دگرگونی نقش مطالعات تکوین (نمو جنینی) در زیست‌شناسی تکاملی

عطا کالیراد
موسسه ماکس پلانک برای زیست شناسی در توبینگن، آلمان
ata.kalirad@tuebingen.mpg.de
نامه علوم پایه شماره ۱۴، پاییز و زمستان ۱۴۰۳

چکیده

نقش فرآیند تکوین در زیست‌شناسی تکاملی مدرن بسیار کم‌رنگ است و تقریباً تمامی مدل‌های تکاملی رایج، برای ساده‌سازی تکوین را از صورت‌بندی خود حذف می‌کنند. اما تاریخ زیست‌شناسی تکاملی و ژنتیک تا میانه قرن بیستم نقش پررنگ برای تکوین قائل بود و بسیاری فهم فرآیند تکوین را کلید درک وراثت می‌دانستند. در یادداشت زیر، به دگرگونی تاریخی که منجر به کم‌رنگی تکوین در زیست‌شناسی تکاملی شده می‌پردازم و به دگرگونی معنای واژگان به سبب این تغییر نگرش اشاره می‌کنم. به نظر می‌رسد که پژوهش‌های کنونی در باب میانکنش فرآیندهای تکوینی در تولید تنوع زیستی راه را بر درآمیختن زیست شناسی تکاملی و تکوین فرآهم کرده باشد.

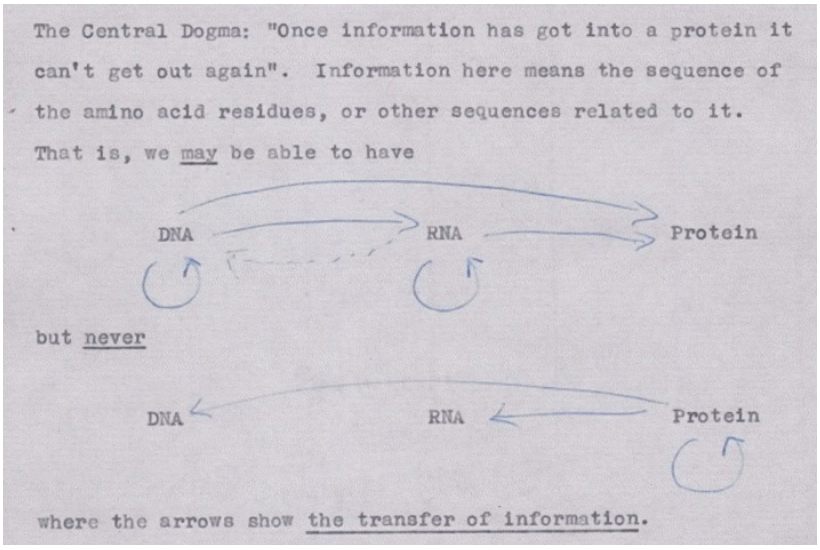
کلیدواژگان: زیست شناسی تکاملی، تکوین جنینی، اپیژنتیک، اصل مرکزی زیست شناسی مولکولی

پدیداری آنچه تلفیق نوین[1] خوانده می‌شود بدون صورت‌بندی میانی ریاضی تکامل ممکن نبود. اما آنچه چنین صورت‌بندی را میسر کرد، ساده‌سازی اساسی رابطه میان ماهیت وراثت و مجموعه ویژگی‌های ریختی و رفتاری موجود زنده، یعنی رخنمود[2]، بود. درک ژرفای این تغییر در نگرش به موجودات زنده برای زیست‌شناس امروزی بسیار دشوار خواهد بود، چراکه درک و دریافت زیست‌شناسان در نیمه دوم قرن نوزدهم از وراثت اساساً هیچ سنخیتی با آنچه در کتب درسی زیست‌شناسی، تکوین، ژنتیک، و تکامل آموزش داده می‌شود ندارد. کنکاش در باب آنچه زیست‌شناسان قرن نوزدهمی «حقیقتاً» در سر داشتند خود مشکلات اساسی دیگری را پیش خواهد آورد. سوای دشواری پژوهشی فهم راستین آنچه داروین و یا لامارک در باب وراثت می‌پنداشتند (اغلب به سبب محدود بودن منابع، و بویژه در خصوص داروین اظهارات گاهی متناقض در یادداشت‌های شخصی و آثار منتشرشده)، درک راستین دگرگونی اساسی، که شاید برخی آن را حتی نمونه‌ای از دگرگونی ابرانگاره (پارادایم) می‌پندارند، نیز برای زیست‌شناس عصر ما آسان نیست. در طی این دوران پر تب و تاب، اَبَرانگاره‌ای پیشین که یکسره فهم سرشت موجودات زنده را مبتنی بر درک ساز و کارهای تکوینی می‌دانست، جای خود را بر اَبَرانگاره‌ای مولکولی داد که تکوین را صرفاً یکی از بسیار ویژگی‌های موجودات زنده می‌انگارد و جستجوی چیستی حیات را به فهم چگونگی خوانش و بازتولید اطلاعات مورد نیاز برای ساخت موجود زنده – عبارات نگاشته شده به زبان نوکلئوتیدها در توالی دنای موجودات زنده– گره زد. نماد این دیدگاه مولکولی را می‌توان در قالب اصل مرکزی زیست‌شناسی مولکولی[3] یافت. فرانسیس کریک، در یادداشتی شخصی در اکتبر سال ۱۹۵۶ میلادی دیدگاه خود در خصوص این دیدگاه را چنین بیان می‌کند: «وقتی اطلاعات وارد پروتئین شود، دیگر نمی‌تواند از آنجا خارج شود»[4] (تصویر ۱). از آنجا که بخش اصلی آنچه رخنمود یک جاندار را شکل می‌دهد حاصل عملکرد پروتئین‌هاست، چنین تصویری از شارش اطلاعات در موجود زنده جای چندان برای تکوین به عنوان بخشی کلیدی در پدیدآمدن ویژگی که زنده‌بودن خوانده می‌شود ندارد. چنین نگرشی، تکوین‌دانی کل‌نگر چون کنراد وَدینگتن[5] را برآشفت. به عنوان مثال، در واکنش به اظهار چنین دیدگاه به ظاهر فروکاست‌گرایانه‌ای به سرشت موجودات زنده در طی سلسله سخنرانی‌های فرانسیس کریک در دانشگاه واشنگتن که در قالب کتاب «*در باب انسان‌ها و مولکول‌ها*[6]» منتشر شد، ودینگتن چنین

1. Modern synthesis
2. Phenotype
3. Central dogma of molecular biology
۴. کریک بعدها عنوان «فرض پایه‌ای» (Basic assumption) را مناسب‌تر از «باور (دگم)» یافت. باید در نظر داشت که باور بنیادین کریک اساساً متفاوت از رابطه‌ای دنا > رنا > پروتئین است که اغلب به اشتباه به عنوان تعریف این مفهوم به کار می‌رود. این تعریف ناراست نخست توسط جیمز واتسون در کتاب درسی زیست‌شناسی مولکولی ژن (۱۹۵۷) (*Molecular Biology of the Gene*) گنجانده شد. تعریف نخست مبتنی بر شارش اطلاعات است اما تعریف دوم منعکس‌کننده روند سنتز این ماکرومولکول‌های زیستی.
5. Conrad Hal Waddington (1905 – 1975)
۶ *Of Molecules and Men* (۱۹۶۶)؛ عنوانی که نام رمان جان استاین‌بک (*Of Mice and Men*) را در ذهن تداعی می‌کند. در جمله ترجمه‌های فارسی این اثر، این عنوان به «*موش‌ها و آدم‌ها*» ترجمه شده است.

نگاشت که، «آیا [نقد ویتالیسم] تازیانه‌زدن بر اسبی مرده نیست؟ کریک تلاش بسیار می‌کند تا نشان این اسب، لااقل با بی‌رمقی، همچنان نفس می‌کشد. [...] مشکل این است که ویتالیسم را چگونه باید تعریف کرد» (۱).

برای فهم سرچشمه نقد ودینگتن، باید به دوران پیش از کشف مارپیچ دوگانه حیات سفر کرد. دورانی که طی آن تکوین، و نه زیست‌شناسی مولکولی، بهترین روش برای فهم اسرار حیات به نظر می‌رسد.



شکل ۱- یادداشتی انتشارنیافته از فرانسیس کریک تحت عنوان «ایده‌هایی در باب سنتز پروتئین». در این یادداشت، کریک برای نخستین بار مفهوم اصل مرکزی را توضیح می‌دهد. پس از تعریف این باور، او می‌افزاید: « در اینجا مراد از اطلاعات توالی آمینو اسیدها یا توالی‌های دیگر مرتبط به آن است.» پیکان‌ها جهت انتقال اطلاعات را نشان می‌دهند (منبع: https://wellcomecollection.org/works/xmscu3g4)

وراثت از منظر داروین

بزرگ‌ترین دشواری داروین در پی‌ریزی نظریه تکامل، توضیح چگونگی پدیدارشدن تنوع زیستی بود. در نبود یک نظریه وراثت مبسوط، همانگونه که داروین خود متذکر شده بود، «نادانی ما از قوانین تکامل ژرف است»[۱]. منتقدان معاصر داروین نیز از همین منظر بر نظریه داروین خرده گرفتند. به عنوان نمونه، فیلمینگ جنکین[۲] در نقد خود بر منشأ گونه‌ها چنین نگاشت: «نظریه داروین نیازمند آن است که حدی بر تفاوت ممکن میان زادگان و نیاکان نباشد یا، اگر هم حدی وجود داشته باشد، چنان بالا باشد که امکان بیشترین تفاوت میان هر یک از اشکال حیات را بدهد. تنوع مورد نظر، اگر بینهایت نباشد لااقل ناشناخته است.»[۳] پژوهش‌های فرانسیس گالتون در باب وراثت نیز، به ویژه در باب شباهت والدین و فرزندان در انسان، گرچه به ابداع رگراسیون در آمار انجامید، اما گره از ماهیت تنوع ژنتیکی نگشود.

داروین، ناآگاه از آزمایش‌های مندل که ۱۸۶۶ میلادی منتشر شده‌بود[۴]، به صورت‌بندی نظریه‌ای وراثتی خود پرداخت که در نهایت در جلد دوم اثر سترگ داروین -تنوع حیوانات و گیاهان اهلی[۵]- به انتشار درآمد. فرضیه پانژنسیس[۶] گرچه با نظریه‌های مدرن ژنتیکی که در قرن بیستم صورت‌بندی شد چندان سنخیتی ندارد، اما به خوبی دیدگاه قرن نوزدهمی در باب ساختار چنین فرضیه‌ای را روشن می‌کند. ویژگی قابل توجه این نظریه، عدم تمایز+ میان یاخته‌های جنسی و پیکری است و دیگر درهم تنیده بودن تکوین و وراثت. چنین تصوری از وراثت، که میانکنش محیط و جاندار را بخش اساسی شکل‌دهی وراثت می‌پندارد را می‌توان به صورتی دیگر در عقاید لوثر بربنک[۷]، گیاهشناس خودآموخته آمریکایی نیز یافت. بربنک که با پدیدآوردن اشکال جدیدی از گیاهان، من‌جمله سیب‌زمینی، شهرت بسیار یافت وراثت را «صرفاً حاصل جمع همه محیط‌های زیستی که نسل‌های پیشین تجربه‌کرده‌بودند[۸]» می‌پنداشت.

پیشنهاد وایسمان[۹] در اواخر سده نوزدهم در خصوص نقش اساسی یاخته‌های جنسی در وراثت و جدایی یاخته‌های پیکری از این

1. *Origin*, 1859, p.168
2. Henry Charles Fleeming Jenkin
3. Review of The Origin of Species (1867)
4. *Versuche über Pflanzen-Hybriden*
5. The Variation of Animals and Plants Under Domestication(1868)
6. Pangenesis
7. Luther Burbank (1849 – 1926)
8. Luther Burbank, The Training of the Human Plant, 1907, page 68.
9. August Friedrich Leopold Weismann

فرآیند، که به سد وایسمان مشهور شد، عملاً امکان نظری اثر محیط بر وراثت را که شالوده دیدگاه وراثتی قرن نوزدهم بود از بیخ و بن از میان برد. کشف دوباره نظریه مندل، به همراه کشف ساختار فیزیکی ماده وراثتی توسط ساتون[1] و بوورِی[2] در ابتدای قرن بیستم و پیشنهاد مفهوم ژنوتیپ توسط یوهانسون در ۱۹۰۹ میلادی[3]، بستر را برای جداکردن تکوین از وراثت مهیا کرد.

باوجود وزیدن این بادهای مخالف، برخی همچنین در پی اثبات آزمایشگاهی امکان وراثت صفات به سبب اثر محیط بر والدین بودند. در ۱۹۱۹ میلادی، پال کامِرر[4] در وین[5] آزمایش‌های شگفت انگیزی را بر گونه قورباغه اروپایی[6] به انجام رساند که ظاهراً پیشرفت‌های نظری اخیر در باب وراثت را به چالش می‌کشید. در بسیاری از دوزیستان، اندروژن سبب تورم دست‌ها می‌شود که به جلب جفت کمک می‌کند. در گونه مورد مطالعه کامرر، به دلیل خشکی محیط چنین صفتی بروز نی‌کند اما او توانست با انجام آزمایش در دمای بالا، قورباغه‌ها را مجبور به تخم‌گذاری در آب کند و تنها طی سه نسل، زمان بسیار اندک برای بروز جهش، این قورباغه‌ها نیز دچار تورم دست شدند. بررسی‌های گلدوین نوبل[7] اما اشکار کرد که این تورم‌ها چیزی جز رنگ تزریق‌شده به دستان قورباغه نبودند. کامرر که ظاهراً از چنین مسأله ناآگاه بود – گمان می‌رود که شاید دانشجویی با عقایدی همسو با حزب نازی با نمونه‌های او چنین کرده بود – آبروی حرفه‌ای خود را از دست رفته و دید و در نهایت دست به خودکشی زد. (۲)

در دهه ۱۹۳۰ میلادی، ستاره اقبال تکوین در افق نظریه تکامل بیش از پیش افول کرد. عامل اصلی این افول را باید در شرق جستجو کرد، جایی که در سایه استالین ژنتیک شوروی، که لااقل همگام با ژنتیک غرب پیش می‌رفت، اندک اندک به عقب بازگردانده شد. سرنوشت تراژیک نیکولای ایوانوویچ واویلوف[8] در خلال تصفیه دانشگاه و مراکز پژوهشی از ژنتیکدانان «غرب‌زده» در اتحاد جماهیر شوروی نه تنها نشان داد که درآمیختن ایدئولورژی و علم ره به ترکستان می‌برد، بلکه باور به اثر محیط بر ژنتیک را نیز در غرب به باوری پلید بدل کرد. نقش اصلی در پاکسازی ژنتیک شوروی از باورهای غرب‌زده و واپسگرایانه را تروفیم دنیسوویچ لیسنکو[9] بر عهد گرفت. این ژنتیک‌دانا آماتور، تأکید زیست‌شناسی تکاملی بر رقابت میان افراد و چارچوب نظری ژنتیک مدرن، که بر اساس آن محیط مستقیماً بر مواد وراثتی اثر نداشت، را خلاف اصول مارکسیسم می‌پنداشت. آزمایش‌های او در پرورش گیاهان زراعی، که در ایستگاه گیاه‌شناسی در گنجه (جمهوری آذربایجان) در نیمه دهه ۱۹۲۰ میلادی آغاز شد، به دعوی او در خصوص موفقیت در پرورش غلاتی که زمستان‌های سخت را تاب می‌آورند انجامید که در روزنامه رسمی کمیته مرکزی حزب کمونیست شوروی – پراودا – منعکس شد و راه را بر ترقی شتابناک لیسنکو گشود.

کلوپ زیست‌شناسی نظری

با وجود افول اهمیت محیط بر فنوتیپ موجودات زنده و تمرکز روزافزون بر اهمیت علّی ماهیت ژنتیکی، برخی پژوهشگران به پویش در پی ترسیم تصویری کل‌گرایانه در باب ماهیت موجود زنده ادامه دادند. یکی از پژوهشگران برجسته در این پویش، ایوان ایوانوویچ اشمالهاوسِن[10]، متولد کیف در اوکراین کنونی، بود. «نظریه انتخاب پایدارساز[11]» اشمالهاوسن چارچوبی بود برای برجسته‌کردن اهمیت ریخت‌زایی در فرآیند تکامل و اثر انتخاب طبیعی بر پایدارساختن ریخت‌زایی در طی تکامل، به منظور کاهش واریانس محیطی در فنوتیپ به سبب میانکنش محیط و سامانه تکوین. با وجود ترجمه اثر اشمالهاوسن توسط ایزادور دوردیک[12] و ویراست تئودوسیوس دوبژانسکی[13] به زبان انگلیسی[14]، عقاید چندان اثری بر رون تکوین تفکر تکاملی نداشتند، تا جایی که دانش‌آموختگان زیست‌شناسی تکاملی و ژنتیک در عصر ما انتخاب پایدارساز را مترادف اثر انتخاب طبیعی بر توزیع مقادیر یک صفت در یک جمعت می‌پندارند.[15] اشمالهاوسن نیز خود در بحبوحه لیسنکوئیسم در شوروی کرسی استادی خود را از دست داد و روزگارش را در گمنامی سپری کرد.

در انگلستان، گرایش‌های چپ شماری پژوهشگران و رویکرد کل‌نگرانه – در مقابل فروکاست‌گرایی – به شکل‌گیری گروهی منجر شد که سودای انقلاب در زیست‌شناسی را در سر داشت. بانی این گروه، که کلوپ زیست‌شناسی نظری[16] خوانده می‌شد، جوزف هنری ووجِر[17]، که دوستانش او را «سقراط» خطاب می‌کردند بود. ووجر پس از بازگشت از میادین نبرد جنگ جهانی اول به پژوهش در حوزه جنین‌شناسی در کالج دانشگاهی لندن پرداخت اما در طی پژوهش‌هایش اندک‌اندک به پرسش‌های بنیادین زیست‌شناسی علاقمند شد. شکل‌گیری این کلوپ در اوایل دهه ۱۹۳۰ میلادی به

1. Walter Sutton
2. Theodor Boveri
3. Johannsen WL. Elemente der Exakten Erblichkeitslehre. Gustav Fisher, Jena; 1909.
4. Paul Kammerer (1880 - 1926)
5. Biologische Versuchsanstalt Wien
6. *Alytes obstetricans*
7. Gladwyn Kingsley Noble (1894 - 1940)
8. Nikolai Ivanovich Vavilov (1887 - 1943)
9. Trofim Denisovich Lysenko (1898 - 1976)
10. Ivan Ivanovich Schmalhausen (1884 – 1963)
11. The Theory of Stabilizing Selection
12. Isadore Dordick
13. Theodosius Dobzhansky
14. *Factors of Evolution: The Theory of Stabilizing Selection* (1949)
۱۵. به عنوان مثال، انتخاب پایدارساز بر طول نوک پرندگان در یک جمعیت به کاهش شایستگی نوک‌های بسیار کوچک یا بزرگ و بیشینه‌ساختن شایستگی طول‌های حد واسط نوک می‌انجامد.
16. Theoretical Biology Club
17. Joseph Henry Woodger (2 May 1894 – 8 March 1981)

ووجر این امکان را داد تا شماری از همفکران خود در حوزه مختلف علوم را دور یکدیگر جمع کند: افرادی چون جوزف نیدِم[۱] (شیمی‌دان و جنین‌شناس)، کنراد ودینگتون (تکوین و جنین‌شناسی)، دوروتی رینچ[۲] (ریاضی‌دان)، و جوزف بارنل[۳] (شیمی‌دان). این افراد جملگی باورهای کمونیستی با غلظت‌های متفاوت داشتند (بارنل فعال سیاسی و عضو حزب کمونیست بریتانیای کبیر بود و نیدم به سبب عقایدش به ویژه ادعایش مبنی بر استفاده نیروهای آمریکایی از سلاح‌های میکروبی در جنگ کره تا دهه ۱۹۷۰ میلادی در لیست سیاه دولت ایالات متحده جا داشت) و هم‌نظر بودند که باید راه سومی – به جای فروکاست‌گرایی محض و یا باور به وجود نیرویی حیاتی در کالبد موجودات زنده – یافت تا کشف سرشت راستین فرآیندهایی که به موجودات زنده سامان می‌بخشند میسر شود.

درک اهمیت باورهای این گروه و برنامه پژوهشی مورد نظر آنان – با فرض اینکه چنین برنامه وجود داشت – از منظر زیست‌شناسی امروزی بسیار دشوار است، چراکه حتی در میانه قرن بیستم نیز دیدگاه‌هایی که کلوپ زیست‌شناسی نظری از آن دفاع می‌کرد به باور بسیاری از رونق افتاده بودند و تنها شایسته افزوده شدن به فهرست عقایت ناراست تاریخ زیست‌شناسی بودند. با کشف ساختار ماده وراثتی و بدل‌شدن زیست‌شناسی مولکولی به ستون اصلی خیمه زیست‌شناسی نوین، اهمیت زیست‌شناسی تکوینی در توضیح وراثت و تکامل کم‌رنگ شد. به عنوان مثال، گوئینث گودفلد[۴]، تاریخ‌دان بریتانیایی، در ۱۹۶۵ میلادی با جوزف نیدم و کنراد ودینگتون تماس گرفت تا در باب رشد و افول مفهوم سامانگر در دهه ۱۹۳۰ میلادی با این دو مکاتبه کند(۳). کشف سامانگر اشپمان–منگولد[۵] در دهه ۱۹۲۰ میلادی، که پرده از چگونگی تصمیم‌گیری در باب عاقبت یاخته در طی تکوین موجود زنده را اندکی کنار زد، تحولی اساسی در زیست‌شناسی تکوینی را سبب شد و – افزون بر جایزه نوبلی که نصیب هانس اشپمان کرد – مسبب پژوهش‌های بسیار با هدف شناخت ساز و کارهایی که سرنوشت یک یاخته را تعیین می‌کردند شد. پرسش گودفلد انعکاس‌دهنده دگرگونی اساسی علم زیست‌شناسی از دهه ۱۹۲۰ تا دهه ۱۹۶۰ میلادی است. پاسخ ودینگتون به گودفلد به خوبی از سرخوردگی او و زیست‌شناسان هم‌سویی از مسیری که زیست‌شناسی در نیمه دوم قرن بیستم پی گرفت حکایت دارد: «مفهوم سامانگر هرگز افول نکرد ... آنچه افول کرد آدمکی پوشالی بود که شماری زیست‌شناس آمریکایی عَلَم‌کرده‌بودند با این هدف که او را بر زمین بیفکنند.»[۶]

بخشی از کم‌اثری کلوپ زیست‌شناسی نظری در شکل‌دهی مسیر زیست‌شناسی را باید در سوگیری سیاسی این گروه جستجو کرد. کارل پاپر[۷] در یادداشتی پس از درگذشت هنری ووجر نگاشت، تجربه حضورش در جلسات کلوپ زیست‌شناسی نظری را چنین توصیف کرد: «دکتر ویزنِر[۸]، یکی از دوستان دیرینه‌ام که در وین با او آشنا شده‌بودم، که همانند ووجر زیست‌شناسی عملی بود عضو کلوپ زیست‌شناسی نظری بود و از این جهت من نیز در جلسات این گروه حضور یافتم. [...] در آنجا به شدت از خامی سیاسی برنال، وادینگتون و هیالمار لوییس[۹] (یا برداشت من از دیدگاه آنان) جاخوردم چراکه چپ‌گرایی آنان از آن قسمی بود که من سال‌ها پیش‌تر کنار گذاشته‌بودم.» (۴) گرچه چنین چپ‌گرایی عریانی از جانب متفکرین و دانشمندان در دهه ۱۹۳۰ میلادی و به ویژه در طی جنگ جهانی دوم، دورانی که عمو سَم و عمو جو (جوزف استالین) دست در دست هم در مقابل فاشیسم می‌جنگیدند (تصویر ۲)، دلیلی برای انتقاد از آنان نبود، اما پس از پایان جنگ جهانی دوم و پدیدارشدن نظم نوینی پس از جنگ و بدل شدن کمونیسم به عنوان دشمن شماره یک این دوران جدید، علم‌ورزی با چاشنی چپ‌گرایی در ایالات‌متحده و بریتانیا دیگر فعالیتی بی‌خطر به نظر نمی‌آمد.

بحث بر سر آنچه بر سر ژنتیک در شوروی آمده بود پس از پایان جنگ جهانی دوم به خوبی تغییر نگرش به شوروی، و در بعد وسیع‌تر به چپ‌گرایی، را آشکار می‌کند. مجادله میان دوتن از بانیان سنتز نوین تکاملی، جی بی اس هالدین و رولاند فیشر در برنامه «جنجال لیسنکو» رادیو بی‌بی‌سی در نوامبر ۱۹۴۸ نمونه بارزی تغییر جهت وزش بادهای سیاسی این دوره است. گرچه دشمن اصلی لیسنکو به اذعان خود او، ژنتیک «واپسگرایانه» غربی بود، اما افرادی که چندان هم همسو با چارچوب فروکاست‌گرایانه ژنتیک غربی نبودند نیز از گزند لیسنکو در امان نماندند. شاید جالب‌توجه‌ترین این افراد، ایوان ایوانوویچ اشمالهاوسن[۱۰]، ژنتیک‌دان متولد کیف بود که در ۱۹۴۸ به سبب عقاید هم‌سو با مورگان و وایزمن از مقام استادی برکنار شد. مهم‌ترین اثرش، تحت عنوان «*عوامل تکامل: نظریه انتخاب تثبیت کننده*[۱۱]» که در ۱۹۴۶ میلادی به زبان روسی به چاپ رسید، به همت تئودوسیوس دوبژانسکی و ترجمه ایزادور دوردیک[۱۲] در ۱۹۴۹ میلادی به زبان انگلیسی به چاپ رسید.

از انتخاب تثبیت‌کننده تکوین تا انتخاب تثبیت‌کننده ژن‌ها

دگرگونی معنایی دو واژه در نیمه دوم قرن بیستم میلادی به خوبی

1. Noel Needham[۱] (1900 – 1995)
2. Dorothy Maud Wrinch (1894 – 1976)
3. John Desmond Bernal (1901 – 1971)
4. Gwyneth June Goodfield (1927 – 2025)
5. Spemann–Mangold organizer
6. Peterson, The Conquest of Vitalism or the Eclipse of Organicism?, p. 282.
7. Karl Raimund Popper (1902 - 1994)
8. Bertold Paul Wiesner (1901–1972)
9. Hjalmar Lewis
10. Ivan Ivanovich Schmalhausen (1884 – 1963)
11. *Factors of Evolution: The Theory of Stabilizing Selection*
12. Isadore Dordick

انعکاس‌دهنده کم‌رنگ شدن اهمیت زیست‌شناسی تکوینی از منظر زیست‌شناسی تکاملی و ژنتیک مولکوبی است. نخستین واژه در عنوان کتاب اشمالهاوسن یافت می‌شود: «انتخاب تثبیت‌کننده». برای زیست‌شناس عصر ما، انتخاب ثبیت‌کننده معنای سرراست دارد و اشاره به اثر انتخاب طبیعی بر توزیع یک صفت، و در نتیجه ژن‌هایی که سبب آن صفت می‌شوند، دارد. بر اثر انتخاب تثبیت‌کننده، شایستگی مقادیر بیشینه یا کمینه یک صفت شایستی پایین‌تری نثبت به مقادیر متوسط دارند و در نتیجه واریانس توزیع صفت در جمعیت در طی نسل‌ها و بر اثر انتخاب طبیعی کاهش می‌یابد. اما از منظر اشمالهاوسن اثر انتخاب طبیعی بر سامانه تکوینی است که منجر به کانالیزه‌شدن آن در برابر تغییرات محیطی می‌شود، به نحوی که برنامه تکوینی صفت ثابت را می‌آفریند و اشکال متفاوت ناشی از حساسیت سامانه تکوینی به محیط دیگر پدید نمی‌آیند. در منابع میانه قرن بیستم تمایز میان اشکال رخنمودی ناشی از پاسخ سامانه تکوینی به محیط زیست، آنچه موم‌سانی تکوینی[1] و یا پلی‌فینیسم[2]، که مشخصاً به پدیدار شدن تعدادی صفت گسسته در پاسخ محیط اشاره دارد، و پلی‌مورفیسم[3]، یعنی تنوع رخنمودی ناشی از جهش‌های ژنتیکی، داده نمی‌شود.

اپی‌ژنتیک واژه دیگری است که سراسر از منظر معنایی دچار دگرگونی شد. از منظر ودینگتون، علم اپی‌ژنتیک، ترکیب پیشوند یونانی ἐπί به γένεσις، به مطالعه میانکنش ژن‌های و محصولات آنان می‌پردازد که رخنمود را پدید می‌آورند[4]. مراد ودینگتن از میانکنش‌ها همان فرآنید تکوین بود که نقش تفسیر داده‌های ژنتیکی به رخنمودها را برعهده داشت و از منظر او کلیدی‌ترین حلقه در زنجیره میان ژن و رخنمود بود. اما در طی نیمه دوم قرن بیستم، اندک‌اندک نقش تکوین از معنای اپی‌ژنتیک کنار رفت، تا آنجا که در هالیدی یکی از تعاریف اصلی اپی‌ژنتیک را وراثت هسته‌ای که وابسته به تغییرات توالی دنا نیست را دانست. (۵)

آیا تکوین جایگاهی در زیست‌شناسی تکاملی خواهد داشت؟

در این یادداشت، به اختصار به تاریخ تکوین در زیست‌نشاسی تکاملی و کم‌رنگ‌شدن آن در طی قرن بیستم به عنوانی بخش اساس در فهم ما از وراثت پرداختم. اما آیا زمان برای افزودن تکوین به زیست‌شناسی تکاملی رسیده است؟ تصور زیست‌شناسی تکاملی درآمیخته با تکوین شاید برهه کنونی بیش از هر زمان میسر است چراکه اندک‌اندک سازوکارهایی که در پس موم‌سانی تکوینی پنهان‌شده بودند آشکار می‌شوند و با وجود چنین فهم اساسی از ماهیت موم‌سانی تکوینی و وراثت غیر ژنتیکی، درهم‌آمیختن این حقایق دنیای طبیعیت با چارچوب نظری زیست‌شناسی تکاملی بالاخره ممکن است. به عنوان مثال، در نماتدی به نام *Pristionchus pacificus* که بسیار به مدل معروف *Caenorhabditis elegans* می‌ماند، در شرایط محیطی خاص و بدون نیاز به جهش ژنتیکی، کرم بالغ دهانی عریض خواهد داشت که امکان شکار نماندهای دیگر را میسر می‌کند. پژوهش‌های اخیر پرده از چگونگی بروز این نوع از پلی‌فینیسم برداشته و نشان می‌هد که چگونه مولکول‌های رنا به انتقال این صفت از نسلی به نسل دیگر و در نبود محرک محیطی منجر می‌شوند. جالب آنکه می‌توان این صفت را با جهش کانالیزه کرد، به شکلی که پلی‌فنیسم از میان رود و کرم‌ها همواره دهان شکارچی را بروز دهند بدون توجه به شرایط محیط (۶). چنین سناریویی به خوبی نشان می‌دهد که برخلاف تصور برخی که گنجاندن چنین دگرگونی در زیست‌شناسی تکاملی را بازگشت لامارکیسم قلمداد می‌کردند، افزودن تکوین در تکامل قرابت بسیاری با تصور داروین از تکامل در طبیعت دارد. گویی با پیشرفت‌های کنونی بیش‌تر به تصور داروین از وراثت صفات نزدیک شده‌ایم.

منابع

1. Waddington, C. No Vitalism for Crick. *Nature* 216, 202– 203 (1967). https://doi.org/10.1038/216202b0.
2. Aronson, The Case of The Case of the Midwife Toad, *Behaviour Genetics*, 5(2)1975.
3. Peterson, ERIK. "The Conquest of Vitalism or the Eclipse of Organicism? The 1930s Cambridge Organizer Project and the Social Network of Mid-Twentieth-Century Biology." *The British Journal for the History of Science,* vol. 47, no. 2 ,2014, pp. 281–304.
4. Karl Raimund Popper . *The British Journal for the Philosophy of Science*, Sep.,1981, Vol. 32, No.3, pp.328 -330
5. Holliday R., 1994. Epigenetics: an overview. Dev. Genet. 15: 453–457
6. Shiela Pearl Quiobe et al., EBAX1-/ZSWIM8 destabilizes miRNAs, resulting in transgenerational inheritance of a predatory trait.Sci. *Adv.*11,eadu0875(2025).DOI:10.1126/sciadv.adu0875

1. Developmental plasticity
2. Polyphenism
3. Polymorphism
4. Waddington C. H., 1942. The epigenotype. Endeavour1: 18