ویلیام شوف[1]

تکامل نخستین سلّولها

در طیّ حدود سه میلیارد سال تنها موجودات زنده خُرد زیستمندان[2] ابتدایی بودند. این سلّولهای اولّیه سبب تکوین سیستمهای زیست شیمیایی[3] و جوّی آکنده از اکسیژن شدند که زندگی امروزین بدان بستگی دارد.

در سال ۱۸۵۹، هنگامی که کتاب «منشأ انواع» انتشار یافت، ردّ تاریخ حیات می‌توانست تا آغاز دورهٔ کامبرین از ادوار زمینشناسی، یعنی تا نخستین سنگواره‌های شناخته شده و اشکالی از حیات که بنابر دانسته‌های کنونی ما بیش از ۵۰۰ میلیون سال پیش می‌زیسته‌اند، پیگیری شود. از آن پس حیات پیش از تاریخ[4] بمراتب طولانیتری کشف گردیده است، که از میان دورانهای زمینشناسی حدود ۳ میلیارد سال دیگر به‌عقب باز می‌گردد. در خلال بیشتر این فاصلهٔ زمانی طولانی دوران پر کامبرین، تنها ساکنان زمین زیستمندان سادهٔ ذره‌بینی بودند، که بسیاری از آنها، از لحاظ اندازه و پیچیدگی، با باکتریهای امروزی قابل مقایسه‌اند. شرایطی که این زیستمندان در آن می‌زیستند، با آن شرایطی که امروزه عموماً به‌چشم می‌خورد، تا حدود زیادی تفاوت داشت، ولی ساز و کار (مکانیسم)های تکامل یکسان بودند. دگرگونیهای ژنتیکی به‌برخی افراد، برای زنده ماندن و تولیدمثل کردن در یك محیط معیّن، تناسب بهتری از سایرین می‌دادند، و بدین ترتیب خصوصیات وراثتی زیستمندانی که سازگاری بهتری یافته بودند، در نسلهای بعدی با تکرار بیشتری ظاهر می‌گردید. پدیدآیی اشکال جدید زندگی از طریق این اصل انتخاب طبیعی، بنوبهٔ خود دگرگونیهای عظیمی را بر محیط فیزیکی تحمیل می‌نمود و بدین وسیله شرایط تکامل را تغییر می‌داد.

یکی از رویدادهای پر اهمیّت در دوران تکامل پر کامبرین تکوین دستگاه زیستشیمیایی تولیدکنندهٔ اکسیژن، یعنی فتوسنتز بود. اکسیژن که به‌عنوان یك محصول فرعی فتوسنتز آزاد می‌گردید، در جوّ انباشته می‌شد و دور جدیدی از سازگاری زیستی را موجب می‌شد. نخستین زیستمندانی که در پاسخ به‌این دگرگونی محیطی تکامل یافتند، تنها می‌توانستند اکسیژن را تحمّل کنند؛ سلولهای بعدی توانستند اکسیژن را فعالانه در سوخت و ساز به‌کار گیرند و قادر بودند تا به‌وسیلهٔ آن از مواد غذایی انرژی بیشتری استخراج کنند.

دوّمین رویداد پر اهمیّت در تاریخ پرکامبرین، به‌پیدایش یك نوع سلّول جدید منجر گردید، که در آن مادهٔ ژنتیکی در هسته‌ای مشخص تجمع یافته و توسط یك غشا احاطه گردیده است. این گونه سلولهای هسته‌دار نسبت به‌سلولهای فاقد هسته، سازمانیافتگی عالیتری دارند. مهمتر از همه آنکه،

---

۱) William schopf استاد زیست دیرین‌شناسی (Paleobiology) دانشگاه کالیفرنیاست.

2. microorganisms 3. Biochemical 4. Prehistory

تنها سلولهای هسته‌دار قادر به‌تولیدمثل جنسی پیشرفته‌اند؛ فرایندی که به‌وسیلهٔ آن دگرگونیهای ژنتیکی والدین می‌توانند در ترکیبهای جدید به‌فرزندان انتقال یابد. تکوین تولیدمثل جنسی، بدان سبب که این تولیدمثل به‌سازگاریهای بدیع اجازه می‌دهد تا بسرعت در میان یك جمعیّت گسترده شوند، گامهای دگرگونی تکاملی را تندتر کرد. اشکال بزرگ، پیچیده، و پر سلّولی حیات که از آغاز دورهٔ کامبرین پدیدار شده‌اند و بسرعت گوناگونی یافته‌اند، بدون استثناء از سلولهای هسته‌دار تشکیل شده‌اند.

مراحل بعدی تاریخ حیات، از آغاز دورهٔ کامبرین، عمدتاً از روی مطالعهٔ سنگواره‌های حفاظت شده در صخره‌های رسوبی بازسازی شده است. در قرنهای هجدهم و نوزدهم بتدریج آشکار شد که آثار سنگواره‌ای دارای تداوم گاهشناسی[5] و جغرافیایی ارزنده‌ای هستند. رسوبات سنگواره‌ای لایه‌های قابل شناختی را تشکیل می‌دهند، که می‌توان آنها را در سازندهای[6] زمینشناسی بسیار جدا از هم، مشخص کرد. مرزهای موجود بین این گونه لایه‌ها، یعنی جایی که مجموعهٔ خاصی از سنگواره‌ها جای خود را به‌دیگری می‌دهد، شالودهٔ تقسیم ادوار زمینشناسی به‌دورانها[7]، دوره‌ها[8] و دورها[9] را به‌دست می‌دهد.

یکی از برجسته‌ترین مرزبندیهایی که در بایگانی صخره‌ها وجود دارد، مرزی است که دورهٔ کامبرین را از تمام آنچه پیش از آن روی داده جدا می‌سازد. به‌یازده دورهٔ زمینشناسی، از آغاز دورهٔ کامبرین به‌بعد، در مجموع دوران فانروزوئیك[10] اطلاق می‌شود، که می‌توان آن را از یونانی به‌صورت دوران حیات آشکار ترجمه کرد. دورانی که قبل از آن قرار می‌گیرد صرفاً پر کامبرین نامیده می‌شود.

مقیاس زمانی ادوار زمینشناسی به‌تنهایی نمی‌تواند برای رسوبات سنگواره‌ای تاریخی معیّن کند؛ بلکه تنها ترادف آنها را برمی‌شمارد. امّا، قدمت این رسوبات را می‌توان از روی سرعت زوال ثابت ایزوتوپهای رادیواکتیو در پوستهٔ زمین، محاسبه کرد. با تعیین اینکه چه مقدار از یك ایزوتوپ، از زمان بلورین شدن موادکانی در یك واحد صخره‌ای تجزیه شده است، می‌توان برای آن واحد و چینه‌های سنگواره‌دار مجاور آن تاریخی معین کرد. این گونه پژوهشهای رادیواکتیو ـ ایزوتوپ، که روی صخره‌های بسیاری از نقاط جهان انجام شده است، تاریخ نسبتاً دقیقی را برای آغاز دوران فانروزوئیك ثابت کرده است؛ بدین ترتیب که این دوران تقریباً ۵۷۰ میلیون سال پیش آغاز شده است. همین روش نشان می‌دهد که قدمت خود زمین و بقیهٔ منظومهٔ شمسی ۴/۶ میلیارد سال است. بدین ترتیب دوران پرکامبرین حدود هفت هشتم تمامی تاریخ زمین را در برمی‌گیرد.

مرز میان دوران پرکامبرین و دورهٔ کامبرین از دیدگاه دیرینه و سنتی به‌صورت یك خلأ و گسستگی محسوس در نظر گرفته شده است. در چینه‌های دورهٔ کامبرین سنگواره‌های فراوانی از گیاهان و جانوران دریایی وجود دارد، که عبارتند از: جلبکهای دریایی، کرمها، اسفنجها، نرمتنان و زیستمندانی که شاید اختصاصیترین جانوران این دوره باشند، یعنی بندپایان اولیه موسوم به‌تریلوبیتها[11]. سالهای بسیاری تصوّر می‌شد که چینه‌های در زیر قرار گرفتهٔ پرکامبرین کاملاً فاقد سنگواره هستند، و به‌نظر می‌رسید که زیای کامبرین، ناگهان و بدون اسلاف شناخته شده، پا به‌عرصهٔ وجود گذاشته است.

حیات نمی‌تواند با زیستمندانی به‌پیچیدگی تریلوبیتها آغاز شده باشد. داروین در کتاب «منشأ

5. Chronological 6. Formations 7. eras 8. Periods
9. epochs 10. Phanerozoic 11. Trilobites

انواع» می‌نویسد: «برای این سؤال که چرا ما رسوبات غنی سنگواره‌داری که متعلّق به.... دوره‌هایی پیش از سیستم کامبرین باشند پیدا نمی‌کنیم، نمی‌توانم هیچ پاسخ قانع‌کننده‌ای ارائه دهم..... این مورد باید در حال حاضر بدون توضیح باقی بماند؛ و ممکن است به‌عنوان یك استدلال معتبر در مقابل نظراتی که در اینجا پذیرفته شده‌اند، بر آنها تاکید شود.» این استدلال به‌هیچ وجه معتبر نیست، ولی تنها در طی حدود بیست سال گذشته برای آن پاسخی قطعی یافت شده است.

●

بخشیَ از این پاسخ عبارت است از کشف سنگوارهٔ جانوران اولیّه در صخره‌هایی که زیر ابتداییترین چینه‌های کامبرین قرار دارند. این سنگواره‌ها حاوی باقیمانده‌های ژله ماهیان، انواع مختلف کرمها و احتمالاً اسفنجها هستند، و زیایی را تشکیل می‌دهند که از زیای جانوران غالباً صدفدار دورهٔ کامبرین مجزاست. ولی این یافته‌ها تنها حدود ۱۰۰ میلیون سال، یعنی کمتر از ۴ درصد دوران پرکامبرین، بر تاریخچهٔ آثار سنگواره‌ای می‌افزاید. و از این رو باز هم این سؤال باقی می‌ماند که: پیش از آن زمان چه چیزهایی پدید آمده‌اند؟

از دههٔ ۱۹۵۰ به‌بعد در این مورد توضیح دامنه‌دارتری ارائه گردیده و رفته رفته این شناخت به‌دست آمده است که نه تنها بسیاری از صخره‌های پرکامبرین حامل سنگواره‌اند، بلکه سنگواره‌های پرکامبرین را حتی دربرخی ازکهنترین نهشتهای رسوبی شناخته شده نیز می‌توان یافت. این سنگواره‌ها عمدتاً بدان سبب که بازماندهٔ تنها اشکال ذره‌بینی حیاتند، پیش از آن جلب توجه نکرده بودند.

در نخستین سالهای قرن بیستم، در جریان کنکاش برای یافتن حیات در دوران پرکامبرین، نشانهٔ مهمّی به‌دست آمد، ولی اهمیّت آن تا مدّتها بعد بطور کامل ارزیابی نشد. این نشانه به‌شکل توده‌هایی از صخره‌های متشکل از سنگهای آهك بود، که به‌صورت لایه‌های نازکی بودند و توسط چارلز دولیتل والکوت[۱۲] در چینه‌های پرکامبرین واقع در غرب امریکای شمالی کشف شدند. والکوت ساختارهای تپّه مانند و یا ستونی شکل متعدّدی یافت، که از تعداد زیادی لایه‌های افقی روی هم چیده شده تشکیل یافته بودند و مانند ستونهای بلندی از کلوچه قرار گرفته بودند. این ساختارها اکنون استروماتولیت[۱۳] نامیده می‌شوند، که از واژه‌های یونانی استروما[۱۴] به‌معنی بستر یا بالاپوش، ولیتوس[۱۵] به‌معنی سنگ مرکب است.

به‌نظر والکوت، استروماتولیتها تپه‌های دریایی فسیل شده‌ای بودند که احتمالاً توسط انواع مختلف جلبکها تشکیل شده بودند. سایر پژوهشگران در این مورد شکاك بودند، و بدین ترتیب سالیان متمادی پیدایش استروماتولیتها بطرز گسترده‌ای به‌نوعی منشأ غیرزیستی نسبت داده می‌شد. نخستین مدرك قانع‌کننده‌ای که فرضیهٔ والکوت را اثبات می‌کرد، در سال ۱۹۵۴ به‌دست آمد و آن زمانی بود که استنلی تیلر[۱۶] از دانشگاه ویسکانسین و السوبارهورن[۱۷] از دانشگاه هاروارد، کشف گیاهان سنگواره‌ای ذره‌بینی را در رگه‌ای از صخره‌های پرکامبرین موسوم به‌سازندگانفلینت آیرون، نزدیك دریاچهٔ علیا در اونتاریو، گزارش دادند.

امروزه وجود خرد سنگواره‌ها[۱۸] در حدود ۴۵ نهشت[۱۹] استروماتولیتی مشخص شده است. (تمام این جوامع فسیل شده جز سه‌تای آن، در ده سال گذشته به‌دست آمده است.) این سنگواره‌ها غالباً بخوبی محافظت شده‌اند، و دیواره‌های سلّولی آنها در شکل سه بعدی خود متحجّر شده است، و

12. Charles Doolittle Walcott 13. Stromatolites 14. Stroma 15. Lithos
16. Stanley A. Tyler 17. Elso S. Barhoorn 18. microfossils 19. deposit

همین سنگواره‌ها به‌منبع اصلی ارائهٔ اسناد مربوط به‌تاریخ اوّلیهٔ حیات بدل گردیده‌اند. کنکاشهای سالیان اخیر برای یافتن خرد سنگواره‌ها در سایر انواع رسوبات، مانند شیستهایی[۲۰] که در محیطهای دور ازساحل ته‌نشین شده‌اند، نیز نتیجه‌بخش بوده است. این سنگواره‌ها عموماً بخوبی سنگواره‌هایی که در استروماتولیتها وجود دارد، حفاظت نشده‌اند و بیشتر آنها به‌واسطهٔ فشار صاف و مسطح شده‌اند؛ از طرف دیگر، آنها اطلاعاتی راجع به‌حیات دوران پرکامبرین در محلهای زیستی به‌دست می‌دهند که با محلهای استروماتولیتهای آبهای کمعمق کاملاً متفاوت است.

از باقیمانده‌های سنگواره‌های خرد زیستمندان می‌توان اطلاعات بسیار زیادی به‌دست آورد. اندازه، شکل و درجهٔ پیچیدگی ریختشناسی[۲۱] از خصوصیاتی هستند که آسانتر از همه باز شناخته می‌شوند، ولی در شرایط مطلوب می‌توان حتّی جزئیات ساختمان داخلی سلول را هم تشخیص داد. اما در پیگیری سیر تکامل پرکامبرین، احتیاجی نیست تا منحصراً بر آثار سنگواره‌ای متکّی باشیم. زیرا، در سوخت و ساز[۲۲] و راههای زیستشیمیایی سلولهای امروزی، آرشیو کاملاً مستقلّی حفظ شده است. هیچیك از زیستمندان موجود از لحاظ زیستشیمیایی با اسلاف پرکامبرین خود همانند نیست، ولی از فرایندهای زیستشیمیایی ابتدایی نشانه‌هایی در ساختمان آن باقی مانده است. با بررسی انتشار این فرایندها در اشکال امروزی حیات گاه استنتاج زمان نخستین پیدایش قابلیتهای زیستشیمیایی معین در ردیف تکاملی، ممکن است.

در مورد نخستین پیشرفتهای تکاملی، منبع اطلاعاتی مستقل دیگری نیزوجود دارد که متکی به‌زیستمندان موجود و یا سنگواره‌ای نیست، بلکه به‌آثار غیرآلی[۲۳] زمینشناسی اتکا دارد. طبیعت مواد کانی به‌دست آمده، شرایط فیزیکی زمان ته‌نشین شدن این مواد را بازتاب می‌دهد؛ این شرایط ممکن است متأثر از بدعتهای زیستی باشد. مثلاً، به‌منظور فهمیدن ورود اکسیژن به‌جوّ نخستین بایستی هر سه زمینهٔ پژوهشی (فوق‌الذّکر) آن را تأیید کنند. آثار کانی بجای مانده زمان وقوع این دگرگونی را بیان می‌کنند، آثار سنگواره‌ای زیستمندان مسئول را می‌شناسانند و انتشار قابلیّتهای زیستشیمیایی در میان زیستمندان امروزی، این پیشرفت را در متن تکاملی مناسب آن قرار می‌دهد.

●

از دههٔ ۱۹۶۰ روشن شده است که مهمترین تقسیمبندی میان زیستمندان موجود، بین گیاهان و جانوران نیست بلکه میان زیستمندانی است که سلولهای آنها دارای هسته است با زیستمندانی که سلّول بدون هسته دارند. گیاهان و جانوران، از لحاظ فرایندهای زیستشیمیایی، سوخت و ساز، ژنتیك و سازمانبندی داخل سلّولی، بسیار شبیه یکدیگرند؛ ولی، این قبیل زیستمندان عالی همگی ازنظر این خصوصیات با باکتریها و جلبکهای آبی ـ سبز، که انواع اصلی حیات بدون هسته‌اند، کاملاً تفاوت دارند. بازشناسی این تباین و ناپیوستگی برای فهم مراحل نخستین تاریخ زیستی دارای اهمیّت بوده است.

زیستمندانی که سلولهای آنها دارای هسته است اوکاریوت[۲۴] (هسته‌دار) نامیده می‌شوند، که از ریشه‌های یونانی «او»[۲۵] به‌معنی خوب یا حقیقی و کاریون[۲۶] به‌معنی هسته یا مهره گرفته شده است.

20. Shale
21. morphology
22. metabolism
23. inorganic
24. eukaryote
25. eu
26. Karyon

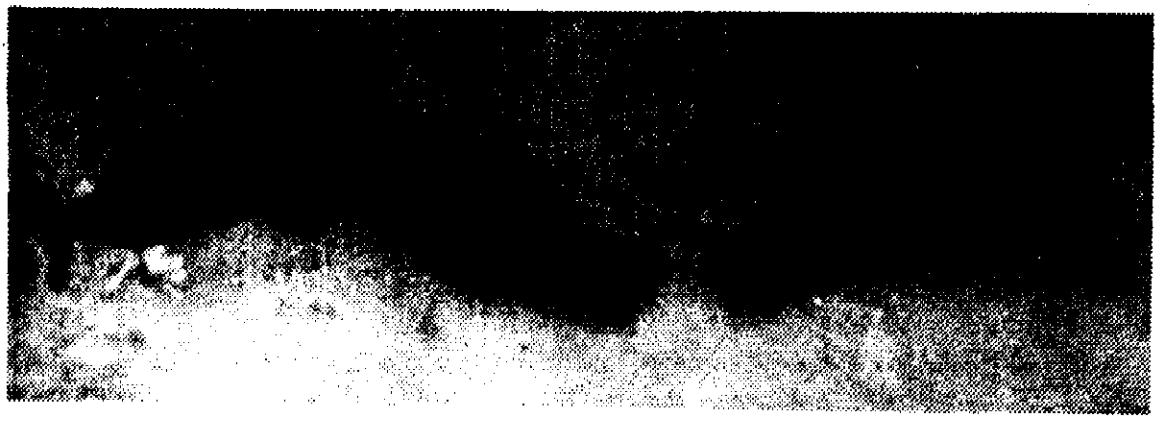
سلولهای فاقد هسته به‌پروکاریوت[۲۷] (بی‌هسته) موسومند، که پیشوند «پرو»[۲۸] به‌معنی «قبل» و «پیش» است. جانوران و تمام گیاهان سبز از نوع هسته‌داران هستند. قارچها، که شامل مخمّرها و کپکها هستند، و آغازیانی نظیر خیسه[۲۹] و اوگلنا[۳۰] هم هسته دارند. بی‌هستگان تنها شامل دو گروه از زیستمندان می‌شود، که عبارتند از باکتریها و جلبکهای آبی ـ سبز. جلبکهای آبی ـ سبز مانند بقیهٔ جلبکها و گیاهان عالی، بطریق فتوسنتز اکسیژن تولید می‌کنند، ولی قرابت آنها با باکتریها بسیار بیشتر از قرابتشان بااشکال هسته‌دار حیات است. بنابراین، من به‌جلبکهای آبی ـ سبز با نام دیگری که مناسبتر است ـ یعنی سیانوباکتری[۳۱] ـ اشاره می‌کنم.

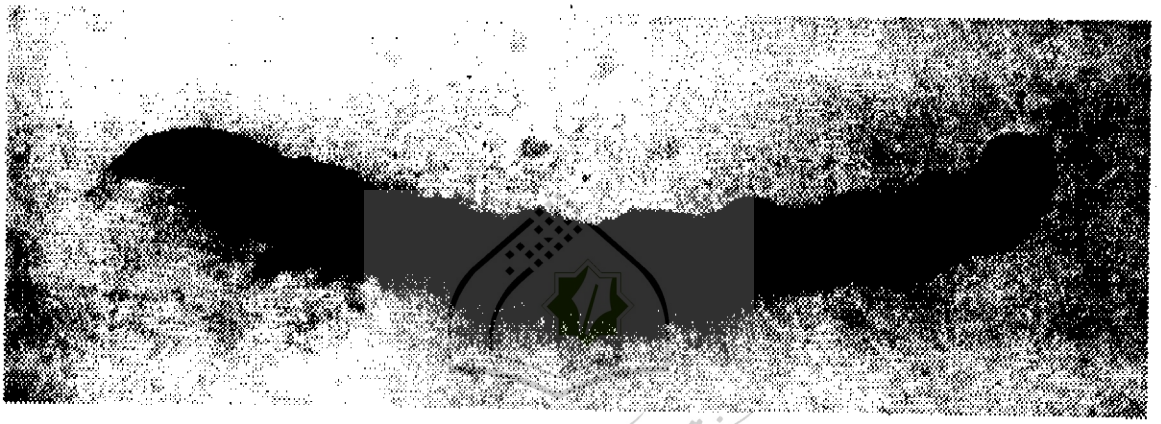
چند ویژگی مهم سبب تمایز بین هسته‌داران و بیهستگان می‌شود. DNA درهستهٔ سلول هسته‌دار در کروموزمها سازمان یافته است و توسط یك غشا داخل سلّولی احاطه شده است؛ در حالیکه، بسیاری از بیهستگان تنها دارای یك حلقه DNA هستند که در سیتوپلاسم به‌صورت آزاد وجود دارد. بیهستگان به‌صورت غیر جنسی[۳۲] و توسط فرایند نسبتاً سادهٔ تقسیم دوتایی[۳۳] تولیدمثل می‌کنند. در سلولهای هسته‌دار، برعکس، تولیدمثل غیر جنسی از طریق فرایند پیچیدهٔ تقسیم غیرمستقیم[۳۴] روی می‌دهد، و بیشتر هسته‌داران به‌صورت جنسی هم می‌توانند تولیدمثل کنند یعنی، با انجام تقسیم غیرمستقیم و سپس بهم چسبیدن و یکی شدن سلولهای جنسی. (تولیدمثل شبه جنسی[۳۵] بعضی بیهستگان با جنسیّت پیشرفتهٔ هسته‌داران تفاوت فاحشی دارد.) سلولهای هسته‌دار عموماً بزرگتر ازانواع بیهسته هستند، اگرچه محدودهٔ اندازهٔ این دو نوع سلول روی هم قرار می‌گیرد. تقریباً تمام بیهستگان زیستمندانی تك سلّولی هستند در حالیکه بیشتر هسته‌داران بزرگ، پیچیده و پر سلّولی‌اند. مثلاً، یك جانور پستاندار می‌تواند ازمیلیاردها سلول تشکیل شده باشد، که این سلولها از لحاظ ساختمان و عملکرد بسیار متمایز ازیکدیگرند.

یکی از خصوصیات جالب و فریبندهٔ سلولهای هسته‌دار این است که درون آنها زیر واحدها[۳۶] یا اندامکهای[۳۷] کوچکتری وجود دارد که توسط غشا احاطه شده‌اند. و جالبترین آنها میتوکندریها[۳۸] و کلروپلاستها[۳۹] هستند. میتوکندریها (میاندانکان) در تمام هسته‌داران وجود دارند، و در صرفه‌جویی انرژی سلّول نقش مهمّی ایفا می‌کنند. کلروپلاستها (پلاستهای سبزینه‌دار) در برخی آغازیان و در

27. Prokaryote
28. Pro
29. Paramecium
30. Euglena
31. Cyanobacteria
32. asexual
33. binary fusion
34. mitosis
35. Parasexual
36. Subunits
37. Organelles
38. mitochondria
39. Chloroplasts

سنگواره‌های ذرّه‌بینی این تصویر باقیمانده‌های زیستمندانی هستند که زمانی شکل غالب حیات بر روی کرهٔ زمین بوده‌اند. این سنگواره‌ها از صخره‌های سرشار از سیلیس سازند بیتر اسپرینگز در استرالیای مرکزی هستند که حدود ۸۵۰ میلیون سال پیش، یا در اواخر دوران پرکامبرین، رسوب کرده است. این صخره‌ها دارای ساختار لایه لایهٔ استروماتولیتها، یا نهشتهای رسوبی، هستند که توسط جوامع در هم بافتهٔ (بوریا مانند) خرد زیستمندان تشکیل شده‌اند. در میان سنگواره‌های پرکامبرین استثناتاً این نمونه‌ها بخوبی محفوظ مانده‌اند؛ دیواره‌های سلّولی متحجّر آنها از مادّهٔ آلی ترکیب یافته و شکل سه بعدی خود را حفظ کرده است. آنها از لحاظ اندازه، ساختار، و جایگاه محیطی (اکولوژیك) شبیه سیانوباکتریها، یا جلبکهای آبی ـ سبز موجودند. این اشکال سنگواره‌ای، مانند المثّنی‌های امروزیشان، احتمالاً قادر به‌نور ساخت (فتوسنتز) بوده‌اند، و سیانوباکتریهای مشابه آنها چند میلیارد سال پیشتر، از قرار معلوم، عهده‌دار نخستین آزادسازی سریع اکسیژن به‌داخل جوّ زمین بوده‌اند. طول زیستمندان این تصاویر حدود ۶۰ میکرو است.





مرکز تحقیقات کامپیوتری علوم اسلامی

تمام گیاهان سبز وجود دارند و مسئول فعالیتهای مربوط به‌فتوسنتز (نور ساخت) این زیستمندان هستند. بنابر فرضیّات پیشنهاد شده، که بخصوص مورد بحث لین مارگولیس[۴۰] از دانشگاه بستون قرار گرفته است، میتوکندریها و کلروپلاستها ممکن است مشتقات تکاملی موجوداتی باشند که زمانی خرد زیستمندانی آزادزی بوده‌اند. مثلاً، کلروپلاست امروزین ممکن است از سیانوباکتری مشتق شده باشد که توسط سلّول دیگری بلعیده شده است و بعداً با آن روابط همزیستی[۴۱] برقرار کرده است. در حمایت از این فرضیه این نکته مورد توجه قرار گرفته است که میاندانکان (میتوکندریها) و پلاستهای سبزینه‌دار، هر دو دارای قطعه‌ای از DNA هستند که سازمانبندی آن تا حدّی شبیه DNA باکتریهاست. در چند سال گذشته، آزمودن این فرضیه اطلاعات بسیار زیادی در مورد زیستشناسی مقایسه‌ای زیستمندان امروزی‌به‌دست داده است، و این اطلاعات در مورد تکامل حیات در دوران پرکامبرین نیز نشانه‌هایی فراهم اورده‌اند.

●

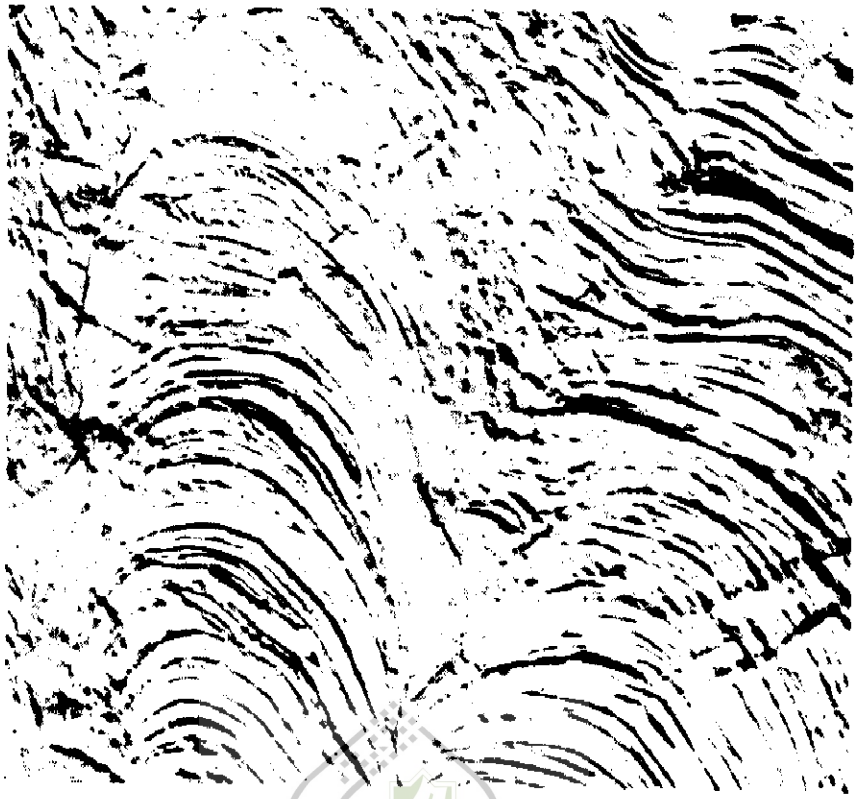
بین بیهستگان و هسته‌داران تفاوت دیگری نیز وجود دارد که در بررسی تکامل آنها از همیّت ویژه‌ای برخوردار است، و آن حدّ تحمّل اکسیژن توسط هر یك از این دو نوع زیستمند است. نیازمندی بیهستگان به‌اکسیژن کاملاً متغیّر است. برخی باکتریها درحضور اکسیژن قادر به‌رشد یا تولیدمثل نیستند؛ این باکتریها در ردهٔ بیهوازیهای اجباری[۴۲] قرار می‌گیرند. سایرین می‌توانند اکسیژن را تحمّل کنند ولی در صورت-عدم حضور آن هم می‌توانند زنده بمانند؛ اینها بیهوازیهای اختیاری[۴۳] هستند. بیهستگانی هم وجود دارند که در حضور اکسیژن، ولی تنها در غلظتهای پایین آن، که بمراتب پایینتر از جوّ کنونی است، بهتر از همه رشد می‌کنند. سرانجام، بیهستگان کاملاً هوازی هم وجود دارند، که بدون اکسیژن نمی‌توانند زنده بمانند.

الگوی سازگاری هسته‌داران، برخلاف سازگاریهای متنوّعی که در بیهستگان دیده می‌شود، نشاندهندهٔ ثبات بسیار زیاد است. آنها، جز در موارد بسیار استثنایی، به‌اکسیژن نیاز مطلق دارند، و حتی به‌نظر می‌رسد که این استثناها مشتقات تکاملی زیستمندان وابسته به‌اکسیژن باشند. این مشاهده به‌فرضیهٔ ساده‌ای می‌انجامد: بیهستگان در طیّ دورانی تکامل یافته‌اند که غلظتهای اکسیژن محیط در حال دگرگونی بوده است، ولی محتوی اکسیژن جو در زمان پیدایش هسته‌داران پایدار و نسبتاً بالا بوده است.

یکی از شاخصهای اینکه سلولهای هسته‌دار همواره هوازی بوده‌اند توسط تقسیم غیرمستقیم (میتوز) فراهم می‌آید، و آن فرایندی است که می‌توان آن را از اختصاصات قطعی گروه اوکاریوتها (هسته‌داران) به‌شمار آورد. بسیاری از سلولهای هسته‌دار می‌توانند در صورت محرومیّت موقّت از اکسیژن زنده بمانند و حتی می‌توانند بعضی از اعمال مربوط به‌سوخت و ساز راانجام دهند؛ ولی به‌نظر می‌رسد که هیچ سلولی جز با دسترسی به‌اکسیژن ـ حداقل در غلظت پایین ـ قادر به‌طی کردن روند تقسیم غیرمستقیم نیست.

خود راههای سوخت و ساز ـ یعنی، سازوکارهایی که زیستمند توسط آنها از موادغذایی انرژی استخراج می‌کند ـ شواهد مفصلّتری را در این مورد به‌دست می‌دهند. فرایند اصلی سوخت و ساز در هسته‌داران تنفّس است، که به‌بیان کلّی می‌توان آن را به‌این صورت توصیف کرد: سوزانیدن قند گلوکز با اکسیژن برای تولید دی اکسید کربن (CO_2)، آب و انرژی. بعضی از بیهستگان (انواع هوازی یا

40. Lynn Margulis 41. Symbiosis 42. Obligate anaerobes 43. Facultative anaerobes



استروماتولیتهای سنگواره‌ای، بطور نمونه‌وار، به‌شکل تپه‌ها و یا ستونهای متشکل از لایه‌های نازك بسیار زیادی هستند که یکی پس از دیگری روی هم انباشته شده است. این استروماتولیتها توسط جوامعی از سیانوباکتریها و سایر پروکاریوتها (سلولهای بدون هسته) در آبهای کمعمق تشکیل شده‌اند؛ هر لایه نشانگر مرحله‌ای در رشد جامعه است. استروماتولیتها در طی بیشتر دوران پرکامبرین تشکیل می‌شده‌اند و منبع مهمی از سنگواره‌های پرکامبرین هستند. این نمونه‌ها در سنگهای آهکی پارك ملّی گلاسیر، با قدمت حدود ۱۳۰۰ میلیون سال، به‌دست آمده‌اند.

اختیاری) نیز قادر به‌تنفس هستند، ولی بسیاری از انها انرژی خود را منحصراً از فرایند ساده‌تر تخمیر[۴۴] به‌دست می‌آورند. در تخمیر انجام شده توسط باکتریها، گلوکز با اکسیژن (یا هر مادهٔ دیگری از خارج سلّول) ترکیب نمی‌شود، بلکه صرفاً به‌ملکولهای کوچکتر شکسته می‌شود. هم در تنفّس و هم در تخمیر،بخشی از انرژی آزاد شده از تجزیهٔ گلوکز به‌شکل پیوندهای پر انرژی فسفات، و معمولاً در ملکولهای آدنوزین تریفسفات[۴۵] (ATP)، به‌تصرّف سلول در می‌آید. سلّول بقیهٔ انرژی را به‌صورت گرما از دست می‌دهد.

سوخت و ساز تنفّسی دارای دو جزء اصلی است: ردیف کوتاهی از واکنشهای شیمیایی، که مجموعاً گلیکولیز[۴۶] (گلیکوزکافت = تجزیهٔگلیکولیزی)نامیده می‌شود، و ردیف طویلتری که به‌چرخهٔ اسید سیتریك[۴۷] موسوم است. در فرایند گلیکولیز، یك ملکول گلوکز، با شش اتم کربن، به‌دو ملکول

---

44. Fermentation 45. adenosine triphosphate 46. Glycolysis
47. Citric acid cycle

مرکب از Glyco به‌معنی قند و Lysis به‌معنی تجزیه است.

پیرووات[۴۸] شکسته می‌شود، که هر یك دارای سه اتم کربن است. برای انجام گلیکولیز به‌اکسیژن آزاد نیازی نیست، ولی از طرف دیگر گلیکولیز تنها مقدار کمی انرژی، با بازده خالص تنها دو ملکول ATP، آزاد می‌کند.

سوخت لازم برای چرخهٔ اسید سیتریك پیرووانی است که توسط گلیکولیز تشکیل می‌شود. در طی یك رشته واکنشهایی که توسط آنزیم[۴۹] کنترل می‌شوند، اتمهای کربن پیرووات اکسید، و این اکسایش[۵۰] با واکنشهای دیگری پیوند می‌شود که به‌ساخت ATP منتهی می‌گردند. در مقابل هر دو ملکول پیرووات (و بدین ترتیب، در مقابل هر ملکول گلوکز که وارد این زنجیر می‌شود) ۳۴ ملکول ATP اضافی تشکیل می‌شود. ازاین رو راه کامل تنفسّی بمراتب کاراتر از گلیکولیز تنهاست. در فرایند تنفّس نسبت انرژی آزاد شده‌ای که می‌تواند به‌شکل مفید (به‌صورت آت‌پ) مسترد شود، بالاتر از همین نسبت در تخمیر است، یعنی بجای تنها ۳۰ درصد حدود ۳۸ درصد است، و در تنفسّ انرژی خالصی که به‌سلّول تحویل داده می‌شود حدود ۱۸ مرتبه بیشتر است. فرایند تنفّس، با شکستن گلوکز به‌ملکولهای سادهٔ غیرآلی (دی اکسید کربن و آب)، واقعاً تمام انرژی را که در پیوندهای شیمیایی قند ذخیره شده و از لحاظ زیستی قابل استفاده است آزادمی‌کند.

سوخت و ساز بیهستگان بلافاصله یك ارتباط تکاملی بین آنها و هسته‌داران پیشنهاد می‌کند؛ زیرا، تا نقطهٔ معینی تخمیر از گلیکولیز غیر قابل تشخیص است. در تخمیری که باکتریها انجام می‌دهند، یك ملکول گلوکز به‌دو ملکول پیرووات تجزیه می‌شود،ومحصول خالص این فرایند دو ملکول آت‌پ است. برای انجام این فرایند، مانند گلیکولیز، به‌اکسیژن نیازی نیست. امّا در بیهستگان بیهوازی راه سوخت و سازی (متابولیك) اساساً به‌پیرووات ختم می‌شود. واکنشهای بعدی تنها پیرووات را به‌ترکیباتی نظیر اسیدلاکتیك[۵۱]، الکل اتیلیك یا دی اکسید کربن تبدیل می‌کنند، که به‌عنوان مواد زاید از سلول دفع می‌شوند.

به‌نظر می‌رسد که تشابه تخمیر در بیهستگان با گلیکولیز درهسته‌داران نزدیکتر از آن است که تصادفی باشد، و فرض وجود یك ارتباط تکاملی بین این دو گروه توضیح حاضر و آماده‌ای را، برای تبیین این تشابه، فراهم می‌آورد. احتمال دارد که تخمیر بیهوازی به‌عنوان فرایندی انرژی‌زا در اوایل تاریخ حیات تثبیت شده باشد. زمانی که اکسیژن جوّ برای سوخت و ساز در دسترس قرار گرفت، قابلیت استخراج انرژی مفید از ئیدراتهای کربن[۵۲] را ۱۸ مرتبه افزایش داد: یعنی، محصول خالص ۳۶ ملکول آت‌پ در مقابل تنها دو ملکول. اما واکنشهای وابسته به‌اکسیژن صرفاً جایگزین انواع بیهوازی نشدند، بلکه به‌راههای بیهوازی موجود اضافه شدند.

در رفتار برخی سلولهای هسته‌دار تحت شرایط محرومیت از اکسیژن می‌توان شواهد بیشتری در زمینهٔ این ترادف تکاملی پیشنهادی یافت. مثلاً، در سلولهای عضلانی پستانداران، تکاپوی درازمدّت می‌توان به‌اکسیژن بیشتری از آنچه ریه‌ها و خون می‌توانند تأمین کنند احتیاج داشته باشد. در این زمان چرخهٔ اسید سیتریك ناتوان می‌شود،ولی سلولها از طریق گلیکولیز تنها، و با کارایی کمتر، به‌کار ادامه می‌دهند. در این شرایط کمبود اکسیژن، پیرووات در سلول مصرف نمی‌شود بلکه می‌تواند در کبد

---

48. Pyruvate
49. Enzyme
50. Oxidation
51. Lactic acid
52. Carbohydrates

دوباره به‌گلوکز تبدیل شود (به‌قیمت انرژی ۶ ملکول آت‌پ). مهم آن است که خود پیرووات به‌کبد حمل نمی‌شود، بلکه بجای آن به‌اسید لاکتیك مبدل می‌شود، که باید پس از آن در کبد به‌شکل پیرووات بازگردانده شود. این کاربرد اسید لاکتیك ممکن است اثری ازیك راه ابتدایی مخصوص باکتریها باشد که تحت شرایط هوازی متوقّف شده است. در حقیقت این طور به‌نظر می‌رسد که سلولهای عضلانی تشنهٔ اکسیژن به‌یك شکل سوخت و ساز ابتدایی و کاملاً بیهوازی برگشت می‌کنند.

●

سیر تکوین فرایندهای زیستشیمیایی وابسته به‌اکسیژن را از طریق بررسی زنجیرهای واکنشهای ساخت[۵۳] ملکولهای زیستی مختلف نیز می‌توان پیگیری کرد. در اینجا هم می‌توان انتظار داشت حلقه‌هایی از زنجیر ساخت[۵۴] ملکولهای زیستی که در اوایل دوران پرکامبرین پیدا شده‌اند، بدون وجود اکسیژن انجام شوند. مراحلی از واکنش که به‌محصول نهایی این زنجیر ساخت نزدیکترند، و احتمالاً در زمانهای بعد افزوده شده‌اند، ممکن است نیازشان به‌اکسیژن متوالیاً افزایش یابد. انتشار این مراحل اکسیژن‌خواه در بین انواع مختلف زیستمندان می‌تواند از اهمیّت تکاملی برخوردار باشد. اگر برای ساخت یك دسته از مواد زیستشیمیایی تنها یك راه تکوین یافته باشد، در آن صورت می‌توان انتظار داشت که اشکال ابتدایی حیات تنها مَراحل آغازین و بیهوازی آن را نشان دهند. زیستمندانی که پس از آنها به‌وجود آمده‌اند ممکن است دارای زنجیرهای ساختی باشند که به‌اکسیژن وابسته‌اند و متدرجاً درازتر می‌شوند.

در زیستمندان هوازی ممکن است در بدو امر این طور به‌نظر برسد که تمام فرایندهای زیستشیمیایی ساخت حقیقتاً به‌اکسیژن نیازمندند؛ سلولهای هسته‌دار در شرایط فقدان اکسیژن[۵۵] فعالیت ساختی[۵۶] نسبتاً کمی را نشان می‌دهند. ولی، بیشتر نیازمندی این فرایندهای ساخت به‌اکسیژن تنها به‌خاطر سوخت و ساز است؛ ساختن ملکولهای زیستی به‌انرژی در شکل آت‌پ نیازمند است، و بیشتر آت‌پ از طریق چرخهٔ وابسته به‌اکسیژن اسید سیتریك تأمین می‌گردد. اگر آت‌پ از منبع دیگری تأمین شود، بسیاری از راههای ساخت می‌توانند بیخدشه عمل کنند.

ولی، بعضی از فرایندهای ساخت ذاتاً به‌اکسیژن احتیاج دارد؛ این احتیاج کاملاً جدا از نیازمندیهای سوخت و سازی به‌اکسیژن است. مثلاً، ساخت رنگدانه‌های صفراوی در مهره‌داران، سبزینهٔ a در گیاهان عالی و اسیدهای آمینهٔ هیدروکسی پرولین[۵۷]، و در جانوران، تیروزین[۵۸] به‌اکسیژن ملکولی نیاز دارد. وابستگی دوراه ساختی[۵۹] بخصوص به‌اکسیژن دقیقاً تعیین شده است. یکی از این دو راه ساختن دسته‌ای از ترکیباتی را کنترل می‌کند که شامل استرولها[۶۰] و کاروتنوئیدها[۶۱] هستند و دیگری به‌ساخت اسیدهای چرب مربوط می‌شود.

استرولها، نظیر کلسترول[۶۲]، هورمونهای استروئیدی، ملکولهای مسطّح و صفحه مانندی هستند که از ترکیبی به‌نام اسکوالن[۶۳]، که دارای ۳۰ اتم کربن است، مشتق شده‌اند. کاروتنوئیدها از ترکیبی به‌نام فیتوئن که دارای ۴۰ اتم کربن است مشتق شده‌اند. آنها رنگدانه‌هایی مانند کاروتن[۶۴] (ترکیب

53. Synthesis
55. anoxia
56. Synthetic activity
57. hydroxy proline
58. Tyrosine
59. Synthetic Pathway
60. Sterols
61. Carotenoids
62. Cholesterol
63. Squalene
64. Carotene

زرد نارنجی رنگ موجود در هویج) هستند، و واقعاً در تمام زیستمندان قادر به‌نور ساخت (فتوسنتز) وجود دارند. نقطهٔ شروع مشترك ساخت هر دو گروه این ترکیبات ایزوپرن[۶۵] است، که ملکولی ۵ کربنی است وواحد تکراری ساختمان لاستیك مصنوعی هم هست. در فرایند ساخت ملکولهای زیستی ابتدای یك زیر واحد ایزوپرن به‌انتهای یك ملکول ایزوپرن دیگر متصل می‌شود؛ پس از آن ملکول ایزوپرن سوّم افزوده می‌شود و یك بسپار[۶۶] ۱۵ کربنی، موسوم به‌فارنزیل پیروفسفات[۶۷]، تشکیل می‌گردد. راه ساخت در این نقطه دو شاخه می‌شود. در ادامهٔ یك راه ساخت دو زنجیرهٔ فارنزیل بهم متصل می‌شوند و ملکول ۳۰ کربنی اسکوالن را تشکیل می‌دهند، که پیشرو ساخت استرولها است. در امتداد دیگر زیر واحد چهارم ایزوپرن اضافه می‌شود، و تنها پس از این افزایش دو زنجیره بهم متصل می‌شوند. در این مورد محصول به‌دست آمده ملکول ۴۰ کربنی فیتوئن[۶۸] است، که پیشرو ساخت کاروتنوئیدها و سایر رنگدانه‌هایی است که از آن مشتق می‌شوند، مانند زردینه‌ها[۶۹].

تا این مرحله در زنجیر ساخت هیچیك از واکنشها به‌مشارکت اکسیژن ملکولی احتیاج ندارد. ولی، قدم بعدی در ساخت استرولها، تبدیل ملکول خطی اسکوالن به‌یك حلقهٔ ۳۰ کربنی است، و این تبدیل به‌اکسیژن احتیاج دارد؛ بیشتر مراحل بعدی ساخت استرولها هم به‌همین ترتیب به‌اکسیژن نیازمند است. در شاخهٔ دیگر زنجیر ساخت چند واکنش بیهوازی دیگر نیز وجود دارد، و در واقع کاروتنوئیدها می‌توانند بدون اکسیژن از فیتوئن ساخته شوند. ولی، ایجاد تغییرات بیشتر در کاروتنوئیدها، نظیر تولید رنگدانه‌هایی به‌نام اپوکسی گزانتوفیلها[۷۰] (زردینه‌های اکسیژندار) به‌اکسیژن بستگی دارد.

بجاست که در مورد تکامل این راههای زیستساختی[۷۱] دو موضوع را مد نظر قرار دهیم.حتی در گروههایی از زیستمندان که از دیر باز هوازی بوده‌اند، نخستین مراحل فرایندهای ساخت مستقل از تأمین اکسیژن هستند؛ اکسیژن ملکولی تنها در مراحل بعدی وارد زنجیر واکنشها می‌شود. ابتداییترین زیستمندان موجود، یعنی باکتریهای بیهوازی، بنحو مشابهی تنها می‌توانند نخستین بخشهای این راه ساخت،یعنی بخشهای بیهوازی آن را، انجام دهند. باکتریهای پیچیده‌تر و سیانوباکتریهای قادر به‌نور ساخت، راههای ساخت درازتری دارند که بعضی مراحل نیازمند به‌اکسیژن را شامل می‌شود. هسته‌داران پیشرفته، نظیر جانوران مهره‌دار و گیاهان عالی، راههای ساخت طویل و پر شاخه دارند، که بسیاری ازمراحل آن به‌اکسیژن نیازمند است.

●

فرایند ساخت اسیدهای چرب و مشتقات آنها از الگوی مشابهی تبعیت می‌کند. اسیدهای چرب ترکیباتی با زنجیرهٔ کربنی مستقیم هستند که در یك انتهای خود گروه کربوکسیل (COOH) دارند. اگر بین اتمهای کربن موجود در زنجیره هیچ پیوند دو گانه‌ای وجود نداشته باشد، اسید چرب «سیر شده»[۷۲] نامیده می‌شود؛ این ملکول از ئیدروژن اشباع شده است و اتمهای ئیدروژن تمام جایگاههای پیوندی[۷۳] موجود را پر می‌کنند. اسیدهای چرب سیر نشده[۷۴] دست کم یك پیوند دو گانه بین دو اتم کربن دارند و تعداد این پیوندهای دو گانه ممکن است بیشتر هم باشد: بازای هر پیوند دو گانه دو اتم ئیدروژن باید از ملکول جدا شود.

---

65. Isoprene
66. Polymer
67. Farnesyl Pyrophosphate
68. Phytoene
71. biosynthetic
72. Saturated
73. bonding positions
74. unsaturated

این تصویر استروماتولیتهای زنده واقع در شارکبی استرالیا را نشان می‌دهد. استروماتولیتها در جاهای دیگر کمیابند. زیرا توسط بیمهرگان خورده می‌شوند. بیمهرگان در اینجا وجود ندارند زیرا آب برایشان بسیار شور است؛ در دوران پرکامبرین آنها هنوز تکوین نیافته بودند. استروماتولیتهای امروزی، از لحاظ اندازه و شکل، بسیار شبیه ساختمانهای سنگواره‌ای هستند، و بواسطهٔ رشد سیانوباکتریها و سایر پروکاریوتها در جوامع حصیری شکل به‌وجود آمده‌اند. کشف این گونه استروماتولیتهای زنده، منشأ زیستی انواع سنگواره‌ای را تأیید کرده است.

در جریان ساخت اسیدهای چرب، با افزایش مکرّر واحدهایی که دو اتم کربن درازا دارند، ملکول بزرگ می‌شود. چند مرحلهٔ اول ساخت در تمام زیستمندان یکسان است، و به‌تولید اسیدهای چرب کاملاً سیر شده می‌انجامد. نخستین انشعاب در راه ساخت زمانی به‌وجود می‌آید که زنجیرهٔ در حال تکوین ۸ اتم کربن درازا دارد. در این نقطه بسیاری از بیهستگان می‌توانند یك پیوند دو گانه به‌ملکول وارد کنند، و هسته‌داران قادر به‌این کار نیستند. در مرحلهٔ بعد، یعنی زمانی که زنجیر سیر شده ۱۰ اتم کربن درازا دارد، انشعاب دوّمی وجود دارد؛ در این نقطه هم بسیاری از بیهستگان مشابه حالت قبل می‌توانند یك پیوند دوگانه وارد ملکول کنند ولی هسته‌داران نمی‌توانند. روند استطالهٔ زنجیره، صرفنظر از این که کدامیك از انشعابات دنبال شود، به۱۸ اتم کربن خاتمه می‌یابد. در این نقطه، اسیدهای چربی که توسط بسیاری از بیهستگان ایجاد شده‌اند یك پیوند دوگانه دارند، ولی در هسته‌داران محصول تولید شده همیشه ملکول کاملاً سیر شدهٔ اسید استاریك[۷۵] است. هیچیك از مراحل این زنجیر، چه در بیهستگان و چه در هسته‌داران، به‌اکسیژن ملکولی نیازمند نیست.

75. Stearic acid

اگر انجام تبدیلات بعدی روی اسیدهای چرب ناممکن می‌بود، در آن صورت سلولهای هسته‌دار قادر به‌ساختن تنها اشکال کاملاً سیر شدهٔ اسیدهای چرب بودند. در واقع، از طریق فرایند «ناسیر کردن اکسایشی»[۷۶]، که در آن با برداشتن دو اتم ئیدروژن از ملکول و ترکیب کردن آنها با اکسیژن برای تولید آب پیوندهای دوگانه تشکیل می‌شود، تغییرات وسیعی می‌تواند (در ملکول اسیدهای چرب) صورت گیرد. ناسیر کردن اکسایشی تنها در حضوراکسیژن ملکولی (O2) می‌تواند صورت پذیرد. سیانوباکتریها، با استفاده از این سازوکار،اسیدهای چرب سیر نشده‌ای با دو، سه، و چهار پیوند دوگانه می‌سازند، و هسته‌داران اسیدهای چرب بسناسیر[۷۷]، (اسیدهای چرب با پیوندهای دوگانهٔ پرشمار) تشکیل می‌دهند.

تجزیه و تحلیل راه ساخت اسیدهای چرب، همانند موشکافی فرایند ساخت استرول - کارتنوئید، طرحی از تکامل زیستشیمیایی را ارائه می‌دهد که محور آن موجودیت فزایندهٔ اکسیژن جوّ است. نخستین مراحل زنجیر ساختی[۷۸] بین تمام زیستمندان قادر به‌ساختن اسیدهای چرب مشترك است، و ادر ابتداییترین زیستمیدان این مراحل مشترك تنها مراحل موجودند. از این واکنشهایی که در ابتدای زنجیر زیستشیمیایی قرار می‌گیرند،ظاهراً در تاریخ حیات درهمان اوایل تکوین یافته‌اند؛ تمام این مراحل بیهوازی‌اند. زیستمندانی که احتمالاً کمی بعد از آنها پیدا شده‌اند (مانند باکتریهای هوازی و سیانوباکتریها) راههای ساختی درازتری دارند، که چند مرحله از ناسیر کردن اکسایشی را هم شامل می‌شود. در هسته‌داران پیشرفته، نسبت مهم و قابل توجهی از این مراحل به‌اکسیژن بستگی دارد.

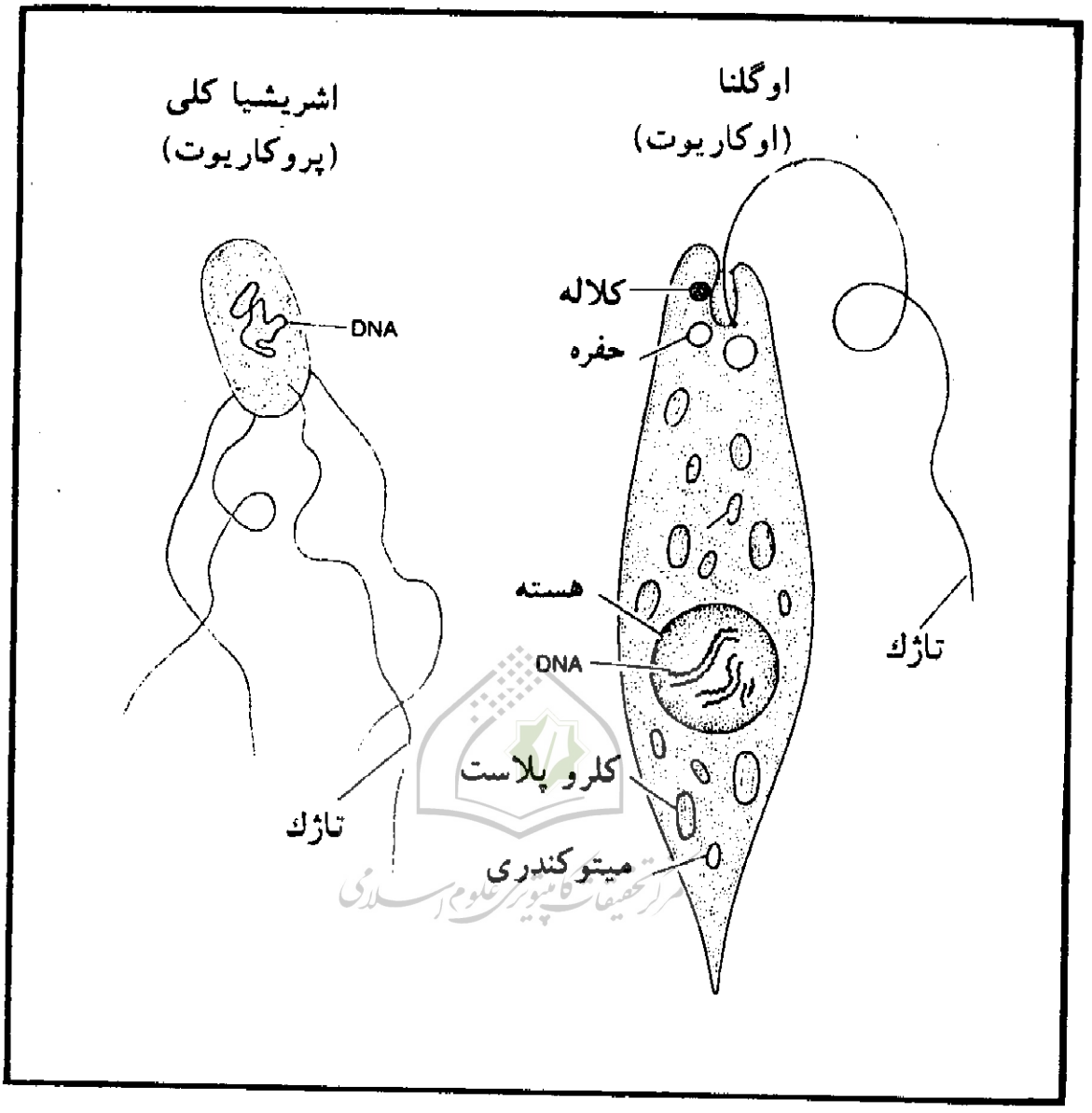
●

بدین ترتیب، مقایسهٔ سوخت و ساز و فرایندهای زیستشیمیایی بیهستگان با هسته‌داران شواهد متقنی فراهم می‌آورد دال بر اینکه گروه هسته‌داران تنها پس از آنکه مقدار قابل توجّهی اکسیژن در جوّ انباشته شده بود پدید آمده است. از این رو جالب است بپرسیم سلولهای هسته‌دار نخستین بار چه زمانی پدیدار شده‌اند؟ واضح است که جوّی سرشار از اکسیژن دیرتر از این واقعهٔ تکاملی مهم و راهنما نمی‌تواند تکوین یافته باشد.

وسیلهٔ اصلی تعیین تاریخ منشأگیری هسته‌داران، آثار سنگواره‌ای است. ولی بدان سبب که این گسترهٔ پژوهشی بسیار تازه است، اطلاعات موجود پراکنده و تفسیر آنها غالباً دشوار است. تشخیص

76. Oxidative desaturation 77. Polyunsaturated

بزرگترین تقسیمبندی میان زیستمندان، سلولهای هسته‌دار (اوکاریوتها) را از سلولهای بدون هسته (پروکاریوتها) جدا می‌کند. تنها پروکاریوتهای موجود، باکتریها و سیانوباکتریها هستند، که در اینجا توسط باکتری اشریشیا کُلی Escherichia Coli (تصویر بالا، چپ) نشان داده شده است. تمام زیستمندان دیگر اوکاریوت هستند، که شامل گیاهان عالی و جانوران، قارچها و آغازیانی نظیر اوگلنا Euglena (بالا، راست) می‌شود. سلولهای هسته‌دار مراتب پیچیده‌تر از انواع بیهسته‌اند، و بعضی از اندامکهای آنها، مانند میتوکُندری و کلروپلاست، احتمالاً از پروکاریوتهایی مشتق شده است که با سلول میزبان روابط همزیستی برقرار کرده‌اند. پروکاریوتها از لحاظ تحمل یا نیازشان به‌اکسیژن آزاد بسیار متنوعند، و تصور می‌شود آنها طی دورانی تکامل یافته‌اند که غلظت اکسیژن در نوسان بوده است. تمام هسته‌داران برای سوخت و ساز و ساخت مواد مختلف به‌اکسیژن احتیاج دارند، و باید پس از تثبیت جوی آکنده از اکسیژن پدیدار شده باشند.



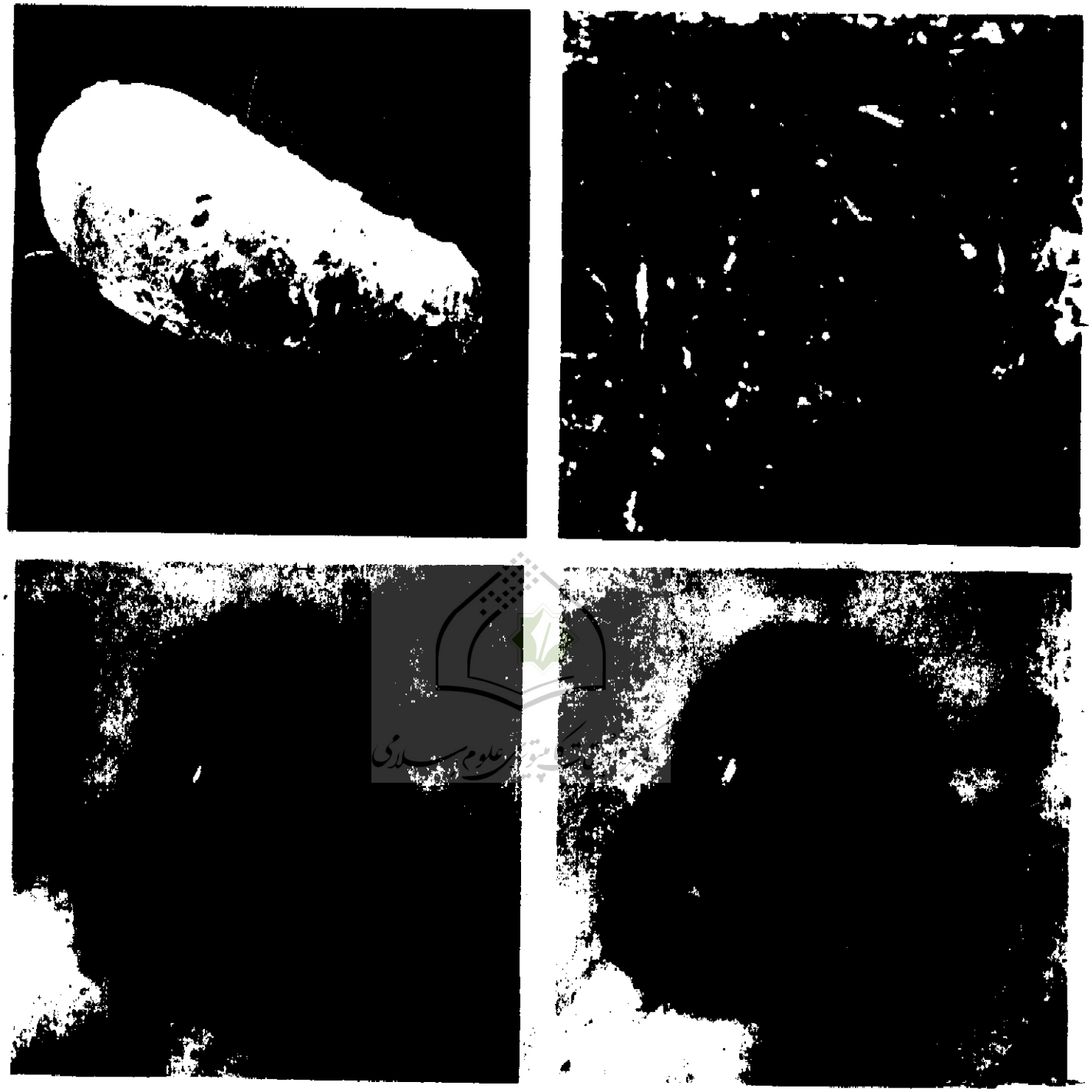
اوکاریوتها (هسته‌داران)	پروکاریوتها (بیهستگان)	
آغازیان، قارچها، گیاهان و حیوانات	باکتریها و سیانوباکتریها	زیستمندان معرّف
بزرگ، عموماً ۱ تا ۱۰ میکرومتر	کوچک، عموماً ۱۰ تا ۱۰۰ میکرومتر	اندازهٔ سلّول
هوازی	بیهوازی یا هوازی	سوخت‌وساز و فتوسنتز
معمولاً متحرک، مژکها یا تاژکها از خرد لوله‌ها (میکروتوبولها) ساخته شده‌اند	غیر متحرک یا با تاژکیهایی از پروتئین فلاژلین	تحرّک
از سلولز یاکیتین، در حیوانات وجود ندارد	از قندها و پپتیدهای خاص	دیواره‌های سلولی
میتوکوندری و کلروپلاست	بدون اندامکهای پوشیده شده از غشاء	اندامک‌ها
DNA به‌شکل کروموزوم سازمان یافته است و توسط غشاء هسته احاطه شده است	حلقهٔ DNA در سیتوپلاسم	سازمانبندی ژنتیک
توسط میتوز یا میوز	توسط تقسیم دوتایی	تولیدمثل
عمدتاً چند سلولی، با تمایزیابی سلولها	عمدتاً تک سلّولی	سازمانبندی سلولی

هسته‌دار بودن یك زیستمند ذره‌بینی تکسلولی، تنها از روی بررسی باقیمانده‌های سنگواره شدهٔ ان غالباً کار دشواری است. و تازه زمانی‌که هسته‌دار بودن یك سنگواره بروشنی مشخص شد، روشهای رادیواکتیو ـ ایزوتوپ موجود، که برای تعیین قدمت به‌کار گرفته می‌شوند، بندرت می‌توانند سنّ دقیق آن را تعیین کنند. دقّت این روشها در بهترین حالت بعلاوه یا منهای ۵ درصد است. بعلاوه، تعیین قدمت عموماً در مورد صخره‌هایی انجام می‌شود که زمانی به‌صورت گداخته بوده‌اند ـ مانند گدازه‌های آتشفشانی ـ در حالی که سنگواره‌ها در نهشتهای رسوبی یافت می‌شوند. در نتیجه، معمولاً قدمت خود چینهٔ فسیلدار را نمی‌توان تعیین کرد؛ فقط می‌توان سن این چینه را مقداری بین سنّ نزدیکترین واحدهای صخره‌ای بالایی و پایینی معین نمود ـ در این حال، سن خود این واحدهای صخره‌ای باید قابل تعیین کردن باشد.

علی‌رغم این مشکلات، اکنون در مورد وجود سنگواره‌های هسته‌دار در صخره‌هایی با قدمت صدها میلیون سال بیشتر از قدمت نخستین چینه‌های فانروزوئیك شواهد اساسی وجود دارد. این شواهد از دو نوعند: خرد سنگواره‌هایی که درجهٔ پیچیدگی ریختشناسی و سازمانیشان بر خصوصیّت هسته‌دار بودن آنها حکم می‌کند، و وجود سلولهای سنگواره‌ای که اندازه‌شان تنها در نمونه‌های هسته‌دار مشاهد می‌شود.

شواهد به‌دست آمده از سنگواره‌های نسبتاً پیچیدهٔ ذره‌بینی‌شامل مواردزیر است: (۱)رشته‌های شاخه ـ شاخه، که از سلولهایی با دیواره‌های عرضی مشخص تشکیل یافته‌اند و به‌قارچها یا جلبکهای سبز امروزین شباهت دارند. اینها از سازنداولخین سیبری به‌دست آمده‌اند و تصور می‌شود قدمت این نهشت حدود ۷۲۵ میلیون سال باشد (ولی عمر معلوم آن بین ۶۸۰ و ۸۰۰ میلیون سال است)؛ (۲) خرد سنگواره‌های پیچیدهٔ قمقمه شکل که از سازندواگانت[۷۹] در گراندکانیون[۸۰] شرقی به‌دست آمده‌اند، و گمان می‌رود قدمت آنها حدود ۸۰۰ (یا ۶۵۰ تا ۱۱۵۰) میلیون سال باشد؛ (۳) سنگواره‌های جلبکهای تکیاخته‌ای که غشاهای درونسلّولی و اجسام کوچك متراکمی دارند که ممکن است نشانه‌ای از اندامکهای محفوظ مانده باشد. این سنگواره‌ها از سازند بیتراسپرینگز[۸۱] استرالیای مرکزی به‌دست آمده‌اند و سن آنها تقریباً ۸۵۰ (یا ۷۴۰ تا ۹۵۰) میلیون سال برآورد شده است؛ (۴) گروهی مرکب از چهار سلّول هاگ مانند با پیکربندی[۸۲] چهار وجهی که ممکن است توسط تقسیم غیرمستقیم (میتوز) یاتقسیم بلوغی (میوز) به‌وجود آمده باشند. اینها هم از صخره‌های بیتراسپرینگز به‌دست آمده‌اند؛ (۵) سلولهای خاردار یا کیسه‌های جلبکی با قطر چند صد میکرومتر و قرابت غیرقابل تردید با زیستمندان هسته‌دار، که از شیستهای سیبری با عمر تخمینی ۹۵۰ (یا ۷۵۰ تا ۱۰۵۰) میلیون سال به‌دست آمده‌اند؛ (۶) رشته‌های بسیار پر شاخه، با قطر زیاد و دیواره‌های عرضی بسیار اندك، که از برخی جنبه‌ها به‌جلبکهای سبز یا طلایی ـ سبز معینی شباهت دارند، و از دولومیت[۸۳] بك اسپرینگ[۸۴] کالیفرنیای جنوبی (با قدمت ۱۳۰۰ یا ۱۲۰۰ تا ۱۴۰۰ میلیون سال) و نیز از دولومیت اسکیلوگالی[۸۵] استرالیای جنوبی (با قدمت ۸۵۰، یا ۷۴۰ تا ۸۶۷ میلیون سال) به‌دست آمده‌اند؛ (۷) خرد سنگواره‌های شبه کروی که، از لحاظ توصیفی، دیواره‌های دولایه دارند و روی سطحشان «شکافهای میانی» وجود دارد، که ممکن است نشانگر مرحله‌ای در کیسه‌سازی[۸۶] جلبکهای هسته‌دار باشد.اینها از شیستهایی با قدمت ۱۴۰۰ (یا ۱۲۸۰ تا ۱۴۵۰) میلیون سال در

78. Synthetic Sequence
79. Kwagunt
81. Bitter Springs
82. Configuration
84. Beck Spring
85. Skillogalee
86. encystment



سلولهای هسته‌دار اولیه ممکن است در میان خرد سنگواره‌های پرکامبرین نمایان شوند. سلول کدو شکل سمت چپ، که از شیستهای گراند کانیون بدست آمده است و تصور می‌شود ۸۰۰ میلیون سال قدمت دارند،از لحاظ ریختشناسی ازهر بیهستهٔ شناخته شده پیچیده‌تر است؛ و از آنها بزرگتر هم هست، و حدود ۱۰۰ میکرومتر طول دارد. سلول دوم از سمت چپ حدود ۲ میلی متر قطر دارد و از این رو اندازهٔ آن بیش از ۳۰ برابراندازهٔ بزرگترین بیهستهٔ شبه کروی است؛ این سلول در شیستهای بوتا با قدمت ۹۵۰ میلیون سال یافت شده است. دستهٔ سلولهایی که در دو شکل سمت راست نشان داده شده‌اند از رسوبات استرالیای مرکزی هستند که تصور می‌شود ۸۵۰ میلیون سال قدمت دارند. قطر عرضی این سلولها تنها ۱۰ میکرومتر است، ولی ترتیب چهار وجهیشان حاکی از این است که آنها در نتیجهٔ تقسیم غیرمستقیم (میتوز) یا احتمالاً میوز تشکیل شده‌اند ـ این سازوکارهای تقسیم سلولی تنها در هسته‌داران شناخته شده‌اند.

سازندمك‌مین[87] استرالیای شمالی به‌دست امده‌اند؛ (۸) یك گروه چهار وجهی مرکب از چهار سلول کوچك، شبیه به‌هاگهایی که توسط تقسیم غیرمستقیم سلولی برخی جلبکهای سبز به‌وجود می‌آید، این گروه در دولومیت آملیای[88] استرالیای شمالی یافت شده است و سن آن نزدیك به ۱۵۰۰ (یا ۱۳۹۰ تا ۱۵۷۵) میلیون سال است؛ (۹) سنگواره‌های تکسلولی که به‌نظر می‌رسد استثنائاً بخوبی محفوظ مانده‌اند و بنابر گزارش محتوی ساختمانهای کوچك پوشیده از غشایند که می‌توانند بازماندهٔ اندامکها باشد. این سنگواره‌ها از دولومیت بانگل ـ بانگل[89] در همان ناحیهٔ دولومیت آملیا و با قدمت همانها به‌دست آمده‌اند.

بنابراین نخستین این سنگواره‌های شبه هسته‌دار احتمالاً عمری دارد اندکی کمتر از ۱۵۰۰ میلیون سال. انواع پرشماری ازخرد سنگواره‌ها در رسوبات قدیمیتر کشف شده است، ولی هیچیك از آنها برای هسته‌دار شناخته شدن نامزد پروپاقرصی نیست. مثلاً، سنگواره‌های سازندهای آهن گانفلینت و بلشرآیلند[90] کانادا، که بخوبی بررسی شده‌اند و حدود ۲ میلیارد سال عمر دارند، منحصراً بیهسته شناخته شده‌اند.

●

مدّعای این نمونه‌های هنوز نادرو غیرمعمول را با بررسیهای آماری اندازهٔ خرد سنگواره‌های شناخته شدهٔ پرکامبرین می‌توان مورد بررسی قرار داد. محدودهٔ اندازه‌های بیهستگان و هسته‌داران تا حدود زیادی مشترك است (به‌بیان ساده‌تر، اندازهٔ بسیاری از زیستمندان این دو گروه یکی است)، بطوری که همیشه ممکن نیست یك سنگوارهٔ بخصوص را تنها براساس اندازهٔ آن بدون ابهام رده‌بندی کرد؛ ولی با تهیهٔ فهرستی از اندازه‌هایی که در نمونهٔ وسیعی از سنگواره‌ها سنجیده شده‌اند، تعیین بود یا نبود سلولهای هسته‌دار احتمالاً امکانپذیر است. در بین گونه‌های امروزی سیانوباکتریهای شبه کروی حدود ۶۰ درصدشان بسیار کوچکند؛ و قطری کمتر از ۵ میکرومتر دارند؛ از گونه‌های باقیمانده تنها چندتایی از ۲۰ میکرومتر بزرگترند و اندازهٔ هیچیك از آنها بیش از ۶۰ میکرومتر نیست. هسته‌داران تکسلولی، از قبیل جلبکهای سبز یا قرمز، می‌توانند بسیار بزرگتر باشند، دامنهٔ اندازهٔ آنها ، بطور نمونه‌وار، بین ۵ تا ۶۰ میکرومتر است، ولی چند درصد از گونه‌های موجود از ۶۰ میکرومتر بزرگترند و اندازهٔ چندتایی از آنها هم بیش از ۱۰۰۰ میکرومتر (یك میلیمتر) است.

در مورد حدود ۸۰۰۰ سلول سنگواره‌ای که از ۱۸ نهشت بسیار دور از همه پرکامبرین به‌دست آمده‌اند، اندازه‌گیریهای منظمی انجام گرفته است. برپایهٔ اطلاعات حاصل از این اندازه‌گیریها نتایج تحقیقاتی معینی می‌توان به‌دست آورد. سلولهای بزرگتر از ۱۰۰ میکرومتر، که درنتیجه مشخصاً ابعاد هسته‌داران را دارند، در صخره‌های کهنتر از حدود ۱۴۵۰ میلیون سال شناخته نشده‌اند. درواقع تمام سنگواره‌های تکسلولی به‌دست آمده از صخره‌هایی با این قدمت، صرفنظر از این که در استروماتولیتهای آبهای کم عمق رشد کرده باشند یا در شیستهای دور از ساحل ته‌نشین شده باشند، اندازهٔ بیهستگان را دارند.

فراوانی سلولهای بزرگتر از بیهستگان امروزی (با قطری بزرگتر از ۶۰ میکرومتر) نخست در صخره‌های حدود ۱۴۰۰ میلیون سال پیش افزایش می‌یابد. این نوع جلبکها ظاهراً گونه‌هایی بوده‌اند که بجای تشکیل بوریا (جوامع سلولی در هم بافته) آزادانه شناور بوده‌اند، و بنابراین بخصوص در شیستها، که رسوبات ته‌نشین شده در آبهای عمیق هستند، زیادند. این چنین سنگواره‌هایی که اندازهٔ هسته‌داران را دارند چندین سال است که در شیستهای با همین قدمت در چین و اتحاد شوروی

87. Mc Minn 88. Amelia 89. Bungle-Bungle 90. Belcher Island

شناخته شده‌اند. اخیراً سلولهایی که قطرشان بیش از ۱۰۰ میکرومتر است در سنگهای اهکی نیولند مونتانا هم کشف شده‌اند؛ و سلولهایی با اندازهٔ بیش از ۶۰۰ میکرومتر (۱۰ برابر اندازهٔ بزرگترین بیهستهٔ شبه کروی) در سازند مك‌مین استرالیا یافت شده است؛ عمر هر دوی این نهشتهای سنگواره‌دار حدود ۱۴۰۰ میلیون سال است.

در رسوبات کمی جوانتر دوران پرکامبرین سلولهای باز هم بزرگتری وجود دارد، که سنگواره‌هایی هستند با قطر بیش از یك میلیمتر (بزرگی بعضی از آنها۸ میلیمتر است). این سلولها نخستین بار به‌سال ۱۸۹۹ توسط والکوت توصیف شدند، که آنها را در صخره‌های گراندکانیون کشف کرد. از آن پس، این سلولها در حدد ۱۲ واحد صخره‌ای دیگر در سراسر جهان به‌دست آمده‌اند. به‌نظر می‌رسد قدیمیترینشان آنهایی باشند که از یوتا و سیبری به‌دست آمده‌اند و هر یك ۹۵۰ میلیون سال سن دارد؛ آنهایی هم که از هند شمالی به‌دست آمده‌اند، ممکن است از این هم مسنتر باشند (با عمر ۹۱۰ تا ۱۱۵۰ میلیون سال).

بنابراین بررسیهایی که درمورد ریختشناسی و اندازهٔ سنگواره‌های تکسلولی به‌عمل آمده حاکی از این است که در آثار سنگواره‌ای؛ بین ۱۴۰۰ تا ۱۵۰۰ میلیون سال پیش خلأی وجود دارد. زیر این افق زمانی سلولهایی با ویژگیهای شبیه هسته‌داران نادر و یا غایبند؛ و در بالای آن تعداد این سلولها همواره رو به‌فزونی می‌رود. بعلاوه، این داده‌ها حاکی ازآنندکه شاخه ـ شاخه شدن هسته‌داران کمی پس از پیدایش این نوع سلول، و ظاهراً طی چندین صد میلیون سال بعدی، آغاز شده است. در یك میلیارد سال پیش، اندازهٔ سلول، پیچیدگی ریختشناسی و تنوع گونه‌ها دیگر افزایش اساسی پیدا کرده بود. بدیهی است که تمام این شاخصها هم حاکی از اینند که سوخت و ساز وابسته به‌اکسیژن، که حتی در ابتداییترین هسته‌داران هم بسیار تکوین یافته است، تا حدود ۱/۵ میلیون سال پیش دیگر تثبیت شده بوده است.

•

بیهستگان که پیش از تکوین سلولهای هسته‌دار بایستی فرمانروای بلامنازع زمین بوده باشند گرچه از لحاظ شکل گوناگونی کمتری داشتند،ولی سوخت و ساز و فرایندهای زیستشیمیایی آنها احتمالاً متنوعتر از اخلاف هسته‌دارشان بوده است. گونه‌های باستانی هم مانند بیهستگان امروزی ازلحاظ تحمل اکسیژن احتمالاً طیف وسیعی داشته‌اند، طیف پیوسته‌ای که از عدم تحمل کامل تا نیاز مطلق گسترده می‌شود. از این نقطه نظر یك گروه از بیهستگان، یعنی سیانوباکتریها، بخصوص بدین جهت جالبند که آنهاتاحد زیادی مسئول گسترش جوّی سرشار از اکسیژن بوده‌اند.

سیانوباکتریها هم مانند گیاهان عالی قادر به‌نور ساخت (فتوسنتز) هوازی انجام می‌دهند، و آن فرایندی است که نتیجهٔ کلی آن (گرچه نه سازوکار آن) عکس تنفّس است. در این فرایند، انرژی نور خورشید برای ساختن ئیدراتهای کربن از آب و دی اکسید کربن به‌کار گرفته می‌شود، و اکسیژن ملکولی به‌عنوان محصولی فرعی آزاد می‌شود. سیانوباکتریها اکسیژن تولید شده توسط خودشان را می‌توانند تحمل کنند و قادرند هم از لحاظ سوخت و سازی (در تنفّس هوازی) و هم در راههای ساختی که به‌نظر می‌رسد وابسته به‌اکسیژن باشند (ماند ساخت سبزینهٔ a) از آن بهره گیرند. با اینهمه، فرایندهای زیستشیمیایی سیانوباکتریها با گیاهان سبز هسته‌دار تفاوت دارد و این امر نشان می‌دهد این گروه طی زمانی منشأ گرفته که غلظت اکسیژن در حال نوسان بوده است. مثلاً، گرچه بسیاری از سیانوباکتریها به‌روش ناسیر کردن اکسایشی می‌توانند اسیدهای چرب سیر نشده بسازند،

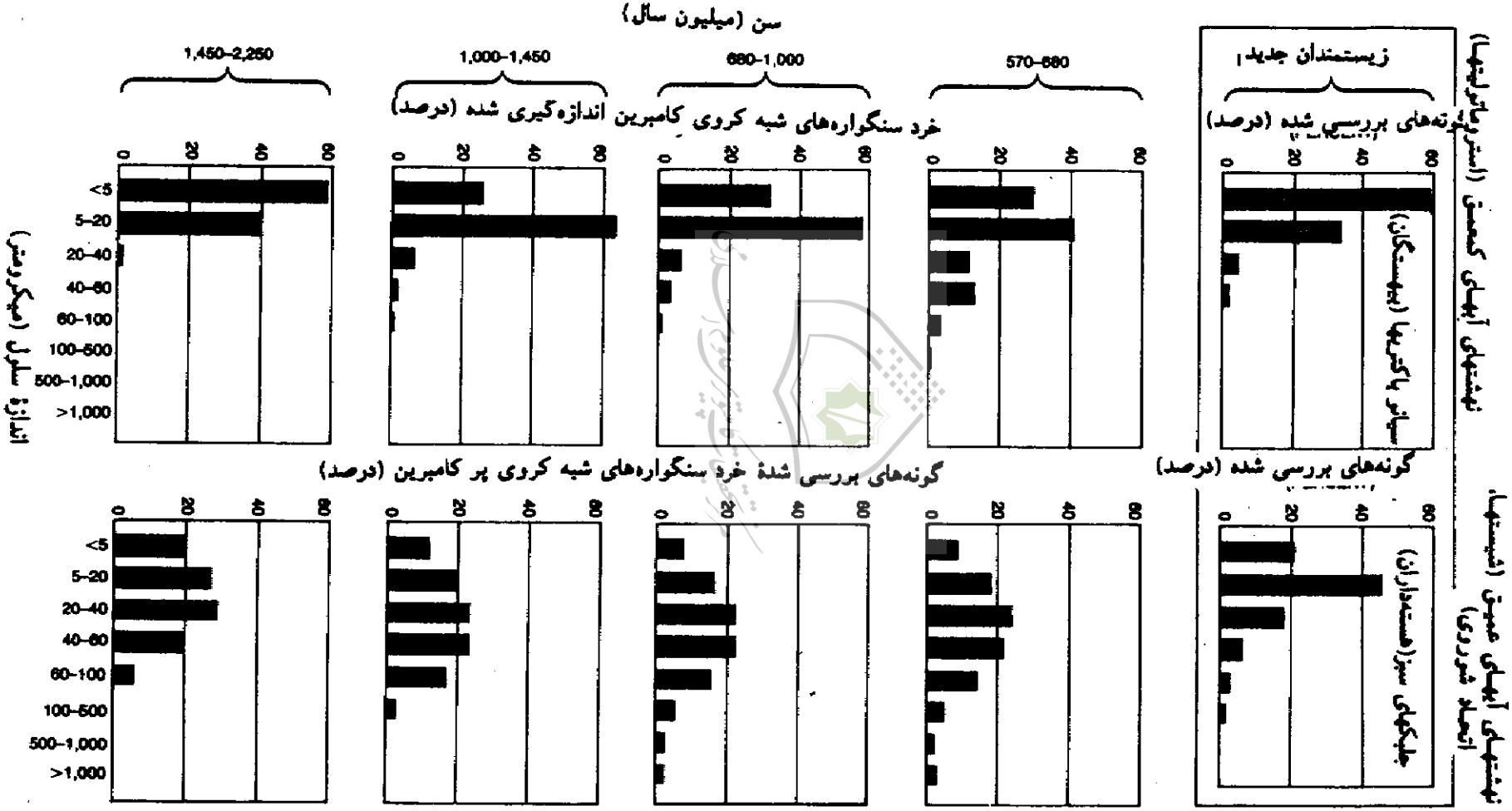
ولی برخی از آنها سازوکار بیهوازی افزایش یك پیوند دو گانه در جریان تطویل زنجیره را هم می‌توانند به‌کار گیرند. همین طور فرایندهای وابسته به‌اکسیژن ساخت استرولهای معین هم می‌تواند توسط برخی سیانوباکتریها به‌انجام برسد، ولی میزان استرولهایی که به‌این نحو ساخته می‌شوند درمقایسه با مقادیری که در نمونه‌های هسته‌داران مشاهده می‌شود جزئی است. این استرولها در سایر سیانوباکتریها اصلاً یافت نمی‌شود، و راه زیستساختی پس از آخرین مرحلهٔ بیهوازی ـ یعنی تشکیل اسکوالن ـ خاتمه می‌یابد. از این رو به‌نظر می‌رسد سیانوباکتریهای از لحاظ فرایندهای زیستشیمیاییشان درموضع یك گروه بینابینی، بین بیهوازیان و هسته‌داران، قرار می‌گیرند.

سیانو باکتریها از لحاظ سوخت و ساز هم در یك موضع بینابینی قرار دارند. آنها امروزه در محیطهای کاملاً اکسیژندار پرورش می‌یابند، ولی آزمایشهای فیزیولوژیکی نشان می‌دهد که بسیاری از گونه‌ها در غلظت اکسیژنی حدود ۱۰ درصد، که تنها نصف غلظت اکسیژن جو کنونی است، به‌رشد مطلوب دست می‌یابند. زمانی که غلظت اکسیژن از سطح مطلوب تجاوز می‌کند، نور ساخت و تنفّس هر دو بطور فزاینده‌ای مهار می‌شوند. اخیراً کشف شده است که بعضی از سیانوباکتریها می‌توانند ماشین سلولی سوخت و ساز هوازی را مطابق موجودّیت اکسیژن روشن و خاموش کنند. این گونه‌ها در شرایط نبودن اکسیژن نه تنها تنفس را متوقف می‌کنند، بلکه روشی بیهوازی را هم برای نور ساخت اتخاذمی‌کنند، که بابه‌کار گرفتن سولفید ئیدروژن (H_2S) بجای آب وآزادسازی گوگرد بجای اکسیژن انجام می‌شود. این توانایی برای انجام سوخت و ساز بیهوازی احتمالاً یادگاری است از مرحله‌ای ابتدایی در تکوین تکاملی این گروه.

فعالیت دیگری که برخی از سیانو باکتریها نشان می‌دهند و به‌نظر می‌رسد بازتاب یك سازگاری ابتدایی با شرایط نبودن اکسیژن باشد، تثبیت نیتروژن[۹۱] (ازت) است. نیتروژن عنصری اساسی برای حیات است، ولی از لحاظ زیستی تنها در شکل «تثبیت شده»، مثلاً در ترکیب با ئیدروژن به‌صورت آمونیاك (NH_3)، مفید است. تنها بیهستگان قادر به‌تثبیت نیتروژن هستند (گرچه آنها هم غالباً این عمل را در روابط همزیستی با گیاهان عالی انجام می‌دهند). آمیزهٔ[۹۲] اصلی آنزیمهای تثبیت، یعنی نیتروژنازها[۹۳]، نسبت به‌اکسیژن بسیار حساسند. در عصاره‌های جدا شده از سلول،

91. Nitrogen fixation 92. Complex 93. Nintrogenases

اندازهٔ سلولهای سنگواره‌ای در مورد مشناء هسته‌داران شواهدی فراهم می‌آورد. خرد سنگواره‌های شبه‌کروی دارای سنین مختلف اندازه‌گیری شدند و برحسب اندازه‌شان در ۸ دسته جای گرفتند؛ در مورد زیستمندان شبه کروی هر دو گروه از خرد زیستمندان امروزی هم از روش مشابهی استفاده شد؛ این دو گروه سیانو باکتریهای بیهسته و جلبکهای هسته‌دار بودند. بین محدودهٔ اندازه‌های این دو گروه امروزی نقاط مشترك بسیاری وجود دارد، ولی بزرگترین سلولها فقط در میان هسته‌داران مشاهده می‌شوند. نمودار توزیع اندازه‌ها درکهنترین سنگواره‌های بررسی شده مشابه بانمودار مربوط به‌بیهستگان است، ولی واحدهای صخره‌ای پرکامبرین که از ۱۴۵۰ میلیون سال جوانترند شامل سلولهای بزرگی هستند که احتمالاً هسته دارند، و در دوره‌های بعدی نسبت سلولهای بزرگ افزایش می‌یابد. گرایش سلولهای بزرگ به‌سمت فراوانتر بودن در شیستهاست و نه در رسوبات استروماتولیتی. به‌خاطر اینکه شیستها دور از ساحل ته نشین می‌شوند، گرایش فوق رادر صورتی می‌توان توضیح داد که هسته‌داران اولیه بجای بوریاسا ز (mat-Forming) عموماً آزاد شناور (Free-Floatnig) بوده باشند.


سن (میلیون سال)
1,450-2,250
1,000-1,450
680-1,000
570-680
خرد سنگواره‌های شبه کروی کامبرین اندازه‌گیری شده (درصد)
<5
5-20
20-40
40-80
80-100
100-500
500-1,000
>1,000
اندازهٔ سلول (میکرومتر)
گونه‌های بررسی شده (درصد)
گونه‌های بررسی شدهٔ خرد سنگواره‌های شبه کروی پر کامبرین (درصد)
نهشته‌های آبهای کمعمق (استروماتولیتها)
زیستمندان جدید
سیانو باکتریها (بیهسته‌گان)
نهشته‌های آبهای عمیق (شیستها، اتحلال شورودی)
جلبکهای سبز (هسته‌داران)

نیتروژنازها توسط حتی یك درصد اکسیژن آزاد بطور نسبی مهار می‌شوند، و در مجاورت غلظت اکسیژنی تنها حدود ۵ درصد ظرف چند دقیقه بطور بازگشتناپذیر غیرفعال می‌گردند.

چنین آمیزه‌ای از آنزیمها تنها در شرایط نبودن اکسیژن می‌توانسته به‌وجود آمده باشد، و امروزه هم تنها در صورت جلوگیری از مجاورت با اکسیژن جو می‌تواند عمل کند. بسیاری از باکتریهای تثبیت‌کنندهٔ نیتروژن صرفاً با انتخاب زیستگاهی بیهوازی این استفحاظ را فراهم می‌آورند، ولی در میان سیانوباکتریها تدبیر متفاوتی تکوین یافته است؛ بدین صورت که، آنزیمهای نیتروژناز در سلولهای ویژه کاری موسوم به ناجورکیسه‌ها[۹۴]، محافظت می‌شوند، که محیط داخلی آنها بدون اکسیژن است. ناجور کیسه‌ها رنگدانه‌های معینی را که برای نور ساخت ضروری است ندارند، و بدین روی از خود اکسیژنی تولید نمی‌کنند. آنها دیواره‌های سلولی ضخیمی دارند و توسط پوشش[۹۵] لعابی چسبناکی احاطه شده‌اند که انتشار اکسیژن به‌داخل سلول را کند می‌کند. وبالاخره، آنها با آنزیمهای تنفسی مجهزند تا هر اکسیژن آزادی را که ممکن است به‌داخل سلول نشست کند بسرعت مصرف کنند.

بازشناسی ناجور کیسگان در مواد سنگواره‌ای، به‌خاطر دیواره‌های سلولی ضخیمشان، باید نسبتاً آسان باشد. در واقع، وجود ناجور کیسه‌های احتمالی در چندین واحد صخره‌ای پرکامبرین گزارش داده شده است، که کهنترین آنها حدود ۲/۲ میلیارد سال قدمت دارد. اگر این سلولها ناجورکیسگان واقعی باشند، وجودشان راممکن است به‌عنوان نشانه‌ای درنظر گرفت مبنی بر اینکه در آن زمان اکسیژن آزاد، حداقل در غلظتهای کم، موجود بوده است.

تثبیت نیتروژن از نظر انرژی هزینهٔ زیادی برمی‌دارد، و بدین ترتیب به‌نظر می‌رسد توانایی انجام آن تنها هنگامی (به‌زیستمند) تفوّق انتخابی می‌بخشد که نیتروژن تثبیت شده منبع نادری باشد. امروزه منابع اصلی نیتروژن تثبیت شده از نوع زیستی و صنعتی هستند، ولی نیترات از لحاظ زیستی قابل استفاده (NO_3) بواسطهٔ واکنش نیتروژن جو با اکسیژن تشکیل می‌شود. در جوّ فاقد اکسیژن اوایل پرکامبرین این سازوکار بوضوح ناممکن بوده است. نبودن اکسیژن در جو، غلظت آمونیاك را هم بطور غیرمستقیم به‌سطح بسیار نازلی کاهش می‌داده است. آمونیاك توسط تابش فرابنفش به‌نیتروژن و ئیدروژن تجزیه می‌شود ـ امروزه بیشتر این تابش توسط لایه‌ای از اُزُن[۹۶] (O_3) در بالای جو تصفیه می‌گردد؛ بدون اکسیژن آزاد ازن بسیار کمی وجود داشته است، و بدون این سپر حفاظتی آمونیاك جو بسرعت تخریب می‌شده است.

احتمال دارد که توانایی تثبیت نیتروژن در اوایل پرکامبرین در میان زیستمندان بیهستهٔ ابتدایی و در محیطی تکوین یافته باشد که ذخیرهٔ نیتروژن تثبیت شده کم بوده است. آسیبپذیری آنزیمهای نیتروژناز در برابراکسایش در آن زمان اهمیتی نداشته است، چرا که اکسیژن جو اندك بوده است. بعداً، با افزایشی که در اکسیژن جو در نتیجهٔ فعالیتهای نور ساختی سیانوباکتریها به‌وجود آمد، برخی تثبیت‌کنندگان نیتروژن زیستگاهی بیهوازی انتخاب کردند و دیگران به‌تکوین ناجورکیسگان دست زدند. در زمان پیدایی هسته‌داران، یعنی ظاهراً بیش از ۵۰۰ میلیون سال بعد، اکسیژن فراوان بود و نیتروژن تثبیت شده (چه NH_3 و چه NO_3) هم احتمالاً وفور بیشتری پیدا کرده بود، از این رو هسته‌داران هرگز آنزیمهای لازم برای تثبیت نیتروژن را تکوین ندارند.

---

94. heterocysts 95. envelope 96. Ozone

در حال حاضر نور ساخت آزادکنندهٔ اکسیژن که توسط گیاهان سبز، سیانوباکتریها و بعضی آغازیان انجام می‌شود عهده‌دار ساخت بیشتر مواد آلی جهان است. اما، این تنها ساز و کار نور ساخت نیست. سیستمهای دیگرگون[۹۷]، که به‌چند گروه از باکتریها منحصرند، به‌نظر می‌رسد امروزه در مقیاسی کلی از اهمیت کمی برخوردار باشند، ولی در گذشته‌های زمینشناسی احتمالاً اهمیت بسیار بیشتری داشته‌اند.

چند گروه از باکتریهای قادر به‌نور ساخت از لحاظ نوع رنگدانه‌ها با یکدیگر تفاوت دارند، ولی در یك جنبهٔ مهم مشابهند: تمام نور ساخت باکتریایی[۹۸]، برخلاف نور ساخت سیانوباکتریها و هسته‌داران، فرایندی است کلاً بیهوازی. اکسیژن به‌عنوان فراوردهٔ جنبی واکنش آزاد نمی‌شود، و نور ساخت درحضور اکسیژن نمی‌تواند به‌انجام برسد. در حالیکه به‌نظر می‌رسد اکسیژن در گیاهان سبز برای ساخت سبزینهٔ a لازم باشد، همین اکسیژن ساخت سبزینه‌های باکتریایی[۹۹] را مهار می‌کند.

به‌نظر می‌رسد که طبیعت بیهوازی نور ساخت باکتریایی تناقضی را پیش می‌کشد: زیستمندان قادر به‌نور ساخت جایی بهتر رشد می‌کنند که نور فراوان باشد، ولی چنین محیطهایی عموماً همانهایی هستند که غلظت اکسیژن زیادی دارند، که نور ساخت باکتریایی را مسموم می‌کند. این نیازهای متضاد را در صورتی می‌توان توضیح داد که بپذیریم نور ساخت بیهوازی در میان باکتریهای ابتدایی در اوایل پرکامبرین، یعنی زمانی تکوین یافته است که جو اساساً فاقد اکسیژن بوده است. نور سازندگان[۱۰۰] بدین ترتیب در آبهای کمعمق و در روشنایی کامل توانسته‌اند در جوامع بوریا مانند زندگی کنند.

این باکتریها کمی بعد سبب پیدایش نخستین زیستمندان قادر به‌نور ساخت هوازی شدند، این زیستمندان پیشرو سیانوباکتریهای امروزی هستند. اکسیژن ملکولی که توسط این نژادهای جهش یافته آزاد می‌شد برای باکتریهای بیهوازی قادر به‌نور ساخت ماده‌ای سمّی بود، و درنتیجه نور سازندگان هوازی قادر بودند در بخشهای فوقانی جوامع بوریایی، بیهوازیان را از میدان بدر کنند. گونه‌های بیهوازی با بخشهای تحتانی بوریا به‌سازگاری رسیدند که نور کمتری دارد، ولی غلظت اکسیژن آن هم پایینتر است. بسیاری از باکتریهای قادر به‌نور ساخت امروزه هم این گونه زیستگاهها را در اختیار دارند.

باکتریهای قادر به‌نور ساخت مسلماً نخستین زیستمندان موجود نبوده‌اند، ولی تاریخ حیات در دورهٔ پیش از پیدایش آنها هنوز مبهم است. ولی، همان اطلاعات ناچیزی که در مورد این دورهٔ اولیه می‌تواند استنتاج شود با این انگار که محیط آن زمان عمدتاً بی‌اکسیژن بوده است سازگاری دارد. گروهی از شواهد تحقیقاتی بر این فرض متکی است که در میان زیستمندان موجود امروزی آنهایی که از لحاظ ساختار و زیستشیمی از همه ساده‌ترند، با ابتداییترین اشکال حیات هم احتمالاً نزدیکترین ارتباط را دارند. این ساده‌ترین زیستمندان انواع خوشه‌ای[۱۰۱] ومتانساز[۱۰۲] هستند، که تمامشان بیهوازیان اجباری‌اند.

---

97. alternative
98. bacterial photosynthesis
99. bacteriochlorophils
100. Photosynthesizers
101. Clostridial
102. metanogenic

حتی برای این مدعا که در طی دورهٔ پیدایش اولیهٔ حیات روی کرهٔ زمین، باید شرایط بی‌اکسیژن غالب بوده باشد، مبنای استدلالی وجود دارد. این استدلال بر بسیاری آزمایشهای تجربی استوار است که ساخت ترکیبات آلی را تحت شرایط مشابه با سیارهٔ ابتدایی نشان داده‌اند. این فرایندهای ساخت حتی با مقادیر کم اکسیژن ملکولی مهار می‌شوند. از این رو به‌نظر می‌رسد در صورتی که جوّ نخستین سرشار از اکسیژن می‌بود حیات احتمالاً هرگز تکوین پیدا نکرده بود. این نیز مهم است که موادّ آغازین این قبیل آزمایشها غالباً شامل سولفید ئیدروژن و مونوکسید کربن (Co) است، و یکی از مواد واسط در بسیاری از واکنشها سیانید ئیدروژن (HCN) می‌باشد. هرسهٔ این ترکیبات گازهایی سمّی هستند، و اینکه آنها باید پیشرو نخستین زیستشیمی باشند متناقض به‌نظر می‌رسد. ولی این ترکیبات فقط برای اشکال هوازی حیات سمی‌اند؛ در واقع، سولفید ئیدروژن برای بسیاری از بیهوازیان نه تنها بی‌ضرر بلکه مادهٔ سوخت و سازی[۱۰۳] مهمی هم هست.

●

در بالا استدلال شد که اکسیژن در زمان پیدایش نخستین سلولهای هسته‌دار، یعنی احتمالاً در ۱۴۰۰ تا ۱۵۰۰ میلیون سال پیش، بایستی آزادانه در دسترس بوده باشد. از این رو ازدیاد سیانوباکتریهایی که اکسیژن آزاد می‌کردند باید پیشتر از این زمان در دوران پرکامبرین روی داده باشد؛ ولی اینکه چقدر پیشتر، به‌صورت سؤال باقی می‌ماند. بهترین شواهد موجود که به‌این امر مربوطند از بررسی کانیهای رسوبی به‌دست می‌آیند، که برخی از آنها ممکن است تحت تأثیر غلظت اکسیژن آزاد زمان ته‌نشین شدنشان قرار گرفته باشند. تعدادی از پژوهشگران در سالهای اخیر این امکان را مورد تحقیق قرار داده‌اند، که مهمترین آنها پرستون کلود[۱۰۴] دانشجوی دانشگاه کالیفرنیا در سانتاباربارا و مرکز پژوهشهای زمینشناسی امریکاست.

یکی از کانیهایی که در این مبحث اهمیت دارد سنگ اورانیوم[۱۰۵] (UO_2) است، که در چندین نهشت بجا گذاشته شده در بستر رودهای[۱۰۶] دوران پرکامبرین یافت شده است. رگه‌های سنگ اورانیومدار، درحضور اکسیژن، بآسانی اکسید می‌شوند (به‌صورت U_3O_8) و بدین وسیله حل می‌گردند. دیوید گراندستف[۱۰۷] از دانشگاه تمپل[۱۰۸] نشان داده است که اگر غلظت اکسیژن جو بیش از حدود یك درصد بود، نهشتهای کانی بستر رودها احتمالاً نمی‌توانستند انباشت شوند. این نوع نهشتهای اورانیومدار در رسوبات کهنتر ازحدود ۲ میلیارد سال یافت می‌شوند ولی درچینه‌های جوانتر وجود ندارند، و این امر حاکی از این است که مرحلهٔ تغییر انتقالی غلظت اکسیژن ممکن است حدوداً در این زمان پیش آمده باشد.

103. metabolite
104. Preston E. Cloud
105. Uraninite
106. Stream
107. David E. Grandstaff
108. Temple

در این نمودار، بر مبنای شواهد به‌دست آمده از آثار فسیلی، زمینشناسی غیرآلی، و نیز بررسیهای مقایسه‌ای سوخت و ساز و زیستشیمی زیستمندان امروزی، حوادث مهم تکامل پرکامبرین بترتیب گاهشناسی نشان داده شده‌اند. گرچه این نتایج آزمایشی هستند، ولی به‌نظر می‌رسد که حیات بیش ازسه میلیارد سال پیش (یعنی هنگامی که زمین کمی بیش از یك میلیارد سال عمر داشته)، آغاز گردیده است؛مرحلهٔ انتقال به‌جوی سرشار از اکسیژن تقریباً دو میلیارد سال پیش روی داده است، و هسته‌داران در ۱/۵ میلیارد سال پیش پدیدار شده‌اند.

هسته‌داران
بیهستگان
محیط
جانوران پیشرفته
جلبکهای سکاسکیی
جلبکهای تکسلولی
باکتریهای هوازی
سیانوباکتریها
باکتریهای قادر به‌نورساخت
باکتریهای بیهوازی
سرشار از اکسیژن
بی‌اکسیژنه
(?)
تفسیر
سن (میلیارد سال)
شواهد
0
.5
1
1.5
2
2.5
3
3.5
4
4.5
شاخه ـ شاخه شدن زیستمندان بزرگ هسته‌دار
تکوین بخشهای سخت جلبکها و پریاختگان جانوری
منشاء و شاخه ـ شاخه شدن هسته‌داراز بزرگ دید (megascopic)
شاخه ـ شاخه شدن هسته‌داران: تکویز تولید مثل جنسی
منشاء هسته‌داران
شاخه ـ شاخه شدن بیهستگان هوازی
پیدایش جو سرشار از اکسیژن: تکوین تنفس هوازی؛ انقراض بعضی بیهوازیان
تکوین نور ساخت هوازی
شاخه ـ شاخه شدن بیهستگان بیهوازی
منشاء باکتریهای قادر به‌نور ساخت
تکامل شیمیایی، که به‌نخستین باکتریهای بیهوازی منجر شد.
رهایش غیرآلی مقادیر بسیار ناچیزی اکسیژن
تشکیل اقیانوسها و قاره‌ها
تشکیل زمین
کهنترین بیمهرگان دارای استخوانبندی خارجی و قدیمیترین جلبکهاآهکی
کهنترین سنگواره‌های کالبد بیمهرگان
قدیمیترین آثار بیمهرگان و کهنترین جلبکهای بزرگ
کاهش فراوانی و گونه‌گونی استروماتولیتها
افزایش گونه‌گونی، خرد سنگواره‌ها
افزایش اندازهٔ خرد سنگواره‌های شبه کروی
جوانترین اورانینیتها اواری سازندهای عظیم آهن راهراه
قدیمیترین سلولهای ناجور کیسه
قدیمیترین خرد سنگواره‌های شناخته شده در استروماتولیتها
نخستین استروماتولیتهای گسترده و گوناگون LITES
کهنترین استروماتولیتها
قدیمیترین کربنها بانسبتی ایزوتوپی که حاکی از نور ساخت است
کهنترین اجسام سنگواره مانند
قدیمیترین صخره‌های رسوبی
قدیمیترین صخره‌های آتشفشانی گزارش شده
سن ماه و شخانه‌ها

الگوی زمانی نوع دیگری از نهشتهای کانی، یعنی سازندهای سرشار از آهن موسوم به‌بسترهای سرخ[109] مخالف این است؛ بسترهای سرخ در ردیفهای متوالی رسوبات جوانتر از حدود ۲ میلیارد سال شناخته شده‌اند، ولی در رسوبات قدیمیتروجود ندارند. بسترهای سرخ مرکب از ذراتی هستند که با اکسیدهای آهن (اکثراً کانی هماتیت[110]، Fe_2O_3) پوشیده شده‌اند، و تصور می‌شود بسیاری از آنها در مجاورت با اکسیژن جو تشکیل شده‌اند و نه در زیر آب. بنابر نظریات مطرح شده، این اکسیژن ممکن است به‌طریق زیستی‌ایجاد شده باشد. این فرضیه با چندین گروه از شواهد سازگار است، ولی در برابر آن مخالفتهایی هم ابراز شده است. مثلاً، بیشتر بسترهای سرخ بجای نهشتهای دریایی نهشتهایی قاره‌ای هستند و بنابراین مستعد فرسایشند؛ بدین ترتیب می‌توان تصور کرد که بسترهای سرخ، هم زودتر از دو میلیارد سال پیش و هم پس از آن تشکیل می‌شده‌اند ولی بسترهای اولیه تخریب شده‌اند. همچنین امکان دارد که‌اکسیژن موجود در بسترهای سرخ منشأ غیر زیستی داشته باشد؛ این اکسیژن ممکن است از تجزیهٔ آب توسط تابش فرابنفش به‌وجود آمده باشد. این جریان ظاهراً روی مریخ، یعنی جایی‌که تنها مقادیر بسیار ناچیزی اکسیژن آزاد وجود دارد و شواهدی از حیات موجود نیست، روی داده است و بستر سرخ پهناوری گرداگرد سطح این سیاره پدید آورده است.

شاید جالبترین شواهد کانی برای تعیین تاریخ انتقال اکسیژن از نوع دیگری نهشت سرشار از آهن به‌دست می‌آید: یعنی، سازند آهن راهراه[111]. این نهشتها شامل حدود دهها میلیارد تن آهن به‌شکل اکسید می‌باشندکه در زمینه‌ای سرشار از سیلیس فرو رفته است؛ اینها ذخایر اقتصادی اصلی آهن جهانند. بخش عظیمی از آنها طی دورهٔ نسبتاً کوتاه چند صد میلیون ساله‌ای ته نشین شده است که کمی زودتر از دو میلیارد سال پیش آغاز می‌شود.

انتقالی در غلظت اکسیژن، از طریق سیر حوادث فرضی زیر، می‌تواند این‌حادثهٔ عظیم رسوب آهن را توضیح دهد. در اقیانوسی ابتدایی و بی‌اکسیژن، آهن به‌حالت فرّو (یعنی، با ظرفیت ۲+) وجود داشت و به‌این صورت در آب دریا محلول بود. با تکوین نور ساخت هوازی، اکسیژن در غلظتهای کم شروع به‌انتشار به‌داخل بخشهای فوقانی این اقیانوس کرد، و در آنجا با آهن محلول وارد واکنش شد. بدین وسیله آهن به‌شکل فرّیک تبدیل شد (با ظرفیت ۳+)، و در نتیجه اکسیدهای آبدار فریک رسوب کردند و با سیلیس انباشت شدند تالایه‌های زنگ زده‌ای روی کف دریا تشکیل دهند. با ادامهٔ این فرایند واقعاً تمام آهن محلول در حوضه‌های اقیانوسها رسوب کرد؛ و بدین ترتیب، در ظرف چند صد میلیون سال اقیانوسهای جهان زنگ زدند.

برای اکسیژن موجود در سازندهای آهن راهراه هم، نظیر نهشت بسترهای سرخ، منشأ غیرآلی می‌توان پیشنهاد کرد: در بعضی از سازندهایی که درمراحل بسیار اولیهٔ پرکامبرین بجا گذاشته شده‌اند، اکسیژن ممکن است بخوبی توسط این چنین منابعی تأمین شده باشد. ولی، برای سازندهای بسیار گستردهٔ آهن مربوط به‌حدود ۲ میلیارد سال پیش، فرایندهای غیرآلی نظیر تجزیهٔ نور شیمیایی[112] مناسب به‌نظر نمی‌رسد؛ این فرایندها احتمالاً قادر نبوده‌اند مقدار اکسیژن لازم را با آن سرعتی تولید نمایند که وجود حجم عظیم سنگهای معدنی آهن ته‌نشستی در آن زمان را کاملاً توضیح دهد. در واقع

---

109. red beds
110. hematite
111. banded iron formations
112. Photochemical

تنها سازوکار شناخته شده‌ای که می‌تواند اکسیژن را با سرعت[۱۱۳] مورد نیاز آزاد کند نور ساخت هوازی است، که در ادامهٔ آن رسوب و دفن مادهٔ آلی تولید شده توسط این فرایند قرار گیرد (دفن، شرطی لازم است، زیرا تجزیهٔ هوازی باقیمانده‌های آلی به‌همان اندازهٔ انرژی تولید شده انرژی مصرف می‌کند).

در ارتباط با این فرضیه جالب توجه است که تعداد استروماتولیتهای سنگواره‌ای نخست در رسوباتی افزایش می‌یابد که حدود ۲۳۰۰ میلیون سال پیش ته‌نشین شده‌اند، و این زمان کمی پیش از حادثه‌مهم نهشت سنگهای معدنی آهن است. بنابراین امکان دارد که نخستین پیدایش گستردهٔ استروماتولیتها احتمالاً منشأ و نخستین شاخه ـ شاخه شدن سیانوباکتریهای اکسیژنساز را مشخص کند. سیانوباکتریها احتمالاً حتی در همان اوایل هم با سرعت زیادی اکسیژن تولید می‌کرده‌اند، ولی آهن محلول در اقیانوسها طی چند صد میلیون سال به‌عنوان تامپونی[۱۱۴] برای غلظت اکسیژن جو عمل می‌کرده است، بدین ترتیب که باگاز وارد واکنش می‌شده است و آن را به‌صورت اکسیدهای فریك به‌همان سرعتی که تولید می‌شده رسوب می‌داده است. تنها آنگاه که اقیانوسها از آهن اکسید نشده و مواد مشابه تهی شده بودند غلظت اکسیژن در جو شروع به‌افزایش به‌سمت سطح امروزی کرده است.

●

گرچه بسیاری از مسایل همچنان نامعلومند، شواهد به‌دست آمده از آثار سنگواره‌ای، زیستشیمی مدرن و هم از کانیشناسی و زمینشناسی ترسیم طرحی تحقیقاتی ازتاریخ حیات پرکامبرین را ممکن می‌سازد. ابتداییترین اشکال حیات که با زیستمندان امروزی قرابتهای مشخصی داشتند، احتمالاً بیهستگان شبه کروی بوده‌اند، که شاید با نوع باکتریهای خوشه‌ای (کلستریدیوم) امروزی قابل مقایسه باشند. آنها، حداقل در آغاز، انرژی خود را از تخمیر موادی به‌دست می‌آوردند که طبیعتی آلی داشتند، ولی از منشأی غیرزیستی بودند. این مواد در جوّ فاقد اکسیژن اولیه ساخته می‌شدند و ازنوعی بودند که در طی عصر تکامل شیمیایی به‌تکوین نخستین سلولها منجر شده بودند.

نخستین زیستمندان قادر به‌نور ساخت ظاهراً زودتر از حدود ۳ میلیارد سال پیش به‌وجود آمدند. آنها بیهستگانی بیهوازی، و پیشرو باکتریهای جدید قادر به‌نور ساخت بودند. بیشتر آنها احتمالاً در جوامع بوریا مانند آبهای کمعمق می‌زیستند، و هم آنها ممکن است عهده‌دار بنای نخستین استروماتولیتهایی شناخته شده باشند، که سنشان حدود ۳ میلیارد سال برآورد می‌شود.

پیدایش نور ساخت هوازی در اواسط پرکامبرین، در کل محیط تغییری به‌وجود آورد که ناگزیر بر تکامل بعدی اثر نهاد. افزایش حاصله در غلظت اکسیژن احتمالاً به‌انقراض بسیاری از زیستمندان بیهوازی انجامید، و دیگران مجبور شدند زیستگاههای حاشیه‌ای، نظیر کرانه‌های تحتانی جوامع

---

113. rate

۱۱۴. buffer یا Tempon (تامپون) محلولهایی هستند که PH معینی دارند. این محلولها که از مخلوط کردن یك اسید ضعیف با نمك همان اسید ساخته می‌شوند، با اضافه کردن مقدار کمی اسید یا قلیا PH شان تغییر نمی‌کند و بنابراین محلول میانگیر نامیده می‌شوند.در این گفتار واژهٔ تامپون در عامترین مفهوم آن به‌کار رفته است؛ بدین ترتیب که وجود نمکهای دو ظرفیتی آهن در آب دریاها اجازه نمی‌داده است تا غلظت اکسیژن جو افزایش یابد و در این مفهوم نقش یك میانگیر را ایفا می‌کرده است.

بوریایی باکتریها را انتخاب کنند. زیستمندان تثبیت‌کنندهٔ نیتروژن هم به‌زیستگاههای بیهوازی عقبنشینی کردند یا ناجورکیسه‌ها را تکوین دادند. سیانوباکتریها، مختصر رقابتی برای دستیابی به‌مناطقی که نور مطلوب داشتند، قادر بودند تا بسرعت گسترش یابند و واقعاً بر تمام زیستگاههای قابل دسترسی استیلا یابند. با تکوین چرخهٔ اسید سیتریك و، به‌وسیلهٔ آن، استخراج کاراتر انرژی از موادغذایی، استیلای زیستمندان هوازی بر جامعهٔ زیستی محرز شد. حدود ۱۸۰۰ میلیون سال پیش، آنگاه که حادثهٔ مهم نهشت سازندهای آهن راهراه خاتمه یافت، خط سیر افزایش غلظت اکسیژن جو بازگشتناپذیر شد.

در زمان پیدایش سلولهای هسته‌دار، یعنی ۱۴۰۰ تا ۱۵۰۰ میلیون سال پیش، جوی پایدار و سرشار از اکسیژن دیر زمانی بود که دیگر معمول شده بود. تدابیر سازشی مورد نیاز زیستمندان اولیه برای مقابله با نوسانات سطح اکسیژن، برای هسته‌داران، که از آغاز کاملاً هوازی بودند، ضرورت نداشت. گوناگونی انواع سلولی هسته‌دار که در حدود یك میلیارد سال پیش وجود داشت حاکی از این است که شکلی از تولیدمثل جنسی احتمالاً تا آن زمان دیگر تکوین یافته بود. طی ۴۰۰ میلیون سال بعدی شاخه ـ شاخه شدن سریع زیستمندان هسته‌دار به‌پیدایش اشکال پرسلولی حیات منجر شده بود، که برخی از آنها اسلاف مشخص گیاهان و جانوران امروزی هستند.

تکامل در دوران پرکامبرین، از لحاظ شیوه و سرعت، با تکامل بعدی در دوران فانروزوئیك تفاوتهای مشخصی داشت. پرکامبرین عصری بود که در آن زیستمندان غالب ذرّه‌بینی و بیهسته بودند، و تا نزدیك به‌انتهای این دوران غیاب تولیدمثل جنسی پیشرفته، سرعت دگرگونی تکاملی را محدود می‌کرد. در این دوران نقاط عطف تاریخ حیات ناشی از نوآوریهای زیستشیمیایی و سوخت و سازی بودند و نه حاصل دگرگونیهای ریختشناسی. مهمتر از همه اینکه، در دوران پرکامبرین اهمیّت تأثیر حیات بر محیط دست کم به‌اندازهٔ‌اهمیت تأثیر محیط بر حیات بود. در واقع، این فعالیتهای نور ساختی سیانوباکتریهای ابتدایی در حدود ۲ میلیارد سال پیش بود که سوخت و ساز تمام گیاهان و جانورانی را که بعداً تکامل یافتند ممکن کرد.

ترجمهٔ وحید موحد

برخی زیرنویسهای مقاله که در جای خود نیامده است.

۵۴. synthetic pathway (راه ساخت) که در متن معادل synthetic sequence به‌کار گرفته شده است عبارتست از رشته واکنشهای یکی پس از دیگری که از مادهٔ اولیهٔ A (substrateA) مادهٔ موردنیاز سلول، مثلاً D، را می‌سازد؛ D محصول نهایی این زنجیر ساخت (end product) نامیده می‌شود؛

۵۹. Xanthophylls: زردینه‌ها رنگدانه‌های زردرنگی هستند که در نتیجهٔ عمل نور ساخت در اندامهایی از گیاه که فاقد سبزینه‌اند تشکیل می‌شوند. فرمول شیمیایی کلی آنها C40H56O2 است. این رنگدانه‌ها موجب رنگ زرد در اندامها یابخشهای مختلف گیاهان می‌شود. بیشتر در پلاستها دیده می‌شوند و در پاییز رنگ زرد برگها را می‌سازند.

۷۰. پیشوند اپوکسی epoxy حاکی از نوع بخصوصی از اتصال اکسیژن به‌ملکول است. در این شکل اتصال یك اتم اکسیژن با دو اتم موجود در ملکول ترکیب شده یك حلقهٔ سه بازویی را تشکیلمی‌دهد. نوع سادهٔ آن اکسایش اتیلن

نوربرت وینر

من ریاضی‌دان هستم(۹)

صدای پای فاجعه

۱۹۳۵ـ۱۹۳۳

وقتی در انگلستان بودم، بحران اقتصادی درامریکا به‌صورتی جدی آغاز شده بود. با ورود ما به‌امریکا، بحران وارد مرحلهٔ تازهٔ خود شده بود و دیگر هیچکس نمی‌توانست تردید کند که نشانه‌های خطر خیلی جدی است، اگرچه قبلاً هم جایی برای خیالهای خام باقی نمانده بود. درست در زمان ورود پالی به‌امریکا، انگلستان تصمیم به‌تعویض اسکناسهای خود گرفته بود. خوب به‌یاد دارم که پالی به‌من اطمینان می‌داد این گام گواه بر یك تدبیر استثنایی دولت است، زیرا این اقدام، بیشك، انگلستان را سر آخر در موقعیت بهتری نسبت به‌سایر کشورها قرار خواهد داد. پالی بحق می‌گفت که امریکا هم ناچار است به‌همین اقدام دست بزند، ولی همیشه برتری با حکومتی است که قبل از دیگران تصمیم می‌گیرد. روشن بود که جهان با تکانهای شدیدی مواجه است و باحتمال زیاد، دستگاه اجتماعی ـ اقتصادی معیوب ما که بعد ازجنگ سر هم بندی شده است، نتواند در برابر آنها مقاومت کند.

وقتی که برای آخرین بار لئون لیختنشتاین را در زوریخ دیدم، حالتی بسیار افسرده داشت. اندوه او، بیشتر به‌خاطر موفقیتهای سیاسی آدولف هیتلر بود. لئون می‌فهمید که توطئهٔ نازیسم برای در دست گرفتن حکومت یك فاجعه است و وقوع فاجعه هم چندان دور نیست. کمی بعد، وقتیکه روزنامه‌ها از آغاز تعقیب یهودیان در آلمان خبر می‌دادند، نامهٔ بسیار بدی از لئون دریافت کردم. معلوم شد که او منتظر نتیجهٔ توطئهٔ نازیها نمانده و به‌لهستان فرار کرده است. در نامه، که از هتلی در شهر زاکوپان[1] فرستاده شده بود، لئون از من خواسته بود تا کاری در ایالات متحده برای او دست و پا کنم.

1. Zakopane

است که ملکولی با فرمول HC = CH تولید می‌کند. O

مکانهای فضایی بخصوصی که بنیانهای مختلف در آنجا با اتم کربن پیوند می‌شوند:

۸۰ـ Grand Canyon: تنگی است (به‌طول ۳۲۹ کیلومتر) که توسط رود کلرادو درمیان فلات مرتفع شمال غربی آریزونای آمریکا حفر شده است. ژرفای آن بیش از ۱۵۰۰ متر و پنهای آن ۶ـ۲۸ کیلومتر است. (تنگ gorge: دره‌ای که بیش از اندازهٔ طبیعی ژرف و تنگ باشد. دیوارهای تنگ اغلب قائم و فوق‌العاده پر شیب است.)

۸۳. Dolomite: فرمول این کانی Mgco3. caco3، کربنات مضاعف منیزیم و کلسیم طبیعی است. جسمی است سفید رنگ و گاهی رنگین که بمقدار زیاد در طبیعت یافت می‌شود و بعضی کوهها تماماً از این کانی متشکلند.