

مسارات التطور في الطبيعة من منظور التصنيف التطوري الجيني

تأليف: جون س. أفييس

ترجمة: محمود خيال

مسارات التطور في الطبيعة

من منظور التصنيف التطوري الجيني

المركز القومى للترجمة
تأسس فى أكتوبر ٢٠٠٦ تحت إشراف: جابر عصفور
مدير المركز أنور مغith

- العدد: 2123
- مسارات التطور فى الطبيعة: من منظور التصنيف التطوري الجيني
- جون س. أفييس
- محمود خيال
- اللغة: الإنجليزية
- الطبعة الأولى 2014

هذه ترجمة كتاب:

EVOLUTIONARY PATHWAYS IN NATURE: A Phylogenetic Approach

By: John C. Avise

Copyright © John C. Avise, 2006

The English edition was originally published by Cambridge University Press

Arabic Translation © 2014, National Center for Translation

All Rights Reserved

مسارات التطور في الطبيعة

من منظور التصنيف التطوري الجيني

تأليف: جون س. أفييس

ترجمة: محمود خيال



بطاقة الفهرسة

**إعداد الهيئة العامة لدار الكتب والوثائق القومية
إدارة الشئون الفنية**

أفيis، جون س.
مسارات التطور في الطبيعة من منظور التصنيف التطوري للجيني/
تأليف: جون س. أفيis، ترجمة: محمود خيال؛
ط ١ - القاهرة: المركز القومي للترجمة، ٢٠١٤
٤٧٦ ص، ٢٤ سم
١ - الوراثة - خصائص
٢ - فسيولوجيا الوراثة
(أ) خيال، محمود (مترجم)
(ب) العنوان
٥٧٥,١٢

رقم الإيداع: ٢٠١٢/٣٢٩٦
الترقيم الدولي: 8 - 704 - 949 - 977 - 978 - I.S.B.N
طبع بالهيئة العامة لشئون المطبع الأmirية

تهدف إصدارات المركز القومي للترجمة إلى تقديم الاتجاهات والمذاهب الفكرية المختلفة
للقارئ العربي وتعريفه بها، والأفكار التي تتضمنها هي اتجاهات أصحابها في ثقافاتهم،
ولا تعبر بالضرورة عن رأي المركز.

الكتويات

7	تمهيد
13	شكر
17	الفصل الأول: مقدمة
51	الفصل الثاني: البنيات التشريحية والأشكال الظاهرة
109	الفصل الثالث: ثون الجسم
151	الفصل الرابع: الصفات الجنسية وأنماط التكاثر
215	الفصل الخامس: المزب من السلوكيات والحياة البيئية
279	الفصل السادس: الصفات الخلوية والفيسيولوجية والجينية
335	الفصل السابع: التوزيعات الجغرافية
383	خاتمة
385	ملحق
411	مسرد
447	المراجع

تمهيد

يسعى كثيرون من علماء الأحياء الآن بالتحليلات المعملية لجزئيات الجينات في تصنيفهم الكائنات ومراحل تطورها، وفي استكشافهم الطبيعية بصفة عامة، ويستخدمون التقنيات المعملية الحديثة والمعقدة للكشف عن علامات مميزة "دلالات" للحمض النووي المعروف اختصاراً بالدنا DNA markers، أو "التكوينات الجينية المميزة" Genetic tags، التي تحدد صفات كل كائن حي بشكل فريد؛ علاوة على ذلك فإن التفاصيل الميكروسكوبية متاخرة الدقة لتلك المؤشرات الطبيعية تقدم أدلة مثيرة عن كيفية انتساب الكائنات وارتباطها من خلال جيناتها عبر أسلافها الضاربة في القدم. ذلك أن نمط ترتيب المكونات الجينية للحمض النووي "دنا" DNA وتسلسلها الطويل، والمستقرة داخل خلايا كل الكائنات الحية، لا يحمل التعليمات الجينية الوراثية الضرورية للحياة فحسب، بل يحمل أيضاً سجلاً مفصلاً ومستفيضاً عن أصول الكائن التطورية ومنشه.

تحدث الطفرات بصفة مستمرة أثناء عملية تكوين نسخة مكررة من الحمض النووي، وانتقالها من جيل إلى جيل تالي، ثم تنتشر بعد ذلك فيما يلي من أجيال (إما من خلال آليات الانقاء الطبيعي^(١) Natural selection، وإما - في أحيان أخرى - عن طريق حدوث انجراف وراثي بالصدفة Genetic drift)، بذلك تتبدل - بصفة تراكمية - بعض الكلمات أو الجمل الجينية المعينة من مجلل أصل النص

(١) الانقاء الطبيعي Natural selection: يشيع في بعض الكتابات العربية استخدام تعبير "الانتخاب الطبيعي". وترجمته حرفيًا إلى الإنجليزية هي "Natural ELECTION" للتعبير عن معنى Natural selection. وتحريًا للدقة يفضل استخدام تعبير الانقاء أو الاصطفاء الطبيعي. [المترجم]

الوراثي لكل نوع من الأحياء، وقد تعلم العلماء في السنوات الأخيرة كيفية قراءة شفرة الأنساب الكامنة في هذا السجل التطوري وتفسيرها؛ فمثلاً مثل مذكرات يومية تتطوي على السيرة الذاتية للطبيعة، ثم يجري تلخيص النتائج في شكل رسوم توضيحية تبين كيفية انتساب الأنواع المعينة من الكائنات الموجودة حالياً إلى بعضها بعضاً من خلال فروع تاريخية من شجرة الحياة.

وعلى الرغم من شيوخ إجراء بحوث تحليل الأنساب في مناطق كثيرة من علم الأحياء، فإن التصنيف القائم على تحديد تسلسل الحمض النووي نادراً ما يكون الهدف الأساسي للاهتمام العلمي؛ حيث تكون القيمة الأولى لكل تصنيف للتطور مبنية على التحليل الجزيئي للجينات في استخدامه بوصفه خلفية تاريخية لحل شفرات التاريخ التطوري لأنواع أخرى من السمات البيولوجية؛ مثل الأشكال الظاهرية (المورفولوجيا)، أو وظائف الأعضاء، أو السلوكيات، أو أساليب الحياة، أو التوزيع الجغرافي، ثم ترسم خريطة لمضاهاة تلك السمات بخراطط التطور المقدرة بناءً على البيانات الجزيئية للحمض النووي، وبذلك يستطيع علماء الأحياء التصدّي لتساؤلات مثيرة للدهشة، من قبيل: هل ظهرت فزوة حيوان الكانجارو الثانية "Bipedal"، التي يستعمل فيها كلتا قدميه معاً، مرة واحدة أو مرات متعددة أثناء تطوره؟ ومن أي نوع من السلف انحدرت مناقير طيور الطوقان "Toucan Birds" الشبيهة بالموز؟ وكم تكرر أثناء التطور فقدان الزواحف أطرافها؟ وهل تتشابه خصائص البروتينات المقاومة للتجمد ووظائفها الموجودة في أسماك كل من القطب الجنوبي والشمالي، بسبب انحدارها من سلف مشترك، أو بسبب حدوث تطور تقاربي (أو تجمعي) Convergent evolution، نظراً إلى تعرض كل منهم لظروف متشابهة؟ وبأي سبل التطور طورت بعض الأسماك شحناتها من القذائف الكهربائية القوية؟ وهل كان هناك سلف مشترك للكابوريا

(سرطان البحر، السلطعون) البرية بجامايكا، توصلت من خلاله إلى أسلوبها الفريد في رعاية نسلها؟ وهل تطورت الحشرات الشبيهة بأغصان الشجر أو العصي السيارة Walkingstick insects من الحشرات الأخرى المعروفة بالعصي الطائرة Flyingsticks أو الع肯؟ وكم من المرات حدث هذا التطور؟ كذلك كيف حصلت بعض أنواع البكتيريا على بوصالتها المغناطيسية؟ وكم عدد المناسبات التي ضمت فيها بعض أنواع الفطريات والطحالب جهودها من أجل الوصول إلى تعايش تكاملي مشترك (في هيئة الحزاز ^(١) Lichen)؟ وأين من سطح هذا الكوكب كشفت دراسات التصنيف التطوري وتقييمه عن أنواع حية خفية وعن بقاء غایة في الأهمية، نظراً لعلاقتها الوطيدة ببقاء تباين الكائنات الحية "Biodiversity" في العالم؟ وهل للتفكير المفترض للقارة الجنوبية العظمى (العملاقة) جوندوانالاند ^(٢) "Gondwanaland" علاقة ما بانتشار أنواع معينة من الطيور والحيوانات في النصف الجنوبي من الكره الأرضية؟ متى وأين غزا الفيروس المسبب لمرض الإيدز الإنسان؟ وما جاء في البداية: البيضة أم الدجاجة؟

اعتزم توضيح نقاط القوة (وكذا بعض القيود) في البحوث البيولوجية التي تتناول موضوع التصنيف التطوري المقارن، وذلك بإلقاء الضوء على الدراسات التي منحتنا الإجابات العلمية عن تلك الأسئلة، وغيرها كثير، ويوجد في حقيقة الأمر عديد من الكتب والمراجع التي تتناول كيفية جمع البيانات في المعمل وتحليلها باستخدام الكمبيوتر بكل عمق وتفصيل، ولن يكون دوري هنا هو تكرار تفاصيل إجراءات التصنيف التطوري الجزيئي (رغم عرض خلفية تمهدية عنها)،

(١) هو كائن حي يتكون نتيجة علاقة تكافلية بين بعض الفطريات والطحالب، ويظهر على هيئة بقع متفرقة أو أورام على جذوع الأشجار، أو الأرض العارية أو حواف بعض المستنقعات. [المترجم]

(٢) جوندوانالاند: القارة الجنوبية قديماً والتي تكونت منها بعد ذلك كل من الهند وأستراليا والقاره القطبية الجنوبية وأمريكا الجنوبية وأفريقيا. [المترجم]

ولكنني أتمنى أن أقوم - باعتباري رجلاً متخصصاً في الطبيعة - بدور دليل في رحلة استكشافية بيولوجية، في عالم الطبيعة المدهش. كما يبدو من خلال منظار التصنيف التطوري الجزيئي، وسأوضح في كل من الـ 67 موضوعاً المرتبة حسب مواضيعها في ستة فصول، الكيفية التي أتاحت بها التقديرات التصنيفية التطورية البنية على أساس الحمض النووي، بناءً خلقيّة تاريخية لتفسير علاقة محيرة جدًا، بين كائن ما وبينه الكلية (إيكولوجيا)، أو عملية تطورية في كائنات ذات تركيب شرحي أو أساليب حياة غير عادية، أو بعض المخلوقات ذات الأهمية الخاصة لمجال أو أكثر من المجالات البيولوجية؛ مثل كيفية اكتساب الكائنات خصائص سلوكيّة معينة نتيجة معيشتها في بيئة خاصة Ethology، وتاريخ طبيعي، وتوزيع جغرافي للكائنات، والحفاظ على البقاء Conservation، وكيمياء حيوية، ووظائف أعضاء، ونمط انتشار وتوزيع الأمراض، أو الطب.

وأمل من خلال تناولي الموضوع بأسلوب تفصي تاريخ الحالات، في أن أتيح للقارئ - سواء كان من هواة التأمل في الطبيعة، أو من الدارسين المحترفين لعلوم الأحياء - مقدمة ليست تعليمية فقط، بل ترفيهية في الوقت ذاته، تبين كيف ساعد تحليل التصنيف التطوري المقارن في حل بعض من أكثر الغاز الطبيعية غموضاً وخداعاً، كذلك أهدف إلى الحث على الوصول إلى تقدير أعمق للنواحي الفكرية والجمالية المتعددة للعالم البيولوجي، ومع تسامي عدد المدركون لسبيل الطبيعة وأهميتها، فعلل المجتمعات أيضاً تعلم كيف تقدر وتعتز بباقة الحياة المتنوعة، وتبذل مزيداً من الجهد في سبيل المحافظة على ما تبقى؛ فإنها لامساحة حقاً أن تدفع اليوم جموع غفيرة وأنواع بأكملها نحو الفناء بمعدلات قلماً حدثت على مر التاريخ الطويل للكوكب الأرض، وذلك بسبب أفعال الإنسان.

إن القضاء الآن على أي خط من خطوط السلسلة الوراثية معناه فقأن الحكمة الوراثية إلى الأبد، تلك الحكمة التي تم صقلها عبر رحلة ملحمية دامت

على مدى حوالي أربعة بلايين سنة، وما تحمله الحياة من مفارقات تبدو هشة ورقية، ومع ذلك فهي غاية في التماسك، ويقف الاندثار مهدداً دائماً للحياة، ومتى تحقق فلا وسيلة للرجعة فيه، ويكتفي وجود الأنواع والسلالات الموجودة حالياً، ليقف دليلاً على مدى صمودها ومواعمتها لما لا حصر له من التحديات المتغيرة للبيئة عبر مختلف العصور الجيولوجية، وإثباتاً لقدرها على البقاء، ومن ثم تستحق منا، بكل تأكيد، كل تقدير وإعجاب.

شکر

لقد قدم كل من دوج فوتوما Doug Futuyma، ودافيد هيليز David Hillis، وكيرك جينسن Kirk Jensen، وجوديس مانك Judith Mank، وأكسيل ماير Axel Meyer، ودافيد ريزنيك David Reznick، ودينيت والكر DeEtte alker، وجون وير John Ware، وغيرهم كثيرون من المراجعين الذين لا أعرفهم، ملاحظات قيمة في موقع مختلفة من النص، وأنقذ بالعرفان الخاص لـ "ترودي نيكولسون" Trudy Nicholson لإعدادها الصور الجميلة للنباتات والحيوانات التي شرف بها هذا الكتاب.

الفصل الأول

مقدمة:

رتب الناس مختلف أشكال الحياة في مجموعات واضحة المعالم منذ زمن بعيد وقبل وعيهم بمفاهيم التطور البيولوجي، ولا شك أن أول ما قيل في هذا الشأن جاء على لسان الإنسان البدائي الذي أطلق الأسماء للدلالة على أنواع محددة من النباتات والحيوانات ذات الأهمية الخاصة له في حياته اليومية، كذلك قام المفكرون من أصحاب النظريات والمختصون في العلوم البيولوجية بوضع تصنيفاتهم أيضًا؛ فعلى سبيل المثال، قام الفيلسوف اليوناني أرسطو في القرن الثالث قبل الميلاد، بوضع الأنواع الحية في مجموعات بناءً على الميئات الظاهرة (المورفولوجية) (مثل ذوات الأجنحة في مقابل اللامجنحات، وذوات الرجلين في مقابل ذوات الأربع)، التي افترض وجودها وبناتها منذ بدء الخليقة، وبعد حوالي عشرين قرناً من الزمان، جاء عالم النبات السويدي كارولوس لينيوس Carolus Linnaeus، المعروف بأبى التصنيف الحيوى، فرتب الكائنات الحية ووضعها في مجموعات محددة (مثل الأجناس Genera، ضمن عائلات Families، ضمن رتب Orders، ضمن فصائل Classes). جدير بالذكر أنه فعل ذلك في الوقت الذي لم يكن متاحاً له فيه أدنى إشارة إلى احتمال وجود نسب تطوري كامن خلف تلك التشابهات المظهرية، وأنه ممتد عبر التسلسل الهرمي للأحياء.

واستغرق الأمر زمناً طويلاً حتى بدأ العلماء أخيراً في إدراك أن الحياة تتتطور، وأن الانحدار التاريخي من سلف قديم مشترك هو المسئول عن كثير من أوجه التشابه في الأشكال الظاهرة والصفات التشريحية بين مختلف الأنواع الحية والأحفورات، وكثيراً ما تعزى بداية ظهور هذا المفهوم خطأً إلى تشارلز داروين.

وفي حقيقة الأمر، كان هناك كثير من العلماء ممن سبقوه في نهاية القرن الثامن عشر وبداية القرن التاسع عشر، بمن فيهم جين بابتيست لامايك Jean-Baptiste Lamareck، وكومت دي بوفون Comte de Buffon، ومن كان لديه درجة عالية من الوعي بحقيقة تسلسل التطور، وإن كان بصورة مختلفة، وأما بالإضافة الحقيقية لداروين فكانت في استنتاجه أن "الانتقاء الطبيعي" Natural selection هو المحرك الأساسي لجزئية التطور المعتمدة على القدرة على التكيف والمواومة (وبعد هذا بحق، أعظم الإنجازات في تاريخ العلم). خلاصة القول، إنه قام بعض المختصين قبل "داروين" بتبني التفسير التقليدي لتصنيف الأحياء في شكل مجموعات؛ مثل أعشاش الطيور على فروع الأشجار، على اعتبار أن ذلك يعكس الشكل المنطقي لشجرة التطور ب فهو عنها الملائمة بالأعشاش.

مفهوم التصنيف الأحيائي التطوري 'Phylogeny'

على الرغم من وجود عدد من القوانيين العامة للتطور، فإن إحدى الحقائق غير القابلة للجدل، هي أن لكل كائن حي موجود اليوم أصلًا واحداً على الأقل (أباً أو أمًا)، والذي له بدوره أصل آخر أو اثنان (يتوقف أمر الأبوة الأحادية أو الثانية على أسلوب التكاثر، فإما غير جنسي Asexual وإما جنسي Sexual)، ويسترسل الأمر على هذا المنوال عبر الأزمنة السحرية، ولعل المثل الافتراضي التالي يساعد في توضيح مسألة العلاقة الزمنية المدهشة للسلسل الوراثية الممتدة.

تصور نفسك اليوم حاملاً لعصا جينية (مثل العصا التي يحملها الرياضيون ويسلمونها إلى بعضهم في سباق التتابع في الجري)، وصلت إليك عبر فريق متتابع متواصل يتكون من خط أسلافك المباشرين عبر الـ ٢٠٠٠٠ سنة الماضية

(حوالي عشرة آلاف جيل)، ويبداً منذ بداية ظهور المخلوقات المماثلة للإنسان العاقل الحالي "Homo Sapiens" على مسرح التطور. فإذا افترضنا أن كل جيل من أسلافك قد قطع بالعصا مسافة حوالي نصف كيلو متر، فيذا معناه أن فريق تتبع عائلتك قد نقل العصا أثناء مشواره عبر البلاد، مسافة تقارب المسافة من لوس أنجلوس إلى نيويورك في أمريكا (أو عشرة أمثال المسافة من القاهرة إلى أسوان).

ولعله من المعروف أن خط سلسلة الذرية الأولى للبشرية قد انفصل عن خط سلسلة الذرية الأولى للشامبنتزي منذ حوالي خمسة إلى سبعة ملايين سنة، وبذلك يكون فريق تتبع أسلافك قد قطع خلال هذا الزمن الجيولوجي الممتد، مسافة تقترب من ثلاثة أضعاف محيط الكرة الأرضية، أو ما يماثل ثلث المسافة من الأرض إلى القمر، ولو كان سباق ماراتون التطور هذا قد رُزقَ على مدى ٤٠ مليون سنة، أي منذ بداية ظهور الحيوانات الرئيسية Anthropoid Primates الشبيهة بالإنسان، لكان هناك ما لا يقل عن مليوني جيل مممن جاءوا ومضوا (يفوق العدد الفعلي هذا التقدير، نظراً لقصر مدة جيل القردة عنه في الإنسان)، بذلك تكون عصائب الوراثية قد قطعت مسافة ما يقرب من المليون كيلو متر، ويجوز، حسب رؤية داوكتن ٢٠٠٤ Dawkins، مد هذا المنطق حتى يصل في النهاية إلى منشا الحياة على سطح الأرض منذ حوالي أربعة بلايين سنة، ولو افترضنا - أثناء هذا النسل الممتد للعائلة - سقوط العصا الوراثية (أي فشلت في التناслед) ولو مرة واحدة عبر هذا الماراتون الأوليمي، لما كان لك وجود الآن. يجب الأخذ في الاعتبار أن المقوله نفسها تتطبق على جميع المخلوقات الحية، فما أى كانت منها إلا تجسيد لإرثه الوراثي الممتد في حقيقة الأمر بلا انقطاع على مدى العصور السالفة، وعبر سلسلة متصلة من التناслед المصاحب بتعديل في الجينات، مروراً بأجيال كثيرة مجهولة.

يجب التتويه إلى أن لفظ "فاليلوجيني" Phylogeny (التصنيف الأحيائي التطوري)، لفظ مركب ومشتق من الأصل اليوناني فايل "Phyl" بمعنى قبيلة، أو نوع، وجيني "Geny" بمعنى أصل أو منشأ، والمقصود به عرض لمسيرة الحياة حسب تسلسلها الزمني، بمعنى استعراض موسع للروابط الوراثية بين السلف والنسل المنحدر منه؛ لذلك يمكن تعريف مصطلح "فاليلوجيني" بصفة عامة، على أنه تاريخ الحياة من منظور التطور التاريخي للجينات، وتطبيق ذلك على أي أو كل من المستويات أو المراحل الرئيسية، التي قد تترواح بين فحص الكائنات لصيغة النسب، سواء كانت من بين عناصر داخل أو ضمن أنواع معينة، وبين أنواع مختلفة، لكنها وثيقة الصلة ببعضها البعض، أو امتداداً إلى الروابط القديمة بين كائنات بعيدة الصلة ومن اشتراكات آخر مرة في أصول واحدة منذ مئات الملايين من السنين.

ولقد دأب العلماء خلال المائة سنة التالية لداروين على تقدير التصنيف التطوري للأحياء لصنف من الأصناف Taxa، من خلال مقارنة أشكال الخصائص الظاهرة Phenotypes المرئية، مثل الخصائص التشريحية أو الفسيولوجية (وظائف الأعضاء) أو السلوكية، مما مكن العلماء من مجرد افتراض كونه معبراً عن علاقات جينية دقيقة، فإذا حدث وتشابهت بعض الأنواع في سمة ظاهرية أو طابع ظاهري معين، فيجري افتراض حدوث ذلك بسبب اشتراكهم في أصل السلف.

ولم يكن هذا التفسير صواباً على طول الخط، حيث إن بعض تلك السمات المشابهة، إنما ظهرت عن طريق تطور متقارب "Convergent evolution" نتيجة تعرض بعض الأنواع لظروف وأحداث بيئية مشابهة ونكيفها معها، بالرغم من عدم وجود صلة قرابة جينية لصيغة لتلك الكائنات؛ فعلى سبيل المثال نشأت الأجنحة بصورة مستقلة في كل من الحشرات والطيور والثدييات، بالإضافة إلى

بعض المجموعات الأخرى كالزواحف المجنحة التي ظهرت في العصر الميزوزويك Mesozoic era (منذ أكثر من ٢٠٠ مليون سنة واستمر لأكثر من ١٥٠ مليون سنة)، وعلى ذلك، وضمن مجموعة الفقاريات (الحيوانات ذات العمود الفقري) الحالية وحدها، فقد طور بعضها قدرته على الطيران باستعمال الأجنحة مرة واحدة على الأقل في حالة الطيور، وحدث الشيء نفسه مرة أخرى في حالة الخفافيش باستقلال تام عن الطيور، ولا تتضح هذه الحقيقة تماماً إلا بعدأخذ عناصر أخرى في الحسبان (مثل الريش والفراء والحمل)؛ ورغم أن بعض حالات التطور تتميز بالوضوح الشديد، فإن التحدى الحقيقي في المواقف المعقّدة يكمن في التفرقة بين حالات تشابه الشكل الظاهري المدعوم بمؤشرات قوية للتصنيف التطوري الجيني، وبين بعض الحالات التي تتمخض فقط عن مؤشرات مشوشة للتصنيف الأحياني التطوري Homoplasy (كما يحدث عند مقارنة أعضاء متشابهة، ولكن نشأت بصورة مستقلة في كائنات مختلفة).

بعد إدخال التقنيات المختلفة لدراسة الجزيئات منذ حوالي ٤٠ عاماً، حصل العلماء بذلك على أدوات قوية لدراسة الجينات وتقدير أشجار التصنيف التطوري لأي من الكائنات الحية، ودراسة مدى تواصلها عند أي بعد من أبعاد أعمق التاريخ التطوري المستديم، وقد أصبحت دراسة هذه الأفاق الأساسية ممكناً بسبب تفاوت سرعة تطور بعض ممتاليات (سلالس) الحمض النووي، فقد تطور بعضها بمعدل سريع في حين تميز غيرها بالبطء الشديد أو الاعتدال؛ ذلك لأن الممتاليات سريعة التطور تقيد فائدة كبيرة في تقدير التصنيف التطوري في غضون الزمن التطوري الضحل (أي الكائنات التي اشتربكت وانحدرت من أصول واحدة منذ بضعة قليلة من آلاف أو ملايين السنين)، هذا في الوقت الذي تكمن فيه الأهمية الخاصة للممتاليات سريعة التطور في استعمالها كأدلة لتقدير مدى انتساب السلف والتصنيف التطوري عبر أغوار أكثر عمقاً في إطار الزمن التطوري.

جدير بالذكر أن عدداً قليلاً فقط من أنماط تسلسل جزيئات الحمض النووي يبدو فيها التمايز واضحاً دون تشويش، ولكن مع الأخذ في الحسبان ما يجري في الدراسات الحالية من فحص مئات أو آلاف أو بضعة ملاريين من الخصائص الجزيئية في كل دراسة منها بشكل روتيني، فإن الخبرة التجريبية تشير إلى أنها في مجملها تعطي دلالة قوية على نمط التصنيف التطوري.

في عام ١٩٧٣ لخص تيودوسياس دوبزانتسكي Theodosius Dobzhansky انتهاك خصائص الوراثة والتطور، الحقيقة البيولوجية الجوهرية في جملة مقتضبة ولكنها صادقة حتى النخاع، حيث يقول: "لا معنى لأي شيء في علم الأحياء إلا في ضوء التطور". يستتبع ذلك، وبالقدر نفسه من المصداقية، أن الكثير من مسألة التطور يكتسب مزيداً من العقلانية في ضوء التصنيف الأحيائي التطوري (فاليوجيني).

تجدر الإشارة إلى أن الوحدات البيولوجية تختلف عن الوحدات غير العضوية (مثل جزيئات الغاز أو الأحجار)، التي يمكنها التحرك بحرية في أي اتجاه وبأي سرعة تحت تأثير مختلف القوى الخارجية. أما في الكائنات الحية فإن طبيعة تركيب الجينات ذات التاريخ المبهم، هي التي توجه وتحدد المسارات التطورية المحدودة التي يمكن تخيلها لكل نوع من الأحياء. فما كلف الأنواع الموجودة في النهاية إلا تجسيد لنسب عريقة ممتد، وإنما تحدد حاضره بناءً على تاريخ جيناته فائق الحساسية، وهو الذي سيحدد أفق تطور ذلك النوع في المستقبل. نعم، قد تعلم الغوريلا بالطيران، ولكن أجسامها الثقيلة الموروثة عن آجدادها من الحيوانات الرئيسة Primates ستتحول دون إمكانية طيرانها الذاتي من منظور احتمالات تطورها المستقبلي.

نماذج التصنيف الأحيائي التطوري

توجد نماذج كثيرة للمساعدة على الإلمام بفكرة التصنيف الأحيائي التطوري؛ فقد شاع في السابق استعمال نموذج السلم المتدرج (رغم عدم صحته) لتصوير مسألة

التطور؛ حيث تحتل درجات السلم أشكالاً متابعة من لوان الحياة، حيث يفترض أنها ارتفعت إلى أعلى ثم أعلى نحو الكمال الحيوي، فاحتلت الميكروبات الدنيا الدرجات السفلية، وبالطبع احتل الإنسان العاقل "Homo Sapiens" قمة الدرجات، وهناك نموذج آخر أصدق في التعبير؛ حيث يصور سلسلة الأنساب، باعتبارها خيوطاً (أو خطوطاً) جينية تمت في الماضي السحيق عبر العصور، ويشكل منها نسيج الحياة من خلال الانتقاء الطبيعي، بالإضافة إلى قوى التطور الأخرى؛ مثل حدوث الطفرات، وإعادة التحام أجزاء الحمض النووي أثناء مراحل انقسام الخلايا "Recombination" أو عن طريق الصدفة، وعلى كل الأحوال، تبقى الحقيقة الحتمية قائمة - كما سبق ذكره - حيث يمتد نسب كل سلالة موجودة اليوم إلى أجيال من بعد أجيال سابقة في عملية متصلة تمت عبر عدة ملايين من السنين إلى حيث بدأت الحياة على الأرض، جدير بالذكر أنه لم يبق على قيد الوجود إلا جزء ضئيل جدًا من تلك السلالات، في حين كان الفناء والاندثار من نصيب كل السلالات الأخرى، وبكل ما في حرفية الكلمات من صدق، فقد نجت السلالات المحظوظة بعد خوضها رحلة من الملاحم التطورية؛ لأنها إنما تعلقت بمجرد خيط رفيع.

ولقد أبدع بحق عالم الحفريات البارز جورج جайлورد سيمبسون George Gaylord Simpsom في عام ١٩٤٥ حين قال: "إن التيار الوراثي يصنع التصنيف التطوري، بمعنى أنه هو التصنيف التطوري ذاته، ومن شأن التحليل الكامل للجينات أن يقدم البيانات التي لا تقدر بثمن لرسم خارطة تفصيلية لهذا التيار".

جاءت تلك المقوله بكل ما فيها من نفاذ البصيرة، قبل عصر بحوث الجزيئيات وقبل وجود التحليل الكيميائي المباشر للحمض النووي (وقطعاً قبل حتى التأكيد النام من أن الحمض النووي هو في حد ذاته مادة الحياة الوراثية)، وبالرغم من قيام سيمبسون، كغيره من علماء الأحياء في عصره، بتقدير التصنيفات الأحيائية التطورية وذلك بمقارنة الصفات التشريحية والشكلية بين الأنواع الحية وبين الأحفورات، فإنه أدرك أن التشابه الظاهري في الأشكال ما هو في حقيقة

الأمر إلا ممثّل (قد يكون ضعيفاً في بعض الأحيان) لتوثيق تقارب النسب بين الكائنات محل الدراسة، وأن المسألة ستحتاج في نهاية الأمر إلى التحليل المباشر للجينات. أما اليوم فقد أصبح باستطاعة العلماء فصل الحمض النووي من الكائنات الحية ومقارنته تتبعاً (وأحياناً يتم ذلك في عينات من بعض الأحفورات جيدة الحفظ)، ثم إعادة بناء التصنيفات التطورية من واقع تلك البيانات الجينية الجزئية، وبذلك أصبح من الممكن القيام باستكشاف أكمل لكل من الرافد، والفروع المتعددة المكونة لتجمعات مياه نهر الحياة التطوري.

وعلى أية حال، لم تكن نماذج السلام أو الخيوط أو تجمعات المياه (البرك) هي السائدة منذ منتصف القرن التاسع عشر لتمثيل مسارات التطور، بل ساد نموذج التصنيف الشجري (انظر الصندوق ١-١ والشكل ١-١).

يمثل الحمض النووي في هذا المنظور العصارة الوراثية التي تدفقت في الجذور والجذوع والفروع الضاربة في القدم، ومنها إلى أحدث الغصينات في مختلف أقسام شجرة الحياة.

يتميز التشبيه بالشجرة بكفاءة عالية (بالرغم من وجود بعض نقط عدم الكمال)، فكما يمكن تتبع الغصينات والأطراف في شجرة الحياة خلفاً، إلى فروع أقدم، كذلك أيضاً يمكن تتبع الأنواع الحية وأسلافها عبر أنظمة متشعبية إلى نقاط (عقد Nodes) تقع قديمة وأقدم، وكما تميل الفروع في الشجرة النباتية إلى التفرع الثنائي (بدلاً من التفرع المتعدد)، فإن غالبية نقط التمييز في شجرة التطور ثنائية التفرع، وكما تتولى الشجرة الحقيقة مسألة النماء الجديد، أساساً، من أطرافها النامية ومن البراعم، فإن التنوع الحيوي (البيولوجي) - عند أي نقطة من تاريخ التطور - ينطلق وينتشر فقط من الأنواع الموجودة بالفعل آنذاك.

صندوق ١-١ تعريفات أساسية متعلقة بأشجار التصنيف التطوري

انظر الشكل ١-١ للأمثلة، وانظر أيضاً صندوق ٨١ في الملحق، والمسرد للمزيد من المفردات والمفاهيم المتعلقة بالموضوع.

a - شجرة تصنيف تطوري أحياياني Phylogeny - Phylogenetic Tree: رسم تمثيلي لتاريخ تطور الجينات.

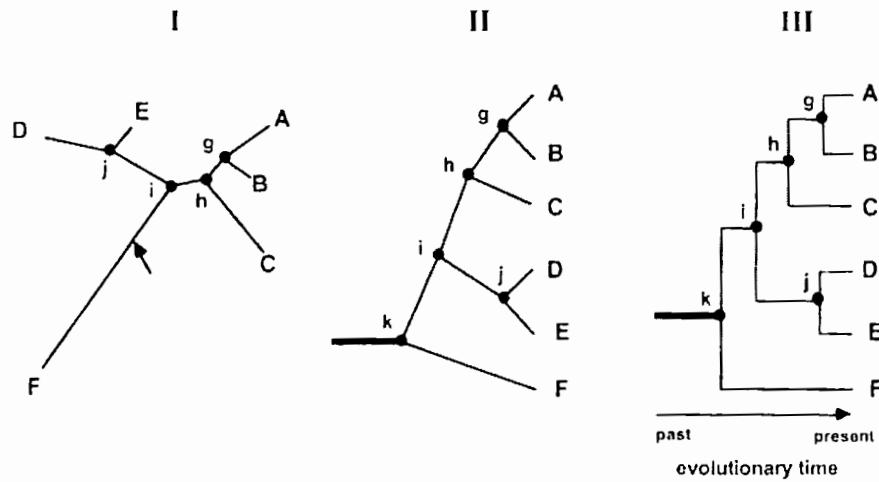
b - شبكة تصنيف تطوري أحياياني Phylogenetic Network: تصميف أحياياني تطوري بلا جذور (مثل الرسم التوضيحي ١ في الصورة ١-١).

c - جذر Root: الفرع الأولي جداً (ويسبق تاريخياً أول العقد) في شجرة تصميف أحياياني تطوري (يتمثل في الخط السميك على اليسار في الرسم التوضيحي رقم ٢، ٣ في الصورة رقم ١-١).

d - فرع Branch: خط (مسار) انحدار السلف الممتد بين العقد في شجرة التصنيف التطوري.

e - عقدة داخلية Interior node: نقطة تفرع داخل شجرة التصنيف التطوري، أي نقطة داخلية تمثل السلف، ومنها ينشأ فرعان أو أكثر، أو من المنظور الحالي، نقطة سلفية تلتقي عندها مسارات أي مجموعة معينة من الكائنات الموجودة، ويشار إلى العقد الداخلية في الصورة ١-١ بنقط سوداء ويشار إليها بالحروف من g-k، ويمكن تصور العقد الداخلية في أي شبكة تصميف تطوري أحياياني كمفصل مكون من كرة وتجويف، بحيث يمكن لـ لها من فروع أن تدور بحرية، دون أن يكون لذلك تأثير مادي على بنية الشبكة؛ بناءً على ذلك، فليس هناك معنى معين لمقدار الزوايا بين الفروع، وبالتالي فيمكن تحريك الفروع بشكل دائري حول العقد الداخلية في شجرة التصنيف التطوري ولكن فقط على المستوى الرأسى.

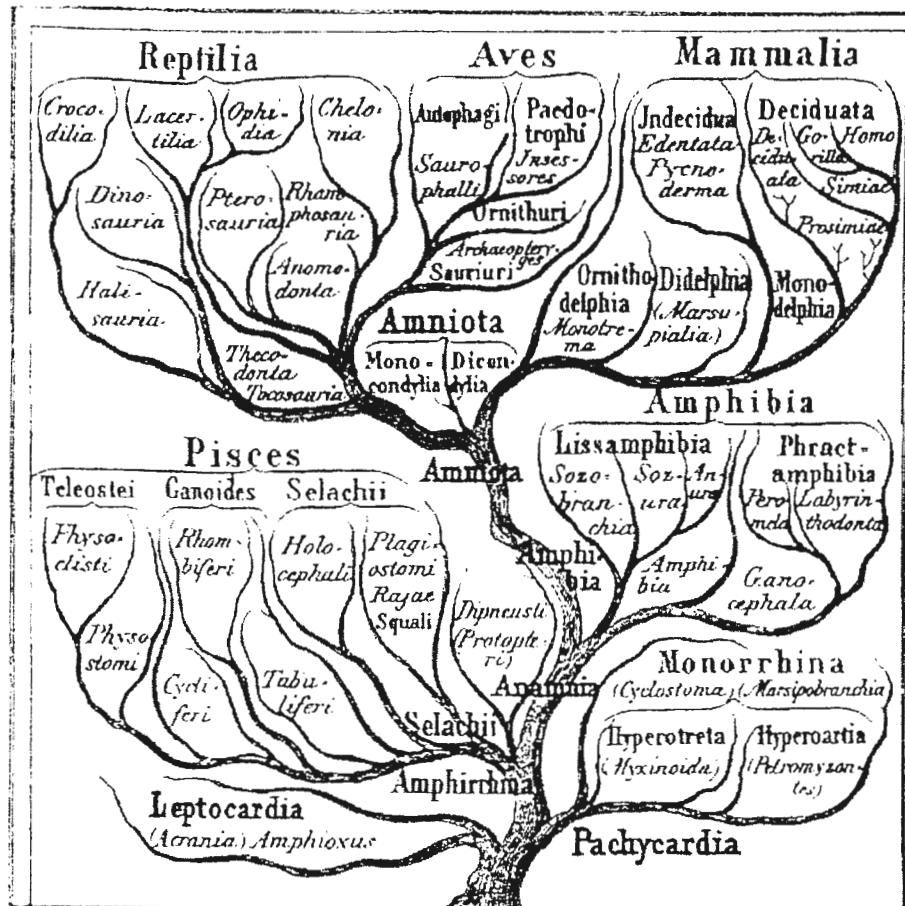
- a- عقدة خارجية **node**: طرف خارجي على شجرة أو شبكة التصنيف التطوري، وتمثل عادة الأنواع الموجودة (ويشار إليها بالحروف من A-F في الرسوم التوضيحية في الصورة ١-١).
- b- وحدات التصنيف العاملة **Operational taxonomic Units**: الوحدات البيولوجية (مثل مركبات الحمض النووي "DNA"، والأفراد، والمجموعات، والأنواع، أو المراتب العليا) محللة وممثلة في شجرة تصنيف تطوري معينة (ممثلة بالحروف A-F في الصورة ١-١).
- c- أناجينيسيس **Anagenesis**: تغيير جيني مع الزمن داخل أحد (مسارات) خطوط التسلسلات (على أحد فروع شجرة التصنيف التطوري).
- d- كلادوجينيسيس **Cladogenesis**: الانقسام الثاني لأحد الفروع في شجرة التصنيف التطوري (من الطبيعي أن تتساوى مع التمييز أو نشوء أصناف جديدة **Speciation**).
- e- كلادوغرام **Cladogram**: تمثيل لعلاقات تفرع التطوري، أي بنية نظام التفرع في شجرة تصنيف تطوري (وهي لا تعني شيئاً فيما يتعلق بأطوال فروعها).
- f- فايلوجرام **Phylogram**: تمثيل لشجرة تطور تضم بيانات عن أطوال الفروع إضافة إلى علاقات التفرع **Cladistic relationships**.
- g- فينوجرام **Phenogram**: تمثيل يلخص العلاقات الظاهرة العامة ضمن مجموعة من الكائنات (وليس بالضرورة العلاقات التطورية).
- h- شجرة الجينات **Gene Tree**: رسم توضيحي يمثل التاريخ التطوري لمكان أو موضع معين من أحد الجينات (هذا في مقابل التصنيف التطوري الجيني المركب للكائن ككل، والذي لا تمثل فيه شجرة الجينات إلا جزءاً بسيطاً).



شكل ١-١

أشجر التصنيف التطوري: تمثل الأشكال من ١ إلى ٣ بدائل متكافئة لتمثيل العلاقات التطورية بين سة أنواع موجودة (A-F). يمثل الشكل ١، شجرة بلا جذور (شبكة تطوري)، في حين يرد تمثيل الجذور في الشجرات في الشكلين ٢، ٣ (في المكان نفسه الذي يشير إليه السهم في الشكل ١، انظر الصندوق رقم ١-١ لمزيد من التعريفات والمواضف).

وتنتمل إحدى نقاط قصور التشبه الشجري في أن للأشجار الحقيقة جذعاً ضخماً تليه فروع وأغصان تصغر تباعاً كلما زاد البعد عن الجذع، أما الفنوات الوراثية فيأشجار التصنيف التطوري، فليس لها ميل محدود حتى يصغر قطرها (أو يكبر) عبر الزمن التطوري، إضافة إلى ذلك ففي شجرة التصنيف التطوري الأحيائي، يتكون ناتج الانقسام عند كل عقدة من أنواع بيولوجية معينة، وليس مجموعات مركبة لأنواع مستقلة؛ فعلى سبيل المثال لم تنشأ الطيور من مجموعة الزواحف برمتها، ولكن البعض القليل من أنواع الزواحف المتقاربة، في العصر الميزوزويكي، أدى إلى نماذج أولية من أنواع الطيور، ومنها انحدر في نهاية الأمر كل الطيور الأخرى؛ لهذا السبب فإن كل صورأشجار التصنيف التطوري الممثلة في هذا الكتاب سيجري رسمها على شكل عصي ذات سمك متباين إلى حد كبير، إضافة إلى ذلك ولتسهيل وضع العلامات فقد روّعي في رسم معظمأشجار التصنيف التطوري الممثلة هنا استخدام زوايا مقدارها ٩٠ درجة (زوايا قائمة)، نسبة إلى شجرة حقيقية قائمة، بحيث تمثل الأطراف اليمنى من كل شكل، الزمن الحالي، وما يتبع ذلك من عقد متالية على اليسار فيمثل الأزمنة القديمة من الماضي التطوري.



شكل ١ - ٢

أحد أمثلة شجرة تطورية من كتاب "هيكيل" "الشكل العام للكائنات" ١٨٦٦.

أورد تشارلز داروين رسمًا توضيحيًا واحدا في تحفته الرائعة: "أصل الأنواع" في عام ١٨٥٩، وكان عبارة عن شجرة تصنف أحياي تطوري (رغم عدم جاذبيتها)، وعلى أية حال فقد قام إرنست هيكيل Ernst Haeckel (الفيلسوف الألماني وعالم التطوير الحيواني) بإضافة الكثير من أجل تنقيح الصور المصغرة لنموذج الشجرة من خلال الأيقونات المتشعبه الرائعة التي ضمنها في كتابه "الشكل العام للكائنات Generelle Morphologie der Organismen" في عام ١٨٦٦، والموضحة إحداثاً في الصورة ٢-١.

لقد رسم "هيكيل" أشجاره كنماذج حرفية للشجر بما في ذلك اللحاء والفروع المعقدة الملتوية، يلاحظ وجود نقطة ضعف خطيرة (ناهيك عن مسألة عرض الفروع المذكورة عاليه) في تشبهات "هيكيل"، ألا وهي أن الصور تتقل الانطباع بأن بعض الأنواع الحية (كالطيور والثدييات) تحمل مرتبة أعلى من غيرها (مثل الأسماك والبرمائيات) في شجرة الحياة، هذا على الرغم من أن كل تسلسل الأنساب الذي أدى إلى أشكال الحياة الموجودة الآن قد أبقى في حقيقة الأمر على أسلاف جينية (مورثات) متواصلة، يرجع تاريخها إلى الأصل إلى نشأة الحياة، وعلى ذلك فإذا اتخد الارتفاع عن سطح الأرض في أشجار "هيكيل"، ممثلاً عن مدة الوجود التطوري، فستكون الاستنتاجات خاطئة؛ حيث إنه بتطبيق هذا العنصر فإن كل أطراف الفروع الموجودة الآن هي في حقيقتها متساوية الارتفاع، وهذا سبب آخر لتمثيل معظم أشجار التصنيف التطوري في هذا الكتاب بأطراف أفرع منضبطة ومتزاوية من جهة اليمين.

لا شك في إمكانية الارتفاع بمفاهيمنا العلمية عن علم الأحياء بالرجوع إلى نماذج راسخة الجذور لأشجار التصنيف التطوري؛ فعلى سبيل المثال يمكن التحدى الأساسي في علم التصنيف في وصف الأجزاء المختلفة من شجرة الحياة؛ أي في إعادة بناء الترتيب الزمني للانقسامات Speciation events (الأحداث التمييزية)، وقياس طول الأفرع (مقدار تغير الجينات في كل فرع عبر الزمن)، وكذا تقدير

عدد البراعم (أنواع بعینها وتجمعات حيوية) الموجودة حالياً، التي منها قد ينبع أي نمو في المستقبل.

ينظر أن من الأهداف الأولية لعلوم "الحفاظ على البيئة" Conservation Sciences، دعم البقاء على قيد الحياة ودعم القدرات الكامنة لتشعب قم الأطراف الخارجية في شجرة الحياة، وهذه مهمة جسمية؛ لأن نمو المجتمع البشري وازدهاره لهما تأثيرهما المباشر وغير المباشر على البيئة، وبهذا يتقلّم، إن لم يكن بتجريد الأشجار من ردائها الزخرفي الثري، وعلى المجتمعات أن تجد وسائل أفضل للتعرف على الأغصان النشطة الموجودة وتحديد حمايتها، وهي أكثرها رقة وحساسية، حتى لا يتسبّب الجنس البشري - ونحن في أحدث لحظة من الزمن الجيولوجي - في إبادة ما أبنته الطبيعة وواطّبت بكل اجتهاد على انتشاره عبر العصور.

وأخيراً يمكن تحدّيًّاً أساسياً في علوم الإيكولوجيا Ecology، والإحاثة Paleontology (علم المستحاثات والأحفورات)، وعلم دراسة سلوك الحيوان Ethology، والتاريخ الطبيعي وعلم الأحياء التطوري Evolutionary Biology، في فهم الأصول التاريخية للأنواع وتتنوع الأنماط الظاهرية Diverse Phenotypes. وكما أشيد وأقر من خلال هذا الكتاب، وكل هذه المهام يتطلب درجة عالية من الوعي والتقدير للتصنيف التطوري الأحيائي.

التقييم الجزيئي للتصنيف التطوري الأحيائي

في عام ١٩٦٣ سجل إيمانويل مارجولياش Emanuel Margoliash، وهو أحد علماء الكيمياء الحيوية من شيكاغو، اكتشافاً ثبت بعد ذلك أنه كان بمثابة خطوة كبيرة للأمام فيما يتعلق بمفاهيم التصنيف التطوري؛ فقد قام بتجميع وتحليل المعلومات الواردة في البحوث السابق نشرها عن البروتين المعروف باسم

سايتوكروم سي (Cytochrome C)، وهو بروتين ذو علاقة بالاستهلاك الحيوى (الأيض) للطاقة داخل الخلايا، وهو عبارة عن سلسلة مرکبة من عدد ١٠٤ من الأحماض الأمينية المتتابعة (وحدات بناء البروتينات)، وقد توصل مارجولياش إلى وجود اختلاف - بدرجة ما أو بأخرى - في تركيب هذه الجزيئات، على حسب مصدرها، فيختلف التركيب في الإنسان عنه في الخنزير أو الحصان أو الأرنب أو الدجاج أو سمك التونة أو خلايا الخميرة، وعلى سبيل المثال اختلف موقع ثلاثة أحماض أمينية على الخليط الجزيئي للسايتوكروم سي الخاص بالحصان عنه في الخنزير، واختلف في ١٩ موقعاً عن ذاك الخاص بسمك التونة، أما ذاك الخاص بالحصان فقد اختلف في ٤٤ موقعاً عند مقارنته بالجزيئي الخاص بخلايا الخميرة.

تعكس هذه الاختلافات في ترتيب الأحماض الأمينية وتسلسلها، تراكم طفرات التطور في جزيئات الحمض النووي "الدنا" DNA (أي الجينات) المسئولة عن الاحتفاظ بالشفرة الخاصة بتصنيع "السايتوكروم سي" وانتقلها، وقد استنتج مارجولياش: (يتمشى قدر الاختلاف في تركيب "السايتوكروم سي" مع ما هو معلوم عن علاقات التصنيف التطوري للأنواع، فلا يبدو إلا قليل من الفروق بين الأنواع المتقاببة نسبياً.. وأما الأنواع المتباينة من حيث التصنيف التطوري الأحيائي فيظهر فيها مدى أوسع من الاختلافات).

ولا يوجد ما يثير الدهشة - من منظور التنصيف التطوري - فيما يتعلق بـ"السايتوكروم سي"، فما هو في النهاية إلا واحد من بضعة آلاف من بروتينات الخلية، وكل منها جين (مورثة) فاعل مسئول عن حمل شفرته، و مختلف عن غيره. أما الجينات نفسها فتشكل من خيوط طويلة مكونة في الأساس من أربعة أنواع من وحدات البناء الجزيئية الأولية، ألا وهي النيوكليوتيدات Nucleotides وهي معروفة باسم أدينين Adenine، ثايمين Thymine، سايتوزين Cytosine وجوانين Guanine، وفي مجملها لا تقوم فقط بتشكيل شفرة الدنا لتركيب

البروتينات وترتيب تسلسل الأحماض الأمينية بها، بل تشكل الأحماض الأمينية أيضاً أجزاء كثيرة من الـ "دنا" لا علاقة لها بعملية التشفير.

ولعله من المدهش حقاً النظر إلى الطول الإجمالي لخيوط النيوكليوتيديات؛ حيث تتكون مثلاً كل نسخة من الجينوم البشري (مجموعـة كاملة من الحمض النووي الموجود في كل خلية من خلايانا) من أكثر من ثلاثة بلايين زوج من النيوكليوتيديات، مفترضة ببعضها البعض ومصفوفة في شرائط (خيوط)، يلف كل شريطين حول بعضهما البعض مما يضفي على الحمض النووي شكله الحلزوني المزدوج.

هذا وتشابه أحجام الأحماض النووية - بصفة تقريبية - بين معظم الفقاريات، أما تلك الخاصة بمختلف أنواع الحيوانات اللاذقارية والطحالب والنباتات فتتراوح أطوالها ما بين ١٠ ملايين وأكثر من ٢٠٠ مليون زوج من النيوكليوتيديات.

أعطت نتائج مارجوليash واحدة من أولى الإشارات الواضحة على أن نسق تسلسل الحمض النووي في عينة من جينومات الكائنات يتغير تدريجياً، وبينما هذا التغيير الجزيئي المحدد أثناء مسار رحلة التطور، وأن "مقدار الاختلاف عن التركيب الأولي قد يعطي مؤشرات تقريبية عن الزمن المنقضي منذ بداية حدوث التباعد في خطوط التطور المؤدية في النهاية إلى أي نوعين مختلفين".

وقد أصبحنا نعلم الآن أن جزيئات الحمض النووي (ومن ثم طبيعة جزيئات البروتينات ونوعها التي يحمل شفرتها الحمض النووي) عادة ما تتطور أثناء مرورها عبر عدد كبير من الأجيال المتعاقبة، ويتم التغيير بشكل مشابه لما يحدث مع ساعات التتبـيـه (المنبهـات)، وعلى الرغم من كون الساعـات الجـزيئـية أبعد ما تكون عن كونـها منـضـبـطـة ومـحدـدة آليـاً، فإـنـها تمـيلـ إلىـ تـشكـيلـ إـشـارـاتـ بـمـعـدـلاتـ مـخـتلفـةـ؛ـ اـسـتـنـادـاـ إلىـ نـوـعـ خـطـ السـلـالـةـ،ـ وـإـلـىـ تـرـتـيـبـ الحـمـضـ الـنوـويـ الـمعـيـنـ الـجـارـيـ

دراسته (انظر الصندوق ٢-١)، وبذلك فبإمكانها إعطاء معلومات قيمة عن التاريخ الزمني للعقد في أشجار التطور.

نجد في المقابل أن بعض أساليب التقدير الزمني لبعض أشجار التصنيف التطوري لا تعتمد على نموذج الساعة (انظر الملحق)، وعلى سبيل المثال يمكن أحياناً تحديد موقع التفرع في أشجار التطور، حتى في غيبة تحديد زمن تطوري دقيق وربطه بعقد داخلية معينة، وذلك بتقدير سلسلة الأحداث التطورية اللازمة لإحداث تحور لتعظيم الحمض النووي من شكل ما إلى آخر.

وخلاصة القول، فإنه عندما يقوم الباحثون بأخذ عينات، ومقارنة مقاطع طويلة من ملفات الكائن الجينية، فبإمكانهم استنتاج كيفية ارتباط مختلف الأنواع بعضها ببعض؛ سواء أثناء ماضيهم التطوري القريب أو البعيد.

صندوق ١ - ٢: تتابعات الحمض النووي للتصنيف التطوري

توظف أنواع كثيرة من متابيعات (سلسلات) الحمض النووي؛ من أجل تحديد التصنيف التطوري الأحيائي للكائنات، ويجري اختيار تتابعات بعضها في كل حالة على حدة، طبقاً لإطار الزمن التطوري العام الجاري بحثه، كما يؤخذ في الحسبان العديد من الاعتبارات التكنولوجية، وفيما يلي ملاحظات تمهدية حول بعض سلسلات الجينات الشائع استعمالها في التصنيفات التطورية المقارنة:

جينومات السايتوبلازم : Cytoplasmic Genomes

مجموعات صغيرة من الحمض النووي تستقر داخل جسيمات دقيقة في سايتوبلازم الخلايا الحقيقة (إيكاريوت) Eukaryotes (وهي الكائنات التي تحتوي خلاياها على نواة واضحة مغلفة بغضاء)، وهناك نوعان أساسيان من جينومات السايتوبلازم، أولهما حمض المايتوكوندريا النووي mtDNA، نسبة إلى وجوده داخل (الميتوكوندريا) Mitochondria في الحيوانات والنباتات، وثانيهما حمض الكلوروبلاست النووي cpDNA، نسبة إلى وجوده في (كلوروبلاست) (البلاستيدات الخضراء) للنباتات Chloroplast.

وعادة ما يتكون حمض المايتوكوندриا النووي في الحيوانات من جزيء حلقي مغلق، يتراوح طوله بين ١٦٠٠ و ٢٠،٠٠٠ زوج من (نيوكلويتيدات)، وبشكل في صورته النموذجية من ٣٧ جينًا نشطًا "Functional genes"، موزعة كالتالي: موقعان لـ"ريبوسومات الـ"رنا" Ribosomal (r) RNA و ٢٢ موقعًا للـ"رنا" الناقل (t) RNA و ١٣ موقعًا للوليبوبينيات (وحدات بناء البروتينات)، القادرة على التعرف على الجينات الهيكلية (البنيوية) "Structural genes specifying polypeptides" وهي متعلقة بإنتاج الطاقة في الخلية، ويميل الجزيء إلى التطور السريع بصفة عامة، مما يجعله مناسباً لتقدير التطور على المدى القصير (Micro evolutionary scale) (كما يحدث عند مقارنةمجموعات متعددة من نوع نفسه)، أو للمقارنات خلال أزمنة التطور الوسيطة (Meso-evolutionary time frames) (أي الأنواع التي انفصلت عن بعضها البعض منذ بضعة ملايين من السنين).

أما الموضع المختلفة من حمض المايتوكوندريا النووي mtDNA فتتطور بمعدلات مقلوبة؛ فقد يكون سريعاً جدًا (مثل ما يحدث في مواقع التحكم Control regions)، وهي موقع نشطة سريعة التفرق في الحمض النووي، في حين أنه يحدث أيضاً ولكن بمعدل أبطأ كثيراً في سطاخات أخرى؛ مثل (حمض الريبوسومات النووي rRNA)، وعلى ذلك فيمكن تحديد دراسات التصنيف التطوري الأحيائي وتقسيمها عن طريق انتقاء التسلسل التركيبي لحمض المايتوكوندريا النووي، بما يتلاءم مع أزمنة تطورية معينة. على صعيد آخر، تميز جزيئات حمض المايتوكوندريا النووي في النباتات بأطوالها الكبيرة (حيث يتراوح الطول وفقاً لنوع النبات من ٢٠٠،٠٠٠ إلى أكثر من مليوني زوج من النيوكلويتيدات)، وعلى أية حال،

ونظراً لأنواع تكنولوجيا مختلفة، فلم يثبت أن لهافائدة معينة بشأن إعادة بناء التصنيف التطوري الأحيائي.

هذا في مقابل أحماض الكلوروبلاست النووي cp-DNA النباتية، التي تمثل مؤشرات قوية للتصنيف التطوري، فهذه الجزيئات الحلقيّة المغلقة، المترافق طولها بين ١٢٠،٠٠٠ و ٢٢٠،٠٠٠ زوج من النيوكليوتيدات، تتطور - بصفة عامة - بمعدل متمهل نسبياً، وعلى ذلك فإن دراسة تركيبها يجعلها مناسبة بصفة خاصة في تدبر التصنيف التطوري الأحيائي لأجناس Families ورتب Orders النباتات.

جينومات النواة:

يوجد معظم الحمض النووي بسلسلاته فائقة العدد في الخلايا الحقيقية (المتكاملة) ذات النواة، داخل النواة Eukaryotic؛ فعلى سبيل المثال تتكون المنظومة الكاملة لمجموعة واحدة من الكروموسومات المنفردة (Haploid Copy)، من الجينوم البشري من أكثر من ثلاثة بلايين زوج من النيوكليوتيدات، موزعة على ٢٣ "كروموسوماً". ويشتمل أي جينوم من أنواع الكائنات ذات الخلايا الحقيقية (بما في ذلك الإنسان) على حوالي ٢٥،٠٠٠ جين، تنصب وظيفتها على حمل شفرة البروتينات، ويجري في العادة تحليل واحد فقط أو عدد قليل منها مأخذ من أنواع كائنات متعددة في أي دراسة جزيئية من دراسات التصنيف التطوري، كذلك يمكن استخلاص معلومات قيمة عن التصنيف التطوري الأحيائي بتحليل مواقع أخرى في نواة الخلية مثل مواقع حمض الريبوسومات النووي (rRNA)، أو الجينات الطرفية الهيكيلية الضابطة Regulatory domains flanking structural genes، أو مجموعات ثانوية معينة، لا علاقة لها بالشفير (وهي تتكرر بكثرة) وتشكل في الحقيقة معظم مادة الحمض النووي في معظم أنواع الحياة.

معلومة تجميعية:

اشتملت معظم تحليلات التصنيف التطوري الجزيئي، التي أجريت حتى الآن، على دراسة الحمض النووي من جينات متعددة، سواء كانت من داخل النواة أو من الساينتوبلازم (أو من كليهما)، وتصل في مجملها في كل عينة إلى حوالي ألف أو بضعة آلاف من أزواج النيوكليوتيدات، ولكن مع التطوير والتحسين المستمرَّين في التكنولوجيات المستعملة لقياس سلسل الحمض النووي ارتفعت المعدلات والمعايير بشكل سريع، وقد أصبح من المعهاد في السنوات الأخيرة قيام الباحثين في مجال التصنيف التطوري، بشكل روتيني، بقياس ٦١ كيلو قاعدة^(١) Kilobase، في الحيوانات قيد الدراسة.

تم التعرف في السنوات الأخيرة على التسلسل الكامل لجينومات ممثلة لحوالي ألف نوع حي (بما فيها الإنسان)، كما تجمع المعلومات بسرعة عالية عن التسلسل لبضعة آلاف نوع آخر، ويقوم العلماء اليوم بقراءة تلك المخطوطات الجينية بصفة روتينية بهدف إعادة بناء تواريخ الحياة، وكما أشار مارجوليash بصدق في عام ١٩٦٣، فإن سجلات التفاصيل الجزيئية لجينومات توفر "سجلًا صادقًا عن مفردات أحداث التطور"، ولم يعد علماء اليوم راضين عن رسوم الاسكتشات البدائية لمزجج متوج من الكائنات، كالإنسان والأرنب والدجاج وسمك التونة والخمير، وأصبحوا يستعملون بدلاً من ذلك البيانات الجزيئية المفصلة لرسم حذافير صور التطور لمئات الأنواع من الثدييات والطيور والزواحف والبرمائيات والأسماك، هذا بالإضافة إلى جميع أصناف الحيوانات اللااقرية والفطريات والنباتات والميكروبات، ومما لاشك فيه أن فرع التصنيف التطوري الجزيئي قد نما

(١) القاعدة: وحدة المادة الكيميائية القاعدية الأولية التي يتكون منها جزيء البروتين، والكيلو: ١٠٠٠ وحدة من وحدات حمض المايتوكوندريا.

على مدى العقد أو العقدين الماضيين، ليصبح من أكثر المجالات نشاطاً من بين كل مجالات البحث البيولوجي، فإذا وضع في الاعتبار أن عدد أنواع الكائنات التي تعيش على الأرض حالياً يقدر بحوالي العشرة ملايين أو أكثر، في هذا يشير إلى مدى الاحتياج إلى بذل جهد علمي فائق؛ حتى يتسعى إعادة بناء شجرة الحياة بكاملها.

وعلى الرغم من ذلك فإن تسلسلاً الحمض النووي الموثقة حتى الآن تسمح بوضع تقديرات على درجة عالية من الثقة للتصنيف التطوري لعدد كبير من الأصناف، وبناء على ذلك فيمكن استعمال التصنيف التطوري الجزيئي لمجالات النظور للأشكال المتشابهة في الكائنات (مثل تشابه الأعضاء الظاهري أو السلوكيات... إلخ)، وسيبيتم هذا الكتاب ببعض الأمور الأكثر إثارة وتعرضاً للخلاف أحياناً في ممارسات رسم هذه الخرائط التصنيفية التطورية حتى اليوم.

التصنيف الأحيائي التطوري المقارن

يستخدم اختصاصيو علم الأحياء التطوري، بصفة روتينية، "التصنيف الأحيائي التطوري المقارن" Comparative phylogenetics، وهو تعبير قد يحمل أكثر من معنى، فإذا روّعيت حرافية النص فقط فيمكن النظر إلى أي إجراء تصنيفي تطوري ووصفه بأنه "مقارن" إذا تضمن أكثر من جين واحد، أو أكثر من شكل ظاهري واحد، أو أكثر من مجموعة أصناف حيوية، أو أي جمع بين أي من السابق، وعلى سبيل المثال فمن المسموح به تماماً، بل على درجة عالية من الإفادة، المقارنة بين تقديرات التصنيف التطوري الأحيائي المقارن، المبنية على مجموعة من الأشكال الظاهرة، وبين أخرى مبنية على مجموعة أخرى من الأشكال الظاهرة، أو مقارنة التصنيف التطوري لاثنتين أو أكثر من المجموعات المصنفة حيوياً في مقابل خلفية جغرافية معينة (مثلاً) مما قد تكون أثرت على تاريخهم التطوري؛ بمعنى آخر، فإن الفكرة الأساسية للتصنيف التطوري المقارن هي مقارنة نمط التاريخ التطوري من خلال عدد من الصفات أو الأصناف Taxa.

أضافت ثورة البحوث الجزيئية في عالم التطور الحيوى - التي بدأت في النصف الثاني من القرن العشرين - أسلوباً قوياً لإجراء التصنيفات التطورية المقارنة، وعلى وجه الخصوص فقد أتاحت الوصول إلى مجموعات هائلة من الخصائص على مستوى الحمض النووى وعلى مستوى البروتينات، التى يمكن استغلالها أساساً للمقارنات التصنيفية التطورية على مستوى سمات Traits الكائنات، وسيركز هذا الكتاب على الكيفية التي أفادت بها القياسات الجزيئية للتصنيف التطوري، ومفهومنا حول الأساليب والوسائل التي تتطور بها أشكال الكائنات.

وعلى أية حال، فأرجو لا ينظر إلى بوصفي متحيزاً وغالباً فيما يتعلق بالتوجه الجزيئي؛ ففي حقيقة الأمر تناول الخبراء مسألة التصنيف التطوري الأحيائى المقارن بشكل واسع وبكل نجاح قبل إتاحة التقنيات الجزيئية للجينات بزمن طويل، وكانت المقارنات تتم حينها بناء على أنواع الشكل الظاهري، وغير ذلك من الخصائص التقليدية التي تميزت أكثرها بسهولة الوصول إليها، وكانت مفيدة للغاية في حد ذاتها في مجال المعرفة بعلاقات التصنيف التطوري الأحيائى، وقد أضافت معرفة البيانات الجزيئية بعداً جديداً لممارسات التصنيف التطوري المقارن، وبذلك أفادت حقلاً، له بالفعل تاريخ طويل من الإنتاج العلمي.

وكما سيرد هنا بالمعنى المحدود، فسيعني تعبير التصنيفات التطورية الأحيائية المقارنة أيَّ تصنيفات تطورية قائمة على أساس الحمض النووى؛ بهدف الكشف عن تواريخ التطور للأشكال الظاهرة للكائنات، يتضمن تحليل هذا النوع من التصنيف التطوري المقارن أربع خطوات تقليدية:

(١) تستعمل وسائل قياس سلسل الحمض النووى، أو غيرها من التقنيات المعملية، لجمع بيانات ضخمة من جزيئات جينات متاظرة "Homologous genes" في أنواع الحية.

(٢) يقدر التصنيف التطوري لهذه الكائنات بناء على هذه البيانات الجينية
باستعمال نظم حسابية ملائمة لبناء الشجرة.

(٣) يُجرى فحص خصائص ظاهرية "Phenotypic characters" معينة مما يبيو
فيها الخلاف واضحًا (مثل الكائنات ذات الأجنحة في مقابل غير المجنحة)
من ضمن الأنواع قيد الدراسة؛ لتوثيق موضعها التصنيفي الحالي.

(٤) بعده - بصفة مبدئية - بناء التواريخ التصنيفية التطورية لتلك الأنماط
الظاهرة باستعمال رسوم بيانية توضح وضع أسلافها المستنيرة
وتحولاتها التطورية الداخلية عبر مختلف فروع الشجرة الجينية.

يجوز اعتبار الخطوات الثلاث الأولى ممثلة للخلفية، وأما الرابعة
 فهي بمثابة جوهر عملية رسم خارطة للتصنيف التطوري للخواص
 "Phylogenetic character mapping PCM" (انظر اللاحق).

ويوجد عدد هائل من البحوث التكنولوجية المنشورة بشأن الطرق المستعملة
في المسائل الجينية والنظم الحسابية الملائمة للتصنيف التطوري. وهم
المستخدمان في الخطوتين ١، ٢ أعلاه، ويقدم الصندوق ٣-١ مقدمة سريعة لمجرد
التعریف، ولكن على من يرغب في معرفة المزيد من التفصیلات التوجّه إلى
مراجع أخرى (انظر قائمة المراجع).

لحسن الحظ، ومن أجل خدمة الهدف الحالي، فإن الإمام المتعمق بالوسائل
الטכנولوجية الجينية، ووسائل إعادة بناء التصنيف التطوري الأحيائي، ليس من
المتطلبات الأساسية لاستيعاب الاكتشافات البيولوجية وتقديرها في الطبيعة، وهي
الأهداف المحددة لهذا الكتاب.

وعادة ما تتضمن الخطوة رقم (٣) وصفاً مباشراً نسبياً، باستثناء احتمال
إثارة تساؤلات حول كيفية تعريف الأصناف الظاهرة للكائنات وتحديدها:

فمثلاً: قد تكون هذه الأشكال مجرد بدائل لحالات نوعية أو تكوينات مركبة (مثل وجود أجنة أو عدم وجودها) أو سلوكيات (مثل القدرة على الطيران أو عدمها)، أو خصائص أدق تحديداً (مثل أجنة ناشئة من طيات جلدية في مقابل أجنة مشكلة من ريش ولها عظام داخلية، أو الطيران الذي يستلزم خفق الأجنحة في مقابل التحليق الانزلاقي مثل الطائرة الشراعية)، بناءً على ذلك لا بد دائمًا من تعديل التفسيرات التطورية وتفويقها.

فعلى سبيل المثال، من الواضح أن صفة "التحليق" العامة، صفة متعددة من ناحية التوسع التطوري في الحيوانات (أي نشأت في أحوال تطورية متعددة)، في حين أن الخواص المعينة الأخرى المرتبطة بالطيران (مثل الريش في الطيور، وتحديد الواقع باستعمال الصدى في الخفافيش، أو وجود العيون المركبة في بعض الحشرات)، قد تكون نشأت مرة واحدة أو مرات قليلة فقط أثناء التطور في إطار مجموعات معينة. وهناك أنماط ظاهرية كثيرة (مثل كثافة الريش أو عدد الأسطح في العين المركبة)، قد تتغير بصفة شبه دائمة؛ بدلًا من التغيير النوعي، وتمثل هذه الخصائص الكمية، ذات الحالات المتعددة، بعض التحديات الكبرى في طريق التفسير المناسب للتصنيف التطوري.

سأستعمل طوال هذا الكتاب كلمات "خصائص Characters" ، و"سمات Traits" و"هياكل بارزة Features" ، وأحوال Conditions و"صفات Attributes" ، بالتبادل باعتبارها مرافات للدلالة على الحالات المتعددة لأي صنف (شكل) ظاهري معين. يترتب على هذا الاستعمال العام للألفاظ أن تتضمن خصائص الكائن المعنى بالدراسة أية أوصاف ظاهرية من أي نوع (كيفاً أو كما) وعلى أي مستوى مشار إليه من الشمولية (بداية من أوصاف الخصائص العامة جداً إلى أكثرها تفصيلاً). وهذا يعني اختلاف نتائج التفسيرات التطورية باختلاف الشكل

الظاهري المدروس، وكذا ماهية التساوؤلات المطروحة عند إجراء أي تحليل للأصناف الأحيائية.

٢-١ صندوق

الوسائل الجزيئية وقواعد حساب التصنيف التطوري "Phylogenetic Algorithms"

تسلزم الخطوات ١ ، ٢ في التصنيف التطوري الجزيئي المقارن (انظر النص)، الحصول على تحليل تصنفي نظوري لبيانات جزيئية، وهي موضوعات واسعة، تقع خارج نطاق هذا الكتاب، لذا سيقصر الأمر هنا على سرد مقدمة موجزة مع ذكر بعض المراجع المحورية لمن يرغب في المزيد من القراء المهتمين.

الوسائل الجزيئية:

صُنمت وطورت حديثاً وسائل تحليلة عملية كثيرة؛ لاسترجاع المعلومات الجزيئية من جينات الكائنات، وكانت معظم الوسائل السابقة تصل إلى تسلسل الحمض النووي بأساليب غير مباشرة؛ مثل تحليل البروتينات، أو من خلال وسائل الكيمياء الحيوية الكمية مثل تهجين الأحماض النوويـة DNA-DNA hybridization (تقنية ينتج عنها تقديرات رقمية تفيد بمدى تفرق الجينات وتشعبها Genetic divergence)، وذلك بفحص درجات الاستقرار الحراري Thermostability لسلسل النيوكليوتيدات)، واستعملت هذه الوسائل بجانب أساليب جزيئية أخرى على نطاق واسع للتوصل إلى تشكيل أشجار التصنيف التطوري لبناء الخلفية التطورية اللازمة لمسح (وضع خارطة) تصنيف الخواص تطوريـاً.

وتعـد تقنية قياس تسلسل الحمض النووي (DNA Sequencing) من أقوى وسائل تكنولوجيا الجينات الحديثة؛ حيث تكشف مباشرة عن تسلسل النيوكليوتيدات بطول جزء معين من الحمض النووي بكل دقة، وقد سمحـت التحسينات

التي أجريت على الوسائل المعملية خلال العقد الماضي للعلماء بإنتاج كم هائل من البيانات عن تسلسل الحمض النووي، بناءً على ذلك أصبح قياس تسلسل الحمض النووي أكثر الوسائل استخداماً اليوم فيما يتعلق بتقدير التصنيفات التطورية المقارنة.

للمزيد من الاطلاع:

Avise, 2002 (beginner level), Avise, 2004 (intermediate); Baker, 2000 (intermediate), Hillis et al. 1996 (advanced).

أساليب التصنيف التطوري الأحياني:

أصبح في متناول العلماء اليوم العديد من وسائل تحليل البيانات (مطبقة في العادة في برنامج الكمبيوتر القوية)، لاستخدامها في إعادة تشكيل أشجار التصنيف التطوري، بناءً على بيانات الجزيئات، تتميز كل هذه الوسائل بصفة عامة بأنها تبدأ بوحدة من الاحتمالين:

(أ) تقديرات رقمية للمسافات الجينية بين مختلف طبقات الأصناف Taxa، (كالتي يتم الحصول عليها مثلاً من نهجين الحمض النووي مع حمض نووي آخر)، أو من قوائم حسابية تتضمن الفروق بين النيوكليوتيدات، مُعدة مباشرةً بوسائل قياس تسلسل الحمض النووي، أو (ب) استخدام حالة الخصائص ذاتها Raw character states (مثل وجود نيوكلويوتيدات بعينها على أماكن متتالية كثيرة بطول قطعة معينة من الحمض النووي).

فيما يتعلق بالأسلوب الأول، يجري تجميل قيمة المسافات بين التشكيلات المتماثلة في عينات من الأنواع في الدراسة في جداول حسابية خاصة، توضع بمعرفة الباحث (هناك عدة بدائل متاحة لهذا الغرض)، أما في الأسلوب الثاني فيجري التحليل المباشر للبيانات الكيفية (النوعية) لتسلسل الحمض النووي من مختلف الأصناف الحية، ليعطي تقديرات تصنيفياً تطورياً معتمداً على نماذج افتراضية (وهناك أيضاً عدة اختيارات لتطبيق ذلك) حول طبيعة التحولات التطورية بين هذه الصفات.

وحتى بمساعدة الكمبيوتر مثل برنامج PAUP (الصاحب 2000)، فإن البحث عن أفضل شجرة تطور محتملة، عملية ضخمة؛ خاصة عند مقارنة بضعة أنواع حية يعزى ذلك جزئياً إلى أن عدد احتمالات الترتيب التصنيفي التطوري لعدد من الأصناف قد يصل إلى أرقام فلكية، ومثلاً يصل العدد لمقارنة الأشجار التطورية المتفرعة لمفرد عشرة أنواع فحسب، إلى أكثر من ٢٠ مليون احتمال، وأما الأشجار التطورية المتفرعة المحتملة لمقارنة ٢٠ صنفاً حيوياً، فيصل الرقم إلى $8,2 \times 10^{21}$ ، والهدف من فحص هذا العدد الفائق من الأشجار المحتملة هو التعرف على النسق الذي يتشابه - بقدر الإمكان - مع التاريخ التطوري للصنف المعنى في واقع الأمر.

إن النماذج الحسابية في برامج الكمبيوتر عادةً ما تبحث عن الأشجار المحتملة التي تطابق الموصفات المثلية لنموذج التطور الذي يحدده الباحث نفسه. فعلى سبيل المثال نجد أن الأنظمة المختزلة (الموجزة) Parsimony approaches، التي تبحث عن أبسط التقسيرات وأقصرها للظواهر المعقدة (ولذلك الأنظمة أنماط عديدة) تعمل بصفة عامة على فرضية أن الأشجار المفضلة هي تلك التي تحمل أقل طول لمجموع الفروع (أي أقل التحولات التطورية في حالة الخصائص Character State) والتي تتماشى مع البيانات التجريبية (وعلى أيّة حال يجب تذكر أن التطور لا يحدث بالضرورة عبر أقصر الطرق المختزلة).

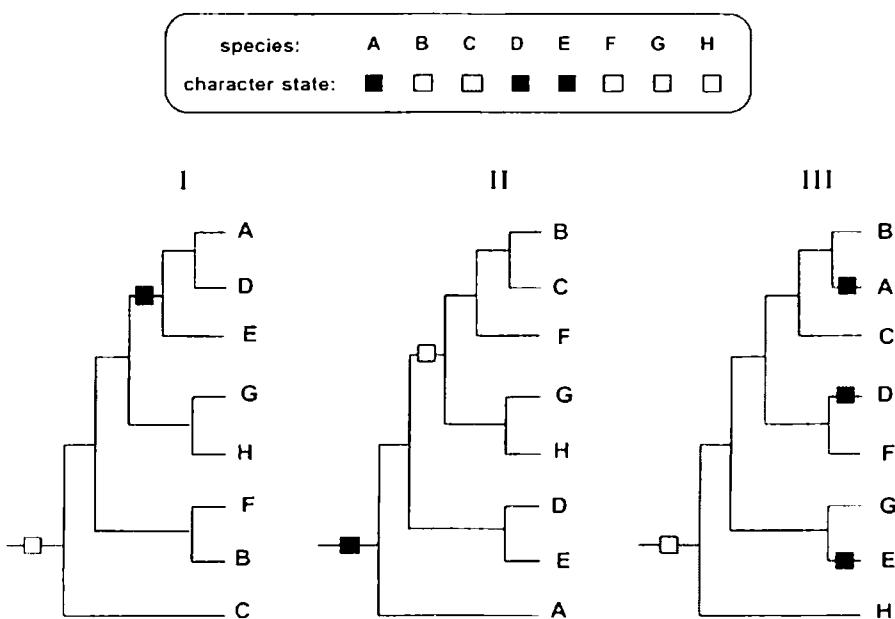
وقد شاعت في السنوات الأخيرة وسائل أخرى؛ مثل "أقصى الترجيحات" Maximum Likelihood، أو تطبيق قانون "بايز" Bayes للاحتمالات، لتحليل البيانات الجزيئية ولاختبار النظريات التطورية المتنافسة (انظر مقالات هويلسنك ورانالا Huelsenbeck & Rannala ١٩٩٧، وهولدر ولويس Holder & lewis ٢٠٠٣).

ويتضمن هذان التوجهان المثيران في المفهوم استعمال الفحص بواسطة الكمبيوتر لبيان تركيب الأشجار (والاحتمالات المتعلقة بها)

التي تتفق مع أفضل تفسير للبيانات في ظل نماذج التطور الجزيئي المحددة مسبقاً، ولقد ساعد تصميم وتطوير برامج كمبيوترية سريعة مثل "لغز الشجرة" Tree Puzzle، لأقصى الترجيحات (شترimer وفان هيسيلر ١٩٩٦ MRBAYES (S. Trimmer & Von Haeseler ٢٠٠٠) وكذا برنامج "Huelsenbeck ٢٠٠٠" للتعامل بمنهج "بايز" السابق ذكره (هولسينبك ٢٠٠٠)، على تطبيق تلك الوسائل التصنيفية التطورية الحديثة.

للمزيد من الاطلاع:

Hall, 2004 (beginner level); Avise, 2004 (beginner); Nei and Kumar, 2000 (intermediate); Hillis et al., 1996 (intermediate); Li, 1997 (intermediate); Felsenstein, 2004 (advanced).



شكل ١ - ٢

خارطة التصنيف التطوري للخواص:

يُطلق أحياناً على البند (٤) المذكور أعلاه، وهو المكون الرئيسي للتصنيفات التطورية الأحيائية، تعبير "تحليل الخواص التطوري *Evolutionary trait*"، أو "رسم بياني مقارن للخواص *Comparative trait charting analysis*"، أو "رسم خارطة تصنیف تطورية للخواص *Phylogenetic character mapping*" (PCM اختصاراً)، كما سيجري استعمالها في هذا الكتاب. تقارن في ظل هذا التوجه الحالات البديلة للسمات التصنيفية الخاصة مع الأنواع الحية المرتبطة بها، مع تصنیف تطوري سابق وراسخ، بهدف كشف النقاب عن الأصول التطورية لتلك الأصناف والنمادج المحتملة لتحولاتها البيئية التاريخية، ويتضمن الصندوق ٣-١ نبذة تمهيدية للمضمون الأساسي لأسلوب البحث في هذا المجال، كما توجد مقدمة شاملة (غير الخبراء) في الملحق، وقد يتراوح بعض القراء أن يطلع على الملحق أولاً؛ لدعم الخلفية التكنولوجية قبل الخوض في الدراسات التجريبية المذكورة في الفصول من ٢ إلى ٧.

يتناول كثير من البحوث المنشورة العديد من المسائل المثيرة للجدل بإسهاب، خاصة تلك المتعلقة سواء بالمفاهيم الأساسية أو الإجراءات المتتبعة في التصنیف التطوري المقارن، وهي مذكورة هنا بإيجاز في الصندوق ٤-١.

صندوق ٤ - ١

المحددات المعترف بها للتصنیف التطوري الجزيئي المقارن:
تعبر بإخلاص، إعادة تشكيل التصنيفات الأحيائية والاستنتاجات
البيولوجية في معظم دراسات الحالات الواردة في الكتاب، عن آراء أصحابها
الأصليين، بناءً على ذلك قمت بافتراض صحة نتائج التصنیف التطوري

الجزئي وإعادة تشكيل رسم خرائط تصنيف الخواص التطوري الجزيئي، كما تم نشرها، وهو افتراض قد لا يكون صحيحاً على إطلاقه، وفي حقيقة الأمر، يبدو أن تاريخ التصنيف التطوري المقارن يوحي بأن هناك جزءاً لا يأس به من التفسيرات المنشورة، هو في الواقع محل جدل مختلف الشدة - أجيلاً أو عاجلاً - من قبل باحثين آخرين، وقد تتعدد المرجعيات العلمية والأسانيد التي تدعم الاختلافات الحالية بشأن أي تصنيف نظوري، وفيما يلي سرد لبعض أمثلة للتساؤلات القوية التي يجب على القارئ طرحها قبل قبول صورة الاستنتاجات الظاهرية لأي من تحليلات خرائط تصنيف الخواص نظوريًا:

هل يعكس التصنيف الأحيائي التطوري الجزيئي، في حد ذاته، تصنيف الخواص التطوري للأنواع الحية؟ فمثلاً:

- ما أنواع تحليل الجينات الجزيئي التي أجريت؟ وهل يعتمد عليها؟
- كم عدد الجينات غير المرتبطة (Unlinked) التي جرى تحليلها؟
وكم كان طول تسلسلاتها؟

(عندما يكون حجم البيانات الجينية صغيراً تصبح الأشجار الجينية الناتجة ضعيفة أو تعطي مؤشرات خاطئة للعلاقات الكلية المعقدة لشجرة الأنواع الحية) (على سبيل المثال انظر: روكا وزملاءه ٢٠٠٣ Rokas et al. 2003).

- هل كان مرجحاً حدوث تجميع (تقارب) Convergencies أو ارتداد Reversals لتطور حالات الخواص الظاهرة (Homoplasy)؟
- هل الافتراضات التي بنيت عليها تحليلات التصنيف التطوري ملائمة لشريحة البيانات الجينية التي جرى جمعها؟

- هل كانت العقد في التصنيف التطوري مدعاة إحصائياً بقوة؟ (مثلاً: هل ظهرت بصفة ثابتة باستخدام وسائل تحليل ملائمة ومتوعة؟).

- هل تتفق الأشجار الجزيئية مع ما هو متوقع من التصنيف التطوري للكائنات القائم على أنواع الدلالات التقليدية؟

هل كانت مواصفات الأنماط الظاهرية **Phenotypes** مناسبة في حد ذاتها؟

- كم كان عدد الأجزاء التي جرى مسحها؟ وما نوعيتها من الأصناف الموجودة حالياً؟

- هل جرى تسجيل الأنماط الظاهرية بطريقة سليمة؟

- ما مدى ملاءمة الأنماط الظاهرية الخاضعة للمسح بأسلوب تحليل التصنيف التطوري للخواص؟

هل أجريت تحليلات تصنيف الخواص تطوريًا بالأسلوب السليم؟ (مثلاً:

- هل كانت الافتراضات التي بني عليها إعادة التشكيل باستخدام تحليل خرائط تصنيف الخواص تطوريًا متمشية، بصفة عامة، مع النمط المتوقع لتطور الأنماط الظاهرية المعنية؟

- هل كانت الافتراضات التي بني عليها إعادة التشكيل التطوري تتميز بالمرونة الكافية، بحيث لا تصبح كل إجراءات خرائط تصنيف الخواص تطوريًا معيبة بافتراضات غير موضوعية؟

- هل تم تحديد أو التقاط نقاط الشك الكامنة في أصل تشكيلات خرائط تصنيف الخواص تطوريًا والإشارة إليها في موجز البحث؟ (مثلاً استنتاج حالات الصفة **Character states** عند عقد سلفيّة محددة).

وقد يكون من الصعب تأكيد الإجابة عن هذه الأسئلة وما شابهها في دراسة تجريبية محددة، وعلى ذلك تظل هناك مساحة للخلافات العلمية حول أهمية استنتاجات معينة لتحليلات التصنيفات التطورية المقارنة.

يراعى أن التحذيرات المذكورة في صندوق ٤-١، لن يعاد تكرارها في كل مقال، ولكن على القارئ الإمام بها واحتمال اللجوء إليها - بدرجة ما أو بأخرى - فيما سيأتي ذكره من معظم الحالات المدرستة، وعلى أية حال، فلا يجب أن يشغل القارئ باله كثيراً بذكر هذه التحفظات لأن؛ وذلك لثلاثة أسباب، أولًا: تم انتقاء معظم المعرض من دراسات بعنابة شديدة؛ استناداً إلى حد ما - إلى دلالة نتائجها البارزة (ما لم يذكر غير ذلك) التي اتسمت بالوضوح والقوة، ثانياً: تم انتقاء بعض دراسات الحالات بعنابة لتبيان مختلف المعوقات و نقاط القوة لأساليب رسم خرائط التصنيف التطوري للخواص، وثالثاً: تبقى الأسس البيولوجية المنطقية الكامنة وراء الجهد الحالية لرسم خرائط تصنيف الخواص تطورياً مثيرة للاهتمام في حد ذاتها، وبغض النظر عن التحقق من مدى مصداقية بعض النتائج.

وفي هذا الصدد، يجب النظر إلى التفسيرات القائمة على رسم خرائط تصنيف الخواص تطورياً على أنها منطقية، وأنها نظريات مبدئية (مثلها مثل أي مكان آخر في رحاب العلم)، دائمًا أولية وقابلة لإعادة التأويل مع توفر المزيد من الدلائل أو تحسينها.

بناءً على ذلك، فسيلقي الضوء في المقالات الواردة في الفصول من ٢-٧، وسيتركز على الكائنات نفسها وعلى روعة أعمال الطبيعة التي يمكن فك شفترها بمساعدة رسم خرائط تصنيف الخواص تطورياً.

الفصل الثاني

البنيات التشريحية والأشكال الظاهرة

لعل أكثر الأمور وضوحاً بالنسبة إلى رسم خريطة للخواص هو تلك السمات الظاهرة للعين مثل الاختلافات الشكلية والتشريحية الظاهرة بين الأنواع الحية قريبة النسب، وفي الواقع فإن عدد دراسات التصنيف المنشورة المتعلقة بصفات الجسم المنظورة (مثل أشكال المناقير، وتركيب الأطراف وشكلها، وشكل البدن) يفوق أعداد الدراسات عن أي شريحة واحدة لسمات الكائنات (مثل السلوكيات، أو وظائف الأعضاء، أو الإيكولوجيا)، وسيعرض هذا الفصل عدداً من دراسات الحالات التي خضعت لدراسات التصنيف التطوري للخواص، وخاصة تلك الحالات الملغزة والحالات ذات أوجه التصنيفات الظاهرة.

من أين جاء منقار طائر الطوقان Toucan؟

يسوطن حوالي ٤٠ نوعاً من طيور الطوقان Ramphastidae أجزاء من غابات "العالم الجديد"^(١) من جنوب المكسيك إلى شمال الأرجنتين وباراجواي، ولعل أكثر صفاتها وضوحاً المنقار الملون الذي يصل طوله أحياناً إلى مثل طول جسم الطائر، ويبعد هذا البروز غربينا بشكل غير معتمد؛ بحيث يبدو الطوقان وهو يطير عبر المراعي أو الغابات، وكأنه مهرج أحمق يدفع بثمرة موز أمام وجهه، وعلى الرغم من حجمه، فإن منقار الطوقان خفيف الوزن، ويمكن استخدامه بمهارة بالغة في سرقة البيض أو الأفراخ الصغيرة من عش طائر آخر، أو لالتقاط حبات الثمار التي تشكل جزءاً مهماً من غذاء الطوقان، وعلى أية حال فيعتقد أن الألوان الزاهية

(١) العالم الجديد: الاسم العام الذي أطلق على نصف الكرة الغربي في القرن الخامس عشر، ويضم الأمريكتين أساساً. [المترجم]

لمنقار الطوقان تؤدي وظيفة أولية لجذب انتباه شريك التزاوج، أو للتعرف على الرفيق أثناء المغازلة؛ بناء على ذلك فمن المحتمل أن يكون منقار الطوقان قد طور ملامحه المميزة من خلال كل من الانقاء الجنسي Sexual selection (الانتقاء المتعلق مباشرة باقتناء شريك التزاوج)، والانتقاء الطبيعي.

وتنتطور مناقير الطيور بصفة عامة، بشكل سريع كما يستدل على ذلك من حقيقة التنوع الشديد الذي يظهر في بنية المناقير حتى في أنواع الطيور لصيقية النسب، وهناك مثلاً الطيور الساحلية من رتبة كارادريفورمز Charadriiformes، حيث يوجد داخل هذه المجموعة التصنيفية أدوات للتغذية غاية في التفرق؛ مثل منقار قصير شبيه بالملقط لطائر الـ "سيمياليفيد بلوفر" Semipalmated Plover (*Charadrius semipalmatus*)، يستخدمه الطائر للانتقاء المواد الغذائية صغيرة الحجم من على الأسطح الطينية؛ ومنقار طائر الـ "رودي نيرنسون" Ruddy Turnstone (*Arenaria interpres*)، القصير وبه التواء إلى أعلى للبحث تحت حصى الشاطئ؛ ومنقار طائر "صاد الأصداف الأمريكي" American Oystercatcher (*Haematopus palliatus*) المحار القوي ذي الصدفيتين وافتراسه؛ والمناقير الطويلة المستقيمة لأنواع المختلفة من الدوويتشر Dowitchers، والوودكوكس Woodcocks، والسنابس Snipes؛ للبحث في عمق الطين، والمنقار المقوس (كقوس فرج) لطائر لونج بيلد كيرلو Long-billed Curlew (*Numenius americanus*) للبحث في أعماق أبعد، والمناقير الطويلة الرشيقية المنحنية إلى أعلى لطيور الـ Avocets و Stilts لحف المياه جانباً في المياه الضحلة؛ بحثاً عن الديدان والروبيان. ويبدو واضحاً أن هذه الآليات المتنوعة للغذاء نشأت من خلال الانتقاء الطبيعي.

هذا، وتمثل الطيور الطنانة Trochilidae مجموعة كبيرة أخرى (تضم أكثر من ٣٠٠ نوع) يتتوّع فيها شكل المنقار إلى حد كبير،

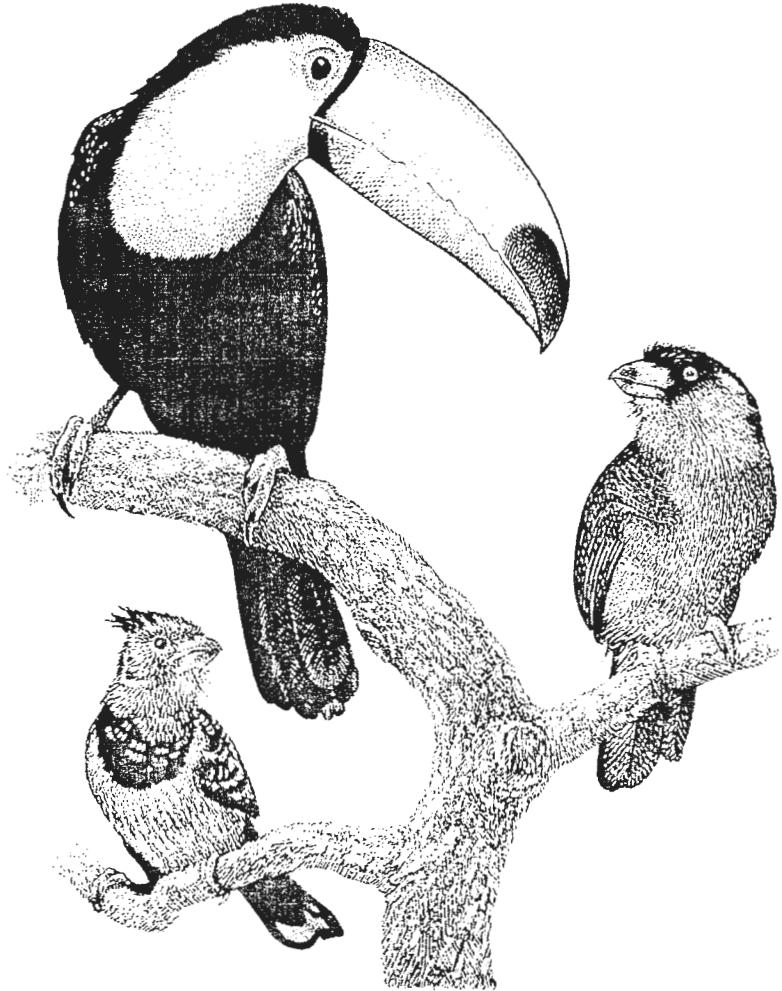
وعادة ما تناسب أحجام المنافير وأشكالها في الأنواع المختلفة مع أحجام الزهور وأشكالها المفضلة التي يرشف الطائر رحيقها منها، ويقدم لها مساعدات للنافق، وعلى سبيل المثال يمتلك طائر النحل الطنان (*Mellisuga helenae*) "من كوبا" منقاراً قصيراً صغيراً، ويرشف الرحيف من الزهور القصيرة الصغيرة، على حين يمتلك الطائر الطنان ذو المنقار الشبيه بالسيف **Sword-billed Hummingbird (Ensifera ensifera)** "من أمريكا الجنوبية" منقاراً مستقيماً أطول من طول جسمه لرشف الرحيف من عمق الزهور الأنبوية المستطيلة، أما الطائر الأبيض ذو المنقار المقوس **White-tipped Sicklebill (Eutoxeres aquila)** فيعطي مثلاً لطيور طنانة كثيرة، من التي تحمل مناقير مقوسة بشدة إلى أسفل، بما يتناسب تماماً مع أشكال الزهور وأطوالها التي يفضلونها.

توصف السمات التصنيفية التي تميل إلى التطور السريع؛ مثل مناقير الطيور، بأنها "لدنة تطورياً" **Evolutionarily plastic**؛ بمعنى أنها تتشكل بسهولة تبعاً للظروف والضغوط التي تتعرض لها الأنواع، أو التي تتسبب في عملية الانتقاء؛ بناءً على ذلك، فإن التطور "التقارب" **Convergent evolution** "الجامح، ونكرر التطور العكسي **Evolutionary reversals** للحالات، يمكن أن يجعل هذه السمات مضللة فيما يتعلق بعلاقتها بالتصنيف الأحيائي، وعلى سبيل المثال، إذا كان شكل المنقار هو المعيار الوحيد لتقدير التصنيف الأحيائي، لأضحى كل من طيور **the Long-billed Dowitcher** و **Sword-billed Hummingbird**، وثيقاً **Long-billed Curlew** الصلة تطورياً، تماماً كما هي الحال مع طيور **the White-tipped Sicklebill**، على الرغم من أن أي ربط بين أي من أنواع الطيور الطنانة وبين أي طير معين من طيور السواحل، إنما يعد خطأً تصنيفياً فادحاً، ويتبين الخطأ فقط عندأخذ الصفات المورفولوجية الكثيرة الأخرى في الحساب، والتي تشير إلى عكس ذلك.

أما فيما يتعلق بتحديد أقرب الأنساب التطورية إلى طيور الطوقان، فقد وُثّق عديد من الباحثين منذ زمن بعيد، كثيراً من الصفات المورفولوجية؛ مثل الترتيب الفريد لأوتار القدم *Leg tendons*، والأقدام مزدوجة اتجاهات الأصابع *Zygodactylous feet*؛ حيث يتوجه أصبعان إلى الأمام وأصبعان إلى الخلف (مثل قدم البغاء)، التي ساعدت على تحديد قائمة الأعضاء الموجودين إلى مجموعتين تصنifyت فقط؛ وهما نقار الخشب (Picidae) المنشر في معظم أنحاء الأرض، ويضم حوالي مائة نوع، والبربیتات (Capitonidae) (طيور استوائية ضخمة الرأس، ذات شعرات شائكة عند قاعدة المنقار)، التي تضم حوالي ٩٠ نوعاً، وتعيش في المناطق الاستوائية من العالمين القديم والحديث^(١)، وقد جرى ضم كلٍّ من هذه التجمعات (بالإضافة إلى أخرى مثل مجموعات Honeyguides، والـJacamars، والـPuffbirds) إلى طيور الطوقان في رتبة "البيسيفورمس" Piciformes. ولم تبدأ المفاجأة الكبرى في الظهور حتى تم تجميع بيانات جزئية واسعة النطاق في منتصف الثمانينيات.

وقد اتضح أن طيور الطوقان تنتمي إلى البربیتات من الناحية التصنيفة، وخصوصاً البربیتات القاطنة في المداريات الجديدة Neotropics (أمريكا الجنوبية). وتدل البيانات الجزيئية على أن خط تطور الطوقان تشعب من خط بربیتات العالم الجديد منذ حوالي ٣٠ - ٢٠ مليون سنة، بعد انفصال بربیتات العالم الجديد عن بربیتات العالم القديم بحوالي ٥٠ مليون سنة، وفي قول آخر فقد ثبت أن البربیتات كلّ تعد تصنیفياً Paraphyletic بالنسبة إلى طيور الطوقان، بمعنى أن الطوقان يمثل مجموعة فرعية من داخل مجموعة أوسع مشابهة، ومشتركة السلف من "حزمة" البربیتات + الطوقانات (شكل ١-٢)؛ بناءً على ذلك، نعلم الآن أن منقار الطوقان البديع استمد جذوره التطورية من المنقار الأبسط كثيراً للسلف الشبيه بربیتات أمريكا الجنوبية.

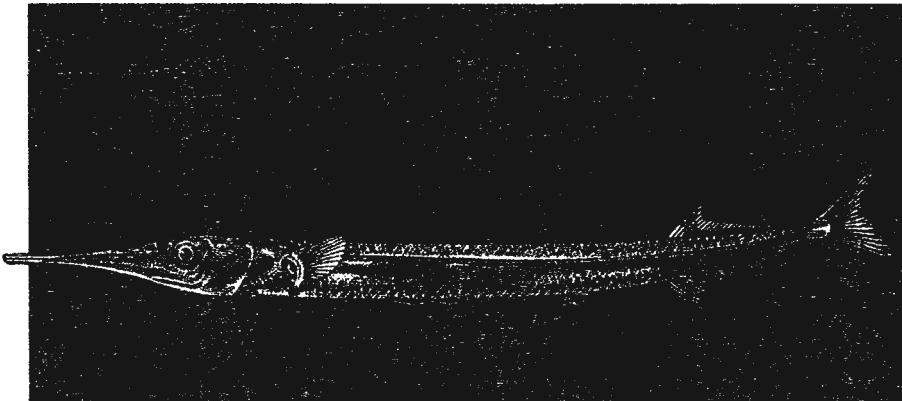
(١) العالم القديم: جزء العالم الذي كان معروفاً قبل اكتشاف الأمريكتين (أوروبا، وأسيا، وأفريقيا). [المترجم].



شكل ١-٢

من اليسار إلى اليمين إلى أعلى اليسار: طوقان، وبربست العالم الجديد، وبربست العالم القديم: (نقلًا عن سibleي وألكلويست ١٩٨٦ Sibley and Ahlquist)، ويرجى ملاحظة أن الهيكل الذي تستقر عليه هذه الطيور يعكس أيضًا التفرع التصنيفي في إحدى أشجار تطور المجموعات الثلاث.

أما ما تبقى للمزيد من الفهم فهي تفاصيل القوى التطورية التي دعمت الزيادة الهائلة في حجم المنقار لخط سلالة الطوقان، وفي المقابل، طبيعة القوى التطورية التي دعمت بقاء الصفات المورفولوجية لحجم المناقير وشكلها في خطوط سلالة بريبيات العالمين الجديد والقديم، التي ظلت منعزلة عضوياً ووراثياً على مدى عشرات الملايين من السنين.



سمكة إبرية عادلة

بوز- (مقدمة رأس) الأسماك

لدى كل من الأسماك الإبرية البالغة (Belonidae) needlefishes وأشباهها المقربة (Sauries) Scomberesocidae، بوز (مقدمة رأس، خطم) ممتداً بشكل كبير؛ حيث يمتد كلٌ من الفكين العلوي والسفلي أمام الرأس على هيئة بروز مثل الإبر، وعلى أية حال، لا تبدأ الأسماك حياتها بهذا الشكل، وليرقات الأسماك الإبرية أفكاك قصيرة متساوية الطول، ولكن مع نمو السمنكة ووصولها إلى مرحلة البلوغ، يمتد الفك السفلي أولاً، ثم يتبعه بعد ذلك نمو مشابه في الفك العلوي؛ بناءً على ذلك تحمل كل سمنكة إبرية، في مرحلة انتقالية بين طور اليرقة والبلوغ، فكًّا سفليًّا طويلاً وفكًّا علويًّا أقصر منه، ومن المثير للانتباه، أن هذه المرحلة الانتقالية

من نمو فك الأسماك الإبرية تشبه إلى حد كبير حالة الأسماك البالغة من عائلة أخرى Beloniform family من الأسماك، وهي *Hemiramphidae* أو ذات "أنصاف الخطم" Halfbeaks، ويمتد الفك السفلي لهذه الأسماك - غريبة المظهر - بشكل واضح إلى الأمام، على حين يتكون الفك العلوي من مجرد شيء صغير، يبدو وكأنه تم بتره في أثناء حادثة ما أو عراك.

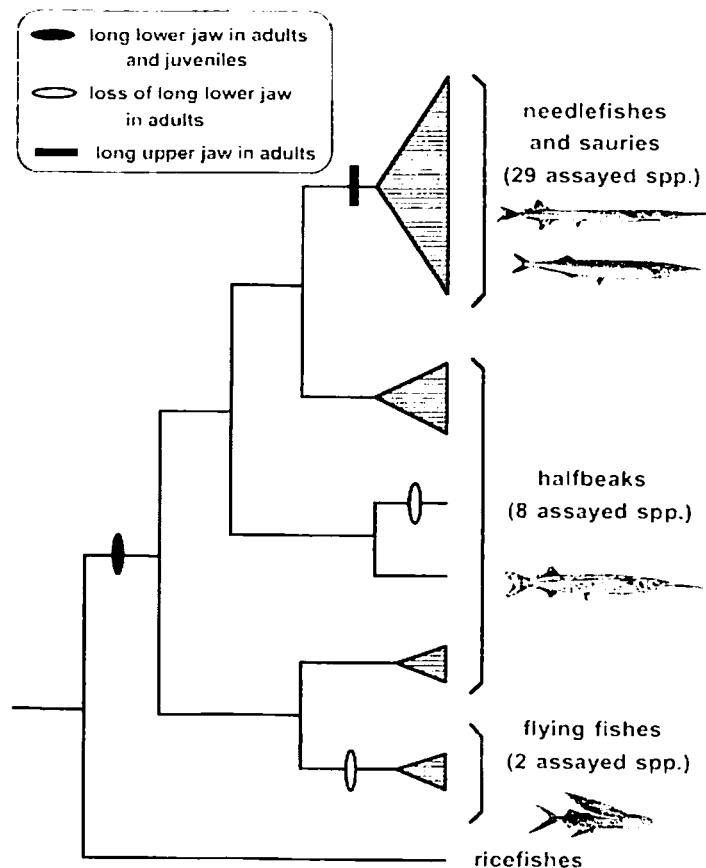
وهناك نظريتان متنافستان لتفسير كيفية تطور حالة الفك النصفي للأسماك ذات نصف الخطم وحالة الخطم الكامل للأسماك الإبرية Full-beaked، من سلف من الأسماك العادمة التي ليس لها خطم، بما في ذلك مجموعات أخرى من البيلونيفورم Beloniform، والأسماك الطائرة Exocoetidae (Flyingfishes) وأسماك الأرز Adrianichthyidae (Ricefishes)، وفي ظل النظرية الموجزة Recapitulation hypothesis، فإن الأسماك العادمة ذات الفك القصير أنتجت نسلًا من ذات أنصاف البوز (الخطم)، التي أنتجت بدورها الأسماك الإبرية، إذا صح ذلك فإن استمرار نمو بنيات الفك أثناء نمو (Ontogeny) كل سمة إبرية مفردة، يجب أن يتمشى بالتوالي مع التغييرات التطورية التي لازمت تطور سلف أسماك البيلونيفورم ذوات الفك القصير إلى نسل له فكان (العلوي والسفلي) طويلاً في مرحلة البلوغ، وبقول آخر، فإن التطور الفردي للأسماك الإبرية يجب أن يعكس تماماً تصنيف أسماك البيلونيفورم، كما يجب أن تعطي هذه الأسماك مثلاً جيداً لظاهرة ألقى الضوء عليها منذ حوالي ١٥٠ عاماً من قبل إرنست هيكيل، من خلال قانونه الشهير قانون "التوارث الحيوي" Biogenetic law الذي يقول: إن التطور الفردي يكرر التصنيف ويوجزه Ontogeny recapitulates phylogeny.

وفي المقابل، ففي ظل نظرية "إعاقة النمو" Paedomorphosis hypothesis، فإن الأسماك ذات أنصاف البوز أنت من قطيع سلف من الأسماك الإبرية من خلال مسار تطوري، توقف فيه نمو الفك في مرحلة الطفولة، وبصفة عامة، فإن نظرية "إعاقة النمو" هي في حقيقتها، ظاهرة تطورية، يحتفظ في ظلها النسل البالغ بشكل صغار السلف، كما أنها في الواقع عكس نظرية "الإيجاز"

Recapitulation (التي يشبه فيها الصغار أسلفهم البالغين). هذا وتفترض نظرية "إعاقة النمو" عند تطبيقها على أسماك البيلونيفورم (كما في حالة نظرية "الإبجاز")، أن بداية التطور كانت من فك قصير، ولكنها تختلف مع مجريات الأمور التالية، بافتراضها أن التطورات الانتقالية اندرت من أنصاف الخطم (الأبواز)، التي جاءت بدورها من سلف له أشكال مثل الأسماك الإبرية.

ويسعد العلماء بهذا النوع من الألغاز التطورية؛ حيث تتفاوض نظريتان قائمتان وكل منهما توقعات واضحة، ولكنها مختلفتان تماماً، ويمكن اختبارهما تجريبياً، فإذا صح تصور نظرية الإبجاز في الحالة الراهنة فيجب أن تكون خطوط تطور أنصاف الخطم هي سلف الأسماك ذات الأبواز الكاملة، أما في حالة ما إذا صح تصور نظرية "إعاقة النمو" فيجب أن تكون خطوط تنازل أصحاب الخطم الكامل هي السلف لأصحاب أنصاف الأبواز، وتحتاج الفرقـة بين هاتين النظريتين البديلتين إلى إطار تصنـيفي مفصل لتقدير النواحي التاريخية للتحولات المورفولوجـية، وقد ظهرت حديثاً إحدى هذه الدراسـات، من خلال تحلـيل سلسلـة "ـدنا" من داخل كل من النواة، والمايتوكوندريا (لافجوـي Lovejoy ٢٠٠٠).

وـعند بناء التفسـير استناداً إلى هذه الخـلفية الجـزئـية (شكل ٢ـ٢)، فيبدو من المحتمـل جـداً أن مختلف حالـات أفكـاك أسماك البيـلونـيفـورـم تـطـورـت من خـلال تـقـدم مستـمر من أـشكـال أـفكـاك قـصـيرـة (كـما في أـسـماـك الأـرـزـ وـغـيرـهـاـ منـ مـجمـوعـاتـ)، إلى صـغارـ وـبـالـغـينـ لـهـمـ نـصـفـ خـطـمـ، ثمـ إلىـ أـسـماـكـ بالـغـةـ لـهـاـ خـطـمـ كـامـلـ (كـماـ فيـ الأسـماـكـ الإـبـرـيةـ الـحـالـيـةـ)؛ إـضـافـةـ إـلـىـ ذـلـكـ فـيـنـ تـحلـيلـ خـارـطـةـ التـصـنـيفـ التـطـورـيـ للـخـواـصـ يـشـيرـ إـلـىـ أـنـ بـعـضـ السـمـاتـ الـخـاصـةـ الـمـتـضـمـنـةـ دـاخـلـ جـزـءـ شـجـرـةـ التـصـنـيفـ الـمـخـصـصـ لـلـأـسـماـكـ ذاتـ نـصـفـ خـطـمـ (الـتـيـ ثـبـتـ أـنـهـاـ لـيـسـ أـحـادـيـةـ الـصـنـفـ Monophyleticـ) فقدـتـ شـكـلـ خـطـمـ الـكـامـلـ فـيـ أـثـاءـ مـرـحلـتـيـنـ تـطـورـيـتـيـنـ منـفـصـلـتـيـنـ تـالـيـتـيـنـ (شكل ٢ـ٢ـ)ـ فـيـ مـجـمـوعـةـ فـرـعـيـةـ منـ ذـوـاتـ نـصـفـ خـطـمـ الـقـلـيـدـيـةـ إـلـاـ أـنـ لـهـاـ نـصـفـ فـكـ سـفـليـ قـصـيرـ، وـمـرـةـ أـخـرىـ فـيـ أـسـماـكـ الطـائـرـةـ (مـاـ لـهـاـ أـيـضاـ فـكـانـ قـصـيرـانـ: سـفـليـ وـعـلـويـ).



شكل ٢ -

تصنيف تطوري متافق عليه (مستند إلى تسلسلات الدنا من المايتوكوندرية والأبوئية. وكذا البيانات المورفولوجية) لأنماك البيلونيغورم (لافجوي ٢٠٠٠). ويظهر أيضاً إعادة بناءات تحولات الفك المعنية على أفرع الشجرة المختلفة، باستخدام وسائل أقصى الاختزالات الحسابية. (لاحظ في هذا الرسم التصنيفي التطوري وغيره عبر هذا الكتاب استخدام المثلثات المخططة للدلالة على حزم أي مجموعات لها أصل تطوري واحد)، ويضم كل منها عدداً من خطوط النسل الموجودة (أنواع مثلاً)، والتي لا يحتاج فهم النقاط الأساسية لهذا الجزء إلى توضيح تفاصيلها الدقيقة.

وعلى أية حال، فإن الاستنتاج النهائي بالتفرع الطوبولوجي (التركيب البنوي) للتصنيف الجزيئي، يدعم سيناريو نظرية "الإيجاز" بشأن التحولات التطورية الانتقالية بين أنواع الأبواز في أسماك البيلونيفورم، ويدحض مبدئياً نظرية عرقلة النمو، ويحتاج الأمر إلى مزيد من التحليلات (التصنيفية والتطورية) للتأكد من آليات السيناريو "الموجز" لأفكاك أسماك البيلونيفورم، ولكن الأمر يبدو مؤكداً الآن أن الأسماك الإبرية نشأت في تطورها من الأسماك ذات نصف الخطم وليس العكس.

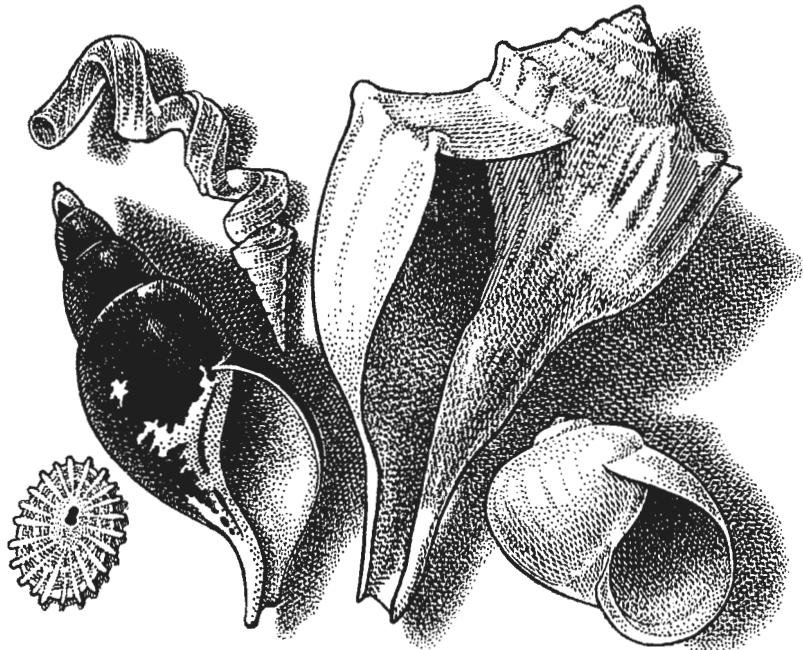
أشكال أصداف القوافع

على الرغم من وجود بعض الحقائق التي لا يمكن تجاوزها في مسألة التطور، فإن العلماء بحاولون دائماً تحديد الميل التطوري، حتى إنهم في بعض الأحيان المتطرفة الصقوا ببعض التوجهات الراسخة صفة "القوانين"، وعلى سبيل المثال تقدم "دولو" Dollo بافتراحته في عام ١٩٨٢ لقانون "عدم الارتداد law of irreversibility" القائل بعدم إمكانية استرجاع التألفمات المعقدة بعد فقدانها في يوم من الأيام، وفي قول آخر: إذا حدث ونأكلت أي سمة ببولوجية معقدة عبر الزمن التطوري (لأي سبب من الأسباب) فلا يمكن استعادتها بالكامل أبداً، إذا صحت هذا القانون فهو يعني ميلاً شديداً نحو خسارة تطورات لتألفمات معقدة معينة، في مقابل احتمال الحصول عليها، كما يعني أن أي كائنات يلاحظ مشاركتها في تألفم مركب بعينه فإنها قد ورثت هذا الشكل من سلف مشترك بالضرورة.

ويفترض قانون "دولو" أن لكل صفة مركبة أساساً غاية في التعقيد من الملابسات الجينية والتطورية؛ بحيث إذا فقدت فمن العسير أن تظهر مرة أخرى

من خلال تتبع مماثل تماماً للتحورات الجينية والأحداث الخاصة، وعلى أي حال يعرف اختصاصيو البيولوجيا حالات عديدة يظهر فيها أحد الأشكال التي تبدو معقدة (مثل ما يحدث في ذبابة الفاكهة من وجود رجل إضافية أو أربعة أجنة بدلاً من الجنان) بسبب تحورات بسيطة في الجينات المسئولة عن تطور الجنين **Homeotic genes** التي تنقل الذبابة إلى برنامج مختلف للنمو (راف ١٩٩٦)، بناءً على ذلك وعلى الرغم من افتراض قانون "دولو" بتغيير عدد كبير من الجينات في أثناء حدوث تغيرات في إحدى السمات المركبة، فإن هذا ليس صحيحاً على طول الخط، إضافة إلى ذلك، وحتى عندما يقتضي ظهور إحدى السمات المركبة وجود سلسلة معقدة وطويلة من المسببات الجينية، فإن مجرد تغيير "وصلة" معينة في السلسلة، يمكن أن يؤدي إلى اختفاء إحدى السمات التي قد تعود إلى الظهور في وقت لاحق إذا تم استرجاع هذه الوصلة" الحرجية.

وبعد قانون "دولو" مفيداً بصفة عامة، ولكن يبدو أن قوانين التطور إنما وضعت من أجل تجاوزها. ويكمّن أحد الأمثلة في البنية الهندسية للقواعد ذات الأرجل البطنية *Gastropoda* ويحمل معظم الـ ٣٥,٠٠٠ نوع من هذه القوافع قشرة (صدفة) متكلسة ملتفة حلوانيّاً، وقد نشأت الأصداف في وقت مبكر من تاريخ القوافع ذات الأقدام البطنية، ومن الواضح وجود منظومة معقدة من التأقلمات التي صاحبت ظهور الأصداف (مثل تطور الأحساء في شكل حلزوني، بما في ذلك الجهاز الهضمي الملف، الذي ينتهي بفتحة شرج تقع مباشرة فوق الرأس)، وكما يمكن الحكم على مدى انتشار القوافع المتلفة اليوم وتتنوعها، وكذلك من خلال تتبع سجلاتها الأحفورية التي تمت في الماضي إلى مئات الملايين من السنين، فقد أثبتت تصميم الصدفة المتلوي كفأة عالية كقلعة وافية حصينة.



من اليسار إلى اليمين:

Knobby Keyhole Limpet و **Stimpson's Whelk** و **Fargo's Worm Shell** و **Knobbed Whelk** و **Lobed Moon Snail**.

وعلى أية حال، فقد فقدت أصداف ملتوية من خطوط تطور نسل القوافع ذات الأرجل البطنية في مناسبات متعددة، ويتأكّد ذلك من مجموعة من الأمثلة المتعلقة بالرخويات المعروفة باسم البطلينوسات limpets، بما فيها القوافع ذات الأصداف الشبيهة بالحافر Hoofshells Hipponicidae، والرخويات الشبيهة بقب المفتاح Fissurellidae، والبطلينوسات الكاذبة Siphonaridae، False limpets، والبطلينوسات الشبيهة بالخلف Calyptraeidae، Slipper limpets، ولمعظم هذه القوافع صدفة كالقبيحة ينتهيها كل حيوان منها، وهي شبيهة بخيمة نقبيها، وهي قابعة على سطح صخري على شواطئ المحيط الهدارة.

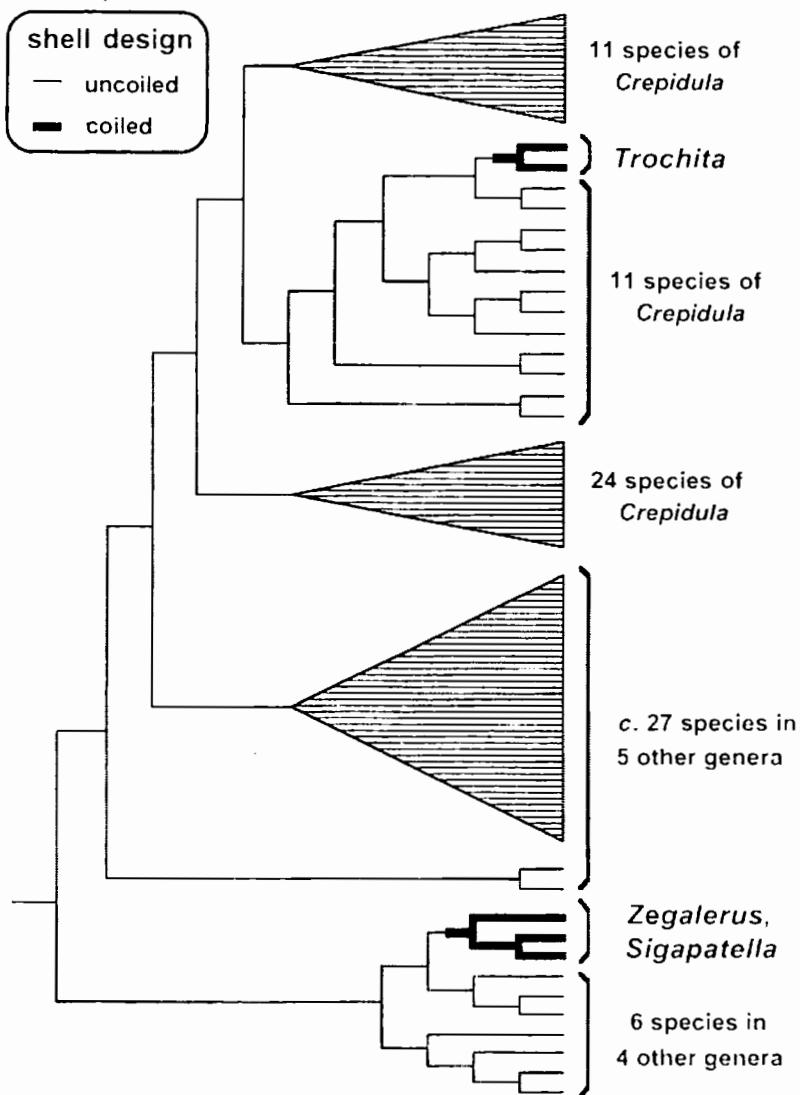
وهنالك مجموعة أخرى من الأمثلة تمثل في القوافع الدودية أصدافها على هيئة أنابيب ملتوية دون نظام محدد، وقد جرت العادة على اعتبار أن كلاً من هذه الأنواع من الأصداف غير الملتفة قد وصل إلى نهاية طريق تطوري مسدود (على الرغم من نجاحها في بعض الأوكار)، وقد نشأت هذه الرؤية بناء على ملاحظتين: أن الأصداف غير الملتفة تتلاعم تماماً مع ظروف إيكولوجية قليلة نسبياً مقارنة بالأصداف الملتفة، التي تبدو خطوط نسلها التطورية أكثر حرية وقابلية للتأقلم، كما أن الأشكال غير الملتفة لا يمكنها العودة إلى الحالات الملتفة (من واقع قانون "دولو").

وقد ثارت شكوك جادة لهذه الفرضية من خلال الاكتشاف الحديث بقدرة البطلينوسات على تطوير أصداف ملتفة على الرغم من كل شيء، وقد قام كولين وسيرياني Collin and Cipriani ٢٠٠٣ بدراسة التصنيف الجزيئي المستند إلى تسلسل الجينات من كل من أنواع الخلايا والمباينوكوندريا؛ ليتضح وجود إحدى المجموعات - بصفة استثنائية - من البطلينوسات ذات الصدفة الملتفة الكاملة

(من جنس *Trochita*) منغمسة بعمق داخل مجموعات (حزم) من الأعشاش المرتبة هرمياً للبطليونسات ذات الأصداف غير الملتقة (شكل ٣-٢).

أما أعضاء جنسين استثنائيين آخرين *Zegalerus* and *Sigapatella* فلهمَا بالمثل أصداف ملتقة، ولكن موضعهما الواقع في جذر ترتيب البطليونسات، يجعل من العسير إلغاء احتمال أنهما - ببساطة - احتفظاً بحالة الصدفة الحليزونية من سلف سابق من البطليونسات، فإذا كان سلف البطليونسات ملتفاً فإن أقل التفسيرات تعقيداً للتصنيف الموضح في الشكل ٣-٢ يشير بفقدان الالتفاف لمرة واحدة في مقابل اكتسابه مرتين خلال تاريخ البطليونسات، على حين إذا كان السلف غير ملتف فإن أبسط تفسيرات التصنيف وأكثرها اختزالاً، يدل على عدم فقدان الالتفاف في أي يوم من الأيام، مع اكتسابه مرتين عبر التطور.

وفي كلتا الحالتين، فإن وجود الالتفاف في بعض أنواع البطليونسات يعكس بوضوح نكرار تطور حالة مركبة للسلف. وعلى الرغم من قلة الأصناف الملتقة وتباعدها في التصنيف الأحيائي فإنها موجودة، ومجرد وجودها يؤكّد انتهاك قانون "دولو".



شكل ٢ - ٢

تصنيف خواص تطوري جزيئي لحوالي ٨٠ نوعاً من عائلة البطلينوسات
الشبيهة بالخف (كونين وسيبريانى ٢٠٠٣).

وتبدو البطلينوسات الملقنة من الخارج شبيهة بأبناء عمومتها غير الملقنة، ولكن تكشف القطاعات الميكروسكوبية العرضية Cross-sections عبر صدفاتها الشبيهة بالخيام عن بنية حلزونية داخلية تبدو على الأقل ظاهرياً مشابهة لتصميمات معظم الرخويات ذوات الأرجل البطنية الأخرى من لها تصميم مختلف أو على هيئة أنابيب، ونظرنا إلى عدم معرفة الأساس الجيني لظاهرة الالتفاف في البطلينوسات فإن أية اقتراحات بشأن آيات عودة تطور الالتفاف، تبقى محل جدل حتى الآن، وعلى أية حال، فقد أثار "كولين وسييرياني" اهتماماً تطورياً مثيراً للجدل؛ فقد لاحظاً أن للعديد من أنواع البطلينوسات المتفرقة في التصنيف الأحيائي برقات تعيش بحرية عالية في المياه، ولها أصداف ملقنة، ولكن لا تستمر هذه الحالة معها حتى مرحلة البلوغ (وهي المرحلة السابقة دراستها في معظم الأبحاث المتعلقة بالتصنيف التطوري للبطلينوسات)، وعلى ذلك فيحتمل أن الأصداف الملقنة للحيوانات البالغة من كل من *Trochita* و *Zegalerus* و *Sigapatella* نتورة من خلال آلية "هيبروكروني" Heterochrony؛ أي بتغيير بسيط في توقيت النمو الذي نتج عنه في هذه الحالة الإبقاء على حالة برقية معقدة مكتسبة من أنواع السلف، واستمرارها خلال مرحلة البلوغ في أصناف النسل، فإذا صح ذلك فإن أي انتهاك لقانون "دولو" في هذه الحالة يمكن اعتباره مجرد تجاوز صغير للمسيرة التطورية؛ أي مجرد مخالفة تطورية بسيطة.

المزيد عن أشكال أصداف القواقي

كما تم توضيحه في الجزء السابق، فإن لمعظم الرخويات ذوات الأرجل البطنية مأوى متخلساً وجسماً ملتوياً يتاسب معه، ومثل السلام الحلزونية التي تتسع

مع هبوطها فإن الصدفة الم gioفة تلتف حول محور مركزي **Columella** يبدأ (تطورياً و مكانيّاً) ك حلزون ضيق، يأخذ في الاتساع حتى ينتهي بفتحة أوسع كثيراً، تبرز منها رأس القوقة وأقدامها. و عند النظر إلى الصدفة من ناحية الرأس (أو من ناحية الأقدام)، فيلاحظ أن الفتحة تقع إما على الجهة اليمنى **Dextral side** وإما على الجهة اليسرى **Sinistral side** من المحور المركزي، وهذا يوثق اتجاه دوران القوقة^(١) **Chirality or handedness**، ولدى معظم ذوات الأرجل البطنية توجّه نحو اليمين **Right-handed** (أي تلتف من اليسار إلى اليمين)، ولكن مما يثير الدهشة وجود قلة من الأصناف يمكن وصفها على أنها تمثل كلا التوجهين **Ambidextrous**، بما يعني في هذه الحالة وجود كل من الأصداف اليمينية واليسارية ضمن مجموعة النوع أو الصنف ذاته.

و قد أفادت الدراسات عن عدد من الأنواع بأن توجّه الانلتفاف يجري التحكم فيه بواسطة اثنين من الآليات المتبادلة، (أحدهما مهيمن والآخر متنّح) من أحد جينات التواه، وعلى أيّة حال فإن المنظومة غير معتادة في مجملها؛ حيث يتّأثر التعبير عن مضمون الجينات لفترة جيل كامل؛ ذلك لأن نوعية جينات الأم هي التي تتحكم في خصائص الشكل الظاهري لجميع أفراد النسل (بدلاً من نوعية جينات النسل)، وهذا يعني أن كل الأبناء الأشقاء، أو غير الأشقاء، سيحملون طابع توجّه الانلتفاف نفسه (الخاص بالأم) بغض النظر عن نوعية جيناتها، وهذا يعني أيضاً أنه إذا تأسست مجموعة محلية بواسطة أم متّولة، ذات جينات تتملي توجّه التكافع عكسي (مقارنة بالطبيعي)، فإن كل الجيل الجديد سيكون فجأة بصفة مبدئية من قواعدها توجّه التكافع معاكساً لباقي سلفهم.

(١) مثل اليد اليمنى واليسرى، تتشابهان ولا تتماثلان، وكثيراً ما أصل صورته في المرأة. [المترجم]



موقع الأرض اليابانية (أسامي وزملاؤه ١٩٩٨).

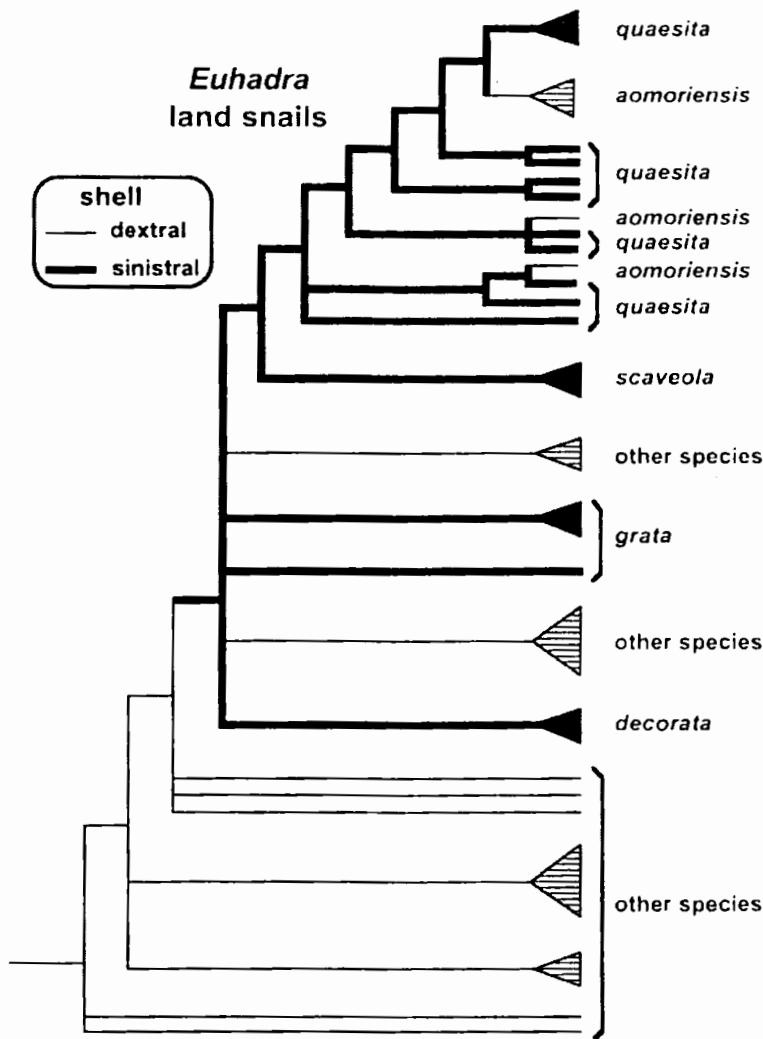
وتعد مسألة جهة الالتفاف مهمة للغاية؛ خصوصاً في أنواع الواقع المفلطحة (ذات الحزونات الضحلة)؛ نظراً لعملية التزاوج التي تتم وجهاً لوجه، والأمر يماثل إلى حد كبير صعوبة مصافحة اليد اليسرى باستخدام اليد اليمنى، ويجب أن يكون للقواعد التوجيه الالتفافي ذاته، حتى تقابل الأعضاء التنازلية من أجل تزاوج ناجح (انظر الصورة أعلاه)، ويمكن لوقوعة يمينية الالتفاف التزاوج مع أخرى يمينية أيضاً، أو يسارية الالتفاف مع يسارية أخرى، ولكن نادراً ما يتزاوج الأضداد، وبناءً على ذلك فإن أي وجود نادر لوقوعة يمينية الالتفاف وسط تجمع يساري الالتفاف (أو العكس) يمثل مثلاً مهمة بالنسبة إلى مسألة التكاثر؛ نظراً إلى ندرة أفران التزاوج، وعلى ذلك فإن مسألة الانقاء الطبيعي ليست عادلة تماماً فيما

يتعلق بتوجه الالتفاف، وقد قام بعض اخصاصي وضع النظريات بعمل نموذج لهذا الوضع، وبينوا أن عملية الانتقاء المعتمد على احتمالات التقابل الملائم تميل إلى إبادة الأقلية ذات التوجه الالتفافي المعاكس لأي تجمع كبير، وعلى الرغم من ذلك، وكما سبق ذكره، فإن بعض خطوط تناصل الواقع، متعددة الأشكال الالتفافية في مجملها، ويوجد مثال جيد على ذلك في قواع الأرض اليابانية من جنس *Euhadra*؛ ويوجد في هذا الخليط ٢٠ نوعاً معروفاً؛ أربعة منها (*Quaesita*، *Decorata*، *Grata*، *Scaevola*) يسارية الالتفاف، وأما الـ ١٦ نوعاً الأخرى فيمينية الالتفاف، ومن أجل فهم تاريخ هذه الواقع، فيما له علاقة بالحوارات التطورية بين أشكال الالتفاف المختلفة، فقد قام أوشيمى وأسامى *Ueshima and Asami* ٢٠٠٣ بتقديم تصنيف تطوري أحيايى مبني على أساس سلسل الدنا من المايتوكوندريا mtDNA، وقد دلت النتائج (المتحصل عليها باستخدام أسلوب أقصى الاختزال الإحصائي) على ما يلي (شكل ٤-٢)؛ نشأت كل الأصناف الأربع يسارية الالتفاف، من السلف نفسه يساري الالتفاف، في ثلاث مناسبات مستقلة، وظهر بصفة ثانوية أحد الأنواع يميني الالتفاف من سلف يساري الالتفاف، وتنقى كل خطوط نسل *E. aomoriensis*. يسارية الالتفاف، تصنيفيًا في عشر داخل نوع *E. quaesita* اليميني الالتفاف.

تحمل هذه الملاحظات أهمية خاصة؛ حيث إنها تشير إلى أن تفرع الواقع قد يحدث أحياناً نتيجة التغييرات في جهة الالتفاف، وممكن أن يحدث وبالتالي نتيجة تغييرات في موقع جيني واحد؛ ونظرًا لعائق التزاوج العضوية بين يساري الالتفاف ويمينيه، فإن انعكاس الالتفاف يمثل عائقاً قوياً قبل الجماع، وبسبب في هذا النوع من التفرع التطورى، ومن المحتمل أحياناً أن تقوم إحدى الأمهات

المتحورة بشأن اتجاه الالتفاف بتأسيس مجموعة جديدة إذا احتلت مثلاً أحد أطراف مستوطنة أحد الأنواع، وكما ذكرت سابقاً فإن ذريتها الأولى ستكون كلها مختلفة في الشكل، وهو ما سيكون شائعاً في هذا الموقع الجديد، وقد يلعب ساعتها الانتقاء المستند إلى احتمالات لقاء شريك ملائم للتزواج دوره في دعم هذا الشكل الجديد من الالتفاف، ويدفعه إلى الاستقرار والثبات، وهكذا يولد نوع جديد منعزل تناصلياً عن أسلافه.

وتحظى حالة قواعق *E. aomoriensis* باهتمام خاص؛ فهناك ثلاثة خطوط أمومية على الأقل لهذا النوع اليميني الالتفاف، يقع عثها داخل حزمة السلف الأمومي يساري الالتفاف للـ *E. quaesita* (شكل ٤-٢)، ويتمثل أحد الاحتمالات (إضافة إلى غيره) أن تكون هذه الخطوط اليمينية قد نشأت مستقلة في مجموعات طرفية منعزلة من *E. quaesita* في ظروف تطورية مشابهة لما ذكر سابقاً، إذا صح ذلك فتتصبح قواعق *E. aomoriensis* مثلاً نادراً لأحد الأنواع الحية متعددة الأسلاف polyphyletic. وفي قول آخر تكون كل خطوطها التطورية الثلاثة قابلة للتناслед مع بعضها البعض (بفضل كونها جميعاً يمينية الالتفاف) على حين كونها غير قابلة للتناслед مع أسلافها *E. quaesita* (جميعها يسارية الالتفاف).

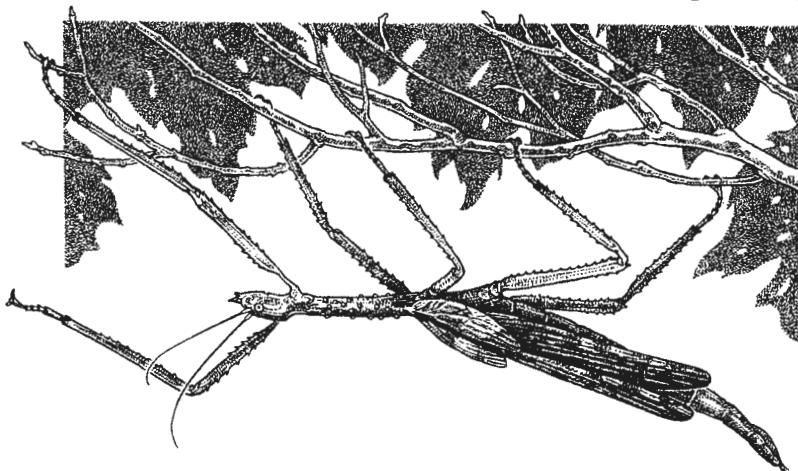


شكل ٢ - ٤

تصنيف خواص تطوري جزئي مبني على أساس دنا المايتوكوندريا لحوالي ٢٠ نوعاً من القواعق البرية اليابانية من جنس يوهادرا. وبظاهر هذا الشكل أيضاً التاريخ التطوري المستخرج للتحولات الداخلية بين الالتفاف اليساري واليميني (أوشيمما وأسامي ٢٠٠٣).

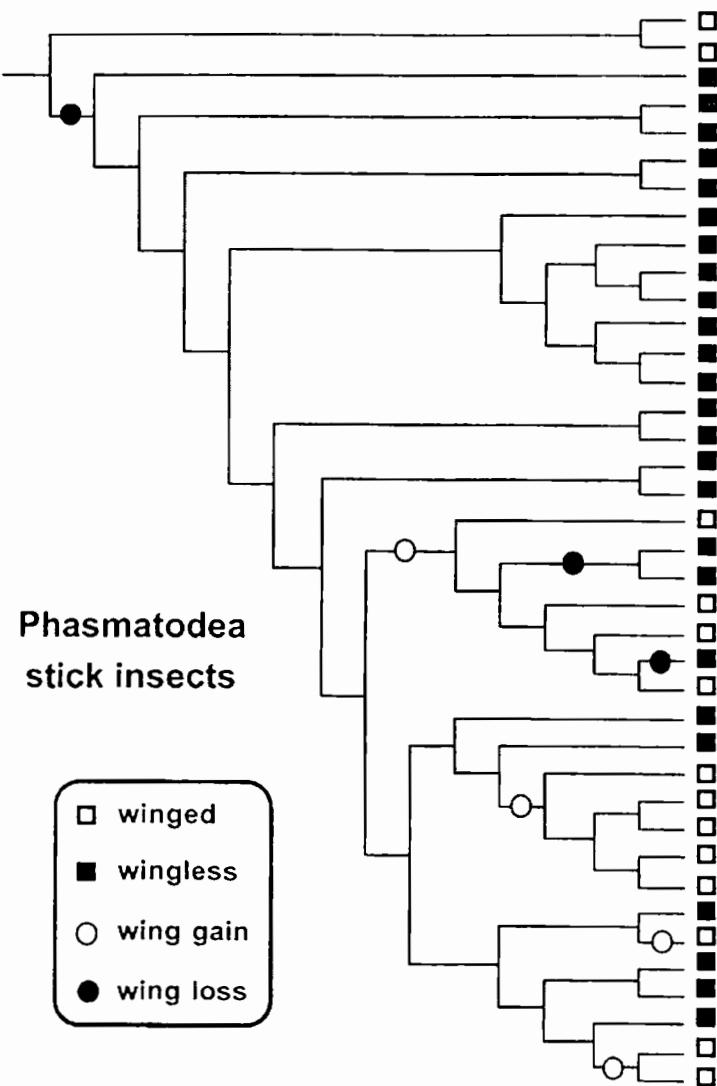
العصي السيارة المجنحة Winged walkingsticks

توجد انتهاكات واضحة ومستندة إلى إثباتات قوية لقانون "دولو"، الذي ينص على قلة احتمال استعادة التألفمات المركبة متى ما تم فقدانها في إحدى المرات، ويکمن المثل الثاني (انظر المثل الأول في مسألة أشكال الواقع المذكورة أعلاه) في فقدان الأجنحة ثم استعادتها بعد ذلك في بعض الحشرات العصوية (أشباء العصي والغضينات)، ويلاحظ أن معظم الحشرات مجنحة Pterygotes، وذلك لسبب جيد؛ حيث إن الطيران الفعال يساعد هذه الحيوانات على الإفلات من مفترسيها، واستكشاف موارد مجهلة؛ مما يساعدها على الانتشار في بيئات جديدة، وعلى أية حال، توجد في رتب متفرقة من فصيلة الحشرات المجنحة بعض خطوط التناслед التطوري التي فقدت أجنحتها، وتضم بعض الأمثلة المعروفة بأمثلة البراغيث Siphonaptera، والقمل Anoplura and Psocoptera، كما تضم أمثلة أخرى مثل الحشرات العصوية Phasmatodea المعروفة عادة باسم العصي . Walkingsticks السيارة



والحشرات العصوية كانت إما أرضية وإما شجرية، ويصعب التنبه إلى وجودها؛ بسبب أشكال أجسامها المتخفية مشابهة للأغصان أو أوراق النباتات، ويبدو التشابه كاملاً تقريرنا، في التفاصيل المورفولوجية وحتى في السلوك؛ حيث تأرجح كثير من الحشرات أجسادها بخفة، كما لو كانت أغصاناً تداعبها الرياح.

وهنالك أكثر من ٣٠٠٠ نوع من العصويات، مقسمة إلى ثلاثة عائلات وحوالي ٥٠٠ جنس، ويتميز حوالي ٢٠٪ بالمائة منها بوجود أجنحة كاملة، وبإمكانها المواظبة على الطيران، على حين تتميز البقية منها بوجود أجنحة جزئية *Brachypterous* أو بعدم وجود أجنحة *Apterous*، وتعيش أساساً على الأرض، وينتج هذا التخفي (التمويه) المتميز نوعاً من الحماية النسبية من الافتراس لكل من الأنواع الطائرة، أو غير القادرة على الطيران، ويبعد أن للأنواع غير الطائرة ميزة خاصة؛ من حيث زيادة قدرتها على التناسل (تميل الإناث في الأنواع غير الطائرة إلى وضع كمية أكبر من البيض؛ نظراً لقلة القيود نسبياً على حجم جسمها).



شكل ٢ - ٥

تصنيف خواص تطوري جزيئي لـ ٣٩ نوعا من حشرات العصبي السيارة (من رتبة الفازماتوديا). مطابق عليها التحولات التطورية المحتملة بين امتلاك الأجنحة وعدمها (وايتنج وزملاؤه ٢٠٠٣).

ومن أجل فهم أفضل لنمط تطور الأجنحة تاريخياً، قام "وايتينج وزملاؤه" Whiting et al. ٢٠٠٣، بتقدير التصنيف الجزيئي المبني على أساس تسلسل الـ"دنا" المستخلص من كل النواة والمايتوكوندريا، مما يقرب من ٤٠ نوعاً تمثل معظم الـ ١٩ عائلة فرعية المعروفة من الحشرات العصوية. كذلك تضمن بحثهم أنواعاً أخرى تمثل أكثر من ٢٠ رتبة أساسية من الحشرات المجنحة، بصفتها مجموعات خارجية عن مجموعة الفازماتووديا *Phasmatodea*، وقد أيدت تحليلات خارطة التصنيف التطوري للخواص (معروض جزء منها في الشكل ٥-٢) فكرة تطور الأشكال غير المجنحة من حالات مجنحة قرب قاعدة حزمة الفازماتووديا، كما أنه قد جرى استعادة الأجنحة في وقت لاحق، فيما يبدو من خلال أربع مناسبات مستقلة (مع ما يبدو من فقدانها مرتبين)، وقد أظهرت وسائل أخرى للتحليل التصنيفي التطوري، تقديرات مختلفة قليلاً بشأن عدد مرات استعادة (أو فقد) الأجنحة، ولكن الاستنتاج الذي لا لبس فيه أن النمط الظاهري المعقد (الأجنحة) فقد في مراحل التطور ثم استعيد لاحقاً في بعض خطوط نسل معينة للحشرات العصوية.

وتحتفل أسباب هذه المخالفة الصريحة لقانون "دولو" عن تلك المشار إليها في المثل السابق؛ حيث يبدو الانحراف عن المسار المعتمد لتكونين الأعضاء **Heterochrony** مسؤولاً عن عودة ظهور أشكال ظاهرية معقدة (مثل نمط التكاف الأصداف في بعض الواقع البالغة عبر التطور؛ ففي حالة الراهنة التي تتضمن بزوج "العصي الطائر" من "العصي السيارة"، يبدو من المحتمل أن مسيرة تطور الأجنحة ظلت كامنة في الجينات، ولكن جرى تقييدها في مرحلة مبكرة من خط تطور الحشرات العصوية؛ لتعود إلى الظهور مرة أخرى في مختلف الخطوط الفرعية، ويتمثل أحد التفسيرات المحتملة بشأن الإبقاء على هذه المسارات الجينية والكمياتية الحيوية، غير المستخدمة لمدد تطورية طويلة، في احتمال احتياج نمو أجزاء أخرى من جسم "العصي السيارة" إلى برنامج النمو نفسه أو ما يشابهه.

ومن المعروف مثلاً عن ذبابة الفاكهة، أن الآليات الوراثية والخلوية اللازمة لتكوين الأجنحة (التي تتضمن جينات منظمة لتكوين أعضاء كاملة Homeotic genes وتأثيرها التنموي على مناطق معينة من الخلايا الأولية Primordial cell regions غير المتمايزة، معروفة باسم الأقران التخيلية Imaginal disks) وثيقة الصلة بالآليات الوراثية والخلوية اللازمة لتكوين الأرجل؛ بناءً على ذلك فليس من المستغرب أن تكون الآليات التعليمات الجينية اللازمة لتكوين الأجنحة في الحشرات غير المجنحة، قد جرى الإبقاء عليها لفترات تطورية طويلة؛ نظراً إلى تشابهها الشديد مع الآليات (والتعليمات) اللازمة لتكوين الأرجل، وربما تكوينات جسدية أخرى أساسية، ويحدث من آن إلى آخر في مسيرة التطور، كما في حالة بعض خطوط تناسل الحشرات العصوية، أن تستدعي الدوائر التنموية الأساسية مرة أخرى لتكوين أجنة.

سلطعونات (سرطانات، كابوريا، النساك والملوك) Hermits and Kings

أثرت الأصداف الملتفة للرخويات ذات الرجل البطنية (انظر السابق، أشكال أصداف الواقع والمزيد من أشكال أصداف الواقع) بشكل كبير على تطور تصميم الأجسام في مجموعة مختلفة تماماً من كائنات السلطعون المعروفة باسم النساك Hermit crabs، وعلى حين تصنف معظم المفصليات Arthropods المنتسبة إلى الشعبة الفرعية "القشريات" Subphylum Crustacea (الإستاكوزا Lobsters والروبيان Shrimp، والسلطعون Crabs، وما شابهها) قشرة واقية أو هيكلًا خارجيًا يغطي معظم جسم الحيوان، فإن بطن "سلطعون النساك" Hermit crabs، طرية وعارية، كما أنها ملتوية بشكل غير متافق، مما يجعلها مناسبة تماماً لاحتلال التجويف الحلزوني لسكن السلطعون النساك، المتمثل في

صفة خالية من أصداف ذوي الأرجل البطنية، يتخذها السلطعونات الناسك منزلا
حسبينا له.

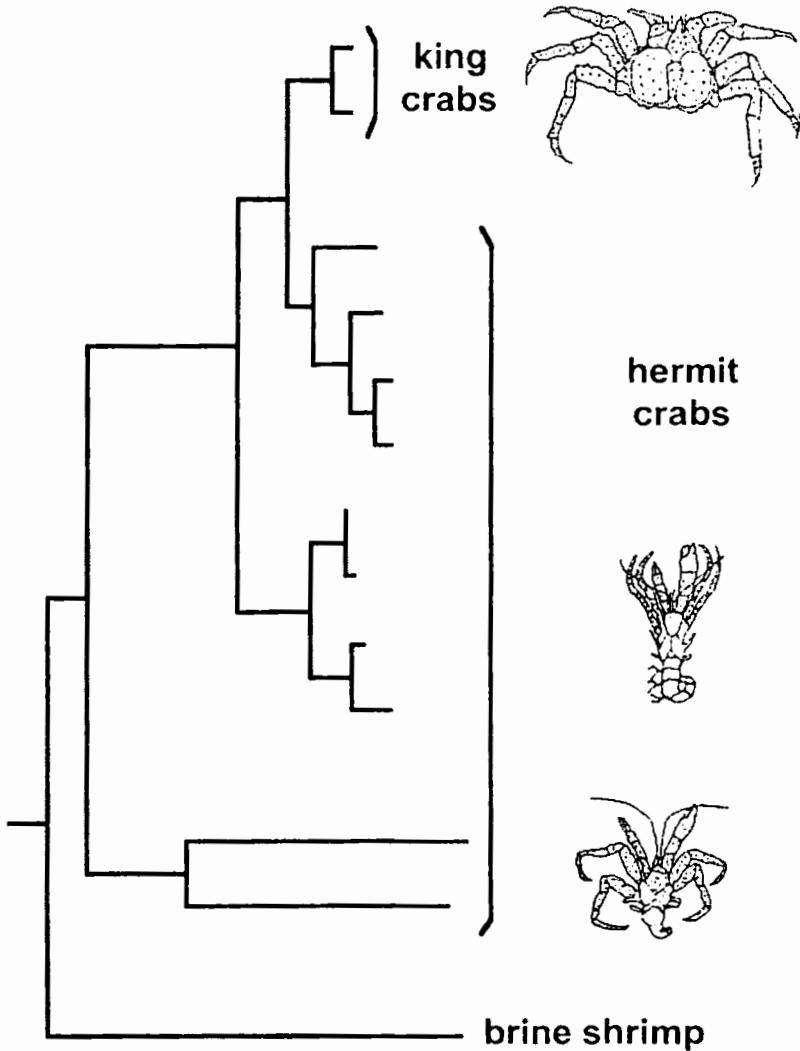
وتبدأ حياة السلطعونات الناسك كيرقات سابحة في المياه *Sea-borne nauplius larvae* ذلك وتتجدد مأواها في أصداف القوافع الخاوية، وهذه السلطعونات نشطة جدًا في البحث عن مأوى خال لها، على أن يكون مناسبا تماما لحجمها وشكلها وشعورها، كما هي الحال مع كثير من أصحاب المنازل، فكل سلطعون منها يتطلع إلى الارتفاع بماء، فيقوم على سبيل المثال بمبادلة (مقايضة) مأواه الصغير بأخر أكبر جحما كلما نما، وفي كل مرة يعثر فيها على مأوى مناسب يحشر السلطعون خلفيه الصغيرة العارية في صفة الكائن السابق تاركاً أرجله ورأسه فقط بارزين من قلعته المناسبة.

وتعود هذه السلطعونات من الكائنات المنتشرة بكثرة، سواء من ناحية تتنوع أنواعها الموجودة، أو من ناحية عدد أفرادها، وتنشر تقريبا على جميع سواحل المناطق الاستوائية والحرارة حول العالم، ويمكن رؤية قطعانيا وهي منطقة داخل منازلها المؤقتة ذات الأشكال الهندسية المتباعدة التي حصلوا عليها من مختلف أنواع الرخويات السابقة؛ إضافة إلى ذلك تنتشر سلطعونات الناسك في سجلات الأحفورات التي تمتد إلى أكثر من ١٥٠ مليون سنة، بناء على ذلك، فإن سياسة افتقاء مسكن للمعيشة، تبدو بدلاً ناجحاً لأسلوب بناء الهيكل الخارجي بالجهود الذاتي، الذي تتبعه معظم الفشريات الأخرى.

ويعد الشكل الحلواني لجسم سلطعون الناسك غريباً ضمن باقي السلطعونات التي تمتلك بطنًا مستقيماً وذيلًا - يبقى تقليدياً - محشوراً بأمان تحت صدر الحيوان، ومن المستغرب حقاً أن للسلطعونات المسمى بالملك *crabs king* التابعة لعائلة ليثاديidae بطنًا ملتوياً في غير تناسق، تذكر في شكلها بطن

سلطعونات الناسك؛ وقد أدى ذلك منذ مدة طويلة، إلى الشك في احتمال وجود قرابة لصيقية بينهما بغض النظر عن الفرق الواضح في الحجم (سلطعون الملك ضخم)، وأسلوب الحياة (يسنوطن سلطعون الملك البحار العميقه البارده ولا يسكن صدفات الواقع). وعلى أية حال فقد بقي الأمر حتى أتيحت بيانات تحليل تتبع الـ"دنا". التي أكدت القرابة الشديدة بين النوعين، وفي واقع الأمر استخدم كنجهام وزملاؤه Cunningham et al. ١٩٩٢، تتبع سلاسل الـ"دنا" من المايتوكونديا، وبينوا أن سلطعونات الملك تحتل فرعاً عميقاً داخل شجرة التصنيف الأوسع لسلطعونات الناسك (الشكل ٦-٢)، ويبدو أن هذا الاكتشاف توصل إلى حل لغز سبب امتلاك سلطعونات الملك لجسم ملتوٍ، ومن الواضح أن حالة الجسم هذه ما هي إلا ميراث تصنيفي تم الإبقاء عليه من سلف سلطعون الناسك من ساكني أصداف الواقع الأخرى، إضافة إلى ذلك فإن وضع حسابات الساعة الجزيئية Molecular-clock في الحسبان قاد كنجهام وزملاءه إلى استنتاج أن التحول التطوري من سلطعون الناسك إلى سلطعون الملك حدث منذ حوالي ١٣ إلى ٢٥ مليون سنة مضت.

-



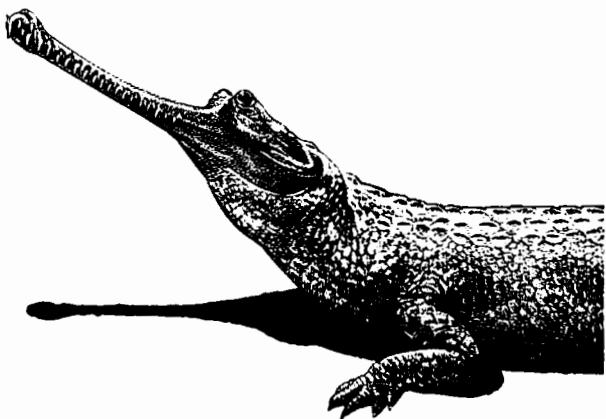
الشكل ٢ - ٦

شجرة تصنيف خواص نطوري لسطعونات الستاسك" والـ"ملك" (إضافة إلى روبيان المياه المالحة كمجموعة خارجية) استناداً إلى تسلسلات الجينات الريبيوسومية من المايتوكوندريا (كنجهام وزملاؤه ١٩٩٢).

وطرح نتائج تحليلات تصنيف الخواص التطوري هذه السؤال الآتي باللحاج: ما الذي حفز الكائنات في خط سلالة سلطعون الملك إلى هجر أمان أصادف القوافع؟ لا أحد يعلم على وجه التحديد، ولكن تقول إحدى النظريات المعقولة: إن أصادف الواقع نادرة نسبياً في الظروف المعيشية في عمق البحر حيث يعيش سلطعون الملك؛ ففي غيبة ضمان كافٍ لمستقر آمن لابد أن ضغوط الانتقاء كانت قوية بالنسبة لسلف أشباه سلطعون الناسك، حتى يتحول إلى الشكل المعتمد للسلطعون بتعطية أجسامهم الهشة بهيكل خارجي واقٍ؛ بناءً على ذلك فإن المنطق التطوري لتقوية أجسام سلطعون الملك ودعمها (بالقشرة الواقية) يشبه إلى حد بعيد السيناريو ذاته، الذي ينطبق على السلطعونات التقليدية، ولكن مع إضافة شيء من اللتواء.

الغاريات الحقيقية والمزيفة

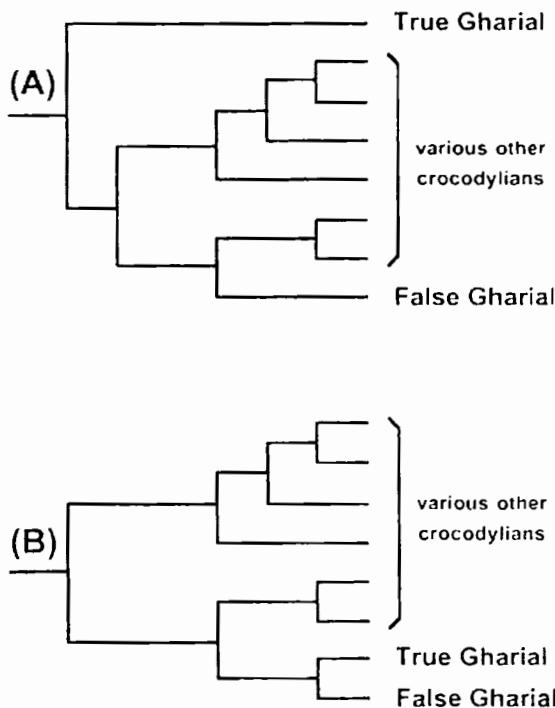
على الرغم من قيام أي من الجزيئات أو الأشكال الظاهرية برسم صور مختلفة تماماً لأي مجموعةٍ تصنيفية، فإن التناقض الواضح بين هذين المصادرتين للمعلومات نادر الحدوث في الواقع، ويلقي الضوء في الأبحاث العلمية (وهذا الكتاب أيضاً) على المخرجات غير المتناسبة؛ حيث تعد من المسائل المثيرة التي تجذب الانتباه بشكل خاص، ويصف هذا الجزء من الكتاب إحدى هذه المفارقات الصارخة بين أشجار التصنيف التطوري المستمدة من كل من البيانات الجزيئية والمورفولوجية، وتتضمن هذه الحالة نوعين من الغاريات *Gharials*، (المعروفين أيضاً باسم *gavials*)، من رتبة *Crocodylia* (التمساحيات) التي تضم أيضاً ٢١ نوعاً من التماسيخ، والقطوريات *alligator* (تماسيخ أمريكية)، والكيمانات *Caiman* (أشباء التماسيخ، تماسيخ أمريكية- استوائية).



غاريال حقيقى

وتبدو الغاريالات مثل باقي أعضاء رتبة الكروكوديليا، فيما عدا أن لديها بوزًا ضيقاً ممتداً، ونقطن الغاريالات الحقيقية (*Gavialis gangeticus*) الأنهر في شمال شبه القارة الهندية، أما الغاريالات الزائفة (*Tomistoma schlegelii*) فنقطن في مستنقعات المياه العذبة والبحيرات والأنهر في إندونيسيا وماليزيا، وكما يدل اسمها الشائع، فلم تصنف الغاريالات الزائفة بوصفها ضمن مجموعة الغاريالات الأصلية "جيغاليدي" *Gavialidae*، ولكن بصفتها أحد أشكال التماسيع (*Crocodilidae*) التي تطورت أسلافها بالأسلوب التقاربي حتى وصلت إلى الشكل العام للغاريالات الحقيقة، وذلك من خلال تطويرها المستقل لخرطوم رفيع طویل، وقد أقنعت هذه الاستنتاجات المبنية على تقديرات تفصيلية بعديد من الصفات المورفولوجية الأخرى، والمنطق الكلاديسي *Cladistic* (التصنيف المستند إلى علاقات النشوء والتطور)، معظم اختصاصي الزواحف والبرمائيات، بأنه على الرغم من المظاهر الخارجية فإن الغاريالات الزائفة والحقيقة ليستا على صلة قرابة تطورية وهذه الرؤية التقليدية موجزة في الشكل ٧-٢، ثم بزغت بعد ذلك وجهة نظر مخالفة تماماً، بناءً على تحليل تسلسل الـ"دنا" من المايتوكوندريا.

وفي ضوء الدلائل الجزيئية الحديثة فإن الغاريالات الزانفة ظهرت في السابق تابعة إلى مجموعة التماسيخ Crocodylidae عن طريق الخطأ، وأنها في المقابل تمثل خطأً تناسلياً (شقيقاً) لصيقاً للغاريالات الحقيقية (كما هو موضح في شكل ٧-٢ بـ). وعلى ذلك فهناك تناقض واضح بين الجزيئات والمورفولوجيا فيما يتعلق بالوضع التصنيفي التطوري للغاريالات الحقيقية والزانفة في شجرة التماسيخ.



شكل ٧ - ٢

فرضيتان متفرقتان ومتنا夙تان بشأن وضع التصنيف التطوري للغاريالات الحقيقة والغاريالات الزانفة داخل حزمة الكروكوديليا (هارشمان وزملاؤه ٢٠٠٣). (A) السيناريyo التقليدي استناداً إلى التصنیفات التطورية المتعددة للخواص المورفولوجية، و(B) سيناريyo بديل مستند إلى تحلیلات تصنیفیة تطورية لعديد من الخواص الجزيئیة

ونظراً لأن جميع المواقع في جينوم المايتوكونديا متصلة وراثياً وتطور كوحدة متكاملة، فإن التصنيف المبني على دراسة دنا المايتوكونديا بعد النموذج الأفضل لشجرة التصنيف الجيني، وقد أظهرت النظريات أن طوبوغرافيا أي شجرة تصنيف جيني (سواء من النواة أو من المايتوكونديا) يمكن أن تختلف عن الطوبوغرافيا المتفق عليها لشجرة الأنواع لأي سبب من أسباب عده، تصب في النهاية فيما له علاقة بأخطاء جميع العينات الجينية، وفي الواقع الأمر تتضمن كثيراً من أشجار الجينات شجرة للأنواع الحية، وعلى ذلك يجب في الحقيقة النظر إلى أي رسم بياني لأي نوع بصفته تمثيلاً ضبابياً (غير محدد) إحصائي Cladogram (ماديسون Maddison ١٩٩٧) لتصنيف شبه مستقل للجينات، وهذا يعني أن تحديد أي شجرة، استناداً إلى شجرة مفردة مؤسسة على تحليل جيني، يمكن أن يحمل في طياته كثيراً من المشكلات، وعلى هذا الأساس فهناك احتمال كبير لخطأ تصنيف مجموعة التماسيح Crocodilians المبني على تحليل دنا المايتوكونديا، وكون التصنيف المورفولوجي هو الصحيح، وفي المقابل يحتمل أن يكون التصنيف المبني على تقدير الأشكال الظاهرة (المورفولوجية) على خطأ، وأن التصنيف على أساس دنا المايتوكونديا هو الذي يعكس شجرة النوع بصدق. وأما الاحتمال الثالث فهو أن يكون كل من التصنيفين سليماً ولكن فسرت مجموعة بياناتيه بأسلوب خطأ، والاحتمال الرابع أن يكون كلُّ من البيانات المتاحة في المجموعتين يشير إلى طوبوغرافيا خطأ لشجرة التماسيح.

وتطلب التفرقة بين هذه الاحتمالات مزيداً من المعلومات الجينية ومزيداً من التحليلات، وفي هذه الحالة فقد تم جمع بيانات جزيئية من جينوم النواة أيضاً، ومالت جميعها إلى تأييد التصنيف المبني على تحليل دنا المايتوكونديا؛ حيث أشارت إلى قرابة الأخوة النصيحة بين الغاريالات المزيفة والحقيقة (كما هو

موضح في رسم ٧-٢ (B)، هذا وقد تضمن أحد البحوث المحورية (هارشمان وزملاؤه Harshman et al. ٢٠٠٣) تحليلاً تصنيفياً جزيئياً مفصلاً للجين المعروف باسم *c-myc proto-oncogene* من داخل أنوية الخلايا. واعتقد أصحاب البحث أن الدليل أصبح قاطعاً، كما أنهم أثروا احتمالاً بأن التعارض بين البيانات الجزيئية والمورفولوجية قد يكون ظاهرياً وليس حقيقةً؛ حيث (حسب ظنهم) إن بعض السمات المورفولوجية المستخدمة في الدراسات السابقة جرى تشفيرها أو تأويلها بطريقة غير سليمة، وعلى سبيل المثال فإن الخرطوم الطويل الضيق الموجود فقط في الغاريات ويعتبر علامة مميزة فريدة لها، يبدو الآن - في حد ذاته - (في ضوء التصنيف الجزيئي) صفة مشتركة متوارثة، عوضاً عن كونها نتيجة لتطور تقاربي.

إذا صح كل ذلك، فمعنى أنه أن تقيير التصنيف السابق المبني على مقارنة المورفولوجيا قد انكر خطأ المكانة الأخوية المستحقة بين الغاريات المزيفة والحقيقة، وبناءً على ذلك، يبدو في النهاية أن الغاريات المزيفة ما هي إلا غاريات حقيقة، على الرغم من عدم القدرة على تسميتها غاريات حقيقة؛ حيث إن هذا الاسم شائع بالفعل ويصعب تغييره.

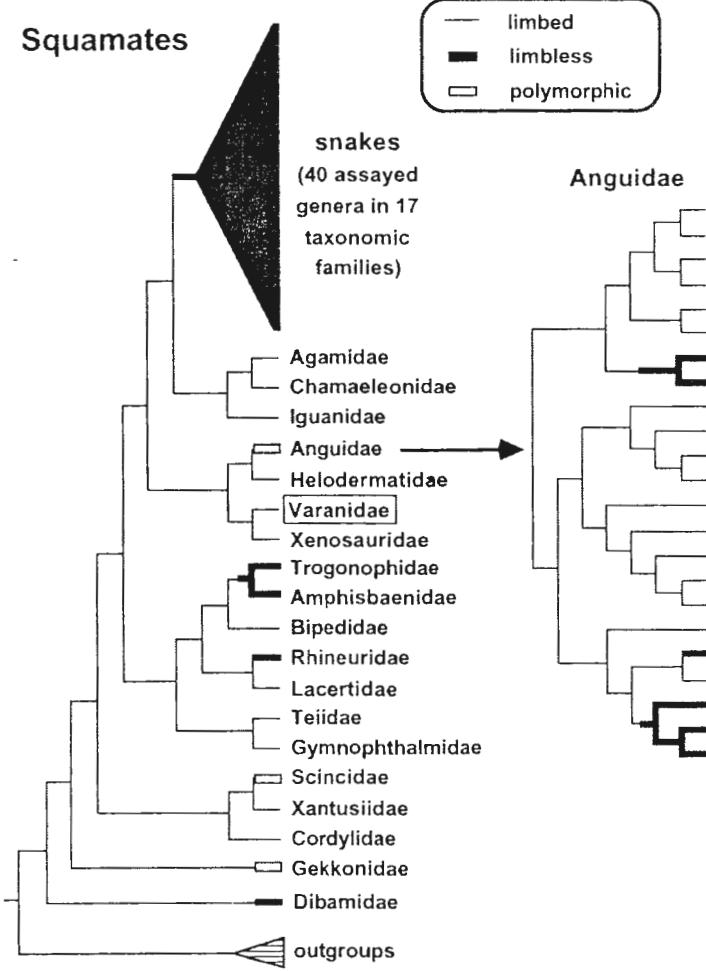
فقد الأطراف في شجرة الزواحف

كما يستدل من اسمها، فالزواحف ذوات الأربع أرجل (فقاريات من دون الأسماك) تمتلك أربعة أطراف، ولكن هذا ليس صحيحاً على طول الخط؛ ففي داخل رتبة السكواماتا Squamata (جلدها مغطى بالقشور أو الحرشف، مثل الثعابين والسحالي وما شابههما) تختفي الأرجل أو تكون مختزلة إلى حد بعيد، وعلى سبيل المثال فإن السحالي الدودية Worm-lizards (رتبة تحتية

(Amphisbaenia) هي من السحالي الحفارة، وتستخدم أجسادها المشابهة للحبال والخالية من الأرجل وروعتها المدببة؛ كي تجد طريقها في التربة، كما أن هناك السحالي الزجاجية Glass lizards (كثيراً ما تصنف ضمن عائلة الأنجويدي Anguidae)، وهي مجموعة أخرى بلا أرجل، وتشبه ظاهرياً (على الرغم من وجود حراشف) الديدان الكبيرة؛ أما الثعابين (من الرتبة التحتية Serpentes) والتي تشمل حوالي ٢٧٠٠ نوع فلعلها أكثر الزواحف المفترقة إلى الأرجل انتشاراً ووضوحاً للعيان، ومن بين الصفات التي تميز الثعابين الموجودة حالياً عن غيرها من رتبة الحرشفيات المفترقة إلى الأرجل وجود ألسنة متفرعة بشدة، وعدم وجود جفون أو آذان خارجية.

وقد قام فيدال وهيدجز Vidal and Hedges ٢٠٠٤، بجمع تسلسل الدنا من اثنين من جينات الأنووية بطيئة التطور، من أجل تقيير علاقات الحرشفيات ببعضها البعض، وتدل النتائج (الموجزة في الجزء الأيسر من الشكل ٨-٢) أن الثعابين الموجودة أحادية التصنيف، مثلها في ذلك مثل عديد من مجموعات الحرشفيات التقليدية المعروفة مثل السحالي المشابهة للإيجوانا (عظائية أمريكية استوائية)، وهذا يضيف مزيداً من الثقة لتفرع بنية الشجرة الجزيئية بصفة عامة.

ومن الدلائل المستمدة من الشكل الظاهر وغيره فإن سلف الحرشفيات كان له أرجل، ويمكن تطبيق المقوله نفسها على بعض الحزم الخاصة؛ مثل الثعابينات Serpentes والأنجويدي Anguidae الداخلين ضمن الحرشفيات (انظر الجزء الأيمن من الشكل ٨-٢)، بناءً على ذلك فإن التصنيف الجزيئي يدل على أن حالة عدم وجود أرجل هي حالة مستحدثة نشأت عدة مرات بصفة مستقلة في الحرشفيات، وقد ارتبطت حالات فقد الأطراف أو اختزالها الشديد تطورياً في الحرشفيات، مع زيادة طول الجسم بالنسبة إلى محيط الجسم، وكذا مع انحراف واضح نحو التحرك المتموج.



شكل ٢ - ٨

إلى اليسار: تقدير التصنيف التطوري لزواحف السكواماتا وغيرها من المجموعات الخارجية استناداً إلى تسلسلات جينات الأنوبيّة (في DAL و هي DJZ ٤٠٠٤). وإلى اليمين: تصنيف تطوري جزيئي مقدر من تسلسلات جينات المايتوكوندريا من ٢٣ نوعاً من عائلة سحالي الأنجوبيدي (فينز و سلينجلوف ٢٠٠١ Wiens and Slingluff)، يشير كل من التمثيل غير المنفع (اليسار) والمنفع (اليمين) للتصنيف التطوري إلى أصول تطورية متعددة لغياب الأرجل في السكواماتا.

وقد حفز وجود تناقض علمي بشأن نظريتين متنافستين حول أصول تطور الثعابين، الدراسة التي قام بها فيدال وهيدجز، وقد افترض السيناريو البري أن الثعابين انحدرت من سلف حرشفي ذي عادات للحفر أو الحفر الجزئي، والخط التناسلي الدقيق ليس محدوداً بالضرورة، ولكن الفكرة العامة هي أن اختزال الأطراف ثم فقدانها بعد ذلك حدث في بعض السلف الحرشفي الذي اتخذ أسلوباً حفرياً في حياته، وفي المقابل من منظور السيناريو البحري، فقد نشأت الثعابين من سلف يعيش في الماء، وجرى تفسير كلٍّ من النظرية البرية والنظرية البحريّة، بصفتها تتماشى مع التفاصيل المورفولوجية المختلفة التي تشتهر فيها الثعابين الحالية وأسلافها النظرية، سواء كانت برية أو بحرية، ولكن من الطبيعي عدم جواز صحة كلٍّ من النظريتين في وقت واحد (مع الوضع في الاعتبار افتراض أن الثعابين أحادية التصنيف).

وليس المنشأ المائي للثعابين باحتمال مستبعد كما قد يبدو، وهناك اليوم حوالي ٥٠ نوعاً من الثعابين السامة (من عائلة هايدروفيدي *Hydrophidae*) تقطن مياه المحيطين الهادئي والهندي؛ إضافة إلى ذلك فقد حدثت صحة علمية حديثاً عند اكتشاف بقايا أحفورية لثعابين مائية بائدة (*Pachyophiids*)، لها أطراف خلفية صغيرة ولكنها واضحة، وعلى أية حال فإن استيطان الثعابين في الماء (سواء الأحفورات أو الحديثة) لا يقطع بنشأة الثعابين في الماء؛ لأنّه من الجائز أيضاً أن يكون السلف قد نشأ على الأرض ثم غزا المياه بعد ذلك.

وفي الواقع، تقول نظرية النشأة من المياه بشكل تقليدي، إن الأحفورات والثعابين الحالية تطورتا من زواحف مائية من العصر الطباشيري معروفة باسم الموساسورات *Mosasauers*، ولا يوجد أحياً منها اليوم، ولكنها استمرت في الوجود من خلال أقاربها من عائلة فارانيدا *Varanidae* (سحالي ضخمة).

بناء على ذلك، فإذا صحت نظرية النشأة من المياه فتكون المؤسسورات والثعابين الحالية على قرابة وثيقة جدًا، وتلتها السحالي الضخمة "فارانيدا" بصفتها الإخوة المباشرين لهذا الثنائي، وفي قول آخر: يجب أن تكون الثعابين نوعاً متطروراً من سحالي الفارنيدا، وعلى أية حال فقد بنت نتائج التصنيف التطوري الجزيئي (في DAL وهيدجز) أن الفارنيدا لا يجوز اعتبارها سلفاً ولا حتى إخوة مباشرة للثعابين (شكل ٨-٢)، وبناء على تفسيرهما فيبدو أن سلسلة التطور المقترحة من المؤسسورات إلى الثعابين المائية المبكرة قد انقطعت، ومن ثم رفضت النظرية الأصلية بصفة مبدئية، بشأن منشأ الثعابين من سلف مائي في الأساس.

ومع وضع طبيعة الشد والجذب في الجدل القائم حول "البر أو لا" في مقابل "البحر أو لا" في الحسبان، فإنني أشك في أن النتائج الجزيئية المذكورة أعلاه ستكون نهاية المطاف في هذا الأمر، وحتى لو صح سيناريو المنشأ البري للسلف. فسيظل هناك الكثير عن معرفة تفاصيل سلف الثعابين وأشكاله المورفولوجية وأسلوب حياته، وفي جميع الأحوال، فإن ما يبدو واضحاً من تصنيف الحرشفيات هو القبول الظاهري الذي قبلت به مختلف الزواحف التخلّي عن أطرافها الحركية التي تعتبرها معظم ذوات الأربع مهمة للغاية.

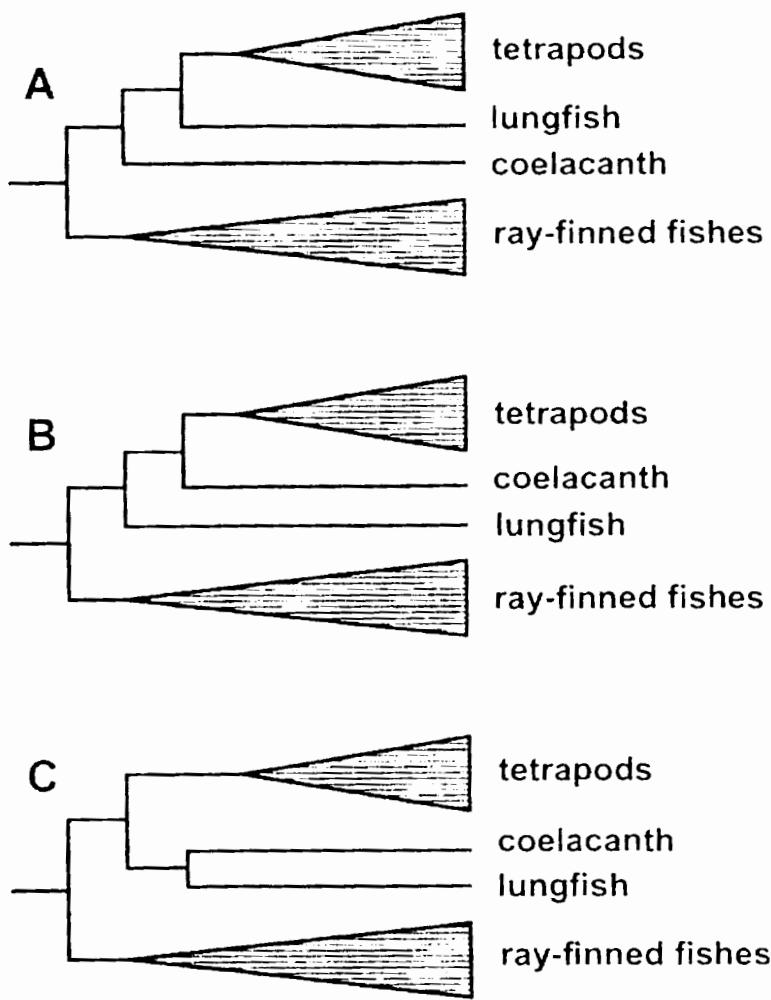
نشأة ذوات الأربع من الأسماك

زحفت الأسماك الشبيهة بالبرمائيات ببطء من البحار الأولية أو البحيرات، لكي تصبح أول ذوات أربع في العالم (فقاريات بحرية) منذ حوالي ٤٠٠ مليون سنة، ويشير سجل الأحفورات إلى أن الزعناف اللحمية، الصدرية والخوضية لهذه

الأسماء ذات الزعانف الفصية (الفصيلة التحتية ساركوبتيريجيان Sarcopterygii). كانت مختلفة تماماً عن أقاربها ذوي الزعانف الشعاعية "رأي Actinopterygii Ray finned"، وتضم هذه الزعانف الفصية، شكلاً عظيماً معدناً بداخلها؛ مما جعلها تبدو وتعمل مثل أطراف أولية. ثم بدأت البرمائيات التي تحولت إليها هذه الأسماك المدهشة في التشعب تدريجياً حتى انتهت بعض خطوط النسل إلى الزواحف (التي انبثق لاحقاً من بعض مجموعاتها الفرعية، كل الثدييات والطيور)، وبناءً على ذلك، ومن منطق التصنيف التطوري، يمكن بتقى اعتبار كل ذوات الأربع أسماكاً محورة Sarcopterygian.

انتشرت الساركوبتيريجيان السمكية وتشعبت بكثرة في مجموعات مختلفة، ويجري تمثيلها على أفضل وجه في مجموعات الأحفورات القديمة، والتي تسمى أحياناً في مجملها باسم ريبيديسينيان Rhipidistians، وقد اندثرت معظم خطوط نسل أنواع أسماك الساركوبتيريجيان من مئات الملايين من السنين، ولكن قلة ثمينة منها ما زالت تعيش حتى اليوم؛ ويتمثل أولها في الأسماك الرئوية lungfishes "ديبنيوي Dipnoi"، بإجمالي حوالي ستة أنواع في ثلاثة فارات جنوبية (أستراليا، وأمريكا الجنوبية، وأفريقيا). ومن بين هؤلاء تتمتع السمكة الرئوية الأسترالية Neoceratodus forsteri باهتمام خاص؛ من حيث شكل جسمها العام (على أقل تقدير) الذي يشبه كثيراً سلفها المنقرض من ذوات الأربع (التترابود Tetrapod).

ومن بين أسماك الساركوبتيريجيان الموجودة الأخرى السمكة المشهورة سيلاكانث Coelacanth التي سميت مبدئياً باسم لاتيميريا شالومني Latimeria chalumnae (وقد تكون في الحقيقة مركبة من نوعين متقاربين من المحيط الهندي والمياه المجاورة له). وقد ظن سابقاً أن السيلاكانث اندثرت منذ حوالي ٦٥ مليون سنة، ولذلك فإن إعادة اكتشافها في عام ١٩٣٨ أصاب العالم العلمي بإثارة فائقة.



شكل ٩-٢

ثلاث فرضيات بديلة لجذر التصنيف التطوري لذوات الأربع (استناداً إلى الرسوم التوضيحية من ماير وWilson ١٩٩٠).

وتعُد أسماك السيلakanth والأسماك الرئوية الموجودة كنوزاً بيولوجية؛ لأنها تضرب أمثلة حية على شكل سلف "الترابود" العام وسلوكه؛ إضافةً إلى ذلك، فإنها تملك دنا مناسباً لإجراء التحليلات، وقد أثار هذا الكنز من المعلومات الجزيئية اهتماماً كبيراً بالتساؤل عن أقرب الأقارب للترابود، وهل هي أسماك السيلakanth أم الأسماك الرئوية؟ وفي الواقع الأمر توجَّد ثلث نظريات (انظر الشكل ٩-٢). فيما أن الأسماك الرئوية إخوة للترابود، وإما أن السيلakanth إخوة للترابود؛ أو أن كلاً من الأسماك الرئوية والسيلاكانث شعبٌ شقيقٌ للترابود.

وتعُد التفاصيل المورفولوجية دلائل غير حاسمة لهذه الاحتمالات؛ حيث إن بعض التفاصيل التشريحية (مثل وجود عضمة اتصال (لامية) فكيَّة Hyomandibular bone، وزردة glottis (جهاز إصدار الصوت)، وفتحات أنف داخلية، ونجمع (جسم) شرياني في القلب Truncus arteriosus، والتحام عظام الحوض)، تبدو أنها توحد بين الأسماك الرئوية والترابود، واستبعاد السيلakanth.

هذا على حين أن بعض السمات التشريحية الأخرى (مثل وجود التقاء ليمفاوي داخلي Endolumphatic commissure) تميز السيلakanth والترابود، وغير موجودة في الأسماك الرئوية، هذا بالإضافة إلى أمور أخرى (مثل وجود مستقبلات كهربائية على المقدمة أساساً، ووجود حاجز يفصل بين نصفي الدماغ) توجد بين الأسماك الرئوية والسيلاكانث وتستبعد الترابود، وكل الصفات المورفولوجية المذكورة أعلاه تغيب أيضاً (أو موجودة في شكل بديل) في الأسماك ذات الزعانف الشعاعية؛ وعلى ذلك، ومن منظور التقييم الظاهري، يمتلك كل نوع بعض الصفات التي تبدو مشتركة أكثر من كونها سمات موروثة عن أصناف سابقة. وعلى أية حال فليس كل الصفات المذكورة عاليه يمكن الاعتداد بها كصفات متشابهة تطورت من السلف؛ لأن الحزم التي تمثلها مبدئياً لا تتفق مع بعضها البعض، ومن هنا كانت المتأهة التصنيفية التي يرجى لها من خلال البيانات الجزيئية.

وقد تجمعت ثروة من تحليل المعلومات الجينية (سلسل كامل لدنا المايتوكوندريا، وكذا سلسلات الدنا من موقع نووية كثيرة) من أسماك السيلاكتن، والأسماك الرئوية، و مختلف الأسماك ذات الزعانف الشعاعية، والتراابود، ومن المثير للدهشة أن النتائج الحالية لا ترقى للتأكد؛ على الرغم من إضافتها بعض الدعم للنظرية (١) في الشكل ٩-٢؛ بناء على ذلك فمن بين الأسماك الحالية تبدو الأسماك الرئوية أقرب قليلاً من الناحية التصنيفة للفقاريات البرية من غيرها من المجموعات، وبغض النظر عن حقيقة تفرع شكل التصنيف فإن البيانات الجزيئية تشير بقوة إلى أن "العقد الداخلية" الثلاث في شجرة التطور في الشكل ٩-٢، لابد أنها كانت قريبة زمنياً إلى حد كبير في الزمن التطوري.

وإضافة إلى أهميتها الأكademie فإن التحليلات التصنيفية التطورية لمنشأ التراابود توضح مسألة أوسع بشأن خرائط تصنيف الخواص، وهي إمكانية اعتماد التفسير السليم لتطور حالات الأشكال الظاهرة - بشكل حيوي - على التحديد الدقيق لبنية التصنيف الجزيئي. فإذا كانت الأسماك الرئوية إخوة حقيقيتين لمجموعة التراابود إذا فوجود الزردة (جهاز إصدار الصوت)، والتحام عظام الحوض، وبعض الخصائص الأخرى (ذكر بعضها سابقاً) أشكال متشابهة تطورت Synapomorphies عن السلف، ونشأت بعد انفصال السلف التراابودي للأسماك الرئوية، عن قطيع أسماك سابق، وبتقدير الأمور ظاهرياً فإن هذا يعني أن عديداً من الخصائص التصنيفية الأخرى قد يكون خادعاً.

و على سبيل المثال، فإن وجود كل من المستقبلات الكهربائية الموجودة بصفة أساسية على مقدمة الرأس، وال حاجز الفاصل بين نصفي الدماغ، لا يعتمد بهما لتحديد حزم الأسماك الرئوية - السيلاكتن، ولعل هذه الصفات المشتركة ظهرت في سلف من الساركوبتيريجيان، ولكنها فقدت بعد ذلك من سلف أكثر قرباً لفريقي التراابود، أو ربما جرى اكتساب هذه الصفات بصفة مستقلة في خطوط نسل كل من الأسماك الرئوية والسيلاكتن.

ويقى احتمال وجود ترتيب تصنيفي سليم مختلف من الموضع في شكل ٩-٢؛ حيث يجب فيه مراجعة كل تفسيرات خرائط التصنيف التطوري للخواص المبدئية المذكورة عاليه مرة أخرى. أما المسألة الأوسع، الممثلة بأسماك الساركوبتيريجيان، فهي ضرورة إعادة النظر في كيفية تطور تصنيفات السمات في بعض الأحيان، كما تقضي بذلك بعض التغيرات الطفيفة في الخلفية الطوبوغرافية لشجرة التصنيف.

تأملات حول الباندا

تظهر بعض الكائنات تشكيلات محددة من الصفات التشريحية أو السلوكية بحيث تتلخص معضلة التصنيف في التعرف على مجموعات الأصناف العظمى التي تتنمي إليها على أفضل تقدير، وقد اشغل فكر العلماء على مدى حوالي ١٤٠ سنة بشأن الألغاز المتمثلة في النوعين العالميين لحيوان الباندا: الباندا العملاقة *Ailurus fulgens* والباندا الأصغر أو الحمراء *Ailuropoda melanoleuca* وكلاهما يقطن الصين، وعلى الرغم من أنهما يقتاتان على النباتات فإن هناك بعض الشك في انتمائهما إلى رتبة أكلية اللحوم، وهنا تنتهي اليقينيات.

وفي عام ١٨٦٩ قدم الأب أرماند دافيد Armand David، عضو البعثة التبشيرية وختصاصي العلوم الطبيعية، أول وصف علمي للباندا العملاقة، وأسماها "أورسوس ميلانوليوكا" *Ursus melanoleuca* ومعناها "الدب ذو اللونين الأبيض والأسود"، ويبدو الحيوان ظاهريًا كالدب (عائلة أورسيدي Ursidae)، ولكن له صفات عديدة لا تشبه الدب بحال من الأحوال: أسنان مقلطحة فقط (أي بدون أنياب)، ووجبات عشبية فقط (من نبات الباامبو)، وعدم السُّبات الموسمي، وصوت ثغاء حزين (مثلاً الماشية)، وـ"إبهام" متقابل (هو في حقيقته عظمة الرسغ محورة)؛ بحيث يسمح للحيوان بالقبض على الأغصان الصغيرة.

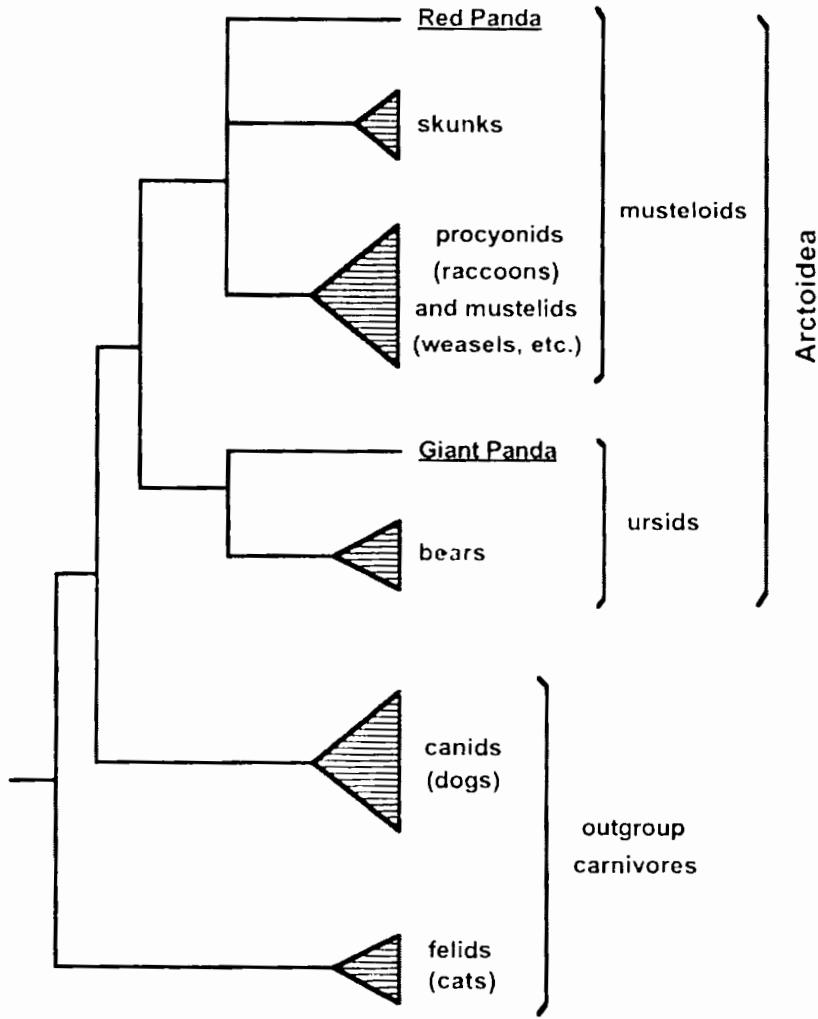
وقد أرسل دافيد هيكلا عظيماً للباندا العملاقة Giant Panda إلى إحدى الكليات العلمية (الفنون ميلن - إدواردز Alphonse Milne-Edwards)، التي خلصت إلى أن الحيوان أقرب إلى الباندا الحمراء Red Panda، التي كان يعتقد أيامها أنها تنتمي إلى عائلة الراكون Raccoon بناء على ذلك قامت الكلية بتغيير الاسم العلمي من أورسوس (دب) Ursus إلى أيلوروبودا Ailuropoda، ولم تنته المسألة عند هذا الحد، فبعد مضي أكثر من قرن من الزمان، وعلى الرغم من صدور أكثر من أربعين بحثاً مورفولوجياً عن الموضوع، فلم يظهر أي اتفاق علمي واضح بشأن سلف الباندا العملاقة.

وعلى صعيد آخر، فلم تكن العلاقات التصنيفية للباندا الحمراء أقل جدلاً فقد دار الجدل الصاخب عما إذا كان هذا النوع أقرب ما يكون إلى الدببة Ursidae، أو بروسيونتيدي Procyonidae، أو مستيليدي Mustelidae (مثل العرسة Weasels والقضاعة Otters أو الغرير Badgers أو الشره Badgers أو Wolverine)، أو إلى المستيلويدي Musteloidea (مثل Mustelidae بما في ذلك الظربان Skunks)، أو بينبيديا Pinnipedia (مثل الفقمة seals أوأسد البحر Sea lions أو Walruses)، وتوضع كل هذه الأصناف تقليدياً ضمن (أو في حالة Pinnipedia تصنيفياً بجوار) العائلة الكبرى أركتويدي Arctoidea.

وفي الواقع، فإن المجموعات اللاحمة الحالية التي لم يتم نسبها عن فرب بصورة جدية إلى الباندا الحمراء، أعضاء في عائلات كبرى بعيدة عن النسب الكلبية كانويدي Canoidea (مثل الكلاب والثعالب، والذئاب وما شابهها)، والفيلوبيديا Feloidea (مثل القطط Cats، والزباد Civets، والتنمس Mongooses، والضبع Hyenas).

ولم يبدأ تاريخ انتساب الباندا الجيني في الانضاج حتى منتصف الثمانينيات، وقد جاءت أجود الإشارات التصنيفية التطورية وأرقاها من الباندا العملاقة،

وقد جاء الانفاق العام استناداً إلى التنوع الاستثنائي للتقنيات البحثية وثراء نتائجها (بما في ذلك تحليل البروتينات، والمقارنات المنشاعية، وتهجين الدنا، وتحليل تسلسل الدنا المباشر لعديد من الجينات)؛ حيث تمثل الباندا العملاقة خطأً تناسلياً، انشق ربما منذ ٢٠ مليون سنة، عن الدببة الأولى *Proto-bears* في وقت مبكر من خط الدببة Ursid lineage، وفي قول آخر: إن الباندا العملاقة في حقيقتها “دب”， إلا أن أجداده تفرعت مبكراً جداً في رحلة تطور الأورسيد (الدببة)، هذا ولم تتح حتى الآذن صورة واضحة مثل ذلك بالنسبة للباندا الحمراء، على الرغم من نمو كمية المعلومات الجزيئية، وعلى أية حال فقد تم استبعاد احتمالين سابقين، وهما: أن الباندا الحمراء نوع شقيق للباندا العملاقة، وأن الباندا الحمراء جزء من حزمة الأورسيد، وفي المقابل فقد بات من شبه المؤكد أن هذا النوع يتبع المستيلويدي .*Musteloidea*



شكل ٢ - ١٠

تصنيف تطوري لبياندا وما شابهها كما قدرت حديثاً من بيانات جزيئية
 فلين وزملاؤه (٢٠٠٠ Flynn et al.)

وقد ضُممت النتائج الجزيئية لنوعي الباندا؛ من أجل الحصول على تصنيف مركب مبدئي (الشكل ١٠-٢) عن اللواحم التي سبق وضعها في الأركيتويدي Arctoidea (ولم يوضع مكان *البيبيديا* Pinnipedia في الشكل؛ توخيًا للبساطة)، ويتبين أن حزمة الموستيلويد Musteloid منفصلة بوضوح عن حزمة الدببة (أورسيد)، وتتضمن داخلها ثلاثة خطوط تحتية: الظربان Skunks + Procyonids، والباندا الحمراء Red Panda Mustelids. وتتل التحليلات الإحصائية على أن الترتيب الدقيق لنقعر هذه الخطوط الثلاثة لم يتم حسمه من واقع البيانات الجزيئية، ويترك هذا الجزء من التصنيف - على الأقل في الوقت الحالي - وله تقسيم ثلاثي غير محدد.

وعند وضع الخصائص التشريحية والسلوكية لكل من الباندا العملاقة والباندا الحمراء، في عين الاعتبار من منظور هذا التصنيف الجديد للأركيتويدي Arctoidea، يتضح ساعتها مدى خطأ التسمية الشائعة لكليهما، كذلك يظهر بشكل أوضح أن مختلف الصفات المورفولوجية والسلوكية التي يتفرد بها الباندا العملاق، وتلك التي تتفرد بها الباندا الحمراء، إنما هي خصائص مستقلة، تطورت في كل منها عبر الفروع الطويلة في شجرة الأركيتويدي؛ وبناءً على ذلك فبالاستفادة من النظرة العميقية للتصنيف الجزيئي، أصبح سبب البلبلة السابقة بشأن تصنيفهم أقل غموضاً، جدير بالذكر أن وجود أي صفة ذاتية منفردة إلى حد كبير في خط تطوري واحد قد لا تؤيد إلا أقل القليل بشأن العلاقات مع الخطوط الأخرى التي تنقر إلى هذه الصفة.

دنا. الأحفورات والنسور البائدة

يعتمد تقدير التصنيف في العادة على تسلسل الدنا المستخلص من الأنواع الحية، ولكن يمكن أيضًا في بعض الحالات الخاصة استخلاص تسلسل الدنا من الأحفورات Fossils المصنونة جيدًا، ويتحلل الدنا بسرعة بعد وفاة نبات أو حيوان،

ولكن تحت بعض ظروف الوفاة السريعة الاستثنائية، مثل التجمد في درجات حرارة منخفضة، أو التركيز العالي للملح، قد تبقى بعض جزيئات الدنا متصلة نسبياً لفترات قد تصل إلى مائة ألف سنة (على أقصى تقدير)، ومع ابتكار الجهاز المعملي عالي التقنية، المعروف باسم جهاز تفاعل سلسلة البوليميريز PCR Polymerase chain reaction، استطاع العلماء حالياً استخدام سلسلات قصيرة من دنا الأحفورات، وتكبيرها وتحليلها؛ مثل العينات المستخلصة من المومياوات المحنطة، أو بقايا الجثث المجمدة، أو الجلود المملحة المحفوظة في المتاحف، أو نخاع العظام غير المهشمة، وبطبيعة الحال فإن دراسة الدنا القديم أو دنا الأحفورات أطلق العنوان لشخص كامل جديد؛ لأنّه علم الإحاثة الجزيئي

.Molecular paleontology

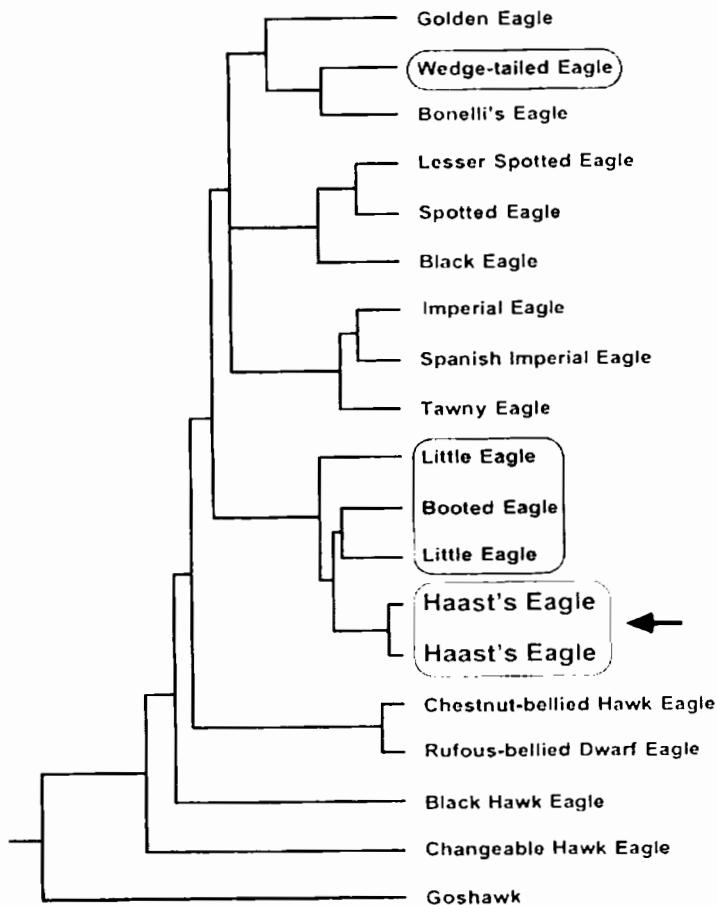
وقد وفر التحليل التصنيفي التطوري لدنا الأحفورات - في بعض الأحيان - رؤية تطورية عميقـة، لم يكن بالإمكان التوصل إليها من خلال الدراسات الجزيئية للأنواع الحية وحدها، وقد قدم مايكل بنس وزملاؤه Michael Bunce ٢٠٠٥ مثلاً ريفيراً في دراستهم الحديثة لواحد من أكبر الطيور القادرة على الطيران التي عرفها العالم على الإطلاق، وهو نسر نيوزيلندا البائد "هاست" Haast's Eagle (*Harpagornis moorei*).

طلت نيوزيلندا بصفة خاصة مسرحاً مدهشاً للتطور؛ نظراً إلى طوبوغرافيتها المتباينة، وطول فنزة انعزالها المادي عن أستراليا وبباقي قارات جنوب الكرة الأرضية، وعلى سبيل المثال فإن الغياب الكامل لأي ثدييات مفترسة في نيوزيلندا، كان ولاشك عنصراً مهماً لدعم تطور مجموعة متنوعة واسعة من الطيور التي لا تطير (انقرض معظمها الآن)، وقد تراوح مداها من طائر الصنعوا Wren الضئيل، إلى البط الذي لا يطير، وطيور الأهوار Rails، والغراب الضافر Wattled crows، وطيور الكيوي Kiwis، وطيور الـ"ماو" العملاقة Gigantic Moas (وكان بعضها يصلح ثلاثة أضعاف وزن النعامة)، وكان هناك حوالي ٢٠ نوعاً مستوطناً من طيور الـ"ماو" وحدها، قبل انقراض آخرها عقب

استيطان سكان جزر بولينيزيا في نيوزيلاندا منذ حوالي ٧٠٠ عاماً، وكانت طيور الـ"ماو"، في قمة أكل النباتات في الجزيرة، وتحتل المستوطنات الإيكولوجية للثدييات أكل النباتات (مثل الكانجارو والغزلان البرية) التي تقطن مساحات كبيرة. وكان نسر هاست نوعاً آخر من طيور نيوزيلاندا العملاقة، ويصل وزن جسم الطائر البالغ ١٥ - ١٠ كيلو جراماً، وتنصل المسافة بين طرفى جناحيه المنبسطين ٢ - ٣ م، ويصل طول كل مخلب إلى أكثر من ١٠ سم، ويبدو أنه تخصص في افتراس طيور الـ"ماو"؛ حيث يهجم أولاً، ثم يق卜 على منطقة الحوض بإحدى رجليه، ضارباً رأسها أو عنقها برجله الأخرى، ويقدر أن مخالب النسر الضخمة كان بإمكانها اختراق مسافة ٥ سم من الجلد واللحم؛ لتقب وتحطم العظام الداخلية التي يصل سمكها إلى حوالي ١ سم، وقد انفرض نسر هاست مثل فريسته من طيور الـ"ماو"، عقب وصول البولينيزيين.

اعتقد علماء الطيور في السابق أن نسر "هاست" ينتمي انسانياً لصيقاً إلى نوع آخر من الأنواع الضخمة، "النسر ذو الذيل الوتدى" *Wedge-tailed Eagle* (*Aquila audax*) الذي ما زال يعيش في أستراليا حتى الآن، وعلى الرغم من أن وزنه يبلغ مجرد ثلث وزن نسر "هاست"، فإنه يعد من أكبر أنواع النسور الموجودة، من هذا المنظور - بالإضافة إلى دلائل أخرى (مثل التوزيع الجغرافي) - فقد جرى الاعتقاد بأنه يمثل خطأً شقيقاً لنسر "هاست" من نيوزيلاندا، ومن أجل اختبار هذه النظرية قام "بانس Bunce" وزملاؤه "٢٠٠٥" باستخلاص جزيئات الدنا من أحافيرات العظام لعينتين من نسر "هاست"، وقارنوا تسلسل النيوكليوتيدات بتلك التي جمعت من أنواع النسور الموجودة حول العالم، وكشفت نتائج التحليل التصنيفي عن مفاجأة لم تكن متوقعة وهي ما بدا من أن أقرب الأقارب لنسر "هاست" هو "النسر الصغير" *Little Eagle* (*Hieraetus morphnoides*) من جنوب آسيا، والنسر ذو الحذاء *Booted Eagle* (*Hieraetus pennatus*) من جنوب آسيا، على حين كان "ذو الذيل الوتدى" *A. audax* مجرد ابن عمومة بعيد من الناحية التطورية (شكل ١١-٢).

The Yeti's abominable phylogeny



شكل ١١ - ٢

تصنيف تطوري جزئي مستند إلى تسلسلات دنا المايتوكوندريا من ١٦ من أنواع النسور الموجودة والأخفورات، إضافة إلى صقر الباز كمجموعة خارجية (يانس وزملاؤه ٢٠٠٥). لاحظ موقع نسر هاست العملاق الباند ضمن حزمة مكونة من أصناف صغيرة الجسم نسبياً.

وفي الواقع، يقع أعضاء جنس *Hieraetus* (ذى الحداء) ضمن أصغر النسور الموجودة، ولها عشر حجم نسر "هاست" *Harpagornis moorei*. ونصف المسافة بين الأجنحة المنبسطة، وعلى الرغم مما يبدو للوهلة الأولى من استبعاد كونها أقرب أقارب نسور "هاست"، فإن بيانات الجينات الجزيئية تدل على عكس ذلك، وبناءً على ذلك فبدلاً من تطورها مباشرةً من سلف ضخم الجسم، يبدو الآن محتملاً أن نسور هاست تطورت من النسور الأصغر كثيراً، التي استوطنت نيوزيلاندا منذ حوالي ٢-١ مليون سنة (استناداً إلى درجة التفرق الملاحظة في تسلسل دنا المايتوكوندريا بين *Hieraetus* و *Harpagornis*).

إذا صح هذا السيناريو التطوري فإن معدل تضخم الجسم ودرجته لا يبارى في مجال الطيور، ويفترض أن غياب الثدييات المفترسة في نيوزيلاندا، مقترنة بالحجم الكبير لفرائسها (إضافة إلى احتمال المنافسة الشديدة من الصقور على الفرائس الأصغر حجماً)، منع الضغوط الانقاضية التي أدت إلى النمو التطوري السريع لنسر "هاست"، القاتل الجوي المرعب حقاً.

التصنيف التطوري البغيض للـ"بيتي" Yeti (رجل الجليد)

هناك روايات شتى عن تاريخ "بيتي" (رجل الجليد) في الهيمالايا، ولعل أول تقرير يعتمد عليه جاء في عام ١٩٢٥، عندما شاهد ن. تومبازи N. Tombazi المصور اليوناني، مخلوقاً شبّهها بالقردة العليا يتحرك عبر منحدرات جبال الهيمالايا على ارتفاع حوالي ١٥٠٠ قدم (؛ ٥-٤ كيلو مترات)، وللأسف فشل تومبازي في تصوير الحيوان، وعبر العقود التالية أفاد عدد من الرحالة عن مشاهدتهم - عن قرب - لحيوانات الـ"بيتي" أو على الأقل مشاهدتهم لأثار أقدامها

العملقة على الجليد. أثارت هذه الدلائل التكهنات بشأن مدى قرب العلاقة التطورية مع ابن العمومة الغامض "ذى القدم الكبيرة" Bigfoot (Sasquatch) من أمريكا الشمالية، ويحتمل أن تضم هذه العائلة المنعزلة أعضاء آخرين؛ مثل مابنجاري Mapinguari من الأمازون، و"يوووي" Yowie من أستراليا.

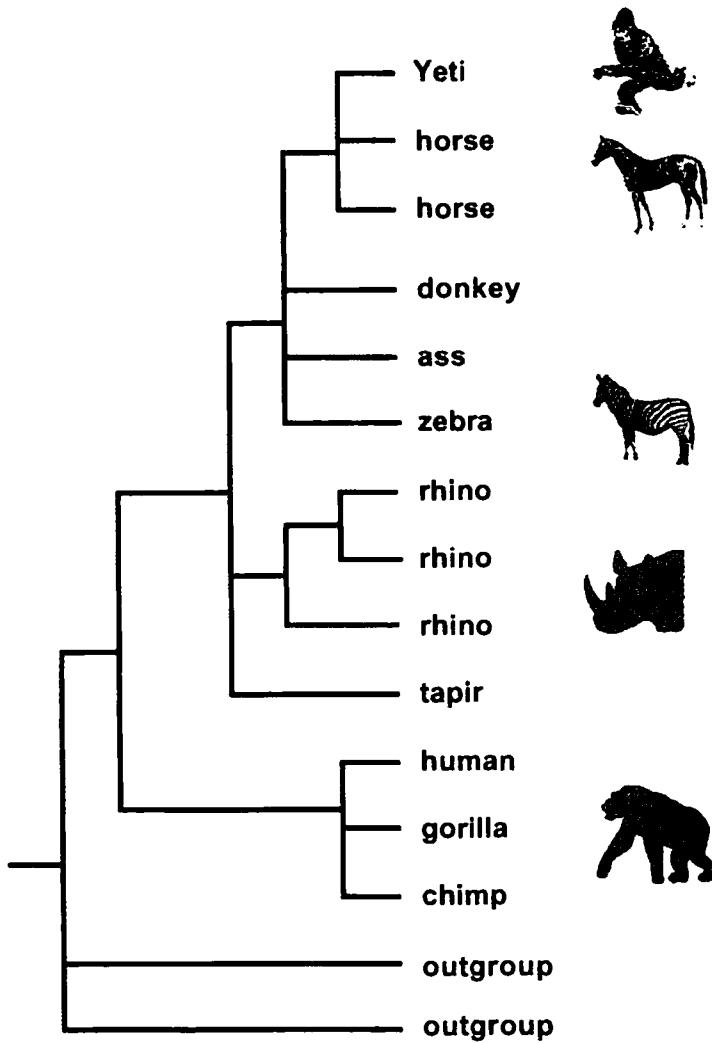
وفي الواقع، تشير أسطورة قبائل "الشيربا" Sherpa من التبت إلى احتمال انتماء الـ"بيتي" إلى واحد من ثلاثة حيوانات: كائنات ضخمة شعاعية (ربما دب التبت الأزرق Tibetan blue bear)، أو ثيلما Thelma (ضرب من قرود الجيبون Gibbon)، أو "من تي" Min the، رجل الجليد الحقيقي، ويفترض عادة أن الأخير نوع من القردة العليا العظمية، القريبة من الناحية التطورية إلى الشمبانزي والغوريلا أو الإنسان الأول، وتتشبه أوصاف الـ"بيتي" الحقيقي مع هذه الملاحظة، فقد وصف بأنه "كثيف الشعر، كان لونهبني يميل إلى الأحمرار، وله رأس متصلب (مايثيسن ١٩٧٩ Matthiessen 1979)، أو "نوع من القردة الضخمة، ذو رأس كبير مثل جوزة الهند" (هيرجي Herge ١٩٦٠ ١٩٦٠ 1960).

ولسوء الحظ كان من الصعب تقدير موقع تصنيف الـ"بيتي" بدقة؛ وذلك لأنه على الرغم من الرحلات الاستكشافية العديدة، فلم يعثر إطلاقاً على أية عظام، أو مخلفات، أو مصنوعات، أو جثث ميتة ومع عدم وجود شيء لبدء العمل على أساسه سوى آثار الأقدام سريعة الزوال فقد شكك بعض العلماء في حقيقة وجود الـ"بيتي"، على قدر رعب المؤمنين فعلاً بوجوده.

ولذلك فقد استقبل اكتشاف بعض شعر الـ"بيتي" في عام ١٩٩٢ بترحاب شديد، وقد خضع لتحليل تسلسل الدنا، وقد تعذر في هذا الشعر كل من بيتر مايثيسن Thomas Laird وتوomas Laird Peter Matthiessen أثناء استكشافهما لمنطقة نائية من الهيمالايا بالقرب من حدود التبت، في وادي "كوهلا" Kohla الغامض، خارج

مدينة "لوموننهانج Lo Monthang" في الجيلد، وعثرا على الشعر المجد بالقرب منها، والذي أكد مرشدوهما المحليون في الرحلة أنه من شعر الـ"بيتي" ، وأرسلت بعد ذلك هذه العينات الثمينة إلى معمل تحاليل للطب الشرعي في بلجيكا؛ لإجراء التحليل التصنيفي لمحتوها من الدنا.

وقد قام فريق هناك برئاسة مايكيل ميلينكوفيتش Michel Milinkovitch باستخلاص الدنا الريبيوسومي وتحليل سلسله، وقررت النتائج بسلسل الدنا الريبيوسومي السابق جمعها من العديد من أنواع الحيوانات الأخرى، ومما يثير الفزع، أنه قد تشابهت إلى حد كبير سلسلات الدنا الريبيوسومي من شعر الـ"بيتي" مع الحيوانات ذات الحافر (الحصان على وجه التحديد)، بدلاً من تشابهها مع الحيوانات الرئيسية (شكل ١٢-٢)، بناءً على هذا فمن الناحية الوراثية والتطورية يكون الـ"بيتي" حصاناً في المقام الأول.



شكل ٢ - ١٢

موقع التصنيف التطوري لعينة شعر "بيتي" من الهيمالايا على شجرة الحيوانات الرئيسي، كما استخلص من تحليلات تسلسلات دنا المايتوكوندريا المقارن (بيلينكوفيتش وزملاؤه، ٢٠٠٤)، وتمثل كل عقدة نهائية في هذه الشجرة تسلسل الدنا من عينة واحدة خضعت للتحليل.

وانطلاقاً من هذه النتيجة التصنيفية الواضحة، توصل الباحثون (عن عمد) إلى استنتاج ما يمكن وصفه - على أقل تقدير - بأنه استنتاج كريه: بما أن الـ"بيتي" يقع داخل حزمة الأحسناء، فيفترض أنه طور كثيراً من الخصائص المورفولوجية الشبيهة بالقردة العليا، مما يجعل من ذلك مثلاً مثيراً للدهشة عن التطور التقاري Evolutionary convergence على مستوى تصنيف النمط الظاهري (شكل ٢-١٢)، ومن الواضح البسيط بأن الشعر المجهول كان في حقيقته شعر حسان.

وقد نشر ميلينكوفيتش وزملاؤه بحثهم في إحدى المجالات العلمية المرموقة ٢٠٠٤ (Molecular Phylogenetics and Evolution) في أول أبريل من عام ٢٠٠٤ (اليوم المشهور بـ"نهاية أبريل"). لقد تم جمع عينات الشعر حقيقة بواسطة أفراد مقتعين تماماً بأصله مصدره، وأجريت تحليلات الطب الشرعي الجزيئية بكل حسن نية بالفعل، وقد قام أصحاب البحث، بروح تتمشى مع التقاليد السائدة بعدم التشكيك في الأصول الحقيقة للـ"بيتي"، ببناء السيناريو الخاص بهم بشأن التطور المورفولوجي المتقارب واستخدامه دليلاً.

ومن أجل توخي العدالة فقد أطلق الباحثون قليلاً من التدر حول العلماء الجادين الذين ينخرطون كثيراً في خلافات حامية بشأن الواقع التصنيفية لأصناف معينة، وقد نبه ميلينكوفيتش وزملاؤه ٢٠٠٤، في أحد الهوامش المنعشه، اختصاصي التطور البيولوجيين بأنهم أيضاً في بعض الأحيان "في حاجة إلى الاحتفاظ بروح الفكاهة في مجدهم؛ من أجل إعادة بناء العلاقات التصنيفية التطورية".

الفصل الثالث

تلون الجسم

تلعب الألوان الجسد أدواراً مهمة للتواصل في الكائنات التي ترسل أو تستقبل ملحوظات بصرية، ففي حالات الافتراض مثلاً قد يلعب الوضوح في هيئة الألوان الصارخة دوراً تحذيرياً مهماً في الإبقاء على حياة كل من الفرائس السامة ومفترسيها المحتملين، على حين يفيد التضليل الغربيمة في المقام الأول خاصةً إذا كانت من النوع الشهي، كذلك في مجال التواصل التناصلي تلعب الألوان دوراً مهماً في الصحة الوراثية من خلال تأثيرها المباشر على نجاح التناصل، وعلى سبيل المثال يميل الذكور من ذوي الألوان الزاهية إلى استقطاب عدد من الإناث، أكبر من منافسيهم ذوي الألوان الكالحة، ومن ثم تأتي أفضليتهم في مسألة التطور عن طريق الانقاء الجنسي (انظر الأجزاء المتعددة التالية).

وما الألوان إلا أحاسيس يحدثنها الضوء، وبتأثير بها الجهاز العصبي للمستقبل في هيئة موجات كهرومغناطيسية ذات ترددات مختلفة، أما بمفردات التأثير البيولوجي فيمكن النظر إلى الألوان بصفتها محرجات وظيفية لآليات التفاعل بين مرسل ومستقبل، بناءً على ذلك يدرك المستقبلون المختلفون الشيء نفسه بطرق مختلفة (وعلى سبيل المثال، كثير من طيور تقدير النباتات والحشرات لديها حساسية بالغة ودقة لألوان الزهور تحت البنفسجية التي لا يراها الإنسان ومعظم الثدييات الأخرى). كذلك يمكن النظر إلى الألوان كموجات كهرومغناطيسية في حد ذاتها، وتصبح في هذه الحالة إحدى خواص مصدر الضوء وللأسطح العاكسة للكائن نفسه (بغض النظر عن أحاسيس المستقبل)، وبهذا المضمون أيضاً تصبح أطوال الموجات المنعكسة في حد ذاتها جانبًا آخر من صفات الخصائص الخارجية للكائن، وبغض النظر عن كيفية رؤيتها، فقد نالت الألوان الجسد قدرًا وافرًا من تحليلات التصنيف التطوري للخواص؛ بحيث تستحق تخصيص فصل لها هنا.

الفئران الباهة والداكنة

كثيراً ما توضع بعض النظريات المعينة قيد الاختبار بمقارنة نتائج تحاليل تصنيف الخواص التي تجرى بالتوالي على منظومات مختلفة من الصفات، وقد أجري أحد هذه الاختبارات على "قار الحجور الصخرية" *Chaetodipus intermedius Rock Pocket Mice*، الذي يعيش في التنوءات الصخرية في صحاري جنوب غرب أمريكا.. وستقدم دراسة الحالة هذه تنويهاً عن إمكانية إجراء تصنيف الخواص حتى على المستوى التطوري الدقيق *Micro-evolutionary scale* لمجموعات من الأنواع نفسها.

توجد هذه الفئران في هيئتين أساسيتين مختلفتين؛ إما باهنة اللون وإما أو داكنة، وتعيش الفئران الباهة، ذات اللون المقارب للون الرمال، في أغلب الأحيان في الأوساط باهنة اللون، على حين توجد الفئران القاتمة في الصخور الأدكن التي تكونت في العصور القديمة من حمم البازلت السوداء؛ بناءً على ذلك فإن الهيئتين تتناسبان تماماً مع اللون المناسب للبيئة التي يعيش فيها كل منهما، ويساعد هذا التنساق بين لون الفراء والخلفية البيئية على إخفاء الفئران وإمدادها بحماية كبيرة من الطيور المعتمدة على البصر ومن الثدييات المفترسة. وعلى سبيل المثال فإن طيور الـ"يوم" تعد من المفترسات المحليين بالنسبة للفئران، وقد ثبت عملياً أنها قادرة على التفرقة الدقيقة بين الفرائس الباهة والداكنة حتى أثناء الليل، وعلى ذلك فمن الواضح أن كساء التخفي جرى تشكيله من خلال الانتقاء الطبيعي.

تتميز حياض الحمم السوداء بإحاطتها ببنية صحراوية باهنة، وتوجد عادة في تجمعات منعزلة تبعد عن بعضها البعض بمئات الكيلومترات، وعلى هذا

الأساس من المحتمل أن تكون الفتران الداكنة في تجمعات الحمم قد نشأت وتطورت بشكل مستقل، وربما من خلال آليات جينية مختلفة، من سلف باهت أكثر انتشاراً، وقد وضعت هذه النظرية موضع اختبار دقيق من التحاليل الجينية، وذلك بمقارنة الجينات الخاصة بلون الفراء (الواقعة تحت التأثير القوي للانتقاء)، بغيرها من دلالات جينية ذات وظائف أخرى (وقد يكون بعضها محاباً، أي غير مرئي بالنسبة إلى الانتقاء الطبيعي).

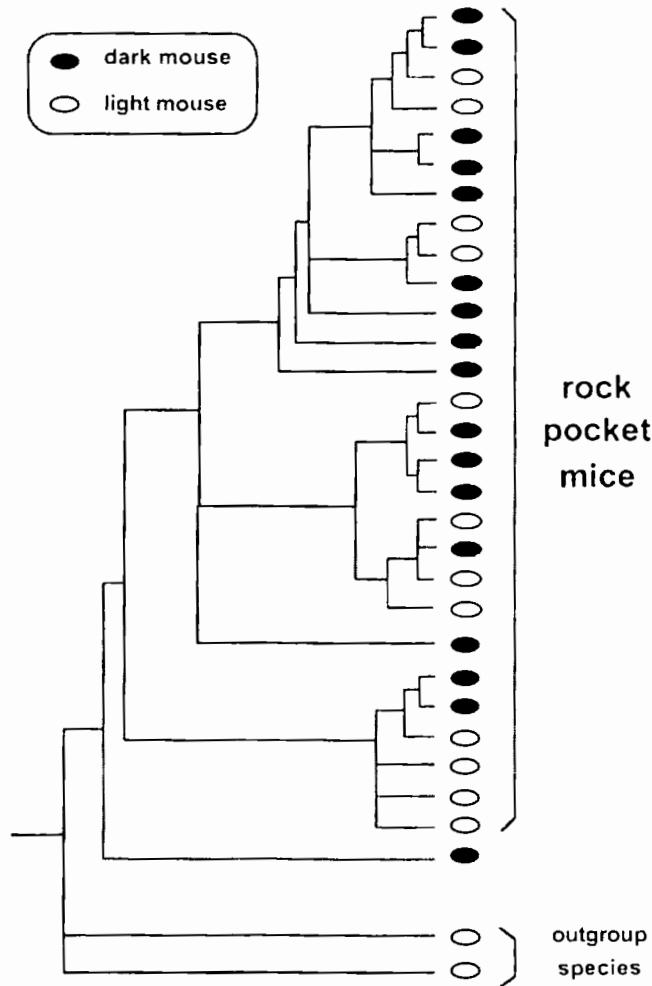
وقد تم التعرف في فتران المعامل غالباً (*Mus musculus*) على ٨٠ جيناً من جينات النواة التي تؤثر على الخصائص الكبرى لتبنيات لون فراء القوارض وتفاصيله الدقيقة، وهناك جينان محددان، وهما الأكثر احتمالاً للتأثير الفعلي على النوعية الخاصة ببهتان أو قنامنة فراء فتران جحور الصخور، يحمل أحدهما شفرة مستقبل الميلانوكورتين - ١ *Melanocortin-1-receptor*، وهو بروتين منتشر في خلايا الميلانوسايتس *Melanocytes* (الخلايا الصبغية المحتوية على حبيبات صبغة الميلانين)، وأما الجين الآخر فيحمل شفرة البروتين المسمى *(أجوني)*، الذي يعمل بأسلوب معارض لمستقبل الميلانوكورتين - ١ عن طريق تقليل إنتاج الميلانين البني والأسود.

وقد قام هوبى هوكسترا *Hopi Hoekstra* ومايكل ناخمان *Michael Nachman* وزملاؤهما بفصل هذه الجينات وتحليل تسلسل الدنا في فتران الجحور القاطنة في عديد من المواقع ذات الخلفيات البيئية الباهته والداكنة في نيو مكسيكو، وكذلك من أحد المواقع (*Pinacate*) في أريزونا (ناخمان وزملاؤه ٢٠٠٣)، وتبيّن عدم وجود علاقة بين الاختلافات الجينية في جين "أجوني"، والكساء الباهت في مقابل الكسء الداكن، وعلى أيه حال ففي موقع أريزونا، ولكن ليس في نيو مكسيكو، ثبت وجود تحورات في جين مستقبل الميلانوكورتين - ١، وكانت على ارتباط كامل مع الكساء الباهت في مقابل الكسء

الداكن، أشارت هذه النتائج بشدة إلى أن جين مستقبل الميلانوكورتين - 1، هو المسبب الأساسي المباشر لفروق الصبغات في فتران أريزونا، ولكن ليس في حيوانات نيومكسيكو؛ ومن ثم يكون الاصطدام التلقائي نشأ مرئين، على الأقل مستقلتين في التاريخ التطوري لفتران الجحور الصخرية *C. intermedius*.

ويتمثل أحد التحذيرات من هذا الاستنتاج في احتمال كون العلاقة بين ألوان الكساء وأليلات جين مستقبل الميلانوكورتين - 1 (الأليل شكل بديل للجين) في موقع أريزونا، زائفه. أكثر من كونها دالة على علاقة سببية بين الاثنين، ومن الناحية النظرية على الأقل فقد تنتج مثل هذه العلاقات الخادعة من حوادث تاريخية للربط بين صفتين لا علاقة بينهما وظيفياً، كما يمكن أن تحدث عندما ينقسم أحد التجمعات جينياً بشدة (وعلى سبيل المثال تمثل الأليلات المتعلقة بالشعر الأشقر والعيون الزرقاء إلى الانتشار في بعض المجتمعات البشرية، ليس لكونهم مرتبطين سببياً، ولكن لأن كليهما نشأ من بشر استوطنوا المناطق الإسكندنافية).

وفي المقابل، يمكن نظرياً توقع وجود علاقة قوية بين سمات سكانية معينة وبين الجينات في أي تجمع يجري فيه الزواج عشوائياً (أو منظومة من التجمعات بها معدل عالٍ من تبادل الجينات)، فقط إذا كانت هذه الجينات (أو غيرها من يرتبط بشدة معها على الكروموسوم نفسه) مسؤولة سببياً بالفعل عن نمط توزع الشكل الظاهري المعنى.



شكل ٢ - ٣

تصنيف نظوري مختصر مستند إلى دنا المايتوكوندريا لفقران الجحور الصخرية من موقع بيناكيت في أريزونا (ناخمان وزملاؤه ٢٠٠٣)، لاحظ تشابك الفقران الباهنة والداكنة (اللتين ترتيبان بشدة بتنوع معينة من البيانات). بطول فروع هذه الشجرة الجينية، مما يدل على نقص في البنية الجينية التحتية لهذه المجموعة ي شأن هذه الصفة، على الرغم من وضوح البنية الجينية فيما يتعلق بلون الكساد المتأسلم.

ومن أجل اختبار انقسام المجموعة في موقع "بيناكيت"، قام الفريق الذي يرأسه "هوكتسترا وناخمان" أيضاً بالبحث في فتران الجحور عن الاختلافات في دنا المايتوكوندريا، ومن المعروف أن البروتينات المشفرة في دنا المايتوكوندريا تلعب دوراً في إنتاج الطاقة في كل خلية؛ بناءً على ذلك فليس هناك ما يدعو إلى الشك في أنها تلعب دوراً وظيفياً آخر في تحديد اختلافات لون الكسae، وفي قول آخر: يجب أن تظل آليات دنا المايتوكوندريا محايضة تماماً فيما يتعلق بالانتقاء الطبيعي سواء مع أو ضد لون معين للكسae؛ إضافة إلى ذلك تقع جينات المايتوكوندريا داخل سايتوبلازم كل خلية، وهي بذلك غير مرتبطة عضوياً بجينات الأنوية، وتظهر نتائج تحاليل تحليل تصنيف الصفات المتعلقة بـ دنا المايتوكوندريا وألوان الكسae في وتبين النتائج أن الفتران الباهنة والداكنة من موقع بيناكيت، مختلطتان معًا بشدة عبر الفروع الصغيرة لتصنيف دنا المايتوكوندريا، بما يدل على عدم وجود دليل على وجود بنية جينية انتقائية للجينات المحايضة في المجموعة القاطنة هذا الموقع، وهي نتيجة تضييف دعماً إضافياً إلى استنتاج أن اختلاف الآليات في جينات مستقبل الميلانوكورتين - 1 مسؤولة وظيفياً عن لون الكسae في فتران الجحور في موقع أريزونا.

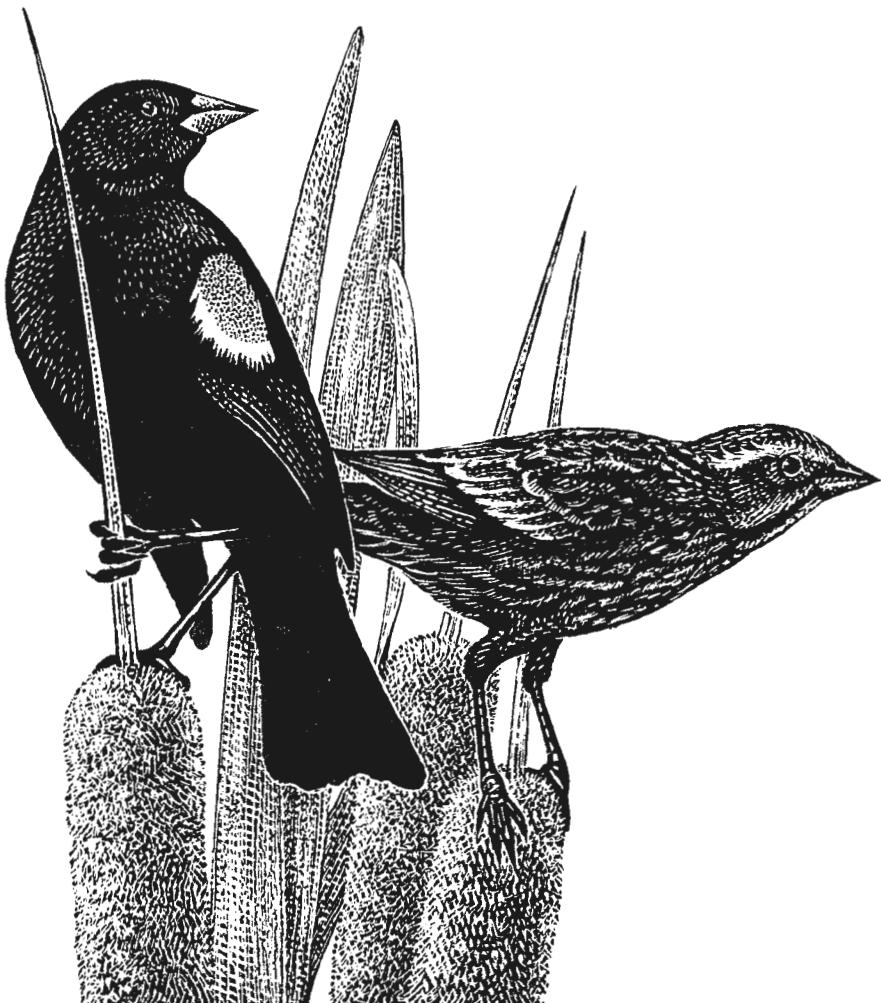
ويظل أحد التحديات قائماً في مجال علم الأحياء التطوري، وهو تحديد العلاقات الوظيفية بين أنماط الجينات الجزيئية وأشكال الكائنات الظاهرة فيما يتعلق بالسمات المسؤولة عن الكفاءة، ولعل المهمة صعبة؛ حيث تقضي كل حالة الحصول على دليل صعب المنال عن العلاقة المثمرة بين اثنين من الخطوط على الأقل، ولابد أولاً من تحديد سمات شكلية ظاهرية ذات أهمية إيكولوجية ويمكن إثبات تأثيرها على كفاءة الجينات في ظروف بيئية معينة؛ وثانياً لابد من تحديد جينات معينة وعلى المستوى الجزيئي، وتوثيق علاقتها السببية الكامنة وراء حدوث التأقلمات في الأشكال الظاهرة، وبعد اختلاف لون الكسae في فتران الجحور مجرد مثل واحد من بين أمثلة قليلة، استكمال فيها هذان العنصرين، وقد لعب تصنيف الخواص دوراً مهماً في ذلك.

ثنائية الألوان تبعاً للجنس

يلاحظ في كثير من أنواع الطيور، أن يتميز أحد الجنسين (عادة الذكر) بألوان أزهى من الجنس الآخر، وعلى سبيل المثال تميز ذكور الطيور السوداء ذات الأجنحة الحمراء **Red-winged Blackbirds** (*Agelaius phoeniceus*) بلونها الأسود الصّرف، مع وجود بقع حمراء زاهية على الأكتاف، على حين تميز الإناث بلونها البني المخطط (انظر الشكل)، كما تميز طيور التساجر الصيفية **Summer Tanagers** (*Piranga rubra*) بلونها الأحمر الطوبي، على حين تميز الإناث بلونها الأصفر الزيتوني الباهت. أما في أنواع أخرى فيتماشى تقريرنا لون كساء الذكر والأنثى؛ فإما كالح كله كما في طائر الصُّعْو المنزلي **Troglodytes aedon**) **House Wren**، وإما زاهي كما في "أبو زريق" (*Cyanocitta cristata*) **Blue Jay**، كذلك يمكن أن تتغير درجات الألوان بتغيير المكان الجغرافي. هذا، وتعد ثنائية الألوان أحد أوجه اختلافات الشكل المرتبطة بالجنس، الذي يتضمن أيضاً أي اختلافات بين الجنسين في الزينة (مثل اللعنة الأحمر البارز في رأس ذكر "الديك الرومي")، أو في حجم الجسم.

ومن منظور الآليات على وجه التقرير فإن ثنائية الألوان تنتج عن ميل في التعبير عن الجينات، في التعبير عن كل جنس، وتشترك الذكور والإإناث في أي من الأنواع -بصفة عامة تقليدية- في الجينات نفسها (باستثناء بعض المواقع على الكروموسومات المحددة للجنس)، ولكن قد تختلف نماذجها الشكلية؛ نتيجة لبرامج نمو معينة تتولى تنفيذها في كثير من الأحوال نمط الهرمونات الجنسية، ولا ينشأ اللون الأحمر في بعض أنواع الطيور إلا في وجود هرمون التستوستيرون (الذكري)، على حين تلعب تركيزات هرمون الإستروجين دوراً محورياً؛ حيث ينشأ لون الكساء الكالح في حالة انخفاضه، وللون الزاهي في حالة ارتفاعه.

وفي إحدى تجارب تصنيف الخواص استنتاج كمبال وليجون Kimball and Ligon، أن التنوّع الثنائي للألوان المعتمد على الإستروجين قد يكون حال سلف كل الطيور بصفة عامة، أما المعتمد على التستوستيرون فمستحدث.



زوج من الطيور السوداء ذات الأجنحة الحمراء

ويفترض، من وجهة نظر تطورية بحثة، أن مختلف الضغوط الانتقائية في البيئة المادية أو الاجتماعية، هي التي حددت موقع أي نوع على معيار تدرج اللون الواحد/اللونين، وقد جرى في العادة النظر إلى درجة شدة الألوان وتبينها حسب الجنس في الطيور، على افتراض أنها حدثت بسبب اختلاف شدة الانتقاء الجنسي لكساء الذكر، وكما هي الحال مع الانتقاء الطبيعي فإن الانتقاء الجنسي يتضمن نجاح التنايس التقاضي، ولكن تستند فروق الكفاءة في هذه الحالة إلى الاختلاف بين الأفراد في قدرتهم فقط على الحصول على رفقاء التزاوج.

وقد يكون الانتقاء الجنسي في صورة إما داخلية **Intrasexual** (مثل الصراع بين الذكور من أجل توسيع النفوذ)، وإما بينيًا **Intersexual** (مثل تفضيل الإناث البعض الذكور بعينها)، ومن هذا المنطلق، كانت الفرضية العامة أنه إذا كانت الديكة أزهى الألوان من الدجاج، فذلك لأن الذكور الأزهى في هذا النوع تميل إلى الفوز بشركاء للتزاوج؛ إما من خلال نجاح تنافس بين ذكر وآخر، وإما بطريقة أكثر مباشرة، من خلال ما لديها من جاذبية مادية بالنسبة إلى الإناث المنتطلعات إلى التزاوج.

وعلى أية حال، فإن النظرة الحالية بإلقاء تبعية الانتقاء الجنسي على الذكور لا تكفي في حد ذاتها لتقدير مصدر وقوع كل أنواع الطيور على مقياس اللون الواحد/اللونين المعتمد على الجنس، وذلك لعدة أسباب؛ فأولاً، باستطاعة الانتقاء الطبيعي -في كثير من الأحيان- معارضة أو حتى تخفي الانتقاء الجنسي (مثلاً يحدث عندما يكون معدل افتراس الذكور الزاهية عالياً بدرجة كبيرة)، وقد تستطيع الذكور زاهية الألوان الفوز في فرص التزاوج، ولكنها تظل في المتوسط العام معيبة تناسلياً؛ بسبب شدة تعرضها للمفترسين. وثانياً، قد تكون الانتقالات التطورية بين ثنائية الألوان وأحاديتها بسبب اكتساب أو فقد الألوان أو زخارف في كل من

الإناث والذكور، وفي واقع الأمر فهناك دراسة مقارنة على الأقل، استنتجت أن التغيرات التطورية في كساء الإناث قد لعبت دوراً مماثلاً للذكور في الانتقال بين ثانية ألوان الطيور وأحاديتها (بيترسون ١٩٩٦ Peterson).

وأخيراً، فال موقف الحالي للألوان الكسائية في أي من الأصناف غالباً ما يكون قد نجم جزئياً بصفته انعكاساً للموروث التاريخي، إضافة إلى القوى الانتقائية المعاصرة، مما يعني أهمية اعتبارات التصنيف التطوري أيضاً، ويمكن تناول الأمر من خلال دراسات تصنيف الخواص، التي أكدت بصفة عامة أن أنماط التلون المستند إلى نوع الجنس مسألة هشة جدًا في الطيور.

وقد منحت التحاليل التصنيفية PCM الحديثة مفاهيم عميقة عن طبيعة تطور كساء الطيور، وعلى سبيل المثال دلت العديد من الدراسات التي فحصها فينز Wiens ٢٠٠١ أن التغيرات التطورية في الزينة التابعة لنوع الجنس غالباً ما تحدث قبل التغيرات في تفضيل شريك التزاوج وليس بعدها، بما يعني احتمال مشاركة عناصر أخرى غير انتقائية (مثل حدوث انحراف جيني) في كثير من الأحوال، وهناك استنتاج آخر مثير للدهشة لدراسات تصنيف الخواص، وهو فقد العديد من صفات كساء الذكور أكثر بمرابل من معدلات اكتسابها في عديد من الحِزم. وفي طيور التاجer Thraupidae على سبيل المثال، أفاد بحث تصنيف الصفات الذي أجري على ٤٧ جنساً منها، أن الحالة الممثلة لسفها كانت ثانية الألوان، مع وجود ذكور زاهية، وأن احتمالات الانتقالات التطورية اللاحقة المصاحبة لتحول الألوان من زهوها السابق إلى اللون الكالج الحالي كانت خمسة أضعاف احتمالات التغيير في الاتجاه المعاكس (بيرن ١٩٩٨ Burns)، وبالمثل في طيور "الدرج" Pheasants (Phasianidae)، كان مستنتاجاً وجود شكلين مختلفين للسلف الذي انحدرت منه معظم الأنواع، وتطورت منه الذكور الأقل زينة، (كمبل Kimball وزملاؤه ٢٠٠١).

وفي أحد تحاليل تصنيف الخواص، الذي درست فيه ٣٥٠٠ نوع من الجواثم Passerine (التي تجثم على فروع الأشجار Perching birds)، وجذ برایس Price and Birch ١٩٩٦ أن الانقلالات التطورية بين أنماط الألوان المتعلقة بنوعية الجنس حدثت ١٥٠ مرة على الأقل، مع احتمالات الانتقال من أنماط أشكال مختلفة بين الجنسين إلى شكل موحد بمعدل متوسط حوالي من ٤-٢ مرات أعلى من احتمالات التغيير في الاتجاه العكسي.

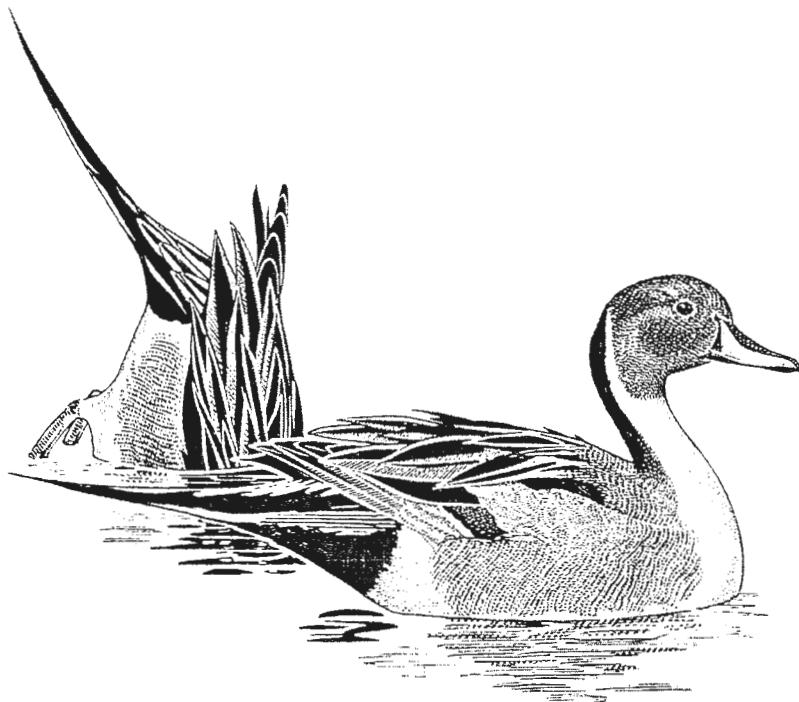
وما زال العلماء بعيدين عن فهم كامل للعوامل المتفاصلة التي يمكن أن تؤثر على تغيير لون الكساء بين الجنسين، والنقطة المهمة فيما يتعلق بالهدف الحالي، هي أن نتائج تصنيف الخواص قد تحدث الرؤية السائدة بأن الانتقاء الجنسي المؤثر على الذكور هو القوة الأساسية الداعمة لثنائية الألوان في الطيور، وفي المقابل طرحت تحليلات تصنيف الخواص البديل التالي: غالباً ما تنتج الانقلالات في نمط الأشكال بين الجنسين من تغييرات في كساء الإناث (والذكور أيضاً)، وأن ثنائية الألوان المرتبطة بنوع الجنس (وليس الأحادية) كانت حالة السلف (وليس حالة مستحدثة) لأي من حزم الطيور، وأن التعبير المعاصر عن ثنائية الألوان يبدو في غالب الأمر تابعاً لانتقاء "فقد" الزينة وليس زيادتها، وأن انتقاء هذا فقد للزينة يمكن حدوثه في كلا الجنسين.

ولعل من العلامات المميزة للتقدم العلمي الفاصل، طرحه لأسئلة أكثر مما يقدم من إجابات، وبهذا المعيار فإن الجهود الحديثة بدمج تصنيف الخواص ضمن دراسات كساء الطيور والانتقاء الجنسي لا شك في كونها رائدة، وعلى الرغم من استمرار كون النتائج أولية ومثيرة للجدل، إلا أنها - بكل تأكيد - أحيت المجال.

الفوص في أكسية البط

يُعرف أعضاء جنس "أناس" Anas بالبط الرشاش dabbling ducks، نظراً لعادته المتمثلة في نثره المياه أثناء بحثه عن النباتات المائية في المياه

الضحلة، وبدلاً من الغوص الكامل مثل أنواع البط الغواصية يسلك البط الرشاش مسلكاً يحتفظ فيه بمؤخرته طافية (انظر الرسم) في أثناء تجديفه بقوّة، على حين يمدّ عنقه إلى أسفل للوصول إلى النباتات في الأعماق القريبة.



البط الشمالي ذو الذيل الشبيه بالقلم

وتتميز الذكور في أنواع كثيرة من البط الرشاش، في أثناء موسم التزاوج، باللون زاهية أكثر من الأفراخ، وعلى سبيل المثال تكتسب ذكور المالارد كستنائيّاً، على حين تحافظ الأنثى بكساء تقليدي مخطط طوال العام، وتتميز الأفراخ (صغار السن) في معظم أنواع الـ "أناس" بلونها الكالح غير المتميّز،

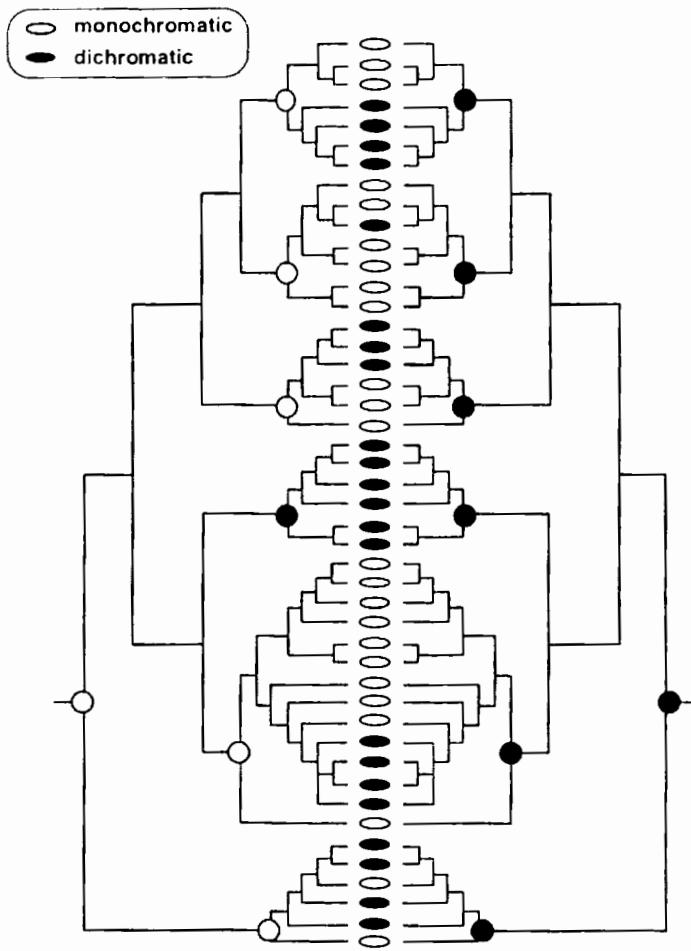
على حين تكتسب الذكور في مرحلة التراوُج أكسيه متعددة الألوان، تتراوح من جسـن بـنـي بـرـاقـ شـبـيهـ بـلـونـ القرـفةـ "A. سـيـانـوبـيـتـيرـاـ" (A. cyanoptera) إلى رـءـوبـنـ كـسـتـائـيـةـ تـبـابـيـنـ معـ صـدـورـ بـيـضـاءـ كـالـثـلـجـ "A. أـكـيوـتـاـ" (A. acuta)، إلى خـلـيـطـ منـ أـلـوـانـ الـمـخـلـفـةـ عـلـىـ الرـأـسـ وـ الـجـسـدـ أـ.ـ فـورـمـوزـاـ" (A. formosa)، وهناك البعض الآخر "A. فـولـفـيـجـيـوـلاـ" (مـثـلـ A. fulvigula) تـشـابـهـ فـيـهـ الذـكـورـ الـبـالـغـةـ مـعـ الـأـفـرـاخـ باـحـفـاظـهاـ بـالـلـوـنـ الـكـالـحـ طـوـالـ الـعـامـ، وـتـوـصـفـ هـذـهـ الـأـنـوـاعـ بـأـنـهاـ أـحـادـيـةـ الـلـوـنـ.

أشـهـمـ اـنـتـشـارـ الذـكـورـ الـذـكـورـ الـبـالـغـةـ الـمـلـوـنـةـ،ـ وـالـأـفـرـاخـ الـكـالـحـةـ مـنـ جـنـسـ "أـنـاسـ"ـ فـيـ تـشـكـيلـ الرـأـيـ السـانـدـ بـاحـتـمـالـ كـوـنـ ثـانـيـةـ الـلـوـنـ الـمـسـتـنـدـ إـلـىـ نـوـعـ الـجـنـسـ،ـ هـيـ حـالـةـ سـلـفـ الـبـطـ الرـشـاشـ،ـ وـنـشـأـتـ مـنـهـاـ بـصـفـةـ ثـانـوـيـةـ مـسـتـقـلـةـ،ـ فـيـ عـدـةـ مـرـاتــ هـالـةـ الـلـوـنـ الـوـاحـدـ (ـكـمـاـ فـيـ A. فـولـفـيـجـيـوـلاـ).ـ وـقـدـ ظـهـرـ بـعـضـ الـاعـتـرـاضـ عـلـىـ هـذـهـ الـرـؤـيـةـ مـنـ وـاقـعـ تـحـالـيلـ تـصـنـيـفـ الـخـواـصـ الـمـبـدـئـيـ،ـ وـلـكـنـ مـعـ مـزـيدـ مـنـ الـفـحـصـ استـبـعدـتـ كـلـ الـسـيـنـارـيـوـهـاتـ الـمـسـتـنـدـةـ فـقـطـ إـلـىـ تـصـنـيـفـ الـخـواـصـ،ـ جـدـيـرـ بـالـذـكـرـ أـنـ الـهـدـفـ الـأـسـاسـيـ لـهـذـاـ الـجـزـءـ،ـ هـوـ تـوـضـيـحـ كـيـفـيـةـ الـاعـتـمـادـ الشـدـيدـ لـلـاستـنـاجـاتـ الـمـسـتـخـلـصـةـ لـلـتـصـنـيـفـ الـتـطـوـرـيـ عـلـىـ نـمـوـذـجـ تـطـوـرـيـ مـحـدـدـ مـفـتـرـضـ لـحـالـةـ السـمـاتـ الـمـعـنـيـةـ،ـ وـهـيـ مـقـوـلـةـ تـحـذـيرـيـةـ،ـ تـنـتـطـيـقـ فـيـ الـأـسـاسـ عـلـىـ مـعـظـمـ دـرـاسـاتـ تـصـنـيـفـ الـخـواـصـ (ـانـظـرـ الـمـلـحـقـ)،ـ وـخـاصـةـ تـلـكـ الـتـيـ تـتـنـاـوـلـ أـنـمـاطـ ظـاهـرـيـةـ غـيـرـ مـسـتـقـرـةـ تـطـوـرـيـاـ مـثـلـ الـلـوـنـ الـكـسـاءـ فـيـ الطـيـورـ (ـانـظـرـ أـيـضاـ الـمـقـالـةـ السـابـقـةـ).

وـكـمـاـ هـوـ مـبـيـنـ فـيـ الـمـلـحـقـ،ـ فـإـنـ أـسـلـوبـ أـقـصـىـ الـاـخـتـزالـ Parsimonyـ هـوـ الـأـكـثـرـ اـسـتـخـدـاماـ لـلـمـفـاـضـلـةـ بـيـنـ نـظـريـتـيـنـ بـشـأنـ تـطـوـرـ حـالـةـ الـخـواـصـ،ـ وـفـيـ سـيـاقـ تـحلـيلـ تـصـنـيـفـ الـخـواـصـ فـإـنـ الـاـخـتـزالـ يـعـنيـ عـادـةـ تـفـضـيـلـ إـعادـةـ هـيـكلـةـ الـتـصـنـيـفـ الـمـحـتـويـ عـلـىـ أـقـلـ تـغـيـيرـاتـ أـثـنـاءـ التـطـوـرـ،ـ عـلـىـ الـهـيـاـكـلـ الـتـيـ تـحـتـاجـ إـلـىـ تـحـوـلـاتـ مـؤـقـتـةـ كـثـيرـةـ لـحـالـاتـ الـخـواـصـ؛ـ مـنـ أـجـلـ الـوـصـولـ إـلـىـ اـنـتـشـارـ أـنـمـاطـ الـحـالـاتـ الـمـلـاحـظـةـ فـيـ الـأـنـوـاعـ الـمـوـجـودـةـ،ـ وـتـكـمـنـ الـفـكـرـةـ الـأـسـاسـيـةـ لـأـسـلـوبـ "ـالـاـخـتـزالـ"ـ فـيـ

الفضيل العام للتفسيرات التطورية البسيطة من تلك الأكثر تعقيداً، وعلى أي حال، وكما سيوضح هذا المثل، فإن تحديد ما هو "بسيط" وما هو "معقد" من أمور التطور قد يكون في حد ذاته أمراً في منتهى التعقيد.

ويوضح الشكل ٢-٣ شجرة تصنيف جزيئي ل حوالي ٥٠ نوعاً من بطي "أناس"، كما يرسم أيضاً التوزيع الحالى للتلوين المبني على الجنس فى مقابل أحاديق اللون فى الأنواع المعاصرة، وتبين الجهة اليسرى من الشكل حالة السلف عند كل "عقدة" داخل الشجرة، كما نمت عنها تحليل برامج الكمبيوتر (أقصى الاختزال)، على فرضية أن التحول بين ثنائية اللون وأحاديقه كان محتملاً بالدرجة نفسها لأى من الاتجاهين، وبدل ظاهر هذه البنية على أن أحاديق اللون كانت هي حالة السلف عند معظم "العقد" المتوسطة والعميقة فى تصنيف الـ"أناس"؛ بناءً على ذلك تبدو هذه النتائج متعارضة مع الرؤية التقليدية بأن ثنائية اللون كانت هي حالة السلف للبط الشاش، وأن أحاديق الألوان تطورت مستقلة في عدة مناسبات.



شكل ٢ - ٢

إعادة هيكلة شجرتين تصنifyتين بديلتين لحالة كفاء السلف في البط الرشاش (أوملاند ١٩٩٧). تظهر الجهة اليسرى نتائج أقصى الاختزال المستند إلى نموذج افترض فيه مسبقاً تساوي احتمالات الانتقالات بين الألوان الكفاء الأحادية والثنائية في أي من الاتجاهين. وتظهر الجهة اليسرى نتائج أقصى الاختزال لنموذج افترض فيه أن احتمالات فقد ثنائية الألوان المعتمدة على الجنس خمسة أضعاف احتمالات البقاء، وتدل الأشكال البيضاوية على حالات كفاء أنواع حية مختلفة من البط الرشاش. على حين تدل الدوائر على الحالات المستخلصة لعقد داخلية معينة (وليس الكل) في الشجرة.

وعلى أية حال، تبين الجهة اليمنى من (شكل ٢-٣) تفسيراً مغايراً تماماً للبيانات ذاتها، مستنداً إلى برامج أقصى الاختزال، ولكن مع افتراضـ منذ البدايةـ أن احتمال فقد ثنائية التلون أثناء التطور كان خمسة أضعاف المكاسب التطورية. وفي ظل هذا النموذج، أظهرت جميع "العقد" المتوسطة والعميقة في التصنيف ثنائية الألوان بصفتها السمة السائدة في السلف، بما يعني أن أحاديد الألوان في مختلف المجموعات الحية اليوم هي حالات مستحدثة ذات مصادر متعددة، وفي قول آخر: إن هذه الهيكلة الثانية لتصنيف الخواص (المبني على تفسير آخر لما هيأه أقصى الاختزال) تتمشى تماماً مع الرؤية التقليدية لعلماء الطيور بشأن التاريخ التطورى لحالات تبادلية للكساد في البط الرشاش، كذلك فإنها تتمشى مع نتائج عديدة من مجموعات الطيور الأخرى، باحتمال نشوء أحاديد التلون من سلف ثانى التلون عبر عدة مناسبات (انظر ما سبق).

وقد جادل العالم كيفين أوملاند Kevin Omland الذي أجرى هذه التحليلات بشأن البط الرشاش (أوملاند ١٩٩٧)، بأن النموذج الثنائي المذكور أعلاه غالباً هو الأصدق؛ وذلك لأنسباب بيولوجية متنوعة (مستندةً عن اعتبارات التصنيف في حد ذاته)؛ فقد اقترحـ على سبيل المثالـ أن فقد أحد الأشكال الظاهرية المعقدة مثل ثنائية تلون الكفاء، أكثر احتمالاً من الناحية الآلية من اكتسابه باستقلال خلال عملية التطور. إضافةً إلى ذلك فقد كشف الفحص الأعمق عن مناسبات عده (غير مشار إليها في الشكل ٢-٣) استقرت فيها مجموعات البط الرشاشـ تصنيفياًـ داخل أنواع أوسع ثنائية التلون، بما يشير مرة أخرى إلى أن ثنائية التلون المعتمد على نوع الجنس سبقت أحاديد التلون عند تلك المستويات التصنيفية الدقيقة.

وبغض النظر عن مدى صحة أي من السيناريوهين التطوريين (أو الجمع بينهما) في الشكل ٢-٣ فإن النقطة الأساسية هي أن إعادة هيكلة تصنيف الخواص يمكن أحياناً أن تكون عالية الحساسية لتغييرات طفيفة في الافتراضات التطورية،

وفي واقع الأمر يطلق اسم "تحليل الحساسية" على توجّهات تصنيف الخواص التي يراعي فيها - عن عمد - فحص بدائل النماذج التطورية؛ من أجل تقييم مدى صلابة الاستنتاجات لبعض البيانات المعينة.

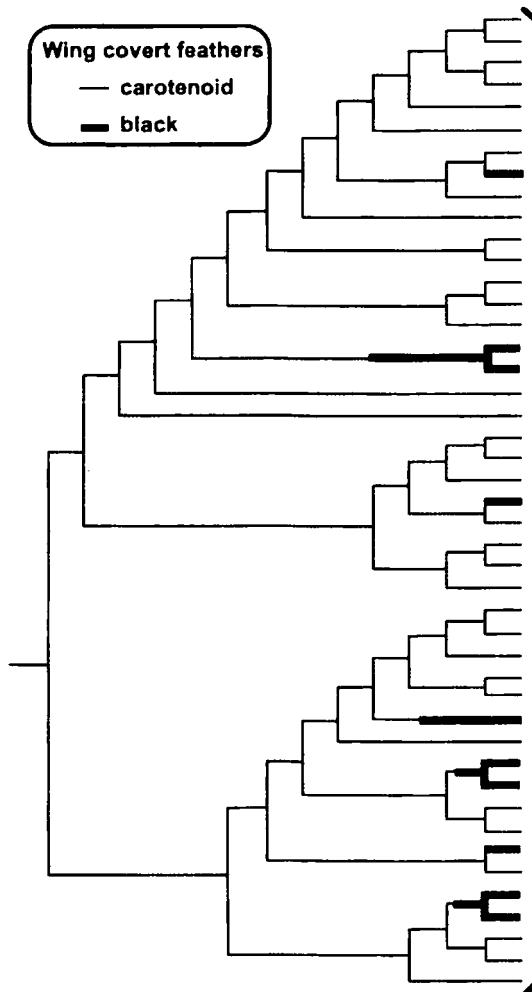
الأنماط المعينة لألوان الطيور

تبدي تقريراً العشرة آلاف نوع من الطيور الموجودة الآن أشكالاً فائقة التنوع في كائنها، إضافة إلى تناوب أنماط التلوين؛ وهناك ما لا يقل عن ٢٦ نوعاً مما لديها قمة رأس سوداء واضحة تماماً، بحيث دخل مصطلح "ذو الرأس الأسود" في الاسم الشائع للنوع (مثل القرقف ذي غطاء الرأس الأسود Black-capped Chickadee، وملك الصيادين ذي غطاء الرأس الأسود Black-capped Kingfisher، والجناكاتشير ذي غطاء الرأس الأسود Black-capped Gnatcatcher، وطائر النوء ذي غطاء الرأس الأسود Black-capped Petrel، وغير ذلك)، كما أن هناك أمثلة تضم ٤٠ نوعاً (في جنساً مختلفاً) تحمل مصطلح "ذو الرقبة السوداء" (مثل الطائر المفرد الأزرق ذي الرقبة السوداء Black-throated Blue Warbler) و ٢٩ يحملون اسم "ذو المنقار الأحمر" (مثل الطوقان ذي المنقار الأحمر Red-billed Toucan)، وتسعة تحمل اسم "ذو الصدر البرتقالي" (مثل طائر الشمس ذي الصدر البرتقالي Orange-breasted Sunbird)، وتتنمي في العادة الأنواع التي تحمل هذه الأنماط إلى عائلات أو رتب تصنيفية مختلفة، مما يدل بوضوح على أن كلّاً من أوصاف الكسائء هذه نشأ تطوريّاً في مناسبات متعددة عبر تطور الطيور.

وحتى الأنواع لصيقة القرابة طورت في بعض الأحيان نمطاً من الكسائء يعاددها (يتكرر ظهوره عليها)، وعلى سبيل المثال استنتاج أو ملاند ولانيون

Omland and Lanyon ٢٠٠٠، من تحاليل تصنیف الخواص المبنیة على التصنیف المایتوکوندري والتّنوري لـ؛ بقعة ملونة من الريش في عدید من طيور الأوريول "الصفاریات" Oriole في "العالم الجديد" من جنس إکتیراس *Icterus*، أن ٤٢ من صفات الكسae (%) مرت بعدید من مرات الفقد والاكتساب عبر مسیرة التطور لهذه المجموعة التصنیفیة، وعلى سبيل الإیضاح يبدو أن "اصطباغ ريش الجناح الصغیر (الزغب) باللون الأسود" تطور في ست مناسبات على الأقل في هذه الطیور (شكل ٣-٣)؛ إضافة إلى ذلك فقد تم توثيق بعض الأمثلة الصارخة؛ حيث نشأت مجموعة كاملة من أنماط الكسae في أكثر من مناسبة، وبصفة مستقلة، في الخطوط المختلفة لنسل إکتیراس؛ مثل خطوط بيضاء بالأجنحة، مع عنق أسود وظهر أسود وذيل أسود.

**45 species
and
subspecies
of New World
oriole**



شكل ٢ - ٢

تصنيف تطوري جزيئي (مقدر من تسلسلات دنا المايتوكوندريا) لـ ٤٥ نوعاً،
ونوع حتى من أوريول "العالم الجديد" (أوملاند ولابيون ٢٠٠٠).

ويبدو أن كساء الطيور يتطور تحت تأثير كل من الانتقاء الطبيعي والانتقاء الجنسي، ولكن العناصر الإيكولوجية والتطورية المحددة التي تدعم معاودة ظهور تشكيلات كساء بعينها ما زالت غير واضحة، ويمكن أحياناً تمييز مجموعتين من الاحتمالات العامة؛ أولاً، ربما توجد في الأساس مجموعة غير محددة من أنماط الكساء يمكن الوصول إليها، ولكن تكرار وجود عناصر انتقائية (مثل ظروف الإضاءة في بيئه الطائر، أو تفضيل الأنثى لبقع ملونة محددة على الذكور)، يحد من نطاق التطور، وبحصرها في المنظومة الفرعية من التشكيلات التي تلاحظها. وهناك احتمال بديل بأن قيود الجينات أو النمو تحصر عدد احتمالات الكساء المتأحة؛ بحيث إن معاودة الظهور تعكس تكرار حدوث المراحل التطورية الانتقالية (الموقعة)، ضمن عدد محدود من البدائل الممكنة، ولعل الحقيقة تكمن في مكان ما بين هاتين النظريتين، وأن تراكم النتائج التجريبية (بما في ذلك تحديد الأساس الجيني لأنماط الكساء في مختلف الأصناف) سيحدد الأمر في النهاية.

وقد أجريت إحدى هذه التجارب حديثاً فقط، وجاءت بمفاجأة؛ حيث قام نيكولاس مندلي وزملاؤه Nicholas Mundy and colleagues مستخدمين تقنيات معملية معقدة بشرح الآليات الجينية الجزيئية المستبة للتطور المستقل لأنماط الكساء القائم لكل من إوزة الجليد *Anser caerulescens* والـ"كركر" القطبي *Stercorarius parasiticus*) Arctic Skua الشبيه بالنورس. ويوجد داخل كل من هذه الأنواع بعض الأفراد من لهم كساء أبيض في غالبه، على حين يتميز غيرهم باللون الداكن، كما أن هناك مجموعة ذات لوان متوسطة.

في ظاهر الأمر، لم يكن لدى العلماء أي سبب للتفكير في أن للألوان المميزة لهذين النوعين، أي أساس جيني مشابه (إن لم يكن متطابقاً)؛ لأن هذين النوعين متبعادان من ناحية القرابة، كما أن أنماط درجة السواد قد تكون معقدة جداً في بعض الحيوانات الأخرى؛ وهناك على سبيل المثال أكثر من ١٠٠ جين تؤثر

على كمية صبغة الميلانين وتوزيعها في جلد فتران المعامل، ولكن ثبت في هذه الإلوزات والنوارس - على حد سواء - أن تغيرات محددة في أحد الأحماض الأمينية في أحد البروتينات الذي ينتجه مستقبل الميلاتوسين - Melanocortin-1 receptor (جين MCIR)، هي المسئولة عن التحول بين الكساء الأبيض والداكن (وفي الواقع الأمر يبدو أن هذا البروتين ذاته مسئول عن الأكسية البيضاء والداكنة في بعض القوارض (انظر الفتران الباهنة والداكنة أعلى)).

ويوجد البروتين MCIR في الميلانوسايتس Melanocytes (الخلايا المتخصصة في إنتاج الصبغة) وهناك، واعتماداً على بنائه الجزيئية المحددة، يتحد البروتين مع هرمونات معينة تجوب جسم الحيوان، ويعمل وبالتالي كصمام قوي للسماح بإنتاج صبغة الميلانين أو وقفها ويمكن لأنواع جين الداعمة لإنتاج الميلانين أن تبيّن على الآليات غير الداعمة لإنتاجه، وعلى ذلك تمايز الطيور متغايرة الزيجوتات Heterozygous كفاء وسطاً بين الأبيض والداكن لذوي الزيجوتات المتماثلة؛ إضافة إلى ذلك يبدو أن اللون الأسود في كل من الإلوز والنوارس هو حالة كساء مستحدثة، وبمقارنة شدة درجة الاختلاف في تنوع الجينات بين التسلسلات الجينية المكتسبة في مقابل جينات السلف، ثم تفسير النتائج في سياق الساعة الجزيئية، فقد قدر مندai وزملاؤه أن هذا التعدد في الألوان قد يكون منشأً منذ بضعة مئات منآلاف السنين. هذا، وقد أوضحت الدراسات الميدانية أن لألوان الكساء الأبيض والأسود تأثيراً على اختيار الأزواج وتفضي وبالتالي بقوّة إلى عامل الانتقاء الجنسي.

تكمّن دلالة هذا المثل بالذات في إمكانية عدد بسيط من الآليات الجينية إحداث بعض التغييرات البارزة في تحول الألوان وتكرارها في الطيور (والحيوانات الأخرى)، وعلى الرغم من عدم وجود صلة قرابة بين الإلوز والنوارس لكن كلاهما طور داخلياً بشكل مدهش - أشكالاً متعددة من الكساء ذي

اللونين الأبيض والأسود، والذي ثبت أنه حدث بسبب تحورات مماثلة في الجين نفسه.

ويطرح هذا الأمر سؤالاً أوسع: هل يمكن أن تكون مختلف أنماط الألوان - منكراة الظهور - في الطيور واقعة تحت حكم تغييرات تطورية "مفاجئة" تتضمن عدداً محدوداً من الجينات، أم أن الآيات التحكم أكثر تنوعاً وتعتمد على كل نوع بذاته؟ وفي قول آخر: هل توجد آية عموميات جينية تشكل الأساس مثلاً للصفات التي يشتر� فيها - على الأقل من الناحية المظهرية - كل من طائر الشمس ذي العنق الأرجواني *Purple-throated Sunbird*، وطائر الكوتنجا ذي العنق الأرجواني *Purple-throated Cotinga*، أو الطائر المفرد واربل الأصهب *Rufous-vented Warbler*، أو طائر الصرد ذي المنقار الأصفر *Yellowbilled Shrike*، وغراب العقق ذي المنقار الأصفر *Yellow-billed Magpie*، أو النورس ذي العين البيضاء *White-eyed Gull*، وطائر الفيريتو ذي العين البيضاء *Vireo*? يحتاج الحصول على إجابات عن هذه الأسئلة إلى المزيد من البحث، ولكن - على الأقل - لا يوجد نقص في أجناس الطيور ولا في بقع أجسامها الملونة.

طائر البيتوهوي السام

في أحد أيام عام ١٩٨٩ كان جاك دومبacher *Jack Dumbacher*، وهو طالب متخرج يجري بحوثاً ليحصل على الدكتوراه، يصطاد الطيور في غابات غينيا الجديدة، عندما بدأ فجأة في الإحساس بخدر في شفتيه وفمه، واستمرت الحالة لعدة ساعات. وقعت الحادثة بعد أن لعق جاك يده بسبب خدوش حدثت بها إثر محاولته تخليص أحد طيور البيتوهوي المغطى *Hooded Pitohui* (*Pitohui dichrous*) من شبакه، ومن المفارقات أن تصبح هذه التجربة غير السارة ل JACK حادثاً إيجابياً في تاريخ حياته العملية، وتطوراً مثيراً في مجال علم الطيور؛ فقد عثر JACK وهو غير متتبه، على أول مثل عرفه العالم الغربي عن طائر سام.



طائر البيتوهوي المغصى

تنتشر السموم المصنعة بيولوجيا في كثير من الكائنات لسبب واضح، وهو إعاقة المفترسين، وهناك ترسانات مدهشة من المركبات المؤذية تصنعها جموع البكتيريا، والنباتات، والحيوانات. ونذكر مجرد أمثلة قليلة؛ فالبنسلين مثلاً سلاح وقائي تنتجه الخميرة طبيعياً (وتصنعه الإنسان بعد ذلك) لقتل البكتيريا، وتعد خلات الفلورين مكوناً أساسياً لبعض سموم الفئران، مادة كيميائية فاتلة، وتنتجهما عديد من النباتات الأسترالية كدفاع ضد الثدييات أكلة النباتات، كذلك فإن الـ **الهوموباترأكتوكسين Homobatrachotoxin** سم يؤثر على الأعصاب والعضلات، ويصنع في جلد ضفدع أمريكا اللاتينية لطرد الأعداء المفترسين (انظر الجزء التالي)، وقد تبين من الفحص الكيميائي الدقيق أن الـ **الهوموباترأكتوكسين** هو أيضاً السم الذي يتغلغل في جلد وطيور البيتوهوي

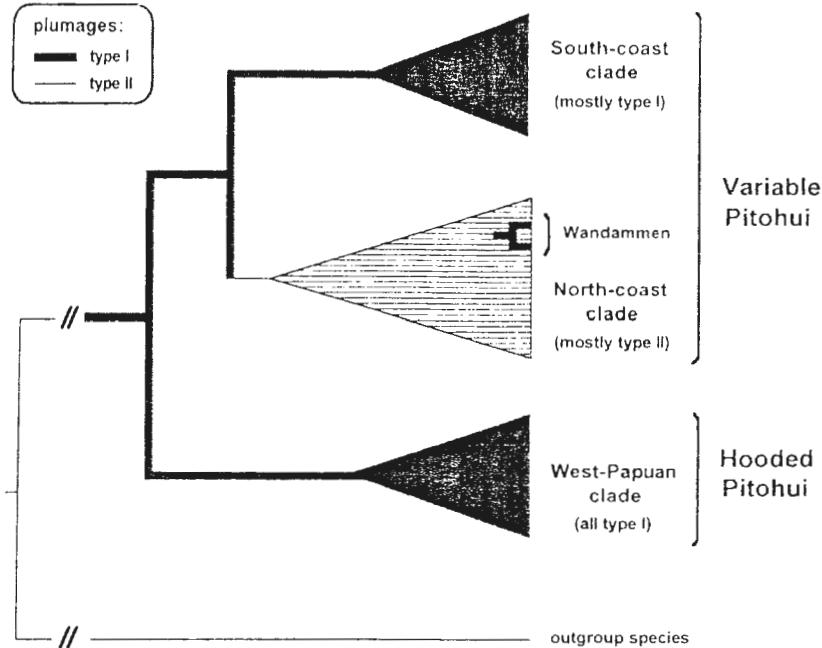
وريشها. وينعد هذا أحد الأمثلة إدهاشاً - في علم الأحياء برمته - على التطور النقاربي، على مستوى الكيمياء الحيوية، بين صفتين محددين يشتراك فيما بينهما كائنات مختلفة اختلاف الطائر عن الضفدع.

وخشية من أكفهم عن طريق الخطأ، فقد قامت معظم الأنواع المحتوية على سموم بتطوير إشارات تعلن صراحة عن أذاتها للمفترسين، وعادة ما تطلق الميكروبات والنباتات السامة، روانج كريبيه تبعد بها الراغبين في الطعام، وتكتسي الضفادع السامة *Poison-dart frogs* دندروباتيدي (*Dendrobatidae*) السامة كساء برافقاً، مما يجعل المفترسين يستردون إلى أقصى درجة (انظر الجزء التالي)، ولا زال الأمر غير واضح بالنسبة لكيفية تتباه طائر البيتو هوي لأعدائه قبل فوات الأولان، وليس لسم الهوموباتر أكتوكوسين رائحة مميزة في حد ذاته، ولكن يحتمل أن يفرز الطائر مواد كيميائية أخرى ذات رائحة كريبيه يمكن التعرف عليها من قبل المفترسين، ربما كان هناك شيء ما في لون الطائر أو صفات الريش مما ينفر المفترس قبل تناول الوجبة القاتلة، ويكتسي البيتو هوي المغطى عموماً بريش أسود وأحمر طوبى صارخ (نط الكساء رقم ١)، ولكن هناك أنواع سامة أخرى وعلى قرابة لصيقة مع الأول، معروف باسم بيتو هوي المتغير *P. kirhocephalus* Variable Pitohui المعروفة، ولها ألوان رمادية وبنية كالحة بصفة عامة (نط الكساء رقم ٢).

وقد حيرت العلاقات الإيكولوجية والتطورية بين طيور البيتو هوي المغطاة والمتغيرة علماء البيولوجيا، ويوجد النوعان في المناطق نفسها عبر غينيا الجديدة، ولكن يختلف شكل كساء البيتو هوي المتغير بشكل كبير من منطقة جغرافية إلى أخرى بأسلوب يقارب شكل رقعة الشطرنج (يتغير اللون في كل مربع)، يتضح البيتو هوي المتغير في بعض المواقع بكاء أسود وأحمر صارخين (نط الكباء رقم ١)، مثله في ذلك مثل البيتو هوي المغطى، ولكنه يتضح غالباً بكاء كالج الألوان في مناطق أخرى (نط الكباء رقم ٢)، فما السبب في هذا التوزيع الغريب؟.

وأينما يتباين انواع فئناك نظرية واصحة لتفصير التشابه وهي أن الاثنين شببيان "مولليريان" Mullerian mimies؛ حيث نشأ نمط الكسae رقم ١ الصارخ من خلال التطور التقاربى من أجل إبعاد المفترسين. وقد سميت ظاهرة التشابه المولليري "على اسم عالم الطبيعة "موللر" Muller في القرن التاسع عشر ١٨٧٩، وهي شكل من أشكال الدعم الإعلامي المتبادل، حيثما وجد اثنان أو أكثر من الكائنات السامة، فطوراً آليات التحذير نفسها للتبيه المفترسين إلى منتجاتهم السامة، وهذه التأقلمات معروفة جيداً، خصوصاً في الفراشات، وهناك على سبيل المثال بعض فراشات جنوب أمريكا من أنواع هيليكونياس *Heliconius* لا يأكلها الطير، وتدعى رسائلها المضادة للمفترسين من خلال تنسيق تغيير ألوان أجنبتها - حسب وجودها الجغرافي - إلى الألوان الزاهية (انظر الفراشات المحاكية بأسلوب موللر فيما يلى).

فهل يمكن بالمثل أن تكون مشاركة طيور البيتو هو في ألوان كسانها ناجحة عن تطور تقاربى لألوان التحذير؟ إذا صحت ذلك فستكون هذه إحدى الحالات القليلة جداً الموثقة لنظرية "المحاكاة المولليري" في الطيور، وفي المقابل قد يكون التشابه الكبير في نمط الكسae رقم ١ في نوعي البيتو هو مجرد ظاهرة مصطنعة تاريخياً تعزى إلى احتمال منهما بنمط الألوان البداني (Plesiomorphic).



شكل ٤ - ٢

التصنيف التطوري الجزيئي المقدر لمجموعات جغرافية مختلفة من البيتوهوي؛ سواء المتغير أو المنقطي (دومباخر فلايشر ٢٠٠١)، ويظهر هذا الرسم نمط الكسae رقم ١ من مجموعة شبه جزيرة "واندامن"، مغمور بعمق داخل حزمة النمط رقم ٢ من الساحل الشمالي.

وقد ساعدت الأبحاث الحديثة لجاك دومباخر وروب فلايشر ٢٠٠١ **Rob Fleischer** على تحديد الموقف بشأن هاتين النظريتين المتنافستين، وقد قام الباحثان بعمل رسم بياني لأنماط الكسae المترادلة على خريطة تصنيف البيتوهوي الجزيئية، وتمكنا من الكشف عن دليل يميل في غالبيه إلى معارضته (مع وجود حالة واحدة مؤيدة) اقتراح ظهور "المحاكاة المولليرية" من خلال التطور

القاربي في هذه الطيور (الشكل ٣-٤)، وقد وجداً أولاً، أن نمط الكسae رقم ١ يرجع غالباً إلى سلف قديم سابق على كل هذا التصنيف برمته، وفي قول آخر: إن تشابه الكسae مع نمط البيتو هوي المغطى في معظم أنواع طيور "البيتو هوي المتغير" ذات نمط الكسae رقم ١ يرجع غالباً إلى الاحتفاظ بالحالة الأصلية لكلا النوعين، وعلى آية حال فقد جرى تفضيل نظرية التطور القاربي في حالة واحدة محددة، وقد وجدت مجموعة من طيور "البيتو هوي المتغير"، ذات نمط كساe رقم ١ في شبه جزيرة "واندامن" Wandammen على الساحل الشمالي لغينيا الجديدة، منفرسة تصنيفاً بعمق داخل حزمة تطورية لهذا النوع، مما يتمتع باقي أفرادها بالنمط رقم ٢ للكسae. بناءً على ذلك، يبدو محتملاً جداً، في هذا الموقع الجغرافي، أن "البيتو هوي المتغير" اكتسب - بصفة ثانوية - من خلال التطور القاربي نمط كساe يحاكي اللون التحذيري لطيور "البيتو هوي المغطاة" التي تعيش في المنطقة الجغرافية ذاتها من دون تناسل بيني (Sympatric).

وعلى الرغم من تمثيـل هذه النتائج التصنيفية مع المحاكـاة المولـيلـية القـارـبـية، فإنـها لا تـثـبـتـ الحـالـةـ. حتـىـ بالـنـسـبـةـ إـلـىـ مـجـمـوـعـةـ شـبـهـ جـزـيرـةـ "ـوـانـدـامـنـ". وـسـيـحـاجـ إـثـبـاتـ الدـلـلـ إـلـىـ مـزـيدـ مـنـ الـأـبـحـاثـ الـمـعـمـلـيـةـ وـالـمـيـدـانـيـةـ الـتـيـ تـنـتـلـخـصـ مـنـ اـحـتمـالـاتـ مـتـافـسـةـ عـدـيدـ؛ مـثـلـ اـحـتمـالـ أـنـ تـكـوـنـ الشـجـرـةـ الـجـزـيـنـيـةـ غـيرـ صـحـيـحةـ مـنـ أـسـاسـهـ، أـوـ أـنـ يـكـوـنـ هـنـاكـ نـظـامـ فـيـ إـعادـةـ الـهـيـكلـةـ الـحـالـيـةـ بـتـحـدـيدـ مـوـقـعـ أـنـمـاطـ الـكـسـاـءـ السـلـفـيـةـ عـلـىـ الشـجـرـةـ الـجـزـيـنـيـةـ، أـوـ أـنـ تـكـوـنـ الـجـيـنـاتـ الـمـسـؤـلـةـ عـنـ نـمـطـ الـكـسـاـءـ مـنـ خـلـالـ تـهـجـينـ سـابـقـ مـتـكـرـرـ مـعـ الـبـيـتوـ هوـيـ المـغـطـىـ؛ أـوـ أـنـ نـمـطـ الـكـسـاـءـ الـمـخـتـلـفـ تـعـكـسـ فـيـ حـقـيقـتـهـ حـالـاتـ مـخـلـفـةـ لـلـبـيـئةـ أـكـثـرـ مـاـ تـعـكـسـ خـواـصـ الـجـيـنـاتـ الـمـسـبـبـةـ لـهـاـ.

ويحتاج الأمر أيضاً إلى مزيد من الأبحاث؛ من أجل فهم سبب عدم ظهور نمط الكسae رقم ١ على باقي مجموعات "البيتو هوي المتغير" على الساحل الشمالي، وربما - على سبيل المثال - لا تكون كل المجموعات سامة بالقدر نفسه، وتستفيد

الأشكال الأقل سمية من افتئتها لكساء مضلل بدلاً من أكسية صارخة، وتمثل نقطة أخيرة في أنه بالنسبة إلى مشاركة نوعي البيتو هو في نمط الكساء الزاهي (نقط رقم ١)، في باقي أنحاء غينيا الجديدة، فإن النتائج العامة لتحليل تصنيف الخواص، وبكل تأكيد، لا تستبعد احتمال أن يكون الانتقاء من خلال "المحاكاة المولليرية" قد نعَّب دوراً مهماً في الاحتفاظ (في مقابل اصطدام التطور المتقارب) بهذا التشابه في الكساء، وبعد كل شيء، فإن البراعة الفنية للانتقاء الطبيعي قادرة بكل تأكيد على تشكيل الطينة البيولوجية لكل من السلف والأشكال المستحدثة.

الألوان التحذيرية للضفادع السامة

يشير مصطلح "تلون تحذيري" إلى امتلاك بعض الأنواع المعينة من الكائنات القابلة للاقتراس لإشارات لونية زاهية للإعلان عن خواصها الخطيرة للمفترسين، وتعزى هذه المخاطر بصورة نموذجية إلى مواد كيميائية مذيبة أو سامة في جسد الفريسة (انظر أعلاه، البيتو هوي السام)، وتحاكي تخلوقفات ذات التلون التحذيري Aposematic creatures الاعتداء علياً، من خلال إظهارها الصريح للألوان وأشكال واضحة، يتعلم المفترسون ربطها بمذاقها غير المربيح.

وتوجد ظاهرة التلون التحذيري في كثير من مجموعات اللافقاريات (مثل رخويات سبيكة البحر Nudibranch السامة، ومختلف الفراشات السامة). كذلك توجد الظاهرة في بعض الطيور، والأسماك، والثعابين، وغيرها من الثدييات.

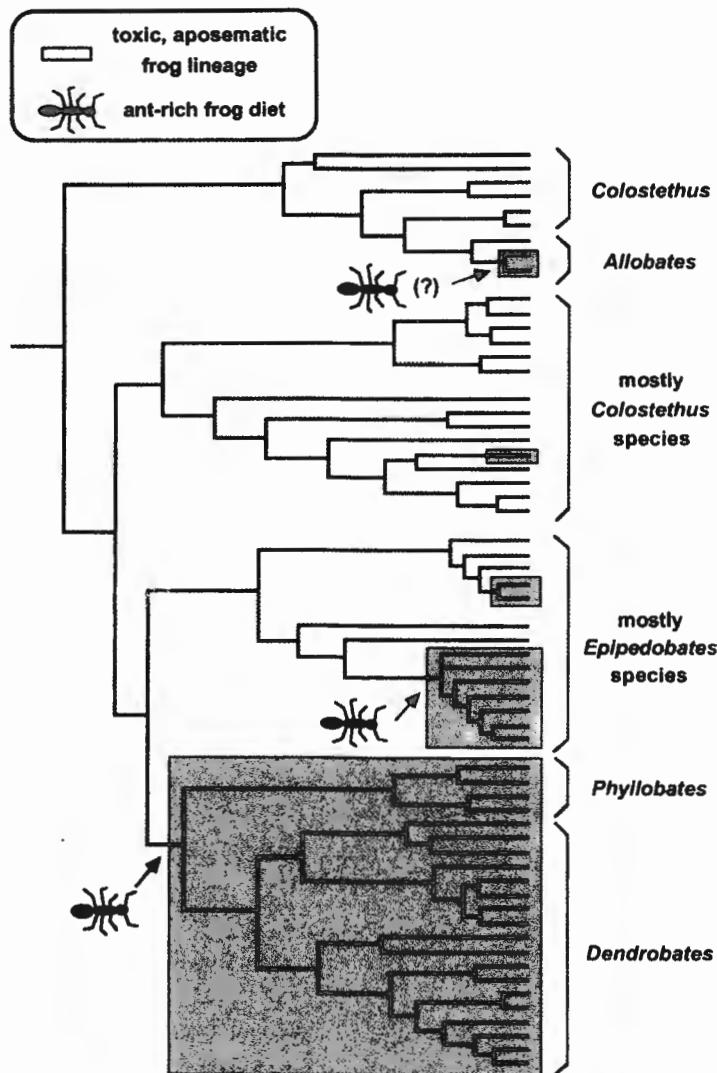
ويشمل أحد الأمثلة البارزة للفقاريات، على الضفادع السامة ندروباتيدي وتضم هذه العائلة أحديه التصنيف أكثر من ٢٠٠ نوع نباتي تسटوطن جنوب أمريكا، كما تضم أنواعاً خافية وأخرى ملونة تحذيرياً؛ حيث تمتلك الأشكال زاهية الألوان مواد سامة شبه قلوية، يعزى مصدرها إلى نوعية غذائها. وتنظير مدى سمية هذه المواد الجلدية من ممارسة بعض البنود الأصليين في هذه

المناطق بسعر مسمى ينبع عنها عن طريق النفع في قصبة مفرغة باسم مستخلص من صحن تمرسات السامة الصغيرة؛ من أجل قتل صيدهم، ويعتقد أن معظم، إن لم يكن كل، ضفادع الدندر وباتيدي شديدة السمية لها ألوان متاججة، وتتميز بيضاء، مختلف الألوان برقة مثل الأزرق، أو الأخضر، أو الأحمر، أو البرتقالي، أو الأصفر، وتختليها في العادة بقع داكنة سوداء، وقد تكون هذه الألوان جبنة يمثل غير عادي في نظر الإنسان، مما جعل هذه الضفادع شائعة بصفتها حيوانات لفحة بالمنازل، وعن آلة حال فإن وظيفة هذه الألوان في الطبيعة هي إبعاد المفترسین الذين يفترض أنهم يفسرون هذه الأنماط بصفتها منفعة، بدلاً من رؤيتها خطراً، ولذلك مسألة الافتراض مجرد مخاطرة نظرية فحسب بالنسبة للضفادع السامة، كما تدل على ذلك حقيقة أن أنواع ضفادع الدندر وباتيدي غير السامة، تتبع نتائج خطأ تختلط مع ألوان البنية المحطة بها.

، حتى - من تشر التحذيري في الأنواع السامة يصبح من السهل فهم المحافظة عليه بتطورها . و على أية حال فكل أصل تطوري من سلف خفي مانع الالوان ينشر نغراً محبوا . و متى نشأت خصائص التلون التحذيري لأول مرة في نوع فريسة سامة فلا مناص من كون معدل انتشارها منخفضاً في البداية؛ إضافة إلى ذلك، فمن غير المرح أن تكون هذه الصفة مفضلة بازدياد الطبيعي بصفة مبدئية، لأنّ وضوح الوانها - في أول ظهورها- حري يجعلها عرضة أكثر (وليس أقل) لمباحثة المفترسات لها الذين بن يكون لديهم دراية بخطورتها، وبالتالي السبب الثاني لـ "عقائد بقدرة ضمير التلون التحذيري وصعوبته الشديدة من ملاحظة أن المواد السامة، شـ- الفنوية، شديدة التعريف كيميائياً، وقد تمثل تحدياً أيضاً (تعامل الجسم معها كسميات) نوع لغريسة في تصنيعها واستخدامها بأمان، فإذا صحت هذه التكهنـات- بأن كل تحول أني السمية وإلى التلون التحذيري يمثل عائقاً بيولوجياً ممِيناً- يصبح من المُعْتَقـلـ أن افتراءـ أن الأنواع المتقاربة التي تظهر لديها هذه المتلازمة Syndrome احادية الأصل (وليس متعددة الأصول) بشكل نموذجي، وذلك هي الرؤية العامة بالنسبة إلى الصفـادع السمية السامة.

و على أية حال، فقد رسمت نتائج التحليلات الجزيئية الحديثة المستمرة من عشرات أنواع ضفادع الدندروباتيد صورة مختلفة تماماً (سانتوس وزملاؤه Santos et al. ٢٠٠٣) فقد ثبت أن الأنواع البراقة، السامة، تنتشر عبر تصنيف الدندروباتيد بأساليب تشير بوجود أربعة أصول على الأقل (ويحتمل خمسة) تطورية مستقلة لمتلازمة السم - التلون التحذيري (شكل ٥-٣)، وهناك تجمع يضم أكثر من ٢٠ نوعاً ساماً (من أنجاس شقيقة دندروباتيس *Dendrobates* وفالوباتيس *Phyllobates*) يمثلون حزمه، ولكن تظهر خطوط نسل أصغر في أماكن أخرى من سجرة التصنيف.

كما نشأت مفاجأة أخرى من تصنيف الخواص هذا؛ حيث تكون معظم الحزم السامة الملونة تحذيرياً من أنواع تعتمد في غذائها بشكل متخصص على النمل والنمل الأبيض والعنث، على حين تقتدى الأنواع "الخفية" على وجبات أكثر تنوعاً (شكل ٥-٣)، وقد كان الدليل متوفراً من قبل على استخلاص ضفادع الدندروباتيد السامة لجزء من سمومها الطاردة للمفترسين على الأقل (مثل الإيزيدين Izidines، والبوميليوتونوكسين Pumiliotoxins) من النمل الذي يقتات عليه، وفي الواقع فمن المعروف أن الضفادع السهمية السامة التي تجري تغذيتها في الأسر على ذباب الفاكهة تفقد كثيراً من سميتها، وتدل التحاليل التصنيفية أن الأصول التطورية للسمية للتلون التحذيري في ضفادع الدندروباتيد مرتبطة بالأصول التطورية للتخصص الغذائي، وعلى أية حال، فإن الترتيب المحدد للتحول التصنيفي من تكوين غير سام إلى تكوين سام، ومن الخفية إلى التلون التحذيري، ومن الغذاء العام إلى التخصص في الأطعمة، ما زال قيد التحديد من خلال المزيد من التحاليل والتجارب، وعلى سبيل المثال يشير أحد الاحتمالات إلى أنه عندما يحدث أن تقتني الضفادع شحنات أعلى من السموم، بانتقالها إلى غذاء غني بالنمل، فإن ذلك يحرك ضغوطاً انتقائية للمزيد من التخصص في الطعام وتتطور التلون التحذيري.



شكل ٣.

تصنيف تطوري جزيئي (مقدر من تسلسلات دنا المايتوكوندريا) للضفادع السامة (سانتوس وزملاؤه ٢٠٠٣).

وقد ركزت دراسة تصنيفية أخرى عن الضفادع السامة على تفاصيل الألوان التحذيرية في عديد من أنواع ضفادع الدنдрوباتيس البيروفية، وقد أبدت التجمعات الجغرافية المختلفة للنوع المعروف باسم الدندروباتيس المقلد *D. imitator* ثلاثة أنماط من التلون التحذيري: بقع بنية سوداء على خلفية صفراء، وخطوط أفقية صفراء على خلفية بنية سوداء، وشرانط طولية صفراء على خلفية بنية سوداء. ويتشابه كل نمط من أنماط تلون الدندروباتيس المقلد، إلى حد كبير، مع مماثل له يعيش في البيئة ذاتها (د. فاريابيليس *D. variabilis*، د. فانتاستيكوس *D. fantasticus*. ود. فتريماكيو لاتوس *D. ventrimaculatus* على التوالي).

وقد أكد أحد بحوث التصنيف الجزيئي للخواص المستدلة إلى تسلسل دنا الماينتوكوندريا، أن هذه الأشكال المختلفة للدندروباتيس المقلد تتبع جميعا خطأ سلالياً أحاجي التصنيف. مختلفاً جينياً عن الأصناف الثلاثة المذكورة عالية، وأصبح من الواضح أن العلاقات غير التassالية نشأت من خلال أحداث متعددة، ويدعم من يعيشون منهم معًا بعضهم البعض بشأن تحذيرهم للمفترسرين وقد قدمت هذه الدراسة أول دعم لتصنيفي جزيئي في أي من البرمائيات، لنوع من المحاكاة المولليرية، يقوم فيها نوع متعدد الأشكال بمحاكاة مختلف الأنواع التي تعيش في مناطق جغرافية مختلفة.

الفراشات والمحاكاة المولليرية

يتمثل أحد أكثر الأمثلة المعروفة إدهاشاً بشأن المحاكاة بين الكائنات التي تعيش في منطقة جغرافية معينة في سياق المحاكاة المولليرية (انظر الجزء السابق)، فراشات العالم الجديد السامة، وما يميز هذا الموقف هو الدقة البالغة في

تفاصيل أنماط الألوان التحذيرية للأجنحة، ويشترك فيها عديد من نوع هيليوكونيات *Heliconius* والأجناس المنصلة بها مما يعيشون في منطقة ما بعينها، ولعله لا يوجد موقع آخر أكثر من هذه الفراشات الجميلة، استخدمت فيها فرشاة الانتقاء الطبيعي بمهارة فنية فائقة عبر التطور المشتركة للتحذيرات الصنفية للمفترسين المحتملين.

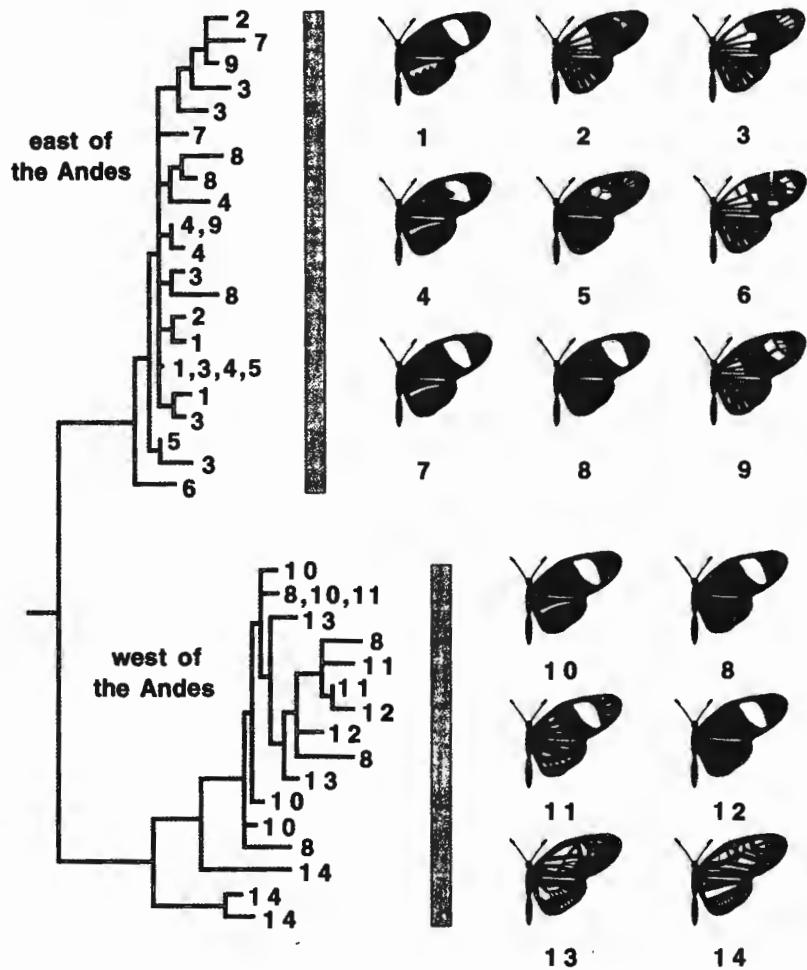
ويوجد أربعة أنماط محاكاة مختلفة - على الأقل - يشمل كل منها على عدد يصل إلى ١٢ نوعاً من الهيليكوني *Heliconiine*. شترك جميعها في تصميم مميز لألوان الجناح؛ ليعلنوا بها عدم مناسبة الفراشات لذوق الطيور، ويحظى هذا الأمر باهتمام خاص؛ لأن أعرافاً مختلفة من كثير من هذه الأنواع البيولوجية تختلف اختلافاً جزرياً عبر القارة، وكثيراً ما تغير مختلف الأنواع، من الأنماط المحددة لتلون أجنحتها حسب مكان وجودها، وفي قول آخر: كثيراً ما تتشابه أنماط تلون أجنحة مختلف الأنواع البيولوجية التي تعيش في منطقة جغرافية معينة، مع فراشات الأنواع الأخرى التي تشاركها المعيشة في المنطقة ذاتها إلى درجة أكبر مما تتشابه ألوان أجنحة الفراشات المنتسبة إلى أحد الأنواع المنعزلة في تلك المنطقة، ولبعض أنواع *هيليونيوس* أكثر من ٢٠ شكلاً جغرافياً، يتخذ كل منها - بأسلوب نموذجي - نمط تلون نوع أو نوعين من الفراشات الأخرى التي تستوطن المنطقة نفسها إلى درجة تكاد تكون متطابقة.

وهناك نوعان مما جرت دراستهما بشكل مستفيض، ألا وهما: *H. erato*، وهـ. *melpomene*، ويتكون كل منهما من عدة أعراق جغرافية تختلف جزرياً في تصميم ألوان أجنحتها، وعلى سبيل المثال يوجد لدى أحد أعراق لون الأجنحة، في إطار كل نوع، نقط باهنة صغيرة وخطوط طويلة على خلفية سوداء، على حين يبني عرق آخر لطخات حمراء كبيرة على الأجنحة

الأمامية، كما يشكل عرق آخر، شرائط برافة فزحية على الأجنحة الأمامية والخلفية، وتبدي أيضاً الأعراق المختلفة من النوعين انسجاماً مدهشاً مع جغرافية المنطقة؛ فعلى سبيل المثال فإن المنطقة التي يعيش فيها العرق ذو اللطخ الحمراء من الهـ. إيراتو تتشابه إلى حد كبير مع المنطقة التي يعيش فيها العرق ذو اللطخ الحمراء من الهـ. ميلوبوميني، وهكذا الحال أيضاً مع حوالي ٢٠ زوجاً عرقياً من النوعين؛ بناءً على ذلك، فإن الأفراد من النوعين يدعم بعضها البعض في أي منطقة جغرافية فيما يتعلق بتحذيراتها المضادة للمفترسـين.

وفي محاولة لتقدير الإطار الزمني العام الذي نشأت فيه هذه الأنماط التطورية لنماذج المحاكاة، قام براور Brower ١٩٩٤ أولاً بإجراء مسح لسلسل دنا المايتوكوندريا في أعراق ألوان الأجنحة للهـ. إيراتو. وقد كشفت التحليلات التصنيفية لهذه البيانات عن انقسام تاريخي في كل المجموعات، بين شرق وغرب جبال الإنديز وغربها (شكل ٣-٦). وتبدو هذه النتائج محتملة إلى حد بعيد، نظراً لأن جبال الإنديز لا بد أن تكون قد شكلت عائقاً جغرافياً لانتقال هذه الحيوانـات، ومن ثم لتبادل الجينات عبر الجبال بالنسبة إلى هذه الأنواع التي تعيش في الأرضي المنخفضة. وتدل شدة الفرق الجيني في دنا المايتوكوندريا على انقسام المجموعتين الشرقية والغربية، منذ حوالي ١,٥ – ٢ مليون سنة.

وفي المقابل، فقد ثبت أن مختلف مجموعات الهـ. إيراتو، الواقعة ضمن أي من المجموعتين الشرقية أو الغربية، لا تكاد تختلف عن بعضها البعض، وعلى ذلك، ومن واقع المعيار الجيني الجزيئي نفسه، فلا بد أن لهما ارتباطات تاريخية أكثر حداثة. هذا، ويتباين التجانس الجيني النسبي في كل من المجموعات في المناطق الشرقية أو الغربية بشكل بارز، مع عدم التجانس الجغرافي في نماذج ألوان الأجنحة؛ مما يشير بقوة إلى ضرورة سرعة نشوء هذه الأنماط المختلفة جزئياً في ألوان الأجنحة (وربما أيضاً بصفة متكررة) عبر عملية التطور (شكل ٣ - ٦).



شكل ٦ - ٣

تصنيف تطوري ضمني (مقرر من تسلسلات دنا المايتوكوندريا) لمجموعات
جغرافية مختلفة وأعراق، للون الأجنحة للهيليكونياس إيراتو عبر جنوب أمريكا
الاستوائية (براور ١٩٩٤).

وقد منحت دراسات "براور" مثلاً رفيعاً عن إمكانية التوصل إلى حل للخلافات التطورية الظاهرة - أحياناً - بين البيانات الجزيئية والتصنيفية، من خلال العمل التصنيفي الفاحص بدقة.

وفي حالة الراهنة، يعكس التباين الشديد بين التوزيع الجغرافي لخطوط النسل الجزيئية وأنماط تلون الأجنحة الاحتمالية بتأثير القوى التطورية على هاتين المنظومتين من الصفحات وفي قول آخر: وفيما يتعلق بشأن تطور الأجنحة المتماثلة فلا بد من أن الضغوط المولليرية كانت قوية بدرجة كافية لتحل محل التصنيف الذي يبدو محتفظاً بصلاحيته في هيئة علامات جينية محابدة مثل دنا الماليوكوندريرا.

ألوان اليرقات والأنواع المموهة

تتراوح التقديرات لعدد الأنواع الحية على الأرض ما بين مجرد مليون واحد إلى أكثر من مائة مليون، وعلى أيّة حال، فإن المعرفة منها علمياً، وله أسماء رسمية في الوقت الحالي، حوالي مليونين، وكثير مما تبقى عبارة عن أنواع غير

موصوفة، ويحتمل وجودها في مناطق لم تستكشف بعد بما فيه الكفاية، (مثل أعماق البحار، أو في الغابات الممطرة)، أو ضمن أصناف Taxa مدرسوسة بسطحية فقط (مثل كثير من مجموعات الميكروبات واللافقاريات)، ويمثل أحد أسباب وفرة الأنواع التي تتنظر اكتشافها في أن البحث المنظم الدقيق لأي من المناطق الجغرافية، أو المجموعات التصنيفية، يكشف بصفة روتينية عن أنواع جديدة (أي لم يجر التعرف عليها من قبل)، ويقوم خبراء التصنيف في مجلهم، في الآونة الأخيرة، بوصف حوالي ١٨,٠٠٠ نوع كل عام (ويلسون Wilson ١٩٩٢).

وقد لعب تقدير تصنيف الخواص الجزيئي دوراً محورياً في اكتشاف عديد من هذه الأنواع ووصف خواصها، وتتضمن إحدى الحالات المعبرة مجموعة من الفراشات "الهراة"^(١) Skipper butterflies في المداريات الجديدة^(٢) Neotropics، وكان الاعتقاد السابق أن مجموعات متعددة من نوع واحد "أسترابتيس فولجيراتور" *Astraptes fulgerator* تنتشر من جنوب الولايات المتحدة إلى شمال الأرجنتين، وستوطن بيئات تتفاوت من الصحاري إلى الغابات الممطرة، ومن حدائق المدن إلى المناطق الطبيعية البدائية؛ فهل يمكن أن يكون هناك نوع واحد متحرر حقيقة في ميله إلى هذه الدرجة ومتآقلم مع كل هذا المدى الواسع؟

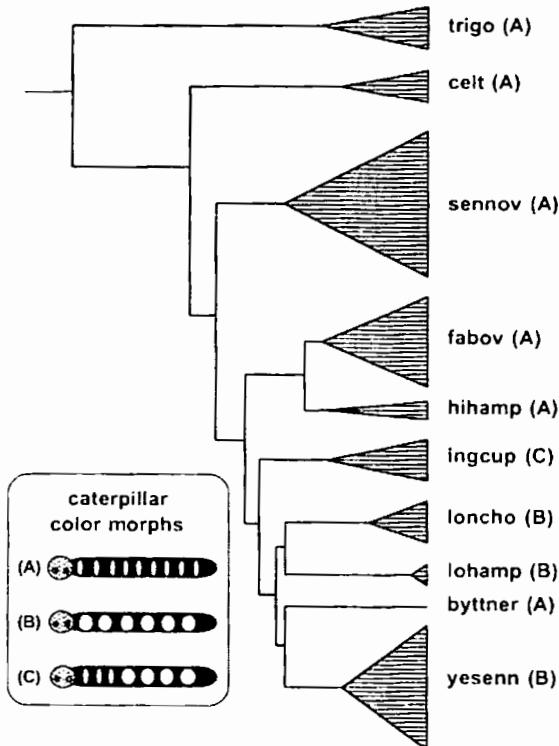
وتشير تحليلات التصنيف الحديثة إلى عكس ذلك، وفي المقابل يبدو مرجحاً الآن وجود عشرة أنواع مموهة، وكل منها متخصص في بيئه معينة، وكلهم متكررين كنوع واحد.

وقد جاء الدليل الأول من الدراسات المتعلقة بالجين المسئول عن إنزيم السايتوكروم أوكسيديز ١ في المايتوكوندريا I Cytochrome oxidase وقام هييرت Hebert وزملاؤه ^٤ بدراسة تسلسل السايتوكروم أوكسيديز ١ في مئات العينات

(١) سمعت هكذا بالإنجليزية؛ نظراً لمسار طيرها السريع وغير المنتظم. [المترجم]

(٢) السطحة البيوجغرافية، وتشمل جنوب المكسيك وأمريكا الوسطى والجنوبية وجزر الهند الغربية. [المترجم]

من فراشات **A**, وكشفوا عن مجموعات جينية فرعية عميقة لم تكن متوقعة من قبل (شكل ٣ - ٧)، وكانت درجة التفرعات الجينية تماثل تلك التي تفرق في العادة بين أنواع محددة في كثير من مجموعات الأصناف الأخرى، وتشير نتائج التصنيف الجزيئي هذه بشدة (وإن كانت لا تكفي وحدها للإثبات) إلى تمثيل عدد كبير من الأنواع معزولة تناследاً عن بعضها البعض في العينات المعينة.



شكل ٢ - ٧

شجرة تصنيف تطوري، على أساس تسلسلات السايتوکروم أوكسیديز ١ من دنا المايتوكوندريا لأكثر من ٤٠٠ فردًا من الفراشات الهرابية الأسترالية فولجيراتور (هيررت وزملاؤه ٢٠٠٤)، ومشار إلى الحزم المميزة (الأنواع المموهة) بمتلثات وأسماء موجزة مكتوبة بأحرف صغيرة، وتدل الأحرف الكبيرة على أنماط مختلفة من ألوان البرقات (مبينة في أشكال كاريكاتيرية في المربع الضمني).

وقد كشف المزيد من الفحص أن هذه الفروع الثانوية التصنيفية تتوافق تماماً مع اختلافات التأريخات الطبيعية لهذه الفراشات وأنماط تلونها، مما جرى إغفاله في السابق، وعلى سبيل المثال يوجد ليرقات إحدى حزم الفراشات الهرابة (تريجو Trigo في شكل ٣ - ٧) حلقات ضيقة صفراء تحيط بأجسادها السوداء، وهي تتغذى فقط على النباتات من جنس تريجونيا *Trigonia* على حين تتميز اليرقات في حزمة "لوهامب" Lohamp (شكل ٢ - ٧) ببقاء صفراء على جوانبها وتتخصص في أكل النباتات من جنس *Hampea*.

كما جرت التفرقة بين الفراشات من خلال طبيعة معيشتها؛ فعلى سبيل المثال، تعيش فراشات "لوهامب" Lohamp - في المقام الأول - في الأراضي المنخفضة للغابات الممطرة، على حين تخصص *Hihamps* في المعيشة فيارتفاعات الوسطى في الغابات ذات السحب، ويمتد مجال "تريجو" Trigo إلى الغابات الجافة، وإلى جانب هذه الميول المعيشية، فإن أحد الاكتشافات المحورية، بأن لكثير من حزم الفراشات مجالات انتشار متداخلة إلى درجات مختلفة، وقد أكدت كل هذه الملاحظات الميدانية، إضافة إلى دليل التصنيف الجزيئي، وجود عشرة أنماط جينية محددة داخل *A. fulgerator*، وفي قول آخر: هناك عديد من الأنواع الأصلية داخل باقة الفراشات الهرابة.

وعطى هذه الدراسة مثلاً رفيعاً عن قدرة نتائج التصنيف الجزيئي على تحفيز إعادة تقييم الأمور بأسلوب منظم، مما يؤدي إلى التعرف على أنواع جديدة (انظر أيضاً الحفاظ على المرجان في الفصل السابع)، ومن الطبيعي أن النتائج قد تؤدي إلى العكس على طول الخط (كما يحدث أحياناً) إذا ثبت مع الفحص الدقيق أن صنفين مميز واحد أو أكثر من الأصناف المعروفة، يتبعان في الواقع حوضاً جينياً Genetic pool غير مميزاً واحداً، (أي نوع بيولوجي واحد)، وفي كلتا الحالتين، يجب أن يكون واضحاً أن بإمكان تقديرات التصنيف الجزيئي أن تلعب أدواراً محورية في وصف التباين الحيوي على كوكب الأرض.

ونقدراً لهذه الحقيقة، ظهرت حديثاً مبادرة علمية جسورة معروفة باسم "باركود الدنا" DNA barcoding، وفكرتها الأساسية مماثلة بدراسة الفراشات البراءة، وهي إعادة فحص جميع الكائنات باستخدام مقياس جزيئي معياري محدد تماماً (مثل جينات السايتوكروم أوكسيديز 1)؛ للمساعدة في التعرف على الفروق التصنيفية البارزة، ولتحسين مفهومنا عن حدود الأنواع وأنماط التنوع الحيوي.

وعلى الرغم من التعرف على بضعة آلاف من الأنواع الجديدة سنوياً، فإن هناك ألفاً أخرى كثيرة في سبيلها إلى الانقراض، غالباً بسبب تأثير الإنسان على البيئة؛ فهل يعني ذلك أن التنوع الحيوي العالمي سيبقى متوازناً؟ والإجابة بالنفي؛ فسيبقى التنوع الحيوي كما هو، بغض النظر عن مدى كفاءة وصفه في ملخصاتها التصنيفية. وكل اكتشاف لنوع جديد ما هو إلا حادث عارض، ولا يتضمن أي تغيير في حقيقة المسارات البيولوجية، وفي المقابل، وكل حادث انقراض هي حقيقة بيولوجية ولا يمكن استعادتها؛ بناءً على ذلك، فحتى إذا زالت المحصلة النهائية لتعرفنا على الأنواع التي كانت خافية علينا في الطبيعة فإن الحقيقة المؤسفة أن التنوع البيولوجي الموجود في العالم الآن ما زال في هبوط حاد.

الفصل الرابع

الصفات الجنسية وأنماط التكاثر

لا توجد منطقة في عالم البيولوجيا، أكثر إثارة وبريقاً، ومراوغة في بعض الأحيان، من الصفات الجنسية وأنشطة الكائنات. والعملية الإنجابية هي لب عملية التطور، وقد اكتشفت الكائنات أساليب - تبدو لا نهاية - لنقل نسخ من جيناتها بنجاح إلى الأجيال التالية، بناء على ذلك، تبدي الأنواع مجموعة مدهشة من التأقلمات وأنماط الحياة الإنجابية، التي تميز نشائتها وحواراتها البيئية التاريخية بكثير من الإثارة، وتوضح دراسات الحالة المسجلة في هذا الفصل كيفية إسهام دراسات تصنيف الخواص في الفهم العلمي للتحولات التطورية، الشاملة لعدد متعدد من خواص الكائنات مما له علاقة مباشرة بالتنازل؛ مثل التوأم العذري^(١)، Parthenogenesis Virgin birth، وحمل الذكور، ووضع البيض، وترك البيض في رعاية الآخرين Egg dumping، وحمل الحيوانات الصغيرة Live bearing، والغرس المتأخر Delayed implantation، وبناء الأعشاش، والعناية بالفقس، والحضانة التطفلية Foster parentage. كذلك وفر توجيه التصنيف التطوري للخواص إجابة محددة للسؤال التقليدي: أيهما جاء في البداية: الدجاجة أم البيضة؟.

الدجاجة أم البيضة؟

تُعد بحق بيضة الدجاجة أداة إيجابية مدهشة، وكون أحد طرفيها أدق (مدبب) من الآخر يجعلها سهلة الاتزان من مستقرها، وكبيرة بدرجة مناسبة لتوفير الغذاء

(١) التوأم العذري: تطور البيضة غير المخصبة إلى كائن كامل، دون الحاجة إلى الذكر، ويلاحظ في بعض الحشرات والزهور.

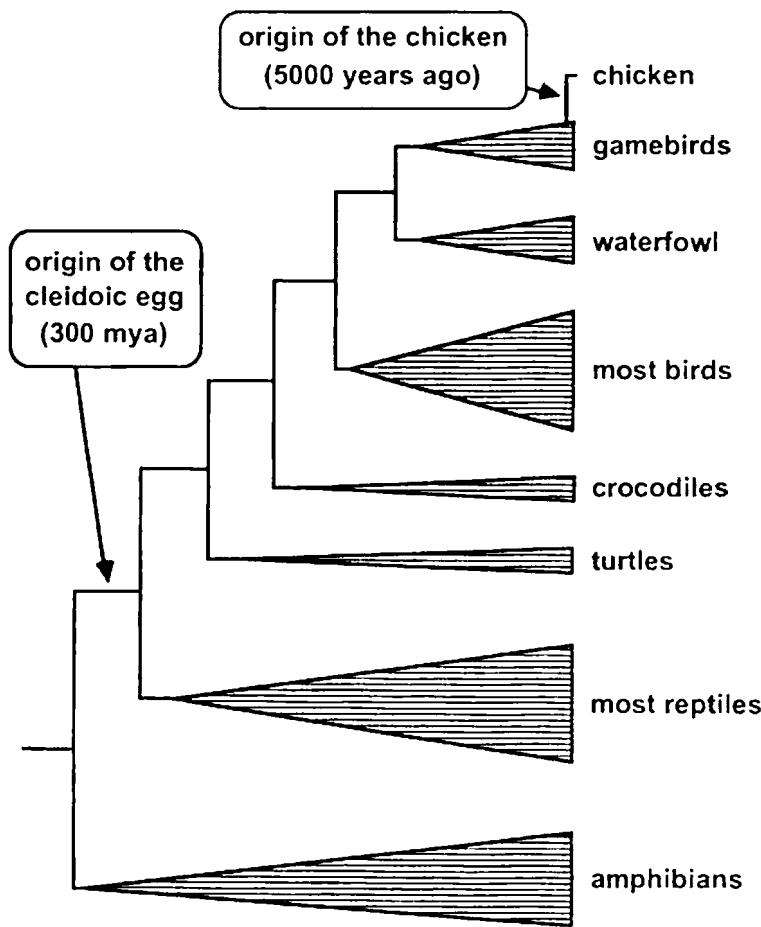
اللازم للجنين، ولكنها صغيرة بما يكفي لمرورها من مهبل الدجاجة، ومحاطة بقشرة منكسة واقية تمكنها من تحمل ثقل الحاضن، وهشة في الوقت نفسه لتسمح للفرخ الصغير (الكتكوت) بنقرها وتحرير نفسه منها، ويوجد داخل قشرة البيضة الصلبة كل الأدوات البيولوجية اللازمة لدعم الجنين النامي وتغذيته، ويتضمن ذلك المح (الصفار) الغني الذي يوفر مهداً وافياً للفرخ الصغير ويمده بالغذاء، وطبقة ماصة للصدمات من الزلال، الذي يمد الجنين أيضاً بالماء، وكيس سقائي (هوائي) Allantoic sac يساعد الجنين على التنفس، كما أنه يعمل كوعاء معقم للتخزين الآمن لمخلفات الجنين النيتروجينية السامة، كذلك يحتوي على عدة أغشية متخصصة تحيط بكل ما سبق وتفصل بينها، وباختصار، من الصعب تخيل أداة تطورية مساعدة، خارج الجسم، مثل حضانة البيضة المتكاملة.



الدجاج والبيض

وتبدأ نشأة البيضة في أعماق الدجاجة (أو - بطريقة بديلة - تبدأ نشأة الدجاجة من أعماق البيضة)، ودعونا نبدأ بالدجاجة. ويوجد المبيض في الطرف العلوي من القناة التناسلية (الذى معظم الطيور قناء واحدة على الجانب الأيسر)، وهو مليء بالبويضات (خلايا البيض غير الملقحة) في مختلف مراحل النضج، ومع نضوج كل بيضة في بصيلاتها المبيضية Ovarian follicle تتضخم كثيراً في الحجم وتكتسب كمية من الملح حولها؛ وفي أثناء موسم التناسل، وفي دورة تبويضية شبه يومية، تفرز إحدى البويضات الناضجة في الجزء العلوي من قناء المبيض، المعروفة باسم "القمع" Infundibulum؛ حيث يمكن أن يحدث التلقح، إن كانت الدجاجة قد تراجعت حديثاً. ثم تبدأ البيضة الملقحة (الجنين من هنا فصاعداً، إذ تبدأ الخلية في الانقسام والتكاثر)، مع الملح في النبوط في القناة. وتقابل، أول ما تقابل، منطقة معروفة بмагنوم Magnum؛ حيث تبقى لمدة حوالي ساعة، يجري فيها وضع الزلال حولها، ثم يتوجه الجنين إلى منطقة البرزخ Isthmus ويبقى هناك لمدة ساعة أو ساعتين؛ حيث تضاف مختلف الأغشية. ثم يغلف الجنين وما يتبعه من بنية، بقشرة من كربونات الكالسيوم في الجزء الثالث من قناء المبيض، المعروف باسم الرحم، ويستغرق الأمر كله حوالي ٢٠ ساعة، وفي النهاية، تدفع الدجاجة بالبيضة المألوفة إلى الخارج.

ومن منظور مفردات التكاثر، فإن البيض هو وسيلة الدجاج لإنتاج دجاج أكثر (أو ربما يكون الدجاج وسيلة للبيض لإنتاج بيض أكثر) إذا أبها جاء أولاً؟ ولا توجد إجابة عن هذا السؤال من منظور النمو الغريزي؛ لأن كلاماً من المفهوم والدجاج، مجرد مراحل متبدلة لدورة الحياة المستمرة للدجاج، أما من مفهوم التصنيف التطوري فإن الإجابة واضحة ولا لبس فيها: جاء البيض قبل الدجاج بزمن طويل (شكل ٤-١).



شكل ٤ - ١

تصنيف نظوري لمعثمى الفقاريات، ويبين الأصول التطورية التقريبية للدجاج وللبيض الملقّع.

ويعود الدجاج المستأنس *Gallus domesticus*، نسلاً حديثاً لطير الغابات الأحمر *Gallus gallus* (Red Junglefowl) من جنوب شرق آسيا، وقد جرى تجيئ الدجاج منذ حوالي 5000 سنة، ربما في الهند. كما أنه من المعروف وجود الدجاج في الصين منذ 1500 سنة قبل الميلاد، وفي اليونان منذ 700 سنة ق.م. ولا يعود الدجاج وطيور الغابات الحمراء كونهما سوى اثنين من بين أكثر من 200 نوع من الطيور التي جرت العادة على اصطيادها كنوع من الرياضة والتسلية Gamebirds، وتقع تَصْنِيفِيَاً في رتبة غاليفورم (الدجاجيات) Galliformes، التي تضم أيضاً الديكة الرومية، والحلب Partridges، والتدرج (الدجاج المزركش) Pheasants، والفرانكولينات Francolins، ودجاج غينيا المزركش Guineafowl، والـ"جروز" Grouse، والسماني Quail؛ واستناداً إلى الدلائل الجينية الجزئية، فإن أقرب الأقارب المعاصرین لجاليفورمس هي طيور الماء Waterfowl (Anseriformes) وتصنف حوالي 160 نوعاً، وقد انقسمت حزمة Galliform-anseriform عن خطوط التطور الأكثر رسوخاً، التي أدت إلى أكثر من 20 رتبة (وحوالي 10,000 نوع) من الطيور.

ومن خصائص بيض الدجاج أنه مغلق بإحكام Cleidoic. وهناك حيوانات أخرى لها بيض مغلق مثل الزواحف: التماسيح والأليجاندور (التماسيح الأمريكية) قاطور، وهو أقصى الأقارب الأحياء للطيور)، والسلحفاة، ومعظم الثعابين والسحالي (على الرغم من أن حوالي ٢٠٪ من هذه الأنواع تلد بعد فقس البيض في جسدها)، وكذا معظم الزواحف المنقرضة، بما في ذلك سلف الطيور المشابه للديناصور الصغير، الذي عاش منذ أكثر من ١٥٠ مليون سنة. ومن المنظور التصنيفي مما الطيور إلا زواحف مجنة، وهي مجموعة تحتية لحزمة قديمة جداً من الزواحف، وتعد البيضة المغلقة التي تطورت في الزواحف البدائية منذ أكثر من ٣٠٠ مليون سنة، ابتكاراً محوريًا (مفتاحياً)، مكن الحيوانات الفقارية من

استعمار الأرض. وفي المقابل تضع معظم الأسماك والبرمائيات (بما فيها ما كان في خط التطور الذي أدى إلى أول الزواحف)، بيضا بلا قشرة، وغالباً جيلاتيني التكوين. ويعتمد تماماً لحياته ونجاح نموه على بيئة مائية محيبة، وبناء على ذلك فعندما تحررت الزواحف القديمة، وذريتها من الطيور، إلى الأبد من الاحتياج إلى وضع البيض في الماء، فازت بحريات جديدة، مكنّها من المزيد من المغامرة الشاردة، واستعمارها للمجالات البرية والجوية.

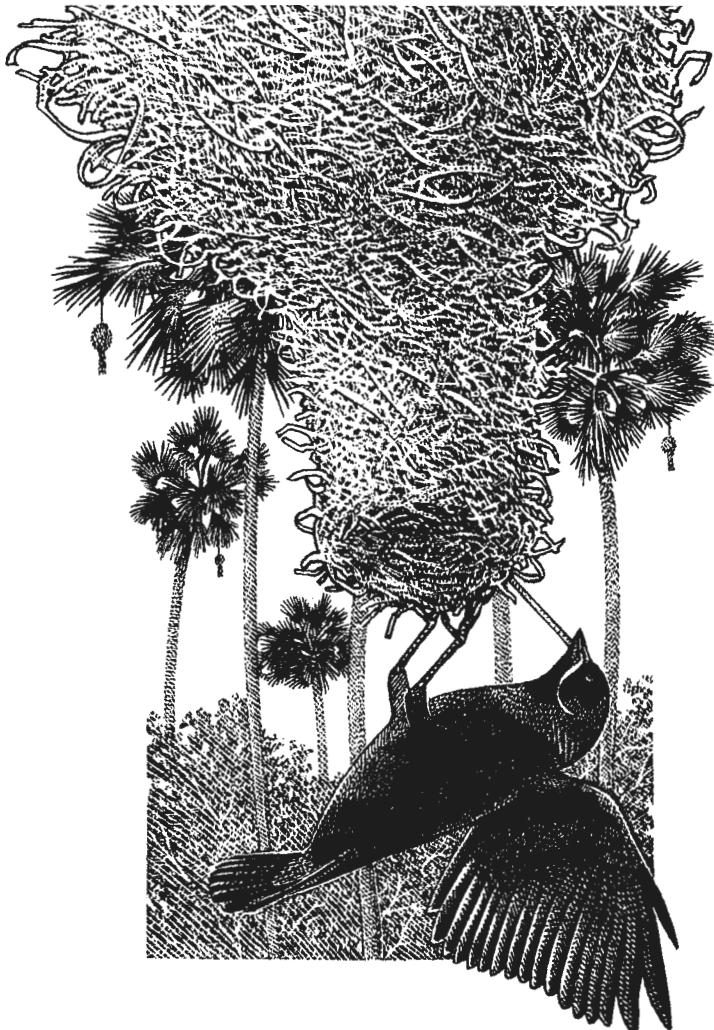
إذاً، هناك إجابة تصنيفية واضحة عن السؤال التقليدي: فقد جاءت البيضة (المغلقة) قبل الدجاجة بزمن بعيد، يقدر بحوالي ٣٠٠ مليون سنة.

عش الطيور

تنقل البيضة بعد خروجها من الأم إلى مقرها التالي العش: حيث يستكمل نمو الجنين، والفرخ الصغير من بعده، وللأعشاش في مجلماً تنوع واسع في بنائها الهندسية، وهي تق旁وت من مجرد حفرة بسيطة ينشئها الطائر في الرمال أو الحصى؛ مثلما تفعل مختلف طيور الزقزاق *Plovers* والطيور الساحادية الأخرى، إلى سلال معقدة بنوالية الشكل؛ مثل التي تصنعها الطيور الصفارية *Weaver finches* وعصافير الناسبة *Orioles*.

ولعل جائزة أفضل التصميمات تخص النساجين الأفارقة مثل طائر ردهة أنبوبية (*انظر الشكل*)، وتبني كثیر من الطيور أعشاشها في تجويفات تحفرها بنفسها أو تحتلها، مثل تجويفات الأشجار (مثل التي يستخدمها نقلر الخشب *Woodpeckers* والبيغواوات *Parrots*)، أو جحور في الأرض (مثل التي يستخدمها القرلي *Nocturnal Petrels and Auklets*، وطيور النوء والأويك الليلية *Kingfishers*).

بالإضافة إلى غيرهم). أما طائر الغطاس Grebes فيبني عشه عادة على مجموعة طافية من النباتات، كما أن بعض طيور التلال الأسترالية Moundbuilders تبني تللاً صغيراً من المواد النباتية المتحلة والرمال.



طائر Red-vented Malimbe مع العش

وتبني طيور أخرى أعشاشها على هيئة الفنجان مستخدمة بعض المواد، مثل العصي الصغيرة، أو الحشائش، أو أوراق الشجر، أو الطين، أو الطحالب، أو شبكات العنكبوت، وحتى لعابهم الذاتي (الذي يجف) مثل طيور *(Collocalia fuciphaga)* Swiftlet الأعشاش بدرجة فائقة في جنوب شرق آسيا بصفتها مكوناً أساسياً في حساء عش الطيور Birds-nest soup.

وعلى الرغم من بناء الأعشاش من المواد الطبيعية المتوفرة في بيئه الطائر، فإن تصميمها وطريقة بنائها يعكسان سلوكاً غريزياً في الحيوانات ذاتها؛ بناء على ذلك يمكن النظر إلى الأعشاش بصفتها أنماطاً تصنيفية خارجية، خاضعة للتغيرات التطورية؛ منها في ذلك مثل أجزاء الجسم الداخلية، وقد نالت بذلك اهتماماً علمياً كبيراً، من أجل الكشف عن التأريخات التطورية لمختلف أنماط بنيات الأعشاش.

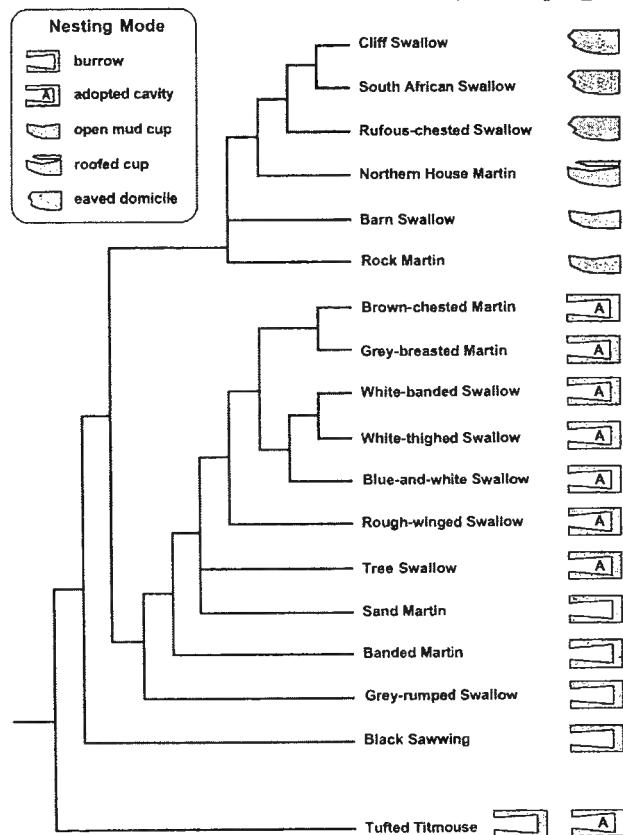
وقد تمثل أحد التصنيفات المقترحة فيما إذا كان تصميم العش "آمناً" أم "مفتوحاً"، وتضم الأعشاش الآمنة الجحور، والتجاويف، أو أي حيز له قبة حامية، كما تضم أيضاً الأعشاش الواقعة في أماكن آمنة؛ مثل الجزر الخالية من المفترسرين، أو المنحدرات الصخرية (الأجراف) التي يصعب الوصول إليها، أو في مستعمرات كثيفة حيث يتمكن الكبار من المراقبة الدائمة، وفي المقابل فإن التصنيمات المفتوحة تشمل الأعشاش فنجانية الشكل في أماكن غير كثيفة العدد (من نوع الطير ذاته)، والأعشاش الأرضية، والأماكن الأخرى التي يسهل الوصول إليها، مما يفترض أنها تحمل مخاطر عالية للتعرض للأفتراس، وقد قام أوينز وبينيت Owens and Bennett ١٩٩٥ برسم توزيع تصنيفي للأعشاش الآمنة في مقابل الأعشاش المفتوحة على خارطة تصنيف جزيئي لأكثر من ٥٠ خطأً تناصلياً رئيسياً للطيور، تراوحت بين طيور السمانى والبط إلى الطيور المغردة Warblers والعصافير Sparrows. وقد استنتجوا حدوث تحول مستقل بين الأعشاش الآمنة والمفتوحة، عدة مرات عبر مسيرة تطور الطيور، ويبدو أن هذه

الانتقالات بين أنماط التعشيش حدثت في كلا الاتجاهين: أي من الأعشاش المفتوحة إلى المغلقة والعكس.

ثم فحص الباحثان عدداً كبيراً من مؤشرات تأريخات الحياة (مثل مدة الحضانة، وسن بدء التناول، وطول فترة العمر) في محاولة لاستكشاف احتمال وجود ارتباطات مع مختلف توجهات تغيير تصميم الأعشاش، ووجداً علاقة قوية بشكل خاص بين تطور الأعشاش الآمنة وبين الانتقالات التطورية نحو معدل منخفض للوفاة قبل القدرة على الطيران، وعلى سبيل المثال تأكيد أن طول عمر كل من البيضة والحياة داخل العش، أعلى بشكل ملحوظ في خطوط الطيور التي تميز ببناء أعشاشها في الجحور أو في مستعمرات، وقد جرى تفسير هذه النتائج بدورها على أنها تتماشى مع النظرية السائدة بأن الأنواع ذات معدل الوفاة المرتفع في فترة ما قبل الحضانة تتعرض إلى انتقاء طبيعي قوي، وتتميز بصفات تأريخات حياة سريعة (مثل سرعة النمو وكثرة الإنجاب)، على حين تعزز الأنواع الأخرى، ذات معدلات وفاة أقل داخل العش، نجاحها الإنجابي من خلال تبني صفات الحياة البطيئة (مثل التزاوج المتأخر وقلة الإنجاب)، وبصفة عامة، يدل هذا البحث على أن التغييرات في أمان تصميم العش، بفضل تأثيره على توقيت الوفاة المرتبط بالعمر، تلعب دوراً مهماً للغاية في كيفية تطوير الملامح الحياتية الخاصة في خطوط التناول المختلفة، وذلك فيما يتعلق بأسلوب تقسيمهن لاستثماراتهم بين البقاء والتناول.

وعلى الرغم من وضوح حدوث التحوّلات بين مختلف تصميمات الأعشاش عبر الزمن التطوري فيبدو أن معظم عائلات الطيور التصنيفية، محافظة إلى حد كبير فيما يتعلق بالأسلوب العام لبناء الأعشاش. وعلى سبيل المثال تبني كل ٣٠ نوعاً من طيور ميميدي *Mimic thrush* (*Mimidae*) أعشاشاً فنجانية كبيرة، إلا أن هناك عدداً قليلاً من عائلات الطيور أبعد ما تكون عن كونها محافظة في بنائها للأعشاش، وتعد طيور السنونو *Swallows* (هيروندينيدي *Hirundinidae*) أحد الأمثلة الجيدة على ذلك، ويوجد في هذه العائلة التصنيفية

٨٠ نوعاً من مستخدمي الفجوات وحافري الجحور ومستخدمي الطين في بناء الأعشاش، وتشمل الأنواع الأخيرة من بينون عشاً طينياً مفتوحاً، أو مغطى جزئياً، أو ذا سقف كامل له حواف واقية، ولا توجد عائلة أخرى من الطيور المغردة تبدي هذا التنوع الواسع في تصميم الأعشاش.



شكل ٤ - ٢

توزيع التصنيف التطوري لأنماط تعشيش مختلفة لـ ١٧ نوعاً من طيور السنونو (هيرونينيدي)، بالإضافة إلى إحدى المجموعات الخارجية (فينكلر وشيلدون ١٩٩٣).

ومن أجل دراسة التاريخ التطوري للأنماط البديلة من الأعشاش، قام وينكلر وشيلدون Winkler and Sheldon ١٩٩٣ بتقدير التصنيف الجزيئي لـ ١٧ نوعاً من طيور السنونو وأدمج فيها مختلف أنواع الأعشاش (شكل ٤-٢)، ودللت النتائج على ما يلي: في العادة، تشاركت الأنواع الواقعة في حزم واضحة التحديد في تصميمات متشابهة أو متطابقة لأعشاشها، ويحتمل أن العش السلفي لهذه الطيور كان من خلال حفر الأرض، وتطورت الحالة إلى استخدام الفجوات في إحدى الحزم العظمى (من المرجح نشوءها في غابات العالم الجديد)؛ كما نشأ أسلوب بناء الأعشاش الطينية في حزمة أخرى (من المرجح نشوءها في غابات السافانا الإفريقية). وقد أوضح تحليل الخواص التصنيفية للحرمة المستخدمة للطيور أن الأعشاش الفنجانية المفتوحة ربما جاءت في البداية، ثم تقدمت تطورياً إلى الأعشاش المسقوفة، ومنها إلى مساكن ذات حواف في النهاية في بعض الأنواع اللاحقة، وقد أصبحت هذه الدراسة نموذجاً كلاسيكيّاً عن كيفية تمكن الكائنات الحية - في بعض الأحيان - من قيادة "تطور" بنيات غير حية معقدة.

التخلص من البيض وترك الرعاية للأخرين (الحضانة الطفيليّة)

من الطبيعي أن يكون البيض والأفراخ الصغيرة في أحد أعشاش الطيور، الذريّة البيولوجيّة لأباء معتنين، ولكن الأمور ليست هكذا على الدوام؛ حيث يوجد إخوة غير أشقاء من آن إلى آخر، ويمكن أن يحدث ذلك كلما وضعت إحدى الأمهات بيضة أو أكثر في عش طير آخر في الخفاء، تاركة مهام الرعاية للأباء غير الشرعيين المخدوعين، وتعرف هذه الظاهرة بالـ "تخلص من البيض" Egg dumping أو بشكل رسمي أكثر "الحضانة الطفيليّة" Brood parasitism وتتأيي كلمة "تطفّل" من حقيقة أن واضعة البيض تستغل أو تستحل جهود رعاية الطيور الأخرى لتنشأ ذريتها الجينية، وكما يحدث في أي علاقة بين عائل وطفيل،

يستفيد الطرف المستغل (وأضعه البيض في هذه الحالة) من ناحية اللياقة الوراثية، على حساب طرف آخر (الآباء القائمين بالرعاية).

ويلاحظ أن "الحضانة التطفلية" تحدث داخل الأنواع وبينها، وفيما يتعلق بالمستوى بيني (بين أنواع مختلفة): فمن المعروف أن الظاهرة تحدث من آن إلى آخر في طائر الغطاس "جريبيز Grebes" (Podicipediformes)، والطيور البرية التي كان الناس يخرجون لاصطيادها Gamebirds (Galliformes) والطيور المائية Waterfowl (Anseriformes)، والحمام، واليمام، ومختلف الطيور المفردة أو عندما تقل الأماكن المناسبة للأعشاش، وفي قليل من الحالات القصوى وجد أن ٢٠-٣٠٪ من الأعشاش المحلية، تحتوي على بيضة أو أكثر، جرى وضعها بواسطة إناث متطفلة على العش.

وعلى المستوى الداخلي (الضممي Interspecific، بين أنواع متشابهة) فيمكن أن تكون إما عملية اختيارية، وإما إلزامية؛ اعتماداً على النوع، ويتصح أحد أمثلة الحضانة التطفلية الاختيارية الضممية من طيور الوقواق ذات المنقار الأصفر Yellow-billed Cuckoos (*Coccyzus americanus*) والوقواق ذي المنقار الأسود من أمريكا الشمالية (*C. erythrophthalmus*)، التي كثيراً ما تتضع البيض في أعشاش البعض بعضها.

وأما التطفل الإلزامي (وهو ولا شك أكثر أشكال الحضانة التطفلية خداعاً). فتجرى ممارسته بين أعضاء حوالي سنتين مجموعات محددة من الطيور التي تضم طير البقر Cowbirds من "العالم الجديد" (ضمن Icteridae)، والوقواق من "العالم القديم" (ضمن Cuculidae)، والبط ذا الرأس الأسود من أمريكا الجنوبية (Heteronetta atricapilla; Anatidae)

(Indicatoridae)، والوايداء الأفريقي African whydahs، والطيور نيلية اللون Indigo birds، والطيور الغازلة الطفيلي Parasitic weavers (وكلها ضمن Ploceidae)، ولعل بعثرة توزيع الحضانة التطفلية الضمنية عبر شجرة تصنف الطيور، إضافة إلى شبـهـ التـيقـنـ منـ كـوـنـهـاـ حـالـةـ مـسـتـحـدـثـةـ، يـمـثـلـ دـلـيـلاـ وـاضـخـاـ عـلـىـ أنهاـ ظـاهـرـةـ مـتـعـدـدـةـ الأـصـوـلـ، نـشـأـتـ مـسـتـقـلـةـ عـدـةـ مـرـاتـ فـيـ مـخـتـلـفـ خـطـوـطـ نـسـلـ الطـيـورـ، وـقدـ كـشـفـتـ تـحـلـيـلـاتـ أـكـثـرـ تـعمـقـاـ فـيـ التـصـنـيفـ الجـزـيـئـيـ لـبعـضـ الـأـصـنـافـ المـحـدـدـةـ أـنـ الحـضـانـةـ التـطـفـلـيـةـ الضـمـنـيـةـ هـيـ أـيـضـاـ مـتـعـدـدـةـ السـلـفـ حـتـىـ دـاخـلـ مـجـمـوعـةـ الـوـقـاـقـ (أـرـاجـونـ وـزـمـلـاؤـهـ Aragon et al. ١٩٩٩)، معـ اـحـتمـالـ رـجـوعـهـاـ إـلـىـ سـلـفـ مشـرـكـ دـاخـلـ حـزـمـةـ الطـيـورـ نـيـلـيـةـ اللـوـنـ وـالـوـاـيـدـاءـ (سـوـرـنـسـونـ وـزـمـلـاؤـهـ). (٢٠٠٣ Sorenson et al.).

وليس من الصعب تخيل المسارات التطورية المعقولة التي أملت حدوث الحضانة التطفلية الضمنية، ويحتمل أن تبدأ الخطوة الأولى السهلة عندما تضع إحدى الإناث بيضة في عش قريب ذي تصميم مألف (أي من النوع ذاته)، وبما أنها من النوع نفسه، فقد يفوت على العائل الجديد ملاحظة أن الفرج الصغير في حققته ابناً لأم أخرى وليس من نسلهم البيولوجي، فإذا فقست البيضة وأصبح الفرج قادراً على الطيران، تكون بذلك الفقة التطفلية قد كوفئت وراثياً على تصرفها المшиين، فإذا تساوت كل الظروف الأخرى فمن شأن أي جينات، يمكن أن تؤهل الفرد لعملية التخلص من البيض، أن يزيد احتمال تكرر الظاهرة في ظل الانتقاء الطبيعي، وأما الخطوة التطورية التالية، الممثلة في وفاقات أمريكا الشمالية، فيحتمل أن تشمل التخلص أحياناً من البيض في أعشاش أنواع أخرى لصيغة النسب؛ حيث يرجح أن يتشابه البيض والفقس مع الذريعة الطبيعية في الشكل والسلوك، ويفلت بذلك من اكتشاف الرعاعة البالغين له، وتتمثل الخطوة التطورية الثالثة والأخيرة في تنقيح وإتقان سلوكيات الحضانة التطفلية الاختيارية، وتحولها إلى الصورة الكاملة للحضانة التطفلية الإلزامية الضمنية، وفي كل خطوة عبر تقدم

هذا المسار التطورى، تقع الفقة الطفiliية حتماً تحت وطأة الانتقاء القوى؛ حتى تخدع أو تقنع أصحاب العش برعاية الأفراخ الناشئة، ولكن عبر كل هذه العملية التلقينية ذاتها يظل أفراد النوع الراعي واقعين تحت تأثير الانتقاء القوى؛ لتجنب وقوعهم ضحايا للطفيل فقس آخر (بافتراض، وهو في الواقع شبه مؤكد، أن رعاية النسا المتطفل تحول كثيراً من الموارد الغالية والوقت النفيس الذي يمكن توجيهه بطريقة أخرى لرعاية نسلهم البيولوجي).

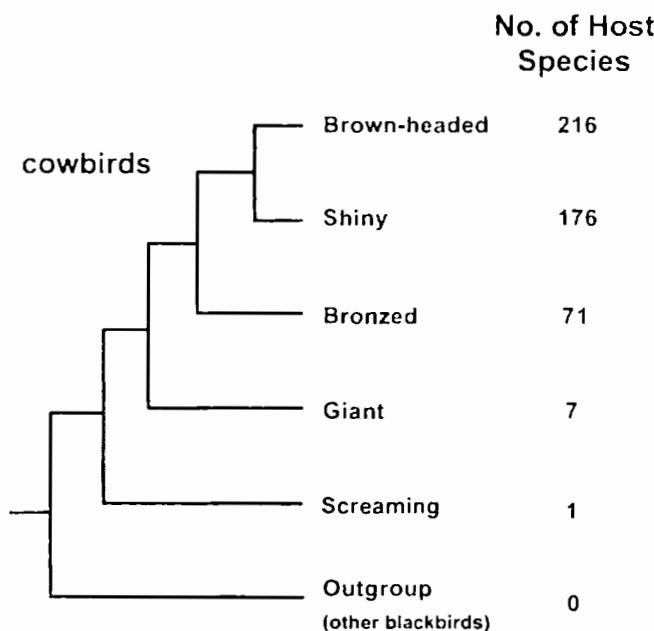
بناءً على ذلك، ومنتها مثل الطفiliات التقليدية (مثل القراد والدودة الشريطية) وعائلتهم، يشبّك الفقس المتطفل مع الأنواع التي يتطفّل عليها في معارك تطورية، بدو بعض التكتيكات السلوكية والمورفولوجية التي نشأت لدى نوع أو آخر من أصحاب تطفيل الفقس الضمني مخادعة إلى درجة مدهشة: مثل السنون المتسلل لإحدى الإناث المتخلصة من البيض في بحثها عن عش تتطفّل عليه وآلات Cloaca القابل للامتداد، الذي يمكن للأنثى المتطفلة مده داخل أحد الأعشاش التي يصعب عليها الدخول إليه، السلوك النمطي الذي تنتجه الأنثى المتطفلة، بازالة بيضة من العش، أو أكلها حتى أثناء وضعها لبيضتها (كما لو كان سكان العش سيقومون بعد لبيض)، وأنماط ألوان البيض التي تشبه ألوان بيض العائل (حتى يقل احتمال رفض البيضة الغربية من قبل الرعاء الجدد)، وأنماط ألوان الفم المفتوح، والسلوك المتسلل للأفراخ المتطفلة، بما يشابه مثيلها لدى أفراخ العائل؛ مما يؤدي إلى إطعامهم بواسطة العائل البالغ، والتصرفات القاسية التي تدفع فيها الأفراخ المتطفلة بيضة العائل خارج العش، أو تقتل أفراخ العائل، ونداءات وسلوكيات مبالغ فيها من قبل الأفراخ المتطفلة وحتى الصغار القادر على الطيران: طلباً للإطعام، وتتسم هذه التكتيكات الطالبة للطعام بفاعلية بالغة (مع الوضع في الاعتبار مدى وضوح غريزة الإطعام)، ومن الشائع مثلاً مشاهدة طائر مغرد بالغ صغير الحجم، يدفع بالطعام في الفم المفتوح لفرخ أكبر منه حجماً عدة مرات من طيور الوقواق.

ذلك أدت ضغوط الانتقاء الناتجة عن الفقس المتنطفل إلى مجموعة متنوعة من الإجراءات السلوكية لدى العائلين، وتشمل هذه السلوكيات، في نوع أو أكثر من العائلين، حراسة العش والتجمهر حوله، مما يحبط محاولات الإناث الغربية، إلقاء بيضها هناك، أو رفض إطعام الفقس والأفراخ الطفيليّة، أو هجر العش عند اكتشاف بيض أو أفراخ طفيليّة فيه، أو إعادة بنائه (مما يمثل ضغوطاً انتقائياً على تقليد البيض أو الفقس)، وفي واحد من أكثر أمثلة أنماط إعادة بناء الأعشاش إشارة تقوم بعض الطيور المغردة، لدى اكتشافها وجود بيض غريب، ببناء سقف محكم على عشها الحالي، قبل وضع مجموعة جديدة من البيض في عش أنيق جديد في الطابق العلوي، وهناك بعض التقارير عن تكرار هذا النمط من إعادة بناء العش عدة مرات، من قبل زوج من الآباء المغناطيسيين، وبيني العش الجديد في كل مرة كرد فعل على اكتشاف بيضة طفيليّة.

ومن الصعب في أي صراع مصاحب للتطور بين أطراف ذات مصالح متصاربة التنبؤ بنتائجها في أي لحظة معينة عبر التاريخ التطوري، وتبدو التفاعلات بين أحد الأنواع المتنطفة وبين عائلتها أنها في حالة دائمة من تغيير التوازن الديناميكي الذي يعكس تأثيرات الضغوط الانتقائية المعاصرة، وكذا الخصائص الوراثية البارزة لكل من طرف في الصراع، وعلى الرغم من كل شيء فإن مكان الخلفيات التصنيفية المساعدة أحياناً في اختبار نظريات بديلة بشأن تطفل الحاضنات كما يتضح من دراسة طيور البقر التالية.

تستوطن طيور البقر الأميركيتين، وبيدي كثير من أنواعها تخصصات متباينة لتطفل الحاضنات، وفيما يتعلق بأعداد الأصناف التي يجري التطفل عليها، فإن طائر البقر ذا الرأس البني مولوثراس أتيير *Molothrus ater* من أمريكا الشمالية، يتغذى على أكثر من ٢٠٠ نوع من الطيور البرية الصغيرة، وعلى الطرف الآخر من الطيف يوجد طائر البقر الصارخ *Screaming Cowbird* (M. rufoaxillaris) من الأرجنتين الذي يتحفل فقط على طائر البقر ذي الجناح

الكستنائي (M. badius) Bay-winged Cowbird (مع ملاحظة أن طائر البقر ذا الجناح الكستنائي ليس من الأنواع المتغيرة، وإن كان يربى صغاره في الأعشاش المهجورة لأنواع أخرى)؛ وفيما يتعلق بعدد الأنواع التي تتغذى عليها فهناك ثلاثة أنواع أخرى من طيور البقر تقع بين طائر البقر ذي الرأس البني والصارخ: طائر البقر العملاق (Scaphidura oryzivora) Giant Cowbird (M. aeneus) Bronzed Cowbird و يستخدم سبعة أنواع من العائلتين، و طائر البقر البرونزي (Shiny Cowbird) و يستخدم حوالي سبعين، وأما طائر البقر اللامع (M. bonariensis) فيتغذى على أكثر من ١٧٠ نوعاً.



شكل ٤ -

تصنيف جزئي للحضانة الطفيليّة لأنواع طيور البقر. ومبين أيضاً أعداد الأنواع العائلة (لأنسون ١٩٩٢).

ولعدد أنواع العائل أهمية خاصة للسبب التالي؛ ففي ظل منظور إحدى النظريات التطورية فإن التخصص في تحديد العائل هي الحالة السلفية؛ ذلك لأنه من المنطقي أن ينشأ تطفل الحضنة الضمني أولاً، عندما يبدأ أحد الأنواع في وضع بيضة في العش الخاص بأحد الأصناف قريبة النسب، فإذا كان الأمر كذلك فإن تعميم العائل يصبح حالة مستحدثة؛ بمعنى أنه سلوك أكثر تحرراً ينشأ لاحقاً مع توسيع المتطفل لنطاقه وقدراته فيما يتعلق بالتطفل الحضني.

وعلى أية حال فتبعد النظرية المعاكسة تماماً منطقية هي الأخرى، بأن تعميم العائل، كانت هي الحالة الأولية. إذا كان التخصص في تحديد عائل معين يحتاج إلى وقت طويل من الزمن التطوري حتى تصقل معلمه الجينية، وقد قام لانيون Lanyon ١٩٩٢ باختبار هاتين النظريتين البديلتين، وذلك بعمل شجرة تصنيفية لدينا المايتوكوندريا لعدد كبير من أنواع طائر البقر المتطفل حضنياً، ثم سجل عليها أعداد العائلين، وقد استنتج ما يلي (شكل ٤-٣)؛ يرجح أن يكون التطفل الحضني أحادي السلف في طيور البقر، وعلى الأرجح أن يكون التخصص في تحديد العائل في هذه الحزمة هو حالة السلف الأولية، ومنها نشا التعميم في وقت لاحق في بعض أنواع طيور البقر المتطفلة حضنياً.

وضع البيض وحمل الفقس الحي

تضع معظم الزواحف، بما في ذلك السلاحف والتمساحيات Crocodilians، بيضاً كاملاً Cleidoic (مغلفاً أو داخل قشرة) في البيئة، (انظر أعلى: الدجاجة أم البيضة؟)، ويقال إنهم جميعاً بياضون (يضعون بيضاً يفس خارج الجسم)، وعلى أية حال فهناك حوالي ٢٠٪ من أنواع الزواحف (وخاصية مختلف الثعابين والسحالي من رتبة سكواماتا Squamata) يلدون صغاراً أحياءً؛ أي إنهم ولود

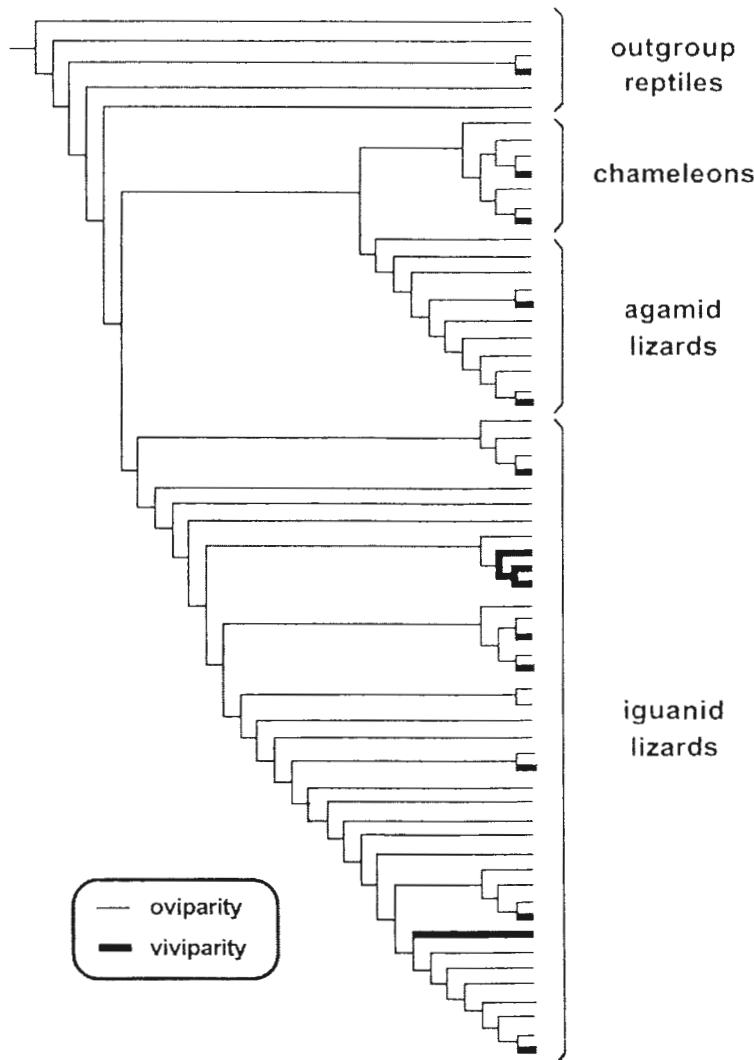
viviparous، وفي الواقع يفقس البيض داخل الجسد بدلاً من خارجه، ومن ثم تظل الأم حاملة الأجنة وترعاها (بدرجات متفاوتة، اعتماداً إلى النوع) حتى يحين موعد ولادة الأحياء.

وكتيراً ما جرى تأكيد، فيما نشر من أبحاث علمية سابقة (من دون توثيق علمي واضح)، أن "ولادة الأحياء"^(١) Viviparity (التكاثر عن طريق ولادة الأحياء) يمكن أن تتطور بسهولة في الزواحف من التوالد بالبيض Oviparity (التكاثر عن طريق وضع البيض)، ولكن العكس ليس صحيحاً، كما أشار الانطباع العام، بأن الانتاج المنقح لبشرة البيضة، والتكونيات المرتبطة بها، يتطلبان مساراً أباضية (عملية التمثيل الغذائي) خاصة، ونظمًا معينة للأجهزة التناسلية الأنثوية، والتي لن يكون من السهل استعادتها إذا فقدت خلال العملية التطورية، ومع ذلك فيبدو أن تطور "ولادة الأحياء" ينطوي أيضاً على اكتساب تأقلمات معقدة، وعلى سبيل المثال: لتنفس الجنين وتعذيبه داخل جسد الأشي، وأيضاً من أجل تحمل الأمهات للخلايا والأنسجة الغريبة. ولعملية الولادة نفسها: علاوة على ذلك، ومما لا شك فيه، أن لكل من "ولادة الأحياء" والتكاثر بوضع البيض مزايا وعيوب، اعتماداً على الظروف الإيكولوجية؛ لذلك لا يبدو أن أيّاً من طرق التوالد هذه متقوّق على الآخر بشكل عام، ويمكن توقع أن يدفع الانتقاء الطبيعي بمختلف الأنواع، في اتجاهات مختلفة، فيما يتعلق بوضع البيض، أو "ولادة الأحياء".

وهكذا بدأ علماء البيولوجيا التطورية على أساس نظري: التشكيك في الافتراض بأن "ولادة الأحياء" في مختلف خطوط نسل الزواحف حالة مستحدثة من جميع الوجوه، وأن التوالد بوضع البيض حالة سلفية بالضرورة.

(١) سيجري استخدام مصطلح "ولادة الأحياء" فيما يلي للتعبير عن كلمة Viviparity التي تعني هنا: التكاثر عن طريق ولادة الأحياء بعد فقس البيض داخل جسد الأم. [المترجم]

ومن الواضح إمكان حل هذه المسالة تجريبياً فقط، وهي مهمة تناسب بشكل مثالي مع تحليلات تصنيف الخواص، وفي الواقع، ونظراً لوجود أكثر من ٥٠ مجموعة من الزواحف المختلفة تضم بعض الأنواع - على الأقل - المعتمدة على "ولادة الأحياء"، فيمكن القول: إن الطبيعة أجرت عدداً من التجارب المستقلة التي يمكن لعلماء التصنيف الجيني دراستها، وذلك باستخدام أسلوب تصنيف الخواص، وتحديد اتجاهات التطور الانقالي بين "ولادة الأحياء" والتواجد بوضع البيض، وقد أجرى لي وشلين ^{١٩٩٨} Lee and Shine دراسة رائدة، عن طريق رسم خريطة توزيع "ولادة الأحياء"، والتواجد بوضع البيض ومطابقتها على رسم يوضح علاقات التفرع Cladogram مستخلص من تحليلات مشتركة للبيانات المورفولوجية والجزئية لهذه الأنواع ويوضح (الشكل ٤)، مجموعة فرعية (تشمل أكثر من ٢٠ نوعاً) مماثلة لهذا التصنيف، ويتبين منه أن "ولادة الأحياء" تطورت أكثر من عشر مرات، بشكل مستقل عن التواجد بوضع البيض، كما وجداً أن عدداً قليلاً جداً - إن وجد أي منها - من التحولات التطورية الناجحة حدث في الاتجاه المعاكس، كما تأيد هذا النمط بصفة عامة في إطار التصنيف العام الأوسع مجالاً، والذي كشف عن أكثر من ٣٠ تبدلًا تطوريًا محتملاً، من التواجد بوضع البيض إلى "ولادة الأحياء" في ثلاثة مجموعات رئيسية من الثعابين والسحالي، ولكن أقل من خمسة تغيرات فقط من "ولادة الأحياء" إلى التواجد بوضع البيض (وجميع هذه التغيرات كانت ضعيفة من الناحية الإحصائية)، ومن ثم هي غامضة بعض الشيء، (وفقاً لمعايير الحسابات مختزلة الاحتمالات Parsimony criteria)، وعلى الرغم من احتمال تطور الزواحف المتأولة بوضع البيض من زواحف تتكرر بـ "ولادة الأحياء" في مناسبات نادرة فإن الانقال في الاتجاه المعاكس كان الأكثر شيوعاً، وبعبارة أخرى: يبدو أن اكتساب خاصية "ولادة الأحياء" في الثعابين والسحالي كان أسهل في الاكتساب، كما كان من الصعب فقدتها.



شكل ٤ - ٤

شجرة تصنيف نظوري للخواص لأكثر من ٦٠ نوعاً ممثلاً من السحالي وزواحف أخرى، تبين أصولاً تطورية متعددة من "ولادة الأحياء" (لي وشайн، ١٩٩٨).

ومن المثير للاهتمام إجراء تحليلات تصنيف خواص مماثلة على الأسماك صفيحيات الخياشيم Elasmobranch fishes (أسماك القرش والسفين Polychaete worms)، وقد تعرف دولفي ورينولدز ١٩٩٧ Dulvy and Reynolds في دراستهما عن الأسماك على عشرة أصول للتوالد بـ "ولادة الأحياء" من سلف كان يتكاثر بوضع البيض، ولكنًّا أصلين فقط أو ثلاثة لاحتمال التوالد بالبيض من سلف كان يتكاثر بـ "ولادة الأحياء"، وفي المقابل تبين من دراسة روز وفيتزهيو Rouse and Fitzhugh ١٩٩٤ للديدان المجزأة، أن النكاثر عن طريق وضع البيض (في هذه الحالة يتم التبويض؛ أي الإفراج عن البيض في المياه المفتوحة) نشأ على ما يبدو من تطور لـ "ولادة الأحياء" (مع حضانة الإناث لليرقات) ست مرات، على حين تم توثيق انتقال تطوري واحد فقط في الاتجاه المعاكس.

وتوجد عدة أنواع من الثعابين والسحالي، متعددة الأنماط التكاثرية، بوضع البيض وحمل الأحياء؛ مما يعني أن بعض المجموعات المنحدرة مباشرة من هذه الأنواع تبني أحد الأساليب الإنجابية، على حين تبني بعض الفروع الأخرى الأسلوب الآخر، وقد خضع أحد هذه الأنواع *Lacerta vivipara*، في أثناء تحوله من التوالد بالبيض إلى "ولادة الأحياء"، إلى دراسة مستفيضة لتصنيف الخواص.

وقد أجرى سيرجييت-جروبا وزملاؤه Surget-Groba et al. دراسة ٢٠٠١ دقيقة عن الأنساب الجينية لدنا المايتوكوندريا mtDNA لعدة مجموعات من المتكاثرين بالبيض والمتكاثرين بولادة الأحياء، من عدة مناطق في أوروبا، وقد استنتجوا حدوث تحول تطوري واحد بين أنماط التوالد (ربما وقع في الجزء الشرقي من نطاق هذه الأنواع)، وأن اتجاه التغيير كان من التوالد بوضع البيض إلى "ولادة الأحياء"، وتنمسي هذه النتائج مع الاتجاهات المذكورة أعلاه، كما أنها تشير أيضاً إلى إمكانية حدوث مثل هذه التحوّلات التطورية الملاحظة بسرعة كبيرة (في غضون العمر الجيولوجي لهذه الأنواع).

تشير إعادة هيكلة التصنيف الجغرافي phyloheografic التي فام بها سيرجيت - جروبا وزملاؤه ٢٠٠١، إلى أن الظروف المناخية الباردة خلال العصور الجليدية قد تكون دعمت الظهور التطوري لولادة الأحياء للأمهات، وربما في خطوط نسل زواحف أخرى كذلك؛ وفقاً لفرضية تأثير المناخ البارد فإن وضع البيض مباشرةً في البيئة (والنسل الناتج) يجعله عرضة للخطر، خاصةً في أوقات التدهور المناخي؛ حيث قد تكون ضغوط الانقاء قوية بدرجة غير عادية، وبالنسبة إلى إبقاء البيض المخصب داخل جسم الأمهات الكبيرة اللواتي يمكن أن تسعى بنشاط لإيجاد أماكن معيشية محدودة مناسبة، حتى يحين موعد ولادة الذرية المنتظرة وسيان كانت هذه العوامل الإيكولوجية، أو عوامل غيرها، قد وفرت زخماً انتقائياً لتطور الولادة في الثعابين والسحالي، فإن تحاليل تصنيف الخواص، تشير إلى أنه متى ما تم اكتساب نمط حياة "ولادة الأحياء" فمن الصعب للغاية التخلّي عنه.

مشيمات الأسماك

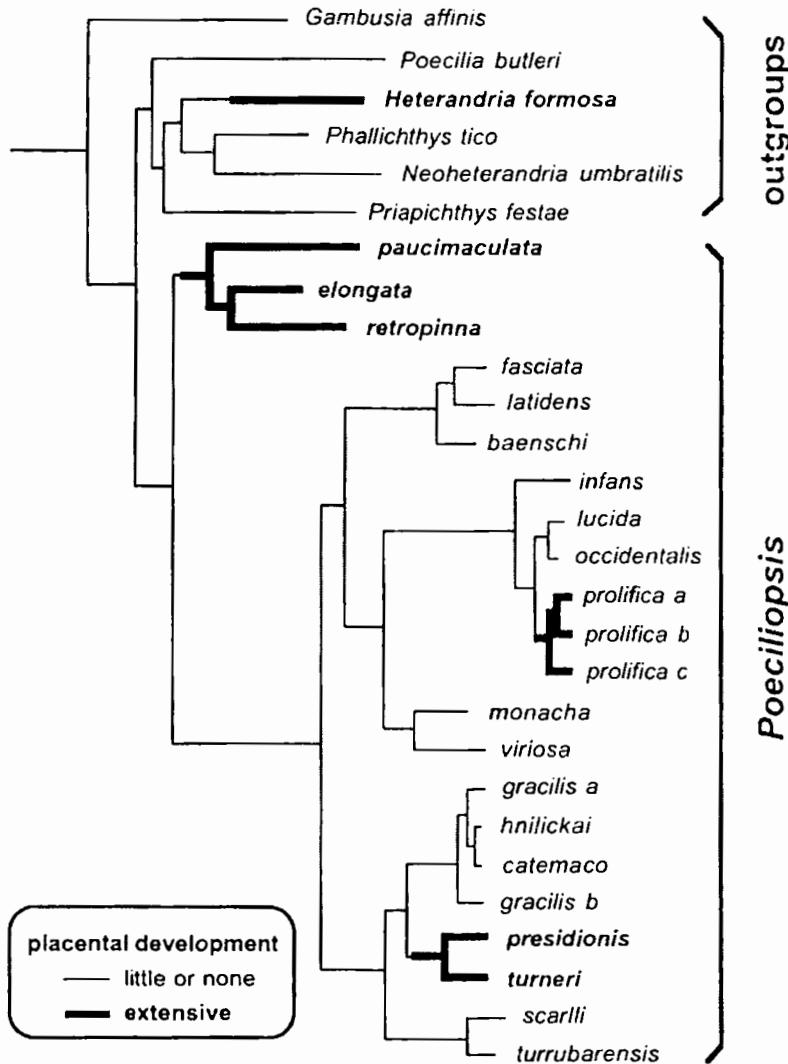
تبين الأنثى البالغة المؤهلة مئات أوآلافاً من البيض في معظم أنواع الأسماك في البيئة المائية؛ حيث يتم الإخصاب من قبل الحيوانات المنوية التي ينشرها الذكور، ومع ذلك ففي بعض الأنواع القليلة يبقى البيض داخل أجساد الإناث، وتتلقي البوبيضات الحيوانات المنوية خلال التزاوج (يملك الذكور بصفة تقليدية زعنفة شرجية معدلة "جونوبوديوم Gonopodium" لتكوين أنبوب Intromittent organ بعد بمتاثبة جهاز تناولي ذكري). وتحمل الأجنة النامية بها داخلياً لعدة أسابيع، ثم تلد الصغار الأحياء بعد ذلك، وعلى سبيل المثال فإن ١٣٠ نوعاً من عائلة أسماك Poeciliidae تمارس هذا النحو من الحمل.

وفي الواقع فإن عملية الحمل كلها في بعض هذه الأسماك تمثل إلى حد كبير ما يحدث في إثاث الثدييات، ويتطلب تطور عملية الحمل الداخلي (من وضع البيض) في أي مجموعة من الفقاريات إزالة عدة عوائق بيولوجية رئيسية، وبصفة عامة يجب على الإناث الرضوخ لبعض الالتزامات الإضافية من وقت وجيه، التي يقتضيها الحمل، ويستوجب هذا عادة التغلب على أنواع جديدة من التحديات؛ مثل تثبيط التفاعلات المناعية السلبية بين الأم والأجنة، والتخلص من النفايات الجنينية، وإمداد الأجنة بالمواد المغذية السليمة وغازات التنفس، وتصعب دراسة المراحل الوسيطة في تطور الحمل بشكل مباشر في الثدييات المشيمية؛ وذلك لأن الظاهرة نشأت على ما يbedo منذ أكثر من 100 مليون سنة، وهي الآن ظاهرة محسنة إلى حد بعيد في جميع الأنواع الموجودة، وعلى أية حال فتختلف أنواع الأسماك الولودة الحديثة من *Poeciliid* في مدى تطور التفاصيل الدقيقة المتعلقة بالحمل؛ مما يجعل هذه الأنواع أكثر ملائمة لدراسة كيفية تطور الحمل الداخلي وعدد مرات حدوثه.

ولأسماك البيوسيليوبيس *Poeciliopsis* أهمية خاصة، ويوجد ضمن هذا الجنس من الأسماك الولودة، أنواع تتراوح بين "التجذية بالمح" (صفار البيض) "Lecithotrophic or yolk-feeding" (في الإناث التي تحتفظ ببالتبييض داخلياً ولا توفر مزيداً من الغذاء لنمو الأجنة)، وبين "تجذية الأم" *Matrotrophic or mother-feeding* (تقزم الأمهات الغذاء للأجنة بدرجة تتراوح بين متوسطة إلى عالية)، ويلاحظ أن حجم الوليد عند الولادة في الأنواع الأولى أقل كثيراً من حجم البالضة عند الإخصاب؛ وذلك بسبب الطاقة المستهلكة في التمثيل الغذائي لنمو الجنين، بينما في الأنواع الثانية (تجذية الأم)، فإن وزن الوليد عند الولادة يساوي وزن البوية المخصبة أو يزيد؛ مما يعني أن الأم قد وفرت المواد الغذائية اللازمة لنمو

الجنبين، وفي بعض الحالات يساوي حجم الجنين عند الولادة ١٠٠ ضعف حجم البيضة عند الإخصاب، وعلاوة على ذلك ترتبط مستويات إمداد الأمهات في أنواع (تغذية الأم) بمدى نماء أنسجة الأم والجنين، وتتطورها لتكوين الأنسجة المتخصصة للولادة المعروفة باسم "المشيمية" (هي غير موجودة في أنواع "التغذية بالمح").

ومن أجل استكشاف تطور توفير الأمهات للتغذية الجنينية ونمو المشيمية في أسماك البيوسيليوبيسيس *Poeciliopsis*، فقد استخدم ديفيد رزنيك David Reznick وزملاؤه التصنيف الجزيئي المستند إلى سلسل دنا الماينوكوندريا mtDNA (من دراسة سابقة) كخلفية تاريخية، وقد تبين من التصنيف التطوري للخواص هذا، أن التركيب المشيمي تطور ثلث مرات منفصلة على الأقل في أسماك البيوسيليوبيسيس وحدها (شكل ٤-٥)، وكذا في أماكن أخرى من عائلة أسماك البيوسيليدي *Poeciliidae*، وكانت الأصناف المشيمية Taxa، في كل حالة، منقسمة بعمق في "حزام" Clades المكونة من أنواع ضئيلة أو معدومة النماء المشيمي، أو الرعاية الأمومية للأجنة. إضافة إلى ذلك استخلص رزنيك وزملاؤه 2002 من دراسة الأبعاد الزمنية التقريرية في أعماق التصنيف (على أساس اعتبارات الساعة الجزيئية) أن التحولات التطورية من الغياب التام للمشيمية، إلى وجودها في شكلها المنقح، يمكن أن تستغرق أقل من ٧٥٠،٠٠٠ ألف سنة.



شكل ٤ - ٥

تصنيف تطوري جزيئي لأنواع البيوسيلوبسيس (رزنيك وزملاؤه ٢٠٠٢).

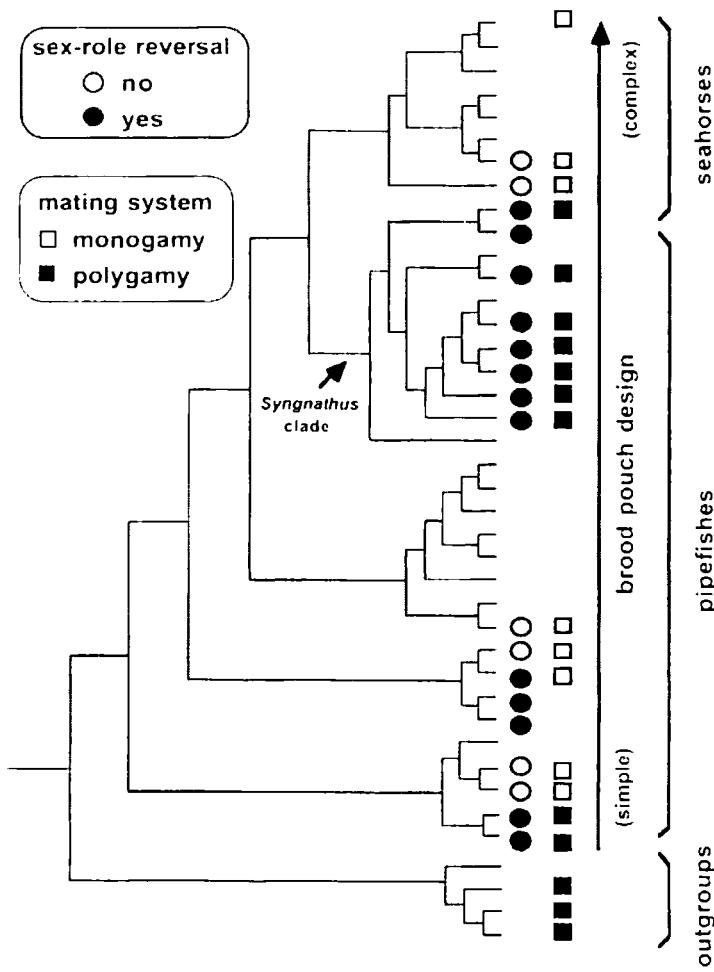
وقد نوه هؤلاء الباحثون أيضاً إلى إمكان وجود تمايز بين تطور المشيمات وتطور عيون الفقاريات (انظر الفصل ٦، العيون تمتلكها)، ومنذ أن عبر تشارلز داروين عن دهشته من وجود مثل هذه "الأجهزة شديدة الكمال"، سعى علماء البيولوجيا إلى فهم كيفية بزوغ هذه التأقلمات المعقّدة من أحوال أولية غالية في البساطة وفيما يتعلّق بالعيون افترض داروين أن حتى الأعضاء البسيطة الحساسة للضوء ربما، تكون لها ميزات تأقلمية تحت عدد من الظروف الإيكولوجية. حتى إن الظهور التدريجي للإبصار المنقح قد يكون تم تفضيله عن طريق الانقسام الطبيعي في كل خطوة من خطوات التقدم التطوري نحو مستقبلات بصيرية أكثر تفصيلاً وتعقيداً، وفي الواقع قدر وأضعuo النظريات، أن تطور العيون شديدة التعقيد، يمكن أن يستغرق حوالي ٤٠٠ ألف سنة فقط (Nilsson and Pelger 1994). مع الوضع في الاعتبار أن هذا مجرد تكهن مبني على الاحتمالات الممكنة.

ويمكن تصوّر سيناريوهات مماثلة عن تطور المشيمة السريع عبر مراحل وسيطة، ولكن مع إضافة تقليل عدد الدلائل التجريبية المتوفّرة الآن، ويفترض أن المشيمات (مثل العينين) تمثل تأقلمات معقّدة، ربما اقتضى تطورها إلى تأقلمات تراكمية في جينات متعددة (على سبيل المثال، يشارك أكثر من ٥٠ موقعاً جينياً في نمو المشيمة الحديثة في الثدييات) (Rossant and Cross 2001)، وعلى الرغم من أن أحداً لا يعرف بعد على وجه التحديد كم من جينات كثيرة تكمن وراء تطور المشيمات المتقدمة، وتوفير الأمهات لغذاء أجنة "حزم" أسماك البوبيسيليد clades Poeciliid، فإن نتائج خرائط التصنيف التطوري للصفات تشير إلى أن تطور المشيمة في هذه الأسماك حدث بشكل سريع ومتكرر.

حمل الذكور

تبدي جميع الأنواع الـ ٢٠٠ الموجودة في عائلة السنجانثيدي ظاهرة مختلفة تماماً في الحمل؛ ففي هذه الأسماك الأنبوية *Syngnathidae* وأفراش البحر *Pipefishes*, تتحمل الذكور (بدلاً من الإناث) عبء إعالة الأجنة النامية، وتبدأ العملية عندما تنقل الإناث الممثلة بالبيض كل حمولتها من البيض أو بعضها (عشرات أو مئات من البيض) إلى المكان المخصص لوضعه في جراب الحضانة *brooding area or pouch* أسفل بطن الذكر أو تحت ذيله، ثم يقوم الذكر بتخصيب حمولة البيض بحيواناته المنوية، ويحمل الأجنة النامية لعدة أسابيع قبل ولادة نسل يشبه نسخاً مصغرة من الكبار، ويفوزي الوالد صغاره خلال فترة الحمل، كما أنه يتولى ضبط الضغط الأسموزي، وتوفير الحماية لهم، على حين أن الأم لا تلعب أي دور في رعاية الأبناء.

ويختلف تركيب جهاز حضانة الذكر اختلافاً كبيراً بين أنواع السنجانسيات الموجودة؛ فعلى أقصى أطراف هذا الطيف توجد أجربة داخل الجسم (محصنة)، ولها تعقيدات عضوية كبيرة، وكثيراً ما تضم سمات مثل المشيمة، ويشيع هذا النمط في أكثر أنواع أفراش البحر الموجودة، وفي الطرف الآخر من الطيف توجد أجربة بسيطة للحضانة وغير محمية نسبياً، وتقع على الجهة البطنية من جسم الذكر؛ حيث يلتصق البيض بها، دون تضمينه داخل الجسم؛ وتوجد هذه الحالة في أنواع قليلة من السمك الأنبوبي الواقع بين هذين النقيضين، وتمتلك أنواع أخرى من السمك الأنبوبي، إما غرفاً غشائية رقيقة تحيط بكل بيضة، وإما أنواعاً مختلفة من الحبوب البطنية المحتوة جزئياً داخل الجسم، ولها أغطية واقية تمتلك مختلف البيض والأجنة.



شكل ٤ - ٤

شجرة تصنيف صفات تطورية لـ ٣٦ نوعاً من السنجانثيدي، إضافة إلى أربعة أصناف خارجية، استناداً إلى تسلسلات دنا المايتوكوندريا (ويلسون وزملاه ٢٠٠٣). ومطابق على العقد الطرافية التوزيعات الحالية (كلما تيسرت معرفته) لأنظمة التزاوج الأحادية في مقابل الأنظام المتعددة. ووجود في مقابل عدم وجود انعكاس في الأدوار الجنسية ضمن الأنواع الموجودة.

وقد بحث أنتوني ويلسون وزملاؤه Anthony Wilson and colleagues (٢٠٠٣) تاريخ تطور الأجربة الحاضنة من خلال رسم خرائط للتوزيعات التصنيفية المختلفة للتصميمات التركيبية البديلة ومطابقتها على تصنيف خواص دنا المايتوكوندريريا لأكثر من ٣١ نوعاً ممثلاً من هذه الأنواع (الشكل ٤ - ٦)، وأظهرت النتائج عموماً وجود توافق جيد بين انتماء الأسماك إلى حزم معينة، وأنواع خاصة من شكل الأجربة الحاضنة، وعلى سبيل المثال كانت لكل أنواع الأسماك من حزمة سنجناثوس *Syngnathus* clade أجربة داخل الجسم، مع وجود اثنين من الثنيات الجلدية ملتصقين على كل جانب؛ أما حزمة الهيپوكامبس *Hippocampus* clade من أفراس البحر *Seahorses*، فكانت فريدة من حيث امتلاكها لجراب كامل محاط بقطار واحد، من ناحية أخرى، فقد تكرر كل من التصميمين أو الثلاثة الآخرين في مختلف فروع الشجرة الجزيئية، مما يدل على حالات قليلة من أصول تطورية مستقلة، وعموماً، يتفق التصنيف الجزيئي مع فكرة أن الأصول التطورية للبنيات البسيطة للأجربة بصفة عامة كانت سابقة للأجربة الحاضنة الأكثر تعقيداً (انظر الشكل رقم ٤ - ٦).

ويمكن افتراض أن الحمل الذكري في حد ذاته يؤهل السنجناثيدات لاعتبار أدوارها الجنسية معكوسة مقارنة بالثدييات؛ حيث إن الإناث هي الجنس الذي يحمل، ومع ذلك يجري تعريف حدوث "الانعكاس الجنسي" في كثير من المقالات العلمية كلما زادت منافسة الإناث من أجل الحصول على مزيد من الأزواج، وبهذاالمعيار يمكن النظر إلى بعض أنواع السنجناثيد بصفتهم معكوسياً الأدوار الجنسية، على حين لا ينطبق ذلك على أنواع أخرى، ويمكن الاستدلال على ذلك مثلاً، بأن الإناث في بعض، وليس كل، أنواع السنجناثيد، ينتج فيما بينها، بيضًا بأعداد أكبر كثيراً مما يمكن استيعابه في الأجربة الحاضنة للذكور، مما يجعل من الذكور عنصراً محدداً من الناحية الإيجابية، ويجعل الإناث تتنافس عليه. ولانعكاس الدور

الجنسى من واقع هذا التعريف بعض التشعبات غير المتوقعة؛ حيث تمثل الإناث إلى ممارسة تعدد الأزواج، كما يرجح إظهار الإناث لصفات جنسية نمطية خاصة بشكل أكثر من الذكور. وتختلف كل هذه الخصائص جزئياً مع ما يلاحظ عادة في الأنواع ذات الأدوار الجنسية التقليدية. وتميل الإناث في تلك الأنواع التقليدية إلى كونها القوة المحددة، بحيث تقع الذكور تحت التأثير القوى للانتقاء الجنسي، وكثيراً ما تظهر (الذكور) أوصافاً مستقيضة؛ من أجل جذب أفران التزاوج (تذكر ذيول الطواويس)، أو للتنافل فيما بينها للحصول على أنثى (تذكر قرون الكباش)، وهناك مجموعة كبيرة من المقالات العلمية المنشورة تظير أن موضوعات السلوك الجنسي، والانتقاء الجنسي، والازدواج الجنسي (الاختلافات المظهرية بين الذكور والإإناث)، ونظم التزاوج يمكن أن تكون متشابكة إلى حد بعيد.

وفي محاولة لترتيب بعض هذا التعقيد قام ويلسون وزملاؤه Wilson et al. ٢٠٠٣ أيضاً بعمل خريطة للنتائج التجريبية بشأن "الانعكاس الجنسي" ونظم التزاوج، ومطابقتها على تصنيفهم الجزيئي لأسماك السنجانايد (الشكل ٤ - ٦). وقد مكن ذلك الباحثين من استكشاف عدة فرضيات تطورية، وعلى سبيل المثال كان أحد الاحتمالات يتمثل في إمكانية توقع انعكاس الأدوار الجنسية من مدى تعقيد تصميم الجرّاب الحاضن؛ لأن حيازة الذكور لأجربة من هذا القبيل قد تكون عاملاً محذقاً مهماً للإناث الراغبات في التزاوج (على افتراض أن مدى تعقيد تطور الجرّاب يعكس مزيداً من اهتمام الذكور برعاية الصغار)، ولكن لم يتأكد هذا التوقع من خلال تحاليل تصنيف الخواص، التي أضيرت بدلاً من ذلك وجود الحزم ذات الأدوار الجنسية المعكوسة في كل من تصنيفات السنجانايد؛ سواء من تميز منها بالحصانة البسيطة أو المعقّدة، ويتمثل أحد انفسيرات المحتملة في أن تعقيد تصميم الأجربة الحاضنة قد لا يكون مؤشراً يعتمد به على الاهتمام النسبي للذكور برعاية الصغار.

وهناك فرضية نظرية أخرى اكتسبت دعماً مبدئياً من التحليلات الإحصائية لتصنيف الخواص؛ ذلك بأن انعكاس الأدوار الجنسية بين أنواع السنجناثيدا يميل إلى الارتباط تصنيفياً مع تعدد الأزواج من قبل الإناث، على سبيل المثال تميز جميع أسماك السنجناثيدا الأنبوية، ومن توفر عنها المعلومات، بكونها متعددة التزاوج، ومنعكسة الأدوار الجنسية في الوقت ذاته (الشكل ٤ - ٦)، على حين كانت جميع أنواع أفراس البحر من نوع الهيبوكامبس أحادية التزاوج، ولها أدوار جنسية تقليدية؛ وعلاوة على ذلك، فمن بين الأسماك الأنبوية التي تم توثيق نظم التزاوج وراثتها لها حتى الآن (باستخدام التحليلات الجزيئية لظاهره رعاية الإناث للأمومة)، ورعايه الأباء (جونز وآفيز ٢٠٠١ Jones and Avise ٢٠٠١)، فإن الأنواع متعددة الأزواج هي تلك التي تبدي فيها الإناث قدرًا أكبر من الصفات الجنسية الثانوية (مثل وجود خطوط لامعة في الجسم خلال موسم التكاثر).

جدير بالذكر أن جميع الاستنتاجات الواردة أعلاه هي مجرد بيانات أولية وتحتاج إلى تأكيداً من التحقيق، ولكن تظل هناك مسألة ثابتة؛ حيث يمنحك الحمل الذكري وانعكاس الأدوار الجنسية في الأسماك الأنبوية وأفراس البحر - في بعض الأحيان - الباحثين منظوراً جديداً تماماً عن أنماط الإنجاب. وما لا شك فيه أن هذه الأسماك الصغيرة قدمت خدمة علمية كبيرة من خلال تتبّعها إلى وجوب إعادة النظر في كثير من القواعد التقليدية حول سلوكيات التزاوج الحيواني.

الحياة والتكاثر بالسيف

تميل الإناث إلى أن تكون هي العنصر المحدد في عملية الإنجاب في الأسماك الأخرى (غير ذكور السنجناثيدا الحوامل - القسم السابق)، وبناء على ذلك

فتشت المنافسة من أجل الحصول على ذكور للتزاوج، ويمكن للإناث هذه الأنواع أن تكون انتقامية في اختيارها لشركاء التزاوج، (فضلاً عن المنافسة المباشرة بين الذكور وبعضها البعض على لقاءات التزاوج)، مما يمكن أن يؤدي إلى انتقام جنسي مكثف للذكور، وتكون المحصلة النهائية من ذلك تطوير الصفات الجنسية الثانوية ونماها؛ مما يعزز من جاذبية الذكور إلى الجنس الآخر، وتوجد أمثلة محتملة لهذه الأسماك؛ مثل ظهور الألوان البراقة على ذكور سمكة الشمس Sunfish (في عدة أنواع من الليبوميز *Lepomis*) خلال موسم التكاثر، وكذا ظهور بقع لامعة وزعانف مزينة على جسم الذكور في أسماك الجوبي *Guppies* (نوع بوسيليا رينيكيلاتا *Poecilia reticulata*)، ويبدو أن الإناث في هذه الأنواع تتذبذب إلى الذكور ذوي الألوان الزاهية، ولعلها مجرد نسخة الأنثى، أو ربما لأن زينة الذكر الزاهية تعد مؤشراً صادقاً على الجودة العالية (مثل الخلو من الطفيليات أو الأمراض)، وفي كثير من الأحيان يتعرض الانتقاء الجنسي مع الانتقاء الطبيعي؛ ففي ذكور أسماك الجوبي - على سبيل المثال - لعل بقع الجسم الزاهية تجذب الإناث، ولكنها أيضاً جذابة في أعين الحيوانات المفترسة، وبناء على ذلك أسرف الانتقاء الطبيعي - عن طريق الافتراس المكثف لذكور الجوبي الملونة في المجاري المائية الغنية بالفترسرين في المناطق المدارية - عن وجود ذكور ملونة في هذه الجداول أقل من الذكور التي تعيش في أماكن خالية من المفترسرين حيث يتمتنع الانتقاء الجنسي بحرية أكثر.

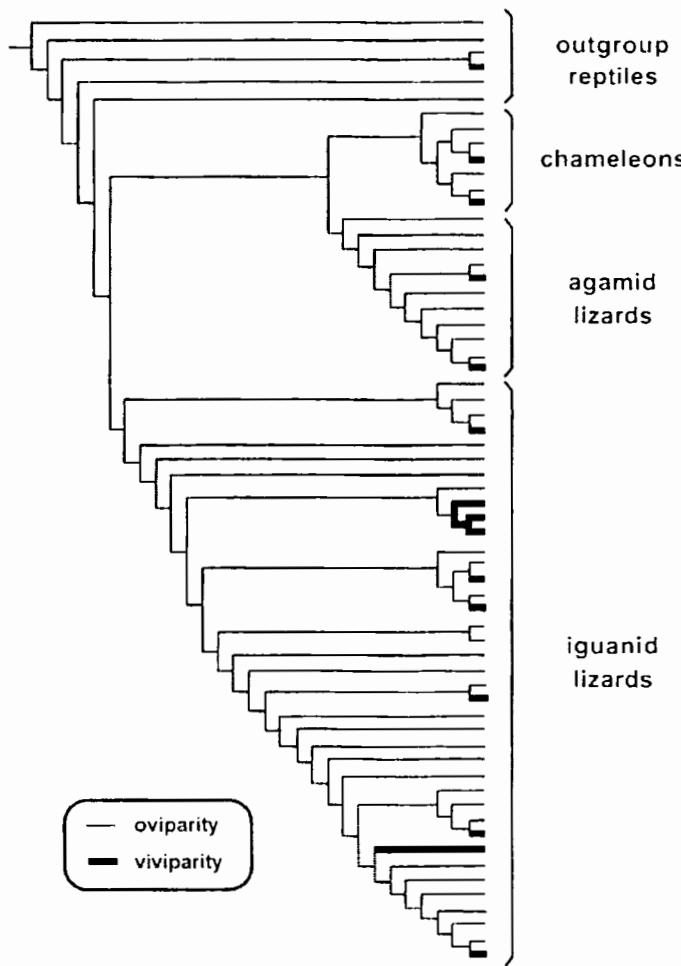
وهناك مثال آخر عن وقوع عبء الانتقاء الجنسي على كاهل الذكور، يتضمن ذكور الأسماك ذات الذيل الشبيه بالسيف *Swordtail* من جنس زيفوفورس *Xiphophorus* (بيوسيليدا *Poeciliidae*)، وتكتسب الذكور عند النضج امتداداً طويلاً ملوناً، يمتد من الجزء السفلي من الزعنفة الخلفية (الذيل)،

وقد يتجاوز طول هذا الذيل الشبيه بالسيف (المغول) طول باقي جسم الذكر في الذكور الأكبر سنا. ولا تستخدم الذكور سيفها في القتال، بل أثناء فترة ما قبل التزاوج؛ حيث تعرض على الإناث المهتمة، ويبعد أن للجسم أهمية خاصة، كما يبدو من ملاحظة تفضيل الإناث (المهتمة بذلك) للذكور الأطول ذيلا للتزاوج. وفي الواقع يبدو أن الانتقاء الجنسي من خلال تفضيل الأنثى مسؤول عن كل الأمور المتعلقة بالسيف في هذه الأسماك.

ترتبط الأسماك سيفية الذيل ارتباطاً وثيقاً بالأسماك المفلطحة *Platyfishes* (أيضاً من جنس زيفوفورس *Xiphophorus*)، ويمثل الفرق الفعلي الرئيسي بين أسماك سيفية الذيل والأسماك المفلطحة في امتلاك ذكور الأسماك السيفية ذيول شبّيه بالسيف، على حين تفقد ذكور الأسماك المفلطحة لهذه الذيول السيفية. ومن المثير للاهتمام، أن إناث الأسماك المفلطحة، تفضل أيضاً التزاوج مع ذكور أسماك لهم ذيول سيفية من نوعها نفسه كلما أتيح لها الخيار. وقد اتضح ذلك من خلال التجارب المعملية عندما قام الباحثون بزرع ذيول بلاستيكية جراحياً في ذكور الأسماك المفلطحة، وقد دأبت بعد ذلك إناث الأسماك المفلطحة على تفضيل التزاوج مع هذه الذكور "المعززة". عن غيرها من ذوات الذيول القصيرة المعتادة، وقد طرحت هذه الملاحظات غير المتوقعة سؤالاً مشابهاً لسؤال الدجاجة أم البيضة: من منهم جاء في بداية تطور الزيوفورس: سيف الذكور أم تفضيل الإناث لسيوف الذكور؟ ومع وضع الملاحظات السلوكية المذكورة أعلاه بشأن أفضليات الإناث عند التزاوج، وقد تأتي الإجابة من خلال تحليلات تصنيف الخواص.

وقد يتفق الموقع السلفي للأسماك المفلطحة مقارنة بالأسماك السيفية اللاحقة مع الفرضية القائلة: إن المسألة بدأت بتفضيل الإناث (المعروفه أيضاً باسم فرضية الميل المسبق). وعلى صعيد آخر فإذا كانت الأسماك سيفية الذيل سابقة على

الأسماك المفلطحة، إذا يحتمل أن تكون السيفوف (وليس تفضيل الإناث للسيوف) قد فقدت بصفة ثانوية من الأسماك المفلطحة الحديثة، ومن أجل معالجة هذه القضايا، جرى تسجيل نهج التصنيف الجزيئي لأكثر من ٢٠ نوعاً من الزيفوفورس كخلفية تاريخية. وتبين أن الأنواع عديمة الذيل، وسيفية الذيل، قد امترجت في تصنيف الزيفوفورس (الشكل ٤-٧) من دون تشكيل حزمة متماسكة من أي منها. وهكذا، تبدو التحوّلات (الانتقالات) التطورية بين وجود السيفوف وغيابها داخل هذا الجنس سريعة ومنكررة الحدوث. ومن ثم يظل تحديد أسلاف هذه الحزمة مسألة جدلية إلى أبعد الحدود. وعلى أية حال، ففقد الأنواع البعيدة (الطرفية - الخارجية) في الجنس الشقيق بريابيللا *Priapella* إلى وجود سيف بصفة دائمة، مما يشير إلى احتمال عدم وجود سيف في حزمة السلف المشترك الأقدم *Xiphophorus + Priapella* (انظر الشكل رقم ٤-٧)، ومن المثير للاهتمام أن التجارب السلوكية قد أظهرت أن إناث بعض أنواع البريابيللا يفضلن أيضاً التزاوج مع الذكور من النوع نفسه من المزبنين بذيل سيفي، وهذا مع وضع كل الأمور في الاعتبار فإن البيانات المتاحة تقدم دليلاً قوياً (وإن لم يكن نهائياً) على الفرضية القائلة: إن ميل الإناث المسبق لتفضيل الذكور سيفية الذيل يسبق تطورياً ظهور السيفوف نفسها.



شكل ٤ - ٧

تطور أنواع أشكال الذيول في ٢٥ نوعاً من الأسماك سيفية الذيول، والأسماك المقلطحة، وما شابهها. تدل الرسوم المستدبرة على الترجيحات النسبية من واقع تحاليل رسم خرائط تصنيف الخواص التطوري (الحالات الذيل المحددة عند عقد مختلفة من الشجرة. (شلوتر وزملاؤه ١٩٩٧؛ استناداً إلى تصنيف الخواص الجزيئي من د. مير وزملائه ١٩٩٤).

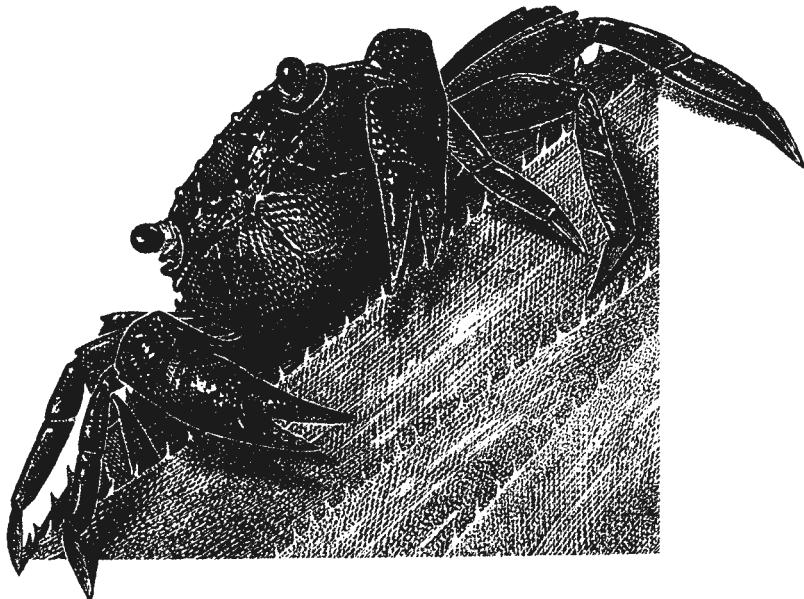
ذلك يشير التصنيف الجزيئي إلى فقد السيوف (على سبيل المثال في الأنواع ٥ و ٨ في الشكل ٤-٦)، كما تم اكتسابها في مناسبات متعددة في داخل حزمة الزيروفورس، مما يوحي بأنه على الرغم من جاذبيتها للإناث فإن السيوف قد تشكل عبناً كبيراً بالنسبة للذكور؛ فربما تكون باهظة التكلفة من ناحية الجهد المطلوب لإنجادها وصيانتها، أو ربما تكون مرهقة أو تشكل عائقاً للنشاط والحركة؛ وفي الواقع، بينت الدلائل التجريبية الأخيرة أنه يتبع على الذكور الأطول سيفاً، بذل مزيد من الطاقة أثناء السباحة الروتينية، أو رقصات الغزل، مع استهلاك مزيد من الأوكسجين. مقارنة بالذكور الأقصر سيفاً (باسولو والكاراز Basolo ٢٠٠٣)

.(and Alcaraz

رعاية الفقس (الصغار) لدى سرطانات جامايكا البرية

تعد جامايكا موطنًا لتنوع من السرطانات البرية (الأرضية) من عائلة الجرابيida Grapsidae، وتسكن هذه الحيوانات الغربية مختلف البيئات البرية والمياه العذبة في الجزيرة، وتنظر درجات مقاومتها من الاعتماد على المياه، وعلى الرغم من وجود عديد من الأنواع الأخرى من سرطانات جرابيida في أماكن أخرى (في مجتمعات المد والجزر في المقام الأول في جميع أنحاء العالم)، وبصرف النظر عن استقلالها الكامل عن البحر، فإن تفاني الوالدين بشكل استثنائي لليرقات والصغار يعد أهم ما يميز السرطانات المتوطنة في جامايكا عن معظم السرطانات الأخرى؛ فعلى حين تطلق معظم السرطانات الأخرى يرقانها حرّة في مياه المحيط لتكافح بأنفسها، فإن سرطانات البر الجامايكية تعتني بفcessها بنشاط ملحوظ، وعلى سبيل المثال تربى كل ألم من سرطانات (Metopaulias depressus) (ميتوپولياس ديبرييسس Bromeliad Crab) بروميلياد

صغرها في إبط إحدى أوراق نبات البروميليدا المملوءة بالماء وهناك تقوم بحركات دائيرية مما يساعد على تغذية الماء بالأكسجين، كما تزيل المخلفات، وتغذيهم وتحميهم من العناكب المفترسة وحوريات الذباب *Damselfly* المؤذية؛ حتى إنها تجر إليهم بالواقع الفارغة التي توفر لهم مصدرًا للكالسيوم، وتقيد أيضًا في تعديل درجات الحموضة، وهناك نوع آخر من السلطعونات المستوطنة في جامايكا معروفة باسم سلطعون أصداف الواقع، *Sesarma jarvisi* (Sesarma jarvisi). يقلب الكبار البالغون منه صدفة قوقة فارغة لجمع مياه الأمطار، أو يأتون بالماء إلى القوقة لعدة أشهر؛ لتصبح القوقة بعد ذلك مكاناً مناسباً لحضانة الأبناء ونموهم.



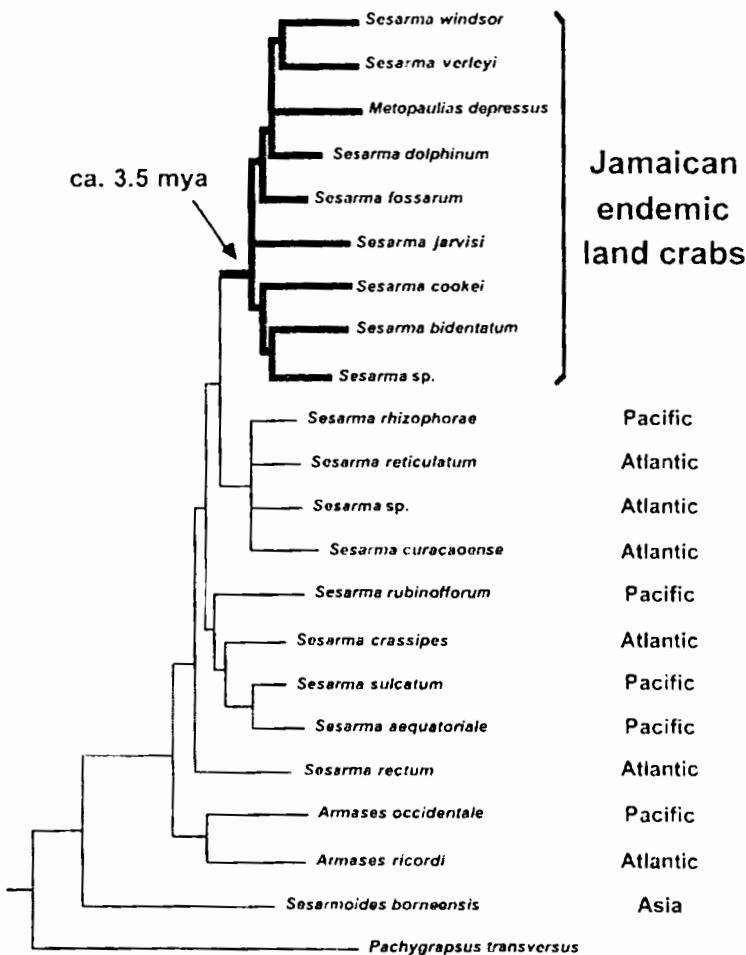
سرطان برومينياد الجامايكى

ويرتبط عديد من المعالم الشكلية مع هذه التكيفات السلوكية لرعاية الحضنة، وعلى سبيل المثال يمتلك سلطعون البروميليدا جسماً مسطحاً يسمح له بالانحسار في المحور الضيق (أبط) لورقة النباتات العائلة له، وقد أثار تنوع أشكال الجسم وأساليب الحياة بين السرطانات المتوطنة في جامايكا أسئلة حول أصولها التطورية وتصنيفها، ويقوم أحد الآراء أساساً على دراسات الشكل الخارجي، ويقول إن بعض سرطانات البر الجامايكية قد تكون على قرابة لصيقة مع بعض الأنواع التي تعيش في أماكن أخرى من العالم، أكثر من قرابتها إلى غيرها من أنواع سلطعون البر في جامايكا نفسها، وقد ضمت على وجه الخصوص إحدى المجموعات المقترحة للقرابة التطورية أنواعاً من سرطانات المياه العذبة من جنس سيسارمويد Sesarmoides، من جنوب شرق آسيا، على حين ترى النظرية المنافسة أن جميع سرطانات البر الجامايكية تطورت من السلف نفسه الذي يقطن المحيط (وربما يشبه سيسارما كوراكوينس Sesarma curacaoense، وهي الأنواع البحريّة الوحيدة الموجودة الآن في جامايكا).

وفي هذه الحالة تكون صفات الجسم المشتركة لمختلف سرطانات البر الجامايكية، وبعض سرطانات المياه العذبة، وسرطانات البر في الأماكن الأخرى، ناتجة من تطور تقاربي في كل منها.

ومن أجل اختبار هذه النظريات المتضاربة قام شوبارت وزملاؤه ١٩٩٨ Schubart et al. بمعايير تسلسل الدنا من المايتوكوندريا لجميع الأنواع الحية من سلطعونات البر الجامايكية، بالإضافة إلى مماثلين عن غيرها من الأنواع ذات الصلة من سلطعونات آسيا، والمحيط الأطلسي، والمحيط الهادئ، ومن المياه الإقليمية لبنيما، وتشير نتائج التصنيف الجزيئي، الموضح في (الشكل ٤ - ٨) إلى ما يلي: أولاً: تنتهي كل سرطانات البر الجامايكية إلى حزمة واحدة، وهذا يعني أنه يكاد

يكون من المؤكد أنها نتاج تكيف (تأقلم) تطوري إشعاعي Evolutionary radiation حدث داخل الجزيرة أو بالقرب منها، وثانياً: لم يسفر تطبيق التصنيفات التقليدية لسرطانات الجراسيدي Grapsid crabs عن التعرف على أي من هذه العلاقات التطورية الجينية، وعلى سبيل المثال كان ينبغي، وفقاً لمعايير التصنيف التطوري، وضع سرطانات بروملياد الجامايكية في جنس Sesarma، بدلاً من جنس Metopaulias، ثالثاً: يبدو أن أقرب الأقارب الأحياء من سرطانات المستوطنة في جامايكا هو الأنواع البحرية المستوطنة في أماكن المد والجزر من الأمريكتين (بدلاً من آسيا)، وهذا يعني أن المستعمرات السرطانية الأولى لسرطانات جامايكا البرية ربما انحدرت من أسلاف السرطانات البحرية التي سكنت منطقة البحر الكاريبي.



شكل ٤ - ٨

التصنيف التطوري الجزيئي (على أساس تسلسل دنا جينات المايتوكوندريا mtDNA) لأكثر من ٢٠ نوعاً من سرطانات الجراسيد (شوبارات وزملاوة ١٩٩٨). لاحظ أحادية تصنيف الجامعات المستوطنة في جامايكا، والتي يبسو أنها انحدرت من سلف مشترك يعود تاريخه إلى حوالي ٣.٥ ملايين سنة مضت.

وقد سمحت البيانات الجزيئية أيضاً بتقدير زمن وقوع الاستيطان؛ فقد جرى
أولاً تقدير معايرة أولية للساعة الجزيئية لدنا المايتوكوندروليا لجنس Sesarma
من خلال مقارنة الأنواع الحية على شاطئي بينما المتقابلين، ومن
المعروف أن هذا العائق الأرضي للكائنات البحرية بربز فوق سطح البحر منذ نحو
ثلاثة ملايين سنة مضت، ومن ثم نتج عنه ازدواج في الأنواع الشقيقة، يتطور كل
منها بشكل مستقل منذ ذلك الوقت، في كل من المناطق الاستوائية من المحيط
الأطلسي وما يقابلها من مناطق المحيط الهادئ، واستناداً إلى حسابات الساعة
الجزئية لهذه الأنواع الشقيقة وجد أن المسافات الجينية الملاحظة بين سرطانات
أراضي جامايكيا تشير إلى أن تطورها الإشعاعي (أي المتفرق) بدأ منذ ما يقرب من
٥ ملايين سنة مضت، وتوافق هذه الاستدلالات الجينية مع الدلائل الجيولوجية
التي تشير إلى أن كثلة اليابسة في جامايكيا صارت متاحة للاستيطان فقط بعد نهاية
غمر البحر الكاريبي لتلك الجزيرة في وسط العصر الجيولوجي الثالث منذ حوالي
٢٠ مليون سنة مضت.

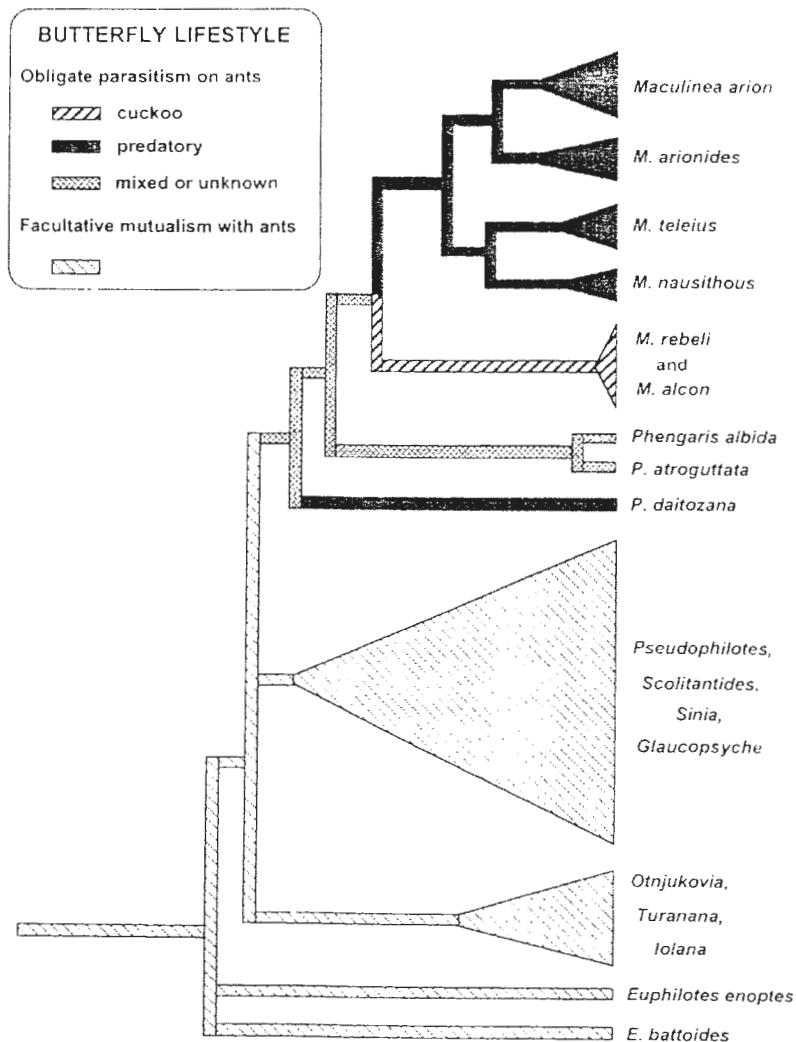
وتشير النتائج بصفة عامة إلى أن سرطانات البر الجامايكية طورت تكيفها
المتنوع بشأن الحياة البرية (غير البحرية)، وكذا الرعاية المعقدة لنسليها خلال فترة
قصيرة نسبياً من التطور، أي في غضون مجرد بضعة ملايين من السنين وفي
المقابل، وعبر الفترة الزمنية نفسها، ظلت السرطانات البحرية الشقيقة في كل من
المحيطين الأطلسي والهادئ، المعزولتين عن بعضها البعض ببرزخ بينما، متشابهة
إيكولوجياً ومورفولوجياً إلى حد بعيد، وبناءً على ذلك فإن الطبيعة البرية الجديدة
التي توفرت في جامايكا، وبعد نجاح سلف السرطانات البحرية في استعمارها،
فلا بد أنها أتاحت فرصاً إيكولوجية غير مسبوقة لدعم التطور وسرعة ظهور
التباین في نسل السرطانات البرية في هذه الجزيرة.

تطفل الفراشات الاجتماعي على النمل

تستحق دورات حياة الفراشات الزرقاء الكبيرة Large blue butterflies (وهناك أنواع عديدة من جنس "ماكيولينا" Maculinea) أن توصف بأنها غير معقولة. تبدأ الأطوار الأولى من اليرقات بعد الفقس من البيض الصغير (قبل الانسلاخ) في التغذية لمدة أسبوعين أو ثلاثة على برامع زهور نباتات مضيفة (عائلة لها) معينة؛ مثل أعضاء عائلة نباتات الورد، وعندما تصل اليرقات إلى الطور الرابع من الانسلاخ فإنها تسقط إلى الأرض حيث تلتقطها بعض أنواع النمل المعينة، وعادة يكون النمل الأحمر من جنس مايرميكا Myrmica، ثم يحمل النمل يرقات الفراشة إلى أعشاشه؛ حيث (اعتماداً على نوع الفراشة)، تنتهي اليرقات عادات تغذية معينة؛ إما سلوكاً افتراسياً، حيث تتغذى بنشاط على يرقات النمل في أعشاشه، وإما سلوكاً مشابهاً لطائر "الوقواق"، بحيث يجري إطعام يرقات الفراشة بغذاء مكون من بقايا مرتجعة أو بيض النمل، أو عناصر أخرى يقدمها من الفم إلى الفم النمل العامل في المستعمرة.

وقد يشغل النمل الراعي بهذه المهمة التطفلية، لدرجة إهماله لذراته الخاصة من صغار النمل، حتى أنه قد يقوم بقطع يرقانه وصغاره ويعيد تدويرها لتغذية ضيفه من يرقات الفراشات. وبعد استغلال يرقات الفراش للنمل المضيف؛ إما عن طريق الاقتراس أو سلوك "الوقواق" في التغذية، تستكمل اليرقات في نهاية المطاف دورة الحياة، عن طريق التحول إلى الفراشات البالغة المألوفة ذات الأجنحة الزرقاء التي يمكن رؤيتها ترفرف في مواطنها في معظم أنحاء أوروبا وأسيا، كيف يمكن لمثل هذه العلاقة الغريبة أن تنشأ وتستمر بين يرقات الفراشة ومضيفتها من النمل المستغل؟

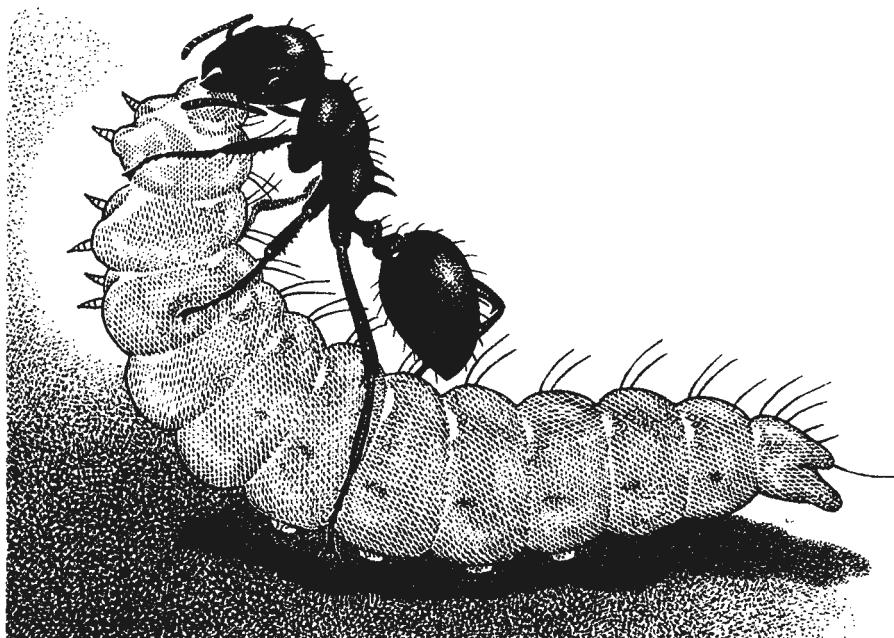
ومن حيث الآليات النقربيّة فإن بعض قطع هذا اللغز معروفة، وأبرزها أن كل نوع من أنواع هذه الفراشات طور إنتاج جزيئات هيدروكربونية مميزة له، وهي تشبه إلى حد كبير تلك التي يصنعها النمل المضيف من نوع مايرميكا، وعندما تفرز اليرقات هذه المواد الكيميائية، فإنها (المواض) تعمل على ما يبدو



الشكل ٤ - ٩

تصنيف تطوري جزيئي لفراشات ماكيولينا وأشباهها، وموضحة أيضاً التأريخات التطورية لسلوكياتها الحميمية مع النمل، المستخلصة من خريطة التصنيف التطوري للخواص (آلس وزملاؤه، ٢٠٠٤).

كمحفزات قوية؛ لخداع النمل العامل الذي يأخذ اليرقات إلى أعشاشه لتبنيها، كما لو كانت يرقاته الخاصة به، وبعبارة أخرى: تُكسب يرقات الفراشات القبول الاجتماعي في مستعمرات النمل عن طريق الهرمونات الخادعة، ومن ثم، تتيح لها استغلال المضيف بأنانية باللغة. ويشار أحياناً إلى هذه العلاقة بصفتها من أمثلة "التطفل الاجتماعي"، بسبب تورط الأنظمة الاجتماعية في المسألة، على حين لا يتفق النمل أبداً واضحة من هذه الرابطة، وكل هذه الأمور تلح في طرح السؤال التالي: ما كيفية تسلسل الأحداث التطورية التي أدت إلى بزوغ هذه المنظومة الفذة من العلاقات بين الأنواع؟ ومن أجل البدء في التصدي لهذه المشكلة باستخدام منطق



نملة حمراء ترعى يرقة فراشة ماكيولينا

تحليل خرائط التصنيف التطوري للخواص، قامAls et al. ٢٠٠٤ بتقدير التصنيف الجزيئي (من تسلسل دنا الأنوبيه والمایتوکوندریا)، لعدة أنواع من فراشات ماكيولينا *Maculinea* وأقاربها من لهم أنماط حياة معروفة أو مشتبه فيها، تتضمن علاقات مماثلة بين عائل وطفيل. وقد قادت نتائج التحليل الملخصة في الشكل (٤-٩)، الباحثين إلى استنتاجات عدة مثيرة للاهتمام؛ أولاً، تتنمي كل أنواع الماكويولينا إلى مجموعة أحادية التصنيف، منقسمة تصنيفياً ضمن مجموعة أوسع تضم أيضاً أعضاء من "فينجاريس" *Phengaris* (وهو جنس آخر يضم أنواعاً معروفة بالتطفل الاجتماعي الإلزامي على النمل).

ثانياً: يدل توزيع أنماط حياة الفراشة وفق هذا التصنيف، على أن التطفل الاجتماعي الافتراسي (بدلاً من التطفل الاجتماعي بالتجذية الفمية "مثل الوقواق") كان على الأرجح هو حالة سلف حزمة الـ"ماكيولينا-فينجاريس"، وأن التطفل الاجتماعي نفسه تطور على الأرجح في وقت سابق من خطوط نسل فراش كان يتغذى بشكل اختياري *Facultative mutualisms* (تطفل انتهازي مشترك يستفيد منه الطرفان) على النمل؛ بناءً على ذلك يكون نمط التجذية المشابه للوقواق (من الفم إلى الفم) قد تطور عن سلوك افتراسي اجتماعي (وليس العكس)، وربما أن جميع أشكال التطفل الاجتماعي في هذه الفراشات والنمل ظهرت على الأرجح في وقت سابق من علاقات متفعنة متبادلة.

وقد أفادت نتيجة ثالثة من تحليل تصنification الخواص بأن عدداً من الأنواع المعروفة من الطفيليات الاجتماعية المفترسة من الماكويولينا، لها تفاصيل تصنification داخلية عميقة نسبياً، على حين تغيب مثل هذه التفاصيل في كل من النوعين المعروفين من جنس ماكيولينا ريبيلي *rebelly* وألكون *Alcon* ذوو أنماط التجذية الفمية (المتشابهة للوقواق). بناءً على ذلك، فهناك احتمال لوجود بعض الأنواع الخافية بين الأنواع المفترسة، وليس بين أنواع أنماط التجذية الفمية.

وعلى الرغم من الاحتياج إلى مزيد من البحث، لا سيما حول تفاصيل التمايز الكيميائي بين النمل المضييف وفرائشه الطفيلي لمزيد من التوضيح لحدود أنواع هذه الفرائش. فإن للنتائج التصنيفية الحالية دلالات تتعلق بالمحافظة على البقاء؛ ففرائش ماكيولينا معرضة للخطر الشديد في جميع أنحاء المنطقة الجغرافية البيولوجية **Palearctic region** (التي تشمل أوروبا والساحل الشمالي الغربي لأفريقيا وأسيا إلى الشمال من جبال هيمالايا)، وأصبحت من أهم أنواع اللافقاريات التي تهتم بها جهود المحافظة على البيئة في أوروبا، فإذا كان الأمر كما هو مرجح الآن فإن بعض الأنواع ذات الأوصاف المورفولوجية التقليدية (أوصاف مورفولوجية محددة) تتكون في الواقع من نوعين أو أكثر من الأنواع البيولوجية المميزة (المعزولة تناصلياً كمجموعات) مع اختلاف مواصفات المضييف، فإن العدد الحقيقي للأنواع المهددة بالانقراض حتماً أكبر من المفترض سابقاً، كما يصبح حجم أو مجموع أفراد كل نوع أقل من المفترض.

على الرغم من احتمال كون التغذل الاجتماعي الإلزامي لفرائش "ماكيولينا" على النمل، ناتجاً تطوريًّا متطرفاً فإن هناك أشكالاً أخرى من العلاقات المتبادلة بين الأنواع تنتشر على نطاق واسع في الطبيعة مع النمل، وتشير التقديرات إلى وجود نحو ١,٠٠٠,٠٠٠ نوع من الحشرات طورت آلية ما أو أخرى للتعايش بالتعاون الوثيق مع النمل، وتشمل هذه التطورات بعض التعديلات مثل دروع مقاومة الهجوم، والتخفى لتجنب الكشف عن نفسها، أو استخدام إفرازات جسمية لاسترضاء النمل سلوكيًّا أو إطعامه (هولدوبлер وويلسون ١٩٩٠ *Holldobler and Wilson*). ويستفيد كلا الشركين من كثير من هذه التعاملات، كما يحدث - على سبيل المثال - عندما تفرز حشرة المن *Aphids* عسل المن *Honeydew* (سوائل غنية بالسكر)، التي تقدمه إلى النمل في مقابل الحماية من المفترسرين، ومع شيوخ مثل هذه التفاعلات السلوكية وليس من الصعب تصور أن الانقاء الطبيعي قد يشجع أيضاً

أحد الأطراف، أو كليهما على حد سواء، على الخداع، وأن أليات الغش قد ينطوي في كثير من الأحيان على السمات نفسها (مثل الإشارات الكيميائية) التي تسمح بالمعيشة المتبادلة. لقد كان هذا على ما يبدو هو الحال بالنسبة لفراشات ماكيولينا التي تستغل بأنانية ما يوجد به النمل العائل لها.

عن زهور القردة^(١) والطيور الطنانة

التطور معا المشترك Co-evolution هو تطور جنسين متفاعلين إيكولوجياً؛ نظراً لوجود ارتباطات وظيفية قوية -في غالب الأحوال- بين الأنواع التي تتطور مع بعضها. فمن المحتمل أن تتطور الصفات الظاهرة ذات العلاقة في هذه الأصناف تطوراً مشتركاً، مما يعني أن التطور المشترك في النظم البيولوجية يوفر أرضية خصبة لتصنيف الخواص المقارن، كما وضح فعلاً في الدراسات السابقة التي تناولت نظم المفترس/ الفريسة (انظر تمويه الفراشات المولليرية Mullerian mimicry butterflies في الفصل الثالث)، وتفاعلات الطفيل مع العائل (انظر التطفل الاجتماعي للفراشات على النمل فيما سبق)، وبصفة عامة، يمكن أن تظهر رؤى جديدة بشأن احتمال تأثير أي من هذه الصفات الشكلية على أنماط التطور المشترك بين الأنواع المتفاعلة بيئياً في عملية التطور، وذلك من خلال رسم خريطة لأصول التصنيف والتحولات التاريخية للأشكال المتعددة ومطابقتها على أشجار التطور الجزيئي المنشأة بشكل مستقل.

ويأتي مثال آخر لهذا النهج من تصنيف الخواص المقارن من زهور القردة Monkey flowers (من جنس ميمولايس Mimulus قسم إريثرانثي Erythranthe) وملحقاتها الحيوانية (الطيور الناقلة لحبوب اللقاح)، وتوجد عدة أنواع من زهور

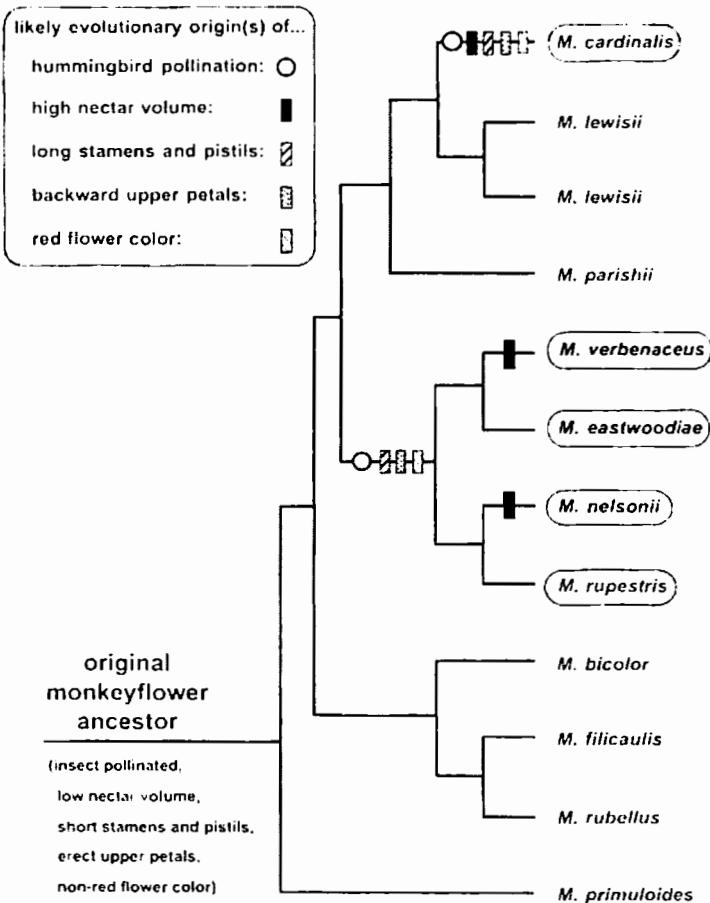
(١) سميت هكذا لتشابه بعض الزهور مع وجوه القردة.

القردة في مناطق مختلفة من غرب أمريكا الشمالية؛ حيث تظهر في مجملها تنوعاً كبيراً لصفات الزهور المتفرودة، ذات الطابع الثاني في كثير من الأحيان، فعلى سبيل المثال، وتبعاً لأنواع الزهور، قد تكون كمية الرحيق قليلة (١١ ميكرولتر في كل زهرة) أو كبيرة (١٧ - ٣٢ ميكرولتراً)، وقد تكون البلاطات منتصبة أم غير منتصبة، وقد يكون أي من السداد Stamen (عضو الزهرة الذكري)، أو المدفة Pistil (المتاع) قصيراً (٠ - ٢١ سم) أو طويلاً (٥٠ - ٣٢ سم)، وقد تكون ألوان الأزهار حمراء، أو صفراء، أو أرجوانية، أو وردية، أو بيضاء، ولا شك في إسهام هذا الجمال والتتنوع في شيوخ استخدام تلك الزهور بصفتها نموذجاً لعديد من الدراسات الإيكولوجية.

كما حظيت علاقات التطور المشتركة لزهور القردة وملحنيها، باهتمام علماء الإيكولوجيا أيضاً، حيث يتم تأثيـح عـدة أنـواع بـواسـطة الطـيـور الطـنانـة، عـلى حين يـجـري تـأـثـيـحـ الـبعـضـ الآـخـرـ عنـ طـرـيقـ الحـشـراتـ فـيـ المـقامـ الأولـ وـتـنـشـأـ بالـتـالـيـ عـدـةـ سـؤـالـاتـ هـلـ لـلـتـأـثـيـحـ بـوـاسـطـةـ العـصـفـورـ الطـنـانـ أـصـلـ تـطـوـرـيـ وـاحـدـ أـمـ مـتـعـدـدـ الأـصـولـ فـيـ إـرـيـثـانـيـ؟ـ وـهـلـ يـتـزـامـنـ الأـصـلـ (الأـصـولـ)ـ التـطـوـرـيـ لـلـتـأـثـيـحـ الطـائـرـ الطـنـانـ تـصـنـيـفـيـاـ مـعـ ظـهـورـ أـنـمـاطـ مـعـيـنةـ مـنـ الصـفـاتـ فـيـ الزـهـورـ؟ـ وـإـذـاـ كـانـ الـأـمـرـ كـذـلـكـ فـأـيـهـمـ؟ـ وـمـاـذـاـ يـمـكـنـ أـنـ تـعـنـيـ هـذـهـ الـاـرـتـبـاطـاتـ التـطـوـرـيـةـ بـالـنـسـبـةـ إـلـىـ الضـغـوطـ الـانـقـانـيـةـ الـمـشـتـرـكـةـ فـيـ الـاـنـتـقـالـ مـنـ نـظـامـ تـأـثـيـحـ إـلـىـ نـظـامـ بـدـيلـ؟ـ

ومن أجل معالجة هذه المسائل شيد بيردرلي وزملاوه ٢٠٠٣ Beardsley et al. نموذجاً للتصنيف الجزيئي لأنواع من الإريثرانثي، مستخدمين دلالات الحمض النووي، ثم طابقوا على هذه الشجرة (استناداً إلى منطق البرامج الحسابية المختزلة The logic of parsimony and maximum-likelihood ترجيحات التصنيف التطوري للخواص) التحولات التطورية، وكذا التحولات التطورية المشتركة المحتملة لخصائص الصفات البديلة لكل من الزهور

والملاحقات، وقد ظهرت الاستنتاجات التالية من تحليلاتهم المبين موجزها في الشكل (٤-١٠)؛ أولاً: نشأ التلقيح بواسطة الطيور الطنانة في حادثتين تطوريتين منفصلتين على الأقل في جنس الإريثرانثي؛ إحداها في السلف المشترك لحزمة مكونة من كل من الفيربيرانسي *M. verbenaceus*، والإستيوديا *M. eastwoodiae*، والـ *M. nelsonii*، والـ *M. rupestris*، ومرة أخرى مستقلة في سلف قريب للكارديناليس *M. cardinalis*. ثانياً: تطابقت تماماً الأصول التطورية المستندة لأنماط صفات عدة أزهار (الزهور الحمراء، وطول السدادة والمدقات، والبنلات العلوية المنحنية إلى الخلف) على شجرة تصنيف الصفات مع الأصلين التطوريين للتلقيح بواسطة الطائر الطنان. ثالثاً، لم تتوافق إطلاقاً بعض صفات الأزهار الأخرى؛ مثل كمية الرحيق (الشكل ١٠-٤)، ووجود أصباغ كاروتينويد **Carotenoid pigments** مقابل غيابها في بنلات تلك الزهور (غير موضح في الشكل)، مع تلقيح الطائر الطنان للأزهار على خريطة التصنيف.



شكل ٤ - ١٠

تحليلات خريطة التصنيف التطوري للخواص لعديد من الصفات الزهرية، مطابقة على التصنيف التطوري الجزيئي لنحو دستة أنواع من زهور القردة "ميمولاس". بعضها يلقح بالطيور الطنانة، ويلقح البعض الآخر بواسطة الحشرات (بيردسي وزملاوة ٢٠٠٣). لاحظ تطبيق التصنيف التطوري في الشجرة بين الأصول التطورية المستنيرة للتلقيح بواسطة الطيور الطنانة والأصول التطورية لزهور الحمراء، والأسدية والمدقفات الطويلة، والبنبات المتنسبة.

منحت أيضاً هذه الاستنتاجات المبنية على أساس تصنيف الخواص بعض الرؤى الجديدة عن الأدوار التطورية المشتركة التي لعبتها زهور القردة وملحقاتها، وقد كان بعض من هذه الارتباطات متوقعاً؛ فمن المعروف مثلاً أن الطيور الطنانة تفضل الزهور الحمراء بصفة عامة، ومن ثم فإن الارتباط التاريخي بين الزهور الحمراء وتلقيح الطيور لها لم يكن مفاجئاً، كما لم تكن العلاقة التصنيفية بين التلقيح بواسطة الطيور الطنانة وأجزاء الزهور الطويلة - حيث تتفق المدقات والأسدية الطويلة في الزهور التي تساعد الطيور الطنانة في تلقيحها - بأهمية خاصة من أجل حمل حبوب اللقاح من المتك *Anthers* (جزء السداة الحامل لحبوب اللقاح) ووضعها بفعالية على المياسم، وعلى أية حال فقد كانت هناك أنماط أخرى من التصنيف التطورى غير متوقعة بصفة عامة؛ مثل الارتباط التصنيفي شبه الكامل بين التلقيح بواسطة الطيور الطنانة وحجم الرحيق، فكان مثيراً بكل تأكيد، ومن المعروف أن العصافير الطنانة تفضل في العادة الزهور التي تكافئها بمزيت من الرحيق (كذاء)؛ ولذلك تجذب - في أكثر الأحيان - النباتات التي طورت زهوراً متنقلة بالرحيق الطيور الطنانة. ولكن هناك نوعان من زهور القردة (*استووديا M. eastwoodiae* وروبيستيرز *M. rupestris*) التي تلقيحها العصافير الطنانة؛ على الرغم من احتواهما على أقل كمية من الرحيق بين أزهار *الميمولاس Mimulus*.

ونفس إحدى النظريات هذا الموقف كما يلي: قد تستغل هاتان الزهرتان (*استووديا* وروبيستيرز) الطيور الطنانة من خلال تلقي خدمات التلقيح دون أن تبذل الزهور أي جهد (من التمثيل الغذائي) لتحضير الرحيق، ويجب نظرياً أن يكون هذا التكتيك الأناني (بدلاً من المنفعة المتبادلة) للنباتات، قد مُرسَّ على مدى طويل، إذا كانت هذه الأنواع تمثل قرابة نادرة للأنواع (الأمينة) ذات الزهور الحمراء، التي تقدم رحيقاً وافراً للطيور مكافأة لها، ومما يتمشى مع هذه الاحتمالية،

ندرة وجود هذين النوعين (إستوديا وروبستيرز) ووجودهما في أماكن جغرافية محدودة (وفي الواقع فقد تم التعرف على نوع إستوديا لوجوده في مجموعة ضئيلة فقط في جنوب المكسيك).

وبصفة عامة، تدل تحاليل تصنيف الخواص صفات التي أجريتها بيردزلي وزملاؤه على أن كلاً من حزم الزهور التي تلقيها الطيور الطنانة (شكل ٤ - ١٠) تطورت في الأصل من نباتات سالفة، تلقي بالحشرات، ولها مدقّات وأسدية قصار، وبثنيات عليها منتصبة، وكانت قليلة الرحيق نسبياً، كذلك أظهرت تحاليل تصنيف الصفات هذه أن الانتقالات التطورية من التلقيح بالحشرات إلى التلقيح بواسطة العصافير الطنانة ارتبطت تاريخياً بتغييرات محورية في الأحوال الزهوية، باستثناء جزئي واحد، وهو قلة كميات الرحيق التي يتحملها أن يكون تم الإبقاء عليها تطوريًا، وإما أن يكون تطورها قد أعيد في خطوط النسل التي أدت إلى كل من إستوديا وروبستيرز، والخلاصة أتوجّه بتصنيف الخواص المقارن يمكن أن يكمل الدراسات الإيكولوجية المعاصرة، من خلال إيضاح عمليات التطور المصاحبة لما حدث في الماضي.

التوالد العذري في السحالى، والأبراص، والثعابين

التوالد العذري Parthenogenesis، هو التوالد من خلال بويضات غير مخصبة، وبدون مشاركة من جينات الذكور ولا الحيوانات المنوية، وأصل الكلمة مأخوذ من كلمتين يونانيتين: *genesis* بمعنى إنتاج، و *parthenos* بمعنى عذراء، وفي التوالد العذري تتم إحدى البويضات غير المخertilة التي يتمثل تكوين الكروموسومات فيها مع تلك التي في الأم وتتطور مباشرة إلى ذرية متماثلة جينياً مع كل من الأم الفريدة وأي ذرية شقيقة منها، وفي العادة تتكون الأصناف التي تتبع هذا الأسلوب الاستنساخى في التوالد من الإناث فقط، وعلى الرغم مما يبدو

من غرابة طبيعته فإن التوالد العذري (أو طرق التوالد المشابهة) يوجد في أنواع مختلفة من الأسماك والبرمائيات، كما يظهر أيضاً في مماثلين متفرقين من مجموعات الزواحف، التي تتراوح من سحالي ضمن عائلات لاسيرتيدا *Lacertidae* وزانتوسيدا *Xantusidae* وأجاميدا *Agamidae* إلى بعض الورغات المعينين *geckos* أو جيكونيدا *Gekkonidae*، والحرباءات "كاميليونس" *chameleons* والثعابين العماء (ثيفولوبيدا *Thyphlopidae*)، وهناك أكثر من التي عشر نوعاً معروفاً من السحالي كرباجية الذيل وحدها *Teiidae* "Whiptail lizards" توالد عذرياً.

وفي الحقيقة، لا تطبق كلمة نوع *Species* بشكل مريح على الأصناف المتوالدة عذرياً؛ لأن هذه الكائنات لا تتوالد جنسياً، ولا يتضمن تكاثرها ظاهرة عودة الاندماج الجيني الطبيعي، بناءً على ذلك يشار إلى كل صنف بصفته طرزاً أحيائياً وحيد الجنس *"Unisexual Biotype"*، وهناك معلومات وفيرة عن كيفية نشأة هذه الطرز الأحيائية.

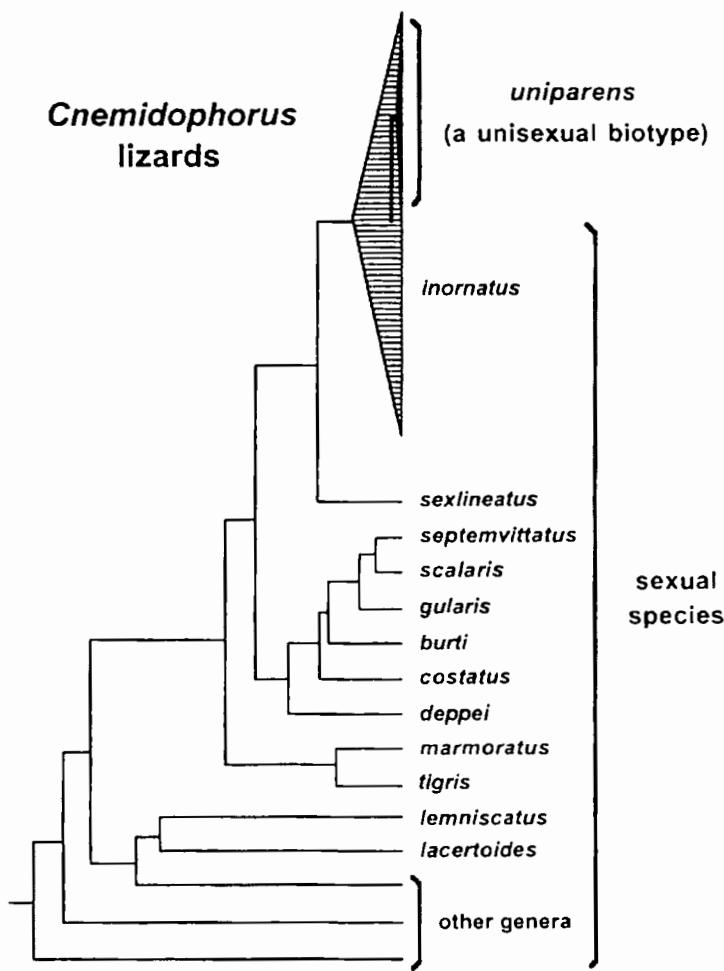
وللتodal العذري في كل الحالات المعروفة في الفقاريات أصل تطوري من حادثة تهجين بين أنوع مرتبطة ببعضها جنسياً، وعلى سبيل المثال نشا الطراز الأحيائي وحيد الجنس سنيميدوفورس بونيارنس *Cnemidophorus uniparens* من تهجين بين نوعين جنسين (من الأنواع ثنائية الجنس) من سحالي أمريكا الشمالية؛ الأب من نوع بورتي *C. burti* والأم من نوع إينورناتوس *C. inornatus*، والدلائل كالآتي: تضم كل العينات التي تم فحصها من بونيارنس مجموعة كاملة من الكروموموسومات (ومن ثم جينات النواة) من كل من "بورتي" و"إينورناتوس"، ولكنها تحمل نمطاً من جينات المايتوكوندриا موروثا من أمهاات إينورناتوس فقط.

للطرز الأحيائية للمتوالدات عذرياً أهمية تصنيفية خاصة؛ لأسباب عدة؛ حيث ينبع جزء كبير منها بالألغاز المحيطة بدوام الحالة التطورية، فإن التوسع الوراثي *Recombinational genetic variation*، الناتج من إعادة دمج الجينات

في الأنواع مزدوجة الجنس والذى يطرح نفسه مع كل جيل، أمر بالغ الأهمية للبقاء التطوري، ويكفل للكائنات نطاقاً جماعياً وراثياً كبيراً، يسمح لتكيف هذه الكائنات مع البيئات المتغيرة بالاستمرار، ولكن مدى هذا النطاق الجيني لا يكاد يذكر على الإطلاق في أي من خطوط نسل التوالد العذري؛ حيث إن جميع الأفراد متطابقون وراثياً (باستثناء نادر لحدث طفرات جديدة قد تراكم مع الأجيال المتعاقبة من الأمهات وبناتهن المستسخات).

بناءً على ذلك فإن الرؤية التقليدية ترى أن غياب إعادة دمج الجينات، يسبب فصر العمر التطوري لأى طراز حيوى أحادى الجنس، ومن الواضح أن التوالد العذري يحدث كثيراً (كما يستدل من انتشاره التصنيفي الواسع). ولكن قليلاً ما يبقى على قيد الحياة لفترة طويلة، إذا صر هذا التكهن فمن شأن التنااسل بالتوالد العذري في الأصناف الموجودة أن يميز فقط الأغصان الطرفية القصيرة في شجرة الحياة، وبعبارة أخرى: لم تستمر الحزم الموجودة من ذوات الجنس الواحد لفترة كافية لتشكيل أية أغصان ذات قيمة تصنيفية أو فروع أو جذوع.

وقد أجريت العديد من الاختبارات العملية لفحص هذا التوقع التصنيفي، اعتماداً - بشكل تقليدي - على التوجه الجزيئي الآتي: يستنتج أصل التهجين لكل طراز أحياتي أحادى الجنس باستخدام الدلالات الجينية من كل من الأنوية والمايتوكوندريا، كما ذكر سابقاً، ثم يطابق كل ما يتم التعرف عليه من خط تناصلي أحادى التصنيف على التصنيف الأوسع للأنواع الجنسية ذات الصلة. ويمكن تفسير العلاقات التصنيفية ضمن الأنواع الجنسية من جينات الأنوية والمايتوكوندريا، ولكن يعتمد وضع الصنف أحادى الجنس داخل هذا الإطار التاريخي - عادة - على تسلسل جينات المايتوكوندريا؛ وذلك لأن جزيئات دنا المايتوكوندريا، بحكم وراثتها عن الأمهات، تمثل معياراً قياسياً لتقدير تصنيف كل إثاث التوالد العذري وأسلافها الجنسين، وفي واقع الأمر، وبالنسبة إلى الطرز الأحيائية للتوالد العذري التي تكون من إثاث فقط، فإن التصنيف الأمومي، في جوهره، هو ذاته نسب الكائن (يعنى.. المسار الوراثي الوحيد الذي تجتازه كل الجينات).



شكل ٤ - ١١

تقدير التصنيف التطوري الجزيئي لسحالي سنميدوفوراس (ديساور وكول Dessauer and Cole 1989)، يبين هذا المنظور الس. يونيبارنس منغمسة بعمق في حزمة الس. إينورناتوس.

ويوضح الشكل (٤-١١) أحد هذه التحليلات التصنيفية التي تضم إحدى السحالي المتوالدة عذريًا، من ذات الذيل الكرباجي (*Cnemidophorus uniparens*)، و١٢ نوعاً قريباً من الجنس التصنيفي نفسه. وجرى تقدير التصنيف الأوسع من بيانات جينات الأنوية، وأما التحديد المقترن لموضع النمط الأحيائي أحادي الجنس فقد اعتمد على جينات المايتوكوندريا، ومن الواضح تماماً أن السي يونيبارنس *C. uniparens* نشا حديثاً جداً في التطور، كما يستدل من الملاحظات التالية: إنه يمثل فرعاً واحداً ضئيلاً داخل الحزمة الأمومية الأكبر سي إينورانتوس *C. inornatus* (الأنواع الجنسية التي تمثل سلفها الأمومي)؛ كما كانت *C. inornatus* ذاتها مغمورة بعمق داخل تصنيف سحالي السنميوفورس *Cnemidophorus*.

بناءً على ذلك، فإن سي يونيبارنس أحدث كثيراً من جنس سنميوفورس، ويرجع منشؤه في الواقع إلى ما بعد تاريخ الانفصال التطوري (بعض عشرات من آلاف السنين على أكثر تقدير)، مما يميز الخط الأمومي للإينورانتوس عن الأنواع الأخرى الجنسية من سحالي السنميوفورس.

تعد هذه الأنواع من أنماط تصنيف الخواص أنماطاً نموذجية؛ لما تم اكتشافه في الاختبارات الجزيئية المشابهة لأكثر من ٢٠ طرازاً أحياياً أحادي الجنس في مختلف مجموعات الفقاريات، وهناك مثل آخر من الزواحف؛ فقد وجد عن طريق التحليل الجزيئي أن أحد أنواع الأبراص عذريّة التوالي الشائعة في أستراليا هيتيرونوتيا بينوي *Heteronotia binoei* لا يمثل سوى مجموعة تصنيفية فرعية صغيرة للذرية الأمومية المتنوعة لسلف مزدوج الجنس، مما يعني ضمناً أن هذا الطراز الأحيائي أحادي الجنس نشا حديثاً في التطور (وربما في مجرد موقع جغرافي واحد في الجزء الغربي من القارة)، ومن بين كل الفقاريات أحادي الجنس الموجودة والتي فحصت حتى الآن ظهر أحد أقدم الأنواع الحيوية جيدة التوثيق،

ألا وهو السمكة المكسيكية بيوسيليوبيرسيس موناشا أو كسدنتاليس *Poeciliopsis monacha-occidentalis* الجزيئية، إلى نحو ٦٠٠٠ سنة مضت، ولكن من المنظور التطوري فإن هذا القدر من الوقت يعتبر مجرد أمسية وجيبة مضت.

وتعد بعض الطرز الأحيائية أحادية الجنس عادبة وشائعة الانتشار اليوم، وعلى سبيل المثال ينتشر البرص *H. binoci* على نطاق واسع في أستراليا، وتنشر أيضاً بعض سحالي سنميدوفورس أحادية الجنس في صحراء جنوب غرب أمريكا، وعلى ذلك فإن بإمكان بعض الفقاريات أحادية الجنس تحقيق نجاح إيكولوجي كبير رغم طبيعة مستسخاناتها المعرضة للانفراط، ومع ذلك، أكدت تحاليل تصنيف الخواص الجزيئية، في كل حالة تقرينا، أنه مهما كانت الظروف الإيكولوجية مواتية وحسنة لأحد الطرز الأحيائية أحادية الجنس فإنها سريعة الزوال.

تأخر الغرس

يتمثل أحد التحديات الدائمة في البيولوجيا التطورية في القل النسبي لتأثيرات الانقاء الطبيعي ومحفزات/ معوقات تصنيف الصفات، في تحديد توزيع سمات معينة بين الأنواع المعاصرة، وإحدى هذه السمات الإنجابية في الثدييات هي تأخير الغرس *Delayed implantation*، وهي الظاهرة التي يحدث فيها إيقاف نمو الخلايا وتتطورها بعد الزيجوت (بعد تخصيب البويضة) في الإناث الحوامل لفترة طويلة من الزمن قبل الغرس في جدار الرحم، قبل استئناف نمو الجنين وتطوره.

وتأخر الغرس حالة خاصة من توقف النمو الجنيني المؤقت (فتردة البيبات الجنيني)، الذي يعرف بشكل عام على أنه أية آلية يتم بها تحقيق وقف مؤقت لتطور الجنين.

وتعتبر فترة البيات الجنيني إحدى إستراتيجيات تاريخ الحياة المنتشرة على نطاق واسع في مختلف الثدييات والطيور والأسماك والحشرات والنباتات، ولكنها غير مفهومة بوضوح، ويُوحى التنوع الكبير لأنماط البيات الجنيني في العالم البيولوجي بأن هذه الظاهرة من التوقف الحيوي حدثت عدة مرات، وربما كان لها مزايا انتقائية قوية في بعض الظروف الإيكولوجية، كما يشير التوزيع المتفرق للبيات الجنيني عبر الأصناف الحيوانية، إلى احتمال تدخل إما قيود تصنيف الصفات، وإما الأحوال الإيكولوجية بشكل رئيسي في تحديد ملامح مكان حدوث الظاهرة الآن.

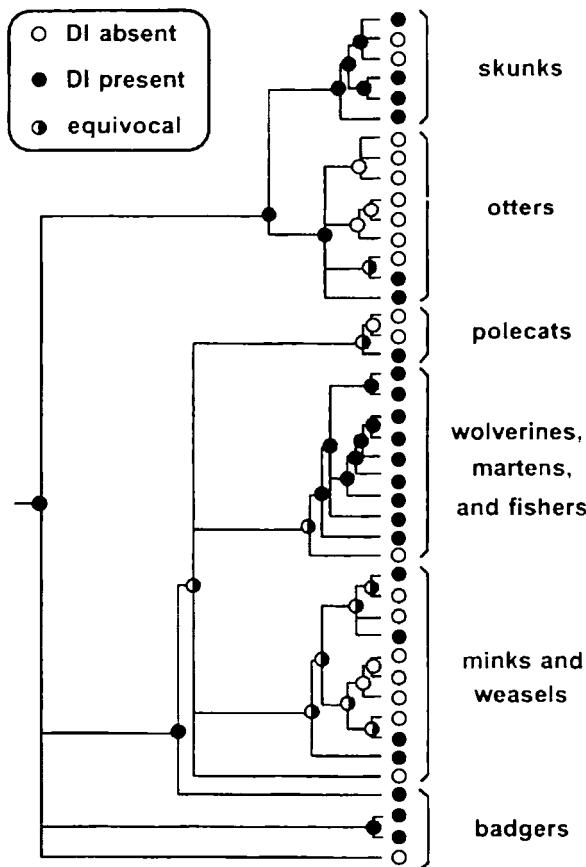


بادجر

وقد سجل تأخر الغرس في الثدييات في أكثر من ٥٠ نوعاً يمثلون سبع مراتب وعشرون عائلات في التصنيف الأحياني، وهو أمر شائع؛ خصوصاً في الثدييات أكلة اللحوم من عائلات البيرسيدا Ursidae (الدببة)، والفوسيدا Phocidae والأوتاريدا Otariidae (الفقمة)، والمستليدا Mustelidae (ثعالب الماء "قضاءعة" Otters، وأبن عرس Weasels، والظرابين Skunks، والبادجر Badgers، وما شابهها)، ولهذه العائلة الأخيرة (مستليدا) أهمية خاصة؛ لأن تأخر الغرس متطور بصورة مرموقة في بعض أنواعها، ولكنه غائب في بعض الأنواع الأخرى، وأيضاً بسبب افتراض أن عدیداً من هذه الأنواع التي يظهر فيها تأخر الغرس (مثل قضاعة النهر في أمريكا الشمالية North American River Otter Lutra canadensis، والفقمة "stoat" Mustela erminea "canadensis" وضميرها الغربي المرقطة Mustela erminea "erminea" Spilogale gracilis Western Spotted Skunk على قرابة لصيقة بالأنواع التي لا يظهر فيها تأخر الغرس (قضاءعة النهر الأوروبية "L. lutra" European River L. lutra Otter وأبن عرس M. nivalis، والظربان المرقط الشرقي Eastern Spotted Skunk "S. putorius" على التوالي).

ومن أجل مزيد من البحث في الأصول والتحولات التطورية بين وجود تأخر الغرس وغيابه في أنواع المستليدا، أجرى توم وزملاؤه Thom et al. (٢٠٠٤) اختبار تصنيف الخواص، مستخدمين شجرة تطور بناءاً على بنيندا-إموندس وزملاؤه Bininda-Emonds et al. ١٩٩٩ في وقت سابق، وقد لخصت النتائج في الشكل (٤ - ١٢)، والتي توصل توم وزملاؤه من خلالها إلى الاستنتاجات التالية: تأخر الغرس صفة محتملة لشكليين مختلفين لسلف واحد "بلسيوفورميك" plesiomorphic بالنسبة لأنواع المستليدا السابقة، والتغيرات المتعددة للحالة، بين تأخر الغرس وعدم تأخر الغرس، أمر مطلوب لتفسير التوزيعات الحالية لهذه الصفات (انظر أيضاً ليندنفورس وزملاءه Lindenfors et al. ٢٠٠٣)، وفي تقدير لاحق اكتشف توم وزملاؤه (٢٠٠٤) أن تأخر الغرس ينتشر أكثر وبشكل واضح في أنواع المستليدا التي تعيش في المناطق بعيدة عن خط الاستواء، وفي الأنواع التي تعيش لفترة أطول.

Sexual features and reproductive lifestyles



شكل ٤-١٢

إعادة هيكلة باستخدام أسلوب أقصى الاختزال لحالات صفة السلف للغرس المتأخر في ٤٣ نوعاً موجودين من عائلة الموستيليدى (توم وزملاؤه .(٢٠٠٤)

ولهذين الاكتشافين الآخرين أهمية خاصة؛ لما لهما من علاقة مع أحداث التكيف المرتبطة بتطور الغرس المتأخر، وتمثل الفكرة الأساسية في أن الغرس المتأخر قد يعزز اللياقة الفردية تحت أي ظروف إيكولوجية، بفضل فيها الانتقاء الطبيعي الكائنات القادرة على حل الارتباط بين توقيت الجماع والولادة، وقد يساعد ذلك في تقسير ملاحظة انتشار الغرس المتأخر بشكل أكبر في الأنواع البعيدة عن خط الاستواء؛ لأن طول فترة الشتاء، وتزايد التباين بين فصول السنة في هذه المناطق (مقارنة بأنماط المناخ الأكثر استقراراً بالقرب من خط الاستواء) قد يجعلن من الأفضل للإناث أن تجتمع في أحد الفصول (الخريف مثلاً)، وتتجول الولادة إلى فصل آخر بعيد (الربيع مثلاً)، الذي قد يكون أكثر ملائمة لبقاء النسل على قيد الحياة، وباستخدام المنطق نفسه فيجوز تقسير العلاقة بين تأخير الغرس وطول العمر، على أساس أن الإناث في الأنواع طويلة العمر فقط، هي القادرة على تأخير الغرس، وبصفة عامة، يمكن أن يكون لتأخير الغرس ميزة كبيرة في الظروف الإيكولوجية التي تختلف فيها الفترات المئوية للعثور على قرین متميز عن الفترات الملائمة للولادة.

هذا، وقد قدم ليندنفورس وزملاؤه *Lindenfors et al.* ٢٠٠٣ تفسيراً تألفياً به قليل من الاختلاف، بشأن انتشار الغرس المتأخر؛ فبملاحظتهم أن ظاهرة الغرس المتأخر كانت تمثل حالة سلف المستليدا، وبيدو أنها فقدت بشكل أوسع في الأنواع ذات حجم الجسم الضئيل، فقد افترحوا أن فقد الغرس المتأخر تطورياً يتعلق أكثر بأعباء الإنجاب النسبية، بدلاً من التوقيت الموسمي للجماع أو الولادة في حد ذاتهما، وقامت حجتهم بشكل خاص على أساس عدم اختيار الغرس المتأخر في الأنواع الصغيرة التي يرجح فيها أن تمثل مدد الحمل الطويلة عبئاً إنجابياً باهظاً نسبياً، ومن المعروف أن بعض العوامل تتناسب طردياً مع صغر حجم الجسم؛ مثل الوفيات غير المتوقعة، وارتفاع معدل الإنجاب في العام، وقصر الأعمار، بناءً على ذلك يرجح أن تمثل هذه العوامل أعباءً إنجابية نسبية على الأنواع صغيرة الحجم في مقابل الأنواع الأكبر حجماً.

وتميل كل هذه التفسيرات التألفمية إلى إبراز الانقاء الطبيعي، بصفته العامل الأساسي الأول في ظاهرة توقف نمو الجنين المؤقت في المستلida، ولكنها لا تتفى احتمال وجود دور مؤثر للقوة الكامنة للتصنيف، كما قد يشير بذلك دوام وجود الغرس المتأخر (وعدم وجوده) عبر العقد المتتالية في أجزاء كثيرة من شجرة تصنيف المستلida (شكل ٤-١٢)، وقد أدت هذه الاعتبارات بتوم وزملائه ٤٢٠٠ إلى استنتاج أنه على الرغم من قدرة العوامل الإيكولوجية على التبؤ بانتشار الغرس المتأخر في المستلida الموجودة، فمن المرجح أن تكون قيود التصنيف الجيني قد لعبت دوراً مهماً هي الأخرى.

ولا يعدو الغرس المتأخر كونه مجرد أحد أمثلة صفات تاريخ الحياة التي أثبتت مدى هشاشةها النسبية في التطور، وقد تأرجحت إلى الخلف وإلى الأمام عبر أطر زمنية تصنيفية قصيرة، وتضم الأمثلة الأخرى المذكورة في هذا الكتاب التخصص في العائل في الحضانة الطفiliّة في الطيور (انظر التخلص من البيض وترك الرعاية للأخرين)، وسلوكيات التعشيش (عش الطيور)، ونواحي حمل الأحياء في الزواحف (وضع البيض وحمل فقس بيض الأحياء)، وفي حمل الأسماك (المشيّمات السمكية، والتنقل بين أشكال الحياة في يرقات اللافقاريات البحرية، الفصل الخامس: الحياة ثنائية الشكل في اليرقات البحرية)، ويدل هذا النمط من عدم الاستقرار التطوري، على أن الانقاء الطبيعي كثيراً ما كانت له القوة القادرة على تشكيل كثير من تألفمات تاريخ الحياة.

الفصل الخامس

المزيد من السلوكيات والحياة البيئية

لا شك في أن تتطور سلوكيات الكائنات مثل ما يحدث في صفاتها الجسدية، وبالفعل تتلازم المنظومة السلوكية لأنواع مع الصفات المورفولوجية إلى حد بعيد، حتى تصعب ملاحظة الفرق بين شكل الكائن العضوي ووظيفته؛ أي بين ماهية الكائن وما يفعله، ولعل التطور التألفمي المشترك *Adaptive co-evolution* بين إيكولوجية سلوك النوع وصفاته العضوية، كان السبب في عدم روينا مثلًا لنمور نباتية أو ظباء مفترسة.

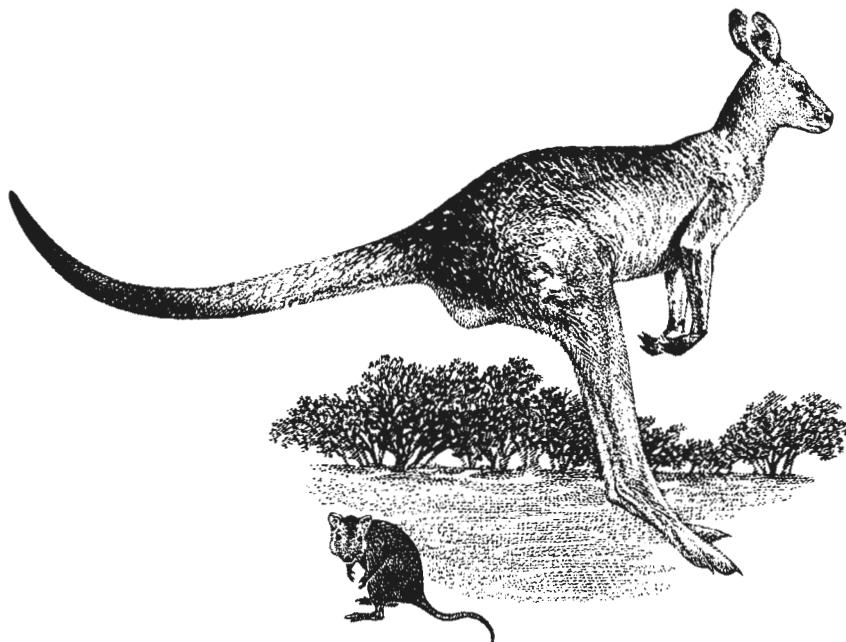
وكما أشرنا في الفصل الرابع، فيمكن إجراء تحليل تصنيف الصفات على السمات السلوكية ونمط الحياة، تماماً مثل ما يمكن ذلك مع الصفات المورفولوجية، وسيقدم هذا الفصل أمثلة إضافية عديدة، تترواح ما بين التحليلات التطورية لقفزة ثنائية الأرجل للكنгарو (الكنغر)، إلى تنظيم مجتمعات متعددة الأنواع من السحالى في جزر البحر الكاريبي، ومن كيفية اكتساب الأسماك المنفذة القدرة على نفخ أجسامها على شكل كرات للوقاية من الاقتراس، إلى كيفية شعور بكثيرها معينة بال المجال الأرضي المغناطيسي.

وقد تم إجراء تحليل تصنيف الصفات في دراسة معظم الحالات التالية، كما تم تطبيقه على السمات التشريحية المرتبطة بسلوكيات معينة، مما يعني أن الموضوعات المذكورة في هذا الفصل سوف تتدخل إلى حد ما مع تلك المشار إليها في الفصل الثاني.

قفزة الكنجارو (الكنغر) ثنائية الأرجل

عندما تسرع حيونات الكنغر وأقاربها من عائلة ماكريوبوديدا *Macropodidae* فإنها تقفز على قدمين، وفي الواقع فإن القفز على قدمين أمر إلزامي للتنقل السريع عبر البلاد؛ لأن الأرجل الأمامية لهذه الحيوانات قصيرة

ووضعية، على حين صممت أطرافها الخلفية الطويلة بكفاءة من أجل الدفع بقوّة، وقد رافق الظهور التطوري للتحرك بالقفز بالقدمين عدّة تغييرات أخرى في الصفات التشريحية العامة للماكروبوديدا؛ مثل خفض عدد أصابع الأرجل الخلفية (من خمسة إلى ثلاثة أو أربعة، مما يجعلها مشابهة لبنية الحافر)، وتضخيم الذيل من أجل حفظ التوازن والاستقرار، وقد بدأ هذا التحول التطوري من المشي على أربع إلى المشي بالقفز على رجلين منذ أكثر من ٥٠ مليون سنة مضت، عندما بدأ حيوان سنجابي جرابي **Marsupial** (ذو جراب) مشابه للأبوسوم **possum-like marsupial** من عائلة فالانجريدا **Phalangeridae** وله ميل للمعيشة على الشجر، في التوجّه تدريجياً إلى الحياة البرية على نحو متزايد، وتنميّز كل أنواع الماكروبوديدا الموجودة في أستراليا اليوم بالقفزة ثنائية الأرجل، وتتقسّم عائلة الماكروبوديدا تقليدياً في التقسيم الأحيائي إلى عائلتين تحيتين (فرعيتين):

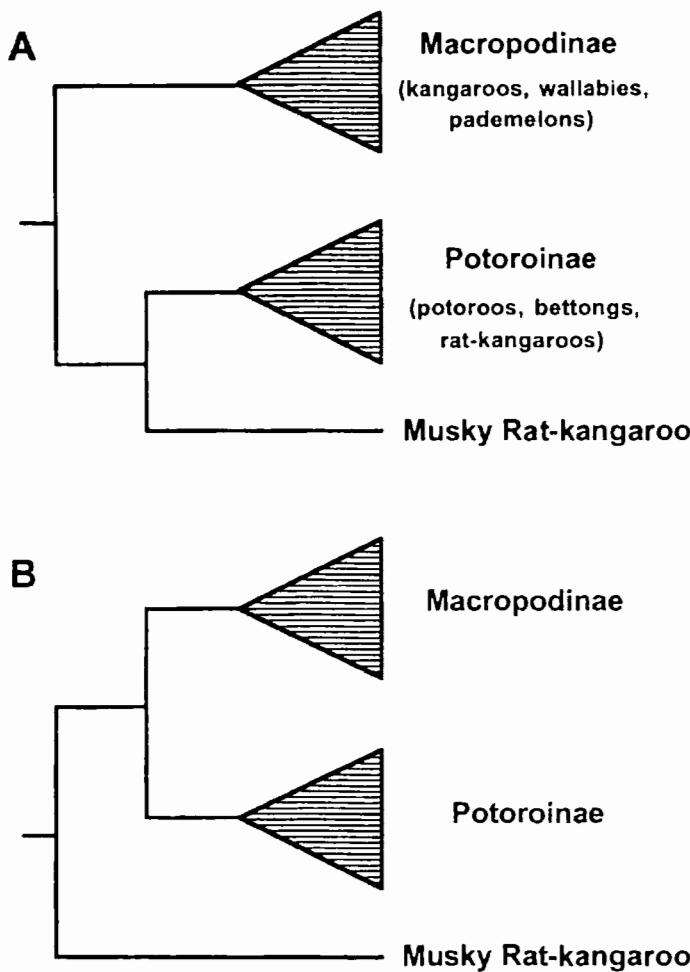


الكنغر الرمادي والكنغر الجرذى المسكي

الفرع الأول ماكروبودينا Macropodinae، ويضم ما يقرب من ٤٠ نوعاً من الكائنات؛ مثل حيوان الكنغر Kangaroos، والولب Wallabies، والباديميلونز Pademelons، والفرع الثاني البوتورونيا Potoroinae، وفيه ما يقرب من حوالي ١٠ أنواع من الكنغر الجرذى Rat-kangaroos، البوتورووس Potoroos، والبتونجز Bettongs.

ويوجد في مكان ما من حديقة الحيوانات التطورية هذه، الحيوان الملغز الكنغر الجرذى المسكى Hypsiprymnodon moschatus Musky rat-kangaroo. يبدو هذا الحيوان ظاهرياً وكأنه ماكروبوديد (كنغر) Macropodid صغير، لكنه يحب تسلق الأشجار والفروع المتسلقة، وعندما يجري فإنه يجري على أربع، ومن ناحية صفات تشريحية أخرى عديدة فإن هذا الحيوان من ذوي الأربع بعد الحلقة الوسيطة بين السلف المفترض المشابه للأبوسوم، للماكروبوديدا، والحيوانات الأخرى الحديثة التي تتفنن على قدمين؛ فلما يقع ياترى في شجرة تطور الجرابيات (Marsupial)؟

لقد اعتاد خبراء التصنيف تقليدياً، مستتدلين إلى بعض التفاصيل التشريحية، على اعتبار الكنغر الجرذى المسكى صنفاً شقيقاً للبوتورونيا Potoroinae (الكنغر الصغير)، كما هو موضح في المنظور A من الشكل (١-٥). إذا كان الأمر كذلك فإن هذا يعني إما أن خاصية ثانية الأرجل تطورت مرتين داخل عائلة الماكروبوديدا (مرة واحدة في كل من أسلاف الماكروبودينا والبوتورونيا)، وإما أن ثانية الأرجل تطورت مرة واحدة فقط عند قاعدة شجرة تطور الماكروبوديدا، وأن استخدام الأرجل الأربع استعيد في خط تناслед الكنغر الجرذى المسكى H. moschatus.



الشكل ٥ - ١

فرضياتان بديلتان للموقع التصنيفي التطوري للكنغر الجرذى المسكى (بيرك وزملاؤه ١٩٩٨)، ويبدو أن الدلالـ الجزيئـة الحديثـة تويد السيناريو B.

وقد رسمت بيانات التحليل الجزيئي الحديثة صورة تصنيفية مختلفة؛ حيث صنف الكنغر الجرذى المسكى، وفقاً لتحليلات تسلسل دنا المايكروبوديدا الأولية، منذ شقيق المايكروبوديدا، وقد انفصل مبديعاً عن سلالة المايكروبوديدا الأولية، منذ حوالي ٤٥ مليون سنة مضت، أو منذ حوالي ١٥ مليون سنة قبل انفصال أسلاف المايكروبودينا والبوتورونينا، ويشير هذا الترتيب المتدرج للتصنيف (المنتظور بـ من الشكل ١ - ٥) إلى أن نشأة القفز باستخدام الرجلين حدثت مرة واحدة فقط في تطور المايكروبوديدا، وأنه لم يحدث استرجاع تطوري لرباعية الأرجل (على الأقل بين خطوط نسل الجراثيم الباقية على قيد الحياة حتى اليوم)، كما أدى التمييز التصنيفي للموسكانتوس (الكنغر الجرذى المسكى) إلى مطالبة البعض بوضع هذا النوع في عائلته التصنيفية الخاصة به *Hypsiprymnodontidae*.

ولهذا السيناريو التصنيفي الجديد تشعبات أخرى؛ فهو يساعد مثلاً على جعل الأمر منطقياً بشأن ملاحظة أن عدداً من الصفات بعيدة عن الجمجمة للموسكانتوس (الكنغر الجرذى المسكى)، يحتل مكاناً وسطاً بين السلف الذي يشبه البيسوم للمايكروبوديدا، وتلك الحيوانات المستحدثة من ذوات القفزات ثنائية الأرجل؛ وقد اتضحت أيضاً بعض الصفات التشريحية الخاصة بكل منهما؛ فعلى سبيل المثال يوجد لدى الكنغر الجرذى المسكى معدة بسيطة تشبه تلك التي للجراثيم *Phalangerid* في أستراليا، ولكنها على النقيض لا تشبه المعدة الأمامية المعقدة (ذات التعديلات الخاصة لـ هضم السيلولوز) لـ الكنغر والأنواع الأخرى من جنس المايكروبوديدا، وهذا يشير إلى أن المعدة البسيطة هي حالة السلف الأول؛ بحيث تصبح المعدة المستحدثة المعقدة من الصفات هي التي تحدد تصنيف الكنغر (المـايكروـبـودـيدـا)، وهناك صفة مستحدثة أخرى تجمع بين (المـايكـروـبـودـيدـا) الحقيقة، وهي مسألة إنجاب المولود الواحد؛ فبعكس عادة الموسكانتوس (الـ肯ـغـرـ الجـرـذـىـ المـسـكـىـ) الذى يلد التوائم (والجراثيم الأخرى التى تلد عدة صغار)، تلد (المـايكـروـبـودـيدـاـ) كلـهاـ مـولـودـاـ وـاحـدـاـ قـطـعـاـ فـيـ المـرـةـ الـواـحـدـةـ.

ولا يملك العلماء سوى التكهن فقط بشأن تحديد تسلسل التحديات البيئية التي أدت إلى تطور استخدام الرجلين الفريد من استخدام الأربع في الكنغر (ماكروبووديدا) الأسترالي منذ نحو ٥٠ مليون سنة مضت. فربما تكيفت الفقرة ثنائية الأرجل على نحو متزايد مع بداية نزوح الحيوان السابق على الماكروبووديدا من أراضي الغابات المطيرة إلى أراضي السافانا المفتوحة، التي أصبحت أكثر وضوحاً خلال بداية جفاف القارة الأسترالية، ومن هذا المنظور يكون الموسكتونس قد احتفظ ببساطة بمجموعة من صفات السلف التي جعلته متكيلاً مع معيشته المفضلة في الغابات المطيرة.

وهناك سؤال آخر مثير للاهتمام، وهو: لماذا أصبحت الفقرة ثنائية الأرجل الوسيلة المفضلة للتقلل السريع في الثدييات الأسترالية، بينما تطور الركض إلى استخدام القوائم الأربع (رمض أو تربية) في العديد من الثدييات المشيمية في أماكن أخرى من العالم كالخيول والظباء؟ ولعله كانت هناك جوانب تشريحية معينة لأقدم السلف المشابه للأبوسوم، ساعدت أو قيدت تطور النهج ثنائي الأرجل في الماكروبووديدا بدلاً من الأسلوب الرباعي (مارشال Marshall ، ١٩٧٤)، أو ربما كان هناك قصور في تطور الأدام الأمامية للجرابيات نتيجة حركة حديثي الولادة وزحفهم داخل الأجرة (زالاي Szalay ، ١٩٩٤)، وعلى عكس نمو الطفل المشيمي الذي حفظ وروعي بأمان داخل رحم أمها، يجب على الجرابيات، حدثة الولادة استخدام أطرافها الصغيرة وكفوفها بمهارة للإمساك بما حولها، وتتلمس طريقها من فناء الولادة إلى الحقيقة الجرافية: حيث تستكمل نموها المبكر.

القدرة على الطيران في الثدييات المجنحة

تبعد تصنيفات الخواص الجزئية أكثر ما يمكن إثارة عندما يمكن أن تجد في الحكم والفصل في حالة وجود اختلافات بين ما يبدو من تعارض في الخطوط المورفولوجية أو دلائل علاقات تاريخية أخرى، وقد بدأ أحد هذه التزاعات

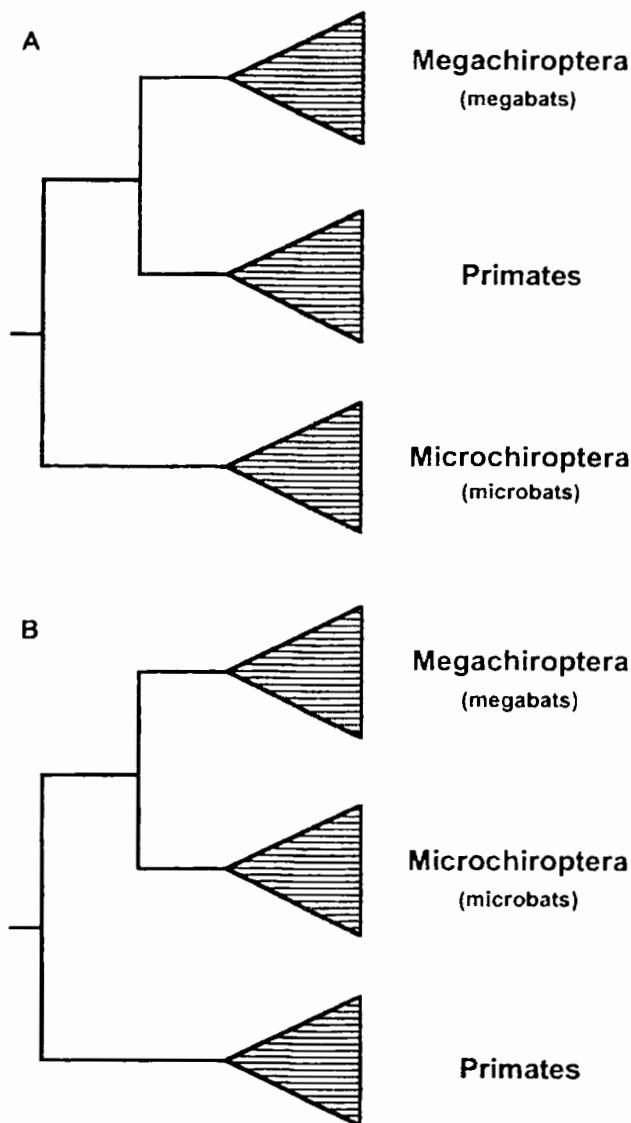
التصنيفية في منتصف الثمانينيات عندما نشر جون بيتيرجرو John Pettigrew تقريراً موثقاً في مجلة "ساينس" العلمية المرموقة، عما لم يكن محل تساؤل من قبل بشأن أوجه التشابه الفسيولوجية الكهربائية والعصبية بين خفافيش الفاكهة (رتبة تحتية ميجاكايروبتيرا Megachiroptera أو "الخفافيش الضخمة" Mega-bats)، وبين بعض الحيوانات من رتبة الرئيسيات (التي تتضمن اليمور Lemurs، واللوريسات Lorisises، والرسغيات Tarsiers، والقرود، والقردة العليا)، وكان هناك تشابه ملحوظ بين بعض الملامح العصبية التشريحية، وخاصة تلك التي تربط شبكة العين بالدماغ المتوسط، بين ممثلي هاتين المجموعتين التصنيفيتين، ولكن اختلفت التفاصيل الرئيسية عن نمط سلفها المفترض، الذي يوجد في معظم الثدييات الأخرى بما في ذلك رتبة الميكروكايروبتيرا Microchiroptera (الخفافيش الليلية التقليدية أو "الخفافيش الصغيرة").



"خفاش الفواكه" والبرج

وقد فسر بيتيجو هذه الملاحظات على أنها أدلة قوية على أن للخفافيش الضخمة والحيوانات الرئيسة ارتباطاً تصنيفياً قوياً، أقوى من الارتباط التطوري بين الخفافيش الضخمة والخفافيش الصغيرة (كما هو موجز في المنظور ٨ من الشكل ٥ - ٢).

انطلق هذا الاقتراح الاستفزازي، الذي أصبح يعرف بعد ذلك باسم فرضية الرئيسات الطائرة للخفافيش الضخمة، مباشرة في مواجهة الرؤية التقليدية التي اعتبرت أن الخفافيش الضخمة والخفافيش الصغرى (*الكايروبتيرا Chiroptera التقليدية*) هما أقرب الأقارب لبعضهما البعض، وأن الحيوانات الرئيسة أبعد كثيراً في التصنيف (المنظور B في شكل ٢-٥)، وقد تبع ذلك موجة من الأنشطة التقييمية، بما في ذلك إعادة اختبارات التصنيف على أساس تسلسل الدنا في مجموعة متنوعة من جينات المايتوكوندريا والأنوية، وكان السبب في جذب هذا الموضوع لكثير من الاهتمام، هو أن معظم التقييميين السابقين افترضوا أن القدرة على الطيران نشأت مرة واحدة فقط عبر تطور الثدييات (في الجد المشترك لفصيلة *الكايروبتيرا (الخفافيش أحادية التصنيف)*، وأنه إذا صحت فرضية بيتيجو فتكون القدرة على الطيران قد نشأت في إحدى المراحل في صفوف *الخفافيش الصغيرة*، ومرة أخرى بشكل مستقل، في مجموعة فرعية من *الخفافيش الضخمة المنحدرة من سلف بعض الحيوانات الرئيسة*; ولهذا السبب يطلق أيضاً على سيناريو الرئيسات الطائرة، نظرية الأصل المزدوج؛ لقدرة الثدييات على الطيران.



شكل ٢ - ٥

فرضيتان بديلتان بشأن علاقات التصنيف التطوري بين الخفافيش والحيوانات الرئيسيّة، وقد أيدت الدلائل الجزيئية الحديثة بعض جوانب السيناريو (B).

استناداً إلى الدلائل المورفولوجية والسلوكية الأخرى فليس من السهل إنكار نظرية التصنيف ثنائية الأصل، وبصرف النظر عن القدرة على الطيران والأجهزة المرتبطة به (مثل التعديل الكبير للأطراف الأمامية، وطيات الأغشية الجلدية التي تمتد بين أيدي الخفافيش وأذرعها إلى الجسم والطرفين الخلفيين)، فيبدو ظاهرياً أن "الميجاكايروبتيرا" "الخفافيش الضخمة" والميكروكايروبتيرا "الخفافيش الصغيرة" مختلفان تماماً، وعلى سبيل المثال، فإن بإمكان عديد من الخفافيش الصغيرة (التي يوجد منها ما يقرب من 1000 نوع) تخفيف درجة حرارة أجسامها وتدخل في سبات لفترات طويلة، على حين أن الخفافيش الضخمة تتقصّها هذه القدرة الفسيولوجية؛ وعلاوة على ذلك فإن الخفافيش الصغيرة في معظمها صغيرة الحجم، وأكلة للحشرات أثناء الليل، وتستخدم صدى الموجات فوق الصوتية لتجنب العوائق والتقطّع الفرائس، على حين أن الخفافيش الضخمة كبيرة الحجم ونهارية، وتستخدم أبصارها للتغذى على الفاكهة.

بناءً على ذلك، ووفقاً لفرضية التصنيف الثنائي تُعد القدرة على الطيران بخفق الأجنحة في كل من الخفافيش الصغيرة والخفافيش الضخمة مثلاً للتطور التقاربي المدهش بدلاً من كونها مؤشراً على أصل مشترك، وتستمر الحاجة بأنه من الواضح أن تكون القدرة على الطيران نوعاً من التأقلم المنتقم؛ ولذلك فمن المعقول افتراض أن الخفافيش الصغيرة والخفافيش الضخمة طورت هذه القدرة السلوكية الرائعة بشكل مستقل، وعلى النقيض من ذلك، وفي ظل فرضية أحادية التصنيف للكايروبتيرا فإن القدرة على الطيران هي بنية شكلية عضوية صالحة للخفافيش الصغيرة والخفافيش الضخمة على حد سواء؛ لذا فإن أي تطور تقاربي واضح يجب أن يكون في المسارات العصبية والبصرية التي تمتلكها كل من الخفافيش الضخمة والريبيسات، كذلك يمكن أن يكون الإبصار الحاد تطوراً تأقليماً متقدماً، وفي ظل هذه الرؤية، فلعل كلاً من الخفافيش الضخمة والريبيسات قد تعرض إلى ضغوط انتقائية أفرزت بشكل مستقل مثل تلك المسارات العصبية التشريحية للإبصار المدهش.

ومن المرجح اكتشاف حقيقة العلاقات التاريخية الحقيقية بين الخفافيش الصغيرة والخفافيش الضخمة الرئيسية، ومن ثم معرفة ما إذا كان حدث تطور متقارب فيما يتعلق بأي من القدرة على الطيران، أو حدة البصر من خلال دليل مستقل وأمن فقط (لا يرتبط مباشرة بالقدرة على الطيران أو حدة البصر). وقد ظهر هذا الدليل التصنيفي من البيانات الجزيئية، وعلى سبيل المثال قارن بيلي وزملاؤه Bailey et al. (١٩٩٢) تسلسل الجين النووي للجلوبين، ووجدوا أن ٣٩ من تبديلات الأحماض النووية (النوكلويوتيدات) مشتركة بشكل متفرد في كل ما جرى اختباره من أنواع الخفافيش الضخمة وأنواع الصغيرة، بينما لم تشارك الخفافيش الضخمة والثدييات الرئيسية إلا في ثلاثة فقط من هذه التغييرات.

كما ظهر أيضاً ما يدعم التصنيف الأحادي للخفافيش من مقارنات تسلسل عدة جينات أخرى من الأنوية والمايتوكوندриا، وفي الواقع تشير بعض الدراسات الجزيئية إلى أن الخفافيش الصغيرة هي تصنيف مواز Paraphyletic بالنسبة لـ الخفافيش الضخمة: مما يعني أن هذه الأخيرة ليست سوى منظومة تصنيفية فرعية للحرمة الأكبر التي تجمع كلاً من الخفافيش الضخمة والخفافيش الصغيرة (وربما يعني أيضاً أن تحديد الموقع باستخدام صدى الصوت في الخفافيش الضخمة فقد بشكل ثانوي في مرحلة ما)، وهكذا، في ضوء الدلائل الجزيئية المتاحة حالياً، رفضت فرضية الرئيسيات الطائرة لصالح التصنيف الأحادي كأصل لقدرة على الطيران في الثدييات.

الاستشعار المغناطيسي في البكتيريا

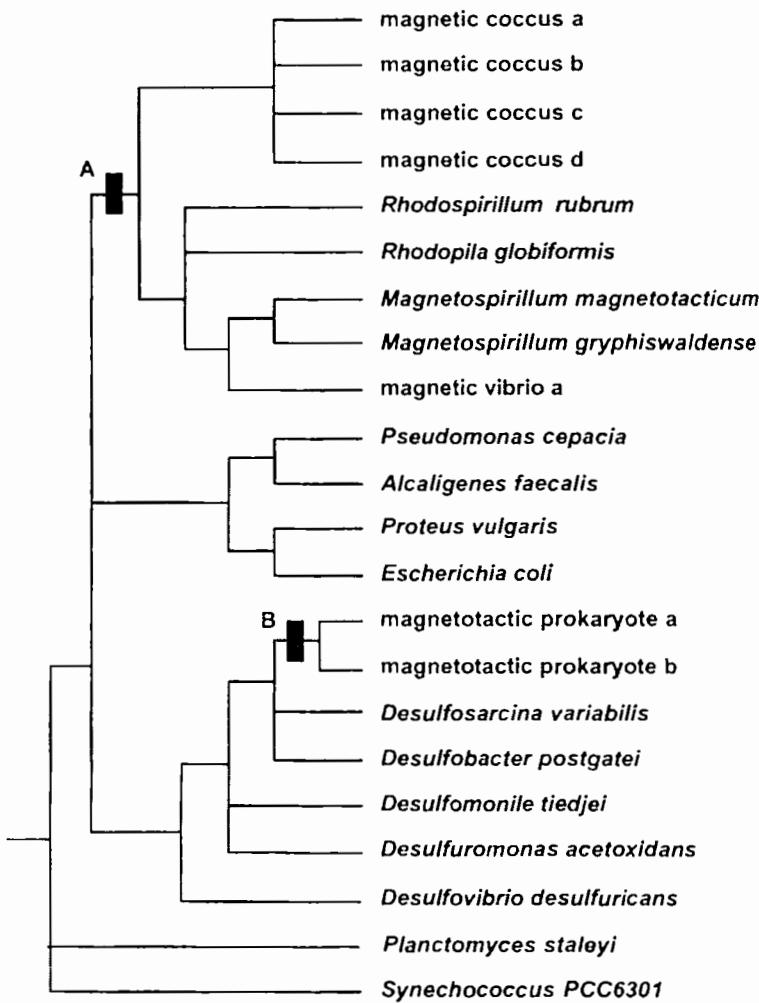
لدى بعض أنواع البكتيريا بوصلة داخلية مدمجة تساعدها على معرفة الاتجاهات في مجال الأرض المغناطيسي أثناء سباتها، وت تكون الأجزاء الفاعلة في هذه البوصلة المغناطيسية من أجسام صغيرة مغناطيسية "ماجنتوسومات"

– جزيئات غنية بالحديد ومحاطة بأغشية – وتكون مغناطيسياً ثنائياً الأقطاب داخل الخلية البكتيرية، وباعتبارها جهازاً للإحساس، فإن البوصلة الداخلية تتيح للخلية البكتيرية قدرة كبيرة على التعرف والحفظ على مكانها المادي بالنسبة لاختلافات الكيميائية وغير ذلك مما يمكن أن يحدث في البيئة المحيطة بها، وقد يكون مهمًا لبقاءها.

وتألف معظم الأجسام الصغيرة المغناطيسية في البكتيريا ذات الطبيعة المغناطيسية من مركب أكسيد الحديد (Fe_3O_4)، وتشكل مركبات كبريتيد الحديد (FeS_2) أو (Fe_3S_4) جزيئات الأجسام الصغيرة المغناطيسية في بعض الأصناف القليلة التي اكتشفت مؤخراً في بيئات المياه المالحة الكبريتيدية، وعلى الرغم من إمكان العثور على أنماط البكتيريا التي تحتوي على أي من أكسيد الحديد، أو كبريتيد الحديد في بعض الأحيان، في المناطق العامة نفسها، فيبدو أن هناك اختلافاً في المحيط الكيميائي الدقيق لها (من حيث تركيز الأوكسجين وال الكبريت على سبيل المثال)، ومن المحتمل جداً أن تلك الأجسام المغناطيسية الصغيرة تلعب دوراً مفتاحياً في مساعدة البكتيريا في التجول من أجل توسيع أنفسها بشكل صحيح في البيئة المناسبة.

ويشكل الاستشعار المغناطيسي تألفاً مدهشاً، ولكن هل نشأ لمجرد مرة واحدة، أم أنه ظهر في مناسبات متعددة عبر مسيرة تطوير البكتيريا؟ أجاب عن هذا السؤال ديلونج وزملاؤه DeLong (١٩٩٣) من خلال تحليل حديث درسووا فيه النسق التطوري بصفة مبدئية لكل من أكسيد الحديد وكبريتيد الحديد في الماجنيتوسومات في البكتيريا، وكانت الخلفية الأساسية لتجربة تصنيف الخواص هذه هي تغير التصنيف الأحيائي للبكتيريا، المبني على أساس تسلسل النوكليوتيدات لجيني بطيء التطور مسؤول عن ترميز الوحدات الفرعية الصغيرة لرنا الريبيوزومات (عنصر رئيس

من عناصر جهاز الخلية الذي يترجم الأحماض النوويية إلى بروتينات)، وبناءً على تحليتهم (الشكل ٣-٥)، استنتج الباحثون أن تصنيف الظاهر المغناطيسية في البكتيريا ربما كان له ما لا يقل عن اثنين من الأصول التطورية القديمة المستقلة، يقع أحدهما في التقسيم الفرعي لما يسمى بالقسم الفرعي "ألفا" للبكتيريا الأولية *Proteobacteria*، ويقع الآخر ضمن القسم "دلتا"؛ علامة على ذلك فيبدو أن هذه التكوينات الجينية المنفصلة تتطابق بدقة مع التفرقة بين أكسيد الحديد وكربونات الحديد في الأجسام المغناطيسية الصغيرة في البكتيريا (*الماجنيتوسوم*)، ويبعد أن لهذه النتائج التصنيفية تقدلاً منطقياً كبيراً لأنه على الأرجح يمثل الأساس البيوكيميائي المعدني في تشكيل الماجنيتوسوم، والذي يختلف اختلافاً جوهرياً في تكوين أنواع أكسيد الحديد وكربونات الحديد في أنواع البكتيريا.



الشكل ٥ - ٢

تصنيف تطوري جزيئي لسلسلات دنا الريبوسومات باستخدام أسلوب أقصى الاختزال الحسابي، للبكتيريا الممثة، بما يوثق بصفة مبدئية للأصول التطورية المستقلة لخاصية الاستشعار المغناطيسي لكل من أكسيد الحديد A، وكبريتيد

الحديد B (معدل من دينونج وزملائه ١٩٩٣)

وللفائدة المستخلصة من هذه الدراسة شقان: أولاً: يمكن التوسيع في استخدام تحليلات تصنيف الخواص حتى الوصول إلى أصغر سكان كوكب الأرض (البكتيريا)، ثانياً: حتى المخلوقات البسيطة كالبكتيريا تتسم بإبداع جيني ملحوظ، كما هو موضح في هذه الحالة؛ حيث نجحت من خلال التطور التقاربي في التوصل إلى حلول تبدو مشابهة من الناحية السلوكية ولكنها مختلفة كيميائياً لهذه المهمة المعقدة من تحديد موقعها باستخدام المغناطيسية الأرضية.

أصول الحيتانيات^(١) (الحوتات)

عندما تبدأ الكائنات في الانتقال التطوري - بشكل خاص - إلى مجالات إيكولوجية شديدة الاختلاف، أو نمط حياتي مختلف، فإن إعادة تشكيل البنية التشريحية والفسيولوجية والسلوكية يمكن أن يكون من الشدة بحيث يخفي أصولها في النشوء والتطور والانتماءات، وهذا هو الحال بالنسبة للحيتان وخازير البحر وما شابههما (رتبة الحيتان Cetacea)، وقد أدرك علماء الأحياء منذ فترة طويلة أن الحيتان التي تعيش في المحيطات انحدرت من أسلاف برية، منذ حوالي ٥٠ مليون سنة، أما طبيعة ذلك السلف، وأي خطوط النسل أقرب إلى الحيتان الموجودة، فذلك بعد من بين أكثر أسرار التطور إلحاضاً.

وبنـشـا التـحـدي أـمام فـهم عـلـاقـات القرـابة فـي تـصـنـيفـ الـحيـتان بـدرـجةـ كـبـيرـةـ، مـن إـعادـةـ التـنظـيمـ الشـامـلـ لـتـركـيبـ الـجـسـمـ الـذـيـ صـاحـبـ الـانـتـقالـ إـلـىـ الـحـيـاةـ فـيـ الـبـيـئةـ الـمـانـيـةـ بـالـكـامـلـ، وـعـلـىـ سـيـلـ المـثـالـ تـنـفـرـدـ الـحيـتانـ الـحـالـيـةـ مـنـ بـيـنـ الـثـديـيـاتـ الـحـيـةـ بـعـدـ وـجـودـ أـطـرـافـ خـلـفـيةـ (ـمـعـ اـسـتـثنـاءـ وـجـودـ زـوـجـ مـنـ بـقاـيـاـ دـاخـلـيـةـ لـمـاـ يـشـبـهـ

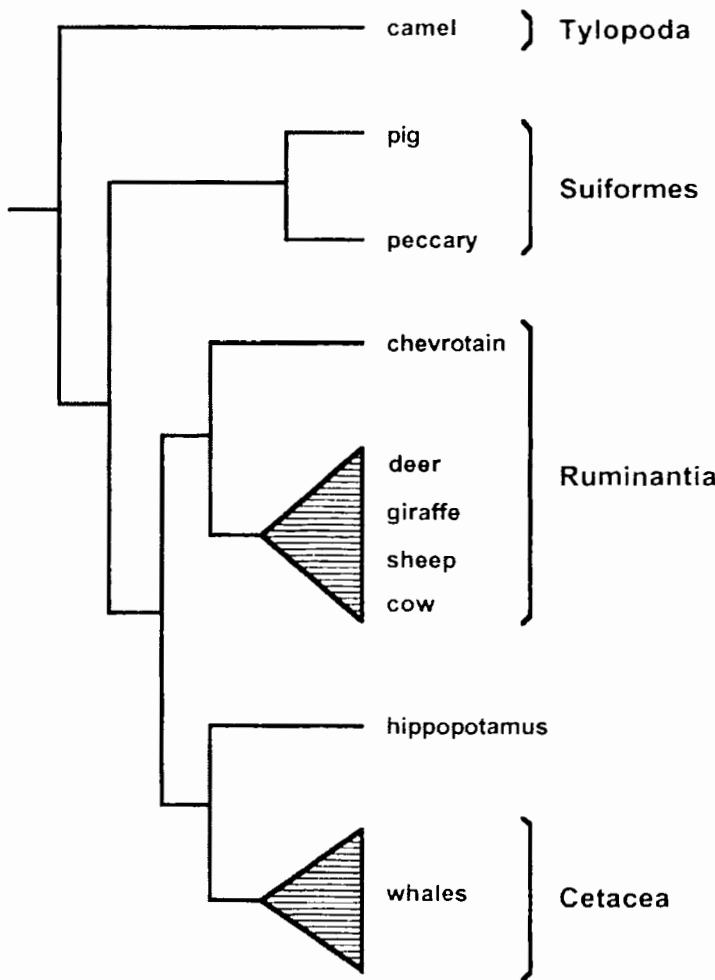
(١) تشمل الحيتان والدلافين وخازير البحر، وب يأتي مصطلح الحوتات من Ketos اليونانية ومعناها: "حـثـ الـبـحـرـ"، وـمـنـهـ حـيـتانـ اـبـالـيـنـ وـالـحـيـتانـ ذاتـ الـإـسـنـانـ.

العصي)، وتشمل التكيفات التطورية الأخرى للحياة في المياه البحرية المفتوحة تحول شكل الجسم الخارجي إلى شكل مغزلي مثل الأسماك، وقصر الرقبة وتدخلها في الجمجمة، وصغر حزام الحوض *Pelvic girdle* وفقرات إضافية، وفتحات أنفية تفتح في أعلى الرأس (حيث تشكل فتحات لنفخ الهواء للتنفس)، وفي الواقع فقد لعب الانقاء الطبيعي لنمط الحياة المائية دوراً مثل ممحاة تاريخية عملاقة. طمست الكثير من الدلائل المورفولوجية والفيسيولوجية والسلوكية التي كان يمكن أن تساعد في إلقاء الضوء على تصنيف الحيتان.

ومع ذلك، تمكن علماء التصنيف منذ أكثر من قرن من الزمان من خلال دراسة التفاصيل التشريحية والحفريات من تقليل صفات ذوات القربي تدريجياً، وكان الاستنتاج - شبه الجماعي - أن الأقربين للحيتان هم ذوات الظلف (الثدييات ذوات الظلف المشقوق)، وقد ترك ذلك مجالاً واسعاً للتخيّلات؛ وذلك لأن ذوات الظلف تضم أنواعاً شتى متنوعة للغاية، وقد تم تقسيمتها في كثير من الأحيان إلى عدة رتب تصنيفية مميزة، وتشمل النماذج الموجودة مزدوجات الأصابع *Artiodactyla* (الأنواع التي لها أصابع وظيفية خلفية مزدوجة العدد)، أو ذات الظلف المشقوق، وتتراوح من الخنازير وأفراس النهر إلى الماشية، والغزلان، والجمال، ومفردات الأصابع *Perissodactyla* (وتشمل نماذج فردية الأصابع؛ مثل الخيول، والتايير، ووحيد القرن، والتي تحمل أوزانها على أصبع القدم الأوسط) والبروبوسيدا *Proboscidea* (الفيلة)، ومجموعات أخرى، وقد هذبت تحليلات التصنيف الجيني الإضافية، المعتمدة على البيانات الجزيئية، قائمة الأقارب المحتملين، وأظهرت بشكل مقنع أن أقرب الأنواع الحية للحيتان في الواقع هم من بين مزدوجات الأصابع.

ولكن هذا ترك مجالاً واسعاً للتخيّلات بشأن التصنيف، لأن مزدوجات الأصابع أنفسها تشكّل مجموعة كبيرة متنوعة للغاية، وتنقسم تقليدياً إلى مجموعات

عدة كبيرة (في الترتيب الأحيائي إلى أصناف ورتب وعائلات)، والمجموعات الرئيسية الثلاث بين النماذج الموجودة هي كما يلي: الحيوانات المجترة "رومینانتیا" Ruminantia (الحيوانات المجترة التي لها كرش (معدة) تسكنها بكتيريا تهضم المواد النباتية). وتشمل ٣٤ نوعاً من الأيانل deer (سيرفیدا Cervidae)، و ١٤٠ نوعاً من الماعز والأغنام والغزلان والأبقار وما شابهها (بوفیدا Bovidae) والظباء ذوات القرون الشوكية (أنتيلوکابریدا Antilocapridae)، والزراف وأوكابي" (جيرافیدا Giraffidae)، وأيانل الـ"موس" (تراجیولیدا Tragulidae). وغيرها من ذوات الخف (تيلوبودا Tylopoda)، بما في ذلك الجمال واللاما (الحيوانات "شبه المجترة" التي تمارس شكلاً مختلفاً من الاجترار من الناحية الفسيولوجية)، وعائلة السيفورمز Suiformes غير المجترة بما في ذلك الخنازير والبكاريز، وقد شملت معظم البحوث المنهجية الأخيرة على هذه المجموعات ترتيب علاقات التصنيف الجزيئي لمختلف الأصناف. مع إعطاء اهتمام خاص لتحديد الكائنات التي ترتبط بصلة قرابة أوثيق بالحيتان.



الشكل ٤ - ٥

الترتيب الجيني المقدر من الدلائل الجزيئية الحديثة للحيتان وبعض ذوات الأصابع المزدوجة (معدل من نيكابيدو وزملائه ١٩٩٩).

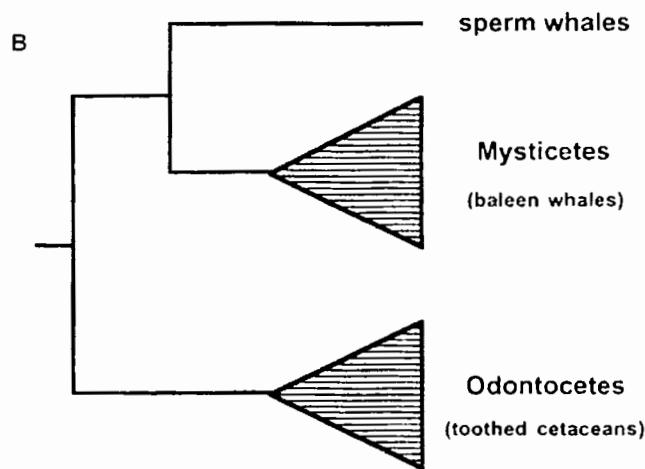
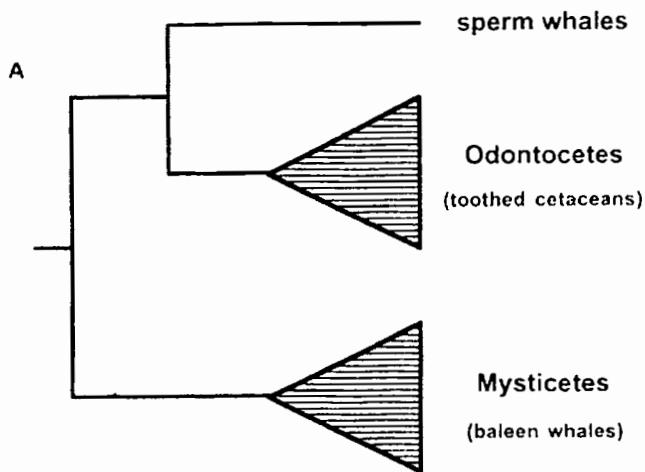
ومن هنا جاءت مفاجأة كبيرة؛ حيث تبين أن أفراس النهر Hippopotamuses (تصنف تقليدياً في "السويفورمس" Suiformes) قد تكون أقرب أقرباء الحيتان من الحية. وقد جاء الدعم في البداية من بيانات تسلسل الدنا في عدة جينات من الأنوية والمايتوكوندريا، ولكن أكثر الدلائل قوة جاء من اكتشاف أن عدداً من العناصر الوراثية التشخيصية (أنواع محددة من "الرتروبوسون" Retroposon) التي تفقر أثناء التطور إلى موقع معينة من الجينوم النووي ولا تعود أبداً إلى موقعها الأصلي، يوجد بشكل مشترك في كل من الحيتان وأفراس النهر، ويفترض أنها وجدت بحكم اشتراكها في سلف واحد للحيتان وأفراس النهر، ومنه حصلت على تلك العناصر في أول الأمر. وقد أفادت التوزيعات التصنيفية لعدد إضافي من الرتروبوسون من هذا النمط الصورة التصنيفية لمجموعات أخرى مزدوجة الأصابع Artiodactyl أيضاً (انظر الشكل ٤-٥). وهكذا، فإن البيانات الجزيئية لم تؤكد فقط أن الحيتان ترتبط تاريخياً بذوات الأصابع المزدوجة، ولكنها أبرزت أيضاً الاحتمال الواضح بأن الحوتيات تستقر بعمق داخل حزمة ذوات الأصابع المزدوجة (التي أصبحت تعرف بعد ذلك باسم حزمة سيتاريوهاتيليا "الحوتيات ذات الظلف" Cetartiodactyla clade)، وقد حفّرت هذه النتيجة على إعادة النظر بجدية في ما لا يقل عن الاثنين من المفاهيم التقليدية: أن أكلات اللحوم من ذوات الظلف المشتقة المنقرضة منذ فترة طويلة، والتي تشبه ظاهرياً الخنازير الضخمة، كانت الأسلاف المباشرة للحيتان، وأن تصنيف أفراس النهر يبيّن أنها مغمورة داخل "السويفورمس" Suiformes.

جدير بالذكر أن اكتشاف أن الحوتيات الموجودة وأفراس النهر قد تكون أصنافاً شقيقة، أمر محير؛ لسبب آخر أيضاً؛ ذلك أن أفراس النهر والحيتان يشتراكان في عدة تألفمات للتكييف البحري، بما في ذلك عدم وجود شعر، وعدم وجود غدد دهنية بالجلد، واستخدام الأصوات تحت الماء للتواصل فيما بينها،

وكان يفترض تقليدياً أن هذه الصفات تطورت بشكل مستقل في كل من أفراس النهر والحيتان من أسلاف غير ذات صلة، ومع ذلك إذا صحت صورة التصنيف التي تظهر حالياً من الأدلة الجزيئية ف تكون بذلك هذه التعديلات السلوكية والمورفولوجية التألفية "صفات متزامنة" *Synapomorphies*؛ مما يعكس بصدق أن لها أصلاً مشتركاً. وتحتاج هذه الفرضية غير التقليدية الحالية إلى إجراء أبحاث إضافية من كل من وجوهات النظر الجزيئية والمورفولوجية.

التغذية وتحديد الموقع بالصدى في الحيتان

قسم علماء التصنيف رتبة الحوتيات (حيتان وخنازير بحر وما شابههما) تقليدياً إلى مجموعتين منفصلتين، ويفترض أن كلاً منها أحادي التصنيف: مجموعة أودونتوسيتي *Odontoceti* (مجموعة لها أسنان وتحدد الموقع باستخدام الصدى)، ويوجد منها حوالي ٦٧ نوعاً، ومجموعة *Mysticeti* ميستيسيتي (حيتان فكية ذات مصاف لاحتياز الطعام، "حيتان بالينية"، سبليات) ويوجد منها ١٠ أنواع؛ ولأن حيتان العنبر (*Kogia breviceps*, *Physeter macrocephalus*) *Sperm whales* الموجودة حالياً لها أسنان، وتحدد موقعها بالصدى، فقد ظن معظم الخبراء أنها كانت على صلة وثيقة بحزمة الأو دونتسية (الشكل ٥ - ٨٥)، أو ربما منغمسة فيها، لذلك كان الأمر مفاجئاً تماماً عندما أشارت الدلائل الجزيئية الأولى المستخلصة من جينات كل من المايتوكوندريا والأنوية إلى أن حيتان المسك أقرب تصنيناً إلى حيتان "بالين" *Baleen* (لها مصاف عظيمة لاحتياز الطعام) من أي من الحيتان المسنة الأخرى (الشكل ٥ - ٨٥): وبعبارة أخرى؛ يبدو أن فصيلة أو دونتسية (كما تعرف على النحو التقليدي) مجموعة جانبية *paraphyletic* أكثر من كونها مجموعة أحادية التصنيف، وبينما هذا التعديل البسيط في التصنيف للوهلة الأولى هامشياً على نحو ما، لكنه دفع إلى إعادة النظر في موضوع تاريخ التطور لعدد من سلوكيات الحيتانيات وملامحها الشكلية المحورية.



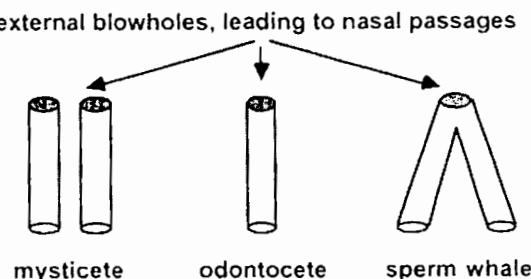
الشكل ٥ - ٥

فرضياتان بديلتان بشأن العلاقات التصنيفية بين حيتان العنبر والحيتان الأخرى
(انظر النص).

أما فيما يتعلق بالتكيف المتعلق بالتغذية فقد أشار الترتيب التصنيفي الجديد إلى أن وجود الأسنان ربما كان حالة سلف الحيتانيات (مما يجعلها متشابهة شكلًا فقط *Symplesiomorphy*، ومن ثم لا تقيد شيئاً فيما يتعلق بالاستنتاج أن الحيتان ذات الأسنان أحادية التصنيف)، أما التغذية بالمصافي العظمية فهي سمة مشتركة مستحدثة (الصفات المتزامنة *synapomorphy*) تحدد حزمة ميسيسيبي شكل صحيح.

تبعد هذه الفرضية معقوله أيضاً كما يظهر من دليل آخر، وهو أنه على الرغم من عدم وجود أسنان لحيتان ميسيسيبي البالغة فإنها تستخدم بدلاً منها المصافي العظمية (البالين) (لوحات تشبه المشط، تنمو من سقف الفم) لتصفية كميات هائلة من مياه المحيط من العوالق والقشريات (لتتغذى عليها)؛ بينما توجد لدى أجنحتها في بداية نموها بقايا أسنان بدائية، مما يدل على عدم فقدانها الكامل للأسنان الموروثة من أسلافها؛ وعلاوة على ذلك فإن مختلف الحيتانيات المنقرضة من الرتبة الفرعية أركايوسيتي *Archaeoceti*، التي ينحدر منها، على الأرجح، جميع الحيتان الحديثة وخنازير البحر، كانت كاملة الأسنان.

عززت هذه الاستدلالات المستندة إلى تصنیف الخواص فكرة أن تطور التغذية بالمصافي العظمية في سلف ميسيسيبي كان ابتكاراً مفتاحياً سمح للحيتان باستغلال مصدر جديد غني بالغذاء، مما سمح بدوره، بتطور الحيوانات الضخمة المذهلة؛ مثل الحوت الأزرق "باليانوبترا مسكيلوس *Balaenoptera musculus*" (أنقل الحيوانات التي سكنت هذا الكوكب؛ حيث يبلغ وزنه ۱۵۰ طناً).



أشكال فتحات التنفس في الحيتان.

وقد أعيد النظر أيضاً في تفسير النمط التشريحي لفتحات النفخ (الألف الخارجية، أو فتحات الألف) من منظور الإطار التصنيفي الجديد، ولاحظ أن لجميع حيتان الـ باللين الموجودة (التي تستخدم المصافي العظمية) فتحتين للنفخ، على حين يبدو أن لجميع الحيتان ذات الأسنان (بما في ذلك حيتان العنبر) فتحة واحدة فقط، في هذه الحالة، فإن حالة السلف الواضحة لأسلاف الحيتانيات - امتلاك فتحتي ألف - مثلها في ذلك مثل غيرها من الثدييات (بما في ذلك ذوات الظل البرية التي نشأت منها الحيتان)، ويبدو للوهلة الأولى أن فتحة الألف الواحدة المستحدثة لحيتان العنبر تعد دليلاً قوياً على انتماء حيتان العنبر إلى حزمة أودونتوسيتي (حيتان ذات الأسنان)، ولكن كشف الفحص الدقيق أن فتحة النفخ الأحادية في حيتان العنبر تؤدي مباشرة إلى اثنين من الممرات الأنفية الداخلية (انظر الرسم أعلاه): بحيث إن التركيب الكامل للجهاز التنفسي يماثل - على الأرجح - التركيب نفسه لدى المستسيسي أكثر منه لدى الأو دونتوسيتي؛ وهذا كله يبدو أكثر معقولية في ضوء التصنيف الجزيئي الجديد.

وأخيراً، يعتقد أن التحديد الفعال للموقع بصدى الصوت (استخدام السونار) سمة مميزة لجميع الحيتان المستنة (بما في ذلك حوت العنبر). ولكن يفترض أنه لم يتطور في حيتان "باللين"، وهذا أيضاً يبدو متناقضاً بشدة مع ما يظهر من التصنيف الجزيئي، ولكن مرة أخرى يظهر مزيداً من التدقيق عكس ذلك: فقد يكون تحديد الموقع بالصدى صفة موجودة في أسلاف الحيتان والدلافين، وفقاً لميلينيكوفيش Milinkovitch ١٩٩٥، وهذا يعني أن وجوده المشترك في حيتان المسك والحيتان المستنة الأخرى يعكس صفة موروثة Symplesiomorphy وليس بالضرورة مؤشراً على حالة من أحادية التصنيف لهذه الأنواع، وتبدو هذه الفرضية معقولة لسبعين على الأقل: أولاً: وجدت الزائدة الصوتية Acoustical melon (عدسة دهنية) في الجبهة تشكل عنصراً مهماً من نظام تحديد الموقع بالصدى في الحيتان المستنة)

في شكل عضو ضامر في حيتان "بالين"، مما يشير إلى أنها كانت موجودة على نحو أكمل في سلف مشترك من حيتان المستسيسي، ثانياً: من ناحية مبادئ التطور العام، من الأسهل بكثير في العادة فقد صفة تكيف معقدة من الحصول عليها، ومن ثم، قد لا يكون من المستغرب فقدان قدرات تحديد الموضع بالصدى المعقدة والهياكل التشريحية المرتبطة بها في حيتان البالين (وخصوصاً أنها تتغذى على العوالق بدلاً من أسلوب السعي الدائم لاصطياد الفرائس).

ومع ذلك، فقد ظلت معظم الاستنتاجات المذكورة سابقاً مجرد استنتاجات مؤقتة تنتظر مزيداً من التحليلات الجزيئية والمورفولوجية، ولم يتأخر هذا البحث كثيراً؛ فقد نشر نيكابيدو وزملاؤه Nikaido et al. ٢٠٠١ تحليلاً للتوزيع التصنيفي لمجموعة صغيرة من التسلسل الجيني المعروفة باسم "ساينس" SINEs (العناصر المتخللة القصيرة Short interspersed elements) التي يعتقد أنها توفر دلائل قوية للتصنيف؛ لأنها نادراً ما تنشأ في الجينوم بشكل خاص، ولكنها متى اكتسبت فإنها لا تفقد أبداً، وقد أيدت هذه العناصر التطورية (العناصر المتخللة القصيرة) بشكل واضح جدأً الفكر التقليدية بأن الحيتان المسننة (بما في ذلك حوت العنبر) في النهاية أحادية التصنيف؛ ووفقاً لأدلة (العناصر المتخللة القصيرة) فقد امتد خط نسل حوت العنبر في وقت مبكر، كفرع جانبي للحيتان المسننة (Odontoceti) (بدلاً من كونها فرعاً جانبياً للحيتان ذوات المصافي العظمية (السبيليات Mysticeti) من شجرة العائلة في الحيتان (كما في الشكل ٥ - ٨٥). إذا كانت تلك هي الحقيقة فيتعين إعادة النظر مرة أخرى في معظم التفسيرات المورفولوجية والسلوكية التي توصلت إليها النتائج الجزيئية السابقة.

وهذه هي طبيعة الحوار العلمي الذي يأخذ مجراه في كثير من الأحيان في مواقف التصنيف البيولوجي الصعبة، وعلى أي حال فإن الدراسات الجزيئية المختلفة عن علاقات القرابة بين الحيتانيات تفتح آفاقاً واسعة، وتعطي في مجملها مثلاً رائعاً

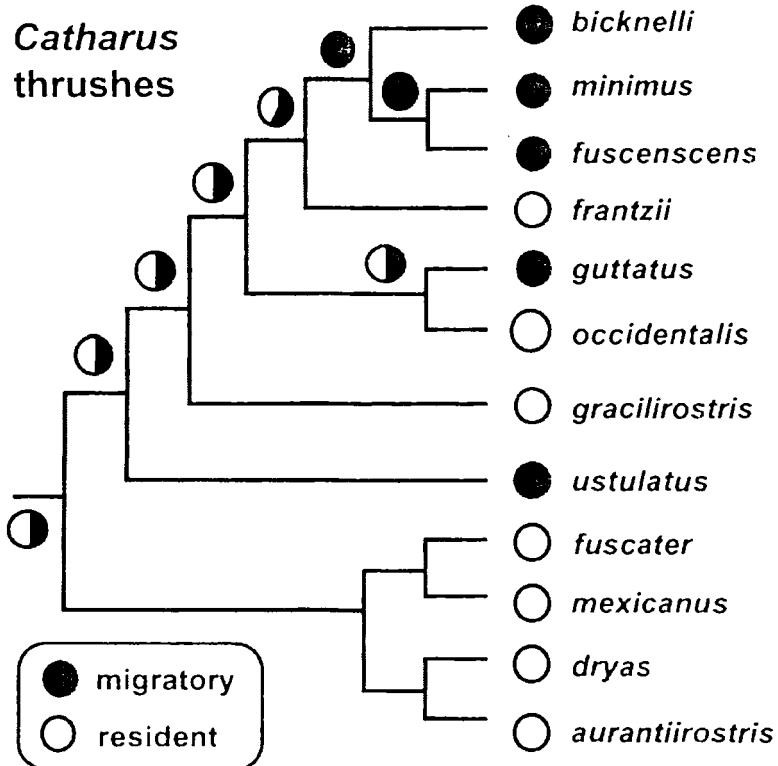
عن كيفية تسبب تعديلات صغيرة في البنية الظاهرة لشجرة نطور السلالات، في إحداث تأثير عميق في التفسيرات التطورية للعديد من تعديلات التكيف السلوكية والشكلية الموجودة على تلك الشجرة. وهذا التدقيق سيف ذو حدين: فالاستنتاجات المبنية على أساس تصنيف الخواص يمكن أن تكون ملهمة إلى حد كبير، كما يمكن أن تكون غالية في الحساسية لأي أخطاء في عملية إعادة البناء ذاتها.

التصنيف التطوري للطيور المغيرة المهاجرة

يختفي في كل خريف ما يقدر بـ ١٠ مليارات طائر، تتبع إلى ما يقرب من ٤٠٠ نوع من الطيور من المناخات الشمالية فقط، لتعود الظهور في أعداد أقل في فصل الربيع التالي، وكان المتأملون في الطبيعة في القرون الماضية (مثل أرسطو) غير متأكدين مما إذا كانت الطيور قد سافرت إلى مكان آخر، أو أنها كانت في فترة بيّت، ونحن نعلم الآن أنها تهاجر، وغالباً في رحلات ملحمية تتطلب مهارة ملاحية ومجهوداً فذاً، يكاد يتحدى الإدراك الإنساني، في العالم الجديد (أمريكا الشمالية وشمال كل من أوروبا وأسيا) يسافر العيد من هؤلاء المهاجرين المداريين إلى أمريكا الوسطى أو أمريكا الجنوبية قبل عودتهم إلى أمريكا الشمالية ليتوالدوا في الربيع التالي، على حين يتجه المهاجرون من معظم أوروبا وأسيا في فصل الشتاء نحو القارة الأفريقية، ولا شك في أن تكلفة الهجرة كبيرة (من حيث المجهود ومخاطر السفر)؛ لذا يجب أن تكون الفائدة التعويضية مجذبة، وقد اعتمد علماء الطيور تقليدياً على النظر إلى مزايا الهجرة للطيور بصفتها أي من الأسلوبين المتكاملين: تجنب التحديات البيئية القاسية (مثل الظروف المناخية الشديدة، ونقص الحشرات) خلال فصول الشتاء في خطوط العرض القاسية، أو الاستفادة الإيجابية من فرص إيكولوجية مواتية متوقعة ومؤقتة (مثل طول فترة النهار، ووفرة الغذاء) خلال فصول الصيف في خطوط العرض القاسية.

ويمكن لهذين النوعين من التفسيرات أن يكون لهما مردود مختلف بشأن الأصل التطوري للهجرة من المناخ الشمالي إليها. وفي ظل سيناريو "البروب" يجري التشبيه بالمهاجرين بسكان الشمال من الأجداد الذين كانوا يبدعون في الهجرة في أوقات تدهور المناخ، على سبيل المثال أثناء العصور الجليدية من الحقبة الجليدية، في حين أنه في ظل سيناريو "الاستغلال"، ينظر إلى المهاجرين على أنه طيور استوائية تطورت لديها نزعات الهجرة؛ للاستفادة من موارد الشمال الوفيرة في الصيف، واعتماداً على طبيعة المجموعة التصنيفية قيد النظر فربما كان لكل من هذين السيناريوهين أبعاد حقيقة.

ومن المؤكد تماماً أن عدداً من أصناف الطيور يمكن أن تكتسب سلوكيات الهجرة أو تخسرها بسرعة كبيرة، كما يتضح من الميل المختلفة التي تظهر في كثير من الأحيان في الأنواع التي ترتبط ارتباطاً وثيقاً من ناحية التصنيف الجيني (انظر أدناه). وقد تم توثيق بعض التغيرات الرئيسية في عادات الطيور المهاجرة، في بعض الأحيان، من خلال الملاحظة المباشرة، على سبيل المثال: من المعروف أن طيور السيرين (النعار) الأوروبية *Serinus*، القاطنة في منطقة بحر الأبيض المتوسط في معظمها طيور مستقرة، ولكن بعض المجموعات من هذه الطيور، التي تكونت حديثاً في شمال أوروبا في القرن الماضي، أصبحت بالفعل طيوراً مهاجرة، وفي المقابل استقرت مؤخراً، بعض المجموعات الجديدة من طائر الحقل الضحّاك *Turdus pilaris*، *Fieldfares* في جرينلاند أنت عن طريق الهجرة من أوروبا، كما أن بعض طيور السنونو *Rustica Hirundo* صارت تعشش الآن في الأرجنتين بدلاً من العودة إلى نصف الكرة الشمالي مثل معظم أشقائهم من هذا النوع. لذا، فإن سلوكيات هجرة الطيور غالباً ما تظهر لدونة تطورية ملحوظة. من ناحية أخرى، فإن الروابط التاريخية واضحة كذلك، وعلى سبيل المثال: استقرت حديثاً سلالة من الطيور المفردة



الشكل ٦ - ٥

تصنيف الخواص المقدرة للطيور المهاجرة، من واقع بيانات تسلسل دنا الماينوكونيريا (أولتو وزملاؤه، ٢٠٠٣). تظهر الرسوم المستديرة عند كل عقدة الاحتمالات النسبية للحالتين البديلتين للطيور المهاجرة أو المقيمة.

(Caladris melanotos) Pectoral Sandpipers في سيبيريا، وبدلاً من أن تهاجر جنوباً عبر المشرق كما تفعل معظم الأنواع الأخرى من هذه الطيور السiberية (كما يعنيه الحس الجغرافي الأفضل)، فإنها تعود إلى أمريكا الجنوبية (عن طريق ألاسكا)، كما فعل أسلافها المبашرون، وبالمثل استقرت بعض الطيور من نوع الطائر الأبلق الشمالي (Oenanthe oenanthe) Northern Wheatears من الجزر

البريطانية، في جزر جرينلاند، ولكنها مثل أسلافها ما زالت تعود (عبر أوروبا) إلى موقع فصل الشتاء في أفريقيا، بدلاً من الهجرة المباشرة جنوباً إلى الأمريكتين.

وهذه الاختلافات الظاهرة بين اللدونة التطورية والإرث التاريخي لهجرة الطيور تشير إلى أن فحص التغيرات السلوكية التطورية في الطيور يجب أن يتم مع كل صنف على حدة، وأن رسم خريطة للتصنيف التطوري للصفات في هذه الحالة ينبغي أن يساعد كثيراً. وقد اتبعت هذه المقترنات مؤخراً لاختبار طيور كاثاروس Catharus. ويكون هذا الجنس الذي يستوطن "العالم الجديد" من عائلة (Muscicapidae) من ١٢ نوعاً وثيقة الصلة؛ خمسة منها من المهاجرين لمسافات طويلة، بين أمريكا الشمالية وأمريكا اللاتينية، وكذا سبعة مقيمة بصفة دائمة في المناطق المدارية، وبين الشكل (٦-٥) تصنيف الصفات لهذه الأنواع الائتم عشرة. وبلخص أيضاً إعادة بناء سلوكيات الهجرة، (باستخدام البرامج المختلفة) على هذه الشجرة المبنية على أساس تحليل دنا المايتوكوندريا.

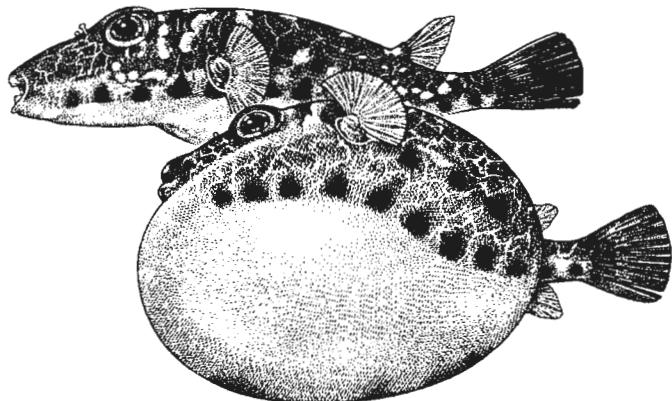
وقد برزت عدة نقاط من هذا التحليل؛ أو لا: يبدو أن سلوك الهجرة في طيور كاثاروس ثراش *Catharus thrushes* متعدد الأصول (كما يتضح من خلالحقيقة أن الزج المصطنع للأنواع داخل إحدى الحزم يسفر عن تصنيف أسوأ إحصائياً)، ثانياً: عندما كان ينظر إلى التصنيف بالتوالي مع نطاقات الأنواع وغيرها من الأدلة، بدا من المرجح (ولكن بشكل غير حاسم) أن الجد الأصلي لطيور الثراش كان من أنواع الطيور المقيمة في الجنوب، وأن سلوك الهجرة إلى خطوط العرض الشمالية تطور عدة مرات، وأخيراً، وكان صحيحاً أيضاً أن الاحتمالات الإحصائية لسلوكيات الهجرة مقابل سلوكيات السقراط عند عدد من النقاط الداخلية في شجرة التطور (انظر الرسوم البيانية المستديرة) نادراً ما سمحت باستنتاجات نهاية حول المسارات التطورية في سلوكيات الطيور المهاجرة، وهناك احتمال بديل،

على سبيل المثال، بأن الهجرة كانت هي حالة سلف تلك الطيور، ثم فقدت هذه العادة في مناسبات مختلفة، وتشير وجة النظر الأوسع إلى أنه عندما تكون أية من هذه الصفات التطورية ضعيفة جدًا، (كما يعتقد بشأن عادات الهجرة)، فإن استنتاج تاريخ تصنيف صفاتها الدقيق عبر زمن تطوري كبير قد لا يكون سهل التتبع.

تضخم السمك النفاخ (المنتفس)

سمى حوالي ١٥٠ نوعاً من أنواع الأسماك البخاخة (النفاخة) الحبة Pufferfish من عائلة Tetraodontidae والأسماك النفاخة ذات الأشواك Spiny puffer من عائلة Diodontidae بأسمائهم نتيجة لسلوك دفاعي ملحوظ يقومون فيه بتنفس أجسادهم (حرفيًا) إلى بالونات؛ فعندما تشعر السمكة بالتهديد من قبل الحيوانات المفترسة (أو تقع في سنارة صياد) تعب السمكة النفاخة ملء فمهما من المياه التي تُضخ إلى المعدة القابلة للتوسيع، وبسرعة تكتسب الأسماك جسماً منتفخاً بشكل صارخ، مما يجعل من الصعب على الحيوان المفترس الهجوم عليها أو ابتلاعها، وأما في الأسماك النفاخة ذات الأشواك فتكتسب الأشواك العظمية في الجلد عندما يتنفس السمك بما يعزز دفاعها، وبعد زوال الخطر يترك السمك المياه لتخرج ويرجع إلى حالته العادية المشوقة نسبياً، وقد أمكن التوصل إلى هذا السلوك التضخي الغريب من خلال عدة تعديلات تطورية في الجسم، وخلافاً لمعظم الأسماك فللأسماك النفاخة الحديثة جلد مطاط للغاية يغطي جوانب الجسد والبطن، كما أن جدار المعدة قابل للتعدد الفائق، وليس لها أضلاع (قد تكون عائقاً أمام تغيير الشكل خلال التضخم)، وخصائص هيكلية عديدة في الرأس، وتجويف الفم وحزام الصدر (مفصل الكتف)، التي تلعب دوراً رئيسياً في ضخ المياه،

وقد تساعل البيولوجيون منذ فترة طويلة عن كيفية تطور السمك غير النفاخ إلى سمك نفاخ؛ أي: كيف كانت حالة السلف، وبأي كيفية؟ وما المراحل الوسيطة التي مرت بها في مسيرة تطور الأسماك حتى وصلت إلى الحالة الكاملة للتضخم كسلوك دفاعي تكتيكي؟

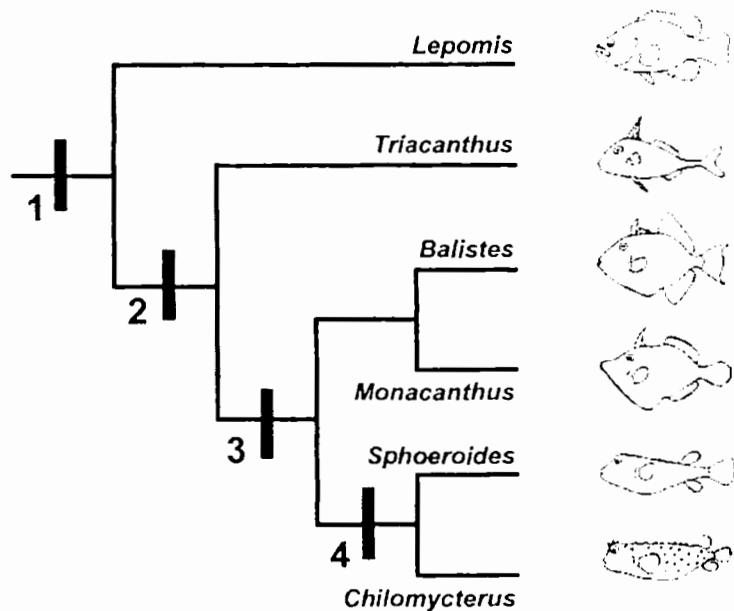


سمكة نفاخة جنوبية، طبيعية ومنتفخة

تناول وينرایت وتورینجان Wainwright and Turingan (١٩٩٧) هذه المسائل عن طريق تسجيل الصفات التshireحية والسلوكية ذات الصلة على شجرة تصنيف الصفات للسمك النفاخ وأقاربها، وتنتمي الأسماك النفاخة إلى رتبة *Tetraodontiformes* التي تشمل أيضًا الأسماك المنتفخة ذات الأشواك *spikefishes* *Tetraodontidae*، *Triacanthodidae*، وأسماك *Triplespines* *Triacanthidae*، وأسماك *triggerfishes* *Balistidae*، وأسماك المبرد *filefishes* *Monacanthidae*، وغيرها، ويوضح الشكل (٥ - ٧) الهيئات العامة لجسم الأسماك التي تمثل هذه الجماعات، وتعد رتبة (*Tetraodontiformes*) نفسها مجرد واحدة من حوالي ٤٠ رتبة من الرتب التصنيفية للأسماك العظمية.

هذا، ويعُد كل من الأجزاء العميقة والضحلة في التصنيف، ذا علاقة مهمة بالمتغيرات ذي المراحل الأربع الذي يراه المؤلف بشأن التحولات التطورية لتضخم السمك النفاخ (انظر الشكل رقم ٧-٥).

يبداً سلسل الخطوات التطورية المفترضة من ضغط الأشداف، وهو سلوك مشترك لجميع أنواع الأسماك تقريباً: سعال عام، ويطرد هذا الإجراء القوي الأشياء غير المرغوب فيها من الفم، غالباً ما يستخدم أثناء الأكل لإخراج الأجزاء التي لا تهضم من الفريسة (مثل الهيكل الخارجي الصلب لقنة البحر، أو الجلد الغليظ لإحدى الديدان)، ثم يتبع هذه الحالة السلفية سعال التيتراودنتيفورم (Tetraodontiform) كموروث، وفيه يحدث طرد أكثر قوّة وتركيزًا للمياه؛ نظراً إلى صغر فتحة الفم، واحتزاز فتحات غطاء الخياشيم، وهي ظاهرة مميزة لجميع أنواع الأسماك التيتراودنتيفورم، وتمثل خطوة تطورية ثالثة في نفخ المياه من الفم إلى الأمام، وتلي الخطوة الثانية مباشرةً. وتتفحَّص معظم، ولكن ليس كل، أنواع Tetraodontiformes (انظر الشكل رقم ٧-٥) تياراً قوياً من المياه يخرج من أفواهها لكشف الفرائس المدفونة (في الرمال على سبيل المثال)، أو للتعامل مع الفرائس، أو لتنظيف الفريسة من الرواسب غير المرغوب فيها، أو في حالات قليلة للمساعدة في بناء العش، وأخيراً جاء سلوك تضخيم الجسم ذاته، والذي يحدث فيه ضخ للمياه من الفم في الاتجاه الخلفي بدلاً من الاتجاه إلى الأمام، وتحقق الأسماك النفاخة هذه النتيجة ببساطة عن طريق إغلاق أفواهها أثناء ضغط الفم، ومن ثم توجه المياه من خلال المريء إلى المعدة، وقد حال وبينيات وورينجان (بنقاصيل تشريحية كبيرة) عدداً من التغييرات التطورية في العضلات وغيرها من التغييرات التي يبدو أنها رافقت التسلسل الكامل للأحداث، المؤدي إلى هذا التضخيم الواضح للجسم.



- ١) السعال العام: فم كبير وتجويف الفم يتسع من الجانبين، وحزام صدر ثابت
- ٢) سعال *tetraodontiform* المتخصص: فتحة فم صغيرة، وفتحات خيالية مختزلة، الخ.
- ٣) نفخ المياه.
- ٤) الانفاس بالمياءالية جديدة لتوسيع الفم ثم ضيقه، مطاطية الجلد والمعده، حزام الصدر متحرك، الخ.

شكل ٧.٥

تصنيف الصفات للأسماء النفاخة *tetraodontiform* بما في ذلك ممثل عن النفاخة ذات الشوك *Chilomycterus*, *Sphoeroides*، والنفاخة ذات الشمس *sunfish* باعتبارها مجموعة خارجية (بعد وينرابت وتورينجان ١٩٩٧). وعلى عكس ما يقرب من كل التصنيفات الأخرى المقدمة في هذا الكتاب فقد تم تقدير هذه الشجرة من البيانات المورفولوجية (وهي ممارسة يمكن الدفاع عنها في هذه الحالة)، حيث يفترض أن عدداً من الصفات التشريحية المائنة السابقة تحليلها، لم تكن لها علاقة بظاهرة التضخم في الأسماك النفاخة في حد ذاتها، ومن ثم سمحت بتقدير مستقل للتصنيف، ومسجل على التصنيف الأربع خطوات المتتالية في السيناريو المحتمل لتطور تضخم الجسم في الأسماك النفاخة (انظر النص).

وقد سهل التصنيف الجيني لأسماك التتر أو دنتيفورم، كما مكن بالفعل من إعادة البناء التطوري الذي يوضح كيف تشكل هذه البنى المختلفة والسلوكيات المرتبطة بها في هذه الأسماك مجمعة كاملة من التعديلات المتخصصة. هذا، ويشترك كل من السعال العام والسعال المتخصص، ونفخ المياه، وتضخم الجسم المبني على ابتلاع المياه، في أسنان وظيفي واحد، ولكنها نتورة من خلال سلسلة من الخطوات لتولي الأدوار البيولوجية التي تختلف الآن كثيراً بين أنواع التتر أو دنتيفورم الموجودة.

التواحد الاجتماعي لدى الجمبري (الروبيان، برغوث البحر)

ليس صحيحاً أن البشر أكثر المخلوقات تنظيماً، أو الأفضل اجتماعياً، أو الأكثر نكراناً للذات على هذا الكوكب. فقد يرجع هذا الشرف بلا من ذلك إلى الحشرات غشائية الأجنحة Hymenopteran insects ذات النظم الاجتماعية: كالنمل، والنحل، والزنابير؛ فالتنظيم الحشرى الاجتماعي (التواحد الاجتماعي^(١)) Eusociality مجموعة معقدة من السلوكيات التي تتميز بالخصائص التالية: التسيق والتعاون بين الأفراد في مجال رعاية الصغار، والتقييم الفعال للعمل الإنجابي في المستعمرات؛ حيث يقوم العاملون العقم بخدمة الأفراد المنجبة، وأجيال متداخلة من العاملين بالمستعمرة، وعلى سبيل المثال، في الحشرات الاجتماعية غشائية الأجنحة تقوم العاملات ببناء العش بإخلاص وحفظه عليه، كما يؤمن برعاية النسل لوحده أو أكثر من الملكات. ويحظى هذا النوع من التنظيم الاجتماعي باهتمام علماء الأحياء، ليس فقط لما ينطوي عليه من تنظيم اجتماعي فائق، ولكن لما ينطوي عليه أيضاً من تضحيات مثمرة بالنفس من قبل العاملين في المستعمرة.

(١) التواحد الاجتماعي لفظ منحوت. ويعنى ليس فقط وحدة هدف جميع أفراد المجتمع، أو الغالية العظمى منهم، بل تكافلهم وتعاونهم وتضامنهم، وإيثارهم، وتقائهم، وتنظيمهم للأدوار الحياتية؛ من أجل إنجاح حياة المجموعة ككل واستمرار تعاقب أجيالها. ولا توجد كلمة في اللغة العربية تحمل المعنى الذي يتضمنه لفظ Eusociality.

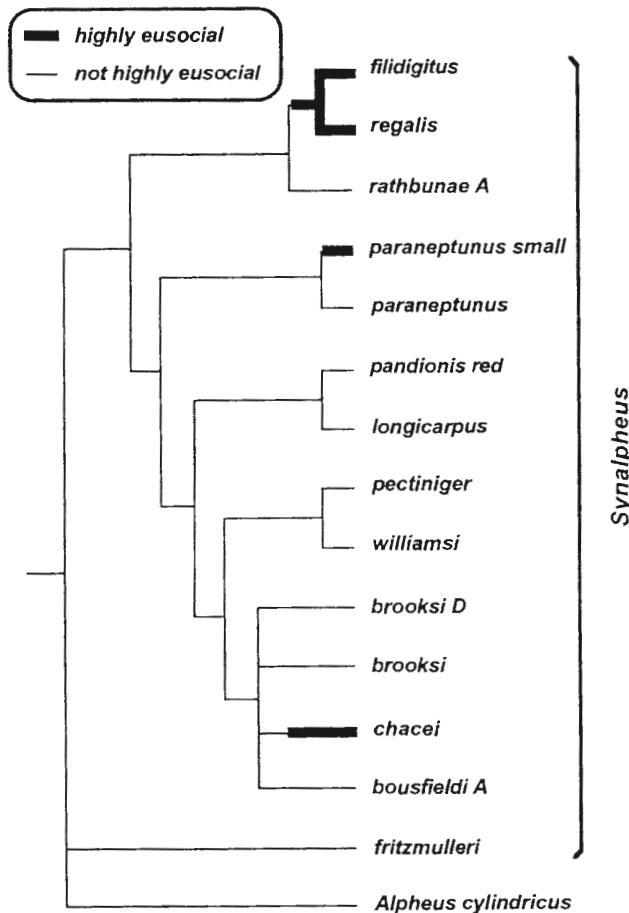
ومن الناحية الوراثية، يمكن تفسير جوانب كثيرة من تطور "التوحد الاجتماعي" من خلال نظرية "الكفاءة الشاملة Inclusive fitness theory" لHamilton ١٩٦٤. والفكرة الأساسية هي أنه بإمكان أعضاء المستعمرة إحداث التغيير التطوري والانتقال إلى الإيثار الشديد (التضحية بالنفس من أجل التوأّل)، فقط عندما يرتبط أعضاء المستعمرة ببعضهم البعض ارتباطاً وراثياً وبيئياً، وعلى الرغم من أن أحد الأفراد قد لا يكون منحباً بذاته فإنه يمكن لجيناته أن تمثل تمثيلاً جيداً في الجيل التالي (بما في ذلك تلك التي تسبب سلوك الإيثار) بحكم اختيار الأنساب في مستعمرة من الأقارب تعمل بسلامة.

إضافة إلى النواحي الإيكولوجية الوراثية بشأن التحولات التطورية إلى نظام التواحد الاجتماعي، فيمكن أن تظهر مجموعة تكميلية من التفسيرات من خلال

التحليلات التاريخية (أي من تحليلات تصنيف الخواص)، وتتضح هذه النقطة بشكل جيد في الروبيان البحري (الجميري)، وفي اكتشاف حديث مثير وغير متوقع وجذب بعض الأنواع من الجميري من جنس سينالفيوس *Synalpheus* التي تقطن الإسفنج، لدبيها نظام توأمة اجتماعي متقدم؛ فالأفراد المتقاربون (غالباً أشقاء كاملون) يعيشون معاً، وأحياناً بالمنأت، داخل إسفنجية كبيرة، وتفوم أنثى وحيدة بمعظم، إن لم يكن كل، التوأد بالمستمرة، على النقيض من ذلك تقاويم الترتيبات السلوكية في الأنواع الأخرى من سينالفيوس، وتتراوح بين علاقة بين اثنين بدون روابط اجتماعية، إلى مجموعة تعيش في مجتمعات صغيرة مختلفة في نظامها الاجتماعي. وقد أتاح هذا التقاويم الشديد في النظم الاجتماعية مصدراً جيداً لإعادة بناء تصنيف الصفات.

على سبيل المثال، أظهرت تصنیف الخواص لأكثر من عشرة أنواع من الجميري الذي يعيش في الإسفنج من سينالفيوس، بشكل قاطع تماماً، أن التوأمة الاجتماعي المتقدم نشأ في ثلاثة مناسبات منفصلة على الأقل في هذه الحيوانات (دافي وزملاؤه Duffy et al. ، ٢٠٠٠) (الشكل ٨-٥)، ومن ثم مكن هذا الاكتشاف دافي وزملاءه من إعادة بناء التأريخات التطورية المحتملة للتواجد الاجتماعي، من خلال عمل عديد من التصورات المتباعدة والمسقطة لتصنيف الخواص لخطوط النسل فريرية الصلة التي تتصرف بدرجات مختلفة من التنظيم الاجتماعي، وكشفت هذه التحليلات المقارنة جنباً إلى جنب مع البيانات الإيكولوجية أن مستعمرات الأنواع المتقدمة اجتماعياً عادة ما يكون بها أفراد عديدة تعيش معاً داخل الإسفنج المضيق، في مقابل الأنواع الأقل تقدماً اجتماعياً، التي تضم عدداً أقل في تجمعاتها، كذلك لا تمثل الأنواع المتقدمة اجتماعياً إلى مشاركة الإسفنج المضيق مع الأنواع المجاورة، وقد جرى تفسير هذه النتائج بما يدعم الفكرة القائلة إن المنافسة الشديدة، قد عملت كعنصر ضغط انقائي في المقام الأول لصالح تقدم الوضع التطوري للنظم الاجتماعية في سلالات هذه الحيوانات (وربما غيرها)، وبعبارة أخرى: يحتمل في أثناء التحولات التطورية نحو نظام التواجد الاجتماعي في الجميري الذي يقطن الإسفنج أن تكون مستويات أعلى من التعاون قد حدثت

بين الأقارب جينياً تدريجياً (مما يتضمن مزايا من الكفاءة الشاملة للعمالة غير المنجوبة)، مما عزز نجاح المستعمرات من خلال جعل أماكن التعشيش المهمة، سهلة المنال ويمكن الاحتفاظ بها.



شكل ٥ - ٨

شجرة تصنيف تطوري معتمدة على الجمع بين البيانات المورفولوجية والجزئية للروبيان من جنس سينالفيوس قاطن الإسقنج (دافي وزملاؤه ٢٠٠٠)

ومن حيث المبدأ، يمكن إجراء تحليلات تصنيف الصفات المماثلة على النمل، والنمل الأبيض، على سبيل المثال، ولكن لم يتم حتى الآن بذل مثل هذه الجهدود؛ نظراً لقدم نشأة التواحد الاجتماعي في هذه المجموعة، والندرة الشديدة لتصنيف الصفات القوية في السلالات المعذبة، التي قد تكون وسليطة بدرجات مقاومة في مسألة التنظيم الاجتماعي (ولكن هناك دراسة حالة مثيرة للاهتمام بشأن التحلل ذي التواحد الاجتماعي البدائي (انظر دانفورث وزملاءه Danforth et al. ٢٠٠٣) على النقيض من ذلك، فقد كان تحليل تصنيف الصفات مناسباً للغاية في الجموري الذي يعيش في الإسفنج؛ حيث من الواضح أن التواحد الاجتماعي نشأ حديثاً فقط في هذا الجمع أحادي التصنيف، كما أنه تكرر في عدة خطوط تبدي في مجلملها تبايناً كبيراً في أساليبها الاجتماعية.

الانتكاسات التطورية في دورات حياة السمندل

تبسط بعض الكتب المرجعية التي تقدم هذه الظاهرة وشرحها الأمور بشكل كبير، عن طريق تصوير خطوط السلالات التطورية على أنها تتقدم دائمًا من الحالات الأقل تقدماً للسلف، إلى أنواع تالية أكثر تقدماً، على سبيل المثال فإن الاستعمار الأولي للأرض من قبل البرمانيات الأولية المشابهة للأسماك، ثم وصولها إلى زواحف أولية تشبه البرمانيات، والتي توسيع في وقت لاحق في التكيف على البيئات الجافة، غالباً ما يتم تصوير هذا التعاقب على أنه تطور تقدمي طبيعي أو حتى من حيوانات مائية بسيطة نسبياً، إلى كائنات برية أكثر تعقيداً، وينبغي مقاومة هذا التصوير؛ لأسباب عده: فلا توجد اتجاهات حتمية للتطور (ما عدا الانفراص الكامل الذي قد يكون المصير النهائي لجميع السلالات)، كما أن المصطلحات الوصفية؛ مثل "متواضعة" و"متقدمة" تتضمن أحكاماً تقيمية يصعب

دعمنا بمعايير موضوعية، ونظهر الكائنات الحية في أي بيئات تكيفات ثمينة، غالبة في الدقة، تتلاعム مع بيئتها المعيشية، وجميع السلالات التي على قيد الحياة اليوم متساوية في عبقيتها؛ بمعنى أن كل منها وجد وسيلة ما للبقاء على قيد الحياة في خضم تجارب التطور والمحن عبر الدهور.

لهذه الأسباب فإن المصطلحات: مثل "متقدمة" أو "أعلى" إذا أريد استخدامها على الإطلاق في ينبغي استخدامها فقط لمعنى أن الكائنات أو الصفات المذكورة قد تطورت في وقت لاحق (أي في وقت أحدث) عن الكائنات الأخرى التي تقارن بها، ومن هذا المنظور المحايد قيمياً، يرى علماء دراسة الزواحف والبرمائيات Herpetologists أن النمو المباشر Direct development هو حالة "متقدمة" من حالة الأحداث، بالمقارنة مع دورة حياة ثنائية الأطوار Biphasic life cycle، ويترجح تحت مصطلح النمو المباشر وضع البيض على اليابسة ونمو الأجنة دون الحاجة إلى المياه الساكنة (أي نمو الأجنة المفرخة بشكل مباشر إلى صغار وبالغين دون المرور عبر مرحلة البرقات المائية)، وعلى النقيض من ذلك، وفي ظل نمط حياة ثاني الأطوار، يجري وضع البيض في المياه الساكنة أو بالقرب منها، ثم يفقس البيض؛ لتخرج بيرقات مائية تعيش بشكل حر في المياه، ثم تتحول لاحقاً إلى بالغين يعيشون على اليابسة ودورة الحياة ثنائية الأطوار سمة كثير - وليس كل - من البرمائيات، ويمكن النظر إليها على أنها مرحلة وظيفية وسطى بين دورة الحياة المائية الكاملة في الأسماك، ودورة الحياة البرية الكاملة في الزواحف وغيرها من المخلوقات ذات البيض المغلق Cleidoic eggs (انظر الفصل ٤، الدجاجة أم البيضة؟).

وعلى أية حال، تمارس بعض البرمائيات مسألة النمو المباشر، ويعدو أن نمط الحياة على اليابسة قد تطور بشكل مستقل عن نمط حياة ثنائية الأطوار للسلف في مجموعات فرعية من كل مجموعات البرمائيات الحية الثلاثة الرئيسية:

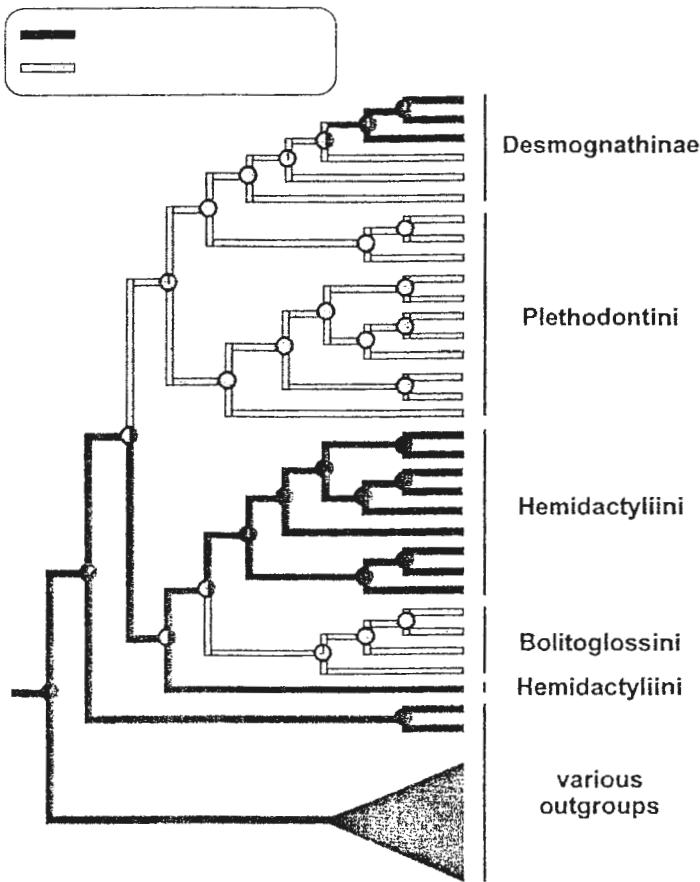
"أنيورانز" Anurans (الضفادع)، و"سيسيليانز" Caecilians (أشكال كالديدان بلا أرجل)، والبرمائيات المائية يوروديللينز Urodeles (سمندر الماء والسمندر)، وفي السمندر على سبيل المثال، يضع كثير من الأعضاء من أنواع "بليثودونتيدي" Plethodontidae (الستير الذي ليس له رئة) بيضا على اليابسة، وينتقل جميع القفس بعدها إلى مرحلة البرقات المائية، وقد كان التطور المباشر ابتكاراً تطورياً محورياً، ساعد السمندرات التي تنفس من خلال الجلد على التحرر من الاعتماد على المياه العذبة للإنجاب، مما مكنها من الاستطuan بشكل أفضل واستغلال اليابسة للمعيشة.

هذا، وت分成 عائلة الـ"بليثودونتيدي" تقليدياً إلى صفين من العائلات التحتية: "بليثودونتييني" Plethodontinae، التي تمارس نمط النمو المباشر، والـ"برمائي جاثيني" Desmognathinae (سمندر الماء)، ذات دورة حياة ثنائية الأطوار وتحتل أنواع سمندر اليابسة دورة حياتها بشكل نمطي في الغابات الرطبة، على حين لا بد أن تعيش كل برقات أنواع سمندر الماء في الموائل (الوسط المعيشى الشائع) المائية من أجل البقاء والنمو، وكان يعتقد تقليدياً أن سمندر اليابسة وسمندر السماء من الأصناف الشقيقة، مع افتراض أن دورة الحياة ثنائية الأطوار هي حالة ... الصنفين، وفي إطار هذا المفهوم جرى افتراض أن "ال الثنائية" شكل من الشكل دورة الحياة البدائية، انبثق منها النمو المباشر في وقت لاحق، خذن لذا سمندر اليابسة من الاستمرار والانتشار المتآكل في آخر .

- الجزئية الأخيرة الانتباه بشدة إلى بعض جوانب هذه نعم تشينديل وزملاؤه Chippindale et al. ٢٠٠٤ بتحليل حسنين . حمع بين تحاليف سلسل دنا كل من المايتوكوندريا والأوتوب.

وتوصل إلى أن حزمة سمندر الماء "ديزمو جناثيني" منغرسة داخل سلالة سمندر اليابسة "بليلودونتني" (بدلاً من كونها شقيقة لها) (الشكل رقم ٩-٥)، وبعبارة أخرى، فتعد سمندرات اليابسة، كما يجري تعريفها تقليدياً، صنفاً موازياً لسمندر الماء، وكما هو موضح بإيجاز في الشكل رقم (٩-٥) فإن النتائج تعني أن كلاً من اليرقات المائية، ودورة الحياة ثنائية الأطوار، ربما أعيد تطوره في سمندر الماء؛ نتيجة تطور مباشر من حالة النمو المباشر لسلفهم، وبعد ذلك مثلاً ممتازاً على كيفية إمكان أن تكون إحدى السمات ممتدة من السلف، أو مشتقة منها في وقت واحد، اعتماداً على الأطر المرجعية المحددة في تسلسل التصنيف الهرمي، وفي الحالة الراهنة فإن النمو المباشر لسمندر اليابسة هو بلا شك حالة مستحدثة (مشتقة) في سياق التصنيف الأوسع للبرمائيات، وهو أيضاً حالة السلف بالنسبة إلى أصول سمندر الماء التي فقدت هذه الحالة بصفة ثانوية (لاحقة)، وعلى النقيض فإن كلاً من اليرقات المائية ودورة الحياة ثنائية الأطوار، صفات مستحدثة مباشرة في سمندر الماء، ولكنها حالات السلف في السياق العام للبرمائيات، ويعزى تغيير وجهات النظر هذه إلى وجود ارتداد تطوري غير متوقع من النمو المباشر إلى دورة حياة ثنائية الأطوار في فرع معين من تصنيف السمندر.

ويستوطن أكثر من ٢٠ نوعاً من سمندر الماء مجاري أنهار الأ بلاش في شرق أمريكا الشمالية؛ حيث كثيراً ما تتدخل في هذه الأماكن مع عدد مماثل من أنواع السمندرات الأخرى، ولعل إعادة غزو تلك المواطن المائية هي التي مكنت سمندر الماء من استثمار مساحة مفتوحة، أو مجالات للتتكيف في تلك المنطقة الجغرافية المكتظة بالفعل بالسمندرات الأرضية، ويكمّن أحد الأدلة التطورية بشأن سبب قدرة السمندرات المائية على العودة إلى أنماط الحياة المائية، في الوقت الذي لم تتمكن فيه بعض الجماعات الأخرى من السمندرات من ذلك في بعض الاعتبارات الجنينية. (انظر *الـBolitoglossini* في الشكل ٩-٥).



الشكل ٥ - ٩

تصنيف الخواص للسمدرات، والمستند في المقام الأول إلى تسلسل النوكليوتيدات من دنا المايتوكوندريا والألوية (شيبنديل وزملاؤه، ٢٠٠٤). تشير الفروع السوداء إلى خطوط النسل المرجح أنها كانت ثنائية المراحل في نمو البرقبات (أي يظهر بها مرحلة مائية) كما رجحتها تحاليل تصنيف الخواص، وتشير الفروع الرمادية إلى خطوط النسل ذات النمو المباشر (أي بدون مرحلة البرقبات المائية)، وتبيّن الرسوم الدائرية الترجيح النسبي لهذهين البديلتين من أنماط الحياة وإعادة بنائها في العقد الداخلية المختلفة في شجرة التصنيف.

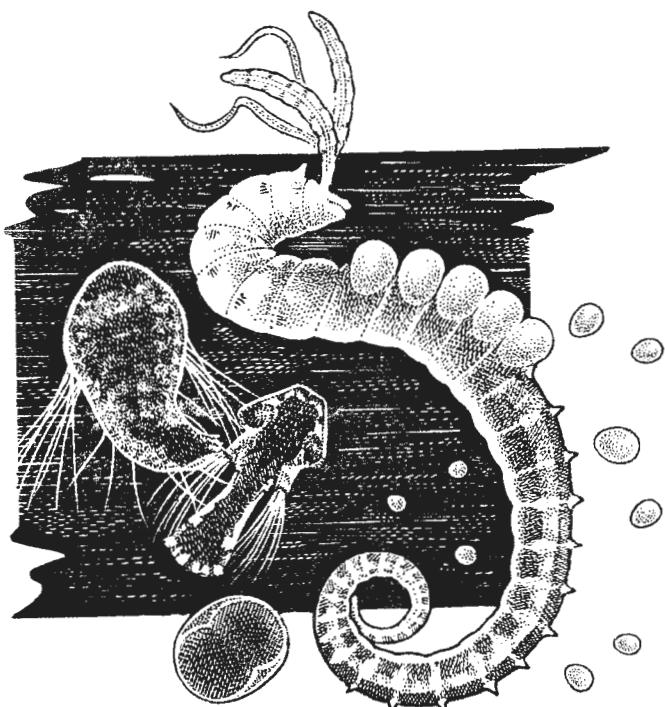
وقد احتفظ كل الأعضاء من حزم السمندرات المائية (بما في ذلك أسلافهم الذين نمواً نمواً مباشراً) بجهاز تنفسى من الصفائح العظمية **Hyobranchial** (جسم خيشومي)، يعد ظاهرة رئيسية للتنفس المائي ليرقات السمندر، ولعل هذا التكيف المسبق الملائم لأسلوب الحياة المائي كان شرطاً عضوياً مسبقاً، وهو الذي مكن يرقات السمندر المائي "ديزمو جناثيني" من العودة إلى تيارات الماء، ومن ثم الهروب من المنافسة الشديدة المفترضة مع السمندرات التي تنمو نمواً مباشراً على الأرض؛ بناء على ذلك كان التراجع التطوري لسمندرات الماء إلى دورة الحياة ثنائية الأطوار البدائية تقدماً تطورياً استثنائياً أيضاً، وكان عاملاً أساسياً في نجاحها الإيكولوجي الحديث في مجرى الأ بلاش المائية.

وتشكل دورة الحياة ثنائية الأطوار لسمندرات الماء مثلاً آخر على كيفية فقدان ما يبدو أنه نمط ظاهري معقد، وقابل بصفة مبدئية للتكيف، ثم كيفية استعادته بعد ذلك من خلال عملية تطورية أخرى؛ بمعنى: كيف يمكن في بعض الأحيان انتهاء قانون "دولو"، ويمكن العثور على أمثلة أخرى مشابهة في هذا الكتاب كما في أشكال أصداف الواقع والعصي السيارة المجنحة (في الفصل ٢).

تارikhات ثنائية الأوجه لحياة اليرقات البحرية

يمكن وصف أنماط حياة اليرقات البحرية اللافقارية التابعة إلى مجموعات تصنيفية عديدة بأنها تقع ضمن إحدى فئتين متميزتين: يرقات تتغذى على ملح بيضها (يرقات مُحية التغذية)، Lecithotrophy، وهي يرقات لا تتغذى من الخارج، وتحصل على تغذيتها من صفار (ملح) بيضها الكبير نسبياً، ويرقات تأتي من بيض صغيرة لا يوجد به مخازن أغذية (ملح)، (يرقات حرة التغذية) Planktotrophy، وهي يرقات تحصل على غذائها أثناء تجوالها على غير هدى في البحر، وترتبط مجموعات مناسبة من المزايا المادية والسلوكية والتطورية مع كل من هذين

البديلين من أساليب الحياة، على سبيل المثال، نظرًا لحصولها على إمداداتها الغذائية المعدة مسبقاً، فعادة ما تكون اليرقات محبة التغذية سريعة النمو، ومبسطة عضوياً (لأن التكيفات المعقدة للتغذية ليست مطلوبة)، ونظرًا لسرعة نموها، وحركتها المحدودة، فإن قدراتها على الانتشار محدودة أكثر مما تفعل اليرقات حرة التغذية، وهذه الخصائص بدورها تداعيات تطورية أخرى مبنية منها؛ مثل حجم القبضة (ما يمكن الإمساك به)، والمدى الجغرافي الذي تنتشر فيه، ومعدلات تدفق البيانات بين التجمعات ذات الموصفات نفسها (وعادة ما تكون كلها أكبر في الأنواع حرة التغذية)، وأما معدلات التميز ونشوء نوع جديد فتميل في الغالب إلى أن تكون أكبر في الحزم التي لها يرقات محبة التغذية.



دودة بنكري المشعرة

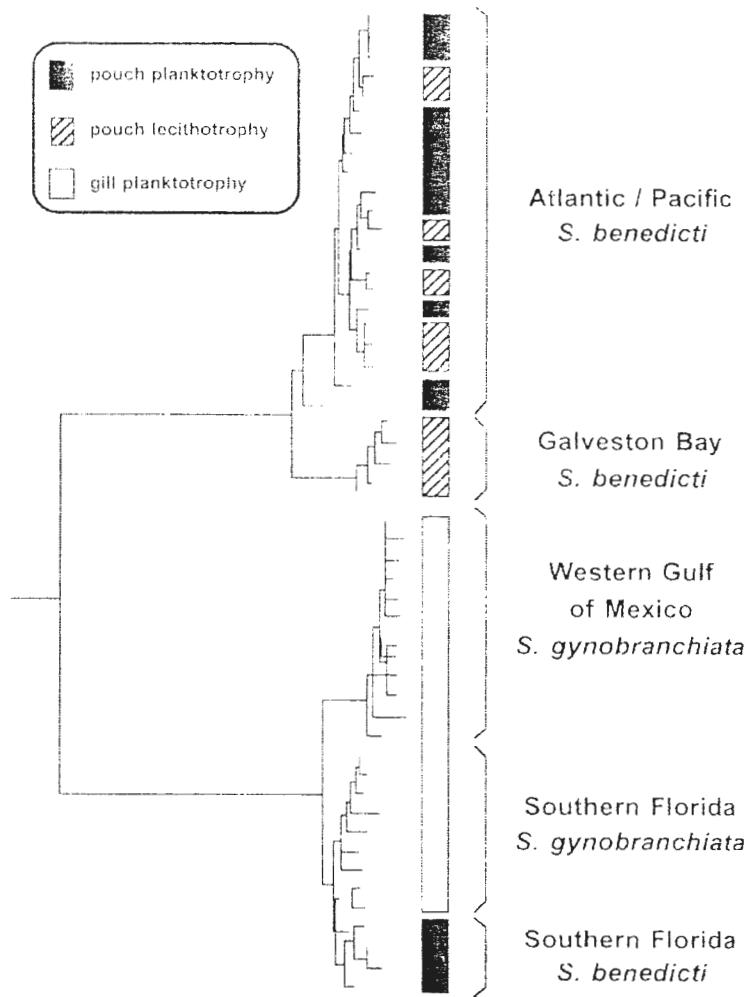
وكانت الرؤية التقليدية بالنسبة لمعظم مجموعات اللافقاريات البحرية تقول: إن أسلوب حياة التغذية الحرة هو نمط السلف الذي تطورت منه التغذية المحبة بشكل متكرر، على سبيل المثال أظهرت تحليلات تصنيف الخواص أن محبة التغذية تطورت على الأرجح من حرة التغذية أربع مرات على الأقل في مناسبات مستقلة في أسماك الأستيرينيد Asterinid starfish (هارت وزملاؤه Hart et al. ١٩٩٧)، ويمكن فهم هذه الميول بافتراض أنه إذا حدث فقدت أنظمة التغذية المعقدة من إحدى السلالات فيصعب استعادتها مرة أخرى من خلال التطور.

ومن ناحية أخرى تم تحديد الحالات المحتملة (على سبيل المثال في قوافع ليتورينيد Littorinid وكاليبترياد Calyptreaid)، التي أعيد تطور أسلوب تغذية يرقانها في السلالات عديمة التغذية. (ريد Reid ١٩٩٠، كولين Collin ٢٠٠٤)، وكانت هذه النتيجة واضحة بصفة عامة من تحليلات تصنيف الخواص في عدة فروع من الفقاريات (بما في ذلك الرخويات Mollusca، وشوكيات الجلد Echinodermata، والعليقات Annelida)؛ ذلك أن أنماط نمو اليرقات يمكن أن تتحول بسرعة في الزمن الجيولوجي؛ ومن ثم فهي ليست دائمًا مقيدة تطورياً بشدة.

وقد تم التعرف في الواقع على عدد من الحالات التي وجد فيها كل من نمط التغذية بالمح، والتغذية الحرة معًا كبدائل من تاريخ الحياة في أحد الأنواع التصنيفية، ولهذا الوضع المعروف باسم متحولة المواليد "بيسيلو جوني" Poecilogony أهمية علمية خاصة؛ حيث أمكن عملياً رصد هذا التبدل بين الأوضاع التطورية لليرقات، وتقدم دراسات تصنيف الخواص لإحدى هذه الحالات التي تضمنت الديدان البحرية المشعرة Polychaete ستربلوسبيو بندكتي Benedicti Streblospio نموذجاً جيداً عن إمكان التوسع في تحليلات تصنيف الخواص إلى المستوى التطوري الدقيق Microevolutionary للمساعدة في التدقيق في التحولات التطورية الحديثة في تكتيكات تاريخ الحياة.

وقد استخدم شولتز وزملاؤه (Schulze et al. ٢٠٠٠) تسلسل دنا المايتوكوندريا لتقيير الأصول التصنيفية الداخلية المحددة لعدد من الكائنات الموجودة في أمريكا الشمالية كان قد تم تصنيفها تقليدياً إلى بندكتي *S. benedicti*, ثم طابق حدوث ثلاثة أنماط بديلة لتطور البرفات على شجرة التصنيف (الشكل ١٠-٥)، ولمعظم الإناث في هذه التجمعات على طول الساحل الأطلسي أسلوب تغذية حر **Planktotrophy** قائم على أساس وجود كيس للتخزين، يوضع فيه مئات من البيض في أكياس صغيرة على ظهور الإناث، ومنه تخرج البرفات حررة التغذية، وتطلق معظم الإناث من خليج المكسيك أيضاً أعداداً كبيرة من البرفات حررة التغذية، ولكن في هذه الحالة يتم تخزين البيض الصغير في الخياشيم (حررة التغذية الخيشومية **planktotrophy Gill-based**)، وفي المقابل تحفظ الإناث على ساحل المحيط الهادئ بأعداد قليلة من البيض الكبير في حقيبتها الظهرية، وتخرج منها برفات محية التغذية (محية التغذية الحقيقية **Pouch-based lecithotrophy**). كما يظهر هذا النمط الأخير لتاريخ حياة البرفات، في عدد قليل من الإناث في خليج المكسيك وعلى طول ساحل المحيط الأطلسي.

واستخلصت عدة استنتاجات من هذه العملية وغيرها من الملاحظات العملية؛ أولاً، وكما يمكن الاستدلال عليه من ضحالة الأعماق المتطرورة لكل من هاتين الحزمتين الرئيسيتين في شجرة التصنيف (الشكل ١٠-٥) فإن التغييرات في نمط تاريخ حياة البرفات، وكذا البنيات الظاهرة، يمكن حدوثهما بسرعة كبيرة؛ بناء على ذلك، يجب أن تكون هذه الصفات التطورية لذلة للغاية في هذه الشوكيات، ثانياً: أشارت الدراسات التجريبية إلى أن التبديل بين أنماط تواريخ حياة البرفات لا يمكن إحداثه عن طريق تغيير الظروف البيئية؛ مثل المواد الغذائية، أو درجة الحرارة، أو مدة الإضاءة، مما يعني ضمناً أن هناك آليات وراثية قوية وراء هذه الأنماط التطورية، ثالثاً: إن وجود التداخل الوثيق بين التغذية الحررة



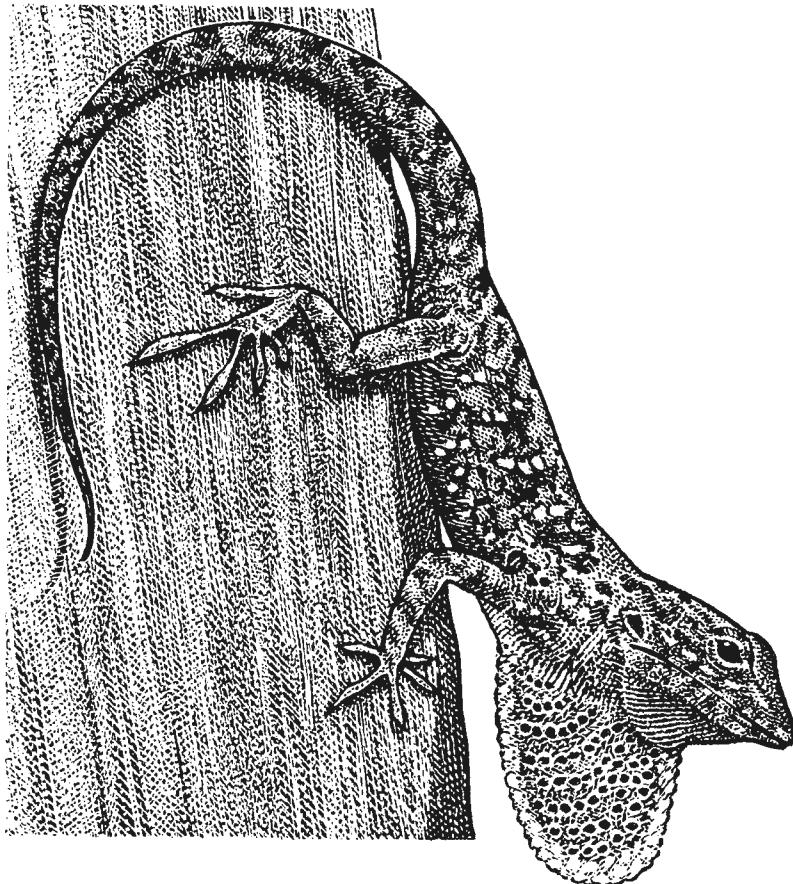
الشكل ٥ - ١٠

شجرة تصنيف جزيئية مبنية على أساس تسلسل دنا المايتوكوندرريا للديدان البحرية المشعرة polychaeles التي وصفت سابقاً بأنها أنواع متضادة (شولتز وزملاؤه، ٢٠٠٠)، كما يبين الشكل أيضاً - بجوار الشجرة - حالات حدوث الأماط البديلة لنمو البرقانات، وإعادة تصنيف الأنواع بعد المراجعة (انظر النص).

والتجذية بالمح، (وكذلك بين حمل أكياس البيض على الظهر، مقابل الحمز الخيشومي) في أجزاء من شجرة التصنيف جعل من المستحيل التحديد المؤكّد عمما إذا كانت تحولات النمط التطوري تحدث في اتجاه معين أكثر من غيره، رابعاً ونظراً لوجود انقسام عميق واضح في شجرة تصنيف دنا المايتوكوندريا، ولأنه ميز معظم العينات المعنية من جنوب فلوريدا وخليج المكسيك عن تلك التي تم جمعها من أماكن أخرى، فقد أثيرة الشكوك حول احتمال حدوث انفصال بيولوجي - جغرافي Biogeographic (منذ حوالي ١٠ ملايين سنة مضت) (وكذلك التوسعات الحديثة في مجال الانتشار أو النقل بواسطة الإنسان قد يكون السبب في الخروج أحياناً عن هذا النمط الأساسي لاختلاف التصنيف الجغرافي Phylogeographic).

أثارت هذه النقطة الرابعة قضية أخرى أيضاً بشأن حدود الأنواع: فقد كشفت إعادة الاختبارات المتخصصة لعديد من الأنواع الأخرى من اللافقاريات البحرية التي وصفت في البداية بأنها متولدة المواليد Poecilogenous، عن وجود أنواع خافية أو شقيقة، مما يشير بدوره إلى أن التبدلات في نمط نمو اليرقات نفسه قد يؤدي إلى العزلة الإنجابية ونشأة أنواع جديدة؛ كيف يمكن مطابقة الحواجز الإنجابية على خريطة التصنيف في الشكل ٥-١؟ لحسن الحظ، يمكن تربية الشوكيات Streblospio وتزاوجها في المختبر، ويمكن اختبار توافقها الإنجابي تجريبياً، وقد أظهرت هذه التحليلات التي أجرياها شولتز وزملاؤه وجود مجموعة غير متوقعتين تناصلياً (ومن ثم هما نوعان بيولوجييان منفصلان) داخل ما كان مصنفاً من قبل باعتباره "بنكري" S. benedicti؛ علاوة على ذلك فإن هذين النوعين البيولوجييين (تمت إعادة تسمية أحدهما جينوبرانكياتا (S. gynobranchiata) يتلقان إلى حد بعيد، وإن لم يكن بشكل كامل، مع الحزمتين الأساسيةتين المسجلتين في شجرة تصنيف دنا المايتوكوندريا (الشكل ٥-١).

تفرق التكيف في سحالي الجزر



سحلية أولى الكوبية البنية

إن الهدف العام في عديد من تحليلات تصنيف الخواص هو تقدير الأدوار النسبية للانقاء الطبيعي "الاحتمالية الانقائية"، في مقابل غموض الماضي الحاد

(المصادفات التاريخية) بشأن تشكيلهما لوجود ترتيبات خصائص بيولوجية معينة في الوقت الحاضر، وكما سيتضح من هذا القسم يمكن في بعض الأحيان إجراء هذه التحليلات حتى على مستوى المجتمعات الإيكولوجية.

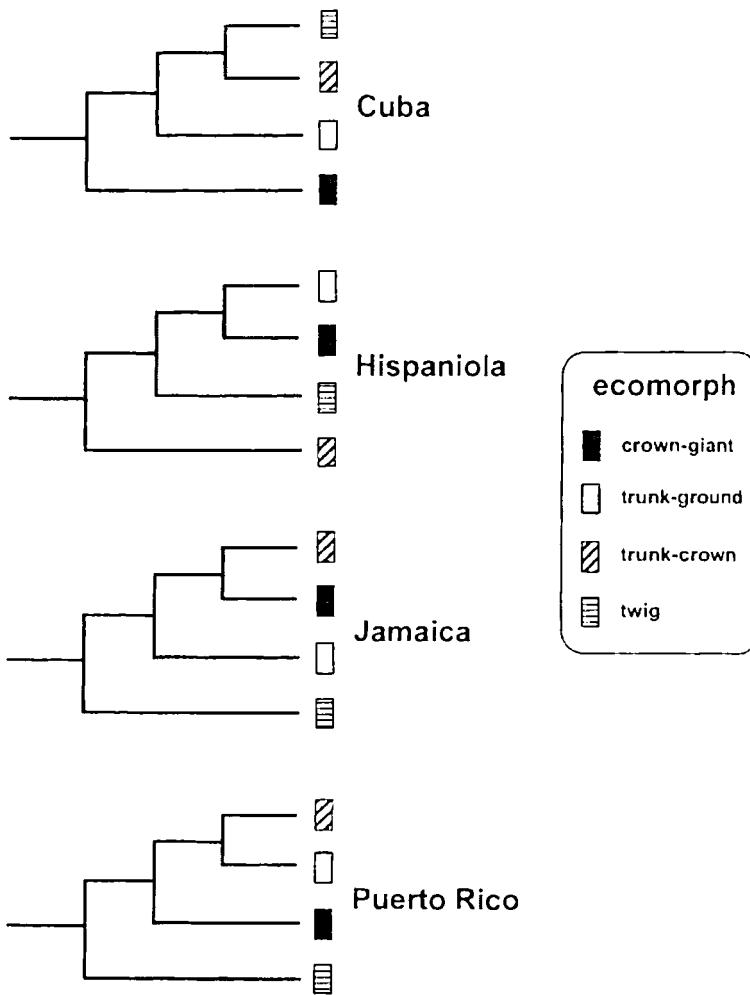
تعد سحالي أنولي *Anolis* أحد العناصر البارزة في تشكيلة الحيوانات الفقارية في مختلف جزر البحر الكاريبي، وكثيراً ما تتعاشد عدة أنواع مميزة مورفولوجياً في مساحة معينة ولكنها تختلف في أسلوب استخدام الموارد المعوية. على سبيل المثال تضم تجمعات السحالى على كل من الجزر الأربع الرئيسية في جزر الأنيل الكبرى (كوبا و هيسپانيولا (هaiti و جمهورية الدومينيكان) و جامايكا و بورتوريكو) أنواعاً تمثل ما لا يقل عن أربعة من الأنماط الإيكولوجية "Ecomorphs" التالية (التي سميت تبعاً لطبيعة المحيط المعيشي الدقيق Microhabitat الذي تستخدمه كل منها): شجيرية عشبية Grass-bush أو غصنية Trunk-ground، أو جذعية أرضية Trunk-ground، أو جذعية Trunk، أو جذعية قمية Twig، أو عملاقة قمة الأشجار Crown-giant، وما لا شك فيه أن وجود هذه الفوارق سهل تعايش عدة أنواع من السحالى حالياً معاً على أي من هذه الجزر، أما كيف وجدت تلك الأشكال الإيكومورفية؟ فتلك قصة أخرى، ويمكن التعرف عليها من خلال تحليلات تصنيف الخواص.

أحد هذه الاحتمالات هو أن كل نمط من الأشكال الإيكومورفية نطور مرة واحدة فقط، ثم انتشر بعد ذلك إلى جزر متعددة، إما عن طريق أحاداث استيطانية قديمة، وإما عن طريق سلف ممثل قديم *Ancient vicariance* (بمعنى سلف مشترك واحد لكل شكل إيكومورفي)، سكن إحدى كتل الأنيل التي تمزقت في وقت لاحق إلى عدة جزر منفصلة)، إذا كان الأمر كذلك فالأنواع التي تمثل فئة معينة من أنواع الأشكال الإيكومورفية ينبغي أن تكون لصيقة القرابة ببعضها البعض،

بعض النظر عن الجزر التي تحملها الآن، يتمثل الاحتمال الآخر في أن يكون كل شكل من الأشكال الإيكومورفية قد تطور بشكل مستقل في الجزر المختلفة، وفي إطار هذه الفرضية فإن الأنواع التي تقطن جزيرة معينة قد تكون في غالب الأمر أقارب لبعضها البعض تطورياً، بغض النظر عن الفئات التي تمثلها من أنواع الأشكال الإيكومورفية.

وفي محاولة للتفرقة بين هذه الاحتمالات المتنافسة استخدم جوناثان لوسوس وزملاؤه Jonathan Losos and his colleagues (١٩٩٨) أسلوب تسلسل دنا المايتوكوندر يا لتقدير التصنيف لأكثر من ٥٥ نوعاً من سحالي الأنوليس الكاريبيّة من المتميّزين بخاصية النمط الإيكومورفِي، وقد اتضح عدم وجود علاقة وثيقة بين الأفراد من الطبقة ذات النمط الإيكومورفِي نفسه، مع وجود بعض الاستثناءات القليلة من جزر مختلفة، كذلك لم تشارك أي فئة إيكومورفية في خط نسل أحادى التصنيف مع أي فئة أخرى، وبدلاً من ذلك كانت الأنواع الممثلة لمختلف الأنماط الإيكومورفية ممثلة بشكل شبه عشوائي ضمن أطراف الأفرع لشجرة التصنيف.

وقد أوضحت هذه النتائج بشكل قاطع أن المجموعات المماثلة من الأنماط الإيكومورفية من السحالي، تطورت بشكل متكرر على جزر البحر الكاريبي؛ علامة على ذلك رجحت إعادة الهيكلة بناءً على تصنيف الخواص أن عديداً من التحولات بين السلالات (على الأقل في ١٧ منها) من الأنماط الإيكومورفية، حدث أثناء عملية التطور، وبتحمل أنها اختلفت في تسلسلها الزمني من جزيرة إلى أخرى (الشكل ١١-٥). على سبيل المثال تبين أن الأنواع التي تمثل كلاً من الأنماط الإيكومورفية الجذعية القمية والفصنية، أنها أصناف شقيقة في كوبا، ولكن لكل منها أقارب نصيحة القرابة من بين الأنواع التي تمثل أياً من "الجذعية الأرضية" أو "العلاقة القمية" في الجزر الأخرى التي شملتها الدراسة.



شكل ٥ - ١١

موجز لعلاقات التصنيف الجزرية بين أنواع سحالي الأذولي، يمثل أربعة أنماط إيكومورفية متميزة، تتعايش في أربع جزر كاريبية (لوسوس وزملاوه ١٩٩٨)، ويلاحظ أن التوزيع التصنيفي الطبوغرافي لهذه الأنماط الإيكومورفية يختلف من جزيرة إلى أخرى.

ويتبادر بشدة انتشار الأنماط الإيكومورفية في تصنيف الصفات الجزيئي للسحالي مع كيفية تجميع هذه الأنواع مع بعضها البعض من حيث الشكل العام وأفضلياتها فيما يتعلق بالأبعاد الدقيقة للمناخ المعيشي العام *Microhabitat*، تلك السمات الأخيرة (التي تعكس أبعاد المجموعات) اجتمعت مع كل الأنواع الممثلة لكل نمط إيكوموري في خريطة تصنيف الصفات^(١); بغض النظر عن أي جزيرة من جزر البحر الكاريبي تستوطنها (لوسوس وزملاؤه *. Losos et al.* ١٩٩٨).

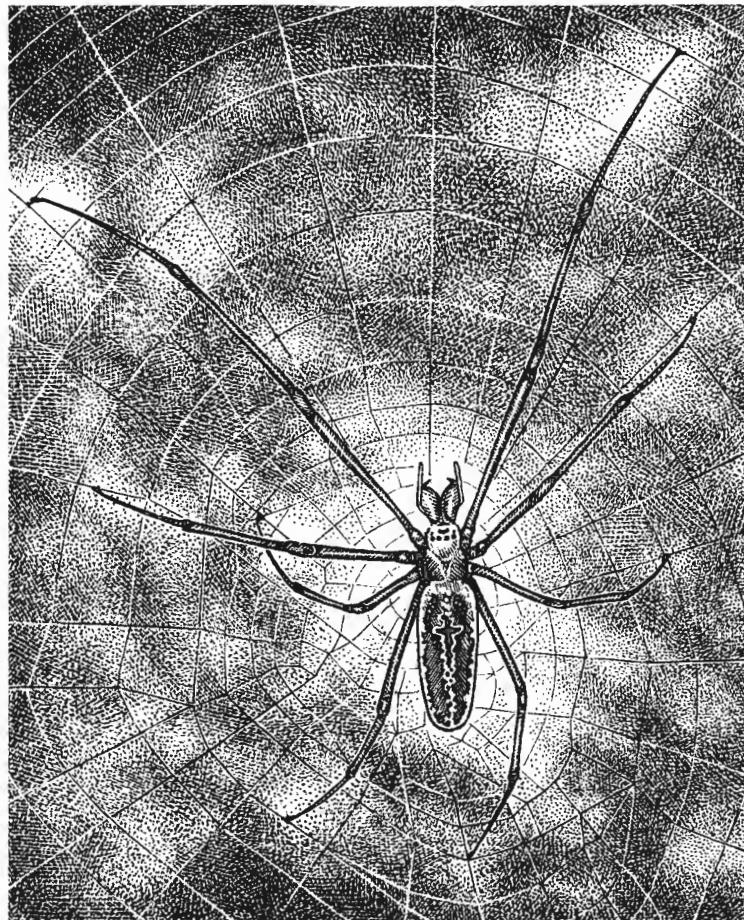
تشير هذه النتائج في مجمل الأمر إلى أن لانتقاء الطبيعي عموماً تأثيراً أكبر من المعوقات التاريخية في تشكيل تجمعات سحالي الأولي الإيكولوجية في الوقت الحاضر على الجزر الكاريبي، وبغض النظر عن الجزيرة نفسها، وأيّا كانت الأشكال المحتمل حدوثها في أثناء تداخل (تطعيم) خطوط النسل فإن الانتقاء الطبيعي (ربما من خلال التفاعلات التنافسية إلى حد كبير) قد أثر في تشكيل تجمعات السحالي في مجموعات متناسقة من الأنماط الإيكومورفية المميزة التي تتقاسم قاعدة الموارد المتاحة على نحو فعل، ومن ثم، وعلى الرغم من بقاء عدم الوضوح التاريخي للنقلبات التي حدثت مع مرور الوقت ضمن التركيب الوراثي الجزيئي لسحالي الأولي في منطقة البحر الكاريبي، فإن حتمية الانتقاء الطبيعي (الاحتمالية الانتقائية) لعبت دوراً رئيسياً في الانتشار الإشعاعي (المتفرق) للنكيفات، وتشكيل طبيعة تجمعات هذه الحيوانات.

سلوكيات بناء شبكات العناكب

تعد شبكات العناكب أشكالاً تصفيفية خارجية (خارج الكائن). مثلها في ذلك مثل أعشاش الطيور (انظر أعشاش الطيور في الفصل الرابع)، وكما في أعشاش

(١) رسم تخطيطي يبين العلاقات التصفيفية بين الكائنات الحية على أساس التشابه العام في العديد من الصفات دون النظر إلى التاريخ التطوري.

الطيور أيضًا فإن شبكات العنكبوت تظهر تنوعاً معمارياً كبيراً، نشأ عن تغيرات جينية عبر الزمن التطوري، في سلوك تلك الحيوانات الفطري بشأن تصميم البناء. وهكذا، فإن شبكات العنكبوت ذاتها؛ مثل أعشاش الطيور، يمكن اعتبارها تطوراً، تماماً كما يحدث في تصنيفات النوعية الداخلية؛ مثل الخصائص التشريحية والكيميائية للكائن.



العنكبوت ذو الفاك الطويل

يتكون حرير العناكب الذي ينبع في غضون البطن من مادة بروتينية تخرج كسائل يتصلب بعد ذلك بسرعة ويتحول إلى خيوط مطاطية ذات متانة فائقة (يُسْتَدَلُ على ذلك من استخدام بعض الشعوب لخيوط حرير بعض العناكب الاستوائية في صيد الأسماك)، وتخرج العناكب الحرير من عدة فتحات لقوفاتها بالقرب من فتحة الشرج، وهي ست أو ثمانية زوايا صغيرة معدلة معروفة باسم "المغارزال"، تقوم بتشكيل الخيوط لتصنع منها الشبكات المعقدة، وتنمّي بنية شبكة العنكبوت بأنها محددة ذات نمط خاص بكل صنف، ويتفاوت التصميم الهندسي للشبكات عبر الأنواع؛ من خطوط عشوائية ممتدة، وشبكات بسيطة، إلى مدارات معقّدة متطرّفة وأفماع، إلى شبكات مزخرفة رائعة، يجب بالتأكيد إدراجها ضمن أجمل أعمال الفن الطبيعي.

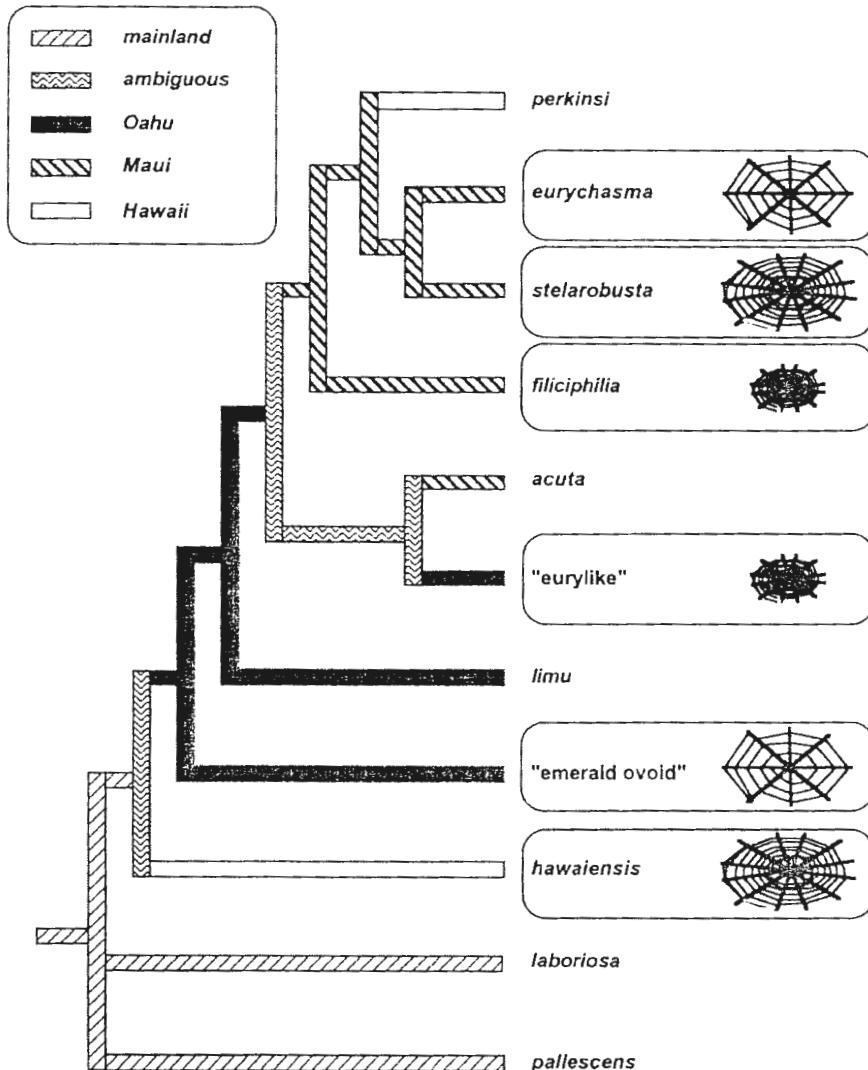
ولا تصمم شبكات العنكبوت من أجل شكلها الجمالي، ولكن من أجل الأداء الوظيفي المتمثل في المقام الأول في صيد فرائسها من الحشرات وغيرها من اللافلقariات، مما يطرح سؤالاً جوهرياً: هل تعكس التصاميم المختلفة للشبكات، في أي مجموعة تصنيفية معينة من العناكب، مطالب وظيفية متنوعة لحياتها المعاصرة في الأنماط الإيكولوجية المتباينة؟ أو بدلاً من ذلك هل تتبع تلك التصاميم، في معظمها، أصولاً تصنيفية في المقام الأول، بغض النظر عن الظروف الإيكولوجية المعاصرة؟ بعبارة أخرى: هل تتشكل البنية الهندسية بمرونة بتأثير الانقاء الطبيعي، أم أنها مقيدة بشدة بالموروثات التاريخية؟

وللبدء في معالجة هذه الأسئلة، جمع بلاكليدج وجيليسبي Blackledge and Gillespie (٢٠٠٤) تسلسلات دنا للمايتوكنديريا من عدد من عناكب دائيرية النسج orb-weaving من هاواي من جنس تتراجناثا *Tetragnatha*، ثم استخدما تقديرات التصنيف الجزيئي الناتجة (الشكل ٥ - ١٢) باعتبارها خلفية تطورية للتغيرات النسبية للانقاء الطبيعي والقيود التاريخية على تصميم

شبكات العناكب ونفسيتها، وصنفت الشبكات في الأنواع التي شملتها الدراسة في ثلاثة تصميمات هندسية أساسية، وتتميز كل مجموعة بكونها كبيرة الحجم في مقابل الصغيرة، و/أو كثافة الخيوط (كثرة الألياف الشعاعية الداعمة وصغر عرض الفراغات بين العناصر الدائرية، في مقابل ألياف شعاعية أقل وعرض أكبر للفراغات)، وعندما تم رسم ذلك بجوار التصنيف الجزيئي وجدت كل من هذه الأنماط المميزة ظاهرة في أنواع العناكب الموجودة الواقعة في خطوط تتسلل وحزم مختلفة للتراجناثا (الشكل ١٢-٥)، فعلى سبيل المثال، وجدت الشبكات الكبيرة كثيفة الخيوط في كل من ستيلاروبستا *T. stelarobusta* من جزيرة ماوي، و *T. hawaiensis* من جزيرة هواي، على الرغم من احتلال هذين النوعين لفروع متباينة جدًا في شجرة التصنيف.

وقد خلص بلاكلدج وجيليسبي من هذا النموذج لتصنيف الخواص إلى احتمال أن يكون لكل نوع مميز Ethotype (أي كل فئة ذات سلوك مميز في بناء الشبكات، كما يتضح من التصميم الهندسي المتميز لشبكاتها) اثنان أو أكثر من الأصول المستقلة في التاريخ النظوري لعنكبوت هواي التراجناثا، وهذا فإن التطور التقاربي صفة مشتركة في السلويكيات المعقدة لبناء الشبكات، مما يشير بأن للانتقاء الطبيعي دوراً مهماً كقوة مؤثرة على تصميم بناء الشبكات، وفي الواقع هناك قليل من الأدلة على قيود تصنيف الصفات للتحولات البنينية Interconversions في تصميم الشبكات، إضافةً كما ينعكس أيضًا في حقيقة أنه حتى الأصناف الشقيقة (مثل التراجناثا ستيلاروبستا والتراجناثا يوريكا زاما *T. eurychasma*)، تبني أحياناً شبكات من أنماط مختلفة.

ويحتاج الأمر إلى بحوث إضافية لتوثيق الشكل المعين للانتقاء الذي لعب دوراً مهماً وأوضح تماماً، في تحديد البناء الجيني الكامن وراء تصميم الشبكات، وسوف يتطلب الأمر تحليل عدة فرضيات سواء عن طريق الملاحظة أو التجربة، وعلى سبيل المثال يعتقد أن الأنواع المختلفة من عنكبوت التراجناثا تتخصص



علاقات تصنيف الخواص الجزئية في ١١ نوعاً من العناكب الناجمة للشبكات الدائرية من التراجانثا (بلاكليدج وجيليسبي، ٢٠٠٤)، موضح أيضاً بالشكل نطاقات انتشار الأنواع وتصميمات الشبكات.

في اصطياد مجموعات فرعية مختلفة من الفرائس الحشرية؛ لذا هناك فرضية بدائية بأن الانقاء الطبيعي المستند إلى توافر الفرائس أدى إلى تصميم متوقع للشبكات في أنواع معينة من الظروف المعيشية. ينطوي الاحتمال الثاني على أن الانقاء الطبيعي للعنكبوت بناء على مخاطر معينة للافتراس في ظروف معيشية محددة، والتي قد تختلف كما هو متوقع بنياً لتصميمات بناء الشبكات، ولا يبدو هذا الافتراض محتملاً في أرخبيل هواي؛ بسبب غيبة كثيرة من الحيوانات المفترسة الشائعة من أرض تلك الجزر؛ كما أن الحيوانات المفترسة على الأرجح في هواي (الطيور التي تمتلك الرحيق) تصطاد فرائسها خلال ساعات النهار عندما تكون هذه العناكب الليلية قد أزالت نسيجها. هناك أيضاً فرضية ثالثة أكثر إشارة للاهتمام، وهي أن الانقاء الجنسي قد يكون لعب دوراً في تشكيل تطور تصميم شبكات العناكب.

جدير بالذكر أن المغازلة والتزاوج في عنكوب التتراجنات تجري على الشبكة نفسها، وهذا ربما دعمت تفضيلات التزاوج البناء الهندسي للشبكات، إذا كان ذلك صحيحاً فربما كان أحد الوظائف الإيكولوجية لتصميم الشبكات، هو الإحساس الجمالي، ولكن ليس بالنسبة إلى عيون الإنسان بالطبع، ولكن بالأحرى إلى العيون المتعددة (عادةً ثمان) التي يمتلكها الزوج المنتظر.

أنماط حياة الحزار^(١)

التعابير التكافلي Symbiosis (مشتق من الكلمة اليونانية بمعنى: معاً و Bios بمعنى: العيش أو الحياة)، وهو مصطلح يستخدم لوصف نوعين يتعابران معاً دون إذاء بعضهما البعض، ويمكن أن يشمل ذلك أيّاً من: علاقة حيادية (Neutralism)، ولكنها تعبر عادةً عن حالات يستفيد منها أحد الأطراف

(١) كائن حي ينشأ من التعابير التكافلي بين فطر وطلب. وينمو على الصخور وجذوع الأشجار.

على الأقل، أو تطاعم Commensalism (+ ، +)؛ حيث يستفيد أحد الأطراف فقط، أو الثانية الإلزامية Mutualism (+ ، +)، أو تعايش تعاوني غير إلزامي Non-obligatory protocooperation (+ ، +)، والساند هو أن أشكال التعاون التي تتضمن تبادل المنفعة تمثل في كثير من الأحيان إلى ال碧وغر تدريجياً من علاقة حيادية أو متعارضة، خلال التطور المشترك لتفاعل الأنواع مع بيئتها المعيشية، وتشمل إحدى أبرز صور التعايش التكافلي الشراكة الحميمية بين طحلب وفطر لي تكون الحزار، وفي ظل هذه العلاقة يحدث ضم متبادل، وتتوفر الفطريات عادة البيئة الداعمة، على حين تأتي الإمدادات الغذائية من التمثيل الضوئي للطحالب.

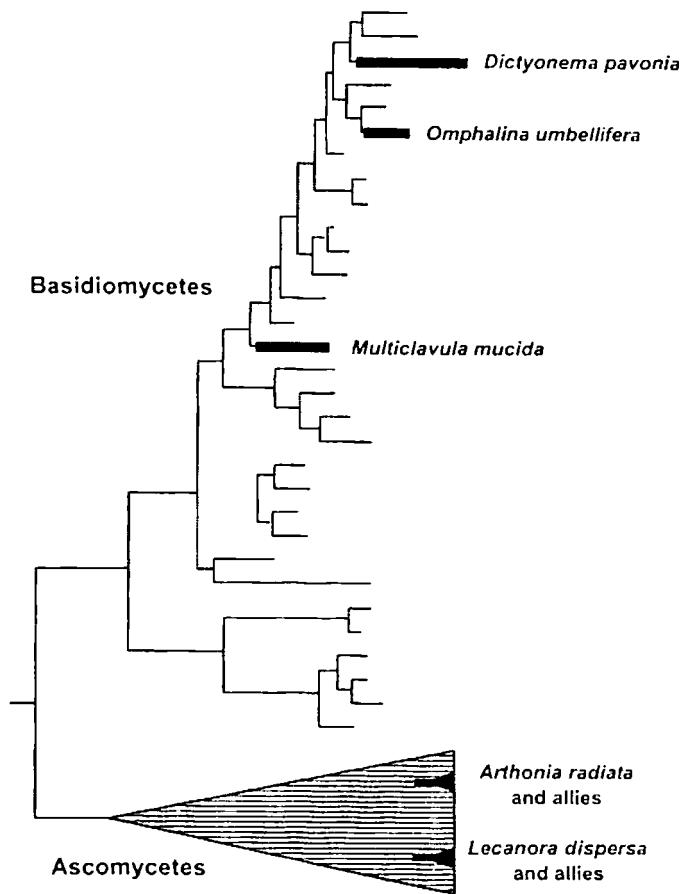
على أية حال يمكن للطحالب في بعض أنواع الحزار أن تعيش من دون الفطريات، والعكس صحيح، وبناء على ذلك يمكن أن تمثل بعض الحزاريات ما يسمى بظاهرة ما قبل التعاون Protocooperation بدلاً من تبادل المنافع الصريح، وعلاوة على ذلك فلا تستبعد إمكانية التفاعلات السلبية في بعض حالات المشاركة بين الفطريات والطحالب؛ مثل ما يمكن أن يحدث عندما يقوم فطر طفيلي بهضم بعض الطحالب المتكافلة (المتعايش معها)، وفي الواقع يوجد ضمن الفطريات التي تعيش حر، ما يمكنها من التحالف تصنيفاً مع أصناف مختلفة لصنع حزازات مع كل من أنواع الطحالب المسيبة للمرض أو الأنواع الرمية (Saprobic) (ذلك التي تتغذى على المواد الميتة أو المتحللة) على حد سواء، وهناك بصفة عامة أنواع عديدة من الحزاريات، مما يعني أن فطريات وطحالب مختلفة دخلت في تلك المنظومة.

ولدراسة العنصر الفطري في المعادات التطورية، طابق أندريرا جرجاس وزملاؤه Andrea Gargas and colleagues (١٩٩٥) نمط حياة الحزار على تصنيف جزيئي (على أساس تسلسل دنا الريبوسومات) ل什رات من الأنواع التي تمثل مجموعتين تصنيفتين رئيسيتين، وهما: الفطريات الزفقة Ascomycetes (الخمائر yeasts، والعنف molds، والمورلز morels، والكمأ truffles) والداعميات

(سموتس smuts والصدأ mushrooms)، وفطر عيش الغراب Basidiomycetes، وكان الهدف من وراء ذلك مزدوجاً : تحديد أقل عدد من الأصول المستقلة للفطريات لنمط حياة الحزار؛ للتعرف على ما إذا كانت أنماط التعايش التكافلي قد تطورت عن أنواع تفاعلات أكثر طفيلية.

وتخلص نتائج تحليل تصنيف الخواص في الشكل ١٣-٥، وهي تظهر بشكل قاطع أن الفطريات دخلت تجمعات تكافلية مع الطحالب فيما لا يقل عن خمس مناسبات تطورية منفصلة: ثلاث مرات في حزمة ذرية للفطريات الداعمة (Ascomycete)، ومرتان في حزمة الفطريات الزرقية (Basidiomycete). وفيما يتعلق بالمجموعة الأولى، فقد وجد اثنان من ثلاثة من بين الفطريات الداعمة (Omphalina umbellifera و *mucida Multiclavula* *Basidiolichens*) التي نُرست "Basidiolichen" ينتجان بنيات ناجحة خالية من الطحالب، ومثل كثير من أقاربهم الذين لا يعيشون في حزار مثل فطر عيش الغراب، مما يشير إلى حدوث تغيرات قليلة نسبياً أثناء الانتقال إلى التعايش في مثل هذه الحالات التطورية.

أما الفطر الثالث Dictyonema pavonia الذي يمثله *Basidiolichen* فهو فطر قريب الصلة من فطريات تعفن الخشب. وله جذور تطفلية (خيوط أو أنسجة تطفلية Hyphae للفطريات) تتغلغل بين خلايا الطحالب المشاركة، ومقارنة بالفطريات الزرقية، (انظر الشكل ٥ - ١٣) يشكل فطر *Lecanora dispersa* أيضاً جذوراً تطفلية للاتصال اللصيق مع شركائه من الطحالب، ومن بين شركائه التطوريين يوجد عديد من الأشكال الفطرية الرمية، وأخيراً، فإن لفطريات *Arthonia radiata* التي تدخل في تشكيل الحزازات جذوراً تطفلية تتغلغل بشدة بين الخلايا الرمية (التفافلية) للطحالب، وعلى ذلك، يعيش هذا النوع بصفته طفلياً - إلى حد بعيد - كما أنه عاشر في الوقت ذاته. علاوة على ذلك فإن فطر *Arthonia* بعد رفقة تطورياً للمجموعات الفطرية التي تشمل مسببات الأمراض النباتية شديدة الضرر Virulent، وقد أكدت الدراسة التي أجرتها جارجاس وزملاؤه (١٩٩٥) فكرة كانت محل شك منذ مدة طويلة، بأن فئة الحزار،



الشكل ١٢ - ٥

خمسة أصول تطورية مستقلة عن أنماط حياة الحجاز (خطوط سوداء غليظة وحزم)، استخلصت من تحليل خريطة التصنيف التطوري للخواص المعتمدة على التصنيف الجزيئي لحوالي ٧٠ نوعاً من الفطريات (جرجاس وزملاؤه، ١٩٩٥)، وقد شملت التحليلات الأنساب الحالية التي تمثل أكثر من ٣٠ جنساً شملها البحث من الدعاميات (الأنساب موضحة في التفاصيل أعلاه)، كما شملت أكثر من ٤٠ جنساً من الفطريات الزقية (الأنساب مبنية في شكل الموجز في الحزمة الموضحة في الجزء السفلي). تظهر في هذا التصوير تشعبات كل من *Lecanora dispersa* و *Arthonia radiata* وأشباهها، منغمسة بعمق داخل حزمة الفطريات الزقية.

على الرغم من أنها مجده من الناحية الإيكولوجية، فإنها ليست وحدة متماسكة من حيث الأصل التصنيفي. كما وضحت الفكرة القائلة: إن نمط حياة الحزار حالة مستحدثة انبثقت من أنماط متعددة من ترابط السلف، وأن التقدم لا يتجه دائمًا من تحول التطفل العدواني إلى منفعة متبادلة ودية. وعلى الرغم من أن كلاً من الفطريات الرمية، والمسببة للأمراض، أصبحت في بعض الأحيان تكافلية، فإنه يبدو من المرجح أن المستويات المختلفة من التعايش التعاوني وحالة ما قبل التعاون والتطفل هي حالات غير ثابتة نسبيًا ودائمة التغير من الناحية الإيكولوجية والتطورية.

وفي الواقع، تبدو التفاعلات التي تحدث بين الفطريات والطحالب في بعض مجموعات الحزار أقرب إلى كونها نوعاً من الصراع، بدلاً من كونها تحالفاً سعيداً. خلاصة القول: إن الحزار يتكون من الفطريات والطحالب؛ مثله مثل غيره من أشكال تفاعلات الحياة، تبني في الأساس على المصلحة الذاتية الانتهازية.

الفصل السادس

الصفات الخلوية والفيسيولوجية والجينية

تناولت الفصول السابقة في المقام الأول دراسة تصنيف الخواص من ناحية السمات الخارجية الظاهرة - الشكل المورفولوجي، والسلوكيات، وأنماط الحياة - التي غالباً ما تكون مرئية بسهولة لعين المراقب المجردة، وسوف يبين هذا الفصل كيف يمكن لتحليلات تصنيف الخواص المقارن أن تطبق بالمثل على السمات الداخلية المجهرية؛ مثل التركيب الجزيئي للقائين، أو الوظائف الخلوية، أو وظائف الأعضاء، أو الآليات الوراثية وما يتبعها من بناء جينية داخلية *Intragenomic* "متتبعة إلى الميكروبات Microbial associates" (بما في ذلك الفيروسات والعناصر الجينية التقليدية *Transposable elements*). وسوف ننظر، على سبيل المثال، [١] كشف عن طرق تصنيف الخاص بـ شأن الأسس التطورية الجينية لتحديد الجنس، وتطور العين، وأشكال جسم الميتازوون "metazoan" (الحيوان متعدد الخلايا)، وآليات إصلاح الدنا في الخلايا، وسوف نرى كيف طورت مختلف الأسماك إنتاج بروتينات مضادة للتجمد، والقدرة على إنتاج تيارات كهربائية، وأن يكون لها دماء حارة، وسوف نتبع مسار التاريخ التطوري الحديث لفيروسات HIV التي سبب مرض نقص المناعة البشرية "الإيدز". وفي الحقيقة، يمكن التعرف بدرجة أو بأخرى على أي موضوع يتعلق بالبيولوجيا الخلوية، بدءاً من الكيمياء الحيوية إلى الطب وعلم الأوبئة، من خلال تحليلات تصنيف الخواص المقارن.

التخمير في المعدة الأمامية (الكرش^(١))

استخدمت معظم الدراسات المشار إليها في هذا الكتاب البيانات الجزيئية كخلفية من تصنيف الخواص لتقسيم التأريخات التطورية للمورفولوجيا

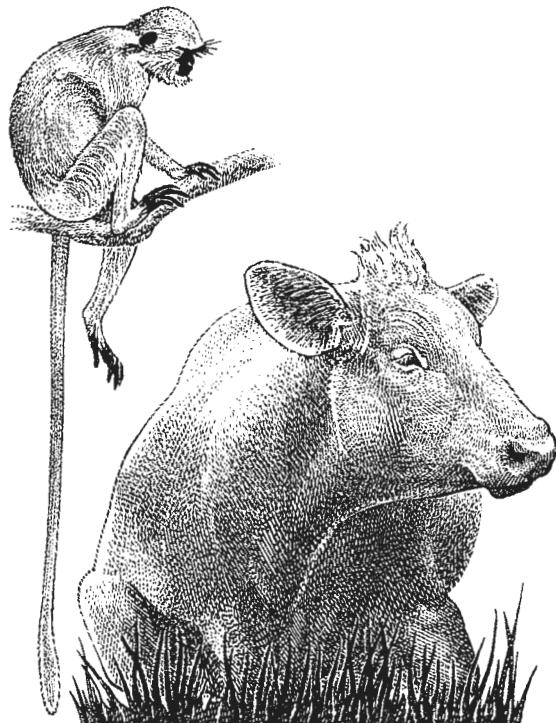
(١) الكرش: تتكون معدة الحيوانات المجترة من أربعة أجزاء: الكرش، والشبكية، والورقية، والأفعحة، والكرش هو الجزء الأior وأكبرها حجماً.

أو للصفات الأخرى للكائنات، ويتمثل المنطق العام في أنه عندما يتم فحص أو معايرة مئات أوآلاف من الصفات الوراثية للأنواع (كما هو الحال عادة مع معرفة التسلسل في أحد البروتينات أو الدنا)، فإن أي تشابه جزيئي واسع النطاق، ومعقد يكون قد لوحظ، فلا يرجح أن يكون قد نشأ من خلال تطور تقاربي، ولا بد أن يعكس بذلك الأصول التصنيفية الحقيقة التي انحدر منها، ومع تأسيس بناء تصنيف قوي معتمد على تحليلات الجزيئات فإن أية حالة من حالات التطور التقاربي في أشكال الكائن الظاهرية (مثل وجود كياء في الطيور أو تطور المشيمة في الأسماك، أو التكاثر بالولادة في الزواحف)، يمكن تحديدها والتعرف عليها وتفسيرها بسهولة.

ويصف هذا الجزء إحدى الحالات التي طبق عليها هذا المنطق ولكن في اتجاه معاكس، وفي إطار هذا الوضع المعكوس تم استنتاج حالة استثنائية من التطور التقاربي على المستوى الجزيئي، من خلال الرجوع إلى إطار تصنيف خواص، تم تأسيسه بأمان من الأدلة التقليدية للتصنيف النوعي (الشكل الظاهري "المورفولوجية" وغيرها)، وبعد التطور التقاربي على أي مستوى من مستويات التنظيم البيولوجي مؤشرًا قويًا لأفضل تصميم تطوري ممكن (أو على الأقل التصميم المفضل حالياً). وعندما يمكن توثيق التفاصيل المدهشة المتعلقة بالتركيب أو الوظيفة الجزيئية بقوة، في خطوط سلالات لا تنتمي إلى بعضها البعض (وعندما يمكن إقصاء عمليات انتقال الجينات الأفقي "البيني" والاحتفاظ بحالة السلف كتفسيرات محتملة)، فيمكن أن يتضح دور الانقاء الطبيعي في تكرار تشكيل تعديلات معينة وبشكل مستقل، حتى على مستوى الأحماض النوويـة، أو البروتينـات، أو العمليـات الفسيـولوجـية.

ويعد التخمير في المعدة الأمامية سمة من سمات التصنيف النوعي، ومن الواضح أنها تطورت بشكل مستقل في مختلف سلالات الفقاريات؛ حيث أصبح الجزء الأمامي من المعدة (ال Krish) معدلاً في الحيوانات المجترة (مثل البقر "بوس

توروس "Bos taurus" ، وفي قرود "كولوبابين" colobine (مثل قرد هانومان طويل الذيل *Presbytis entellus*، وكذلك في إحدى الطيور آكلة أوراق النبات مثل الـ "هواتزن" *Opisthocomos*)؛ وذلك لدعم بكثيريا التخمر التي تساعد الحيوان العائل على هضم الألياف النباتية، وتتوافر الأوراق والأغصان النباتية في معظم البيئات، ولكن قيمتها الغذائية منخفضة (بالنسبة إلى حجمها)، كما أنها صعبة الهضم، وعلى ذلك يكون التطور المستقل للتخمر في كرش المجترات، وقرود هانومان، وطائر الهوازن (الطائر الوحيد المعروف أن لديه مثل هذه القدرة) قد منح كلاً منها القدرة على استغلال منوعات غذائية واسعة المدى.



قرود اللاجور "هانومان" وبقرة مستأنسة

وقد اكتشف العلماء أن هذه التحولات التطورية الثلاثة التي أدت إلى ظهور التخمير في الكرش تضمنت أيضاً تطوراً مترافقاً على المستوى تحت المجهر للجزيئات البروتينية؛ فإنزيمات الـlysozymes، هي فئة من الإنزيمات المحللة للبكتيريا (تدمر البكتيريا) وتوجد هذه الإنزيمات بشكل روتيني في الدموع واللعاب وإفرازات أخرى في معظم الحيوانات، ووظيفتها قتل الميكروبات ذات الضرر المحتمل، وتوظف لysisومات معينة في الحيوانات المجترة، وفروع اللانجور Langurs، وطيور الهواتزن Hoatzins، لتنلعب دوراً رئيسياً في التخمير في المعدة الأمامية، وتقوم هذه الإنزيمات المحللة، في الجهاز الهضمي ذى درجة الحموضة العالية في هذه الحيوانات بتفتيت بكتيريا التخمر وتحليلها كلما مررت من خلال القناة الهضمية، مما يتاح للحيوان العائل (المضيف) الاستفادة من العناصر الغذائية القيمة الموجودة داخل تلك الخلايا، الناتجة من الهضم المسبق للطعام بواسطة البكتيريا، ويقتل عديد من الخلايا البكتيرية في أثناء هذه العملية، ولكن ليس هذا هو المهم؛ فإن البكتيريا تتضاعف بغزارة في الكرش، وتكون مستعمرات كبيرة جدأً، وتستمر في وجودها بسبب ما يوفره العائل لها من مكان مناسب ومنوبة الضيافة في مقابل ما تقدمه البكتيريا من مساعدة في الحصول على مواد غذائية غنية من مصادر قفيرة.

وتميل الظروف البيئية في الجهاز الهضمي لكل مضيف إلى أن تكون مختلفة تماماً عن تلك الموجودة في الدموع أو الإفرازات الأخرى التي تمثل السلف الأصلي لهذه الإنزيمات، بناءً على ذلك فإن للإنزيمات الهاضمة المعينة، التي جاءت في وقت لاحق (من التطور) لتقدم الخدمات الهضمية في الأمعاء، عدة سمات بيوكيميائية جديدة الآن (مثل انخفاض درجة الحموضة المثلى لعملها ومقاومتها للإنزيمات الجهازية التي تفتت البروتينات)، تمكنها من العمل بشكل صحيح في مكانها المناسب في بطん العائل، وتشترك في هذه الخصائص كل

إنزيمات اللايسوزايم في أمعاء الحيوانات المجترة، وقرود اللانجور، وطيور الهاون، وهو يبين وبالتالي كيف يمكن لجوانب جوهرية في وظيفة البروتين، أن تتطور في بعض الأحيان بشكل تقاربي في خطوط نسل متباينة، والأمر الأكثر إدهاشاً هو مختلف التفاصيل الدقيقة الموثقة في تركيب البروتينات الكامنة وراء هذه التقارب الوظيفي، وتوجد على وجه الخصوص في كل مجموعة من الفقاريات التي تقوم بالتخمير في الكرس توليفة فريدة من خمسة أحماض أمينية مستبدلة في اللايسوزمات في المعدة، تميزها عن مثيلاتها الجنينية الموجودة في أماكن أخرى في جسم العائل نفسه، وعلاوة على ذلك فقد أظهرت تحليلات تصنيف الخواص أيضاً حدوث تسارع كبير في تطور جزيئات لايسوزمات القناة الهضمية، متزامن مع توظيف كل منها في مهامه الجديدة في معى الثدييات والطيور.

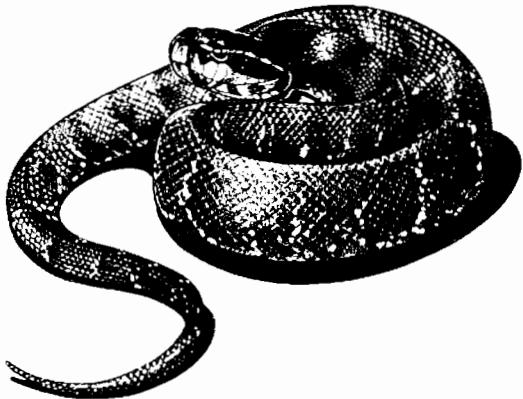
ويتسم تطور الجزيئات، بشكل عام، بأنه تطور متفرق Divergent في المقام الأول، بدلاً من كونه تقاربياً، فإذا ما قورنت، مثلاً، الجينومات العامة للحيوانات المجترة، وقردة اللانجور، وطيور الهاون، فسيتبين أن معظم الجينات المتماثلة وما تنتجه من بروتينات قد راكمت عدداً هائلاً من الاختلافات البنوية والوظيفية عبر زمن تطوري طويل، منذ كان لهذه الحيوانات أسلاف مشتركة، وفي الواقع لو لم يكن التطور الجزيئي متفرقاً في الغالب العام لمالت التصنفيات الجزيئية إلى الاشتمال على كثير من التشويش، أكثر من احتواها على إشارات تاريخية صحيحة، وكانت غير مجده لإمدادنا بمعلومات صحيحة عن الأنساب (وهذا غير صحيح بتاتاً من واقع الخبرة العلمية)، ولهذا السبب بالتحديد ثأني الأهمية العلمية الخاصة للحالات العرضية من التطور التقاربي الشديد في سمات جزيئية معينة (كما في إنزيمات اللايسوزمات في كرس الفقاريات)، ولهذه السمات أهمية علمية خاصة؛ لأنها توفر أدلة دامجة على أن الانقاء الطبيعي يمكن أن يعزز، في بعض الأحيان، عودة حدوث تلك السمات الهيكلية والوظيفية في الصفات الجزيئية (وكذلك على نطاق أوسع على المستوى العضوي).

سموم الثعابين

يوجد في العالم ما يقرب من ٣٠٠٠ نوع من الثعابين، ينتمي حوالي ٨٠٪ منها إلى فصيلة الأفعويات كولوبروديما *Colubroidea*، وهي العائلة التصنيفية الكبرى التي تضم كافة الأصناف السامة المعروفة، وهناك عدد قليل نسبياً من أنواع كولوبروديما ينتج سموًّا قوية، ولكن تلك التي تفعل ذلك (مثل الثعابين المرجانية *Coral snakes*، والأفاعي المجلجة *Rattlesnakes*) غالباً ما تعد أمزجة قاتلة، وتفرز الثعابين السموم عن طريق غدد سامة خاصة، ومن ثم، اعتماداً على نوع الثعابين، يتم حقن السموم في الضحايا عن طريق أحد أجهزتها؛ مثل الأنياب الأمامية الكبيرة، أو أسنان غير متمايزة نسبياً، أو أنياب متحركة في الجزء الخلفي من الفك.

وقد حسنت التحاليل التي أجريت مؤخراً على أساس سلسلات الدنا وشكل البنية المقارن للتقديرات العلمية لتصنيف الثعابين، ووفرت بذلك وجهات نظر تاريخية جديدة للخصائص المرتبطة بالسمية، على سبيل المثال ترى الأغلبية (وإن كانت ليست كل الآراء متتفقة بعد) أن العدد التي تفرز السموم، نشأت عند بداية تفرع الكولوبروديما، وأن التهذيب التطوري (بما في ذلك خسائر متعددة، وإحكام تصميم جهاز حقن السموم) حدث في وقت لاحق.

وقد خضعت السموم ذاتها في الآونة الأخيرة لتحليل تصنيف الخواص، ويفتت أحد الاكتشافات فيما يبدو من نشوء كل فئة أو عائلة من السموم، كلما حدث تعديل واسع لأحد البروتينات - أو غيره - من بروتينات الجسم التقليدية وتم توظيفه تطوريًا للانضمام إلى الترسانة الكيميائية لسلالة معينة من الثعابين، وجاءت الأدلة على ذلك من تحليلات جزيئية مفصلة للسموم الحديثة للثعابين، التي ما زالت مكوناتها البروتينية، على الرغم من تغيرها بشكل كبير، تحافظ بالصفات الأساسية



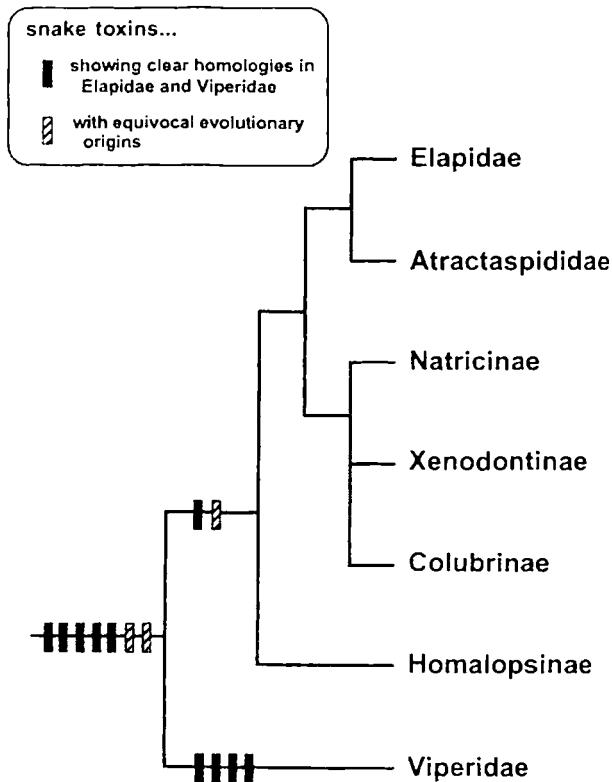
ثعبان ذو فم قطني

(أي البصمات التاريخية) لبروتينات الجسم الأصلية التي نشأت منها، وجدير بالذكر وجود عائلات عديدة من السموم المتميزة والمتنوعة، وهي تشمل فئات كيميائية حيوية؛ مثل السيساتينات Cystatins، والليكتينات Lectins، والببتيدات المدرة للبول Natriuretic peptides، والبروتينات الإفرازية الغنية بالسيستين Cysteine، وإنزيمات الفسفوليبياز المحللة للدهون Phospholipases وغيرها، غالباً ما تتألف سموم الثعابين، بمختلف أنواعها، من أصناف متعددة من المواد السامة التي لا يؤدي وجودها معاً إلا إلى زيادة الفاعلية الإجمالية لهذه الجرعات السامة، ويشار إلى تلك الترسانة الكاملة من مختلف السموم لأحد الأنواع بـ "مجموعة سم الثعبان البروتينية" Snake-venom proteome.

وقد جرى التعرف في السابق على تكوين بعض السموم المختارة لبضعة أنواع من الثعابين المهمة طبياً فقط، إلا أن الأبحاث الجزيئية الأخيرة توسيعت في التحليلات لنشمل العديد من خطوط السلالات التصنيفية وأنواع السموم، ويلقى الضوء هنا على نتائج إحدى الدراسات التي أجرتها فراري وفوستر Fry and Wuster (٢٠٠٤)، ويظهر الشكل رقم (٦-١) تفصيفاً مركباً للخواص، تأسينا على عديد من الأدلة لسبعين من أكبر المجموعات التصنيفية لثعابين كولوبروديديا، وتنظر أيضًا تفسير

فراي وفوسنر المتعلق بالموقع الأكثر احتمالاً لنشاء أكثر من عشرة أنواع مختلفة من السموم في أثناء تطور الثعابين، وجاءت الاستنتاجات المبدئية من المنطق التالي للباحثين وملاحظاتهم؛ أولاً: جمع فراي وفوسنر وقارنا تسلسل البيانات لأنواع مختلفة من سموم الثعابين في الأنواع الموجودة التي تمثل إيلابيدي *Viperidae* وفابيريدى *Elapidae*، وهذا الفرعان الأكثر بعدها في شجرة تصنيف الخاص للكولوبروديا، وتتألف الإيلابيدي في معظمها من الثعابين المرجانية *Coral snakes*، على حين تشمل الفابيريدى (ثعابين ذات تجاويف *Pit vipers*)، الثعابين نحاسية الرأس *Copperheads*، وذوات الفم القطني *Cottonmouths*، والثعابين المجلجلة، ثم جادل الباحثان بأنه حتى لو كانت بعض الأنواع الموجودة في هذين الخطرين التطوريين شاركت في سوم محددة موجودة لديها (في بنياتها الجزيئية التفصيلية) مما يعد دليلاً قوياً على أنها مرتبطة الأصول التصنيفة، فلا بد أن تكون أنواع السموم هذه قد نشأت قبل تفرع الكولوبروديا التطوري، من ناحية أخرى إذا اقتصر نوع محدد من السم على حزمه واحدة فقط أو حزمه تحتية داخل تصنيف الكولوبروديا فسيظل الاحتمال قائماً بأنه نشأ في وقت لاحق في هذا الفرع وحده (أو بدلًا من ذلك أنه قد فقد بشكل ثانوي أثناء تطور السلالات الأخرى من الكولوبروديا).

وتشير النتائج التي لخصت في الشكل ١-٦، بصفة مبدئية إلى التالي: أولاً، إن توظيف ما لا يقل عن خمسة أنواع من السموم في "مجموعة سم الثعبان البروتينية"، قد سبق على ما يبدو حدوث التنوع والتعدد التطوري في ثعابين الكولوبروديا، ثانياً: ظهرت أربعة أنواع من السموم على الأقل في وقت لاحق، بالقرب من قاعدة حزمه للأفعويات، وأخيراً توجد فئة واحدة على الأقل من السموم، ربما تكون نشأت بالقرب من قاعدة الحزمه الشقيقة للأفعويات (التي تشمل إيلابيدي)، وهناك حاجة إلى المزيد من التحليلات الإضافية للتصنيف من أجل تحديد جزيئي أكثر شمولاً لنقدم صورة عريضة كاملة وأكثر وضوحاً لتطور سموم الثعابين؛



الشكل رقم ٦ - ١

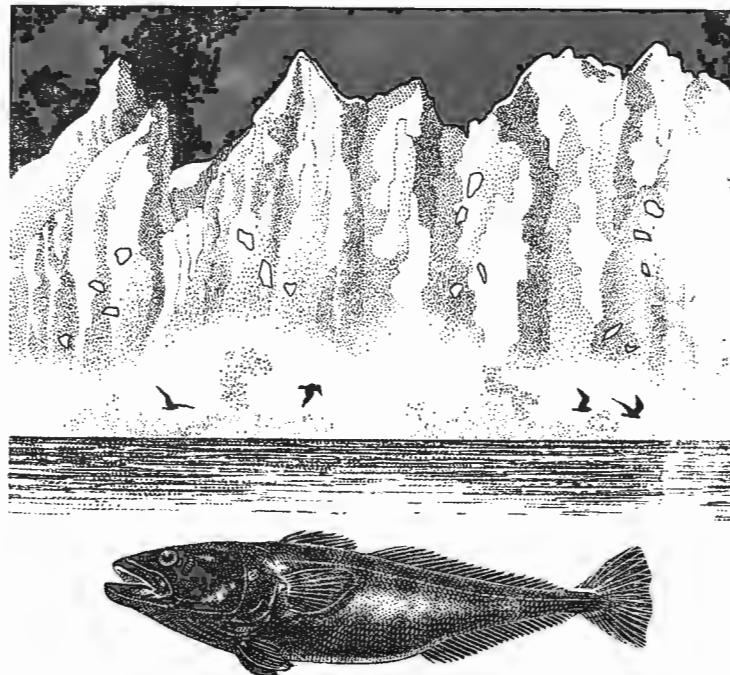
التوظيف المستنجد لـ ١٣ نوعاً مختلفاً من السوم من خلال شجرة تصنيف الخواص لثعابين كولوبروديما (فراي وفوستر، ٢٠٠٤). تشير الخطوط السميكة السوداء إلى السوم التي يدعم تركيبها الجزيئي بقوة وجود تماثل واضح بين تطور إيلابيدي وفأبيريدي، وتشير القضبان المخططة إلى السوم التي لا تزال أصولها التطورية محل جدل، وقد تم فحص الأعضاء من إيلابيدي وفأبيريدي فقط في الجزء الأكبر من هذا التحليل، ومن ثم فإن التركيز الأساسي كان على الأجزاء العميقة للشجرة (وعلى هذا الأساس، لا تظهر في هذا التصنيف السوم التي قد تكون مستخدمة في السلالات المنبثقية لاحقاً في تطور الثعابين).

إضافة إلى ذلك، فإن البيانات المتوفرة حالياً تعطي إشارات قوية بشأن خريطة بروتينات السموم للسلف الأقدم لثعابين الكولوبروديما، ويبعد أن هذا السلف الأصلي كان قد تمكن بالفعل من صنع أمزجة معقدة من الإفرازات السامة، والتي قد تتشابه في وظائفها مع الثعابين السامة الحالية، ومع فحص مزيد من السموم من مزيد من خطوط نسل الثعابين، ومع تنقيح تقديرات تصنيف الخواص (لكل من الثعابين، والسموم المعنية)، فمن المرجح تبين إضافة عديد من السموم وتعديلها وفقدانها (ربما بصفة متكررة) في أحداث متعددة عبر أوقات لاحقة من تطور الكولوبروديما، وإذا صح ذلك فقد يتواءز النمط العام لتطور السموم في الثعابين، مع تطور الغدد التي تفرز السموم: أصول قاعدية قديمة، وكم لا بأس به من الإصلاحات التطورية اللاحقة.

البروتينات المقاومة للتجمد في أسماك المناطق الباردة

لا بد للقفاريات التي تعيش الآن في المناطق القطبية من تحمل البرودة الفارسة للمحيطات التي تصل بشكل روتيني إلى ١.٨ درجة منوية تحت الصفر، (وهي درجة الحرارة التي تتجمد بعدها مياه البحر)، ولم يكن الأمر كذلك على الدوام؛ فقد كان معظم المحيط الجنوبي، الذي يحيطه بكل هائلة من اليابسة، وحتى حوالي ١٥ مليون سنة مضت أكثر دفئاً، ولكن مع استمرار انقسام قارة القطب الجنوبي (أنتارتيكا) عن أستراليا وأمريكا الجنوبية من خلال تحركات الصفائح التكتونية، أدت التغيرات الهيدرографية إلى خفض مستمر لدرجات حرارة المحيط حتى وصلت إلى حالة الصقيع التي تميز القطب الجنوبي اليوم، وفي نصف الكره الشمالي شاهدت المحيطات في خطوط العرض العالية تبريداً ملحوظاً، بدأ منذ حوالي ٢.٥ مليون سنة مضت، مع حلول الحقب الجليدية على المجالات القارية الشاسعة.

وقد طورت الطيور القطبية ذات الدم الحار (مثل البنجوين)، والثدييات (مثل الفقمة والشغال القطبية)، طبقات سميكة من الريش أو الفراء، والدهن تحت الجلد، كوسائل عازٍ (حراريًّا)، للمساعدة في الحفاظ على درجة حرارة الجسم التي تولد د. خلباً وفي المقابل كان على الكائنات القطبية ذات الدم البارد؛ مثل الأسماك نوافعه تحت رحمة الأنظمة الحرارية الخارجية أن تطور ألوانًا أخرى من انتفاعات ضد البرودة الشديدة، وإلا تجمدت أجسامها وأنسجتها وتحولت إلى رات منتجة في هذه المياه، وبعد اكتشاف التطور التقاربي على مستوى جزيئات الجلايكوبروتينات Antifreeze glycoproteins المقاومة للتجمد الموجودة بتساوي في مجموعتين من الأسماك البحرية متبعتين تصنيفيًّا وجغرافيًّا، من ثر الاكتشافات سخونة في جميع المقالات العلمية.



سمكة جليدية عملاقة من أنتارتيكا

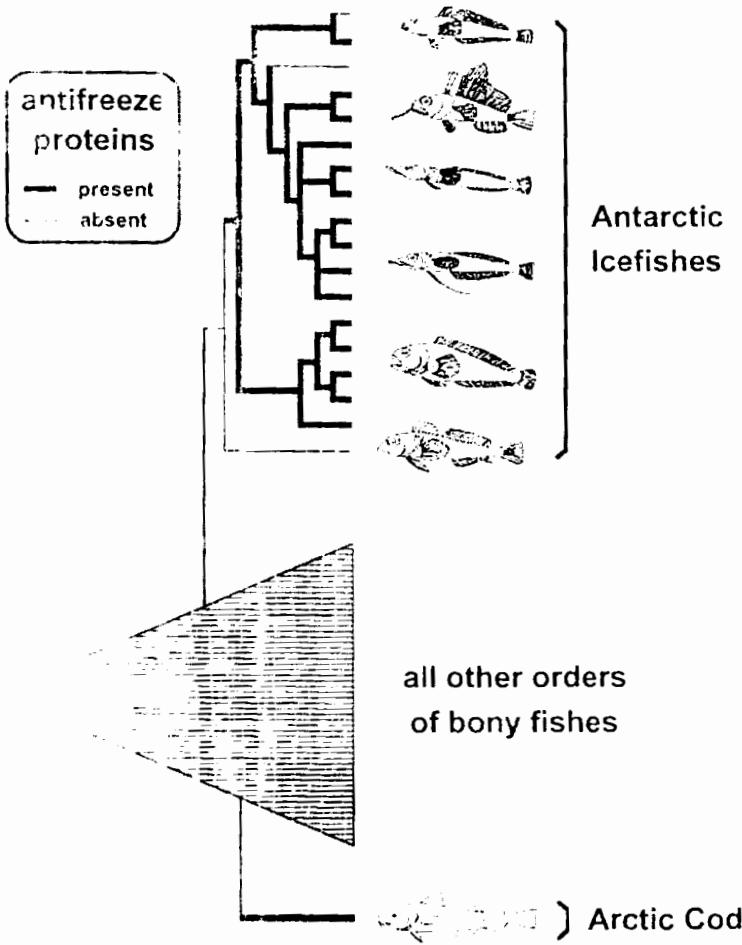
وتكون ١٠٠ نوعاً من الأسماك الجليدية (نوتونثينويدي Notothenioidea، من رتبة Perciformes، ورتبة فوقية Acanthopterygii) أكثر من ٩٠٪ من التشكيلة الإجمالية لأسماك القطب الجنوبي فيما يتعلق بتنوع الأنواع والكتلة الحيوية. هنا، وتمتلك معظم الأنواع التي جرى فحصها حتى اليوم جزيئات من جلايكوبروتينات معينة تربط تكون بلورات التلوج، وتختفي من درجة الحرارة اللازمة للتجمد سوائل جسم الأسماك، وبصفة عامة، تقلل من احتمال تعرض الأسماك للوفاة بأسلوب مشابه لما تفعله السوائل المحتوية على مادة الـ "جلايكول" التي تستخدم لمقاومة مياه تبريد المحرك للتجمد وحماية أداء السيارة في الشتاء القارس، ويكون كل جلايكوبروتين مقاوم للتجمد من أحد السكريات الثانية (كريبوهيدرات) مرتبط بوحدات بسيطة من ببتيدات متكررة، يحمل شفرتها مختلف الأعضاء في عائلة كبيرة من الجينات، وقد دلت التقديرات الجزيئية على أن جينات الجلايكوبروتينات المقاومة للتجمد في أسماك النوتونثينويدي تطورت غالباً من موقع في السلف، خاص بما يشبه أحد إنزيمات البنكرياس (الтриپسينوجين Trypsinogen-like).

وعلى الطرف الآخر من العالم، وبالمثل، تمتلك أنواع عديدة من أسماك الـ "قد" (جاديدي Gadidae، رتبة جاديفورمس Gadiformes، ورتبة فوقية باراكانتوبيريجاي Paracanthopterygii) جلايكوبروتينات مقاومة للتجمد، ذات تركيب جزيئي (بعد استكمال ترجمتها من الجينات)، وخصائص للحماية من التجمد، مماثلة في الأساس لتلك الموجودة في أسماك نوتونثينويدي في القطب الجنوبي.

وعلى أية حال، تشير مختلف الدلائل إلى أن لجينات هذه البروتينات نفسها نشأة تطورية مستقلة تماماً في كل من أسماك "القد" والأسماك الجليدية، جدير بالذكر أن هاتين المجموعتين من الأسماك بعيدتان من كل من الناحية التصنيفية

(كما يستدل على ذلك من انتفاء كل منها تصنيفياً إلى رتبة تحية مختلفة). ومن الناحية الجغرافية (يفترض أن وجود كل منها كان دائماً، وكما هو الآن، مقصوراً على أحد الأقطاب المقابلة من الكوكب)، وفي الواقع تتفق كل الأدلة المورفولوجية، والأحفورية، والمناخية التاريخية **Paleoclimatic**، مع الرأي بأن هذين الخطين من الأسماك افترقا عن بعضهما البعض منذ زمن طويل قبل الاحتياج إلى البروتينات المقاومة للتجمد، وثانياً، تدل تحليلات التصنيف على أن سلسلات البروتينات المقاومة للتجمد في أسماك الـ"قد"، لم تتطور من جين مسؤول عن التريسينوجن (وهو عكس الموقف في الأسماك الجليدية، وأخيراً يختلف كثيراً من التفاصيل الجزيئية المتعلقة بجينات البروتينات المقاومة للتجمد (مثل الحدود الدقيقة بين سلسلات الإنزيمات **Intron** والإكسونات **Exon**) في أسماك الـ"قد"، عنه في الأسماك الجليدية، إلى درجة تتطابق باستقلالية الأصول التطورية.

إذاً، تظهر الخلافات التصنيفية بشكل قاطع أن جينات البروتينات المقاومة للتجمد اكتسبت مرة واحدة على الأقل قرب قاعدة حزمة الأسماك الجليدية في القطب الجنوبي، ومرة أخرى مستقلة في أسماك الـ"قد" في القطب الشمالي، وعلاوة على ذلك فقد فقدت هذه البروتينات، بشكل ثانوي في الغالب، في بعض أنواع الأسماك الجليدية (انظر الشكل ٢-٦) التي تستوطن مناطق في خطوط عرض أقل قسوة حرارية، وتقع مباشرة خارج المنطقة القطبية تحت الصفرية؛ بناءً على ذلك فإن مجرد وجود أو غياب هذه التألفمات الكيميائية الحيوية ينم عن البيئات الحرارية التي خاضتها هذه الأسماك أكثر مما يفعل بشأن الميلوں التصنيفية لهذه الأسماك، ويصدق القول نفسه بشأن سوائل السيارات المقاومة للتجمد، المطلوبة في الأجواء الباردة، بغض النظر عن المصانع التي أنتجت السيارات.



شكل ٦

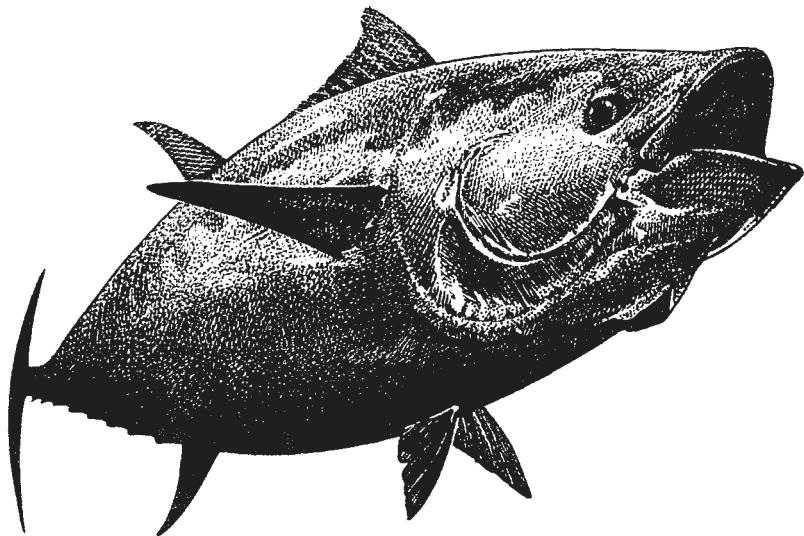
تصنيف تطوري معتمد على دنا المايلوتوكوندريرا لممثلي عن أسماك التوتينيودي الجليدية من القارة القطبية الجنوبية (بارجيلوني وزملاؤه Bargelloni *et al.* ١٩٩٤). مبين أيضاً ما هو معروف من وجود أو غياب الجلايكوبروتينات المقاومة للتجمد في هذه الأسماك (لم يتم بعد فحص كل الأنواع). وفي سمك الــ٦ــقــدــ من القطب الشمالي، وكما هو موضح بيــدــو أن المنشأ التطوري من حزمة الأسماك العظمية منفصل تماماً في هذه الأسماك.

الدماء الحارة في الأسماك

تتميز تقريبا كل أنواع الأسماك العظمية في العالم (٣٠,٠٠٠ نوع) بأنها باردة الدماء أو Ectothermic (تحتمل الحرارة في درجة حرارة الجسم)، بمعنى أن أجسامها تبقى، بصفة تقريبية، في إطار فارق درجة أو درجتين عن درجة حرارة الماء المحيط بها، ويقتضي أحد الأمثل في أن تلك الأسماك العظمية تتنفس من خلال خياليم ذات مساحات سطحية كبيرة، وهناك يسمح التقارب الشديد بين الدم البارد والدم الدافئ في الماء بارتفاع سرعة افراز أي حرارة جسمية يمكن أن تولدها هذه الحيوانات من ٣٥٪ إلى ٦٠٪ من إجمالي استخدام القرارات البدائية Aerobic capacities لعضلاتها والأدرينالين.

ومن ذلك، فإن من الأنواع التي تعيش في المحيطات من رتبة سكمبريداي Scombroidea (ست أشيب - و المنقار Billfish، والتونة Tuna، والماكريل Mackerel) تتصف بدرجات حرارة جسدية من خلال وسائل التمثيل الغذائي، وبعد ذلك تتحمّل الحرارة الداخلية لهذه الحيوانات مرموقاً بشكل خاص؛ لأن كثيرة من الأسماك السكمبريداي تعيش في مياه المحيطات شديدة البرودة في خطوط العرض التي تقع فيها.

ومن أجل مزيد من التوضيح، نحن متى وكيف تصورت خاصية المحافظة على الحرارة الداخلية في أسماك السخنرود - في قام بنيوك وزملاؤه Block et al. ١٩٩٣ عمل خارطة لتوزيعات الصفات الفسيولوجية ذات العلاقة ومطابقتها على شجرة تصنيف (مقدرة على أسماك سلالات دنا السايتوكوندريريا لحوالي ٣٠ نوعاً من الأسماك ذات المنقار، والتونة، والماكريل) (شكل ٦-٣). وقد وثق الباحثون بذلك أن للحفاظ على درجة الحرارة في هذه الأسماك ثلاثة منابع مستقلة على الأقل، يتضمن كل منها منظمة متميزة من التذاكيات، وتقع في واحدة من شريحتين فسيولوجيتين أساساً.



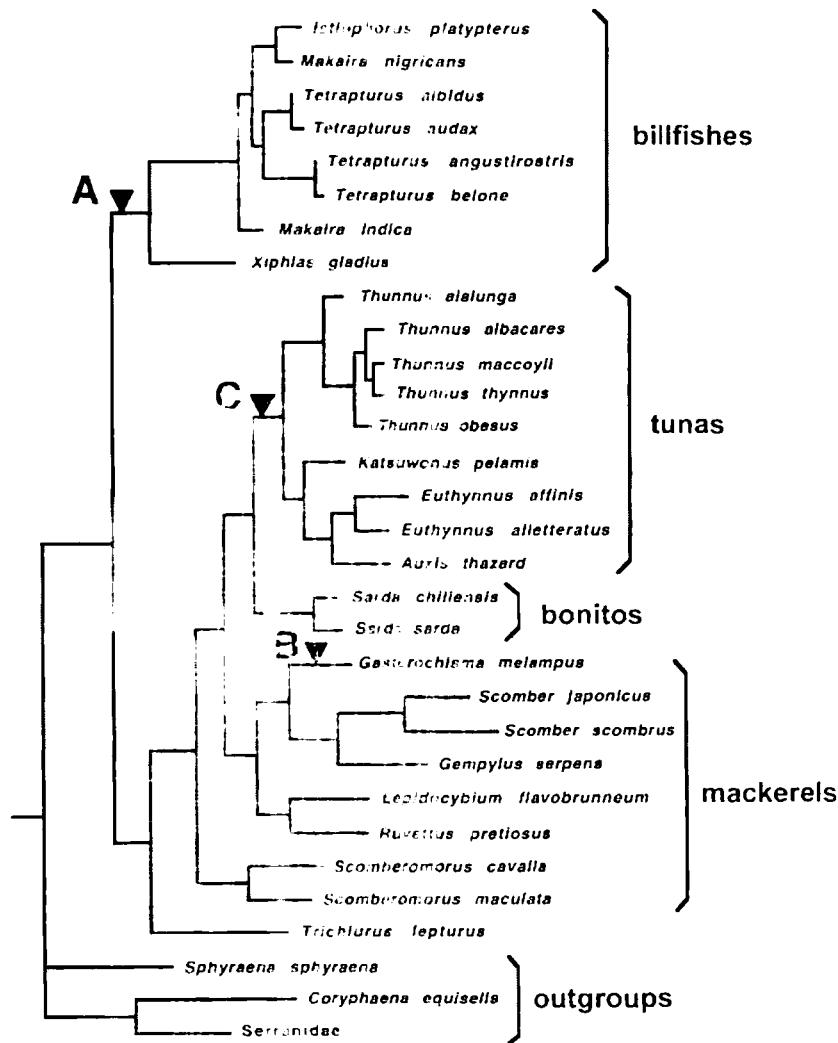
التونة ذات الزعانف الزرقاء

تحقق أفراد حزمة التونة التدفئة الحرارية الداخلية بأسلوب مشابه في عمومياته للطيور والثدييات؛ بمعنى امتلاكم معدلات مرتفعة للتمثيل الغذائي مقارنة بتخفيض التوصيل الحراري للجسم ككل، وتولد العضلة الحمراء "الهوائية" **Red aerobic muscle** التي تجعل من التونة سباحة قوية، معظم هذه الحرارة الأيضية (الناتجة عن التمثيل الغذائي)، التي يُحتفظ بجزء كبير منها داخل الجسم من خلال نظام خاص في تصميم مسار الأوعية الدموية يسمح بالتبادل الحراري في الدماغ، والعضلات، والأحشاء **Vascular countercurrent heat exchange**، وما يسهل احتفاظ الجسم بالحرارة وضع كل العضلات الحمراء في موقع مركزي من الجسم بالقرب من العمود الفقري (على عكس موقع العضلات الحمراء، تحت الجلد مباشرة، في الأسماك العظمية الأخرى)، وفي المقابل فإن لدى كل أنواع أسماك السكوبوروبيدي الأخرى، التي تولد الحرارة داخلياً، نظاماً استحرارياً (تدفئة) ججمياً؛ حيث تجري تدفئة دماغ السمكة أو عينيها فقط، بفارق واضح عن درجة حرارة المياه الخارجية.

ويبدو أن لتدفئة الرأس (استحرار الجمجمة) في حد ذاتها مسببين منفصلين من الناحيتين الفسيولوجية والتطورية؛ فلدي كل أعضاء حزمة الأسماك ذات "البوز" المدبوب (سورد فيش Swordfish، وسائل فيش Sailfish، ومارلين Marlins)، عضو حراري يتكون من خيوط العضلة المستقيمة العليا Superior rectus muscle fibers بالقرب من العين، التي تنتج حرارة من خلال عمليات التمثيل الغذائي، وتختزن الحرارة محلياً من خلال تعديلات في نظام الأوعية الدموية تسمح بمرور الدم في اتجاهات عكسية؛ بحيث تشكل منظومة للتبادل الحراري أسفل الدماغ.

وأما في النوع الوحيد المعروف من أسماك الماكريل (Gasterochisma melampus)، فتوجد منطقة حرارية مشابهة في الرأس، ولكنها تتكون من خيوط العضلة المستقيمة الجانبية (الوحشية)، التي تنشأ أثناء نمو الجنين من أنواع خلايا مختلفة عن تلك التي ينشأ منها العضو الحراري في الأسماك ذات الأبوار المدببة. بناء على ذلك، يبدو أن للاستحرار الداخلي في أسماك السكومبر وبيدي ثلاثة أصول تصنيفية، على حين أن للاستحرار الرأسي أصلين، وأن لكل من الوسائل الفسيولوجية المعينة لتوليد الحرارة والمحافظة عليها أصلاً تصنيفياً تطورياً واحداً (الشكل ٣)، وتشي هذه التصنيفات التطورية المختلفة، كما أنها توضح، التفرقة المهمة الشائعة بين "الصفات" Attributes النطوريه والـ"خواص" Characters (كما يجري تعريفها بالمعنى الضيق، بدلاً من المنظور المتحرر الواسع)، وبتعريفها الدقيق، فإن الصفة (مثل الاستحرار الداخلي) هي الموجز العام أو المركب، لنوع مظير الكائن العام، وأما الخاصية (مثل استحرار الرأس) فتمثل وصفاً أكثر تحديداً ل النوع التصنيف.

ومن الواضح أن تلك مجرد ملاحظات على الطريق، وعلى أيام حال فإن الاستحرار الرأسي يمكن اعتباره أيضاً صفة صغيرة أو مختزلة، مثله في ذلك مثل ما يمكن إطلاقه على كل طبقة من الخيوط العضلية المشاركة في تكوين أحد "الأعضاء الحرارية" وهلم جراً، وال فكرة الأساسية هي أن التمييز في صفات الكائن، من منظور مستويات متعددة من الشمولية، عبر أعلى مستوى من الصفات إلى الخاصيات يمكن أن يكون في مجمله أكثر إفاده بشأن الأصول التطورية والمسارات من مجرد التحليلات فقط على أي مستوى معين وحده.



شكل ٦ - ٢

تصنيف تطوري جزيئي لممثين عن أنواع السكومبريدات. مؤسس على بيانات تسلسلات دنا المايتوكوندريا (بلوك وزملاؤه ١٩٩٣). شير الحروف A، B، و C إلى الأصول التطورية للأشكل الفلسيولوجية المميزة لهذه الأسماك (انظر النص).

عث، ويشير الاكتئاف بين الاستحرار الداخلي أصولاً مستقلة ومتكررة في نسق السكومبرودي إلى وقوعها تحت ضغوط انتقائية شديدة في هذه المجموعة النسبية، بشأن ما يعد بستراتيجية أيضية نادرة وباهظة في الأسماك، ويتمثل أحد الانحدارات في ارتفاع ارتفاع درجة حرارة الجسم في التونة وما شابهها بارتفاع مستوى نشاط التمثيل الغذائي اليولياني؛ مما يتيح تحسين الأداء الحركي في فيلقها المتميزة، وهذه احتفل آخر (لا يتعارض مع الاحتمال الأول) في تعديل الاستحرار الداخلي التقليدي؛ لأن، يتيح لأسماك السكومبرودي استغلال مدى يرسع من الأنظمة الحرارية، وعن سبيل المثال تتغذى أسماك السورد فيش (أبو سيف) (*Xiphias gladius*) في كثير من الأحيان على السكودي **Squid** (الحبار) في أعماق المحيط؛ حيث النساء أبزر كثيراً من السطح، كما تقضي بعض الأسماك السكومبرودي فترات كبيرة من حياتها في المياه الباردة الغنية بالفراش، بعد خط عرض ٤٥° شمالاً وجنوباً، وقد يكون مهيأً بصفة خاصة في هذه البيئات أن تقوم الحيوانات بهذه المهمة على الإيمصال، بتدفئة العناصر المحورية لجهازها العصبي (المخ والمخيخ)، وهي تُفَاعِلْ تفعيل هذه التدفئة صفة مرموقة في كل من الخضود - إنه أسلوب السكومبرودي ذات الاستحرار الداخلي.

وهناك عاماً آخر في نبيهة أحد خطوط الأسماك للاستحرار الداخلي، بعيداً عن مسألة نمط النساء لزائرة بالأشواط، وهو كبير حجم الجسم (مع افتراض الشساوي في كل - عدا ذلك): إذ يمكن لأنسجة الجسم العميقه أن تبقى معزولة بجدارة عن التعرض المباشر للبيئة المحيطة في الأسماك الضخمة فقط، وفي الواقع، وفي أمثلة حربى من مجموعات الأسماك، فمن المعروف أن الاستحرار الداخلي قد تطور سلف في أسماك القرش الضخمة من عائلة "لامنيدى" **Lamnidae** (التي تضم القرش **Carcharodon carcharias**). (يصر المثير

التيارات الكهربائية

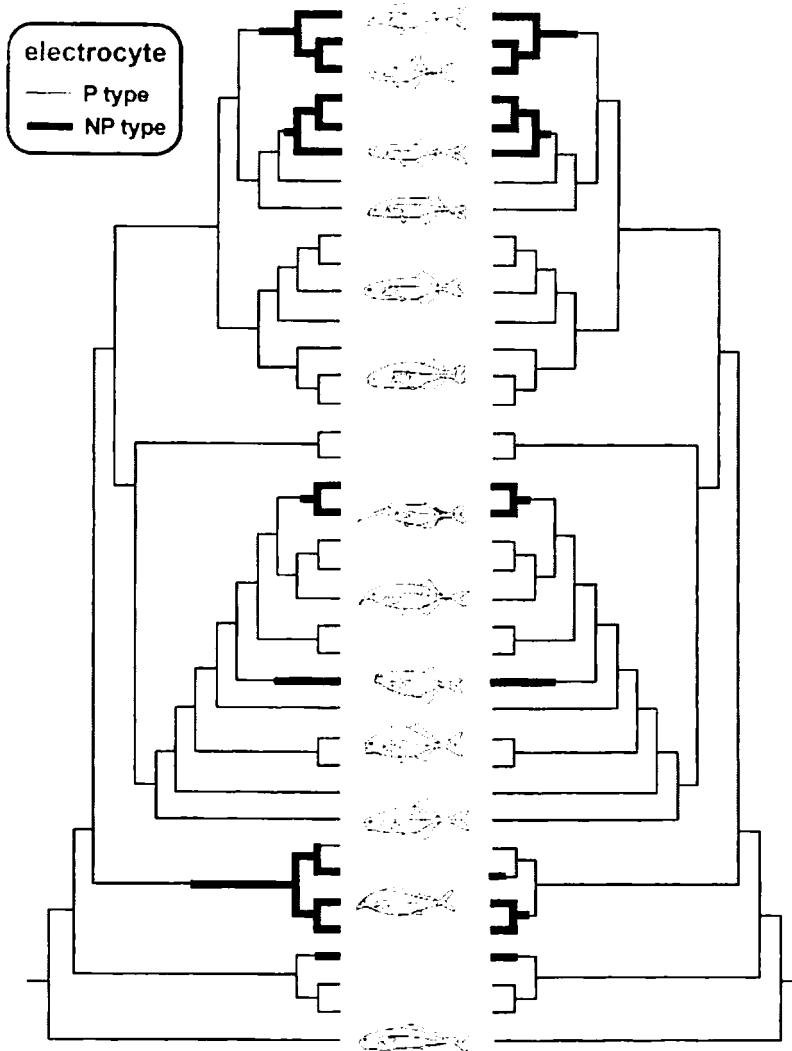
تولد الكائنات التي تحيا في بيئات مائية مجالات كهربائية خفيفة؛ نظراً إلى الاختلافات الأيونية البسيطة بين أنسجة أجسادها والمياه المحيطة بها، وحتى أقل الأنشطة العضلية؛ مثل ضربات القلب أو حركات التنفس، قد تضخم هذه التيارات الكهربائية، وفي المقابل طور عديد من الأسماك من مختلف المجموعات التصنيفية خلايا مستقبلة متخصصة يمكنها الكشف عن تلك الإشارات المنبعثة طبيعياً، وتقوم هذه الخلايا المستقبلة - عند استثارتها - بإطلاق مواد كيميائية ناقلة للإشارات العصبية، تقوم بدورها بتنشيط خلايا عصبية تحمل النبضات الحسية إلى دماغ السمكة، ويوظف كثير من أسماك القرش والسلور Catfish (القراميط) قدرته على الإحساس الكهربائي للمساعدة في تحديد مكان الفريسة، كما أن بعض الأسماك الليلية تستخدم التيارات الكهربائية للتعرف والتواصل مع بعضها البعض (انظر أدناه).

وقد قدمت بعض خطوط الكائنات المائية بالهندسة الكهربائية خطوة إضافية، وذلك من خلال تطوير أعضاء جسدية تولد مجالات كهربائية عن عمد، وعلى سبيل المثال تستطيع الأعضاء الكهربائية المغمورة في العضلات الجانبية لسمكة ثعبان البحر Eel الكهربائية من جنوب أمريكا *electricus* إطلاق نبضات أقوى من ٥٠٠ فولت، بشدة حوالي ١ أمبير، وهو ما يكفي لصعق سمكة قريبة أو غير ذلك من الفرائس (وأيضاً لإصابة حيوانات أكبر، بما في ذلك البشر)، وفي أسماك أفريقيا الكهربائية تجري الأعضاء الكهربائية بطول الجسم تحت الجلد، وت تكون من ألياف عضلية مرتبة على التوالي: مثل الواح بطاريات السيارات، ويمكنها توليد تيار يصل إلى حوالي ٣٠٠ فولت، وتتضمن الأسماك الأخرى التي تولد الكهرباء لاصطياد الفرائس، أو لإبعاد المفترسين، أو للتواصل مع بعضها

بعض الأسماك "المبحلة في النجوم" (Uranoscopidae) Stargazers التي تتشاًء أعضاؤها الكهربائية من عضلات العين، والأسماك السكينية الشبحية (Apteronotidae) Ghost knifefishes التي تأتي الكهرباء فيها من خلايا عصبية معدلة، وأنواع مختلفة من أسماك الراي (Torpedinidae) Ray التي تتمتع بأعضاء كهربائية مزدوجة، إما في منطقة الرأس، وإما على "الأجنحة"، وتشير حقيقة اختلاف تصميم الأجهزة الكهربائية، وامتلاكها من قبل مجموعة متواضعة فقط من المجموعات التصنيفية للأسماك العظمية (Actinopterygii)، والأسماك الغضروفية (Chondrichthyes)، بشدة إلى أصول تصنيفية متعددة لهذا التكيف الصاعق.

وهناك مجموعة أخرى من الأسماك المكهربة، تتكون من حوالي ٢٠٠ نوع من الأسماك "الفيلية" (Elephantfish Mormyridae) Mormyradi)، وقد سميت هكذا نظراً لامتلاك بعض الأنواع بذنب طويلاً مثل خرطوم الفيل، ومعظم هذه الحيوانات ليلية، وتستوطن وسط أفريقيا وجنوبها، وتنولد الموجات الكهربائية فيها من نسيج عضلي معدل في المنطقة السابقة للذيل (عنق الذيل)، ويصدر هذا العضو مجالاً كهربائياً يحيط بالسمكة، ويعاون الحيوان، بمشاركة المستقبلات الكهربائية، في التعرف على العقبات والطعام، حتى في المياه المظلمة أو العكرة، وربما تستعمل الأسماك الفيلية أعضاءها الكهربائية في التواصل مع الأفراد الآخرين في سيارات سلوكيّة؛ مثل المصاحبة، أو التزواج، أو العدوانية، أو الترابط المكاني أو الاجتماعي.

وقد أجريت تحاليل التصنيف الجيني من أجل إيضاح التأريخات التطورية لمختلف أنماط الخلايا المولدة للكهرباء (خلايا ببولوجية كهربائية electrocytes) في تلك الأسماك الفيلية، ولعله من المهم بصفة خاصة للمختصين في علوم وظائف الأعضاء العصبية التفرقة بين الخلايا المولدة للكهرباء المعروفة باسم خلايا P Penetrating التي تختلف فيها سيفان الخلايا العصبية الحركية



شكل ٦ - ٤

بديلان لإعادة بناء التصنيف التطوري لأنواع الجهاز الكهربائي في ٣٨ نوعاً من الأسماك الفيلية. باستخدام وسائل أقصى الاختزال (ألف و زملاؤه. Lavoue *et al.* ٢٠٠٣). وقد جرى تقدير شجرة التصنيف التطوري من تسلسلات الدنا من كل من جينومات الأنوبي والمايتوكوندريا.

طبقات الخلايا، في مقابل تلك التي تفتقر إلى مثل هذه الفروع المخترقـة Non-penetrating NP، وجدير بالذكر أن الخلايا المخترقـة P في الأعضـاء المولدة للكهربـاء يشتـبه في تخـيـضـتها لـشـقـ التـيارـ الكـهـرـبـائـيـ الـطـرـديـ (المـباـشـرـ DC current) غيرـ المرـغـوبـ فـيـهـ، وـيرـجـعـ السـبـبـ إـلـىـ أنـ تـيـارـاتـ "ـالـكـهـرـبـاءـ الـطـرـديـةـ" قدـ تـشـوـشـ جـزـئـيـاـ عـلـىـ الـخـلـاـيـاـ الـمـسـتـقـلـةـ لـلـكـهـرـبـاءـ فـيـ السـمـكـةـ ذاتـهاـ (ـبـمـاـ قـدـ يـصـعـبـ عـلـىـ السـمـكـةـ تـحـدـيدـ فـرـيـسـتهاـ)، أوـ أنهاـ قدـ تمـثـلـ إـشـارـةـ قـوـيـةـ لـدـعـوـةـ المـفـتـرـسـينـ (ـمـثـلـ سـمـكـ السـلـورـ)، وـلـهـذـهـ الـاعـتـيـارـاتـ يـبـدوـ بـصـفـةـ عـامـةـ أـنـ الـخـلـاـيـاـ الـمـخـتـرـقـةـ Pـ أـفـضـلـةـ منـ قـبـلـ الـانـقـاءـ الطـبـيـعـيـ.

وـسـجـلـتـ نـتـائـجـ خـرـيـطـةـ التـصـنـيـفـ الـطـوـرـيـ لـلـخـواـصـ فـيـ الشـكـلـ ٦ـ٤ـ،ـ وـيـوـضـعـ تـقـسـيـرـيـنـ تـمـ التـوـصـلـ إـلـيـهـماـ باـسـتـخـادـ بـرـامـجـ بـرـاقـصـ الـاخـتـزالـ (ـوـيـتـضـمـنـ كـلـ مـنـهـماـ ٧ـ مـراـحلـ تـطـوـرـيـةـ)،ـ بـشـأـنـ مـوـقـعـ كـلـ مـنـ الـخـلـاـيـاـ الـكـهـرـبـاءـ Pـ وـNPـ عـلـىـ خـرـيـطـةـ تـصـنـيـفـ تـطـوـرـيـ مـسـتـخـلـصـةـ مـنـ بـيـانـاتـ عـلـىـ مـسـتـوىـ الـدـنـاـ،ـ وـيـسـتـتـجـعـ مـنـ كـلـ الـمـنـظـورـيـنـ أـنـ خـلـاـيـاـ Pـ هـيـ حـالـةـ سـلـفـ الـمـورـمـيـرـيـادـيـ،ـ وـنـشـأـتـ مـنـهـاـ الـNPـ بـصـفـةـ ثـانـوـيـةـ فـيـ مـنـاسـبـاتـ تـطـوـرـيـةـ مـتـعـدـدـةـ،ـ وـيـتـضـمـنـ سـيـنـارـيـوـ التـحـلـيلـ الـأـوـلـ (ـالـجـهـةـ الـيـسـرىـ مـنـ شـكـلـ ٦ـ٤ـ)ـ سـتـةـ تـحـوـلـاتـ تـطـوـرـيـةـ مـسـتـقـلـةـ مـنـ خـلـاـيـاـ Pـ إـلـىـ خـلـاـيـاـ NPـ،ـ مـعـ اـرـتـدـادـ وـاحـدـ مـنـ خـلـاـيـاـ NPـ إـلـىـ خـلـاـيـاـ NPـ وـيـتـضـمـنـ السـيـنـارـيـوـ الـأـخـرـ (ـالـجـهـةـ الـيـمـنىـ مـنـ شـكـلـ ٦ـ٤ـ)ـ سـبـعـةـ تـحـوـلـاتـ تـطـوـرـيـةـ مـسـتـقـلـةـ مـنـ خـلـاـيـاـ Pـ إـلـىـ خـلـاـيـاـ NPـ.

فـإـذـاـ كـانـتـ خـلـاـيـاـ Pـ هـيـ الـمـفـضـلـةـ مـنـ قـبـلـ الـانـقـاءـ الطـبـيـعـيـ (ـلـلـأـسـبـابـ التـيـ ذـكـرـتـ أـعـلـاهـ)ـ فـلـمـاـ إـذـاـ حدـثـ مـاـ يـبـدـوـ مـنـ الـاـرـتـدـادـ التـطـوـرـيـ المتـعـدـدـ إـلـىـ حـالـةـ خـلـاـيـاـ الـNPـ فـيـ الـأـسـمـاكـ الـفـيـلـيـةـ؟ـ تـقـوـلـ النـظـرـيـةـ الـمـثـيـرـةـ،ـ التـيـ نـادـىـ بـهـاـ كـارـلـ هـوـبـكـنـزـ وـزـمـلـاؤـهـ Carl Hopkins and colleaguesـ ،ـ بـتـدـخـلـ الـانـقـاءـ الـجـنـسـيـ؛ـ حـيـثـ يـعـقـدـ أـنـ خـلـاـيـاـ الـNPـ تـسـهـلـ اـنـطـلـاقـ الـإـشـارـاتـ مـنـ الـأـعـضـاءـ الـكـهـرـبـائـيـةـ ذاتـ الـمـوجـاتـ الـطـوـلـيـةـ،ـ التـيـ تـيـسـرـ التـوـاـصـلـ الـبـيـنـيـ بـيـنـ الـأـفـرـادـ،ـ وـيـفـرـضـ هـوـبـكـنـزـ أـنـ الـانـقـاءـ

الجنسى قد يتغلب على الانقاء الطبيعي، ويمنح في المحصلة ميزة لخلالا الـNP في أي نوع من أنواع الأسماك الفيلية، تمثل فيه الإناث إلى تفضيل الأزواج من نطق أعضاؤهم الكهربائية موجات طويلة، وال فكرة (التي مازالت مجرد تكهن في الوقت الحالي) أن انتعاثات الموجات الكهربائية الطويلة في الأسماك الفيلية، مثلها مثل الأغاني الطويلة التي يصدق بها بعض ذكور الطيور المغردة، قد تحمل إشارة إلى إحدى الإناث بأن زوجها المستقبلي يتمتع بصحة متميزة و/أو يحمل نوعية رفيعة من الجينات. وفي قول آخر: قد تكون للذكور التي تنشر كهرباء جنسية أكثر ميزة فائقة في عملية التزاوج.

كروموسومات X و Y المحددة للجنس

يمتلك الإنسان وغيره من الثدييات نظام جاميات ذكري غير متجانس من الكروموسومات المحددة للجنس؛ حيث يحمل الذكر كروموسوما واحدا من نوع X، وأخر من نوع Y، على حين تمتلك الأنثى كروموسومين من نوع X، ويتحدد نوع كل وليد بناء على ما إذا لقح حيوان منوي يحمل إما X ، وإما Y، بويضة الأم التي تحمل X، والأمر معكوس تماما في الطيور ذات نظام الجاميات الأنثوية غير المتجانس، يحمل الذكر فيه كروموسومين Z (يماثل كروموسوم X لدى الثدييات)، وتحمل الأنثى كروموسوما واحدا من نوع W (يماثل كروموسوم Y في الثدييات)، وأخر من نوع Z، ويتحدد جنس الذرية بناء على ما إذا لقح حيوان منوي ذو Z كروموسوم، بويضة تحمل إما W، وإما Z كروموسوم.

ولم يكن ذلك إلا مثلاً من ضمن الوسائل المتعددة لتحديد نوع الجنس في مختلف مجموعات الفقاريات كروموسوما واحدا، وعلى سبيل المثال فقد بعض أنواع الأسماك وجود كروموسومات خاصة بالجنس، ومع ذلك تتولى بعض

الجينات الخاصة توجه النمو المبكر للأفراد نحو مسارات الذكورة أو الأنوثة. وتعرف هذه الأنظمة بأنها "جينية" بدلاً من كروموسومية (على الرغم من تضمن أنظمة الكروموسومات الجنسية على جينات محددة للجنس ذات تأثيرات كبيرة على النمو). كما أن هناك كائنات أخرى يتحدد فيها نوع الجنس بناء على البيئة (بدلاً من التقيد بالجينات)، وفي كثير من السلاحف، على سبيل المثال، يتسبب انخفاض، وارتفاع درجة حرارة حضانة البيض في إنتاج إما ذكور، وإما إناث على التوالي.

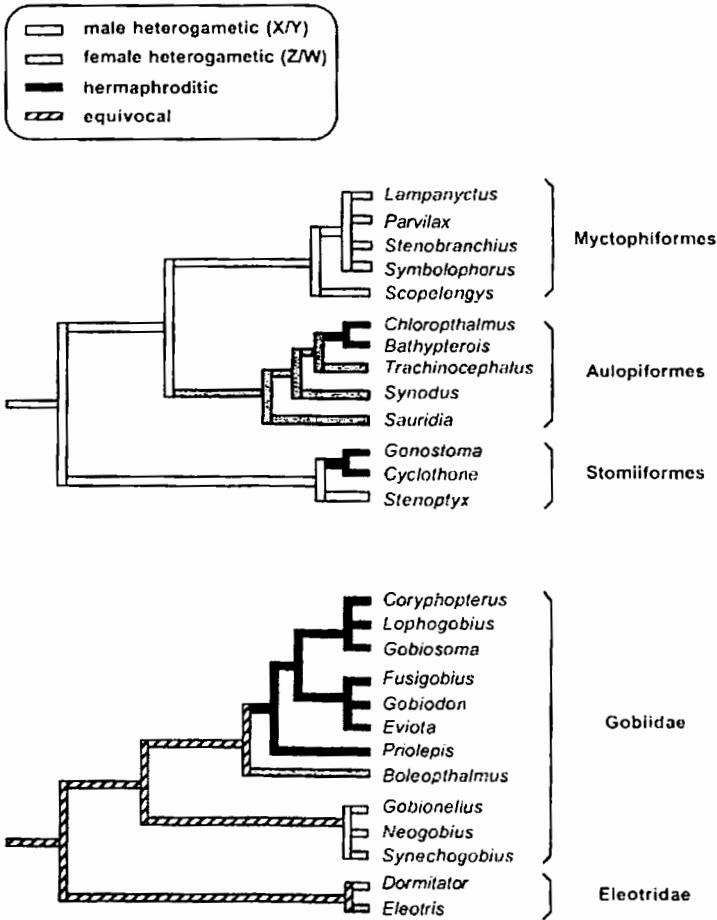
ويتعلق كل ما سبق بالأنواع مزدوجة الجنس *Dioecious*. (جدير بالذكر أن مجرد الإشارة إلى التمييز الموجه إلى إما ذكور وإناث) فهو في حد ذاته غير محدد؛ في تلك الأسماك المختنثة *Hermaphroditic* التي قد يقوم أي فرد فيها بأداء دور الذكور (منتج للحيوانات المنوية)، والأنثى (منتج للبويضات)، إما في الوقت ذاته، وإنما في فترات متعددة من حياته.

وفي الطرف الأقصى تكون بعض أنواع الأسماك والسماللي من إناث فقط وتتكاثر استساخياً عن طريق التوأد العذري (انظر التوأد العذري، الفصل الرابع). وضمن الحيوانات الفقارية، تبدي الأسماك في مجملها، أكثر أنماط التسخيف في تحديد الجنس. وتضم أنواع الأسماك الحية في العالم حوالي ٢٥٠٠ مجموعة ذات أنظمة X - Y مشابهة للثدييات، أو أنظمة Z - W مشابهة للطيور، أو أنظمة جينية غير كروموسومية لتحديد الجنس، أو عذرية التوأد، أو أنصافاً ذات أشكال مختلفة من تحديد الجنس بيئياً.

كيف يا ترى تتحول خطوط النسل من أسلوب معين لتحديد الجنس إلى جنس آخر وما معدل حدوث التحول؟ لقد احتار اختصاصيو النظريات بشأن هذه الأسئلة، وتوصوا إلى عديد من النماذج النظرية. افترض مثلاً أن أحد الخطوط، يتكون أساساً من أفراد مختنثين *Hermaphroditic* (*Cosexual*)، تتحدى فيه أعضاؤهم الجنسية الذكورية والأنوثوية بنوعين مختلفين من الجينات (M ، F على التوالي).

ثم افترض نشأة جين لعم الذكور (M) من جين ذكري حصب، مما ينتج عنه تحول بعض المختثنين إلى إناث، وينبغي حينها أن تكون الذكور مفضلة نسبياً في هذا التجمع؛ حيث ستصبح الذكور نادرة في الواقع، وكذلك فإن أي تحور إلى جينات أنثوية عقيمة (F) قد يزداد تواتره في ظل الانقاء الطبيعي، وبالاشتراك مع جينات الذكور العقيمة قد تتحول المجموعة من مجموعة مختنة إلى مجموعة مزدوجة للجنس، وقد أوضح واضعو النظريات إمكانية ترجيح هذه العملية النظرية إذا ارتبط كل من جينات M ، و F بقوة على أحد الكروموسومات، حيث تزدهر تطوريًا ارتباطات الجينات المرجحة (F/M) التي تنتج ذكوراً خصبة، و(M/F) التي تنتج إناثاً خصبة)، ثم تتطور في النهاية إلى كروموسومات X, Y التقليديتين، ولعل التفاصيل الجينية لمثل هذه الأنماط النظرية تقع خارج نطاق الراهن، ولكن المسألة المهمة هي إمكانية تصور حدوث هذه السيناريوهات التي تتضمن تحولات تطورية بيئية بينمجموعات مختنة، ومزدوجة الجنس، وأنظمة جينية، وأنظمة كروموسومية.

وليس من المرجح ملاحظة مثل هذه التحولات التطورية في أثناء فترة حياة أي من الباحثين في هذه المجال، ولكن يمكن الكشف عن حدوثها من خلال أبحاث رسم خرائط تصنيف الخواص تطوريًا، وقد استخدمت إحدى هذه الدراسات أسلوب أقصى الترجيحات (انظر الملحق)؛ لتتبع التأريخات التطورية لآليات محددات البدائل الجنسية في الأسماك العظمية، باستخدام خلفيات من واقع التصنيف الجزيئي، ويقدم الشكل ٦-٥ خارطتين من هذه النمط توضحان أبرز النتائج العامة لهذه الدراسة، وهي أن تحديد الجنس في الأسماك سمة تطورية غالية في الهشاشة. فقد حدثت تحولات تطورية عديدة مستقلة بين الخلوة وازدواجية الجنس مثلاً، وبين مختلف الأنظمة الجينية (مثل $X - Y$ ، و $W - Z$) المسئولة عن تحديد الجنس، وتشير هذه النتائج بوضوح إلى تعدد الأصول التصنيفية التطورية لكل نمط من أنماط تحديد الجنس في الأسماك العظمية وفي الواقع كانت هذه الهشاشة العامة من الوضوح؛ بحيث تستبعد أي قرار مؤكّد بشأن حالات السلف المحددة بشأن تحديد الجنس في معظم الحزم.



شكل ٦ .٥

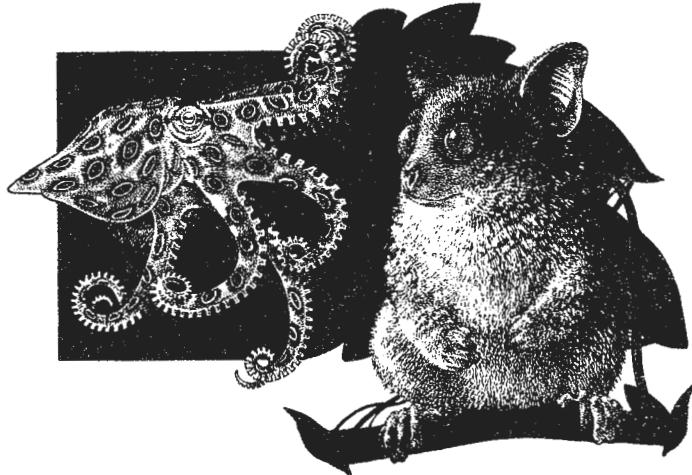
حزمتان من الأسماء توضحان ضرورة حدوث التغيرات التطورية ب معدل سريع في الآليات البديلة لتحديد نوع الجنس في الأسماك (مانك وزملاؤه Mank *et al.* ٢٠٠٥). وفي هذه الحالات (كما في غيرها مما يشبهها)، تم تقدير التصنيف التطوري على أساس بيانات الجينات الجزيئية فيب المقام الأول، ثم اعتمدت إعادة بناء خرائط التصنيف التطوري للخواص على الملاحظات العملية لأنماط تحديد الجنس وفي الأنواع الموجودة.

وقد أبرزت تحليلات خرائط تصنيف الخواص تطورياً فرقاً كبيراً بين الأسماك من ناحية، والثدييات والطيور من ناحية أخرى، بشأن المرونة التطورية لآليات تحديد الجنس؛ فعلى حين تمسكت الثدييات والطيور بأنظمتها الـ X-Y والـ W-Z لعشرات الملايين من السنين، فقد حدث عديد من التحولات البينية في خطوط الأسماك، في وقت تطوري مقارب، بين هذه الأنماط وغيرها من أنظمة إضافية لتحديد نوع الجنس، وتبقى أسباب هذه المفارقة محل جدل، ولكن يبدو أن لها علاقة بลดونة النمو المتوقفة في الأسماك، فعلى سبيل المثال، وعلى عكس الموقف في الطيور والثدييات، يمكن لخصي الأسماك ومبايضها أن تخخص وظائفها وتتجدد في أي مرحلة من مراحل حياة الفرد. وتتميز كثير من الأسماك بحالاتها الخنثى المتعاقبة، حيث تبدأ حياتها بوصفها جنساً معيناً، ثم تتحوال لاحقاً إلى الجنس الآخر، ويفترض أن مرونة النمو هذه فتحت منافذ أوسع لفرص الضغط البيئية، مثل المكانة الاجتماعية، أو الظروف الإيكولوجية، أو نمط تكون المجموعة، لكي تلعب أدواراً قريبة من مسألة التعبير عن الجنس، وكذا من خلال الضغوط الانتقائية التي تفرضها؛ من أجل تعزيز تغيرات تطورية متواترة داخل الآليات المسيبة لتحديد الجنس.

الإجابة لدى العيون

كثيراً ما يشير الخلقويون وغيرهم من المعارضين فلسفياً لفكرة التطور إلى عين الفقاريات بصفتها أحد الأمثلة المعقّدة التي يستحيل على الطبيعة وحدها القيام بتصميمها، ويتساعلون - ومعهم كل الحق - : كيف يمكن لعضو بهذا الكمال أن ينشأ من عمليات طبيعية غير واعية؟ وقد كان شارلز داروين نفسه على وعي بمدى التحدي لمسألة الانتقاء الطبيعي، والذي يكمن في بعض الصفات المركبة والمعقّدة مثل العينين، وقد سجل في كتابه "أصل الأنواع": "ستتهار نظرتي تماماً.

إذا أمكن إثبات أن وجود أي عضو معقد لا يمكن تكوينه من خلال عديد من التعديلات البسيطة المترابطة، كما أنه سجل أيضاً: "إذا أمكن التحقق من وجود تدرجات عديدة من عين بسيطة غير بالغة حد الكمال إلى عين معقدة ومتماثلة.. (إذا مثلت صعوبة التصديق بتشكيل عين معقدة، بالغة حد الكمال، من خلال الانتقاء الطبيعي، على الرغم من صعوبة تخيلها - أية عقبة أمام النظرية).

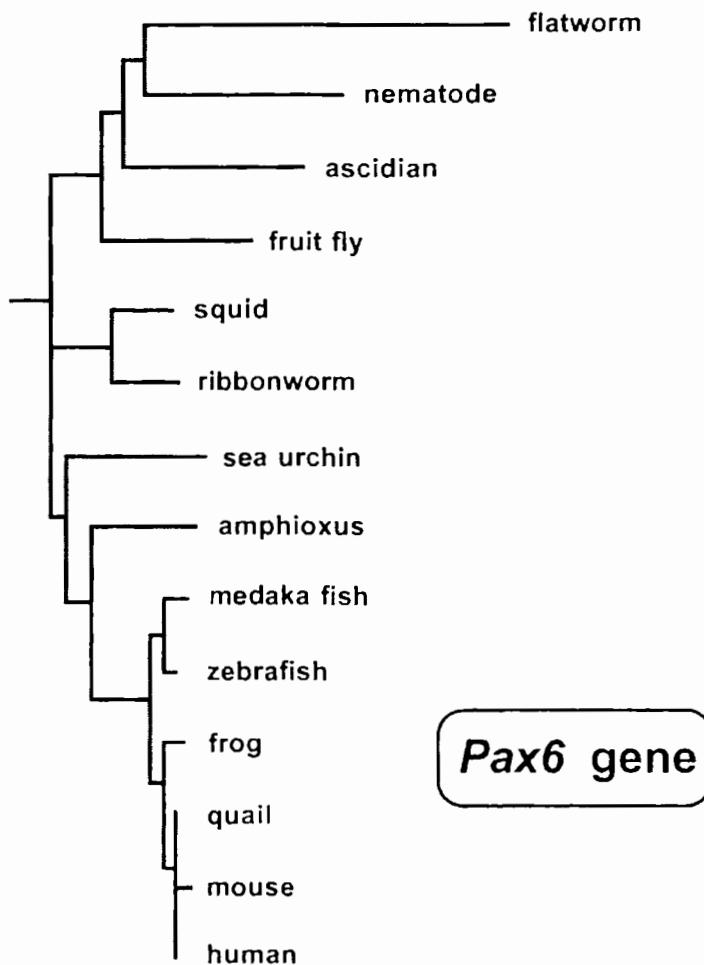


أخطبوط ذو حلقات زرقاء (رخويات) والقرد الصغير الليلي "Bushbaby" (رئيسات)

لقد كان داروين على دراية بالاختلافات الشديدة بين عيون الحيوانات وتباينها، والتي تمتد من أنسجة بسيطة نسبياً ذات قدرة على استقبال الضوء والإحساس به؛ مثل تلك الموجودة لدى بعض الديدان المفاطحة والرخويات ذات الصدفيتين إلى العيون ذات الأسطح المتعددة للحشرات، إلى العيون المعقدة جداً للأخطبوطات، والعيون المشابهة لآلات التصوير ذات العدسات في الفقاريات، وبعد هذا التباين سلاحاً ذا حدين فيما يتعلق بالتفسيرات التطورية؛ فهو يعني من إحدى النواحي احتمال امتلاك الأعضاء المستقبلة للضوء، ذات المدى الواسع من التعقيد، القدرة على التكيف (التأقلم)، بما يدعم اقتراح داروين بتطور العيون

المعقدة من أشكال أولية بسيطة بأسلوب متدرج مع اشتمال كل خطوة تالية على منافع لأصحابها، وعلى صعيد آخر يمكن تفسير التباين الشديد في الأشكال المورفولوجية للأجزاء المستقبلة للضوء، بما يشير إلى أصول تصنيفية متعددة للإحساس بالضوء، وينبغي في تلك الحالة أن تشمل التفسيرات التطورية النشأت المتعددة للعينين (وليس لعين واحدة فقط)، وفي أحد الأبحاث البارزة استخدم سالفيني - بلاون وماير Salvini- Plawen and Mayr ١٩٦١ الدليل التشريحي ليتوصل إلى الاقتراح بأن الأعضاء المستقبلة للضوء تطورت مستقلة بمعدل يتراوح بين ٤٠ و ٦٥ مرة في مختلف خطوط الحيوانات، وفي الواقع فإن الإشارة إلى الأصول التطورية المتعددة للعيون كانت تمثل الرأي السائد في علم الأحياء التطوري عبر المائة عام الماضية على الأقل.

ولهذا السبب، أحبط الادعاء العلمي الحديث لوالتر جيرننج Walter Gehring ٢٠٠٠ بكثير من الاهتمام: "يجب التخلص من مبدأ الأصل التطوري المتعدد للعيون"، وكان جيرننج يشير إلى اكتشاف جزيئي بارز من معمله يدل على وجود خلفية جينية مشتركة كامنة وراء التباين في عيون الحيوانات، ويوجد أحد الجينات المعروفة باسم باكس ٦ Pax6 في كائنات مختلفة جدًا؛ مثل الثدييات، والبرمائيات، والأسماك، وناففات البحر Sea squirts، وقنافذ البحر Urchins، والحبار Squid، والديدان الخيطية، والديدان الشرطي، والديدان المفلطحة. ويعمل هذا الجين كعنصر متحكم أعلى ضروري لتشكيل العين ونموها. وفي كل تلك الكائنات (وربما في كثير غيرها مما لم يدرس بما فيه الكفاية حتى الآن) يحمل الجين باكس ٦ شفرة لعامل ناسخ Transcription factor يبدأ تسلسلاً تطوريًّا، تنشط فيه فرق من الجينات التي تسهم في إنتاج الأعضاء الحساسة للضوء، وفي دعم جيني إضافي للأصل التطوري الواحد (في مقابل الأصول المتعددة) للآلية الأساسية للعين، لاحظ جيرننج وإكيو Gehring and Ikeo ١٩٩٩ أن كل الكائنات متعددة الخلايا تشتراك في امتلاكها للصبغة البصرية، رودوبسين Rhodopsin.



شكل ٦ - ٦

شجرة تصنيف تطوري مقدرة لجينات باكس ٦ من ميتازوونات (حيوانات متعددة الخلايا المتمايزة) مختلفة، (جبرنج وإكيو ١٩٩٩)، ويناسب طول الأفرع مع عدد استبدالات الأحماض الأمينية.

وهناك نوعان من الملاحظات التي تعم عمومية تركيب باكس آ، ووظيفته بشأن تشكل العين ونموها؛ أو لا: تجتمع سلسلات الأحماض الأمينية في المنتجات البروتينية لهذا الجين، في كائنات تمتد من الديدان المفلطحة إلى الثدييات، في شجرة تطورية واحدة (الشكل ٦-٦)، بما يشير إلى الانحدار، مع تعديلات، من أحد البروتينات القديمة لسلف مشترك، ثانياً: أظهرت الدراسات التجريبية التي أجراها جيرنج وفريقه أن مختلف أشكال باكس آ تبقى فاعلة وظيفياً حتى ولو تم تبادلها بين كائنات متفرقة إلى بعد الحدود، وعلى سبيل المثال عندما جرى النقل المعملي لسلسلات باكس آ من الإنسان، أو نفاثات البحر، أو الحبار (باستخدام تقنيات إعادة توحيد الدنا) إلى سلالات متحورة من نباب الدروسو فيليا التي تفتقر إلى هذا الجين، نجحت هذه الأجزاء الغربية عن الجسم في تنشيطها لتكون العيون في تلك الكائنات المتحورة، وتشير هذه الاستبدالات بوضوح إلى أن لباكس آ، نطاً تحكمياً، سيادياً متشابهاً بشأن تشكيل العين في كل أنماط الحيوانات الفقارية واللافقارية.

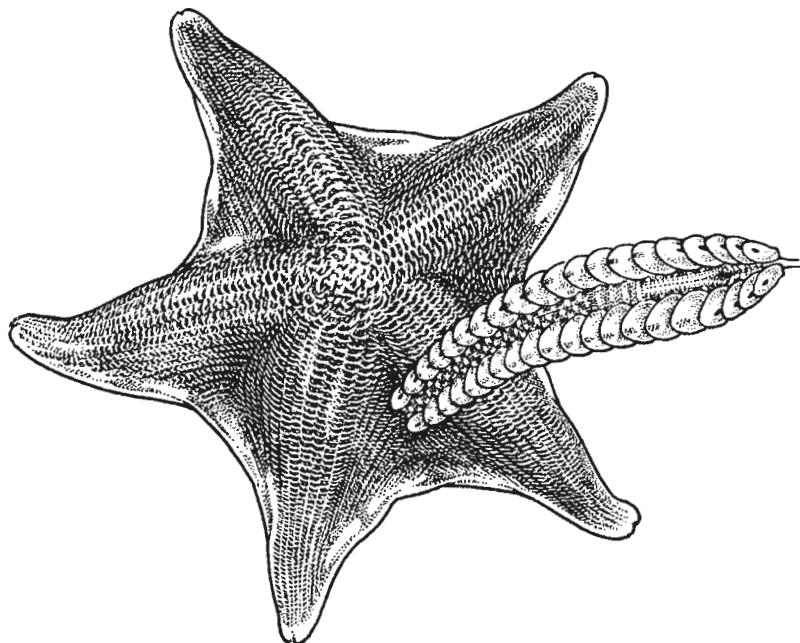
هل تقلب نتائج جيرنج الأوضاع بشأن الرأي التقليدي السائد بتعدد الأصول التطورية للعين؟ الإجابة في رأيي: "نعم" و "لا"؛ فلا يبدو حقيقياً اشتراك كائنات لها هذا التباين الشديد في أنواع عضو استقبال الضوء والعين، في مكون جيني مفتاحي لتشكيل العين من خلال سلف عام واحد، ومن هذا المفهوم تكون النتائج قد أوضحت ظاهرة التشابه (التشابه من خلال المحدث)، ومن واقع تقديرات جيرنج ذاته يسمح أكثر من ألفين من الجينات في مسار نمو عين كائن تقليدي متعدد الخلايا، ويبقى علينا التعرف على عدد مثل تلك المواقع التي يثبت تشابهها في الكائنات شديدة التفرق.

إذا فالنقطة الأشمل (وقد أبرزها جيرنج أيضاً) هي أن مسألة التمازن لا يجب أن تبدو إما كاملة وإما لا شيء، وقد تكون بعض مكونات العيون المختلفة (على سبيل المثال) متناظرة، ولها أصل تصنيفي واحد، على حين قد تكون عناصر أخرى للصفة نفسها متشابهة ومتحدة الأصول (بمعنى أنها تبدي بعض أوجه التشابه لتطورها التقاربي من أصول مختلفة من السلف).

نوعان من الأجسام

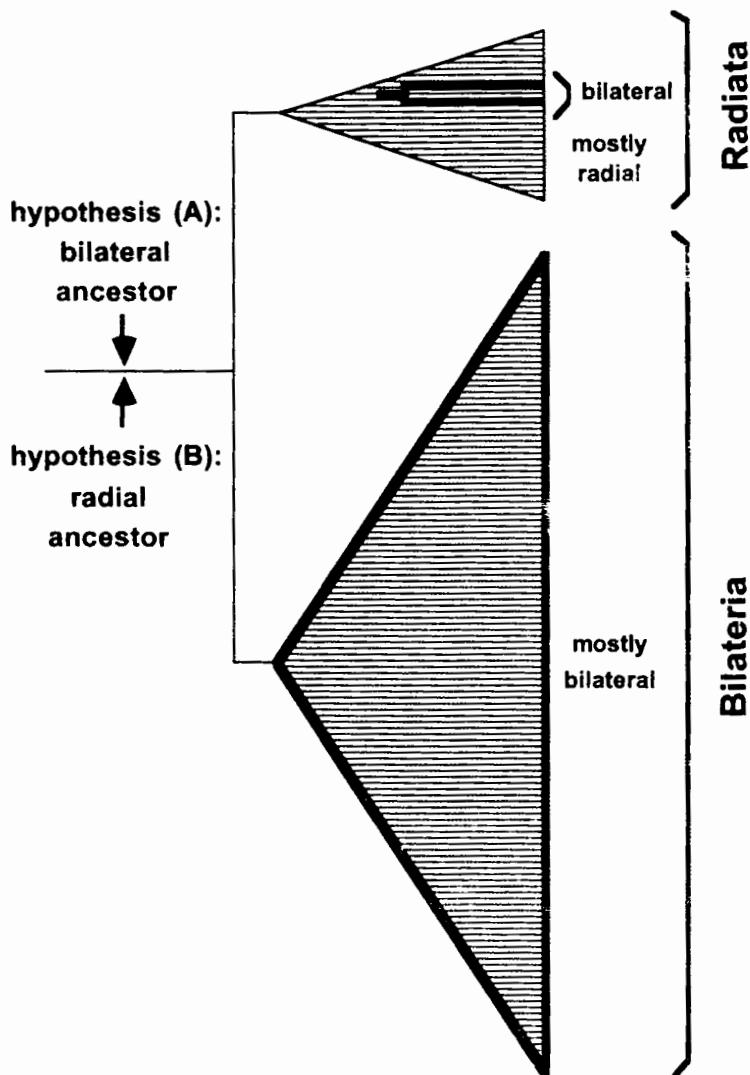
فيما يتعلّق بالشكل العام لبنيّة الأجسام، فهناك خطان قديمان تقليديان من الكائنات متعددة الخلايا: الشعاعية الـ "رادياتا" Radiata ذات تناسق شعاعي (مثل دوائر أو أسطوانات)، والأجسام ذات الأجناب المتناسقة بطول محور الجسم الـ "باليلاتيريا" Bilateria (حيث يتوجه أحد أطراف الجسم دائمًا إلى الأمام، ويتجه السطح البطني نحو الجهة التحتية) (تناسق وحشى أو تناسق الجانبين) ويلاحظ أن ٩٩٪ من الكائنات متعددة الخلايا تتبع إلى خطوط نسل وحشية التناسق، نشأت - حسب دلائل الأحفورات وغيرها - منذ أكثر من ٥٠٠ مليون سنة مضت، وتتضمن هذه الحزمة معظم أو كل الأنواع التابعة لمجموعات تصنيفية متباعدة؛ مثل، الديدان المفلطحة Platyhelminthes، والديدان الأسطوانية Nematoda، والعلقيات Annelida (الديدان المقسمة)، والرخويات Mollusca (القواعد، وذوات الصدفتين وما شابههما)، والمفصليات Arthropoda (الحشرات وأقاربها)، والفقاريات (حيوانات ذات عمود فقري)، وتمثل الخطوط الشعاعية (الرادياتا) اليوم أساساً بالقراصيات Cnidaria (مثل شفائق البحر Anemones، والبيدراء Hydras وقناديل البحر Jellyfishes)، وهي أيضاً قديمة قدم المجموعة المتناسقة وحشياً (باليلاتيريا).

وفي الواقع، هناك عدد قليل من أعضاء خطوط الباليلاتيريا؛ مثل قناديل البحر Sea urchins والأسماك النجمية Starfishes التابعة لشوكيات الجلد Echinodermata يبدى تناسقاً شعاعياً، ولكن هناك اتفاق علمي على أن هذه الحالات إنما تعكس إعادة التطور الثانوي لهذا الشكل البدني من داخل خط التناسق الوحشى، وفي المقابل يبدى مختلف الأعضاء في حزمة التناسق الشعاعي؛ مثل المرجانات وشفائق البحر (التابعة للقراصيات) تناسقاً وحشياً، والأصول التطورية



سمكة نجمية خفاثية (تناسق شعاعي)، ودودة مدرجة (تناسق على الجانبين).

لهذه الأشكال ليست واضحة تماماً، وهناك نظريتان متناقضتان (الشكل ٧-٦):
 (A) سبق شكل البدن ذى التنساق الوحشى الانقسام التصنيفي بين البايلاتيريا والراديات، وفي هذه الحالة يحتمل احتفاظ بعض القراسات بحالة السلف، أو (B) يكون شكل الجسم المتناسق شعاعياً سابقاً على الانقسام التصنيفي إلى البايلاتيريا والراديات، وفي هذه الحالة تكون بعض المرجانات وشقائق البحر، قد طورت تنسقاً وحشياً مستقلاً عن البايلاتيريا، وما زال الجدل قائماً حول ما إذا كانت حالة السلف الأولى للكائنات متعددة الخلايا هي التنساق الوحشى (الفرضية A)، أم التنساق الشعاعي (الفرضية B)، ويمكن بلورة السؤال الأساسي كما يلى: هل وجود التنساق الوحشى في حزم كل من البايلاتيريا والراديات يعكس تناظراً خالل تطور تقاربي (من خلال الاحتفاظ بحالة السلف)، أو يعكس تشابهاً **Analogy** (من خالل تطوير تقاربي) أي هوموبلاسي **Homoplasy**؟.



شكل ٧.٦

رؤيتان بديلتان لحالة السلف بالنسبة إلى التخطيط الأساسي للجسد قبل الانفصال التطوري لخطوط نسل البيلاتيريا عن الرالياتا (اقظر النص). وبين هذا التصور كيفية انفصال بعض البيلاتيريا داخل ما يبدو حزمة خالصة من الرالياتا.

وهناك وسيلة عامة قوية للتفرقة بين التمازتر والتشابه، وهي فحص التفاصيل الدقيقة لحالة أكبر (مثل الطابع المعين لنمط الجسم)، والتي يشترك فيها اثنان أو أكثر من الخطوط، ويكون المنطق وراء ذلك في عدم ترجيح وجود تشابة معقد من خلال التطور التقاربي، وعلى ذلك فربما يعكس انحداراً تصنيفياً تطورياً حقيقياً، وقد شمل أحد هذه التحليلات تقسي الأنسجة الجيني الجزيئي للتناسق الوحشي (فييرتي وزملاؤه Finnerty et al. ٢٠٠٤)، في أنواع مماثلة لكل من البالياتيريا والراديات، وفيما يلي موجز مختصر لهذا العمل والعمل الملحق به.

من المعروف أن الواقع الهرميotaic Homeotic (انظر أيضاً أشكال أصادف الواقع الفصل الثاني) هي جينات ذات تأثيرات واسعة في إنشاء نمو الفرد (Ontogeny)، فعلى سبيل المثال هناك أكثر من ستة جينات من نوع "هوكس" Hox في حشرات الديپتران Dipteron (مشقة من الكلمة اليونانية ديبتروس Dipteros بمعنى: ذو جناحين) تحكم في هويات قطاعات جسم الحيوان. ويمكن لتحولات معينة (عادةً ما تكون ضارة لحامليها) في تلك المواقع أن يكون لها توابع بارزة؛ مثل تحويل نمو ذبابة الفاكهة ذات الجناحين في شكلها التقليدي إلى ذبابة فاكهة لها أربعة أجنحة، أو تحويل ما يتوقع طبيعياً أن يكون قرن استشعار الذبابة إلى رجل إضافية. ولعله مما لا يثير الدهشة التعرف على أن جينات هوكس تنظم أيضاً النمو على الجانبين في البالياتيريا، وذلك من خلال تأثيرها التنظيمي في وقت مبكر من الحياة، على كل من محوري الجسم، الأمامي -خلفي، والبطني - ظاهري، وقد عرف ذلك منذ أكثر من عقد.

أما إضافة فييرتي وزملائه إلى المعرفة السابقة، فهي اكتشاف أن جينات HOX المعينة، المعروفة جيداً في البالياتيريا، تنظم أيضاً نمو محاور الجسم في الأنواع المدروسة ذات التناسق الوحشي، الموجودة داخل الخطوط ذات التناسق الشعاعي المدروسة، بنفس الأسلوب تقريباً، ويوجد على سبيل المثال أحد جينات

HOX معروفة باسم ديكابنابليجيك Decapentaplegic في كل من البايلاتيريا والرادياتا، يجري التعبير عنه بشكل غير متساوٍ بطول محور الجسم الظهري- بطني أثناء النمو، وكذلك يجري التعبير أيضاً عن غيره من جينات HOX، وبينما أنها تعمل بطريقة مشابهة لبدء نمو شكل الجسم بطول المحور الأمامي- خلفي.

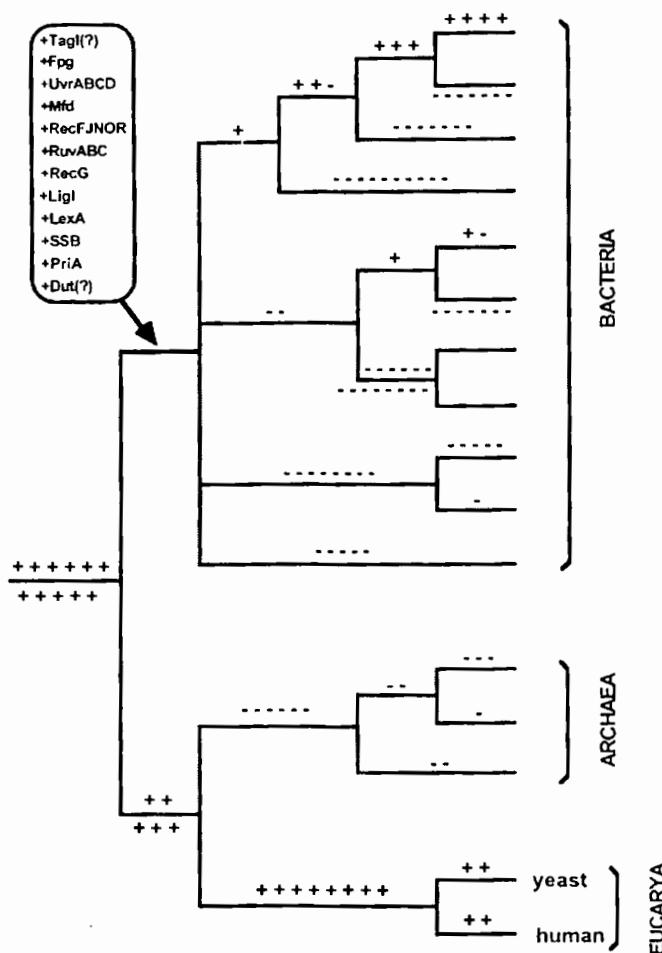
وقد فسر أصحاب البحث هذه النتائج بصفتها دليلاً قوياً على الاحتفاظ التطوري طويلاً الأمد بجينات متاظرة، وهي التي تحدد ثنائية الجوانب، وهذا كلّه يضيف دعماً كبيراً للفرضية (A)، وهي أن ثنائية الجوانب Bilateralism (أو على الأقل وجود بعض عناصرها الجينية المفتاحية) كانت حالة لدى السلف، ونشأت قبل أي انقسام للرادياتا والبايلاتيريا.

التصنيف التطوري الجيني لإصلاح الدنا

أثار في عام ٢٠٠١ مشروع بحثي ضخم معروف باسم مشروع الجينوم البشري، وذلك عندما أمكن تحديد التسلسل الكامل للجينوم البشري بكل ما يحمله من عظمة ثلاثة بلايين زوج من القواعد، ثم تلا ذلك بوقت قصير تحديد تسلسل الدنا الكامل لعديد من أنواع الفقاريات: مثل فأر ودجاجة وسمكة، وأما اليوم، ومع زيادة التحسن التكنولوجي، أصبح تحديد تسلسل الجينومات الكاملة مسألة شبه روتينية بالنسبة للعلماء وخاصة بالنسبة للكائنات البسيطة نسبياً؛ مثل البكتيريا التي يساوي حجم الدنا الكامل فيها حوالي $1000/1$ من نظيره المعتمد في أنواع الفقاريات، وقد أصبح التسلسل الجينومي الكامل متوفراً اليوم لحوالي ١٠٠ ميكروب وأصناف أخرى، وتزداد القائمة بمعدل سريع، وقد دخل العلم بوضوح في عصر من الآليات الجينومية الكلية، وعلى حسب ما يراه آيسن وهانوالt Eisen and Hanawalt ١٩٩٩، فقد دخل العلم أيضاً في عصر الفايبلوجينومكس Phylogenomic (التصنيف التطوري المبني على الجينومات) الذي يمكن، بل ينبغي فيه تفسير نتائج تحليلات الجينومات الجزيئية في سياق تنصيفي تطوري.

وقد أوضح الباحثان مفهومهما عن الفايلوجينومكس من خلال إجراء تحليل تطوري للجينات المسئولة عن إصلاح الدنا، وبما أن الدنا يتعرض بصفة دائمة للتلف من قبل المواد القادرة على إحداث تغيرات فيه، وال الموجودة في البيئة، وكذلك من قبل أخطاء كيميائية عارضة تنشأ في أثناء عملية استساخه هو نفسه، فإن إصلاح المادة الجينية يعد تحدياً أساسياً لكل أشكال الحياة، وقد استجابت الأنواع، عبر الزمن الجيولوجي، بتنمية تنوع واسع من الآليات الخلوية لإصلاح الدنا، وفي أنواع أخرى اكتشف العلماء مسارات إصلاحية يمكنها كيميائياً إصلاح أي شكل من أشكال الخل في الدنا: تقريباً مثل انقطاع في أحد الأشرطة، أو في الشريطين، والارتباطات البنية أو الضمنية بين الأشرطة، والتغيير الكيميائي لقواعد، وعدم ملائمة ازدواجات القواعد وغير ذلك، وتعد بعض مسارات إصلاح الدنا بسيطة وتقوم بتنفيذها إنزيمات مفردة، على حين توجد غيرها معقدة ويشترك فيها عشرات من الإنزيمات التي تعمل بتتاغم. ولبعض المسارات وظائف مفردة، عنى حين تلعب غيرها أدواراً في عمليات خلوية متنوعة، ويبدو أن بعض الجينات المسئولة عن إصلاح الدنا مهام متفردة، على حين تتدخل وظائف غيرها وتترافق بما يمثل فائضاً نسبياً لبعض جوانب إصلاح الدنا.

وقد تناول آيسن وهانوالت هذا التباين في الآليات إصلاح الدنا من خلال إجرائهما أو لا لبحث بالكمبيوتر في قواعد بيانات الجينومات المتاحة: للتعرف على وجود أو غياب العشرات من الجينات المختلفة في عديد من الأصناف، وشمل بحث الكمبيوتر مسحاً كاملاً لجينومات ١٤ نوعاً من البكتيريا، تمثل المجالين التطوريين الأوليين للخلايا الحية بدائية النواة (بروکاریوت Prokaryotic) (البكتيريا والأرثانيا Archaea)؛ بالإضافة إلى نوعين (الخميرة والإنسان) يمثلان الكائنات ذات الخلايا الحقيقة Eucarya (خط تطوري أساسي ثالث، يضم الأنواع فيه، بعكس البروکاریوت والكروموسومات في نواة خلية ذات غشاء)، ثم استخدما شجرة تصنيف خواص جزيئية كخلفية، كما استخدما منطق خارطة تصنيف الخواص التطوري لاستخلاص تأريخات الاكتساب أو الخسان لكل جين يكون لمنتجه البروتيني دور معروف في إصلاح تلف الدنا.



شكل ٦ -

كلادogram للثلاثة العظيم لتطور الحياة (بكتيريا، وأرثانيا، ويوكاربا (نوايا حقيقة)، ومطابق عنيه الاكتسابات (+). والفقدان (-) لجينات مختلفة ذات علاقة بصلاح dna (آيسن وهانوالت ١٩٩٩). ويشير كل اكتساب أو فقدان تحديداً إلى جين معلوم، ولكن لمجرد التبسيط (ونظراً لضيق المكان) فقد جرى التعريف الواضح لمنظومة واحدة فقط من المواقع (المسجلة على الفرع المؤدي إلى البكتيريا).

وقد أضاء هذا البحث (نتائج المختصرة فقط، هي الموضحة بالشكل ٦-١) نقاطاً عديدة بشأن التأريخات التطورية لآليات إصلاح الدنا؛ أو لا: لمختلف أشكال الحياة أنظمة متباعدة تماماً لإصلاح الجينات، ولقدرات الإصلاح. وعلى الرغم من أن بعض موقع إصلاح الدنا (وخصوصاً RecA الذي يشارك في إعادة ضم الدنا) كان لها وجود في كل -أو تقريباً كل- الأنواع المدروسة، فإن معظم جينات الإصلاح كانت مقصورة على فروع معينة في شجرة التصنيف. وفي الواقع بدا أن نشأة بعض موقع الإصلاح حديثة نسبياً؛ مما يدل على أن تطور قدرات إصلاح الدنا عملية مطردة ثانياً: بدا أن التوزيع التصنيفي لموقع إصلاح الدنا، ناتج عن اكتساب جينات معينة وفقدانها، ومسارات جينية عبر فروع محددة في شجرة التصنيف، وعلى سبيل المثال فإن دستة الجينات المبينة في الشكل ٦-٢، ترجم نشأتها في خط التطور المؤدي إلى البكتيريا، ثالثاً: أثارت تحليلات الفايلوجينومكس التوصل إلى استنتاجات بشأن آليات حدوث بعض التغيرات الجينية الكامنة وراء إصلاح الدنا، وعلى سبيل المثال كشفت التحليلات المفصلة للتسلسل عن احتمال إسهام إحداث ازدواج الجينات في ازدهار موقع إصلاح الدنا عند الجزء الرئيسي للشجرة الكلية، وكذلك عند جزء الكائنات ذات الخلايا الحقيقية. وأخيراً: ساعدت تحليلات الفايلوجينومكس في الكشف عن بعض المواقف التي يبدو فيها أن لبعض المسارات الوظيفية المتشابهة لإصلاح الدنا أصولاً تطورية مختلفة تماماً، ولعل أفضل الأمثلة توثيقاً لهذه الظاهرة يتضمن NER (Nucleotide excision repair) استتصال النيوكليوتيدات والتحامها، التي تشمل أنظمة متعددة من الجينات والآليات الخلوية في أنظمة البكتيريا، في مقابل أنظمة ذات الخلايا الحقيقية.

بعد هذا النوع من التمارين الفايلوجينوميكية -إلى حد كبير- ضرباً آخر من أمثلة رسم خرائط تصنيف الخواص، وإن كان على مستوى أكثر شمولاً، وتقع قيمتها -مثل مشاريع تصنيف الخواص الأخرى- في تشجيع الفهم التطوري العميق

للظواهر البيولوجية (في هذه الحالة إصلاح الدنا) بالإضافة منظور تارخي لما قد يبدو
بدونه مجرد سرد معاصر للعمليات الوظيفية في الأنواع الحية.

الأحماض النوويّة المتجولة

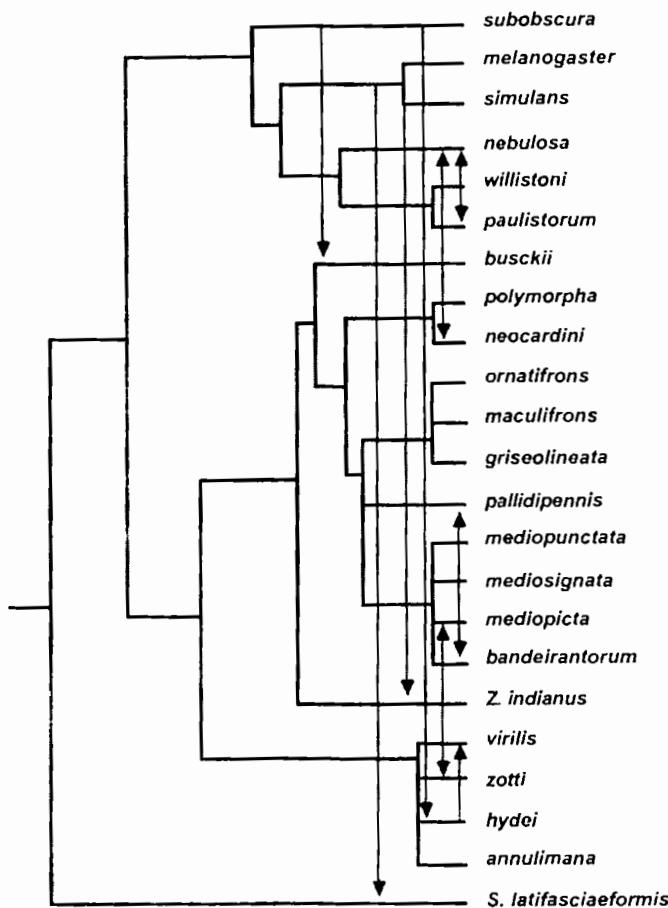
ليست كل تصنیفات الكائنات مشابهة للأشجار ١٠٠٪، بمعنى كونها متفرعة
وذات نظام هرمي، وبدلاً من ذلك تتصل الفروع الرأسية في بعض أشجار
التصنیف ببعضها البعض بدرجات متفاوتة، من خلال آليات مختلفة لانتقال الجينات
جانبياً (أو أفقياً) في وقت لاحق للعقد المعنية، (يرجى ملاحظة أن الاتصال الرأسى
في شجرة التطور يعني تقليدياً: انتقال الجينات من آباء إلى ذرية عبر الأجيال،
على حين تعني الاتصالات الجانبية: تحرك جانبي للجينات بين خطوط معزولة
تساسياً، ونظراً إلى أن كل التصنیفات الممثلة في هذا الكتاب ملتفة ٩٠٪ بالنسبة إلى
شجرة عمودية، فإن أي مناسبة لانتقال الجانبي ستمثل هنا خط أفقى ثانوي، يربط
بين خطين أفقين متوجهين من اليسار إلى اليمين)، فإذا كان معدل حدوث الانتقال
الجانبي مرتفعاً أثناء نمو أي مجموعة تصنیفية معينة، فلعل التمثيل التارخي
السليم يبدو في أقصى حالاته - أقرب إلى شكل شبكة جينية منه إلى شجرة
تصنیف تقليدية.

وتتمثل إحدى الوسائل التي تنتقل بها الجينات بين نوعين لصيق القرابة في
التهجين البيني Introgressive hybridization، وعلى سبيل المثال يحدث تهجين
-أحياناً على الأقل - بين كثير من الأسماك المتجانسة (بصفة النسب تصنیفاً) في
الطبيعة، فإذا كانت الذرية الناتجة قادرة على الحياة والتکاثر، فقد تعود إلى التکاثر
مع أحد الأنواع الأصلية، وتبني بذلك جسراً لتبادل الجينات بينها (أي التهجين
البيني)، Introgession، ومثل هذه الحالات موثق عملياً بصورة جيدة في

مجموعات كثيرة من الأسماك والفقاريات الأخرى واللافقاريات والنباتات، ولا يقتصر انتقال الجينات بالتهجين على الانتقال أفقياً فحسب؛ لأن الانتقال الرأسي (من الآباء إلى الذرية) يحدث أيضاً عبر الأجيال المتعاقبة، وبغض النظر عن كل شيء، فعندما تطابق على أي تصنيف نظوري أطول زمناً، فإن كل حادثة للانتقال الجيني البيني تبدو كأنها تبادل جانبي فوري للجينات بين الفروع القريبة في الشجرة.

ويتمثل طريق آخر للانتقال الجانبي للجينات فيما يبدو من الوحدات المتنقلة Transposable elements أو الجينات القافزة Jumping genes، وعادةً يقتصر نشاط هذه الوحدات داخل خط خلوى معين (أجزاء صغيرة من الدنا، يمكنها الفرز من مكان ما على أحد الكروموسومات إلى مكان غيره)، ولكن الدلائل العملية تشير إلى إمكانية سلالتها عبر حدود الأنواع أيضاً، وتتضمن إحدى الحالات المعنية وحدات الجيني (الوحدات الغيرية) Gypsy في ذباب الفاكهة Drosophila، وتتكون كل وحدة من قطعة من الدنا تشبه الفيروس، وطولها ٧٥٠ زوج من النيوكليوتيدات، وتحمل شفرة عدة بروتينات يتولون مسؤولية نسخها هي ذاتها وتحديد مدى عدوانها.

وتنظر كل وحدة -في الأوضاع الطبيعية- ساكنة في موقعها الأساسي في الجينوم، وتنتقل رأسياً عبر الأجيال؛ منها في ذلك مثل أي جين عادي آخر، ويحدث من آن إلى آخر، أن تحتل موقعاً جديداً على أحد الكروموسومات (من خلال وسيط من الدنا)، ويحدث في حالات نادرة أن تتفز واحدة من هذه الوحدات الارتجاعية Retrotransposable إلى نوع هي آخر، وتبدو هذه الانتقالات أفقيةً بحق؛ إذ إنها لا تتضمن الانتقال من الوالدين إلى الذرية، ويعتقد بذلك، أن انتقال الجيني وما شابهها من جينات قافزة أخرى يتم بين الأنواع؛ إما بأسلوب تلقائي، وإما من خلال امتطانها لناقل بيولوجي مثل الفيروسات أو البكتيريا أو الحشرات الطفيلية، وفي بعض الأحيان ترافق بعض جينات العائل الأصلي هذه الناقل المتحركة في رحلاتها.



شكل ٦ - ٢٣

رؤية تطورية لـ ٢٣ نوعاً من الدروسوفيليا وذباب الدييتان القريب لها (هير يديا وزملاؤد ٢٠٠٤). تمثل الخطوط السميكة التصنيف التطوري للأنواع؛ اعتماداً على الاتفاق العام بشأن الدلائل الجينية الجزيئية المتعددة، أما الخطوط الرفيعة ذات الأسماء فتشير إلى الحالات التي يبدو فيها أن الوحدات الفجرية تحركت منها جانبياً بين فروع غير متغيرة على الشجرة، وقد تم تقدير حدوث هذه الانتقالات الجانبيّة للجينات منذ ما بين ١,٢ إلى ٣,٤ ملايين سنة مضت.

ويلخص الشكل ٩-٦ عدداً من الحالات المسجلة التي يبدو فيها تخطي تلك الوحدات القافزة لحدود النوع البيولوجي في أثناء تطور الدروسوفيليا، وفيما يتعلق بالوحدات القافزة في حد ذاتها فإن هذه الأحداث المتشابكة تحول شجرة طبيعية لتصنيف الخواص إلى شبكة أكثر تعقيداً للارتباطات التاريخية، وعلى أيّة حال يبقى تركيب الشجرة الأساسي لهذه الأنواع واضحاً من خلال كثرة تحليلات تصنيف الخواص الجزيئية لعناصر كثيرة أخرى من جينوم الدروسوفيليا، وفي الواقع فإن مثل تلك المفارقات أو التعارضات الصارخة بين التصنيف القائم على تسلسل النيوكليوينيدات للوحدات القافزة، والتصنيف الجيني المتفق عليه لنوع العائل، هي التي أثارت الدليل الأول (وما زال أقوى الأدلة) على وقوع أمثلة عرضية للانتقال الجانبي للوحدات القافزة أثناء تطور الدروسوفيليا.

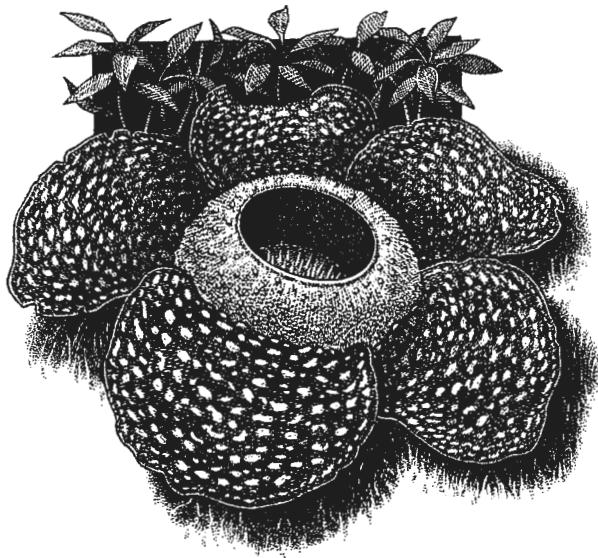
ويتمثل نوع ثالث، أكثر إثارة، من التطور المتشابك في اندماج الجينومات، ولعل أشهر الأمثلة في هذا الصدد هو التزاوج القديم جداً بين الخلايا الميكروبية، بدائية النواة، الذي أدى إلى ظهور أول خلايا حقيقية (ذات نواة كاملة) منذ أكثر من بليوني سنة، حين توحدت الجهود آنذاك بين أحد أنواع البكتيريا، يحمل المكونات البدائية لجينوم المايتوكوندриا، وبين نوع معين آخر من البكتيريا، يحمل المكونات الأولية لعديد من الجينات التي استقرت بعد ذلك في نواة الخلية الحقيقة، ويمكن رؤية آثار هذا الحدث حتى اليوم في التشابه الشديد لبعض جينات المايتوكوندريا مع تلك الموجودة في البكتيريا الحديثة، إلى درجة أكثر من تشابهها مع جينات مقارنة مستقرة في أنواع الخلايا الحقيقة (انظر التصنيف الجيني لإصلاح الدنا أعلى من أجل وصف مجالات الفايلوجينومكس الأساسية)، وقد حدث اندماج تكافلي آخر *Endosymbiotic* في النباتات في الخلايا الحاملة لجينوم الكلوروبلاست، مع تلك المستقرة في النواة والمايتوكوندريون، ويعتقد كثير من العلماء اليوم أن عدداً، إن لم يكن كثيراً، من مثل هذه الاندماجات الجينومية حدثت مبكراً في تاريخ الأرض، وأن شجرة الحياة المبكرة كانت أشبه بدغل متشابك.

هذا، وتنسب كل أشكال الانتقالات الجانبية المذكورة عاليه في تعقيد تحاليل تصنيف الخواص التطوري، ذلك أنها تتجاوز الافتراضات العاديه بشأن إعادة بناء الشجرة، ومن المثير حقاً، أن التوثيق الجو هري لانتقال الجينوم الجانبي يعتمد إلى حد كبير على تحاليل تصنيف الخواص المقارن؛ لأن أحداث الانتقال الجانبي (ربما باستثناء ما يحدث بالتهجين البيني غير شائعة نسبياً في التطور (مقارنه بالانتقال الرأسى)، وعلى ذلك فمن غير المرجح ملاحظتها بأسلوب مباشر، وعادة يجري التعرف المبدئي على الانتقال الجانبي في أول الأمر، بوصفه مفارقة طوبولوجية بارزة بين شجرة تصنيف لقطعة معينة من الدنا، وبين ما هو متفق عليه بشأن تصنيف الخواص الخاصه للعضو، ولا بد ساعتها من إجراء متابعة بحثية من أجل التخلص من الافتراضات المتنافسه حول المفارقة الbadie، والنقطه المهمه هنا أنه حتى في سياق دراسة إحدى ظواهر الانتقال الجانبي، حيث تبدو وسائل تصنيف الخواص غير ملائمه في ظاهرها، إلا أن تحليل تصنيف الخواص التطوري يظل أداه لا غنى عنها للوصول إلى استنتاجات سليمه بشأن العمليات التطورية.

انتقال الجينات من عائل إلى طفيل

كما تم شرحه في الجزء السابق، فلا تتم كل انتقالات الدنا أثناء التطور بأسلوب رأسى بحث؛ أي من الوالدين إلى الذرية، وفي بعض الأحيان تنتقل أجزاء صغيرة من مادة الجينات أفقياً (جانبياً) بين الأنواع، وبأيادي الدليل التجريبي لمثل هذا الانتقال الجانبي من مفارقة كبرى من تصنيف الخواص الشامل للنوع (كما تؤكده معظم المعلومات الجينية داخل الخطوط المعنية)، وبين تصنيف الجينات لقطعة الدنا المعينة، المفترض أنها انتقلت جانبياً، وفي قول آخر: قد تبرز قطعة الدنا الشاذة في البنية الطوبوغرافية لشجرة التصنيف، وكأنها أصبحت ملتهب مسبب للألم في وجه الاتفاق العام بشأن تصنيف الجينوم المحتوي عليها.

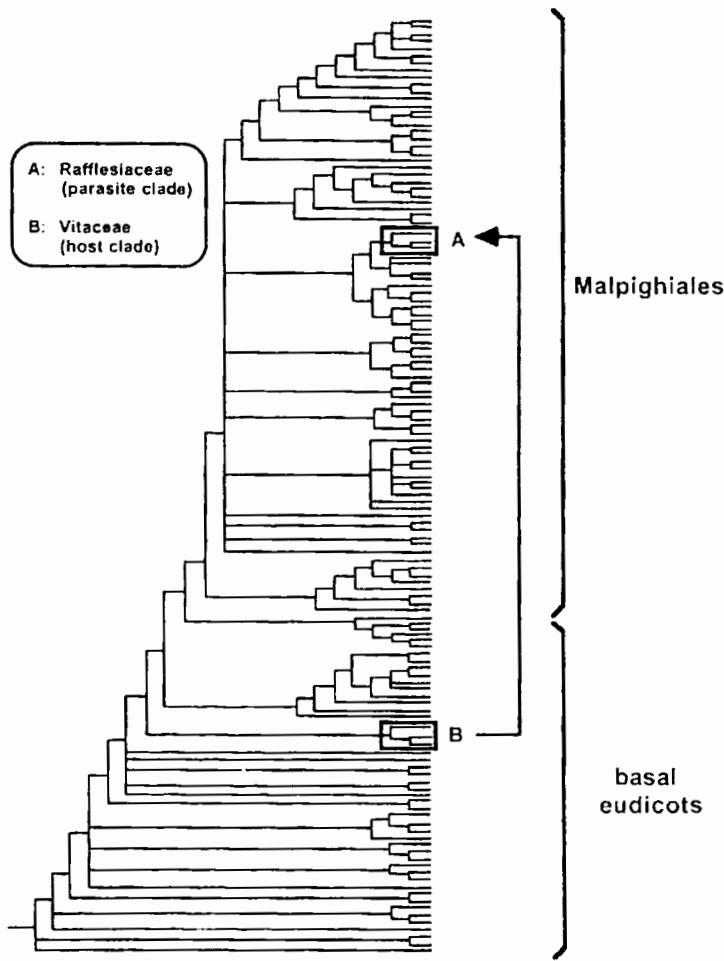
وفي أغلب الأحيان، لا تعرف الآلية الكامنة وراء واقعة انتقال جانبي بالتحديد، ولكن تشير الملابسات البيولوجية في بعض الأحيان إلى أسلوب محتمل للانتقال الجانبي، وتتضمن إحدى الحالات المماثلة لهذا الموقف ظاهرة التغول الكامل الداخلي **Endophytic holoparasitic** التي ترتبط فيها نباتات طفيلية من عائلة رافسياشيا **Rafflesiaceae** والنباتات العائلة لها من عائلة فيتاشيا **Vitaceae** جدير بالذكر أن الإنوفايت **Endophyte** هو نبات يعيش داخل نبات آخر، وأما الهولو بارازايت **Holoparasite** فهو طفيلي إلزامي؛ أي لا يستطيع الحياة بعيداً عن عائله، وفي وقتٍ ما ليس ببعيد جدًا في ماضي التطور، وفي أثناء التقيد العضوي في هذا الاحتضان الطفيلي الداخلي، يبدو الآن مرجحاً أن قطعة صغيرة من الدنا انتقلت جانبياً بطريقة ما أو بأخرى من خط الفيتاشيا العائل؛ لتدمج في جينوم المايتوكوندريا لطفيلها الإلزامي من الرافسياشيا.



زهرة رافسياشيا

وتشير نباتات عائلة الرافلسياشيا (رتبة مالبيجياليس Malpighiales) بصفة خاصة بشكلها الظاهري وأسلوب حياتها غير المعتاد، وتستقر عضويًا في نباتات الفيتاشيا من جنس تتراستيجمما *Tetrastigma*، وبما أنها تعتمد غذائيًا على عوائتها، فإنها تتفق إلى الأوراق، والجذوع، والجذور التي تميز النباتات حرة المعيشة، وعلى الرغم من هذا الاختزال الشديد في أجزاء الجسم التنموية فلهذه النباتات زهور لا تخطئها عين، فهي الأكبر - وإن اختلفت الآراء بشأن كونها الأغرب - في العالم، ويصل قطر هذه الزهور الممسوحة إلى متر، وتنمو جيدًا بعيدًا عن النبات العائل وتشبه اللحم النتن، مما يجذب إليها الذباب أكل الجيفة الذي يلقط الزهور.

وتشير الدلائل المورفولوجية، وكذلك الدلائل الجينية الجزيئية، إلى أن الأنواع الموجودة من الرافلسياشيا الطفيليية منغمسة تصنفيًا داخل المالبيجياليس، وهي حزمة كبيرة من النباتات المزهرة، وتضم تصنفيًا ٢٧ عائلة وحوالي ١٢ رتبة، وعلى ذلك يكاد يكون مؤكداً أن الرافلسياشيا لا تمت عن قرب بأي حال من الأحوال لعائلتها من الفيتاشيا، التي تبدو في المقابل كنبات ثاني الفلفة (نباتات يحمل جنينها ورفقين أو أكثر) في شجرة التصنيف التطوري لخواص النباتات المزهرة (أنجيوسپيرم *Angiospermis*)، وهذه العلاقات المفترضة موجزة في الإطار المناسب في الشكل آ-١٠، وهي مدرومة بتحاليل سلسلات الدنا من كل من جينات الأنوية والمایتوکوندريا، وكذلك بحقيقة تميز الأنواع في حزمة الفيتاشيا بعدة صفات سينابومورفية *Synapomorphic* (مثل بذور بدائية، وأسدية مقابلة للبنلات، وتركيب معين للكلوروبلاست) غير موجودة في الرافلسياشيا.



شكل ٦ - ١٠

تصنيف نظوري جزيئي متافق عليه لأكثر من ١٣٠ نوعاً من النباتات المزهرة (تمثل الماليبيجاليس و مختلف الخطوط الأساسية لذوات الفلقتين): استناداً إلى تسلسلات الدنا من عديد من الجينات التي جرت دراستها من الأنوية والمايتوكوندريا (دافيز وورداك ٢٠٠٤). يشير السهم إلى الانتقال الجانبي المشتبه فيه لجين ناد١ من الفيتاشيا إلى طفليه من الرافلسياشيا (انظر النص).

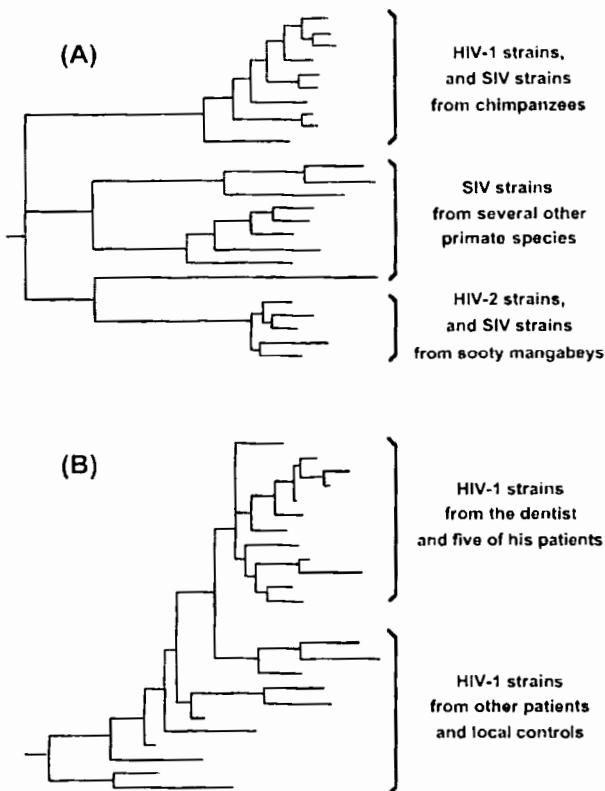
بناء على ذلك، كانت مفاجأة كبيرة لمجتمع علماء النبات عندما وجد دافيرز وورداك Davis and Wurdack ٢٠٠٤ أن تسلسلات الدنا من أحد جينات المايتوكوندريا (ناد ١ nad)، جمعت بين الرافلسياشيا الطفيليّة وبين عائلتها من الفيتاشيا، بدلاً من أبناء عمومتها المفترضين من المالبيجياليس، وفي الواقع إذا كان "ناد ١" هو الدليل الوحيد لتصنيف الكائن ظهر أن كلاً من الطفيلي والعائل لصيق القرابة، ولكن ذلك يتعارض صراحة مع كل الدلائل التصنيفية المشار إليها عاليه، والتي جاءت من واقع بيانات تسلسل الدنا في مواقع أخرى، وكذا من المورفولوجيا المقارنة، وعلى ذلك يبدو أن "ناد ١" يمثل شذوذًا تصنيفيًّا بالغاً، وقد استنتاج الباحثان أن هذا الموقع لا بد وأنه انتقل جانبيًّا من العائل إلى الطفيلي (انظر السهم في الشكل ٦-٦) بزمن طويل بعد الانفصال التصنيفي الأقدم لخطوط السلف في الماضي التطوري البعيد.

وعلى الرغم من بقاء هذا الاستنتاج استدلالًا، اعتمادًا على دليل (تصنيفي) غير مباشر، بدلاً من كونه دليلاً آليًّا مباشراً، فإنه يشير بقوة إلى إمكانية نجاح تبادل قطع صغيرة من الدنا بين أنواع معزولة جنسياً، ومنقرفة تصنيفيًّا، ولكنها تعيش في تقارب عضوي شديد (وربما حتى من دون الحاجة إلى ناقل وسيط مثل أحد الفيروسات أو البكتيريا)، ولعل المزيد من الاختبارات التصنيفية الجزيئية المتعلقة بالطفيليات وعوائلها (وكذا أيضًا بين المشاركيين في أنماط أخرى من ارتباطات التعايش التكافلي، وغير التكافلي) تكشف عن مزيد من هذه الأمثلة عن التطور المتشابك، وفي الواقع بدأت بعض الدراسات الحديثة (انظر الأمثلة في قائمة المراجع) في رسم صور للتصنيف تبدو فيها الارتباطات المتشابكة المسببة بأحداث الانتقالات الجانبية بكثافة لم تكن متوقعة من قبل، بين خطوط نسل متفرقة عديدة؛ سواء للنباتات أو الحيوانات.

تعقب فيروس الإيدز

تطور بعض الكائنات بسرعة على المستوى الجزيئي بما يسمح بتحليلات علاقتها الجينية عبر السنوات المعاصرة أو حتى الشهور، ويتمثل أفضل الأمثلة في الفيروسات المعروفة باسم رتروفايروس *Retroviruses* أو الفيروسات الارتجاعية أو المنشعة، وهي معدية وكثيراً ما تسبب الأمراض وتحور فيها الأحماس النوية (رنا RNA في هذه الحالة). وتنشعب بمعدل سريع يصل إلى مليون ضعف معدل الدنا التقليدي في جينومات معظم الأنواع الأخرى، وينتج هذا المعدل الاستثنائي للتطور الجزيئي قدرة كامنة هائلة لمجموعات فيروسات الرنا على التأقلم، وكثيراً ما تتضمن ميلاً إلى تنمية مناعة جينية سواء تجاه اللقاحات الطبيعية أو تجاه الأنظمة الطبيعية المضادة لدى العائل، كما يتبع أيضاً للعلماء مراقبة التغيرات التطورية في الفيروسات الارتجاعية بشكل مباشر في الزمن المعاصر.

ويمكن لنتائج هذه التحليلات الجينية أن تكون ذات أهمية في الطب وفي انتشار الأمراض، كما تبين من دراسات فيروسات HIV (فيروسات مرض نقص المناعة في البشر) التي تسبب مرض الإيدز (AIDS)، وهناك مجموعتان محددتان من هذه الفيروسات الارتجاعية، التي يبدو أنها غزت النوع البشري في بدايات القرن العشرين في شكل الفيروسات المسيبة لنقص المناعة المكتسب في القردة (Simian immunodeficiency viruses SIVs) التي تصيب الحيوانات الرئيسية البرية في أفريقيا، وقد اتضح كثير من التفاصيل التاريخية المتعلقة بالمصادر الجغرافية وتاريخ هذه الانتقالات بين الأنواع، ثم التطور التالي للفيروسات والانتشار العالمي لمرض الإيدز بين الإنسان العاقل "هومو سapiens" (*Homo sapiens*) (الإنسان)، من خلال إعادة بناء تصنيف الخواص المستند إلى تسلسلات النيوكليوتيدات في الفيروسات الارتجاعية.



شكل ٦ - ١١

يبين الجزء A تصنيفاً تطوريّاً جزئياً بين العلاقات الجينية بين فيروسوت HIV-1 وال-HIV-2 التي تصيب الإنسان، وفيروسوت SIV المنتشرة في أنواع الرئيسيات (هان وزملاؤه Hahn *et al.* ٢٠٠٠)، وجاءت فيروسوت SIV المتضمنة في هذا التحليل من الشمبانزي العام، والسوتي مانجابي، وغيرها من أنواع مانجابي غير المحددة، وعدة أنواع من قردة الـ Guenon من جنس *Mandrillus sphinx* ، والماندريل *Cercopithecus sphinx* . و- B - تصنيف تطوري جزئي لسلالات فيروس HIV-1 معزولة من طبيب أسنان في فلوريدا (د. إيسر)، وعدد من مرضى، وعديد من المصابين المحليين (مجموعات ضابطة)؛ أي مرضى مصابون بفيروس HIV من المجتمع نفسه (أو وزملاؤه ضابطة)؛ (لاحظ عدم استخدام مقياس الرسم نفسه في الشكلين، وعليه فلا يمكن مقارنة أطوال الفروع بشكل مباشر).

وفيما يتعلّق بالأصول، فيوضّح الشكل ١١-٦ (A) بليجاز تصنّيف الخواص الجزيئي، أن HIV-1، HIV-2 تطروا غالباً عن فيروسات SIV من الشمبانزي العادي *Pan troglodytes* والسوتي مانجابي *Sooty Mangabeys* على التوالي، بعد غزوها للإنسان بوقت قصير، وغالباً حدث التطور عبر أكثر من حادثة في كل منها، وقد نَرَكَ الجدل (ولم يستقر في غالبيته) حول الكيفية التي انتقلت بها هذه الفيروسات الارتجاعية، وهناك فرضيات تتراوح من تواصل نسيجي حميمي بين الإنسان والقردة (مثل ما كان يحدث عند نُبُع الشمبانزي والقردة للطعام) إلى احتمال ثُلُوث الأوصال المستخدمة في مكافحة وبائيات شلل الأطفال في أفريقيا، ولم تلق دراسات التصنّيف الجزيئي ضوءاً مباشراً على الآليات المُسَبِّبة للانتقال، ولكنها أوضحت بما لا يدع مجالاً للشك أن الفيروسات المُسَبِّبة لمرض الإيدز في الإنسان يمكن تعقب تطورها الحديث إلى أكثر من مصدر من الحيوانات الرئيسيّة.

أما فيما يتعلّق بما حدث بعد ذلك من انتشار عالمي للإيدز فقد توصلت التقييمات الجينية لتصنّيف الخواص إلى بعض التفاصيل الإضافية، بما في ذلك، في بعض الأحيان، التقدير الدقيق لتوقيت الاستيطان، وعلى سبيل المثال، ووفقاً للحسابات التي قام بها كوربر وزملاؤه Korber et al. ٢٠٠٠ المستندة إلى ما هو ملاحظ من معدلات تفرق تسلسل الفيروس، فقد أمكن تعقب كل الانتشار العالمي لفيروس HIV-1 إلى تسلسل مشترك لسلف الفيروس الارتجاعي *Retroviral sequence*، يرجع تاريخه إلى الثلائينيات، كذلك أدت تحليلات تصنّيف الخواص لتسلسلات جين HIV، في أعقاب نقشيه في الأمريكتين، بـ لي وزملائه Li et al. ١٩٨٨، إلى استنتاج احتمال وصول الفيروسات إلى هايتي (من أفريقيا) خلال الفترة من ١٩٦٩ - ١٩٧٥، ثم انتشرت بعد ذلك إلى فلوريدا وبقى الولايات المتحدة خلال ١٩٧٥ - ١٩٧٩، ولعل أكثر الجوانب المثيرّة للإعجاب في إعادة بنية هذه التصنيفات هي الفترة الزمنية القصيرة التي تمت فيها، ومن المعروف أن

الساعات الزمنية لفيروسات HIV هذه تدق بسرعة كبيرة؛ بحيث تترافق أعداد كبيرة من استبدالات النيوكلويوتيدات في غضون سنوات وعقود، بدلاً من احتياجها إلى فرون وعصور.

وقد وجدت تحليلات تصنيف تسلسلات HIV طريقها أيضاً في تطبيقات الطب الشرعي في القضاء الجنائي، وقد شملت إحدى القضايا أحد أطباء الأسنان (الدكتور ديفيد إيسر Acer) وأظهرت تحليلاته الطبية أنه موجب بالنسبة للـHIV، وبسبعة من مرضى الذين أصيبوا بـHIV-1، وقد شهدت إحدى المريضات قبل وفاتها بسبب الإيدز أمام الكونجرس الأمريكي بخلوها من عناصر الخطورة التي يمكن أن تعرّضها للعدوى (عدم تناول العقاقير أو المخدرات، ولا نشاط جنسي، ولا نقل دم)، مما جعلها تعتقد أن عدواها لا بد أن تكون حدثت من الدكتور "إيسر" في أثناء الإجراءات الروتينية في طب الأسنان، وقد أدى ذلك بعدها بوقت قصير إلى إحالة الأمر إلى التحقيق الطبي، وقد اتضحت من تحليلات التصنيف الجزيئي أن سلالة فيروس HIV-1 الموجودة لدى السيدة، وكذلك لدى أربعة آخرين من مرضى الدكتور "إيسر"، مرتبطة جينياً بفيروس HIV-1 الموجود لدى الدكتورة "إيسر" (الشكل ١١-٦ B)، وفي الواقع كان التشابه الجيني بين الفيروسات في كل تلك الحالات قوياً جدًا، مثل التشابه الذي يمكن أن يلاحظ في حال ما لو أخذت كل العينات من شخص واحد على فترات متعاقبة، أو كالتشابه بين فيروس من الأم ووليدها المصاب مباشرةً. وقد أعطت هذه النتائج الجينية الجزيئية أول تأكيد جيني على احتمال انتقال فيروس HIV-1 (بفترض أنه غير مقصود) من اختصاصي طب الأسنان إلى مريضه.

الفصل السابع

التوزيعات الجغرافية

تعد الجغرافيا سمة أخرى يمكن إخضاعها لخرائط تصنيف الخواص التطوري، وفي هذه الحالة تطابق الترتيبات الجغرافية للأنواع (أي حالات صفاتهم بالنسبة إلى المكان) على التصنيفات التطورية كما تقدر من البيانات الجزيئية أو غيرها من البيانات الجينية، والهدف المعتمد هو الإيضاح المتبادل لكل من التأريخات الجيولوجية لأشكال الأرض (أو كتل المياه)، والتاريخات التطورية لخطوط الكائنات التي سكنت تلك المساحات، وعلى سبيل المثال بزغ بربخ بينما تدريجياً فوق سطح الماء منذ حوالي ثلاثة ملايين سنة، خالقاً جسراً أرضياً سبّل تحركات الكائنات الأرضية بين شمال أمريكا وجنوبها، ومانغا، بكل فاعلية، بتبادل الجينات بين المجموعات البحرية في المناطق الاستوائية الأطلسية وغيرها في المحيطات الهدئة، ويمكن اليوم دراسة التأثيرات الفيزيولوجية لهذا الحدث الجيولوجي - الطبيعي، بمقارنة الأنماط الجزيئية ضمن أنواع الحياة في هذا المكان من العالم.

وبكل دقة في القول، فإن السمات الجغرافية لا تتتطور (فالوحدات البيولوجية فقط هي التي تفعل ذلك)، ولكنها تتغير بكل تأكيد عبر الزمن؛ نتيجة القوى الجيولوجية وغيرها من القوى الفيزيائية في العالم، ويمكنها بالتأكيد ترك آثار كبيرة على خطى تطور الجينات في التجمعات المتماثلة، وأنواع لصيقة الصلة ببعضها البعض، والمجموعات التصنيفية الأوسع؛ إضافة إلى ذلك فإن مسارات التطور الموسومة بهذه الآثار التصنيفية التطورية كثيراً ما تقود الباحثين إلى اكتشافات جديدة بشأن أنواع خفية، أو إلى ما لم يكن معلوماً من قبل عن مناطق حرجة في التنوع البيولوجي، مما قد يكون له أهمية خاصة في جهود الحفاظ على البيئة.

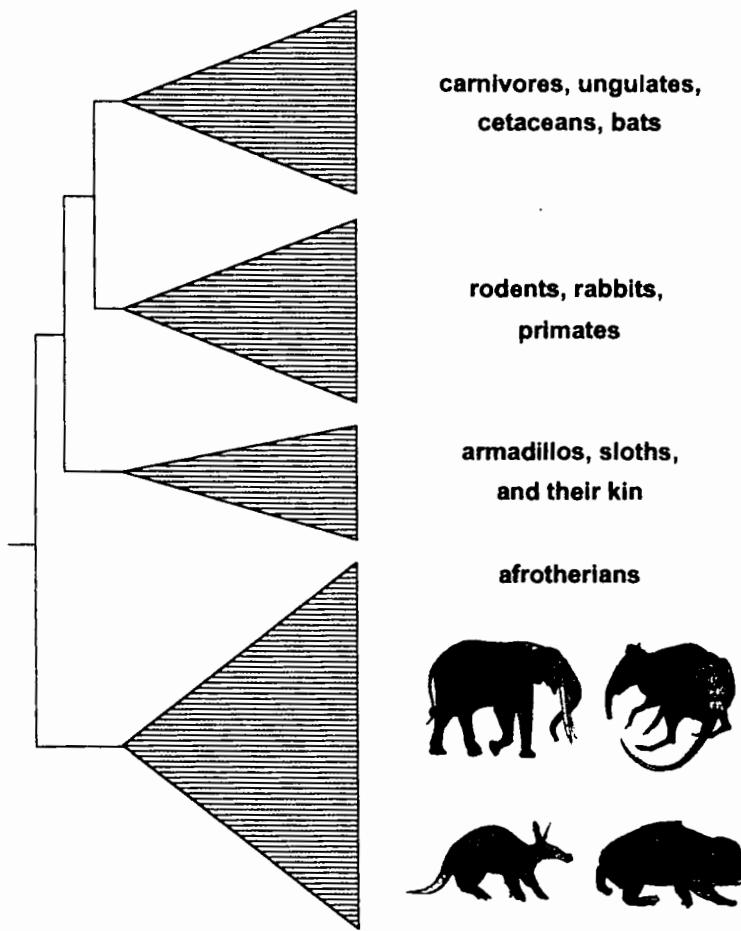
نظريّة الشديّيات الأفريقيّة

عرف الجيولوجيون على مدى العقود العديدة الماضية أن القارات تتحرك وتتجزّف على سطح الكوكب، تبتعد عن بعضها أحياناً، وتصطدم ببعضها البعض أحياناً أخرى؛ مثل السيارات المتصادمة في مدينة الملاهي، وتبلغ القوى الجيوفيزياية المشاركة درجات هائلة، مما يؤدي إلى الظهور التدريجي لسلسل الجبال العظيم مثل الهيمالايا، وجبال روكي، والإنديز، وتنسم حركة كتل القارات بسبب حركة الصفائح التكتونية ببطئها الشديد (حوالي ٣ سم تقليدياً كل عام، كما قيّست بالأجهزة الدقيقة)، ولكن حتى بهذا المعدل المشابه لحركة القوافع، فحرى بابتعاد قارتين على مدى ١٠٠ مليون سنة، أن يخلق حوضاً مائياً باتساع حوالي ٣٢٠٠ ميل، أو ما يقارب عرض المحيط الأطلنطي الشمالي أو الجنوبي.

وهذا هو ما حدث بالضبط في الواقع، وتشير الدلائل الجيولوجية على سبيل المثال أن أمريكا الجنوبيّة وأفريقيا كانتا متصلتين حتى زمن قريب يقدر بحوالي ١٥ مليون سنة مضت، وكانت كتل اليابسة الهائلة هذه، ضمن آخر بقايا جوندونلاند، وهي قارة عظمى في نصف الكرة الجنوبي من العصر الميزوزوي (عصر الديناصورات)، والتي شملت أيضاً الهند، وأستراليا، والقاره القطبية الجنوبيّة، وكما انفصلت أفريقيا وأمريكا الجنوبيّة مادياً بسبب حركة الصفائح التكتونية انفصلت أيضاً كائناتهما الحية الأرضية، بناءً على ذلك، وباستثناء حالات قليلة من الانتقالات بعيدة المدى (من خلال انتشار البذور مثلاً، أو عبر مسالك بحرية ملتفة عبر أمريكا الشماليّة وكثلة أوروبا وأسيا)، فيفترض أن معظم النباتات والحيوانات في القارة الأفريقيّة، مضت في تطورها باستقلال عن تلك في أمريكا الجنوبيّة على مدى الـ ١٠٠,٠٠٠ قرن الماضية، وقد تمّ حديثاً الكشف عن أحد الآثار البارزة لهذا الانفصال الجغرافي، ولدهشة الجميع اتّضح أن مجموعة واسعة

من الثدييات الأفريقية، مما جرى تقليدياً النظر إليها بصفتها لا تمت إلى بعضها البعض بأية صلة، تشكل مجموعة تصنيفية تطورية قديمة ذات أصل واحد نشأت وتفرقت على قارة أفريقيا الموزولة، وتضم هذه الحيوانات: الأفيال، وخنازير الأرض Aardvarks، والزلم Hyraxes (وكان يعتقد أنها كلها قريبة الصلة لحيوانات أخرى ذات حوافر)، وذبابات فيلية صغيرة Elephant shrews (تصنف من الآن فصاعداً كأبناء عمومة للقوارض أو الأرانب)، والخلد الذهبي Golden moles، والتربيقات Tenrecs، (كان يظن في السابق أنها تنتمي إلى ثدييات أخرى ممن تتغذى على الحشرات مثل الشرو الزبابة والخلد، وبقر البحر Sea cows. ولم يتخل أحد في الماضي احتمال أن هذه الكائنات الأفريقية المتباينة مورفولوجياً، تنتمي إلى حزمة واحدة، ولكن هذا تحديداً ما دلت تشير إليه غالبية التحليلات الفاينولوجينية الجزيئية الحديثة (شكل ١-٧)، وهذه الحزمة التي تضم تقريباً ثلث الـ ٢٠ رتبة من الثدييات الموجودة، هي ما يعتبرها كثير من الباحثين رتبة عليا باسم أفروثيريا .Afrotheria

وتدل نظرية الأفروثيريا على أن التصنيفات التقليدية المعتمدة على الأشكال الظاهرية خاطئة إذا فسرت بصفتها مجردًا للتصنيف التطوري، وبأسلوب آخر أخطأ العلماء السابقون في تقسيم مختلف الصفات المورفولوجية (مثل وجود الحوافر في خنازير الأرض، أو أشكال الجسد المشابهة للفنران للزبابات الفيلية) باعتبارها توثق لسلف مشترك مع المجموعات غير الأفروثيرية (مثل الظباء Antelopes، والأحصنة Ungulata)، والفنران Rodentia (في تلك الحالتين)، وفي ضوء الدليل الجزيئي الحديث فإن مثل هذه الصفات النوعية الظاهرية تعد الآن مضللة للتصنيف التطوري، من منطلق أنها ربما تطورت مستقلة في خطوط الأفروثيريا، وفي خطوط غير الأفروثيريا، كذلك تدل نظرية الأفروثيريا على حدوث تشعب مورفولوجي شديد، ربما خلال الـ ١٠٠-٧٥ مليون سنة الماضية داخل إحدى الحزم الكبيرة للثدييات الأفريقية، من كان يمكن أن يتصور مثلاً أن الأفيال الضخمة أبناء عمومة من ناحية التصنيف التطوري للخلد الذهبي الضئيل؟



شكل ٧ - ١

تصنيف فايلوجيني جزئي على مقياس عريض للثدييات المشيمية، يظهر عدداً من التفرعات العميقه المحتمله، بما في ذلك التفرع المؤدي إلى الربطة العليا "افروثيريا" (آيزيريك وزملاؤه Eizirik *et al.* ٢٠٠١)، والحيوانات الأفروثيرية الموضحة صورها من اليسار إلى اليمين، بدءاً من أعلى اليسار هي: فيل، ونيلب فيلي، وآرديفارك، وهابراكس. استخدمت الصور بتصریح من جونثان کینجرتون Jonathan Kingdon .

ومن واقع أنواع مشابهة من الدلائل الجينية الجزيئية، أظهرت الشجرة التطورية الأوسع للثدييات المشيمية، على الأقل، ثلاثة فروع عميقة أخرى (شكل ١-٧)؛ يتضمن أحدها الحيوانات ذات الحافر، والحيتان وما شابهها، (انظر أصول الحيتانيات، الفصل الخامس) والخفافيش، ومجموعات اللواحم، مثل القطط والكلاب، وتتضمن الثانية: القوارض، والأرانب، والرئيسات، وتكون الثالثة من الحيوانات المدرعة *Armadillos* وحيوانات الكسل *Sloths* وأقاربها، ويعتقد خبراء التصنيف التطوري الجزيئي الآن أن كل هذه المجموعات انفصلت عن بعضها البعض، وبدأت تطورها التأقلمي الشعاعي خلال المراحل الأخيرة من العصر الميزوزوي منذ حوالي ١٥٠-٦٥ مليون سنة مضت، وتوافق هذه الفترة الزمنية بالقرب مع تفكك جوندواناالاند بفعل تحركات القشرة الأرضية، وبفضل كتل الأرض الجنوبية، بما في ذلك أفريقيا وعزلها، فربما يكون تفتقن القرارات هذا قد لعب دوراً أساسياً في إنتاج عديد من أفرع الشجرة المبكرة للثدييات.

ولا يتفق الجميع على النظرية الأفروثيرية؛ فعلى سبيل المثال استخدم زاك وزملاؤه Zack et al. ٢٠٠٥ دلائل الأحفورات وغيرها ليقترح منشأ أمريكاً بدلاً عن الأفريقي للخط الأفروثيري (مع شيء من تعديل التعريف)، فإذا صح ذلك، فلن تكون هناك مشكلة فقط مع التسمية الحالية لهذه الحزمة؛ بل أيضاً بالنسبة إلى الاستنتاج بأن نشأة الحزم ترجع تحديداً إلى تفكك جوندواناالاند والانعزال الطويل للقارة الأفريقية عن أمريكا الجنوبية، وعلى الرغم من عدم استقرار الخلاف حول النظرية الأفروثيرية فإن حقيقة استمرار الجدل الساخن بعد شهادة في حد ذاته على مدى إثارتها المتواصلة للاهتمام.

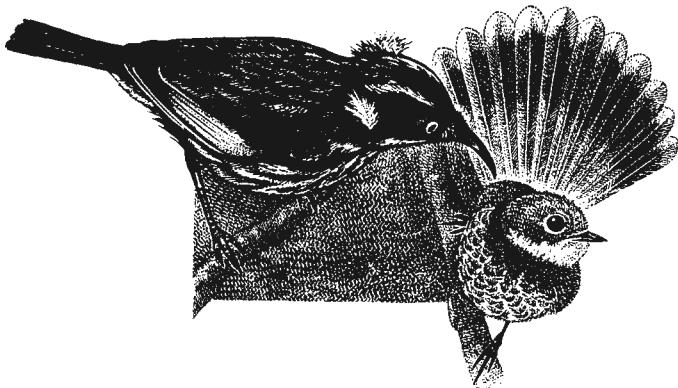
طيور أستراليا المفردة

عندما وصل اختصاصيو العلوم الطبيعية الأوروبيون إلى أستراليا منذ بضعة قرون قليلة، وجدوا هناك طيوراً مستوطنة عديدة بدت مألوفة لهم، وكان من بينها

طيور الصنواع الساحرة (رين Wrens)، وهي طيور مغردة تصدر ألحاناً جميلة، ولطيفة الطابع، وكثيراً ما تمتلك ذيلاً مثل ذيل الديكة، وتشبه طيور الـ "رين" الأوروبية، وكان الشبه كبيراً بين أنواع الثورنبيل Thornbill الأسترالية، وطيور "العالم القديم" في الحدائق الإنجليزية، من ناحية المظهر والسلوك. وكانت طيور الستيلا Sittellas الأسترالية تهبط بطول فروع الأشجار، متذكرة مساراً حلوونياً، باحثة عن الحشرات في لحاء الشجر، بالأسلوب ذاته تقريباً الذي تتبعه طيور الناثاش nuthatches في بلادها، كما ذكرتهم الطيور الأسترالية المتسللة في الأشجار "تريكريبر" Treecreepers التي تتقبب في اللحاء في إنشاء صعودها الملتف حول جذوع الأشجار بالطيور المتسللة البنية Brown creepers التي تفعل الشيء نفسه في إنجلترا.

ولم يكن مستغرباً إذاً أن يصنف علماء العلوم الطبيعية هذه الطيور وغيرها ضمن العائلات التصنيفية التي بدأ أكثر ملاءمة لها، وعلى سبيل المثال وضعت الستيلا ضمن عائلة الناثاش المعروفة (Sittidae) في نصف الكرة الأرضية الشمالي، ووضعت الطيور الأسترالية المتسللة "تريكريبر" ضمن عائلة المتسللين الأوروبيية- الأمريكية "سيرثيدي" (Certhiidae). كما صفت طيور الصنواع الساحرة - في بعض الأحيان - ضمن العائلة التقليدية للـ "رين" (Troglodytidae)، وكان هذا هو حال تصنيف الطيور الأسترالية العالمية حتى أوائل التمانينيات.

ثم جاء عالماً الطيور شارلز سيبلي Charles Sibley ، وجون ألكيست Jon Ahlquist ، وببدأ في إعادة تحليل التصنيف التطوري لأصناف طيور عديدة حول العالم، مستخدمين تقنية جزيئية حديثة معروفة باسم تهجين دنا، وقد جمعا في النهاية عينات من الدنا من حوالي ١٧٠٠ نوع من الطيور من بين الـ ١٠٠٠٠ نوع الموجودة. وكما تبين، قلبت نتائج تهجين الدنا - بشكل أساسى - المفهوم العام بشأن عديد من الفروع العميقة في شجرة تصنيف الطيور .

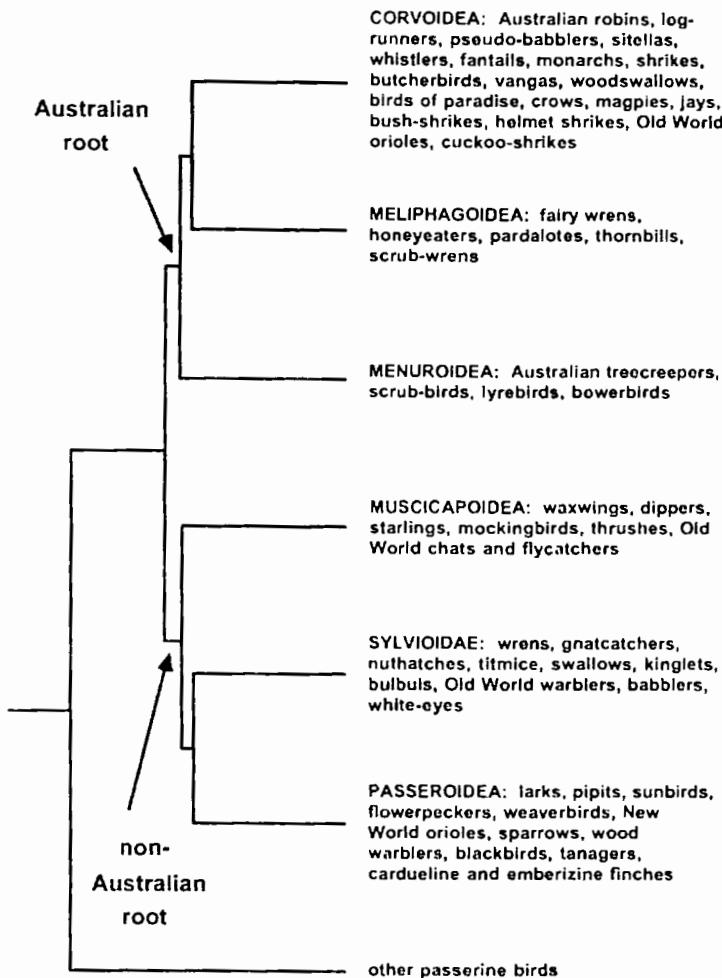


طائر آكل العسل من هولندا الجديدة، وطائر روفوس فانتيل

وقد أشارت النتائج الجزيئية، على وجه الخصوص، إلى أن كثيرةً من الطيور المستوطنة في أستراليا، لا يمت بصلة قرابة لصيقة لأنواع ذات المظهر المشابه أو السلوكيات أو أنماط الحياة، الموجودة في أنحاء أخرى من العالم.

وأشارت النتائج بدلاً من ذلك إلى أن أنواعاً مترفرفة من الطيور الأسترالية مثل طيور الصعو الساحرة، وثورنبيل، وسيتيللا، والتريرير (وغيرها كثیر)، بما في ذلك سكراب بيرد *Scrubbirds*، وفانتيل *Fantails*، ويسيلر *Whistlers*، ووودسوالو *Woodswallows*، وباردولوت *Pardalotes* ، هوني إيتير "آكل العسل" (*Honeyeaters*)، كانت أقرب إلى بعضها البعض من ناحية التصنيف التطوري، عنها مع أشباهها المعندين على التوالي من القارات الأخرى (شكل ٢-٧).

وبأسلوب آخر: يبدو أن كثيرةً من طيور أستراليا المغبردة، تطور من سلف مشترك، وقد يعني ذلك أن مجموعة الطيور الأسترالية تشعبت من مجموعة مشتركة؛ لتحتل بيئات إيكولوجية متعددة في تلك القارة، كما أنه قد يعني أيضاً - كنتاج ثانوي لهذا التأقلم الشعاعي - أن الطيور الأسترالية، وغير الأسترالية، تقاربنا أحياناً في أشكالها الظاهرة والسلوكية، مما أربك التصنيفيون السابقون الذين وضعوا تصنيفات خاطئة بعد أن فاتتهم معرفة هذه الظاهرة التطورية.



شكل ٢ -

التصنيف التطوري لطيور الأوساين Oscine المفردة، استناداً إلى بيانات تهجين الدنا (سيبلي وألكست ١٩٨٦)، وقد اقترح الباحثان وجود مجموعتين تاريخيتين عظيمتين: كورفيدا Corvida (من سلف أسترالي)، ولكن لها أحيانا بعض الشعاعات التطورية في أنحاء أخرى من العالم): وباسيريدا (باسيريدا من سلف تطوري غير أسترالي).

ذلك تشير هذه البيانات الجزيئية إلى أن التأريخ التطوري لكثير من مجموعة الطيور الأسترالية وازى بالقرب مثيله في الثدييات ذات الأجربة "المارسوبیال"، وقد تذكر كثير من علماء البيولوجيا بشأن التطور الشعاعي لذوات الأجربة في أستراليا، وبحقيقة أن مختلف خطوطها قد تقارب في مظاهرها ونمط حياتها مع الثدييات المشيمية في القارات الأخرى، وعلى سبيل المثال فإن حيوانات الكانجارو، أكلة الأعشاب، تعد إلى حد ما المكافئ الإيكولوجي للأيائل المشيمية، وخفافيش المارسيوبیال، تشبه إيكولوجياً الورود تشاك woodchucks المشيمي، كما أن ذئب تسمانيا الجرابي Tasmanian wolf (انتشر الآن)، لعب دور الذئاب المشيمية في نصف الكرة الأرضية الشمالي، وعلى أيام حال يعود الفضل إلى جراب الحضنات Brood pouch (Marsupium) وسمات مميزة أخرى تشارك فيها كل الجرائيات؛ لجعل المصنفين يعتقدون دائمًا وجود وحدة تصنيفية تطورية كامنة وراء الاختلافات المورفولوجية المتشعبة لهذه الثدييات الأسترالية، ويبدو الآن أن موقفاً مشابهاً ينطبق على كثير من طيور أستراليا المغفردة.

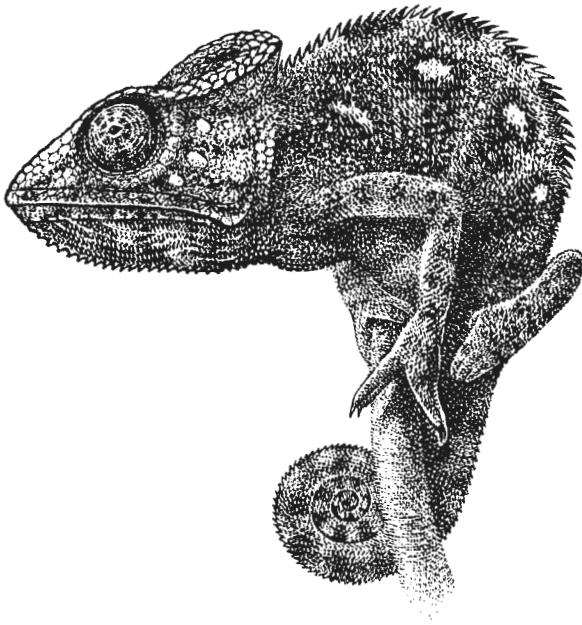
وقد يكون للسبب علاقة ما بحقيقة أن أستراليا كانت إحدى الكتل الأرضية الأكثر انعزلاً على مدى ما يقرب من ١٠٠ مليون سنة الماضية، بعد التقكك القديم لجوندونالاند. وفي هذه الظروف الجغرافية المنعزلة يبدو أن الطيور المغفردة (مثلها في ذلك مثل الثدييات الجرابية) ازدهرت وتشعبت، وكثيراً ما تقارب في الشكل والسلوك مع كائنات غير ذات صلة في أماكن أخرى من العالم، وتنمنح آثار خطى التصنيف التطوري لهذه العمليات التطورية، مثلاً بارزاً آخر عن كيفية مشاركة القوى الجيولوجية؛ مثل تحركات الصفائح التكتونية وانجراف القارات، وكذا الانقاء الطبيعي، في تشكيل تكوينات الكوكب الأحيائية.

وقد أيدت - إلى حد ما - الدراسات الحديثة، المعتمدة أكثر على التحليلات المباشرة لسلسلات الدنا (انظر مثلاً باركر وزملاءه Barker et al. ٢٠٠٤) الناتج

السابقة لسييلي وألكست Sibley and Ahlquist ١٩٨٦ ، كما أنها عدلت إلى حد كبير بعض الاستنتاجات السابقة، وتبعد الأمور الآن أكثر تعقيداً عما كان يعتقد في السابق، ويرجع ذلك جزئياً إلى موجات الانتشار المتعددة للطيور المغفرة من المراكز المختلفة لنشأتها، في أزمنة تطورية متعددة، التي طمست الصورة إلى درجة ما، وعلى الرغم من ذلك فما زالت البيانات الجزيئية تشير إلى المنطقة الأسترالية بصفتها موقع حدوث تطورات ساعية عظمى للطيور المغفرة، التي ما يزال صداتها الفايلوجيني مسجلاً حتى اليوم في جينومات الطيور المغفرة الموجودة، وأما ما يظل ربما أكثر الأمور ادهاشاً، فهو كيفية التأثير الشديد لتشكيل عالم الأحياء الحديث بالأحداث الجيولوجية القديمة.

حرباءات مدغشقر

تعد الحرباءات Chameleons من الزواحف المألوفة (عائلة كاماليونيني، Chamaeleonidae، subfamily Chamaeleoninae)، وتنتمي إلى فرعية كاماليونيني (Chamaeleonidae، subfamily Chamaeleoninae) التي تشمل ما يلي: لساناً طويلاً قابلاً للمد، يصل طوله إلى حوالي طول جسم الحيوان ذاته، أصابع قدمين متقابلين (متواجهين) مع التحام قرأتها بأسلوب يتيح للحيوان الإمساك بالأغصان الصغيرة بحركة تشبه المصافحة، جسماً مفطحاً من الجانبين، مع شيوخ وجود قرون Horns أو غرف (زوائد) على الرأس، وتقع العينان في مخروطين بارزين، يمكن تحريك أي منهما مستقلة عن الأخرى؛ ذيلاً ماسكاً (قابضاً) (في الأنواع الشجرية)، إمكانية تغيير لون الجسم بسرعة؛ سلوكاً غريباً في الحركة؛ حيث يتارجح الحيوان بيته؛ إلى الخلف وإلى الأمام بعد كل خطوة.

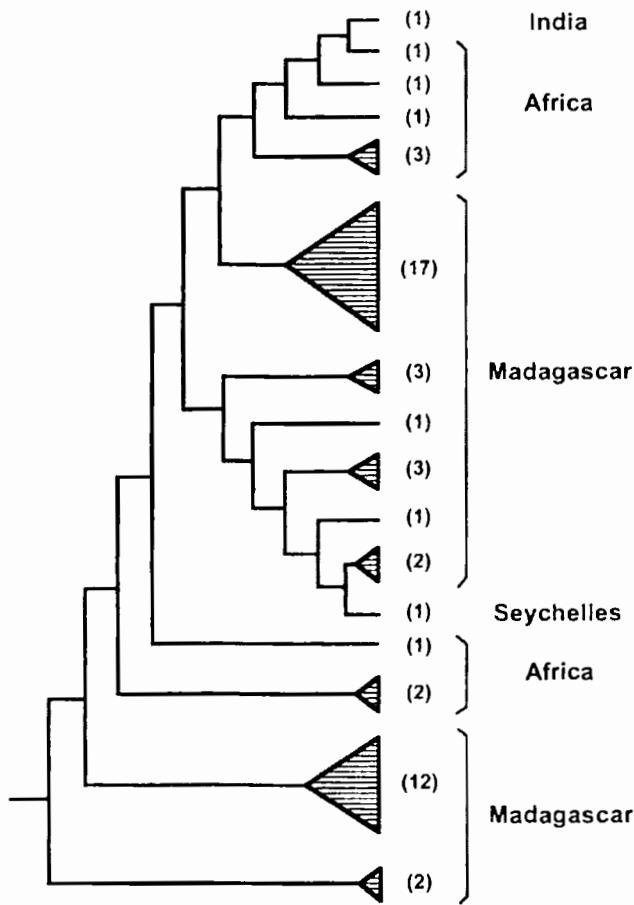


حرباء مدغشقر

وقد أثار انتشار الحرباءات حول العالم فضول علماء البيولوجيا، كما أثأرتهم أشكالها الخاصة وسلوكها، وهناك ما يقرب من ١٥٠ صنفًا يوجدون في إفريقيا وشبه القارة الهندية ومدغشقر والعديد من الأرخبيلات (مثل جزر سيشل وجزر كومورو *Seychelles and Comoros*) في المحيط الهندي، وهناك شبه اتفاق عام في الرأي على أن الكاماليوني تمثل صنفًا له أصل تطوري واحد *Monophyletic taxon*، ولكن هناك اختلاف في الآراء حول كيفية انتشار هذه الأنواع البرية في العديد من القارات والجزر، وتقول إحدى الفرضيات البدئية إن الحرباءات قد تكون تعلقت ببعض الأطوااف الحاملة للنباتات، والمنجرفة عبر المحيطات، وبهذا انتشرت عبر المياه من مواطن أسلافها الأصلية في أوقات ما من الماضي؛ حيث استقرت وبدأت مستعمراتها في الأراضي الجديدة ثم بدأت—في بعض الأحيان—عملية التكيفات الشعاعية *Adaptive radiations*.

وهناك فرضية أخرى تقول إن أسلاف الحرباء تعلقت في ارتحالاتها بكتل منجفة من القارات أثناء طفوها البطيء عبر سطح الكرة الأرضية خلال الزمن الجيولوجي، وقد كانت كل القارات في نصف الكرة الأرضية الجنوبي ملتحمة منذ حوالي ٢٠٠ مليون سنة، مكونة بذلك كتلة ضخمة من اليابسة (جوندوانالاند Gondwanaland)، والتي كثيراً ما بدأت بعد ذلك في الانفصال والابتعاد عن بعضها البعض بفعل تحركات القشرة الأرضية التكتونية، وفي البداية كان الانقسام الأساسي لكل من أمريكا الجنوبية وأفريقيا عن باقي كتلة القارات الجنوبية الأولية، ثم - من أكثر من ١٥٠ مليون سنة - بدأت الهند ومدغشقر في الانفصال والابتعاد شمالاً عن الكتلة الأرضية التي تضم أنتارتيكا (القارة القطبية الجنوبية) وأستراليا ونيوزيلندا، ثم انفصلت الأخيرتان وابتعدتا ببطء، حتى وصلت القارات في النهاية إلى وضعها الراهن، وما يهمنا هنا بصفة خاصة؛ هو مصير الهند - مدغشقر، فمنذ حوالي ٩٠ مليون سنة انفصلت الهند عن مدغشقر وبدأت في الانجراف شمالاً، لترتطم في النهاية (منذ حوالي ٦٠ مليون سنة) مع كتلة القارة الأورو - آسيوية، وبسبب عنف الارتطام في نشأة جبال الهيمالايا واندفاعها إلى أعلى.

وتظهر توقعات مختلفة نتيجة فرضيات الانتقال عبر المحيطات أو عبر انجراف القارات، بشأن التأريخات التطورية لأنواع الحرباء، وفي ظل الفرضية الأولى فإن أبعد العقد في شجرة تطور الحرباء يجب أن تكون حديثة بعد زمن حدوث الانجرافات الجيولوجية لكتل اليابسة التي وقعت بسبب التحركات التكتونية لصفائح القشرة الأرضية، وفي المقابل في ظل الفرضية الثانية، نجد أن هناك بعد العقد العميق في شجرة التطور يقع بما يزيد عن ١٠٠ مليون سنة، هذا بالإضافة إلى أن تاريخ تفرع الخطوط الجينية الكبرى يجب أن يعكس بصدق التاريخ الجيولوجي لأنقسام القارات، وعلى ذلك فإن من شأن أقدم انفصال للحرباء أن يكون قد حدث في خطوط النسل الأفريقية والهند - مدغشقرية، ويلي ذلك خطوط النسل المدغشقرية عن الهندية.



صورة ٧ - ٢

موجز لشجرة التصنيف التطوري (كما تم تقديره من البيانات الجزيئية وغيرها). ويوضح التوزيع الجغرافي الراهن للحرباءات في منطقة المحيط الهندي (راكسورثي وزملاؤه ٢٠٠٢)، وتبيّن الأرقام الموضحة بين قوسين عدد الأنواع التي درست جيناتها في كل حزمة متشابهة. يلاحظ أن هذا التصنيف التطوري يختلف تماماً عن شجرة تطور المنطقه جيولوجياً (انظر تاريخ تكون كتل اليابسة في النص).

ولاختبار هذه الفرضيات المتنافسة قام راكسورثي وزملاؤه (Raxworthy et al. ٢٠٠٢) بإعادة بناء شجرة تطورية (تأسساً على بعض الصفات الجزيئية وغيرها) لأكثر من خمسين نوعاً من الحرباءات الأفريقية والهنديّة وجزر المحيط الهندي (شكل ٣-٧) وقد دعمت نتائجهم فرضية الانتشار عبر المحيطات ودحضت فرضية تحرك القارات، وذلك من ناحيتين كبيرتين على الأقل؛ الأولى، أن شجرة تطور الحرباء لم تتوافق مع شجرة تطور الكتل الأرضية المعنية جيولوجيّاً، ويكون "كلاً وجرام المنطقه" من رسم بياني متشعب موجز للتاريخات الجيولوجية الطبيعية لتشكيلات اليابسة أو تجمعات المياه؛ وفي حالتنا هذه؛ يصف الانفصال الأساسي لأفريقيا عن كتلة الهند- مدغشقر، ثم يلي ذلك الانفصال التاريخي بين مدغشقر والهند، ولا يتوافق - بشكل جيد - تاريخ تطور الحرباء مع تاريخ الأحداث الجيولوجية - الطبيعية، وبدلاً من ذلك ظهر انقسام فايولوجيني أساسي في سلسلة خطوط الحرباء داخل نطاق مدغشقر، ومزجع متشابك من خطوط التطور لسلسلة أفريقيا وسلسلة مدغشقر في مكان آخر من الشجرة، مع وجود موقع للخط الهندي في مقابل العديد من المواقع في أفريقيا (شكل ٣-٧).

ثانياً: لم تتوافق التواريخ المقدرة لتطور الحرباء مع توقعات نموذج انفصام القارات. وبدلاً من ذلك، وبناءً على تدريجات الساعة الجزيئية لتسلا ندا المايتوكوندرية، حتى أبعد العقد في شجرة تطور الحرباء، كانت أحدث كثيراً نسبياً (تقريباً من ٣٠ - ٢٠ مليون سنة) من الانفصalamات الجيولوجية لكتل القاربة المعنية (أكثر من ٩٠ مليون سنة)، كذلك جاءت الأدلة الأخرى أكثر تناقضاً مع فرضية الانتشار عبر المحيطات؛ فعلى سبيل المثال هناك أرخبيل جزر كومورو البركانية. وعمره أقل من خمسة ملايين سنة، ولم يكن أبداً على اتصال مادي مع باقي اليابسة، مما يحتم وصول الحرباء إليها حديثاً من خلال الانتشار عبر الماء.

بناءً على ذلك، واستناداً إلى التركيب الجزيئي للتصنيف التطوري وغيره من أسانيد، استنتج راكسورثي وزملاؤه أن الحرباء ربما تكون قد مرت بمرحلة من التطور "الشعاعي" *Evolutionary radiation*، بعد مرحلة جوندونالاند، وبدأت في مدغشقر، وتلتها مرحلة من الانتشار عبر المحيطات إلى أفريقيا والجزر الصغيرة في المحيط الهندي وصولاً في النهاية إلى الهند (عن طريق أفريقيا)، وربما كان هناك امتدادات أخرى أو عودة إلى المستعمرات الأولى، ولكن النقطة المهمة هنا أن كل هذه الأحداث التطورية وقعت بعد انفصال كتل اليابسة بزمن طويل.

وقد أجريت تحليلات مماثلة لوضع خارطة للتصنيف التطوري للخواص في سياق جغرافي على عدد كبير من مجموعات الحيوانات في مدغشقر، تراوحت من النمل إلى العناكب والصفادع والثعابين والقوارض والحيوانات الرئيسية، وتشير معظم النتائج إلى أن الانتشار عبر سطح المياه كان الوسيلة الأساسية للانتشار البيولوجي - الجغرافي في المنطقة على الرغم من اختلاف تفاصيل التصنيف التطوري، فعلى سبيل المثال قام روس وفريقه Roos et al. ٢٠٠٤ باستخدام منطقة مشابهة للمنطق الساقط المستخدم في الحرباء، وتوصلوا إلى الاستنتاج بأن مجموعة الستربسيرلين ^(١) *Strepsirrhine* (مثل حيوانات الـ"ليمور" Lemurs وأقاربها)، نشأت في أفريقيا ثم استوطنت بعد ذلك مدغشقر وأسيا من خلال رحلات هجرة أحادية (غالباً على متن أطوااف عائمة)، كذلك استخلص فينسيس وزملاؤه Vences et al. ٢٠٠٣، باستخدام تحليلات التصنيف التطوري، شيوخ انتشار حديث نسبياً عبر سطح الماء في منطقة المحيط الهندي؛ خاصة فيما يتعلق ببعض مجموعات البرمائيات.

(١) الستربسيرلين مجموعة من الحيوانات الرئيسية، تضم ٨٢ نوعاً، ومن أشهر أعضائها قرد الليمور الذي اشتقت اسمه من اللاتينية بمعنى: "أرواح الليل"; نظراً لكونه حيواناً شجرياً ينشط ليلاً. [المترجم]

وعلى الطرف الآخر، هناك دراسة -على الأقل- حديثة (Biju و Bossuyt ٢٠٠٣)، حددت أحد أنماط التطور الجيني بما يتوافق مع نموذج انجراف القارات بصفته المتسبب في انفصال خطوط النسل القديمة، وقد ثبت من تحليل التصنيف التطوري الجيني أن ضفدع الجحور *Burrowing frog* (*Nasikabatrachus sahyadrensis*: *Nasikabatrachidae*) المكتشف حديثاً في الهند، شقيق من ناحية الصنف لعائلة أخرى من الضفادع "سوجلوسيدى" *Sooglossidae* المعروفة فقط في أرخبيل سيشل (جزء من كتلة أرض الهند- مدغشقر في السابق)؛ إضافة إلى ذلك فإن بيانات سلسلة الجزيئات (من دنا الأنوية والمايتوكوندريا (المتقدرات)، أشارت إلى أن الانقسام بين النوعين حدث منذ حوالي ١٣٠ مليون سنة، وهو ما يتمشى بصفة عامة مع تفتت كتلة جوندوانا.

المهد التطوري للإنسانية

إضافة إلى التوضيح السابق ذكره في الفصول الثلاثة السالفة بشأن بناء الأصل التطوري للأنواع الحية العظمى (الممثلة في الثدييات العليا، والطيور، والزواحف) فباستطاعة تحليل خارطة التصنيف التطوري للخواص، المعاونة في تحديد أماكن النشأة التطورية للأنواع الحية، كل على حدة، وتتضمن طريقة البحث تقدير التصنيف التطوري الجزيئي لأفراد ينتمون إلى النوع نفسه أو عينة من المجموعات من الأنواع الجارية دراستها ثم يجري تفسير النتائج بما ينسق مع الأدلة المستمدّة من خطوط التطور الأخرى (مثلاً سجلات الأحفورات)؛ للكشف عن الموطن الأصلي لسلف هذا النوع، ولم يحظ أي نوع من الأنواع بمزيد من الاهتمام في هذا الصدد مثلاً حظي نوع الإنسان العاقل *Homo Sapiens*، واستناداً إلى الأدلة الجينية القوية إضافة إلى دلائل أخرى، فلا شك أن الشمبانزي يمثل الصق الأقارب الأحياء للإنسان مع حدوث الانقسام بين الخطين التطوريين



شمبانزي وإنسان

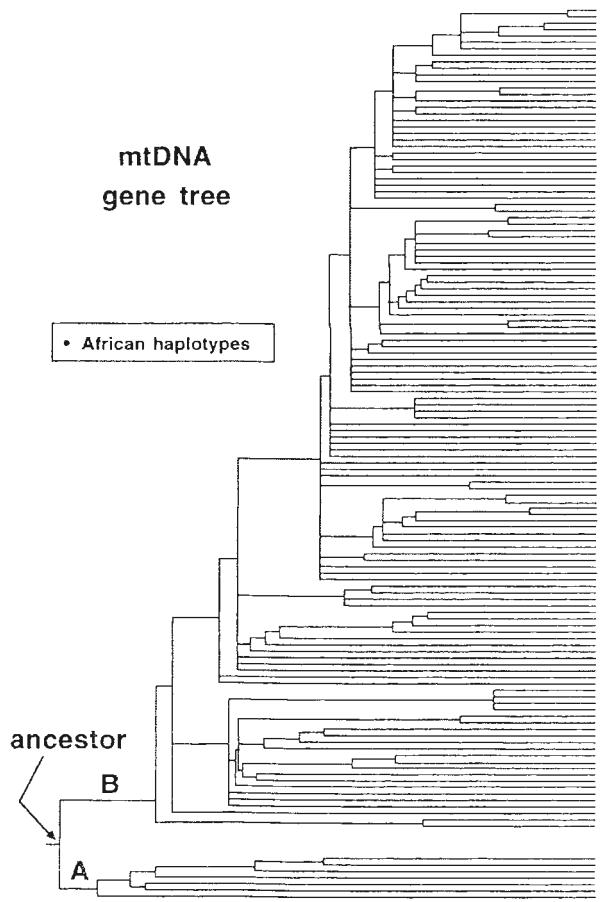
منذ حوالي خمسة ملايين سنة، وعلى أية حال فإن هذا لا يعني أن الشكل الكامل للإنسان (أو الشمبانزي) قد نشأ في ذلك الوقت، ولكنه يعني أن الأشكال الأولى للإنسان والشمبانزي انفصلت آنذاك عن سلف مشترك مختلف عن الإنسان والشمبانزي الحديثين، وبناءً على الدليل الأحفوري فقد انقضت أربعة ملايين سنة على خط سلف أشباه الإنسان *Hominid lineage* قبل ظهور الشكل التكويني المماطل للإنسان المعاصر على مسرح التطور؛ فلماين على سطح الأرض حدث هذا الدخول إلى المسرح؟

لقد انتشر الإنسان الآن في كل أنحاء الأرض، ولكن لا بد أن نوعنا قد نشأ في مكان ما قبل هجرته وانتشاره لإعمار الكوكب. وفي السابق جادل بعض (وليس كل) علماء الأحفورات بأن خطوط سلاسل ما قبل الإنسان *Pre-human lineages* نشأت في مناطق متعددة من العالم منذ أكثر من مليون سنة ماضية، وظللت منعزلة تماماً عن بعضها البعض حتى الأزمنة الحديثة، وقد شكلت التحليلات الجزيئية للتصنيف التطوري صورة مختلفة تماماً، حيث تدل - في المقابل - على أن الإنسان

الحديث (الإنسان العاقل العاقل *Homo sapiens sapiens*) نشأ إثر واقعة واحدة فقط في القارة الأفريقية، خلال بضعة مئات من آلاف السنين الماضية، ومن هذا المهد التطورى، انتشر الإنسان في النهاية في جميع أنحاء العالم؛ ليحل محل (مع احتمال حدوث تنازل بيني إلى حد ما) تجمعات أشباه الإنسان السالفة التي كانت موجودة في أماكن أخرى.

وقد جاء أول دليل قوي على هذا السيناريو النابع من أفريقيا من دراسات الحمض النووي (دنا) لجسيمات المايتوكوندريا، جدير بالذكر أن جينوم المايتوكوندريا في معظم الحيوانات بما في ذلك الإنسان ينتقل من جيل إلى آخر من خلال خطوط الأمومة فقط، وهذا بخلاف معظم جينات نواة الخلية التي تنتقل إلى الذرية من خلال الآبوبين من كلا الجنسين، وقد قامت "ريبيكا كان" وزملاؤها *Rebecca Cann et al.* في عام ١٩٨٧ بإجراء بحث كلاسيكي، وعمل مسح لسلسل دنا المايتوكوندريا من أنس من حول العالم من أجل دراسة التوزيع الجغرافي الحالي لمختلف خطوط الأمومة البشرية، وقد ظهرت ثلاثة نتائج بارزة من هذا التحليل (شكل ٤-٧)، أولًا: يقع الجذر (العقدة الأساسية) لخط شجرة الأمومة، في غالب التقدير، في أفريقيا حيث يوجد تمثيل للأفارقة (المواطنين الأفارقة الأصليين) فقط في الفروع العظمى (A & B) للتصنيف التطوري لدنا المايتوكوندريا على مستوى العالم في الوقت الحالي.

ثانياً: حدث تنوع بالغ في خطوط الأمومة في التجمعات الأفريقية، أكثر من أي تجمع مواطنين أصليين في أي قارة أخرى، ثالثاً: اعتماداً على اعتبارات الساعة الجزيئية فقد كان مجمل شجرة دنا المايتوكوندريا ضحلاً بشكل أساسى، حيث يرجع تاريخ أبعد عقدها إلى مجرد بضع مئات آلاف السنين فقط، وتشير النتائج الأوليان إلى أفريقيا بصفتها أرجح الأماكن لنشأة خط الأمومة البشري الذي استمر في البقاء حتى الزمن المعاصر، وأما النتيجة الثالثة فتشير إلى أن خط الأمومة الأفريقي، يمثل الجدة العظمى لكل البشر المعاصرین، وأنها (الجدة) عاشت منذ مجرد عشرة أو عشرين ألف جيل سابق.



شكل: ٤.٧

شجرة تصنيف تطوري أمومية للإنسان المعاصر كما تم تقديرها من تسلسل دنا المايتوكوندриا ("كان" وزملاؤها ١٩٨٧، بعد تعديلها من قبل أفييس ٢٠٠٠). تشير النقاط السوداء إلى موقع جينيولوجية للأنماط الجينية لدنا المايتوكوندريا لدى المستوطنين الأفارقة. يلاحظ أن الأنماط الجينية للمستوطنين الآسيويين، والأستراليين، والأوروبيين، ومستوطني غينيا الجديدة، مبعثرة بصفة عامة في كل الفرع B من شجرة دنا جينات المايتوكوندريا.

فهل أجبت هذه النتائج بيقين عن كل الأسئلة المتعلقة بنشأة الإنسان؟ والإجابة بالنفي؛ خاصة أن خطوط الأمومة لا تمثل إلا قدرًا ضئيلاً جدًا من إجمالي تاريخ الوراثة لأي نوع من الأنواع، بناءً على ذلك توجه الباحثون في المرحلة التالية إلى دراسات التصنيف التطوري لجينات الكروموسوم ٢٧، ونظرًا لانتفالها فقط من خلال الذكور فهي تتيح سجلًا لتاريخ الخط الأبوى، وقد جاءت النتائج بصفة عامة مشابهة لنتائج دنا المايتوكوندريا، مشيرًا مرة أخرى إلى الحادثة النسبية لنشأة الإنسان المعاصر (مع تأكيد أقل بشأن مكان المنشأ)؛ فهل تأكيد بذلك استقرار الأمور؟ لا؛ خاصة لأن عناصر خط الأمومة والخط الأبوى للانتساب البشري الممتد لا تمثل إلا جزءًا صغيرًا من إجمالي تاريخنا الوراثي.

هذا، وتقع معظم جيناتنا على جسيمات الأوتوسومات **Autosomes** (وهي كروموسومات غير الـ ٢٧ أو X داخل نواة الخلية)، وتبعًا لذلك فإنها تنتقل عبر الأجيال المتعاقبة من خلال كل من الذكور والإناث، بناءً على ذلك حول الباحثون تحليلاً لهم التصنيفية الجزيئية إلى مجموعة أوسع من جينات الأوتوسومات، وتدل معظم هذه الدراسات (مع وجود استثناءات محتملة) على منشأ أفريقي حديث للإنسان المعاصر.

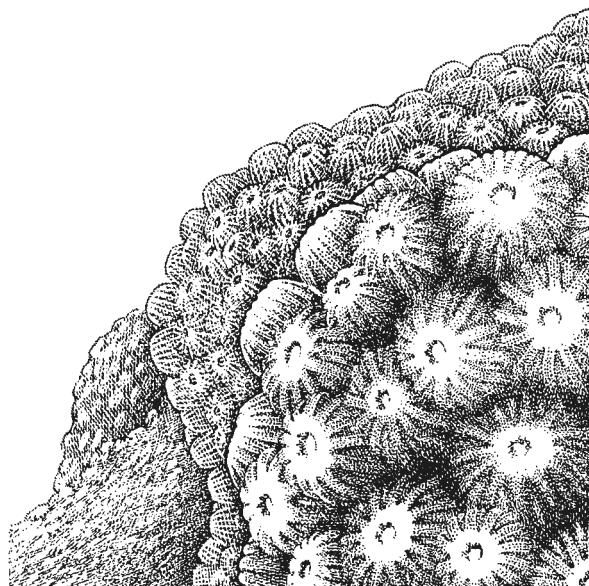
واعتمدًا على هذه النتائج الجزيئية للتصنيف التطوري للخواص فقد أشارت الصحافة الشائعة إلى أن لكل البشر الأحياء اليوم خط أمومة "حواء"، وخط أبوى "آدم" واحد، وأنهما عاشا منذ حوالي مائة ألف سنة مضت في مكان ما في أفريقيا "جنة عدن"، ولعل في هذه المقوله، شبه الإنجيلية، بعض الصحة، ولكنها أيضًا تبسيط مبالغ فيه، ويؤدي إلى استنتاجات خاطئة إذا جرى تفسيره بحيث يشير حرفيًا إلى وجود شخصين فقط في ذلك الحين؛ ففي المقابل تشير الحسابات الرياضية والمنطق البيولوجي إلى احتمال وجود بضعة عشرات الآلاف من الأفراد على الأقل من عاشوا في جنة عدن، وساهم كثير منهم بجيناته في الإنسانية الحديثة، وقد يبدو ذلك

منافياً للبيهقة لأول وهلة، ولكنه عاقبة منطقية لحقيقة أن خط الأمومة لحواء وخط الأبوة لأدم كانا عند جذع اثنين فقط من المسارات الجينية المتعددة لجميع أسلافنا، وتتمثل إحدى الوسائل لتوضيح ذلك في النظر إلى ماضي موروثك الجيني الشخصي، والعودة به - على سبيل المثال - عبر مجرد ثلاثة أجيال؛ فقد حصلت على دنا المايتوكوندريا من خط أمومة جدتك، كما حصلت على الكروموسوم ٢ (إذا كنت ذكرًا) من خط أبوة جدك، ولكن لك في الواقع الأمر ثمانية جدود، وقد شارك كل منهم بقدر متساوٍ تقريباً في إجمالي ميراثه الجيني.

الحفظ على المرجان

تمثل الأنواع الحية الشقيقة أشكالاً وثيقة القرابة ببعضها البعض، وتبدو أوصافها المورفولوجية متماثلة غير أن تجمعاتها معزولة تناصلياً عن بعضها البعض (كما يمكن الحكم بذلك من خلال تميزها جينياً مثلاً، أو كما يحتمل وجودها معاً في مجموعات دون حدوث تناصل بين المجموعات)، وقد تكون البحار مفعمة بأنواع شقيقة كثيرة لم يسبق التعرف عليها، وكان هذا هو الاستنتاج البارز الذي توصلت إليه نانسي نولتون Nancy Knowlton في عام ١٩٩٣، وهي عالمة أحياe بحرية، قضت سنوات طويلة في إجراء مسح جيني مجمع على أنواع كثيرة من اللافقاريات، وقد تراكمت الأدلة من دراساتها والدراسات الأخرى المشابهة لها والمتعلقة بهيكلة التصنيفات لمجموعة تراوحت من الإسفنجيات والمرجان، إلى الديدان البحرية، والمحاريات، وقنافذ البحر، والقشريات، وغير ذلك كثير، على الكثرة الفائقة لأنواع التي كانت خافية، وفي بعض الأحيان يجري دعم هذه النتائج من خلال تقييم مفصل للأشكال والسلوك، ولمجرد ذكر مثل واحد، فإن الفحص الدقيق لسلوك وخصائص الكائنات مدافعة الأرجل Copepods (قملة السمك) (من القشريات الدقيقة) التابعة لجنس تيسبي Genus Tisbe، نتج عنه رفع عدد الأنواع

المعروفة منه من مجرد عدد قليل إلى أكثر من ستين نوعاً (ماركوت Marcotte ١٩٨٤)، ولاشك في أن اكتشاف مدى انتشار الأنواع الشقيقة ضمن اللافقاريات البحرية له تفريغاته المهمة للدراسات الإيكولوجية التطورية وأيضاً للمجالات التطبيقية مثل علم الحفاظ على التنوع البيولوجي.

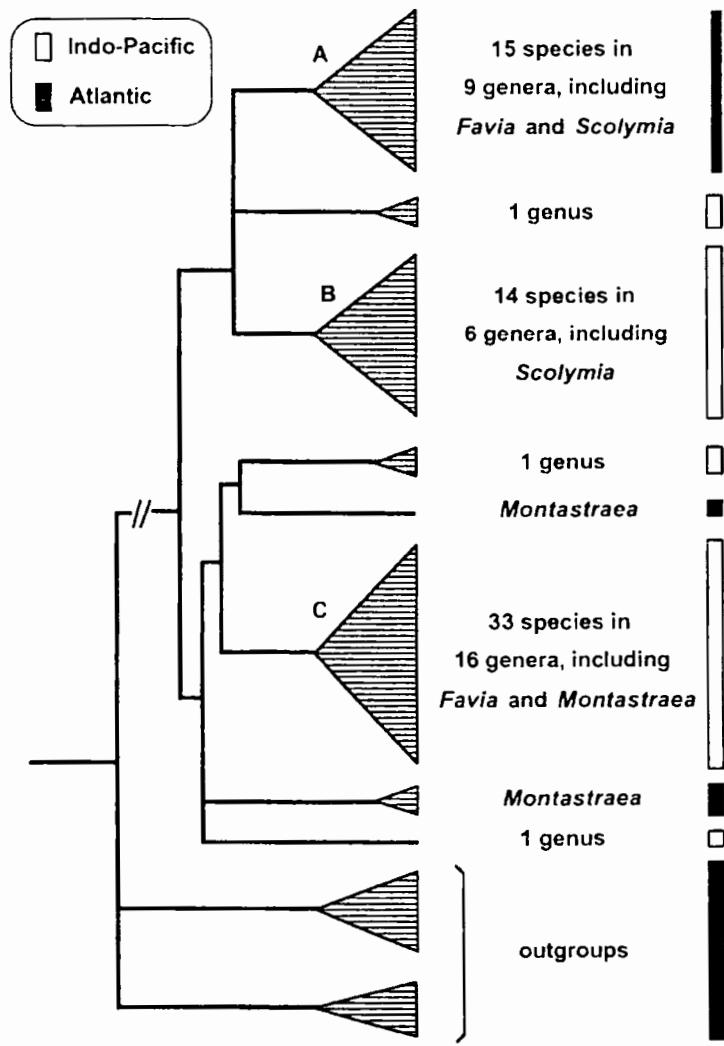


مرجان مونتاسترائي

ثم عادت نولتون وزملاؤها بعد حوالي عقد من الزمان (فوكمامي وزملاه Fukami et al. ٢٠٠٤) لسلط الأضواء وتسجل هذه المرة، ليس فقط مدى انتشار الأنواع الخافية، ولكن أيضاً وجود خطوط تصنيف جيني وأسلاف مشتركة في أكثر من مائة جنس من المرجانيات البانية للشعاب (الصخور). ويتألف معظمها من أنواع عدة، ويفترض أن كل منها يمثل أصلاً تطورياً واحداً، وقد لا تصح هذه المقوله الأخيرة في بعض الحالات؛ استناداً إلى نولتون وفريقها ونتائجهم المعتمدة على التصنيف التطوري الجزيئي، ومن خلال استخدامهم لتسلسل الدنا في جينات

كل من الأنواع والمأنيوكندريا تمكنا من تقدير التصنيف التطوري لأكثر من ثمانين نوعاً من المرجان، يمثلون حوالي ثلاثة جنساً مختلفاً، ثم قاموا برسم كل من التخصيص الأصلي التقليدي، والمدى الجغرافي للأنواع، وطبقوا ذلك على شجرة التصنيف التطوري (فوكامي وزملاؤه ٢٠٠٤)، ولدهشتهم ودهشة مجتمع الأحياء البحرية العلمي، فشلت الأنواع المتشابهة - في كثير من الأحيان - في تكوين فرع نسب واضح. وفي الواقع، فقد ظهرت في بعض الأحيان بعثرة واسعة المدى عبر التصنيف التطوري (شكل ٥-٧)، وعلى النقيض فإن بعض الأنواع التي كانت تصنف في السابق ضمن أصناف منفصلة، وكان يظن أنها لا تمت بصلة نسب قريب إلى بعضها البعض، اتصلت ببعضها البعض في فروع النسب، وهي محددة الآن في أحواض محيطية معينة (المحيط الأطلسي أو الجزء الهندي - الغربي للمحيط الهادئ).

وعلى سبيل المثال، وباستخدام مفردات تسلسل الدنا، فقد اتضح أن نوعي الفافيا *Favia* والسكوليميا *Scolymia* الموجودين في منطقة المحيط الأطلطي أقرب إلى بعضهما البعض من ناحية التصنيف التطوري، من قرابتها لأشباههما في المحيط الهادئ - الهندي (شكل ٥-٧)، وبالمثل، ومن خلال تحليل التصنيف التطوري لجنس الموناستراي *Montastraea*، فقد اتضح أن التصنيف كان تجيئاً مصطنعاً لبعض الأنواع التي تتخفي وراء شكل خارجي مشابه، ولا علاقة لها ببعضها البعض في الحقيقة، ومن هذه النتائج وغيرها من الأمثلة المتشابهة، استنتج فريق "نولتون" أن الانتماء إلى حزمة معينة من المرجانيات الصخرية، يمكن التبرؤ منه بطريقة أفضل، من خلال التوزيع الجغرافي، بدلاً من مقارنة الصفات الظاهرة، ويبدو أن تفشي ظاهرة التطور التقاربي للشكل الظاهري للمرجانات قد أربك *Evolutionary convergencies* المصنفين السابقين، وأدى بهم إلى هيكلة تقسيمات لا تعكس تطور المرجان



شكل ٧ - ٥

تصنيف تطوري جزئي للمرجانات البانية للشعاب (فوكامي وزملاؤه ٢٠٠٤).
 لاحظ كيفية تجمع الأنواع والأصناف في الحزم A. و B. و C تبعاً للحوض المحيطي، بدلاً من تصنيفها التقليدي المعتمد على الشكل الظاهري.

التصنيفي بدقة، جدير بالذكر أن للاكتشافات التصنيفية التطورية الجزئية أشارت متشعبه بشأن الحفاظ على البيئة الحيوية وتصنيفها، وهناك رأي عام بضرورة بذل جهود خاصة للحفاظ على خطوط التطور بالغة التميز؛ حيث إنها تسهم بقدر يفوق حجمها في التنوع الجيني للحياة ككل (ميس وزملاؤه ٢٠٠٣)، وفي حالتنا هذه فقد تم تحديد حزمة من المرجانيات المحيطية (شكل ٥-٧)، أمكنه تغيير إدراكنا بشأن تنوع المرجانات على مستوى العالم، فمن المنظور التقليدي (الذي يبدو أنه كان على خطأ) لتصنيف المرجانات، كان يعتقد أن ١٧ في المائة فقط من أنواع المرجانيات البانية للشعاب، هي فقط التي تستوطن حوض المحيط الأطلسي، مع عدم ذكر أية عائلات، هذا في الوقت الذي بلغت فيه الأرقام المقابلة في حوض المحيط الهادئ غرب الهند Indo-west Pacific إلى ٧٦ و ٣٩ في المائة، وفي قول آخر فقد كان يعتقد أن منطقة المحيط الأطلسي غير ذات أهمية نسبية، بشأن كونها مهدًا لتطور خطوط تطورية مميزة للمرجانيات، وعلى أية حال فقد قدر فوكامي وزملاؤه (٢٠٠٤) استنادًا إلى الدليل الجيني، أن الخطوط التي كانت خافية من قبل لمرجانيات المحيط الأطلسي الصخرية، انفصلت عن خطوط المحيط الهادي - الهندي منذ حوالي ٣٥ مليون سنة، لتصبح منبعًا أحادي التصنيف Monophyletic لانتشار تألفي مدنس في منطقة الكاريبي، وفيما يتعلق بالخطوط الكاريبيّة الفرعية فيبدو أن مسارات تطور أشكالها الظاهرة وأساليب حياتها تجمعـت في مرجانيات المحيط الهادي - الهندي؛ فإذا صحت هذه التفسيرات التطورية فإن ذلك يعني وجوب تقدير المرجانيات الكاريبيّة بطريقة مضاعفة عند وضع أولويات الحفاظ على البيئة.

سريلانكا، موقع ساخن للتنوع الحيوي الخفي

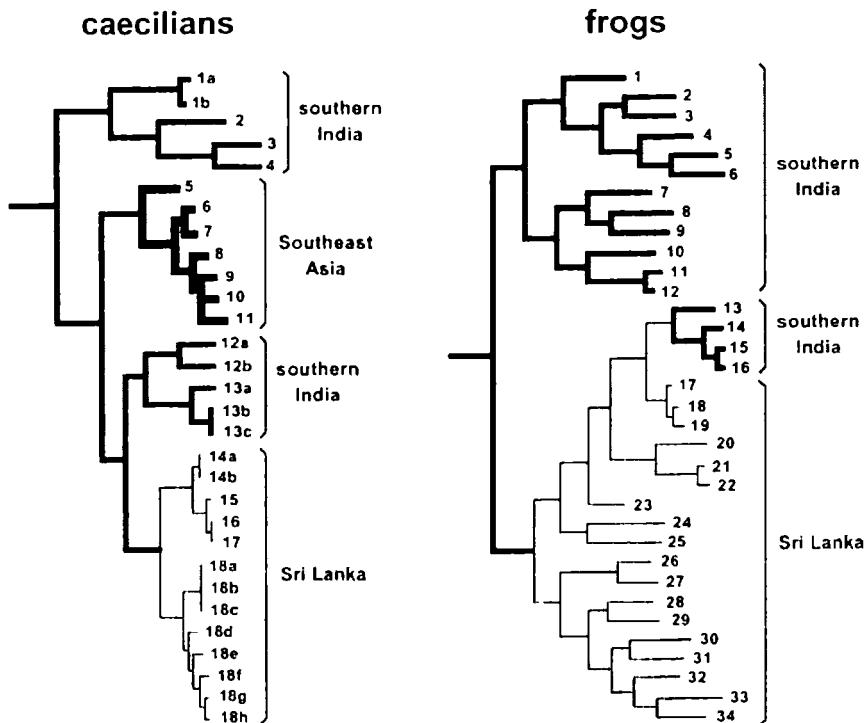
تقع جزيرة سريلانكا الكبيرة (المعروفـة سابقاً باسم جزيرة سيلان) في المحـيط الهـنـدي بـجـوار الـطـرف الـجنـوـبي الـشـرـقـي لـشـبـه القـارـة الـهـنـدـية، وـعـبر الـمـلـيـونـي

سنة الماضية فقد اتصلت عدة مرات بالأراضي الرئيسية للهند، وخلال كل من العصور البلائيوسينية الجليدية Pleistocene Ice Ages المتعددة تجمع قدر عظيم من مياه سطح الكرة الأرضية وتجمد في كتل القارات الجليدية، مما أدى إلى انخفاض مستوى سطح البحر حول العالم بأكثر من مائة متر (إضافة إلى آثار ذلك الأخرى)، وقد تسبب ذلك في كشف البرزخ أو الجسر الأرضي العريض الذي يربط سريلانكا بالهند؛ بناء على ذلك فإن الانفصال الحالي لجزيرة عن الأرضي الرئيسية يرجع فقط إلى حوالي عشرة آلاف سنة ماضية، في الوقت الذي ذابت فيه أحدث العصور الجليدية وارتفع سطح البحر مرة أخرى لخلق مضيق بالك (ويتمثل اليوم في فناء بحرية ضحلة بين سريلانكا وشبه القارة الهندية).

وقد جرت عادة علماء البيولوجيا الجيولوجيين على الاعتقاد بقراية الصلة بين أراضي سريلانكا والكائنات التي تعيش في مياها العذبة، وبين مثيلاتها في أراضي الهند الرئيسية المجاورة، ولم تنشأ هذه الفرضية فقط بسبب الاتصالات المادية الحديثة بين كلتي الأرض، التي كان يجب أن تتيح فرصاً عديدة لانتشار الجينات وتدفقها بين المنطقتين، بل أيضاً من حقيقة أن كثيرة من تمثيلات مجموعات الأصناف الحية، في كل من سريلانكا والهند أظهرت درجة عالية من تشابه الصفات الظاهرة، مما يشير إلى سلف مشترك حديث جداً (مثل العصر البلائيوسيني المتأخر)، وقد كانت هذه التشابهات الظاهرة من التقارب الشديد حتى إن علماء التقسيم قاموا بتصنيف بعض الأشكال السريلانكية والهندية المعينة (مثل جماعات من الضفادع المختلفة وبعض الثعابين)، باعتبارها من النوع ذاته، كذلك انعكس الانتفاء الوثيق بين البيوتين الحيويتين في حقيقة اعتبار الكائنات الحية في سريلانكا، ومنطقة جاتس الغربية Western Ghats في جنوب الهند، تشكل بؤرة ساخنة واحدة للتنوع الحيوي (أي مجتمع غني بالأنواع التي تشكل معاً وحدة بيولوجية جغرافية واحدة)، وكانت تعتبر واحدة من أحسن ٢٥ منطقة بيولوجية

جغرافية في العالم، وكان ينظر إليها بصفتها مناطق هشة بصفة خاصة، وأنها ستحق الحماية (مايرز وزملاؤه Myers et al. ٢٠٠٠).

هذا، وقد دعمت بعض الاكتشافات الحديثة في مجال التصنيف التطوري على مستوى تقييم الحمض النووي بعض جوانب هذه الملاحظات التقليدية، وقد قام بوسبيت وزملاؤه Bossuyt (٢٠٠٤) بتحليل تسلسل دنا المايتوكوندريا من عشرات الأنواع من الضفادع، والثعابين، وسرطانات المياه العذبة، والأسمك، ومجموعات الأصناف الأخرى؛ ليكشف عن تميز تطوري تصنيفي لم يكن متوقعاً في السابق، بين الأصناف السريلانكية والهندية، فمن بين السيسيليانات Caecilians بدون أرجل وتبدو ظاهرياً كالثعابين) مثلاً، ثبت انتماء خمسة أنواع من الإكتيوفيس Ichthyophis من سريلانكا إلى مجموعة تصنيفية واحدة مختلفة تماماً عن الحزم المائلة في جنوب الهند أو جنوب شرق آسيا (شكل ٦-٧)، وبالمثل فقد ثبت انتماء حوالي عشرين نوعاً من ضفادع الأشجار في سريلانكا الخاصة للبحث، والتي كانت تابعة في السابق لصنف الفيلوتس Philautus، إلى الحزمة الأخرى المميزة التي لم تتضمن إلا عدداً قليلاً من الستة عشر نوعاً - قيد الدراسة - المستوطنين في جنوب الهند (شكل ٦-٧)، وبصفة عامة، فقد ظهرت أنماط تصنيفية تطورية للثعابين ذات الذيل المدرع Shieldtail snakes ضمن عائلة اليلوروبلتیدا Uropeltidae، والأسمك من عائلة السايرينيدا Cyprinidae (جنس بانتیاس Parathelphusidae)، والسرطانات ضمن عائلات الباراثيلفوسیدا Genus Puntius، والجيكارسينوسیدا Gecarcinucidae، وروبيان المياه العذبة ضمن عائلة الأتیدي Atyidae (جنس كاريدینيا)، وفي جميع الحالات انتمت غالبية الأنواع المسقطة في سريلانكا إلى مجموعة أحادية التصنيف، وهي التي جرى إلهاها تاريخياً - على الرغم من تميزها - بالأنواع والحزم المشابهة الموجودة في جنوب الهند.



شكل ٦.٧

تصنيفات تطورية جزيئية للبرمائيات السيسيلية من جنس أكتيوفيس ويورايوتايفلس (إلى اليسار)، وضفدع الشجر من جنس فيلوتس (إلى اليمين)، من مناطق في جنوب الهند وسريلانكا (بوسيت وزملاؤه ٢٠٠٤). يشار إلى كل من العينات الممثلة للأنواع المختلفة (بعضها لم يتم توصيفه بشكل كامل حتى الآن) والمجموعات المختلفة، بأرقام وحروف على التوالي، كما تدل الخطوط الغليظة والمتوسطة والرفيعة في الأشجار على خطوط نسل في جنوب شرق آسيا، وجنوب الهند، وسريلانكا على التوالي.

منحت هذه النتائج دليلاً يكاد يكون قاطعاً على الاستيطان المحلي، الذي كان خافياً في السابق، في منطقة التوع الحيواني الساخنة، في المنطقة الأشمل التي تضم سريلانكا وغرب جاتس، ويبدو أن سريلانكا بوجه خاص كانت موقعاً غنياً جداً بانبعاث خطوط تأسلم في مكانها (محلية) للعديد من مجموعات الأصناف. هذا، على الرغم مما يبدو من أن عدداً قليلاً من خطوط التطور السريلانكية استوطنت حيثاً في جنوب الهند (انظر الجانب الأيمن من شكل ٦-٧)، والعكس صحيح؛ حيث ظهر العديد من الحزم السريلانكية درجة عالية من الانعزال، تحدد هذه النتائج التصنيفية التطورية منطقة سريلانكا ومنطقة جاتس الغربية باعتبارهما منطقتين دون إقليميتين للتوع الحيواني، وكلتاهما متميزة ومختلفة بقدر كافٍ عن الأخرى، مما يستدعي جهوداً خاصة؛ لحفظ على ثرائهما التاريخي فيما يتعلق بالمجموعات الحيوانية الفريدة.

وعلى أية حال يبقى أحد الأسئلة مطروحاً، فلماذا لم تشكل الجسور الأرضية في العصر البلاستوسيني معايير جيدة لتبادل الحيوانات على مستوى واسع بين سريلانكا والهند الجنوبي؟ فإذا كان تبادل الأنواع الحية قد حدث مراراً، لكان واجباً أن تطمس معالم التفرقة التصنيفية التطورية إلى حد كبير، ولما بقيت الحزم المميزة لكل منطقة حتى اليوم، ولعل أحد التفسيرات المقبولة يمكن فيما يلي: يلاحظ أن الأجناس التي قام بوسیط وزملاؤه بدراستها (٢٠٠٤) جينياً، كانت مستوطنة في المناطق المطيرة في سريلانكا والغابات الرطبة في جاتس الجنوبي، ولكن تقع بين هاتين البيئتين من الغابات المطيرة سهول فاحلة، ربما شكلت عقبة كبيرة في سبيل إنتشار الأنواع المتألhma على جو الغابات المطيرة في العصر البلاستوسيني (كما هو الحال الآن أيضاً).

انتشار النباتات عبر البحار

تضم عائلة جودينيشيا Goodeniaceae (رتبة أستيراليس Asterales) حوالي ٤٠٠ نوع من الشجيرات العشبية والأشجار الصغيرة، ومعظم الأحد عشر جنساً

المعروفين في هذه العائلة موجودون تقريباً بالكامل في أستراليا؛ حيث يشكلون جزءاً مهماً من العناصر النباتية لساحل القارة، إلا أن أحد الأجناس - *Scaevola* الذي يشتمل على ١٣٠ نوعاً - انتشر وانتقل إلى معظم مناطق المحيط الهادئ، كما وجد عدد قليل من الأنواع طريقه إلى أفريقيا الاستوائية ومدغشقر وسريلانكا وجنوب الهند والأمريكتين بما في ذلك جزر غالاباجوس.

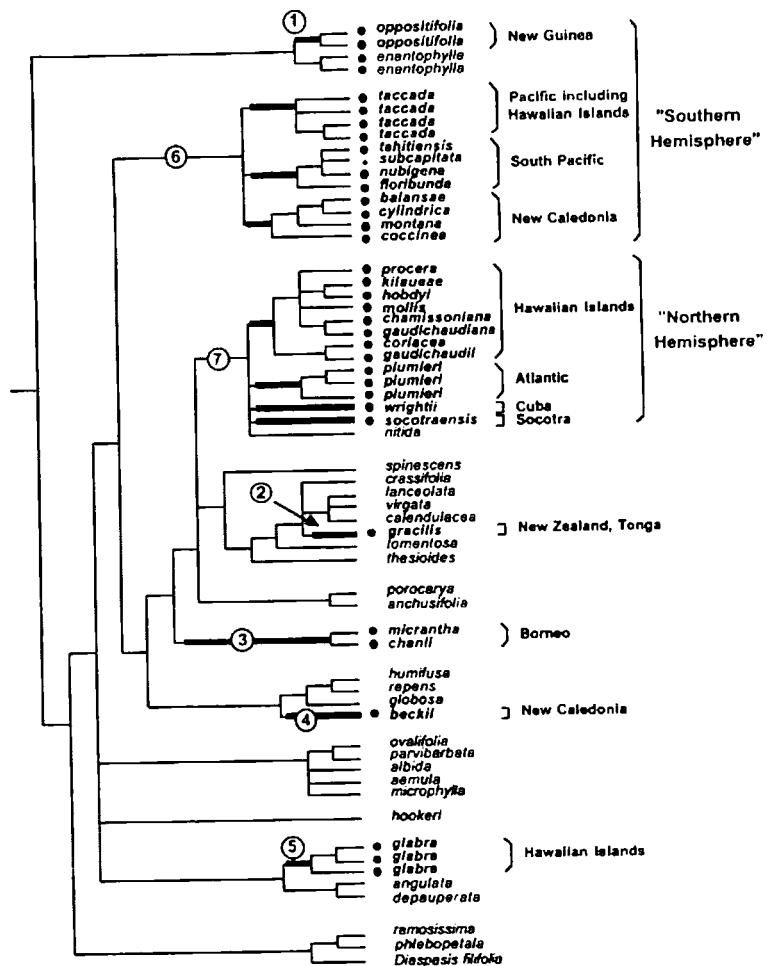
وهناك عدد من الأسئلة المثيرة التي تحيط بالنمط التطوري والانتشار حول العالم من مصدر أساسي في أستراليا، فما السمات التي تميزت بها بعض الأنواع ومكانتها من عبور مساحات شاسعة من المحيط لتنстقر على قارات وجزر منعزلة بعيدة (مثل أرخبيل هواي)؟ وكم كان إجمالي عدد رحلات عبور المحيط الناجحة؟ وهل حدثت انتقالات (إشعاعات) تألفت ثانية بعد عملية الاستيطان الأولى؟. وهناك نظريتان متنافستان لتفصير الانتشار الواسع لأنواع السكافولا خارج أستراليا: أ - نشأ كل نوع مسoton في جزيرة أو قارة نتيجة حدث استيطاني منفصل نابع من أستراليا، أو ب - أن تكون مسotonة واحدة أو عدد قليل منها فقط شارك في العملية الأولى، ولكن تلا كل منها حدوث تفرع بيولوجي في المناطق الجديدة المستوطنة.

وقد جرى تناول هذه الموضوعات وما يتعلّق بها، كما تم تقصي آثار الأقدام التاريخية لهذه النباتات بدراسة تسلسل دنا الرايبوزومات من أنواعتها، وقد أجرى هوارت وزملاوه *Howarth et al.* (٢٠٠٣) تحليلاً جزيئياً تطورياً على خمسين نوعاً ممثلاً (شكل ٧-٧)، وقد اتهم النتائج إلى الاستدلالات التالية: أولاً، نشأت أنواع السكافولا خارج أستراليا من ست أو سبع عمليات استيطانية أولية على الأقل (يرجع سبب عدم تحديد الرقم بدقة، إلى أنه على الرغم من دقة وضوح شجرة التصنيف الفايلوجيني الشديدة، فإنها لم تصل إلى حد الكمال) وقد انتهت أربعة من هذه الأحداث المنفصلة إلى انتشار نوع واحد خارج أستراليا:

س أو بوزيتيفوليا *S. oppositifolia* في الفلبين (من المحتمل وصوله هناك عبر غينيا الجديدة)، وس. جراسيليس *S. gracilis* في كل من نيوزيلاندا وتونجا، وس. بيكياي *S. beckii* في كاليدونيا الجديدة، وس. جلبرا *S. glabra* في جزر هاواي. أما أحداث الانتشار الثلاثة الأخرى فيبدو أنه قد تلاها حدوث تفرع بيولوجي جيني ثانوي أدى إلى مجموعات أوسع كثيرة. Speciation

وقد أدت أحداث الانتشار الشعاعي الثلاثة الأخيرة إلى ما يلي (شكل ٧-٧): العديد من مستوطنات السكافولا في جزر المحيط الهادى الجنوبي (وكلها تنتمي إلى س. تاكادا *S. taccada*، وهو نوع منتشر بكثرة في منطقة المحيط الهادى)، والعديد من أنواع السكافولا الأخرى في نصف الكرة الأرضية الشمالي (وكلها لصيقة القرابة مع س. بلوميرى *S. plumieri* وهو نوع منتشر في الأطلنطي، والنوعين س. شانياي *S. chanii* وس. شانثانا *S. micrantha* في بورنيو.

وكان الاستنتاج الكبير الثاني أنه جرى الاستيطان بنجاح في جزر هاواي من خلال ثلاثة أحداث منفصلة، يحمل كل منها خطأ مختلفاً من السكافولا، ومن المحتمل وصول خط س. جلبرا (الاستيطان رقم ٥ في الشكل ٧-٧) من أستراليا مباشرة إلى هاواي، كما يمكن الحكم بذلك من الانتشار الجغرافي لأقرب أقارب الس. جلبرا الأحياء، وفي غالب الأمر هاجر خط س. تاكادا (الاستيطان رقم ٦) من بونينيزيا، وأما الخط س. بلوميرى (الحدث رقم ٧) فقد يكون قد أتى من ساحل أمريكا على المحيط الهادى. كذلك يبدو أن استيطان س. بلوميرى قد تلاه انتشار إشعاع نظوري، حدث في مكانه وأدى إلى عدة مستوطنات في هاواي (شكل ٧-٧)، بناءً على ذلك يعكس التنوع الفاينوجيني الحالى لأنواع السكافولا في أرخبيل هاواي حدوث هجرات متعددة، وكذا العديد من التفرع المحلي لأصناف جديدة، وهذا الموقف يتباين مع مجموعات الأصناف الأخرى المستوطنة في هذه الجزر والغنية بأنواعها: فعلى سبيل المثال



شكل ٧.٧

تصنيف تطوري جيولوجي والتوزيع الجغرافي لـ ٥٠ نوعاً من السكافولا (هوارث وزملاؤه ٢٠٠٣). توجد الأصناف المبنية أسماؤها بحروف غليظة خارج أستراليا (والأخرى من أستراليا) وتتل الدوائر السوداء على أن النوع شملأ الحمية كاملة، وأما الخطوط والأرقام الغليظة فتشير إلى أحداث الانتشار المقترضة من أستراليا إلى موقع خارجها (انظر النص).

هناك نباتات السيلفر سورد *Swords* (السيف الفضي) واللوبيليد *Lobeloid* في هاواي، وكذلك في طيور هاواي مثل الهونى كريبير *Honeycreeper* (الباحث عن العسل) والفروت فلايز *Fruitflies* (ذباب الفاكهة)، حيث تشير التحاليل الجزيئية المشابهة لتصنيفها الجيني (انظر المراجع) إلى أن كل إشعاع تألفمي -على حدة- حدث في منطقة الأرخبيل ذاتها مع بدايتها جميعاً من خط تأسيسي واحد.

وهناك أمر ثالث من ناحية التصنيف الجينومي تناوله هوارث وزملاؤه (٢٠٠٣)، وهو ما يتعلّق بأسلوب انتشار السكافولا عبر البحار، وقد جاء أحد الخيوط المهمة لحل اللغز من الانشار غير المتوقع للفاكهة اللحمية "دروباكوس" *Drupaceous* ومقارنتها بالفاكهه الجافة "غير اللحمية" على مستوى التصنيف الجزيئي (شكل ٧-٧). ومن ناحية التصنيف التقليدي (المعتمد- إلى حد ما- على كيفية توزيع البذور في الثمار)، وقد كان يعتقد أن حالة الثمار اللحمية التي تميز تقريباً نصف أصناف السكافولا المدروسة، ربما ظهرت مرة واحدة داخل الجنس، إلا أن تقدير التصنيف الحديث الجيني للسكافولا المعتمد على بيانات الجينات يدل على أن حالة الثمار اللحمية نشأت في عدة ظروف منفصلة.

هذا إضافة إلى ما هو موضح في (شكل ٧-٧)، فكل أنواع السكافولا المدروسة القاطنة خارج أستراليا تتنتمي إلى خط يتميز بالثمار اللحمية، ومن المحتمل أن يكون هذا الارتباط بين الانشار عبر البحار، وطبيعة الثمار، عاكساً لعلاقة سببية تحتية، فيمكن للبذور في ثمار السكافولا اللحمية البقاء حية وقابلة للنمو أثناء طفوها في مياه البحار لمدة عدة شهور، ومن المعروف عنها كذلك أنها قادره على البقاء حية حتى بعد مرورها في أمعاء الطيور، ويمكن لأي من هذه العوامل أن يساعد على الانشار بعيد لهذه البذور، وفي الواقع الأمر فقد اقترح هوارث وزملاؤه (٢٠٠٣) دوراً محورياً للثمار الملhmaة في الابتكارات التطورية التي مكنت خطوطاً من السكافولا من الاستيطان في أراض غريبة من خلال التيارات المائية عبر المحيط أو من خلال الطيور المهاجرة.

إسقاطات التصنيف التطوري الجيني على الدببة القطبية

يمكن للمظاهر الخارجية أن تكون خادعة عندما يتعلّق الأمر بعلاقة التصنيف التطوري الجيني، وحتى مع بعض أشهر الحيوانات ذات الصفات المميزة في العالم فإن الفحص الدقيق لخصائص الجينات الجزيئية يؤدي أحياناً إلى تصنّيفات تطورية تثير الدهشة، ويعطي الدب القطبي (الشمالي) أورسوس ماريتيموس *Ursus maritimus* مثلاً جيداً لذلك، ويبدو الدب القطبي - أكل اللحوم - متكيفاً إلى حد كبير مع بيئته الجليدية، وذلك من خلال دثاره الأبيض السميكة، وطبعته العدوانية الاقتراسية التي تؤهله لاصطياد الفقمة (عجل البحر) والقط *Walruses* (حيوان ثديي بحري شبيه بالفقمة) في موطنه في دائرة القطبية الشمالية الخالية من النباتات، وأما ابن عمومته الدب البني "أورسوس أركتوس" *arctos* U. المعروف في بعض الأماكن باسم جريزلي *Grizzly*، فمتأقلم أيضاً في موطنه بعيداً في الجنوب؛ حيث يتسلق بصفة عامة لونه البني الداكن مع الغابات والأحراش التي يجوبها، ولم يتطرق الشك إلى أي شخص، فيكون كل من دب القطب الشمالي والدب البني الجنوبي أبناء عمومة إلى حد ما، ولكن لم يتصور أحد حتى وقت قريب مدى قرب العلاقة التصنيفية الجينية.

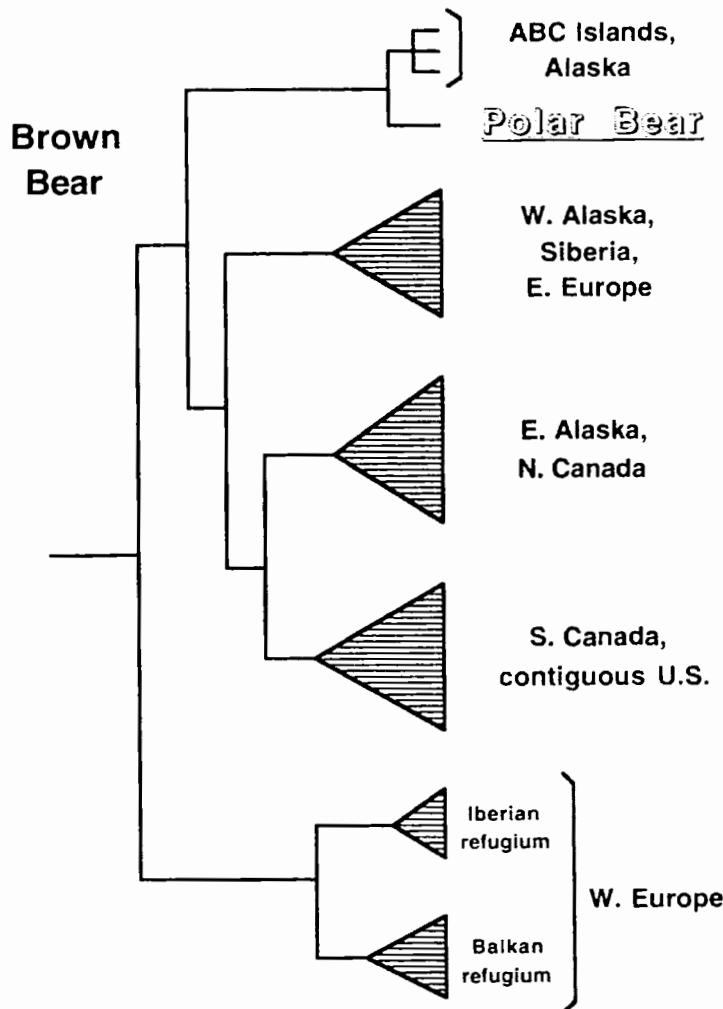
ومن الناحية التاريخية فقد شمل مجال انتشار الدب البني معظم مناطق تجمعات الحيوانات في نصف الكرة الأرضية الشمالي *Holarctic Realm* (وتشمل أمريكا الشمالية وجرينلاند وشمال آسيا وأوروبا وشمال أفريقيا)؛ حيث ما زال يتوجه في مناطق منعزلة بعيداً عن مضائقات البشر، وقد قام كثير من فرق البحث بعمل مسح لتسلسل دنا المايلوكوندريا من مئات من الحيوانات التي تمثل التجمعات في هذا المدى الواسع، وقد أوضحت البيانات الجزيئية أن أرسوس أركتوس (الدب البني) مقسم جغرافياً إلى خمس حزم مميزة للغاية (من جانب الأمومة)،



دب قطبي

وكل منها ينحصر حالياً في إحدى المناطق التالية: ١- أوروبا الغربية ٢- جنوب كندا وما يجاورها من أمريكا الشمالية، ٣- شمال كندا وشرق ألاسكا، ٤- غرب ألاسكا وسiberia وأوروبا الشرقية. ٥- جزر الإي بي سي ABC islands (جزر أدميراليتي وبارانوف وشيكاجوف) في جنوب شرق ألاسكا (شكل ٨-٧). ويبدو أن لهذا التوزيع الجغرافي لهذه الخطوط الأمومية منطقاً معقولاً إلى حد بعيد عندما يجري تأويله باعتباره انعكاساً لكيفية انتقال هذا النوع إلى مجموعات هجرة جلدية في أزمنة مختلفة أثناء العصر البليستوسيني.

وجاءت المفاجأة الكبرى، عندما أضيفت الدببة أوروسوس مارييتموس إلى التحاليل، فبدلاً من افتراض كون صنفها، صنفاً شقيقاً أو مجاوراً، وجئت الدببة القطبية محاضنة تماماً داخل حزمة الدببة البنية، وفي قول آخر، وفيما يتعلق ببنسبهم الأمومي، تبدو الدببة البنية وكأنها منحدرة من سلف الدببة القطبية نفسها، وبقول أدق فالدببة القطبية على قرابة وثيقة بالدببة البنية المستوطنة في جزر ABC. وتشير المسافة الجينية لحمض المايتوكوندريا النووي إلى أن خط الدببة القطبية انفصل عن خط سلف الدببة البنية منذ مائتي ألف سنة فقط.



شكل ٧ - ٨

توزيع جغرافي عالمي لخطوط أمومة كل من الدببة البنية والدببة القطبية (أفييس ٢٠٠٥ استناداً إلى دراسات جزئية لعدة باحثين، موثقة في قائمة المراجع). لاحظ علاقة السلف بين الدببة البنية والدببة القطبية في التسجيل الجيني لدينا المايتوكوندريا.

ولم تكن نتائج هذه التحاليل التصنيفية الجزيئية متوقعة على الإطلاق، وما زالت تفسيراتها محل جدل، وينتثل أحد الاحتمالات في حدوث تهجين ثانوي بين النوعين، فانتقل بذلك خط حمض المايتوكوندريا النووي من دبية جزر ABC إلى دبية القطب الجنوبي، ولا تعتبر النظرية غير معقولة كما قد تبدو لأول وهلة، ذلك أن باستطاعة النوعين إنتاج ذرية سليمة وقدرة على الإنجاب تحت ظروف الأسر، هذا وتتمثل شريحة أخرى من الاحتمالات، في نشوء الدبية القطبية حديثاً في مسيرة التطور من قطبي دبية ABC البنية، أو على العكس تكون الدبية البنية نشأت حديثاً من سلف قطبي دبة قطبية. وفي كلتا الحالتين، فلا بد أن التطور التألفمي قد حدث سريعاً وعلى نطاق واسع، وقد شمل - على سبيل المثال - ليس فقط تبديل لون الفراء من البني إلى الأبيض (أو العكس)، بل أيضاً تغيير الطول النسبي للرقبة وحجم الرأس والسلوكيات وعلاقة كل منها بالبيئة.

وينتثل الاحتمال الثالث ببساطة، في كون تحليل النسب من خلال استخدام دنا المايتوكوندريا، قد لا يكون مناسباً بصفة عامة لتحديد العلاقة الجينية بين الدبية البنية والدببة القطبية، ويدرك أن أكثر من ٩٩ في المائة من التاريخ الوراثي لهذه الأنواع (أو أيها كان غيرها) يكمن في جينوم النواة، الأكبر كثيراً، والذي لا بد من ذكره الآن قبل المضي في سبيل الوصول إلى أي استنتاجات محددة بشأن التصنيف التطوري، بناءً على ذلك فهناك احتياج إلى المزيد من الأبحاث لتقرير ما إذا كانت الصفات الخارجية للدببة أو تسلسل حمض المايتوكوندريا المتاح حالياً قد تسبباً في حدوث اللغز التصنيف التطوري الحالي.

نظرة إلى الأفيال المنسيّة

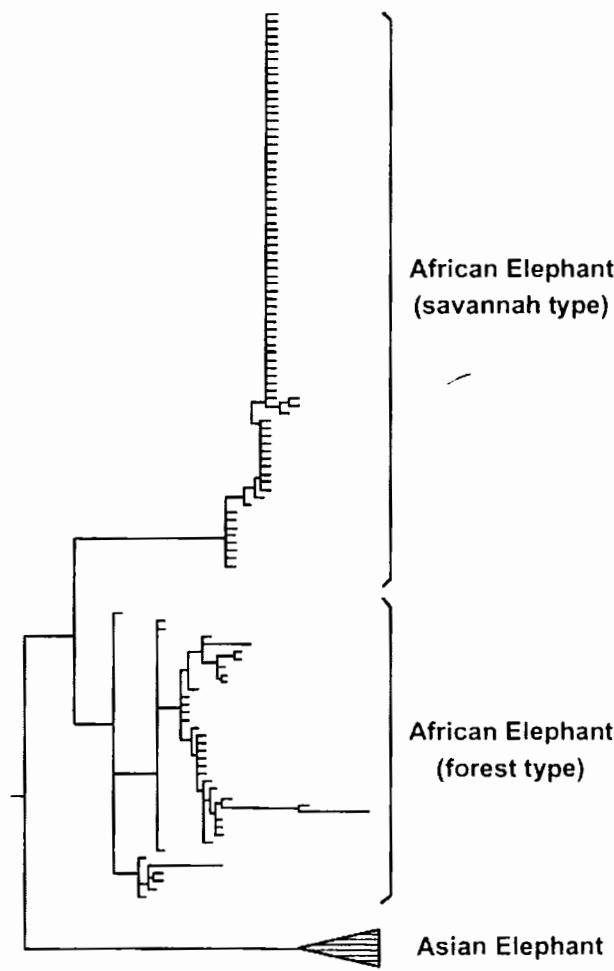
عندما تجري - بصفة خاصة - دراسة النسب وإعادة بنائه بالنسبة لجماعات من الأنواع المتماثلة أو شديدة الشبه مع بعضها البعض، ولكنها منفرقة جغرافياً

(كما في حالة دراسات الدببة المذكورة في القسم السابق)، فيطلق على هذا العمل "التحليل التصنيفي التطوري الجغرافي" Phylogeographic analysis، وقد تم في الواقع إخضاع مئات من أنواع الحيوانات والنباتات لهذا التحليل على المستوى الجزيئي (أفيس Avis ٢٠٠٠)، ولم تظهر مفاجأة في أي مكان؛ أكبر مما بدا من اكتشاف نوع جديد من الفيلة في أفريقيا.

جرت العادة التقليدية على وضع الفيل الآسيوي "إليفاس ماكسيماس" *Elephas maximus*، والفيل الأفريقي "لوكسودونتا أفریکانا" *Loxodonta africana*، كل في قسم منفصل، ولم يجر اختصاصيو التقسيم أي ترقية رسمية على مستوى الأنواع بين التجمعات الجغرافية في القارتين، هذا وينشر الفيل الأفريقي في معظم أفريقيا السوداء Sub-Saharan Africa. من الغابات الاستوائية الممطرة في الوسط الغربي من القارة إلى مساحات شاسعة من الأحراش والأراضي المعشوشبة المفتوحة، الواقع معظمها شرق مناطق الغابات الكثيفة وجنوباً.

وفي إطار هذا الانتشار الواسع جرى في بعض الأحيان تمييز فيلة الغابات بشكل غير رسمي عن فيلة السافانا، وذلك استناداً إلى مفاضلتها البيئية، وحجمها الأقل، وأنابتها الأطول والأكثر استقامه، وأذانها الأصغر والأكثر استداره، وجبيتها الأكثر سطحاً، وعلى أية حال؛ فلم يستند كثيراً من هذه الفروق البيئية والشكلية الظاهرية حتى وقت قريب؛ حيث أعيد تفسيرها باستخدام مميزات تصنيف الخواص التطوري الجزيئي من قبل بعض الباحثين، مما استحق تعريفهم كنوعين منفصلين من الفيلة الأفريقية (ل. أفریکانا *L. africana*) بالشكل الموجودة به في السافانا؛ ول. سايكلونيس *L. cyclotis* بالشكل الموجود به في الغابات).

وقد توصلت البحوث الأولية للتحليلات الجزيئية للحمض النووي في كل من المايتوكوندريا وجينات النواة إلى وجود فروق هائلة غير متوقعة بين فيلة الغابات وفيلة السافانا (شكل ٩-٧)، واستناداً إلى شدة درجة الفروق الجينية قام روكا



شكل ٧ -

تصنيف جغرافي جزيئي لأكثر من ١٠٠ فيل أفريقي (مع الفيلة الآسيوية كمجموعة خارجية): استناداً إلى تسلسلات الدنا من أربعة جينات نووية (زوكا وزملاؤه ٢٠٠١)، وقد نشرت بحوث مشابهة (رغم وجود خلافات بارزة، انظر النص) في تسلسلات دنا المايتوكوندريا ودلائل المتواлиات الجينية القصيرة (أجرت وزملاؤه ٢٠٠٢).

وزملاؤه Roca et al. ٢٠٠١، بقدر أن كلاً من الل. أفرikanan والل. سايكلوتيس، استمر في تطوره المنفصل عبر حوالي ٦٠٠ ألفية سابقة (مع إضافة أو حذف حوالي مليون سنة)، إضافة إلى ذلك فمن المحتمل أن يكون قبل السافانا قد مر بفترة اختناق (نقصان شديد) في تعداده (كما يُستدل على ذلك من واقع نقصان تنوّعاته الجينية) في الأزمنة التطورية الحديثة نسبياً، ولم تفترق الفيلة الأفريقية كثيراً عن بعضها البعض، كما افترق أي منها عن أنواع الفيلة الآسيوية، وعلى أية حال فإن اختلافتها الجينية كانت باهرة وغير متوقعة.

وأكّدت دراسة جزيئية لاحقة لجماعات الفيلة في أماكن جغرافية إضافية الإشارة العامة إلى وجود خطين منفصلين حالياً للفيلة في أفريقيا، ولكنها أشارت أيضاً مزيداً من المفاجآت وبعض المصاعب في وجه ما بدا من بساطة القصة السابق ذكرها؛ فقد تم بشكل خاص التعرّف بصفة مبنية على خط جيني جغرافي ثالث شديد التشعب، وشمل الفيلة القاطنة في الغابات ومناطق السافانا في غرب أفريقيا، وما زال التاريخ التطوري لهذا الخط (بمعنى تحديد كيفية بدايته والمكان الملائم له في الهيكل الأوسع لعلاقات الفيلة في أفريقيا). غير مؤكّد وفي انتظار المزيد من البحوث الجينية الجزيئية. وينطبق الوضع نفسه على التحديد الدقيق لأصول العديد من خطوط الفيلة الفرعية الإضافية وتاريخها الديموجغرافي في مناطق أخرى من القارة الأفريقية.

وبغض النظر عما سنتم عنه البحوث بعد ذلك فإن نتائج دراسات التصنيف التطوري الجغرافي البارزة لها أهميتها لأسباب عديدة؛ أولاً: توضح أن بإمكان حتى البعض من أكثر الأنواع وضوحاً في العالم أن تضم داخلها فروعاً جينية لها تقلّها كانت خافية من قبل، ثانياً: تقدم دليلاً على حقيقة أنه فيما يتعلق بتحرك الخطوط الجينية من منطقة جغرافية معينة إلى غيرها عبر مقياس الزمن الإيكولوجي والقياس التطوري؛ فحتى الكائنات سريعة الحركة مثل الأفيال

كادت تفشل في بعض الأحيان في تحقيق قررتها الكامنة على الانتشار، ثالثاً: أوضحت مسألة أن التصنيف بالقرب من مستوى الأنواع قد يمثل تحدياً قوياً، إضافة إلى كونه اجتهاذا شخصياً إلى حد ما، خاصةً أن تجمعات الكائنات المميزة جينياً، التي شملتها الدراسات، غير قادرة على التهجين بسبب انعزالها جغرافياً (بما يُبقي موضوع إمكانية تهجينها في الطبيعة أمراً غير موثوق فيه). وأخيراً وليس آخرها، فهي توضح العلاقة بين أنماط التصنيف التطوري الجيني الجغرافي، وجهود الحفاظ على البيئة، وفي حالتنا هذه فإن فيلة الغابات على وجه الخصوص مهددة بشدة؛ بسبب عمليات الصيد المحرم، وتدمير البيئة، ونظرها لتميزها التطوري الشديد فيجب أن تمنح جهود حمايتها درجة أعلى من الأهمية.

قاعدة بргمان

تعتبر القواعد الإيكولوجية الجغرافية مجرد تعليمات تصف العلاقات التجريبية بين سمات الكائنات الظاهرة ومتغيرات البيئة؛ فمثلاً تصف قاعدة جلوjer Gloger's rule الميل الملاحظ إلى اصطباغ الأنواع بصبغات داكنة في مناطق الرطوبة الشديدة، في حين ترصد قاعدة Allen's rule ميلاً عاملاً لدى الكائنات ذات الدم البارد لامتلاك أطراف قصيرة في الأجواء الباردة؛ وأما قاعدة "حجم القبضة" Clutch-size فترصد ميلاً لدى معظم الطيور لامتلاك حجم قبضة أكبر في الارتفاعات العالية، وبصفة عامة فإن الأسباب الإيكولوجية والتطورية المحتملة لهذه السمات ما زالت محل خلاف، أشد كثيراً من الخلاف حول وجود الميل الملاحظة ذاتها، على الرغم من حدوث الخلاف أحياناً حول هذه الأخيرة بسبب وجود الكثير من الاستثناءات.

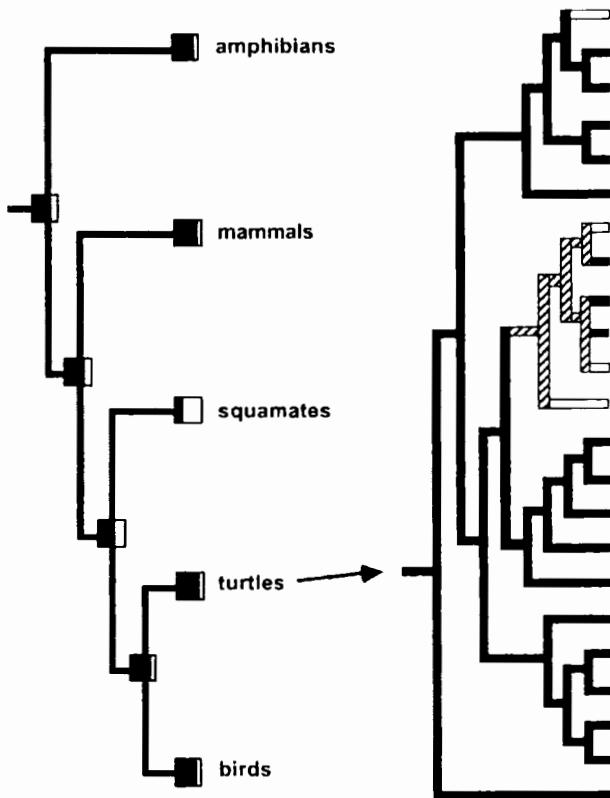
ولعل أفضل القواعد الإيكولوجية الجغرافية رسوخاً هي قاعدة برجمان Bergmann's rule، وكانت تعتبر من الناحية التقليدية أفضل القواعد فهماً من حيث أهميتها لما يتعلق بعملية التكيف، وتقول قاعدة برجمان (١٨٤٧): إن حجم الجسم يميل إلى التناسب عكسياً مع درجة حرارة المناخ، وذلك في أنواع معينة من الطيور والثدييات (أكبر مجموعتين من الحيوانات ذوات الدم البارد)، والتفسير التقليدي لذلك هو أنه لا بد أن يكون للحيوانات الكبيرة ميزة اصطفائية نسبية في المناخ البارد؛ حيث إن أجسادها بما لها من نسبة مساحة سطح إلى حجم الجسم، أقل من الحيوانات الأصغر حجماً (مع اعتبار التساوي في كل الأمور الأخرى)، وأنها تميل بالوراثة إلى الحفاظ على الحرارة الناجمة عن عمليات التمثيل الغذائي (الأيض) بطرق أكثر كفاءة، وعلى أية حال فقد أثبتت كثيرةً من الدراسات الحديثة الشك حول هذا التفسير بكتشفيها أن بعض الحيوانات من ذوي الدم البارد Poikilotherms تخضع أيضاً لقاعدة برجمان، وهذا يبدو بصفة خاصة في معظم أنواع السلاحف (أشتون وفيلدمان Ashton and Feldman ٢٠٠٣)، والسمندر Salamander (أشتون ٢٠٠٢)، المنتشرة جغرافياً بحيث تتميز التجمعات التي تعيش في المناطق العالية بضخامة الجسم، وعلى الجانب الآخر يبدو أن معظم الزواحف الحرشفية تتبع الظاهرة العكسية لقاعدة برجمان؛ حيث كثيرةً ما تميل إلى صغر حجم الجسم بشكل واضح في المناخات الباردة (أشتون وفيلدمان ٢٠٠٣).

تصف القواعد الإيكوجغرافية بصفة عامة وقاعدة برجمان على وجه الخصوص - بمحض تعريفها - الخصائص لأنواع كل، وليس الصفات الظاهرة للكائنات المفردة، وبقول آخر: قد تتطبق قاعدة برجمان على أحد الأنواع أو العكس (أو لا تتطبق)، ولكن هذا لا ينطبق على الحيوان المفرد؛ وتبرز أهمية هذه النقطة عند وضعها في إطار تحاليل خرائط التصنيف التطوري للخواص التي أجريت حتى الآن على عديد من مجموعات ذوات الأربع الكبرى، وفي تلك الممارسات،

يجري أو لا تحديد ما إذا كان النوع المدروس متمشياً مع قاعدة بргمان أم مخالف لها، أم لا هذا ولا ذاك، ثم يجري رصد هذه الدرجات الكيفية، ورسمها على تصنيف منفصل للصنف قيد الدراسة، ويجرى استنباط أو إعادة بناء الحالات الإيكوجغرافية لقاعدة، وقد طبق هذا الأسلوب على البرمائيات والسلحف والحرشفيات وانطيور والثدييات؛ إضافة إلى كل مجموعات ذات الأربع ككل (دي كويروز وأشتون *de Queiroz and Ashton* ٢٠٠٤)، وتوجد بعض الأمثلة في الشكل (١٠-٧).

ويشير أحد الاستنتاجات التطورية من هذه التحليلات إلى أن حالة سلف الزواحف الحرشفية كانت مخالفة لقاعدة بргمان بشكل يكاد يكون مؤكداً، على حين يرجح أن قاعدة بргمان كانت حالة السلف لكل من: السلاحف، والبرمائيات، والطيور، والثدييات، وتتبع نقطة أخرى مثيرة للاهتمام من النقطة السابقة، ألا وهي ما يبدو من أن لهذه الأنماط الإيكوجغرافية ميلاً للتوارث التطوري عبر الأنواع؛ وسواء اتبع أحد الأنواع أو إحدى الحزم قاعدة بргمان أو لم يتبعها فيمكن، إلى حد كبير، إسناد ذلك إلى حالة السلف، وهناك أمر ثالث وهو ما يبدو من أن لقاعدة بргمان بين ذات الأربع نشأة قديمة جدأ. تسبق الطيور التطوري لتنظيم حرارة الجسم بزمن طويل.

ويشير هذا الاستنتاج الأخير بقوة إلى التفسير التقليدي لقاعدة بргمان - بأن أحجام الجسد الكبيرة تنافق للاحتفاظ بالحرارة المتولدة داخلها في الأجواء الباردة، لا يكفي لتبرير التكوين التطوري الأولى لهذا التوجه الإيكوجغرافي الواسع في الفقاريات، وهنا يبرز تلقائياً عدد من الاحتمالات؛ فربما لم يكن لقاعدة بргمان إلا أقل علاقة بالحفظ على الحرارة- إذا كانت هناك علاقة على الإطلاق - وينبغي ساعتها البحث عن تفسير بيولوجي مختلف تماماً، وعلى سبيل المثال فإن القدرة على الحياة لفترات طويلة مع قليل من الطعام (بدلاً من الحفاظ على حرارة الجسم



شكل ٧ - ١٠

تحليلات تصنيف خواص تطوري لقاعدة برمجان في الفقاريات ذات الأربع (دي كويروز وأشتون ٢٠٠٤). يظهر إلى أيسار حالات السلف المحتملة للمجموعات العظمى لذوات الأربع، وتدل نسبة حجم اللون الأسود إلى اللون الأبيض في المربعات على نسبة احتمال (مقدرة بأسلوب أقصى الترجيحات) أن تكون إحدى حالات السلف المعينة خاضعة لقاعدة برمجان أو عكسها على التوالي، ويظهر إلى اليمين حالات السلف المحتملة، كما قدرت باستخدام أسلوب إعادة البناء حسب قواعد أقصى الاختزال، لـ ٢٢ نوعاً من سلاحف المياه العذبة ومن السلاحف الأرضية. وتدل الفروع السوداء على التعشيش مع قاعدة برمجان، وتدل الخطوط البيضاء على العكس، كما تدل الفروع المخططة على حالات جدلية.

في حد ذاته)، قد تمثل تبريراً معقولاً لامتلاك كثير من ذوي الأجساد التي تتغير درجة حرارتها بسبباً للتغير حرارة الجو، وكذا ذوو القدرة على تنظيم درجة حرارة الجسد، أجساداً ضخمة في الأنظمة المناخية ذات التباين الشديد بين فصول السنة، ومدى طويلاً من الجو البارد، أو ربما صحت الفرضية التقليدية بشأن التنظيم الحراري بالنسبة للقادرين على تنظيم درجة حرارة أجسادهم داخلياً، ولكنها لا تتطبق على الفقاريات التي تتغير درجة حرارة أجسادها بسبباً لدرجة حرارة الجو المحيط بها، وفي تلك الحالة فربما بقيت قاعدة برجمان لمدة طويلة في سياق مسيرة التطور على الرغم من انحراف أهميتها التأقلمية، وهناك أمثلة أخرى معروفة من هذا النوع العام، وعلى سبيل المثال فقد تغيرت طبيعة الضغوط الانقاضية بشكل جذري، كما تطورت بعض عظام الفك لذوي الأربع وتحولت تدريجياً إلى عظام الأنف لدى الثدييات.

وكما هي العادة دائماً، فإن علاقات السمات والأنماط، كما تكشف عنها خرائط التصنيف التطوري للخواص، لا يمكنها وحدها التأكيد القاطع لعمليات سببية تطورية، ولكن بإمكانها المساعدة على تحديد موافق تطورية ملغزة عند ظهور نظريات سببية جديدة، ويجري اختبارها بنجاح.

خاتمة

أود قبل الانتهاء أن أكرر مسألتين؛ أو لا: على الرغم من إبرازي لاستخدام أدلة التصنيف الجزيئي كخلفية تاريخية لتقسيير إيكولوجية الكائن وتطوره، فإن ذلك قد حدث في المقام الأول ليعطي إطاراً متاماً ومنظماً لهذا الكتاب، وفي الحقيقة يمكن تقدير التصنيفات بنجاح باستخدام كل أشكال صفات الكائن المورفولوجية والسلوكية وغير ذلك، وفي الواقع فإن كل التصنيفات المنشأة قبل استثنى، وكثيراً بعدها، اعتمدت على الصفات التصنيفية التي يمكن مراقبتها، بدلاً من البروتينات والأحماض النوويّة، وفي العادة تمثل تصنّيفات الخواص الجزيئية الموقّنة جيداً، إلى الاتفاق مع التصنيفات القائمة على الدراسات الجيدة لأنماط المورفولوجية (كما هو متوقع)، وفي بعض الأحيان يبدو ظاهرياً أنها مختلّان. كما حاولت أن أوضح في الأمثلة المستخدمة، ولعل حل الخلافات يكون مفيداً لكلٍّ منهما فيما يتعلق بتطور كل من الجزيئات والكائنات، وقد أبرزت التوجهات الجزيئية للتصنيف التطوري للخواص؛ لأنها منحت منظوراً جديداً ومثيراً للعالم البيولوجي، وإذا كنت قد أبرزت الاختلافات التصنيفية الظاهرة بين مختلف أنواع البيانات (بشكل غير متناسق)، فقد كان ذلك فقط بسبب أنها أكثر الأمور إثارة من الناحية العلمية.

ثانياً، فيما يتعلق بأي. أو كل دراسات الحالات المذكورة، تبقى الاستنتاجات المتوصّل إليها (سواء من قبل الباحثين الأساسيين أو مني) مبدئية لأسباب عديدة، وعلى سبيل المثال ما زال الجدل قائماً بشأن الجدوى التصنيفية النسبية لمختلف أنواع البيانات الجزيئية وتحليلاتها الإحصائية، كما أن الخلافات ما زالت مستمرة بشأن العلاقات التاريخية المحددة ضمن كثير، إن لم يكن معظم المجموعات

التصنيفية المعنية، وتسود التحفظات بشأن عديد من تفاصيل توجيهه تصنيف الخواص المقارن، وتحليلات خرائط تصنيف الخواص التطوري ذاتها (انظر الفصل الأول والملحق)، ويمر الآن مجال التصنيف المقارن بمرحلة من النمو المتزايد، خاصة وهو يدخل عصر الـ"جينومكس" مدعماً بوسائل مطردة القوة سواء من الإمكانيات المعملية أو الأساليب التحليلية لجمع البيانات وتفسيرها؛ بناء على ذلك لن أدهش إذا وضعت بعض الاستنتاجات البيولوجية الحالية، بشأن أصناف معينة، محل المسائلة من خلال اكتشافات جديدة، كما أني لن أفرغ بلا داع من هذا التقدّم؛ فهذه هي طبيعة العلم، خاصة في الجبهات النشطة مثل التصنيف التطوري للخواص، وعلى الرغم مما قد تحتاجه بعض الاستنتاجات الحالية من تعديل، أو حتى الهجران، مع ما قد يتاح من معرفة جديدة أفضل، فسيظل رسم خريطة التصنيف التطوري للخواص أداة تفسيرية قوية لأنماط كثيرة من الدراسات الإيكولوجية والتطورية.

بناء على ذلك، لم تكن نيتها الإشارة باستنتاجات بيولوجية معينة من تحليلات خرائط التصنيف التطوري للخواص، ولكن توضيح الكيفية التي يساهم بها تصنيف الخواص المقارن في الاكتشافات البيولوجية، ومن هذا الإحساس المهم فإن أعظم المتع في البحث العلمي، كما هي في نواحي الحياة الأخرى، تكمن في كثير من الأحوال في البحث ذاته بدلاً من النتيجة النهائية، وعلى الرغم من الشوائب والأخطاء الكامنة الحالية فإن تصنيف الخواص المقارن يمنح أسلوباً قوياً جديداً للبحث في السمة التطورية للطبيعة، فإذا كان هذا الرأي قد تم توصيله، مع ما يتضمنه من إثارة أكثر للاهتمام بالصناعات المدهشة للعالم الطبيعي، فيكون هذا الكتاب قد وصل إلى هدفه.

ملحق

تمهيد عن رسم خرائط التصنيف التطوري للخواص

يغطي كثير من المراجع الحديثة (انظر المراجع في الفصل الأول) التقنيات المعملية للدراسات الجزيئية عن الجينات، وكذا وسائل تحليل البيانات المتعلقة بالتصنيف التطوري للخواص، وتقدمها بمستوى ملائم، اعتماداً على نوع الكتاب، لقراء يتراوحون ما بين مبتدئين، وخبراء، وعلى ذلك فسيقصر هذا الملحق اهتمامه على بعض المفاهيم والوسائل الأساسية المتعلقة بشكل خاص بخرائط التصنيف التطوري للخواص في حد ذاتها، وبقول آخر: يفترض، من أجل الأهداف الحالية، أنه قد جرى جمع بيانات جينية جزئية مناسبة، كما حلت بشكل سليم من أجل تقدير شجرة قوية للتصنيف التطوري للخواص للأصناف المعنية، وأن الهدف الآن هو مطابقة توزيع أشكال تصنيفية معينة على تلك الشجرة، ومن الطبيعي أن الأحوال البديلة للصفات التصنيفية معروفة فقط في الأنواع الموجودة حالياً (العقد الخارجية) في شجرة التصنيف، وأهداف خرائط التصنيف التطوري للخواص، هي استنتاج أحوال صفة السلف عن مختلف العقد الداخلية، وتقدير الانتقالات بين حالات الخواص عبر مختلف فروع الشجرة، وستغطي هنا الجوانب الأولية فقط لمطابقة تصنيف الخواص، وأما لتناول أوسع وأكثر عمقاً للموضوع، بما في ذلك تفاصيل الإجراءات، فانظر بروكس وماكلينان Brooks and McLennan ١٩٩١، ٢٠٠٢، وإيجليتون وفين - رايت Eggleton and Vane-Wright ١٩٩٤، وهارفي وباجل Harvey and Pagel ١٩٩١، وهارفي وزملاؤه Harvey et al. ١٩٩٦، وماديسون وماديسون Maddison and Maddison ٢٠٠٠، وبيج وهولمز Page and Holmes ١٩٩٨، وغيرها من المراجع المذكورة أدناه.

تاريخ مفاهيم الكلاديسيات Cladistics ومفرداتها

رتب اختصاصيو التنظيمات، بدءاً من أرسطو إلى لينساوس ومن بعده، الكائنات بصفة تقليدية في مجموعات، وشيدوا تقييمات بيولوجية تعتمد على تقييمات كمية أو نوعية، للتشابه الإجمالي (تشابه السمات) بين الأصناف، وبناء عليه فشلوا فيحقيقة الأمر في الفرقـة بين مصدرـين تطـوريـن محتمـلين للتشـابـه: تشـابـه أبـوي (شقـ الشـابـه النـوعـي النـاجـم عنـ المـشارـكـة فيـ السـلفـ)، والـهـومـوبـلاـسي Homoplasـy (شقـ الشـابـه النـوعـي النـاجـم عنـ تـطـورـ تـقارـبـي منـ سـلفـ مـسـتقـلـ). وكانت النـتيـجة النـهاـية فيـ كـل حـالـة الـخـروـج بـتـصـنـيفـ بيـولـوـجي يـعـكـس بـعـضـ الـخـلـطـ بينـ التـارـيخـ الجـيـيـ (إـشـارـةـ التـصـنـيفـ الـطـوـرـيـ)، والـهـومـوبـلاـسيـ (الـشـوـشـةـ التـصـنـيفـيـةـ).

وقد ظهر كتاب في ١٩٦٦ غير من المسار النظري والعملي للمختصـين في التنـظـيمـ، وكانـ الـكتـابـ عـبـارـةـ عنـ تـرـجمـةـ إـنـجـلـيزـيةـ لأـحـدـ الـكتـبـ الـتـيـ كـتـبـاـ عـالمـ الـحـشـراتـ الـأـلـمـانـيـ فيـليـ هـيـنـيـ Willi Hennigـ فيـ عـامـ ١٩٥٠ـ، وقدـ فـرـضـ فـيـ كـتـابـهـ "نظـامـيـاتـ التـصـنـيفـ الـطـوـرـيـ" Phylogenetic Systematicsـ ١٩٦٦ـ أـطـرـوـحـةـ بـأـنـ التـصـنـيفـ الـأـحـيـانـيـ يـجـبـ أـنـ تـعـكـسـ عـلـاقـاتـ التـصـنـيفـ الـطـوـرـيـ قـطـ، وـمـنـ ثـمـ بـذـأـتـ الـثـوـرـةـ الـكـلـادـيـسـيـةـ الـهـيـنـيـجـيـةـ فـيـ أـسـلـوبـ تـصـنـيفـ الـخـواـصـ^(١) Hennigian cladistic revolutionـ، التيـ دـعـتـ إـلـىـ التـفـرـقـةـ الـواـضـحةـ بـيـنـ تـشـابـهـاتـ الـكـائـنـاتـ النـاجـمـةـ عنـ الاـشـتـراكـ فـيـ السـلـفـ، وـتـلـكـ النـاجـمـةـ عنـ التـطـورـ التـقارـبـيـ، بماـ يـقـوـمـ الـانـطبـاعـاتـ الـخـاطـئـةـ الـعـظـمـيـ للـتـنظـيمـاتـ الـقـلـيـدـيـةـ، وقدـ توـسـعـ هـيـنـيـجـ فـيـ حـجـهـ إـلـىـ أـبـعـدـ مـنـ ذـلـكـ بـكـثـيرـ، أـوـلـاـ: اـبـتـكـرـ الـلـفـةـ الـمـفـاتـحـيـةـ بـأـنـ للـشـابـهـ الزـانـفـ (الـطـفـلـيـ)ـ فـيـ حـدـ ذـاـهـ عـنـصـرـيـنـ مـهـمـيـنـ، يـرجـعـ

(١) التـصـنـيفـ المـبـنيـ عـلـىـ أـسـاسـ تـارـيخـ التـطـورـ وـتـمـثـيلـهـ. [المـتـرـجمـ]

أحد هما إلى الصفات المشتركة المستحدثة (synapomorphies)، ويرجع الآخر إلى الصفات المشتركة الموروثة من السلف (symplesiomorphies) (انظر تعريف هذه المصطلحات الفيلوجينية في المؤطر ٨١). ثانياً: شرح هينيغ السبب في أن بإمكان الصفات المستحدثة الحقة وحدتها تحديد المجموعات أحادية الأصل (الحزم) بدقة، والتي ينبغي لها الظبور فقط في تمثيلات التقسيم المبني على الفيلوجيني (تصنيف الكائنات المبني على تأريخاتها التطورية المفترضة و علاقاتها) (التاريخ التطوري).

وإن الرؤية المنطقية الأساسية (المتفق عليها عالمياً الآن)، التي بنيت على أساسها الملاحظتان الأخيرتان لهينيغ، يمكن توضيحهما من خلال المثل التالي الذي يشمل ثلاثة أنواع "داخلية"^(١) (A, B, C) داخل إحدى المجموعات، ونوعين أو أكثر من أصناف "خارجية"^(٢) (D)، وبالغاضي عن (D) في الوقت الحالي، وافتراض وجود تفرعات فقط في شجرة تصنيف نطوري ذات جذر، يمكن في هذه الحالة انتساب الأنواع الداخلية إلى بعضها البعض نطوريًا بأي من ثلاثة طرق (شكل A1 (A,B,C) أو (B,A,C)، أو (A,C,B)). افترض الآن اشتراك A، و B في إحدى الصفات التصنيفية (مثل وجود أجنة) التي لا يمتلكها C، يمكن تفسير هذا التوزيع للصفات بأساليب عديدة، استناداً إلى صحة بنية رسم شجرة التطور (بنية تفرعات الشجرة) وملاءمتها للأنواع الداخلية، وحالة الصفة (مجنح أو غير مجنح) التي كان عليها حالة السلف الأصليه. (شكل A1)، وعلى سبيل المثال، إذا كانت A، C صنفين شقيقين، ويمثلان حزمه لا علاقة لها بـ B (اللوحتان e و d في الشكل A1)، إذا، يعزى الوجود المشترك للأجنة في A، B، إلى تطور تقاربي

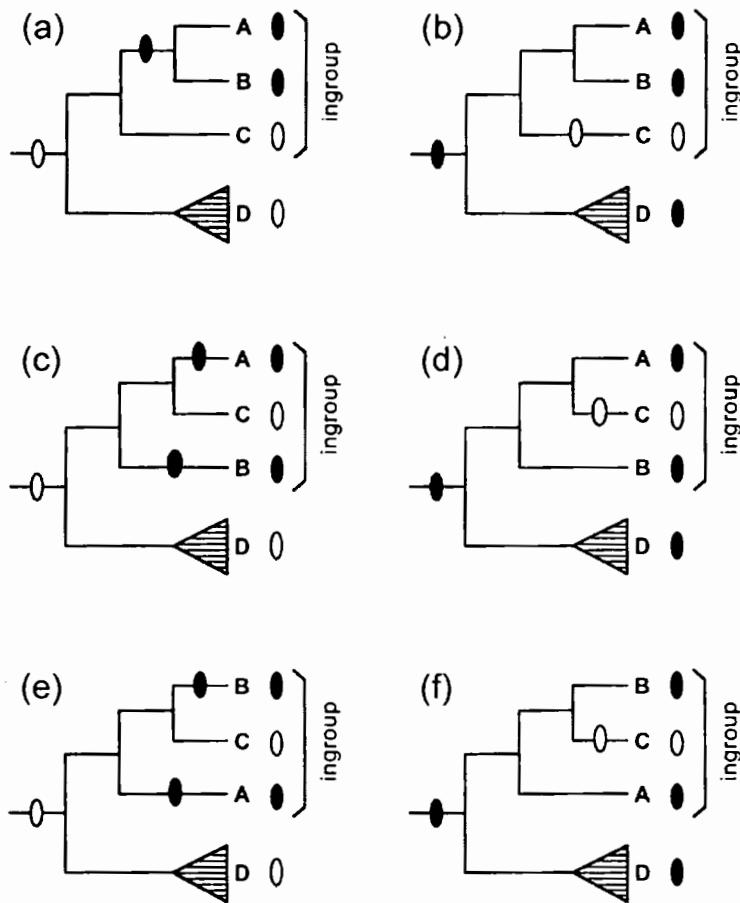
(١) الأنواع الداخلية: الأنواع الواقعة في دائرة الاهتمام التصنيفي التطوري (أي الجاري تغير تصنيفها التطوري). [المترجم]

(٢) أصناف خارجية: أحد الأصناف يقع ضمن التطور خارج الحزمة المعنية بالاهتمام. [المترجم]

(مثل اللوحة e)، أو إلى الاحتفاظ بحالة الصفة لدى السلف (اللوحة d) اعتماداً بالتوالي على ما إذا كانت الأجنحة مستحدثة (Apomorphic، Derived) أو مستمدّة من السلف Ancestral Plesiomorphic ()، وبالمثل، إذا كان C صنفين شقيقين يكونان مجموعة ذات أصل تصنيفي واحد، مع ابعاد A (اللوحتان e و f في الشكل A1) إذاً يمكن اعتبار وجود الأجنحة في A و B، إما بسبب نفور تقاربي (اللوحة e)، وإما بالاحتفاظ بحالة الصفة من السلف (اللوحة f).

و ضمن الترتيبات الستة التصنيفية الموضحة في الشكل A1، يمثل وجود الأجنحة صفة مستحدثة مشتركة لأصناف داخلية في اللوحة a فقط، ومن ثم فإذا كان وجود الأجنحة يمثل حالة مستحدثة حقيقة، إذاً، بناء على قواعد هينينج، فإن اللوحة a وحدتها هي التي تعطي موجزاً موثقاً فيه عن التاريخ التطوري لهذه الأنواع وصفاتها، وفيما عدا ذلك تكون المشاركة في وجود الأجنحة، إما غير كافية للبُلْ (اللوحات a و d و f)، وإما مضللة بحق (اللوحات e و e) فيما يتعلق بالتعرف على A و B باعتبارها صنفين شقيقين في إحدى الحزم، ويمكن القول إن إسهامات هينينج للنظرية التصنيفية كانت في توضيح ما كان يعد ساعتها مفهوماً جديداً بأن الصفات المستحدثة المؤكدة فقط يمكنها تحديد المجموعات أحادية الأصل التصنيفي، وبشكل أكثر عمومية، دعم المسألة المهمة، بأن مختلف توزيعات حالات الصفات المتعلقة بالأسماط التصنيفية بأساليب يمكن تفسيرها بالمنطق.

wing presence
 wing absence



شكل A1

كلادوجرامات افتراضية توضح الترتيبات الفايلوجينية البديلة لثلاثة أصناف داخلية (A-C)، إضافة إلى حزمة “خارجية” (D) (انظر النص)، يفترض أن غياب الأجنحة هو حالة السلف في كل من a، وc، وe، على حين يفترض أن وجود الأجنحة يمثل حالة السلف في كل من b، وd، وf.

المؤطر A. مصطلحات تصنيف الخواص التطوري ومفاهيمه (أفيس 2004)

- طبقات تشابه الكائنات:

(a) *phenetic similarity*: التشابه العام (الكتي) بين كائنات.
(b) *patristic similarity*: التشابه الأبوى، شق التشابه العام الذى يعزى إلى سلف مشترك.

(c) *homoplastic similarity (homoplasy)*: تشابه نتيجة تطور مستقل متشابه، وفي مفهومه الضيق، هو شق من التشابه العام ناتج عن تطور تقاربى من أسلاف لا تربطها علاقة، كما يستعمل المصطلح أيضاً بمفهوم عام ليعني كل الخطوات الإضافية للتطور في شجرة تصنيف صفات تطورية؛ مثل ما قد يحدث من تطور تقاربى، أو متزامن، أو ارتئاد تطوري لحالات الصفة.

- II- طبقات حالة الصفة المستخدمة لتحديد تشابه الكائن:

(a) *plexiomorphy*: (نيسيومورفى) حالة إحدى الصفات يرجع أصلها إلى السلف (أى موجودة لدى سلف مشترك للأصناف قيد الدراسة).
(b) *symplesiomorphy*: (سمبلسيومورفى) حالة إحدى الصفات يرجع أصلها إلى السلف ويشترط فيها اثنان أو أكثر من الأصناف المنحدرة منه.

(c) *apomorphy*: (أبومورفى) حالة إحدى الصفات التي تطورت حديثاً (مستحدثة) (أى ليست موجودة في السلف المشترك للأصناف قيد الدراسة).

(d) *synapomorphy*: (سينابومورفى): حالة صفة مستحدثة مشتركة بين اثنين أو أكثر من الأصناف المنحدرة.

(e) *autapomorphy*: (أوتومورفى) حالة صفة مستحدثة مقصورة على صنف واحد فقط.

- III- تعرifications أخرى ذات علاقة:

monophyletic group or clade -a: مجموعة أو حزمة تصنيفية مونوفيليت. وهي مجموعة تطورية، تتضمن سلفاً مشتركاً وكل سلالاته، أو مجموعة يمكن تعقبها إلى إحدى العقد في شجرة تطور.

paraphyletic group -b: مجموعة بارافيليت: مجموعة مصطنعة تضم سلفاً مشتركاً، وبعض سلالاته وليس كلها.

polyphyletic group - c: مجموعة بونيفيليت: مجموعة مصطنعة ناتجة من سلفين محددين أو أكثر، أو مجموعة يمكن تعقبها إلى عقدتين أو أكثر في إحدى شجرات التطور.

ingroup -d: مجموعة داخلية: الأنواع الواقعه في دائرة الاهتمام التصنيفي (أى الجاري تغير تصنيفها التطوري).

outgroup - e: مجموعة خارجية: إحدى الأصناف يقع تصنيفها خارج الحزمة المعنية بالاهتمام.

sister taxa - f: أصناف شقيقة: أصناف نابعة من إحدى العقد المعنية في إحدى التصنيفات التطورية.

وبطبيعة الحال، تطبق قواعد هيئجع عند محاولة بناء تمثيل لعلاقات القرع (كلاودجرام) من واقع بيانات مورفولوجية، أو غيرها من بيانات تصنيفية (أي من دون امتلاك شجرة جزئية أو غيرها، باعتبارها خلفية مستقلة لتصنيف الخواص التطوري). إلا أن المنطق الهينجي له ارتباط مهم لرسم الخرائط التطورية لتصنيف الخواص في حالة توفر شجرة ما في الخلفية، كما يمكن ملاحظته بمزيد من الإيضاح بالرجوع إلى الشكل A1، ومن أجل مجرد المناقشة، لنفترض الآن أننا نعلم (من واقع البيانات الجزيئية الضخمة، أو غيرها من الدلائل غير المتعلقة بوجود الأجنحة أو غيابها في حد ذاته) أن التصنيف التطوري الحقيقي للأنواع "الداخلية" هو (A. B. C) إذا، يمكننا باستخدام المنطق الاختزالي (انظر اللاحق) استنتاج أن الأجنحة إما مستحدثة (لوحة a) وإما موروثة (لوحة b) للأصناف A، B، مع عدم ترجيح مشاركة التطور التقاربي، إضافة إلى ذلك فإذا كنا نعرف بالقطع أن حالة الصفة السلفية كانت غياب الأجنحة (لوحة a)، لأمكننا استنتاج- بترجح قوي- أن نشأة الأجنحة حدثت عبر (كما أنها بالطبع تحدى) الفرع المؤدي إلى حزمه A، B.

وفي الواقع العملي، كيف يمكن استنتاج امتلاك حالي الصفة السلفية للمجموعة "الداخلية"؟ ولعل الإجابة واضحة أحياناً: افترض مثلاً أن A، B في الشكل A1، هما نوعان من الحفافيش، وأن C، D من الثدييات الأخرى، وما دامت أن كل الثدييات تقربياً (وكذا أسلافهم من الزواحف) لا تطير، فكذلك بذلك حالة الصفة (وجود الأجنحة) المشتركة في A، B، حالة مستحدثة بكل وضوح، وبذلك، وعلى هذا المستوى من الفحص، ينتهي كل من الحفافيش إلى حزمة محددة بوضوح، مختلفة عن C، D، وعلى أيه حال يعتمد الأمر إلى حد كبير على إطار مرجعية التصنيف التطوري؛ ذلك لأن ما قد يبدو أنه حالة مستحدثة لإحدى الصفات، على أحد مستويات التصنيف البيري، قد يكون حالة السلف عند مستوى

هرمي آخر، وعلى ذلك قد يكون كل من A، B، C، D أنواعاً من الخفافيش، وساعتها يكاد يكون مؤكداً أن السلف المباشر القريب لكل من A، B، كان مجنحاً. وفي هذا السياق المنقح يصبح وجود الأجنحة في A، B حالة مشتركة للسلف، ومن ثم، لا تقييد كثيراً بشأن العلاقة الدقيقة بين A، B في مقابل باقي الخفافيش.

وفي الواقع العملي، فإن أكثر الوسائل الكلadيسية استخداماً لاستخلاص حالة الصفة عند السلف لمجموعة "داخلية"، هي فحص مجموعات "خارجية" ذات علاقة أيضاً، تضم - مثلاً - حزمة شقيقة للمجموعة "الداخلية"، ويستطرد المتنطق على النحو التالي: ربما كانت حالة الصفة المشتركة بين المجموعة "الخارجية"، وبعض أعضاء المجموعة الداخلية أو كلها، هي حالة سلف (موروثة عن السلف) المجموعة "الداخلية"، بحيث ينظر إلى الحالات الأخرى للصفة (مستحدثة) التي ينفرد بها الأعضاء الآخرون في المجموعة "الداخلية". بوصفها صفات مستحدثة، تحدد بصفة مبدئية حزم مجموعات داخلية معينة، وبناءً على ذلك، تشير اللوحات a، c، e في شكل A1 إلى أن حالة السلف للمجموعة "الداخلية" كانت غياب الأجنحة، وساعتها يعد A، B صنفين شقيقين مميزين بصفة مستحدثة مشتركة (كما في اللوحة a) على حين تشير اللوحات b، d، f إلى أن حالة السلف للمجموعة "الداخلية"، كانت وجود الأجنحة، وساعتها يكون له C صفة مستحدثة متفردة لصنف واحد (Autapomorphy)، من دون تحديد لأي حزم لمجموعات "داخلية".

أسلوب أقصى حدود الاختزال الإحصائي

أناح منطق هيننج تقدماً مفاهيمياً مفتاحياً في إحكام الوسائل المختزلة (الموجزة) التي تحاول تفسير توزيعات حالة الصفات تطورياً بأسلوب يبدو سهلاً ومباشراً بقدر الإمكان، ويطلب إعادة بناء شجرة باستخدام أسلوب أقصى حدود

الاختزال أقل عدد من التغيرات التطورية؛ لفسير الفروق بين حالة الصفات الملاحظة بين الأصناف المعينة التي يجري فحصها؛ أي أن أكثر الأشجار اختزالاً تقل عدد الخطوات التطورية اللازمة للتعامل مع مجموعة معينة من البيانات العملية، وبصفة عامة تعد قاعدة الاختزال بمثابة شفرة (موسى) "أوكهام"^(١) الأساسية كما يجري تطبيقها في المسائل التصنيفية.

وعلى سبيل المثال، تتضمن اللوحة a في شكل A1 تغيير حالة صفة واحدة (خطوة تطورية واحدة) على طول أفرعها، على حين تتضمن الشجرات البديلة في كلٍ من اللوحتين c، e، تغيرين في حالة الصفة في كل منها، وعلى ذلك، وطبقاً لمعايير الاختزال مع اعتبار أن عدم وجود الأجنحة كان حالة السلف، تفضل الشجرة a عن الأشجار c، أو e، ويتضمن كل منها مقارنة أعضاء مشابهة في الشكل ولكنها نشأت مستقلة تطورياً. ومن منطلق منطق مشابه، فإذا افترضنا أن وجود الأجنحة كانت حالة السلف (بحيث تم A، وB عن تشابه موروث)، فتكون الأشجار الممثلة في اللوحات b، d، وf، متضمنة تغييرًا واحدًا في حالة الصفة في كل منها، وينتفي بذلك أساس تحديد الفرق بين هذه التصنيفات باستخدام عامل "الاختزال".

ولكن، حتى في هذه الحالة المبسطة للغاية، ذات مجرد ثلاثة أصناف وصفتين متبادلتين (شكل A1)، يمكن تصور عدد لا نهاية له من السيناريوهات الأخرى لتغيير حالات الصفات؛ ففي اللوحة c على سبيل المثال فإن الخط التطوري الواصل بين جذع الشجرة وبين الأنواع الموجودة C يتحمل أنه تعرض إلى امتلاك ثم فقدان لاحق للأجنحة، ولكن -مرة أخرى- سيكون للشجرة بوجه عام

(١) شفرة "أوكهام" مصطلح يرجع إلى القس المفكر ولIAM من أوكهام 1285-1349. والمقصود: التفرقة بين الفرضيات المتنافسة، من خلال التخلص من أقصى عدد من الروابط مما ليس له علاقة مباشرة بالموضوع. [المترجم]

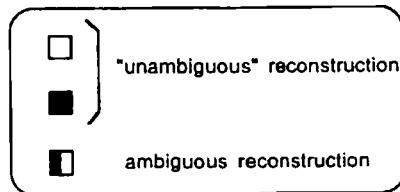
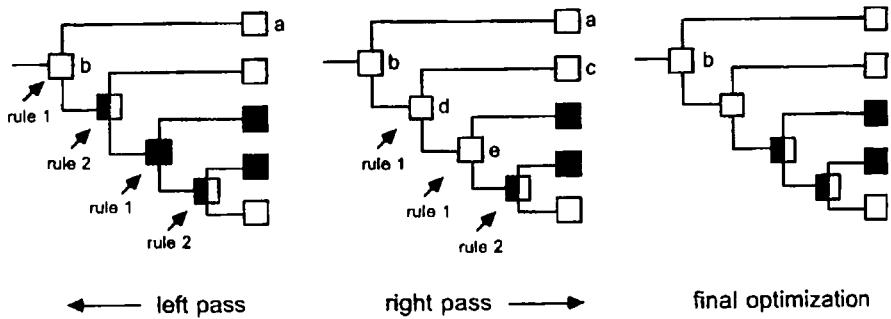
انتقالان لحالة الصفة على الأقل. وفي الواقع، ومن جهة المبدأ، فمن المحتمل حدوث أي عدد من الانتقالات بين امتلاك أجنبية أو عدمه عبر أي من فروع الشجرة في الشكل ٨١، ولكن كل هذه التفسيرات التطورية ستكون أقل اختزالاً مما تمت مراعاته بالفعل.

وتطرح هذه الاعتبارات عدداً من المسائل الأساسية ذات العلاقة بشأن أسلوب أقصى الاختزال؛ أو لا: لا يعد إعادة بناء شجرة، من واقع بيانات حقيقية، باستخدام أسلوب أقصى الاختزال؛ تصويراً صحيحاً بالضرورة لتاريخ التصنيف التطوري للأنواع أو الصفات المدرستة؛ حيث يجوز أن يتبع التطور مسارات ملتفة، بدلاً من اتباع أقصى المسارات المباشرة، ثانياً: قد تكون إعادة بناء الانتقالات بين الحالات المختلفة للصفات في إحدى الشجرات مختزلة بالقدر نفسه (قارن اللوحات a، و b، و d)، وساعتها يصبح من المستحيل - من دون معلومات إضافية - تقدير أي البنى التطورية هو الصحيح (حتى مع افتراض أن التطور اتخذ أقصر الطرق)، ثالثاً: عندما تحدث تغييرات حالات الصفة بسرعة عبر فروع شجرة التطور فسيفشل غالباً أي أسلوب مبني على الاختزال في استعادة التاريخ التطوري الحقيقي لهذه الصفات (إلى حد ما على الأقل)، وتعني كل هذه النقاط أن أسلوب أقصى الاختزال، في سياق رسم خريطة للتاريخ التطوري للخواص، يمكن تطبيقه على أفضل وجه عندما تكون تغييرات حالة الصفة قليلة نسبياً ومتباعدة عبر الفروع في شجرة معروفة البناء، وعند توفر مزيد من المعلومات للمساعدة في تقدير موقع حالات الصفة (حالات سلفية في مقابل مستحدثة).

وهناك نقطة رابعة مهمة: فقد يعتمد تفسير بيانات التصنيف المختزل، بصفة حرجة على النموذج التطوري المفترض بشأن تغييرات حالة الصفات؛ وعلى سبيل المثال قد تكون بعض حالات الصفة متغيرة وسهلة الارتكاد بحرية في مسار

التطور، على حين قد يميل غيرها إلى الانتقال التطوري أو حتى إلى عدم الارتداد إلى حالات سلفية معينة؛ ومن أجل المواجهة لمثل هذا الموقف تسمح بعض برامج الكمبيوتر الخاصة برسم خرائط التصنيف التطوري للصفات للمستخدمين بتحديث الاحتمالات النسبية لمختلف أنماط الانتقالات بين حالات الصفة قبل البدء في باقي الخطوات (بافتراض معرفة تلك الحالات أو بالإمكان تحديدها من خيوط دلائل أخرى). وعلى سبيل المثال قد يكون لدى الباحث مبررات جينية أو إيكولوجية لترجح سبولة فقدان التطوري للأجنحة في مقابل اكتسابها، ويمكن ساعتها إجراء إعادة بناء رسم خرائط التصنيف التطوري للخواص بالأسلوب المختزل بما يتلاءم مع الموقف، وعلى أية حال فليس من السهل في الظروف الطبيعية الحصول على المعدلات النسبية للتقلبات التطورية من واقع معلومات آمنة ومستقلة، وموضع أحد الأمثلة المتطرفة عن كيفية تأثير النماذج التطورية البديلة على تفسيرات خرائط التصنيف التطوري للخواص في الجزء الخاص بأكسية البط في الفصل الثالث.

وعملياً، تتضمن تحليلات رسم خرائط التصنيف التطوري للخواص أصنافاً وصفات وانتقالات تطورية بين حالات الصفات أكثر مما هو مبين في الشكل A1، وقد صممت برامج كمبيوتر لمساعدة في تقدير حالات الخواص السلفية وتغييرات حالات الخواص، بعد إمدادها ببيانات من إحدى شجرات التصنيف، مع التوزيعات الملاحظة لأنماط التصنيفية ذات العلاقة في الأصناف الموجودة، وفيما يتعلق بتحاليل خرائط التصنيف التطوري للخواص باستخدام الأسلوب المختزل فإن أكثر برامج الكمبيوتر استخداماً هو برنامج ماكليد MacClade (ماديسون وماديسون Maddison and Maddison ٢٠٠٠)، وبه إرشادات سهلة للاستعمال (انظر أيضاً "Hall ٢٠٠٤") وإمكانات متميزة للرسوم البيانية، ويوجد أحد أمثلة الحسابات المختزلة التي استخدم فيها برنامج ماكليد لإعادة بناء حالة الصفات لدى السلف في المؤطر A2.



المؤطر 2. إعادة بناء حالات الصفة لدى السلف باستخدام

أسلوب أقصى الاختزال (كنجهام وزملاؤه ١٩٩٨)

ت تكون البيانات المستخدمة لبدء التحليل مما يلاحظ من حالات الصفة في الأنواع الموجودة؛ مثل حالات "الأسود" في مقابل "الأبيض" في الأنواع الخمسة المبينة في الرسم البياني أدناه.

ويفترض معرفة التصنيف التطوري الصحيح لهذه الأنواع من واقع دلائل مستقلة، ويفترض في هذا المثال، أن حالات الصفة متساوية الثقل، وأنها غير مرتبة بصفة ميدانية، ويتجه أسلوب "ماكليد" إلى البدء بإجراء مرور ماسح جهة اليسار، يعبر فيه الشجرة باستخدام القواعد التالية:

القاعدة الأولى: إذا اشتركت أي حالات في عقد السلالات فترجع منظومة الحالات المشتركة إلى السلف.

القاعدة الثانية: إذا لم توجد حالات تشارك فيها عقد السلالات فتوصف حالة السلف بأنها مبهمة.

ثم يجري ماكليد بعد ذلك "مروراً ماسحاً جهة اليمين، وفي أول خطوة في أثناء المرور إلى اليمين يجري تحديد حالة العقدة ٢، من واقع الحالة السابقة تحديدها من المرور "اليساري" للعقدة ١، وحالـة شقيقـتها العقدة ٣، وفي الخطوة التالية تحدد حالة العقدة ٤، من واقع حالة العقدة ٢، وشقيقـتها ٥، وهـم جـراً.

ثم يقدر ماكليد الحالة الأكثر ملائمة لكل سلف، كما هو موضح للعقدة ٦، كما يلي: يوضع في الاعتبار حالة تلك العقدة المستشقة من المرور الماسح جهة اليمين بالمشاركة مع حالات العقدتين المنحدرتين منها، المتعارف عليهما من المرور الماسح جهة اليسار، ثم اختيار الحالة صاحبة أكبر تمثيل من بين هذه المنظومات الثلاث، فإذا لم تحصل أي حالة على أغلبية معينة تظل العقدة مبهمة.

إن الهدف الأساسي من استخدام برنامج ماكليلد هو إعادة بناء تطور حالة الصفات ومطابقتها على أي شجرة تصنيف يجري تحديدها مسبقاً بمعرفة المستخدم، وفيما يتعلق بمعظم دراسات الحالة المعروضة في هذا الكتاب قدرت مثل هذه الأشجار باستخدام بيانات جينية جزئية، ثم استعمل الباحثون برنامج ماكليلد (أو برامج مشابهة) لتفسير التأريخات التطورية لصفات بعينها، منسوبة إلى ذلك الإطار التاريخي، ولا يوجد سبب لعدم إمكان استخدام بيانات الصفات ذاتها بصفتها قاعدة للشجرة المحددة، ولكن يفضل في الموقف المثالى، ألا تكون هذه البيانات التصنيفية مرتبطة بحالات الصفة التي سيجري وضع خريطة لها (وإلا سيكون هناك احتمال كامن لتفسيرات مختلفة).

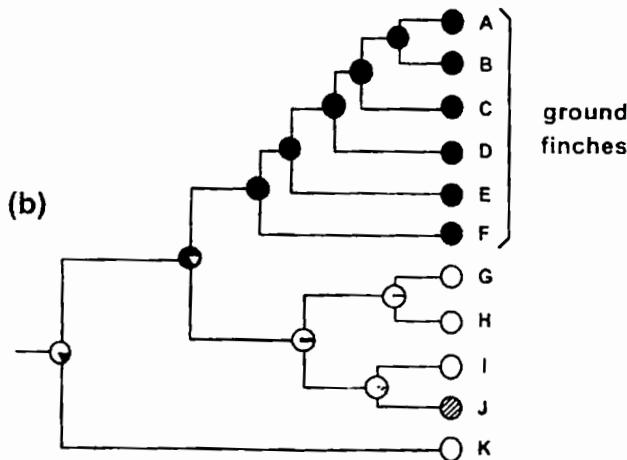
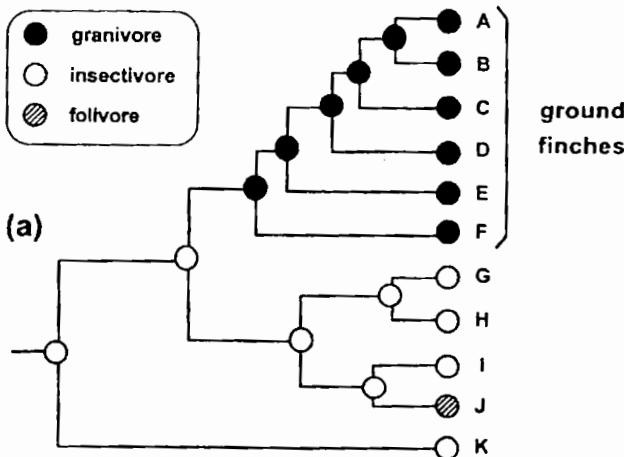
ولى عهد قريب، كان أسلوب أقصى الاختزال هو الأسلوب التقليدي الوحيد المتاح لرسم خرائط حالات الصفة النوعية على التصنيفات (هولستنك وزملاؤه Huelsenbeck et al. ٢٠٠٣)، وعلى الرغم مما يحمله أسلوب أقصى الاختزال من تعقيدات وأخطاء محتملة فإن معظم اختصاصي البيولوجيا يتفقون على أنه ربما كان استخدامه أفضل، حتى ولو بشكل غير منقح، عن إغفال تاريخ التصنيف التطوري برمهه فيما يتعلق بمحاولات تفسير التأريخات التطورية لانتقالات حالة الصفات، وفي الخلاصة: ينبغي الاحتفاظ بموقف متحفظ جدًا عند تفسير نتائج خرائط التصنيف التطوري للصفات المستخدم فيها الأسلوب الاختزالي (أو أي وسيلة أخرى لإعادة هيكلة خرائط تصنيف الصفات).

أقصى الترجيحات

توجز خريطة التصنيف التطوري للصفات المبنية على أساس أقصى الاختزال بوصفها كلاماً جراماً مع التحديد المبدئي لحالات الصفة لدى السلف عند

العقد الداخلية وبطول أفرع الشجرة، وفي ظاهر الأمر فكل من مثل هذه التشبيهات أحد أوجه النقص المتمثل في فشلها في نفي البنيات البديلة المحتمل تمثيلها مع البيانات: بحيث لا يمكن تقدير عدم اليقين في القيم التطورى بشكل قاطع، ويتحاشى أحد التوجهات الأحدث لتحليل خرائط التصنيف التطورى للصفات - المشتمل على أقصى الترجيحات - هذه المشكلة جزئياً، وذلك من خلال فحص الاحتمالات النسبية لحالات الصفة البديلة داخل إحدى الأشجار.

وبصفة عامة، تعمل أساليب "أقصى الترجيحات" في عمليات التصنيف، على أساس أن إعادة البنيات ينبغي لها أن تصل من خلال فحص مجموعة البيانات المتاحة بشأن نموذج معين من التغيير التطورى إلى الحد الأقصى للاحتمالات الممكنة (كولاشوفسكي وثورنتون Kolaczkowski and Thornton ٢٠٠٤)، وهناك احتياج إلى نموذج تطوري تفصيلي (والذي يبني غالباً على أساس البيانات العملية المتاحة في أي دراسة معينة) لتحديد التقديرات النسبية لحالات الصفة عند العقد الداخلية، وقد يفترض النموذج التقليدي، مثلاً، أن: (أ) احتمال حدوث تغير تطوري عند أية نقطة بطول أحد أفرع الشجرة، يعتمد فقط على حالة الصفة في ذلك الوقت (وليس على ما قبلها من حالات)، (ب) الانتقالات التطورية عبر كل فرع مستقلة عن التغييرات في الأماكن الأخرى من الشجرة، و(ج) معدلات التغيير بين أي حالتين لإحدى الصفات (يمكن للتغييرات في الاتجاه المعاكس أن تكون متساوية أو غير متساوية) ثابتة عبر كل فروع الشجرة، وعلى ذلك فسمة أخرى من سمات أقصى الترجيحات لخرائط التصنيف التطورى للصفات هي أنه يمكنأخذ أطوال الفروع في الحسبان (وليس فقط ترتيب التفرع الكلاديسي) عند إعادة بناء حالات الصفة، ويعطي الناتج التقليدي لأقصى الترجيحات الاحتمالات النسبية (بتوضع غالباً على هيئة رسوم توضيحية مستديرة) لبدائل حالات الصفة عند العقد الداخلية في الشجرة.



الشكل A2

نتائج تحليلات تصنيف الخواص التطوري للعادات الغذائية في التاريخ التطوري لـ 11 نوعاً من طيور الفينش من جالاباجوس باستخدام أقصى الاختزالات (أ)، وأقصى الترجيحات (ب) (شلوتر وزملاؤه 1997)، وتعبر المساحات داخل الرسوم البيانية المستديرة في (ب) عن مستوى الدعم النسبي لمختلف حالات السلف.

وسيوضح المثل التالي (مستمد من شلوتر وزملائه ١٩٩٧) أحد مُخرجات أقصى الترجيحات، ومقارنته بمُخرج من أقصى الاختزال لمجموعة البيانات ذاتها، وتتألف مجموعة طيور الفينش Finch من جالاباجوس من حوالي ١٢ نوعاً من الطيور الموجودة، وتعد ناتجة عن التأقلم التطوري الشعاعي في أرخبيل جالاباجوس، ولها في مجملها ثلاثة عادات غذائية محددة: أكلات الحبوب Granivory، وأكلات الحشرات Insectivory، وأكلات أوراق النبات Folivory، وبشخص الشكل A2 إعادة بناء وخرانط تصنيف الخواص لهذه العادات الغذائية، استناداً إلى كلّ من أقصى الاختزال (اللوحة العلوية)، وأقصى الترجيحات (اللوحة السفلية).

أما شجرة التصنيف التطوري ذاتها فقد تم تقديرها من بيانات جينية جزئية، وبدأ تحليل خرانط التصنيف التطوري للصفات بعادات غذائية معلومة عن ١١ نوعاً من طيور الفينش الموجودة (A-K).

أفرزت كلتا الوسائلتين لتحليل خرانط التصنيف التطوري للصفات في هذه الحالة، بناءً تطورية متشابهة (كما كان مأمولًا)، ولكنها أظهرتا أيضاً فروقاً ملحوظة (شكل ١٢): أولاً: على حين يصور ناتج أقصى الاختزال التاريخي التطوري لتغيير التغذية بوصفه بسيطاً ومن دون تعقيدات فإن مُخرج أقصى الترجيحات يظهر عدم يقين متأصل عند بعض العقد الداخلية، ثانياً: على حين يظهر تحليل أقصى الاختزالات التغذية على الحشرات بصفتها الحالة السابقة، للسلف العام للأنواع الموجودة من J-A، فإن تحليل أقصى الترجيحات يشير إلى أن أكل الحبوب كان حالة السلف الأكثر احتمالاً لهذه الحزمة، وقد نشأت هذه المفارقة الأخيرة لأن تحليل أقصى الترجيحات يأخذ أطوال فروع الشجرة في الحسبان (على حين يغفلها تحليل أقصى الاختزال)، ولم يكن هناك وقت تطوري كافٍ للتحول في التغذية عبر فرع التصنيف التطوري المؤدي إلى طيور الفينش الأرضية.

وقد استنتاج شلوتر وزملاؤه ١٩٩٧، بعد فحص عديد من مثل دراسات الحالـة هذه التي تضمنـت تشكـيلـة مـتبـاـيـنة من الأـصنـاف وـمـخـتـلـف الـوـانـ الخـواـصـ التـصـنـيفـيـةـ،ـ أـنـ كـلـاـًـ مـنـ تـحـلـيلـاتـ أـفـصـىـ الـاخـتـزالـ وـأـفـصـىـ التـرـجـيـحـاتـ يـخـرـجـانـ،ـ بـصـفـةـ عـامـةـ،ـ إـعادـةـ بـنـيـةـ مـتـشـابـهـةـ لـخـرـانـطـ التـصـنـيفـ التـطـوـرـيـ لـلـصـفـاتـ،ـ عـنـدـماـ يـكـونـ تـغـيـرـ حـالـةـ الصـفـةـ نـادـرـ الحـدوـثـ نـسـيـباـ فيـ شـجـرـةـ التـصـنـيفـ،ـ وـلـكـنـ مـخـرـجـاتـ كـلـ وـسـائـلـ إـعادـةـ بـنـيـةـ خـرـانـطـ التـصـنـيفـ التـطـوـرـيـ لـلـصـفـاتـ تـصـبـحـ أـقـلـ نـقـةـ عـنـدـماـ تـحـدـثـ تـغـيـرـاتـ فيـ حـالـةـ الصـفـاتـ بـمـعـدـلـ أـعـلـىـ أـشـاءـ التـطـوـرـ،ـ وـفـيـ هـذـهـ الـأـحـوـالـ قـدـ يـكـونـ ضـرـورـيـاـ (ـوـكـافـيـاـ كـذـلـكـ بـالـنـسـبـةـ لـبعـضـ الـأـهـدـافـ التـفـسـيرـيـةـ)ـ الـاستـنـاجـ فـقـطـ مـنـ تـحـالـيلـ خـرـانـطـ التـصـنـيفـ التـطـوـرـيـ لـلـصـفـاتـ حـوـثـ اـنـقـالـاتـ عـدـيدـ بـيـنـ حـالـاتـ الصـفـاتـ مـنـ أـيـ شـجـرـةـ تـصـنـيفـ مـعـيـنةـ،ـ وـبـأـسـلـوبـ أـخـرـ فـإـنـ التـفـسـيرـ المـحـافـظـ لـاـ يـتـعـمـقـ كـثـيرـاـ فـيـ التـفـاصـيلـ المـحـدـدةـ لـلـأـعـدـادـ أـوـ المـوـاـقـعـ التـصـنـيفـيـةـ التـطـوـرـيـةـ لـأـنـوـاعـ مـعـيـنةـ مـنـ اـنـقـالـاتـ حـالـةـ الصـفـاتـ.

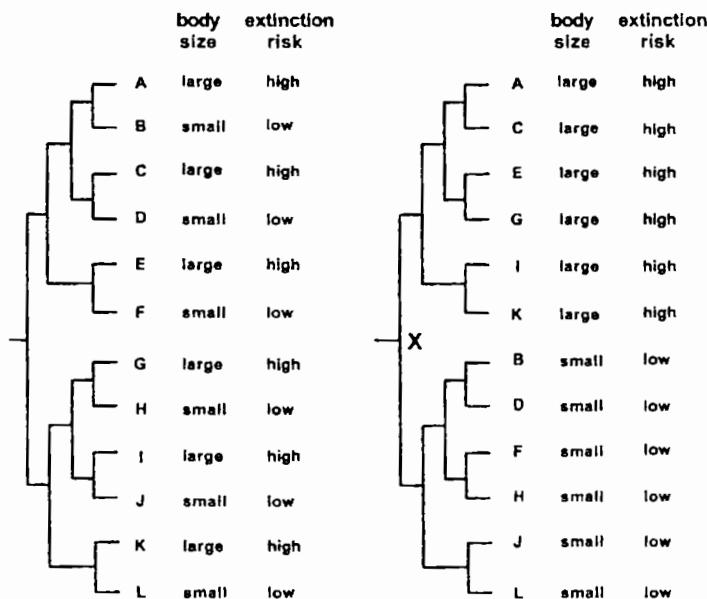
المقارنة المستقلة بين أزواج من الصفات الكمية

يـعـتـمـدـ أـحـدـ التـوـجـهـاتـ العـامـةـ فـيـ تـنـاوـلـ بـحـوثـ التـطـوـرـ المـقـارـنـ فـيـ فـحـصـ مشـتـرـكـ لـتـوزـيعـ اـثـنـيـنـ أوـ أـكـثـرـ مـنـ الصـفـاتـ التـصـنـيفـيـةـ عـبـرـ مـدىـ مـعـيـنـ مـنـ الـأـنـوـاعـ أوـ الـأـصـنـافـ الـعـلـيـاـ Higher taxaـ،ـ وـيـكـمـنـ أـحـدـ الـأـهـدـافـ فـيـ التـعـرـفـ عـلـىـ أـنـمـاطـ الـرـوـابـطـ الـتـيـ قـدـ تـشـيرـ إـلـىـ عـلـاقـاتـ سـبـبـيـةـ،ـ وـعـلـىـ أـيـةـ حالـ فـحـتـيـ الـخـواـصـ التـصـنـيفـيـةـ الـتـيـ لـاـ تـنـتـ إـلـىـ بـعـضـهاـ بـعـضـ وـظـيفـيـاـ يـمـكـنـ أـنـ تـتـغـيـرـ مـعـاـ (ـبـالـتوـازـيـ)ـ عـبـرـ الـأـصـنـافـ الـمـخـلـفـةـ؛ـ اـسـتـنـادـاـ بـيـسـاطـةـ إـلـىـ اـرـتـبـاطـاتـهاـ التـارـيـخـيـةـ مـعـ بـعـضـهاـ بـعـضـ.ـ بـنـاءـ عـلـىـ ذـلـكـ يـجـادـلـ كـثـيرـ مـنـ الـبـيـولـوـجـيـينـ بـأـنـ تـصـنـيفـ الـخـواـصـ يـجـبـ أـنـ يـؤـخـذـ دـائـماـ فـيـ الـحـسـبـانـ عـنـ تـقـيـيمـ عـلـاقـاتـ حـالـةـ الصـفـاتـ فـيـ سـيـاقـ مـقـارـنـ،ـ وـعـلـىـ الرـغـمـ مـنـ ظـهـورـ بـعـضـ الـاعـرـاضـاتـ عـلـىـ هـذـاـ الرـأـيـ السـانـدـ فـيـ بـعـضـ الـأـحـيـانـ (ـانـظـرـ

ريكليفس Ricklefs 1996 ، وبراييس Price 1997)، فإن الحقيقة تبقى باحتمال نشوء أخطاء فاضحة عند تفسير البيانات مع إغفال الاعتبارات التصنيفية.

هب مثلاً، حالة افتراضية يمثلي فيها حجم الجسم (ضخم أو صغير) مع احتمال الفناء (عالٍ أو منخفض) بدرجة كاملة في ١٢ نوعاً (شكل A3 اللوحة العلوية)، من الممكن أن يختلف تفسير هذه العلاقة الواضحة، إلى حد بعيد، اعتماداً على التصنيف التطوري للأنواع، فإذا كانت هذه الأنواع مرتبطة بعضها بعض من ناحية التصنيف التطوري، كما هو مبين في الجهة اليسرى من شكل A3، فإذا تصبح علاقة الخواص ذات دلالة؛ إحصائية أو تطورية؛ ذلك لأنه في كل مقارنة من المقارنات الست والتي جرت بين خواص تصنيفية مستقلة بين الأنواع ضخمة الجسد والأنواع صغيرة الجسد، ارتبطت دائماً ضخامة الجسم بارتفاع مخاطر الفناء، وعلى ذلك فمن المناسب تماماً استنتاج أن الأنواع ذات الأجسام الضخمة يتآصل فيها الميل إلى التعرض للفناء أكثر من الأنواع ذات الأجسام الصغيرة (ربما في هذه الحالة لأن متغيراً ثالثاً مثل صغر تعداد المجموعة قد يكون مرتبطاً بيولوجياً مع كل من ارتفاع التعرض للفناء وضخامة الجسم)، وعلى صعيد آخر إذا كانت هذه الأنواع متعلقة ببعضها البعض من ناحية تصنيف الخواص التطوري كما هو مبين في الجهة اليمنى من شكل A3، فتصبح علاقات الخاصة غير ذات دلالة إحصائياً (بعد التعديل اللازم لتصنيف الخواص تطوريًا)؛ وذلك لاحتمال وجود حدث تطوري واحد فقط (عند النقطة X) نتج عنه هذا الارتباط الكامل بين ضخامة الجسم وال تعرض لخطر الفناء في الأنواع الموجودة، فإذا كان هذا هو الحال فيكون من السابق لأوانه استنتاج أن الأنواع ذات الجسم الضخم بالأصلية أكثر عرضة للفناء عن الأنواع ذات الجسم الصغير (مع استثناء أن الأمر كذلك بسبب مبررات سليمة من تصنيف الخواص التطوري).

		body size	
		large	small
extinction risk	high	6	0
	low	0	6

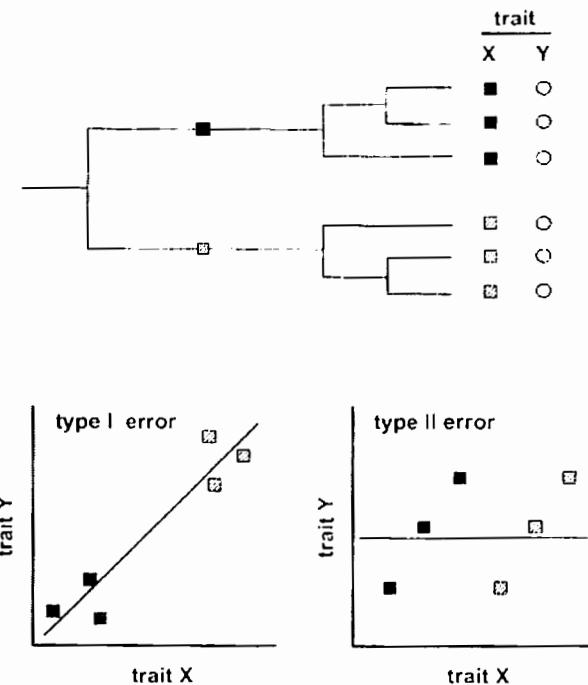


الشكل A3

شكل توضيحي عن كيفية تأثير التاريخ التطوري على الاستنتاجات بشأن علاقات حالات الخواص (بعد فيشر وأوينز Fisher and Owens ٢٠٠٤). يلاحظ في كلا الرسمتين التوضيحيتين وجود علاقة كاملة بين حجم الجسم، واحتمال التعرض للنفاذ، في الـ ١٢ نوعاً الموجودة (A-L)، ولكن تعتمد التفسيرات الإحصائية والبيولوجية لهذه البيانات - إلى حد كبير - على نوعية علاقة التصنيف التطوري بين هذه الأنواع (انظر النص).

ويوضح الشكل A4 أسلوباً آخر لتناول هذه المشكلة المحتملة الكامنة في التأسيس التاريخي لعدم الاستقلالية بين أزواج من الخواص في مجموعة بيانات كمية. افترض أنه تم قياس كل من الصفات الكمية X و Y في كل نوع على حدة من أنواع ستة موجودة، معروف تصنيفها التطوري بكل تأكيد (الرسم العلوي في شكل A4)، وعلى سبيل المثال قد تكون الصفة X ممثلة مرة أخرى لحجم الجسم، وقد تكون الصفة Y ممثلة للتعرض لخطورة الفناء، أو قد يكون كل من X، Y سمات أخرى من توفر لديهما القيم العددية لكل من الأنواع المعنية.

والفرضية القاعدية Null hypothesis لا تتغير تطوريًا بالالتزام Co-vary عبر هذه الأنواع، وإذا نظر إلى كل الأنواع ستة بوصفها تمنح نقطاً بيانية مسلسلة إحصائياً في رسم بياني ذي محورين ممثلاً للصفتين X، و Y، إذا، ومن ناحية المبدأ، بإمكان أي باحث غير محظوظ بأمور تصنيف الصفات تطوريًا أن ينقاد إلى خطأ جسيم في واحد من اتجاهين؛ اعتماداً على قيم الصفة المعينة الواقعية قيد الملاحظة، فمن ناحية (الرسم السفلي على اليسار في الشكل A4) يمكن لهذا الباحث أن ينبع - مخاطناً - الفرضية القاعدية، في الوقت الذي تكون فيه حقيقة، ومن ناحية أخرى (الرسم السفلي الأيمن في الشكل A4)، يمكنه (يمكنها) ال الوقوع في خطأ قبول الفرضية القاعدية في الوقت الذي تكون فيه خاطئة، بناءً على ذلك يمكن تصور ال الوقوع في هذه الأخطاء الإحصائية من كل من النوعين؛ ١ (رفض نموذج قاعدي صحيح)، والنوع ٢ (قبول نموذج قاعدي خطأ)، إذا لم تدمج التصويبات التصنيفية التطورية بالشكل السليم في التحليل.



الشكل ٨.٤

الجزء العلوي: العلاقات التصنيفية التطورية ضمن ستة أنواع موجودة، ممن ستجري بينهم مقارنة القياسات الكمية للصنفين X، Y ومن أجل التبسيط جرت التفرقة فقط بين الكميات المنخفضة في مقابل الكميات المرتفعة للصفة X (المعبر عنها بربعات سوداء، وأخرى مخططة على التوالي) وفي الجزء السفلي: تسجيل ثانوي المحاور لقيم افتراضية للصنفين X ، Y عبر هذه الأنواع الستة. يلاحظ في الرسم البياني الأيسر السفلي وجود علاقة قوية بين قيم صفة الأنواع لكل من X ، Y . ويمكن أن يكون ذلك زائف بيولوجيًّا؛ نظرًا للقيمة الفايلوجينية التي تفرضها حالات السلف (كما هو موضح في التصنيف التطوري أعلى)، وفي الرسم البياني الأيمن السفلي لا توجد علاقة عامة بين قيم الصفات X ، Y . ولكن ذلك أيضًا يمكن أن يكون مضللاً؛ لاحتمال وجود علاقات بيولوجية جادة بين مجموعات فرعية من التصنيف التطوري. انظر النص من أجل مزيد من الإيضاح. هذا الرسم معدل، بعد الموافقة، من رسوم ريتشارد جرينبر (استناداً إلى إحدى المعالجات بمعرفة هارفي وباجل ١٩٩١).

و تعد وسيلة المقارنة المستقلة (فلشنشتاين Felsenstein ١٩٨٥، وجارلاند Garland et al. ١٩٩٢) واحدة من بين توجهات كثيرة يمكن من خلالها تصحيح تحليلات تصنيف الخواص التطوري إحصائياً بالنسبة إلى عدم استقلالية الصفات التطورية التصنيفية من النمط الموضح في الشكلين ٨٣، ٨٤ (هارفي وزملاؤه Harvey et al. ١٩٩٦، ومارتنز Martins ١٩٩٦). وبعد برنامج بورفيis ورامباؤt (CAIC Comparative CAIC) (Purvis and Rambaut ١٩٩٥) Analysis by Independent Contrasts أحد هذه البرامج المعدة لتطبيق هذه التحليلات، وال فكرة الأساسية الموضحة في المؤطر ٨٣ هي تحاشي المقارنات التي تتضمن فروعاً متداخلة (زواائد تاريخية) في أشجار التصنيف التطوري للأنواع فيد الفحص، ومع مراعاة القواعد الصارمة، وبعد التضمين الإحصائي لمثل هذه التأريخات غير المستقلة بين مختلف خطوط النسل، يصبح من الملائم بعدها النظر بعين الاعتبار إلى الأسباب البيولوجية المحتملة التي يمكن ملاحظتها لأي علاقات تطورية بين السمات.

مضاهاة الصفة بمقارنات مستقلة:

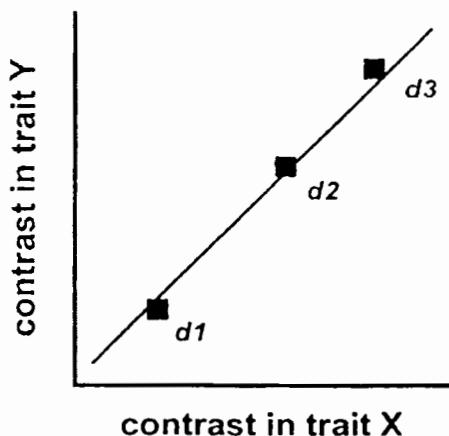
species	trait	
	X	Y
A	20	7
B	24	9
C	40	20
D	30	14

انظر إلى التصنيف التطوري المبين أعلاه وافتراض أنه قد تم قياس الصنفين (X وY) في كل من الأنواع الموجودة (A-D)؛ ومن أجل إجراء التصويب اللازم لعدم الاستقلال الفايلوجيني لقيم الصفة بين هذه الأنواع، فيجري أو لا تحديد "المقارنات المستقلة". وهناك ثلات من مثل هذه المقارنات الفايلوجينية لكل من الأنواع الأربع المبينة. d_1 (الفرق بين قيم الصفة في الأنواع الشقيقة A، وB)؛ وتمثل d_2 (الفرق بين قيم الصفة في النوعين الشقيقين C، وD)؛ و d_3 (الفرق بين قيم الصفة عند العقد الداخلية E، وF وعلى سبيل المثال، فإن كلاً من d_1 و d_2 هما ٤، و ١٠ على التوالي، ولحساب d_3 ، لا بد أو لا من استخلاص قيم الصفة عند العقد الداخلية E، وF ، ويمكن حساب ذلك كمتوسط قيم الصفة في الحزم التي تمثلها، بحيث تكون القيم المستخلصة للصفة X في E ، و F هي ٢٢، ٣٥ على التوالي. بناء على ذلك تكون d_3 للصفة X تساوي ١٣ ، وينطبق المنطق ذاته لحساب d_1 ، و d_2 ، و d_3 للصفة Y، و يتمثل الناتج العام في جدول للمقارنات المستقلة للصفتين X و Y (الجدول التالي).

	X	Y
d_1	4	2
d_2	10	6
d_3	13	9

ثم ترسم المقارنات المستقلة على هيئة رسم بياني ذي محورين (مبين في الثاني) يمكنه إظهار وجود علاقات تطورية ذات دلالات من عدمه.

(بعد وضع الفايلوجيني في الحساب) بين الصفتين X، و Y



(هذه الأرقام معدلة من رسوم رئيس جرينير Grenyer Rich (اعتماداً على معالجة هارفي وباجل Harvey and Pagel ١٩٩١)

مسرد

Abdomen

بطن: منطقة من الجسم بين الحجاب الحاجز والوحوض، وهو جزء الجسم الخلفي في المفصليات.

Adaptation

تكيف. (تأقلم): أي صفة (مورفولوجية، أو فسيولوجية، أو سلوكية)، تساعد الكائن على الحياة والتكاثر في بيئه معينة.

Adaptive radiation

تأقلم شعاعي: الازدهار التطوري السريع لأنواع ذات قرابة من بعضها البعض، مع انتشارها لتحتل بيئات متباعدة.

Alga

طحلب: أي من مجموعة الكائنات التي تستخدم عملية التخليق الضوئي، وتنقر إلى جهاز دوري، وتختلف عن النباتات المتقدمة من نواح كثيرة، بما في ذلك افتقارها إلى أعضاء جنسية متعددة للخلايا.

Allele

أليل: أي من الأشكال البديلة المحتملة لأحد الجينات، ويحمل الفرد ثالبي الكروموسومات اثنين من الأليلات على كل جين غير جنسي، وممكن أن تكون متماثلة الحالة (ويصبح الفرد في هذه الحالة "هوموزايجوس" أي متماثل الجينات)، أو تكون حالاتها مختلفة (متخالف الجينات)، وتحمل مجموعة من الأفراد

مزدوجة الكروموسومات، اثنين من الأليلات على كل جين غير جنسي، وقد يختلف كثير منها في تفاصيل تسلسل النيوكليوتيدات.

قاعدة ألين: قاعدة عامة، أن الحيوانات التي لها القدرة على ضبط درجة حرارة الجسم ذاتياً تميل إلى امتلاك زوايا قصيرة في المناخات الباردة.

رعاية صغار من غير الآباء المباشرين.

المعيشة في مناطق جغرافية مختلفة.

إيثار: سلوك غير أناني لمنفعة الآخرين.

حمض أميني: أحد الوحدات الجزيئية التحتية التي تكون بوليفيتيد عند ارتباطها معاً،

تغير جيني مع الزمن في خط نطوري واحد.

صفات متناظرة: صفات لها وظائف مماثلة ولكن تختلف في أصولها التطورية.

المثير، جزء من العضو الذكري (السداة) في الزهور يحمل حبوب اللقاح

شبيه الإنسان: أو ينتمي إلى أشباه الإنسان من القردة العليا؛ مثل الشمبانزي والغوريلا، أو بصفة عامة، كل الحيوانات الرئيسة.

اللامداري: المناطق في خطوط العرض العليا في كل من نصف الكرة الشمالي والجنوبي، وليس بينهما.

حالة مستحدثة أو متطرفة حديثاً (أي ليست موجودة لدى السلف المشترك للجنس قيد الدراسة).

warning coloration نظر

Allen's rule

Alloparental care

Allopatric

Altruism

Amino acid

Anagenesis

Analogous characters

Anther

Anthropoid

Anti-tropical

Apomorphy

Aposematic coloration

Area cladogram	كلاءogram المنطقه: رسم توضيحي متفرع يلخص العلاقات التاريخية لمناطق جغرافية معينة.
Asexual reproduction	تكاثر لا جنسي: أي شكل من أشكال التكاثر، لا يتوافر فيه اندماج خلايا جنسية (جاميتات).
Autapomorphy	حالة مستحدثة لصفة يتفرد بوجودها جنس أحيائي واحد.
Autosome	كروموسوم في النواة غير الكروموسومات الجنسية، وهو مزدوج في الكائنات مزدوجة نسخ الكروموسومات.
Bacterium (pl. bacteria)	خلية بكتيرية (وجمعها بكتيريا): كائن وحيد الخلية بلا نواة خلوية حقيقية.
Behavior	سلوك: أي فعل أو رد فعل لكاين يمكن ملاحظته.
Bergmann's rule	قاعدة برجمان: قاعدة عامة، أن الحيوانات ذات القدرة على ضبط درجة حرارة الجسم ذاتياً تميل إلى امتلاك أجسام أضخم (نسبة أصغر لمساحة سطح الجسم: الحجم) في المناخات الباردة.
Bilateral symmetry	تناسق الجانبيين: يمكن تقسيم الكائنات طوليًا إلى قسمين يمثلان صوراً طبق الأصل من بعضها البعض.

Biodiversity	التنوع البيولوجي: التغاير الجيني في الحياة، على أي من مستويات التنظيم البيولوجي أو كلها.
Biological species	انظر: أنواع Species .
Biotype	نطح حيوى: نموذج بيولوجي معروف، ويتعلق عادة بالأصناف لا جنسية التكاثر، أو المتكاثرة عذریاً، والتي لا ينطبق عليها مصطلح "نوع" بشكل مناسب.
Branch	فرع: امتداد خط النسب بين السلف والسلالة بين العقد في شجرة التطور.
Broadcast spawning	بث الأمصال (الجاميات) أو اليرقات في المياه المفتوحة خلال عملية الإنجاب.
Brood	الحضنة (اسم): مجموعة من البيض أو الفقس لأبوين، (الفعل) رعاية مثل هذه المجموعة.
Brood parasitism	تطفل الحضنة: استخدام أباء آخرين لتنمية الصغار، وقد يكون المحتضن من النوع نفسه (تطفل حضني ضمني)، أو من أنواع مختلفة (تطفل حضني بيني).
Buccal pouch	جراب (حقيقة) الحضنة: جراب (كيس) شريحي أو حقيبة بيولوجية لسكنى الذرية النامية.
Carnivorous	أكلة اللحوم.
Cell	خلية: وحدة أحيانية صغيرة محددة بغشاء قادر على التكاثر الذاتي.

Character state	حالة الصفة: حالة إحدى السمات التصنيفية، مميزة بوضوح عن غيرها من أنماط مشابهة.
Chloroplast	كلوروبلاست (بلاستيدات خضراء): جسم في ساينتوبلازم خلايا النبات، ويحتوي على الدنا الخاص به (cpDNA) وهو موقع التخليق (التمثيل) الضوئي.
Chromosome	كروموسوم: بنية خيطية داخل الخلية وتحمل الجينات.
Clade	حزمة (كليد): مجموعة من الأنواع الحية (أو أفراد في بعض الأحيان)، تشتراك في سلف مشترك قریب، أوثق من أي مجموعة أخرى. أي: مجموعة أحادية التصنيف الطوري.
Cladistics	كلاديسيات: أسلوب ترتيب الكائنات في حزم ذات أصل مشترك، تمثل كل حزمة أحد أفرع شجرة الحياة. (انظر Hennigian cladistics)
Cladogenesis	انقسام أو نقع خطوط طورية، وعادة يساوي "الانواع" أو التميز.
Cladogram	رسم تخططي يظهر التفرع الطبولوجي (ولكن ليس بالضرورة أطوال الفروع) في شجرة التطور.
Classification	تصنيف: عملية تأسيس، وتعريف، وتصنيف الأصناف البيولوجية داخل مجموعات هرمية، أو قد يكون نتيجة العملية ذاتها.
Class, taxonomic	طبقه: الدرجة التصنيفية الهرمية بين الشعبة والرتبة في نظام التصنيف التقليدي.

Clone	نسخ / استنساخ (الاسم): مجموعة من خلاياً أو كائنات متطابقة جينياً، وينحدر كل منها من خلية واحدة أو محتد واحد، و(الفعل): إنتاج خلايا أو كائنات متطابقة وراثياً. انظر : الحضنة.
Clutch	
Coalescent theory	نظريّة التجميّع: مجلّم الفكر الرياضي بشأن تعقب الأليلات في أحد التجمعات، من خلال النسب، إلى حالات السلف في الماضي.
Co-evolution	التطور المشترك: التطور المشترك لاثنين أو أكثر من الأنواع المتفاعلة إيكولوجيّاً.
Congeneric	مجانس: المنتهمون إلى جنس واحد.
Conservation biology	الحفاظ على الكائنات: الممارسة النظريّة والعملية لحماية التنوع البيولوجي.
Conspecific	الانتماء إلى النوع نفسه (مناوع).
Continental drift	انجراف القارات: حركة القارات عبر سطح الأرض على مر الزمن الجيولوجي.
Convergent evolution	تطور تقاربي: تطور مستقل مشابه من ناحية السمات الهيكلية أو الوظيفية أو غيرها، من أنواع بعيدة الصلة أو غير ذات صلة.
Countercurrent heat exchanger	تيار حراري تبادلي معاكس: نظام تبادل حراري، يتكون عادة من شرائين وأوردة وثيقّة القرب من بعضهما البعض في منطقة معينة من الجسم، ويساعد على الحفاظ على حرارة الجسم المولدة داخلياً.

Cryptic species	أنواع خفية: أنواع معزولة تراسلها، وتشبه بعضها البعض بشكل وثيق، ومن ثم لا تزال غير معروفة في بعض الأحيان.
Cuckold	ديوث: الذي لا يغار على أهله ولا يخجل (أو: القواد على أهله).
Cuckoldry	الفعل الذي يؤدي بصاحبها ليصبح ديوثاً
Cytoplasm	السايتوبلازم: جزء الخلية الواقع خارج النواة.
Cytoplasmic genome	جينوم السايتوبلازم: الجينوم المستقر داخل سايتوبلازم خلية حقيقة النواة.
Delayed implantation	غرس متأخر: ظاهرة يتوقف فيها نمو مجموعة خلايا ما بعد الزيجوت (بعد إخصاب البويضة) في أنثى حامل، ويتوقف الغرس في جدار الرحم لفترة طويلة قبل استئناف الغرس وتطور الجنين.
Deoxyribonucleic acid (DNA)	دنا: الحمض النووي الريبي منقوص الأكسجين، والمادة الوراثية لأكثر أشكال الحياة، وهو جزيء يتكون من شريط مزدوج من سلاسل النيوكليوتيدات.
Diploid	وجود زوج من كل نوع من الكروموسومات (ضفافي): وهي حالة معتادة لخلايا الجسم التي يوجد بكل منها نسختان من كل كروموسوم.
Dispersal	الانتشار (التشتت) المكاني: لحركة أي فرد، وعادة ما يكون بعيداً عن موقع ولادته أو موقع ترببيه السابق.

DNA-DNA hybridization	تهجين دنا - دنا: شريحة من الإجراءات المعملية تقيس درجة انجذاب مقاطع أحادية الشرائط من النيوكليوتيدات المتعددة، وارتباطها بمقاطع مثلها ومكملة لها.
DNA repair	إصلاح الدنا: إصلاح التلف في الحمض النووي، وهي عملية تتم بشكل طبيعي في الخلايا عن طريق أنظمة أنزيمية خاصة.
DNA sequencing	تجديد تسلسل الدنا: أي إجراء معملي يتم به تحديد تسلسل النيوكليوتيدات في حمض نووي.
Dollo's law	قانون "دولو": فكرة عدم إمكان استعادة أحد التأقلمات المعقدة أبداً، بالصورة نفسها بعد فقدانها.
Domain, taxonomic	المجال التصنيفي: رتبة أعلى هرمياً من المملكة في نظام التصنيف.
Dominant allele	أليل سائد: شكل من أشكال أحد الجينات الذي يحجب التعبير عن المظاهر الذي يمثله نظيره المنتهي.
Echolocation	تحديد الموقع بالصدى: استخدام موجات صوتية عالية التردد، لإدراك الأشياء المادية في البيئة.
Ecogeographic rule	القاعدة الإيكولوجية الجغرافية: الميل إلى ظهور تكيفات خاصة في بيئات إيكولوجية أو جغرافية معينة؛ انظر أيضاً: قاعدة "آلن" القاعدة، وقاعدة برجمان، وقاعدة جلو جر.

Ecology	الإيكولوجيا: دراسة العلاقات المتبادلة بين الكائنات الحية وبيناتها.
Ecomorph	إيكومورف: نمط مورفولوجي ظاهر داخل أحد الأنواع، وعادة ما يرتبط مع منظومة إيكولوجية معينة.
Ecosystem	النظام الإيكولوجي: مجموعة من الكائنات مقاولة إيكولوجياً مع بيئتها.
Ectothermic	الدم البارد: تحديد درجة حرارة الجسم بناء على درجة حرارة البيئة في المقام الأول.
Egg	بيضة: مشيج أنثوي.
Egg dumping See brood parasitism	التخلص من البيض: انظر تغذى الحضنة.
Embryo	جنين: هو كائن في مرحلة النمو، ما بين الإخصاب والولادة أو الفقس.
Embryonic diapause	فترّة إيقاف مؤقت لنمو الجنين (بيات جنيني)
Endangered species	أنواع مهددة بالانقراض: الأنواع المعرضة للخطر الفوري للانقراض.
Endemic	متواطن: قاطن أصلي، ومقصور على منطقة جغرافية معينة.
Endosymbiotic theory	نظريّة التّطاعم الداخلي: حدوث اندماج للميكروبات ذات الأنوية البدائية في وقت مبكر من تاريخ الحياة على الأرض؛ لينتج في النهاية خلايا حقيقية التّنواه، ولها جينومات نووية وسايتوبلازمية واضحة.

Endothermic	توليد حرارة الجسم داخلياً: (ذوات الدم الحار). الحفاظ على درجة حرارة الجسم باستقلال عن درجة حرارة للبيئة إلى حد كبير.
Enzyme	إنزيم: بروتين يحفز على حدوث تفاعل كيميائي محدد.
Epidemiology	علم الأوبئة: دراسة تفشي الأمراض، بما في ذلك محاولة تتبع الأسباب المحتملة.
Ethology	دراسة سلوك الحيوان علمياً.
Ethotype	نموذج سلوكي في الأنواع.
Eukaryote	أي كائن حقيقي النواة، وتحتوي فيه الكروموسومات داخل غشاء.
Eusociality	تواحد اجتماعي: نظام الرعاية الاجتماعية، يتميز بالتعاون لرعاية الصغار، والاهتمام بالصحة الإنجابية، وتقسيم العمل، وتعمل فيه الأفراد غير المنجدة لصالح المنجدة داخل المستعمرة.
Evolution	تطور: أي تغيير في التركيب الجيني عبر الزمن لمجموعة أو أنواع.
Evolutionary plasticity	لدونة تطورية: أو متعلقة بسمات عضوية، يمكنها أن تتغير بسرعة أو بحرية خلال العملية التطورية.
Evolutionary tree	شجرة التطور: انظر phylogeny .
Exon	إكسون: قطعة للترميز من الجينات؛ انظر أيضاً إنترنون.

Exoskeleton	هيكل خارجي: يغطي أو يضم الكائن من الخارج، وهو صلب عادة.
Exotic	غريب: غير أصلي في منطقة جغرافية ما.
Extinction	انقراض (اندثار): الاختفاء الدائم لمجموعة أو أحد الأنواع.
Family	عائلة أو أسرة: درجة في التصنيف الهرمي، بين الرتبة والجنس في نظام التصنيف التقليدي.
Fecundity	الخصوبة والقدرة الإنجابية المحتملة للفرد، وتقاس عادة بعدد الأمشاج المنتجة.
Fermentation	تخمير لا هوائي تتحكم فيه الإنزيمات ل ferment المواد العضوية.
Fertilization	إخصاب: الاتحاد بين اثنين من الأمشاج لإنتاج الزيجوت.
Fitness (genetic)	اللياقة (الجينية): مساهمة فرد (أو نمط جيني معين) للجيل التالي، مقارنة بنسبة مساهمات الأفراد الآخرين (أو الأنماط الجينية) في المجموعة.
Foregut	الكرش (المعى الأمامي): جزء أمامي من الجهاز الهضمي.
Forensics (genetic)	الطب الشرعي (الجيني): المتصل بالتعرف على المواد البيولوجية غير المعروفة، استناداً إلى تحليل البروتينات أو الدنا.
Fossil	أحفورة (مستحاثة): أي بقايا أو أثر للحياة في الماضي.

Foster parentage	تربيبة أبوين لصغار ليست من ذريتهما البيولوجية.
Founder effect	تأثير المؤسس: العاقب الوراثي التابع لتأسيس مجموعة جديدة، من قبل عدد قليل من أفراد المستعمرة.
Frequency-dependent selection	انتقاء مبني على أساس معدل تكرار الحدوث: نوع مختلف من الانتقاء الطبيعي، يعتمد على معدل تكرار أنماط وراثية أو مظهرية ضمن المجموعة، وعلى سبيل المثال قد يميل الانتقاء الطبيعي إلى تفضيل غير متكافئ لصفات معينة ولكنها نادرة، ويمكن في هذه الحالة الحفاظ على توازن تعدد الأشكال في المجموعة.
Fungus (pl. fungi)	فطريات (الجمع فطريات): أي من مجموعات الكائنات حقيقة النواة التي تفتقر إلى جهاز دورة دموية، كما تفتقر إلى نظام التمثيل الضوئي، وتضم أشكالاً متنوعة؛ مثل العفن، والخمائر، والصدأ، وعيش الغراب.
Gamete	مشيخ: خلية تناسلية ناضجة (بويضة أو حيوان منوي).
Gene	جين: الوحدة الأساسية للوراثة، ويعني عادة سلسلة من النيوكليوتيدات التي تحدد إنتاج أحد الببتيدات المركبة أو غير ذلك من منتجات وظيفية، ويمكن أيضاً إطلاق التسمية على مقاطع من الحمض النووي غير معروفة، أو غير محددة.

Genealogy	سجل الانتساب إلى أصل الأجداد من خلال النسب.
Gene flow	تدفق الجينات مكانيًا، وعادة داخل أحد الأنواع.
Gene pool	حوض الجينات: إجمالي جميع المواد الوراثية في مجموعة أو أنواع.
Genetic drift	انحراف (انجراف) جيني: أي تغير في تواتر الأليلات، يحدث من جيل إلى جيل، في مجموعة من خلال انتقاء الأمساج بالصدفة.
Genetic engineering	الهندسة الوراثية: تغيير مقصود يفعله البشر للمادة الوراثية.
Genetic markers	دللات الدنا: علامات مميزة للدنا الطبيعي (أو الـRNA)، موجودة في جميع أشكال الحياة.
Gene tree	شجرة الجينات: رسم بياني لعلاقات التصنيف التطوري في الأليلات عند أي موقع محدد. انظر أيضًا: شجرة الأنواع.
Genome	الجينوم: البنية الجينية الكاملة للكائن، ويمكن أيضا إطلاق المصطلح على أي قطعة مركبة معينة من الحمض النووي؛ مثل جينوم المايتوكوندريا.
Genomics	الجينوميات (جينومكس): علم دراسة الجينوم -
Genotype	البنية الجينية للفرد فيما يتعلق بجين واحد أو مجموعة من الجينات.

Genus	جنس (تصنيفي): درجة في الترتيب الهرمي، وتقع بين العائلة والأنواع في نظام التصنيف التقليدي.
Germ cell	خلية تكاثرية أو مشيخ.
Gloger's rule	قاعدة "جلوجر": قاعدة عامة بأن الحيوانات تميل إلى أن تصطبغ بشكل أكثر قاماً في المناطق الجغرافية ذات نسبة رطوبة مرتفعة.
Gondwanaland	جندوانالاند: الكتلة الأرضية العملاقة في نصف الكرة الجنوبي، منذ أكثر من 150 مليون سنة مضت، قبل انفصال كل من أفريقيا، وأمريكا الجنوبية، والهند، وأستراليا، والقارئ القطبية الجنوبية، من خلال الانجراف القاري.
Haploid	ذو منظومة كروموسومات غير مزدوجة، وهي الحالة الطبيعية للخلية التكاثرية (المشيجية).
Hennigian cladistics	الكلاديسيات الهينيجية: دراسة علاقات تفرع شجرة الأنساب.
Herbivorous	الحيوانات العاشبة: أي أكلة النباتات.
Heredity	الوراثة: وراثة الجينات؛ أي ظاهرة انتقال عائلي للمادة الوراثية من جيل إلى جيل.

Hermaphrodite

ختنثى: حالة ينتج فيها الفرد أمشاجاً ذكورية وأنوثية، فإذا حدث ذلك في مرحلة الحياة نفسها، وفي الوقت ذاته، فهو صفت الفرد بأنه "ختنثى متزامن".

أما إذا تم إنتاجها تباعاً خلال مدة حياة الكائن، فيوصف الفرد بأنه إما ختنثى مبكر الذكورة (الأمشاج الذكورية أولاً)، وإما ختنثى مبكرة الأنوثة (الأمشاج الأنوثية أولاً).

Heterochrony

تفاوت التوقف التطورى: تغير نظوري في بداية حدوث عملية تنمية في الأفراد، أو في بعض السمات الأخرى.

Heterogametic sex

جنس متغاير الأمشاج: الجنس الذي ينتج أمشاجاً تحتوي على كروموسومات متباينة.

Hibernation

الإسبات: الفعل أو حالة السبات أو الراحة خلال فصل الشتاء.

Homeothermic

ثبات درجة حرارة الجسم (ذوات الدم انحرار)؛ انظر: **Endothermic**.

Homeotic gene

جين له تأثير كبير على عدد من عمليات نمو السمات في أثناء نمو الفرد.

Homogametic sex

الجنس المثلثي: الذي ينتج أمشاجاً تتضمن كروموسومات جنسية متماثلة.

Homology

تشابه السمات (المورفولوجية، والجزئية.. إلخ) بسب. الميراث من سلف مشترك.

Homoplasy	تشابه الأشكال الظاهرية أو الأعضاء التي لا يرجع أصلها إلى سلف مشترك (وذلك نتيجة لعمليات أخرى مثل التطور التقاربي أو انتكاسات لحالات الصفة).
Horizontal gene transfer	انتقال الجينات الأفقي وحركة المادة الوراثية بين الكائنات الحية، من خلال وسائل أخرى غير الانتقال الرأسي من الآباء إلى الأبناء.
Hormone	هرمون: مادة كيميائية تفرزها الغدد الصماء بشكل طبيعي، وتحدث أثرها في هيئة استجابة فسيولوجية معينة في أحد الأنسجة المستهدفة بعيدة.
Hybridization	تهجين: التزاوج الناجح بين أفراد ينتمون إلى مجموعات أو أنواع مختلفة وراثياً.
Ice Ages	العصور الجليدية: أزمنة تبريد المناخ، وتشكيل الكتل الجليدية القارية الشاسعة، في خطوط العرض العالية، كما حدث مراراً خللاً حقبة العصر البلاستوسيني.
Implantation	غرس الجنين في جدار الرحم.
Inclusive fitness	لياقة شاملة: لياقة الفرد الجينية الخاصة، وكذا أثرها على اللياقة الجينية للأقارب.
Ingroup taxa	أصناف داخلية: الأنواع قيد الاهتمام والدراسة لتصنيفها تطوريًا.
Introgression	حركة تنقل الجينات بين الأنواع عن طريق التهجين البيني المتكرر.

Intron	إنترون: جزء لا علاقه له بالترميز في الجينات الهيكلية، وتكون معظم الجينات المشفرة لبروتينات الترميز في الكائنات حقيقية النواة من سلاسل متناثرة من الإنترونات والإكسونات.
Invertebrate	حيوانات لا فقارية: ليس لها العمود فقري.
Jumping gene	جين قافز: انظر: العنصر الجيني القافز .Transposable
Junk DNA	الدنا المهمل: مصطلح يستخدم عادة لوصف سلسلات الدنا غير المرغوب فيها، التي لا تسهم بنشاط في الوظائف الخلوية؛ مثل تحديد بروتين وظيفي أو المنتج لرنا؛ انظر أيضاً الحمض النووي الأناني.
Key evolutionary innovation	ابتكار تطوري مفتاحي: سمة رئيسية حديثة التطور، تؤهل سلالة جينية للتكيف الشعاعي.
Kingdom, taxonomic	مملكة (تصنيفية): درجة في النظام الهرمي، أعلى الأسرة في نظام التصنيف التقليدي.
Kin selection	اختيار القربي: أحد نماذج الانقاء الطبيعي؛ بسبب تفضيل بعض الأفراد التكاثر من الأقارب الوراثيين (بخلاف ذريتهم الخاصة).
Larva (pl.larvae)	يرقة (جمع: يرقات): الشكل المتميز قبل البلوغ الذي تخرج فيه بعض الحيوانات من البيضة.
Lecithotrophy	تغذية على المحَّ: أحد أنماط النمو، تتغذى فيه الأجنة على صفار البيض؛ انظر: أيضاً .Matrotrophy

Lichen	حازز: اندماج يتضمن علاقة تكافلية بين طحلب وفطر.
Life cycle	دورة الحياة: تسلسل الأحداث من المشيغ حتى الموت بالنسبة للفرد؛ أي جيل واحد.
Live-bearing: Viviparity.	حمل الحيوانات الصغيرة: انظر: Viviparous.
Locus	موقع (موقع): منطقة محددة من تسلسل الدنا في الجينات.
Macroevolution	التطور على المستوى الكبير: التمايز الوراثي عبر الزمن بين الأنواع والأنساق العليا.
Magnetotaxis	الاستشعار المغناطيسي: قدرة الكائن على الإحساس بالأمور وضبطها في مجال مغناطيسي.
Marsupium	جراب (حقيقة) الحضنة.
Mating system	نظم التزاوج: النمط المعين الذي يلتقي به الذكور والإناث أو الأمشاج، لشأء عملية الإنجاب؛ انظر أيضاً: الزواج الأحادي، وتعدد الأزواج، وتعدد الزوجات، والزواج الجماعي.
Matriline	مسار الانتقال الوراثي من خلال الإناث (كما يحدث، على سبيل المثال، من خلال دنا المايتوكوندريا في الحيوان).
Matrotrophy	تغذية أومومية: نمط النمو في الأجنة التي تتلقى المواد الغذائية مباشرةً من أمهاهـ؛ انظر: lecithotrophy أيضاً.

Maximum parsimony	أقصى الاختزال: انظر أيضاً: Parsimony .
Meiosis	عملية الانقسام الخلوي الاختزالي: حيث تنقسم الخلية مزدوجة الكروموسومات؛ لتنتج أمشاجاً فردية الكروموسومات.
Melanistic	المصطبغة بشدة بصبغة الميلانين.
Mesozoic Era	العصر الوسيط (الميزوزوبي): الحقبة الزمنية الجيولوجية منذ حوالي ٢٥٠ مليون سنة مضت، وحتى حوالي ٦٥ مليون سنة، وهو "عصر الديناصورات".
Metabolism	الأيض (التمثيل الغذائي): مجموع كل العمليات الفيزيائية والكيميائية التي تنتج المادة الحية وتحافظ عليها، والتي توفر الطاقة الخلوية.
Metazoan	ميتازون: حيوان متعدد الخلايا.
Microbe	ميکروب: كائن صغير جدًا لا يرى إلا بالمجهر.
Microevolution	التطور على نطاق ضيق: تغييرات وراثية عبر الزمن في أحد الأنواع.
Migration	الهجرة: حركة موسمية دورية، تتم عادة من وإلى منطقة جغرافية معينة، وغالباً ما تتخذ مساراً محدداً.
Mimicry	محاكاة (تمويه): تطور تشابه شديد بين أي نوعين لا يمتان لبعضهما البعض بصلة؛ من أجل خداع نوع ثالث.

Mitochondrion	مايتوكوندريون (متقدمة): أحد الجسيمات في سايتوبلازم الخلايا الحيوانية والنباتية، وتحتوي على الدنا الخاص بها، وتجري فيها بعض المسارات الأيضية الأولية المشاركة في إنتاج الطاقة الخلوية.
Mobile element	جين قافز: انظر: العنصر الجيني القافز.
Molecular clock	ساعة جزيئية: قطعة زمنية تطورية تستند إلى الأدلة بأن الجينات أو البروتينات تميل إلى اختزان الاختلافات الناجمة عن الطفرات بمعدلات ثابتة تقريباً في بعض خطوط النسل المعينة.
Molecular markers	دلائل جزيئية: انظر: "دلائل جينية".
Molecular phylogeny	تصنيف تطوري جزيئي: شجرة تطور مقدرة على أساس معلومات الدنا أو البروتينات.
Monogamy	زواج أحادي: نظام التزاوج الذي يقترب فيه كل ذكر مع أنثى واحدة فقط، والعكس بالعكس.
Monophyletic	أحادي التصنيف: يمكن تتبع المجموعة إلى سلف مشترك.
Morpholgy	البنيات المرئية للكائنات.
Mosaic evolution	التطور الفسيفسائي: اختلاف معدلات التغير أو أنماط التطور في أنواع مختلفة من الصفات.

Mullerian mimicry	المحاكاة المولليرية: التشابه في تقليد (تمويه) المظاهر التحذيرية (مثل أنماط نلون الجسم)، من قبل اثنين أو أكثر من الأنواع التي تعد فريسة محتملة؛ لجعلها غير مستساغة أو رادعة للحيوانات المفترسة.
Mutation	طفرة: تغيير في البنية الوراثية لكان ما أو أمشاجه.
Mutualism	تبادل المنافع: شكل من أشكال التعايش، يستفيد فيه الطرفان من الارتباط.
Natural history	التاريخ الطبيعي: دراسة تاريخ الطبيعة والظواهر الطبيعية.
Naturalist	أي شخص مهتم بالتاريخ الطبيعي.
Natural selection	الانتقاء الطبيعي: المساعدة التناضالية من قبل الأفراد من ذوي الأنماط الجينية المختلفة لمجموع ذرية الجيل القادم.
Neotropical	المناطق المدارية أو المتصلة بها في أمريكا.
Nepotism	المحسوبيّة: المحاباة الموجهة نحو ذوي القربي الوراثيّة.
Neurotransmitter	ناقل إشارات عصبي: أي من المواد الكيميائية التي تنقل النبضات العصبية بين الخلايا في الجهاز العصبي.
Node	عقدة: نقطة الفرع داخل شجرة التطور (عقدة داخلية)، أو الطرف الحالي لأحد الفروع الخارجية (عقدة خارجية).

Nuclear DNA	دنا النواة: المادة الوراثية المستقرة داخل أنوية الخلايا حقيقة النواة.
Nucleic acid	حمض نووي: انظر: لحمض النووي منقوص الأكسجين.
Deoxyribonucleic acid	
Nucleotide	نيوكليوتيد: وحدة كيميائية من الدنا تتكون من قاعدة نيتروجينية، وسكر البنوز، ومجموعة فوسفات.
Nucleus	نواة: جزء من الخلية يحدها غشاء وتتضمن الكرومومسات.
Ontogeny	تطور الجنين ومسار تطور الفرد ونموه إلى النضج.
Order	رتبة: درجة في التصنيف الهرمي بين الطبقات والعائلة في نظام التصنيف التقليدي.
Organelle	جسيم (عضو): بنية معقدة يمكن التعرف عليها في ساينتوبلازم الخلية (مثل المايتوكوندريا أو البلاستيدات الخضراء).
Outgroup	أصناف خارجية: نوع أو أكثر، يقع من ناحية التصنيف التطوري خارج الحزمة قيد الدراسة ولكن على مقاربة منها.
Oviparous	بياض: واضح البيض.
Paedomorphosis	"بيومورفوسيس": ظاهرة تطورية يشبه فيها النسل البالغ صغار سلفهم.
Palearctic	من أو على علاقة بمناطق خطوط العرض العالية في أوراسيا.

Paleontology	علم المتحجرات (الإحاثاء): دراسة أشكال الحياة المنقرضة عادة من خلال الحفريات.
Paraphyletic	مجموعة مصطنعة تصنيفياً: تشمل سلفا مشتركاً، وبعض سلالاته التطورية وليس كلها.
Parasite	طفيل: كائن يرتبط ارتباطاً وثيقاً ، في بعض الوقت من دورة حياته، مع مضيف ويسبب له الضرر.
Parsimony	التوفير، أو الشج: اقتصاد التفسير؛ وفيما يتعلق بالتصنيف التطوري فهو يعني أبسط مجموعة من المسارات التطورية لتبرير الفروق الملاحظة بين الأصناف.
Parthenogenesis	التوالد العذري: تطور الفرد من بويضة غير مخصبة.
Parturition	الولادة.
Pathogen	مسبب المرض.
Patristic similarity	التشابه الأبوي: شق التشابه المظاهري بسبب النسب المشترك.
Pedigree	النسب: رسم تخطيطي يعرض نسب المجموعة (شركاء التزاوج وذريثم عبر الأجيال).
Phenetic similarity	تشابه مظاهري: التشابه المظاهري العام بين أي كائنات محددة؛ بدءاً من السمات الجزيئية والفيسيولوجية إلى التشريحية والسلوكية.

Phenogram	مخطط شجري يوضح التشابه العام بين الكائنات.
Phenotype	نمط ظاهري: الخصائص الملاحظة للكائن على أي مستوى.
Phenotypic plasticity	اللدونة المظهرية: قدرة المظاهر المختلفة على الظهور عند تعرض الكائن لظروف بيئية مخالفة.
Pheromone	فرمون: رسالة كيميائية يفرزها أحد الأفراد، وتنقل المعلومات إلى شخص آخر، وتتسبب في كثير من الأحيان في استجابة محددة من المستقبل.
Photosynthesis	التمثيل (أو التحليق) الضوئي: العملية الكيميائية الحيوية التي يستخدم فيها النبات الضوء لتصنيع الكربوهيدرات من ثاني أكسيد الكربون والماء.
Phylogenetic	تصنيف تطوري.
Phylogenetic character mapping (PCM)	خرائط التصنيف التطوري للخواص: علم استنتاج التاريخ التطوري للخواص من خلال رسم خرائط للتوزيع الحالات البديلة على أشجار التطور.
Phylogenetic constraint	قيود التصنيف التطوري بسبب العناصر التاريخية.
Phylogenetic inertia	القوة الكامنة للتصنيف التطوري: الاستمرار أو الحفاظ التطوري على أنماط ظاهيرية بسبب

	القيود الجينية المفروضة من التاريخ.
Phylogenetic legacy	شرعية التصنيف التطوري التاريخية.
Phylogenetic reconstruction	إعادة تشكيل التصنيف التطوري: الممارسة العلمية للاستدلال على التاريخ وال العلاقات التطورية للأنساب الجينية.
Phylogenetic tree	شجرة التصنيف التطوري: انظر : فايلوجيني.
Phylogeny	علاقة التصنيف التطوري: النسب التاريخي لمجموعة من الكائنات أو الأنواع.
Phylogeography	التصنيف التطوري الجغرافي: مجال علمي يعني بالتوزيعات المكانية لخطوط النسب، بما فيها تلك التي داخل الأنواع.
Phylogram	رسم تخطيطي يظهر كلاماً من الطيولوجيا المتفرعة، وأطوال الفروع في شجرة التطور.
Phylum	شعبة (أسرة): درجة في التصنيف الهرمي تقع بين المملكة والطائفة في نظام التصنيف التقليدي.
Physiology	علم وظائف الأعضاء والدراسة العلمية لعمليات الأيض، ووظائف الأنسجة الحية للكائنات الحية.
Pistil	المدقّة: الجزء الأنثوي الذي يحمل البويضة أو البذرة في الزهرة.
Placenta	المشيمة: البنية المادية التي تربط الجنين بالأم.
Plankton	كائنات صغيرة معلقة أو تطفو بحرية في المحيطات أو غيرها من المسطحات المائية.

Planktotrophy	تاریخ حیاة يشتمل مرحلة من التغذیة على العوالق.
Plate tectonics	الحركة التكتونية: صفات (الوحات) القشرة الأرضية الصلبة: التي تتحرك ببطء بالنسبة لبعضها البعض.
Plesiomorphy	حالة صفة لدى السلف (أي حالة صفة موجودة لدى السلف المشترك للأصناف قيد الدراسة).
Pleistocene Epoch	العصر الجليدي (البلاستوسيني): الحقبة الزمنية الجيولوجية التي بدأت منذ نحو مليوني سنة مضت، واستمرت حتى حوالي عشرة آلاف سنة مضت.
Poecilogeny	حدوث كل من التغذیة على المح والتغذیة على العوالق كبدائل أثناء تاریخ أحد الأنواع.
Poikilothermic	متغير الحرارة (ذوات الدم البارد) انظر: .Exothermic
Pollen	حبوب اللقاح: الأمشاج الذكورية في النباتات.
Pollination	التلقيح: نقل حبوب اللقاح إلى زهرة أنثى أو إلى الأجزاء الأنثوية من زهرة.
Polyandry	تعدد الأزواج: نظام تزاوج يقترن فيه الأنثى مع ذكور متعددة، وعادة يقترن الذكر بأنثى واحدة فقط على الأكثر. انظر أيضاً .polygamy، polygyny
Polygamy	تعدد الزوجات: نظام تزاوج يقترن فيه الفرد بأكثر من زميل. انظر أيضاً: polygyny تعدد الزوجات، و polyandry تعدد الأزواج.

Polygyny	تعدد الزوجات: نظام تزاوج يقترن فيه كل من الذكور والإناث عادة بزملاء كثيرين.
Polyandry	تعدد الزوجات: نظام تزاوج يقترن فيه الذكور مع إناث متعددة، وترتبط الأنثى بذكر واحد فقط في العادة على الأكثر. انظر أيضاً: polygamy تعدد الأزواج، وتعدد الزوجات.
Polymerase chain reaction (PCR)	التفاعل المتسسل للبوليمريز: إجراء معملي لتكرار الحمض النووي: بدءاً من كميات صغيرة من المواد.
Polymorphism	تعدد الأشكال: وجود شكلين أو أكثر من أنماط شكلية أو جينية معينة ضمن مجموعة ما.
Polypeptide	بيتايد متعدد: سلسلة من الأحماض الأمينية.
Polyphyletic	تعدد السلف: مجموعة من الكائنات التي ربما صفت معاً، ولكن يتبع كل منها سلفاً مختلفاً.
Population	مجموعة من النمط نفسه، تقطن منطقة محددة، أو تشارك في حوض جينات واحد.
Population bottleneck	انخفاض مؤقت حد في حجم المجموعة.
Population structure (genetic)	هيكل المجموعة (جينياً): الاختلافات في البنية الجينية في مجموعات جغرافية.
Predator	مفترس: كائن يتغذى من خلال افتراس الكائنات الأخرى.
Pregnancy	الحمل: حمل الجنين داخل جسم أحد الوالدين.
Progenitor	السلف: أصل النسب القديم.

Prokaryote	أي كائن يفتقر إلى وجود نواة داخل غشاء، تضم الكروموسومات.
Protein	بروتين: جزيء يتكون من واحد أو أكثر من سلاسل الببتيدات المتعددة.
Qualitative character	صفة نوعية: صفة يمكن تمييزها عن حالات أخرى بديلة.
Quantitative character	صفة كمية: صفة مظهرية، قد تختلف بشكل شبه مستمر بين الأصناف الجارية مقارنتها، وقد تشير أيضاً إلى صفة مظهرية ذات أساس جيني معقد أو متعدد العناصر.
Radial symmetry	تَناظُرٌ شعاعيٌّ: منظور عام لبنية جسد يشبه الدائرة أو الأسطوانة.
Recapitulation	ظاهرة تطورية يشبه فيها صغار السن من السلالة، مرحلة البالغين لدى أسلافهم.
Recessive allele	أليل متنحٍ: شكل من أشكال أحد الجينات، يُحجب فيه تعبيره عن أحد الأشكال الظاهرةية بواسطة نظيره المهيمن.
Recombinant DNA techniques	تقنيات إعادة ضم الدنا: أساليب معملية تعزل فيها سلسلات الحمض النووي من كائنات مختلفة، ثم تقسم بعد ذلك معاً في ترتيبات جديدة.
Recombination (genetic)	إعادة الضم (الجينات): تشكيل تركيبات جديدة من جينات، كما يحدث على سبيل المثال بشكل طبيعي عن طريق الانقسام الاختزالي والإخصاب.

Regulatory gene	جينات تنظيمية: الجين الذي يتحكم في تعبير الجينات الأخرى.
Reproductive isolation	عزلة إنجابية: عائق للتهجين الناجح، أو للتهجين البيني المتكرر بين الأنواع الحية.
Reticulate evolution	تطور متشابك: انتقال جانبي للجينات بين خطوط النسل، كما يتم مثلاً في حالة التهجين البيني المتكرر، أو من خلال آلية أو أخرى لنقل الجينات الأفقي، مما يخلق شبكة من الروابط بين فروع شجرة تصنيف تطوري.
Reticulation event	واقعة شبكيّة: وقوع الحدث الذي يؤدي إلى تطور شبكي.
Retroposon	رتروبوسون: انظر أيضاً: retrotransposable element
Retrotransposable element	عنصر منتقل ارتجاعي: شكل من أشكال الجين القافز، أو العنصر النقال، الذي ينتقل عبر وسيط الرنا.
Retrovirus	فيروس ارتجاعي: أي فيروس ريبيري، يستخدم أسلوب النسخ العكسي خلال دورة حياته للاندماج في دنا الخلايا المضيفة.
Ribonucleic acid (RNA)	حمض النووي الريبي: المادة الوراثية لفيروسات كثيرة، ويشبه الدنا في بنائه كذلك أيضاً، أي فئة من الجزيئات التي تنشأ عادة في الخلايا من خلال نسخ الحمض النووي.

Ribosomal DNA	دنا الرايبيوسومات: المادة الوراثية التي تقوم بتشغيل الوحدات التحتية للرايبيوسومات.
Ribosome	رايبيوسوم: جسيم في الساينوبلازم، وموقع لترجمة البروتينات (أي حيث تجري 'قراءة' الرنا بواسطة الخلية لإنتاج الببتيدات المتمدة).
Root	جذر: الفرع الأكثر قاعدة (يسبق أقدم عقدة في شجرة التطور).
Saprobe	أكل الرمة (رمام): كائن يتغذى على المواد العضوية الميتة، ويقوم بتحليلها بعد امتصاصها.
Selfish DNA	دنا أنتي: الدنا الذي يظهر دائمًا من دون فائدة واضحة للكائن؛ انظر أيضًا: الحمض النووي المهمل Junk DNA.
Sex	الجنس: نوع الجنس؛ ذكرًا أو أنثى.
Sex chromosome	كروموسوم الجنس: أحد الكروموسومات في نواة الخلية يسهم في التمييز بين الجنسين.
Sex determination	تحديد الجنس: الوسائل الوراثية أو التنموية التي يتتطور الفرد بسببها إما إلى ذكور، وإما إلى إناث (أو كليهما).
Sex-role reversal	انعكاس الدور الجنسي: الحالة التي تُظهر فيها الإناث سلوكيات الذكور "المعادة" (على سبيل المثال في التدييات)، والعكس بالعكس، وتستخدم أيضًا في السياق التقني، بمعنى: أي حالة يعمل فيها الانتقاء الجنسي بشكل مكثف على الإناث أكثر من الذكور.

Sexual dichromatism	التفرقة اللونية بين الجنسين: اختلاف ملحوظ في لون أو نمط اللون، بين الذكور والإناث في نوع معين.
Sexual dimorphism	ازدواج الشكل الجنسي: فرق ملحوظ في مظهر الشكل المرنّي (باستثناء الأعضاء الجنسية في حد ذاتها) بين الذكور والإناث من نوع معين.
Sexual reproduction	التكاثر الجنسي: التكاثر الذي يتضمن إنتاج للأمشاج والاندماج اللاحق لها.
Sexual selection	الانتقاء الجنسي: القدرة التفاضلية للأفراد من الجنسين للحصول على قرين. يشير الانتقاء الجنسي الضمني إلى التنافس بين أعضاء من الجنس نفسه للحصول على قرين، وأما الانتقاء الجنسي البيني فيشير إلى أنماط اختيار القرین من قبل كل من الذكور والإناث.
Sibling species	الأنواع المتشابهة: انظر: الأنواع الخفية . Cryptic species
Sister taxa	أصناف شقيقة: أصناف نابعة من العقدة نفسها في شجرة تطور.
Somatic cell	خلية جسدية: أي خلية في كائن متعدد الخلايا، باستثناء الخلايا الموجهة لإنتاج الأمشاج.
Species (biological)	الأنواع (البيولوجية): مجموعات من الأفراد المتزاولين فيما بينهم، أو لديهم القدرة على ذلك ومعزولون تسلسلياً عن جماعات أخرى.

Species tree	شجرة الأنواع: رسم توضيحي لعلاقات التصنيف التطوري بين الأنواع (ينبغي التفرقة بينها وبين شجرة الجينات التي يمكن، لأسباب مختلفة، أن تختلف إلى حد ما في الطوبولوجيا عن الشكل المركب متعدد المواقع لشجرة الأنواع المتفق عليه).
Sperm	مشيج منوي: مشيج ذكري في الحيوانات.
Squamate	حرشفي: عضو في مجموعة فرعية من الزواحف التي تشمل السحالي والثعابين.
Stamen	السدادة: العضو التناسلي الذكري في الزهرة، وعادة يكون في هيئة شعرة.
Stigma	المتاع: جزء من الزهرة يتلقى حبوب اللقاح.
Structural gene	جين هيكلی: الجين الذي يشفر البروتئين.
Symbiont	المتكافل: أحد المشاركين في علاقة تعايشية.
Symbiosis	تعايش تكافلي: أي ارتباط وثيق بين أفراد، اثنين أو أكثر من الأنواع، ولا يقتصر بالضرورة على التعاون وتبادل المنفعة.
Sympatric	تسكن المنطقة الجغرافية نفسها.
Symplesiomorphy	حالة صفة لدى السلف، يشتراك فيها اثنان أو أكثر من الأصناف السليلة.
Synapomorphy	حالة صفة مسخدة، يشتراك فيها اثنان أو أكثر من الأصناف السليلة.
Systematics	النظاميات: دراسة مقارنة، وتصنيف الكائنات، وخاصة ما يتعلق منها بعلاقاتها التطورية.

Systematist	أحد العلماء الذين يمارسون النظميات.
Taxon	صنف (أصنوفة): خط (أو مجموعة) سلالي أحيائي، متميز بشكل كاف عن غيره من الخطوط؛ بحيث يصبح جديراً باقتداء اسم تصنيفي رسمي.
Taxonomy	تصنيف: ممارسة تسمية وتصنيف الكائنات الحية.
Tertiary Period	الحقبة الثالثة: الفترة الزمنية الجيولوجية التي بدأت منذ نحو ٦٥ مليون سنة مضت، وانتهت منذ حوالي مليوني سنة قبل الحاضر.
Tetrapod	رباعي الأرجل: حيوان فقاري من دون الأسماك.
Thorax	الصدر: منطقة من الجسم بين الرأس والبطن.
Toxin	سم: مادة سامة.
Transfer RNA	الحمض النووي الريبي الناقل: جزيء الرنا الذي ينقل أحد الأحماض الأمينية إلى سلسلة متتابعة من البوليميرات أثناء عملية الترجمة.
Transposable element	العنصر القافز (المتنقل): أي من قطع تسلسل الحمض النووي، التي يمكنها التحرك من موقع ما على أحد الكروموسومات إلى آخر، وكثيراً ما تكون عملية متكررة.
Tree of Life	شجرة الحياة: التاريخ التطوري الكامل للحياة على كوكب الأرض.

Ungulate	ذوات الحوافر: أي من الحيوانات الكبيرة ذات الحافر من الثدييات الرعوية.
Unisexual	أحادي الجنس: المكون من جنس واحد فقط.
Uterus	رحم: عضو الثدييات الذي ينمو فيه الجنين ويتطور بعد الغرس.
Vaccine	لقاح: محلول معلق يحتوي على ميكروبات ميتة أو ضعيفة، أو مكونات كيميائية حاوية منها، يحقن في الجسم للتحصين ضد المرض نفسه. السم: السم المنتج بيولوجياً.
Venom	حيوان فقاري: لديه عمود فقري.
Vertebrate	ضامر أو متدهور أو أولى: تستخدم لوصف البنيات التشريحية أو الوظائف التي ضمرت في كائنات ما خلال العملية التطورية.
Vestigial Degenerate or rudimentary	العملية التي يمكن بمقتضاها لأحد عوائق الانتشار التاريخية أن يؤدي إلى الظهور التطوري لاثنين أو أكثر من أشكال الحيوانات أو النباتات لصيغة النسب في مناطق جغرافية مختلفة.
Vicariance	فيروس: طفيل ضئيل يعيش داخل الخلايا، وغير قادر على التكاثر الذاتي، ويستخدم آليات الخلية المضيفة لذلك.
Virus	(ولود): ولادة نسل هي من داخل جسم أحد الأبوين، وهي عملية تعرف باسم "ولودية" أو حمل الأحياء.
Viviparous	

Warning coloration	تلون تحذيري: تلون واضح للإعلان عن الأذى، وعدم الاستساغة، أو غير ذلك من مخاطر على كائن مفترس محتمل.
W-chromosome	كروموسوم W: كروموسوم الجنس لدى الطيور، ويوجد عادة في الإناث فقط.
Womb	رحم: انظر uterus.
X-chromosome	كروموسوم X: كروموسوم الجنس، ويوجد عادة من نسختين في إناث الثدييات (عرس المثلي الجنس)، ولكن توجد نسخة واحدة منه فقط في الذكور (جنس متغاير الأعراض).
Y-chromosome	كروموسوم Y: كروموسوم الجنس في الثدييات، ويوجد عادة في الذكور فقط.
Z-chromosome	كروموسوم Z: كروموسوم الجنس، ويوجد عادة من نسختين في الطيور الذكور (العرس المثلي الجنس). ولكن على شكل نسخة واحدة فقط في الإناث (الجنس متغاير الأعراض).
Zygote	الزبيجوت: البوية المخصبة، وتضم زوجاً من كل نوع من الكروموسومات؛ نتيجة اتحاد الأمشاج فردية الكروموسومات من الذكور والإناث.

المراجع

Chapter 1

- Avise, J. C. 2002. *Genetics in the Wild*. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press.
2004. *Molecular Markers, Natural History, and Evolution* (2nd edn). Sunderland, MA: Sinauer.
- Baker, A. J. (ed.) 2000. *Molecular Methods in Ecology*. Oxford: Blackwell.
- Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species*. London: John Murray.
- Dawkins, R. 2004. *The Ancestor's Tale: A Pilgrimage to the Dawn of Evolution*. New York: Houghton-Mifflin.
- Dobzhansky, T. 1973. Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. *Am. Biol. Teacher* 35: 125–9.
- Felsenstein, J. 2004. *Inferring Phylogenies*. Sunderland, MA: Sinauer.
- Haeckel, E. 1866. *Generelle Morphologie der Organismen*. Berlin: Georg Reimer.
- Hall, B. G. 2004. *Phylogenetic Trees Made Easy* (2nd edn). Sunderland, MA: Sinauer.
- Hillis, D. M., C. Moritz, and B. K. Mable (eds) 1996. *Molecular Systematics* (2nd edn). Sunderland, MA: Sinauer.
- Holder M. and P. O. Lewis 2003. Phylogeny estimation: traditional and Bayesian approaches. *Nature Genet.* 4: 275–84.
- Huelsenbeck, J. P. 2000. *MRBAYES: Bayesian Inferences of Phylogeny* [software]. Rochester, NY: University of Rochester.
- Huelsenbeck, J. P. and B. Rannala 1997. Phylogenetic methods come of age: testing hypotheses in an evolutionary context. *Science* 276: 227–232.
- Li, W.-H. 1997. *Molecular Evolution*. Sunderland, MA: Sinauer.
- Margoliash, E. 1963. Primary structure and evolution of cytochrome c. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 50: 672–9.
- Nei, M. and S. Kumar 2000. *Molecular Evolution and Phylogenetics*. Oxford: Oxford University Press.
- Rokas, A., B. L. Williams, N. King, and S. B. Carroll 2003. Genome-scale approaches to resolving incongruence in molecular phylogenies. *Nature* 425: 798–804.
- Simpson, G. G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 85: 1–350.

- Strümmer, K. and A. von Haeseler 1996. Quartet puzzling: A quartet maximum likelihood method for reconstructing tree topologies. *Molec. Biol. Evol.* 13: 964–9.
- Swofford, D. L. 2000. PAUP*: *Phylogenetic Analysis Using Parsimony and Other Methods* [software]. Sunderland, MA: Sinauer.

Chapter 2

Whence the toucan's bill?

- Tanyon, S. M. and J. G. Hall 1994. Re-examination of barbet monophly using mitochondrial-DNA sequence data. *Auk* 111: 389–97.
- Prum, R. O. 1988. Phylogenetic interrelationships of the barbets (Aves: Capitonidae) and toucans (Aves: Ramphastidae) based on morphology with comparisons to DNA-DNA hybridization. *Zool. J. Linn. Soc.* 92: 313–43.
- Sibley, C. G. and J. E. Ahlquist. 1986. Reconstructing bird phylogeny by comparing DNA's. *Scient. Am.* 254(2): 82–3.

The beak of the fish

- Beer, G. R. de 1940. *Embryos and Ancestors*. Oxford: Clarendon Press.
- Boughton, D. A., B. B. Collette, and A. R. McCune. 1991. Heterochrony in jaw morphology of needlefishes (Teleostei: Belonidae). *Syst. Zool.* 40: 329–54.
- Collette, B. B. and N. V. Parin. 1970. Needlefishes (Belonidae) of the Eastern Atlantic Ocean. *Atl. Rep.* 11: 1–60.
- Gould, S. J. 2000. *Ontogeny and Phylogeny*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Haeckel, E. 1866. *Generelle Morphologie der Organismen*. Berlin: Georg Reimer.
- Lovejoy, N. R. 2000. Reinterpreting recapitulation: Systematics of needlefishes and their allies (Teleostei: Beloniformes). *Evolution* 54: 1349–62.

Snails' shell shapes

- Collin, R. and R. Cipriani 2003. Dollo's law and the re-evolution of shell coiling. *Proc. R. Soc. Lond. B* 270: 2551–5.
- Dollo, L. 1893. Les lois de l'évolution. *Bull. Soc. Belge Géol. Pal. Hydr.* 7: 164–6.
- Gould, S. J. 1970. Dollo on Dollo's law: irreversibility and the status of evolutionary laws. *J. Hist. Biol.* 3: 189–212.
- Raff, R. A. 1996. *The Shape of Life: Genes, Development, and the Evolution of Animal Form*. Chicago: University of Chicago Press.
- Vermeij, G. 1987. *Evolution and Escalation*. Princeton, NJ: Princeton University Press.

More on snails' shell shapes

- Asami, T., R. H. Cowie, and K. Ohbayashi 1998. Evolution of mirror images by sexually asymmetric mating behavior in hermaphroditic snails. *Am. Nat.* 152: 225–36.

- Gittenberger, E. 1988. Sympatric speciation in snails: A largely neglected model. *Evolution* 42: 826-8.
- Johnson, M. S., B. Clarke, and J. Murray 1990. The coil polymorphism in *Partula suturalis* does not favor sympatric speciation. *Evolution* 44: 459-64.
- Ueshima, R. and T. Asami 2003. Single-gene speciation by left-right reversal. *Nature* 425: 679.
- Vermeij, G. J. 1975. Evolution and distribution of left-handed and planispiral coiling in snails. *Nature* 254: 419-20.

Winged walkingsticks

- Wagner, D. L. and J. K. Liebherr 1992. Flightlessness in insects. *Trends Ecol. Evol.* 7: 216-20.
- Whiting, M. F., S. Bradler, and T. Maxwell 2003. Loss and recovery of wings in stick insects. *Nature* 421: 264-7.

Hermits and kings

- Cunningham, C. W., N. W. Blackstone, and L. W. Buss 1992. Evolution of king crabs from hermit crab ancestors. *Nature* 355: 539-42.
- Gould, S. J. 1992. We are all monkey's uncles. *Nat. Hist.* 101(6): 14-21.

True and false gharials

- Brochu, C. A. 2001. Crocodylian snouts in space and time: Phylogenetic approaches toward adaptive radiation. *Am. Zool.* 41: 564-85.
- Gatesy, J. and G. D. Amato. 1992. Sequence similarity of 12S ribosomal segment of mitochondrial DNAs of gharial and false gharial. *Copeia* 1992: 241-3.
- Graybeal, A. 1994. Evaluating the phylogenetic utility of genes: A search for genes informative about deep divergences among vertebrates. *Syst. Biol.* 43: 174-93.
- Grigg, G. C., F. Seebacher, and C. E. Franklin (eds) 2001. *Crocodilian Biology and Evolution*. Chipping Norton, New South Wales, Australia: Surrey Beatty & Sons.
- Harshman, J., C. J. Huddleston, J. P. Bollback, T. J. Parsons, and M. J. Braun 2003. True and false gharials: a nuclear gene phylogeny of Crocodylia. *Syst. Biol.* 52: 386-402.
- Hillis, D. M. 1987. Molecular versus morphological approaches to systematics. *A. Rev. Ecol. Syst.* 18: 23-42.
- Maddison, W. P. 1997. Gene trees in species trees. *Syst. Biol.* 46: 523-36.
- Norell, M. A. 1989. The higher level relationships of the extant Crocodylia. *J. Herpetol.* 23: 325-35.

Loss of limbs on the reptile tree

- Caldwell, M. W. and M. S. Y. Lee 1997. A snake with legs from the marine Cretaceous of the Middle East. *Nature* 386: 705-9.

- Coates, M. and M. Ruta 2000. Nice snake, shame about the legs. *Trends Ecol. Evol.* 15: 503-7.
- Greer, A. E. 1991. Limb reduction in squamates: identification of the lineages and discussion of the trends. *J. Herpetol.* 25: 166-73.
- Kearney, M. and B. L. Stuart 2004. Repeated evolution of limblessness and digging heads in worm lizards revealed by DNA from old bones. *Proc. R. Soc. Lond. B* 271: 1677-83.
- Lande, R. 1978. Evolutionary mechanisms of limb loss in tetrapods. *Evolution* 32: 73-92.
- Pough, F. H. and 5 others 1998. *Herpetology*. Upper Saddle River, NJ: Prentice-Hall.
- Vidal, N. and S. B. Hedges 2004. Molecular evidence for a terrestrial origin of snakes. *Proc. R. Soc. Lond. B* (suppl.) 271: S226-9.
- Walls, G. L. 1940. Ophthalmological implications for the early history of snakes. *Copeia* 1940: 1-8.
- Wiens, J. J. and J. L. Slingluff 2001. How lizards turn into snakes: a phylogenetic analysis of body-form evolution in anguid lizards. *Evolution* 55: 2303-18.

Fishy origins of tetrapods

- Brinkmann, H., B. Venkatesh, S. Brenner, and A. Meyer 2004. Nuclear protein-coding genes support lungfish and not the coelacanth as the closest living relatives of land vertebrates. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101: 4900-5.
- Gorr, T., T. Kleinschmidt, and H. Fricke 1991. Close tetrapod relationship of the coelacanth *Latimeria* indicated by haemoglobin sequences. *Nature* 351: 394-7.
- Meyer, A. and A. C. Wilson 1990. Origin of tetrapods inferred from their mitochondrial DNA affiliation to lungfish. *J. Molec. Evol.* 31: 359-64.
- Sharp, P. M., A. T. Lloyd, and D. G. Higgins 1991. Coelacanth's relationships. *Nature* 353: 218-19.
- Stock, D. W., K. D. Moberg, L. R. Maxson, and G. S. Whitt 1991. A phylogenetic analysis of the 18S ribosomal RNA sequence of the coelacanth *Latimeria chalumnae*. *Env. Biol. Fishes* 32: 99-117.
- Takezaki, N., E. Figueroa, Z. Zaleska-Rutczynska, N. Takahata, and J. Klein 2004. The phylogenetic relationships of tetrapod, coelacanth, and lungfish revealed by the sequences of forty-four nuclear genes. *Molec. Biol. Evol.* 21: 1512-24.
- Thompson, K. S. 1991. *Living Fossil: The Story of the Coelacanth*. New York: Norton.
- Zardoya, R., Y. Cao, M. Hasegawa, and A. Meyer 1998. Searching for the closest living relative(s) of tetrapods through evolutionary analyses of mitochondrial and nuclear data. *Molec. Biol. Evol.* 15: 506-17.

Panda ponderings

- Flynn, J. J., M. A. Nedbal, J. W. Dragoo, and R. L. Honeycutt 2000. Whence the red panda? *Molec. Phylogen. Evol.* 17: 190-9.
- O'Brien, S. J. 1987. The ancestry of the giant panda. *Scient. Am.* 257(5): 102-7.

- O'Brien, S. J., W. G. Nash, D. E. Wildt, M. E. Bush, and R. E. Benveniste 1985. A molecular solution to the riddle of the giant panda's phylogeny. *Nature* 317: 140–4.
- Sarich, V. M. 1973. The giant panda is a bear. *Nature* 245: 218–20.
- Slattery, J. P. and S. J. O'Brien 1995. Molecular phylogeny of the red panda (*Ailurus fulgens*). *J. Hered.* 86: 413–22.

Fossil DNA and extinct eagles

- Brown, L. H. and D. Amadon 1968. *Eagles, Hawks and Falcons of the World*. London: Country Life.
- Bunce, M. and 6 others. 2005. Ancient DNA provides new insights into the evolutionary history of New Zealand's extinct giant eagle. *PLoS Biology* 3: 44–6.
- Hofreiter, M., D. Serre, H. N. Poinar, M. Kuch, and S. Pääbo 2001. Ancient DNA. *Nature Rev. Genet.* 2: 353–9.
- Nicholls, H. 2005. Ancient DNA comes of age. *PLoS Biology* 3: 192–6.
- Worthy, T. H. and R. N. Holdaway 2002. *The Lost World of the Moa: Prehistoric Life of New Zealand*. Bloomington, IN: Indiana University Press.

The Yeti's abominable phylogeny

- Hergé, G. R. 1960. *Tintin in Tibet* [English version]. Belgium: Casterman.
- Matthiessen, P. 1979. *The Snow Leopard*. London: Chatto & Windus.
- Matthiessen, P. and T. Laird 1995. *East of Lo Manthang: In the Land of the Mustang*. Boston, MA: Shambala Publishers.
- Milinkovitch, M. C., A. Caccione, and G. Arnato 2004. Molecular phylogenetic analyses indicate extensive morphological convergence between the "yeti" and primates. *Molec. Phylogen. Evol.* 31: 1–3.

Chapter 3

Light and dark mice

- Dice, L. and P. M. Blossom 1937. Studies of mammalian ecology in southwestern North America, with special attention to the colors of desert mammals. *Publ. Carnegie Inst. Washington* 485: 1–25.
- Hoekstra, H. E. and M. W. Nachman 2003. Different genes underlie adaptive melanism in different populations of rock pocket mice. *Molec. Ecol.* 12: 1185–94.
- Nachman, M. W., H. E. Hoekstra, and S. L. D'Agostino 2003. The genetic basis of adaptive melanism in pocket mice. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100: 5268–73.

Sexual dichromatism

- Andersson, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton, NJ: Princeton University Press.

- Badyaev, A. V. and G. E. Hill 2003. Avian sexual dichromatism in relation to phylogeny and ecology. *A. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 27–49.
- Burns, K. J. 1998. A phylogenetic perspective on the evolution of sexual dichromatism in tanagers (Thraupidae): The role of female versus male plumage. *Evolution* 52: 1219–24.
- Kimball, R. T., E. L. Braun, J. D. Ligon, V. Lucchini, and E. Randi 2001. A molecular phylogeny of the peacock-pheasants (Galliformes: *Polyplectron* spp) indicates loss and reduction of ornamental traits and display behaviors. *Biol. J. Linn. Soc.* 73: 187–98.
- Kimball, R. T. and J. D. Ligon 1999. Evolution of avian plumage dichromatism from a proximate perspective. *Am. Nat.* 154: 182–93.
- Owens, I. P. F. and R. V. Short 1995. Hormonal basis of sexual dimorphism in birds: implications for new theories of sexual selection. *Trends Ecol. Evol.* 10: 44–7.
- Peterson, A. T. 1996. Geographic variation in sexual dichromatism in birds. *Bull. Br. Ornithol. Club* 116: 156–72.
- Price, E. and G. L. Birch 1996. Repeated evolution of sexual color dimorphism in passerine birds. *Auk* 133: 342–8.
- Wiens, J. 2001. Widespread loss of sexually selected traits: how the peacock lost its spots. *Trends Ecol. Evol.* 16: 517–23.

Dabbling into duck plumages

- Delacour, J. and E. Mayr 1945. The family Anatidae. *Wilson Bull.* 57: 2–55.
- Omland, K. E. 1997. Examining two standard assumptions of ancestral reconstructions: repeated loss of dichromatism in dabbling ducks (Anatini). *Evolution* 51: 1636–46.
- Sibley, C. G. 1957. The evolutionary and taxonomic significance of sexual dimorphism and hybridization in birds. *Condor* 59: 166–87.

Specific avian color motifs

- Allen, E. S. and K. E. Omland 2003. Novel intron phylogeny supports plumage convergence in orioles (*Icterus*). *Auk* 120: 961–9.
- Endler, J. A. and M. Théry 1996. Interacting effects of lek placement, display behavior, ambient light, and color patterns in three Neotropical forest-dwelling birds. *Am. Nat.* 148: 421–52.
- Hoekstra, H. E. and T. Price 2004. Parallel evolution is in the genes. *Science* 303: 1779–81.
- Mundy, N. I. and 5 others 2004. Conserved genetic basis of a quantitative plumage trait involved in mate choice. *Science* 303: 1870–3.
- Omland, K. E. and S. M. Lanyon 2000. Reconstructing plumage evolution in orioles (*Icterus*): Repeated convergence and reversal in patterns. *Evolution* 54: 2119–33.
- West-Eberhard, M. J. 2003. *Developmental Plasticity and Evolution*. New York: Oxford University Press.

The poisonous Pitohui

- Diamond, J. 1994. Stinking birds and burning books. *Natural History* 103(2): 4–12.
- Dumbacher, J. P. and R. C. Fleischer 2001. Phylogenetic evidence for colour pattern convergence in toxic pitohuis: Müllerian mimicry in birds? *Proc. R. Soc. Lond. B* 268: 1971–6.
- Dumbacher, J. P. and S. Pruitt-Jones 1996. Avian chemical defenses. *Curr. Ornithol.* 13: 137–74.
- Müller, F. 1879. *Ituna* and *Thyridia*: a remarkable case of mimicry in butterflies. *Trans. Entomol. Soc. Lond.* 1879: xx–xxix.

Warning colorations in poison frogs

- Daly, J. W. and 6 others 2002. Bioactive alkaloids of frog skin: combinatorial bioprospecting reveals that pumiliotoxins have an arthropod source. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 99: 13996–4001.
- Myers, C. W. and J. W. Daly 1983. Dart-poison frogs. *Scient. Am.* 248(2): 120–33.
- Santos, J. C., L. A. Coloma, and D. C. Cannatella 2003. Multiple, recurring origins of aposematism and diet specialization in poison frogs. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100: 12792–7.
- Saporito, R. A. and 5 others 2004. Formicine ants: an arthropod source for the pumiliotoxin alkaloids of dendrobatid poison frogs. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101: 8045–50.
- Symula, R., R. Schulte, and K. Summers 2001. Molecular phylogenetic evidence for a mimetic radiation in Peruvian poison frogs supports a Müllerian mimicry hypothesis. *Proc. R. Soc. Lond. B* 268: 2415–21.

Müllerian mimicry butterflies

- Brower, A. V. Z. 1994. Rapid morphological radiation and convergence among races of the butterfly *Heliconius erato* inferred from patterns of mitochondrial DNA evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 91: 6491–5.
1996. Parallel race formation and the evolution of mimicry in *Heliconius* butterflies: a phylogenetic hypothesis from mitochondrial DNA sequences. *Evolution* 50: 195–221.
- Nijhout, H. F. 1991. *The Development and Evolution of Butterfly Wing Patterns*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press.

Caterpillar colors and cryptic species

- Frankie, G. W., A. Mata, and S. B. Vinson (eds) 2004. *Biodiversity Conservation in Costa Rica*. Berkeley, CA: University of California Press.
- Hebert, P. D. N., A. Cywinski, S. L. Ball, and J. R. deWaard 2003. Biological identifications through DNA barcodes. *Proc. R. Soc. Lond. B* 270: 313–21.

- Hebert, P. D. N., E. H. Penton, J. M. Burns, D. H. Janzen, and W. Hallwachs 2004. Ten species in one: DNA barcoding reveals cryptic species in the neotropical skipper butterfly *Astraptes fulgerator*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101: 14812–17.
- Tautz, D., P. Aretander, A. Minelli, R. H. Thomas, and A. P. Vogler 2003. A plea for DNA taxonomy. *Trends Ecol. Evol.* 18: 70–4.
- Wilson, E. O. 1992. *The Diversity of Life*. New York: Norton.

Chapter 4

The chicken or the egg?

- Meyer, A. and R. Zardoya 2003. Recent advances in the (molecular) phylogeny of vertebrates. *A. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 311–38.
- Gill, F. B. 1990. *Ornithology* (2nd edn). New York: W. H. Freeman & Co.

The avian nest

- Bennett, P. M. and I. P. F. Owens 2002. *Evolutionary Ecology of Birds*. Oxford: Oxford University Press.
- Owens, I. P. F. and P. M. Bennett 1995. Ancient ecological diversification explains life-history variation among living birds. *Proc. R. Soc. Lond. B* 261: 227–32.
- Sheldon, F. H., L. A. Whittingham, and D. W. Winkler 1999. A comparison of cytochrome *b* and DNA hybridization data bearing on the phylogeny of swallows (Aves: Hirundinidae). *Molec. Phylogen. Evol.* 11: 320–31.
- Winkler, D. W. and F. H. Sheldon 1993. Evolution of nest construction in swallows (Hirundinidae): A molecular phylogenetic perspective. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 90: 5705–7.

Egg dumping and foster parentage

- Aragon, S., A. P. Moller, J. J. Soler and M. Soler 1999. Molecular phylogeny of cuckoos supports a polyphyletic origin of brood parasitism. *J. Evol. Biol.* 12: 495–506.
- Lanyon, S. M. 1992. Interspecific brood parasitism in blackbirds (Turdinae): A phylogenetic perspective. *Science* 255: 77–9.
- Sorenson, M. D., K. M. Seft, and R. B. Payne 2003. Speciation by host switch in brood parasitic indigobirds. *Nature* 424: 928–31.

Egg laying and live bearing

- Blackburn, D. G. 1992. Convergent evolution of viviparity, matrotrophy and specializations for fetal nutrition in reptiles and other vertebrates. *Am. Zool.* 32: 313–21.
- Bull, J. J. and E. L. Charnov 1985. On irreversible evolution. *Evolution* 39: 1149–55.

- Dulvy, N. K. and J. D. Reynolds 1997. Evolutionary transitions among egg-laying, live-bearing and maternal inputs in sharks and rays. *Proc. R. Soc. Lond.* B264: 1309–15.
- Lee, M. S. and R. Shine 1998. Reptilian viviparity and Dollo's law. *Evolution* 52: 1441–50.
- Neill, W. T. 1964. Viviparity in snakes: some ecological and zoogeographical considerations. *Am. Nat.* 98: 35–55.
- Rouse, G. and K. Fitzhugh 1994. Broadcasting fables: is external fertilization really primitive? *Zool. Scr.* 23: 271–312.
- Surge-Groba, Y. and 13 others 2001. Intraspecific phylogeography of *Lacerta vivipara* and the evolution of viviparity. *Molec. Phylogen. Evol.* 18: 449–59.

Piscine placentas

- Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species*. London: John Murray.
- Mateos, M., O. I. Sanjur, and R. C. Vrijenhoek 2002. Historical biogeography of the livebearing fish genus *Poeciliopsis* (Poeciliidae; Cyprinodontiformes). *Evolution* 56: 972–84.
- Nilsson, D.-E. and S. Pelger. 1994. A pessimistic estimate of the time required for an eye to evolve. *Proc. R. Soc. Lond.* B256: 53–8.
- Reznick, D. N., M. Mateos, and M. S. Springer 2002. Independent origins and rapid evolution of the placenta in the fish genus *Poeciliopsis*. *Science* 298: 1018–20.
- Rossant, J. and J. C. Cross. 2001. Placental development: lessons from mouse mutants. *Nature Rev. Genet.* 2: 538–48.

Male pregnancy

- Jones, A. G. and J. C. Avise 2001. Mating systems and sexual selection in male-pregnant pipefishes and seahorses: insights from microsatellite-based studies of maternity. *J. Heredity* 92: 150–8.
- Lourie, S. A., A. Vincent, and H. J. Hall 1999. *Seahorses: An Identification Guide to the World's Species and Their Conservation*. London: Project Seahorse.
- Vincent, A., I. Ahnesjö, A. Berglund, and G. Rosenqvist 1992. Pipefishes and seahorses: are they all sex role reversed? *Trends Ecol. Evol.* 7: 237–41.
- Wilson, A. B., I. Ahnesjö, A. Vincent, and A. Meyer 2003. The dynamics of male brooding, mating patterns, and sex roles in pipefishes and seahorses (family Syngnathidae). *Evolution* 57: 1374–86.
- Wilson, A. B., A. Vincent, I. Ahnesjö, and A. Meyer 2001. Male pregnancy in seahorses and pipefishes (family Syngnathidae): rapid diversification of paternal brood pouch morphology inferred from a molecular phylogeny. *J. Heredity* 92: 159–66.

Living and reproducing by the sword

- Basolo, A. L. 1990. Female preference predates the evolution of the sword in swordtail fish. *Science* 250: 808–10.

1995. Phylogenetic evidence for the role of pre-existing bias in sexual selection. *Proc. R. Soc. Lond.* **B259**: 307–11.
- Basolo, A. L. and G. Alcaraz. 2003. The turn of the sword: length increases male swimming costs in swordtails. *Proc. R. Soc. Lond.* **B270**: 1631–6.
- Endler, J. A. and A. L. Basolo. 1998. Sensory ecology, receiver biases and sexual selection. *Trends Ecol. Evol.* **13**: 415–20.
- Meyer, A., J. M. Morrissey, and M. Schartl. 1994. Recurrent origin of a sexually selected trait in *Xiphophorus* fishes inferred from a molecular phylogeny. *Nature* **368**: 539–42.
- Schlüter, D., T. Price, A. Mooers, and D. Ludwig. 1997. Likelihood of ancestor states in adaptive evolution. *Evolution* **51**: 1699–711.

Brood care in Jamaican land crabs

- Burggren, W. W. and B. R. McMahon (eds) 1988. *Biology of the Land Crabs*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Hedges, S. B. 1996. Historical biogeography of West Indian vertebrates. *A. Rev. Ecol. Syst.* **27**: 163–96.
- Schubart, C. D., R. Diesel, and S. B. Hedges. 1998. Rapid evolution to terrestrial life in Jamaican crabs. *Nature* **393**: 363–5.

Social parasitism of butterflies on ants

- Als, T. D. and 8 others 2004. The evolution of alternative parasitic life histories in large blue butterflies. *Nature* **432**: 386–90.
- Hölldobler, B. and E. O. Wilson. 1990. *The Ants*. Berlin: Springer.
- Pullin, A.S. (ed.) 1995. *Ecology and Conservation of Butterflies*. London: Chapman & Hall.
- Thomas, J. A. and J. Settele 2004. Butterfly mimics of ants. *Nature* **432**: 283–4.

Parthenogenetic lizards, geckos, and snakes

- Avise, J. C., J. M. Quattro, and R. C. Vrijenhoek 1992. Molecular clones within organismal clones. *Evol. Biol.* **26**: 225–46.
- Dawley, R. M. and J. P. Bogart (eds) 1989. *Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates*. Albany, NY: New York State Museum.
- Densmore, L. D. III, C. C. Moritz, J. W. Wright, and W. M. Brown 1989. Mitochondrial-DNA analyses and the origin and relative age of parthenogenetic lizards (genus *Cnemidophorus*). IV. Nine *sexlineatus*-group unisexuals. *Evolution* **43**: 969–83.
- Dessauer, H. C. and C. J. Cole 1989. Diversity between and within nominal forms of unisexual teiid lizards. In: *Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates*, R. M. Dawley and J. P. Bogart (eds), pp. 49–71. Albany, NY: New York State Museum.
- Moritz, C. C. 1991. The origin and evolution of parthenogenesis in *Heteronotia binoei* (Gekkonidae): Evidence for recent and localized origins of widespread clones. *Genetics* **129**: 211–19.

Moritz, C. C. and 9 others 1989. Genetic diversity and the dynamics of hybrid parthenogenesis in *Cnemidophorus* (Teiidae) and *Heteronotia* (Gekkonidae). In: *Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates*, R. M. Dawley and J. P. Bogart (eds), pp. 87–112. Albany, NY: New York State Museum.

Quattro, J. M., J. C. Avise, and R. J. Vrijenhoek 1992. An ancient clonal lineage in the fish genus *Poeciliopsis* (Atheriniformes: Poeciliidae). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 89: 348–52.

Of monkeyflowers and hummingbirds

Beardsley, P. M., A. Yen, and R. G. Olmstead 2003. AFLP phylogeny of *Mimulus* section *Erythranthe* and the evolution of hummingbird pollination. *Evolution* 57: 1397–410.

Grant, K.A. and V. Grant. 1968. *Hummingbirds and Their Flowers*. New York: Columbia University Press.

Schemske, D. W. and H. D. Bradshaw, Jr. 1999. Pollinator preference and the evolution of floral traits in monkeyflowers (*Mimulus*). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96: 11910–15.

Stebbins, G. L. 1970. Adaptive radiation of reproductive characteristics in Angiosperms. I. Pollination mechanisms. *A. Rev. Ecol. Syst.* 1: 307–26.

Weller, S. G. and A. K. Sakai 1999. Using phylogenetic approaches for the analysis of plant breeding system evolution. *A. Rev. Ecol. Syst.* 30: 167–99.

Delayed implantation

Bininda-Emonds, O. R. P., J. L. Gittleman, and A. Purvis 1999. Building large trees by combining phylogenetic information: a complete phylogeny of the extant Carnivora (Mammalia). *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 74: 143–75.

Birkhead, T. R. and A. P. Möller 1993. Sexual selection and the temporal separation of reproductive events: sperm storage data from reptiles, birds and mammals. *Biol. J. Linn. Soc.* 50: 295–311.

Lindenfors, P., L. Dalen, and A. Angerbjörn. 2003. The monophyletic origin of delayed implantation in carnivores and its implications. *Evolution* 57: 1952–6.

Mead, R. A. 1989. The physiology and evolution of delayed implantation in carnivores. In: *Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution*, J. L. Gittleman (ed.), pp. 437–64. Ithaca, NY: Cornell University Press.

Renfree, M. B. 1978. Embryonic diapause in mammals: a developmental strategy. In: *Dormancy and Developmental Arrest*, M. E. Clutter (ed.), pp. 1–46. New York: Academic Press.

Thom, M. D., D. D. P. Johnson, and D. W. Macdonald 2004. The evolution and maintenance of delayed implantation in the Mustelidae (Mammalia: Carnivora). *Evolution* 58: 175–83.

Chapter 5

The kangaroo's bipedal hop

- Burk, A., M. Westerman, and M. Springer 1998. The phylogenetic position of the musky rat-kangaroo and the evolution of bipedal hopping in kangaroos (Macropodidae: Diprotodontia). *Syst. Biol.* 47: 457-74.
- Marshall, L. G. 1974. Why kangaroos hop. *Nature* 248: 174-6.
- Szalay, F. S. 1994. *The Evolutionary History of Marsupials and an Analysis of Osteological Characters*. Cambridge: Cambridge University Press.

Powered flight in winged mammals

- Adkins, R. M. and R. L. Honeycutt 1991. Molecular phylogeny of the superorder Archonta. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 88: 10317-21.
- Bailey, W. J., J. L. Slighton, and M. Goodman 1992. Rejection of the "flying primate" hypothesis by phylogenetic evidence from the ϵ -globin gene. *Science* 256: 86-9.
- Baker, R. J., M. J. Novacek, and N. B. Simmons 1991. On the monophyly of bats. *Syst. Zool.* 40: 216-31.
- Mindell, D. P., C. W. Dick, and R. J. Baker 1991. Phylogenetic relationships among megabats, microbats, and primates. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 88: 10322-6.
- Pettigrew, J. D. 1986. Flying primates? Megabats have the advanced pathway from eye to midbrain. *Science* 231: 1304-6.
- Teeling, E. C. and 5 others 2000. Molecular evidence regarding the origin of echolocation and flight in bats. *Nature* 403: 188-92.
2005. A molecular phylogeny for bats illuminates biogeography and the fossil record. *Science* 307: 580-4.
- Van Den Bussche, R. A., R. J. Baker, J. P. Hulsenbeck, and D. M. Hillis 1998. Base compositional bias and phylogenetic analyses: A test of the "flying DNA" hypothesis. *Molec. Phylogen. Evol.* 13: 408-16.

Magnetotaxis in bacteria

- DeLong, E. E., R. B. Frankel, and D. A. Bazylinski 1993. Multiple evolutionary origins of magnetotaxis in bacteria. *Science* 259: 803-6.
- Frankel, R. B. and R. P. Blakemore (eds) 1990. *Iron Biominerals*. New York: Plenum Press.
- Stackebrandt, E. and M. Goodfellow (eds) 1991. *Nucleic Acid Techniques in Bacterial Systematics*. New York: Wiley.

Cetacean origins

- Graur, D. and D. C. Higgins 1994. Molecular evidence for the inclusion of Cetaceans within the order Artiodactyla. *Molec. Biol. Evol.* 11: 357-64.

- Milinkovitch, M. C. and J. G. M. Thewissen 1997. Even-toed fingerprints on whale ancestry. *Nature* 388: 622–3.
- Montgelard, C., E. M. Catzeflis, and E. Douzery 1997. Phylogenetic relationships of artiodactyls and cetaceans as deduced from the comparison of cytochrome *b* and 12S rRNA mitochondrial sequences. *Molec. Biol. Evol.* 14: 550–9.
- Nikaido, M., A. P. Rooney, and N. Okada 1999. Phylogenetic relationships among cetartiodactyls based on insertions of short and long interspersed elements: Hippopotamuses are the closest extant relatives of whales. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 96: 10261–6.
- O'Leary, M. A. 2001. The phylogenetic position of cetaceans: further combined data analyses, comparisons with the stratigraphic record and a discussion of character optimization. *Am. Zool.* 41: 487–506.
- Shimamura, M. and 8 others 1997. Molecular evidence from retroposons that whales form a clade within even-toed ungulates. *Nature* 388: 666–70.
- Ursing, B. W. and U. Arnason 1998. Analyses of mitochondrial genomes strongly support a hippopotamus-whale clade. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265: 2251–5.

Feeding and echolocation in whales

- Hasegawa, M., J. Adachi, and M. C. Milinkovitch 1997. Novel phylogeny of whales supported by total molecular evidence. *J. Molec. Evol.* 44: S117–20.
- Milinkovitch, M. C. 1995. Molecular phylogeny of cetaceans prompts revision of morphological transformations. *Trends Ecol. Evol.* 10: 328–34.
- Nikaido, M. and 10 others 2001. Retroposon analysis of major cetacean lineages: The monophyly of toothed whales and the paraphyly of river dolphins. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98: 7384–9.

The phylogeny of thrush migration

- Berthold, P. 2003. *Avian Migration*. New York: Springer.
- Outlaw, D. C., G. Voelker, B. Mila, and D. J. Girman 2003. Evolution of long-distance migration in and historical biogeography of *Catharus* thrushes: a molecular phylogenetic approach. *Auk* 120: 299–310.

Pufferfish inflation

- Wainwright, P. C. and R. G. Turingan 1997. Evolution of pufferfish inflation behavior. *Evolution* 51: 506–18.
- Winterbottom, R. 1974. The familial phylogeny of the Tetraodontiformes (Acanthopterygii: Pisces) as evidenced by their comparative myology. *Smithsonian Contrib. Zool.* 155: 1–201.

Eusociality in shrimp

- Danforth, B. N., L. Conway, and S. Ji 2003. Phylogeny of eusocial *Lasioglossum* reveals multiple losses of eusociality within a primitively eusocial clade of bees (Hymenoptera: Halictidae). *Syst. Biol.* **52**: 23–36.
- Duffy, J. E. 1996. Eusociality in a coral-reef shrimp. *Nature* **381**: 512–4.
- Duffy, J. E., C. L. Morrison, and R. Ríos 2000. Multiple origins of eusociality among sponge-dwelling shrimps (*Synalpheus*). *Evolution* **54**: 503–16.
- Hamilton, W. D. 1964. The genetical evolution of social behavior I, II. *J. Theor. Biol.* **7**: 1–52.
- Queller, D. C. and J. E. Strassmann 1998. Kin selection and social insects. *BioScience* **48**: 165–75.
- Sherman, P. W., J. U. M. Jarvis, and R. D. Alexander (eds) 1991. *The Biology of the Naked Mole-Rat*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Wilson, E. O. 1975. *Sociobiology*. Cambridge, MA: Belknap Press.

Evolutionary reversals of salamander lifecycles

- Chippindale, P. T., R. M. Bonett, A. S. Baldwin, and J. J. Wiens 2004. Phylogenetic evidence for a major reversal of life-history evolution in plethodontid salamanders. *Evolution* **58**: 2809–22.
- Duellman, W. E. and L. Trueb 1986. *Biology of Amphibians*. New York: McGraw-Hill.
- Hall, B. K. and M. H. Wake (eds) 1999. *The Origin and Evolution of Larval Forms*. San Diego, CA: Academic Press.
- Mueller, R. L., J. R. Macey, M. Jaekel, D. B. Wake, and J. L. Boore 2004. Morphological homoplasy, life history evolution, and historical biogeography of plethodontid salamanders inferred from complete mitochondrial genomes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **101**: 13820–5.
- Porter, M. L. and K. A. Crandall 2003. Lost along the way: the significance of evolution in reverse. *Trends Ecol. Evol.* **18**: 541–7.
- Pough, F. H., C. M. Janis, and J. B. Heiser 2001. *Vertebrate Life*. Upper Saddle River, NJ: Prentice Hall.
- Titus, T. A. and A. Larson 1996. Molecular phylogenetics of desmognathine salamanders (Caudata: Plethodontidae): a reevaluation of evolution in ecology, life history, and morphology. *Syst. Biol.* **45**: 451–71.

Dichotomous life histories in marine invertebrates

- Collin, R. 2004. Phylogenetic effects, the loss of complex characters, and the evolution of development in calyptarcid gastropods. *Evolution* **58**: 1488–502.
- Hart, M. W., M. Byrne, and M. J. Smith 1997. Molecular phylogenetic analysis of life-history evolution in asterinid starfish. *Evolution* **51**: 1848–61.

- McHugh, D. and G. W. Rouse 1998. Life history evolution of marine invertebrates: new views from phylogenetic systematics. *Trends Ecol. Evol.* 13: 182–6.
- Reid, D. G. 1990. A cladistic phylogeny of the genus *Littorina* (Gastropoda): implications for evolution of reproductive strategies and for classification. *Hydrobiologia* 193: 1–19.
- Schulze, S. R., S. A. Rice, J. L. Simon, and S. A. Karl 2000. Evolution of poecilogeny and the biogeography of North American populations of the polychaete *Streblospio*. *Evolution* 54: 1247–59.
- Strathmann, R. R. 1985. Feeding and nonfeeding larval development and life-history in marine invertebrates. *A. Rev. Ecol. Syst.* 16: 339–61.
- Villinski, J. T., J. C. Villinski, M. Byrne, and R. A. Raff 2002. Convergent maternal provisioning and life-history evolution in echinoderms. *Evolution* 56: 1764–75.

Adaptive radiations in island lizards

- Losos, J. B., T. R. Jackman, A. Larson, K. de Queiroz, and L. Rodríguez-Schettino 1998. Contingency and determinism in replicated adaptive radiations of island lizards. *Science* 279: 2115–18.
- Losos, J. B. and 8 others 2003. Niche lability in the evolution of a Caribbean lizard community. *Nature* 423: 542–5.
- Miles, D. B. and A. E. Dunham 1996. The paradox of the phylogeny: character displacement of analyses of body size in island *Anolis*. *Evolution* 50: 594–603.
- Roughgarden, J. 1995. *Anolis Lizards of the Caribbean. Ecology, Evolution, and Plate Tectonics*. Oxford: Oxford University Press.
- Schoener, T. W. 1969. Size patterns in West Indian *Anolis* lizards: I. Size and species diversity. *Syst. Zool.* 18: 386–401.

Spiders' web-building behaviors

- Blackledge, T. A. and R. G. Cillespie 2004. Convergent evolution of behavior in an adaptive radiation of Hawaiian web-building spiders. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101: 16228–33.
- Schlüter, D. 2000. *The Ecology of Adaptive Radiation*. New York: Oxford University Press.
- Shear, W. A. 1986. *Spiders: Webs, Behavior, and Evolution*. Palo Alto, CA: Stanford University Press.
- Wagner, W. L. and V. A. Funk (eds) 1995. *Hawaiian Biogeography: Evolution on a Hot Spot Archipelago*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press.

Lichen lifestyles

- Ahmadjian, V. 1967. *The Lichen Symbiosis*. Waltham, MA: Blaisdell.
- Gargas, A., P. T. DePriest, M. Grube, and A. Tehler 1995. Multiple origins of lichen symbioses in fungi suggested by SSU rRNA phylogeny. *Science* 268: 1492–5.
- Goff, J. (ed.) 1983. *Algal Symbiosis*. Cambridge: Cambridge University Press.

Chapter 6

Foregut fermentation

- Grajal, A., S. D. Strahl, R. Parra, M. G. Dominguez, and A. Neher 1989. Foregut fermentation in the hoatzin, a neotropical leaf-eating bird. *Science* 245: 1236–8.
- Irwin, D. M., E. M. Prager, and A. C. Wilson 1992. Evolutionary genetics of ruminant lysozymes. *Anim. Genet.* 23: 193–202.
- Kornegay, J. R., J. W. Schilling, and A. C. Wilson 1994. Molecular adaptation of a leaf-eating bird: Stomach lysozyme of the hoatzin. *Molec. Biol. Evol.* 11: 921–8.
- Stewart, C.-B., J. W. Schilling, and A. C. Wilson 1987. Adaptive evolution in the stomach lysozymes of foregut fermenters. *Nature* 330: 401–4.
- Swanson, K. W., D. M. Irwin, and A. C. Wilson 1991. Stomach lysozyme gene of the langur monkey: tests for convergence and positive selection. *J. Molec. Evol.* 33: 418–25.

Snake venoms

- Fry, B. G. and W. Wüster 2004. Assembling an arsenal: origin and evolution of the snake venom proteome inferred from phylogenetic analysis of toxin sequences. *Molec. Biol. Evol.* 21: 870–83.
- Greene, H. W. 1997. *Snakes: The Evolution of Mystery in Nature*. Berkeley, CA: University of California Press.
- Jackson, K. 2003. The evolution of venom-delivery systems in snakes. *Zool. J. Linn. Soc.* 137: 337–54.
- Kelly, C. M. R., N. P. Barker, and M. H. Willet 2003. Phylogenetics of advanced snakes (Caenophidia) based on four mitochondrial genes. *Syst. Biol.* 52: 439–59.
- Slowinski, J. B. and R. Lawson 2002. Snake phylogeny: evidence from nuclear and mitochondrial genes. *Molec. Phylogen. Evol.* 24: 194–202.
- Underwood, G. 1997. An overview of venomous snake evolution. In: *Venomous Snakes: Ecology, Evolution and Snakebite*, R. S. Thorpe, W. Wüster, and A. Malhotra (eds), pp. 1–13. [Symposium of the Zoological Society of London, No. 70.] Oxford: Clarendon Press.
- Vidal, N. 2002. Colubroid systematics: evidence for an early appearance of the venom apparatus followed by extensive evolutionary tinkering. *J. Toxicol. Toxin Rev.* 21: 21–41.

Antifreeze proteins in anti-tropical fishes

- Bargelloni, L., S. Marcato, L. Zane, and T. Patarnello 2000. Mitochondrial phylogeny of notothenioids: a molecular approach to Antarctic fish evolution and biogeography. *Syst. Biol.* 49: 114–29.
- Bargelloni, L. and 5 others 1994. Molecular evolution at subzero temperatures: mitochondrial and nuclear phylogenies of fishes from Antarctica (Suborder Notothenioidei), and the evolution of antifreeze glycoproteins. *Molec. Biol. Evol.* 11: 854–63.

Chen, L., A. L. DeVries, and C.-H. C. Cheng 1997. Convergent evolution of antifreeze glycoproteins in Antarctic notothenioid fish and Arctic cod. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94: 3817–22.

Warm-bloodedness in fishes

- Block, B. A. and R. J. Finnerty 1994. Endothermy in fishes: A phylogenetic analysis of constraints, predispositions, and selection pressures. *Environ. Biol. Fish.* 40: 283–302.
- Block, B. A., R. J. Finnerty, A. F. R. Stewart, and J. Kidd 1993. Evolution of endothermy in fish: Mapping physiological traits on a molecular phylogeny. *Science* 260: 210–14.
- Bennett, A. F. and J. A. Ruben. 1979. Endothermy and activity in vertebrates. *Science* 206: 649–54.
- Carey, E. G., I. M. Teal, J. W. Kanwisher, and K. D. Lawson 1971. Warm-bodied fish. *Amt. Zool.* 11: 137–45.

Electrical currents

- Alves-Gomes, J. A., G. Orti, M. Haygood, W. Heiligenberg, and A. Meyer 1995. Phylogenetic analysis of the South American electric fishes (order Gymnotiformes) and the evolution of their electrogenic system: a synthesis based on morphology, electrophysiology, and mitochondrial sequence data. *Molec. Biol. Evol.* 12: 298–318.
- Helfman, G. S., B. B. Collette, and D. E. Facey 1997. *The Diversity of Fishes*. Malden, MA: Blackwell.
- Hopkins, C. D., N. C. Comfort, J. Bastian, and A. H. Bass 1990. A functional analysis of sexual dimorphism in an electric fish, *Hypopomus pinnicaudatus*, order Gymnotiformes. *Brain Behav. Evol.* 35: 350–67.
- Lavoué, S., J. P. Sullivan, and C. D. Hopkins 2002. Phylogenetic utility of the first two introns of the S7 ribosomal protein gene in African electric fishes (Mormyroidea: Teleostei) and congruence with other molecular markers. *Biol. J. Linn. Soc.* 78: 273–92.
- Moller, P. 1995. *Electric Fishes: History and Behavior*. London: Chapman & Hall.
- Sullivan, J. P., S. Lavoué, M. E. Arnegard, and C. D. Hopkins 2004. AFLPs resolve phylogeny and reveal mitochondrial introgression within a species flock of African electric fish (Mormyroidea: Teleostei). *Evolution* 58: 825–41.
- Sullivan, J. P., S. Lavoué, and C. D. Hopkins 2000. Molecular systematics of the African electric fishes (Mormyroidea: Teleostei) and a model for the evolution of their electric organs. *J. Exp. Biol.* 203: 665–83.

The Xs and Ys of sex determination

- Bull, J. J. 1983. *Evolution of Sex Determining Mechanisms*. Menlo Park, CA: Benjamin Cummings.
- Charlesworth, B. 1991. The evolution of sex chromosomes. *Science* 251: 1030–3.

- Chiselin, M. T. 1969. The evolution of hermaphroditism among animals. *Q. Rev. Biol.* **44**: 189–208.
- Graves, J. A. M. and S. Shetty 2001. Sex from W to Z: Evolution of vertebrate sex chromosomes and sex determining factors. *J. Exp. Zool.* **290**: 449–62.
- Mank, J. E., D. E. L. Promislow, and J. C. Avise 2005. Evolution of sex-determining mechanisms in teleost fishes. *Biol. J. Linn. Soc.*, in press.
- Miya, M. and 11 others 2003. Major patterns of higher teleostean phylogenies: a new perspective based on 100 complete mitochondrial DNA sequences. *Molec. Phylogen. Evol.* **26**: 121–38.
- Ohno, S. 1967. *Sex Chromosomes and Sex-linked Genes*. New York: Springer-Verlag.
- Saitoh, K., M. Miya, J. G. Inoue, N. B. Ishiguro, and M. Nishida 2003. Mitochondrial genomics of Ostariophysan fishes: perspectives on phylogeny and biogeography. *J. Molec. Evol.* **56**: 464–72.
- Solari, A. J. 1994. *Sex Chromosomes and Sex Determination in Vertebrates*. Boca Raton, FL: CRC Press.

The eyes have it

- Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species*. London: John Murray.
- Gehring, W. J. 2000. Reply to Meyer-Rochow. *Trends Genet.* **16**: 245.
2005. New perspectives on eye development and the evolution of eyes and photoreceptors. *J. Heredity* **96**: 171–84.
- Gehring, W. J. and K. Ikeo 1999. *Pax6*: Mastering eye morphogenesis and eye evolution. *Trends Genet.* **15**: 371–7.
- Halder, G., P. Callaerts, and W. J. Gehring 1995. Induction of ectopic eyes by targeted expression of the eyeless gene in *Drosophila*. *Science* **267**: 1788–92.
- Salvini-Plawen, L. and E. Mayr 1961. On the evolution of photoreceptors and eyes. In: *Evolutionary Biology*, M. K. Hecht, W. C. Steere, and B. Wallace (eds), pp. 207–63. New York: Plenum Press.

Two types of bodies

- Brusca, R. C. and G. J. Brusca 2003. *Invertebrates*. Sunderland, MA: Sinauer.
- Finnerty, J. R., K. Pang, P. Burton, D. Paulson, and M. Q. Martindale 2004. Origins of bilateral symmetry: *Hox* and *Dpp* expression in a sea anemone. *Science* **304**: 1335–7.
- Hadzi, J. 1963. *The Evolution of the Metazoa*. Oxford: Pergamon Press.
- Nielsen, C. 2001. *Animal Evolution: Interrelationships of the Living Phyla*. Oxford: Oxford University Press.
- Tudge, C. 2000. *The Variety of Life*. Oxford: Oxford University Press.
- Willmer, P. 1990. *Invertebrate Relationships: Patterns in Animal Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.

The phylogenomics of DNA repair

- Bernstein, C. and H. Bernstein 1991. *Aging, Sex, and DNA Repair*. New York: Academic Press.
- Eisen, J. A. and P. C. Hanawalt 1999. A phylogenomic study of DNA repair genes, proteins, and processes. *Mutation Res.* 435: 171–213.
- Hanawalt, P. C., P. K. Cooper, A. K. Ganesan, and C. A. Smith 1979. DNA repair in bacteria and mammalian cells. *A. Rev. Biochem.* 48: 783–836.
- Lander, E. S. and 243 others. 2001. Initial sequencing and analysis of the human genome. *Nature* 409: 860–921.
- Venter, J. C. and 273 others. 2001. The sequence of the human genome. *Science* 291: 1304–53.

Roving nucleic acids

- Arnold, M. L. 1997. *Natural Hybridization and Evolution*. New York: Oxford University Press.
- Bushman, E. 2002. *Lateral DNA Transfer*. Cold Spring Harbor, NY: Cold Spring Harbor Laboratory Press.
- Herédia, F., E. L. S. Loreto, and V. L. S. Valente 2004. Complex evolution of gypsy in drosophilid species. *Molec. Biol. Evol.* 21: 1831–42.
- Margulis, L. 1995. *Symbiosis in Cell Evolution: Microbial Communities in the Archaean and Proterozoic Eras* (2nd edn). San Francisco: W. H. Freeman & Co.
- Raymond, J., O. Zhaxybayeva, J. P. Gogarten, S. Y. Gerdes, and R. E. Blankenship 2002. Whole-genome analysis of photosynthetic prokaryotes. *Science* 298: 1616–20.
- Rivera, M. C. and L. A. Lake 2004. The ring of life provides evidence for a genome fusion origin of eukaryotes. *Nature* 431: 152–5.
- Woese, C. R. and G. E. Fox 1977. Phylogenetic structure of the prokaryotic domain: the primary kingdoms. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 74: 5088–90.

Host-to-parasite gene transfer

- Barkman, T. J., S.-H. Lim, K. M. Salleh, and J. Nais 2004. Mitochondrial DNA sequences reveal the photosynthetic relatives of *Rafflesia*, the world's largest flower. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101: 787–92.
- Bergthorsson, U., K. L. Adams, B. Thomason, and J. D. Palmer 2003. Widespread horizontal transfer of mitochondrial genes in flowering plants. *Nature* 424: 197–201.
- Bergthorsson, U., A. O. Richardson, G. J. Young, L. R. Goertzen, and J. D. Palmer 2004. Massive horizontal transfer of mitochondrial genes from diverse land plant donors to the basal angiosperm *Amborella*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 101: 17747–52.
- Davis, C. C. and K. J. Wurdack 2004. Host-to-parasite gene transfer in flowering plants: phylogenetic evidence from Malpighiales. *Science* 305: 676–8.

- Kuijt, J. 1969. *The Biology of Parasitic Flowering Plants*. Berkeley, CA: University of California Press.
- Mower, J. P., S. Stefanovic, G. J. Young, and J. D. Palmer 2004. Gene transfer from parasitic to host plants. *Nature* 432: 165–6.
- Syvanen, M. and C. I. Cado (eds) 2002. *Horizontal Gene Transfer*. London: Academic Press.
- Won, H. and S. S. Renner 2003. Horizontal gene transfer from flowering plants to *Gnetum*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100: 10824–9.

Tracking the AIDS virus

- Hahn, B. H., G. M. Shaw, K. M. DeCock, and P. M. Sharp 2000. AIDS as a zoonosis: Science and public health implications. *Science* 287: 607–14.
- Jenkins, G. M., A. Rambaut, O. G. Pybus, and E. C. Holmes 2002. Rates of molecular evolution in RNA viruses: A quantitative phylogenetic analysis. *J. Molec. Evol.* 54: 152–61.
- Korber, B. and 8 others 2000. Timing the ancestor of the HIV-1 pandemic strains. *Science* 288: 1789–96.
- Lemey, P. and 5 others 2003. Tracing the origin and history of the HIV-2 epidemic. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100: 6588–92.
- Li, W.-H., M. Tanimura, and P. M. Sharp 1988. Rates and dates of divergence between AIDS virus nucleotide sequences. *Molec. Biol. Evol.* 5: 313–30.
- O'Brien, S. J. and J. J. Goedert 1996. HIV causes AIDS: Koch's postulates fulfilled. *Curr. Opin. Immunol.* 8: 613–18.
- Ou, C.-Y. and 17 others 1992. Molecular epidemiology of HIV transmission in a dental practice. *Science* 256: 1165–71.

Chapter 7

Afrotheria theory

- de Jong, W. W., A. Zweers, and M. Goodman 1981. Relationships of aardvark to elephants, hyraxes and sea cows from α -crystallin sequences. *Nature* 292: 538–40.
- Eizirik, E., W. J. Murphy, and S. J. O'Brien 2001. Molecular dating and biogeography of the early placental mammal radiation. *J. Heredity* 92: 212–19.
- Hedges, S. B. 2001. Afrotheria: plate tectonics meets genomics. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 98: 1–2.
- Macdonald, D. 1984. *The Encyclopedia of Mammals*. New York: Facts on File Publications.
- Madsen, O. and 9 others. 2001. Parallel adaptive radiations in two major clades of placental mammals. *Nature* 409: 610–14.
- Murphy, W. J. and 5 others 2001. Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals. *Nature* 409: 614–18.

- Springer, M. S. and 6 others 1997. Endemic African mammals shake the evolutionary tree. *Nature* **388**: 61–4.
- van Dijk, M. A. M. and 5 others 2001. Protein sequence signatures support the African clade of mammals. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **98**: 188–93.
- Zack, S. P., T. A. Penkrot, J. I. Bloch, and K. D. Rose 2005. Affinities of ‘hyposodontids’ to elephant shrews and a Holarctic origin of Afrotheria. *Nature* **434**: 497–501.

Aussie songbirds

- Barker, E. K., A. Cibois, P. Schikler, J. Feinstein, and J. Cracraft 2004. Phylogeny and diversification of the largest avian radiation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **101**: 11040–5.
- Edwards, S. V. and W. E. Boles 2002. Out of Gondwana: the origin of passerine birds. *Trends Ecol. Evol.* **17**: 347–9.
- Ericson, P. G. P., U. S. Johansson, and T. J. Parsons 2000. Major divisions of oscines revealed by insertions in the nuclear gene *c-myc*: a novel gene in avian phylogenetics. *Auk* **117**: 1077–86.
- Ericson, P. G. P. and 6 others 2002. A Gondwanan origin of passerine birds supported by DNA sequences of the endemic New Zealand wrens. *Proc. R. Soc. Lond. B* **269**: 235–41.
- Lovette, I. J. and E. Birmingham 2002. *c-mos* variation in songbirds: Molecular evolution, phylogenetic implications, and comparisons with mitochondrial differentiation. *Molec. Biol. Evol.* **17**: 1569–77.
- Sibley, G. C. 1991. Phylogeny and classification of birds from DNA comparisons. *Acta XX Congressus Internationalis Ornithologici* **1**: 111–26.
- Sibley, C. G. and J. E. Ahlquist 1986. Reconstructing bird phylogeny by comparing DNA's. *Scient. Am.* **254**(2): 82–3.
1990. *Phylogeny and Classification of Birds*. New Haven, CT: Yale University Press.

Madagascar's chameleons

- Biju, S. D. and E. Bossuyt 2003. New frog family from India reveals an ancient biogeographical link with the Seychelles. *Nature* **425**: 711–14.
- Brown, J. H. and M. V. Lomolino 1998. *Biogeography* (2nd edn). Sunderland, MA: Sinauer.
- Lourenco, W. R. (ed.) 1996. *Biogeography of Madagascar*. Paris: Orstom.
- Nagy, Z. T., U. Joger, M. Wink, F. Glaw, and M. Vences 2003. Multiple colonization of Madagascar and Socotra by colubrid snakes: evidence from nuclear and mitochondrial gene phylogenies. *Proc. R. Soc. Lond. B* **270**: 2613–21.
- Pough, F. H. and 5 others 1998. *Herpetology*. Upper Saddle River, NJ: Prentice-Hall.
- Raxworthy, C. J., M. R. J. Foistner, and R. A. Nussbaum 2002. Chameleon radiation by oceanic dispersal. *Nature* **415**: 784–6.
- Roos, C., J. Schmitz, and H. Zischler 2004. Primate jumping genes elucidate strepsirrhine phylogeny. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **101**: 10650–4.

Vences, M. and 6 others 2003. Multiple overseas dispersal in amphibians. *Proc. R. Soc. Lond.* B270: 2435–42.

The evolutionary cradle of humanity

- Avise, J. C. 2000. *Phylogeography: The History and Formation of Species*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Cann, R. L., M. Stoneking, and A. C. Wilson 1987. Mitochondrial DNA and human evolution. *Nature* 325: 31–6.
- Goldstein, D. B., A. R. Linares, L. L. Cavalli-Sforza, and M. W. Feldman 1995. Genetic absolute dating based on microsatellites and the origin of modern humans. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 92: 6723–7.
- Hammer, M. E. 1995. A recent common ancestry for human Y chromosomes. *Nature* 378: 376–8.
- Ke, Y. and 22 others 2001. African origin of modern humans in East Asia: A tale of 12,000 Y chromosomes. *Science* 292: 1151–3.
- Lewin, R. 1993. *Human Evolution: An Illustrated Introduction* (3rd edn). Oxford: Blackwell Press.
- Takahata, N., S.-H. Lee, and Y. Satta 2001. Testing multi-regionality of modern human origins. *Molec. Biol. Evol.* 18: 172–83.

Coral conservation

- Fukami, H. and 6 others 2004. Conventional taxonomy obscures deep divergence between Pacific and Atlantic corals. *Nature* 427: 832–5.
- Knowlton, N. 1993. Sibling species in the sea. *A. Rev. Ecol. Syst.* 24: 189–216.
- Mace, G. M., J. L. Gittleman, and A. Purvis 2003. Preserving the tree of life. *Science* 300: 1707–9.
- Marcotte, B. M. 1984. Behaviourally defined ecological resources and speciation in *Tisbe* (Copepoda: Harpacticoida). *J. Crust. Biol.* 4: 404–16.
- Roberts, C. M. 2002. Marine biodiversity hotspots and conservation priorities for tropical reefs. *Science* 295: 1280–4.
- Veron, J. E. N. 2000. *Corals of the World*. Townsville, Australia: Australian Institute of Marine Science.

Sri Lanka, a cryptic biodiversity hotspot

- Bossuyt, F. and 13 others 2004. Local endemism within the Western Ghats-Sri Lanka biodiversity hotspot. *Science* 306: 479–81.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca, and J. Kent 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853–8.
- Somasekaram, T. (ed.) 1997. *Atlas of Sri Lanka*. Dehiwela, Sri Lanka: Arjuna Consulting.

- Baldwin, B. G., D. W. Kyhos, J. Dvorak, and G. D. Carr 1991. Chloroplast DNA evidence for a North American origin of the Hawaiian silversword alliance (Asteraceae). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 88: 1840-3.
- Beverly, S. M. and A. C. Wilson 1985. Ancient origin for Hawaiian Drosophilinae inferred from protein comparisons. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 82: 4753-7.
- Givnish, T. J. and 5 others 1996. The Hawaiian lobelioides are monophyletic and underwent a rapid initial radiation roughly 15 million years ago. *Am. J. Bot.* 83: 159 [abstract].
- Howarth, D. G., M. H. G. Gustafsson, D. A. Baum, and T. J. Motley 2003. Phylogenetics of the genus *Scaevola* (Goodeniaceae): Implications for dispersal patterns across the Pacific Basin and colonization of the Hawaiian Islands. *Am. J. Bot.* 90: 915-23.
- Tarr, C. L. and R. C. Fleischer 1995. Evolutionary relationships of the Hawaiian honeycreepers (Aves, Drepanidinae). In: *Hawaiian Biogeography*, W. L. Wagner and V. A. Funk (eds), pp. 147-59. Washington, DC: Smithsonian Institution Press.

Phylogenetic bearings on Polar Bears

- Avise, J. C. 2005. Phylogenetic units and currencies above and below the species level. In: *Phylogeny and Conservation*, A. Purvis, T. Brooks, and J. Gittleman (eds), pp. 76-100. Cambridge: Cambridge University Press.
- Cronin, M. A., S. C. Amstrup, G. W. Garner, and E. R. Vyse 1991. Interspecific and intraspecific mitochondrial DNA variation in North American bears (*Ursus*). *Can. J. Zool.* 69: 2985-92.
- Leonard, J. A., R. K. Wayne, and A. Cooper 2000. Population genetics of Ice Age brown bears. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 97: 1651-4.
- Matsuhashi, R., R. Masuda, T. Mano, K. Murata, and Z. Aiurzaniin 2001. Phylogenetic relationships among worldwide populations of the brown bear *Ursus arctos*. *Zool. Sci.* 18: 1137-43.
- Paetkau, D., G. E. Shields, and C. Strobeck 1998. Gene flow between insular, coastal, and interior populations of brown bears in Alaska. *Molec. Ecol.* 7: 1283-92.
- Paetkau, D. and 10 others 1999. Genetic structure of the world's polar bear populations. *Molec. Ecol.* 8: 1571-84.
- Shields, G. E. and 8 others 2000. Phylogeography of mitochondrial DNA variation in brown bears and polar bears. *Molec. Phylogen. Evol.* 15: 319-26.
- Taberlet, P. and J. Bouvet 1994. Mitochondrial DNA polymorphism, phylogeography, and conservation genetics of the brown bear *Ursus arctos* in Europe. *Proc. R. Soc. Lond. B255*: 195-200.
- Talbot, S. L. and G. E. Shields 1996. Phylogeography of brown bears (*Ursus arctos*) of Alaska and paraphyly within the Ursidae. *Molec. Phylogen. Evol.* 5: 477-94.

Waits, L. P., S. L. Talbot, R. H. Ward, and G. E. Shields 1998. Mitochondrial DNA phylogeography of the North American brown bear and implications for conservation. *Conserv. Biol.* 12: 408-17.

Looking over overlooked elephants

- Avise, J. C. 2000. *Phylogeography: The History and Formation of Species*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Comstock, K. E. and 6 others 2002. Patterns of molecular genetic variation among African elephant populations. *Molec. Ecol.* 11: 2489-98.
- Eggert, L. S., C. A. Rasner, and D. S. Woodruff 2002. The evolution and phylogeography of the African elephant inferred from mitochondrial DNA sequence and nuclear microsatellite markers. *Proc. R. Soc. Lond. B* 269: 1993-2006.
- Fernando, P. and 9 others 2003. DNA analysis indicates that Asian elephants are native to Borneo and are therefore a high priority for conservation. *PLoS Biol.* 1: 110-15.
- Fleischer, D. J. C., E. A. Perry, K. Muralidharan, E. E. Stevens, and C. M. Wemmer 2001. Phylogeography of the Asian elephant (*Elaphus maximus*) based on mitochondrial DNA. *Evolution* 55: 1882-92.
- Roca, A. L., N. Georgiadis, J. Pecon-Slattery, and S. J. O'Brien 2001. Genetic evidence for two species of elephant in Africa. *Science* 293: 1473-7.

Bergmann's rule

- Ashton, K. G. 2002. Do amphibians follow Bergmann's rule? *Can. J. Zool.* 80: 708-16.
- Ashton, K. G. and C. R. Feldman 2003. Bergmann's rule in non-avian reptiles: turtles follow it, lizards and snakes reverse it. *Evolution* 57: 1151-63.
- Ashton, K. G., M. C. Tracy, and A. de Queiroz 2000. Is Bergmann's rule valid for mammals? *Am. Nat.* 156: 390-415.
- Bergmann, C. 1847. Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Größe. *Göttinger Studien* 1: 595-708.
- James, E. C. 1970. Geographic size variation in birds and its relationship to climate. *Ecology* 51: 365-90.
- Mayr, E. 1963. *Animal Species and Evolution*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Meiri, S. and T. Dayan 2003. On the validity of Bergmann's rule. *J. Biogeogr.* 30: 331-51.
- Queiroz, A. de and K. G. Ashton. 2004. The phylogeny of a species-level tendency: species heritability and possible deep origins of Bergmann's rule in tetrapods. *Evolution* 58: 1674-84.

Appendix

- Avise, J. C. 2004. *Molecular Markers, Natural History, and Evolution* (2nd edn). Sunderland, MA: Sinauer.
- Brooks, D. R. and D. A. McLennan. 1991. *Phylogeny, Ecology, and Behavior*. Chicago, IL: University of Chicago Press.
2002. *The Nature of Diversity*. Chicago, IL: University of Chicago Press.
- Cunningham, C. W., K. E. Omland, and T. D. Oakley 1998. Reconstructing ancestral character states: a critical reappraisal. *Trends Ecol. Evol.* 13: 361–6.
- Eggleton, P. and R. I. Vane-Wright (eds) 1994. *Phylogenetics and Ecology*. London: Academic Press.
- Felsenstein, J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *Am. Nat.* 125: 1–15.
- Fisher, D. O. and L. P. E. Owens. 2004. The comparative method in conservation biology. *Trends Ecol. Evol.* 19: 391–8.
- Freckleton, R. P., P. H. Harvey, and M. Pagel 2002. Phylogenetic analysis and comparative data: a test and review of evidence. *Am. Nat.* 160: 712–26.
- Garland, T., P. H. Harvey, and A. R. Ives 1992. Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts. *Syst. Biol.* 41: 8–32.
- Hall, B. G. 2004. *Phylogenetic Trees Made Easy: A How-To Manual* (2nd edn). Sunderland, MA: Sinauer.
- Harvey, P. H., A. J. Leigh Brown, J. Maynard Smith, and S. Nee (eds) 1996. *New Uses for New Phylogenies*. Oxford: Oxford University Press.
- Harvey, P. H. and M. D. Pagel 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford: Oxford University Press.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. Chicago, IL: University of Illinois Press.
- Huelsenbeck, J. P., R. Nielsen, and J. P. Bollback 2003. Stochastic mapping of morphological characters. *Syst. Biol.* 52: 131–58.
- Kołaczkowski, B. and J. W. Thornton 2004. Performance of maximum parsimony and likelihood phylogenetics when evolution is heterogeneous. *Nature* 431: 980–4.
- Maddison, D. R. and W. P. Maddison 2000. *MacClade 4: Analysis of Phylogeny and Character Evolution*. Sunderland, MA: Sinauer.
- Martins, E. P. (ed.) 1996. *Phylogenies and the Comparative Method in Animal Behavior*. New York: Oxford University Press.
- Martins, E. P. and T. E. Hansen 1997. Phylogenies and the comparative method: a general approach to incorporating phylogenetic information into the analysis of interspecific data. *Am. Nat.* 149: 646–67.
- Page, R. D. M. and E. C. Holmes 1998. *Molecular Evolution: A Phylogenetic Approach*. Oxford, MA: Blackwell.
- Pagel, M. 1994. Detecting correlated evolution on phylogenies, a general method for the comparative analysis of discrete characters. *Proc. R. Soc. Lond. B* 255: 37–45.
1997. Inferring evolutionary processes from phylogenies. *Zool. Scr.* 26: 331–48.

- Price, T. 1997. Correlated evolution and independent contrasts. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.* B352: 519-29.
- Purvis, A. and A. Rambaut 1995. Comparative analysis by independent contrasts (CAIC): an Apple Macintosh application for analyzing comparative data. *Computer Appl. Biosci.* 11: 247-51.
- Ricklefs, R. E. 1996. Phylogeny and ecology. *Trends Ecol. Evol.* 11: 229-30.
- Schlüter, D., T. Price, A. Mooers, and D. Ludwig 1997. Likelihood of ancestor states in adaptive radiation. *Evolution* 51: 1699-711.

المؤلف في سطور:
جون س. أفيس

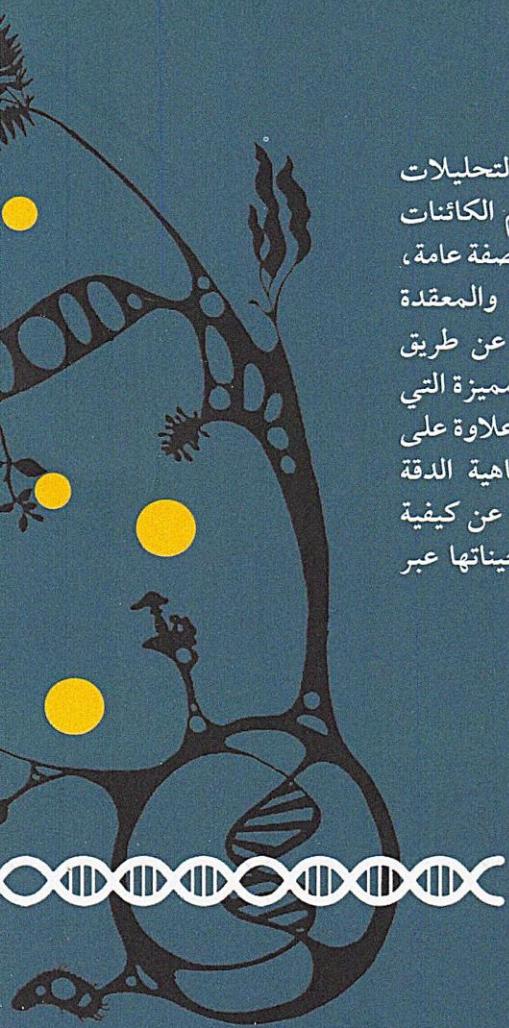
يعمل جون س. أفيس حالياً أستاذًا متميزاً للبيكولوجيا والبيولوجيا التطورية بجامعة كاليفورنيا، بيركلي، وقد حصل على الدكتوراه في علم الوراثة، وله أكثر من ٢٠ كتاباً تدور كلها حول الوراثة والتطور والبيئة. وأما البحوث العلمية المنشورة فتفوق الثلاثمائة مقال، كما أنه عضو مرموق بأكثر من خمس جمعيات علمية بارزة، ورئيس الجمعية الأمريكية للوراثة (٢٠٠٠)، وعضو هيئة تحرير ٥ مجلات علمية، وتهتم بحوثه العلمية الحالية بالدلائل الجينية لتحليل التاريخ الطبيعي للحيوانات البرية، وأهمية علم الجينات التطوري وعلاقته بالمسائل الإنسانية والهندسة الوراثية.

المترجم في سطور:
محمود خيال

تخرج في كلية الطب - جامعة القاهرة في عام ١٩٦٤، ويعمل حاليًا أستاذًا غير منفرغ بكلية الطب - جامعة الأزهر بقسم الأدوية (الفارماكولوجي)، وقد حصل على الدكتوراه من جامعة هايدلبرج بألمانيا في عام ١٩٧١، وأسيم في الإشراف والتدرис بعدد من أقسام الفارماكولوجيا بالجامعات المصرية وبعض جامعات المنطقة (جوبا وبنغازى وعمان)، وامتد نشاط بحوثه العلمية إلى ألمانيا وإنجلترا وأمريكا وأسويت، وله اهتمامات علمية واجتماعية وثقافية متفرقة، وعضو مجلس إدارة الاتحاد الدولي لفارماكولوجيا الإكلينيكية، وعضو لجنة الثقافة العلمية بالمجلس الأعلى للثقافة، وعضو لجنة الترجمة العلمية بالمركز القومي للترجمة، وسبق له ترجمة كتابي "الإسلام والعلم وصخور الزمان" ، إلى جانب عدد آخر من كتب تبسيط العلوم ومقالاتها.

التصحيح اللغوى: محمود الطبلاوي

الإشراف الفنى: حسن كامل



يسعى كثيرون من علماء الأحياء الآن بالتحليلات المعملية لجزئيات الجينات في تصنيفهم الكائنات ومراحل تطورها، وفي اكتشافهم الطبيعة بصفة عامة، ويستخدمون التقنيات المعملية الحديثة والمعقدة للكشف عن علامات مميزة الدلالات، عن طريق الحمض النووي، أو التكويبات الجينية المميزة التي تحدد صفات كل كائن حي بشكل فريد؛ علاوة على ذلك فإن التفاصيل الميكروسكوبية متافية الدقة لتلك المؤشرات الطبيعية تقدم أدلة مثيرة عن كيفية انتساب الكائنات وارتباطها من خلال جيناتها عبر أسلافها الضاربة في القدم.