

ترجمه و شرح «فرگشت» ویکی‌پدیای انگلیسی

داستان از کجا شروع شد؟

- دوستی از ایران (دکتر ب. س.)، هر از گاهی نوشتار یا پیامی در باره فرگشت برای من می‌فرستد. هرنوبت هم به همراه متن یک عبارت کوتاه که نشان از تردید او در مورد درستی متن دارد، می‌نویسد. البته که در بیشتر موارد درست می‌گوید و متن ارسالی دارای کژاندیشی است. نوشتارهایی را که می‌فرستد، بیشتر در شبکه‌های اجتماعی منتشر شده‌اند. مروری بر آن‌ها مرا به این نتیجه رساند که تعداد علاقه‌مندان به فرگشت در ایران زیاد است. ولی متأسفانه بسیاری از آنان زمینه تحصیلاتی مناسب را ندارند و همین باعث می‌شود برخی نظرهای «افراطی» را نظر «عمومی» یا «اجماعی» تصور کنند.
- البته چاره اصلی این است که افراد بیشتری بتوانند به زبان‌های دیگر، مخصوصن انگلیسی، بخوانند. چه بخواهیم و چه نخواهیم، امروزه روز زبان انگلیسی زبان غالب علم است و گفته می‌شود که بیش از ۹۰٪ مقالات علمی به انگلیسی نوشته می‌شود. در زمینه کاری خود من (ژنتیک و اصلاح دام) حدود ۳۰ سال پیش ژورنال‌های فرانسوی و آلمانی بطور رسمی «ناسیونالیسم علمی» خود را کنار گذاشتند و زبان انگلیسی را زبان اصلی ژورنال کردند. امیدوارم سوءتفاهم نشود. ما باید به زبان خودمان، هر زبانی که هست، علم را بیاموزیم و برای هر اصطلاح علمی برابر نهادهای خودمان را داشته باشیم. در همین حال باید بتوانیم به یکی دو زبان علمی دیگر (مخصوصن انگلیسی) هم بخوانیم. شاید ۱۰۰ سال دیگر، زبانی دیگر غالب باشد، ولی امروز انگلیسی غالب است.
- به هر جهت مقدار زیاد سوءتفاهم‌ها در شبکه‌های اجتماعی که به فارسی درباره فرگشت نوشته می‌شود، مرا بر آن داشت تا ببینم آیا ویکی‌پدیای فارسی نوشتار خوبی در باره فرگشت دارد؟ شوربختانه نوشتار ویکی‌پدیای فارسی را نپسندیدم. نوشتار ویکی‌پدیای انگلیسی هم چنگی به دندان نمی‌زد. تلاش کردم نوشتار کوتاه دیگری پیدا کنم که فرگشت را خوب بیان کند، اما هنوز چنین نوشتاری پیدا نکرده‌ام. چاره نهایی این بود که خودم چیزی بنویسم. ولی چون حدس می‌زدم که این کار ممکن است وقت زیادی از من بگیرد، تصمیم گرفتم به نوشتار ویکی‌پدیای انگلیسی برگردم. این چنین «خیال» می‌کردم که ترجمه و حاشیه نویسی نوشتار ویکی‌پدیای انگلیسی وقت کمتری ببرد. این گوی و این میدان.
- متأسفانه، به سرعت معلوم شد که متن ویکی‌پدیای انگلیسی متن متوازی نیست. ویکی‌نویسان بین «مکاتب» مختلف فرگشتی جانبدارانه انتخاب کرده‌اند. قضاوت من بر مبنای محتوای این مقاله ویکی‌پدیا و مآخذهای مورد استفاده آن است. به عنوان مثال نسبت استفاده از ژورنال‌های عمومی فرگشت، مانند ژورنال «فرگشت = Evolution» یا «فرگشت مولکولی = Molecular Evolution»، به ژورنال‌های «رنجه‌ای = Niche»، مانند آن ژورنال‌هایی که کمات می‌مانند «اکولوژی = ecology» «رشد = deveopment» در اسم آن‌ها بکار رفته است، متوازن نیست. اضافه بر آن، دانش این ویکی‌نویسان در زمینه ژنتیک بطور کلی پایین است. نتیجه اینکه مقدار حاشیه نویسی‌های من بیشتر از آن حدی شد که می‌خواستم. گاهی اوقات هم میزان کژبینی و کژگویی ویکی‌نویسان آنقدر زیاد بود که شرح اشتباه آن‌ها نیاز به توضیح جزئیاتی بود که از حوصله حاشیه نویسی بیرون بود.
- یک احتمال دیگر هم این است که ویکی‌نویسانی که این مقاله را نوشته‌اند، به جای نوشتن یک متن منسجم، هرکدام بندی و عبارتی را به اینجا و آنجا افزوده‌اند که به ناهمخوانی و گسستگی متن انجامیده.
- بنابراین، نوشتن مطلبی جامع، ولی کوتاه، در این باره را در دستور کارم گذاشتم. نمی‌دانم چه موقع، ولی آن را حتمن خواهم نوشت. بهر جهت توصیه من به ویکی‌نویسان این است که ۱۰ کتاب در زمینه فرگشت را که برای دانشجویان دوره کارشناسی نوشته شده انتخاب کنند و فقط مطالبی را که در همه آن‌ها مشترک است، به زبان ساده خلاصه کرده و در ویکی‌پدیا قرار دهند.

روش کار

- آخرین باری که من کار ترجمه انجام دادم بیش از ۳۳ سال پیش بود، آن هم با همکاری دو دوست/همکار دیگر (دکتر س.ق. و دکتر ع.ب.). روش کاری که ما سه نفر داشتیم، بسیار سریع و دقیق بود. به تخمین من، ما با یک ساعت کار جمعی، یک صفحه از یک کتاب با متن فشرده را ترجمه و ویراستاری می‌کردیم. بهرجهت، بعد از این همه سال که تماس محدودی با زبان علمی فارسی داشته‌ام، این ترجمه حتمن اشکالات فراوانی خواهد داشت.
- هنگام ترجمه این متن متوجه شدم که بسیاری از لغات علمی که من و ما به کار می‌بریم، معادل فارسی ندارد. مثلاً به «cell» می‌گوییم «سلول»! کوشش خواهم کرد برابرهایی فارسی را پیدا و استفاده کنم.
- از آن گذشته، بسیاری از لغت‌هایی که به ذهن من می‌رسد، ریشه عربی دارند. کوشش خواهم کرد هرزمان برابر فارسی به یاد آمد، آن را جایگزین کنم.
- در مورد روش‌های جدید نگارش فارسی اطلاعات کمی دارم. اما این قدر می‌فهمم که حدی از جدانویسی تشویق می‌شود، از «ها» و «ان» برای لغات جمع بیشتر استفاده می‌شود، و خرده چیزهای دیگری شبیه این‌ها.
- در ترجمه این متن خواستار مرور و تصحیح آن نیستم. در نتیجه ارجاع به مآخذها را راستی آزمایی نمی‌کنم. اما اگر کلمه‌ای یا جمله‌ای را نادرست ببایم و یا گمان برم که می‌تواند به کژاندیشی بیانجامد، هم نظرم را خواهم نوشت و هم مآخذ استفاده شده را مرور خواهم کرد.
- همانطوری که می‌بینید، نوشتار انگلیسی و ترجمه فارسی مقابل هم قرار دارند. نوشتار اصلی و ترجمه آن با رنگ سیاه نوشته شده‌اند. حاشیه نویسی من با رنگ آبی است. با این روش هر کس می‌تواند از ترجمه برای یادگیری انگلیسی و یادگرفتن کلمات کلیدی به زبان انگلیسی کمک بگیرد. کسانی هم که انگلیسی می‌دانند، می‌توانند درستی ترجمه را بیازمایند.
- روش ترجمه این چنین بود که در دور اول متن انگلیسی را لغت به لغت و بدون در نظر گرفتن ساختار جمله‌های فارسی ترجمه کردم. در

- دور دوم به ویراستاری متن پرداختم و سعی کردم متن فارسی را سلیس کنم. البته گاهی مترجم، چون خودش جمله را می‌فهمد، گمان می‌برد، که جمله رسا است. اطمینان دارم که این خطا در این ترجمه بارها راه یافته است.
- هرگاه با لغات و مفاهیم به کار رفته در متن مخالفت داشتم، ترجمه فارسی را مطابق متن انگلیسی نگه داشتم، ولی در پی نوشت‌های چیزی در ابراز مخالفت نوشتم.
- برای کلماتی که زیر آن‌ها خطی کشیده شده، در ویکی‌پدیای انگلیسی شرح بیشتری وجود دارد. امیدوارم «لینک» در نوشتار باقی بماند تا خوانندگان، اگر خواستند، بتوانند موضوعات مورد علاقه خود را دنبال کنند.
- یک اخطار کلی این است که نوشتارهای ویکی‌پدیا کیفیت «افتان و خیزان» دارند. یک جمله یا پاراگراف خوب است و دیگری خوب نیست. گاهی در یک نوشتار، مطالب ضد و نقیض دارد. تنها چاره، زیاد خواندن است. در این نوشتار به مآخذهای زیادی اشاره شده و بسیاری از آن‌ها در دسترس هستند. هر چه بیشتر بخواند بهتر است.
- **اخطار آخر اینکه این متن (مخصوصن قسمت‌ها پایانی آن) احتیاج به یک ویرایش دیگر دارد. ویرایش تازه یا باید توسط فرد دیگری انجام شود، و یا خود من بعد از مدتی و با چشم تازه به آن نگاه کنم. بازبینی برابرنهادهای فارسی اصطلاحات علمی هم ضروری است.**
- این ترجمه بنا براین دارد که مبنای گفتگوی بین من و خواننده باشد.

ویکی‌پدیا فرگشت

<https://en.wikipedia.org/wiki/Evolution>

تاریخ دستیابی ۱۷ مارس ۲۰۲۱ (۲۸ اسفند ۱۳۹۹)

برگردان و پانویسی از:

حسین جرجانی (دکتر دامپزشک، دکتر در ژنتیک کتی)

پروفسور بازنشسته ژنتیک دامی

فرگشت تغییر مشخصات ارثی جمعیت‌های زیستی در نسل‌های متوالی است [۱][۲]. این مشخصات، ترجمان ژن‌هایی هستند که در تولیدمثل از والدین به نتاج (فرزندان) منتقل می‌شوند. مشخصات مختلف در هر جمعیتی، محصول جهش ژنتیکی، نو ترکیبی ژنتیکی و سایر عوامل پراکندگی (= variation) ژنتیکی هستند [۳]. فرگشت وقتی اتفاق می‌افتد که روندهای فرگشتی مانند گزینش طبیعی (شامل گزینش جنسی) و رانش ژنتیکی باعث شوند بعضی از مشخصات در درون جمعیت فراوان‌تر یا نادرتر شوند [۴]. این روند فرگشتی است که به پراکنش زیستی در همه سطوح ساختارهای زیستی، شامل گونه، ارگانسم واحد، و مولکول‌ها، منجر می‌شود [۵][۶].

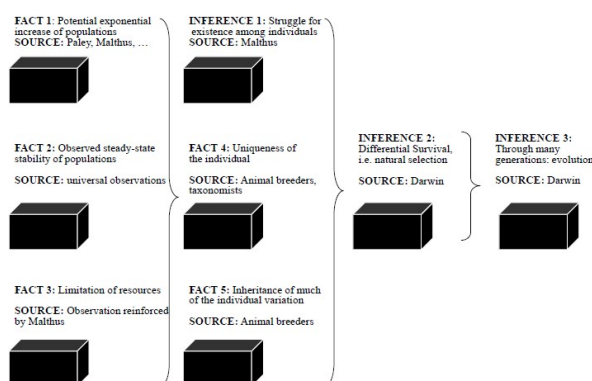
1. تعریفی که ویکی‌نویسان از فرگشت آورده‌اند (اولین جمله بند ۱) یکی از بهترین تعریف‌هایی است که من دیده‌ام. تعریف من از فرگشت چنین است: «فرگشت مطالعه پراکندگی زیستی است.» و به انگلیسی «Evolution is the study of biological variation». شرح اینکه چرا تعریف خودم از فرگشت را ساخته‌ام، محتاج بحث طولانی‌تری است که در اینجا نمی‌گنجد.
2. ویکی‌نویسان گفته‌اند که فرگشت وقتی اتفاق می‌فتد که دو روند گزینش طبیعی و رانش ژنتیکی در کار باشند. حدس می‌زنم که ویکی‌نویسان این دو روند را مهم‌تر دیده‌اند. علاوه بر این دو روند، سه روند دیگر هم وجود دارد که یا از آن‌ها اسمی نیامده، و یا فقط به طور ضمنی اسمی از آنها آمده است. این سه روند دیگر جهش ژنتیکی، مهاجرت (migration) و روش‌های آمیزش (mating systems) هستند.
3. هر کدام از این پنج روند می‌توانند به تنهایی، و یا با دیگر روندها، به فرگشت بیانجامند.
4. برای گزینش جنسی تعریف‌های مختلفی وجود دارد. در بعضی تعریف‌ها، گزینش جنسی جزو گزینش طبیعی محسوب نمی‌شود.
5. تعداد سطوح ساختارهای زیستی را، که ویکی‌نویسان از سه سطح آن اسم برده‌اند، به سادگی می‌توان افزایش داد. مثلن می‌توان ارگانل‌های درون سلولی، بافت‌ها، ارگان‌های مختلف بدن، جمعیت‌های یک گونه، مناطق جغرافیایی چند-گونه را هم جزو این سطوح به حساب آورد. این موضوع از این نظر مهم است که «سطح گزینش طبیعی»، یکی از مباحث مورد مناقشه در بین فرگشتیان است.
6. متأسفانه لغت «ژن» به قدری تعریف‌های متفاوت دارد، که من سال‌هاست از آن استفاده نمی‌کنم. در اینجا چون در متن انگلیسی آمده، ناگزیر از استفاده از آن هستم. یکی از واضح‌ترین سوءتفاهم‌ها در باره لغت «ژن» این است که آن را علاوه

بر معنی خود «ژن»، به معنی «جایگاه = locus» و «الل = allele» هم به کار می‌برند که لاجرم از وضوح متن می‌کاهد. توضیح معنی جایگاه و الل در ادامه خواهد آمد.

7. در فلسفه علوم زیستی بحث دامنه‌داری برای تعریف «فرد» وجود دارد. دیوید هول [David Hull] استدلال کرده است که «گونه = species» یک «فرد = individual» است. صرفنظر از اینکه دیگران با او موافق باشند یا نه، نظر هول باعث شده که دیگران در استفاده از لغت «فرد» و «ارگانیسم = organism» دقت بیشتری داشته باشند و از آن‌ها جوری استفاده نکنند که معنای «گونه» بدهد. متن این مقاله ویکی‌پدیا، متأسفانه، دقت لازم را ندارد و لغت ارگانیسم را گاهی بعنوان گونه و گاهی به عنوان فرد به کار برده.

نظریه علمی فرگشت باگزینش طبیعی، توسط چارلز [رابرت] داروین [Charles Darwin] و الفرد راسل والاس [Alfred Russel Wallace]، مستقل از یک دیگر، در میانه قرن ۱۹ مطرح شد و با جزئیات در کتاب داروین در باره پیدایش گونه‌ها ^[۷] بیان شد. فرگشت باگزینش طبیعی، با مشاهده آنکه تعداد نتایج که به دنیا می‌آیند بیشتر از آن است که همگی بتوانند زنده بمانند، به نمایش درآمد. در ادامه، سه دانسته [fact] قابل مشاهده در باره ارگانیسم‌های زنده وجود دارد: (۱) صفات افراد مختلف، اعم از صفات شکلی، فیزیولوژی و رفتاری گوناگونی نشان می‌دهند (پراکندگی فنوتیپی)، (۲) صفات مختلف، باعث ایجاد گوناگونی در میزان ماندگاری [survival] و میزان باروری [reproduction] می‌شوند (برازش [fitness] تفریقی)، و (۳) صفات می‌توانند از نسلی به نسلی دیگر منتقل شوند (توارث [برازش] ^[۸]). بنابراین، در طی نسل‌های متوالی، نتاج [progeny, offspring] والدینی که دارای مشخصات مطلوبی بوده‌اند که آن‌ها به ماندگاری و باروری بیشتر در محیط خود قادر کرده باشد، در جمعیت بیشتر خواهند شد. در اوایل قرن ۲۰، ایده‌های دیگری در باره فرگشت مانند جهش‌انگاری و پیشرفت‌انگاری نادرست دانسته شدند و هم‌زمان سنتز مدرن [modern synthesis] به آشتی بین فرگشت داروینی و ژنتیک کلاسیک انجامید که فرگشت سازگاران را، به عنوان معلول گزینش طبیعی در اثر وجود پراکندگی ژنتیکی مندی، تثبیت کرد ^[۹].

1. ارنست مایر (Ernst Mayr) معتقد است که علیرغم تکیه کلام داروین، که مرتب می‌گفت «نظریه من»، نظریه فرگشت داروینی از پنج نظریه مختلف ولی مرتبط با هم تشکیل شده است: (۱) وجود فرگشت؛ (۲) فرگشت از نیای مشترک؛ (۳) منشا پراکندگی؛ (۴) تدریجی بودن؛ و (۵) گزینش طبیعی. علاوه بر این، مایر با یک تصویر گویا، روند فرگشت را، آنطوریکه داروین احتمالاً می‌فهمیده، نشان داده است (نگاه کنید به شکل زیر).
2. ویکی‌نویسان تصمیم گرفته‌اند که روند فرگشت داروینی را در ۳ مرحله توضیح بدهند. انتخاب معقول و متعارفی است، ولی کامل‌ترین توضیح نیست.
3. نظریه‌هایی که رقیب نظریه داروین محسوب شوند خیلی بیشتر از این دو نظریه هستند که ویکی‌نویسان به آنها اشاره کرده‌اند. مهمترین آن‌ها شاید نظریه جهش‌های تصادفی (Neutral mutation theory) کیمورا (Kimura) و تغییرات مقطعی (Punctuated equilibrium) الدردج و گولد (Eldredge & Gould) می‌باشند. به نظر من، تئوری کیمورا، کم و بیش برای توضیح پراکندگی‌های در سطح DNA کاربرد دارد و در اساس می‌گوید کاربرد نظریه فرگشت داروینی و گزینش طبیعی بیشتر در سطح فنوتیپی است و در سطح مولکولی، رانش ژنتیکی و جهش‌های خنثی مهم‌تر هستند. به نظر من نظریه تغییرات مقطعی کمک و بیش نادرست است و کاربرد محدودی در توضیح شواهد فسیلی دارد. اصرار گولد (ماخذ شماره ۱۶۸) در درست بودن نظریه‌اش در سطح فنوتیپی، به نظر من، ناشی از کمبود اطلاعات او در زمینه ژنتیک و ارتباط ژنتیک با بیوشیمی است.



شرح مبسوط این تصویر و دلیل اینکه چرا «چهارخانه»های مایر را به «جعبه سیاه» تبدیل کرده‌ام در اینجا نمی‌گنجد.

تمام حیات روی زمین دارای یک آخرین جد مشترک جهانی (LUCA) هستند [۱۰][۱۱][۱۲] که قریب ۳,۵ تا ۳,۸ میلیارد سال پیش زندگی می‌کرده است [۱۳]. باقیمانده‌های فسیلی شامل یک توالی پیش‌رونده از رسوبات زیست‌اندوخت (biogenic) [۱۴] تا فسیل فرش‌های میکروبی (microbial mat) [۱۵][۱۶][۱۷]، تا ارگانسیم‌های چندسلولی فسیل شده می‌باشد. الگوهای موجود پراکنش زیستی [biodiversity] محصول به وجود آمدن مکرر گونه‌های جدید (گونه‌زایی = speciation)، تغییرات درون گونه‌ای (گونه‌گردیسی = anagenesis) و از بین رفتن گونه‌ها (گونه‌مرگی = extinction) در طول تاریخ فرگشتی حیات در زمین است [۱۸]. صفات شکلی و بیوشیمیایی در گونه‌هایی که جد مشترک موخری دارند، شباهت بیشتری دارند، و می‌توان از آن‌ها برای بازتولید شجره تبارشناسانه [phylogenetic] استفاده کرد [۱۹][۲۰].

1. انتخاب نقطه‌ای در زمان که آن را آغاز حیات بنامیم، کار ساده‌ای نیست. زیرا مشخص نیست که چه مدت بعد از پیدایش اولین مولکول‌های حیاتی، اولین موجوداتی که ساختار سلولی دارند، به وجود آمده‌اند. همچنین به علت تغییرات لایه‌های مختلف سطح زمین، بسیاری شواهد قدیمی از بین رفته‌اند. به‌رحمت ۳,۵ تا ۳,۸ میلیارد سال را باید حداقل به حساب آورد.

زیست‌شناسان فرگشتی به مطالعه جنبه‌های گوناگون فرگشت به وسیله ساخت و آزمون فرضیه‌های مختلف و همچنین ساختن نظریه‌هایی بر پایه شواهد از طبیعت یا آزمایشگاه و داده‌های بدست آمده از روش‌های ریاضی و نظریه‌های زیست‌شناسانه، ادامه می‌دهند. کشفیات آن‌ها نه تنها بر توسعه زیست‌شناسی، بلکه بر زمینه‌های دیگر علمی و صنعتی، مانند کشاورزی، پزشکی و علوم کامپیوتری، اثر گذاشته است [۲۱].

فهرست

تاریخ افکار فرگشتی

دوران کلاسیک

قرون وسطی

پیش-داروینی

انقلاب داروینی

‘سنتز مدرن’

سنتزهای دیگر

وراثت

منابع پراکندگی

جهش

جنسیت و نوترکیبی

جریان ژنی

مکانیسم‌ها

گزینش طبیعی

مفت‌سواری ژنتیکی

گزینش جنسی

رانس ژنتیکی

جریان ژنی

پیامدها

سازگاری

هم‌فرگشتی

همکاری
گونه زایی
گونه مرگی
تاریخ فرگشتی حیات
پیدایش حیات
نیای مشترک
فرگشت حیات
کاربردها
پاسخ‌های اجتماعی و فرهنگی
همچنین نگاه کنید به
ماخذ (منابع)
فهرست کتاب
مطالعه بیشتر
مطالعه ابتدایی
مطالعه پیشرفته
لینک‌های بیرونی
اطلاعات عمومی
آزمایشات
درس / سخنرانی مجازی

تاریخ افکار فرگشتی

دوران کلاسیک

پیشنهاد اینکه یک نوع از ارگانیسم بتواند از نوع دیگری تبار پیدا کند به فیلسوفان پیش-سقراطی یونان، مثل اناکسیمندر [Anaximander] و امپدوکلس [Empedocles] بر می‌گردد [۲۳]. اینجور پیشنهادها به زمان رومیان نیز رسید. لوکرتیوس [Lucretius]، شاعر و فیلسوف، نظرات امپدوکلس را در کتاب خود درباره طبیعت چیزها (*De rerum natura*) دنبال کرد [۲۴][۲۵].



لوکرتیوس

قرون وسطی

در مقابل این نقطه نظرهای ماده‌گرایانه، مکتب ارسطو تمام چیزهای طبیعی را به جلوه درآمدن ممکن‌های ثابت طبیعی (fixed natural possibilities)، یا «شکل = form» در نظر می‌گرفت [۲۶][۲۷]. این برداشت بخشی از فهم غایت‌گرایانه قرون وسطی بود که در آن هر چیزی نقشی غایی را در یک نظم کیهانی الهی بازی می‌کرد. این ایده با تغییراتی به فهم استاندارد قرون وسطی تبدیل شد و به صورت جزئی از آموزش‌های مسیحی در آمد. اما ارسطو، اجباری در اینکه انواع واقعی موجودات همیشه رابط تک-به-تک با شکل‌های ماورا طبیعی داشته باشند، نمی‌دید و بطور خاص، مثال‌هایی از چگونگی به وجود آمدن موجودات زنده عرضه کرده بود [۲۸].

1. لغت «نوع» ترجمه لغت «type» است.
2. من اگر بودم، به جای شرح نظریه‌های بی‌فایده فیلسوفانی مثل ارسطو، به تفاوت اصلی نظریه داروین با پیشینیانش (و حتی بسیاری از هم‌دوران‌های او) می‌پرداختم. بزرگترین رقیب فلسفی داروین ذات‌گرایی (= essentialism) افلاطونی است. امروز هم، بسیاری از سوءتفاهم‌ها از فرگشت به همین ذات‌گرایی بر می‌گردد. نظریه داروین در حقیقت مرگ ذات‌گرایی است. آنچه را که همه ذات‌گرایان، از افلاطون تا امروز، ذات (= essence) خوانده‌اند و غیرقابل تغییر (= Immutable) میدانسته‌اند، از نظر داروین تغییرپذیر است.

پیش‌داروینی

در قرن ۱۷، روش جدید علم مدرن رویکردهای ارسطویی را مردود شمرد. علم مدرن در پی توضیح پدیده‌های طبیعی در قالب قوانین فیزیکی بود که در مورد همه چیزهای قابل دیدن مصداق داشت و احتیاجی به وجود دسته‌بندی‌های ثابت طبیعی یا نظم کیهانی الهی نداشت. اما این رویکرد جدید به کندی در علوم زیستی، که آخرین قلعه مفهوم انواع ثابت طبیعی بود، ریشه دوانید. جان ری [John Ray] یکی از اصطلاح‌های عمومی گذشته برای انواع ثابت طبیعی، «گونه = species»، را برای انواع گیاهان و حیوانات، به کار برد. اما او با دقت، هر نوع از موجودات زنده را به عنوان گونه شناسایی کرد و پیشنهاد داد که هر گونه می‌تواند، با ویژگی‌هایی که خود را از نسلی به نسلی دیگر تسری می‌دهند، تعریف شود [۲۹]. طبقه‌بندی زیستی پیشنهادی کارل لینهوس [Carl Linnaeus] در سال ۱۷۳۵ به طور خاص سلسله مراتب طبیعی ارتباط گونه‌ها را به رسمیت شناخت، اما گونه را مطابق یک طرح الهی، ثابت می‌دید [۳۰].



الفرد راسل والاس

طبیعت‌شناسان دیگر این دوره، حدس‌هایی را در باره تغییرات فرگشتی گونه‌ها در طول زمان بر اساس قوانین طبیعی، ارائه کردند. در سال ۱۷۵۱، پیر لویی ماورپرتیوس [Pierre Louis Maupertuis] در مورد پیرایش طبیعی در طول تولیدمثل و تجمع این پیرایش‌ها در طی نسل‌های فراوان برای تولید گونه‌های جدید، مطالبی نوشت [۳۱]. نظر ژرژ-لویی لکلرک، کنت بوفون [Georges-Louis Leclerc, Comte de Buffon]، این بود که گونه‌ها می‌توانند به ارگانسیم‌های متفاوتی تقلیل یابند، و ارسموس داروین [Erasmus Darwin] پیشنهاد داد که تمام جانوران خون‌گرم می‌توانند از یک میکروارگانسیم (یا «رشته»ی) واحد تبار یافته باشند [۳۲]. اولین طرح تمام عیار فرگشتی، تئوری «تراجهشی = transmutation» ژان-بابتیست لامارک [Jean-Baptiste Lamarck] در سال ۱۸۰۹ [۳۳] بود که تصور می‌کرد تولید خودجوش دائمی شکل‌های ساده حیات را به وجود می‌آورد. به نظر او شکل‌های ساده در دودمان [lineages]‌های موازی، با تمایل ذاتی فزاینده‌ای، به پیچیدگی بیشتر می‌انجامند. او همچنین فرض کرد که، در سطحی محدود، این دودمان‌ها به وسیله به ارث بردن تغییرات ناشی از استفاده یا عدم‌استفاده اعضا در والدین [۳۴]، با محیط خود سازگاری پیدا می‌کنند (چیزی که بعدها لامارکیسم خوانده شد [۳۴][۳۵][۳۶]). نظرات لامارک توسط طبیعت‌شناسان جافتاده، به دلیل نداشتن پشتوانه تجربی، خیال‌بافی قلمداد شدند. بطور مشخص ژرژ کوویه [Georges Cuvier] اصرار داشت که گونه‌ها ثبات دارند، با هم خویشاوندی ندارند و شباهت‌های آن‌ها ناشی از طرح الهی برای نیازهای کاربردی است. همزمان نظرات جان ری در مورد طراحی خیراندیش توسط ویلیام پیللی [William Paley] به الاهیات طبیعی، یا شواهد وجود و صفات ربوبی (۱۸۰۲) گسترش داده شد، که سازگاری پیچیده را، که داروین هم تحسین می‌کرد، به عنوان شاهد طراحی الهی ارائه نمود [۳۷][۳۸].

1. به نظر من استفاده از لغت «قانون = law»، مخصوصن در بیولوژی، مناسب نیست. این لغت تصویری دترمینیستی را به ذهن می‌آورد که در قرون ۱۵ تا ۱۹ رواج داشت. امروزه روز، بهتر است لغت قانون را فقط در زمینه «حقوق» به کار برد.
2. به نظر می‌رسد که ویکی‌نویسان در بکار بردن کلماتی که ممکن است در فلسفه و مخصوصا فلسفه علم معنی خاصی داشته باشد، دقیق نیستند و آن‌ها را با کلمات معمولی مخلوط میکنند. استفاده از کلمه «scheme» که من به «طرح» ترجمه کردم، فقط یکی از بی‌دقتی‌هاست.
3. من اساسن نمی‌فهمم چرا یک نظریه (لامارکیسم) که با شواهد مختلف ابطال شده، باید در متن ویکی‌پدیا بیاید. توضیح نظریه‌های ابطال شده برای غیر متخصصین به سرگیجی می‌انجامد. از آن بدتر، شرح دلایل غلط (مثل آنچه از کوویه نقل می‌شود) برای رد نظریه‌های غلط است. توضیح اینکه چرا لامارک اشتباه می‌کرده احتیاج به فهم آزمایشات وایزمن در دهه ۱۸۸۰ و وادینگتون در دهه ۱۹۵۰ و ژنتیک مدرن دارد.
4. از لحاظ «زمان‌بندی» درست نیست که عکس پیری والاس را قبل از عکس جوانی داروین قرار داد. والاس ۱۴ سال بعد از داروین به دنیا آمده بود.
5. البته «گیرم پدر تو بود فاضل...»، اما ارسموس داروین پدر بزرگ چالرز داروین بود.
6. نظریه «تولید خودجوش = spontaneous generation»، تولید هر گونه موجود زنده از مواد غیرزنده را در بر می‌گرفت. لوئی پاستور [Louis Pasteur] از یک آزمایش معروف یک نتیجه درست و یک نتیجه غلط گرفت. آزمایش او از این قرار بود. پاستور در سال ۱۸۵۹ نشان داد که اگر «آب‌گوشت = broth» را بجوشاند و دسترسی هوا به آب گوشت را محدود کند، باکتری‌ها، در کوتاه مدت نمی‌توانند آب گوشت را فاسد کنند. نتیجه‌گیری درست او آن بود که فساد مواد غذایی محصول رشد باکتریایی است، و باکتری‌ها در اثر حرارت از بین می‌روند. علاوه بر آن، دور نگه داشتن مواد غذایی از جریان هوا، به طولانی‌تر سالم ماندن مواد غذایی کمک می‌کند. نتیجه‌گیری غلط آن بود که پاستور ادعا کرد که «تولید خودجوش» نمی‌توانسته باعث شروع حیات در زمین در طی یک روند طبیعی باشد. بنابراین با این نتیجه‌گیری غلط به صف مخالفان داروین و فرگشت پیوست. برای من، این آزمایش درس‌های زیادی دارد. مهمترین این درس‌ها آن است که هر آزمایشی اهداف، و مهمتر از آن «حوزه = scope» خود را دارد. تسری و تعمیم نتایج یک آزمایش، به حوزه‌هایی که آن آزمایش برای آن‌ها طراحی نشده، کار اشتباهی است. در چشم من، پاستور با این نتیجه‌گیری غلط، فهم پیدایش حیات روی زمین را به تاخیر انداخت. برای اینکه معلوم شود که نتیجه‌گیری پاستور در مورد شروع حیات در زمین غلط بوده، بشر باید ۹۳ سال صبر می‌کرد تا آزمایش «میلر-یوری = Miller-Urey» نشان بدهد که شروع حیات در زمین، و از مواد بی‌جان، در شرایط اولیه زمین بسیار هم واقع‌گرایانه بوده است.



در سال ۱۸۴۲ چالرز داروین اولین پیش‌نویس کتاب درباره پیدایش گونه‌ها تهیه کرد [۲۲].

انقلاب داروینی

گسست مهم از مفهوم گروه‌های ثابت شکلی یا نوع‌ها در زیست‌شناسی با نظریه فرگشت از طریق گزینش طبیعی شکل گرفت، که چارلز داروین آنرا بر حسب جمعیت‌های متغیر، شکل داده بود. داروین از اصطلاح «تبار با پیرایش» و نه «فرگشت» استفاده کرد [۳۹]. داروین تا حدودی تحت تأثیر کتاب تامس رابرت ملتوس [Thomas Robert Malthus] به نام مقاله‌ای درباره اصل جمعیت (۱۷۹۸) بوده است. داروین به این توجه داشت که رشد جمعیت به «تلاش برای وجود» می‌انجامد که در آن تغییرات مطلوب غالب می‌شوند، در حالیکه دیگر تغییرات از بین می‌روند. در هر نسل، تعداد زیادی از نتاج به علت کمبود منابع قادر به ماندگاری به سن تولیدمثل نیستند. این امر می‌تواند در اثر قانون‌های طبیعی که اثر مشابهی بر همه انواع ارگانیسم‌ها دارد، به «پراکنش = diversity» گیاهان و جانوران از جد مشترک بیانجامد [۴۰][۴۱][۴۲][۴۳]. داروین از سال ۱۸۳۸ نظریه خود «گزینش طبیعی» را برای نوشتن «کتاب بزرگ» خود توسعه داد. در سال ۱۸۵۸ الفرد راسل والاس نظریه خود را که تقریباً همسان نظریه داروین بود برای او فرستاد. مقالات این دو در یکی از جلسه‌های انجمن لینه لندن ارائه شد. در پایان ۱۸۵۹ داروین «خلاصه» کتاب خود را به نام درباره پیدایش گونه‌ها گزینش طبیعی را با جزئیات توضیح داد که به نوعی به قبول گسترده مفهوم داروینی فرگشت در مقابل نظریه‌های دیگر گردید. تامس

هنری هاکسلی [Thomas Henry Huxley] نظرات داروین را در مورد انسان به کار برد و با استفاده از دیرینه‌شناسی و آناتومی تطبیقی شواهدی فراهم کرد که نشان از نیای مشترک بین انسان‌ها و میمون‌ها داشت. عده‌ای از این امر آزرده شدند زیرا این شواهد حکایت از این داشت که انسان جایگاه ویژه‌ای در جهان ندارد [۴۵].

1. «تبار با پیرایش = descent with modification» امروز هم یکی از کوتاه‌ترین و بهترین تعریف‌ها است.
2. همانطوری که در ایران به اصطلاح «تکامل» ایراداتی وارد شده است، در انگلیسی هم لغت «evolution» خالی از اشکال نیست. البته لغت «تکامل» اشکالات بیشتری نسبت به «evolution» دارد. لغت جدید «فرگشت» به نظر بهتر می‌آید، هر چند که تناسب زیادی با زبان روزمره ندارد (و همین شاید نکته مثبتی برای «فرگشت» باشد).
3. مطابق یادداشت‌های باقیمانده از داروین او در روز ۲۸ سپتامبر ۱۸۳۸ شروع به خواندن کتاب کوتاه ملتوس کرد و ۷ روز بعد در ۴ اکتبر خواندن آن را به پایان رساند. داروین در نقطه‌ای در طول این ۷ روز به طرح کلی «تبار با تغییر» رسید.
4. آن نسخه‌هایی از کتاب ملتوس که من دیده‌ام، بسته به اندازه کاغذ و حروف بکار رفته، حدودن بین ۸۰ تا ۱۳۰ صفحه است. اینکه داروین خواندن کتاب را ۷ روز طول داده، شاید نشانه این باشد که در حین خواندن، مقدار زیادی وقت برای جاانداختن مطالب گذاشته باشد.
5. به کار بردن لغت «مطلوب» به تنهایی در اینجا به دو دلیل نامناسب است. اول آنکه نوعی از قضاوت ارزشی در لغت «مطلوب» نهفته است. توگویی کسی از بیرون تعیین می‌کند که چه چیزی «مطلوب» و چه چیزی «نامطلوب» است. دوم آنکه هر لغتی در اینجا بکار رود، باید مشخص شود که بحث راجع به یک امر موضعی و موقتی است. آن صفتی که در این محل و این نسل در تواتر بالاتری پیدا می‌کند، در محل و نسلی دیگر ممکن است به تواتر پایین‌تر بیانجامد.
6. منظور از غالب شدن، بالا رفتن تواتر است.
7. اصطلاح «تلاش برای وجود = struggle for existence» را در ایران / فارسی «تنازع بقا» ترجمه کرده‌اند. در لغتنامه‌ها لغت «struggle» را بیشتر، مبارزه و تقلا و تلاش معنی کرده‌اند. لغت «تنازع» به معنی جنگ هم استفاده شده است. اما ترکیب «struggle for existence» بدون استثنا «تنازع بقا» ترجمه شده. این معنی، اگرچه از میانه قرن ۱۹ تا میانه قرن بیستم رایج بوده، از فهم داروین و از برداشت امروزی از فرگشت دور است. از آنجاییکه بیشترین مقدار «از بین رفتن‌ها» درون گروهی و درون گونه‌ای و بدون خونریزی است، فکر می‌کنم «تلاش برای وجود» بهتر از «تنازع بقا» است.
8. هاکسلی بعد از مدتی به خاطر دفاع جانانه و تهاجمی از نظریه‌های داروین به «بولداگ داروین = Darwin's bulldog» معروف شد.
9. اینکه «انسان جایگاه ویژه‌ای در جهان ندارد»، مطلبی نبود که داروین در مورد آن با صراحت سخن گفته باشد. ولی هر کس توضیحات «مکانیکی و دینامیکی» داروین را می‌شنید، خود به خود، همین نتیجه را می‌گرفت. یک نتیجه دیگر که دیگران می‌گرفتند این بود که در دنیای داروینی همه چیز بهم ریخته و تصادفی بود و در آن از «نظم الهی» خبری نبود.

پژنسیس و توارث

مکانیسم‌های توارث تولیدمثلی و پیدایش صفات جدید به صورت معما باقی ماند. داروین برای حل این مشکل نظریه موقت پژنسیس [pangenesis] را ارائه داد [۴۶]. در سال ۱۸۶۵ گرگور مندل [Gregor Mendel] گزارش کرد که صفات به صورتی قابل پیش‌بینی از طریق تفکیک مستقل [independent assortment] و تفریق [segregation] عناصری صورت می‌گیرد (که بعدها ژن نامیده شدند) [۴۷]. آوگوست وایزمن بین سلول‌های جنسی که به تولید گامت‌ها (مانند اسپرم و تخمک) می‌انجامند و سلول‌های جسمی بدن تفکیک قائل شد، و نشان داد که وراثت فقط از طریق سلول‌های جنسی صورت می‌گیرد. هوگو دوریس [Hugo de Vries] نظریه پژنسیس داروین را با تفکیک وایزمن بین سلول‌های جنسی و جسمی را به هم ارتباط داد و پیشنهادی مبنی بر جمع‌پژن‌های داروینی در هسته سلول را مطرح کرد. به پیشنهاد او وقتی پنژن‌ها بروز می‌کردند از هسته سلول به سیتوبلاسم حرکت می‌کردند تا ساختار سلول را تغییر دهند. دوریس همچنین یکی از محققانی بود که نتایج مندل را معرفی کرد، و معتقد بود که صفات مندلی با انتقال تغییرات ارثی به وسیله سلول‌های جنسی مطابقت دارد [۴۸]. دوریس برای تشریح چگونگی پیدایش سویه‌های جدید نظریه جهش [جهش‌گرایانه] را پایه گذاشت، که باعث شکافی موقتی بین کسانی شد که فرگشت داروینی را پذیرفته بودند و متخصصین بیومتری که با دوریس متحد شده بودند [۴۹] [۵۰]. در سال‌های ۱۹۳۰ پیشگامان رشته ژنتیک جمعیت مانند رونالد ایلمر [ایلمر] فیشر [Ronald [Aylmer] Fisher]، سیوال رایت [Sewall Wright] و ج. ب. س. هلدین [J. B. S. Haldane] فرگشت بر مبنای فلسفه قدرتمند آمار را پایه‌ریزی کردند و تناقض ظاهری نظریه داروین، جهش ژنتیک و توارث مندلی با دستاوردهای خود حل کردند [۵۱].

1. به کار بردن کلمه «heritability» در اینجا نشان می‌دهد که ویکی‌نویسان از بار مفهومی این لغت در ژنتیک کمی اطلاعی ندارند. این کلمه را در مفهوم عمومی به «توارث» و در مفهوم خاص ژنتیک کتی به «وراثت‌پذیری» ترجمه خواهیم کرد. «وراثت‌پذیری» یک مفهوم پیچیده است که یک تعریف «مفهومی=conceptual» و حداقل ۴ تعریف

- «اجراي=operational» دارد. تعريف مفهومي وراثت پذيري عبارت است از «رگرسيون ارزش اثر افزايشي ژني بر ارزش فنوتيپي (در يك جمعيت)». فعلا از ارائه تعريف هاي اجراي خودداري مي كنم تا درازگويي نشود.
2. هوگو دوريس، كه خود را بسيار پيرو داروين مي دانست، براي احترام به داروين لغت داروين-ساخته پنژنسيس را اول به پنژن [pangene] و بعد ژن [gene] خلاصه كرد.
3. از ديد من، مقاله اي ويكي پديايي درباره فرگشت، لازم نيست به شرح تاريخ نظريه هاي از اعتبار افتاده ژنتيكي بپردازد.
4. اشاره به حمايت متخصصين بيومترك از دوريس بطور واضحي يك سوء تفاهم است و ويكي نويسان دچار بدفهمي شده اند. به علاوه، منبع شماره ۵۰ چيزي در اين مورد ندارد. ماخذ شماره ۴۹ (فصل ۲ و ۳) به وضوح شرح مي دهد كه دو طرف دعوای فرگشتي كه بين سال هاي ۱۹۰۰ تا ۱۹۱۸ در جريان بود، «مندلي» ها و «بيومتركست» ها بودند. دوريس محققن يكي از «مندلي» ها بوده است و هيچ بيومتركستي با او همفكري نداشت.
5. در اين زمينه اولين كار فيشر در ۱۹۱۸، كار رايت در ۱۹۲۱ و كار هلدن در ۱۹۲۴ منتشر شدند. بنابراين گفتن «سال هاي ۱۹۲۰» صحيح تر است.

سنتز مدرن

در سال هاي ۱۹۲۰ و ۱۹۳۰ سنتز مدرن [modern synthesis] باعث شد تا گزينش طبيعي و ژنتيك جمعيت، بر پايه توارث مندلي، در يك نظريه واحد تركيب شوند كه ميتوانست در هر زمينه از زيست شناسي به كار رود. سنتز مدرن مي توانست الگوهاي مشاهده شده در گونه هاي مختلف را از طريق فسيل هاي بينابيني در ديرينه شناسي توضيح دهد [۵۱].

1. خيلي خنده دار است كه ويكي نويسان براي موضوع مهمي مثل 'سنتز مدرن' فقط ۴ خط نوشته اند.

سنتزهاي ديگر

از آن موقع [احتمالان منظور سال هاي ۱۹۳۰ به بعد است]. سنتز مدرن در پرتو كشف هاي فراوان گسترش پيدا کرده، تا تشریح پديده هاي زيستي را در همه سطح هاي سلسله مراتب زيستي، از ژن تا جمعيت، انجام دهد [۵۲].

انتشار ساختار مولكولي DNA توسط جيمز واتسون و فرنسيس كريك با مشاركت روزاليند فرنكلين در سال ۱۹۵۳ مكانيسم توارث را نشان داد [۵۳]. زيست شناسي مولكولي درك رابطه بين ژنوتيپ و فنوتيپ را بهبود بخشیده است. همچنين در زمينه طبقه بندي تبارشناسانه پيشرفت هايي حاصل شد كه گذار از مطالعه صفت ها به مقايسه تطبيقي را تسهيل كرد و چهارچوبي آزمون پذير را از طريق انتشار و استفاده از شجره هاي فرگشتي [۵۴] ميسر ساخت. در سال ۱۹۷۳، زيست شناس فرگشتي تئودوسيوس دوبژنسكي [Theodosius Dobzhansky] نوشت كه «هيچ چيز در زيست شناسي معقول به نظر نمي آيد مگر در پرتو فرگشت» زيرا فرگشت نوري بر ارتباط بين دانسته هاي تاريخ طبيعي كه در ابتدا متفرق به نظر مي رسيدند انداخته است و آن ها را به مجموعه اي منسجم از دانش توضيحي تركيب نموده و بسياري از دانسته هاي [facts] قابل مشاهده از حيات بر روي زمين را پيش بيني مي كند [۵۵].

1. برعكس! اگر قرار باشد كسي در كار ديگري «مشاركت» کرده باشد، واتسون و كريك هستند كه در كار فرنكلين «مشاركت» کرده اند. اول اين كه، كار اصلي را در آزمونگاه ها، دانشجويان دوره دكتورا انجام داده بودند. دوم اينكه يكي از دانشجويان روزاليند فرنكلين اولين فردي بوده كه از DNA آن عكس معروف را گرفت. مردسالاري در جامعه علمي هم وجود داشته و دارد و «حق» زنان زيادي در علم پايمال شده است. روزاليند فرنكلين تنها يكي از اين زنان است.
2. كاشفين ساختار مولكول DNA «مكانيسم توارث» را نشان ندادند، بلكه فقط ساختار اين مولكول را نشان دادند.
3. با يك مراجعه ساده به ليست ماخذهاي اين مقاله مي توانيد ببينيد كه دوبژنسكي اين جمله معروف خود در مقاله اي در مجله آموزگاران زيست شناسي آورده است.

يك افزونه به نام زيست شناسي فرگشتي رشد كه به صورت غير رسمي «فر-رشد» خوانده مي شود، بر اينكه تغييرات بين نسل ها (فرگشت) چگونه بر الكوي تغييرات درون يك نمونه از ارگانيسم (رشد) اثر مي گذارد، تأكيد دارد [۵۶][۵۷]. از شروع قرن ۲۱ و در پرتو كشف هاي دهه هاي اخير، برخي زيست شناسان در دفاع از سنتز افزوني فرگشت، كه مي تواند توضيح اثرهاي غير ژنتيكي، مانند اپي ژنتيك [epigenetic]، اثر والدين، توارث زيست محيطي و توارث فرهنگي و فرگشت پذيري را در بر بگيرد، استدلال کرده اند [۵۸][۵۹].

1. اصطلاح «evo-devo» آنچنان هم غیر رسمی نیست و در مقاله‌ها و کتاب‌های علمی به فراوانی دیده می‌شود. در ماخذ شماره ۵۷ هیچ اسمی از «evo-devo» نیامده. بطور کلی، محققان مختلف ممکن است تعریف‌های مختلفی از «evo-devo» داشته باشند و بعضی تعریف‌ها هم ممکن است «افراطی» باشند. بهر جهت بعید میدانم که «اویز» و «آیالا»، مثل خود من، نظر خوشی به «evo-devo» در شکل افراطی‌اش داشته باشند.
2. به نظر من برای برخی زمینه‌های نامبرده شده در جمله آخر این بند، هنوز شواهد کافی وجود ندارد. همچنین برخی از شواهد ادعایی ممکن است در واقع امر «سرایی = artefact» باشند.

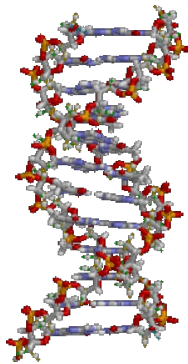
وراثت

فرگشت در ارگانیسم‌ها از طریق تغییر صفت‌های قابل ارث به وقوع می‌پیوندد - منظور مشخصات به ارث رسیده یک ارگانیسم است. برای مثال در انسان‌ها، رنگ چشم یک مشخصه به ارث رسیده است و یک فرد ممکن است «صفت رنگ چشم قهوه‌ای» را از یکی از والدین به ارث برده باشد [۶۰]. صفت‌های به ارث برده شده به وسیله ژن‌ها کنترل می‌شوند و یک دست کامل از ژن‌ها در ژنوم (مواد ژنتیکی) یک ارگانیسم ژنوتیپ [۶۱] خوانده می‌شود.

1. تعریفی که در اولین عبارت این پاراگراف آمده یک تفاوت جزئی با تعریفی که در ابتدای مقاله آمده، دارد. در آنجا از «تغییر مشخصات ارثی یک جمعیت» نام برده شد که درست است، زیرا لغت «مشخصات» میانگین و پراکنش (واریانس) را در بر می‌گیرد و لغت «جمعیت» به جمعیتی = گروهی بودن فرگشت انگشت می‌گذارد. در اینجا، بکار نبردن لغت «جمعیت»، امکان بدفهمی را بالا می‌برد. بهر جهت تاکید می‌کنم که فرگشت پدیده‌ای انفرادی نیست. فرد، فرگشت نمی‌کند.
2. از دیدگاه من، که یک دیدگاه ژنتیک کمی است، هیچ صفت بیولوژیکی وجود ندارد که تحت کنترل یک ژن باشد. به عبارت دیگر «مدل ژن تنها = single gene (locus) model» فقط و فقط مصرف آموزشی-مدل‌سازانه دارد، و بر هیچ واقعیت بیولوژیک استوار نیست. برای رد نظریه «مدل ژن تنها» از روش زیر استفاده کنید. سعی کنید آزمون مرتبط با هر صفتی را که فکر می‌کنید تحت کنترل یک ژن است، پیدا کنید. سپس آن آزمون را روی یک «نگاره بیوشیمیایی = biochemical chart» پیدا کنید و نشان بدهید که آن آزمون، با هیچ آزمون دیگری ارتباط ندارد. من تضمین می‌کنم که حتی اگر ۳ روز به نگاره خیره شوید، هیچ آزمویی که مستقل از دیگر آزمون‌ها باشد، پیدا نمی‌کنید. چرا همچنین سوءتفاهمی این قدر رایج است؟ برای اینکه نشان دادن اثر آزمون‌های دیگر، که تحت کنترل ژن‌های دیگر هستند، غالباً احتیاج به آزمایشات بزرگتر و مخارج بیشتر دارد. بنابراین «مدل ژن تنها» یک تقریب از واقعیت است که در تعدادی از موارد کار می‌کند. ((به تعبیری مثل فیزیک نیوتونی که در سرعت‌های متوسط و فواصل متوسط و جرم‌های متوسط «تقریب» کار می‌کند. اما اگر سرعت یا فاصله و یا جرم را خیلی بزرگ کنید (مثل حرکت نور بین کهکشان‌ها) و یا خیلی کوچک کنید (مثل کوارک‌ها در هسته یک اتم)، دیگر مکانیک نیوتونی، حتی با تقریب، کار نمی‌کند.))
3. لغت «ژنوتیپ» انعطاف دارد (!) و می‌تواند راجع به یک صفت خاص یا کل ژنوم یک ارگانیسم به کار رود.

یک دست کامل صفت‌های قابل مشاهده که ساختار و رفتار یک ارگانیسم را تشکیل می‌دهند فنوتیپ نام دارد. این صفت‌ها محصول برهم‌کنش [interaction] ژنوتیپ و محیط هستند [۶۲]. در نتیجه، جنبه‌های بسیاری از فنوتیپ به ارث نمی‌رسند. برای مثال، برنزه شدن پوست محصول برهم‌کنش ژنوتیپ یک فرد و نور آفتاب است، بنابراین فرد برنزه شده، رنگ پوست برنزه خود را به فرزندان خود منتقل نمی‌کند. اما، برخی از مردم، به دلیل تفاوت‌های ژنوتیپی، راحت‌تر از دیگران برنزه می‌شوند. یک مثال در همین زمینه این است که افراد با زالی ارثی در زیر آفتاب برنزه نمی‌شوند، ولی حساسیت زیادی نسبت به آفتاب‌سوختگی دارند [۶۳].

1. لغت «فنوتیپ»، مانند لغت «ژنوتیپ» انعطاف دارد (!) و می‌تواند راجع به یک صفت خاص یا کل یک ارگانیسم به کار رود.
2. برای من مشخص نیست که آیا لغت «رفتار» در اولین جمله این پاراگراف شامل «کارکرد» هم می‌شود یا نه. بهر جهت کارکرد هم جزو فنوتیپ است.
3. مفاهیمی مانند «فنوتیپ» یا «ژنوتیپ» به تدریج تبدیل به مفاهیمی ریاضی-آماري شده‌اند. در این صورت، و به عنوان مثال، فنوتیپ یک فرد، بر حسب مدل آماری به کار رفته در تحلیل آماری، می‌تواند با آن چیزی که مشاهده می‌شود فرق کند.
4. این حرف که فرد برنزه، رنگ برنزه خود را به فرزندان منتقل نمی‌کند، درست است. ولی همین فرد ژن‌های مسئول برنزه شدن، یعنی قابلیت برنزه شدن، را به فرزندان خود منتقل می‌کند.



ساختار DNA. بازهای آلی در میانه ساختار و در بین زنجیره‌ای از نردبان مارپیچی فسفات-قند.

صفات توارثی توسط DNA، مولکولی که اطلاعات ژنتیکی را در خود دارد، از یک نسل به نسل بعد منتقل می‌شوند [۶۱]. DNA یک پلیمر زیستی دراز و تشکیل شده از چهار باز آلی است. توالی بازهای آلی در طول یک مولکول خاص DNA، همانند توالی حروفی که یک جمله را می‌سازند، اطلاعات ژنتیکی را مشخص می‌کند. پیش از تقسیم یک سلول، DNA رونوشت می‌شود تا آنکه هر یک از دو سلولی که از تقسیم سلولی به وجود آمده‌اند، توالی DNA را به ارث ببرند. بخش‌هایی از مولکول DNA که یک واحد کاربردی منفرد را مشخص می‌کنند ژن [gene] خوانده می‌شود و ژن‌های مختلف توالی مختلف بازهای آلی را دارند. درون سلول، رشته‌های دراز DNA، در ساختارهای فشرده‌ای به نام کروموزوم [chromosome] قرار دارند. محلی خاص از یک توالی DNA در طول یک کروموزوم به نام لوکوس [جایگاه ژنی = locus] شناخته می‌شود. اگر توالی DNA در یک جایگاه در افراد مختلف فرق کند، شکل‌های مختلف توالی «الل=allele» خوانده می‌شوند. توالی DNA به وسیله جهش می‌تواند تغییر کند و الل‌های جدید ساخته شود. اگر یک جهش درون یک ژن اتفاق بیافتد، الل جدید ممکن است بر صفتی که آن ژن زیر کنترل دارد تأثیر بگذارد و فنوتیپ ارگانیسم را عوض کند [۶۴]. علیرغم اینکه این‌همانی ساده، بین الل و صفت، در برخی موارد کارکرد دارد، پیشتر صفت‌ها پیچیده‌تر هستند و به وسیله جایگاه‌های صفت‌های کمی (ژن‌های متعدد با اثر متقابل) کنترل می‌شوند [۶۵][۶۶].

1. پرهیز من از استفاده از لغت «ژن»، و یکی از بزرگترین مشکلات تعریف لغت «ژن»، در عبارت «واحد کاربردی منفرد»، ترجمه «single functional unit»، نهفته است. ریشه این تعریف به سال‌های ۱۹۵۰ و ۱۹۶۰ برمی‌گردد. امروز می‌دانیم که همه ژن‌ها «کاربردی» نیستند و نقش کنترل کننده یا تنظیمی یا نقش‌های دیگر دارند. حتی بخش‌هایی از مولکول DNA که در گذشته «آشغال=junk» خوانده می‌شدند، امروزه به نظر می‌آید نقشی داشته باشند.
2. سال‌های درازی است که فکر می‌کنم لغت «جایگاه» (یا «جایگاه ژنی») از لغت «ژن» بهتر است.

منبع‌های پراکندگی

فرگشت وقتی اتفاق می‌افتد که پراکندگی ژنتیکی کافی درون یک جمعیت وجود داشته باشد. پراکندگی از جهش در ژنوم، در هم ریختگی ژن‌ها در تولیدمثل جنسی، و مهاجرت بین جمعیت‌ها (جریان ژنی (= gene flow)) ناشی می‌شود. علیرغم بروز دائمی پراکندگی جدید از طریق جهش و جریان ژنی، اکثر ژنوم یک گونه در تمام افراد آن گونه، همسان است [۷۳]. با این حال، حتی تفاوت‌های نسبتاً کوچک در ژنوتیپ می‌توانند به تفاوت‌های بزرگ در فنوتیپ بیانجامد، مثلن ژنوم شامپانزه و انسان فقط در حدود ۵٪ تفاوت دارند [۷۴].

1. اگر من می‌خواستم این بخش را بنویسم، جهش و نوترکیبی (=در هم ریختگی ژن‌ها) و مهاجرت و جریان ژنی را به این صورت کنار هم نمی‌گذاشتم. از نظر من، پراکندگی فقط یک منبع دارد و آن هم جهش است. هر «اشتباهی» در رونویسی یا تعمیر و هر «آسیبی» در ساختار DNA را باید جهش به حساب آورد. جهش می‌تواند در هر سطحی از ساختار DNA اتفاق بیافتد. وقتی جهش اتفاق افتاد مکانیسم‌های گوناگونی وجود دارد که آنرا در ترکیب تازه قرار دهد (نوترکیبی=در هم ریختگی ژن‌ها)، درون جمعیت گسترش دهد (تولیدمثل)، و یا به جمعیت‌های دیگر منتقل کند (مهاجرت). انتقال جهش از یک جمعیت به جمعیت دیگر را می‌توان با استفاده از روش‌ها و مدل‌های مختلفی بررسی کرد و یکی از این روش‌ها «جریان ژنی».
2. تفاوت ۵٪ بین انسان و شامپانزه از رقم‌هایی که من معمولن با آنها برخورد می‌کنم (حدود ۱٪)، بسیار بالاتر است. رقم ۵٪ که در ماخذ شماره ۷۴ آمده، مربوط به گروه خاصی از توالی‌های DNA است و قابل تعمیم به کل ژنوم نیست. ژنوم مرجع انسان حدود ۳ میلیارد نوکلئوتید دارد. هر انسانی از هر کجای کره زمین آمده باشد بین ۴/۱ میلیون تا ۵/۰ میلیون تفاوت با ژنوم مرجع دارد. این تفاوت (۵۰۰۰۰۰۰/۳۰۰۰۰۰۰۰) تقریباً برابر است با ۰/۱۶٪ یعنی حدود یک ششم یک درصد.



پروانه فلّلی سفید



شکل سیاه در فرگشت پروانه فلّلی

1. دو شکلی که در بالا آمده‌اند، یک نمونه معروف از فرگشت (سریع) است. معلوم نیست چرا در صفحه‌بندی ویکی‌پدیا، این دو شکل اینجا قرار گرفته‌اند. توضیحی ناکافی هم در قسمت «مکانیسم‌ها» داده شده که حق مطلب را ادا نمی‌کند. خلاصه داستان از این قرار است. پیش از انقلاب صنعتی، در انگلیس، پروانه فلّلی بیشتر سفید بوده و فرم سیاه‌رنگ آن بسیار نادر بوده است. بعد از انقلاب صنعتی و در مناطق جنگلی که در نزدیکی کارخانه‌ها بوده‌اند، به تدریج رنگ تنه برخی درختان به علت وجود دوده و گازهای صنعتی به تیره می‌گراید. همزمان تواتر پروانه‌های سیاه‌رنگ بالا می‌رود. این پدیده که از آن با نام «ملانیسم صنعتی = industrial melanism» یاد می‌شود اینطور توضیح داده می‌شود. پروانه‌های فلّلی سیاه پیش از انقلاب صنعتی به راحتی توسط پرندگان دیده شده و شکار می‌شدند. بعد از انقلاب صنعتی، پرنده‌ها نمی‌توانستند پروانه‌های فلّلی سیاه را روی درختان تنه سیاه تشخیص داده و شکار کنند. در نتیجه تواتر پروانه‌های فلّلی سیاه بالا رفته است.

فنوتیپ یک موجود منفرد هم تحت تاثیر ژنوتیپ او، و هم تحت تاثیر محیطی است که در آن زندگی کرده‌است. بخش بزرگی از پراکندگی فنوتیپی در یک جمعیت ناشی از پراکندگی ژنوتیپی است [۶۶]. سنتز مدرن فرگشتی، «فرگشت» را به صورت تغییرات پراکندگی ژنتیکی در طول زمان تعریف می‌کند. تواتر یک الل خاص در طول زمان به نسبت الل‌های دیگر بالا یا پایین می‌رود. هنگامی که یک الل جدید به تثبیت در جمعیت می‌رسد [تواتر آن ۱۰۰٪ می‌شود] پراکندگی، در آن جایگاه از بین می‌رود. به عبارت دیگر، وقتی الل جدید یا از بین می‌رود یا کاملن جایگزین الل اجدادی می‌شود، پراکندگی ژنتیکی در آن جایگاه وجود ندارد [۷۵].

1. لطفاً به جمله دوم دقت نمایید زیرا جمله بسیار مهمی است. می‌گوید: «بخش بزرگی از پراکندگی فنوتیپی در یک جمعیت ناشی از پراکندگی ژنوتیپی است». اول آنکه عبارت «بخش بزرگی»، عبارت دقیقی نیست، زیرا اندازه آن بخش از پراکندگی فنوتیپی که ناشی از پراکندگی ژنوتیپی است، ممکن است بزرگ یا کوچک باشد. دوم، دقت کنید که دو پراکندگی را به هم ربط می‌دهد: «پراکندگی فنوتیپی» و «پراکندگی ژنوتیپی». آنچه نمی‌گوید هم مهم است، منجمله نمی‌گوید که «پراکندگی فنوتیپی» ناشی از «ژنوتیپ» است. همچنین نمی‌گوید «فنوتیپ» ناشی از «پراکندگی ژنوتیپی» است. از این دو باری که لغت «پراکندگی» به کار رفته، هر کدام را که حذف کنید، امکان سوءتفاهم بالا می‌رود.

2. حالا که راجع به این دو «پراکندگی» گفتیم، می‌توانیم یکی از تعریف‌های اجرایی «وراثت‌پذیری» را هم مطرح کنیم. اگر پراکنش (variance) ژنوتیپی را با V_G نشان دهیم و پراکنش فنوتیپی را با V_P نشان دهیم، آن موقع «وراثت‌پذیری عام» $broad = sense\ heritability$ (که با H^2 نشان داده می‌شود) از فرمول « $H^2 = V_G/V_P$ » به دست می‌آید. اگر بخشی از پراکنش ژنوتیپی را که ناشی از «اثر افزایشی الل‌ها» است با V_A نشان دهیم، آن موقع «وراثت‌پذیری خاص» $narrow\ sense = heritability$ (که با h^2 نشان داده می‌شود) از فرمول « $h^2 = V_A/V_P$ » به دست می‌آید. دقت کنید که این فقط یکی از تعریف‌های اجرایی «وراثت‌پذیری» است.

3. یک نکته دیگر که می‌شود مطرح کرد این است که علم امروزی فرگشت، فقط توصیف کلامی تغییرات طبیعی نیست، بلکه استفاده زیاد از مدل‌های ریاضی و آماری جزئی جداناپذیر از آن است.

4. تعریف فرگشت به صورت «تغییرات پراکندگی ژنتیکی در طول زمان» برای کسانی مانند من، که در یکی از شاخه‌های ژنتیک کار کرده‌اند، ممکن است واضح و مبرهن جلوه کند. اما اطمینان دارم بسیاری از کسانی که در زمینه‌های دیگر زیست‌شناسی فرگشتی کار می‌کنند، این تعریف را ممکن است «تقلیل‌گرایانه = reductionistic» قلمداد کنند.
5. این تعریف یک اشکال دیگر هم دارد و آن فراموش کردن پراکندگی جغرافیایی است. قبل از داروین طبیعی‌دانان یا پراکندگی را «در طول زمان» مطالعه می‌کردند (مثلن با مطالعه فسیل‌ها) یا «در طول مکان» (مثلن با مطالعه تنوع جغرافیایی). یکی از نکات قوت داروین مطالعه پراکندگی در دو بعد زمان و مکان بود.

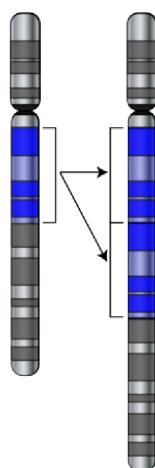
قبل از کشف ژنتیک مندلی، یک فرضیه عمومی «وراثت آمیختنی = blending inheritance» بود. اما در وراثت آمیختنی پراکندگی به سرعت ناپدید می‌شود و فرگشت با گزینش طبیعی را غیر محتمل می‌سازد. اصل هاردی-واینبرگ (Hardy-Weinberg) راه حلی برای چگونگی حفظ پراکندگی در یک جمعیت در چهارچوب ژنتیک مندلی فراهم می‌کند که مطابق آن تواتر ال‌ها (پراکندگی در یک ژن) در غیبت گزینش، جهش، مهاجرت و رانش ژنتیکی ثابت خواهند ماند [۷۶].

1. اینجا هم من نمی‌فهمم چه لزومی به نقل نظریه ابطال شده وراثت آمیختنی است.
2. البته «اصل» هاردی-واینبرگ (که علاوه بر «اصل» با لغت‌های دیگری هم توصیف می‌شود) شرایط مفصل‌تری دارد، منجمله آمیزش تصادفی. در ضمن اصل هاردی-واینبرگ برای موجودات «دیپلوئید» ساخته شده است (هر چند که در کلیات تا حدی قابل تعمیم است).

جهش

جهش تغییر توالی DNA در ژنوم یک سلول است. وقتی جهش اتفاق می‌افتد ممکن است محصول یک ژن را تغییر بدهد، یا مانع کارکرد ژن بشود، یا هیچ اثری نداشته باشد. بر اساس مطالعات بر روی مگس سرکه، اگر جهشی پروتئین تولید شده توسط یک ژن را تغییر دهد، این تغییر احتمالاً مضر می‌باشد. تقریباً ۷۰٪ چنین جهش‌هایی اثرهای مخرب دارند، و باقی آنها یا اثری خنثی دارند و یا بطور مختصری سودمند هستند [۷۷].

1. باز تاکید می‌کنم که گاهی در این مقاله ویکی‌پدیا مطالبی نوشته شده که حداقل «بوی سوء تفاهم» می‌دهد. هر ژنی به تولید پروتئین نمی‌انجامد. به عنوان مثال، یکی از قسمت‌های کروموزوم‌ها که میزان بالای جهش را نشان می‌دهند، «پراکندگی تعداد رونوشت = Copy Number Variation = CNV» هست. این نوع توالی‌ها مسئولیت مشخص پروتئین‌سازی ندارند، ولی جهش در آنها می‌تواند اثرات زیادی داشته باشد.



دوبرابر شدن بخشی از یک کروموزوم

جهش می‌تواند شامل دونسخه شدن بخش بزرگی از یک کروموزوم باشد (معمولاً با نوترکیی ژنتیکی)، که می‌تواند رونوشت‌های اضافی ژنی را به ژنوم بیافزاید [۷۸]. نسخه‌های اضافی ژن‌ها منبع مهم مواد خام لازم برای فرگشت ژن‌های جدید هستند [۷۹]. این بسیار مهم است، زیرا پیشتر ژن‌های جدید، در درون خانواده‌های ژنی، از ژن‌های از قبل موجود با اجداد مشترک، فرگشت پیدا می‌کنند [۸۰].

مثال، چشم انسان از چهار ژن برای ساختار احساس نور استفاده می‌کند: سه ژن برای رنگ‌بینی و یک ژن برای شب‌بینی، که هر چهار ژن از یک ژن منفرد اجدادی تبار یافته‌اند [۸۱].

ژن‌های جدید می‌توانند از یک ژن اجدادی، در اثر جهش در نسخه اضافی، به وجود آیند. این روند وقتی ژنی نسخه اضافی دارد راحت‌تر صورت می‌گیرد زیرا این امر افزونی [redundancy] سیستم را بالا می‌برد: یک نسخه از ژن کارکرد جدید پیدا می‌کند در حالیکه نسخه دیگر از ژن به کارکرد اولیه ادامه می‌دهد [۸۲][۸۳]. نوع‌های دیگر جهش می‌توانند از توالی‌هایی DNA که در گذشته نقش کدگذاری نداشته‌اند، ژن کاملن جدیدی بسازند [۸۴][۸۵].

تولید ژن‌های جدید می‌تواند شامل بخش‌های کوچکی از ژن‌های چند ژن باشد که نسخه برداری شده‌اند و بعداً این بخش‌ها با نوترکیبی به ایجاد ترکیبات جدید با کارکرد جدید می‌انجامند [۸۶][۸۷]. وقتی ژن‌های جدید از در هم آمیختگی بخش‌های از قبل موجود صورت می‌گیرد، دامنه‌های [ژنی-پروتئینی] قبلی مانند «قالب = ماژول = module» هابی با کارکرد ساده و مستقل عمل می‌کنند، که می‌توانند با هم مخلوط شده تا ترکیب‌های تازه‌ای با کارکردهای جدید و پیچیده بسازند [۸۸]. برای مثال، پلی‌کتید سینتین‌ها [polyketide syntase] آنزیم‌های بزرگی هستند که آنتی‌بیوتیک‌ها را می‌سازند، حامل صد دامنه مستقل هستند که هر کدام، مانند یک مرحله در یک خط مونتاژ، بخشی از کل روند کاتالیز را به انجام می‌رسانند [۸۹].

1. باز هم من قاصرم از فهم اینکه نقش این پارگراف، با این زیان مغلق، چیست. احتمال می‌دهم نویسنده یا نویسندگان خواسته باشند به مطلب عمومیت ببخشند و در نتیجه خود را در سختی گرفتار کرده‌اند. به کار بردن کلماتی مانند «domain» و «module» ظن مرا قوی می‌کند. اگر قرار بود من این پارگراف را بنویسم، نتیجه این می‌شد: «پروتئین‌ها از یک یا چند زنجیره متشکل از تعدادی اسید آمینه هستند. معمولاً آن بخش‌هایی از کروموزوم که مسئولیت ساخت زنجیره‌های مختلف یک پروتئین پیچیده را دارند، در کنار هم، در یک «ژن» یا «کمپلکس ژنی» قرار دارند. یک ژن تازه می‌تواند از کنار هم قرار گرفتن بخش‌های مختلف از ژن‌های مختلفی که حالا دو نسخه از آن‌ها وجود دارد، ساخته شوند. به این ترتیب زنجیره‌های مختلف اسید آمینه که پیش از این هم تولید می‌شده‌اند، در ترکیبی تازه در کنار هم قرار می‌گیرند و کارکرد تازه‌ای دارند».
2. الان به این نتیجه رسیدم که نویسنده یا نویسندگان باید اول یک تصویر ساده از فرگشت ترسیم می‌کردند و بعد به ترمیم ایرادات احتمالی این تصویر تازه می‌پرداختند. سپس، توضیح به وجود آمدن کارکرد جدید، مطابق یافته‌های علم ژنتیک مدرن، می‌توانست مطرح شود.

جنسیت و نوترکیبی

در موجودات غیرجنسی ژن‌ها «با هم» به ارث می‌رسند، به عبارتی ژن‌ها متصل هستند، چون نمی‌توانند با ژن‌های ارگانیزم‌های دیگر در تولید مثل مخلوط شوند. در مقابل، نتاج ارگانیزم‌های جنسی، مخلوطی تصادفی از کروموزوم‌های والدین خود را که از طریق تفکیک مستقل بوجود آمده‌اند، دارا هستند. در موجودات با تولیدمثل جنسی، در روندی مشابه به نام نوترکیب همخوان [هومولوگ = homologous]، تبادل DNA بین دو کروموزوم مشابه صورت می‌گیرد [۹۰]. نوترکیبی و ترکیب مستقل تواتر ال‌ها را تغییر نمی‌دهند، اما در عوض در اینکه کدام ال‌ها با هم متصل باشند، تغییر ایجاد می‌کنند، که به ایجاد نتاج با ترکیبی نوین از ال‌ها می‌انجامد [۹۱]. جنسیت معمولن پراکندگی ژنتیکی را افزایش می‌دهد و ممکن است میزان [سرعت] فرگشت را زیاد کند [۹۲][۹۳].

هزینه دوبرابر برای جنسیت اولین بار توسط جان مینارد سمیت [John Maynard Smith] شرح داده شد [۹۴]. هزینه اول آن است که در گونه‌های با دوشکلی جنسی فقط یکی از جنس‌ها می‌تواند فرزندان را حمل کند. موجودات دوجنسی [هرمافروdit]، مانند پیشتر گیاهان و بسیاری از پی‌مهره‌گان، این هزینه را نمی‌پردازند. هزینه دوم آن است که هر فردی که تولید مثل جنسی دارد فقط ۵۰٪ ژن‌های خود را به یک نتاج منتقل می‌کند، و در هر نسل بعد این مقدار نصف می‌شود [۵۰٪ به نسل اول، ۲۵٪ به نسل دوم، ۱۲/۵٪ به نسل سوم، ...] [۹۵]. با این حال تولید مثل جنسی روش معمول‌تر برای تولید مثل در بین هسته‌داران [یوکاریوت‌ها = eukaryotes] و ارگانیزم‌های چند سلولی است. فرضیه شهبانوی سرخ برای توضیح اهمیت تولید مثل جنسی به عنوان وسیله‌ای برای تضمین ادامه فرگشت، و سازگاری در پاسخ به هم‌فرگشت با گونه‌های دیگر در محیطی که دامن در حال تغییر است، به کار رفته است [۹۵][۹۶][۹۷][۹۸].

1. «شهبانوی سرخ» اشاره به بخشی از داستان «از میان آینه = Through the Looking Glass» نوشته «لوویس کرول Lewis Carroll» دارد.
2. در بخشی از داستان، الیس و شهبانوی سرخ با سرعت زیاد می‌دوند ولی در جا می‌زنند. الیس در حالی که نفس نفس می‌زند به

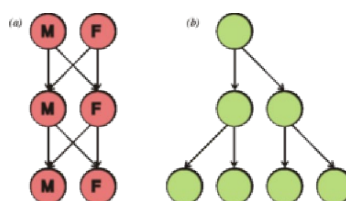
شهبانوی سرخ می‌گوید «در سرزمین من، اگر زمانی طولانی به آن سرعتی که ما دودیدیم، بدوی، معمولن به جایی دیگر می‌رسی». شهبانوی سرخ در پاسخ، و با لحنی تمسخر آمیز، می‌گوید «چه سرزمین آهسته‌ای! بین! در اینجا هر چقدر می‌توانی باید بدوی، تا در یک جا باقی بمانی». فرضیه شهبانوی سرخ اشاره به تغییرات سریع محیطی و تغییرات سریع تواترهای ژنی در پاسخ به تغییرات محیطی دارد.

3. در رشته ژنتیک جمعیت، مخصوصن در بین آن‌هایی که با فرگشت زیاد کار می‌کنند، و همچنین در برخی رشته‌های نزدیک به آن، از اینجور نام‌گذاری‌ها (مثل شهبانوی سرخ) بر روی فرضیه‌ها و نظریه‌ها زیاد دیده می‌شود. من از اینجور نام‌گذاری‌ها «خوشم» نمی‌آید.

جریان ژنی

جریان ژنی تبادل ژن‌ها بین جمعیت‌ها و گونه‌ها است [۹۹]. بنابراین می‌تواند یک منبع پراکندگی باشد که برای جمعیت یا گونه تازگی دارد. جریان ژنی می‌تواند ناشی از حرکت افراد بین جمعیت‌های یک ارگانیسم [گونه] باشد، مانند حرکت موش‌ها بین جمعیت داخل کشوری و جمعیت ساحلی، و یا حرکت گرده بین جمعیت‌های چمنی که در برابر فلزات سنگین مقاوم یا حساس هستند.

1. پیش از این نظرم را گفته‌ام. جریان ژنی «منبع پراکندگی» نیست و فقط روشی برای اندازه‌گیری انتقال «پراکندگی» است.



این تصویر هزینه دوبرابر جنسیت را نشان می‌دهد. اگر هر فرد قرار باشد تعداد مساوی نتاج تولید کن، (a) اندازه جمعیت با تولیدمثل جنسی در هر نسل ثابت می‌ماند، در حالی که (b) در جمعیت با تولیدمثل غیرجنسی اندازه جمعیت در هر نسل دو برابر می‌شود.

جریان ژنی بین دو گونه شامل ارگانیسم‌های آمیخته و انتقال ژنی افقی است. انتقال افقی، انتقال مواد ژنتیکی از یک ارگانیسم به ارگانیسم دیگری است که نتاجش نباشد، که این بیشتر بین باکتری‌ها اتفاق می‌افتد [۱۰۰]. در پزشکی، این نوع از جریان ژنی در گسترش مقاومت در برابر آنتی‌بیوتیک، نقش دارد، مثلن هنگامی که یک باکتری ژن مقاومت را بدست می‌آورد با سرعت آن را به گونه‌های دیگر منتقل می‌کند [۱۰۱]. انتقال افقی ژن‌ها از باکتری‌ها به هسته‌دارانی مانند قارچ ساکارومایسس سروبیسیائه [Saccharomyces cerevisiae] و قارچ شپشک [weevil] لوبیای ادزوکی [adzuki] به نام کلسوبروکوس چاینسیس [Callosobruchus chinensis]، به وقوع پیوسته است [۱۰۲] [۱۰۳]. مثالی از انتقال در مقیاس وسیع‌تر در هسته‌داری به نام روتیفرهای بدلولیید [bdelloid rotifers] اتفاق افتاده که ژن‌های مختلفی را از باکتری‌ها، قارچ‌ها و گیاهان گرفته است [۱۰۴]. ویروس‌ها هم می‌توانند DNA را بین ارگانیسم‌ها حمل کنند و انتقال بین دامنه‌های زیستی را فراهم کنند [۱۰۵].

1. این مثال‌های «چپ اندر قیچی» کمکی به خواننده غیر متخصص نمی‌کند. کسی که مطلب را برای خودش «جا انداخته» باشد، باید بتواند مطلب را با چنان بیان ساده‌ای بگوید که فهم آن برای غیر متخصصین ممکن شود.
2. در طبیعت اتفاقات زیادی می‌افتد. برخی اتفاقات به فراوانی دیده می‌شوند و برخی به ندرت، برخی قاعده هستند، برخی استثنا. نظریه‌ها و فرضیه‌ها هم باهم تفاوت دارند. برخی تعداد زیادی پدیده را توضیح می‌دهند و برخی تعداد کمی را توضیح می‌دهند. در مطلبی مانند یک مقاله ویکی‌پدیا، و حتی یک کتاب، انتخاب اتفاقات طبیعت و نظریه‌ها و فرضیه‌ها باید متناسب خواننده باشد. مثال می‌زنم: اگر انتقال افقی ژن‌ها یک دهم درصد از تمام انتقال‌هاست، نباید در اینجا به آن پرداخته شود. اشاره به آن در اینجا بدون ذکر وفور آن، این شائبه را در خواننده به وجود می‌آورد که انتقال افقی ژن‌ها هم مهم است و هم به وفور اتفاق می‌افتد. البته که این طور نیست.

انتقال ژنی در مقیاس بالا همچنین در اجداد سلول‌های هسته‌داران و باکتری‌ها، در حین اخذ کلروپلاست [chloroplast] و میتوکندری [mitochondria]، صورت پذیرفته است. خود هسته‌داران می‌توانند محصول انتقال ژنی بین باکتری‌ها و ارکاٹیا [archaea] باشند [۱۰۶].

مکانیسم‌ها

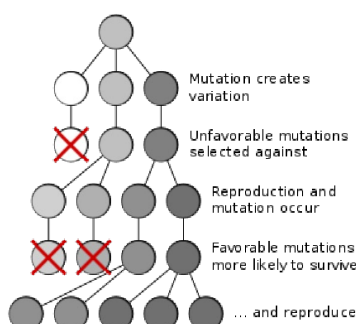
از دیدگاه **نُودارویی**، فرگشت وقتی اتفاق می‌افتد که تغییراتی در تواتر ال‌ها در یک جمعیت تشکیل شده از ارگانیسم‌های بین‌آمیزی [intrbreeding] صورت گیرد ^[۷۶]. برای مثال، وقتی که ال رنگ سیاه در یک جمعیت شاپرک شایع‌تر شود. مکانیسم‌هایی که می‌توانند به تغییر تواتر ال‌ها بیانجامند شامل گزینش طبیعی، رانش ژنتیکی، جریان ژنتیکی و جهش «سوگرانه = mutation bias» هستند.

1. نئوداروینسم اسم دیگری برای سنتز مدرن است.
2. در اینجا نویسنده یا نویسندگان فراموش کرده‌اند از تواتر ژنوتیپی در کنار تواتر الل‌ها اسم بیاورند.
3. تکرار می‌کنم که نبروها یا روندهای فرگشتی عبارتند از گزینش طبیعی، جهش، مهاجرت، رانش ژنتیکی و سیستم‌های آمیزشی.

گزینش طبیعی

فرگشت از طریق گزینش طبیعی روندی است که در آن صفتهایی که ماندگاری و باروری را بالا می‌برند، در طول نسل‌های متوالی یک جمعیت، رایج‌تر می‌شوند. بسیاری اوقات گزینش طبیعی را مکانیسم «بدیهی» خوانده‌اند زیرا گزینش طبیعی دنباله سه دانسته [fact] ساده است.^{[۸]:}

- درون جمعیت‌های ارگانیسم‌ها، پراکندگی شکلی، فیزیولوژی، و رفتاری وجود دارد (پراکندگی فنوتیپی).
- درجات مختلفِ صفت‌های مختلف، میزان ماندگاری و باروری متفاوتی را باعث می‌شوند (برازش [= fitness] تفریقی).
- این صفت‌ها از نسلی به نسل دیگر منتقل می‌شوند (وراثتِ برازش).



جهش و در دنبال آن گزینش طبیعی به جمعیتی با رنگ تیره‌تر می‌انجامد.

در این روند نتاج بیشتری که که احتمالاً بتوانند زنده بمانند به دنیا می‌آیند، و این شرایط، ایجاد رقابت در ماندگاری و باروری بین ارگانیسم‌ها، ایجاد می‌شود. در نتیجه، ارگانیسم‌هایی با صفتهایی که به آن‌ها مزیتی بیشتر از رقیب‌ها می‌دهد، احتمال بالاتری دارد که صفتهای خود را به نسل بعدی منتقل کنند تا آن ارگانیسم‌هایی که دارای صفتهای هستند که مزیتی نمی‌دهد ^[۱۰۷]. این «دورشناسی اقتصادی = teleonom» کیفیتی است که با آن گزینش طبیعی صفاتی را که به نظر می‌رسد برای نقش کاربردی خود برآزش دارند خلق کرده و نگهداری می‌کند ^[۱۰۸]. عواقب گزینش شامل آموزش غیرتصادفی ^[۱۰۹] و مفت‌سواری ژنتیکی [hitchhiking] است.

1. در این پاراگراف یک اشکال زبانی-منطقی وجود دارد که به لغت «صفت» برمیگردد. اول اینکه باید بین «صفت» در مفهوم عادی و در مفهوم فرگشتی-ژنتیکی تفاوت بگذاریم. برای مثال وقتی می‌گوییم «ارگانیسم‌هایی با صفتهایی که به آن‌ها مزیتی بیشتر از رقیب‌ها می‌دهد»، منظور این نیست که ارگانیسمی این صفت را دارد و ارگانیسم دیگر ندارد. بلکه منظور این است که «اندازه یک صفت» در این دو ارگانیسم متفاوت است. فرض کنید وقتی که راجع به «قد» و در مفهوم فرگشتی-ژنتیکی صحبت می‌کنیم، منظور این نیست که یکی «قد دارد» و دیگری «قد ندارد». بلکه منظور این است اندازه قد این دو ارگانیسم متفاوت است و یکی بلندتر از دیگری است.
2. در ضمن دقت کنید که در یک موجودی و در یک نسل، و در یک محیط، قد کوتاه ممکن است مزیت «سازگارانه» داشته

باشد و در نسلی و محیطی دیگر، قد بلند مزیت «سازگارانه» پیدا کند. آن چه هم که برای این موجود از این گونه مزیت دارد، ممکن است برای موجودی از گونه دیگر هیچ مزیتی نداشته باشد.

3. حالا که این را گفتم، یک چیز دیگر هم بگویم و آن اینکه در مباحث فرگشتی نباید از لغاتی که «بار ارزشی» دارند استفاده کنیم. خود لغت «مزیت» لغت مناسبی نیست. موضوع این است که صفی را اندازه زده ایم و آن را با عددی نشان می دهیم.

4. من با جمله ای که پیش از ماخذ شماره ۱۰۸ آمده مخالفم و به شدت هم مخالفم و آن را ناشی از بدفهمی از فرگشت می دانم. اول: ماخذ شماره ۱۰۸ کتاب پیدایش انواع داروین است و برای من خواننده روشن نیست که من کجای این کتاب ۵۰۰ صفحه ای را باید نگاه کنم، تا این جمله پیدا شود. دوم: حتی اگر داروین هم چنین چیزی گفته، اشتباه کرده. علم امروز چنین چیزی را تایید نمی کند. سوم: زبان و کلمات «غایت گرایانه» *teleologic* حتی از نوع ارسطویی اش ممکن است امروز هم به کار رود، اما نه داروین و نه علم امروز «غایت گرا» نبوده و نیستند. چهارم: گزینش طبیعی در پاسخ به نیازهای «مقطعی» عمل می کند و هدف دار نیست. اگر به صورت موقتی «جهتی» در آن دیده شود، فقط یک تصور است و با تغییر محیط، «جهت» عوض می شود. پنجم: هر اشاره ای به اینکه «فرگشت» خطی و رو به «بالا» است، یک دانستان سرایی است که مبنای علمی ندارد.

5. خود گزینش طبیعی هم می تواند نوعی از آمیزش غیرتصادفی محسوب شود. بهر جهت، در متون کلاسیک، آمیزش های غیرتصادفی را جدای از گزینش بررسی می کنند.

6. برای «علاقه مندان» می گویم که تز دکترای [PhD] من در سال ۱۹۹۵ در باره آمیزش های غیرتصادفی بود.

برازش فرگشتی [evolutionary fitness] یک ارگانیسم مفهومی مرکزی در گزینش طبیعی است [۱۱۰]. برازش با قابلیت یک ارگانیسم برای ماندگاری و باروری اندازه گیری می شود، که مقدار مشارکت آن ارگانیسم در نسل بعد را معلوم می کند [۱۱۰]. با این حال، برازش برابر تعداد فرزندان نیست، در عوض برازش از نسبت افرادی از نسل آینده که ژن های این ارگانیسم را دارند به دست می آید [۱۱۱]. برای مثال، اگر ارگانیسمی بتواند با سلامتی زنده بماند و سریع تولید مثل کند، اما نتاج او کوچکتر یا ضعیفتر از آن باشند که زنده بمانند، این ارگانیسم به مقدار ناچیزی در نسل های آینده مشارکت خواهد داشت و در نتیجه برازش پایینی خواهد داشت [۱۱۰].

اگر یک ال برازش را بیشتر از ال دیگر آن ژن افزایش دهد، سپس در هر نسلی آن ال در جمعیت رایج تر می شود. اصطلاحن گفته می شود که «گزینش به سود» شدند. مثال هایی از صفتهایی که می توانند برازش را افزایش دهند آن هایی هستند که ماندگاری و باروری را بالا می برند. برعکس، برازش کمتر که از داشتن ال های کمتر سودمند یا مضر باشد، به نادرتر شدن آن ال ها می انجامد – این ها «گزینش به زیان» شده اند [۱۱۲]. مهمتر اینکه برازش یک ال یک مشخصه ثابت نیست و اگر محیط تغییر کند ال هایی که پیش از این اثر خنثی یا زیان بخش داشتند ممکن است سودمند شده و ال های پیش از این سودمند ممکن است زیان بخش شوند [۶۴]. با این حال، حتی اگر جهت گزینش به این صورت برعکس شود، صفتهایی که در گذشته از دست رفته بودند، ممکن است دوباره به شکل گذشته فرگشت نکنند (نگاه کنید به قانون دولو [Dollo law] [۱۱۳][۱۱۴]. اما فعال کردن دوباره ژن های خفته، تا زمانی که از ژنوم ناپدید نشده باشند و فقط شاید برای چند صد نسل سرکوب شده باشند، می تواند به ظهور دوباره صفتی که تصور می شده از بین رفته باشد بیانجامد، مانند پاهای عقب در دلفین، دندان در مرغ، بال در حشرات بی بال، دم و نوک پستان اضافی در انسان و غیره [۱۱۵]. «پر تاب به گذشته از این نوع با نام اتاویسم [atavism] شناخته می شود.

1. در این متن بارها از برازش «یک» ال نام برده شده است. اما مثال زدن از «یک» ال باید به «تعداد زیادی» ال تعمیم داده شود. دقت کنید که برازش در مفهوم داروینی-فرگشتی آن حاصل ضرب ماندگاری و باروری است. هم ماندگاری و هم باروری اجزاء بسیار زیادی دارند و هر جزء تحت تاثیر تعداد زیادی جایگاه ژنی است.

گزینش طبیعی در درون یک جمعیت برای صفتی که می تواند اندازه های متفاوتی داشته باشد، مثل اندازه قد، می تواند در سه نوع دسته بندی شود. دسته اول گزینش جهت دار [directional selection] است، که تغییر اندازه میانگین یک صفت در طول زمان است، برای مثال، ارگانیسم ها به تدریج قد بلندتر [یا کوتاه تر] پیدا میکنند [۱۱۶]. دسته دوم، گزینش شکافنده [disruptive selection] است که افراد با اندازه های بسیار کم و زیاد «گزینش به سود» می شوند و منجر به فراوانی دو اندازه متفاوت شده، و اندازه های نزدیک به میانگین «گزینش به زیان» می شوند. در این حالت ارگانیسم های با قد بلند یا کوتاه مزیتی دارند که ارگانیسم های با قد متوسط ندارند. دسته سوم گزینش بر جادارنده [stabilising selection] است که گزینش به زیان اندازه های بسیار کم و زیاد در دو انتها صورت می گیرد، که باعث کم شدن پراکنش [variance] در حول میانگین و کم شدن گوناگونی می شود [۱۱۷][۱۰۷]. برای مثال این نوع گزینش میتواند باعث این شود که ارگانیسم ها نهایتن قد مشابه داشته باشند.

1. برای درک ساده‌تر این بخش در نظر بگیرید که توزیع [distribution] اندازه صفت افراد مختلف یک جمعیت را با منحنی «نرمال = normal» نشان دهیم. با تعریف مناسب و یا با تکنیک‌های دیگرگونی آماری [transformation] تقریب هر صفتی را می‌توان با یک منحنی نرمال نشان داد.
2. در مباحث فرگشتی «در طول زمان» به معنی «در طی نسل‌ها» است.
3. گزینش جهت‌دار، گزینش افرادی است که در یک سر منحنی قرار دارند.
4. گزینش شکافنده، گزینش افراد دو سر منحنی است.
5. گزینش برجادارنده، گزینش افراد نزدیک به وسط منحنی (نزدیک به میانگین) است.

گزینش طبیعی عموماً برای طبیعت معیاری را می‌سازد که احتمال کم یا بیش زنده ماندن افراد و صفت‌ها را با آن بسنجد. «طبیعت» در این مفهوم به اکوسیستم اشاره دارد، یعنی سیستمی که ارگانیسم‌ها در تقابل با هر عنصر [element] دیگر، چه از نوع فیزیکی یا زیستی، در محیط بلافاصله آن‌ها قرار دارد. یوجین اودوم [Eugene Odum]، یکی از بنیان‌گذاران اکولوژی، اکوسیستم را چنین تعریف کرد: «هر واحدی که شامل تمام ارگانیسم‌ها ... در حوزه‌ای خاص که در تقابل با محیط فیزیکی باشند، به نحوی که یک جریان انرژی، به سمت ساختار با حدود خوب تعیین شده غذایی، پراکنش زیستیک [biotic]، چرخش مواد (مانند تبادل مواد بین بخش‌های زنده و غیر زنده) درون سیستم باشد»^[۱۱۸]. هر جمعیتی درون یک اکوسیستم یک رنج [niche] یا محل متمایزی را اشغال می‌کند که روابط متمایزی با دیگر بخش‌های اکوسیستم دارد. این روابط شامل تاریخ زندگی [life history] ارگانیسم، موقعیت ارگانیسم در زنجیره غذایی و دامنه جغرافیایی گسترش آن ارگانیسم است. این درک کلی از طبیعت دانشمندان را قادر می‌سازد تا بین نیروهایی که با هم گزینش طبیعی را می‌سازند، تفکیک قائل شوند.

1. این پاراگراف احتمال اینکه نویسنده یا نویسندگان این مقاله، پیشینه اکولوژی داشته باشند را بالا می‌برد. بنابراین، بی‌دقتی‌های ژنتیکی آن‌ها قابل فهم‌تر می‌شود. دقت کنید که فرگشت ملک اختصاصی ژنتیک‌دانان نیست و آن را از منظر شاخه‌های مختلف علمی می‌توان مطالعه کرد.
2. لغت «niche» می‌تواند به جایگاه ترجمه شود. ولی در مباحث فرگشتی، «niche» یک جایگاهی است که در ابتدا «خالی» است و بعداً موجودی آن را «اشغال» می‌کند. شاید یک مثال بتواند در فهم این مفهوم مهم کمک کند. فرض کنید که در رودخانه‌ای با عمق حداکثر دو متر، انواع گیاهان و جانوران زندگی می‌کنند. سپس در اثر یک حادثه طبیعی (مثل ریزش کوه) یا یک حادثه غیرطبیعی (مثل ساختن یک سد) مسیر آب تا حدودی بسته شده و دریاچه‌ای به عمق ۱۰۰ متر ایجاد شود. مناطق عمیق این دریاچه در ابتدا یک جایگاه خالی است. جمعیت‌های گیاهی و جانوری که بتوانند سریع به این جایگاه خالی رفته و با شرایط آن جا «سازگاری» پیدا کنند، آن جا را «اشغال» کرده‌اند. بنابراین «niche» یک جایگاه خالی است که زود پر می‌شود. همین حالت در اجتماع و اقتصاد هم وجود دارد. اختراع تلفن «موبایل» یک «niche» تازه می‌سازد و فروشندگانی را به آنجا می‌کشاند. من این را به ایجاد رخنه در یک سیستم موجود تشبیه می‌کنم و به همین دلیل لغت «رنج» را ترجمه «niche» گرفتم.
3. «تاریخ زندگی = life history» یک مفهوم محوری در اکولوژی است.

گزینش طبیعی می‌تواند در سطوح مختلف ساختاری عمل کند، مانند ژن‌ها، سلول‌ها، ارگانیسم‌های منفرد، گروه‌های ارگانیسم‌ها و گونه^{[۱۱۹][۱۲۰][۱۲۱]}. گزینش می‌تواند همزمان در چند سطح عمل کند^[۱۲۲]. یک مثال از گزینش در سطح پایین‌تر از سطح ارگانیسم منفرد، ژن‌هایی هستند که ترنس‌پوزان [transposon] نامیده می‌شوند که می‌توانند در تمام طول ژنوم تکثیر پیدا کرده و گسترش یابند^[۱۲۳]. گزینش در سطح بالاتر از فرد، مانند گزینش گروهی، ممکن است اجازه فرگشت همکاری را بدهد^[۱۲۴].

مفت‌سواری ژنتیکی

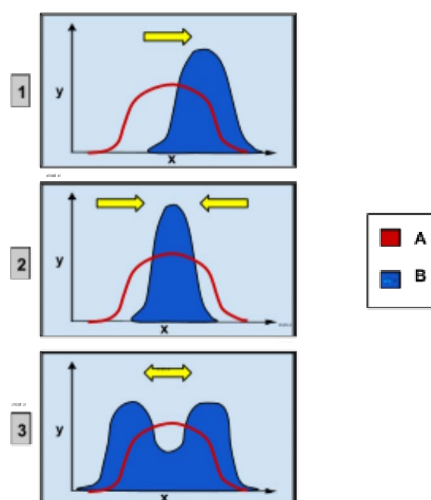
نوترکیبی به ال‌ها مجال می‌دهد روی یک رشته DNA از یکدیگر جدا شوند. با این حال، میزان نوترکیبی پایین است (تقریباً دو نوترکیبی در هر کروموزوم در هر نسل). در نتیجه، ژن‌های نزدیک به هم در یک کروموزوم همیشه از هم جدا نمی‌شوند و معمولاً با هم به ارث می‌رسند، پدیده‌ای که به آن اتصال ژنی [genetic linkage] می‌گویند^[۱۲۵]. این گرایش را از راه پیدا کردن دفاعی که دو ژن در یک کروموزوم با هم به ارث می‌رسند و مقایسه آن با انتظارات، اندازه می‌زنند، که عدم تعادل اتصالی [linkage disequilibrium] نامیده می‌شود. تعدادی ال‌ها که معمولاً با هم به ارث می‌رسند هاپلوتیپ [haplotype] خوانده می‌شود. اتصال ژنی می‌تواند مهم باشد زیرا وقتی یکی از ال‌ها قویاً سودمند باشد گزینش طبیعی می‌تواند یک گزینش جمعی [selective sweep] را به پیش برد که باعث می‌شود دیگر ال‌های آن هاپلوتیپ در جمعیت رایج‌تر شوند. این اثر مفت‌سواری ژنتیکی [genetic hitchhiking] یا رانش ژنتیکی نام دارد^[۱۲۶]. اینکه رانش ژنتیکی ناشی از اتصال ژنتیکی برخی ژن‌های خنثی باشد که تحت تاثیر گزینش باشند را می‌توان تا حدودی با اندازه موثر جمعیت [effective population size] مناسب توضیح داد^[۱۲۷].

1. گاهی غر زدن به سلامت عقل کمک می‌کند! اگر من بخواهم راجع به کشف اتصال ژنی ماخذي بیاورم، احتمالان خیلی در زمان عقب نمی‌روم و در سال‌های ۱۹۲۰ (!) و کارهای مورگان توقف می‌کنم. اشاره به ماخذ شماره ۱۲۵ که در سال ۲۰۰۰ منتشر شده و اتصال ژنی موضوع اصلی آن نیست، قدری غریب است.
2. برابر دانستن «مفت‌سواری ژنتیکی» و «رانش ژنتیکی»، به این شکلی که در اینجا آمده، محقق غلط است و بسیار هم غلط است. در ماخذ شماره ۱۲۶ اندازه اثر این دو پدیده مقایسه شده‌اند، ولی این‌همانی بین آن‌ها وجود ندارد. این سوءتفاهمی بیش نیست. اثر ده‌ها روند مختلف روی تواترهای ال‌ها را می‌توان اندازه زد، ولی این به آن معنی نیست که آن روندها این‌همانی دارند.
3. نکته جالب اینکه جمله آخر در تناقض با ادعای برابری «مفت‌سواری ژنتیکی» و «رانش ژنتیکی» است. ماخذ شماره ۱۲۷ هم ادعای ویکی‌نویسان را رد می‌کند. در خلاصه ماخذ ۱۲۷ آمده «Moreover, these rates are only weakly dependent on population size, again contrary to the strong dependency of drift-based dynamics.» که ترجمه‌اش می‌شود «مضافاً، این میزان‌ها فقط به صورتی ضعیف به اندازه جمعیت وابسته است، برخلاف وابستگی شدید این پدیده به دینامیک‌های رانش‌بنیاد».
4. نتیجه کلی اینکه ویکی‌نویسان در درک این موضوع دچار سوءتفاهم هستند.
5. این اختلاف نظری که بین من و ویکی‌نویسان مشاهده می‌کنید، بخشی طبیعی از مباحثات علمی است. اگر قرار بود ما این بحث را بجای ویکی‌پدیا در محافل علمی انجام می‌دادیم، آزمایش و فرمول و عدد و رقم به حل اختلاف نظر کمک می‌کرد. بهر جهت علم است و ساختن یک نظریه، رد کردن آن و ساختن یک نظریه بهتر، و ادامه این روند. هر نظریه تازه قدری از نادانی ما کم می‌کند و قدری به تعداد سوالات ما اضافه می‌کند.

گزینش جنسی

نوع خاصی از گزینش طبیعی گزینش جنسی است که گزینش برای هر صفتی است که موفقیت آمیزشی را به وسیله افزایش جذابیت یک ارگانیسم برای جفت‌های احتمالی، بالا ببرد [۱۲۸]. صفت‌های که از راه گزینش جنسی فرگشت پیدا می‌کنند در نرهای ارگانیسم‌ها بروز بیشتری دارند. صفاتی مانند شاخ‌های بزرگ درهم‌پیچیده، آوازهای آمیزشی، اندازه بدن بزرگ و رنگ‌های زیبا اگرچه از نظر جنسی ممکن است پسندیده باشند، توجه موجودات شکارگر را جلب می‌کنند که ماندگاری افراد نر را به خطر می‌اندازند [۱۲۹] [۱۳۰]. اثر منفی بر ماندگاری در نرهایی که این صفات پرهزینه گزینش جنسی شده را نشان می‌دهند با موفقیت بالاتر تولیدمثلی مقابله می‌شود [۱۳۱].

1. از نظر داروین گزینش جنسی نوعی از گزینش بود که ربطی به گزینش طبیعی نداشت، به این معنی که داروین تصور می‌کرد صفت‌های مورد نظر ربطی به برازش نداشتند. اما بعدها نشان داده شد که برخی از مثال‌هایی که او و دیگران استفاده کرده‌اند، در واقع به برازش ربط داشته‌اند. اینکه برای این قبیل صفت‌ها اصطلاح گزینش جنسی بکار ببریم یا نه، تا حدی بستگی به سلیقه دارد!



شکل‌های بالا انواع گزینش ژنتیکی را نمایش می‌دهند. در هر شکل متغیر محور x نوع صفت فنوتیپی را نشان می‌دهد و متغیر محور y تعداد ارگانیسم‌ها را نشان می‌دهد. رنگ قرمز جمعیت را پیش از گزینش و رنگ آبی جمعیت را پس از گزینش نشان می‌دهد.

شکل ۱ گزینش جهت دار را نشان می‌دهد، که در آن فنوتیپ انتهایی گزینش می‌شود.
 شکل ۲ گزینش برجادارنده را نشان می‌دهد، که در آن فنوتیپ میانی بر فنوتیپ‌های انتهایی ترجیح دارند.
 شکل ۳ گزینش برهم‌زننده را نشان می‌دهد، که در آن فنوتیپ‌های انتهایی بر فنوتیپ‌های میانی ترجیح دارند.

رانش ژنتیکی

رانش ژنتیکی نوسانات تصادفی تواتر ال‌ها درون یک جمعیت از نسلی به نسل دیگر است [۱۳۲]. وقتی نیروهای گزینشی غایب یا نسبتاً ضعیف هستند، تواتر ال‌ها با احتمال برابر به بالا یا به پایین رانش دارد زیرا ال‌ها در معرض خطای نمونه‌گیری [sampling error] هستند [۱۳۳]. وقتی یک ال نهایتاً تثبیت شود، یا با ناپدید شدن از جمعیت یا با جایگزینی کامل ال دیگر، رانش باز می‌ایستد. بنابراین رانش ژنتیکی، برخی ال‌ها را تنها بر حسب تصادف از جمعیت حذف می‌کند. حتی در غیبت نیروهای گزینشی، رانش ژنتیکی می‌تواند باعث شود دو جمعیت که از یک ساختار ژنتیکی شروع شده‌اند، شروع به رانش کرده و به دو جمعیت واگرا با تواتر ال متفاوت تبدیل می‌شوند [۱۳۴].

۱. تعریف رانش ژنتیکی به فصل سوم مآخذ شماره ۱۳۲ ارجاع داده شده. ارجاع صحیح فصل هفتم است.
۲. در این مقاله تغییر تواتر ژنوتیپ‌ها (ترکیب دو ال در یک جایگاه) کاملن فراموش شده است. توصیه من این است که هرجایی که صحبت از تواتر ال‌هاست، به تواتر ژنوتیپ‌ها هم فکر کنید.

نظریه فرگشت مولکولی خنثی [neutral theory of molecular evolution] مدعی است که بیشتر تغییرات فرگشتی محصول تثبیت جهش‌های خنثی توسط رانش ژنتیکی است [۱۳۵]. از این رو، در این مدل، بیشتر تغییرات ژنتیکی در یک جمعیت محصول فشار دائمی جهش و رانش ژنتیکی است [۱۳۶]. این شکل از نظریه خنثی در حال حاضر تا حد زیادی متروک است، زیرا به نظر می‌رسد که با مشاهدات تغییرات ژنتیکی در طبیعت هم‌خوانی ندارد [۱۳۷][۱۳۸]. با این حال، طرحی تازه‌تر و پشتوانه‌دارتر از این مدل به نام نظریه تقریباً خنثی، که در آن یک جهش، در یک جمعیت کوچک عمل خنثی و در یک جمعیت بزرگ لزوماً خنثی نیست، به وجود آمده است [۱۰۷]. نظریه‌های جایگزین دیگر، مانند مفت‌سواری ژنتیکی که با نام وزش ژنتیکی هم خوانده می‌شود، پیشنهاد می‌کنند که رانش ژنتیکی کم اثرتر از دیگر نیروهای تصادفی فرگشت، مانند مفت‌سواری ژنتیکی، است [۱۳۳][۱۳۷][۱۳۹].

۱. با عرض معذرت باید بگویم که در این پاراگراف چنان آسمان-ریسمان بافی شده که نمی‌دانم از کجا شروع کنم.
۲. اول یک توضیح لغوی: لغت «رانش = drift» لغتی است که در رابطه با آب به کار می‌رفته است، مثلن در مورد قایقی که روی آب سرگردان است و یا تنه شکسته درخت که آب دریا با خود آورده. ترکیب «genetic drift = رانش ژنتیکی» نزدیک ۱۰۰ سال سابقه دارد. حال که می‌خواهند تغییری در این «مفهوم» به وجود بیاورند، می‌خواهند اسم «مفهوم» را هم کمی عوض کنند و به جای کلمه «drift» از کلمه «draft» استفاده کنند. البته که کلمه «draft» لغتی است که در رابطه با هوا به کار می‌رود، مثلن هوایی که از درز پنجره می‌آید و یا بادی که در یک راهرو بیپچد. به نظرم تبدیل رانش به وزش، قدری «لوس» است!
۳. نظر من در باره نظریه جهش‌های خنثی همان است که پیش از این گفته‌ام. اینجا باید توضیح بدهم که در تاریخ علم زیاد اتفاق افتاده است که یافته‌های یک شاخه از علم با تاخیر به دانشمندان شاخه‌های دیگر برسد (این را در نکته ۷ باز می‌کنم).
۴. این اتفاق هم که از گفته‌ها و یافته‌های دگران سوء برداشت داشته باشند، و بعد سوء برداشت خود را به گردن آن دیگری انداخته و رد کنند، زیاد اتفاق می‌افتد.
۵. نباید فراموش کنیم که دانشمندان هم انسان هستند و مثل هر انسان دیگری ضعف‌های خود را دارند. مثلن اگر کسی بتواند حرفی را که یک دانشمند بزرگ گفته ابطال کند، فکر می‌کند برای خود جایگاهی والا ساخته است. مثل آنکه داروین با رد نظریات دانشمندان پیشین نام خود را آوازه زیان‌ها ساخت، یا کیمورا با محدود کردن نظریات داروین دانشمندی شناخته شده گردید. بنابراین تلاش زیادی هم صورت می‌گیرد که نظریات دانشمندان پیشین را رد کنند تا نامی برای خود بسازند. سرنوشت بیشترین این تلاش‌ها همان سرنوشتی است که کیمورا برای ژن‌ها توصیف کرده: درصد زیادی از آن‌ها هیچ اثر قابل توجهی ندارند (خنثی هستند)، برخی اثرات مضر کوچکی دارند، و گاهی هم (به ندرت) تلاشی به بهبود نظریات و یا ایجاد نظریه جدید و بهتری می‌انجامد.
۶. نکته بالا رمز موفقیت علم است. کسی از تائید نظریات قبلی به نام و نان نمی‌رسد. اما تردید در نظریه‌های پیشین و سعی و تلاش برای ابطال و یا بهبود آن‌ها به پیشرفت دائمی علم می‌انجامد. اینجاست که باید فهمید که «همه نظریه‌های علمی غلط هستند» و اثبات غلط بودن آن‌ها زمان می‌برد، گاهی کم و گاهی زیاد. در ضمن هم اینجاست که باید فهمید که «همه

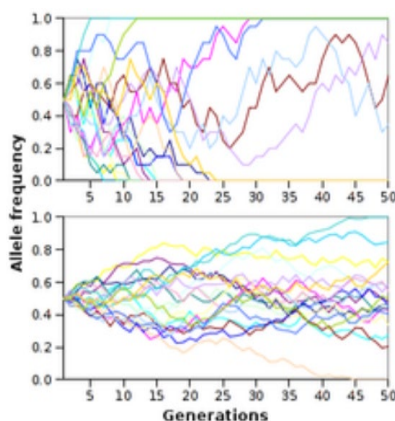
نظریات علمی برای مدتی و یا گوشه‌ای سودمند هستند»

7. بهر جهت، در اینجا نظریه جهش‌های خنثی و بانی آن، کیمورا [Kimura]، قربانی یک سوءبرداشت شده‌اند. یک دانشمند دیگر ژاپنی به نام اوتا [Ohta]، که با کیمورا هم همکاری زیادی داشته است، از سال ۱۹۷۱ حضور جهش‌های تقریبی خنثی و مختصرن مضر را در چهارچوب نظریه جهش‌های خنثی گنجانده بودند. به نظر می‌رسد ویکی‌نویسان با تاخیر با نظرات اوتا آشنا شده‌اند.

8. از نظر من پدیده «مفت‌سواری ژنتیکی» را با استفاده از پدیده «همبستگی ژنتیکی = genetic correlation» در چهارچوب ژنتیک کمی، و با استفاده از پدیده «عدم تعادل اتصالی = linkage disequilibrium» در چهارچوب ژنتیک جمعیت، به راحتی می‌توان توضیح داد. به این «اکروبات بازی‌های» ویکی‌نویسان هم احتیاجی نیست. بهر جهت مفت‌سواری ژنتیکی، رانش ژنتیکی نیست و بجز رانش ژنتیکی نیروی تصادفی دیگری وجود ندارد.

زمان لازم برای تثبیت یک الل خنثی از راه رانش ژنتیکی به اندازه جمعیت بستگی دارد [۱۴۰]. تعداد افراد در جمعیت اهمیت ثانوی دارد، در عوض مفهوم اندازه موثر جمعیت نقش مهمی دارد [۱۴۱]. اندازه موثر جمعیت معمولن کمتر از تعداد افراد جمعیت است زیرا عواملی مانند سطح هم‌آمیزی و آن‌نسل‌هایی که یک جمعیت کوچکترین اندازه را داشته، در نظر می‌گیرد [۱۴۱]. اندازه موثر جمعیت ممکن است برای ژن‌های مختلف فرق کند.

1. اندازه موثر جمعیت [effective population size] یک مفهوم کلیدی و مرکزی در ژنتیک جمعیت و ژنتیک کمی است. همان‌طوری که «وراثت‌پذیری» یک تعریف مفهومی و چهار تعریف اجرایی داشت، اندازه موثر جمعیت یک تعریف مفهومی و شاید ده‌ها تعریف اجرایی داشته باشد. تعریف مفهومی آن را در این عبارت خنده‌دار می‌بینید: «اندازه موثر جمعیت برای یک جمعیت واقعی تعداد افراد یک جمعیت آرمانی [idealized population] است که ضریب هم‌آمیزی آن مساوی ضریب هم‌آمیزی آن جمعیت واقعی باشد». برپایه این تعریف مفهومی، که واقعن پیچیده است، ده‌ها تعریف اجرایی وجود دارد. شرح کامل اندازه موثر جمعیت، و روش‌های اندازه‌گیری آن، هفتاد من کاغذ لازم دارد.
2. آن چیزی که بند بالا می‌خواهد بگوید این است که محاسبه اندازه موثر جمعیت، در یک نسل تابعی از ساختار آمیزشی (تعداد موجودات نر و ماده و نسبت نر به ماده) و واریانس اندازه خانواده است. اندازه موثر جمعیت برای نسل‌های متوالی از روی میانگین هندسی نسل‌های مختلف به دست می‌آید.



شبیه سازی رانش ژنتیکی برای ۲۰ الل غیرمتصل در یک جمعیت با ۱۰ فرد (شکل بالا) و ۱۰۰ فرد (شکل پایین). رانش به تثبیت در جمعیت کوچک سریعتر صورت می‌گیرد.

معمولن اندازه‌گیری اهمیت نسبی گزینش و روندهای خنثی، شامل رانش، دشوار است [۱۴۳]. اهمیت مقایسه‌ای نیروهای سازگاران و ناسازگاران در پیشبرد فرگشت یکی از زمینه‌های تحقیقاتی کنونی است [۱۴۴].

1. خنثی بودن و در معرض رانش بودن دو مفهوم جدا هستند. هر ژنی، صرفنظر اینکه اثرش مثبت، منفی یا خنثی باشد، در جمعیت‌های کوچک در معرض رانش قرار دارد.
2. اول آنکه ماخذ ۱۴۴ مربوط است به سال ۲۰۰۵ و دیگر نمی‌تواند برای زمینه‌های کنونی تحقیقات به کار رود. دوم آنکه مطالعه مقایسه‌ای نیروهای فرگشتی بیش از ۱۶۰ سال است که موضوع داغ تحقیقاتی است!!

جریان ژنی

جریان ژنی مبادله ژنی بین جمعیت‌ها و بین گونه‌ها را در بر می‌گیرد [۹۹]. حضور و غیبت جریان ژنی تغییر اساسی در مسیر فرگشت ایجاد می‌کند. به علت پیچیدگی ارگانیسم‌ها، دو جمعیت کاملن مجزا، حتی اگر هر دو جمعیت در سازگاری با محیط همسان باقیمانده باشند، از طریق روندهای خنثی، مانند مدل بیتسون-دوینسکی-مولر [Bateson-Dobzhansky-Muller]، نهایتن ناهمخوانی‌های ژنتیکی پیدا می‌کنند.

اگر انشعاب ژنتیکی بین جمعیت‌ها صورت بگیرد، جریان ژنی بین جمعیت‌ها می‌تواند به ورود صفت‌ها یا ال‌هایی که در جمعیت محلی مضر هستند بیانجامد و این باعث شود که ارگانیسم‌های درون جمعیت مکانیسم‌های فرگشتی ایجاد کنند که از آمیزش بین جمعیت‌هایی که از نظر ژنتیکی دور از هم هستند، جاوگیری کند، و نهایتن به پیدایش گونه‌ای جدید بیانجامد. به این ترتیب تبادل اطلاعات ژنتیکی بین افراد اساسن برای توسعه مفهوم گونه زیست‌شناسانه [Biological Species Concept = BSC] مهم است.

در طول توسعه نظریه سنتز مدرن، سیوال رایت نظریه تعادل انتقالی [theory Shifting Balance] خود را ارائه کرد، که جریان ژنی بین جمعیت‌هایی را که بطور نسبی مجزا هستند عاملی مهم در فرگشت سازگاران می‌شناخت [۱۴۵]. با این حال، این اواخر نظریه تعادل انتقالی با انتقاداتی روبرو شده است [۱۴۶].

1. مقاله اول رایت در این زمینه، در سال ۱۹۳۲ نوشته شده است.
2. ماخذ شماره ۱۴۶ که با لغت «اواخر» به آن اشاره شده، مربوط است به سال ۱۹۹۷.

جهش سوگیرانه

جهش سوگیرانه معمولن تفاوت در میزان مورد انتظار دو نوع مختلف جهش است، مثلن سوگیری باهم-بایکدیگر [transition-transversion]، سوگیری GC-AT، سوگیری افزوده-کاسته [deletion-insertion]. جهش سوگیرانه به مفهوم سوگیری رشدی [developmental bias] مربوط است.

1. باز هم ویکی‌نویسان بدون شرح مقدمات، به شرح جرئیات پرداخته‌اند.
2. بازهای آلی موجود در DNA در دو گروه پیریمیدین (تک حلقه‌ای شامل سیتوزین C و تیمین T) و پیریمیدین (دوحلقه‌ای شامل ادنین A و گوانین G) هستند.
3. سوگیری باهم-بایکدیگر تفاوت در میزان جهش از یک باز آلی به باز آلی دیگر درون گروه خود (با هم) و جهش از یک باز آلی به باز آلی دیگر در گروه دیگر (با یکدیگر) است.
4. سوگیری GC-AT مربوط است به تفاوت تعداد دو باز آلی C و G به نسبت تعداد دو باز آلی A و T.
5. سوگیری deletion-insertion که نوشتن آن به صورت insertion-deletion معمول‌تر است، اضافه شدن یا کم شدن بخشی از کروموزوم است. بخش افزوده-کاسته می‌تواند از یک تا میلیون‌ها نوکلئوتید باشد.
6. از دیدگاه من، این بخش [جهش سوگیرانه] را باید وارد شدن در موضوعاتی فرعی و بسیار کم اهمیت قلمداد کرد که در مورد آن‌ها هیچ توافق عمومی وجود ندارد، و همچنین جایی در یک مقاله ویکی‌پدیایی ندارند. اگر بنا باشد موضوعاتی شبیه این در اینجا بیاید، آنموقع طول این مقاله به هزاران صفحه خواهد رسید. به عنوان مثال در ماخذ شماره ۳ که کتابی بیش از ۷۰۰ صفحه است به موضوع جهش سوگیرانه اصلن اشاره‌ای نشده است.

هلدین [۱۴۷] و فیشر [۱۴۸] استدلال کردند که به علت آنکه نیروی گزینش به راحتی بر نیروی ضعیف جهش غلبه می‌کند، اثرات جهش، به جز تحت شرایط فرگشت خنثی یا میزان بسیار بالای جهش، ناموثر خواهد بود. تقابل نیروهای مختلف فرگشتی، برای مدتی طولانی برای رد امکان تمایلات درونی [internal tendencies] برای فرگشت [۱۴۹] استفاده می‌شد، تا آن که فرارسیدن دوران مولکولی علاقه به فرگشت خنثی را دوباره زنده کرد.

1. این بند هم از آن بندهایی است که هم با بندهای پیشین تناقض دارد و هم تناقض درونی دارد.
2. ویکی‌نویسان، پیش از این دو مدل مختلف فرگشت با روندهای تصادفی از راه جهش‌های خنثی را که رایت (۱۹۳۲) و کیمورا (۱۹۶۸) مطرح کرده بودند، رد کرده‌اند. اما دوباره آن را به شکلی نامشخص در اینجا به پیش می‌کشند.

3. از آن گذشته، تا به اینجا هیچ اشاره‌ای به «تمایلات درونی» هم نشده بود. معلوم هم نیست که منشاء «تمایلات درونی» چیست و کیست! ژن است، فرد است یا جمعیت؟ و چگونه؟ آیا غایت‌طلبانه است؟ یک مشکل اینجور استدلال‌ات این است که تکلیف خود را با لامارک و تمایلات درونی که خدای لامارک در ذات هر موجودی گذاشته، روشن نکرده‌اند. به چشم و گوش من ادعای این بند بسیار شبیه «الاهیات طبیعی» قرن ۱۷ و ۱۸ است.
4. مشکل دیگر این بند آنست که فکر می‌کند پراکندگی در همه سطوح را باید با یک نظریه واحد توضیح بدهد. در بعضی سطوح و بعضی صفات و بعضی شرایط زمانی-مکانی این نظریه درست است، و در بعضی نظریه‌ای دیگر.
5. یادآوری می‌کنم که در فیزیک هنوز یک نظریه که چهار نیروی طبیعت (ضعیف، قوی، برقاطیس و گرانش) را با هم توضیح بدهد، نداریم. معادل چنین فرضیه‌ای در زیست‌شناسی و فرگشت هم وجود ندارد.

نوبورو سووکا^[۱۵۰] و ارنست فریز^[۱۵۱] پیشنهاد کردند که سوگیری‌های سیستماتیک جهشی ممکن است مسئول تفاوت‌های روستمند ترکیب ژنومیک GC بین گونه‌ها باشند. شناسایی سوگیری GC در اشریشیا کولی سویه جهشی در سال ۱۹۶۷^[۱۵۲]، به همراه پیشنهاد نظریه خنثی، امکان توضیح جهشی برای الگوهای مولکولی را پایه ریزی کرد، که اکنون در انتشارات فرگشت مولکولی به فراوانی دیده می‌شوند.

برای مثال، سوگیری‌های جهشی به تکرار، در مدل‌های استفاده کدون [رمز ژن = codon] به کار می‌رود^[۱۵۳]. این مدل‌ها شامل اثر گزینش هم می‌شوند، که دنباله‌روی از مدل گزینش-رانش^[۱۵۴]، که اثر سوگیری جهشی و گزینش تفریقی بر ترجمه ژنی را مجاز می‌دارد. فرضیه‌های سوگیری جهشی نقش مهمی را در توسعه تفکر درباره فرگشت ترکیب‌بندی ژنوم [genomic composition]، شامل ایزکورها [isochore]، ایفا کرده‌اند^[۱۵۵]. سوگیری افزوده-کاسته در مقابل سوگیری کاسته در تاکسون‌های مختلف می‌تواند به فرگشت اندازه متفاوت ژنوم منجر گردد^{[۱۵۶][۱۵۷]}. فرضیه لینچ [Lynch] در باره اندازه ژنوم به سوگیری جهشی به سمت افزایش یا کاهش اندازه ژنوم بستگی دارد.

1. به نظر من، در این چند بند، رشته کلام از دست ویکی‌نویسان در رفته است!

با این حال، فرضیه‌های جهشی برای فرگشت ترکیب‌بندی گسترده‌تری خود را در اثر دو کشف جدید از دست دادند: (۱) تبدیل ژنی مبتنی بر سوگیری GC سهم مهمی در ترکیب‌بندی در ارگانیزم‌های دیپلوئید مانند پستانداران دارد^[۱۵۸] و (۲) ژنوم باکتری‌ها غالباً جهش‌های با سوگیری AT دارند.

اندیشه‌های معاصر درباره جهش سوگیرانه منعکس‌کننده نظریه‌ای متفاوت از آن چیزی است که هلدین و فیشر عرضه کرده بودند. تحقیقات جدیدتر^[۱۴۹] نشان داده است که نظریه ابتدایی «فشارها» فرض را بر این دارد که فرگشت بر اساس پراکندگی پایدار بنا شده: هنگامی که فرگشت به وجود ال‌های تازه وابسته باشد، سوگیری‌های جهشی و رشدی می‌توانند سوگیری‌هایی را بر فرگشت اعمال کنند بدون این که به فرگشت خنثی یا میزان بالای جهش نیازی باشد.

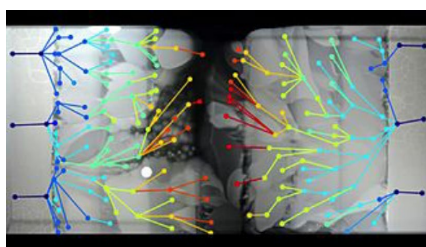
1. یاد چند نکته مهم و بسیار مهم افتادم.
2. بنگت مولندر [Bengt Molander]، یک فیلسوف علم از کشور سوئد، می‌گوید «دانشمندان به آن روشی کار می‌کنند که خودشان می‌خواهند»، به این مفهوم که دانشمندان معمولاً موقع انجام تحقیق در فکر این نیستند که فیلسوفان علم چه نظری راجع به روش‌های تحقیقی آن‌ها دارند. من هم با مولندر موافقم. خوب است که دانشمندان به فلسفه علم آگاهی داشته باشند، اما دانشمندان نباید خیلی در وسواس قضاوت فیلسوفان علم باشند. بالاخره روند این است که دانشمندان کار خود را می‌کنند و بعد فیلسوفان علم روش‌های کاری دانشمندان را «تئوریزه» می‌کنند.
3. اما بسیار اهمیت دارد که دانشمندان هر چه زودتر «تحلیل استدلال = argumentation analysis» را، که باید بخشی از «منطق = logic» به حساب آورد، خوب بدانند. در غیر این صورت، حرف دیگر دانشمندان را بد می‌فهمند و بد عرضه می‌کنند و بعد به آن بد حمله می‌کنند و حتی از نظر خودشان بد دفاع می‌کنند.
4. اشاره به هلدین و فیشر مرا به یاد این داستان انداخت که گزینش طبیعی یک روند دو مرحله‌ای است. در مرحله اول، در اثر به وجود آمدن جهش (و گسترش و انتقال آن)، پراکندگی فنوتیپی پایدار در جمعیت بروز می‌کند. سپس در مرحله دوم، آن فنوتیپ‌هایی که در سازگاری با محیط باشند، امکان برازش (= ماندگاری × باروری) بالاتری پیدا می‌کنند. هر دانشمندی، خواه داروین باشد، خواه هلدین یا فیشر، می‌تواند در مورد یکی از این دو مرحله نظری اشتباه داشته باشد، بدون آنکه نظرش در مورد مرحله دیگر اشتباه باشد. اساساً، استدلال‌هایی که راجع به بخش‌های مختلف یک روند پیچیده وجود دارد، لازم

- نیست که وابسته به هم باشند. مثلن، داروین یک نظر غلط اندر غلط راجع به ایجاد پراکندگی ژنتیکی و راجع به توارث داشت. آیا این اشتباه ربطی به نظر او راجع به سازگاری با محیط و یا مفهوم «برازش» $fitness$ دارد؟ نه! ندارد!
- بنابراین، من به شما توصیه می‌کنم، اگر آب در دست دارید، آن را به زمین بگذارید، و بروید سراغ یادگیری «تحلیل استدلال».
 - آن ضرب‌المثل شیرین فارسی که می‌گوید «چه ربطی هست بین آقای گودرزی و آقای شقایق؟» راجع به بسیاری از بندهای این مطلب ویکی‌پدیا هست که «تحلیل استدلال» را رعایت نکرده‌اند. این مطلب ویکی‌پدیا پر است از جملاتی که نهاد و گزاره آن با هم نمی‌خواند.
 - آنچه هلدین و فیشر راجع به «به وجود آمدن پراکندگی پایدار» گفته‌اند با آنچه راجع به «اثر وجود پراکندگی پایدار» گفته‌اند، دو موضوع مختلف است.

چند تحقیق جدیدتر گزارش کرده‌اند که جهش‌هایی که به نظر می‌رسد در سازگاری نقش داشته‌اند، منعکس کننده کارکرد جهش‌های سوگیرانه هستند [۱۶۰][۱۶۱][۱۶۲]، اگر چه دیگران در این تفسیر تردید کرده‌اند [۱۶۳].

پیامدها

فرگشت بر تمام جنبه‌های شکل و رفتار ارگانیسم‌ها تاثیر می‌گذارد. بارزترین اثرها به سازگاری‌های رفتاری و بدنی مربوط است که پیامد گزینش طبیعی هستند. سازگاری‌ها از راه کمک به فعالیت‌هایی مانند پیدا کردن غذا، پرهیز از شکارگران یا جلب جفت، برازش را افزایش می‌دهند. ارگانیسم‌ها همچنان می‌توانند به گزینش برای همکاری با یکدیگر، معمولن به صورت کمک به خویشاوندان خود، یا شرکت در همزیستی متقابل، پاسخ دهند. در دراز مدت، فرگشت گونه‌های جدید را، از راه تقسیم جمعیت‌های اجدادی ارگانیسم‌ها به گروه‌هایی که نمی‌توانند یا نمی‌خواهند بینامیزی کنند، به وجود می‌آورد.



نمایش تصویری فرگشت سریع مقاومت نبت به آنتی‌بیوتک در اشریشیا کولی بر سطحی شیشه‌ای با غلظت افزایشی تریمتوپریم [trimethoprim] [۱۶۴].

پیامدهای فرگشت بر اساس مقیاس زمانی بزرگ‌فرگشت [macroevolution] در مقابل کوچک‌فرگشت [microevolution] تقسیم‌بندی می‌شوند. بزرگ‌فرگشت به فرگشتی اشاره دارد که در سطح گونه یا بالاتر از آن اتفاق می‌افتد، مخصوصن گونه‌زایی و گونه‌مرگی. در مقابل، کوچک‌فرگشت اشاره به تغییرات کوچک‌تر فرگشتی درون یک گونه یا جمعیت، به خصوص درباره جابجایی تواتر الل‌ها و سازگاری، می‌باشد [۱۶۵]. به طور کلی، بزرگ‌فرگشت پیامد دوران طولانی کوچک‌فرگشت قلمداد می‌شود [۱۶۶]. به این ترتیب، تفکیک بین کوچک‌فرگشت و بزرگ‌فرگشت یک تفکیک اساسی نیست، تفاوت فقط شامل زمان است [۱۶۷]. با این حال، در بزرگ‌فرگشت، تمامی صفت‌های یک گونه ممکن است مهم باشد. برای مثال، مقدار زیادی از پراکندگی بین افراد مجال سازگاری سریع به زیستگاه‌های جدید را فراهم می‌کند، و احتمال منقرض شدن را کم می‌کند، در حالی که دامنه گسترده جغرافیایی احتمال گونه‌زایی را، از راه بالا بردن احتمال جدا شدن بخشی از جمعیت، افزایش می‌دهد. در این معنی، کوچک‌فرگشت و بزرگ‌فرگشت ممکن است شامل گزینش در سطوح متفاوت باشد، به این شکل که کوچک‌فرگشت روی ژن‌ها و ارگانیسم‌ها عمل کند، در مقابل روندهای بزرگ‌فرگشتی مانند گونه‌گزینش روی گونه‌ها و میزان گونه‌زایی و گونه‌مرگی آن‌ها عمل کند [۱۶۸][۱۶۹][۱۷۰].

- اول این که نوشتن حاشیه نشان از آن دارد که با این قسمت‌های متن موافقت دارم.
- دوم اینکه، در اینجا، اشاره به ماخذ شماره ۱۶۸ مرا به یاد این انداخت که من در عمرم، فقط یک بار از خواندن یک کتاب حالتی نیمه پشیمان داشتم و یک بار هم حالتی پشیمان. کتابی که موقع خواندنش نیمه‌پشیمان بودم و هستم، ماخذ شماره ۱۶۸، کتاب تقریباً ۱۵۰۰ صفحه‌ای گولد [Gould] است!

یک بدفهمی متداول آن است که فرگشت، هدف یا طرح درازمدت یا یک تمایل درونی برای «پیشرفت» دارد، مانند آنچه که در عقایدی مانند اورتوژنسیس [orthogenesis] و فرگشت‌گری [evolutionism] بیان می‌شود، اما با یک دید واقع‌بینانه، فرگشت مقاصد درازمدت ندارد و لزومن پیچیدگی بیشتر ایجاد نمی‌کند [۱۷۱][۱۷۲][۱۷۳]. اگر چه گونه‌های پیچیده فرگشت کرده‌اند، آن‌ها اثر جانبی تعداد فزاینده کلی ارگانیسم‌ها هستند و شکل‌های ساده حیات هنوز در زیست‌کره [biosphere] فراوان‌تر هستند [۱۷۴]. برای مثال، اکثر قریب به اتفاق گونه‌ها، موجودات میکروسکوپی هستند که، علیرغم جثه کوچکشان، حدود نیمی از جرم زیستی دنیا را تشکیل می‌دهند [۱۷۵]، و بیشتر پراکنش زیستی زمین را در بر دارند [۱۷۶]. بنابراین ارگانیسم‌های ساده تا امروز شکل غالب زندگی بر روی زمین بوده‌اند، و زندگی پیچیده فقط در ظاهر پراکنده‌تر به نظر می‌آیند، چون قابل‌توجه‌تر هستند [۱۷۷]. در حقیقت، فرگشت ارگانیسم‌های کوچک از نظر تحقیقات جدید فرگشتی اهمیت خاصی دارند، زیرا تولیدمثل سریع آن‌ها مجال مطالعه فرگشت آزمایشی و مشاهده فرگشت و سازگاری در زمان جاری را، ممکن می‌سازد [۱۷۸][۱۷۹].

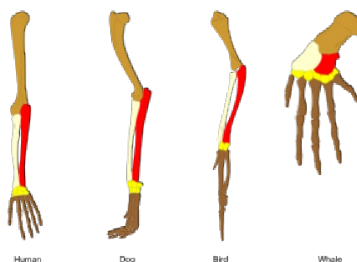
1. «فرگشت‌گری» اشاره به نظریه‌ای قرن ۱۸ و ۱۹ دارد که موجودات را قادر به تغییر ارادی خود می‌دانست.
2. فهم این مطلب که پیدایش گونه‌های پیچیده «اثر جانبی تعداد فزاینده کلی ارگانیسم‌ها [است]» ساده نیست. اما امیدوارم تمام تلاش خود را برای فهم این مطلب با کار ببرید.

سازگاری

سازگاری [adaptation] روندی است که باعث می‌شود ارگانیسم‌ها با زیستگاه خود تناسب بهتری پیدا کنند [۱۸۰][۱۸۱]. همچنین، اصطلاح سازگاری ممکن است به یک صفت که برای ماندگاری موجود مهم باشد به کار رود. برای مثال، سازگاری دندان‌های اسب برای آسیا کردن علف. به وسیله به کار بردن اصطلاح سازگاری برای روندی فرگشتی و صفت سازگاران برای محصول (بخشی یا کارکردی از بدن)، دو معنای مختلف این اصطلاح را می‌توان تفکیک کرد. سازگاری‌ها محصول گزینش طبیعی هستند [۱۸۲]. تقسیم‌بندی زیر پیشنهاد تئودوسیوس دوبژنسکی است:

1. اجازه بدهید قدری موشکافی کنم و بگویم که اولین جمله در باره جزئیات و ترکیب یک جمعیت طی نسل‌های متوالی است، بدین ترتیب که تواتر آلل‌ها، ژنوتیپ‌ها و فنوتیپ‌ها تغییر می‌کند. یک ارگانیسم منفرد در سرار زندگی همان آلل‌ها و ژنوتیپ را دارد، که تغییر نمی‌کند.

- سازگاری روند فرگشتی است که یک ارگانیسم بتواند به زندگی بهتر در زیستگاه یا زیستگاه‌هایش، قادر شود [۱۸۳].
- سازگارانگی حالت سازگار شدن است: درجه‌ای که ارگانیسم را به زندگی و تولیدمثل در یک زیستگاه مشخص قادر می‌شود [۱۸۴].
- یک صفت سازگارانگی جنبه‌ای از الگوی رشد ارگانیسم است که احتمال ماندگاری و تولید مثل آن ارگانیسم را ایجاد کند و یا بهبود بخشد [۱۸۵].



استخوان‌های همسان در اندام‌های چهاردستان [tetrapods]. استخوان‌های این حیوانات دارای ساختار بنیانی همانندی هستند، اما برای مصارف خاصی سازگار شده‌اند.

سازگاری ممکن است باعث کسب ویژگی جدید، یا حذف یک ویژگی اجدادی بشود. مثالی که هر دو نوع پیرایش را نشان می‌دهد سازگاری باکتریایی به گزینش آنتی‌بیوتیک است که تغییر ژنتیکی باعث می‌شود مقاومت در مقابل آنتی‌بیوتیک با اصلاح پیرایش هدف دارو، یا افزایش فعالیت ناقل‌های مسئول پمپ کردن دارو از سلول، به وجود آید [۱۸۶]. مثال‌های برجسته دیگر مربوط هستند به باکتری اشریشیا کولی که توانسته توانایی مصرف اسید سیتریک را به عنوان یک ماده غذایی در یک آزمایش درازمدت فرگرد کند [۱۸۷].

فلاوباکتری [flavobacterium] که یک آنزیم تازه را فرگرد کرده که اجازه می‌دهد این باکتری‌ها روی بستری از محصولات جنبی تولید نایلون رشد کنند [۱۸۸][۱۸۹]، و باکتری خاکی سفینگویوم [Sphingobium] که یک مسیر متابولیک کاملن جدید، حشره‌کش پنتاکلروفنول [pentachlorophenol] را تخریب می‌کند [۱۹۰][۱۹۱]. یک اندیشه جالب، اما بحث‌انگیز، آن است که برخی سازگاری‌ها ممکن است توانایی ارگانیسم‌ها برای ایجاد پراکندگی ژنتیکی و سازگاری توسط گزینش طبیعی را، بالا ببرند (افزایش فرگشت‌پذیری [evolvability] ارگانیسم) [۱۹۲][۱۹۳][۱۹۴][۱۹۵][۱۹۶].

1. دیده‌ام که در ایران لغات ترکیبی با «انگیز» را تقریباً همیشه «برانگیز» می‌نویسند. دوستی دارم که با این کار مخالف است، با این استدلال که «انگیز» در معنی «انگیختن» در درون خود مفهوم «بر» را دارد. بنابراین نوشتن «برانگیز» درست نیست. در نتیجه «بحث‌انگیز» درست است.
2. برای کسانی که با اصلاح دام یا نبات کار کرده باشند، موضوع فرگشت‌پذیری بسیار پذیرفتنی است، به این صورت که ضریب تنوع [coefficient of variation] ژنتیکی در خانواده‌های مختلف یا جمعیت‌های مختلف بسیار متفاوت است.
3. در عبارت آخر «افزایش فرگشت‌پذیری [evolvability] ارگانیسم» استفاده از لغت ارگانیسم به اشتباه صورت گرفته و باید با لغت گونه عوض شود.

سازگاری از راه پیرایش تدریجی ساختارهای موجود اتفاق می‌افتد. در نتیجه، ساختارهای با سازمان درونی همسان، ممکن است کارکردها متفاوتی در ارگانیسم‌های خویشاوند داشته باشند. این نتیجه آن است که یک ساختار اجدادی از راه‌های مختلف برای کارکرد به سازگاری برسد. برای مثال، استخوان‌های درون بال خفاش، به علت اینکه تبار ساختار آن به ساختار جد مشترک پستانداران می‌رسد، خیلی شبیه پای موش و دست میمون‌سانان است [۱۹۸]. با این حال، از آنجاییکه تمام ارگانیسم‌های زنده تا حدی به هم مربوطند [۱۹۹]، حتی ارگان‌هایی که به نظر می‌رسد شباهت ساختاری کم یا هیچ با یکدیگر دارند، مانند چشم بندپایان، ماهی مرکب و مهره‌داران، یا دست و پا و بال بندپایان و مهره‌داران، می‌توانند به دسته‌ای ژن‌های همسان که سرهم‌بندی و کارکرد آن‌ها را کنترل می‌کنند، وابستگی داشته باشند. این پدیده همسانی عمیق [deep homology] خوانده می‌شود [۲۰۰][۲۰۱].



اسکلت نهنگ بلین. حرف‌های a و b استخوان‌های بال [flipper] را نشان می‌دهند که سازگاری استخوان‌های دست است. حرف c تهمانده‌های استخوان‌های پا را نشان می‌دهد. هر دو مورد سازگاری از خشکی به دریا را خاطرنشان می‌کنند [۱۹۷].

در طول فرگشت، برخی ساختارها ممکن است کارکرد اولیه خود را از دست بدهند و به ساختارهای پس‌مانده‌ای [vestigial] تبدیل شوند [۲۰۲]. چنین ساختارهایی ممکن است کارکردی کم یا هیچ، در گونه فعلی داشته باشند، ولی کارکرد مشخصی در گونه اجدادی، یا در گونه‌های خویشاوند، داشته باشند. مثال‌های این پدیده شامل شبه‌ژن [pseudogene] [۲۰۳]، باقیمانده‌های بی‌کارکرد چشم در ماهی‌های غارزیست [۲۰۴]، بال پرندگان بی‌پرواز [۲۰۵]، استخوان‌های لگن خاصره در مارها [۱۹۷]، و صفات جنسی در موجودات با تولیدمثل غیرجنسی [۲۰۶] هستند. مثال‌های ساختارهای پس‌مانده‌ای در انسان شامل دندان عقل [۲۰۷]، دنباله [۲۰۲]، آیانیدیس کرم‌شکل [۲۰۲]، و دیگر تهمانده‌های رفتاری مانند سیخ‌شدن موها [۲۰۸][۲۰۹]، و رفلکس‌های غریزی [۲۱۰][۲۱۱][۲۱۲] است.

اما، بسیاری از صفات‌هایی که به نظر می‌رسد سازگاری‌های ساده باشند در واقع کهنه‌سازگاری [exaptation] هستند، یعنی ساختاری که در آغاز برای یک کارکرد سازگار شده بوده، ولی از قضا برای یک کارکرد دیگر مفید واقع شده باشد [۲۱۳]. یک مثال مارمولک آفریقایی هولاسپیس گوئنتری [Holaspis guenheri]، با قضاوتی که از مشاهده خویشاوندانش به دست می‌آید، برای اینکه درشکاف سنگ‌ها مخفی شود سری بسیار مسطح پیدا کرد. با این حال، در این گونه، سر چنان مسطح شده که به کهنه‌سازگاری برای بادسواری [gliding] بین درختان به کار می‌آید [۲۱۳]. درون سلول‌ها، ماشین‌های مولکولی مانند تازک باکتری‌ها [۲۱۴] و ماشین‌های مرتب‌سازی پروتئین [۲۱۵]، از راه به کارگیری پروتئین‌های قبلن موجود با کارکردی دیگر، فرگشت کردند [۱۶۵]. مثالی دیگر به کارگیری آنزیم‌هایی از گلیکولیز و متابولیسم برون‌گونه‌ای [xenobiotic] است که برای پروتئین‌های ساختاری به نام بلوری‌ها [crystallins] درون عدسی چشم ارگانیسم‌ها به کار می‌روند [۲۱۶][۲۱۷].

1. لغت «exaptation» کوتاه شده دو لغت «ex adaptation» است.

2. این بند هم شاید وارد جزئیات کم اهمیت شده باشد.

یک زمینه از تحقیقات کنونی در زیست‌شناسی فرگشتی رشد [evolutionary developmental biology]، اساس رشدی سازگاری‌ها و کهنه‌سازگاری‌ها است [۲۱۸]. این مطالعات به پیدایش و فرگشت رشد جنینی و چگونگی پیرایش رشد و فرآیندهای رشد در تولید ویژگی‌های جدید، می‌پردازد [۲۱۹]. این مطالعات نشان داده است که فرگشت می‌تواند رشد را تغییر دهد و ساختارهای جدیدی ایجاد کند، مانند ساختارهای استخوانی جنینی که در حیوانات دیگر به فک تبدیل می‌شوند و در عوض بخشی از گوش میانی یستنداران را تشکیل می‌دهند [۲۲۰]. همچنین ممکن است سازه‌هایی که در فرگشت از دست رفته‌اند، به دلیل تغییر در ژن‌های رشدی دوباره ظاهر شوند، مانند جهش در جوجه‌ها که باعث رشد دندان جنین‌ها مشابه ساختار تمساح می‌شود [۲۲۱]. اکنون روشن شده است که بیشتر تغییرات در شکل ارگانیسم‌ها به دلیل تغییر در مجموعه کوچکی از ژن‌های پایسته [conserved] است [۲۲۲].

هم‌فرگشتی

برهم‌کنش [interaction] بین ارگانیسم‌ها می‌تواند باعث ایجاد تعارض و همکاری شود. هنگامی که برهم‌کنش بین دو گونه باشد، مانند یاتوزن و میزبان، یا شکارچی و طعمه‌هایش، این گونه‌ها می‌توانند سازگاری‌های منطقی ایجاد کنند. در اینجا، فرگشت در یک گونه باعث سازگاری در گونه دوم می‌شود. تغییرات در گونه دوم، به نوبه خود، باعث سازگاری‌های جدید در گونه اول می‌شود. چرخه گزینش و پاسخ توأم، هم‌فرگشتی نامیده می‌شود [۲۲۳]. به عنوان مثال می‌توان به تولید تترودوتوکسین [tetrodotoxin] در مارمولک خشن‌پوست [rough-skin newt]، و فرگشت مقاومت به تترودوتوکسین در شکارچی خود، مار گارتر معمولی [common garter snake] اشاره کرد. در این جفت شکارچی-شکار، یک مسابقه تسلیحاتی فرگشتی مقادیر زیادی سم در مارمولک ایجاد کرده و به همین ترتیب مقاومت بالایی در برابر سم در مار ایجاد کرده است [224].



مار گارتر معمولی (Thamnophis sirtalis sirtalis) مقاومت در برابر ماده دفاعی تترودوتوکسین را در طعمه دوزیستان فرگشت داده است.

همکاری

همه برهم‌کنش‌های هم‌فرگشتی بین گونه‌ها در تعارض با یکدیگر نیستند [۲۲۵]. موارد زیادی از برهم‌کنش سودمند دوطرفه فرگشت یافته‌اند. به عنوان مثال، یک همکاری مفرد بین گیاهان و قارچ‌های میکوریزی [mycorrhizal fungi] وجود دارد، که قارچ روی ریشه گیاه رشد می‌کند، و به گیاه در جذب مواد مغذی از خاک کمک می‌کند [۲۲۶]. این یک رابطه دوجانبه است، زیرا گیاهان قندها را از طریق فتوسنتز به قارچ‌ها می‌رسانند. در اینجا، قارچ‌ها در واقع در داخل سلول‌های گیاه رشد می‌کنند، و به آنها امکان می‌دهد که مواد مغذی را با میزبان خود مبادله کنند، در حالی که سیگنال‌هایی را می‌فرستند که سیستم ایمنی گیاه را ضعیف می‌کنند [۲۲۷].

ائتلاف بین ارگانیسم‌های یک گونه نیز فرگشت یافته‌اند. یک مورد مفرد، اجتماعی بودن است که در حشرات اجتماعی دیده می‌شود، مانند زنبورها، موریانه‌ها و مورچه‌ها، که در آنها حشرات نابارور به تعداد کمی از ارگانیسم‌های موجود در لانه را که قادر به تولید مثل هستند، غذا می‌رسانند و از آنها محافظت می‌کنند. در مقیاسی حتی کوچکتر، تولید مثل سلول‌های سوماتیک، که بدن یک حیوان را تشکیل می‌دهند، محدود می‌شود، تا پایداری ارگانیسم را حفظ کنند، و سپس تعداد کمی از سلول‌های زایای حیوان را برای تولید فرزندان پشتیبانی می‌کنند. در اینجا، سلول‌های سوماتیک به سیگنال‌های خاصی پاسخ می‌دهند که به آنها دستور می‌دهد رشد کنند، مثل قبل بمانند یا بمیرند. اگر سلول‌ها این سیگنال‌ها را نادیده بگیرند و به طور نامناسبی تکثیر شوند، رشد کنترل نشده آنها باعث سرطان می‌شود [۲۲۸].

همکاری درون گونه‌ای ممکن است از طریق روند خویشاوندگزینی [kin selection]، که در آن یک ارگانیسم برای کمک به پرورش فرزندان یکی از خویشاوندان خود فعالیت می‌کند، فرگشت یافته باشد [۲۲۹]. این فعالیت به این دلیل گزینش می‌شود که اگر فرد کمک کننده حاوی الل‌هایی باشد که کمک کردن را تقویت می‌کند، احتمالاً خویشاوندان او نیز حامل این الل‌ها هستند و بنابراین آن الل‌ها به نسل بعدی منتقل می‌شوند [۲۳۰]. روندهای دیگری که ممکن است همکاری را تقویت کنند شامل گزینش گروهی است، که همکاری برای گروهی از موجودات مفید است [۲۳۱].

1. توضیح ساده‌تر خویشاوندگزینی، که در مورد پدیده نوع دوستی [altruism] هم مصداق دارد، این است که اگر یک موجود بتواند با قربانی کردن خود ماندگاری تعداد مناسبی از خویشاوندان خود را تضمین کند، این کار برازش (میزان مشارکت او در ژن‌های نسل‌های آتی) خود او را نیز بالا می‌برد.
2. چنین مدل‌هایی که اولین بار به طور مشخص توسط همیلتون [Hamilton] در سال ۱۹۶۴ عرضه شد، در توضیح پدیده اخلاق استفاده شده است.

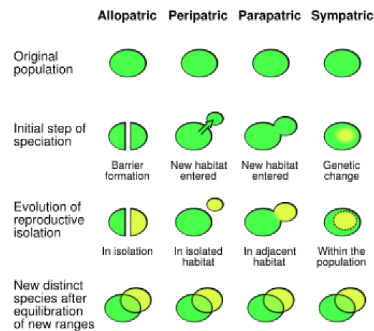
گونه زایی

گونه‌زایی فرآیندی است که در آن گونه‌ای به دو یا چند تبارگونه تقسیم می‌شود [۲۳۲].

روشهای متعددی برای تعریف مفهوم "گونه = species" وجود دارد. انتخاب تعریف، به خصوصیات گونه‌ی مورد نظر بستگی دارد [۲۳۳]. به عنوان مثال، برخی از مفاهیم گونه، بیشتری در مورد ارگانیسم‌های با تولیدمثل جنسی کاربرد دارند. در حالی که برخی دیگر، ارگانیسم‌های با تولیدمثل غیرجنسی را بهتر توضیح می‌دهند. علیرغم تنوع در مفاهیم مختلف، این مفاهیم مختلف را می‌توان در یکی از سه رویکرد گسترده فلسفی قرار داد: بین‌آمیزی، زیست‌محیطی و تبارشناسی [۲۳۴]. مفهوم زیست‌شناسانه گونه (BSC) یک نمونه کلاسیک از روش آمیختگی است. BSC که توسط ارنست مایر [Ernst Mayr]، زیست‌شناس فرگشتی تعریف شده است، می‌گوید که "گونه‌ها گروه‌هایی از جمعیت طبیعی درون‌آمیزی، یا به طور بالقوه درون‌آمیزی هستند که از نظر تولیدمثلی از سایر گروه‌ها جدا شده‌اند." [۲۳۵]. با وجود استفاده گسترده و طولانی مدت، BSC مانند دیگر مفاهیم گونه عاری از بحث و جدل نیست، به عنوان مثال به دلیل اینکه این مفاهیم را نمی‌توان در مورد پروکاریوتها به کار برد [۲۳۶]، و این را مشکل گونه [species problem] می‌نامند [۲۳۳]. برخی از محققان سعی کرده‌اند تعریف یکپارچه منفردی از گونه ارائه دهند، در حالی که برخی دیگر رویکردی کثرت‌گرا را اتخاذ کرده و معتقدند که ممکن است روش‌های مختلفی برای تفسیر منطقی تعریف گونه وجود داشته باشد [۲۳۳] [۲۳۴].

1. همان‌طور که گفته شده، مفهوم زیست‌شناسانه گونه، رایج‌ترین تعریف است. اما گاهی اوقات با مشکلات خنده‌داری روبرو می‌شود. مثلاً در بوقلمون‌های اصلاح شده مدرن، تفاوت اندازه بدن نر و ماده به قدری زیاد است که آمیزش طبیعی غیر ممکن است و تولیدمثل از راه تلقیح مصنوعی صورت می‌گیرد. سوال این است که آیا باید نر و ماده اینچنین بوقلمون‌ها را، به این دلیل که بالقوه و بالفعل نمی‌توانند آمیزش طبیعی داشته باشند، دو گونه متفاوت به حساب آورد؟!

برای تبدیل شدن یک جمعیت به گونه‌های جدید، موانع تولیدمثلی بین دو جمعیت جنسی واگرا، مورد نیاز است. جریان ژن ممکن است با گسترش گزینه [variant]های جدید ژنتیکی به سایر جمعیت‌ها، این روند را آهسته کند. بسته به اینکه دو گونه جدید از جدیدترین جد مشترک خود چه فاصله‌ای داشته باشند، ممکن است بتوانند فرزند تولید کنند، مانند آمیزش بین اسب و خر که به تولید قاطر منجر می‌شود [۲۳۷]. چنین آمیخته [hybrid]هایی به طور کلی نابارور هستند. در این حالت، گونه‌های نزدیک به هم، ممکن است به طور منظم بین‌آمیزی [interbreed] کنند، اما آمیخته‌ها گزینش به زیان میشوند و گونه‌ها مجزا باقی می‌مانند. با این حال، گاهی اوقات آمیخته‌های ماندگار/بارور تشکیل می‌شوند و این گونه‌های جدید می‌توانند یا مشخصات متوسطی بین گونه‌های اصلی خود داشته باشند، یا دارای یک فنوتیپ کاملن جدید باشند [۲۳۸]. اهمیت آمیخته‌گری [hybridisation]ها در تولید گونه‌های جدید حیوانات مشخص نیست، اگرچه مواردی بسیاری در انواع حیوانات مشاهده شده است [۲۳۹]، قورباغه خاکستری درختی نمونه‌ای کاملن مطالعه شده است [۲۴۰].



چهار حالت گونه‌زایی جغرافیایی

1. فعلن لغتی بهتر از «حالت» برای «mode» پیدا نکرده‌ام. ولی «حالت» معنای «mode» را نمی‌رساند. «mode» معنای «روش مهم» یا «بیشتر» هم می‌دهد. علاوه بر آن، در مطالعات فرگشتی، از ۱۹۴۴ که ج. ج. سیمپسون [G. G. Simpson] کتاب «Tempo and Mode in Evolution» را نوشت لغت «mode» بار مخصوص خود را پیدا کرده است.

گونه‌زایی در چندین مورد تحت شرایط آزمایشگاهی کنترل شده (به آزمایش‌های گونه‌زایی مراجعه کنید) و در طبیعت مشاهده شده است [۲۴۱]. در ارگانیسم‌های با تولیدمثل جنسی، گونه‌زایی از جدایی تولیدمثلی و به دنبال آن واگرایی تبارشناسانه [genealogical] حاصل می‌شود. چهار حالت اولیه گونه‌زایی جغرافیایی وجود دارد. رایج‌ترین حالت در حیوانات گونه‌زایی دیگر نیایی [آلوپاتریک = allopatric] است که در جمعیت‌هایی که به دلیل تقسیم زیستگاه یا مهاجرت، به لحاظ جغرافیایی جدا شده‌اند، رخ می‌دهد. گزینش در این شرایط می‌تواند تغییرات بسیار سریعی در شکل و رفتار موجودات ایجاد کند [۲۴۲] [۲۴۳]. از آنجا که گزینش و رانش به طور مستقل بر روی جمعیت‌های جدا شده از بقیه گونه‌ای آنها عمل می‌کند، ممکن است جدایی، نهایتاً ارگانیسم‌هایی تولید کند که نمی‌توانند بین‌آمیزی کنند [۲۴۴].

حالت دوم گونه‌زایی، گونه‌زایی پیرامونیایی [peripatric] وقتی رخ می‌دهد که جمعیت‌های کوچکی از ارگانیسم‌ها در محیط‌های جدید، جدا می‌افتند. تفاوت گونه‌زایی پیرامونیایی با گونه‌زایی دیگر نیایی در این است که جمعیت‌های جدا شده از نظر عددی بسیار کوچکتر از جمعیت اولیه هستند. در اینجا، اثر بنیانگذار [founder effect] باعث گونه‌زایی سریع در اثر افزایش هم‌آمیزی [inbreeding] و افزایش گزینش روی هموزیگوت‌ها، منجر به تغییر سریع ژنتیکی می‌شود [۲۴۵].

1. در اینجا قدری بی‌دقتی و قدری «خلط مبحث» وجود دارد.
2. «هم‌آمیزی» را باید یک روند [process] به حساب آورد. شوریختانه نام الگو [pattern]ی ایجاد شده این روند را هم «هم‌آمیزی» گذاشته‌اند. برای تفکیک این دو، بهتر از نام «ضرب هم‌آمیزی» یا «رخ هم‌آمیزی» [inbreeding coefficient] استفاده کرد.
3. «اثر بنیانگذار» نتیجه مستقیم کوچک بودن اندازه (موثر) جمعیت است که به افزایش هموزیگوتی می‌انجامد. اما، این ربطی به گزینش ندارد. در اینجا هم دلیلی بر اینکه نیاز به حضور گزینش می‌باشد، ارائه نشده است.
4. شروع روند پیرامونیایی احتیاجی به گزینش ندارد، هر چند که گزینش به سرعت در این روند دخالت می‌کند.
5. الان به خاطر ندارم که این مفهوم را کجا خوانده‌ام که «فرگشت تمامی راجع به توضیح روندها و الگوها، و الگوها و روندهاست [Evolution is all about patterns and processes, processes and patterns.]».

حالت سوم گونه‌زایی فرانیایی [parapatric] است. این از آنجا که جمعیت کوچکی وارد یک زیستگاه جدید می‌شود، شبیه گونه‌زایی پیرامونیایی است، اما تفاوت آن در این است که هیچ جدایی فیزیکی بین این دو جمعیت وجود ندارد. در عوض، گونه‌زایی از فرگشت مکانیزی که جریان ژنی بین دو جمعیت را کاهش می‌دهد حاصل می‌شود [۲۳۲]. به طور کلی این امر زمانی اتفاق می‌افتد که در محیط زیست گونه‌ای نیایی تغییر شدید محیطی ایجاد شده باشد. یک نمونه، چمن Anthoxanthum odoratum است، که می‌تواند در پاسخ به آلودگی فلزی موضعی معادن، فرگشت کند [۲۴۶]. در این مورد، گیاهانی فرگشت می‌یابند که در برابر میزان بالای فلزات در خاک مقاومت دارند. گزینش در برابر بین‌آمیزی با جمعیت نیایی که به فلز حساس است، یک تغییر تدریجی در زمان گلدهی گیاهان مقاوم در برابر فلز ایجاد کرد، که در نهایت جدایی تولیدمثلی [reproductive isolation] کاملی را باعث شد. گزینش در برابر

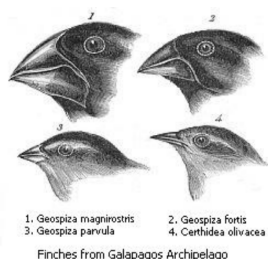
آمیخته‌ها بین دو جمعیت ممکن است باعث تقویت جدایی شود، که فرگشت صفاتی است که مشوق جفت‌گیری در درون یک گونه می‌شوند، و همچنین تغییر مشخصه‌ها، که زمانی است که دو گونه از نظر ظاهری از یکدیگر متمایز می‌شوند [۲۴۷].

سرانجام، در گونه‌زایی هم‌نیایی [sympatric] گونه‌ها بدون انزوای جغرافیایی یا تغییر در زیستگاه از هم جدا می‌شوند. این فرم نادر است زیرا حتی مقدار کمی از جریان ژنی نیز ممکن است اختلافات ژنتیکی بین قسمت‌های یک جمعیت را از بین ببرد [۲۴۸]. به طور کلی، گونه‌زایی هم‌نیایی در حیوانات به فرگشت تفاوت‌های ژنتیکی و جفت‌گیری غیرتصادفی نیاز دارد تا امکان جدایی تولیدمثلی را فراهم شود [۲۴۹].

- این ادعا که گونه‌زایی هم‌نیایی نادر است، خیلی هم درست نیست. نمی‌خواهم وارد جزئیات بشوم، و مختصر می‌گویم که نوعی از آمیزش غیرتصادفی به نام آمیزش جورایی [assortative mating] به سرعت به واگرایی در یک جمعیت منجر می‌گردد. یک مثال ساده از آمیزش جورایی، آمیزش در تمام گیاهان گل‌دار است که آن‌هایی که در اول فصل گل می‌دهند با هم آمیزش دارند، و آن‌هایی که در آخر فصل گل می‌دهند با هم. در این مثال صفتی که هدف اولیه آمیزش جورایی بود «زمان گل‌دهی» بود. در گونه‌های دیگر و جمعیت‌های دیگر و زمان‌های دیگر، صفات دیگری هدف اولیه قرار می‌گیرند. صفت ممکن است اندازه قد باشد، یا وزن، یا رنگ و یا هر صفت دیگر.
- دوینسکی استدلال کرده که در نظریه تعادل انتقالی رایت [Wright's shifting balance theory]، آمیزش جورایی به یک جمعیت کمک می‌کند به از یک قله برازشی کوتاه، و بعد از عبور از یک دره برازشی، به قله برازشی بلندتری برسد.
- شبیه‌سازی‌های کامپیوتری که من در میانه ۱۹۹۰ انجام دادم نشان می‌داد که آمیزش جورایی مثبت می‌تواند به ۴/۵ انحراف از استاندارد [standard deviation] در عرض ۲۵ نسل منجر شود. این مقدار از تفاوت در یک صفت نوعی جدایی تولیدمثلی را در درون یک جمعیت ایجاد می‌کند.

یک نوع گونه‌زایی هم‌نیایی شامل درهم‌آمیزی دو گونه مرتبط برای تولید یک گونه آمیخته جدید است. این روش در حیوانات معمول نیست زیرا آمیخته‌های حیوانات معمولاً نابارور هستند. دلیل این امر آنست که در حین تقسیم سلولی جنسی [meiosis = میوز]، کروموزوم‌های همسان از هر یک از والدین از گونه‌های مختلف هستند و نمی‌توانند با موفقیت جفت شوند. با این حال، این روش در گیاهان بیشتر دیده می‌شود زیرا گیاهان اغلب تعداد کروموزوم‌های خود را دو برابر می‌کنند و پلی‌پلوئید [polyploid] تشکیل می‌دهند [۲۵۰]. این اجازه می‌دهد تا کروموزوم‌های هر گونه نیایی در طول میوز در جفت‌های مشابه به هم برسند، زیرا کروموزوم‌های هر والد از قبل در یک جفت قرار گرفته‌اند [۲۵۱]. مثالی از چنین حالت گونه‌زایی این است که گونه‌های گیاهی *Arabidopsis thaliana* و *Arabidopsis arenosa* برای ایجاد گونه جدید *Arabidopsis suecica* درهم‌آمیزی می‌کنند [۲۵۲]. این درهم‌آمیزی حدود ۲۰۰۰ سال پیش اتفاق افتاد [۲۵۳]، و روند گونه‌زایی در آزمایشگاه تکرار شده است، که امکان مطالعه مکانیسم‌های ژنتیکی درگیر در این روند را فراهم می‌کند [۲۵۴]. در واقع، دو برابر شدن کروموزوم در داخل یک گونه ممکن است دلیل معمول جدایی تولیدمثلی باشد، زیرا نیمی از کروموزوم‌های دو برابر شده هنگام آمیزش با ارگانیسم‌های دو برابر نشده، جفت نخواهند شد [۲۵۵].

- شرح این مطالب بدون توضیح روندهای تقسیم سلولی، و توضیح اینکه برخی موجودات بیش از یک دسته کروموزوم دارند، می‌تواند گیج‌کننده باشد.
- گیاه *Arabidopsis thaliana* در ژنتیک و تکامل، مانند مگس سرکه و موش، به عنوان یک گونه آزمایشگاهی، استفاده زیادی دارد.



Finches from Galapagos Archipelago

جدایی جغرافیایی فنچ‌ها در جزایر گالاپاگوس، بیش از ده گونه جدید تولید کرد.

1. فنچ‌های جزایر گالاپاگوس را می‌توان نقطه شروع تحول فکری داروین دانست. او بعد از پایان سفر پنج ساله‌اش با کشتی بیگل و بازگشت، از طریق دوست پرنده‌شناس خود هوکر [Hooker] متوجه شد که فنچ‌های گونه‌های متفاوت هستند. داروین از اینکه یک گونه پرنده، بعد از مهاجرت از آمریکای جنوبی به جزایر پالاگوس، به چند گونه تبدیل شده‌اند، به فکر فرگشت افتاد.

رویدادهای گونه‌زایی در نظریه تغییرات مقطعی [punctuated equilibrium] مهم هستند. در این نظریه، الگوی موجود در باقیمانده‌های فسیلی را، با "انفجارهای" کوتاه فرگشت، و دوره‌های نسبتاً طولانی ایستایی، که در آن‌ها گونه‌ها نسبتاً بدون تغییر باقی می‌مانند، توضیح می‌دهند [۲۵۶]. مطابق این نظریه، گزینش طبیعی و رانش ژنتیکی، که به شدت بر روی ارگانیسم‌هایی که در زیستگاه‌های جدید یا جمعیت‌های کوچک تحت گونه‌زایی قرار می‌گیرند، گونه‌زایی و فرگشت سریع را باعث می‌شوند. در نتیجه، دوره‌های ایستایی که در آن باقیمانده‌های فسیلی با جمعیت نیایی مطابقت دارند و ارگانیسم‌هایی که تحت گونه‌زایی و فرگشت سریع قرار می‌گیرند در جمعیت‌های کوچک یا زیستگاه‌های محدود جغرافیایی یافت می‌شوند، و بنابراین بندرت به عنوان فسیل حفظ می‌شوند [۱۶۹].

1. این شرح از نظریه تغییرات مقطعی که در این مقاله ویکی‌پدیا آمده، نوع «ملایم» این نظریه است که من هم مخالفت زیادی با آن ندارم. همان طور که قبلاً گفتم این نظریه در آغاز (۱۹۷۲) توسط الدرچ و گولد [Eldredge & Gould] به شکلی تقریبی به همین ملایمت مطرح شد.
2. خلاصه شواهد این نظریه این است: اگر به شواهد فسیلی یک گونه نگاه کنیم، می‌بینیم که فسیل‌های آن گونه برای زمان‌های طولانی بدون تغییر وجود داشته‌اند و «ناگهان» فسیل گونه‌ای جدید پدیدار می‌شود.
3. تا اینجا مشکلی نیست. مشکل از آنجا شروع شد که گولد به این فکر افتاد که یافته‌های خود را به تغییرات ژنتیکی جمعیت‌های گونه‌های فسیل شده تعمیم دهد و مدعی شد که آن گونه‌ها به طور ناگهانی فرگشت کرده‌اند، و نه به طور تدریجی (که پیش‌بینی سنتز مدرن است). به تدریج کسانی پیدا شدند که نظرات گولد را باور کردند و کار به آنجا رسید که گولد و طرفدارانش مدعی ظهور پارادایمی جدید شدند. شوربختانه برخی فیلسوفان علم (منجمله مایکل روزه [Michael Ruse] که در ایران هم شناخته شده است) پارادایم بودن نظریه تغییرات مقطعی را تأیید کردند. متأسفانه باید بگویم که با نظرات گولد و روزه مخالفم. مخالفتم را برای روزه شرح داده‌ام (پاسخ او را روزی، در جای دیگری خواهم آورد). متأسفانه گولد پیش از پایان ۶۱ سالگی و در سال ۲۰۰۲ درگذشت و من امکان گفتگو با او را از دست دادم.
4. من با بسیاری از نظرات گولد مخالفم و اشتباهات او و طرفدارانش را ناشی از کمبود دانش آن‌ها در زمینه ژنتیک جمعیت، ژنتیک کمی و ژنتیک بیوشیمیایی می‌بینم. اما و اما، گولد باید از بزرگترین نوابغ همه دوران‌ها باشد. وسعت اطلاعات او و گستردگی زمینه‌های مطالعاتی او مانند ندارد. حیف از او که زود از میان ما رفت.

گونه‌مرگی

گونه‌مرگی ناپدید شدن کامل یک گونه است. گونه‌مرگی یک اتفاق غیرمعمول نیست، زیرا گونه‌ها به طور منظم از طریق گونه‌زایی ظاهر می‌شوند و با گونه‌مرگی ناپدید می‌شوند [۲۵۷]. تقریباً همه گونه‌های جانوری و گیاهی که در زمین زندگی کرده‌اند اکنون منقرض شده‌اند [۲۵۸]. و به نظر می‌رسد که گونه‌مرگی سرنوشت نهایی همه گونه‌ها باشد [۲۵۹]. این گونه‌مرگی‌ها در طول تاریخ زندگی به طور مداوم اتفاق افتاده است، اگرچه میزان گونه‌مرگی گاهی به صورت گونه‌مرگی دسته جمعی افزایش می‌یابد [۲۶۰]. واقعۀ گونه‌مرگی کرتاسه - پالئوژن [Cretaceous–Paleogene]، که در طی آن دایناسورهای غیرپرنده‌ای گونه‌مرگ شدند، مشهورترین واقعۀ گونه‌مرگی است، اما واقعۀ قبلی گونه‌مرگی پرمین-تریاس [Permian–Triassic] حتی شدیدتر بود، و در آن تقریباً ۹۶٪ از گونه‌های دریایی گونه‌مرگ شدند [۲۶۰]. واقعۀ گونه‌مرگی هولوسن [Holocene] یک گونه‌مرگی پاینده است که با گسترش بشریت در سراسر کره خاکی طی چند هزار سال گذشته مرتبط است. نرخ گونه‌مرگی امروزی ۱۰۰-۱۰۰۰ برابر بیشتر از میزان پایه است و تا اواسط قرن ۲۱ ممکن است تا ۳۰٪ از گونه‌های فعلی منقرض شوند [۲۶۱]. فعالیت‌های انسانی، اکنون علت اصلی وقوع رویداد گونه‌مرگی شده است [۲۶۲] [۲۶۳]. گرم شدن کره زمین ممکن است در آینده آن را تسریع کند [۲۶۴]. علیرغم تخمین نابودی بیش از ۹۹ درصد از کل گونه‌هایی که تاکنون روی زمین زندگی کرده‌اند [۲۶۵] [۲۶۶]، برآورد می‌شود که حدود ۱ تریلیون گونه در حال حاضر روی زمین باشد و فقط یک هزارم درصد آن توصیف شده باشد [۲۶۷].

1. رقم یک تریلیون که در اینجا آمده، از آن رقم‌هایی که من پیش از این شنیده‌ام (پنج میلیون تا پنجاه میلیون) خیلی بیشتر است.



تیرانوسوروس رکس. دایناسور غیرپرنده در واقعه گونه‌مرگی کرتاسه – پالئوژن در پایان دوره کرتاسه از بین رفت.

نقش گونه‌مرگی در فرگشت به خوبی درک نشده است و ممکن است به نوع گونه‌مرگی مورد بررسی‌بستگی داشته باشد [۲۶۰]. علل وقایع گونه‌مرگی "سطح پایین" پاینده، که اکثر گونه‌مرگی‌ها را تشکیل می‌دهند، ممکن است نتیجه رقابت بین گونه‌ها برای منابع محدود باشد (اصل رقابت حذفی) [۵۶]. اگر یک گونه بتواند گونه دیگر را از رقابت بیرون کند [بر گونه دیگر پیروز شود]، این می‌تواند باعث گونه‌گزینی [species selection] شود، در نتیجه گونه‌های با سازگاری بیشتر زنده می‌مانند و گونه‌های دیگر گونه‌مرگ می‌شوند [۱۲۰]. گونه‌مرگی انبوه متناوب نیز مهم است، اما به جای اینکه به عنوان یک نیروی گزینشی عمل کند تنوع را به طرز غیرخاص به شدت کاهش می‌دهد و موجی از فرگشت سریع و گونه‌زایی را در بازماندگان ترویج می‌کند [۲۶۸].

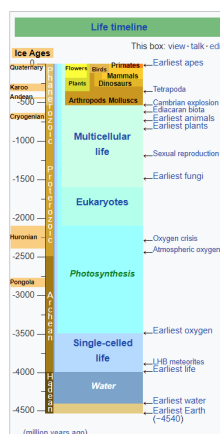
1. دقت کنید که «رقابت بین گونه‌ها برای منابع محدود» به معنی کشته شدن افراد یک گونه توسط افراد گونه دیگر نیست. در این قبیل موارد مرگ و یا ناباروری در اثر کم‌غذایی و بی‌غذایی مهمتر از شکار شدن است.

تاریخ فرگشتی حیات

پیدایش حیات

اطلاعات بیشتر: نازنده‌زایی، اولین شکل‌های شناخته شده حیات، جهان‌اسپری، و فرضیه دنیای RNA

زمین تقریباً ۴,۵۴ میلیارد سال قدمت دارد [۲۶۹] [۲۷۰] [۲۷۱]. اولین شواهد بی‌چون و چرای حیات بر روی زمین مربوط به حداقل 3.5 میلیارد سال پیش [۱۳] [۲۷۲]، پس از دوره هادین [Hadean] مذاب قلی و در دوران ئوکین [Eoarchean] پس از شروع قوام پوسته زمین، است. فسیل‌های فرش میکروبی [Microbial mat fossils] در ماسه سنگ ۳,۴۸ میلیارد ساله در استرالیای غربی یافت شده است [۱۵] [۱۶] [۱۷]. سایر شواهد فیزیکی اولیه یک ماده بیوژنیک، گرافیت است که در سنگ‌های فرارسوپی [metasedimentary] ۳,۷ میلیارد ساله کشف شده در گرینلند غربی [۱۴] و همچنین "بقایای حیات بیوتیکی" است که در سنگ‌های ۴,۱ میلیارد ساله در استرالیای غربی یافت شده است [۲۷۳] [۲۷۴]. استیون بلر هیدجس [Stephen Blair Hedges] در مورد یافته‌های استرالیای نوشت: "اگر زندگی در زمین نسبتاً سریع به وجود آمد، پس حیات میتواند در جهان رایج باشد." [۲۷۳] [۲۷۵]. در ژوئیه ۲۰۱۶، دانشمندان گزارش دادند که مجموعه‌ای از ۳۵۵ ژن را از آخرین جد مشترک جهانی (LUCA) از تمام موجودات زنده روی زمین پیدا کرده‌اند [۲۷۶].



بیش از ۹۹٪ از تمام گونه‌ها، بالغ بر بیش از پنج میلیارد گونه [۲۷۷]، که در روی زمین زندگی می‌کرده اند منقرض شده‌اند [۲۶۵] [۲۶۶]. تخمین تعداد گونه‌های فعلی زمین از ۱۰ میلیون تا ۱۴ میلیون گونه است. حداقل ۸۰٪ هنوز توصیف نشده‌اند.

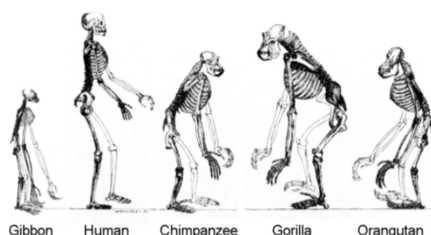
۱. می‌بینید که ارقام ذکر شده در اینجا، با ارقام ذکر شده در چند بند بالاتر فرق دارد.
۲. این نشان می‌دهد که ویکی‌نویسان بیش از یک نفر بوده‌اند و احتمالن هرکس بدون توجه به نوشته‌های دیگران، مطلب خود را نوشته است.

تصور می‌شود که شیمی بسیار پرانرژی، حدود ۴ میلیارد سال پیش مولکولی خودتکرار تولید کرده است و نیم میلیارد سال بعد آخرین جد مشترک تمام زندگی به وجود آمده است [۱۱]. اتفاق نظر علمی فعلی این است که بیوشیمی پیچیده‌ای که زندگی را می‌سازد، از واکنشهای شیمیایی ساده‌تر حاصل شده است [۲۸۲] [۲۸۳]. پیدایش زندگی ممکن است شامل مولکولهای خودتکرار مانند RNA [۲۸۴] و مونتاژ سلولهای ساده باشد [۲۸۵].

تبار مشترک

همه ارگانیسم‌های موجود در کره زمین از یک جد مشترک یا استخر ژن اجدادی، تبار گرفته‌اند [۱۹۹] [۲۸۶]. گونه‌های فعلی، مرحله‌ای از روند فرگشت هستند که تنوع آنها محصول یک سری طولانی از وقایع گونه‌زایی و گونه‌مرگی است [۲۸۷]. تبار مشترک موجودات ابتدا از چهار واقعیت ساده در مورد موجودات استنباط شد: اول، آنها گستردگی جغرافیایی دارند که با سازگاری محلی قابل توضیح نیست. دوم، پراکندگی زندگی، مجموعه‌ای از ارگانیسم‌های کاملن منحصر به فرد نیست، بلکه موجوداتی هستند که شباهت‌های ریخت‌شناسانه دارند. سوم، صفات پس‌مانده‌ای که هیچ هدف مشخصی ندارند، به صفات کاربردی اجدادی شباهت دارند. چهارم، ارگانیسم‌ها را می‌توان با استفاده از این شباهت‌ها در یک سلسله مراتب از گروه‌های تو در تو، شبیه به یک شجره، طبقه‌بندی کرد [۲۸۸].

تحقیقات جدید نشان داده است که به دلیل انتقال افقی ژن‌ها، "درخت زندگی" ممکن است پیچیده‌تر از یک درخت منشعب ساده باشد، زیرا برخی از ژن‌ها به طور مستقل بین گونه‌های دور از هم گسترش یافته‌اند [۲۸۹] [۲۹۰]. برای حل این مشکل و برخی دیگر، برخی از نویسندگان ترجیح می‌دهند از "مرجان زندگی" به عنوان استعاره یا الگوی ریاضی برای نشان دادن فرگشت زندگی استفاده کنند. این دیدگاه به ایده‌های برمی‌گردد که داروین به آن اشاره کرد اما بعداً آن را رها کرد [۲۹۱].



انسان‌نماها، زادگان یک جد مشترک هستند.

گونه‌های گذشته نیز سوابقی از تاریخ فرگشتی خود به جا گذاشته‌اند. فسیل‌ها، در کنار آناتومی مقایسه‌ای موجودات امروزی، ریخت‌شناسی یا آناتومی را بر ملا می‌کنند [۲۹۲]. با مقایسه آناتومی‌های گونه‌های مدرن و منقرض شده، دیرین‌شناسان می‌توانند دودمان آن گونه‌ها را استنباط کنند. با این حال، این روش برای ارگانیسم‌هایی که دارای قسمت‌های سخت بدن مانند پوسته، استخوان یا دندان هستند، بیشتر موفق است. بعلاوه، از آنجا که پروکاریوتها مانند باکتریها و آرکائیا [archaea] مجموعه محدودی از مورفولوژیهای مشترک را دارند، و فسیل‌های آنها اطلاعاتی در مورد تبار آنها فراهم نمی‌کند.

اخیراً، شواهد مربوط به تبار مشترک از مطالعه شباهت‌های بیوشیمیایی موجودات به دست آمده است. به عنوان مثال، تمام سلولهای زنده از یک مجموعه پایه‌ای نوکلئوتیدها و اسیدهای آمینه استفاده می‌کنند [۲۹۳]. توسعه ژنتیک مولکولی سابقه فرگشت موجود در ژنوم ارگانیسم‌ها را آشکار کرده است: تعیین زمانی که گونه‌ها واگرایی پیدا کرده‌اند، از طریق ساعت مولکولی که از مقایسه جهش‌ها به دست می‌آید، صورت می‌گیرد [۲۹۴]. به عنوان مثال، مقایسه توالی DNA نشان داده است که ۹۸٪ از ژنوم انسان‌ها و

شامپانزه‌ها مشترک است و تجزیه و تحلیل مناطق کوچکی که در آنها متفاوت است به روشن شدن زمان وجود جد مشترک این گونه‌ها کمک می‌کند [۲۹۵].

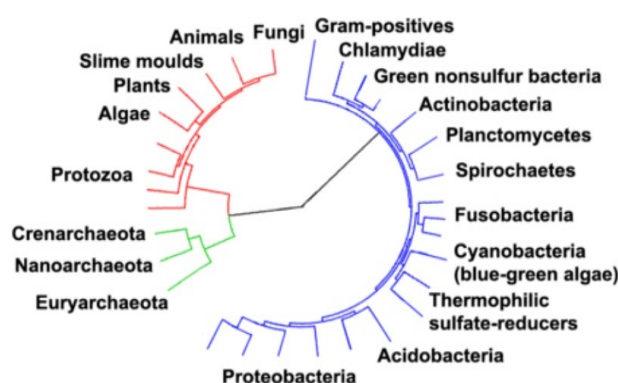
فرگشت زندگی

پروکاریوتها از حدود ۳-۴ میلیارد سال پیش در کره زمین زندگی می‌کردند [۲۹۷] [۲۹۸]. طی چند میلیارد سال بعد از آن، هیچ تغییر واضحی در مورفولوژی یا سازمان سلولی در این موجودات رخ نداده است [۲۹۹]. سلولهای هسته‌داران بین ۱,۶ و ۲,۷ میلیارد سال پیش ظهور کردند. تغییر عمده بعدی در ساختار سلول زمانی رخ داد که باکتریها توسط سلولهای هسته‌داران بلعیده شدند، و در یک همکاری موسوم به اندوسیمبیوز [endosymbiosis] قرار گرفتند [۳۰۰] [۳۰۱]. سپس باکتریهای بلعیده شده و سلول میزبان فرگشت کردند و باکتریها به میتوکندری یا هیدروژنوزوم [hydrogenosomes] تبدیل شدند [۳۰۲]. بلعیده شدن دیگر موجودات زنده سیانوباکتری-مانند [cyanobacterial-like] منجر به تشکیل کلروپلاست در جلبک‌ها و گیاهان شد [۳۰۳].

تاریخچه زندگی تا حدود ۶۱۰ میلیون سال پیش همان تاریخ زندگی هسته‌داران تک‌سلولی، پروکاریوتها و آرکائیا بود تا آن که ارگانیسم‌های چندسلولی در دوره ایداکاران [Ediacaran] شروع به ظهور در اقیانوس‌ها کردند [۲۹۷] [۳۰۴]. فرگشت زندگی چند سلولی در چندین رویداد مستقل، در ارگانیسم‌های متنوعی مانند اسفنج [sponges]، جلبک قهوه‌ای [brown algae]، سیانوباکتریوم [cyanobacteria]، قارچ لجن [slime mould]، و میکسوباکتریوم [myxobacteria] رخ داد [۳۰۵]. در ژانویه ۲۰۱۶، دانشمندان گزارش دادند، که حدود ۸۰۰ میلیون سال پیش، ممکن است یک تغییر ژنتیکی جزئی در یک مولکول منفرد به نام GK-PID باعث شده باشد که ارگانیسم‌ها از یک ارگانیسم تک سلولی به یکی از بسیاری از چندسلولی‌ها فرگشت کنند [۳۰۶].

1. دقت کنید که «قارچ لجن» موجودی تک سلولی است و وقتی تعداد زیادی از آن روی سطحی رشد می‌کند، شبیه کپک دیده می‌شود.

به سرعت پس از ظهور این اولین موجودات چندسلولی، طی حادثه‌ای به نام انفجار کامبرین [Cambrian explosion]، در طی تقریباً ۱۰ میلیون سال، مقدار قابل توجهی از تنوع زیستی ظاهر شد. در آن زمان، اکثر «نوع»‌های حیوانات مدرن و همچنین دودمانهای منحصر به فردی که متعاقباً منقرض شدند، در باقیمانده‌های فسیلی ظاهر شدند [۳۰۷]. عوامل مختلفی برای انفجار کامبرین پیشنهاد شده است، از جمله تجمع اکسیژن تولید شده در روند فتوسنتز در جو زمین [۳۰۸].



درخت فرگشتی که واگرایی گونه‌های مدرن را از جد مشترک آنها در مرکز نشان می‌دهد [۲۹۴]. اسه دامنه رنگ شده‌اند: رنگ آبی برای باکتری، سبز برای آرکائیا و رنگ قرمز برای هسته‌داران.

حدود ۵۰۰ میلیون سال پیش، گیاهان و قارچ‌ها در زمین گسترده شدند و به سرعت بندپایان و سایر حیوانات به دنبال آن‌ها آمدند [۳۰۹]. حشرات بسیار موفق بودند و حتی امروزه اکثر گونه‌های جانوری را تشکیل می‌دهند [۳۱۰]. دوزیستیان اولین بار در حدود ۳۶۴ میلیون سال پیش و سپس آمنیوت‌های اولیه و پرنده‌گان در حدود ۱۵۵ میلیون سال پیش ظاهر شدند (هر دو از تبار شبه خزندگان). پستانداران در حدود ۱۲۹ میلیون سال پیش، انسان‌ها در حدود ۱۰ میلیون سال پیش و انسان‌های مدرن در حدود ۲۵۰۰۰ سال پیش به وجود آمدند [۳۱۱] [۳۱۲] [۳۱۳]. با این حال، با وجود فرگشت حیوانات بزرگ، ارگانیسم‌های کوچکتر، مانند گونه‌های که در اوایل این روند فرگشت یافتند، همچنان بسیار موفق هستند و بر زمین تسلط دارند، اکثریت جرم زیستی و گونه‌ها پروکاریوت هستند [۱۷۶].

کاربرد

مفاهیم و مدل‌های مورد استفاده در زیست‌شناسی فرگشتی، مانند گزینش طبیعی، کاربردهای بسیاری دارند [۳۱۴].

گزینش مصنوعی گزینش عمدی صفات در جمعیت یک موجود است. این روش در طول هزاران سال در اهلی سازی گیاهان و حیوانات مورد استفاده قرار گرفته است [۳۱۵]. اخیراً، چنین گزینشی با استفاده از نشانگر قابل گزینش [selectable markers] مانند ژن‌های مقاومت به آنتی‌بیوتیک برای دستکاری DNA، به بخشی حیاتی از مهندسی ژنتیک تبدیل شده است. پروتئین‌هایی که دارای خواص ارزشمند هستند، در فرآیندی به نام فرگشت هدایت شده با جهش و گزینش مکرر (مثلاً آنزیم‌های پیرایش شده و آنتی‌بادی‌های جدید) فرگشت یافته‌اند [۳۱۶].

1. پیش از این گفته بودم که «گاهی غرزدن به سلامت عقل کمک می‌کند!». الان اضافه می‌کنم که گاهی «فحش و فضاخیزی برای هضم غذا خوب است!» بند بالا که با دو لغت «گزینش مصنوعی» آغاز می‌شود، عمق جهالت ویکی‌نویسان را نشان می‌دهد. ۱۵۰۰۰ سال تجربه بشری در اهلی کردن حیوانات و گیاهان و ۲۷۰ سال تجربه کار علمی برای اصلاح دام و نبات را تقلیل می‌دهند به اراجیفی که اینجا نوشته‌اند.

2. نوشته بند بالا نشان از این دارد که ویکی‌نویسان حتی کتاب پیدایش گونه‌های داروین را نخوانده‌اند که بدانند داروین با آوردن مثال از اصلاح‌گران دام و نبات، کتابش را شروع کرده. و ویکی‌نویسان نمی‌دانند که Fisher در مرکز تحقیقات کشاورزی Rothamsted شاغل بود، و Wright در وزارت کشاورزی آمریکا کار می‌کرد.

درک تغییراتی که در طی فرگشت ارگانیسم رخ داده است، می‌تواند ژن‌های مورد نیاز برای ساختن قسمت‌هایی از بدن را نشان دهد، که ممکن است در اختلالات ژنتیکی انسان نقش داشته باشند [۳۱۷]. به عنوان مثال، تترا مکزیکی یک ماهی غاری آلپینو است که در طی فرگشت بینایی خود را از دست داده است. آمیزش [breeding] جمعیت‌های مختلف این ماهی نابینا، فرزندان دارای چشم با کاربرد تولید می‌کند، زیرا جهش‌های مختلفی در جمعیت‌های مجزای غارهای مختلف، رخ داده است [۳۱۸]. این به شناسایی ژن‌های مورد نیاز برای بینایی و رنگدانه کمک کرده است [۳۱۹].

1. باز تکرار می‌کنم که اگر منظور از ارگانیسم، یک موجود منفرد است، جمله اول این بند غلط است. فرگشت، انفرادی نیست! فرگشت، جمعیتی است و در طی نسل‌های طولانی صورت می‌پذیرد.

نظریه فرگشت در پزشکی کاربردهای بسیاری دارد. بسیاری از بیماری‌های انسان پدیده‌ای ساکن نیستند، و قادر به فرگشت هستند. ویروس‌ها، باکتری‌ها، قارچ‌ها و سرطان‌ها در برابر دفاع ایمنی میزبان و همچنین مواد دارویی به مقاوم می‌شوند [۳۲۰] [۳۲۱] [۳۲۲]. همین مشکلات در کشاورزی با مقاومت به سموم دفع آفات [۳۲۳] و علف کش [۳۲۴] رخ می‌دهد. ممکن است که ما با پایان عمر موثر اکثر آنتی‌بیوتیک‌های موجود روبرو باشیم [۳۲۵] و پیش بینی فرگشت و فرگشت‌پذیری [۳۲۶] عوامل بیماری‌زا و تدوین استراتژی‌هایی برای کند کردن یا دور زدن آن، نیاز به دانش عمیق‌تری از نیروهای پیچیده فرگشت در سطح مولکولی دارد [۳۲۷].

در علوم کامپیوتر، شبیه سازی‌های فرگشت با استفاده از الگوریتم‌های فرگشتی و زندگی مصنوعی از دهه ۱۹۶۰ آغاز شد و با شبیه سازی گزینش مصنوعی گسترش یافت [۳۲۸]. فرگشت مصنوعی در نتیجه کار اینگو ریچنبرگ [Ingo Rechenberg] در دهه ۱۹۶۰ به یک روش بهینه سازی کاملاً شناخته شده تبدیل شد. وی از استراتژی‌های فرگشتی برای حل مسائل پیچیده مهندسی استفاده کرد [۳۲۹]. به ویژه الگوریتم‌های ژنتیکی، که از طریق نوشته‌های جان هنری هلند [John Henry Holland]، محبوب شدند [۳۳۰]. برنامه‌های کاربردی همچنین شامل فرگشت خودکار برنامه‌های رایانه‌ای است [۳۳۱]. الگوریتم‌های فرگشتی، اکنون برای حل مشکلات چند بعدی، با کارایی بیشتر از نرم افزار تولید شده توسط طراحان انسانی، و همچنین بهینه سازی طراحی سیستم‌ها استفاده می‌کنند [۳۳۲].

1. اگر متن بند بالا جدیدتر بود لغاتی مانند Machine learning و Artificial intelligence را هم بکار می‌بردند.

پاسخ‌های اجتماعی و فرهنگی

در قرن نوزدهم، به ویژه پس از انتشار درباره پیدایش گونه‌ها در سال ۱۸۵۹، این ایده که زندگی فرگشت یافته است منبع فعالی برای بحث‌های دانشگاهی با محور پیامدهای فلسفی، اجتماعی و مذهبی فرگشت بود. امروزه سنتز فرگشتی مدرن توسط اکثر قریب به اتفاق دانشمندان پذیرفته شده است [۵۶]. با این حال، فرگشت برای برخی از خداشناسان یک مفهوم بحث‌انگیز است [۳۳۴].

در حالی که ادیان و مذاهب مختلف عقاید خود را با فرگشت از طریق مفاهیمی مانند فرگشت خداپاورانه تطبیق داده‌اند، خلقت گریانی وجود دارند که معتقدند فرگشت با اسطوره‌های آفرینش موجود در ادیان آنها مغایرت دارد و اعتراضات مختلفی را نسبت به فرگشت مطرح می‌کنند [۱۶۵] [۳۳۵] [۳۳۶]. همانطور که در پاسخ به انتشار کتاب پس‌مانده‌های تاریخ طبیعی آفرینش [Vestiges of the Natural History of Creation] در سال ۱۸۴۴ نشان داده شده است، بحث‌انگیزترین جنبه زیست‌شناسی فرگشتی، مفهوم فرگشت انسان است، که انسان از جد مشترک با میمون‌ها برخوردار است و توانایی‌های ذهنی و اخلاقی بشریت همان علل طبیعی مانند سایر صفات ارثی در حیوانات است [۳۳۷]. در برخی از کشورها، به ویژه ایالات متحده، این تنش‌ها بین علم و دین به بحث و جدال آفرینش-فرگشت، به درگیری مذهبی متمرکز بر سیاست و آموزش عمومی دامن زده است [۳۳۸]. در حالی که سایر زمینه‌های علمی مانند کیهان‌شناسی [۳۳۹] و علوم زمینی [۳۴۰] نیز با تعابیر تحت‌اللفظی بسیاری از متون دینی در تعارض هستند، زیست‌شناسی فرگشتی به طور قابل توجهی مخالفت بیشتر متکلمان مذهبی را تجربه می‌کند.



با پذیرش گسترده فرگشت در دهه ۱۸۷۰، کاریکاتورهای چارلز داروین با بدن میمون یا عنتر نماد فرگشت بود [۳۳۳].

آموزش فرگشت در کلاسهای زیست‌شناسی دبیرستانهای آمریکایی در بیشتر نیمه اول قرن بیستم غیر معمول بود. تصمیم در مورد یک دعوای حقوقی به نام [Scope Trial] در سال ۱۹۲۵ باعث شد که این موضوع برای یک نسل در کتابهای زیست‌شناسی دبیرستانی آمریکایی بسیار نادر شود، اما بعداً به تدریج مجدداً معرفی شد و با تصمیم ۱۹۶۸ در یک دعوای حقوقی دیگر به نام [Epperson v. Arkansas] از آن محافظت قانونی شد. از آن زمان، اعتقاد مذهبی آفرینش‌گرایی [creationism] به طور قانونی در برنامه‌های درسی دوره متوسطه در تصمیمات مختلف در دهه ۱۹۷۰ و ۱۹۸۰ پذیرفته نشد، اما به عنوان یک طرح هوشمندانه علمی (intelligent design) بازگشت، تا یک بار دیگر در ۲۰۰۵ در دعوای حقوقی دیگری به نام [Kitzmiller v. Dover Area School District case] حذف شود [۳۴۱]. بحث در مورد ایده‌های داروین در چین بحث و مجادله قابل توجهی ایجاد نکرده است [۳۴۲].

قسمت‌هایی که احتیاج به ترجمه نداشتند، در زیر آمده‌اند.

See Also

Argument from poor design
Biological classification
Evidence of common descent
Evolution in Variable Environment
Evolutionary anthropology
Evolutionary ecology
Evolutionary epistemology
Evolutionary neuroscience
Evolution of biological complexity
Evolution of plants
Project Steve
Timeline of the evolutionary history of life
Universal Darwinism

References

1. [Hall & Hallgrímsson 2008](#), pp. 4–6
2. [^] ["Evolution Resources"](#). Washington, DC: [National Academies of Sciences, Engineering, and Medicine](#). 2016. *Archived from the original on 2016-06-03*.
3. [^] [Futuyma & Kirkpatrick 2017](#), pp. 79–102, Chapter 4: Mutation and Variation
4. [^] [Scott-Phillips, Thomas C.; Laland, Kevin N.; Shuker, David M.; Dickins, Thomas E.; West, Stuart A.](#) (May 2014). ["The Niche Construction Perspective: A Critical Appraisal"](#). *Evolution*. **68** (5): 1231–1243. doi:10.1111/evo.12332. ISSN 0014-3820. PMC 4261998. PMID 24325256. Evolutionary processes are generally thought of as processes by which these changes occur. Four such processes are widely recognized: natural selection (in the broad sense, to include sexual selection), genetic drift, mutation, and migration (Fisher 1930; Haldane 1932). The latter two generate variation; the first two sort it.
5. [^] [Hall & Hallgrímsson 2008](#), pp. 3–5
6. [^] [Voet, Voet & Pratt 2016](#), pp. 1–22, Chapter 1: Introduction to the Chemistry of Life
7. [^] [Darwin 1859](#)
8. [^] [Jump up to:^{a b} Lewontin, Richard C.](#) (November 1970). ["The Units of Selection"](#) (PDF). *Annual Review of Ecology and Systematics*. **1**: 1–18. doi:10.1146/annurev.es.01.110170.000245. ISSN 1545-2069. JSTOR 2096764. *Archived* (PDF) from the original on 2015-02-06.
9. [^] [Futuyma & Kirkpatrick 2017](#), pp. 3–26, Chapter 1: Evolutionary Biology
10. [^] [Kampourakis 2014](#), pp. 127–129
11. [^] [Jump up to:^{a b} Doolittle, W. Ford](#) (February 2000). ["Uprooting the Tree of Life"](#) (PDF). *Scientific American*. **282** (2): 90–95. Bibcode:2000SciAm.282b..90D. doi:10.1038/scientificamerican0200-90. ISSN 0036-8733. PMID 10710791. *Archived from the original* (PDF) on 2006-09-07. Retrieved 2015-04-05.
12. [^] [Glansdorff, Nicolas; Ying Xu; Labedan, Bernard](#) (July 9, 2008). ["The Last Universal Common Ancestor: emergence, constitution and genetic legacy of an elusive forerunner"](#). *Biology Direct*. **3**: 29. doi:10.1186/1745-6150-3-29. ISSN 1745-6150. PMC 2478661. PMID 18613974.
13. [^] [Jump up to:^{a b} Schopf, J. William; Kudryavtsev, Anatoliy B.; Czaja, Andrew D.; Tripathi, Abhishek B.](#) (October 5, 2007). ["Evidence of Archean life: Stromatolites and microfossils"](#). *Precambrian Research*. **158** (3–4): 141–155. Bibcode:2007PreR..158..141S. doi:10.1016/j.precamres.2007.04.009. ISSN 0301-9268.

14. ^ Jump up to:^{a b} Ohtomo, Yoko; Kakegawa, Takeshi; Ishida, Akizumi; et al. (January 2014). "Evidence for biogenic graphite in early Archaean Isua metasedimentary rocks". *Nature Geoscience*. **7** (1): 25–28. Bibcode:2014NatGe...7...25O. doi:10.1038/ngeo2025. ISSN 1752-0894.
15. ^ Jump up to:^{a b} Borenstein, Seth (November 13, 2013). "Oldest fossil found: Meet your microbial mom". *Excite*. Yonkers, New York: *Mindspark Interactive Network*. Associated Press. Archived from the original on June 29, 2015. Retrieved 2015-05-31.
16. ^ Jump up to:^{a b} Pearlman, Jonathan (November 13, 2013). "Oldest signs of life on Earth found". *The Daily Telegraph*. London: *Telegraph Media Group*. Archived from the original on 2014-12-16. Retrieved 2014-12-15.
17. ^ Jump up to:^{a b} Noffke, Nora; Christian, Daniel; Wacey, David; Hazen, Robert M. (November 16, 2013). "Microbially Induced Sedimentary Structures Recording an Ancient Ecosystem in the ca. 3.48 Billion-Year-Old Dresser Formation, Pilbara, Western Australia". *Astrobiology*. **13** (12): 1103–1124. Bibcode:2013AsBio..13.1103N. doi:10.1089/ast.2013.1030. ISSN 1531-1074. PMC 3870916. PMID 24205812.
18. ^ Futuyma 2004, p. 33
19. ^ Panno 2005, pp. xv-16
20. ^ NAS 2008, p. 17 Archived 2015-06-30 at the Wayback Machine
21. ^ Futuyma, Douglas J., ed. (1999). "Evolution, Science, and Society: Evolutionary Biology and the National Research Agenda" (PDF)(Executive summary). New Brunswick, New Jersey: Office of University Publications, Rutgers, The State University of New Jersey. OCLC 43422991. Archived from the original (PDF) on 2012-01-31. Retrieved 2014-11-24.
22. ^ Darwin 1909, p. 53
23. ^ Kirk, Raven & Schofield 1983, pp. 100–142, 280–321
24. ^ Lucretius
25. ^ Sedley, David (2003). "Lucretius and the New Empedocles"(PDF). *Leeds International Classical Studies*. **2** (4). ISSN 1477-3643. Archived from the original (PDF) on 2014-08-23. Retrieved 2014-11-25.
26. ^ Torrey, Harry Beal; Felin, Frances (March 1937). "Was Aristotle an Evolutionist?". *The Quarterly Review of Biology*. **12** (1): 1–18. doi:10.1086/394520. ISSN 0033-5770. JSTOR 2808399. S2CID 170831302.
27. ^ Hull, David L. (December 1967). "The Metaphysics of Evolution". *The British Journal for the History of Science*. Cambridge: Cambridge University Press on behalf of The British Society for the History of Science. **3** (4): 309–337. doi:10.1017/S0007087400002892. JSTOR 4024958.
28. ^ Mason 1962, pp. 43–44
29. ^ Mayr 1982, pp. 256–257
 - Ray 1686
30. ^ Waggoner, Ben (July 7, 2000). "Carl Linnaeus (1707-1778)". *Evolution* (Online exhibit). Berkeley, California: University of California Museum of Paleontology. Archived from the original on 2011-04-30. Retrieved 2012-02-11.
31. ^ Bowler 2003, pp. 73–75
32. ^ "Erasmus Darwin (1731-1802)". *Evolution* (Online exhibit). Berkeley, California: University of California Museum of Paleontology. October 4, 1995. Archived from the original on 2012-01-19. Retrieved 2012-02-11.
33. ^ Lamarck 1809
34. ^ Jump up to:^{a b} Nardon & Grenier 1991, p. 162
35. ^ Ghiselin, Michael T. (September–October 1994). "The Imaginary Lamarck: A Look at Bogus 'History' in Schoolbooks". *The Textbook Letter*. OCLC 23228649. Archived from the original on 2008-02-12. Retrieved 2008-01-23.
36. ^ Jablonka, Eva; Lamb, Marion J. (August 2007). "Précis of Evolution in Four Dimensions". *Behavioral and Brain Sciences*. **30**(4): 353–365. doi:10.1017/S0140525X07002221. ISSN 0140-525X. PMID 18081952. S2CID 15879804.
37. ^ Burkhardt & Smith 1991

- ["Darwin, C. R. to Lubbock, John". Darwin Correspondence Project. Cambridge: University of Cambridge. Archived from the original on 2014-12-15. Retrieved 2014-12-01. Letter 2532, November 22, 1859.](#)
- 38. ^ [Sulloway, Frank J. \(June 2009\). "Why Darwin rejected intelligent design". *Journal of Biosciences*. **34** \(2\): 173–183. doi:10.1007/s12038-009-0020-8. ISSN 0250-5991. PMID 19550032. S2CID 12289290.](#)
- 39. ^ ["Search results for "descent with modification" - The Complete Work of Charles Darwin Online".](#)
- 40. ^ [Sober, Elliott \(June 16, 2009\). "Did Darwin write the Origin backwards?". *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **106** \(Suppl. 1\): 10048–10055. Bibcode:2009PNAS..10610048S. doi:10.1073/pnas.0901109106. ISSN 0027-8424. PMC 2702806. PMID 19528655.](#)
- 41. ^ [Mayr 2002](#), p. 165
- 42. ^ [Bowler 2003](#), pp. 145–146
- 43. ^ [Sokal, Robert R.; Crovello, Theodore J. \(March–April 1970\). "The Biological Species Concept: A Critical Evaluation". *The American Naturalist*. **104** \(936\): 127–153. doi:10.1086/282646. ISSN 0003-0147. JSTOR 2459191. S2CID 83528114.](#)
- 44. ^ [Darwin, Charles; Wallace, Alfred \(August 20, 1858\). "On the Tendency of Species to form Varieties; and on the Perpetuation of Varieties and Species by Natural Means of Selection". *Journal of the Proceedings of the Linnean Society of London. Zoology*. **3** \(9\): 45–62. doi:10.1111/j.1096-3642.1858.tb02500.x. ISSN 1096-3642. Archived from the original on 2007-07-14. Retrieved 2007-05-13.](#)
- 45. ^ [Desmond, Adrian J. \(July 17, 2014\). "Thomas Henry Huxley". *Encyclopædia Britannica Online*. Chicago, Illinois: Encyclopædia Britannica, Inc. Archived from the original on January 19, 2015. Retrieved 2014-12-02.](#)
- 46. ^ [Y. -S. Liu; X. M. Zhou; M. X. Zhi; X. J. Li; Q. L. Wang \(September 2009\). "Darwin's contributions to genetics". *Journal of Applied Genetics*. **50** \(3\): 177–184. doi:10.1007/BF03195671. ISSN 1234-1983. PMID 19638672. S2CID 19919317.](#)
- 47. ^ [Weiling, Franz \(July 1991\). "Historical study: Johann Gregor Mendel 1822–1884". *American Journal of Medical Genetics*. **40** \(1\): 1–25, discussion 26. doi:10.1002/ajmg.1320400103. PMID 1887835.](#)
- 48. ^ [Wright 1984](#), p. 480
- 49. ^ [Provine 1971](#)
- 50. ^ [Stamhuis, Ida H.; Meijer, Onno G.; Zevenhuizen, Erik J. A. \(June 1999\). "Hugo de Vries on Heredity, 1889–1903: Statistics, Mendelian Laws, Pangenesis, Mutations". *Isis*. **90** \(2\): 238–267. doi:10.1086/384323. JSTOR 237050. PMID 10439561. S2CID 20200394.](#)
- 51. ^ [Jump up to:^a ^b Bowler 1989](#), pp. 307–318.
- 52. ^ [Levinson 2019](#).
- 53. ^ [Watson, J. D.; Crick, F. H. C. \(April 25, 1953\). "Molecular Structure of Nucleic Acids: A Structure for Deoxyribose Nucleic Acid"\(PDF\). *Nature*. **171** \(4356\): 737–738. Bibcode:1953Natur.171..737W. doi:10.1038/171737a0. ISSN 0028-0836. PMID 13054692. S2CID 4253007. Archived \(PDF\) from the original on 2014-08-23. Retrieved 2014-12-04. It has not escaped our notice that the specific pairing we have postulated immediately suggests a possible copying mechanism for the genetic material.](#)
- 54. ^ [Hennig 1999](#), p. 280
- 55. ^ [Dobzhansky, Theodosius \(March 1973\). "Nothing in Biology Makes Sense Except in the Light of Evolution" \(PDF\). *The American Biology Teacher*. **35** \(3\): 125–129. CiteSeerX 10.1.1.324.2891. doi:10.2307/4444260. JSTOR 4444260. S2CID 207358177. Archived \(PDF\) from the original on 2015-10-23.](#)
- 56. ^ [Jump up to:^a ^b ^c Kutschera, Ulrich; Niklas, Karl J. \(June 2004\). "The modern theory of biological evolution: an expanded synthesis". *Naturwissenschaften*. **91** \(6\): 255–276. Bibcode:2004NW.....91..255K. doi:10.1007/s00114-004-0515-y. ISSN 1432-1904. PMID 15241603. S2CID 10731711.](#)

57. [^] [Avisé, John C.; Ayala, Francisco J. \(May 11, 2010\). "In the light of evolution IV: The human condition" \(PDF\). *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **107** \(Suppl. 2\): 8897–8901. doi:10.1073/pnas.1003214107. ISSN 0027-8424. PMC 3024015. PMID 20460311. Archived \(PDF\) from the original on 2014-08-23. Retrieved 2014-12-29.](#)
58. [^] [Danchin, Étienne; Charmantier, Anne; Champagne, Frances A.; Mesoudi, Alex; Pujol, Benoit; Blanchet, Simon \(June 2011\). "Beyond DNA: integrating inclusive inheritance into an extended theory of evolution". *Nature Reviews Genetics*. **12** \(7\): 475–486. doi:10.1038/nrg3028. ISSN 1471-0056. PMID 21681209. S2CID 8837202.](#)
59. [^] [Pigliucci & Müller 2010](#)
60. [^] [Sturm, Richard A.; Frudakis, Tony N. \(August 2004\). "Eye colour: portals into pigmentation genes and ancestry". *Trends in Genetics*. **20** \(8\): 327–332. doi:10.1016/j.tig.2004.06.010. ISSN 0168-9525. PMID 15262401.](#)
61. [^] [Jump up to:^a^b Pearson, Helen \(May 25, 2006\). "Genetics: What is a gene?". *Nature*. **441** \(7092\): 398–401. Bibcode:2006Natur.441..398P. doi:10.1038/441398a. ISSN 0028-0836. PMID 16724031. S2CID 4420674.](#)
62. [^] [Visscher, Peter M.; Hill, William G.; Wray, Naomi R. \(April 2008\). "Heritability in the genomics era — concepts and misconceptions". *Nature Reviews Genetics*. **9** \(4\): 255–266. doi:10.1038/nrg2322. ISSN 1471-0056. PMID 18319743. S2CID 690431.](#)
63. [^] [Oetting, William S.; Brilliant, Murray H.; King, Richard A. \(August 1996\). "The clinical spectrum of albinism in humans". *Molecular Medicine Today*. **2** \(8\): 330–335. doi:10.1016/1357-4310\(96\)81798-9. ISSN 1357-4310. PMID 8796918.](#)
64. [^] [Jump up to:^a^b Futuyma 2005^{\[page needed\]}](#)
65. [^] [Phillips, Patrick C. \(November 2008\). "Epistasis—the essential role of gene interactions in the structure and evolution of genetic systems". *Nature Reviews Genetics*. **9** \(11\): 855–867. doi:10.1038/nrg2452. ISSN 1471-0056. PMC 2689140. PMID 18852697.](#)
66. [^] [Jump up to:^a^b Rongling Wu; Min Lin \(March 2006\). "Functional mapping — how to map and study the genetic architecture of dynamic complex traits". *Nature Reviews Genetics*. **7** \(3\): 229–237. doi:10.1038/nrg1804. ISSN 1471-0056. PMID 16485021. S2CID 24301815.](#)
67. [^] [Jablonka, Eva; Raz, Gal \(June 2009\). "Transgenerational Epigenetic Inheritance: Prevalence, Mechanisms, and Implications for the Study of Heredity and Evolution" \(PDF\). *The Quarterly Review of Biology*. **84** \(2\): 131–176. CiteSeerX 10.1.1.617.6333. doi:10.1086/598822. ISSN 0033-5770. PMID 19606595. S2CID 7233550.](#)
68. [^] [Bossdorf, Oliver; Arcuri, Davide; Richards, Christina L.; Pigliucci, Massimo \(May 2010\). "Experimental alteration of DNA methylation affects the phenotypic plasticity of ecologically relevant traits in *Arabidopsis thaliana*" \(PDF\). *Evolutionary Ecology*. **24** \(3\): 541–553. doi:10.1007/s10682-010-9372-7. ISSN 0269-7653. S2CID 15763479.](#)
69. [^] [Jablonka, Eva; Lamb, Marion J. \(December 2002\). "The Changing Concept of Epigenetics". *Annals of the New York Academy of Sciences*. **981** \(1\): 82–96. Bibcode:2002NYASA.981...82J. doi:10.1111/j.1749-6632.2002.tb04913.x. ISSN 0077-8923. PMID 12547675. S2CID 12561900.](#)
70. [^] [Laland, Kevin N.; Sterelny, Kim \(September 2006\). "Perspective: Seven Reasons \(Not\) to Neglect Niche Construction". *Evolution*. **60** \(9\): 1751–1762. doi:10.1111/j.0014-3820.2006.tb00520.x. ISSN 0014-3820. PMID 17089961. S2CID 22997236.](#)
71. [^] [Chapman, Michael J.; Margulis, Lynn \(December 1998\). "Morphogenesis by symbiogenesis" \(PDF\). *International Microbiology*. **1** \(4\): 319–326. ISSN 1139-6709. PMID 10943381. Archived from the original \(PDF\) on 2014-08-23. Retrieved 2014-12-09.](#)
72. [^] [Wilson, David Sloan; Wilson, Edward O. \(December 2007\). "Rethinking the Theoretical Foundation of Sociobiology" \(PDF\). *The Quarterly Review of Biology*. **82** \(4\): 327–348. doi:10.1086/522809. ISSN 0033-5770. PMID 18217526. S2CID 37774648. Archived from the original \(PDF\) on 2011-05-11.](#)

73. [^] Butlin, Roger K.; Tregenza, Tom (February 28, 1998). "Levels of genetic polymorphism: marker loci versus quantitative traits". *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. **353** (1366): 187–198. doi:10.1098/rstb.1998.0201. ISSN 0962-8436. PMC 1692210. PMID 9533123.
 - Butlin, Roger K.; Tregenza, Tom (December 29, 2000). "Correction for Butlin and Tregenza, Levels of genetic polymorphism: marker loci versus quantitative traits". *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. **355** (1404): 1865. doi:10.1098/rstb.2000.2000. ISSN 0962-8436. Some of the values in table 1 on p. 193 were given incorrectly. The errors do not affect the conclusions drawn in the paper. The corrected table is reproduced below.
74. [^] Wetterbom, Anna; Sevov, Marie; Cavelier, Lucia; Bergström, Tomas F. (November 2006). "Comparative Genomic Analysis of Human and Chimpanzee Indicates a Key Role for Indels in Primate Evolution". *Journal of Molecular Evolution*. **63** (5): 682–690. Bibcode:2006JMoE..63..682W. doi:10.1007/s00239-006-0045-7. ISSN 0022-2844. PMID 17075697. S2CID 7257193.
75. [^] Amos, William; Harwood, John (February 28, 1998). "Factors affecting levels of genetic diversity in natural populations". *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. **353** (1366): 177–186. doi:10.1098/rstb.1998.0200. ISSN 0962-8436. PMC 1692205. PMID 9533122.
76. [^] Jump up to:^{a b} Ewens 2004^[page needed]
77. [^] Sawyer, Stanley A.; Parsch, John; Zhang Zhi; Hartl, Daniel L. (April 17, 2007). "Prevalence of positive selection among nearly neutral amino acid replacements in *Drosophila*". *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **104** (16): 6504–6510. Bibcode:2007PNAS..104.6504S. doi:10.1073/pnas.0701572104. ISSN 0027-8424. PMC 1871816. PMID 17409186.
78. [^] Hastings, P. J.; Lupski, James R.; Rosenberg, Susan M.; Ira, Grzegorz (August 2009). "Mechanisms of change in gene copy number". *Nature Reviews Genetics*. **10** (8): 551–564. doi:10.1038/nrg2593. ISSN 1471-0056. PMC 2864001. PMID 19597530.
79. [^] Carroll, Grenier & Weatherbee 2005^[page needed]
80. [^] Harrison, Paul M.; Gerstein, Mark (May 17, 2002). "Studying Genomes Through the Aeons: Protein Families, Pseudogenes and Proteome Evolution". *Journal of Molecular Biology*. **318** (5): 1155–1174. doi:10.1016/S0022-2836(02)00109-2. ISSN 0022-2836. PMID 12083509.
81. [^] Bowmaker, James K. (May 1998). "Evolution of colour vision in vertebrates". *Eye*. **12** (3b): 541–547. doi:10.1038/eye.1998.143. ISSN 0950-222X. PMID 9775215. S2CID 12851209.
82. [^] Gregory, T. Ryan; Hebert, Paul D. N. (April 1999). "The Modulation of DNA Content: Proximate Causes and Ultimate Consequences". *Genome Research*. **9** (4): 317–324. doi:10.1101/gr.9.4.317(inactive 2021-01-16). ISSN 1088-9051. PMID 10207154. Archived from the original on 2014-08-23. Retrieved 2014-12-11.
83. [^] Hurles, Matthew (July 13, 2004). "Gene Duplication: The Genomic Trade in Spare Parts". *PLOS Biology*. **2** (7): e206. doi:10.1371/journal.pbio.0020206. ISSN 1545-7885. PMC 449868. PMID 15252449.
84. [^] Liu, Na; Okamura, Katsutomo; Tyler, David M.; et al. (October 2008). "The evolution and functional diversification of animal microRNA genes". *Cell Research*. **18** (10): 985–996. doi:10.1038/cr.2008.278. ISSN 1001-0602. PMC 2712117. PMID 18711447.
85. [^] Siepel, Adam (October 2009). "Darwinian alchemy: Human genes from noncoding DNA". *Genome Research*. **19** (10): 1693–1695. doi:10.1101/gr.098376.109. ISSN 1088-9051. PMC 2765273. PMID 19797681.
86. [^] Orengo, Christine A.; Thornton, Janet M. (July 2005). "Protein families and their evolution—a structural perspective". *Annual Review of Biochemistry*. *Annual Reviews*. **74**: 867–900. doi:10.1146/annurev.biochem.74.082803.133029. ISSN 0066-4154. PMID 15954844. S2CID 7483470.
87. [^] Long, Manyuan; Betrán, Esther; Thornton, Kevin; Wang, Wen (November 2003). "The origin of new genes: glimpses from the young and old". *Nature Reviews Genetics*. **4** (11): 865–875. doi:10.1038/nrg1204. ISSN 1471-0056. PMID 14634634. S2CID 33999892.
88. [^] Wang, Minglei; Caetano-Anollés, Gustavo (January 14, 2009). "The Evolutionary Mechanics of Domain Organization in Proteomes and the Rise of Modularity in the Protein World". *Structure*. **17** (1): 66–78. doi:10.1016/j.str.2008.11.008. ISSN 1357-4310. PMID 19141283.

89. [^] Weissman, Kira J.; Müller, Rolf (April 14, 2008). "Protein–Protein Interactions in Multienzyme Megasynthetases". *ChemBioChem*. **9**(6): 826–848. doi:10.1002/cbic.200700751. ISSN 1439-4227. PMID 18357594. S2CID 205552778.
90. [^] Radding, Charles M. (December 1982). "Homologous Pairing and Strand Exchange in Genetic Recombination". *Annual Review of Genetics*. **16**: 405–437. doi:10.1146/annurev.ge.16.120182.002201. ISSN 0066-4197. PMID 6297377.
91. [^] Agrawal, Aneil F. (September 5, 2006). "Evolution of Sex: Why Do Organisms Shuffle Their Genotypes?". *Current Biology*. **16** (17): R696–R704. CiteSeerX 10.1.1.475.9645. doi:10.1016/j.cub.2006.07.063. ISSN 0960-9822. PMID 16950096. S2CID 14739487.
92. [^] Peters, Andrew D.; Otto, Sarah P. (June 2003). "Liberating genetic variance through sex". *BioEssays*. **25** (6): 533–537. doi:10.1002/bies.10291. ISSN 0265-9247. PMID 12766942.
93. [^] Goddard, Matthew R.; Godfray, H. Charles J.; Burt, Austin (March 31, 2005). "Sex increases the efficacy of natural selection in experimental yeast populations". *Nature*. **434** (7033): 636–640. Bibcode:2005Natur.434..636G. doi:10.1038/nature03405. ISSN 0028-0836. PMID 15800622. S2CID 4397491.
94. [^] Maynard Smith 1978^[page needed]
95. [^] Jump up to:^{a b} Ridley 2004, p. 314
96. [^] Van Valen, Leigh (1973). "A New Evolutionary Law" (PDF). *Evolutionary Theory*. **1**: 1–30. ISSN 0093-4755. Archived from the original (PDF) on 2014-12-22. Retrieved 2014-12-24.
97. [^] Hamilton, W. D.; Axelrod, Robert; Tanese, Reiko (May 1, 1990). "Sexual reproduction as an adaptation to resist parasites (a review)". *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **87** (9): 3566–3573. Bibcode:1990PNAS...87.3566H. doi:10.1073/pnas.87.9.3566. ISSN 0027-8424. PMC 53943. PMID 2185476.
98. [^] Birdsell & Wills 2003, pp. 113–117
99. [^] Jump up to:^{a b} Morjan, Carrie L.; Rieseberg, Loren H. (June 2004). "How species evolve collectively: implications of gene flow and selection for the spread of advantageous alleles". *Molecular Ecology*. **13**(6): 1341–1356. doi:10.1111/j.1365-294X.2004.02164.x. ISSN 0962-1083. PMC 2600545. PMID 15140081.
100. [^] Boucher, Yan; Douady, Christophe J.; Papke, R. Thane; et al. (December 2003). "Lateral gene transfer and the origins of prokaryotic groups". *Annual Review of Genetics*. **37**: 283–328. doi:10.1146/annurev.genet.37.050503.084247. ISSN 0066-4197. PMID 14616063.
101. [^] Walsh, Timothy R. (October 2006). "Combinatorial genetic evolution of multiresistance". *Current Opinion in Microbiology*. **9** (5): 476–482. doi:10.1016/j.mib.2006.08.009. ISSN 1369-5274. PMID 16942901.
102. [^] Kondo, Natsuko; Nikoh, Naruo; Ijichi, Nobuyuki; et al. (October 29, 2002). "Genome fragment of Wolbachia endosymbiont transferred to X chromosome of host insect". *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **99**(22): 14280–14285. Bibcode:2002PNAS...9914280K. doi:10.1073/pnas.222228199. ISSN 0027-8424. PMC 137875. PMID 12386340.
103. [^] Sprague, George F., Jr. (December 1991). "Genetic exchange between kingdoms". *Current Opinion in Genetics & Development*. **1**(4): 530–533. doi:10.1016/S0959-437X(05)80203-5. ISSN 0959-437X. PMID 1822285.
104. [^] Gladyshev, Eugene A.; Meselson, Matthew; Arkhipova, Irina R. (May 30, 2008). "Massive Horizontal Gene Transfer in Bdelloid Rotifers". *Science*. **320** (5880): 1210–1213. Bibcode:2008Sci...320.1210G. doi:10.1126/science.1156407. ISSN 0036-8075. PMID 18511688. S2CID 11862013.
105. [^] Baldo, Angela M.; McClure, Marcella A. (September 1999). "Evolution and Horizontal Transfer of dUTPase-Encoding Genes in Viruses and Their Hosts". *Journal of Virology*. **73** (9): 7710–7721. doi:10.1128/JVI.73.9.7710-7721.1999. ISSN 0022-538X. PMC 104298. PMID 10438861.
106. [^] Rivera, Maria C.; Lake, James A. (September 9, 2004). "The ring of life provides evidence for a genome fusion origin of eukaryotes". *Nature*. **431** (7005): 152–

155. [Bibcode:2004Natur.431..152R](#). [doi:10.1038/nature02848](#). [ISSN 0028-0836](#). [PMID 15356622](#). [S2CID 4349149](#).
107. [^] [Jump up to:^{a b c} Hurst, Laurence D.](#) (February 2009). "Fundamental concepts in genetics: genetics and the understanding of selection". *Nature Reviews Genetics*. **10** (2): 83–93. [doi:10.1038/nrg2506](#). [ISSN 1471-0056](#). [PMID 19119264](#). [S2CID 1670587](#).
108. [^] Darwin 1859, Chapter XIV
109. [^] [Otto, Sarah P.; Servedio, Maria R.; Nuismer, Scott L.](#) (August 2008). "Frequency-Dependent Selection and the Evolution of Assortative Mating". *Genetics*. **179** (4): 2091–2112. [doi:10.1534/genetics.107.084418](#). [ISSN 0016-6731](#). [PMC 2516082](#). [PMID 18660541](#).
110. [^] [Jump up to:^{a b c} Orr, H. Allen](#) (August 2009). "Fitness and its role in evolutionary genetics". *Nature Reviews Genetics*. **10** (8): 531–539. [doi:10.1038/nrg2603](#). [ISSN 1471-0056](#). [PMC 2753274](#). [PMID 19546856](#).
111. [^] [Haldane, J.B.S.](#) (March 14, 1959). "The Theory of Natural Selection To-Day". *Nature*. **183** (4663): 710–713. [Bibcode:1959Natur.183..710H](#). [doi:10.1038/183710a0](#). [ISSN 0028-0836](#). [PMID 13644170](#). [S2CID 4185793](#).
112. [^] [Lande, Russell; Arnold, Stevan J.](#) (November 1983). "The Measurement of Selection on Correlated Characters". *Evolution*. **37** (6): 1210–1226. [doi:10.1111/j.1558-5646.1983.tb00236.x](#). [ISSN 0014-3820](#). [JSTOR 2408842](#). [PMID 28556011](#). [S2CID 36544045](#).
113. [^] [Goldberg, Emma E.; Igić, Boris](#) (November 2008). "On phylogenetic tests of irreversible evolution". *Evolution*. **62** (11): 2727–2741. [doi:10.1111/j.1558-5646.2008.00505.x](#). [ISSN 0014-3820](#). [PMID 18764918](#). [S2CID 30703407](#).
114. [^] [Collin, Rachel; Miglietta, Maria Pia](#) (November 2008). "Reversing opinions on Dollo's Law". *Trends in Ecology & Evolution*. **23** (11): 602–609. [doi:10.1016/j.tree.2008.06.013](#). [ISSN 0169-5347](#). [PMID 18814933](#).
115. [^] [Tomić, Nenad; Meyer-Rochow, Victor Benno](#) (2011). "Atavisms: Medical, Genetic, and Evolutionary Implications". *Perspectives in Biology and Medicine*. **54** (3): 332–353. [doi:10.1353/pbm.2011.0034](#). [ISSN 0031-5982](#). [PMID 21857125](#). [S2CID 40851098](#).
116. [^] [Hoekstra, Hopi E.; Hoekstra, Jonathan M.; Berrigan, David; et al.](#) (July 31, 2001). "Strength and tempo of directional selection in the wild". *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **98** (16): 9157–9160. [Bibcode:2001PNAS...98.9157H](#). [doi:10.1073/pnas.161281098](#). [ISSN 0027-8424](#). [PMC 55389](#). [PMID 11470913](#).
117. [^] [Felsenstein, Joseph](#) (November 1979). "Excursions along the Interface between Disruptive and Stabilizing Selection". *Genetics*. **93** (3): 773–795. [ISSN 0016-6731](#). [PMC 1214112](#). [PMID 17248980](#).
118. [^] Odum 1971, p. 8
119. [^] Okasha 2006
120. [^] [Jump up to:^{a b} Gould, Stephen Jay](#) (February 28, 1998). "Gulliver's further travels: the necessity and difficulty of a hierarchical theory of selection". *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. **353**(1366): 307–314. [doi:10.1098/rstb.1998.0211](#). [ISSN 0962-8436](#). [PMC 1692213](#). [PMID 9533127](#).
121. [^] [Mayr, Ernst](#) (March 18, 1997). "The objects of selection". *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **94** (6): 2091–2094. [Bibcode:1997PNAS...94.2091M](#). [doi:10.1073/pnas.94.6.2091](#). [ISSN 0027-8424](#). [PMC 33654](#). [PMID 9122151](#).
122. [^] Maynard Smith 1998, pp. 203–211; discussion 211–217
123. [^] [Hickey, Donal A.](#) (1992). "Evolutionary dynamics of transposable elements in prokaryotes and eukaryotes". *Genetica*. **86** (1–3): 269–274. [doi:10.1007/BF00133725](#). [ISSN 0016-6707](#). [PMID 1334911](#). [S2CID 6583945](#).
124. [^] [Gould, Stephen Jay; Lloyd, Elisabeth A.](#) (October 12, 1999). "Individuality and adaptation across levels of selection: how shall we name and generalise the unit of Darwinism?". *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **96** (21): 11904–11909. [Bibcode:1999PNAS...9611904G](#). [doi:10.1073/pnas.96.21.11904](#). [ISSN 0027-8424](#). [PMC 18385](#). [PMID 10518549](#).

125. [^] Lien, Sigbjørn; Szyda, Joanna; Schechinger, Birgit; et al. (February 2000). "Evidence for Heterogeneity in Recombination in the Human Pseudoautosomal Region: High Resolution Analysis by Sperm Typing and Radiation-Hybrid Mapping". *American Journal of Human Genetics*. **66** (2): 557–566. doi:10.1086/302754. ISSN 0002-9297. PMC 1288109. PMID 10677316.
126. [^] Barton, Nicholas H. (November 29, 2000). "Genetic hitchhiking". *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. **355** (1403): 1553–1562. doi:10.1098/rstb.2000.0716. ISSN 0962-8436. PMC 1692896. PMID 11127900.
127. [^] Jump up to:^a ^b Gillespie, John H. (November 2001). "Is the population size of a species relevant to its evolution?". *Evolution*. **55** (11): 2161–2169. doi:10.1111/j.0014-3820.2001.tb00732.x. ISSN 0014-3820. PMID 11794777. S2CID 221735887.
128. Andersson, Malte; Simmons, Leigh W. (June 2006). "Sexual selection and mate choice" (PDF). *Trends in Ecology & Evolution*. **21** (6): 296–302. CiteSeerX 10.1.1.595.4050. doi:10.1016/j.tree.2006.03.015. ISSN 0169-5347. PMID 16769428. Archived (PDF) from the original on 2013-03-09.
129. [^] Kokko, Hanna; Brooks, Robert; McNamara, John M.; Houston, Alasdair I. (July 7, 2002). "The sexual selection continuum". *Proceedings of the Royal Society B*. **269** (1498): 1331–1340. doi:10.1098/rspb.2002.2020. ISSN 0962-8452. PMC 1691039. PMID 12079655.
130. [^] Quinn, Thomas P.; Hendry, Andrew P.; Buck, Gregory B. (2001). "Balancing natural and sexual selection in sockeye salmon: interactions between body size, reproductive opportunity and vulnerability to predation by bears" (PDF). *Evolutionary Ecology Research*. **3**: 917–937. ISSN 1522-0613. Archived (PDF) from the original on 2016-03-05. Retrieved 2014-12-15.
131. [^] Hunt, John; Brooks, Robert; Jennions, Michael D.; et al. (December 23, 2004). "High-quality male field crickets invest heavily in sexual display but die young". *Nature*. **432** (7020): 1024–1027. Bibcode:2004Natur.432.1024H. doi:10.1038/nature03084. ISSN 0028-0836. PMID 15616562. S2CID 4417867.
132. [^] Futuyma & Kirkpatrick 2017, pp. 55–66, Chapter 3: Natural Selection and Adaptation
133. [^] Jump up to:^a ^b Masel, Joanna (October 25, 2011). "Genetic drift". *Current Biology*. **21** (20): R837–R838. doi:10.1016/j.cub.2011.08.007. ISSN 0960-9822. PMID 22032182. S2CID 17619958.
134. [^] Lande, Russell (1989). "Fisherian and Wrightian theories of speciation". *Genome*. **31** (1): 221–227. doi:10.1139/g89-037. ISSN 0831-2796. PMID 2687093.
135. [^] Kimura, Motoo (1991). "The neutral theory of molecular evolution: a review of recent evidence". *Japanese Journal of Human Genetics*. **66** (4): 367–386. doi:10.1266/jjg.66.367. ISSN 0021-504X. PMID 1954033.
136. [^] Kimura, Motoo (1989). "The neutral theory of molecular evolution and the world view of the neutralists". *Genome*. **31** (1): 24–31. doi:10.1139/g89-009. ISSN 0831-2796. PMID 2687096.
137. [^] Kreitman, Martin (August 1996). "The neutral theory is dead. Long live the neutral theory". *BioEssays*. **18** (8): 678–683, discussion 683. doi:10.1002/bies.950180812. ISSN 0265-9247. PMID 8760341.
138. [^] Leigh, E.G., Jr. (November 2007). "Neutral theory: a historical perspective". *Journal of Evolutionary Biology*. **20** (6): 2075–2091. doi:10.1111/j.1420-9101.2007.01410.x. ISSN 1010-061X. PMID 17956380. S2CID 2081042.
139. [^] Neher, Richard A.; Shraiman, Boris I. (August 2011). "Genetic Draft and Quasi-Neutrality in Large Facultatively Sexual Populations". *Genetics*. **188** (4): 975–996. arXiv:1108.1635. Bibcode:2011arXiv1108.1635N. doi:10.1534/genetics.111.128876. ISSN 0016-6731. PMC 3176096. PMID 21625002.
140. [^] Otto, Sarah P.; Whitlock, Michael C. (June 1997). "The Probability of Fixation in Populations of Changing Size" (PDF). *Genetics*. **146** (2): 723–733. doi:10.1093/genetics/146.2.723. ISSN 0016-6731. PMC 1208011. PMID 9178020. Archived (PDF) from the original on 2015-03-19. Retrieved 2014-12-18.

141. ^ Jump up to:^a ^b Charlesworth, Brian (March 2009). "Fundamental concepts in genetics: effective population size and patterns of molecular evolution and variation". *Nature Reviews Genetics*. **10** (3): 195–205. doi:10.1038/nrg2526. ISSN 1471-0056. PMID 19204717. S2CID 205484393.
142. ^ Cutter, Asher D.; Choi, Jae Young (August 2010). "Natural selection shapes nucleotide polymorphism across the genome of the nematode *Caenorhabditis briggsae*". *Genome Research*. **20** (8): 1103–1111. doi:10.1101/gr.104331.109. ISSN 1088-9051. PMC 2909573. PMID 20508143.
143. ^ Mitchell-Olds, Thomas; Willis, John H.; Goldstein, David B. (November 2007). "Which evolutionary processes influence natural genetic variation for phenotypic traits?". *Nature Reviews Genetics*. **8**(11): 845–856. doi:10.1038/nrg2207. ISSN 1471-0056. PMID 17943192. S2CID 14914998.
144. ^ Nei, Masatoshi (December 2005). "Selectionism and Neutralism in Molecular Evolution". *Molecular Biology and Evolution*. **22** (12): 2318–2342. doi:10.1093/molbev/msi242. ISSN 0737-4038. PMC 1513187. PMID 16120807.
 - Nei, Masatoshi (May 2006). "Selectionism and Neutralism in Molecular Evolution". *Molecular Biology and Evolution*(Erratum). **23** (5): 2318–42. doi:10.1093/molbev/msk009. ISSN 0737-4038. PMC 1513187. PMID 16120807.
145. ^ Wright, Sewall (1932). "The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution". *Proceedings of the VI International Congress of Genetics*. **1**: 356–366. Archived from the original on 2014-08-23. Retrieved 2014-12-18.
146. ^ Coyne, Jerry A.; Barton, Nicholas H.; Turelli, Michael (June 1997). "Perspective: A Critique of Sewall Wright's Shifting Balance Theory of Evolution". *Evolution*. **51** (3): 643–671. doi:10.2307/2411143. ISSN 0014-3820. JSTOR 2411143. PMID 28568586.
147. ^ Haldane, J.B.S. (July 1927). "A Mathematical Theory of Natural and Artificial Selection, Part V: Selection and Mutation". *Proceedings of the Cambridge Philosophical Society*. **26** (7): 838–844. Bibcode:1927PCPS...23..838H. doi:10.1017/S0305004100015644.
148. ^ Fisher 1930
149. ^ Jump up to:^a ^b Yampolsky, Lev Y.; Stoltzfus, Arlin (December 20, 2001). "Bias in the introduction of variation as an orienting factor in evolution". *Evolution & Development*. **3** (2): 73–83. doi:10.1046/j.1525-142x.2001.003002073.x. PMID 11341676. S2CID 26956345.
150. ^ Sueoka, Noboru (April 1, 1962). "On the Genetic Basis of Variation and Heterogeneity of DNA Base Composition". *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **48** (4): 582–592. Bibcode:1962PNAS...48..582S. doi:10.1073/pnas.48.4.582. PMC 220819. PMID 13918161.
151. ^ Freese, Ernst (July 1962). "On the Evolution of the Base Composition of DNA". *Journal of Theoretical Biology*. **3** (1): 82–101. doi:10.1016/S0022-5193(62)80005-8.
152. ^ Cox, Edward C.; Yanofsky, Charles (November 1, 1967). "Altered base ratios in the DNA of an *Escherichia coli* mutator strain". *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. **58** (5): 1895–1902. Bibcode:1967PNAS...58.1895C. doi:10.1073/pnas.58.5.1895. PMC 223881. PMID 4866980.
153. ^ Shah, Premal; Gilchrist, Michael A. (June 21, 2011). "Explaining complex codon usage patterns with selection for translational efficiency, mutation bias, and genetic drift". *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **108** (25): 10231–10236. Bibcode:2011PNAS..10810231S. doi:10.1073/pnas.1016719108. PMC 3121864. PMID 21646514.
154. ^ Bulmer, Michael G. (November 1991). "The selection-mutation-drift theory of synonymous codon usage". *Genetics*. **129** (3): 897–907. doi:10.1093/genetics/129.3.897. PMC 1204756. PMID 1752426.
155. ^ Fryxell, Karl J.; Zuckerkandl, Emile (September 2000). "Cytosine Deamination Plays a Primary Role in the Evolution of Mammalian Isochores". *Molecular Biology and Evolution*. **17** (9): 1371–1383. doi:10.1093/oxfordjournals.molbev.a026420. PMID 10958853.
156. ^ Petrov, Dmitri A.; Sangster, Todd A.; Johnston, J. Spencer; et al. (February 11, 2000). "Evidence for DNA Loss as a Determinant of Genome Size". *Science*. **287** (5455): 1060–1062. Bibcode:2000Sci...287.1060P. doi:10.1126/science.287.5455.1060. ISSN 0036-8075. PMID 10669421. S2CID 12021662.

157. [^] Petrov, Dmitri A. (May 2002). "DNA loss and evolution of genome size in *Drosophila*". *Genetica*. **115** (1): 81–91. doi:10.1023/A:1016076215168. ISSN 0016-6707. PMID 12188050. S2CID 5314242.
158. [^] Duret, Laurent; Galtier, Nicolas (September 2009). "Biased Gene Conversion and the Evolution of Mammalian Genomic Landscapes". *Annual Review of Genomics and Human Genetics*. Annual Reviews. **10**: 285–311. doi:10.1146/annurev-genom-082908-150001. ISSN 1527-8204. PMID 19630562. S2CID 9126286.
159. [^] Hershberg, Ruth; Petrov, Dmitri A. (September 9, 2010). "Evidence That Mutation Is Universally Biased towards AT in Bacteria". *PLOS Genetics*. **6** (9): e1001115. doi:10.1371/journal.pgen.1001115. PMC 2936535. PMID 20838599.
160. [^] Stoltzfus, Arlin; McCandlish, David M. (September 2017). "Mutational Biases Influence Parallel Adaptation". *Molecular Biology and Evolution*. **34** (9): 2163–2172. doi:10.1093/molbev/msx180. PMC 5850294. PMID 28645195.
161. [^] Payne, Joshua L.; Menardo, Fabrizio; Trauner, Andrej; et al. (May 13, 2019). "Transition bias influences the evolution of antibiotic resistance in *Mycobacterium tuberculosis*". *PLOS Biology*. **17** (5): e3000265. doi:10.1371/journal.pbio.3000265. PMC 6532934. PMID 31083647.
162. [^] Storz, Jay F.; Natarajan, Chandrasekhar; Signore, Anthony V.; et al. (July 22, 2019). "The role of mutation bias in adaptive molecular evolution: insights from convergent changes in protein function". *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. **374**(1777): 20180238. doi:10.1098/rstb.2018.0238. PMC 6560279. PMID 31154983.
163. [^] Svensson, Erik I.; Berger, David (May 1, 2019). "The Role of Mutation Bias in Adaptive Evolution". *Trends in Ecology & Evolution*. **34** (5): 422–434. doi:10.1016/j.tree.2019.01.015. PMID 31003616.
164. [^] Baym, Michael; Lieberman, Tami D.; Kelsic, Eric D.; et al. (September 9, 2016). "Spatiotemporal microbial evolution on antibiotic landscapes". *Science*. **353** (6304): 1147–1151. Bibcode:2016Sci...353.1147B. doi:10.1126/science.aag0822. ISSN 0036-8075. PMC 5534434. PMID 27609891.
165. [^] Jump up to:^{a b c} Scott, Eugenie C.; Matzke, Nicholas J. (May 15, 2007). "Biological design in science classrooms". *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **104** (Suppl. 1): 8669–8676. Bibcode:2007PNAS..104.8669S. doi:10.1073/pnas.0701505104. ISSN 0027-8424. PMC 1876445. PMID 17494747.
166. [^] Hendry, Andrew Paul; Kinnison, Michael T. (November 2001). "An introduction to microevolution: rate, pattern, process". *Genetica*. **112–113** (1): 1–8. doi:10.1023/A:1013368628607. ISSN 0016-6707. PMID 11838760. S2CID 24485535.
167. [^] Leroi, Armand M. (March–April 2000). "The scale independence of evolution". *Evolution & Development*. **2** (2): 67–77. CiteSeerX 10.1.1.120.1020. doi:10.1046/j.1525-142x.2000.00044.x. ISSN 1520-541X. PMID 11258392. S2CID 17289010.
168. [^] Gould 2002, pp. 657–658.
169. [^] Jump up to:^{a b} Gould, Stephen Jay (July 19, 1994). "Tempo and mode in the macroevolutionary reconstruction of Darwinism". *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **91** (15): 6764–6771. Bibcode:1994PNAS...91.6764G. doi:10.1073/pnas.91.15.6764. ISSN 0027-8424. PMC 44281. PMID 8041695.
170. [^] Jablonski, David (2000). "Micro- and macroevolution: scale and hierarchy in evolutionary biology and paleobiology". *Paleobiology*. **26** (sp4): 15–52. doi:10.1666/0094-8373(2000)26[15:MAMSAH]2.0.CO;2. ISSN 0094-8373.
171. [^] Dougherty, Michael J. (July 20, 1998). "Is the human race evolving or devolving?". *Scientific American*. ISSN 0036-8733. Archived from the original on 2014-05-06. Retrieved 2015-09-11.
172. [^] Isaak, Mark, ed. (July 22, 2003). "Claim CB932: Evolution of degenerate forms". *TalkOrigins Archive*. Houston, Texas: The TalkOrigins Foundation, Inc. Archived from the original on 2014-08-23. Retrieved 2014-12-19.
173. [^] Lane 1996, p. 61

174. [^] [Carroll, Sean B.](#) (February 22, 2001). "Chance and necessity: the evolution of morphological complexity and diversity". *Nature*. **409**(6823): 1102–1109. [Bibcode:2001Natur.409.1102C](#). [doi:10.1038/35059227](#). [ISSN 0028-0836](#). [PMID 11234024](#). [S2CID 4319886](#).
175. [^] [Whitman, William B.](#); [Coleman, David C.](#); [Wiebe, William J.](#) (June 9, 1998). "*Prokaryotes: The unseen majority*". *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **95** (12): 6578–6583. [Bibcode:1998PNAS...95.6578W](#). [doi:10.1073/pnas.95.12.6578](#). [ISSN 0027-8424](#). [PMC 33863](#). [PMID 9618454](#).
176. [^] [Jump up to:](#)^{a b} [Schloss, Patrick D.](#); [Handelsman, Jo](#) (December 2004). "*Status of the Microbial Census*". *Microbiology and Molecular Biology Reviews*. **68** (4): 686–691. [doi:10.1128/MMBR.68.4.686-691.2004](#). [ISSN 1092-2172](#). [PMC 539005](#). [PMID 15590780](#).
177. [^] [Nealson, Kenneth H.](#) (January 1999). "Post-Viking microbiology: new approaches, new data, new insights". *Origins of Life and Evolution of Biospheres*. **29** (1): 73–93. [Bibcode:1999OLEB...29...73N](#). [doi:10.1023/A:1006515817767](#). [ISSN 0169-6149](#). [PMID 11536899](#). [S2CID 12289639](#).
178. [^] [Buckling, Angus](#); [MacLean, R. Craig](#); [Brockhurst, Michael A.](#); [Colegrave, Nick](#) (February 12, 2009). "The Beagle in a bottle". *Nature*. **457** (7231): 824–829. [Bibcode:2009Natur.457..824B](#). [doi:10.1038/nature07892](#). [ISSN 0028-0836](#). [PMID 19212400](#). [S2CID 205216404](#).
179. [^] [Elena, Santiago F.](#); [Lenski, Richard E.](#) (June 2003). "Evolution experiments with microorganisms: the dynamics and genetic bases of adaptation". *Nature Reviews Genetics*. **4** (6): 457–469. [doi:10.1038/nrg1088](#). [ISSN 1471-0056](#). [PMID 12776215](#). [S2CID 209727](#).
180. [^] [Mayr 1982](#), p. 483: "Adaptation... could no longer be considered a static condition, a product of a creative past and became instead a continuing dynamic process."
181. [^] The sixth edition of the *Oxford Dictionary of Science* (2010) defines *adaptation* as "Any change in the structure or functioning of successive generations of a population that makes it better suited to its environment."
182. [^] [Orr, H. Allen](#) (February 2005). "The genetic theory of adaptation: a brief history". *Nature Reviews Genetics*. **6** (2): 119–127. [doi:10.1038/nrg1523](#). [ISSN 1471-0056](#). [PMID 15716908](#). [S2CID 17772950](#).
183. [^] [Dobzhansky 1968](#), pp. 1–34
184. [^] [Dobzhansky 1970](#), pp. 4–6, 79–82, 84–87
185. [^] [Dobzhansky, Theodosius](#) (March 1956). "Genetics of Natural Populations. XXV. Genetic Changes in Populations of *Drosophila pseudoobscura* and *Drosophila persimilis* in Some Localities in California". *Evolution*. **10** (1): 82–92. [doi:10.2307/2406099](#). [ISSN 0014-3820](#). [JSTOR 2406099](#).
186. [^] [Nakajima, Akira](#); [Sugimoto, Yohko](#); [Yoneyama, Hiroshi](#); [Nakae, Taiji](#) (June 2002). "High-Level Fluoroquinolone Resistance in *Pseudomonas aeruginosa* Due to Interplay of the MexAB-OprM Efflux Pump and the DNA Gyrase Mutation". *Microbiology and Immunology*. **46** (6): 391–395. [doi:10.1111/j.1348-0421.2002.tb02711.x](#). [ISSN 1348-0421](#). [PMID 12153116](#). [S2CID 22593331](#).
187. [^] [Blount, Zachary D.](#); [Borland, Christina Z.](#); [Lenski, Richard E.](#) (June 10, 2008). "*Inaugural Article: Historical contingency and the evolution of a key innovation in an experimental population of *Escherichia coli**". *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **105** (23): 7899–7906. [Bibcode:2008PNAS..105.7899B](#). [doi:10.1073/pnas.0803151105](#). [ISSN 0027-8424](#). [PMC 2430337](#). [PMID 18524956](#).
188. [^] [Okada, Hirosuke](#); [Negoro, Seiji](#); [Kimura, Hiroyuki](#); [Nakamura, Shunichi](#) (November 10, 1983). "Evolutionary adaptation of plasmid-encoded enzymes for degrading nylon oligomers". *Nature*. **306**(5939): 203–206. [Bibcode:1983Natur.306..203O](#). [doi:10.1038/306203a0](#). [ISSN 0028-0836](#). [PMID 6646204](#). [S2CID 4364682](#).
189. [^] [Ohno, Susumu](#) (April 1984). "Birth of a unique enzyme from an alternative reading frame of the preexisted, internally repetitious coding sequence". *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **81** (8): 2421–

2425. [Bibcode:1984PNAS...81.2421O](#). [doi:10.1073/pnas.81.8.2421](#). [ISSN 0027-8424](#). [PMC 345072](#). [PMID 6585807](#).
190. [^] Copley, Shelley D. (June 2000). "Evolution of a metabolic pathway for degradation of a toxic xenobiotic: the patchwork approach". *Trends in Biochemical Sciences*. **25** (6): 261–265. [doi:10.1016/S0968-0004\(00\)01562-0](#). [ISSN 0968-0004](#). [PMID 10838562](#).
 191. [^] Crawford, Ronald L.; Jung, Carina M.; Strap, Janice L. (October 2007). "The recent evolution of pentachlorophenol (PCP)-4-monooxygenase (PcpB) and associated pathways for bacterial degradation of PCP". *Biodegradation*. **18** (5): 525–539. [doi:10.1007/s10532-006-9090-6](#). [ISSN 0923-9820](#). [PMID 17123025](#). [S2CID 8174462](#).
 192. [^] Eshel, Ilan (December 1973). "Clone-Selection and Optimal Rates of Mutation". *Journal of Applied Probability*. **10** (4): 728–738. [doi:10.2307/3212376](#). [ISSN 1475-6072](#). [JSTOR 3212376](#).
 193. [^] Altenberg 1995, pp. 205–259
 194. [^] Masel, Joanna; Bergman, Aviv (July 2003). "The evolution of the evolvability properties of the yeast prion [PSI+]". *Evolution*. **57** (7): 1498–1512. [doi:10.1111/j.0014-3820.2003.tb00358.x](#). [ISSN 0014-3820](#). [PMID 12940355](#). [S2CID 30954684](#).
 195. [^] Lancaster, Alex K.; Bardill, J. Patrick; True, Heather L.; Masel, Joanna (February 2010). "The Spontaneous Appearance Rate of the Yeast Prion [PSI+] and Its Implications for the Evolution of the Evolvability Properties of the [PSI+] System". *Genetics*. **184** (2): 393–400. [doi:10.1534/genetics.109.110213](#). [ISSN 0016-6731](#). [PMC 2828720](#). [PMID 19917766](#).
 196. [^] Draghi, Jeremy; Wagner, Günter P. (February 2008). "Evolution of evolvability in a developmental model". *Evolution*. **62** (2): 301–315. [doi:10.1111/j.1558-5646.2007.00303.x](#). [ISSN 0014-3820](#). [PMID 18031304](#). [S2CID 11560256](#).
 197. [^] [Jump up to:^{a b}](#) Bejder, Lars; Hall, Brian K. (November 2002). "Limbs in whales and limblessness in other vertebrates: mechanisms of evolutionary and developmental transformation and loss". *Evolution & Development*. **4** (6): 445–458. [doi:10.1046/j.1525-142X.2002.02033.x](#). [ISSN 1520-541X](#). [PMID 12492145](#). [S2CID 8448387](#).
 198. [^] Young, Nathan M.; Hallgrímsson, Benedikt (December 2005). "Serial homology and the evolution of mammalian limb covariation structure". *Evolution*. **59** (12): 2691–2704. [doi:10.1554/05-233.1](#). [ISSN 0014-3820](#). [PMID 16526515](#). [S2CID 198156135](#).
 199. [^] [Jump up to:^{a b}](#) Penny, David; Poole, Anthony (December 1999). "The nature of the last universal common ancestor". *Current Opinion in Genetics & Development*. **9** (6): 672–677. [doi:10.1016/S0959-437X\(99\)00020-9](#). [ISSN 0959-437X](#). [PMID 10607605](#).
 200. [^] Hall, Brian K. (August 2003). "Descent with modification: the unity underlying homology and homoplasy as seen through an analysis of development and evolution". *Biological Reviews*. **78** (3): 409–433. [doi:10.1017/S1464793102006097](#). [ISSN 1464-7931](#). [PMID 14558591](#). [S2CID 22142786](#).
 201. [^] Shubin, Neil; Tabin, Clifford J.; Carroll, Sean B. (February 12, 2009). "Deep homology and the origins of evolutionary novelty". *Nature*. **457** (7231): 818–823. [Bibcode:2009Natur.457..818S](#). [doi:10.1038/nature07891](#). [ISSN 0028-0836](#). [PMID 19212399](#). [S2CID 205216390](#).
 202. [^] [Jump up to:^{a b c}](#) Fong, Daniel F.; Kane, Thomas C.; Culver, David C. (November 1995). "Vestigialization and Loss of Nonfunctional Characters". *Annual Review of Ecology and Systematics*. **26**: 249–268. [doi:10.1146/annurev.es.26.110195.001341](#). [ISSN 1545-2069](#).
 203. [^] ZhaoLei Zhang; Gerstein, Mark (August 2004). "Large-scale analysis of pseudogenes in the human genome". *Current Opinion in Genetics & Development*. **14** (4): 328–335. [doi:10.1016/j.gde.2004.06.003](#). [ISSN 0959-437X](#). [PMID 15261647](#).
 204. [^] Jeffery, William R. (May–June 2005). "Adaptive Evolution of Eye Degeneration in the Mexican Blind Cavefish". *Journal of Heredity*. **96** (3): 185–196. [CiteSeerX 10.1.1.572.6605](#). [doi:10.1093/jhered/esi028](#). [ISSN 0022-1503](#). [PMID 15653557](#).
 205. [^] Maxwell, Erin E.; Larsson, Hans C.E. (May 2007). "Osteology and myology of the wing of the Emu (*Dromaius novaehollandiae*) and its bearing on the evolution of vestigial structures". *Journal of*

- Morphology*. **268** (5): 423–441. doi:10.1002/jmor.10527. ISSN 0362-2525. PMID 17390336. S2CID 12494187.
206. ^ van der Kooi, Casper J.; Schwander, Tanja (November 2014). "On the fate of sexual traits under asexuality" (PDF). *Biological Reviews*. **89** (4): 805–819. doi:10.1111/brv.12078. ISSN 1464-7931. PMID 24443922. S2CID 33644494. Archived (PDF) from the original on 2015-07-23. Retrieved 2015-08-05.
 207. ^ Silvestri, Anthony R., Jr.; Singh, Iqbal (April 2003). "The unresolved problem of the third molar: Would people be better off without it?". *Journal of the American Dental Association*. **134** (4): 450–455. doi:10.14219/jada.archive.2003.0194. ISSN 0002-8177. PMID 12733778. Archived from the original on 2014-08-23.
 208. ^ Coyne 2009, p. 62
 209. ^ Darwin 1872, pp. 101, 103
 210. ^ Gray 2007, p. 66
 211. ^ Coyne 2009, pp. 85–86
 212. ^ Stevens 1982, p. 87
 213. ^ Jump up to:^a ^b Gould 2002, pp. 1235–1236.
 214. ^ Pallen, Mark J.; Matzke, Nicholas J. (October 2006). "From The Origin of Species to the origin of bacterial flagella" (PDF). *Nature Reviews Microbiology* (PDF). **4** (10): 784–790. doi:10.1038/nrmicro1493. ISSN 1740-1526. PMID 16953248. S2CID 24057949. Archived from the original (PDF) on 2014-12-26. Retrieved 2014-12-25.
 215. ^ Clements, Abigail; Bursac, Dejan; Gatsos, Xenia; et al. (September 15, 2009). "The reducible complexity of a mitochondrial molecular machine". *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **106** (37): 15791–15795. Bibcode:2009PNAS..10615791C. doi:10.1073/pnas.0908264106. ISSN 0027-8424. PMC 2747197. PMID 19717453.
 216. ^ Piatigorsky et al. 1994, pp. 241–250
 217. ^ Wistow, Graeme (August 1993). "Lens crystallins: gene recruitment and evolutionary dynamism". *Trends in Biochemical Sciences*. **18** (8): 301–306. doi:10.1016/0968-0004(93)90041-K. ISSN 0968-0004. PMID 8236445.
 218. ^ Johnson, Norman A.; Porter, Adam H. (November 2001). "Toward a new synthesis: population genetics and evolutionary developmental biology". *Genetica*. **112–113** (1): 45–58. doi:10.1023/A:1013371201773. ISSN 0016-6707. PMID 11838782. S2CID 1651351.
 219. ^ Baguñà, Jaume; Garcia-Fernàndez, Jordi (2003). "Evo-Devo: the long and winding road". *The International Journal of Developmental Biology*. **47** (7–8): 705–713. ISSN 0214-6282. PMID 14756346. Archived from the original on 2014-11-28.
 - Love, Alan C. (March 2003). "Evolutionary Morphology, Innovation and the Synthesis of Evolutionary and Developmental Biology". *Biology and Philosophy*. **18** (2): 309–345. doi:10.1023/A:1023940220348. ISSN 0169-3867. S2CID 82307503.
 220. ^ Allin, Edgar F. (December 1975). "Evolution of the mammalian middle ear". *Journal of Morphology*. **147** (4): 403–437. doi:10.1002/jmor.1051470404. ISSN 0362-2525. PMID 1202224. S2CID 25886311.
 221. ^ Harris, Matthew P.; Hasso, Sean M.; Ferguson, Mark W.J.; Fallon, John F. (February 21, 2006). "The Development of Archosaurian First-Generation Teeth in a Chicken Mutant". *Current Biology*. **16** (4): 371–377. doi:10.1016/j.cub.2005.12.047. ISSN 0960-9822. PMID 16488870. S2CID 15733491.
 222. ^ Carroll, Sean B. (July 11, 2008). "Evo-Devo and an Expanding Evolutionary Synthesis: A Genetic Theory of Morphological Evolution". *Cell*. **134** (1): 25–36. doi:10.1016/j.cell.2008.06.030. ISSN 0092-8674. PMID 18614008. S2CID 2513041.
 223. ^ Wade, Michael J. (March 2007). "The co-evolutionary genetics of ecological communities". *Nature Reviews Genetics*. **8** (3): 185–195. doi:10.1038/nrg2031. ISSN 1471-0056. PMID 17279094. S2CID 36705246.

224. [^] Geffeney, Shana; Brodie, Edmund D., Jr.; Ruben, Peter C.; Brodie, Edmund D., III (August 23, 2002). "Mechanisms of Adaptation in a Predator-Prey Arms Race: TTX-Resistant Sodium Channels". *Science*. **297** (5585): 1336–1339. [Bibcode:2002Sci...297.1336G](#). [doi:10.1126/science.1074310](#). [ISSN 0036-8075](#). [PMID 12193784](#). [S2CID 8816337](#).
 - Brodie, Edmund D., Jr.; Ridenhour, Benjamin J.; Brodie, Edmund D., III (October 2002). "The evolutionary response of predators to dangerous prey: hotspots and coldspots in the geographic mosaic of coevolution between garter snakes and newts". *Evolution*. **56** (10): 2067–2082. [doi:10.1554/0014-3820\(2002\)056\[2067:teropt\]2.0.co;2](#). [ISSN 0014-3820](#). [PMID 12449493](#).
 - Carroll, Sean B. (December 21, 2009). "Whatever Doesn't Kill Some Animals Can Make Them Deadly". *The New York Times*. New York. [ISSN 0362-4331](#). Archived from the original on 2015-04-23. Retrieved 2014-12-26.
225. [^] Sachs, Joel L. (September 2006). "Cooperation within and among species". *Journal of Evolutionary Biology*. **19** (5): 1415–1418, discussion 1426–1436. [doi:10.1111/j.1420-9101.2006.01152.x](#). [ISSN 1010-061X](#). [PMID 16910971](#). [S2CID 4828678](#).
 - Nowak, Martin A. (December 8, 2006). "Five Rules for the Evolution of Cooperation". *Science*. **314** (5805): 1560–1563. [Bibcode:2006Sci...314.1560N](#). [doi:10.1126/science.1133755](#). [ISSN 0036-8075](#). [PMC 3279745](#). [PMID 17158317](#).
226. [^] Paszkowski, Uta (August 2006). "Mutualism and parasitism: the yin and yang of plant symbioses". *Current Opinion in Plant Biology*. **9** (4): 364–370. [doi:10.1016/j.pbi.2006.05.008](#). [ISSN 1369-5266](#). [PMID 16713732](#).
227. [^] Hause, Bettina; Fester, Thomas (May 2005). "Molecular and cell biology of arbuscular mycorrhizal symbiosis". *Planta*. **221** (2): 184–196. [doi:10.1007/s00425-004-1436-x](#). [ISSN 0032-0935](#). [PMID 15871030](#). [S2CID 20082902](#).
228. [^] Bertram, John S. (December 2000). "The molecular biology of cancer". *Molecular Aspects of Medicine*. **21** (6): 167–223. [doi:10.1016/S0098-2997\(00\)00007-8](#). [ISSN 0098-2997](#). [PMID 11173079](#).
229. [^] Reeve, H. Kern; Hölldobler, Bert (June 5, 2007). "The emergence of a superorganism through intergroup competition". *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **104** (23): 9736–9740. [Bibcode:2007PNAS..104.9736R](#). [doi:10.1073/pnas.0703466104](#). [ISSN 0027-8424](#). [PMC 1887545](#). [PMID 17517608](#).
230. [^] Axelrod, Robert; Hamilton, W. D. (March 27, 1981). "The evolution of cooperation". *Science*. **211** (4489): 1390–1396. [Bibcode:1981Sci...211.1390A](#). [doi:10.1126/science.7466396](#). [ISSN 0036-8075](#). [PMID 7466396](#).
231. [^] Wilson, Edward O.; Hölldobler, Bert (September 20, 2005). "Eusociality: Origin and consequences". *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **102** (38): 13367–1371. [Bibcode:2005PNAS..102.13367W](#). [doi:10.1073/pnas.0505858102](#). [ISSN 0027-8424](#). [PMC 1224642](#). [PMID 16157878](#).
232. [^] ^{Jump up to:^{a b}} Gavrilets, Sergey (October 2003). "Perspective: models of speciation: what have we learned in 40 years?". *Evolution*. **57** (10): 2197–2215. [doi:10.1554/02-727](#). [ISSN 0014-3820](#). [PMID 14628909](#). [S2CID 198158082](#).
233. [^] ^{Jump up to:^{a b c}} de Queiroz, Kevin (May 3, 2005). "Ernst Mayr and the modern concept of species". *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **102**(Suppl. 1): 6600–6607. [Bibcode:2005PNAS..102.6600D](#). [doi:10.1073/pnas.0502030102](#). [ISSN 0027-8424](#). [PMC 1131873](#). [PMID 15851674](#).
234. [^] ^{Jump up to:^{a b}} Ereshefsky, Marc (December 1992). "Eliminative pluralism". *Philosophy of Science*. **59** (4): 671–690. [doi:10.1086/289701](#). [ISSN 0031-8248](#). [JSTOR 188136](#). [S2CID 224829314](#).
235. [^] Mayr 1942, p. 120
236. [^] Fraser, Christophe; Alm, Eric J.; Polz, Martin F.; et al. (February 6, 2009). "The Bacterial Species Challenge: Making Sense of Genetic and Ecological Diversity". *Science*. **323** (5915): 741–

746. [Bibcode:2009Sci...323..741F](#). [doi:10.1126/science.1159388](#). [ISSN 0036-8075](#). [PMID 19197054](#). [S2CID 15763831](#).
237. ^ Short, Roger Valentine (October 1975). "The contribution of the mule to scientific thought". *Journal of Reproduction and Fertility. Supplement* (23): 359–364. [ISSN 0449-3087](#). [OCLC 1639439](#). [PMID 1107543](#).
238. ^ Gross, Briana L.; Rieseberg, Loren H. (May–June 2005). "*The Ecological Genetics of Homoploid Hybrid Speciation*". *Journal of Heredity*. **96** (3): 241–252. [doi:10.1093/jhered/esi026](#). [ISSN 0022-1503](#). [PMC 2517139](#). [PMID 15618301](#).
239. Burke, John M.; Arnold, Michael L. (December 2001). "Genetics and the fitness of hybrids". *Annual Review of Genetics*. **35**: 31–52. [doi:10.1146/annurev.genet.35.102401.085719](#). [ISSN 0066-4197](#). [PMID 11700276](#). [S2CID 26683922](#).
240. ^ Vrijenhoek, Robert C. (April 4, 2006). "*Polyploid Hybrids: Multiple Origins of a Treefrog Species*". *Current Biology*. **16** (7): R245–R247. [doi:10.1016/j.cub.2006.03.005](#). [ISSN 0960-9822](#). [PMID 16581499](#). [S2CID 11657663](#).
241. ^ Rice, William R.; Hostert, Ellen E. (December 1993). "Laboratory Experiments on Speciation: What Have We Learned in 40 Years?". *Evolution*. **47** (6): 1637–1653. [doi:10.1111/j.1558-5646.1993.tb01257.x](#). [ISSN 0014-3820](#). [JSTOR 2410209](#). [PMID 28568007](#). [S2CID 42100751](#).
 - Jiggins, Chris D.; Bridle, Jon R. (March 2004). "Speciation in the apple maggot fly: a blend of vintages?". *Trends in Ecology & Evolution*. **19** (3): 111–114. [doi:10.1016/j.tree.2003.12.008](#). [ISSN 0169-5347](#). [PMID 16701238](#).
 - Boxhorn, Joseph (September 1, 1995). "*Observed Instances of Speciation*". TalkOrigins Archive. Houston, Texas: The TalkOrigins Foundation, Inc. [Archived](#) from the original on 2009-01-22. Retrieved 2008-12-26.
 - Weinberg, James R.; Starczak, Victoria R.; Jörg, Daniele (August 1992). "Evidence for Rapid Speciation Following a Founder Event in the Laboratory". *Evolution*. **46** (4): 1214–1220. [doi:10.2307/2409766](#). [ISSN 0014-3820](#). [JSTOR 2409766](#). [PMID 28564398](#).
242. ^ Herrel, Anthony; Huyghe, Katleen; Vanhooydonck, Bieke; et al. (March 25, 2008). "*Rapid large-scale evolutionary divergence in morphology and performance associated with exploitation of a different dietary resource*". *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **105** (12): 4792–4795. [Bibcode:2008PNAS..105.4792H](#). [doi:10.1073/pnas.0711998105](#). [ISSN 0027-8424](#). [PMC 2290806](#). [PMID 18344323](#).
243. ^ Losos, Jonathan B.; Warhelt, Kenneth I.; Schoener, Thomas W. (May 1, 1997). "Adaptive differentiation following experimental island colonization in *Anolis* lizards". *Nature*. **387** (6628): 70–73. [Bibcode:1997Natur.387...70L](#). [doi:10.1038/387070a0](#). [ISSN 0028-0836](#). [S2CID 4242248](#).
244. ^ Hoskin, Conrad J.; Higgie, Megan; McDonald, Keith R.; Moritz, Craig (October 27, 2005). "Reinforcement drives rapid allopatric speciation". *Nature*. **437** (7063): 1353–1356. [Bibcode:2005Natur.437.1353H](#). [doi:10.1038/nature04004](#). [ISSN 0028-0836](#). [PMID 16251964](#). [S2CID 4417281](#).
245. ^ Templeton, Alan R. (April 1980). "*The Theory of Speciation VIA the Founder Principle*". *Genetics*. **94** (4): 1011–1038. [ISSN 0016-6731](#). [PMC 1214177](#). [PMID 6777243](#). [Archived](#) from the original on 2014-08-23. Retrieved 2014-12-29.
246. ^ Antonovics, Janis (July 2006). "Evolution in closely adjacent plant populations X: long-term persistence of prereproductive isolation at a mine boundary". *Heredity*. **97** (1): 33–37. [doi:10.1038/sj.hdy.6800835](#). [ISSN 0018-067X](#). [PMID 16639420](#). [S2CID 12291411](#).
247. ^ Nosil, Patrik; Crespi, Bernard J.; Gries, Regine; Gries, Gerhard (March 2007). "Natural selection and divergence in mate preference during speciation". *Genetica*. **129** (3): 309–327. [doi:10.1007/s10709-006-0013-6](#). [ISSN 0016-6707](#). [PMID 16900317](#). [S2CID 10808041](#).
248. ^ Savolainen, Vincent; Anstett, Marie-Charlotte; Lexer, Christian; et al. (May 11, 2006). "Sympatric speciation in palms on an oceanic island". *Nature*. **441** (7090): 210–

213. [Bibcode:2006Natur.441..210S](#). [doi:10.1038/nature04566](#). [ISSN 0028-0836](#). [PMID 16467788](#). [S2CID 867216](#).
 - Barluenga, Marta; Stölting, Kai N.; Salzburger, Walter; et al. (February 9, 2006). "*Sympatric speciation in Nicaraguan crater lake cichlid fish*". *Nature*. **439** (7077): 719–723. [Bibcode:2006Natur.439..719B](#). [doi:10.1038/nature04325](#). [ISSN 0028-0836](#). [PMID 16467837](#). [S2CID 3165729](#).
249. ^ Gavrillets, Sergey (March 21, 2006). "The Maynard Smith model of sympatric speciation". *Journal of Theoretical Biology*. **239** (2): 172–182. [doi:10.1016/j.jtbi.2005.08.041](#). [ISSN 0022-5193](#). [PMID 16242727](#).
250. ^ Wood, Troy E.; Takebayashi, Naoki; Barker, Michael S.; et al. (August 18, 2009). "*The frequency of polyploid speciation in vascular plants*". *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **106** (33): 13875–13879. [Bibcode:2009PNAS..10613875W](#). [doi:10.1073/pnas.0811575106](#). [ISSN 0027-8424](#). [PMC 2728988](#). [PMID 19667210](#).
251. ^ Hegarty, Matthew J.; Hiscock, Simon J. (May 20, 2008). "Genomic Clues to the Evolutionary Success of Polyploid Plants". *Current Biology*. **18** (10): R435–R444. [doi:10.1016/j.cub.2008.03.043](#). [ISSN 0960-9822](#). [PMID 18492478](#). [S2CID 1584282](#).
252. ^ Jakobsson, Mattias; Hagenblad, Jenny; Tavaré, Simon; et al. (June 2006). "*A Unique Recent Origin of the Allotetraploid Species Arabidopsis suecica: Evidence from Nuclear DNA Markers*". *Molecular Biology and Evolution*. **23** (6): 1217–1231. [doi:10.1093/molbev/msk006](#). [ISSN 0737-4038](#). [PMID 16549398](#).
253. ^ Säll, Torbjörn; Jakobsson, Mattias; Lind-Halldén, Christina; Halldén, Christer (September 2003). "Chloroplast DNA indicates a single origin of the allotetraploid *Arabidopsis suecica*". *Journal of Evolutionary Biology*. **16** (5): 1019–1029. [doi:10.1046/j.1420-9101.2003.00554.x](#). [ISSN 1010-061X](#). [PMID 14635917](#). [S2CID 29281998](#).
254. ^ Bomblies, Kirsten; Weigel, Detlef (December 2007). "Arabidopsis—a model genus for speciation". *Current Opinion in Genetics & Development*. **17** (6): 500–504. [doi:10.1016/j.gde.2007.09.006](#). [ISSN 0959-437X](#). [PMID 18006296](#).
255. ^ Sémon, Marie; Wolfe, Kenneth H. (December 2007). "Consequences of genome duplication". *Current Opinion in Genetics & Development*. **17** (6): 505–512. [doi:10.1016/j.gde.2007.09.007](#). [ISSN 0959-437X](#). [PMID 18006297](#).
256. ^ Eldredge & Gould 1972, pp. 82–115
257. ^ Benton, Michael J. (April 7, 1995). "Diversification and extinction in the history of life". *Science*. **268** (5207): 52–58. [Bibcode:1995Sci...268...52B](#). [doi:10.1126/science.7701342](#). [ISSN 0036-8075](#). [PMID 7701342](#).
258. ^ Raup, David M. (March 28, 1986). "Biological extinction in Earth history". *Science*. **231** (4745): 1528–1533. [Bibcode:1986Sci...231.1528R](#). [doi:10.1126/science.11542058](#). [ISSN 0036-8075](#). [PMID 11542058](#). [S2CID 23012011](#).
259. ^ Avise, John C.; Hubbell, Stephen P.; Ayala, Francisco J. (August 12, 2008). "*In the light of evolution II: Biodiversity and extinction*". *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **105** (Suppl. 1): 11453–11457. [Bibcode:2008PNAS..10511453A](#). [doi:10.1073/pnas.0802504105](#). [ISSN 0027-8424](#). [PMC 2556414](#). [PMID 18695213](#).
260. ^ Jump up to:^a ^b ^c Raup, David M. (July 19, 1994). "*The role of extinction in evolution*". *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **91** (15): 6758–6763. [Bibcode:1994PNAS...91.6758R](#). [doi:10.1073/pnas.91.15.6758](#). [ISSN 0027-8424](#). [PMC 44280](#). [PMID 8041694](#).
261. ^ Novacek, Michael J.; Cleland, Elsa E. (May 8, 2001). "*The current biodiversity extinction event: scenarios for mitigation and recovery*". *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **98** (10): 5466–5470. [Bibcode:2001PNAS...98.5466N](#). [doi:10.1073/pnas.091093698](#). [ISSN 0027-8424](#). [PMC 33235](#). [PMID 11344295](#).
262. ^ Pimm, Stuart; Raven, Peter; Peterson, Alan; et al. (July 18, 2006). "*Human impacts on the rates of recent, present and future bird extinctions*". *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **103** (29): 10941–

10946. [Bibcode:2006PNAS..10310941P](#). [doi:10.1073/pnas.0604181103](#). ISSN 0027-8424. [PMC 1544153](#). [PMID 16829570](#).
263. ^ [Barnosky, Anthony D.](#); Koch, Paul L.; Feranec, Robert S.; et al. (October 1, 2004). "Assessing the Causes of Late Pleistocene Extinctions on the Continents". *Science*. **306** (5693): 70–75. [Bibcode:2004Sci...306...70B](#). [CiteSeerX 10.1.1.574.332](#). [doi:10.1126/science.1101476](#). ISSN 0036-8075. [PMID 15459379](#). [S2CID 36156087](#).
264. ^ [Lewis, Owen T.](#) (January 29, 2006). "*Climate change, species–area curves and the extinction crisis*". *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. **361** (1465): 163–171. [doi:10.1098/rstb.2005.1712](#). ISSN 0962-8436. [PMC 1831839](#). [PMID 16553315](#).
265. ^ [Jump up to:](#)^{a b} [Stearns & Stearns 1999](#), p. X
266. ^ [Jump up to:](#)^{a b} [Novacek, Michael J.](#) (November 8, 2014). "*Prehistory's Brilliant Future*". *The New York Times*. New York. ISSN 0362-4331. *Archived from the original on 2014-12-29*. Retrieved 2014-12-25.
267. ^ "*Researchers find that Earth may be home to 1 trillion species*". *National Science Foundation*. Arlington County, Virginia. May 2, 2016. *Archived from the original on 2016-05-04*. Retrieved 2016-05-06.
268. ^ [Jablonski, David](#) (May 8, 2001). "*Lessons from the past: Evolutionary impacts of mass extinctions*". *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **98** (10): 5393–5398. [Bibcode:2001PNAS...98.5393J](#). [doi:10.1073/pnas.101092598](#). ISSN 0027-8424. [PMC 33224](#). [PMID 11344284](#).
269. ^ "*Age of the Earth*". *United States Geological Survey*. July 9, 2007. *Archived from the original on 2005-12-23*. Retrieved 2015-05-31.
270. ^ [Dalrymple 2001](#), pp. 205–221
271. ^ [Manhesa, Gérard](#); [Allègre, Claude J.](#); [Dupréa, Bernard](#); [Hamelin, Bruno](#) (May 1980). "Lead isotope study of basic-ultrabasic layered complexes: Speculations about the age of the earth and primitive mantle characteristics". *Earth and Planetary Science Letters*. **47** (3): 370–382. [Bibcode:1980E&PSL..47..370M](#). [doi:10.1016/0012-821X\(80\)90024-2](#). ISSN 0012-821X.
272. ^ [Raven & Johnson 2002](#), p. 68
273. ^ [Jump up to:](#)^{a b} [Borenstein, Seth](#) (19 October 2015). "*Hints of life on what was thought to be desolate early Earth*". *Excite*. Yonkers, NY: *Mindspark Interactive Network*. *Associated Press*. *Archived from the original on 23 October 2015*. Retrieved 8 October 2018.
274. ^ [Bell, Elizabeth A.](#); [Boehnke, Patrick](#); [Harrison, T. Mark](#); [Mao, Wendy L.](#) (November 24, 2015). "*Potentially biogenic carbon preserved in a 4.1 billion-year-old zircon*" (PDF). *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **112** (47): 14518–14521. [Bibcode:2015PNAS..11214518B](#). [doi:10.1073/pnas.1517557112](#). ISSN 0027-8424. [PMC 4664351](#). [PMID 26483481](#). *Archived (PDF) from the original on 2015-11-06*. Retrieved 2015-12-30.
275. ^ [Schouten, Lucy](#) (October 20, 2015). "*When did life first emerge on Earth? Maybe a lot earlier than we thought*". *The Christian Science Monitor*. Boston, Massachusetts: *Christian Science Publishing Society*. ISSN 0882-7729. *Archived from the original on 2016-03-22*. Retrieved 2018-07-11.
276. ^ [Wade, Nicholas](#) (July 25, 2016). "*Meet Luca, the Ancestor of All Living Things*". *The New York Times*. New York: *The New York Times Company*. ISSN 0362-4331. *Archived from the original on July 28, 2016*. Retrieved 2016-07-25.
277. ^ [McKinney 1997](#), p. 110
278. ^ [Mora, Camilo](#); [Tittensor, Derek P.](#); [Adl, Sina](#); et al. (August 23, 2011). "*How Many Species Are There on Earth and in the Ocean?*". *PLOS Biology*. **9** (8): e1001127. [doi:10.1371/journal.pbio.1001127](#). ISSN 1545-7885. [PMC 3160336](#). [PMID 21886479](#).
279. ^ [Miller & Spoolman 2012](#), p. 62
280. ^ [Chapman 2009](#)
281. ^ [Roskov, Y.](#); [Abucay, L.](#); [Orrell, T.](#); [Nicolson, D.](#); et al., eds. (2016). "*Species 2000 & ITIS Catalogue of Life, 2016 Annual Checklist*". *Species 2000*. Leiden, Netherlands: *Naturalis Biodiversity Center*. ISSN 2405-884X. *Archived from the original on 2016-11-12*. Retrieved 2016-11-06.

282. ^ Peretó, Juli (March 2005). *"Controversies on the origin of life"* (PDF). *International Microbiology*. **8** (1): 23–31. *ISSN 1139-6709. PMID 15906258*. Archived from *the original* (PDF) on 2015-08-24.
283. ^ Marshall, Michael (11 November 2020). *"Charles Darwin's hunch about early life was probably right - In a few scrawled notes to a friend, biologist Charles Darwin theorised how life began. Not only was it probably correct, his theory was a century ahead of its time"*. *BBC News*. Retrieved 11 November 2020.
284. ^ Joyce, Gerald F. (July 11, 2002). "The antiquity of RNA-based evolution". *Nature*. **418** (6894): 214–221. *Bibcode:2002Natur.418..214J. doi:10.1038/418214a. ISSN 0028-0836. PMID 12110897. S2CID 4331004*.
285. ^ Trevors, Jack T.; Psenner, Roland (December 2001). *"From self-assembly of life to present-day bacteria: a possible role for nanocells"*. *FEMS Microbiology Reviews*. **25** (5): 573–582. *doi:10.1111/j.1574-6976.2001.tb00592.x. ISSN 1574-6976. PMID 11742692*.
286. ^ Theobald, Douglas L. (May 13, 2010). "A formal test of the theory of universal common ancestry". *Nature*. **465** (7295): 219–222. *Bibcode:2010Natur.465..219T. doi:10.1038/nature09014. ISSN 0028-0836. PMID 20463738. S2CID 4422345*.
287. ^ Baptiste, Eric; Walsh, David A. (June 2005). "Does the 'Ring of Life' ring true?". *Trends in Microbiology*. **13** (6): 256–261. *doi:10.1016/j.tim.2005.03.012. ISSN 0966-842X. PMID 15936656*.
288. ^ Darwin 1859, p. 1
289. ^ Doolittle, W. Ford; Baptiste, Eric (February 13, 2007). *"Pattern pluralism and the Tree of Life hypothesis"*. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **104** (7): 2043–2049. *Bibcode:2007PNAS..104.2043D. doi:10.1073/pnas.0610699104. ISSN 0027-8424. PMC 1892968. PMID 17261804*.
290. ^ Kunin, Victor; Goldovsky, Leon; Darzentas, Nikos; Ouzounis, Christos A. (July 2005). *"The net of life: Reconstructing the microbial phylogenetic network"*. *Genome Research*. **15** (7): 954–959. *doi:10.1101/gr.3666505. ISSN 1088-9051. PMC 1172039. PMID 15965028*.
291. ^ Darwin 1837, p. 25
292. ^ Jablonski, David (June 25, 1999). "The Future of the Fossil Record". *Science*. **284** (5423): 2114–2116. *doi:10.1126/science.284.5423.2114. ISSN 0036-8075. PMID 10381868. S2CID 43388925*.
293. ^ Mason, Stephen F. (September 6, 1984). "Origins of biomolecular handedness". *Nature*. **311** (5981): 19–23. *Bibcode:1984Natur.311...19M. doi:10.1038/311019a0. ISSN 0028-0836. PMID 6472461. S2CID 103653*.
294. ^ Wolf, Yuri I.; Rogozin, Igor B.; Grishin, Nick V.; Koonin, Eugene V. (September 1, 2002). "Genome trees and the tree of life". *Trends in Genetics*. **18** (9): 472–479. *doi:10.1016/S0168-9525(02)02744-0. ISSN 0168-9525. PMID 12175808*.
295. ^ Varki, Ajit; Altheide, Tasha K. (December 2005). "Comparing the human and chimpanzee genomes: searching for needles in a haystack". *Genome Research*. **15** (12): 1746–1758. *CiteSeerX 10.1.1.673.9212. doi:10.1101/gr.3737405. ISSN 1088-9051. PMID 16339373*.
296. ^ Ciccarelli, Francesca D.; Doerks, Tobias; von Mering, Christian; et al. (March 3, 2006). *"Toward Automatic Reconstruction of a Highly Resolved Tree of Life"* (PDF). *Science*. **311** (5765): 1283–1287. *Bibcode:2006Sci...311.1283C. CiteSeerX 10.1.1.381.9514. doi:10.1126/science.1123061. ISSN 0036-8075. PMID 16513982. S2CID 1615592. Archived (PDF) from the original on 2016-03-04*.
297. ^ Jump up to:^a Cavalier-Smith, Thomas (June 29, 2006). *"Cell evolution and Earth history: stasis and revolution"*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. **361** (1470): 969–1006. *doi:10.1098/rstb.2006.1842. ISSN 0962-8436. PMC 1578732. PMID 16754610*.
298. ^ Schopf, J. William (June 29, 2006). *"Fossil evidence of Archaean life"*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. **361**(1470): 869–885. *doi:10.1098/rstb.2006.1834. ISSN 0962-8436. PMC 1578735. PMID 16754604*.

- Altermann, Wladyslaw; Kazmierczak, Józef (November 2003). "Archean microfossils: a reappraisal of early life on Earth". *Research in Microbiology*. **154** (9): 611–617. doi:10.1016/j.resmic.2003.08.006. ISSN 0923-2508. PMID 14596897.
- 299. ^ Schopf, J. William (July 19, 1994). "Disparate rates, differing fates: tempo and mode of evolution changed from the Precambrian to the Phanerozoic". *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **91** (15): 6735–6742. Bibcode:1994PNAS...91.6735S. doi:10.1073/pnas.91.15.6735. ISSN 0027-8424. PMC 44277. PMID 8041691.
- 300. ^ Poole, Anthony M.; Penny, David (January 2007). "Evaluating hypotheses for the origin of eukaryotes". *BioEssays*. **29** (1): 74–84. doi:10.1002/bies.20516. ISSN 0265-9247. PMID 17187354.
- 301. ^ Dyall, Sabrina D.; Brown, Mark T.; Johnson, Patricia J. (April 9, 2004). "Ancient Invasions: From Endosymbionts to Organelles". *Science*. **304** (5668): 253–257. Bibcode:2004Sci...304..253D. doi:10.1126/science.1094884. ISSN 0036-8075. PMID 15073369. S2CID 19424594.
- 302. ^ Martin, William (October 2005). "The missing link between hydrogenosomes and mitochondria". *Trends in Microbiology*. **13**(10): 457–459. doi:10.1016/j.tim.2005.08.005. ISSN 0966-842X. PMID 16109488.
- 303. ^ Lang, B. Franz; Gray, Michael W.; Burger, Gertraud (December 1999). "Mitochondrial genome evolution and the origin of eukaryotes". *Annual Review of Genetics*. **33**: 351–397. doi:10.1146/annurev.genet.33.1.351. ISSN 0066-4197. PMID 10690412.
 - McFadden, Geoffrey Ian (December 1, 1999). "Endosymbiosis and evolution of the plant cell". *Current Opinion in Plant Biology*. **2** (6): 513–519. doi:10.1016/S1369-5266(99)00025-4. ISSN 1369-5266. PMID 10607659.
- 304. ^ DeLong, Edward F.; Pace, Norman R. (August 1, 2001). "Environmental Diversity of Bacteria and Archaea" (PDF). *Systematic Biology*. **50** (4): 470–478. CiteSeerX 10.1.1.321.8828. doi:10.1080/106351501750435040. ISSN 1063-5157. PMID 12116647. Archived (PDF) from the original on 2016-02-22.
- 305. ^ Kaiser, Dale (December 2001). "Building a multicellular organism". *Annual Review of Genetics*. **35**: 103–123. doi:10.1146/annurev.genet.35.102401.090145. ISSN 0066-4197. PMID 11700279. S2CID 18276422.
- 306. ^ Zimmer, Carl (January 7, 2016). "Genetic Flip Helped Organisms Go From One Cell to Many". *The New York Times*. New York. ISSN 0362-4331. Archived from the original on 2016-01-07. Retrieved 2016-01-07.
- 307. ^ Valentine, James W.; Jablonski, David; Erwin, Douglas H. (March 1, 1999). "Fossils, molecules and embryos: new perspectives on the Cambrian explosion". *Development*. **126** (5): 851–859. ISSN 0950-1991. PMID 9927587. Archived from the original on 2015-03-01. Retrieved 2014-12-30.
- 308. ^ Ohno, Susumu (January 1997). "The reason for as well as the consequence of the Cambrian explosion in animal evolution". *Journal of Molecular Evolution*. **44** (Suppl. 1): S23–S27. Bibcode:1997JMoE..44S..23O. doi:10.1007/PL00000055. ISSN 0022-2844. PMID 9071008. S2CID 21879320.
 - Valentine, James W.; Jablonski, David (2003). "Morphological and developmental macroevolution: a paleontological perspective". *The International Journal of Developmental Biology*. **47** (7–8): 517–522. ISSN 0214-6282. PMID 14756327. Archived from the original on 2014-10-24. Retrieved 2014-12-30.
- 309. ^ Waters, Elizabeth R. (December 2003). "Molecular adaptation and the origin of land plants". *Molecular Phylogenetics and Evolution*. **29**(3): 456–463. doi:10.1016/j.ympev.2003.07.018. ISSN 1055-7903. PMID 14615186.
- 310. ^ Mayhew, Peter J. (August 2007). "Why are there so many insect species? Perspectives from fossils and phylogenies". *Biological Reviews*. **82** (3): 425–454. doi:10.1111/j.1469-185X.2007.00018.x. ISSN 1464-7931. PMID 17624962. S2CID 9356614.

311. [^] Carroll, Robert L. (May 2007). "The Palaeozoic Ancestry of Salamanders, Frogs and Caecilians". *Zoological Journal of the Linnean Society*. **150** (Supplement s1): 1–140. doi:10.1111/j.1096-3642.2007.00246.x. ISSN 1096-3642.
312. [^] Wible, John R.; Rougier, Guillermo W.; Novacek, Michael J.; Asher, Robert J. (June 21, 2007). "Cretaceous eutherians and Laurasian origin for placental mammals near the K/T boundary". *Nature*. **447** (7147): 1003–1006. Bibcode:2007Natur.447.1003W. doi:10.1038/nature05854. ISSN 0028-0836. PMID 17581585. S2CID 4334424.
313. [^] Witmer, Lawrence M. (July 28, 2011). "Palaeontology: An icon knocked from its perch". *Nature*. **475** (7357): 458–459. doi:10.1038/475458a. ISSN 0028-0836. PMID 21796198. S2CID 205066360.
314. [^] Bull, James J.; Wichman, Holly A. (November 2001). "Applied evolution". *Annual Review of Ecology and Systematics*. **32**: 183–217. doi:10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114020. ISSN 1545-2069.
315. [^] Doebley, John F.; Gaut, Brandon S.; Smith, Bruce D. (December 29, 2006). "The Molecular Genetics of Crop Domestication". *Cell*. **127** (7): 1309–1321. doi:10.1016/j.cell.2006.12.006. ISSN 0092-8674. PMID 17190597. S2CID 278993.
316. [^] Jäckel, Christian; Kast, Peter; Hilvert, Donald (June 2008). "Protein Design by Directed Evolution". *Annual Review of Biophysics*. **37**: 153–173. doi:10.1146/annurev.biophys.37.032807.125832. ISSN 1936-122X. PMID 18573077.
317. [^] Maher, Brendan (April 8, 2009). "Evolution: Biology's next top model?". *Nature*. **458** (7239): 695–698. doi:10.1038/458695a. ISSN 0028-0836. PMID 19360058. S2CID 41648315.
318. [^] Borowsky, Richard (January 8, 2008). "Restoring sight in blind cavefish". *Current Biology*. **18** (1): R23–R24. doi:10.1016/j.cub.2007.11.023. ISSN 0960-9822. PMID 18177707. S2CID 16967690.
319. [^] Gross, Joshua B.; Borowsky, Richard; Tabin, Clifford J. (January 2, 2009). Barsh, Gregory S. (ed.). "A novel role for Mc1r in the parallel evolution of depigmentation in independent populations of the cavefish *Astyanax mexicanus*". *PLOS Genetics*. **5** (1): e1000326. doi:10.1371/journal.pgen.1000326. ISSN 1553-7390. PMC 2603666. PMID 19119422.
320. [^] Merlo, Lauren M.F.; Pepper, John W.; Reid, Brian J.; Maley, Carlo C. (December 2006). "Cancer as an evolutionary and ecological process". *Nature Reviews Cancer*. **6** (12): 924–935. doi:10.1038/nrc2013. ISSN 1474-175X. PMID 17109012. S2CID 8040576.
321. [^] Pan, Dabo; Weiwei Xue; Wenqi Zhang; et al. (October 2012). "Understanding the drug resistance mechanism of hepatitis C virus NS3/4A to ITMN-191 due to R155K, A156V, D168A/E mutations: a computational study". *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - General Subjects*. **1820** (10): 1526–1534. doi:10.1016/j.bbagen.2012.06.001. ISSN 0304-4165. PMID 22698669.
322. [^] Woodford, Neil; Ellington, Matthew J. (January 2007). "The emergence of antibiotic resistance by mutation". *Clinical Microbiology and Infection*. **13** (1): 5–18. doi:10.1111/j.1469-0691.2006.01492.x. ISSN 1198-743X. PMID 17184282.
323. [^] Labbé, Pierrick; Berticat, Claire; Berthomieu, Arnaud; et al. (November 16, 2007). "Forty Years of Erratic Insecticide Resistance Evolution in the Mosquito *Culex pipiens*". *PLOS Genetics*. **3** (11): e205. doi:10.1371/journal.pgen.0030205. ISSN 1553-7390. PMC 2077897. PMID 18020711.
324. [^] Neve, Paul (October 2007). "Challenges for herbicide resistance evolution and management: 50 years after Harper". *Weed Research*. **47** (5): 365–369. doi:10.1111/j.1365-3180.2007.00581.x. ISSN 0043-1737.
325. [^] Rodríguez-Rojas, Alexandro; Rodríguez-Beltrán, Jerónimo; Couce, Alejandro; Blázquez, Jesús (August 2013). "Antibiotics and antibiotic resistance: A bitter fight against evolution". *International Journal of Medical Microbiology*. **303** (6–7): 293–297. doi:10.1016/j.ijmm.2013.02.004. ISSN 1438-4221. PMID 23517688.
326. [^] Schenk, Martijn F.; Szendro, Ivan G.; Krug, Joachim; de Visser, J. Arjan G.M. (June 28, 2012). "Quantifying the Adaptive Potential of an Antibiotic Resistance Enzyme". *PLOS Genetics*. **8** (6): e1002783. doi:10.1371/journal.pgen.1002783. ISSN 1553-7390. PMC 3386231. PMID 22761587.

327. ^ Read, Andrew F.; Lynch, Penelope A.; Thomas, Matthew B. (April 7, 2009). "How to Make Evolution-Proof Insecticides for Malaria Control". *PLOS Biology*. **7** (4): e1000058. doi:10.1371/journal.pbio.1000058. ISSN 1545-7885. PMC 3279047. PMID 19355786.
328. ^ Fraser, Alex S. (January 18, 1958). "Monte Carlo Analyses of Genetic Models". *Nature*. **181** (4603): 208–209. Bibcode:1958Natur.181..208F. doi:10.1038/181208a0. ISSN 0028-0836. PMID 13504138. S2CID 4211563.
329. ^ Rechenberg 1973
330. ^ Holland 1975
331. ^ Koza 1992
332. ^ Jamshidi, Mo (August 15, 2003). "Tools for intelligent control: fuzzy controllers, neural networks and genetic algorithms". *Philosophical Transactions of the Royal Society A*. **361** (1809): 1781–1808. Bibcode:2003RSPTA.361.1781J. doi:10.1098/rsta.2003.1225. ISSN 1364-503X. PMID 12952685. S2CID 34259612.
333. ^ Browne 2003, pp. 376–379
334. ^ For an overview of the philosophical, religious and cosmological controversies, see:
 - Dennett 1995For the scientific and social reception of evolution in the 19th and early 20th centuries, see:
 - Johnston, Ian C. (1999). "Section Three: The Origins of Evolutionary Theory". ... *And Still We Evolve: A Handbook for the Early History of Modern Science* (3rd revised ed.). Nanaimo, BC: Liberal Studies Department, Malaspina University-College. Archived from the original on 2016-04-16. Retrieved 2015-01-01.
 - Bowler 2003
 - Zuckerkandl, Emile (December 30, 2006). "Intelligent design and biological complexity". *Gene*. **385**: 2–18. doi:10.1016/j.gene.2006.03.025. ISSN 0378-1119. PMID 17011142.
335. ^ Ross, Marcus R. (May 2005). "Who Believes What? Clearing up Confusion over Intelligent Design and Young-Earth Creationism"(PDF). *Journal of Geoscience Education*. **53** (3): 319–323. Bibcode:2005JGeEd..53..319R. CiteSeerX 10.1.1.404.1340. doi:10.5408/1089-9995-53.3.319. ISSN 1089-9995. S2CID 14208021. Archived (PDF) from the original on 2008-05-11. Retrieved 2008-04-28.
336. ^ Hameed, Salman (December 12, 2008). "Bracing for Islamic Creationism" (PDF). *Science*. **322** (5908): 1637–1638. doi:10.1126/science.1163672. ISSN 0036-8075. PMID 19074331. S2CID 206515329. Archived from the original (PDF) on 2014-11-10.
337. ^ Bowler 2003
338. ^ Miller, Jon D.; Scott, Eugenie C.; Okamoto, Shinji (August 11, 2006). "Public Acceptance of Evolution". *Science*. **313** (5788): 765–766. doi:10.1126/science.1126746. ISSN 0036-8075. PMID 16902112. S2CID 152990938.
339. ^ Spergel, David Nathaniel; Verde, Licia; Peiris, Hiranya V.; et al. (2003). "First-Year Wilkinson Microwave Anisotropy Probe (WMAP) Observations: Determination of Cosmological Parameters". *The Astrophysical Journal Supplement Series*. **148** (1): 175–194. arXiv:astro-ph/0302209. Bibcode:2003ApJS..148..175S. doi:10.1086/377226. S2CID 10794058.
340. ^ Wilde, Simon A.; Valley, John W.; Peck, William H.; Graham, Colin M. (January 11, 2001). "Evidence from detrital zircons for the existence of continental crust and oceans on the Earth 4.4 Gyr ago". *Nature*. **409** (6817): 175–178. Bibcode:2001Natur.409..175W. doi:10.1038/35051550. ISSN 0028-0836. PMID 11196637. S2CID 4319774.
341. ^ Branch, Glenn (March 2007). "Understanding Creationism after Kitzmiller". *BioScience*. **57** (3): 278–284. doi:10.1641/B570313. ISSN 0006-3568. S2CID 86665329.
342. ^ Xiaoxing Jin (March 2019). "Translation and transmutation: the Origin of Species in China". *The British Journal for the History of Science*. Cambridge: Cambridge University Press on behalf of The British Society for the History of Science. **52** (1): 117–141. doi:10.1017/S0007087418000808. PMID 30587253. S2CID 58605626.

Bibliography

- [Altenberg, Lee](#) (1995). "Genome growth and the evolution of the genotype-phenotype map". In Banzhaf, Wolfgang; Eeckman, Frank H. (eds.). *Evolution and Biocomputation: Computational Models of Evolution*. Lecture Notes in Computer Science. **899**. Berlin; New York: [Springer-Verlag Berlin Heidelberg](#). pp. 205–259. [CiteSeerX 10.1.1.493.6534](#). [doi:10.1007/3-540-59046-3_11](#). ISBN 978-3-540-59046-0. ISSN 0302-9743. LCCN 95005970. OCLC 32049812.
- [Ayala, Francisco J.; Avise, John C.](#), eds. (2014). *Essential Readings in Evolutionary Biology*. Baltimore, Maryland: Johns Hopkins University Press. ISBN 978-1-4214-1305-1. LCCN 2013027718. OCLC 854285705.
- [Birdsell, John A.; Wills, Christopher](#) (2003). "The Evolutionary Origin and Maintenance of Sexual Recombination: A Review of Contemporary Models". In MacIntyre, Ross J.; Clegg, Michael T. (eds.). *Evolutionary Biology*. Evolutionary Biology. **33**. New York: [Springer Science+Business Media](#). ISBN 978-1-4419-3385-0. ISSN 0071-3260. OCLC 751583918.
- [Bowler, Peter J.](#) (1989). *The Mendelian Revolution: The Emergence of Hereditarian Concepts in Modern Science and Society*. Baltimore, Maryland: Johns Hopkins University Press. ISBN 978-0-8018-3888-0. LCCN 89030914. OCLC 19322402.
- [Bowler, Peter J.](#) (2003). *Evolution: The History of an Idea* (3rd completely rev. and expanded ed.). Berkeley, California: [University of California Press](#). ISBN 978-0-520-23693-6. LCCN 2002007569. OCLC 49824702.
- [Browne, Janet](#) (2003). *Charles Darwin: The Power of Place*. **2**. London: [Pimlico](#). ISBN 978-0-7126-6837-8. LCCN 94006598. OCLC 52327000.
- [Burkhardt, Frederick](#); [Smith, Sydney](#), eds. (1991). *The Correspondence of Charles Darwin. The Correspondence of Charles Darwin*. **7**: 1858–1859. Cambridge: [Cambridge University Press](#). ISBN 978-0-521-38564-0. LCCN 84045347. OCLC 185662993.
- [Carroll, Sean B.](#); [Grenier, Jennifer K.](#); [Weatherbee, Scott D.](#) (2005). *From DNA to Diversity: Molecular Genetics and the Evolution of Animal Design* (2nd ed.). Malden, Massachusetts: [Blackwell Publishing](#). ISBN 978-1-4051-1950-4. LCCN 2003027991. OCLC 53972564.
- [Chapman, Arthur D.](#) (2009). *Numbers of Living Species in Australia and the World* (2nd ed.). Canberra: [Department of the Environment, Water, Heritage and the Arts: Australian Biological Resources Study](#). ISBN 978-0-642-56860-1. OCLC 780539206. Archived from the original on 2016-12-25. Retrieved 2016-11-06.
- [Coyne, Jerry A.](#) (2009). *Why Evolution is True*. New York: [Viking](#). ISBN 978-0-670-02053-9. LCCN 2008033973. OCLC 233549529.
- [Cracraft, Joel](#); [Bybee, Rodger W.](#), eds. (2005). *Evolutionary Science and Society: Educating a New Generation* (PDF). Colorado Springs, Colorado: [Biological Sciences Curriculum Study](#). ISBN 978-1-929614-23-3. OCLC 64228003. Archived from the original (PDF) on 2015-07-18. Retrieved 2014-12-06. "Revised Proceedings of the BSCS, AIBS Symposium November 2004, Chicago, Illinois"
- [Dalrymple, G. Brent](#) (2001). "The age of the Earth in the twentieth century: a problem (mostly) solved". In [Lewis, C.L.E.](#); [Knell, S.J.](#) (eds.). *The Age of the Earth: from 4004 BC to AD 2002*. Geological Society, London, Special Publications. Geological Society Special Publication. **190**. pp. 205–221. [Bibcode:2001GSLSP.190..205D](#). [doi:10.1144/gsl.sp.2001.190.01.14](#). ISBN 978-1-86239-093-5. LCCN 2003464816. OCLC 48570033. S2CID 130092094.
- [Darwin, Charles](#) (1837). "B" Notebook. The notebook is available from [The Complete Work of Charles Darwin Online](#). Retrieved 2019-10-09.
- [Darwin, Charles](#) (1859). *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*(1st ed.). London: [John Murray](#). LCCN 06017473. OCLC 741260650. The book is available from [The Complete Work of Charles Darwin Online](#). Retrieved 2014-11-21.
- [Darwin, Charles](#) (1872). *The Expression of the Emotions in Man and Animals*. London: [John Murray](#). LCCN 04002793. OCLC 1102785.

- Darwin, Francis, ed. (1909). *The foundations of The origin of species, a sketch written in 1842* (PDF). Cambridge: Printed at the University Press. LCCN 61057537. OCLC 1184581. Retrieved 2014-11-27.
- Dawkins, Richard (1990). *The Blind Watchmaker*. Penguin Science. London: Penguin Books. ISBN 978-0-14-014481-9. OCLC 60143870.
- Dennett, Daniel (1995). *Darwin's Dangerous Idea: Evolution and the Meanings of Life*. New York: Simon & Schuster. ISBN 978-0-684-80290-9. LCCN 94049158. OCLC 31867409.
- Dobzhansky, Theodosius (1968). "On Some Fundamental Concepts of Darwinian Biology". In Dobzhansky, Theodosius; Hecht, Max K.; Steere, William C. (eds.). *Evolutionary Biology*. Volume 2 (1st ed.). New York: Appleton-Century-Crofts. pp. 1–34. doi:10.1007/978-1-4684-8094-8_1. ISBN 978-1-4684-8096-2. OCLC 24875357.
- Dobzhansky, Theodosius (1970). *Genetics of the Evolutionary Process*. New York: Columbia University Press. ISBN 978-0-231-02837-0. LCCN 72127363. OCLC 97663.
- Eldredge, Niles; Gould, Stephen Jay (1972). "Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism". In Schopf, Thomas J.M. (ed.). *Models in Paleobiology*. San Francisco, California: Freeman, Cooper. ISBN 978-0-87735-325-6. LCCN 72078387. OCLC 572084.
 - Eldredge, Niles (1985). *Time Frames: The Rethinking of Darwinian Evolution and the Theory of Punctuated Equilibria*. New York: Simon & Schuster. ISBN 978-0-671-49555-8. LCCN 84023632. OCLC 11443805.
- Ewens, Warren J. (2004). *Mathematical Population Genetics. Interdisciplinary Applied Mathematics. I. Theoretical Introduction* (2nd ed.). New York: Springer-Verlag New York. ISBN 978-0-387-20191-7. LCCN 2003065728. OCLC 53231891.
- Fisher, Ronald A. (1930). *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford: The Clarendon Press. ISBN 978-0-19-850440-5. LCCN 30029177. OCLC 18500548.
- Futuyma, Douglas J. (2004). "The Fruit of the Tree of Life: Insights into Evolution and Ecology". In Cracraft, Joel; Donoghue, Michael J. (eds.). *Assembling the Tree of Life*. Oxford; New York: Oxford University Press. ISBN 978-0-19-517234-8. LCCN 2003058012. OCLC 61342697. "Proceedings of a symposium held at the American Museum of Natural History in New York, 2002."
- Futuyma, Douglas J. (2005). *Evolution*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates. ISBN 978-0-87893-187-3. LCCN 2004029808. OCLC 57311264.
- Futuyma, Douglas J.; Kirkpatrick, Mark (2017). *Evolution* (Fourth ed.). Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates. ISBN 978-1-60535-605-1. LCCN 2017000562. OCLC 969439375.
- Gould, Stephen Jay (2002). *The Structure of Evolutionary Theory*. Cambridge, Massachusetts: Belknap Press of Harvard University Press. ISBN 978-0-674-00613-3. LCCN 2001043556. OCLC 47869352.
- Gray, Peter (2007). *Psychology* (5th ed.). New York: Worth Publishers. ISBN 978-0-7167-0617-5. LCCN 2006921149. OCLC 76872504.
- Hall, Brian K.; Hallgrímsson, Benedikt (2008). *Strickberger's Evolution* (4th ed.). Sudbury, Massachusetts: Jones and Bartlett Publishers. ISBN 978-0-7637-0066-9. LCCN 2007008981. OCLC 85814089.
- Hennig, Willi (1999) [Originally published 1966 (reprinted 1979); translated from the author's unpublished revision of *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*, published in 1950]. *Phylogenetic Systematics*. Translation by D. Dwight Davis and Rainer Zangerl; foreword by Donn E. Rosen, Gareth Nelson, and Colin Patterson (Reissue ed.). Urbana, Illinois: University of Illinois Press. ISBN 978-0-252-06814-0. LCCN 78031969. OCLC 722701473.
- Holland, John H. (1975). *Adaptation in Natural and Artificial Systems: An Introductory Analysis with Applications to Biology, Control, and Artificial Intelligence*. Ann Arbor, Michigan: University of Michigan Press. ISBN 978-0-472-08460-9. LCCN 74078988. OCLC 1531617.
- Jablonka, Eva; Lamb, Marion J. (2005). *Evolution in Four Dimensions: Genetic, Epigenetic, Behavioral, and Symbolic Variation in the History of Life*. Illustrations by Anna Zeligowski. Cambridge, Massachusetts: MIT Press. ISBN 978-0-262-10107-3. LCCN 2004058193. OCLC 61896061.
- Kampourakis, Kostas (2014). *Understanding Evolution*. Cambridge; New York: Cambridge University Press. ISBN 978-1-107-03491-4. LCCN 2013034917. OCLC 855585457.

- *Kirk, Geoffrey; Raven, John; Schofield, Malcolm* (1983). *The Presocratic Philosophers: A Critical History with a Selection of Texts* (2nd ed.). Cambridge; New York: Cambridge University Press. ISBN 978-0-521-27455-5. LCCN 82023505. OCLC 9081712.
- *Koza, John R.* (1992). *Genetic Programming: On the Programming of Computers by Means of Natural Selection. Complex Adaptive Systems*. Cambridge, Massachusetts: MIT Press. ISBN 978-0-262-11170-6. LCCN 92025785. OCLC 26263956.
- *Lamarck, Jean-Baptiste* (1809). *Philosophie Zoologique*. Paris: Dentu et L'Auteur. OCLC 2210044. *Philosophie zoologique* (1809) at the Internet Archive. Retrieved 2014-11-29.
- *Lane, David H.* (1996). *The Phenomenon of Teilhard: Prophet for a New Age* (1st ed.). Macon, Georgia: Mercer University Press. ISBN 978-0-86554-498-7. LCCN 96008777. OCLC 34710780.
- *Levinson, Gene* (2019). *Rethinking Evolution: The Revolution That's Hiding in Plain Sight*. Hackensack, New Jersey: World Scientific. ISBN 978-1-78634-726-8. LCCN 2019013762. OCLC 1138095098.
- *Lucretius*. "Book V, lines 855–877". *De Rerum Natura*. Perseus Digital Library. Edited and translated by William Ellery Leonard (1916). Medford/Somerville, Massachusetts: Tufts University. OCLC 33233743. Archived from the original on 2014-09-04. Retrieved 2014-11-25.
- *Mason, Stephen F.* (1962). *A History of the Sciences*. Collier Books. Science Library, CS9 (New rev. ed.). New York: Collier Books. LCCN 62003378. OCLC 568032626.
- *Maynard Smith, John* (1978). *The Evolution of Sex*. Cambridge; New York: Cambridge University Press. ISBN 978-0-521-29302-0. LCCN 77085689. OCLC 3413793.
- *Maynard Smith, John* (1998). "The Units of Selection". In Bock, Gregory R.; Goode, Jamie A. (eds.). *The Limits of Reductionism in Biology*. Novartis Foundation Symposium. Novartis Foundation Symposia. **213**. Chichester; New York: John Wiley & Sons. pp. 203–221. doi:10.1002/9780470515488.ch15. ISBN 978-0-471-97770-4. LCCN 98002779. OCLC 38311600. PMID 9653725. "Papers from the Symposium on the Limits of Reductionism in Biology, held at the Novartis Foundation, London, May 13–15, 1997."
- *Mayr, Ernst* (1942). *Systematics and the Origin of Species from the Viewpoint of a Zoologist*. Columbia Biological Series. **13**. New York: Columbia University Press. LCCN 43001098. OCLC 766053.
- *Mayr, Ernst* (1982). *The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance*. Translation of John Ray by E. Silk. Cambridge, Massachusetts: Belknap Press. ISBN 978-0-674-36445-5. LCCN 81013204. OCLC 7875904.
- *Mayr, Ernst* (2002) [Originally published 2001; New York: Basic Books]. *What Evolution Is*. Science Masters. London: Weidenfeld & Nicolson. ISBN 978-0-297-60741-0. LCCN 2001036562. OCLC 248107061.
- *McKinney, Michael L.* (1997). "How do rare species avoid extinction? A paleontological view". In Kunin, William E.; Gaston, Kevin J. (eds.). *The Biology of Rarity: Causes and consequences of rare—common differences* (1st ed.). London; New York: Chapman & Hall. ISBN 978-0-412-63380-5. LCCN 96071014. OCLC 36442106.
- *Miller, G. Tyler; Spoolman, Scott E.* (2012). *Environmental Science* (14th ed.). Belmont, California: Brooks/Cole. ISBN 978-1-111-98893-7. LCCN 2011934330. OCLC 741539226. Retrieved 2014-12-27.
- *Moore, Randy; Decker, Mark; Cotner, Sehoya* (2010). *Chronology of the Evolution-Creationism Controversy*. Santa Barbara, California: Greenwood Press/ABC-CLIO. ISBN 978-0-313-36287-3. LCCN 2009039784. OCLC 422757410.
- *Nardon, Paul; Grenier, Anne-Marie* (1991). "Serial Endosymbiosis Theory and Weevil Evolution: The Role of Symbiosis". In Margulis, Lynn; Fester, René (eds.). *Symbiosis as a Source of Evolutionary Innovation: Speciation and Morphogenesis*. Cambridge, Massachusetts: MIT Press. ISBN 978-0-262-13269-5. LCCN 90020439. OCLC 22597587. "Based on a conference held in Bellagio, Italy, June 25–30, 1989"
- *National Academy of Sciences; Institute of Medicine* (2008). *Science, Evolution, and Creationism*. Washington, DC: National Academy Press. ISBN 978-0-309-10586-6. LCCN 2007015904. OCLC 123539346. Retrieved 2014-11-22.
- *Odum, Eugene P.* (1971). *Fundamentals of Ecology* (3rd ed.). Philadelphia, Pennsylvania: Saunders. ISBN 978-0-7216-6941-0. LCCN 76081826. OCLC 154846.

- Okasha, Samir (2006). *Evolution and the Levels of Selection*. Oxford; New York: Oxford University Press. ISBN 978-0-19-926797-2. LCCN 2006039679. OCLC 70985413.
- Panno, Joseph (2005). *The Cell: Evolution of the First Organism*. Facts on File science library. New York: *Facts on File*. ISBN 978-0-8160-4946-2. LCCN 2003025841. OCLC 53901436.
- Piatigorsky, Joram; Kantorow, Marc; Gopal-Srivastava, Rashmi; Tomarev, Stanislav I. (1994). "Recruitment of enzymes and stress proteins as lens crystallins". In Jansson, Bengt; Jönrvall, Hans; Rydberg, Ulf; et al. (eds.). *Toward a Molecular Basis of Alcohol Use and Abuse*. Exs. *Experientia*. **71**. Basel; Boston: *Birkhäuser Verlag*. pp. 241–50. doi:10.1007/978-3-0348-7330-7_24. ISBN 978-3-7643-2940-2. LCCN 94010167. OCLC 30030941. PMID 8032155.
- Pigliucci, Massimo; Müller, Gerd B., eds. (2010). *Evolution, the Extended Synthesis*. Cambridge, Massachusetts: MIT Press. ISBN 978-0-262-51367-8. LCCN 2009024587. OCLC 804875316. Archived from the original on 2015-09-18.
- Pocheville, Arnaud; Danchin, Étienne (2017). "Chapter 3: Genetic assimilation and the paradox of blind variation". In Huneman, Philippe; Walsh, Denis M. (eds.). *Challenging the Modern Synthesis*. New York: Oxford University Press. ISBN 978-0-19-937717-6. LCCN 2017448929. OCLC 1001337947.
- Provine, William B. (1971). *The Origins of Theoretical Population Genetics*. Chicago History of Science and Medicine (2nd ed.). Chicago, Illinois: *University of Chicago Press*. ISBN 978-0-226-68464-2. LCCN 2001027561. OCLC 46660910.
- Raven, Peter H.; Johnson, George B. (2002). *Biology* (6th ed.). Boston, Massachusetts: *McGraw-Hill*. ISBN 978-0-07-112261-0. LCCN 2001030052. OCLC 45806501.
- Ray, John (1686). *Historia Plantarum [History of Plants]*. I. Londini: Typis Mariæ Clark. LCCN agr11000774. OCLC 2126030.
- Rechenberg, Ingo (1973). *Evolutionsstrategie; Optimierung technischer Systeme nach Prinzipien der biologischen Evolution* (PhD thesis). *Problemata* (in German). **15**. Afterword by *Manfred Eigen*. Stuttgart-Bad Cannstatt: Frommann-Holzboog. ISBN 978-3-7728-0373-4. LCCN 74320689. OCLC 9020616.
- Ridley, Mark (2004). *Evolution*. Oxford: Blackwell. ISBN 978-1405103459.
- Stearns, Beverly Peterson; Stearns, Stephen C. (1999). *Watching, from the Edge of Extinction*. New Haven, Connecticut: *Yale University Press*. ISBN 978-0-300-08469-6. LCCN 98034087. OCLC 803522914.
- Stevens, Anthony (1982). *Archetype: A Natural History of the Self*. London: *Routledge & Kegan Paul*. ISBN 978-0-7100-0980-7. LCCN 84672250. OCLC 10458367.
- Voet, Donald; Voet, Judith G.; Pratt, Charlotte W. (2016). *Fundamentals of Biochemistry: Life at the Molecular Level* (Fifth ed.). Hoboken, New Jersey: *John Wiley & Sons*. ISBN 978-1-11-891840-1. LCCN 2016002847. OCLC 939245154.
- West-Eberhard, Mary Jane (2003). *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford; New York: Oxford University Press. ISBN 978-0-19-512235-0. LCCN 2001055164. OCLC 48398911.
- Wiley, E. O.; Lieberman, Bruce S. (2011). *Phylogenetics: Theory and Practice of Phylogenetic Systematics* (2nd ed.). Hoboken, New Jersey: *Wiley-Blackwell*. doi:10.1002/9781118017883. ISBN 978-0-470-90596-8. LCCN 2010044283. OCLC 741259265.
- Wright, Sewall (1984). *Genetic and Biometric Foundations*. *Evolution and the Genetics of Populations*. **1**. Chicago, Illinois: *University of Chicago Press*. ISBN 978-0-226-91038-3. LCCN 67025533. OCLC 246124737.

Further reading

Introductory reading

- Barrett, Paul H.; Weinshank, Donald J.; Gottleber, Timothy T., eds. (1981). *A Concordance to Darwin's Origin of Species, First Edition*. Ithaca, New York: *Cornell University Press*. ISBN 978-0-8014-1319-3. LCCN 80066893. OCLC 610057960.
- Carroll, Sean B. (2005). *Endless Forms Most Beautiful: The New Science of Evo Devo and the Making of the Animal Kingdom*. illustrations by Jamie W. Carroll, Josh P. Klais, Leanne M. Olds (1st ed.). New York: W.W. Norton & Company. ISBN 978-0-393-06016-4. LCCN 2004029388. OCLC 57316841.

- [Charlesworth, Brian; Charlesworth, Deborah](#) (2003). [Evolution: A Very Short Introduction](#). Very Short Introductions. Oxford; New York: Oxford University Press. [ISBN 978-0-19-280251-4](#). [LCCN 2003272247](#). [OCLC 51668497](#).
- Gould, Stephen Jay (1989). [Wonderful Life: The Burgess Shale and the Nature of History](#) (1st ed.). New York: W.W. Norton & Company. [ISBN 978-0-393-02705-1](#). [LCCN 88037469](#). [OCLC 18983518](#).
- [Jones, Steve](#) (1999). [Almost Like a Whale: The Origin of Species Updated](#). London; New York: [Doubleday](#). [ISBN 978-0-385-40985-8](#). [LCCN 2002391059](#). [OCLC 41420544](#).
 - — (2000). [Darwin's Ghost: The Origin of Species Updated](#) (1st ed.). New York: [Random House](#). [ISBN 978-0-375-50103-6](#). [LCCN 99053246](#). [OCLC 42690131](#). American version.
- Mader, Sylvia S. (2007). Biology. Significant contributions by Murray P. Pendarvis (9th ed.). Boston, Massachusetts: [McGraw-Hill Higher Education](#). [ISBN 978-0-07-246463-4](#). [LCCN 2005027781](#). [OCLC 61748307](#).
- Maynard Smith, John (1993). [The Theory of Evolution](#) (Canto ed.). Cambridge; New York: Cambridge University Press. [ISBN 978-0-521-45128-4](#). [LCCN 93020358](#). [OCLC 27676642](#).
- Pallen, Mark J. (2009). [The Rough Guide to Evolution](#). Rough Guides Reference Guides. London; New York: [Rough Guides](#). [ISBN 978-1-85828-946-5](#). [LCCN 2009288090](#). [OCLC 233547316](#).

Advanced reading

- [Barton, Nicholas H.; Briggs, Derek E.G.; Eisen, Jonathan A.; et al.](#) (2007). [Evolution](#). Cold Spring Harbor, New York: Cold Spring Harbor Laboratory Press. [ISBN 978-0-87969-684-9](#). [LCCN 2007010767](#). [OCLC 86090399](#).
- Coyne, Jerry A.; [Orr, H. Allen](#) (2004). [Speciation](#). Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates. [ISBN 978-0-87893-089-0](#). [LCCN 2004009505](#). [OCLC 55078441](#).
- [Bergstrom, Carl T.](#); Dugatkin, Lee Alan (2012). [Evolution](#) (1st ed.). New York: W.W. Norton & Company. [ISBN 978-0-393-91341-5](#). [LCCN 2011036572](#). [OCLC 729341924](#).
- Hall, Brian K.; Olson, Wendy, eds. (2003). [Keywords and Concepts in Evolutionary Developmental Biology](#). Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press. [ISBN 978-0-674-00904-2](#). [LCCN 2002192201](#). [OCLC 50761342](#).
- [Kauffman, Stuart A.](#) (1993). [The Origins of Order: Self-organization and Selection in Evolution](#). New York; Oxford: Oxford University Press. [ISBN 978-0-19-507951-7](#). [LCCN 91011148](#). [OCLC 895048122](#).
- Maynard Smith, John; [Szathmáry, Eörs](#) (1995). [The Major Transitions in Evolution](#). Oxford; New York: W.H. Freeman Spektrum. [ISBN 978-0-7167-4525-9](#). [LCCN 94026965](#). [OCLC 30894392](#).
- Mayr, Ernst (2001). [What Evolution Is](#). New York: Basic Books. [ISBN 978-0-465-04426-9](#). [LCCN 2001036562](#). [OCLC 47443814](#).
- [Minelli, Alessandro](#) (2009). [Forms of Becoming: The Evolutionary Biology of Development](#). Translation by Mark Epstein. Princeton, New Jersey; Oxford: [Princeton University Press](#). [ISBN 978-0-691-13568-7](#). [LCCN 2008028825](#). [OCLC 233030259](#).