

8

تطور الأحياء الدقيقة

«إن السبب في محاولة فهم الكون ليس هو أننا نعثر بذلك
مصادفة على مادة جديدة نطلي بها المقلاة التي لا تلصق. إن
السبب هو أننا نكتسب بصيرة في مكاننا في مخطط الأشياء،
وفي مدى الروعة والأمور غير المتوقعة التي يحملها هذا النظام».
إيان ستيوارت ومارتين غولوبيتسكي (١)

زوج من المرايا البعيدة

السلف النهائي

تحالف غريب جداً

نشوء حقيقيات النوى

أنا أحب متاحف التاريخ الطبيعي، وأحبها إلى السيدة العظيمة في شارع
ستترال بارك ويست في مدينة نيويورك، المتحف الأمريكي للتاريخ الطبيعي.
منذ خمسين سنة، قدمت قاعاتها المعتمدة ذات الزي القديم منطقة ارتياح
لمهاجر شاب، غير واثق من نفسه في هذه الأرض الواسعة الغريبة المليئة

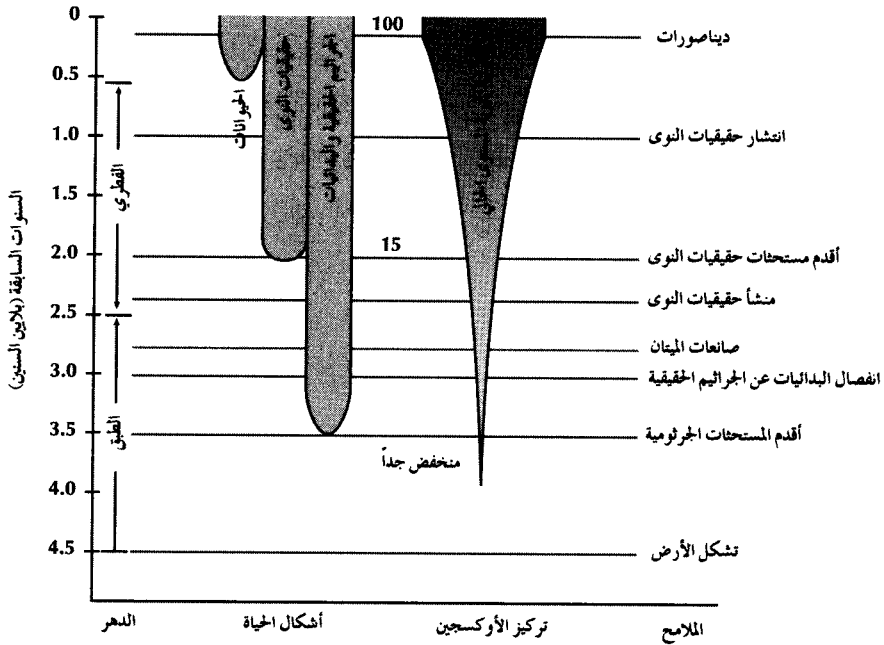
بالفرص والرهبة. إن المجسم الجديد للمتحف، الذي أعيد صقله، لا يزال يبدو وكأنه الوطن. إنه يقدم بلطف اهتماماً باكراً بتاريخ الحياة، وإن فهمي للتطور قد جاء بشكل أساسي

من كتابات العلماء العاملين في هذا المتحف وفي أمكنة أخرى. الشيء الوحيد الذي آسف عليه هو أن ثلاثة أرباع ذلك التاريخ لا يعرض للعامة، لأنه بالكامل تسجيل لحياة الأحياء الدقيقة (الشكل 1.8).

بدأت الحيوانات متعددة الخلايا التي تبلغ في كبرها ما يكفي لأن تترك مستحاثاً في وقت متأخر كثيراً من اللعبة، منذ حوالي 600 مليون سنة، بالإيدياكاران فونا المبهمة؛ أما العضويات التي من الواضح أنها أسلاف للعضويات المعاصرة فقد جاءت في وقت أكثر تأخراً حتى، منذ حوالي 540 مليون سنة خلت. بحلول ذلك الوقت، فإن معظم الفترة الإبداعية للتطور الخلوي كانت قد انتهت منذ أمد بعيد؛ كانت النماذج الأساسية للاستقلاب، والوراثة والتنظيم البنيوي قد ثبتت جميعها خلال الفترة الشاسعة البالغة ثلاثة بلايين سنة منذ أن كانت الأرض مسكونة فقط بالعضويات الدقيقة. إن غرض هذا الفصل والفصل القادم هو مسح ما تمت معرفته فيما يتعلق بظهور وتكاثر تلك الأنماط الخلوية القديمة، والاستماع لأصداء الأسباب والقوى التي تكمن وراءها. لكن يجب أن ينتبه القارئ: إن هذا البحث يغوص في الأساطير مثلما يغوص في المخطط التاريخي الحيوي، لأن الاستنتاجات حول التطور الباكر للنظام الحي يجب أن تستخلص بحذر شديد من السجل الجيولوجي المقطّع ومن الملفات الجزيئية الغامضة المحفوظة في مجينات العضويات المعاصرة.

تاريخياً، كان مفهومنا عن التطور مبنياً بشكل أساسي على دراسة الحيوانات والنباتات، الحية والمنقرضة. على النقيض من ذلك، فإن الدراسات التطورية للزمن السحيق تعتمد بشكل أساسي على السجل التاريخي

المغروس في سلاسل الحموض النووية والبروتينات المعاصرة. يتوفر في أيدينا حجم مذهل من مثل هذه المعلومات، وهي تعطي علماء الأحياء «النظرة الأولى لكامل المنظر الطبيعي التطوري» (2)؛ نظرة تملأ فيها العضويات الدقيقة الأفق بدلاً من الديناصورات.



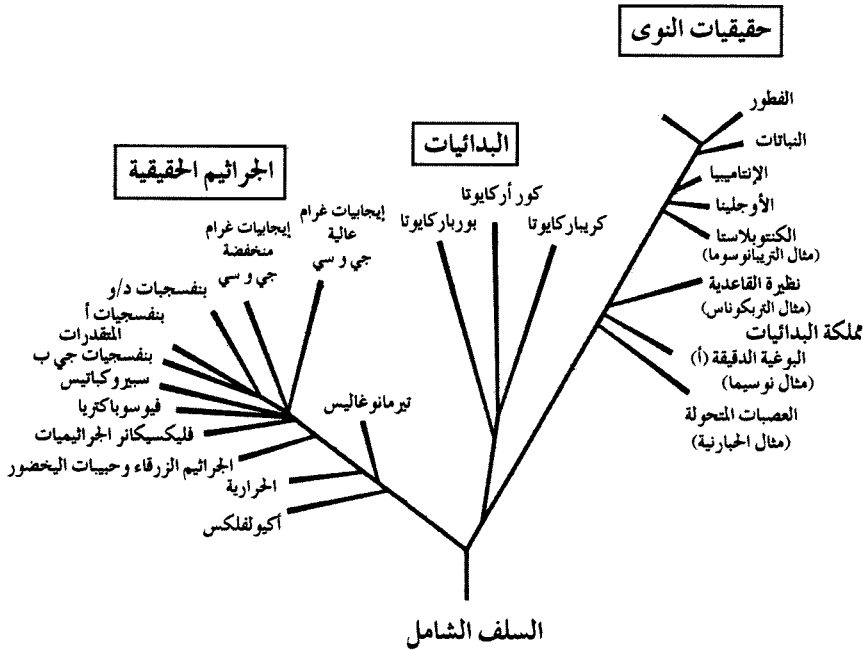
الشكل 1.8 المخطط الزمني لتاريخ الحياة.

إن حجر الزاوية لجميع الأبحاث الحالية والتفكير في هذا الحقل هو الشجرة الشاملة للحياة، التي تعتمد على مقارنة «ر.ن. أ. RNA» الجسيمات الريبية لمئات من العضويات (الفصل 3)؛ يظهر نمط مبسط في الشكل 2.8 بشكل نظري جداً، تجمع الشجرة كامل تاريخ الحياة. يظهر الشكل ثلاثة جذوع كبيرة، فرعين من طلائعيات النوى، وفرع من حقيقيات النوى، تتفرع كلها من سلف سنة باكر في التطور ومن ثم تبقى منفصلة عقب ذلك. قسم

أبكر تباعد («جذر» الشجرة) عالم طلائعيات النوى البدئي إلى عالمين؛ أما حقيقيات النوى التي نشأت في وقت لاحق نسبياً، فلها قرابة بعيدة لكنها متميزة مع البدائيات. تمثل العضويات المعاصرة ذروة الأغصان من الجذوع المركزية، بعضها قديم جداً بينما الأخرى حديثة نسبياً؛ لسوء الحظ لا توجد علاقة بسيطة بين المسافات التطورية ومرور الوقت، وبالتالي فإن الشجرة الشاملة ليس فيها مقياس زمني داخلي.

مثل معظم المخططات العلمية، يمثل الشكل 2.8 كلاً من خلاصة للمعطيات وتفسيرها، وتتضمن أكثر مما نعرفه. إن مجرد وصل النقاط بخطوط تعطي جواً من السلطة لما هو في قراره نظرية جريئة. في غضون السنين القليلة السابقة، ظهرت موجودات جديدة تتعارض مع الشجرة الشاملة؛ كثير من طلاب علم الأحياء التطوري لا يقرون بها، بل أن بعضهم حتى يعيد رسم المخطط بالكامل. حسب رأيي، فإنه لا داع لتغيير المخطط جذرياً. مع استمرارنا في هذا البحث فإننا سنجد سبباً لتوسيع وتنقيح الشجرة الشاملة، لكننا لن نجد سبباً لرميها بالكلية والبدء من جديد. على العكس، يبدو لي مهماً أن نبدأ هذا الفصل بفهم الإنجاز الفكري العظيم الذي تمثله الشجرة الشاملة. صار لدينا لأول مرة، بفضل كارل وويس وطلابه، إطار عمل شامل وموضوعي للتفكير بالكيفية التي صار فيها العالم الحي بالشكل الذي نجده فيه. على الغالب فإنه سينظر للشجرة العظيمة على أنها إحدى انتصارات علم الأحياء في القرن العشرين.

بالنسبة لعالم الأحياء العضوية، فإن أهم حادثة في تلك الفترة التي تمتد 3 بلايين سنة (ما عدا منشأ الحياة نفسه) هي بالتأكيد ظهور الخلايا حقيقية النوى. لا يبرز هذا الاقتراح من الشجرة الشاملة للحياة، التي تظهر فرع حقيقيات النوى أطول بقليل فقط من الفرعين الآخرين. تذكر أن هذه الفروع تمثل تباعد تسلسل «ر.ن.أ. RNA» الجسيمات الريبية، ومع أن هذه الطريقة من أفضل الطرق لتتبع خطوط السلالة فإنها لا تعطي مقدار الاختلاف الذي



الشكل 2.8 الشجرة الشاملة للحياة. العلاقات العرقية التاريخية مستقاة من تسلسل «رنا RNA» الجسيمات الريبية. إن طور الخط يتناسب مع المسافة التطورية، وليس الوقت. إن موقع جذر الشجرة تقريبي. من براون ودوليتل، 1997، بإذن من الجمعية الأمريكية لعلم الأحياء.

يظهر على مستوى التنظيم الخلوي وليس الجزيئي حقه. لو كان هناك عالم طبيعيات يلتقط العينات من المحيط في الدهر الجيولوجي الفجري فإنه لم يكن يستطيع أن يتوقع ما الذي سيأتي من الكائنات، لكن هذه الخلايا القليلة الكبيرة والمتوردة التي التقطت في العينة تحمل في أحشائها عدداً لا نهاية له من الاحتمالات. أجسام كثيرة الخلايا، أشكال وأنواع سلوك معقدة، يتبعها مع مرور الزمن الوعي والتفكير المنطقي - كل ذلك يتجاوز كثيراً عالم طلائعيات النوى. لذلك فإنني لا أوافق غولد في تأكيده بأننا لا نزال نعيش في عصر الجراثيم، «حيث أنها كانت منذ البداية، وهي موجودة الآن وسوف تكون موجودة دائماً» (3). إذا حكمنا بكتلتها الحيوية وبمساهمتها في اقتصاد الكوكب فقد تكون تلك العبارة صحيحة بالفعل، لكن حقيقتات النوى هي

التي تشير باتجاه التنوع المتزايد في الشكل والوظيفة. يتردد علماء الأحياء، ويحق لهم ذلك، في وصف التاريخ التطوري بأنه متدرج، لأن ذلك يحمل مضامين أخلاقية، ودينية وسياسية. على كل حال، يخرج المرء بعد المشي في معرض المستحثات بإحساس عميق من التعقيد المتزايد. هناك جدل اليوم عما إذا كان ذلك الميل إلى التعقيد صفة حقيقية للتطور أم مجرد صفة ظاهرة، وإذا كان صفة حقيقية فماذا يمكن أن تكون طبيعته وأسبابه. لكن إذا كان هناك أي معنى أكبر لتاريخ الحياة، فإن ظهور حقيقيات النوى يحدد مرحلة متميزة.

بغض النظر عن الإمكانيات الواسعة التي يحملانها، فإن مساري طلائعيات النوى وحقيقيات النوى مختلفان تماماً على ما يبدو. إن الصفة الواسمة لطلائعيات النوى هي التنوع الاستقلالي. لقد اكتشفت طلائعيات النوى جميع مصادر الطاقة المستخدمة التي تستعملها العضويات المعاصرة، وطورت الآليات الجزيئية المطلوبة، ولا تزال تبدي أكبر تنوع في الاقتصاد. إن طلائعيات النوى شاملة الوجود في التربة، والبحر والغلاف الجوي، في قشرة الأرض الصخرية، وداخل العضويات الحية الأخرى، كما أنها توجد بأعداد هائلة في كل مكان توجد فيه. إنها أيضاً صغيرة، وحيدة الخلية ولم تتبدل أشكالها البدائية كثيراً على مدى الثلاث بلايين سنة الماضية. بالتأكيد، إن الاستثناءات هي ما تصدق المرء: الجراثيم الضخمة إيبولويسيام السمكية، التي تبلغ نصف ميليمتر طولاً، التي تجول في أمعاء أسماك مدارية معينة، أو الأجسام المثمرة جميلة الشكل للجراثيم المخاطية، كل منها يكون مشروعاً اجتماعياً لملايين من الخلايا المنفردة التي تجتمع بهدف التكاثر. مهما يكن، فإن هذه الاستثناءات تسبر القاعدة بدون أن تقلبها رأساً على عقب. على النقيض من ذلك، فإن الخلايا حقيقية النوى، قدمت عدداً محدوداً بعدد أصابع اليد من الإبداعات (الستيرويدات على سبيل المثال) وعدا عن ذلك كانت راضية بتطريز التنوعات على المخططات الكيميائية الحيوية التي كان

روادها طلائعيات النوى. إن ما تبرز فيه حقيقيات النوى، وخاصة الأنواع «الأدنى»، هو تنوع أشكالها، وأنماط حياتها وتأقلمها، إن التنظيم هو اختصاصها. إن التنوع الذي لا نهاية له، من الأوليات إلى الفلاسفة، يتمتع العين حتى عندما تتحدى العقل لشرح كيف حصل وماذا يعني.

يعاني طلاب انقسام الخلايا من عجز وخيم ليس له علاج واضح. يسمح علم الجزيئات التكنولوجي، الذي تنمو قدراته يوماً بعد يوم، للمرء بتعقب خط جينات معينة والجزيئات الكبيرة التي ترمز لها. حسب القاعدة المنطقية بأن التاريخ العرقي للجينات يتبع تاريخ العضويات (افتراض، كان حتى عهد قريب يعتبر شديد الوضوح)، يمكن للتاريخ العرقي الجزيئي أن يدعم لقاطات عالم الجيولوجية الهزيلة. لكن الفزيولوجيا، الوظائف المدمجة التي تكمن وراء الحياة، لا تترك إلا آثار قليلة سواء في الجينات أو الصخور، وهذا هو المستوى الذي له أكبر صلة لدى أولئك الذين يريدون فهم كيف صار نظام الحياة بالشكل الذي نجده عليه. يجب علينا بحكم الاضطراب أن نعتمد على ما نستطيع تعلمه من العضويات المعاصرة، ونستقرئ في الماضي السحيق. ربما لذلك السبب، يحس المرء في علم الأحياء التطوري بحرية وجذل نضبا منذ زمن بعيد من العلوم الأكثر صرامة. «كم هو ممتع، كم هو حقاً ممتع وكم تحس بالترف، عندما تبرز فجأة من القوقعة القاسية للحقائق إلى هذه المرتفعات التي ينيرها ضوء الفجر من الظن» (4).

زوج من المرايا البعيدة

تشكلت الصورة التي نحملها في ذهننا للجراثيم كصنف من العضويات منذ نصف قرن من الزمن، على أنها نقطة تفرع أساسي بين الخلايا طلائعيات النوى البسيطة والخلايا حقيقيات النوى الأكثر تعقيداً (الفصل 3). أصبحت الجراثيم، وبخاصة الإشريكية القولونية، العضويات المختارة للبحث

الكيميائي الحيوي الدقيق، الذي وضع الأساس لعلم الجزيئات المعاصر المجيد. لكن التقدم في دراسة الجراثيم كعضويات تعرقل كثيراً بسبب الافتقار إلى طريقة منطقية لتصنيفها وتعقب تطورها. إن المحاولات لتصنيف الجراثيم من شكلها واستقلابها أحدث الكثير من التشويش، وشبه أحد كبار علماء الجراثيم في عصره عالم الجراثيم بشجرة عظيمة مغطاة بضباب كثيف لا يُظهر منها سوى ذرى أغصانها.

تحول ذلك الموقف المحبط جذرياً ببصيرة كارل وويس النافذة التي أرشدته إلى أنه لا يمكن الوصول إلى تصنيف وتاريخ عرقي مُرضيين إلا من التسلسل الرقمي لجزيئاتها الكبيرة، وأن «ر.ن.أ. RNA» الجسيمات الريبية هو الجزيئة المختارة (الفصل 3). إن العملية بسيطة في أساسها، مع أنها ليست بهذه البساطة عملياً. يوضع زوج من التسلسلات من عضويات مختلفة واحدة مقابل الأخرى، وتعد الفروق بينهما؛ يعتبر رقمهما مقياساً للمسافة التطورية. يجدر بأن نكرر أن هذه المسافات تقيس فقط عدد التغيرات، وليس الوقت الذي مضى. وأن معدل تغير التسلسل يمكن أن يختلف بين الذراري المختلفة وحتى ضمن نفس الذرية. تجمع اختلافات الزوج بين عدة عضويات لتكوين شجرة تاريخ عرقي، خريطة نظرية للطريق التي تولد التسلسل المعاصر (وبالشمول، العضويات التي تحتوي على هذه التسلسلات). يمكن حتى للمرء أن يستخلص النظام الزمني الذي تباعدت فيه العضويات عن سلفها الأصلي، محولاً شجرة تاريخ الأعراق (الشكل 2.3). إلى تصريح حول زمن التطور (الشكل 2.8). وضعت عدة مخططات لهذه الأغراض، لكل منها محاسنها وعيوبها، وبما أنه أصبح بالإمكان تعيين تسلسل الجينات أو حتى كامل المجين بشكل روتيني، فإن هناك غابة تنشأ من أشجار التاريخ العرقي. ليست جميع الأشجار منسجمة، لكن ربح المعلومات العاصفة قد قشعت الضباب، مظهرة عالم الجراثيم بمنظور جزئي جديد وصارخ (5). إن أكثر الملامح بروزاً في ذلك المنظر هو انقسام طلائعيات النوى إلى نوعين

أساسيين. تشكل البدائيات الصنف الجديد ذا المستوى العالي من العضويات، إنها تختلف بشكل كبير عن الجراثيم الحقيقية وتشكل صفاً تصنيفياً مكافئاً لها. يقبل علماء الأحياء، عامة على الأقل، بتحديد ثلاثة مناطق، يطبق كل منها فوق الصفوف الدنيا التي تتوافق مع الممالك التقليدية (6).

كما يجب علينا أن نعيد صياغة السؤال الذي ظن ستانير وفان نيل أنهما أجابا عليه منذ خمسين سنة: ما هو نوع العضويات التي نسميها حقيقيات النوى والطلائعيات؟ هذا ليس سؤالاً بسيطاً البتة، لأن كلاً من المقاطعتين يحتوي على طيف واسع جداً من الأشكال وأنماط الحياة. يلخص الجدول 1.8 المأخوذ من الأدب المزدهر بسرعة (7) الحالة الراهنة للمعلومات، لكن مصيره أن تسبقه المعلومات الجارفة التي سيعطيها تحدد تسلسل كامل المجين. دعوني أؤكد هنا أن البدائيات والجراثيم الحقيقية تشترك في نموذج طلائعيات النوى للتنظيم الخلوي، لأنه بدا أن تلك الحقيقة البسيطة أضخم مما كان يدركه أي شخص منذ عدة سنوات. تتجاوز هذه الحقيقة الصفات السلبية، مثل غياب العضيات داخل الخلوية، والغشاء النووي والهيكل الخلوي. إنها تشترك في نظام من الصفات المحددة والإيجابية: مجينات دائرية، أجسام ريبية بقياس 70 س، سيات قاسية لها دوارات قاعدية، تحويل طاقة كيميائي حلولي فيه شوارد الهيدروجين والصوديوم مقترنة، جدران خلوية من كل من الأنماط المتشابكة والطبقة - س وعدد مدهش من الأنزيمات والطرق الاستقلابية. في مجينات البدائيات التي حدد تسلسلها حتى اليوم، هناك مشاكلات لحوالي نصف الجينات ضمن الجراثيم الحقيقية، وتحمل بعض الجراثيم الحقيقية جينات تشبه جينات البدائيات. لقد حصلت وراثة الملامح المشتركة من سلف مشترك للقطاعين، لكن هناك سبب وجيه للاعتقاد بأن نقلاً واسعاً للمجين قد ساهم في تباعدهما.

الجدول 1.8: مظاهر الجراثيم الحقيقية والبدايات

الجراثيم الحقيقية	المظاهر المشتركة	البدايات
	معجن دائري، لا توجد جينات بينية ترتب الجينات في جينات معبرة آلية أساسية لتضاعف الدنا والتأشيب الريبوسومات قياس 70س مجموعة رنا الجسيمات الريبية والبوتينات سياط حلزونية قاسية ومحرك تدوير سلاسل ريدوكس، سيتوكرومات أدينوزين ثلاثي الفوسفاتاز المحولة لمكان البروتين حوامل للبروتينات مقترنة بالصوديوم استقلاب تغذوي صخري العديد من الأنزيمات المهدمة والبانة جدران خلوية متشابكة النية حلقات الانقسام	
تسلسلات مميزة جرثومية حقيقية في رنا الجسيمات الريبية انتساخ وترجمة جرثومية حقيقية (بوليميراز رنا بسيطة، عوامل سينية، محفزات خاصة، إلخ.) بروتينات رابطة للدنا سياط من السياطين ف1 ف0 أدينوزين ثلاثي فوسفاتاز شحوم أسيل دهني إستيرية غليكوجين بيتيدي حييات يخضور جرثومية فتس ز	تسلسلات مميزة بدائية في رنا الجسيمات الريبية انتساخ وترجمة بدائية (بوليميراز رنا عديدة الوحدات، عوامل انتساخ عامة، محفزات خاصة). هستونات سياط بروتينية سكرية أ1 أ0 أدينوزين ثلاثي فوسفاتاز شحوم إيزوبر أنيل إيتيرية غليكوجين بيتيدي كاذب رودوبسين جرثومي، تصنيع ميتاني مشاكلات فتس ز	

يصبح الفارق مرئياً عندما يتحول المرء إلى العناصر الجزيئية، وخاصة تلك التي تعنى بالتعامل مع المعلومات الجينية. إن التسلسلات الرقمية والتسلسلات المميزة لـ «ر.ن.أ. RNA» الجسيمات الريبية التي كانت أول من حدد القطاع ليس لها أهمية وظيفية واضحة، لكنها تخدم كواسمات تعقب «اللب الجيني» للعضوية المعنية. إن نماذج تضاعف الـ «د.ن.أ. DNA» والانتساخ والترجمة المشاهدة في البدائيات مختلفة بشكل واضح عن تلك الموجودة في الجراثيم الحقيقية، وإن للبدائيات «نكهة حقيقيات نوى» واضحة. إن وجود الهستونات والأجسام الهادمة للبروتين (عضيات متخصصة لتفكيك البروتين) تعزز الانطباع بأن البدائيات وحقيقيات النوى مجموعتين أختين، أكثر قرباً لبعضهما من قرب كل منهما للجراثيم الحقيقية.

إذا نظرنا في أسفل القائمة، نلاحظ الفوارق التي تخدم كواسمات تصنيفية، لكنها قد تحمل أيضاً الدليل على الفوارق الفزيولوجية بين نمطي طلائعيات النوى (8). تختلف جدران الخلية المتشابكة بين الجراثيم الحقيقية والبدائيات كيميائياً: تصنع الأولى دائماً من الغليكوجين البتيدي، بينما تصنع الأخيرة من تكوثر مماثل لكنه متميز يسمى الغليكوجين البتيدي الكاذب. ليس من الواضح حالياً ما إذا كانت هذه البنيات الكيميائية تؤثر في المعايير الفيزيائية للنسيج بطريقة لها أهمية حيوية. إن كيمياء شحوم الغلاف أكثر دلالة. تستخدم كل من الجراثيم الحقيقية والبدائيات الشحوم الفوسفورية، لكن الشحوم في الجراثيم الحقيقية (وحقيقيات النوى) مصنوعة من شحوم الأسيل الدهني الإيستيرية المألوفة المرسومة في كل كتاب مدرسي عن الكيمياء الحيوية، بينما تصنع البدائيات أغشيتها من شحوم الإيزوبرانيل الإيتيرية. إن الأغشية الإيتيرية ذات الروابط التساهمية أكثر مقاومة للحلمهة وأقل احتمالاً لأن تفكك في الحرارة العالية. قد يمثل ذلك أحد التأقلمات التي وضعت البدائيات على مسلك تطوري خاص بها، لكنه من المحتمل أيضاً أن أغشية الإيزوبرانيل لها صفة بدائية، موروثه من سلف مشترك لجميع

طلائعيات النوى، واستبدلت في الأنسال الأخرى.

إذا التفتنا الآن إلى إنتاج الطاقة، نلاحظ مرة أخرى أن فكرة التنوع الميكانيكي تظهر من الوحدة العميقة للتنظيم. إن الفروق الكثيرة بين القطاعين هي ببساطة تأقلمية، ويبدو أنها قد حصلت بعد انفصالهما. إن كلاً من الجراثيم الحقيقية والبدائيات يظهر سلاسل الريدوكس، وصناعة الأدينوزين ثلاثي الفوسفات والتحول الكيميائي الحلولي بتيارات البروتون، ويحتوي كل من القطاعين على عضويات تعتمد على التفاعلات غير العضوية للحصول على الطاقة، مثل أكسدة كبريت الهيدروجين أو شوارد الحديد. لكن أغشية القطاعين تصل غالباً إلى مصادر الطاقة بطرق مختلفة. يبدو أن الجراثيم الحقيقية قد استغلت إلى أقصى حد توفر المواد العضوية المصنوعة مسبقاً؛ إن التغذية العضوية، كتلك التي تبديها الإشريكية القولونية، أقل بروزاً بكثير ضمن البدائيات. إن الجراثيم الحقيقية أيضاً، وحدها فقط، هي التي اخترعت الطريقة المألوفة للتركيب الضوئي المعتمد على حبيبات اليخضور الجرثومية. أعطى أحد فروع الجراثيم التي تقوم بالتركيب الضوئي بعدئذ الجراثيم الزرقاء ومعها النموذج المنتج للأكسجين للتركيب الضوئي. مضت الجراثيم الزرقاء لتوليد الكتلة الضخمة من أكسجين الغلاف الجوي، وأصبحت أسلاف حبيبات يخضور حقيقيات النوى. استكشفت البدائيات عوالم استقلالية بديلة. تتميز البدائيات بأنها صخرية التغذية، حيث تكسب قوتها من أكسدة الهيدروجين حيث تعمل إما مركبات الكبريت أو ثاني أكسيد الكربون كمتقبلات للإلكترون. إن الطريق الأخير، الذي يرجع فيه ثاني أكسيد الكربون إلى الميثان، يظهر تماثلاً أنزيمات لا تشاهد في أي مكان آخر؛ تقتصر هذه على البدائيات وبالتحديد على فرع عميق من ذلك القطاع، الأورياكايوتا (الشكل 2.8). يفتخر نفس القطاع باختراع فريد آخر: تقوم الهالوباكتريا بتركيب ضوئي من نمط يساعدها فيه الرودوبسين الجرثومي، وهذه مضخة حصاد ضوئي فوتونية لا علاقة لها باليخضور. إن معظم

البدايات الحديثة، (مع أنه ليس كلها بأي حال من الأحوال)، تقطن في بيئات تبدو لنا متطرفة: خالية من الأكسجين، حامضة أو مالحة جداً، تفتقر للغذيات العضوية وكثيراً ما تكون حارة جداً درجتها قريبة من درجة غليان الماء أو حتى أعلى منها. إن البدائية النموذجية على الغالب ذات تغذية صخرية، ولا هوائية، ومحبة للحرارة. السؤال المفتوح هو ما إذا كانت هذه الصفات تأقلمات مع المواطن العدائية التي لا تزدهر فيها الجراثيم الحقيقية عديدة البراعات، أو ما إذا كانت الصفات البدائية موروثية من شكل سالف. لقد سميت الجراثيم البدائية أصلاً بذلك الاسم لأنه كان يتوقع أنها بقايا لمرحلة مبكرة من التطور الحيوي. إن نظرة إلى الشكل 2.8 تظهر أن ذلك لا يمكن أن يكون صحيحاً، لكن لا يزال المرء يستطيع أن يعتبر أن البدايات تحمل أدلة على أنواع البيئات التي نشأت فيها طلائعيات النوى الأولى.

يعتقد أن القطاعين قد تباعدا منذ بليونين أو حتى ثلاثة بلايين سنة مضت (انظر المقطع اللاحق)، ومن ثم تنوعا بشكل هائل في مواطن جديدة. غير ذلك جميع مظاهر العمليات الخلوية، لكن ليس بنفس الدرجة. بقي نمط التعامل مع المعلومات الوراثية، الأول المميز للجراثيم الحقيقية والآخر المميز للبدايات وحقيقيات النوى (الجدول 1.8)، مختلفين بشكل متميز. ليس من الواضح تماماً ما الذي يقيد التباعد ضمن اللب الجيني، ولكن ربما كان لذلك علاقة بالنظام المكون من مكونات عديدة جداً يجب أن تتفاعل بدقة عالية، والتي بقيت وظيفتها ثابتة جوهرياً. أما الاستقلاب، الفيزيولوجيا والتشكل فقد بقيت أكثر حرية للتغير والتأقلم مع المواطن الجديدة والظروف المتغيرة. يحدد نورمان بيس (7) الكثير من الأمثلة التي تظهر أنه حتى ضمن قطاع معين، فإن تاريخ الأعراق والفيزيولوجيا مرتبطان بشكل مخلخل. تظهر المجموعة الفرعية غاما من قسم البروتيوباكتيريا في الشكل 2.8 بالجراثيم البنفسجية. أحد هذه الجراثيم، كروماتيوم فينوسم، جرثومة تقوم بالتركيب الضوئي مستعملة كبريت الهيدروجين كمرجع خارجي. العضو المعروف أكثر

بكثير من نفس النسل هي الإشريكية القولونية، المتغذية العضوية المفضلة لدى الجميع. ويحمل ذلك الفرع أيضاً المتكافلة مع الديدان الأنبوبية ريفيتا، وهي قاطن بارز في الواحات التي تحيط بفوهات أعماق المحيط البركانية؛ تقوم المتكافلة بأكسدة كبريت الهيدروجين وتضفي نمط حياة تغذوي صخري على الحيوانات التي تحملها. (أصل المتقدرات الحيوانية هو أيضاً البروتيوباكتريا، وفي هذه الحالة المجموعة الفرعية ألفا). كمثال آخر، فإن فرع الجراثيم إيجابية الغرام يحمل المطثيات، وهي جراثيم لا هوائية مشهورة بسمعتها السيئة في إحداث الموات الغازي. في نفس ذلك العنقود نجد تلك الجرثومة الضخمة إيولوييسيكام السمكية، بحجم مهدبة كبيرة، لا تنشأ بناتها بانقسام الخلية لكنها تتطور في سيتوبلاσμα الخلية الأم وفي النهاية تفر عبر شق في غلافها. تملك البدائيات، أيضاً، نطاقاً تطورياً واسعاً كما سجل بالفوارق الشاسعة بين مجينات نوعين من صانعات الميثان، العقديات الميثانية جاناشي و الجراثيم الميثانية ذاتية التغذية الحرارية.

إن عدم التطابق بين التاريخ العرقي والفزيولوجيا يخبرنا حتماً شيئاً مهماً حول القيود والإبداعات في التطور الخلوي، لكن ليس من الواضح حالياً ماذا يعني ذلك. بغرض تأسيس شجرة تاريخ أعراق صحيحة، فإن الدليل الذي يمكن الاعتماد عليه أكثر يأتي من اللب الجيني، ويشتمل ذلك على «ر.ن. أ. RNA» الجسيمات الريبية. من هذا المنظور، تمثل البدائيات والجراثيم الحقيقية خطوطاً متباعدة جداً. لكن ببساطة ليس صحيحاً (كما كنا نعتقد منذ عدة سنوات) أن الجراثيم الحقيقية والبدائيات مختلفة عن بعضها قدر اختلاف كل منها عن حقيقيات النوى؛ عدا عن لبها الجيني وشحوم الأغشية من الصعب تحديد ما يميز جذعاً من آخر. إن السؤال ما إذا كان جعل قطاع مستقل للبدائيات أمر ضروري أم لا، أو حتى مبرراً، لا يزال موضع جدل حاد، قد تكون حصيلته إظهار طبيعة الخلية البدائية التي أنشأت جميع طلائعيات النوى الحديثة.

السلف النهائي

إن العلم الحديث، مع كامل جوه الذي يدعو إلى عدم وجود ترهات، يطلب من المرء أن يتحمل بعض العوائق الحقيقية، ولا يوجد عائق أكبر من التأكيد على أن جميع العضويات الموجودة قد انحدرت من مجموعة فريدة من الخلايا في الماضي السحيق (من ناحية المبدأ، من خلية سالفة مفردة). يشار إلى هذه العضوية الافتراضية على أنها آخر سلف مشترك (بمصطلح تكنولوجي أكثر، السلف الجديد)، وهو يتمثل في شجرة الحياة الشاملة بأول نقطة تفرع حيث يفترق خط الأنسال الذي يعطي الجراثيم الحقيقية عن ذلك الذي يعطي البدائيات وحقيقيات النوى (الشكل 2.8).

إن افتراض سلف سنة وحيد، يعتمد على أرضية قوية من الحقائق. تشترك جميع العضويات بعدد كبير من الجزيئات الأساسية والمظاهر التنظيمية التي لا يمكن شرحها على أنها نتيجة للضروريات الكيميائية: الأدينوزين ثلاثي الفوسفات، وتماثل الأنزيمات من البيريدين النوويدي، الـ «د.ن.أ» DNA والـ «ر.ن.أ» RNA، البروتينات المركبة من مجموعة معيارية من الحموض الأمينية، الجسيمات الريبية، الأدينوزين ثلاثي الفوسفات الناقله لمكان الشوارد، الأغشية الشحمية والكثير من الأشياء الأخرى. تأتي أكثر المجادلات المُخضعة من اكتشاف أن جميع العضويات الموجودة تطبق نفس الراموز الجيني. بغياب أي سبب كيميائي وجيه لماذا يجب أن يهجا سيتوزين يوراسيل إلى الحمض الأميني ليوسين بينما سيتوزين سيتوزين يوراسيل إلى البرولين، التفسير المقنع الوحيد هو أن الراموز كما نعرفه كان مسبقاً مظهرأ لآخر سلف عام، وبقي منذ ذلك الوقت لأن الطرقات التي تبدل مهمة الرامزة تميل لأن تكون مميتة. لا يمكن أن يكون ذلك صحيحاً بالكامل لأنه قد وجد بعض الاختلافات في استعمال الرامزة بالمتقدرات والفرطيسات، لكن هناك أسباباً لتتحية هذه الحالات على أنها حالات خاصة لا تتحدى بشكل جوهري شمولية الراموز.

لكي نرسم صورة محددة لهذه العضوية السلف، يجب علينا أن ننظر في الأطراف؛ إن طبيعة ووضع مكان الطرف تتحدد بجذر الشجرة الشاملة. يضع الإجماع الحالي (الشكل 2.8) الجذر (أي، أول نقطة تفرع) بين الجراثيم الحقيقية والبدايات، مما يجعل البدايات مجموعة أخت ولو كانت بعيدة لحقيقيات النوى. إن تعيين جذر الشجرة الشاملة صعب لأن العمليات المعيارية، التي تعتمد على مقارنة مجموعة من التسلسلات المتقاربة مع مجموعة «خارجية»، لا يمكن تطبيقها: لا يوجد مجموعة خارجية ممكنة لذلك لا يمكن كشف جذور شجرة «ر.ن.أ RNA» الجسيمات الريبية. إن أول باحث واجه التحدي (9) قد استفاد من الحالات النادرة للجينات المضاعفة المرمزة للبروتينات التي توجد في جميع القطاعات الثلاثة. على سبيل المثال، يرمز للوحدات الفرعية ألفا وبيتا للأدينوزين ثلاثي فوسفاتاز الناقلة للبروتون (الشكل 4.5) بالجينات التي تضاعفت باكرأ جداً، حتى قبل ظهور السلف المشترك لجميع الأدينوزين ثلاثي فوسفاتاز؛ إن مقارنة التسلسلات من جميع القطاعات الثلاثة تضع الجراثيم الحقيقية على طرف واحد من التقسيم، بينما تضع البدايات وحقيقيات النوى على الطرف الآخر. تم الوصول إلى جذور مماثلة من جينات بروتين ي ف - تو (عامل متمم في تصنيع بروتين الجسيمات الريبية) وجينات صانعات الأمينو أسيل «ر.ن.أ RNA». لا يمكننا أن ندخل هنا في جميع التفاصيل (10)؛ مع ذلك فمن الضروري ملاحظة أن كشف جذور الشجرة يتطلب مط الحسابات إلى أقصى حدودها، وأن نسبة متزايدة من الأشجار المشتقة من تسلسل البروتين تتناقص صراحة مع الحكمة التقليدية. لذلك فإن تحديد الجذور المجمع عليه يجب أن يؤخذ على أنه مبدئي وأنه مفتوح لإعادة النظر.

نستمر بحذر على مبدأ أن تحديد الجذور صحيح، وأن السلف المشترك يظهر لذلك صفات تشاركه فيها الجراثيم الحية والبدايات المعاصرة (إضافة، ربما، لتلك التي تشاهد اليوم في قطاع ما، بعد أن فقدت من قطاع

آخر). ناقش دوليتل (7) هذا الموضوع ببعض التفصيل واستنتج أنه لا بد أن السلف الجديد كان مجهزاً بشكل أساسي بجينات حديثة معتمدة على الـ «د.ن.أ. DNA»، وبجهاز جزيئي لازم لمضاعفة المعلومات الجينية مع تعبير الجينات المنظم عن نفسها. كانت الجسيمات الريبية، والـ «ر.ن.أ. RNA» الناقل، والبوليميرازات وأنزيمات الإصلاح أجزاء موجودة مسبقاً. ربما كان هذا السلف الجديد الافتراضي يظهر جداراً متشابكاً، مع أن بنيته الكيميائية لا تزال موضع تساؤل. يدل وجود الجدار بدوره على الضغط الانتفاخي، والتكون التشكلي بتوتر السطح، وانقسام الخلية بالانفصال (الفصل 6). في الواقع، نعلم أن بعض البدائيات يحتوي على بروتين فتس ز، مما يدل على أن حلقة الانقسام كانت إحدى المظاهر السلفية لأبكر طلائعيات النوى.

أما فيما يتعلق بالنماذج السلفية للاستقلاب وإنتاج الطاقة، فلا يمكن أن نقول بثقة إلا القليل، لكن الأدلة الموجودة تشير إلى اتجاه مثير للدهشة. تعيش معظم الجراثيم المألوفة إلينا بتحطيم المواد العضوية المشكلة مسبقاً، لكن كمية هذه المواد كانت ضئيلة جداً قبل ظهور النباتات الأعلى. المصدر الأكثر غزارة بكثير هو أشعة الشمس، مما قاد وويس مرة لأن يقترح أن أبكر طلائعيات النوى ربما كانت تكسب عيشها بالتركيب الضوئي. تظهر الجراثيم الحقيقية المعاصرة أنماطاً كثيرة من التركيب الضوئي المعتمد على حبيبات اليخضور، لكن هذه الحبيبات لا توجد في البدائيات، لذلك فمن غير المحتمل أن الأسلاف المشتركة كانت ضوئية التغذية. يبقى ذلك الأرض المصدر الأكثر احتمالاً لأن يكون المزود للطاقة، والكربون، والغذيات الأخرى، وكلها من طبيعة جيولوجية كيميائية (11). ربما كان النموذج السلف من الاستقلاب، مثل استقلاب بعض طلائعيات النوى المعاصرة من كل من القطاعين ذي نمط كيميائي - صخري التغذية: أكسدة غاز الهيدروجين، أو كبريت الهيدروجين أو شوارد الحديد، مع عمل أحادي أكسيد الكربون، وأكسيد النترات أو الكبريت كقابل للإلكترون. (لم يكن

الأكسجين، وهو أكثر المؤكسدات شيوعاً في الغلاف الجوي المعاصر، متوفراً فعلياً قبل وجود الجراثيم الزرقاء، التي أدخلت التركيب الضوئي المولد للأكسجين. لا بد أن الكبريت والتروجين كانا نادرين أيضاً). ينال هذا الافتراض الدعم من الأبحاث الحديثة حول تاريخ الأعراق الجزيئي للسلاسل التنفسية والأدينوزين ثلاثي فوسفاتاز الناقلة للشوارد (11). يمكن تقديم أدلة مقنعة للافتراض بأن سلاسل نقل الإلكترونات، وصانعات الأدينوزين ثلاثي الفوسفات وتحول الطاقة الكيميائي الحلولي كانت كلها جزءاً من فزيولوجيا الخلية السلف. يبدو آخر سلف مشترك أكثر فأكثر كجرثوم تام لا يظهر واضحاً أنه بدائي، ويبدو أنه هو نفسه نتاج تاريخ تطوري طويل.

إن المناقشة منطقية لكن الصورة التي تظهر للسلف الحديث لا تبدو صحيحة، ولو كان فقط لأنها تخالف توقعاً حدسياً بأن الخلايا البدائية يجب أن تكون بدائية وأقل تعقيداً بشكل واضح من أنسالتها. لهذا السبب ولأسباب أخرى، وصل وويس إلى خلاصة بأن فكرة وجود سلف حديث كنوع مميز من العضويات خاطئة أصلاً (12). جادل بدلاً عن ذلك بأن جميع طلائعيات النوى قد نشأت من خلايا بدائية كانت لا تزال في مرحلة «قبل المجين». كانت الآليات الجينية أقل دقة من آليات العضويات المعاصرة، تعوقها آليات بدائية من الانتساخ والتضاعف وتشوبها أخطاء متكررة. كان استقلاب وبينه عضويات ما قبل المجين بالمثل أقل تطوراً؛ ربما كانت تعوزها على سبيل المثال الجدران الخلوية. يتصور وويس الآن سلفاً جديداً، ليس كعضوية ولكن كمجتمع متباين من الخلايا البدائية التي كانت كثيراً ما تتبادل جيناتها الأساسية وتتطور كوحدة. لم تكن المجموعات الجينية ثابتة، لكنها كانت عرضة لإعادة تشكل مستمر بالطفرات، وإعادة التنظيم، والسير غير المنتظم في الجينات. مع مرور الوقت «تبلورت» الأنظمة الوظيفية في تشكيلات ناجحة، وبالتالي أصبحت أقل تقبلاً لاستيراد الجديد؛ إن أول النماذج التي ستظهر ربما كانت تتعلق بالتعامل مع المعلومات الوراثية. نتيجة لذلك،

تمايزت المجموعة المتأرجحة في عدد صغير من الأنواع المستقرة، كان من بينها بدائيات القطاعات الثلاثة. إن مناقشات وويس غنية في مضامين حول ذات طبيعة التطور المبكر، وسوف نعود لزيارتها في فصول لاحقة.

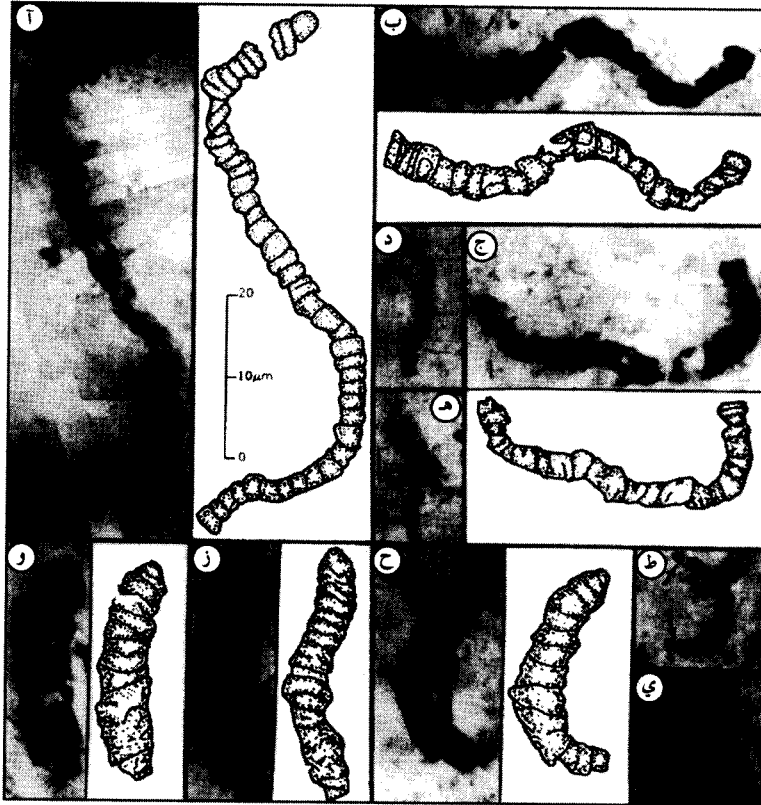
الآن وقد انطلقنا في الحدس، فمن المغري أن نتطلع وراء المنعطف التالي. خلال القرن الماضي، ظهر علماء الأحياء الدقيقة بعدد غزير من العضويات التي تقطن المناطق العميقة، القاتمة والحارة - الفوهات البركانية تحت البحر، الطبقات الصخرية المائية المعزولة لفترة طويلة، وحتى الصخور البركانية البازلتية القابعة على عدة آلاف الأقدام تحت هضبة كولومبيا. إن معظم هذه العضويات صخرية التغذية، وهي تحيط بالتساؤل فهمنا الموطنى لما يمكن أن يشكل موطناً طبيعياً لطلائعيات النوى. يشك البعض بأنه، على عكس الحكمة التقليدية، فإنه ليس صحيحاً أن كتلة الأرض الحيوية الأساسية تقع في الغابات، وأن الشمس في النهاية هي التي تحافظ على الحياة؛ نحن ببساطة لا نعرف الكثير عن الحجم الذي يدعم فيه القاطنون في هذه المناطق تحت الأرضية الحياة على الأرض (13). على أي حال، فإن الاكتشافات الجديدة تنسجم مع الملاحظات بأن أعماق الفروع (أي، أول تباعد) لكل من قطاعي الجراثيم الحقيقية والبدائيات تتألف بشكل أساسي من محبات الحرارة الشديدة - جراثيم غريبة تزدهر في درجات حرارة حتى 113 درجة مئوية، وتحت ضغط يعادل مئة ضغط جوي وأكثر. هل من الممكن أن آخر سلف مشترك كان محباً للحرارة الشديدة؟ بالفعل، هل يجب أن نبحث عن أصل الحياة، ليس في بركة داروين الصغيرة الدافئة ولكن في فوهة بركانية جهنمية تحت البحر؟ لقد تم الدفاع بشدة عن هذا الافتراض وكذلك رفض بشدة من قبل أولئك الذين يرون أن حب الحرارة الشديدة هو تأقلم مدهش، وليس حالة سلفية (14)؛ وأنا أقترح أن نترك الأمر هنا مع علامة استفهام.

بالتعريف، إن آخر سلف مشترك يحدد أول تباعد تولد عنه قطاعا طلائعيات النوى الأساسيان. متى حصلت تلك الحادثة الزمنية؟ لا يمكن

لتسلسلات الـ «ر.ن.أ. RNA» أن تخبرنا لأنها تتطور في معدلات مختلفة؛ تشكل تسلسلات البروتين ساعات أدق، لكنها نادراً ما تعود إلى تلك الحقة من الزمن. مهما يكن، باستقراء جريء لكنه حكيم، وصل دوليتل وزملاؤه إلى تاريخ مؤقت لانفصال الجراثيم الحقيقية عن البدائيات ما بين 1.3 بليون و 3.8 بليون سنة مضت (15). ينسجم هذا التقدير بشكل جيد مع سجلات المستحاثات لحياة الأحياء الدقيقة المبكر، الذي هو اليوم واسع جداً، مع أنه مقطوع. يتألف هذا السجل من البقايا المجهرية لجماعات تشكل سجادة من الأحياء الدقيقة تسمى الستروماتوليت، تبدي تجمعات من الخلايا المنفردة التي حوفظ عليها بشكل جيد من العهد القديم، منذ حوالي 2 بليون سنة أو أكثر (16). أظهرت تنقيبات حديثة في شمال غرب أستراليا مجموعة مذهشة من هذه العينات (الشكل 3.8) يعود تاريخها إلى 5.3 بليون سنة. بالحكم من حجمها وشكلها، فإن هذه الخلايا التي هي أقدم خلايا معروفة حتى اليوم كانت كلها طلائعيات النوى وتشبه في شكلها الجراثيم الزرقاء المعاصرة، ومن المعقول التخمين بأنها نمت بالتركيب الضوئي وأنها حررت الأكسجين كنتاج ثانوي لذلك. إذا كنا نستطيع أن نشق بكلام علماء الجيولوجيا في تحديدهم لزمن مادتهم الصخرية، عندها فلا بد أن الأسلاف الخلوية قد ازدهرت منذ 5.3 بليون سنة خلت، ربما بنفس الزمن الباكر للعضويات التي تركت آثارها في صخور غرينلاند والتي يقدر عمرها بـ 3,8 بليون سنة (16). ما الذي نستطيع استخلاصه من تلك العينات لو استطعنا فحصها؟

السؤال الآخر الذي يثير الخيال هو، ما الذي سبب ذلك التفرع الأول؟ يناقش كوخ (17) بأن التباعد إلى نسليين متميزين ودائمين حصل نتيجة لتدخل حاسم أعلى لمالكيه ميزات تنافسية، أو فتح مواطن جديدة. اقترح أنه من المحتمل أن الجراثيم الحقيقية ربما كانت المستفيدة من جدران الغليكوجين الببتيدي ذات التكنولوجيا العالية، وهو نتاج يناسب جداً الحاجات المتناقضة للثبات الحلولي والتوسع الآمن؛ لا تزال جدران الغليكوجين الببتيدي هي

سمة الجراثيم الحقيقية. أما فيما يتعلق بالبدائيات، فإن تخمين كوخ بأن تصنيع الميثان أعطاهما التفوق لا يتوافق مع الملاحظة بأن صانعات الميثان توجد فقط في واحد من الفروع المعروفة للبدائيات (الشكل 2.8)، ولكن ذلك ربما كان لا ينقض النظرية بشكل مमित. العيب الأكثر خطورة في سيناريو كوخ هو أنه لا يعطي أية إشارة لماذا وجب على البدائيات والجراثيم الحقيقية أن تطور مثل هذه الآليات المختلفة جداً من التعامل مع المعلومات الجينية.



الشكل 3.8 طلائعيات نوى خيطية مستحثة من الصخور الصوانية القمية في شمال غرب أستراليا. عمر هذه المستحاثات حوالي 3,5 بليون سنة ويبدو أنها جراثيم زرقاء. للتكبير في الصور د، هـ، ط، ي انظر المقياس في الصورة هـ، للآخرين انظر المقياس في آ. من شوبف، 1993، بإذن من الجمعية الأمريكية لتقدم العلم. الصورة المجهرية الأصلية بإذن من الدكتور ويليام شوبف.

إن التباعد هو أحد وجهي العملة التطورية، والتقارب هو الوجه الآخر. إذا كانت 50 مليون سنة كافية لأسلاف الحيات لأن تعود إلى البحر، وأن تطرح أرجلها وتخرج زعانف مثل زعانف السمك، ماذا يمكن أن يكون قد حصل من عجائب التقارب ضمن طلائعيات النوى في بليون سنة؟ يمكن أن نأخذ الجهاز السوطي كمثال على ذلك. إن سياط الجراثيم الحقيقية والبدائيات مختلفة تماماً من الناحية الكيميائية (18). من الصعب تخيل أنهما يشتركان في سلف مشترك، لكن ليس من غير الممكن أن يكون السوط الحلزوني الدوار القاسي قد نشأ بشكل منفصل في مناسبتين مختلفتين. هناك أحجية أعمق تقدمها الحالات التي تظهر فيها الجراثيم الحقيقية والبدائيات بروتينات متقاربة كثيراً، على الرغم من الخليج التطوري الذي يفصل بين هذين القطاعين. تنتج الجرثومة الحقيقية المعوية الهارارية كلاً من الأدينوزين ثلاثي فوسفاتاز الناقل للبروتون من النمط الجرثومي الحقيقي و أدينوزين ثلاثي فوسفاتاز ناقل للصوديوم التي تشبهها بالبدائيات (18)؛ إن النقل الجيني من قطاع إلى آخر هو أكثر التفاسير المحتملة هنا. لكن ما نصنع بالقائمة المتزايدة من الأنزيمات الاستقلابية من النوع الجرثومي الحقيقي الباكر التي وجدت ضمن البدائيات؟ إن أشجار التاريخ العرقي للغلوتاميت ديهيدروجيناز، وصانعات الغلوتامين، وبروتينات الصدمة الحرارية والكثير من الأشياء الأخرى يدل بقوة على أنه، عكس مخطط القطاعات الثلاثة المنفصلة (الشكل 2.8)، فإن نوعي طلائعيات النوى يجب أن يوضعا معاً؛ وأن الجراثيم البدائية قد نشأت من نسل ضمن الجراثيم الحقيقية إيجابية الغرام (19)؛ منذ سنين قليلة، ربما كانت تنحى مثل هذه الأمثلة المعارضة؛ لكن عددها ينمو مع انصياح عدد أكبر من كامل المجينات لآلات تحديد التسلسل الآلية، ويجب أن يؤخذ التحدي بشكل جدي. إن ما يخاطر به هنا ليس أقل من حقيقة وجود قطاعات منفصلة، وكامل مفهومنا عن عالم طلائعيات النوى (20).

هناك بوضوح أمر ناقص في الصورة الحادة للأنسال المتباعدة التي وضعت حسب تسلسل «ر.ن.أ. RNA» الجسيمات الريبية. أحد الاحتمالات هو أن بنية الشجرة التقليدية ذات القطاعات الثلاثة خاطئة. قد تكون الجراثيم البدائية جذعاً متميزاً من عالم الجراثيم، ربما مشتقة من الجراثيم إيجابية الغرام، والمظاهر التي تفرق بينهما ليس أكثر (ولا أقل) جوهرية من تلك التي تميز بنية غلاف إيجابيات الغرام عن غلاف الجراثيم سلبيات الغرام. كبديل عن ذلك، يمكننا أن نعزو وجود مثل هذا العدد الكبير من جينات الجراثيم الحقيقية في مجينات البدائيات إلى نقل الجينات الجانبي الكبير، الذي يتضمن أجزاء واسعة من مجموعة جينات المتبرع. هنا فعلاً هو المكان الذي يأتي فيه منظور كارل وويس «التقوية الجينية» (21) لإنقاذنا. إن الحقائق التي تأتي من المختبرات تبدو متوافقة جداً مع مجموعات من عضويات ما قبل المجينات الداخلة في تبادل مختلط للمعلومات الجينية. لكن المشروع التعاوني لم يصمد: مع تنقية الأنظمة الوظيفية، نمت الحواجز في وجه استيعاب الجينات المستوردة بشكل أكبر حتى. بدأ «التبلور» في اللب الجيني، بينما كان لا يزال يمكن لجينات النماذج الاستقلابية الأصغر أن تجد منازل جديدة. تقطعت المنطقة الجينية الحرة إلى بلاد محمية، ليس فجأة ولكن بالتدرج على مقياس زمني بملايين السنين. إذا صح ذلك، عندها يكون التوزيع الغريب للجينات في العضويات المعاصرة أثراً من الاقتصاد الجيني الشيوعي الذي انقضى منذ بلايين السنين. الأكثر من ذلك، ففي غياب عضويات وأنسال متميزة، كان التطور في مراحله الأولى مختلفاً تماماً عن ذلك الذي نألفه: كان مخططه يحمل صفات الشبكة أكثر من صفات شجرة متفرعة.

تحالف غريب جداً

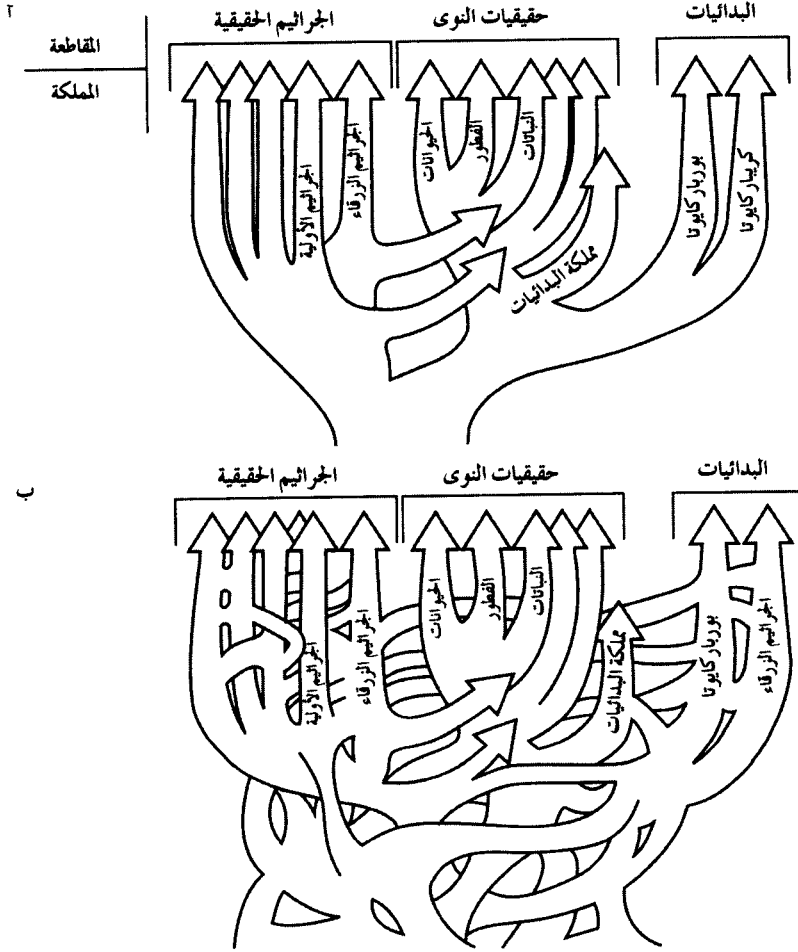
يمكن المجادلة بأن منشأ الخلايا حقيقيات النوى هو أكثر الحوادث أهمية في تطور الحياة على هذا الكوكب، وبالتأكيد أكثرها حيرة. إنها أيضاً

ليست حادثة منفردة، لكنها علمية ممتدة، تصل جذورها عميقاً إلى التاريخ الباكر للحياة الخلوية. لا يوجد مسجل مستحشي له صلة بالموضوع ليتحدث عنه، لذلك فإن أولئك الذين يريدون أن يسبروا منشأ حقيقيات النوى يجب أن يعتمدوا على جزئيات يومنا الحاضر والعضويات «النمطية». يظهر الشكل 4.8 إجماع الكتب المدرسية، بشكل تخطيطي غير صلب، الذي يدعي ثلاثة ادعاءات. أولاً، أن حقيقيات النوى (مثل الجراثيم الحقيقية والبدائيات) تشكل نسلاً واحداً: تنحدر جميع العضويات حقيقية النوى من سلف مشترك. ثانياً، أن نسل حقيقيات النوى قديم قدم السلالتين من طلائعيات النوى، وهي أكثر شبهاً بالبدائيات من الجراثيم الحقيقية. وثالثاً، أن الخلايا حقيقيات النوى المتقدمة شبه وهمية بطبيعتها؛ لقد نشأت من اندماج خلايا حقيقية النوى سابقة مع بعض الجراثيم الحقيقية المعينة، والتي أصبحت طليعة العضيات. إن مصطلح البدائيات يحدد صنفاً على مستوى مملكة من الفرطيسات اللاهوائية التي هي حقيقيات النوى بوضوح في بنيتها لكنها تفتقر إلى المتقدرات وحببيات اليخضور؛ يعتقد أنها قد ابتعدت عن جذع حقيقيات النوى الأساسي قبل اكتسابه للمتقدرات. ولكن هناك الآن إحساس متنام بأن الخلايا حقيقيات النوى السلفية كانت نفسها ثمرة حوادث غير عادية، بل حتى فريدة، تتضمن نقل الجينات على مستوى واسع عبر حدود الممالك (الشكل 4.8 ب). إن سيل المعطيات المجينية الذي بدأ يطغى علينا قد يجلب معلومات أكثر تأكيداً، لكن في الوقت الحالي لا يوجد لدينا خيار سوى أن ندع خيالنا يسرح.

إن أول فتح في الأبحاث حول نسل حقيقيات النوى يمكن أن يعزى لسيدة واحدة، لين مارغوليس، التي ادعت أن المتقدرات وحببيات اليخضور مشتقة من الجراثيم التي سكنت في سيتوبلاسما حقيقيات النوى (الجراثيم المتكافلة داخلياً، باللغة الفنية). تم تخيل شريك حقيقيات النوى على أنه عضوية لا هوائية قادرة على ابتلاع فريسة جرثومية؛ في بعض الحالات،

استطاعت الجراثيم التي قاومت الهضم أن تبني علاقة أكثر ثباتاً مع مضيفيها. ساهمت مجموعة من الجراثيم بالقدرة على التنفس، وهي ميزة مفيدة في الوقت الذي كان فيه الأكسجين قد تراكم في الغلاف الجوي (الشكل 1.8). جلب الاكتساب اللاحق لجراثيم زرقاء التركيب الضوئي، وانتعش الاتحاد الناتج بفضل الكفاءة العالية في الوصول إلى مصادر الطاقة. لم يكن الافتراض بأن المتقدرات وحبيبات اليخضور قد انحدرت من الجراثيم المتكافلة داخلياً جديداً، حيث أنه كان موضع نقاش في بداية القرن، لكنه بقي علماً ينظر له بازدراء حتى سنة 1970، عندما وضعت مارغوليس (21) الأدلة في تفصيل ملزم وجعلت بذلك التطور الخلوي فرعاً محترماً في الحقل العلمي.

استمرت المعارضة لنظرية التكافل الداخلي عقداً آخر من الزمن إلى أن فضّل تسلسل «ر.ن.أ. RNA» الجسيمات الريبية الأمر (22). ينتمي «ر.ن.أ. RNA» الجسيمات الريبية بوضوح لجذع الجراثيم الحقيقية، خاصة للمجموعة الفرعية ألفا من الجراثيم البدائية. بالمناسبة، تم استنتاج نفس سلسلة النسب قبل ذلك من قبل جون و. واتلي الذين أثار اهتمامهما شبه - التطابق بين السلسلة التنفسية لمتقدرات الحيوانات والسلسلة التنفسية لجراثومة حقيقية هوائية مألوفة هي الباراكوكس ديتريفيكانس. تُبِت منشأ حبيبات اليخضور بنفس القوة ضمن نسب الجراثيم الزرقاء، مما يؤكد الافتراض الباكر المعتمد على آليات التركيب الضوئي. إن النقاش مستمر حول عدد الحوادث المستقلة من التكافل التي أعطت عضيات اليوم. ترجح الآراء الحالية (23) فكرة أن كل منها قد حصل مرة واحدة فقط، مما يجعل جميع المتقدرات نسلًا لجراثومة أولية معينة وجميع حبيبات اليخضور بنات لجراثومة زرقاء محددة. إن التكافل الداخلي شائع بما يكفي ضمن حقيقيات النوى المعاصرة، إن تحولها إلى عضيات هو ما يشكل العائق الحالي. بالطبع فإن الخلايا حقيقية النوى تختلف في مجموعتها من المتكافلات السابقة. تملك الخلايا الحيوانية ومعظم الفرطيسات متقدرات، بينما تملك الخلايا النباتية والفرطيسات التي



الشكل 4.8 تلمس إجماع على تطور الخلية، (أ) النموذج المعياري، حسب الشجرة الشاملة في الشكل 2.8 يظهر ثلاثة جذوع من العضويات من سلف مشترك، مما يعطي الجراثيم الحقيقية، والبدائيات وحقيقيات النوى. إن حقيقيات النوى التي ابتعدت عند قاعدة الشجرة، عادت للدخول في الخلايا حقيقيات النوى كعناصر تكافل داخلي، معطية بالتتابع المتقدرات ومن ثم البلاستيدات. ابتعدت البدائيات عن جذع حقيقيات النوى قبل اكتساب عناصر التكافل الداخلي. (ب) الشبكة التطورية. يتمثل التاريخ الباكر للحياة كمنطقة من التبادل الجيني الواسع، تبلور منها ثلاثة جذوع من العضويات. إن حالة الحيوانات البدائية غير أكيدة. من دوليتل، 1999، بإذن من الجمعية الأمريكية لتقدم العلم.

تقوم بالتركيب الضوئي كلاً من المتقدرات وحببيات اليخضور. اكتسبت الكثير من الفرطيسات حببيات اليخضور ثانوياً، باستيعاب خلية أخرى حقيقية النوى بالكامل. يعتقد أن الجسيمات البيروكسية والجسيمات الهدروجينية مشتقة أيضاً من متكافلات داخلية سابقة ويعزو البعض مثل هذا المنشأ الأرجل المتموجة والنواة (21). حسب تعبير ف. جيه. ر. تيلر منذ عدة سنوات، فإنه يبدو أن الخلايا حقيقية النوى هي نتاج سلسلة من التكافل الداخلي.

إن الطريق من التكافل الداخلي لطلائعيات النوى إلى عضيات حقيقيات النوى طريق وعرة، تتضمن الكسب والخسارة وإعادة بناء كل من الفريقين. خذ المتقدرات بعين الاعتبار. لكي يعمل المتكافل كمحطة طاقة للخلية، فإنه يجب أن يكتسب نظام نقل يصدر الأدينوزين ثلاثي الفوسفات المصنوع حديثاً من نسيج المتقدرات مقابل الأدينوزين ثنائي الفوسفات من سيتوزول حقيقيات النوى؛ لم يكن هذا النظام ليفيد عضوية دقيقة تعيش بحرية. لقد فقدت المتكافلة جدارها الخلوي، ولكن ليس كامل غلافها: تظهر المتقدرات، مثل الجراثيم إيجابية الغرام التي انحدرت منها المتقدرات، غشاء خارجياً ذا فتحات بروتينية، إضافة إلى غشاء داخلي ملتف جداً (يمثل الغشاء البلاسمي) يحمل جهاز الأكسدة الفوسفورية. انتهى المطاف بمعظم جينات المتكافلة في نواة المضيف، مما تطلب تطوير آلية لاستيراد البروتينات من سيتوزول الاثنين إلى داخل أغشية المتقدرات وعبرها. تبقى المتقدرات مجيئاً صغيراً يرمز لبعض الأنزيمات التنفسية، إضافة لإبقاء القدرة على تركيب البروتين الداخلي (بجسيمات ريبية قياس 70 س، مثل الجسيمات الريبية لطلائعيات النوى). من المؤكد أن تحول المتكافلة إلى عضوية كان عملية تدريجية مطوّلة، ربما تكون قد حصلت جنباً إلى جنب مع تنوع أشكال حقيقيات النوى. ليست جميع المتقدرات المعاصرة جميعاً متماثلة، بعضها يحافظ على قسم أكبر من مجين السلف بالمقارنة مع الأخرى. وفي بعض الحالات، طرأ على المتقدرات تحول أكثر حتى إلى عضويات متخصصة،

بما فيها الجسيمات الهدروجينية في بعض الفرطيسات اللاهوائية.

بنفس الشكل فإن الجراثيم الزرقاء المتكافلة داخلياً تعرضت لكل من التقليل وما تبعه من تباعد في طريقها إلى تصنيع اليخضور. احتفظت بالتيلاكويدات، أغشية التركيب الضوئي المميزة للجراثيم الزرقاء، لكنها اكتسبت حفنة من حبيبات اليخضور والأصبغة المساعدة، إضافة إلى أنظمة نقل أخرى. فقدت صانعات اليخضور الحقيقية جدارها الخلوي ولكنها لم تفقد أغشيتها الدهنية الخارجية. إن مجينات صانعات اليخضور أكبر بكثير من مجينات المتقدرات، لكنها هي أيضاً، لم تعد قادرة على الوجود المستقل. تتحكم الخلية المضيفة بتكاثرهم، وهي تحافظ على اليد العليا في أي صراع بين مجينات النواة والعضيات. هناك مظهر مثير للفضول في جميع تبدلات الشكل هذه، وهو أنه بينما المجينات عرضة للنقل وبينما البروتينات تذهب وتأتي، فإنه يتم عادة الحفاظ على الأغشية؛ ليس من الواضح بالنسبة لي أبداً لماذا يجب أن يكون الأمر كذلك.

حتى الآن فإن القاعدة صلبة، لكن الأمر يبدو موحلاً عندما يسأل المرء ما هو نوع الخلايا التي تستضيف هذه المتكافلات من الجراثيم الحقيقية؛ لأن هذا السؤال يثير تساؤلاً ما هي الصفات الجوهرية للخلايا حقيقيات النوى؟ تفترض النظرية كما صيغت في البداية (21) أن حقيقيات النوى - الأولية كانت قادرة على البلعمة، مما يعني وجود هيكل خلوي، وأغشية داخلية وربما نواة حقيقية. إن الفرطيسات التي تملك هذه المظاهر لا تزال حية: خصص كافالير - سميث (24) مملكة البدائيات ليستوعب الأوليات اللاهوائية التي هي ببساطة حقيقيات نوى في تنظيمها العام، لكنها تفتقر إلى المتقدرات، وربما لم تمتلكها أصلاً على الإطلاق. بالحكم من كل من بنيتها الفائقة ومن التاريخ العرقي الجزيئي، فإن عضويات مثل الشريطيات (بما فيها الطفيلية رديئة السمعة الجياردية المبلية) أكثر قرابة للخلايا حقيقيات النوى السالفة من جميع حقيقيات النوى الأخرى (الشكل 2.8). إن الموجودات

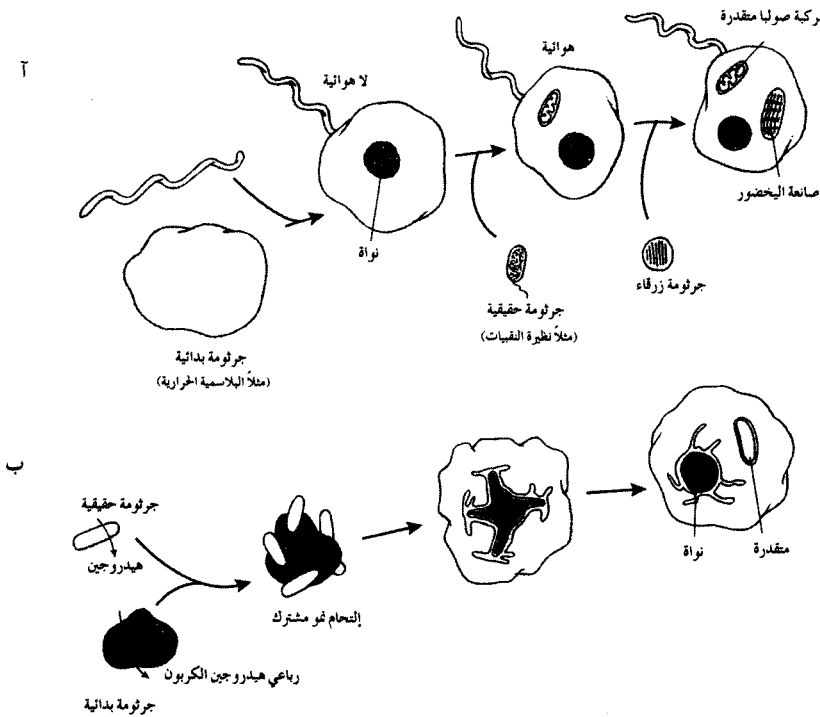
الجزئية الحديثة تثير التساؤل حول حالة هذه العضويات (انظر المقطع اللاحق). على كل حال، إن وجود مثل هذه الاعتراضات الضئيلة يبرز السؤال الحقيقي حول منشأ حقيقتات النوى: متى وهبت الخلية نواة حقيقية، وأغشية داخلية، وهيكلًا خلويًا وأرجلاً متحولة؟ إن الجواب غير معروف، مما يترك فجوة كبيرة في أي تفسير لتطور الخلية، لكنه يعزز الكثير من الحدس المحفز.

حسب رأي مارغوليس، فإن خلية سلف حقيقتات النوى هي نفسها نتاج اندماجات سابقة. شرحت النقاش بالتفصيل في كتابها التكافل الداخلي في تطور الخلية، كما شرح النقاش أيضاً من قبل ديبر وأوبار (21)، الذي أخذت منه أسس الشكل 5.8 آ. يظهر هذا الشكل نمطاً واحداً معيناً من نظرية التكافل الداخلي المتسلسل. تم تصور الخلية السلف لحقيقتات النوى على أنها ثمرة اندماج باكر بين طلائعية نوى لاهوائية، محبة للحرارة، عديمة الجدار، (فيما يشبه ربما البدائية المعاصرة البلاسما الحرارية) وخلية حقيقية النوى متحركة مثل الملتوية. إن نتاج هذا الاتحاد، سوطية لا هوائية بدائية، ورثت من سلفها بدايات ما أصبح فيما بعد سمات الخلايا حقيقتات النوى الحقيقية: اللب الجيني، والهستونات وطلائع الأكتين من البدائيات، بينما ورثت الاستقلاب والدفع المحرك من الجراثيم الحقيقية. إن تحول هذه الشراكة البدائية إلى خلية حقيقية يمكن التعرف عليها متضمناً هنا لكنه ليس ظاهراً. إن الاتحاد اللاحق مع جرثومة حقيقية هوائية (الممثلة في الشكل بالباراكوكاس) أعطى المتقدرات وولد خلايا سلفة لخلايا الحيوانات والفطور. إن اكتساب جرثومة زرقاء جولة أخرى من الاتحاد تقوم بها الفريسيات القادرة على التركيب الضوئي والنباتات. لا تزال مارغوليس تصر على أن تصنيف العضويات ضمن ممالك يجب أن ينشأ عن اندماجات ما قبل التاريخ هذه، وأن المخطط التقليدي لخمس ممالك يحقق المتطلبات.

ينظر عالم تاريخ الأعراق الجزئية، الذي يستخلص آراءه من أساس

وطيد من تسلسل الجينات، إلى الموضوع بشكل مختلف لكنه لا يزال غامضاً. أكد بعض المحررين (25) بشكل صحيح على الدليل المُلزم لوجود ثلاثة أنسال أساسية وأعطوا أهمية خاصة للعلاقة العائلية الظاهرة بين حقيقيات النوى والبدائيات. لقد جادلوا بشكل مقنع أن تاريخ الأعراق الجزيئي يجعل من المتعذر الدفاع عن الممالك الخمس التقليدية، واحدة طلائعية النوى وأربع ممالك حقيقية النوى، جميعها متكافئة تقريباً في الصف والعمق. يناقض ذلك بوضوح الافتراض بأن الخلايا حقيقية النوى السالفة نشأت من اتحاد الخلايا طلائعيات النوى قريبة من الطلائعيات المعاصرة، حيث أن منشأ الخلايا حقيقية النوى يقع في أمد أبعد في الزمن من جراثيم اليوم. إن فكرة أن الأرجل المتموجة والعناصر الهيكلية الخلوية مثل الجسم المركزي والألياف المغزلية يجب أن يتم تعقبها إلى متكافل جرثومي متحرك (21)، وهذا أمر لم يثبت عليه أي دليل أبداً، قد تجاوزها اكتشاف أن التيوبولين يماثل بروتين انقسام الخلايا الجرثومية فتس 26 (ما زلنا ننتظر دليلاً متيناً حول نسب الأكتين). لكن عدا عن حل مشكلة موضوع منشأ حقيقيات النوى، فإن تاريخ الأعراق الجزيئية قد عمّق اللغز (على الأقل في الوقت الحالي). إن التكاثر الحديث لأشجار تسلسل البروتين يدل على أن الخلية حقيقية النوى، بدلاً من أن تكون ابنة مباشرة للبدائيات، تمزج طريقة البدائيات في التعامل الجيني مع الأنزيمات السيتوبلاسمية التي منشأها حقيقيات النوى؛ ويعيد ذلك فتح علبة باندورا (الأسطورية التي عندما فتحت انطلقت منها جميع الشرور والرزايا فعمت البشر ولم يبق فيها غير الأمل).

إن أفضل ما نستطيع أن نتحلى به من الشجاعة هو أن نجلس بصبر وننتظر تيار المعطيات الجديدة، لكن الأغبياء فقط هم المحصنون من إغواء صنع الأساطير. إن التكافل الداخلي، سواء كان متسلسلاً أم لا، يعود بالضرورة للظهور كعنصر هام في الطب (27). فيما هو ربما أكثر الافتراضات تطرفاً، تعقب ميتشل سوغين الجهاز الجيني للخلايا حقيقية النوى إلى عضوية



الشكل 5.8 المنشأ التكافلي الداخلي للخلايا حقيقية النوى: نظريتان: (أ) نشوء الأنماط حقيقية النوى الأساسية بسلسلة من التكافلات الداخلية، كما تصورتها مارغوليس وديير وأوبار. (ب) النمو المشترك. يؤدي اتحاد بدائية منتجة للميتان مع جروثومة حقيقية منتجة للهيدروجين إلى اتحاد سيتوبلاسمي، وتمايز الأغشية وتطور كل من النواة والمتقدرات. من مارتين ومولر، 1998، ومورييرا ولوبيز-غراتسيا، 1998.

من نسل البدائيات اتحدت مع فرع ناج من خلية ما قبل المجين الافتراضية لـويس. هذه الخلية الناجية، والتي لا تزال في مرحلة أساس الـ «ر.ن.أ» RNA من التطور الجيني، هي مصدر المتقدرات المقترنة بالـ «ر.ن.أ» RNA وأيضاً مصدر الهيكل الخلوي المحير. إن الباحثين الأقل مغامرة يحضرون الجراثيم الحقيقية إلى الاتحاد، ليس كمتكافل داخلي متحرك ولكن كمصدر للإنزيمات السيتوبلاسمية. إن المؤشرات الحديثة بأن مملكة البدائيات تحتوي على جينات من مصدر جراثيم حقيقية تشجع بالتأكيد التخمين على هذا

المنحى. وفي عرض نضر جديد، أعاد بعض الباحثين (27) التفكير في السيناريو من القاعدة للأعلى. اقترحوا ترافقاً بين خليتي طلائعيات، بدائية لاهوائية تحتاج للهدروجين (ربما، مصنعة للميتان) وجرثومة حقيقية تنتج الهدروجين في الظروف اللاهوائية لكنها قادرة على التنفس. ليس التنفس هو الذي أعطى هذه الشراكة ميزة انتقائية، بل نقل الهدروجين شديد الاقتران من الجراثيم الحقيقية إلى الشريك البدائي. ولكن، بينما كان الجرثوم القادر على التركيب الضوئي يولد مستويات متزايدة من أكسجين الغلاف الجوي، كان الشريك من الجراثيم الحقيقية قد توضع في موقف يتطور منه إلى مقدرات. يمثل هذا الافتراض بديلاً مهماً عن التكافل الداخلي المتسلسل: بدلاً من مضيف من حقيقيات النوى الأولية الذي يكتسب متكافلاً داخلياً جرثومياً (الشكل 5.8 أ)، نفكر الآن بفكرة أن المقدرات قد نشأت بشكل مترادف مع نظام طلائعيات النوى نفسه (الشكل 5.8 ب). ولكن لاحظ أن هذه الفكرة المحفزة تترك حالة صانعات اليخضور دون تبديل (لا تزال من منشأ تكافلي داخلي)، ولا تلقي إلا القليل من الضوء على أصل النواة و الأغشية الداخلية والهيكل الخلوي.

هناك نسمة من الغرابة حول هذه الروايات التخيلية، تشابه المعاني التي يضيفها روديارد كبلينغ عندما يتشدد («ولهذا، يا عزيزي، يحصل...»). كما أنها تخطو بلا مبالاة حول بقع من الرمال المتحركة، مثل ما الذي سمح بالاتحادات الخلوية التي لا يسمح بها اليوم لطلائعيات النوى المعاصرة، لماذا تطرح بعض الجينات جانباً ويتم الحفاظ على جينات أخرى، وكيف اكتسب اتحاد طلائعيات النوى التعقيد البنوي والوظيفي حتى لأقل الخلايا بساطة من حقيقيات النوى. ربما كان موضع الخطأ في أن الروايات لم تكن خيالية بما فيه الكفاية! لكن التخمين الافتراضي سليم، لأنه ينمو من معلومات جديدة ومداخلات نضرة. إن ما يهم هنا هو ليس التفاصيل الغامضة للمشاركة، ولكن المؤشرات المتزايدة على أن الاندماج المتكرر للخلايا

ومجبناتها يقع في قاعدة جذع حقيقيات النوى ويبقى مظهراً من مظاهر كامل النسل. يمكن للاتحاد التكافلي الداخلي للعضويات أن يفسر النقل من حيث المبدأ، ليس فقط للجنينات المفردة ولكن للوظائف المترابطة باتساق مثل انحركية أو البلعمة؛ وربما كان ذلك يحمل مفاتيح غير متوقعة لحل لغز منشأ النماذج المتكاملة عامة. وإن هذه الاتحادات والاندماجات، التي لا يزال البحث يجري في طبيعتها، تضيء على كامل تطور الخلية صفة الشبكة، بشكل مختلف تماماً عن الشجيرة المتفرعة للجهود التطورية الأحداث.

نشوء حقيقيات النوى

قيل بأن هناك أكثر من 200,000 نوع معروف من الفرطيسات وحيدة الخلية، وربما كان ذلك الرقم أقل من الحقيقة. من المفيد أن نتصفح أطلس مارغوليس وشوارتز عن الشعب الحية أو كتاب اليد عن الفرطيسات (28)، فقط لكي نتذوق تنوع الأشكال، والمواطن والحيوية التي تستكشفها حقيقية النوى وحيدة الخلية هذه. يذكر الشكل 1.7 القارئ ببعض الكائنات المألوفة نسبياً مأخوذة من مؤلف ضخيم عن الكائنات وعاداتها: المتحولات، الهدبيات، الأشنات المتغذية ضوئياً والأوميسيتات التي تنمو مثل الفطور لكنها تنتمي إلى الفرطيسات. هناك ميل لتجاهل حقيقيات النوى الدنيا، حتى من قبل علماء الأحياء. لكن يمكن أن نجد بينها، ليس فقط الكثير من مُمرضات الحيوانات والنباتات، ولكن أيضاً طلائع جميع الأشكال الأعلى من الحياة؛ إنها تبدي تنوعاً لا متناهياً على أسس من تنظيم حقيقيات النوى.

إن تصنيف وتاريخ أعراق الفرطيسات، «أكثر الأمور الغريبة الهمجية في الطبيعة» (كما عبر عنها لويس توماس في مقدمة كتاب اليد عن الفرطيسات)، قد رصع بالنزاع منذ أن وضع هاكل مملكة الفرطيسات منذ أكثر من قرن من الزمن. الجديد هو أنه، بفضل حلول علم الأعراق الجزيئي المتمركز على تسلسل (ر.ن. أ. RNA) الجسيمات الريبية، أصبح هناك اتفاق متنام على إطار

هناك اتفاق واسع على ترتيب معظم الفروع وطولها، ولكن ليس على أفضل طريقة للتقسيم الفرعي للقطاع الواسع من حقيقيات النوى إلى تصانيف منطقية ويمكن التعامل معها. يجادل علماء تاريخ الأعراق الجزيئي بأنه، إذا كانت الحيوانات، والنباتات، والفطور سوف تحافظ على مكانتها كممالك منفصلة (وهذه بالتأكيد ضرورة عملية)، عندها فإن الكثير من العقائد والأغصان العميقة ضمن الفرطيسات ستطالب بمكانة مساوية. حدد سوغين (الذي رسم الشكل 6.8 من دراساته المستفيضة (29) والكثير من الآخرين مملكتين من أمثال هذه الممالك، السترامينوفيل (الأشنات المختلفة وأقرباؤها التي فقدت البلاستيدات بشكل أساسي) والمنخربة (الهدبيات، والسوطيات الكبيرة، إلخ). أما كافالير - سميث فيضع الأولى في مملكة كرومسترا، والأخيرة في الأوليات (29). تجادل مارغوليس، كما ذكرنا سابقاً، بأساس مختلف تماماً للتصنيف وتدافع عن وضع جميع حقيقيات النوى عدا الحيوانات، والنباتات، والفطور في مملكة متعددة الأنواع، الفرطيسية، التي لها أربعين شعبة. لا أريد أن أغامر بالدخول في أكثر من حقل الألغام هذا، أولاً لنقص الخبرة ولأن تاريخ الأعراق الذي يعطيه تسلسل «ر.ن.أ. RNA» الجسيمات الريبية يكفي لغرض هذا الفصل.

يتطلب الأمر بعض التخيل لقراءة شجرة التاريخ العرقي لحقيقيات النوى (على عكس قطاعي طلائعيات النوى) كسجل تاريخي، يظهر اتجاهان عامان: التنوع، وهذا أكيد، ولكن أيضاً الحجم المتزايد، والاستقلالية والتعقيد. مع ذلك، لاحظ أن الكثير من التعقيد التنظيمي موجود مسبقاً في صميم أساس الشجرة، في الخلية السلف لحقيقية النوى التي لا نعرف عن طبيعتها ومنشئها إلا القليل. إن الوفرة التي جاءت بعد ذلك مبنية على عمق فكرة نظام حقيقيات النوى.

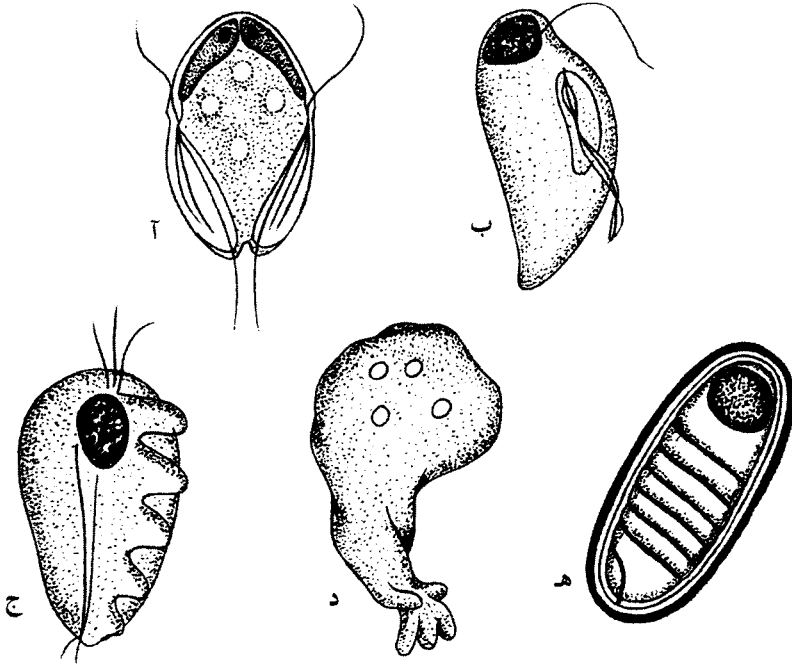
من وجهة النظر هذه، إن الفروع الأدنى والأكثر قدماً هي الأكثر تحييراً، لأن الأنسال التي ابتعدت قبل حصول التكافل الداخلي يجب أن

تعطي مفتاحاً يدل على الشكل الذي كانت عليه أبكر حقيقيات النوى. كما ذكرنا سابقاً، خصص كافالير - سميث مملكة منفصلة سماها مملكة البدائيات لإيواء تلك الفرطيسات ذات المظهر البدائي مثل العضيات المتحولة، ونظائر القاعديات، والمتحولات البدائية والبوغيات الدقيقة (الشكل 7.8). إن جميع الفروع العميقة، الغامضة حتى حسب معايير الفرطيسات، تتضمن أعضاء يتطفلون على الحيوانات. يعرف المسافرون والمتجولون حق المعرفة العضية المتحولة الجياردية اللبيلية، العامل المسبب لمعظم التهابات الأمعاء المزعجة في البشر؛ وإن هذا التدخل فينا شخصياً، وليس نسلها العتيق، هو الذي جذب اهتمام الباحثين إليها. إذا تجاهلنا التأقلم الواضح لنمط الحياة الطفيلي، فإننا نلاحظ أن الجياردية لا تحتوي على متقدرات، ولا أجسام بيروكسية ولا أجسام هيدروجينية، التي يعتقد أنها جميعاً مشتقة من التكافل الداخلي. تظهر الجياردية أرجلاً متموجة، وأجساماً قاعدية، ونواة حقيقية مغلفة في غشاء نووي له ثقب، وانقساماً خلويًا وهيكلًا خلويًا بسيطاً مبنياً على الأنابيب الدقيقة. ذكر وجود التيوبولين، والأكتين، والميوزين، والسنترين وبروتينات الهيكل الخلوي الأخرى المألوفة. تظهر الدراسات الحديثة أنه، على خلاف الاعتقاد الباكر، فإنه يوجد نظام متطور جيداً من الأغشية الداخلية، مع ما يكملها من جهاز غولجي والجسيمات الحالة لحقيقيات النوى الأعلى (30). يؤكد كل ذلك الفكرة العامة بأن الأغشية الداخلية ومرور الحويصلات قد تطورا في خلية حقيقية النوى سالفة، وكذلك النواة المرتبطة بالغشاء. تملك الجياردية جسيمات ريبية من نوع 70 س (مثل الجسيمات الريبية لطلائعيات النوى، على عكس نوع 80 س الموجود في حقيقيات النوى الأعلى)، وكذلك تملك أنزيمات استقلابية من النوع الجرثومي. يجعلها ذلك مرشحاً ممكناً جداً لأدنى خلية من حقيقيات النوى.

من المزعج قليلاً أن نعرف أن طفيلياً على البشر قد يكون النسل المباشر لنوع سالف من حقيقيات النوى التي ازدهرت منذ بليونى سنة خلت،

لكن ربما لا يجب أن نتضايق من ذلك. إن للجياردية قريب يعيش حرّاً تريبوموناس أغيليس (30؛ الشكل 7.8 آ)، وإن التطفل هو أحد خيارات التغذية البديلة المتوفرة للعضويات غير القادرة على التركيب الضوئي. السؤال الأكثر أهمية هو ما إذا كانت العضويات المتحولة تحمل جينات تترافق عادة مع المتقدرات (31)، وأن نظائر القاعديات (الشكل 7.8 ج) تحتوي أجساماً هيدروجينية مشتقة من المتقدرات. يبدو أن البوغيات الدقيقة (الشكل 7.8 هـ) موضوعة في المكان الخاطئ بالكلية، حيث أنها من أقرباء الفطور. إذا تبين أن جميع هذه العضويات قد احتوت في يوم ما على متكافلات داخلياً، فقد نكون مجبرين على استنتاج أننا لا نعرف أية حقيقة نوى تفتقر بشكل موروث إلى المتقدرات! لا يجب أن يعني ذلك أنه لم توجد مثل هذه الخلايا في الماضي السحيق؛ مع ذلك، فإنه يجب أن نفكر بجدية في احتمال أن المتقدرات ترجع تقريباً في عهدها إلى عهد النواة، وأن التكافل الداخلي الجرثومي يقع في أصل جذر نمط حقيقيات النوى من التنظيم. إن أفكاراً مثل تلك التي يظهرها الشكل 5.8 ب قد لا تكون بعيدة عن الواقع كما تبدو عليه.

تحتوي الأنسال الفرطيسية في المناطق الوسطى من شجرة حقيقيات النوى (الشكل 6.8) عادة على المتقدرات ولكن ليس على حبيبات اليخضور، ومع أنها هوائية، فإنها كثيراً ما تستطيع أن تزدهر في المواطن الفقيرة بالأكسجين. إن طريقة تغذيتها المهيمنة هي البلعمة، لكن يمكنها أيضاً أن تأخذ مواداً عضوية منحلة. الاستثناء الساطع هو الحقيقات الحقيقية، التي يستطيع أفرادها أن يقوموا بالتركيب الضوئي. يبدو من المحتمل أن هذه عضويات من الأوليات في الأساس واكتسبت حبيبات يخضور من نبات بدائي، وبالتالي اكتسبت القدرة على التركيب الضوئي ثانوياً وفي وقت متأخر من تاريخها (29).



الشكل 7.8 معرض من الفرطيسات المحفزة. (أ،ب): سلالات يحتمل أنها انحدرت من طلائعيات نوى سالفة: الميتامونادة تريوموناس أغيليس، وهي من أقرباء الجياردية التي تعيش حرة، والريتروموناس. (ج. د. هـ): أنزلت درجتها حديثاً: نظيرة القاعدية، تريوموناس؛ الأركامبيبية ذات المظهر القديم لكن الحديثة نسبياً، بيلوميكسا بالوسترس؛ والبوغية الدقيقة، نوسيم، فطر موضوع في مكان خاطئ جداً. من كيلنغ، 1998، بإذن من جون وايلي وأولاده.

إن معظم التنوع في حقيقيات النوى يكمن في «التاج» كثيف التفرع في شجرة حقيقيات النوى، حيث نلاقي أيضاً الكثير من أكثر الأنسال نجاحاً (32). يتضمن ذلك المُنْخَرَبَات (الهدبيات، السوطيات الكبيرة وقسم كبير منها طفيليات المعقدات القمية)؛ السترامينوفيلات (حشد كبير من الفرطيسات والأشنيات وحيدة الخلية، معظمها تتغذى ضوئياً وأخرى، مثل الأوميسيتات، فقدت بلاستيداتها ثانوياً)، وبالطبع النباتات الخضراء، والحيوانات والفطور. ظهرت التعددية الخلوية بشكل مستقل في مناسبات كثيرة، بداية بالعفن التافه والأشنيات الحمراء. لاحظ أن الغالبية العظمى من العضويات التي تقوم

بالتركيب الضوئي توجد في التاج. لا يزال التساؤل عما إذا كانت جميع صانعات اليخضور قد نشأت من حادثة فردية واحدة أو من عدة حوادث مستقلة موضع بحث. ولكن حتى لو كانت جميع صانعات اليخضور تشترك في سلف مشترك واحد، فمن الواضح أن الكثير من الفرطيسات قد اكتسبتها بشكل مستقل بضمها لمتكافل داخلي يتغذى ضوئياً بكامل قوامه. تنجو أحياناً نواة المتكافل هذا، وكذلك تنجو (بما يثير الفضول) أغشيتها. يعتقد أن عدداً من الأغشية التي تحيط بصانعات اليخضور المعاصرة تنم عن سلف العضية (32).

من المغربي جداً أن نقرأ في المخطط (الشكل 6.8) قصة مؤثر ونتيجة، ربما على نسق الخطوط التالية. كانت الطلائعيات اللاهوائية المبكرة، والمقتصرة على تناول المواد المتخمرة، قليلة في كل من وفرتها وتنوعها على الرغم من قدرتها على الإمساك بالفريسة والإحاطة بها. تحسنت فرصها باكتساب متكافلين داخلياً: في عالم يتزايد غناه بالأكسجين بفضل نشاط الجراثيم الزرقاء، جعلت المتقدرات الطاقة سهلة المنال. ومن ثم، بعد الاكتساب اللاحق لحبيبات اليخضور، لم تعد الطاقة تقيد التكاثر ونتج عن ذلك الانتشار الواسع للحياة حقيقية النوى. هناك احتمال غالب بوجود بعض الصدق في هذه القصة، لكن يجب ألا تفسر أبداً لتعني أن حقيقيات النوى المبكرة اكتسبت المتكافلين داخلياً لأن ذلك يحسن ميزانيتها من الطاقة. في الحقيقة، نحن لا نعلم ماذا كانت الفوائد التي جنتها الخلايا المضيفة التي كانت أول من تحمل الضيوف داخل الخلية؛ ربما يجب أن نعتبر التكافل الداخلي كنوع من «ما قبل التأقلم»، الذي لم تظهر أهميته الكاملة إلا بعد تعايش طويل وتكيف متبادل.

إن التاريخ بدون التواريخ يفقد مصداقيته، وتبذل جميع الجهود لعلاج الخلل، ولكن كلما تطلعنا أعمق في الماضي كلما وجدنا أن الإشارات الموجهة أقل (الشكل 1.8). وضعت مجموعة من التواريخ بالاعتماد على

تاريخ الأعراق الجزيئي نفسه. كما ذكرنا سابقاً، ركب دوليتل وزملاؤه (15) شجرة تاريخ أعراق عميقة بجمع أكثر من ثلاثمئة تسلسل من الحموض الأمينية من 64 أنزيم مختلف. إن الاستقراء من هذا الأساس المتين إلى وسط الضباب يدل على أن النباتات، والحيوانات، والفطور اشتركت لآخر مرة في سلف مشترك منذ بليون سنة مضت. ابتعدت حقيقيات النوى عن الجراثيم البدائية السلف منذ حوالي 3، 2 بليون سنة، وآخر سلف مشترك لكامل الحياة الخلوية يعود إلى أكثر من ثلاثة بلايين سنة. ينسجم هذا التأريخ لشجرة حقيقيات النوى بشكل معقول مع المجموعة المستقلة من التواريخ التي يقدمها سجل المستحاثات.

حسب دراسة مثيرة للإعجاب قام بها كنول (32)، فإن «الانفجار الكبير» لانتشار الحياة حقيقية النوى حصل منذ بليون سنة مضت أو قبلها بقليل. لكن المستحاثات التي تعتبر عامة على أنها من طبيعة حقيقية النوى قد وجدت في الصخور الأقدم بكثير من ذلك. وجدت الستيرويدات، وهي مستحاثات كيميائية تنتج عن تفكك الستيروولات (والتي تميز حقيقيات النوى وليس طلائعيات النوى) في الطبقات التي يعود زمنها إلى 7، 2 بليون سنة. تعود أجسام كبيرة تسمى الأركيتاركات، والتي ربما كانت كيسات مقاومة أنتجتها الفرطيسات التي تقوم بالتركيب الضوئي، إلى 8، 1 أو 9، 1 بليون سنة. ووجدت أشنة مستحثة مجهرية تسمى غريبانيا، يعتقد أنها تشبه الأسيتابولاريا المعاصرة (الشكل 1.7 و) في الصخور التي يعود عمرها إلى 1، 2 بليون سنة. إن ذلك يضع تاريخاً لاكتساب المتقدرات يعود قبل 2 بليون سنة بكثير، ولاكتساب حبيبات اليخضور بعده بقليل، ومنذ حوالي 7، 1 بليون سنة كانت حقيقيات النوى مكوناً مهماً من مكونات المجتمع الحيوي. لماذا إذا تأخر انتشار حقيقيات النوى لنصف بليون سنة أخرى؟ كان هناك شيء لا يزال ناقصاً، ويقترح كنول أن ذلك قد يكون التكاثر الجنسي الفعال.

من المدهش عامة (كما لاحظ مارك توين على الميسيسيبي) كم من

العوائد المجملة من العلم الحدسي تستخلص من الاستثمار العاثر في الحقائق. ونحن لم ننته بعد من الألغاز القديمة، لأنه لن يخبرنا حتى التصفح الكامل لشجرة تاريخ الأعراق إلا القليل عن منشأ العمليات الفيزيولوجية والوظائف التأقلمية التي يجب أن تكون مادة التاريخ التطوري. يمكن قراءة بعضاً من هذه القصة الملتوية في البنية الفائقة للدارات الحياتية للفرطيسات والفطور، على سبيل المثال الأنماط الكثيرة من الانقسامات أو تنوع التكافل الداخلي الذي يحبك العالم الحي في مجتمع اقتصادي متكامل. ولكن جوهره يبقى محيراً مثلما كان دائماً: كيف تحولت خلية من طلائعيات النوى، أو اتحاد من أمثال هذه الخلايا، إلى كيان مختلف جذرياً نسميه اليوم الخلية حقيقية النوى. لقد تم تقديم تفسيرات مقبولة نوعاً ما للكيفية التي يمكن أن يكون قد حصل بها ذلك (33). إن لدى كافالير - سميث أفكاراً أكيدة حول منشأ الأغشية الداخلية، والنواة الحقيقية والهيكل الخلوي؛ قدم دي دوف نمطاً مختلفاً إلى حد ما. ومضى مينارد سميث وزائماري، في كتاب التحولات الأساسية في التطور، للبحث في منشأ الانقسام، والجنس، والمجتمعات. لا يوجد هناك أي مشكلة أبداً في الافتراض المنظم - وإلا كيف يمكننا أن نعرف ما الذي نبحث عنه في الكومة المتراكمة بتزايد من الحقائق وأشباه الحقائق؟ لكن ذلك يتطلب «السخرية الودودة» للحكمة الإيطالية التي اقتبسها روجر ستانير (17) في واحدة من أوائل المقالات عن التطور الخلوي (ربما لم تكن صحيحة، لكنها سوف تستنبط). ولا يسع المرء سوى أن يتوقع أننا نقرب من حدود ما يمكن أن يعرف، ليس بالتكنولوجيا الحديثة ولكن بطبيعة هذا البحث في الماضي السحيق غير المفهوم.