوس التزاوج.		عزل سلوكي
تتكاثر الأنواع في فصول مختلفة، أو في أوقات مختلفة من اليوم.		عزل زمني
تمنع الفروق التركيبية الأنواع من التزاوج.		عزل ميكانيكي
لا تقوم جاميتات نوع ما بوظيفتها بشكل صحيح مع جاميتات النوع الآخر، أو عند دخولها القناة التناسلية للنوع الآخر.		منع اتحاد الجاميتات
آليات العزل بعد الزيجوتية		
لا تتطور أجنة الهجين بشكل صحيح، أو أن الهجين البالغ لا يعيش في الطبيعة، أو قد يكون عقيماً، أو أن يكون ذا خصوبة ضعيفة.		عدم حيوية أو عدم خصوبة الهجين

النوع.

بعض الأنواع تستخدم أيضاً الاستقبال الكهربائي؛ فالسمكة الكهربائية الإفريقية لها أعضاء متخصصة في ذيلها تنتج شحنات كهربائية، ولها مستقبلات كهربائية في جلدها للتحري عن هذه الشحنات. تستخدم هذه الشحنات للتواصل في أثناء التفاعل الاجتماعي، إذ بينت التجارب الحقلية أن الذكور تستطيع أن تميز بين الإشارات التي ينتجها نوعها، وتلك التي تنتجها أنواع أخرى، ربما على أساس الفروق في توقيت النبضات الكهربائية.

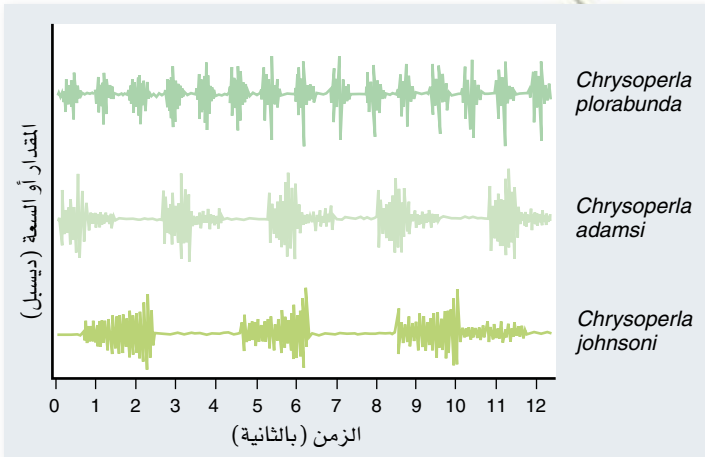
العزل الزمني

L. canadensis, *Lactuce graminifolia* نوعان من الخس البري يعيشان معاً على جوانب الطرق في جنوب شرق الولايات المتحدة. إن إحداث التزاوج بين هذين النوعين سهل جداً تجريبياً، والهجين منهما كامل الخصوبة. لكن هذا الهجين نادرٌ في الطبيعة؛ لأن *L. graminifolia* يزهر في بداية الربيع، في حين يزهر *L. canadensis* في الصيف. وعندما تتطابق فترات إزهارهما كما يحدث أحياناً، فإن النوعين يشكلان الهجين الذي قد يصبح شائعاً محلياً.

كثير من أنواع البرمائيات شديدة القرابة لها فصول تكاثر مختلفة تمنع التزاوج وإنتاج الهجين. فمثلاً، توجد خمسة أنواع من الضفادع من الجنس *Rana* معاً في معظم الولايات المتحدة الشرقية، لكن الهجين من هذه الأنواع نادرٌ؛ لأن ذروة وقت التزاوج مختلفة لكل منهم.

العزل الميكانيكي

تمنع الفروق التركيبية التزاوج بين أنواع الحيوانات المتقاربة، وبغض النظر عن صفات واضحة كالحجم، فإن تراكيب أعضاء الاتصال الجنسي بين الذكور والإناث غير متوافقة. ففي كثير من



الشكل 22-4

الفروق في أغنية الغزل للأنواع متحدة الموطن من شبكية الأجنحة. وهي حشرات صغيرة تعتمد على إشارات سمعية تنتج من حركة البطن، فتسبب اهتزاز السطح الذي تجلس عليه لتجذب شريك التزاوج. كما يظهر في هذه التسجيلات، تختلف أنماط الذبذبات التي تنتجها الأنواع متحدة الموطن، بشكل كبير. تستطيع الإناث أن تتحرى النداءات التي تنتقل عن السطوح المصمتة كالأغصان، وهي قادرة على تمييز نداءات الأنواع المختلفة، وتستجيب للأفراد المنتجة لنداءات نوعها فقط.



الشكل 22-3

يمكن أن تؤدي الاختلافات في طقوس التزاوج إلى عزل أنواع الطيور المتقاربة. يختار الطائر الأطيش ذو الأقدام الزرقاء الذي يعيش في غالاباغوس شريك الزواج بعد عملية عزل معقدة. إذ يرفع الذكر قدمه في رقص عالي الخطوة تظهر قدمه الزرقاء الفاقعة. أما سلوك الرقص للنوعين الآخرين من الطائر الأطيش الموجودين في غالاباغوس فمختلف جداً؛ كما تختلف ألوان أقدامهما.

العزل السلوكي

يصف (الفصل الـ 54) علاقة العزل المعقدة، وطقوس التزاوج لبعض الحيوانات، فالأنواع المختلفة من المخلوقات، كالطيور تختلف في طقوس المغازلة غالباً، ما يميل لجعل هذه الأنواع متميزة في الطبيعة، حتى إن استوطنت الأماكن نفسها (الشكل 22-3). فمثلاً، طيور البط من نوع البُرْكَة والبلبول، هما النوعان الأكثر شيوعاً في المياه العذبة في أمريكا الشمالية. وعندما يوضعان في الأسر معاً، فإنهما ينتجان نسلًا كامل الخصوبة، لكنهما في الطبيعة يضعان أعشاشًا بجانب بعضهما، ولكن نادرًا ما يتزاوجان معاً.

الأنواع متحدة الموطن تتجنب التزاوج من أفراد من النوع الخطأ بطرق متعددة؛ فكل نمط للاتصال يمكن تخيله يبدو أنه يستعمل من قبل بعض الأنواع. الفروق في الإشارات البصرية كما ناقشنا شائعة جداً، لكن أنواعاً أخرى من الحيوانات تعتمد على أنماط أخرى حسية للاتصال. تستخدم أنواع كثيرة كالضفادع، والطيور، وأنواع الحشرات إنتاج الأصوات لجذب شريك التزاوج. ولهذا، فمن المتوقع أن الأنواع متحدة الموطن من هذه الحيوانات تصدر نداءات مختلفة. وبالمثل، فإن أغنيات شبكية الأجنحة تصدر عندما تهز هذه الحشرات بطونها فوق السطح الذي تجلس عليه، والأنواع الأخرى التي تقطن الموطن نفسه تنتج أنماطاً مختلفة من الذبذبات (الشكل 22-4).

تعتمد أنواع أخرى على تحري إشارات كيميائية تدعى **الفيرمونات Pheromones**، لقد درست الفيرمونات في العث بشكل خاص جيداً، فعندما تكون إناث العث مستعدة للتزاوج تطلق فرموناً يلتقطه الذكور على مسافات بعيدة. الأنواع متحدة الموطن تختلف في الفيرمونات التي تنتجها؛ إما أنها تستخدم مركبات كيميائية مختلفة، أو إذا كانت تستخدم المركبات نفسها، فإن النسب تكون مختلفة. تشير الدراسات المخبرية إلى أن الذكور لهم خبرة فائقة في تمييز فرمونات نوعها عن تلك الأنواع الأخرى، أو حتى المركبات الكيميائية المُخلَّقة المشابهة، ولكن ليست المماثلة تماماً ليفيرمونات

الحشرات والمفصليات الأخرى تكون أعضاء الجنس وخاصةً للذكور متباينة جدًا، لدرجة أنها تستخدم بوصفها أساسًا أوليًا لتمييز الأنواع.

وبشكل مشابه، فإن أزهار أنواع متقاربة من النباتات تختلف غالبًا بشكل كبير في نسبها وتركيبها. بعض هذه الفروق يقيد نقل حبوب اللقاح من نوع نباتي إلى آخر. فمثلاً، قد يحمل النحل حبوب اللقاح لنوع معين على مكان معين من جسمه، فإذا لم يلامس ذلك المكان التراكيب المستقبلية لأزهار نوع نباتي آخر، فإن حبوب اللقاح لا تنتقل.

منع اتحاد الجاميات

في الحيوانات التي تلقي جامياتها في الماء لا تتجذب البيوض والحيوانات المنوية الناتجة من أنواع مختلفة لبعضها، ولا تتحد مع بعضها. كثير من حيوانات اليابسة قد لا تتزاوج بنجاح؛ لأن الحيوانات المنوية لنوع ما لا تتجح في القناة التكاثرية لنوع آخر، فلا يحدث الإخصاب. في النباتات قد يعاق نمو أنابيب اللقاح في الهجين بين أنواع مختلفة. ففي النباتات والحيوانات تمنع آليات العزل اتحاد الجاميات، حتى إن تم التزاوج بنجاح.

آليات العزل بعد الزيجوتية تمنع التطور الجنيني الطبيعي ليكون أفراداً بالغة قادرة على التزاوج.

تميل العوامل التي ناقشناها سابقاً جميعها لمنع التهجين، وإذا تم التزاوج الخلطي هذا، وأنتجت الزيجوتات، فإن عوامل عدة لا تزال تمنع تلك الزيجوتات من التطور نحو أفراد خصبة وطبيعية.

وكما شاهدنا في (الفصل الـ 19) فإن التطور الجنيني عملية معقدة. ففي الهجين قد تكون التشكيلات الجينية للنوعين مختلفة لدرجة أنها لا تعمل معاً بشكل طبيعي في أثناء التطور الجنيني. فمثلاً، ينتج التهجين بين الخروف والماعز أجنة تموت في المراحل الجنينية المبكرة.

الضفادع الفهد (مجموعة *Rana pipiens*) التي تعيش في شرق الولايات المتحدة هي مجموعة من أنواع متشابهة كان يفترض منذ مدة طويلة أنها تشكل نوعاً واحداً (الشكل 22-5) وقد كشف الفحص المتأنى أنه على الرغم من أن هذه الضفادع تبدو متشابهة، فإن التزاوج الناجح بينها نادرٌ بسبب المشكلات التي تحدث في أثناء تطور البيوض المخصبة. وكثير من تشكيلات الهجين بينها لا يمكن إنتاجها حتى في المختبر.

أمثلة من هذا النوع تميز بها الأنواع المتشابهة على أساس نتائج التهجين التجريبية فقط، شائعة في النباتات. أحياناً، يمكن نقل أجنة النبات الهجينة في مرحلة مبكرة وتسميتها في وسط اصطناعي. فعندما تزود هذه الأجنة الهجينة بمواد غذائية إضافية، أو بمضافات أخرى تعوض عن ضعفها أو عدم حيويتها، فإنها قد تصبح قادرة على إكمال تطورها بشكل طبيعي.

حتى إن عاش الهجين المراحل الجنينية، فإنه قد لا يتطور بشكل طبيعي بعد ذلك. فإذا كان الهجين أقل تلاؤماً من أبويه، فإنه لا يعيش في الطبيعة غالباً. حتى إن كان الهجين قوياً كما في حالة البغل الذي هو هجينٌ بين أنثى الحصان، وذكر الحمار، فإنه سيظل عقيماً، وغير قادر على إنتاج أجيال ناجحة.

قد يكون الهجين عقيماً لأن تطور أعضاء الجنس غير طبيعي، بسبب أن



الشكل 22-5

العزل بعد الزيجوتي في الضفدع الفهد. هذه الأنواع الأربعة يشبه أحدها الآخر بشكل كبير في صفاته الخارجية. وقد بدأ الشك أول مرة في كونها أنواعاً منفصلة، عندما وجد أن الهجين الناتج عن أزواج هذه الأنواع ينتج أجنة مشوهة في المختبر. بينت الأبحاث اللاحقة أن نداءات التكاثر للأنواع الأربعة تختلف بشكل واسع، ما يشير إلى أن هذه الأنواع لها آليات عزل قبل وبعد زيجوتية.

الكروموسومات المشتقة من الأبوين لا تستطيع أن تزود مع بعضها بشكل صحيح في أثناء الانقسام الاختزالي، أو بسبب عوامل عدة أخرى.

مفهوم النوع البيولوجي لا يفسر الملاحظات جميعها

لقد أثبت مفهوم النوع البيولوجي أنه طريقة فعالة لفهم وجود الأنواع في الطبيعة. ومع ذلك، فإنه يفشل في الأخذ في الحسبان الملاحظات جميعها، ما دفع بعض علماء الأحياء لاقتراح مفهوم بديل للنوع. أحد أوجه النقد لهذا المفهوم يتعلق بالمدى الذي تكون فيه الأنواع جميعها معزولة تكاثرياً فعلاً. فبحسب التعريف، يجب أن تكون الأنواع غير قادرة على التزاوج وإنتاج نسل خصب بحسب مفهوم النوع البيولوجي. ولكن في السنوات الأخيرة، كشف العلماء عن وجود كميات من التزاوج بين الأنواع أكثر مما كان يعتقد سابقاً حدوثه بين مجموعات تتعايش معاً، وكانت تبدو على أنها وحدات بيولوجية متميزة.

لقد كان علماء النبات يعرفون أن الأنواع النباتية تُبدي قدرًا كبيراً من التهجين، فأكثر من 50% من الأنواع النباتية في كاليفورنيا التي شملتها إحدى الدراسات مثلاً لم تكن معرّفة بالعزل الوراثي. إن هذا الوجود دون عزل وراثي يمكن أن يكون بعيد الأمد. لقد بين دليل المستحاثات أن حور البلسم، والهور القطني كانا متميزين في الشكل مدة 12 مليون سنة، ولكنهما كانا ينتجان هجيناً بشكل روتيني خلال تلك المدة. وبالنتيجة، فإن معظم علماء النبات شعروا منذ مدة طويلة أن مفهوم النوع البيولوجي يطبق على الحيوانات فقط.

إن الأدلة الجديدة تشير بشكل متزايد إلى أن التهجين على درجة من الشيع في الحيوانات أيضاً. فقد سجلت السنوات الأخيرة كثيراً من حالات التهجين المهمة

تلتقي مع بعضها، فمن غير الممكن ملاحظة فيما إذا كانت تتزاوج مع بعضها في الطبيعة.

وعلى الرغم من أن التجارب يمكن أن تقرر ما إذا كان الخليط خصبًا، فإن هذه المعلومات ليست كافية. فكثير من الأنواع التي تتعايش معًا دون تزاوج فيما بينها في الطبيعة سوف تتزاوج في الأوضاع الاصطناعية في المختبر أو في حديقة الحيوان. نتيجة لذلك، فإن تقييم ما إذا كانت هذه المجموعات تشكل أنواعًا مختلفة هو مسألة حكم في النهاية. إضافة إلى ذلك، فهذا المفهوم أكثر تحديدًا مما يتضمنه اسمه. فكثير من المخلوقات لا جنسية، وتتكاثر دون تزاوج؛ فالعزل التكاثري هنا ليس له معنى بالنسبة إلى هذه المخلوقات.

لهذه الأسباب مجتمعة، وضعت أفكار عدة لتحديد أسس لتعريف النوع. كثير من هذه الأسس خاص بنوع محدد من المخلوقات، وهي ليست مطبقة عالميًا. وفي الحقيقة قد لا يوجد تفسير واحد يحافظ على هوية النوع. وإذا ما أخذنا في الحسبان التنوع الهائل الواضح في النباتات والحيوانات والأحياء الدقيقة في كل جوانب حياتها، فلن يكون مستغربًا وجود آليات مختلفة تعمل في المخلوقات المختلفة.

إضافة إلى ذلك، فقد تحول بعض العلماء من التأكيد على العمليات التي تحافظ على تمايز الأنواع إلى فحص التاريخ التطوري للمجموعات. إن تفهم النوع السلالي (النسبي) هو الآن موضع جدل كبير، وسيناقش بتفصيل في (الفصل الـ 23).

الأنواع مجموعات من المخلوقات: (1) متميزة عن أنواع أخرى، وقد توجد معها، (2) مترابطة جغرافيًا. والقدرة على تبادل الجينات يمكن أن تفسر هذه الظواهر.

آليات العزل قبل الزيجوتية تقود إلى عزل تكاثري، بمنع تكوين الزيجوت الهجين. آليات العزل بعد الزيجوتي هي تلك التي يفشل فيها الزيجوت الهجين في التطور، أو يتطور بشكل غير طبيعي، ولا يستطيع البقاء في الطبيعة، أو قد لا يكون قادرًا على التكاثر.

إن حدوث التهجين بكثرة مدهشة في النباتات والحيوانات دفع الباحثين للتفتيش عن بدائل لمفهوم النوع البيولوجي. ونظرًا لوجود تنوع في المخلوقات الحية، فإن وجود تعريف واحد لما يمكن أن يشكل النوع قد لا يكون قابلاً للتطبيق بشكل واسع.

بين الأنواع الحيوانية. في مسح حديث وجد أن 10% تقريبًا من أنواع الطيور في العالم البالغة 9500 نوع معروفة بقدرتها على التهجين في الطبيعة.

تزدون طيور الحسون في جزر غالاباغوس بمثال مدروس جيدًا؛ فهناك ثلاثة أنواع على جزيرة دافني الكبرى: الحسون الأرضي المتوسط، وحسون الصُّبار، والحسون الأرضي الصغير- التي تتميز بوضوح من حيث الشكل الخارجي، وتحمل بيئات ملائمة صغيرة مختلفة. تبين دراسات بيتر وروزماري جراند التي أجريت خلال الـ 20 سنة الأخيرة أنه بمعدل 2% من الحسون الأرضي المتوسط، و1% من حسون الصُّبار تتزاوج مع أنواع أخرى كل عام، وأكثر من ذلك، فإن النسل الهجين يبدو كأنه لم يلحق به ضرر من حيث البقاء أو التكاثر اللاحق. هذه ليست كمية مهمة من التبادل الوراثي، والمرء قد يتوقع أن يرى اتحادًا للأنواع لتشكيل مجموعة سكانية متغيرة وراثيًا- لكنه يرى أنواعًا تحافظ على تمايزها.

إن التهجين مع ذلك ليس شائعًا في عالم الحيوان، فمعظم أنواع الطيور لا يتم بينها تهجين، والقليل منها يظهر حالات معقولة من التهجين. ومع ذلك، فإن التهجين شائع بدرجة كافية لإلقاء الشك، حول ما إذا كان العزل التكاثري هو القوة الوحيدة التي تحافظ على تكامل النوع ووحدته.

الانتخاب الطبيعي ومفهوم النوع البيئي

تقترح إحدى النظريات البديلة أن الانتخاب الطبيعي هو الذي يحافظ على التمايز بين الأنواع. إن الفكرة هي أن كل نوع تكيف هو لجزء معين من البيئة. فالانتخاب المسبب للاستقرار الذي وصف في (الفصل الـ 20)، يحافظ بعد ذلك على تكيفات الأنواع. والتهجين له تأثير ضئيل؛ لأن الآليات القادمة إلى المستودع الجيني لأحد الأنواع من نوع آخر تجري إزالتها بسرعة عن طريق الانتخاب الطبيعي.

ولعلك تذكر من (الفصل الـ 20) أن التفاعل بين حركة الجينات والانتخاب الطبيعي يمكن أن يكون له نتائج عدة. ففي بعض الحالات، يمكن أن يطغى الانتخاب القوي على أي تأثير لتدفق الجينات. ولكن في أوضاع أخرى، يمكن أن يمنع تدفق الجينات المجموعات السكانية من حذف الآليات الأقل نجاحًا من المجموعة.

وتفسير عام، فإن الانتخاب الطبيعي لا يحتمل أن يكون له استثناءات أقل مما لدى مفهوم النوع البيولوجي، على الرغم من أن مفهوم النوع البيئي قد ثبت أنه وصف أكثر نجاحًا لأنواع محددة من المخلوقات أو البيئات.

عوامل ضعف أخرى في مفهوم النوع البيولوجي

لقد أنتقد مفهوم النوع البيولوجي كذلك لأسباب أخرى. فمثلًا، من الصعب تطبيقه على مجموعات معزولة جغرافيًا في الطبيعة؛ لأن الأفراد في هذه المجموعات لا

تطور العزل التكاثري

3-22

زايجوتًا، فالعوائق بعد الزيجوتية قد لا تكون كاملة أيضًا؛ مشكلات التطور الجيني قد تسبب انخفاض بقاء الأجنة أو نقص الخصوبة، لكن بعض الأفراد قد تبقى وتتكاثر.

إن ما يحصل عندما تلتقي مجموعتان سكانياتان يعتمد على الدرجة التي تطورت بها آليات العزل. فإذا لم تتطور آليات العزل على الإطلاق، فإن المجموعتين ستزواجان معًا بحرية، وما تطور من فروق أخرى بينهما لن يختفي عبر الزمن؛ لأن التبادل الوراثي سيجانس هاتين المجموعتين. وعلى العكس من ذلك، إذا كانت المجموعتان معزولتين بشكل كامل، فإن أي تبادل وراثي لن يحدث، وستبقى المجموعتان نوعين مختلفين.

أحد أقدم الأسئلة في الحقل التطوري هو: كيف يصبح نوع سلفي واحد منقسمًا إلى نوعين متحدرين (عملية تدعى توليد الفروع)؟ فإذا عُرِّفت الأنواع بوجود العزل التكاثري، فإن عملية التنوع إذن هي مطابقة لتطور آليات العزل التكاثري.

الانتخاب قد يعزز آليات العزل

إن تكوين الأنواع عملية مستمرة، ونتيجة لذلك، فإن مجموعتين سكانييتين قد تكونان معزولتين تكاثريًا بشكل جزئي فقط. فمثلًا، بسبب الفروق البيئية أو السلوكية، فإن أفراد المجموعتين لديهم احتمال أكبر للتزاوج مع أفراد من مجموعاتهم. ومع ذلك، فإن التزاوج بين المجموعتين قد يتم أيضًا. إذا تم التزاوج، وأنتج الإخصاب

كيف يكمل التعزيز عملية التنوع؟

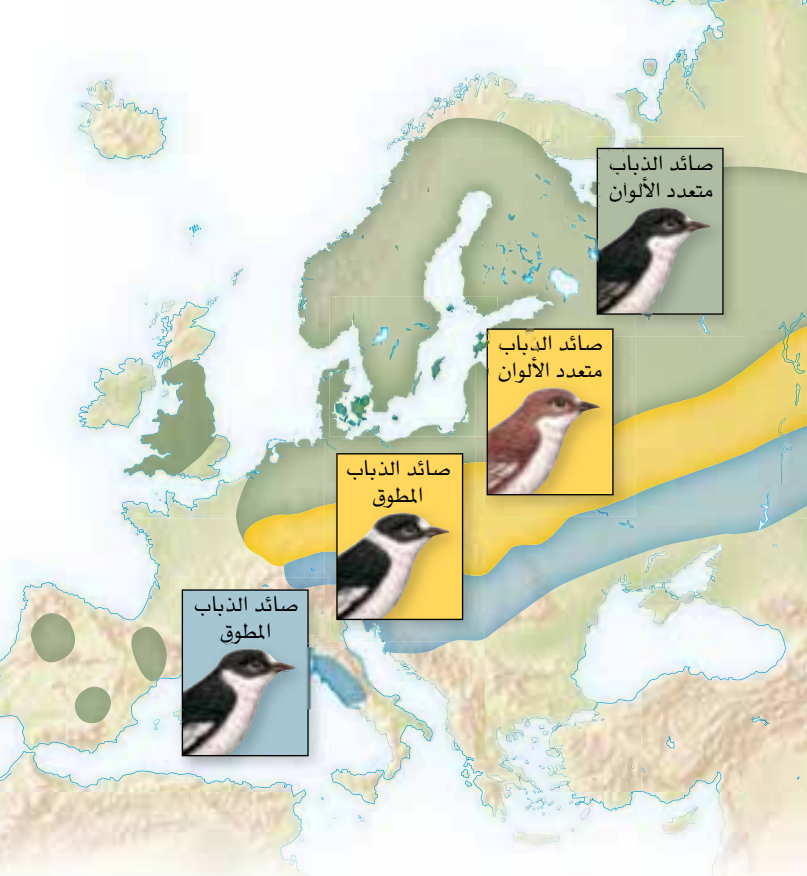
ربما تكون الحالة الوسطية التي تطور بها العزل التكاثري جزئيًا، ولكنه لم يكن كاملاً، الوضع الأكثر إثارة. إذا كان الهجين عقيمًا جزئيًا، أو لم يكن متكيفًا لبيئة الأباء بشكل جيد، فلن يكون له ميزة فوق غيره. الانتخاب سيحابي أي أليل في المجموعات الأبوية يمنع التهجين؛ لأن الأفراد غير المنخرطين في التهجين سينتجون نسلًا أكثر نجاحًا.

ستكون النتيجة تحسنًا مستمرًا في آليات العزل قبل الزيغوتي إلى أن تصبح المجموعتان معزولتين تكاثريًا بشكل تام. تسمى هذه العملية **التعزيز Reinforcement**، لأن آليات العزل غير الكاملة في البداية عُمّرت بالانتخاب الطبيعي، حتى أصبحت فعالة بشكل كامل.

يزودنا صائد الذباب متعدد الألوان والمطوق بمثال لعملية التعزيز؛ ففي معظم أوروبا الوسطى والشرقية، يكون هذان النوعان معزولين جغرافيًا *Allopatric* ومتشابهين في اللون (الشكل 22-6). ومع ذلك، فإنه في جمهورية التشيك وسلوفاكيا يوجد النوعان معًا ويتزاوجان أحيانًا، وينتجان نسلًا عادة ما يكون ضعيف الخصوبة. في هذه المواقع، تطور النوعان ليبدو كل منهما مختلفًا جدًا عن الآخر، وتفضل الطيور التزاوج مع أفراد لها تلوين نوعها نفسه. في المقابل، تفضل الطيور من المجموعات المختلفة الموطن النمط اللوني المختلف. في الخلاصة، عندما تلتقي مجموعات من نوعين مختلفين، فإن الانتخاب الطبيعي يؤدي إلى تطوير فروق في نمط اللون.

تدفق الجينات قد يعاكس عملية التنوع

إن التعزيز ليس أمرًا حتميًا على أي حال. فعندما تلتقي مجموعات سكانية معزولة بشكل غير كامل، يبدأ حدوث تدفق جيني بينها حالًا. وعلى الرغم من أن الهجين قد يكون أقل قيمة، إلا أنه لا يكون عقيمًا أو غير حي بشكل كامل. لو كان كذلك، فسيكون النوع معزولًا تكاثريًا بشكل تام. عندما يتكاثر الهجين الباقي على قيد الحياة مع أفراد أي من المجموعتين، فإنه سيشكل قناة للتبادل الوراثي من مجموعة إلى أخرى، وهكذا ستميل كل من المجموعتين لفقد تمايزها الوراثي؛ هكذا تنشأ سلالة. هل يمكن أن يتطور العزل التكاثري الكامل قبل أن يمحو تدفق الجينات الفروق بين المجموعات؟ لا يوافق الخبراء على النتيجة المحتملة، لكن كثيرًا منهم يرى أن التعزيز هو النتيجة الأقل شيوعًا.



الشكل 22-6

التعزيز في طائر صائد الذباب الأوروبي. يبدو صائد الذباب متعدد الألوان *Ficedula hypoleuca* شبيهًا جدًا بصائد الذباب المطوق *F.albicollis* عندما يوجدان معًا. وعندما يوجد كلا النوعين في المنطقة نفسها (مشار إليه باللون الأصفر) يطوران ألوانًا وأنماطًا مختلفة، ما يدفع الفرد لأن يختار شريكًا للتكاثر من نوعه فقط، وهكذا يتم تجنب التهجين.

استقصاء

كيف يمكن أن تؤثر الدرجة الابتدائية من العزل التكاثري في احتمال حدوث التعزيز؟

دور الانجراف الوراثي والانتخاب الطبيعي في التنوع

4-22

ففي جزر هاواي مثلًا، نجد أن الأنواع شديدة القرابة في ذبابة الفاكهة غالبًا ما تتباين بشدة في سلوك الغزل. إن استيطان هذه الذبابة جزرًا جديدة ربما تضمن تأثير المؤسس الذي به حملت ذبابات عدة، أو ربما ذبابة واحدة ملقحة - عن طريق ريح قوية إلى جزيرة جديدة. إن التغيرات في سلوك الغزل بين الأسلاف وما تحدر عنها من مجموعات قد يكون نتيجة أثر المؤسس.

وإذا ما أعطيت أي مجموعتين معزولتين وقتًا كافيًا، فإنهما ستبتاعدان بسبب الانجراف الوراثي (تذكر أنه حتى المجموعات الكبيرة تعاني انجرافًا، ولكن بمعدل أقل مما تعانيه المجموعات الصغيرة). في بعض الأحيان، نجد أن هذا التباعد العشوائي قد يؤثر في الصفات المسؤولة عن العزل التكاثري، وأن التنوع قد يحدث تبعًا لذلك.

ما الدور الذي يؤديه الانتخاب الطبيعي في عملية التنوع؟ بالتأكيد إن عملية التعزيز التي يدفعها الانتخاب الطبيعي تحبذ تطور العزل التكاثري الكامل. لكن التعزيز ليس شائعًا، فهل يؤدي الانتخاب الطبيعي دورًا في تطوير آليات العزل التكاثري في أوضاع غير التعزيز؟

التغيرات العشوائية قد تسبب عزلاً تكاثريًا

كما ذكر في (الفصل الـ 20)، قد تنشق المجموعات السكانية، وتفترق لأسباب عشوائية بحتة. فالانجراف الوراثي في المجموعات الصغيرة، وتأثير المؤسس، وتأثير عنق الزجاجة كلها قد تقود إلى تغيرات في الصفات التي تسبب العزل التكاثري.

التكيف قد يقود إلى التنوع

على الرغم من أن العمليات العشوائية قد تكون مسؤولة أحياناً، قد يؤدي الانتخاب الطبيعي دوراً في عملية التنوع في كثير من الحالات. وكلما تكيفت مجموعات من الأنواع للظروف المختلفة، فإن من المحتمل تراكم كثير من الاختلافات التي قد تقود إلى العزل التكاثري. فإذا ما تكيفت إحدى المجموعات من الذباب للظروف الرطبة مثلاً، وتكيفت أخرى للظروف الجافة، فإن الانتخاب الطبيعي سينتج تشكيلة من الفروق في الصفات الوظيفية والحسية. هذه الفروق قد تشجع العزل البيئي والسلوكي، وقد تجعل أي نسل هجين تنتجه هاتان المجموعتان ضعيف التكيف لأي من البيئتين.

قد يعمل الانتخاب كذلك على سلوك التزاوج مباشرة. فذكور الزواحف من الجنس *Anolis* مثلاً تغازل الإناث بأن تمد ثنية ملونة من الجلد، تدعى الغُيبب أو اللُغد تقع تحت حنجرتها (الشكل 22-7). إن قدرة أحد الزواحف على رؤية الغيبب لزاحف آخر، لا تعتمد فقط على لون الغيبب، بل على البيئة التي يوجد بها الزاحف. فالغيبب الفاتح اللون مثلاً أكثر فعالية في عكس الضوء في الغابة المعتمة، في حين تكون الألوان الداكنة أكثر وضوحاً في البيئات المفتوحة، حيث الوهج كبير. نتيجة لذلك، عندما تقطن هذه الزواحف بيئة جديدة، فإن الانتخاب الطبيعي يحابي التغير التطوري في لون الغيبب؛ لأن الذكور التي لا يمكن أن يرى غيببها ستجلب عدداً أقل من شركاء التكاثر. كذلك، فإن هذه الزواحف تستطيع أن تميز أفراد نوعها من غيرهم من الأنواع عن طريق لون الغيبب. إن التغير التكيفي في إشارات التزاوج في

البيئات الجديدة يمكن أن يعطي بالمصادفة عزلاً تكاثرياً عن المجموعات التي تعيش في البيئة السلفية.

لقد أجرى العلماء في المختبر تجارب على ذبابة الفاكهة، وعلى مخلوقات أخرى سريعة التكاثر، حيث تم عزل مجموعات سكانية في أقفاص مخبرية مختلفة، ثم قيست درجة تطور العزل التكاثري. لقد أشارت هذه التجارب إلى أن الانجراف الوراثي وحده يمكن أن يؤدي إلى درجة من العزل التكاثري، ولكن في الغالب يتطور العزل التكاثري بسرعة أكبر عندما تجبر مجموعات على التكيف لبيئات مخبرية مختلفة (كدرجة الحرارة أو نوع الغذاء). وعلى الرغم من أن الانتخاب الطبيعي لا يحابي مباشرة الصفات، لأنها تقود إلى العزل التكاثري، فإن التأثير الفرضي للانشقاق التكيفي هو أن المجموعات في البيئات المختلفة تصبح معزولة تكاثرياً. لهذا السبب، يعتقد بعض العلماء أن مصطلح آليات العزل يقود إلى فهم غير صحيح لأنه يتضمن أن الصفات تطورت بشكل خاص من أجل العزل الوراثي للأنواع، وهو أمر يحتمل خطؤه في معظم الحالات.

يمكن تطور آليات العزل التكاثري، إما عن طريق التغيرات العشوائية، أو بوصفها نواتج عرضية للتطور التكيفي. في بعض الظروف، قد يختار الانتخاب الطبيعي مباشرة بعض الصفات التي تزيد العزل التكاثري للنوع.



الشكل 22-7

الغيبب في أنواع مختلفة من زواحف *Anolis* الكاريبية. تستخدم الذكور غيببها في عرض المغازلة وتحديد منطقة التكاثر. والأنواع التي تتعايش معاً غالباً ما تختلف في غيببها الذي يستخدم في تمييز النوع. بعض الغيبب يمكن رؤيته بسهولة في البيئات المفتوحة، أما بعضه الآخر فأكثر وضوحاً في البيئات المظلمة.

جغرافية التنوع

5-22

التنوع مختلف الموطن يحدث

عندما تكون المجموعات معزولة جغرافياً

كان إرنست ماير أول عالم أحياء يبين أن المجموعات المعزولة جغرافياً، أو مختلفة الموطن، تبدو أكثر احتمالاً؛ لأن تطور فروق جذرية تقود إلى التنوع. لقد ساق ماير بيانات من تشكيلة واسعة من المخلوقات والمناطق، وقدم حجة قوية على أن التنوع مختلف الموطن هو الوسيلة الأساسية للتنوع. فمثلاً، يظهر طائر الرفراف *Tanyiptera hydrocharis* القليل من الاختلاف في مداها الواسع في غينيا الجديدة على الرغم من الاختلافات الكبيرة في المناخ للجزيرة وطبوغرافيتها. في المقابل،

التنوع عملية مكونة من جزأين: أولاً، يجب على المجموعات السكانية المتماثلة في الأصل أن تفرق وتتشق. ثانياً، يجب أن تتطور آليات عزل تكاثري لتتحافظ على هذه الاختلافات. إن الصعوبة في هذه العملية كما شاهدنا، هي أن تأثير تدفق الجينات المسبب للتجانس سيستمر في العمل بشكل ثابت لإزالة الاختلافات التي قد تنشأ، إما عن طريق الانجراف الوراثي، أو عن طريق الانتخاب الطبيعي. يحدث تدفق الجينات بين المجموعات التي هي في تماس مع بعضها فقط، علماً بأن المجموعات قد تصبح معزولة جغرافياً لعدد من الأسباب (الشكل 22-8). نتيجة لذلك، فقد أدرك علماء الأحياء التطوري منذ زمن طويل أن التنوع أكثر احتمالاً في المجموعات المعزولة جغرافياً.



جـ.



ب.



أ.

الشكل 22-8

قد تصبح المجموعات معزولة جغرافياً لأسباب عدة. أ. إن استيطان مناطق بعيدة من قبل فرد أو مجموعة أفراد يمكن أن يشكل مجموعة سكانية في مكان بعيد. ب. يمكن أن تشق عوائق الحركة مجموعة سكانية سلفية إلى مجموعتين معزولتين. ج. انقراض المجموعات السكانية الوسطية قد يجعل المجموعات المتبقية مفصولة عن بعضها.

المجموعات السكانية المعزولة منه على جزر مجاورة تتباين بشكل كبير عن بعضها، وعن المجموعات الموجودة على الجزيرة الأم (الشكل 22-9). وهكذا، فالعزل الجغرافي يبدو متطلباً سابقاً مهماً لتطور الفروق بين المجموعات. هناك أمثلة أخرى كثيرة تشير إلى أن التنوع يمكن أن يحدث في ظروف اختلاف الموطن. ولأننا نتوقع أن تختلف المجموعات المعزولة، وتشق عبر الزمن، إما عن طريق الانجراف أو الانتخاب، فإن هذه النتيجة ليست غريبة أبداً. إن السؤال الأكثر غرابة والمثير هو: هل العزل الجغرافي مطلوب لكي يحدث التنوع؟

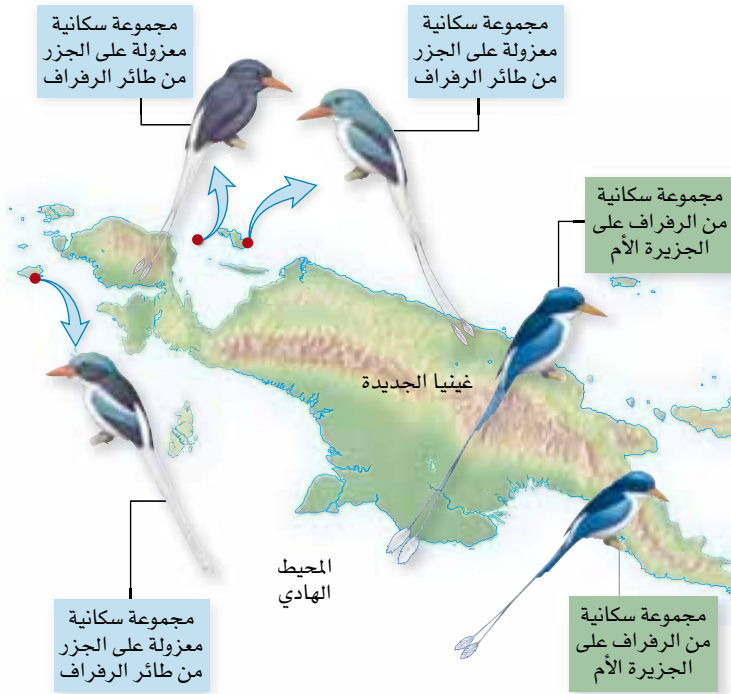
التنوع متحد الموطن يحدث دون عزل جغرافي

دار جدل عقوداً عدة من السنوات بين علماء الأحياء حول ما إذا أمكن شق النوع الواحد الذي يقطن في منطقة واحدة إلى نوعين دون أن يكون النوعان الجديدان قد انفصلا جغرافياً. وقد اقترح الباحثون أن التنوع متحد الموطن يمكن أن يحدث إما آتياً، أو على أجيال عدة. وعلى الرغم من أن معظم الفرضيات المقترحة حتى الآن متناقضة بشكل كبير، فإن نوعاً واحداً من التنوع متحد الموطن الآتي جاء من خلال التعدد الكروموسومي.

التنوع الآتي من خلال التعدد الكروموسومي

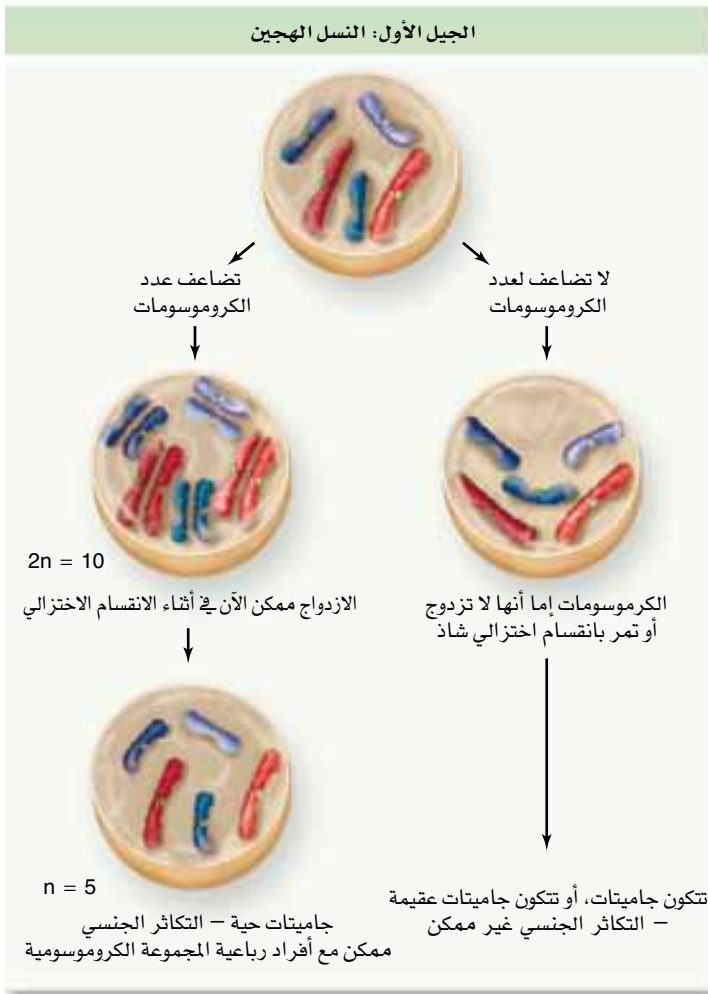
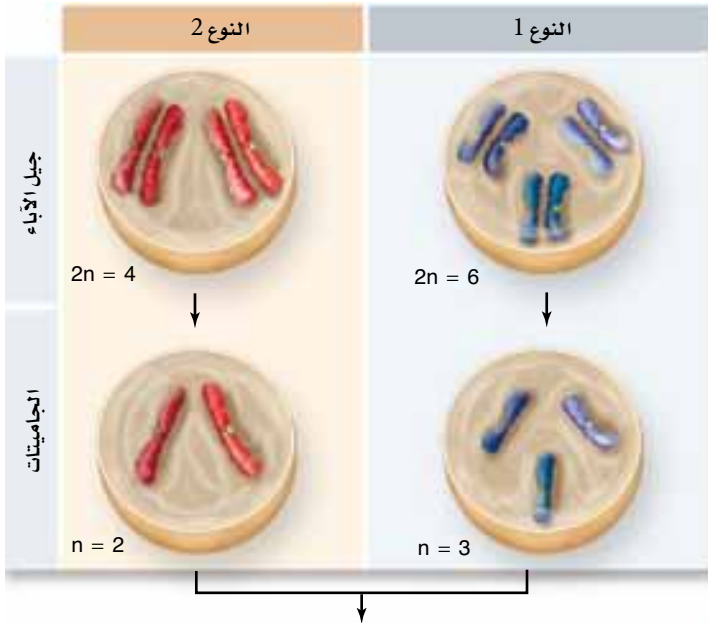
يحدث التنوع متحد الموطن الآتي، عندما يُولد الفرد، ويكون معزولاً تكاثرياً عن كامل أفراد نوعه. في معظم الحالات، فإن الطفرة التي قد تسبب لفرد أن يكون مختلفاً جداً عن الأفراد الآخرين من نوعه، سيكون لها كثير من التأثيرات الجانبية، ومن ثم فلن يعيش هذا الفرد. أحد الاستثناءات لهذا الأمر يظهر في النباتات، إذ تحدث بها عملية تعدد كروموسومي تنتج أفراداً تحتوي على أكثر من مجموعتين من الكروموسومات.

الأفراد متعددة الكروموسومات يمكن أن تنشأ بطريقتين: الأولى، في التعدد الكروموسومي الذاتي يمكن أن تنشأ الكروموسومات جميعها من نوع واحد. يمكن أن يحدث هذا مثلاً نتيجة لخطأ في الانقسام الاختزالي الذي يدفع الأفراد لأن تحتوي أربع مجموعات من الكروموسومات. مثل هؤلاء الأفراد يدعون رباعيي المجموعة الكروموسومية، قد يلحقون أنفسهم ذاتياً، أو قد يتزاوجون مع أفراد



الشكل 22-9

الاختلاف في الطرز الشكلية في طائر الرفراف *Tanyisipera hydrocharis* في غينيا الجديدة. المجموعات السكانية على الجزر (يسار) مختلفة بشكل متميز، إذ تبدي اختلافاً في تركيب ريش الذيل والطول، وفي لون الريش، وحجم المنقار، في حين نجد الرفراف على الجزيرة الأم (يمين) يبدي قدرًا قليلاً من الاختلاف.



الشكل 10-22

التنوع مختلف التعداد الكروموسومي. النسل الهجين من آباء ذوي أعداد مختلفة من الكروموسومات غالباً ما يتكاثر لاجنسياً. أحياناً، يتضاعف العدد الكروموسومي في هذا الهجين لإنتاج أفراد رباعية المجموعة الكروموسومية، وهذه تستطيع أن تنجز الانقسام الاختزالي، وتتكاثر مع أفراد رباعية المجموعة الكروموسومية مماثلة لها.

آخرين رباعيي المجموعة، ولكن قد لا يتزاوجون، وينتجون نسلاً خصباً مع أفراد طبيعيين ذوي مجموعة ثنائية الكروموسومات. السبب في ذلك يعود إلى أن النسل من تزاوج كهذا سيكون ثلاثي المجموعة الكروموسومية (يملك ثلاث مجموعات من الكروموسومات) وسيكون عقيماً نتيجة للمشكلات التي تظهر في ازدواج الكروموسومات في أثناء الانقسام الاختزالي.

والطريقة الثانية، هناك نوع شائع أكثر من التنوع متعدد المجموعة الكروموسومية يدعى مختلف تعدد المجموعة الكروموسومية، وهذا قد ينشأ عندما يتم التهجين بين نوعين (الشكل 10-22). النسل الناتج لديه نسخة واحدة من الكروموسومات لكل نوع، وهو عادةً غير خصب؛ لأن الكروموسومات لا تزودج بشكل صحيح في أثناء الانقسام المتساوي. مع ذلك، فإن أفراداً كهؤلاء، وهم عادةً أصحاء في بقية الصفات، يمكن أن يتكاثروا لاجنسياً، كما يمكن أن يصبحوا مخصبين نتيجة لتشكيله من الأحداث. فمثلاً، إذا تضاعفت الكروموسومات لهؤلاء الأفراد أنياً كما وصفنا، فإن رباعيي المجموعة الناتج سيكون لديه نسختان من كل مجموعة كروموسومية. وبالنتيجة، فإن الازدواج لن يصبح مشكلة في أثناء الانقسام الاختزالي. وهكذا، فالفرد رباعيي المجموعة الناتج سيكون قادراً على التزاوج الداخلي، ويكون قد تطور نوع جديد.

ويقدر أن نحو نصف عدد أنواع النباتات البالغ 260,000 مر بمرحلة من تعدد الكروموسومات بما في ذلك النباتات ذات الأهمية التجارية كالقمح، والقطن، والتبغ، وقصب السكر، والموز، والبطاطا. إن التنوع بتعدد المجموعة الكروموسومية يحدث أيضاً في تشكيلة من الحيوانات كما في العشرات، والأسماك، والسلمندرات، وإن كان أقل شيوعاً منه في النباتات.

التنوع متحد الموطن عن طريق الانتخاب المسبب للاضطراب

يعتقد بعض الباحثين أن التنوع متحد الموطن يمكن أن يحدث عبر أجيال عدة من خلال عملية الانتخاب المسبب للاضطراب. فكما لاحظنا في (الفصل الـ 20)، يمكن أن يجعل الانتخاب المسبب للاضطراب مجموعة سكانية محتوية على أفراد تُظهر طرازين شكليين مختلفين.

قد يعتقد المرء أن الانتخاب إذا كان قوياً بدرجة كافية، فإن الطرازين الشكليين سيتطوران عبر أجيال عدة إلى نوعين مختلفين. ولكن قبل أن يصبح الطرازان نوعين مختلفين، عليهما أن يطورا آليات عزل تكاثري. في البداية، قد لا يكون الطرازان معزولين تكاثرياً على الإطلاق، والتبادل الوراثي بين أفراد الطرازين سيميل لمنع الانشقاق الوراثي في أثناء التفضيل التزاوجي أو آليات العزل الأخرى. نتيجة لذلك، فإن الطرازين سيشكلان أشكالاً مختلفة ضمن مجموعة سكانية واحدة. ولهذا السبب، فإن معظم علماء الحياة يرون أن التنوع متحد الموطن من هذا النوع حدث نادر.

في السنوات الأخيرة، ظهرت حالات عدة يصعب تفسيرها بأي طريقة غير التنوع متحد الموطن. فمثلاً، بحيرة بارومبي في الكاميرون صغيرة جداً، ومتجانسة بيئياً، وليس هناك أي فرصة للعزل داخلها. مع ذلك، يوجد 11 نوعاً من أسماك البُلطي شديدة القرابة ببعضها تطورياً في هذه البحيرة، بل أكثر قرباً منها لأي نوع آخر خارجها.

التنوع يحدث بسرعة أكبر في غياب تدفق الجينات بين المجموعات. والتنوع متحد الموطن يمكن أن يحدث بوسائل التعداد الكروموسومي، وربما بالانتخاب المسبب للاضطراب.

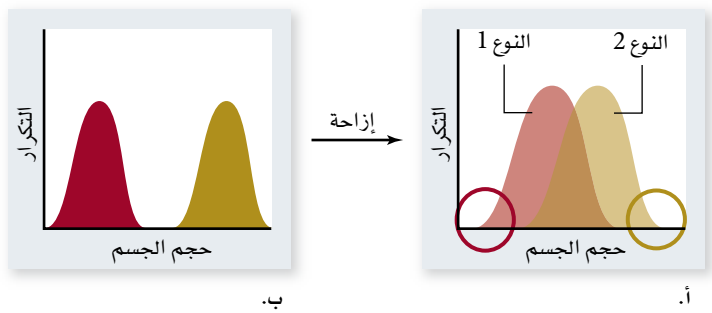
تجمعات الأنواع دليل على التطور السريع

عدد قليل من الأنواع الأخرى، وبوجود مصادر متوافرة عدة. أحد الأمثلة هو نشوء جزر جديدة خلال النشاط البركاني للجزيرتين هاواي وغلاباغوس، ومثال آخر هو حدث كارثي يؤدي إلى انقراض معظم الأنواع الأخرى، وهي حالة سنناقشها قريباً بتفصيل أكبر.

الإشعاع التكيفي يمكن أن يحدث عندما تتطور صفة جديدة، تدعى **الابتكار الأساسي Key innovation**، ضمن النوع ما يسمح له باستخدام المصادر والنواحي الأخرى للبيئة، التي لم تكن في متناول يده في السابق. الأمثلة التقليدية في الابتكار الأساسي المؤدي للإشعاع التكيفي هي تطور الرئات في الأسماك، والأجنحة في الطيور والحشرات، وكلتاها سمح للأنواع المتحدرة للتباين والتكيف للأجزاء المتوافرة الكثيرة الجديدة للبيئة.

يتطلب الإشعاع التكيفي كلاً من التنوع والتكيف للبيئات المختلفة، والنموذج التقليدي يفترض أن النوع يستوطن جزراً متعددة بالأرخبيل. يحدث التنوع لاحقاً بشكل مختلف الموطن، والأنواع الناشئة حديثاً تستوطن جزراً أخرى ما ينتج أنواعاً متعددة في الجزيرة الواحدة (الشكل 22-11).

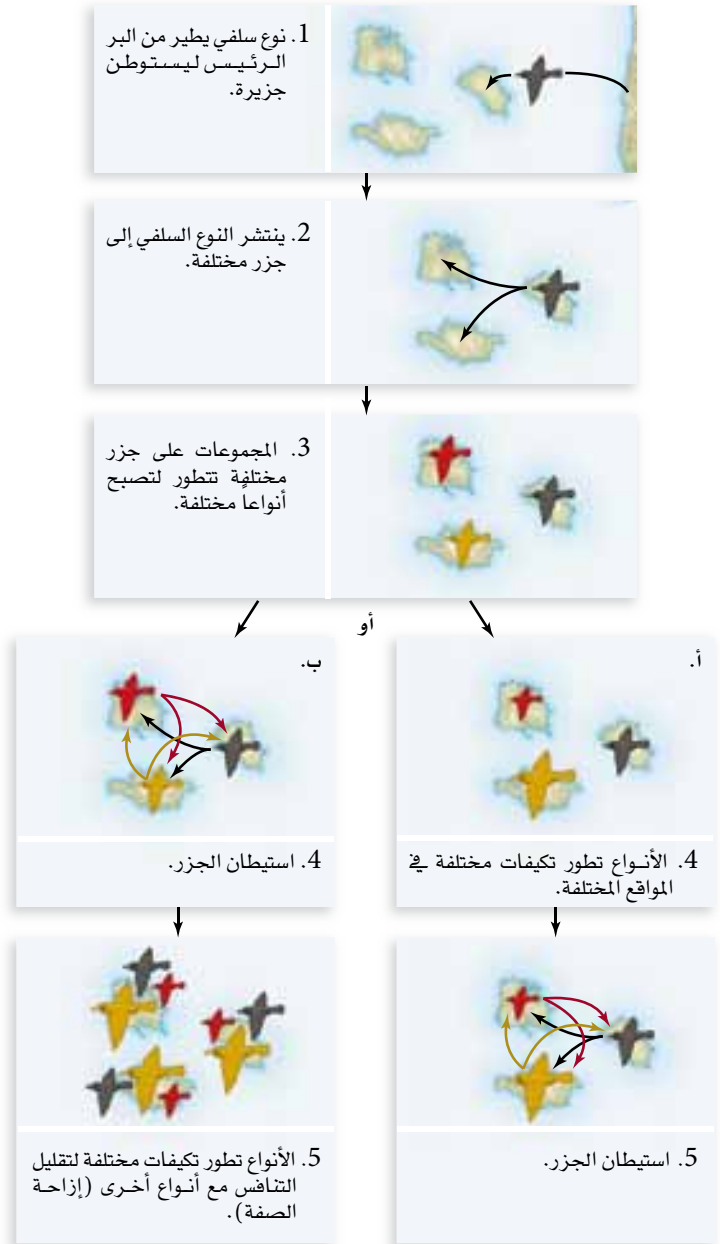
التكيف للبيئات الجديدة يمكن أن يحدث إما من خلال مرحلة اختلاف الموطن، حيث تستجيب الأنواع للبيئات المختلفة على جزرٍ مختلفة، أو بعد أن يصبح نوعان متحدي الموطن. في الحالة الأخيرة قد يدفع هذا التكيف بالحاجة لتقليل التنافس على المصادر المتاحة مع أنواع أخرى. فالمجموعات على الجزر المختلفة تتطور لتصبح أنواعاً مختلفة. في هذه العملية، التي تدعى **إزاحة الصفة**، يحابي الانتخاب الطبيعي في كل نوع تلك الأفراد التي تستخدم المصادر التي لا تستخدمها الأنواع الأخرى. ولأن هذه الأفراد ذات تلاؤم أكبر، فإن أي صفة تسبب اختلافاً في استعمال المصادر سيزداد تكرارها (بافتراض وجود أساس وراثي لهذه الاختلافات)، ومع الزمن، فإن النوع ينشق (الشكل 22-12).



الشكل 22-12

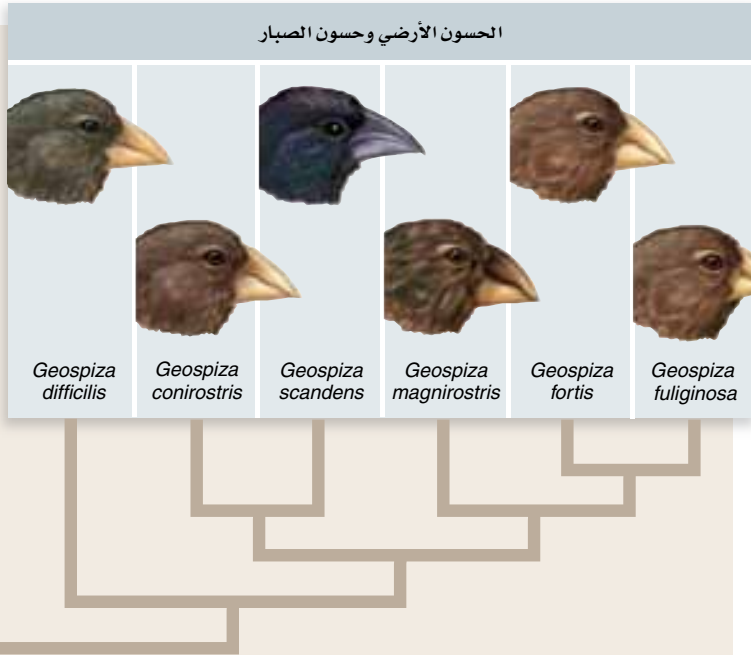
إزاحة الصفة. أ. يكون النوعان في البداية متماثلين، ولهذا، فهما يتطابقان بقوة في استخدامهما للمصادر، يحدث لو أن النوعين متشابهان حجماً (في كثير من الأنواع يكون حجم الجسم وحجم الغذاء مرتبطين بقوة). يحابي الانتخاب الطبيعي الأفراد من كل نوع، التي هي أكثر اختلافاً عن النوع الآخر (مشار إليها بالدائرة)، لأنه ليس عليها التنافس مع النوع الآخر. فمتلاً، لا يحدث تنافس بين الأفراد صغيرة الحجم لنوع ما مع الأفراد كبيرة الحجم للنوع الآخر من أجل الغذاء، ولهذا فإنها تُحايى. ب. نتيجة لذلك تنشق الأنواع في استخدامهما للمصادر المتاحة، وتقل المنافسة بين الأنواع.

إحدى الظواهر الأكثر وضوحاً للتطور تتمثل في وجود مجموعاتٍ من أنواعٍ شديدة القرابة، تطورت حديثاً من سلفٍ مشترك بالتكيف لأجزاء مختلفة من البيئة. إن هذا الإشعاع التكيفي شائع بشكل خاص في أوضاع يوجد فيها النوع في البيئة مع



الشكل 22-11

نموذج تقليدي للإشعاع التكيفي على جزر الأرخبيل (1) نوع سلفي يستوطن جزيرة من الأرخبيل. لاحقاً لذلك، تستوطن مجموعة جزيرة أخرى. (2) بعد ذلك، تتنوع المجموعات على جزر مختلفة بسبب اختلاف الموطن. (3) بعد ذلك، تستوطن بعض الأنواع الجديدة جزراً أخرى، ما يشكل مجتمعات محلية من نوعين أو أكثر. يمكن أن تتطور الفروق التكيفية عندما تستجيب الأنواع في المناطق المختلفة لظروف بيئية مختلفة (أ) أو نتيجة للتفاعلات البيئية بين الأنواع لاحقاً. (ب) بعملية إزاحة الصفة.



الاحتمال البديل، هو أن الإشعاع التكيفي يحدث من خلال حالات متكررة من التنوع متحد الموطن، ما ينتج نوعاً متكيفاً لبيئةً مختلفة. وكما ناقشنا سابقاً، فإن هذا الاحتمال هو قيد جدلٍ شديد. وفي الأجزاء اللاحقة سنناقش أربعة أمثلة للإشعاع التكيفي.

استقصاء

كيف يختلف سيناريو الإشعاع التكيفي لو كان التنوع مختلف الموطن؟
ما العلاقة بين إزاحة الصفة والتنوع متحد الموطن؟

ذبابة الفاكهة في جزر هاواي استغلت بيئات غنية متباينة

يعيش أكثر من ألف نوع من الذباب في الجنس *Drosophila* في جزر هاواي، لا تزال تكتشف أنواع جديدة من *Drosophila* في هذه الجزر، على الرغم من أن التدمير السريع للنباتات المستوطنة يجعل البحث أكثر صعوبة. وبعيداً عن أعدادها الغزيرة، فإن أنواع ذبابة الفاكهة في هاواي غير عادية، بسبب التباين الشديد في صفاتها السلوكية والشكلية (الشكل 22-13). من الواضح أنه عندما وصلت أسلاف الذباب إلى هذه الجزر، فإنها صادفت بيئات «فارغة»، كان يمكن أن تحتلها حشرات وحيوانات أخرى في مناطق أخرى. نتيجة لذلك، تكيفت الأنواع جميعها لجميع أنماط حياة ذبابة الفاكهة، وشملت الافتراس، والتطفل، والتغذي على الأعشاب، إضافة إلى تخصص أنواع في التغذي على أوراق الأشجار المتعفنة، ورحيق الأزهار. تعيش يرقات الأنواع المختلفة في السيقان المتعفنة، والثمار، والأوراق، والجذور، وتتغذى على عصارة النباتات. وعليه، لا يوجد تنوع واسع في العالم يقارن بتنوع ذبابة الفاكهة.

ينتج التنوع الهائل لذبابة الفاكهة في هاواي من التاريخ الجيولوجي لهذه الجزر، فالجزر الجديدة تظهر بشكل مستمر من البحر في المنطقة، وكلما ظهرت جزر جديدة غزتها مجموعات مختلفة من ذبابة الفاكهة بنجاح أكثر من تلك التي كانت في الجزر القديمة. وهكذا، فإن أنواعاً جديدة تطورت كلما استوطنت جزراً

جديدة. إضافة إلى ذلك، فإن جزر هاواي تُعدّ من بين أكثر الجزر في العالم من حيث النشاط البركاني، فالحمم المتدفقة بشكل دوري كوّنت بقعاً من البيئات ضمن الجزيرة محاطة ببحر من الصخور الجرداء، وهذه البقع من الجزر تدعى *Kipukas*. إن مجموعات ذبابة الفاكهة المعزولة في هذه البقع غالباً ما تدخل في عملية التنوع. بهذه الطرق، فإن الأنواع الوسيطة مجتمعة مع الفرص البيئية أدت إلى تنوع لا يوازيه شيء في حياة الحشرات.

تكيف حسون داروين لاستعمال أنواع مختلفة من الغذاء

لقد ذكر تنوع حسون داروين على جزر غلاباغوس في (الفصل الـ 21). إذ يفترض أن أسلاف الحسون وصلت إلى هذه الجزر قبل طيور اليايسة الأخرى، وكان كثير من البيئات التي تستخدمها الطيور الأخرى على البر الرئيس غير مستوطنة بعد. وعندما تحركت الطيور القادمة الجديدة إلى هذه البيئات الصغيرة الملائمة الخالية، وتبنت أنماطاً جديدة للعيش، فإنها خضعت لضغوط انتقائية مختلفة عدة. في هذه الظروف وبمساعدة العزل الجغرافي الذي تقدمه جزر الأرخيبيل، انشقت أسلاف الحسون بسرعة إلى سلسلة من المجموعات المتباينة التي تطور بعضها إلى أنواع منفصلة. بعض هذه الأنواع يحتل الآن بيئات مختلفة عدة على جزر غلاباغوس مناظرة للبيئات التي تحتلها مجموعات متميزة من الطيور التي توجد على البر الرئيس. وكما يوضح شكل (22-14) فإن 14 نوعاً تقع ضمن أربع مجموعات:

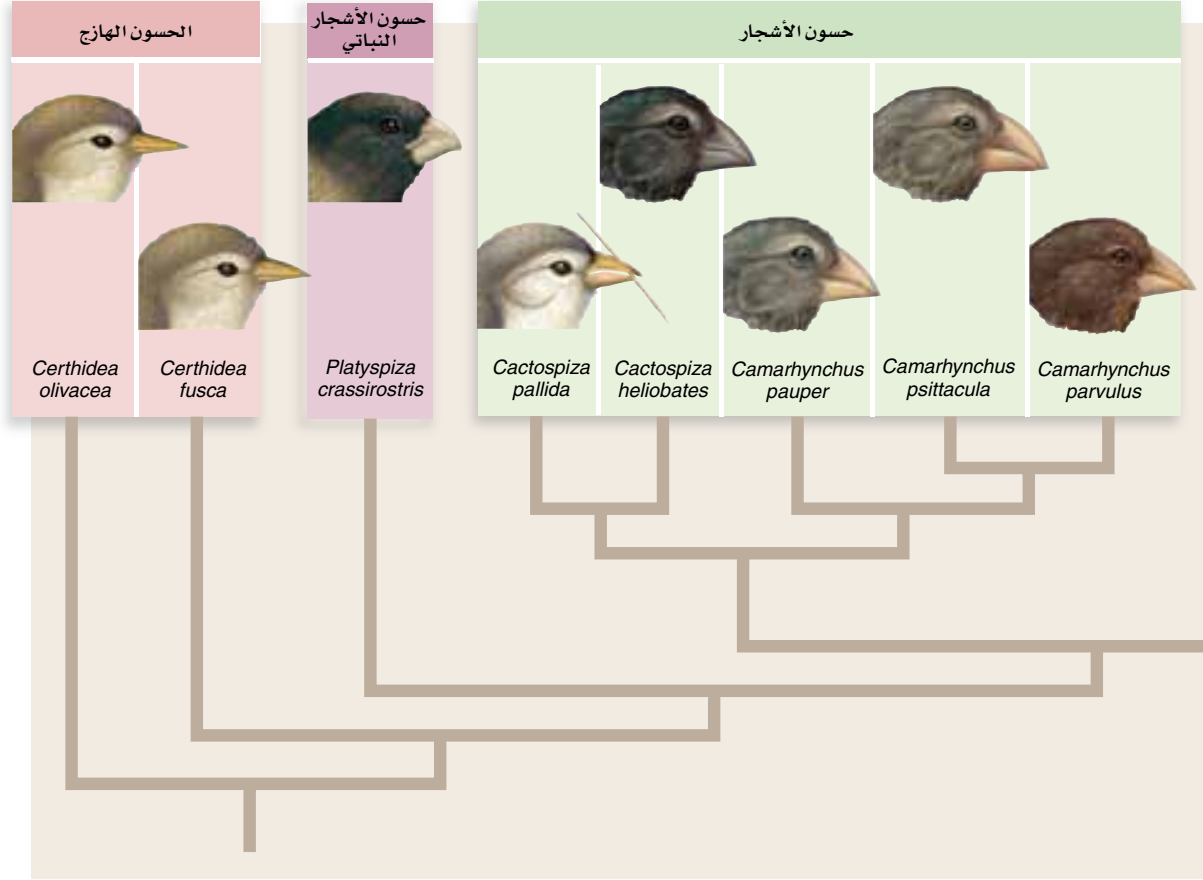


(الشكل 22-13)

ذبابة الفاكهة في هاواي. تختلف مئات الأنواع التي تطورت في جزر هاواي بشكل بالغ في مظهرها، على الرغم من أنها متماثلة تقريباً من ناحية وراثية
أ. *Drosophila heteroneura*، ب. *Drosophila digressa*

الشكل 22-14

شجرة تطورية لحسون داروين. تقترح هذه الشجرة التطورية المشتقة من فحص تنابعات DNA، أن الحسون الهازج هو غصن مبكر (أي الأصل). أما الحسون الأرضي وحسون الأشجار فقد انشق لاحقاً وتخصصت أنواع ضمن كل مجموعة لاستخدام مصادر مختلفة. وقد بينت الدراسات الحديثة أمراً مثيراً للدهشة، وهو أن نوعي الحسون الهازج ليسا أقارب حميمة لبعضهما، بل إن *Certhidea fusca* هو أكثر قراباً للأنواع المتبقية من حسون داروين منه للنوع *Certhidea olivacea*.



وحالها هنا حال حسون الأشجار. ومع ذلك، فإنه ضمن كل مجموعة تختلف الأنواع في حجم المنقار، وفي خصائص أخرى إضافة إلى المصادر المستعملة. وقد بينت الدراسات الحقلية التي أجريت بالتزامن مع تلك التي نوقشت في (الفصل الـ 21)، أن الحسون الأرضي يتنافس على المصادر، وأن الفروق بين الأنواع ربما نتجت عن إزاحة للصفة، إذ إن الأنواع المتشابهة في البداية انشقت للتقليل من ضغوط تنافسية.

سمك البلطي في بحيرة فكتوريا تنوع بسرعة كبيرة

بحيرة فكتوريا مسطح مائي عذب هائل السعة وضحل، تصل مساحته نحو مساحة سويسرا، ويوجد في قلب شرق إفريقيا الاستوائية. وقد شكلت البحيرة حتى عهد قريب موطناً لمجموعة شديدة التباين من 300 نوع من البلطي.

الإشعاع الجيولوجي الحديث

يبدو أن تجمعات أنواع البلطي تطورت حديثاً وبسرعة. وعندما فحص تتابع جين سيتوكروم *b* لكثير من أسماك البحيرة، تمكن العلماء من تقدير أن أوائل البلطي دخلت إلى هذه البحيرة من النيل قبل 200,000 سنة تقريباً.

لقد شجعت التغيرات الدرامية في مستوى الماء على تشكيل الأنواع. فعندما ارتفعت البحيرة غمرت مناطق جديدة، وفتحت بيئات جديدة. وقد يكون كثير من الأنواع قد نشأت بعد جفاف البحيرة منذ 14,000 سنة خلت، ما عزل مجموعات سكانية محلية في برك صغيرة إلى أن ارتفع مستوى الماء ثانية.

1. **الحسون الأرضي**، هناك ستة أنواع من الحسون الأرضي *Geospiza*. معظم الحسون الأرضي يتغذى على البذور، وحجم مناقيرها له علاقة بحجم البذور التي يأكلها. بعض الحسون الأرضي يتغذى بشكل أساسي على أزهار الصبار والثمار، وله مناقير مدببة كبيرة وطويلة أكثر مما لدى الحسون الآخر.
 2. **حسون الأشجار**. هناك خمسة أنواع من حسون الأشجار المتغذي على الحشرات: أربعة أنواع منها لها مناقير ملائمة للتغذية على الحشرات، أما الحسون نقار الخشب فله منقار يشبه الإزميل، هذا الطائر غير العادي يحمل معه دائماً عوداً صغيراً، أو شوكة صبار يستخدمها للتفتيش عن الحشرات في الشقوق العميقة للأشجار.
 3. **الحسون النباتي**، يستخدم المنقار الثقيل لهذا النوع لمعالجة البراعم وفصلها عن الأغصان.
 4. **الحسون الهازج**، تؤدي هذه الطيور غير العادية الدور البيئي نفسه في غابات غلاباغوس الذي تؤديه الهازجة على البر الرئيسي، إذ تقتش باستمرار بين الأوراق والأغصان عن الحشرات. ولهذا، فإن لها منقاراً رقيقاً يشبه الهازجة.
- لقد درس العلماء حديثاً DNA لحسون داروين من أجل معرفة التاريخ التطوري له، وتقتصر هذه الدراسات أن الأفرع العميقة لشجرة تطور الحسون تقود إلى الحسون الهازج، ما يشير إلى أن الحسون الهازج كان بين الأنواع الأولى التي تطورت عقب استيطان الجزر مباشرة. وكل أنواع الحسون الأرضي شديدة القرابة ببعضها،

تنوع أسماك البلطي

البلطي أسماك صغيرة تشبه سمك الفرخ، يتراوح طولها بين 5-25 سنتيمترًا، وتكون الذكور ذات تشكيلة لا متناهية من الألوان. إن التنوع البيئي والشكلي لهذه السمكة مدهش، خاصة عندما نأخذ في الحسبان قصر المدة الزمنية التي تطورت خلالها.

ويمكننا أن نكون فكرة عن مدى تباين الأنواع بالنظر إلى تنوع غذاء هذه الأسماك، فمنها ما يتناول الطين، ومنها كاشط للطحالب، وقاضم للأوراق، ولاحن للحلزونات، وأكل للعوالق النباتية، وأكل للحشرات، وأكل للروبيان، وأكل للأسماك. فأكل الأصداف مثلًا ينقض على الحلزونات السابحة ببطنه، ويغرز أسنانه الطويلة المقوسة في أجسامها الطرية قبل أن تتمكن الأخيرة من العودة إلى أصدافها. أما كاشط قشور الأسماك فينتزع قشورًا من على الأسماك الأخرى. حتى إن بعض أسماك البلطي «أكل الصغار»، لأنه يتغذى على صغار البلطي.

إن لأسماك البلطي ابتكارًا أساسيًا مدهشًا، ربما كان له الدور الأساسي في إشعاعها التطوري، إذ إن لها مجموعة ثانية من الفكوك العاملة (الشكل 22-15). توجد هذه الصفة في أنواع أخرى عدة من الأسماك، ولكنها تضخمت كثيرًا في سمك البلطي. إن قدرة هذه الفكوك الثانية على معالجة الغذاء حررت الفكوك الفمية، لتتطور للقيام بأغراض أخرى، وكانت النتيجة تنوعًا مذهلاً لدور بيئي تقوم به هذه الأسماك.

انقراض مفاجئ في العقود الأخيرة

اختفى معظم تنوع البلطي في السنوات الأخيرة. في الخمسينيات من القرن العشرين أدخل سمك الفرخ من النيل، وهو سمك ذو شهية هائلة، إلى الشاطئ الأوغندي من بحيرة فكتوريا. منذ ذلك الوقت، انتشر الفرخ خلال البحيرة ملتهمًا أسماك البلطي في طريقه.

وبحلول عام 1990، انقرض معظم سمك البلطي من مياه البحيرة المفتوحة، وكذلك في المناطق الضحلة الصخرية. وهكذا، فقد اختفى أكثر من 70% من

أنواع البلطي في بحيرة فكتوريا وأعداد من أنواع أخرى غير معروفة بعد. وسوف نعود للحديث عن بحيرة فكتوريا عند مناقشة بيولوجيا المحميات في (الفصل الـ 59).

الحوذان الجبلي في نيوزيلندا تنوع في البيئات الجليدية

إن الإشعاع التكيفي الذي وصفناه في ذبابة الفاكهة في هاواي وحسون غالاباغوس وأسماك البلطي يبدو أنه تمت محاباته بالعزل الدوري. المثال الواضح على الدور الذي يؤديه العزل الدوري في تكوين الأنواع، يمكن رؤيته في الحوذان الجبلي الذي ينمو بين الأنهار الجليدية في نيوزيلندا (الشكل 22-16).

ينمو الحوذان الجبلي في الجزيرتين الرئيسيتين لنيوزيلندا بدرجة أكبر مما ينمو في أمريكا الجنوبية والشمالية مجتمعين: إن الآلية التطورية المسؤولة عن هذا التنوع هي العزل الراجع المتكرر المقترن مع انحسار الأنهار الجليدية.

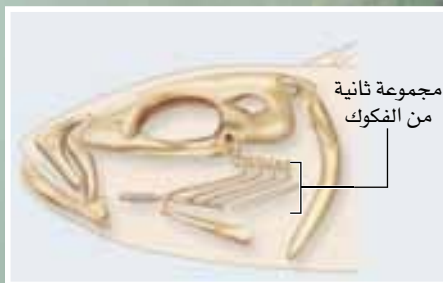
يحتل 14 نوعًا من الحوذان الجبلي خمس بيئات متميزة ضمن مناطق الأنهار الجليدية، هي:

- حقول الثلج - شقوق صخرية بين الطبقات البارزة في حقول ثلج دائمة على ارتفاع 2130-2740 مترًا.
- أهداب خط الثلج - صخور على الحافة الدنيا لحقول الثلج بين 1220 و 2130 مترًا.
- الحطام الحجري- منحدرات ذات صخور حرة على ارتفاع 610-1830 مترًا.
- الأوضاع المحمية - المظللة بالصخور أو الشجيرات على ارتفاع 305-1830 مترًا.
- بيئات سبخية - منحدرات، وتجاويف محمية، وكتل أعشاب سيئة الصرف على ارتفاع 760-1525 مترًا.

إن تنوع الحوذان وتباينه شجعتته الدورات المتعاقبة لتقدم الجليد وتراجعها. فكلما تراجع الجليد إلى الأعلى عزلت المجموعات السكانية على قمم الجبال، وتم التنوع (الشكل 22-16). وعندما يتقدم الجليد ثانية تستطيع الأنواع الجديدة أن تتوسع

الشكل 22-15

أسماك البلطي في بحيرة فكتوريا. لقد طورت هذه الأسماك تكيفات واستخدمت تشكيلة متنوعة من البيئات. إن المجموعة الثانية من الفكوك المتضخمة الموجودة في جنرة هذه الأسماك منحت السمكة مرونة تطورية، وسمحت للفكوك الفمية أن تتحور بطرق متعددة.





حقل الثلج

أهداب خط الثلج

الحطام الحجري

الأوضاع المحمية

البيئات السبخية
أ.



تراجع
الجليد



امتداد
الجليد



المد الجليدي يربط المناطق الجبلية في مدى متصل.

المجموعات السكانية الجبلية تصبح معزولة، فتسمح للانشقاق والتنوع.

المناطق الجبلية يعاد وصلها ثانية. الأنواع التي تطورت باستقلال تعود للاتصال ببعضها.
ب.

الشكل 22-16

الحوذان الجبلي في نيوزيلندا (*Ranunculus*). شجع تعاقب المد الجليدي على تكوين الأنواع بين نباتات الحوذان الجبلي في نيوزيلندا. أ. ينمو 14 نوعًا من الحوذان الجبلي بين الجليد والجبال في نيوزيلندا. ب. ربط تكون الجليد الهائل خلال العصر البليستوسيني المناطق الجبلية (أبيض) لكثير من الجبال مع بعضها. وعندما تراجع الجليد، عزلت هذه المناطق الجبلية عن بعضها الآخر، لتصبح مرتبطة فقط عند حدوث مد جليدي لاحق. في أوقات العزل، انشقت مجموعات الحوذان الجبلي في البيئات المعزولة.

الإشعاع التكيفي يحدث عندما تتباين الأنواع منتجة أنواعًا متحدرة متكيفة للاستفادة من أجزاء مختلفة من البيئة. يسهل العزل الراجع المتكرر الإشعاع التكيفي، وهو يزيد من المعدل الذي يحدث به التنوع وياحتلال مناطق كالجزر البركانية، حيث يوجد القليل من التنافس وأنواع عدة من المصادر المتاحة.

في انتشارها عبر الجبال، وأصبحت في اتصال مع أقاربها. وبهذه الطريقة، فإن نوعًا واحدًا في البداية قد يعطي سلالات عدة متحدرة. أكثر من ذلك، تطورت الأنواع الموجودة على قمم الجبال المعزولة في أثناء تراجع الجليد بشكل التقائي لتقطن البيئات المتشابهة. وهكذا، فإن هذه الأنواع المتباعدة مكانياً والمتشابهة بيئياً اتصلت مع بعضها ثانية عند تقدم الجليد اللاحق.

مسار التطور

7-22

الاتزان المنقط فترات طويلة من الركود

يعقبها تغير سريع نسبياً

تم تحدي فرضية التدرج عام 1972 من قبل عالم الأحافير Niles Eldredge الذي يعمل في متحف التاريخ الطبيعي بنيويورك، ومن قبل Stephen Jay Gould من جامعة هارفرد اللذين قدما الدليل على أن الأنواع تعاني فترات طويلة لا يحدث فيها إلا القليل - أو حتى لا شيء - من التغير (سميت الركود *Stasis*) تقطعها انفجارات من التغير التطوري الذي يحدث عبر فترات زمنية قصيرة جيولوجياً. وقد أسماها هذه الظاهرة **الاتزان المنقط** (الشكل 22-17ب)، حيث كانت حجتها أن هذه الفترات من التغير السريع تحدث فقط في أثناء عملية التنوع.

لقد ناقشنا الطريقة التي يحدث بها التطور، ولكننا لم ننظر إلى العلاقة بين التنوع والتغير التطوري الذي يحدث ضمن النوع. لقد قدمت نظريتان هما التدرج *Gradualism* والاتزان المنقط *Punctuated equilibrium* لتفسير هذه العلاقة.

التدرج هو تراكم تغييرات صغيرة

كان الرأي القياسي السائد مدة قرن، كما نشر في كتاب «حول أصل الأنواع» أن التغير التطوري حدث بشكل بطيء جداً. إن مثل هذا التغير سيكون غير محسوس تقريباً من جيل إلى آخر، ولكنه قد يتراكم لدرجة أنه على مدار آلاف وملايين السنين ينتج تغييرات كبيرة. ويدعى هذا الرأي التدرج (الشكل 22-17أ).

حدوث التغير (أي الركود): فلماذا تعيش بعض الأنواع آلافًا، بل ملايين السنين دون حدوث تغير؟ وعلى الرغم من اقتراح أسباب عدة محتملة لذلك، فإن معظم الباحثين يعتقدون أن تشكيلة من الانتخاب المسبب للاستقرار والانتخاب المتذبذب مسؤولة عن هذا الركود. فإذا بقيت البيئة دون تغيير مدة طويلة من الزمن، أو إذا كان التغير البيئي متذبذبًا في اتجاهين متعاكسين، فإن الانتخاب قد يُحابي الركود حتى لو فترات طويلة. أحد العوامل التي قد تحسن هذا الركود هو قدرة الأنواع على إزاحة المدى لها؛ فمثلًا، خلال العصر الجليدي، وعندما برد المناخ العالمي، انزاح المدى الجغرافي لكثير من الأنواع في اتجاه الجنوب، حتى استمرت الأنواع في مواجهة ظروف بيئية مشابهة.

استقصاء

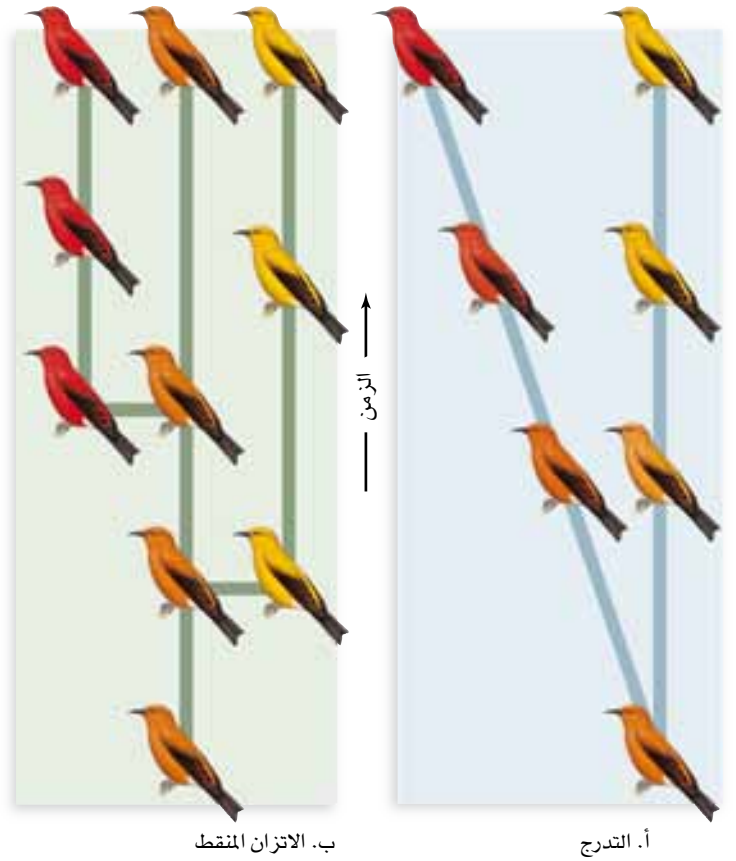
لماذا يُشجّع التغير في المدى الجغرافي للأنواع الركود التطوري؟

5

التطور قد يتضمن كلا النوعين من التغير

لقد حضرت نظرية إالدرج وولد قدرًا كبيرًا من البحث. فبعض المجموعات الموثقة جيدًا كالثدييات الإفريقية يبدو بشكل واضح أنها تطورت تدريجيًا، وليس على هيئة انفجارات. مجموعات أخرى مثل الحيوانات الطحلبية البحرية تُبدي نمطًا غير منظم من التغير التطوري شبيهًا بذلك المتوقع من نموذج الاتزان المنقط. وهكذا يبدو أن التدرج والاتزان المنقط يمثلان نهايتي خط متواصل. وعلى الرغم من أن بعض المجموعات يبدو أنها تطورت بطريقة متدرجة فقط، وأخرى بطريقة منقطه فقط، فإن مجموعات أخرى عدة تظهر دليلًا على حلقات من كل من التدرج والتقط في الأزمنة المختلفة من تاريخها التطوري. إن فكرة أن التنوع مرتبط بالضرورة بالتغير في الطراز الشكلي لم تجد ما يدعمها على أي حال. إذ يبدو جليًا في الوقت الحاضر أن التنوع يمكن أن يحدث دون تغير مهم في الطراز الشكلي، وإن التغير في الطراز الشكلي يمكن أن يحدث ضمن النوع بغياب التنوع.

يمكن أن يكون التغير التطوري بطيئًا وتدرجيًا (التدرج). ويمكن أن يكون سريعًا وغير متصل، ومفصولًا بفترات طويلة من الركود (الاتزان المنقط). والأخير ينتج من تشكيلة من الانتخاب المثبت والمتذبذب. وإن العلاقة بين التنوع والتغير في الطراز الشكلي لم تجد دليلًا يؤيدها.



ب. الاتزان المنقط

أ. التدرج

الشكل 22-17

وجهتنا نظر في مسار التطور الكبير. أ. تقترح فرضية التدرج أن التغير التطوري يحدث ببطء عبر الزمن، وهو غير مرتبط بالتنوع، في حين (ب) ترى فرضية الاتزان المنقط أن التغير في الطراز الشكلي يحدث على هيئة انفجارات ترتبط بالتنوع، تكون مفصولة بفترات من عدم حدوث تغير ملحوظ.

انصب الانتقاد لنظرية الاتزان المنقط في البداية على ما إذا كان التغير السريع يمكن أن يحدث في مدة قصيرة من الزمن. وكما شاهدنا في الفصلين الأخيرين، فإنه عندما يكون الانتخاب الطبيعي قويًا، يمكن أن يحدث تغير تطوري جذري وسريع. لكن السؤال الأصعب يدور حول تفسير الفترات الطويلة من عدم

التنوع والانقراض عبر الزمن

8-22

خمسة انقراضات جماعية حدثت في الماضي البعيد

أمكن تحديد خمسة انقراضات جماعية، كان أشدها ما حدث عند نهاية العصر البرمي، نحو 250 مليون سنة خلت (الشكل 22-18). في ذلك الوقت، انقرض أكثر من نصف العائلات النباتية والحيوانية جميعها تقريبًا، ونحو 96% من الأنواع كلها.

الانقراض الأكثر شهرة والأكثر دراسة، وإن لم يكن بالحدة نفسها، حدث عند نهاية العصر الطباشيري (منذ 65 مليون سنة تقريبًا) حيث انقرضت الديناصورات وتشكيلة من المخولقات الأخرى. وقد دعمت الاكتشافات الحديثة فرضية أن هذا الانقراض سببته سُنَيِّر (نجم صغير سائر) ارتطم بالأرض، وسبب حرائق

لقد تزايد التنوع البيولوجي بشكل واسع منذ العصر الكمبري، ولكن الاتجاه كان بعيدًا عن الانتظام والثبوت. بعد تزايد سريع، وصل التنوع إلى الاستقرار مدة 200 مليون سنة، ثم عاد للتزايد بشكل ثابت بعد ذلك. ونظرًا لأن التغيرات في أعداد الأنواع تعكس معدل ظهور الأنواع الجديدة نسبة إلى المعدل الذي تختفي به الأنواع القائمة، فإن هذا الميل طويل الأمد يكشف أن التنوع بشكل عام يفوق الانقراض.

مع ذلك، فالتنوع لم يكن دومًا يفوق الانقراض. وعلى وجه التحديد، فقد كان هناك عدد من الانخفاضات الحادة التي سميت انقراضًا جماعيًا **Mass extinctions** التي توزعت خلال المدى الطويل من التزايد في التنوع.

الزهرية، والطيور، وأشكال من العوالق فقد انخفض تنوعها بشكل كبير. في المقابل، فإن السلاحف، والتماسيح، والبرمائيات لم يصعبها أذى. لماذا تضررت بعض المجموعات أكثر من غيرها؟ ذلك لا يبدو واضحاً، لكن إحدى النظريات تقترح أن المخلوقات التي بقيت على قيد الحياة كانت تلك الحيوانات التي استطاعت أن تحتمي تحت الأرض أو في الماء، والتي كانت قادرة على الترمم، أو تطلبت كمية أقل من الطعام في درجات الحرارة المتدنية التي نتجت عن حجب ضوء الشمس.

إن نتيجة الانقراض الجماعي هي أن الأنواع التي كانت سائدة قد انقرضت، وبذا تغير مسار التطور، وهذا يبدو مؤكداً في حالة الانقراض الطباشيري. ففي العصر الطباشيري، كانت الثدييات المشيمية مجموعة صغيرة تتألف من أنواع لم يكن يزيد حجمها في الغالب على حجم القط المنزلي. وعندما اختفت الديناصورات، التي كانت الحيوانات السائدة في العالم مدة تزيد على 100 مليون سنة في نهاية هذه الفترة، عايشت الثدييات المشيمية إشعاعاً تكيفياً مهماً. ولعل من المذلل أن نذكر في أن الإنسان ما كان ليظهر بتأناً، لو لم يصطدم ذلك الكويكب بالأرض منذ 65 مليون سنة خلت.

وكما يظهر العالم حولنا اليوم، فإن التنوع يعود لمواصلته مسيرته بعد الانقراض الجماعي، ولكن هذه العودة ليست سريعة. إن فحص سجل المتحجرات يشير إلى أن معدل التنوع لا يزداد حالاً بعد كل عملية انقراض، وإنما يستغرق نحو 10 ملايين سنة ليصل إلى مده الأقصى. وليس واضحاً سبب هذا التأخير، ولكنه قد يعود إلى أن الأنظمة البيئية، وعمليات التنوع، والاختلاف التكيفي تحتاج إلى وقت للعودة إلى العمل. وبالنتيجة، فإن اختلاف الأنواع قد يتطلب 10 ملايين سنة أو ربما أكثر ليصل إلى مستواه السابق.

انقراض سادس على الطريق

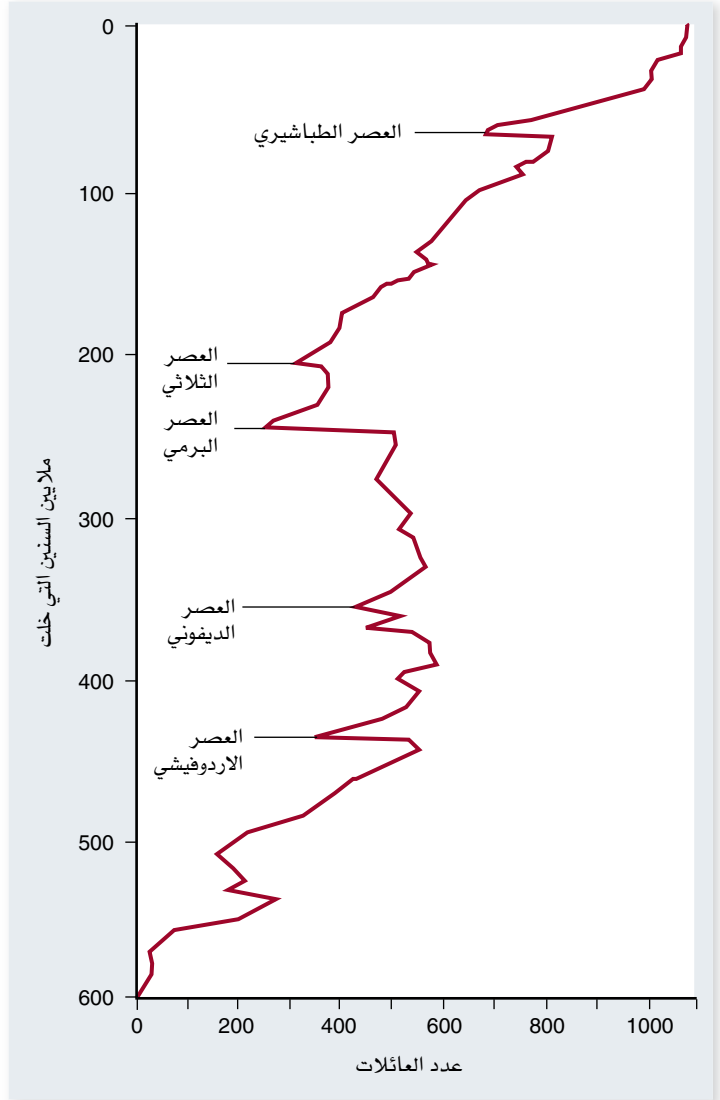
إن عدد الأنواع في العالم في الأزمنة الحديثة أعظم منه في أي وقت مضى. لكن لسوء الحظ، فإن هذا العدد يتناقص بمعدل مخيف بسبب أنشطة الإنسان (انظر الفصل الـ 59).

يقدر بعض العلماء أن نحو ربع الأنواع جميعها سينقرض في المستقبل القريب، وهو معدل انقراض لم يشاهد على الأرض منذ الانقراض الجماعي الطباشيري. أكثر من ذلك، فإن عودة التنوع قد تكون أبطأ مما كان عقب الانقراض الجماعي السابق؛ لأن البيئة التي ظهرت فيها بعض الانقراضات السابقة، والتي إن كانت فقيرة بيئياً، إلا أنها كانت غنية بالطاقة، تختلف عما هي عليه الحال الآن، حيث إن نسبة كبيرة من مصادر العالم استهلكها الإنسان، ما يتيح مجالاً ضيقاً للإشعاع التطوري.

لقد ازداد عدد الأنواع عبر الزمن، وإن لم يكن ذلك بمعدل ثابت. وقد خفضت عدة انقراضات كبيرة عدد الأنواع بشكل جذري، ولو لفترات قصيرة. التنوع يعاود مسيرته، ولكن العودة لا تكون سريعة، والمجموعات التي تصنع التنوع الجديد لا تكون هي نفسها التي عاشت قبل الانقراض.

واسعة في الغابات، وحجب الشمس أشهراً بقذفه الدقائق في الهواء. أما أسباب الانقراضات الجماعية الأخرى فغير مؤكدة. يقترح بعض العلماء أن سبباً أخرى قد تكون أدت الدور نفسه على الأقل في بعض الانقراضات، لكن نظريات أخرى تعزوها إلى تغير مناخي في العالم، وإلى أسباب أخرى.

إحدى النتائج المهمة للانقراضات الجماعية أن مجموعات المخلوقات لم تتأثر بها جميعها بالتساوي. فمثلاً، في الانقراض الذي حدث في نهاية العصر الطباشيري لم تنقرض الديناصورات فقط، بل انقرضت معها أيضاً زواحف طائرة وبحرية، وبعض أنواع الرخويات (الأمونيات المنقرضة)، أما الجراييات، والنباتات



الشكل 22-18

التنوع الحيوي عبر الزمن. ازداد التنوع التصنيفي لعائلات الحيوانات البحرية منذ العصر الكمبري، على الرغم من حدوث انخفاضات بين حين وآخر. إن سجل الأحافير للمخلوقات البحرية أكثر اكتمالاً، لأنها تتحجر بيسر أكثر من أنواع اليابسة. وقد بينا هنا العائلات وليس الأنواع، لأن كثيراً من الأنواع معروفة فقط من عينة واحدة، مما قد يدخل خطأ في تقدير وقت انقراضها. تشير الخطوط الأفقية إلى الخمسة انقراضات الجماعية الرئيسية التي وقعت.

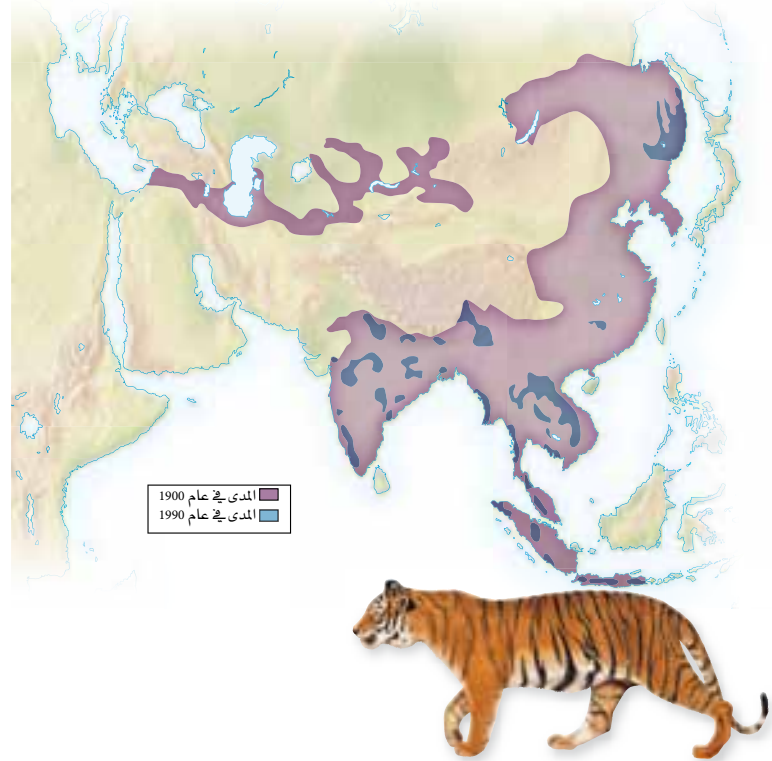
في هذا الفصل، وفي الفصولين الـ 20، و21، ناقشنا نتائج التطور عبر الزمن، فماذا يخبئ لنا المستقبل؟

إن التنوع الحيوي على الكرة الأرضية ينزلق نحو انقراض كبير، وسيكون الحيد عنه بطيئاً. فهل يعني هذا نهاية التطور؟ نستطيع أن نستخدم ما نعرفه عن العمليات التطورية للتنبؤ بكيفية سير التطور في المستقبل، فيما يتعلق بالتنوع عمومًا، وفيما يتعلق بالتنوع الإنساني خصوصاً.

مستقبل عمل العمليات التطورية

إن تأثير الإنسان في البيئة يؤثر في العمليات التطورية بطرق متعددة. والأكثر وضوحًا، هو أنه بتغيير البيئة، يغير الإنسان أنماط الانتخاب الطبيعي. وفي كثير من الأحيان، تكون هذه التغييرات جذرية لدرجة أن المجموعات السكانية ستصبح غير قادرة على التنوع. ولكن بسبب تلك الأنواع التي تستطيع البقاء سيعمل الانتخاب الطبيعي على الاختلافات الوراثية لإنتاج تغير تطوري. وسيكون تغير المناخ العالمي، بشكل خاص تحديًا كبيرًا يقود إما إلى تغير تطوري أو إلى انقراض أنواع عدة.

تقود عوامل أخرى أيضًا إلى التغير التطوري. فنقص حجم المجموعات السكانية سيزيد احتمال الانجراف الوراثي، وسيلغي العزل الجغرافي لمجموعات كانت مترابطة سابقًا التأثير المسبب للتجانس لتدفق الجينات، ويسمح لتلك المجموعات



الشكل 19-22

تعيش النمر *Panthera tigris* الآن في مجموعات معزولة جغرافيًا. لقد أدت أنشطة الإنسان، كالصيد وتدمير البيئة، إلى انخفاض في النمر بشكل كبير، وتجزأت أعداد هذا النوع إلى مجموعات صغيرة متعددة ومعزولة.

بأن تطور اختلافات بوصفها تكيفات للبيئة المحلية. وقد تزيد المواد الكيميائية والإشعاعات في البيئة في معدل الطفرة.

نتيجة لذلك، ستستمر العمليات التطورية لتلك الأنواع القادرة على البقاء، وفي بعض الحالات قد تتسارع، ولكن ماذا عن تنوع الأنواع؟

يزداد معدل الانقراض بشكل واسع، ولكن من الممكن أيضًا أن يزداد معدل التنوع على الأقل في بعض الحالات. السبب في ذلك يعود إلى أن كثيرًا من الأنواع التي كانت واسعة الانتشار سابقًا توجد الآن فقط على هيئة مجموعات معزولة جغرافيًا (الشكل 19-22). أبعد من ذلك، فقد أدخل الإنسان أنواعًا إلى مناطق معينة لم تكن تعيش فيها أصلًا، وهذا ما جعلها معزولة جغرافيًا. وبافتراض أهمية اختلاف الموطن بالنسبة إلى عملية التنوع، فإن هذه الأعمال يحتمل أن تزيد من معدل التنوع لبعض الأنواع.

هذا لا يعني القول: إن التجزئة الجغرافية هي أمر جيد: فكثير، إن لم يكن معظم، المجموعات الصغيرة ستقرض قبل فترة طويلة من حصول التنوع بها، وأن أي زيادة في معدل التنوع يمكن أن تحدث لن تعوض عن المعدل المتزايد للانقراض، على الأقل ليس في الفترة الطويلة القادمة.

المستقبل التطوري للإنسان

تكهن كثير من كتاب الخيال العلمي حول التطور في النوع الإنساني، ولكن عندما نأخذ في الحسبان العمليات التطورية، فإننا نعتقد أن هذه الأفكار محض خيال. في الأزمنة الحديثة، بدأت حركة البشر حول العالم بإزالة الفروق الإقليمية بين المجموعات السكانية البشرية، وهذا مثال واضح على التأثير المسبب للتجانس لتدفق الجينات. أكثر من ذلك وبشكل دائم التزايد، فإن المجموعات العرقية المختلفة تتكاثر ما يقلل بشكل أكبر التمايز بين المجموعات البشرية. ونظرًا لكبير حجم المجموعة السكانية البشرية، فإن الانجراف الوراثي لا يحتمل أن يكون عاملاً مهمًا. وبافتراض أن معدل الطفرة لا يزداد بشكل كبير، فإن هذا يبقى على الانتخاب الطبيعي بوصفه محركًا للتغير التطوري في الإنسان.

يصبح السؤال إذن: هل الظروف الضرورية لحدوث التطور بالانتخاب الطبيعي متوافرة في الإنسان؟ بعبارة أخرى، هل هناك صفات مظهرية تؤثر في عدد النسل الباقي، وتنتقل وراثيًا من الآباء إلى النسل؟ بالتأكيد؛ سوف تتطور المجموعات البشرية؛ لأن كثيرًا من الأمراض الوراثية التي كانت قاتلة في السابق، وكانت أليلاتها تحذف من المجموعات أصبحت الآن تعالج بنجاح.

نتيجة لذلك، فإننا نتوقع زيادة في تكرار تلك الأليلات في الأجيال القادمة. خلافًا لهذا المثال الواضح، فإننا سنترك المجال للقارئ لتخيل الحالات التي تصبح ظروف التطور بالانتخاب الطبيعي محتملة الحدوث في المجموعات البشرية المستقبلية. طبعًا إن اكتشاف الثورة الجينومية يضيف بعدًا جديدًا للمناقشة (انظر الفصل الـ 19). هل سيسمح التقدم التكنولوجي المستقبلي بتغيير مستودع الجينات الإنساني مباشرة؟ وإذا كان الأمر كذلك، فهل هذه فكرة جيدة؟

تقود التغيرات التي يسببها الإنسان، في الأنواع القادرة على تجنب الانقراض، إلى تكيف تطوري، وفي بعض الحالات إلى تكوين أنواع جديدة.

1-22 طبيعة النوع

- يمكن أن يُوجد تعدد المجموعة الكروموسومية الذاتي أنواعاً جديدةً بسبب الأخطاء في الانقسام الاختزالي، ما ينتج مجموعات رباعية المجموعة الكروموسومية.
- تعدد المجموعة الكروموسومية المختلف قد ينتج أنواعاً جديدة ذات خليط من الجينات، والأفراد الهجينة تتزاوج لا جنسياً. فإذا جرى لاحقاً تعدد كروموسومي ذاتي، فإن أنواعاً جديدة قادرة على التزاوج الجنسي قد تنشأ.
- قد يُنتج الانتخاب المسبب للاضطراب تنوعاً متحد الموطن.

- إن أي مفهوم للنوع يجب أن يأخذ في الحسبان تمايز الأنواع الموجودة في المنطقة نفسها، والاتصاق بين مجموعات النوع نفسه.
- الأنواع متحدة الموطن التي تعيش معاً تختلف شكلياً في سلوكها، وتستغل أجزاء متباينة في البيئة.
- تحت الأنواع هي مجموعات متباعدة جغرافياً للنوع نفسه، وهي متميزة عن بعضها.
- المجموعات المفصولة جغرافياً لها مجموعات وسطية تقع بينها.

6-22 تجمعات الأنواع دليل على التطور السريع

- تتطور مجموعات من الأنواع الشديدة القرابة من سلف مشترك بالتكيف لأجزاء مختلفة من البيئة الجديدة المتاحة (الشكل 22-12).
- الإشعاع التكيفي شائع عندما يستوطن نوع بيئية جديدة ذات مصادر متعددة، وبها عدد قليل من الأنواع المنافسة، أو إذا كان هناك انقراض مفاجئ لأنواع عدة، ما ينتج زيادة في القدرة على الاستفادة من البيئة الجديدة.
- تتضمن إزاحة الصفة تطور تكيفات متباينة تقلل التنافس بين نوعين على المصادر المتاحة.

2-22 مفهوم النوع البيولوجي

- يعرف النوع البيولوجي بشكل عام بأنه جماعات من المجموعات السكانية التي تتزاوج أو لديها القدرة على التزاوج فيما بينها، وتنتج نسلًا خصبًا.
- المجموعات التي لا تتزاوج مع بعضها، أو إذا تزوجت تنتج نسلًا غير خصب تعد معزولة تكاثرياً.
- تمنع آليات العزل التكاثري تبادل الجينات بين الأنواع.
- يمنع العزل قبل الزيجوتي التزاوج وتكوين الزيجوتات بين الأنواع.
- يحدث العزل بعد الزيجوتي بعد تكوين الزيجوت، ويمنع تطوره إلى فرد بالغ قادر على التزاوج (الشكل 22-5).

7-22 مسار التطور

- إن العلاقة بين التنوع والتغير التطوري خطٌ متصل بين التدرج والانتزان المنقط.
- يُعرّف التدرج بأنه التراكم البطيء والثابت للتغيرات على مدى مدة زمنية طويلة.
- الانتزان المنقط هو التغير السريع نسبياً في التنوع الذي تعقبه فترات طويلة لا يحدث فيها إلا القليل من التغير التطوري بسبب الانتخاب المسبب للاستقرار، أو الانتخاب المتذبذب.

- لقد أوجد حدوث التهجين الطبيعي والاصطناعي بشكل عالٍ بين الأنواع تعريفات بديلة للنوع، وقاد نظر كثير من العلماء إلى التاريخ التطوري للمجموعات.

3-22 تطور العزل التكاثري

- إذا عُرفت الأنواع بوجود العزل التكاثري، فإن عملية التنوع هي نفسها عملية تطور آليات العزل التكاثري.
- قد تطور المجموعات عزلاً تكاثرياً كاملاً باختلاف الموطن.
- إذا كانت المجموعات التي طورت عزلاً تكاثرياً جزئياً في تماس مع بعضها، فإن الانتخاب الطبيعي قد يؤدي إلى زيادة العزل التكاثري، أو أن تدفق الجينات قد يؤدي إلى تجانس المجموعات.

8-22 التنوع والانقراض عبر الزمن

- بشكل عام، معدل التنوع يفوق معدل الانقراض (الشكل 22-18).
- حدثت انقراضات جماعية خمس مرات في الأزمنة الغابرة نتيجة اصطدام سَيِّير (نجم صغير سائر) بالأرض، وبسبب تغير مناخ الأرض، وربما أحداث أخرى.
- سوف تنشئ الأنشطة الإنسانية انقراضاً جماعياً سادساً.
- لم تتأثر الأنواع جميعها في أثناء الانقراضات الجماعية بالدرجة نفسها، ما يسمح بحدوث إشعاع تكيفي بين الأنواع المتبقية.
- بعد كل انقراض جماعي، تعود الأنواع للتنوع ثانية ببطء.

4-22 دور الانجراف الوراثي والانتخاب الطبيعي في التنوع

- إضافة إلى التعزيز، يمكن أن يؤدي الانتخاب الطبيعي أوداً أخرى في تطوير آليات العزل التكاثري.
- في المجموعات الصغيرة، قد ينتج الانجراف الوراثي العشوائي، سواء بتأثير المؤسس أو بتأثير عنق الزجاجة، عزلاً تكاثرياً.
- قد يقود التكيف لأوضاع أو بيئات مختلفة عرضياً إلى عزل تكاثري من خلال تراكم الاختلافات.
- الانتخاب الطبيعي قد يختار الصفات التي تزيد العزل التكاثري، مباشرة.

9-22 مستقبل التطور

- تؤثر تدخلات الإنسان في البيئة في عمليات التطور.
- انخفاض حجم المجموعات السكانية بسبب التجزئة البيئية والتلوث سوف يزيد الانجراف الوراثي، ويعزل المجموعات التي كانت متصلة سابقاً. والمجموعات الصغيرة قد تتطور أو تنقرض.
- إدخال نوع غريب إلى بيئات جديدة زاد من عزل المجموعات، وقد يزيد من التنوع.
- مستودع الجينات الإنساني يصبح أكثر تجانساً؛ لأن المجموعات العرقية المختلفة الأصل تتزاوج.

5-22 جغرافية التنوع (الشكل 22-9)

- يحدث التنوع على مرحلتين: اختلاف المجموعات وانشقاقها، والعزل التكاثري.
- المجموعات مختلفة الموطن أو المعزولة جغرافياً، هي أكثر احتمالاً أن تتطور إلى أنواع منفصلة، بسبب عدم وجود تدفق للجينات.
- التنوع متحد الموطن يحدث دون عزل جغرافي عن طريق تعدد المجموعة الكروموسومية والانتخاب المسبب للاضطراب.

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. آليات العزل قبل الزيجوتية تضم كلاً مما يأتي باستثناء:
 - أ. عقم الهجين.
 - ب. طقوس المغازلة.
 - ج. انفصال البيئات.
 - د. تكاثر فصلي.
2. العزل التكاثري هو:
 - أ. نتيجة لأفراد لا تتزاوج مع بعضها.
 - ب. نوع محدد من آليات عزل بعد زيجوتية.
 - ج. يتطلب مفهوم النوع البيولوجي.
 - د. لا شيء مما ذكر.
3. الضفادع الفهد من مجموعات سكانية مختلفة من النوع *Rana pipiens*:
 - أ. أفراد من نوع واحد؛ لأن أحدها يشبه الآخر.
 - ب. أنواع مختلفة تظهر آليات عزل قبل وبعد زيجوتية.
 - ج. تزاوجت بشكل متكرر منتجة هجيناً قابلاً للحياة.
 - د. متطابقة وراثياً بسبب العزل التكاثري الفعال.
4. آليات العزل _____ تتضمن التطور غير الصحيح للهجين وفشل الهجين لإدامة نفسه في الطبيعة:
 - أ. قبل الزيجوتية.
 - ب. بعد الزيجوتية.
 - ج. زمنية.
 - د. آلية.
5. المشكلات في مفهوم النوع البيولوجي تتضمن حقيقة أن:
 - أ. أنواعاً عدة تتكاثر لا جنسياً.
 - ب. آليات العزل بعد الزيجوتية تقلل من حيوية الهجين.
 - ج. آليات العزل قبل الزيجوتية نادرة جداً.
 - د. كل ما ذكر.
6. توليد السلالات:
 - أ. نوع من آليات العزل قبل الزيجوتية.
 - ب. نوع من آليات العزل بعد الزيجوتية.
 - ج. يحدث فقط في النباتات فقط.
 - د. لا شيء مما ذكر.
7. إذا كان التعزيز ضعيفاً والهجين غير كامل العقم، فإن:
 - أ. التغلب على الانشقاق الوراثي بين المجموعات عن طريق تدفق الجينات ممكن.
 - ب. التنوع يحدث في 100% من الوقت.
 - ج. تدفق الجينات بين المجموعات سيكون مستحيلاً.
 - د. التنوع سيكون أكثر احتمالاً مما لو كان الهجين عقيماً.
8. الانتخاب الطبيعي يمكن أن:
 - أ. يحسن احتمال التنوع.
 - ب. يحسن العزل التكاثري.
 - ج. يعمل ضد بقاء الهجين والتكاثر.
 - د. كل ما ذكر.
9. التنوع مختلف الموطن:
 - أ. أقل شيوعاً من التنوع متحد الموطن.
 - ب. يتضمن عزلاً جغرافياً من نوع ما.
 - ج. هو النوع الوحيد من التنوع الذي يحدث في النباتات.
 - د. يتطلب تعدد المجموعة الكروموسومية.
10. تنوع سمك البلطي:
 - أ. إشعاع تكيفي.
 - ب. بيئات جديدة وعزل جغرافي.

ج. مجموعة ثانية من الفكوك في حنجرة السمكة.

د. كل ما ذكر يسهم في التنوع البلطي.

11. الفرضية التي تقول: إن التطور يحدث على هيئة انفجارات، حيث كمية

كبيرة من التغيير التطوري يعقبها فترات من الركود هي:

أ. الاتزان المنقط.

ب. التنوع مختلف الموطن.

ج. التدرج.

د. اتزان هاردي - واينبرج.

12. التدرج والاتزان المنقط هما:

أ. نهايتا خط متواصل لمعدل التغيير التطوري عبر الزمن.

ب. وجهتا نظر متباعدتان عن كيفية حدوث التغيير التطوري كلاً.

ج. آليتان للعزل التكاثري.

د. لا شيء مما ذكر.

13. خلال تاريخ الحياة على الأرض:

أ. كانت هناك أحداث انقراض جماعي.

ب. ازداد تنوع الأنواع بشكل ثابت.

ج. فاق معدل التنوع تماماً معدلات الانقراض.

د. تنوع الأنواع بقي ثابتاً نسبياً.

14. إزاحة الصفة:

أ. تنشأ من خلال التنافس والانتخاب الطبيعي، ما يُجذب انشقاقاً في

استخدام المصادر.

ب. تنشأ من خلال التنافس والانتخاب الطبيعي، ما يُجذب الالتقاء في

استخدام المصادر.

ج. لا تشجع التنوع.

د. انخفاض معدل التنوع في حسون غالاباغوس.

15. التهجين بين مجموعات معزولة بشكل غير كامل:

أ. يقود دوماً إلى تعزيز بسبب رداءة الهجين.

ب. قد يخدم بوصفه آلية لحفظ تدفق الجينات بين المجموعات.

ج. يحدث فقط في النباتات.

د. لا يؤثر أبداً في معدلات التنوع.

أسئلة تحد

1. يمكن أن يقود الانتخاب الطبيعي إلى تطور آليات العزل قبل الزيجوتية،

وليس إلى تطور آليات العزل بعد الزيجوتية. اشرح؟

2. إذا لم يكن هناك إجماع مقبول على تعريف النوع، فما فائدة هذا

المصطلح؟ هل ستلغى في المستقبل فكرة النوع والحاجة إليه؟

3. عدّ إلى (الشكل 22-6) في أوروبا، يكون صائد الذباب الملون والمطوق

غير متشابهين في الموطن نفسه، ولكنهما متشابهان كثيراً عندما يختلفان

في المواطن، وهو أمر منسجم مع انشقاق الصفة في التلوين. في هذه

الحالة، لا يوجد تنافس على المصادر البيئية، كما في الحالات الأخرى

لانشقاق الصفة. كيف يمكن أن يُفسر هذا المثال؟

4. عدّ إلى (الشكل 22-14)، *Geospiza fuliginosa*، *Geospiza fortis*

يوجدان في الموطن نفسه على الأقل في واحدة من جزر غالاباغوس، وفي

مواطن مختلفة على جزر عدة في الأرخبيل نفسه. قارن توقعاتك حول درجة

التشابه الشكلي للنوعين في هاتين الحالتين؟ أخذاً في الحسبان الفرضية

التي تقول: إن التنافس من أجل الغذاء أدى دوراً أكبر في الإشعاع التكيفي

لهذه المجموعة. هل ستكون توقعاتك نفسها لزوج من أنواع الحسون التي

ليست لها درجة القرابة نفسها؟ اشرح.



هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com.

لتدريب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة

مخصصة؛ لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.

23 الفصل

علم التصنيف التطوري وثورة النشوء والتطور

Systematics and the Phylogenetic Revolution

مقدمة

تتشاطر المخلوقات جميعها الكثير من الصفات البيولوجية. فهي مكونة من خلية أو أكثر، وتتجز عمليات الأيض، وتقل الطاقة بصورة ATP وتشفر المعلومات الوراثية في DNA. مع ذلك، فإن هناك حجمًا هائلًا من التنوع في أشكال الحياة يتراوح بين البكتيريا، والأميبات، وحتى الحيتان الزرقاء، وأشجار السكوية الجبارة. ولأجيال عدة، حاول العلماء تصنيف المخلوقات بناء على الصفات المشتركة. إن التصنيف الذي له معنى يعتمد على دراسة العلاقات التطورية بين المخلوقات. وتقود الطرق الجديدة لبناء شجرة التطور، وفيض من بيانات التتابع الجزيئي، إلى تحسين الفرضيات التطورية من أجل تفسير درجة تنوع أشكال الحياة.

4-23 تاريخ نشوء الأنواع وعلم الأحياء المقارن

- الصفات المتماثلة مشتقة من المصدر السلفي نفسه، أما صفات تجانس التقويم والشكل فليست كذلك.
- الصفات المعقدة تتطور عبر تتابع من التغيرات التطورية.
- يمكن استخدام طرق تاريخ نشوء النوع للتمييز بين الفرضيات المتنافسة.
- تاريخ نشوء النوع يفسر اختلاف الأنواع.

5-23 تاريخ نشوء الأنواع وتطور الأمراض

- تطور فيروس نقص المناعة الإنساني من فيروس قردي مناظر.
- تحليل تاريخ نشوء النوع يحدد مسار الانتشار.
- يمكن استخدام تاريخ نشوء النوع لتتبع تطور مرض الإيدز بين الأفراد.



سوجز المفاهيم

1-23 التصنيف التطوري

- تصف المخططات المتفرعة العلاقات التطورية.
- قد لا يتنبأ التشابه في الشكل بالعلاقات التطورية بشكل دقيق.

2-23 التفرع التطوري

- التفرع التطوري يتطلب تحديد اختلاف الصفة فيما إذا كانت سلفية أم مشتقة.
- تجانس التقويم والشكل يزيد تحليل التفرع التطوري تعقيدًا.
- تعمل طرق أخرى لنشوء الأنواع بصورة أفضل من مخطط التفرع التطوري في بعض الأوضاع.

3-23 التصنيفان: التطوري والتقليدي

- مفهوم النوع المعتمد على تاريخ نشوء الأنواع يهتم بالصفات المشتقة المشتركة.
- مفهوم النوع المعتمد على تاريخ نشوء الأنواع له عيوبه أيضًا.

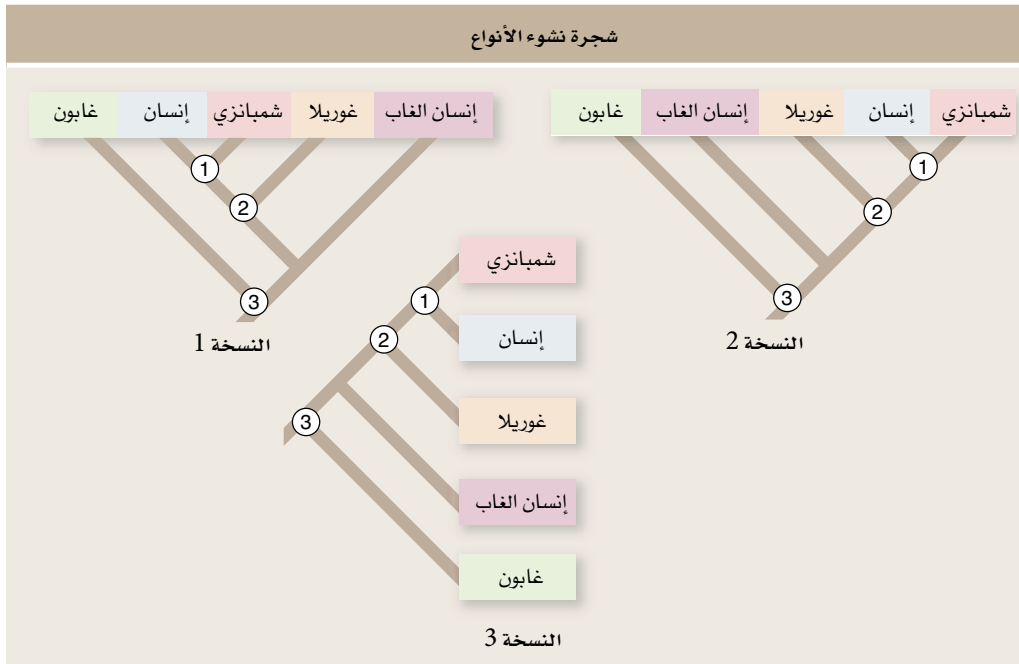
تصف المخططات المتفرعة العلاقات التطورية

كانت رؤية داروين أن الأنواع جميعها تحدرت من سلف مشترك واحد، وأن تاريخ الحياة يمكن وصفه بشجرة متفرعة (الشكل 1-23). في رأي داروين تمثل أغصان الشجرة الأنواع الموجودة. وعند تتبع الشجرة نحو الأسفل، فإن التقاء الأغصان الصغيرة والأغصان الأكبر يعكس نمط السلف المشترك الموهل في القدم حتى الوصول إلى السلف المشترك الواحد لأشكال الحياة جميعها. إن عملية التحدر مع التحوير من السلف المشترك جعلت الأنواع جميعها مترابطة من خلال هذا التفرع، بنمط تراتبي، حيث يمكن وصف التاريخ التطوري باستخدام مخططات متفرعة، أو شجرة تاريخ نشوء الأنواع. يبين (الشكل 1-23 ب) كيف تمثل العلاقات التطورية بمخطط متفرع. فالإنسان والشمبانزي تحدرتا من سلف مشترك، وكل منهما هو القريب الحميم الحي للآخر (موقع السلف المشترك مشار إليه بالعقدة ذات الرقم 1) ويشترك الإنسان والشمبانزي والغوريلا في سلف مشترك أقدم (العقدة 2) والقردة العظمية جميعها تتشاطر في سلف مشترك أبعد (العقدة 3).

إن أهم التحديات أمام العلم الحديث، هو فهم تاريخ العلاقات بين الأسلاف، وما تحدر منها، والتي تنتج أشكال الحياة على الأرض كلها، ابتداء من المخلوقات وحيدة الخلية الأولى، وحتى المخلوقات المعقدة التي نراها حولنا اليوم. فإذا كان سجل الأحافير كاملاً، فإننا نستطيع تتبع التاريخ التطوري للأنواع، ونفحص كيفية ظهور كل منها وتكاثره، ولكننا نعرف مع ذلك مما تقدم في (الفصل الـ 21) أن هذا السجل بعيد عن الاكتمال، فعلى الرغم من أنه يجيب عن كثير من الأسئلة حول اختلاف أشكال الحياة، فإنه يترك كثيراً دون إجابة.

نتيجة لذلك، على العلماء أن يعتمدوا على أنواع أخرى من الأدلة لوضع أفضل فرضية للعلاقات التطورية. تذكر أن نتيجة كثير من الدراسات هي فرضيات، وهي بهذه الصورة تحتاج إلى مزيد من الاختبار. فكل الفرضيات يمكن دحضها ببيانات جديدة، ما يقود إلى أفكار علمية أفضل وأدق.

تدعى إعادة بناء العلاقات التطورية ودراستها **التصنيف التطوري Systematics**. وبالنظر إلى أوجه التشابه والاختلاف بين الأنواع، فإن التصنيف التطوري يستطيع أن يبني شجرة التطور، أو **تاريخ نشوء النوع Phylogeny** الذي يمثل فرضية عن أنماط العلاقات بين الأنواع.



ب.

أ.

الشكل 1-23

تصف شجرة نشوء الأنواع العلاقات التطورية. أ. رسم من أحد دفاتر ملاحظات داروين، كتب عام 1837 عندما كان يطور أفكاره التي قادت إلى كتاب «حول أصل الأنواع». تخيل داروين أشكال الحياة بوصفها عملية متشعبة شبيهة بالشجرة، حيث الأنواع على الأغصان الطرية، والتغير التطوري يمثل بنمط التفرع الذي تبديه الشجرة حال نموها. ب. مثال على شجرة نشوء الأنواع. الإنسان والشمبانزي أكثر قرابة لبعضهما مما لدى الأنواع الأخرى الحية. هذا واضح؛ لأنهما يتشاركان في سلف مشترك (العقدة 1) وهو ليس سلف بقية الأنواع الأخرى. بشكل مماثل، الإنسان والشمبانزي والغوريلا أكثر قرابة لبعضهم منهم إلى إنسان الغاب؛ لأنهم يشتركون في سلف مشترك (العقدة 2)، وهو ليس سلفاً للإنسان الغاب. تمثل العقدة 3 السلف المشترك لجميع القرود. لاحظ أن هذه النسخ الثلاث من الشكل تنقل لنا المعلومات نفسها بغض النظر عن الفروق في ترتيب الأنواع أو التوجيه.

ولكن كما بينا في (الفصل الـ 22)، فإن التطور قد يحدث بسرعة كبيرة أحياناً، وببطء كبير أحياناً أخرى. إضافة إلى ذلك، لا يكون التطور أحادي الاتجاه؛ بعض صفات الأنواع تتطور أحياناً في اتجاه، ثم في الاتجاه المعاكس (نتيجة للانتخاب المتذبذب، انظر الفصل الـ 20). فالأنواع التي تغزو بيئات جديدة يحتتمل أن تعاني ضغوطاً انتخابية جديدة، وقد تتغير بشكل كبير، أما تلك التي تبقى في بيئة أسلافها، فإنها قد تتغير قليلاً فقط. لهذا، فإن التشابه قد لا يكون أداة جيدة للتكهن بطول الزمن الذي مضى منذ أن اشترك النوعان في سلف مشترك.

هناك مشكلة أساسية أخرى؛ إن التطور قد لا يكون دائماً انشاقاقياً. فقد ناقشنا (في الفصل الـ 21) **التطور الالتقائي Convergent evolution** الذي به يطور نوعان الصفات نفسها باستقلال عن بعضهما. والغالب أن تتطور الأنواع التقائياً؛ لأنها تستخدم بيئات متماثلة تُحابي بها التكييفات المتماثلة. نتيجة لذلك، فقد ينتهي نوعان لا توجد علاقة قرابة بينهما، بأن يكونا مشابهين أحدهما للآخر أكثر من شبههما بأقاربهما. إن الانعكاس التطوري، وهو العملية التي يعود فيها نوع ما لتطوير صفات نوع سلفي، له أيضاً التأثير نفسه.

التصنيف التطوري هو دراسة العلاقات التطورية. تاريخ نشوء الأنواع، أو شجرة نشوء الأنواع، هي تمثيل بالرسم للعلاقات بين الأنواع. إن تشابه المخلوقات وحده لا يرتبط بالضرورة مع درجة القرابة؛ لأن التغيير التطوري ليس ثابتاً في معدله أو اتجاهه.

أحد مفاتيح تفسير تاريخ نشوء النوع يتم بالنظر إلى درجة حداثة اشتراك الأنواع في السلف المشترك، لا بالنظر إلى ترتيب الأنواع عند قمة الشجرة. فإذا قارنت النسخ الثلاث من تاريخ نشوء الأنواع المبينة في (الشكل 1-23 ب)، فإنك ستري العلاقات نفسها. فبغض النظر عن أماكن وضعها، يبقى الإنسان والشمبانزي أقرب لبعضهما من كل الأنواع الأخرى.

فضلاً على ذلك، حتى إن وضع الإنسان بجانب الغابون في النسخة 1 من (الشكل 1-23 ب)، فإن نمط العلاقات لا يزال يدل على أن الإنسان أكثر قرباً مع الغوريلا وإنسان الغاب (أي يشترك في سلف مشترك حديث) منه مع الغابون. يمكن كذلك عرض شجرة تاريخ نشوء الأنواع على جانبها بدلاً من رسمها قائمة (النسخة 3 من الشكل 1-23 ب)، فهذا الترتيب أيضاً لا يؤثر في التفسير.

قد لا يتنبأ التشابه في الشكل بالعلاقات التطورية

بشكل دقيق

نستطيع أن نتنبأ أنه كلما مر زمن أكبر على انشقاق نوعين عن سلف مشترك، فإنهما سيكونان أكثر اختلافاً. لقد اعتمد التصنيف التطوري على هذا المنطق، وتم بناء شجرة تاريخ نشوء الأنواع اعتماداً على التشابه الإجمالي. فإذا تطورت الأنواع بمعدل ثابت، فإن مقدار الانشقاق بين نوعين سيكون دليلاً على طول الزمن الذي حدث عنده الانشقاق. وهكذا، فإن تاريخ نشوء النوع اعتماداً على درجة التشابه سيكون دقيقاً. نتيجة لذلك، نتوقع أن الشمبانزي والغوريلا أكثر قرباً لبعضهما منهما للإنسان.

2-23 التفرع التطوري

لأسباب السابقة، لم يعد معظم علماء التصنيف التطوري يبنون فرضياتهم حول تاريخ نشوء الأنواع بالاعتماد على التشابه وحده. بل إنهم يميزون بين التشابه المتوارث من السلف المشترك الأكثر حداثة للمجموعة كاملة، ويدعى **مشقق Derived**، وبين التشابه الذي ظهر قبل السلف المشترك للمجموعة، ويدعى **سلفي Ancestral**. في هذه المقاربة التي تدعى **التفرع التطوري Cladistics** تعد الصفات المشتقة المشتركة ذات قيمة في تحديد العلاقات التطورية.

التفرع التطوري يتطلب تحديد اختلاف الصفة

فيما إذا كانت سلفية أو مشتقة

لكي تستخدم طريقة التفرع التطوري، يجمع العلماء أولاً بيانات عن عدد الصفات لكل الأنواع في التحليل. والصفات هنا يمكن أن تكون في أي جانب من الطراز الشكلي بما في ذلك الشكل الخارجي والوظائف والسلوك و DNA. وكما يبين الفصلان 18 و 24، فإن الثورة في علم الجينات يجب أن تزودنا قريباً بكمية هائلة من البيانات التي تغير من قدرتها بشكل ثوري على معرفة اختلاف الصفات ودراستها.

ولكي تكون مفيدة، فإن الصفة يجب أن توجد في حالات **Character States** يمكن التفريق بينها.

فمثلاً، خذ صفة «الأسنان» في الفقريات الرهلية: الطيور، والزواحف، والثدييات (انظر الفصل الـ 35)، هذه الصفة لها حالتان: وجودها في معظم الثدييات والزواحف، وغيابها في الطيور وفي مجموعات أخرى قليلة كالسلاحف.

أمثلة للصفات السلفية والصفات المشتقة

إن وجود الشعر صفة مشتقة مشتركة في الثدييات (الشكل 2-23). في المقابل، فإن وجود الرئات في الثدييات صفة سلفية؛ لأنها موجودة أيضاً في البرمائيات والزواحف (ممثلة بالسلندر والعظايا). ولهذا، يفترض أنها تطورت قبل الأصل المشترك للثدييات (انظر الشكل 2-23)، إن وجود الرئات إذن لا يدلنا على أن أنواع الثدييات هي أكثر قرابة لبعضها منها للزواحف أو البرمائيات، ولكن الصفة المشتقة المشتركة لوجود الشعر تقترح أن أنواع الثدييات تشترك في سلف واحد وُجد في زمن أقرب وأحدث من السلف المشترك للثدييات والطيور.

ولكي نعود إلى المسألة المتعلقة بالإنسان والشمبانزي والغوريلا، فإن عدداً من الصفات الشكلية وتتابع DNA موجودة، وهي مشتقة، ويشترك بها الشمبانزي والإنسان، ولكن ليس الغوريلا أو القردة العظيمة الأخرى. تقترح هذه الصفات أن الشمبانزي والإنسان انشقا من السلف المشترك نفسه (انظر الشكل 1-23 ب، العقدة 1) الذي وُجد في فترة أحدث من الأصل المشترك للغوريلا والشمبانزي والإنسان (العقدة 2).

تقرير الصفات السلفية والمشتقة

عندما تجمع البيانات، فإن الخطوة الأولى في تحليل التفرع التطوري هي بلورة هذه الصفات - أي تقرير ما إذا كانت حالات صفة معينة سلفية أم مشتقة. فبلورة صفة «الأسنان» مثلاً، يجب أن يقرر علماء التصنيف التطوري أي حالة - الوجود أم عدمه - ظهرت في السلف المشترك الأحدث لهذه المجموعة.

الرهل لها تشابكاً شكلياً. وضمن هذه السلالة أو الفرع تعد الثدييات سلالة، حيث الشعر هو التشابك الشكلي لها، وهكذا. تدعى الحالات السلفية تشابهاً شكلياً **Plesiomorphy**، والحالات السلفية المشتركة تدعى **اتحاد التشابه الشكلي Symplesiomorphy**، واتحاد التشابه الشكلي لا يقدم معلومات عن العلاقات حول نشوء الأنواع مقارنة بالتشابك الشكلي.

خذ مثلاً حالة الصفة «وجود الذيل» التي تظهر في: اللامبري، والقرش، والسلمندر، والزواحف، والتمور. فهل يعني هذا أن التمور أشد قرابة –وتشترك في سلف مشترك أحدث– مع العظايا والقرش أكثر من القرود والإنسان، وهما من الثدييات القريبة للتمور؟ إن الجواب بالطبع هو لا؛ لأن اتحاد التشابه الشكلي يعكس حالة للصفات، وصلت بالوراثة من سلف بعيد، وهي لا توحي بأن الأنواع التي تظهر هذه الحالة هي شديدة القرابة.

تجانس التقويم والشكل

يزيد تحليل التفرع التطوري تعقيداً

في العالم الحقيقي، نادراً ما تكون دراسات نشوء الأنواع ببساطة الأمثلة التي سقناها. يعود السبب في ذلك إلى أنه في بعض الحالات تتطور الصفة نفسها باستقلال في أنواع عدة. وعلى الرغم من أن هذه الصفات تصنف على أنها صفات مشتقة مشتركة، فإنها تعطي إشارات خادعة لوجود علاقة تطورية حميمة. إضافة إلى ذلك، فإن الصفات المشتقة قد تفقد أحياناً، عندما يتطور النوع ثانية ضمن الفرع إلى الحالة السلفية.

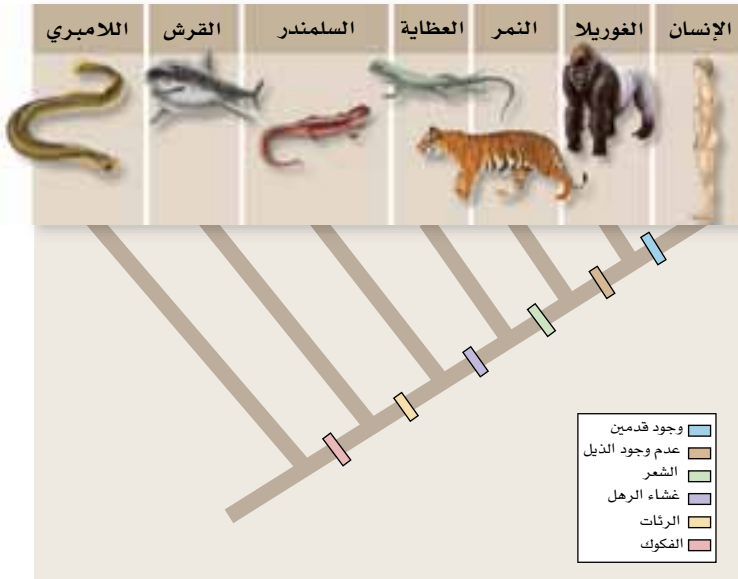
يشير مصطلح **تجانس التقويم والشكل Homoplasy** إلى حالة صفة مشتركة، لم تكن قد ورثت من سلف مشترك يظهر حالة تلك الصفة. قد ينشأ تجانس التقويم من التطور الالتقائي، أو من انعكاس التطور. فمثلاً، ليس للضفادع البالغة ذيل. وهكذا، فغياب الذيل هو تشابك شكلي يوحد ليس فقط الغوريلا

عادة، الأحافير المتوافرة لا تمثل السلف المشترك الأحدث – أو أننا لا يمكن أن نكون واثقين من ذلك. ولهذا، فإن طريقة المقارنة **بالمجموعة الخارجية Outgroup comparison** تستخدم لتخصيص درجة استقطاب الصفة. لاستخدام هذه الطريقة، يشكل النوع أو مجموعة الأنواع شديدة القرابة بالمجموعة قيد الدراسة، وليس بفرد منها – **المجموعة الخارجية Outgroup**، فعندما تظهر المجموعة قيد الدراسة حالات عدة للصفة، وتكون إحدى هذه الحالات ظاهرة في المجموعة الخارجية، فإن الحالة تعد سلفية، والحالات الأخرى تعد مشتقة. ولكن أنواع المجموعة الخارجية أيضاً تطورت من أسلافها. لذا، فإن المجموعة الخارجية لا تظهر دوماً الحالة السلفية.

إن تخصيص الاستقطاب أكثر مصداقية عندما تُظهر مجموعات عدة خارجية مختلفة حالة الصفة نفسها. وفي حالة المثال السابق، فإن الأسنان موجودة في المجموعات الخارجية الأقرب للرهليات – البرمائيات والأسماك – إضافة إلى كثير من أنواع الرهليات نفسها. نتيجة لذلك، فإن صفة وجود الأسنان في الثدييات والزواحف صفة سلفية، وغيابها في الطيور والسلاحف صفة مشتقة.

بناء مخطط التفرع التطوري

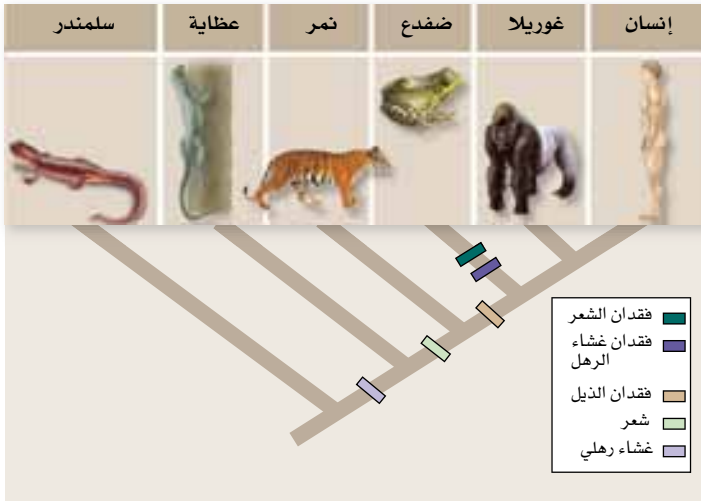
عندما يتم استقطاب الصفات جميعها وبلورتها، يستخدم علماء التصنيف هذه المعلومات لبناء **مخطط التفرع التطوري Cladogram** الذي يصف فرضية للعلاقات التطورية. فالأنواع التي تشترك في سلف مشترك، كما يشير امتلاكها لصفات مشتقة مشتركة، يقال: إنها تنتمي **للفرع أو السلالة Clade** نفسها. فالأفرع هي وحدات تطورية، وتشير إلى سلف مشترك، وإلى جميع ما ينحدر منه. الصفة المشتقة التي يشترك بها أفراد الفرع جميعهم، أو السلالة تدعى **تشابك الشكل Synapomorphy** لتلك السلالة. يبين (الشكل 2-23) أن المخطط التطوري البسيط هو مجموعة من الأفرع أو السلالات المتداخلة، يتميز كل منها بتشابك شكلي خاص به. فمثلاً، الرهليات هي فرع يعد تطور غشاء



الصفات المخلوق	الفكوك	الريئات	غشاء الرهل	الشعر	فقدان الذيل	وجود قدمين
اللامبري	0	0	0	0	0	0
القرش	1	0	0	0	0	0
السلمندر	1	1	0	0	0	0
العظايا	1	1	1	0	0	0
النمر	1	1	1	1	0	0
الغوريلا	1	1	1	1	1	0
الإنسان	1	1	1	1	1	1

الشكل 2-23

مخطط تفرع تطوري. أ. البيانات الشكلية لمجموعة من سبع فقرات مرتبة في جدول. الرقم 1 يشير إلى امتلاك صفة مشتقة، والرقم صفر يعكس امتلاك صفة سلفية (لاحظ أن الصفة المشتقة لفقدان الذيل هي عدم وجود ذيل، وفي الصفات الأخرى جميعها، فإن غياب الصفة هي حالة صفة سلفية). ب. شجرة تفرع تطوري توضح العلاقات بين المخلوقات بناءً على وجود الصفات المشتقة. إن الصفات المشتقة بين نقاط تفرع المخطط تتشاطرها المخلوقات جميعها فوق نقطة التفرع، وهي ليست موجودة في أي من تلك التي تحتها. المجموعة الخارجية (في هذه الحالة اللامبري) لا تمتلك أيًا من الصفات المشتقة.



ب.



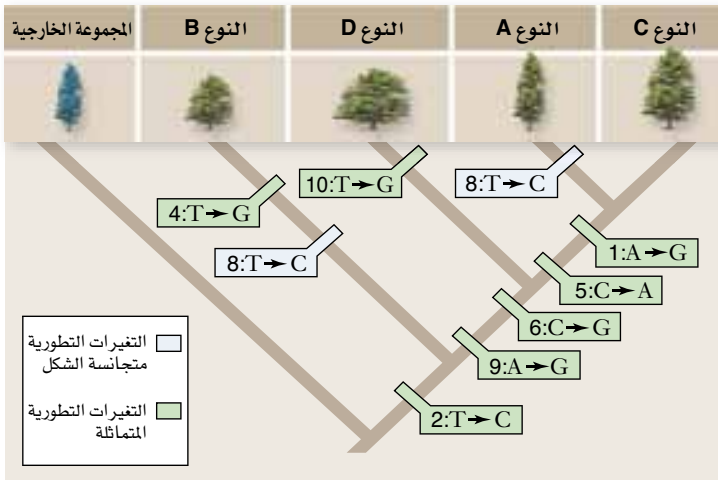
أ.

الشكل 23-3

مبدأ التقتير، والاقتصاد، وتجانس الأشكال. أ. إن وضع الضفادع بوصفها قريباً حميماً للسلمندرات يتطلب أن فقدان الذيل قد تطور مرتين، وهذا مثال لتجانس الأشكال. ب. إذا كانت الضفادع قريباً حميماً للغوريلا والإنسان، فإن فقدان الذيل تطور مرة واحدة فقط. مع ذلك، يتطلب هذا الترتيب تغييرين تطوريين إضافيين. فالضفادع يجب أن تكون قد فقدت غشاء الرهلي والشعر (البديل لذلك هو أن الشعر قد تطور بشكل مستقل في النمر وفي سلالات الإنسان والغوريلا، هذا التفسير يتطلب حدوث تغييرين تطوريين في صفة الشعر، كما هو التفسير المبين في الشكل، الذي تطور به الشعر مرة واحدة، ثم فقد بعد ذلك في الضفادع)، وبناء على مبدأ التقتير والاقتصاد، فإننا نحبذ المخطط التفرعي الذي يتطلب العدد الأقل من التغيرات التطورية، وهو في هذه الحالة المخطط التطوري في (أ) الذي يتطلب أربعة تغيرات، في حين يتطلب المخطط (ب) خمسة. وهكذا، فإن (أ) يعدّ الفرضية المفضلة للعلاقات التطورية.

من تجانس التقويم (الأصول المتعددة لغياب الذيل)، في حين تتطلب شجرة التطور التي تضع الضفادع في قرابة شديدة بالإنسان والغوريلا حدثين تطوريين من تجانس الشكل (فقد الأغشية الرهلية والشعر في الضفدع). تتضمن الأمثلة التي قدمناها حتى الآن جميعها صفات شكلية، لكن علماء التصنيف يستخدمون بشكل متزايد بيانات من تتابع DNA لبناء شجرة نشوء الأنواع. في التفرع التطوري، تحلل بيانات التتابع بالطريقة نفسها كأى نوع آخر من البيانات. يجري استقطاب حالات الصفات وبلورتها بالعودة إلى التتابع في مجموعة خارجية، ثم يبني مخطط التفرع التطوري الذي يحتمل المقدار الأدنى المطلوب من تطور الصفات (الشكل 23-4).

والإنسان، وإنما الضفادع أيضاً. مع ذلك، فإن الضفادع ليس لديها غشاء رهلي أو شعر، وكلتاها صفة تشابه شكلي للسلاطات التي تضم الغوريلا والإنسان. في حالات كهذه، وعندما يكون هناك تضارب في الصفات، يلجأ العلماء إلى مبدأ التقتير أو الاقتصاد **Principle of parsimony** الذي يحابي الفرضية التي تتطلب أقل عدد من الافتراضات. نتيجة لذلك، فإن شجرة نشوء الأنواع التي تتطلب أقل عدد من الأحداث التطورية تعدّ الفرضية الأفضل للعلاقات التطورية (الشكل 23-3). ففي المثال الذي ذكر توّاً يفضل أن تجمع الضفادع مع السلمندرات؛ لأن ذلك يتطلب فقط حالة واحدة



تتابع DNA										الموقع
10	9	8	7	6	5	4	3	2	1	
T	G	C	G	G	A	T	A	C	G	النوع A
T	A	C	G	C	C	G	A	C	A	النوع B
T	G	T	G	G	A	T	A	C	G	النوع C
G	G	T	G	G	C	T	A	C	A	النوع D
T	A	T	G	C	C	T	A	T	A	المجموعة الخارجية

الشكل 23-4

تحليل التفرع التطوري لبيانات تتابع DNA. تحلل بيانات التتابع كما تحلل أي بيانات أخرى. إن التفسير الذي يفترض أقل قدر من الافتراضات حول بيانات تتابع DNA، يتطلب ثمانية تغيرات تطورية. كل من هذه التغيرات مشار إليه على شجرة النشوء. إن التغير في الموقع 8 هو تجانس في الشكل. النوع A، B، تطورا بشكل مستقل من القاعدة ثابمين إلى القاعدة سايتوسين في هذا الموقع.

تعمل طرق أخرى لنشوء الأنواع بصورة أفضل من مخطط التفرع التطوري في بعض الأوضاع

إذا تطورت الصفات من حالة إلى أخرى بمعدل بطيء مقارنة بتكرار أحداث التنوع، فإن مبدأ التقدير والاقتصاد يعمل جيداً في إعادة بناء العلاقات التطورية. في مثل هذه الأوضاع يكون الافتراض الذي يعتمد عليه المبدأ- افتراض أن التشابه المشتق المشترك هو مؤشر لوجود سلف مشترك حديث- يكون صحيحاً عادة. في السنوات الحديثة، أدرك علماء التطور أن بعض الصفات تطورت بسرعة كبيرة لدرجة أن مبدأ التقدير قد يقود إلى فهم غير صحيح.

المعدلات السريعة للتغير التطوري وتجانس التقويم والشكل

إحدى الحالات المثيرة للاهتمام بشكل خاص هي المعدل الذي تتطور به بعض أجزاء DNA والمحتوى الوراثي. فكما ناقشنا في (الفصل الـ 18)، تبدو بعض قطع DNA ليست ذات وظيفة. نتيجة لذلك، فإن الطفرات التي تحدث في هذه الأجزاء لا يحذفها الانتخاب الطبيعي. ولهذا، فإن معدل تطور حالات صفة جديدة يمكن أن يكون مرتفعاً جداً في هذه المناطق نتيجة للانجراف الوراثي.

فضلاً على ذلك، ولأن هناك أربع حالات محتملة للصفة فقط لأي قاعدة في النيوكليوتايد (A,C,G,T)، فإن هناك احتمالاً مرتفعاً لأي نوعين أن يطورا حالة الصفة المشتقة نفسها عند وضع أي قاعدة معينة. فإذا ساد مثل هذا التجانس في التقويم والشكل في مجموعة بيانات الصفة، فإن افتراضات مبدأ التقدير والاقتصاد لم تراعى. ونتيجة لذلك، فإن شجرة التطور للنوع التي استنتجت باستخدام هذه الطريقة يحتمل ألا تكون دقيقة.

استقصاء

لماذا تسبب المعدلات المرتفعة للتغير التطوري والعدد المحدود لحالات الصفات مشكلات للتحليل المعتمد على مبدأ التقدير أو الاقتصاد؟

المقاربة الإحصائية

لهذا السبب، بدأ علماء التصنيف في السنوات الحديثة باختبار طرق أخرى تعتمد على التحليل الإحصائي، مثل الاحتمالية القصوى لاستنتاج شجرة نشوء الأنواع. تبدأ هذه الطرق بافتراض المعدل الذي تتطور به الصفات، ثم مواءمة البيانات لهذه النماذج لاشتقاق شجرة التطور التي تتوافق بأفضل صورة مع هذه الافتراضات.

إحدى فوائد هذه الطرق هي إمكانية استخدام افتراضات مختلفة لمعدل التطور للصفات المختلفة. فإذا كانت بعض صفات DNA تتطور ببطء أكبر من أجزاء أخرى من DNA مثلاً- لأنها تعاني ضغطاً بسبب الانتخاب الطبيعي- فإن الطرق

يمكن أن تستخدم نماذج مختلفة من التطور للصفات المختلفة. إن هذه المقاربة تعد أكثر فعالية من مبدأ التقدير والاقتصاد في معالجة تجانس التقويم والشكل، عندما يكون معدل التغير التطوري مرتفعاً.

الساعة الجزيئية *The molecular clock*

بشكل عام، تشير مخططات التفرع التطوري كذلك المبين في (الشكل 23-2) إلى ترتيب أحداث التفرع التطوري فقط، فهي لا تحتوي معلومات عن توقيت هذه الأحداث. في بعض الحالات، يمكن توقيت أحداث التفرع بالرجوع إلى المتحجرات، أو إلى بضعة افتراضات حول المعدل الذي تتغير به الصفات. إحدى الطرق الأوسع استخداماً والأكثر إثارة للجدل هي الساعة الجزيئية التي تنص على أن المعدل الذي يتطور به جزيء ما ثابت عبر الزمن.

في هذا النموذج، يمكن استخدام الانشقاق في DNA لحساب الأوقات التي حدث بها التشعب. لإجراء هذه التقديرات، يجب تقدير زمن واحد أو أكثر من هذه الانشقاقات بشكل موقوت. فمثلاً، قد يشير سجل الأحافير إلى أن سلالتين انشقتا من أصل مشترك في وقت محدد. وبالتناوب، فقد يقدر زمن انشقاق سلالتين من الأحداث الجيولوجية التي يحتمل أنها قادت إلى ذلك الانشقاق كظهور جبل مثلاً يفصل هاتين السلالتين الآن. بتوافر هذه المعلومات، يمكن أن يقسم مقدار الانشقاق على طول الوقت الذي يفصل السلالتين، ما يعطي تقديراً لمعدل انشقاق DNA في وحدة الزمن (عادة لكل مليون سنة). وبافتراض وجود ساعة جزيئية، فإن هذا المعدل يمكن استخدامه لمعرفة تاريخ أحداث الانشقاق في مخطط التفرع التطوري.

وعلى الرغم من أن الساعة الجزيئية تبدو واقعية في بعض الحالات، فإنه في حالات عدة أخرى أشارت البيانات إلى أن معدل التطور لم يكن ثابتاً عبر الزمن عند جميع أفرع شجرة التطور. ولهذا السبب، يجب معالجة التواريخ التطورية المشتقة من البيانات الجزيئية بحذر شديد. وقد أمكن حديثاً تطوير طرق لتاريخ الأحداث التطورية دون افتراض أن التطور الجزيئي شبيه بالساعة. وتغطي هذه الطرق أملاً كبيراً في تزويدنا بتقديرات أكثر مصداقية لتوقيت التطور.

في تحليل التفرع التطوري، يتم تمييز حالات الصفات المشتقة من حالات الصفات السلفية وتجمع الأنواع بناء على حالات الصفات المشتقة المشتركة. كل المخلوقات المتحدرة من سلف مشترك توصف بأنها تنتمي للسلالة أو الفرع نفسه. تجانس التقويم والشكل، وهو حالات الصفات المشتركة نتيجة للتطور الالتقائي أو الانعكاس التطوري، قد يعطي صورة زائفة للعلاقات. هناك طرق أخرى لديها ميزات أفضل من تحليل التفرع التطوري عندما لا تتحقق الافتراضات حول معدلات التطور.

التصنيفان: التطوري والتقليدي

3-23

هو مجموعة وحيدة الأصل. المجموعة متوازية الأصل Paraphyletic تضم السلف المشترك الأحداث، ولكن ليس جميع ما تحدر منه، أما المجموعة متعددة الأصول Polyphyletic فلا تضم السلف المشترك الأحداث لكل الأفراد في المجموعة (الشكل 23-5).

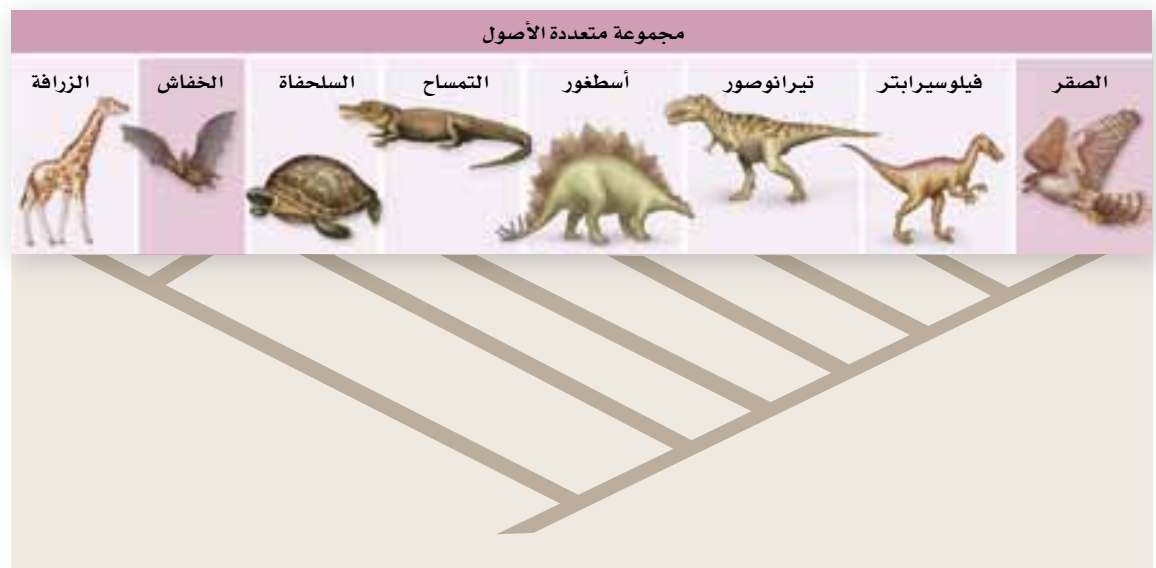
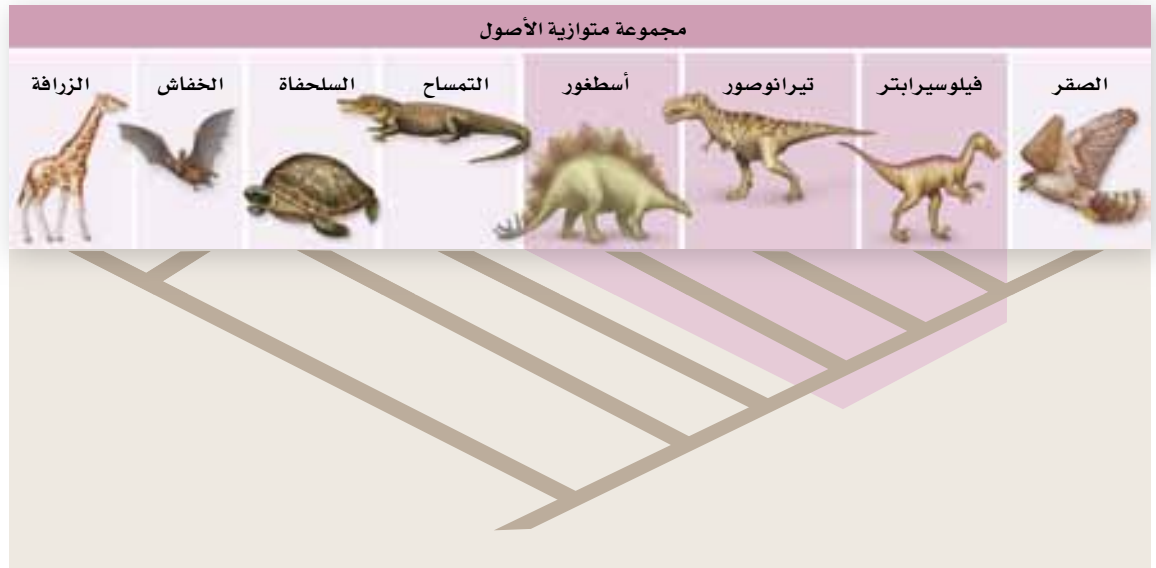
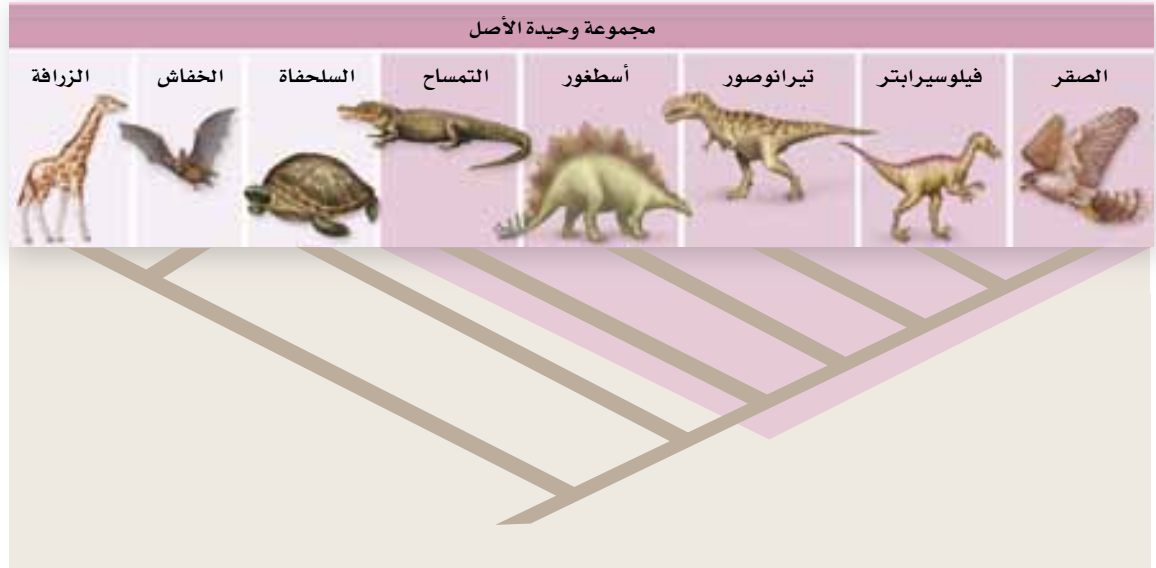
يعتمد التصنيف التراتبي على الصفات المشتركة، وهو بصورة مثالية يجب أن يعكس العلاقات التطورية. إن مجموعات التصنيف التقليدية لا تتلاءم دوماً بصورة جيدة مع الفهم الجديد للعلاقات النشوئية. فمثلاً، وضعت الطيور تاريخياً في طائفة الطيور، ووضعت الديناصورات بوصفها جزءاً من طائفة الزواحف. لكن التقدم

بينما يعد التصنيف التطوري إعادة بناء ودراسة للعلاقات التطورية، فإن التصنيف Classification يشير إلى كيفية وضع النوع والمجموعات الأعلى-الجنس والعائلة والطائفة، وغيرها- في ترتيبها التصنيفي (وهو موضوع سنناقشه بتفصيل أكبر في الفصل الـ 26).

إن التصنيفين التطوري والتقليدي لا يتطابقان دوماً، ولفهم السبب، نحتاج إلى الأخذ في الحسبان كيف يتم وضع الأنواع في مجموعات بناء على علاقاتها النشوئية. فالمجموعة وحيدة الأصل Monophyletic تضم السلف المشترك الأحداث للمجموعة وكل ما تحدر منه. وبحسب التعريف، فإن الفرع أو السلالة

الشكل 23-5

المجموعات وحيدة الأصل، ومتوازية الأصول، ومتعددة الأصول. أ. تتألف المجموعة وحيدة الأصل من السلف المشترك الأحدث، وكل ما تحدر عنه. فمثلاً، أعطي الاسم «أركوصور» للمجموعة وحيدة الأصل التي تضم: التمساح، والأسطغور، والتيرانوصور، والفيلوسيراپتر، والصقر. ب. تتألف المجموعة متوازية الأصول؛ من السلف المشترك الأحدث، وبعض ما تحدر منه. فمثلاً، بعض علماء التصنيف وليس جميعهم يطلقون اسم الديناصورات على المجموعة متوازية الأصول التي تضم الأسطغور، والتيرانوصور، والفيلوسيراپتر. هذه المجموعة متوازية الأصول؛ لأن واحداً من أحفاد السلف المشترك الأحدث لهذه الأنواع، وهو الطائر، ليس داخلًا في هذه المجموعة. بعض علماء التصنيف يدخلون الطيور ضمن الديناصورات؛ لأن التيرانوصور والفيلوسيراپتر هما أشد قرابة بالطيور منهما بالديناصورات. ج. لا تحوي المجموعة متعددة الأصول السلف المشترك الأحدث للمجموعة، فمثلاً يمكن تصنيف الطيور والخفاش في المجموعة نفسها؛ لأن لهما شكلاً، وملامح تشريحية، وبيئات متشابهة. لكن تشابههما يعكس تطوراً التقائياً، وليس سلفاً مشتركاً.



مفهوم النوع المعتمد على تاريخ نشوء الأنواع يهتم بالصفات المشتقة المشتركة

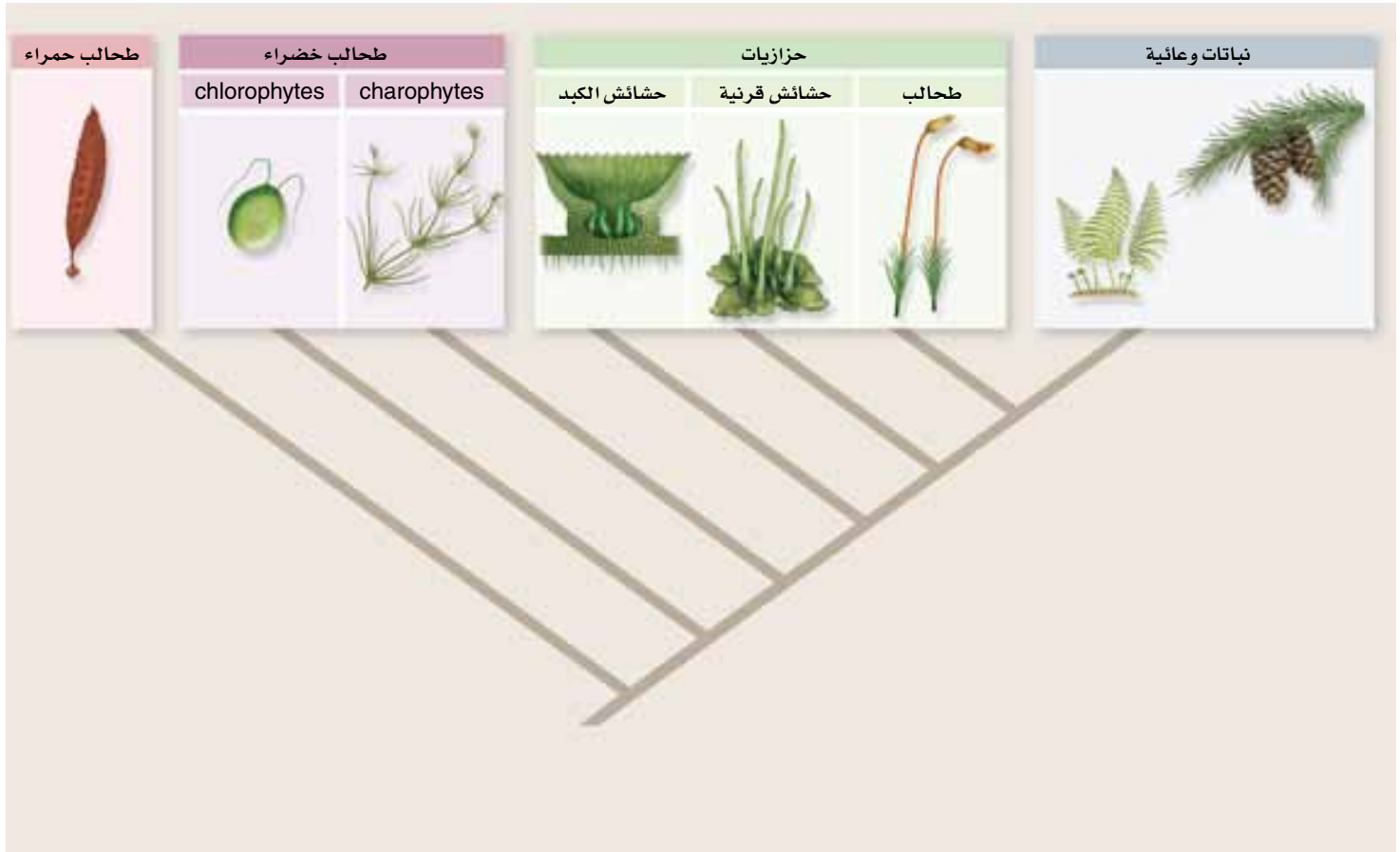
في الفصل السابق، قرأت عددًا من الأفكار المختلفة المتعلقة بكيفية تحديد ما إذا كانت مجموعتان تنتميان للنوع نفسه. يعرف مفهوم النوع البيولوجي الأنواع على أنها مجموعات من السكان قادرة على التزاوج فيما بينها، وهي معزولة تكاثريًا عن مجموعات أخرى. في السنوات الأخيرة، تطور منظور يعتمد على تاريخ النشوء، وطبق على مسألة مفاهيم النوع. إن المدافعين عن مفهوم النوع المعتمد على تاريخ النشوء يقترحون أن مصطلح النوع يجب أن يطبق على مجموعات تطورت باستقلال عن مجموعات سكانية أخرى. فضلًا على ذلك، فهم يقترحون أن تحليل تاريخ النشوء هو الطريقة لتحديد هوية الأنواع. بهذه الطريقة، يكون النوع مجموعة سكانية أو مجموعات عدة تتميز بوجود صفة واحدة أو أكثر من الصفات المشتقة المشتركة.

إن هذه المقاربة تحل مشكلتين من مشكلات مفهوم النوع البيولوجي، ناقشناهما في (الفصل الـ 22): الأولى، أن مفهوم النوع البيولوجي لا يمكن تطبيقه على المجموعات السكانية مختلفة الموطن؛ لأن العلماء لا يستطيعون تقرير ما إذا كان أفراد المجموعات قادرين على التزاوج فيما بينهم، وإنتاج نسل خصب إذا ما التقوا معًا. ويحل مفهوم النوع المعتمد على تاريخ النشوء هذه المشكلة؛ فبدلاً من محاولة التكهّن بما سيحدث في المستقبل لو التقت المجموعات السكانية مختلفة الموطن،

الحديث في علم نشوء الأنواع يبين بوضوح أن الطيور اشتقت من الديناصورات، وأن السلف المشترك الأخير لكل الطيور والديناصورات هو ديناصور آكل للحوم (انظر الشكل 23-5).

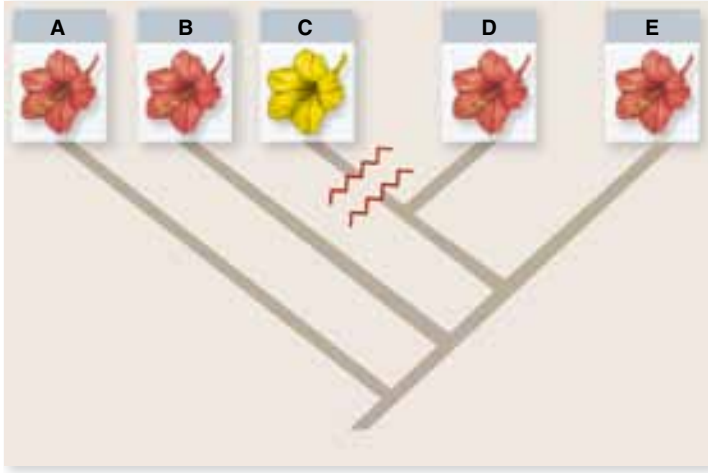
إن وجود مجموعتين وحيدتي الأصل منفصلتين، واحدة للطيور والأخرى للزواحف (بما في ذلك الديناصورات، والتماسيح، إضافة إلى العظايا، والأفاعي، والسلاحف) أمر غير ممكن بناءً على شجرة نشوء الأنواع. وحيث إن مصطلحي الطيور والزواحف شائعان ومعروفان لدى الجميع، فإن الإشارة فجأة للطيور على أنها نوع من الديناصورات، ومن ثم من الزواحف يبدو أمرًا صعبًا لدى بعضهم. ومع ذلك، فإن علماء الأحياء يشيرون بصورة متزايدة إلى الطيور على أنها نوع من الديناصورات، ومن ثم من الزواحف.

إن أوضاعًا كهذه مألوفة. وهناك مثال آخر يتعلق بتصنيف النباتات. يمكن تمييز ثلاث مجموعات رئيسة بصورة تقليدية: الطحالب الخضراء، والحزازيات، والنباتات الوعائية (الشكل 23-6). ومع ذلك، فإن الأبحاث الحديثة تشير إلى أن الطحالب الخضراء والحزازيات ليستا مجموعتين وحيدة الأصل. بل وجد أن بعض مجموعات الحزازيات أشد قرابةً إلى النباتات الوعائية منها لبعض الحزازيات الأخرى، وأن بعض الطحالب الخضراء أشد قرابةً للحزازيات وللنباتات الوعائية منها لبعض الطحالب الخضراء الأخرى. ولهذا، فإن علماء التصنيف التطوري لم يعودوا يرون الطحالب الخضراء أو الحزازيات على أنهما مجموعتين تطوريتين، وأن نظام التصنيف قد تم تغييره ليعكس العلاقات التطورية.



الشكل 23-6

تغير المعلومات عن تاريخ نشوء الأنواع من تصنيف النبات. يشمل التصنيف التقليدي مجموعتين، ندرك الآن أنهما ليستا وحيدتي الأصل: الطحالب الخضراء والحزازيات. لهذا السبب، فإن علماء التصنيف التطوري للنبات طوروا تصنيفًا جديدًا للنباتات لا يتضمن هاتين المجموعتين (موصوف في الفصل الـ 30).



الشكل 23-7

توازي الأصول ومفهوم النوع المعتمد على تاريخ النشوء. المجموعات الخمس كانت في الأصل أفراداً للنوع نفسه، وكانت علاقاتها التاريخية كما هو مشار إليه في مخطط التفرع. تطورت المجموعة C بعد ذلك بطريقة لتصبح متميزة بيئياً وتكاثرياً بشكل كبير عن بقية المجموعات. وبحسب مفهوم أي نوع، فإن هذه المجموعة مؤهلة لكي تصبح نوعاً مختلفاً. المجموعات المتبقية الأربع لا تشكل سلالة؛ فأصولها متوازية؛ لأن المجموعة C أزيلت ووضعت في نوع مختلف. وعلى الرغم من أن مفهوم النوع المعتمد على تاريخ النشوء لا يعترف بالأنواع متوازية الأصول، فإن هذا ما يحدث كثيراً في الطبيعة.

يتعارض أحياناً التصنيفان التطوري والتقليدي عندما تصبح المعلومات عن العلاقات التطورية متوافرة.

يؤكد مفهوم النوع المعتمد على تاريخ النشوء على امتلاك الصفات المشتقة المشتركة، مقارنة بمفهوم النوع البيولوجي الذي يهتم بالعزل التكاثري. يحل مفهوم النوع المعتمد على تاريخ النشوء بعض مشكلات مفهوم النوع البيولوجي، ولكن له مصاعبه الخاصة به.

ينظر هذا المفهوم إلى الماضي ليقرر ما إذا كانت المجموعة (أو مجموعات عدة) قد تطورت باستقلال مدة طويلة وكافية لتطوير صفاتها المشتقة الخاصة بها. والثانية، أن مفهوم النوع المعتمد على تاريخ النشوء يمكن تطبيقه بالتساوي على الأنواع الجنسية واللاجنسية التكاثر مقارنة بمفهوم النوع البيولوجي الذي يعالج الأشكال الجنسية فقط.

مفهوم النوع المعتمد على تاريخ النشوء له عيوبه أيضاً

هذا المفهوم مثير للجدل أيضاً لأسباب عدة: الأول، يؤكد بعض النقاد أنه سيقود إلى الاعتراف بأن أي مجموعة سكانية متميزة قليلاً ستشكل نوعاً متميزاً. ففي ميسوري مثلاً، تتوزع فسخ من بقع الأرض المفتوحة الشبيهة بالصحراء خلال كامل الولاية. تحتوي هذه الفسخ أنواعاً محبة للدفاء من النباتات والحيوانات التي لا توجد في الغابات التي تفصل هذه الفسخ. وقد عزلت هذه الفسخ عن بعضها منذ آلاف عدة من السنوات، ما يعطي وقتاً كافياً للمجموعات في هذه الفسخ أن تطور فروقا في الأجزاء سريعة التطور في محتواها الجيني. فهل يعني هذا أن مئات، بل آلاف الفسخ في ميسوري ستحتوي أنواعها الخاصة بها من العظام والنطاط والعقارب، يجادل بعض العلماء بأنه إذا طبق مفهوم النوع المعتمد على تاريخ النشوء بمداه المنطقي، فإن هذا ما سيحصل فعلاً.

السبب الثاني، أن الأنواع قد لا تكون دوماً وحيدة الأصل، خلافاً لبعض أشكال تعريف النوع المعتمد على تاريخ النشوء. خذ مثلاً نوعاً مكوناً من خمس مجموعات ذات علاقات تطورية كذلك الموضحة في (الشكل 23-7). افترض أن المجموعة C أصبحت معزولة، وطورت فروقاً تؤهلها لأن تصبح نوعاً بأي مفهوم (مثلاً، معزولة تكاثرياً، متميزة بيئياً). إن هذا التمييز يعني أن المجموعات المتبقية التي قد لا تزال قادرة على تبادل الجينات، ستصبح متوازية الأصل بدلاً من وحيدة الأصل. ويحتمل أن تحدث هذه الأوضاع بصورة متكررة في العالم الطبيعي.

إن مفاهيم النوع المعتمد على تاريخ النشوء، التي يوجد منها تشكيلات عدة هي متزايدة الاستعمال، ولكنها مثيرة للمتاعب للأسباب التي ناقشناها توأ. ويحاول علماء الأحياء التطوري إيجاد طرق للتوفيق بين المنظور التاريخي لهذا المفهوم والمنظور الموجه لمفهوم النوع البيولوجي ومفاهيم أخرى للنوع.

تاريخ نشوء الأنواع وعلم الأحياء المقارن

4-23

فإن أجنحة كل من الطيور والرعاش هي تراكيب متجانسة الشكل؛ لأنها مشتقة من تراكيب سلفية مختلفة. يمكن أن يساعد تحليل تاريخ النشوء على تحديد أي التراكيب متماثلة وأيها متجانس الشكل.

الرعاية الأبوية المتماثلة في الديناصورات والتماسيح والطيور
كشفت سجلات الأحافير الحديثة عن كثير من أنواع الديناصور كانت تظهر رعاية أبوية لصفارها. فقد كانت تحضن البيض الموضوع في الأعشاش، وتهتم بالصغار النامية التي لم تكن قادرة على الدفاع عن نفسها. وقد بينت المتحجرات الحديثة أن الديناصورات كانت تجلس في أعشاشها بالوضع نفسه الذي تجلس به الطيور اليوم (الشكل 23-18)، في البداية وُصفت هذه الاكتشافات بأنها مدهشة وغير متوقعة. فالديناصورات طورت سلوكاً بشكل مستقل مماثلاً للمخلوقات الحديثة. لكن فحص تاريخ نشوء أوضاع الديناصور (انظر الشكل 23-5) يبين

لا تزودنا شجرة تطور الأنواع بمعلومات عن العلاقات التطورية بين الأنواع فحسب، بل لا يمكن الاستغناء عنها من أجل فهم كيفية حدوث التطور. وبفحصنا لتوزيع الصفات بين الأنواع من القرائن حول العلاقات التطورية، يمكن فهم الكثير عن كيفية حدوث التطور وسببه. بهذه الطريقة، فإن شجرة تطور الأنواع تشكل أساساً لكل علم الأحياء التطوري.

الصفات المتماثلة مشتقة من المصدر السلفي نفسه

أما صفات تجانس التقويم والشكل فليست كذلك.

في (الفصل الـ 21)، أشرنا إلى التراكيب المتماثلة بأنها تلك المشتقة من جزء الجسم نفسه في السلف المشترك. وعليه، فإن زعنفة الدلفين، ورجل الحصان، متماثلتان؛ لأنهما مشتقتان من العظام نفسها في السلف الفقري. في المقابل،



ب.



أ.

الرعاية الأبوية في الديناصورات والتماسيح.
أ. ديناصور متحجر يحضن بيوضه. هذا المتحجر المدهش يبين أن الديناصور يجلس على بيوضه في العش، كما تفعل الدجاجة اليوم. فهو لا يحضن العش فقط بل يظللها بأطرافه الأمامية أيضًا. ب. التماسيح مبدئيًا رعاية أبوية. تبني إناث التماسيح أعشاشًا، وتبقى بقربها لحراستها، في حين تتطور البيوض. وعندما تصبح البيوض على وشك الفقس، تبدأ صغار التماسيح بإصدار صوت، حيث تستجيب الأنثى بالحفر لإخراج البيوض، وحمل الصغار نحو الماء.

الصفات المعقدة تتطور

عبر تتابع من التغيرات التطورية

لا تتطور معظم الصفات المعقدة بشكلها الكامل في خطوة واحدة، بل في الأغلب تبني خطوة بخطوة في سلسلة من التحولات التطورية. ويساعد تحليل نشوء الأنواع على اكتشاف هذا التسلسل التطوري.

تشكل طيور الوقت الحاضر بأجنحتها، وريشها، وعظامها الخفيفة، وعظام صدرها آلات للطيران رائعة التكيف. وتمكننا اكتشافات المتحجرات في السنوات الحديثة من إعادة بناء تطور هذه الصفات. فعندما ترتب المتحجرات بحسب تحليل نشوء الأنواع، يصبح من الواضح أن الصفات المميزة للطيور الحية لم تتطور في الوقت نفسه. ويبين (الشكل 23-11) كيف تطورت الخصائص المهمة للطيران بصورة تعاقبية ربما على مدة طويلة من الزمن في أسلاف الطيور الحديثة.

أحد الاكتشافات المهمة التي كشفتها دراسات تطور الصفات المعقدة تبين أن المراحل الأولى للصفة تطورت بوصفها تكيفًا لضغط انتخابي بيئي مختلف عن ذلك الذي تكيفت له الصفة في الوقت الراهن. إن فحص (الشكل 23-11) يكشف أن أول التراكيب الرئيسة تطور عميقًا في أصل الديناصورات وحشية القدم، في حيوانات لم تكن أطرافها الأمامية متحورة للطيران. ولهذا، فإن التراكيب الابتدائية ذات الريش كانت قد تطورت لسبب آخر، ربما للعزل الحراري، أو حتى للترزين. ومع الزمن، أصبحت هذه التراكيب متحورة للدرجة التي يشكل معها الريش الحديث إنجازًا حركيًا هوائيًا رائعًا.

يمكن استخدام طرق تاريخ نشوء النوع للتمييز

بين الفرضيات المتنافسة

إن فهم أسباب أنماط التنوع البيولوجي التي نلاحظها اليوم صعب؛ لأن نمطًا واحدًا قد يكون نتج عن عمليات عدة مختلفة. وفي كثير من الحالات، يستطيع العلماء استخدام شجرة النشوء للتمييز بين النظريات المتنافسة.

انتشار يرقات الحلزون البحري

أحد الأمثلة على استخدام تحليل نشوء الأنواع يتعلق بتطور الأشكال اليرقية في الحلزون البحري. تنتج معظم أنواع الحلزون يرقات مجهرية تجرفها التيارات في المحيط، فتسافر أحيانًا مئات، بل آلاف الأميال قبل أن تستقر، وتتحول إلى يافع. مع ذلك، طوّرت بعض الأنواع يرقات تستقر في قعر المحيط بسرعة كبيرة. لذا،

أنها شديدة القرابة بمجموعتين من الحيوانات الحية: التماسيح والطيور، التي يظهر كل منها رعاية أبوية (الشكل 23-8ب).

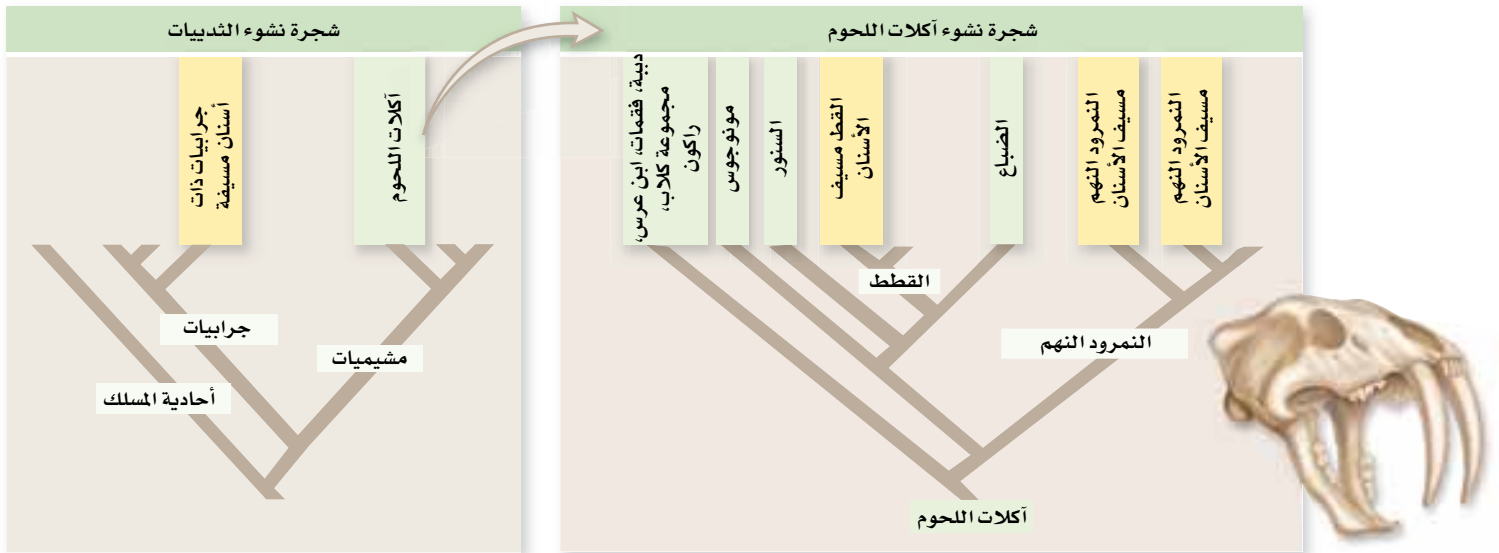
وهكذا يبدو محتملًا أن التماسيح والديناصورات والطيور لم تتطور بشكل التقائي من أسلاف مختلفة لم تكن تظهر رعاية أبوية، بل إن السلوك كان متماثلًا وراثته كل من تلك المجموعات من سلفها المشترك الذي كان يرعى صغاره.

الالتقاء في تجانس الشكل: الأسنان المسيفة وأنايب التوصيل في النباتات

في حالات أخرى، يشير تحليل نشوء الأنواع إلى أن الصفات المتشابهة تطورت باستقلال في السلالات المختلفة. إن هذا التطور الالتقائي من مصادر سلفية مختلفة يشير إلى أن هذه الصفات تمثل تجانسًا في الشكل. مثال على ذلك، يبين سجل الأحافير أن أنياب الكلاب الطويلة جدًا (أسنان مسيفة) توجد في مجموعات مختلفة من الثدييات آكلة اللحوم المنقرضة. وعلى الرغم من أن كيفية استعمال هذه الأسنان موضع جدل، فإن آكلات اللحوم مسيفة الأسنان جميعها كانت لها نسبٌ أجزاء جسم شبيهة بما للقطط، ما يشير إلى أن هذه الأنواع المختلفة من آكلات اللحوم تطورت جميعها إلى نمط حياة افتراضي متماثل. إن فحص حالات صفة الأسنان المسيفة في سياق نشوء الأنواع يكشف أنها تطورت على الأرجح بشكل مستقل ثلاث مرات (الشكل 23-9).

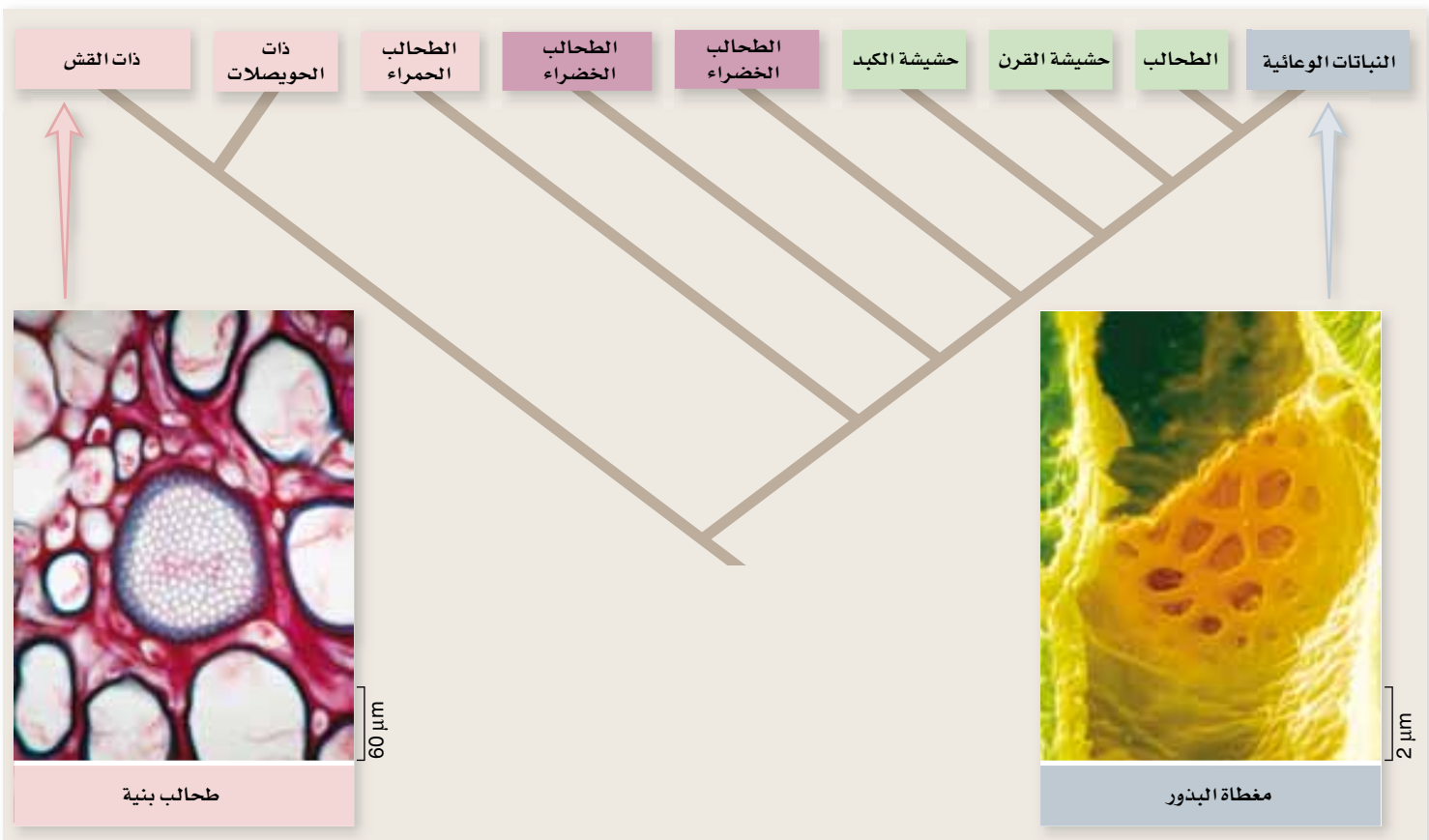
تزدنا أنياب التوصيل في النباتات بمثال مشابه. فالنباتات الوعائية، وهي مجموعة كبيرة من نباتات اليابسة (سنناقشها في الفصل الـ 30) تنقل نواتج البناء الضوئي والهرمونات والجزيئات الأخرى مسافات طويلة عبر خلايا أنبوبية متطاولة ذات جدر متقبة عند نهاياتها. وهذه التراكيب تتكدس فوق بعضها طولياً لإنشاء قناة تدعى الأنبوب الغرابي. تيسر الأنابيب الغرابية النقل مسافات طويلة، وهذا أمر مهم لبقاء النباتات الطويلة على اليابسة.

تحتوي معظم الطحالب البنية بما في ذلك عشب البحر عناصر غرابية (انظر الشكل 23-10 لمقارنة الصفائح الغرابية في الطحالب البنية ومغطة البذور) تساعد على النقل السريع للمواد. إن نباتات اليابسة والطحالب البنية متباعدة القرابة (انظر الشكل 23-10) إذ إن آخر سلف مشترك لهما كان مخلوقًا وحيد الخلية، لم يتمكن من امتلاك نظام نقل متعدد الخلايا. يشير هذا إلى أن التماثل الوظيفي والتركيب في العناصر الغرابية في هذه المجموعات النباتية مثالٌ على التطور الالتقائي.



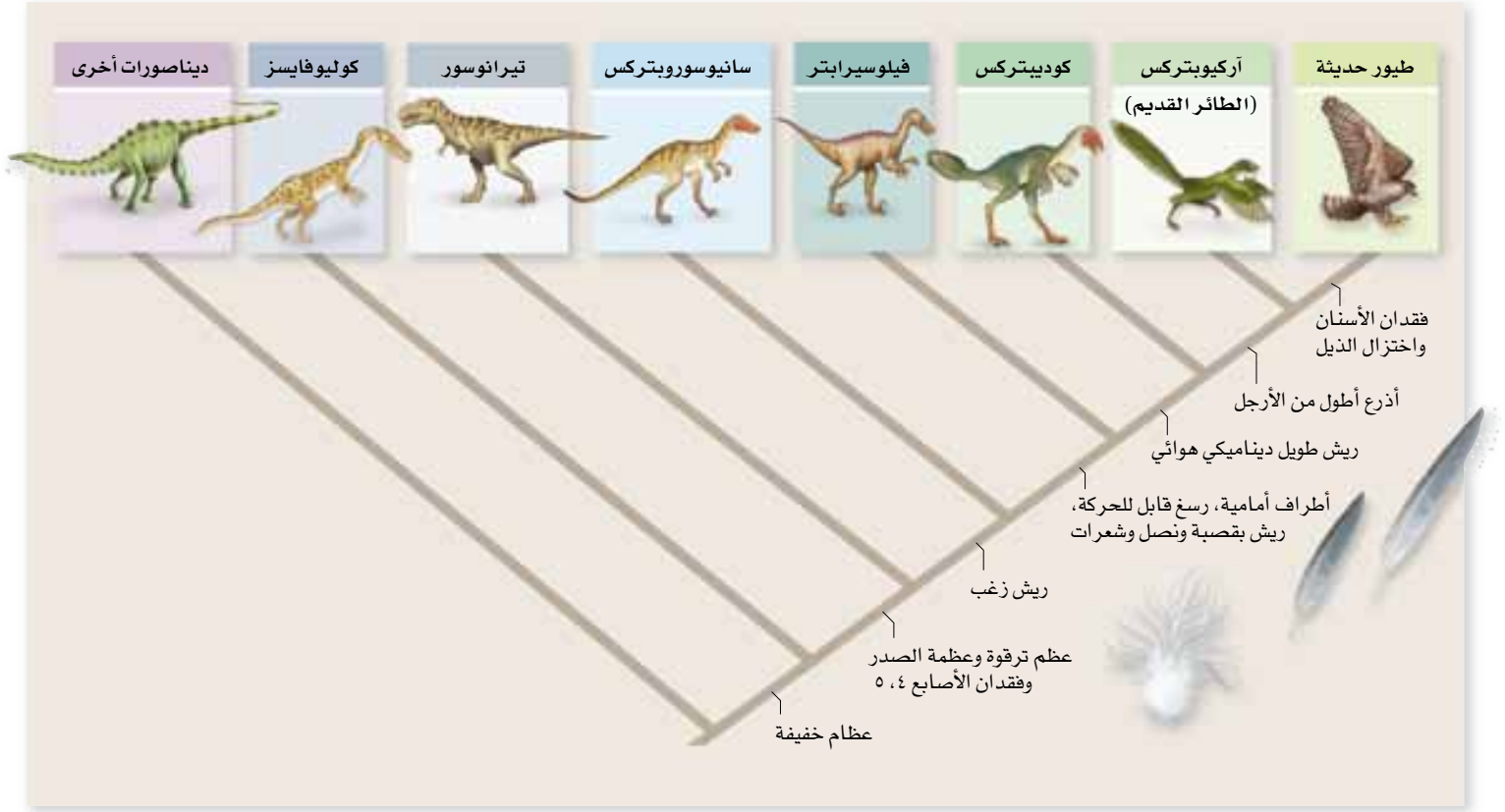
الشكل 23-9

توزيع الثدييات مسيفة الأسنان. تطورت الأسنان المسيفة ثلاث مرات على الأقل في الثدييات: الأولى، ضمن الجرابيات. والثانية، ضمن القطط، ومرة ثالثة واحدة على الأقل في مجموعة منقرضة الآن، وهي آكلة للحوم تشبه القطط، وتدعى التمرود النهم. من المحتمل أن الحالة تطورت مرتين في مجموعة التمرود النهم، لكن احتمالاً آخر يتطلب العدد نفسه في التغيرات التطورية (وهو مساوٍ في مبدأ التقتير) يشير إلى أن الأسنان المسيفة تطورت مرة واحدة فقط في أسلاف التمرود النهم، ثم فقدت لاحقاً في إحدى مجموعات التمرود النهم (ليست أغصان الجرابيات والمشيميات جميعها مبينة في الشكل).



الشكل 23-10

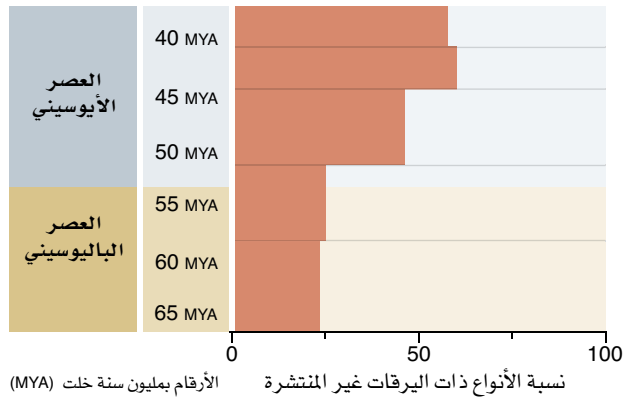
التطور الانتقائي للأنايب الناقلة. الأنايب الغريالية التي تنقل الهرمونات والمواد الأخرى داخل النبات تطورت في مجموعتين بعيدتي النسب من النباتات (الطحالب البنية هي من ذات القش، ومغطاة البذور هي من الوعائيات).



الشكل 11-23

تطور الطيور. الصفات التي نعتقد أنها تميز الطيور الحديثة تطورت على مراحل على مدى ملايين عدة من السنين.

جاء الدليل على كل من العمليتين، عندما فحصت شجرة تطور الحلزون البحري من الجنس *Comus* الذي يضم 30% من الأنواع غير المنتشرة (الشكل 13-23 ج). تشير شجرة النشوء إلى أن امتلاك يرقات منتشرة تمثل الحالة السلفية، وقد استنتج أن اليرقات غير المنتشرة تطورت ثماني مرات، ولا يوجد دليل على حدوث انعكاس للتطور من أنواع مستقرة إلى أنواع منتشرة.



الشكل 12-23

زيادة عبر الزمن في نسب الأنواع التي لا تنتشر يرقاتها بعيداً عن مكان ولادتها.

فإنها لا تنتشر بعيداً عن المكان الأصل الذي ولدت به. تشير دراسات متحجرات الحلزون إلى أن نسب الأنواع التي تنتج يرقات مستقرة غير منتشرة ازدادت خلال العصور الجيولوجية (الشكل 12-23).

هناك عمليتان يمكن أن تنتجا زيادة في اليرقات غير المنتشرة عبر الزمن: الأولى، إذا كان التغيير التطوري من منتشرة إلى مستقرة يحدث بصورة أكثر تكراراً من التغيير في الاتجاه المعاكس، فإن نسبة الأنواع غير المنتشرة ستزداد عبر الزمن. البديل لذلك، الثانية، إذا كانت الأنواع المستقرة تتنوع بشكل متكرر أكثر أو لا تنقرض بالتكرار نفسه كما الأنواع المنتشرة، فستزداد نسب الأنواع المستقرة على الأنواع المنتشرة عبر الزمن (بافتراض أن أحفاد الأنواع المستقرة ستكون مستقرة كذلك)، هذه الحالة الأخيرة هي فرضية معقولة؛ حيث إن الأنواع غير المنتشرة سيكون بها على الأرجح تدفق جينات أقل مما لدى الأنواع المنتشرة، ومن ثم ستصبح معزولة جغرافياً بسهولة، وهذا يزيد من احتمال التنوع مختلف الموطن (الفصل الـ 22).

هاتان العمليتان قد تنتجان أنماطاً نشوئية مختلفة. فإذا كان التطور من سلف منتشر إلى حفيد مستقر قد حدث بتكرار أكثر من الاتجاه المعاكس، فإن الزيادة في تغيرات كهذه ستكون واضحة في شجرة النشوء على هيئة زيادة في نقاط التفرع من منتشر D إلى مستقر N في (الشكل 13-23 أ). في المقابل، إذا دخلت الأنواع غير المنتشرة في تنوع أكبر، فإن سلالات الأنواع غير المنتشرة ستحتوي أنواعاً أكثر من سلالات الأنواع المنتشرة، كما يبين ذلك (الشكل 13-23 ب).

فقدان المراحل اليرقية في اللاقاريات البحرية

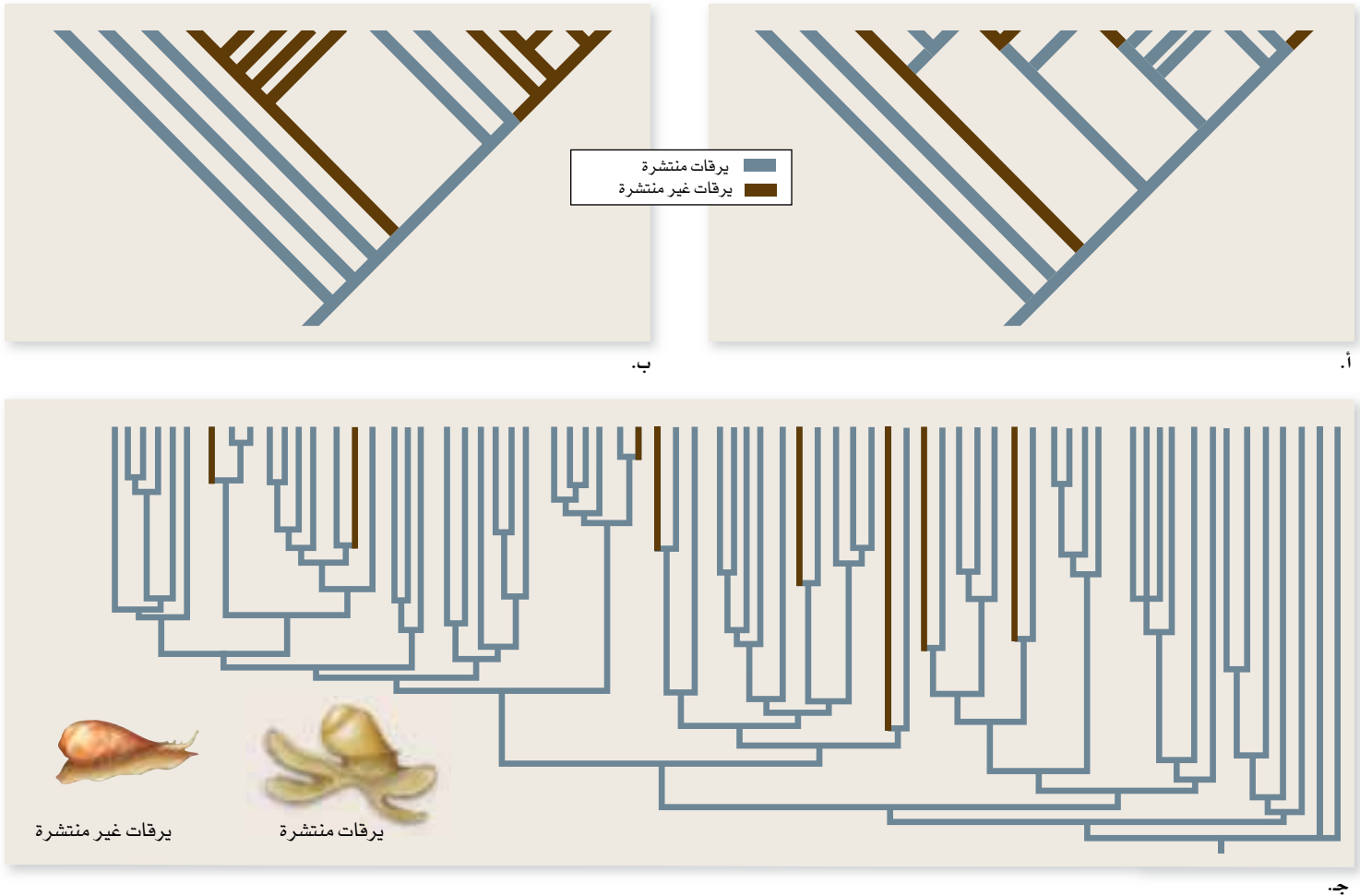
هناك ظاهرة ذات علاقة تظهر في كثير من اللاقاريات البحرية، ألا وهي فقدان الأطوار اليرقية تمامًا. تمر معظم اللاقاريات البحرية - في مجموعات متباينة كالحلزون، ونجم البحر، وشقائق النعمان - في مراحل يرقية في أثناء تطورها. ولكن في عدد من أنواع المخلوقات المختلفة، تحذف المراحل اليرقية، وتتطور البيوض مباشرة إلى يافع.

وقد اقترح أن فقدان التطوري للمراحل اليرقية مثال آخر على تغير تطوري غير عكسي؛ لأنه ما إن تفقد المراحل اليرقية، فإن من الصعب تطورها ثانية، أو هكذا هي الحجة. تبين دراسة حديثة على مجموعة من البطلينوس البحري (مخلوقات بحرية ذات صدفة قريبة الارتباط بالحلزون) أن هذا ليس بالضرورة صحيحًا؛ حيث بين هذا البطلينوس ظهور التطور الجيني المباشر مرات عدة، ومع ذلك فإن دراسة نشوء الأنواع تبين بقوة أن التطور انعكس، وأن المراحل اليرقية تطورت ثانية (الشكل 23-14 أ).

في الوقت نفسه، وجد أنّ السلالات ذات اليرقات غير المنتشرة تميل لأن يكون لها أنواع أكثر من اليرقات المنتشرة بنحو 3.5 مرة، ما يشير إلى أن الأنواع غير المنتشرة ذات معدل تنوع أعلى، أو معدل انقراض أقل، أو الأمرين معًا.

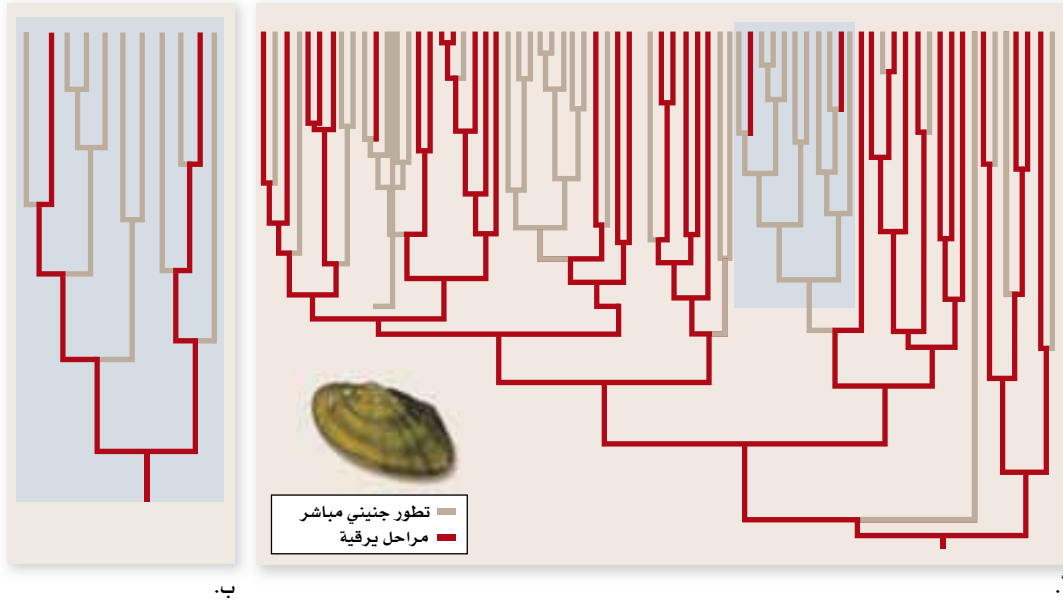
إذن، يشير هذا التحليل إلى أن الزيادة التطورية في اليرقات غير المنتشرة عبر الزمن قد تكون نتيجة التحيز في اتجاه يحدث به التطور وزيادة في معدل التنوع (أي معدل تنوع - معدل انقراض) في السلالات غير المنتشرة.

إن عدم حدوث انعكاس تطوري ليس أمرًا مستغربًا؛ لأن اليرقات التي تطورت لتصبح غير منتشرة، غالبًا ما تكون قد فقدت عددًا من التراكيب المستخدمة في التغذية في أثناء الانجراف مع تيارات المحيط. وفي معظم الحالات، عندما يفقد تركيب ما، فإنه لن يتطور ثانية. ولهذا، فإن الرأي السائد هو أن تطور اليرقات غير المنتشرة طريق في اتجاه واحد، مع وجود أمثلة قليلة على التطور ثانية نحو يرقات منتشرة.



الشكل 23-13

استقصاء شجرة النشوء لتطور اليرقات غير المنتشرة. (أ) في هذه الشجرة، حدث الانتقال التطوري من يرقات منتشرة إلى يرقات غير منتشرة بتكرار أكبر (4 مرات) من حدوث العكس (مرة واحدة). في المقابل، في الشكل (ب) تنوعت السلالات غير المنتشرة إلى درجة كبيرة بسبب معدل أعلى من التنوع، أو معدل أقل من الانقراض (بافتراض أن الأشكال المنقرضة غير مبينة في الشكل). ج. شجرة النشوء للجنس *Comus* وهو جنس من الحلزون البحري. اليرقات غير المنتشرة تطورت ثماني مرات منفصلة من يرقات منتشرة، ودون أي حالة في الاتجاه المعاكس. لا تبين شجرة التطور هذه كل الأنواع. ومع ذلك، فإن السلالات غير المنتشرة تضم أنواعًا أكثر بمقدار 3.5 مرة من السلالات غير المنتشرة.



تطور التطور الجنيني في عائلة البطلينوس. أ. ظهر التطور الجنيني المباشر مراراً عدة (مشار إليها باللون الأصفر الفاتح (البيج) المتفرع من السلف الأحمر) وثلاث حالات من التطور العكسي من تطور مباشر إلى مراحل يرقية (خطوط حمراء من سلف لونه بيج). ب. التفسير الأقل تقييداً واقتصاداً في تطور السلالات (المبين في الصندوق الأزرق الخفيف) هو أنه بدلاً من انعكاسين في التطور ظهرت ست حالات من التطور الجنيني دون أي انعكاس تطوري.

الأحافير، حيث تعدّ الصنوبريات من أوائل النباتات البذرية تطورا. بالمقابل، تطورت النباتات الزهرية (مغطاة البذور) لاحقا في العصر الطباشيري. ولهذا، فإن عائلات الخنافس المتخصصة في التغذية لها أفرع تطورية أقصر، مما يشير إلى ظهور تطوري أكثر حداثة.

إن التطابق بين الموضوع في شجرة التطور وزمن أصول النباتات يبين لنا أن الخنافس كانت محافظة في تغذيتها بشكل مثير للإعجاب. فلعائلة Nemonychidae مثلاً يبدو أنها بقيت متخصصة في الصنوبريات منذ بدء العصر الجوراسي، نحو 210 ملايين سنة خلت.

من المهم أن نتذكر أن أنماط التطور التي تقترحها دراسات النشوء لا تكون دائماً صحيحة - أي إن التطور لا يخضع بالضرورة لمبدأ التقييد والاقتصاد - ففي دراسة البطلينوس مثلاً، يحتمل دوماً أنه ضمن السلالة المبينة في المربع ذي اللون الأزرق الفاتح، حافظت السلالة على وجود اليرقات بوصفها حالة سلفية، لكن التطور الجنيني المباشر تطور باستقلال ست مرات (الشكل 23-14 ب).

فإذا كان تطور الصفات المفقودة ثانية غير محتمل، فإن النظرية البديلة، وهي أن التطور الجنيني المباشر تطور ست مرات بصورة مستقلة - بدلاً من الظهور مرة واحدة عند قاعدة السلالة ويظهر حالتين من الانعكاس التطوري - يجب أن تؤخذ في الحسبان. فمثلاً، يمكن أن تلقي الدراسات التفصيلية لعلم الشكل الخارجي أو لعلم الأجنة للأنواع التي تتطور تطوراً مباشراً الضوء على كون هذه التراكمات متماثلة أم منشقة. في بعض الحالات، يمكن لتجارب الانتخاب الاصطناعي في المختبر أو المعالجة الوراثية اختبار الفرضية القائلة: التراكم التي تفقد يصعب تطورها ثانية. فالاستنتاجات من تحليل شجرة النشوء يمكن إحكامها دائماً، عندما تدعمها نتائج أنواع أخرى من الدراسات.

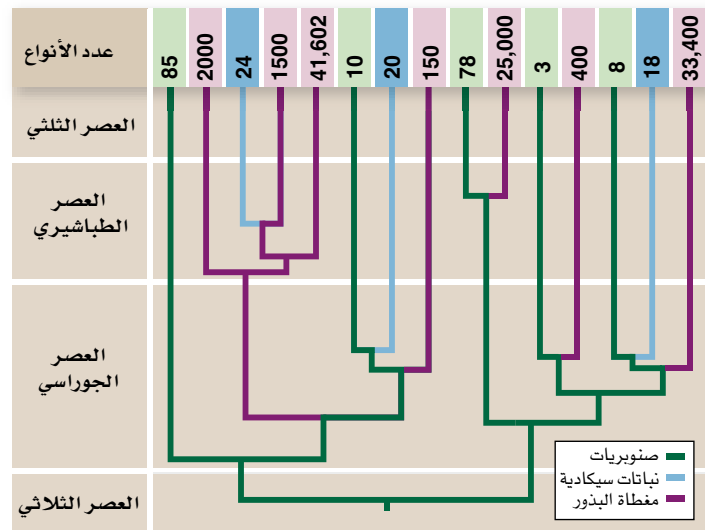
تاريخ نشوء النوع يفسر اختلاف الأنواع

أحد الأهداف المركزية لعلم الأحياء التطوري هو تفسير أنماط اختلاف الأنواع وتنوعها: لماذا تظهر بعض أنواع النباتات والحيوانات غنى في الأنواع Species richness (عدداً أكبر من الأنواع في السلالة) أكبر من بعضها الآخر؟ يمكن استخدام تحليل نشوء الأنواع لاقتراح فرضيات واختبارها حول هذه الاختلافات.

غنى الأنواع في الخنافس

تعد الخنافس (رتبة غمدية الأجنحة) أعظم الحيوانات تنوعاً، 60% تقريباً من أنواع الحيوانات جميعها حشرات، ونحو 80% من أنواع الحشرات جميعها خنافس. ومن بين الخنافس، تكون الخنافس التي تتغذى على النباتات أغنى من حيث عدد الأنواع بشكل خاص.

يزودنا فحص شجرة نشوء الأنواع بنظرة ثاقبة على التنوع التطوري للخنافس (الشكل 23-15) فمن بين سلالة آكلة النباتات Phytophaga وهي السلالة التي تضم معظم أنواع الخنافس النباتية، تمثل الأغصان الأعمق عائلات الخنافس المختصة بالتغذية على الصنوبريات. هذه الحقيقة تتسجم تماماً مع سجل



الشكل 23-15

التنوع التطوري لآكلة النباتات، أكبر سلالة من الخنافس نباتية التغذية. السلالات التي نشأت عميقاً في شجرة التطور تتغذى على الصنوبريات، أما السلالات التي تتغذى على مغطاة البذور التي تطورت حديثاً، فقد تطورت حديثاً. وقد عمر السلالات بفحص متحجرات الخنافس.

تفسير شجرة النشوء لتنوع الخنافس

هو أن التنوع مرتبط بغنى الأنواع في مغطاة البذور نفسها. فيوجد أكثر من 250,000 نوع من مغطاة البذور، قد تكون لدى سلالات الخنافس المتخصصة بها كثير من الفرص للتكيف للتغذية على أنواع محددة ما سمح للانشقاق والتنوع.

يقترح المنظور النشوئي العوامل التي قد تكون مسؤولة عن التنوع الهائل في الخنافس. فشجرة النشوء لسلالة آكلة النباتات تشير إلى أن تطور التغذية النباتية ليست بذاتها مرتبطة بغنى الأنواع الهائل، بل إن التخصص في التغذية على مغطاة البذور يبدو سابقاً للتنوع الهائل. فالتخصص في مغطاة البذور يبدو أنه ظهر خمس مرات بصورة مستقلة بين الخنافس نباتية التغذية، وفي كل حالة، كانت السلالات المتخصصة بمغطاة البذور أغنى في عدد الأنواع بشكل واضح من السلالة شديدة القرابة بها (تسمى السلالة الشقيقة) التي تتغذى على نوع آخر من النبات. أما لماذا قادت التغذية على مغطاة البذور إلى هذا التنوع الهائل في الخنافس، فالسبب لا يزال غير واضح، وهو محل تركيز الأبحاث الراهنة. أحد الاحتمالات

الصفات المتماثلة مشتقة من حالات الصفة السلفية نفسها، أما الصفات ذات الشكل المتجانس فليست كذلك، على الرغم من أنها قد تكون لها الوظائف نفسها. يمكن أن يساعد تحليل نشوء الأنواع على تحديد ما إذا كان تماثل الصفات، أم تجانس شكلها قد حدث في أثناء تطور الصفات. إن فحص شجرة نشوء الأنواع يمكن أن يستفاد منه في اختبار الفرضيات المتعلقة بتطور الصفات، وفي تنوع الأنواع واختلافها.

تاريخ نشوء الأنواع وتطور الأمراض

5-23

ثانيها، وجود سلالات مختلفة من الفيروس الإنساني، ويبدو أنها تمثل انتقالات مستقلة من أنواع رئيسية مختلفة، فكل سلالة بشرية من الفيروس أشد ارتباطاً بالسلالات القرابية منها بالسلالات البشرية الأخرى، ما يشير إلى أصول منفصلة

إن الأمثلة التي قدمناها توضح استخدام التحليل النشوئي لفحص العلاقات بين الأنواع. مثل هذا التحليل يمكن أن يطبق بصورة افتراضية على أي مجموعة من الوحدات البيولوجية، ما دام الانشقاق التطوري في هذه المجموعات يحدث بعملية تفرعية دون وجود تبادل وراثي بين المجموعات المختلفة، أو وجود القليل منه. ولا يوجد مثال يوضح هذا الأمر أفضل من المحاولات الحديثة لفهم تطور الفيروس المسبب لنقص المناعة الذاتية (الإيدز).

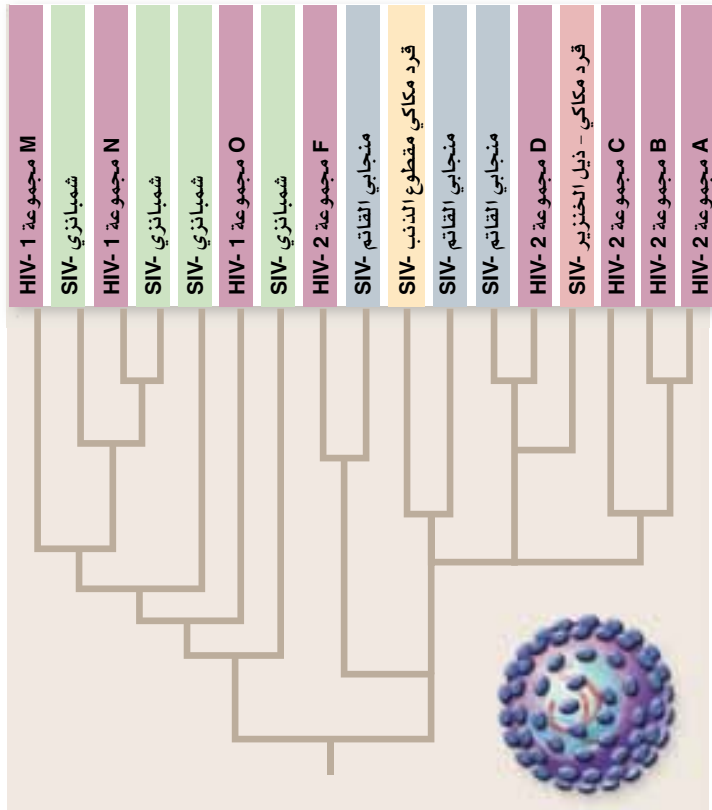
تطور فيروس نقص المناعة الإنساني

من فيروس قردي مناظر

عُرف مرض الإيدز أول مرة في بداية الثمانينيات في القرن الماضي، وأصبح وباءً في المجموعات البشرية بسرعة. وتشير التقديرات الحديثة إلى أن هناك أكثر من 39 مليون شخص مصاب بفيروس نقص المناعة HIV، وأكثر من 3 ملايين شخص يموتون كل عام.

حار العلماء في البداية في تفسير من أين جاء الفيروس HIV، وكيف أصاب الإنسان. في منتصف الثمانينيات، اكتشف العلماء فيروساً قريباً في القردة المخبرية، وأسموه فيروس نقص المناعة القردي SIV، ومن وجهة نظر الكيمياء الحيوية، فإن كلا الفيروسين متشابهان على الرغم من وجود اختلافات وراثية. وفي إحصاء آخر، تبين وجود الفيروس القردي SIV في 36 نوعاً من الرئيسيات، ولكن في الأنواع الموجودة في إفريقيا شبه الصحراوية فقط. ومن المثير للدهشة أن الفيروس القردي - الذي يبدو أنه ينتقل عن طريق الجنس، لا يبدو أنه يسبب أي مرض في هذه الرئيسيات.

وبالاعتماد على درجة التمايز الوراثي بين سلالات الفيروس القردي، يقدر العلماء أن SIV ربما وجد منذ أكثر من مليون سنة في هذه الرئيسيات ما أعطى، على ما يبدو، وقتاً كافياً للأنواع للتكيف لهذا الفيروس، وهكذا منع من أن يحدث آثاراً ضارة عليها.

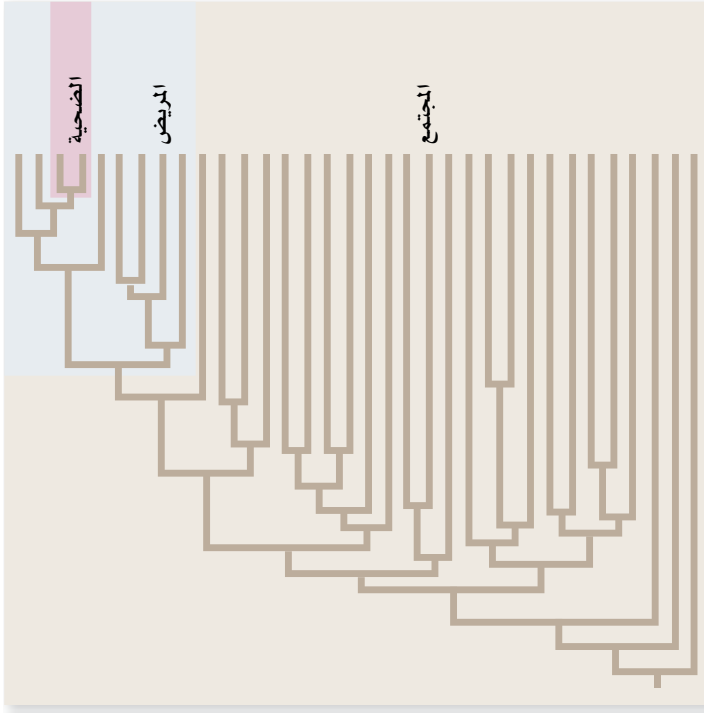


الشكل 23-16

تطور الفيروس HIV والفيروس SIV القردي. تطور الفيروس البشري HIV مرات عدة ومن سلالات قرديّة SIV موجودة في أنواع رئيسية مختلفة (كل نوع من الرئيسيات مشار إليه بلون مختلف). إن طريقة التفرع الثلاثية المبينة على يمين شجرة النشوء نتجت بسبب عدم إشارة البيانات بوضوح إلى العلاقات بين السلالات الثلاث.

تحليل تاريخ نشوء النوع يحدد مسار الانتشار

ظهرت ثلاثة اكتشافات باستخدام تحليل نشوء الأنواع لسلالات الفيروس الإنساني HIV والفيروس القردي SIV: أولها أن HIV تحدر بشكل واضح من SIV. فكل سلالات الفيروس الإنساني HIV متداخلة نشوئياً مع سلالات الفيروس القردي، ما يشير إلى أن الفيروس الإنساني مشتق من الفيروس القردي (الشكل 16-23).



الشكل 17-23

تطور سلالات فيروس HIV يكشف مصدر العدوى. تحدث الطفرة في فيروس HIV بسرعة عالية، لدرجة أن الأشخاص المصابين به غالبًا ما يحتوون طرزًا جينية عدة في أجسامهم. نتيجة لذلك، من الممكن بناء شجرة تطور لسلالات HIV وأن يشخص مصدر العدوى في شخص معين. في هذه الحالة، فإن سلالة HIV لفرد ضحية مشتقة من سلالات في جسم فرد آخر؛ المريض. أما السلالات الأخرى للفيروس، فهي من أشخاص مصابين من المجتمع المحلي.

تحليل تاريخ النشوء يمكن استخدامه للإجابة عن أسئلة محددة. فكما أثبتت شجرة نشوء الأنواع أنها مفيدة في تحديد مصدر الفيروس البشري، فإنها يمكن أن تحدد بدقة مصدر العدوى لأشخاص معينين.

هذه القدرة ظهرت في قضية بإحدى محاكم لويزيانا عام 1998 حيث اتهم طبيب أسنان بحقن صديقه السابقة بدم مسحوب من مريض بالإيدز، وتبين سجلات الطبيب أنه كان قد سحب عينة من الدم من مريض بالإيدز وبطريقة تدعو إلى الشك. قام العلماء بدراسة تتابع المادة الوراثية لسلالات الفيروس من الضحية، ومن المريض الذي سحب منه الدم، ومن عدد كبير من الأشخاص المصابين بالفيروس في المنطقة. وقد بين تحليل تاريخ النشوء بوضوح أن سلالة فيروس المرأة الضحية كانت الأقرب ارتباطًا بتلك الموجودة في دم المريض (الشكل 17-23). إن هذا التحليل الذي سمح أول مرة باستخدام علم تاريخ نشوء الأنواع بوصفه شكلاً من أشكال الأدلة المقبولة في المحاكم في الولايات المتحدة، ساعد على إدانة طبيب الأسنان، وهو الآن يمضي حكمًا بالسجن مدة 50 عامًا لمحاولته اغتيال الضحية.

يمكن استخدام التقنيات الحديثة، وتحليل تاريخ نشوء الأنواع لتتبع تطور سلالات المرض، ما يكشف مصادر الأمراض وتقدمها. ويزودنا فيروس نقص المناعة الإنساني بمثال رئيس على تطبيق تحليل نشوء الأنواع على أمراض الإنسان.

ثالثها، يبدو أن الإنسان اكتسب الفيروس البشري من أنواع مختلفة، فالنوع HIV-1 وهو الفيروس المسؤول عن التفشي العالمي للمرض له تحت أنواع ثلاثة. كل من تحت الأنواع الثلاثة أشد قرابة إلى سلالة مختلفة من الفيروس الموجود في الشمبانزي SIV، ما يشير إلى حدوث انتقال من الشمبانزي إلى الإنسان. في المقابل، فإن تحت أنواع HIV-2 الذي هو أقل انتشارًا (في بعض الحالات معروف من قرد مصاب واحد) مرتبطة بفيروس قرد موجود في قردة غرب إفريقيا، وبشكل أساسي في القرد المنغابي *Cercocebus atys*. فضلًا على ذلك، فإن تحت أنواع HIV-2 تبدو أنها تمثل عمليات انتقال عدة مستقلة بين الأنواع في اتجاه الإنسان.

الانتشار من رئيسيات أخرى إلى الإنسان

ظهرت فرضيات عدة لتفسير كيفية انتقال الفيروس القرد من الشمبانزي والقردة إلى الإنسان، الفكرة الأكثر احتمالاً هي أن الانتقال حدث نتيجة لاتصال الدم الذي ربما حدث عندما كان الإنسان يقتل القردة، ويسوق لحمها، وقد شهدت السنوات الأخيرة زيادة هائلة في معدل اصطياد الرئيسيات، وتسويق لحمها خاصة في وسط غرب إفريقيا. حدثت هذه الزيادة من اتحاد عاملين؛ زيادة المجموعات السكانية البشرية التي تتطلب كميات أكبر من البروتين، وزيادة الوصول إلى البيئات التي تعيش بها هذه الحيوانات، بسبب بناء الطرق والنشاط الاقتصادي البشري. إن النتيجة السيئة لذلك هي انخفاض حجم مجموعات أنواع الرئيسيات، بما في ذلك أقرب أقربائنا، إلى درجة تقترب من الانقراض. النتيجة الثانية لهذا الاصطياد هي أن الإنسان أصبح على تماس بصورة متزايدة مع سوائل أجسام الحيوانات الأخرى، فمن اليسير تخيل كيف يمكن أن يدخل دم القردة إلى تيار دم الإنسان من قرد ذبح حديثاً في أثناء عملية الذبح من خلال جروح الجلد التي ربما تكون قد حدثت عند الصيد أيضًا.

تحديد خط زمن العبور وموقعه

أين ومتى حدث الانتشار بين الأنواع؟ إن أنواع الفيروس البشري HIV أكثر تنوعًا في إفريقيا، ووقوعه في إفريقيا هو أعلى منه في أي مكان آخر. إن هذا الأمر، ووجود دليل على أن الفيروس البشري مرتبط بالفيروس القرد في رئيسيات إفريقيا، يجعل من المؤكد أن الإيدز ظهر بداية في إفريقيا.

أما متى حدث الانتقال إلى البشر من الرئيسيات الأخرى، فإن حقيقة التعرف إلى الإيدز في الثمانينيات فقط، تقترح أن الفيروس البشري ربما ظهر حديثاً. فأحفاد العبيد الذين أحضروا إلى أمريكا الشمالية من غرب إفريقيا في القرن التاسع عشر لم يكن لديهم هذا المرض ما يشير إلى أن المرض لم يكن موجوداً في أثناء زمن تجارة الرقيق.

وعندما تم التعرف إلى المرض في الثمانينيات، فحص العلماء عينات الدم المخزونة من الماضي، لمعرفة ما إذا أمكن التحري عن الفيروس البشري فيها. لقد وجد أن أقدم عينة أعطت نتيجة إيجابية لوجود الفيروس البشري مأخوذة عام 1959، ما يدفع تاريخ الأصل عقدين من الزمان على الأقل نحو الوراء – واعتماداً على كمية الفروق الوراثية بين سلالات HIV-1 ومن ضمنها عينة عام 1959، وافتراض أن الساعة الجزيئية هي قيد العمل، فإن العلماء يقدر أن السلالة المميتة من الفيروس البشري، ربما انتقلت إلى الإنسان قبل عام 1940.

يمكن استخدام تاريخ نشوء النوع

لتتبع تطور مرض الإيدز بين الأفراد

يتطور فيروس الإيدز بسرعة بالغة، لدرجة أن السلالات المختلفة منه يمكن أن توجد ضمن الأفراد المختلفين في المجموعة السكانية نفسها. نتيجة لذلك، فإن

1-23 التصنيف التطوري

- المجموعة متعددة الأصول لا تحتوي السلف المشترك الأحدث.
- مفهوم النوع المعتمد على تاريخ نشوء الأنواع يؤكد امتلاك الصفات المشتقة المشتركة، في حين يهتم مفهوم النوع البيولوجي بالعزل التكاثري.

أحد التحديات الكبرى لعلماء الأحياء هو فهم تاريخ العلاقات بين الأسلاف، وما يتحدر منها، الذي يوحد جميع أشكال الحياة على الأرض.

- التصنيف التطوري هو دراسة العلاقات التطورية.

4-23 تاريخ نشوء الأنواع وعلم الأحياء المقارن

- شجرة تاريخ النشوء لا تزودنا بمعلومات حول العلاقات التطورية بين الأنواع فحسب، بل لا يمكن الاستغناء عنها لفهم كيفية حدوث التطور.
- التراكيب المتماثلة مشتقة من السلف نفسه، ولكن التراكيب متجانسة الشكل ليست كذلك.

- شجرة نشوء الأنواع هي فرضية حول العلاقات التطورية بين الأنواع.
- إن وجود تشابه قد لا يدل بدقة على العلاقات التطورية؛ لأن معدل التطور يتغير، والتطور ليس وحيد الاتجاه، ولا يكون دائماً في اتجاه التفرع.
- التطور قد يكون التقائياً، وفي هذه الحالة، فإن وجود تشابه لا يعكس وجود سلف مشترك، لكنه يمثل تغيرات شكلية متماثلة.

2-23 التفرع التطوري

- توضح شجرة نشوء الأنواع كيفية تطوّر الصفات المعقدة عن طريق سلسلة من المراحل الوسيطة (الشكل 23-11).
- يمكن استخدام شجرة نشوء الأنواع لاختبار فرضيات حول تطور الصفات وتنوع الأنواع.

التفرع التطوري مقارنة لدراسة العلاقات التطورية، تؤكد تشابهاً في امتلاك الصفات المشتقة.

- التفرع التطوري يختبر توزيع حالات الصفات بين الأنواع.

5-23 تاريخ نشوء الأنواع وتطور الأمراض

- إن تطور سلالات الأمراض يمكن تتبعه باستخدام تقنيات حديثة في نشوء الأنواع؛ لأن الانشقاق التطوري يحدث دون حدوث تبادل وراثي (أو القليل منه) بين المجموعات المختلفة.

- حالات الصفات المشتقة هي تلك التي تختلف عن حالات الصفات التي يمتلكها الأسلاف.
- حالات الصفات السلفية هي تلك التي تماثل حالات الصفات التي يمتلكها الأسلاف.

- بناءً على دراسات في تاريخ نشوء الأنواع، تحدر فيروس نقص المناعة البشري من الفيروس القردى، والسلالات المختلفة للفيروس البشري لها أصول مختلفة، وقد اكتسب الإنسان هذا الفيروس من عوائل رئيسية مختلفة (الشكل 23-16).

- يستخدم استقطاب الصفة مجموعة خارجية للمقارنة، بها تتم مقارنة حالات الصفة لنوع في المجموعة قيد الدراسة مع حالات الصفة لنوع أو مجموعة من الأنواع شديدة القرابة.

- يفترض أن المرض انتقل إلى الإنسان عند اتصاله بلحم الرئيسيات المذبوحة.

- حالات الصفة التي تبديها المجموعة الخارجية يفترض أنها سلفية، أما حالات الصفة الأخرى فتعد مشتقة.

- يمكن استخدام تقنيات تاريخ نشوء الأنواع لتحديد المصدر الدقيق للعدوى بفيروس مرض نقص المناعة البشري وبدقة (الشكل 23-17).

- يصف مخطط التفرع التطوري فرضية للعلاقات التطورية (الشكل 23-2).
- الصفات المشتقة التي يشترك بها أفراد سلالة أو فرع، ولكن لا تشاركها بها أقاربها الحميمة تدعى تشابك الأشكال.

- يشير تجانس الأشكال والتقويم إلى حالات الصفة المشتركة التي لم تورث من سلف مشترك يظهر حالة الصفة تلك.

- مبدأ التقدير أو الاقتصاد يعمل بصورة جيدة، عندما يحدث التغير التطوري بشكل بطيء نسبياً، وينص المبدأ على أن شجرة نشوء الأنواع ذات الافتراضات الأقل، هي الأفضل لاعتمادها، عندما ينشأ خلاف حول الصفات.

3-23 التصنيفان: التطوري والتقليدي

التصنيف التطوري هو إعادة بناء العلاقات التطورية ودراستها، أما التصنيف التقليدي فهو كيفية تنظيم الأنواع في ترتيب تصنيفي.

- تتألف المجموعة وحيدة الأصل من الأصل أو السلف المشترك الأحدث، وكل ما تحدر عنه.
- تتألف المجموعة متوازية الأصل من السلف المشترك الأحدث وبعض من أحفاده.

اختبار ذاتي

- ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:
- التشابه الإجمالي في الطراز الشكلي قد لا يعكس دائماً العلاقات التطورية بسبب:
 - التطور الالتقائي.
 - الاختلافات في معدل التغير التطوري للأنواع المختلفة الصفات.
 - تجانس الشكل والتقويم.
 - كل ما ذكر.
 - التصنيف التطوري:
 - يعتمد على التشابه الإجمالي في الطراز الشكلي.
 - يتطلب تمييز التشابه بسبب الوراثة من سلف مشترك عن الأسباب الأخرى للتشابه.
 - لا يتأثر بتجانس الشكل.
 - لا شيء مما ذكر.
 - مبدأ التقدير أو الاقتصاد:
 - يساعد علماء الأحياء التطوري على التمييز بين الفرضيات المختلفة حول نشوء الأنواع.
 - لا يتطلب أن يحدد استقطاب الصفات.
 - طريقة لتجنب استخدام مجموعة خارجية في تحليل نشوء الأنواع.
 - لا يمكن استخدامه في الصفات الجزئية.
 - مفهوم النوع المعتمد على تاريخ نشوء الأنواع:
 - يعتمد على ما إذا كانت الأفراد من مجموعات مختلفة تتزاوج بنجاح.
 - لا يمكن تمييزه عن مفهوم النوع البيولوجي.
 - لا يمكن تطبيقه على المجموعات مختلفة الموطن.
 - يعتمد على الاستقلال التطوري بين المجموعات.
 - يقترح مبدأ التقدير أو الاقتصاد أن الرعاية الأبوية في الطيور والتماسيح وبعض الديناصورات:
 - تطورت بشكل مستقل مرات عدة بالتطور الالتقائي.
 - تطورت مرة واحدة في سلف مشترك لكل المجموعات الثلاث.
 - صفة تجانس في الشكل.
 - ليست صفة متماثلة.
 - إعادة تطور الصفات المفقودة، خاصة إذا كانت معقدة:
 - يمكن تحديد هويتها بالتحليل النشوئي.
 - لا تحدث أبداً.
 - ليست مثلاً على انعكاس التطور.
 - لا تؤثر في تفسير العلاقات التطورية.
 - مصطلح الساعة الجزيئية في سياق علم الأحياء التطوري وعلم تاريخ نشوء الأنواع:
 - يشير إلى مجموعة من البروتينات التي تحت الإيقاع اليومي الداخلي في الحيوانات.
 - افتراض لا يمكن التشكيك فيه، مفاده أن الجزيئات البيولوجية جميعها تتطور بمعدل ثابت.
 - قد يساعد على تزويدنا بطريقة لتقدير التاريخ الزمني المطلق للأحداث التاريخية في التطور.
 - يطبق على المخلوقات التي تتكاثر جنسياً فقط.
 - المجموعة التصنيفية التي تحتوي سلفاً مشتركاً وتستثني مجموعة متحدرة منها هي:
 - متوازية الأصول.
 - وحيدة الأصل.
 - متعددة الأصول.
 - مجموعة سلالية جيدة.

- الأطراف الأمامية للطائر والأطراف الأمامية لوحيد القرن:
 - متماثلة ومتحدة التشابه الشكلي.
 - ليست متماثلة، ولكنها متحدة التشابه الشكلي.
 - متماثلة ومتشابهة الشكل.
 - غير متماثلة، ولكنها متشابهة الشكل.
- من أجل تحديد استقطاب الحالات المختلفة لصفة، يجب أن:
 - يوجد سجل أحفوري للمجموعة قيد الدراسة.
 - تتوافر بيانات عن التابع الوراثي.
 - يتم اختيار اسم مناسب للمجموعة التصنيفية.
 - تحدد مجموعة خارجية.
- تشمل المجموعة متوازية الأصول:
 - السلف وكل ما تحدر منه.
 - السلف وبعض ما تحدر منه.
 - أحفاد أكثر من سلف واحد مشترك.
 - كل ما ذكر.
- الأنابيب الغريالية والعناصر الغريالية:
 - متجانسة الشكل؛ لأن لها وظائف مختلفة.
 - متماثلة؛ لأن لها الوظيفة نفسها.
 - متجانسة الشكل؛ لأن سلفها المشترك كان وحيد الخلية.
 - تراكيب ذات علاقة بالنقل في الحيوانات.
- شجرة نشوء الديناصورات التي تقود إلى الطيور:
 - تبين أن الوظيفة الأولى للريش كانت الطيران.
 - تبين أن الريش والأجنحة تطورا في الوقت نفسه.
 - تقترح أن التراكيب المعقدة تتطور بشكل سريع في خطوة واحدة.
 - تكشف وجود أشكال انتقالية عدة بين الطيور الحديثة وأسلافها.
- تحليل تاريخ النشوء لفيروس مرض نقص المناعة الإنساني يقترح:
 - أصلاً واحداً للفيروس البشري من الرئيسيات.
 - أصول عدة للفيروس البشري من أنواع رئيسية مختلفة.
 - أصول عدة للفيروس البشري من أصل رئيسي مفرد.
 - أن الفيروس القردي نشأ من الفيروس الإنساني.

أسئلة تحدد

- أدرج تشابك الأشكال والفئات التصنيفية التي يعرفها ذلك التشابك في الأشكال للمجموعات المبينة في (الشكل 23-2). سم كل مجموعة تعرفها بمجموعة من تشابكات الأشكال بطريقة قد تفسر بأنها مفيدة لمعرفة نوع الصفات التي تعرف المجموعة.
- إن تحديد «مجموعة خارجية» مكون أساسي لتحليل التفرع التطوري. وكما هو موصوف في صفحة 456، اختيرت مجموعة شديدة القرابة، ولكنها ليست جزءاً من المجموعة قيد الدراسة. فإذا كان المرء لا يعرف العلاقة بين الأفراد في المجموعة قيد الدراسة، فكيف له أن التأكد أنه اختار المجموعة الخارجية المناسبة؟ هل تستطيع التفكير في مقاربة قد تقلل أثر الاختيار السيئ للمجموعة الخارجية؟
- كما لاحظت في أثناء قراءتك، التفرع التطوري طريقة واسعة الاستخدام في التصنيف التطوري، ونظامنا التصنيفي (علم التصنيف) يعكس بشكل متزايد معرفتنا بالعلاقات التطورية. باستخدام الطيور مثلاً، ناقش فوائد مساوئ تعريفنا للطيور بوصفها زواحف، مقارنة بكونها مجموعة منفصلة ومساوية للزواحف.
- في مجموعة أنواع من البطليونس، يبدو أن فقد تطور البرقات الجيني وانعكاس التطور الجيني المباشر حدث مرات عدة. وبالأخذ في الحسبان مبدأ التقدير أو الاقتصاد البسيط، هل ساهمت التغيرات في أي اتجاه بشكل متساو في تقييم الفرضية الأكثر اقتصاداً؟ هل يمكن الأخذ في الحسبان ما إذا كان فقدان المراحل البرقية هو أكثر احتمالاً من إعادة تطورها من التطور الجيني المباشر؟ كيف؟

24 الفصل

تطور المحتوى الجيني (الجينوم)

Genome Evolution

مقررة

يضم المحتوى الجيني المادة الخام للتطور، وكثيراً من الأدلة على التطور، متضمنة في المحتوى الجيني ذي الطبيعة المتغيرة. وعندما تم الكشف عن التتابع في المحتوى الجيني بشكل متزايد، برز حقل علم المحتوى الجيني المقارن بوصفه حقلاً جديداً ومثيراً، وأعطى نتائج مذهلة، وطرح كثيراً من الأسئلة. وبمقارنة المحتوى الجيني بكامله، وليس فقط مقارنة جينات مفردة، تحسنت قدرتنا على فهم كيفية عمل التطور، وعلى تحسين المحاصيل، وتحديد الأساس الوراثي للأمراض، ما قد يطور علاجات أكثر فعالية وذات أعراض جانبية أقل. يهتم هذا الفصل بعلم المحتوى الجيني المقارن ودوره في تحسين فهمنا لتطور المحتوى الجيني، وكيفية تطبيق المعرفة الجديدة لتحسين حياتنا.



موجز المفاهيم

1-24 علم المحتوى الجيني المقارن

- تتراكم الاختلافات التطورية عبر مدة زمنية طويلة.
- يتطور المحتوى الجيني بمعدلات مختلفة.
- يمتلك المحتوى الجيني للنبات والفطريات والحيوان جينات متميزة وأخرى مشتركة.

2-24 تطور كامل المحتوى الجيني

- يوجه تعدد المجموعة الكروموسومية القديم والحديث دراسات تطور المحتوى الجيني.
- تعدد المجموعة الكروموسومية في النبات واسع الانتشار، وله أصول مشتركة عدة.
- يحدث تعدد المجموعة الكروموسومية إزالة للجينات المتضاعفة.
- يمكن أن يغير تعدد المجموعة الكروموسومية من التعبير عن الجينات.
- الجينات القافزة تنتقل عقب حدوث تعدد المجموعة الكروموسومية.

3-24 التطور ضمن المحتوى الجيني

- قد تتضاعف الكروموسومات المفردة.
- قد تتضاعف قطع DNA.
- يمكن إعادة ترتيب المحتوى الجيني.
- ينتج عدم نشاط الجينات جينات كاذبة.
- انتقال الجينات الأفقي يعقد الوضع.

4-24 وظيفة الجين وأنماط التعبير عنه

- تختلف أنماط استنساخ الجينات بين الإنسان والشمبانزي.
- الكلام يتميز به الإنسان: مثال على التعبير المعقد.

5-24 DNA غير المشفر لإنتاج البروتين والوظيفة التنظيمية

6-24 حجم المحتوى الجيني وعدد الجينات

- يسبب DNA غير المشفر لإنتاج البروتين تضخماً في حجم المحتوى الجيني.
- تتباين النباتات كثيراً في حجم المحتوى الجيني.

7-24 تحليل المحتوى الجيني والوقاية من الأمراض وعلاجها

- المحتويات الجينية المتباعدة تقدم أدلة على أسباب الأمراض.
- المخلوقات شديدة القرابة تحسن البحث الطبي.
- تكشف الاختلافات في المحتوى الجيني للعائل ومسبب المرض أهداف العلاج.

8-24 تحسين المحاصيل الزراعية عن طريق تحليل المحتوى الجيني

- نماذج المحتوى الجيني للنبات تشكل حلقة الوصل نحو وراثة نباتات المحاصيل.
- يمكن تحديد جينات بكتيريا مفيدة والاستفادة منها.

علم المحتوى الجيني المقارن

من الممكن استكشاف الفروق الوراثية بين الأنواع بطريقة مباشرة تمامًا، وبهذا نفحص آثار المسار التطوري للأنواع المختلفة.

تتراكم الاختلافات التطورية عبر مدة زمنية طويلة

يمكن أن يتطور المحتوى الجيني للفيروسات والبكتيريا في أيام عدة، في حين تتطور الأنواع حقيقية النوى المعقدة عبر ملايين السنين. لتوضيح هذه النقطة، سنقارن المحتوى الجيني لفقرات ثلاثة، هي: الإنسان، والسمة المنتفخة *Fugu rubripes*، والفأر *Mus musculus*.

مقارنة بين المحتوى الجيني للإنسان والسمة المنتفخة

استكملت النسخة الأولى (الابتدائية) من تتابع السمة المنتفخة عام 2002، وكان ذلك المحتوى الجيني الثاني للفقرات يتم تحليل تتابعه. وأصبح ممكناً للمرة الأولى مقارنة المحتوى الجيني للإنسان والسمة المنتفخة، وكلاهما من الفقرات. ويبدو واضحاً أن هذين المخلوقين كان لهما سلف مشترك قبل 450 مليون سنة.

كان أحد التحديات الأساسية لعلم الأحياء التطوري الحديث إيجاد طريقة لربط التغيرات في تتابع DNA الذي نستطيع الآن دراسته بتفصيل كبير، مع تطور الصفات الشكلية المستخدمة لبناء شجرة النشوء التقليدية. يسهم كثير من الجينات المختلفة في الصفات المعقدة - كالريش الذي وصفناه في الفصل السابق. إن إيجاد صلة بين تغير محدد في الجين، وتحويل في الصفة الشكلية أمر صعب بشكل خاص.

تشكل مقارنة المحتوى الجيني (كامل تتابعات DNA) للأنواع المختلفة أداة جديدة قوية لاستكشاف الانشقاق التطوري بين المخلوقات، في محاولتنا للربط بين التغيرات على مستوى DNA والاختلافات الشكلية. فالمحتوى الجيني ليس مجرد كتاب يحتوي التعليمات والإرشادات لبناء المخلوق والحفاظ عليه، بل إنه يحتوي كميات هائلة من المعلومات عن تاريخ الحياة. وكما عرفت في (الفصل الـ 18)، فإن العدد المتزايد من المحتوى الجيني الذي حُلل بشكل كامل في الممالك جميعها يقود إلى ثورة في علم الأحياء التطوري المقارن (الجدول 1-24). الآن،

مؤشرات علم المحتوى الجيني المقارن لحقيقية النوى				الجدول 1-24
السنة التي حُلل بها التتابع	عدد الجينات تقديراً	حجم المحتوى الجيني تقديراً (مليون زوج قاعدة)	المخلوق	
الفقرات				
2001	25,000–20,000	2,900		<i>Homo sapiens</i> (الإنسان)
2002	30,000	2,600		<i>Mus musculus</i> (الفأر)
2002	33,609	365		<i>Fugu rubripes</i> (السمة المنتفخة)
2004	20,973	2,750		<i>Rattus norvegicus</i> (الجرذ)
2005	25,000–20,000	3,100		<i>Pan troglodytes</i> (الشمبانزي)

مؤشرات علم المحتوى الجيني المقارن لحقيقية النوى			الجدول 1-24
السنة التي حُلَّ بها التتابع	عدد الجينات تقديراً	حجم المحتوى الجيني تقديراً (مليون زوج قاعدة)	المخلوق
الفقرات			
2004	23,000–20,000	1,000	 <i>Gallus gallus</i> (ديك الغابة)
اللافقرات			
2000	13,600	137	 <i>Drosophila melanogaster</i> (ذبابة الفاكهة)
2002	56,000–46,000	278	 <i>Anopheles gambiae</i> (البعوض)
الفطريات			
2002	4,824	13,8	 <i>Schizosaccharomyces pombe</i> (خميرة الانشطار)
1997	5,805	12,7	 <i>Saccharomyces cerevisiae</i> (خميرة الخباز)
النباتات			
2000	25,498	125	 <i>Arabidopsis thaliana</i> (رشاد الجدران)
2002	41,000	430	 <i>Oryza sativa</i> (الأرز)
الطلائعيات			
2002	5,300	23	 <i>Plasmodium falciparum</i> (طفيل الملاريا)

والانتخاب المنقّي يزيل هذه الطفرات. تكمن الإجابة عن لغز وجود انتخاب منقي أقل في الرئيسيات في أن حجم المجموعات السكانية هنا هو أصغر، والانتخاب المنقي أقل فعالية في المجموعات الصغيرة.

يتطور المحتوى الجيني بمعدلات مختلفة

تكشف مقارنة المحتوى الجيني لكل من الفأر والإنسان، أنه، منذ أن اشتركا في سلف مشترك منذ نحو 75 مليون سنة، حدثت الطفرة في DNA الفأر بسرعة ضعفين أكثر مما حدثت في الإنسان. انفصلت ذبابة الفاكهة والبعوضة *Anopheles* تطوريًا منذ ما يقارب 250 مليون سنة من التطور، ويبدو أنهما تطورتا بشكل أكثر سرعة في تلك الفترة مما حدثت للفقرات. فمدى التشابه بين هاتين الحشرتين يشابه الذي بين الإنسان والسمكة المنتفخة اللذين انفصلا منذ 450 مليون سنة. تتطلب هذه الملاحظات المثيرة للاهتمام تفسيرًا: ترى إحدى الفرضيات التي تجد الكثير من الدعم الآن، أن الاختلاف في طول الجيل هو السبب في اختلاف معدلات تطور المحتوى الجيني. فمثلًا، الفأر القادر على التكاثر كل ستة أسابيع، لديه انقسامات في الخلايا الجرثومية المولدة، ولديه فرص لإعادة الاتحاد عبر أي مدة من الزمن أكبر مما لدى الإنسان. إن معدلات الطفرات في الخلايا المولدة لدى الفأر والإنسان سيكون هو نفسه في كل جيل، ولكن سيكون هناك عدد أكبر من الأجيال لدى الفأر.

يملك المحتوى الجيني للنبات والفطريات والحيوان جينات متميزة، وأخرى مشتركة

نعود الآن خطوة إلى الوراء للنظر في اختلافات المحتوى الوراثي ضمن ممالك حقيقية النوى التي تشكلت تطوريًا قبل عهد طويل من الشواهد التي أوردناها. لقد شاهدت تواترًا أن كثيرًا من الجينات تُعدّ محافظة جدًا في الحيوانات. فهل جينات النبات محافظة جدًا أيضًا؟ وإذا كان الأمر كذلك، فهل هي شبيهة بتلك التي في الحيوانات أو الفطريات؟

مقارنة بين المحتوى الجيني لنباتين

أول محتوى جيني لنبات تم تحليله تتابعه كان لنبات رشاد الجدران *Arabidopsis thaliana*، وهو عضو صغير في عائلة الخردل، غالبًا ما يستخدم نموذجًا لدراسة الوراثة الجزيئية والتطور الجيني للنباتات الزهرية. اكتمل تحليل المحتوى الجيني لهذا النبات بشكل تام عام 2000، وكشف عن وجود 25,948 جينًا، وهو عدد قريب مما لدى الإنسان، ولكن في محتوى جيني حجمه 125 مليون زوج من القواعد فقط، وهو أقل بثلاثين ضعفًا من المحتوى الجيني للإنسان.

يعود نبات الأرز *Oryza sativa* لعائلة الحشائش التي تضم الذرة، والقمح، والشعير، والصورغوم (الذرة الرفيعة)، وقصب السكر. للأرز محتوى جيني صغير، خلاقًا لمعظم الحشائش، يتكون من 430 مليون زوج قاعدة. وحتى في محتوى جيني صغير كهذا، فإنه يوجد 41,000 جين.

وعلى الرغم من أن الأرز، ورشاد الجدران قريبان متباعداً، فإنهما يشتركان في كثير من الجينات. فأكثر من 80% من الجينات الموجودة في الأرز بما في ذلك المكررة، توجد أيضًا في رشاد الجدران. ويقع ضمن ما تبقى من 20% الجينات التي قد تكون مسؤولة عن بعض الفروق الوظيفية والشكلية بين الأرز (أحادي الفلقة) والرشاد (ثنائي الفلقة)، وهما مجموعتان مختلفتان من النباتات الزهرية. من المحتمل أن كثيرًا من الفروق الأخرى بين النوعين تعكس فروقًا في التعبير عن الجينات، وسناقش ذلك لاحقًا في هذا الفصل (الاختلافات الشكلية والوظيفية موصوفة في الفصل الـ 30).

في أثناء التطور، بقيت بعض جينات الإنسان والسمكة المنتفخة دون تغيير، ولكن بعضها الآخر مميّز لكل نوع. 25% تقريبًا من جينات الإنسان ليس لها نظير يقابلها في السمكة المنتفخة *Fugu*. كذلك، فقد تمت إعادة ترتيب واسعة في المحتوى الجيني خلال مدة الـ 450 مليون سنة، ومنذ أن انشق خط الثدييات عن خط الأسماك العظمية، ما يشير إلى خلط هائل لترتيب الجينات. وأخيرًا، فإن المحتوى الجيني للإنسان هو 97% DNA مكرر (الفصل الـ 18) ولكن DNA المكرر في السمكة *Fugu* يشكل أقل من سدس المتابع.

مقارنة بين المحتوى الجيني للإنسان والفأر

في نهاية عام 2002، استكمل تجمع دولي من الباحثين النسخة الأولى لتتابع المحتوى الجيني للفأر، وسمح بذلك لمقارنة المحتوى الجيني لمخلوقين ثديين لأول مرة. وعلى العكس من مقارنة السمكة المنتفخة بالإنسان، فإن الاختلافات في المحتوى الجيني لكل من الإنسان والفأر ضئيلة جدًا. يمتلك المحتوى الجيني للإنسان 400 مليون نيوكليوتايد أكثر مما للفأر. وتكشف مقارنة المحتوى الجيني أن لكل منهما نحو 25,000 جين، وإنهما يتشاطران معظم هذه الجينات. في الحقيقة، فإن الإنسان يشارك الفأر في 99% من جيناته. وقد انشق الإنسان والفأر تطوريًا منذ نحو 75 مليون سنة، وهذا يعادل سدس مقدار الوقت الذي فصل السمكة المنتفخة عن الإنسان تقريبًا. هناك فقط 300 جين يتميز بها كل من المخلوقين عن الآخر، وهذا يساوي 1% تقريبًا من المحتوى الجيني.

من منظور الإنسان، تمثل مدة 75 مليون سنة مدة كبيرة من الزمن. ومع ذلك، فإن هناك تشابهًا هائلًا بين المحتوى الجيني للإنسان والفأر. كذلك، وحتى بعد مرور مدة 450 مليون سنة على الاشتراك في سلف مشترك، فإن 75% من الجينات في الإنسان لها ما يناظرها في السمكة المنتفخة. وعلى الرغم من أن المحافظة على الجينات تعد مرتفعة عبر الزمن التطوري، فإن إعادة ترتيب المناطق الكروموسومية، كبيرها وصغيرها، لم تكن أمرًا غريبًا.

مقارنة المحتوى الجيني بين الإنسان والشمبانزي

انشق الإنسان والشمبانزي *Pan troglodytes* تطوريًا منذ نحو 3.5 مليون سنة فقط، ما ترك قليلًا من الوقت أمام المحتوى الجيني لأي منهما لأن يراكم فروقًا بالطفرة. حُلّلت تتابع المحتوى الجيني للشمبانزي عام 2005 ما زدونا بنافذة للمقارنة بيننا وبين الأنواع القريبة لنا. إن مقارنة استبدال نيوكليوتايد واحد تكشف أن 1.06% فقط من المحتويين الجينيين يمتلك فروقًا ثابتة (لا تتغير) في نيوكليوتايدات مفردة. وقد وجد اختلاف مقداره 1.5% في الإدخال والحذف بين الشمبانزي والإنسان. وتتوقد 53% من طفرات الإدخال والحذف الخاصة بالإنسان إلى تغير فقدان الوظيفة الذي يرجع إلى الصفات التي تميزنا عن الشمبانزي، بما في ذلك الجمجمة الأكبر، وفقدان الشعر على الجسم، وكما سنناقش لاحقًا في هذا الفصل، فإن الطفرات التي تقود إلى فروق في نمط التعبير عن الجينات مهمة بشكل خاص لفهمنا لسبب الاختلاف الذي أصبح عليه كل من الشمبانزي والإنسان.

تصنف الطفرات في DNA المشفر إلى مجموعتين: تلك التي تغير الأحماض الأمينية المشفر لها في التتابع (تغيرات غير مترادفة) وتلك التي لا تغير الأحماض الأمينية المشفر لها (تغيرات مترادفة، عد إلى الجدول 15-1). تكشف مقارنة المحتوى الجيني للفأر والجرذ عن وجود نسبة أصغر من التغيرات غير المترادفة إلى التغيرات المترادفة من المقارنة بين الشمبانزي والإنسان. إن النسبة المترددة في الرئيسيات تشير إلى أن عددًا أقل من الطفرات غير المترادفة قد أزيل بفعل الانتخاب الطبيعي مما حدث في الفأر والجرذ. إن إزالة الجينات غير المترادفة في أثناء التطور يدعى الانتخاب المنقّي؛ لأن الطفرات ذات تأثير ضار في الغالب،

مقارنة النباتات بالحيوانات والفطريات

نحو ثلث الجينات في رشاد الجدران والأرز تبدو جينات نباتية بشيء من المنطق، أي جينات لا توجد في أي محتوى جيني للحيوانات أو الفطريات بحسب ما حُلل حتى الآن. وتضم هذه آلافاً عدة من الجينات ذات العلاقة بالبناء الضوئي والتشريح البنائي الضوئي. ومع ذلك، فإن عدداً قليلاً من المحتوى الجيني للنباتات قد تم تتبعه حتى الآن.

من بين الجينات المتبقية الموجودة في النباتات عدد كبير مشابه لتلك الموجودة في الحيوانات والفطريات، وبشكل خاص تلك الجينات المتعلقة بالأبيض الوسيط

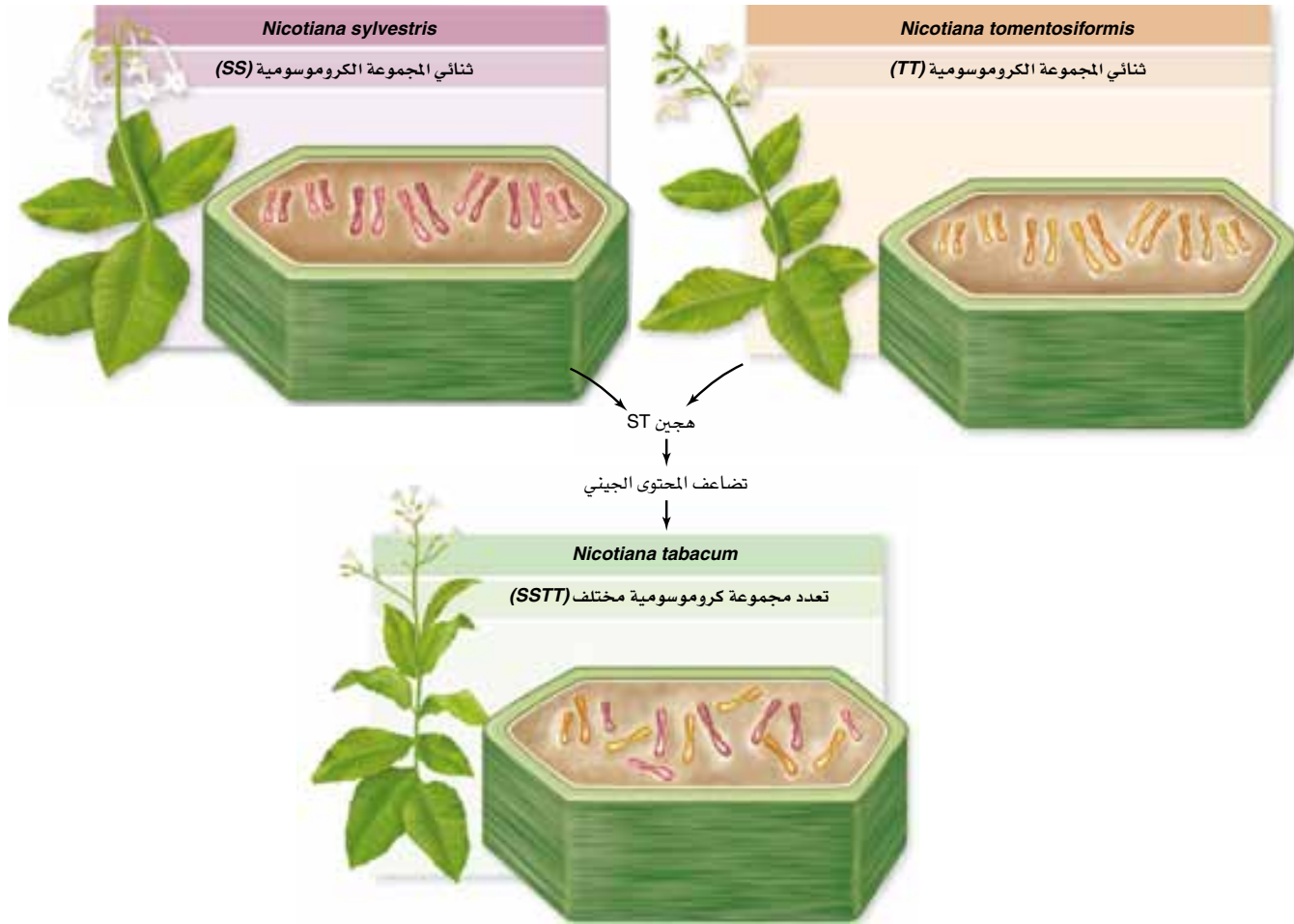
الأساسي والمتعلقة بتضاعف المحتوى الجيني وإصلاحه، وفي استنساخ RNA، وبناء البروتين. وقبل توافر تحليل تتابع كامل المحتوى الجيني، كان تقييم درجة التشابه والاختلاف الوراثي بين المخلوقات المتباينة أمراً صعباً في أحسن الأحوال.

قد يحتاج تطور المحتوى الجيني إلى ملايين السنين، وفي بعض الحالات، إلى أيام عدة، وهو لا يحدث بمعدل ثابت في الأنواع جميعها. وعلى الرغم من أن كثيراً من الجينات محافظ بشكل كبير عبر الممالك، فإن كثيراً من الجينات، بما في ذلك ثلث المحتوى الجيني للنبات، يميز مملكة عن أخرى.

تطور كامل المحتوى الجيني 2-24

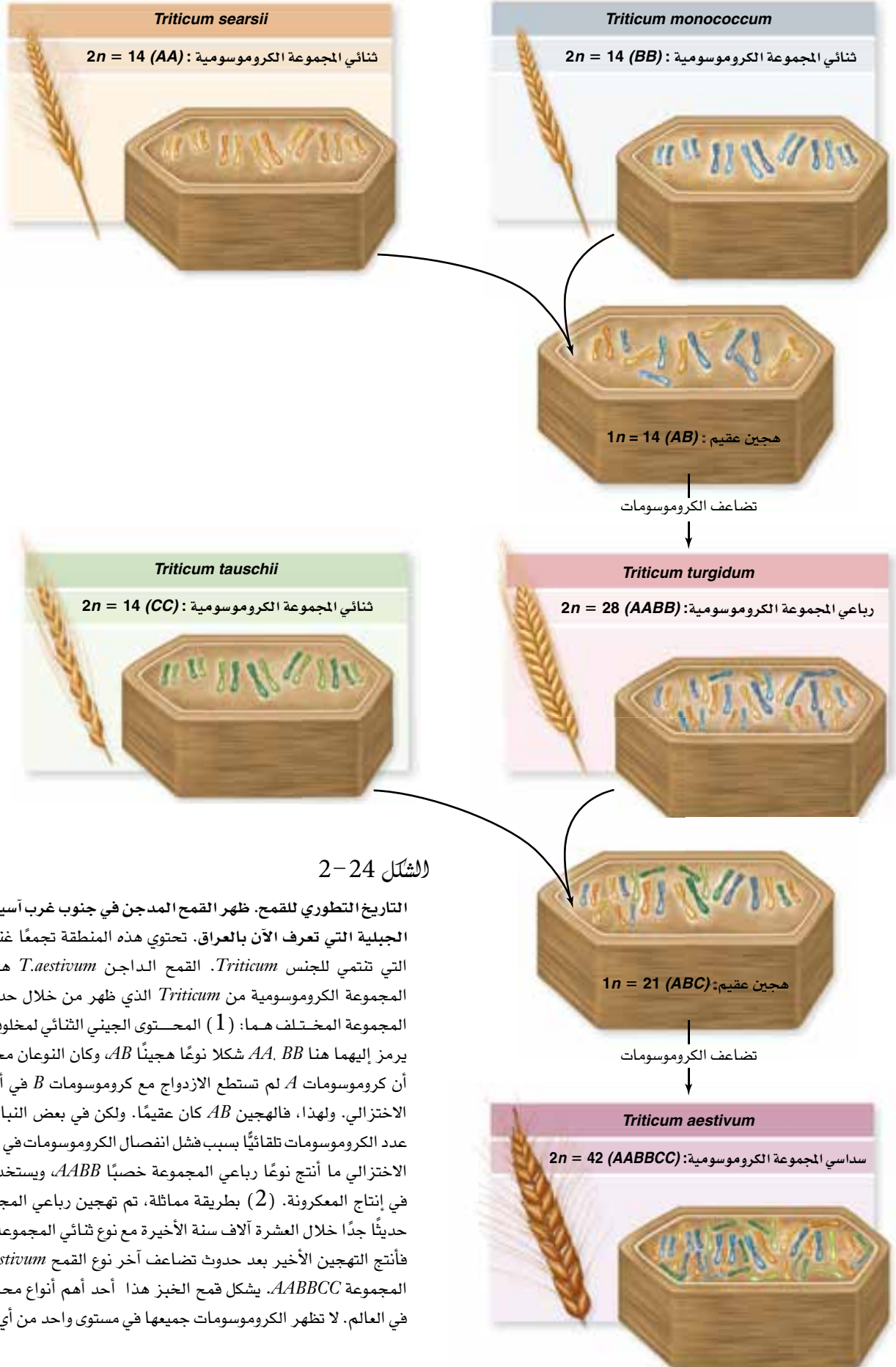
الانقسام الاختزالي، ما يؤدي إلى إنتاج أربع نسخ من كل كروموسوم. أما تعدد المجموعة الكروموسومية المختلف **Allopolyploidy** فينتج من التهجين والتضاعف اللاحق للمحتوى الجيني لنوعين مختلفين (الشكل 24-1). إن أصول القمح الموضحة في (الشكل 24-2) تتضمن حدثين متعاقبين من تعدد المجموعة الكروموسومية المختلف.

كما تعلمت في (الفصل الـ 22)، يمكن أن يؤدي تعدد المجموعة الكروموسومية (وجود ثلاث مجموعات كروموسومية أو أكثر) إلى ظهور أنواع جديدة. يمكن أن ينتج تعدد المجموعة الكروموسومية، إما من تضاعف المحتوى الجيني في نوع ما، أو من التهجين بين نوعين مختلفين. ففي حالة تعدد المجموعة الكروموسومية الذاتي **Autopolyploidy** يتضاعف المحتوى الجيني للنوع بسبب خطأ في



الشكل 24-1

تعدد المجموعة الكروموسومية المختلف. حدث تعدد مجموعة كروموسومية مختلف في التبغ منذ 5 ملايين سنة، ولكن يمكن تشبيهه بالتهجين بين الأنواع المولدة، وإحداث تضاعف في الكروموسومات، ويتم غالباً من خلال المزارع النسيجية، ثم يتبع ذلك تكثير النبات، ما يقود إلى تضاعف الكروموسومات. أنواع التبغ بها كثير من الكروموسومات، ولكن ليست جميعها واضحة في الصورة، فلا تظهر جميعها في المستوى نفسه في الخلية.



الشكل 24-2

التاريخ التطوري للقمح. ظهر القمح المدجن في جنوب غرب آسيا في المناطق الجبلية التي تعرف الآن بالعراق. تحتوي هذه المنطقة تجمعا غنياً بالحشائش التي تنتمي للجنس *Triticum*. القمح الداجن *T.aestivum* هو نوع متعدد المجموعة الكروموسومية من *Triticum* الذي ظهر من خلال حدثين من تعدد المجموعة المختلف هما: (1) المحتوى الجيني الثنائي لمخلوقين مختلفين، يرمز إليهما هنا *AA*, *BB* شكلا نوعاً هجيناً *AB*، وكان النوعان مختلفين لدرجة أن كروموسومات *A* لم تستطع الازدواج مع كروموسومات *B* في أثناء الانقسام الاختزالي. ولهذا، فالهجين *AB* كان عقيماً. ولكن في بعض النباتات، تضاعف عدد الكروموسومات تلقائياً بسبب فشل انفصال الكروموسومات في أثناء الانقسام الاختزالي ما أنتج نوعاً رباعي المجموعة خصياً *AABB*، ويستخدم هذا القمح في إنتاج المعكرونة. (2) بطريقة مماثلة، تم تهجين رباعي المجموعة *AABB* حديثاً جداً خلال العشرة آلاف سنة الأخيرة مع نوع ثنائي المجموعة مختلف *CC*. فأنج التهجين الأخير بعد حدوث تضاعف آخر نوع القمح *T.aestivum* سداسي المجموعة *AABBCC*. يشكل قمح الخبز هذا أحد أهم أنواع محاصيل الأغذية في العالم. لا تظهر الكروموسومات جميعها في مستوى واحد من أي خلية.

والأمثلة المحددة موجودة في (الفصل الـ 25). كل نسخ أزواج الجينات المتضاعفة التي نشأت من خلال تعدد المجموعة، لا تكون بالضرورة موجودة بعد آلاف أو ملايين السنين بعد حدوث التعدد. وسنعود لمناقشة غياب الجينات المتضاعفة لاحقاً في هذا الجزء. الطريقة الثانية؛ خلق تعدد مجموعة كروموسومية مخلق **Synthetic polyploidy** بتهجين النباتات ذات القرابة الأكبر إلى النوع السلفي، ومن ثم حث التضاعف الكروموسومي كيميائياً. ما لم يتضاعف المحتوى الجيني للخليط، فإن النبات سيكون عقيماً؛ لأنه لن يحتوي الكروموسومات المتماثلة التي نحتاج إليها للزواج في أثناء الطور الاستوائي الأول من الانقسام الاختزالي. وحيث إن الانقسام الاختزالي يتطلب عدداً زوجياً من المجموعات الكروموسومية، فإن الأنواع التي لها درجات تعدد من مضاعفات الرقم 2 يمكن أن تتكاثر جنسياً. وسيكون الانقسام الاختزالي كارثياً في مخلوقات ذات 3 مجموعات كروموسومية ($3n$) كالموز؛ لأن ثلاث مجموعات كروموسومية لا يمكن قسمتها بالتساوي بين خليتين. وقد استفاد المهجنون من هذا في الموز التجاري (ليس الموز البري) الذي لا بذور له. فالبيوضات المجهضة تبدو كنقاط بنية صغيرة في أي مقطع عرضي لثمرة الموز.

استقصاء

ارسم ما قد يحصل في أثناء الانقسام الاختزالي في خلية موز ثلاثية المجموعة الكروموسومية، (بالعودة إلى الفصل الـ 11 إذا تطلب الأمر)، نباتات الموز التجاري تعتمد على وسائل تكاثر لاجنسية.

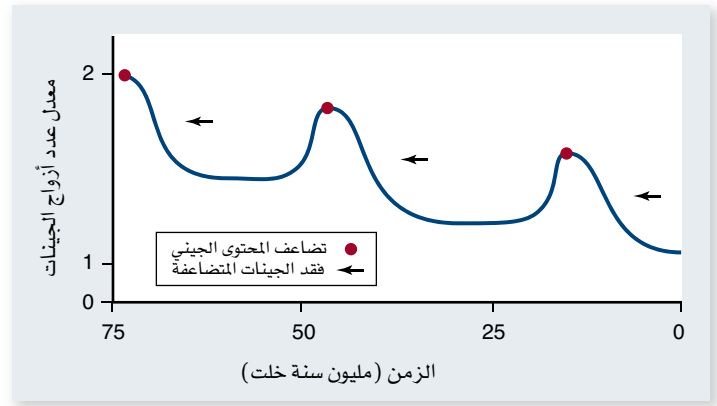
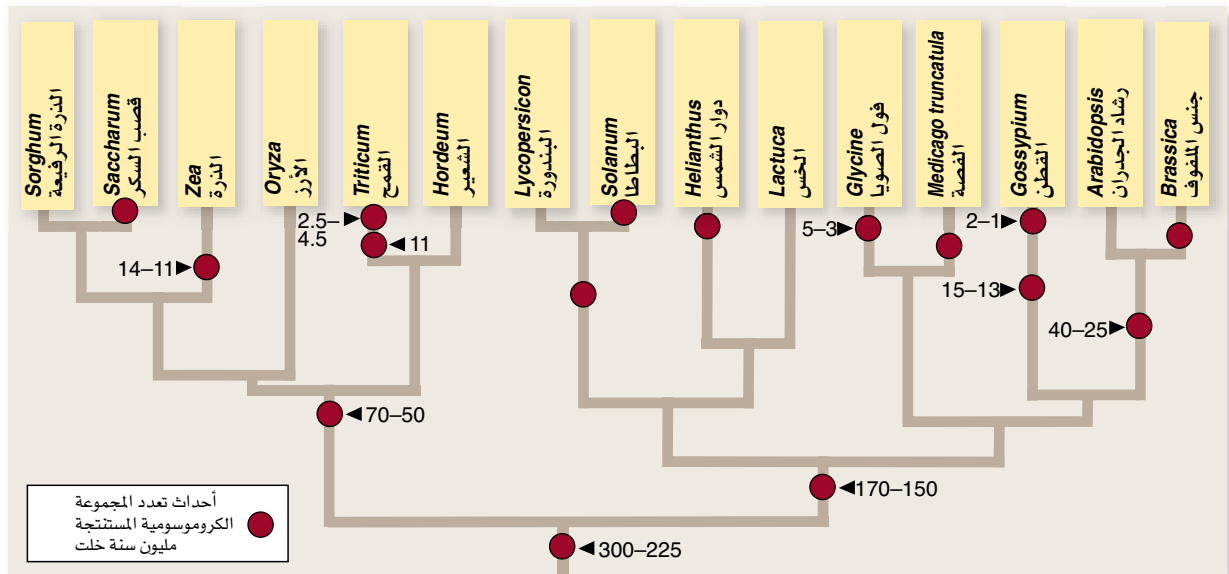
في الأجزاء الآتية، سنتعمّن في أثر حدوث تعدد المجموعة الكروموسومية في المحتوى الجيني. فالأمثلة من النباتات اختيرت لتوضيح نقاطاً أساسية في هذا الجزء؛ لأن التعدد أكثر حدوثاً في النباتات. لكن الحقائق المدهشة، مع ذلك ليست مقصورة على مملكة النبات.

تعدد المجموعة الكروموسومية في النبات واسع الانتشار وله أصول عدة مشتركة

حدث تعدد المجموعة الكروموسومية مرات عدة في تطور النباتات الزهرية (الشكل 4-24) فسلالة البقوليات التي تضم فول الصويا *Glycine max*، ونبات الفصة *Medicago truncatula* وهو نبات علف بقولي يستخدم بكثرة في البحوث،

الشكل 4-24

حدث تعدد المجموعة الكروموسومية مرات عدة في أثناء تطور النباتات الزهرية



الشكل 24-3

مقارنة التتابع لجينات متعددة في المحتوى الجيني المتعدد تخبرنا عن طول الزمن الذي مر منذ حدوث تعدد المجموعة الكروموسومية الذاتي أو المختلف. التحليل المعقد لانشقاق التتابعات بين أزواج الجينات المتضاعفة، ووجود أزواج الجينات المتضاعفة أو غيابها يزودنا بمعلومات عن تاريخ حدوث تضاعف المحتوى الوراثي، وتاريخ حدوث فقد الجينات. يبين المنحنى أحداً عدة أدت إلى تضاعف المجموعة الكروموسومية عبر الزمن التطوري.

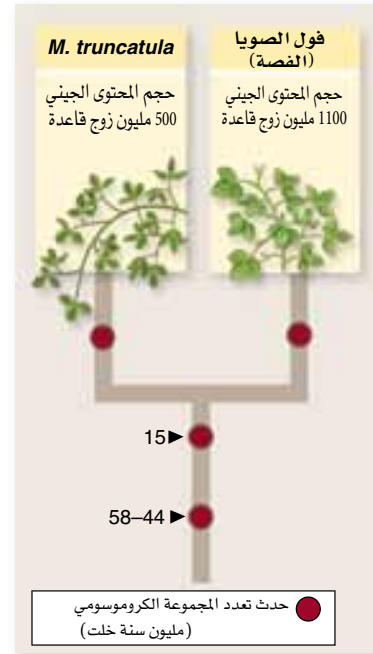
استقصاء

لماذا يحدث انخفاض في عدد الجينات المتضاعفة بعد جولات عدة من عمليات تعدد المجموعة الكروموسومية؟

يوجه تعدد المجموعة الكروموسومية القديم والحديث دراسات تطور المحتوى الجيني

أدت طريقتان بحثيتان إلى تبصر آخر في تغيير المحتوى الجيني عقب تعدد المجموعة الكروموسومية؛ الطريقة الأولى تدرس التعدد القديم، وتدعى تعدد المجموعة الأثري (الأحاثي) **Paleopolyploidy**. هنا تثبت مقارنة التتابع بين الكروموسومات المتماثلة والأدوات النشوئية زمن حدوث أنماط التعدد الكروموسومي. يمكن أن يستخدم انشقاق التتابعات إضافة إلى وجود أو غياب أزواج الجينات المتضاعفة من التهجين، في إعادة بناء تاريخ تطور المحتوى الجيني،

انخفاض حجم المحتوى الجيني. لا بد أن انخفاض حجم المحتوى الجيني قد حدث في نبات الفصّة.



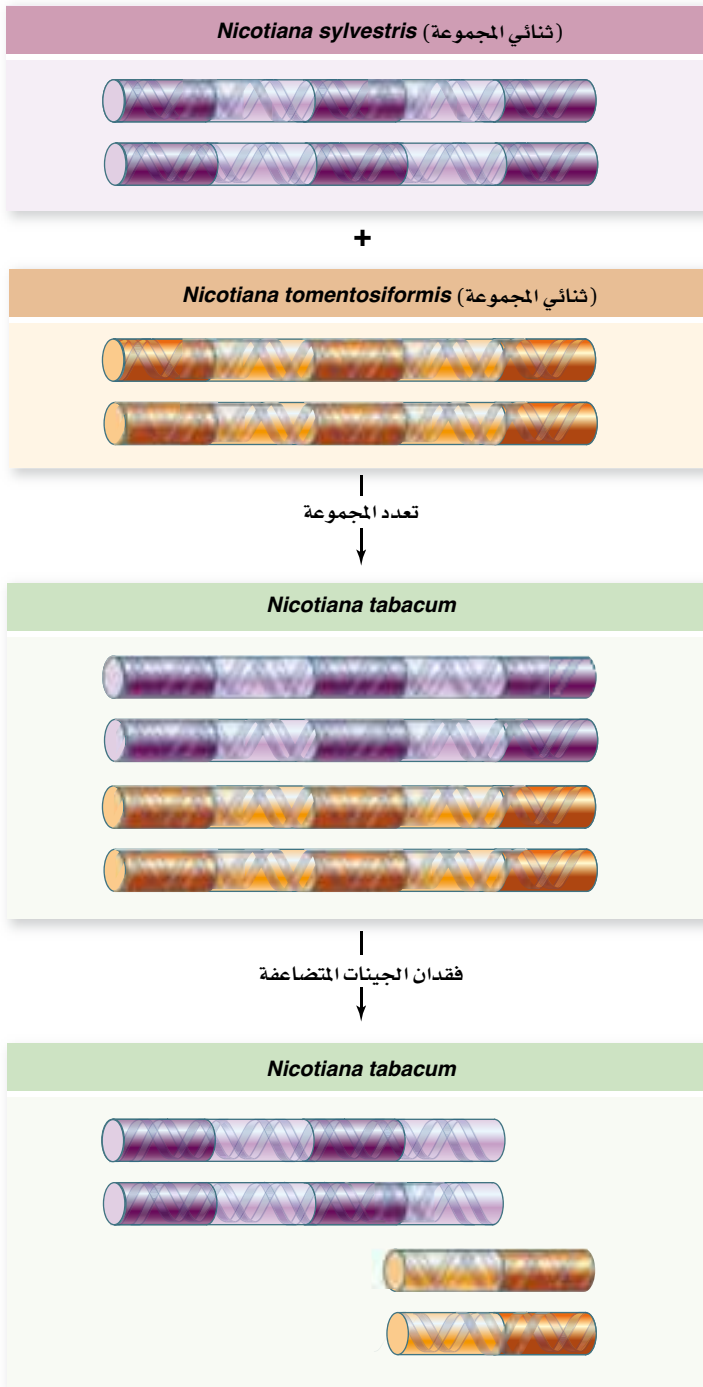
وبازيلا البساتين *Pisum sativum* كلها عايشت حدث تعدد كروموسومي كبيراً منذ 58-44 مليون سنة تقريباً، وحدثاً آخر منذ نحو 16 مليون سنة (الشكل 24-5). تبين مقارنة سريعة للمحتوى الجيني لكل من فول الصويا ونبات الفصّة فرقاً هائلاً في حجم المحتوى الجيني. إضافة إلى زيادة حجم هذا المحتوى من خلال تعدد المجموعة، فإن المحتوى الجيني للفصّة عانى بالتأكيد تناقصاً في الحجم عبر الزمن التطوري كذلك. فالحجم الكلي للمحتوى الوراثي لا يمكن تفسيره على أساس تعدد المجموعة الكروموسومية وحده.

يحدث تعدد المجموعة الكروموسومية

إزالة للجينات المتضاعفة

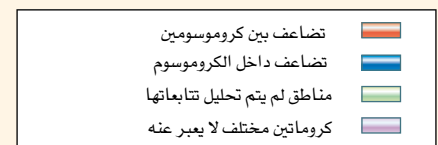
يكون تشكيل تعدد المجموعة المختلف بين نوعين مختلفين متبوعاً بخسارة سريعة للجينات غالباً (الشكل 24-6) أو حتى لكروموسوم كامل، على الرغم من أنه في بعض متعددات المجموعة ينشأ فقد نسخة واحدة من كثير من الجينات المتضاعفة على مدة زمنية أطول. في بعض الأنواع، هناك خسارة لكمية كبيرة من الجينات في الأجيال الأولى التي تعقب حدوث التعدد.

نشأ التبغ الحديث *Nicotiana tabacum* من تهجين تبعه تضاعف المحتوى الجيني لتزاوج بين *Nicotiana sylvestris* (نبات أنثى) و *N. tomentosiformis* (نبات ذكر) (انظر الشكل 24-1). لا اكتمال التحليل الذي بني على أساس تزاوج حدث. منذ 5 ملايين سنة، قام الباحثون باستحداث تبغ حديث *N. tabacum* مخلق، ولاحظوا خسارة الكروموسومات التي أعقبت ذلك. ومن المثير للدهشة أن خسارة الكروموسومات لم تكن متساوية. فقد نبذت كروموسومات *N. tomentosiformis* أكثر من كروموسومات *N. sylvestris* وقد شوهد فقد غير متساو للكروموسومات في هجين القمح المخلق، حيث فقد 13% من المحتوى الجيني لأحد الآباء مقارنة بـ 0.5% للمحتوى الجيني للآب الآخر. ويحتمل أن المعدلات المختلفة



الشكل 24-6

تعدد المجموعة قد يكون تبعه فقد غير متساو للجينات المتضاعفة من المحتوى الجيني المشترك. في حالة *N. tabacum* فقدت أزواج جينات متضاعفة من الأب الذكر *N. tomentosiformis* أكثر مما فقدت من الأب الآخر *N. sylvestris*. هذا الاستنتاج ينطبق على تعدد المجموعة الطبيعي والمخلق كذلك.



لتضاعف المحتوى الجيني قد تفسر درجات الفقد المختلفة، كما هو صحيح في خليط خلايا الإنسان والفأر المزروعة المخلقة.

يمكن أن يغير تعدد المجموعة الكروموسومية

من التعبير عن الجينات

أحد الاكتشافات الصارخة هو التغير في التعبير عن الجينات الذي يحدث في الأجيال الأولى عقب حدوث التعدد. بعض هذا التعبير قد يرتبط بإضافة مجموعة المثل إلى قواعد سايتوسين في DNA. فالجينات المثلثة (التي ارتبط فيها مثل بسايتوسين) لا يمكن استنساخها كما وصفنا في (الفصل الـ 16). وببساطة، فإن حدوث التضاعف يمكن أن يقود إلى إسكات قصير الأمد لبعض الجينات، وفي الأجيال اللاحقة، هناك انخفاض في المثلثة.

الجينات القافزة تنتقل

عقب حدوث تعدد المجموعة الكروموسومية

سمت عالمة باربرا ماك كلنتوك مناطق DNA القافزة العناصر الضابطة *Controlling elements* وذلك في عملها الذي استحق جائزة نوبل عن العناصر

الجينية المتنقلة. لقد افترضت أن المناطق القافزة تستطيع الاستجابة لحدوث صدمة في المحتوى الجيني، فتقفز إلى موضع جديد في المحتوى الجيني. واعتماداً على المكان الذي تنتقل إليه المنطقة القافزة، فقد تظهر طرزاً شكلية جديدة.

تدعم البحوث الحديثة حول نشاط المناطق القافزة عقب التهجين فرضية ماك كلنتوك. مرة أخرى، فإنه في أثناء الأجيال الأولى عقب حدوث التعدد يحدث إدخال للمناطق القافزة بسبب عملية القفز ذات النشاط غير الاعتيادي. هذه الإدخالات الجديدة قد تسبب طفرة في الجينات، أو تغييراً في التعبير عن الجينات، أو إعادة ترتيب الكروموسومات، وكل هذه الأمور يسبب اختلافاً وراثياً إضافياً يمكن أن يعمل عليه التطور.

يمكن أن يقود حدوث تعدد المجموعة الكروموسومية إلى تغييرات كبرى في تركيب المحتوى الجيني. تتراوح هذه التغييرات بين نبد الجينات إلى تغير التعبير عنها من خلال عملية مثلثة DNA، وإلى زيادة قفز المناطق القافزة، وإعادة ترتيب الكروموسومات. ونظراً لشبوع عملية التعدد الكروموسومي، خاصة في النباتات، فإنها تعد مهمة في إنشاء التنوع الحيوي والتكيف.

التطور ضمن المحتوى الجيني

3-24

إذن، كيف يمكن للباحث الادعاء بأن تضاعف الجينات قوةً تطورية دافعة للابتكار الجيني، أي لاكتساب الجينات وظيفية جديدة. يكمن جزء من الإجابة في ملاحظة أين يكون تضاعف الجين في المحتوى الجيني أكثر احتمالاً. في الإنسان تحدث أعلى معدلات التضاعف في الكروموسومات الثلاث الأخرى بالجينات، وإن الكروموسومات السبعة ذات الجينات الأقل عدداً تُظهر أقل قدر من التضاعف. (تذكر أن وجود عدد أقل من الجينات لا يعني أن كمية DNA الكلية أقل).

الأكثر إقناعاً، بعض أنواع جينات الإنسان تبدو أكثر احتمالاً للتضاعف: جينات النمو والتطور الجيني، وجينات الجهاز المناعي، والمستقبلات الموجودة على سطح الخلايا. يتألف نحو 5% من المحتوى الجيني للإنسان من تضاعف في قطع DNA (الشكل 24-7). أخيراً والأكثر أهمية، يُعتقد أن تضاعف الجينات قوةً تطورية رئيسة في الابتكار الجيني؛ لأن الجينات المتضاعفة لها أنماط مختلفة من التعبير عن الجينات (انظر الفصل الـ 25 من أجل الأمثلة). فمثلاً، قد يعبر عن النسختين المتضاعفتين في مجموعات مختلفة أو متطابقة من الأنسجة أو الأعضاء في أثناء التطور الجيني.

الشكل 24-7

تضاعف قطع DNA في كروموسوم Y في الإنسان. كل منطقة حمراء لديها 98% تتابع مشابه للتتابع على كروموسوم مختلف في الإنسان. كل منطقة زرقاء داكنة لديها 98% تشابه في التتابع مع تتابع في مكان آخر على كروموسوم Y.

يسهم تضاعف أجزاء من المحتوى الجيني في التطور، سواء أكانت جينات مفردة أم كروموسومات كاملة؛ إذ يقدم التضاعف فرصة للجينات التي لها الوظيفة نفسها لأن تتشقق، وتختلف معتمدة على وجود زوج احتياطي من الجينات في مكانها بشكل دعماً لها. وكما هو في حال الطفرات جميعها، فإن معظمها ضار أو محايد - نسبة صغيرة منها فقط تزيد التلاؤم في الأفراد وقت حدوث الطفرة وتديم المحتوى الجيني المحور.

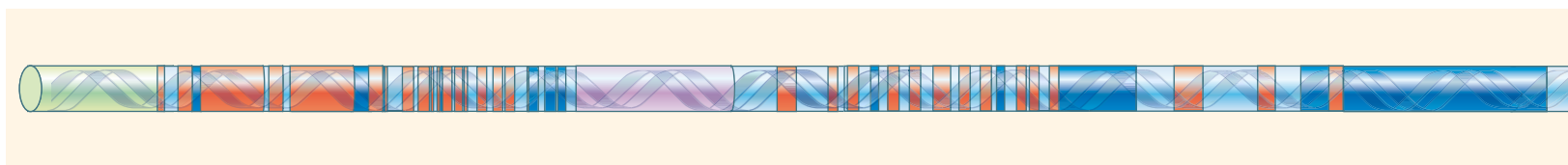
قد تتضاعف الكروموسومات المفردة

كما قد تتذكر، يشير مصطلح **التعدد المفرد Aneuploidy** إلى تضاعف كروموسوم واحد أو فقده بدلاً من كامل المحتوى الجيني (انظر الفصل الـ 13). يشكل فشل انفصال الكروموسومات المتماثلة أو الكروماتيدات الشقيقة في أثناء الانقسام الاختزالي الطريقة الأكثر شيوعاً لحدوث التعدد المفرد.

وبشكل عام، فإن النباتات أكثر قدرة على تحمل التعدد المفرد من الحيوانات، ولكن تفسير هذا الاختلاف مخادع.

قد تتضاعف قطع DNA

أحد أعظم مصادر الصفات الجديدة في علم المحتوى الجيني هو تضاعف قطع من DNA. عندما يتضاعف جين ما، فإن المصير الأكثر احتمالاً له هو: (1) يفقد الوظيفة خلال طفرة لاحقة. (2) يكتسب وظيفة جديدة خلال طفرة لاحقة. (3) توزع الوظيفة الإجمالية للجين السلفي على النسختين. وفي الحقيقة، فإن معظم الجينات المتضاعفة تفقد الوظيفة، وبعضها يُتم ذلك بسرعة عقب تضاعف المحتوى الجيني، في حين يتم ذلك في بعضها الآخر ببطء عبر الزمن التطوري.



المختلفة في التغيير تعارض الرأي القائل: إن الإنسان وجد منذ مئات الملايين من السنين.

إن المحتوى الجيني الذي عانى تغيراً كروموسومياً بطيئاً نسبياً هو الأكثر فائدة في إعادة بناء المحتوى الجيني الافتراضي للفقريات السلفية. فإذا تغيرت مناطق كروموسومية تغيراً قليلاً في فقريات متباعدة خلال مدة الثلاث مئة مليون سنة الأخيرة، فإننا نستطيع الاستنتاج بدرجة معقولة أن السلف المشترك لهذه الفقريات كان متشابهاً في محتواه الجيني.

إن الاختلاف في تنظيم المحتوى الجيني محير كالفروق في تتابع الجين. وعلى الرغم من أن إعادة ترتيب الكروموسوم أمر شائع، فإن الترتيب الطولي لجينات الفأر والإنسان على قطع طويلة من الكروموسومات هو نفسه- تم حفظ التتابع السلفي المشترك في كلا النوعين. هذه المحافظة على الموقع Conservation of synteny (انظر الفصل الـ 18)، توقعته دراسات الخرائط الجينية مبكراً، وهي تزودنا بدليل على أن التطور يصوغ شكل تنظيم المحتوى الجيني لحقيقية النوى وبقوة. وكما هو مبين في (الشكل 9-24) فإن المحافظة على الموقع تسمح للباحثين بأن يجدوا بسهولة موقع الجين في نوع مختلف باستخدام معلومات المحافظة على الموقع، ما يؤكد قوة مقارنة دراسات المحتوى الجيني المقارن.

يُنْتِج عدم نشاط الجينات جينات كاذبة

إن فقد وظيفة الجين طريقة مهمة لتطور المحتوى الجيني. خذ في الحسبان جينات مستقبل الشم المسؤولة عن إحساسنا بالشم. فهذه الجينات مسؤولة عن إنتاج مستقبلات ترتبط بالمواد ذات الرائحة، ما يبدأ سلسلة من أحداث نقل الإشارات تؤدي في النهاية إلى إدراكنا للروائح.

إن عدم نشاط الجينات يبدو أنه التفسير الأفضل لإحساسنا المنخفض بالروائح نسبة إلى القرود العظيمة والثدييات الأخرى. فالمحتوى الجيني للرئيسيات لديه أكثر من 1000 نسخة من جينات مستقبل الشم (الشكل 10-24). ويقدر أن نحو 70% من جينات مستقبل الشم في الإنسان جينات كاذبة Pseudogenes غير كاملة (تتابعات DNA شبيهة بالجينات العاملة، ولكنها لا تنتج نواتج ذات وظيفة؛ لأن لديها كودونات إيقاف قبل الأوان، أو أن بها طفرات مشوهة المنطق، أو بها حذف

وكلما قارنا مزيداً من الأنواع، يمكن أن نرى أن معدل تضاعف الجينات يبدو أنه يتغير في المجموعات المختلفة من المخلوقات. فذبابة الفاكهة لديها 31 جيناً مضاعفاً جديداً تقريباً في المحتوى الجيني لكل مليون سنة، وهذا يعادل نحو 0.0023 تضاعف لكل جين لكل مليون سنة. وهذا المعدل يكون أسرع في الديدان الخيطية *Caenorhabditis elegans*. يدعى الجينان اللذان نشأا من جين مفرد في السلف جينين متوازيين Paralogues. في المقابل، يُدعى الجين الذي استمر محافظاً منذ السلف المشترك الجين المستقيم Orthologue.

يمكن إعادة ترتيب المحتوى الجيني

يملك الإنسان كروموسوماً واحداً أقل مما لدى الشمبانزي، والغوريلا، والإنسان الغاب (الشكل 8-24). لم يفقد الإنسان كروموسوماً، بل إنه في زمن ما اتحد كروموسومان متوسطا الحجم في القرود ليشكلا كروموسوم الإنسان الحالي رقم 2، وهو ثاني أكبر كروموسوم في محتوانا الجيني.

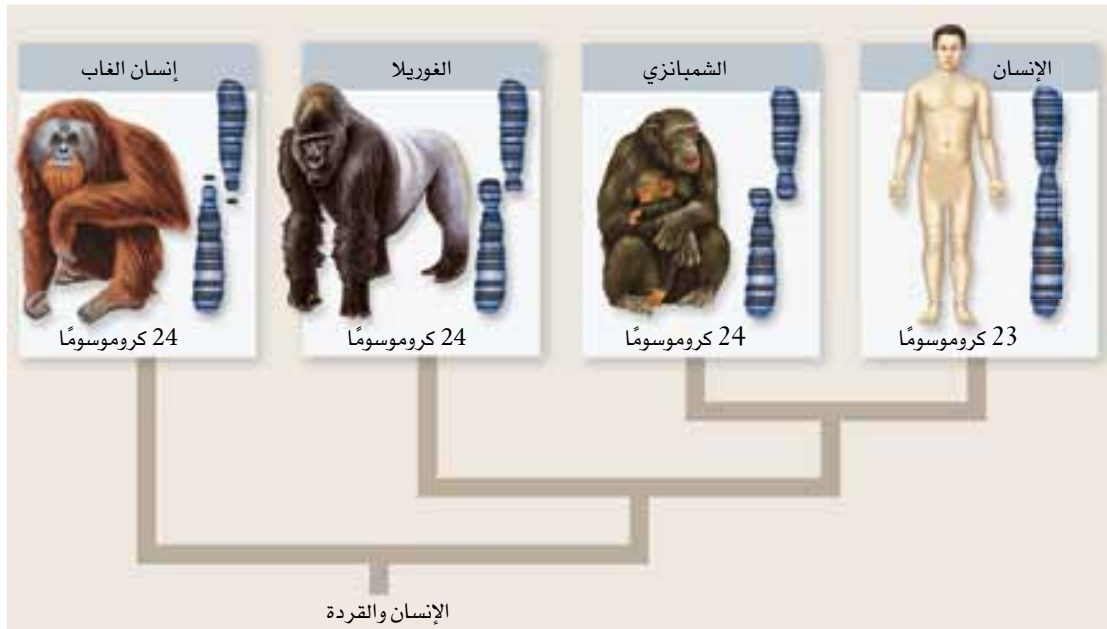
إن الاتحاد المؤدي إلى كروموسوم الإنسان مثال على نوع إعادة تنظيم المحتوى الجيني الذي حدث في كثير من الأنواع. إن إعادة ترتيب كهذه يمكن أن تزودنا بأدلة تطورية، ولكنها لا تشكل دليلاً قاطعاً على درجة قرب نوعين من بعضهما دائماً.

مثلاً، خذ تنظيم الجينات المستقيمة المحافظة المشتركة بين الإنسان، والدجاج، والفأر. تقدر إحدى الدراسات أن 72 عملية إعادة ترتيب كروموسومي حدثت منذ أن كان الإنسان والدجاج يتشاطران سلفاً مشتركاً آخر مرة. وهذا الرقم أقل بشكل واضح من الرقم المقدر 128 إعادة ترتيب بين الدجاج والفأر، أو الرقم 171 بين الفأر والإنسان.

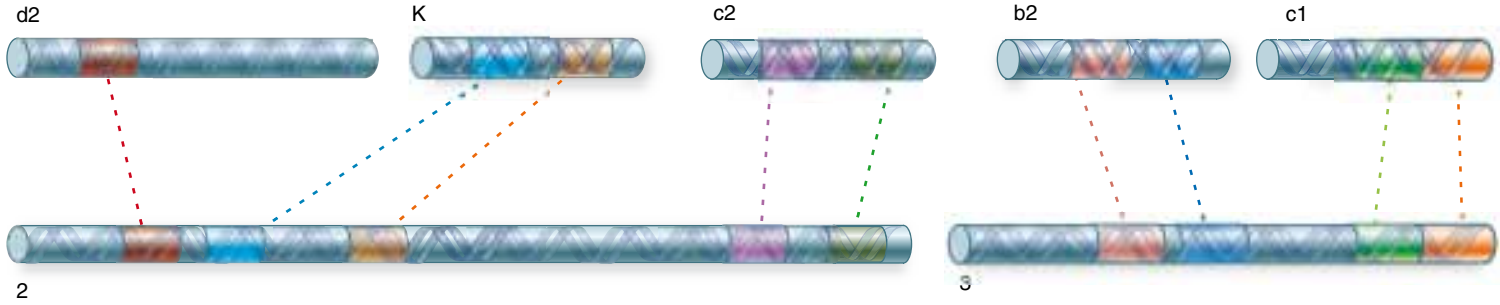
لا يعني هذا أن الإنسان والدجاج هما أقرب لبعضهما من الفأر والإنسان، أو من الفأر والدجاج. ما تظهره هذه البيانات فعلاً، هو أن عملية إعادة ترتيب الكروموسومات قد حدثت بتكرار أقل بكثير في الخطوط التطورية التي قادت إلى الإنسان والدجاج، مقارنة مع تلك التي قادت إلى الفأر. إن إعادة الترتيب الكروموسومي في أسلاف الفأر يبدو أنها حدثت بمعدل ضعفين أكثر مما حدثت في الإنسان. هذه المعدلات

الشكل 8-24

القرود العظيمة الحية. كل القرود العظيمة الحية باستثناء الإنسان لها عدد مفرد من الكروموسومات مقداره 24. الإنسان لم يفقد كروموسوماً، بل إن كروموسومين صغيرين اتحدا معاً ليكونا كروموسوماً واحداً.



فول الصويا



M. truncatula (الفصّة)

الشكل 24-9

المحافظة على الموقع وتحديد هوية الجينات. الجينات التي تم تحليل تتابعها في نموذج البقوليات *Medicago truncatula* يمكن استخدامها لتحديد هوية الجينات المماثلة في فول الصويا *Glycine max*: لأن مناطق واسعة من المحتوى الجيني محافظة على مواقعها، كما هو مبين في بعض المجموعات الارتباطية (أي الكروموسومات) للنوعين. المناطق ذات اللون نفسه هي جينات متماثلة.

الانتقال الجانبي *Lateral*، ويمكن أن يقود ذلك إلى تعقيد الدراسات النشوئية. يبدو أن انتقال الجينات الأفقي كان أكثر احتمالاً في فجر نشوء الحياة، عندما كانت الحدود بين الخلايا المفردة والمتعددة أقل صرامة مما هي عليه الآن، وحيث كان DNA ينتقل بيسر أكثر بين المخلوقات المختلفة. وعلى الرغم من أنه في فجر الحياة كان انتقال الجينات بين الأنواع شائعاً، فإن انتقال الجينات الأفقي يستمر الآن في بدائية وحقيقية النوى. أحد الأمثلة المحيرة لانتقال الجينات الأفقي بين طحالب ونبات زهري موصوف (في الفصل الـ 26).

مقايضة الجينات في السلالات المبكرة

لقد دفعت مقايضة الجينات الواسعة التي حدثت بين المخلوقات المبكرة العلماء إلى إعادة اختبار قاعدة شجرة الحياة. فشجرة النشوء المبكرة اعتمدت على تتابع RNA الرايبوسومي، وقد أشارت إلى أن إحدى بدائيات النوى المبكرة أعطت فوق مملكتين رئيسيتين: البكتيريا والبكتيريا القديمة. من أحد هذين الخطين، نشأت فوق مملكة حقيقية النوى، حيث قامت عضياتها التي نشأت في الأصل بوصفها مخلوقات وحيدة الخلية بابتلاع بدائية نوى متخصصة (الشكل 24-11).

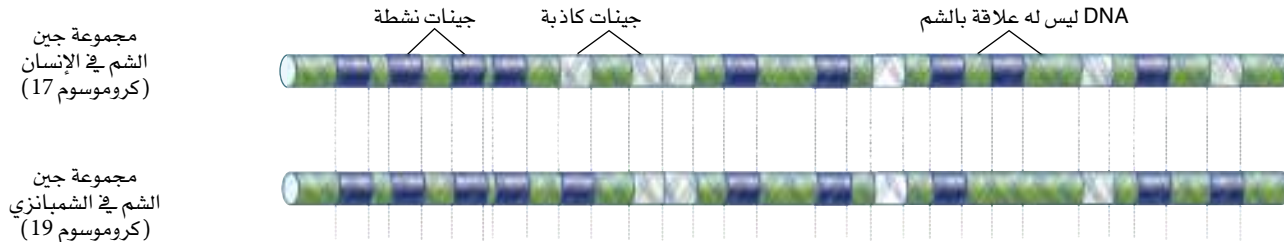
تم إعادة مراجعة شجرة النشوء البسيطة هذه والمعتمدة على RNA، كلما حُلل

يمنع إنتاج بروتين فعال). في المقابل، نصف جينات مستقبل الشم في الشمبانزي والغوريلا لا تعمل بشكل فعال، 95% تقريباً من جينات مستقبل الشم في قردة العالم الجديد وتقريباً كل جينات مستقبل الشم في الفأر تعمل بشكل جيد جداً. إن التفسير الأكثر احتمالاً لهذه الاختلافات هو أن الإنسان أصبح يعتمد على حواس أخرى، ما قلل الضغط الانتخابي ضد فقد وظيفة جينات المستقبل الشمي بالطفرة العشوائية.

لقد أجب عن سؤال قديم حول إمكانية حدوث انتخاب إيجابي لجينات المستقبل الشمي في الشمبانزي، عندما اكتملت دراسة محتواه الجيني. فقد أشار التحليل الحذر إلى أن كلاً من الإنسان والشمبانزي يفقدان تدريجياً جينات المستقبل الشمي لتصبح جينات كاذبة، وأنه لا يوجد دليل يدعم الانتخاب الإيجابي لأي من جينات المستقبل الشمي في الشمبانزي.

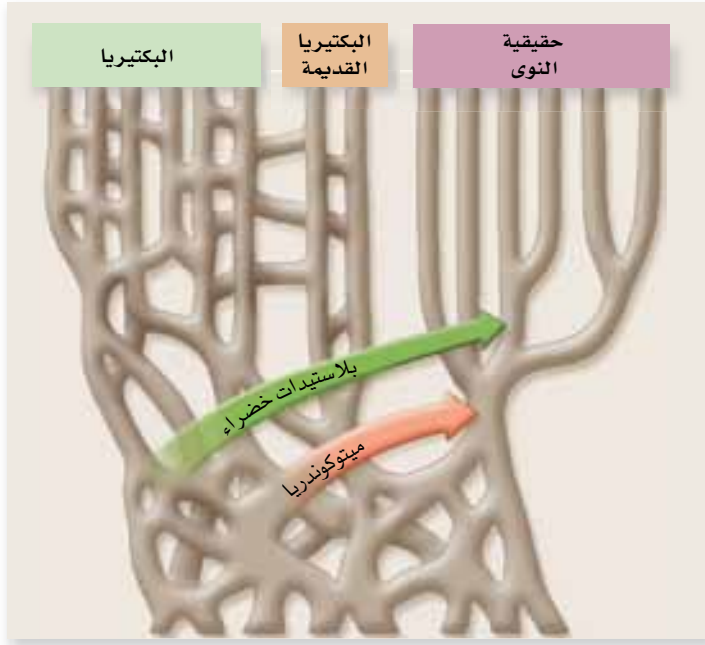
انتقال الجينات الأفقي يعقد الوضع

يبني علماء الأحياء التطوري شجرة نشوء الأنواع بناءً على افتراض انتقال الجينات من جيل إلى آخر، وهي عملية تدعى انتقال الجينات العمودي **Vertical gene transfer**. هناك جينات تنتقل بشكل متطفل من أنواع أخرى. تدعى هذه العملية انتقال الجينات الأفقي **Horizontal gene transfer** وأحياناً



الشكل 24-10

إخماد نشاط الجينات. على الرغم من أن جينات مستقبل الشم في الفأر جميعها عاملة تقريباً، فإن فقداً لمستقبلات الشم قد حدث في الرئيسيات التي تعتمد على حاستها الشمية بدرجة أقل. إن مقارنة جينات مستقبل الشم في الإنسان والشمبانزي تكشف أن الإنسان لديه جينات كاذبة (جينات خامدة النشأ) أكثر مما لدى الشمبانزي.



الشكل 24-12

انتقال الجينات الأفقي. قد تكون المخلوقات تبادلت بحرية بعض الجينات إضافة إلى أحداث التعايش الداخلي في مرحلة مبكرة من تاريخ الحياة. هذا الانتقال يستمر اليوم ولو بدرجة أقل، وشجرة الحياة قد تبدو كشبكة أكثر منها كشجرة ذات أصل واحد.

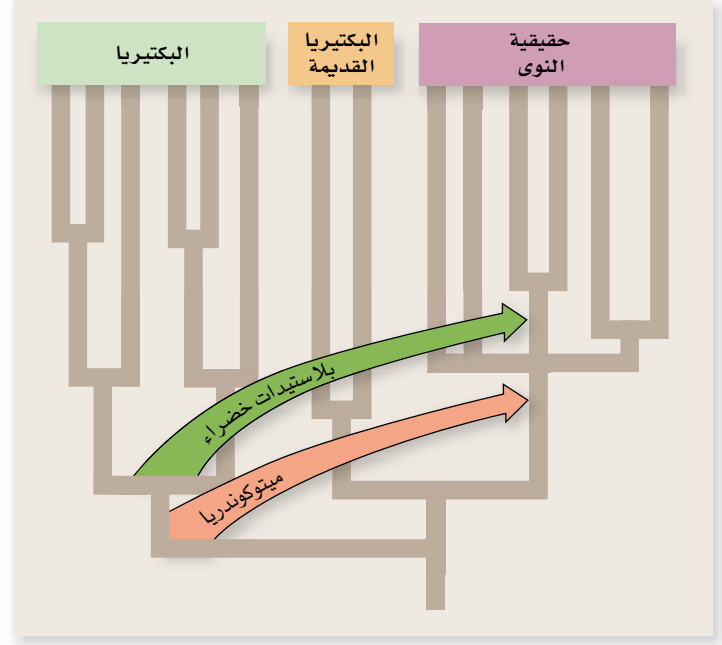
تماماً عن أي محتوى جيني دُرس، كمثل الذي لذبابة الفاكهة أو للديدان *C.elegans* أو للرشاد *Arabidopsis*.

أحد التفسيرات للمستوى المتدني من المناطق القافزة في ذبابة الفاكهة هو أن الأخيرة تزيل DNA غير الضروري من محتواها الجيني بمعدل 75 مرة أسرع مما يفعل الإنسان. وهكذا، فإن محتواها الجيني اعتمد ببساطة على DNA المنتقل المتطفل بصورة أكثر تكراراً.

لقد كان للمناطق القافزة في المحتوى الجيني الإنساني أقل درجة من النشاط خلال الخمسين مليون سنة الأخيرة، أما الفأر، للمقارنة، فإنه لا يزال مستمرّاً في اكتساب مناطق قافزة. إن هذه الفروق قد تفسر جزئياً التغير الأسرع في تنظيم الكروموسوم في الفأر عنه في الإنسان.

تضاعف قطع DNA، وإعادة ترتيب المحتوى الجيني، وفقدان وظائف الجينات،

ساهمت جميعها في تطور المحتوى الجيني. يقود انتقال الجينات الأفقي إلى مزج غير متوقع للجينات بين المخلوقات. تطرح هذه المقايضة الجينية كثيراً من الأسئلة حول نشوء الأنواع، خاصة فيما يتعلق بأصل فوق الممالك الرئيسية الثلاث.



الشكل 24-11

تعتمد شجرة النشوء على وجود سلف مشترك عام. تشترك فوق الممالك الثلاث في سلف مشترك، وشجرة الحياة ذات جذور واضحة ثابتة. لكن تبادل المعلومات الوراثية بين فوق الممالك حدث عن طريق أحداث تعايش داخلي عدة.

تتابع المحتوى الجيني لمزيد من المخلوقات الميكروبية. فعام 2005، كان قد تم تحليل تتابع 225 محتوى جينياً ميكروبياً. تبين شجرة النشوء بالاعتماد على RNA أن فوق مملكة البكتيريا القديمة هي أكثر قرابة لفوق مملكة حقيقية النوى منها للبكتيريا. ولكن كلما تم تحليل المحتوى الجيني لمزيد من الأحياء الدقيقة وجد العلماء أن جينات بكتيريا، وجينات بكتيريا قديمة توجد في المخلوق نفسه. إن الاستنتاج الأكثر احتمالاً هو أن المخلوقات تقايضت بعض الجينات، وربما امتصت DNA الذي حصلت عليه من مصادر الغذاء. وهكذا، فإن من الأفضل النظر إلى قاعدة شجرة الحياة على أنها شبكة، وليست جذعاً واحداً (الشكل 24-12).

مقايضة الجينات في المحتوى الجيني للإنسان

دعنا نعود للنظر في المحتوى الجيني للإنسان، الذي تم تلغيه بمادة DNA غريبة، في الغالب على شكل مناطق قافزة. تزودنا المناطق القافزة الكثيرة في المحتوى الجيني الإنساني بسجل أحفوري مئات عدة من ملايين السنين.

إن مقارنة نسخ المناطق القافزة التي تضاعفت مرات عدة تسمح للباحثين ببناء «شجرة عائلة» لتحديد هوية الشكل السلفي للمناطق القافزة. تسمح نسبة انشقاق التتابع الموجود في المادة المتضاعفة بتقدير الزمن الذي به غزت منطقة قافزة معينة المحتوى الجيني للإنسان في الأصل. وفي الإنسان، يبدو أن معظم DNA المنتقل المتطفل يحمل كثيراً من المناطق القافزة القديمة ما يجعله مختلفاً

وظيفة الجين وأنماط التعبير عنه

4-24

أن المخلوقات ذات الأشكال المختلفة يمكن أن تتشارك في كثير من الجينات المحافظة الموجودة في محتواها الجيني. مثال على ذلك، دعنا ننظر ثانية في الفأر والإنسان. إن معظم الـ 150 جيناً الموجودة في الفأر وغير الموجودة في

يمكن استنتاج وظيفة الجين بمقارنة الجينات في الأنواع المختلفة. رأيت سابقاً أن وظيفة 1000 جين في الإنسان عرفت عندما حُلَّت تتابع المحتوى الوراثي للفأر. إن أحد الألفاظ الكبيرة الناتجة عن دراسات مقارنة المحتوى الجيني، هو

الإنسان ذات علاقة بوظيفة الشم المتطورة جيداً عند القوارض وبوظيفة التكاثر. إن المحتوى الجيني للفأر والإنسان متشابهان جداً لدرجة أن يتساءل المرء: لِمَ كل هذا الاختلاف بين الإنسان والفأر؟

إن أفضل تفسير لكيفية تطور الفأر ليصبح فأراً، وليس إنساناً هو أن جيناته يعبر عنها في أوقات مختلفة في الأنسجة المختلفة، وبكميات، وتشكيلات مختلفة. إن جين مرض التليف الكيسي الذي شُخص في كلا النوعين، ويؤثر في قنوات الكلور يوضح هذه النقطة. إن اعتلال جين التليف الكيسي في الإنسان يسبب تأثيراً قاتلاً في رئة الإنسان، ولكن الفئران التي لديها جين المرض الناتج بسبب الطفرة لا تُظهر أعراض المرض في الرئة. لكن طفرات في جين آخر للفأر يمكن أن تسبب أعراضاً فيها. فمن المحتمل إذن أن اختلاف التعبير عن تشكيلة في الجينات بين الفأر والإنسان يفسر الفرق في الأعراض التي تظهر في الرئة، عندما يصبح جين التليف الكيسي معطلاً.

تختلف أنماط استنساخ الجينات بين الإنسان والشمبانزي

لقد انشق الإنسان والشمبانزي تطورياً من سلف مشترك منذ نحو 5 ملايين سنة فقط، وهو زمن قصير جداً لكي يتطور هذا التمايز الوراثي بينهما، ولكنه كاف لكي تتطور فروق شكلية وسلوكية. إن مقارنة تتابع DNA تشير إلى أن DNA الشمبانزي مماثل بمقدار 98.7% لذلك في الإنسان. وإذا ما أخذنا في الحسبان الجينات التي تترجم إلى بروتينات فقط، فإن التشابه يزداد ليصل 99.2%. فكيف يختلف نوعان إذاً بهذه الدرجة من حيث الجسم والسلوك على الرغم من وجود تطابق شبه كامل في المجموعات الجينية لهما؟

أحد الأجوبة المحتملة لهذا السؤال يعتمد على ملاحظة مفادها أن المحتوى الجيني للإنسان والشمبانزي يبدي كل منهما نمطاً مختلفاً جداً من نشاط استنساخ الجينات، في خلايا الدماغ على الأقل. يستخدم الباحثون نظاماً ترتيبياً خاصاً يحتوي على الأقل على 18,000 جين إنساني لتحليل RNA المعزول من الخلايا في السوائل المستخلصة من مناطق مختلفة من أدمغة حية للشمبانزي والإنسان (انظر الشكل 18-10 من أجل ملخص لهذه التقنية). يُربط RNA بعلامة لامعة، ثم يحضن عن طريق هذا النظام في ظروف تسمح لكل من DNA و RNA أن يزدوجا إذا ما كانت تتابعاتهما مكملتا لبعضهما. فإذا كانت نسخة جين معين موجودة في الخلية، فإن بقعة في النظام مطابقة لذلك الجين تضيء عند النظر إليها عن طريق الأشعة فوق البنفسجية. وكلما كان عدد النسخ في RNA أكثر كانت الإشارة أشد كثافة.

ونظراً لأن المحتوى الجيني للشمبانزي شبيه جداً لما في الإنسان، فإن النظام الترتيبي يستطيع أن يتحرى نشاط جينات الشمبانزي بشكل جيد. وعلى الرغم من أن الجينات نفسها تستنسخ في خلايا دماغ الشمبانزي والإنسان، فإن نمط الاستنساخ ومستواه يختلف بشكل واسع. وهكذا يبدو أن معظم الفرق بين أدمغة الشمبانزي والإنسان يكمن في أي الجينات يتم استنساخه، وأين، ومتى يتم هذا الاستنساخ؟

إن فروقاً فيما يتم بعد الاستنساخ قد تؤدي دوراً هي الأخرى في بناء مخلوقات متميزة من محتويات جينية متماثلة. وباستمرار البحوث العلمية في دفع حدود تقدم علم تحليل البروتينات وتحليل وظيفة الجينات، فإن صورة أكثر وضوحاً ستكشف لنا الفروق الدقيقة في العمليات الوظيفية والتطورية لأنواع شديدة القرابة مع بعضها. وسناقش في الفصل القادم التكامل بين التطور الجيني، وتطور المحتوى الجيني بدرجة كبيرة من التعمق.

الكلام يتميز به الإنسان: مثال على التعبير المعقد

إن تطور الحضارة الإنسانية يرتبط بقوة بالقدرة على السيطرة على الحنجرة والتمكّن لإنتاج الكلام. فالأفراد الذين لديهم طفرة نقطية واحدة في جين عامل الاستنساخ *FOXP2* يتعثرون لديهم الكلام وقواعد اللغة، ولكنهم لا يعانون مشكلات في فهمها.

إن الجين *FOXP2* موجود أيضاً في الشمبانزي، والغوريلا، وإنسان الغاب، وقرود مكاكا الرايزيسي، وحتى الفأر، ولكن أياً من هذه المخلوقات لا يتكلم. يتم التعبير عن هذا الجين في مناطق الدماغ التي تؤثر في الوظيفة الحركية، بما في ذلك التناسق المعقد المطلوب لصناعة الكلمات.

يختلف بروتين *FOXP2* بين الفأر والإنسان في ثلاثة أحماض أمينية فقط. وهناك فروق في حمض أميني واحد بين كل من الفأر، والشمبانزي، والغوريلا، وقرود مكاكا الرايزيسي، التي تمتلك جميعاً تتابعاً متطابقاً من الأحماض الأمينية في بروتين *FOXP2*، يوجد اختلاف إضافي في حمضين أمينيين بين الإنسان والتتابع المشترك بين الشمبانزي، والغوريلا، والقرود الرايزيسي. إن وجود فرق بحمضين أمينيين فقط بين الإنسان والرئيسيات الأخرى في البروتين *FOXP2* يبدو أنه سمح بتطور اللغة. يشير الدليل إلى حدوث ضغط انتخابي قوي للطفرتين في *FOXP2* ليسمح للدماغ، والحنجرة، والفم لأن تتسق معاً لإنتاج الكلام. هل يمكن أن يقود تغير في حمضين أمينيين إلى تطور الكلام واللغة، وفي النهاية إلى الحضارة الإنسانية؟

إن هذا الصندوق المقفل من الألفاظ لن تتم معرفة محتواه قبل مرور زمن طويل، ولكن الإشارات تدل على أن التغيرات مرتبطة بالرسائل والإشارات، وبالتعبير عن الجينات. فقد يغير الحمضان الأمينيان اللذان حدثت بهما الطفرة قدرة عامل الاستنساخ *FOXP2* على أن تتم فسفرته. إن إحدى مسارات نقل الإشارات تعمل من خلال تنشيط عامل استنساخ موجود أو تثبيطه بعملية الفسفرة.

توسعت حدود دراسة علم المحتوى الجيني المقارن الآن إلى ما بعد الحيوانات الرئيسية، فقد اقترح دور للبروتين *FOXP2* في غناء الطيور وتعلم الأصوات. وتتواصل الفئران من خلال صرير قصير حاد، وصغير الفأر التائه يصدر صريراً شديد الحدة، وحدث طفرة في *FOXP2* يجعل الفئران غير قادرة على إصدار الصرير. فيمكن القول: إن *FOXP2* في الفأر والطيور المغردة هو جين اللغة، ولكن من المحتمل أنه مطلوب في المسارات العصبية العضلية لإخراج الأصوات.

الأشكال المتباينة للحياة انبثقت من محتوى جيني شديد التشابه. ولفهم الفروق الوظيفية فإن على المرء أن ينظر خلف تشابه التتابع، وأن يتساءل عن زمن حدوث التعبير عن الجينات ومكانه. فحدث تغيرات صغيرة في البروتين قد تؤثر في وظيفة الجين، كما شاهدنا في عامل *FOXP2* وعلاقته بالكلام في الإنسان.

استقصاء

أعطيت نظاماً لجينات القرد و RNA من خلايا دماغ القرد والإنسان. باستخدام التقنية التجريبية الموصوفة أعلاه لمقارنة الإنسان والقرد، ماذا تتوقع أن تجد فيما يتعلق بالجينات التي يجري استنساخها؟ وماذا عن مستوى الاستنساخ؟

DNA غير المشفر لإنتاج البروتين والوظيفة التنظيمية

غني بتتابعات RNA التنظيمي كتلك الموصوفة (في الفصل الـ 18). إن RNA غير المترجم إلى بروتين يمكن أن يؤدي أدواراً عدة بما في ذلك إسكات جينات أخرى. فبعض RNA الصغير يمكن أن يشكل RNA مزدوج الأشرطة مع RNA رسول مكمل له، ما يسد طريق التحول إلى بروتينات. ويمكن أن يسهم في التحطيم الهادف لـ RNA.

ففي دراسة، جمع الباحثون نسخ RNA التي تصنعها خلايا الفأر المأخوذة من كل نسج جميعها تقريباً. وعلى الرغم من أن معظم النسخ شفرت إلى بروتينات للفأر، فإن 4280 لم يكن ممكناً مواءمتها مع أي بروتين معروف للفأر. تقترح هذه الحقيقة أن جزءاً كبيراً من المحتوى الجيني المستنسخ يتألف من جينات لا تنتج بروتينات – أي إنها نسخ تعمل كأنها RNA فقط. ولعل هذه الوظيفة يمكن أن تفسر لماذا يمكن أن تسبب منطقة قافزة عكسية واحدة فروقاً في لون الفراء في الفأر.

يمكن أن ينظم DNA غير المشفر إلى بروتينات التعبير عن الجينات، وغالباً من خلال نسخ RNA الناتجة عنه. إن التتابعات غير المشفرة للبروتين يمكن أن توجد في مناطق غنية بالجينات القافزة العكسية من المحتوى الجيني.

لقد قارنا حتى الآن، وبشكل أساسي، بين الجينات المشفرة لإنتاج البروتين، ولكن مع ازدياد المحتويات الجينية التي عرف تتابعها، أصبحنا نعلم الآن أن معظم المحتوى الوراثي مكون من DNA غير مشفر (أي غير منتج للبروتينات).

إن DNA المتسم بالتكرار هو في الغالب DNA قافز عكسياً، وهو يسهم بما مقداره 30% في المحتوى الجيني للحيوان و 40-80% من المحتوى الجيني للنبات. (ارجع إلى الفصل الـ 18 لمزيد من المعلومات عن DNA المتسم بالتكرار في المحتوى الجيني).

ولعل أقل الأمور توقعاً عند مقارنة المحتوى الجيني للفأر والإنسان هو اكتشاف وجود تشابه بين DNA التكراري، وهو في الغالب على هيئة مناطق قافزة عكسية في النوعين. DNA هذا لا يشفر عن بروتينات، وقد بينت دراسة مسحية لموقع DNA القافز العكسي في النوعين، أنه استقر بشكل مستقل في مواقع متناظرة من المحتوى الجيني.

للوهلة الأولى، بدا أن DNA الزائد هذا هو «خردة» وهو موجود فقط لصحبة الطريق، ولكن بدأنا الآن ندرک أن DNA غير المشفر لإنتاج البروتين قد تكون له وظائف أكثر مما افترضنا سابقاً. وقد جرى استقصاء إمكانية أن DNA هذا

حجم المحتوى الجيني وعدد الجينات

تباين النباتات كثيراً في حجم المحتوى الجيني

للنباتات مدى أوسع من حجم المحتوى الجيني: فعلى الرغم من تباين في حجم المحتوى يصل إلى نحو 200 ضعف، فإن النباتات جميعها تحتوي بين 30,000-40,000 جين. فآزهار التبولب (الخزامى) مثلاً لديها DNA أكثر بمقدار 170 مرة مما لدى رشاد الجدران.

لدى كل من الأرز، ورشاد الجدران عدد نسخ أكبر من عوائل جينية (نسخ من الجين منشقة قليلاً ومتعددة) مما نشاهد في الحيوانات أو الفطريات، ما يشير إلى أن هذه النباتات عانت نوبات من تعدد المجموعة الكروموسومية، وتضاعف القطع، أو كلا الأمرين خلال 150 - 200 مليون سنة، منذ أن انشق الأرز، ورشاد الجدران عن أصلهما المشترك.

إن تضاعف كامل المحتوى الجيني غير كافٍ لتفسير حجم بعض المحتويات الجينية، فالقمح والأرز شديداً القرابة، ولهما عدد جينات متشابه، ولكن المحتوى الجيني للقمح أكبر بمقدار 40 مرة من المحتوى الجيني للأرز. إن هذا الفرق لا يمكن تفسيره فقط بحقيقة أن القمح سداسي المجموعة الكروموسومية (6n) في حين الأرز (2n). عندما حلل تتابع المحتوى الجيني للأرز، توجه انتباه الباحثين إلى تحليل تتابع أنواع الحبوب الأخرى، وخاصة القمح. فالمحتوى الجيني للقمح يحتوي الكثير من DNA التكراري، ما زاد محتواه من DNA، ولكن ليس بالضرورة من عدد جيناته. إن مقارنة المحتوى الجيني للقمح والأرز يجب أن يزودنا بدليل للمحتوى الجيني للسلف المشترك، وللتوازن التطوري الديناميكي بين القوى المتعارضة التي زادت من حجم المحتوى الجيني (تعدد المجموعة، تضاعف العناصر القافزة، تضاعف الجينات) وتلك التي تقلل حجم المحتوى الجيني (ال فقدان بالفطرة).

تباين حجم المحتوى الجيني عبر الزمن التطوري، ولكن الزيادة أو النقص في الحجم لا ترتبط كما هو متوقع مع عدد الجينات. لا يفسر تعدد المجموعة الكروموسومية في النبات وحده وجود فروق في حجم المحتوى الجيني. إن الكميات الأكبر من DNA تفسر بوجود المناطق المتدخلة، وبالتتابعات التي لا تترجم إلى بروتينات أكثر مما تعود إلى تضاعف الجينات.

بعد حجم المحتوى الجيني عاملاً مهماً في اختيار أي محتوى جيني، يمكن تحليل تتابعه أولاً. وقد أدت الاعتبارات العملية إلى اختيار المخلوقات ذات المحتوى الجيني الصغير نسبياً. وباعتبار حجم المحتوى الجيني، فإن العدد الأساسي للجينات في هذا المحتوى للإنسان قدر بـ 100,000 جين.

وعندما بدأ تحليل بيانات التتابع، بدأ عدد الجينات بالتناقص، وقد ظهرت صورة مغايرة تماماً. فالمحتوى الجيني لنا، لديه فقط 25% من الـ 100,000 جين المتوقعة، وهو رقم يشبه عدد الجينات في نبات رشاد الجدران *Arabidopsis* الصغير. فالإنسان يملك تسعة أضعاف كمية DNA الموجودة في السمكة المنتفخة ذات المحتوى المكون من 365 مليون زوج قاعدة، ولكن له العدد نفسه من الجينات كما للسمكة. تذكر أيضاً أن عدد الجينات قد لا يطابق عدد البروتينات. فمثلاً يمكن أن ينتج الاستنساخ المتبادل (انظر الفصول الـ 15، 16، 18) نسخاً متعددة متميزة من الجين نفسه.

يسبب DNA غير المشفر لإنتاج البروتين تضخماً

في حجم المحتوى الجيني

لماذا يوجد لدى الإنسان الكثير من DNA الفائض؟ إن معظمه يبدو بصورة مناطق متدخلة، وهي قطع غير منتجة للبروتين، توجد ضمن تتابع الجين، وهي أكبر بشكل واضح ما لدى السمكة المنتفخة. إن المحتوى الجيني للسمكة المنتفخة *Fugu* لديه حفنة من الجينات العملاقة التي تحتوي على مناطق متدخلة طويلة، وتشكل دراسة هذه الجينات نظرة ثاقبة نحو القوى التطورية التي دفعت إلى حدوث تغير في حجم المحتوى الجيني في أثناء تطور الفقريات (المناطق المتدخلة موصوفة في الفصل الـ 15).

وكما وصفنا سابقاً، فإن الامتداد الواسع للمناطق القافزة العكسية لـ DNA، يسهم في الفروق في حجم المحتوى الجيني من نوع إلى آخر. وعلى الرغم من أنه جزء من المحتوى الجيني، فإن DNA غير المشفر لإنتاج بروتينات لا يحتوي جينات بالمعنى المتداول. ومثال آخر يتعلق بذبابة الفاكهة، فهي تظهر DNA غير مشفر أقل مما تبديه البعوضة *Anopheles*. على الرغم من أن القوة التطورية التي تدفع هذا الانخفاض في المناطق غير المشفرة غير واضحة، إذن، لا يوجد ارتباط بين عدد الجينات وحجم المحتوى الجيني.

تحليل المحتوى الجيني والوقاية من الأمراض وعلاجها

الملاريا

البعوضة الحاملة للملاريا *Anopheles gambiae* والطفيل الطلائعي الذي تحمله *Plasmodium falciparum*، لهما تأثير هائل في صحة الإنسان، إذ سببا 1.7-2.5 مليون وفاة. وقد تم تحليل المحتوى الجيني لكل من البعوض وطفيل الملاريا عام 2002.

يملك المخلوق الطلائعي *P.falciparum* المسبب للملاريا محتوى جينياً صغيراً نسبياً مكوناً من 24.6 مليون زوج من القواعد، وقد كان تحليل تتابعه صعباً. فقد كان به نسبة عالية بشكل غير اعتيادي من القاعدتين: أدنين وثايمين، ما يجعل من الصعب تمييز جزء من المحتوى الجيني عن الآخر، وقد استغرق هذا المشروع خمس سنوات لكي يكتمل. يبدو أن الطفيل *P.falciparum* لديه 5300 جين، والجينات ذات الوظائف المرتبطة تتجمع معاً، ما يشير إلى أنها تشترك في DNA المنظم نفسه.

الطفيل *P.falciparum* مخلوق حادق؛ فهو يختفي عن جهازنا المناعي داخل خلايا الدم الحمراء، ويغير بشكل مستمر البروتينات التي يعرضها على سطح هذه الخلايا. إن هذا «القناع» جعل من الصعب تطوير لقاح أو علاج للملاريا.

حديثاً، ساعد وجود صلة بين تراكيب تشبه البلاستيدات الخضراء في *P.falciparum* على رفع احتمالات العلاج. فهناك مكون تحت خلوي غريب يدعى البلاستيد القمي *Apicoplast* في البلازموديوم وأقاربه فقط (ويبدو مشتقاً من البلاستيدات الخضراء) استولي عليه من الطحالب الخضراء وابتلعته أسلاف الطفيل (الشكل 24-13).

إن تحليل المحتوى الجيني للبلازموديوم يكشف أن نحو 12% من كامل بروتينات الطفيل، التي تشفرها الجينات النووية تتوجه نحو البلاستيد القمي، وهي تعمل هناك لإنتاج الأحماض الدهنية. إن البلاستيد القمي هو المكان الوحيد لصناعة هذه الأحماض في الطفيل. ولهذا، فإن الأدوية التي تهاجم هذا المسار الكيميائي الحيوي قد تكون فعالة ضد الملاريا.

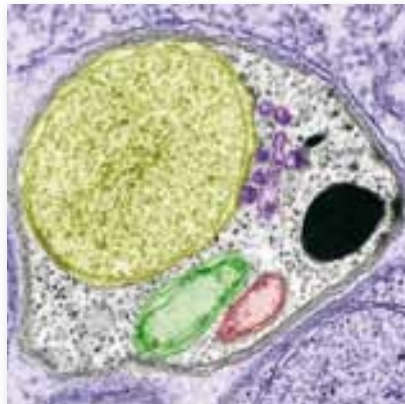
إن أحد احتمالات الوقاية من الأمراض تكون بالنظر إلى مبيدات الأعشاب ذات النوعية للبلاستيدات الخضراء، التي قد تقتل طفيل البلازموديوم باستهدافها للبلاستيد القمي المشتق من البلاستيدات الخضراء.

مرض شاجاس

يقتل الكائن الأولي *Trypanosoma cruzi* الذي تحمله الحشرات 21,000 شخص في أمريكا الوسطى والجنوبية كل عام تقريباً، وهناك نحو 18 مليون

(الشكل 24-13)

البلاستيد القمي في البلازموديوم. تقدم لنا الأدوية التي تستهدف الأنزيمات المستخدمة في بناء الأحماض الدهنية ضمن البلاستيد القمي في البلازموديوم (لونه أخضر غامق) أملاً في معالجة الملاريا.



2 μm

إن مقارنة المحتوى الجيني بين أفراد البشر يزودنا بمعلومات مهمة عن تحري الأمراض الوراثية والطريق الصحيح لمعالجتها. وتظهر احتمالات أوسع عند مقارنة المحتوى الجيني لأنواع مختلفة. فهناك فوائد لمقارنة أزواج الأنواع شديدة القرابة، وأزواج الأنواع بعيدة القرابة، إضافة إلى مقارنة المحتوى الجيني للكائن الممرض وعائلته. وفيما يأتي أمثلة عن فوائد كل نوع من هذه المقارنات.

المحتويات الجينية المتباعدة

تقدم أدلة على أسباب الأمراض

يقدم تحليل التتابعات المحافظة بين الإنسان والسمكة المنتفخة أدلة قيمة على فهم الأساس الوراثي لكثير من أمراض الإنسان. فالأحماض الأمينية الحرجة لوظيفية البروتين، تميل لأن تبقى ثابتة عبر مجرى التطور، وحدث تغيير في مواقع الجينات يسبب أمراضاً على الأرجح.

إن من الصعب تمييز المواقع المحافظة وظيفياً عند مقارنة بروتينات الإنسان مع الثدييات الأخرى بسبب عدم مرور وقت طويل بما فيه الكفاية لتتراكم تغيرات كافية عند المواقع غير المحافظة. ولأن المحتوى الجيني للسمكة المنتفخة بعيد الارتباط عن ذلك الذي للإنسان، فإن من السهل تمييز التتابعات المحافظة.

المخلوقات شديدة القرابة تحسن البحث الطبي

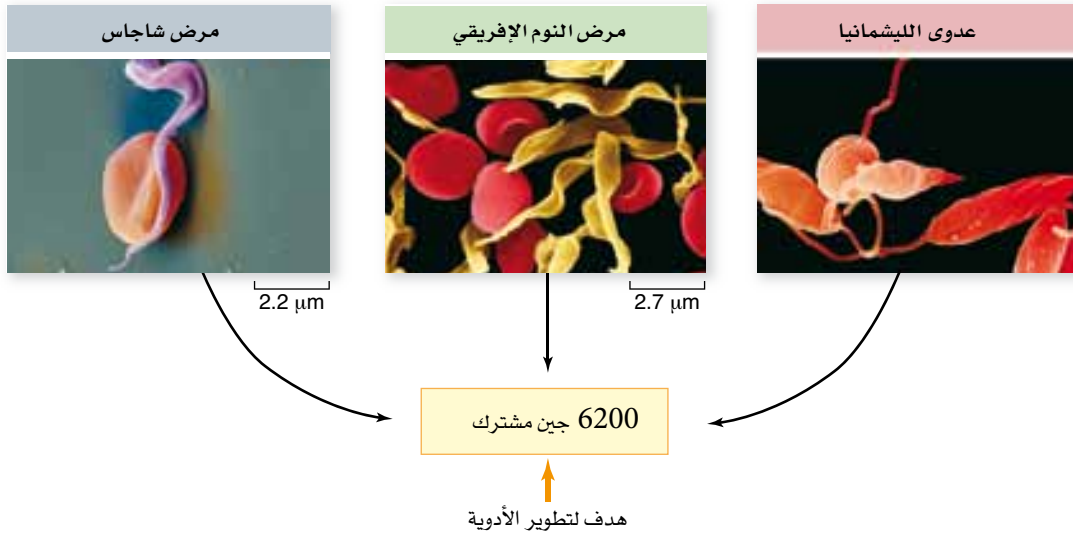
يعدّ تصميم تجربة لتحديد وظيفة الجين في نظام تجريبي كالفأر أسهل بكثير منه في الإنسان. إن مقارنة المحتوى الجيني للفأر والإنسان كشف بسرعة وظيفة 1000 من الجينات البشرية التي لم تكن معروفة الوظيفة سابقاً. إن تأثيرات هذه الجينات يمكن دراستها في الفئران، ويمكن استخدام النتائج في إمكانية معالجة الأمراض الإنسانية. لقد اكتملت النسخة الأولى لتحليل المحتوى الجيني للفأر. ومن المتوقع معرفة أنباء مثيرة عن تطور المحتوى الوراثي للثدييات من المقارنة بين الأنواع. برز أحد الجوانب الأكثر إثارة من مقارنة المحتوى الجيني للجرذ والفأر، ومن إمكانية استغلال البحث المكثف لفيزيولوجيا الجرذ، وخاصة فيما يتعلق بأمراض القلب والتاريخ الطويل للوراثة في الفأر، فالربط بين الجينات والأمراض أصبح أكثر سهولة.

وجد أن الإنسان لديه تضاعف في قطع DNA غير موجود في الشمبانزي. بعض هذه التضاعفات تطابق أمراض الإنسان. هذه الفروق يمكن أن تساعد البحث الطبي على تطوير معالجات للأمراض الوراثية، ولكن القضايا الأخلاقية التي تحيط بالبحث في الشمبانزي وحمايته يجب أن تؤخذ في الحسبان.

تكشف الاختلافات في المحتوى الجيني للعائل ومسبب

المرض أهداف العلاج

عندما يكون تحليل المحتوى الوراثي متوافراً، فإن البحوث الصيدلانية قد تجد أهدافاً مناسبة للأدوية تؤدي إلى التخلص من المخلوق الممرض دون أن تؤذي العائل. فالأمراض في كثير من الأقطار النامية-بما في ذلك الملاريا ومرض شاجاس- لديها عائلان: الإنسان وحشرة. كلا نوعي العدوى يسببه مخلوق طلائعي (الفصل الـ 29). إن قيمة علم المحتوى الجيني المقارن في اكتشاف العلاجات موضحة لكل من الملاريا ومرض شاجاس كالاتي:



قد يساعد تحليل المحتوى الجيني المقارن على تطوير الأدوية. تشترك مسببات مرض شاجاس ومرض النوم الإفريقي، وعدوى الليشمانيا، وهي أمراض تقتل ملايين الأرواح في الدول النامية سنوياً، في 6200 جين أساسي. يمكن أن تعطي عمليات تطوير الأدوية الموجهة نحو البروتينات المشفرة بهذه الجينات المشتركة علاجاً واحداً لهذه الأمراض جميعها.

في الوقت الراهن، لا يوجد لقاح فعال، وهناك علاجات قليلة ذات فعالية متدنية متوافرة لعلاج هذه الأمراض. إن وجود تشابه في المحتوى الجيني، قد لا يساعد فقط على تطوير أدوية هادفة، بل قد ينتج طريقة علاج أو لقاح فعالة ضد هذه الأمراض جميعها (الشكل 24-14).

تمكننا مقارنة المحتوى الجيني من تطوير علاجات موجهة نحو الأمراض ذات الأساس الوراثي، ونحو المخلوقات المسببة للعدوى والأمراض التي يصعب الوقاية منها أو علاجها.

شخص يعاني من العدوى بأعراض قد تشمل عطشاً في القلب والأعضاء الداخلية الأخرى. اكتمل تحليل تتابعات *T. cruzi* عام 2005.

أحد الاكتشافات المدهشة والباعثة على الأمل وجود لب مشترك من 6200 جين مشترك بين *T. cruzi* ومخلوقين ممرضين آخرين تحملهما الحشرات، هما: *T. brucei* و *Leishmania major* الطفيل الأول؛ يسبب مرض النوم الإفريقي، أما الثاني *L. major* فيسبب عدوى تنتج بقعاً على الأطراف والوجه. إن هذه الجينات المشتركة ينظر إليها الآن بوصفها هدفاً محتملاً للعلاج بالأدوية.

تحسين المحاصيل الزراعية عن طريق تحليل المحتوى الجيني

8-24

للفضة، محتوى جيني أصفر كثيراً مما لأقاربه المقربة، مثل فول الصويا، ما يجعله أسهل تحليلاً. حافظت أجزاء كبيرة من DNA لنبات الفصّة على مواقعها كما هي في فول الصويا، ما يرجح إيجاد جينات لفول الصويا مهمة زراعياً باستخدام المحتوى الوراثي للفصّة (انظر الشكل 24-9).

يمكن تحديد جينات بكتيريا مفيدة والاستفادة منها

يمكن أن يحسن تحليل المحتوى الجيني للبكتيريا المفيدة من إنتاج المحاصيل، فالبكتيريا *Pseudomonas fluorescens* تحمي بشكل طبيعي جذور النباتات من الأمراض بإخراجها مركبات واقية. فعام 2005، تم تحليل تتابع *P. fluorescens* على أنه عامل المقاومة البيولوجية الأول. ويتقدم العمل في تحديد المسارات الكيميائية المنتجة لمركبات واقية بسرعة كبيرة نظراً لصغر حجم المحتوى الجيني لهذه البكتيريا. إن فهم هذه المسارات يقود إلى طرق أكثر فاعلية في حماية المحاصيل من الأمراض؛ مثلاً، يمكن أن يقود عزل جينات الوقاية إلى إمكانية إدخال هذه الجينات المفيدة في المحتوى الجيني لنباتات المحاصيل، ما يمكن النبات من وقاية نفسه بصورة مباشرة.

يوسع علم تحليل المحتوى الجيني المقارن الفوائد التي نجنيها من تحليل المحتوى الجيني في نباتات نموذجية، ويمد هذه الفوائد لأنواع أخرى مهمة كنباتات المحاصيل. إن فهمًا متزايداً للمحتوى الجيني للميكروبات يمكن استخدامه لتحسين إنتاج المحاصيل.

اعتمد المزارعون والباحثون مدة طويلة على علم الوراثة لتحسين المحاصيل. إن تحليل كامل المحتوى الجيني يقدم معلومات أفضل للبحث عن الانتخاب الاصطناعي لتحسين المحاصيل. فالجينات شديدة المحافظة يمكن توصيفها في نظام متالي، ويمكن استخدامها لتحديد هوية الجينات المستقيمة في نوع المحصول.

نماذج المحتوى الجيني للنبات تشكل حلقة الوصل نحو

وراثة نباتات المحاصيل

نبات رشاد الجدران *Arabidopsis* هو نبات زهري تجريبي ليس له أهمية تجارية. من جانب آخر، فإن النبات الثاني الذي تم تحليل تتابعه الجيني - وهو الأرز- ذو أهمية اقتصادية هائلة. فالأرز كما ذكرنا سابقاً ينتمي لعائلة الحشائش التي تضم عدداً من نباتات محاصيل الحبوب المهمة. هذه المحاصيل تشكل معاً أهم مصدر لغذاء العالم، ولعلف الحيوانات.

الأرز ليس كباقي الحشائش؛ لأن محتواه الجيني صغير نسبياً، حيث يتألف من 430 مليون زوج قاعدة مقارنة بالذرة التي يضم محتواها الجيني 2500 مليون زوج قاعدة، أما الشعير فله 4900 مليون زوج قاعدة. وقد تم تحليل تتابع تحت نوعين من الأرز، وكانت النتائج متماثلة. فنسبة المحتوى الجيني النووي في الأرز المخصصة لـ DNA التكراري مثلاً هي 42% في سلالة و 45% في السلالة الأخرى.

يتم الآن تحليل تتابع الذرة ونبات نموذجي آخر هو الفصّة *Medicago truncatula*.

1-24 علم المحتوى الجيني المقارن

- يشير مصطلح الجينات الموازية إلى جينات سلفية متضاعفة، في حين يشير الجينات المستقيمة إلى جينات سلفية محافظة.
- يمكن أن تتم إعادة ترتيب المحتوى الجيني بإزاحة موضع الجين ضمن الكروموسوم أو باتحاد كروموسومين.
- المحافظة على الموقع تشير إلى الحفاظ على قطع طويلة في تتابعات الكروموسوم السلفي (الشكل 24-9).
- يتضمن تطور المحتوى الجيني تكوين الجينات الكاذبة، وهي جينات تم تثبيط نشاطها، ربما بسبب انخفاض الضغط الانتخابي (الشكل 24-10).
- مقايضة الجينات الأفقية تصوغ كثيرًا من الأسئلة النشوئية، وخاصة أصل فوق الممالك الثلاث (الشكل 24-12).

4-24 وظيفة الجين وأنماط التعبير

- على الرغم من أن وظيفة الجينات يمكن اشتقاقها بمقارنة الجينات في المخلوقات المختلفة، فإن المقارنة لا تعطي الصورة كاملة.
- الأنواع المختلفة قد يكون لديها الجينات نفسها، ولكن يعبر عنها في أوقات مختلفة، في الأنسجة المختلفة، وبكميات وتشكيلات مختلفة.
- قد تؤدي الاختلافات التي تتم بعد الاستساخ دورًا في بناء مخلوقات متميزة من محتوى جيني متماثل.
- تغيرات صغيرة في البروتين قد تغير وظيفته.

5-24 DNA غير المشفر لإنتاج البروتين والوظيفة التنظيمية

- الجزء الأكبر من المحتوى الوراثي يتكون من DNA غير مشفر إلى بروتين.
- DNA غير المشفر قد يكون غنيًا بتتابعات RNA التنظيمية التي تستطيع إسكات الجينات وإيقاف الترجمة.
- تتابعات DNA غير المشفرة، يمكن أن توجد في المناطق القافزة عكسيًا في المحتوى الجيني.

6-24 حجم المحتوى الجيني وعدد الجينات

- يشكل الحجم الصغير للمحتوى الجيني عاملاً أساسيًا في تحديد أي المحتويات الجينية يمكن دراسة تتابعاته أولاً.
- لا يرتبط حجم المحتوى الجيني مع العدد المتوقع للجينات.
- لا يفسر تعدد المجموعة الكروموسومية وحده الاختلافات في حجم المحتوى الجيني.
- ينتج المحتوى الجيني الكبير غالبًا من وجود مناطق متدخلة، وتتابعات غير مشفرة أكثر مما هو نتيجة للجينات المتضاعفة.

7-24 تحليل المحتوى الجيني والوقاية من الأمراض وعلاجها

- تتيح مقارنة المحتوى الجيني تطور الأدوية الهادفة ومعالجة الأمراض.
- تميل الأحماض الأمينية الضرورية لوظيفة البروتين، أن تكون محفوظة عبر مسار التطور، والتغير في تتابع هذه الأحماض غالبًا ما يسبب الأمراض.
- بمقارنة مخلوقات شديدة القرابة، يستطيع الباحثون تركيز جهودهم على الجينات التي تسبب الأمراض في الإنسان.
- مقارنة المحتوى الجيني تمكننا من تطوير أدوية هادفة ضد مخلوقات تسبب العدوى والأمراض التي يصعب منعها أو علاجها.

8-24 تحسين المحاصيل عن طريق تحليل المحتوى الجيني

- يقدم تحليل كامل المحتوى الجيني معلومات أكثر للبحث حول الانتخاب الاصطناعي من أجل تحسين المحاصيل.
- المحتوى الجيني لنباتات نموذجية يشكل صلة الوصل مع وراثة نباتات المحاصيل.
- تحليل المحتوى الجيني لميكروبات مفيدة أو ممرضة قد يزودنا بمعلومات يمكن استخدامها في تحسين إنتاج المحاصيل.

تساعد مقارنة كامل المحتوى الجيني (تتابعات DNA) للأنواع المختلفة العلماء من استقصاء الانشقاق التطوري بين المخلوقات، وتحاول ربط التغيرات على مستوى DNA بالاختلافات الشكلية.

- بمقارنة المحتوى الجيني، يستنتج العلماء أن الاختلافات التطورية تتراكم على مدى فترات زمنية طويلة.
- الإنسان، والفأر، والإنسان، والشمبانزي يشتركان في نحو 99% من الجينات نفسها.
- الطفرات في DNA تقسم إلى طفرات غير مترادفة تغير شيفرة الأحماض الأمينية، وطفرات مترادفة أخرى لا تغير الأحماض الأمينية المشفرة.
- كلما قصر الوقت المتاح للتطور، وصغر حجم المجموعة السكانية كان معدل فقد الجينات غير المترادفة بطيئًا أكثر.
- يتطور المحتوى الجيني بمعدلات مختلفة، والتطور قد يحدث بسرعة أكبر في مخلوقات ذات جيل قصير.
- تشترك النباتات والحيوانات والفطريات في نحو 70% من جيناتها. والجينات المشتركة ذات علاقة بالأبيض الوسيط، وتتضاعف المحتوى الجيني، وإصلاحه، وبناء البروتين.
- تتميز الممالك بوجود فروق بين ثلث محتواها الجيني تقريبًا.

2-24 تطور كامل المحتوى الجيني

- تحدث التغيرات الكبيرة في تركيب المحتوى الجيني بسبب تعدد المجموعة الكروموسومية أو بتغير في مجموعات الكروموسومات.
- يمكن أن يحدث تعدد المجموعة الكروموسومية بتضاعف المحتوى الجيني ضمن النوع أو بالتلقيح الخلطي بين نوعين مختلفين.
- ينتج تعدد المجموعة الكروموسومية الذاتي من تضاعف المحتوى الجيني بسبب أخطاء في الانقسام الاختزالي.
- ينتج تعدد المجموعة الكروموسومية المختلف بسبب التهجين والتضاعف اللاحق للمحتوى الجيني الجديد (الشكل 24-1).
- تتضمن إعادة بناء تطور المحتوى الجيني تعدد المجموعة الأحيائي الذي تمت به دراسة انشقاق التتابع ووجود أزواج الجينات أو غيابها، ويتضمن تعدد المجموعة المخلوق الذي تلقح به النباتات خلطيًا مع أنواع سلفية شديدة القرابة.
- حدث تعدد المجموعة مرات عدة في تطور النباتات الزهرية. وانخفاض حجم المحتوى الجيني أمر شائع.
- يؤدي تعدد المجموعة المختلف إلى حذف الجينات المتضاعفة، والفقد لا يكون دائمًا متساويًا، فقد تفقد جينات من أحد الشريكين أكثر من الآخر (الشكل 24-6).
- يمكن أن يقود حدوث تعدد المجموعة إلى إسكات مؤقت للجينات بعملية مثلية القاعدة سايتوسين.
- حدوث تعدد المجموعة يؤدي إلى انتقال المناطق القافزة إلى مواضع جديدة في المحتوى الجيني، ما قد يقود إلى طرز شكلية جديدة.

3-24 التطور ضمن المحتوى الجيني

- يقدم تضاعف أجزاء من المحتوى الجيني فرصًا ثمينة للجينات ذات الوظيفة الواحدة لأن تتشقق.
- التعدد المفرد، وهو تضاعف كروموسوم مفرد، يثير المشكلات في أثناء تكوين الجاميتات، ويمكن تحمله جيدًا في النباتات أكثر من الحيوانات.
- قطع من DNA يمكن أن تتضاعف كذلك.
- تضاعف DNA شائع للجينات المرتبطة بالنمو، والتطور الجيني، والمقاومة والمستقبلات على سطح الخلية.
- الجينات المتضاعفة قد يكون لديها مستويات مختلفة من التعبير عنها، بناء على موقعها وزمان نشاطها في أثناء التطور الجيني.

7. DNA الإنسان والشمبانزي متشابه بنسبة 99% تقريباً، والاختلافات الشكلية:
- أ. قد تعود بشكل كبير للتعبير عن الجينات.
 - ب. قد تعود بشكل مطلق لاختلافات بيئية.
 - ج. لا يمكن تفسيرها بحسب النظرية الوراثية الراهنة.
 - د. سببها تأثيرات عشوائية في أثناء التطور الجيني.
8. DNA التكراري غير المشفر شائع في النباتات والحيوانات:
- أ. هو على الأرجح DNA «خردة».
 - ب. ينتج بروتينات مباشرة بطريقة غير الاستساخ.
 - ج. لا يزال يترجم عادة.
 - د. قد ينتج غالباً نسخ RNA لديها وظائف تنظيمية.
9. بشكل عام، عندما يزداد حجم المحتوى الجيني، فإن هناك:
- أ. زيادة متناسبة في عدد الجينات.
 - ب. نقصاً متناسباً في عدد الجينات.
 - ج. زيادة في كمية DNA.
 - د. نقصاً في كمية DNA.
10. المبيد العشبي الذي يستهدف البلاستيدات الخضراء قد يكون فعالاً ضد الملاريا؛ لأن:
- أ. البلازموريوم يحتاج إلى بلاستيد قمّيّ فعال وظيفي.
 - ب. الناقل الأساسي للملاريا نبات.
 - ج. الملاريا تحتاج إلى أوراق النباتات بوصفها غذاءً.
 - د. لا شيء مما ذكر.

أسئلة تحدد

1. قد يُفسّر فقدان جين المستقبل الشمي في الإنسان مقارنة بالشمبانزي بالاعتماد على أنظمة حسية أخرى، ولهذا يضعف الانتخاب ضد أفراد يفقدون قدراتهم الشمية. هل يمكن للانتخاب الطبيعي أن يعمل بأي طريق آخر لكي يقلل عدد جينات المستقبل الشمي في الإنسان دون انتخاب لوظيفة المستقبل الشمي في الشمبانزي؟
2. إحدى نقاط سوء الفهم الشائعة حول مشروعات تحليل التتابعات (خاصة مشروع المحتوى الجيني للإنسان) أن بناء خريطة طريق كاملة لـ DNA ستقود مباشرة إلى علاج الأمراض ذات الأساس الوراثي، أخذاً في الحسبان نسبة التشابه بين DNA الإنسان والشمبانزي، فهل هذا الرأي المبسط له ما يبرره؟ اشرح.
3. كيف يزيد انتقال الجينات الأفقي تعقيد التحليل النشوئي؟
4. ما عواقب تعدد المجموعة الكروموسومية على معدلات التنوع؟ اشرح.

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. الإنسان والسمكة المنتفخة انشقا من سلف مشترك منذ نحو 450 مليون سنة والمحتوى الجيني لهما لديه:
 - أ. القليل من الجينات نفسها المشتركة.
 - ب. كل الجينات نفسها.
 - ج. يشتركان في 75% تقريباً من الجينات في المحتوى الجيني.
 - د. لا يوجد انشقا في النيوكليوتايدات.
2. مقارنة المحتوى الجيني تشير إلى أن DNA الفأر حدثت به طفرة بمعدل مرتين أسرع مما في DNA للإنسان. التفسير المحتمل لهذا التناقض هو:
 - أ. الفأر أصغر بكثير من الإنسان.
 - ب. يعيش الفأر في ظروف صحية أقل مما لدى الإنسان، ولهذا قد يكون معرضاً لمدى أكبر من المواد المسببة للطفرة.
 - ج. للفأر حجم محتوى جيني أصغر.
 - د. للفأر مدة جيل أقصر.
3. تعدد المجموعة الكروموسومية في النبات:
 - أ. ظهر مرة واحدة فقط ولهذا فهو نادر.
 - ب. يحدث بشكل طبيعي فقط عندما يكون هناك تهجين بين نوعين.
 - ج. شائع، ولكنه لا يحدث في الحيوانات.
 - د. شائع، وهو يحدث في بعض الحيوانات.
4. الجينات المتماثلة في مخلوقات متباعدة القرابة يمكن إيجاد موقعها على الكروموسوم بسهولة في الغالب بسبب:
 - أ. انتقال الجينات الأفقي.
 - ب. الحفاظ على الموقع.
 - ج. إخماد نشاط الجينات.
 - د. الجينات الكاذبة.
5. كل الآتية يُعتقد أنها تسهم في تنوع المحتوى الجيني بين الأنواع المختلفة باستثناء:
 - أ. تضاعف الجينات.
 - ب. استساخ الجينات.
 - ج. انتقال الجينات الجانبي.
 - د. إعادة ترتيب الكروموسومات.
6. مصير معظم الجينات المضاعفة هو:
 - أ. إخماد نشاطها.
 - ب. اكتساب وظيفة مبتكرة خلال طفرات لاحقة.
 - ج. الانتقال إلى مخلوق جديد باستخدام انتقال الجينات الجانبي.
 - د. تصبح جينات مستقيمة.

25 الفصل

تطور التكوين الجنيني

Evolution of Development

مقررة

كيف يمكن لأنواع شديدة القرابة من الضفادع أن يكون لها أنماط مختلفة تمامًا من التكوين الجنيني؟ أحد الأنواع يتحول من بيضة مخصبة إلى ضفدع بالغ دون مرحلة أبي ذنبية الوسطية. النوع الشقيق له مرحلة تطورية إضافية تنزلق بعناية بين مراحل التطور المبكرة، ومرحلة تكوين الأطراف - مرحلة أبي ذنبية. إن الإجابة عن هذا السؤال وغيره من الاختلافات التطورية في عمليات التطور الجنيني لتعطي طرزاً شكلية جديدة هي الآن قيد البحث والاستقصاء باستخدام أدوات الوراثة الحديثة وتحليل المحتوى الجيني. وقد أبرزت الاكتشافات البحثية التناقض البيولوجي المتمثل في أن كثيراً من الجينات المسؤولة عن التطور الجنيني هي محفوظة. ومع ذلك، فإن درجة كبيرة من التنوع في أشكال الحياة تشترك في هذه الجينات المسؤولة عن التطور. في هذا الفصل، سوف نستكشف حقل تطور تكوين الجنين، وهو الحقل الذي يجمع معاً حقولاً في علوم الحياة كانت منفصلة سابقاً.

5-25 تضاعف الجينات والانشقاق

- تضاعف الجينات *paleoAP3* أدى إلى شكل النباتات الزهرية.
- انشقاق الجين *AP3* غير وظيفة السيطرة على تطور البتلات.

6-25 التحليل الوظيفي للجينات بين الأنواع

7-25 تنوع العيون في العالم الطبيعي: دراسة حالة

- يشير الدليل الشكلي إلى أن العيون تطورت عشرين مرة على الأقل.
- الجين *Pax6* نفسه يسبب بدء تطور عين الذبابة والفأر.
- الديدان الشريطية، لا البلاناريا، تستخدم الجين *Pax6* لتطور العين.
- بدء تكوين العين الجنيني قد يكون تطور مرة واحدة فقط.



سوجز المفاهيم

- 1-25 التناقض التطوري في التكوين الجنيني
 - تُنتج جينات محافظة جداً أشكالاً بالغة التنوع.
 - آليات التطور الجنيني تظهر تغيراً تطورياً.
- 2-25 طفرة أو طفرتان في الجين وشكل جديد
 - نبات القرنبيط والبروكلي بدأ بـ *كودون إيقاف*.
 - تظهر فكوك سمك البلطي تنوعاً شكلياً.
- 3-25 الجين نفسه ووظيفة جديدة
 - قد تُختار الجينات السلفية لوظائف جديدة.
 - تطورت الأطراف من خلال تحويل لتنظيم الاستساخت.
- 4-25 جينات مختلفة ووظائف التقائية
 - تُظهر أنماط أجنحة الحشرات التقاءً في تجانس الشكل.
 - تغيرت أشكال الأزهار بطريقة التقائية أيضاً.

التناقض التطوري في التكوين الجنيني

الأخرى لتنشيط أو تثبيط التعبير عن هذه الجينات. ظهرت جينات *Hox* قبل انشقاق النباتات والحيوانات، ففي النباتات لها دور في نمو الساق وتطور الورقة، وفي الحيوانات تحدد خطة بناء الجسم.

توجد مجموعة من عوامل الاستساخ، تدعى صندوق جينات *MADS* في حقيقية النوى. يحمل صندوق *MADS* شيفرة منطقة الارتباط لـ *DNA*. تقرر أعداد كبيرة من جينات صندوق *MADS* خطة بناء النباتات وخاصة الأزهار. وعلى الرغم من أن منطقة صندوق *MADS* بالغة المحافظة، فإن الاختلافات توجد في مناطق أخرى من التابع المشفر. لاحقاً في هذا الفصل، سنرى، كيف حدث وجود عدد كبير من جينات صندوق *MADS* في النباتات، وكيف أن هذه الجينات المتشابهة ذات وظائف مختلفة.

إن عوامل الاستساخ والجينات ذات العلاقة بمسار نقل الإشارات مسؤولة عن تنسيق عمليات التطور الجنيني. فكما رأيت في (الفصل الـ 9)، فإن عناصر أساسية من أنزيم كينيز (المفسفر) ومسارات نقل الإشارات المعتمدة على بروتينات *G*، هي أيضاً بالغة المحافظة بين المخلوقات، بحيث إن تغيرات دقيقة في مسارات نقل الإشارات يمكن أن تغير الأنزيم الذي نشط أو تُببط، أو عامل الاستساخ الذي نشط أو تُببط، أو تنشيط أو تثبيط التعبير عن الجينات. وأي من هذه التغيرات لها تأثيرات جذرية في التطور الجنيني لأي مخلوق.

آليات التطور الجنيني تظهر تغيراً تطورياً

إن فهم كيفية تطور التكوين الجنيني يتطلب تكاملاً في المعرفة عن الجينات، والتعبير عنها، والتطور الجنيني والتطور. وكما ذكرنا توّاً، فإن عوامل الاستساخ أو جزيئات نقل الإشارات يمكن أن تتحور في أثناء التطور. وفي كلتا الحالتين، يمكن

لتفسير الفروق التي تحدث بين الأنواع، نحتاج في النهاية إلى أن ننظر إلى التغيرات في عمليات التكوين الجنيني. بمعنى آخر، أن التغيرات في الجينات تُحدث تأثيراتها بتغيير التطور الجنيني، وتنتج من ثم طرزاً شكلية مختلفة.

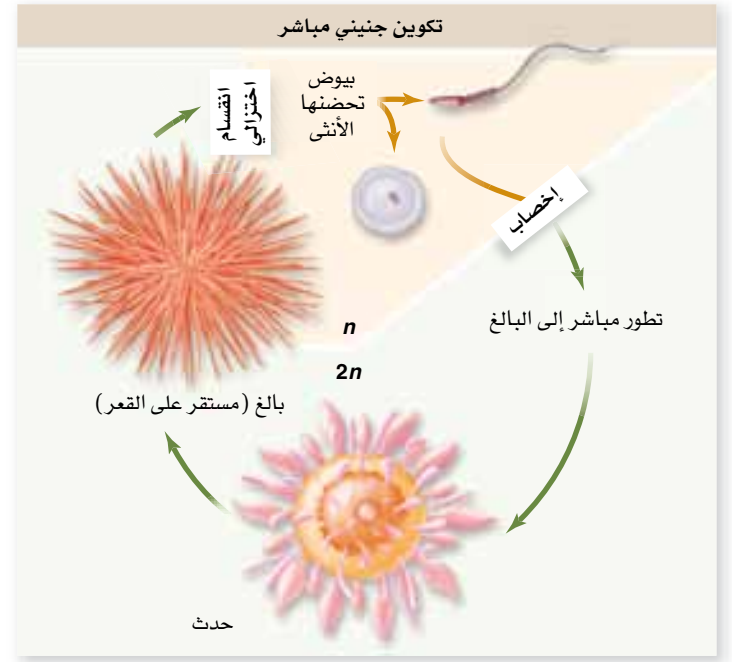
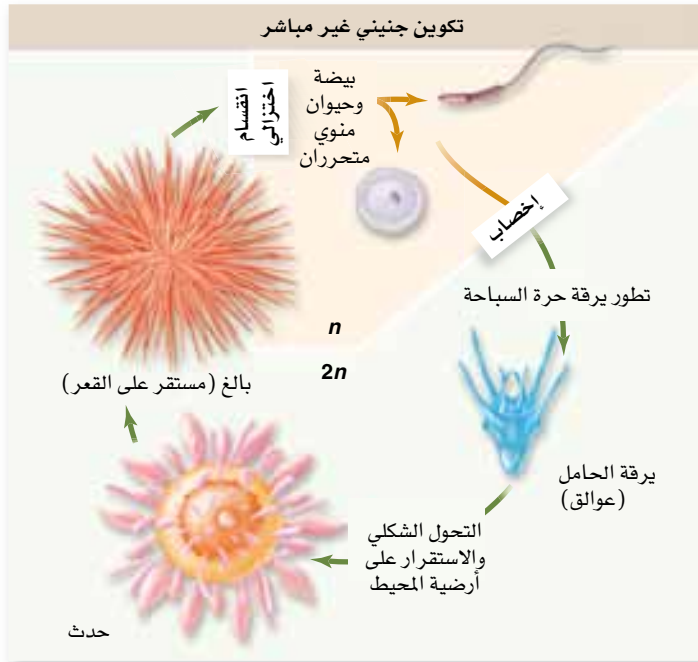
إن التنوع في الطراز الشكلي قد ينتج إما عن جينات مختلفة كثيرة، أو أن الفروق يمكن تفسيرها بحدوث عمليات إعادة انتشار وتنظيم لمجموعة قليلة من الجينات. واعتماداً على فهمنا الراهن لتطور الطرز الشكلية الجديدة، فإن التفسير الأخير هو الأكثر احتمالاً.

لقد وجد أن أنواع قنفذ البحر شديدة القرابة لها أنماط تطور جنيني شديدة التباين (الشكل 1-25) فالقنفذ مباشر التطور لا ينتج يرقة الحامل (تشبه حامل لوحة الرسام) - فهي تقفز مباشرة إلى شكلها البالغ. نستطيع أن نتكهن بأن الشكلين لهما جينات مختلفة للتكوين الجنيني، ولكن تبين أن هذا الأمر ليس كذلك. بدلاً من ذلك، فإن الشكلين عايشا تغيرات جذرية في أنماط التعبير عن جينات التطور الجنيني، حتى إن كان الشكل البالغ لهما هو نفسه تقريباً. وهنا يكمن التناقض التطوري: الجينات لم تتغير، ولكن نمط التعبير عنها هو الذي تغير.

تنتج جينات محافظة جداً أشكالاً بالغة التنوع

ينظم عدد قليل نسبياً من عوائل الجينات، نحو دزيتين (24) من الجينات، التطور الجنيني في النبات والحيوان. والأدوار التطورية لكثير من هذه العوائل، بما في ذلك عوامل استساخ الجين *Hox* موصوفة في (الفصل الـ 19).

تُحدد جينات *Hox* (مأخوذة من كلمة *Homeobox*) خطة بناء الجسم في الحيوانات بتحديدتها، متى وأين يعبر عن الجينات. هذه الجينات تحمل شيفرة لبروتينات ذات منطقة داخلية محافظة جداً ترتبط بالمناطق التنظيمية للجينات



الشكل 1-25

التكوين الجنيني المباشر وغير المباشر في قنفذ البحر. يبين التحليل النشوئي أن التكوين الجنيني غير المباشر هو الحالة السلفية. قنفاذ البحر ذات التكوين الجنيني المباشر فقدت المراحل الوسطى.

تغيير توقيت أو مكان التعبير عن الجينات، وتبعاً لذلك وظيفة الجين في المخلوق قيد التطور الجنيني.

اختلاف التزامن

يدعى تغيير توقيت أحداث التكوين الجنيني بسبب تغير وراثي **اختلاف التزامن Heterochrony**. فالطفرة مختلفة التزامن يمكن أن تؤثر في جين يسيطر على موعد انتقال النبات من مرحلة البادرة (الطفولة) إلى مرحلة اليافع، حيث يصبح قادرًا على إنتاج أعضاء التكاثر. فلقد حُدثت طفرة في جين يربط الإزهار في النباتات، حيث يمكن إنتاج نبات صغير يزهر مبكرًا بدلاً من أن يتطلب أشهرًا أو سنوات للنمو.

معظم الطفرات التي تؤثر في جينات تنظيم التكوين الجنيني قاتلة، ولكن بين حين وآخر يبرز طراز شكلي جديد يستطيع البقاء بسبب زيادة تلاؤمه. فإذا زادت الطفرة المؤدية للإزهار المبكر من تلاؤم النبات، فإن طرازًا شكليًا جديدًا سيبقى. فمثلًا، نبات التندرا الذي يزهر مبكرًا، قد يزيد تلاؤم ذلك النبات فوق الأفراد من النوع نفسه التي تزهر متأخرًا، عندما يقترب انقضاء الصيف.

تأثر المكان

تنتج التغيرات في النمط المكاني للتعبير عن الجينات تأثيرًا مكانيًا **Homeosis**، فالذبابة *Drosophila bithorax* التي تعرفت إليها في (الفصل الـ 19) هي مثال لطفرة تؤثر مكاني، يحدث بها إزاحة لنمط التعبير عن الجين ما يُنتج زوجين، لا زوجًا واحدًا، من الأجنحة.

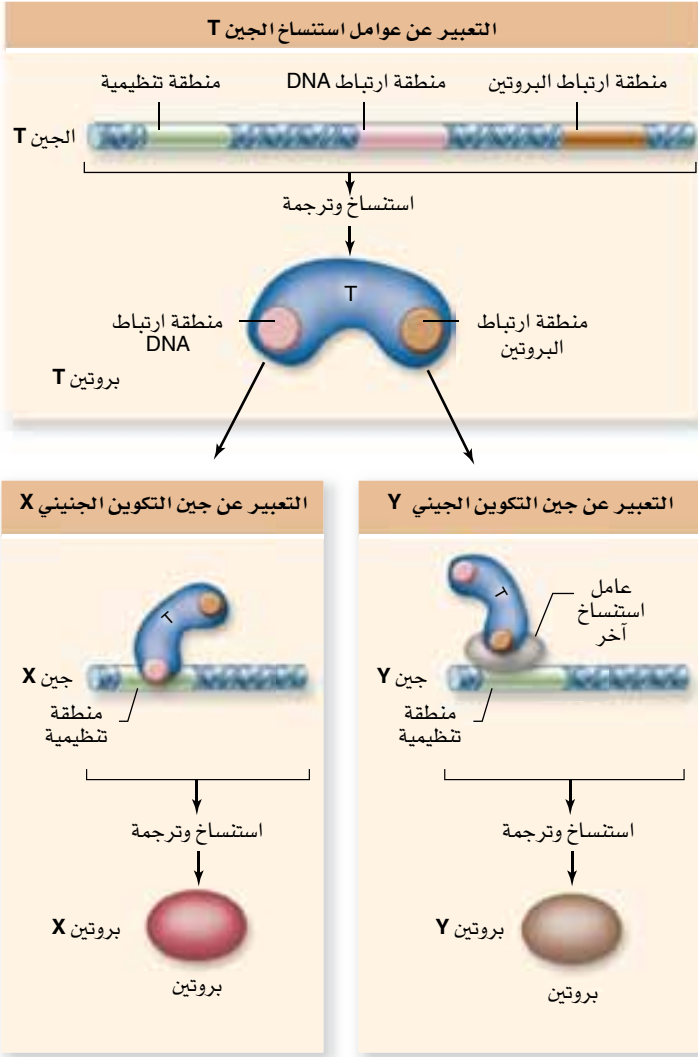
هناك مثال آخر لطفرة التأثير المكاني، فالذبابة *Drosophila antennapedia* التي نتجت بسبب طفرة لها رَجُل في الموضع الذي يفترض أن يتكون به قرن الاستشعار. إن الطفرات في الجينات كذلك التي شاهدناها في نوعي الذباب أعلاه، يمكن أن تنشأ بشكل تلقائي في العالم الطبيعي، وقد تنشأ باستخدام مواد مسببة للطفرة في المختبر، ولكن الطراز الشكلي الغريب لها ليس له قيمة تذكر في البقاء في الطبيعة.

تغيرات في المناطق المترجمة لعوامل الاستنساخ

قد يحتوي التابع المشفر للجين مناطق متعددة ذات وظائف مختلفة (الشكل 2-25). فالجزء الذي يرتبط بـ DNA وتمثله الجينات *MADS*، *Hox* يمكن أن يتغير لدرجة عدم قدرته على الارتباط بالجينات الهدف؛ نتيجة لذلك، فإن ذلك المسار في التكوين الجنيني سيتوقف عن العمل. وبصورة بديلة، فإن تحويل عامل الاستنساخ قد يؤدي إلى الارتباط بهدف مختلف، ويبدأ سلسلة جديدة من أحداث التكوين الجنيني. يجب كذلك الأخذ في الحسبان المنطقة التنظيمية من عامل الاستنساخ، عند دراسة تطور آليات التكوين الجنيني. فحدوث تغير في التابع قد يغير مركب الاستنساخ الذي يتشكل عند المنطقة التنظيمية، ما ينتج أنماطًا جديدة للتعبير عن الجينات، فقد يتأثر إما زمان أو مكان التعبير عن الجينات، ما يعطي اختلاف تزامن، أو تأثيرًا مكانيًا. في هذه الحالة، فإن الأهداف الواقعة دون هذا المستوى قد تبقى نفسها، ولكن الخلية التي تعبر عن الجينات الهدف، أو الزمن الذي يتم به التعبير عن هذه الجينات يمكن أن يتغيرا.

تغيرات في مسارات نقل الإشارات

يعد تنسيق المعلومات عن الخلايا المجاورة وعن البيئة الخارجية ضروريًا للتكوين الجنيني الناجح. فمسارات نقل الإشارات ضرورية للاتصال بين خلية وأخرى. فإذا تغير تركيب المادة الرسول، فقد لا تعود قادرة على الارتباط بالمستقبل الهدف، أو قد تصبح قادرة على الارتباط بمستقبل مختلف، أو لا ترتبط بمستقبل



الشكل 2-25

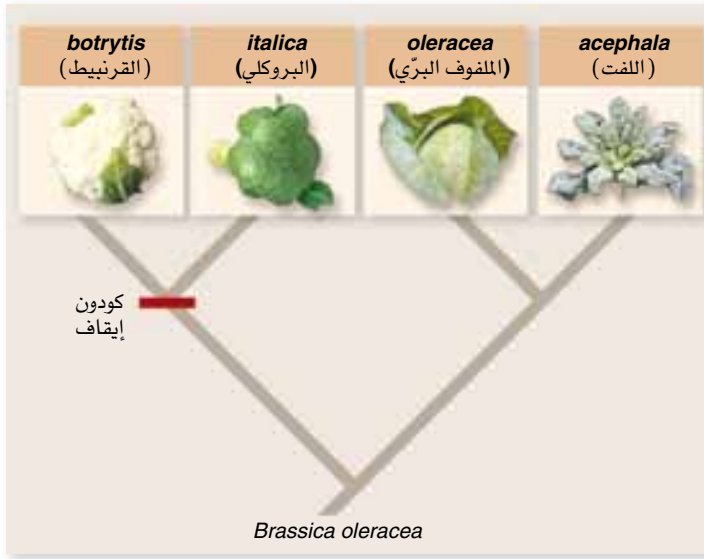
عوامل الاستنساخ لها دور في تطور التكوين الجنيني. يمكن أن يؤدي تغيير مناطق مختلفة من التابع المشفر والتنظيمي لعامل استنساخ إلى تغيير التكوين الجنيني والطراز الشكلي للمخلوق. فالجين الواحد قد يشفر إلى بروتين له مواقع ارتباط متعددة.

أبدًا. وإذا حدث نتيجة لتغير وراثي أن أُنتج مستقبل في نوع مختلف من الخلايا، فإن طرازًا شكليًا متأخرًا مكانيًا قد يظهر. وهكذا، فإن تغيرات صغيرة في جزيئات نقل الإشارات يمكن أن تغير أهدافها.

ستستخدم الأجزاء اللاحقة من هذا الفصل أمثلة محددة لتطور طرز شكلية متباينة. في كل مثال، تمعن في كيفية تغير آلية التكوين الجنيني، وفي نتيجة هذا التغير. تذكر أن هذه هي الأمثلة الناجحة الآن؛ فمعظم التغيرات الجديدة في الشكل التي تظهر بسرعة، ولا تحسن التلاؤم وفرض البقاء، يكون مصيرها الانقراض.

الجينات المحافظة جدًا يمكن أن تعاني تغيرات صغيرة في تشفيرها، أو في مناطقها التنظيمية، بحيث يتغير مكان أو زمان التعبير عن الجينات ووظائفها، ما ينتج خططًا جديدة لبناء الجسم. والتغيرات في عوامل الاستنساخ ومسارات نقل الإشارات، هي المصدر الأكثر شيوعًا لتكوين طرز شكلية جديدة.

طفرة أو طفرتان في الجين وشكل جديد



الشكل 25-3

تطور القرنبيط والبروكلي. لقد أدت طفرة نُقْطية حولت منطقة، تشفر حصصاً أمينياً إلى كودون إيقاف، إلى أنماط التشعب الواسعة في التراكيب التكاثرية، التي تم انتخابها اصطناعياً في هذين المحصولين اللذين هما تحت أنواع للنوع *Brassica oleracea*.

والبروكلي يقدم مادة غذائية نباتية أكثر مما تقدمه نباتات اللفت البري، وتقدم بديلاً أفضل طعماً من أوراق الملفوف البري *Brassica*.

تظهر فكوك سمكة البلطي تنوعاً شكلياً

يأتي المثال الثاني، الذي يوضح كيف يمكن أن يغير جين واحد الشكل والوظيفة، من الانتخاب الطبيعي في سمكة البلطي في بحيرة ملاوي في شرق إفريقيا. ففي أقل من بضعة ملايين من السنين تطورت مئات الأنواع في البحيرة من سلف مشترك. إن التنوع السريع لأسماك البلطي. (نوقش في الفصل الـ 22).

أحد التفسيرات للتنوع الناجح، هو أن الأنواع المختلفة اكتسبت بيئات صغيرة ملائمة مختلفة، بناءً على العادات الغذائية. فهناك متغذيات تعيش على القعر وهناك قواضم وأخرى نواطح مهاجمة. فالأسماك المهاجمة لها بشكل خاص خطم طويل تنطح به فريستها، أما القواضم فمعظمها متوسط، في حين أن المتغذيات على القعر لها خطم قصير متكيف للبحث عن الغذاء عند قاعدة البحيرة (الشكل 25-4).

كيف اكتسبت هذه الأسماك أشكالاً مختلفة من الخطم؟ يبين التحليل الوراثي الموسع أن هناك جينين لم تعرف وظيفتهما بعد، من المحتمل أن يكونا مسؤولين عن شكل الفك وحجمه. إن نتائج تهجين أسماك البلطي ذات الخطم الطويل وذات الخطم القصير، تشير إلى أهمية جين واحد في تقرير طول الفك وارتفاعه.

قد يكون تنظيم طول الفك مقارنة بارتفاعه حدثاً مبكراً مهماً في أثناء التكوين الجنيني. فالحجم الكلي للسمكة ومدى تطور عضلاتها، كلاهما يرتبط بشكل الفك. ويبدو أن مدى أشكال الفك استمر في البقاء؛ لأننا نجد أن أسماك البلطي أقامت كل منها بيئة صغيرة لها من أجل التغذية في البحيرة الواحدة.

في هذا الجزء، سنأخذ في الحسبان مثالين على الطفرات التي تحدث في الجين الواحد، وتؤدي إلى تغير في الطراز الشكلي: المثال الأول عن الملفوف البري، والثاني عن شكل الفك في سمكة البلطي. في كلتا الحالتين، أحدث التغير زيادة في التلائم في بيئة معينة في وقت محدد، ما حسن فرص انتخاب طرز شكلية جديدة.

نبات القرنبيط والبروكلي بدأ بـ كودون إيقاف

يعد النوع *Brassica oleracea* مثيراً للاهتمام بشكل خاص؛ لأن أفرادها يمكن أن يكون لهم طرز شكلية بالغة التباين. إن اختلاف الشكل كبير جداً لدرجة أن أفراد النوع *B. oleracea* مقسمون إلى أنواع (الشكل 25-3).

فالملفوف البري، واللفت، واللفت الشجري، والملفوف الأحمر، والملفوف الأخضر، والكُربُ المسوّق، والبروكلي، والقرنيط (الزهرة) كلها أفراد للنوع نفسه. بعضها يزهر مبكراً وبعضها الآخر متأخراً، وبعضها ذو ساق طويلة، وآخر ذو ساق قصيرة. بعضها يكون أزهاراً قليلة، وبعضها الآخر مثل البروكلي والزهرة ينشئ أزهاراً عدة، ولكن التطور الجنيني للزهرة قد يتوقف. والتناقض هنا هو أن هذه النباتات ذات المظاهر المختلفة شديدة القرابة ببعضها. يكمن جزء من اللغز في الجين المسمى *CAL* (من *Cauliflower*) الذي تم عزله في نبات قريب من الملفوف *Brassica* وهو رشاد الجدران *Arabidopsis*. عند الاتحاد مع طفرة أخرى تدعى *Apetala1*، يمكن تحويل رشاد الجدران من نبات ذي عدد قليل من الأزهار البسيطة إلى نباتات بروكلي، أو قرنبيط ذات كتل كبيرة من مرستيم الأزهار المعاقة النمو، أو البراعم الزهرية. هذان الجينان مطلوبان إذن لحدوث التحول في صناعة الأزهار، وهما ينتجان من تضاعف جين سلفي مفرد ضمن عائلة الملفوف. وعندما يختفيان، فإن المرستيم يستمر في تكوين الأغصان، ويتأخر في إنتاج الأزهار.

تم عزل الجين *CAL* من أعداد كبيرة من تحت أنواع *B. oleracea*. وقد وجد كودون إيقاف *TAG* في منتصف التتابعات المشفرة للجين *CAL* في البروكلي والقرنبيط. وقد قاد تحليل نشوء الأنواع للملفوف *B. oleracea* وتحليل تتابع الجين *CAL* إلى استنتاج أن كودون إيقاف ظهر بعد انشقاق أسلاف البروكلي والقرنبيط عن تحت الأنواع الأخرى، ولكن قبل أن ينشق القرنبيط والبروكلي عن بعضهما (انظر الشكل 25-3).

تشير هذه الدراسة إلى أهمية وجود شجرة نشوء موثقة عند إجراء تحليل لتطور

استقصاء

عندما تعلم أن لكل من القرنبيط والبروكلي كودون إيقاف في منتصف الجزء المشفر للجين *CAL*، تنبأ بما ستكون عليه وظيفة *CAL* في النوع البري. ما الأحداث التطورية الإضافية التي وقعت منذ أن انشق البروكلي والقرنبيط عن بعضهما؟

أنماط التكوين الجنيني. والصفة الثانية لهذا المثال، وهي غير عادية إلى حد ما، هي أن القوة الدافعة الانتخابية لتحت الأنواع هذه اصطناعية. فالأقارب البرية لا تزال موجودة مبعثرة على السواحل الصخرية لإسبانيا ومناطق البحر المتوسط. إن الافتراض الأكثر احتمالاً، هو أن الإنسان وجد النبات ذا الطفرة *cal*، وانتخب ذلك الطراز الشكلي من خلال الزراعة. فالرأس الكبير لكل من القرنبيط

Labetropheus fuelleborni



Metriaclima zebra



الشكل 4-25

تنوع فكوك أسماك البلطي. إن وجود فرق في جين واحد مسؤول عن الخطم القصير في *L.fuelleborni* والخطم طويل في *M.zebra*. الجينات التي تؤثر في طول الخطم، يمكن أن تؤثر في شكل الجسم بسبب الضوابط المقيدة التي يضعها حجم الفك على التكوين الجنيني للعضلات.

يمكن أن تغير طفرة واحدة أو عدد قليل من الطفرات خطة بناء الجسم بشكل جذري. وعلى الرغم من أن معظم الطفرات قاتلة، فإن بعضها ينقل ميزة تلاؤم للمخلوق تحت ظروف الانتخاب الطبيعي أو الاصطناعي.

لقد انصبت أمثلتنا على جينات قليلة تسبب التغير التطوري، لكن الأكثر شيوعاً هو وجود عدد كبير من الجينات ذات تأثيرات تراكمية تسيطر على الفروق الكبيرة في الطراز الشكلي.

الجين نفسه ووظيفة جديدة

3-25

في الفصل السابق، ناقشنا التشابه بين المحتوى الجيني للإنسان والفأر. فإذا كان كل جينات الإنسان التي تتراوح بين 20,000-25,000، باستثناء 300 جين، مشتركة مع الفأر، فما الذي يجعل الإنسان والفأر مختلفين إلى هذا الحد؟ جزء من الإجابة يكمن في أن الجينات ذات التتابع المتشابه في نوعين مختلفين قد تعمل بطرق مختلفة قليلاً أو جذرياً أحياناً.

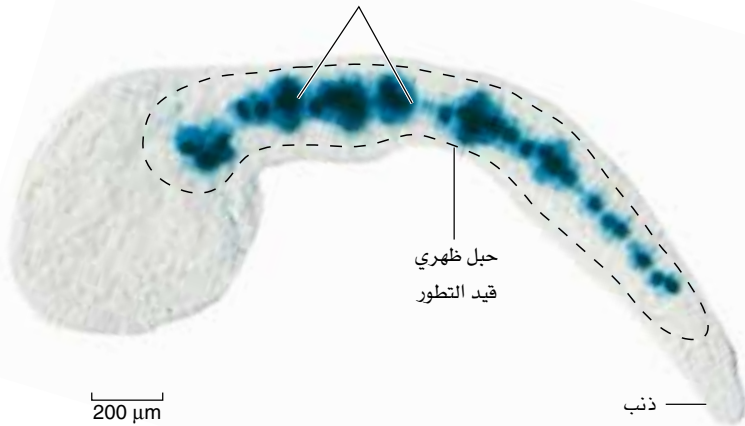
قد تُختار الجينات السلفية لوظائف جديدة

يمكن تفسير تطور الحبليات بالاختيار التعاوني لجين موجود للقيام بوظيفة جديدة. فالحيوانات الزقية هي حبليات أساسية، لها حبل ظهري، وليس لها فقرات (الفصل الـ 35). والجين *Brachyury* في الزقيات يشفر عامل استنساخ، ويُعبّر عنه في الحبل الظهري في أثناء التطور (الشكل 25-5).

الصورة صفحة 494

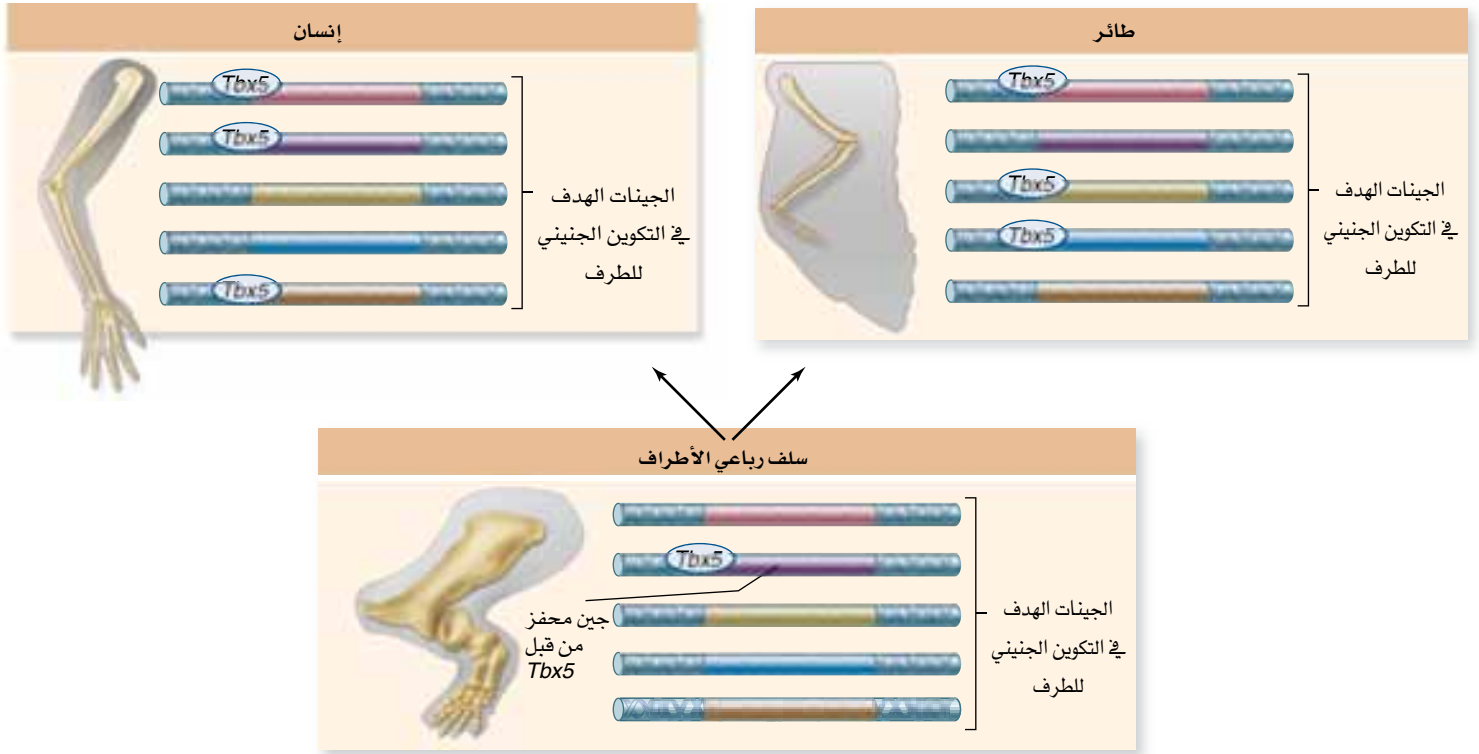
إن الجين *Brachyury* ليس جيناً جديداً ظهر في الحيوانات، عندما تطورت الفقريات، فهو موجود في اللافقريات أيضاً. هناك جين مماثل لجين *Brachyury* في الرخويات مرتبط بتحديد المحور الأمامي الخلفي للحيوان. والأكثر احتمالاً هو أن جيناً سلفياً قد تم اختياره لأداء دور جديد في التطور الجنيني للحبل الظهري. فالجين *Brachyury* فرد من عائلة جينية ذات منطقة محددة، أي إن هناك تتابعاً محافظاً من أزواج القواعد ضمن الجين، فهناك منطقة من *Brachyury* تشمّر منطقة من البروتين تدعى صندوق T (T box) وهو عامل استنساخ. وهكذا، فإن البروتين الذي يشمّر *Brachyury* ينشط جيناً أو جينات. أما تفاصيل أي الجينات ينظمها *Brachyury* فيجري الكشف عنها في الوقت الراهن.

التعبير عن الجين *Brachyury*



الشكل 5-25

انتخاب جين لوظيفة جديدة. *Brachyury* جين موجود في الفقريات، وقد أُستخدم في التكوين الجنيني للحبل الظهري في الحيوانات الزقية، وهي حبليات أساسية. ويربط مثير *Brachyury* إلى جين ينتج بروتيناً يصطبغ باللون الأزرق، يمكن رؤية أن التعبير عن الجين *Brachyury* في الحيوانات الزقية مرتبط بالتكوين الجنيني للحبل الظهري، وهي وظيفة جديدة مقارنة بوظيفته في مخلوقات ليس لديها حبل ظهري. فالجين المستقيم المناظر في الديدان الخيطية من نوع *Cae-norhabditis* مهم في التكوين الجنيني للمعى الخلفي والذيل في الذكر، ولكن لا يوجد دليل على وجود بشير للحبل الظهري.



الشكل 25-6

ينظم الجين *Tbx5* التكوين الجنيني للجناح وللذراع الأمامي. الأجنحة والأذرع مختلفة جداً، لكن التكوين الجنيني لكل منها يعتمد على *Tbx5*. لماذا الفرق إذن؟ ينشط الجين *Tbx5* جينات مختلفة في الطيور والإنسان.

جين *Tbx5* في الإنسان يسبب حدوث تاذر Holt-Oram، الذي ينتج اختلالاً في الأطراف الأمامية والقلب.

ما يبدو أنه تغير، عندما تطورت الطيور والإنسان هو الجينات، التي استسخت بفعل بروتين *Tbx5* (الشكل 25-6). ففي رباعية الأقدام السلفية، يحتمل أن يكون بروتين *Tbx5* قد ارتبط بجين واحد فقط، وسبب استساخه. في الطيور والبشر استسخت الجينات استجابة للبروتين *Tbx5*، ولكنها كانت جينات مختلفة.

إن قصة تطور التكوين الجنيني للطرف أكثر تعقيداً من الجين *Tbx5* الذي يبدأ عملية التكوين الجنيني للطرف. فالجينات التي ينظمها *Tbx5* تؤثر بدورها في التعبير عن جينات أخرى. فالتقاط كامل المعلومات عن تباينات المحتوى الجيني للمخلوقات المختلفة سيكون ضرورياً في تحديد هوية الجينات ذات العلاقة جميعها. لاحظ أيضاً أن التكوين الجنيني يحدث في أربعة أبعاد، هي: الأبعاد الثلاثة المكانية، وبعد الزمن. فتغيير توقيت التعبير عن الجينات، إضافة إلى الجينات التي يجري التعبير عنها، يمكن أن تنتج تغيراً درامياً في الشكل.

في أثناء التطور، يتم اختيار الجينات للقيام بوظائف جديدة، وأحد الأمثلة على ذلك هو استخدام الجين *Brachyury* للتكوين الجنيني للحبل الظهرى. في تطور الأطراف يرتبط بروتين الجين *Tbx5* إلى جينات مختلفة في الطيور والإنسان، ما يسبب تكويناً جنينياً لأطراف مختلفة. إن تغيير الجينات التي يجري التعبير عنها، وتغيير توقيت التعبير عنها يمكن أن ينتج اختلافات شكلية درامية.

في الفئران والكلاب، تسبب طفرة في الجين *Brachyury* تطور ذيل قصير، والإنسان ليس لديه ذيل، ولكن لديه نسخ بربية من الجين *Brachyury*. إذن، يبدو أننا نحتاج إلى جينات أخرى إضافة إلى *Brachyury* لإنتاج الذيل.

إن التناقض الذي يحير علماء التكوين الجنيني التطوري، كما ذكرنا آنفاً، هو كيف يمكن للمادة الوراثية نفسها أن تستخدم لبناء حشرة، أو خفاش، أو حوت، أو إنسان. إن هذا التناقض يوضحه الجين *Brachyury*. أحد التفسيرات يقول: إن الجين *Brachyury* ينشط جينات مختلفة أو تشكيلات من الجينات في الحيوانات المختلفة. وعلى الرغم من عدم توافر بيانات كافية للتبصر في تفاصيل *Brachyury*، فإننا يمكن أن ننظر إلى تكوين الأطراف في محاولة لتفسير كيف يمكن لهذا التغير أن يتطور.

تطورت الأطراف من خلال تحويل لتنظيم الاستنساخ

تمتلك كل رباعية الأقدام أربعة أطراف: طرفين خلفيين، وطرفين أماميين. والأطراف الأمامية في الطيور هي الأجنحة، أما أطرافنا الأمامية فهما الذراعان، ومن الواضح أن هذين هما تركيبان مختلفان جداً، ولكن لهما أصل تطوري مشترك. وكما عرفت في (الفصل الـ 23)، تدعى هذه التراكيب تراكيب متماثلة.

على المستوى الوراثي يعبر كل من الإنسان والطيور عن الجين *Tbx5* في براعم الأطراف الأمامية قيد التطور. وكما هو الجين *Brachyury* فإن الجين *Tbx5* هو فرد في عائلة جين عامل استنساخ، وله منطقة تدعى صندوق *T*، التي هي تتابع محافظ من أزواج القواعد ضمن الجين. وعليه، فإن البروتين المشفر بالجين *Tbx5* ينشط جيناً أو أكثر مطلوباً لصناعة الطرف الأمامي. إن حدوث طفرة في

جينات مختلفة ووظيفة التقائية

إن مقارنة تتابعات الجين *CYC* بين أزهار متباينة من حيث النشوء، تشير إلى أن التماثل الشعاعي والتماثل الجانبي تطوراً بطرق عدة في الأزهار. وعلى الرغم من أن التماثل الشعاعي هو الحالة السلفية، فإن بعض الأزهار ذات التماثل الشعاعي

التركيبة متجانسة القوام، وتدعى أيضاً التراكيب المتناظرة، لها وظائف متشابهة أو الوظيفة نفسها، ولكنها تنشأ باستقلال - وليس كما هو حال التراكيب المتماثلة التي تنشأ مرة واحدة من سلف مشترك. تكشف شجرة النشوء عن وجود أحداث التقائية، ولكن أصل الالتقاء قد لا يفهم بسهولة. ففي كثير من الحالات، تحورت مسارات التكوين الجيني المختلفة، كما هي حالة البقع الموجودة على أجنحة الفراشات. في حالات أخرى، كما هو في شكل الأزهار، لم يكن دوماً واضحاً ما إذا كان الجين نفسه، أو جينات مختلفة، مسؤولاً عن التطور الالتقائي.

تظهر أنماط أجنحة الحشرات التقاءً في تجانس الشكل

أجنحة الحشرات، وبشكل خاص أجنحة العث والفراش، لها أنماط جميلة، ويمكن أن تقيها من المفترسات، وتسمح لها بتنظيم درجة الحرارة (الشكل 25-7). إن أصل هذه الأنماط يمكن تفسيره باستنفار برامج تنظيمية موجودة أصلاً للقيام بوظائف جديدة.

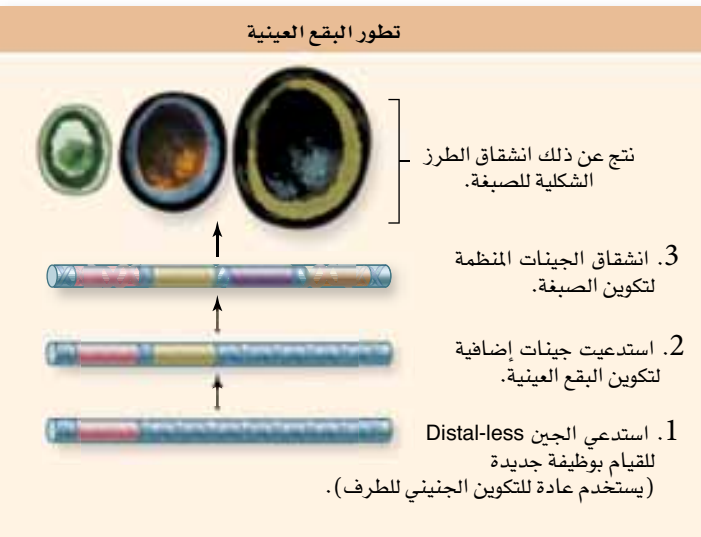
تنظم الأهلاب الحسية في حراشف أجنحة ذبابة الفاكهة والفراش التي تنتج ألواناً مدهشة بالألية نفسها. فالحراشف يعتقد أنها مشتقة تطورياً من الأهلاب. إن سبب تطور كل من الأهلاب والحراشف هو عامل الاستنساخ *achaete-scute*. في التطور الجيني للحراشف، قلبت التراكيب التي كان أصلها في الأهلاب، والخلية الابنة، التي كانت في السابق تشكل رابطاً مع العصبونات ماتت بفعل موت خلايا مبرمج، أما ظهور الصبغة فقد تطور لاحقاً. لم يتم اختيار مجموعات الجينات نفسها للوظائف الجديدة في الحشرات جميعها، ولكن المسارات التطورية جميعها التقت حول إنتاج هذه الأجنحة الجديدة ذات النمط المميز.

تغيرت أشكال الأزهار بطريقة التقائية أيضاً

تبدى الأزهار نوعين من التماثل، فبالنظر من الأعلى إلى زهرة شعاعية التماثل **Radially symmetrical** يمكن أن ترى دائرة. وبأي شكل تقطع هذه الزهرة، طالما أنت تقطعها بخط مستقيم يمر بمركز الدائرة، فإن الأمر ينتهي بك، ولديك جزءان متطابقان. أمثلة ذلك هي أزهار الربيع، والورد، والتولوب، وأزهار أخرى كثيرة.

الأزهار ثنائية التماثل الجانبي **Bilaterally symmetrical**، لها نصفان هما صورتا مرآة على كل جانب من محور مركزي واحد. فإذا ما قُطعت بأي اتجاه آخر سينتج شكلان غير متشابهين. من أمثلة الأزهار ذات التماثل الجانبي الثنائي زهرة فم السمكة، والنم، والبازيلاء.

الأزهار ذات التماثل الجانبي تجذب المخلوقات التي تلتحقها، والشكل ربما كان عاملاً مهماً في نجاحها التطوري. فعند التقاء طرق التطور والتكوين الجيني، فإن الأسئلة التي تنشأ هي (1) ما الجينات ذات العلاقة بالتماثل الجانبي؟ (2) هل الجينات نفسها منخرطة في الأصول المستقلة المتعددة للأزهار عديمة التماثل؟ الجين *Cycloidia* (*CYC*) مسؤول عن التماثل الجانبي في زهرة فم السمكة. فأزهار فم السمكة التي ظهرت بها طفرة في الجين *CYC* ذات تماثل شعاعي (انظر الشكل 42-17 ب) وبدءاً من شجرة تطور موثوقة، اختار الباحثون أزهاراً طورت تماثلاً جانبياً ثنائياً باستقلال عن أزهار فم السمكة، واستنسخ الجين *CYC*. وتم تحليل تتابعات الجين نفسه من أزهار متماثلة شديدة القرابة.



الشكل 25-7

تطور البقعة العينية في الفراشة. استدعي الجين *Distal-less* الذي يستخدم عادة في التكوين الجيني للطرف لتكوين البقعة العينية من أجنحة الفراش. يبدأ الجين *Distal-less* التكوين الجيني لبقع ملونة مختلفة في أنواع الفراش المختلفة، بتنظيمه لجينات الصبغة المختلفة في الأنواع المختلفة. يمكن للبقع الملونة أن تسهم في حماية الفراشات بإخافتها للمفترس.

الثنائي، فهناك جينات أخرى ربما أدت دوراً في التطور الالتقائي للأزهار ذات التماثل الجانبي الثنائي.

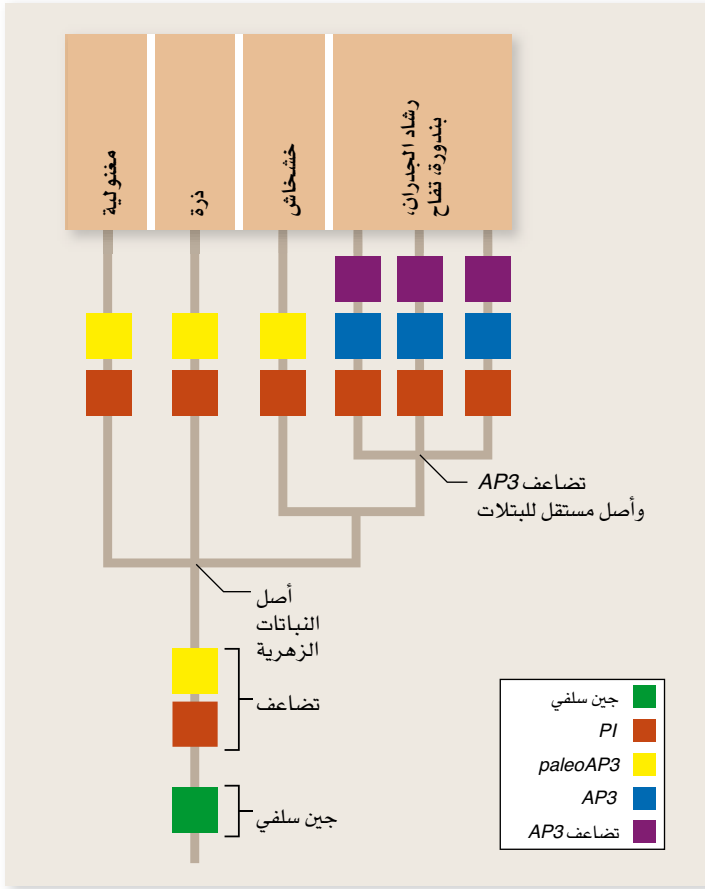
يمكن أن تنتج طرز شكلية متشابهة باستخدام مسارات تكوين جنيني مختلفة من خلال التطور الالتقائي.

لها أسلاف ذات تماثل جانبي ثنائي. وقد يكون فقدان وظيفة *CYC* مسؤولاً عن فقد التماثل الجانبي في بعض هذه النباتات.

إن اكتساب التماثل الجانبي الثنائي ظهر بصورة مستقلة بين بعض الأنواع، بسبب الجين *CYC*. إن هذا التغيير هو تطور التقائي من خلال طفرات في الجين نفسه. في حالات أخرى، لا يبدو أن الجين *CYC* مسؤول بشكل واضح عن التماثل الجانبي

تضاعف الجينات والانشقاق

5-25



الشكل 25-8

تطور البتلات من خلال تضاعف الجينات. سببت عمليتا تضاعف ظهور الجين *AP3* في ذوات الفلقتين الحقيقية، الذي اكتسب دوراً في التطور الجيني للبتلات.

النهاية C للبروتين AP3

لكل من *PI* و *AP3* تتابعات متميزة عند النهاية C (الكربوكسيلية) للبروتين (الذي تشفره النهاية 3' للجين) إن تتابع النهاية C للبروتين *AP3* ضرورية جداً لتحديد وظيفة البتلات، وهي تحتوي تتابعاً محافظاً تشترك به ثنائية الفلقتين

لقد تعرضت لموضوع تضاعف الجينات في تطور المحتوى الجيني في (الفصل الـ 24). في هذا الجزء، سنستقصي مثلاً محدداً لتطور التكوين الجيني من خلال تضاعف الجينات والانشقاق في شكل الزهرة.

تضاعف الجينات *paleoAP3* أدى إلى شكل النباتات الزهرية

قبل أن تنشأ النباتات الزهرية تضاعف صندوق الجين *MADS*، وأعطى جينات تدعى *paleoAP3* و *PI*. في النباتات الزهرية السلفية، كان هذان الجينان يؤثران في التطور الجيني للمتوك، وقد تم الاحتفاظ بهذه الوظيفة (المتوك كما تعرف هي التراكيب التكاثرية الذكرية للنباتات المزهرة).

تضاعف الجين *paleoAP3* ليُنتج *AP3* ورديماً لهذا الأخير في وقت ما بعد آخر مرة اشتركت فيها عائلة الخشخاش بأسلاف مشتركة مع الفرع السلالي، الذي يدعى ثنائية الفلقتين الحقيقية (يضم نباتات كالتفاح، والبندورة، و رشاد الجدران). هذه السلالة من ثنائية الفلقتين تتميز على مستوى المحتوى الجيني بتضاعف *paleoAP3*، وبوجود أصول لنمط محدد للتكوين الجيني للبتلات في سلفها المشترك الأخير (الشكل 25-8). إن الاستساح المتعلق بالنشوء هنا، هو أن *AP3* اكتسب دوراً في تطور البتلات.





انشقاق الجين *AP3* غير وظيفة السيطرة

على تطوّر البتلات

على الرغم من أن وجود *AP3* من خلال عملية تضاعف يتطابق مع عملية تكوين جنيني منتظمة لتحديد التكوين الجيني للبتلات، فإن الارتباط قد يكون مجرد حادث عرضي. لكن التجارب التي تم بها مزج ثم مواءمة بين أجزاء من *PI* و *AP3*، ثم إدخالها معاً إلى نبات طفرة هو *ap3*، تؤكد أن التطابق النشوئي لم يكن مجرد مصادفة. فالنباتات *ap3* لم تنتج بتلات ولا متوكاً. ويبين (الشكل 25-9) ملخصاً لهذه التجارب.

في بداية هذا الفصل، قدمنا لعائلة جين عامل الاستساح المسمى *MADS*، وقلنا: إن منطقة من الجين *MADS* تشفر منطقة ارتباط *DNA*، في حين يكون للمناطق الأخرى من البروتين وظائف أخرى، بما في ذلك ارتباط البروتين-بروتين. يمكن أن يرتبط كل من البروتين *PI* والبروتين *AP3* ببعضهما، ونتيجة لذلك يمكن تنظيم استساح الجينات المطلوب لتكوين المتوك والبتلات.

اكتسب الجين *AP3* منطقة ضرورية للتكوين الجنيني للبتلات. يتضمن الجين *AP3* صندوق *MADS*، الذي يشفر منطقة لارتباط DNA، وتتابعاً ذا نوعية عالية بالقرب من النهاية C. ودون المنطقة *3'* من الجين *AP3*، فإن نبات رشاد الجدران *Arabidopsis* لن يكون البتلات.

جين منشئ مضاف إلى جين <i>AP3</i> طفرة في رشاد الجدران		بتلات موجودة	متوك موجودة
			نعم
جين <i>AP3</i> كامل		لا	لا
لا توجد نهاية C للجين <i>AP3</i>		لا	بعض المتوك
نهاية C للجين <i>PI</i> حلت محل نهاية C للجين <i>AP3</i>		لا	بعض المتوك

النهاية C للجين *PI*

الطرز الشكلي للنبات الطفرة *pi* تنقصه أيضاً المتوك والبتلات. ولكي تختبر الفرضية القائلة: إن النهاية C للجين *PI* قد تعوض عن النهاية C للجين *AP3* في تحديد تكوين البتلات، أضيفت النهاية C للجين *PI* إلى جين *AP3* مجزوء. لم تتكون البتلات، ولكن تم إنقاذ تطور المتوك جزئياً. إن هذه التجارب تبين أن *AP3* اكتسب دوراً ضرورياً في التكوين الجنيني للبتلات، وهو مشفر في النهاية *3'* للجين.

اكتسب الجين *AP3* دوراً في التكوين الجنيني للبتلات في ثنائية الفلقتين الحقيقية من النباتات الزهرية من خلال تضاعف الجين والانشقاق.

الحقيقية. إن تتابع DNA في النهاية C للبروتين *AP3* حُذِف من الجين البري، والتركيب الجديد تم إقحامه في نباتات *ap3* لإنشاء نبات محور جينياً. وقد أنشئت نباتات أخرى محورة جينياً بإدخال كامل تتابع *AP3* في نبات *ap3*. وأنقذ تتابع *AP3* الكامل الطفرة، حيث أنتجت البتلات. ولم تتطور بتلات عندما غابت منطقة النهاية C.

كذلك، فالجين *AP3* مطلوب لتطور المتوك (أعضاء الزهرة الذكورية)، وهي صفة سلفية موجودة في *paleoAP3* والنباتات التي تفقد *AP3* تفشل في تكوين المتوك أو البتلات، أما النباتات المحورة جينياً بحدوث حذف في النهاية C، فقد فشلت أيضاً في تكوين المتوك.

التحليل الوظيفي للجينات بين الأنواع

6-25

استقصاء

5

اشرح كيف استخدم التحليل الوظيفي لتدعيم الادعاء القائل إن التكوين الجنيني للبتلات تطور من خلال اكتساب وظيفة البتلات في الجين *AP3* في رشاد الجدران *Arabidopsis*.

مخلوقات أخرى على شجرة الحياة إذا أردنا أن نجمع أجزاء التاريخ التطوري معاً. تم اختيار الأنظمة النموذجية مثل الخميرة، والنبات الزهري، ورشاد الجدران، والدودة الخيطية *Caenorhabditis elegans*، وذبابة الفاكهة، والفأر؛ لأن من السهل التعامل معها في المختبر، ولها دورة حياة قصيرة، ولها محتوى جيني محدد بشكل جيد. كذلك فإن من الضروري أن نخجل التعبير عن الجينات في أجزاء من المخلوق باستخدام دلائل معلمة، ولإنشاء مخلوقات محورة جينياً تحتوي، وتعتبر عن جينات غريبة.

بعد التحليل الوظيفي ضرورياً لتحديد الوظيفة الحقيقية للجينات المتشابهة في الأنواع المختلفة.

يعد تحليل المحتوى الجيني المقارن مفيداً بشكل مدهش في فهم التباين في الطرز الشكلية. لكن هناك بعض نواحي القصور في الاستنتاجات التي نصل إليها حول تطور التكوين الجنيني من خلال مقارنة التتابعات فقط. يتضمن التحليل الوظيفي تشكيلة من التجارب المصممة لاختبار الوظيفة الفعلية للجين في الأنواع المختلفة. إن مقارنة التتابعات بين المخلوقات أمر ضروري لكل من دراسات النشوء، ودراسات التكوين الجنيني المقارن. فالتحليل المتأني الحذر مطلوب لتمييز الجينات المتوازية من الجينات المستقيمة. ويقود البحث المتقدم بشكل متسارع الذي يستخدم المعلوماتية الحياتية، التي تستخدم البرامج الحاسوبية لتحليل DNA والبروتين، إلى فرضيات يمكن اختبارها تجريبياً.

وقد رأيت تواتراً كيف يمكن لهذا أن يعمل في حالة الجينات المحافظة مثل *Thx5*. مع ذلك، فإن طفرة في قاعدة واحدة قد تغير جيناً نشطاً إلى جين كاذب خامل. ولهذا، وعلى الرغم من أنه يمكن اشتقاق الوظيفة من بيانات التتابع، فإن التجارب ضرورية لإثبات الوظيفة الحقيقية للجين. ويسمى هذا النوع من العمل علم المحتوى الجيني الوظيفي، وهو مشروع (في الفصل الـ 17).

إن أدوات التحليل الوظيفي موجودة في أنظمة نموذجية، ولكن يجب تطويرها في

تنوع العيون في العالم الطبيعي: دراسة حالة

الجين *Pax6* يسبب بدء تطوّر عين الذبابة والفأر

درس علماء الأحياء في التسعينيات من القرن العشرين التكوين الجيني للعين في كل من الفقريات والحشرات. وقد اكتشف في كل حالة وجود جين يشفر تكوين عامل استساخ مهم في تكوين العدسة، وقد أعطي جين الفأر اسم *Pax6*، في حين سمي جين الحشرة «لا عين» *eyeless*. إن حدوث طفرة في جين *eyeless* يؤدي إلى عدم إنتاج عامل الاستساخ، ومن ثم غياب كامل للتطور الجيني للعين، ما يعطي الجين اسمه.

عندما تم تحليل تتابع هذه الجينات، بدا واضحاً أنها شديدة التشابه، ففي الجواهر، كان الجين المماثل *Pax6* مسؤولاً عن تحفيز تكوين العدسة في كل من الحشرات والفقريات. ففي عرض مثير لهذا التماثل الجيني، أجرى عالم الأحياء السويسري والتر جيهرنج W.Gehring تجربة أدخل فيها نسخة من الجين *Pax6* الخاص بالفأر إلى المحتوى الجيني لذبابة الفاكهة وإنشاء ذبابة محورة جينياً. في هذه الذبابة تم تنشيط الجين *Pax6* باستخدام عوامل منظمة من رجل الحشرة. عندما تم التعبير عن الجين *Pax6* تشكلت عين للحشرة على رجليها (الشكل 25-11).

شكلت هذه النتائج صدمة حقيقية لمجتمع علم الأحياء التطوري. فالحشرات والفقريات انشقت من سلف مشترك منذ أكثر من 500 مليون سنة. فضلاً على ذلك، ومع الأخذ في الحسبان الفروق الواسعة في تركيب عين كل من الفقريات والحشرات، فإن الافتراض المعياري هو أن العيون تطورت بصورة مستقلة. ولهذا، فإن تطورها سيكون محكوماً بجينات مختلفة تماماً. إن حقيقة كون التكوين الجيني للعين متأثر بالجينات المتماثلة نفسها، وأن هذه الجينات متماثلة، حيث يعمل جين عين الفقريات بطريقة طبيعية في الحشرات، هي أمر غير متوقع إطلاقاً.

تعد العين من أكثر الأعضاء تعقيداً، وقد درسها علماء الأحياء قرونًا عدة. وفي الحقيقة، فإن تفسير كيفية تطور مثل هذا التركيب المعقد كان واحداً من أهم التحديات التي واجهت داروين. فإذا كانت جميع أجزاء تركيب ما كالعين مطلوبة لإتمام الوظيفة، فكيف أسهم الانتخاب الطبيعي إذن في بناء هذا التركيب؟

كانت استجابة داروين أنه حتى التراكيب الوسطية – التي تمنح المخلوق مثلاً قدرة فقط على تمييز الضوء من الظلام – ستعطي هذا المخلوق ميزة مقارنة بالحالة السلفية التي تتمثل في عدم القدرة على أي شكل من أشكال الرؤية. ولهذا، فإن هذه التراكيب سيحايها الانتخاب الطبيعي. بهذه الطريقة، فإنه بهذه التحسينات الصغيرة المتراكمة في الوظيفة يستطيع الانتخاب الطبيعي بناء تراكيب معقدة.

يشير الدليل الشكلي إلى أن العين تطورت

عشرين مرة على الأقل

لقد لاحظ علماء التشريح المقارن منذ أمد طويل أن تراكيب عيون الأنواع المختلفة من الحيوانات شديدة التباين. خذ مثلاً الفروق في عيون حيوان فقري، وحشرة وإحدى الرخويات (الأخطبوط)، ودودة البلاناريا (الشكل 25-10). إن عيون هذه الحيوانات شديدة الاختلاف من نواح عدة، وهي تتراوح بين العيون المركبة، والعيون البسيطة، وحتى مجرد بقع عينية.

نتيجة لذلك، فإن هذه العيون أمثلة للتطور الالتقائي، وهي من ثم متجانسة الشكل (متناظرة)، وليست متماثلة.

لهذا السبب، نظر علماء الأحياء التطوري إلى عيون المخلوقات المختلفة بصورة تقليدية، على أنها تطورت بصورة مستقلة، وربما نحو 20 مرة. فضلاً على ذلك، فإن وجهة النظر هذه تشير إلى أن السلف المشترك الأكثر حداثة لهذه الأشكال جميعها كان حيواناً بدائياً، لم تكن له القدرة على تحري وجود الضوء.



الشكل 25-10

تنوع العيون. إن المقارنة التشريحية والشكلية للعيون تتسجم مع فرضية تطور التقائي مستقل للعيون في أنواع متباينة جداً كالذباب والإنسان.



الشكل 11-25

جين الفأر *Pax6* يصنع عيوناً في رجل الدبابة. الجينان *eyeless*، *Pax6*، متماثلان وظيفياً. يمكن لجين *Pax6* المنظم الرئيس أن يبدأ التكوين الجنيني للعين المركبة في ذبابة الفاكهة، أو العين البسيطة في الفأر.



أ.



ب.

الشكل 12-25

أسماك الكهوف فقدت بصرها. سمكة التتر الاستوائية المكسيكية *Astyanax mexicanus*، لها (أ) أفراد تقطن المياه السطحية، (ب) أفراد تقطن الكهوف من النوع نفسه. النوع القاطن في الكهوف له عيون صغيرة جداً جزئياً بسبب اختزال التعبير عن الجين *Pax6*.

إن قصة الجين *Pax6* تمتد إلى الأسماك التي لا عيون لها في الكهوف (الشكل 12-25)، فالأسماك التي تعيش في كهوف مظلمة، تحتاج إلى الاعتماد على حواس أخرى غير البصر. ففي سمكة الكهوف، يكون التعبير عن *Pax6* مختزلاً بشكل كبير، فالعيون تبدأ بالتطور، ولكنها تضمحل ثانية.

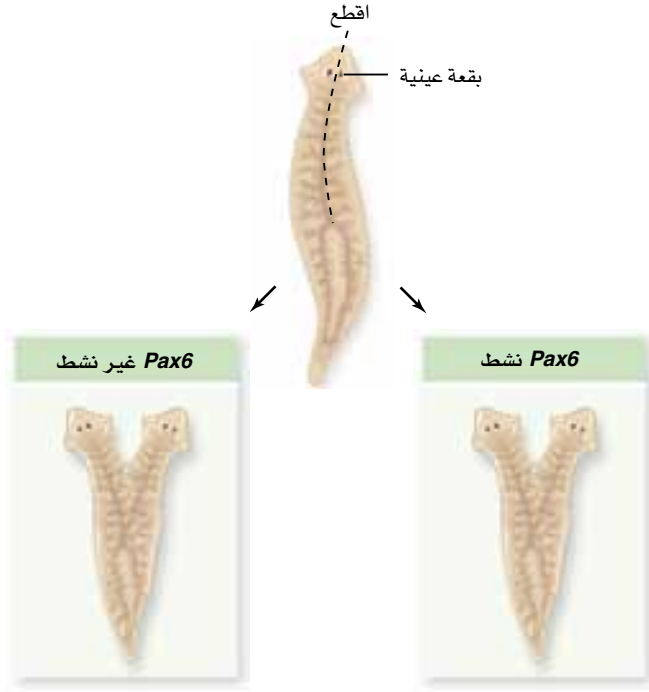
الديدان الشريطية، لا البلاناريا، تستخدم الجين *Pax6* لتطور العين

قدمت لنا الاكتشافات الحديثة مزيداً من المفاجآت حول الجين *Pax6*. فحتى أبسط الديدان الشريطية التي تنتمي للنوع *Lineus sanguineus* تعتمد على الجين *Pax6* للتكوين الجنيني لبقعتها العينية. فقد عزل الجين المماثل لجين *Pax6*، وبينت التجارب أنه يعبر عنه، حيث تتطور البقع العينية. في المقابل، فإن دودة البلاناريا لا تعتمد على *Pax6* للتكوين الجنيني للبقعة العينية.

تجديد البقعة العينية في الديدان الشريطية

تطورت الديدان الشريطية البحرية البسيطة في فترة متأخرة بالنسبة إلى دودة البلاناريا الشريطية. وكما هو حال البلاناريا، فإن الديدان الشريطية قادرة على تجديد منطقة الرأس، إذا ما أزيلت. في تجربة رائعة، أزيل رأس دودة شريطية، وتبع علماء الأحياء تجديد البقع العينية. في الوقت نفسه، تمت ملاحظة التعبير عن الجين المماثل *Pax6* باستخدام طريقة التهجين في الموقع.

لملاحظة التعبير عن جين *Pax6*، تمت صناعة تتابع RNA المقابل غير المنطقي للجين *Pax6*، وجرى تعليمه بعلامة ملونة. وعندما عُرضت الدودة الشريطية المتجددة لمجس *Pax6* المقابل غير المنطقي، وجد أن RNA المقابل غير المنطقي يزدوج مع نسخ RNA للجين *Pax6* المعبر عنه، ويمكن أن يرى كبقع ملونة تحت المجهر (الشكل 13-25).



الشكل 14-25

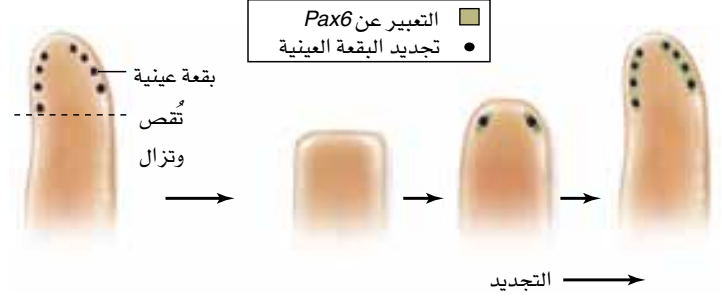
الجين *Pax6* غير مطلوب لتجديد البقعة العينية في البلاناريا. البلاناريا يمكن أن تجدد رأسها وبقعها العينية، إذا ما قطعت طولياً عند خط المنتصف. ليس كما هو الحال في الديدان الشريطية الأخرى، فالجين *Pax6* لا يبدو أنه يؤدي دوراً في تجديد البقعة العينية في البلاناريا. فعندما منعت كل الجينات ذات العلاقة بالجين *Pax6* من إنتاج النواتج البروتينية الخاصة بها، بقيت البقعة العينية قادرة على التشكل.

كيف يمكن أن يتم ذلك، عند الأخذ في الحسبان عدم التشابه الكبير بين عيون المخلوقات المختلفة؟ إحدى الفرضيات تقول: إن السلف المشترك لهذه المجموعات لم يكن أعمى تماماً، كما افترض تقليدياً. فالأحرى أن ذلك المخلوق كان له نوع ما من جهاز بصري أثري- ربما لم يكن أكثر من خلية صغية مستقبلية للضوء، أو ربما تركيب أعقد بقليل من عضوقادر على تمييز الضوء من الظلام.

ومهما كان الطراز الشكلي بالضبط، فإن الأمر المهم، هو أنه كان هناك نظام للرؤية أساسي، استخدم الجين *Pax6* في أثناء تكوينه الجنيني. لاحقاً لذلك، تنوعت أحفاد هذا السلف بصورة مستقلة، وظهرت عيوناً مركبة وشديدة التعقيد قادرة على تكوين صور للأشياء، كما هو ملاحظ في مجموعات الحيوانات المختلفة اليوم.

يدعم معظم علماء التكوين الجنيني وعلماء التطور اليوم شكلاً من أشكال هذه الفرضية. ومع ذلك، لا يوجد دليل واحد مستقل يشير إلى أن السلف المشترك لمعظم المجموعات الحيوانية اليوم، وهو شكل بدائي عاش قبل أكثر من 500 مليون سنة، كان لديه أي قدرة على تحري الضوء. إن السبب في هذا الاعتقاد لا ينبع من سجل الأحافير، بل من تكاتف البيانات القادمة من النشوء ومن التطور الجنيني الجزيئي.

إن فهم تطور العيون يوضح لنا مدى قوة المقاربات متعددة التخصصات في توضيح التاريخ التطوري للتنوع البيولوجي في العالم. يشير الجين *Pax6* وأشكاله المماثلة الكثيرة إلى أن التكوين الجنيني للعين قد يكون له أصل تطوري واحد على الرغم من التباين الشديد في مظاهره.



الشكل 13-25

يتربط التعبير عن *Pax6* مع تجديد البقعة العينية في الديدان الشريطية. يعبر عن *Pax6* في الوقت نفسه والمكان نفسه الذي للبقع العينية في ديدان شريطية قيد التجديد. لقد شوهدت نسخ *Pax6* من خلال التهجين في ذات الموقع باستخدام مجس مقابل غير منطقي.

تجديد البقعة العينية في البلاناريا

أجريت تجارب مماثلة على أنواع البلاناريا التي ترتبط نشوئياً مع الديدان الشريطية، ولكن الاستنتاج كان مختلفاً تماماً عن حالة الديدان الشريطية الأخرى. فإذا قطعت البلاناريا طولياً إلى نصفين، فإنها تستطيع تجديد نصفها المفقود، بما في ذلك إنتاج بقعة عينية ثانية، ولكن لم يلاحظ تعبير عن الجين *Pax6* في أثناء تجديد البقعة العينية.

تمتلك البلاناريا جينات ذات علاقة بالجين *Pax6*، ولكن إخماد نشاط هذه الجينات لا يوقف تجديد البقعة العينية (الشكل 14-25). ومع ذلك، فالجينات ذات العلاقة بالجين *Pax6* يعبر عنها في الجهاز العصبي المركزي. كذلك تم تشخيص عنصر استجابة للجين *Pax6*، ويدعى مُحسِّن P3، وبين البحث أنه نشط في البلاناريا، وربما سيكشف بعض الدليل على أصل دور الجين *Pax6* في التكوين الجنيني للعين مع استمرار الدراسة المقارنة بين البقع العينية للديدان الشريطية والبلاناريا.

بدء تكوين العين الجنيني قد يكون تطور مرة واحدة فقط

هناك تفسيرات عدة محتملة لهذه الاكتشافات، أحدها أن العيون في الأنواع المختلفة من الحيوانات تطورت حقاً بصورة مستقلة، كما كان الاعتقاد الأصلي. فإذا كانت الحالة كذلك، فلماذا إذن هذا التماثل التركيبي في الجين *Pax6*؟ ولماذا لديه القدرة على أن يؤدي دوراً متماثلاً في كثير من المجموعات المختلفة؟ إن أنصار هذا الاتجاه يشيرون إلى أن *Pax6*، له علاقة ليس بالتكوين الجنيني للعين فحسب، بل في تطور منطقة مقدمة الرأس كاملة في كثير من المخلوقات كذلك. نتيجة لذلك، إذا كان من المحتمل أن يكون للجين *Pax6* دور تنظيمي في تكوين مقدمة الرأس في الحيوانات المبكرة، فإن من المحتمل أيضاً أن يكون قد انتخب بصورة مستقلة مرة بعد أخرى، ليقوم بدور في تطور العين. وهذا الدور سيكون منسجماً مع البيانات المتعلقة بالبلاناريا (انظر الشكل 14-25).

يجد عدد آخر من العلماء هذا التفسير غير محتمل؛ فالاستخدام المنتظم للجين *Pax6* في تطور العين في كثير من المخلوقات، وحقيقة كونه يقوم بالدور نفسه في كل حالة، والتشابه الكبير في تتابع DNA وحتى إمكانية إحلاله وظيفياً، كلها تقترح للكثيرين أن *Pax6* اكتسب دوره التطوري في التكوين الجنيني للعين مرة واحدة فقط، في السلف المشترك لكل المخلوقات الحية التي تستخدم *Pax6* في تكوين العين الجنيني.

1-25 التناقض التطوري في التكوين الجنيني

- الجيئات بالغة المحافظة، يمكن أن تعاني تغيرات صغيرة تؤثر في زمان ومكان التعبير عن الجينات ووظيفتها.
- فهم التكوين الجنيني يتطلب فهم الجينات، والتعبير عنها، والتطور الجنيني، والتطور أو الانتخاب الطبيعي.
 - التغيرات في عوامل استساخ الجين *Hox* والجينات ذات العلاقة بمسارات نقل الإشارات مسؤولة عن ظهور طرز شكلية جديدة.
 - اختلاف التزامن يشير إلى التغيرات في توقيت أحداث التكوين الجنيني بسبب تغيرات وراثية.
 - اختلاف المكان يشير إلى التغيرات في النمط المكاني للتعبير عن الجينات.
 - تحويل أجزاء مختلفة من التتابعات المشفرة والتنظيمية لعامل استساخ، قد تغير التكوين الجنيني والتعبير عن الطرز الشكلية (الشكل 2-25).

2-25 طفرة أو طفرتان في الجين وشكل جديد

- قد تسبب طفرة واحدة أو طفرات عدة في الجين زيادة في التلاؤم، وقد ينتج عنها بقاء طراز شكلي جديد.
- التنوع الواسع في تحت أنواع الملفوف هو نتيجة طفرة بسيطة في جين واحد (الشكل 2-25).
 - على الرغم من أن معظم الطفرات قاتل، فإن بعضها يعطي ميزة تلاؤمية تحت ظروف الانتخاب الطبيعي والاصطناعي.

3-25 الجين نفسه ووظيفة جديدة (الشكل 2-25)

- قد تعمل الجينات ذات التتابعات المتشابهة بطرق مختلفة.
- قد تنتخب الجينات السلفية لوظيفة جديدة، والجين نفسه قد ينشط جينات أخرى، أو تشكيلات أخرى من الجينات في الأنواع المختلفة.
 - التغير في موقع التعبير عن الجينات أو زمانها يمكن أن ينتج فروقاً شكلية درامية.

4-25 جينات مختلفة ووظائف التقائية

- التراكيب المتجانسة الشكل أو المتناظرة لها الوظيفة نفسها، أو لها وظائف متماثلة، ولكنها لم تنشأ من سلف مشترك.
- يمكن أن تنتج الطرز الشكلية المختلفة باستخدام مسارات تكوين جنيني مختلفة عن طريق التطور الالتقائي.

5-25 تضاعف الجينات والانشقاق

- تكتسب الجينات السلفية ووظائف جديدة عن طريق تضاعف الجينات والانشقاق.
- تضاعف الجين *paleoAP3* كان مهماً في تطور الأزهار. (الشكل 2-25).
 - غيّر انشقاق الجين *AP3* وظيفته للسيطرة على التكوين الجنيني للبتلات (الشكل 2-25).

6-25 التحليل الوظيفي للجينات عبر الأنواع

- التحليل الوظيفي ضروري لتحديد الوظيفة الحقيقية للجينات المتشابهة في الأنواع المختلفة.
- مقارنة التتابع ضرورية للدراسات النشوئية ولدراسات التكوين الجنيني المقارن، ولكننا لا نستطيع استنتاج الوظيفة إلا من خلال هذه المعلومات.
 - بعض الأدوات المستخدمة لدراسة الوظيفة تتضمن الشواهد المعلمة للجينات والبروتينات، والمخلوقات المحورة جينياً.
 - التحليل النشوئي الحصيف مطلوب لتمييز الجينات المتوازية من الجينات المستقيمة.

7-25 تنوع العيون في العالم الطبيعي: دراسة حالة

- تعدّ العين واحداً من أكثر الأعضاء تعقيداً، وقد تحسنت وظيفتها بشكل متزايد عبر الزمن.
- يُعدّ تنوع العيون مثالاً على تجانس الشكل والتطور الالتقائي.
 - يبدأ الجين *Pax6* نفسه التكوين الجنيني للعدسة في الحشرات وفي الفقريات، حتى إن كانت أشكال العين مختلفة.
 - في الديدان الشريطية، ينظم الجين *Pax6* تجديد البقعة العينية، ولكن في البلاناريا، فإن هذا الجين يعبر عنه في الجهاز العصبي المركزي.
 - يشير الجين *Pax6* ومماثلاته إلى أن التكوين الجنيني للعين قد يكون له أصل تطوري واحد.

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. اختلاف التزامن هو تغير في:
 - أ. النمط المكاني للتعبير عن الجين.
 - ب. الموضع النسبي لجزء من الجسم.
 - ج. التوقيت النسبي لأحداث التكوين الجنيني.
 - د. مسار نقل الإشارات.
 2. الفروق الواسعة في الطراز الشكلي للمخلوقات كالتباين بين ذبابة الفاكهة والإنسان:
 - أ. يجب أن تنتج من فروق بين آلاف عدة من الجينات التي تسيطر على التكوين الجنيني.
 - ب. يبدو أنها ظهرت بشكل أساسي من خلال معالجة تنظيم، وتوقيت التعبير عن أقل من 100 جين شديد المحافظة.
 - ج. يمكن أن تفسر بشكل كامل باختلاف التزامن.
 - د. يمكن أن تفسر تمامًا بعوامل اختلاف المكان.
 3. التراكم متجانسة التقويم:
 - أ. يمكن أن تتضمن التقاء مسارات تكوين جنيني غير متقاربة على الإطلاق.
 - ب. متميزة من ناحية شكلية دائمًا.
 - ج. تنتج من التقاء تطوري للتراكيب المتماثلة.
 - د. مشتقة من التركيب نفسه في سلف مشترك.
 4. حَلَق نبات محور جينيًا لتحديد دور *AP3* في تكوين البتلات مهم؛ لأنه:
 - أ. يزودنا باختبار وظيفي لدور *AP3* في تكوين البتلات.
 - ب. لم يكن ممكناً حل تضاعف *AP3* على أساس شجرة النشوء.
 - ج. يؤكد ما إذا كان الموضع النشوئي للجين *AP3* مشتقاً فعلاً.
 - د. تم إثبات دور *paleoAP3* في التكوين الجنيني للمتوك عن طريق الاختبارات.
 5. عينا الفقريات واللافقريات:
 - أ. أمثلة لتركييب ربما تطور بصورة مستقلة أكثر من 10 مرات.
 - ب. متشابهان في التركيب نتيجة للالتقاء.
 - ج. لا يشتركان في أي وجه شبه في نمط تكوينهما الجنيني.
 - د. قد يكونان متماثلين على مستوى بدء عملية التكوين الجنيني للمستقبل البصري.
 6. توجد جينات *Hox*:
 - أ. في النباتات والحيوانات.
 - ب. في الحيوانات فقط.
 - ج. في النباتات فقط.
 - د. مرتبطة فقط بجينات في المركب *MADS*.
 7. جين *Brachyury* في الفقريات وجين *AP3* في النباتات الزهرية:
 - أ. أمثلة لجينات *Hox*.
 - ب. أمثلة لجين انتخب لوظيفة جديدة.
 - ج. متماثلان ويقرران خطة بناء الجسم في حقيقية النوى.
 - د. يساعدان على تنظيم تكوين عضو استقبال الضوء.
 8. واحد مما يأتي لا يُعدّ نظاماً وراثياً نموذجياً:
 - أ. الفأر.
 - ب. ذبابة الفاكهة.
 - ج. الإنسان.
 - د. الخميرة.
9. في الجمل الآتية جملة واحدة غير صحيحة فيما يتعلق بالجين *Pax6*:
 - أ. له وظيفة متشابهة في الفأر والذباب.
 - ب. له علاقة بتكوين البقعة العينية في الديدان الشريطية.
 - ج. مطلوب لتكوين العيون في ذبابة الفاكهة.
 - د. مطلوب لتكوين البقعة العينية في البلاناريا.
 10. الجملة الصحيحة فيما يتعلق بالجين *Tbx5* هي:
 - أ. موجود في رباعية الأقدام فقط.
 - ب. له علاقة بالتكوين الجنيني للطرف في الفقريات.
 - ج. موجود في أسلاف رباعية الأقدام فقط.
 - د. يتفاعل مع المجموعة من الجينات نفسها عبر الأنواع المختلفة من رباعية الأقدام.
 11. اختلاف المكان:
 - أ. يشير إلى بيئة وراثية محافظة عليها وغير متغيرة.
 - ب. تغير زمني في التعبير عن الجينات.
 - ج. تغير مكاني في التعبير عن الجينات.
 - د. ليس آلية وراثية مهمة في التكوين الجنيني.
 12. عوامل الاستساخ:
 - أ. جينات.
 - ب. تتابعات من RNA.
 - ج. بروتينات تؤثر في التعبير عن الجينات.
 - د. لا شيء مما ذكر.
 13. الطفرات المشتقة بصورة مستقلة للجين *CYC* في النباتات:
 - أ. تقترح أن وجود تماثل جانبي ثنائي في الزهرة بين كل النباتات هو متماثل.
 - ب. يؤكد أن التماثل الشعاعي في الزهرة هو المفضل من قبل الكائنات الملقحة.
 - ج. يؤكد أن التماثل الشعاعي في الزهرة مشتق للنباتات جميعها.
 - د. لا شيء مما ذكر.
- أسئلة تحدُّ
1. أعطيت أمثلة عدة لجينات اختيرت لوظائف جديدة في هذا الفصل. اذكر مثالين منها، وما المقصود بالتعبير «اختيرت»؟
 2. من الفصل المتعلق بتطور التكوين الجنيني، يبدو أن توليد أنماط تكوين جنيني جديدة سيكون سهلاً وسريعاً نسبياً، ما يقود إلى قدرة المخلوقات على التكيف بسرعة للظروف البيئية. فلماذا إذن تحتاج كثير من الصفات التي درسناها إلى ملايين السنين لكي تتطور؟
 3. هناك طرق متعددة يمكن بها تفسير التنوع في الطرز الشكلية بين المجموعات المختلفة من المخلوقات. فني أحد طرفي الطيف، قد تنشأ هذه الفروق من فروق في الجينات الكثيرة التي تسيطر على التكوين الجنيني. وفي الطرف الآخر، قد تختلف مجموعات صغيرة من الجينات في كيفية تنظيمها للتعبير عن الأجزاء المختلفة للمحتوى الجيني. ما وجهة النظر التي تمثل فهمنا الراهن للأمر؟ اشرح.