الفصل 54

علم الأحياء السّلوكيّ
Behavioral Biology

مقدّمة

تتفاعل المخلوقات الحية مع بيئاتها بطرق عدّة. لفهم مثل هذه التَّفاعلات، نحن في حاجة إلى تقدير القوى الداخلية التي تصوغ طريقة سلوك الحيوان، وكذلك تقدير نواحي البيئة الخارجية التي تُؤثِّر في المخلوق. في هذا الفصل، سنستكشف الآليات التي تُحدِّد سلوك الحيوان، وسنفحص حقل علم البيئة السّلوكيّ الذي يبحث كيف صاغ الانتخاب الطبيعي السُّلوك خلال الزَّمن التَّطوري.

موجز المفاهيم

54-1 مقاربات دراسة السُّلوك
- *مُكوِّنا السُّلوك هما: سببه المباشر وأصله التَّطوري.*
- *السُّلوك الغريزي لا يتطلَّب تعلُّمًا.*

54-2 علم وراثة السُّلوك
- *يُمكن اختيار الجرذان بشكل اصطناعي من حيث مقدرتها على التَّعلُّم.*
- *أظهرت دراسات التوائم في الإنسان تشابهات غير معتمدة على البيئة.*
- *يبدو أن بعض السُّلوك يتحكَّم فيها جين واحد.*

54-3 التَّعلُّم
- *يحدث التَّعود عندما تستجيب المخلوقات بشكل أقل للمُنبِّه مع الوقت.*
- *يربط التَّعلُّم الارتباطي بين المُنبِّه والاستجابة.*

54-4 تطور السُّلوك
- *تؤثِّر تفاعلات الآباء مع الأبناء في الإدراك والسُّلوك.*
- *ربما تتفاعل الفطرة (الغريزة) والتَّعلُّم في أثناء تطور السُّلوك.*

54-5 الإدراك (التّعرّف العقلي) عند الحيوان

54-6 سلوك تحديد الاتجاه والهجرة
- *غالبًا ما تتطلَّب الهجرة جماعات تنتقل مسافات شاسعة.*
- *يجب أن تمتلك الحيوانات المُهاجرة القُدرة على تحديد الاتجاه وعلى الملاحة.*

54-7 اتصال الحيوان
- *يعتمد التَّكاثر النَّاجح على الإشارات والاستجابات المناسبة.*
- *يُسهِّل الاتصال عيش المجموعة.*
- *تختلف الإشارات في درجة تخصُّصها.*

54-8 علم البيئة السّلوكيّ
- *يُمكن أن يُؤثِّر سلوك جمع الغذاء بشكل مُباشر في تلاؤم الفرد.*
- *يُؤمِّن سلوك تحديد المنطقة المصادر (سلوك الإقليم الخاص).*

54-9 إستراتيجيات التَّكاثر والانتخاب الجنسي
- *يحدث الانتخاب التكاثري بطرق عدّة.*
- *تعكس أنظمة التَّزاوج تكيُّفات للنَّجاح التَّكاثري.*

54-10 الإيثار وحياة الجماعة
- *ربما تُفسِّر التبادلية بعض الإيثار.*
- *يقترح انتخاب النسب إيجابية وراثية مُباشرة للإيثار.*

54-11 نشوء الأنظمة الاجتماعية
- *تتضمَّن مُجتمعات الحشرات أفرادًا متخصصين لأداء مهام مُختلفة.*
- *توجد مُجتمعات الفقريات على أشكال وتراكيب عدَّة.*

openkandi.com

1-54 مقاربات دراسة السُّلوك

يُمكن تعريف **السّلوك Behavior** بأنَّه الطَّريقة التي يستجيب فيها الحيوان لمُنبهات في بيئته. ربما يكون المُنبِّه بسيطًا مثل اكتشاف وجود الغذاء في البيئة. بهذا المعنى، "تتصرَّف" البكتيريا بالتَّحرُّك نحو تركيز السُّكر الأعلى في الوسط المُحيط بها. هذا التَّصرُّف بسيط جدًا ومُناسب لحياة البكتيريا، ويفسح المجال لهذه المخلوقات للعيش والتَّكاثر.

مع نشوء الحيوانات، فإنَّها احتلت أماكن مُختلفة، وواجهت مشكلات مُتنوعة أثَّرت في حياتها وتكاثرها. وقد أصبح جهازها العصبي وسلوكها أكثر تعقيدًا بشكل مُتلازم. يستقبل جهازها العصبي المعلومات، ويُعالجها، ويُحفِّز استجابات حركية تكيُّفية، نراها أنماطًا للسُّلوك.

مُكوِّنا السُّلوك هما: سببه المُباشر وأصله التَّطوري

يُمكن أن نتحدث عن سلوك الحيوان بطريقتين مُختلفتين: في الأولى، ربما نسأل كيف يتم ذلك كلُّه- أي، كيف توفر حواس الحيوان، أو شبكاته العصبية، أو حالته الدَّاخلية أساسًا فسيولوجيًّا للسُّلوك. "كيفية" السُّلوك هو السؤال عن المُسبِّب القريب *Proximate causation*. لتحليل السبب القريب للسُّلوك، ربما نقيس مُستوى الهرمونات، أو نُسجِّل نشاط السَّيال العصبي في الخليّة العصبية في الحيوان. فمثلًا، قد يُغرِّد ذكر العصفور المُغرِّد خلال موسم التَّكاثر بسبب ارتفاع مُستوى هرمون الجنس الذَّكري التستوستيرون، الذي يرتبط بمُستقبلات في الدِّماغ مُحفِّزًا سلوك التَّغريد؛ هذا التَّفسير يُمكن أن يصف السبب القريب لتغريد الطائر الذَّكر.

لماذا نشأ السُّلوك - أي بحث قيمته التكيفية- هو سؤال يهتم بالمُسبِّب النِّهائي *Ultimate causation*. لدراسة السبب النِّهائي للسُّلوك، نُحاول تحديد كيف أثَّر السُّلوك في بقاء الحيوان أو نجاحه التَّكاثري. يُغرِّد ذكر الطائر لصد ذكور أخرى عن منطقته ولجذب أنثى ليتكاثر معها، وهذا هو التَّفسير النِّهائي أو التَّطوري، لتغريد الذَّكر.

إنَّ لدراسة السُّلوك تاريخًا طويلًا من التَّناقض. أحد مصادر التَّناقض هو السُّؤال فيما إذا كان مُحدِّد السُّلوك هو جينات الفرد أكثر من خبرته وتجربته. بكلمات أخرى، هل سبب السُّلوك الطَّبيعة (الغريزة) أم التربية (الخبرة)؟ في الماضي، كان هذا السُّؤال يُعَدُّ افتراضًا يحتمل إجابة بإما/ أو، ولكننا الآن نعلم أنَّ كلًّا من الغريزة والخبرة يؤديان دورًا مهمًّا، وغالبًا ما يتفاعلان بطرق مُعقدة لإنتاج السُّلوك النِّهائي.

السلوك الغريزي لا يتطلَّب تعلّمًا

ركَّز البحث المُبكر في مجال سلوك الحيوان على أنماط سلوكية تملكها دائمًا أعضاء نوع مُعين استجابة لمُنبه مُعين؛ أي إنَّها، تبدو **سلوكًا فطريًّا، أو غريزيًّا Innate, behaviors**. ولأنَّ السُّلوك نمطيٌّ يظهر بالطريقة نفسها في أفراد مختلفين من النوع نفسه، فإنّ هؤلاء الباحثين الأوائل يُشدِّدون على أنَّه يجب أن يعتمد على مسارات محددة مُسبقًا في الجهاز العصبي. فبحسب وجهة نظرهم، تُنظم هذه المسارات بناء على مُخطَّطات وراثية تجعل الحيوانات تُظهر بشكل أساسي السُّلوك نفسه منذ أول مرة يظهر خلال حياتها.

يعتمد هؤلاء الباحثون بآرائهم على سلوكات مثل سلوك استرجاع البيضة عند الإوز. تحتضن الإوزة بيوضها داخل عشّ. فإنْ لاحظت الإوزة أنَّ بيضة قذفت خارج العُش، فإنَّها تمدُّ رقبتها نحو البيضة، وتنهض، وتُدحرج البيضة نحو العُشّ بحركة جانبية من رقبتها في حين تحضن البيضة تحت منقارها (الشكل 54-1). حتى إن أُزيلت البيضة في أثناء استرجاعها، فإنَّ الإوزة تُكمل السُّلوك، وكأنَّه يقودها برنامج انطلق بالمشهد الأولي للبيضة خارج العُشّ.

يُحفِّز سلوك استرجاع البيضة **مُنبِّه إشارة Sign stimulus**، وهو ظهور بيضة خارج العُش، ويُوفِّر مُكوِّن من مكونات الجهاز العصبي للإوزة **آلية إطلاق الغريزة Innate releasing mechanism**، أي التَّعليمات العصبية للبرنامج الحركي، أو **نمط الفعل الثابت Fixed action pattern**، المسؤول عن استرجاع البيضة. بالتَّعميم أكثر، إنَّ مُنبِّه الإشارة هو إشارة في البيئة تُحفِّز سلوكًا، في حين أن آلية إطلاق الغريزة هي آلية رصد تكشف الإشارة، ويكون نمط الفعل الثابت فعلًا نمطيًّا.

أحد الجوانب المُثيرة للاهتمام في مُنبهات الإشارة هو أنَّها غالبًا غير مُحددة بدقة؛ في بعض الأحيان، يُمكن لأهداف كثيرة مُتنوعة أن تُحفِّز نمط فعل ثابت واحد. فمثلًا، تحاول الإوزة دحرجة كرات قاعدة، وحتى علب المشروبات الغازية وتعيدها إلى أعشاشها. وفضلًا عن ذلك، فحالما تُصبح هذه الأشياء في العُشّ، فإنَّ الإوزة تُميِّز بأنَّها ليست بيوضًا، وتقوم بإخراجها!

مثال شبيه يُوفِّره ذَكَرُ سمك أبو شوكة. فخلال موسم التَّزاوج، تُطوِّر الذُّكور ألوانًا حمراء فاتحة على جانبيها من جهة البطن. تتفاعل الذكور المحددة لمنطقتها بشكل عدائي عند اقتراب ذكور أخرى، مُؤديةً عرضًا عدائيًّا، بل تُهاجم. وعندما لاحظ الباحث نيكو تنبرجن ذكر سمكة أبو شوكة في حوض ماء في المُختبر

الشكل 54-1

استجابة دحرجة البيضة الغريزية في الإوز. تمثل سلسلة الحركات التي تستعملها الإوزة لاستعادة بيضة نمط فعل ثابت. عندما تكتشف مُنبِّه إشارة (في هذه الحالة، بيضة خارج العش)، تقوم الإوزة بمجموعة الحركات كاملة: فهي تمدُّ رأسها نحو البيضة، وتُدحرج البيضة نحو العش بحركة جانبية عن طريق رقبتها، في حين تحضن البيضة تحت مِنقارها.

الشكل 54–2

مُنبِّه إشارة في سمكة أبو شوكة. ذكور سمك أبو شوكة إقليمية جدًا، وتُدافع بشدة عن إقليمها ضد الذُّكور الأخرى. تمتلك الذُّكور الإقليمية بطونًا حمراء؛ لذلك، فهو اللَّون الذي يُحفِّز سلوك العدوانية. في دراسات مِخبرية (يُعرض فيها للأسماك عادة نموذج واحد فقط في المرة الواحدة)، يُحدِّد وجود الشَّريط الأحمر ما إذا كان الذَّكر سوف يتفاعل بعدوانية.

يتصرف بشكل عدائي عند مرور عربة بريد حمراء بجانب الشُّباك، أدرك الباحث أنَّ اللَّون الأحمر هو مُنبِّه الإشارة (الشكل 54-2). وقد أوضحت تجارب لاحقة أنَّ الذُّكور تستجيب لنماذج عدة لا تشبه السمك طالما أنها تمتلك شريطًا أحمر. وقد فاز تنبرجن بجائزة نوبل عام 1973 في الطِّب أو الفسيولوجيا لعمله هذا.

جرت متابعة هذه الظاهرة خطوة إضافية بدراسة ما يُسمَّى **المُنبهات فوق العادية Supernormal stimuli**. فإذا أعطي الحيوان الخيار بين مُنبهي إشارة: أحدهما حجمه طبيعي، والآخر حجمه أكبر بكثير، فإنَّ كثيرًا من الحيوانات تستجيب للإشارة الأكبر. وعلى هذا، إذا أُعطيت الإوزة الخيار بين بيضة إوزة طبيعية، وأخرى بحجم كرة الطائرة، فإنَّها سوف تُحاول دحرجة البيضة الأكبر نحو العُش.

ليس من الواضح سبب وجود المُنبهات فوق العادية. إن ما يجب أن يبقى في البال، على كلّ حال، هو أنَّه في كثير من الحالات، لا توجد المُنبهات فوق العادية في الطَّبيعة. وبذلك، ربما يفضل الإوز بيضًا بحجم كرة طائرة، ولكنَّه لا يُصادف بيضًا بذلك الحجم أبدًا. ربما تطور الإوز ليستجيب للأجسام الأكبر لكي يهتم بالبيض، لا بالحجارة الدَّائرية، الأصغر حجمًا. وبسبب هذا، ربما حابى الانتخاب الطبيعي تطور تفضيل الأجسام الأكبر. هذه الاستجابة العامة ربما أدَّت إلى نتائج غير مُتوقعة في التجارب، ولكنَّها في الغالب لن تُؤدي إلى سلوك ذي خلل تكيُّفي في الطبيعة.

أكد البحث المُبكر في سلوك الحيوان السلوكات الغريزية التي تنتُج من مسارات محددة مسبقًا في الجهاز العصبي، ولذلك فهي على الأغلب مسيطر عليها وراثيًا.

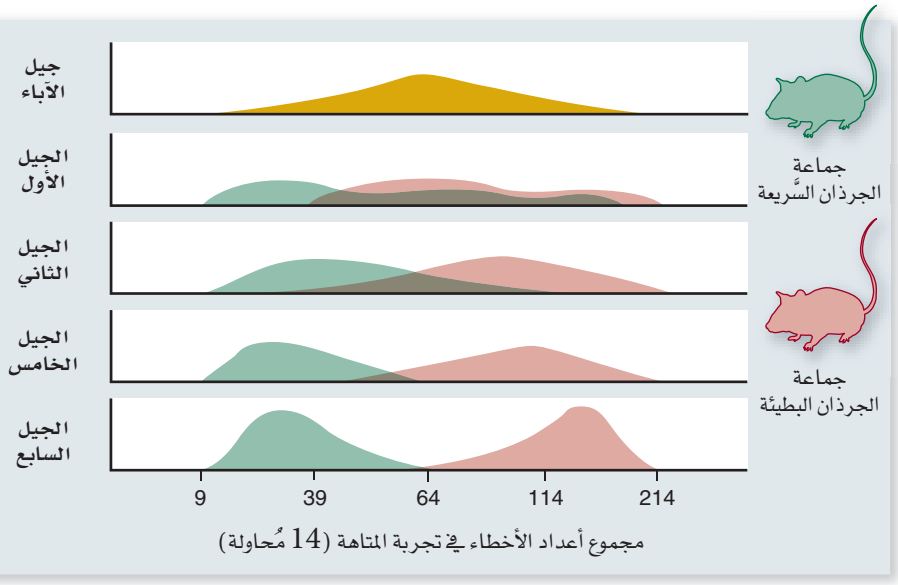
2-54 علم وراثة السُّلوك

تتعلَّق دراسة علم وراثة السُّلوك بمُكونات السُّلوك التي هي وراثية، تحكمها الجينات، وتنتقل من جيل إلى الجيل الذي يليه. وتُشير بيانات متعددة مُتنوعة، من الانتخاب الاصطناعي إلى علم الوراثة الجُزيئية الحديث، إلى أنَّ الاختلافات السُّلوكية بين الأفراد غالبًا ما تعود إلى اختلافات وراثية.

يُمكن اختيار الجرذان بشكل اصطناعي من حيث مقدرتها على التَّعلُّم

في تجربة مشهورة أجريت في أربعينيات القرن الماضي، دُرست مقدرة الجرذان على أن تجد طريقها في متاهة مُكوَّنة من أزقَّة عدَّة مُغلقة ولها فتحة واحدة، حيث تنتظرها جائزة من الطعام. تعلَّمت بعض الجرذان بسرعة أن تعبر المتاهة نحو الغذاء، مرتكبة القليل من المحاولات غير الصحيحة، لكن بعض الجرذان الأخرى أخذت فترة أطول للوصول إلى الطريق الصَّحيح.

قام الباحثون بتكثير الجرذان سريعة التَّعلُّم مع بعضها لإنشاء مُستعمرة "ذكية المتاهة"، وكثَّروا الفئران بطيئة التَّعلُّم لإنتاج مُستعمرة "غبية المتاهة". ثُمَّ تمَّ فحص الأبناء الناتجة في كلّ مُستعمرة على سرعة تعلُّمها على المتاهة. لقد تعلَّم أبناء الجرذان ذكية المتاهة بصورة أسرع حتى من آبائها، وتعلَّم أبناء الجرذان غبية المتاهة بصورة أبطأ حتى من آبائها. تكرار مثل هذا الاختيار أجيالًا عدة أدَّى إلى نوعين من الجرذان مُختلفين جدًا في المقدرة على تعلُّم المتاهة (الشكل 54-3).



مجموع أعداد الأخطاء في تجربة المتاهة (14 مُحاولة)

الشكل 54–3

وراثة التَّعلُّم. الجرذان الأسرع (تلك التي ترتكب أقل الأخطاء) في جماعة الآباء استُعملت لتأسيس إحدى الجماعات (الأخضر)، والجرذان الأبطأ لتأسيس الجماعة الأخرى (الأحمر). في الأجيال اللاحقة، استُعملت الطريقة نفسها لاختيار الجرذان السَّريعة (الأخضر) والبطيئة (الأحمر).

من الواضِّح، أنَّ المقدرة على تعلُّم المتاهة كان وراثيًّا إلى حد ما. إضافة إلى هذا، بدت هذه الجينات مُتخصِّصة لهذا السُّلوك؛ لأنَّ مجموعتي الجرذان لم تختلفا في مقدرتهما على أداء مهام سلوكية أخرى، مثل جريان متاهة أخرى مُختلفة تمامًا. لقد أوضح هذا البحث كيف يُمكن لدراسة واحدة بيان أنَّ للسُّلوك مكوِّنًا وراثيًّا.

أظهرت دراسات التَّوائم في الإنسان تشابهات غير معتمدة على البيئة

يُمكن رؤية دور الوراثة في الإنسان بمُقارنة سلوك التَّوائم المُتطابقة (الصنوية). التَّوائم المُتطابقة، كما يُظهر الاسم، مُتطابقة وراثيًّا، وأغلب مجموعات التَّوائم المُتطابقة نمت في البيئة نفسها، لذلك، لا يمكن أن نُحدِّد ما إذا كانت التَّشابهات في السُّلوك سببها التَّشابه الوراثي، أم من خبرات بيئية تشاركت بها في أثناء نموها (جدل الوراثة ضد البيئة التقليدي). في بعض الحالات، على كلّ حال، انفصل فيها التوءمان عن بعضهما، وتربى كلّ واحد عند عائلة مُختلفة.

أظهرت دراسة حديثة لخمسين مجموعة من هذه التَّوائم تشابهات عدة في الشَّخصية، والمزاج، وحتى في أنشطة أوقات الفراغ، على الرَّغم من أنَّ التَّوائم تربَّت في بيئات شديدة التباين. تُشير هذه التَّشابهات إلى أنَّ الوراثة تؤدي دورًا في تحديد السُّلوك، حتى في الإنسان، على الرَّغم من أنَّ الأهمية النِّسبية للوراثة مُقابل البيئة ما زالت قيد النِّقاش السَّاخن.

يبدو أن بعض السلوكات يتحكم فيها جين واحد

تقترح دراسات تعلُّم المتاهة والتَّوائم المُتطابقة أنَّ الجينات تؤدي دورًا في السُّلوك، ولكن بحثًا حديثًا وفَّر تفاصيل وفيرة جدًا عن الأساس الوراثي للسُّلوك. ارتبطت طفرات عدة، في كلّ من ذبابة الفاكهة *Drosophila* والفئران، بعيوب سلوكية مُحدَّدة.

في ذبابة الفاكهة، مثلًا، الأفراد التي تمتلك أليلات بديلة لجين واحد تختلف بشكل كبير في سلوك تغذيتها، عندما تكون يرقة: اليرقة التي بها أحد الأليلات تتحرَّك بشدة حالما تتغذَّى، ولكن الأفراد ذات الأليل البديل تكون قليلة الحركة. وهناك تنوع واسع من الطَّفرات في جينات أخرى معروفة الآن في ذبابة الفاكهة يُمكن لها أن تُؤثر في كلّ ناحية من سلوك المغازلة تقريبًا.

لقد دُرست الطُّرق التي تُؤثر بها الاختلافات الوراثية في السُّلوك مدة طويلة في جينات الفأر. فمثلًا، بعض الفئران التي بها طفرة معينة تُعاني مشكلة تذكُّر معلومات تعلَّمتها قبل يومين عن مكان الأشياء. يظهر هذا الفرق لأنَّ الفئران ذات الطَّفرة لا تُنتج أنزيمًا اسمه المفسفر المعتمد على كالسيوم وكالموديولين α–calcium– calmodulin–dependent kinase II، الذي يؤدي دورًا مُهمًّا في عمل قرن آمون، وهي منطقة في الدِّماغ لها دور في التَّعلُّم المكاني (ذُكر في الفصل الـ 46).

لقد سمحت البيولوجيا الجُزيئية الحديثة وطُرقها بدراسة دور الوراثة في السُّلوك بدقة أعلى. فمثلًا، ذكور الفئران المُهندسة وراثيًّا لتفقد القدرة على تكوين أكسيد النتريك، وهو ناقل عصبي في الدِّماغ، ظهر لديها سلوك عدواني مُتزايد.

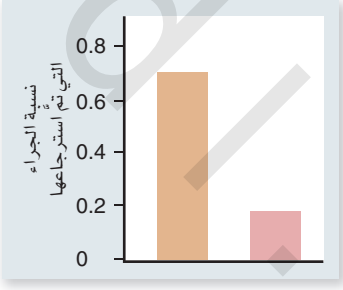
حدث اكتشاف رائع عام 1996، عندما اكتشف العلماء جينًا جديدًا، *fosB*، الذي على ما يبدو يُحدِّد إن كانت إناث الفئران تُربي صغارها بطرق مُعيَّنة. الإناث التي لديها كلا الأليلين في جين *fosB* مُعطلان تتحرَّى مبدئيًّا صغارها حديثي الولادة، ثُمَّ تتجاهلهم، بعكس الإناث الطَّبيعيات اللواتي يُظهرن سلوك العناية والحماية (الشكل 54–4).

ينتج هذا الإهمال على ما يبدو عن تفاعل تسلسلي. عندما تتحرَّى الأمهات صغارها الجُدد ابتداءً، فإنَّ معلوماتٍ قادمة من حواس السَّمع، والشَّم، واللَّمس تنتقل إلى تحت المهاد، حيث تنشط أليلات الجين *fosB*، فتُنتج بروتينًا مُحدَّدًا، يُنشِّط بدوره

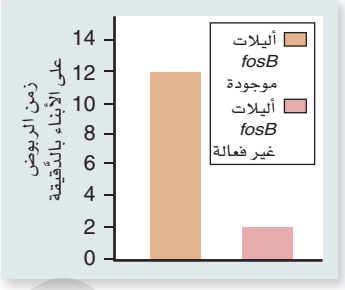
أنزيمات وجينات أخرى تُؤثِّر في الدَّائرة العصبية داخل تحت المهاد. تجعل هذه التَّعديلات داخل دماغ الأنثى تستجيب كأم نحو صغارها. وعلى العكس، في الأمهات اللاتي تنقصها أليلات *fosB*، يتوقف هذا التَّفاعل في منتصف الطَّريق. لا تُشَطَّ أي بروتينات، ولا يتمُّ إبراق الدَّائرة العصبية، ولا ينتُج سلوك الأمومة.

أ.

ب.



د.



جـ.

الشكل 54-4

خلل وراثي في عناية الأم. أ. في الفئران، تعتني الأمهات الطبيعيات بنسلها عناية جيدة جدًا، كاسترجاعهم عندما يتحركون بعيدًا، والربوض عليهم. ب. أمهات بأليل *fosB* المُطفَّر لا تُؤدي مثل هذه السلوكات، بل تترك جراءها مكشوفة. جـ. كمية الوقت الذي لوحظت فيه إناث الفئران تربض بحالة إرضاع. د. نسبة الجراء التي تمَّ استرجاعها عندما حُرِّكت بشكل تجريبي.

استقصاء

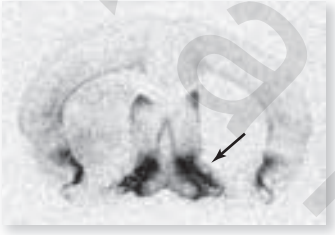
لماذا يُؤدي نقص أليلات *fosB* إلى عدم انتباه الأم؟

مثال مُدهش آخر للأساس الوراثي للسُّلوك يتعلق بنوعي قوارض في أمريكا الشَّمالية: خُلد البراري والخلد الجبلي. يختلف هذان النوعان القريبان من بعضها في سلوكهما الاجتماعي: إذ ترتبط ذكور خُلد البراري وإناثه بزواج أحادي، ويعملان معًا لتنشئة صغارهما، في حين يتزاوج ذكور الخلد الجبلي وإناثه، ويذهب كلّ منهما في طريق مُنفصل.

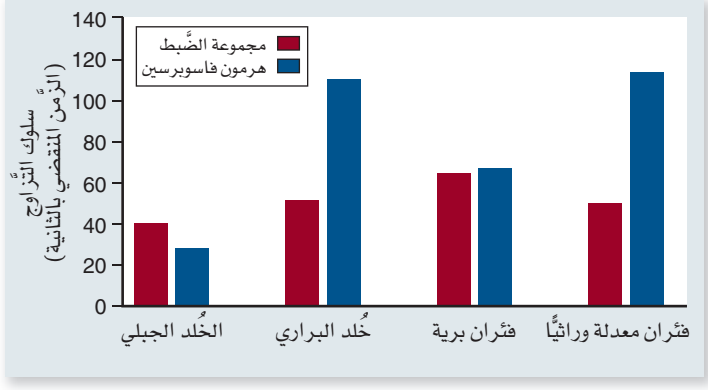
تمَّت دراسة الفروق بين هذين النَّوعين بشكل مُكثَّف. تُؤدي عملية التَّزاوج إلى إطلاق ببتيدات عصبية تُدعى فاسوبريسن وأُكسيتوسين في كلا نوعي الخُلد (كذلك في الكثير من أنواع الثدييات). تختلف استجابة الخُلد لهذين الببتيدين، بشكل شديد، فحقن أي منهما في خُلد البراري يُؤدي إلى ازدواج الذكور والإناث، حتى دون جماع. وعلى العكس، فحقن مادة كيميائية تُثبِّط عمل هذين الببتيدين العصبيين تجعل خُلد البراري لا يزدوج بعد الجماع. في المقابل، لا يتأثر الخُلد الجبلي بأيٍّ من هذه العمليات.

يُعزى سبب هذه الاستجابات المُختلفة إلى اختلافات بين الأنواع في تركيب الدِّماغ (الشكل 54-5). يمتلك خُلد البراري كثيرًا من مُستقبلات هذه الببتيدات في مكان مُحدَّد من الدِّماغ، هو النواة المتكئة، حيث تُشارك هذه المستقبلات على ما يبدو في إظهار سلوك الارتباط. وعلى العكس، توجد كمية قليلة من المُستقبلات موجودة في المنطقة نفسها من دماغ الخُلد الجبلي. وقد وجد، في تجارب مخبرية

ب. الخُلد الجبلي



أ. خُلد البراري



جـ.

الشكل 54-5

الأساس الوراثي لسلوك الارتباط في نوعين من القوارض. أ. و ب. خُلد البراري (*Microtus ochrogaster*) والخُلد الجبلي (*M. montanus*) يختلفان في توزيع نوع من أنواع مُستقبلات الفاسوبريسين Vasopressin في الدِّماغ. جـ. فئران مُعدَّلة وراثيًّا أعدت من نسخة جينات المُستقبل الخاصة بخُلد البراري تستجيب لحقن الفاسوبريسين بإظهارها مُستويات أعلى من سلوك الازدواج للتكاثر في مُحاولات مدتها 5 دقائق مُقارنةً باستجابتها لحقن ضابط التَّجربة. في المقابل، لا تُظهر الفئران البرية الطبيعية أيًّا من هذه السلوكات.

osekkan.com

على خُلد البراري، أن إغلاق مثل هذه المُستقبلات يُؤدي إلى منع الارتباط، في حين يُؤدي تنشيطها إلى سلوك الارتباط.

وقد تمَّ الكشف حديثًا عن الأساس الوراثي لهذه الاختلافات. فقد تعرَّف العلماءُ الجينَ المسؤولَ عن صناعة مُستقبلات الببتيدات، واكتشفوا وجود اختلافات في تركيب DNA بين النَّوعين. ولاختبار فرضية أنَّ هذا الاختلاف الوراثي هو المسؤول عن الاختلاف في السُّلوك، أعدَّ العلماء فأرًا مُعدَّلًا وراثيًّا يحمل نسخة من جين خُلد البراري. وبشكل مطابق للتوقعات، أظهر الفأر المُعدَّل وراثيًّا – عندما حقن بفاسوبريسن – سلوكًا تزاوجيًّا شبيهًا إلى حدٍّ كبير بسلوك خُلد البراري، أمّا الفأر الطبيعي فلم يظهر أي استجابة (انظر الشكل 54-5).

يدعم الأساس الوراثي للسُّلوك تجارب انتخاب اصطناعية، ودراسات على التَّوائم المُتطابقة، ودراسات على سلوك الحيوانات ذات الطَّفرة الوراثية. أدَّت تطوُّرات حديثة في مجال البيولوجيا الجُزيئية إلى اكتشاف جينات مُحدَّدة تتحكَّم في السُّلوك.

3-54 التَّعلُّم

كثير من الأنماط الوراثية التي يُظهرها الحيوان ليست ناتجة عن الغريزة وحدها. ففي حالات عدَّة، يُعدِّل الحيوان سلوكه بناء على خبرات سابقة، وهي عملية تُسمَّى **التَّعلُّم Learning**. تمَّ دراسة دور التَّعلُّم بدايةً بشكل مكثف على القوارض في المُختبرات، لكن الباحثين الآن يستقصون عمليات التَّعلُّم وقدراته على عدد واسع من المخلوقات.

يحدث التَّعود عندما تستجيب المخلوقات بشكل أقل للمُنبِّه مع الوقت

أبسط أنواع التَّعلُّم لا يحتاج من الحيوان إلى أن يربط بين مُنبهين أو مُنبه واستجابة. شكل من أشكال التَّعلُّم غير الارتباطي *Nonassociative learning* هو **التَّعود Habituation**، الذي يُمكن تعريفه بتناقُص الاستجابة لمُنبه مُتكرِّر ليس له عواقب سلبية أو إيجابية. في كثير من الحالات، يُثير المنبه استجابة قوية للمرة الأولى، لكن قوة الاستجابة تقل بالتَّدريج مع التَّعرض المُتكرر.

فمثلًا، ترى الطُّيور الصغيرة أجسامًا عدَّة تتحرَّك حولها. في البداية، تستجيب بأنّ تربض للأسفل، وتبقى في حالة سكون. بعض الأجسام، مثل الأوراق الساقطة أو بعض الأفراد من نوعها نفسه تطير قريبًا، وتُشاهد بكثرة، وليس لها أيّ تأثير سلبي أو إيجابي في الصغار. مع الوقت، قد تعتاد الطُّيور الصَّغيرة على مثل هذه المُنبهات، فتتوقف عن الاستجابة. لذلك، يُمكن اعتبار التَّعود على أنَّه تعلم عدم الاستجابة إلى مُنبه.

إنَّ من المُهم أن تكون هناك قُدرة للحيوان على أن يتجاهل المُنبهات غير المُهمة خصوصًا، وهو يُواجه مجموعة كبيرة عن المُنبهات في بيئته المُعقَّدة؛ إنَّ الحيوانات التي لا تقوم بعمل هذا تفشل في التَّركيز على الأنشطة المُهمة، مثل إيجاد الطَّعام، وتجنُّب المُفترسات، وربما ستترك نسلًا قليلًا في الجيل المقبل.

يربط التَّعلُّم الارتباطي بين المُنبه والاستجابة

التغيُّر في السُّلوك الذي يتعلَّق بالربط بين مُنبهين، أو بين مُنبه واستجابة، يُدعى **التَّعلُّم الارتباطي Associative learning** (الشكل 54-6). يتعدَّل السُّلوك، أو يُصبح شرطيًّا *Conditioned*، من خلال الارتباط. يُعدّ هذا الشَّكل من التَّعلُّم أكثر تعقيدًا من التَّعود. هناك نوعان رئيسان من التَّعلُّم الارتباطي هما: الارتباط التقليدي والارتباط الفاعل، وهما يختلفان في طريقة تكوين الارتباط.

الارتباط التقليدي

في **الارتباط التقليدي Classical conditioning**، يجعل العرض المُزدوج لنوعين مُختلفين من المُنبهات الحيوان يُشكِّل ارتباطًا بين المُنبهين. الارتباط التقليدي يُدعى أيضًا **تكيفًا أو ارتباط بافلوف Pavlovian conditioning**، نسبة لعالم النَّفس الروسي إيفان بافلوف، الذي كان أول من وصفه.

قدَّم بافلوف لحمًا مطحونًا، وهو مُنبِّه غير شرطي *Unconditioned stimulus*، إلى كلب، فلاحظ أنَّ الكلب يستجيب بإسالة اللُّعاب، وهذه استجابة غير شرطية *Unconditioned response*. إذا تمَّ تقديم مُنبِّه ليس له علاقة، مثل قرع جرس، بشكل مُتكرِّر في الوقت نفسه مع اللَّحم المطحون، فإنَّ الكلب سيسيل لعابه سريعًا استجابة لقرع الجرس وحده. لقد تعلم الكلب الربط بين المُنبِّه الذي ليس له علاقة، أي قرع جرس، ومؤثر تقديم اللَّحم المطحون. إنَّ استجابته لمُنبِّه الصوت، عندئذ، ستكون شرطية، ويُدعى صوت الجرس المُنبِّه الشرطي *Conditioned stimulus*.

الارتباط الفاعل

في **الارتباط الفاعل Operant conditioning**، يتعلم الحيوان أن يربط استجابة سلوكية مع المُكافأة أو العقاب. درس عالم النَّفس الأمريكي ب. ف. سكِنَر تعلُّم الارتباط الفاعل في الجرذان عن طريق وضعها في جهاز يُدعى "صندوق سكنر". حالما يبدأ الجرذ باستكشاف الصندوق، فإنَّه يضغط مفتاحًا بطريق المصادفة، مُسببًا تدفق بعض الغذاء. في البداية، يتجاهل الجرذ المفتاح، ويأكل الغذاء، ويستمر في الحركة. على كلّ حال، يتعلَّم الجرذ بسرعة أن يربط بين الضَّغط على المفتاح (استجابة سلوكية) والحصول على الغذاء (الجائزة التعزيز). وعندما يكون جائعًا، فإنَّه يقضي مُعظم وقته في الضَّغط على المفتاح. هذا النَّوع من التَّعلُّم عن طريق التَّجربة والخطأ مُهم جدًا عند مُعظم الفقريات.

اعتاد علماء النَّفس المُقارن على الاعتقاد أنَّ أي مُنبهين يُمكن أن يرتبطا معًا عن طريق الارتباط التقليدي، وأنَّ الحيوانات يُمكنها أن تتكيَّف لأداء أيّ سلوك

يمكن تعلمه استجابة لأي مُنبِّه عن طريق الارتباط الفاعل. وكما سترى في النِّقاش الآتي، هذه النَّظرة قد تغيَّرت، إذ يعتقد الباحثون اليوم، أنَّ الغريزة تقود التَّعلُّم عن طريق تحديد نوع المعلومات التي يُمكن تعلُّمها عن طريق الارتباط.

الغريزة (الفطرة) والتَّعلُّم

من الواضح الآن أنَّ بعض الحيوانات تمتلك ميلًا فطريًّا نحو تكوين ارتباطات مُعينة. فمثلًا، إذا أُعطي الجرذ طعامًا على هيئة حبيبات وفي الوقت نفسه تعرَّض إلى الأشعة السِّينية (التي تُسبِّب لاحقًا الغثيان)، فإنَّ الجرذ يتذكَّر مذاق الغذاء، ولكن ليس حجم حبيباته، وفي المُستقبل سوف يتجنَّب الغذاء بذلك المذاق، ولكنَّه سوف يأكل بسهولة حبيبات بالحجم نفسه إن كان لها مذاق مُختلف.

بالطريقة نفسها، يُمكن للحمام أن يتعلَّم ربط الغذاء مع الألوان، ولكن ليس مع الأصوات. على العكس من ذلك، يستطيع الحمام الربط بين الخطر والأصوات، وليس الألوان.

هذه الأمثلة على الاستعداد التَّعلُّمي تُظهر أنَّ ما يُمكن للحيوان أن يتعلمه يتأثر بيولوجيًّا، أي إنَّ التَّعلُّم مُمكن فقط ضمن حدود وضعتها الغريزة. وقد تطوَّرت البرامج الفطرية؛ لأنَّها تُؤكد الاستجابات الارتباطية. في الطبيعة، الطَّعام السَّام لجرذ يُحتمل أن يكون له مذاق مُعين؛ ولهذا، من التكيف أن تربط المذاق مع شعور المرض الذي يُمكن أن يتطور بعد ساعات. البذور التي تأكلها حمامة قد يكون لها لون مُعين تراه الحمامة، ولكنها لا تعطي صوتًا يُمكن للحمامة أن تسمعه.

إنَّ بيئة الحيوان هي المفتاح لفهم قدراته الذِّهنية. بعض أنواع الطُّيور، مثل كاسر الجوز، يتغذَّى على البذور. عندما تكون البذور مُتوافرة، تقوم هذه الطُّيور بخزن البذور في مخابئ تحت الأرض؛ كي تتغذَّى عليها خلال الشِّتاء. الآلاف من المخابئ يُمكن دفنها، ومن ثَمَّ استرجاعها لاحقًا، وأحيانًا بعد أكثر من تسعة أشهر. بعضنا قد يتوقع أن يكون للطُّيور ذاكرة مكانية خارقة، وهذا ما تمَّ فعلًا التحقق منه (الشكل 54-7). فالطُّيور خازنة البذور الأخرى، تمتلك قرن آمون، وهو مركز خزن الذَّاكرة في الدِّماغ، كبير بشكل غير طبيعي.

الشكل 54-7

يمتلك طائر كسارة الجوز ذاكرة غير عادية. يُمكن لطائر كسارة الجوز، *Nucifraga columbiana* أن يتذكَّر مواقع أكثر من 2000 مخبأ بذور بعد أشهرٍ من إخفائها. بعد إجراء التَّجارب، توصَّل العلماء إلى أنَّ الطيور تستخدم خصائص في الموقع، وأهدافًا مُحيطة أخرى بوصفها مراجع مكانيةً لحفظ مواقع المخابئ.

التَّعود شكل بسيط من التَّعلُّم لا يتطلب الرَّبط بين المُنبهات والاستجابات. على العكس، التَّعلُّم الارتباطي (الارتباط التقليدي، والارتباط الفاعل) يتطلَّب تكوين ربط بين مُنبهين أو بين سلوك واستجابة.

أ. ب. جـ.

الشكل 54-6

تعلُّم ما هو قابل للأكل. التَّعلُّم الارتباطي له علاقة بتفاعلات المُفترس والفريسة. أ. عرضت على ضفدع بسيط نحلةٌ طنَّانة بوصفها طعامًا. ب. لُسع الضفدع، و (جـ) ومن ثم تجنَّب أكل النَّحل الطنَّان أو أي حشرة أخرى لها ألوان سوداء وصفراء. لقد ربط الضِّفدع بين مظهر الحشرة والألم، فعدَّل سلوكه.

4-54 تطوُّر السُّلوك

يُميِّز علماء أحياء السُّلوك الآن أنَّ للسُّلوك مُكوِّنات وراثية وتعلُّمية. وقد ناقشنا في هذا الفصل حتى الآن تأثير الجينات والتَّعلُّم مُنفصلين. ولكن كما سوف تُلاحظ، فإنَّ هذين العاملين يتداخلان خلال التَّطور لتشكيل السُّلوك.

تُؤثر تفاعلات الآباء مع الأبناء في الإدراك والسُّلوك

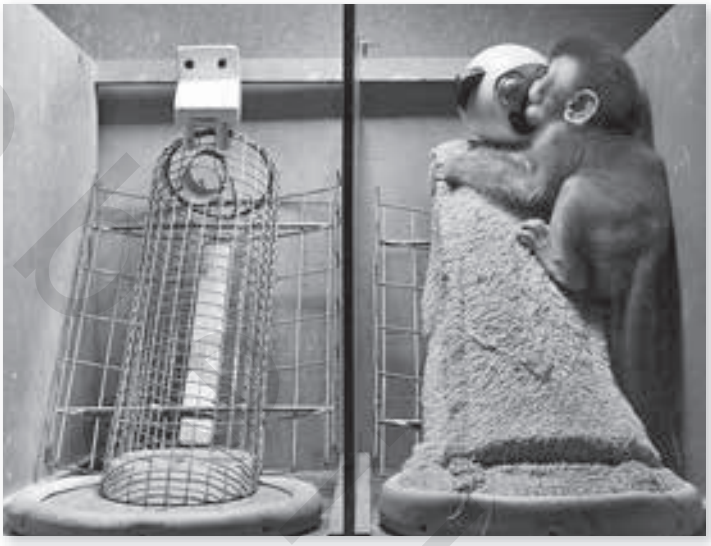
حالما ينضج الحيوان، فإنَّه قد يُكوِّن ارتباطات سلوكية مع أفراد آخرين، أو يُطوِّر خيارات أخرى تُؤثِّر في سلوكه لاحقًا في الحياة. هذه العملية تُدعى **الانطباع** أو **الدَّمغ Imprinting**، وتُعدّ أحيانًا نوعًا من التَّعلُّم.

في انطباع البنوة *Filial imprinting*، تتكوَّن ارتباطات اجتماعية بين الآباء والأبناء. فمثلًا، تبدأ صغار الطُّيور لبعض الأنواع في اللَّحاق بأمها بعد ساعات قليلة من الفقس، وتُسبِّب استجابة اللَّحاق هذه تكوين رابطة بين الأم والصغير. على كلّ حال، التَّعرض الأولي لصغار الطُّيور يُحدِّد كيفية تكوُّن هذا الانطباع. لقد ظنَّ عالم السُّلوك الألماني كونراد لورينز أنَّ الإوزة سوف تتبع أول جسم تراه بعد الفقس، وتُوجِّه سلوكها الاجتماعي نحو ذلك الجسم. ربَّى لورينز إوزًا من البيض، وعندما عرض نفسه بوصفه نموذجًا للانطباع، عاملته الصِّغار كما لو أنَّه أحد أبويها، تلحق به بإطاعة تامة (الشكل 54-8). يكون نجاح الانطباع أعلى ما يُمكن في فترة حرجة (تقريبًا بعد 13-16 ساعة من الفقس عند الإوز).

أوضحت دراسات عدَّة أنَّ التَّفاعلَ الاجتماعيَّ الذي يحصل بين الآباء والأبناء مهمٌ للتطوُّر الطبيعي في السُّلوك. فقد أعطى عالم النفس هاري هارلو قرودًا رايزيسية رضيعة ويتيمة الفرصة لإقامة علاقات اجتماعية مع "والدتين" بديلتين: إحداهما مصنوعة من ثياب ناعمة تُغطي إطارًا من الأسلاك، والأخرى مصنوعة من الأسلاك فقط (الشكل 54-9). وقد اختارت القرود الرَّضيعة أن تقضي وقتها مع الأم ذات الثياب، حتى إنْ كانت الأم من الأسلاك هي وحدها التي قدَّمت الغذاء، ما يشير إلى أنَّ اتصال القماش والملمس، وليس التَّزويد بالغذاء، ربما يكون من

الشكل 54-8

أبٌ غير محتمل. تتبع صغارُ الإوز المُتحمِّسة العالِمَ كونراد لورينز كما لو أنَّه أبوها. إنَّه الهدف الأول الذي رأوه بعد أن فُقسوا، واستعملوه نموذجًا للانطباع أو للدَّمغ. فاز لورينز بجائزة نوبل عام 1973 للطِّب أو الفسيولوجيا لعمله هذا.



الشكل 54-9

مُحاولات الاختيار عند القرود الرَّضيعة. إذا أُعطي الخيار بين إطار معدني يزوِّدها بالطَّعام، وإطار مُشابه غُطِّي بالثياب، ووضع عليه رأس قرد، فإنَّ القرود الرايزيسية اليتيمة تختار الشَّكل الشبيه بالقرد على الشَّكل الذي زوَّدها بالغذاء.

بين الخصائص الأساسية في الأم التي تُشجِّع الرَّضيع على الارتباط الاجتماعي. وقد أظهرت دراسات أخرى أنَّه إذا حُرم رضيع القرد من الاتصال الاجتماعي الطَّبيعي، فإنَّ تطوره يختل، وأن الزِّيادة في درجة الحرمان تُؤدي إلى زيادة الخلل في السُّلوك الاجتماعي خلال مرحلة الطُّفولة والبلوغ. وتُشير دراسات على الأيتام الرَّضيعة من البشر تمت بشكل مُشابه إلى الحاجة إلى "شكل أم" للنُّمو الطَّبيعي والتَّطور النفسي.

أظهر بحث حديث الحاجة البيولوجية إلى المنبه الذي يحدث خلال تفاعل الأب والابن خلال بداية الحياة. تلعق إناث الجرذان صغارها بعد الولادة، وهذا المُنبِّه يُنبِّط إطلاق مادة كيميائية تُشبه الهرمون يُمكن لها أن تُثبِّط النُّمو الطبيعي. تمتلك الصغار التي تستقبل تنبيه اللَّمس الطَّبيعي أيضًا مُستقبلات دماغية أكثر للهرمونات السكرية القشرية، وخلايا عصبية أطول عمرًا، وأكثر تحمُّلًا للضَّغط النَّفسي. وأطفال البشر الخداج الذين يتمُّ تدليكهم يكسبون الوزن بسرعة. تُشير هذه الدِّراسات إلى أنَّ الحاجة إلى تفاعل اجتماعي طبيعي تستقر في الدِّماغ، وأنَّ اللَّمس ونواحيَ أخرى من الاتصال بين الآباء والأبناء مُهمة للتَّطور الفيزيائي والسّلوكيّ.

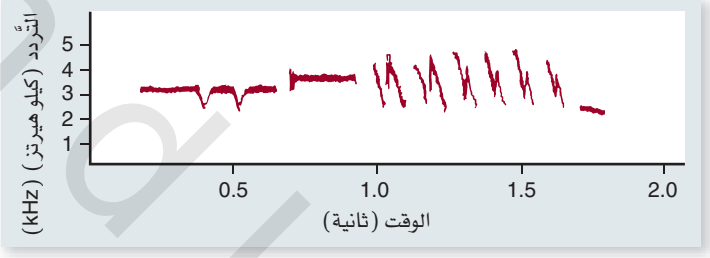
الانطباعُ الجنسيُّ Sexual imprinting عمليةٌ يتعلَّم فيها الفرد توجيه سلوكه الجنسي نحو أفراد من النَّوع نفسه. وقد أظهرت **دراسات التَّبني الهجين Cross-fostering**، التي تتمّ فيها تنشئة أفراد نوع مُعين من قبل أبوين من نوع آخر أنَّ هذا النَّوع من الانطباع يحدث أيضًا مُبكرًا في الحياة. في أغلب أنواع الطُّيور، أظهرت الدِّراسات أنَّ الطائر المُتبنى سوف يُحاول التزاوج مع أفراد من النَّوع المُتبني عندما ينضج جنسيًّا.

ربما تتفاعل الفطرة (الغريزة) والتَّعلُّم في أثناء تطور السُّلوك

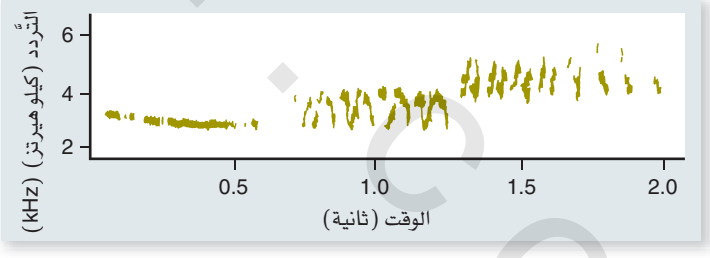
يُطلق ذَكَرُ عصفور الدُّوري ذو التَّاج الأبيض البالغ تغريدة غزل مُتخصِّصة في النَّوع في أثناء فصل التَّزاوج. تكتسب ذكور الطُّيور الشَّابة التَّغريدة عن طريق خليط من الفطرة والتَّعلُّم.

في إحدى التَّجارب، ربَّى الباحثون ذكور طيور في حاضنات عازلة للصَّوت، ومُجهزة بسمّاعات ومُكبِّرات صوت. بهذه الطَّريقة، كان الباحثون يتحكَّمون فيما يسمعه الطائر في أثناء نضجه، وسجلوا التَّغريد الذي يُطلقه، وهو بالغ. عصافير الدُّوري ذو التَّاج الأبيض التي لم تسمع أي تغريد، أو التي سمعت تغريدًا لنوع آخر، هو الدُّوري المُغرِّد، غرَّدت كبالغ ألحانًا ضعيفة (الشكل 54-10). ولكن الطُّيور التي سمعت تغريدًا للنوع نفسه، أو التي سمعت ألحانًا من كلٍّ من الدُّوري ذي التَّاج الأبيض والدُّوري المُغرد، غرَّدت بشكل مُتطور جدًا، ألحانًا للدُّوري ذي التَّاج الأبيض، عندما أصبحت بالغة.

تقترح هذه النتائج أنَّ هذه الطُّيور تمتلك **قالبًا وراثيًّا Genetic template**، أو برنامجًا غريزيًّا، يقودها لتعلُّم التَّغريدة المُناسبة. خلال مرحلة حرجة في التَّطور، يتقبَّل القالب التَّغريدة المُناسبة بوصفها نموذجًا. لذا، يعتمد اكتساب التَّغريدة على التَّعلُّم، ولكن تغريدة النَّوع الصحيحة هي التي يُمكن تعلُّمها؛ إنَّ القالب الوراثي للتَّعلُّم اختياري.



أ.



ب.

الشكل 54-10

تطوُّر التَّغريد في الطُّيور. أ. التسجيلات الصوتية لتغريدات أصدرتها ذكور عصفور الدوري ذي التاج الأبيض (*Zonotrichia leucophrys*) التي تعرَّضت لتغريد أفراد من نوعها نفسه خلال التَّطور الجنيني كانت مُختلفة عن (ب) تلك التي أصدرتها ذكور عصفور دوري لم تتعرَّض لتغريد خلال التَّربية. يُشير هذا الاختلاف إلى أنَّ البرنامج الوراثي نفسه غير كافٍ لإصدار تغريد طبيعي.

الشكل 54-11

مُتطفِّلات الحضانة. تضع طيور الوقواق بيوضها في أعشاش أنواع أخرى من الطيور. ولأنَّ صغار الوقواق (الكبير على اليمين) ربَّتها أنواع أخرى (مثل طائر جُشْنَة المرج، الطائر الأصغر على اليسار)، فإنها لم تحصل على فرصة لتعلُّم تغريد الوقواق؛ إنَّ تغريد الوقواق الذي سوف يُغرِّده لاحقًا غريزيٌّ.

ولكن التَّعلُّم يؤدي دورًا بارزًا أيضًا. إذا أُصيب عصفور دوري شاب أبيض التَّاج بالصمَّم بعد أن سمع صوت تغريد أبناء نوعه خلال الفترة الحرجة، فإنَّه سوف يغرد ألحانًا ضعيفةً عند بلوغه. ولهذا، يجب أن "يستمع" العصفور لنفسه، وهو يُغرِّد، ويُطابق بين ما سمعه والنَّموذج الذي قبله قالبه.

وعلى الرَّغم من أنَّ هذا التَّفسير لتطوُّر التَّغريد بقيَ دون مُنافسة سنوات عدة، فإن بحثًا جديدًا أظهر أنَّ العصفور الدُّوري أبيض التَّاج يُمكن أن يتعلَّم تغريد نوع آخر في ظروف مُعينة. فإذا وُضع ذكر حسون التُّوت حيًّا في قفص بجانب ذكر دوري صغير، فإنَّ ذكر الدُّوري الصَّغير سيتعلَّم تغريد عصفور الحسون. يُشير هذا الاكتشاف إلى أنَّ المُنبهات الاجتماعية – في هذه الحالة، مقدرته على رؤية طائر آخر- ربما تكون أكثر تأثيرًا، من التَّغريد المُسجل على أشرطة تسجيل، في تعديل البرنامج الفطري الذي يُوجِّه تطوُّر التَّغريد.

لا تمتلك ذكور بعض أنواع الطُّيور أي فرصة لأن تسمع تغريد أبناء نوعها. في مثل هذه الحالة، يبدو أنَّ الذُّكور "يعرفون" تغريد أبناء جنسهم بشكل فطري. فمثلًا، طيور الوقواق هي مُتطفِّلات حضانة؛ تضع الإناث بيوضها في عش نوع آخر من الطُّيور، والصِّغار التي تفقس تربيها آباء بالتَّبني (الشكل 54-11). عندما تبلغ طيور الوقواق، فإنَّها تُغرِّد لحن أبناء نوعها لا تغريد آبائها بالتَّبني. ولأنَّ الذُّكور مُتطفلات الحضانة تسمع على الأغلب تغريد الأنواع المُضيفة خلال النُّمو، فإنَّ من التكيف بالنِّسبة إليها أن تتجاهل مثل هذه المُنبهات "غير الصحيحة". إنها لا تسمع تغريد أي ذكور بالغة من أبناء نوعها، لهذا لا تُوجد نماذج تغريد صحيحة مُتوافرة. في هذه الأنواع، أنتج الانتخاب الطَّبيعي تغريدًا موجّهًا وراثيًّا بشكل كامل.

إنَّ التَّفاعلات التي تحدث خلال مراحل حرجة من التَّطور مُهمة جدًا لتَّطور السُّلوك الطَّبيعي. يؤدي الاتصال الجسدي دورًا مُهمًّا في النُّمو، وفي تطوُّر الرَّاحة النَّفسية.

5-54 الإدراك (التعرف العقلي) عند الحيوان

إنَّ الدَّرجة التي "يُفكِّر" بها الحيوان ما زالت قيد النِّقاش المُكثَّف. الكثير منا لاحظ سلوك قِط أو كلب أليف جعلنا نعتقد أنَّ للحيوان نوعًا من قُدرة التَّفكير أو من الاستنتاج. منذ عقود عدة، على كلّ حال، رفض دارسو سلوك الحيوان بشدَّة فكرة أنَّ الحيوانات من غير البشر يُمكن لها أن تُفكر. وفي الحقيقة، أوضح عالم السُّلوك لويد مورجان في أواخر القرن التاسع عشر أنَّ أحدنا يجب عدم افتراضه سلوكًا ما يُمثل التَّفكير الواعي، إن كان هناك أي تفسير آخر يحول دون افتراض الوعي. إن المقاربة السَّائدة كانت أن تُعامل الحيوانات وكأنَّها استجابت للبيئة من خلال سلوكات فطرية ومن خلال تعلُّم بسيط، فطري ومُبرمج.

في السنوات الحديثة، جرى إعطاء اهتمام واسع لموضوع إدراك الحيوان. وكان السُّؤال الأساسي: هل تُظهر الحيوانات **سلوكًا تعرفيًا إدراكيًا Cognitive behavior** – أي، هل تقوم بمُعالجة المعلومات، وتستجيب بطريقة تُظهر التَّفكير (الشكل 54-12)؟

ما أنواع السُّلوك التي يُمكن أن تُظهر الإدراك؟ هناك حالات عدَّة تُظهر القُدرات الإدراكية:

- بعض الطُّيور في المناطق المدنية في منتصف القرن العشرين، حيث كان توزيع الحليب على البيوت شائعًا، تعلَّمت أن تنزع أغطية القصدير عن زجاجات الحليب غير المُتجانس لتصل إلى القشدة التي تحتها؛ وقد تعلَّمت طيور أُخرى هذا السُّلوك عن طريق المُلاحظة.
- تعلَّم قرد المكاكا الياباني أن يغسل الرَّمل عن البطاطا، وأن يغسل الحبوب بالماء؛ لإزالة الرَّمل عنها.

ب.

أ.

الشكل 54-12

تفكير الحيوان. أ. هذا الشمبانزي ينزع الأوراق من على غصن شجرة، وسيستعمله مجسًّا لعش النَّمل الأبيض. هذا السُّلوك يُظهر بشدة أنَّ الشَّمبانزي يُخطط بوعي للأمام، مع معرفة تامة لما ينوي أن يفعل. ب. ثعلب البحر هذا يستعمل صخرة بوصفها "سندانًا" لكسر محارة ليفتحها. ربما يبقي ثعلب البحر صخرة مفضلة لديه مدة طويلة من الوقت، وكأنَّ لديه فكرة واضحة لاستعماله المُستقبلي للصَّخرة. سلوكات مثل هذه تدلُّ على أنَّ الحيوانات لديها قدرات إدراكية.

الشكل 54-13

حلّ مشكلة من قِبَل شمبانزي. لم يستطع الشمبانزي أن يحصل على الموز بالقفز، فبدأ يُصمِّم حلًّا.

- لوحظت قرود الشَّمبانزي، وهي تسحب الأوراق من فرع الشَّجرة، ثُمَّ تدسّ الفرع داخل مدخل عشّ النَّمل الأبيض؛ وعندما يتسلَّق النَّمل الأبيض الفرع، كان الشَّمبانزي ينزع الفرع، ويأكل النَّمل الأبيض.

اختبرت تجارب قليلة قُدرة الحيوانات من غير البشر على التَّفكير. تقترح بعض هذه الدِّراسات أنَّ الحيوانات ربما تُعطي وبشكل مُتعمَّد معلومات غير صحيحة. حاليًّا، يُحاول الباحثون تحديد ما إذا كانت بعض الرَّئيسيات تخدع غيرها لكي تُؤثر في سلوك أعضاء آخرين في القطيع. وتوجد روايات تُشابه الخيال على ما يبدو تدعم فكرة أنَّ الخداع يحدث في بعض أنواع الرَّئيسيات من غير الإنسان، مثل قرد البابون والشَّمبانزي، ولكن كان من الصَّعب تصميم تجارب حقلية لفحص مثل هذه الفكرة. الكثير من هذا النوع من البحث على إدراك الحيوان هو في بدايته، ولكن من المُؤكد أنَّه يتزايد، وأنَّه سيثير جدلًا. على أي حال، ليس هناك ما نكسبه بالإنكار الجازم لاحتمالية وعي الحيوان.

بعض السلوكات، كتلك التي تتعلَّق بحل المشكلات بالتَّحديد، صعبة التَّفسير بأي طريقة غير أنَّها تنتُج عن نوعٍ من العمليات العقلية (الذهنية). فمثلًا، في سلسلة من التَّجارب الكلاسيكية أُجريت عام 1920، تُرك شمبانزي في غرفة مع موز مُعلَّق في سقف يصعب الوصول إليه. كان في الغرفة أيضًا صناديق عدَّة، كلها على أرض الغرفة. بعد مُحاولات عدَّة فاشلة للقفز للإمساك بالموز، نظر الشَّمبانزي فجأةً إلى الصَّناديق، وبسرعة بدأ بتحركيها تحت الموز، مُرتِّبًا الواحد فوق الآخر، ثُمَّ تسلَّق للأعلى للحصول على جائزته (الشكل 54-13).

توصَّلت دراسات حديثة إلى أنَّ حيوانات أُخرى غير الرَّئيسيات تُظهر أيضًا دليلًا على الإدراك. ولطالما عُدَّ الغُراب الأسود أكثر الطُّيور ذكاءً. وقد أعطت تجربة حديثة باستعمال غربان ربَّتها أيدي البشر، وعاشت في قفص كبير في الهواء الطَّلق، دليلًا على القُدرة على التَّفكير. وُضعت قطعةٌ من اللَّحم في نهاية حبل عُلِّق على غُصن شجرة في الصُّندوق. أحبَّت الطُّيور أكل اللَّحم، ولكنَّها لم تشاهد حبلًا من قبل، ولم تنجح في الحصول على اللَّحم. بعد ساعات عدَّة، كانت تنظر الطُّيور خلالها إلى اللَّحم بشكل دوري دون أن تعمل شيئًا آخر، طار أحد الطيور نحو الغُصن، فهبط عليه، وأمسك الحبل بمنقاره، وسحبه إلى الأعلى، ووضع الحبل

تحت رجله. ثُمّ دنا إلى الأسفل، وأمسك قطعة أخرى من الحبل، مُكرِّرًا هذا الفعل مرة بعد مرة، مُقرِّبًا اللَّحم أكثر في كلّ مرة (الشكل 54-14). أخيرًا، أوصل الغُراب اللَّحم إليه، وأمسكه. وقد حلَّ ثلاثة من أصل خمسة غربان مُشكلة الوصول إلى اللَّحم. لقد واجه الغُراب مُشكلةً جديدة، فطوَّر لها حلًّا.

الشكل 54-14

حل المُشكلة عند الغُراب الأسود. مُواجهًا مُشكلة لم يتعرَّض لها من قبل، فكَّر الغُراب كيف يصل إلى اللَّحم في نهاية الخيط، وذلك بتكرار سحب الخيط إلى الأعلى قليلًا، ثُمَّ وضع رجله عليه.

البحث في السُّلوك الإدراكي للحيوانات في بدايته، ولكن بعض الأمثلة تُمثِّل أدلة قوية.

6-54 سلوك تحديد الاتجاه والهجرة

تشغل بعض الحيوانات بكثير من الحركات التي يبدو أنها مُوجَّهة نحو هدف ما. فهي قد تُسافر، مثلًا، نحو العُش أو منه، أو نحو تجمُّع مائي. لكي تنجز هذا، يجب أن تُوجِّه نفسها من خلال اتِّباع مُنبِّهات في البيئة، بعملية تُسمَّى **تحديد الاتجاه أو التَّوجُّه Orientation**. الحيوانات ذات غريزة الوطن، مثل الحمام، تُميِّز أدلة بيئية مُعقَّدةً لتعود إلى وطنها، وغالبًا من مسافات بعيدة.

يسمى التَّحرُّك نحو مُنبِّه أو بعيدًا عنه **الانتحاء Taxis**. إنّ انجذابَ الحشرات الطَّائرة نحو الضوء خارج المنازل مثالٌ على الانتحاء الضوئي الإيجابي. وتمتلك الحشرات التي تتجنَّب الضوء، مثل الصرصور الشَّائع، انتحاءً ضوئيًّا سلبيًّا. يُمكن أن تُستعمل مُنبِّهات أُخرى بوصفها تلميحات للتَّوجُّه. فمثلًا، تُوجِّه أسماك السَّلمون المُرقَّط نفسها في الجدول لكي تسير عكس التيار.

لا تتطلَّب الاستجابات جميعها توجُّهًا مُحدَّدًا، على كلّ حال. فبعض الحيوانات تُصبح أكثر أو أقل نشاطًا فقط عندما تزداد شدة المُنبِّه؛ مثل هذه الاستجابات تُسمّى **التَّنشُّط Kineses**.

غالبًا ما تتطلب الهجرة جماعات تنتقل مسافات شاسعة

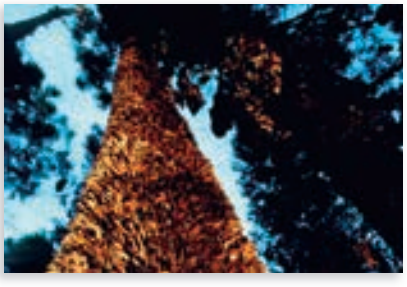
التَّحرُّكات طويلة المدى، في اتجاهين تُدعى **الهجرات Migrations**. كلّ خريف، تُهاجر طيور البط، والإوز، وطيور أخرى إلى الجنوب عبر خطوط طيران من كندا عبر الولايات المُتحدة، مُتجهةً بعيدًا نحو أمريكا الجنوبية، فقط لكي تعود ثانية كلّ ربيع.

ويُهاجر الفراش الملكي أيضًا كلّ خريف من وسط أمريكا الشَّمالية وشرقها نحو مناطق عدَّة صغيرة، ومُنفصلة جُغرافيًّا، من الغابات المخروطية في جبال وسط المكسيك (الشكل 54-15). كلّ أغسطس، تبدأ الفراشات في الطَّيران في اتجاه الجنوب إلى مناطق تجاوز الشتاء. عند نهاية الشِّتاء، تبدأ الفراشات في العودة طائرة إلى مساحات التَّكاثر الصَّيفية. ما هو مُثير عن هجرة هذه الفراشات، على كلّ حال، أنَّه قد يتكون جيلان إلى خمسة أجيال، عندما تُهاجر الفراشات إلى الشَّمال. إن الفراشات التي تُهاجر في الخريف نحو أراضٍ تجاوز الشِّتاء المُحدَّدة بدقة في المكسيك لم تكن قد زارت هذه الأماكن من قبل.

لقد أظهر التمديد الحديث للمدى الجغرافي من قِبَل بعض الطُّيور المُهاجرة كيف أنَّ أنماط الهجرة تتغيَّر. عندما تؤسَّس مُستعمرات من طيور الممراح في غربي

أ.

ب.



جـ.

الشكل 54-15

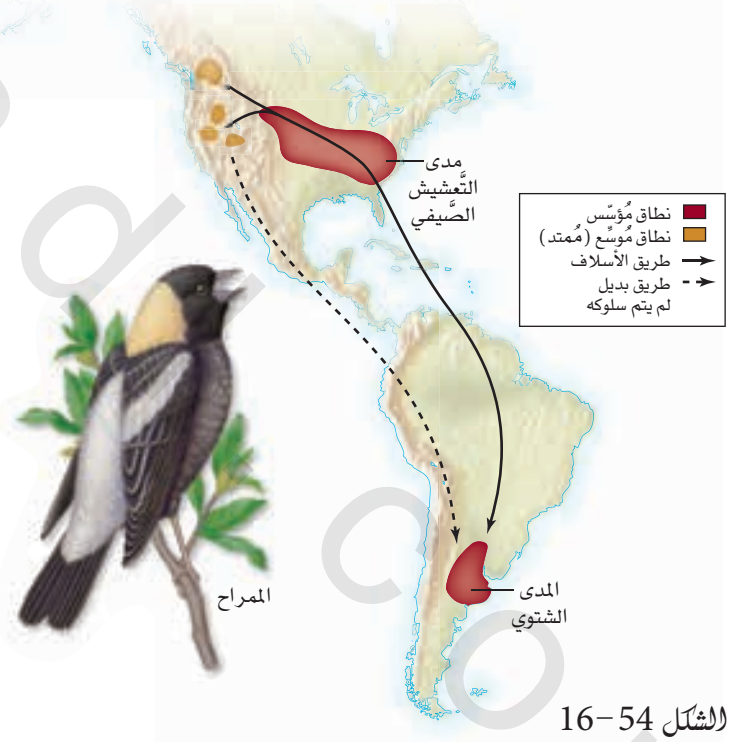
هجرة الفراشات الملكية (*Danaus plexippus*). أ. فراشات ملكية من غربي أمريكا الشَّمالية تتجاوز الشِّتاء في مناطق ذات مُناخ مُعتدل على طول ساحل المُحيط الهادي. تلك التي من شرقي الولايات المُتحدة وجنوبي كندا تُهاجر إلى المكسيك، وهي رحلة تتجاوز 3.000 كم. ب. فراشات ملكية تصل غابات تنَوب نائية، حيثُ أماكن تُجاوُز الشتاء في المكسيك، فهناك (جـ) تُكوِّن تجمُّعات على جذوع الأشجار.

الولايات المتحدة، بعيدًا عن أماكنها الطبيعية في وسط الغرب وفي الشَّرق، فإنَّها لا تُهاجر مُباشرة إلى أماكنها الشَّتوية في أمريكا الجنوبية. بدلًا من ذلك، تُهاجر شرقًا، حيث أماكن أسلافها، ثُمَّ جنوبًا عبر خط الطَّيران الأصلي (الشكل 54-16). بدلًا من تغيير نمط الهجرة الأصلي، ببساطة أضافت قطعة جديدة. يستمر العلماء في دراسة طيور الممراح الغربية ليعرفوا فيما إذا كان سينشأ مع الوقت خط هجرة فعَّال أكثر، أم أنَّ الطُّيور سوف تتَّبع دائمًا مسار أسلافها.

يجب أن تمتلك الحيوانات المُهاجرة القُدرة على تحديد الاتجاه وعلى الملاحة

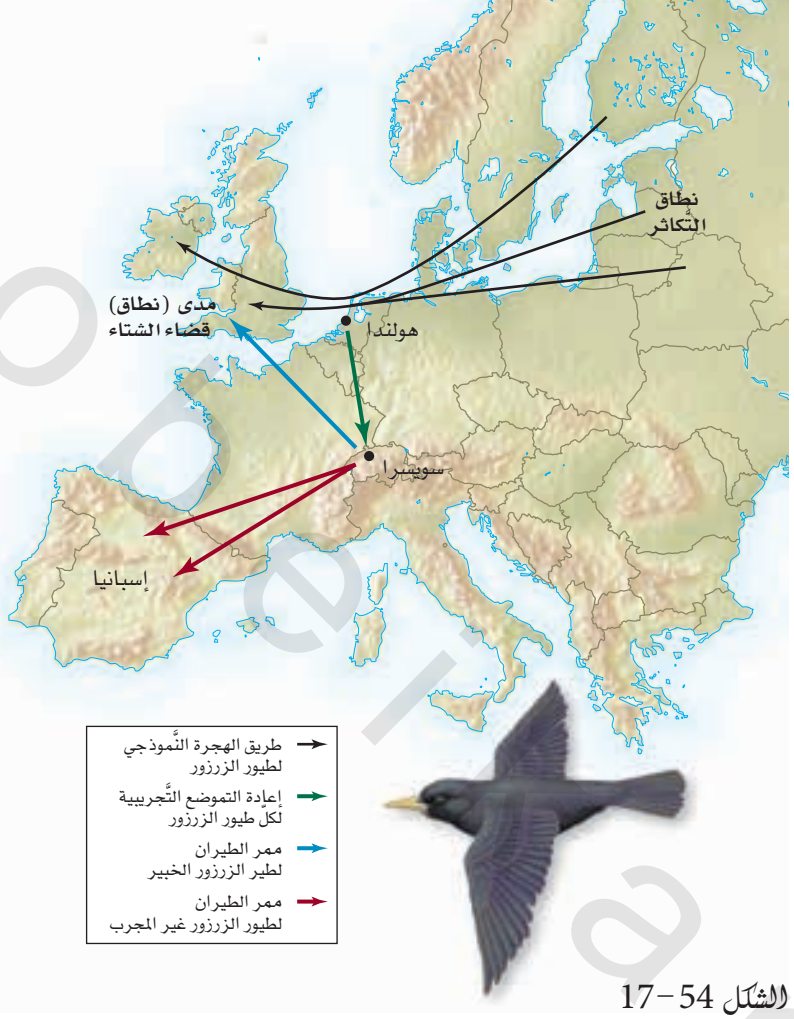
درس علماء الأحياء الهجرة باهتمام شديد، ونملك الآن فهمًا جيدًا عن كيفية الوصول إلى هذه القُدرات الملاحية. من المُهم أن نفهم الفرق بين تحديد الاتجاه، أي القُدرة على اتِّباع مسلك، **والملاحة Navigation**، أي القُدرة على وضع مسلك أو تعديله، ثُمَّ اتِّباعه. الأول شبيه باستخدام بوصلة، والآخر شبيه باستعمال البوصلة بالتَّوازي مع الخريطة. أوضحت التجارب على طيور الزرزور أن الطُّيور قليلة الخبرة تهاجر عن طريق تحديد الاتجاه، ولكن الطيور الأكبر سنًّا التي هاجرت سابقًا تستخدم الملاحة الحقيقية (الشكل 54-17).

تقوم الطُّيور وبعض الثدييات بالملاحة عن طريق النَّظر إلى الشَّمس والنُّجوم. عصفور الدَّرس النِّيلي، الذي يطير خلال النَّهار، ويستعمل الشَّمس دليلًا له، يُعوِّض عن حركة الشَّمس في السماء مع تقدم النَّهار بالرُّجوع إلى النَّجم الشَّمالي، الذي لا يتحرك في السَّماء. تستعمل طيور الدَّرس أيضًا مواقع الأبراج وموقع النَّجم الجنوبي في السماء ليلًا، بوصفها أدلة تتعلَّمُها، وهي صغيرة.



الشكل 54-16

طيور في أثناء الحركة. اتسع نطاق قضاء الصَّيف للممراح (*Dolichonyx oryzivorus*) حديثًا إلى أقصى الغرب للولايات المُتحدَّة عن النِّطاق المُؤسّس أصلًا في الغرب الأوسط. عندما تُهاجر الطُّيور في هذه الجماعات المُؤسسة حديثًا إلى أمريكا الجنوبية في الشِّتاء، فإنها لا تطير مُباشرة إلى نطاق قضاء الشِّتاء؛ بدلًا من ذلك، تطير إلى الغرب الأوسط، ثمَّ تستعمل طريق طيران الأسلاف، ذاهبة أبعد بكثير مما لو أنَّها طارت مُباشرة إلى مناطق قضاء الشِّتاء الخاصة بها.



الشكل 54-17

سلوك الهجرة عند الزرزور (*Sturnus vulgaris*). القُدرات الملاحية للطُّيور غير الخبيرة تختلف عن تلك التي للبالغين الذَّين قاموا برحلة هجرة من قبل. تمَّ الإمساك بطيور الزرزور في هولندا، في مُنتصف الطريق على طول مسار هجرتها الكاملة من أراضي التكاثر في بحر البلطيق نحو أراضي قضاء الشِّتاء في الجُزُر البريطانية؛ نُقلت هذه الطُّيور إلى سويسرا، حيث أُطلقت هناك. الطيور الأكبر والأكثر خبرة عوَّضت عن هذا التَّغيير، وطارت نحو مناطق قضاء الشِّتاء الطبيعية (السَّهم الأزرق). أما الطُّيور الصغيرة غير الخبيرة، فاستمرت في الطَّيران في الاتجاه نفسه، بمسار قادها إلى إسبانيا (الأسهم الحمراء). هذه المشاهد تُشير إلى أنَّ الطُّيور غير الخبيرة طارت عن طريق تحديد الاتجاه، في حين تعلَّمت الطُّيور الخبيرة الملاحة الحقيقية.

يمتلك كثير من الطُّيور المُهاجرة أيضًا المقدرة على الكشف عن المجال المغناطيسي للأرض، وأن تُوجِّه نفسها بالنِّسبة إليه. ففي قفص داخلي مُغلق، سوف تُحاول الطُّيور أن تتحرَّك في الاتجاه الجغرافي الصَّحيح، حتى مع عدم وجود أدلة خارجية واضحة. من ناحية أخرى، يؤدي وضع مغناطيس قريب من القفص إلى تغيير الاتجاه الذي تُحاول الطُّيور التَّحرك نحوه. وقد وجد الباحثون ماغنيتايت، وهو خام حديد مُمغنط، في رؤوس بعض الطُّيور، ولكنهم لم يجدوا المُستقبلات الحسِّية التي تُوظِّفها الطُّيور للكشف عن المجال المغناطيسي.

إنَّ أول هجرة للطَّائر تقودها على ما يبدو الغريزة عن طريق كلّ من دلائل من الإجرام السَّماوية (تطير الطُّيور غالبًا ليلًا) والمجال المغناطيسي للأرض. وعندما تمَّ مُعالجة الدَّليلين في المُختبر لإعطاء اتجاهات مُتضاربة، كانت المعلومات المُتوافرة من النُّجوم على ما يبدو تطغى على المعلومات المغناطيسية. على كلّ حال، أشارت دراسات حديثة إلى أنَّ الأدلة من الأجرام السماوية تُحدِّد

الاتجاه العام للهجرة، في حين تُحدِّد الأدلة المغناطيسية طريق الهجرة الخاص (ربما التفاف ما يجب أن يقوم به الطائر في مُنتصف الطَّريق).

نعرف القليل نسبيًّا عن كيفية قيام الحيوانات المُهاجرة الأخرى بالملاحة. على سبيل المثال، تُهاجر سلاحف البحر الخضراء (*Chelonia maydas*) من البرازيل في مُنتصف الطريق عبر المُحيط الأطلسي إلى جزيرة أسكنزيون، حيث تضع الإناث بيوضها. كيف تجد هذه الحيوانات هذه الجزيرة الصَّغيرة في مُنتصف المُحيط، التي لم تَرَها ربما مُنذ 30 عامًا؟ كيف يُمكن للصِّغار التي تفقس على الجزيرة أن تعرف كيف تجد طريقها إلى البرازيل؟ لاتزال الإجابات عند الباحثين قليلة عن هذه الأسئلة.

تُهاجر كثير من الحيوانات بطرق يُمكن التَّنبؤ بها، وتقوم بالملاحة بالنَّظر إلى الشَّمس والنُّجوم، وفي بعض الحالات عن طريق تحديد المجالات المغناطيسية.

7-54 اتصال الحيوان

الاتصال بين أفراد من النَّوع نفسه، وكذلك بين نوعين، يُمكن أن يؤدي دورًا مُهمًّا في سلوكات عدَّة. كثير من الأبحاث في سلوك الحيوان مُكرَّسة لتحليل طبيعة إشارات الاتصال، وتحديد كيف تُدركها الحواس، والتَّعرُّف إلى أدوارها البيئية وأصولها التَّطورية. إنَّ الاتصال مُهم جدًا بالتَّحديد في التَّكاثر والتَّفاعلات الاجتماعية في الجماعات. يُمكن للاتصال أن يأخذ أشكالًا عدَّة، تشمل إشارات بصرية، وسمعية، وكيميائية.

يعتمد التَّكاثر النَّاجح على الإشارات والاستجابات المُناسبة

تمييز النَّوع

خلال الغَزَل، تُنتج الحيوانات إشارات للاتصال مع رفيقها المُحتمل ومع أعضاء آخرين من نوعها نفسه. تحدث **سلسلة المُنبِّه- الاستجابة Stimulus-response chain** أحيانًا، وفيها يُطلق سلوك فرد واحد بدوره سلوكًا في فردٍ آخر (الشكل 54-18).

تكون إشارات الغَزَل غالبًا خاصة بالنَّوع الواحد، بحيث يقصر الاتصال على أعضاء من النَّوع نفسه، ما يجعلها تؤدي دورًا مهمًّا في العزل التَّكاثري (ذُكر في الفصل الـ 22). تُعدّ ومضات اليراعات المُضيئة (وهي خنافس في الحقيقة) مثالًا على الإشارة الخاصة بالنَّوع. حيث تُميِّز الإناث الذُّكور من النوع نفسه عن طريق نمط ومضاته (الشكل 54-19)، وتُميِّز الذُّكور الإناث من النَّوع نفسه بومضات الاستجابة لديها. هذه السِّلسلة من الاستجابات المُتبادلة تُوفِّر "فحصًا" مُستمرًّا للهوية النَّوعية للرُّفقاء المُحتملين.

الاتصال بعيد المدى

تتوسَّط الإشارات الكيميائية التَّفاعلات بين الذُّكور والإناث. تؤدي **الفرمونات Pheromones**، وهي رسائل كيميائية تُستعمل للاتصال بين الأفراد من النوع نفسه، دورًا في الانجذاب الجنسي، من بين الوظائف الأخرى، في الكثير من

الشكل 54-18

سلسلة المُنبِّه - الاستجابة. يتضمَّن غَزل سمك أبو شوكة تتابُعًا من السلوكات تُؤدي إلى إخصاب البيوض.

1. تعرض الأنثى رفع الرَّأس للذَّكر.

2. يسبح الذَّكر بشكل مُتعرِّج إلى الأنثى، ثُمَّ يقودها إلى العُش.

3. يُري الذَّكر الأنثى المدخل إلى العُش.

4. تدخل الأنثى العُش، وتبيض في حين يُحفِّز الذَّكر الذَّيل.

5. يدخل الذَّكر العُش ويُلقِّح البيوض.

obeikandi.com

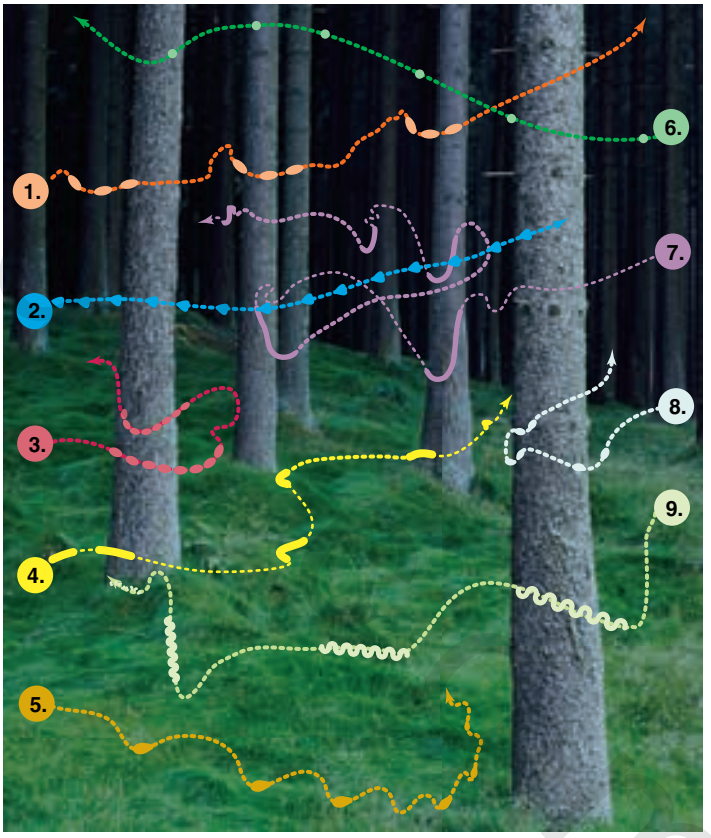
الحيوانات. إناث فراشات الحرير (*Bombyx mori*) تُنتج فرمونًا جنسيًّا يُدعى بومبيكول *Bombykol* من غُدَّة مُرتبطة بالجهاز التَّناسلي. أظهرت دراسات عصبية فسيولوجية أنَّ قرون الاستشعار في الذَّكر تحتوي على مُستقبلات خاصة بالفرمون بومبيكول. هذه المُستقبلات عالية الحساسية؛ ففي بعض أنواع الفراشات، تستطيع الذُّكور الكشف عن تراكيز قليلة جدًا من بومبيكول، وأن تجد الإناث من بعد 7 كم تقريبًا.

تُنتج كثير من الحشرات، والبرمائيات، والطُّيور إشارات صوتية خاصة بالنَّوع لجذب الرُّفقاء. تُنادي ذكور الضفدع الأمريكي الكبير عن طريق ملء الهواء وتفريغه من أكياسها الصوتية الموجودة تحت فكها السُّفلي. تستطيع الإناث تمييز نداء ذكر من النَّوع نفسه من نداء ضفادع أخرى موجودة في الموقع نفسه، وتقوم بعملية النِّداء في الوقت نفسه. وكما ذكرنا سابقًا، تُغرِّد ذكور الطُّيور للإعلان عن وجودها ولجذب الإناث. ففي كثير من الأنواع، يُوضِّح التَّنوع في تغريد الذُّكور هوية الذَّكر بشكل فردي في الجماعة. في هذه الأنواع، يكون التَّغريد خاصًّا بالفرد وأيضًا خاص بالنَّوع.

سلوكات الغَزَل هي العامل الرئيس في الانتخاب الجنسي الذي سنبحثه في مكان لاحق في الفصل.

يُسهِّل الاتصال عيش المجموعة

كثير من الحشرات، والأسماك، والطُّيور، والثدييات تعيش في مجموعات اجتماعية، حيث تتَّصل أعضاء المجموعة ناقلة المعلومات فيما بينها. فمثلًا، بعض



الشكل 54–19

الألعاب النَّارية لليراع المضيء. عروض الإضاءة الحيوية لهذه الخنافس المصباحية هي خاصة بالنَّوع، وتخدم في آليات سلوكية للعَزل التَّكاثري. كلّ رقم يُمثِّل نمط الوميض لذكور نوعٍ مُختلف.

الأفراد في المُجتمعات الثديية يعملون "حراسًا". وعند ظهور المُفترس، يُعطي الحُرَّاس صوت إنذار، فتستجيب أعضاء المجموعة بالبحث عن ملجأ (الشكل 54–20). الحشرات الاجتماعية مثل النَّمل ونحل العسل تُطلق فرمونات إنذار تُحفِّز سلوك العداء. النَّمل يضع أيضًا فرمونات على الأرض بين العُش ومصدر الغذاء لتدلّ الأعضاء الآخرين في المُستعمرة عليه. ويمتلك نحل العسل لغة رقص مُعقَّدة جدًا تدلّ زملاءه في خليّة النَّحل إلى المصادر الغنية بالرَّحيق.

لغة الرَّقص عند نحل العسل

يعيش نحل العسل الأوروبي في خلايا تتكون من 30.000 إلى 40.000 فرد يتكامل سلوكها في مُستعمرة مُعقَّدة. تطير النَّحلات العاملات ربما أميالًا بعيدًا عن الْخليّة، جامعةً الرَّحيق وحبوب اللِّقاح من أنواع كثيرة من النباتات، ومُتنقلة بين أنواع النباتات على أساس مُحتوى الطَّاقة في غذائها.

تميل مصادر الغذاء الذي يبحث عنه النَّحل إلى الوجود في قطع أراضٍ صغيرة، تحتوي كلّ قطعة على كمية غذاء أكبر مما تقدر نحلة صغيرة على نقله إلى الْخليّة. وتستطيع المُستعمرة أن تستغل مصادر قطعة الأرض؛ لأنَّها تتَّبع سلوك النَّحل الكشَّاف الذي يُحدِّد قطع الأراضي، ثم يُخبر رفاقه في الْخليّة بمكانها عن طريق لغة الرَّقص. عبر سنوات طويلة، استطاع الحائز على جائزة نوبل كارل فون فريتش (الذي حصل على جائزة نوبل عام 1973 في مجال الفسيولوجيا والطِّب بالمُشاركة مع تنبرجن ولورينز) أن يكتشف تفاصيل نظام الاتصال هذا.

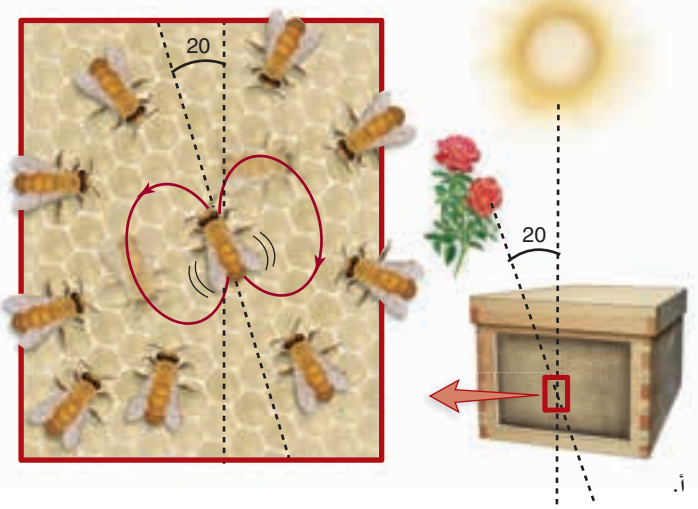
بعد عودة النَّحلة الكشافة النَّاجحة إلى الْخليّة، تقوم بأداء سلوك رائع يُسمَّى رقصة الاهتزاز *Waggle dance* على قرص عسل عمودي (الشكل 54–21). يُشابه مسار النَّحلة خلال الرَّقصة العدد 8 الإنجليزي. في الجزء المُستقيم من المسار، تُذبذب النحلة بطنها أو تهزُّه في حين تُصدر انفجارات من الصوت. ربما تتوقف النَّحلة بشكل دوري لإعطاء زميلاتها في الْخليّة عينة من الرَّحيق الذي حملته عائدة إلى الْخليّة في داخل حوصلتها. في أثناء رقصها، تتابعها عن كثب نحلات أُخر، تظهر سريعًا كجامعات للطَّعام في مصدر الطَّعام الجديد.

لقد أعلن فون فريتش وزميلاه أنَّ النَّحلات الأُخر تستعمل معلومات من رقصة الاهتزاز لتحديد مصدر الغذاء. وبحسب تفسيرهم، تُحدِّد النَّحلة الكشافة اتجاه

الشكل 54–20

نداء الإنذار عند كلب البراري (*Cynomys ludovicianus*) عندما يُشاهد كلب البراري مُفترسًا، يقف على رجليه الخلفيتين، ويُطلق نداء إنذار، ما يجعل كلاب البراري الأخرى تعود مُسرعةً إلى جحورها.

ب.



أ.

الشكل 54–21

رقصة الاهتزاز لنحل العسل (*Apis mellifera*). أ. تُمثل النَّحلة الرَّاقصة المسافة بين مصدر الغذاء، والعش، والشمس كزاوية بين الجزء المُستقيم للرَّقصة والعمود القائم. يُوجد الغذاء بزاوية 20° على يمين الشَّمس، والجزء المُستقيم لرقصة النَّحلة على الْخليّة هو 20° على يمين العمود. ب. نحلة كشافة ترقص على قرص العسل في الْخليّة.

مصدر الغذاء بإظهار الزَّاوية بين مصدر الغذاء، والْخليّة، والشَّمس كانحراف عن عمود الجزء المُستقيم من الرَّقصة التي أُديت على جدار الْخليّة (أي، إذا تحركت النَّحلة بشكل مُستقيم، فإن مصدر الغذاء سيكون في اتجاه الشَّمس، ولكن إن كان الغذاء بزاوية 30° نسبة إلى موقع الشمس، فسوف تتحرَّك إلى الأعلى بزاوية 30° عن العمودي) (الشكل 54-21أ). أما المسافة إلى الغذاء فيُشار إليها بمُدَّة (زمن) الرَّقصة.

تحدَّى أيدريان ونر، عالم من جامعة كاليفورنيا، تفسير فريتش. أكَّد ونر بالدَّليل أنَّ رائحة الأزهار هي أهم دليل يقود النَّحل للوصول إلى مصدر الغذاء الجديد. ودار جدلٌ حادّ عندما نشرت مجموعتا العالمين أبحاثًا تدعم موقفيهما.

مثل هذا الجدل قد يكون مُفيدًا جدًا؛ لأنَّه يُولِّد تجارب خلاقة. في الحالة هذه، تمَّ حل "جدل لغة الرَّقص" (في أذهان مُعظم العلماء) في مُنتصف 1970 بالبحث المُبدع لجيمس ل. جولد. صمَّم جولد تجربة خدع فيها أعضاء الْخليّة، حيثُ أساءت تقدير الاتجاهات التي أعطتها إياها النَّحلة الكشَّافة عن طريق الرَّقص. ونتيجةً لهذا، تمكَّن جولد من التَّحكُّم في الاتجاه الذي يسلكه أعضاء الْخليّة إن كانت تستعمل الإشارات البصرية. أما إن كان النَّحل يستعمل الرَّائحة دليلًا، فإنه سوف يظهر في مكان الطعام على الرغم من هذا، ولكنها ظهرت تمامًا، حيث تنبأ جولد. هذه النَّتيجة أكدَّت صحة أفكار فون فريتش.

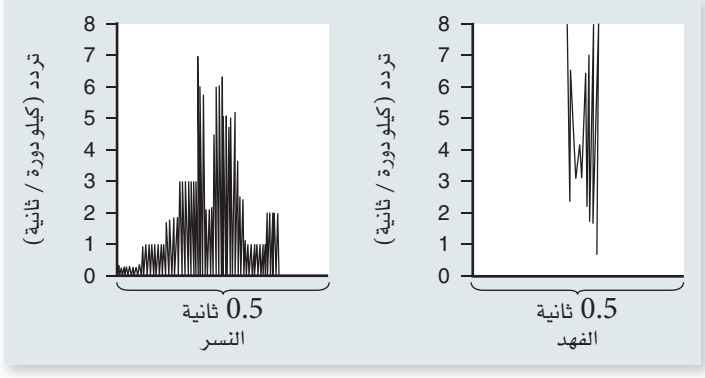
توسَّع الباحثون حديثًا في دراسة لغة رقص النَّحل ببناء نحل آلي يُمكن التَّحكم في رقصه بشكل كامل. بُرمجت رقصاته عن طريق جهاز الحاسوب، وطابقت بشكل تام رقص عسل النَّحل الطبيعي– حتى إنَّ النحل الآلي توقف لإعطاء العسل. سمح النَّحل الآلي للعلماء بأن يُحدِّدوا بدقة أي دليل يقود نحل العسل الى مصادر غذائه.

لغة الرَّئيسيات

بعض الرَّئيسيات تمتلك "مُفردات" تسمح للأفراد بالتَّحدُّث عن شخصية مُفترسات مُعينة. أصوات مُختلفةٌ لقرود الفَرْفَت الإفريقية، مثلًا، تُشير إلى النُّسور، والنُّمور، والأفاعي (الشكل 54-22). قرود الشَّمبانزي والغوريلا يُمكن أن تتعلَّم التَّمييز بين عدد كبير من الرُّموز، وتستعملها لإيصال مفاهيم مجردة، وليست مادية.

لقد بدا أنَّ تعقيد لغة الإنسان في البداية يتحدَّى التَّفسير البيولوجي، ولكن الفحص عن قُرب أظهر أنَّ الاختلافات في الحقيقة سطحية – فكل اللُّغات تشترك في تشابهات عدَّة بنائية أساسية. إن ثلاثة آلاف لغة تقريبًا مأخوذة من المجموعة المُكوَّنة من 40 صوتًا ساكنًا نفسها (تستعمل اللُّغة الإنجليزية 24 صوتًا منها)، وإنَّ أي إنسان يستطيع تعلُّمها. ويعتقد الباحثون أنَّ التَّشابهات هذه تعكس الطَّريقة التي يتعامل بها دماغنا مع المعلومات المُجردة، وهي صفة مُحدَّدة وراثيًّا لكلّ البشر.

أ.



ب.

الشكل 54–22

لغة الرَّئيسيات. قرود الفرفت *Cercopithecus aethiops*، تُطلق نداءات إنذار مُختلفة (أ) عندما تُشاهد أعضاء القبيلة نسرًا، أو فهدًا، أو أفعى. ب. يُحفِّز كلّ نداء مُميز سلوك هروب مُختلفًا وتكيُّفيًّا.

Pearson Education

وعلى الرَّغم من أنَّ اللُّغة هي القناة الأولية التي يتَّصل بها الإنسان، يُمكن للرَّائحة والإشارات غير الشَّفهية (مثل "لغة الجسد") أن تنقل المعلومات أيضًا. على كلّ حال، من الصعب تحديد الأهمية النِّسبية لقنوات الاتصال الأخرى هذه في الإنسان.

تختلف الإشارات في درجة تخصُّصها

تُوفِّر الإشارات المُختلفة مستويات مُختلفة من المعلومات عن المُرسل. يرتبط **مستوى التَّخصص والنوعية Level of specificity** بوظيفة الإشارة. فكثير من إشارات الغَزَل مُتخصِّصة على مُستوى النَّوع لمُساعدة الحيوانات على تجنُّب ارتكاب أخطاء في التَّزاوج يُمكن أن تنتج أفرادًا غير أحياء أو تضيع الجُهد التَّكاثري.

ولكن لا تمتلك الإشارات جميعها مثل هذا النَّوع من التَّخصُّص؛ فكثير من الثدييات تُميِّز حدود مناطقها بفرمونات مُكونةً من خليط من المواد الكيميائية، تُشير إلى هوية الفرد. يُمكن لأفراد النَّوع نفسه اكتشاف هذه الإشارة الكيميائية، وتكتشفها حيوانات أخرى عدة، فتعلم بوجود الحيوان المعلِّم. إشارات أخرى، مثل نداءات الإنذار للطُّيور، مجهولة، ولا تنقل أي معلومات عن هوية المُرسل. ربما تسمح هذه الإشارات بالإخبار عن وجود مُفترس لأنواع عدة من الطُّيور.

يؤدي الاتصال دورًا بالعلاقات بين الأنواع، وقد ذُكرت بالتَّفصيل في (الفصل الـ 56). إنَّ السَّمكة المُصابة بطفيليات تتخذ وضعية مُعيَّنة بوجود "سمكة مُنظِّفة" تُشير إلى أنَّها جاهزة للتَّنظيف (الشكل 54-23). وفي المجال نفسه، تُرسل بعض الحيوانات إشارات إلى المُفترسات. الغزال ذو الذَّيل الأبيض، مثلًا، يرفع ذيله لإظهار اللَّون الأبيض الواضح لجوانبه السُّفلية في أثناء هربه بعيدًا عن مُفترس. من المُفترض لهذه الإشارات "المُعيقة للمُطاردة" أن تُشير إلى المُفترس بأنَّه تمَّت مُشاهدته، وأنَّه لا جدوى من إضاعة الوقت في الإمساك به.

تخدم اتصالات الحيوانات أهدافًا عدَّة، وهي تُرسل بطُرق عدَّة.

تتطلَّب دراسة اتصال الحيوانات تحليل درجة نوعية الإشارة، ومُحتوى المعلومات فيها، والطُّرق المُستعملة في إنتاجها واستقبالها.

الشكل 54-23

السَّمكة المُنظِّفة. يدخل هذا الأخفس "محطَّة" السَّمك المُنظِّف، ويتَّخذ وضعية تسمح للسَّمك المُنظِّف بأن يدخل الفم والخياشيم، ويتغذَّى على الطُّفيليات المُلتصقة.

8-54 علم البيئة السّلوكيّ

قسَّم نيكو تنبرجن البحث في السُّلوك إلى دراسة تطور السُّلوك، وأساسه الفسيولوجي، ووظيفته، وأهميته التَّطورية. كان تنبرجن رائدًا في دراسة أحد أنواع التَّحليل التَّطوري، وهو دراسة **القيمة البقائية Survival value** للسُّلوك. أي، كيف يسمح سلوك الحيوان في بقائه حيًّا أو بقاء نسله حيًّا؟

في أحد الأمثلة، لاحظ تنبرجن أنَّه بعد فقس صغار النَّورس، يُزيل الأبوان قشر البيض من العُش. لفهم هذا السُّلوك، موّه بيض دجاج عن طريق طليه ليُصبح شبيهًا بالخلفية الطَّبيعية، حيث يُمكن أن يضع النَّورس بيوضه، ووزعها في المكان، حيث يضع النَّورس أعشاشه (الشكل 54-24). وضع قشر بيض مكسور بجانب بعض البيض، وضبطًا للتَّجربة، ترك بعض البيض المُموّه دون قشور.

لاحظ تنبرجن أن البيوض وجدت بسهولة من قبل الغربان المفترسة. وحيث إنّ الغربان تستخدم داخل القشرة الأبيض اللون دليلًا، فقد استطاعت التهام بيوض مموهة أكثر كانت بقرب قشور البيض. توصَّل تنبرجن إلى أنَّ سلوك إزالة قشور البيض تكيُّفي: أي إنَّه يُقلِّل الافتراس، ويزيد بذلك فرصة بقاء النَّسل حيًّا.

يُعزى الفضل لتنبرجن في أنَّه أحد مُؤسسي **علم البيئة السّلوكيّ Behavioral ecology**، أي دراسة كيف يصقل الانتخاب الطَّبيعي السُّلوك. يدرس هذا الفرع من علم البيئة **الأهمية التكيفية Adaptive significance** للسُّلوك، أو كيف يُمكن للسُّلوك أن يزيد البقاء والتَّكاثر. ويُركِّز البحث الراهن في علم البيئة السّلوكيّ على كيفية مساهمة السُّلوك في نجاح تكاثُر الحيوان، أو تلاؤمه. وكما شاهدنا في الجزء 54-2، فإن الاختلافات في السُّلوك بين الأفراد غالبًا ما يكون سببها وراثيًّا. ولهذا، يمتلك الانتخاب الطبيعي الذي يعمل على السُّلوك القُدرة على إحداث تغيُّر تطوري.

بناءً على هذا، يهتم حقل علم البيئة السّلوكيّ بسؤالين: الأول، هل السُّلوك تكيُّفي؟ على الرَّغم من أنَّه من المُغري الافتراض أنَّ السُّلوك الذي يصدر عن أفراد يُمثِّل إلى حدٍّ ما استجابة تكيُّفية للبيئة، فإنّ هذا ليس هو الحال بالضرورة. فكما شاهدت في (الفصل الـ 20)، يُمكن للصِّفات أن تظهر لأسباب عدَّة غير الانتخاب الطبيعي، مثل الانجراف الوراثي، وتدفُّق الجينات، أو النتائج المُرتبطة بالانتخاب الطَّبيعي على صفات أخرى. فضلًا على هذا، ربما ظهرت صفات في جماعة؛ لأنَّها تطوَّرت بوصفها تكيُّفات في الماضي، ولكنَّها لم تَعُدْ ذات فائدة. هذه الاحتمالات تحتمل الصِّحة للصِّفات السُّلوكية بالقدر نفسه، كما هي لأي نوع آخر من الصِّفات.

وإذا كانت صفة ما تكيُّفية، فإنَّ السُّؤال الآتي: كيف تكون تكيُّفية؟ على الرَّغم من أنَّ المعيار هو النجاح التَّكاثري، فإن علماء البيئة السّلوكيّ مُهتمون بمعرفة كيف

الشكل 54-24

القيمة التَّكيفية لألوان البيضة. الفائز بجائزة نوبل سنة 1973 في مجال الفسيولوجيا أو الطِّب، نيكو تنبرجن، طلى بيض دجاجة ليُشابه التَّمويه البني المُرقش (المُنقَّط) لبيوض النَّورس. استُعملت البيوض لاختبار فرضية أنَّ البيوض المُموهة صعبة الاكتشاف على المُفترسات، وبهذا تزيد من فرصة بقاء الصِّغار.

يُمكن أن تُؤدي الصِّفة إلى نجاح تكاثري أكبر. هل يزيد السُّلوك تناول الطَّاقة، ومن ثم يزيد عدد النَّسل النَّاتج؟ هل يزيد من نجاح التَّزاوج؟ هل يُقلِّل من فرصة الافتراس؟ إنَّ عمل علماء البيئة السّلوكيّ هو في تحديد تأثير الصِّفة السُّلوكية – مثلًا، فعالية جمع الغذاء – على كلّ واحدة من هذه الأنشطة، ومن ثمَّ في اكتشاف ما إن كانت الزِّيادة ستُترجم إلى زيادة في التَّلاؤم.

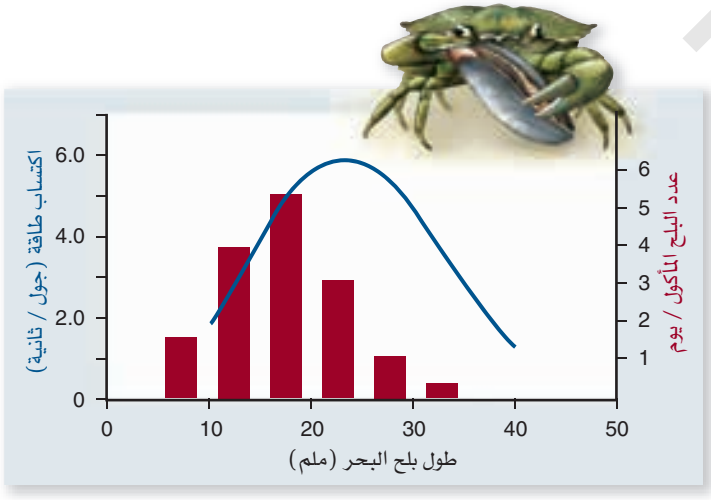
يُمكن أن يُؤثِّر سلوك جمع الغذاء بشكل مُباشر في تلاؤم الفرد

أفضل الطُّرق لتقديم علم البيئة السّلوكيّ هو بدراسة أحد السلوكات المعروفة بالتَّفصيل. وعلى الرَّغم من أنَّ سلوكات عدَّة يُمكن اختيارها، إلا أنَّنا سنُركِّز على سلوك جمع الغذاء.

في كثير من الحيوانات، يأتي الغذاء بأحجام مُختلفة. الأغذية الكبيرة ربما تحتوي على كمية أكبر من الطَّاقة، إلا أنَّها صعبة المنال وقليلة الوجود. إضافة إلى هذا، ربما تجمع الحيوانات بعض أنواع الطَّعام الأبعد في الوجود من أنواع أخرى. يتطلَّب الأمر من هذه الحيوانات الجامعة للغذاء مُقايضة بين مُحتوى الغذاء من الطَّاقة، وتكلفة الحصول عليه. إن مقدار الطَّاقة الصَّافية المُكتسبة (بالكالوري أو بالجول) من التَّغذي على فريسة من كلّ حجم هو ببساطة مُحتوى الطَّاقة في الفريسة مطروحًا منه تكلفة الطَّاقة اللازمة لمُطاردة الفريسة والإمساك بها. بحسب **نظرية جمع الغذاء الأمثل Optimal foraging theory**، يُفضِّل الانتخاب الطبيعي الأفراد الذين يملكون سلوك جمع الغذاء الأكثر فعالية من حيث الطَّاقة. بعبارة أخرى، تميل الحيوانات إلى أكل الفريسة التي تزيد، للحد الأقصى، طاقة الحيوان الصافية المأخوذة لكلّ وحدة زمن استخدمت في جمع غذاء.

أوضحت كثير من الدِّراسات أنَّ جامعي الغذاء يُفضِّلون استهلاك الفريسة التي ترفع إلى الحدِّ الأقصى عائد الطَّاقة عندها. سرطانات الشاطئ، مثلًا، تميل إلى التَّغذي بشكل مبدئي على بلح البحر مُتوسط الحجم، الذي يُوفِّر أقصى عائد طاقة؛ بلح البحر الأكبر حجمًا يُعطي طاقة أكبر، ولكنَّه يستلزم كمية كبيرة جدًا من الطَّاقة لفتحه عن طريق الكسر (الشكل 54-25).

إنَّ مسار جمع الغذاء الأمثل هذا يضع افتراضين: الأول، أنَّ الانتخاب الطبيعي سوف يُفضِّل السُّلوك الذي يجعل الحصول على الطَّاقة أقصى ما يُمكن، فقط إن أدَّت زيادة تخزين الطَّاقة إلى زيادة في النَّجاح التَّكاثري. ففي كلّ من سناجب الأرض الكولومبية، وحسون حمار الوحش الموجودة في الأسر، كانت هناك علاقة مُباشرة بين عائد الطَّاقة الصَّافي، وعدد أفراد النَّسل التي يُربيها؛ وبالطريقة نفسها، يرتبط النَّجاح التَّكاثري للعناكب غازلة الدَّوائر بكمية الغذاء الذي تُمسك به.



الشكل 54-25

الغذاء الأمثل. يختار سلطعون الشاطئ غذاءً من فريسة ذات مكسب طاقة عالٍ. يُظهر المُنحنى مكسب الطَّاقة الصَّافي (يُساوي الطَّاقة المُكتسبة مطروحًا منها الطَّاقة المصروفة) المشتق من التَّغذي على بلح بحر مُختلف الأحجام. يمثل كلّ عمود عدد بلح البحر من كلّ حجم في غذاء سلطعون الشاطئ. يتغذَّى سلطعون الشاطئ على بلح البحر الذي يُزوِّده بالطَّاقة الأكثر.

استقصاء

ما العوامل المسؤولة عن الاختلاف البسيط بين طول الفريسة الأقصى نسبةً إلى الطُّول الأمثل لمكسب الطاقة الأقصى؟

على كلّ حال، تحتاج الحيوانات إلى حاجات أخرى غير الطَّاقة، وفي بعض الأحيان تتضارب هذه الحاجات. حاجة واحدة واضحة هي تجنُّب المُفترسات: فالسُّلوك الذي يزيد مدخول الطَّاقة إلى الحد الأقصى غالبًا هو ليس الذي يُقلِّل من خطر الافتراس. في هذه الحالة، السُّلوك الذي يزيد من تلاؤم الحيوان إلى الحد الأقصى ربما في الأغلب يعكس مُقايضة بين الحصول على أغلب الطَّاقة، مع أقل مُجازفة بأنّ يتعرَّض للافتراس. وبشكل لا يدعو إلى الدَّهشة، أظهرت دراسات عدَّة أنَّ تنوعًا واسعًا من الحيوانات تُغيِّر سلوك جمع الغذاء الخاص بها- بأنّ تُصبح أقل نشاطًا، ممضيةً وقتًا أكثر في مُراقبة المُفترسات، أو البقاء قريبة من المخبأ- عندما تكون المُفترسات موجودة.

ثمة حاجة أُخرى، هي إيجاد الرَّفيق في التَّزاوج: الكثير من الأنواع مثلًا، تُقلِّل مُعدَّلات تغذيتها بشكل كبير لتُحسِّن مقدرتها على جذب الإناث وحمايتها.

حتى خلال سلوك جمع الغذاء نفسه، يجب عمل مُقايضات؛ لأنَّ زيادة الطَّاقة إلى الحدِّ الأقصى ليس الهدف الوحيد لجمع الغذاء؛ هناك مواد غذائية مُعيَّنة تحتاج إليها أيضًا. يتغذَّى حيوان الموظ، مثلًا، على أعشاب مائية قليلة الطَّاقة من أجل الحصول على كمية مناسبة من الكالسيوم.

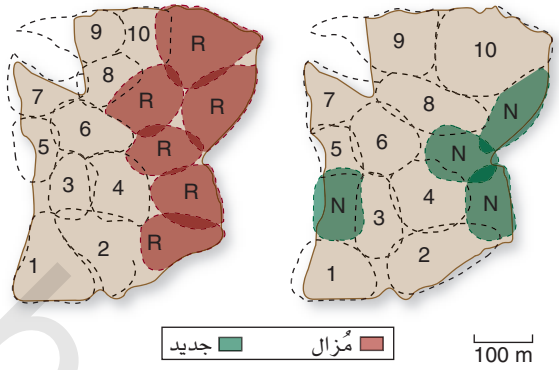
الافتراض الثاني لنظرية جمع الغذاء الأمثل هو أنَّ السُّلوك الأمثل نشأ من الانتخاب الطَّبيعي. كما ذكرنا في فصول سابقة، يُمكن للانتخاب الطَّبيعي أن يُؤدي إلى تغيُّر تطوري عندما تكون الاختلافات بين الأفراد ذات أساس وراثي. تبحث دراسات قليلة فيما إذا كان سبب الفروق في مقدرة الفرد على جعل مدخول الطَّاقة أقصى ما يُمكن هو الاختلافات الوراثية. لقد وجدت إحدى هذه الدِّراسات أنَّ إناث حسون حمار الوحش التي كانت بشكل مُحدَّد ناجحة في جعل مدخول الطَّاقة أقصى ما يُمكن، كانت تمتلك بالطريقة نفسها نسلًا ناجحًا. ولأنَّ صغار الطُّيور نُزعت عن أمهاتها قبل أن تكون قادرة على مُغادرة العُش، فقد أظهر هذا التَّشابه أنَّ سلوك جمع الغذاء ذلك قد يكون له مُكوِّن غريزي كبير.

إنَّ الاختلاف في سلوك جمع الغذاء بين الأفراد ربما يكون له أيضًا ارتباط مع العمر. فطائر الجنك أصفر العينين *Junco phaeontus* (طائر صغير يعيش في أمريكا الشمالية) قليل التَّجربة، مثلًا، لم يتعلَّم بعد كيف يتعامل مع أجزاء فريسة كبيرة بشكل فعَّال. لذلك، تكون تكاليف الطَّاقة من أكل مثل هذه الفريسة أعلى من فوائدها، ولهذا تُركِّز مثل هذه الطُّيور على فريسة أصغر. وعندما تُصبح الطُّيور أكبر عمرًا، وأكثر خبرة فقط تتعلَّم قتل مثل هذه الفريسة ببساطة، وتدخلها بعد ذلك في قائمة غذائها.

يُؤمِّن سلوك تحديد المنطقة المصادر (سلوك الإقليم الخاص)

تتحرَّك الحيوانات في الأغلب في منطقة واسعة، تسمى **نطاق البيت Home range**، خلال مسار نشاطها اليومي. في كثير من أنواع الحيوانات، يتداخل نطاق البيت لأفراد عدة في الزَّمان أو في المكان، ولكن كلّ فرد يُدافع عن جزء من نطاق بيته بشكل حصري. يُسمَّى هذا السُّلوك **الإقليمية (سلوك الإقليم الخاص) Territoriality** (الشكل 54-26).

إن الجانب الحرج للسُّلوك الإقليمي هو الدِّفاع ضد الاعتداء من قِبَل أفراد آخرين. تُحمى الأقاليم الخاصة عن طريق الإعلان أن المنطقة مأهولة، وعن طريق العدوانية الواضحة. يُغرِّد الطائر من على مكانه الخاص داخل الإقليم الخاص لمنع الاستيلاء عليه من قِبَل طائر بالجوار. إن لم يتم طرد الدَّخيل عن طريق التَّغريد، فربما يُهاجم مالك الإقليم الخاص، محاولًا طرد الدخيل بعيدًا. لكن الدِّفاع عن الإقليم الخاص له تكلفته. إنَّ التغريد مكلف من حيث الطَّاقة، ولكن يُمكن أن تُؤدي



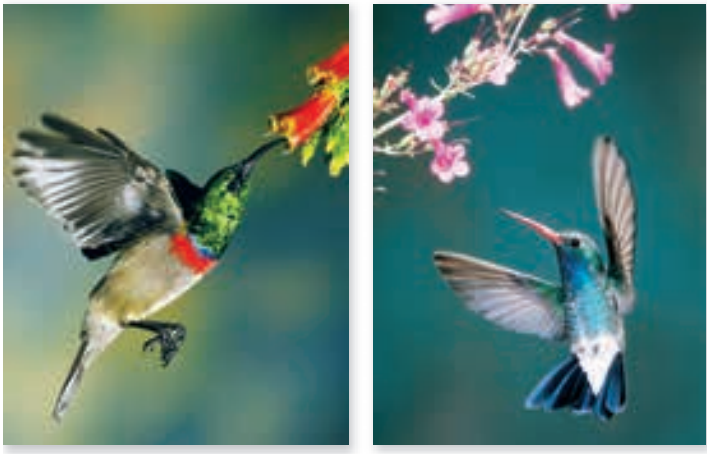
الشكل 54-26

الصِّراع على المكان. يتمُّ تعديل حجم الإقليم في الطُّيور بحسب عدد المُتنافسين. عندمـا أُزيلت ستة أزواج من العصافير الكبرى (*Parus major*) من أقاليمها (مُشار إليها بـ R في الشَّكل الذي على اليسار)، احتلَّت أقاليمُها من قبل طيور أخرى في المنطقة ومن قبل أربعة أزواج جديدة (مُشار إليها بـ N في الشَّكل الذي على اليمين). الأعداد تُقابل الطُّيور الموجودة قبل التجربة وبعدها.

الهجمات إلى الجراح. إضافة إلى ذلك، يُمكن أن يُؤدي الإعلان عن طريق التَّغريد أو الاستعراض الصَّوتي إلى كشف موقع الطائر بالنِّسبة إلى المُفترس.

لماذا يتحمَّل الحيوان تكاليف الدِّفاع عن الإقليم الخاص؟ إنَّ المدخل الاقتصادي يُمكن أن يكون مُفيدًا في تفسير هذا السُّؤال. وعلى الرَّغم من وجود تكاليف لحماية منطقةٍ خاصة، فهناك مكاسب أيضًا؛ ربما تأخذ هذه المكاسب شكل زيادة في مدخول الغذاء، والوصول الحصري لرُفقاء التَّزاوج، أو الحصول على ملجأ من المُفترسات.

إن الدراسات على الطُّيور التي تتغذَّى على الرَّحيق مثل الطائر الطَّنان، وطائر الشَّمس تقدم لنا الأمثلة (الشكل 54-27). يستفيد الطَّائر من حصوله على

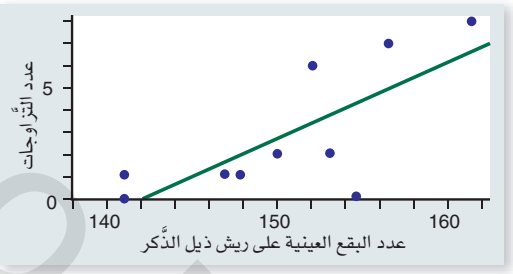


الشكل 54-27

فائدة الإقليمية. طيور الشَّمس (على اليسار)، التي توجد في إفريقيا، وتُشبه من النَّاحية البيئية طيور الطَّنان في العالم الجديد (على اليمين)، تحمي مصدر غذائها بمُهاجمة طيور الشَّمس الأخرى التي تقترب من الأزهار الموجودة في إقليمها.

أ.

ب.



جـ.

الشكل 54-28

نواتج الانتخاب الجنسي. جذب الشُّركاء عن طريق ريش طويل أمر شائع في أنواع الطيور، مثل (أ) طائر فردوس الهويد الإفريقي، *Vidua paradisaea*، و (ب) الطَّاووس، *Pavo cristatus*، الذي يُظهر ثنائية جنسية واضحة جدًا. جـ. إناث الطَّاووس تُفضِّل الذَّكر الذي يمتلك العدد الأكبر من البُقع على ريش ذيله.

استقصاء

لماذا تُفضِّل الإناث ذكورًا ببقع أكثر؟

الاستعمال الحصري لقطعة أرض من الزُّهور؛ لأنَّه يتمكَّن من جمع الرَّحيق الذي تُنتجه الأزهار بفعالية. للإبقاء على الاستعمال الحصري، على كلّ حال، يجب أن يقوم الطَّائر بالدِّفاع عن قطعة الأرض. إنَّ منافع الاستعمال الحصري تُرجَّح على تكاليف الدِّفاع في ظروف مُعيَّنة فقط.

عصافير الشَّمس، مثلًا، تصرف 3000 سعر في كلّ ساعة تُطارد المُتطفلين على الإقليم الخاص بها. وفيما إذا كانت مكاسب الدِّفاع عن المنطقة سوف تتجاوز هذه التَّكاليف يعتمد على كمية الرَّحيق في الأزهار، وعلى الفاعلية التي يُمكن للطَّائر أن يجمعه بها. عندما تكون الأزهار شحيحة جدًا، أو تكون مُستويات الرَّحيق مُنخفضة جدًا، ربما لا يكسب الطَّائر جامع الرَّحيق كمية طاقة كافية لمُوازنة الطَّاقة المُستعملة في الدِّفاع. في مثل هذا الظرف، ليس من المُفيد أن تُكوِّن إقليمًا. بطريقة مُشابهة، عندما تكون الأزهار وفيرة جدًا، يُمكن للطَّائر أن يُلاقي حاجاته اليومية من الطَّاقة دون أن يُظهر السُّلوك الإقليمي، ويضيف تكاليف الدِّفاع. لذلك من وجهة نظر الطَّاقة، الدِّفاع عن مصادر متوافرة لا يساوي أيضًا التَّكلفة. لهذا، تحدث الإقليمية فقط عند مُستويات مُتوسطة من توافر الأزهار وإنتاج الرَّحيق، وعندما تكون مكاسب الدِّفاع تفوق التَّكاليف.

في كثير من الأنواع، يكون الوصول الحصري للإناث عاملًا مُؤثِّرًا في تحديد حجم الإقليم للذُّكور أكثر من توافر الطَّعام. ففي بعض السَّحالي، مثلًا، تُحافظ الذُّكور على مناطق شاسعة خلال موسم التَّكاثر. هذه المناطق، التي تشمل مناطق عدَّة إناث، أكبر مما تحتاج إليه لتوفير غذاء كافٍ. وفي فصل عدم التزاوج، يحدث العكس، إذ يتقلَّص حجم منطقة الذَّكر بشكل كبير، ويقل حجم منطقة السُّلوك العدواني.

علم البيئة السّلوكيّ هو دراسة كيف يصقل الانتخاب الطَّبيعي السُّلوك.

ربما يُفضِّل الانتخاب الطبيعي نشوء سلوكات جمع الغذاء التي ترفع كمية الطَّاقة المُكتسبة في وحدة زمن جمع الغذاء إلى الحدّ الأقصى. الحيوانات التي تكتسب الطّاقة بفعالية خلال جمع الغذاء، ربما تزيد من تلاؤمها، ولكن اعتبارات أخرى، مثل تجنُّب المُفترسات، هي مُهمة أيضًا في تحديد النَّجاح التَّكاثري.

يُمكن استعمال المسار الاقتصادي لتفسير تطور سلوكات وبيئاتها، مثل الإقليمية. يفترض هذا المسار أنَّ الحيوانات التي تكسب طاقة من سلوك ما أكثر مما تصرف سوف تمتلك إيجابية في البقاء والتَّكاثر.

9-54 إستراتيجيات التَّكاثر والانتخاب الجنسي

خلال فصل التَّكاثر، تضع الحيوانات، "قرارات" عدَّة مهمة تتعلَّق باختيار الرُّفقاء في التَّزاوج، كم من الرُّفقاء ستمتلك، وكم من الزَّمن والطَّاقة تُكرِّس لتربية أنسالها؟ تُشكِّل هذه القرارات جوانب **إستراتيجية التَّكاثر Reproductive strategy** للحيوان، أو مجموعة السلوكات التي يفترض أنَّها نشأت لرفع النَّجاح التَّكاثري إلى الحد الأقصى.

نشأت إستراتيجيات التّكاثر بشكل جُزئي استجابةً لتكاليف الطَّاقة المصروفة للتَّكاثر. وظهرت أيضًا بوصفها استجابات لطريقة التَّوزيع المكاني لمصادر الغذاء في البيئة، ومواقع الأعشاش، وأفراد الجنس الآخر.

غالبًا ما يملك الجنسان إستراتيجيات تكاثرية مُختلفة

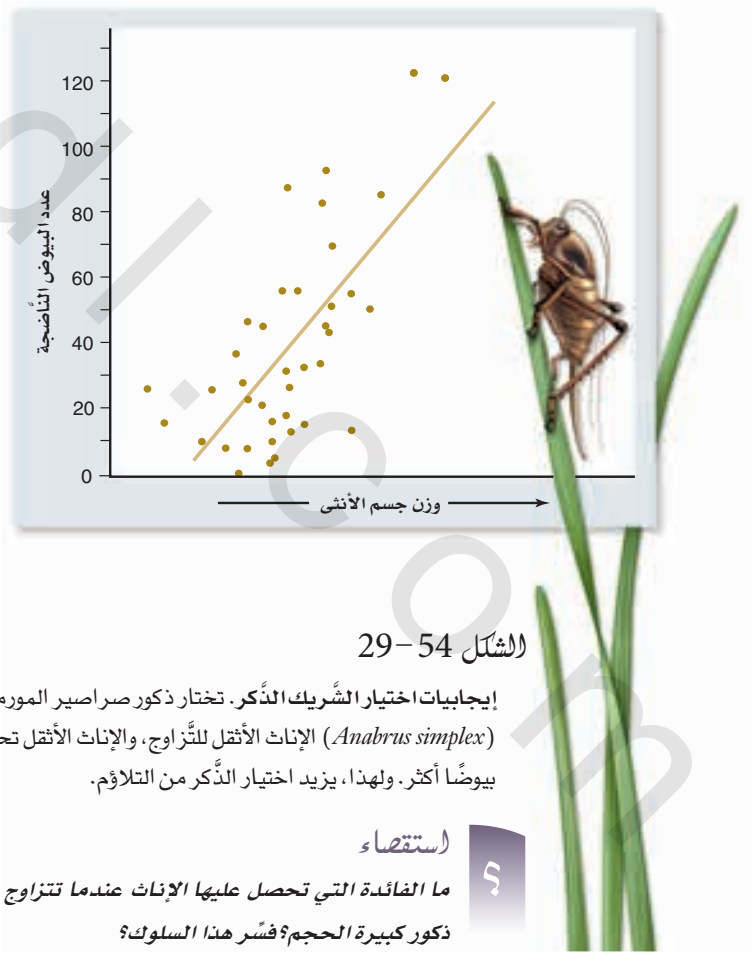
يختلف الذَّكر والأنثى غالبًا في إستراتيجيات التَّكاثر. كان داروين أول من لاحظ أنَّ الإناث لا تتزاوج ببساطة مع أول ذكر تُقابله، وبدلًا من ذلك تُقيِّم نوعية الذَّكر، وبعد ذلك تُقرِّر ما إذا كانت ترغب في التَّزاوج معه أم لا. تُفضِّل إناث الطَّاووس التَّزاوج مع الذُّكور التي تمتلك بقعًا أكثر على ريش ذيلها الطَّويل (الشكل 54-28 ب، جـ). وبشكل مُشابه، تُفضِّل إناث الضَّفادع التَّزاوج مع الذُّكور ذات النِّداءات الأكثر تعقيدًا. يُدعى هذا السُّلوك **اختيار الرَّفيق Mate choice**، وقد وُصف في الكثير من أنواع اللافقريات والفقريات.

ترتبط الذُّكور بعملية اختيار الرَّفيق بشكل أقل شيوعًا من الإناث. لماذا يحدث هذا؟ كثير من الاختلافات في إستراتيجيات التَّكاثر بين الجنسين يُمكن فهمها بمُقارنة مُساهمة الآباء من الذُّكور والإناث. يُشير مفهوم **استثمار الآباء Parental investment** إلى مُساهمة كلّ جنس في إظهار النَّسل وتربيته؛ وهو، من حيثُ الأثر، مقياس الطَّاقة المصروفة من الذُّكور والإناث في كلّ مرحلة تكاثرية.

لقد أظهرت دراسات عدَّة أنَّ الإناث بشكل عام لها استثمار آباء أعلى. أحد الأسباب أنَّ البيوض أكبر من الحيوان المنوي بكثير، 195,000 مرة أكبر في الإنسان! تحتوي البيضة على البروتينات والدهون في المُحّ ومواد غذائية أخرى للجنين المُتطوِّر، ولكن الحيوان المنوي ليس إلا حزمة DNA صغيرة مُتحرِّكة. في بعض المجموعات من الحيوانات، تكون الإناث مسؤولة عن الحمل والإرضاع، وهي وظائف تكاثرية مُكلفة لا يقوم بها غيرها.

إن نتيجة مثل هذا التَّبايُن الكبير في الاستثمار التَّكاثري هو أنَّ الجنسين يُواجهان ضغوط انتخاب مُختلفة جدًا. ولأنَّ أي حدث تكاثري وحيد هو نسبيًّا رخيص بالنِّسبة إلى الذُّكور، فإنهم يزيدون من تلاؤمهم بالتَّزاوج مع أكبر عدد مُمكن من الإناث. ملاءمة الذَّكر نادرًا ما تحددها كمية الحيوانات المنوية التي يُمكن إنتاجها. وعلى العكس، كلّ حدث تكاثري للإناث مُكلف بشكل كبير، وكمية البيوض التي يُمكن إنتاجها عادةً تُحدِّد النَّجاح التَّكاثري. لهذا السبب، يكون لدى الأنثى حافز على الاختيار، مُحاولةً اختيار الذَّكر الذي يُمكن أن يُوفِّر أكبر فائدة لنسلها.

تصلُح هذه الاستنتاجات فقط عندما يكون الاستثمار التَّكاثري للأنثى أعلى بكثير مما عند الذكور. في الأنواع التي يقوم فيها كلا الأبوين بالرِّعاية، ربما تُسهم الذُّكور بتكلفة رعاية الصِّغار نفسها؛ وفي هذه الحالة، يجب أن يكون اختيار الشَّريك مُتساويًا بين الجنسين.



الشكل 54–29

إيجابيات اختيار الشَّريك الذَّكر. تختار ذكور صراصير المورمون (*Anabrus simplex*) الإناث الأثقل للتَّزاوج، والإناث الأثقل تحمل بيوضًا أكثر. ولهذا، يزيد اختيار الذَّكر من التلاؤم.

استقصاء

ما الفائدة التي تحصل عليها الإناث عندما تتزاوج مع ذكور كبيرة الحجم؟ فسِّر هذا السلوك؟

في بعض الأحيان، يكون استثمار الذَّكر أكثر من الأنثى. فمثلًا، تنقُل ذكور صراصير المورمون في أثناء الجماع رزمة مُحتوية على البروتين (تُسمّى حاملة الحيوانات المنوية) إلى الأنثى. إن نحو 30% من جسم الذَّكر مُكوَّن من حاملة الحيوانات المنوية التي تُزوِّد الأنثى بالغذاء، وتُساعدها على نمو بيوضها. وكما قد نتوقع في هذه الحالة، تتنافس الإناث مع بعضها للوصول إلى الذُّكور. وفي الحقيقة، تكون الذُّكور اختيارية بشكل تام، وتُفضِّل الإناث الأثقل وزنًا. إنَّ الإيجابية الاختيارية في هذه الإستراتيجية نتجت لأنَّ الإناث الأثقل وزنًا تحتوي بيوضًا أكثر؛ لهذا، تختار الذكور الإناث الأكبر، التي تمتلك عددًا أكبر من الأنسال (الشكل 54–29).

تقوم الذُّكور بالعناية بالبيوض والصِّغار النَّامية في الكثير من الأنواع، ويشمل ذلك فرس البحر، وكثيرًا من الطُّيور وأنواع الحشرات. في هذه الأنواع، كما في صراصير المورمون، تكون الذُّكور محطَّ اختيار، والإناث يجب أن تتنافس من أجل الرُّفقاء.

إنَّ الاستثمار الأبوي يُفسِّر السبب في أن يكون أحد الجنسين محطّ اختيار أكثر من الآخر. في الجُزء الآتي سوف نستعرض العوامل التي تُسهم في اختيار الرَّفيق.

يحدث الانتخاب التكاثري بطرق عدّة

كما ذكرنا في (الفصل الـ 20)، إنَّ النَّجاح التَّكاثري للفرد يتحدَّد بعوامل عدّة، هي: مُدَّة حياة الفرد، وعدد مرات تزاوجه، وعدد الأنسال التي يُنتجها في التَّزاوج الواحد، العامل الثاني من هذه العوامل، أي التَّنافس على فُرَص التَّزاوج، يُسمَّى **الانتخاب الجنسي Sexual selection**. بعض النَّاس يعدّون أنَّ الانتخاب الجنسي مُنفصل عن الانتخاب الطبيعي. في حين يعدّه آخرون جزءًا من الانتخاب الطبيعي، وهو عامل آخر من عوامل كثيرة تُؤثِّر في تلاؤم المخلوق الحي.

يتضمَّن الانتخاب الجنسي كلًّا من **الانتخاب الجنسي الداخلي Intrasexual selection**، أو التَّداخلات بين أفراد من الجنس نفسه ("القُدرة على هزم ذكور آخرين في معركة"، كما قال داروين)، **والانتخاب الجنسي البيني Intersexual selection**، الذي يُعَدُّ اسمًا آخر لاختيار الرَّفيق ("قوة الجمال"). يُؤدي الانتخاب الجنسي إلى ظهور تراكيب تُستعمل لمُصارعة ذكور آخرين، مثل قرون الغزال وقرون الكبش، وكذلك الزينة المُستخدمة في "إقناع" أعضاء الجنس المُقابل للتَّزاوج، مثل ذيل طويل الرِّيش، والرِّيش الزَّاهي (انظر الشكل 54–28 أ، ب). تُسمَّى هذه الصِّفات الصِّفات الجنسية الثانوية *secondary sexual characteristics*.

الانتخاب الجنسي الدَّاخلي

في كثير من الأنواع، يتنافس أفراد الجنس الواحد – عادةً الذُّكور– مع بعضهم على فرصة للتَّزاوج. هذه المُنافسة ربما تتم على ملكية منطقة تُقيم فيها إناث، أو على الوصول المُباشر للإناث نفسها. يُمكن ضرب مثال على الحالة الثانية باستعمال أنواع عدَّة، مثل الوعل الإفريقي (*Aepyceros melampus*)، حيث تُسافر الإناث بمجموعات كبيرة مع ذكر واحد يُمكنه أن يتزاوج بشكل حصري مع هذه الإناث. يُقاتل الذَّكر بشدَّة للدِّفاع عن هذا الوصول السَّهل ضد ذكور آخرين.

في أنظمة التَّزاوج كهذه، ترتبط ذكور قليلة في تزاوجات عدَّة جامحة، في حين لا تتمكَّن أغلب الذُّكور من التَّزاوج بتاتًا. في الفقمة الفيل، تتحكَّم الذُّكور في مناطق على شواطئ التَّزاوج، وتقوم بعض الذُّكور المُهيمنة بمُعظم عمليات التَّزاوج (الشكل 54–30). فعلى شاطئ واحد، مثلًا، تُلقِّح 8 ذكور 348 أنثى، في حين تتزاوج الذُّكور المُتبقية، بشكل نادر، أو لا تتكاثر أبدًا.

لهذا السبب، يُفضِّل الانتخاب بقوة أي صفة تُظهر قُدرة أكبر على هزم ذكور آخرين. في الكثير من الحالات، تُهيمن الذُّكور الكبيرة على الصَّغيرة. ولهذا السبب، تكون

الشكل 54-30

دفاع الذَّكر عن الـزَّواج المُتعدِّد في الفقمة الشَّمالية (*Mirounga angustirostris*). يُقاتل ذكور الفقمة بعضهم بعضًا لحيازة الأقاليم. الذُّكور الأضخم فقط هي التي تحتفظ بالأقاليم التي تحتوي على كثير من الإناث.

الذُّكور أكبر من الإناث في كثير من الأنواع الإقليمية لسبب بسيط هو أنَّ الذُّكور الكبيرة هي الوحيدة التي تتزاوج. تُسمَّى مثل هذه الفروق بين الجنسين **ازدواج الهيئة الجنسي Sexual dimorphism**. في أنواع أخرى، ظهرت تراكيب تُساعد على القتال، في الذُّكور، مثل القرون، والأنياب، والأسنان القاطعة الكبيرة. هذه الصِّفات غالبًا ما تكون مُزدوجة الهيئة الجنسية، وربما تكون هذه الصِّفات قد نشأت بسبب الإيجابية التي تُوفِّرها في الصِّراعات الجنسية الدَّاخلية.

يحدث بعض التَّنافس أحيانًا ليس بين الذُّكور أنفسها، بل بين حيواناتها المنوية، بظاهرة تُسمَّى **تنافس الحيوانات المنوية Sperm competition**. في الأنواع التي تتزاوج إناثها مع ذكور عدَّة، ظهرت صفات عدَّة لزيادة نجاح الحيوان المنوي إلى الحد الأقصى: تكون الخصيتان كبيرتين، وتُنتجان كميات كثيرة من الحيوانات المنوية في التَّزاوج الواحد، والحيوانات المنوية نفسها تكون أكبر، وتسبح بسرعة أكبر مهيئة فرصة تلقيح البويضة.

الانتخاب الجنسي البيني

كما ذكرنا في الجُزء السَّابق، ترتبط كثير من الأنواع في اختيار الرَّفيق بدلًا من التَّزاوج العشوائي. عادةً، جنس المخلوق الذي يمتلك استثمارًا أبويًّا أكبر هو الذي يتمُّ اختياره، وفي كثير من الأنواع، ككثير من الطُّيور والثَّدييات، الأنثى هي التي تختار. نشأت في ذكور هذه الأنواع خصائص عدَّة ثانوية، مثل الألوان الزَّاهية، والتَّغريدات العالية والمُعقَّدة، أو سلوكات عرض مُحدَّدة.

المكاسب المُباشرة لاختيار الشَّريك (الرَّفيق)

في بعض الأحيان، يكون اختيار الشَّريك واضحًا. في كثير من أنواع الطُّيور والثدييات، وبعض أنواع حيوانات أخرى، تُساعد الذُّكور على تربية النَّسل. في هذه الحالات، سوف تكسب الإناث باختيارها الذَّكر الذي يُوفِّر أفضل عناية، فكلما كان الأب أفضل، تكون احتمالية تربية أنسال لها أكبر.

في أنواع أخرى، لا تشارك الذُّكور في تربية الصِّغار، وإنَّما تُحافظ على المناطق التي تحتوي على الغذاء، ومواقع التَّعشيش، وتوفر ملجأ من المُفترس. في مثل هذه الأنواع، الإناث التي تختار ذكورًا في مناطق أفضل سوف ترفع نجاحها التَّكاثري إلى الحد الأقصى.

المكاسب غير المُباشرة لاختيار الشَّريك

في كثير من الأنواع، على كلّ حال، لا تُوفِّر الذُّكور للإناث مكاسب مُباشرة من أي نوع. في مثل هذه الحالات، ليس من المُلاحظ بشكل واضح ماذا ستكسب الأنثى من كونها "محطّ اختيار". إضافة إلى هذا، ماذا ستكون المكاسب المُحتملة من اختيار ذكر بذيل طويل أو يمتلك تغريدًا مُعقَّدًا؟

اقتُرحت نظريات عدَّة لتفسير نشوء مثل هذه الأفضليات. أحد الأفكار أنَّ الإناث تختار الذَّكر الأكثر صحة أو الأكبر. الذُّكور الأكبر، مثلًا، ربما تمتلك القُدرة على العيش مدة أطول، وتكتسب كمية كبيرة من الغذاء، وتقاوم الطُّفيليات والأمراض. في أنواع أخرى، ربما تُشير صفات أخرى غير الحجم إلى حالة الذكر. في أسماك الزِّينة الفطساء، وبعض الطُّيور، يعكس لون الذَّكر الزَّاهي نوعية غذائه وصحته العامة. وربما تكسب الإناث فائدتين من تزاوجها مع ذكور أكثر صحة: أولًا، الذُّكور الأكثر صحة يكون احتمال حملها للأمراض أقل، فلا تنتقل للأنثى خلال التَّزاوج. وثانيًا، مدى نجاح الذُّكور في العيش الطَّويل والازدهـار هو ناتج عن المُحتوى الوراثي، لذلك تتأكَّد الأنثى من حصول أنسالها على جينات جيدة من الذكور.

أُجريت دراسات تجريبية عدَّة على الأسماك والفراش لاختبار ما إذا كان اختيار الأنثى للشَّريك يُؤدي إلى نجاح تكاثري. في هذه التَّجارب، سُمح للإناث من إحدى المجموعات باختيار الذُّكور، في حين تزاوجت الذُّكور بشكل عشوائي مع مجموعة مُختلفة من الإناث. كان نسل الإناث التي اختارت شريكها أكثر عدوانية، وعاش بشكل أفضل من نسل الإناث التي لم تختر، وهذا يعني أنَّ الإناث اختارت ذكورًا بمُحتوى وراثي أفضل.

أسهم تعديل على النَّظرية في نقلها خطوة واحدة للأمام. في بعض الأحيان، تختار الإناث شُركاء ذوي صفات تبدو مُضرة بالبقاء (انظر الشكل 54-28). الذَّيل الطَّويل للطَّاووس مُعيق للطَّيران، ويجعل الذُّكور أكثر عُرضةً للمُفترسات. لماذا تُفضِّل الإناث ذكورًا بمثل هذه الصِّفات؟ تنص **فرضية الإعاقة Handicap hypothesis** على أنَّ الشُّركاء المُتفوقين وراثيًّا فقط يستطيعون العيش بوجود مثل هذه الإعاقة. فباختيار ذكر بإعاقة أكبر، تضمن الأنثى أنَّ نسلها سوف يحصل على هذه النَّوعية من الجينات. بالطَّبع، سوف ترثّ أنسال الذَّكر أيضًا جينات الإعاقة. ولهذا السبب، ما زال علماء التطور يشكُّون في صحة هذه الفرضية.

الشكل 54-31

نداء ذكور ضفدع تنجارا (*Physalaemus pustulosus*). تُفضِّل ضفادع إناث أنواع مُختلفة من الجنس *Physalaemus* ذكورًا تتضمَّن الصوت "chuck" في ندائها. على الرغم من أن ذكور ضفادع تنجارا فقط تُصدر مثل هذه النِّداءات.

فرضيات بديلة عن تطور اختيار الشَّريك يبدو أنَّ مظاهر غزل أخرى نشأت من ميل سابق لجهاز الإحساس في الأنثى نحو نوع مُعيَّن من المُنبهات. فمثلًا، ربما تكون الإناث أفضل في التقاط ألوان مُحدَّدة أو أصوات مُحدَّدة على ذبذبة مُعيَّنة. يتضمن هذا **الاستغلال الحسّي Sensory exploitation** تطور إشارة التقاط في الذُّكور "تستغل" الانحيازات الموجودة في الأصل، فمثلًا، إن كانت الإناث مُتمرِّسة بشكل مُعيَّن على كشف الأجسام الحمراء، فإنَّ الألوان الحمراء سوف تنشأ غالبًا في الذُّكور.

مثال آخر، خذ الأصوات في ضفدع التِّنجارا (الشكل 54-31). على عكس الأنواع القريبة، تُصدر الذُّكور انفجارًا صغيرًا لصوت تناغُمي، يُدعى "chuck"، في نهاية نداءاتها. اقترح بحث حديث أنَّه ليس فقط إناث هذا النَّوع تنجذب بشكل مُحدَّد لنداء من هذا النَّوع، ولكن أيضًا إناث من أنواع أخرى قريبة، مع أنَّ ذكور هذه الأنواع لا تُطلق الصوت نفسه "chuck". إن سبب نشوء مثل هذا التَّفضيل ما زال غير معلوم، ولكن ذكر ضفدع تنجارا يستغل هذا بشكل واضح.

اقتُرحت تعديلات كبيرة على فرضيات أخرى لتفسير نشوء تفضيل التَّزاوج. كثير من هذه الفرضيات يُمكن أن يكون صحيحًا في بعض الظُّروف، ولكن كلها على ما يبدو غير قادرة على تفسير التَّعديلات كلها في سلوك التَّزاوج في حيوانات العالم. تشكل هذه منطقة بحث نابض بالحياة، وتظهر اكتشافات جديدة بشكل مُنتظم.

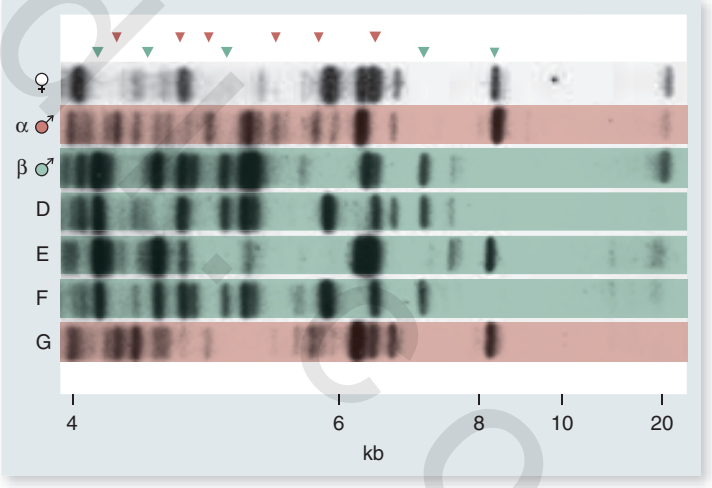
تعكس أنظمة التَّزاوج تكيُّفات للنَّجاح التَّكاثري

نشأت إستراتيجيات التَّكاثر للحيوان بشكل جُزئي استجابة لتكاليف الطَّاقة للتَّكاثر ولطريقة توزيع مصادر الغذاء، ومناطق الأعشاش، وأفراد الجنس الآخر في البيئة.

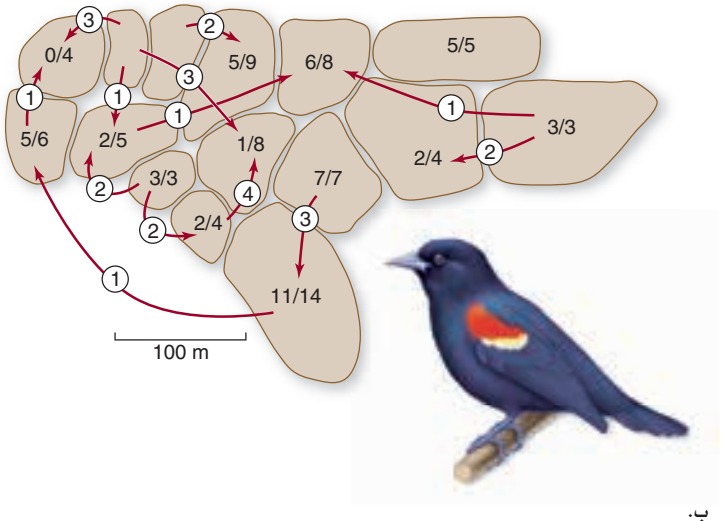
يختلف عدد الأفراد التي يتزاوج معها الحيوان خلال موسم التَّزاوج ضمن المملكة الحيوانية. تشمل **أنظمة التَّزاوج Mating systems** الزَّواج الأُحادي *Monogamy* (ذكر واحد يتزاوج مع أُنثى واحدة)، تعدد الإناث *polygyny* (ذكر واحد يتزاوج مع أكثر من أنثى واحدة؛ انظر الشكل 54-30)، وتعدُّد الذُّكور *Polyandry* (أنثى واحدة تتزاوج من أكثر من ذكر واحد). نشأت أنظمة التَّزاوج، مثل عملية اختيار الشريك؛ لتزيد من التلاؤم التَّكاثري إلى الحد الأقصى.

أظهرت كثير من الأبحاث أنَّ أنظمة التَّزاوج تأثَّرت بشكل قوي بالبيئة. ربما يُدافع الذَّكر عن إقليم، مثلًا، يحتضن مواقع الأعشاش، أو مصادر الغذاء الكافية لأكثر من أنثى واحدة. فإذا اختلفت الأقاليم في نوعية المصادر وكميتها، فإنَّ تلاؤم الأنثى يُصبح أقصى ما يُمكن إن تزاوجت مع ذكر يمتلك إقليمًا عالي النَّوعية. مثل هذا الذَّكر، قد يكون له شريكة أصلًا، ولكن لا يزال مفيدًا أكثر للأنثى أن تتزاوج مع هذا الذَّكر بالمقارنة مع ذكر لم يتزاوج لأنَّه يمتلك إقليمًا قليل النَّوعية. في هذه الحالة، سيُفضِّل الانتخاب الطَّبيعي الزَّواج المُتعدِّد.

أنظمة التَّزاوج تحدِّدها أيضًا حاجات النَّسل. إن كان وجود الأبوين ضروريًّا من أجل تربية النَّسل بنجاح، فإنَّ الزَّواج الأحادي ربما يكون مُفضَّلًا. بشكل عام، تسود هذه الحالة في الطُّيور، حيث يكون فيها أكثر من 90% من الأنواع أُحادية التَّزاوج. ربما يبقى الذَّكر مع رفيقته ويُوفِّران الرِّعاية للنَّسل، أو يهجر رفيقته ليبحث عن أُخريات؛ كلتا الإستراتيجيتين ربما تزيدان من ملاءمة الذَّكر. إنَّ الإستراتيجية التي سيُفضِّلها الانتخاب الطَّبيعي تعتمد على الحاجة ليساعد الذَّكر في التَّغذية أو في الدِّفاع عن النَّسل. في بعض الأنواع، يكون النَّسل **مُتأخر النُّضج Altricial** أي يحتاج إلى عناية طويلة ومُكثَّفة. في هذه الأنواع، تقلِّل الحاجة إلى العناية من قِبَل الأبوين من ميل الذَّكر لهجر شريكته والبحث عن تزاوجات أخرى. في الأنواع، حيث تكون الصِّغار **مُبكرة النُّضج Precocial** (تحتاج إلى القليل من رعاية الأبوين)، ربما تكون الذُّكور مُتعدِّدة التَّزاوج.



أ.



ب.

الشكل 54-32

دراسة الأبوة. أ. هلام يُبيِّن فحص البصمة الوراثية DNA من طائر الشحرور (*Prunella modularis*). تُبيِّن الأشرطة قطعًا من DNA مُختلفة الطُّول. الكتاكيت الأربعة (D–G) كانوا في عش الأنثى. بمُقارنة الأشرطة الظاهرة في الذَّكرين والأنثى، يُمكن أن نحكم أي ذكر هو والد الكتاكيت. تُشير المُثلثات إلى الأشرطة المُميِّزة للذَّكر الأول، ولكن ليس الذَّكر الثاني. في هذه الحالة، الذَّكر β هو والد لثلاثة (D، E، F، ولكن ليس لـ G) من أربعة كتاكيت. **ب.** نتائج دراسة البصمة الوراثية DNA للطُّيور السَّوداء ذات الجناح الأحمر (*Agelaius phoeniceus*). تُشير الكسور إلى نسب الأبناء لآباء يوجد العُشّ في إقليمهم. وتُشير الأسهم إلى عدد الأبناء الذين آباؤهم ذكور من خارج كلّ إقليم. أعشاش بعض الأقاليم لم يتم أخذ عينات منها.

وعلى الرَّغم من أنَّ الزَّواج المُتعدِّد سائد أكثر، إلا أنَّ أنظمة تعدُّد الذُّكور- زواج أنثى واحدة مع أكثر من ذكر واحد- معروفة في أنواع مُختلفة من الحيوانات. فمثلًا، تهتم ذكور طيور الطيطوي المُنقَّطة (*Actitus maculeria*)، بكل الحضانة والأبوة، وتتزاوج الإناث، وتترك البيوض مع ذكرين أو أكثر.

عمليات التَّلقيح خارج- الزَّوجين

في السَّنوات القريبة، استطاع الباحثون الكشف عن كثير من النَّواحي غير المُتوقعة في تزاوج الحيوانات. بعض هذه الاكتشافات نتجت عن تطبيق تقنيات جديدة، في حين نتجت الاكتشافات الأخرى عن دراسات حقلية مُكثَّفة ومُفصَّلة.

يصف (الفصل الـ 15) كيفية استخدام تقنية البصمة الوراثية DNA في التعرف إلى عينات الدَّم. استعمال شائع آخر لهذه التَّقنية هو في تحديد الأبوة. باستعمال تقنية البصمة الوراثية DNA، يُمكن لعلماء البيئة السّلوكيّ أن يُحدِّدوا بدقة كمية النَّجاح التَّكاثري في الأفراد الذُّكور، ثُمَّ يقيّموا كم كانت إستراتيجيتهم التَّكاثرية بالتَّحديد ناجحة (الشكل 54-32 أ).

في دراسة كلاسيكية على طائر الشَّحرور ذي الأجنحة الحمراء (الشكل 54-32 ب)، توصَّل الباحثون إلى أنَّ نصف الأعشاش احتوت على صغير واحد على الأقل نتج عن تلقيح ذكر ليس صاحب المنطقة؛ بشكل عام، 20% من النَّسل كان ناتجًا عن **عمليات التَّلقيح خارج-الأبوين (Extra-pair copulations (EPCs**.

بيَّنت دراسات كهذه أنَّ التَّلقيح خارج-الأبوين مُنتشر في عالم الطُّيور أكثر من المُتوقع. حتى في بعض الأنواع التي كان يُعتقد أنَّها أُحادية التَّزاوج على أساس المُراقبات السُّلوكية، وجدت حالات تمَّ تلقيحها من ذكر غير شريك الأنثى، وكانت الحالات عالية بشكل مدهش.

ما الإيجابية التَّطورية للتَّلقيح خارج-الأبوين؟ بالنِّسبة إلى الذُّكور، الإجابة كانت واضحة؛ زيادة النَّجاح التَّكاثري. بالنِّسبة إلى الإناث، الإجابة أقل وضوحًا؛ لأنَّه في مُعظم الحالات لا ينتُج عنه ازدياد في أعداد النَّسل. أحد الاحتمالات هي أنَّ الإناث تميل للتَّزاوج مع أفراد متفوقين وراثيًّا حتى لو أنَّها قد تزاوجت مع ذكر مُسبقًا، وبهذا تُحسِّن الجينات المُنتقلة إلى نسلها. احتمالية أخرى هي أنَّ الإناث تزيد من كمية المُساعدة التي تحصل عليها في تربية الأبناء. هذا بالضَّبط ما يحصل في الطَّائر الإنجليزي الشَّائع، الدَّنوك. تتزاوج الإناث ليس فقط مع صاحب المنطقة، ولكن أيضًا مع ذكور ثانويين تتسكَّع حول حافة المنطقة. إذا تزاوجت أنثى مع هؤلاء الثانويين عددًا كافيًا من المرات، فإنهم سيساعدون على تربية صغارها؛ لاعتقادهم أنَّهم ربما يكونون آباء لبعض هذه الصِّغار.

إستراتيجيات التَّزاوج المُتبادل

أدَّى الانتخاب الطبيعي لنُشوء طرق عدَّة لزيادة النَّجاح التَّكاثري. فمثلًا، في كثير من أنواع الأسماك، هناك صنفان وراثيان من الذُّكور: المجموعة الأولى كبيرة تُدافع عن المناطق للحصول على التَّزاوجات. والمجموعة الثانية أصغر تتَّبع إستراتيجية مُختلفة تمامًا. هذه الذُّكور لا تمتلك إقليمًا، ولكنها تتسكَّع على حافة أقاليم الذُّكور الكبيرة. عند انتهاء غزل الذَّكر، وعندما تقوم الأنثى بوضع بيوضها، ويقوم الذَّكر المُهيمن بوضع حيواناته المنوية، يتدخل الذَّكر الأصغر، فيُطلق حيواناته المنوية في الماء، مُخصِّبًا بعض البيوض. إن كانت هذه الإستراتيجية ناجحة، فإنَّ الانتخاب الطبيعي سيُفضل نشوء الإستراتيجيات التَّكاثرية لهذين الذَّكرين المُختلفين.

لوحظت أنماط مُشابهة في مخلوقات حية أخرى. في بعض خنافس الرَّوث، تمتلك الذُّكور المُهيمنة قرونًا كبيرة تستعملها لحماية الغُرف التي تُقيم بها الإناث، في حين لا تمتلك الذُّكور الأصغر وراثيًّا أي قرون. بدلًا من ذلك، تشق الذُّكور الأصغر أنفاقًا جانبية، وتُحاول التَّزاوج مع الأنثى داخل غرفتها. في مُتساويات الأرجل، هناك ثلاثة أصناف للأحجام الوراثية. الذُّكور مُتوسطة الحجم تعبر إلى الإناث، وتدخل منطقة الذَّكر الكبير بهذه الطَّريقة؛ أما الصِّنف الأصغر فهو صغير جدًا، ويستطيع أن يتسلَّل تمامًا دون أن يتمَّ اكتشافه.

هذه فقط نظرة خاطفة على تنوع غني في أنظمة التَّزاوج التي تطورت. المُهم في الموضوع: إذا كانت هناك طريقة لزيادة النَّجاح التَّكاثري، فإنَّ الانتخاب الطَّبيعي سوف يُفضِّل نُشوءها.

تُحدِّد نسبة الاستثمار الأبوي للجنسين الإستراتيجيات التَّكاثرية. يميل الجنس الذي يستثمر أكثر لأن يكون محطَّ نظر بالنِّسبة إلى اختيار الشَّريك.

في بعض الأنواع، يتنافس أفراد الجنس الواحد مع بعضهم بعضًا للوصول إلى أفراد الجنس الآخر. في أنواع أخرى يختار أعضاء الجنس الأول أعضاء الجنس الآخر الذين سيتزاوجون معهم. هناك كثير من العوامل المُختلفة التي ربما تُؤثِّر في تطور اختيار الجنس.

10-54 الإيثار وحياة الجماعة

يحدث **الإيثار Altruism** –وهو أداء فعل يُفيد فردًا آخر على حساب الفاعل– في أشكال عدَّة في عالم الحيوان. في كثير من أنواع الطُّيور، مثلًا، يُساعد الأبوين في تربية صغارهما طيورٌ أخرى، ولذلك يُدعون "المُساعدون في العُش" في أنواع من الذبيات والطُّيور، تُعطي الأفراد التي تتكشف المُفترس نداء إنذار، مُحذِّرةً أفراد مجموعتها الآخرين، حتى لو أنَّ مثل هذا الفعل قد يجلب انتباه المُفترس نحو المنادي. أخيرًا، قد تسمح اللبوءات المرضع لكلّ الجراء في القطيع برضاعة الحليب، ويشمل هذا جراء إناث أخريات.

لقد حيَّر وجود الإيثار علماء الأحياء التَّطوري. إن كان الإيثار يفرض تكلفة على الفرد، كيف يُمكن للانتخاب الطبيعي أن يُفضِّل أليل الإيثار؟ يُمكن للمرء أن يتوقع أنَّ مثل هذه الأليلات تكون سلبية، وأنَّ تكرارها في مستودع الجينات يجب أن يتناقص مع الوقت.

وُضعت تفسيرات عدَّة لتفسير نشوء الإيثار. أحد الاقتراحات التي نسمعها على الأغلب في البرامج الوثائقية على التِّلفاز هو أنَّ مثل هذه الصِّفات تنشأ لمصلحة الأنواع. المُشكلة في مثل هذه التَّفسيرات هي أنَّ الانتخاب الطَّبيعي يعمل على أفراد داخل الأنواع، وليس على الأنواع نفسها. لذلك، لن يُفضل الانتخاب الطبيعي الأليلات التي تقود الفرد ليتصرف بطرق تُفيد آخرين فقط على حساب الفرد نفسه؛ من المحتمل نشوء صفات مُؤذية للنوع ككل، طالما هي مفيدة للفرد.

في بعض الأحيان، يُمكن للانتخاب أن يعمل على مجموعات من الأفراد، ولكن مثل هذا **انتخاب للمجموعة Group selection** نادر. فمثلًا، إذا نشأ أليل أكل اللُّحوم داخل الجماعة، فإنَّ الأفراد بهذا الأليل سوف تُحابى لأنَّها سوف تجد أكلًا أكثر لتأكله؛ من ناحية أخرى، ربما تأكل المجموعة نفسها في النِّهاية إلى

درجة الانقراض، وسيُنزع الأليل من النوع. لهذا، فالانتخاب بين المجموعات سوف يُؤدي إلى تناقُص في تكرار الأليل في النَّوع، حتى لو أنَّ الانتخاب داخل مجموعة مُعيَّنة فضَّل ذلك الأليل. وعلى الرَّغم من أنَّ اختيار المجموعة مُمكن الحدوث، فإنّ الظروف اللازمة نادرة التوافر في الطَّبيعة. في أغلب الأحيان، وبناء على هذا، لا يُفسِّر تعبير "مصلحة المجموعة" نشوء صفات الإيثار.

هناك احتمال آخر؛ أن تصرُّفات الإيثار الظَّاهرية ليست إيثارًا مُطلقًا. مثلًا، المُساعدون في العُش غالبًا صغار في العُمر، ويكسبون تجربة أبوية غنية بمُساعدة أبوين مُنتجين، ما يُعطيهم إيجابية عند تزاوجهم. زيادة على ذلك، بالتَّجوال في منطقة ما، قد ترثّ مثل هذه الأفراد هذه المنطقة عند موت الأبوين المُنتجين. بشكل مُشابه، ربما تُفيد نداءات التَّحذير في الحقيقة مُطلقي النداء بجعل الحيوانات الأُخرى تشعر بالفزع. فعن طريق إشاعة البلبلة، ربما يتمكَّن مُطلق النِّداء من التَّسلل دون أن يُكتشف. لقد أظهرت دراسات حقلية مُفصَّلة حديثة أنَّ بعض التَّصرُّفات إيثارية حقيقية، في حين أن بعضها الآخر ليس كذلك.

ربما تُفسّر التبادلية بعض الإيثار

يقترح أحد تفسيرات الإيثار أنَّ الأفراد ربما يُشكِّلون "شراكات" يحدث فيها تبادُلات منفعة لأفعال إيثارية؛ لأنَّها تُفيد كلا المُشاركين. في نشوء مثل هذا **الإيثار المُتبادل Reciprocal altruism**، يتمُّ التَّمييز ضد "المُخادعين" (غير متبادلي المنفعة) وتُمنع عنهم المُساعدة المُستقبلية. بحسب هذه الفرضية، إذا كان عمل الإيثار غير مُكلف نسبيًّا، فالمكسب القليل الذي يصل للمُخادع بكونه غير مُتبادل المنفعة تتفوق عليه التَّكلفة المُتوقعة من عدم الحصول على المعونة المُستقبلية. في هذه الظُّروف، يجب إزالة سلوك الخداع بالانتخاب.

تُعشش الوطاويط مصاصة الدِّماء في الأشجار المُجوَّفة، والكهوف، والمناجم، على شكل مجموعات من 8 إلى 12 فردًا (الشكل 54-33). ولأنَّ مثل هذه الوطاويط لها مُعدَّل أيض عالٍ، وربما تموت الأفراد إن لم تحصل على غذاء، تمتص الوطاويط التي تجد عائلًا كمية كبيرة من الدِّماء، لذلك لا يُكلِّف التَّخلي عن كمية صغيرة من الدَّم لشريك العُش لحمايته من الموت جوعًا كمية كبيرة من الطَّاقة للمُتبرع. تُشارك الوطاويط مصاصة الدِّماء الدَّم مع مُتبادل سابق. وإذا فشل فرد في إعطاء دم إلى وطواط تلقَّى منه دمًا في السَّابق، فإنَّه سوف يُستثنى من مُشاركة الدم مستقبلًا.

يقترح انتخاب النَّسَب Kin selection إيجابية وراثية مُباشرة للإيثار

أكثر التَّفسيرات أهمية لأصل الإيثار قدَّمه وليام د. هاميلتون سنة 1964. إنَّ أفضل تقدمة له هي باقتباس مُلاحظة عابرة وضعها عالم وراثة الجماعات ج. ب. س هالدين في حانة سنة 1932. لقد قال هالدين: إنه سيتخلى عن حياته طوعًا لشقيقين أو ثمانية أبناء عم من الدَّرجة الأولى.

من النَّاحية التَّطورية، فإنَّ كلام هالدين هذا له معنى؛ لأنَّ مقابل كلّ أليل حصل عليه هالدين من أبويه، فإنَّه قد حصل كلّ واحد من إخوانه على 50% فُرصة للحصول على الأليل نفسه (الشكل 54-34). وبسبب هذا، من المُتوقع إحصائيًّا أنَّ اثنين من أشقَّائه سوف ينقلان خليطًا مُعينًا من أليلات هالدين إلى الجيل اللاحق بالكمية نفسها التي يُمكن أن ينقلها هالدين ذاته. وبطريقة مماثلة، يُمكن لهالدين وأحد أبناء عمه من الدَّرجة الأولى أن يشتركا في ثُمن أليلاتهم (انظر الشكل 54-34). آباؤهم، وهم أشقاء، يُمكن لكلّ منهم أن يُشترك في نصف أليلاته، وكلّ واحد من أبنائهم يُمكن أن يحصل على نصف هذه الأليلات، ومن هذه يُمكن أن يكون نصفها بالمُعدَّل مُشتركًا: $\frac{1}{2} \times \frac{1}{2} \times \frac{1}{2} = \frac{1}{8}$ لهذا، فإنّ

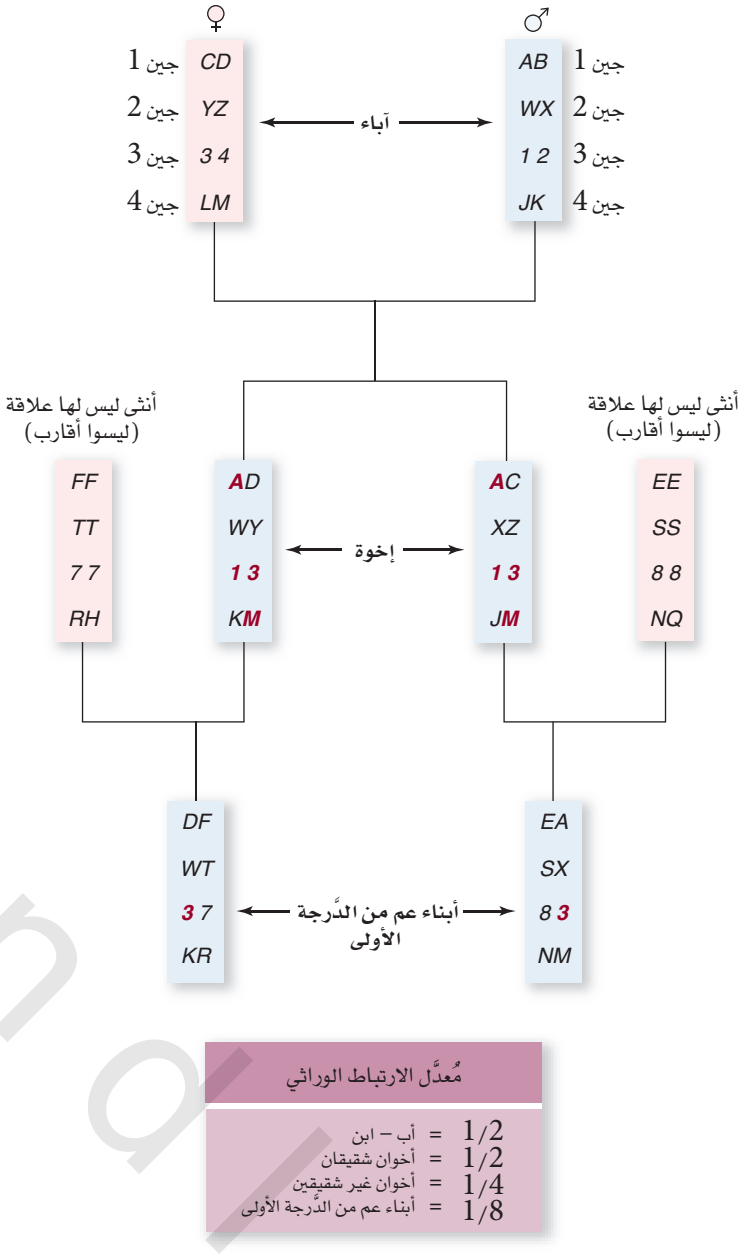
الشكل 54-33

الحقيقة أغرب من الخيال. الإيثار التَّبادلي في الوطاويط مصاصة الدِّماء (*Desmodus rotundus*). تتغذَّى الوطاويط مصاصة الدِّماء على دماء الثدييات الكبيرة، ولكنها لا تتحوَّل إلى بشر، ولا تعيش في أكفان. تعيش مصاصة الدِّماء في مجموعات تتشارك وجبات الدَّم. وهي تتذكر من هي الوطاويط التي زوَّدتها بدم في الماضي، وعلى الأغلب تتشارك مع تلك الوطاويط التي شاركتها في السَّابق.

ثمانية أبناء عم من الدَّرجة الأولى يُمكنهم نقل هذه الأليلات إلى الجيل المقبل بالكمية نفسها التي يُمكن أن ينقلها هالدين نفسه. لاحظ هاميلتون وجهة نظر هالدين بوضوح: سوف يُفضِّل الانتخاب الطبيعي أي إستراتيجية يُمكنها أن تزيد التَّدفق الصَّافي لأليلات فرد ما إلى الجيل المقبل.

أوضح هاميلتون أنَّه بتوجيه المُساعدة نحو الأقارب القريبين وراثيًّا، ربما يزيد الإيثار من النَّجاح التَّكاثري للأقارب لدرجة تكفي للتَّعويض عن التَّقليص من تلاؤمه هو. ولأنَّ سلوك الإيثار يزيد من انتقال الأليلات في الأقارب، فإنَّه سيتمُّ تفضيل الإيثار من قِبَل الانتخاب الطَّبيعي. يُدعى الانتخاب الذي يُحابي الإيثار المُوجَّه نحو الأقارب **انتخاب النَّسب Kin selection**. وعلى الرَّغم من أنَّ السلوكات التي يتمُّ تفضيلها تعاونيةٌ، فإنّ الجينات حقيقة "تتصرف بأنانية"، لأنَّها تُشجِّع المخلوق الحي على دعم نُسخ لها في أفراد آخرين. بكلمات أخرى، إن كان للفرد أليلًا سائدًا بسبب الإيثار، فإنَّ أي فعل يزيد من تكرار هذا الأليل في الأجيال المقبلة سوف يُفضَّل، حتى لو كان هذا الفعل مُؤذيًا للفرد الذي يقوم به.

يتنبأ نموذج انتخاب النِّسب لهاميلتون أن الإيثار غالبًا ما يكون موجهًا نحو الأقارب من الدَّرجة الأولى. وكلما زادت درجة القرابة بين فردين، كان المردود الوراثي المُتوقع أكبر. تُعرف هذه العلاقة **بقاعدة هاميلتون Hamilton's rule**، وهي تنصُّ على أنَّ الأفعال الإيثارية يتمُّ تفضيلها عندما تكون $rb>c$. في هذا التَّعبير، تكون b مكاسب الفعل الإيثاري، و c تكاليف الفعل الإيثاري، في حين تكون r مُعامل الارتباط، أي نسبة الأليلات التي يتشارك فيها فردان من أصل مُشترك. فمثلًا، يُمكن أن يحصل فرد على طفل واحد أقل ($c = 1$) إذا سمحت مثل هذه الأفعال لأخيه نصف الشَّقيق، الذي يُشارك بربع جيناته ($r = 0.25$)، أن يحصل على خمسة أبناء إضافيين أو أكثر من النَّسل ($b=5$).



الشكل 54–34

مثال افتراضي للعلاقات الوراثية. بالمُعدَّل، يتشارك الأشقاء بنصف أليلاتهم. في المقابل، أبناء العم يتشاركون بثُمن أليلاتهم بالمُعدَّل. كلّ حرف ورقم يُمثِّل أليلًا مُختلفًا.

أمثلة على انتخاب النِّسب

تعرف أمثلة عدَّة على انتخاب النِّسب من عالم الحيوان. فمثلًا، تُطلق سناجب بلدنج الأرضية (*Spermophilus belding*) نداءات عندما ترى مُفترسًا مثل القيوط والغرير. مثل هذه المُفترسات ربما تُهاجم السِّنجاب مُطلق النِّداء، لذلك فإنَّ إطلاق الإشارة يعرّض مُطلق الإشارة للخطر.

تتكوَّن الوحدة الاجتماعية لمُستعمرة السِّنجاب الأرضي من أنثى وبناتها، وأخواتها، وعماتها، وبنات الأخت. عندما تنضج الذُّكور، تنتشر مسافات بعيدة عن المكان الذي ولدت فيه، لذلك تكون الذُّكور البالغة في المُستعمرة غير مُرتبطة وراثيًّا بالإناث. عن طريق وضع علامات على كلّ سناجب المُستعمرة باستعمال نمط صبغ على فرائها وبتسجيل الأفراد التي أطلقت نداءات جميعهم، والظُّروف الاجتماعية لندائها، وجد الباحثون أنَّ الإناث التي لها أقارب يعيشون بالقرب منها كانت أكثر احتمالًا لإطلاق الإنذارات من السَّناجب التي ليس لها أنسباء قريبون. تميل الذُّكور للنِّداء بشكل أقل شيوعًا، كما هو مُتوقع؛ لأنَّها غير مُرتبطة مع مُعظم أعضاء المُستعمرة.

يأتي مثال آخر على انتخاب النِّسب من طائر يُدعى آكل النَّحل أبيض المُقدمة، الذي يعيش على طول الأنهر في إفريقيا على شكل مُستعمرات من 100 إلى 200 طائر (الشكل 54-35). على عكس سناجب الأرض، يبقى الذَّكر عادة في المُستعمرة التي ولد فيها، وتتفرَّق الإناث للانضمام إلى مُستعمرات جديدة. لا تُربي مُعظم طيور آكل النَّحل صغارها، ولكنها تُساعد الآخرين على ذلك. مُعظم المُساعدين من الطُّيور الشابة، ولكن الطُّيور الأكبر عمرًا التي فشلت مُحاولات تعشيشها يُمكنها أن تُساعد أيضًا. إن وجود مُساعد واحد، بالمُعدَّل، يُضاعف عدد الصِّغار التي تبقى على قيد الحياة. هناك دليلان يدعمان فكرة أنَّ انتخاب النِّسب مُهم جدًا في تحديد سلوك المُساعدة في هذا النَّوع: الأول، المُساعدون عادةً هم من الذُّكور الذين يرتبطون في العادة مع طيور أخرى في المُستعمرة، وهم ليسوا إناثًا، التي تكون في العادة ليست مُرتبطة. والثاني، عندما تمتلك الطُّيور الاختيار لمُساعدة آباء مختلفين، فإنَّها تختار آباءها الأكثر ارتباطًا بها بصورة ثابتة تقريبًا.

الشكل 54–35

انتخاب النِّسب في آكل النَّحل ذي المُقدمة البيضاء *Merops bullockoides*. آكل النَّحل طيور مُتميِّزة من آكلات الحشرات تعيش في إفريقيا في مُستعمرات كبيرة. يُساعد آكل النَّحل غالبًا الآخرين على تربية أبنائهم؛ يختار المُساعدون عادةً أقارب مقربين لمُساعدتهم.

فردية- زوجية المجموعة الكروموسومية والنُّشوء الاجتماعي في غشائيات الأجنحة

لعلَّ من أشهر التَّطبيقات لنظرية انتخاب النِّسب كان في الحشرات الاجتماعية. تتكوَّن خليّة نحل العسل من ملكة واحدة، وهي الوحيدة التي تضع البيوض، وقرابة 50,000 من نسلها، كلُّهم تقريبًا عاملات بمبايض لا تعمل (الشكل 54-36). إضافة إلى هذا التَّوزيع التَّكاثري للعمل، يمتلك نحل العسل تعاونية في العناية بالحضنة من البيوض وتداخل الأجيال، بحيث تعيش الملكات بجانب نسلها. هذه هي علامات **النِّظام الاجتماعي الحقيقي Eusocial system**.

كان الأصل التطوري للاجتماعية الحقيقية لُغزًا مدة طويلة. كيف يُمكن للانتخاب الطَّبيعي أن يُفضِّل نشوء عاملات عقائم لا تُعطي أي نسل؟ فسَّر هاميلتون نشوء الاجتماعية الحقيقية في غشائيات الأجنحة (النَّحل، واليعاسيب، والنَّمل) بنموذجه انتخاب النِّسب. في هذه الحشرات، تكون الذُّكور فردية المجموعة الكروموسومية، في حين تكون الإناث زوجية المجموعة الكروموسومية. هذا النِّظام غير الطبيعي في تحديد الجنس، الذي يُدعى فردية- زوجية المجموعة الكروموسومية، يُؤدي إلى وضع غير طبيعي. إذا تلقَّحت الأنثى من ذكر واحد، فإنَّ الأنسال جميعها سترث الأليلات نفسها من أبيها (لأنَّه فردي المجموعة الكروموسومية، ولا يملك إلا نسخة واحدة من كلّ أليل). هذه الأنسال الإناث ستشترك فيما بينها، بالمُعدَّل، بنصف الأليلات التي تحصل عليها من الملكة. وعلى هذا، فإنَّ كلّ أنثى ستشترك، بالمُعدَّل، بـ 75% من أليلاتها مع شقيقاتها (للتَّأكد من هذا، استعمل الشَّكل 54-34)، مرة أخرى، ولكن اجعل الأب يحصل على نسخة واحدة من كلّ جين).

في المقابل، إن حصلت أنثى من النسل على نسل خاص بنفسها، فإنَّها سوف تتشارك بنصف أليلاتها فقط مع هذا النَّسل (النِّصف الآخر سيأتي من أبيهن). وهكذا، بسبب هذا التَّرابط الوراثي القريب، فإنَّ العاملات تنقل من أليلاتها الخاصة أكثر بتخلِّيها عن قدرتها على التَّكاثر لمُساعدة أمها على تربية شقيقاتها اللَّواتي سيُصبح بعضهن ملكات، ويبدأن مُستعمرة أخرى، ويتكاثرن.

بهذه الطريقة، فإنَّ نظام فردية-زوجية المجموعة الكروموسومية ربما وضع مرحلة نشوء الاجتماعية الحقيقية في غشائيات الأجنحة، وفي الحقيقة، نشأت مثل هذه الأنظمة 12 مرة مُنفصلة أو أكثر في غشائيات الأجنحة. مع ذلك، هناك عجز واحد في هذه النَّظرية، وهو أنَّ الأنظمة الاجتماعية الحقيقية نشأت في كثير من المجموعات الأخرى، بما في ذلك حشرات التُّربة (الثربس)، ونمل الخشب، وجرذان الخُلد العاري. وعلى الرَّغم من أنَّ حشرات التُّربة فردية-زوجية المجموعات الكروموسومية، فإنَّ كلًّا من نمل الخشب وجرذان الخُلد ليست كذلك. وعلى هذا، على الرغم من أنَّ فردية-زوجية عدد الكروموسومات سهَّلت نشوء الاجتماعية الحقيقية، إلا أنَّها ليست مُتطلبًا سابقًا ضروريًّا.

الشكل 54-36

توزيع العمل التَّكاثري في نحل العسل. الملكة (تظهر هنا بنقطة حمراء مطلية على صدرها) هي واضعة البيض الوحيدة. بناتها عاملات عقائم.

هناك عوامل عدَّة يُمكن أن تكون مسؤولة عن نشوء سلوكات الإيثار. يستفيد الأفراد إذا كانت الأفعال الإيثارية مُتبادلة. يُفسِّر انتخاب النِّسب كيف أنَّ أليلات الإيثار يُمكن أن تزداد في التَّكرار إن وجَّهت أفعال الإيثار نحو الأقارب. إنَّ انتخاب النِّسب قوة فعَّالة تحابي، في بعض الأحيان، نشوء الإيثار وحتى نشوء الأنظمة الاجتماعية المُعقَّدة.

11-54 نشوء الأنظمة الاجتماعية

إنَّ المخلوقات الحية متنوعة مثل بدائيات النوى، واللاسعات، والحشرات، والأسماك، والطُّيور، والكلاب، والأسود، والحيتان، والشمبانزي، توجد على شكل مجموعات اجتماعية. ولكي نشمل الظَّواهر الاجتماعية المُتنوعة جميعها، يُمكننا تعريف **المجتمع Society** بشكل واسع بأنَّه مجموعة من المخلوقات الحية من النَّوع نفسه التي تكون مُنظَّمة بشكل تعاوني.

لماذا تخلَّت أفراد في بعض الأنواع عن الحياة الانفرادية لتُصبح أعضاء في مجموعة؟ رأينا قبل قليل أحد التَّفسيرات، وهو انتخاب النِّسب: ربما تكون المجموعات مُكوَّنة من أقارب شديدي القرابة. في حالات أخرى، ربما ينتفع الأفراد من الحياة الاجتماعية بشكل مُباشر. فمثلًا، الطَّائر الذي ينضم إلى سرب من الطُّيور ربما يحصل على حماية أكبر من المُفترسات. وكلما زاد حجم السِّرب، تناقصت أخطار الافتراس؛ لأنَّ هناك أفرادًا أكثر يمسحون البيئة بحثًا عن المُفترسين (الشكل 54-37).

عضو سرب الطُّيور ربما يزيد من نجاحه في التَّغذية إذا تمكَّن من الحصول على معلومات من أعضاء آخرين في السِّرب عن موقع مصادر غذاء جديدة، وغنية.

عند بعض المُفترسات، الصَّيد على شكل مجموعات يُمكنه أن يزيد من النَّجاح، ويسمح للمجموعة بأن تُمسك فريسة أكبر من أن يصطادها فرد واحد.

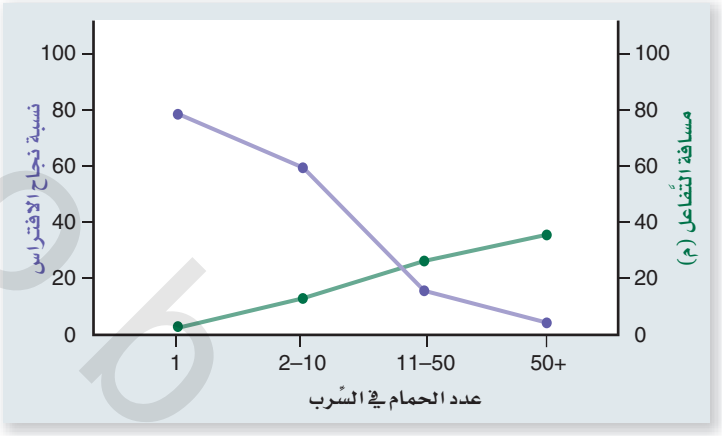
تتضمَّن مُجتمعات الحشرات أفرادًا مُتخصِّصين لأداء مهام مُختلفة

في الحشرات، نشأت التَّخصُّصية بشكل رئيس في رتبتين: رتبة غشائية الأجنحة (النَّمل، والنَّحل، واليعاسيب) ورتبة مُتساوية الأجنحة (النَّمل الأبيض)، على الرغم من أنَّ القليل من مجموعات الحشرات تتضمَّن أنواعًا اجتماعية. كما ذكرنا سابقًا، طوَّر عدد من أنواع الحشرات أنظمة اجتماعية حقيقية. مُستعمرات الحشرات الاجتماعية هذه مُكوَّنة من طبقات اجتماعية (أو فرق) **Castes** مُختلفة، وهي مجموعات من الأفراد تختلف في الحجم والشَّكل، وتُؤدي واجبات مُختلفة، بوصفها عاملات وجنودًا (الشكل 54-38).

نحل العسل

تُحافظ الملكة، في نحل العسل، على سيطرتها على الْخليّة بإفراز فرمون يُسمَّى "مادة الملكة"، ويُثبِّط تطور مبايض الإناث الأُخر، مُحوِّلةً إياهن إلى عاملات عقائم. تُنتَج ذكور النَّحل من أجل التَّزاوج فقط. عندما تنمو المُستعمرة بشكل أكبر في الرَّبيع، لا تتسلّم بعض الأعضاء كمية كافية من مادة الملكة، وتبدأ في التَّحوُّل إلى ملكات، وتبدأ المُستعمرة في الاستعداد لتكوين مُستعمرة أخرى.

تصنع العاملات غُرف ملكات عدَّة جديدة، وتبدأ ملكات جديدة في التَّطور فيها. تبحث العاملات الكشَّافة عن مكان عُش جديد، وتُبلِّغ عن مكانه للمُستعمرة. ثُمَّ تتحرَّك الملكة القديمة مع سرب من العاملات إلى الموقع الجديد. فيما تبقى من المُستعمرة، تظهر ملكة جديدة، تقتل الملكات المُحتملات الأُخريات، وتطير خارجًا من أجل التَّزاوج، ثمَّ تعود لتبدأ حكم الْخليّة.



الشكل 54–37

سلوك الأسراب يُقلِّل الافتراس. عندما يكون هناك أفراد من الحمام أكثر في السِّرب، يُمكنها أن تكتشف الصُّقور على مسافات أكبر، ما يعطي وقتًا أكبر للحمام لكي يهرب. ولذلك، كلما زاد عدد الحمام في السِّرب أصبحت الصقور أقل نجاحًا في الإمساك بالحمام.

استقصاء

هل يؤثر عيش الحمام في أسراب في الوقت اللازم للبحث عن الطعام؟

النَّمل قاطع–الأوراق

يُوفِّر النَّمل قاطع–الأوراق مثالًا مُدهشًا لنموذج مُميَّز للحياة الاجتماعية للحشرات. يعيش النَّمل قاطع–الأوراق في مُستعمرات تحتوي على ملايين من الأفراد تقريبًا، تزرع محاصيل الفطريات تحت الأرض. أعشاشها التي تُشبه الكومة هي "مدن" تحت الأرض تُغطِّي أكثر من 100م^2، بمئات المداخل والغُرف التي يصل عمقها إلى 5م تحت الأرض. تشير دراسات جُزيئية حديثة إلى أنَّ هذا النَّمل كان يزرع الفطريات منذ أكثر من 5 ملايين سنة.

الشكل 54–38

الطَّبقات الاجتماعية عند النَّمل. النَّمل قاطع الأوراق أعضاء في طبقات اجتماعية مُختلفة. النَّمل الكبير يحمل الأوراق نحو العُش، في حين يحمي النَّمل الأصغر العاملات من الهجوم.

Obeikandl.com

إن توزيع العمل بين النَّمل العاملات مُرتبط بحجمها. كلّ يوم، تُسافر العاملات عبر قوافل من العُش إلى شجرة أو شجيرة، فتُقطِّع الأوراق إلى قطع صغيرة، وتحمل القطع عائدة إلى العُش (انظر الشكل 54-38). تقوم عاملات صغيرات بمضغ قطع الأوراق لتصبح على شكل نشارة، تنثره على شكل سجادة في غرفة الفطريات تحت الأرض. لا، بل إنَّ العاملات الصَّغيرة تغرس خيوط الفطريات في النشارة؛ سريعًا ما تنمو حديقة فخمة من الفطريات.

في حين تزيل العاملات الأخريات أنواع الفطريات غير المرغوبة، تقوم الحاضنات بحمل يرقات العُش إلى أماكن مُختارة في الحديقة، حيث تتغذَّى اليرقات. بعض هذه اليرقات تنمو إلى ملكات مُنتجات ستنتشر من العُش الأصلي، وتبدأ في تكوين مُستعمرات جديدة، مُكرِّرة الدَّورة.

توجد مُجتمعات الفقريات على أشكال وتراكيب عدَّة

على عكس مُجتمعات الحشرات راقية البناء والتَّكامُل وأشكال الإيثار الفريدة، فإنَّ مجموعات الفقريات الاجتماعية عادةً ما تكون أقل تنظيمًا وتماسُكًا. قد يبدو هذا تناقضًا، حيث إنَّ الفقريات التي تمتلك أدمغةً كبيرة وقادرة على سلوكات أكثر تعقيدًا أقل إيثارًا بشكل عام من الحشرات. على كلّ حال، في بعض أنظمة الفقريات، تمتلك الأفراد كلًّا من التَّبادلية والإيثار المُنتخب على أساس النِّسب. تُظهر مجتمعات الفقريات بشكل عام أيضًا صراعًا وعدوانيةً بين أفراد المجموعة أكثر من مُجتمعات الحشرات. يتركَّز الصِّراع في مُجتمعات الفقريات بشكل عام حول الحصول على الغذاء وشريك التَّزاوج.

تمتلك مُجتمعات الفقريات، مثل مُجتمعات الحشرات، أنواعًا مُحدَّدة من التَّنظيم. كلّ مجموعة اجتماعية من الفقريات تمتلك حجمًا مُعيَّنًا ثابتًا في الأفراد، وعددًا من الإناث والذُّكور المتزاوجين، ونوعًا من نظام التَّزاوج. عرَف علماء البيئة السّلوكيّ أنَّ طريقة تنظيم المجموعة تتأثَّر غالبًا بعوامل بيئية مثل نوع الغذاء والافتراس. فمثلًا، تأخذ حيوانات النمس جولات في مُراقبة المُفترسات في حين تقوم الأعضاء الأُخرى في المجموعة بجمع الغذاء (الشكل 54-39).

طيور الحائك الإفريقية، التي تُكوِّن أعشاشًا من الحشائش، تعطي مثالًا مُمتازًا على العلاقة بين البيئة والتَّنظيم الاجتماعي. يُمكن تقسيمها إلى 90 نوعًا منها تقريبًا بحسب المجموعة الاجتماعية التي تُكوِّنها. إحدى مجموعات الأنواع تعيش في الغابة وتبني أعشاشًا مُفردةً، مُموهة. الذُّكور والإناث أُحادية التَّزاوج؛ وتجمع غذاء من الحشرات لإطعام صغارها. المجموعة الثانية من الأنواع تُعشش في مُستعمرات في أشجار في السَّافانا، وهي مُتعدِّدة التَّزاوج، وتتغذَّى على شكل أسراب على البذور.

عادات التَّغذية والتَّعشيش لهاتين المُجموعتين مُرتبطتان بأنظمة التَّزاوج الخاصة بهما. في الغابة، من الصَّعب إيجاد الحشرات، ويجب على الوالدين التَّعاون لإطعام الصِّغار. لا تلفت الأعشاش المُموهة انتباه المُفترسين إلى الصِّغار. في السَّافانا المفتوحة، بناء عُش مُموه ليس خيارًا. ولكن، تحمي طيور الحائك التي تعيش في السَّافانا صغارها من المُفترسات بالتَّعشيش في الأشجار، التي ليست متوافرة بكثرة. هذا النَّقص في أماكن التَّعشيش الآمنة يعني أنَّ الطُّيور يجب أن تُعشِّش معًا على شكل مُستعمرات. إنَّ البذور مُتوافرة، والأنثى يُمكنها أن تحصل على كلّ الطَّعام الذي يلزم لتربية أبنائها دون مُساعدة الذَّكر. أمّا الذَّكر المُتحرِّر من تربية الأبناء فيقضي وقته في التَّزاوج مع أكثر من أنثى؛ نظام الزَّواج المُتعدِّد.

أحد الاستثناءات للقاعدة العامة التي تقول: إنّ مُجتمعات الفقريات ليست مُنظَّمة مثل تلك في الحشرات هي جرذ الخُلد العاري (*Heterocephalus glaber*)، وهو قارض صغير، غير مُغطًّى بالشَّعر، يعيش في إفريقيا الشَّرقية الدُّنيا. بخلاف الأنواع الأخرى من جرذان الخُلد، التي تعيش وحدها، أو في مجموعات عائلية صغيرة، تُكوِّن جرذان الخُلد العارية مُستعمرات كبيرة تحت الأرض مع نظام أنفاق

الشكل 54-39

جمع الغذاء وتجنُّب المُفترسات. حارس من النمس عند تأديته الواجب. النمس *Suricata suricata*، هو نوع من حيوان النِّمس راقٍ اجتماعيًّا، ويعيش في الرِّمال شبه الجافة في صحراء كالهاري في جنوب إفريقيا. يأخذ النمس دوره ليعمل مُراقبًا للمُفترسات. عند يقظته، يُمكن لباقي أعضاء المجموعة أن يُركِّزوا انتباههم على جمع الغذاء.

طويل المدى، ومنطقة تعشيش مركزية. ليس من المُستغرب أن تحتوي المُستعمرة على 80 فردًا.

تتغذَّى جرذان الخُلد العارية على الأبصال، والجذور، والدَّرنات التي تجدها عن طريق شق الأنفاق المُستمر. كما في مجتمعات الحشرات الاجتماعية، هناك توزيع للعمل بين أعضاء المُستعمرة، فبعض جرذان الخُلد مسؤولة عن شق الأنفاق، في حين يُؤدي الآخرون واجبات مُختلفة، بناء على حجم أجسامهم. إذ تقوم جرذان الخُلد الكبيرة بالدِّفاع وشق الأنفاق.

تمتلك مُستعمرات جرذان الخُلد العاري توزيعًا للعمل التَّكاثري شبيهًا بذلك المُرتبط مع الحشرات حقيقة النِّظام الاجتماعي. التَّكاثر كلُّه تقوم به أنثى واحدة، أو "ملكة"، لها رفيق ذكر أو اثنان. العُمَّال مكونون من الجنسين، ويُحافظون على نظافة الأنفاق وترتيبها، ويجمعون الطَّعام.

تمتلك الحشرات حقيقة النِّظام الاجتماعي تركيبًا اجتماعيًّا مُتقدِّمًا يشمل توزيع العمل التَّكاثري، وهناك عُمَّال بمهام مُختلفة. يتميَّز السُّلوك الاجتماعي في الفقريات غالبًا بالإيثار المُنتخب عن طريق النِّسب. يتضمن سلوك الإيثار التَّكاثر التَّعاوني في الطُّيور، ونداء الإنذار في الثدييات.

مراجعة المفاهيم

54-1 مقاربات دراسة السُّلوك

يُعرَّف السُّلوك بأنَّه الطَّريقة التي يستجيب بها الحيوان لمُنبِّه في بيئته.

- المُسبِّب القريب: "كيفية" السُّلوك، يدرس السَّبب المُباشر للسُّلوك.
- المُسبِّب النهائي: "سبب" السُّلوك، يدرس الأهمية التَّطورية وكيف يُؤثِّر في البقاء والتَّكاثر.
- السُّلوك الغريزي: استجابة إلى مُنبِّه بيئي لا يتطلَّب تعلُّمًا.

54-2 علم الوراثة السّلوكيّ

علم الوراثة السّلوكيّ يتعلَّق بمُكونات السُّلوك التي تحكمها الجينات التي تُورّث.

54-3 التَّعلُّم

التَّعلُّم: عمليةٌ يُعدّل فيها السُّلوك نتيجة لخبرة سابقة.

- التَّعود: شكل من أشكال التَّعلُّم غير الارتباطي، يُعرَّف بأنَّه تناقُص في الاستجابة لمُنبهات مُتكرِّرة غير مهمة.
- التَّعلُّمُ الارتباطيُّ: تغيُّرٌ في السُّلوك بسبب ارتباط بين مُنبهين، أو بين سلوك واستجابة.
- الارتباط التقليدي، ويُدعى أيضًا تكيُّف بافلوف، يحدث عندما يرتبط مُنبهان مع بعضهما.
- يحدث التكيف الفعَّال عندما يربط الحيوان السُّلوك مع مُكافأة أو عقاب.

54-4 تطور السُّلوك

للسُّلوك مُكوِّنات وراثية وتعلمية.

- الانطباع أو الدَّمغ شكل من أشكال التَّعلُّم يقوم فيه الحيوان الصَّغير بتكوين رابطة اجتماعية مع أفراد آخرين، أو بتطوير خيارات ستُؤثِّر في السُّلوك لاحقًا في الحياة.
- ربما تمتلك الحيوانات قالبًا وراثيًّا غريزيًّا يتحكَّم في التَّعلُّم في أثناء تطور السُّلوك.

54-5 الإدراك (التعرف العقلي) عند الحيوان

قد تمتلك بعض الحيوانات سلوكًا إدراكيًّا، أي إنَّها تستطيع أن تحل المشكلات.

54-6 سلوك تحديد الاتجاه والهجرة

ترتبط بعض الحيوانات بحركات ظاهرة ومُوجَّهة لهدف.

- تحديدُ الاتجاه: آليةٌ تتحرَّك عن طريقها الحيوانات بأنّ تتعقَّب مُنبهات بيئية.
- الهجراتُ: تحرُّكاتٌ للحيواناتِ طويلة المدى، في اتجاهين باستخدام تحديد الاتجاه أو الملاحة (أو كليهما).
- عند الطُّيور، تُحدِّد أدلة سماوية اتجاه الهجرة، في حين تُحدّد أدّلة مغناطيسية طريق الهجرة المُحدَّد.
- تُهاجر الحيوانات غير المُجرِّبة عن طريق تحديد الاتجاه، وتُهاجر الحيوانات المُجرِّبة عن طريق الملاحة.

54-7 اتصال الحيوان

إنَّ الاتصال بين الأنواع مُهم جدًا في بعض السلوكات.

- يعتمد التَّكاثر النَّاجح على تبادُل مُتقدِّم للإشارات والاستجابات المُناسبة.
- تكون إشارات الغَزَل عادةً من نوع إلى آخر، وتقصر الاتصال على أفراد النَّوع الواحد.
- يشمل الاتصال على عروض بصرية، وأصوات، وإشارات كهربائية، وفرمونات.
- يُشجِّع الاتصال بين أفراد النوع نفسه على حياة المجموعة.

54-8 علم البيئة السّلوكيّ

علم البيئة السّلوكيّ: دراسة كيف يُؤثِّر الانتخاب الطبيعي في السُّلوك الذي يزيد من البقاء والتَّكاثر.

- يُحابي الانتخاب الطبيعي إستراتيجيات جمع الغذاء الأمثل، حيث يكون الحصول على الطَّاقة (التَّكلفة) أقل ما يُمكن، ويكون النَّجاح التَّكاثري (المنفعة) أقصى ما يُمكن.
- بعض الحيوانات إقليمية. الدِّفاع الإقليمي له تكاليفه، والإقليمية ربما تقع فقط عندما تفوق المنافع التَّكاليف.

54-9 إستراتيجيات التَّكاثر والانتخاب الجنسي

الإستراتيجياتُ التَّكاثريةُ: مجموعةٌ من السلوكات ترفع النَّجاح التَّكاثري إلى الحد الأقصى. وتشمل اختيار الشَّريك، وعدد الشُّركاء المطلوبين، والاستثمار الأبوي في العناية بالنَّسل.

- الإستراتيجياتُ التَّكاثريةُ: استجاباتٌ للتَّوزيع المكاني لمصادر الغذاء، وأماكن الأعشاش، وأفراد الجنس الآخر.
- يُؤثِّر الاستثمار الأبوي النِّسبي للجنسين في إستراتيجيات التَّكاثر.
- يتطلَّب الانتخاب الجنسي الدَّاخلي أفرادًا من الجنس نفسه لفرصة التَّزاوج. يُعَدُّ تنافس الحيوانات المنوية شكلًا من الانتخاب الجنسي الدَّاخلي.
- يُشير الانتخاب الجنسي البيني إلى اختيار الشُّركاء من الجنس المُقابل.
- الفوائد المُباشرة لاختيار الشَّريك تُشير إلى مزايا، مثل: نوعية الإقليم، أو درجة العناية الأبوية التي تختلف بين الشُّركاء المُحتملين.
- تشمل الفوائد غير المُباشرة لاختيار الشَّريك عوامل، مثل النَّوعية الوراثية للشَّريك، التي يُمكن أن تورّث، مُنتجةً نسلًا ذا نوعية أعلى.
- أنظمة التَّزاوج تشمل التَّزاوج الأحادي، وتعدد الإناث، وتعدُّد الذُّكور، وتتأثر بالبيئة، وتُحدِّدها حاجات النَّسل.

54-10 الإيثار وحياة الجماعة

يُشير الإيثار إلى عمل فرد يُفيد تلاؤم فرد آخر، أو أفراد آخرين.

- قد لا تكون الأفعال الإيثارية إيثارية كما تبدو؛ لأنَّ المُساعدين يستفيدون بتعلُّم تجارب قيِّمة، ويرثون الأقاليم، أو يزيدون من قُدرتهم على الهروب من مُفترس.
- يزيد انتخاب النّسب النَّجاح التَّكاثري للأقارب، ويرفع تكرار الأليلات المُشتركة بالنّسب.
- تنُصّ قاعدة هاميلتون على أنَّ الأفعال الإيثارية يتمُّ محاباتها عندما يكون حاصل ضرب فوائد الإيثار في مُعامل الارتباط أكبر من تكاليف الفعل الإيثاري.

54-11 نشوء الأنظمة الاجتماعية

النِّظامُ الاجتماعيُّ مجموعةٌ من المخلوقاتِ من النَّوع نفسه تكون مُنظمَّة بطريقة تعاونية.

- يستفيد الأفراد من الحياة الاجتماعية، وتزداد الفائدة مع ازدياد عدد المخلوقات.
- تتكوَّن الحشرات الاجتماعية من طبقات اجتماعية عدَّة، لكلّ منها مهام مُتخصِّصة.
- الأنظمة الاجتماعية للفقريات أقل تنظيمًا، وتتأثَّر بتوافر الغذاء والافتراس.

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. مُنبِّه إشارة، آلية مُطلقة للغريزة، نمط فعل ثابت، ومُنبِّه فوق عادي:
   أ. هي آليات مُرتبطة مع سلوكات تمَّ تعلُّمها.
   ب. هي مُكونات سلوكية غريزية.
   ج. تتضمَّن سلوكات لا يُمكن تفسيرها على أساس المُسبِّب النِّهائي.
   د. تتضمَّن سلوكات لا تخضع للانتخاب الطبيعي.
2. في التكيف الفعَّال:
   أ. يتعلَّم الحيوان أنَّ سلوكًا مُعيَّنًا يُؤدي إلى جائزة أو عقاب.
   ب. يربط الحيوان بين مُنبِّه غير شرطي مع استجابة شرطية.
   ج. يكون التَّعلُّم غير مُهم.
   د. يكون التَّعود مطلوبًا للاستجابة المُناسبة.
3. من دراسة تطور التَّغريد في العصفور الدُّوري ظهر أنَّ:
   أ. اكتساب التَّغريد الخاص بالنَّوع غريزيّ.
   ب. هناك مكونين لهذا السُّلوك: قالب وراثي وتعلُّم.
   ج. اكتسابَ التَّغريد مثالٌ على التَّعلُّم الارتباطي.
   د. كلّ ما ذُكر صحيح.
4. الفرق بين اتباع مجموعة من تعليمات القيادة أعطاك إياها أحدهم على الطَّريق (مثل "... خذ اليمين عند الضوء المقبل، تجاوز أربعة أحياء، وانعطف نحو اليسار...") واستعمال خريطة لإيجاد وجهتك مثل الفرق بين:
   أ. الملاحة وتحديد الاتجاه، على التَّوالي.
   ب. التَّعلُّم والهجرة، على التَّوالي.
   ج. تحديد الاتجاه والملاحة، على التَّوالي.
   د. هو سبب عدم امتلاك الطيور القُدرة على تحديد الاتجاه.
5. أحد أهم الاختلافات بين الإشارة في أثناء الغزل ووضع علامات منطقة سيادة هو:
   أ. أنَّ الأول دائمًا خاص بالنَّوع.
   ب. أنَّ الثاني دائمًا خاص بالنَّوع.
   ج. كلاهما دائمًا يتضمَّن سلسلة من المُنبه والاستجابة.
   د. الأول دائمًا يبدأ بالذَّكر.
6. يفترض علم البيئة السّلوكيّ أنّ:
   أ. الصِّفات السُّلوكية جميعها غريزية.
   ب. التَّعلُّم هو السُّلوك المُحدِّد السَّائد.
   ج. الصِّفات السُّلوكية تخضع للانتخاب الطبيعي.
   د. الصِّفات السُّلوكية لا تؤثِّر في التَّلاؤم.
7. بحسب نظرية جمع الغذاء الأمثل:
   أ. يُقلِّل الأفراد إلى الحد الأدنى الطَّاقة المتناولة لكلّ وحدة زمن.
   ب. مُحتوى الطَّاقة للمادة الغذائية هو المُحدِّد الوحيد لاختيار جامع الغذاء للغذاء.
   ج. فترة جمع الغذاء هي المُحدِّد الوحيد لاختيار جامع الغذاء للغذاء.
   د. ربما يكون الغذاء الأعلى في الطَّاقة أقل أهمية من الغذاء الأقل طاقة إذا كان يأخذ وقتًا أطول لجمع الغذاء الأكبر.
8. نشأ ريش الذَّيل الزاهي في ذكر الطاووس؛ لأنَّه:
   أ. يُشجِّع النَّجاح التَّكاثري.
   ب. يُشجِّع بقاء الذُّكور.
   ج. يُقلِّل البقاء والنَّجاح التَّكاثري.
   د. لا شيء مما ذُكر.
9. من وجهة نظر الإناث، التَّلقيح خارج-الزَّوجين:
   أ. سلبي دائمًا.
   ب. يقدم دائمًا منافع غير مُباشرة من الجينات الجيدة.
   ج. ربما يكون مفيدًا إذا كانت المنفعة المُكتسبة من شريك التَّلقيح خارج-الزَّوجين أكثر من التَّكلفة.
   د. يُمكن حدوثه إن كان ذكر التَّلقيح خارج-الزَّوجين يمتلك صفة "إعاقة".
10. في نظام فردية-زوجية المجموعة الكروموسومية لتحديد الجنس، تكون الذُّكور:
    أ. أحادية المجموعة الكروموسية.
    ب. ثنائية المجموعة الكروموسية.
    ج. عقيمة.
    د. ليست موجودة؛ لأنَّ النحل يوجد على شكل جماعات أحادية الجنس.
11. وَفق انتخاب النِّسب، إنقاذ حياة _____ سوف يكون له التأثير الأقل في زيادة تلاؤمك التَّام.
    أ. أمك. ب. أخيك.
    ج. أخت زوجتك. د. ابنة أخيك.
12. الإيثار:
    أ. مُمكن فقط مع التَّبادلية.
    ب. مُمكن فقط مع انتخاب النِّسب.
    ج. لا يُمكن تفسيره إذا علمت كيفية عمل الانتخاب الطبيعي.
    د. سوف يحدث فقط عندما تكون فائدة التَّلاؤم من عمل ما أكبر من تكلفة التَّلاؤم.

أسئلة تحدٍّ

1. عُد إلى (الشَّكل 54-25). البيانات عن حجم بلح البحر التي أكلتها سرطانات الشاطئ تقترح أنَّها تأكل أحجامًا أصغر من المُتوقع استنادًا إلى نموذج جمع الغذاء الأمثل. اقترح فرضية للسَّبب، وصِف تجربة لاختبار فرضيتك.
2. عُد إلى (الشَّكل 54-26). أُزيلت ستة أزواج من الطُّيور، وأُدخلت أربعة أزواج. من أين جاء الزوجان الجديدان؟ إضافة إلى ذلك، لقد تبين أن كثيرًا من الطيور التي لم تُزل وسّعت من إقليمها الخاص، أما الزوجان الجديدان اللذان أُدخلا فكانت أقاليمهما في النهاية أصغر مقارنة مع الزوجين القديمين (اللذين أزيلا). وضح سبب حدوث ذلك.
3. عُد إلى (الشكل 54-28). تُفضِّل إناث الطَّاووس التَّزاوج مع ذكور تمتلك بُقعًا أكثر على ريش ذيلها (أي، ريش ذيل أطول). كان مُقترحًا أنَّه كلما كان ريش الذَّيل أطول أصبح طيران الذَّكر أصعب. إحدى الفرضيات المُحتملة لتفسير مثل هذه الخيارات بالنِّسبة إلى الأنثى، هو أنَّ الذُّكور بريش ذيل أطول تُعاني إعاقة أكثر خطورة، ولأنَّها استطاعت النجاة مع ذلك، فإنَّ ذلك يعكس "حيويتها". اقترحْ بعض الدِّراسات التي تسمح لك بفحص هذه الفرضية. يجب أن يشمل وصفك نوع الصِّفات الوراثية التي عليك فحصها، ولماذا؟
4. يُعرَّف العمل الإيثاري بأنَّه السّلوك الذي يُفيد فردًا آخر على حساب الفرد الذي يقوم بالعمل. هناك نظريتان حول كيفية تفسير نشوء مثل هذا السُّلوك: التَّبادلية وانتخاب النِّسب. في سياق الانتخاب الطَّبيعي، هل الفعل الإيثاري "مُكلف" على الفرد الذي يُؤدِّيه؟
5. ما النتائج المُحتملة لتطور فريسة على مُفترس ما، مثل ربط الضِّفدع للألوان الصفراء والسوداء مع ألم لسعة نحلة؟

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.
ARIS™

الفصل 55

علم بيئة الجماعات
Population Ecology

سوجز المفاهيم

55-1 التَّحدي البيئي

- *المخلوقات الحية قادرة على الاستجابة للتَّغيُّرات البيئية التي تحدث خلال فترة حياتها.*
- *يؤدي الانتخاب الطَّبيعي إلى تكيُّف تطوري للظُّروف البيئية.*

55-2 الجماعات: مجموعات من نوع واحدٍ في مكان واحد

- *يطلق على التوزيع الجغرافي للجماعة النطاق (المدى).*
- *تخضع النِّطاقات للتوسّع والتضيّق.*
- *تمتلك الأفراد في الجماعات أنماطَ تباعدٍ مُختلفة.*
- *تتكون فوق الجماعة من جماعات مُختلفة، ويُمكنها أن تتبادل الأعضاء.*

55-3 ديموغرافية الجماعة وديناميكيتها

- *نسبة الجنس وزمن الجيل يؤثِّران في مُعدَّلات نمو الجماعة.*
- *يتحدَّد التَّركيب العمري بأعداد الأفراد في المجموعات العمرية المُختلفة.*
- *جداول الحياة تُظهر احتمالية البقاء والتَّكاثر خلال فترة حياة العُصبة.*
- *توضِّح مُنحنيات علامات البقاء كيفية تغير احتمالية البقاء مع تقدم العمر.*

55-4 تاريخ الحياة وتكلفة التَّكاثر

- *يهدف الاستثمار لكل فرد من النسل إلى زيادة التلاؤم إلى الحد الأقصى.*
- *تُمثِّل الأحداث التَّكاثرية لكل فترة عمرية مقايضة إضافية.*
- *العمر عند أول تكاثر يرتبط مع فترة الحياة.*

مقدّمة

علم البيئة، دراسة كيفية ارتباط المخلوقات الحية بعضها مع بعض، وكيفية ارتباطها مع بيئاتها، جزء مُعقَّد ورائع من علم الأحياء له تأثيرات مُهمة في كل واحد منّا. في أثناء استكشاف المبادئ البيئية، سوف ندرس أولًا كيف تستجيب المخلوقات الحية للبيئة غير الحية التي توجد فيها، وكيف تؤثر هذه الاستجابات في خصائص الجماعات، مؤكِّدين ديناميكية الجماعة. في الفصل الـ 56، سنُناقش مُجتمعات الأنواع المُتعايشة والتَّفاعلات التي تحدث بينها. وأمّا في الفصول اللاحقة، فسنُناقش عمل الأنظمة البيئية كلها والغلاف الحيوي، مُنتهين إلى دراسة المشكلات التي تواجه كوكبنا والأنواع المُرافقة لنا.

55-5 نمو الجماعة والحدود البيئية

- *ينطبق نموذج النمو الأُسي على الجماعات التي ليس لها حدود نمو.*
- *نموذج النمو المنطقي (اللوجستي) ينطبق على جماعات تقترب من قدرة الحمل الخاصة بها.*

55-6 العوامل التي تُنظِّم الجماعات

- *تحدث التَّأثيرات المُعتمدة على الكثافة، عندما يتأثر كلّ من التَّكاثر والبقاء بحجم الجماعة.*
- *تشمل التَّأثيرات غير المُعتمدة على الكثافة الاضطرابات البيئية والكوارث.*
- *دورات الجماعة ربما تعكس تفاعلات مُعقدة.*
- *توافر المصادر يؤثر في تكيُّفات تاريخ الحياة.*

55-7 نمو الجماعة البشرية

- *نمت الجماعات البشرية بشكل أُسي.*
- *تُظهر أهرام الجماعة نزعات الولادة والوفاة.*
- *نمو البشرية المُستقبلي مشكوك فيه.*
- *تَناقُص مُعدَّل نمو الجماعة.*
- *الاستهلاك في العالم المُتطور ضاءل المصادر أكثر.*

openkandom.com

55-1 التَّحدي البيئي

تُحدِّد طبيعة البيئة الفيزيائية بمقدار كبير أي المخلوقات يمكن أن تعيش في مُناخ أو منطقة مُعينة. تشمل العناصر المُهمة في البيئة مايأتي:

درجة الحرارة Temperature. تكيَّفت مُعظم المخلوقات الحية للعيش ضمن نطاق درجات حرارة ضيق نسبيًّا، وسوف تموت إن زادت أو نقصت درجات الحرارة. ففصل النُّمو للنَّبات على سبيل المثال يتأثَّر كثيرًا بدرجة الحرارة.

الماء Water. تحتاج كلّ المخلوقات الحية إلى الماء. يكون الماء على اليابسة، شحيحًا في الأغلب، لذلك فإنَّ أنماط هطل الأمطار له تأثير أساسي في الحياة.

أشعة الشمس Sunlight. يعتمد النِّظام البيئي كله تقريبًا على الطَّاقة المُلتقطة عن طريق التَّمثيل الضوئي؛ إذ يؤثر توافر أشعة الشمس في كمية الحياة التي يدعمها النِّظام البيئي، خاصةً تحت السطح في المُجتمعات البحرية.

التربة Soil. القوام الفيزيائي، ودرجة الحموضة، والمُكونات المعدنية للتربة تُحدِّد بشكل شديد غالبًا نموَّ النَّبات، خاصةً توافر النيتروجين والفوسفور.

الفرد الذي يواجه تغيرًا بيئيًّا ربما يحافظ على "حالة ثبات" للبيئة الدَّاخلية، وهي حالة تُعرف بالاستتباب أو **الاتزان الداخلي Homeostasis**. تستخدم حيوانات عدة، ونباتات آليات فسيولوجية، أو شكلية، أو سلوكية للإبقاء على الاتزان. تستعمل حشرة الخنفساء في (الشكل 55-1) آلية سلوكية لتتغلَّب على التَّغيُّرات الشديدة في توافر الماء. تُعرَّف حيوانات ونباتات أُخرى بأنها **مُتكيِّفة Conformers** لأنها تتكيَّف مع البيئة التي تعيش فيها، فأجسامها تكيَّفت لدرجة الحرارة، والملوحة، ونواحٍ فيزيائية أُخرى في محيطها.

يُمكن رؤية الاستجابات للتَّغيُّر البيئي على المدى القريب والبعيد. على المدى القريب، أي الفترات الزَّمنية من دقائق قليلة وحتى كامل فترة حياة المخلوق الحي، تمتلك المخلوقات طرقًا مُختلفة للتَّغلُّب على التغيّر البيئي. على المدى الأطول، يمكن للانتخاب الطَّبيعي أن يعمل لجعل الجماعة أكثر تكيُّفًا مع البيئة.

الشكل 55-1

مواجهة تحدّي الحصول على الرُّطوبة. على تلال الرِّمال الجافة لصحراء ناميبيا في جنوب غرب إفريقيا، الخنفساء جامعة الضباب *Onymacris unguicularis* تجمع الرُّطوبة من الضباب عن طريق رفع بطنها إلى أعلى عند قمة تلة لتجمع الماء المُتكاثِف؛ يتكاثف الماء على شكل قُطيرات تسيل إلى الأسفل نحو فم الخنفساء.

الجدول 55-1 التَّغيُّرات الفسيولوجية على ارتفاعات عالية

زيادة في مُعدَّل التَّنفس.	
زيادة في إنتاج خلايا الدَّم الحمراء، رافعًا كمية الهيموجلوبين في الدَّم.	
تناقُص قدرة الارتباط الخاصة بالهيموجلوبين، زيادة في المُعدَّل الذي يُفرَّغ فيه الأكسجين إلى الأنسجة.	
زيادة كثافة الميتوكندريا، والشُّعيرات الدَّموية، وصبغة الميوجلوبين في العضلات.	

المخلوقات الحية قادرة على الاستجابة للتَّغيُّرات البيئية التي تحدث خلال فترة حياتها

خلال اليوم، أو الفصل، أو فترة الحياة، يجب أن يتغلَّب المخلوق على كثير من ظروف الحياة. تفعل المخلوقات ذلك من خلال قُدرات فسيولوجية، وشكلية، وسلوكية تمتلكها. هذه القُدرات هي نواتج انتخاب طبيعي يعمل على خلفية بيئية مُحدَّدة عبر الوقت، وذلك يفسر لماذا قد لا يستمر في الحياة المخلوق الفرد إذا انتقل إلى بيئة مُختلفة.

الاستجابات الفسيولوجية

كثير من المخلوقات قادر على التَّكيُّف مع التَّغيُّر البيئي بإنجاز تعديلات فسيولوجية. على سبيل المثال، أنت تتعرق عندما يكون الجو حارًّا، لزيادة فقدان الحرارة بالتبخر، وبهذا يتم منع السخونة الزائدة. بالطريقة نفسها، ربما يتعرض الناس الذين يزورون المناطق العالية مبدئيًّا لمرض المرتفعات- الذي تشمل أعراضه اضطرابًا في دقات القلب، ودوارًا، وتعبًا، وصداعًا، واضطراب الذِّهن، وفي حالات جدِّية تجمُّع السوائل في الرئتين- بسبب الضَّغط الجوي المُنخفض، وما يتبعه من نقص توافر الهواء. بعد أيام عدَّة، عادة ما يشعر الناس أنفسهم بحالٍ أحسن، لأنَّ كثيرًا من التَّغيُّرات الفسيولوجية زادت من توصيل الأكسجين لأنسجة أجسامهم (جدول 55-1).

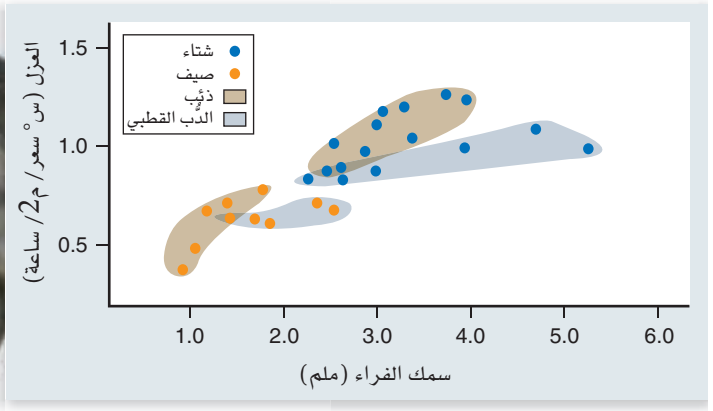
تتجنب بعض الحشرات التجمُّد في الشتاء بإضافة جليسرول "مضاد للتَّجمد" في دمائها، وتقاوم حشرات أُخرى التجمُّد بتحويل كمية كبيرة من مخازن الجلايكوجين إلى كحولات تحمي أغشية خلاياها من تلف التَّجمد.

القُدرات الشَّكلية (المورفولوجية)

الحيوانات التي تُحافظ على درجة حرارة داخلية ثابتة (ذوات الدم الحار) في البيئة الباردة تمتلك تكيُّفات تُقلِّل فقدان الطاقة. على سبيل المثال، الكثير من الحيوانات تُكوِّن فراءً سميكًا خلال الشتاء، يقوم فراؤها بالعزل الحراري للإبقاء على حرارة الجسم. بشكل عام، كلما كان الفراء أسمك، كان العزل الحراري أكبر (الشكل 55-2). ولذلك، فإنَّ فرو الثَّعلب أسمكُ بثلاث مرات تقريبًا في الشتاء منه في الصيف، ويعزل أكثر من مرتين تقريبًا.

الاستجابات السُّلوكية

تتعامل الكثير من الحيوانات مع التَّغيُّرات البيئية بالتَّحرك من بقعة في البيئة إلى بقعة أُخرى مُتجنِّبة المناطق غير المُلائمة. تستطيع السحلية الاستوائية في (الشكل 55-3) أن تُبقي درجة حرارة جسمها مُنتظمة تقريبًا في البيئة المفتوحة



الشكل 55–2

التكيفات الشَّكلية. سُمك الفراء في ثدييات أمريكا الشمالية له تأثير مهم في درجة العزل التي يقدِّمها الفراء.

بالاستلقاء في رُقع تقع عليها أشعة الشمس، ومن ثَمَّ تتراجع في الظِّل عندما تصبح ساخنةً بدرجة كافية. على العكس من ذلك، في الغابات الظَّليلة، لا تمتلك السحلية نفسها الفرصة لتنظيم درجة حرارة جسمها من خلال طرق سلوكية. لذلك، فهي تُصبِّح مُتكيِّفة وتتكيف مع درجة الحرارة المُحيطة.

التكيفات السلوكية يمكن أن تكون مُتطرفة. فضفادع الطِّين ذوات الرِّجل المجرفة (الجنس *Scaphiophus*)، التي تعيش في صحارى أمريكا الشمالية، يمكن أن تدفن نفسها مترًا تحت السطح تقريبًا. وتبقى هناك مدة قد تصل إلى 9 أشهر كل عام، تنخفض مُعدَّلات أَيْضِها بشكلٍ كبير، حيث تعيش على مخزون الدُّهن. وعندما يصبح الجوُّ رطبًا، باردًا مرة أُخرى، تخرج وتتكاثر. تنضج ضفادع الطِّين الشابة بسرعة، وتدفن نفسها تحت الأرض.

يؤدّي الانتخاب الطبيعي إلى تكيّف تطوري للظروف البيئيَّة

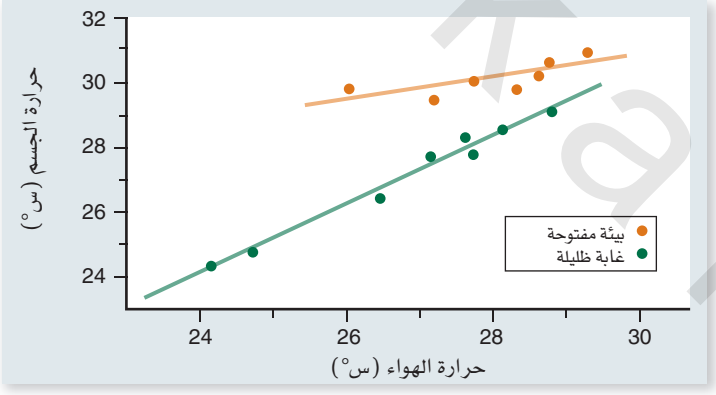
قُدرة الفرد على تعديل فسيولوجيته، أو شكله، أو سلوكه هو ذاته تكيّف تطوّريّ، أي نتاج الانتخاب الطَّبيعي. يُمكن أيضًا أن تكشف نواتج الانتخاب الطبيعي بمُقارنة الأنواع القريبة جدًا من بعضها التي تعيش في بيئات مُختلفة. في مثل تلك الحالات، تكون الأنواع قد طوَّرت تكيّفات أَخّاذة للبيئة المحدَّدة التي تعيش بها.

على سبيل المثال، الحيوانات التي تعيش في مُناخات مُختلفة تُظهر اختلافاتٍ عدة. الثدييات من مُناخات باردة تميل إلى أن يكون لها آذان وأطراف قصيرة –وهي ظاهرة تُدعى قاعدة ألن *Allen's rule* – التي تُقلّل مساحة السطح الذي يفقد الحيوان من خلاله الحرارة. السحالي التي تعيش في مُناخات مختلفة تمتلك تكيفات فسيولوجية للتلاؤم مع الحياة على درجات حرارة مختلفة. سحالي الصحراء لا تتأثر بدرجات الحرارة العالية التي يمكنها أن تقتل سحلية من شمال أوروبا، ولكن السحالي الشمالية قادرة على الرَّكض، والإمساك بالفريسة، وهضم الغذاء على درجات حرارة أبرد لا تتمكن عندها سحالي الصحراء من الحركة.

تمتلك كثير من الأنواع أيضًا تكيّفات للعيش في مناطق شحيحة المياه. الكل يعرف عن الجمل وحيوانات الصحراء الأُخرى التي يُمكنها أن تبقى أزمانًا طويلة دون أن تشرب الماء. مثال آخر للتكيّف مع الصحراء يمكن مشاهدته في الضفادع. مُعظم الضفادع تمتلك جلودًا رطبةً يمكن من خلالها نفاذ الماء بسهولة. مثل هذه الحيوانات لا يمكنها أن تعيش في مُناخات جافة؛ لأنها سوف تعاني الجفاف، وتموت. على كل حال، حلت بعض الضفادع هذه المشكلة بتقليل سرعة فقدان الماء لحدٍّ منخفض جدًا. أحد الأنواع، على سبيل المثال، يُفرز مادة شمعية من غدد مُتخصِّصة تعزل الجلد، وتُقلِّل مُعدَّلات فقدان الماء بـ 95%.

يمكن دراسة التكيف لبيئات مُختلفة أيضًا بطريقة تجريبية. على سبيل المثال، عندما زُرعت سلالات من بكتيريا *E. coli* على درجات حرارة عالية (42° س)، فإنَّ السرعة التي تستهلك عندها المصادر تحسنَّت خلال الوقت. بعد 2,000 جيل، زادت مثل هذه المقدرة 30% أكثر عمّا كانت عليه عند بداية التَّجربة. ما زالت الآلية التي زادت بها فعالية استخدام المصادر غير معلومة ومركزًا عليها في الأبحاث الحالية.

تستخدم المخلوقات الحية آليات فسيولوجية، وشكلية، وسلوكية مختلفةً للتكيف مع التَّغيُّرات البيئية. طوَّرت الأنواع، مع الزمن، تكيفات للعيش في البيئات المُختلفة.



الشكل 55–3

التكيفات السُّلوكية. في المناطق المفتوحة، سحلية عُرف الدِّيك في بورتوريكو (*Anolis cristatellus*) تُحافظ على درجة حرارة ثابتة نسبيًّا بالبحث عن الشمس والتَّشمُّس في رُقَع من أشعة الشمس؛ وينتج عن هذا، أنها تستطيع المحافظة على درجة حرارة عالية نسبًّا حتى بعد أن يبرد الهواء. على العكس، في الغابات الظَّليلة هذا السُّلوك غير مُمكن، وتتكيَّف درجة حرارة الجسم إلى ذلك الوسط المُحيط.

استقصاء

عندما تسنح الفرصة، تُنظِّم السَّحالي درجة حرارة جسمها لتُحافظ على درجة حرارة مُثلى لأداء الوظائف الفسيولوجية. هل السَّحالي في المناطق المفتوحة تمتلك سلوكات هروب مُختلفة عن السَّحالي في الغابة الظليلة؟

Obeikandi.com

2-55 الجماعات: مجموعات من نوع واحد في مكان واحد

تعيش المخلوقات الحية أعضاء في **جماعات Populations**، أي مجموعات من الأفراد تعيش معًا في مكان وزمان واحد. فيما تبقى من هذا الفصل، سوف ندرس خصائص الجماعات، مُركِّزين على العناصر التي تُؤثر فيما إذا كانت الجماعة ستنمو أم ستنكمش وبأي مُعدَّل. سيكون التَّركيز في تساؤلنا على النمو الانفجاري لجماعة البشر في العالم خلال العقود الماضية.

يمكن تعريف التَّعبير جماعة بشكل أضيق أو أوسع. هذه المرونة تسمح لنا بالتَّحدُّث بتعابير مُشابهة عن جماعة البشر في العالم، أو جماعة الطلائعيات في أمعاء النمل الأبيض أو جماعة الغزلان التي تعيش في الغابة. في بعض الأحيان، يكون حدود تعريف الجماعة واضحًا، مثل حافة بحيرة جبلية مُنعزلة لسمك السلمون، وفي بعض الأحيان تكون غير واضحة، كَتَحرُّكِ أفراد الغزلان بسهولةٍ جيئةً وذهابًا بين غابتين يفصلهما حقل ذرة.

هناك ثلاث خصائص لبيئة الجماعة على جانب من الأهمية: نِطاق (مدى) الجماعة المساحة التي توجد عليها الجماعة، ونمط توزيع الجماعة ضمن ذلك النِّطاق، وكيف تتغير الجماعة في الحجم خلال وقت معين.

يُطلق على التَّوزيع الجغرافي للجماعة النِّطاق (المدى)

لا توجد جماعة تعيش في مناطق العالم كلها، حتى البشر. مُعظم الأنواع، حقيقةً، تمتلك نطاقات جغرافية مُحدَّدة نسبيًّا، ونطاق بعض الأنواع ضئيل. على سبيل المثال، سمكة ثقب الشيطان تعيش في ينبوع واحد في جنوب نيفادا (الشكل 55-4)، وحشرة سوكورو متساوية الأرجل (*Thermosphaeroma thermophilus*) تعيش في ينبوع واحد في نيومكسيكو. على الطَّرف الآخر، بعض الأنواع عالية التَّوزيع، الدولفين العادي (*Dolphinus delphis*)، على سبيل المثال، يعيش في مُحيطات العالم جميعها.

كما ذكرنا سابقًا، يجب أن تكون المخلوقات مُتكيفةً مع البيئة التي توجد فيها. الدّببة القُطبية مُتكيفة بشكل خاص للعيش في برودة المنطقة القطبية، ولكنك لن تجدها في الغابة المطرية الاستوائية. تعيش بعض بدائيات النوى في المياه الساخنة لينابيع يلوستون القريبة من الغليان، ولكنها لا توجد في مياه الجداول الباردة المُجاورة. لكل جماعة احتياجاتها الخاصة- درجة حرارة، ورطوبة، وأنواع مُعينة من الغذاء، ومجموعة من العوامل الأُخرى- التي تُحدِّد أماكن تعايشها وتكاثرها، والأمكنة التي لا تستطيع العيش فيها. إضافة إلى ذلك، ففي الأماكن التي يمكن أن تكون مناسبة، توجد المُفترسات، أو المُنافسات، أو الطفيليات التي ربما تمنع الجماعة من احتلال مساحة مُعينة، وهو موضوع سوف نتحدث عنه في (الفصل الـ 56).

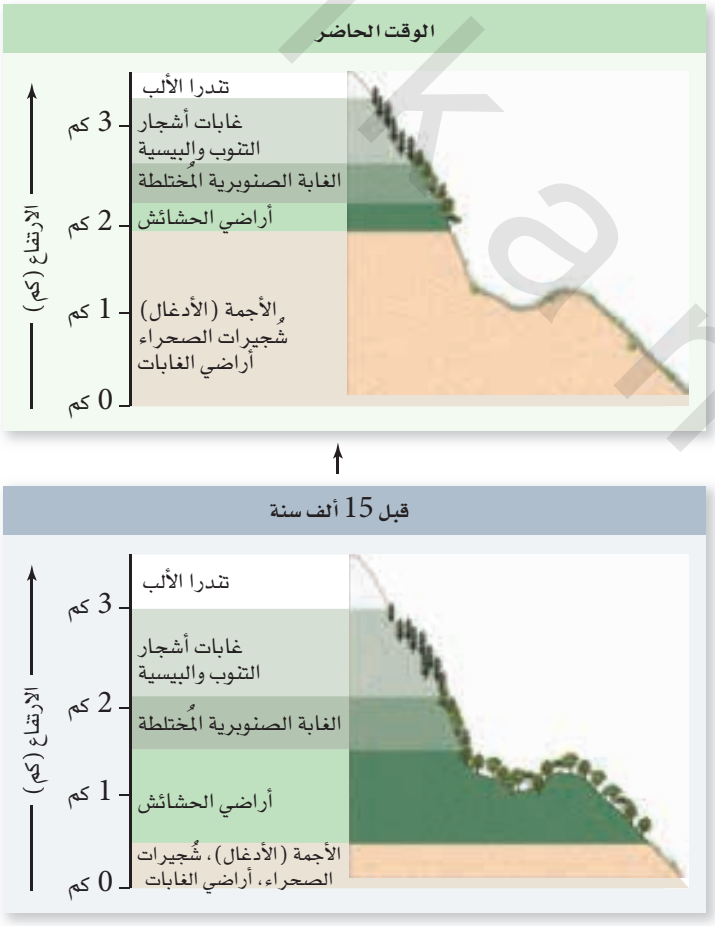
الشكل 55-4

سمكة ثقب الشيطان (*Cyprinodon diabolis*). تمتلك هذه السمكة نطاقًا أصغر من أي نوع من الفقريات في العالم.

تخضع النِّطاقات للتوسّع والتضيّق

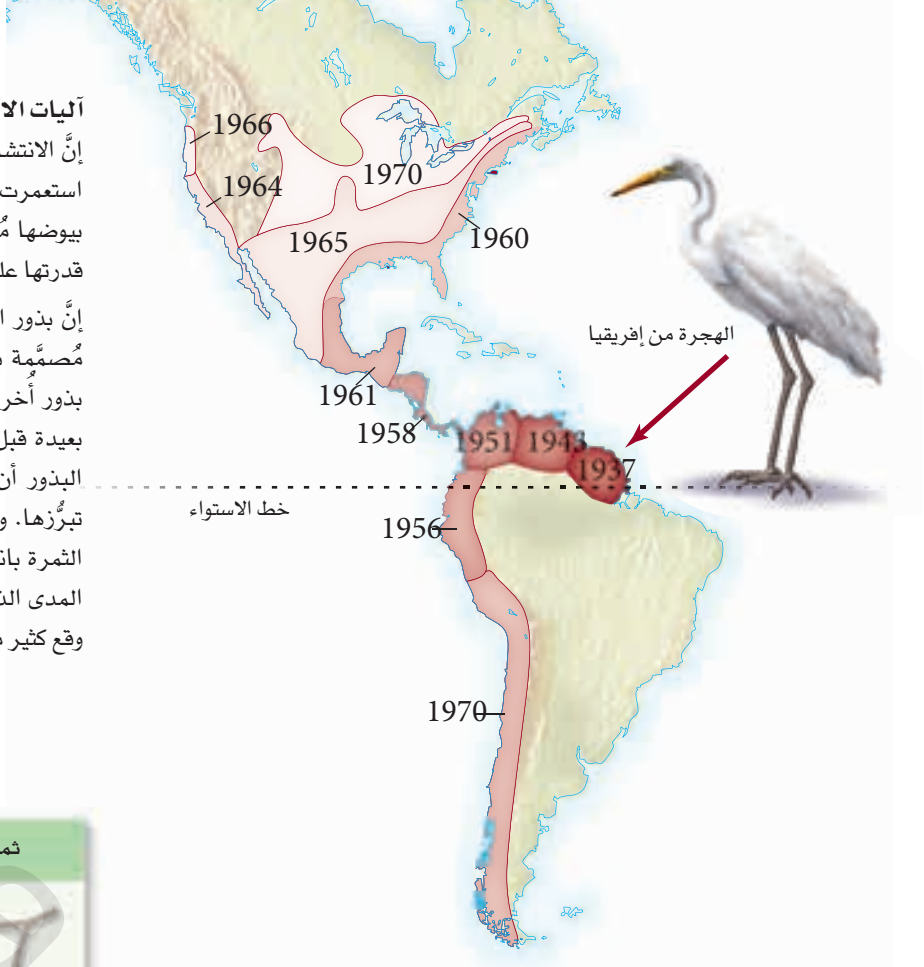
نطاقات الجماعة ليست ساكنة، ولكنها تتغير خلال الوقت. هذه التغيُّرات تحدث لسببين. في بعض الحالات، تتغير البيئة، فبتراجع الأنهار الجليدية في نهاية العصر الجليدي الأخير قبل 10,000 سنة تقريبًا، توسَّعت كثير من جماعات نباتات وحيوانات أمريكا الشمالية شمالًا. في الوقت نفسه، كلما أصبحت المُناخات أكثر دفئًا، واجهت الأنواع إزاحة في الارتفاع الذي يمكن أن تعيش عليه (الشكل 55-5).

إضافة إلى هذا، يُمكن للجماعات أن تُوسِّع نطاقاتها عندما تُصبح قادرة على التَّغلب على بيئة غير مُلائمة كي تستوطن مساحات مُلائمة، لم تصل إليها من قبل. على سبيل المثال بلشون الماشية الأبيض المُستوطن في إفريقيا، في وقت ما في



الشكل 55-5

إزاحة الارتفاع في التوزيع بحسب الارتفاعات للأشجار على جبال جنوب غرب أمريكا الشمالية. خلال الفترة الجليدية، أي قبل 15 ألف سنة، كانت الظروف أبرد مما هي عليه الآن. عندما أصبح المُناخ أدفأ، غيَّرت أنواع الأشجار التي تحتاج إلى درجات حرارة أبرد نطاقها إلى الأعلى في الارتفاع؛ حتى تعيش في ظروف مُناخية متكيفة معها.



الشكل 55-6

توسُّع نطاق بلشون الماشية (*Bubulcus ibis*). بلشون الماشية- سُمِّيَ كذلك لأنه يتبع الماشية والحيوانات ذات الحافر الأُخرى، مُلتقطًا أيّ حشرات أو فقريات صغيرة تثيرها الماشية- وصل أولًا أمريكا الجنوبية في أواخر 1800. منذ 1930، تمَّ توثيق تمدُّد نطاق هذا النَّوع بشكل جيد، عندما انتقل شمالًا إلى أغلب أمريكا الشمالية، وجنوبًا على طول الجانب الغربي للأنديز إلى القرب من الحافة الجنوبية لأمريكا الجنوبية.

أواخر 1800، ظهرت هذه الطيور في شمال أمريكا الجنوبية، قاطعةً 3,500 كم تقريبًا عبر الأطلسي، ربما بمساعدة الرِّياح القوية. منذ ذلك الوقت، وسَّعت بشكل ثابت نطاقها، ويمكن الآن أن توجد في مُعظم الولايات المُتحدة (الشكل 55-6).

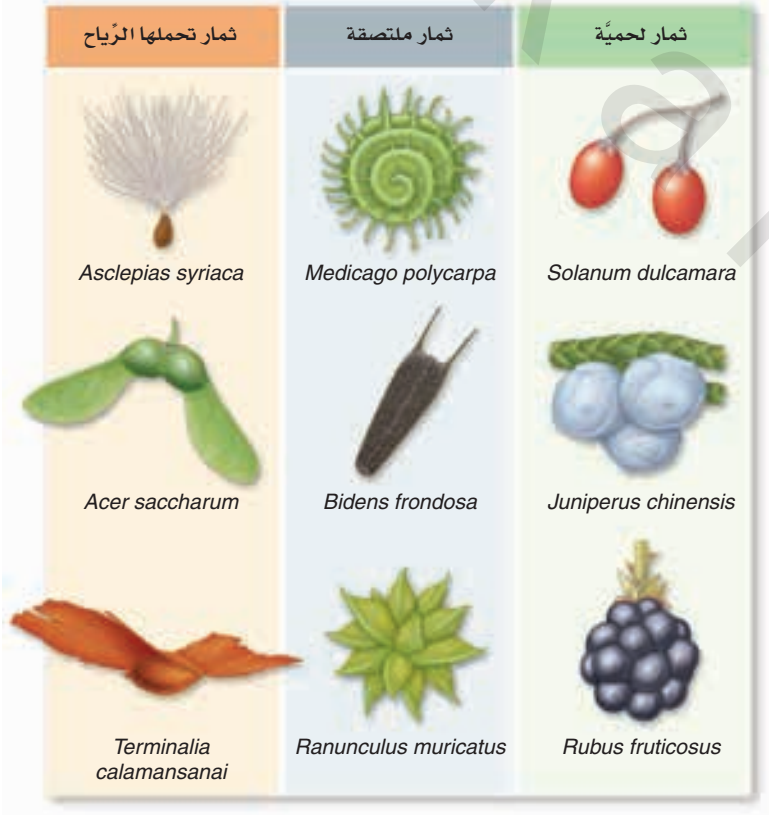
تأثير البشر

بتغيير البيئة، سَمَحَ البشر لبعض الأنواع، مثل القيوط، بتوسيع نطاقاتها، وبالتحرك إلى مساحات لم توجد فيها من قبل. وأكثر من ذلك، عمل البشر بوصفهم وسيلة انتشار لكثير من الأنواع. بعض هذه الأنواع كانت ناجحة بشكل كبير، كما سنُناقش في (الفصل الـ59). على سبيل المثال، تم إدخال 100 طائر زرزور إلى مدينة نيويورك سنة 1896 بمحاولة غير مُنظَّمة لتجميع كل أنواع الطيور التي ذكرها شكسبير. انتشرت جماعتها بشكل ثابت، حتى إنه مع حلول 1980، انتقلت عبر الولايات المُتحدّة جميعها. يمكن إعطاء أمثلة عن نباتات وحيوانات لا حصر لها، وتزداد القائمة كل سنة. ولسوء الحظ، فإن نجاح مثل هذه الأنواع الدَّخيلة يتمُّ على حساب الأنواع الأصيلة.

آليات الانتشار

إنَّ الانتشار إلى مساحات جديدة يمكن أن يحدث بطرق عدّة. كأحد الأمثلة، لقد استعمرت السحالي جزرًا عدّة بعيدة، ربما بسبب طفو أو انجراف الأفراد أو بيوضها مُحمَّلة على النباتات. توجد الوطاويط على الجزر البعيدة غالبًا، بسبب قدرتها على الطيران إليها. وقد تكون هي الثدييات الوحيدة على هذه الجزر.

إنَّ بذور النباتات مُصمَّمة للانتشار بطرق عدَّة (الشكل 55-7). بعض البذور مُصمَّمة بطريقة الدِّيناميكا الهوائية لتقذفها الرِّياح إلى مسافات بعيدة. تمتلك بذور أُخرى تراكيب تلتصق بفراء أو ريش الحيوانات، ولذلك تُحمل إلى مسافات بعيدة قبل أن تسقط على الأرض. بذور أُخرى مُحاطةٌ بثمار لُبيَّة، ويُمكن لهذه البذور أن تعبر الجهاز الهضمي للثدييات أو الطيور، ومن ثم تنمو، حيث يتم تبرُّزها. وأخيرًا، يتمُّ دفع بذور نبات الهدال (*Arceuthobium*) بقوة من قاعدة الثمرة بانطلاق انفجاري. وعلى الرَّغم من أنَّ احتمالَ وقوع أحداث الانتشار بعيد المدى الذي يؤدي إلى تأسيس جماعة جديدة قليلٌ، فإنه خلال ملايين السنوات، وقع كثير من مثل هذه الانتشارات.



الشكل 55-7

بعض كثير من تكيفات البذور. طوَّرت البذور عددًا من الطُّرق المُختلفة التي سهَّلت انتشارها من النَّبات الأُم. بعض البذور يُمكنها أن تتنقل مسافات بعيدة جدًا عن طريق الرِّياح، في حين تُنقَل البُذور المُحاطة بثمار ملتصقة أو لحمية عن طريق الحيوانات.

Obeikandl.com

تمتلك الأفراد في الجماعات أنماط تباعد مُختلفة

إن الطريقة التي يتوزع فيها أفراد الجماعة هي ميزة أخرى لتركيب الجماعة. فلربما تتوزع بطريقة عشوائية، أو متُناسقة، أو تكتُّلية (الشكل 55-8أ).

التَّوزيع العشوائي

يحدث التَّوزيع العشوائي للأفراد في داخل المجموعات عندما لا تتفاعل مع بعضها بقوة، وعندما لا تتأثر بالنَّواحي غير المُنتظمة من بيئتها. إنَّ التَّوزيعات العشوائية غير شائعة في الطبيعة. بعض أنواع الأشجار، على كل حال، تمتلك على ما يبدو توزيعات عشوائية في الغابات المطرية البنميَّة (الشكل 55-8ب).

التَّوزيع المُتناسق (المنتظم)

ربما يحدُث التَّوزيع المُتناسق للأفراد داخل المجموعات، ولكنه لا يحدث دائمًا، بسبب التَّنافس على المصادر. يُمكن الوصول إلى هذا التَّوزيع، على كل حال، بطرق عدة

في الحيوانات، يحصل التَّوزيع المُتناسق غالبًا عن طريق تفاعلات سلوكية، كما ذكرنا في (الفصل الـ 54). في كثير من الأنواع، تُدافع أفراد من جنس واحد أو من جنسين عن منطقتها ضد أفراد تمَّ استبعادهم عنها. هذه المناطق تزوِّد المالك بالوصول الحصري إلى المصادر مثل الغذاء، والماء، وإخفاء الهاربين، أو الشريك، وتميل إلى توزيع الأفراد بشكل متساوٍ عبر الموقع. حتى في الأنواع التي ليس لها مناطق، تُحافظ الأفراد غالبًا على مساحات تُدافع عنها، فلا تسمح لحيوانات أُخرى بالدُّخول إليها.

التَّوزيع المُتناسق شائع بين النباتات أيضًا، بسبب التَّنافس على المصادر. الأفراد المُتقاربة من بعضها ستتنافس على الضوء المُتوافر، أو الغذاء، أو الماء. هذه التنافسات قد تكون مُباشرة، كأن يلقي نبات ظله على نبات آخر، أو غير مُباشرة، كأن يتنافس نباتان باستخلاص الغذاء أو الماء من مساحة مُشتركة. إضافة إلى هذا، بعض النباتات، مثل شُجيرات الكريوسوت، تُفرز مواد كيميائية في التُّربة المُحيطة تكون سامة لأفراد آخرين من النوع نفسه. في كل الحالات هذه، فقط النباتات التي تتباعد عن بعضها بشكل كافٍ هي التي تستطيع العيش معًا، ما يؤدي إلى توزيع مُنتظم.

التَّوزيع التَّكتُّلي

تتجمع الأفراد على شكل مجموعات أو كتل بسبب التَّوزيع غير المُتساوي للمصادر في بيئاتها الحالية. إنَّ التَّوزيعات التَّكتُّلية شائعة في الطبيعة؛ لأنَّ الحيوانات، والنباتات، والمخلوقات الدَّقيقة المُنفردة تميل إلى العيش في مناطق مُعرَّفة بنوع التُّربة، والرُّطوبة أو نواحٍ أُخرى من البيئة التي تكيفَّت معها بشكل حسن.

تقود التَّفاعلات الاجتماعية أيضًا إلى توزيعاتٍ تكتُّلية. فكثير من الأنواع تعيش، وتتنقل في مجموعات كبيرة، تندرج عليها أسماء عدة (على سبيل المثال، قطيع، أو سرب، أو جماعة). يُمكن لهذه التَّجمعات أن توفر كثيرًا من الإيجابيات، مثل زيادة الانتباه والحماية من المُفترسات، وتقليل تكلفة طاقة التَّحرك خلال الماء والهواء، وتسهيل التَّعرُّف إلى كل أفراد المجموعة.

على نطاق أوسع، تتوزع المجموعات بكثافة عالية في داخل نطاقها، وبكثافة أقل في الاتجاه نحو الحواف. تنتج مثل هذه الأنماط غالبًا بسبب الطريقة التي تتغير فيها البيئة في المساحات المُختلفة.

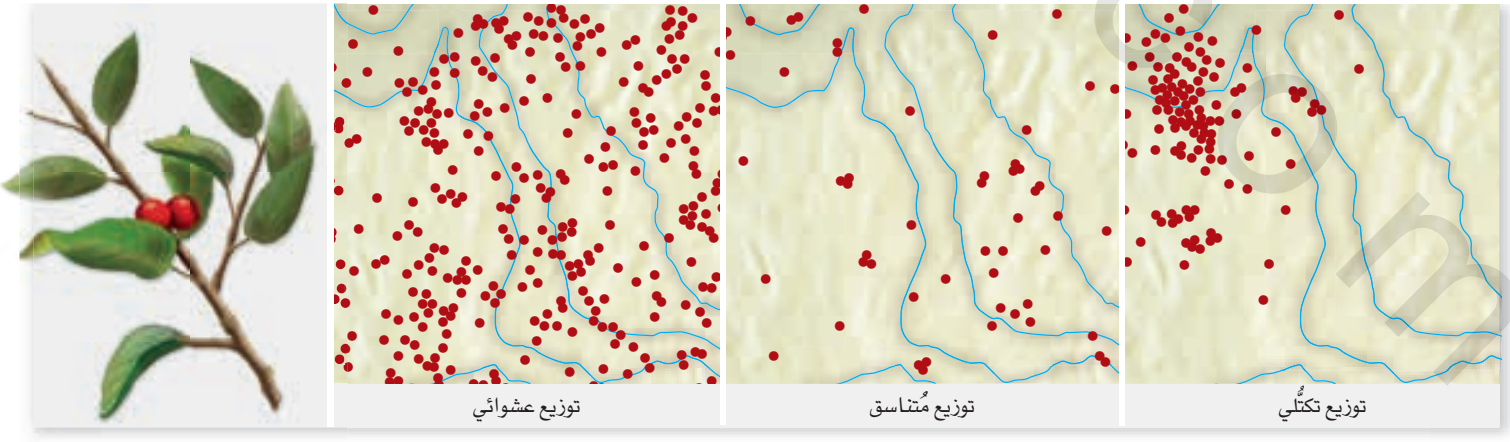
تكون الجماعات أفضل تكيفًا للظُّروف الموجودة في داخل نطاق توزيعها. وعندما تتغير الظُّروف، تصبح الأفراد أسوأ تكيفًا، ولذلك تقل الكثافات. في النهاية، يصل الأفراد إلى النُّقطة التي لا يستطيعون بعدها المُقاومة أو العيش أبدًا؛ وهذا ما يُميِّز حواف نطاق الجماعة.

الشكل 55-8

توزيع الجماعة. الأنماط المُختلفة من التَّوزيع تُظهرها (أ) توزيعات مُختلفة لمُستعمرات البكتيريا و(ب) ثلاثة أنواع مُختلفة لأشجار من المكان نفسه في بنما.

المصدر: البيانات من اليزابيث لوسوس، مركز علم الغابات الاستوائية، معهد سميثسون للأبحاث الاستوائية.

أ.



ب. *Chamguava schippii* *Coccoloba coronata* *Brosimum alicastrum*

تتكون فوق الجماعة من جماعات مُحددة مختلفة ويمكنها أن تتبادل الأعضاء

توجد الأنـواع غالبًا على شكل شبكة من الجماعات المُختلفة تتفاعل مع بعضها عن طريق تبادُل الأفراد. مثل هذه الشبكة، تُدعى **فوق الجماعات Metapopulations**، توجد في مساحات تكون فيها البيئة المُناسبة مُوزَّعة على شكل رُقَع مُنفصلة بامتداداتٍ من بيئة غير مناسبة.

الانتشار واحتلال البيئة

الدَّرجة التي تتفاعل فيها الجماعات داخل فوق الجماعة تعتمد على كمية الانتشار؛ هذا التَّفاعل في الأغلب غير مُتناظر؛ الجماعات المُتزايدة في الحجم تميل إلى إطلاق كثير من الأفراد المُنتشرة، في حين تميل الجماعات ذات المستويات الأقل إلى استقبال مهاجرين أكثر مما تُطلق. إضافة إلى ذلك، تميل الجماعات المُنعزلة نسبيًّا إلى استقبال القليل من القادمين نسبيًّا.

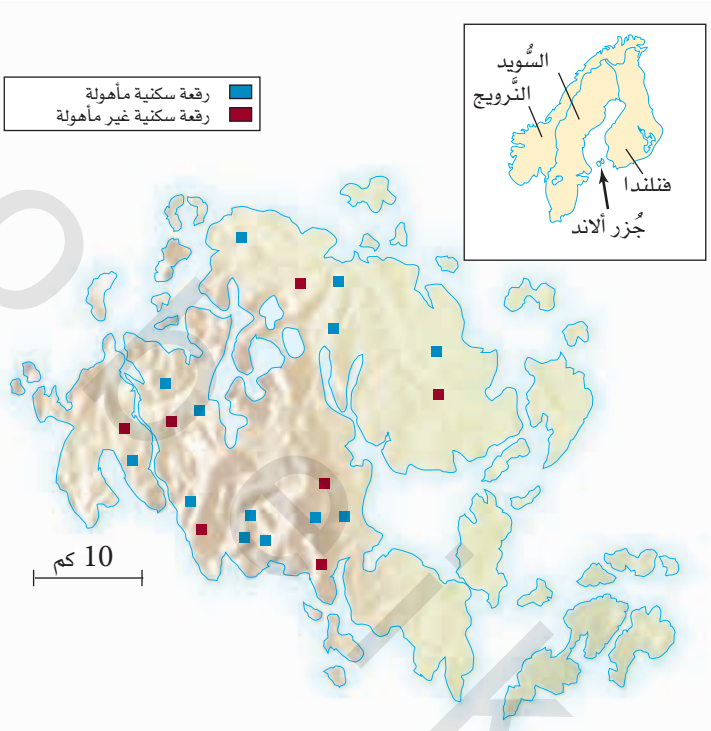
لا يُمكن أن تُحتَل كلُّ البيئات المُناسبة داخل مساحة فوق الجماعة في أي وقت، لأسباب عدة. ربما تنقرض بعض الجماعات المُنفردة بسبب مرض وبائي، أو حرائق مأساوية أو فقدان التَّنوع الوراثي نتيجة لوصول الجماعة إلى عنق الزجاجة (راجع الفصل الـ59). على كل حال، الانتشار من مجموعات أُخرى ربما يعيد استعمار مثل تلك المناطق في النهاية. في بعض الحالات، عدد البيئات المُحتلة في فوق الجماعة ربما يُمثِّل اتِّزانًا يكون فيه مُعدَّلُ انقراض جماعات موجودة متوازنًا مع معدَّل استعمار بيئات فارغة.

فوق الجماعات المصدر – والمهبط

ربما يمتلك نوع ما تركيب فوق الجماعة في مناطق تكون فيها بعض البيئات مناسبة للإبقاء على جماعة مدة طويلة، ولكن بعضها الآخر لا يكون كذلك. في هذه الأوضاع، التي تُسمّى **فوق الجماعات المصدر– والمهبط Source–sink metapopulations**، تُرسل الجماعات في البيئات الأفضل (المصادر) باستمرار أفرادًا مُنتشرة تدعم الجماعات في البيئات الأفقر (المهابط). بغياب مثل هذا التَّعويض المُستمر، يمكن أن يُصبح نمو البيئات المهابط سلبيًّا، وقد يؤول مصيرها إلى الانقراض.

تـمَّ دراسة فـوق الجماعـات للفراشات بالتَّحديـد بشكل مُكثَّـف. في إحـدى الدِّراسات، أخـذ الباحثون عينات من فراشة جلانفيل Glanville في 1600 مرج أخضر في جنوب غرب فنلندا (الشكل 55-9). بالمُعدَّل، تنقرض 200 جماعـة كل عـام، ولكن 114 مَرْجًـا فارغًا يتمُّ استعمارها. تزيد عوامـل مُتنوعة على ما يبدو من فرصة انقراض جماعة، ويشمل هذا صِغَر حجم الجماعة، وانعزالها عن مصدر المُهاجرين، وقِلَّة توافر المصادر (كما هو مُشار إليه بعدد الأزهار في المَرْج)، ونقص التَّنوع الوراثي في الجماعة.

عزا الباحثون سبب زيادة عدد الانقراضات بشكل أكبر من عدد الاستعمار إلى صرامة فصول الصّيف الجافة. ولأن أيًّا من الجماعات لم يكن كبيرًا بشكل كافٍ ليعيش وحده، فإنَّ استمرار عيش الأنواع يحتاج على ما يبدو إلى وجود مُستمر لشبكة فوق الجماعات، حيثُ يتمُّ فيها تكوين جماعات جديدة بشكل مُستمر، ويتمُّ تزويد الجماعات الموجودة بمهاجرين. لهذا، فإنَّ الطَّقس السَّيئ ربما يقضي على الأنواع، على الأقل في هذا الجزء من النِّطاق الخاص به.



الشكل 55–9

فوق جماعات الفراشات. توجد فراشة جرانفيل (*Melitaea cinxia*) في فوق جماعات في جنوب غربي فنلندا على جُزر ألاند. لا يوجد أي جماعات كبيرة بالحجم الكافي، بحيث تعيش وحدها فترات طويلة، ولكن الهجرة المُستمرة للأفراد من جماعات أُخرى تسمح بالبقاء. إضافة إلى هذا، يؤدي تكوُّن الجماعات الجديدة المُستمر إلى معادلة انقراض الجماعات المُؤسَّسة أصلًا، على الرَّغم من أنَّ الانقراضات في السنوات الحديثة زادت على الاستعمارات.

حيث توجد فوق الجماعات، يُمكن أن تمتلك مضمونين مُهمَّين لنِطاق النَّوع: الأول من خلال الاستعمار المُستمر للرُّقع الفارغة، تمنع فوق الجماعات الانقراض طويل الأمد. إن لم يكن هناك مثل هذا الانتشار، فإنَّ كلّ جماعة ربما تهلك في النِّهاية، ما يؤدي إلى اختفاء النَّوع من المساحة كلّها. زيادةً على هذا، في فوق الجماعات من النَّوع مصدر–مهبط، قد يحتل النَّوع مساحة أكبر مما يحتاج إليه، شاملًا المساحات على الحواف، التي لا يمكنها دعم الجماعة دون تزويد مُتواصل للمُهاجرين. لهذه الأسباب، فإنَّ دراسة فوق الجماعات أصبحت مُهمةً جدًا في بيولوجيا المُحافظة، حيث أصبحت البيئات الطبيعية مُقطَّعة بشكل مُتزايد.

الجماعة: مجموعة من الأفراد من النَّوع نفسه تعيش معًا في مساحة ما. النِّطاق، أو المساحة التي تحتلها الجماعة، يتغيَّر مع الوقت.

يُمكن أن يكون توزُّع الأفراد في جماعة ما عشوائيًا، أو مُتناسقًا، أو تكتُّليًا، وهذا يتحدَّد بشكل جزئي بتوافر المصادر.

قد يوجد الأفراد على شكل جماعات ضعيفة التَّرابط فيما بينها، تُدعى فوق الجماعات.

OpenKnowledge.com

3-55 ديموغرافية الجماعة وديناميكيتها

تتأثر ديناميكية الجماعة – كيف تتغير عبر الزمن– بعوامل عدة. أحد العوامل المُهمة هو التَّوزيع العمري للأفراد، أي نسبة الأفراد البالغين، واليافعين، والصغار.

الديموغرافيا Demography: الدِّراسة الكمية للجماعات. يمكن دراسة كيفية تغيّر حجم الجماعة خلال الزَّمن على مستويين: كُلِّي وجُزئي. على المُستوى الأشمل، يُمكننا دراسة الجماعة ككل كي نُحدِّد ما إذا كانت تتزايد، أم تتناقص، أم تبقى ثابتة. ببساطة، تنمو الجماعات إذا زاد عدد المواليد على عدد الوفيات، وتتناقص إذا كان عدد الوفيات يزيد على عدد المواليد. يكون فهم مثل هذه الثوابت غالبًا أسهل، على كل حال، إن جزَّأنا الجماعة إلى وحدات أصغر مُكونة من أفراد من العمر نفسه (على سبيل المثال، أعمارهم سنة واحدة) ودرسنا العوامل التي تؤثر في مُعدَّلات الولادة ومُعدَّلات الوفاة لكل وحدة بشكل مُنفصل.

نسبة الجنس وزمن الجيل يُؤثران في مُعدَّلات نمو الجماعة

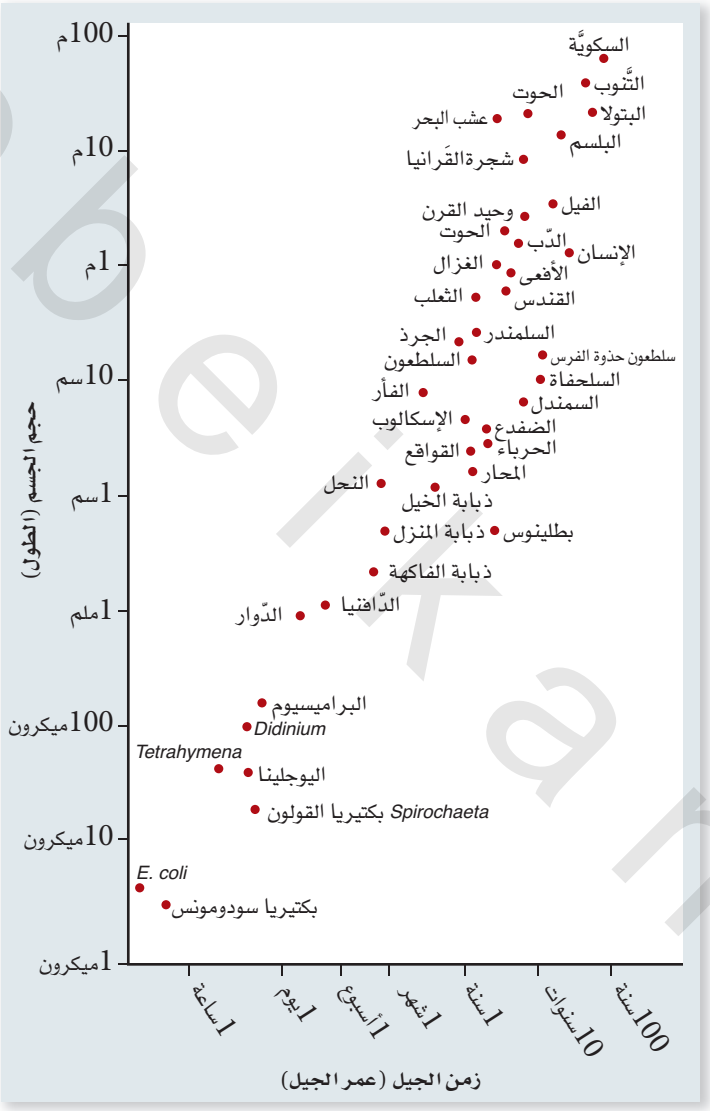
يُمكن أن يتأثر نمو الجماعة **بنسبة الجنس Sex ratio** للجماعة. عادة ما يرتبط عدد الولادات في جماعة بشكل مُباشر مع عدد الإناث؛ وربما لا ترتبط الولادات بشكل قوي مع أعداد الذُّكور في الأنواع التي يتزاوج فيها ذكر واحد مع إناث كثيرات. في أنواع كثيرة، يتنافس الذُّكور لفرصة التَّزاوج مع الإناث، كما تعلمت في الفصل السابق؛ ولهذا، نجد أن القليل من الذُّكور له كثير من التَّزاوجات، وكثير من الذكور لا يتزاوجون أبدًا. في مثل هذه الأنواع، لا تؤثّر نسبة الجنس المُنحازة للإناث في مُعدَّلات النُّمو؛ إنَّ الانخفاض في عدد الذُّكور سيغير ببساطة هويات الذُّكور المُتزاوجة دون أن يُقلِّل من عدد الولادات. على العكس، بين الأنواع أُحادية التَّزاوج، ربما يكون للأزواج روابط تكاثرية طويلة الأمد، وانخفاض أعداد الذكور هنا ربما يُمكنه أن يُقلِّل بشكل مُباشر أعداد الولادات.

زمن الجيل Generation time: مُعدَّل الفترة الزمنية بين ولادة الفرد وولادة نسله. ويُمكنه أيضًا أن يؤثر في مُعدَّلات نمو الجماعة. تختلف الأنواع في زمن الجيل لها. يمكن لاختلاف حجم الجسم أن يُفسِّر الكثير من هذا التَّنوع، تمر الفئران بـ 100 جيل تقريبًا مقارنة مع مرور الفيل بجيل واحد (الشكل 55-10). ولكن لا يعني الحجم الصغير دائمًا زمن جيل قصير. فسمندل الماء، على سبيل المثال، أصغر من الفئران، ولكنه يملك زمن جيل أطول بشكل واضح.

مع تساوي الأشياء الأخرى جميعها، يمكن للجماعات ذات زمن الجيل القصير أن تزيد في الحجم بشكل أسرع من الجماعات ذات الأعمار الأطول. وبشكل مُعاكس، ولأنَّ زمن الجيل وفترة الحياة في العادة مُرتبطان بشكل قوي، فإنّ الجماعات ذات أزمان الجيل القصيرة ربما يُمكنها أيضًا أن تتضاءل في الحجم بسرعة أكبر، إذا تناقص مُعدَّل الولادة بشكل مُفاجئ.

يتحدَّد التَّركيب العمري بأعداد الأفراد في المجموعات العمرية المُختلفة

يُطْلَقُ على مجموعة من الأفراد في العمر نفسه **العصبةُ Cohort**. في مُعظم الأنواع تختلف احتمالية أنَّ فردًا ما سوف يتكاثر أو يموت خلال فترة حياته. ولهذا السبب وداخل الجماعة، لكل عصبة مُعدَّل ولادة خاص بها، أو **خصوبة Fecundity**، وتُعرَّف بأنها عدد النَّسل النَّاتج في زمن قياسي (على سبيل المثال، كل عام)، ومُعدَّل وفاة أو **فنائية Mortality**، وهو عدد الأفراد الذين يموتون خلال تلك الفترة.



الشكل 55-10

العلاقة بين حجم الجسم وزمن الجيل. بشكل عام، تمتلك المخلوقات الأكبر أزمان جيل أطول، على الرَّغم من وجود حالات استثنائية.

استقصاء

إذا أصبحت المصادر أكثر وفرة، هل تتوقع زيادةً في حجم الجماعة للأنواع الصغيرة أم الكبيرة بشكل سريع؟

عدد الأفراد النِّسبي في كل عصبة يُبيِّن **التَّركيب العمري Age structure** للجماعة. ولأنَّ العُصَب المُختلفة تمتلك خصوبة ومُعدَّلات فنائية مُختلفة، فإنَّ التَّركيب العمري له تأثير حساس في مُعدَّل نمو الجماعة. إنَّ الجماعات ذات نسبة الأفراد الصغار الكبيرة على سبيل المثال، تميل إلى النُّمو بسرعة؛ لأنَّ نسبة مُتزايدة من أفرادها قابلة للتَّكاثر. الجماعات البشرية في كثير من الدُّول النامية هي مثال على ذلك، كما سنُناقش لاحقًا في هذا الفصل. على العكس، إن كانت النِّسبة الكبيرة من الجماعة هي نسبيًّا كبيرة في العمر، فإنَّ الجماعات ربما تتناقص. هذه الظاهرة تُمثِّلها الآن اليابان وبعض الدُّول في أوروبا.

Operation

الجدول 55-2 جدول حياة العصبة للعشب *Poa annua*، مكونة من 843 نبتة صغيرة

العمر (في فترة 3 – أشهر)	عدد الأحياء عند بداية زمن الفترة	نسبة العُصبة الحية عند بداية زمن الفترة (البقائية)	الوفيات خلال زمن الفترة	مُعدَّل الفناء خلال زمن الفترة	البذور المُنتجة خلال زمن الفترة	البذور المُنتجة لكل فرد ناجٍ (الخصوبة)	البذور المُنتجة لكل عضو في العصبة (الخصوبة×البقائية)
0	843	1.000	121	0.143	0	0.00	0.00
1	722	0.857	159	0.271	303	0.42	0.36
2	527	0.625	211	0.400	622	1.18	0.74
3	316	0.375	172	0.544	430	1.36	0.51
4	144	0.171	90	0.626	210	1.46	0.25
5	54	0.064	39	0.722	60	1.11	0.07
6	15	0.018	12	0.800	30	2.00	0.04
7	3	0.004	3	1.000	10	3.33	0.01
8	0	0.000	.		المجموع=1665		المجموع=1.98

جداول الحياة تُظهر احتمالية البقاء والتَّكاثر خلال فترة حياة العُصبة

لتقييم كيفية تغير الجماعات في الطبيعة، يستخدم علماء البيئة **جدولَ الحياة Life table**، الذي يُجدولُ مصير العُصبة من الولادة حتى الموت، مُظهرًا عدد الأنسال النَّاتجين، وعدد الأفراد الذين يموتون كلّ عام. الجدول 55-2 يُظهر مثالًا تحليليًّا لجدول حياة من دراسة لعشب المرج *Poa annua*. تتبّعت هذه الدِّراسة مصير 843 فردًا خلال زمن، مُظْهرةً بالرَّسم عدد المُتبقين في كلّ فترة، وعدد الأنسال التي يُنتجها كلُّ مُتبقٍّ.

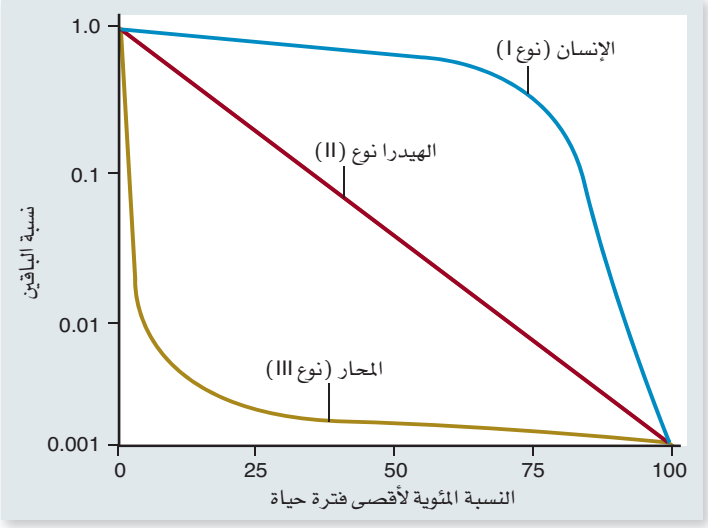
في (الجدول 55-2)، يُشير العمود الأول إلى عمر العُصبة (أي، عدد فترات الثلاثة أشهر من بداية الدِّراسة). ويُشير العمودان الثاني والثالث إلى عدد النَّاجين ونسبة العُصبة الأصلية التي بقيت حية عند بداية تلك الفترة. العمود الخامس يُمثِّل **مُعدَّل الفناء Mortality rate**، ونسبة الأفراد التي بدأت الفترة وهي حية، ولكن ماتت في نهايتها. ويشير العمود السابع إلى مُعدَّل عدد البذور التي يُنتجها كلّ فرد ناجٍ في تلك الفترة، في حين يظهر العمود الأخير عدد البذور المُنتجة نسبة إلى حجم العُصبة الأصلي.

يُمكن تعلُّم الكثير من دراسة جداول الحياة. في حالة *P. annua*، نُلاحظ أنَّ كلاًّ من احتمال الموت وعدد النَّسل المُنتج لكل فرد ناجٍ يزيد بثبات مع العمر. بإضافة الأرقام في العمود الأخير، نحصل على مجموع أعداد الأنسال التي أنتجتها الأفراد في العُصبة الابتدائية. هذا الرَّقم هو 2 تقريبًا، وهذا يعني أنَّ لكلّ عضو أصلي في العُصبة، في المُعدَّل فردين جديدين تمَّ إنتاجهما. العدد 1.0 سيكون رقم كسر التَّعادُل، أي النُّقطة التي تكون عندها الجماعة لا تنمو، ولا تتكمش. في هذه الحالة، تنمو الجماعة بُسرعة على ما يبدو.

في أغلب الحالات، يكون تحليل جدول الحياة أكثر تعقيدًا من هذا. أولًا، فيما عدا المخلوقات ذات فترات الحياة القصيرة، من الصَّعب تتبُّع مصير العُصبة حتى موت آخر فرد. المسار البديل هو بناء دراسة مَقْطَعِيَّة، واختبار مصير العُصَب من أعمار مُختلفة في فترة واحدة. إضافة إلى هذا، فإن وجود عوامل كثيرة- مثل تكاثُر الأنسال قبل أن تموت كلّ أعضاء العُصبة الأم- يُعقِّد تفسير ما إذا كانت المُجتمعات تنمو أم تتكمش.

تُوضِّح مُنحنيات علامات البقاء كيفية تغير احتمالية البقاء مع تقدم العمر

تسمى نسبة الجماعة الأصلية التي تعيش إلى عمر معين **البقائية Survivorship** الخاصة بها. بعض نواحي التَّعبير عن التَّوزيع العمري للمجموعات يتم من خلال مُنحنيات البقائية. ويوضح (الشَّكل 55-11) أمثلة على مُنحنيات بقائية مُختلفة. يُنتج المحار أعدادًا كبيرة من النَّسل، القليل منها فقط يعيش ليتكاثر. لكن، حالما تستقر، وتنمو إلى أفراد يُمكنها أن تتكاثر، فإنَّ مُعدَّل فنائها سيقلّ جدًا (مُنحنى البقائية من النَّوع III). لاحظ أنَّ في مثل هذا النَّوع من المُنحنيات، ترتبط البقائية والفنائية بشكل عكسي. ولهذا، فالتَّناقُص السَّريع في نسبة المحار المُتبقي يُشير إلى أنَّ القليل من الأفراد ناجون، مُنتجًا بذلك مُعدَّل فناء عاليًا. على العكس، الخط المُستوي عند الأعمار الكبيرة يُشير إلى بقائية عالية وفنائية مُنخفضة.



الشَّكل 55-11

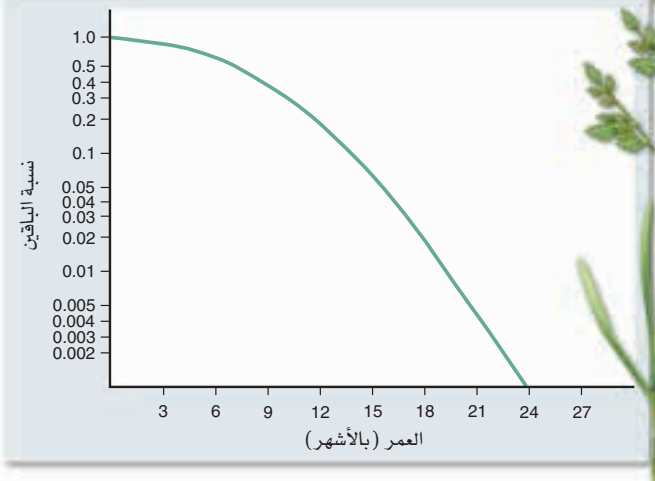
مُنحنيات البقائية. اصطلاحًا، البقاء (المحور العمودي) مرسوم على محور لوغاريتمي. يمتلك الإنسان دورة حياة من نوع I، والهيدرا (حيوان قريب من هلام البحر) نوع II، والمحار نوع III.

في الهيدرا، وهي حيوانات قريبة من هلام البحر، هناك الاحتمالية نفسها لأن تموت عند أي عمر، والنتيجة مُنحنى بقائية مستقيم (نوع II).

وأخيرًا، فإن مُعدَّلات الفنائية في الإنسان، كما في الحيوانات الأُخرى وفي الطَّلائعيات، ترتفع بشكل حاد في أواخر الحياة (مُنحنى البقائية من النَّوع I).

بالطَّبع، هذه التَّوصيفات هي فقط تعميمات، وكثير من المخلوقات تُظهر أنماطًا أكثر تعقيدًا. فاختبار البيانات لـ *P. annua*، على سبيل المثال، يُظهر أنها أقرب ما يُمكن إلى مُنحنى البقائية من النَّوع II (الشكل 55-12).

مُعدَّل نمو الجماعة هو دالة حساسة لتركيبها العمري. التَّركيب العمري للجماعة والكيفية التي تختلف فيها الفنائية ومُعدَّلات الولادة بين العُصَب العمرية المُختلفة يُحدِّد ما إذا كانت الجماعة ستزيد أم تقل في الحجم.



الشكل 55-12

مُنحنى البقائية لعُصبة من عشب المرج *Poa annua*. بعد أشهر عدة من العمر تزداد الفنائية بمُعدَّل ثابت خلال الزَّمن.

استقصاء

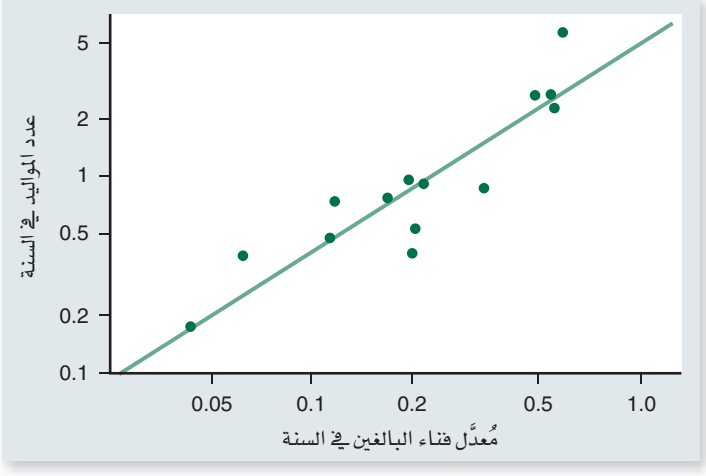
افترض أنَّك أردت إبقاء عشب المرج في غرفتك بوصفه نباتًا منزليًا. افترض، أيضًا، أنَّك أردت شراء نبات مُنفرد يمكنه العيش لأطول فترة مُمكنة. أي عمر نبات ستشتري؟ كيف يُمكن لشكل مُنحنى البقائية أن يؤثر في إجابتك؟

4-55 تاريخ الحياة وتكلفة التَّكاثر

يُحابي الانتخاب الطَّبيعي الصفات التي تزيد أعداد الأنسال النَّاجية المُتبقية في الجيل القادم إلى حد أقصى. العاملان المؤثران في هذه الكميَّة هما: مُدَّة حياة الفرد، وعدد المواليد كل سنة.

لماذا لا يتكاثر كل فرد مُباشرة بعد أن يُولد، ويُنتج عائلات كثيرة من الأنسال، ويعتني بهم بشكل مُكثَّف، ويؤدي هذه الوظائف بشكل مُتكرِّر عبر حياة طويلة، ويفوق الآخرين تنافسيًّا، ويهرب من المُفترسات، ويُمسك الغذاء بسهولة؟ الإجابة هي أنَّه لا يوجد مخلوق واحد يستطيع أداء كلّ هذا. ببساطة، بسبب عدم وجود مصادر كافية مُتوافرة. وبناءً على هذا، تقسم المخلوقات المصادر، إما للتَّكاثر الحالي، أو لزيادة إمكانيتها للبقاء والتَّكاثر في فترات حياة متقدمة.

دورة حياة المخلوق الكاملة تُكوِّن **تاريخ حياته Life history**. كل تواريخ الحياة تتضمَّن تبادُلات مُهمَّة. وحيث إنَّ المصادر محدودة، فإن التغيُّر الذي يزيد من التَّكاثر ربما يُقلِّل كلًّا من البقائية والتَّكاثر المُستقبلي. أحد الأمثلة على ذلك، شجرة التَّنوب التي تُنتِج مخاريط أكثر تزيد من نجاحها التَّكاثري الحالي، ولكنها تنمو أيضًا ببطء أكثر. ولأنَّ عدد المخاريط المُنتَجة يدلّ على حجم الشجرة، فإن هذا النُّمو المنخفض سيُقلِّل عدد المخاريط التي يُمكنها إنتاجها في المُستقبل. وبشكل مُشابه، تمتلك الطُّيور التي تمتلك أنسالًا أكثر كلّ عام احتمالية أكبر للموت



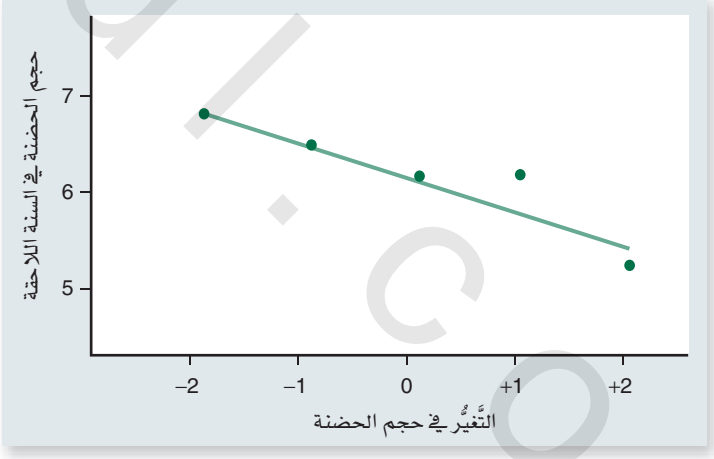
الشكل 55-13

الإنتاجية لها ثمن. بيانات من أنواع عدّة من الطُّيور تُشير إلى أنَّ الخُصوبة المُتزايدة في الطُّيور ترتبط بالفنائية العالية، تتراوح من القَطْرَس (الأقل) إلى الدّوري (الأعلى). الطُّيور التي تُربي أنسالًا أكثر كلّ عام لديها احتمالية أكبر للموت خلال ذلك العام.

خلال تلك السنة، أو تُنتج حضنات بيض أصغر في السَّنة اللاحقة (الشكل 55-13). وبشكل مُعاكس، الأفراد التي تُؤخر التَّكاثر ربما تنمو بصورة أسرع وأكبر، مُحسِّنة التَّكاثر المُستقبلي.

في إحدى التَّجارُب الرَّائعة، بدَّل الباحثون عدد البيوض في أعشاش طائر مُلتقِط الذُّباب المُطوق (الشكل 55-14). الطُّيور التي تمتلك حضنة بيض (عدد البيوض المُنتجة في فترة تكاثُر واحدة) تمَّ تقليلها، صرفت طاقة أقل في تربية صغارها، ولذلك كانت قادرةً على أن تضع بيوضًا أكثر في السنة التي بعدها، أما تلك التي أُعطيت بيوضًا أكثر، فعملت بجدّ أكثر، ومن ثم وضعت بيوضًا أقل في السنة التي بعدها. أشار علماء البيئة إلى تناقُص الجهد التَّكاثري المُستقبلي بسبب جهود التكاثر الحالية؛ فأسموه **تكلفة التَّكاثر Cost of reproduction**.

سيُفضِّل الانتخاب الطَّبيعي تاريخ الحياة الذي يزيد من نجاح فترة الحياة إلى الحد الأقصى. وعندما تكون تكلفة التَّكاثر قليلة، يجب أن يُنتج الأفراد أنسالًا كثيرة أقصى ما تستطيع؛ لأنَّ التَّكلفة قليلة. وقد تكون التَّكاليف قليلة عندما تتوافر المصادر، وقد تكون قليلةً نسبيًّا عندما تكون مُعدَّلات الفناء الكلية عالية. في الحالة الأخيرة، قد لا يستطيع الأفراد البقاء لفصل التَّكاثر المقبل على كل



الشكل 55-14

الأحداث التَّكاثرية خلال فترة الحياة. إضافة البيوض إلى الأعشاش الخاصة بطيور صائد الحشرات المُطوق (*Ficedula albicollis*)، والتي تزيد جهود التَّكاثر للأنثى التي تُربي الصِّغار، تقلل حجم الحضنة في السنة اللاحقة؛ وإزالة البيض من العشّ يزيد حجم الحضنة في السنة اللاحقة. هذه التجربة تُوضِّح التَّبادل بين جهد التَّكاثر الحالي والنَّجاح التَّكاثري المُستقبلي.

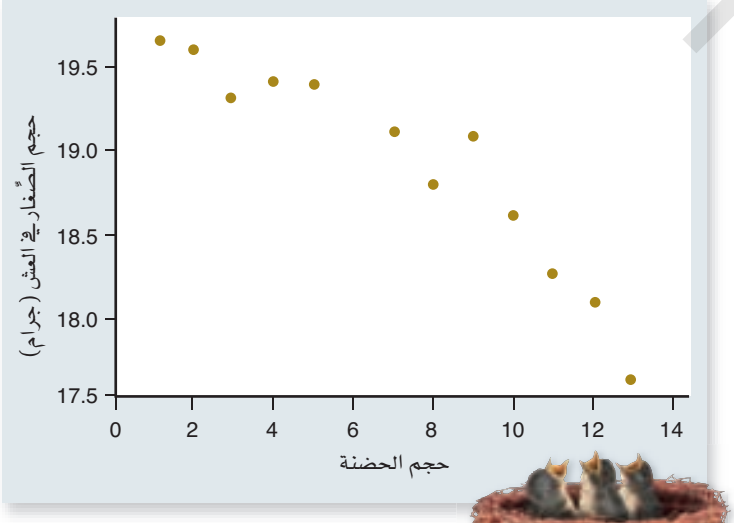
حال، لذلك فالتَّأثير المُتزايد لزيادة الجهود التَّكاثرية ربما يكون له تأثير بسيط في الباقين المُستقبليين.

وبشكل بديل، وعندما تكون تكاليف التَّكاثر عالية، ربما يرتفع النَّجاح التَّكاثري لفترة العمر إلى الحد الأقصى عن طريق تحويل التَّكاثر الحالي أو تقليله إلى الحد الأدنى لتحسين مُعدَّلات النُّمو والبقاء. قد تحصل مثل هذه الحالة عندما تُؤثِّر تكاليف التَّكاثُر بشكل واضح في قُدرة الفرد على البقاء، أو تُقلِّل عدد النَّسل الذي يُمكن أن يُنتجه في المُستقبل.

يهدف الاستثمار لكل فرد من النسل إلى زيادة التلاؤم إلى الحد الأقصى

على حسب الانتخاب الطبيعي، لا يكون عدد النَّسل المُنتَج بمثل أهمية كم هو عدد الأفراد الذين يعيشون ليتكاثروا من هذا النَّسل نفسه. وبافتراض أنَّ كمية الطَّاقة التي يتمُّ استثمارها في النَّسل محدودة، فمن اللازم وجود حالة اتزان بين عدد أفراد النَّسل النَّاتج وحجم كلّ فرد (الشكل 55-15). هذا التَّبادُل تمَّ توضيحه بشكل تجريبي في السحلية ذات البُقع الجانبية، التي تضع، في المُعدَّل بين أربع إلى خمس بيوض في المرَّة الواحدة. عندما أُزيلت بعض البيوض جراحيًّا مُبكرًا في الدَّورة التَّناسلية، أعطت الأنثى بيضة إلى ثلاث بيوض فقط، ولكنَّها زوَّدت كلّ بيضة بكميات أكبر من المُحّ، مُنتجةً بيوضًا، ومن ثمَّ صغارًا، أكبر بكثير من الطَّبيعي (الشكل 55-16). وبشكل بديل، عندما أزيل المُحّ من البيوض، أوضح العلماء أنه يُمكن إنتاج صغار أقلّ حجمًا.

في السحلية ذات البُقع الجانبية وأنواع أُخرى عدة، يُؤثِّر حجم النَّسل بشكل دقيق في إمكانيات بقائها- النَّسل الأكبر حجمًا يمتلك فرصة أكبر للبقاء. إن إنتاج



الشكل 55-15

العلاقة بين حجم كلٍّ من الحضنة النَّسل. في العصافير من النوع *Parus major*، يتناسب حجم الصِّغار في العش عكسيًّا مع عدد البيوض الموضوعة. كلما زاد عدد الأفواه التي تحتاج إلى غذاء، قلَّت قُدرة الآباء على تزويد أي منها.

استقصاء

هل يُفضِّل الانتخاب الطَّبيعي إنتاج صغار صغيرة الحجم كثيرة، أم قليلة كبيرة؟

الشكل 55-16

التَّنوع في حجم صغار السحالي ذات البُقع الجانبية (*Uta stansburiana*) عن طريق التلاعب التَّجريبي. في الحضنات التي أُزيلت منها بعض البيوض المُتطورة جراحيًّا، كانت الأنسال المُتبقية أكبر (في الوسط) من السحالي المُنتجة من حضنات ضابطة سُمِحَ لجميع أنسالها بالنُّمو (إلى اليمين). وفي تجارب أُزيل فيها بعض المُحّ من البيوض، فقست سحالي أصغر (إلى اليسار).

أنسال عدة بفُرص قليلة للبقاء ربما لا تكون أفضل إستراتيجية، لكن إنتاج نسل واحد، قوي فوق العادة أيضًا، لن يزيد عدد الأنسال الناجية إلى الحد الأقصى. ولكن، الحالة الوسط، التي ينتُج فيها أنسال عدَّة كبيرة بشكل مقبول، يجب أن تزيد عدد الأنسال النَّاجية.

تُمثِّل الأحداث التَّكاثرية لكل فترة عمرية مقايضة إضافية

إنَّ التبادُل بين العمر والخصوبة يؤدي دورًا أساسيًّا في كثير من تواريخ الحياة. تُركِّز النباتات الحوليّة ومُعظم الحشرات كلّ مصادرها التَّكاثرية على حدث كبير وحيد، ومن ثمَّ تموت. هذا التكيّف في تاريخ الحياة يُدعى **الإنجابية الأُحادية Semelparity**. المخلوقات التي تُنتج أنسالًا مرات عدَّة خلال فصول عدة تمتلك تاريخ حياة يُدعى **الإنجابية المُتكرِّرة Iteroparity**.

يجب أن تتجنب الأنواع التي تتكاثر سنويًّا تجميع نفسها بشكل زائد في أي حدث واحد تكاثري حتى تتمكن من البقاء والتَّكاثر في المُستقبل. الإنجابية الأُحادية، أو تكاثر "الضَّربة الكبيرة"، يوجد في العادة في الأنواع قصيرة العمر، التي تملك احتمالية قليلة للبقاء بين الحضنة والأُخرى، مثل النَّباتات التي تعيش في المُناخات الصعبة. تُفضَّل الإنجابية الأُحادية عندما تجلب الخصوبة تكلفة تكاثرية عالية، مثل سِباحة سمك السلمون الهادئ عكس تيار النهر إلى مناطق وضع البيوض. في هذه الأنواع، بدلًا من استثمار بعض المصادر في رهان غير مُتوقع للبقاء لفصل التَّكاثر المقبل، تضع الأفراد كلّ مصادرها في حدث تكاثري واحد.

العمر عند أول تكاثر يرتبط معَ فترة الحياة

من بين الثدييات وكثير من الحيوانات الأُخرى، تُؤجِّل الأنواع الأطول عمرًا تكاثُرها فترة أطول من الأنواع قصيرة العمر، بالنِّسبة إلى فترة الحياة المُتوقعة. تتمثل إيجابية تأخير التَّكاثر في أنَّ اليافعين يكتسبون خبرة قبل صرف تكاليف عالية للتَّكاثر. في الحيوانات طويلة العمر، تفوق هذه الميزة الإيجابية الطَّاقة التي تُستثمر في البقاء والنمو فضلًا على التَّكاثر.

في المقابل، في الحيوانات قصيرة العمر، الوقت مهم؛ لهذا، فإنَّ التَّكاثُر السريع أكثر أهمية من تدريب اليافع، ويميل التَّكاثر إلى الحدوث مُبكرًا.

تكيفات تاريخ الحياة تتضمَّن تبادُلًا بين تكلفة التَّكاثر والاستثمار في البقاء. الأنواع المُختلفة للحيوانات والنباتات تُوظِّف طُرُقًا مُختلفةً تمامًا.

5-55 نمو الجماعة والحدود البيئية

غالبًا، تبقى الجماعات عند حجم ثابت نسبيًّا، بغض النَّظر عن عدد الأنسال التي وُلدت. وكما رأيت في فصول سابقة من هذا الكتاب، استند داروين في نظريته عن الانتخاب الطبيعي بشكل جزئي إلى مثل هذا التَّناقض الظاهر. يحدث الانتخاب الطبيعي بسبب السيطرة على التَّكاثر، حيث تنتج بعض الأفراد أنسالًا ناجية أقل من أفراد آخرين. لفهم الجماعات، علينا أن نأخذ في الحسبان كيفية تكاثرها والعوامل التي تَحُدّ من نموّ الجماعة في الطبيعة.

ينطبق نموذج النمو الأُسي على الجماعات التي ليس لها حدود نموّ

يُعرَّف مُعدَّل زيادة الجماعة، ***r***، بأنَّه الفرق بين مُعدَّل الولادة ***b***، ومُعدَّل الفناء ***d***، مُصحَّحًا لحركة الأفراد داخل الجماعة أو خارجها (***e***، مُعدَّل الحركة إلى خارج المساحة؛ ***i***، مُعدَّل الحركة إلى داخل المساحة). وعلى هذا،

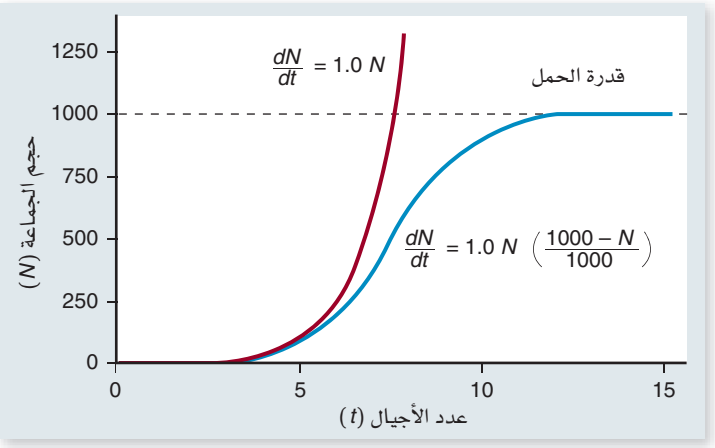
$$r = (b - d) + (i - e)$$

يُمكن أن يكون لحركة الأفراد تأثير رئيس في مُعدَّلات نمو الجماعة. وعلى سبيل المثال، فالزِّيادة في الجماعة البشرية في الولايات المُتحدة خلال العقود الأخيرة من القرن العشرين كانت بسبب الهجرة على الأغلب.

النموذج الأبسط لنمو الجماعة يفترض أنَّ الجماعة تنمو دون حدود على مُعدلها الأقصى، وأنَّ مُعدَّلات الهجرة إلى الجماعة ومنها مُتساوية أيضًا. هذا المُعدَّل، يُسمّى **الجهد الحيوي Biotic potential**، وهو المُعدَّل الذي ستزيد عنده جماعةٌ من نوع مُعيَّن عندما لا تكون هناك حدود موضوعة على مُعدَّل نُموها. رياضيًّا، يُحدد هذا بالمُعادلة الآتية:

$$\frac{dN}{dt} = r_i N$$

حيثُ N عدد الأفراد في الجماعة، و dN/dt مُعدَّل التَّغيُّر في أعدادها خلال الزمن، و r_i المُعدَّل الدَّاخلي للزِّيادة الطبيعية في الجماعة- أو المقدرة الذَّاتية للنُّمو.



الشكل 55-17

نموذجان لنمو الجماعة. يُظهر الخط الأحمر نموذج النمو الأسّيّ لجماعة لها $r=1.0$. ويوضِّح الخط الأزرق نموذج النمو اللوجستي في مجموعة لها $r=1.0$ و $K=1000$ فرد. في البداية، يتسارع النمو اللوجستي بشكل أسي؛ وعندما تُصبح المصادر محدودة، يزداد مُعدَّل الوفاة، ويتباطأ النمو. يتوقف النمو عندما يتساوى مُعدَّلا الوفاة والولادة. تعتمد في النهاية قدرة الحمل (K) على المصادر المُتوافرة في البيئة.

الجهد الحيوي لأي جماعة أُسيٌّ (الخط الأحمر في الشكل 55-17). وحتى عندما تكون الزيادة في المُعدَّل ثابتة، يتسارع عدد الأفراد الحقيقي بسرعة حالما ينمو حجم الجماعة. إن نتيجة النُّموّ الأُسّيّ دون رقابة هو انفجار الجماعة.

يضع زوج واحد من ذباب المنزل 120 بيضة في كل جيل، ويُمكنه وضع 5 تريليونات سلف في السَّنة. في عشر سنوات، ستُكوِّن أسلافهم سِربًا يُغطي سطح الكرة الأرضية بارتفاع 2م! عمليًّا، مثل هذا النمط من النموّ غير المُقيَّد يسود فترات قصيرة فقط، عادةً عندما يصل المخلوق بيئة جديدة بمصادر وفيرة. تشمل الأمثلة الطبيعية الهندباء البرية التي وصلت إلى الحقول والمروج في أمريكا الشمالية من أوروبا للمرة الأولى؛ وتستعمر الطحالب بركة حديثة الإنشاء؛ أو دخول قطط جزيرة فيها كثير من الطيور، ولكن ليس فيها مُفترسات سابقًا.

قُدرة الحمل

لا يهمّ كم تنمو الجماعات بسرعة، إذ إنَّها تصل في النِّهاية إلى حد يفرضه نقص في عوامل بيئية مهمة، مثل الحيِّز، والضَّوء، والماء، أو الغذاء. إنَّ الجماعة ربما تصل في النِّهاية إلى حالة اتزان عند حجم مُعين، يُدعى قُدرة الحمل للمكان المُعين حيث تعيش. يُرمز إلى قدرة الحمل **Carrying capacity**، بـ **K**، هو العدد الأقصى من الأفراد الذي تستطيع البيئة دعمه.

نموذج النُّمو المنطقي (اللوجستي) ينطبق على جماعات تقترب من قدرة الحمل الخاصة بها

عندما تقترب جماعة من قُدرة الحمل الخاص بها، فإنَّ مُعدَّل نُموها ينخفض بشدة؛ لأنَّ مصادر أقل تبقى لكل فرد جديد كي يستخدمها. يمكن مقاربة مُنحنى النُّموّ لمثل تلك الجماعة، التي يُقيِّدُها عامل أو أكثر في البيئة، بمعادلة النُّمو اللوجستي الآتية:

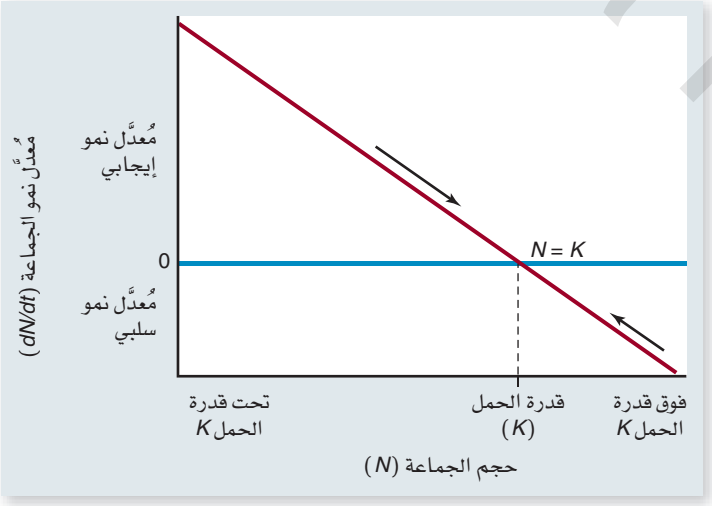
$$\frac{dN}{dt} = rN\left(\frac{K-N}{K}\right)$$

في هذا النُّموذج لنموّ الجماعة، مُعدَّل نموّ الجماعة (dN/dt) يُساوي المُعدَّل الدَّاخليّ لنموّها الطَّبيعي (r مضروبًا في N، عدد الأفراد الموجودين في أي وقت)، مُعدّلة لكمية المصادر المُتوافرة. يحدث التَّعديل بضرب rN في ذلك الكسر من K، قُدرة الحمل التي مازالت غير مُستخدمة $[(K-N)/K]$. كلما زادت N، يُصبح الكسر من المصادر الذي تُضرب فيه r أصغر فأصغر، ويتناقص مُعدَّل الزِّيادة في الجماعة.

باستخدام الرَّسم البياني، إذا رسمت العلاقة بين N و t (الزمن)، تحصل على **مُنحنى نموّ سيني Sigmoidal growth curve** مميز لكثير من الجماعات الحيوية. يُسمّى المُنحنى "السيني" لأنَّ له منحنى مزدوجًا مثل حرف S بالإنجليزية. عندما يستقر حجم الجماعة عند قُدرة الحمل، يتباطأ مُعدَّل نُموها، ليتوقف في النهاية (الخط الأزرق في الشَّكل 55-17).

حسابيًّا، حالما تؤول N إلى K، يبدأ مُعدَّل نموّ الجماعة (dN/dt) في التباطؤ، فيصل إلى قيمة صفر عندما $N=K$ (الشكل 55-18). وبالعكس، إذا تجاوز حجم الجماعة قُدرة الحمل، فسوف تُصبح $K-N$ سالبة، وستُواجه الجماعة مُعدَّل نُمو سلبيًّا. بعد ذلك عندما يتناقص حجم الجماعة في اتجاه قُدرة الحمل، يتناقص مقدار مُعدَّل هذا النُّمو السلبي حتى يصل إلى صفر عندما $N=K$.

لاحظ أنَّ الجماعة سوف تميل إلى التَّحرك نحو قُدرة الحمل بغض النَّظر عما إذا كانت في البداية فوقه أم تحته. لهذا السبب، يميل النُّمو اللوجستي إلى إعادة الجماعة إلى الحجم نفسه. في هذه الحالة، تُعدّ مثل تلك الجماعات في حالة اتزان؛ لأنَّ من المُتوقع أن توجد على قُدرة الحمل أو قريبًا منها في أغلب الأوقات.



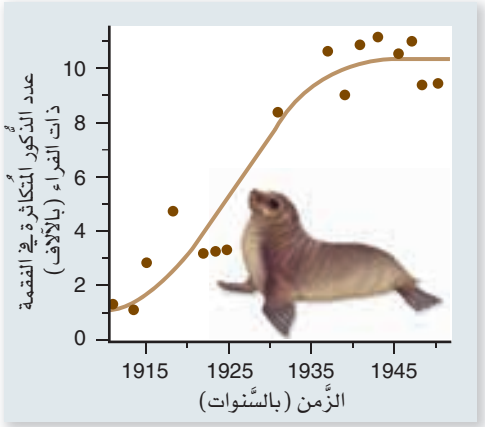
الشكل 55-18

العلاقة بين مُعدَّل نمو الجماعة وحجمها. الجماعات البعيدة عن قُدرة الحمل (K) ستمتلك مُعدَّلات نمو عالية – موجبة. إن كانت الجماعة تحت قدرة الحمل K، وسلبية إن كانت فوق قدرة الحمل K. عندما تصل الجماعة إلى قدرة الحمل K، يصل مُعدَّل النمو إلى صفر.

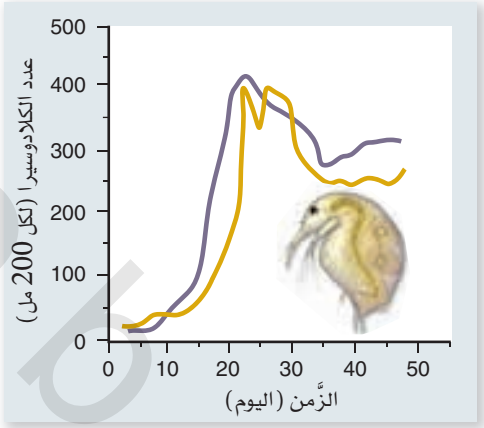
استقصاء

لماذا يلتقي مُعدَّل النمو عند الصفر؟

obeikandi.com



أ.



ب.

الشكل 55-19

يمتلك كثير من الجماعات نموًّا لوجستيًّا. أ. جماعة فقمة الفراء (*Callorbinus ursinus*) على جزيرة سانت بول، ألاسكا. ب. جماعتان مخبريتان من كلادوسيرا *Bosmina longirostris*. لاحظ أنَّ الجماعات في البداية تجاوزت قُدرة الحمل قبل تناقُصها إلى حجم تمَّ بعد ذلك الحفاظ عليه.

في الكثير من الحالات، تُظهر الجماعات الحقيقة نزعات تُطابق مُنحنى النُّمو اللوجستي. ليس هذا صحيحًا في المُختبر فقط، ولكن أيضًا في الجماعات الطبيعية (الشكل 55-19أ). في بعض الحالات، على كل حال، يكون التلاؤم غير تام (الشكل 55-19ب)، وكما سنرى بعد قليل، فإن كثيرًا من الجماعات تُظهر أنماطًا أُخرى.

الحجم الذي تستقر عنده جماعة في مكان مُحدَّد يُعرف بقُدرة الحمل لهذا المكان لذلك النَّوع. تنمو الجماعات غالبًا حتى قُدرة حمل بيئتها.

6-55 العوامل التي تُنظِّم الجماعات

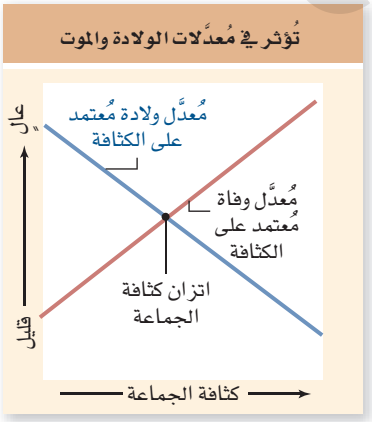
ربما تُؤثِّر عوامل عدة في حجم الجماعة خلال الوقت. يعتمد بعض هذه العوامل على حجم الجماعة، ويُطلق عليها المُعتمدة على الكثافة. في حين تُؤثِّر عوامل أُخرى في الجماعة بغض النَّظر عن الحجم كالكوارث الطبيعية. وهذه العوامل تُدعى غير المُعتمدة على الكثافة. تمتلك بعض الجماعات تقلُّبات حلقية في الحجم ربما تنتُج عن تفاعلات مُعقَّدة للعوامل.

تحدث التَّأثيرات المُعتمدة على الكثافة عندما يتأثر كلٌّ من التَّكاثر والبقاء بحجم الجماعة

سبب تأثُّر مُعدَّلات نمو الجماعة بحجم الجماعة هو أنَّ كثيرًا من العمليات المُهمة تمتلك **تأثيرات مُعتمدة على الكثافة Density-dependent effects**. أي إنَّه، كلما زاد حجم الجماعة، فإنَّ مُعدَّلات التَّكاثر تتناقص، أو تزداد مُعدَّلات الفناء، أو كليهما، بظاهرة تُدعى التَّغذية الرَّاجعة السلبية *Negative feedback* (الشكل 55-20).

يُمكن تنظيم الجماعات بطرق عدّة مُختلفة. عندما تقترب الجماعات من قُدرة الحمل الخاصة بها، يُصبح التَّنافس على المصادر شديدًا، مُؤديًا إلى التَّناقُص في مُعدَّل الولادة وزيادة فُرَص الموت (الشكل 55-21). إضافة إلى هذا، تُركِّز المُفترسات غالبًا انتباهَها على أنواع فرائس شائعة ومُحدَّدة، ما يتسبَّب أيضًا في زيادة مُعدَّلات الفناء كلما ازدادت الجماعات. ويُمكن أن تؤدي كثافات الجماعة العالية إلى تراكُم الفضلات السّامة في البيئة.

ربما تُؤثِّر التَّغيُّرات السلوكية في مُعدَّلات نمو الجماعة. بعض أنواع القوارض، على سبيل المثال، تصبح عدوانية لا اجتماعية، تتقاتل أكثر، وتتكاثر أقل، وتتصرَّف بشكل عام تحت ضغط شديد. هذه التَّغيُّرات السُّلوكية سببها هرموني، ولكن سببها الأصلي غير واضح حتى الآن؛ وعلى الأغلب، فإنها تطورت بوصفها استجابات إلى ظُروف تكون فيها المصادر شحيحة. إضافة إلى ذلك، في الجماعات المُزدحمة، ربما يقل مُعدَّل نمو الجماعة بسبب زيادة مُعدَّل نزوح الأفراد في محاولة لإيجاد ظروف أحسن في أماكن أُخرى (الشكل 55-22).

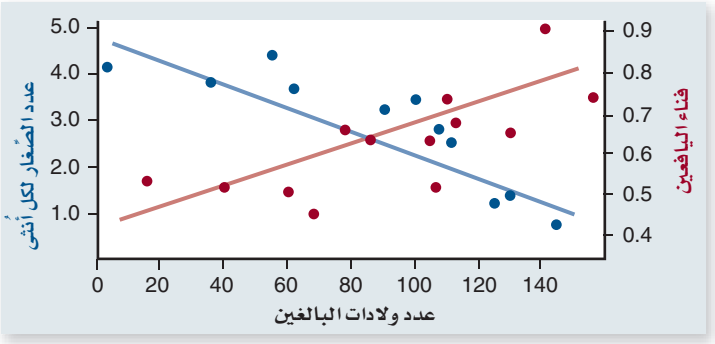


الشكل 55-20

الجماعة المُعتمدة على الكثافة. يُمكن للعوامل المُعتمدة على الكثافة أن تُؤثِّر في معدلات الولادة، أو الوفاة، أو كليهما.

استقصاء

لماذا يجب أن تكون مُعدَّلات الولادة مُعتمدة على الكثافة؟



الشكل 55-21

الاعتماد على الكثافة في العصفور الدّوري المُغرّد (*Melospiza melodia*) على جزيرة ماندارت. يتناقص نجاح التّكاثر، وتزداد مُعدّلات الفناء كلما زاد حجم الجماعة.

استقصاء

ماذا يُمكن أن يحدث إذا قام الباحثون بتقديم الغذاء المُتوافر للطُّيور؟

على كل حال، ليست كلّ العوامل المُعتمدة على الكثافة ترتبط سلبيًّا مع حجم الجماعة. في بعض الحالات، تزداد مُعدّلات النُّموّ مع حجم الجماعة. هذه الظاهرة تُعرف **بتأثير آلي Allee effect** (على اسم واردر آلي، الذي كان أول من وصفها)، وهي مثال على التغذية الرَّاجعة الإيجابية *Positive feedback*. يُمكن لتأثير آلي أن يأخذ أشكالًا عدّة . أكثرها وضوحًا، في الجماعات المُتوزِّعة بشكل مُتناثر، أن يجد الأفراد صعوبة في العثور على شركاء. زيادة على ذلك، ربما تعتمد بعض الأنواع على المجموعات الكبيرة لصدِّ المُفترسات، أو لتوفير التحفيز الضَّروري لأنشطة التّكاثر.

تشمل التَّأثيرات غير المُعتمدة على الكثافة الاضطرابات البيئية والكوارث

مُعدّلات النُّمو في الجماعات لا تتطابق أحيانًا مع معادلة النُّموّ اللوجستي. في كثير من الحالات، تُنتجُ مثل هذه الأنماط بسبب أن النُّموَّ يقع تحت سيطرة **تأثيرات غير مُعتمدة على الكثافة Density-independent effects**. بكلمات أُخرى، مُعدَّل نموّ جماعة في أيّ لحظة يُحدِّده عوامل ليس لها علاقة بحجم الجماعة.

الشكل 55-22

تأثيرات مُعتمدة على الكثافة. الجراد المُهاجر، *Locusta migratoria*، طاعون أُسطوري لمساحات واسعة من إفريقيا وآسيا وأوروبا. بكثافات سكانية عالية، يمتلك الجراد خصائص فيزيائية وهرمونية مُختلفة. ويطير على شكل أسراب.

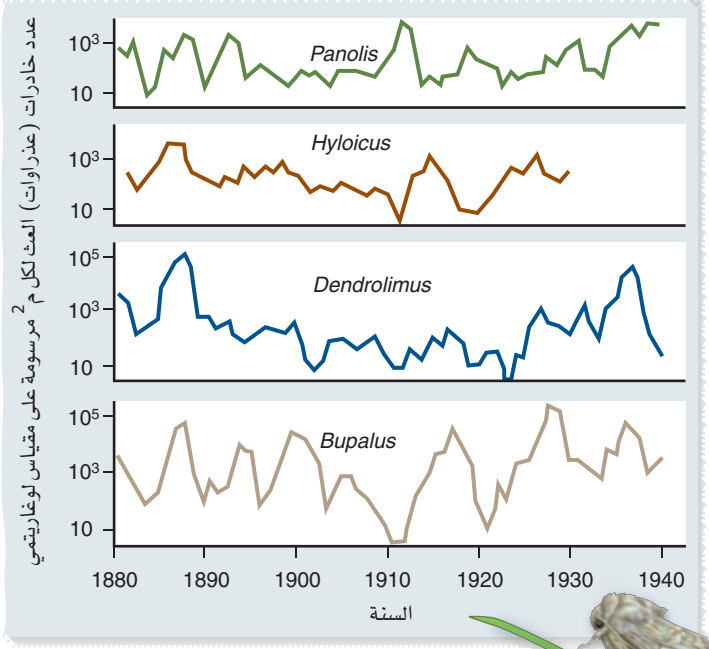
يُمكن أن تُؤثِّر عوامل عدَّة في الجماعة بطريقة لا تعتمد على الكثافة. مُعظم هذه العوامل نواحٍ في البيئة الخارجية، مثل فصول الشتاء شديدة البرودة، والجفاف، والعواصف، أو الانفجارات البُركانية. يتأثر الأفراد بهذه الأحداث بغض النَّظر عن حجم الجماعة.

ستُظهر الجماعات التي توجد في المساحات التي تقع فيها مثل هذه الأحداث غالبًا وبشكل مُتكرِّر، أنماطَ نموٍّ شاذة تنمو فيها الجماعات بشكل مُفاجئ عندما تكون الظُّروف مُعتدلة، ولكنها تُظهر انخفاضًا كبيرًا عندما تُصبح البيئة عدائية (الشكل 55-23). لا ضرورة للقول: إنَّ مثل هذه الجماعات لا تُظهر مُنحنيات النموّ الأُسّيّة الخاصة بالمُعادلة اللوجستية.

دورات الجماعة ربما تعكس تفاعلات مُعقَّدة

في بعض الجماعات، تؤدي التَّأثيرات المُعتمدة على الكثافة إلى اتزان في حجم الجماعة، وكذلك إلى أنماط حلقية من التَّزايد والتَّناقُص. على سبيل المثال، درس علماء البيئة الدورات في جماعات الأرانب منذ 1820. وقد وجدوا أن أرنب حذاء الثلج في أمريكا الشمالية (*Lepus americanus*) يتبع "دورة 10 سنوات" (في الحقيقة، تختلف بين 8 إلى 11 سنة). تتناقص أعداد الأرانب 10 أضعاف إلى 30 ضعفًا في الدورة النّموذجية، ويُمكن حدوث تغيُّرات تصل إلى 100 ضعف (الشكل 55-24). يولِّدُ الدورةَ عاملان اثنان على ما يبدو: نباتات الغذاء والمُفترسات.

نباتات الغذاء Food plants. الأغذية المُفضَّلة لأرانب حذاء الثَّلج هي أغصان الصفصاف والبتولا. عندما تزداد كثافة الأرانب، تتناقص كمية



الشكل 55-23

التَّذبذب بعدد الخادرات لأربعة أنواع من العثّ في ألمانيا. تذبذبات الجماعة يقترح أنَّ العوامل غير المُعتمدة على الكثافة تُنظِّم حجم الجماعة. يقترح التزامن في الميل عبر الزَّمن أنَّ العوامل نفسها تُنظِّم حجم الجماعة للأنواع الأربعة كلّها.

هذه الأغصان، مُجبرة الأرانب على التَّغذي على الغذاء عالي الألياف (رديء النَّوعية). يتبع ذلك مُعدَّلات ولادة أقل، وبقائية قليلة لليافعين، ومُعدَّلات نموّ قليلة. وتُمضي الأرانب أيضًا وقتًا أطول في البحث عن الغذاء، في عملية زادت من تعرّضها للافتراس. كانت النَّتيجة تناقُصًا تراكميًّا في وجود أغصان الصفصاف والبتولا، يُرافقه تناقُص لوجود الأرانب. ويستغرق نضج الأغصان مرة أخرى من سنتين إلى ثلاث سنوات.

المُفترسات Predators. الوشق الكندي هو المُفترِس الرئيس لأرنب حذاء الثلج. يُظهر الوشق الكندي دورة "10 سنوات" من الوجود التي على ما يبدو تتبع دورة توافر الأرانب (انظر الشكل 55-24). كلما زادت أعداد الأرانب، زادت أعداد الوشق استجابة لزيادة غذائه. وعندما تتناقص أعداد الأرانب، تتناقص أعداد الوشق، لتناقُص مصدر الغذاء الخاص بها.

ما العامل المسؤول عن تذبذُب المُفترس- الفريسة؟ هل أدَّت زيادة أعداد الأرانب إلى الاستهلاك الزَّائد للنَّباتات (دورة أرنب- نبات)، أم هل أدَّت زيادة أعداد الوشق إلى الاستهلاك الزَّائد للأرانب (دورة الأرنب- الوشق)؟ قدمت تجاربُ حقلية قام بها ك. كريس ومساعدوه عام 1992 الإجابة.

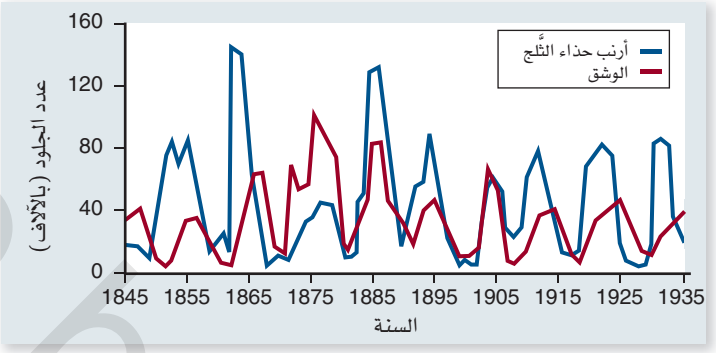
في يوكن بكندا، قام كريس بإقامة أراضٍ تجريبية تحتوي على جماعات أرانب. إذا أُضيف الغذاء (لا تأثير لنقص الغذاء) وتمَّ استثناء المُفترسات (لا تأثير للمُفترسات) في مساحة التَّجربة، زادت أعداد الأرانب 10 أضعاف، وأقامت هناك – أي فُقدت الدورة. على كل حال، تُستعاد الدورة إذا سُمِح لأحد العَامِلَيْن ليعمل وحده: استثنيت المُفترسات، ولكن لا يضاف الغذاء (تأثير نقص الغذاء فقط)، أو يضاف الغذاء بوجود المُفترسات (تأثير المُفترس وحده). وهكذا، كلا العاملين يُمكنهما أن يؤثرا في الدورة، وينشأ ذلك عمليًّا بالتَّداخل بين العاملين.

تُعدّ دورات الجماعة نادرة الحدوث، ومع ذلك، وجدت مُراجعة حديثة لنحو 700 دراسة طويلة الأمد (25 عامًا أو أكثر) للتَّوجهات داخل الجماعات أنَّ الدورات ليست نادرة؛ تقريبًا 30% من الدِّراسات – تتضمَّن الطُّيور، والثدييات، والأسماك، والقشريات- قدمت أدلة لبعض النَّمط الحلقي في حجم الجماعة خلال الزَّمن، على الرغم من أنَّ مُعظم هذه الدورات ليست قريبة من الاتساع اللافت للنظر لدورات أرنب حذاء الثلج والوشق. في بعض الحالات كما هو الحال في دورة الأرنب والوشق، عوامل مُعتمدة على الكثافة قد تكون مُشتركة، وفي حالات أُخرى، هناك عوامل لا تعتمد على الكثافة، مثل أنماط مُناخية حلقية، قد تكون مسؤولة.

توافر المصادر يُؤثِّر في تكيفات تاريخ الحياة

كما رأيت سابقًا، تُحافظ بعض الأنواع على أحجام جماعات مُستقرة قرب قُدرة الحمل، في حين تتذبذب أحجام جماعات بعض أنواع أخرى بشكل واضح، وغالبًا بعيدًا تحت قُدرة الحمل. تختلف العوامل الاختيارية التي تُؤثِّر في مثل هذه الأنواع بشكل واضح. فربما تُواجه الجماعات القريبة من قُدرة الحمل مُنافسة عنيفة على مصادر محدودة؛ وعلى العكس، تمتلك الجماعات الواقعة بعيدًا تحت قُدرة الحمل الحُرِّية للوصول إلى مصادر مُتوافرة.

لقد ذكرنا سابقًا عواقب مثل هذه الاختلافات؛ عندما تكون المصادر محدودة، تُصبح تكلفة التَّكاثر عالية جدًا. وبسبب هذا، سيُفضِّل الانتخاب أفرادًا يُمكنها أن تُنافس بفعالية، وتستهلك المصادر بكفاءة. مثل هذه التكيفات تأتي غالبًا على حساب تخفيض مُعدَّلات التَّكاثر. يُطلق على مثل هذه الجماعات المُنتخبة بقدرة الحمل K (K-selected) لأنها تكيفت لكي تزدهر، عندما تكون الجماعة بالقُرب من قُدرة الحمل (K) الخاص بها. ويُبيِّن (الجدول 55-3) بعض الخصائص النّموذجية للجماعات المُنتخبة بقدرة الحمل K. تشمل الأمثلة على الأنواع المُنتخبة K أشجار جوز الهند، وطيور الكركي، والحيتان، والإنسان.



الشكل 55-24

دورات الجماعة المُرتبطة لأرنب حذاء الثلج (*Lepus americanus*) والوشق الشمالي (*Lynx canadensis*). تعتمد هذه البيانات على سجلات من عائدات الفراء للصيادين في منطقة خليج هدسون في كندا. تتبع جماعة الوشق بحذر جماعة أرنب حذاء الثلج، ولكن تتأخر وراءها بشكل بسيط.

استقصاء

افترض أن أحد الباحثين قد جعل أعداد جماعة أرنب حذاء الثلج عالية وبشكل ثابت؛ ماذا سيحدث لجماعة الوشق؟ وعلى العكس من ذلك، ماذا سيحدث لجماعة الأرنب إذا زاد الباحث أعداد جماعة الوشق؟

وعلى العكس، في الجماعات الواقعة بعيدًا تحت قُدرة الحمل، تكون المصادر مُتوافرة، وستكون تكاليف التَّكاثر قليلة، وسيُفضِّل الانتخاب تلك الأفراد التي تستطيع إنتاج أقصى عدد من الأنسال. يُفضِّل الانتخاب هنا الأفراد ذات مُعدَّلات التَّكاثر الأعلى؛ مثل هذه الجماعات تُدعى المُنتخبة بمعدل الزيادة r (**r-selected**). من الأمثلة على مخلوقات تُظهر تكيفات تاريخ حياة مُنتخبة بمعدل الزيادة r الهندباء البَّرية، والمنّ، والفئران، والصراصير.

الجدول 55-3 تكيُّفات تاريخ الحياة المُنتخبة بمعدل الزيادة -r والمُنتخبة بقدرة الحمل -k

التَّكيُّف	جماعات مُنتخبة بمعدل الزيادة -r	جماعات مُنتخبة بقدرة الحمل -k
العمر عند أول تكاثر	مُبكر	مُتأخر
فترة الحياة	قصيرة	طويلة
فترة النُّضوج	قصيرة	طويلة
مُعدَّل الفناء	غالبًا عالٍ	عادةً مُنخفض
عدد الأنسال المُنتجة في كل فترة تكاثر	كثير	قليل
عدد التَّكاثرات خلال فترة الحياة	قليل	كثير
اعتناء الأبوين	لا يوجد	مُكثَّف غالبًا
حجم الأنسال أو البيوض	صغير	كبير

تُظهر مُعظم الجماعات الطبيعية تكيفات تاريخ حياة توجد على استمرارية تتراوح من صفات مُنتخبة بمعدل الزيادة -r بشكل كامل إلى صفات مُنتخبة بقدرة الحمل -K بشكل كامل. على الرَّغم من أنَّ هذه الاتجاهات صحيحة بوصفها تعميمات، فإن هناك القليل من الجماعات المُنتخبة بمعدل التكاثر -r بشكل نقي أو المُنتخبة بقدرة الحمل -K بشكل نقي، وتُظهر كلّ الصفات المُدرجة في (الجدول 55-3). هذه الخصائص يجب اعتبارها كتعميمات، مع العلم أنَّ هناك حالات استثنائية عدة موجودة.

التَّأثيرات المُعتمدة على الكثافة تنتُج من عوامل تعمل بشكل مُحدَّد عندما يكون حجم الجماعة أكبر؛ تنتُج التَّأثيرات غير المُعتمدة على الكثافة من عوامل تعمل بغض النَّظر عن حجم الجماعة. بعض تكيفات تاريخ الحياة لبعض الجماعات تُفضّل النُّمو قرب-أُسي؛ في حين يفضل غيرها النُّمو اللوجستي الأكثر تنافسًا. مُعظم الجماعات الطبيعية تمتلك خليطًا بين هذين النوعين من النموّ.

7-55 نمو الجماعة البشرية

يمتلك البشر كثيرًا من صفات تاريخ الحياة المُنتخبة بقدرة الحمل -K، مثل حجم حضنةٍ صغير، وتكاثر مُتأخر، ودرجة عالية من الرِّعاية الأبوية. نشأت صفات تاريخ الحياة هذه خلال التاريخ المُبكر للإنسان، عندما تحكَّمت المصادر المحدودة من الطَّبيعة في حجم الجماعة. خلال مُعظم تاريخ البشرية، تحكَّم في جماعتنا توافُر الغذاء، والأمراض والمُفترسات. وعلى الرَّغم من أنَّ اضطرابات غير عادية، مثل الطوفان، والطاعون، والجفاف أثرت من دون شك في نمط نمو الجماعة البشرية، فإن الحجم الإجمالي للجماعة البشرية نما ببطء خلال تاريخنا المُبكر.

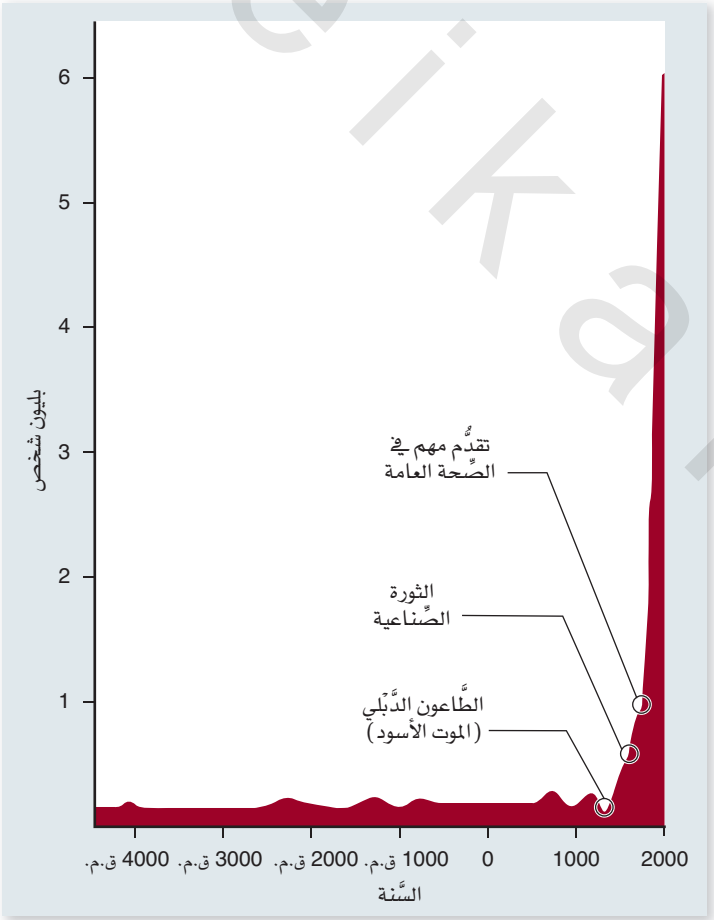
قبل 2000 عام مضت، سكن الأرض- ربما- 130 مليون شخص. واستغرق الأمر 1000 عام لكي يتضاعف هذا الرَّقم، وعام 1650 تضاعف هذا الرَّقم مرة أُخرى ليُصبح 500 مليون تقريبًا. بكلمات أُخرى، لأكثر من 16 قرنًا، اتَّسمت الجماعة البشرية بالنمو البطيء جدًا. في هذه النَّاحية، شابهت الجماعات البشرية أنواعًا أُخرى كثيرة بسيادة تكيفات تاريخ الحياة المُنتخبة بقدرة الحمل -K.

نمت الجماعات البشرية بشكل أُسيّ

مُبكِّرًا، ومَعَ بداية عام 1700، أعطت التَّغيُّرات في التكنولوجيا البشر تحكُّمًا أكبر في مصدر غذائهم، ومكَّنتهم من تطوير أسلحة مُتقدمة لتفادي المُفترسات، وأدَّت إلى تطور في علاجات الكثير من الأمراض. في الوقت نفسه، جعلت تحسينات في قدرات السكن والخزن الإنسان أقل عُرضة للتَّغيُّرات المُناخية. سمحت هذه التَّغييرات للبشر بتوسيع قُدرة الحمل للبيئات التي عاشوا فيها لتهرب من حدود النُّمو اللوجستي، وتدخل مرة أُخرى الطور الأُسّيّ لمُنحنى النُّموّ السيني.

نتيجةً للنقص في العوائق البيئية، نمت الجماعة البشرية بشكل مُنفجر خلال 300 عام الأخيرة. وعلى الرَّغم من أنَّ مُعدَّل الولادة بقي ثابتًا لم يتغير عن 30 لكل 1000 سنة خلال هذه الفترة تقريبًا، فقد هبط مُعدَّل الموت بشكل لافت للنظر، من 20 لكل 1000 لكل سنة إلى المستوى الحالي عند 13 لكل 1000 لكل سنة. بيَّن الفرق بين معدّلي الولادة والوفاة أنَّ الجماعة نمت بنحو 2% لكل سنة، على الرغم من أنَّ المُعدَّل تناقص الآن إلى 1.2% لكل سنة.

ربما لا يبدو 1.2% مُعدَّل نمّو كبيرًا، لكنه أنتج الجماعة البشرية الحالية ذات الـ 6.5 بليون شخص (الشكل 55-25). عند مُعدَّل النُّمو هذا، سوف يُضاف 78 مليون شخص إلى عدد البشر في العالَم في السنة المقبلة، وستتضاعف جماعة البشر خلال 58 سنة. إنّ مستوى جماعة البشر الحالي، ومُعدَّل النُّمو المُتخيَّل كليهما له عواقب مُميتة مُتوقعة على مُستقبلنا.



الشكل 55-25

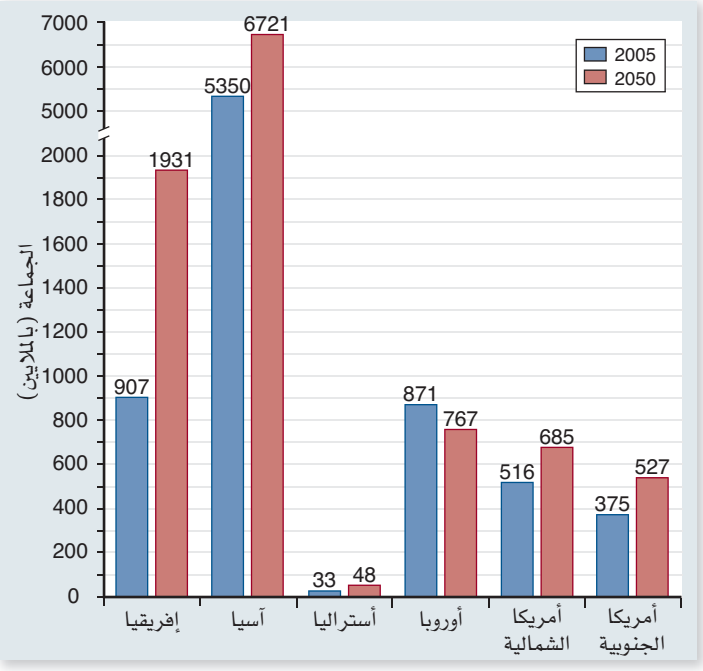
تاريخ حجم الجماعة البشرية. للزيادات المُؤقتة في مُعدَّلات الوفاة، حتى الحالات الشَّديدة مثل التي حدثت خلال الموت الأسود سنة 1300، تأثير قصير المُدَّة. بدأ النمو الانفجاري بالثَّورة الصناعية سنة 1800، التي أنتجت انخفاضًا مهمًّا، وطويل المدى لمُعدَّل الوفاة. عدد سكان العالم 6.5 بليون، وفي المُعدَّل الحالي، سوف يتضاعف خلال 58 سنة.

استقصاء

استنادًا إلى ما تعلمته عن نموّ الجماعة، ماذا تتوقع أن يحدث لحجم السكان البشري؟

تُظهر أهرام الجماعة نزعات الولادة والوفاة

على الرَّغم من أنَّ جماعة الإنسان بشكل عام تستمر في النُّمو بسرعة منذ بداية القرن الواحد والعشرين، فإن هذا النُّمو لا يحدث بشكل مُتماثل على سطح الكوكب. في الحقيقة، يحدث مُعظم نموّ الجماعة في إفريقيا، وآسيا، وأمريكا اللاتينية (الشكل 55-26). وعلى العكس، تتناقص الجماعات حقيقة في بعض دولِ أوروبا.



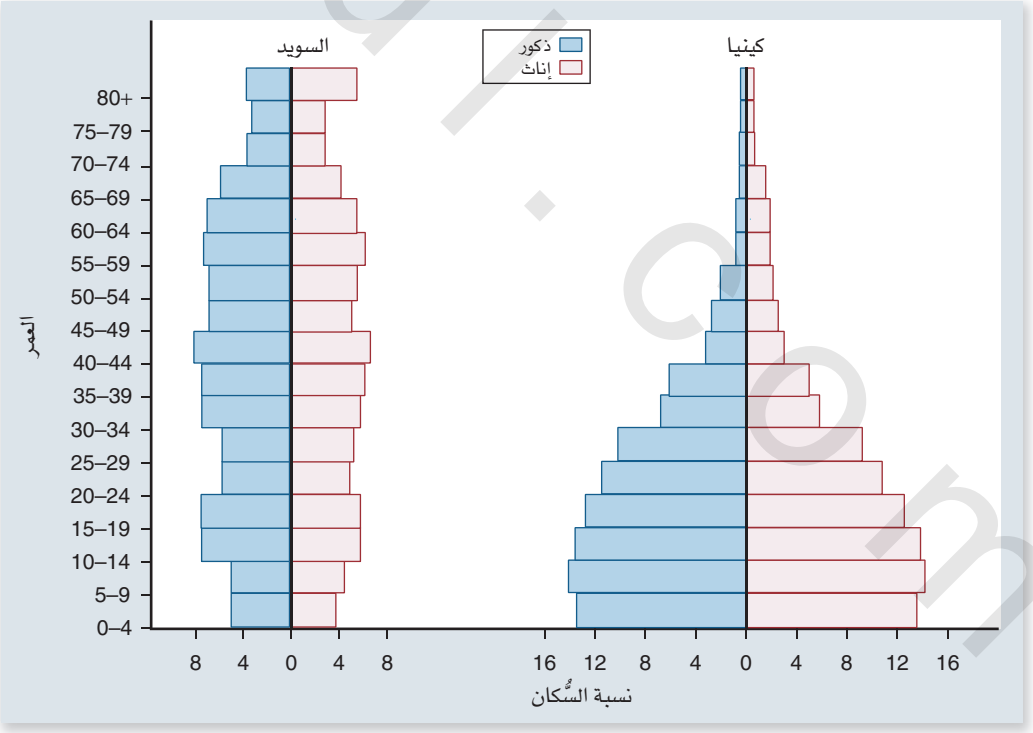
الشكل 55-26

نمو السُّكان المُتوقع عام 2050. يُتوقع أن تنمو الدُّول المُتطورة بشكل قليل؛ وستحصل الزيادة السُّكانية جميعها في الدُّول الأقل تطورًا تقريبًا.

مُعدَّل النُّمو الذي يُتوقع أن تنمو به الجماعة في المُستقبل يُمكن أن يُقيّم بيانيًّا عن طريق **هرم الجماعة Population pyramid**، وهو رسم بياني على شكل أعمدة يُظهر أعداد البشر في كلّ مجموعة عمرية (الشكل 55-27). تظهر الذُّكور بشكل تقليدي على يسار محور العمر العمودي، والإناث على اليمين. يُظهر هرم الجماعة البشرية هذا التَّركيب العمري للجماعة مع الجنس. في مُعظم أهرام الجماعة البشرية، يكون عدد الإناث الكبيرات في العمر كبيرًا بشكل غير مُتناسب مقارنةً مع عدد الذُّكور كبيري العمر؛ لأن الإناث في الكثير من المناطق تمتلك توقُّع حياة أطول من الذُّكور.

بالنظر إلى مثل ذلك الهرم، يُمكننا أن نتنبأ بالنَّزعات الديموغرافية في الولادات والوفيات. بشكل عام، الهرم المُستطيل هو ميزة الدُّول التي تكون جماعاتها مُستقرة، فلا هي تنمو ولا تنكمش. أما الهرم المثلث فهو ميزة الدَّولة التي ستمتلك نموًّا سريعًا في المُستقبل؛ لأنَّ مُعظم أفراد جماعتها لم تصل سنوات الإنجاب بعد. في حين المثلثات المقلوبة ميزة الجماعات التي تنكمش عادةً بسبب التَّناقُص الحاد لمُعدَّلات الولادة.

يوضح (الشكل 55-27) أمثلة لأهرام سكان السويد وكينيا عام 2005. تمتلك الدَّولتان توزيعين عمريين مختلفين جدًا. هرم الجماعة المُستطيل تقريبًا للسويد، يُشير إلى أنَّ جماعتها لا تتمدَّد؛ لأنَّ مُعدَّلات الولادة تتناقص؛ ولأنَّ مُعدَّل فترة الحياة يتزايد. أما الهرم المُثلث جدًا في كينيا، على العكس، فينشأ عن مُعدَّلات ولادة عالية نسبيًّا ومُعدَّل فترة حياة أقصر، ما يُمكن أن يؤدي إلى نمو مُستقبلي انفجاري. الفرق أكثر وضوحًا عندما نعرف أنَّ 17% من مجموع السويديين هم أقل من عمر 15 سنة، مُقابل نحو نصف مجموع الكينيين. وأكثر من ذلك، فمُعدَّل الخصوبة (نسل لكلّ امرأة) في السويد 1.6؛ ولكنه في كينيا 4.4. بسبب هذا، قد يتضاعف سكان كينيا في أقل من 35 سنة، في حين سيبقى السويديون في حالة ثبات.



الشكل 55-27

أهرام الجماعة من عام 2005. أهرام الجماعة مرسومة بحسب التَّوزيع العُمري للسُّكان. هرم كينيا له قاعدة عريضة بسبب العدد الكبير للأفراد دون سن الإنجاب. عندما يبدأ الأفراد في الإنجاب ستُعاني الجماعة نموًّا سريعًا. الهرم السويدي يمتلك انتفاخًا قليلًا بين السويديين مُتوسطي الأعمار، نتيجة "ازدهار الأطفال" الذي حصل في مُنتصف القرن العشرين، وبسبب كثير من الأفراد ممن هم بعد سن الإنجاب النَّاتج عن مُعدَّل فترة الحياة الطَّويل للسويديين.

استقصاء

ماذا سيكون شكل التَّوزيع السُّكاني خلال 20 عامًا؟

الجدول 55-4	مُقارنة بيانات السكان عام 2005 للدُّول النَّامية والدُّول المُتطورة		
	الولايات المُتحدة (دول عالية التَّطور)	البرازيل (دول مُتوسطة التَّطور)	أثيوبيا (دول ضعيفة التَّطور)
مُعدَّل الخصوبة	2.1	1.9	5.3
زمن التَّضاعف على المُعدَّل الحالي (بالسَّنوات)	75	65	29
مُعدَّل وفيات الأطفال (لكل 1000 ولادة)	6.5	30	95
توقُّعات الحياة منذ الولادة (بالسَّنوات)	78	72	49
الدَّخل السَّنوي GNP (بالدُّولار الأمريكي)	40.100	8100	800
السُّكان < 15 عامًا في العمر (%)	21	26	44

نمو البشرية المُستقبلي مشكوك فيه

يُشكِّل النُّمو المُتسارع لسكان الأرض من البشر التَّحدي الأعظم لمُستقبل **الغلاف الحيوي Biosphere**، أو المُجتمع العالمي لتفاعل المخلوقات الحية. تُضيف البشرية 78 مليون شخص كلّ سنة إلى أعدادها – أكثر من مليون كل 5 أيام، 150 كلّ دقيقة! في الدُّول الأسرع نموًّا، تكون زيادة السكان الناتجة مُذهلة (الجدول 55-4). الهند، على سبيل المثال، كان عدد سكانها 1.05 بليون سنة 2002؛ ومن المُحتمل أن يتجاوز عدد سكانها 1.6 بليون، بحلول سنة 2050.

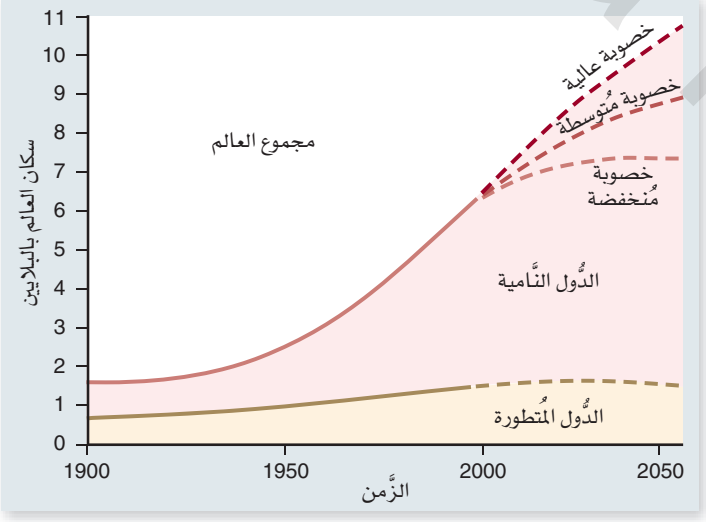
العنصر المُهم في نمو السكان العالمي هو توزيعه غير المُتماثل بين الدول. من بين البليون شخص الذين أُضيفوا إلى سكان العالم في 1990، 90% يعيشون في الدُّول النَّامية (الشكل 55-28). وهكذا، فإنَّ الجزء من سكان العالم الذي يعيش في الدُّول الصناعية يتضاءل. عام 1950، عاش ثُلث سكان العالم في الدُّول الصناعية؛ أما بحلول عام 1996، فقد هبط هذا الجزء إلى الرُّبع؛ وعام 2020، سوف يهبط إلى السُّدس. وفي المُستقبل، سيتركز نموّ سكان العالم في أجزاء من العالم، وهي الأقل تأهلًا للتَّعامل مع ضغوط النُّمو السريع.

أدى نمو السكان السريع في الدُّول النَّامية إلى عواقب وخيمة، كزيادة الفجوة بين الأغنياء والفقراء. اليوم، 19% من سكان العالم الذين يعيشون في العالم الصناعي يمتلك الفرد الواحد دخلًا سنويًّا مقداره 22.060 دولارًا أمريكيًّا، في حين يعيش 81% من سكان العالم في الدُّول النَّامية، ويمتلك الفرد الواحد دخلًا سنويًّا مقداره 3.580 دولارات أمريكية. زيادة على هذا، ومن بين سكان الدُّول النَّامية، يحصل ربع السُّكان تقريبًا على دولار أمريكي واحد في اليوم. ويستهلك العالم الصناعي 80% من الطَّاقة المُستعملة هذه الأيام، أما الدُّول النَّامية فتستعمل 20% فقط.

لا أحد يعلم ما إذا كان يُمكن للعالم أن يسد حاجات سكان الأرض اليوم وعددهم 6.5 بلايين شخص، أو الأعداد الأكثر المُتوقعة مُستقبلًا. ويُبيِّن (الفصل الـ 58)، النِّظام البيئي للأرض الآن تحت ضغط هائل. ولا نتوقع بالعقل أن تتمدَّد قُدرة الحمل الخاصة به بشكل لا نهائي، ونحن الآن على ما يبدو نوسِّع حدوده.

على الرَّغم من استعمال ما يقدر بـ 45% من المجموع الكلي للإنتاجية الحيوية للكُتل البرية للأرض، وأكثر من نصف مجموع المصادر المُتجددة للماء العذب، يُعاني بين ربع وثُمن مجموع البشر في العالم سوء التَّغذية. فضلًا على ذلك، وكما ذكر كتاب العالِم توماس مالثوس عام 1798، (مقال في مبادئ الجماعة)، فإن مُعدَّلات الفناء بدأت ترتفع في بعض الأماكن. في مناطق شبه الصحراء الإفريقية، على سبيل المثال، يُتوقع أن يتراجع السكان من 1.33 بليون إلى 1.05 بليون (21%) بسبب تأثير الإيدز. وهناك تراجعات مُتشابهة مُتوقعة في روسيا بسبب مُعدَّل الوفيات المُرتفع بسبب المرض.

إن أردنا تجنُّب الزِّيادات الكارثية في مُعدَّل الوفاة، يجب أن تهبط مُعدَّلات الولادة بشكل لافتٍ. وفي مواجهة هذا الثُّنائي الشرس، تُبذل جهود مُهمة على مستوى العالم لتخفيض مُعدَّلات الولادة.



الشكل 55-28

توزيع النمو السُّكاني. مُعظم الزِّيادة العالمية في السُّكان حدثت في الدول النامية منذ عام 1950. التَّراكيب العُمرية للدُّول النَّامية تُشير إلى أنَّ هذا التَّوجُّه سوف يزداد في المُستقبل القريب. ومن المُحتمل أن يُصبح سكان العالم في 2050 بين 7.3 و 10.7 بلايين، بحسب دراسة حديثة للأمم المُتحدّة. وبالاعتماد على مُعدَّلات الخصوبة، فإن السُّكان في ذلك الوقت، إما سيتزايدون بشكل سريع أو قليل، أو في أحسن الأحوال سيتناقصون قليلًا.

تناقُص مُعدَّل نمو الجماعة

إنَّ معدل نمو سكان العالم يتناقص، من أكثر من 2.0% في الفترة بين 1965-1970 إلى 1.2% عام 2005. مع ذلك، بسبب حجم السُّكان الكبير، هذا يُساوي زيادة بـ 78 مليون شخص كلّ سنة على سكان العالم، مُقارنةً بـ 53 مليونًا كلّ سنة عام 1960.

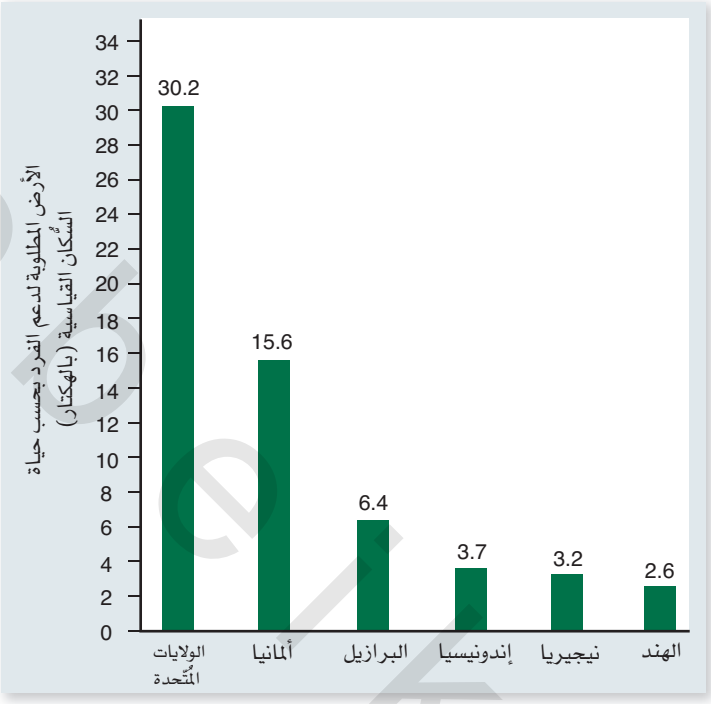
تعزو الأمم المُتحدة تناقُص مُعدَّل النُّمو إلى زيادة جهود تخطيط الأسرة، وإلى زيادة القوة الاقتصادية والمكانة الاجتماعية للمرأة أيضًا. قادت الولايات المُتحدة العالم لدعم برامج تخطيط الأسرة في الخارج، لكن بعض المجموعات تعارض صرف الأموال على تخطيط الأسرة العالمي. يُؤمن المُعارضون بأن من الأفضل صرف الأموال على تحسين التَّعليم والاقتصاد في الدُّول الأُخرى، ما يؤدي إلى زيادة الوعي، وتناقُص مُعدَّلات الخصوبة. تدعم الأمم المُتحدة بالتأكيد تحسين برامج التَّعليم في الدُّول النَّامية، ولكنَّها وبشكل مُثير للاهتمام، أعلنت عن تزايد مستويات التعليم عقب انخفاض حجم العائلة بسبب التَّخطيط الأُسري.

تُكرِّس مُعظم الدُّول اهتمامًا كبيرًا لتخفيض مُعدَّل نموّ سكانها، وهناك مُؤشرات على التَّقدُّم. على سبيل المثال، من 1984 إلى 2005، نجحت برامج تخطيط الأسرة في كينيا في تخفيض مُعدَّل الخصوبة من 8.0 إلى 5.0 أطفال لكل زوجين، وبذلك انخفض مُعدَّل نمو الجماعة من 4.0% في السنة إلى 2.6%. بسبب هذه الجهود، ربما يستقر سكان العالم عند 8.9 بلايين شخص تقريبًا بحلول مُنتصف القرن الحالي. عدد البشر الذين يُمكن للكوكب أن يدعمهم بشكل ثابت يعتمد على نوعية الحياة التي نرغب في الحصول عليها؛ هناك حاليًا بشر أكثر مما يُمكن دعمه بشكل ثابت بالتَّقنيات الحديثة.

الاستهلاك في العالم المُتطور ضاءل المصادر أكثر

حجم الجماعة ليس العامل الوحيد الذي يُحدِّد استعمال المصادر؛ بل إنَّ الاستهلاك السنوي مُهم أيضًا. في هذا المجال، نحن في العالم الصناعي نحتاج إلى أن ننتبه أكثر إلى تقليل الأثر الذي يتركه كلّ واحد منا لأنه، على الرَّغم من أنَّ مُعظم سكان العالم موجودون في الدُّول النَّامية، إلا أن الاستهلاك الأعظم للمصادر يقع في الدُّول الصناعية. في الحقيقة، أغنى 20% من سكان الأرض مسؤولون عن استهلاك 86% من مصادر العالم، ويُنتجون 53% من انبعاثات ثاني أكسيد الكربون العالمي، أما أفقر 20% من سكان الأرض فمسؤولون عن استهلاك 1.3% وعن 3% من انبعاثات ثاني أكسيد الكربون. من زاوية ثانية، ومن ناحية استخدام المصادر الطفل المولود اليوم في العالم الصناعي سيستهلك مصادر خلال حياته أو حياتها أكثر بكثير من طفل وُلِدَ في العالم النَّامي.

إحدى طرق تحديد كمية هذا التَّفاوت هو بحساب ما يُطلق عليه **بصمة القدم البيئية Ecological footprint**، وتعني كمية الأرض المُنتِجة المطلوبة لدَّعم فرد على مستوى حياة قياسي لجماعة مُعينة خلال مسار حياته أو حياتها. يشمل هذا الرَّقم المساحة المُستخدمة لإنتاج الغذاء (كلّ من النبات والحيوان)، ومُنتجات الغابات، والإسكان، ومساحة الغابات المطلوبة لامتصاص ثاني أكسيد الكربون المُنتج من احتراق الوقود الأحفوري. ويوضح (الشكل 55-29)، بصمة القدم البيئية للفرد في الولايات المُتحدة أكثر 10 مرات من تلك التي لشخص ما في الهند.



الشكل 55-29

بصمات القدم البيئية لأفراد في دول مُختلفة. تَحسِب بصمة القدم البيئية مقدار الأرض المطلوبة لدعم شخص خلال حياته أو بـ / حياتها، مُتضمنًا مساحة الأرض المُستعملة لإنتاج الغذاء، ومُنتجات الغابات، والإسكان، إضافة إلى الغابة المطلوبة لامتصاص ثاني أكسيد الكربون المُنتَج من احتراق الوقود الأُحفوري.

استقصاء

ما السبب الأهم في نفاذ المصادر، الزِّيادة في السُّكان أم الاستهلاك الجائر؟

بالاعتماد على هذه القياسات، قدّر الباحثون أنَّ استعمال البشر للمصادر الآن أكبر بثلث من الكمية التي تستطيع الطَّبيعة استبدالها بشكل مستمر. فضلًا على ذلك، يتزايد الاستهلاك بسرعة في بعض مناطق العالم النَّامي؛ إذا عاش كلّ البشر على مستوى الحياة في العالم الصناعي، فإننا نحتاج إلى كوكبي أرض إضافيين.

إنَّ بناء عالم مُستقر وثابت هو من أهم التحديات التي تُواجه مُستقبل البشرية. وستعتمد نوعية الحياة المُتوافرة لأبنائنا إلى حد بعيد على نجاحنا في تحديد كلٍّ من نمو البشرية، ومقدار الاستهلاك السنوي للمصادر.

عام 2005، كان مُعدَّل النمو لـ6.5 بلايين من البشر على الأرض يعادل 1.2% سنويًّا تقريبًا. عند هذا المُعدَّل، ستتضاعف البشرية خلال 58 سنة. مُعدَّلات النُّمو -على كلّ حال- هي في حالة هبوط، ولكن الاستهلاك السنوي في العالم المُتطور يشكل أيضًا عبئًا واضحًا على المصادر.

مراجعة المفاهيم

55-1 التَّحدي البيئي

تُحدِّد البيئة الفيزيائية بشكل أولي أيَّ المخلوقات تعيش في مُناخ مُعيَّن ومنطقة مُعيَّنة.

- العوامل البيئية الأساسية تشمل درجة الحرارة، والماء، وأشعة الشمس، ونوع التُّربة.
- يُمكن للمخلوقات أن تُحافظ على الاتزان الداخلي عن طريق تنظيم بيئتها الدَّاخلية بمعزل عن البيئة الخارجية، أو أن تتكيَّف مع التَّغيُّرات البيئية.
- تتكيف المخلوقات للبيئة بإحداث تغيُّرات فسيولوجية، أو شكلية، أو سلوكية تُمكِّنها من التَّكيُّف أكثر مع البيئة التي يوجدون فيها.

55-2 الجماعات: مجموعات من نوع واحد في مكان واحد

تُعرَّف الجماعات بأنها مجموعات من الأفراد التي توجد في مكان واحد وزمان واحد.

- تمتلك مُعظم الجماعات نطاقات جغرافية محدّدة.
- تختلف نطاقات الجماعة خلال الزَّمن؛ لأن الجماعات تتوسع، وتنكمش عندما تتغير الظُّروف.
- تتوزَّع الأفراد داخل الجماعة بشكل عشوائي، أو مُتناسق، أو تكتُّلي (الشكل 55-8).
- فوق الجماعات شبكاتٌ من الجماعات ضعيفة الاتصال، وتتبادل الأفراد. تكون درجة التبادل أعلى ما يُمكن عندما تكون الجماعات كبيرة وأكثر ارتباطًا.
- تمنع فوق الجماعات الانقراض طويل الأمد، وتؤدي إلى استعمال المناطق التي على الحواف.

55-3 ديموغرافية الجماعة وديناميكيتها

الدِّيموغرافيا هي: الدِّراسة الإحصائية للعوامل التي تُؤثر في تغيُّر الجماعة خلال الزَّمن.

- تُؤثر نسبة الجنس في نمو الجماعة؛ كلما كانت الإناث أكثر ازداد عدد النَّسل، ونمت الجماعة بشكل أسرع.
- كلما كان زمن الجيل أقصر، نمت الجماعة بشكل أسرع.
- يُؤثر التَّركيب العمري للجماعة في نمو الجماعة؛ لأنَّ لكل عُصبة عمرية خصوبة، ومُعدَّل وفاة مميزًا.
- تُوضِّح مُنحنيات البقاء كيفية تغيّر البقائية والفنائية خلال العمر (الشكل 55-11).

55-4 تاريخ الحياة وتكلفة التَّكاثر (الشكل 55-13)

يُفضِّل الانتخاب الطَّبيعي تاريخ حياة يزيد نجاح التَّكاثر طوال فترة الحياة إلى الحد الأقصى.

- يتأثر مجموع عدد النَّسل النَّاجي بطول عمر الفرد، وبعدد الصغار الذين يُنتجهم كل عام أيضًا.
- تُلخِّص جداول الحياة احتمالية البقائية والتَّكاثر خلال فترة حياة العُصبة.
- تكون تكلفة التَّكاثر مُنخفضة عندما تكون المصادر مُتوافرة، أو عندما تكون مُعدَّلات الفناء مُرتفعة.
- عندما تكون تكلفة التَّكاثر عالية، يُمكن زيادة النَّجاح التَّكاثري إلى الحد الأقصى بتغيير التَّكاثر وتحسين بقاء الآباء، أو إنتاج عدد قليل من الأفراد بأحجام كبيرة، ويملكون فرصة أكبر للبقاء (الشكل 55-15).
- يُمكن أن تكون المخلوقات أُحادية الإنجاب، ذات حدث تكاثري واحد، أو متعددة الإنجاب ذات أحداث تكاثرية مُتعدِّدة خلال حياتها.
- تتكاثر المخلوقات قصيرة العمر مُبكرًا، وتتكاثر طويلة العمر مُتأخرًا في الحياة.

55-5 نمو الجماعة والحدود البيئية

لفهم الجماعات، يحتاج العلماء إلى معرفة كيفية نموّ الجماعات، والعوامل التي تَحُدّ من نموها.

- مُعدَّل زيادة الجماعة، r، تُعرَّف بأنَّها الاختلاف بين مُعدَّل الولادة، b، ومُعدَّل الوفاة، d.
- هناك حاجة لأخذ الهجرة من الجماعة وإليها في الحسبان عند دراسة نمو الجماعة.
- يُشير الجهد الحيوي إلى نمو الجماعة دون حدود، ودون أن تتأثر بالهجرات.
- يُعبَّر عن النُّمو الأُسي بـ $dN/dt = r_iN$ (الشكل 55-17).
- يظهر النُّمو اللوجستي عندما تصل الجماعة إلى قُدرة الحمل الخاص بها، أي، تُصبح المصادر محدودة. ويُعبَّر عن النُّمو اللوجستي بـ $dN/dt = r_iN\,[(K - N)/K]$

55-6 العوامل التي تُنظِّم الجماعات

العوامل الطبيعية والكثافة السكانية تؤثران في حجم الجماعة.

- تعتمد العوامل المُعتمدة على الكثافة على حجم الجماعة، وتتضمَّن التَّغذية الرَّاجعة السّلبية عادة. لتثبيت حجم جماعة، يجب تقليل مُعدَّلات الولادة، أو زيادة مُعدَّلات الوفاة، أو كليهما.
- لا ترتبط العوامل غير المُعتمدة على الكثافة مع حجم الجماعة. وهي تشمل الاضطرابات البيئية والكوارث التي تُؤدي إلى الفناء.
- في بعض الجماعات، يكون الحجم دوريًّا بسبب العوامل البيئية مثل توافر الغذاء، وضغط الافتراس.
- يُؤثِّر توافُر المصادر في إستراتيجيات التَّكاثر. إن كان الغذاء مُحدّدًا، يُفضِّل الانتخاب الطَّبيعي الانتخابَ بقدرة الحمل K؛ وإن لم يكن الغذاء مُحدَّدًا فإنَّ الانتخاب بمعدل الزيادة r سيُفضَّل.
- تأثير آلي يحدث عندما تُصبح الجماعة صغيرة لدرجة أنَّها تملك مُعدَّلات تكاثر وبقاء أفراد أقل.

55-7 نمو الجماعة البشرية

يمتلك البشر صفات الانتخاب بقدرة الحمل -K متعددة، وتشمل حجم حضنة صغيرًا وإنجابًا مُتأخرًا، ودرجة عالية من العناية الأبوية. يُمكن للاضطرابات البيئية أن تُؤثِّر في نمو السُّكان البشري.

- تجاوزت الجماعات البشرية حدود قدرة الحمل البيئية باستخدام التَّقنية والاختراعات الأُخرى ما أدى إلى مُعدَّل نموٍّ أُسّيّ.
- تسمح لنا أهرام الجماعة، وهي رسم بياني على شكل أعمدة للسُّكان في مُختلف الفئات العمرية، بالتَّنبؤ بالنَّزعات الدِّيموغرافية في الولادة والوفاة (الشكل 55-27).
- مُستقبل النُّمو البشري غير مُؤكد جزيئًا بسبب التَّوزيع غير المُتماثل للسُّكان في الغلاف الحيوي.
- يُؤثر عاملان في استعمال المصادر، مستقبل الجماعات البشرية: حجم السُّكان والاستهلاك السَّنوي.
- يستهلك البشر كمية أكبر بثلث الكمية التي تستطيع البيئة استبدالها بشكل دائم.
- يحتاج المُستقبل المُستمر إلى حدود لنمو الجماعة ولاستهلاك المصادر السَّنوي.

openkandil.com

أسئلة مراجعة

اختبار ذاتي

ارسم دائرة حول رمز الإجابة الصحيحة فيما يأتي:

1. عندما تستجيب الأفراد فيزيائيًّا لتغيُّر بيئي:
   أ. يحدث الانتخاب الطَّبيعي.
   ب. قد يؤدي الاختلاف بين الأفراد إلى نشوء انتخاب طبيعي.
   جـ. لا تستطيع الاستجابة في الوقت نفسه من خلال تغيُّرات سلوكية وشكلية.
   د. لا شيء مما ذُكر.
2. النِّطاقات الجغرافية للجماعات:
   أ. كانت ثابتة حتى أدى تدخل الإنسان إلى انقراضات وإدخالات جديدة.
   ب. لم تتأثر بتوزيع المُفترسات وتوافرها قط.
   جـ. لا تستجيب إلى تغيُّرات مُناخية طويلة الأمد.
   د. لا شيء مما ذُكر.
3. جماعات المصدر- والمهبط تختلف عن الأنواع الأُخرى من فوق الجماعات؛ لأن:
   أ. تبادُل الأفراد يحدث في النَّوع الأول فقط.
   ب. الجماعات ذات مُعدَّلات النُّمو السّلبي جزء من النَّوع الأول.
   جـ. الجماعات في النَّوع الأول لا تنقرض أبدًا.
   د. كل الجماعات في النَّوع الأول تنقرض في النِّهاية.
4. أتوقع أن تصل احتمالية التَّفاعل الاجتماعي بين الأفراد حدّها الأقصى عندما يتوزع الأفراد البيئة:
   أ. عشوائيًّا. ب. تماثليًّا.
   جـ. تكتُّليًّا. د. بشكل غير عشوائي.
5. عندما يتحدَّث علماء البيئة عن تكلفة التَّكاثر فإنَّهم يعنون:
   أ. التَّناقص في مُخرجات التَّكاثر في المُستقبل بوصفه تبعة للتَّكاثر الحالي.
   ب. كمية السُّعرات الحرارية التي تحتاج إليها كل الأنشطة التي تُستخدم في التَّكاثر النَّاجح.
   جـ. كمية السُّعرات الحرارية التي تحتويها البويضة أو النَّسل.
   د. لا شيء مما ذُكر.
6. التَّبادُل في تاريخ الحياة بين حجم الحضنة وحجم النَّسل يعني: كلما ازداد حجم الحضنة:
   أ. يزداد حجم النَّسل. ب. يقل حجم النَّسل.
   جـ. يزداد حجم البالغ. د. يقل حجم البالغ.
7. الفرق بين مُعدَّل النُّمو الأُسي ومُعدَّل النُّمو اللوجستي هو:
   أ. أنَّ النُّمو الأُسي يعتمد على مُعدَّلات الولادة والموت والنُّمو اللوجستي لا يعتمد على ذلك.
   ب. في النُّمو اللوجستي، الهجرة والنزوح غير مُهمين.
   جـ. كلاهما يتأثر بالكثافة، ولكن النُّمو اللوجستي أبطأ.
   د. النُّمو اللوجستي فقط يعكس التَّأثيرات المُعتمدة على الكثافة على الولادات والوفيات.
8. البشر مثال على مخلوقات ذات مُنحنى بقائية نوع I. هذا يعني أنّ:
   أ. مُعدَّلات الفنائية هي الأعلى للأفراد الشَّابة.
   ب. مُعدَّلات الفنائية هي الأعلى للأفراد الأكبر.
   جـ. مُعدَّلات الفنائية ثابتة خلال فترة حياة الفرد.
   د. مُعدَّل نمو الجماعة عالٍ.
9. بحسب المكتب المرجعي للسُّكان (2002)، المُعدَّل الدَّاخلي العالمي لنمو السُّكان البشري (r) هو حاليًّا 1.3%، وفي الولايات المُتحدة r=0.6%. ستتغير نسبة سُكان الولايات المُتحدة إلى نسبة سكان العالم، بحيث:
   أ. سينمو سكان العالم، في حين سيتناقص سكان الولايات المُتحدة.
   ب. سينمو سكان العالم، في حين سيبقى سكان الولايات المُتحدة كما هم.
   جـ. سينمو كلّ من سكان العالم وسكان الولايات المُتحدة، ولكن سكان العالم سينمون بشكل أسرع.
   د. سيتناقص سكان العالم، في حين سيزداد سكان الولايات المُتحدة.
10. نموذج نموّ الجماعة اللوجستي، $dN/dt = rN[(K-N)/K]$، يصف نموّ الجماعة عندما نفترض الحد الأعلى للنمو. وعندما تصل N (رقميًّا) قيمة K:
    أ. تزداد dN/dt بسرعة.
    ب. تصل dN/dt إلى صفر.
    جـ. تزداد dN/dt ببطء.
    د. تُصبح الجماعة مُهدَّدة بالانقراض.
11. المثال على أثر مُعتمد على الكثافة في نمو الجماعة هو:
    أ. شتاء شديد البرودة.
    ب. إعصار.
    جـ. صيف شديد الحرارة تكون فيه مهاجع الحفر الباردة أقل من عدد الأفراد في الجماعة.
    د. الجفاف.

أسئلة تحدٍّ

1. ارجع إلى (الشكل 55-9). ما مضامين الانشقاق التَّطوري بين الجماعات التي هي جُزء من فوق الجماعة مقابل الجماعات المُستقلة عن جماعات أخرى؟
2. ارجع إلى (الشكل 55-14). إذا افترضت مقايضة بين جهد تكاثر حالي، ونجاح تكاثري مُستقبلي (يُعرف باسم تكلفة التَّكاثر)، فهل تتوقع أنَّ الأفراد الأكبر عمرًا تمتلك الجهد التَّكاثري "الأمثل" نفسه مثل الأفراد الصِّغار؟
3. ارجع إلى (الشكل 55-15). بسبب مقايضة عدد الأنسال التي يُنتجها الأب مع حجم نسل الفرد، تؤدي كثير من الظروف إلى تفضيل عدد مُتوسط وحجم متوسط من النَّسل. إذا كان حجم النَّسل غير مُرتبط كليًّا مع نوعية هذا النَّسل (فرصه في البقاء حتى يصل إلى سن الإنجاب)، فهل تتوقع أن يقع الآباء على جهة اليمين لمحور السِّينات أم جهة اليسار (حجم الحضنة)؟ فسر الإجابة.
4. ارجع إلى (الشكل 55-27). هل زيادة مُعدَّل زمن الجيل له نوع الأثر نفسه في مُعدَّل نمو الجماعة مثل تقليل عدد الأولاد الذين ولدتهم أُنثى واحدة طوال عمرها؟ أي تأثير سيكون له أثر أكبر في مُعدَّل نمو الجماعة؟ فسر الإجابة.

هل أنت في حاجة إلى مراجعة إضافية؟ زر الموقع www.ravenbiology.com. لتتدرب على الاختبارات القصيرة، والرسوم المتحركة، والتسجيلات التلفزيونية، وأنشطة مخصصة لمساعدتك على فهم المادة الموجودة في هذا الفصل.