۵ ژنتیک جمعیت

چون داروین از منشأ گوناگونی افراد جمعیت‌ها و نیز از چگونگی انتقال صفات بین نسل‌ها اطلاع چندانی نداشت، نمی‌توانست ساز و کار انتخاب طبیعی را توضیح دهد، بنابراین نظریهٔ لامارک، یعنی «وراثتی بودن صفات اکتسابی» را پذیرفته بود.

امروزه زیست‌شناسان با استفاده از پژوهش‌های حاصل از ژنتیک جمعیت به بررسی تغییر و تحول گونه‌ها می‌پردازند.

پیش‌نیازها

پیش از مطالعهٔ این فصل باید بتوانید :

- انتخاب طبیعی را شرح دهید،
- اصول ژنتیک مندلی را بیان کنید،
- جهش را توضیح دهید.

۱ تعادل در جمعیت‌ها

معمولاً در هر جمعیت فاصلهٔ بین افراد به اندازه‌ای است که افراد می‌توانند با یک‌دیگر آمیزش کنند. بنابراین در صورتی که بین افراد مانعی ایجاد شود به طوری که این مانع از آمیزش آنها جلوگیری کند، عملاً آن جمعیت به دو جمعیت تجزیه می‌شود. مثلاً اگر کرم‌های خاکی باغچهٔ منزل شما عملاً نتوانند با کرم‌های خاکی باغچه‌های همسایه‌های شما آمیزش کنند، هر کدام جمعیتی جداگانه تشکیل خواهند داد. در مقابل گنجشک‌های شهر شما جمعیت بزرگی از گنجشک‌ها را تشکیل می‌دهند.

ژنتیک جمعیت به بررسی ژن‌های جمعیت‌ها می‌پردازد. در ژنتیک جمعیت به مجموع ژن‌های موجود در سلول‌های زایشی هر جمعیت **خزانهٔ ژنی** می‌گویند. به عبارت دیگر، چون هر ژن ممکن است الل‌های متفاوتی داشته باشد، خزانهٔ ژنی شامل مجموع الل‌های مربوط به ژن‌های همهٔ سلول‌های زایشی (سلول‌های تولیدکنندهٔ گامت) افراد یک جمعیت است.

برای توصیف خزانهٔ ژنی به‌دست آوردن تعداد واقعی هر الل کاری غیرممکن است، بنابراین سعی می‌کنیم در ژنتیک جمعیت، فراوانی نسبی الل‌های هر جمعیت را به‌جای تعداد واقعی، مورد بررسی قرار دهیم.

در سال ۱۹۰۰، یعنی از هنگامی که اصول مندل بار دیگر مورد بررسی و تأیید قرار گرفت، زیست‌شناسان بررسی چگونگی تغییر فراوانی الل‌ها را در جمعیت‌ها آغاز کردند. آنان در ابتدا تصور می‌کردند الل‌های غالب که معمولاً نسبت به الل‌های مغلوب فراوانی بیشتر دارند، پس از مدتی الل‌های مغلوب را از جمعیت حذف خواهند کرد و خود جای آنها را خواهند گرفت.

در سال ۱۹۰۸ **هاردی**[۱]، ریاضی‌دان انگلیسی و **واینبرگ**[۲] پزشک آلمانی که مستقل از یک‌دیگر در حال کاربرد قوانین جبر و احتمال برای محاسبهٔ فراوانی ژنوتیپ‌ها بودند، پی بردند که در جمعیت‌های بزرگ که در آنها آمیزش‌ها به صورت تصادفی صورت می‌گیرد، نسبت الل‌های غالب به مغلوب و نیز نسبت فراوانی افراد خالص به ناخالص در نسل‌های پی‌درپی ثابت است و تغییر نمی‌کند، مگر آن که

۱ــ G.H. Hardy

۲ــ Weinberg

جمعیت تحت فشار نیرو یا نیروهای تغییردهنده قرار گیرد که به نفع یا به زیان ماندگاری یک یا چند الل خاص عمل می کنند. به این امر اصل هاردی ــ واینبرگ می گویند. مثلاً اگر الل غالب یک ژن مرگ‌آور باشد، فراوانی این الل به علت غالب بودن افزایش نمی‌یابد، بلکه برعکس به علت مرگ‌آور بودن رو به کاهش می گذارد؛ چون افراد غالب بیشتر در معرض مرگ قبل از تولیدمثل قرار دارند. به مثال زیر در مورد ثابت ماندن الل‌های جمعیت طبق اصل هاردی ــ واینبرگ، توجه کنید :

مرحلهٔ اول : در یک جمعیت ۱۰۰ تایی مگس سرکه، در آزمایشگاه، دو نوع مگس سرکه وجود دارد : نوع عادی که بدن خاکستری دارد و نوع جهش یافته که بدن آن سیاه رنگ است. الل رنگ سیاه بدن (g) مغلوب است. فراوانی ژنوتیپ‌های این جمعیت چنین است :

ژنوتیپ‌ها : $GG + Gg + gg$

تعداد : فرد $۶۴ + ۳۲ + ۴ = ۱۰۰$

چون مگس سرکه جانداری دیپلوییید است، پس هر فرد دو الل مربوط به رنگ بدن دارد. بنابراین تعداد الل‌های این جمعیت ۱۰۰ نفری که مربوط به رنگ پوست هستند، ۲۰۰ است :

$$\left.\begin{aligned} G &= ۱۲۸ + ۳۲ + ۰ = ۱۶۰ \\ g &= ۰ + ۳۲ + ۸ = ۴۰ \end{aligned}\right\} \text{۲۰۰ الل}$$

فراوانی نسبی هر یک از الل‌های G و g در این جمعیت به صورت زیر محاسبه می‌شود :

$$G = (\frac{۱۶۰}{۲۰۰}) \times ۱۰۰ = ٪۸۰$$

$$g = (\frac{۴۰}{۲۰۰}) \times ۱۰۰ = ٪۲۰$$

چون معمولاً فراوانی نسبی الل‌ها را با اعداد اعشاری نشان می‌دهند می‌توان نسبت‌های فوق را به این صورت نشان داد : فراوانی نسبی G و g در این جمعیت به ترتیب ۰/۸ و ۰/۲ است.

مرحلهٔ دوم : فراوانی گامت‌هایی که توسط این جمعیت تولید می‌شود، به صورت زیر است :

اسپرم : $۰/۸G + ۰/۲g$

تخمک : $۰/۸G + ۰/۲g$

اگر برای محاسبهٔ نتایج آمیزش بین گامت‌های افراد این جمعیت از مربع پانت استفاده کنیم، حاصل چنین است :

اسپرم / تخمک	G	g
G	GG ۰/۸ × ۰/۸ = ۰/۶۴	Gg ۰/۸ × ۰/۲ = ۰/۱۶
g	Gg ۰/۸ × ۰/۲ = ۰/۱۶	gg ۰/۲× ۰/۲ = ۰/۰۴

GG = ۰/۶۴ < ۰/۳۲G, ۰/۳۲G

Gg = ۰/۱۶ + ۰/۱۶ = ۰/۳۲ < ۰/۱۶G, ۰/۱۶g

gg = ۰/۰۴ < ۰/۰۲g, ۰/۰۲g

۰/۸G + ۰/۲g

بنابراین فراوانی الل‌های G و g در جمعیت نسل اول مساوی با فراوانی این الل‌ها در جمعیت مادر است.

همان‌گونه که ملاحظه می‌شود، مطابق اصل هاردی ــ واینبرگ چون این جمعیت تحت هیچ نیروی انتخاب‌کننده و متحول سازنده‌ای قرار نداشته، فراوانی الل‌ها در دو نسل تغییری نکرده است.

فرمول هاردی ــ واینبرگ : اگر در مثال فوق فراوانی الل غالب G را p و فراوانی الل مغلوب g را q بنامیم، با توجه به این فراوانی کل این الل‌ها ۱ است، پس $p+q=1$؛ یعنی آمیزش بین گامت‌ها به این صورت درمی‌آید :

اسپرم / تخمک	G p	g q
G p	G G p p	G g p q
g q	G g p q	g g q q

فراوانی افراد خالص غالب نسل بعد $p^2 = GG$

فراوانی افراد ناخالص $2pq = Gg$

فراوانی افراد خالص مغلوب $q^2 = gg$

فرمول هاردی ــ واینبرگ را می‌توان به این صورت توضیح داد : اگر فراوانی الل غالبی را در جمعیتی p و فراوانی الل مغلوب آن را q نام‌گذاری کنیم، هر یک از افراد آن جمعیت ممکن است GG ،$(p \times p = P^2)$، $(p \times q)Gg$ یا $(q \times q)gg$ باشند. بنابراین می‌توان این رابطه را برای جمعیت نوشت :

$$p^2 + 2pq + q^2 = 1$$

چگونه مسایل مربوط به تعادل هاردی ــ واینبرگ را حل کنیم؟

در بسیاری از جمعیت‌ها دو الل هر ژن با توجه به نسبت الل مغلوب خالص (q^2) محاسبه می‌شود؛ چون ژنوتیپ این نوع فنوتیپ را می‌توان با اطمینان تشخیص داد، اگر فقط بدانیم کدام فنوتیپ غالب است، می‌توانیم q^2 را به‌دست آوریم (یک منهای فراوانی فنوتیپ غالب). برای حل مسایل مربوط به اصل هاردی ــ واینبرگ مراحل زیر توصیه می‌شود :

● به یاد داشته باشید که در همهٔ محاسبات باید نسبت را در نظر گرفت، نه درصد را.

۱ــ نخست توجه کنید چه اطلاعاتی راجع به جمعیت موردنظر در اختیار شما قرار می‌گیرد. در بسیاری از موارد، درصد فراوانی فنوتیپ مغلوب خالص q^2 یا غالب $p^2 + 2pq$ در اختیار ما قرار می‌گیرد.

۲ــ سپس مقدار p یا q را به‌دست آورید. در این صورت با استفاده از معادلهٔ مربوطه و محاسبه‌ای ساده، سایر مقادیر را به‌دست آورید.

۳ــ از q^2 جذر بگیرید تا q به‌دست آید.

۴ــ مقدار q را از عدد ۱ کم کنید تا p به‌دست آید (یعنی $p = 1 - q$).

۵ــ p^2 را با ضرب کردن آن در خودش به‌دست آورید.

۶ ــ $2pq$ را به‌دست آورید.

۷ــ کنترل کنید $p^2 + 2pq + q^2$ که مساوی با یک باشد.

مثال ۱ : در یکی از جمعیت‌های انسانی ۷۰٪ از افراد می‌توانند مزهٔ مادهٔ شیمیایی فنیل تیوکاربامید (PTC) را تشخیص دهند (فنوتیپ غالب). فراوانی هر یک از موارد زیر را به‌دست آورید :

الف) فنوتیپ مغلوب خالص (q^2)

ب) الل مغلوب (q)

پ) افراد خالص غالب (p^2)

ت) افراد ناخالص

پاسخ : فراوانی فنوتیپ غالب (۷۰٪) و مغلوب (۳۰٪ = ۷۰٪ − ۱) در صورت مسأله داده شده است.

فنوتیپ مغلوب : ۳۰٪ = (در محاسبات بنویسید ۰/۳۰)

بنابراین $q = ۰/۵۴۷۷$ (جذر ۳۰٪)

چون $p = ۱ - q$، پس $p = ۱ - ۰/۵۴۷۷ = ۰/۴۵۲۳$

$p^۲ = (۰/۴۵۲۳)^۲ = ۰/۲۰۴۷$

$۲pq = -۰/۴۹۵۳$

مثال ۲ : ژن A دو الل دارد (A و a). اگر فراوانی افراد AA برابر ۰/۳۶ باشد، براساس اصل هاردی ــ واینبرگ نسبت‌های مورد انتظار از سه نوع ژنوتیپ حاصل از این الل‌ها در جمعیت چقدر است؟

پاسخ : $p^۲ = ۰/۳۶$، پس $p = ۰/۶$

چون $q = ۱ - p$ پس $q = ۱ - ۰/۶ = ۰/۴$

فراوانی افراد ناخالص (Aa) : $۰/۴۸ = (۰/۴)(۰/۶) ۲ = ۲pq$ و فراوانی افراد مغلوب (aa) : $۰/۱۶ = ۰/۴^۲ = q^۲$

عوامل مؤثر در برقرار ماندن تعادل هاردی ــ واینبرگ

برای برقرارماندن تعادل هاردی ــ واینبرگ در جمعیتی، باید در آن جمعیت :

۱ــ جهش ژنی رخ ندهد، یا این‌که تعداد جهش‌های رفت که الل A را به a(A→a) تبدیل می‌کنند، با تعداد جهش‌های برگشت (a → A) برابر باشند.

۲ــ مهاجرت صورت نگیرد.

۳ــ جفت‌گیری‌ها به ژنوتیپ و فنوتیپ افراد وابسته نباشند.

۴ــ جمعیت به‌قدری بزرگ باشد که بر اثر نوسانات تصادفی، فراوانی الل‌ها تغییر نکند.

۵ــ انتخاب طبیعی رخ ندهد؛ یعنی، احتمال بقا و تولیدمثل برای همهٔ افراد آن یکسان باشد.

چون در جمعیت‌های طبیعی، هیچ‌گاه همهٔ این شرایط فراهم نیست؛ بنابراین، معمولاً خزانهٔ ژنی، به عبارت دیگر فراوانی الل‌های جمعیت از نسلی به نسل دیگر تغییر می‌کند. انباشته شدن این تغییرات کوچک در گذر زمان ممکن است سبب تغییر چشمگیر خزانهٔ ژنی شود و سیمای گونه را تغییر دهد.

فکر می‌کنید در جمعیت کلاس شما چند نفر ناقل بیماری تالاسمی هستند؟

۱ــ به یاد بیاورید که ژن مربوط به بیماری تالاسمی یک ژن مغلوب اتوزومی است. افراد مبتلا به تالاسمی مینور که از نظر این ژن ناخالص (Cc) هستند، در واقع ناقل این بیماری محسوب می‌شوند. فراوانی افراد خالص که مبتلا به تالاسمی ماژور هستند، در جمعیت کشورمان حدود

۲۰،۰۰۰ نفر است. اگر جمعیت کشورمان را ۶۰ میلیون نفر در نظر بگیریم، q^2، یعنی فراوانی افراد خالص، برابر ۰/۰۰۰۳۳۳ و q برابر $\sqrt{۰/۰۰۰۳۳۳}$ یا ۰/۰۱۸۲ به‌دست می‌آید.

۲ــ اگر بخواهیم فراوانی الل غالب C، یعنی p را در جمعیت کشورمان محاسبه کنیم، به صورت زیر عمل می‌کنیم : چون $p+q=۱$ است، پس $p=۱-q$، بنابراین $p=۱-۰/۰۱۸۲$ یا $p=۰/۹۸۱۸$.

۳ــ برای تعیین فراوانی افراد ناخالص ناقل محاسبات زیر را انجام می‌دهیم :

$$۲pq=۲\times۰/۹۸۱۸\times۰/۰۱۸۲=۰/۰۳۵۷۳۷۵$$

به عبارت دیگر به‌طور متوسط در هر ۱۰۰۰ نفر از جمعیت کشورمان ۳۶ نفر ناقل وجود دارد.

عوامل تغییردهندهٔ ساختار ژنی جمعیت‌ها

هرگاه در جمعیتی شرایط لازم برای تعادل هاردی ــ واینبرگ برقرار باشد، آن جمعیت در حال دگرگونی و تغییر نیست. پس، عواملی را که سبب به هم خوردن تعادل می‌شوند، می‌توان نیروهای تغییردهندهٔ گونه‌ها نامید. این عوامل عبارت‌اند از :

۱ــ جهش : همانندسازی مادهٔ ژنتیک هیچ‌گاه کاملاً بدون نقص نیست. عوامل جهش‌زای بسیاری نیز در محیط وجود دارد که سبب تغییر در مادهٔ ژنتیک می‌شوند. بنابراین جهش همواره رخ می‌دهد و هیچ روشی برای متوقف‌کردن آن شناخته نشده است. تعادل جهش یعنی شرایطی که در آن تعداد جهش‌های $A\leftarrow a$ با تعداد جهش‌های $a\leftarrow A$ برابر باشد، نیز بسیار به‌ندرت پیش می‌آید. بنابراین جهش‌های دایمی همواره، اما به آهستگی، فراوانی الل‌ها را تغییر می‌دهند. مثلاً، اگر فراوانی جهش‌های $a\leftarrow A$ بیشتر از جهش‌های $A\leftarrow a$ باشد، فراوانی الل a به‌تدریج در جمعیت افزایش می‌یابد.

با آن‌که جهش همیشه اتفاق می‌افتد، اما معمولاً آن را به‌عنوان عامل اصلی تغییر فراوانی الل‌ها در جمعیت در نظر نمی‌گیرند چون آهنگ جهش برای بیشتر ژن‌ها بسیار اندک است. اگر جهش به‌تنهایی عمل کند و سایر نیروهای تغییر دهنده فعال نباشند، مدتی بسیار طولانی لازم است تا تغییر قابل توجهی در فراوانی الل‌ها رخ دهد. **مهم‌ترین نقش جهش، ایجاد تنوع در جمعیت است** (شکل ۱ــ۵). اگرچه جهش، زمینه تغییر گونه‌ها را فراهم می‌کند، ولی جهت آن را تعیین نمی‌کند.

۲ــ شارش ژن : هنگامی که افرادی از یک جمعیت به جمعیتی دیگر مهاجرت می‌کنند، درواقع تعدادی از الل‌های جمعیت مبدأ را با خود به جمعیت مقصد وارد می‌کنند. به این پدیده، **شارش ژن**[۱] می‌گویند. شارش ژن می‌تواند باعث افزایش تنوع درون جمعیت پذیرنده (مقصد) شود. از سوی دیگر

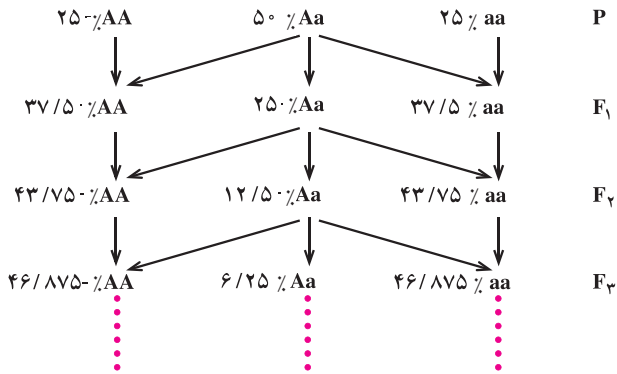
۱ــ gene flow

شکل ۱ــ۵ــ گوناگونی در جمعیت گیاه لاله‌عباسی

اگر روند مهاجرت در دو جهت ادامه یابد، با گذشت زمان خزانهٔ ژنی دو جمعیت شبیه به هم می‌شود. به این ترتیب، می‌توان گفت که شارش ژن در جهت کاهش تفاوت بین جمعیت‌ها عمل می‌کند.

۳ــ آمیزش غیر تصادفی : منظور از آمیزش تصادفی این است که احتمال آمیزش هر فرد با هریک از افراد جنس دیگر در جمعیت برابر باشد و ارتباطی با ژنوتیپ یا فنوتیپ او نداشته باشد. در جمعیت‌های طبیعی، عموماً وضع بدین گونه نیست. حالت‌های مختلفی از آمیزش‌های غیرتصادفی در طبیعت دیده می‌شود. در این نوع آمیزش‌ها فراوانی الل‌ها تغییر نمی‌کند.

درون‌آمیزی : گاه آمیزش میان خویشاوندان نزدیک محتمل‌تر از آمیزش با سایر افراد است. به این حالت **درون آمیزی** می‌گویند. به‌عنوان مثال، اگر دانه‌های یک گیاه به‌خوبی در محیط پراکنده نشوند، زاده‌های آن گیاه در فواصل نزدیک به هم می‌رویند و احتمال گرده‌افشانی بین آنها بیشتر می‌شود. اگرچه درون‌آمیزی فراوانی نسبی الل‌ها را تغییر نمی‌دهد؛ ولی سبب افزایش فراوانی افراد خالص و کاهش افراد ناخالص می‌شود. شدیدترین حالت درون‌آمیزی خودلقاحی است که در آن گامت‌های نر هر فرد، گامت‌های مادهٔ خود او را بارور می‌کنند. اگر افراد جمعیتی که در آن سه نوع ژنوتیپ AA، Aa و aa وجود داشته باشد، شروع به خودلقاحی کنند، در هر نسل فراوانی افراد ناخالص در آن جمعیت نصف می‌شود؛ زیرا از هر آمیزش Aa × Aa ، فقط نیمی از زاده‌ها Aa هستند و نیم دیگر aa یا AA می‌شوند. در عوض،



ژنوتیپ همهٔ زاده‌های حاصل از خودلقاحی هر فرد خالص، عیناً مانند خود او خواهد بود.

آمیزش همسان پسندانه[1] **:** به حالتی گفته می‌شود که احتمال آمیزش بین افرادی که فنوتیپ یکسان دارند، بیشتر است. به‌عنوان مثال، ممکن است انسان‌های قدبلند تمایل بیشتری به‌ازدواج با هم داشته باشند. آمیزش همسان پسندانه در این مثال جمعیت را به دو زیرگروه فنوتیپی مثلاً گروه بلند قد و گروه کوتاه قد تقسیم می‌کند که تبادل ژن بین آنها کمتر صورت می‌گیرد. در این حالت، ژن‌هایی که صفت مورد نظر (در این مثال قد انسان) را کنترل می‌کنند، عموماً در هر گروه به صورت خالص درمی‌آیند و فراوانی افرادی که برای این ژن‌ها ناخالص هستند، کاهش می‌یابد.

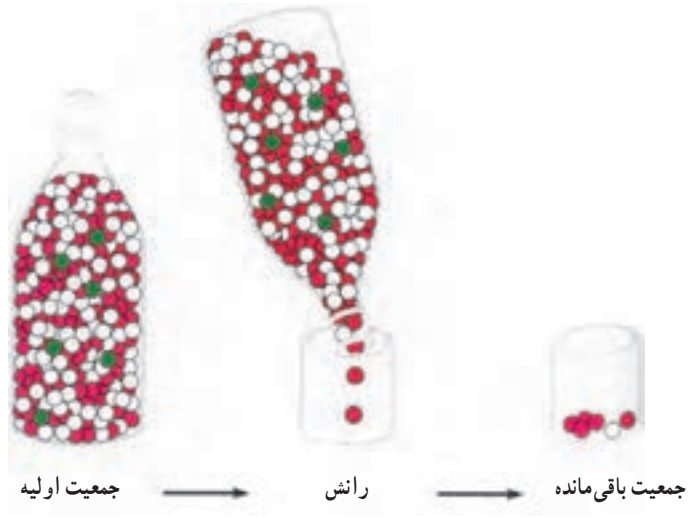
آمیزش همسان پسندانه، محدود به جانوران نیست. بسیاری از گروه‌های گیاهی بالقوه می‌توانند با هم آمیزش کنند، اما در طبیعت این کار را انجام نمی‌دهند؛ چون زمان گلدهی آنها با هم متفاوت است.

آمیزش ناهمسان پسندانه : گاه مشاهده می‌شود که افرادِ همانند با هم آمیزش نمی‌کنند. این نوع آمیزش غیرتصادفی **آمیزش ناهمسان پسندانه** نام دارد و منجر به افزایش فراوانی افراد ناخالص می‌شود. نمونه‌ای از آمیزش‌های ناهمسان پسندانه که در گیاه شبدر یافت می‌شود، توسط یک ژن چند اللی، به نام **ژن خودناسازگاری** تنظیم می‌شود. هنگامی که دانهٔ گرده‌ای روی کلالهٔ مادگی این گل می‌نشیند، الل‌های این ژن تعیین می‌کنند که لولهٔ گرده تشکیل خواهد شد یا نه. می‌دانید که سلول‌های کلالهٔ مادگی دیپلوییدو دانه‌های گرده هاپلوییدهستند. اگر اللی که دانهٔ گرده دارد، شبیه یکی از دو اللی باشد که در سلول‌های کلاله وجود دارد، لولهٔ گرده نمی‌تواند در آن مادگی رشد کند. دانه‌های گرده‌ای که اللی متفاوت نسبت به دو الل موجود در گیاه‌پذیرندهٔ گرده را در خود دارند،می‌توانند لولهٔ گرده تشکیل‌و لقاح انجام دهند.

۴ــ رانش ژن : گاه فراوانی الل‌ها در خزانهٔ ژنی جمعیت‌های کوچک به علت رخدادهایی تغییر

۱ــ assortative mating

می‌کند و حتی ممکن است بعضی از الل‌ها حذف شوند. به این پدیده **رانش ژن**[1] می‌گویند. فراوانی الل‌ها در همهٔ جمعیت‌های واقعی تغییر می‌کند، اما این تغییرات در جمعیت‌های کوچک شدیدتر است. در واقع در جمعیت‌های کوچک احتمال بیشتری وجود دارد که برخی از افراد دارای ژنوتیپ‌های کمیاب مثلاً به این دلیل که پیش از رسیدن به سن تولیدمثل می‌میرند، اصلاً در آمیزش شرکت نکنند. رانش ژن در جمعیت‌های مختلف نتایج یکسانی به بار نمی‌آورد (شکل ۲ــ۵).



شکل ۲ــ۵ــ الگویی از رانش ژن. به علت کاهش ناگهانی اندازهٔ جمعیت یکی از الل‌ها (سبز) حذف شده و فراوانی نسبی دو الل دیگر (سفید و قرمز) نسبت به جمعیت مادر تفاوت بسیار پیدا کرده است.

گاهی تعداد زیادی از افراد یک جمعیت به علت حوادثی نظیر سیل، زلزله، آتش‌سوزی، افزایش ناگهانی جمعیت شکارچی و غیره، می‌میرند. در این صورت ممکن است فراوانی الل‌ها در گروه کوچکی که از بحران جان سالم به‌در برده‌اند، نسبت به جمعیت اولیه بسیار متفاوت باشد. این افراد باقی‌مانده با هم تولیدمثل می‌کنند و جمعیت جدیدی به وجود می‌آورند. فراوانی الل‌ها در جمعیت جدید، مشابه فراوانی آنها در گروه کوچکی است که از جمعیت اصلی باقی مانده بود. مشابه همین اتفاق، زمانی رخ می‌دهد که تعداد کمی از افراد جمعیت به محیطی جدید، مثلاً یک جزیره، مهاجرت می‌کنند و در آن‌جا جمعیت تازه‌ای را بنیان می‌نهند. به چنین وضعیتی اثر **بنیان‌گذار** گفته می‌شود.

۱ــ genetic drift

رانش ژن معمولاً به کاهش تنوع درون جمعیت می‌انجامد. شباهت زیادی که در جمعیت‌های چیتاهای افریقای جنوبی[1] وجود دارد، به خاطر رانش ژن است (شکل ۳ــ۵). علت و زمان دقیق کاهش ناگهانی جمعیت این جانوران مشخص نیست. شاید قبلاً مردم برای حفاظت از گله‌های خود تعداد زیادی از آنها را کشته باشند؛ همچنین، ممکن است که یک عامل انقراضی بزرگ در سال‌ها پیش سبب اصلی این کاهش بوده باشد. به علت کوچکی جمعیت باقی‌ماندهٔ این جانوران و از بین رفتن قسمت عمده‌ای از الل‌های موجود در خزانهٔ ژنی جمعیت بزرگ اولیه، چیتاهای امروزی بسیار شبیه هم هستند. این شباهت تا حدی است که پیوند پوست بین هر دو عضوی از جمعیت چیتاها امکان‌پذیر است!

شکل ۳ــ۵ــ چیتاهای افریقایی. هزاران سال پیش جمعیت این جانور، بحرانی ناشناخته را پشت سر گذاشت که موجب کاهش ۹۰ درصد از جمعیت آن شد.

۵ــ انتخاب طبیعی : پنجمین شرط برقراری تعادل هاردی ــ واینبرگ این است که احتمال بقا و تولیدمثل برای همهٔ افراد برابر باشد. هنگامی که صحبت از بقا یا موفقیت تولیدمثلی است ویژگی‌های بسیار گوناگونی مطرح می‌شوند. انتخاب جفت، تعداد دفعات جفت‌گیری، تولید گامت‌های سالم، تعداد سلول‌های زیگوت که پس از هر بار جفت‌گیری تشکیل می‌شوند، درصدی از سلول‌های زیگوت که دورهٔ نمو جنینی را با موفقیت می‌گذرانند و منجر به تولد نوزاد می‌شوند،احتمال زنده‌ماندن زاده‌ها تا زمانی

۱ــ Acinonyx jubatus jubatus

که به سن تولیدمثل می‌رسند و حتی احتمال زنده‌ماندن والدین پس از تولیدمثل، به ویژه در گونه‌هایی که والدین از فرزندان خود مراقبت می‌کنند؛ از جمله عواملی هستند که تعیین می‌کنند هر فرد چه مقدار در نسل بعد سهم دارد. می‌توان با قاطعیت گفت که این ویژگی‌ها مستقل از ژنوتیپ نیستند.

نظام طبیعت همواره انواع سازگارتر نسبت به محیط را انتخاب می‌کند. در این انتخاب مجموعهٔ عواملی که ذکر کردیم، مؤثرند. برای این که بتوانیم یک توصیف کمّی دربارهٔ اثر انتخاب طبیعی داشته باشیم، کمیتی را به نام **شایستگی تکاملی** تعریف می‌کنیم. شایستگی هر فرد نشان می‌دهد که سهم نسبی او در تشکیل خزانهٔ ژنی نسل بعد چقدر است. معمولاً شایستگی را برای بهترین و موفق‌ترین گروه ۱ در نظر می‌گیرند و شایستگی نسبی سایر گروه‌ها را به‌صورت کسری از ۱ بیان می‌کنند.

برای این‌که اثر انتخاب طبیعی را در بالا بردن فراوانی الل‌های مطلوب (از نظر محیط‌زیست)، درک کنیم، جمعیتی از مگس‌های سرکهٔ جوان را در نظر می‌گیریم و صفت طول بال را در آن بررسی می‌کنیم. فرض کنید که ترکیب این جمعیت به‌صورت زیر است (f :فراوانی) :

$$۱۰۰LL+۲۰۰Ll+۱۰۰ll$$

$$\Rightarrow f(LL)=۰/۲۵ \ ، \ f(Ll)=۰/۵ \ ، \ f(ll)=۰/۲۵$$

فراوانی دو الل L و l در این جمعیت یکسان و برابر ۰/۵ است.

احتمالاً مگس‌های بال کوتاه در پرواز دچار مشکل می‌شوند و نمی‌توانند به‌آسانی از چنگ شکارچیان بگریزند. فرض کنید که به خاطر این مشکل، نصف مگس‌های بال‌کوتاه تا پیش از آن‌که به‌سن تولیدمثل برسند، می‌میرند. در این صورت، جمعیتی که خزانهٔ ژنی نسل بعد را تشکیل می‌دهد، چنین ترکیبی خواهد داشت :

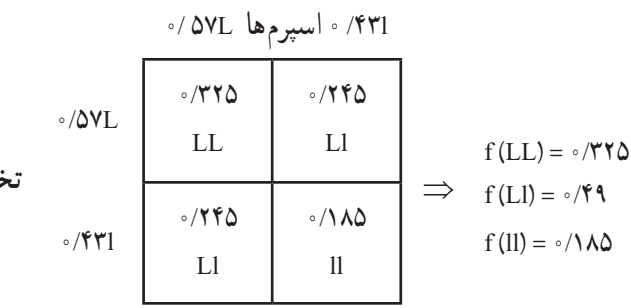
$$۱۰۰LL+۲۰۰Ll+۵۰ll$$

فراوانی دو الل در گامت‌هایی که توسط این افراد تولید می‌شوند، به آسانی قابل محاسبه است :

$$f(L)=\frac{۲\times۱۰۰+۱\times۲۰۰}{۲\times۳۵۰}=۰/۵۷$$

$$f(l)=۱-f(L)=۰/۴۳$$

اگر آمیزش‌های انجام شده بین اعضای جمعیت بالا تصادفی باشد، می‌توانیم فراوانی هریک از ژنوتیپ‌ها را در نسل بعد به کمک جدول پانت به‌دست بیاوریم :



اگر جمعیت مگس‌ها در نسل بعد هم ۴۰۰ عضوی باشد، تعداد افرادی که هریک از ژنوتیپ‌ها را دارند به‌صورت زیر خواهد بود :

۱۳۰LL + ۱۹۶Ll + ۷۴ll

باز هم نیمی از افراد ll به سن تولیدمثل نمی‌رسند و به این ترتیب، فراوانی الل l در نسل‌های پیاپی کاهش می‌یابد.

در این مثال شایستگی تکاملی را برای ژنوتیپ‌ها LL و Ll، ۱ و برای ژنوتیپ ll، ۰/۵ در نظر گرفتیم. کاهش شایستگی افراد ll به خاطر کمتربودن احتمال بقای آنهاست. در واقع احتمال این که هر فرد ll بتواند نقش خود را در تشکیل خزانهٔ ژنی نسل بعد ایفا کند، پنجاه درصد است. گاهی اوقات کاهش شایستگی به این علت است که افرادی با ژنوتیپ خاص، گامت‌های کمتری تولید می‌کنند و یا بعضی از گامت‌های آنها غیرطبیعی هستند و توانایی شرکت در لقاح را ندارند. در مواردی نیز، نرهایی که فنوتیپ خاصی دارند، در جلب نظر ماده‌ها ناکام می‌مانند و موفق به جفت‌گیری نمی‌شوند. مثلاً، چلچله‌های ماده در هنگام جفت‌گیری نرهای دم بلند را ترجیح می‌دهند. شانس نرهای دم کوتاه برای یافتن جفت کمتر است.

نکتهٔ مهمی که باید همواره به آن توجه داشت این است که انتخاب طبیعی بر فنوتیپ مؤثر است. در جمعیت مگس‌های سرکه افراد ناخالص هم الل خوب (L) و هم الل بد (l) را دارند؛ ولی، چون فنوتیپ مطلوب (بال بلند) را دارند، انتخاب طبیعی تفاوتی بین آنها و افراد LL قائل نمی‌شود. الل‌های نامطلوب اگر مغلوب باشند، می‌توانند خود را در قالب افراد ناخالص پنهان کنند و از اثر انتخاب طبیعی در امان بمانند انتخاب طبیعی تنها زمانی می‌تواند بر این الل‌ها اثر بگذارد که در یک فرد به صورت خالص درآیند و فنوتیپ نامطلوب را ظاهر کنند. الل‌های نامطلوبِ مغلوب آهسته‌تر از الل‌های نامطلوبِ غالب از جمعیت حذف می‌شوند.

خودآزمایی

۱ــ اصطلاحات زیر را تعریف کنید :

الف) خزانهٔ ژنی ب) شایستگی تکاملی

۲ــ اصل هاردی ــ واینبرگ را توضیح دهید.

۳ــ پنج عامل بر هم‌زنندهٔ تعادل هاردی ــ واینبرگ را نام ببرید.

۴ــ چرا با آن که جهش معمولاً همیشه در جمعیت‌ها رخ می‌دهد، آن‌را به‌عنوان عامل اصلی تغییردهندهٔ جمعیت در نظر نمی‌گیرید؟

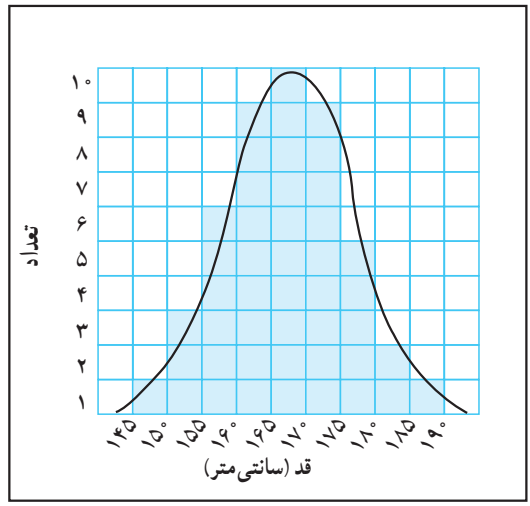
۵ــ تأثیر انتخاب همسر را در جمعیت‌های انسانی، بر تعادل هاردی ــ واینبرگ مورد بحث قرار دهید.

۶ــ چرا می‌گویند رانش ژن در جمعیت‌های کوچک اثر بیشتری دارد؟

۷ــ در مورد این عبارت توضیح دهید : شارش ژن سبب افزایش تنوع درون جمعیت‌ها و کاهش تفاوت‌ها بین جمعیت‌ها می‌شود.

۲ چگونه بر اثر انتخاب طبیعی جمعیت‌ها دگرگون می‌شوند؟

در نمونه‌هایی که تاکنون بررسی کردیم، هر صفت دو حالت بیشتر نداشت : بدن مگس‌های سرکه یا خاکستری است یا سیاه. بسیاری از صفاتی که در دنیای واقعی با آنها روبه‌رو می‌شویم، این گونه نیستند. به‌عنوان مثال، قد انسان‌ها گستره‌ای از مقادیر را دارد (شکل ۴ــ۵). همان گونه که می‌بینید اغلب انسان‌ها قدی متوسط دارند و تعداد افراد بسیار قدبلند یا بسیار قدکوتاه نسبتاً کم است. بنابراین اگر نمودار توزیع فراوانی را برای این صفت رسم کنیم، منحنی شکلی زنگوله‌مانند به خود می‌گیرد. این نوع توزیع را **توزیع طبیعی (نرمال)** می‌نامند. بسیاری از صفاتی که برای ما جالب توجه‌اند، توزیع طبیعی دارند، مثل وزن دانه‌های برنج، مقدار پروتئین دانه‌های سویا، غلظت قند خونِ انسان، رنگ پوست و حتی بهرهٔ هوشی. این گونه صفات را **صفات پیوسته** یا **صفات کمّی** می‌گویند.

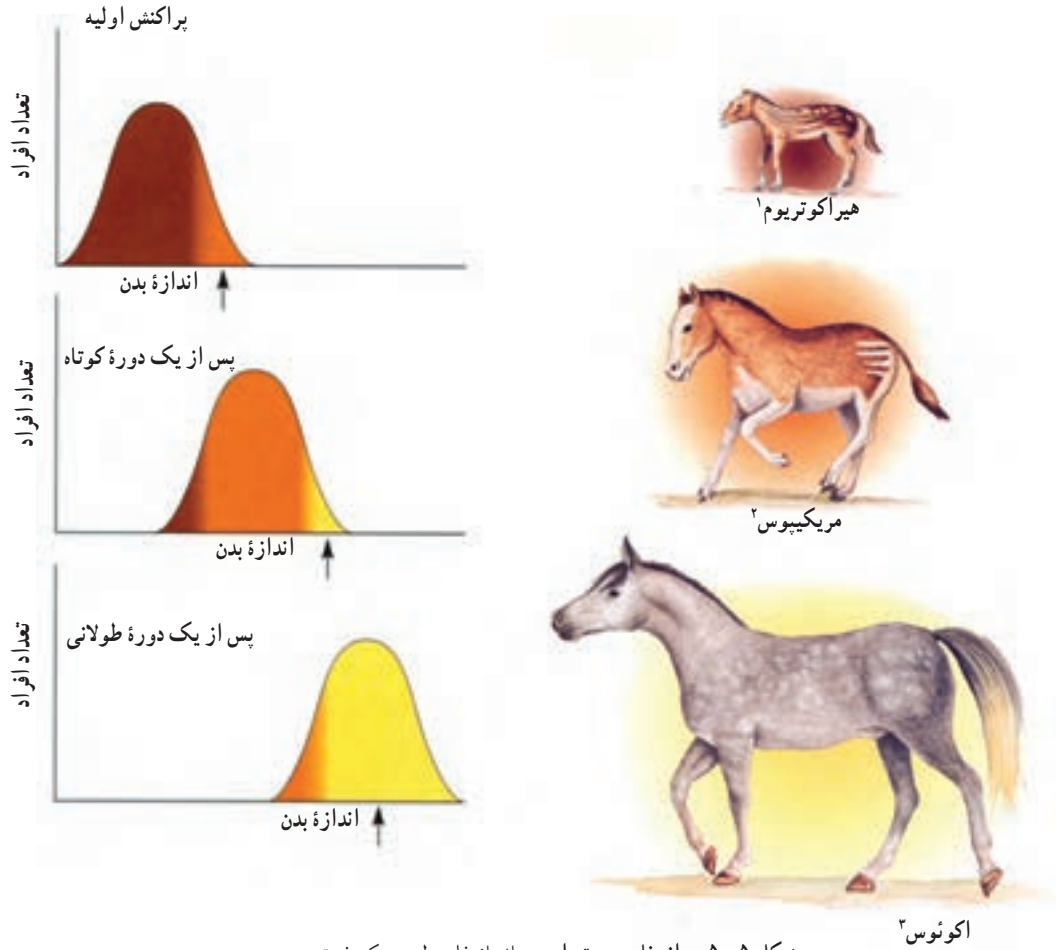


شکل ۴ــ۵ــ نمودار مربوط به گوناگونی قد در جمعیتی از بزرگسالان

انتخاب طبیعی در مورد صفات کمی چگونه عمل می‌کند؟ اثر انتخاب طبیعی بر صفات پیوسته سه الگوی کلی را نشان می‌دهد.

۱ــ انتخاب جهت‌دار در محیط متغیر روی می‌دهد.

انتخاب جهت‌دار معمولاً زمانی اتفاق می‌افتد که شرایط محیط تغییر می‌کند، یا جانداران به محیط جدیدی وارد می‌شوند. در چنین وضعیتی، جاندارانی که در یکی از دو انتهای نمودار توزیع طبیعی (دور از مقدار متوسط) جای می‌گیرند و ابتدا فراوانی کمی دارند، انتخاب می‌شوند و پس از مدتی، نمودار توزیع در جهت افزایش یا کاهش مقدار صفت مورد نظر جابه‌جا می‌شود. افزایش تدریجی اندازهٔ بدن اسب در جریان تغییر گونه‌ها، نمونه‌ای از انتخاب جهت‌دار است (شکل ۵ــ۵). به نظر می‌رسد که این افزایش پاسخی به تغییر در محیط زندگی اسب یعنی تبدیل جنگل به علفزار باشد.

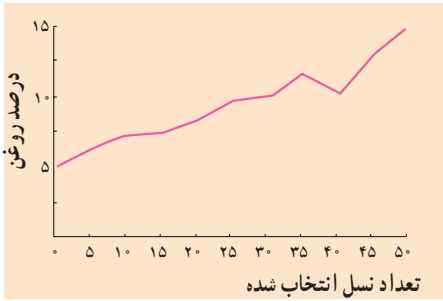


شکل ۵ــ۵ــ انتخاب جهت‌دار. بر اثر انتخاب طبیعی یک فنوتیپ آستانه‌ای (پیکان‌ها) ترجیح داده و باعث تغییر نمودار پراکنش شده است.

۱ــ Hyracotherium ۲ــ Merychippus ۳ــ Equus

انسان انتخاب جهت‌دار را به‌طور گسترده مورد استفاده قرار داده است. نگهداری از گاوهایی که بیشتر شیر می‌دهند یا در مدت کوتاه‌تری پروارتر می‌شوند، مرغ‌هایی که بیشتر تخم می‌گذارند، اسب‌هایی که سریع‌تر می‌دوند و گیاهانی که محصول بیشتری می‌دهند، همه نمونه‌هایی از انتخاب جهت‌دار است. در یک آزمایش روی ذرت‌ها، در هر نسل گیاهانی که بیشترین روغن را در دانه‌های خود ذخیره می‌کردند، انتخاب و برای به وجودآوردن نسل بعد آمیزش داده شدند. این کار تا ۵۰ نسل ادامه یافت. درنتیجه، متوسط مقدار روغن در دانه‌های ذرت از ۵ درصد در جمعیت اولیه به ۱۵ درصد در نسل پنجاهم رسید (شکل ۶ــ۵). هیچ‌یک از گیاهان اولیه، ۱۵ درصد روغن در دانه‌های خود نداشتند!

تغییر در صفات گیاهان یا جانوران را که به انتخاب انسان صورت می‌گیرد، **انتخاب مصنوعی** می‌نامند.



شکل ۶ــ۵ــ تغییرات جمعیت ذرت در پاسخ به انتخاب جهت‌دار به منظور انتخاب ذرت‌های دارای روغن بیشتر

بیشتر بدانید

انتخاب مصنوعی تدبیری است که انسان می‌اندیشد تا با استفاده از قوانین طبیعت به محصولات بهتری دست یابد. انتخاب مصنوعی نوعی تقلید و الگوگیری از نظام آفرینش است. این نظام طوری طراحی شده است که دائماً به‌سوی بهتر شدن هدایت می‌شود. تدبیرهای نظام آفرینش بسیار پیچیده‌تر، دقیق‌تر و هدفمندتر از تدبیر انسان در انتخاب مصنوعی است.

۲ــ انتخاب پایدارکننده در محیط پایدار روی می‌دهد.

گاه بر اثر انتخاب طبیعی وضع موجود حفظ می‌شود؛ یعنی، افرادی که در میانهٔ طیف قرار دارند، باقی می‌مانند و فنوتیپ‌های آستانه کاهش می‌یابند. این نوع انتخاب که **انتخاب پایدارکننده** نامیده می‌شود، معمولاً زمانی رخ می‌دهد که جاندار برای مدت زیادی در یک محیط نسبتاً پایدار زندگی و سازگاری‌های لازم را برای زیستن در این محیط پیدا کرده باشد. در این حالت، بروز تغییرات قابل

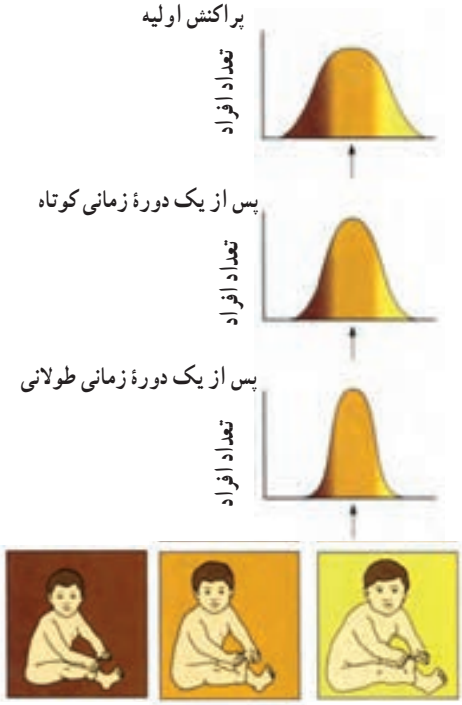
توجه در هر صفتی، می‌تواند توازن و هماهنگی اندام‌ها و دستگاه‌های گوناگون بدن را ــ که در مدتی طولانی حاصل شده است ــ برهم بزند. به همین علت تا هنگامی که تغییر شرایط محیط سازگاری‌های جدیدی را طلب نکند وضعیت موجود حفظ می‌شود.

مثال خوبی از انتخاب پایدارکننده، خرچنگ نعل اسبی[1] است. شواهد فسیلی نشان می‌دهد که این جاندار در مدت ۲۲۵ میلیون سال بدون تغییر مانده است.

شکل ۷ــ۵ــ خرچنگ نعل اسبی (در حدود ۳۰ سانتی‌متر قطر دارد).

به چنین موجوداتی که بازماندهٔ جانداران میلیون‌ها سال پیش هستند و شباهت فراوانی به آنها دارند **فسیل زنده** می‌گویند. خرچنگ‌های نعل اسبی در ساحل دریاها زندگی می‌کنند. به‌نظر می‌رسد با وجود تغییر آب و هوای زمین، شرایط زیستگاه این جانوران برای آنها تا حدود زیادی قابل تحمل بوده و بنابراین، نیازی به سازگاری‌های جدید نبوده است (شکل ۷ــ۵).

در انسان، انتخاب پایدارکننده سبب شده است که وزن اغلب نوزادان هنگام تولد نزدیک به مقدار متوسط (۳/۲ کیلوگرم) باشد. گسترهٔ وزن نوزادان تازه به‌دنیا آمده، از حدود ۹۰۰ گرم تا حدود ۵ کیلوگرم گزارش شده است؛ ولی، میزان مرگ و میر برای نوزادانی که در دو آستانهٔ این طیف هستند، بالاست و افرادی که فنوتیپ حد وسط دارند، احتمال بقای بیشتری دارند (شکل ۸ــ۵).

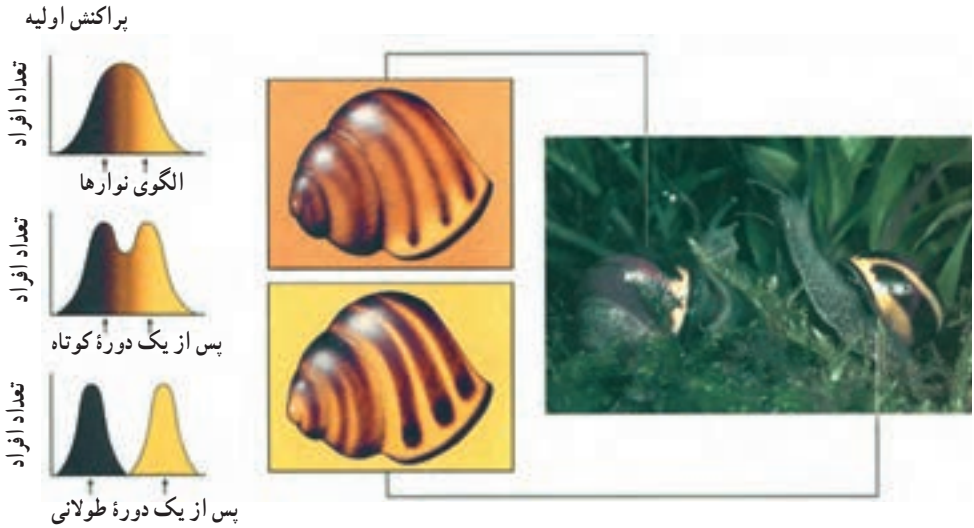


شکل ۸ــ۵ــ انتخاب پایدارکننده. بر اثر انتخاب طبیعی فنوتیپ متوسط (محل پیکان) بر حالت‌های آستانه‌ای ترجیح داده می‌شود. امروزه اکثر نوزادان انسان وزن متوسط (در حدود ۳/۲ کیلوگرم) دارند.

۱ــ Limulus sp

۳ــ انتخاب گسلنده در محیط‌های ناهمگن روی می‌دهد.

انتخاب گسلنده هنگامی روی می‌دهد که فنوتیپ‌های آستانه‌ای بر فنوتیپ‌های حد واسط ترجیح داده شوند. معمولاً ناهمگنی شرایط محیط باعث این نوع انتخاب می‌شود. نمونهٔ چنین انتخابی حلزون‌هایی[1] هستند که در زیستگاه‌های مختلفی، از قبیل جنگل‌ها و علفزارها زندگی می‌کنند. حلزون‌هایی که در علفزارها زندگی می‌کنند، نوارهای کاملاً روشن دارند و به این ترتیب از دید دشمنان مخفی می‌مانند. برعکس حلزون‌های جنگلی باید برای استتار نوارهای تیره داشته باشند. فنوتیپ‌های میانه، در هیچ یک از دو زیستگاه استتار خوبی ندارند و بنابراین کاهش می‌یابند (شکل ۹ــ۵).



شکل ۹ــ۵ــ انتخاب گسلنده. با انتخاب طبیعی دو فنوتیپ افراطی (محل پیکان‌ها) ترجیح داده شده‌اند. حلزون‌های امروزی که متعلق به این گونه هستند، دو فنوتیپ متفاوت ویژهٔ زندگی در دو زیستگاه متفاوت را نشان می‌دهند.

بررسی جمعیتی از سهره‌های کامرون نشان داده است که در آن‌جا دو نوع سهرهٔ کاملاً متمایز از نظر اندازهٔ منقار وجود دارد. گروهی از اعضای گونه، منقار بزرگ و گروهی منقار کوچک دارند. افراد کوچک منقار از دانه‌های نرم تغذیه می‌کنند و بزرگ منقارها دانه‌های سخت را می‌شکنند. منقار هریک از این دو گروه برای استفاده از غذایی که می‌خورند، بهینه شده است. افرادی که اندازهٔ منقار متوسط دارند، نمی‌توانند از هیچ‌کدام از دانه‌های نرم یا سخت، به‌خوبی استفاده کنند (شکل ۱۰ــ۵).

۱ــ Cepaea nemoralis

شکل ۱۰ــ۵ــ در جمعیت سهره‌های کامرون دو نوع منقار یافت می‌شود. اعضای این دو گروه در تعادل و توازن قرار دارند.

در انتخاب گسلنده، عملاً جمعیت گونه به دو گروه تقسیم می‌شود که البته این دو گروه توانایی آمیزش با هم را دارند. از آمیزش افراد این دو گروه، احتمالاً برخی از زاده‌ها فنوتیپ حد واسط را دارند و لذا در رقابت حذف می‌شوند. اگر بعضی از افراد به خاطر یک تغییر ژنتیکی، صرفاً با افراد هم‌گروه خود آمیزش کنند، همهٔ زاده‌های آنها همان فنوتیپ آستانه‌ای را خواهند داشت و لذا برای بقا انتخاب می‌شوند. در طی نسل‌های پیاپی، این ویژگی، یعنی آمیزش با افراد همسان در میان اعضای جمعیت متداول می‌شود. به این ترتیب، با گذشت زمان، ممکن است خزانهٔ ژنی دو گروه کاملاً از هم جدا شود و زمینه برای اشتقاق گونه‌ها فراهم شود.

خودآزمایی

۱ــ نقش انسان را در انتخاب جهت‌دار جمعیت‌ها توضیح دهید.

۲ــ انتخاب پایدارکننده در چه محیط‌هایی روی می‌دهد و چرا؟

۳ــ یک مثال از انتخاب گسلنده بیان کنید.

۳ استمرار گوناگونی در جمعیت‌ها

افراد جمعیت‌ها معمولاً متنوع هستند. وجود تنوع برای بقای گونه مفید است؛ زیرا تنوع توان سازگارشدن با محیط‌های جدید را به جمعیت می‌دهد. اللی که در زمان و مکان خاصی از نظر محیط نامطلوب است، با تغییر شرایط ممکن است بتواند موجب سازگاری شود، مثل رنگ سیاه در پروانه‌های شب‌پرواز فلفلی. گونه‌هایی که نتوانند خود را با محیط تطبیق دهند، منقرض می‌شوند. به یاد دارید که بر اثر انتخاب طبیعی الل‌های ناسازگار کاهش می‌یابند و فراوانی الل‌های سازگار به صد درصد نزدیک می‌شود. پس چگونه تنوع در جمعیت‌ها استمرار می‌یابد؟

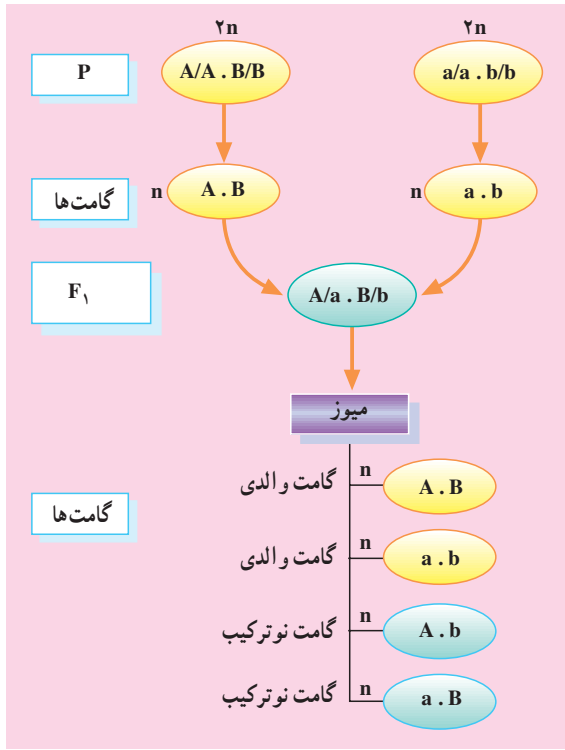
نخست، باید به یاد داشته باشیم که نیروهای پدیدآورندهٔ تنوع همواره فعال‌اند : جهش، سبب پیدایش الل‌های جدید می‌شود؛ شارش ژنی از جمعیت‌های دیگر نیز اتفاق می‌افتد. همان‌گونه که دیدیم، بر اثر انتخاب طبیعی در مواردی (انتخاب گسلنده) گوناگونی افزایش می‌یابد. علاوه‌بر این‌ها، عوامل دیگری نیز باعث می‌شوند که تنوع در جمعیت‌ها حفظ شود.

نوترکیبی

با تولید مثل جنسی ترکیب‌های جدیدی از الل‌های موجود در کنار هم قرار می‌گیرند؛ منظور از نوترکیبی ژن‌ها کنار هم قرار گرفتن ترکیبی از الل‌های ژن‌های مختلف است که پیش‌تر سابقه نداشته است. به عنوان مثال، فرض کنید که دو فرد با ژنوتیپ‌های AABB و aabb با هم آمیزش می‌کنند. لقاح بین گامت‌های AB و ab انجام می‌شود و افراد نسل اول همه AaBb هستند. هنگامی که این افراد به سن تولیدمثل می‌رسند، چهار نوع گامت تولید می‌کنند که دو نوع آنها (aB و Ab) جدید هستند. گامت‌هایی را که نظیر آنها در گامت‌های والدین وجود داشته است، گامت‌های والدی و انواع جدید را گامت‌های **نوترکیب** می‌گویند.

اگر این گامت‌ها به صورت تصادفی در لقاح شرکت کنند، در نسل دوم ژنوتیپ‌های زیر را خواهیم داشت :

AABB, AaBB, aaBB, AABb, AaBb, aaBb, AAbb, Aabb, aabb



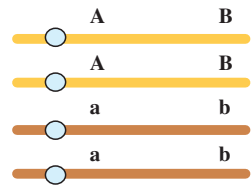
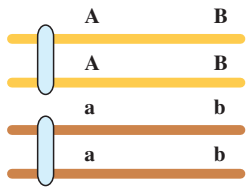
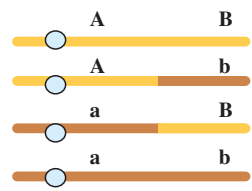
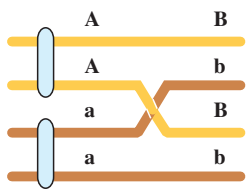
شکل ۱۱ــ۵ــ ردیابی نوترکیبی در جانداران دیپلوئید

از این ۹ نوع ژنوتیپ در F_2، ۶ مورد در نسل‌های P و F_1 وجود نداشته‌اند. همان‌گونه که می‌بینید (شکل ۱۱ــ۵)، نوترکیبی می‌تواند بدون نیاز به پیدایش الل‌های جدید بر تنوع ژنتیکی بیفزاید. اگر افراد نسل P نخود فرنگی‌های گل ارغوانیِ دانه زرد و گل سفیدِ دانه سبز بوده باشند، در نسل دوم برخی از بوته‌ها گل سفیدِ دانه زرد و بعضی دیگر گل ارغوانیِ دانه سبز هستند که نمونهٔ آنها پیشتر وجود نداشته است.

کراسینگ اُور: آیا اگر دو ژن روی یک کروموزوم قرار داشته باشند، باز هم انتظار نوترکیبی داریم؟ برخلاف آنچه ممکن است انتظار داشته باشید، پاسخ مثبت است. بررسی‌ها نشان داده است که در هنگام جفت‌شدن کروموزوم‌ها در میوز I، گاه قطعاتی بین کروموزوم‌های همتا مبادله می‌شود. اگر این قطعات حامل الل‌های متفاوتی باشند، ترکیب جدیدی از الل‌ها به‌وجود می‌آید. این پدیده را **کراسینگ اُور**[۱] می‌نامند.

۱ــ Crossing over

نوترکیبی حاصل تبادل قطعات بین کروماتیدهای غیرخواهری است.

	سلول‌های حاصل از میوز	کروموزوم‌های میوزی	
والدی والدی والدی والدی			میوز بدون کراسینگ اور بین ژن‌ها
والدی نوترکیب نوترکیب والدی			میوز به همراه کراسینگ اور بین ژن‌ها

شکل ۱۲ــ۵

هنگامی که گامت‌های نوترکیب در لقاح شرکت می‌کنند، ژنوتیپ‌های جدیدی به‌وجود می‌آورند.

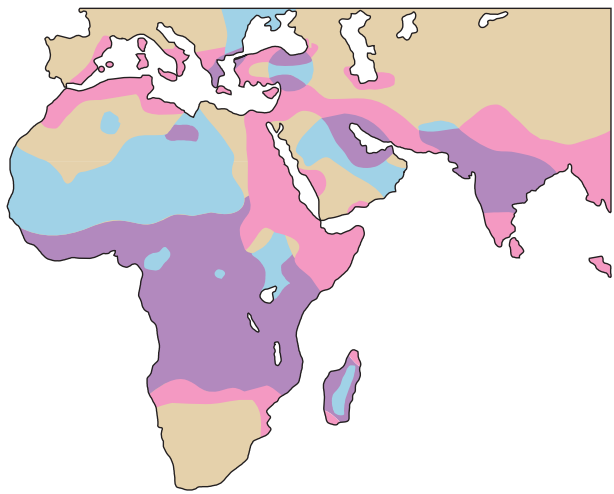
تنوعی که در پی نوترکیبی پدید می‌آید، می‌تواند مادهٔ خام انتخاب طبیعی باشد. انتخاب مصنوعی ذرت‌ها برای تولید روغن بیشتر را به یادآورید (شکل ۶ــ۵). در این آزمایش مقدار متوسط روغن طی پنجاه نسل به تدریج افزایش یافت و به حدی رسید که در هیچ یک از گیاهان اولیه وجود نداشت. می‌توان با محاسبات ساده‌ای نشان داد که پیدایش این گیاهان پرروغن به علت کنارهم قرارگرفتن ترکیب‌های جدید اللی بوده است نه جهش. در این تجربه، ۲۰۰ تا ۳۰۰ گیاه ذرت در هر نسل پرورش داده می‌شد؛ بنابراین کلاً بین ۱۰ تا ۱۵ هزار گیاه مورد آزمایش قرار گرفتند. جهش‌پذیرترین ژن‌های ذرت، یک در هر ۵۰ هزار گیاه جهش پیدا می‌کنند. پس، وقوع حتی یک جهش هم در طی آزمایش چندان محتمل نیست. به علاوه بسیار بعید است که یک جهش ژنی تولید روغن را سه برابر کند. به نظر می‌رسد که پیدایش ترکیب‌های جدید اللی و انتخاب آنها عامل اصلی افزایش تولید روغن بوده باشد.

برتری افراد ناخالص

اگر شایستگی افراد ناخالص از شایستگی افراد هر دو نوع خالص (غالب و مغلوب) بیشتر باشد، هیچ‌کدام از دو الل از جمعیت حذف نمی‌شود. چون اگر هر یک از این دو الل حذف شوند، دیگر فرد

ناخالصی وجود نخواهد داشت! نمونهٔ این گونه انتخاب در مورد الل کم‌خونی داسی شکل (Hb^S) در مناطقی از آفریقا دیده می‌شود. افرادی که برای این الل مغلوب خالص (Hb^SHb^S) هستند، از مشکلات عدیده‌ای از جمله کم‌خونی شدید رنج می‌برند و معمولاً پیش از رسیدن به سن تولید مثل می‌میرند. بنابراین شایستگی آنها صفر است. افراد ناخالص (Hb^AHb^S) عموماً مشکل حادی ندارند؛ فقط هنگامی که اکسیژن محیط کم باشد، گلبول‌های قرمز آنها داسی شکل می‌شوند که البته خطر بسته‌شدن برخی مویرگ‌ها در این مواقع وجود دارد. با توجه به این‌که فشار اکسیژن در هوای اطراف ما بی‌دلیل کاهش پیدا نمی‌کند، افراد ناخالص برای زندگی روزمرهٔ خود مشکلی ندارند. بنابراین شایستگی افراد ناخالص و افراد خالص غالب (Hb^AHb^A)، برابر ۱ است. به طور طبیعی انتظار می‌رود که فراوانی الل کم خونی داسی شکل در جمعیت بسیار اندک باشد. زیرا افراد خالص مغلوب هیچ شانسی برای تولید مثل ندارند و فقط الل‌های Hb^S که در افراد ناخالص نهفته مانده‌اند، می‌توانند به نسل بعد منتقل شوند. در اغلب جوامع فراوانی الل Hb^S از ۰/۰۰۰۱ تجاوز نمی‌کند.

متخصصان ژنتیک که به بررسی شیوع کم‌خونی داسی شکل می‌پرداختند، دریافتند که در برخی مناطق آفریقا فراوانی الل Hb^S به‌طور غیرطبیعی بالاست (۰/۱۵ تا ۰/۴). این نکته نیز مشخص شد که عمدهٔ فراوانی الل Hb^S مربوط به مناطقی است که در آنها مالاریا زیاد است (شکل ۱۳ــ۵).



شکل ۱۳ــ۵ــ همبستگی پراکنش بیماری کم‌خونی ناشی از گلبول‌های قرمز داسی شکل و بیماری مالاریا. مناطق صورتی رنگ مناطق شیوع بیماری مالاریا، مناطق آبی رنگ نشان دهندهٔ مناطق شیوع بیماری کم‌خونی ناشی از گلبول‌های قرمز داسی شکل و مناطق ارغوانی رنگ مناطق ارتباطی این دو را نشان می‌دهد.

بیماری مالاریا را نوعی انگل تک‌سلولی[1] ایجاد می‌کند. این انگل درون گلبول‌های قرمز افراد سالم (Hb^AHb^A) زندگی می‌کند و نمی‌تواند درون گلبول قرمز فرد ناخالص (Hb^SHb^A) زنده بماند. به این ترتیب افراد ناخالص در برابر مالاریا مقاومت زیادی از خود نشان می‌دهند و در مناطقی که شیوع مالاریا بالاست، شایستگی بیشتری نسبت به افراد سالم دارند. جدول ۱ــ۵ داده‌هایی را که از برخی نواحی آفریقا به دست آمده‌اند، با اطلاعات مربوط به سایر جوامع مقایسه می‌کند.

جدول ۱ــ۵ ــ یک الل به ظاهر نامطلوب مانند Hb^S ممکن است در شرایط محیطی ویژه، سازگارکننده باشد.

	شایستگی		
	Hb^AHb^A	Hb^AHb^S	Hb^SHb^S
مناطق مالاریاخیز	۰/۸	۱	۰
سایر مناطق	۱	۱	۰

فراوانی الل کم‌خونی داسی شکل را در هر منطقه، میزان و شیوع مالاریا، یعنی این‌که چقدر احتمال دارد هر فرد در طول زندگی خود با مالاریا روبه‌رو شود تعیین می‌کند. اگر به عنوان مثال در منطقه‌ای فراوانی الل Hb^S، ۰/۱۷ باشد، تنها حدود ۳ درصد افراد جمعیت بیماری کم خونی داسی شکل را خواهند داشت و در عوض نزدیک به ۳۰ درصد افراد، ناخالص و نسبت به مالاریا مقاوم خواهند بود.

بیشتر بدانید

بیماری کم‌خونی ناشی از گلبول‌های قرمز داسی شکل

نوع ژن : مغلوب اتوزومی که حاصل یک جهش در یک نوکلئوتید در ژن HBB است. ژن HBB رمزهای زنجیرهٔ بتای هموگلوبین را در خود دارد. این ژن روی کروموزوم شمارهٔ ۱۱ انسان قرار دارد.

۱ــ Plasmodium falciparum

علایم : درد که ممکن است از حالت خفیف تا بسیار شدید در سینه، مفاصل، پشت یا شکم ظاهر شود؛ تورم دست‌ها و پاها، یرقان؛ عفونت‌های مکرر، به ویژه ذات‌الریه و مننژیت؛ نارسایی کلیه، سنگ کیسهٔ صفرا (زود هنگام)؛ سکتهٔ مغزی (زود هنگام) و کم‌خونی.

درمان : به بیمار فولیک اسید می‌دهند و در صورت حاد شدن بیماری اکسیژن درمانی، تزریق مایعات و داروهای آنتی‌بیوتیک به درون رگ، پیوند مغز استخوان و ژن درمانی از روش‌های علمی درمان این بیماری هستند.

یک گلبول قرمز داسی شکل در کنار گلبول‌های قرمز عادی

انتخاب وابسته به فراوانی

در جانوران برای شکار نشدن استراتژی‌های گوناگونی طراحی شده است. بعضی از پروانه‌ها برای این‌که پرندگان آنها را شکار نکنند، طرح و رنگی شبیه به پروانه‌های سمّی پیدا کرده‌اند. اگر پرنده‌ای یک بار پروانه‌ای از یک گونهٔ سمی را بخورد، از آن پس از خوردن هر پروانه‌ای که ظاهری شبیه به آن داشته باشد، اجتناب خواهد کرد (شکل ۱۴ــ۵).

ب الف

شکل ۱۴ــ۵ ــ پرندهٔ شکل الف هرگز به پروانهٔ سمّی برخورد نکرده است، در حال خوردن یکی از آنهاست. در شکل ب پرنده لحظاتی پس از خوردن پروانهٔ سمّی، در حال استفراغ است. این پرنده در آینده سعی خواهد کرد چنین تجربه‌ای را تکرار نکند.

پس، اگر شکل و رنگ بالِ پروانه‌های غیرسمی همانند گونهٔ سمی باشد، مورد توجه پرندگان قرار نمی‌گیرند و لذا تعداد آنها در جمعیت زیاد می‌شود. به‌عبارت دیگر شایستگی پروانه‌های غیرسمی مقلد بیشتر خواهد شد.

ممکن است فکر کنیم که با انتخاب طبیعی سرانجام همهٔ افراد مقلد جمعیت گونهٔ غیرسمی برای بقا انتخاب خواهند شد و پروانه‌هایی که از گونه‌های سمی تقلید نمی‌کنند، از بین خواهند رفت، ولی این‌طور نیست! شایستگی پروانه‌های مقلد هنگامی بالاست که تعداد آنها کم باشد. با افزایش فراوانی پروانه‌های مقلّد احتمال اینکه پرنده گول بخورد و از شکار آنها صرف‌نظر کند، کمتر می‌شود (شکل ۱۴ــ۵). در واقع، ممکن است پروانه‌ای که اولین بار با آن طرح و رنگ ویژه توسط پرنده شکار شده است، یکی از پروانه‌های مقلّد باشد که غیرسمی است! بنابراین، پرنده برای شکار بیشتر آنها تشویق خواهد شد. سرانجام فراوانی پروانه‌های مقلّد و غیرمقلّد در جمعیت گونه‌های غیرسمی به تعادلی پایدار می‌رسند، یعنی هرگروه درصدی از جمعیت را به خود اختصاص خواهد داد. هیچ یک از دو گروه نمی‌تواند دیگری را به‌طور کامل حذف کند و لذا تنوع در جمعیت این پروانه‌ها دائمی خواهد بود.

انتخاب وابسته به فراوانی هنگامی رخ می‌دهد که شایستگی یک فنوتیپ به فراوانی آن در جمعیت بستگی دارد. در مثال تقلید پروانه‌ها، شایستگی پروانه‌های مقلد زمانی که فراوانی آنها در جمعیت کم است، بالاست ولی با افزایش تعداد پروانه‌های مقلد، شایستگی کاهش می‌یابد.

نوعی از انتخاب طبیعی که سبب حفظ تنوع در جمعیت‌ها می‌شود، **انتخاب متوازن کننده** نامیده می‌شود. برتری افراد ناخالص و انتخاب وابسته به فراوانی انواعی از انتخاب متوازن کننده هستند.

شکل ۱۵ــ۵ــ شایستگی پروانه‌های مقلد بستگی به فراوانی آنها دارد.

خودآزمایی

۱ــ چه عواملی باعث حفظ تنوع در جمعیت‌ها می‌شوند؟ نام ببرید.
۲ــ یک مثال دربارهٔ برتری افراد ناخالص در جمعیت‌ها بیان کنید.
۳ــ اثر فراوانی در جمعیت پروانه‌های مقلد را توضیح دهید.
۴ــ انتخاب متوازن کننده چیست؟

۴ گونه‌زایی

کارل لینه و سایر زیست‌شناسان قدیمی، گونه را به عنوان گروهی از جانداران که شباهت‌های زیادی به هم دارند و از جانداران دیگر متمایزند، تعریف کردند. به عبارت دیگر، مبنای اولیهٔ تعریف گونه، شباهت ظاهری (فنوتیپی) گروهی از جانداران به یک‌دیگر بود. با گسترش دانش زیست‌شناسی به حوزهٔ مولکولی، میزان شباهت در توالی نوکلئوتیدهای ژنوم و یا توالی آمینو اسیدی پروتئین‌ها نیز در مشخص کردن گونه‌ها دخالت داده شد؛ اما هنوز این تعریف یک اشکال اساسی دارد. دو جاندار باید **چقدر** به هم شبیه باشند تا در یک گونه قرار گیرند؟

نمی‌توان پاسخ دقیقی به این پرسش داد و رده‌بندی بر مبنای صفات فنوتیپی تا حدود زیادی سلیقه‌ای است (شکل ۱۶ــ۵). پیدایش علم ژنتیک جمعیت و به ویژه مطرح شدن موضوع خزانهٔ ژنی

شکل ۱۶ــ۵ــ چکاوک‌های شکل الف بسیار به هم شبیه هستند، اما به گونه‌های مختلف تعلق دارند. سگ‌های شکل ب برعکس تفاوت‌های ظاهری بسیاری با یک‌دیگر دارند، اما همه به گونهٔ سگ اهلی تعلق دارند.

باعث شد که زیست‌شناسان نگاه دیگری به مفهوم گونه داشته باشند. در سال ۱۹۴۲، ارنست مایر مفهوم گونهٔ زنده را به صورت زیر پیشنهاد کرد:

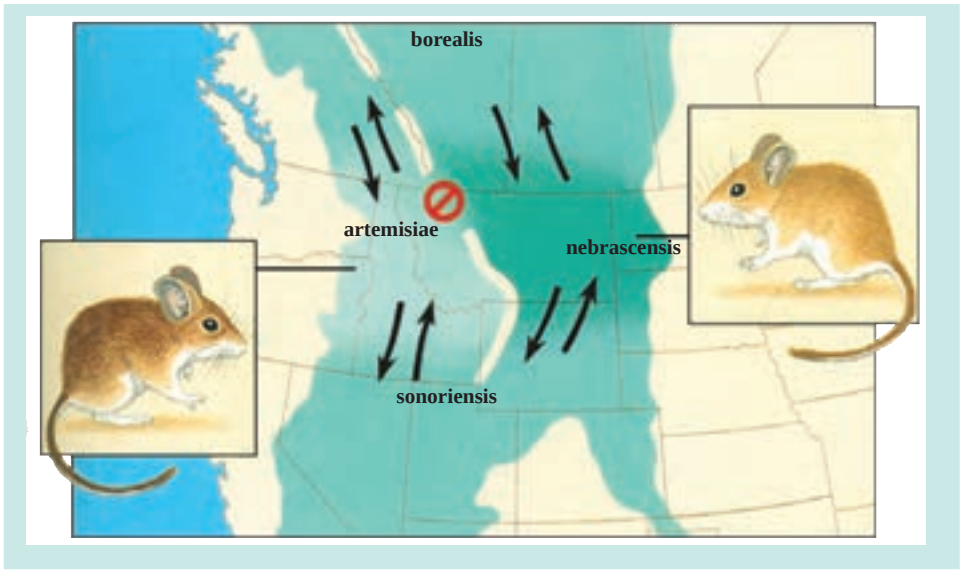
«گونه در زیست‌شناسی به مجموعهٔ جاندارانی گفته می‌شود که **می‌توانند** در طبیعت با هم آمیزش کنند و زاده‌های زیستا[1] و زایا به‌وجود آورند، ولی نمی‌توانند با گونه‌های دیگر آمیزش موفقیت‌آمیز داشته باشند.» البته این تعریف در مورد همه گونه‌ها صدق نمی‌کند.

منظور از واژهٔ «می‌توانند» در تعریف بالا این است که ممکن است دو جاندار به دلیل زندگی در مناطق مختلف هرگز با هم آمیزش نکنند، ولی توانایی این عمل را داشته باشند. برای نمونه، خروسی که در ایران زندگی می‌کند، با مرغی که در فرانسه زندگی می‌کند آمیزش نمی‌کند! ولی از دیدگاه زیست‌شناسان آمیزش بین آنها امکان‌پذیر است. اگر یک جهانگرد مرغ فرانسوی را به ایران بیاورد، از آمیزش این مرغ و خروس، جوجه‌های سالم به‌وجود خواهند آمد که خود پس از بالغ شدن توانایی تولید مثل خواهند داشت. از تعریف گونهٔ زنده برمی‌آید که خزانهٔ ژنی گونه‌های مختلف از هم جداست و تبادل ژن معمولاً نمی‌تواند بین آنها رخ دهد. چه چیزی باعث می‌شود که خزانهٔ ژنی گونه‌های مختلف از هم جدا بماند؟

بیشتر بدانید

چهار زیرگونه از موش گوزنی *(Peromyscus maniculatus)* در حوالی کوه‌های راکی در آمریکای شمالی زندگی می‌کنند (زیرگونه، یک واحد رده‌بندی پایین‌تر از سطح گونه است و به جمعیتی از جانداران اشاره می‌کند که عضو یک گونه هستند و با جمعیت‌های دیگر همان گونه تفاوت‌های جزیی دارند). زیستگاه این چهار زیرگونه در برخی مناطق همپوشانی دارد و لذا این‌گونه‌ها می‌توانند با هم آمیزش کنند؛ بنابراین، براساس تعریف ارنست مایر عضو یک گونه هستند. تنها استثنایی که وجود دارد، این است که دو زیر گونهٔ *P.m. nebrascensis* و *P.m. artemisiae* نمی‌توانند با هم آمیزش کنند. البته، خزانهٔ ژنی این دو جمعیت کاملاً از هم جدا نیست، زیرا هر یک از آنها می‌تواند با دو زیر گونهٔ دیگر آمیزش کند و از راه خزانهٔ ژنی آنها به صورت غیرمستقیم با هم مرتبط شوند. اگر دو زیر گونهٔ دیگر که در واقع راهروهای شارش ژنی هستند، منقرض شوند، می‌توانیم دو جمعیت فوق‌الذکر را دو گونهٔ جداگانه بنامیم.

۱ــ زیستا (viable) به جانداری گفته می‌شود که یک زندگی طبیعی دارد. در برابر آن، نازیستا (inviable) به موجودی اشاره می‌کند که به علت نقص در ساختار یا کارکرد بخش‌هایی از پیکرش، به‌طور قابل توجهی کمتر از سایر افراد هم گونه‌اش عمر می‌کند و زود می‌میرد.

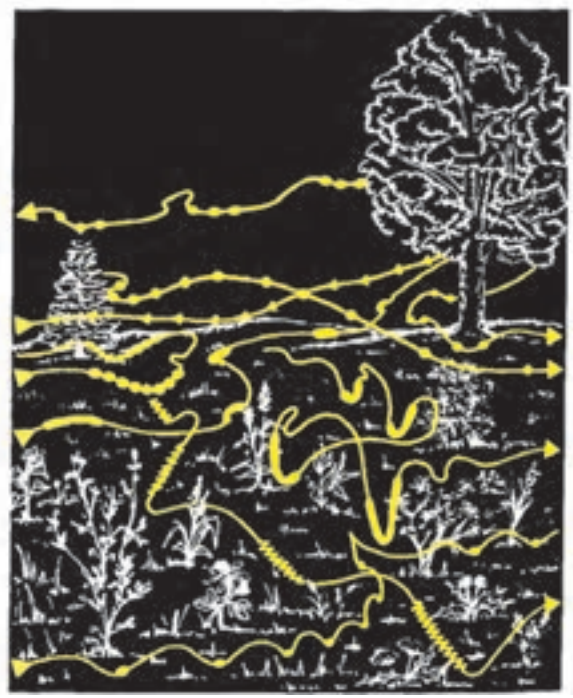


چگونه خزانه‌های ژنی از هم جدا می‌مانند؟

عواملی را که در جدا نگه‌داشتن خزانهٔ ژنی گونه‌های مختلف مؤثرند، به دو گروه کلی تقسیم می‌کنند : برخی از آنها اجازه نمی‌دهند که سلول زیگوت از لقاح سلول‌های جنسی دو گونهٔ متفاوت به‌وجود آید (سدهای پیش زیگوتی) و بعضی دیگر مانع از نمو سلول زیگوت و تشکیل زادهٔ دو رگه و یا موجب نازایی آن می‌شوند (سدهای پس زیگوتی). به مجموعهٔ این عوامل، **سازوکارهای جداکننده** می‌گویند.

جدایی بوم‌شناختی (زیستگاهی) : این نوع جدایی در مورد گونه‌هایی مطرح است که در یک منطقه، ولی در زیستگاه‌های متفاوت زندگی می‌کنند. مثلاً، دو گونهٔ مار غیرسمی، که هر دو به یک سرده متعلق هستند، در منطقهٔ مشابهی در امریکای شمالی زندگی می‌کنند؛ یکی از آنها عموماً آبزی است و دیگری در خشکی زندگی می‌کند. جدایی زیستگاهی در مورد انگل‌ها هم مطرح است که معمولاً برای میزبان ویژه‌ای اختصاصی می‌شوند. دو گونه‌ای که با میزبان‌های مختلف زندگی می‌کنند، هرگز شانس جفت‌گیری با یک دیگر را نخواهند داشت.

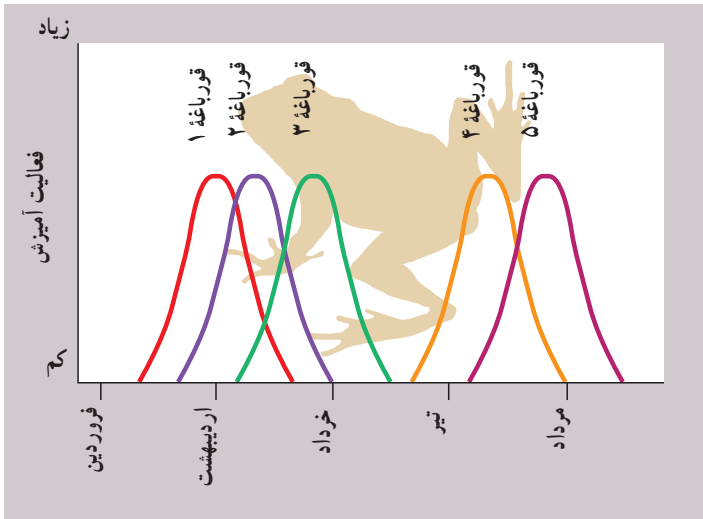
جدایی رفتاری : نشانه‌هایی که اعضای هرگونه برای جلب توجه جفت از خود بروز می‌دهند، ویژهٔ همان گونه است. این عامل ــ که **جدایی رفتاری** خوانده می‌شود ــ از مهم‌ترین عوامل جدایی گونه‌های جانوری است و به ویژه در مورد گونه‌هایی مهم است که ظاهری شبیه به هم دارند. حشره‌های شب‌تاب نر متعلق به هرگونه، الگوی ویژه‌ای برای تاباندن نور و جلب توجه ماده‌های همان گونه دارند. هر ماده فقط به رفتار تقاضای جفت‌گیری نر هم گونهٔ خود پاسخ می‌دهد (شکل ۱۷ــ۵).



شکل ۱۷ــ۵ ــ الگوی تابش نور، نوعی جدایی رفتاری تولید می‌کند. حشرهٔ شب‌تاب ماده فقط با حشرهٔ شب‌تاب نری آمیزش می‌کند که الگوی تابش نور آن ویژهٔ همان گونه باشد. در این شکل الگوی تابش گونه‌های مختلف حشرهٔ شب تاب را مشاهده می‌کنید.

دو گونهٔ چکاوکی که در شکل ۱۶ــ۵ می‌بینید، گاه در مناطق مشترکی زندگی می‌کنند؛ ولی دو گونهٔ مجزا به شمار می‌روند. آوازهایی که پرندگان بالغ این دو گونه در فصل تولید مثل می‌خوانند، با هم متفاوت است و سبب می‌شود که هر پرنده جفت خود را از میان افراد هم گونه انتخاب کند.

جدایی زمانی: این نوع جدایی هنگامی مطرح است که دو گونه در فصل‌های مختلفی از سال تولید مثل می‌کنند. مثلاً، دو گونهٔ راسو از یک سرده در زیستگاه مشترکی زندگی می‌کنند، ولی با هم آمیزش نمی‌کنند؛ زیرا، یکی از آنها در پایان تابستان جفت‌گیری می‌کند، اما فصل تولید مثل دیگری اواخر زمستان است. شکل ۱۸ــ۵ نموداری مربوط به چند گونه قورباغه را نشان می‌دهد که در زمان‌های مختلفی از سال برای آمیزش آماده می‌شوند و به این علت، جفت‌گیری بیشتر بین افراد هم‌گونه اتفاق می‌افتد.



شکل ۱۸ــ۵ــ جدایی زمانی. زمان فعال شدن پنج گونه قورباغه از یک سرده

جدایی مکانیکی : تلاش برای جفت‌گیری بین افراد متعلق به گونه‌هایی که تفاوت‌های ساختاری زیادی با هم دارند، موفقیت‌آمیز نیست. مثلاً حشرات گرده‌افشان معمولاً نمی‌توانند گرده‌ها را بین گونه‌های مختلف انتقال دهند؛ زیرا، ساختار بدن آنها فقط برای ورود به گل‌های گونه‌ای خاص متناسب است. این نوع جدایی را **جدایی مکانیکی** می‌نامند. نمونهٔ دیگری از جدایی مکانیکی، جدایی گونهٔ وزغ بزرگ با وزغ کوچک درخت بلوط است. دلیل این جدایی، تفاوت جثهٔ این دو گونه است (شکل ۱۹ــ۵).

شکل ۱۹ــ۵ــ جدایی مکانیکی. جثهٔ متفاوت این دو وزغ آمیزش بین آنها را ناممکن می‌کند.

جدایی گامتی : نوع دیگری از جدایی، **جدایی گامتی** خوانده می‌شود. منظور از جدایی گامتی این است که حتی اگر گامت‌های گونه‌های مختلف نزدیک به هم قرار گیرند، به ندرت ممکن است سلول تخم (زیگوت) را تشکیل دهند. در مورد گونه‌هایی که لقاح داخلی دارند، معمولاً اسپرم‌های یک گونه در دستگاه تناسلی ماده‌ای از گونهٔ دیگر، زنده نمی‌مانند. بسیاری از گونه‌ها لقاح خارجی دارند و افراد نر و ماده گامت‌های خود را در آب آزاد می‌کنند. در چنین مواردی نیز اسپرم‌های هرگونه فقط تخمک‌های همان گونه را بارور می‌کنند. شناسایی گامت‌های هم‌گونه، به کمک مولکول‌های ویژه‌ای که در سطح گامت‌ها قراردارند، انجام می‌شود. شناسایی مولکول‌های سطحی همچنین موجب می‌شود که دانه‌های گردهٔ هرگیاه، فقط روی کلالهٔ گل گیاهان هم گونه، لولهٔ گرده تشکیل دهند.

نازیستایی دو رگه : لقاح گامت‌ها و تشکیل سلول تخم، به معنای قطعی شدن اختلاط ژنتیکی گونه‌ها نیست. نازیستایی دو رگه از عوامل دیگری است که به جدا ماندن خزانه‌های ژنی می‌انجامد. ممکن است به علت ناسازگاری در اطلاعات ژنتیکی کروموزوم‌هایی که از دو گونهٔ مختلف آمده‌اند، جنین در مراحل اولیهٔ نمو بمیرد. مثلاً، اگر احیاناً آمیزش بین قورباغه‌های مختلفی که در شکل ۱۸ــ۵ مشخص شده‌اند، انجام گیرد، مراحل نمو جنینی به درستی پیموده نمی‌شود و اگر هم زاده‌ای به‌وجود آید، پیش از رسیدن به سن تولید مثل خواهد مرد. از آمیزش گوسفند و بز نیز سلول تخم تشکیل می‌شود، ولی هرگز به تولد جاندار زنده نمی‌انجامد.

نازایی دو رگه : ممکن است جاندار دو رگه‌ای که حاصل آمیزش افراد دو گونهٔ مختلف است، زیستا باشد. قاطر که حاصل آمیزش اسب و الاغ است، زود نمی‌میرد (شکل ۲۰ــ۵). این موضوع جدایی گونه‌های اسب و الاغ را به خطر نمی‌اندازد؛ زیرا، قاطر نازاست؛ نازایی دورگه عاملی است که اجازه نمی‌دهد تبادل ژن بین گونه‌های نزدیک، به یک روند پایدار تبدیل شود. هنگامی که دورگه نازا باشد، نمی‌تواند مادهٔ ژنتیک خود را که مخلوطی از ژن‌های دو گونه است، به نسل بعد منتقل کند. به این ترتیب، جدایی خزانه‌های ژنی دو گونه حفظ می‌شود.

شکل ۲۰ــ۵ــ نازایی دورگه. از راست به چپ : قاطر، الاغ و اسب

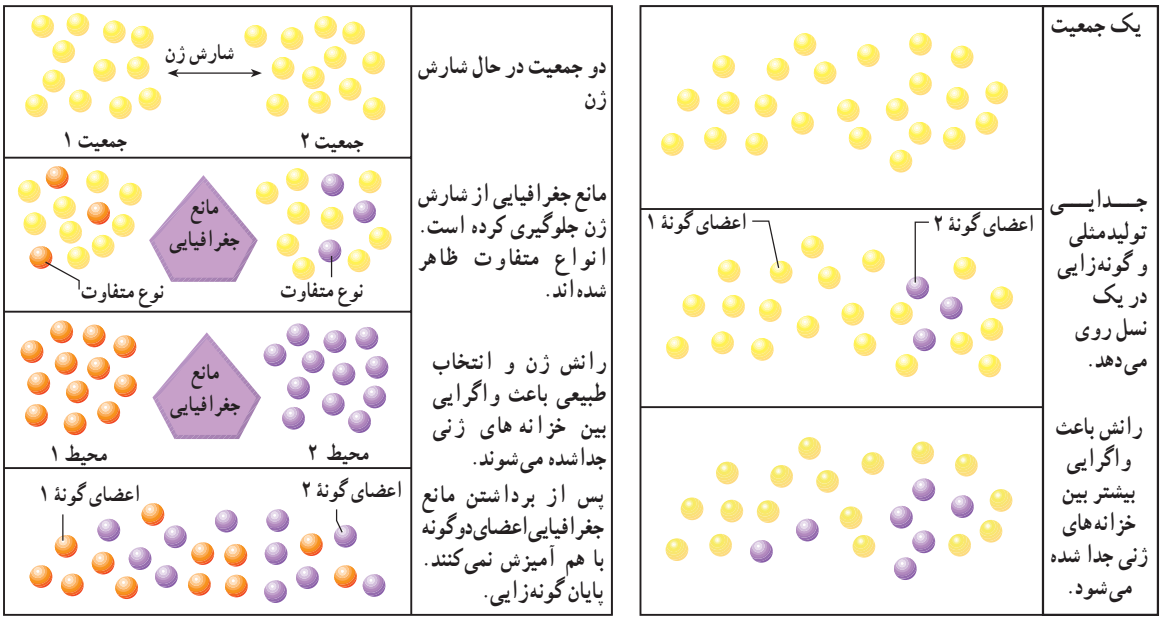
ناپایداری دودمان دو رگه : عامل دیگر جدایی تولیدمثلی، ناپایداری دودمان دورگه است. در بعضی موارد، دو رگه‌های نسل اول زیستا و زایا هستند؛ ولی، هنگامی که این دورگه‌ها با هم یا با یکی از گونه‌های اولیه آمیزش می‌کنند، زاده‌های نازیستا و نازا پدید می‌آورند. مثلاً، گونه‌های مختلفی از پنبه می‌توانند با هم آمیزش کنند. اگرچه زاده‌های نسل اول آنها عادی هستند؛ اما در نسل دوم مشکل بروز می‌کند و دانه‌ها پیش از جوانه‌زدن می‌میرند و یا گیاهانی ضعیف و ناقص به‌وجود می‌آورند.

پیدایش گونه‌های جدید

گاه یک مانع جغرافیایی خزانه‌های ژنی جمعیت‌های مختلف یک‌گونه را به‌مدت طولانی از هم جدا می‌کند. با پیدایش یک ناحیهٔ کوهستانی، جمعیت گونه‌هایی که فقط می‌توانند در ارتفاع‌های کم زندگی کنند، به دو زیر جمعیت تقسیم می‌شود ــ که هر کدام در یک سمت کوه به زندگی ادامه می‌دهند. پیشرفت یخچال‌های طبیعی ممکن است سبب چند پاره‌شدن جمعیت‌ها شود و خشکی کوچکی، مانند پاناما، محیط آبزیان دو سوی خود را از هم جدا کند. همچنین، زمانی که گروهی از افراد یک جمعیت به محیط جدیدی مهاجرت می‌کنند و در آنجا مستقر می‌شوند، احتمال دارد که ارتباط خود را با جمعیت مادر به طور کامل از دست بدهند. این‌که سد جغرافیایی باید چقدر بزرگ باشد تا ارتباط جمعیت‌ها را قطع کند، بستگی به میزان تحرک جاندار موردنظر دارد. ممکن است پرندگان بتوانند فواصل هزاران کیلومتری را پرواز و با جمعیت‌های دیگر از گونهٔ خود ژن مبادله کنند، در حالی که احتمالاً یک خشکی چند صدمتری برای جداکردن دو گروه از حلزون‌ها کافی است. در مورد گیاهان نیز باید توانایی پراکنش دانه‌های گرده، هاگ‌ها و دانه‌ها را در نظر داشت.

با قطع ارتباط دو جمعیت ــ که در ابتدا به یک گونه تعلق داشته‌اند ــ شارش ژن میان آنها متوقف یا کُند می‌شود، در حالی که نیروهای دیگر مؤثر بر تغییر گونه‌ها مانند جهش، رانش ژن و انتخاب طبیعی فعال‌اند. در این حالت در دو جمعیت، جهش یافته‌های متفاوتی ظاهر می‌شوند و چون تبادل ژن بین جمعیت‌ها صورت نمی‌گیرد، این تفاوت‌ها به تدریج زیاد می‌شود. همچنین، اگر دو جمعیت در شرایط محیطی متفاوتی قرارگیرند، اثر انتخاب طبیعی بر آنها متفاوت خواهد بود، زیرا اعضای هر جمعیت سازگاری‌های ویژه‌ای برای زندگی در محیط جدید خود پیدا می‌کنند. به عنوان مثال، رنگ موش‌هایی که روی خاک‌های آتشفشانی تیره زندگی می‌کنند، به تیرگی و رنگ موش‌های ساکن نواحی ماسه‌ای به روشنی گرایش پیدا می‌کند. بالاخره، اگر گروه‌هایی که از جمعیت اصلی جدا می‌شوند، کوچک باشند، رانش ژنی در آنها رخ می‌دهد. نتیجهٔ رانش ژنی در جمعیت‌های مختلف متفاوت است. در نبودِ شارش

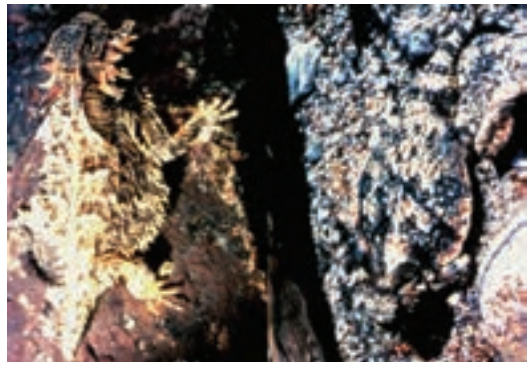
ژنی، با اثر جهش، انتخاب طبیعی و رانش ژنی، تفاوت میان دو جمعیت به تدریج زیاد می‌شود. ممکن است کم‌کم این تفاوت‌ها شامل ویژگی‌های تولید مثلی افراد نیز بشود؛ یعنی، یکی از عوامل جدایی تولیدمثلی پیش زیگوتی یا پس زیگوتی تکامل پیدا کند. مثلاً، آواز جفت‌یابی دو نوع پرنده دیگر به هم شبیه نباشد یا ساختار سطحی دانه‌های گرده گروهی از گیاهان به گونه‌ای تغییر کند که نتوانند روی کلالهٔ گل‌های گروه دیگر رویش انجام دهند. در این صورت، فرآیند جدایی کامل می‌شود و حتی اگر مانع جغرافیایی برداشته شود، دو جمعیت توان تبادل ژن با یک‌دیگر را ندارند و عملاً دوگونهٔ مجزا هستند (شکل ۲۱ــ۵). به این نوع گونه‌زایی که با جدایی مکانی جمعیت‌ها شروع می‌شود، **گونه‌زایی دگرمیهنی**[۱] می‌گویند.



شکل ۲۱ــ۵ ــ گونه‌زایی دگرمیهنی و گونه‌زایی هم‌میهنی. الف) گونه‌زایی دگرمیهنی پس از ایجاد مانع جغرافیایی بین افراد یک جمعیت، انجام می‌شود. ب) گونه‌زایی هم‌میهنی هنگامی روی می‌دهد که اعضای یک جمعیت متحمل تغییرات ناگهانی و جدایی تولید مثلی می‌شوند.

دو گونه مارمولک شاخ‌دار در کالیفرنیای امریکا زندگی می‌کنند (شکل ۲۲ــ۵). به نظر می‌رسد این دو گونه از یک گونهٔ نیایی که در نواحی جنوب غربی امریکا می‌زیسته است به‌وجود آمده‌اند.

۱ــ Allopatric speciation



شکل ۲۲ــ۵ــ گونه‌زایی دگرمیهنی و پیدایش دو گونهٔ مارمولک شاخ‌دار. اجداد این دو گونه، پس از پیش‌روی یخچال‌ها به سمت جنوب امریکا حرکت کردند و در آن‌جا از هم جدا شدند. پس از گذشت سال‌ها از این گونهٔ نیایی، دو گونهٔ جدید به‌وجود آمد.

حدس زده می‌شود که با پیش‌روی یک یخچال از سمت قطب شمال مارمولک‌ها به سوی جنوب حرکت کردند و هنگامی که به خلیج کالیفرنیا رسیدند، به دو گروه تقسیم شدند. اعضای دو جمعیت در مدت جدا بودن آنقدر متفاوت شدند که پس از عقب رفتن یخچال و بازگشت به مناطق شمالی‌تر، دیگر نتوانستند با هم آمیزش کنند.

نمونهٔ دیگر از گونه‌زایی دگرمیهنی در دو گونه سنجاب دیده می‌شود که در دو سوی یک دره زندگی می‌کنند (شکل ۲۳ــ۵).

شکل ۲۳ــ۵ــ این دو نوع سنجاب در دو منطقهٔ مختلف زندگی می‌کنند، یکی از آنها تیره‌تر است و دیگری رنگ روشن‌تر دارد.

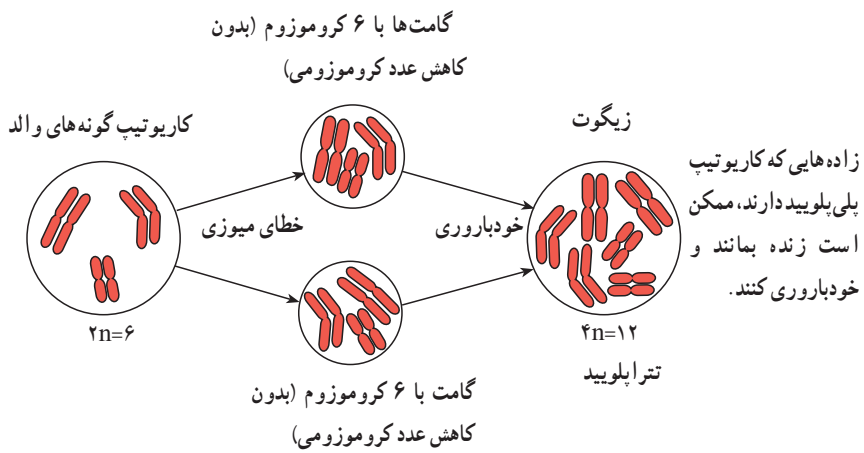
در برابر گونه‌زایی دگرمیهنی، **گونه‌زایی هم‌میهنی**[۱] مطرح می‌شود که بدون نیاز به جدایی جغرافیایی و بین جمعیت‌هایی که در یک زیستگاه به سر می‌برند، اتفاق می‌افتد (شکل ۲۱ــ۵). آشکارترین

۱ــ Sympatric speciation

نمونهٔ این نوع گونه‌زایی، پیدایش گیاهان پلی‌پلوییدی است. این پدیده نخستین بار در اوایل دههٔ ۱۹۰۰ توسط هوگودووری[1] کشف شد. او که با گیاهان گل مغربی[2] (۲n=۱۴) کار می‌کرد، روزی متوجه وجود گیاهی با ظاهر متفاوت در میان گیاهان مجموعه‌اش شد. بررسی‌های میکروسکوپی نشان داد که گیاه تغییر یافته، تتراپلوییدی است و ۲۸ کروموزوم دارد. تتراپلوییدی به خاطر اشتباه در میوز و پدیدهٔ جدانشدن کروموزوم‌ها رخ می‌دهد (شکل ۲۴ــ۵). در بررسی‌های بعدی مشخص شد که در آمیزش این گیاه با انواع دیپلوییدی، جدایی پس زیگوتی وجود دارد. وقتی که یک گیاه تتراپلوییدی، مثل گل مغربی غیرطبیعیِ دووری میوز انجام می‌دهد، گامت‌های آن به جای n کروموزوم، ۲n کروموزوم دارند. اگر این گیاه با یک گیاه دیپلوییدی طبیعی آمیزش کند، سلول زیگوت تریپلوییدی (۳n) تشکیل می‌شود. فرد تریپلوییدی که از نمو این سلول زیگوت حاصل می‌شود، نازاست.

اگر گیاه تتراپلوییدی بتواند خودلقاحی انجام دهد، یا در نزدیکی آن، گیاه تتراپلوییدی دیگری با همان تعداد کروموزوم وجود داشته باشد، سلول زیگوت تشکیل شده هم تتراپلوییدی خواهد بود گیاه تتراپلوییدی که به این ترتیب به‌وجود می‌آید، زایاست و می‌تواند دودمانی از گیاهان تتراپلوییدی را پدید آورد (شکل ۲۴ــ۵).

با توجه به ناتوانی گیاهان تتراپلوییدی در آمیزش با دیپلوییدها، عملاً خزانه‌های ژنی این دو گروه از هم جدا می‌شود و لذا می‌توان آنها را گونه‌های متفاوت به شمار آورد.



شکل ۲۴ــ۵ ــ تشکیل گیاهان پلی‌پلوییدی نوعی گونه‌زایی هم‌میهنی است.

۱ــ Hugo De Vries

۲ــ Oenothera Lamarckiana

خودآزمایی

۱ــ ارنست مایر چه تعریفی از گونه ارائه داد؟ کاربرد این تعریف را در زیست‌شناسی تغییر گونه‌ها مورد بررسی و نقد قرار دهید.

۲ــ انواع جدایی بین افراد گونه‌های مختلف را نام ببرید.

۳ــ کدام یک از مکانیسم‌های جدایی پس زیگوتی و کدام یک پیش زیگوتی هستند؟

۴ــ گونه‌زایی دگرمیهنی را با گونه‌زایی هم‌میهنی مقایسه کنید.