

الجزء الرابع

أصل الأنواع وأصل الطبقات العليا

الفصل الخامس عشر

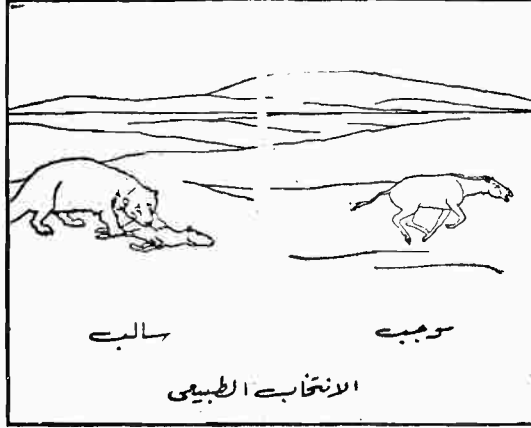
الانتخاب الطبيعي

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

التطرف والاعتدال في القوى المؤثرة في الانتخاب الطبيعي

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

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



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

هي التغير التدريجي في نسب كل عامل وراثي في النوع الطبيعي من الأحياء . وعندما يتضح أن التغيرات التدريجية - والتي يمكن ملاحظتها فقط بالتحليل الرياضي الاحصائي - يمكن أن تحدث نتيجة الانتخاب وليس نتيجة لتغيرات متطرفة ، فقد أصبح من الممكن دراسة التغيرات الانتخابية في الجماعات الطبيعية ، بل ويمكن إلى حد ما إجراء التجارب على الانتخاب .

مثال تجريبي لانتخاب الطبيعي

لقد حلل العالم سوكاتشو مثل هذه التغيرات في نبات الدفلة المعروف بالاسم اللاتيني « تاراكساكم أوفيسينالي » . فقد جمع هذا العالم سلالات ذلك النبات التي أجرى عليها تجاربه من مناطق القرم ولنجراد وأركانجل (بالاتحاد السوفيتي) ، وهذه المناطق تقع على خطوط العرض ٤٥° ، ٦٠° ، ٦٤° شمالاً . ويمكن مقارنة القرم بمنايا بوليس بأمريكا الشمالية ، كما يمكن مقارنة لنجراد بسيوارد في ألاسكا ، وكندا أركانجل بمدينة دودسون ، وهي المدينة التي تهافت عليها الباحثون عن الذهب في وادي يوكون . أما عن

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

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

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

نهاية التجربة قارن العالم بين كمية الأفراد اليافعة من كل نوع في المزرعة ، ولما كان نوع « دروسوفيل ميلانوجاستر » هو الأكثر حيوية في الغالب فإن نتائج التجربة كانت توضح كنسبة مئوية لحيوية نوع د. فيونيبريس بالنسبة إلى نوع د. ميلانوجاستر أو بمعنى آخر : $\frac{\text{عدد أفراد فيونيبريس اليافعة}}{\text{عدد أفراد ميلانوجاستر اليافعة}} \times 100$ وكما ذكرنا آنفاً فإن نسبة نجاح نوع ميلانوجاستر كانت في أغلب الأحوال أعلى من نوع فيونيبريس . ولكن وجد أنه في درجات الحرارة المنخفضة (١٥°) تتفوق السلالات الشمالية من نوع د. فيونيبريس نسبياً عن السلالات الجنوبية لهذا النوع . وفي الواقع وجدت سلالة واحدة من السلالات الشمالية أثبتت تفوقاً بسيطاً على نوع د. ميلانوجاستر نفسه . بيد أنه في درجات الحرارة العالية لم تزد نسبة نجاح د. فيونيبريس بحال من الأحوال على ٥٠٪ من نسبة نجاح نوع د. ميلانوجاستر . ونرى في جدول (٢) تلخيصاً لنتائج التجربة الكاملة .

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

جدول (٢) الحيوية النسبية لسلالات من د. فيونيريس
من مناطق جغرافية مختلفة (عن تيموفيف ريسوفسكي)^(١)

سلالات د. فيونيريس			الحيوية % بالنسبة لنوع د. ميلانوجاستر			الحيوية % بالنسبة لسلالات برلين من د. فيونيريس		
١٥٠ م	٢٢٠ م	٢٩٠ م	١٥٠ م	٢٢٠ م	٢٩٠ م	١٥٠ م	٢٢٠ م	٢٩٠ م
٨١	٤٢	١٨	برلين					
٨٨	٤٠	٢١	السويد					
٨٠	٤١	٢١	النرويج					
٧٩	٤٤	٢٢	الدانمارك					
٨٤	٤٣	٢٠	أسكتلندة					
٧٨	٤٢	٢١	إنجلترا					
٨٠	٤٤	٢٥	فرنسا					
٧١	٤٥	٢٨	البرتغال					
٦٩	٤٨	٣٠	إسبانيا					
٧٨	٤٣	٢٥	إيطاليا					
٧٥	٤٤	٢٦	غاليبولي					
٦٤	٤٧	٣١	طرابلس					
٦٨	٤٦	٣٠	مصر					
٩٠	٤٣	٢٢	لندنجراد					
٩١	٤٤	٢٨	كييف					
١٠١	٤٣	٢٨	موسكو					
٩٢	٤٢	٣٠	ساراتوف					
٩٨	٤١	٢٠	برم					
٩٦	٤٢	٢٨	تومسك					
٨٧	٤٢	٢٨	القرم					
٨٩	٤٣	٣١	القوقاز (١)					
٨٦	٤٥	٣٢	القوقاز (٢)					
٩٠	٤٤	٣٤	التركستان					
٩٢	٤٦	٣٦	سميرنجيا					

(١) هذا الجدول منقول بإذن من دوبرانسكي من كتابه « علم الوراثة وأصل الأنواع » .

الطبعة الثالثة - مطبعة كولومبيا سنة ١٩٥١ .

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

التغيرات المتأخرة في الجماعات الطبيعية

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

تغير اللون إلى الداكن نتيجة لنشأة الصناعة : ولعل أحسن مثال

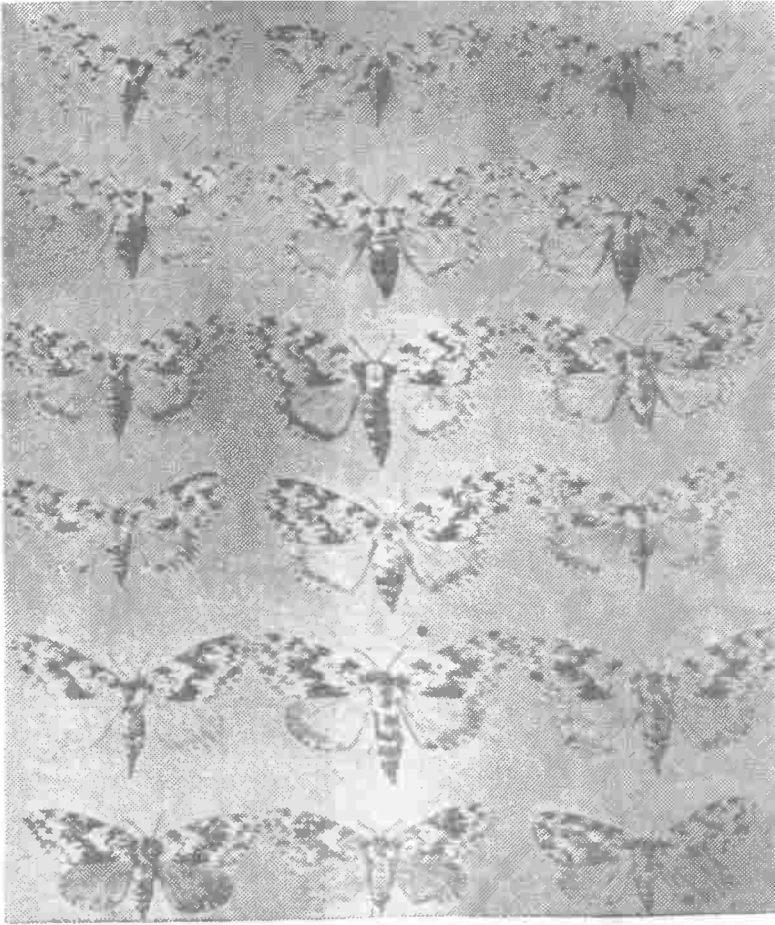
لذلك هو الظاهرة المعروفة « بتغير اللون بسبب الصناعة » الذي حدث في أنواع مختلفة من الفراشات نتيجة للتوسع الصناعي الذي أحدثته الثورة الصناعية (في أوروبا) . وفي تلك الأنواع القائمة اللون لم يكن اللون الأسمر (الداكن أو القاتم) معروفاً لمئات السنين إلا في قلة نادرة من الأفراد . ولكن في خلال المائة عام الأخيرة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

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

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

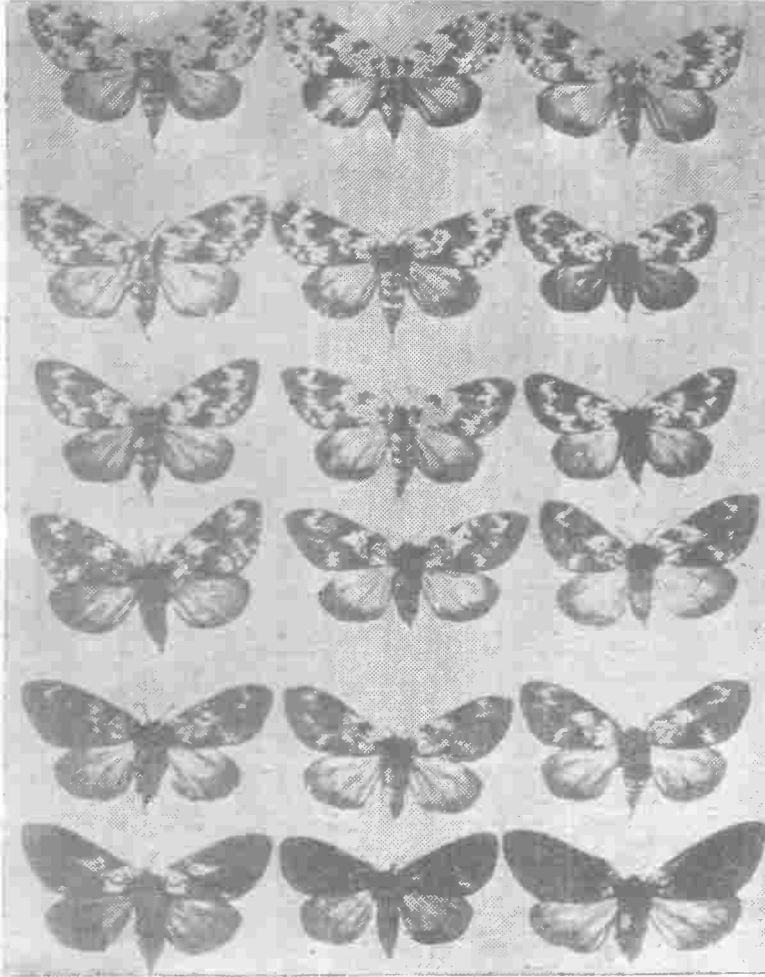
أصله أخرى : وثمة مثال آخر شائع هو حالة السرطان البحري المعروف باسم « كارسينوس مينس » التي وصفها ويلدون في عام ١٨٩٩ . وتتأخص هذه الحالة فيما لوحظ من علاقة بين درجة تعكير الماء وقطر درقة هذا السرطان عقب بناء حاجز للأمواج على أحد الخلجان الإنجليزية . فقد سبب بناء هذا

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



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

ومن ثم يشكل قوة انتخابية . وعلى الرغم من أن عملية تراكم الغرين « الطمى » على الحياشيم لم توضح في التجربة فإن من الممكن تصور حدوثها .
وهناك مثل آخر يتضح من العلاقة بين نبات القمح ومرض الصدأ الذى يصيبه . فإن أهم ما يهدف إليه المهتمون بتربية النباتات هو الحصول على



(شكل ٨٩) الميلانية (التلون بالالون الأسود) الصناعية في « ليمانريا موناكا » - يتكون كل صنف من ثلاثة أفراد ويمثل تجمع واحد للزوجين من الجينات الجسدية وزوج واحد من جينات الترابط الجنى الى تسيطر على التلون يمثلون الأسود في هذا النوع .

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

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

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

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

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

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

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

التباينات التكيفية

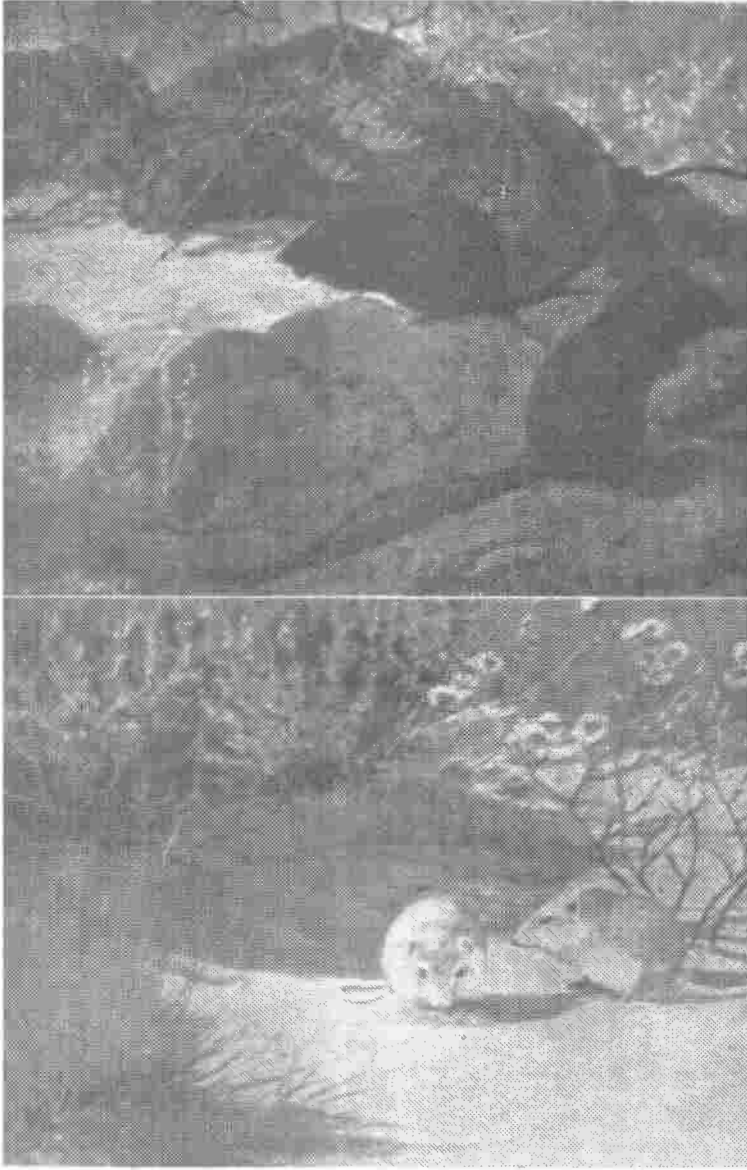
لعل من أهم العوامل التى سببت رد فعل شئء لنظرية التطور هو تحيز علماء التطور فى القرن التاسع عشر تحيزاً ظاهراً للتشابهات التكيفية ، حتى إن كل صفة غريبة ممكنة فى الطبيعة سرعان ما وجدت من يجد لها تعليلاً فى « التكيف » بالنسبة للكائن ، ومن ثم فهى موضوع للانتخاب ، ولها فائدة محققة للكائن . ووصل من مبالغة البعض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

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

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

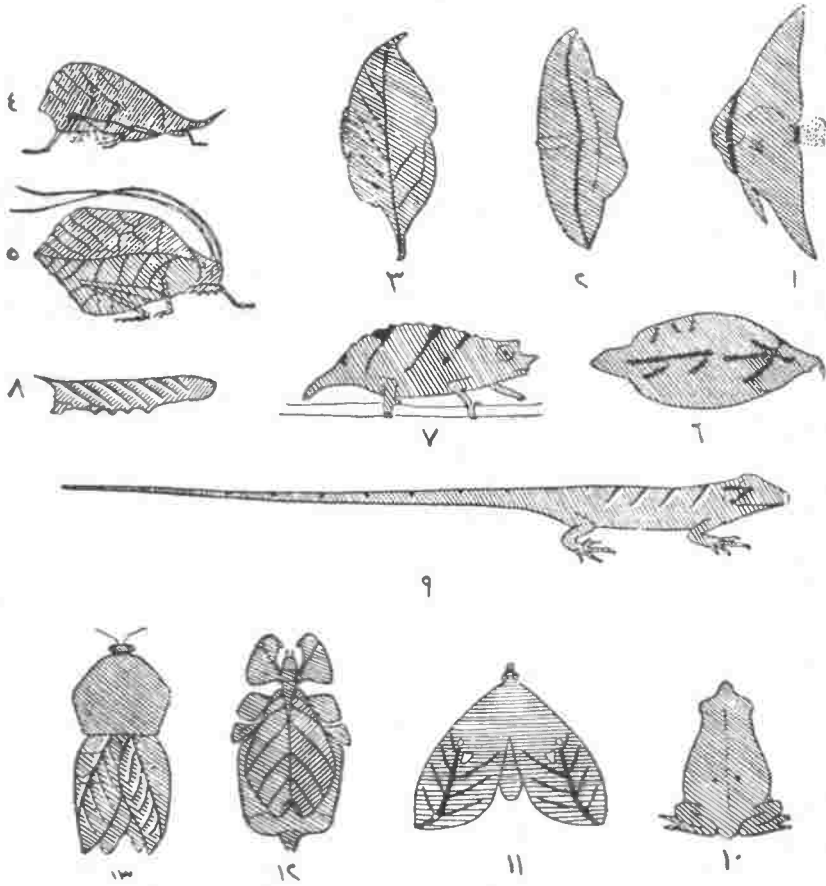
الماتنة أو الاستخفاء باللون : تعتبر هذه الظاهرة عامة جداً بالنسبة لعالم الحيوان . ويتضح نفعها ليس فقط لحماية بعض الحيوانات من الجوارح التي تفرسها ، بل هي تنفع الأخيرة أيضاً ؛ إذ تدفع لها فرصاً أكبر للحصول على صيدها قبل أن تكتشفها فرائسها أو أعداؤها . ولعل أبسط أنواع الماتنة هي المعروفة بتضاد الظلال .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

وهذا الطراز من التلون قد أمكن عكسه أيضاً بتجارب عملية عرضت فيها بعض الأسماك في أحواض التربية لضوء ينبعث من أسفل . وبينما تشرح هذه الحقائق طرق تكون الظلال المتضادة فإنها في نفس



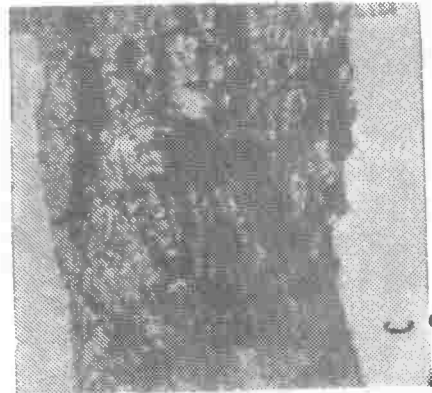
(شكل ٩٠) اكتساب لون البيئة في حيوان « فأر الجيب » في منطقتين متجاورتين
ويلاحظ أن النوع المسمى « بيروجناثوس انترميدوس آتر » يعيش فوق صخور
الافلا السوداء بينما نوع ب . جيبس يعيش على الرمال الحبيبية البيضاء .
(والرسمان من عمل آلات بروك من كتاب
بنسون عام ١٩٣٣ بإذن من مطبعة كاليفورنيا)

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



(شكل ٩١) مشابة الحيوانات لأوراق الأشجار : ١ - بلاتكس فسبر تليو ٢ - تيمانندرا أماتا ٣ - كايما بارالكتا ٤ - سستلار افليزى ٥ - سيكلوبترا ٦ - مرنوسيرس بوليكانثس ٧ - رامفوليون بولنجيرى ٨ - سميرنثس اسلاتس ٩ - بوليكرس مازموراتس ١٠ - بوفو تيفوينوس ١١ - مينودس أرناتا ١٢ - فيليوم كروريفوليوم ١٣ - كيرادودس رمبويدا . يلاحظ أن الأشكال من ٥ وكذا ٨ ، ١١ ، ١٢ ، ١٣ تنتمى للحشرات أما الشكلين ١ ، ٦ فتتنمى للأسماك بينما شكل ١٠ من البرمائيات وشكل ٧ ، ٩ من الزواحف .

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



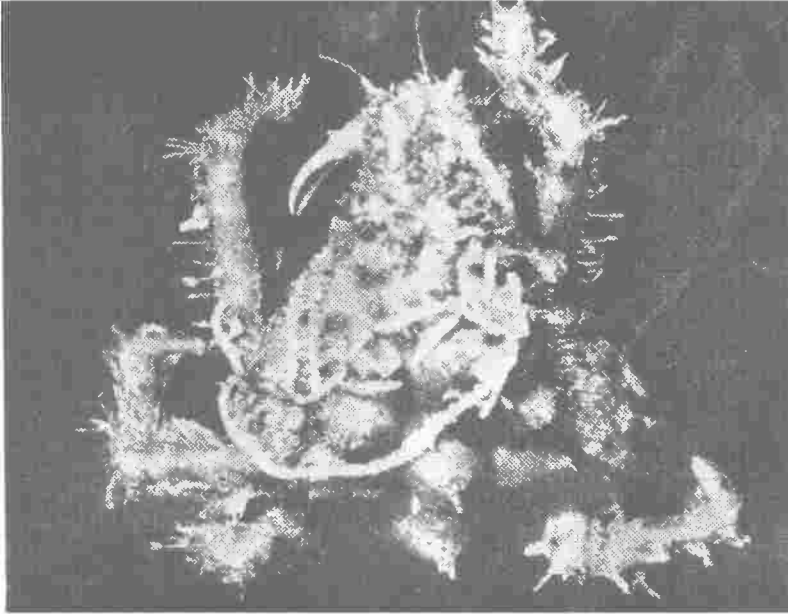
(شكل ٩٢) التشابهات الوقائية في الحشرات : إلى اليسار حشرة صولجانية وإلى اليمين فراشة من نوع « كاتوكالا » مفرودة الجناحين في (١) ثم أثناء الراحة على لحاء شجرة في (ب) .

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

التلون التحذيري : وهذا النوع من التلون ينتشر كذلك على نطاق واسع في عالم الحيوان ، والهدف منه مناقض للهدف من الممانعة ، فبينما يهدف طراز التلون في الممانعة إلى إخفاء الحيوان ، إذ بنا نجد أن التلون التحذيري يظهره ويعلن عنه ، وقد عبر العالم كوت^(١) عن ذلك بقوله : « إن عضه تلك الحيوانات أسوأ من نباحها » . إن مثل هذه الحيوانات قد زودتها الطبيعة في العادة بأسلحة دفاعية خطيرة ، أو هي قد تستطيع أن تبحث بروائح كريهة ، أو قد يكون مذاقها غير مستساغ . والهدف من كل هذا أن تعلم تلك الحيوانات أعداءها درساً لا تنساه بعد تجربتها السيئة الأولى معها ، حتى إذا ما تعرف عليها عدوها بعد ذلك من لونها التحذيري أو كونه تجنب الاشتباك معها . إن الفعل المؤكد لهذه الطريقة يعرفه أبناء الفلاحين الذين تشتبك كلابهم مرة مع حيوان مثل الظربان الأمريكي أو الدلدل في معركة قلما تتكرر ثانية . والأمثلة على التلون التحذيري عديدة . فالظربان الأمريكي ، والدلدل

(١) كوت : « التلون التكيفي في الحيوانات » - الناشر ميثوين وشركاه . لندن ١٩٤٠

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



(شكل ٩٣) سرطان مقنع « نوجورينكس كرييباتوس » .

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

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

المحاكاة : وأخيراً فثمة نوع من التشابهات التكيفية ثار حوله جدل كبير ، وهو ما يطلق عليه اسم « المحاكاة » . ويتألف من الموقف الأساسي هنا في عملية تشابه لوني يبدو فيها نمط لوني معين (أو أنماط قريبة جداً بعضها



(شكل ٩٤) التلون التحذري في البرمائيات ، وتظهر منها الألوان الطبيعية كخلط عجيب من الأسود والأحمر والأصفر والبرتقالي والأبيض . والحيوانات المذكورة مرتبة من أعلى إلى أسفل في صفوف كما تبدو من اليسار هي :

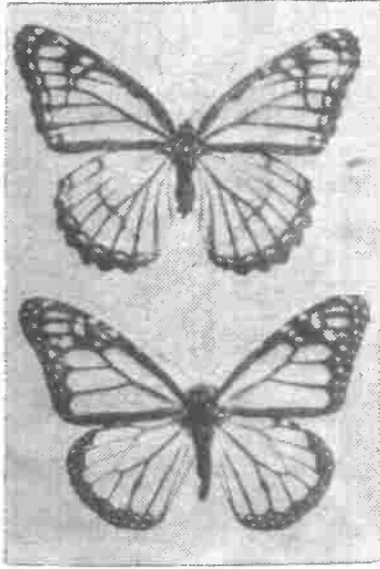
بوميناتور اجنيوس	هيراوليوس مارموزاتوس	دندرو باتس تنكتوريوس
اتلوس ستلزي	سلامندرا ماكولوزا	دندرو باتس تنكتوريوس
فريوميروس بيغاسياتس		دندرو باتس تنكتوريوس

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

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

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

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



(شكل ٩٥)

محاكاة « فراشة الخكم » المعروفة باسم داناوس
بلكسبوس (السفلى) ونائبه المعروف باسم
« باسيلارخوس أركيبوس » (العلوى)
(عن ستورر واوسينجر « الحيوان العام »
طبعة ثالثة - ماكجروهيل وشركاه ١٩٥٧)

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

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

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

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

أما الاعتراض الثاني فقد كان مبدياً على عدم كفاية الأدلة التي تؤيد الاعتقاد بأن الحيوانات ذات التلون التحذيري : وبخاصة الحشرات ، هي غير مستساغة الطعم بالنسبة للحيوانات التي تغذي بها . ولو أنه قد ثبت بالفعل في حالات خاصة كثيرة أن الحيوانات المشار إليها هي غير مستساغة بالفعل ولو لأعدائها الطبيعيين على الأقل . فلو أجرينا على سبيل المثال تجربة وضعنا فيها عدداً من الحشرات المختلفة التي قتلت حديثاً على حافة غابة طبيعية لوجدنا أن الطيور تحط عليها لتأكل منها . وأكثر ما تأكل هذه الطيور تلك الأنواع من الحشرات التي تمتاز ألوانها لون البيئة ، كما لوحظ أن تلك الطيور لا تقبل على أكل الحشرات ذات الألوان الزاهية إلا بقدر يسير جداً . وقد أجرى العالم براور مؤخراً تجارب أثبت فيها أن بعض أنواع الفراشات طعمها غير مستساغ لأنواع معينة من الطيور . وفي هذه التجربة درب براور هذه الطيور تدريباً « شرطياً » على الاغتهاء على دمي تشبه الفراشات آتفة الذكر . وحين قدمت لهذه الطيور الفراشات الأصلية وشبهاتها رفضتها . أما الطيور التي لم تدرب مثل هذا التدريب فقد تناولت الفراشات المقلدة حين قدمت لها بسهولة . وكذلك فقد لوحظ أن الحيوان الرخوى الزاهي اللون المعروف باسم « اسكانيوس مبرانيسيوس » يفرز حامض الكبريتيك المخفف . وأغلب الأسماك تتجم عن أكل هذا الحيوان المحارى ، بل وعن أكل الأنواع الأخرى الصالحة للأكل في العادة إذا ما تلوثت هذه الأنواع بذلك الحامض المخفف . وقد لوحظ أنه حين قدمت برقات الفراشة المعروفة باسم « ابراكساس جروسولاريانا » للسحالي والضفدع فإن الأخيرة تناولتها على الفور ثم لفظتها .

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

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

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

ليست فعالة؛ نظراً لأنها تقع في براثن نوع واحد من أنواع اللواحم . فمن الواضح أنه لولا تلك الحماية لكثرت عدد اللواحم التي تتمكن من افتراس الدلادل . وهناك أدلة تجريبية متوافرة تؤيد الملاحظات المذكورة آنفاً . ومن أفضل التجارب التي تصور هذا الأمر تلك التي أجراها « سمير » على افتراس البطاريق لسلمكة البعوض (جامبوزيا) . فلون هذه الأسماك يتغير ببطء ليلاً ثم « الخلفية » . وإذا وضعت مجموعة من أسماك البعوض في حوض أسود ، ومجموعة أخرى في حوض ناصب فإن كلا من المجموعتين سيصبح لونها ملائماً للون « الخلفية » الخاصة بها . فإذا حدث بعد ذلك أن نقلت أسماك من إحدى المجموعتين إلى المجموعة الأخرى فإن لونها سوف يكون مغايراً للون الخلفية حتى تكيف نفسها لها من جديد . وقد عمل سمير إلى تعريض مجموعات مختلطة من الأسماك المكيفة وغير المكيفة للافتراس بواسطة البطاريق . وقد كانت البطاريق تقدم دائماً على افتراس كلا الطرازين ، على أن الأسماك غير المكيفة كانت تفترس بنسب أعلى جداً من تلك التي كانت تفترس بها الأسماك المكيفة (جدول ٣) . وقد كانت الفروق بين أعداد الأسماك المفترسة في كل من الحوضين ذات مغزى إحصائي عظيم ، وهي بذلك تؤيد القيمة الوقائية لتغيرات اللون في الحيوان .

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

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

(١) نقلاً عن كتاب كوت (انثرون التكيف في الحيوانات) - مثنوين وشركاه يمتد -

لندن ١٩٤٠ .

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

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

الانتخاب الجنسي

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

ثانوية يمكن أن يكون لها أثر في جذب الأنثى إليه . ويضمن داروين هذه المجموعة من التراكيب أيضاً المناطيج والأنياب والمهاميز . بالرغم من أن هذه يمكن تفسير وجودها أيضاً على أساس النظرية العامة للانتخاب الطبيعي . وتستلزم فكرة الانتخاب الجنسي أموراً ثلاثة . هي أن تكون الذكور أكثر عدداً من الإناث ، أو أن يكون تعدد الزوجات هو القاعدة العامة ، وأن تقوم الإناث باختيار الأزواج ، وأن تمتاز الذكور بجاذبية تجذب الإناث إليها . وقد أمكن الحصول على بعض الأدلة الإيجابية التي تؤيد هذه النظرية . ولكنها كانت قليلة متناثرة . ويبدو بشكل عام أن عدد الذكور والإناث يكون عادة متساوياً . وهناك بعض من الأمثلة البارزة للمجموعات الحيوانية التي يسودها تعدد الزوجات . ومن أفضل تلك الأمثلة جماعات فقمه الفراء التي تتكاثر على جزر « بريبيلوف » القريبة من ألاسكا . وتصل الذكور إلى مناطق التزاوج قبل الإناث . وهي سرعان ما تصطرع صراعاً ممتداً ينتهي بمقتل معظم الذكور أو بطردها من ساحات التزاوج . وعندما تصل الإناث يستحوذ كل ذكر من الذكور المنتصرة الباقية على « حريم » ضخم . ومن الحقائق الأخرى التي تفسر على أساس مساندة هذه النظرية أيضاً . تلك الحالات التي تتضمن نمطاً من السلوك الجنسي معاكساً للسلوك الجنسي العادي . فالفلاروبات مثلاً (وهي من أنواع عصافير كلب الماء) تتميز بأن إناثها زاهية الريش . أما ذكورها فلون ريشها مغبر ، على أن الأنثى هي التي تقوم بالغزل في هذه الحالة ، في حين يتكفل الذكر ببناء العش وحضانة البيض .

وهناك كثير من الشك حول مدى أثر الزينة على الاختيار الفعلي للأزواج . ولذكور الفقار المشار إليها آفناً أنياب قوية . بيد أنه لا يبدو أن الإناث تقوم باختيار الأزواج . وإنما هي تخضع للذكر الذي تصادفه عند وصولها إلى أرض التزاوج . ويبدو أن الصفات الجنسية الثانوية تعمل أحياناً على إثارة النشاط الجنسي دون أن يكون لها أثر فعال في اختيار الأزواج . ففي ذباب « الدروسوفيل » مثلاً يكون التزاوج مسبقاً بسلوك غزل يشمل حركات

بالجناسين يأتيها الذكر . وتستطيع الذكور العاطلة من الأجنبية أن تتزوج من إناث طبيعية ، ولكن الأمر يتطلب في هذه الحالة فترة أطول جداً . وقد أثبت « ستورنفانت » أنه إذا وضع زوج من الذباب الطبيعي في زجاجة ووضع معهما ذكر عاطل من الجناسين ، فإن الأنثى تتزوج بعد انقضاء الفترة الزمنية العادية ، على أن استعدادها للتزاوج مع الذكر عديم الأجنبية يكون معادلاً لاستعدادها للتزاوج مع الذكر الطبيعي . ومن الواضح في هذه الحالة أن الغزل الذي أداه الذكر الطبيعي قد أسرع من قابلية الأنثى دون أن يؤثر في اختيارها للذكر الذي تتزوج معه .

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

الانتخاب والصفات غير التكيفية

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

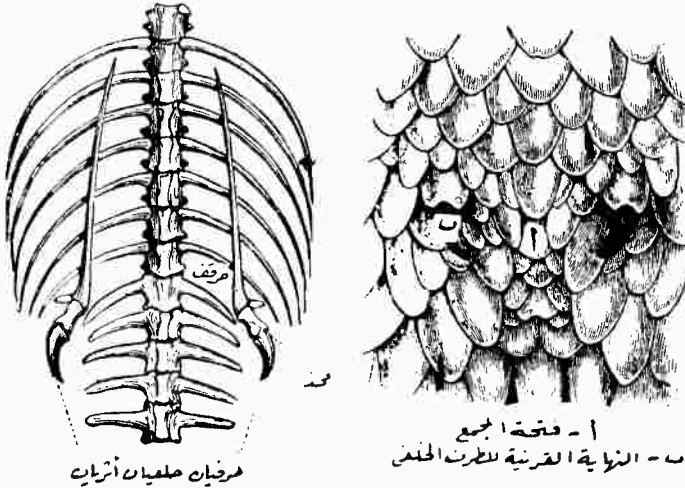
لأية صفة لا يبدو لها أى مغزى تكيفى عند دراستها بالطرق أو الوسائل الحالية .

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

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

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

أصله



(شكل ٩٦) الطرفان الخلفيان : تأثيران للأصله . نقلا عن كتاب رومانيس « داروين وما بعد داروين » شركة أوين كورت للنشر ؛ ١٩٠٢ .

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

وقد أكد « شماهاوزن » - وهو عالم روسي مبرز من دارسي التطور - الدور المحافظ الذي قد يلعبه الانتخاب الطبيعي في التطور . وهو يشير إلى أنه نظراً لأن معظم « الطافرات » التي قد تنشأ تكون ضارة فإن الانتخاب ينزع إلى استبعادها ، فيعمل بذلك على المحافظة على الوضع القائم . وهذا صحيح

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

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

تماسكاً التي تنظم فيها الحيوانات الراعية كالأبائل والكاريبو فلمها تهىء حماية متبادلة ضد الضواري أو الحيوانات المفترسة . ولا مرأى في أنه من الواضح البين أن التعاون البشرى في مجالات عديدة مسئول جزئياً عن النجاح العظيم الذى أحرزه الإنسان . فالتعاون الحيوانى الذى يبدو فى مظهره مناقضاً للانتخاب الطبيعى إن هو فى الواقع إلا نتيجة من نواتج ذلك الانتخاب ،

المراجع :

- Brower, Jane v. Z., 1958. "Experimental Studies of Mimicry in Some North American Butterflies," *Evolution*, 12, 32—47; 123—136; and 273—285. The technical report on an excellent series of experiments. (Bates, Ford, Müller.)
- Cott, H. B., 1940. "Adaptive Coloration in Animals," Methuen and Co., Ltd., London. An extraordinarily comprehensive review. (Swinerton, Sumner.)
- Dobzhansky, Th., 1951. "Genetics and the Origin of Species," 3rd Ed., Columbia University Press, New York, N.Y. (Dice, Quayle, Stakman, Sukatchew, Timofeeff-Resovsky.)
- Fisher, R. A., 1930. "The Genetical Theory of Natural Selection," Oxford University Press. A classic.
- McAtee, W. L., 1932, "Effectiveness in Nature of the So-Called Protective Adaptations in the Animal Kingdom, Chiefly as Illustrated by the Food Habits of Nearctic Birds," *Smithsonian Misc. Collections*, 85, 1—201. An excellent example of the evolutionary biology of the Agnostic Period.
- Montagu, M. F. Ashley, 1952. "Darwin, Competition and Cooperation," H. Schumann, New York, N.Y. A systematic study of the role of cooperation in evolution.
- Schmalhausen, I., 1949. "Factors in Evolution," McGraw-Hill Book Co., Inc., New York, N.Y. Develops the role of selection as a conservative factor.

الفصل السادس عشر

بعض الجوانب الكمية للتطور

لقد أمكن تبين الحقيقة القائلة بأن التطور لا يتحتم أن يكون قوة لا تعمل إلا دفعة واحدة ، وإنما يستطيع أن يتقدم عن طريق تغيرات تدريجية في معدل وجود خصائص معينة ، أو مجموعات من الخصائص الموجودة في نوع من الأنواع . وقد تطالب تبين هذه الحقيقة لإجراء تحليل إحصائي للتغيرات التي تعترى التركيب الجيني للنوع ، تلك التغيرات التي قد نتوقعها تحت الظروف المختلفة للطفرة والانتخاب وبذيان الجماعات . وقد قام « فيشر » و « هالدين » و « رايت » وغيرهم بمعالجة هذه المشكلة من الوجهة الرياضية . وتشكل نتائج حساباتهم واحدة من المنجزات الأساسية للمدرسة الداروينية الحديثة . وقد استهل دوبرانسكى^(١) في الطبعة الأولى لكتابه اللامع مناقشة التحليل الإحصائي للتباين الذي يظهر في الجماعات بالعبارة التالية : « لم يحدث إلا في السنوات الأخيرة أن تولى عدد من البحوث القيام بتحليل رياضي لهذه العمليات واستنتاج انتظامها من السمات المعروفة للطريقة المنдлиية في الوراثة . وما زال العمل التجريبي اللازم لاختبار هذه الاستنتاجات الرياضية في طيات المستقبل ، كما أن البيانات اللازمة لتحديد حتى أهم الثوابت في هذا الحقل لا تزال مفتقدة تماماً » . وفي خلال السنوات التي انقضت منذ كتب دوبرانسكى هذا الكلام تمكن بحاث عديدون من المختصين في علم وراثة الجماعات الجديد من تلطيف هذه الصورة ، ومع ذلك فإنه ما زال من الحقيقي أن الرياضيات النظرية

(١) ث . دوبرانسكى « علم الوراثة وأصل الأنواع » - الطبعة الأولى - مطبعة جامعة

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

الرياضيات التطورية

قانون هاردي — واينبرج : تبدأ الرياضيات التطورية بقانون هاردي — واينبرج الذى يقول بأنه إذا وجدت صور متباينة لجينة ما بنسبة معينة فى جماعة من الجماعات ، وإذا كانت هذه الجماعة يسود فيها التزاوج العشوائى . وتتساوى فيها إمكانيات الحياة بالنسبة لكل الأنماط الجينية . فعندئذ تظل النسبة الأصلية مستمرة فى كل الأجيال التالية ، إلا إذا أخأت بها بعض العوامل الأخرى كالطفرة أو الانتخاب . وفى عبارات رياضية يمكننا أن نشير إلى النسبة التى يوجد بها البديل A مثلاً بحرف q فتكون نسبة البديل الآخر هى ١ - q ، وبذلك يكون مجموع نسبتي البديلين واحداً صحيحاً . وهكذا نجد أن نسب الأنماط الجينية المحتملة فى الجيل الثانى F₂ وكل الأجيال التى تعقبه ستكون $AA^2q : Aa (q-1)q^2 : aa^2(q-1)$ ، وستكون نسب الجينات هى q فى حالة A و ١ - q فى حالة a . ولنحاول الآن إحلال أعداد محل الرموز فى حالة تزاوج أحادى التهيجن . ففى التزاوج $aa \times AA$ فإن q تساوى ٠,٥ كما أن ١ - q تساوى أيضاً ٠,٥ ، وهذا معناه ببساطة أن البدائل توجد بأعداد متساوية فى الجماعة التجريبية . والتوسع فى المعادلة ذات الحدين $[q + (1-q)]^2$ يعطينا إحداثيات الجيل الثانى F₂ : $q^2 + q(1-q) + (1-q)^2$ ، كما ذكرنا سلفاً . وبتعويض الأعداد والأنماط الجينية تصبح الصيغة هكذا : $(0,5A + 0,5a)^2 = 0,25AA + 0,50Aa + 0,25aa$. ولما كانت

هذه هي نفسها نسبة الأنماط الجينية ١ : ٢ : ١ المألوفة في الجيل الثاني المندلي أحادي التهجين فن الواضح أن النسب المندلية الأولية تمثل تطبيقات خاصة لقانون هاردي - واينبرج .

ويمكن تطبيق قانون هاردي - واينبرج بنفس الصلاحية أيضاً على حالات تتضمن نسباً جينية أصلية لا تمت بأية علاقة خاصة إلى النسب المندلية النموذجية . فلو أن معدل A هو ٠,٨ ومعدل a هو ٠,٢ فإن المعادلة الموسعة تكون هكذا $(A \ ٠,٨ + a \ ٠,٢)^2 = AA \ ٠,٦٤ + Aa \ ٠,٣٢ + aa \ ٠,٠٤$. فإزال مجموع معدلات الطرز الجينية العديدة يساوى واحداً صحيحاً ، مما يثبت صحة المعادلة . فإذا كان هذا يمثل خمسين كائناً ، فهو يمثل مائة جينة . ومن هذه الجينات المائة تكون ثمانون A (وهي كل الجينات الـ ٦٤ الموجودة في ٣٢ فرداً تكوّنهم AA . بالإضافة إلى ١٦ من الجينات الـ ٣٢ الموجودة في ١٦ فرداً تكوّنهم Aa) في حين تكون ٢٠ A (وهي عبارة عن الجينات الـ ١٦ الأخرى الأفراد ذات التكوين Aa بالإضافة إلى جميع الجينات الأربع الموجودة في الفردين ذوي التكوين aa) وهكذا نرى أن القيمتين $q = ٠,٨$ و $q - ١ = ٠,٢$ تظلان قائمتين . ولو تغيرت الافتراضات بأن أضيف فقط عامل الزواج غير العشوائى كالإخصاب المذاق أو الزواج التفضيلى الذى تنزع فيه أفراد ذات أنماط ظاهرية متشابهة إلى الزواج بعضها ببعض . فإنه سينتج عن ذلك ازدياد للنمطين الجينيين AA ، aa على حساب النمط Aa . غير أن نسب هذه الجينات بعضها إلى بعض لن يعترىها تغير .

ويمكننا استخدام هذه الصيغة في تعيين نسب الجينات إذا كانت نسب الصفات معروفة . فحوالى ١٦٪ من سكان نيويورك البيض مثلاسليوبون بالنسبة للعامل « الرئيسى » . ولما كان الشخص السلبى بالنسبة للعامل الرئيسى يكون متماثل الازدواج ومتنحياً ($rrhrh$) فإنه في هذه الحالة يكون $(q - ١)^2 = ٠,١٦$ و $(q - ١) = ٠,٤$. وبذلك تكون نسبة الجينة

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

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

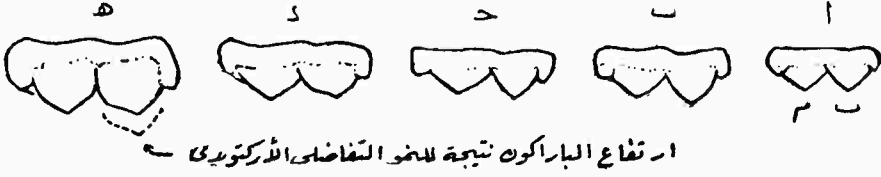
الضبط الانتخابى ومعدلات التطور : يكون حساب أثر الانتخاب

في أبسط صورته في الحالات التى يعمل فيها الانتخاب على تفضيل جينة ذات سيادة كاملة . فلو أن ١٠٠٠ فرد تكوينهم AA أو Aa عاشوا مقابل كل ٩٩٩ فرد تكوينهم aa تكتب لهم الحياة ، فإنه يمكن القول بأن الصورة السائلة مفضلة عن طريق ضغط انتخابى إيجابى مقداره ٠,٠٠١ (وبالعكس يمكن القول بأن الصورة aa تتعرض لضغط انتخابى سلبى له نفس المقدار) .

وبذلك فإن الانتخاب سوف يسبب تغيراً في اتزان هاردي - واينبرج في كل جيل بمقدار هذا العامل الصغير الذى يمكن حسابه بالرغم من صغره . وقد قام هالدين بحساب نتائج مثل هذا المعدل الانتخابى على جماعات تختلف فيها النسب الأصلية للجينة السائدة المفضلة . وقد تبين له أن معدل الزيادة فى نسبة الجينة - فى الجماعات الكبيرة - تكون بالغة البطء عندما تكون النسبة الأصلية للجينة المفضلة شديدة الانخفاض أو شديدة الارتفاع . أما إذا كانت النسبة الأصلية للجينة المفضلة السائدة معتدلة أو متوسطة فإن الزيادة قد تكون سريعة إلى حد بعيد . وبذلك فقد تبين له أن الأمر يتطلب ١١٧٣٩ جيلاً لكى تزيد نسبة الجينة السائدة من ٠.٠٠٠٠١ إلى ٠.٠٠٠٠٢ (من واحد فى المليون إلى اثنين فى المليون) نتيجة لوجود ضغط انتخابى قدره ٠.٠٠٠١ . أما التغير فى نسبة الجينة من ٠.٠٠٠٠١ إلى ٠.٠١ فإنه لا يتطلب سوى ٦٩٢٠ جيلاً ، ويتطلب التغير من ٠.٠١ إلى ٠.٥٠ ٤٨١٩ جيلاً فقط . ولكن التغير من ٠.٩٩٠ إلى ٠.٩٩٩٩٩ يتطلب تعاقب ٣٠٩٧٨٠ جيلاً . ويبدو إذن أنه من الصعب جداً أن يودى الضغط الانتخابى المعتدل دون معونة أى عامل آخر إلى انتشار جينة سائدة جديدة فى نوع من الأنواع ، أو إلى رفع معدل وجود جينة سائدة موجودة فعلاً فى النوع إلى نسبة ١٠٠٪ أى إلى « تثبيتها » فيه . على أن مثل هذه الضغوط الانتخابية قد تودى بسهولة إلى زيادة نسبية فى معدل وجود جينة قائمة فعلاً فى نوع من الأنواع . وإذا كان الانتخاب يعمل على تفضيل جينة متنحية فإن العملية تكون مماثلة ولكنها تكون أشد بطئاً . فالخطوة الأولية التى تتناول زيادة نسبة الجينة من ٠.٠٠٠٠٠١ إلى ٠.٠٠٠٠٠٢ تتطلب فى هذه الحالة تعاقب ٣٢١٤٤٤ جيلاً .

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

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



ارتفاع الباراكون نتيجة للنمو التفاضلى الأركتويدي

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

«أورسوس أركتوس» ، بينما كانت درجة معتدلة منها تميز دب الكهوف المسمى «أورسوس سييليوس» الذى كان يعيش خلال الجزء الأخير من عصر البليستوسين ثم لحقه الانقراض بعد ذلك . وقد وجد كلا الطرازين من الألومترية فى نوع «أورسوس إيتروسكس» وهو من دببة البليستوسين المبكر ، وكان هذا النوع هو السلف الذى انحدر منه النوعان السالفان . وقد وضع كورتين افتراضاً معقولاً ولو أنه لم تثبت صحته ، وهو يقول بأن الجينين اللتين تتحكمان فى نوعى الألومترية هما بديلتان ورمز لهما بالحرف A_3 للطراز الأركتويدي المتطرف و A_5 للطراز البليستوسينى المعتدل . وقد كان البديلان إذن موجودين فى الدب السلف «أورسوس إيتروسكس» . وبفحص عينة من دببة البليستوسين الأوسط لعلمه كان من أسلاف نوعى سييليوس وأركتوس يتضح أن نسبة A_3 كانت حوالى ٦٧ فى المائة ونسبة A_5 حوالى

٣٣ في المائة . وبتطبيق معادلة هاردي واينبرج تكون النسبة المتوقعة هي $A_1 A_2 : A_1 A_3 : A_2 A_3 = 1 : 4 : 4$ ، وفي العينة السابق الإشارة إليها كانت كثير من الطواحن ذات صفات متوسطة مما يوحى باحتمال قيامها على بدائل متباينة الازدواج . وقد كان العد الفعلي في العينة المدروسة هو ٤٢ سنة أركتويدية و ٥٠ سنة متوسطة وثمانى أسنان سبيلويدية . وهى نسب لا تختلف اختلافاً ذا مغزى عن الصورة الرياضية المتوقعة ألا وهى ٤٤.٥٤ : ٤٤.٤٥ : ١١.١ (= ١٠٠) وهى حجم العينة المدروسة) . وفى « أورسوس سبيلوس » الذى ظهر فيما بعد اختفت الجينة A_1 تماماً ، فى حين ظلت الجينتان موجودتين فى « أورسوس أركتوس » . على أن الجينة A_2 توجد بنسبة أقل وفرة حيث تكون ٢٣ في المائة من مجموع الجينات الخاصة بجماعة فنلندية حديثة من المدينة . وهكذا نرى أن كورتين قد زودنا بتاريخ إجمالى لزواج من البدائل خلال المليون سنة الماضية .

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

المنطق الانتخابى والتوازن الوراثى : لقد افترضت المناقشة السابقة

عدم حدوث طفرات ، وهذا الافتراض غير صحيح بطبيعة الحال . وفى أية حالة معينة يحتمل أن تحدث الطفرة فى اتجاه واحد هكذا مثلاً $A \leftarrow a$. كما أنها قد تحدث فى كلا الاتجاهين هكذا $A \rightleftharpoons a$. وفى الحالة الأولى يودى أقل ضغط طفرى إلى تكوين نوع مماثل الازدواج تماماً بالنسبة للجينة الطافرة إلا إذا حالت دون ذلك سيئة انتخابية مرتبطة بالجينة الطافرة . ولو كانت تلك هى الحال ، ولو كانت لكل الطرز الظاهرية قيمة انتخابية

متساوية فإن معدلات البدليتين سوف تصل إلى حالة توازن تعتمد قيمته العددية على الحجم الفعلي لمعدل الطفرة في كلا الاتجاهين .

وترتبط نقطة التوازن بمعدل الطفرة بعلاقة بسيطة . فإذا كان معدل الطفرة $A \leftarrow u = a$ ، ومعدل الطفرة $A \leftarrow v = a$ فإن مقدار a عند التوازن $q = \frac{u}{u + v}$. فعلى سبيل المثال إذا

كان المعدلان متساويين فإن $q = \frac{1}{1 + 1} = \frac{1}{2}$ أى إن التوازن سوف

يتم عندما تصبح قيمتا A . a متساويتين . وإذا كانت $u = 2$ فإن $v = a$ تظهر أو تتكون بسرعة تساوى ضعف السرعة التى تتكون بها A وتصبح

$q = \frac{2}{2 + 1} = \frac{2}{3}$ أى إن الأمر يبلغ نقطة التوازن عند ما تشكل a

ثلثي الجينات . وإذا كانت $u = 4$ فإن $v = a$ تشكل ٨٠ فى المائة من الجينات عند نقطة التوازن .

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

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

لقد أشرنا سلفاً إلى حسابات « هالدين » التي أوضحت شدة بطء المعدل الذي تعمل به الضغوط الانتخابية الصغيرة على إقامة طافرة جديدة أو على تثبيت طافرة كانت قائمة فعلاً . ولا شك أن مثل هذا الطراز من الحسابات هو أكثر من مجرد تمرينات إحصائية ، وذلك نظراً لأهمية طفرات الجينات النكية (انظر فصل ١٣) . وليس من المحتمل أن تتعرض الطفرات الصغيرة جداً لضغوط انتخابية أكبر بكثير من تلك التي استخدمت في إجراء الحسابات على أن تميز الأنواع لا بد أن يتضمن تراكم عدد كبير من مثل تلك الاختلافات التي تقع أحياناً متوافقة وأحياناً أخرى متعاقبة . هذا إن صحت النظرية الداروينية الحديثة . وقد أوضح دوبرانسكى^(١) أن « عدد الأجيال اللازمة للتغير قد يكون مع ذلك هائلاً للدرجة تلقى ظلالاً من الشك على كفاءة الانتخاب وحده كعامل تطوري حتى إذا تهيأ له زمن طويل جداً بالمقاييس الجيولوجية » . وقد كان ذلك جانباً من الأسباب التي دعت (جواشملت) إلى الاعتقاد بأن الداروينية الحديثة قد أسندت إلى الانتخاب الطبيعي دوراً أعظم بكثير مما يستطيع القيام به فعلاً ، ولذلك فإن من رأيه أنه يجب اختصار الدور الذي يلعبه الانتخاب . وذلك بعملية أخرى ألا وهي الطفرة الجهازية .

(١) ث . دوبرانسكى : « علم الوراثة وأصل الأنواع » - الطبعة الأولى ١٩٣٧ .

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

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

إجابة على تساؤلنا السابق عما إذا كان من المحتم وجود عامل جديد يكون مسئولاً - إلى جانب الطفرة والانتخاب - عن النتائج الملحظة للتطور .

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

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

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

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

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

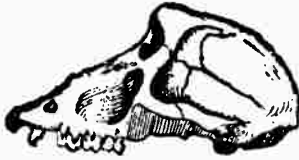
من جديد . وهذا هو منشأ عبارة « عنق الزجاج » . والتغيرات الطارئة في التكوين الجنيني للجماعات عنق الزجاج هذه سوف تحل محل إذن التغيرات التي تحدث في الجماعات الأكبر التي سوف تستمد منها ، وهذه التغيرات تكون



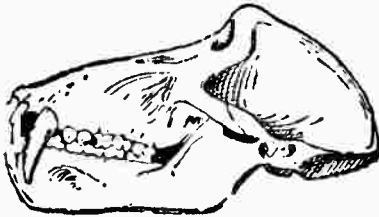
١



٢



٣

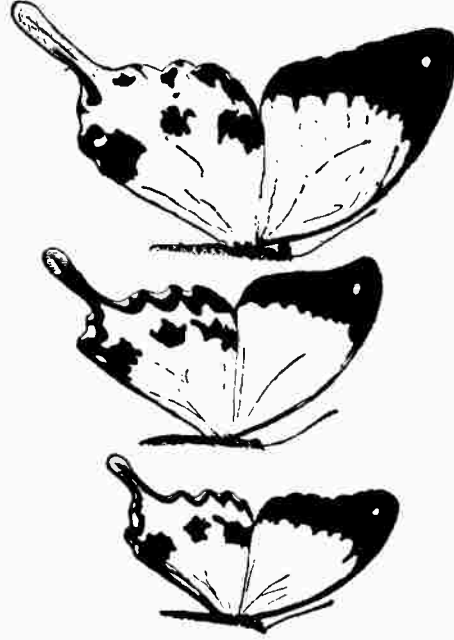


(شكل ٩٩)

النمو التفاضلي في جماجم قرود الميمون (الرباح) - وهي تبين الزيادة العظمية و طول الوجه بالنسبة لطول القرن يوم (علبة المخ) مع الزيادة في الحجم الكلي . (عن هكسلي : « مشكلات النمو النسبي ») .

بشكل عام ذات صفة غير تكيفية . فالأرنب البري القطبي مثلاً تصل أعداد جماعته دورياً إلى ذرى عظيمة تبدأ عندها الأمراض في الانقاص من تلك الجماعات . وتلي ذلك سنة تندر فيها الأرناب ، تعقبها عدة أعوام تستعيد الأرناب خلالها مركزها وأعدادها . ولا بد أن يكون للتغيرات الطارئة في معدلات وجود الجينات خلال سنوات الندرة أثر جوهري على جماعات سنوات الوفرة . ولا بد أن هذا الأمر ينطبق أيضاً على « اللامنج » ، وهو

قارض صغير يعيش في جبال اسكنديناوة . وكلما انقضت بضعة سنوات بلغت جماعات اللامنج أعداداً هائلة واتخذت شكلاً وبائياً يسبب خسائر جسيمة . وحينئذ تهجر حيوانات اللامنج مصوبة نحو الساحل وتلقى بنفسها في البحر ، وتسبح فيه حتى تموت . وتعود جماعة اللامنج فتؤسس من جديد عن



(شكل ١٠٠)

النمو التفاضلي «للذيل» في أبي دقيق
ذيل الخطاف المعروف باسم باييليو
داردانس . وتظهر هذه الألومترية
الموجبة المعتدلة في الذكور فقط .
(عن هكسلي ، «مشاكل النمو النسبي»)

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

الألومترية أو النمو التفاضلي : في أثناء نمو الكائن ، تنمو أجزاؤه

المختلفة بمعدلات متباينة مما ينتج عنه تغير في نسب تلك الأجزاء بعضها إلى بعض . فرأس الطفل مثلاً يكون كبيراً نسبياً ، ولكن نمو ذلك الرأس لا يتمشى مع نمو بقية الجسم ، ولذلك يصبح حجمه النسبي أكثر اعتدالاً في الإنسان البالغ . ونحن نقول عندئذ إن الرأس يبين عن الألومترية سالبة

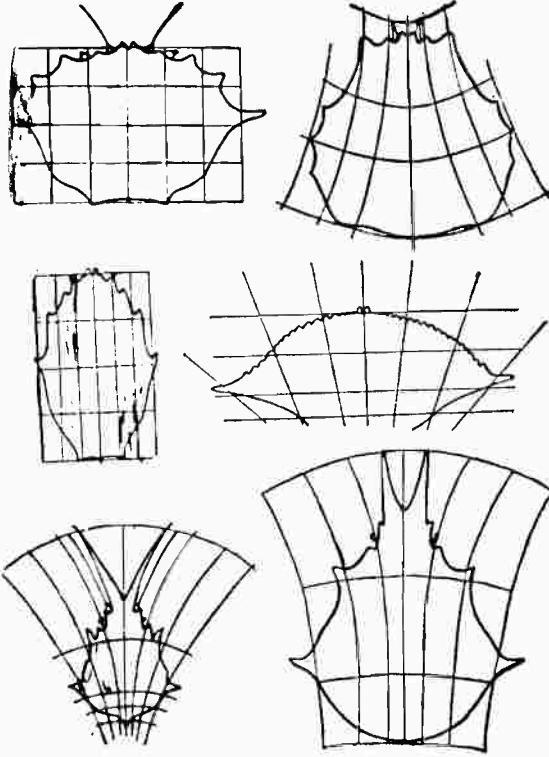
(كلمة الألومترية كلمة يونانية معناها قياس تفاضلى) : أو نمو غير متكافئ . وعلى العكس من ذلك تكون الأسنان فى الإنسان البالغ أكبر حجماً بالنسبة للرأس من الأسنان اللبنية . ولذلك فإن نمو الأسنان يعد موجب الألومترية . وقد كان « دارسى تومسون » أول من بين أن اتجاهات النمو التفاضلى يمكن تحليلها رياضياً : وأنها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

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

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

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

التفاضلي الموجب للمناطق . وقد نما حجم هذا النوع تدريجياً خلال الجزء الأخير من البليستوسين وواصلت مناطيحه نموها التفاضلي الموجب حتى بلغت حجماً هائلاً حقاً . وكثيراً ما قيل إن الإلك الأيرلندي قد انقرض لأن



(شكل ١٠١)

استنباط درقات سرطانات
متباينة الشكل عن طريق
تحويلات كارتيزية لطراز
أصلي واحد . (عن هكسلي :
« مشاكل النمو النسبي ») .

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

ويمكن تحليل شكل الجسم العام عن طريق التحويل الكارتيزي الذي هو
جانب خاص من جوانب الألوومترية ، ويصدق هذا بصفة خاصة بالنسبة

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

المراجع :

- Huxley, J. S., 1932. "Problems of Relative Growth." Methuen and Co., Ltd., London. A thorough study of problems of allometry.
- Kurtén, B., 1955. "Contribution to the History of a Mutation During 1,000,000 Years," *Evolution*, 9, 107-118. An interesting study, reported without difficult mathematics.
- Li, C. C., 1955. "Population Genetics." University of Chicago Press. An authoritative treatment which, however, requires a good mathematical background. (Hardy, Weinberg).
- Simpson, George Gaylord, Anna Roe, and Richard C. Lewontin, 1960. "Quantitative Zoology." Revised Ed., Harcourt, Brace, and Co., Inc., New York, N.Y. An unusually lucid introduction to biometry, based upon zoological examples.
- Thompson, D'Arcy, 1952. "On Growth and Form." 2nd Ed., Cambridge University Press. This book is a beautifully written classic, and the foundation of the allometry concept.
- Wright, S., 1940. "The Statistical Consequences of Mendelian Heredity in Relation to Speciation." in Huxley, "The New Systematics," Oxford University Press. A succinct statement by one of the major architects of evolutionary mathematics.

الفصل السابع عشر

الاختلاف في المدرج وغير المدرج

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

أسس التباير غير المدرج

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

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

طفرات الجينات : عهد « رايت » إلى مواجهة مشكلة التغيرات المتصلة

والتغيرات المتقطعة من وجهة نظر التحليل الإحصائي للطفرات في المجموعات الجينية . فقد بدأ بافراض بسيط هو أن كل كائن قد يكون له ١٠٠٠ زوج من الجينات . وأن كلا من هذه الجينات قد يكون سلسلة من عشر من البدائل المتعددة . وبذلك يكون عدد التجمعات التي يمكن أن تتكون من هذه البدائل هو ١٠١٠٠٠ فلو أمكن تكوين كل الطرز الجينية المحتملة - ولو أن كل الكائنات الناتجة رتبت بحيث كان كل منها يختلف عن كل من جاريه في جينة واحدة فقط - فإنها ولا شك سوف تكون سلسلة مصقولة مستعرة من أحد طرفيها إلى الطرف الآخر . على أنه من الواضح البين استحالة تكون هذه السلسلة كلها ، وذلك لأن عدد الإلكترونات التي يقدر وجودها في الكون كله هو فقط ٧٩١٠ . ولو تكونت الطرز الجينية المتوقع تكوينها تبعاً لذلك الغرض لكان الجانب الأكبر منها عبارة عن مسوخ يقضى عليها الانتخاب الطبيعي . ومن بين تلك الطرز الجينية التي تتكون فعلاً لا بد لتلك التي تظل على قيد الحياة منها أن تتجمع حول « ذرى تكيفية » أي مجموعات من الصفات

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

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

فكرة النوع

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

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

ويتعين علينا إذن أن نناقش طبيعة هذه الوحدة التصنيفية الفريدة . ألا وهى النوع . وفى الفصل الثالث قدمنا تعريفاً للأنواع على أنها طرز من النبات أو الحيوان تختلف أفرادها « بعضها عن بعض فى صفات ضئيلة فقط — هذا فيما خلا الجنس^(١) — وتكون مميزة بوضوح فى بعض صفاتها عن كل ما عداها من أنواع . وهى ذات إخصاب متبادل ، ولكنها تبدى عقماً جزئياً على الأقل إذا ما زوجت بأنواع أخرى » .

(١) أى الشق .

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

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

بمعظم دراساتهم على عينات محفوظة وبذلك يكون من العسير استخدام حاجز العقم حتى في حالة ما إذا كان الاتفاق تاماً على صحة الفكرة نفسها . على أن هناك بعض الحقائق التي تلقى ظلالاً من الشك على صحة الفكرة نفسها . فن العسير أولاً التمييز بين الحالات التي يتعذر فيها على الكائنات أن تتزاوج بعضها ببعض . وبين الحالات التي تستطيع فيها أن تتزاوج ولكنها لا تفعل ذلك لأسباب أخرى . فالنوعان القريبان الشبه المسميان « دروسوفيلاً بسودو أوبسكيورا » و « دروسوفيلاً برسيمييليس » لا يتزاوجان في الطبيعة نتيجة لوجود حاجز عقم حقيقي بينهما . ولكن طائفتي الباريا والهندو لا تتزاوجان أيضاً بالرغم من أنه ليس هناك شك في عدم وجود حاجز عقم يمنع تزاوجهما . وقد توجد حواجز العقم داخل مجموعة لا مرأى في أنها تشكل نوعاً واحداً كما هي الحال في نوع « نيماتوتريا ديسبار » التي قد يؤدي التزاوج بين سلالات متباعدة منها إلى إنتاج هجائن عقيمة لأنها تكون (من حيث الجنس) بين الذكورة والأنوثة . وهناك أخيراً حالات عديدة - وبخاصة بين النباتات - يسهل فيها التزاوج بين نوعين مميزين بوضوح . وكثيراً ما يكون خصب مثل هذا التزاوج - أو خصب الجيل الأول الناتج عنه - عطفاً جزئياً أو بالغا . بيد أن مثل هذه الحالات تجعل من الصعب الزعم بأن العقم معيار مطلق في التمييز بين الأنواع .

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

بين تلك المجموعات لخدمة أغراض التقسيم الشكلية . وقد عرف ماير^(١) أخيراً النوع بأنه « مجموعة من الجماعات المتزاوجة فعلاً أو التي يمكن أن يقع بينها التزاوج والتي تكون معزولة تناسلياً عن المجموعات الأخرى الماثلة » . وهو يعود فيقول « إنه بالمعنى الدقيق للكلمة فإن تكوين الأنواع معناه نشأة وسائل عزل تناسلية » . وتقوم هذه النظرة إلى النوع على أساس تدفق الجينات وانتقالها بين الجماعات القرابية الصلة . وكثيراً ما يشار إليها باسم النظرة البيولوجية للنوع . ولا شك أن لها جاذبية واضحة من الوجهة المنطقية ، خاصة في الآونة الحاضرة ، وبعد ما حققه علم الوراثة من منجزات باهرة في تحليل مشاكل التطور . على أن « سونبورن » قد لجأ مؤخراً إلى الاعتراض على هذه النظرة وبني اعتراضه على أساسين . فهو يقول (أولاً) إن من الصعب تطبيقها على أكثر من بضعة من الكائنات المدروسة دراسة دقيقة ، وذلك لعظم حجم الدراسة التي يتطلبها تطبيقها تطبيقاً سائماً . و (ثانياً) إنها متعذرة التطبيق على الأنواع العديدة من الأوليات والبعديات الدنيا والنباتات التي تتكاثر لاجنسياً أو بكرياً . وبالرغم من أن بعض علماء البيولوجيا يرون أن الأنواع في مثل هذه الكائنات لا تقابل الأنواع في الكائنات التي تتكاثر جنسياً فإن « سونبورن » قد أتى بأدلة وحجج تساند الرأي القائل بأن الأنواع في هذه المجموعات تقوم أيضاً على أساس تراكم فروق أو اختلافات وراثية نتيجة لفعل الانتخاب الطبيعي ، وبذلك تكون النظرة إلى النوع التي تستبعد تلك المجموعات غير سليمة .

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

(١) إ . ماير « المراتب التصنيفية في الحفريات البشرية » .

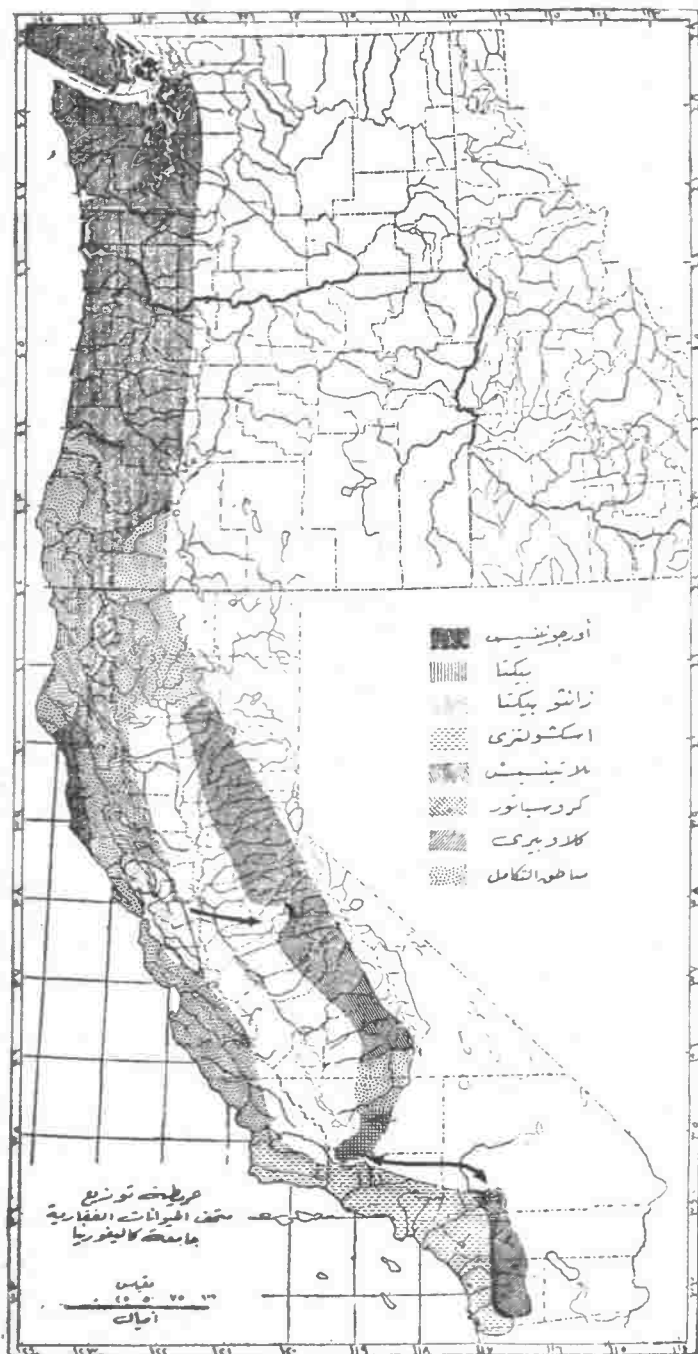
حتى بالرغم من عجزنا عن تعريفه تعريفاً وافياً . ولا شك أن العبارة المقتبسة عن « باتسون » والتي قدمنا بها لهذه المناقشة تعبر عن وجهة النظر هذه تعبيراً جيداً . وقد قال دوبزانسكى^(١) « إن بعض البيولوجيين الذين يعوزهم الإلمام بالموضوع قد وقعوا حقيقة في هذا الخطأ (ألا وهو الاعتقاد بأن الأنواع هي وحدات محددة عريفاً فقط) . والواقع أنه ليس من المراتب ما هو عرفي ما دامت جعلت حدوده متفقة ومنطبقة على حدود المجموعات المتباينة وغير المتدرجة من صور الأحياء . وبالإضافة إلى هذا فإن مرتبة النوع تتميز بأن لها صفات خاصة بها تحدد حرية استعمالها وتجعلها نديجة لذلك أعظم قيمة من بقية المراتب في طرق استعمالها » . وقد وجد « جولدمشيدت » أن الأنواع التي قام بدراستها تتميز بعضها عن بعض بفروق واضحة محددة – وإن لم تكن بالضرورة شاسعة – مما جعله يؤمن بأنه محق في القول بوجود « فجوة لا يمكن تخطيها » تفصل الأنواع بعضها عن بعض .

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

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

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

ولعل أكثر الدراسات التى نشرت عن الراسنكرايسات إيجاء هى تلك التى أجراها « ستينز » على أحد « سمادل » ساحل المحيط الهادى يعرف باسم « انساتينا إسكشولتزى » . وينتشر هذا النوع على نطاق واسع جداً فى جبال كاليفورنيا ومناطق الشمال الغربى القريبة من المحيط الهادى (شكل ١٠٢) . على أنه لا يوجد فى وادى كاليفورنيا المتوسط العظيم ، وهو منطقة واطئة حارة جرداء . وبذلك فإن توزيع هذا النوع يكون شكلاً بيضائياً يمثل أحد جانبيه الجبال الساحلية، ويمثل الجانب الآخر جبال سيرانيفادا . ويتصل الجانبان أحدهما بالآخر عند كل من طرفيهما . ونحن نجد - كما هو متوقع - أن مجموعات هذا النوع لا تكون جماعة متجانسة وإنما هى مقسمة إلى سبعة نويات ، توجد بينها عادة جماعات متدرجة الصفات حيثما يتقابل مدى انتشار نوعين من هذه النويات السبعة . ويبدو من المحتمل أن هذا النوع نشأ أصلاً فى الشمال الغربى ثم انتشر جنوباً على السلسلة الجبلية الساحلية وسلسلة سيرانيفادا وأخذ ينقسم إلى نويات فى طريق انتشاره هذا . تتميز النويات الأربعة الساحلية بأن لون ظهورها متجانس ويتراوح بين البنى الداكن والبنى المحمر . أما الثلاثة النويات الداخلية فهى تبدى بقاءً برتقالية أو صفراء تزايد كلما اتجهنا من الشمال إلى الجنوب . وفى جنوب كاليفورنيا يلتقى طرفا السلسلة حيث يمثل « إنساتينا انساتينا إسكشولتزى » القسم الساحلى، ويمثل « انساتينا ١ . كروسياتور » و « إنساتينا ١ . كلاوبرى » القسم الداخلى . والاختلاف بين هذه النويات واضح جداً . وكان بحث « ستينز » الأول قائماً على دراسة ٢٠٣ عينات من إسكشولتزى و ١٥ عينة من كروسياتور و ٤٨ عينة من



(شکل ۱۰۲) توزیع انسانی ایران (عن ستینز)

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

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

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

المراجع :

- Huxley, J. S. (Ed.), 1940. "The New Systematics," Oxford University Press. A valuable collection of essays on many aspects of taxonomy.
- Mayr, E. (Ed.), 1957. "The Species Problem," American Association for the Advancement of Science, Washington, D.C. Another valuable collection of essays by many specialists. (Sonneborn.)
- Stebbins, R. C., 1949. "Speciation in Salamanders of the Plethodontid Genus *Ensatina*," *Univ. Calif. Publ. Zoöl.*, 48, 377-526.
- Stebbins, R. C., 1957. "Intraspecific Sympatry in the Lungless Salamander *Ensatina eschscholtzii*," *Evolution*, 11, 265-270. These two papers by Stebbins form the basis of the above discussion of the *Ensatina* Rassenkreis.

الفصل الثامن عشر الوسائل العازلة وتكوين الأنواع

كثيراً ما كان داروين ومعاصروه يفكرون في الاحتمال القائل بأن الاختلافات التي تكون المواد الخام للتطور قد « تغرق » أو تختفى عن طريق التزاوج مع الطراز الأصلي ، ونتيجة لذلك فإنه لا يمكن أن يحدث تغير فعلي في النوع إلا إذا حيل دون وقوع مثل هذا التهجين وذلك بعزل الأفراد التي تحمل الاختلافات الجديدة عن مجموعة أبويها . وقد كانت هذه الفكرة مبنية على نظرية قبل مندلية للوراثة تعرف بنظرية « الخلط » ؛ ومؤداها أن النتائج لا بد أن يكون دائماً وسطاً في صفاته بين الأبوين. ولو أن هذه النظرية كانت سليمة لنتحتم أن يؤدي تكرار إعادة توزيع مجموعة المهجائن بالطراز الأصلي إلى اقتراب أوثق إلى ذلك الطراز الأصلي . وفي رأي موريتز فالجنز (١٨٦٨) أصبح انعزال السلالات المتباينة هو الشرط الضروري ، والسبب الذي لا محيص عنه لتكوين الأنواع .

الوراثة المندلية والانعزال وتكوين النويجات

وبظهور مبادئ الوراثة المندلية وتقدمها أصبح من المتعذر الدفاع عن فكرة داروين وفالجنز الأصلية . فالصفة التي تحلدها جينية من الجينات لا يمكن أن يقضى عليها بالتهجين مع الطراز الأصلي : إنها قد تصبح متباينة الأزواج ، ولكن احتمال عودة ظهور تماثل الأزواج يظل قائماً باستمرار . وهكذا قد تصبح الجينة موزعة توزيعاً متساوياً في نوع من الأنواع بحيث لا يمكننا أن نلاحظ أى اتجاه نحو تكوين نوع ، على أن هذا لا يؤدي إلى فقدان الجينة ولا الطراز الذي هي مسؤولة عنه . ومع أن التزاوج مع الطراز

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

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

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

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

الوسائل العازلة

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

لا ينتج التزاوج سوى عدد قليل من النسل ، أو هو لا ينتج نسلًا على الإطلاق .

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

وحتى كمية صغيرة من الماء المالح تشكل حاجزاً يكاد يكون مطلقاً بالنسبة للبرمائيات . ولذا السبب فإن جزر المحيط الهادى تكون عادة غير مأهولة بالبرمائيات إلا في الحالات التي عمد فيها الإنسان إلى إدخالها ، كما هي الحال في جزر هاواى مثلاً . وتعمل المياه المالحة أيضاً على الفصل بين عديد من أنواع أسماك المياه العذبة . فنحن نجد على سبيل المثال أن كثيراً من مجارى

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

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

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

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

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

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

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

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

ولا شك أن غريزة العودة إلى الوطن التي يمتاز بها كثير من الطيور المهاجرة لدى من الأمور المعروفة الشائعة . ومن الواضح أن هذا أيضاً من العوامل التي تعمل على تحديد الانتشار العشوائي . وقد كتبت تقارير كثيرة عن غريزة العودة إلى الوطن في فقاريات أخرى ، بل وفي بعض اللافقاريات وقد يكون للبيضان الاجتماعى لبعض الأنواع تأثير مماثل . ففي الإوز لا تنشتت المجموعات الأسرية في نهاية فصل التعشيش ، وإنما هي تهجر سوياً ولا تتفرق إلا بعد العودة إلى أرض التعشيش في العام التالي . وتكون نتيجة ذلك درجة عالية من التزاوج الداخلى (تزاوج الأقارب) .

تقييم التزاوج العشوائى : إن العوامل الرئيسية التي تحد من التزاوج العشوائى في غياب الانفصال الجغرافى هي الاختلافات البيئية ، واختلافات السلوك والاختلافات الميكانيكية في أعضاء الجماع . والاعمالان الأولان قائمان على أسس قوية ، وسوف نتعرض لهما بشيء من التفصيل ، أما العامل الثالث فإن الأدلة على ثبوته محدودة .

ومن الطرز الهامة للاختلاف البيئى بين النوبيات (أو بين الأنواع) والتي قد تفضى إلى منع التزاوج بينها هو اختيار كل نوع لبيئة تختلف عن تلك التي يختارها النوع الآخر مما تكون نتيجته ألا تتقابل الأزواج المحتملة من الجماعات المختلفة بالرغم من أنها تعيش في نفس المنطقة بشكل عام. فقد وجد « دابيس » على سبيل المثال أن المحالين اللذين يقطعهما نوبعان من « بيروميكس مانيكيولاتس » يتداخلان في شمال ميتشييجان ومع ذلك فليس هناك دليل على وقوع التزاوج بينهما في الطبيعة بالرغم من أنهما يتزاوجان في المعمل . وتعيش إحدى هاتين السلالتين في الغابات أساساً ، أما السلالة الأخرى فتقطن الشواطئ الرملية . وقد قام « ميورى » بدراسة حالة مشابهة في نفس النوع في حدائق جلاسيار الوطنية ، فوجد أن إحدى السلالتين تلزم الغابات بينما تلزم الأخرى البرارى . ويمثل ثعبان الماء الشائع المسمى « ناتريكس سبيدون » حالة مقابلة في فلوريدا حيث تقرب سلالاته التي تعيش في الماء العذب من

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

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

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

والانعزال الموسمي معروف أيضاً بين الحيوانات . ومن المعروف بشكل عام أن موسم التزاوج في الفقاريات ذوات الدم الحار يكون طويلاً نوعاً . وأن المواسم الخاصة بأنواع عديدة تنتمي إلى مجموعة واحدة قد تنفق بعضها مع بعض . أو هي تتداخل إلى حد بعيد . ومع هذا فإن « ماير » يسوق عدة أمثلة من الطيور يبدو أن للانعزال الموسمي أثراً فعالاً فيها . أما في الفقاريات ذوات الدم البارد وفي اللافقاريات فإن مواسم التزاوج قد تكون مملوذة جداً ، وبذلك يكون الانعزال الموسمي ذا أثر فعال جداً فيها . ففي شمال شرق الولايات المتحدة قد تتزوج كل من الضفادع المعروفة باسم « رانا كلاميتانس » و « رانا بيبينس » و « رانا سيلفاتيكيا » في نفس البركة . على أن الذي يحدث بشكل عام هو أن يبدأ نوع سيلفاتيكيا في التزاوج قبل أن يبدأ النوعان الآخران في الظهور في البرك . وقد لا يبدأ نوع كلاميتانس في التزاوج قبل أن يفرغ النوعان الآخران منه . وتشكل درجة حرارة الماء العامل الحاسم في تحديد الموعد الذي يبدأ فيه كل نوع تزاوجه . ويبدأ نوع « رانا سيلفاتيكيا » في النقيق عند درجة حرارة منخفضة نسبياً تقرب من 44° فهرنهايت في جنوب ولاية ميتشيغان ولعله يتزاوج عند درجات حرارة لا تزيد عن هذه إلا قليلاً . أما « رانا بيبينس » فهي تبدأ في التزاوج عندما تصل درجة حرارة الماء إلى 55° فهرنهايت أو أكثر قليلاً . ولا تظهر « رانا كلاميتانس » في البرك حتى ترتفع درجة حرارة الماء إلى ما فوق 60° فهرنهايت ، ولم يعين أحد بعد درجة الحرارة الصغرى للتزاوج في هذا النوع . والواقع أن التهجين بين هذه الأنواع الثلاثة يفشل في المراحل الجنينية المبكرة ، على أنه من المحتمل

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

نقص الإخصاب : والفئة الأخيرة من الوسائل العازلة تتضمن تلك الوسائل التي تعمل من خلال نقص الإخصاب . وتنقسم هذه الوسائل عادة إلى العقم « بين النوعي » الذي يشمل الاختلاف في إنتاج جيل أول ، ثم عقم الهجين الذي ينتج فيه جيل أول ، ولكن هذا الهجين يكون عقيمًا وبذلك لا ينتج عنه جيل ثان . على أن هذه المسألة مبالغ فيها حتى عند هذا الحد من مقالاتنا ، ذلك لأن هذه الظاهرة ليست مطلقة . فالخصوبة قد تنقص دون أن ينتج عن ذلك عقم مطلق ، وهذه هي الحالة الشائعة على نطاق واسع خاصة بين النباتات . والمراجع المنشورة التي تتناول العقم « بين النوعي » عظيمة الوفرة وتمتد إلى الوراثة حتى عهد أرسطو . وبينما يتعذر علينا أن نقدم موجزاً لها هنا فإننا سوف نقدم فيما يلي مناقشة لبعض الحقائق البارزة التي تتعلق بهذا الموضوع . من الممكن أن يكون العقم « بين النوعي » ناتجاً عن إخصاب حبة اللقاح أو الحيوان المنوي في بلوغ البويضة النباتية أو الحيوانية ، كما أنه يمكن أن يكون راجعاً إلى إنتاج لاقحة أو زيجوت غير قادر على الحياة . والطرز الأول شائع على وجه الخصوص بين النباتات . فكثيراً ما يحدث أن يبطئ نمو أنابيب اللقاح في حالات التزاوج « بين النوعي » أو أن تنفجر أنبوبة اللقاح مما يؤدي إلى تعذر الإخصاب . فإذا كان النوعان المتزاوجان لا تربطهما إلا قرابة نائية فإن أنابيب اللقاح قد لا تنمو على الإطلاق . أما إذا كان أوثق قرابة فإن أنابيب اللقاح قد تنمو بمعدل أبطأ من ذلك الذي نجده في الحالات الطبيعية ، ونتيجة لذلك فإنه إذا حدث أن لقح النوع أ مثلاً بحبوب لقاح مستمدة من فردين أحدهما ينتمي إلى النوع أ والآخر ينتمي إلى النوع ب لوجدنا من الوجهة العملية أن جميع عمليات الإخصاب تتم بين فردي النوع الواحد (أ × أ) ، ولا تتم عمليات إخصاب بين النوعين المتباينين (أ × ب) . ويرجع السبب في هذا إلى أن حبوب لقاح أ تنمو بمعدل طبيعي على أقلام

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

أما انفجار أنابيب اللقاح فهو محتمل الحدوث على وجه خاص في حالات
التزاوج التي يكون اللأب فيها عدد من الكروموسومات أكبر من ذلك الذي
للأم . وحيثما كانت أعداد الكروموسومات في النوعين متساوية فإن نسبة عدد
الكروموسومات في القلم إلى عدد الكروموسومات في أنبوبة اللقاح تكون
٢ : ١ (العدد المضاعف : العدد النصفى) . أما عندما تقترب النسبة من
١ : ١ فإن ذلك يؤدي عادة إلى انفجار أنابيب اللقاح . ويكون هذا الأمر
محتمل الحدوث عادة على وجه خاص في حالات التزاوج بين الأنواع ذات
التضاعف الكروموسومي المتعدد (انظر فصل ١٩) ، وفي أسلافها من الأنواع
ذات التضاعف الكروموسومي المزدوج . فالبادي مثلاً أن الطباقي التجاري
واسمه العلمي « نيكوتينا تاباكام » وعدد كروموسوماته ٤٨ . شتق من نوعي
« نيكوتيانا سيلفستريس » و « نيكوتيانا تومنتوزا » ، ولكل منهما ٢٤
كروموسوماً . ومن السهل التهجين بين أي من النوعين الأخيرين وبين نوع
تاباكام على شريطة أن يكون تاباكام هو الفرد الأم . وعندئذ تكون النسبة بين
كروموسومات القلم وكروموسومات أنبوبة اللقاح هي ٤ : ١ . أما إذا جرت
محاولة التهجين باتخاذ تاباكام كأم (أي استخدمت حبوب لقاحه في إخصاب
بويضات أي من النوعين الآخرين) فإن النسبة تكون ١ : ١ فإن التزاوج
أو التهجين ينفق عادة نتيجة لانفجار أنابيب اللقاح . وفي بعض الحالات
يمكن إثبات أن انفجار أنابيب اللقاح ينتج عن زيادة الضغط الأسموزي في

أنبوبة اللقاح عنه في القلم . وبالرغم من أن هذا الأمر له علاقة بعلمد الكروموسومات فإن من الواضح أن الضغط الأسموزى الأكثر ارتفاعاً في أنابيب اللقاح هو عبارة عن أثر فسيولوجى للطراز الجينى وليس أثراً مباشراً لعدد الكروموسومات ؛ وذلك لأن الكروموسومات لا توجد أبداً في أعداد تكفى لإحداث آثار ذات بال على الضغط الأسموزى . ولسنا نعرف بوجود أمثلة مقابلة تماماً في عالم الحيوان . بيد أن « سيربيروفسكى » قد أثبت أن تركيز أيون الأيدروجين والضغط الأسموزى للإفرازات المهبلية في ثدييات مستأنسة مختلفة تبدى اختلافات صغيرة ولكنها ثابتة . وتؤدى عمليات التلقيح الصناعى بين الأنواع بنقل الحيوانات المنوية من ذكر إلى أنثى نوع آخر إلى موت تلك الحيوانات المنوية ، وقد يكون هذا ناتجاً عن عدم توافق أسموزى . وبعد أن تتكون لقيحة أو زيجوت هجين فليس هناك ضمان بأنها سوف تصل إلى طور البلوغ ؛ إذ أن الموت قد يلحق بها في أى طور من أطوار تكوينها . ففي التزاوج « بين الفصائل » لقنافة البحر تلفظ الكروموسومات الآتية من الأب وتموت اليرقة الناتجة ذات العدد النصفى من الكروموسومات في مرحلة مبكرة . وفي التزاوج بين نبات « داتورا سترامونيا » ونبات « داتورا ميتيل » (أعشاب جيمسون) تسير عملية التكوين حتى مرحلة الثماني خلايا ثم تتوقف . ويبدو في كثير من الهجائن النباتية أن الموت ينتج عن قصور في العلاقة الغذائية بين الإندوسبرم أو السويداء وبين الجنين ؛ إذ أن الأجنة التى تستخرج من البذرة وتربى على وسط غذائى صناعى لا تموت كتلك التى ترك في البذور ، وإنما تنمو لتصل إلى طور البلوغ . وقد تكون النباتات البالغة التى يحصل عليها بهذه الطريقة في شدة وقوة النوعين اللذين ينتمى إليهما الأبوان .

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

عالمى التوزيع مستخدماً فى ذلك المجموعات الهائلة الموجودة فى معمل بابكوك .
 عندما يهجن « كريبيس كابلاريس » مع « كريبيس تكتورم » فإن النتيجة
 تعتمد على أية سلالة من النوع الأخير استخدمت فى التهجين . ويكون الجيل
 الأول المستمد من بعض السلالات سليماً تماماً . أما من بعض سلالات أخرى ،
 فإن الجيل الأول يشمل نباتات سليمة تماماً . وأخرى تموت وهى فى طور الفلقة
 وذلك بنسبة ١ : ١ . ومن بعض آخر من السلالات تموت كل الذرية فى
 مرحلة الفلقة . ويبدو إذن أن نوع تكتورم له جينة تسلك عند التهجين مع نوع
 كابلاريس كجينة سائدة مميتة . ولقد فشلت كل الجهود التى بذلت للعثور
 على أى أثر لهذه الجينة على الطراز الظاهرى فى نوع تكتورم النقى ؛ بيد أنه قد
 وجد أن هذه الجينة تسلك كجينة سائدة مميتة فى تهجينات مع عدة أنواع أخرى
 من جنس كريبيس ومن الواضح أن هذه الجينة تعمل فى توافق مع التكوين
 الجينى لنوع تكتورم ولكن بطريقة غير معروفة . أما إذا اتحدت مع التكوين
 الجينى لنوع كابلاريس فإنها تكون من عدم التوافق إلى حد يفضى إلى الموت .
 وهناك حالة مشابهة مفهومة على وجه أكل من الحالة التى ذكرناها توأ :
 تلك هى الحالة التى اكتشفها بيلامى فى الأسماك الاستوائية . ففى سمكة القمر
 المعروفة باسم « زيفوفورس ماكولاتس » هناك جينة سائدة مرتبطة بالجنس
 يشار إليها بالحرف N تسبب زيادة فى كمية الصبغ الأسود . فالأسماك التى لها
 NN تكون أدكن لوناً من تلك التى لها Nn . وفى النوع الوثيق القرابة ذى
 الذيل السيفى والمسمى « زيفوفورس هيليرى » لا توجد سوى البديلة المتنحية
 لهذه الجينة . على أن النوعين يمكن التهجين بينهما . كما أن الجيل الأول الناتج
 عن تزاوجهما يكون خصباً أيضاً . وإذا استخدمت فى عملية التزاوج هذه
 أسماك قمر لها NN فإن الهجائن الناتجة ستكون جميعها Nn وستكون من
 جميع الأوجه الأخرى جامعة لمجموعة كروموسومية من كل من النوعين
 اللذين يندمى إليهما الأبوان . وكمية الصبغ الأسود الموجودة فى هذه الهجائن Nn
 تفوق تلك التى توجد فى سمكة القمر الأب (أو الأم) NN . وإذا ما عدنا
 فزوجنا هجائن الجيل الأول بأسماك ذات ذيل سيفى نقية nn فإن الجيل الناتج

يجب أن تكون ثلاثة أرباع كروموسوماته مستمدة من ذوات الذيل السيفي وسيكون بعض هذه أيضاً Nn . وفي هذه الأخيرة يتحول النسيج الصبغي إلى أورام ، ولذلك ففي إمكاننا اعتبار الجينة مميتة . فالجينة N إذن تنتج لوناً طبيعياً مغايراً في أسماك القمر النقية ، وهى تنتج في الهجائن تعبيراً أكثر تطرفاً لنفس الصفة . أما في طراز جيني أقرب إلى الذيل السيفي النقي فإن هذه الجينة N نفسها تنتج أثراً أشد تطرفاً، ألا وهو الأورام الميلانوتية أو السوداء، وبذلك فقد أصبحت جينة « بين نوعية » مميتة . وبمعنى آخر فإن الجينة التى تكون مفيدة أو على الأقل غير ضارة في خلفيتها الوراثية الأصلية قد تصبح مميتة في وضع وراثي مختلف . وليس من المعروف ما إذا كانت لهذه المعلومات أية صلة بحقيقة كون النموات الصبغية في الثدييات تكون أحياناً ندراراً لظهور السرطان .

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

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

بيد أن إخفاق الكروموسومات فى الاعتناق لا يمكن أن يشكل التفسير الكامل لعقم المهجين . وذلك لأن الأجهزة التناسلية للمهجين « بين الأنواع » كثيراً ما تكون بالغة الشذوذ . ففي المهجين بين « دروسوفلا ميلانوجاستر » و « دروسوفلا سيمبولانس » نجد أن الغدد التناسلية تكون أثرية وأن الانقسام الاختزالى لا يبدأ على الإطلاق . وهناك حالات أخرى يحدث فيها أن تعتنق الكروموسومات فعلاً ولكن المهجين يكون عقيماً بالرغم من ذلك . وقد وصف دوبرانسكى حالة ذات مغزى خاص فى المهجين بين « دروسوفلا بسودوأوبسكيورا » و « دروسوفلا بيرسيميليس » . فلو انتخبت للمهجين السلالات المناسبة فإن الاعتناق فى المهجين سوف يكون كاملاً . أما السلالات الأخرى فإنها تعطى اعتناقاً جزئياً أو هى لا تعطى أى اعتناق على الإطلاق .

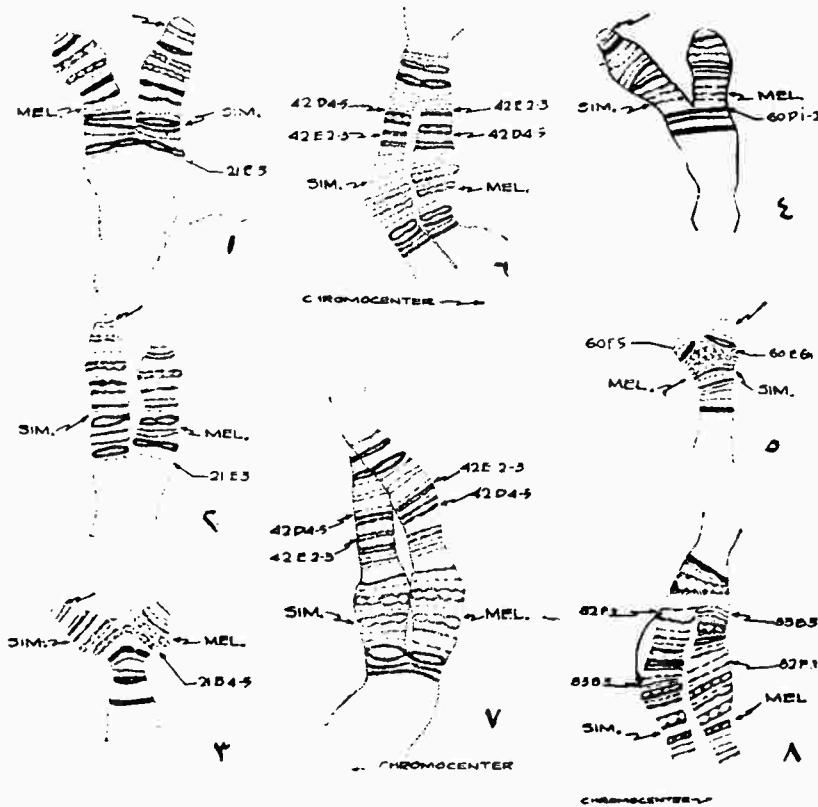
فلو أن الإخفاق فى الاعتناق كان هو العامل الأساسى فى عقم المهجين لتعين أن تكون المجموعة الأولى من المهجين خصبة . والمجموعة الثانية ذات خصب جزئى ، والمجموعة الأخيرة عقيمة جداً . ولكن واقع الأمر أن النتيجة تكون متماثلة دائماً . فانقسام النضج الأول يجرى طبيعياً حتى المرحلة الانتقالية . أما المرحلة الانفصالية فتكون بالغة الشذوذ وتنتج عنها خلية واحدة ذات نواتين . ولا يحدث الانقسام الثانى مطلقاً وتبدعى الطلائع المنوية العملاقة وتحلل . ومن الواضح إذن أن عقم المهجين قد يحدث من اضطراب يقع عند أى نقطة فى سلسلة العمليات الطويلة المعقدة التى تمتد من الزيجوت أو اللاقحة حتى الجاميطات الناضجة والى يكون الهدف منها إنتاج الجيل التالى .

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

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

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

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



(شكل ١٠٣) إخفاق الاعتناق بسبب التغير في الترتيب الكروموسومي في هجين بين « دروسوفيل ميلانوجاستر » و « دروسوفيل سيميلانس » . وقد وضع في كل شكل النوع الذي استمدت منه كل قطعة كروموسومية . وهناك أرقام وضعت لتمييز الشرائط بالنسبة للخريطة القياسية لكروموسومات الخنثى المعاكسة في « دروسوفيل ميلانوجاستر » . (عن هورتون في كتاب علم الوراثة) .

غالب الأمر المسئولة عن تثبيط الاعتناق في تلك المناطق . وقد خلص هورتون من ذلك إلى أن تمايز « دروسوفيللا ميلانوجاستر » و « دروسوفيللا سيحولانس » من سلفهما المشترك قد تضمن تغيرات ترتيبية في الكروموسومات تبلغ أربعة وعشرين تغييراً .

التغيرات الترتيبية في الكروموسومات كوسائل عازلة

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

أمثلة من دروسوفيللا : إن المتطلب الأساسي لوسائل العزل الوراثة

« بين النوعية » هو أن يكون كلا الطرازين المتماثلين الازدواج (النوعان النقيان) مكتملي الخصب ، في حين يكون الهجين على جانب عظيم من العقم أو عقياً كلية . ونحن نجد بشكل عام أن التغيرات الترتيبية في الكروموسومات التي تدرس في المعمل لا توفى بهذا المطلب : فبينما تبدى الطرز المتباينة الازدواج نقصاً في الإخصاب نجد أن التغيرات الترتيبية المتماثلة الازدواج تكون عادة غير قابلة للحياة في الدروسوفيللا (ولكن كثيراً ما يكون الأمر على غير ذلك في النباتات) . على أن هناك حقيقة تثبت أن الأمر لا يشترط أن

يكون كذلك ألا وهي أننا نعرف عن وجود أنواع تامة الخصوبة في الطبيعة بالرغم من أنه يمكن إثبات أن كروموسوماتها قد اعترتها تغيرات ترتيبية بالنسبة لبعضها البعض . وفي المثل الذي أوردناه آنفاً إذا اعتبرنا أن « دروسوفلا ميلانوجاستر » قد احتفظت بالنمط الكروموسومي للسلف (وهو افتراض عرفي) فلا بد إذن أن تكون « دروسوفلا سيميولانس » متماثلة الازدواج بالنسبة لما يربو على عشرين تغييراً ترتيبياً تشمل على وجه التأكيد انقلابات وانتقالات غير سليمة . كما يحتمل أنها تشمل أيضاً تضاعفات وحذفاً . ومن الواضح إذن أنه بينما تكون معظم التغيرات الترتيبية ضارة . مثلاً في ذلك مثل معظم الطفرات الجينية . إلا أن هناك احتمالاً بأن يؤدي تغير ترتيبى خاص أو مجموعة من التغيرات الترتيبية إلى إقامة نظام وراثى جديد متناسق يمكن الحفاظ عليه في حالة متماثلة الازدواج ، كما أنه يكون معزولاً عن الطراز الأبوى عن طريق عقم الهجائن . وتثبت أزواج الأنواع - مثل « دروسوفلا ميلانوجاستر » و « دروسوفلا سيميولانس » - أن هذا قد يحدث فعلاً في تكوين الأنواع الموجودة اليوم .

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

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

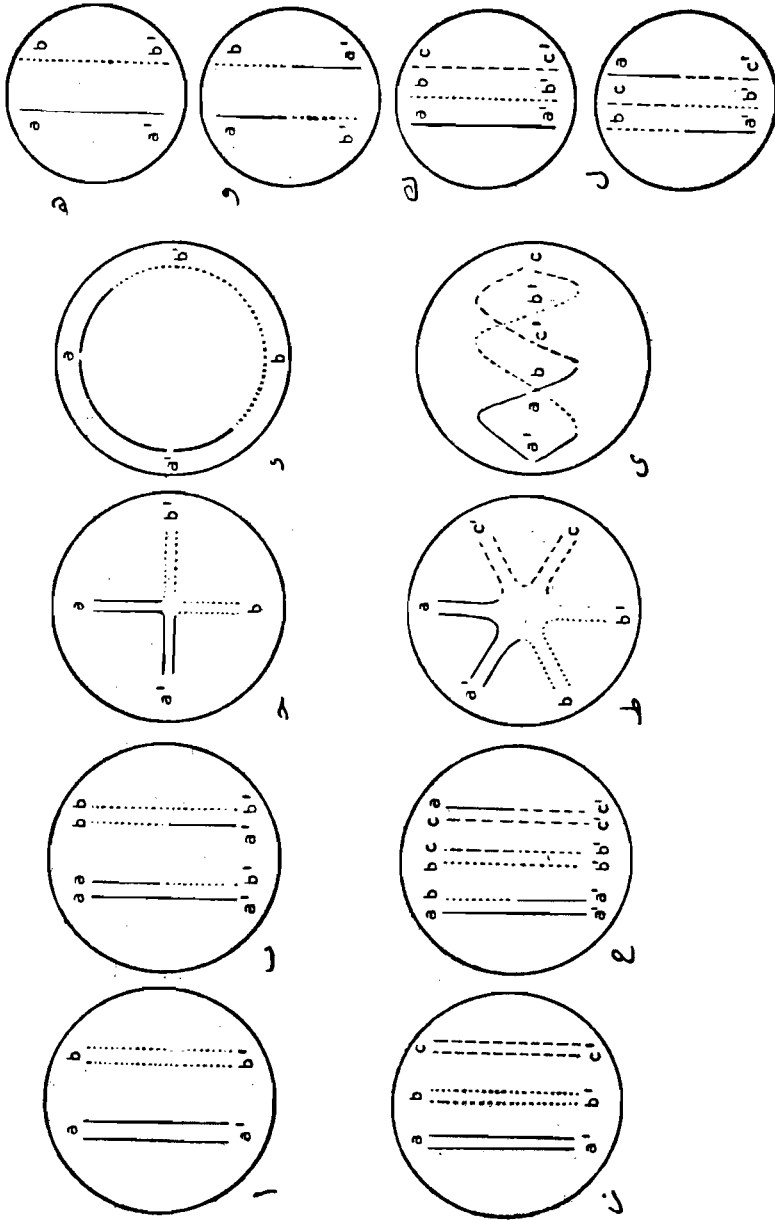
سرعان ما أصبح من الواضح أن بعض جوانب السلوك الوراثي للإنوثيرا كانت على درجة كبيرة من الشذوذ . فهناك نوع واحد هو « إنوثيرا هوكيرى » الذى يستوطن الساحل الباسيفيكي لأمريكا الشمالية يسلك من الناحية الوراثة كنبات نموذجي . ولهذا النبات أزهار كبيرة ويتم فيه عادة الإخصاب الخلطى . أما بقية الأنواع فتوجد شرق جبال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

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

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

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

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



(شكل ١٠٤) سلك مركبات الانتقال غير السليم خلال الانقسام الاختزالي : أ - زوجان من الكروموسومات لا يتعرضان لانتقال غير سليم . ب - انتقال سليم متباين الازدواج بين زوجين من الكروموسومات ج - ترتيب الكروموسومات في أثناء الطور التزاوجي في زيجوت متباين الازدواج تعرض لانتقال غير سليم . د - حلقة المرحلة الانتقالية وفيها تقع الكروموسومات التي تعرضت لانتقال غير سليم في مواضع متبادلة مع تلك التي لم تتعرض لانتقال غير سليم . هـ ، و - نوعا ←

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

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

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

→ الجاميطات التى تتكون نتيجة للانفصال المتبادل . س - ثلاثة أزواج من الكروموسومات لم تتعرض لانتقال غير سليم . ص - انتقال غير سليم ثلاثى . ط - الصور التزاوجى فى الزيجوت المتباين الأزواج الذى تعرض لمركب انتقال غير سليم . لاحظ أن القسم الأوسط من كل كروموسوم غير معتق . ط - المرحلة الانفصالية المبكرة ويظهر فيها الانفصال المتبادل للكروموسومات . ف ، ق - الطرازان من الجاميطات اللذان يتكونان نتيجة للانفصال المتبادل .

لا ينتج عنه إلا نباتات من الطراز الأبوى ، كما لا تكون نسبة البذور القابلة للحياة سوى ٥٠ في المائة . وعندما يهجن هذا النوع مع « إينوثيرا هوكيرى » تنتج هجائن توأمية ، وهذا يتيح لنا إمكانية إثبات الاختلافات الوراثية بين المركبين الكروموسوميين في « إينوثيرا لاماركيانا » . ويعرف المركبان الكروموسوميان الموجودان في هذا النوع باسم جودنس وفيلانس . ويحمل جودنس الجينة المميّزة ١ . أما فيلانس فيحمل الجينة المميّزة ٢ . ويحمل كل منهما البديلة العادية للجينة المميّزة التي يحملها الآخر . وكنتيجة لذلك تموت اللقائح ج . ج و ف . ف . أما اللقائح ج . ف فيكتب لها البقاء . وعند الاعتناق تكون كروموسومات « إينوثيرا لاماركيانا » حلقة من اثني عشر كروموسوماً بالإضافة إلى زوج من الكروموسومات . وليس هذا يعنى أن كل كروموسومات المجموعة الواحدة تكون عادية وأن ستة من كروموسومات المجموعة الأخرى قد تعرضت لانتقالات غير سليمة . فإذا اعتبرنا أن « إينوثيرا هوكيرى » هي النوع القياسى لوجدنا أن هناك كروموسومات تعرضت لانتقالات غير سليمة في كل من مركبي جودنس وفيلانس . ولو أننا رمزنا إلى كروموسومات « إينوثيرا هوكيرى » بالرموز أ . آ . ب . ب . ج . ج . د . د . هـ . هـ . و . و . ي . ي . لأصبح في إمكاننا أن نصف كروموسومات الأنواع الأخرى من إينوثيرا على أساس انتقالات غير سليمة في هذه المجموعة القياسية . ويتكون مركب فيلانس كالتالى أ . آ . ب . ب . ج . ج . د . د . هـ . هـ . و . و . ي . ي . وتسمح المعلومات المتوافرة بوضع تفسيرين محتملين لترتيب مركب جودنس كالتالى :

أ . آ . ب . و . ج . ج . د . و . هـ . ب . د . ي . هـ .
أو أ . آ . ب . و . ج . ج . د . ي . هـ . ي . هـ . ب . و . د .
ويحتاج الأمر إلى مزيد من البيانات حتى يمكننا أن نحدد أى هذين التركيبين هو الصحيح .

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

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

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

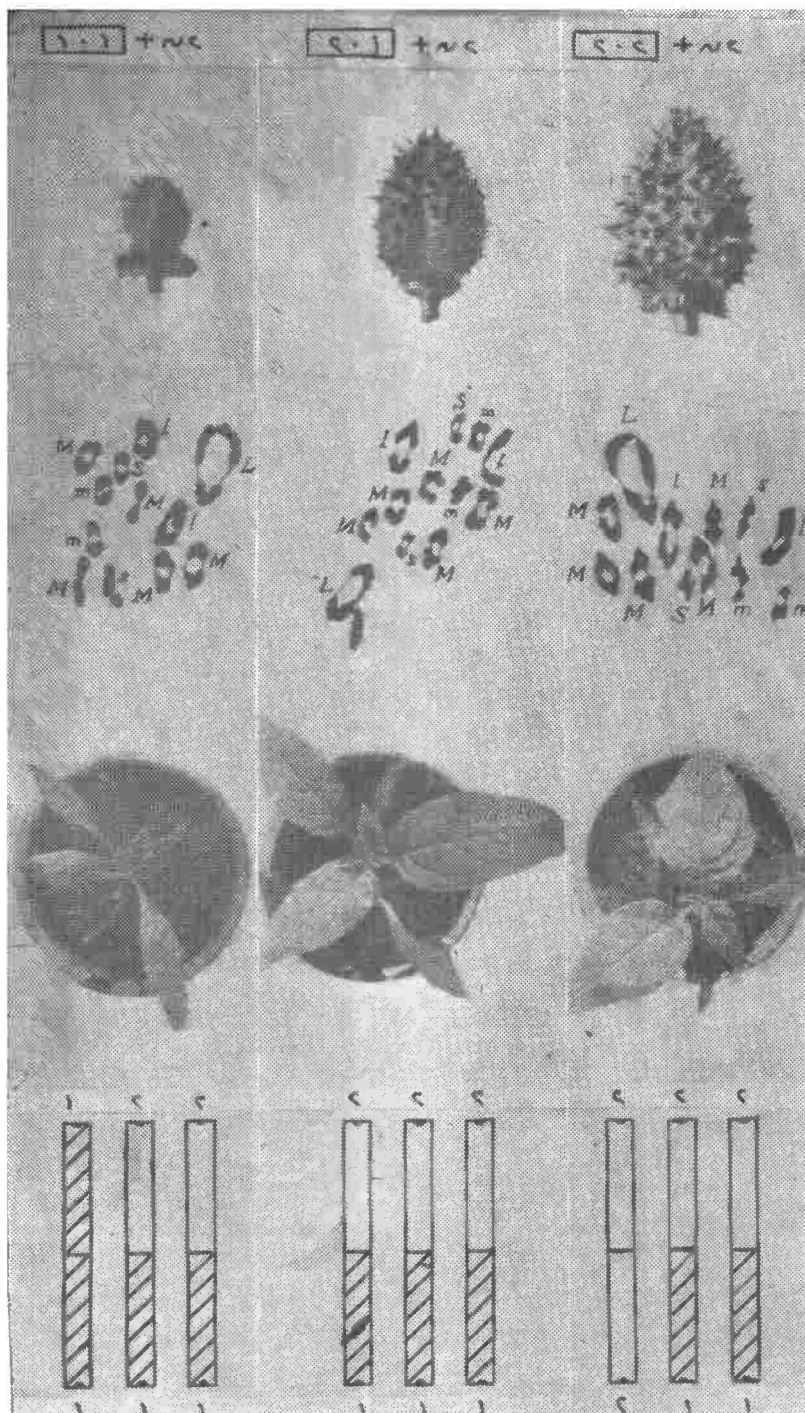
وفي هذا الجنس تتركز الاختلافات الوراثية بين المجموعات الكروموسومية في تلك الأجزاء التي لا تعتنق ، ولذلك تكون المجموعات الجينية التي تميز المجموعات الكروموسومية المتباينة على درجة عظيمة من الثبات . وفي حالات نادرة يحدث العبور في الأجزاء الوسطية من الكروموسومات ، وعندئذ تنشأ مزائج أوتوليفات من الصفات مختلفة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

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

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

وليس ٢٤ كما هي العادة في زيجوتات هذه النباتات . وقد تعترى هذه الظاهرة أياً من الاثنى عشر زوجاً من الكروموسومات . ويعتمد الطراز الظاهري للنبات على أى هذه الكروموسومات هو الذى يوجد ثلاثياً . ويعرف كل منها « بالطراز الأول » . وبالرغم من أن أى نوع من الثلاث الكروموسومى يسبب تغيرات في الطراز الظاهري تعترى جميع أجزاء النبات إلا أنها تسعى على أساس التغيرات التى تعترى مورفولوجية محافظ البذور . وعند الانقسام الاختزاني يجب أن يذهب الكروموسوم الزائد إلى نصف الجاميطات . او الأمشاج على أنه يميل إلى التخلف عن بقية الكروموسومات في حركتها أثناء بعض مراحل الانقسام . وتكون النتيجة أحياناً أن يتحالى في السيتوبلازما ويقضى عليه . وبذلك فإن أقل من نصف الجاميطات التى ينتجها نبات ذو ثلاث كروموسومى تنقل حالة الثلاث الكروموسومى . ولما كانت الحالة $n + 1$ قاتلة لحبوب اللقاح فإنها لا يمكن أن تنتقل إلا خلال البويضات . ومثل هذه النباتات ذات الثلاث الكروموسومى التى يوجد فيها كروموسوم كامل وطبيعى في حالة ثلاثية تعرف بأنها ذات ثلاث كروموسومى أولى . وحالات الثلاث الكروموسومى الأول الاثنى عشرة معروفة جميعها في الداتورا .

على أن الثلاث الكروموسومى الثانوى معروف أيضاً . وفيه يكون الكروموسوم الزائد مثلاً بنصف كروموسوم فقط . على أن هذا النصف يكون مضاعفاً (شكل ١٠٥) . ويكون وجود هذه الكروموسومات على ذلك النحو مرتبطاً بطراز ظاهري مميز . وهناك ٢٤ حالة ثلاث كروموسومى ثانوى محتملة . على أنه لم يعثر عليها جميعاً . وأخيراً هناك أيضاً حالات ثلاث كروموسومى ثلاثى يكون فيها الكروموسوم الزائد نتجاً عن انتقال غير سليم ويكون مبدئياً من نصفى كروموسومين مختلفين . ويكون كل من هذه الحالات مميزاً كذلك بطراز ظاهري خاص . وفي أثناء الانقسام الاختزاني يربط الكروموسوم الزائد الجسمين الرباعين اللذين يناظرهما معاً فتتكون بذلك حلقة من خمسة كروموسومات على صفيحة المرحلة الانتقالية .



(شکل ۱۰۵)

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

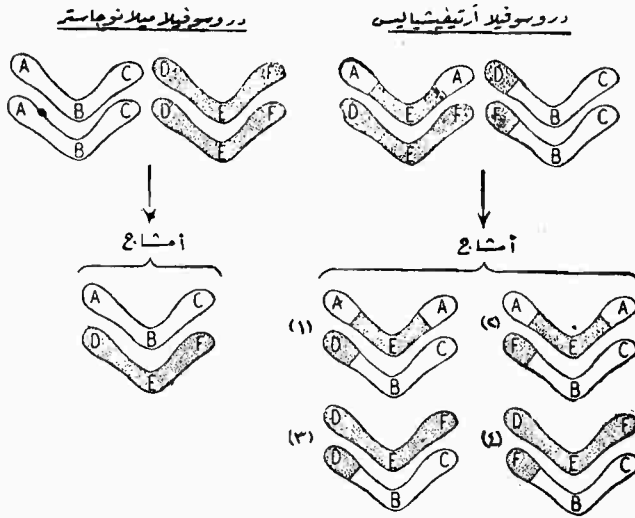
ويعود بنا هذا إلى السؤال الذي بدأت به هذه المناقشة ألا وهو : إلى أي مدى تعمل التغيرات الترتيبية في الكروموسومات كوسائل عازلة وراثية ؟ وهل هي مسئولة أيضاً عن الاختلافات في الطراز الظاهري الأنواع التي تربطها صلات القرابة ؟ أم أن هذا أمر يرجع إلى التراكم المستقل للطفرات الجينية ؟ فيما يتعلق بالسؤال الأخير يتفق رأى علماء الوراثة جميعاً على أن تأثير مواضع الجينات ينتج عن التغيرات الترتيبية في الكروموسومات . على أن دراسة الكثير من التغيرات الترتيبية لم تؤد إلى إمضة اللثام عن أدلة على وجود تأثيرات مواضعية مقابلة . ويصلق هذا القول بصفة خاصة على الذرة التي تعد أكثر ما درس من النباتات من الوجهتين الوراثة والخلوية . ولذلك فإن

→ انتثالث الكروموسومى فى الذاتورا : يبين العمود الأوسط محفظة البذور وكروموسومات الانقسام الاختزالي والنبات نفسه فى حالة انتثالث الكروموسومى الأول ٢ + ٢ ، ١ المعروف باسم « الملقوف » . ويبين العمود الأيسر إحدى حالات انتثالث الكروموسومى الثانوى فيها ٢ + ١ ، ١ المسماة « عذيلة الكريلات » . أما العمود الأيمن فيبين حالة انتثالث الكروموسومى الثانوى الأخرى فيها ٢ + ٢ ، ٢ أو المسماة « برغيف السكر » . (من بلاكسل أ . ف) .

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

أما فيما يتعلق بالسؤال الأخير فالخلاف في الرأي حوله أقل . ويبدو أنه ليس هناك مجال للشك في أن التغيرات الترتيبية في الكروموسومات تقوم فعلاً بوظيفة هامة في عزل الجماعات ذات القرابة بعضها عن بعض . وقد أجرى « كوزيفنيكوف » سلسلة من التجارب على هذه المشكلة كانت لها أهمية خاصة . فقد جمع في أصل واحد من « الدروسوفيل ميلانوجاستر » انتقالين غير سليمين بين الكروموسومين الثاني والثالث ، وبهذه الطريقة حصل على ما اعتبره نوعاً مخلقاً وأسماه « دروسوفيل أرتيفيشيالييس » (شكل ١٠٦) . وتكون « دروسوفيل أرتيفيشيالييس » أربعة طرز من الجميطات أو الأمشاج التي يتحد بعضها ببعض فينتج عنها ستة عشر طرازاً من اللقائح أو الزيجوتات . على أن أربعاً فقط من هذه الطرز الستة عشر من اللقائح هي التي يكتب لها البقاء . إذ أن الاثنى عشر طرازاً الأخرى تحتوي على حالات نقص وتضاعف كبيرين . وهي تكون معزولة تماماً عن النوع الأم - وهو دروسوفيل ميلانوجاستر - لأن كل الزيجوتات التي تتكون من التهجين بين النوعين تكون غير قابلة للحياة نظراً لما بها من نقص وتضاعف كبيرين . على أن « النوع » الذي تقتصر القدرة على الحياة فيه على ٢٥٪ من أفرادها ليس من المحتمل أن يكتب له النجاح في الطبيعة . بيد أنه إذا حدث أن قام تغير ترتيبي إضافي بتثبيت هذا الطراز الجيني وتوطيد دعائمه بحيث يصبح ذا قدرة على الحياة في الحالة المماثلة الازدواج لأمكننا عندئذ أن نقول بأننا نجحنا فعلاً في تخليق نوع حقيقي في المعمل عن طريق مجموعة موفقة من بضعة تغيرات ترتيبية في الكروموسومات .

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



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

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

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

أن الطفرة الجهازية وليس التراكم التدريجي للطفرات الصغيرة هي أساس ظهور الأنواع ، فبذلك فقط يصبح الانعزال الوراثي هاماً في نشوء الأنواع . أما بالنسبة للطرز الأخرى من الوسائل العازلة فمع أنها تكون ذات أهمية بالنسبة لبيولوجية النوع فهي لا يمكن أن تؤثر في تطوره بعد المستوى النوبي . والتغيرات الكروموسومية الحاسمة التي تشكل في وقت واحد أساساً للانعزال الوراثي وللتمايز في الطرز الظاهرية يمكن أن تنشأ في جماعة متصلة كما يمكن أن تنشأ في جماعة بدأ فيها الانعزال الجزئي فعلاً . وحتى في حالات الانعزال الطويل جداً الذي يكون قد تم بطرق أخرى ، قد لا يحدث الانعزال الكروموسومي الحاسم أبداً .

إخفاص الوسائل العازلة

كائناً ما كان الأسلوب الذي نتبعه في تقويم دور الوسائل العازلة فن الواضح أن من خصائصها الهامة إخفاؤها في بعض الأحيان . فالنوبيات والأنواع التي تكون منفصلة عادة بواسطة وسيلة واحدة أو عدة وسائل عازلة قد تنتج هجائن في بعض الأحيان . وقد تكون لهذه الهجائن دلالة بالغة . فإذا كان الحاجز القائم جغرافياً لكان من الأساسي على الكائنات أن تعبره أولاً حتى يمكن أن يحدث التهجين . وقد يتم هذا العبور عن طريق أحداث طبيعية أو بفعل الإنسان . ففي الحالة الأولى تندرج الأمثلة العديدة التي كانت فيها الجماعات منفصلة خلال العصور الجليدية وأخذت تتباعد في صفاتها أثناء تلك العصور ، ولعلها وصلت بذلك إلى المرتبة النوعية أو أنها لم تبلغ إلا مستوى النوبيات . وبانحسار التلججات عادت تلك الجماعات المتباعدة إلى الهجرة إلى مجالاتها القديمة ، وعندئذ قام احتمال حدوث التهجين . وقد قام ماير بتجميع المعلومات عن حالات عديدة من هذا النوع من فونة وسط أوروبا ، ومن طيورها على وجه خاص . ففي أثناء الثلج البليستوسيني تقدمت القمم الثلجية الاسكندنافية والألبية في وسط أوروبا فأصبحت المسافة بينهما ٣٠٠ ميل تقريباً . وكانت نتيجة ذلك أن اضطرت فلورة وفونة المناطق المعتدلة التي

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

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

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

في الولايات المتحدة إلى ثلاث جماعات غير متصلة . وتعرف إحدى هذه الجماعات، وهي التي تقطن معظم الولايات المتحدة شرق جبال روكي، باسم « بلاتانس أوكسيدنتاليس » . وتعرف الجماعة التي تقطن الجنوب الغربي باسم « بلاتانس رايتاي » ، والتي توجد في كاليفورنيا باسم « بلاتانس راسيموزا » وهناك أيضاً نوع مكسيكي . وتشيع شجرة الدلب اللندنية في غرب أوروبا حيث تزرع لما لها من ظلال وارفة وهي تعرف باسم « بلاتانس أسيريفوليا » ، وتعتبر بشكل عام هجيناً بين « بلاتانس أوكسيدنتاليس » و « بلاتانس أورينتاليس » بالرغم من أن هذين النوعين لا يمكنهما المعيشة في غرب أوروبا اليوم . وكل أنواع جنس بلاتانس خصبة تماماً فيما بينها إذا ما زوجت صناعياً ، ومن العضلات الصعبة الحکم على ما إذا كانت الحواجز البيئية أو غيرها من أنواع الحواجز تعمل على الحد من قابلية هذه الأنواع على التزاوج إذا لم يعتمد الإنسان إلى زرع الهجائن بنفسه . وكثيراً ما ثار النقاش حول احتمال كون التهجين قد يؤدي إلى تكوين أنواع جديدة . وبالنسبة لأولئك الذين يقبلون « بلاتانس أسيريفوليا » على أنه نوع حقيقي فإنه يعد مثلاً واضحاً في هذا الشأن ولكن أقل ما يمكن أن يقال هنا هو أن أنواع بلاتانس أقل وضوحاً من الأنواع الحقيقية النموذجية ، كما أننا لا نستطيع أن نستقي من المصادر الأخرى إلا القليل جداً من التأييد للفكرة القائلة بنشوء الأنواع عن طريق التهجين . وهناك استثناء هام سوف نناقشه في الفصل القادم من هذا الكتاب ، ألا وهو النباتات ذات التضاعف الكروموسومي المتباين .

التهجين الداخلي : وهناك نتيجة أكثر أهمية ينبثق عنها التهجين بين الأنواع ، وتلك هي التي أطلق عليها أندرسون اسم « التهجين الداخلي » . والواقع أن ما في هذا الاسم من هبة لا يتناسب مع بساطة تلك الظاهرة . إذا نشأ هجين طبيعي ، فمن المحتمل جداً أنه لن يتزاوج مع هجين آخر وإنما سيكون تزاوجه مع فرد يفتحي إلى نوع أحده الأبوين النقيين . وكنتيجة لهذا التهجين العكسي فإن بعض جينات كل من نوعي الأبوين سوف « تتداخل »

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

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

ويرجع السبب في ذلك إلى أن الهجائن يحتفل أن تتطلب بيئات متوسطة بين تلك التي تكيف لها كل من النوعين الأبوين . وهو لهذا يشير إلى « تهجين البيئة » . ويحتفل أن تتكون مثل هذه « البيئات الهجينية » حينما عمدا الإنسان عن طريق مناشطه المتعددة الجوانب إلى إحداث اضطراب في الطبيعة وهو بذلك يسهل تبادل الاختلافات الجينية بين الأنواع القريبة الصلة، وهكذا يزيد من مدى الطرز التي يختار منها الانتخاب الطبيعي أكثرها صلاحية ٥

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

المراجع :

- Anderson, E., 1949. "Introgressive Hybridization," John Wiley & Sons, Inc., New York, N.Y. Still the major work on this subject.
- Dobzhansky, T., 1951. "Genetics and the Origin of Species," 3rd Ed., Columbia University Press, New York, N.Y. (Dice and Blossom, Spieth.)
- Goldschmidt, R. B., 1940. "The Material Basis of Evolution," Yale University Press. New Haven, Conn. (Turel.)
- Mayr, E., 1942. "Systematics and the Origin of Species," Columbia University Press. New York, N.Y.

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

الفصل التاسع عشر

التضاعف الكروموسومي

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

التضاعف الكروموسومي كظاهرة أساسية في تطور النباتات

استنتج «وينج» أن أصلح تفسير لهذه الحقائق هو افتراض أن أكثر من نصف النباتات الراقية هي أنواع ذات تضاعف كروموسومي . أى إن العدد النصفى للكروموسومات فيها يتكون من اثنين أو أكثر من المجموعات الكروموسومية الأساسية التي توجد بعضها مع بعض في نفس الزوا . وهذه الظاهرة يمكن أن تحدث عن أحد طريقتين . فإما أن يوجد طقم نصفى واحد

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

إنتاج الطرز ذات التضاعف الكروموسومي بواسطة الكولتشيبي:

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

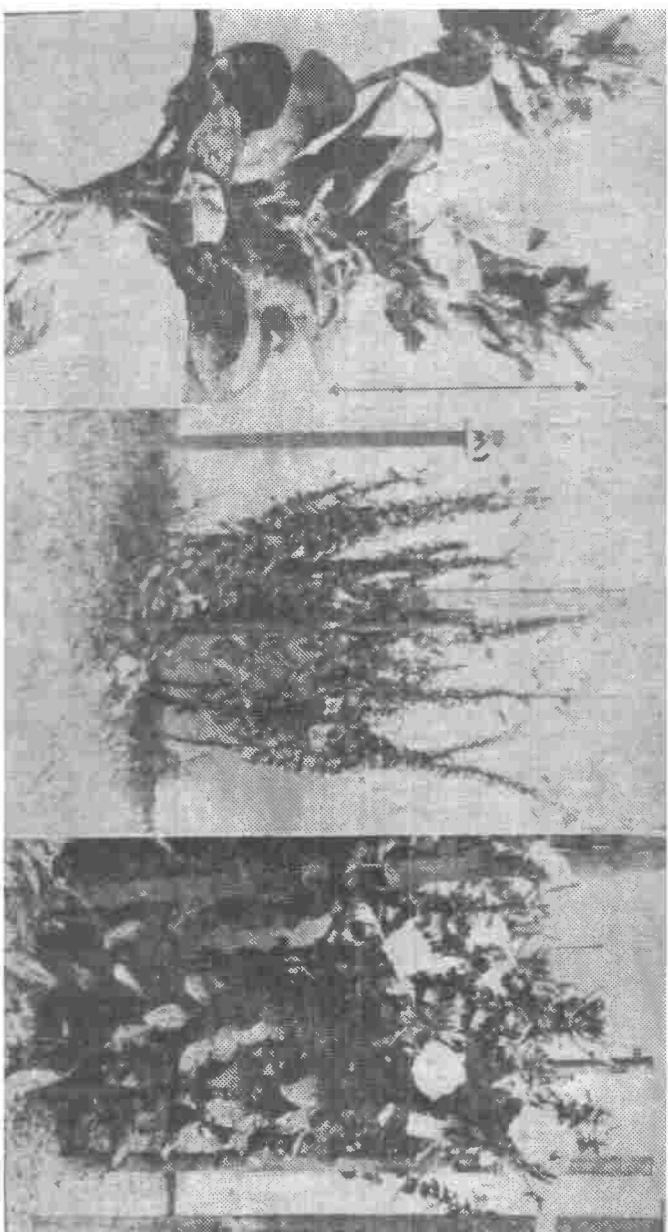
نبات كركم الخريف المعروف باسم « كولتسيكيم أو تمنال » . وقد كان المعروف منذ سنين عديدة أن هذا العقار يحدث اضطراباً في أيض الحمض النووى (وهو من المكونات الأساسية للكروموسومات وأجزاء أخرى من الخلية أيضاً) ، على أنه لم يصبح معروفاً أنه يشكل سماً بالنسبة لعملية الانقسام الفتيل إلا في عام ١٩٣٧ . والمرحلة التحضيرية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

الشكل العمرفى : إن الغالبية العظمى من الطرز ذات التضاعف

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

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

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



(شكل ١٠٧) إينويثيرا لاماركيانا ، الطراز القزم ، والماعى والمعادن (منقول بتصريح عن «أسس علم» وراثة» الطبعة الرابعة مؤلفيه سينوت ودان ودر بزانسكى (حقوق الطبع ، ١٩٥٠) .

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

التضاعف الكروموسومي الذاتي في التطور

لقد أمكن باستخدام الكولتشيدين استنباط عدد كبير من السلالات ذات التضاعف الكروموسومي الرباعي الذاتي . ثم دراستها . على أن السلالات ذات التضاعف الكروموسومي الرباعي الذاتي توجد في الطبيعة أيضاً . ففي عام ١٩٣٦ قام « مونترينج » باستعراض ثمانية وخمسين مثلاً لهذا الطراز من التضاعف الكروموسومي لا يرقى إليها أي شك ، وكان يرى أن في الإمكان توسيع القائمة حتى تضم مائة نوع . وقد كان إدخال طريقة الكولشيدين حافزاً عظيماً دفع إلى الأمام بدراسة التضاعف الكروموسومي على صورته وأطواره

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

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

وكما هي الحال في فليوم نجد أن توزيع السلالات ذات التضاعف الكروموسومى يمتد شمالاً إلى مناطق لا تبلغها السلالة المزدوجة الكروموسومات . وهذا بالإضافة إلى أن السلالات ذات التضاعف الكروموسومى معمرة . أما السلالة المزدوجة الكروموسومات فهي حولية . وهذا الفارق بين السلالات الكروموسومية شائع جداً ولو أنه لا يشكل قاعدة عامة مطلقة . ويكون التهجين بين السلالة الرباعية التضاعف والمزدوجة هنا أصعب منه في حالة فليوم . فالبدور الناتجة عن هذا التهجين تكون كلها تقريباً منكشة غير قابلة للحياة .

وهناك أمثلة ذات دلالة خاصة توفرها لنا السلالات المزدوجة الكروموسومات والسلالات ذات التضاعف الكروموسومى الرباعى من حشيشة العنكب المعروفة باسم « تراديسكانتيا كانيكولاتا » والتي توجد في جنوبي الولايات المتحدة . وعدد الكروموسومات فيها ١٢ ، ٢٤ . وينتشر هذا النوع على نطاق واسع فوق السهول العظمى التي تمتد من جبال روكي نحو الشرق حتى نهر المسيسيبي . وفي معظم أجزاء هذه المنطقة نجد أن نباتات « تراديسكانتيا كانيكولاتا » رباعية التضاعف الكروموسومى . ولكن هناك منطقة صغيرة في شمال تكساس توجد فيها السلالة ذات العدد المزدوج من الكروموسومات . وهذه المنطقة تعد من الوجهة الجيولوجية أقدم الأجزاء في مدى انتشار ذلك النوع كله . ويبدو أن السلالة رباعية التضاعف الكروموسومى هي وحدها التي تمكنت من غزو تلك المناطق التي لم تنفتح أمام الغزو النباتى إلا حديثاً . وهذه القوة والقدرة على غزو مناطق جديدة تعد من خصائص النباتات ذات التضاعف الكروموسومى . وهناك نوع آخر ينتمى إلى نفس الجنس وهو نوع « تراديسكانتيا أوكسيدنتاليس » ، يتداخل مدى انتشاره مع الجزء الشرقى من مدى انتشار « تراديسكانتيا كانيكولاتا » . وما يدعو للاهتمام أن هذا النوع الذى يمتد توزيعه شرقاً رباعى التضاعف الكروموسومى في معظم مدى انتشاره ، على أن طرازه المزدوج الكروموسومات

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

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

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

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

وتكشف دراسة الانقسام الاختزالي في السلالات ذات التضاعف الكروموسومي الرباعي الذائق التي توجد في الطبيعة عن شواذ مقابلة كما وكيفاً لتلك التي توجد في نظيراتها التي تنتج تجريبياً . ويحق لنا أن نتساءل هنا : كيف أمكن لتلك السلالات — وهي تواجه مثل هذه النقيصة — أن تثبت

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

التضاعف الكروموسومى المتباين فى التجارب وفى الطبيعة

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

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

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

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

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

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

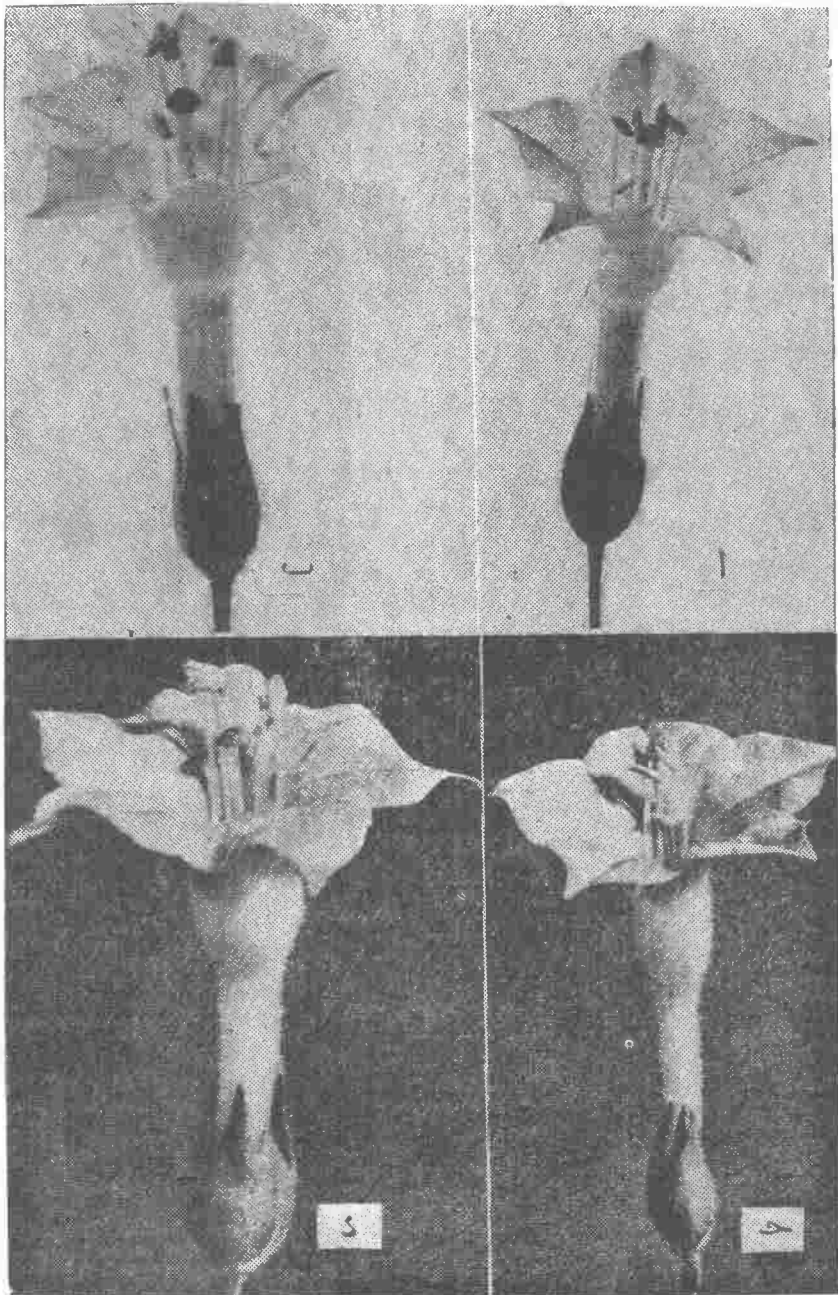
كانت المناقشة السالفة مختصرة تماماً على التضاعف الكروموسومي الرباعي وهو أبسط طرز التضاعف الكروموسومي وأكثرها شيوعاً . وهناك عدة درجات من التضاعف الكروموسومي أعلى من هذا ، وهي معروفة في الطبيعة وكذلك في نباتات منتجة تجريبياً . على أن تلك الدرجات الأعلى من التضاعف الكروموسومي لا تتضمن أية مبادئ أو أسس جديدة ، ولذلك فإننا سوف نناقش كل تلك الدرجات معاً دون تمييز . وتكون النباتات ذات التضاعف الكروموسومي التي لها عدد زوجي من الأطعم الكروموسومية في خلاياها البدنية (رباعية أو سداسية أو ثمانية أو عشرية التضاعف . . الخ) مكتملة الخصب . أما تلك التي لها عدد فردي من الأطعم الكروموسومية (ثلاثية أو خماسية أو سباعية التضاعف . . . الخ) فلا بد أنها تكون شديدة العقم نظراً لشذوذ الانقسامات الاختزالية فيها ، ولذلك فلا يمكن أن يكتب لها البقاء في الطبيعة إلا إذا كانت تمتلك وسيلة فعالة للتكاثر اللاجنسي .

تخليص الأنواع : كان من أهم النباتات ذات التضاعف الكروموسومي

الرباعي المتباين ذلك الذي أنتجه « كاربثشكو » في عام ١٩٢٤ في أثناء تجاربه على التهجين بين الفجل من نوع « رافانس ساتيفس » والكرنب من نوع « براسيكا أوليراسيا » . والعدد النصفى للكروموسومات في كل من هذين النوعين هو ٩ . وكان عدد الكروموسومات في الهجين الناتج ١٨

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

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



(شكل ١٠٨)



الكروموسومات ، وبذلك فقد كانت ذات تضاعف كروموسومي رباعي متباين ، بل الواقع أنها كانت ذات تضاعف كروموسومي سداسي متباين ذلك لأن نبات « نيكوتيانا تاباكام » نفسه هو نوع ذو تضاعف كروموسومي رباعي متباين كما سوف نبين فيما يلي .

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

→ هجائن نيكوتيانا . أ- نيكوتيانا تاباكام × نيكوتيانا جلوتينوزا (٣٦ كروموسوما) نبات عقيم ، بينما نجد أن ب- وهو النبات الرباعي التضاعف الكروموسومي المقابل له والمنتج بواسطة الكولتشنين له ٧٢ كروموسوماً (= نيكوتيانا ديجلوتا) ، وهو منخضب . ج- نيكوتيانا جلوتينوزا × نيكوتيانا سيلفستريس له ٢٤ كروموسوما وهو عقيم ، بينما نجد أن النبات رباعي التضاعف الكروموسومي المقابل له د- يمتلك ٤٨ كروموسوماً وهو منخضب . لاحظ أن كل أجزاء الأزهار رباعية التضاعف الكروموسومي أكبر من الأجزاء المقابلة لها في الأزهار المزدوجة الكروموسومات . (عن هـ . ا . وارمك و أ . ف . بليكسلي) .

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

ويمكننا أن نشير إلى « الطاقم » الكروموسومى لنوع « نيكوتيانا سيلفستريس » بالرمز S وإلى الطاقم الكروموسومى لنوع « نيكوتيانا تومنتوزا » بالرمز T ، وبذلك تكون المعادلتان الخاصتان بالنباتين العاديين اللذين لهما عدد مزدوج من الكروموسومات هما $S S$ ، $T T$. وسوف نفترض أن هذين الطاقمين الكروموسوميين قد تميزا وحدثت بهما تغيرات نتيجة لما حدث بهما من طفرات ومن تغير فى الترتيب الكروموسومى منذ الوقت الذى نشأ فيه نوع « نيكوتيانا تاباكم » وحتى اليوم . ولذلك فإننا سوف نشير إلى هذا النوع الأخير بالمعادلة $S' S' T' T'$. وفى التهجين المتكون من تزويج سيلفستريس وتاباكم ، ومعادلته $S' S' T' T'$ نجد عند الانقسام الاختزالى أنه يتكون ١٢ زوجاً من الكروموسومات و ١٢ كروموسوماً منفرداً . وهذا يدل على أن كل كروموسومات سيلفستريس قريبة التشابه بكروموسومات

تاباكم لدرجة أنها اعتنقت معها اعتناقاً طبيعياً . ومن الطبيعى أن هذا التهجين يكون عقيماً نظراً لأن توزيع الكروموسومات غير المعتنقة^١ لا يكون منتظماً بين الجاميطات المتكونة . وكذلك إذا هجن تومنتوزا مع تاباكم فإن الخلايا الجاميطية الأولية للتهجين تحتوى على ١٢ زوجاً من الكروموسومات بالإضافة إلى ١٢ كروموسوماً مفرداً . وهكذا نرى أن كروموسومات تومنتوزا الاثنى عشر لها أيضاً مشابهاً أو مناظرات بين الكروموسومات الأربعة والعشرين التى يمتلكها تاباكم . وكانت الخطوة التالية هى التهجين بين سيلفستريس وتومنتوزا . وقد نتج عن هذا التهجين نبات قادر على الحياة لكنه عقيم له المعادلة ست وهو قريب الشبه جداً بسلالة تاباكم نصفية الكروموسومات التى يمكن إنتاجها تجريبياً . وهناك قدر صغير من الاعتناق الذى يحدث فى هذا التهجين ، يصل فى المتوسط إلى حوالى زوجين ونصف زوج فى كل خلية من الخلايا تتعرض للانقسام الاختزالى . وقد أثبت هذا أن هناك بعض التشابه بين كروموسومات سيلفستريس وكروموسومات تومنتوزا ، على أن هذا التشابه لم يكن قريباً حتى إنه كثيراً ما يتمتع الاعتناق تماماً . وقد عولج هذا التهجين ست بعد ذلك بالكولتشيدين لإنتاج النوع ذى التضاعف الكروموسومى الرباعى المتباين ست ست ت .

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

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

ومن الأمثلة الأكثر استدلالاً لتحليل الأطقم الكروموسومية الدراسة التي قام بها « مونترينج » للقب اللاسع من نوع « جاليوبسيس تتراهيت » . والعدد النصفى للكروموسومات في هذا النوع ١٦ كروموسوماً ، على حين نجد أن العدد النصفى لمعظم أنواع هذا الجنس هو ٨ كروموسومات . وقد كان هذا مما حدا « بمونترينج » إلى الارتياح في وجود تضاعف كروموسومي . وقد قام على أساس من المقارنة المورفولوجية بين تتراهيت وبين الأنواع ذات ثمانية الكروموسومات باختيار « جاليوبسيس بوبيسينس » و « جاليوبسيس سيبسيوزا » كأكثر الأنواع احتمالاً لأن تكون الأبوان اللذان نشأ منهما نوع تتراهيت . وقد كان الهجين الناتج من تزويج بوبيسينس وسيبسيوزا شديد العقم ، بيد أنه كَوْن بعض الجاميطات السليمة . وأمكن الحصول على نبات واحد من الجيل الثاني ، وثبت أنه ذو تضاعف كروموسومي ثلاثي ويبدو أنه نتج عن اتحاد جاميطة غير مختزلة وجاميطة تحمل الطاقم الكروموسومي لنوع سيبسيوزا . وقد أعيد تهجين هذا النبات ثلاثي التضاعف الكروموسومي مع نبات نقى من نوع بيوبيسينس ، فأمكن الحصول أيضاً على نبات واحد قادر على الحياة . ولما كان هذا النبات الأخير رباعي التضاعف الكروموسومي فلا بد أنه نشأ من اتحاد جاميطة غير مختزلة مستمدة من الأب ثلاثي التضاعف الكروموسومي بجاميطة طبيعية مستمدة من الأب الآخر الذي هو من نوع بيوبيسينس . وقد كان « التتراهيت الصناعي » مخصباً تماماً مع نفسه ، وكذلك مع التتراهيت الطبيعي الذي هو شبيه به . وهو يتناسل كما تتناسل السلالات النقية ، ويكون عقيماً إذا ما حاولنا تهجينه مع أي من النوعين الأبوين . وبذلك فليس هناك شك على الإطلاق في أن « مونترينج » قد أفلح في نسخ « التخليق » الطبيعي لنوع « جاليوبسيس تتراهيت » .

نباتات القمح : هناك مجموعتان من النباتات ذات التضاعف الكروموسومى.

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

مناظرات أو مشابهات في مجموعة إيمر . وإذا أجرى تهجين بين « تريتيكم مونوكوكم » و « تريتيكم فلجاري » ظهرت بالهجين عند الانقسام الاختزالي سبعة أزواج من الكروموسومات وأربعة عشر من الكروموسومات المفردة . ويبدو إذن أن « الطاقم » الكروموسومي لمجموعة آينكورن - ولرمز إليه بالرمز « أ » موجود في الجنس كله . وكذلك إذا هجن نبات قمح من مجموعة إيمر بآخر ينتمي إلى مجموعة فلجاري لظهرت بالانقسام الاختزالي في الهجين أربعة عشر زوجاً من الكروموسومات وسبعة كروموسومات مفردة ، مما يدل على أن كل كروموسومات مجموعة إيمر توجد أيضاً في « الطاقم » الكروموسومي لمجموعة فلجاري . وتوجد في جنس إيجيلوبس الذي هو وثيق القرابة بجنس تريتيكم - أنواع لها ٧ أزواج من الكروموسومات وأخرى لها ١٤ زوجاً من الكروموسومات . وعندما يهجن إيجيلوبس مع نباتات قمح من مجموعة آينكورن أو إيمر ، لا يحدث أي اعتناق عند الانقسام الاختزالي في الهجين مما يدل على أنه ليس هناك تشابه أو تناظر بين الطاقمين الكروموسوميين ولكننا إذا أجرينا التهجين بين نوع « إيجيلوبس سيلينديريكا » الذي له ١٤ زوجاً مع الكروموسومات وبين قمح من مجموعة فلجاري لظهرت عند الانقسام الاختزالي في الهجين سبعة أزواج من الكروموسومات وواحد وعشرون كروموسوماً مفرداً (٧ مستمدة من إيجيلوبس و ١٤ من القمح) . وهذا يدل على أن « الطاقم » الكروموسومي الثالث في نباتات القمح من مجموعة فلجاري تناظر واحداً من الأطقم الكروموسومية الموجودة في جنس إيجيلوبس وأن القمح قد حصل عليه عن طريق تهجين حدث بين الجنسيتين أعقبه تضاعف كروموسومي للكروموسومات أدى إلى تكوين نوع محصب ذي تضاعف كروموسومي متباين .

ويمكن تفسير هذه المعلومات على النحو التالي . لا شك أن مجموعة آينكورن هي أقدم مجموعات القمح وذلك لأن نباتاتها ذات عدد كروموسومي مزدوج ، وهي في ذلك دون المجموعات الأخرى كلها . ويمكننا أن نمثلها

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

التضاعف الكروموسومى فى بروماس - مانه مركبة - هناك

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

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

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

بعض التعميمات عن التضاعف الكروموسومى

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

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

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

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

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

التضاعف الكروموسومى في عالم الحيوان

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

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

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

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

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

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

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

الرابع :

- Goodspeed, T. H., and M. V. Bradley. 1942. "Amphidiploidy." *Botan. Rev.*, 8, 271—316.
- Müntzing, A., 1936. "The Evolutionary Significance of Autopolyploidy," *Hereditas*, 21, 263—378.
- Stebbins, G. L., 1950. "Variation and Evolution in Plants." Columbia University Press. (Karpechenko, Winge.)
- Vandel, A., 1937. "Chromosome Number, Polyploidy, and Sex in the Animal Kingdom," *Proc. Roy. Zool. Soc.*, London, *Series A*, 107, 519—541.

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

الفصل العشرون

توزيع الأنواع

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

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

من المتطلبات الجغرافية البيوإوجينية ألا وهو أن أسلاف هذين النوعين لا بد أنهما كانت تقطن منطقة واحدة في وقت من الأوقات . وبمعنى آخر يمكننا القول بأن الانعزال الدائم . والقرباية الدائمة يكون كل منهما مانعاً للآخر أو يجب أحدهما الآخر . فمثلاً إذا كانت نباتات المنوليا التي توجد في جنوب شرقي الصين تمت بصلة القرابة إلى تلك التي توجد في جنوب شرقي الولايات المتحدة ، فلا يمكننا على الإطلاق القول بأن انعزالها الحالي كان قائماً في كل العصور الماضية . والواقع أنه ثبت بما لا يدع مجالاً للشك أن توزيعهما كان متصلًا خلال الفترة الثلاثية . ونحن نجد من ناحية أخرى أن نشوء الانعزال الجغرافي بين الجماعات التي تربطها صلات القرابة يشكل وجهاً هاماً من أوجه الجغرافيا البيولوجية .

الحياة على الجزر

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

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

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

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

النماذج الانتخابية السريع على جزر المحيطات : تناولت إحدى الدراسات

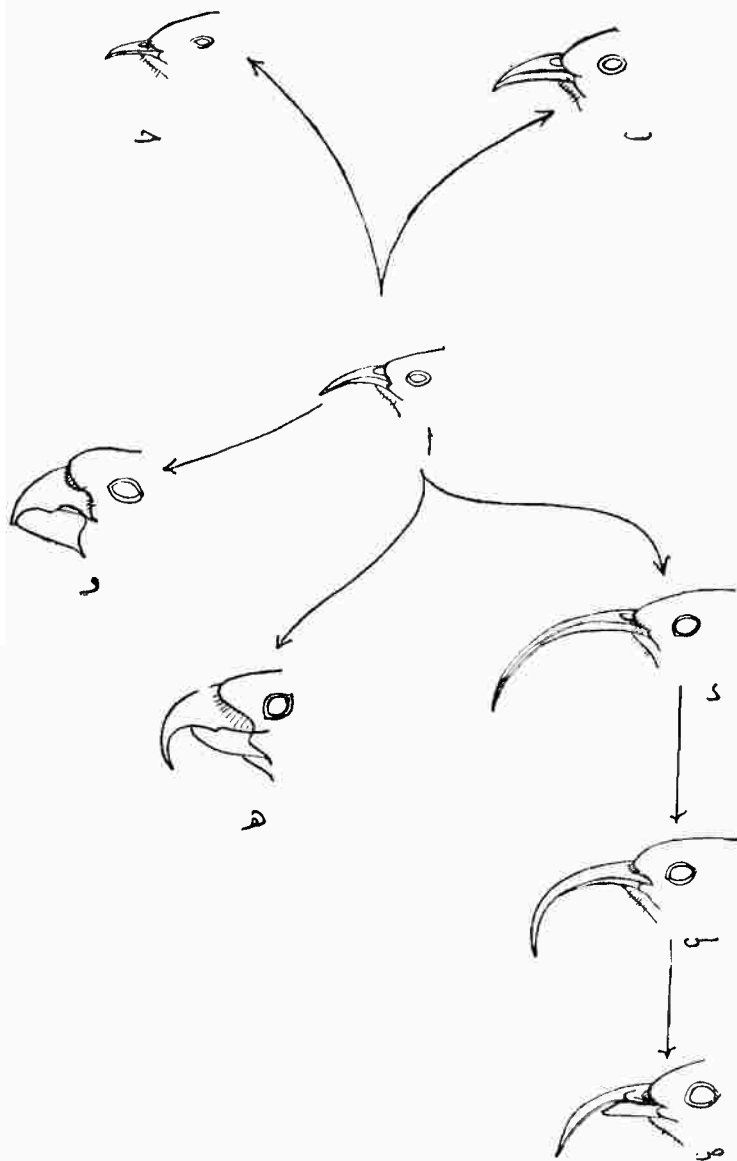
التي أجراها داروين في جزر جالاباجوس فصيلة من فصائل العصافير تعرف باسم جيوسبيزيلي أصبحت مكيفة لدى عجيب من البؤر البيئية في تلك الجزر . فأصبح تمايزها من حيث الشكل الظاهري أشد وأعظم مما هو معتاد داخل نطاق الفصيلة الواحدة . وهناك فصيلة أخرى من الطيور تعرضت لإشعاع تكيفي مماثل خلال فترة بيولوجية قصيرة . تلك هي فصيلة دريبانيلي أو زاحفات الشهد التي تقطن جزر هاواي . ويبدو أن جزر هاواي لم تنشأ قبل عصر البليوسين . ولما كانت زاحفات الشهد من الطيور التي تقطن الغابات فإن أسلافها الأصلية لا يمكن أن تكون قد بلغت جزر هاواي (مهاجرة من أمريكا الوسطى) قبل نشوء الغابات على تلك الجزر . ولعل هذا حدث في

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

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

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

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



(شكل ١٠٩) التطور في فصيلة دريبنائدي . أ - لوكسوبس فايرز كلوريس ،
 ب - لوكسوبس فايرز ستيجنيجيري ، ج - لوكسوبس بارفا ، د - هيميجناثس
 أوبسكورس ، س - هيميجناثس لوسيدس ، ص - هيميجناثس ويلسوفي ،
 هـ - بسودونستور زانتوفريس ، و - بسيتاروسترا كونا (معاد رسمه من أمادون) .

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

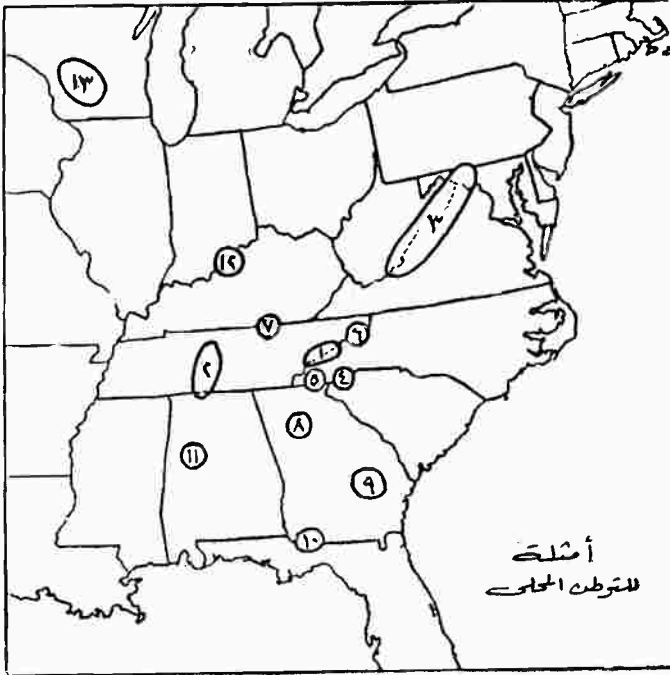
التوطنية

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

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

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

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



(شكل ١١٠) أمثلة للنباتات المتوطنة في شرق الولايات المتحدة . الأسماء الشائعة المذكورة في حالة الأجناس المعروفة معرفة جيدة . ١ - كالامجوستيس كانياي ، سينيسيو روجيليا ، روبس كارولينيانس (توت العليق) ، ٢ - ليسكريلا ليسكوريي ، بيتالوستيمون جاتينجيرى (برسيم البرارى) ، لوبيليا جاتينجيرى ، بسوراليا سباكوليس ، ٣ - أليوم أوكسفيلم (البصل البرى) ، إيريجونم ألبى ، إينوثيرا أرجيليكولا (زهرة الربيع المسائية) ، سودوتينيديا مونتانا ، سوليداجو هاريسياي ، آستر شتوزس ، كونفولفيوس بورشيانس ، شورتيسا جلاسي فوليا ، ٥ - ليندرنيا ساكسيكولا ، ٦ - باكليا ديستيكوفيا ، ٧ - كورادينا فيرتيسيلاتا ، ٨ - أمفياثس بوسيلاس ، ٩ - بنستيمون ديسكتس (لسان اللحية) ، ١٠ - توريا تاكسي فوليا ، ١١ - نيفوزيا الابامنسيس ، ١٢ - بنستيمون ديامياي ، ١٣ - بنستيمون ويسكونسنسيس . (عن كتاب كين «أسس الجغرافيا النباتية»).

التوزيع القارى

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

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

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

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

التوزيع المنقطع أو غير المتصل والجسور

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

عبر اتصال أرضي ، وإنما هو يعتمد على انتقال عرضي يحدث بطريق المصادفة في غياب أى اتصال فعلي . وتعمل الدهاليز والجسور المصفية بنفس القدر من الكفاءة في كلا الاتجاهين وتؤدي حتماً إلى تبادل طرز عديدة ، أما جسر اليا نصيب فلا بد أن يعمل في اتجاه واحد فقط . ولا تفلح في عبوره سوى طرز قليلة العدد . فهو يمثل ظاهرة من الظواهر التي تقدر نسبة حدوثها بواحد في المليون . على أن هذا قد يتيح فرصاً عديدة حقاً إذا توافر الزمن على مقياس جيولوجي .

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

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

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

الجسور المصفية : إن أهم خصائص الجسر المصفى هو أنه يقوم فعلاً بتصفية كثير من الكائنات التي توجد في المنطقتين اللتين يصل بينهما . والجسر المصفى يكون أيضاً — في الحالة النموذجية — قصير البقاء ، على عكس الدهليز الذي يستمر لفترات تعتبر طويلة بالمقياس الجيولوجي . ولكن في الوقت الذي يبدو فيه أن الدهليز الحقيقية بين القارات كانت نادرة ، ولعلها كانت مقصورة على تلك التي أوردنا ذكرها عاليه ، فإننا نجد أن الجسور المصفية كانت شائعة إلى حد ما . وقد اتخذ مضيق بيرنج هذه الصفة مراراً متكررة خلال البليستوسين (شكل ١١١) . ولعل فعله المصفى كان يرجع بصفة جزئية إلى أن الوصلة الأرضية من المحتمل أنها لم تكن كاملة الاتصال . وهناك من الكائنات ما تشكل المساحات الصغيرة من المياه المالحة عائقاً لا يمكن تخطيه بالنسبة لها ، مثل هذه الكائنات لم يكن في مقدورها العبور . هذا بالإضافة إلى أن قصر المدة التي يستمر خلالها الاتصال يجعل عبوره ميسوراً فقط بالنسبة للنباتات والحيوانات القادرة على الهجرة السريعة . على أن هناك عاملاً أعظم أهمية، ألا وهو موقع الجسر والظروف المناخية السائدة . وفي هذا المثل كان الجسر يقع تحت الدائرة القطبية مباشرة ، وكان المناخ بارداً ؛ إذ أن البليستوسين هو العصر الذي وجدت فيه التلاجة العظمى . ولذلك لم ينجح في عبور الجسر من الحيوانات البالياركتية والنياركتية^(١) إلا تلك التي كانت مكيفة لتحمل البرودة الشديدة . وكانت حيوانات المناطق المعتدلة وشبه الاستوائية مستبعدة نظراً لأنها كانت ببساطة غير قادرة على الاقتراب من الجسر . وكانت معظم الكائنات التي تمكنت من العبور من الثدييات ، ولعل ذلك يرجع إلى ما تتمتع به الثدييات من قدرات فائقة على الحركة تبرز بها عن غيرها . ويبدو أن حيوانات مختلفة كالدببة والقطط والجاموس البري والأبائل والماموث عبرت الجسر من آسيا إلى أمريكا الشمالية ، على حين

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

عبرته في الاتجاه المضاد حيوانات أخرى كالكلاب والخيول والجمال (شكل ١١١) .



(شكل ١١١) تصوير تخليطي للجسر المصفى البليستوسيني الذي كان يمتد عبر مضيق بيرنج (عن سمبسون ، مجلة أكاديمية واشنطن للعلوم ، العدد ٣٠ ، ١٩٤٠) .

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

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

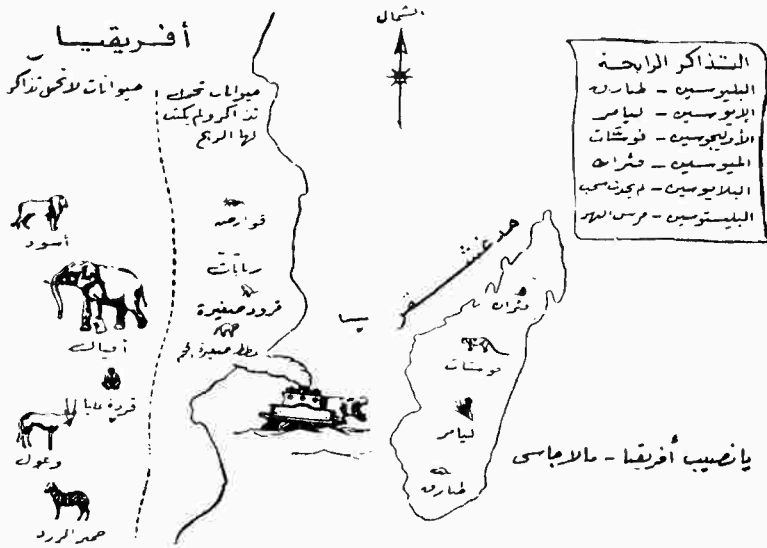
على الأقل . ففي العصر الطباشيري والباليوسين المبكر جداً وصلت أقدم الثدييات التي نجدها في أحواض الحفريات في أمريكا الجنوبية إلى هذه القارة قادمة من أمريكا الشمالية عبر ذلك الجسر المصفى . وقد اشتملت تلك الثدييات على تشكيلة كبيرة من الكيسيات التي تطورت طرز عديدة منها في أمريكا الجنوبية ، فأدت إلى الطرز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

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

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

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

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



(شكل ١١٢) « يانصيب » إفريقية - مالاغاسي (عن سمبسون ،
مجلة أكاديمية واشنطن للعلوم ، العدد ٣٠ ، ١٩٤٠) .

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

التوزيعات صعبة التفسير

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

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

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

الانطسية ذات القطبين : قام دورايتز بدراسة ما أسماه « الانعكاسية

ذات القطبين » لفلورات نصفى الكرة الشمالى والجنوبى التي قد توجد بها نفس الأنواع أو أنواع قريبة الصلة في المناطق المعتدلة والقطبية لكلا النصفين . وقد وجد أن هناك تقابلاً نباتياً بين هضبة المكسيك وبيرو ، وكذلك بين تكساس والأرجنتين ، وبين شيلي وكاليفورنيا . وبين مضائق ماجلان وأمريكا الشمالية القطبية . وكانت النباتات التي قام دورايتز بدراستها هي أساساً الحزاز والأشن والحلفاء والحشائش وغير هذه وتلك من الأنواع غير المألوفة لدى غير المختصين . على أن في إمكاننا أن نسرد بعض الأمثلة . فشجيرة توت الغراب من جنس إمبرم توجد في أمريكا الشمالية وفي جبال الأنديز . أما أشجار

الخور من جنس النوس فتوجد في جبال المكسيك وفي أمريكا الوسطى ، كما توجد أيضاً في جبال الأنديز في بيرو . وتنتشر أشجار الزان من جنس فاجوس على نطاق واسع في نصف الكرة الشمالي ، وتوجد الشجرة الوثيقة القرابة بها والتي من جنس نوثوفاجوس في كل من أمريكا الجنوبية وأستراليا . وتبدأ كثير من الخزاز والحشائش والحلفاء توزيعاً مقارباً . ولا يمكن أن تكون هذه الانعكاسية ذات القطبين ناتجة عن وجود دهليز ، وذلك لأن المناطق المعنية ليس بها القدر الكافي من الطرز المشتركة ، كما أن معظم النباتات المشتركة بينها صغيرة الحجم . ولا يوجد في المناطق المعنية سوى عدد قليل جداً من الأشجار المشتركة . ولو أن دهليزاً كان يوجد في يوم من الأيام لكان قد أدى إلى تبادل عام جداً ينتهي إلى توحيد الأنواع النباتية في المنطقتين اللتين يصل بينهما . وقد اقترح دورايتز أنه كان يوجد جسر مصفى عن طريق جزر الباسفيكي . بيد أن سلسلة الجزر التي تمتد من كاليفورنيا الدنيا في اتجاه أمريكا الجنوبية تنتهي في المنطقة الاستوائية ، أما الانعكاسية فلا تبدأ في المنطقة الاستوائية وإنما في المناطق المعتدلة . فحقائق الانعكاسية ذات القطبين تتعارض مع وجود دهليز ، وكذلك تتعارض مع وجود جسر مصفى . وبذلك يبدو أن طرق اليانصيب هي أصلح التفسيرات التي يمكن أن نعتد عليها في تحليل هذا الطرز من التوزيع . ومن العوامل المحتملة أيضاً نقل البذور بواسطة الطيور المهاجرة .

مانز أستراليا وأمريكا الجنوبية : ومن مشكلات التوزيع الصعبة أيضاً

تلك التي تتعلق بالتشابهات القائمة بين الطرز التي تقطن أمريكا الجنوبية، وتلك التي تقطن المنطقة الأسترالية بما فيها نيوزيلندا . ولعل كون فونة الثدييات الأسترالية تتكون أساساً من الكيسيات هي أفضل ما نعرف من حقائق عن التاريخ الطبيعي لأستراليا . وفي الفترة الثلاثية كانت توجد بأمريكا الجنوبية فونة كبيرة من الكيسيات معظمها لاحمة، ومشابهة للواحم الكيسية الأسترالية إلى حد بعيد . وبالرغم من أن الجانب الأكبر من هذه الكيسيات اللاحمة قد

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

نظريات التوزيع

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

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

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

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

منحنيات الخطوط الساحلية لكامل الأرض التي يقال إنها انشقت بعضها من بعض . فلو أننا طابقنا بين الساحل الشرقي لأمريكا الجنوبية والساحل الغربي لأفريقيا لوجدنا أنهما يتداخلان ويتراكبان بإحكام . ولكن الموازنة بين الطبقات الجيولوجية في القارتين أقل إقناعاً ، ولذلك فإن الجيولوجيين تساورهم شكوك كثيرة حول صحة فرض التباعد القاري . أما من وجهة النظر البيولوجية فإن الصعوبة الأساسية التي تواجه فرض التباعد القاري لا تعود إلى قصوره عن تفسير توزيعات معينة ، وإنما هي تعود إلى عدم وجود أمور أو عناصر يجب تفسيرها . فالنظرية تقول بأن القارات كانت تتصل ببعضها ببعض اتصالاً وثيقاً حتى زمن متأخر من حقبة الحياة الوسطى ، وأنها لا يمكن أن تكون قد أصبحت تبعد بعضها عن بعض بمسافات شاسعة إلا في وقت متقدم من الفترة الثلاثية . ومعنى هذا أن اتصالات دهلزية ظلت قائمة إلى عهد متأخر يكفى للسماح بحدوث تبادلات عامة وواسعة جداً كتلك التي حدثت عبر دهلز شمال الباسيفيكي ولكن على نطاق العالم كله . ولما كانت المناطق الجغرافية البيولوجية هي في الواقع واضحة ومميزة تماماً بعضها عن بعض ، فن العسير علينا أن نصلق أنها كانت متصلة بعضها ببعض اتصالاً عريضاً حتى عهد قريب نسبياً .

نظرية العصر والمنطق لويليس : قامت نظرية العصر والمنطقة التي

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

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

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

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

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

نظرية ماتيو عن المناخ والتطور : بنى ماتيو أفكاره عن المناخ والتطور

على أساس من خبرته الطويلة كجيولوجي وعالم من علماء الحفريات القديمة . فقد كان يعتقد أن القارات وأحواض المحيطات لا تعترضها تغيرات أساسية وأن النظريات تتضمن تباعداً قارياً أو قارات مفقودة أو جسوراً أرضية تمتد عبر محيطات عميقة ، لا تتفق مع الحقائق الجيولوجية المعروفة . وعلى العكس من هذا فهو يرى أن مناخ العالم قد مر على طول تاريخ الأرض خلال مراحل متبادلة . ففى خلال بعض العصور كان المناخ المثلث الدافئ الرطب يسود

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



(شكل ١١٣) مسقط قطبي لخريطة العالم - معاد رسمها من ماتيو

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

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

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

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

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

المراجع :

- Cain, A. S., 1944. "Foundations of Plant Geography," Harper & Brothers, New York, N.Y. Sound botanical geography. (DuReitz, Fernald.)
- Darlington, P. J., 1957. "Zoogeography," John Wiley & Sons, Inc., New York, N.Y. This very important book is the first thorough reassessment of its subject since Wallace. (Amadon, Brown.)
- Du Toit, A. L., 1937. "Our Wandering Continents," Oliver & Boyd, Edinburgh. The basic reference on continental drift.
- Hesse, R., W. C. Allee, and K. P. Schmidt, 1951. "Ecological Animal Geography," 2nd Ed., John Wiley & Sons, Inc., New York, N.Y. Primarily ecology, but very informative in relation to animal distribution.
- Matthew, W. D., 1939. "Climate and Evolution," New York Academy of Sciences. A reprint of a classic.
- Simpson, G. G., 1940. "Land Bridges and Mammals," *Proc. Wash. Acad. Sci.*, 30, 137—163. A brilliant paper, and the basis for the discussion of bridges in this chapter.
- Wallace, A. R., 1876. "The Geographical Distribution of Animals," The Macmillan Co., London.
- Wallace, A. R., 1911. "Island Life," 3rd Ed., The Macmillan Co., London. These two books are still sound and deserve careful study by every serious student of biogeography.
- Willis, J. C., 1949. "Age and Area," Rev. Ed., Cambridge University Press. A side issue in biogeography.