

علاقة البيولوجيا التطورية-التكوينية (إيفو-ديفو) بالتركيبية الحديثة
**The Relationship between Evolutionary-Developmental
Biology(Evo-Devo) and Modern Synthesis**

إعداد

مينا سيتي يوسف فانوس

مدرس مساعد قسم الفلسفة – كلية الآداب – جامعة القاهرة

إشراف

أ.د. إسماعيل عبد العزيز عفيفي

أستاذ بقسم الفلسفة كلية الآداب – جامعة القاهرة

مُقدِّمة

"يُعنى مجال «إيفو-ديفو» بدراسة نشأة وتطور تكوين الجنين؛ وكيف تؤدي تحورات التكوين development وعملياته إلى ظهور الخصائص والملامح الجديدة؛ ودور المرونة التكوينية في التطور؛ والكيفية التي تؤثر بها الإيكولوجيا والبيئة على التغير التكويني والتطوري؛ والأسس التكوينية للتشابه بين الكائنات. إنه باختصار يُقارن من منظور تطوري بين العمليات التكوينية لمختلف الكائنات الحية؛ في محاولة لتحديد علاقات النسب البعيدة بينها، وكيفية بزوغ العمليات التكوينية الخاصة بكل منها خلال التاريخ التطوري. ورغم أن الاتجاه إلى المقارنة بين تكوين الفرد (الانتوجيني)(1) وتطور النوع (الفيلوجيني) يعود إلى القرن التاسع عشر، إلا أن إيفو-ديفو اكتسب زخمًا كبيرًا بالاكشافات الخاصة بالجينات المنظمة للعمليات التكوينية، وتأثير التغيرات والتحورات فوق الوراثة epigenetics (2) على التكوين والتطور معًا، لما تحدثه من تباين على المستوى الجيني والتعبيري خلال التكوين. ويرى البعض أنها قد تفسر إشكالية تطورية مهمة، هي فهم آلية ظهور المستويات الأعلى من التطور macroevolutions (3). فإن المستويات الدقيقة الأصغر من التطور microevolutions (4) يمكن مشاهدتها وإحداثها، أما المستويات الأكبر ففرضياتها أكثر من حقائقها. وعمومًا فإن دراسات إيفو-ديفو تدرس المجموعات الجينية المحددة لشكل الكائن، وتقارنها بين الكائنات لمختلفة، ونوعيات الطفرات المحدثة للتباين variation التكويني" (شوقي، ٢٠٠٨، ص ص 77-80).

ويمكننا القول أنه قد أثرت عملية إعادة تصور التطور البيولوجي من ناحية كل من علم وراثية العنائر والتكوين (فيما يتعلق بالتعبير الجيني) بشكل محوري في تاريخ البيولوجيا وفلسفتها. فقد كان فلاسفة البيولوجيا الأوائل، في الستينيات والسبعينيات، منشغلين للغاية ببناء شتى فلسفاتهم فقط على ما وصلت إليه نظرية التطور من تطورات في التركيبية الحديثة Modern Synthesis (5)، ومؤخرًا للغاية بدأ الاهتمام بالبيولوجيا الجزيئية من قبلهم، ولكنهم كانوا أقل انشغالًا بالتكوين. فالبرغم من افتتاح مؤرخو البيولوجيا بعلم تكوين الأجنة لمدة طويلة، نفر منه الفلاسفة. ويرجع أحد أسباب ذلك إلى نظرتهن إليه بوصفه مُقَمَّطًا في بطانية مصنوعة من نسيج حيوي vitalistic وخيوط روحانية، بحيث بدا هذا العلم لهم وكأنه ملتزم بمبادئ غير مادية، وبالتالي غير مرغوب فيه بالمره داخل حقل البيولوجيا والفلسفة في القسم الأول من القرن العشرين. ولكن الزمن تغير، وسمح لنا التقدم البيولوجي بفتح صندوق التكوين الأسود، وبالتحرك فيما وراء نماذج التعبير الجيني البسيطة. ومن ثم أصبح مجال البيولوجيا التطورية-التكوينية بمثابة تركيبية جديدة لها **أجندتها** (6) وقضاياها **الحالية** (7) و**برامجها البحثية** (8) و**مناهجها** (9) الخاصة (بل ولها عدة كتب مرجعية textbooks ومجلات (10) و**جمعيات** (11))، وليست مجرد امتداد للتركيبية الحديثة؛ نظرًا لما تعانیه هذه الأخيرة من مشاكل قد تجاوزتها بيولوجيا إيفو-ديفو. ليصبح من الواضح عدم إمكانية فهم التطور إلا من خلال فهم التكوين.

انقسم الفلاسفة والعلماء تجاه قضية طبيعة العلاقة القائمة بين البيولوجيا التطورية-التكوينية والتركيبية التطورية الحديثة إلى فريقين: يرى الفريق الأول (من أمثال مانفريد لوبيكلمان Manfred Laubichler (12) وجيسون روبرت Jason Robert (13) وبينيديكت هولجر يمسن Benedikt Hallgrimsson (14)). وآخرون) أن مجال البيولوجيا التطورية-التكوينية بمثابة تركيبية جديدة لها **أجندتها** ومشاكلها ومناهجها الخاصة، وليست مجرد امتداد للتركيبية الحديثة؛ نظرًا لما تعانیه الأخيرة من مشاكل قد تجاوزتها بيولوجيا إيفو-ديفو. وبالتالي لا تتفق مع

معظم ما تُنص عليه التركيبية الحديثة السابقة. فقد عانت الأخيرة – على سبيل المثال – من مشكلة غياب فهم ميكانيكي للأنماط المظهرية Phenotyps (الخواص الفيزيائية كما تتحكم فيها الجينات، وقد تتأثر بالبيئة)، وتجاهل تام للتكوين الذي اعتبرته بمثابة صندوق أسود لا يتدخل في تعديل ديناميكا الانتخاب الطبيعي الأساسية. بينما تغيرت التصورات والمفاهيم السابقة نفسها، وأصبحت من خلال إيفو-ديفو (الجامع بين التطور والتكوين) أصح وأدق. ولقد قاد هذا التغيير ذلك الفريق إلى اعتبار التركيبية الخاصة بإيفو-ديفو بمثابة تحدياً للتركيبية الحديثة، وليست مُكملة أو امتداداً لها أو إقحاماً للتكوين بداخلها. وإنما تركيبية وبراديم بيولوجي جديد يربط بين علم الوراثة والتكوين والإيكولوجيا والبيولوجيا التطورية وفروع أخرى عديدة. ويفتح مساحة أمام التحقيقات الفلسفية حول طبيعة التكوين وعلاقته بالتطور، والقيام بذلك دون إسقاط للتركيبية الحديثة.

في حين رأى الفريق الثاني (من أمثال ماسيمو بيجليوشي Massimo Pigliucci (15) وشون ب. كارول Sean B. Carroll (16) وكيم ستيرلني Kim Sterelny (17) .. وآخرون) أن مجال إيفو-ديفو لا يعرض تحدياً كبيراً وجذرياً للتركيبية الحديثة، وإنما هو مجال مُكمل لها (كما هو واضح في الشكل رقم 1). ويستند هذا الفريق في حججه على إمكانية تطويع مفاهيم إيفو-ديفو وتعريفها بالتوافق مع براديم التركيبية الحديثة. كما يرون أن مجال إيفو-ديفو لا يُعرقل أو يُعطل أو يتحدى نظرية تطور التركيبية الحديثة – بوصف هذه النظرية عملية تغير قائمة على التباين والانتخاب (بالإضافة إلى الانجراف). ولكنه بالأحرى يوضح ما يمكن ربحه بتجنب التعريف قصير النظر للتباين بوصفه اختلافات أليلية فقط. وفي رأيهم، لا يخرج حتى الخلاف الواقع بين مقاربة التركيبية الحديثة ومقاربة إيفو-ديفو حول المُستحدثات التطورية عن كونه خلاف حول تركيز الأولى على تغيرات الوظيفة تبعاً لبرنامج التكيف، والثانية على المكون البنيوي في تحليل الجدة. وبهذا يرون أن منظورات وتفسيرات إيفو-ديفو لا تتعارض مع البراديم السابق، وإنما هي امتداد أو تنمة له.

1- التركيبية التطورية الممتدة

نحن الآن على حافة حدوث تحول براديمي محتمل، حيث ستجبر فيه المشاكل المفاهيمية المتصاعدة على القيام بعملية إعادة نظر في فهم التركيبية الحديثة السائد للبيولوجيا التطورية. ولقد كان كارل بوبر هو أول من دعا إلى مثل هذا التحول حينما أوضح أن "التركيبية الحديثة هي نظرية جينات بشكل صارم. بالرغم من أن الظاهرة التي ينبغي تفسيرها في التطور هي تحول الشكل form" (Norman & Rosen, 1987, p. 13). فإن التطور له هدفان متميزان ومع ذلك مرتبطان: تطور الجينات، وتفسير الشكل. ولقد كانت التركيبية الحديثة جيدة للغاية في تفسير الأول، ولكن لم تكن كذلك في تفسير الثاني. ومع ذلك انبثقت تركيبية جديدة داخل البيولوجيا التطورية السائدة. وذلك مع تصاعد الأدلة التي طرحتها إيفو-ديفو، وتستطيع هذه التركيبية أن تفسر بشكل مذهل كل من الجينات والشكل. ولقد تم الاصطلاح على مثل هذه التركيبية الجديدة – داخل أطروحتنا هنا - بالتركيبية (19) التطورية الممتدة Extended Evolutionary Synthesis. وتناشد هذه التركيبية تضمين التركيبية الحديثة داخل إطار أوسع وارحب يشتمل نتائج إيفو-ديفو والنمذجة الحاسوبية وديناميكا النظم المُركبة وغيرهما. فلا يستطيع تطور التركيبية الحديثة وحده أن يخاطب ببساطة الخلافات الواقعة بين توليد الشكل والبقاء على قيد الحياة اللاحق، في حين تعرض تركيبية إيفو-ديفو وحدها استبصار حول هذه المشكلة؛ كونها تضع التكوين على قدم المساواة مع التطور بوصفهما مُفسرين. بل لن يكون بالإمكان حل الكثير من القضايا البيولوجية بدون النظر في كل من التكوين والتطور.

ونرى في أطروحتنا هنا أن إيفو-ديفو تركيبية تطورية جديدة وممتدة معاً (دون تحيز لأي طرف): فهي جديدة لأنها بينت أسباب مشاكل التركيبية الحديثة وعملت على تجاوزها وحلها، وتناولت مواضيع ومفاهيم جديدة لها آثار مهمه على التركيبية الحديثة السابقة، وممتدة لكونها قامت بتوسيع مناطق أساسية داخل التركيبية السابقة تلك ومنحت أدواراً جديدة لمفاهيمها وتصوراتها وصححت أخطاءها وأضعفت حصريتها، دون أن تستبعدها أو أن تُدرج التكوين تحتها البتة.

1. أ.1 - مشاكل التركيبية الحديثة

1. أ.1- تخطيط النمط الجيني – النمط المظهري

لقد كان أحد الأهداف الرئيسة للتركيبية الحديثة هي صياغة التكيف، أو بيان كيف يتسبب الانتخاب الطبيعي بجانب العوامل الأخرى الإضافية (كالانجراف والطفرة وغيرهما) في وقوع تطوّر العشائر. وللقيام بذلك، سعى مُصممو التركيبية إلى دراسة الجينات؛ لأن الجينات تحدد الأنماط المظهرية التي هي وحدة الانتخاب الرئيسة (بحسب تصورهم). وهذا النوع من التحليل (جينات – نمط مظهري) هو الذي دفع التكوين خارج الصورة معظم القرن العشرين، كونه يتجنب ما يقوم به التكوين من مساهمة في توليد النمط النظري وإنتاجه. كما قاد مثل هذا التحليل إلى تشكيل فكرة وجود «مخطط وراثي»، والاهتمام المحفز على البحث عن الجينات التي تؤثر على المعالم المظهرية.

ولكن أكد البحث الذي تم إجراؤه مؤخراً في طوي الرنا RNA على أن المخطط أكثر تعقداً من علاقة واحد إلى واحد الواقعة بين النمط الجيني والنمط المظهري. ويقترح وجود مشكلة تواجه وظيفة مخطط التركيبية الحديثة جيني – مظهري. فبحسب هذا النموذج يجب أن ترتبط التغيرات الصغيرة الواقعة في الفضاء النمطي الجيني بتغيرات صغيرة في الفضاء النمطي المظهري، في حين أن الحركات الصغيرة في الفضاء النمطي الجيني (في طوي الرنا) يقابله تغيرات كبيرة في فضاء النمط المظهري. والتفسير الأساسي لوقوع مثل هذه التغيرات النمطية المظهرية واسعة النطاق هو تشخيص الفضاء النمطي الجيني من قبل مناطق محايدة كبيرة تسمح بوقوع قابلية للانبات. مما يسمح للعشائر بالتجوال حتى يجدو نمط مظهري وظيفي جديد ثم يقفزوا إلى أقرب شبكة محايدة قريبة، فقط لاستئناف رحلتها التطورية (Pigliucci, 2010, p. 559). كما أصبح من الواضح أن البناء العام وتنظيم الشبكات الجينية يتدخلان في عملية إنتاج النمط المظهري. فقد تم – مثلاً – اكتشاف أن للشبكات الجينية القدرة على تعويض الجينات التكوينية المفقودة. حيث أكتشف أن جين الدروسوفيلا الذي يتحكم في تعقيل الجسد (أي جعله في عقل وتقسيمه Bicoid) كان مفقوداً في معظم الحشرات الأخرى. مما يطرح أسئلة حول تعقيل الجسد في مثل هذه الكائنات. ولقد كان الأمر المثير هو أن غياب الBicoid في مثل هذه الأنساب يعوضه سلسلة تعديلات تقع في الشبكة الجينية (Pigliucci, 2010, p. 560). ويعقد مثل هذا التعديل عمل تخطيط نمط جيني – نمط مظهري بالإشارة إلى أنه ليست كل التغيرات النمطية الجينية (في حالة غياب) تمنح تغيرات نمطية مظهرية. ليصبح من الواضح افتقاد نسخة التركيبية الحديثة لجوانب حاسمة في توليد النمط المظهري – خاصة مرونة الشبكات الجينية.

1. أ.2- وراثة التغيرات والتحورات فوق الجينية (الأبيجينتكس)

بالرغم من أن الدنا DNA هو نفسه في كل خلايا الكائن الحي، إلا أن الخلايا تكتسب المعلومات التي يمكنها أن تمر إلى ذرية هذه الخلايا. ولقد اتخذت هذه الفكرة (القائلة بأن معالم الكائنات الحية الخطية غير الجرثومية قابلة للوراثة) اسم الأبيجينتكس. و عادة ما تجاهل بيولوجيو التركيبية الحديثة

الإمكانية التطورية التي لمثل هذه النظم الوراثية الأبيجينتكية. في حين أن هناك تأكيدًا كبيرًا على الدور الذي تلعبه هذه النظم في تصميم وتنظيم الخلية.

ولقد طرح كلٌّ من جابلونكا Jablonka ولامب Lamb الحلقة ذات رد الفعل النظرية والمكتفية ذاتيًا تلك التي حالتها الوظيفية قابلة للوراثة، وذلك من أجل توضيح فكرة الأبيجينتكية. وهذه الحلقة (التي تتألف من سلسلة مُشفرة ومنطقة تنظيمية ومنتج بروتيني) إما نشطة أو خامدة بناء على ما إذا كان بروتين وظيفي محدد مُقيد بموقع تنظيمي أم لا. ولقد تم اعتبار حالة الحلقة (تعمل/لا تعمل) بمثابة وحدة تباين قابلة للوراثة: حيث تولد الوحدات العاملة وحدات عاملة، وتولد الوحدات غير العاملة وحدات غير عاملة (Jablonka & Lamb, 2005, pp. 113-154). وما هو مثير (وينبغي الانتباه إليه) حول مثل هذا النوع من الوراثة هو أن الحلقة ليست جزءًا من الخط الجرثومي، وكان يجب - بحسب مركزية التركيبية الحديثة الجينية - ألا تكون قابلة للتوارث. ولكن من الواضح أن مثل هذا المثال نظام أبيجينتيكي قابل للوراثة. وما أسسته هذه الاكتشافات هو إمكانية وجود عالم كامل من الآليات الوراثية غير الجينية. بل ومن الممكن أن تتعرض مثل هذه الآليات لقوى مألوفة (كالانجراف أو الطفرة أو القيد... الخ). وبناء عليه ربما قد تم اكتشاف وكيل إضافي للتباين في الأبيجينتكية. وبهذا ينبغي أن يأخذ المشهد التطوري في اعتباره تأثير التغيرات الواقعة على النظم غير الجينية، بالإضافة إلى الدور الذي يمارسه الانتخاب على مثل هذه النظم، وكذلك الدور الذي تمارسه تغيرات المستوى الأبيجنتيكي على ملائمة كائنات حية محددة.

3.1.1- غياب الإيكولوجيا

أشار بيجليوسي إلى أنه "من الصعب العثور (داخل التركيبية الحديثة) على دراسات الانتخاب الطبيعي الضامه للإيكولوجي. وليس لدينا تقريباً أي فهم حول الكيفية التي تلعب بها الإيكولوجيا دوراً في تطوّر المستحدثات الظاهرية أو خلال تحولات التطوّر المُسيطر" (Pigliucci, 2007, p. 2745).

3.1.4- غياب ثورة الأومكس (omics)

يتناول بيجلوسي غياب ثورة الأومكس (الجينوم genomics والبروتيومات proteomic (20)) عن نسخة تطوّر التركيبية الحديثة. ويعزى هذا الغياب بالكامل إلى التقدم التكنولوجي الذي وقع خلال الـ 15-20 سنة الأخيرة، وليس إلى خطأ مصممي التركيبية الأصلية (Pigliucci, 2007, p. 2745). ومع ذلك يجدر الإشارة إلى أن مثل هذه المفاهيم الجديدة قد غيرت فهمنا للعمليات التطورية، وتستحق الأخذ في الاعتبار.

3.1.5- دور آليتي الانتخاب الطبيعي والتنظيم الذاتي

لقد كان الانتخاب الطبيعي دائماً حجر زاوية اللغز التطوري - سواء في صياغة داروين الأولى أو في نسخة التركيبية الحديثة. وبالرغم من أنه قد مر من الاختباريين الأوليين على نحو ما يبدو، إلا أنه قد جاء مرة أخرى تحت عدسة التركيبية التطورية الممتدة. وسيشمل التوسع القادم للتركيبية الحديثة - بحسب ما يذهب مصممو التركيبية التطورية الممتدة - نظرية التعقد complexity theory والمشهد التكيفي. ونظرية التعقد هي أي نظام بيولوجي يتألف من عدة أجزاء متفاعلة مع بعضها البعض. وعادة ما يقود سلوك مثل هذه الأجزاء المتفاعلة إلى نتائج مُركبة، ومن أمثال ذلك عش النمل الأبيض وسلوكيات التغذية المُركبة والشبكات الجينومية والعصبية المُمكنة. ويرى مقترحو التركيبية التطورية الممتدة أن اندماج دراسات التعقد بمثابة إضافة مُهمة ومفيدة لإطار التركيبية التطورية الممتدة.

وقد كتب بيغليوسي يقول: "لن يكون لدى البيولوجيين فقط مصادر إضافية للتباين القابل للوراثة، بل أيضا مبدأ تنظيمي جديد للمساعدة في مسعى تفسير تطوّر الشكل البيولوجي" (Pigliucci, 2007, p. 2747). ويمكن القول من هذا المنظور أن الانتخاب الطبيعي يفهم بوصفه تفاعلاً متناسقاً مع مبادئ التنظيم الذاتي (21). ويُسفر توحيد هذين المبدئين عن "بناء أكثر قوة نظرية ليحدث في النهاية اتحاد بين ميلين أساسيين في تاريخ البيولوجيا التطورية: هدف نظرية الجينات، وهدف نظرية الشكل" (Pigliucci, 2007, p. 2747).

ولكن قبل ذلك عندما نعود ونفكر في تاريخ الانتخاب الطبيعي كآلية تفسيرية مركزية تقع ضمن نظرية تطوّر داروين، سنجد أن ما يحسب له هو صموده أمام اختبار الزمن، وبقاءه كجزء من التفسيرات التطورية. ولكن أي جزء؟ وكيف تغيرت الفكرة الأصلية على مر الزمن، وهل لازال استخدامنا الحالي للانتخاب الطبيعي يعني المعنى نفسه؟ وهل يحظى بالاحترام نفسه في الدوائر البيولوجية والفلسفية؟ وبعبارة أخرى، كيف تغير مشهد التطوّر، وما الدور الذي يلعبه الانتخاب في المشهد الحالي؟ بالتأكيد لا ينال مصطلح الانتخاب الطبيعي في استخدامنا الحالي الثقل نفسه الذي كان له في ظهوره الأول (22). فباقتراض وجود تفسير سياقي للمعرفة، نجد أن المقترح القائل بأن الانتخاب الطبيعي يقود التطوّر يبدو مقترحاً صحيحاً بحسب تعبير عام 1859. بينما قد يبدو المقترح نفسه القائل بأن الانتخاب الطبيعي يقود التطوّر خاطئاً وغير صحيح وفقاً للفهم الحالي للعملية التطورية. ويمكن أن يذهب المرء – في أحسن الأحوال – إلى أن الانتخاب الطبيعي (وفقاً للفهم الحالي) واحد من عدة قوى دافعه داخل العملية التطورية، أو بشكل أفضل يمكن القول أن التطوّر هو القائد بين العديد من العوامل المساهمة في العملية التطورية.

لقد أصبح من الواضح في الوقت الحاضر – وبخلاف التركيبيّة الحديثة – أن الانتخاب الطبيعي ليس هو القوة الدافعة الوحيدة والمُتحكّمة في التطوّر. ومن المسلم به أن مثل هذا الأمر لم يكن واضحاً لداروين على نحو ما هو واضح اليوم. ولم يكن لدى داروين معرفة بمصادر التباين، ولا بالجين، ولا ببنية الدنا DNA، ولا بالإيجينيتكية، ولا بدور القيد التكويني.. إلخ لذا قد يبدو أمراً طبيعياً وعادلاً خضوع صورته الأصلية للعملية التطورية للتغيير – حتى لتغيير راديكالي. ولكن قبول مثل هذا التغيير لا يُعني التنازل التام للدور الذي يلعبه الانتخاب في العملية التطورية. ولكنه قد يُعني فقط أن للانتخاب دوراً مختلفاً عن ذلك الذي أعطاه داروين له، وكذلك عن الدور الذي تصوره مصممي التركيبيّة الحديثة.

وينبغي علينا التصريح بأن العلاقة القائمة بين الانتخاب والتنظيم الذاتي – حالياً – هي علاقة زواج تعاوني، حيث الانتخاب في حاجه إلى التنظيم الذاتي وكذلك العكس. لا ينفرد أي منهما وحده بأولوية التفسير. بالرغم من ديناميكا تحول العلاقات بحسب كل حالة على حدة. فقد أصبح من الواضح أن للتنظيم الذاتي قوة كبيرة في تفسير تولد الشكل. وتكمن أهمية التنظيم الذاتي في قدرته على تفسير الأنماط المركبة بدون حاجة إلى وجود تعقد وتركيب مماثل على مستويات التفسير المنخفضة. وبهذا يبدو من الواضح أن التنظيم الذاتي يشكل قوة كبيرة، ولكن ينبغي أن نتساءل هل هو قوة ضرورية أو مكون ضروري في تفسيراتنا التطورية. يقول بيغليوسي: "نحن لا نستطيع فهم بنية البروتينات ثلاثية الأبعاد ولا ذكر التنظيم النسيجي، بدون تحليل قدرة البروتينات والخلايا على التنظيم الذاتي" (Pigliucci, 2009, p. 138). وبهذا لا يمكن بدون التنظيم الذاتي توضيح تكون بنية البروتينات ثلاثية الأبعاد. وبالتالي يمكن القول أن التنظيم الذاتي جزء ضروري من التفسيرات التطورية. وبحسب ذلك يحتاج الانتخاب إلى التنظيم الذاتي بشكل أولي كوسيلة للوحدات المولدة للانتخاب – مهما كانت طبيعة تلك الوحدات. وبعبارة أخرى، يمكن القول أن التنظيم الذاتي يساعد في

صنع البيئة التي يعمل عليها الانتخاب. فعلى سبيل المثال لكي يستطيع الانتخاب إزالة التباينات غير الصالحة من العشيرة، ينبغي أن يكون التنظيم الذاتي قد ولد (أو ساعد في توليد) مثل هذه التباينات. وليس التنظيم الذاتي مُفسراً explanadum كافيًا وحده لتفسير الأنماط المظهرية المركبة. فإن التنظيم الذاتي في حاجة إلى الانتخاب الطبيعي حتى يولد حالات ناجحة من التركيب والتعقد. فإن كون الشيء فقط مركبًا، لا يُعني أنه ناجح - خاصة من حيث التطور. ودعنا نتصور أن بنية مركبة كجسر قد تم بناؤه فقط باستخدام مبادئ التنظيم الذاتي (بدون أي مكون انتخابي). فإن النتيجة هي بالتأكيد جسر مُصمم ليفشل وينتهي امره. ولن نستطع مواجهة مشكلة البناء هذه، بدون وجود مكون انتخابي. فليس هناك ببساطة سبيل آخر غير ذلك لحكم العلاقة الواقعة بين التصميمات المختلفة للجسور، وكذلك تقييم مدى الملاءمة القائمة بين التصميم والبيئة. ويحتاج مثل هذا الموقف إلى مزيد من المُخاطبة في الدراسات؛ لأن العديد من مقترحي نظرية التنظيم الذاتي قد تجاهلوا تفسير الملاءمة الواقعة بين الكائنات المنظمة ذاتيًا والظروف الحيوية والظروف غير الحيوية الخارجية. وإذا قمنا بتلخيص ما توصلنا إليه، سنجد أن لا الانتخاب ولا التنظيم الذاتي كافيان وحدهما لتفسير معالم الكائنات الحية المركبة - كالسلوكيات المركبة. وغيرها. كما أننا لا نعتقد أن هاتين القوتين يشكلان معًا تفسيرًا كافيًا للمعالم المركبة. ففي ذلك تجاهل لعوامل إضافية تؤثر على العمليات التطورية - كالانجراف والتأثير على أكثر من صفة pleiotropy والعوامل الأيبيجينتكية وغيرهما. ولكننا نعتقد أن كل من الانتخاب والتنظيم الذاتي بمثابة مكونين ضروريين في تفسيراتنا المطروحة للتركيب التكيفي.

ويوضح كمذين Camazine وآخرون مثل هذه العلاقة قائلين: "التنظيم الذاتي هو مجموعة الآليات التي تعتمد على المكونات الموجودة بالفعل والتي من السهل استخدامها. وبناء عليه يستفيد الانتخاب الطبيعي، ويعدل في وقت لاحق، من مثل هذه المكونات لحل مختلف المشاكل التي تواجهها مجموعات الكائنات الحية" (Camazine et al., 2003, p. 488). فإن ما يطرحه التنظيم الذاتي علينا في هذا السياق صورة أكثر إبلاغا عن الآليات والقيود الواقعة على الآليات. كما يخبرنا التنظيم الذاتي كيف يؤثر البناء المعماري على النتيجة - مما يساعدنا على نحو أفضل في فهم كل من أصل وملاءمة المعالم التكيفية المركبة. ويبدو من الواضح الآن أن الانتخاب أيضا يعمل أسفل على مستوى الآلية، فقد يلعب دورًا حاسمًا في بناء الآلية المذكورة. ومن حيث الآليات الناجحة، لا ينبغي أن يحكم الانتخاب فقط بين التصميمات المتنافسة، بل يجب أن يدخل أيضا التوافق والملاءمة فيما بين الآلية والظروف الداخلية أو الخارجية. ويمكن القول بأنه بقدر ما يعمل الانتخاب على عدة مستويات - الجين والخلية والفرد والعشيرة - بقدر ما يمكن القول أن التنظيم الذاتي يعمل على مستويات مماثلة - أي بناء الجين والخلية والفرد والعشيرة (23). وبهذا يمكن القول أن البراديم السابق كان مخطئًا حينما نظر إلى الانتخاب الطبيعي والتنظيم الذاتي بوصفهما قوتين متعاديتين. فيجب أن نعترف بأن البنية المعمارية لتفسيرتنا التطورية قد تكون أكثر تركيبًا وتعقدًا مما تصورته التركيبية الحديثة. وهذا الموقف هو ببساطة تدمير كامل للموقف التكيفي العام، واقتراح لبناء أكثر معماري تطوري أكثر تركيبًا (لم يتصورها مصممو التركيبية الحديثة من قبل). ويمكن القول أن هذا هو ما تحاول التركيبية التطورية الممتدة إنجازه. ونحن في حاجة في فلسفة البيولوجيا إلى مخاطبة الأدوار الجديدة التي تم طرحها لقوى مثل التكيف والتنظيم الذاتي والأبيجينتكية. إلخ. وقد يتطلب الأمر القيام بعملية إعادة بناء نظريتنا من أجل تسكين العلاقات متعددة المستوى غير المتوقعة.

1.6.1- التطور الواقع على المستوى الكبير macroevolution

بينما عرف داروين التطور بأنه انحدار مع تعديل مشيرًا إلى التعديل المورفولوجي، عادة ما شخّصت التركيبية الحديثة وعلماء وراثة العشائر "التطور بوصفه تغير في التكرارات الجينية" (Wallace, 1986, p. 150). فإن التركيبية الحديثة تؤكد استناد التطور على التباين الموجود بداخل العشائر والأنواع، ولقد تم جلب مثل هذا التباين عن طريق طفرة الجينات وهجرة الأفراد. ويعمل الانتخاب الطبيعي على خصائص الكائنات الحية النمطية المظهرية، مؤثرًا على نسبتها التكاثرية ومن ثم تغيير تكرارات النمط الجيني ثم لاحقًا تكرارات النمط المظهري. فقد زُعم أن الانتخاب الطبيعي هو الآلية الرئيسة للتغير التطوري، أو على الأقل الآلية الوحيدة الخلاقة غير العشوائية المنتجة للتكيف. كما أن عقيدة أساسية من عقائد التركيبية الحديثة الزعم بأن التطور تدريجي، بمعنى أنه يمضي بعدد من الخطوات الصغيرة والمستمرة وليس بالقفزات. ويمكن العثور على نقاد ذلك بشكل أولي في المورفولوجيا وعلم الإحاثة، حيث ركزت غالبية المناقشات حول ظواهر التطور الواقع على المستوى الكبير. فقد كانت فكرة التطور على المستوى الصغير microevolution تُشير إلى التطور الواقع أسفل مستوى النوع، بينما كان يُشير التطور الواقع على المستوى الكبير إلى التطور الواقع فوق مستوى النوع - كانبثاق المستويات الأعلى (أي العائلات والرتب.. إلخ). فإن كل من المورفولوجيا وعلم الإحاثة يختصان فقط بالتطور الواقع على المستوى الكبير. في حين تتعامل نماذج علم وراثة العشائر التي تستخدمها التركيبية الحديثة مع تغير التكرارات الجينية الواقعة بداخل عشيرة ما وبالتالي النماذج التطورية على المستوى الصغير.

وبينما تزعم التركيبية الحديثة أن التطور على المستوى الكبير ليس سوى تطور على المستوى الصغير على نطاق واسع، تشكك في الماضي بعض علماء الإحاثة والمورفولوجيين حول ما إذا كان بإمكان الاستقراء البسيط لنظرية الداروينية الجديدة حول التطور الواقع على المستوى الكبير أن يولد تصورًا كافيًا. فقد ذهب بعض علماء الإحاثة إلى أن نظرية التطور التدريجية لا تتلائم مع النمط الذي يقترحه السجل الحفري. ولقد أحاط النقاش الأبرز نظرية الاتزان المتقطع التي اقترحها عالم الإحاثة نيلز الدريدج ثم دافع عنها سوية مع الدريدج ستيفن جاي جولد. ويفترض الاتزان المتقطع أنه على مدى ملايين من السنين فإن الأنواع تبقى ثابتة (ثباتًا تطوريًا) ثم تختفي فجأة لكي تحل محلها أنواع أخرى مختلفة تمامًا وإن كانت شبيهة لها. ويحدث انبثاق النوع الجديد ذلك في فترة زمنية قصيرة نسبيًا (Eldredge & Gould, 1972). وسنرى فيما يأتي كيف تتعامل البيولوجيا التطورية-التكوينية مع أسئلة التطور الواقع على المستوى الكبير، وتتحدى التركيبية الحديثة بناءً على هذه الأسس. فلما كان التطور يعمل عن طريق الأنماط المظهرية (أي الكائنات الحية ككل، لا الأنماط الجينية)، فإن تصور التركيبية الحديثة لطبيعة التطور سيصبح في حاجة ماسة إلى إصلاح مفاهيمي كبير.

لقد تمت صياغة الكثير من نظريات الأنواع في مصطلحات علم وراثة العشائر، أي النظريات التي تستشهد بالانعزال الجغرافي أو الانعزال الإيكولوجي أو الانتخاب الجنسي سواء بكل واحد منهما على حده أو في مجموعات ورتب متفاوتة. ومع ذلك أصبح من الواضح أن التغير الواقع في التكرارات الأليلية في عشيرة ما لا يخاطب مباشرة الأنواع أو التطور الواقع فيما وراء مستوى النوع. بينما نظر مؤسسو إيفو-ديفو إلى التطور بوصفه انحدار مع تعديل، والمفسر هنا هو التطور المورفولوجي. وبهذا تتصل إيفو-ديفو بنقائيد مورفولوجيا القرن التاسع عشر التطورية.

ب.1- مواضيع ومفاهيم إيفو-ديفو الرئيسة

1.ب.1- الموديولارية

"الموديول module البيولوجي وحدة وظيفية يمكن أن تتصرف وتعمل بشكل (شبه) مستقل عن الوحدات الوظيفية الأخرى" (Hoekstra & Coyne, 2007, p. 998). "وتوجد الموديولات على المستويات التراتبية البيولوجية المختلفة, ومن الممكن أن تقع التغيرات التطورية المهمة بداخل الموديول بدون عرقلة أو تعطيل سلامة الكائن الحي العامة, وبالتالي تسهيل التطور التكويني للسمات الجديدة" (Robert, 2002, p. 598). وتساعد الموديولارية مفهوم خريطة النمط الجيني - النمط المظهري عن طريق طرح مستويات إضافية من التحقيق - أي موديولات تراتبية - تمكن الباحثين من تفكيك ودراسة التنظيم النمطي المظهري إلى قطع أصغر. مما يطرح استبصار إضافي حول العلاقة بين الأنماط الجينية والأنماط المظهرية, وربما يكشف عن وجود علاقات غير متوقعة بين تلك الأنماط (غائبة عن خريطة النمط الجيني - النمط المظهري الأصلية). كما يمكننا معالجة الموديولارية من المنظور التكويني - أو كيف تم بناء الموديولات وما هي القيود العاملة على الموديولات الفردية. فإذا كانت الموديولات تخضع لضغوط مختلفة (قيد معماري وقيد تطور السلالات وانتخاب.. إلخ), فحينئذ يمكن توقع مساهمتها في تطور الأنماط المظهرية بطرق جديدة. ولقد لاحظ مولر Muller أيضا أهمية الموديولارية في تفسير التشابه التركيبي homology التشريحي. "فلا يمكن تفسير تطور التشابه التركيبي التشريحي فقط عن طريق استمرارية التنظيم الجيني, ولكن - بحسب ما تقترح مقارنة الموديولارية - سيصبح من الضروري تحديد وحدات النظم التكوينية غير الاجتماعية التطورية التي قد تتضمن نظم تفاعل أيبجينية وكذلك شبكات تنظيمية" (Muller, 2007, p 945).

2.ب.1- مرونة النمط المظهري

"تعبير مرونة النمط المظهري Phenotypic Plasticity عن قدرة نمط جيني مفرد على توليد أنماط مظهرية مختلفة استجابة لشروط وظروف بيئية متغيرة. وبهذا تصبح المرونة بمثابة استجابة أو ردّ وظيفي رئيس من المتعضيات على بيئتهما المتقلّبة" (24). ويعد هذا في حد ذاته حالة أخرى من حالات إمكانية المتعضيات التنظيمية. ولقد انبثق مؤخرا البحث في آليات مرونة النمط المظهري بوصفها أحد موضوعات إيفو-ديفو الرئيسية, خاصة في ضوء الجهود الأخيرة في العمل على إضافة البعد الإيكولوجي إلى حقبة حقل إيفو-ديفو" (Laubichler, 2010, p.206). وذلك تحت نطاق ما يُسمى بإيفو-إيكو-ديفو Evolutionary and Ecological Developmental Biology (Evo-Eco-Devo), ذلك الذي هو بمثابة جسر يربط الإيكولوجيا بالبيولوجيا التطورية والعمليات التكوينية. وأحد سبل معالجة دور المرونة يكون عبر معايير التفاعل التكويني, أي دراسة آثار الاضطراب البيئي على النمط الجيني. والجزء المهم هنا هو الاعتبار المفصل الممنوح للانتخاب والتباين والقيود. فإن المرونة تُقر بأن هناك العديد من العوامل التي تعمل أسفل مستوى النمط المظهري, وأن كل واحدة منها تستحق الدراسة والأخذ في الاعتبار. بالإضافة إلى اعتراف فكرة المرونة بالتفاعل الفريد الواقع بين القوى على مختلف المستويات, في محاولة منها لفهم تنظيم الأنماط المظهرية.

3.ب.1- الاستحداث

حقا كانت مشكلة الجدة سؤالاً مركزياً في البيولوجيا منذ البداية. فقد افترض داروين أن النوع الواحد الذي يتحول إلى آخر يتضمن بالأحرى تحول سمة فردية إلى بنيات مختلفة نسبياً للنوع الآخر. ولقد أظهر داروين أن الآلية الرئيسية لنظريته (أي الانتخاب الطبيعي الواقع على تباينات صغيرة للصفات) يمكنها تفسير انبثاق السمات الجديدة بمرور الوقت. ولقد كان التحدي الخاص بداروين أن يجعل التصريح القائل بأن السمات الوظيفية الأعلى والمركبة (كالعين الفقارية) للأنواع الموجودة

يمكن تفسيرها بوصفها مشتقة ومُنبتقة من بوادر تطورية بدائية للغاية أمرًا معقولاً. ولقد ارتبط مفهوم الداروينية الجديدة للجدّة مباشرة بالإطار النظري والتفسيري الذي للتركيبية الحديثة. وربما يكون ماير هو أفضل من عبر عن هذا الفهم للجدّة، حيث عرف الجدة بأنها "أي بنية أو خاصية مُكتسبة حديثاً تسمح بتولي وظيفة جديدة" (Mayr, 1960, p. 351).

ونلاحظ هنا التأكيد على الوظيفة؛ نظراً لتبؤر التركيبية الحديثة حول تفسير التكيف. فما كان ينبغي تفسيره بحسب هذا السياق هو نشوء الوظائف الجديدة أو تغيير الوظيفة بطريقة تدرجية وتكيفية. ولقد كانت الفكرة التي عرضتها التركيبية الحديثة في هذه الحالة هي فكرة «التكيف القبلي pre-adaptation». فإن البنية تكون متكيفة قبلياً لوظيفة جديدة إذا كانت قادرة من حيث المبدأ على إنجاز تلك الوظيفة بالرغم من أنها لا تفعل ذلك حتى الآن. ومزيد من التعديل التطوري قد يجعل تلك الوظيفة الجديدة بمثابة الوظيفة الرئيسة للبنية. فقد تم – على سبيل المثال – الاعتقاد بأن أجنحة الحشرات قد انبثقت لأغراض تنظيمية حرارية. و فقط مع زيادة طول الأجنحة أصبحت وظيفة الطيران هي الوظيفية الرئيسة للأجنحة في النهاية. وبهذا السبيل نستطيع تفسير البنيات ذات الوظائف الجديدة بناءً على الإطار الملتمزم بالتغير التدريجي والانتخاب الطبيعي بوصفهما القوة الخلاقة الوحيدة في التطور (Bock, 1959).

ولكن هل حقاً التركيبية الحديثة في وضع يُمكنها من تفسير نشوء الاستحداث؟ إذا كانت التركيبية الحديثة تفترض أن البنية الجديدة مُنبتقة من بنية سابقة، فلم هي جديدة؟ هذه بالضبط هي المشكلة التي تخاطبها البيولوجيا التطورية-التكوينية. فعلى النقيض من التركيبية الحديثة، للبيولوجيا التطورية-التكوينية فهم بنيوي (لا وظيفي) للجدّة. "فالجدّة المورفولوجية هي بنية لا هي متشابهة التركيب مع أي بنية خاصة بالنوع السلفي ولا هي متجانسة (أي متشابهة التركيب بشكل تسلسلي) مع أي بنيات أخرى للكائنات الحية الأخرى" (Müller & Wagner, 1991, p. 243). ويحتاج أصل البنية المورفولوجية الجديدة تماماً إلى تفسير. ولا يستطيع إطار التركيبية الحديثة النظري المستند على الطفرة والانتخاب تفسير نشوء الاستحداث. فإن التركيبية الحديثة تفسر التغير التطوري عن طريق الأخذ في الاعتبار تكرار خاصية معينة (حالة سمة ما) في العشيرة، وتفسر تغير التكرار (تغير سمة ما) عن طريق مناقشة الانتخاب الطبيعي. ولكن ذلك يفترض مسبقاً وجود هذه السمة، وبالتالي لا تستطيع فكرة الانتخاب الطبيعي تفسير كيف جاءت السمة إلى الوجود لأول مرة. ولما كان الانتخاب الطبيعي لا يفسر الأصل الأول للمستحدثات، فقد يتساءل المرء هل تستطيع الطفرات القيام بهذه الوظيفة. ولكن الطفرات تحدث معظم الوقت في سياق الفيلوجيني، والجزء الأكبر منها إما لا يحدث أي فرق في النمط المظهري البالغ، أو تُحدث تغيرات صغيرة ومضطرده في البنيات الموجودة. وهكذا لا تستطيع مناقشة الطفرة تفسير لم انبثقت جدة معينة في نقطة معينة من التاريخ، ولكن بالأحرى البنيات الموجودة المُعدلة طفرياً بدون خلق بنية جديدة. "و عادة ما تتطلب التجولات (من الحالة السلفية إلى وجود الجدة) التعديلات التكوينية البعيدة عن التناول الطفري لحالة السمة السلفية، مثال على ذلك نشوء الريش" (Müller & Wagner 2003 p. 220).

تنبثق الجدة عندما تسود القيود التكوينية السلفية، حتى تتنازل المورفولوجيا السلفية لمورفولوجيا جديدة مستقرة في النهاية. وبناء عليه تتطلب عملية تفسير الأصل التطوري للاستحداث فهم التنظيم المورفولوجي وعمل القيود التكوينية. فيركز الاستحداث على مساهمات التكوين في الجدة التطورية. فإن جدة النمط المظهري تنشأ عن ارتباط عدة تغيرات تنظيمية جينية (25). ويمكن تفسير الجدة في معظم هذه الحالات بوصفها إعادة نشر لآليات تكوينية موجودة، أو استخدام أدوات قديمة بطرق جديدة.

ج.1- مواضع توسع أساسية داخل التركيبية التطورية الممتدة

إذا عدنا إلى الشكل رقم (1)، لوجدنا أنه يُحدد بوضوح حدود مبادئ التركيبية الحديثة الرئيسة (بالرمادي الفاتح) عن إضافات التركيبية التطورية الممتدة (بالرمادي الغامق). وبحسب هذا النموذج هناك ثمان مناطق توسع أساسية تعرضها التركيبية التطورية الممتدة، وهما كالتالي:

ج.1.1- نظرية إيفو-ديفو

إن الأطروحة تدور هنا حول إيفو-ديفو. وبينما فضل معظم البيولوجيون استخدام مثل هذا التعبير، "فضل البعض الآخر – من أمثال فاجنر Wagner – تعبير التطور التكويني أو البيولوجيا التكوينية التطورية (الديفو-إيفو). وأحد سبل الإعراب عن هذا التمييز الافتراضي هو ادعاء أنه في إيفو-ديفو المُفسَّر explanandum (العبرة التي تورد الحدث أو الواقعة المراد تفسيرها) الأولي هو التكوين، بينما التطور هو جزء من المُفسَّرات explanans (العبارات الواردة في الشرح الذي يقوم بالتفسير). بينما في الديفو-إيفو التطور هو المُفسَّر الأولي، والتكوين هو جزء من المُفسَّرات. ولكن ليس من الواضح تماماً حتى الآن ما إذا كانت مقارنة تمييز إيفو-ديفو عن الديفو-إيفو عاملة وفعالة أم لا، فإن العديد من البيولوجيين (من أمثال آرثر Arthur وهل Hall بل وحتى فاجنر نفسه) يتناولون كل من التطور والتكوين كُفسَّر ومُفسَّر... وعلى أية حال فإن قراراً نهائياً بشأن هذه المسألة ليس أمراً ضرورياً لاستمرار مناقشات إيفو-ديفو" (Robert, 2002, p. 593). كما لا يمكننا الفصل بين التطور والتكوين.

ولقد كشفت إيفو-ديفو عن سلسلة من الآليات التكوينية المعيارية بل وربطتها بالعمل الجيني التحتي. كما طرحت استنبصار حول أصل الجدة – التي لم يعد يُعتقد أنها تقع فقط بسبب عملية طفرة تقع على المستوى الوراثي والمستوى التنظيمي. ويُعد نموذج ماري ويست-ايبير هارد Mary West-Eberhard (الذي تقود فيه مرونة الآليات التكوينية إلى الاستحداث التطوري، والذي تضبط فيه الاستجابة الانتخابية الآليات بشكل يناسب البيئة (West-Eberhard, 2003)) دليلاً على هذا المنطق الجديد الكامن خلف الجدة التطورية. كما يُتيح التأكيد على التحقيقات متعددة المستويات بنظرة أكثر كلية للعملية التكوينية والتطورية.

ج.2.1- المرونة والتوفيق

أحد سبل دراسة عمل المرونة هي معايير رد الفعل التكوينية، أو التحقيقات التي تتعقب دور الاضطرابات البيئية، وكيف تُغذي مثل هذه الاضطرابات وقوع تغييرات في الآليات التكوينية. وينبغي أن يكون من الواضح أن نظرة ماري ويست-ايبير هارد هي بالأساس نموذج للتغير قبل التكيفي. فإن المرونة التكوينية تسبق وقوع التغير الوراثي، وتُمكن من وقوع الاستجابة التكيفية بدون الحاجة إلى وقوع تغير وراثي (West-Eberhard, 2003, p. 506). وعلى أية حال تجبرنا المرونة على الأخذ في الاعتبار عمل الانتخاب الواقع على نقاط مختلفة من العملية الأنوجينية، وأثار العوامل غير الوراثية (كالتغيرات التكوينية) على تولد الجدة النمطية المظهرية.

ج.3.1- بناء المباءة (المجال الحياتي) (26)

لقد نصبت النظرية التطورية الحديثة – بحسب ما يذهب أدلنج-سمي Odling-Smee – حواجز تصورية تمنع إدراج إيكولوجيا مستوى النظام الإيكولوجي والعمليات الثقافية البشرية والتكوين في التفسيرات التطورية البعيدة عن الظواهر البيولوجية. ويرى أدلنج-سمي أن بناء المباءة nich يساعد على تخفيف مثل هذه الحواجز، وذلك عن طريق تقديم نسخة أكثر شمولية للبيولوجيا التطورية والإضافة إلى فكرة التركيبية الحديثة عن التغير التكيفي في عدد من السبل (Odling-Smee, 2010, p. 175). ولقد جاءت فكرة بناء المباءة من ريتشارد لونتين الذي

اقترح أن "الكائنات الحية لا تتكيف مع بيئتها، ولكنها تبنيها من أجزاء وقطع العالم الخارجي" (Lewontin, 1983, p. 280), ولمزيد من التفاصيل يُمكننا النظر في Lewontin, 2000. فإن الكائنات الحية تلعب دورًا فعالاً في تشكيل الضغوط الانتخابية التي تعمل عليها عن طريق تحويل وتغيير البيئات والظروف البيئية. ويصف أدلنج-سمي بناء المباءة بأنه قيام الكائن الحي بتحويل وتغيير الضغوط الانتخابية. وكتب يقول "تقوم جميع الكائنات الحية عن طريق عملياتها الأيضية وحركاتها وسلوكياتها واختياراتها إما بالإنشاء أو بالتدمير الجزئي لبيئاتها. وبقيامها بذلك فإنها تغير البعض من الضغوط الانتخابية في البيئات التي تنتجها بعد ذلك" (Odling-Smee, 2010, p. 176). ومن ضمن أمثلة بناء المباءة: صناعة العش، وبناء شبكة، وتعديلات أنظمة الحرائق في النباتات، وتثبيت المغذيات (في بدائيات النوى)، والأمثلة الاجتماعية لبناء المباءة في الحشرات، وبناء المباءة الثقافية عند البشر.. وغيرهما.

وبإضافة هذه المقاييس القبلية نكون قد ابتعدنا عن نظرية التركيبية الحديثة في التكيف، تلك التي افترضت أن الضغوط الانتخابية تعمل بشكل مستقل على الأفراد. كما أننا بقيامنا بذلك نتحرك نحو نظرية أكثر داخلية. فإن نسخة التركيبية الحديثة قد أخذت في الاعتبار حالات الكائنات الحية وحالات البيئات، ولكنها أهملت حقيقة تأثير حالة الكائن الحي على البيئة. وبعبارة أخرى لازال الانتخاب يعمل على الفرد، ولكن هناك عوامل إضافية يبغى أخذها في الحسبان – كتعديل الموطن، والوراثة (الموطنية) الإيكولوجية.. إلخ. وتتألف الحالات البيئية من شقين: الظروف الطبيعية (الفيزيائية) (كالمناخ وتركيب التربة.. إلخ)، والظروف الطبيعية القابلة للتعديل (كبناء العش.. إلخ). وي طرح هذين المكونين معًا تفسير أكثر تفصيلاً للتأثير البيئي الواقع على الكائنات الحية والأنماط الوراثية (ولمزيد من التفاصيل يُمكننا النظر في Dawkins, 1982).

4.ج.1- الوراثة الأبيجينتكية

سبق أن تم تناولها بالمناقشة، ولكن نود أن نؤكد هنا فقط أن الوراثة قد اتضح كونها أكثر تركبًا مما افترضه علم وراثة العشائر. فلن يصبح الجين هو الكيان التفسيري المركزي بعد الآن. ولا مفر من أن يأخذ العلماء في اعتبارهم أنماط الوراثة غير النووية – كالوراثة الأبيجينتكية – التي هي نفسها علل تطورية تُعيد آثار الانتخاب والطفرة والانجراف والهجرة. وبالتأكيد أنبثق مثل هذا التغير من تكامل كل من علم وراثة العشائر والتكوين.

5.ج.1- القابلية للانبثاق (27)

تعد عملية تفسير القابلية للانبثاق evolvability واحدة من أهم معالم أجندة البيولوجيا التطورية التكوينية المعاصرة. فإن فهم القابلية للانبثاق لم يكن جزءًا من برنامج التركيبية الحديثة، تلك التي ركزت على التغيرات التكيفية، ولكنها لم تركز على الشرط المسبق للغاية لحدوث مثل هذه التغيرات التطورية (أي التباين المظهري الذي يعمل عليه الانتخاب). وإحدى المشاكل المُلحة المُرتبطة بنظرية تباين التركيبية الحديثة هي عدم قدرة الجينومات على تفسير التباين. فإن الجينومات محفوظة للغاية عبر تواريخ النسب (الفيلوجينية). ويقود نقص التباين الجينومي هذا إلى صعوبة تفسير مجموعة واسعة من الاستحداثات النمطية المظهرية التي نراها في الطبيعة. ولقد عرض كلٌّ من جير هارت Gerhart وكيرشنر Kirshner حل لمشكلة الحفظ الجينومي تلك – أي القدرة على التكيف البدني (أو نسختها القابلية للانبثاق). فهناك في الجينوم مجموعات قبلية من السلوكيات والأنماط والعمليات الخلوية. وترتبط مثل هذه السلوكيات والعمليات بحميمية ببعضها البعض من أجل التوسط في الاستجابة للمحفز الداخلي والخارجي بالأخص. ويمكن صياغة أو كسر مثل هذه

الارتباطات بشكل أكثر سهولة, وأفضل نظام مناسب بشكل خاص هو الاستجابة للمحفز المعدل بعض الشيء أو الجديد.

ويُعرف كلٌّ من جير هارت وكيرشنر هذا الارتباط بأنه "ارتباط ضعيف يشير إلى معالم بيوكيميائية محددة لنظم المعلومات البيولوجية, حيث تناشد إشارات محتوى المعلومات المنخفضة استجابات مُكملة ومُبرمجة مسبقاً في العملية الأساسية" (Gerhart & Kirschner, 2010, p. 265). وبعبارة أخرى يمكن القول أن معظم ما نراه من تباين على المستوى النمطي المظهري موجود بالفعل في الجينوم, على هيئة مجموعات من الأنماط والسلوكيات الخلوية ضعيفة الترابط. إلخ. ومثل هذه النظم التي يمكنها بسهولة للغاية للوصول إلى هذه المجموعات الجديدة هي الأكثر قابلية للانبثاق إلى حد ما, أو هي الأفضل في استكشاف مناطق الفضاء النمطي المظهري الجديدة. "ويمكن لهذه النظم التي تقف على حد السكين بين الاشتغال والتوقف – والإشارات الضعيفة و/أو البسيطة – أن تنتزع استجابات مُركبة للغاية. وعند توظيف استجابة مُركبة في وضع جديد, فليست الاستجابة في حاجة إلى خلق ناتج من أجزاء الآلية الجزيئية, ولكن ببساطة تثبيت الوضع الحالي" (Gerhart & Kirschner, 2010, p. 265). وأثار هذا النوع من النظم هائلة, كماكانية قيام تنظيم بسيط للآلية الخلوية أو الكيميائية القائمة بإحداث تغيير شامل على المستوى النمطي المظهري.

ويمكن العثور على قدرة إعادة التنظيم تلك في الإنزيمات متغيرة الشكل. ولقد جاءت فكرة تغيير الشكل أصلاً من جاك مونو الذي ذهب إلى أن البروتينات تتألف من جزأين متميزين: جزء وظيفي وجزء تنظيمي. ولقد كانت مثل هذه التفرقة الفيزيائية بين الموقع الوظيفي والموقع التنظيمي مُحرره. بمعنى أنه من الممكن أن يستمر الموقع الوظيفي في القيام بعمله, بينما يشغل الموقع التنظيمي بتركيز جهوده في موضع آخر. ويرى كيرشنر وجير هارت أن مثل هذه التفرقة الفيزيائية اقترحت بالمثل تطوّر مستقل لكل الموقعين, حيث يقع النشاط غير القيدي لكل الموقعين. والأهم من ذلك أن مثل هذا الفصل, تحت حالات الانتخاب القوي, بين الموقع الوظيفي والموقع التنظيمي قد يسمح بوقوع استجابة تكيفية أسرع (Kirschner & Gerhart, 2005, p. 130). "ومن المفترض تحت الانتخاب القوي إمكانية الإبقاء والحفاظ على الوظيفة التكوينية في حين تتغير السلاسل التنظيمية. وإذا تغيرت الظروف الانتخابية, فمن المفترض إمكانية أن يولد التغيير السريع في السلاسل التنظيمية مكاناً وزماناً جديداً للتعبير عن الجين, وبالتالي نمط مظهري جديد" (Kirschner & Gerhart, 2005, p. 136).

1.ج.6- الانتخاب متعدد المستويات

لم تبرز فكرة الانتخاب متعدد المستويات بشدة في نظرية تطوّر التركيبية الحديثة. فان الداروينية الجديدة التقليدية تقول بأن الانتخاب يعمل بشكل أولي على مستوى الكائن الحي الفرد وصفاته. وبمرور الوقت تحولت العشائر في اتجاه مثل هذه الصفات الأكثر تفضيلاً. وبالاختلاف مع هذه النظرة التقليدية, نجد الآن الفكرة القائلة بأن الانتخاب يحدث في مستويات التنظيم الأعلى من (أو فيما عدا) الكائن الحي الفرد. وبالرغم من أن داروين قد اهتم بهذه المشكلة في انحدار الإنسان, ظل الانتخاب متعدد المستويات مشكلة تواجه مصممي التركيبية الحديثة طوال معظم القرن العشرين. ولم تحصل هذه الفكرة على الكثير من استحسان مُصممي التركيبية الحديثة؛ لأن لديهم صعوبة في تقبل فكرة أن قوة التطوّر الواقع على المستويات الأعلى يمكن أن تفوق وتخلق قوة الانتخاب منخفضة المستوى. وبالإضافة إلى تشككهم في القدرة العليّة للقوى عالية المستوى, واجه مُصممي التركيبية الحديثة مشكلة وصعوبة في دمج مستويات الانتخاب المُتعددة في نماذجهم الرياضية. فإن انتخاب

المجموعة لا يُناسب بشكل حسن نماذج علم وراثية العشائري. لذا رفضه فيشر وهالدين والعديد من مُصممي التركيبيّة الحديثة بعد ذلك. وبدلاً من ذلك قام هؤلاء المُصممون بطرح نماذج دعمت الفكرة القائلة بأن الصفات المُركبة (التي على ما يبدو صفات على مستوى المجموعة) يمكن أن تتطوّر عن طريق الانتخاب الفردي أو بوسائل أخرى (كانتخاب الأقارب والملاءمة الشاملة). في حين أن هناك في الوقت الحاضر أدلة دامغة على الانتخاب الواقع على عدة مستويات (انظر في ذلك: Okasha, 2006).

7.ج.1- نظرية المُكرّر

هدف نظرية المُكرّر replicator theory الأساسي بحسب جريسمر Griesemer هو تفسير استقرار الشكل عبر الأجيال. وبحسب نظرية المُكرّر، لا يُعزى الانتقال transmission كلية إلى انتقال المخطط الوراثي من الآباء إلى الأبناء. ويعد ذلك خروجاً عن نظرية المركزية الجينية التقليدية الخاصة بالتركيبيّة الحديثة (أو التي لدونكنز على وجه الخصوص) في الإرسال التي تنظر إلى الجين بوصفه مُميزاً. وتضع نظرية المُكرّر، ومن منظور نظرية النظم التكوينية Developmental Systems Theory (DST) (28) على وجه الخصوص، وحدة التكرار بعيداً عن النظرة التقليدية التي كانت ترى أن الجينات وحدها هي القوة الدافعة وراء التكرار وانتقال الخط الجرثومي. وبدلاً من ذلك يرى مقترحو منظور النظم التكوينية أن منظورهم يطرح نظرة أكثر ديموقراطية، تلك التي تذهب إلى أن هناك عدة قوى تساهم في تحقيق النتائج التكوينية المختلفة (والتي منها استقرار الشكل عبر الأجيال).

وبهذا رأى جريسمر أن منظور النظم التكوينية يرفض:

- (1) ثنائية الجينات في مقابل المصادر التكوينية الأخرى، وذلك لصالح ديموقراطية عليّة بين عدة أنواع من المصادر التي هي لازمة وضرورية بالتساوي لإنتاج النتائج التكوينية؛
- (2) منح امتياز للجينات على حساب المصادر التكوينية الأخرى في التفسيرات العليّة للتكوين والتطوّر من خلال تعريف الجينات بوصفها الحاملة الوحيدة للمعلومات المشفرة و«المبرمجة» للأنماط المظهرية، وذلك لصالح التماثل القائل بأن المصادر الأخرى تقرأ ما هو مكتوب في الجينات. كما أن الجينات تقرأ ما هو مكتوب في المصادر الأخرى؛
- (3) الحجة الفارغة القائلة بأن الجينات، وليست بالإحرى الكيانات الأعلى مستوى كالكائنات الحية أو النظم التكوينية ككل، هي وحدات التكرار الأساسية؛ لإمكانية تحليل الأنماط المظهرية الممتدة دائماً من ناحية المساهمات العليّة الجدية التي لمكونات النظم التكوينية المتميزة" (Griesemer, 2000, p. S350).

وتطير أوجه الرفض هذه مباشرة في وجه منظور التركيبيّة الحديثة فيما يخص انتقال الجينات والمركزية الجينية. وبدلاً من نسخة التركيبيّة الحديثة لانتقال المعلومات، تذهب نظرية النظم التكوينية (التي فيها الجينات مجرد جزء) هي وحدات التكرار. ويتبع ذلك القول بأن الجينات تلعب دوراً، ولكنه ليس دوراً متفرداً. فإن العديد من العوامل الإضافية (كالآليات التكوينية والآليات التنظيمية والعوامل الأبيجينيتكية) ضرورية لتحقيق انتقال ناجح للمعلومات الوراثية عبر الأجيال.

8.ج.1- التطوّر الجينومي

يحاول العلماء منذ اكتشاف واطسن وكريك لبنية الدنا DNA مخاطبة العملية التي يولد فيها النمط الجيني النمط المظهري. ولقد طرح التقدم التكنولوجي أمامنا فهماً أكثر اكتمالاً للتطوّر الجينومي، بداية من تحسين فهمنا للكيفية التي تعمل بها الجينات بالفعل، حتى الكيفية التي تعمل بها الجينات في سياق الجينات الأخرى والعوامل التنظيمية. ولقد رأى راي Wray أن هناك ثلاث

توسعات ناتجة عن التطورات التكنولوجية الواقعة في علم الجينوم. "فأولاً، يعتقد راي أن التكنولوجيات قد حسنت بشدة نماذجنا حول الكيفية التي تعمل بها الجينات في سياق الجينوم، خاصة دورها في فهم العمليات التكوينية والفسولوجية. ثانياً، يعتقد راي أن التطورات التكنولوجية قد مكنت من تحقيق نظرة أكثر كآية للجين سواء في سياق الجينوم أو في سياق البيئة الواقعة خارج الجينوم. مما يكشف عن استبصارات حول القابلية للانباتق والمرونة والتنظيم الجيني والشبكات.. إلخ. ثالثاً، يتوقع راي أن ثورة الجينوم ستمكّن الباحثين من عرض التطور بعدد وافر من المقاييس، بداية من العمليات الميكروتنويرية وصولاً إلى العمليات الماكروتنويرية، ومن الجينات الفردية وحتى الجينوم ككل" (Wray, 2010, p. 110).

خاتمة

من الممكن تشخيص نظرية التطور – بالمعنى الواسع الفصافض – بأنها مجموعة من الأجنذات الإشكالية المرتبطة بفهم التاريخ التنويري للكائنات الحية. ومن هذه الأجنذات المرشحة التنكيف والتصنيف والاستحداث والأنوعه.. إلخ. ويُعد الاستقرار النسبي للأجنذات الإشكالية جانباً مهماً من هذا التشخيص. وبدلاً من الالاحاح عن السؤال عما تكونه بنية نظرية التطور، نجد أن الخطوة الأولى – وهو ما يقع بالفعل – هي توضيح طبيعة المشاكل التي في حاجة إلى تفسير. فإن إحدى مزايا تبني الأجنذة الإشكالية كوحدة انطلاق تحليل كونها تؤكد على الحاجة إلى وضع معايير كفاية تفسيرية واضحة عبر مختلف المجالات البيولوجية. وترتبط كل أجنذة من هذه الأجنذات الإشكالية بغيرها، ومع ذلك يمكن تمييزهما باستخدام القيود النظرية القائمة في العلوم البيولوجية. ولمثل هذا الأمر القدرة على تضمين المساهمات النسبية المختلفة التي للمجالات المختلفة دون استبعاد لأي واحدة منهما دون الأخرى؛ من أجل تفسير الظواهر التنويرية. وبالتالي يمكن تفسير تحيز التركيبي الحديثة ضد مستويات التنظيم الأعلى بأنه كان استبعاداً لأجنذة إشكالية معينة مساهمة، وهي الأصل الميكانيكي للتباين الواقع عند منعطفات تصنيفية وراثية تنويرية معينة.

وبناء عليه فضلنا فهم إيفو-ديفو بوصفها تركيبيية مجالية بسبب المطلب التفسيري للأجنذة الإشكالية الخاصة بالاستحداث على سبيل المثال لا الحصر. ولهذا ليست إيفو-ديفو نظرية موحده أو نموذجاً مُحدداً بل منظور عام يفرض مجموعة متنوعة من المنظورات النظرية والمقاربات التجريبيية. مما يُعني أن أي أجنذة أو نظرية سترتبط بشكل موثوق بين التطور والتكوين ستكون نظرية إيفو-ديفو، مهما كانت قوة تطبيق أو معالجة مثل هذا الربط. ولما كانت العلوم الأحيائية تحتوي على مجالات متنوعة ومتباينة، فإن إيفو-ديفو هي مجرد مثال واحد فقط من الأمثلة التي توضح لنا على أي نحو تخبرنا بنية المشاكل بالكيفية التي ينبغي أن يجري من خلالها التحقيق العلمي.

وقد يكون من المُستساغ هنا تشبيه الظواهر البيولوجية العلمية ككل بالفيل الذي في الحكاية المعروفة والتقليدية المتعلقة بالمكفوفين والفيل (الشكل رقم (2)). فكما هو معروف، يصل كل مكفوف إلى بعض معالم الفيل ثم يشكل حكم حول الكل من خلال جزء معين، وذلك رهناً باستكشافه اللمسي التمييزي. ولو افترضنا أن الجدة هي خرطوم الفيل، فقد يكون علماء البيولوجيا قد أخطأوا – وللخطأ دور مهم في العلم - في وقت ما – مثلاً خلال فترة سيادة التركيبيية الحديثة – وظنوا أن الذيل هو الجدة لا الخرطوم، ولم يضعوه في وضعه السليم أو فسروه التفسير الخطأ. ولكن مع توسع وزيادة التحقيق العلمي وتقنيات واكتشافات العلماء في أجزاء الفيل الأخرى، توصلوا إلى صورة مختلفة تتحسن وتتقدم بشكل تدريجي متواصل يوماً بعد آخر. والمغزى هنا بسيط، ولكنه يمنحنا تأويلاً إستمولوجياً جديداً في ضوء مناقشتنا لبنية المشكلة. فإن المشاكل كالفيل لها بنية بسبب التاريخ

وعدم التجانس والتسلسل التراتبي. ويساعدنا العلم بهذه البنية على معرفة كيف مارست بيانات ومناهج وافتراضات نظرية مختلفة تأثيرها على صورة الظواهر البيولوجية المركبة ككل (صورة الفيل الكاملة). ولاستكشاف مثل هذه الصورة الكاملة الواضحة لا تقل حاجتنا إلى النمذجة والأجندات الإشكالية عن حاجتنا إلى النظريات والتجارب المختبرة للفروض والملاحظات.

المصادر والمراجع

أولاً: المصادر والمراجع باللغة العربية

1. الحناوي، كمال الدين (1990). معجم مصطلحات علم الأحياء. مراجعة: هشام كمال الدين الحناوي. القاهرة: المكتبة الأكاديمية.
2. سميث، جينا (2010). عصر علوم ما بعد الجينوم. ترجمة: مصطفى إبراهيم فهمي. العدد (1469). (ط.1). القاهرة: المركز القومي للترجمة.
3. شوقي، أحمد (٢٠٠٨). قصة البيولوجيا: تحليل ثقافي لعلم الحياة. كراسات الثقافة العلمية. القاهرة: المكتبة الأكاديمية.
4. عبد العليم، أنور (1960). قصة التطور. القاهرة: دار القلم.
5. كمال، علم الدين (1973). تطور الكائنات الحية. العدد (7). (م.3). الكويت: عالم الفكر.
6. ماير، إرنست (٢٠٠٢). هذا هو علم البيولوجيا: دراسة في ماهية الحياة والأحياء. ترجمة عفيفي محمود عفيفي. العدد (٢٧٧). الكويت: عالم المعرفة.

ثانياً: المصادر والمراجع باللغة الإنجليزية

1. Bock, W. J. (1959). Preadaptation and multiple evolutionary pathways. *Evolution*, 13, 194-211.
2. Camazine, S., J. Deneubourg, N. Franks, J. Sneyd, G. Theraulaz, and E. Bonabeau. (2003). Self organization in biological systems. Princeton: Princeton UP.
3. Dawkins, R. (1982). The extended phenotype, Oxford University Press.
4. Eldredge, Niles and S. J. Gould (1972). Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism In T.J.M. Schopf (Eds.), *Models in Paleobiology* (pp. 82-115). San Francisco: Freeman Cooper.
5. Gerhart, J.C. & Kirschner, M.W. (2010). Facilitated variation. In: Pigliucci M, Mueller BG (Eds.), *Evolution: The extended synthesis* (pp. 253–280). Cambridge, MA: MIT Press.
6. Goodwin, B. (2001). How the leopard changed its spots. New York: Scribner.
7. Griesemer, J. (2000). Development, culture, and the units of inheritance. *Philosophy of Science*, 67: S348-S368.
8. Hall, Brian K. (1992). *Evolutionary developmental biology*. First edition. London: Chapman&Hall.

9. Hoekstra, Hopi E. & Jerry A. Coyne. (2007). The locus of evolution: Evo-devo and the genetics of adaptation. *Evolution*, 61: 995–1016.
10. Jablonka, E., & M. Lamb. (2005). *Evolution in four dimensions*. Cambridge: MIT Press.
11. Kauffman, S.A. (1993). *The origins of order: Self organization and selection in evolution*. New York: Oxford University Press.
12. Kirschner, M. & J.C. Gerhart. (2005). *The plausibility of life*. New Haven: Yale UP.
13. Laubichler, M. (2010). Evolutionary developmental biology offers a significant challenge to the neo-Darwinian paradigm. In F. Ayala & R. Arp (Eds.), *Contemporary debates in the philosophy of biology* (pp. 199–212). Malden: Wiley-Blackwell.
14. Lewontin, R. C. (1983). Gene, organism, and environment. In Bendall DS (Ed.) *Evolution from molecules to men* (pp. 273–285). Cambridge: Cambridge University Press.
15. Lewontin, R. C. (2000). *The triple helix: Gene, organism, and environment*. Cambridge, Mass: Harvard University Press.
16. Mayr, E. (1960). The emergence of evolutionary novelties. In S. Tax (Ed.), *Evolution after darwin* (Vol. 1, pp. 349-380). Chicago: University of Chicago Press.
17. Mayr, Ernst & Provine, William B. (Eds.). (1980). *The evolutionary synthesis: Perspectives on the unification of biology*. Cambridge, MA: Harvard University Press.
18. Minelli, A. (2010). Evolutionary developmental biology does not offer a significant challenge to the neo-Darwinian paradigm. In F. Ayala & R. Arp (Eds.), *Contemporary debates in the philosophy of biology* (pp. 213–226). Oxford: Blackwell.
19. Müller, G.B. (2007). Six memos for evo devo. In M.D. Laubichler and J. Maienschein (Eds.), *From embryology to evo devo: A history of developmental evolution*. Cambridge, MA: MIT Press.
20. Muller, G. (2007). Evo-devo: Extending the evolutionary synthesis. *Nature Reviews*, 8: 943-949.
21. Müller, G.B. (2008). Evo-devo as a discipline. In A. Minelli and G. Fusco (Eds), *Evolving pathways: Key themes in evolutionary developmental biology*. Cambridge: Cambridge University Press.
22. Müller, G. B. & G. P. Wagner (1991). Novelty in evolution: Restructuring the concept. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22, 229-256.

23. Müller, G. B. & Wagner, G. P. (2003). Innovation. In B. K. Hall & W. M. Olson (Eds) *Keywords and concepts in evolutionary developmental biology* (pp. 218-227). Cambridge, MA: Harvard University Press.
24. Norman, I. Platnick & Donn E. Rosen. (1987). Popper and evolutionary novelties. *History and Philosophy of the Life Sciences*, 9 (1): 5 – 16.
25. Odling-Smee, F.J. (2010). **Niche inheritance**. In Pigliucci & Muller (Eds) *Evolution: The extended synthesis* (pp. 175-207). Cambridge, MA: MIT Press.
26. Okasha, S. (2006). *Evolution and the levels of selection*. Oxford: Oxford University Press.
27. Pigliucci, M. (2007). Do we need an extended evolutionary synthesis? *Evolution*. 61: 2743-2749.
28. Pigliucci, M. (2009). Down with natural selection? *Perspectives in Biology and Medicine*. 52: 134-140.
29. Pigliucci, M. (2010). Genotype-phenotype mapping and the end of the 'genes as blueprint' metaphor. *Phil. Trans. R. Soc. B*: 365, 557-566.
30. Pigliucci, M., and G.B. Müller (Eds.). (2010). *Evolution: The extended synthesis*. Cambridge, MA: MIT Press.
31. Raff, Rudolf A. (2000) . Evo-devo: The evolution of a new discipline. *Nature Reviews Genetics*. 1: 74-79.
32. Robert, Jason Scott. (2002). How developmental is evolutionary developmental biology? *Biology and Philosophy*, 17: 591–611.
33. Rosenberg, Alex & W. McShea, Daniel, (2008). *Philosophy of biology*. New York: Routledge press.
34. Simpson, G. G (1969). *The meaning of evolution*. Oxford: Ibn New Delhi.
35. Spector, Tim. (2012). *Identically different: Why you can change your genes*. London: Weidenfeld & Nicolson.
36. Swanson, Carl. (1961). *Cytology and cytogenetics*. London: Prentic Hall.
37. Wallace, B. (1986). Can embryologists contribute to an understanding of evolutionary mechanisms? In W. Bechtel (Ed.), *Integrating scientific disciplines* (pp. 149–163). Dordrecht: M. Nijhoff.
38. West-Eberhard, Mary Jane. (2003). *Developmental plasticity and evolution*. Oxford: Oxford University Press.

39. Wray, G.A. (2010), Integrating genomics into evolutionary theory. In Pigliucci M., and Müller G.B. (Eds.), *Evolution: The extended synthesis* (pp. 97-116). Cambridge, MA: MIT Press.