

فلسفه تحلیلی، شماره سی و هفت، بهار و تابستان ۱۳۹۹، ص ۱۶۱-۱۹۹

تلفیق تکاملی گسترش یافته: تحلیلی فلسفی^۱

محمود مزده خشکنودهانی^۲

دکتری فلسفه‌ی علم، دبیر آموزش و پرورش، تهران، ایران

چکیده

تلفیق تکاملی گسترش یافته نظریه‌ای است که برای افزایش قدرت تبیینی نظریه‌ی تلفیق تکاملی در مقابل پیچیده‌گی‌های تکاملی از یک سو و از دیگر سو توان ارائه‌ی تبیین درباره‌ی کشفیات جدید در زیست‌شناسی تکاملی پیشنهاد شده است. این نظریه در دو بخش مطرح شده که در بخش نخست نیاز به بازنگری و ضرورت گسترش در چارچوب‌های مفهومی حاکم بر این نظریه را داده است. بازنگری چارچوب‌های مفهومی شامل حذف اصل دگمای مرکزی و تعدیل در صورت‌بندی نظریه‌ی ژن‌محوری می‌شود. در بخش دوم ضرورت گسترش در دو نوع تفکر غالب در مبانی نظریه‌ی تلفیق تکاملی مطرح شده است: گسترش تفکر تکامل محور به تفکر تکامل-تکوین محور و پذیرش علیت متقابل بجای علیت یکطرفه. می‌توان با بررسی مهم‌ترین پیش‌فرض‌ها و ادعاهای این نظریه‌ی جدید، برخی از استعاره‌ها، تمثیل‌ها و تعابیر مهم آن را برای تبیین این نظریه معرفی کرد. این که این نظریه‌ی جدید تا چه حد می‌تواند مورد پذیرش قرار گیرد بستگی به آن دارد که بنیان‌گذاران آن از «قابلیت گسترش‌پذیری» چه تعریفی در سر داشته و بیشتر آن را در کدام قسمت اجزای نظریه‌ی تلفیق تکاملی لازم می‌بینند.

کلیدواژه‌ها: تلفیق تکاملی، تلفیق تکاملی گسترش یافته، گسترش‌پذیری، علیت متقابل، چارچوب‌های مفهومی.

۱. تاریخ وصول: ۱۳۹۹/۶/۲۴؛ تاریخ تصویب: ۱۳۹۹/۶/۳۱

۲. پست الکترونیک: yashill_1356_1@yahoo.com

مقدمه

کشف مجدد نظریه‌ی وراثت مندلی در سال ۱۹۰۰ توسط دوریس، اختلاف نظر میان قائلین به تکامل پرشی و تکامل تدریجی در طی دهه‌های ۱۹۲۰ و ۱۹۳۰، ابداع نظریه‌ی تلفیقی در دهه‌های ۱۹۳۰ و ۱۹۴۰ توسط فیشر، هالدین و رایت از جمله تحولات مهم تاریخ تکامل است. در این میان نظریه‌ی تلفیق تکاملی همراه با انتشار کتاب ژنتیک و منشاء گونه‌ها، حمایت استدلال‌های نظری موجود در آن با مدارک آزمایشگاهی، کشف دی ان اے توسط واتسون و کریک در سال ۱۹۵۳، یکه‌تاز عرصه‌ی تکامل شد. بر این مبنا «تلفیق تکاملی» نظریه‌ای است که ادعا شده توانسته بدون هیچ بازنگری عمده‌ای در برابر تمام حملاتی که در پنجاه سال گذشته علیه آن صورت گرفته مقاومت کند و در نتیجه برای دست‌وپنجه نرم کردن با تمام مسائل احتمالی پیش‌رو در زیست‌شناسی تکاملی به قدر کافی جامع است.^۱ نیز کسانی چون سونسون ادعا می‌کنند که: «تلفیق مدرن به‌طور مداوم در حال تکمیل شدن و تطبیق یافتن است و از این لحاظ یک برنامه‌ی کار انعطاف‌پذیر است که از چند اقدام برای جایگزین شدن توسط برنامه‌های دیگر جان سالم به در برده است».^۲

اما دیری نگذشت که زمزمه‌هایی در باب ناکافی بودن، جامع نبودن نظریه‌ی تلفیق تکاملی و یا لزوم بازنگری در آن و حتی در مواردی جایگزینی آن با نظریه‌های رقیب توسط برخی از دانشمندان طراز اول زیست‌شناسی تکاملی به گوش رسید. اظهارنظرهای زیر نمونه‌ای از این دست است: «بازنگری این مفاهیم مبنایی دلالت بر آن دارد که تلفیق تکاملی دیگر قابل اعتماد نیست و یک تلفیق پست مدرن جایگزین آن خواهد شد».^۳

۱. میر، ارنست. چه چیزی زیست‌شناسی را بی‌همتا می‌سازد؟ ترجمه کاوه فیض‌اللهی، انتشارات جهاد دانشگاهی مشهد، ۱۳۸۸ش، ص ۱۳۱.

2. Svensson I. Erik, *On Reciprocal Causation in the Evolutionary Process*, 2018, p.1.

3. Koonin EV., "Darwinian Evolution in the Light of Genomics. Nucleic Acids", *Nucleic Acids Res*, 37, 2009, p.2.

و همچنین: «یافته‌های تجربی در اپی ژنتیک و حوزه‌های مربوطه در پژوهش‌های زیستی نشان می‌دهد که نظریه‌ی تلفیق تکاملی (نو-داروینیسیم) به یک گسترش یا جایگزینی نیاز دارد. احتمال جایگزینی بیش از گسترش است».^۱

بر این اساس نظریه‌ای که به تلفیق تکاملی گسترش یافته شهرت دارد و به اختصار EES^۲ نامیده می‌شود، پیشنهاد شده است. حامیان این نظریه‌ی مدعی‌اند که نظریه‌ی تلفیقی در تبیین یافته‌های جدید زیست‌شناسی و مباحثی هم‌چون وراثت اپی ژنتیکی^۳، انتقال افقی ژن^۴، تکا-تکو^۵، علیت متقابل، ژنومیکس^۶، آشیان سازی^۷، تکامل پذیری^۸، انعطاف پذیری فنوتیپی^۹، وراثت شامل^{۱۰} مستلزم یک گسترش است. تأکید بر این گسترش بیشتر در چارچوب مفهومی حاکم بر نظریه‌ی تلفیق تکاملی است. اگرچه هدف از این مقاله بیشتر معرفی EES است، اما در قسمت بحث به ادعاهای EES پرداخته خواهد شد و با رویکرد ایضاح مفهومی لفظ گسترش یافتگی سعی می‌شود نشان داده شود که پیشنهاد دهندگان این نظریه با چه چالشی ممکن است مواجه شوند.

تعریف EES

هرکدام از حامیان EES سعی کرده‌اند تعریفی از آن ارائه کنند که تقریباً تعاریف داده شده هم پوشانی زیادی با یکدیگر دارند. می‌توان تعریف فشرده شده‌ی زیر را از مجموع

1. Noble, Denis, "Evolution beyond neo-Darwinism: a New Conceptual framework", *The Journal of Experimental Biology*, Published by The Company of Biologists Ltd, 218, 2015, pp.7-13.

2. Extended Evolutionary Synthesis

3. Epigenetic inheritance

4. Horizontal gene transfer

5. Evo-devo

6. Genomics

7. Niche construction

8. evolvability

9. Phenotypic Plasticity

10. Inclusive inheritance

تعاریف داده شده ارائه داد: نظریه‌ای که به دنبال وحدت‌بخشی نظریه‌های تکاملی در مورد ژن‌ها و فرم‌هاست^۱ و به‌عنوان چارچوب نظری پیشنهاد شده است که نظامی چندقطبی از عوامل و روابط علی در فرایندهای تکاملی را شامل شده و در تفسیرهایی که از نقش برخی از عناصر ارائه می‌دهد و نیز در تجمیع مؤلفه‌های جدیدی نظیر فرآیندهای سازنده‌ی تکوین، مکانیسم‌های وراثتی چندگانه^۲، آشیان‌گزینی متقابل^۳ با ES فرق می‌کند^۴ و پیش‌فرض می‌گیرد که تکوین نقشی سازنده دارد، انتخاب طبیعی تنها روشی نیست که تنوع جمعیت‌ها را تغییر می‌دهد، علیت صرفاً یک‌جهته نیست و بجای یک سازوکار وراثت منفرد مدل‌های متنوعی از وراثت بین نسل‌ها وجود دارد.^۵

تاریخچه‌ی EES

اولین زمزمه‌ی لزوم بازنگری نظریه‌ی تلفیقی از اواسط دهه‌ی ۱۹۵۰ با پژوهش وادینگتون در مورد ژنتیک و اپی‌ژنتیک شروع شد و از این لحاظ می‌توان دو مرحله‌ی تاریخی برای تکوین EES در نظر گرفت که در مرحله‌ی اول تلاش‌ها پراکنده بوده و تا اوایل قرن بیستم طول کشید ولی در مرحله‌ی دوم پس از قرن بیستم تاکنون تلاش‌های جمعی برای گسترش‌یافتگی شکل گرفته است. در مرحله‌ی اول چندین تلفیق پیشنهاد شد که عبارت‌اند از:

۱. تلفیق گسترش‌یافته‌ای که توسط وادینگتون، زیست‌شناس انگلیسی پیشنهاد

1. Pigliucci, M., "Do We Need an Extended Evolutionary Synthesis?", *Evolution*, 61, 2007, pp.2743–2749.

2. multiple inheritance mechanisms

3. niche reciprocity

4. Muller GB., "Why an Extended Evolutionary Synthesis is Necessary", *Interface Focus*, 7, 2017.

5. Laland KN, Uller T, Feldman MW, Sterelny K, Müller GB, Moczek A, Jablonka E, Odling-Smee J., *The Extended Evolutionary Synthesis: its Structure, Assumptions, and Predictions*, 2015.

شده و بر مبنای پژوهش‌هایی بود که او در مورد ژنتیک و اپی‌ژنتیک در دهه‌ی ۱۹۵۰ انجام داده بود.

۲. تلفیق گسترش یافته‌ای که به وسیله‌ی جانورشناس استرالیایی، ریدلی بر اساس مطالعاتش در تکامل پذیری پیشنهاد شد.

۳. تلفیق گسترش یافته‌ای که توسط جی. دی. وایت در مورد لزوم گسترش تلفیق تکاملی در سال ۱۹۷۸ پیشنهاد شد که البته بر پژوهش‌هایی که روی گونه‌زایی کرد استوار بود.

۴. تلفیق گسترش یافته‌ای که دیرینه‌شناس آمریکایی جی گولد به همراه الدرچ در دهه‌ی ۱۹۸۰ پیشنهاد دادند. این تلفیق مبتنی بر ایده‌ی آن‌ها در مورد تعادل‌های منقطع و نیز نقش انتخاب گونه‌ها در شکل‌گیری الگوهای بزرگ‌مقیاس تکاملی بوده و هم‌چنین بررسی تأثیر انتخاب طبیعی بر روی سطوح چندگانه که از ژن‌ها به سوی گونه‌ها گسترش می‌یابد. الدرچ هم‌چنین در سال ۱۹۸۵ کتاب تلفیق ناتمام^۱ را بر همین اساس نوشت. کتابی که مدعی ناتمام بودن تلفیق دهه‌ی ۱۹۴۰ است.

۵. جان اندلر اتولوژیست هم در سال ۱۹۸۸ در مورد فرآیندهایی که در تکامل مورد غفلت قرار گرفته‌اند در طی مقاله‌ای بحث کرد.

۶. تلفیق گسترش یافته‌ای که توسط جمعی از پژوهش‌گران در مورد زیست‌شناسی تکاملی - تکوینی (تکا-تکو) انجام شد و آن‌ها جنین‌شناسی را با ژنتیک مولکولی و تکامل ادغام کردند تا بتوانند بفهمند که چگونه انتخاب طبیعی بر روی فرایندهای تکاملی و هماهنگی عمیق بین ارگانسیم‌ها در سطح ژن‌های بسیار محافظت شده^۲ عمل می‌کند.

تاریخ اخیر نظریه‌ی EES تقریباً با مقاله‌ای که پیگلوئیچی در سال ۲۰۰۷ منتشر کرد، آغاز شد. در کنفرانسی که در انستیتو کنراد لورنس برای پژوهش‌های شناختی و

1. Unfinished Synthesis
2. highly conserved genes

تکاملی برگزار شد، مقالاتی ارائه شده و متعاقب آن در سال ۲۰۱۰ دستاوردها و توافقی‌های کنفرانس و موارد جدید در کتابی تحت عنوان تکامل: تلفیق گسترش یافته^۱ منتشر شد. از این لحاظ شاید این کنفرانس را بتوان شبیه کنفرانس ۱۹۴۲ و انتشار کتاب هاکسلی، تکامل: تلفیق مدرن^۲ دانست. در این کنفرانس جدید پیشنهاد تلفیقی‌های پراکنده در یک تلفیق واحد و در رویکردی نوین به نام EES تجمیع شد. مانند هر نظریه‌ای این نظریه‌ی نیز واجد ادعاها، پیش فرض‌ها، تعبیر، مفاهیم و استعاراتی است که ضمن بیان و توضیح اجمالی آن‌ها اختلاف این نظریه‌ی را با نظریه‌ی تلفیق تکاملی می‌توان ارزیابی کرد.

بیان مهم‌ترین ادعاها، پیش فرض‌ها و تفسیرهای موجود در EES

الف: مهم‌ترین ادعاها

در سطح آن چه مدافعین EES مدعی آن هستند اشتراکات زیر وجود دارد:

۱. نیاز نظریه‌ی تلفیقی به گسترش یافتگی
۲. تأکید بر نقش تکوین سازنده و علیت متقابل در تحلیل مفاهیم زیستی.
۳. نقد اصل دگمای مرکزی و حذف نگاه ژن محوری.

۱. نیاز نظریه‌ی تلفیقی به گسترش یافتگی

کسانی که از EES دفاع می‌کنند بر این باورند که نظریه‌ی تلفیق تکاملی به یک گسترش فراگیر در چارچوب‌های مفهومی خود نیاز دارد. این گسترش در چارچوب‌ها دو امکان را ایجاد می‌کند که در نظریه‌ی تلفیق تکاملی وجود ندارد. اول آن که برای برخی از یافته‌های جدید در زیست‌شناسی نظیر تکامل‌پذیری ارگانیسم‌ها تبیینی فراهم می‌کند و دوم آن که

1. *Evolution: The Extended Synthesis*

2. *Evolution: The Modern Synthesis*

تیین‌های بهتر و قدرتمندتری نسبت به نظریه‌ی تلفیقی به دست می‌دهد. به همین دلیل پرسشی در دهه‌های گذشته توسط تعدادی از زیست‌شناسان تکاملی مطرح شده که آیا بعد از نیم‌قرن اندیشیدن در پرتو نظریه‌ی تلفیقی نیازی به بازنگری و به‌روزرسانی چارچوب‌های مفهومی آن احساس نشده است؟ از جمله‌ی این افراد پیگلیوچی است که ضمن تأکید بر نیاز بر چنین گسترشی در چارچوب مفهومی تلفیق تکاملی معتقد است که: «به‌طور خاص می‌توانیم استدلال خودمان را برای نیاز به ESS به‌وسیله‌ی مطرح کردن دسته‌ای از پرسش‌هایی در ES احساس کنیم که ES یا جوابی جزئی برای آن‌ها دارد و یا آن‌که اصلاً پاسخی برای آن‌ها ندارد. برای نمونه آن‌که تکوین چه نقش‌های علی در تکامل بازی می‌کند؟»^۱

مدافعین نظریه‌ی تلفیق گسترش یافته معتقدند یکی از مهم‌ترین ضرورت‌های گسترش دادن نظریه‌ی تلفیقی که از آن به تلفیق مدرن (MS)^۲ و یا تفسیر سنتی^۳ هم یاد می‌کنند، ارتقای توان تیئینی آن است. به بیان آن‌ها عمدتاً این ضرورت به خاطر موارد زیر به وجود آمده است:

- اهمیت یافتن بالقوه‌ی مفاهیم تکاملی جدید به دلیل پیشرفت‌ها در زیست‌شناسی مانند انتقال افقی ژن.

- تأکید روی نقش محیط بر ارگانیسم در تیئین‌های تکاملی و زیستی و جایگزین کردن نگاه زیست‌بومی محور و زیست‌شناسی سیستمی محور بجای نگاه ژن محور.

- نشان دادن نقش علیت متقابل در تحلیل ساختارهای ارگانیسم و واکنش‌های محیط-ارگانیسم و برعکس.

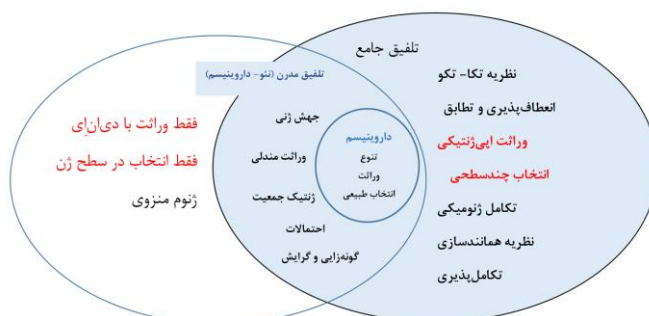
1. Pigliucci, Massimo, *An Extended Synthesis for Evolutionary Biology*, Departments of Ecology and Evolution and of Philosophy, Stony Brook University, Stony Brook, New York, USA, 2009.

2. Modern Synthesis

3. Traditional interpretation

- اصلاح محدودیت‌های چارچوبی موجود در نظریه‌ی تلفیقی مانند طرد اصل ژن محوری.

پیگلوئیچی و مولر^۱ نموداری را برای نشان دادن مرز بین سه نظریه‌ی مهم تکاملی و نیز مهم‌ترین حوزه‌های اختصاصی EES طراحی کرده‌اند که نوبل سعی کرده با جدا کردن سه حوزه، اختلاف اصلی تلفیق تکاملی (نئو داروینسم) را با تلفیق گسترش یافته نشان دهد.^۲ این نمودار یکی از مهم‌ترین مدل‌های بکارگرفته‌شده در بیان تمایزات سه نظریه‌ی مهم تکاملی است. مطابق این نمودار مدافعین EES شماری از پدیدارهای زیستی را فهرست می‌کنند که در حوزه‌ی پژوهش و مطالعات این نظریه‌ی وجود دارد، مانند تکا-تکو که در ES مشاهده نمی‌شوند. بنابراین نمودار EES یک نظریه‌ی تکاملی داروینستی است.



۲. تأکید بر نقش علیت متقابل و تکوین سازنده در تحلیل مفاهیم زیستی

مدافعین EES معتقدند که در تبیین‌های تکاملی بایستی این دو مفهوم جایگزین ژن و علیت یک طرفه شوند. یعنی به جای ژن محوری از تکوین محوری و به جای علیت از پایین

1. Pigliucci, Massimo and Müller, Gred, B. *Evolution, the Extended Synthesis*, M.I.T press, Cambridge, 2010.

2. Noble, Denis, "Evolution beyond neo-Darwinism: a New Conceptual Framework", Published by The Company of Biologists Ltd, *The Journal of Experimental Biology*, 218, 2015, pp.7-13.

به بالا از علیت متقابل سخن گفت که شامل علیت از پایین به بالا و برعکس و علیت از داخل ارگانیسم به بیرون و برعکس است.

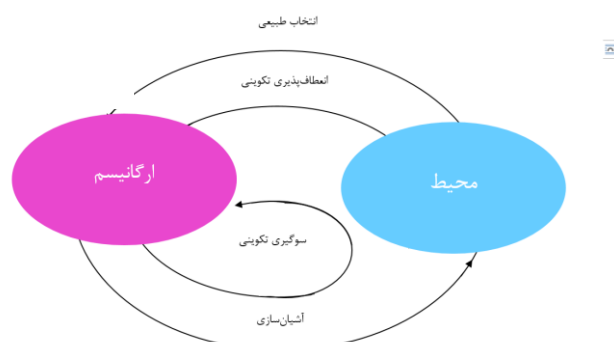
الف. تکوین سازنده: این مفهوم اشاره به توانایی ارگانیسم برای شکل دادن به مسیر تکوین خود دارد که دائماً با پاسخ دادن به تغییر وضعیت‌های داخلی و خارجی محیط همراه است.^۱ تکوین سازنده واسطه‌ای بین سه عامل شرایط وابسته به بیان ژنی، ویژگی‌های فیزیکی سلول‌ها و بافت‌ها و رفتارهای اکتشافی سیستم‌های فیزیولوژیکال^۲ است. رفتارهای اکتشافی برای واکنش‌های کارکردی با تنوع در سطح بالا هستند که به وسیله‌ی هیچ پیشا انتخابی برنامه‌ریزی نشده‌اند. برای مثال شکل سیستم‌های چرخشی در بافت‌ها و اجزای بدن مطابق اکسیژنی که نیاز دارند متعین می‌شوند تا این‌که بخواهند از قبل به صورت ژنتیکی برنامه‌ریزی شوند. هم‌چنین شکل کل سلول توسط ساختار دیواره‌ی آن تعیین می‌شود که به‌عنوان اسکلت سلولی شناخته می‌شود. فرایندهای اکتشافی که در طول تکوین همه‌جانبه بوده، عوامل قدرتمند ساخت فنوتیپ هستند، زیرا پاسخ‌های کارکردی بسیار متنوعی را فراهم می‌کنند که نباید آن‌ها را به حساب انتخاب از قبل گذاشت. تکوین سازنده، پیش فرض یک نگاشت نسبتاً ساده بین ژنوتیپ و فنوتیپ را نمی‌پذیرد و هیچ امتیاز علی به ژن‌ها در تکوین فرد زیستی اختصاص نمی‌دهد. سازندگی تکوینی هم‌چنین از طریق خواص فیزیکی سلول‌ها و بافت‌ها و رفتار اکتشافی در میان سیستم‌های میکروتوبولار، عصبی، عضلانی و عروقی نیز صورت می‌گیرد. به بیان مولر EES برخلاف ES شامل مؤلفه‌های تکوینی مانند انعطاف‌پذیری تکوینی، سوگیری تکوینی و تکوین سازنده است که باعث می‌شوند در EES به ژن‌ها نقش اختصاصی مانند برنامه یا بلوپرینت داده نشود و لذا به‌جای یک نقش برنامه‌ریزی شده،

1. Hallgrímsson B, Hall BK., *Epigenetics. Linking genotype and Phenotype in Development and Evolution*, Berkeley, CA, University of California Press, 2011.

2. Exploratory behavior of physiological systems

نقشی تکوینی برای فرایندهای تکاملی در نظر گرفته می‌شود.^۱ بر اساس همین مفهوم تکوین سازنده موژک نشان می‌دهد که استعاره‌های «طرح»^۲، «برنامه» یا «دستورالعمل»^۳ ژنتیکی در متون تکاملی زیست‌شناسی به طرز گسترده‌ای باقی ماندند و هرگز وارد EES نشدند.^۴

ب: علیت متقابل: تلفیق تکاملی گسترش یافته، دیدگاهی را ترویج می‌کند که در آن علیت در سیستم‌های زیستی ذاتاً متقابل است. علیت متقابل شامل این ایده است که ارگانیسم در حال تکوین نه تنها محصول، بلکه هم‌چنین علت تکامل است. اصطلاح علیت متقابل به سادگی به این معنی است که فرآیند A یک علت فرآیند B است و به همین ترتیب فرآیند B علت فرآیند A است و این بازخورد به‌طور بالقوه در زنجیره‌های علی تکرار می‌شود.



هم‌چنان که از نمودار فوق پیداست، محیط از طریق انتخاب طبیعی و انعطاف‌پذیری تکوینی بر ارگانیسم تأثیر می‌گذارد و ارگانیسم هم از طریق آشیان‌سازی و

1. Muller GB., *Why an Extended Evolutionary Synthesis is Necessary*, 2017.

2. blueprint

3. instructions

4. Moczek, p. Armin, "the Nature of Nurture and the Future of Evodevo: Toward a Theory of Developmental Evolution", *Integrative and Comparative Biology*, 52(1), 2012, pp.108-119.

سوداری تکوینی بر محیط اثر دارد. جمعیت ارگانیسم‌ها به‌عنوان گیرنده‌های منفعل فشارهای انتخاب خارجی محسوب نمی‌شوند، بلکه از طریق شکل‌های مختلف آشیان‌سازی، محیط‌هایی را فعال می‌کنند تا شرایط انتخابی نسل‌های بعد را تغییر دهند. جهات و پیکان‌های علی در انتخاب طبیعی و آشیان‌سازی، مدل‌هایی از فرایندهای علیت متقابل در تکامل هستند. برخی چون داوکینز در دیدگاه سنتی مواردی مانند آشیان‌سازی را به‌عنوان فنوتیپ گسترش یافته می‌نامند که به‌طور مؤثر باعث تبدیل پدیده‌های به لحاظ علی متقابل به علیت یک طرفه می‌شود. EES اعتقاد به علیت متقابل را یک ویژگی معمول و شاید حتی جهانی از سیستم‌های در حال تحول و تکوین می‌داند که ویژگی منشاء تکوین و نمو تنوع فنوتیپی است و تکامل آن را در پاسخ به ویژگی‌های متغیر محیط نشان می‌دهد.

۳. نقد اصل دگمای مرکزی و نظریه‌ی ژن محوری

مفهوم ژن و ایده‌ی ژن محوری از طرف دانشمندان بسیاری در زیست‌شناسی تکاملی مورد انتقاد قرار گرفته است که از جمله‌ی آن‌ها می‌توان به مقالاتی در این باب از دوپره، کالر، نوبل و میر اشاره کرد و برخی از این مقالات در پایان مقاله (منابع) معرفی شده‌اند. منتقدین معتقدند که مفهوم ژن تغییر کرده و هنوز هم در حال تغییر است، بنابراین از چه نسخه‌ای برای ژن باید استفاده کرد؟ هم‌چنین ژن را می‌توان به دو مفهوم ژن مندلی و ژن مولکولی تقسیم کرد. همیشه بین تعریف اصلی از ژن به‌عنوان یک فنوتیپ گسترش یافته و قابل وراثت تحت قوانین مندلی و تعریف زیستی - مولکولی ژن به‌عنوان یک الگو برای یک پروتئین خاص، تفاوت وجود داشته است. نوبل اصل دگمای مرکزی را ناکامل و نادرست می‌پندارد.^۱ هم‌چنین او وجود این اصل را مانع تحقق علیت متقابل یا علیت از بالا به پایین در یک ارگانیسم می‌داند. اصل دگمای مرکزی که از آن با عناوینی نظیر

1. Noble, "Evolution beyond neo-Darwinism: a New Conceptual Framework", p.10.

«دعوی همیشه صادق» و «اصلی‌ترین و مرکزی‌ترین اصل در زیست‌شناسی» یاد شده است^۱ و آن‌که: «اطلاعات ژنتیکی از دی ان آ به آر ان آ و سپس به پروتئین منتقل می‌شوند اما این به امر به شکل وارونه صادق نیست؛ یعنی امکان ندارد اطلاعات از پروتئین به دی ان آ یا دیگر مواد ژنتیکی منتقل شود».

و هم‌چنین میر معتقد است که: «نهایتاً با زیست‌شناسی مولکولی نشان داده‌شده که هیچ اطلاعاتی را نمی‌توان از پروتئین‌ها به اسیدهای نوکلئیک سلول‌های جنسی منتقل کرد و به عبارت دیگر وراثت صفات اکتسابی رخ نمی‌دهد. این موضوع اصطلاحاً دگمای اصلی زیست‌شناسی مولکولی است»^۲.

این در حالی است که نوبل بنابر ده اصلی که در تبیین دیدگاه سیستمی خود در زیست‌شناسی بیان می‌دارد مستقیم این ادعای اصل دگمای مرکزی را رد می‌کند: «انتقال اطلاعات یک جهته و به یک روش نیست. دی ان آ شالوده‌ی انتقال وراثت نیست»^۳.

ب: مهم‌ترین پیش‌فرض‌ها در EES

مدافعین تز گسترش‌یافتگی، که اغلب آن‌ها در نوشتن مقاله معروف سال ۲۰۱۵ مشارکت داشتند، مهم‌ترین پیش‌فرض‌های آن را این‌گونه بیان می‌کنند:^۴

۱. علیت متقابل در ارگانیسم‌ها وجود دارد. فرایندهای تکوینی درحالی‌که در میان آشیان‌سازی و سوداری تکوینی، عمل می‌کنند با انتخاب طبیعی در مسئول بودن برای

۱. روزنبرگ. آگزاندر، مک شی. دانیل دیبلو، درآمدی معاصر بر فلسفه‌ی زیست‌شناسی، ترجمه پریسا صادقیه، انتشارات پیام امروز، ۱۳۹۲ش.

۲. میر، ارنست، چه چیزی زیست‌شناسی را بی‌همتا می‌سازد؟، ص ۱۳۳.

3. Noble D., "Claude Bernard, the first Systems Biologist, and the future of Physiology", *Experimental Physiology*, 93, 2008, pp.16-26.

4. Laland KN, Uller T, Feldman MW, Sterelny K, Müller GB, Moczek A, Jablonka E, Odling-Smee J., *The Extended Evolutionary Synthesis: its Structure, Assumptions, and Predictions*", 2015, p.4.

- جهت و نرخ تکامل و تکمیل کنش محیط- ارگانیزم مشارکت دارند.
۲. وراثت که در ES در احاطه‌ی ژن‌ها بود به وراثت اپی‌ژنتیکی، فیزیولوژیکی، بوم‌زیستی، اجتماعی و فرهنگی گسترش می‌یابد که وراثت شامل نام دارد. خصیصه‌های اکتسابی می‌توانند به‌وسیله‌ی اخذ تنوعات فنوتیپی بر اثر تکامل نقش‌های تکاملی بازی کنند، درحالی‌که محیط‌ها را تغییر می‌دهند و در به ارث رسیدن مشارکت دارند.
۳. سوداری تکوینی که از جهش‌های غیر شانسی یا انباشت‌های فنوتیپی نتیجه می‌شود، چنین معنی می‌دهد که برخی تنوعات فنوتیپی احتمال وقوع بیشتری نسبت به بقیه دارند. سیستم‌های تکوینی به‌خوبی پاسخ‌ها و واکنش‌های فنوتیپی کارکردی را به جهش‌ها یا القانات محیطی تسهیل می‌کنند و باعث تنوع فنوتیپی غیر شانسی می‌شوند.
۴. تنوعات با تأثیر بزرگ (پرش) امکان‌پذیر است که به تغییر سریع تکامل کمک می‌کند. پرش‌ها می‌توانند هم به‌واسطه‌ی جهش‌ها در ژن‌های کنترل تنظیمی اصلی که در بافت یا ماژول بیان می‌شوند یا در روش خاص تقسیم شدن ژنی^۱ اتفاق بیافتند و هم می‌توانند به‌وسیله تأثیرات آستانه‌ای غیرخطی، اتفاق بیافتند.
۵. سیستم‌های تکوینی می‌توانند تنوع سازشگر را تسهیل کنند و محیط‌های انتخاب‌گر را تغییر دهند. تکامل به‌عنوان یک تغییر انتقال بین نسلی در توزیع خصیصه‌های قابل وراثت یک جمعیت تعریف می‌شود. اهمیت قابل توجهی برای فرایند تکامل‌پذیری و وراثت وجود دارد.
۶. فرایندهای تکاملی اضافه‌شده شامل سوداری تکوینی، وراثت بوم‌زیستی به تبیین الگوهای تکاملی کلان کمک می‌کنند و در تکامل‌پذیری موجودات نقش دارند.

ج: مهم‌ترین تفسیرها

نظریه EES مدعی است که در مورد تفسیرها در موارد زیر تفاوت‌های عمده با ES

1. compartment-specific manner

دارد.^۱

۱. در ES تغییر ژنتیکی علت است و مقدم بر تغییر فنوتیپی است، اما در EES هم‌سازی‌ها و انطباق‌های فنوتیپی در تکامل سازشی می‌تواند بر تغییرات ژنتیکی مقدم باشد.

۲. جهش‌های ژنتیکی و از این رو نوآوری فنوتیپی، در این که در چه جهتی اتفاق بیفتند به باور قائلین به ES تصادفی و معمولاً خنثی هستند یا آن‌که فایده آن چنانی ندارند، این در حالی است که در EES تنوعات در نوآوری فنوتیپی به‌تناوب می‌توانند جهت‌دار و کارکردی باشند.

۳. جهش‌های ایزوله در ES نوآوری در فنوتیپ را تولید می‌کنند و در یک فرد منفرد اتفاق خواهند افتاد، این در حالی است که در EES پیامدهای تکاملی در افراد چندگانه به صورت فرکانسی و وابسته به محیط تولید خواهند شد.

۴. در ES تکامل سازشی معمولاً محصولی در میان انتخاب جهش‌ها با تأثیرات کوچک است حال آنکه در EES فنوتیپ‌های که به‌طور برجسته‌ایی متفاوت‌اند می‌توانند هم از طریق جهش در ژن‌هایی که در یک بافت ویژه کنترل عامل تنظیم ژنی است اتفاق بیفتند و هم می‌توانند در میان تنوع تسهیل شده اتفاق بیفتند.

۵. در ES تکامل مکرر در جمعیت‌های منزوی منجر به انتخاب همگرا می‌شود، حال آن‌که در جمعیت‌های منزوی شاید منجر به تکامل همگرا شود و یا شاید به سوگیری تکوینی ختم شود.

۶. در ES تنوعات سازشی به‌واسطه‌ی انتخاب تکثیر می‌شوند حال آن‌که EES بر این روایت است که در مجموع برای انتخاب، تنوعات سازشی در میان القانات محیطی تکرار شده یا انتقال وراثت غیر ژنتیکی یا انتقال وراثت فرهنگی و یا آموزشی تکثیر می‌شوند.

1. Laland KN & el, *The Extended Evolutionary Synthesis: its Structure, Assumptions, and Predictions*, p.5.

۷. تکامل فنوتیپی سریع در تنوع ژنتیکی فراوان احتیاج به انتخاب قوی دارد درحالی که مدافعین EES معتقدند که تکامل فنوتیپی سریع می تواند متناوب باشد و از القائنات هم زمان و انتخاب تنوعات کارکردی نتیجه شود.

۸. تنوع تاکسونومیک به واسطه ی تنوع در محیط های انتخاب گر در ES تبیین می شود حال آن که در EES تنوع تاکسونومیک گاه گاهی به واسطه ی ویژگی های سیستم های تکوینی نظیر تکامل پذیری و محدودیت ها نسبت به ویژگی های محیطی بهتر تبیین می شود.

۹. در ES تنوع قابل ارث بدون هدف است حال آن که در EES تنوع قابل ارث به صورت سیستمی به سمت وسوی تنوعاتی که سازشی اند و با جنبه های موجود از فنوتیپ جهت می گیرند، تجمع می شوند.

۱۰. وضعیت های محیطی به وسیله ی ارگانیسم هایی که سیستمی متفاوت از محیطشان ندارند اصلاح می شوند یا در میان فرایندهایی که از فعالیت های ارگانیسمی مستقل هستند، تغییر می کنند. حال آن که در EES آشیان سازی به طور سیستمی به سوی تغییرات محیطی سو و جهت می گیرد که به خوبی تناسب محیط را زیاد می کنند.

آشنایی با برخی از مفاهیم، عبارات، استعاره ها و تمثیل های مهم موجود در EES این نظریه ی نیز مانند هر نظریه ی دیگر از تعدادی مفهوم/ تعبیر/ استعاره و تمثیل برای بیان منظور خود بهره می گیرد. در سطح مفاهیم موجود در EES دو مفهوم «تکوین سازنده» و «علیت متقابل» کلیدی ترین مفاهیم هستند^۱ که شرح داده شدند. در سطح تعبیر نیز به مهم ترین آن ها سوگیری تکوینی، وراثت شامل، انعطاف پذیری تکوینی، آشیان سازی، تکا- تکو (تکامل- تکوین)، تکامل پذیری، و اپی ژنتیک اشاره می شود.

1. Ibid, p.8.

سوگیری تکوینی^۱

اشاره به جهت‌گیری در فرایند تکوین موجودات دارد و بیان‌گر آن است که تنوع فنوتیپی در ارگانیسم‌ها ممکن است شانس نبوده و برخی از ویژگی‌ها و خصیصه‌های موجودات آسان‌تر از برخی دیگر تکوین یابند. چنین باوری در تعارض با این فرض در تلفیق تکاملی قرار دارد که رفتارهای مبتنی بر انتخاب طبیعی هیچ جهت خاصی ندارند و حتی جهش ژنتیکی به‌طور شانس اتفاق می‌افتد. ماهی‌های سیکلید از دریاچه‌ی مالایو و دریاچه‌ی تانجانیکا در آفریقای مرکزی (دریاچه‌های آب شیرین دهانه‌ی آتشفشانی واقع در کامرون) مثال خوبی در این زمینه‌اند. محیط‌زیستی تقریباً مشابه در دو دریاچه باعث شده که ماهیانی که از دو گونه متفاوت ولی تقریباً نزدیک به هم انتخاب شده‌اند، به لحاظ فنوتیپی به هم شباهت پیدا کنند. ویژگی‌های ذاتی تکوینی، به نظر می‌رسد صفات ماهیان سیکلید را در مسیرهای خاص کانالیزه می‌کند، به این ترتیب موجب تسهیل شکل‌های موازی در دو دریاچه می‌شود. سوگیری تکوینی می‌تواند توضیح دهد که چرا برخی گروه‌های موجود از برخی موجودات مختلف دیگر بسیار متفاوت هستند. ماهیان سیکلید به‌ویژه در تولید گونه‌های جدید نمونه‌های خوبی‌اند که می‌توانند از فرصت‌های زیست‌محیطی بهره‌برداری کرده و در نتیجه گونه‌زایی و سازش را به ارمغان بیاورند.

وراثت شامل

وراثت شامل بیانگر چند سیستم وراثتی در تکامل است و در تقابل با وراثت منحصر به دی ان آ است. در EES علاوه بر انتقال توالی‌های دی ان آ از نسلی به نسل بعد، وراثت اپی‌ژنتیکی، وراثت از طریق رفتارهای تکوینی، وراثت زیست-محیطی و وراثت فرهنگی نیز وجود دارد. به تعبیری دیگر شباهت بین والدین-زادگان تنها به کمک وراثت ژنتیکی اتفاق نمی‌افتد بلکه هم‌چنین والدین گستره‌ای از منابع تکوینی را که بازسازی و

آشپان‌سازی را ممکن می‌سازد، انتقال می‌دهند. این گستره تکوینی شامل موادی از قبیل زیر است:

- (۱) منابع قبل و بعد لقاح^۱، مانند هورمون‌ها
- (۲) تعاملات رفتاری بین والدین و زادگان مانند مراقبت‌های مادری^۲
- (۳) تغییرات و اصلاحات والدینی
- (۴) مؤلفه‌های زیستی و غیر زیستی محیطی مانند انتخاب میزبان و انتقال وراثت که مستقیماً از میان سلول‌های جنسی مادر (خط زایشی مادری) یا به وسیله مریضی‌ها به نسل بعد انتقال می‌یابد.

وراثت از منظر قائلین به EES فرآیندی تکوینی است و نیروهای تکوینی می‌توانند روی نرخ و جهت تکامل تأثیرگذار شوند. موجودات زنده شرایط محیطی را که توسط نسل‌های پیشین تغییر کرده‌اند به ارث می‌برند که به وراثت بوم‌زیستی نیز شناخته می‌شوند. مثال عمده‌ی آن خرچنگ‌های منزوی است که از پوسته یا صدف نرم‌تنان استفاده می‌کنند. وقتی هر خرچنگ بزرگ‌تر می‌شود صدف فعلی برای او کوچک می‌شود. لذا خرچنگ‌ها در کنار هم جمع شده و صدف‌هایشان را عوض می‌کنند و هرکدام صدف بزرگ‌تری به ارث می‌برند. این نوع وراثت بوم‌زیستی تولید پویایی‌های تکاملی غیر معمول می‌کنند.

انعطاف‌پذیری تکوینی

انعطاف‌پذیری تکوینی ظرفیت ارگانیزم‌ها برای تکوین فنوتیپ‌های تغییر یافته و یا حذف شده در واکنش به شرایط متفاوت محیطی است. از دست‌دادن چشم در ماهیان غارزی و تغییر رنگ دلفین‌ها در نسل دوم در مواجهه با شکارچیان نمونه‌ای از آن است. انعطاف‌پذیری می‌تواند نقش قاطعی در شناسایی این داشته باشد که کدام تنوعات

1. post-fertilization
2. maternal care

ژنتیکی تفاوت‌های فنوتیپی متفاوت در لوای شرایط محیطی تولید خواهند کرد و یا در نتیجه‌ی فشارهای محیطی در میان دامنه‌ی وسیع یا باریکی از ظرفیت‌های موجود در واکنش فنوتیپی یک جمعیت، کدام واکنش معمول و عادی رخ خواهد داد. انعطاف‌پذیری تکوینی، منجر به سازش فنوتیپی می‌شود و بنابراین به تنظیماتی از یک ارگانیسم در میان فرایندهای تکوین در بخش‌های تغییر یافته ارجاع می‌دهد که معمولاً احتیاجی به جهش ژنتیکی ندارند. انعطاف‌پذیری را به مثابه‌ی یک علت در نظر می‌گیرند و نه به‌عنوان نتیجه و پیامدی از تکامل فنوتیپی. انعطاف‌پذیری نقش‌های زیر را در تکامل موجودات ایفاء می‌کند:

- کلون‌سازی^۱ در محیط‌های جدید را تسهیل می‌کند.
- در ایجاد تنوع‌های خاص و یا تنوع بر اثر تغییرات دمایی که منجر به انتخاب شود، مشارکت دارد.
- در نهایت ممکن است بر شانس تغییر یافتن^۲ گونه‌ها و یا بر وقایع گونه‌زایی تأثیر داشته باشد.

د: آشیان‌سازی

آشیان‌سازی نشان می‌دهد موجود زنده در مقابل انتخاب طبیعی منفعل عمل نمی‌کند بلکه تکامل خودش را با محیط و دیگر گونه‌ها هماهنگ می‌کند و از این لحاظ شامل مفاهیم مهاجرت، پراکندگی و انتخاب زیستگاه و هم‌چنین همکاری تکاملی ژن-فرهنگ^۳ می‌شود. سونسون معتقد است که در تقابل بین محیط و ارگانیسم، محیط از طریق انتخاب طبیعی بر ارگانیسم تأثیر می‌گذارد حال آن‌که ارگانیسم نیز از طریق

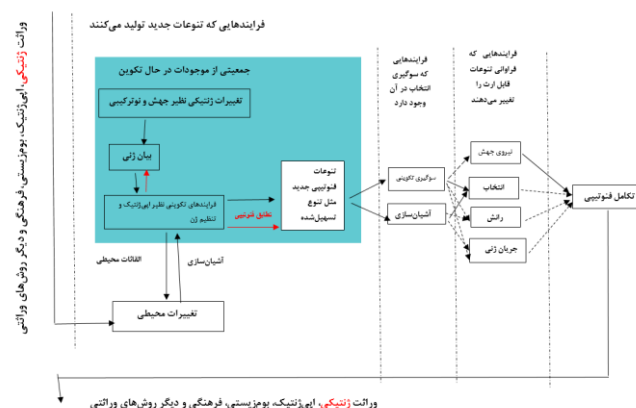
1. colonization
2. adaptive peak shift
3. Gene-culture co-evolution

آشپان‌سازی بر محیط تأثیر می‌نهد.^۱ در سال ۲۰۰۳، اسمی، لالند و فلدمن کتابی را تحت عنوان آشپان‌سازی، فرآیند غفلت شده در تکامل^۲ منتشر کردند که در آن کتاب مدل‌های ریاضی معادلات مختلف مربوط بین ارگانیسم و محیط را توسعه داده و استدلال کردند که آشپان‌سازی مستلزم توجه بیشتر متخصصان زیست‌شناسی تکاملی است، زیرا باید آن را یک فرآیند تکاملی در نظر گرفت که اهمیتی برابر انتخاب طبیعی دارد. در جنگل‌های بارانی، درختان بلند سایبان فضایی متفاوت ایجاد کرده، نقش بوم‌زیستی را در مقایسه با قارچ‌ها که فضای نور را از طریق سایبان جذب می‌کنند اشغال می‌کنند. سگ‌های آبی با سدسازی‌هایشان، محیط را برای صدها ارگانیسم دیگر تغییر می‌دهند. تغییرات محیطی ناشی از آشپان‌سازی منحصر به فرد منجر به تغییرات فشارهای انتخابی بر روی یک ارگانیسم می‌شود. آشپان‌سازی پیوندهای مهم بین تکامل زیستی و فرهنگی را شامل می‌شود، مانند انتخاب بسیاری از ژن‌های انسانی در پاسخ‌های فرهنگی که اثرات آن را می‌توان در مدل‌های ریاضیاتی نشان داد. آشپان‌سازی ممکن است به‌عنوان مسیر دیگری از انعطاف‌پذیری در نظر گرفته شود که چگونگی سازگاری بین ارگانیسم و محیط‌زیست ارگانیسم را ایجاد می‌کند. ماهیت تعاملات بین موجودات زنده و محیط نشان می‌دهد که در یک سطح آشپان‌سازی می‌تواند به‌عنوان یک مکانیسم قوی یا سازنده‌ی مسیرهای کانالیزه در نظر گرفته شود که باعث تکوین ارگانیسم در محیط‌های سخت و حساس شود و در سطح دیگری، آشپان‌سازی ممکن است به طبیعت واکنش‌پذیر محیطی سیستم‌های تکوینی بستگی داشته باشد که سازندگان کنج را قادر به سنجش، ارزیابی و سازگاری در محیط‌های مختلف می‌کند. در تلفیق تکاملی گسترش یافته، دیدگاه وسیع‌تری از علیت تکاملی وجود دارد. EES تشخیص می‌دهد که آشپان‌سازی جهت‌گیری تکاملی را به‌وسیله‌ی تغییرات سیستمی انتخاب، سودار می‌کند.

1. Svensson I. Erik, *On Reciprocal Causation in the Evolutionary Process*, p.4.

2. Niche Construction—the neglected process in evolution

از این لحاظ EES نموداری را پیشنهاد می‌کند که نقش هرکدام در جای خاص خود نشان داده شده است:^۱



تکا-تکو

کارول تکا-تکو را انقلاب سوم^۲ و رابرت یولنوچس، آن را پنجره سوم بر اساس بوم‌زیستی سیستم^۳ نام داده‌اند. تکا-تکو درکی علمی-مکانیستی از تکامل را با استفاده از زیست‌شناسی مقایسه‌ای و تجربی برای شناسایی اصول تکاملی فراهم می‌کند که آن اصول تفاوت‌های فنوتیپی در بین جمعیت‌ها، گونه‌ها و تاکسون‌های بالاتر را توضیح می‌دهند. تکا-تکو حوزه‌ای پژوهشی است که در اوایل دهه‌ی ۱۹۸۰ پدیدار شد. از آنجایی که قائلین به تکا-تکو فرایند تکوین ارگانیسم‌ها را فرایندی خطی نمی‌دانند که صرفاً تحت سیطره‌ی کد و برنامه‌ی ژنتیکی باشد، بنابراین به روابطی بین ارگانیسم و

1. Laland KN & el, *The Extended Evolutionary Synthesis: its Structure, Assumptions, and Predictions*, p.8.
2. Carroll. S. B., "Evo-devo and Expanding Evolutionary Synthesis. A Genetic Theory of Morphological Evolution", *Cell*, 134, 2008, pp.25-36.
3. Bruce H. Weber, *Extending and Expanding the Darwinian Synthesis: the Role of Complex Systems Dynamics*, Department of Chemistry and Biochemistry, California State University Fullerton, 2011, p.4.

محیط باور دارند که منتج از تکا-تکو بوده و در نتیجه مولر می نویسد:^۱

۱. آن نوع از تنوع فنوتیپی قابل انتخاب که می تواند به وسیله ی سیستم تکوینی تولید شود نه شانسی است و نه نامحدود؛ بنابراین تنوع قابل انتخاب توسط فرآیند تکوینی هم مقید و هم تسریع شده است. قبل آن که انتخاب طبیعی بتواند عمل کند، سیستم تکوین تمایل به راه حل های قطعی تری دارد و این ویژگی است که از آن به سوداری تکوین یاد می شود.

۲. در مورد سیستم های چند سطحی، فرآیندهای تکوینی ویژگی های ضروری را به نمایش می گذارند. چنین چرخه ی وسیعی از رفتارها در سلول ها و بافت های ارگانیسم دیده می شود.

۳. سیستم های تکوینی با بی ثباتی و رفتارهای آستانه ای مشخص می شوند. زمانی که انتخاب طبیعی بر چنین انواعی از سیستم ها تأثیر می گذارد، تنوع فنوتیپی را نتیجه می دهد که نیازی به آن ندارد که تدریجی یا پیوسته باشد.

بنابراین نظریه ی تکا-تکو اجازه می دهد که به فرایندهایی پرداخته شود که برای تکامل فنوتیپ ارگانیسم ها مسئول هستند و این چیزی است که نظریه ی تلفیقی به شدت از آن دوری می گزیند. به همین دلیل درحالی که برخی هم چون لویچلر^۲ معتقدند که تکا-تکو چالشی معنادار برای نظریه ی تلفیقی مدرن به دلیل فقدان فهمی مکانیستی از آن فراهم می کند، کسان دیگری هم چون مینلی^۳ استدلال می کنند که تکا-تکو حوزه ی

1. Muller. GB, *Why an Extended Evolutionary Synthesis is Necessary*, 2017.

2. Laubichler MD, Renn J., "Extended Evolution: a Conceptual Framework for Integrating Regulatory networks and Niche Construction", *J. Exp. Zool. B Mol. Dev. Evol*, 324, 2015, pp.565-577.

3. Minelli, Alessandro, "Evolutionary Developmental Biology Does Not Offer a Significant Challenge to the Neo-Darwinian Paradigm", *Contemporary Debates in Philosophy of Biology*, Edited by Francisco. J. Ayala, Robert. Arp, Willy Black Well Press, 2010.

پژوهشی در حال توسعه و شکل‌گیری است که در نظریه‌ی تلفیق تکاملی هم وجود داشته و این‌که این نظریه‌ی را به خاطر فقدان فهمی مکانیستی از آن مورد انتقاد قرار دهیم، امری است که عامه‌پسند و مد شده‌است.

تکامل‌پذیری

ظرفیت یک سیستم برای تکامل سازشی، تکامل‌پذیری تعریف می‌شود و جمعیت ارگانیسم‌ها فقط تولید تنوع ژنتیکی ندارند، بلکه هم‌چنین تولید تنوع ژنتیکی سازشی نیز دارند و از طریق انتخاب طبیعی تکامل می‌یابند.^۱ به‌طور تمثیلی تکامل‌پذیری ارگانیسم‌ها وابسته به نقشه‌ی ژنوتیپ-فنوتیپی ارگانیسم است و بنابراین تکامل‌پذیری را می‌توان برحسب داده‌های احتمالاتی ریاضیاتی محاسبه کرد.^۲

اپی‌ژنتیک

اگرچه بارت معتقد است که حوزه‌ی اپی‌ژنتیک در اوایل دهه‌ی ۱۹۴۰ با کارهای وادینگتون آغاز شد،^۳ اما به بیان دیوید هیج دو معنا از اپی‌ژنتیک وجود دارد که اولی معنای وادینگتونی آن است که فرآیندهای علی - تکوینی بر تعاملات میان ژن و محیط تأکید می‌کند و دومین معنا متعلق به نانی است که اپی‌ژنتیک را برای توصیف سیستم‌های وراثتی سلولی بکار برد که بر توالی دی ان ا استوار نبودند.^۴ بررسی اپی‌ژنتیک از این

1. Colegrave N, Collins S., "Experimental Evolution: Experimental Evolution and Evolvability", *Heredity*, 100 (5), 2008, pp.464-470.

2. Wagner GP, Altenberg L., "Perspective: Complex Adaptations and the Evolution of Evolvability", *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 50 (3), 1996, pp.967-976.

3. J. HU & R. D. H. Barrett, *Epigenetics in Natural Animal Populations*, Redpath Museum and Department of Biology, McGill University, Montreal, QC, Canada, 2017.

4. Haig, David, "Weismann Rules!", *Biology and Philosophy*, vol.22, 2007, pp.415-428.

جهت برای EES اهمیت دارد که امکان انتقال وراثت غیر ژنتیکی را ممکن می‌سازد و نظریه‌ی ژن محوری را به چالش می‌کشد. متیلاسیون دی ان آ، تغییرات هیستونی و تنظیم‌های کوچک آر ان آ عمدتاً از عواملی اند که اپی‌ژنتیک بر آن استوار است. مطالعات تجربی و نظری نشان داده‌است که تغییرات اپی‌ژنتیکی می‌توانند هم به‌طور مستقل در انعطاف‌پذیری فنوتیپی مشارکت داشته باشند و هم این‌که نقش واسطه را در انعطاف‌پذیری به کدهای ژنتیکی داشته باشند. در طول تکامل اپی‌ژنتیک سه نقش اصلی را در تولید تنوع بازی می‌کند:

۱. تنوع ژنتیکی به‌وسیله‌ی جهش‌های شانسی به وجود می‌آید و مستقل از تغییرات محیطی است درحالی‌که تغییرات اپی‌ژنتیکی ممکن است به علت تغییرات محیطی در برخی شرایط باشد.

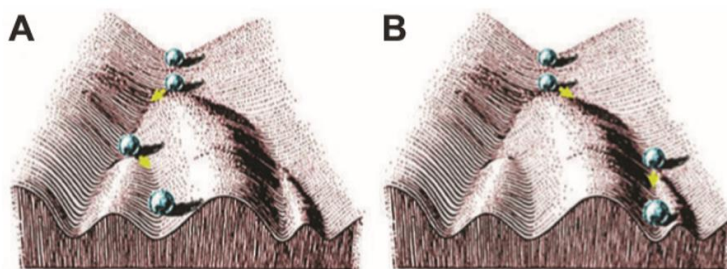
۲. تنوع اپی‌ژنتیکی شاید قابل توارث باشد اگرچه درجه و مکانیسم این قابلیت توارثی کاملاً هنوز فهمیده نشده‌است.

۳. در شرایط خاصی تنوع اپی‌ژنتیکی این امکان را دارد که بتواند مواد خام و اولیه را برای تنوع فنوتیپی فراهم کند.

EES هم‌چنین شامل دسته‌ای از تمثیل‌ها و استعاره‌هاست که برای بیان اهداف و منظور خود از آن‌ها بهره می‌گیرد که از میان آن‌ها به ذکر چند تمثیل و استعاره برای ایضاح مطلب اشاره می‌شود:

یکی از مهم‌ترین تمثیل‌هایی که بکار گرفته شده تا مسیرهای تکوینی ارگانیسم زیستی (نظیر تکوین سازنده، سوگیری تکوینی و انعطاف‌پذیری تکوینی) را نشان دهد نموداری موسوم به چشم‌انداز تکوینی وادینگتون است. در این چشم‌انداز، زمینه حاوی کانال‌ها و شیارهایی است که ساچمه‌هایی روی آن قرار دارند. این تمثیل ساختار منعطف تکوینی را نشان می‌دهد که در آن ساچمه‌ها هرکدام می‌توانند در مسیر یکی از شیارها کانالیزه شده و جهت یابند. وادینگتون از کلمه‌ی کانالیزه برای بیان این نظر استفاده کرد تا

فرایند تکوینی پیش روی هستومندهای زیستی را به مانند مجموعه‌ای از امکان‌هایی که هرکدام می‌توانند در یکی از دره‌های کانال چنگال مانند به وقوع بپیوندند نشان دهد. مطالعات وادینگتون روی مگس میوه به او نقش تغییرات محیطی نظیر دما یا مواد شیمیایی را بر روی ساختار بال و سینه این حیوان نشان داده بود. در این چشم‌انداز امکان این نوع تغییرات در محیط را دستکاری کوچکی در حرکت دادن ساچمه‌ها نمایندگی می‌کند که هر ساچمه می‌تواند پس از دستکاری (هل دادن ساچمه هم‌ارز تغییر در محیط مانند تغییر در دما) در یکی از شیارهای کانال (هم‌ارز مسیرهای تکوینی) به حرکت درآید چنان‌چه از یک ژنوتیپ یکسان فنوتیپ مای متفاوت حاصل شود.



تمثیل نسبیّت زیست‌شناسی^۱ را نوبل در مقالات مختلفش پیشنهاد می‌کند.^۲ ایده‌ای که بر اساس آن هیچ سطح اختصاصی از علیت وجود ندارد و به بیان نوبل کسانی چون دوپره، کارترایت و کلر نیز به این عدم وجود سطح اختصاصی برای علیت اشاره کرده‌اند. نوبل می‌نویسد: «یکی از اولین تمایزها، تمایز بین علل فعال و غیرفعال است. هیچ‌گونه امتیاز خاص علی وجود ندارد. در شبکه‌ها، این لزوماً درست است، و ویژگی مرکزی آن چیزی است که من نظریه‌ی نسبیّت زیستی نامیده‌ام که در یک زمینه‌ی

1. Biological Relativity

۲. از جمله مقاله:

Noble, Denis, "Evolution beyond neo-Darwinism: a New Conceptual framework", Published by The Company of Biologists Ltd, *The Journal of Experimental Biology*, 218, 2015, pp.7-13.

ریاضیاتی فرموله شده است».

نوبل از کلمه‌ی «نسبیت» در صورت‌بندی این اصل استفاده می‌کند زیرا ویژگی‌های خاصی را با نظریه‌های نسبیت مقیاس ارائه‌شده توسط برخی از فیزیکدانان نظری به اشتراک می‌گذارد.^۱ بین مفهوم مقیاس در فیزیک و مفهوم سطح در زیست‌شناسی همبستگی آشکاری وجود دارد. این همبستگی از آنجا ناشی می‌گردد که در سیستم‌های زیستی بزرگ‌شدن ارگانیزم‌ها (و برعکس کوچک‌شدن آن‌ها) در مقیاس‌هایی انجام می‌شود که متناسب با مقیاس در سیستم‌های فیزیکی مربوط به آن‌هاست. نوبل تمثیلی بین مفهوم مقیاس در سیستم‌های فیزیکی با مفهوم سطح در سیستم‌های زیستی برقرار می‌کند تا بتواند نشان دهد که چگونه برخی از چارچوب‌های نظریه‌ی نسبیت مقیاس و ابزارهای ریاضی مرتبط با آن را برای مقابله با چالش‌های یکپارچگی چندبعدی در زیست‌شناسی سیستم پیشنهاد کرده‌اند. نسخه‌ی نوبل از ایده‌ی نظریه‌ی نسبیت زیستی این است که در سیستم‌های چند سطحی هیچ‌گونه سطح اختصاصی برای علیت وجود ندارد. به باور نوبل این نظریه‌ی می‌تواند تبدیل به یک نظریه‌ی عمومی نسبیت سطوح شود.

در سطح استعاره‌ها قبل از بیان سه نمونه از مهم‌ترین استعاره‌های این نظریه‌ی به نکته‌ای باید اشاره شود و آن این‌که نوبل معتقد است مفاهیم استعاری چون ژن، خودخواهی، کد، برنامه، بلوپرینت و کتاب زندگی باید مورد بررسی قرار گیرند که همگی محصول نگاه ژن محوری و اصل دگمای مرکزی‌اند و نیز مفاهیم ثانویه‌ای نظیر همانندساز^۲ و حامل^۳ که منتج از مفاهیم اولیه هستند، بایستی نقد شوند.^۴ نوبل بجای

1. Noble, D., "A Biological Theory of Relativity. No Privileged Level of Causation", *Journal of the Royal Society Interface Focus*, 2, 2012, pp.55-74.

2. replicator

3. vehicle

4. Noble, "Evolution beyond neo-Darwinism: a New Conceptual Framework", p.7.

استعاره‌ی کد در ES استعاره‌ی الگو، بجای استعاره‌ی ژن خودخواه، استعاره‌ی ژن زندانی شده^۱ یا ژن‌های همکاری‌کننده^۲، بجای استعاره‌ی برنامه که محصول یک تمثیل بین علوم رایانه‌ای و زیستی است، استعاره مخلوطی از الگوها و سوییچ‌ها و بجای استعاره‌ی کتاب زندگی که برای ژنوم بکار می‌رود و منبعث از استعاره‌ی ژن خودخواه است، استعاره‌ی موسیقی حیات را در کتاب موسیقی حیات پیشنهاد می‌دهد. استعاره‌هایی که در EES بکار گرفته شده‌است نظیر ژن خسته، انتقال افقی ژن، علیت متقابل، وراثت گسترش‌یافته، وراثت نرم، شبکه‌ی ژنی، تنوع تسهیل‌شده، موسیقی حیات و غیره در مقابل استعاره‌هایی هم‌چون ژن خودخواه، درخت حیات، انتقال عمودی ژن و علیت از پایین به بالا و غیره قرار دارند.

استعاره‌ی ژن خسته

در پژوهش‌هایی که توسط محققین و پژوهش‌گران حوزه‌ی علوم زیستی صورت گرفته‌است (دست‌کم در مورد پژوهش متفاوت)^۳ ایده‌ی انتقال ژن نوعی خاص از ماهیان دریازی، پروتئین ضدیخی در ماهی نوع یک^۴، به گیاهانی هم‌چون ذرت، تنباکو و توتون مورد بررسی قرار گرفته شده بود. چنین ماهیانی این ویژگی را دارند که در دماهای نزدیک به صفر، ژنی را در بدن خود بیان می‌کنند که منجر به تولید نوعی الکل در بدن آن‌ها شده

1. imprisoned

2. co-operative

3. Hightower, Robin, Baden, Cathy, Penzes, Eva, Lund, Peter and Dunsmuir, "Expression of Antifreeze Proteins in Transgenic Plants", *Plant Molecular Biology*, 17, 1991, pp.1013-1021.

نیز:

Kenward, D. Kimberly, Altschuler. Mitchell, Hildebrand. David and Davies. L. Peter, "Accumulation of type I Fish Antifreeze Proteins in Transgenic Tobacco is cold-specific", *Plant Molecular Biology*, 23, 1993, pp.377-385.

4. type I fish antifreeze

و باعث می شود بدن این ماهی ها در این دما به سرما مقاوم شود. ایده آن بود که همین ژن را از ژنوم ماهی به ژنوم گیاهانی چون ذرت، تنباکو و توتون انتقال دهند تا در مقابل افت دمای ناگهانی، این گیاهان نیز مقاوم بمانند. این پژوهش را تصور ژن محوری ضمانت می کرد که بر آن حاکم بود؛ اما بعد از چهار نسل مقاومت نسبتاً خوب این گیاهان مشاهده شد که این ژن ها در ژنوم این گیاهان دیگر بیان نمی شوند و در واقع این گیاهان مجدداً به دماهای پایین آسیب پذیر شدند. برای بیان این ژن در ژنوم گیاه صرفاً حضور ژن کافی نبوده و به همه ماشین آلات بیان و تنظیم ژنی مانند کوفاکتورهای مربوطه^۱ (مجموعه عواملی که در بیان ژن کمک می کنند)، افزایشدهنده ها^۲ (دسته ای از پروتئین های خاص که در واقع کمک می کنند به این که یک ژن خاص به چه میزان بیان گردد)، ترمیناتورها^۳ (کدهای سه کلمه ای روی دی ان آ که به آر ان آمای پلیمراز پیغام پایان ژن را می دهند)، ماتریکس پروتئینی^۴ (شبکه ای از پروتئین ها که نقش عوامل فوق را دارند) و آنزیم های در ارتباط و در تعامل با ژن مذکور با هم نیاز است. نتیجه ای که گرفته شد آن شد که یک ژن فقط یک بلوک نیست بلکه تحت شبکه ی حمایتی قرار دارد که محصول میلیون ها سال تکامل است و مانند یک گروه عمل می کند. این عدم بیان ژنی را به پدیده ای به نام خستگی ژنی نسبت دادند و استعاره ی ژن خسته^۵ در واقع اشاره به عدم تحقق ژن محوری در این پروژه دارد.

استعاره ی انتقال افقی ژن

انتقال افقی ژن و همانندسازی ژنی به صورت افقی و پدیده هایی شبیه به آن در جهان داروینی نامعتبر است. انتقال افقی ژن (انتقال اریب) که تجسم مستقیم آن به تازگی

-
1. Co factor
 2. Enhancer
 3. Terminator
 4. Protein Matrix
 5. tired gene

به دست آمده است، نیروی مهمی است که موجب تکامل باکتری‌ها و آرکیاها و یوکاریوت‌های تک سلولی شده و باید به عنوان بخشی از ساختار هر سنتز تکاملی در نظر گرفته شود. انتقال افقی ژن عبارت است از انتقال غیر ژنتیکی مواد ژنتیکی از یک ارگانیسم به ارگانیسمی دیگر که منبع انتقال ژن‌ها و کارکرد جدیدی برای گیرنده‌ی مواد ژنتیکی منتقل شده، به وجود می‌آورد.^۱ مفهوم انتقال افقی ژن بین ارگانیسم‌ها در آغاز دهه‌ی ۱۹۹۰ به عنوان یک تبیین جایگزین، برای وقایع فیلوژنتیک تعارض ایجاد کرد چرا که نظم مورد ادعای آن را زیر سؤال می‌برد.^۲ مطالعات نشان می‌دهد^۳ که انتقال می‌تواند در تمام زمینه‌ها و در تمام جهات ممکن رخ دهد: از باکتری‌ها به آرکیاها، از آرکیاها به باکتری‌ها، از آرکیاها به یوکاریوت‌ها، از باکتری‌ها به یوکاریوت‌ها، از یوکاریوت‌ها به باکتری‌ها و حتی درون یوکاریوت‌ها. انتقال افقی ژن نقش مهمی در تکامل میکروبی ایفا می‌کند و امروزه تخمین زده شده است که بین 1.6 تا 32.6 درصد ژن‌های هر ژنوم میکروبی توسط انتقال افقی ژن به دست آمده است.^۴

استعاره‌ی وراثت گسترش یافته

امروزه وجود وراثت غیر ژنتیکی دیگر مورد بحث نیست و این چیزی است که از آن به عنوان وراثت گسترش یافته یاد می‌شود. شواهد مستمر قوی در مورد نقش وراثت غیر ژنتیکی در تکامل انسان وجود دارد. نمونه‌ای که بهترین مطالعه انجام شده است، تکامل

1. Boto, Luis, *Horizontal Gene Transfer in Evolution: Facts and Challenges*, 2014.

2. Hilario, E. & Gogarten, J. P., "Horizontal Gene Transfer of ATPase genes - the tree of Life becomes a net of Life", *BioSystems* 31, 1993, pp.111-119.

3. Boto, *Horizontal Gene Transfer in Evolution: Facts and Challenges*.

4. Koonin, E. V., Makarova, A. S. & Aravind, L., "Horizontal gene transfer in Prokaryotes. Quantification and Classification", *Annu. Rev. Microbiol.* 55, 2001, pp.709-742.

پایداری آنزیم لاکتوز در برخی از جمعیت‌های انسانی است که باعث شده بزرگسالان شیر خام را در رژیم خود مصرف کنند. در چنین جمعیتی، افرادی که می‌توانند به‌طور مؤثر شیر را به‌عنوان غذای بزرگسال هضم کنند، می‌توانند از مزایای تغذیه‌ای قابل توجهی برخوردار شوند؛ بنابراین از طریق انتخاب طبیعی، جهش‌های ژنتیکی که باعث ایجاد آنزیم لاکتوز (که هضم شیر را تسهیل می‌کند) برای ادامه حیات در طول زندگی می‌شود و بعد از مدتی مصرف شیر به‌عنوان یک فرهنگ درآمده است. به باور بوندریسکی و دای می‌توان تمثیلی از کارکرد هموگلوبول به نام هموگلوبول ژنی-فرهنگ ساخت که در آن هر دو عامل غیرقابل پیشگیری فرهنگی و ژنتیکی برای ایجاد نتیجه‌ی تکاملی در تعامل اند و این چیزی است که از آن به وراثت گسترش یافته یاد می‌شود.^۱

استعاره‌ی تنوع تسهیل شده^۲

برحسب این نظریه‌ی محیط‌هایی که در یک سیستم منظم و مدولار تغییر می‌کنند، تنوع را تسهیل می‌کنند^۳ و اجازه می‌دهند تکامل به گسترش دادن در شرایط جدید بپردازد. این نظریه‌ی روشن می‌سازد که چطور سیستم‌های پیچیده‌ی زیستی می‌توانند از میان شمار محدودی از تغییرات ژنتیکی منظم ظاهر شوند. این نظریه‌ی به خاطر نقشی که در تولید تنوع‌های فنوتیپی غیر شانسی دارد (چیزی که از آن به نام سوگیری تکوینی نام برده می‌شود) توسط حامیان EES مورد استقبال قرار گرفته است. انعطاف‌پذیری فنوتیپی می‌تواند منجر به تنوع تسهیل شده شود و با به دست آوردن ویژگی‌های کاربردی و تطبیقی مانند عادات و تجهیزات تغذیه متنوع شود. تنوع تسهیل شده راه ساده‌ای برای اشاره به

1. Bonduriansky, Russell & Day, Troy *Extended Heredity: A New Understanding of Inheritance and Evolution*, Princeton University Press, 2018.

2. Facilitated variation

3. Gerhart JC, Kirschner MW, "The theory of facilitated variation", *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 104, 2007, pp.8582–8589.

مجموعه‌ی پیچیده از نیروهای فیزیکی و شیمیایی است که معمولاً در طول تکوین ظهور می‌کنند و می‌توانند ساختارها و کارکردها را به نحوی فراتر از ترجمه‌ی ساده یک به یک ژنوتیپ به فنوتیپ ظاهر کنند.

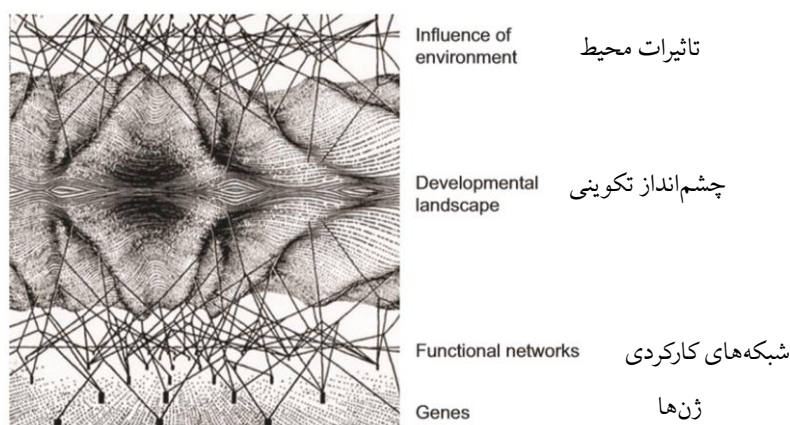
استعاره‌ی موسیقی حیات

نوبل از این استعاره در مقابل استعاره‌ی ژن خودخواه داوکینز استفاده می‌کند. داوکینز تحت تأثیر نظریه‌ی تلفیقی مدرن واحد انتخاب را ژن می‌داند و لذا ایده‌ی اصلی برای او پذیرش اصل دگمای مرکزی است. نوبل یک سیستم بیولوژیست است بنابراین کارکرد اصلی ژنی را منوط به همکاری و هماهنگی چندین کارکرد متفاوت و فرعی‌تر با یکدیگر می‌داند که مانند همکاری و هماهنگی موجود در یک گروه ارکستر موسیقی است. کدهای ژنتیکی به مثابه‌ی نت‌های موسیقی، ژن‌های تنظیم‌کننده به مثابه‌ی مدیر گروه ارکستر، ماشین‌آلات بیان ژنی به مثابه‌ی تجهیزات و امکانات اجرای موسیقی، ژنوم هم‌چون لوح فشرده‌ای حاوی اطلاعات لازم برای اجرا، ژن‌های همانندساز به مثابه‌ی نوازندگان و ... نتیجه این کار گروهی برای ژن حیات در ارگانیسم و برای گروه موسیقی است. ژن در ارتباط با ماتریکس پروتئینی، دیواره‌ی سلولی، کوفاکتورهای ژنی و مواردی از این دست قرار دارد و مجموع تعاملات ژن با چنین اجزایی منجر به بیان ژنی می‌گردد.

استعاره‌ی شبکه‌ی ژنی

استعاره‌ای که در مقابل درخت حیات بیان می‌شود. تعاملات و اندرکنش‌های ژنی و ژنتیکی به‌گونه‌ای است که تکوین خطی و یک‌سویه و تک عاملی به چالش کشیده می‌شود و شبکه‌ی ژنی نقش‌هایی را برای محیط و خود ارگانیسم و کنش‌های از بالا به پایین آن در نظر می‌گیرد. این استعاره به همکاری گسترده‌ی انواع ژن‌های بیان‌کننده، تنظیم‌کننده و تعاملات ژنی با یکدیگر در تولید یک فنوتیپ مخصوص دلالت می‌کند.

وادینگتون این استعاره را در مدل زیر نشان می‌دهد و بر آن باور است که فرم‌های جدید در ترکیب‌های جدید ظهور می‌کنند تا چشم‌اندازهای جدیدی در پاسخ به فشارهای محیطی تولید کنند و این فرم‌های جدید سپس در داخل ژنوم‌ها با یکدیگر مونتاژ می‌شوند. وادینگتون یک سیستم بیولوژیست به معنای کامل کلمه بود. این مدل بیان می‌کند که چشم‌انداز تکوینی به ژن‌های منفرد مربوط می‌شوند. ژن‌ها به طناب‌هایی متصل‌اند. هر محصول ژنی یک شاخه‌ی طناب را تشکیل می‌دهد و لذا مجموع طناب‌ها به مثابه‌ی خرپا یک شبکه‌ی کارکردی به وجود می‌آورند و از سوی دیگر تأثیرات محیطی وجود دارند که از طریق یک چشم‌انداز تکوینی (مثل سوگیری یا انعطاف‌پذیری) بر کارکرد ژن‌های منفرد تأثیر می‌گذارند؛ بنابراین آن‌چه وجود دارد شبکه‌ی ژنی است.



بحث و نتیجه

مدافعین نظریه‌ی تلفیق مدرن در مقابل این ادعاهای مهم حامیان تز گسترش‌یافتگی بیکار ننشسته و در مقابل حمله به اصول نظریه‌ی تلفیقی تسلیم نشده و دعوای بین طرفین کماکان داغ است. با گذر از سیل مقالات در این زمینه، به باور نویسنده این مقاله، در مقابل ادعای نیاز به بازنگری و احساس ضرورت گسترش در چارچوب‌های مفهومی تلفیق تکاملی می‌توان چندین رویکرد اتخاذ کرد:

۱. رویکردی جامعه‌شناسانه: بررسی واکنش‌های مدافعین ES به انگیزه‌های بنیان‌گذاران EES و طرح اهداف غیرعلمی
۲. رویکردی علمی: بررسی پاسخ‌های علمی مدافعان ES و نقد ادعاهای مطرح‌شده در EES
۳. رویکردی تکاملی: بر مبنای آموزه‌های معرفت‌شناسی تکاملی و نیز برنامه‌ی پژوهشی ارزیابی کردن ES و EES و هم‌چنین با استفاده از I.B.E^۱ بتوان حکمی در مورد نظریه‌ی جدید صادر کرد.
۴. رویکردی فلسفه‌ی علمی: تحلیل و ارزیابی قدرت تبیینی دو نظریه با مباحث بیز‌گرایی یا انواع مدل‌های تبیین
۵. رویکردی تحلیلی: ایضاح مفهومی گسترش‌یافتگی

هرکدام از رویکردهای فوق می‌تواند پاسخی له یا علیه EES بدهد و به سود یکی از طرفین حکمی صادر کند. در این جا به آخرین رویکرد پرداخته می‌شود و علت این انتخاب هم آن است که چنین به نظر می‌رسد قبل از هرکدام از رویکردهای فوق لازم است که دست‌کم اجماعی بر لفظ گسترش‌یافتگی حاصل شود و منظور بنیان‌گذاران و مدافعین EES از گسترش‌یافتگی کاملاً مشخص و روشن شود چه آن‌که شاید با تحلیل منطقی این لفظ بتوان پاسخی بی‌نیاز از سایر رویکردها به دست آورد. کسانی با بهره‌گیری از امکان گسترش‌دادن تلاش در حل و فصل برخی معضلات و مشکلات روبه‌روی نظریه‌های علمی و بعضاً ارائه‌ی تبیین‌هایی برای یافته‌های جدید علمی کرده‌اند. به‌عنوان مثال لوگان^۲ به دنبال ریشه‌یابی ظهور تکاملی نمادهای زبانی مدلی را ارائه کرده‌است که مبتنی بر گسترش حوزه‌ی زبان از ادراک به مفهوم است و مدل ذهن گسترش‌یافته نام دارد. کسانی چون کلر و روزنبرگ، نیز به گسترش‌یافتگی فکر کرده‌اند

۱. استنتاج به قصد بهترین تبیین یا Inference the Best Explanation

2. Logan, Robert K., *The Extended Mind Model of the Origin of Language and Culture*, Department of Physics, University of Toronto, 2004.

جایی که کلر^۱ سعی می‌کند پروژه‌ی تقلیل‌گرایی خویش را با گسترش دادن فیزیک آن‌گونه پیش ببرد که کلمه‌ی کارکرد با تعریف تکاملی را وارد دامنه‌ی واژگان و مفاهیم فیزیک کند و از استعاره‌ی فیزیک گسترش یافته صحبت کرد و یا روزنبرگ که خواسته بود با افزودن اصل انتخاب طبیعی به اصول فیزیک مشکل تقلیل‌گرایی و نیز قانون‌مندی زیست‌شناسی را حل کند. کسانی چون دای و بوندینسکیهم در مورد وراثت گسترش یافته کتابی تحت عنوان وراثت گسترش یافته، فهمی جدید از انتقال وراثت و تکامل^۲ نوشته‌اند. صرفاً کندوکاو در چنین مقالاتی می‌تواند با توجه به اهداف نویسندگان آن ما را به این نتیجه برساند که پروژه‌ی گسترش دادن یک نظریه، مستلزم تعمیم چند مقدمه یا اصل یا واژه (چه در قالب مفهوم و یا استعاره و یا تمثیل و مواردی از این قبیل) در نظریه است. گسترش یافتگی اگرچه کمابیش در ادبیات و اهداف دانشمندان و مخصوصاً فیلسوفان علم وجود دارد اما مبحث مستقلی هم‌چون تبیین یا تأیید را در منطق یا فلسفه‌ی علم به خود اختصاص نداده‌است. بنابراین به دست دادن تعریفی از واژه‌ی گسترش‌پذیری (Extensibility) مستلزم مراجعه به فرهنگ لغتی عام است. دست‌کم می‌توان چنین حکم داد که برای بقای یک نظریه بعید به نظر می‌رسد که گسترش دادن که خود نوعی تعمیم است، شامل حذف مقدمه یا اصلی، در نظریه‌ای یا زدودن برخی واژگان مربوط به آن باشد. اگرچه ممکن است گسترش دادن شامل شرح و بسط یا تعمیم مبانی و اصول و مفاهیم موجود در یک نظریه باشد و حتی در مواردی منجر به برخی اصلاحات و تغییرات در صورت‌بندی یک نظریه شود به گونه‌ای که قلمرو زیادتری از تبیین‌خواه‌ها در یک نظریه را شامل شود و ارتقای توان تبیینی نظریه را نتیجه دهد. یکی از انتقاداتی که مخالفین EES می‌توانند به این برنامه وارد نمایند آن است که اگرچه معماران این نظریه

1. Keller, Evelyn Fox, *It Is Possible to Reduce Biological Explanations to Explanations in Chemistry and/or Physics*, Willy black well press, 2010, pp.18-32.

2. Extended Heredity: A New Understanding of Inheritance and Evolution

از امکان گسترش دادن نظریه‌ی تلفیق تکاملی صحبت می‌کنند اما هیچ‌کدام تعریفی از «گسترش‌یافتگی» ارائه نمی‌دهند. پیگلوئیچی (به نقل از گرانت)^۱ به‌عنوان مدافع EES می‌نویسد: «کلمه‌ی EXTENDED مهم است چرا که این کلمه به‌وضوح بر این مسئله دلالت دارد که تلفیق قبلی مردود شمرده نمی‌شود. نه تلفیق مدرن و نه داروینیسیم هیچ‌کدام مردود نیست. این فقط یک گسترش از آن‌هاست. ما به یک گسترش معنادار می‌اندیشیم در جهاتی که نه داروینیسیم و نه تلفیق مدرن هیچ‌کدام به آن به آن فکر نکرده‌اند».

باید از پیگلوئیچی پرسید که اگر ادعای EES گسترش در چارچوب‌های مفهومی تلفیق تکاملی است چگونه شامل جهاتی است که «نه داروینیسیم و نه تلفیق مدرن هیچ‌کدام به آن فکر نکرده‌اند». این جهات چیست‌اند و چگونه چارچوب‌های مفهومی را شامل می‌شوند؟ به‌رحال گرچه چارچوب‌های مفهومی ES باید گسترش یابند اما معلوم نیست از کلمه یا تعبیر گسترش کاربران آن چه چیزی مراد می‌کنند؟ با تحلیل مفهومی از گسترش‌پذیری، می‌توان گفت که نظریه‌ی X می‌تواند گسترش‌یافته‌ی نظریه‌ی T باشد هرگاه دست‌کم سه شرط زیر ارضا شود:

۱. نظریه‌ی T گسترش‌پذیر است یا از Extensibility برخوردار است اگر که در صورت‌بندی اصول و مبانی نظریه‌ی T فاقد قیود الزامی نظیر قطعاً، باید، ضرورتاً و غیره باشد.

۲. نظریه‌ی T گسترش‌یافته‌ای چون X دارد هرگاه دست‌کم عناصری از اصول/واژگان/ مفاهیم و پیش‌فرض‌های نظریه‌ی T در X حفظ شود.

۳. تعداد مواردی را که T تبیین می‌کند و یا قدرت تبیینی آن به‌مراتب کمتر از X باشد.

سه شرط فوق به نظر شهودی به نظر می‌رسند. چرا که قابلیت گسترش‌یافتگی شرط

1. Grant, Bob, *Should Evolutionary Theory Evolve?*, 2010.

لازم برای گسترش یک نظریه است. اگر در فرآیند گسترش دادن نظریه جرح و تعدیل‌هایی انجام شود حفظ برخی از مبانی و اجزای نظریه‌ی اصلی ضروری به نظر می‌رسد چرا که در غیر این صورت با یک انقلاب یا تغییر پارادایم و یا یک جایگزینی روبه‌رو خواهیم شد. از طرفی اگر شرط سوم محقق نشود، لزوم گسترش یافتگی علی‌رغم امکان آن زیر سؤال می‌رود و کاری بیهوده یا عبث خواهد بود. حال در مورد نظریه‌ی تلفیق تکاملی از منظر این سه شرط چگونه می‌توان قضاوت کرد؟ در مورد شرط اول به نظر می‌رسد دست‌کم این شرط در نظریه‌ی تلفیقی برقرار نیست چرا که در این نظریه اصل دگمای مرکزی به صورت گزاره‌ی مطلق بیان شده‌است. این اصل بیان می‌دارد که: اطلاعات از دی ان آ به آر ان آ و از آر ان آ به پروتئین‌ها و از آن‌جا به سایر ارگانیسم‌ها جاری می‌گردد. اطلاعات به روش دیگری جریان نمی‌یابد. آنچه که از آن با عناوینی نظیر «دعوی همیشه صادق» و «اصلی‌ترین و مرکزی‌ترین اصل در زیست‌شناسی» یاد شده‌است^۱ عبارت است از آن‌که: «اطلاعات ژنتیکی از دی ان آ به آر ان آ و سپس به پروتئین منتقل می‌شوند اما این به امر به شکل وارونه صادق نیست. یعنی امکان ندارد اطلاعات از پروتئین به دی ان آ یا دیگر مواد ژنتیکی منتقل شود».

و نیز میر معتقد است که: «نهایتاً با زیست‌شناسی مولکولی نشان داده شده که هیچ اطلاعاتی را نمی‌توان از پروتئین‌ها به اسیدهای نوکلئیک سلول‌های جنسی منتقل کرد و به عبارت دیگر وراثت صفات اکتسابی رخ نمی‌دهد. این موضوع اصطلاحاً دگمای اصلی زیست‌شناسی مولکولی است»^۲.

و هم‌چنین فوتوما معتقد است که: «انتخاب طبیعی کماکان به‌عنوان تنها فرآیندی که تناسب را افزایش می‌دهد و خصیصه‌های سازشی را شکل می‌دهد حفظ می‌شود و

۱. روزنبرگ. آلگزاندرو، مک‌شی. دانیل دبیلو، درآمدی معاصر بر فلسفه زیست‌شناسی، ترجمه پریسا صادقیه، انتشارات پیام امروز، ۱۳۹۲ش.

۲. میر، ارنست، چیستی تکامل، ترجمه مهدی صادقی، نشر نی، ۱۳۹۵ش، ص ۱۸۳.

باقی می ماند»^۱.

اگر چنین اصلی یک طرفه مسیر انتقال اطلاعات را تعیین می کند و امکان روش های دیگر را منتفی بداند و نیز سطح ژن تنها واحد انتخاب باشد عملاً راه بر هرگونه گسترشی مسدود است. از طرفی نوبل وجود اصل دگما را مانع تحقق علیت متقابل در یک ارگانیسم می داند که علیت متقابل از آموزه های مهم EES است. همان طور که در نمودار پیگلوئیچی و مولر نشان داده شده است انتخاب خویشاوند (Gene Selection) و وراثت دی ان آ (DNA inheritanc) با قید only مقید شده بودند؛ که فرض گسترش برای قید Only منتفی است. شرط اول برای اصول دگمای مرکزی و ژن محوری تحقق نمی یابد؛ بنابراین چنانچه دانشمندان و اندیشمندان تکامل و زیست شناسی بخواهند با دستکاری در تلفیق تکاملی به تبیین های قوی تر و بیشتر پردازند، محتمل است که به راهکارهای دیگر نظیر جایگزینی بیاندهند که البته همان طور که در مقدمه ذکر شد کسانی چون نوبل به آن اشاره کرده اند.

1. Futuyma Douglas J., "Evolutionary Biology today and the Call for an Extended Synthesis", p.16.

منابع

- میر، ارنست، چه چیزی زیست‌شناسی را بی‌همتای می‌سازد؟ ترجمه کاوه فیض‌اللهی، انتشارات جهاد دانشگاهی مشهد، ۱۳۸۸ ش، ص ۱۳۱.
- روزنبرگ، آگزاندر، مک شی و دانیل دبیلو، درآمدی معاصر بر فلسفه‌ی زیست‌شناسی، ترجمه پریسا صادقیه، انتشارات پیام امروز، ۱۳۹۲ ش.
- Bonduriansky, Russell & Day, Troy *Extended Heredity: A New Understanding of Inheritance and Evolution*, Princeton University Press, 2018.
- Boto, Luis, *Horizontal Gene Transfer in Evolution: Facts and Challenges*, 2014. <http://www.jstor.org/stable/40506190>
- Colegrave N, Collins S, “Experimental evolution: experimental evolution and evolvability”, *Heredity*, 100 (5), 2008.
- Futuyma Douglas J, “Evolutionary Biology Today and the Call for an Extended Synthesis”, 2017. <http://dx.doi.org>
- Gerhart JC, Kirschner MW, “The Theory of Facilitated Variation”, *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 104, 2007.
- Gilbert SF, Opitz J, Raff RA, *Resynthesizing Evolutionary and Developmental Biology*, Dev. Biol, 1996.
- Gould SJ., *The Structure of Evolutionary Theory*, Cambridge, MA: Belknap Press, 2002.
- Haig, David, “Weismann Rules!”, *Biology and Philosophy*, vol. 22, 2007.
- Hightower, Robin, Baden, Cathy, Penzes, Eva, Lund, Peter and Dunsmuir, “Expression of Antifreeze Proteins in Transgenic Plants”, *Plant Molecular Biology*, 17, 1991.
- J. HU & R. D. H. Barrett Redpath Museum and Department of Biology, McGill University, Montreal, QC, Canada, 2017.
- Keller EF, *From Gene Action to Reactive Genomes*, J. Physiol. 592, 2014.
- Idem, *It Is Possible to Reduce Biological Explanations to Explanations in Chemistry and/or Physics*, Willy black well press, 2010.
- Kenward, D. Kimberly, Altschuler, Mitchell, Hildebrand. David and Davies. L. Peter, “Accumulation of type I fish antifreeze proteins in transgenic Tobacco is cold-specific”, *Plant*

- Molecular Biology*, 23, 1993.
- Koonin EV., "Darwinian Evolution in the Light of Genomics", *Nucleic Acids Res*, 37, 2009.
- Idem, "Towards a Postmodern Synthesis of Evolutionary Biology", *Cell Cycle*, 8, 2009.
- Kurland. C. G. B. Canback, & Otto G. Ber Horizontal gene transfer: A critical view, Department of Molecular Evolution, Evolutionary Biology Centre, University of Uppsala, S-75236 Uppsala, Sweden, 2003.
- Laland KN et al., "Does Evolutionary Theory Need a Rethink?", *Nature* 514, 2014.
- Laland KN, Odling-Smee J, Hoppitt W, Uller T. "More on How and Why: Cause and Effect in Biology Revisited", *Biol. Phil*, 28, 2013.
- Laland KN, Odling-Smee J, Hoppitt W, Uller T. More on how and why: a response to commentaries. *Biol. Phil.* 28, 2013.
- Laland KN, Uller T, Feldman MW, Sterelny K, Müller GB, Moczek A, Jablonka E, Odling-Smee J., *The Extended Evolutionary Synthesis: its Structure, Assumptions and Predictions*, 2015.
- Logan. Robert K., *The Extended Mind Model of the Origin of Language and Culture*, Department of Physics, University of Toronto, 2004.
- Mayer Ernest, *80 Years of Watching the Evolutionary Scenery Science*, 305, 2004.
- Mayer Ernest, *What Makes Biology Unique?*, 2004.
- Merlin, Francesca, *Evolutionary Chance Mutation: A Defense of the Modern Synthesis' Consensus View*, Department of Philosophy, University of Montréal, 2010.
- Moczek, p.Armin, "the Nature of Nurture and the Future of Evodevo: Toward a Theory of Developmental Evolution", *Integrative and Comparative Biology*, 52(1), 2012.
- Muller GB., *Evo-devo: Extending the Evolutionary Synthesis*, *Nat. Rev. Genet*, 8, 2007.
- Idem, *Why an Extended Evolutionary Synthesis is Necessary*, *Interface Focus* 7: 2017.

<http://dx.doi.org/10.1098/rsfs.2017.0015>

Noble D, Jablonka E, Joyner M, Müller GB, Omholt S., *The Integration of Evolutionary Biology with Physiological Science*, J. Physiol. 592, 2014.

Noble D., “Claude Bernard, the first Systems Biologist, and the future of Physiology”, *Experimental Physiology*, 93, 2008a.

Idem, “A Biological Theory of Relativity. No Privileged Level of Causation”, *Journal of the Royal Society Interface Focus*, 2, 2012.

Idem, “Evolution beyond neo-Darwinism: a new Conceptual Framework”, Published by The Company of Biologists Ltd, *The Journal of Experimental Biology*, 218, 2015.

Idem, *The Music of Life*, V6, 2016. www.musicoflife.website

Odling-Smee FJ, Laland KN, Feldman MW, *Niche Construction*, Am. Nat. 147, 1996.

Odling-Smee FJ, Laland KN, Feldman MW. *Niche Construction: the Neglected Process in Evolution*, Princeton, NJ: Princeton University Press, 2003.

Pigliucci, *An Extended Synthesis for Evolutionary Biology*, Departments of Ecology and Evolution and of Philosophy, Stony Brook University, Stony Brook, New York, USA, 2009.

Pigliucci, M., “Do We Need an Extended Evolutionary Synthesis?”, *Evolution*, 61, 2007.

Pigliucci, Massimo and Müller, Gerd, B. *Evolution, the Extended Synthesis*, M.I.T press, Cambridge, 2010.

Snell-Rood EC., *Selective Processes in Development: Implications for the Costs and Benefits of Phenotypic Plasticity*, Integr. Comp. Biol. 52, 2012.

Svensson I. Erik, *On Reciprocal Causation in the Evolutionary Process*, 2018.

Wagner GP., Altenberg L., “Perspective: Complex adaptations and the evolution of Evolvability”, *Evolution; International Journal of Organic Evolution*, 50 (3), 1996.

Idem, “Perspective: Complex Adaptations and the Evolution of Evolvability”, *Evolution*, 50, 1996.