

سو سیو بیولوژی

(زیست‌شناسی اجتماعی)

ویرایش چکیده

تألیف:

ادوارد ویلسون

ترجمه:

عبدالحسین وهابزاده

ویلسون، ادوارد، ۱۹۲۹ - م
 سوسیوبیولوژی (زیست‌شناسی اجتماعی) / ادوارد ویلسون؛ ترجمه
 عبدالحسین وهاب‌زاده... مشهد: جهاد دانشگاهی مشهد، ۱۳۸۴.
 ۳۵۷ ص. - (انتشارات جهاد دانشگاهی مشهد؛ ۲۹۶: علوم پایه، ۳۷)
 ISBN 964-324-102-5

فهرستنامه براساس اطلاعات فیبا.

عنوان اصلی: Sociobiology. Abridge ed.1980

واژه‌نامه.

کتابنامه: ص. [۳۲۷] - ۳۴۷.

۱. حیوانها - عادات و رفتار اجتماعی. الف. وهاب‌زاده، عبدالحسین، ۱۳۲۶ - مترجم.

ب. جهاد دانشگاهی مشهد. ج. عنوان ۵۹۱/۵

QL 775 / ۹ س ۹

کتابخانه ملی ایران م ۸۴ - ۳۳۸۸۰



انتشارات جهاد دانشگاهی مشهد

مشهد، سه راه ادبیات، مجتمع دکتر علی شریعتی / ص.پ. ۱۳۷۶ - ۹۱۷۷۵
 تلفن ۸۴۰۳۴۶۳ / ۸۴۳۳۶۱۴ - ۶ E-mail: info@jdmpress.com

سوسیوبیولوژی (زیست‌شناسی اجتماعی)

ویرایش چکیده

تألیف: ادوارد ویلسون / ترجمه عبدالحسین وهاب‌زاده

طرح جلد از ایمان متغیر
 حروفچینی کاوش / لیتوگرافی مشهد اسکر / چاپ و صحافی دانشگاه فردوسی
 چاپ اول زمستان ۱۳۸۴ / ۱۶۰ جلد / شماره نشر ۲۹۶

شابک ۵-۱۰۲-۳۲۴-۹۶۴ ISBN 964-324-102-5

کلیه حقوق نشر برای ناشر محفوظ است.

قیمت: ۵۵۰۰۰ ریال

به نام خداوند جان و خرد

کتاب بزرگترین دستاوردهای فرهنگی بشر است. دانش بشری مدیون هزاران هزار کتابی است که در طول تاریخ با رنج و تلاش فراوان گرد آمده‌اند. کتاب تداوم معرفت علمی انسان است که سرانجام به تراکم دانش و بروز دگرگونیهای تعلمنی می‌انجامد.

جهاد دانشگاهی مشهد بر این باور است که نخستین گام در راه بهبود ساختارهای اقتصادی - اجتماعی و توسعه کشور، دستیابی به تازه‌های دانش و نشر یافته‌های پژوهشگران است. کتاب حاضر دویست و نود و ششمین اثری است که با همین رویکرد منتشر می‌شود. رهنمودهای خوانندگان فرهیخته می‌تواند ما را در ارتقای سطح کیفی و کمی این آثار باری نماید.

اتشارات جهاد دانشگاهی مشهد

به اسکندر فیروز
و عشق دیرسالش به طبیعت این خاک
که سخت دامنگیرش او قتاده است.

فهرست

<p>۷۴ قلمروی درستکاری</p> <p>بخش II ساز و کارهای اجتماعی</p> <p>۷۷ تکنیک و اندازه‌ی گروه</p> <p>۷۸ عوامل تعیین‌کننده‌ی اندازه‌ی گروه</p> <p>۷۸ اندازه‌ی قابل تنظیم گروه</p> <p>۸۲ تکثیر و بازسازی جوامع</p> <p>۸۴ تکوین و تغییرات رفتار اجتماعی</p> <p>۸۵ ردگیری محیط از طریق تغییرات تکاملی</p> <p>۸۶ سلسله مراتب واکنشهای ارگانیسمی</p> <p>۸۷ ردگیری محیط با تغییرات مورفوژنتیک</p> <p>۸۷ هورمون و رفتار</p> <p>۸۹ یادگیری</p> <p>۹۱ جامعه‌پذیری</p> <p>۹۴ بازی</p> <p>۹۶ سنت، فرهنگ و نوآوری</p> <p>۹۹ ارتباطات: اصول پایه</p> <p>۹۹ ارتباطات انسانی در مقابل حیوانی</p> <p>۱۰۰ علامتهای قطعی در مقابل مدرّج</p> <p>۱۰۲ اختصاصی بودن علامت</p> <p>۱۰۳ اقتصاد علامت</p> <p>۱۰۳ افزایش اطلاعات</p> <p>۱۰۹ ارتباطات: کارکردها و سیستمهای پیچیده</p> <p>۱۰۹ کارکردهای ارتباطات</p> <p>۱۱۶ سیستمهای پیچیده</p> <p>۱۲۰ ارتباطات: منشأ و تکامل</p> <p>۱۲۳ معبرهای حسّی</p> <p>۱۲۶ معبرهای حسّی و رقابت تکاملی</p> <p>۱۲۸ تهاجم</p> <p>۱۲۹ تهاجم و رقابت</p> <p>۱۳۰ ساز و کارهای رقابت</p> <p>۱۳۱ محدودیتهای تهاجم</p>	<p>۹ سوسیوبیولوژی در پایان قرن بیست (مقدمه‌ی بیست و پنجمین سالگرد انتشار کتاب)</p> <p>بخش I تکامل اجتماعی</p> <p>۱۵ اخلاق ژن</p> <p>۱۹ مفاهیم اولیه‌ی سوسیوبیولوژی</p> <p>۱۹ تعریفهای پایه</p> <p>۲۱ ناشر بس شمار</p> <p>۲۲ پیشناز تکاملی و راشن اجتماعی</p> <p>۲۲ مفهوم جمعیت‌شناسی سازشی</p> <p>۲۴ کیفیات جامعه‌گرایی</p> <p>۲۶ مفهوم سنجشی رفتاری</p> <p>۲۶ دوگانگی‌ها در زیست‌شناسی تکاملی</p> <p>۳۱ محورهای اصلی تکامل اجتماعی</p> <p>۳۱ ماند تباری</p> <p>۳۴ فشار بوم‌شناختی</p> <p>۴۲ بازگشت‌پذیری در تکامل اجتماعی</p> <p>۴۳ اصول مرتبط با زیست‌شناسی جمعیت</p> <p>۴۵ رخ‌گردانها و هضم ژنتیکی</p> <p>۴۶ درون‌گشتنی و خویشاوندی</p> <p>۵۰ جور آمیزی و ناجور آمیزی</p> <p>۵۰ رشد جمعیت</p> <p>۵۲ وابستگی به تراکم</p> <p>۵۵ جبران متقابل</p> <p>۵۵ جدولهای حیات</p> <p>۶۱ انتخاب گروهی و فداکاری</p> <p>۶۱ انتخاب گروهی</p> <p>۶۲ انتخاب بین جمعی (بین جمعیتی)</p> <p>۶۶ انتخاب خویشاوندی</p> <p>۶۹ فداکاری متقابل</p> <p>۷۰ رفتارهای فداکارانه</p>
--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------

روندهای عمومی تکاملی در زندگی کلني وار	۱۹۳	علل بی واسطه‌ی تهاجم
مرجانها	۱۹۴	تهاجم در انسان
اکتوپروکتها	۱۹۵	۱۲ فاصله‌بندی اجتماعی، از جمله قلمرو
۱۹ حشرات اجتماعی	۱۹	یک گونه‌ی «بارز» قلمرو طلب
یک حشره‌ی اجتماعی کدام است؟	۱۹۷	شکلهای چندگانه‌ی قلمرو
سازمان حشرات اجتماعی	۱۹۹	نظریه‌ی تکامل قلمرو طلبی
راهاندازهای اصلی تکامل اجتماعی پیشرفته در حشرات	۲۰۱	خصوصیات ویژه‌ی قلمرو
واسپهای اجتماعی	۲۰۴	۱۴۳ نظم و تنظیم جمعیت
مورچه‌ها	۲۰۷	۱۴۴ نظامهای چیرگی
زنبرهای اجتماعی	۲۰۹	۱۴۷ نمونه‌هایی از نظم چیرگی
موریانه‌ها	۲۱۱	۱۴۹ مشخصات ویژه‌ی نظم چیرگی
۲۰ مهره‌داران خونسرد	۲۱۵	۱۵۰ فواید چیره بودن
گله‌ی ماهی	۲۱۵	۱۵۱ جبران دون پایگی
رفتار اجتماعی قورباغه‌ها	۲۱۷	۱۵۱ عوامل شکل دهنده‌ی چیرگی
رفتار اجتماعی خزندگان	۲۱۹	۱۵۳ چیرگی بین گروهی
پرندگان	۲۲۲	۱۵۳ درجه‌بندی رفتار تهاجمی
تکامل تولید مثل تعاضی	۲۲۳	۱۵۵ نقش و کاست
جی‌جاقها	۲۲۶	۱۵۶ اهمیت سازشی نقش
۲۲ روندهای تکاملی در پستانداران	۲۲۸	۱۵۷ بهینه‌سازی سیستمهای کاست
الگوهای کلی	۲۲۹	۱۶۰ نقش در مهره‌داران
والابی دم شلاقی	۲۳۲	۱۶۳ نقش در جوامع انسانی
دلفینها	۲۳۴	۱۶۴ جنسیت و جامعه
۲۳ سم‌داران و فیلها	۲۲۷	۱۶۵ مفهوم جنس
شوروتین	۲۲۸	۱۶۵ تکامل نسبت جنسی
ویکونا	۲۲۹	۱۶۷ انتخاب جنسی
ویلدریست	۲۴۱	۱۷۱ نظریه‌ی سرمایه‌گذاری والدینی
فیل افریقایی	۲۴۶	۱۷۳ منشأ چند همسری، تک همسری و پیوند زناشویی
۲۴ گوشتخواران	۲۴۸	۱۷۴ نمایشهای جمعی
خرس سیاه	۲۴۸	۱۷۵ علل نهایی دیگر دوشکلی جنسی
شیر	۲۴۹	۱۷۷ مراقبت والدینی
گرگ و سگ وحشی افریقایی	۲۵۲	۱۷۷ بوم‌شناسی مراقبت والدینی
۲۵ نخستیهای غیرانسان	۲۵۶	۱۷۹ تضاد والدین - فرزندان
صفات اجتماعی مشخص نخستیها	۲۵۶	۱۸۲ مراقبهای والدینی و تکامل اجتماعی در حشرات و پستانداران
بوم‌شناسی رفتارهای اجتماعی در نخستیها	۲۵۹	۱۸۲ مراقبت دگر والدی
موس - لمور کوچک	۲۶۱	۱۸۴ فرزند خواندگی
اوران اوتان	۲۶۲	
ژیبون دست سفید	۲۶۳	
لمور دم حلقه‌یی	۲۶۳	۱۷ چهار قله‌ی تکامل اجتماعی
بابون هاما دریاس	۲۶۴	۱۸ بی‌مهرگان کلني زی
گوریل کوهستانی شرقی	۲۶۵	مبناي سازشی زندگی کلني وار

بخش III گونه‌های اجتماعی

چهار قله‌ی تکامل اجتماعی	۱۸۷
بی‌مهرگان کلني زی	۱۹۱
مبناي سازشی زندگی کلني وار	۱۹۲

۲۹۱	اخلاق	۲۷۰	شمپانزه
۲۹۳	زیبایی‌شناسی	۲۷۵	۲۶ انسان: از سوسیویولوژی تا جامعه‌شناسی
۲۹۳	قلمروطلبی و قیله‌گرایی	۲۷۶	شکل‌پذیری سازمان اجتماعی
۳۰۰	مراحل بعدی تکامل اجتماعی	۲۷۹	معامله‌ی پایاپای و فدایکاری متقابل
۳۰۳	آینده	۲۸۱	پیوند، سکس و تقسیم‌کار
۳۰۶	واژه‌نامه	۲۸۲	اجرای نقش و تقسیم‌کار
۳۲۷	مراجع	۲۸۴	ارتباطات
۳۴۹	نهايه	۲۸۸	فرهنگ، آثين و مذهب

آرجونا به گرد کریشنا : گرچه اینان دشمنان من اند که طمع و آزفهم از آنان ربوده، نمی بینند گناه تباہی یک خانواده را، نمی بینند خیانت به دوستان را، با این وجود ما چگونه می توانیم به روشنی نبینیم معصیت نابود کردن یک خانواده را؟

گرد کریشنا به آرجونا : آنانکه نفس را قاتل می انگارند، و آنانکه مقتول، هر دو غافل اند، چرا که روح نه می کشد و نه کشته می شود.

سوسیو بیولوژی در پایان قرن بیستم

رقابت و درنهایت مرگ آنها بی آمد جدولهای زیش و مرگ افراد آن است. در مورد جوامع مهره‌دار چطور؟ در آخرین فصل جوامع حشرات، تحت عنوان چشم‌انداز یک سوسیو بیولوژی یکپارچه، برای تلفیق این دو شاخه‌ی عظیم پیش‌بینی خوش‌بینانه‌ی کرده بود:

دو گروه از مهره‌داران و حشرات، به رغم پرت‌افتدگی دودمانی و تمایز اساسی که در سیستم‌های ارتباطاتی شخصی و غیرشخصی خود دارند، رفتارهای اجتماعی را تکامل بخشیده‌اند که از نظر درجه و پیچیدگی به یکدیگر شبیه و در بسیاری از جزئیات مهم همگرا هستند. این خود نویدبخش آن است که سوسیو بیولوژی را درنهایت می‌توان از اصول اولیه‌ی زیست‌شناسی جمعیت و رفتار استنتاج کرد و آنرا به صورت یک علم واحد و رشد یافته درآورد. در آن صورت انتظار می‌رود که این مکتب درک ما از کیفیات یگانه‌ی رفتار اجتماعی حیوانات را، در مقایسه با انسان افزایش دهد.

اکنون تبعات این استدلال در کتاب پیش روی شماست. انتشار جدید آن از طرف انتشارات دانشگاه هاروارد بی کم و کاست همان متن اولیه است که اولین تلاش در نظام بخشیدن به پیوندهای وحدت‌بخش بین موریانه و شپانزه، یعنی همان هدف پیشنهادی در جوامع حشرات را باز می‌نمایاند، اما از آن نیز فراتر رفته و این کوشش را به انسان نیز بسط می‌دهد.

واکنش نسبت به سوسیو بیولوژی: سنتز نوین در سال ۱۹۷۵ و سالهای پلافالسله پس از آن بسیار چشمگیر و ضد و نقیض بود. به باور من می‌توان گفت که بخش جانور‌شناسی این کتاب یعنی همه‌ی ۲۷ فصل آن به جز اولین و آخرین فصلش، با اقبال خوبی رو به رو بوده است. تأثیر این بخش از کتاب به طور روزافزون تا آنجا افزایش یافت که در نظرسنجی سال ۱۹۸۹ که از مسئولین و اعضای انجمن بین‌المللی رفتار‌شناسی حیوانی صورت گرفت سوسیو بیولوژی را به عنوان مهمترین کتاب رفتار‌شناسی حیوانی در همه‌ی اعصار قلمداد کردند. که اهمیت آن حتی از کار کلاسیک ۱۸۷۲ داروین یعنی کتاب بیان حالات در انسان و حیوان نیز فراتر است. این کتاب با تلفیق نتایج یافته‌های بسیاری از محققین و ارائه آنها در قالب یک نظریه‌ی علت- و - معلولی، مطالعه‌ی رفتار حیوانات را به صورت رشته‌ی جدیدی درآورد که ارتباط عمده‌ی آن با خط اصلی زیست‌شناسی تکاملی است.

اما بخش مختص‌الای از سوسیو بیولوژی که به رفتار انسان می‌پردازد و تنها ۳۰ صفحه از ۵۷۵ صفحه‌ی کل کتاب را شامل می‌شود، با اقبال کمتری رو به رو بوده است. این بخش موجب شعله‌ور شدن جنجالی ترین مشاجره‌ی

سوسیو بیولوژی اولین بار در سال ۱۹۷۵ در کتاب «سوسیو بیولوژی: سنتز نوین» به عنوان یک نظریه‌ی منسجم مطرح گردید و اکنون بار دیگر این کتاب تجدید چاپ می‌شود. اما نظریه در اصل پیش از این در کتاب جوامع حشرات (۱۹۷۱) به عنوان یک نظریه‌ی وحدت‌بخش بین حشره‌شناسی و زیست‌شناسی جمعیت در نظر گرفته شده بود. این گام نخست کاملاً منطقی بوده و اکنون، در یک نگاه به عقب، گریزان‌پذیر می‌نماید. مطالعات حشرات اجتماعی در دهه‌های ۱۹۵۰ و ۱۹۶۰ فراوان گشته و به تراز جدیدی رسیده بود، اگرچه هنوز چندان سازمان یافته نبود. من و همکارانم بسیاری از اصول ارتباطات شیمیابی، عوامل فیزیولوژی و تکاملی تعیین کننده‌ی کاست، و چندین مسیر دودمانی را که مورچه‌ها، موریانه‌ها، زنبورها و واسپها احتمالاً از طریق آنها به زندگی اجتماعی پیشرفته رسیده‌اند، مشخص کرده بودیم. ایده‌ی انتخاب خویشاوندی که همیلتون آن را در سال ۱۹۶۳ عنوان کرده بود، به عنوان یک مضمون سازمان‌دهنده‌ی کلیدی به تازگی به کمک آمده بود. یک بانک اطلاعاتی غنی در شرف تشکیل بود. بعلاوه پیش از ۱۲۰۰۰ گونه حشره‌ی اجتماعی تعیین هویت شده و مهیا بود تا سازشی بودن زندگی کلی وار روی آنها و از طریق مطالعات مقایسه‌ی محک زده شود؛ امتیاز بزرگی که مهره‌داران با فقر گونه‌ی نسبی خود از آن بهره‌مند نیستند، چراکه فقط در یکی دو صد گونه از آنها سازمان اجتماعی پیشرفته دیده می‌شود. و بالاخره از آنجاکه حشرات اجتماعی از غرایز خشک و انعطاف‌ناپذیر پیروی می‌کنند در مورد آنها موضوع همکشی توارث و محیط که دست و پاگیر مطالعات مهره‌داران شده، چندان مطرح نیست.

تقریباً در همین دوره و تا سال ۱۹۷۱ پژوهشگران در زیست‌شناسی جمعیت نیز به پیشرفتهای مشابهی رسیده بودند. اینان مدل‌های غنی تری از رئنیک و پسویاکی رشد جمعیتها را طراحی کردند و پدیده‌های جمعیت‌شناختی را با دقت بیشتر با مقاومت رقابت و همزیستی پیوند دادند. اگر بخواهم به شرح حال نویسی خود از این دست ادامه دهم باید بگویم که در سنتز سال ۱۹۷۷، نظریه جغرافیایی زیستی جمعیت، من و رابرت مک آرتور اصول زیست‌شناسی جمعیت را با الگوهای تنوع زیستی و توزیع گونه‌ها جفت و جور کردیم.

در آن زمان نوشن کتاب جوامع حشرات در پایان دهه‌ی ۶۰ یک گام طبیعی و کوششی بود در جهت تجدید سازمان داشت به شدت تقاضای حشرات اجتماعی که بر بنای زیست‌شناسی جمعیت صورت می‌گرفت. هر گلنه حشره مركب از مجموعه‌ی از افراد خویشاوند است که الگوهای رشد،

داشتن یک علم نقاد بخشی جدایی ناپذیر از تلاش در جهت خلق چنین جامعه‌ی است، درست همانطور که براین باوریم که کارکرد اجتماعی بخش بزرگی از علم امروز، با عمل در جهت حفظ منافع طبقه، جنس و نژاد غالب، سدی است در راه خلق یک چنین جامعه‌ی.”

این در ۱۹۸۴ بود که یک تاریخ شایسته ارولی^۱ نیز هست. با فروپاشی سویالیسم جهانی و پایان جنگ سرد بحث آزمون سیاسی آگاهیهای علمی نیز توان خود را از دست داد. تا آنجاکه من می‌دانم دیگر چیزی از آن شنیده نشده است.

در دهه ۱۹۷۰ که بحث سویوبولوژی انسان هنوز در اوج خود بود چههای جدید نیز در یک مخالفت دیگر به مارکسیت‌های قدیمی پیوستند و موضع آنها را بهشدت تقویت کردند. اینبار بحث و جدل بر محور عدالت اجتماعی مرکز بود. اینان می‌گفتند که اگر ژن تعیین‌کننده‌ی طبیعت انسان باشد باید چنین نتیجه گرفت که تفاوت‌های نازدودنی نیز در شخصیت و قابلیت افراد باقی می‌ماند. یک چنین امکانی قابل تحمل نیست. به گفته‌ی متقدین، حداقل بحث آنرا نمی‌توان تحمل کرد، زیرا این کار ذهن را به سرشیبی سوق می‌دهد که در عمق آن نژادپرستی، جنس‌پرستی، سرکوب طبقاتی، استعمار و - شاید بدتر از همه - سرمایه‌داری در انتظار بشر باشد. اکنون با نزدیک شدن به پایان قرن این بحث نیز فروکش کرده است.

تفاوت‌های ژنتیکی در شخصیت فردی و هوش به طرز قانع کننده‌ی به اثبات رسیده هر چند که تفاوت‌های آماری آن در نژادهای، اگر باشد، هنوز ثابت شده نیست. همزمان هم‌ای اهلیت‌مان پیش‌بینی شده، بجز سرمایه‌داری، شروع به محو شدن از سراسر جهان کردند. هیچیک از این تغییرات را نمی‌توان به سویوبولوژی یا ژنتیک رفتار انسانی نسبت داد. شاید سرمایه‌داری نیز افول کند - که توانسته تاریخ را پیش‌بینی کند؟ - اما، براساس شواهد نیز و متعدد موجود، چارچوب تواری طبیعت انسان همواره پابرجا به نظر می‌رسد.

در بین صاحب‌نظران علوم اجتماعی و انسانی نوعی تردید عمیقتر، و کمتر ایدئولوژیک، نیز ابراز می‌شد و هنوز هم باقی است. این تردید بر پایه‌ی اعتقاد به فرهنگ، به عنوان تنها صنعتگر سازنده‌ی ذهن آدمی، است. این درک نیز محصول نظریه‌ی لوح محفوظ است که زیست‌شناسی را انکار می‌کند یا حداقل آن را صرفاً نادیده می‌گیرد. این نیز در شرف دگرگونی است و همکنشی بین زیست‌شناسی و فرهنگ، به عنوان تعیین‌کننده‌های تکوین ذهن، کم‌کم دارد مورد پذیرش قرار می‌گیرد.

گرایش، در پایان این قرن، به طور کلی به سمت پذیرش *Homo spaiens* به عنوان یک نخستی متعالی است و زیست‌شناسی اعیت می‌باید. اما این یک مسیر هموار نیست. کنده‌ی پیشرفت سویوبولوژی انسان که امروزه روانشناسی تکاملی نیز نامیده می‌شود، نه تنها به خاطر ایدئولوژی و بقا بر وضع موجود است بلکه همچنین، و مهمتر از آن، محصول شکاف سنتی بین شاخه‌های عمدی معرفت نیز می‌باشد. از اوایل قرن نوزده به بعد

آکادمیک دهه‌ی هفتاد شد، که با سرفتن از زیست‌شناسی، علوم اجتماعی و انسانی را نیز در بر گرفت. داستان این مشاجرات بارها و به شکلهای مختلف بازگو شده. من خود در شرح خاطراتم در کتاب طبیعی دان در بیان آن سعی بسیار کرده‌ام که جانب اعدام را نگاه دارم؛ و در اینجا فقط به اشاره‌ی مختصری بسنده می‌کنم.

گرچه زیادی جاروچجال حکم به چیز دیگری دهد، اما منتقالان مخالف تها اقلیت کوچکی بودند از آنهایی که نقدهای سویوبولوژی را منتشر می‌کردند که صدایشان در آن زمان بسیار بلند و مؤثر بود. آنان از آنچه که به زعم خود دو خطای فاحش می‌دیدند، یکه خوردۀ بودند. اول تحلیل‌گرایی نابجا و در این مورد خاص طرح این مسئله که رفتار انسان را در نهایت می‌توان به زیست‌شناسی فروکاهید. دومین خطای که به نظر آنها آمده بود تقدیرگرایی ژنتیکی بود یعنی این عقیده که طبیعت انسان ریشه در ژن او دارد.

برای آنان که تصمیم گرفته بودند کتاب را اینچنین بخوانند فرقی نمی‌کرد که بدانند تحلیل‌گرایی ابزار اصلی و برندۀ علم است، یا اینکه سویوبولوژی نه فقط بر تحلیل‌گرایی بلکه بر سنتز و کل‌گرایانه بوده می‌ورزد. همچنین برای آنها به هیچ وجه اهمیتی نداشت که بدانند توجیه‌های سویوبولوژی هرگز نه تحلیل‌گرایانه که همکنش‌گرایانه بوده است. هیچ داشمند واقعی بر این باور نیست که رفتار انسان نیز به شیوه‌ی غرایز حیوان و فارغ از مداخله فرهنگ کترنل می‌شود. در نظر همکنش‌گرایان که تقریباً همه‌ی محققین این رشته را شامل می‌شود، ژن رشد و تکوین ذهن را یکسویه و جانبدار می‌کند اما نمی‌تواند فرهنگ را ملتفی سازد. طرح این موضوع که من به چنین دیدگاههایی معتقدم، که به کرات نیز مطرح شده، به معنی آن بود که مترسکی به پا دارند - یعنی سرهمندی یک داعیه‌ی کذب صرفاً برای لفاظی.

این متقدین چه کسانی بودند و چرا چنین به آنان گران آمده بود؟ از جمله‌ی نامداران آنها می‌توان از آخرین روشنفکران مارکسیست یاد کرد که معروفترین آنها استفن جی گولد و ریچارد سی. لوتنین بودند. اینان، اگر به نرمی درباره‌شان سخن بگوییم، این ایده را که طبیعت انسان اصولاً هیچگونه بنای ژنتیکی داشته باشد، خوش نداشتند و پرچمدار عقیده‌ی مقابل شدند که مغز در حال رشد انسان لوح محفوظ است. به زعم آنها تنها طبیعت انسان همانا ذهنی است با قابلیت انعطاف نامحدود. این موضع سیاسی رسمی مارکسیتها از دهه ۱۹۲۰ به بعد بوده است: سویالیسم اقتصاد سیاسی ایده‌آل است و لوح محفوظ ذهن آدمیان را می‌توان با آن سازگار کرد. چه با ذهنی که از طبیعت تواری انسان سرچشمۀ گرفته باشد ناجور از آب درآید. از آنجاکه سویالیسم خیر اعلان است که باید بدان رسید لذا ذهن باستی لوح محفوظ باشد. لوتنین، استیون روز و لون کامین در مقاله‌ی نه در ژن ما در ۱۹۸۳ موضع را به این گونه ابزار می‌دارند: ”ما در این اعتقاد با یکدیگر شریکیم که باستی در جهت خلق یک جامعه‌ی به لحاظ اجتماعی عادلانه‌تر - سویالیستی - حرکت کرد. و چنین باور داریم که

نتایج قسمت عمده‌ی این پژوهشها که توسط زیست‌شناسان و محققین علوم اجتماعی صورت گرفته، در مجلات اکولوژی رفتار، سوسیویولوژی، تکامل و رفتار انسان (سابقاً به نام اکولوژی و سوسیویولوژی)، طبیعت انسان، ساختارهای اجتماعی و زیست‌شناسی و غیره منتشر گردیده است. بعلاوه مجموعه‌های عالی از خلاصه مقالات مربوطه نیز نظری ذهن سازش یافته: روانشناسی تکاملی و ایجاد فرهنگ (جروم بارکوف، لدا کوسیدز و جان تویی، ۱۹۹۲) و طبیعت انسان: یک قرائت نقادانه (لورابتزیگ، ۱۹۹۷) منتشر شده‌اند.

در نتیجه، امروز درک ما از قومیت، طبقه‌بندی خویشاوندی، شیربهای آداب ازدواج، تابوی زنای با محارم و سایر مسائل مهم علوم انسانی بسیار روشنتر از گذشته است. مدل‌های جدیدی از تضاد و همکاری که از نظریه اصلی دهه ۱۹۷۰ را بر تریورز در مورد تضاد والدین - فرزندان و همچنین کاربرد هوشمندانه‌ی نظریه‌ی بازیها بسط یافته، در عرصه‌ی روانشناسی رشد و طیف شگفت‌آوری از انواع رشته‌های دیگر از جمله جنین‌شناسی، طب اطفال و مطالعه‌ی نقش پذیریهای ژنی، با موقعیت به کار گرفته شده است. اکنون معلوم شده که مقایسه‌ی رفتار اجتماعی انسان و نخستین‌های غیرانسان که امروزه مورد توجه علمده‌ی مردم‌شناسی زیست‌شناسی است، در تجزیه تحلیل پدیده‌های رفتاری پنهان یا پیچیده‌ی انسانی بسیار بالارزش است.

اکنون سوسیویولوژی یک رشته‌ی شکوفا در جانورشناسی است، اما در نهایت بزرگترین اهمیت آن در پیشبرد اجماع در بین شاخه‌های علمده‌ی معرفت خواهد بود. چرا این وحدت تا به این اندازه اهمیت دارد؟ بخارط آنکه چشم‌اندازی برای توصیف دقیق‌تر و عینی‌تر طبیعت انسان فراهم می‌آورد و این تدقیق همان کلید خودشناسی است. درک حسی و شهودی طبیعت انسان مضمون اصلی هنرهای خلاق بوده است. این طبیعت کارپایی نهایی علوم اجتماعی است و اکنون نگاهی رمزآلود به علوم طبیعی دارد. درک عینی طبیعت انسان، کنکاش علمی آن تا به اعمق و درک چند و چون آن با توجیه‌های علت - و - معلولی که ما را از زیست‌شناسی به فرهنگ رهنمون شود، اگر نگوییم خود به معنی دستیابی به هدف نهایی دانش پژوهی و برآوردن آرزوهای روشنگری است باید گفت که حداقل نزدیک شدن به آن است.

دستیابی به مفهوم عینی طبیعت انسان تنها در رشته‌های بینایی می‌رسد. ما به آنجا رسیده‌ایم که بدانیم طبیعت انسان نیز همان ژن‌ها تجویز کننده‌اش است و نه مقاومیت عام فرهنگی نظری تابوهای زنای با محارم و مناسک گذر و تحلیف که خود محصول آنند، بلکه طبیعت انسان قواعد اپی‌ژنتیک، یعنی تنظیمات توارثی رشد فکر، است. این قواعد، عبارتند از یکسویگی‌ها و گرایش‌هایی که حواس ما در نحوه ادراک جهان دارند، کدگذاریهای نمادینی که مغز ما با آن جهان را به تصور درمی‌آورد، گزینه‌هایی که ما بر روی خود می‌گشاییم و پاسخ‌ها و واکنش‌هایی که، از نظر ما، آسانترین و جذاب‌ترین می‌نمایند. قواعد اپی‌ژنتیک به راههایی که، هم

عموماً چنین تصور می‌شده که علوم طبیعی، علوم اجتماعی، و علوم انسانی به لحاظ معرفت شناختی از یکدیگر متمایزند و هر یک نیازمند واگان، شیوه‌های تجزیه تحلیل، اثبات و اعتباربخشی متفاوت می‌باشند. در اینجا نیز خط فاصل مفروض، در اصل، شبیه به همانی است که پی‌ام اسنوا در ۱۹۵۹ بین فرهنگ‌های علمی و ادبی رسم می‌کرد. این خط هنوز هم چشم‌انداز فکری را تکه‌تکه می‌کند.

حال که مثله روشن شد، راه حلش تشخیص این نکته است که خط فاصل بین شبههای علمده‌ی معرفت به هیچ وجه نه یک خط که قلمروی وسیع و عمده‌ای کشف ناشدده‌ی است در انتظار کاوش همکارانه از هر دو سوی مرز. در حال حاضر از جانب علوم طبیعی چهار رشته بینایی در حال پیشروی به درون این قلمرو است:

علوم اعصاب‌ی شناختی، یا علوم مغز، که با شفافیت هر چه بیشتر فعالیتهای مغز را به لحاظ زمانی و مکانی نقشه‌برداری می‌کند. اکنون برخی از مسیرهای عصبی مرتبط با بعضی از الگوهای پیچیده‌ی فکر را می‌توان ردیابی کرد، اختلالات روانی را از این طریق به طور معمول تشخیص داد و تأثیر داروها و فورانهای هورمونی را تقریباً به طور مستقیم ارزیابی کرد. پژوهشگران علوم اعصاب قادرند مدل‌های فعالیت ذهنی را بازنده و اگرچه این مدل‌ها به شدت ناقص اما به مراتب از حدس و گمانهای فلسفی گذشته فراتر هستند. سپس می‌توان اینها را با تجربیات و مدل‌های روانشناسی شناختی هماهنگ کرد و به این ترتیب، با وارد کردن منابع مستقل از یک رشته‌ی دیگر علمی، بین علوم طبیعی و اجتماعی پلی برقرار نمود. در نتیجه شاید بزودی یکی از خلاصه‌های عرصه‌ی فکر که بین بدن و ذهن برقرار بوده، برطرف شود.

در عرصه‌ی ژنتیک انسانی که کار تهیه نقشه‌های ژنتیکی توالی کدھایش بسیار پیشرفته و نزدیک به پایان است، امکان برخورد مستقیم با موضوع توارث رفتار انسان فراهم شده، هر چند که هنوز تا شناخت کامل ژنی، شامل ترتیبات ملکولی اپی‌ژن و شیوه‌های واکنش مرتبط با همکنشیهای ژن - محیط، فاصله بسیار است. البته تدابیر فنی برای دستیابی به آن در حال شکل‌گرفتن است و بخش بزرگی از تحقیقات در زیست‌شناسی سلولی و ملکولی برای رسیدن به این هدف اختصاص می‌یابد. نتایج ضمنی این پیشرفت‌ها، از نظر رسیدن به اجماع، در خور توجه است، و با هر پیشرفت ژنتیکی در عرصه‌ی اعصاب و روان، شکاف جسم - روان کمتر می‌شود.

در حالیکه توجه علوم اعصاب‌ی شناختی به توجیه چونی کار مغز در حیوان و انسان است و ژنتیک به چگونگی عمل توارث می‌پردازد، زیست‌شناسی تکاملی چرازی کار مغز را هدف گرفته است. به عبارت دقیق‌تر می‌خواهد، در پرتو نظریه‌ی انتخاب طبیعی، معلوم دارد که چه سازگاریهای به مونتاژ قسمتهای مختلف مغز و فرآیندهای آن انجامیده است. طی ۲۵ سال اخیر برای آزمودن فرضیات سازگاری و بخصوص آنها که از مدل‌های بینه‌سازی بوم شناختی و انتخاب خویشاوندی سرچشمه گرفته، حجم چشمگیری از داده‌های قوم‌نگاری مورد بازبینی قرار گرفته است.

با ابداع و گسترش کشاورزی این پیوند، در مقیاس زمانی تکاملی، به ناگاه تعییف شد و سپس، با سازی بر شدن بخش بزرگی از جمعیت کشاورز به شهرها طی انقلابهای صنعتی و پساصنعتی، تقریباً محو گردید. فرهنگ جهانی در عصر جدید علمی تکنولوژیکی به پیش رفت حال آنکه طبیعت انسان در عهد کهن سنگی باقی ماند.

به این صورت است که انسان مدرن در برابر محیط طبیعی موضع دوگانه می‌گیرد، او محیط وحش را می‌ستاید و همزمان سعی در غلبه و تغییر آن دارد. از نظر روح آدمی کره‌ی ایده‌آل آن است که همواره پنهانهای بیکران از سرمیمهای وحش و اشغال نشده داشته باشد تا با برهمزدن آنها بتوان برای آدمهای بیشتر محصول فراهم کرد. اما زمین محدود است و جمعیت بشر با رشد تصاعدی اش به سرعت با کمبود زمین برای تبدیل رویه روست. واضح است که انسان می‌باید همزمان راهی برای تثیت جمعیت و تأمین سطح زندگی آبرومندانه‌ی براخ خود باشد و در عین حال امکان حفظ هر چه بیشتر از محیط‌های طبیعی و تنوع زیستی زمین را نیز فراهم آورد.

من همیشه بر این باور بوده‌ام که حفاظت از طبیعت یک مسئله‌ی اخلاقی است. مفاهیم اخلاقی نیز به توبه بایستی بر آنگاهی درست و عینی از طبیعت انسان مبنی باشند. من این دو اشتیاق فکری خود به سوسیویولوژی و مطالعه‌ی تنوع زیستی را در سال ۱۹۸۴، در تلفیق با یکدیگر، در کتاب زیست‌گرایی (انتشارات دانشگاه هاروارد) آورده‌ام. بحث محوری این کتاب آن است که قواعد اپی‌ژنتیک رشد فکر احتمالاً شامل واکنش‌های سازشی عمیق به محیط طبیعی نیز هست. گرچه در آن زمان این مضمون عمده‌ای بر حدس و گمان استوار بود و هیچ رشته‌ی سازمان یافته‌ی از روان‌شناسی بوم‌شناختی نبود که به این فرضیه پردازد، اما شواهد بسیاری بر معتبر بودن آن حکایت داشت. در کتاب زیست‌گرایی به جمع‌بندی اطلاعاتی پرداخته‌ام که در آن زمان گوردون اوریان به تازگی آنها را فراهم آورده بود و اشاره به نوعی رجحان ذاتی به سکونتگاه مشخص (مکانی بر جسته که مشرف به ساوان و پیکره‌ی از آب باشد)، تأثیر چشمگیر صور ذهنی مار و موجودات مارگونه بر فرهنگ، و سایر استعدادهای ذهنی داشت که در طی تکامل مفرز انسان ارزش سازشی داشته‌اند.

از آن تاریخ تاکنون شواهد مؤید زیست‌گرایی تقویت شده اما موضوع هنوز هم در عهد طفویل خود است و اصول چندانی در مورد آن به اثبات قطعی نرسیده است (رجوع کنید به کتاب فرضیه‌ی زیست‌گرایی، ویراسته‌ی استفن کلت و ادوارد یلسون، ۱۹۹۳، انتشارات ایلندپرس). به باور من هر چه نیاز به تثیت و حفاظت محیط زیست در دهه‌های آینده بیشتر شود پیوند بین این دو طبیعت، یعنی طبیعت انسان و طبیعت وحش، نیز بیشتر به صورت یک دلمنقولی فکری محوری درخواهد آمد.

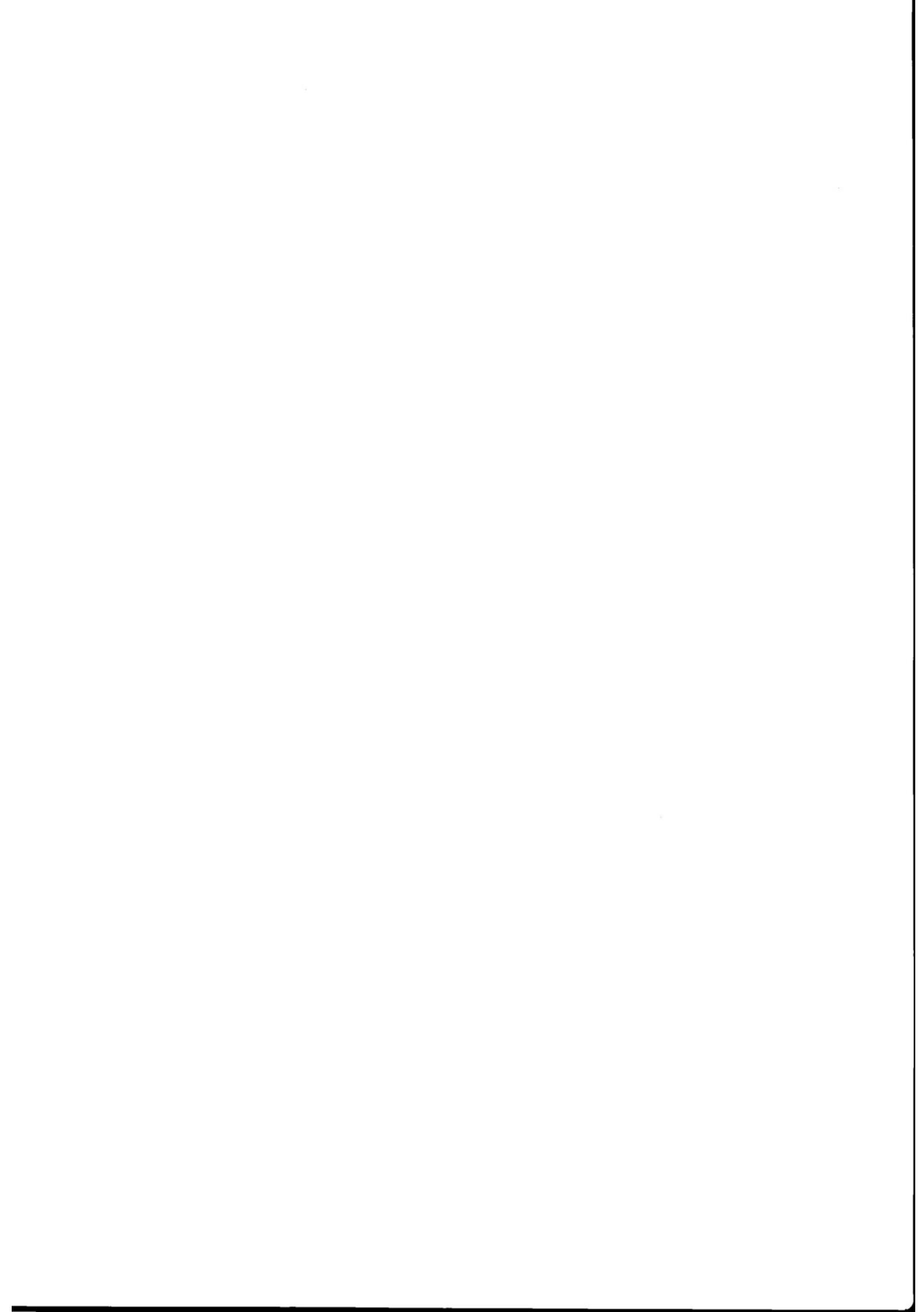
اکنون در سطح فیزیولوژی، و حتی در چند مورد در سطح ژنتیک، روش شده، شیوه‌ی دیدن و طبقبندی ذاتی رنگها را در ما تحت تأثیر قرار داده و دگرگون می‌کنند. این قواعد ما را برآن می‌دارند تا طرحهای هنری و زیبا‌شناخته را بر مبنای اشکال انتزاعی و اولیه و برسب درجه‌ی پیچیدگی آنها ارزیابی کنیم. اینان موجب می‌شوند که نسبت به خطرات مربوط به محیط باستانی انسان (نظیر مار و ارتفاع) ترس و گریز افتراقی داشته باشیم، یا برخی حالات رخساری و جسمانی بخصوص ارتباط برقرار کنیم، با کوکان رابطه و پیوند ایجاد کنیم، پیوند زناشویی بازیم، و به همین ترتیب در مورد طیف وسیعی از انواع رفتارها و فکرهای دیگر عمل کنیم. اکثر این قواعد بسیار به عقب و به میلیون‌ها سال پیش و اجداد پستاندار ما باز می‌گردند. اما بعضی دیگر از آنها نظیر قواعد مربوط به مراحل تکوین فردی پیشرفت زبان در کوکان، منحصر آنسانی بوده و تنها چند صدهزار سال از عمرشان می‌گذرد.

قواعد اپی‌ژنتیک موضوع مطالعات متعدد زیست‌شناسی و علوم اجتماعی در ربع قرن گذشته بوده و جمع‌بندی نتایج آنها در کارهای مشروع من از جمله در طبیعت انسان (۱۹۷۸) و اجماع: وحدت معرفت (۱۹۹۸) و همچنین کتاب ذهن سازش یافته ویراسته‌ی جروم مارکوف و همسکاران (۱۹۹۲) آمده است. این مجموعه کارها روش می‌کنند که تکامل ژنتیکی و فرهنگی، در شکل‌گیری طبیعت انسان، محصول به شدت درهم تینیده‌ی بهار آورده‌اند. که ما اکنون هنوز فقط بارقه‌ی از چگونگی عمل این فرآیند را می‌بینیم. می‌دانیم که زیست‌شناسی تکامل فرهنگی را تا حد قابل توجهی جانبدار می‌کند و تکامل زیست‌شناسی مغز و بخصوص قشر خاکستری آن در یک متن اجتماعی صورت گرفته است، اما اصول و جزئیات آن چالش بزرگ پیش روی رشته‌های بینایی پیش گفته است. فرآیند دقیق تکامل همزمان ژن - فرهنگ مسئله‌ی محوری علوم اجتماعی و انسانی و یکی از سائل‌عمده‌ی باقی‌مانده در علوم طبیعی به حساب می‌آید. حل این مسئله تدبیری است روش که می‌تواند عرصه‌های عمدی معرفت را به طور بنیادین با یکدیگر یکپارچه کند.

و بالاخره در طی ربع قرن گذشته رشته‌ی دیگری که من بخش بزرگی از عمر را مصروف آن داشته‌ام، یعنی زیست‌شناسی حفاظت، پیوند نزدیکتری با سوسیویولوژی برقرار کرده است. طبیعت انسان، یعنی قواعد اپی‌ژنتیک، در شهرها و مزارع سرچشمه نگرفته است، چرا که اینها از نظر تاریخ پسر متأخرتر از آنند که بر تکامل ژنتیکی او تأثیر عمدی گذاشته باشند. این قواعد از محیط طبیعی و بخصوص ساوانها و درختزارهای آفریقا برخاسته، آنجاکه *Homo sapiens* و پیشینانش طی صدها هزار سال تکامل یافته‌اند. آنچه امروز به عنوان محیط طبیعی و وحش خوانده می‌شود در آن زمان خانه‌ی بشر و محیطی بود که بشریت را در خود پرورد. زندگی مردم، قبل از کشاورزی، در وابستگی تنگاتنگ با آشنازی آنها با تنوع زیستی وحشی، یعنی اکوسیستم‌های پیرامون و جانوران و گیاهان تشکیل دهنده‌ی آنها بود.

I ————— بخش

تکامل اجتماعی



اخلاق ژن

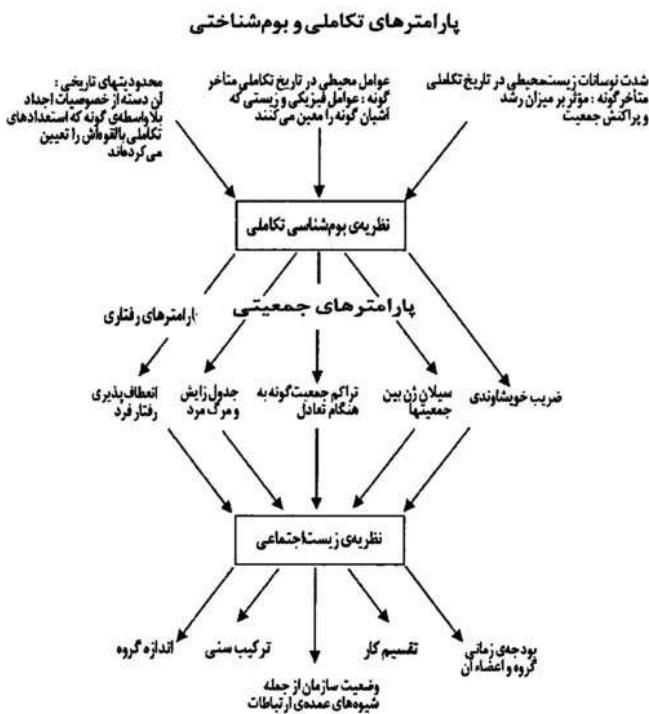
دستگاه کناری نیز برای تداوم DNA بوده است. لذا در فرآیند انتخاب طبیعی هر ابزار و تدبیری که بتواند سهم بیشتری از برخی ژنهای معین را به نسلهای بعدی تحمیل کند، به صورت مشخصه‌ی گونه درخواهد آمد. یک گروه از این‌گونه تدبیر عمر درازتر برای فرد را تشویق می‌کنند، گروه دیگر عملکرد او را در جفتگیری و مراقبت از فرزندان تولید شده را، همچنان‌که رفتارهای اجتماعی پیچیده‌ی فردی به مجموعه‌ی فنون ژن در همانندسازی خودش اضافه می‌شود، ایثار و فداکاری نیز غلبه می‌یابد و در نهایت صورتهای اغراق‌آمیز به خود می‌گیرد.

به این ترتیب است که به مهمترین مسئله‌ی نظری سوسيوبولوژی (زيست‌شناسي اجتماعي) رهنمون می‌شویم: فداکاری که بنا به تعریف از شایستگی فردی می‌کاهد، چگونه ممکن است در طی انتخاب طبیعی تکامل یافته باشد؟ پاسخ همانا خوشاوندی است: اگر ژنهای مسبب فداکاری، به دلیل نیای مشترک، بین دو فرد مشترک باشد و اگر عمل فداکارانه‌ی یک نسل سهم اشتراک این ژنهای را در نسل بعدی افزایش دهد، استعداد فداکاری در مخزن ژنی گسترش خواهد یافت. این وضع رخ خواهد داد، حتی اگر که فرد فداکار، به دلیل هزینه‌ی عمل فداکارانه‌اش، سهم شخصی کمتری در مخزن ژنی به دست آورده باشد.

کامو خود در پاسخ این پرسش که «آیا پوچی حکم به مرگ می‌دهد؟» می‌گوید تلاش برای رسیدن به قلمه‌ای خود برای مالامال کردن قلب کفايت می‌کند. این قضاوت خشک احتمالاً درست است اما معنی چندانی ندارد مگر آنکه در پرتو نظریه‌ی تکامل مورد بررسی دقیق قرار بگیرد. مجموعه‌ی هیپوتalamوس - لیمیک، در یک گونه‌ی بسیار اجتماعی نظری انسان «می‌داند»، یا به معنی دقیق‌تر، چنان برنامه‌ریزی شده که گویی می‌داند که ژنهای سازنده‌اش تنها در صورتی به حداکثر تکثیر می‌رسند که واکنشات رفتاریش را به گونه‌ای سازماندهی کند که ترکیب مؤثری از بقای فردی، تولید مثل و فداکاری به عمل درآید. لذا هر بار که فرد با شرایط تش آلدود روبرو شود، مراکز متعلق به این مجموعه ذهن آگاه را با تردید و دوسویگی روبرو می‌کنند. عشق با نفرت همراه می‌شود، خشونت با ترس، پیش‌روی با عقب‌نشینی و غیره - در آمیزه‌ای که هدفش نه شادکامی و بقای فرد که به حداکثر سانیدن انتقال ژنهای کنترل کننده است.

این دو گانگیها ریشه در فشارهای ضد و نقیض بر واحد انتخاب طبیعی دارد. پی‌آمدهای ژنتیکی این فشارها در بخش‌های بعدی این کتاب به طور

به گفته‌ی کامو خودکشی تنها پرسش فلسفی جدی است که پیش‌روی ما نهاده شده. این حتی به مفهوم اخص موردنظر او نیز اشتباه است. زیست‌شناس که با پرسش‌های فیزیولوژی و تاریخ تکامل سروکار دارد، به این نتیجه می‌رسد که خودشناسی را مراکز کنترل عاطفی مغز در هیپوتalamوس و دستگاه کناری (لیمیک) شکل داده و مهار می‌کنند. این مراکز با سیلانی از عواطف - عشق، نفرت، ترس، گناه و غیره - خودآگاه را سیراب می‌سازند، عواطفی که فلاسفه‌ی اخلاق در تلاش خود برای درک معیارهای نیک و بد به آن توسل می‌جوینند. پس به ناچار با این پرسش روبه‌رویم که هیپوتalamوس و دستگاه کناری را چه ساخته است؟ اینان با انتخاب طبیعی تکامل یافته‌اند. در توجیه اخلاق و فلاسفه‌ی آن، و اگرنه معرفت‌شناسی و معرفت‌شناسان، در هر سطحی باید دربی این بیان ساده‌ی زیست‌شناختی بود. پرسش محوری فلاسفه‌قیومیت یا خودباشی و همچنین خودکشی که بر آن نقطه‌ی پایان می‌گذارد، نیست. مجموعه‌ی هیپوتalamوس - لیمیک، از طریق احساس‌گناه و ایثار، خودبخود با چنین فروکاست منطقی به مقابله بر می‌خیزد و آن را رد می‌کند. به این ترتیب مراکز کنترل عاطفی خود فیلسوف خردمندتر از شعور من‌گرای او هستند، چرا که «می‌دانند» فرد موجود زنده، در مقیاس زمانی تکامل، تقریباً به چیزی نمی‌ارزد. موجود زنده، در مفهوم داروینی اش، برای خود زیست نمی‌کند. کارکرد اصلی او حتی تولید موجودات زنده‌ی دیگر نیز نیست بلکه به تولید مثل ژنهای می‌پردازد و به عنوان حمال سوت آنها عمل می‌کند. هر فرد موجود زنده که با تولید مثل جنسی به وجود آمده باشد، موجودی یگانه و زیرمجموعه‌ی تصادفی از ژنهای به وجود آورنده‌ی گونه‌ی خویش است. انتخاب طبیعی فرآیندی است که از طریق آن برخی از ژنهای معین در نسل‌های آینده، نسبت به سایر ژنهایی با همان موقعیت کروموزومی، نمایندگان بیشتری می‌یابند. هر بار که سلولهای جنسی در هر نسل ساخته می‌شود ژنهای برنده، با جداشدن و درآمیختن دوباره‌ی خود، افراد جدیدی را می‌سازند که در مجموع سهم بیشتری از همان ژنهای را با خود دارند. اما فرد موجود زنده تنها تحملی است برای آنها، یعنی بخشی از یک ابزار مفصل و دقیق که آنها را با کمترین آشفتگی بیوشیمیابی می‌کن حفظ و منتشر کند. گفته‌ی معروف ساموئل باتلر که «جوچه فقط راهی است برای تخم مرغ در ساختن تخم مرغی دیگر»، در فرم نوشده‌اش، به این صورت درمی‌آید که «موجود زنده فقط راهی است برای DNA در ساختن DNA بیشتر». به علاوه، طراحی هیپوتalamوس و



شکل ۱-۱ پیوندهایی که بین مطالعات فیلورُنیک، بوم‌شناسی و سوسیوبیولوژی می‌توان برقرار کرد.

همتراز مکاتبی نظری زیست‌شناسی ملکولی و زیست‌شناسی تکوینی قرار بگیرد. توسعه‌ی قبیل آن، به علت همانندگاری بیارش با اتوپولوژی^۲ و فیلورُنیک رفتار، بسیار کند بوده است. زیست‌شناسی اجتماعی جدید، در دیدگاهی که در اینجا ارائه می‌شود، تقریباً از نسبتهای مساوی جانور‌شناسی مهره‌دار، بی‌مهره و زیست‌شناسی جمعیت ترکیب یافته است. شکل ۱-۱ نموداری است که با آن کتاب «جوامع حشرات» را به پایان بردم و در آن چگونگی دستیابی به این ملجمه را پیشنهاد نمودم. زیست‌شناسان همواره مفتون مقایسه‌ی جوامع بی‌مهرگان و بخصوص حشرات، با جوامع مهره‌دار بوده‌اند. اینان رویای شناسایی آن دسته از کیفیات مشترک بین این واحدهای بسیار دور از هم را می‌دیده‌اند که به مدد آن تمام جنبه‌های تکامل اجتماعی و از جمله تکامل اجتماعی انسان، روشن شود. این هدف در جمع‌بندی می‌گردد. گزافه نیست اگر بگوییم که جامعه‌شناسی و سایر علوم اجتماعی و انسانی آخرین شاخه‌های زیست‌شناسی اند که نوبت پیوستن به «تلقیق نوین» را انتظار می‌کشند. لذا یکی از وظایف زیست‌شناسی اجتماعی تدوین مجدد مبانی علوم اجتماعی به گونه‌ای است که جذب این مباحث را به «تلقیق نوین» می‌سر سازد. این که آیا علوم اجتماعی را به واقع می‌توان کاملاً به هیأت زیست‌شناسخانه درآورد یا نه، موضوع آینده است.

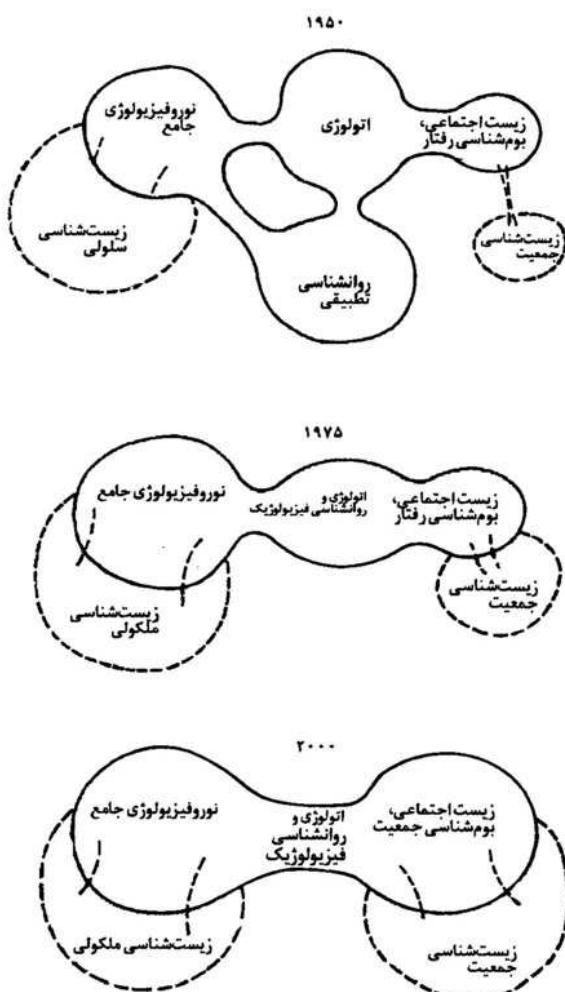
1. Castes

۲. مطالعه‌ی رفتار موجودات در شرایط طبیعی: ethology

منظمه بود بررسی قرار خواهد گرفت. اما در اینجا کافی است اشاره کنیم که آنچه برای فرد خوب است شاید برای خانواده‌اش ویرانگر باشد؛ آنچه خانواده را حفظ می‌کند ممکن است برای فرد و قبیله‌ای که او بدان تعلق دارد، دشوار باشد؛ آنچه قبیله را به پیش می‌برد ممکن است خانواده را تضعیف و فرد را نابود کند، و به همین ترتیب در هر ترکیب دیگری از سطوح مختلف سازمان. درنتیجه‌ی انتخابهای ضد و نقیض این واحدها برخی از ژنها ثبت و افزایش یافته، برخی دیگر می‌باشند و بعضی ترکیب‌های دیگر نیز، از نظر نسبت، بدون تغییر می‌مانند. براساس این نظریه بعضی از ژنها آنکه حالات عاطفی را به وجود می‌آورند که بیانگر توازن نیروهای انتخابی ضد و نقیض در سطوح مختلف باشد.

برای نشان دادن ماهیت زیست‌شناسی اجتماعی، مسئله‌ای از فلسفه اخلاق را دستمایه کردام. زیست‌شناسی اجتماعی یا سوسیوبیولوژی به معنی بررسی نظام‌مند شالوده‌ی زیست‌شناختی تمام رفتارهای اجتماعی است. در حال حاضر توجه این رشته بر جوامع حیوانی، ساختار جمعیتی، کاستها^۱ (طبقات)، ارتباطات و همچنین زیرساخت فیلورُنیک سازگاریهای اجتماعی آنها متمرکز است. اما این مکتب به رفتار انسان اولیه و جنبه‌های سازشی سازمان در جوامع انسانی بدروی تر معاصر نیز توجه دارد. جامعه‌شناسی که تعریفش به معنی اخسن کلمه بررسی جوامع انسانی در همه‌ی سطوح پیچیدگی است، به‌خاطر رویکرد عمده‌ای ساختارگرا و غیرُنیکی اش، هنوز بیرون از قلمروی سوسیوبیولوژی مانده است. کوشش جامعه‌شناسی بر آن است که رفتار انسان را عمده‌ای از طریق توصیف‌های تجربی سطحی ترین جلوه‌های فتوتیپ و به مدد الهام و شهود بی‌پشتانه و بدون توجه به توجیه‌های تکاملی، در مفهوم واقعاً ژنتیکی آنها، تبیین کند. بیشترین توفیق جامعه‌شناسی به همان شیوه‌ای است که رده‌بندی و بوم‌شناسی توصیفی نیز به‌هنگام توصیف جزئیات پدیده‌های خاص و ارتباط مرتبه‌ی اول آنها با جنبه‌هایی از محیط خود بیشترین توفیق را داشته‌اند – اما به‌هرحال بوم‌شناسی و رده‌بندی نیز در طی چهل سال گذشته از طریق ادغام در نظریه‌ی نو داروینی – یا آنطور که اغلب خوانده می‌شود، «تلقیق نوین» – کاملاً شکل تازه‌ای یافته‌اند که در آن هر پدیده براساس اهمیت سازشی اش وزن خویش را می‌باید و سپس با اصول ژنتیک جمعیت مرتبط می‌گردد. گزافه نیست اگر بگوییم که جامعه‌شناسی و سایر علوم اجتماعی و انسانی آخرین شاخه‌های زیست‌شناسی اند که نوبت پیوستن به «تلقیق نوین» را انتظار می‌کشند. لذا یکی از وظایف زیست‌شناسی اجتماعی تدوین مجدد مبانی علوم اجتماعی به گونه‌ای است که جذب این مباحث را به «تلقیق نوین» می‌سر سازد. این که آیا علوم اجتماعی را به واقع می‌توان کاملاً به هیأت

این کتاب چکیده‌ای است از کتاب «سوسیوبیولوژی: تلقیق نوین» که کوشش دارد سوسیوبیولوژی را در شاخه‌ای از زیست‌شناسی تکاملی و بخصوص صورت جدید زیست‌شناسی جمعیت بگنجاند. به‌باور من این موضوع از آن حد از غنای جزئیات و انسجام مضامین برخوردار هست که



شکل ۲-۱. یک تصور ذهنی از تعداد نسبی ایده‌ها در مکتبهای مختلف زیست‌شناسی رفتار و رشته‌های نزدیک به آن در حال حاضر و چگونگی احتمالی آن در آینده.

این موضوع اکنون به صورت دو مکتب مشخص به ترتیب با محوریت فیزیولوژی اعصاب و سوسیوبیولوژی ظاهر می‌شود. همچنین تعليمات سنتی از اтолوژی که مطالعه‌ی طبیعی الگوهای رفتار حیوانات در کیلت آهاست و بخش همراه آن، یعنی روانشناسی مقایسه‌ی، به عنوان عرصه‌های یکپارچه کننده و محوری زیست‌شناسی رفتاری، صحبت می‌کند حال آنکه چنین نیست؛ این رشته‌ها هردو محکوم به آئندگانه از یک کران توسط فیزیولوژی اعصاب و حواس و از کران دیگر به وسیله‌ی سوسیوبیولوژی و بوم‌شناسی رفتار هضم شوند (شکل ۲-۱).

ایدوارم که صاحب نظران رشته‌های اтолوژی و روانشناسی از این چشم اندازی که برای آینده‌ی زیست‌شناسی رفتاری ترسیم شد، چندان برآشته نشوند. به نظر می‌رسد که این نتیجه‌گیری محصول اولاً بسط رویدادهای کنونی و ثانیاً توجه به رابطه‌ی منطقی زیست‌شناسی رفتاری با بقیه‌ی علوم باشد. روشن است که آینده نمی‌تواند با مدل‌های خام و منحنی پردازیها و اصطلاحات کنونی که مشخص ترین شناسه‌ی اтолوژی و

موریانه و میمون را در نظر بگیریم. هردو تشکیل گروههای همکار می‌دهند که قلمرویی را به اشغال خود درمی‌آورند. اعضای گروه، با استفاده از بین ۱۰ تا ۱۰۰ علامت غیرنحوی، در مورد گرسنگی، اعلام هشدار، مبارزه‌جویی، وضعیت کاست و جایگاه فرد در سلسه‌مراتب و همچنین وضعیت تولید مثلی، بین خود ارتباط برقرار می‌کنند. افراد نسبت به تقاضات بین اعضای گروه و غیرآن آگاهند. رابطه‌ی خویشاوندی در ساختار گروه نقش مهمی بر عهده دارد و احتمالاً در ابتداء نیز به عنوان نیروی اصلی به وجود آورند و میل اجتماعی و معاشرت عمل کرده‌است. تقسیم کار در هر دو نوع اجتماع به خوبی مشخص است، هرچند که در جامعه‌ی حشره در این تقسیم عنصر تولید مثل قوی‌تر است. جزئیات سازمان اجتماعی از طریق فرآیند بهینه‌شدن تکاملی که دقیقاً آن مشخص نیست، تکامل یافته که در طی آن معیاری از شایستگی بیشتر به افرادی که حداقل نسبت به خویشاوندان خود گرایش همکاری داشته‌اند، اعطای شده‌است. ثمرات همکاری بستگی به شرایط خاص هر محیط دارد و فقط برای اقلیتی از گونه‌های حیوانات در طی تکامل آنها فراهم بوده است.

شاید این مقایسه ساده‌انگارانه به نظر آید اما این یک ساده‌سازی شدید و عمده است که در آغاز تدوین یک نظریه‌ی عمومی صورت می‌گیرد. به باور من ساخت و جمع‌بندی یک نظریه‌ی سوسیوبیولوژی یکی از مسائل بزرگی است که زیست‌شناسی در طی ۳۰ یا ۴۰ سال آینده از عهدی آن برخواهد آمد. بخشی از طرح کلی و خط و ربطی که احتمالاً پژوهش‌های رفتارشناسی حیوانی به خود می‌گیرند، در راهنمای مقدماتی شکل ۱-۱ حدس زده شده‌است. مفهوم محوری نظریه آن است که تکامل رفتار اجتماعی را تنها به شرطی می‌توان به‌طور کامل دانست که اولاً جمعیت‌شناسی، مشتمل بر آمار حیاتی مربوط به رشد جمعیت و ساختار سنی آن، شناخته شود و ثانیاً ساختار ژنتیکی جمعیت معلوم گردد، به طوری که به ما بگوید که برای دانستن اندازه‌ی مؤثر جمعیت، در مفهوم ژنتیکی آن، ضریب خویشاوندی در درون جامعه و مقدار سیلان ژنی بین آنها به چه اطلاعاتی نیاز است. هدف اصلی در نظریه‌ی عمومی سوسیوبیولوژی بایستی آن باشد که با تکیه بر آگاهی از این پارامترهای ژنتیکی گونه اعمال می‌کند، برآنده جنبه‌های مختلف سازمان اجتماعی آن را پیش‌بینی کند. در عوض، وظیفه‌ی عمدی بوم‌شناسی تکاملی آن خواهد بود که پارامترهای جمعیتی را از یافته‌های مربوط به تاریخچه‌ی تکاملی گونه در محیط‌زیستی که آخرین بخش‌های این تاریخ در آن روی داده، نتیجه بگیرد. لذا مهمترین خصوصیت این طرح کلی رابطه‌ی زنجیره‌وار بین مطالعات تکاملی، بوم‌شناسی، زیست‌شناسی جمعیت و سوسیوبیولوژی است.

اما در اینجا سر آن ندارم که با تأکید بر درهم‌فرشیدگی این تسلسل، رابطه‌ی فرزندوارگی گذشته‌ی سوسیوبیولوژی را نسبت به بقیه‌ی زیست‌شناسی رفتاری کم‌اهمیت جلوه دهم. اگرچه، به‌طور سنتی، از زیست‌شناسی رفتار به عنوان یک رشته‌ی واحد منسجم صحبت می‌شده اما

این پدیده‌ها را نه فقط دسته‌هایی از مدلها به بهترین صورت توصیف می‌کنند که با مدل‌های زیست‌شناسی سلولی و ملکولی متفاوتند، بلکه توجیه‌های آنها نیز عمدتاً از نوع تکاملی است. در این تمایز هیچ جای تعجب نیست، چراکه این فقط بازتاب یک تقسیم‌بندی بزرگتر است که دو قلمروی بزرگ زیست‌شناسی تکاملی و زیست‌شناسی گُشی را از یکدیگر جدا می‌کند. آنچنان‌که لونین (۱۹۷۲) به درستی می‌گوید: «جوهر انتخاب طبیعی همانا وضعیتها خود یک صفت است. آنچه باقی ماند همه زیست‌شناسی ملکولی است».

روانشناسی مقایسه‌ای معاصر است، سازگار باشد. کل الگوهای رفتار حیوان را به ناچار دوچارچوبه تبیین خواهدکرد: یکی نوروفیزیولوژی جامع که سلول‌های عصبی را طبقه‌بندی کرده و مداربندی آنها را بازسازی می‌کند و دیگری فیزیولوژی حواس که به مشخص کردن مدل‌های^۱ سلولی در سطح ملکول توجه دارد. هورمون‌شناسی به این‌فای یک نقش حاشیه‌ای ادامه خواهدداد زیرا ابزارها و تدابیر خامتری را در تنظیم فعالیتهای عصبی سوره‌توجه دارد. برای گذار از این سطح و رسیدن به یک مکتب واقع‌آشخاص بعدی باید تمام راه را تا رسیدن به جامعه و جمعیت بالا آمد.

مفاهیم اولیه‌ی سوسيوبیولوژی

و برخی دیگر به طور خاص به سوسيوبیولوژی تعلق دارند.

تعريفهای پایه

جامعه^۱: گروهی از افراد متعلق به یک گونه واحد که به شیوه‌ی همکارانه سازمان یافته باشد. وازه‌های جامعه و اجتماعی را بایستی چنان‌عام تعریف کرد که از کنارماندن بسیاری از پدیده‌های جالب پرهیز شود. اینگونه طرد و کنارماندنها در بخش‌های مقایسه‌ی آینده زیست‌شناسی اجتماعی موجب اغتشاش می‌شود. ارتباط‌های متقابل همکارانه که از فعالیت صرف جنسی فراتر رود، معیار اساسی جامعه است. لذا مشکل بتوان یک تحمل پرنده یا کرمینه محبوس زنبور عسل در حجره را عضوی از جامعه‌ی که آنها را به وجود آورده دانست هرچند که در مراحل بعدی تکوین ممکن است یک عضو واقعی به حساب بیایند. همچنین ساده‌ترین تجمع افراد، نظیر دسته‌ی نرهای معاشقه کننده نیز یک جامعه‌ی واقعی نیست. اینان اغلب از طریق محركهای متقابل گردهم آمده‌اند، اما اگر، به هیچ طریق دیگری با یکدیگر همکنی ندارند اختصاص وازه‌ی قوی‌تر از تجمع^۲ به آن زاید است. بر همین قیاس یک جفت حیوان درحال معاشقه یا گروهی نر درگیر بر سر قلمرو را نیز تنها در عام‌ترین مفهوم، می‌توان جامعه دانست متنها به هزینه‌ی آنکه این وازه معنی خویش را بیاورد. با این وجود تجمع، رفتار جنسی و قلمروطی خصوصیات مهم جوامع واقعی‌اند و به درستی رفتار اجتماعی نامیده می‌شوند. گله‌ی پرنده، دسته‌ی گرگ و فوج بزرگ ملخ، نمونه‌های خوبی از جامعه‌ی اولیه واقعی به شمار می‌آیند. همینطور است در مورد والدین و فرزندانشان اگرکه با یکدیگر ارتباطات متقابل داشته باشند. اگرچه در نظرگرفتن این مورد اغراق آمیز آخری به عنوان جامعه پیش‌پاخته به نظر می‌آید اما همکنی‌های والدین – فرزندان اغلب واقع‌پیچیده است و کارکردهای مضاعف دارد. بعلاوه در بسیاری از گروههای موجودات زنده، از جامعه‌ی حشره تا نخستی^۳، پیشرفته‌ترین جوامع مستقیماً از واحد خانواده تکامل یافته است.

یک شیوه‌ی دیگر توصیف جامعه تعیین حد و مرز گروههای خاص

خصوصیات عالی‌تر حیات حالت نو خاسته یا نوپدید^۴ دارند. برای مشخص کردن تمامی یک سلو نه تنها توالی نوکلئوتیدها بایستی مشخص شود بلکه همچنین مشخص شدن هوتیت و چگونگی استقرار سایر انواع ملکولهای سلو و اطراف آن نیز ضرورت دارد. در مشخص کردن فرد موجود زنده نیز به اطلاعات باز هم بیشتری در مورد سلوها و موقعیتها فضایی آنها نیاز است. جامعه را می‌توان مجموعه‌ای از افراد خاص موجود زنده دانست اما مشکل بتوان فعالیتهای مشترک، یعنی رفتار اجتماعی را از لحظه‌ی مشخص شدن خود آنها پیش‌بینی یا برآورده باشی کرد. به عنوان یک نمونه‌ی مشخص، ماسلو (۱۹۳۶) دریافت که روابط چیرگی بین یک گروه از میمونهای رزوس را نمی‌توان از روی همکنی جفت‌جفت اعضای آن پیش‌بینی کرد. میمون رزوس نیز، همچون سایر نخستینهای عالی، به شدت تحت تأثیر محیط اجتماعی خویش است و یک فرد متزوی به طور پیوسته اهرمی را فشار می‌دهد که این کار به‌جز فراهم‌کردن یک نگاه‌گذرا به یک میمون دیگر هیچ پاداشی دربر ندارد. این روابط همچنین تحت تأثیر همکنی‌های تراز بالاتری نیز هست. میمونها در تلاش برای چیرگی تشکیل ائتلاف می‌دهند و فرد اگر از متحдан خود محروم باشد، در سلسله‌مراتب افول می‌کند. به عنوان مثال یک نر ردیف دو ممکن است جایگاه خود را مرهون حفاظت از جانب نر غالب (آلفا) باشد یا حمایتی که یکی یا چندتا از مقاطرانش برای او فراهم می‌کنند. چنین همدستی را از روی نتایج برخوردهای دوبعد نمی‌توان پیش‌بینی کرد چه رسید به پیش‌بینی آن از روی رفتار یک میمون متزوی.

تشخیص و مطالعه خصوصیات نوپدید همان کل‌گرایی است که روزی بحث فلسفی داغ پژوهشگرانی همچون لوید مورگان (۱۹۲۲) و ویلر (۱۹۲۷a) بود، اما بعدها تقلیل‌گرایی^۵ پیروزمند زیست‌شناسی ملکولی در دهه‌ی ۱۹۴۰ آن را بی‌رنگ کرد. کل‌گرایی جدید بیشتر ماهیت کمی دارد و ادراکهای ذهنی بی‌پشتونه‌ی نظریات قدیمی را با مدل‌های ریاضی تقویت می‌کند. این یکی، برخلاف نمونه‌ی قدیمی خود، در حد درون‌نگری فلسفی باقی نمی‌ماند بلکه فرضیات خود را به صراحت ابراز می‌کند و آنها را در مدل‌های ریاضی بسط می‌دهد تا اعتبار آنها محک زده شود. در بخش‌های بعد بسیاری از خصوصیات جوامع را مورد بررسی قرار می‌دهیم که به‌خاطر نوپدید بودن، زبان و برخورد ویژه‌ای طلب می‌کنند. با مرور تجربی صریح بنیادی‌ترین تعریفها آغاز می‌کنیم که برخی از آنها به زیست‌شناسی عمومی

1. emergent

2. reductionism

3. society

4. aggregation

5. primate

همه آمیزی در فرم مطلق آن در طبیعت، بخصوص در مورد موجودات اجتماعی نمی‌رود، اما همه آمیزی فرض ساده‌گرانه مهمی است که در بسیاری از نظریات کمی مقدماتی به کار می‌آید.

گونه، در انواع موجوداتی که تولید مثل جنسی دارند، عبارت از جمعیت یا دسته‌یی از جمیعتها است که افراد در درون آنها، تحت شرایط طبیعی، قابلیت درهم آمیزی آزاد داشته باشند. اعضای یک گونه بنا به تعريف، با اعضای گونه‌های دیگر آزادانه درنمی آمیزند، خواه هرچند دو گونه به لحاظ ژنتیکی خویشاوند نزدیک باشند. وجود شرایط طبیعی شرط بنیادی در تعريف گونه است. در تعین حدود گونه صرف اثبات اینکه بین دو یا چند جمیعت در شرایط تجربی امکان مبادله ژن وجود دارد، کفايت نمی‌کند. باید نشان داد که جمیعتها در حالت آزاد به طور کامل درهم می‌آمیزند.

جمعیتی که از سایر جمیعتهای همان گونه به طرزی معنی دار متفاوت باشد نژاد جغرافیایی^۱ یا زیرگونه^۲ نامیده می‌شود. زیرگونه‌ها را فاصله یا موانع جغرافیایی از یکدیگر جدا می‌سازد و از تبادل افراد جلوگیری می‌کند، درحالی که گونه‌ها از طریق «سازوکارهای ذاتی انزواگر» که مبنای ژنتیکی دارند، از یکدیگر جدا می‌مانند. زیرگونه‌ها، مشروط به آنکه به طور عینی دارند، در یک کران موضع جمیعتهایی هستند که در استعداد شیب یک صفت واقع شده‌اند – طیف ساده‌یی از تغییرات جغرافیایی یک صفت معین. به عبارت دیگر صفتی که با الگوی شیدار (Clinical) تغییر می‌کند آن است که تغییراتش در بخش قابل توجهی از قلمروی انتشار گونه تدریجی است. در کران دیگر زیرگونه‌هایی مرکب از جمیعتهای مشخص را می‌توان دید که صفات متعدد ژنتیکی آنها را از یکدیگر تمایز کرده و اینان، در منطقه‌ی محدودی از تداخل، با یکدیگر ژن مبادله می‌کنند.

چه رابطه‌یی است بین جمیعت و جامعه؟ در اینجا ناخواسته به گره گاه اصلی سوسیوبیولوژی نظری می‌رسیم. تمایز بین این دو دسته اساساً به این ترتیب است که مرز جمیعت جایی است که جریان ژن به شدت کاهش یابد حال آنکه در مرز جامعه این ارتباطات است که افت شدید پیدا می‌کند. در اغلب موارد هر دو حوزه یکسان است چرا که بیوندهای اجتماعی جریان ژن بین اعضای جامعه را ترغیب و خارجی‌ها را از آن برکنار می‌دارد. مثلاً مطالعات مفصل استوارت و جین آشنمن (1970) روی بابون زرد این گونه اساساً یک چیز است. بابونها از طریق سلسه‌مراتب چیرگی سازمان درونی یافته و نسبت به خارجی‌ها سیزده جویند. تبادل ژن بین گله‌ها از طریق مهاجرت نرهای زیردست صورت می‌گیرد که نرعاً گله‌ی خود را، پس از باخت در یک نبرد یا طی رقابت بر سر ماده‌های فحل، ترک می‌گویند.

است. از آنجاکه پیوند جامعه تنها و فقط از طریق ارتباطات است، مرزهای آن را نیز بر مبنای اختلال و قطع ارتباط تعریف می‌کنند. آشنمن (1965) این جنبه‌ی موضوع را چنین بیان می‌کند: «جامعه ... تجمعی از افراد همگونه به لحاظ اجتماعی مرتبط است که مرزهای آن را ارتباطات هرچه کمتر شونده مشخص می‌کند».

تجمع: گروهی از افراد همگونه مرکب از بیش از فقط یک زوج جفت شده که در یک محل گرد آمده اما سازمان درونی ندارند و به هیچ رفتار همکارانه‌ی نمی‌پردازند. مثلاً تجمع زمستانه‌ی مارهای زنگی یا کفشدوزک‌ها شاید امنیت پیشتری برای اعضایش فراهم آورد اما اگر به جز جذب مقابل، هیچ‌گونه سازمان رفتاری دیگری ندارند، بهتر است آنها را به عنوان تجمع دسته‌بندی کنیم و نه جامعه‌ی واقعی.

کلني^۳: جامعه‌یی از موجودات زنده، در معنی دقیق زیست‌شناسخی آن، که از طریق وحدت فیزیکی پیکرها و یا با تقسیم به کاستها و زوئیده‌ای^۴ اختصاصی و یا توسط هردو، به شدت درهم‌تنیده و ادغام شده است. یک کلني، چه در مفهوم متدالو زبان و چه حتی در توصیف فنی آن، ممکن است به هر گروه از موجودات زنده اطلاق شود بخصوص اگر گروه در یک محل مستقر باشد. اما این واژه در سوسیوبیولوژی به حشرات اجتماعی و توده‌های شدیداً یکپارچه اسفعجهای، سیفون‌داران، سرجانها و سایر بی‌مهرگان «کلني» وار محدود می‌شود.

فرد: هر موجود زنده‌یی به لحاظ فیزیکی مشخص.

گروه: هر دسته‌یی از موجودات زنده‌یی متعلق به همان گونه که برای مدتی با یکدیگر بمانند و همکشی آنها در طی آن مدت با یکدیگر بسیار بیشتر باشد تا با سایر اعضای همگونه. لذا واژه‌ی گروه با بیشترین انعطاف‌پذیری ممکن به کار می‌رود تا ناظر به هر تجمع یا نوعی از جامعه یا بخشی از جامعه باشد. این لغت به ویژه برای توصیف برخی جوامع نخستین مناسب است که گردهمایی بزرگ آنها خود مرکب از دستجات مشخص در سطوح سازماندهی سلسه‌مراتبی است.

جمعيت: دسته‌یی از موجودات متعلق به همان گونه که منطقه‌ی کاملاً معین را همزمان اشغال کرده باشند. این واحد که بنیادی ترین و در عین حال مهم‌ترین واحد به کار رفته در زیست‌شناسی تکاملی است، بر مبنای تداوم ژنتیکی تعريف می‌شود. در مورد موجوداتی که تولید مثل جنسی دارند، جمیعت به دسته‌یی از افراد به لحاظ جغرافیایی مشخص اطلاق می‌شود که در شرایط طبیعی قابلیت درهم آمیزی^۵ آزاد با یکدیگر را داشته باشند. جمیعت خاصی را که مدل سازان مورد توجه دارند جمع (deme) گویند. جمیعت عبارت است از کوچکترین دسته‌ی محلی افراد که بین آنها درهم آمیزی به صورت آزاد انجام می‌گیرد. یک جمع ایده‌آل همه‌آمیز (Panmictic) است، به این معنی که آمیزش بین افراد کاملاً تصادفی است.

به عبارت دیگر همه‌آمیزی (Panmixia) به معنی آن است که هر فرد نر بالغ تولید مثل کننده به احتمال مساوی با هر ماده‌ی بالغ تولید مثل کننده، بدون توجه به جایگاهشان در قلمرو جمع، درآمیزد. گرچه احتمال تحقق

1. colony

2. zooid

3. interbreeding

4. geographic race

5. subspecies

حلقه‌های پس – خور داخلی خود – تنظیم‌اند. هرگاه مقدار این متغیرهای مهم از سطح معنی پایین‌تر افت کند حلقه‌های پس – خور آن را افزایش و هروقت بالاتر از حد معین افزایش یابد، آن را کاهش می‌دهند. در یک سطح بالاتر، جوامع حشرات نیز در تنظیم جمعیت کلی، نسبت کاستها با طبقات مختلف و محیط‌زیست لانه هومواستازی چشمگیری را به تماش می‌گذارند. امرسون (۱۹۵۶) این نوع از تأمین حالت پایدار را به درستی هومواستازی اجتماعی می‌نامد.

تأثیر پس‌شمار^۷

سازمان اجتماعی دسته‌ی از فنوتیپها با بیشترین فاصله از ژن است. این خود از تأثیر مشترک رفتار افراد و خصوصیات جمعیتی^۸ گروه که هرکدام خود نیز خصوصیات شدیداً مربکی هستند، سرچشمه می‌گیرد. یک تغییر تکاملی کوچک در رفتار افراد می‌تواند، از طریق بسط رو به بالای توزیع آن تغییر، به صورت جنبه‌های گوناگون حیات اجتماعی تقویت شود و در شکل یک تأثیر اجتماعی عمدۀ ظاهر گردد. این پدیده را می‌توان تأثیر چندباره پس‌شمار نامید. مثلاً سازمان اجتماعی متفاوت دو گونه بابون زیتونی (*P. hamadryas*) و بابون هاما دریاس (*P. anubis*) را در نظر بگیرید. این دو گونه چنان به لحاظ ژنتیکی خویشاوندند که در گستره‌های پراکنش همپوش خود به طور وسیع باهم آمیزش می‌کنند و منطقاً نمی‌توان آنها را بیش از دو زیرگونه دانست. نر در هاما دریاس با تسلیک جویی دائمی اش نسبت به ماده‌ها مشخص می‌شود، حال آنکه در بابون زیتونی تنها به‌هنگام فحلی سعی در تصاحب ماده‌ها دارد. این تفاوت به ظاهر ژنتیکی تنها یک تفاوت در شدت و درجه است و اگر کسی توجهش در هریک از دو گونه فقط به فعالیتهای یک هرگز تها و ماده همراهش محدود باشد، متوجه آن نخواهد شد. با این وجود همین صفت به‌تهاهی موجب تفاوت‌های فاحش در ساختار اجتماعی آنها می‌شود و بر اندازه‌ی گله‌ها، رابطه‌ی آنها باهم و رابطه‌ی نرها در هر گله تأثیر می‌گذارد (کومر، ۱۹۷۱).

در مواردی که رفتار فرد به شدت تحت تأثیر کیفیات تجربه‌ی اجتماعی اوتست تأثیرهای پس‌شمار ممکن است تکامل اجتماعی را باز هم شتاب بیشتری دهد. هرچه در تبارزایی (فیلوزنی) بالاتر و به‌سمت گونه‌های هوشمندتر پیش می‌رویم، این فرآیند که به جامعه‌پذیری^۹ معروف است، اهمیت بیشتری می‌باشد به‌طوری که حداکثر تأثیر آن را در نخستین‌ها عالی تر می‌توان دید. گرچه شواهد هنوز بر پایه‌ی حدس و گمان است، اما چنین به‌نظر می‌رسد که فرآیند جامعه‌پذیری تفاوت‌های فنوتیپی گونه‌های نخستی را تشدید می‌کند. به عنوان نمونه الگوی شکل‌گیری رفتار اجتماعی

کوهن (۱۹۶۹b) با استفاده از یافته‌های آلتمن‌ها تخمین زده که میزان مهاجرت به درون یک گله بزرگ حدوداً $10^{-3} \times 80,43$ فرد در گروه در روز است و این میزان چندین مرتبه‌ی عددی از مهاجرت بین زیرگروه‌های تشکیل‌دهنده‌ی یک گروه واحدکتر است.

ارتباطات^۱: عمل یک فرد (یا سلو) که الگوی احتمال رفتار یک فرد (یا سلو) دیگر را به طریق سازشی تغییر دهد. این تعریف هم با درک حتی ما از ارتباطات و هم با فرآیند تجزیه تحلیل ریاضی آن مطابقت دارد.

همناختی^۲: همکشی بین واحدهای یک گروه به گونه‌ی که فعالیتهای گروه بین واحدها تقسیم شود، بدون آنکه هیچکی از آنها رهبری را بر عهده بگیرد. همناختی ممکن است تحت تأثیر یک واحد بالاتر در سلسله‌مراتب اجتماعی باشد، اما وجود چنین کنترلی از خارج ضروری نیست. تشکیل گله در ماهیهای، تبادل غذای مایع بین مورچه‌های کارگر و محاصره صید توسط یک قبیله از شیرها جملگی نمونه‌های همناختی در همان سطح از سازمان است.

سلسله‌مراتب: این واژه در کاربرد معمولی سوسیویولوژی به معنی چیرگی یک عضو گروه بر دیگری بر مبنای غلبه‌ی او در برخوردهای تهاجمی و ترتیب دستیابی به غذاء، جفت، جایگاه‌های استراحت و سایر چیزهایی است که موجب پیشبرد شایستگی^۳ در بقا و تولید مثل می‌شوند. از نظر فنی، برای تشکیل چنین سلسله‌مراتبی تنها وجود دو فرد کافی است، اما در اغلب موارد وجود زنجیره‌ی از افراد بسیار در یک ترتیب کاهنده از چیرگی^۴ معمولتر است. سلسله‌مراتب را اغلب، بدون توجه به چیرگی، می‌توان به عنوان سیستمی مرکب از واحدهای موجود در دو یا چند سطح در نظر گرفت که سطحهای بالاتر فعالیت سطحهای پایین‌تر را، حداقل تاحدودی، در جهت پیشبرد اهداف کل گروه، کنترل می‌کنند (مزارویچ و همکاران، ۱۹۷۰). سلسله‌مراتب بدون چیرگی در کلی حشرات اجتماعی متناول است و در برخی از جنبه‌های رفتار پستانداران شدیداً همناخت نظیر نخستین‌های عالی و سگسانان اجتماعی نیز روی می‌دهد. معمولاً جوامع پیشرفته‌تر حیوانی در یک یا حداکثر دو سطح سلسله‌مراتبی سازمان یافته‌اند که افراد آنها را محدودی از انواع پیوندها و علائم ارتباطی به یکدیگر شدیداً همیشه می‌کنند. در مقابل، جوامع انسانی نوعاً در سطحهای سلسله‌مراتبی بسیاری سازمان یافته و افراد بی شمار آنها از طریق انواع فراوان پیوندهای اجتماعی و یک زبان فوق العاده غنی، به صورت نه‌چندان محکم، به یکدیگر پیوند خورده‌اند.

تنظیم^۵: در زیست‌شناسی به معنی همناختی واحدها در جهت تأمین یک یا چند متغیر فیزیکی یا زیست‌شناسختی در یک سطح ثابت است. نتیجه تنظیم را هومواستازی^۶ یا حالت پایدار می‌نامند. معروف‌ترین هومواستازیها انواع فیزیولوژیکی آن است: فردی که به درستی تنظیم شده، از نظر pH تراکم نمکها و مواد غذایی، خصوصیات آنزیمهایها و اندامکها و غیره ثابت می‌ماند و مقدار آنها در حد بهینه‌ی بقا و تولید مثل تأمین می‌شود. هومواستازی فیزیولوژیکی نیز مثل ماشینهای انسان – ساخت، از طریق

1. communication

2. coordination

3. fitness

4. dominance

5. regulation

6. homeostasis

7. multiplier effect

8. demographic

9. socialization

(۱۹۷۶a,b) با صراحة بیشتر از دیگران با درنظرداشت رفتار، بر این نکته تأکید کرده و به نسونهای بسیاری از آن در پرندهان و ماهیها اشاره داشته است. به عنوان یکی از موارد ساده و روشن آن برخی از ماهیهای تراودونتی فورم^۲ قادرند که، به عنوان یک ابزار دقاعی علیه صیادان طبیعی، خود را تا حد بسیار قابل توجهی از آب یا از هوا پرکنند. بالهای میانی در خارپشت - ماهیهای جوان جنس *Diodon* در طی این تورم در درون کیسه‌های پوست که به داخل تا می‌خورند، پنهان می‌شود. مرحله متورم در گونه‌های دیودونتید (Diodontid) جنس *Hyosphaera* برگشت ناپذیر شده حال آنکه کره - ماهی تراوونتید (Tetraontid) *Kanduka michieei* نه فقط به طور دائم متورم شده بلکه بالهی پشتی ازدست رفته و بالهی مخرجی نیز تا حد یک زایده کوچک شده است.

رفتار اجتماعی نیز اغلب وظیفه‌ی یک پیشناخت تکاملی را بر عهده می‌گیرد. تمامی فرآیند آینی شدن^۳ که تکامل در طی آن رفتار را به صورت یک ابزار علامت‌دهنده‌ی کارآمدتر در می‌آورد، نوعاً شامل تغییر رفتاری و به دنبالش آن دسته از تغییرات ریخت‌شناختی است که آشکارگی و شخصی رفتار تقویت شود.

انعطاف‌پذیری نسبی رفتار بمناچار به رانش اجتماعی، یعنی واگرایش^۴ تصادفی در شیوه‌ی سازمان یابی جوامع یا گروههای جوامع می‌انجامد. منظور از تصادف یعنی آنکه تفاوت‌های رفتاری نتیجه سازگاری با شرایط خاصی که زیستگاه یک جامعه را از دیگر جوامع متفاوت می‌کند، نیست. اگر این واگرایش پایه‌ی ژنتیکی داشته باشد، عنصر توارثی رانش اجتماعی صرفاً همان رانش ژنتیکی است که به عنوان یک پدیده‌ی تکاملی در فصل ۴ مورد بحث قرار می‌گیرد. آن بخش از واگرایش را که صرفاً بر پایه‌ی تفاوت در تجربه باشد، می‌توان رانش در سنت نام نهاد (بورتون، ۱۹۷۲). مقدار کل تغییرات موجود بین یک مجموعه از جوامع عبارت است از جمع تغییرات رانش ژنتیکی، رانش در سنت و همکنشی بین آنها.

مفهوم جمیعت‌شناسی سازشی

تمام جوامع واقعی جمیعت‌هایی هستند که تمایز یافته‌اند. وقتی رفتار همکاری تکامل می‌یابد، این رفتار از سوی یک نوع از افراد در خدمت دیگری قرار می‌گیرد، حال خواه این خدمت یک‌جانبه باشد یا مقابل. یک نر و ماده در حفظ قلمرو با یکدیگر همکاری می‌کنند، پدر یا مادر فرزندش را غذا می‌دهد، دو زنبور کارگر پرستار ملکه را می‌جورند و به همین ترتیب. اگر چنین است، پس می‌توان گفت که کل رفتار یک جامعه را خصوصیات جمیعتی^۵ یا جمیعت‌شناسی آن معین می‌کند. ماده‌های تولید مدل‌کننده‌ی یک دسته‌ی پرنده، نوزادان ناتوان یک گله‌ی بابون و سربازان میانسال یک

بچه‌بابونهای زیتونی را در مقابل بچه لنگور نیلگیری (*Presbytis johnii*) در نظر بگیرید که چنگونه از یکدیگر متفاوت می‌شوند (ایمبل و دیور، ۱۹۶۵؛ پویریر، ۱۹۷۲b). نوزاد بابون در یک ماهه‌ی اول تولد نزدیک مادر می‌ماند و مادر از نزدیک شدن ماده‌های دیگر به او جلوگیری می‌کند، اما پس از آن، بچه آزادانه با میمونهای بالغ دیگر همراه است. حتی نرها، با نزدیکتر شدن به مادر و ملچیدن لبهای خود که یک علامت بارز آشنا جویانه است، به کودک نزدیک می‌شوند. بابونهای نر از نهادگی به بعد هرچه بیشتر از حمایت مادر محروم و با شدت بیشتری از جانب او پس زده‌ی شوند. در نتیجه باز هم بیشتر و راحت‌تر با سایر اعضای گروه معاشرت می‌کنند. ساختار اجتماعی بابون زیتونی با این برنامه‌ی جامعه‌پذیری همخوانی دارد. نر و ماده‌های بالغ آزادانه در معاشرتند و تعداد گروههای نر حاشیه‌ی و افراد متزوی خیلی کم یا هیچ است. تکوین اجتماعی لنگور بیش از بابون گرایش جنسی دارد. نوزاد به راحتی در اختیار ماده‌های بالغ دیگر گذاشته می‌شود و آنها نیز او را دور می‌گردانند. اما تماس نوزاد با نرها بالغ اندک است و هر بار که نرها مزاحم بچه شوند، مورد تعقیب قرار می‌گیرند. شروع معاشرت نرها نوجوان با سایر نرها از هشت‌ماهگی است حال آنکه ماده‌های جوان تا سن سه‌سالگی که شروع فعالیت جنسی است، اجازه‌ی تماس با نرها را ندارند. نرها جوان عده‌ی وقت آزاد خود را صرف بازی می‌کنند و به تابع آنکه بازی‌های جنگ و گریز آنها خشن‌تر می‌شود و نیاز به فضای بیشتری پیدا می‌کنند، بیشتر به حاشیه‌ی گروه و کاملاً به دور از نوزادان و بالغین رانده می‌شوند. جامعه‌ی لنگور بازتاب این نوع پرورش تبعیض‌آمیز است: نرها و ماده‌های بالغ جدا از هم باقی می‌مانند. گروههای نر حاشیه‌ی معمول است و اینان، در کوشش برای نفوذ به گله و استیلاج‌جویی، اغلب با نرها غالباً گله برخورد تهاجمی دارند.

پیشناخت تکاملی و رانش اجتماعی

تأثیر بس‌شمار، چه به طور خالص مبنای ژنتیکی داشته یا از طریق جامعه‌پذیری و سایر فرمهای آموزش تقویت شده باشد، رفتار را به صورت آن بخش از فنوتیپ در می‌آورد که در واکنش به تغییرات زیست محیطی بیشترین احتمال تغییر در آن هست. لذا می‌توان نتیجه گرفت که هرگاه تکامل در برگیرنده‌ی هم ساختار و هم رفتار باشد تغییر ابتدا بر رفتار و سپس با ساختار است. به عبارت دیگر رفتار حکم پیشناخت یا تپیش‌ساز تکامل را دارد. این یک ایده‌ی قدیمی است که ریشه‌ایش حداقل تا ویرایش ششم اصل انواع داروین (۱۸۷۲) و اصل *Funktionswechsel* آنتوان دورن (۱۸۷۵) به عقب بازمی‌گردد. دورن به این اصل عقیده داشت که کارکرد یک اندام که اکنون ما در بازنگری می‌توانیم آن را به بهترین وجه در رفتار حیوان متجلی بینیم، می‌تواند طی چندین نسل و بر مبنای تجربه‌ی ارگانیسم مرتبآ نغیر و انشعاب یابد. تغییرات ساختار آن اندام نمایانگر انطباق و همراهی با این تغییرات کارکرد است. در بین جانورشناسان اخیر و یکلر

1. pacemaker

2. tetraodontiform

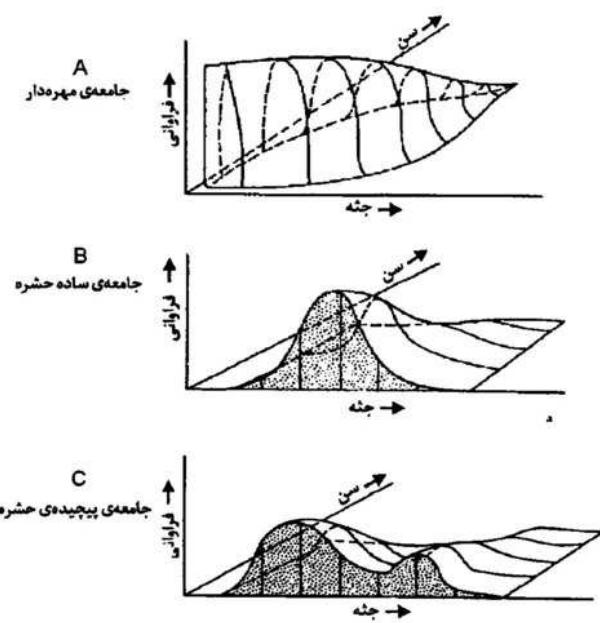
3. ritualization

4. divergence

5. demographic

افزایش دهد و عمر طبیعی را کوتاه کند. پی‌آمد جمعیت‌شناختی این وضع مسطح شدن هرم سنی است. خصوصیت آماری چنین جمعیتی یک توزیع سنی سرکوفته است. این یک تأثیر ثانویه‌ی انتخاب است که بر سطح فرد صورت گرفته و به خودی خود نه بر شایستگی فرد می‌افزاید و نه جمعیت، و لذا نمی‌توان از آن در مفهوم متداول کلمه به عنوان یک سازش یاد کرد.

حال یک کلني از حشرات اجتماعی را در نظر بگیرید. توزیع جمعیت‌شناختی که هرم سنی تاحدودی نشانگر آن است، از نظر شایستگی کل کلني وبخصوص ملکه‌ی تاجی آن که اعضای غیرتولیدمی‌کلنی نسبت به آن سلولهای بدنی (سوماتیک) به حساب می‌آیند، اهمیت حیاتی دارد. اگر تعداد سربازهای موجود در زمان لازم خیلی کم باشد، صیاد کلنی را نایبود می‌کند؛ یا اگر کارگرهای پرستار همیشه حاضر و در سن مناسب کمتر از حد معینی باشند، کرمه‌ها از گرسنگی می‌میرند. لذا توزیع سنی جنبه‌ی سازشی دارد، به این معنی که انتخاب طبیعی به طور مستقیم آن را محکم می‌زند. شکل‌گیری آن ممکن است از طریق تغییر در آستانه رشد باشد تا سهم کمتر یا بیشتری از کرمینه‌ها و شفیره‌ها که به وزن معینی رسیده‌اند یا

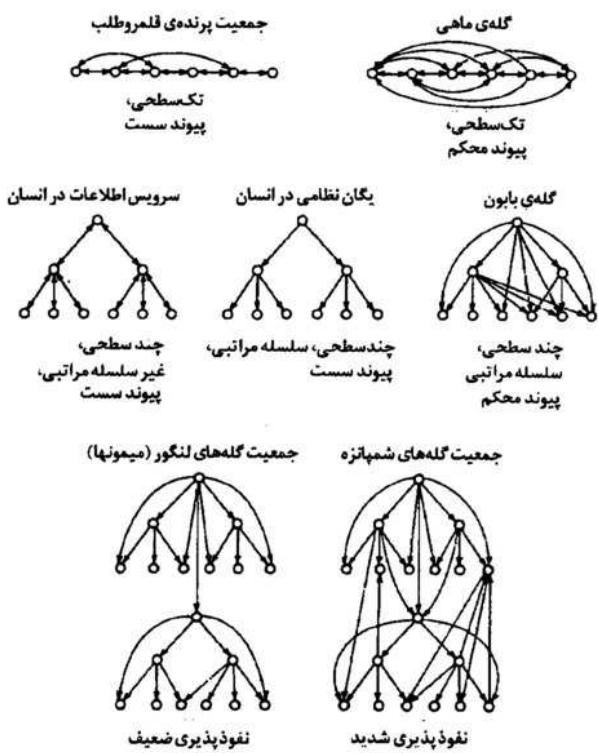


شکل ۲-۱ توزیع فراوانی سن - جنه سه نوع جامعه‌ی حیوانی. این موارد خود مبنی بر اطلاعات عمومی گونه‌های واقعی اما جزئیات آن فرضی است. (A) توزیع «جامعه‌ی مهره‌دار» در سطح گروه، غیرسازشی و درنتیجه شبیه به آن چیزی است که در جمعیت‌های محلی گونه‌های مشابه غیراجتماعی دیده می‌شود. افراد در این مورد خاص در همه عمر مرتباً رشد دارند و میزان مرگ و میر آن تغییر می‌کند. (B) شاید «جامعه‌ی ساده‌ی حشره» در معرض انتخاب در سطح گروه باشد، اما توزیع سن - جنه‌اش هنوز این تأثیر را نشان نمی‌دهد و لذا هنوز به توزیع جمعیت‌های غیراجتماعی مشابه خود نزدیک است. سن به نایش در آمده مربوط به مرحله‌ی بلوغ است که در طی آن قسمت عده‌های تمام کار حشره صرف کلنی شده و خود هیچ رشدی دارد. (C) «جامعه‌ی پیچیده‌ی حشره» از یک جمعیت‌شناختی شدیداً سازشی برخوردار است که بازتابش در منحنی پیچیده‌ی سن - جنه‌ی آن معکس شده. دو دسته‌ی مشخص از جنه‌ها دیده می‌شود که بزرگترها عمر درازتری دارند.

کلني موریانه نمونه‌هایی از دسته‌های جمعیت‌شناختی اند که سهم نسبی آنها می‌تواند به تعیین رفتار توده‌ی درگروهی که به آن تعلق دارند، کمک کند. نسبت هریک از دسته‌های جمعیت شناختی بر شایستگی گروه و درنهایت بر شایستگی هریک از افراد عضو آن، مؤثر است. اگر گروه کاملاً از نوزادان یا نرها می‌شوند تا شکلی باقی باشد واضح است که نایبود می‌شود. یک گروه دیگر که چندان منحرف نباشد، شایستگی بیشتری دارد و این شایستگی را می‌توان بر بنای احتمال بیشتر بقا تعریف کرد؛ یعنی می‌توان گفت که زمان انتظار برای انقراض آن طولانی تر است. هریک از این معیارها تنها در دوره‌های زمانی محدود به یک نسل معنی می‌باشد، زیرا چنانچه یک جمعیت منحرف برای یک یا چند نسل امکان تولید می‌پیدا کند تا آنجا پیش خواهد رفت که توزیع سنی عادی معمول برای آن گونه را از نو بازیابد. توزیع سنی معمولاً به سمت یک حالت پایدار پیش می‌رود مگر آنکه گونه به شدت فرصت طلب یعنی استراتژی اش آن باشد که زیستگاه‌های خالی را مسکون کرده و تنها برای مدت نسبتاً کوتاهی در اشغال خود نگه دارد. توزیع سنی در گونه‌هایی که زادوولد و مرگ و میر آنها فصلی است، یعنی تقریباً در همه‌ی گونه‌های حیوانات، دستخوش نوسانات سالانه است. اما حتی در آن صورت نیز می‌توان گفت که اگر نوسانات فصلی را در نظر بگیریم و تصحیح کنیم، توزیع سنی باز هم به سمت پایداری می‌کند، به این معنی که نوسانات ادواری و قابل پیش‌بینی است.

توزیع سنی پایدار جمعیت در نفس خود به معنی سازگاری خوب با محیط نیست. جمعیت ممکن است در یک حالت افت تدریجی باشد که درنهایت به انقراض محکوم شود؛ یا اینکه در حال افزایش باشد که در آن صورت باز هم در مسیر سقوط است که به کاهش تعداد، انحراف شدید در توزیع سنی و احتمالاً انقراض منجر خواهد شد. تنها هنگامی جمعیت بخت عمر طولانی دارد که رشدش در مجموع و طی نسلهای بسیار، صفر باشد. فقط یک راه دیگر نیز برای موقعیت باقی می‌ماند: جمعیت محکوم به انقراض هنوز هم ممکن است شایستگی بقا بسیار داشته باشد، مشروط به آنکه عوامل تکثیر خود را به اطراف بفرستد و در جاهای دیگر به تأسیس جمعیت پردازد. این مبنای استراتژی فرصت‌طلبانه است که در فصل ۴ با شرح بیشتری به آن می‌پردازیم.

لذا از توزیع سنی جنسها و کاستهایی که در جمعیت‌های با شایستگی بالا پیش می‌آید، می‌توان به عنوان توزیع جمعیت‌شناختی «نرمال» یاد کرد. اما آیا توزیع جمعیت‌شناختی خود تا چه حد واقعاً سازشی است. این درواقع یک تمازن کلامی است که بستگی به سطحی دارد که انتخاب طبیعی برای تأمین توزیع روی آن عمل می‌کند. اگر انتخاب به نفع فرد ولی نه گروه، عمل می‌کند توزیع جمعیت‌شناختی یک تأثیر ضمی انتخاب خواهد بود. فرض کنید که گونه‌ی مورد نظر یک گونه‌ی فرست طلب است که ماده‌های آن برای ظرفیت آنها در تولید بیشترین تعداد فرزند در کوتاه‌ترین زمان ممکن انتخاب شده باشند. این نظریه می‌گوید که تکامل احتمالاً در جهتی پیش می‌رود که زمان بلوغ را کاهش، تلاش‌های تولید می‌لی و تعداد نتاج را



شکل ۲-۲ هفت گروه اجتماعی که برای نشان دادن تغییرات در چندین کیفیت جامعه‌گرایی، به صورت شبکه نمایش داده شده. خصوصیات گروههای اجتماعی انتزاعی و جزئیات آن فرضی است.

مقدار ۹ پارامتر اجتماعی دیگر نوعی از همبستگی مشاهده می‌شود، اما این همبستگی چندان شدید نیست. مثلاً گله زنبور عسل منجم تراز تجمع زنبورهای منفرد هالیکتید در موقع لانه‌سازی است. اما گلهای شمپانزه و جوامع انسانی از دسته‌های ماهی و گلهای گاوه انسجام فیزیکی کمتری دارند.

۴. مقدار والگوی اتصال. شبکه‌ای ارتباطی درون گروه می‌تواند والگودار یا بدون آن باشد، به این معنی که انواع مختلف عالم به صورت اتفاقی و ترجیحی متوجه افراد یا گروههای از افراد خاص باشد، یا اینکه همه عالم بدون هیچ الگوی مشخص، برای هر فردی که آنقدر نزدیک باشد که بتواند آن را دریافت کند، به صورت تصادفی و برای مدتی ارسال شود. در شبکه‌های بی‌الگو، نظریه گلهای ماهی و دسته‌های موقتی پرنده‌گان شبکه‌گران، تعداد قوس یا آرک در شبکه، یعنی تعداد افراد مورد تماس توسط هر عضو متوسط در واحد زمان، به عنوان معیار صریحی از جامعه‌گرایی محسوب می‌شود. این عددی است که همراه با افزایش انسجام گروه بزرگ می‌شود و در مورد حیواناتی که در فاصله‌هایی به برقراری ارتباط می‌پردازند که از قطر تجمع آنها بیشتر است، بزرگ شدن این عدد

مقدار کافی از ترشحات بودار را ردیابی کرده‌اند، بتوانند به صورت یک کاست معین دگر دیستند. همچنین شکل‌گیری آن از طریق تغییر در دوره‌ی زمانی که هر فرد مصروف هر وظیفه معین می‌کند نیز میسر است. مثلاً اگر هر کارگر دوره‌ی کوتاهتری به پرستاری می‌پردازد درصد اعضای کلنی که در هر زمان فعالانه مشغول پرستاری هستند کمتر می‌شود. و بالاخره تغییر در طول عمر نیز می‌تواند باعث تغییر در توزیع جمعیت شناختی شود؛ اگر سربازها زودتر بمیرند، کاست آنها به لحاظ عددی حضور کمتری در هر لحظه دارد.

از نظر رفتار اجتماعی، دو عنصر توزیع جمعیت شناختی مهمتر از همه عبارتند از سن و جشه. در شکل ۱ - ۲ توزیع فراوانی سن - جشه برای دو جامعه (B,A) که در معرض انتخاب چندانی در سطح جامعه نیستند، در مقایسه با توزیع آن در یک جامعه‌ی دیگر (C) که در آن انتخاب گروهی نیروی عملده بوده، به نمایش درآمده است. همه در این زمینه متفق‌اند که جمعیت شناسی، در صورت سازشی بودن، جالب‌تر است. در این صورت الگوها نه فقط احتمالاً پیچیده‌تر بلکه پرمument تر نیز هستند. جمعیت شناسی غیرسازشی از مطالعه‌ی رفتار و چرخه‌ی زندگی فرد برمی‌خیزد؛ اما جمعیت شناسی سازشی را می‌باید به صورت کل‌نگر تجزیه و تحلیل کرد تا رفتار و چرخه‌ی زندگی فرد معنی پیدا کند.

کیفیات جامعه‌گرایی^۱

ده کیفیت زیر را می‌توان اندازه‌گرفت و درنهایت در مدل‌های خاص نظامهای اجتماعی گنجانید (همچنین ر. ک. به ۲-۲).

۱. اندازه‌ی گروه. ژوئل کوهن (1969&1971) وجود الگوهای منظم در توزیع فراوانی اندازه‌ی گروه را در بین گلهای نخته‌ها نشان داده است. در مورد گروههای نسبتاً پایدار و بسته قسمت عملده (اما نه همه) اطلاعات را می‌توان بر مبنای مدل‌های تصادفی یا بختی^۲ توضیح داد. در این مدل‌ها میزان افزایش مداوم از طریق تولد و مهاجرت به درون و میزان کاهش مداوم از طریق مرگ و مهاجرت به بیرون درنظر گرفته شده است. نظم الگویی در توزیع فراوانی زیرگروههای اتفاقی میمونها و انسان نیز روی می‌دهد و آن را می‌توان با توجه به تغییرات در جذابیت گروههایی که اندازه‌های مختلف دارند و تغییرات در جذابیت و گرایش به الحق در مورد اعضای گروه، تا حدود زیادی پیش‌بینی کرد.

۲. توزیع جمعیت شناختی. در بخش قبلی مربوط به جمعیت شناسی سازشی اهمیت این توزیعهای فراوانی و میزان پایداری آنها مورد بحث قرار گرفت.

۳. انسجام^۳. به طور منطقی می‌توان انتظار داشت که میزان نزدیکی اعضای گروه به یکدیگر شاخصی از جامعه‌گرایی گونه باشد. این درست است؛ نخست به این دلیل که ساخت منجم و همبسته‌ی گروه کارایی آن را در دفاع و تغذیه بهتر می‌کند و دیگر آنکه در فاصله‌های نزدیک وسیع ترین طبق کانالهای ارتباطی بعمل درمی‌آید. در واقع بین انسجام فیزیکی و

1. sociality

2. stochastic

3. cohesiveness

بزرگسالی که تعقیب را بر عهده می‌گیرند و دیگری بزرگسالانی که با بچه‌ها در لانه می‌مانند. بدون چنین تقسیم‌کاری امکان غله‌ی دسته بر تعداد کافی از سه داران بزرگ که غذای اصلیش را تشکیل می‌دهد، وجود ندارد (استس و گودارد، ۱۹۶۷).

۸. ادغام رفتاری. نقطه‌ی مقابل تمایز ادغام است. نه یک دسته از متخصصین امکان عمل دارد و نه یک گروه از غیرمتخصصها، مگر آنکه این دو در نسبتی درست باهم بوده و رفتارشان همنااختی یافته باشد. نمونه‌ی زیر چشم‌گیرترین مثال شناخته شده‌ی آن در بین حشرات اجتماعی است. کارگرهای ریز مورچه‌ی آمریکایی *Pheidole dentata* در بیرون از لانه به‌تهاهی دنبال غذا می‌گردند. وقتی تکه‌ی غذایی بیاند که از حد آنها برای حمل بزرگ‌تر باشد، یک ردّ بو تا لانه می‌کشنند. این ماده‌ی بویایی در غده‌ی نیش مورچه حمل می‌شود و هنگامی که حیوان انتهای شکمش را روی زمین بکشد از طریق نیش آزاد می‌شود. ردّ بو کارگرهای ریز دیگر و اعضای کاست سرباز را جلب می‌کند و همه‌ی آنها در بریدن و حمل غذا کمک می‌کنند. سربازها که قابلیت ایجاد ردّ بو ندارند، در یک وظیفه دیگر متخصص‌اند. اینان غذا را از مهاجمین و بخصوص اعضای کلني‌های دیگر مورچه در امان می‌دارند. این دو کاست باهم همان وظیفه‌ی جستجو و تأمین غذا را انجام می‌دهند که کارگران سایر گونه‌های مورچه با یک کاست، متنها کارایی در اینان بیشتر است.

۹. جویان اطلاعات. نوربرت وینر می‌گوید که جامعه‌شناسی و از جمله سوسیویولوزی حیوانات در اساس مطالعه‌ی تدبیر ارتباطی است. درواقع بسیاری از کیفیات اجتماعی را که من در اینجا فهرست کردم، می‌توان با زحمت کم یا زیاد زیر عنوان ارتباطات گنجانید. قدر و بزرگی سیستم ارتباطی را به سه طریق می‌توان اندازه‌گرفت: کل تعداد سیگنانالها یا علامت، مقدار اطلاعات برحسب بیت در هر علامت و میزان جریان اطلاعات برحسب بیت در ثانیه در فرد و یا بیت در ثانیه برای کل جامعه.

۱۰. کسری از وقت که به رفتارهای اجتماعی اختصاص یافته. تخصیص تلاش‌های فرد به امور اجتماعی یکی از معیارهای به‌حق در نشان دادن درجه‌ی جامعه‌گرایی است. این تلاش چه برحسب درصد اختصاص یافته از کل روز باشد، یا سهمی از کل وقت که صرف همه‌ی فعالیتها شده و چه برحسب سهمی از انرژی مصرفی باشد، در هر صورت این موضوع درست است. تلاش اجتماعی بازتاب انسجام، تمایز و ظایف، تخصص و میزان جریان اطلاعات است اما تابع اولیه‌ی آنها نیست. آر.تی. دیوس و همکارانش (۱۹۶۸) نوعی همبستگی خام با این چند خصوصیت در بین نخستیها دیده‌اند. در لمور (*Lemur catta*) که سازمان اجتماعی عموماً ساده تصور می‌شود، حدود ۲۰ درصد از وقت به رفتار اجتماعی اختصاص می‌یابد، حال آنکه در مکاک دم‌خوکی (*Macaca nemestrin*)

همراه با اندازه‌ی گروه پیش می‌آید. در مورد شبکه‌های الگودار وضع اساساً فرق می‌کند. با محدودی آرک نیز سلسله‌مراتبهای چندسطوحی ممکن است شکل بگیرد (ر.ک شکل ۲-۲). در اینجا، مشروط به آنکه اعضای گروه و ظایف جداگانه‌ی نیز داشته باشند، میزان کارایی و همنااختی گروه در مجموع می‌تواند از یک شبکه‌ی بی‌الگو با همین تعداد عضو بسیار بیشتر شود، حتی اگرکه مقدار اتصال (تعداد آرک در قالب هر عضو) نیز به مراتب کمتر باشد. از مشخصات همه‌ی انواع جوامعی که ۹کیفیت اجتماعی دیگر را بهشت دارند، آن است که الگوی اتصال نیز در آنها بسیار پیشرفته است. با این حال مقدار اتصال در آنها همواره زیاد نیست.

۵. نفوذپذیری^۱. گفتن این که یک جامعه بسته است به معنی آن است که ارتباطاتش با جوامع مجاور همگونه به‌نسبت کم و پذیرش مهاجر از بیرون اندک یا هیچ است. گروه درلنگور، *Presbytis entellus*، نمونه‌ی است از جامعه‌ی با نفوذپذیری کم. تعامل بین گروهها به‌طور عمده شامل برخوردهای تهاجمی بر سر قلمرو است و مهاجرت به درون، حداقل در جمعیتهای متراکم جنوب هندوستان، عمده‌ای منحصر به تجاوز نزهای است که موقعیت نر غالب را غصب می‌کنند (ریلی، ۱۹۶۷؛ سوگی یاما، ۱۹۶۷). در نقطه‌ی مقابل این وضع گروههای بسیار نفوذپذیر شهبانزه را داریم که گروهها به‌طور موقت در هم فرو رفتند و آزادانه به مبالغه عضو می‌پردازند. هر افزایش در نفوذپذیری، مشروط به یکسان‌بودن بقیه‌ی چیزها، موجب افزایش سیلان ژن در تمام جمعیت و کاهش نسبت ژنتیکی بین هر دو عضو در درون هر جامعه‌ی می‌شود که به صورت تصادفی افرادش را در نظر گرفته باشیم.

۶. قسمت‌بندی^۲. یک معیار دیگر پیچیدگی اجتماعی آن است که زیرگروهها تا چه اندازه به عنوان واحدهای متمایز و مشخص عمل می‌کنند. گله‌ی ویلدربیست در برخورد با خطر به صورت یک گروه شورشی بی‌نظم می‌گریزد و مادرها فقط هروقت که شخصاً گرفتار آیند، از خود و گوشه‌هایشان دفاع می‌کنند. در مقابل، گله‌های گورخر نظم خانوادگی دارند و نر با انجام مانور خود را بین صیاد و حرمسراش حایل می‌کند. وقتی خطر برطرف شد، خانواده‌ها دوباره در یک ساخت یگانه با هم دیگر مخلوط می‌شوند.

۷. تمایز و ظایف. اختصاصی شدن اعضای یک گروه شاخص و عیار پیشرفت در تکامل اجتماعی است. یکی از محورهای نظریه‌ی ارگونومی^۳ (کاربردهایی) آن است که برای هرگونه (یا ژنتیک) در هر محیط‌زیست خاص ترکیب بهینه‌ی از متخصصین همنااخت و وجود دارد که از گروه هم‌اندازه اما کاملاً عمومی و غیرمتخصص مشابه خود کارآمدتر عمل می‌کند (ویلسون، ۱۹۶۸؛ همچنین ر.ک به فصل ۱۴). به علاوه این نیز درست است که آمیزه‌ی از متخصصین قادر به انجام وظایفی است که کیفیتاً از عهده‌ی گروه مشابه اما غیرمتخصص آن به راحتی برنمی‌آید، درحالی که عکس این موضوع صدق نمی‌کند. به عنوان یک نمونه، دسته‌ی سگهای وحشی آفریقایی به هنگام شکار به دو «کاست» تقسیم می‌شوند: یکی دسته‌ی

دقیق و مناسب برای هر موقعیت در هر زمان را در فرد به وجود آورد. به عبارت دیگر انتخاب طبیعی تمامی سنجه و نه فقط یک نقطه‌ی ثابت آن را به عنوان صفت مبتنی بر اثر ثبت کرده است (ویلسون، ۱۹۷۱^b). برای روشن تر شدن موضوع، مثال فرضی زیر را در نظر بگیرید که در آن رفتار تهاجمی برای مقابله با درجات مختلف ازدحام و تراکم جمعیت برنامه‌ریزی شده است. در تراکم‌های پایین تمام رفتارهای تهاجمی متوقف می‌شود. در تراکم‌های متوسط فرم ملایم نظیر دفاع گاه به گاه از قلمرو به خود می‌گیرد. در تراکم‌های بالا دفاع از قلمرو شدید می‌شود و در همان حال محوز برخی اشغال سرزینهای، به صورت مشترک و تحت رژیم سلسله‌مراتب چیرگی، صادر می‌گردد و بالاخره سیستم در تراکم‌های فوق العاده بالا، ممکن است تقریباً به طور کامل از هم پاشد و الگوی پرخوردهای تهاجمی به صورت همجنس‌گرایی، همنوع خواری و سایر جلوه‌های «آسیب‌شناسی اجتماعی» درآید. این برنامه‌ی خاص که واکنش‌های فرد را در سنجه‌ی تهاجم بالا و پایین می‌برد، خواه هرچه که باشد، درجات مختلفش هر کدام برای تراکم خاصی از جمعیت سازگارانه است (یعنی سطح بیمارگونه‌اش که گاه به ندرت عود می‌کند). خلاصه آنکه این کل الگوی واکنش‌های تهاجمی است که سازش‌یافته و در طی تکامل ثبت شده است.

در مقالاتی که پیرامون واکنش اجتماعی مدرج منتشر شده از تراکم جمعیت به عنوان متدالورین پارامتر مؤثر باد می‌شود، اثرات آستانه‌ی که در نمونه‌ی فرضی به آن اشاره شد، در طبیعت به واقع وجود دارد. مثلاً در مواردی که تراکم اسبهای آنی پایین تا متوسط باشد، پرخوردهای تهاجمی به ندرت پیش می‌آید، اما هر یار که تراکم آنها در قسمت بالادست رودخانه‌ی سملیکی، نزدیک دریاچه ادوارد زیاد می‌شود، به طوری که در هر ۵ متر ساحل رودخانه به طور متوسط یک حیوان وجود دارد، نرها دست به جنگهای وحشیانه و گاه منجر به مرگ می‌زنند (ورهاین، ۱۹۵۴). جغد برفی در تراکم‌های عادی قلمرویی به وسعت ۵۰۰۰ هکتار را حفظ می‌کند و در هیچ نوع دفاع قلمرو طبلانه درگیر نمی‌شود، اما وقتی ازدحام جغدها، بخصوص در اوج تراکم موش قطبی یا لسینگ پیش می‌آید، مجبور می‌شود که قلمروش را تا ۱۲۰ هکتار نیز محدود کند. در این شرایط آشکارا از قلمرو دفاع می‌کند و صدایها و پیزهای خاص آن را نشان می‌دهد (به نقل از فرانک پیتلکا در شوبنر، ۱۹۶۸).

دو گانگی‌ها در زیست‌شناسی تکاملی

نظریات زیست‌شناسی رفتاری گرفتار ابهامهای کلامی است، مثل ساختمانی که با دستپاچگی در زمین ناشناخته بنا شده باشد و بدلاًیلی که بر معمار آن نامعلوم است، تئزک کند و فرو بنشیند و با شتابی نگران‌کننده از هم پاشد. در

و دمکوتاه (*M. speciosa*) که بر مبنای معیارهای دیگر، حیوانات اجتماعی نسبتاً پیچیده‌ی هستند، نسبت صرف وقت در کارهای اجتماعی به ترتیب حدود ۹۰ و ۸۰ درصد است.

مفهوم سنجه‌ی^۱ رفتاری

در سالهای اول سوسیوبیولوژی مهره‌داران معمولی کار پژوهشگران آن بود که ساختار اجتماعی را که از نظر آنها چیزی بیش از الگوی عمل ثابت رفتاری^۲ نبود، در زمرة‌ی خصوصیات تشخیصی غیرقابل تغییر گونه تصور کنند. اگر در یک مطالعه‌ی صحرایی کوتاه هیچ شاهدی از قلمرو طبی، سلسله‌مراتب چیرگی یا برخی دیگر از رفتارهای اجتماعی «موردنظر» بدست نمی‌آمد، گونه در مجموع به عنوان فاقد چنین رفتارهایی تشخیص داده می‌شد. حتی زیست‌شناس صحرایی ماهری همچون جورج شالر نیز برایهای اطلاعات اندک با اطمینان اظهار می‌کند که گوریل «قلمرو و منابع سرشار غذائیش را با سایر همنوعان شریک می‌شود و از هر نوع ادعا بر یک قطعه زمین برای خودش بیزار است».

تجربه موجب شده که در مورد تعیین، در حدی فراتر از همان جمعیت بخصوص گونه و گاه در مورد اوقات دیگر غیر از دوره‌ی موردمشاهده، احتیاط بیشتری کنیم. سازمان اجتماعی عمده‌ای به خاطر تأثیر بس شمار، در زمرة‌ی یکی از نرم‌ترین خصوصیات است. مورد زیر در ارتباط با میمونهای دنیای قدیم یک نمونه‌ی بارز است: میمون وروت (*Cercopithecus aethiops*) که موردمشاهده‌ی استروپسیکر (۱۹۶۷a,b) در پناهگاه حیات وحش آمبولی در کنیا بوده، به طور مشخص قلمرو طلب است و، از طریق درگیریهای مکرر، سلسله‌مراتب چیرگی را حفظ می‌کند. در مقابل، آنها یکی از موردمطالعه‌ی جی‌سی گارتلن (مورد ارجاع تلما راول، ۱۹۶۹) در اوگاندا قرار گرفته بودند هیچ ساختار چیرگی مشخصی در هنگام مطالعه نداشتند. تبادل نر بین گله‌ها مرتب‌آ روی می‌داد و درگیری قابل توجهی به چشم نمی‌خورد.

تفاوتهايی از اين دست گاه احتمالاً بعلت اختلاف جغرافیایی با ماهیت ژنتیکی است که از سازگاری جمعیت محلی با خصوصیات محیط بلاواسطه‌اش سرچشمه می‌گیرد. اما بی‌شک بخشی از آن نیز مرهون رانش سنت^۳ است. (متخصصین ژنتیک کل الگوی تغییرات را که در اثر همی عوامل ایجاد شده باشد، هنجار واکنش^۴ می‌نامند).

اما درصد قابل توجهی از موارد گویای هیچ‌گونه تفاوت دائمی بین جمعیتها نیست بلکه این جوامع صرفاً به طور موقت در مواضع مختلف روی یک خط کش یا سنجه‌ی رفتاری واحد قرار گرفته‌اند. سنجه‌ی رفتاری عبارت از آن دسته از تغییرات در مقدار یا حالت کیفی رفتار است که با مراحل چرخه‌ی زندگی، تراکم جمعیت یا برخی از پارامترهای محیط مرتبط باشد. به عنوان یک نظریه‌ی کاری مؤثر، می‌توان چنین تصور کرد که در هر مورد، این کم و زیاد شدنها در سنجه ماهیت سازشی دارد، به این معنی که به لحاظ ژنتیکی طوری طراحی شده که واکنش خاص کم و بیش

1. scaling

2. ethological fixed action patterns

3. tradition drift

4. norm of reaction

به علاوه، آنچه برای یک عضو خانواده رفتار اجتماعی سازشی محسوب می‌شود، ممکن است برای دیگری غیرسازشی باشد. واضح است که لنگرهای نر هندی که به گله حمله، رهبران آن را برکار و بچه‌ها را منهدم می‌کنند، در جهت افزایش شایستگی خود عمل می‌نمایند اما این کار به هزینه‌ی ماده‌هایی است که به عنوان جفت به چنگ آمدۀ‌اند. فیلهای دریایی نر، در جنگ برای تصاحب حرمسرا، از نظر ژنهای خودشان بسیار سازشی‌اند اما با لگدمال کردن بچه‌های ماده‌ها شایستگی آنها را کم می‌کنند. صفات تک‌سازشی^۱ در مقابل چندسازشی^۲. نکته‌ی چشم‌گیر در مورد تکامل اجتماعی آن است که در یک همگرایی شدید و در گروه‌های دودمانی بسیار جدا از یکدیگر تکرار شده‌است. ماهیت خام و متزلزل سیستم نام‌گذاری ما اغتشاش موجود در این زمینه را باز هم بدتر کرده‌است. در وضعیت ایده‌آل بایستی برای هر گروه عملکردی عمدۀ‌ی رفتارهای اجتماعی اصطلاح بخصوصی داشته باشیم. در اثر چنین پالایش و تدقیق کلامی اکثر انواع رفتارهای اجتماعی به عنوان تک‌سازشی شناخته خواهد شد، به این معنی که هر یک تنها یک کارکرد خواهد داشت. اما اکثر رفتارها در زبان ما که از کامل بودن فاصله‌ی بسیار دارد، به شیوه‌ی تصنیعی چنان برداشت می‌شود که گویی چندسازشی است. مثلاً ماهیت چندسازشی رفتارهای «تهاجمی» یا «ستیزجویانه» می‌مونها را در نظر بگیرید. نر در می‌مونها ای پاتاس، لنگور و بسیاری دیگر از می‌مونها از تهاجم برای دورنگ‌دادشن گله‌های دیگر استفاده می‌کند. رفتار مشابهی در انواع گونه‌ها و از جمله لنگور برای برقراری و حفظ سلسله‌مراتب چیرگی نیز به خدمت گرفته‌می‌شود. نر در بابون هاما دریاس از تهاجم برای گردآوردن ماده‌ها در گله و جلوگیری از خروج آنها از حرمسرا استفاده می‌کند. خلاصه آنکه تهاجم تعییر مهیّ از توصیف یک طیف از رفتارها با کارکردهای متفاوت است که ما به طور حتی همه‌ی آنها را شبیه به تهاجم انسانی می‌بینیم.

با این وجود بعضی از رفتارهای اجتماعی، حتی پس از پالایش کلامی نیز، چندسازشی باقی خواهد ماند. مثلاً رفتار دگرجوری^۳ در می‌مون رزوس وظیفه‌ی آشی و حفظ پیوند را که در نخستیهای عالی بارز است، بر عهده دارد. در عین حال این رفتار یک وظیفه‌ی ثانویه و ابتدایی تر بهداشتی را نیز حفظ کرده زیرا می‌مونهایی که در انزوا نگهداشته شوند، اغلب به شدت به شپش آلوه می‌گردند. رفتار تشکیل گله در بعضی از پرنده‌گان بدون تردید وظیفه‌ی دوگانه‌ی دفع صیادان و بهبود کارایی در امر غذایابی را بر عهده دارد.

انتخاب تقویت‌گر در مقابل انتخاب خنثی‌گر. در انتخاب طبیعی یک نیروی واحد ممکن است بر یک یا چند سطح سلسله‌مراتبی از واحدها عمل کند: فرد، خانواده، گروه و احتمالاً حتی بر روی کل جمعیت یا گونه. اگر ژنهای تحت تأثیر در بیش از یک سطح به طور یکنواخت سود یا زیان

مورد خاص سوسیویولوژی معمولاً نظریه‌ی تکاملی در حکم این بستر ناشناخته است. لذا باید به فکر برداشت نقشه‌ی نقاط سست مربوطه در زیست‌شناسی تکاملی بود. مشکل سازترین مفاهیم تکاملی را می‌توان با قطعیت بسیار به صورت مجموعه‌ی از دو گانگیها تقسیم کرد. برخی از آنها تقسیم‌بندیهای ساده‌ی دو قسمتی اند اما برخی دیگر تفاوت‌های عمیق‌تر در سطح انتخاب و بین فرآیندهای ژنتیکی و فیزیولوژیکی را بازتاب می‌دهند. صفات سازشی در مقابل غیرسازشی. یک صفت را در صورتی می‌توان سازشی خواند که انتخاب موجب حفظ آن در جمعیت شده باشد. به عبارت دقیق‌تر می‌توان گفت که صفتی غیرسازشی یا «غیرعادی» است که تحت شرایط زیست‌محیطی معمول گونه، موجب کاهش شایستگی افرادی شود که به طور مشخص آن را بروز می‌دهند. به کلام دیگر واکنش منحرف در محیط غیرعادی ممکن است غیرسازشی نبوده بلکه صرفاً بازتاب انعطاف‌پذیری یک واکنش سازشی در محیطی باشد که گونه به طور معمول با آن روبرو است. با یک تغییر ساده در محیط، یک صفت ممکن است از حالت سازشی به غیرسازشی تبدیل شود. مثلاً صفت داسی‌شدن گلبلهای قرمز انسان که حالت هتروزیگوت یک ژن منفرد آن را به وجود می‌آورد، در شرایط زیستی آفریقا که تاحدودی به بیماری مalariaی فالیسپاروم مصونیت می‌دهد، سازشی است، اما در آمریکاییهایی که تبار آفریقایی دارند، به این دلیل ساده غیرسازشی است که دارندگان آن دیگر با مalaria روبرو نیستند.

نقش غالب انتخاب طبیعی در شکل‌گیری همه‌ی انواع صفات موجود زنده را می‌توان به درستی حکم محوری و بدون تغییر زیست‌شناسی تکاملی دانست. شاید با پیگیری بی‌وقفه معلوم شود که این یک حقیقت مطلق نیست، اما به گفته‌ی جی سی ویلیامز، حرف آخر است؛ این چراغ و راه است. بخش بزرگی از سهم کنراد لورنر و اتلولوژیستهای همکارش را نیز در چارچوب همین تعبیر می‌توان دانست. آنان ما را قانع می‌کنند که رفتار و ساخت اجتماعی نیز، به عنوان «اندام»، نوعی بسط ژن است که وجودش مرهون ارزش سازشی برتر آن است.

چگونه می‌توان این حکم جزئی سازگاری را در یک مورد خاص به محک درآورد؟ موقعیتهایی پیش می‌آید که در آن رفتار اجتماعی که حیوان موقتاً بروز می‌دهد، به طور آشکار غیرعادی است، زیرا تشخیص علل این انحراف امکان‌پذیر است و می‌توان فهمید که این یک واکنش مخرب یا حداقل خشی است. وقتی برای اولین بار یک گروه بابون هاما دریاس را در فضای بسته‌ی در باغ وحش لندن قرار دادند، روابط اجتماعی به شدت ناپایدار بود و نرها بر سر تصاحب ماده‌ها گاه تا آستانه‌ی مرگ وحشیانه می‌جنگیدند (زوکرمن، ۱۹۳۲). اما این حیوانات را به عنوان غریبه باهم اندخته بودند و نسبت تعداد نرها به ماده‌ها بیشتر از محیط وحش بود. مطالعات بعدی کومر در آفریقا نشان داد که جوامع هاما دریاس در شرایط طبیعی پایدار است و هر واحد بنیادی آن از چندین ماده‌ی بالغ و فرزندان آنها ترکیب یافته که یک یا دو نر بر آن غلبه دارند.

1. monoadaptive

2. polyadaptive

3. allogrooming

آنها به پهنه‌های زمانی طولانی مربوط است. آن دستگاه تشریحی، فیزیولوژیکی و رفتاری که اینان به وجود می‌آورند، خود به عنوان علت نزدیک برای زیست‌شناسان کارکرده‌گر است. این دستگاه که در طی عمر موجود زنده و گاه حتی در هزار ثانیه عمل می‌کند، فرمانبرداریش از زنها در چنان مقیاس زمانی دوری از علت دور است که گاه این دو فرآیند را کاملاً بی‌ارتباط بهم جلوه می‌دهد.

صفات ایده‌آل در مقابل صفات بهینه و در حد مجاز. وقتی موجودات زنده را به قیاس ماشین نگاه می‌کنیم، تکامل آنها را نیز می‌توانیم به عنوان تکمیل تدریجی طرح بینیم. در این مفهوم برای بقا در هر محیط خاص می‌توان صفات ایده‌آل در نظر گرفت. برای دارکوب یک منقار چکشی و یک زبان بیرونکاو ایده‌آل و برای مورچه سوار سیستمی از کاستهای ایده‌آل وغیره می‌توان در نظر گرفت. اما می‌دانیم که چنین صفاتی از یک گونه به دیگری، حتی اگر به یک گروه خویشاوندی واحد تعلق داشته و آشیان^۱ دقیقاً تعریف شده‌ی یکسانی را اشغال کرده باشند نیز فرق می‌کند. بخصوص بی‌بردن به این موضوع که در بسیاری از موارد یک صفت را گونه‌های مختلف به درجات پیشرفته یا حد واسطه دارند، ناراحت‌کننده است.

مشکل نظری را که در مورد گونه‌های حشرات اجتماعی بدوى پیش آمده، در نظر بگیریم. به چه علت آنها پیشرفت پیشتری نکرده‌اند؟ دو امکان در دو کران مقابل متصور است (ویلسون، ۱۹۷۱^a). یکی چیزی است که از آن به عنوان «مورد نامتعادل»^۲ یاد می‌شود. این بدان معنی است که گونه هنوز فعلانه در جهت یک سطح اجتماعی بالاتر رو به تکامل است. این وضع در صورتی پیش می‌آید که تکامل اجتماعی چنان گند باشد که گونه در راه یک سازش خاص پا نهاده اما هنوز در مراحل گذار باشد (ر. ک. شکل ۳A-۳B). اما آنچه در فرضیه نامتعادل به طور ضمنی مفروض است آن که یک حالت اجتماعی پیشرفته یا برخی از حالات پیشرفته اجتماعی در حکم یک «خیر متعالی» اند که می‌توان آن را به صورت یک، قله‌ی منحصر به فرد از صفت ایده‌آل در نظر گرفت که گونه و خویشاوندانش در جهت نیل به آن در حال صعودند.

در نقطه‌ی مقابل «مورد متعادل»^۳ را داریم که در آن گونه‌ها در سطوح مختلف تکامل اجتماعی همه کم و بیش به یک اندازه سازگارند. ممکن است پیکهای چندگانه‌ی سازشی مطابق با مراحل اولیه، متوجه و پیشرفته‌ی تکامل اجتماعی وجود داشته باشد. به عبارت دقیقت‌تر در نظریه‌ی متعادل سطح پایین جامعه‌گرایی به عنوان مصالحه‌ی دیده می‌شود که گونه، تحت تأثیر فشارهای انتخابی متقابل، به آن رسیده است. در شکل ۳-۳B گونه‌ی فرضی از تشدید نامحدود تأثیر اولیه‌ی صفت سود می‌برد اما این وضع قابل دوام نیست زیرا هرگاه صفت از حد معنی‌زدگنی درگذرد، تأثیر ثانیه‌ی

بینند، گوییم انتخاب تقویت‌گر است. در این صورت تکامل که در واقع به معنی تغییر در فرکانس یا بسامد زنhas است، از طریق اثرات تجمیعی که در چند سطح اعمال شده شتاب خواهد گرفت. این فرآیند قاعدتاً نمی‌تواند مشکلی برای ریاضی دانان فراهم کند. در مقابل، گاه انتخاب ماهیت خشی‌کننده دارد، به این معنی که ژنی که در سطح فرد از فرآیند انتخاب سود برده، ممکن است توسط همان فرآیند در سطح خانواده زیان بیند و باز در سطح جمعیت سود ببرد یا هر ترکیب دیگری از آن. این مصالحه‌ی فرکانس ژنی، از دیدگاه نظریه‌ی تکامل اجتماعی، اهمیت دارد اما پیش‌بینی ریاضی آن دشوار است. این موضوع را در فصلهای ۵ و ۱۴ به صورت مسروچ به بحث می‌گذاریم.

علیت دور در مقابل علیت نزدیک. جدایی بین زیست‌شناسی تکاملی و زیست‌شناسی کارکرده‌گر در هیچ‌جا به آن روشنی نیست که وقتی که طرفداران هریک از این دو سعی دارند تا در مورد علیت توضیح حقارت باری بدeneند. مثلاً مسئله‌ی پیری و عمر را در نظر بگیرید. زیست‌شناسان کارکرده‌گرای امروزی به شدت مشغول چهار نظریه‌ی رقیب در مورد پیری هستند که جملگی آنها ماهیت فیزیولوژیکی دارد: بعض زندگی، فرسایش کولاژنی، خودایمنی و موتابیون سوماتیک یا بدنی (کورتیس، ۱۹۷۱). اگر بتوان یکی از این چهار عامل را با قاطعیت در کل فرآیند زندگی فرد دخیل دانست، بیوشیمیست متخصصی که آموزش محدود و تنگی دارد، مشکل علیت را حل شده خواهد دید. اما آنچه معلوم شده فقط علت نزدیک یا بلاواسطه است. همزمان نظریه‌پردازان ژنتیک جمعیت که گویی در کره‌ی دیگر به سر می‌برند بر روی به عنوان فرآیندی کار می‌کنند که در طی زمان به گونه‌یی قالب‌ریزی شده که شایستگی تولید مثلی در یک محیط خاص را به حد اکثر برساند (هایلیتون، ۱۹۶۶). این متخصصین از وجود فرآیندهای فیزیولوژیک آگاهند اما این فرآیندها را مطلقاً به عنوان عناصری می‌دانند که باستی آنها را طوری جفت و جور کرد که برای دست یافتن به زمان بهینه‌ی پیری، برمبنای جداول بقا و باروری که بر جمعیت فرضی آنها حاکم است، مناسب باشد. این رویکرد در جهت حل مسئله‌ی علت دور تلاش می‌کند.

رابطه‌ی علیت نزدیک با دور چیست؟ علیت دور شامل ضروریاتی است که محیط به وجود می‌آورد: فشارهای وارده از جانب آب و هوای، صیادان و سایر عوامل تنش‌زا و فرصت‌های نظیر آنچه از جانب فضای زیست اشغال شده، منابع جدید غذا و زوجهای در دسترس، پیش می‌آید. واکنش گونه به مقتضیات محیط به صورت تکامل ژنتیکی از طریق انتخاب طبیعی است که خصوصیات تشریحی، فیزیولوژیکی و رفتار فرد را ناخواسته شکل می‌دهد. گونه در طی فرآیند تکامل نه فقط با گندی زمان تکاملی که بنا به تعریف در چارچوبه‌ی نسلهایست، مقتی است بلکه وجود یا عدم وجود صفات پیش‌سازش‌یافته و برخی کیفیات ریشه‌دار ژنتیکی که بر سرعت انتخاب مؤثر هستند نیز او را محدود می‌دارند. این راهاندازهای اصلی تکامل (ر. ک. به فصل ۳) علتهای دور زیست‌شناختی اند، اما عمل

1. niche

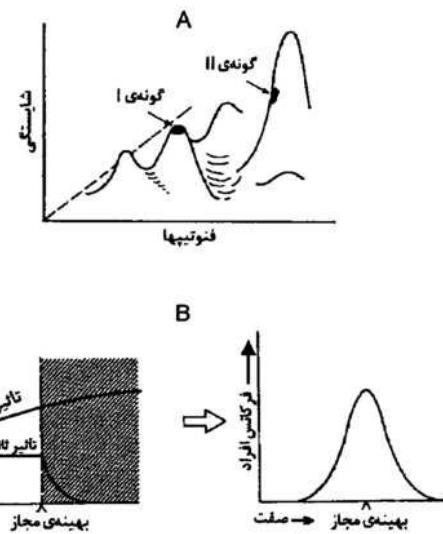
2. disequilibrium case

3. equilibrium case

مشخصه‌ی اصلی این پدیده نیست، درجه‌ی دوری مشاً دو خط تباری از نظر خویشاوندی است که معلوم می‌کند این دو تبار تا چه اندازه باستی طی طریق کرده باشند که به نقطه‌ی همگرایی و پایداری برسند. همگرایی بسیار سطحی اغلب با انعطاف ژنتیکی مشخص می‌شود. گونه‌های خویشاوند و گاهه حتی جمیعتهای متعلق به همان گونه، صفت مربوطه را به درجات متفاوتی دارند و برخی اصولاً فاقد آن هستند.

ایجاد کاست کارگران عقیم در واپس‌های^۲ اجتماعی خانواده‌ی *Vespidae* و زنبورهای اجتماعی که از تبار غیراجتماعی خانواده‌ی *Sphecidae* سرچشمه گرفته، یکی از عمیق‌ترین و لذا جالب‌ترین موارد همگرایی در رفتار اجتماعی است. همگرایی کاست کارگران مورچه و موریانه از این نیز عمیق‌تر است. حشره‌ی بالغ در این دو دسته قدرت پرواز را از دست داده و بینایی اش نیز، به عنوان سازگاری با زندگی زیرزمینی، بسیار کاهش یافته است. علاوه‌ی تبار خویشاوندی آنها خیلی دور از یکدیگر است: مورچه‌ها از زنبورهای *tipiid* و موریانه‌ها از سوسرهای اجتماعی اولیه سرچشمه گرفته‌اند. در نقطه‌ی مقابل آن، موارد فراوانی از همگرایی کم‌عمق از چیرگی سلسله‌مراتبی و قلمرو‌طلبی را می‌توان مثال آورد که خود جنبه‌ی از بحث فصل ۱۳ است.

زینه^۳ در مقابل شاخه^۴. تکامل شامل دو فرآیند با وقوع همزمان است: در حالی که همه‌ی گونه‌ها به صورت عمودی درحال تکامل هستند برخی از آنها به دو یا چند خط تکاملی مستقل نیز تجزیه می‌شوند. گونه‌ی گروهی از گونه‌ها در طی تکامل عمودی درنهایت از مراحل معینی از تغییرات ریخت‌شناسختی، فیزیولوژیکی یا رفتاری گذر می‌کنند. اگر مراحل به‌اندازه‌ی کافی مشخص باشد، از آنها به عنوان زینه‌های (مدارج یا گرادها) تکاملی یاد می‌شود. تبارهای خویشاوندی بسیار غریب و دور از هم ممکن است به زینه‌ی واحد برستند و از آن گذر کنند که در این صورت گوییم این گونه‌ها از نظر صفت مربوطه همگرا هستند. گونه‌های مختلف اغلب در زمانهای متفاوت به همان زینه می‌رسند. یک خط تکاملی جدا را شاخه با کlad می‌گویند و نمودار یا نمایشگری را که چگونگی شاخه‌بندی گونه‌ها و شکل‌گیری گونه‌های جدید را نشان می‌دهد «کladوگرام»^۵ نامند (سیمپسون، ۱۹۶۱؛ مایر، ۱۹۷۹). شجره‌ی^۶ کامل، علاوه‌بر اطلاعات کladوگرام، شامل معیاری از میزان و اگرایی^۷ شاخه‌های مختلف از یکدیگر نیز می‌شود که در مقابل یک مقیاس زمانی به نمایش درآمده. سوسیوبیولوژیستها علاوه‌بر زینه‌های تکاملی رفتار اجتماعی به روابط تبار‌شناسختی گونه‌های آنها نیز توجه دارند. در شکل ۲-۴ یک مدل عالی را که از مطالعات واپسیهای اجتماعی فراهم شده، می‌توان دید.



شکل ۲-۳ مفهوم بهینه‌ی در نظریه‌ی تکامل. A: یک چشم‌انداز سازشی: سطح از فنوتیپها (در این مورد فرضی) که شباهت ژنوتیپهای مربوطه به صورت نزدیکی نقطه‌ها به آن سطح مشخص و شایستگی نسی‌شان با ارتفاع آنها نمایش داده شده است. گونه‌ی I در حالت تعادل در یک پیک سازشی پایین تر است؛ خصوصیت این گونه در حد بهینه‌ی مجاز است که کامل بودنش به‌اندازه‌ی ایده‌آل مجاز نیست. گونه‌ی II در حالت عدم توازن است زیرا هنوز در جهت یک حد بهینه‌ی مجاز دیگر نکامل می‌باشد. B: گونه‌ی موجود در اینجا در حد بهینه‌ی مجاز برای یک صفت خاص است. گرچه تأثیر اولیه‌ی این صفت با تشدید هرچه بیشتر آن همواره به طور نامحدود بهتر می‌شود، اما هرگاه صفت از حد معینی درگذرد، تأثیر ثانویه‌ی آن شایستگی حاصل را برای گونه‌پایین می‌آورد. لذا بنابر تعریف، مقدار آستانه‌ی صفت را بهینه‌ی مجاز گویند.

آن شایستگی حاصله را برای گونه به تدریج پایین می‌آورد. لذا در این مرحله که بهینه‌ی مجاز محسوب می‌شود، به تعادل می‌رسد. مثلاً در بین قوچهای کوهی و سایر سدمدارانی که حرمسرا تشکیل می‌دهند، سلسله‌مراتب چیرگی به شدت با اندازه‌ی شاخ همیستگی دارد. لذا حد بالایی اندازه‌ی شاخ قاعده‌تاً بایستی از طریق تأثیر عوامل دیگری همچون مشقات مکانیکی و از دست رفتن قابلیت مانور که در اثر بزرگی شاخ پیش می‌آید، و همچنین هزینه‌های انرژی لازم برای رشد و نگهداری از آن، تعیین شده باشد.

همگرایی عمیق در مقابل کم‌عمق. در این مرحله از آگاهی بهتر است در مورد خود پدیده‌ی تکامل همگرا^۸ تجزیه تحلیلی داشته باشیم؛ زیرا قیاس در یک مورد از همگرایی رفتار شاید پدیده‌ی با اهمیت تر و عمیق‌تری از یک مورد دیگر آن باشد. شاید بی‌مناسب نباشد که بین موارد همگرایی تکاملی عمیق و کم‌عمق نسایز نه چندان دقیقی قایل شویم. همگرایی عمیق از دو خصیصه‌ی عمدۀ برخوردار است: پیچیدگی آن سازگاری خاص و اینکه گونه تا چه حد زندگیش را بر محور آن سازمان داده است. چشم در مهره‌داران و سرپایان نمونه‌ی معروفی از یک همگرایی بسیار عمیق است. یک خصیصه‌ی دیگر که با همگرایی عمیق همراه اما

1. convergent evolution

2. Vasp: نازک‌بالان متعلق به خانواده‌ی *Vespidae* و خویشاوندانشان.

3. grade

4. clad

5. cladogram

6. phylogenetic tree

7. divergence

تعریف اول را می‌توان دقیق کرد زیرا این تعریف در واقع مورد خاصی از همان نوع تمایزی است که ژنتیکدانان بین تفاوت‌های ارثی و تحمل شده از طرف محیط قائل هستند. اما شرطش آن است که بتوانیم تغییری را بین دو یا چند فرد تشخیص دهیم. لذا، بنا بر تعریف اول می‌توان ثابت کرد که چشم آبی در انسان به لحاظ ارثی با چشم میشی تفاوت دارد. اما اینکه آیا چشم آبی را ارث به تنها می‌معنی می‌کند یا محیط، سوالی است بی معنی. واضح است که هم محیط و هم ژن مربوط به رنگ آبی در محصول نهایی سهم داشته‌اند. تنها پرسش مفید در ارتباط با تعریف اول آن است که آیا انسانها که به جای میشی چشمشان آبی شده حداقل تاحدودی به آن علت است که دارای ژنهای هستند متفاوت از آنها که رنگ چشم میشی را کنترل می‌کنند یا نه؟ همین استدلال را، بدون تغییر، در مورد الگوهای تفاوت رفتار اجتماعی نیز می‌توان گشترش داد.

دومین تعریف حتی غریزه را با توجه به یکی از مثالهای اغراق‌آمیزی که در آن می‌گنجد، راحت‌تر می‌توان فهمید. شب‌پرهای نر در هر گونه تنها به فرمون جنسی ماده‌ی همگونه خود جلب می‌شوند. در برخی موارد ممکن است به اشتباه بیافتداما به ندرت ممکن است تا آنچه پیش روند که جفتگیری کامل صورت بگیرد، فرمون جنسی پرووانه‌ی ابریشم (Bombyx mori) (ماده‌ی با فرمول ۱۰، ۱۲) همگرایی دارد و شدت واکنش به یک آرایش ابزومری خاص (ترانس - ۱۰ - سیس - ۱۲ - همگرایی دارد) است. نر تنها به این فرمون واکنش دارد و شدت واکنش به یک آرایش ابزومری خاص (ترانس - ۱۰ - سیس - ۱۲ - همگرایی دارد) آن چندین مرتبهٔ عددی شدیدتر از دیگر ایزومرهای است. به علاوهٔ تشخیص در سطح اندامهای موئی شکل سنسیلا تریکوکدا که در سطح شاخکها پراکنده‌اند، صورت می‌گیرد و تنها هنگامی که این اندامها با نوع درست فرمون روبه‌رو شدند، شروع به ارسال تکانه به مغز می‌کنند تا ماسه‌ی ارسال فرمانهای شروع واکنش جنسی از مغز چکانده شود. در این واکنش مانشینی که خود نمونه‌ی بارزی از بسیاری از رفتارهای بندپایان و سایر بی‌مهرگان است، کمتر اثری از یادگیری یا اکتساب نیز به چشم نمی‌خورد. محدود جانورشناس بی‌مهرگانی را بتوان شناخت که از به کاربردن تعبیر ذاتی و غریزی به هر دو مفهوم اول و دوم آن در اشاره به این رفتارها، احساس خجالت داشته باشد.

در نقطه‌ی مقابل آن کیفیات گفتاری انسان و سازمان اجتماعی مهره‌داران قرار دارد که هیچکس برچسب‌زننده به آنها را به عنوان غریزی در مفهوم دومش، درست نمی‌داند. با اندک تأملی پیرامون موارد حدواسط معلوم می‌شود که تعریف آنها با استفاده از معیارهای صریحی نظری وجود یا عدم وجود عنصر ژنتیکی در مفهوم اول دشوار است. لذا تعریف دوم، جز در موارد کرانی و اغراق‌آمیز، هرگز نمی‌تواند دقیق باشد.



شکل ۲-۴ ۲ کلادوگرام دو گروه از واسپهای متعلق به زیرخانواده‌های vespidae و polistinae که در مقابل زینه‌های تکاملی رفتار اجتماعی ترسیم شده است. زینه‌های از ابتدایی تر به پیشرفت تر بالا می‌روند، در سمت چپ مشخص شده‌اند. کلادها یا شاخه‌های متایز جنسهای مختلف واسپا‌اند (اقتباس از ایوانز، ۱۹۵۸).

رفتار غریزی در مقابل اکتسابی. در تاریخ زیست‌شناسی هیچ تمایزی موجب ایجاد یک منجلاب کلامی به عظمتِ تشخیص غریزه از اکتساب ایجاد نکرده است. برخی از صاحب‌نظران اخیر کوشیده‌اند تا از کنار این موضوع بگذرند. اینان کل آن را یک مشکل کاذب اعلام می‌کنند و حاضر نیستند دوگانگی غریزه - اکتساب را بخشی از زبان مدرن بدانند. در واقع تشخیص این دو از یکدیگر کار مفیدی است و مشکلات کلامی را به آسانی می‌توان برطرف کرد.

کلید حل این مشکل دانستن این نکته است که رفتار غریزی یا آنطور که اغلب خوانده می‌شود، ذاتی را اغلب به طور حسی به دو صورت مختلف تعریف کرده‌اند:

۱. یک تفاوت رفتاری ذاتی یا غریزی، بین دو فرد یا دو گونه، آن تفاوتی است که حداقل تا حدودی برپایه‌ی نوعی اختلاف ژنتیکی بین آنها استوار باشد. در آن صورت از تفاوت در عنصر توارثی الگوی رفتار یا تفاوت ذاتی در رفتار و یا در مبهم‌ترین شکل، از تفاوت در غریزه سخن می‌گوییم.

۲. غریزه یا الگوی رفتاری ذاتی آن نوع الگویی از رفتار است که در طی عمر موجود زنده تغییر چندانی نمی‌کند، یا در جمعیت تغییرات چندانی ندارد و یا (ترجیحاً) هردو.

محركهای اصلی تکامل اجتماعی

در ارزیابی اهمیت نسبی هریک از آنها.

ماندگاری

ماندگاری به معنی مقاومت در مقابل تکامل و ماندگاری به معنی انعطاف‌پذیری بالا خواهد بود. ماند تاحدود زیاد شامل آن چیزی است که متخصصین تکامل همواره از آن به عنوان پیش‌سازگاری^۳ یاد کرده‌اند: استعداد تصادفی یک صفت برای بر عهده گرفتن وظیفه‌ی متفاوت از آنچه در ابتدا انجام می‌داده. اما برخی از جنبه‌های این فرآیند خارج از چارچوبه‌ی تنگ کاربرد آن اصلاح قرار می‌گیرد. بعلاوه، همانطور که امیدوارم بتوان در اینجا نشان داد، ادامه‌ی استفاده از این قیاس فیزیکی (کاربرد اصطلاح ماند: م)؛ حداقل تا مراحل مقدماتی تجزیه تحلیل تکاملی رفتار، با امتیازاتی همراه است.

زیست‌شناسان اجتماعی با نمونه‌هایی از تنوع تباری روبرو شده‌اند که خود محصول تفاوت این دودمانها از نظر مقدار ماند است. یکی از برجسته‌ترین موارد آن ظهور محدود رفتارهای عالی اجتماعی در بین حشرات است. از ۱۲ بار یا بیشتر مواردی که زندگی کلنی وار واقعی (زندگی اجتماعی واقعی)^۴ در بین حشرات پدید آمده، تنها یک‌بار آن (در موریانه‌ها) بیرون از راسته‌ی نازک‌بالان^۵ یعنی مورچه‌ها و زنبورها روی داده است. همیلتون با بهره‌گیری از استدلالها و مدارک بسیار، نشان می‌دهد که این ویژگی از شیوه‌ی تعیین جنسیت هاپلودیپلولوئیدی که نازک‌بالان و برخی گروههای محدود دیگر به کار می‌گیرند، و در آن از تخم لفاح شده جنس ماده و از تخمک لفاح نشده جنس نر به وجود می‌آید، سرچشمۀ می‌گیرد. یک پی آمد هاپلودیپلولوئیدی^۶ آن است که ماده‌ها به خواهرهای خود نزدیکترند تا دختران خود. لذا، به شرط یکسان‌بودن همه‌چیز، ماده با پرورش خواهرهایش ژن بیشتری از خود به نسل آینده منتقل می‌کند تا پرورش دخترها. تئیجه‌ی احتمالی این وضع در تکامل همانا به وجود آمدن کاسته‌ای عقیم ماده و ایجاد یک نظام کلنی وار فشرده بر محور یک ماده‌ی بارور منحصر به فرد بوده است. (برای بحث کامل در مورد امتیازها و معایب

در این فصل مرسوری می‌کنیم بر آنچه می‌توان آن را تاریخ طبیعی سوسیویولوژی، در مقابل مبانی نظری آن دانست. مضمون اصلی سازمان‌دهنده‌ی آن را به صورت زیر می‌توان طرح کرد. عوامل تعیین‌کننده‌ی اصلی سازمان اجتماعی عبارتند از پارامترهای جمعیت‌شناختی (میزان زادوولد و مرگ و میر و اندازه‌ی جمعیت در هنگام تعادل)، میزان سیلان^۷^۸ و ضربی خویشاوندی. این عوامل که در فصل ۴ به تجزیه تحلیلش خواهیم پرداخت، به لحاظ تکاملی و همچنین کارکردی، رفتارهای مشترک اعضای گروه را سازمان می‌دهند. اما وقتی زیست‌شناسان جمعیت به شناخت بهتر موضوع می‌پردازند، متوجه می‌شوند که زنجیره‌ی علت و معلولها تنها یک حلقة به عمق رفته و ردیابی شده است. لذا باید از خود پرسید که خود عوامل تعیین‌کننده را چه چیز تعیین می‌کند؟ این پیش‌برنده‌ها یا محركهای تکامل اجتماعی را می‌توان به دو دسته‌ی کلی از پدیده‌های بسیار متنوع تقسیم نمود: ماندگاری^۹ و فشار برم‌شناختی.

ماندگاری، همچون ماند در فیزیک، شامل خصوصیات اصلی جمعیت است که معلوم می‌دارد که تکامل موجود تا چه اندازه در این یا آن جهت می‌تواند منحرف شود و همچنین سرعت تکاملش تا چه پایه می‌تواند تند یا کند گردد. فشار زیست‌محیطی صریحاً عبارت است از مجموعه‌ی تمام تأثیرهای محیط‌زیست، اعم از بخش فیزیکی شرایط نظیر دما و رطوبت و بخش زیستی آن شامل صید، صیاد و رقبه که عوامل انتخاب طبیعی محسوب می‌شوند و جهت تکامل گونه را معین می‌کنند.

تکامل اجتماعی حاصل واکنش ژنتیک جمعیت به فشارهای بوم‌شناختی در چارچوب محدودیتهایی است که ماندگاری اعمال می‌کند. نوع سازگاری که توسط این فشارها اعمال شده، نوعاً از گسترده‌ی محدودی برخوردار است که می‌تواند بهره‌گیری از نوعی غذای جدید باشد یا استفاده‌ی بهتر از نوع قبلی، قابلیت رقابت بهتر در مقابل یک گونه‌ی سرسرخت باشد یا دفاع کمتری بر علیه یک صیاد به‌ویژه مؤثر، و یا قابلیت نفوذ به یک زیستگاه جدید و مشکل یا امثال آن. این‌گونه سازگارهای یک‌گانه را در کیفیت انتخاب رفتارهایی که حیات اجتماعی گونه را تشکیل می‌دهند و همکشی بین آنها می‌توان آشکار دید. نتیجه آنکه رفتار اجتماعی خود - ویژه می‌شود. به همین علت است که بحث از محركهای اصلی بایستی حالت تاریخ طبیعی داشته باشد. لذا بقیه‌ی این فصل شامل مرسوری است بر بسیاری از مانده‌های تباری و فشارهای بوم‌شناختی همراه با کوشش اولیه‌ی

1. gene flow

2. phylogenetic inertia

3. preadaptation

4. eusociality

5. hymenoptera

6. haplodiploidy

شایط ناپایدار سرنگتی، توله‌ها بی‌حرکت و برای مدت طولانی وابسته به مادرند و در مناسب‌ترین فصل سال به دنیا نمی‌آیند. چندین الگوی رفتار کفтар بعروشی با یک سیستم قلمرو‌طلبی سروکار دارد که بی‌فایده است. از جمله‌ی آنها فرم کلیشه‌ی یا استریوتیپ^۱ بوقگذاری، «گشت در مرزاها» و تهاجم مستقیم نسبت به تازه‌واردها است (کروک، ۱۹۷۲).

لذا باید از خود پرسید که آیا جمعیت سیل خاکستری و کفtar به آن خاطر از سازگاری بازمانده که تغییرات اجتماعی لازم در چارچوبی امکانات ژنتیکی آنها نبوده، یا اینکه ظرفیت لازم را دارند و درحال تکامل اند اما هنوز فرصت کافی نبوده است؟ یک امکان سوم نیز مطرح است و آن اینکه تغییرپذیری ژنتیکی به قدر کافی موجود است اما جمعیت بدان علت تکامل بیشتری پیدا نمی‌کند که سیلان ژن از جمیعتهای مجاور که با شایط خاص خویش سازگار هستند، مانع از این کار می‌شود (کومر، ۱۹۷۱). این فرضیه سوم یعنی «غرقاب»^۲ ژنتیکی را برای توجیه خصوصیات ناسازگار در سازمان اجتماعی جمیعتهای بايونی که بیرون از زیستگاه دلخواه گونه زندگی می‌کنند، می‌آورند.

پیروزی یا شکست در تکامل بخشیدن به یک سازوکار خاص اجتماعی اغلب صرفاً به حضور یا عدم حضور یک پیش‌سازگاری خاص بستگی دارد. این پیش‌سازگاری می‌تواند به صورت یک ساختار بدنی، فرآیند فیزیولوژیکی یا الگوی رفتاری از پیش موجود باشد که قبل از متن دیگری به کار متفاوتی مشغول بوده و اکنون برای تبدیل تدریجی به یک سازگاری جدید آمده است. آویکولاریا^۳ و بیراکولا^۴، دو فرم از افراد تخصصی در کلته برویزو^۵، تنها در راسته‌ی اکتوپروکت^۶ دیده می‌شوند. دلیل آن ساده است: تنها کیلوستوماها سرپوش (operculum) دارند که از دهان این موجودات حفاظت می‌کند. تجهیزات اساسی این کاستهای تخصصی، یعنی نوک در آویکولاریا که دشمن را دور می‌کند و سیخک (seta) در ویراکولا، هردو از تکامل سرپوش به وجود آمده‌اند (ریلند، ۱۹۷۰). گنجشکسانان، برای تأمین تقاضای بیشتر انرژی لازم برای فعالیتهای قلمرو‌طلبی و تولیدمثل، مصرف انرژی خود را در طی فصل تولیدمثل بالا می‌برند، اما این گزینه بر روی منغ مگس که شیوه‌ی در جا بالزنی اش پیشاپیش هزینه‌ی انرژی را بالا برده، بسته است. در عرض این پرندۀ مصرف انرژی را تقریباً ثابت نگه‌می‌دارد و لذا در طی دوره‌ی تولیدمثل وقت کمتری را به فعالیتهای غیراجتماعی اختصاص می‌دهد (استایزل، ۱۹۷۱). زندگی انگلی در بین مورچه‌ها بسیار افسارگیخته است، حال آنکه زنبورها و موریانه‌ها تقریباً آن را نشان نمی‌دهند. دلیل ساده آن است که ملکه‌ی مورچه اغلب پس از پرواز جفتگری به لانه‌ی همگونه‌های خودش بازمی‌گردد. این کار او را برای واردشدن به لانه‌ی گونه‌های دیگر نیز مستعد

این نظر رجوع کنید به ویلسون، ۱۹۷۱^۷ و لین و میچنز، ۱۹۷۲ و همچنین فصل ۱۹).

یک عنصر مهم مانند تغییرپذیری ژنتیکی، یا به تعبیر دقیق‌تر، آن مقدار از تغییرپذیری فنوتیپی است که به تغییرپذیری ژنتیکی مربوط باشد. میزان واکنش یک جمعیت به انتخاب دقیقاً به مقدار همین تغییرپذیری بستگی دارد. در این مورد مانند را می‌توان به عنوان میزان تغییر در بسامد نسبی ژنتیکی دانست که از پیش در جمعیت موجودند. اگر یک تغییر زیستمحیطی موجب می‌شود که خصوصیات گذشته‌ی سازمان اجتماعی، در مقایسه با خصوصیات جدید، پست‌تر باشد، جمعیت می‌تواند با سرعت نسبتاً زیاد به سمت حالت جدید تکامل یابد؛ مشروط به آنکه ژنتیک مناسب آن، از طریق جفت‌وچرکدن ژنهای موجود در مخزن ژنی جمعیت، میسر باشد. پیشرفت جمعیت به سمت حالت جدید تابعی است از حاصل ضرب درجه‌ی برتری وضعیت جدید که از آن به عنوان شدت انتخاب یاد می‌شود، و آن مقدار از تغییرپذیری فنوتیپی که مبنای ژنتیکی داشته باشد. مثلاً یک جمعیت غیرقلمروخواه را در نظر بگیرید که با نوعی تغییر در محیط زیست روبرو شود که قلمرو‌طلبی را به شدت سودمند کند. فرض کنید که گاه بخش کوچکی از افراد آثار مختصراً از رفتار قلمرو‌طلبی را از خود بروز می‌دهند و این گرایش نیز یک مبنای ژنتیکی دارد. می‌توان انتظار داشت که جمعیت با سرعت نسبتاً زیاد، مثلاً در طی ۱۰ تا ۱۰۰ نسل، به یک حالت عمدتاً قلمروخواهانه وارد شود. حال به‌فرض یک جمعیت دیگر را در شایط دقیقاً یکسان در نظر آورید با این فرق که در این یکی تظاهرات گاه به گاه قلمرو‌طلبی هیچ مبنای ژنتیکی نداشته باشد، به این معنی که احتمال ایجاد آن در جمعیت از سوی هر ژنتیکی به یک‌اندازه باشد. به عبارت دیگر تغییرپذیری ژنتیکی صفر باشد. جمعیت در این مورد دوم در جهت رفتار قلمرو‌طلبانه تکامل نخواهد یافت.

موارد جالبی را می‌توان دید که جمعیت از تغییر رفتار اجتماعیش به سمت یک فرم سازشی تر ناتوان مانده‌است. در سالهای اخیر فُک یا سیل خاکستری (*Halichoerus grypus*) قلمرو گسترش را از پهنه‌های یخی شمال اقیانوس اطلس که در آن به صورت جفت‌جفت یا گروههای کوچک تولیدمثل می‌کرده، به سمت جنوب و جاهایی گسترش داده که تولیدمثل به صورت دسته‌های پرجمعیت و شلوغ در طول سواحل سخره‌ی است. انتظار می‌رود که ماده در شایط جدید عادتی را در پیش بگیرد که از مشخصات بارز سایر پاپرده‌داران کلته‌ی زی است، به این معنی که توجه‌اش را به طور اختصاصی به توله‌های خود معطوف بدارد. اما چنین نمی‌شود و در عرض مادر به هنگام شیردادن بین توله‌ها فرقی قابل نیست و درنتیجه بسیاری از بچه‌های ضعیف‌تر از گرسنگی می‌میرند (اسیت، ۱۹۶۸). رفتار خالدار سرنگتی، برخلاف خویشاوندش در نگورونگورو، از شکارهای مهاجر در بخش عمده‌ی سال گذران می‌کند. با این وجود رفتارش به گونه‌ی ایست که گویی با جمیعتهای ثابت سه داران سروکار دارد. به این ترتیب چنین به نظر می‌آید که گویی برای محیطی نظری نگورونگورو سازگار است نه

1. stereotype

2. swamping

3. avicularia

4. vebracula

5. Bryozoa

6. ectoproct

ظاهرآ عامل ضداجتماعی در مورد پستانداران کمبود مزمن غذاست. در کواتی (*Nasua narica*), ساکن جنگلهای آمریکای مرکزی، نرهای بالغ فقط هنگامی به دسته‌ها و بچه‌ها می‌پیوندند که غذای روی درختها درحال رسیدن است و در همین موقع نیز جفتگیری صورت می‌گیرد. در سایر فصلهای غذاکمیاب‌تر است، نرها بهشدت از دسته رانده می‌شوند. ماده‌ها و جوانترها در تنفسی از بی‌مهرگان کف جنگل باهم همکاری می‌کنند، حال آنکه نرهای بالغ تنها بر شکارهای نسبتاً بزرگتر متتمرکز می‌شوند (اسمیت، ۱۹۷۰). آسترگوزن (*Alces americana*), برخلاف سایر شم‌داران شاخ‌دار بزرگ، اساساً عادت به زندگی انفرادی دارد و نه فقط نرها در خارج از فصل فحلی به دور از هم می‌مانند بلکه ماده‌ها نیز گوساله‌های همان سال خود را، به محض اینکه به قدر کافی بزرگ شده از عهده‌ی صیاد اصلی خود، گرگ برآید، از خود دور می‌کنند. گیست (۱۹۷۱a) به طور قانونکنده‌ی استدلال می‌کند که این نوع اختلال در رفتار اجتماعی که در غیراین صورت حفاظت پیشتری در مقابل گرگ فراهم می‌کرد، به خاطر استراتژی فرست طبله‌ای غذایی در طی تکامل بر گونه تحمل شده است. استرگوزن از نظر غذایی تاحدود سایر بر رشد ثانوی گیاهان، بخصوص آنچه پس از آتش‌سوزی سر می‌زند، متکی است. این منبع غذا توزیع لکه‌ی دارد و در معرض کمبودهای ادواری، بخصوص در زمستانهای پربرف، است.

انتخاب جنسی یکی دیگر از نیروهای بالقوه‌ی ضداجتماعی است. در مواردی که تکامل به نفع چند همسری باشد (ر. ک. فصل ۱۵) دوشکلی جنسی پیشتر می‌شود. نر نوعاً بزرگتر و مهاجم‌تر است و از طریق صفات ثانویه جنسی و رفتارهای اخراج‌آمیزش، آشکارگی پیشتری می‌یابد. درنتجه احتمال ادغام فشرده‌ی نرها در جوامع حاصل از ماده‌ها و بچه‌ها کمتر است. این توجیه آشکارا برای جوامع ماده - محور است که از مشخصات بارز گوزنها، آتنی لوپهای دشنهای آفریقا، گوسفند کوهستانی و برخی دیگر از سُم‌دارانی است که نرها در فصل فحلی برای تشکیل حرمسرا می‌جنگند. جشه‌ی بزرگ، در شیر و فیل دریابی و سایر پاپرده‌های دارانی که دو شکل جنسی شدید دارند، گاه موجب آسیب و مرگ تصادفی بچه‌ها می‌شود. دو شکلی جنسی گاه منجر به نیازهای انرژیک و خوابگاههای متفاوت برای نر و ماده می‌شود که تأثیر برهم‌زننده (ضداجتماعی: م) آن بازهم پیشتر است. یک عامل ضداجتماعی احتمالی گسترده‌ی دیگر از دست رفتن کارآئی و شایستگی فرد در جریان درون‌گشته^۳ است. سازمان اجتماعی با جدا کردن گروههای از یکدیگر، همراهی تنگاتنگ فامیلی و کاهش تحرک فردی موجب محدود شدن سیلان ژن در کل جمعیت می‌شود. نتیجه‌ی این وضع، افزایش درون‌گشته و جور تخری^۴ است (فصل ۴). از وزن واقعی این عامل در جمعیتهای واقعی اطلاع چندانی در دست نیست، اما اگر اصولاً اهمیتی

می‌کند، در حالی که ملکه‌ی زنبور و موریانه چنین نمی‌کنند (ویلسون، ۱۹۷۱a).

نوع غذای گونه نیز ممکن است تکامل رفتار اجتماعی‌ش را هدایت کند. نخست آنکه منبع غذای پخش و قابل پیش‌بینی به رفتار قلمرو طلبی می‌انجامد، حال آنکه منبع غذای لکه‌ی که پیش‌بینی زمانی نداشته باشد، زندگی کلنی وار را ترغیب می‌کند. دوم آنکه صید بزرگ و خطرناک ترغیب‌کننده‌ی رفتارهای همکارانه و فداکاری متقابل است. یک رابطه‌ی سایر کلی دیگر نیز به موقعیت موجود زنده در نرdban غذا مربوط می‌شود: علفخوارها بالاترین تراکم جمعیت و کوچکترین جولانگاه^۱ را دارند، حال آنکه گوشتخواران انتهایی نظیر گرگ و بیر از همه کمیاب‌تر بوده و لذا از بزرگترین جولانگاه بهره می‌گیرند. علت آن ناشی از این ری در طی حرکت در زنجیره‌ی غذایی، از گیاه به گیاهخوار و سپس گوشتخوار و گوشتخوار انتهایی است. درواقع تنها ۱۰ درصد انرژی از هر سطح غذایی به دیگری منتقل می‌شود. گرچه این رقم نادقيق اما برای توجیه خصوصیات کلی سازمان اکوسیستم کافی است: زنجیره‌ی غذا به مردم ممکن است بیش از ۴ یا ۵ حلقه داشته باشد. دلیل آن است که کاهش تقریباً ۹۰ درصدی در بهره‌وری موجب می‌شود که یک دهه‌زارم انرژی گیاه برای سطح پنجم غذایی مهیا باشد. درواقع گوشتخوار انتهایی که فقط دسترسی به یک دهه‌زارم کالری غذایی که گیاه تولید کرده، دارد و درنهایت به آن وابسته است، با اینستی هم سایر ٹنک پخش شده باشد و هم فعالیتهاش مناطق دور را دربر بگیرد. گرگ برای دستیابی به انرژی کافی مجبور است روزانه کیلومتر مربع است و خرس قطبی و وال کشنده باز هم فواصل بزرگ‌تر را می‌پیمایند. این زندگی دشوار تأثیر تکاملی نیرومندی بر جزئیات رفتار اجتماعی داشته است.

مانند تباری همچنین شامل سایری از عوامل ضداجتماعی نیز می‌شود که به عنوان یک فشار انتخابی، جمعیت را به یک حالت نه‌چنان اجتماعی راهبر می‌شوند (ویلسون، ۱۹۷۲a). حشرات اجتماعی و احتمالاً سایر موجودات شدیداً کلنی‌زی مجبورند که به «تأثیر تولیدمثلی»^۲ قائم باشند. این تأثیر بدان معنی است که هرچه کلنی بزرگتر، میزان تولید افراد جدید در قالب هر عضو کلنی کمتر است (میچنر، ۱۹۶۴a؛ ویلسون، ۱۹۷۱a). به عبارت دیگر گرچه کلنی بزرگ در یک فصل معین افراد جدید پیشتری در کل تولید می‌کند اما عدد افراد جدید، در تقسیم بر عدد افراد از پیش موجود، در مورد کلنی بزرگ کوچکتر است. این درنهایت بدان معنی است که رفتار اجتماعی تنها در صورتی تکامل می‌یابد که میزان بقا برای کلنی‌های بزرگتر به طور قابل توجه بیشتر از کلنی‌های کوچکتر باشد و افراد تحت حمایت کلنی، در مقایسه با بدون حمایتها، بهتر زنده بمانند. درغیراین صورت تولیدمثل کلنی‌های بزرگتر موجب می‌شود که انتخاب طبیعی اندازه‌ی کلنی را کوچک کرده و احتمالاً حیات اجتماعی را به طور کلی حذف کند.

بیشترین نوع موجودات دیده می‌شود. به سادگی می‌توان تصور کرد که فشار مداوم صیادی تحت چه مراحلی ادغام اجتماعی جمعیتها را هرچه پیچیده‌تر کرده است. صرف تراکم افراد یک گونه در یک محل کار نزدیک شدن صیاد، بدون ردبایک هریک از آنها، را هرچه مشکل‌تر می‌کند. روباء پرنده (Pteropus) که در واقع نوعی خفاش میوه‌خوار است، تجمعهای همخواب بسیار فشرده روی درختان تشکیل می‌دهد. هر نر، در روابط چیرگی با نرهای دیگر، جایگاه استراحت خاص خود را دارد. شاخه‌های پایین‌تر و آسیب‌پذیرتر درخت در حکم ایستگاههای مشدار برای کل کلنی است. هر صیادی که سعی در بالارفتن از درخت داشته باشد کل کلنی را به هوا و دور از دسترس می‌پراند (نیووایلر، ۱۹۶۹). ارنست کارل (۱۹۷۱) در طی تحقیقاتش روی سنجاب زمینی قطبی (*Spermophilus undulatus*) شخصاً می‌توانست با کمین سنجابهای تک را در محدوده‌ی سه‌متري بگیرد. این فاصله به طور قطع برای هر صیادی در حد روباء به اندازه‌ی کافی نزدیک هست که حمله کند و آن را بکشد. اما نزدیک شدن به گروه برایش غیرممکن بود. این حیوان از فاصله‌ی ۳۰۰ متری شروع به ارسال آواهای هشدار می‌کند و با نزدیکتر شدن مهاجم شدت و مدت آوا را افزایش می‌دهد. کارل حتی می‌توانست، با توجه به کیفیت و منبع آوای هشدار، قضاوت کند که تغییر موقعیت صیاد، در گذر از بین کلنی‌های سنجاب، به چه ترتیب است. هر فرد سنجاب زمینی نیز احتمالاً قضاوت مشابهی دارد. کینگ (۱۹۵۵) نیز در مورد سنجاب زمینی دم‌سیاه معروف به سگ علفزار (*Cynomis ludovicianus*) مشاهدات مشابهی کرده است. این جونده در جوامع کاملاً سازمان یافته که تراکم بالایی دارند و به شهر معروفند، زندگی می‌کند و شاید یکی از پادشاههای احتمالی این ساختار جمعیتی است که از صیاد صدمه‌ی چندانی نمی‌پیند.

یک شیوه‌ی دیگر پرهیز از صیادان استفاده‌ی گروه از افراد حاشیه‌ی به عنوان سپر دفاعی است. از آنجاکه صیاد احتمالاً اولین فردی را که برخورد کرده می‌گیرد، هر فردی که راه خود را به مرکز گروه خودش باز کرده باشد، از امتیاز بزرگی برخوردار است. درنتیجه‌ی این وضع، در طی تکامل حیوان «غیریزه‌ی گله»^۱ شکل می‌گیرد که جمعیت را از طریق گرایش «جذب به مرکز» فرو می‌پاشد و به صورت تجمعهای محلی در می‌آورد. فرانسیس گالتون اولین کسی بود که متوجه تأثیر این انتخاب طبیعی اولیه بر الگوی هندسی افراد شد. در سال ۱۸۷۱ او رفتار گله‌ی گاو را در برخورد با شیر در منطقه‌ی داماری آفریقای جنوبی چنین توصیف می‌کند:

گرچه گاو نر به همقطارهای خود علاقه و توجه چندانی ندارد، اما حتی برای لحظه‌ی هم تحمل جدایی از گله را نمی‌کند. اگر او را با حیله یا زور از گله جدا کند، تمام علایم ناراحتی روحی را از خود نشان می‌دهد؛ با تمام توان سعی بر بازگشت به گله دارد و هنگامی که موفق شد، خود را به میانه‌ی آن فرو می‌کند تا با تمام پیکرش در آرامش حاصل از همراهی نزدیک با دیگران غوطه‌ور شود.

1. herd instinct

داشته باشد، این اهمیت به طور قطع به خاطر خودویژگی کیفیات سازمان اجتماعی و سیلان ژن است که مشخصه‌ی زیست‌شناسی هر گونه‌ی واحدی است و از یکی به دیگری بسیار تفاوت می‌کند.

دسته‌های مختلف رفتار، از نظر مقدار ماندباری، با یکدیگر تفاوت بسیار دارند. از جمله‌ی آنها که ماندباری کمتری دارند، می‌توان به چیرگی، قلمرو طلبی، رفتارهای معاشه، لانه‌سازی و حرکات جهت‌یابی اشاره کرد. اما آموزش‌های پیچیده، واکنشهای تغذیه‌ی، تخم‌گذاری و مراقبهای والدینی از ماندباری بالا برخوردارند. در مورد سیستمهای با ماندکم امکان دارد که در طی تکامل یافتن یک گونه از دیگری سهم بزرگی از رفتار و یا تسامی یک دسته از رفتارهای کم یا اضافه شود. حداقل ۴ جنبه از یک دسته رفتار یا سیستم خاص ریخت‌شناختی یا فیزیولوژیکی در حال تکامل که کارپایه‌ی رفتار را تشکیل می‌دهد، در تعیین ماند مؤثر است:

۱. تغییرپذیری ژنتیکی. انتظار می‌رود که در گروه رفتارهای اجتماعی کم ماند، این خصوصیت جمعیتها موجب تفاوت بین آنها شود.

۲. عوامل ضد اجتماعی. این فرآیندها، از نظر بروز و ظهور، خودویژه بوده و انتظار می‌رود که در سطوح مختلف موجب تشكیل ماند شوند.

۳. پیچیدگی رفتار اجتماعی. هرچه قسمتهای تشکیل دهنده‌ی رفتار فراوان تر و هرچه ماشین فیزیولوژیک لازم برای هر قسم ظرفیت تر باشد، ماند بیشتر است.

۴. تأثیر تکامل بر سایر صفات. هرچه تغییر در سیستم اجتماعی به معنی اختلال بیشتر در کارایی سایر صفات باشد، ماند افزایش می‌یابد. مثلاً اگر برقراری قلمرو موجب کاهش بیش از حد در فرصتهای تغذیه شود یا فرد را بیش از اندازه در معرض تهدید صیاد قرار دهد، تکامل رفتار قلمرو طلبی کند یا متوقف می‌شود.

فشار بوم‌شناختی

سوسیوبیولوژی در پیشرفت خود به همبستگی‌های بوم‌شناختی بسیار جالبی رسیده است. برخی از عوامل محیطی تکامل اجتماعی را بر می‌انگیزند حال آنکه بعضی دیگر چنین نیستند. بعلاوه چگونگی سازمان اجتماعی و درجه‌ی پیچیدگی جامعه به شدت تحت تأثیر فقط یک یا محدودی از سازگاریهای اصلی گونه است. اینان عبارتند از غذایی که گونه در موردهای تخصص یافته، اینکه تغییرات فصلی زیستگاه تا چه حد گونه را به مهاجرت مجبور می‌کند، خطرناک‌ترین صیادانش کدام است و غیره. برای بررسی درست‌تر این قاعده برخی از عواملی را که در طی مطالعات گونه‌های اجتماعی خاص به عنوان نیروی انتخابی اصلی تشخیص داده شده، بر می‌شماریم.

دفع در مقابل صیادها

یک ضربالمثل ایوبیایی می‌گوید: «وقتی تارهای عنکبوت با هم یکی شوند، جلو شیر را می‌گیرند». برتری دفاعی آن امتیاز سازشی رفتارهای اجتماعی است که بیش از همه در مطالعات صحرایی گزارش شده و در

ظرف هفت دقیقه پس از زایمان قادرند که روی پای خود ایستاده و بدوند و باقیتی چنین کنند زیرا گاوها تنها زمانی از مادر و بچه دفاع می‌کنند که هردو در حین دویدن گرفتار شوند.

صرف حرکت کردن فرد به همراه یک دسته ریسک برخورد او با یک صیاد گرسنه را کم می‌کند، زیرا تجمع خود وظیفه یافتن صید را برای هر صیاد خاص دشوار می‌سازد. فرض کنید که یک ماهی بزرگ که از ماهیهای کوچک تغذیه می‌کند، هیچ روشی برای ردیابی آنها نداشته باشد مگر آنکه در طی جستجوهای تصادفی با آنها برخورد کند. برآک و ریفنبرک (۱۹۶۰)، با بهره گیری از هندسه‌ی پایه و مدل احتمالات، آن چیزی را که منطقاً نیز می‌توان انتظار داشت، ثابت کرده‌اند و آن اینکه هرچه جمعیت گونه‌ی صید به صورت گروههای بزرگتر به هم بیرونندن، فاصله‌ی گروهها بیشتر و احتمال ردیابی آنها توسط صیادی که حرکات تصادفی دارد، کمتر می‌شود. از آنجاکه هر صیاد بیش از شمار متوسط ثابتی از صیدها را در هر برخورد نمی‌خورد، کافی است اندازه‌ی هر دسته از این تعداد بیشتر باشد تا تعدادی از افراد صید از مهلکه بگریزند. لذا افزایش در بزرگی دسته، در سطح بالاتر از این حد معین، به معنی حفاظت هرچه بیشتر برای اعضای آن است. در مورد سایر دسته‌ها، گله‌ها و گروههایی که مرتبأ در حرکت هستند، همین نتیجه صدق می‌کند. اما به هر اندازه که گروه صید به درجه‌ی بیشتری یکجاشین شود، مسیرهای قابل پیش‌بینی بیش‌می‌شوند، از یک محل به دیگری قابلیت ردیابی پیدا کنند یا ردیابی آن در همان محل اولیه آسان‌تر باشد، از نفوذ این تأثیر کاسته می‌گردد.

در مورد مؤثری‌بودن بیشتر دفاع گروهی نیز مدارک بسیاری موجود است. موزباخ - بوکوفسکی (۱۹۳۷) با مطالعه بر روی دو گونه پروانه‌ی اروپایی به نامهای لاکپشتی کوچک (*Aglais urticae*) و پروانه‌ی طاووسی (*Inachis io*) دریافته که کرمینه‌ی این پروانه‌ها در گروههای شلوغ کمتر از حالت انفرادی خورده می‌شوند. چارلز هنری (۱۹۷۲) نیز در مطالعه بر روی بال‌توریهای اسکالانید آن چیزی را معلوم کرده که عملاً می‌توان آن را یک تجربه‌ی کنترل شده تکاملی در مورد کارایی دفاع گروهی نامید. فرم بالغ این حشرات شباهت سطحی به سنجاقکها دارند و گاه مردم آنها را جقد - مگس نیز می‌نامند. ماده در گونه‌ی *Ululodes mexicana* تخمهاش را به صورت دسته‌هایی به کناره‌ی شاخه‌های جوان می‌چسباند و سپس یک سری تخمهاش شدیداً تغییر شکل یافته که ریاگولا (مانع) نامیده می‌شوند نیز در پایین تر از آنها روی ساقه می‌گذارد. ریاگولا مانع چسبناکی به وجود می‌آورد که جلوی دستیابی مورچه و سایر حشرات خزنده‌ی صیاد را به کرمینه‌هایی که در آن نزدیکی در حال بازشدن هستند، می‌گیرد. لذا کرمینه‌هایی محافظت شده به سرعت از محل تخم‌گذاری پراکنده می‌شوند. یک گونه‌ی دیگر اسکالانید به نام *Ascaloptyx furciger* استراتژی بسیار متفاوتی در پیش می‌گیرد. تخمهاش تغییر شکل یافته‌ی این حیوان به عنوان غذا

برخی از دیدنی‌ترین و در عین حال کم‌سازمان‌ترین فرم‌رفتارهای اجتماعی نتیجه‌ی همین حرکت جذب به مرکز است. حرکت رو به مرکز نه تنها موجب تشکیل گله‌های گاو بلکه همچنین دسته‌های ماهی و هشت پا، گله‌های پرنده، گروههای حواصیل، کاکایی، پرستوی دریایی، هجومهای ملخ و انواع فراوان دیگر دستجات اولیه‌ی متحرک و تجمیعهای لانه‌ساز می‌شود. در سالهای اخیر جی‌سی ویلیامز (۱۹۶۴، ۱۹۶۶) و هامیلتون (۱۹۷۱) با استفاده از شواهد مفصل و بحثهای معتبر، این ایده‌ی «گله‌ی خودخواه» را به طرز قانع‌کننده‌ی گسترش داده‌اند.

تولیدمیل همزمان نیز از نظر تأثیر تغیری شیب به تشکیل گله و دسته است. وقتی پرنده‌ی کلنی‌ی زی کوشش‌های تولیدمیل خود را در محدوده‌ی زمانی اندکی متعرکز می‌کند، هر زوج در هنگامی انتظار صیادان را می‌کشد که آنها با احتمال زیاد به خوبی سیر هستند ولذا هر جوجهی خاص را نادیده می‌گیرند. زوجهایی که خیلی زود یا خیلی دیر شروع به تولیدمیل کنند در وضعیت همان گاوهای هستند که، با زندگی در حاشیه‌ی گله، خط‌طری می‌کنند. فقدان همزمانی در بین جفت‌ها در حکم پراکنده شدن اعضای گله و قرارگرفتن آنها در معرض فعالیت صیادی بیشتر است. مطالعات مستقل پاترسون (۱۹۶۵) بر روی جمعیت کاکایی سرسریاه (*Larus ridibundus*) در راوینگلستان این نتیجه‌ی گیریها را تأیید می‌کند. در سال ۱۹۶۲ بیشترین تعداد تخمها در بین شش‌مین و پانزده‌مین روز ظهور اولین تخم گذاشته شدند و از این تخمها ۱۱ درصد به جوجهی کامل تبدیل شد. اما از تعداد کم تخمهای که ۵ روز قبل یا بعد از این دوره گذاشته شد تنها ۳/۵ درصد جوجهی کامل داد. نتایج مشابهی هم در سال ۱۹۶۳ بدست آمد.

صیادان اصلی جوجه‌ها، یعنی کلاح لاش‌خور و کاکایی بزرگ،^۱ در این دوره‌ی کوتا و فور پیش از حد صیدهای کوچک، کاملاً اشیاع بودند.

تولیدمیل همزمان با مشا فیزیولوژیکی ناشناخته در سه داران اجتماعی نیز رخ می‌دهد. از مشخصات بازی چرخه‌ی تولیدمیل ویلدر بیست (اوجهای تند جفتگیری و زایمان) (*Connochaete taurinus*) چفتگیری‌ها در مدت کوتاهی در میانه‌ی فصل طولانی باران صورت می‌گیرد. زایمان گوساله‌ها حدود هشت ماه بعد یکباره شروع شده و به مدت ۲ تا ۳ هفته با نواخت نسبتاً یکسان ادامه می‌یابد که در طی آن ۸۰ درصد زایمانها صورت می‌گیرد. ۲۰ درصد بقیه، با شدت رو به کاهش، طی چهار تا پنج ماه بعد روی می‌دهد. همزمانی زایمانها حتی دقیق‌تر از آن است که این ارقام حکایت می‌کنند. اکثریت زایمانها پیش از ظهر، به صورت تجمیعهای بزرگ در زمین زایمان که معمولاً پوشیده از علفهای کوتاه است، روی می‌دهد (استس، ۱۹۶۶). وقتی یکی از گاوهای اندکی از روال بیرون می‌افتد، می‌تواند زایمان خودش را در هر مرحله، مشروط به اینکه سر گوساله بیرون نیامده باشد، متوقف کند تا فرست پیوستن به جمع زائوها را دوباره به دست آورد. اشیاع صیادان محلی و افزایش احتمال بقای گوساله‌های نوزاد قطعاً از جمله‌ی نتایج این همزمانی است. رسیده‌بودن فوق العاده‌ی گوساله‌های نوزاد را نیز باقیتی به این امتیازات اضافه کرد، زیرا اینان به طور متوسط

انگل و صیاد، بر این تأثیر غلبه کرده‌اند. اجتماعات کوچک این زنورها در همکاری باهم چنین دفاعی را تأمین می‌کنند. علاوه بر میچتر چندین محقق دیگر نیز شاهد زنورهای محافظی که دهانه‌ی لانه را برعلیه سورجه‌ها و واسپهای گروه موتیلید محافظت می‌کنند، بوده‌اند.

سم‌داران اجتماعی نظری ویلدربیست و غزال تامپسون که تشکیل گله‌های بی‌شکل می‌دهند، در مقابل شیر یا صیادهای دیگر دفاع متحده ندارند (کروک، ۱۹۷۲؛ شالر، ۱۹۷۲). اینان، برای فرار، به طور عمده به گریز بر قرآسا اتکا دارند. اما سم‌دارانی که گروههای کوچک مشخصی تشکیل می‌دهند که مرکب از یک یا چند حرم‌سرا یا سایر گروههای خویشاوندی است، در مقابل صیادان تهاجم بیشتری داشته و به طور متقابل به یکدیگر کمک می‌کنند. حرکت آنها گاه در الگوهای پیچیده‌ی خود به مانورهای نظامی شباهت دارد. یکی از برجسته‌ترین نمونه‌های مشهور آن، دفاع حاشیه‌ی گاو قطبی (*Ovibos moschatus*) در مقابل گرگ است. گاوهای بالغ تشکیل دایره‌ی می‌دهند که در آن سرها به طرف نیرون است، در حالی که گوساله‌ها به مرکز آن عقب نشته‌اند.

مانورهای دفاعی در نخستین‌های زمینی از این هم جالب‌تر است. این موضوع بخصوص در مورد واکنش معروف به «اویاشگری»^۱ درست است: اینان در حمله‌ی مشترک به صیادی که به تنهایی نمی‌توان از عهده‌اش برآمد، او را ناکارکار کرده و یا حداقل از آن حوالی دور می‌کنند، حتی اگر صیاد در گیر حمله به گروه نباشد (هارتلی، ۱۹۵۰). مثلاً گله‌ی بابون با دیدن یک پلنگ تاکسیدرمی شده نیز دچار تهاجم جنون‌آمیز می‌شود. نرهای چیره جینه‌زنان در پورش خود مرتباً در نوبتها کوتاه حمله و عقب‌نشینی می‌کنند و وقتی «صیاد» را بدون واکنش دیدند، با اطمینان بیشتر پایین‌تهی آن را با نیشهای خود می‌درند و در فاصله‌های کوتاه روی زمین می‌کشند. اندکی بعد سایر اعضای گروه نیز به حمله می‌پیوندند. درنهایت گروه آرام می‌شود و به راهش ادامه می‌دهد (دیوار، ۱۹۷۲). شامپانزه‌ها نیز نسبت به مدلها پلنگ واکنش مشابهی دارند.

اویاشگری در پرنده‌گان یک الگوی رفتاری شناخته شده است که به طور ناظم در طیف وسیعی از گروههای رده‌بندی آنها، از بعضی گونه‌های مرغ مگس و پری‌شاهرخ و گنجشک گرفته تا جی‌جاق، توکا، سک، سهره، تووی و دیگران، مشاهده می‌شود (آلتن، ۱۹۵۶). ظاهراً این رفتار در سایر گونه‌های مرغ مگس، پری‌شاهرخ، گنجشک و حداقل بعضی از قمریها وجود ندارد. حمله معمولاً متوجه پرنده‌گان شکارچی، بخصوص عقاب و جقد است که هرگاه به طور گذرا نیز وارد قلمرو یا منطقه‌ی خواب این پرنده‌گان کوچک شوند، روی می‌دهد. آواز اویاشگری بلند و زیر است و ناظر انسانی به راحتی می‌تواند آن را ردیابی کند. همانطور که مارلر (۱۹۵۹) اشاره کرده آواز اویاشگری در گونه‌های مختلف پرنده‌گان به شدت همگرایی یافته و در اکثر موارد به صورت کلیکهای ۱/۰، ثانیه‌ی یا کمتر با



شکل ۳-۱ دفاع توده‌ی در نوزاد جند - مگهای *Ascaloptyx furciger*. کرمینه‌ها در رویارویی با صیادهایی که از شاخه بالا می‌خزند، بهم چسبیده و رو به دشمن، سرها را بالا گرفته و آرواره‌هایشان را سریعاً و بی‌دریبی بهم فیجی می‌کنند.

مورد استفاده‌ی کرمینه‌های جوان جند - مگس واقع می‌شود. این تحملها چسبناک نبوده و جلوی حمله‌ی صیادان به کرمینه‌ها را نمی‌گیرند، اما در جنس *Ululodes* برخلاف *Ascaloptyx* کرمینه‌ها شدیداً مجمع هستند و دشمن بالقوه را با انبوی از آرواره‌های آماده‌ی گازگرفتن رویه‌رو می‌کنند (شکل ۱-۳). این واکنش تنها زمانی روی می‌دهد که *Ascaloptyx* با حشرات بزرگ‌روبرو شود والا در برخورد با حشرات کوچک نظیر مگس سرکه چنین نیست زیرا آنها را صید دانسته، به طور مسترد به آنها نزدیک شده و شکارشان می‌کند. تجربیات هنری نشان می‌دهد که صیادهایی نظیر مورچه قادر به غلبه بر این کرمینه‌ها هستند مشروط به اینکه آنها را تنها گیر بیاورند ولی دفاع توده‌ی در این کرمینه‌ها به نسبت مطمئن است.

رفتارهای همکارانه در بین گروه که عنصر اساسی در تبدیل یک تجمع به جامعه است، می‌تواند قابلیت دفاع را باز هم بهتر کند. به نظر می‌رسد که دفاع مشترک در بین زنورهای گروه زنور عسل یک عنصر اساسی در تکامل جوامع پیچیده نیز بوده است. این گروه با «تأثیر تولیدمثلی» که به معنی کاهش تولیدمثل فردی، همراه با افزایش اندازه‌ی گروه، است و جزئی از ماندگاری محسوب می‌شود، روبرو بوده که روند تکامل اجتماعی را در حشرات اجتماعی اولیه کُند یا معکوس می‌سازد. به گفته‌ی میچتر (۱۹۵۸) زنورهای گروه هالیکتید، از طریق بهبودبخشیدن به دفاع در مقابل بندپایان

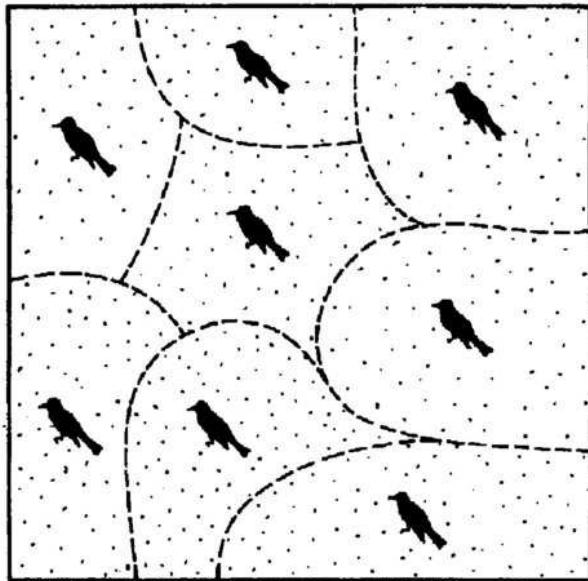
خود ملکه‌های بنیادگذار و همچنین کلنی‌های جوان حاوی کارگران واحدهای ضعیف‌تر) متعلق به همان گونه را به طور وسیع منهدم می‌کنند. مثلاً ملکه‌های تازه‌جفتگیری‌کرده در گونه‌ی *Formica fusca* در عبور از کنار سوراخ ورودی لانه‌گرفتار شده و کشته می‌شوند (دونیستورپ، ۱۹۱۵)؛ در صد بزرگی از ملکه‌های بنیادگذار کلنی در مورچه‌ی گوشتخوار استرالیایی (*Iridomyrmex detectus*) و گونه‌ی وارداتی مورچه‌ی آتشی یکسانی دارند، به صدای یکدیگر واکنش نشان داده و اوپاشگری حالت یک فعالیت تعاقنی به خود می‌گیرد.

بهبود در قابلیت رقابت
همان اینزارهایی که در تاریخین صیاد به کار می‌رفت، در شکست رقیب نیز می‌تواند به کار آید. دسته‌های گوزن شمالی^۱ که به سنتگهای نمک‌لیس نزدیک می‌شوند، صرفاً با اتخاذ وضعیت تهدید آمیز حضور جمعی، سایر حیوانات از جمله جوجه‌تیغی، استرگوزن و حتی گوزن شاخ‌پهن (موس) را دور می‌کنند (آلمن، ۱۹۵۶). ناظران رفتار سگ وحشی آفریقایی (*Lycaon pictus*) متوجه شده‌اند که رفتار هماهنگ گروه نه تنها برای گرفتن شکار بلکه برای حفظ آن از کفتار، درست بلاfaciale پس از کشتن، نیز ضرورت دارد. سگ وحشی و کفتار هریک به‌نوبه‌ی خود با دسته‌های شیر نیز رقابت می‌کنند.

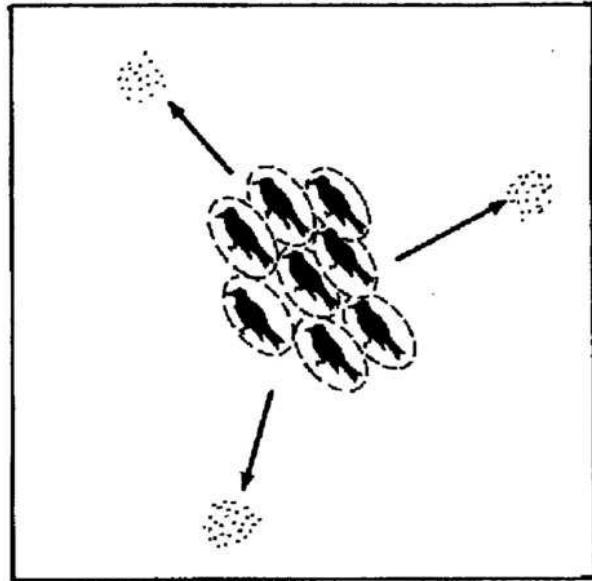
من خود در جای دیگر (ویلسون، ۱۹۷۱^۲) گروهی از گونه‌های سوسکهای نیمه‌اجتماعی را «استراتژیستهای ثروت‌جو» خوانده‌ام که برای بهره‌جستن از منابع غذایی که بسیار غنی و در عین حال پراکنده و زودگذر است، سازگاری یافته‌اند: سرگین (در مورد جنس *Platystethus* در خانواده‌ی *Staphylinidae* و *Passalidae*، *Scolytidae* و *Platypodidae*)، تنه‌های چوب مرده (در مورد خانواده‌های *Silphidae* در خانواده‌ی *Nicrophorus*)، افراد باکشف اینگونه منابع غذایی از اینکه غذا برای تأمین نوزادانشان بیش از حد فراوان است مطمئن می‌شوند، اما باستی دیگرانی را که در صدد بهره‌جویی از این ثروت بادآورده هستند نیز کنار بزند. رفتارهای قلمروطی در تمام این گروهها معمول است. گاه مثل مورد *Nicrophorus*، جنگ به چیرگی کامل یک جفت واحد بر آن جایگاه غذایی منجر می‌شود. لذا تصادفی نیست که نر و تاحدو دکتری ماده، در بسیاری از این گونه‌ها به شاخ و آرواره‌های سنگین مسلح‌اند. این قاعده‌ی کلی به سایر استراتژیستهای ثروت‌جویی که نیمه‌اجتماعی هم نیستند، از جمله *Ciidae*، *Lucanidae* و بسیاری از گونه‌های منفرد *Scarabaeidae* نیز گسترش می‌یابد. به‌همین دلایل مانند در نزدیکی جایگاه غذا و حفاظت از بچه‌ها نیز یک امتیاز آشکار است.

اقدام جمعی، در بین حشرات اجتماعی عالی‌تر، به عنوان عامل تعیین‌کننده در برخورد تهاجمی بین کلنی‌ها به حساب می‌آید. در بین مورچه‌ها به طور معمول می‌توان دید که چگونه کلنی‌های بزرگ با تهاجم

در مورد رقابت درون‌گونه‌یی انتظار می‌رود که عموماً گروهها بر افراد و گروههای بزرگتر بر کوچکتر چیره شوند. در تیجه هرجاکه رفتار درگیرد بایستی آن را نیروی انتخابی مهمی دانست که نه فقط به نفع رفتار اجتماعی بلکه به نفع گروههای بزرگتر نیز عمل می‌کند. لیستبرگ (۱۹۷۱) در مطالعاتش بر روی میمون رزووس (*Macaca mulatta*) در شمال هندوستان نمونه‌ی روشی از این رابطه را در جمعیت‌های محلی آزاد آن شان داده است. جمعیت به پنج دسته تقسیم شده بود که جولانگاه آنها با یکدیگر همپوشی داشت. لذا گاه بین آنها برخوردهایی صورت می‌گرفت. در برخوردهای تهاجم آمیز دوچانه‌یی که پیش می‌آمد تقریباً همواره گروه کوچکتر مجبور به عقب‌نشینی می‌شد. قاعده‌ای همین فشارهای انتخابی به نفع باندها و خلقه‌های اثلافی در درون جوامع نیز عمل می‌کنند. این پدیده معمولاً در گرگ و آن دسته از نخستین‌های نظر باشون و میمون رزووس که سلسه‌مارتب چیرگی نقش مهمی در سازمان اجتماعی آنها دارد، عمل می‌کند. بعبارت دیگر اثلاف در آن گروه از حیوانات مهاجم دیده می‌شود که هوشمندیشان در آن حد باشد که روابط همکارانه را به یاد بیاورند و از آن بهره بگیرند.



قلمروهای تغذیه



گله‌های تغذیه

شکل ۲-۳ اصل پرای گروهی هورن. اگر توزیع غذا در محیط کم و بیش بکسان بوده و بتوان از آن به طور اقتصادی دفاع کرد، کارآمدترین روش به لحاظ انرژی، آن است که قلمروها به طور انحصاری اشغال شوند، اما اگر غذابه صورت گله‌های غیرقابل پیش‌بینی باشد بهتر آن است که افراد قلمرو خود را به جایگاه خواب یا محل لانه محدود کرده و به صورت گروهی به چرا پردازند.

پرنده‌های گروه بهره می‌جویند. علاوه برای رسیدن به محل غذانیز کمترین انرژی را مصرف می‌کند. همانطور که هورن (۱۹۶۸) با تجزیه تحلیل هندسی زیای خود نشان داده، به لحاظ نظری عامل اصلی لانه‌سازی و خواهدین کلی وار آن است که منابع غذا از نظر زمان و مکان بسیار تغییرپذیرند؛ یعنی اینکه غذا بایستی به صورت گله‌ای نامنظم و غیرقابل پیش‌بینی در محیط ظاهر شده باشد. اگر غذا به صورت گله‌بی اما در برخی نقاط همواره فراهم است یا در فواصل قابل پیش‌بینی فراهم می‌شود، افراد صرفاً در نزدیکترین فاصله ممکن به آن خوابگاه خود را انتخاب می‌کنند و تک تک به سمت آن پر می‌کشند. اما اگر توزیع غذا در سراسر محیط یکنواخت و تراکمی بیش از آن است که جبران دفاع را بکند، افراد با تشکیل قلمروهای جداگانه دیگران را از آن می‌رانند (رک، به شکل ۲-۳). جنبه‌ی مهم این نوع زندگی کلی وار آن است که گروه به قدر کافی متراکم باشد که به عنوان یک پیکر کم و بیش واحد چرا کند. اصل هورن در مورد بسیاری از پرنده‌گان کلی زی، از توکا و پرستو تا حواریل، اکراس، نوک قاشقی و انواع پرنده‌گان دریایی، صدق می‌کند. مثلاً پرستوی دریایی یک نمونه‌ی اغراق‌آمیز از پرنده‌گان دریایی است که لانه به صورت مجتمع می‌سازد و در گروه از غذایی که به صورت گله‌های شدیداً غیرقابل پیش‌بینی است تغذیه می‌کند، چرا که غذایش ماهی‌های کوچک است که به صورت گله نزدیک به سطح اقیانوس حرکت می‌کنند.

در بین مهره‌داران یکی از قوی‌ترین فرم‌های چرای همکارانه در پستاندارانی تکامل یافته که به صورت باند و گروه به شکار می‌پردازند. این رفتار به آنان امکان گرفتن شکارهایی را می‌دهد که در غیراین صورت

بهبود در کارایی تغذیه

رفار اجتماعی علاوه بر اینکه مانع از تبدیل شدن فرد به انرژی و طعمه برای صیاد می‌شود، خود می‌تواند در تبدیل دیگران به انرژی کمک کند. دو دسته‌ی عده از انواع تغذیه‌ی اجتماعی را می‌توان بر شمرد: چرای تقلیدی و چرای همکارانه. در چرای تقلیدی حیوان صرفاً به جایی می‌رود که گروه رفته و آن می‌خورد که گروه می‌خورد؛ مثل مورد گله‌ماهی و دسته‌ی پرنده. اطلاعات و کارایی چنین مجموعه‌یی از خذاخوردن از تعداد مشابه ولی مستقل از هم آنها فراتر می‌رود، اما محصول فرعی آعمال اساساً خودخواهانه‌یی است که هر فرد گروه در پیش می‌گیرد. در چرای همکارانه، حداقل به طور موقت، معیارهایی از خویش‌تباری فداکارانه وجود دارد. رفتار اعضای گروه اغلب متفاوت از هم بوده و شیوه‌های ارتباطات نوحاً پیچیده است. برخی از پیشرفت‌های ترین جوامع و از جمله احتمالاً انسان اولیه، بر استراتژی شکار همکارانه متکی‌اند. در واقع کیفیاتی را که به طور حتی با رفتارهای اجتماعی پیشرفت‌های تداعی می‌کنیم، یعنی فداکاری، تمایز اعضای گروه و یکپارچگی اعضای گروه از طریق ارتباطات، همانهایی است که در یک‌رونده معمول و مشخص، با تکامل خودچرای همکارانه را می‌سر می‌کنند. تغذیه‌ی جمعی پرنده‌گان یکی از مشخص‌ترین موارد چرای تقلیدی است. گله‌های عظیم سار در دره‌ی مرکزی کالیفرنیا خوابگاه را ترک می‌گویند و در یک خط مستقیم تا منبع غذا که گاه تا ۸۰ کیلومتر فاصله دارد، پرواز می‌کنند. فاصله‌ی پرواز در زمستان که غذا کمیاب‌تر است، طولانی‌تر می‌شود (هایلتون III و گلبرت، ۱۹۶۹). هر سار با تعقیب گله بیشترین بخت یافتن غذای کافی در هر روز را دارد، زیرا از تجربیات با تجربه‌ترین

جلب‌کننده‌ی بسیار نیرومندی باشد. من در ۱۹۵۹ نشان دادم که، با استفاده از فرمون استخراجی فقط از یک مورچه‌ی آتشی و ایجاد یک رد مصنوعی، چگونه می‌توان یک فرآیند کامل در خواست کسک را به راه انداخت. چنین ردی می‌تواند دهها مورچه را از فاصله‌ی یک متر یا بیشتر به تعقیب وادرد.

رقص شکم‌جنبان^۱ در زنبور عسل را به یک معنی بایستی عالی ترین مرتبه‌ی ارتباطات چرایی دانست زیرا در آن، پیش از ترک لانه و شروع سفر، از ارتباطات نمادین برای هدایت کارگران به سمت هدف استفاده می‌شود. بعلاوه این روش در فواصلی عمل می‌کند که از نظر فاصله هیچ نوع ارتباطات حیوانی شناخته شده‌ی دیگر، احتمالاً به جز آواز نهنگ، به آن نمی‌رسد. رقص شکم‌جنبان در فصل ۸ و در چارچوب دیگری به تفصیل تشریح خواهد شد.

نفوذ در یک عرصه‌ی سازشی جدید
گاه یک تدبیر اجتماعی به گونه امکان می‌دهد که وارد یک زیستگاه جدید شود و یا حتی یک شیوه‌ی کاملاً جدید زندگی را در پیش بگیرد. یک مورد آن را در سوسک استافیلینید *Bledius spectabilis* دید که نویعی درخوردارند. این تغییر به گونه امکان داده تا در یکی از دشوارترین محیط‌های زیست شناخته شده برای حشرات، یعنی منطقه‌ی کشنده‌گذران کرده و از شوری اروپا، نفوذ کند. در اینجا سوسک بایستی از جلبکها گذران کرده و از شوری بسیار شدید و کمبود ادواری اکسیژن صدمه‌ی فراوان بییند. ماده در لانه‌ی تولید مثالی اش تونلهایی می‌کند که به طرز غیرعادی گشاد است. تهیه‌ی این تونلهای با حرکات کشنده آب و فعالیتهای حفاری ماده است. اگر ماده را خارج کنیم، تخمها و بچه‌هایش به‌زودی از ققدان اکسیژن می‌میرند. بعلاوه ماده تخمهای و کرمینه‌هایش را در مقابل مهاجمین نیز حفظ می‌کند و گاه گاه برای تغذیه از جلبکها در خارج می‌چرد (برو لارسون، ۱۹۵۲).

افزایش کارایی تولید مثالی

دسته‌های انبو جفتگیری را که در زمره‌ی چشمگیرترین پدیده‌های نمایشی در عالم حشرات هستند، در انواع بسیار متنوعی از گونه‌های متعلق به گروههای همچون نیمروزه‌ها، زنجره‌ها، بال‌توربهای کونیوپتریجید، پشه‌ها و سایر مگس‌های نماتوسر، زنبورهای برآکونید، موریانه‌ها و مورچه‌ها می‌توان دید. این گردهایی‌ها معمولاً در دوره‌ی کرتاهی از ساعات معین روز یا شب صورت می‌گیرد و وظیفه‌ی اصلی اش گردآوردن دو جنس برای نمایش‌های معاشقه و جفتگیری است. موریانه‌ها و مورچه‌ها به صورت ابری تنک هوا را از افراد خود پُر می‌کنند که جفتگیری آنها یا درحال پرواز و یا پس از افتدن به زمین است. مگس‌های نماتوسر، مگس‌های رقص و بعضی از

صیدشان دشوار، اگرنه غیرممکن می‌بود. مثلاً موری (۱۹۶۶) در مطالعات پیشگامانه‌اش بر روی گرگ در پارک ملی کوه مک‌کینلی دریافت که این گرگ شتخار تنها با دشواری از عهده‌ی شکار اصلیش، یعنی گوسفند وحشی دال برمی‌آید. گلّه‌ی گرگ در هر روز معمولاً از یک دسته‌ی شکار به دیگری رفت و آمد می‌کند تا افراد پیر و مریض را بجاید یا آنها را که در جای نامناسبی هستند، غافلگیر کند. یک گرگ تنها فقط با دشواری بسیار ممکن است یک گوسفند سالم را در زمین شیب‌دار به دام اندازد، زیرا گوسفند با پیشی‌گرفتن از او، در حرکت رو به بالا در شب، فاصله‌اش را به آسانی زیاد می‌کند. شکار دو یا سه گرگ باهم با موقتی بیشتری همراه است، زیرا اینان می‌توانند، با مانور دادن، گوسفند را به سرشاری هدایت کنند و یا او را به زمین هموار بکشانند که در هر دو صورت امتیاز با آنهاست. در مواردی که گرگ به شکار گوزن شاخ پهن (موس) می‌پردازد، مثل مورد پارک ملی آبل رویال در میشیگان، شکار همکارانه هم برای به دام انداختن و هم از پادر آوردن صید ضرورت دارد (میچ، ۱۹۷۰).

سگ وحشی آفریقایی (*Lycaon pictus*) از همه‌ی سگسانان اجتماعی‌تر است. این حیوان نسبتاً کوچک برای شکار سدم داران بزرگ دشتهای آفریقا، از جمله غزال، گورخر و ویلدریست تخصص فوق العاده‌ی یافته است. باند، تحت رهبری یک عضو گروه، یک حیوان مشخص را تحت نظر می‌گیرد و در یک دوامن مرگبار او را تعقیب می‌کند. اینان هدف خود را گاه از میان جمع شلوغ سایر سدم دارانی که به تماشا ایستاده یا اندکی پراکنده شده، بی‌وقفه تعقیب می‌کنند. سگ وحشی معمولاً در کمین صیدش در دشت نمی‌نشیند، گرچه گاه از پوشش برای نزدیکتر شدن به آن استفاده می‌کند. استس و گودارد (۱۹۶۷) شاهد دسته‌ی بودند که از یک پشته‌ی کمارتفاع کورکورانه بالا می‌دوید به این امید که در سوی دیگر پشته حیواناتی را غافلگیر کند که در این مورد حاصلی نداشت. صید در حال گریز غالباً با چرخشی برمی‌گردد و این تاکتیکی است که در متزلزل کردن تعقیب گر تهیه می‌نماید. اما این مانور در برابر باند سگ وحشی مرگبار است، زیرا سگهای پشت سر رهبر، صرفاً با انحراف دادن به مسیر خود، صید را در حلقه‌ی به دام می‌اندازند و وقتی او را گرفتند به سرعت از همه‌طرف می‌کشند و تکه‌تکه اش می‌کنند.

یک شیوه‌ی ظریف تر چرای همکارانه را در مورچه‌ها می‌توان دید که کارگران از یک سیستم رد بور برای تعقیب غذا استفاده می‌کنند. مورد مورچه‌های آتشی جنس *Solenopsis* که به خوبی تجزیه تحلیل شده، می‌تواند در حکم یک سرمشق باشد. وقتی یک کارگر *Solenopsis invicta* تکه‌غذایی می‌یابد که از عهده‌ی حملش بر نمی‌آید، به آرامی راه خانه را در پیش می‌گیرد و در نوبتهاي پی در پی نیش خود را طوری بیرون می‌آورد که نوک آن به نرمی بر سطح زمین کشیده شود. با کشیده شدن نیش به زمین نوعی فرمون از غده‌ی دُفُر که اندام بسیار ریزی نزدیک قسمت عقی شکم است، جریان می‌یابد. هر کارگر فقط کسر بسیار کوچکی از یک نانوگرم از این ماده‌ی رد را در هر زمان با خود دارد و لذا فرمون بایستی

بیش از آن بی انگیزه و گم کرده راه بودند که خود را به دریا بکشانند. وقتی نوزادان در دسته های دو تایی از تخم درآمدند، نسبت خروج به جهلا ک پشتها به طرز مشخصی (حدود ۸۴ درصد) بالا بود و سفر به سمت آب نیز به شیوه عادی صورت گرفت. گروههای چهارتایی یا بیشتر به خروج کامل موفق شدند. مشاهدات فرآیند از ورای لانه که یک جانش با شیشه ساخته شده بود، نشان داد که خروج در گرو فعالیت گروهی است. اولین نوزادی که به دنیا می آید، فوراً شروع به حفاری نمی کند بلکه بی حرکت می ماند تا دیگران نیز سر از تخم درآورند. بازشدن هر تخم به فضای کار اضافه می کند زیرا نوزاد و پوسته خردشده اش کمتر از تخم سالم جا می گیرند. لذا حفاری از طریق تقسیم کار پیش می رود. نوزادهای بالا، با حفاری و لولیدن نسبتاً ناهمانگ، سقف لانه را می خراشند. آنها که در اطراف هستند زیر دیواره ها را خالی می کنند و نوزادهای کف، با لگدمال کردن کف، شنهای را که از بالا ریخته فشرده می سازند و به این ترتیب کل توده افراد به تدریج به طرف سطح و بالا می آیند.

بهبود در پایداری جمعیت

رفتار اجتماعی در تحت بسیاری از شرایط خاص بر پایداری جمعیت می افزاید. بخصوص به عنوان ضربه گیر، تشهای محیطی را جذب و کاهش جمعیت را گند می کند، یا به عنوان یک وسیله کنترل منابع از افزایش جمعیت می شود و یا هردو. نتیجه اولیه این وضع کاهش نوسانات جمعیت حول یک سطح ثابت قابل پیش بینی است. یک نتیجه ثانویه چنین تنظیمی آن است که در یک دوره زمانی مشخص احتمال انقراض این جمعیت را در مقایسه با جمعیت مشابه بدون کنترل، اضافه می کند. به عبارت دیگر جمعیتی که تنظیم شده باشد، عمر درازتری دارد. آیا بقای طولانی تر جمعیت واقعاً به نفع فردی از آن تمام می شود که عمرش چندین مرتبه اعدی کوتاه تر از جمعیت است؟ یا اینکه تنظیم صرفاً در سطح جمعیت صورت گرفته و ارتباطی با شایستگی فرد ندارد؟ احتمال سوم نیز آن است که پایداری جمعیت یک پدیده ضمنی بوده که به صورت محصول فرعی انتخاب فردی ظاهر شده و به خودی خود هیچ ارزش سازشی مستقیمی نداشته است.

تجویه های مختلف مربوط به رابطه بین سازمان اجتماعی و تنظیم جمعیت را در فصلهای ۴ و ۵ بیشتر بررسی خواهیم کرد. در اینجا فقط کافی است که صرفاً به چگونگی این رابطه اشاره بی داشته باشیم. قلمرو^۳ عبارت از منطقه بی است که حیوان بیگانه ها را از آن دور می دارد. آن دسته از اعضای جمعیت که قلمروی نیافتند، به تهایی یا به صورت گروهی در زیستگاههای نامناسب تر پرسه می زنند و در تیجه مرگ و میر نسبتاً بیشتری دارند. اینان در حکم اضافاتی هستند که به سرعت تخلیه می شود. نظر به

گونه های مورچه در شکل توده های انبو به فراز عوارض مشخص، نظری یک درختچه، درخت یا قطعه زمینی لخت، گرد می آیند. به یک احتمال اثبات نشده این نوع رفتار پرواز توده بی برای گونه های نادر و آنها بی که زمان بهینه جفتگیری در محیط آنها غیرقابل پیش بینی است، بیش از همه سودمند است. مثلاً ملکه های تازه جفتگیری کرده مورچه ها و زوجهای سلطنتی موریانه ها برای کنند اولین حجره لانه و پرورش اولین دسته کارگران خود نیازمند حفاری در خاک نرم و مرتبط اند. اولین پرواز سینگین که به دنبال دوره طولانی خشکی آمد باشد، صورت می گیرد. وظیفه دیگر این گونه پروازها، پیشبرد بروون گشنی^۱ است. اگر افراد گونه های کمیاب، به جای آنکه با پرواز به فواصل نسبتاً دور و الحاق به توده در حال پرواز، در واکنش به رویدادهای ریزاقليم^۲ محلی محیط بلا واسطه خود و بلا فاصله پس از خروج از لانه، اقدام به جفتگیری می کرند، مقدار درون گشنی به مراتب بیشتر می بود.

افزایش بقا به هنگام تولد

گونه های در حال تکامل حیوانات در شکل دهی به فرآیند تولد خویش با دو گزینه رو به رویند. آنها می توانند، پس از تشکیل تخم، وقت خود را در تغیریخ آن، پرورش نوزادها و یا کمک به جنین در طی فرآیند تکوین و زایمان صرف کنند، یا اینکه با کنار گذاشتن این روش های پرمشقت صرفماً مسکن است تخمها را بگذارند و به این قمار دست بزنند که نوزادها خود بیرون آمده و زنده خواهند ماند. ریسک اصلی در هردو گزینه از جانب صیادان است. حیواناتی که، با گذاشتن ساده تخم، گزینه ای صورت می دهند. تکیکهای این کار شامل دفن عمیق آنها در خاک، فروکردن در شکافها، قراردادن آنها در رأس پایه های مخصوصی که ساخته اند، و پوشاندن با ترشحاتی است که به صورت یک پوسته سفت اضافی درمی آید. این تدابیر بخت بقای جنین را افزایش می دهد اما خروج نوزادها و پا گذاشتن آنها به دنیای خارج را دشوار تر می کند.

لاک پشت سبز (*Chelonia myda*) یکی از گونه هایی است که رفتار گروهی نوزادها بقای فرد را افزایش می دهد. ماده هر ۲ تا ۳ سال یک بار به ساحل محل تولدش بازمی گردد تا بین ۵۰۰ تا ۱۰۰۰ تخم بگذارد. تمامی این رقم در حداقل ۱۵ نوبت و در دسته تخمها حدود صد تایی گذاشته می شود. هر دسته تخم در سوراخ فلاسک مانند عمیقی که ماده حفر کرده، گذاشته می شود و سپس او آنها را باش دفن می کند. آرچی کار و همکارانش در تماشای این فرآیند به این تصور رسیدند که کوشش دسته جمعی نوزادها شرط لازم برای فرار از این لانه هاست. آنان برای آزمودن نظر خود دسته تخمها را درآورده و دوباره به صورت دسته های یک تا ده تایی دفن کردند. از ۲۳ نوزادی که به صورت تنها دفن مجدد شده بود، فقط شش تا، یعنی ۲۷ درصد، خود را به سطح کشاندند و آنها بی که بیرون آمده بودند نیز

1. outcrossing
3. territory

2. microclimate

آسیب پذیرند. اگر یک پلاتاریای تنها را در یک تراکم حاشیه‌ی کلوژید نفره در حجم ۱۰ سانتی‌مترمکعب آب نگهداریم، ظرف ده ساعت شروع انحطاط سر را در آن مشاهده می‌کنیم. اما یک دسته‌ی دوتایی از کرمها در همان تراکم آلاینده و همان حجم آب حداقل ۳۶ ساعت دوام می‌آورند بدون آنکه هیچ تأثیر بیرونی مشهود باشد. مقاومت بیشتر گروه مرده‌ن آن است که هر کرم باید مقدار کمتری از ماده‌ی سمی را از محیط پیرامون بلاواسطه‌ی خودش بگیرد تا تراکم سه به پایین‌تر از آستانه‌ی کشندگی بررسد. وقتی یک کرم پنهان توربلاریای دریابی از گونه‌ی *Procerodes wheatlaudi* را در آب شیرین قرار می‌دهیم، به زودی می‌میرد و از هم پاشیده می‌شود، حال آنکه گروه آنها به مدت طولانی تری و گاه نامحدود زنده می‌مانند. علت آن بالاترین میزان انتشار کلسم در گروه، خواه از افراد سالم و خواه از تلاشی پیکر بخت برگشتگانی است که زودتر از بقیه مرده‌اند. لذا گروه به مدت کمتری در معرض شرایط خطرناک هیپرتوئیک (کمی فشار اسمزی لازم) قرار دارد.

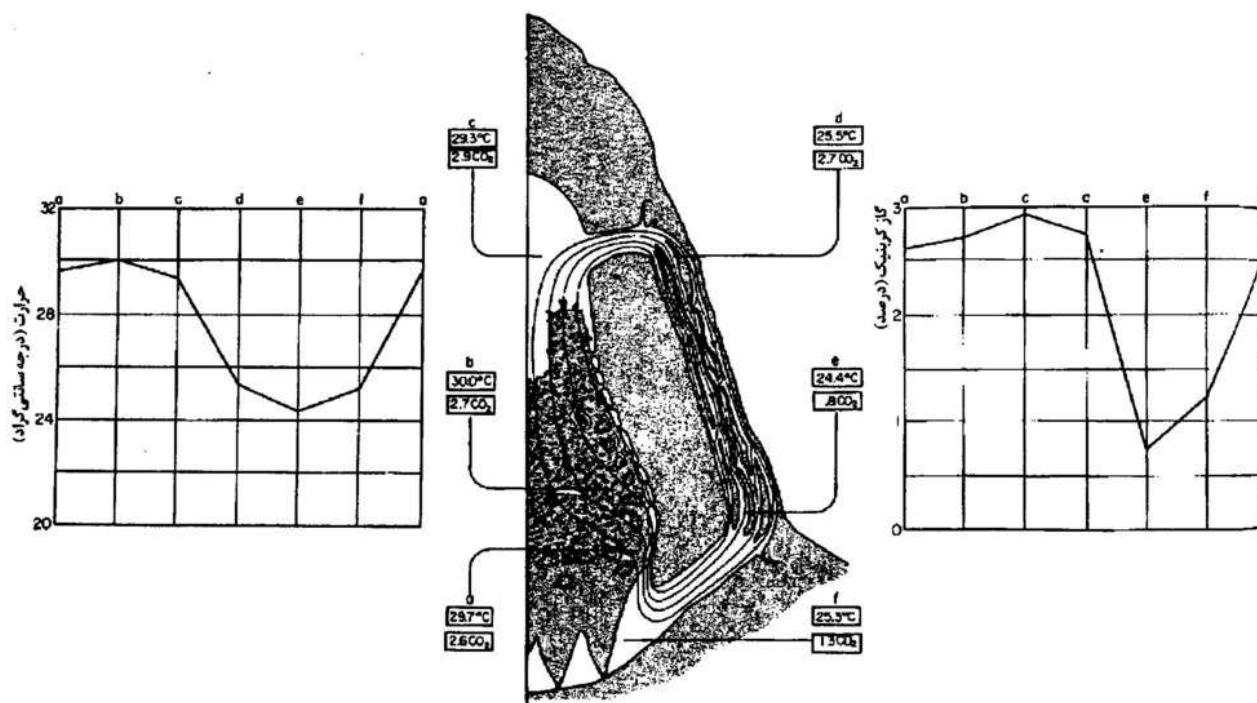
آشکارترین جلوه‌های طراحی سازشی کنترل محیط را در حشرات اجتماعی می‌توان دید. به عنوان یکی از نهایی‌ترین موارد شناخته شده‌ی آن معماری پیچیده‌ی لانه‌های بزرگ موریانه‌های پرورش دهنده‌ی قارچ را داریم که به عنوان یک ماشین تهیه‌ی مطبوع عمل می‌کند. اصول اولیه‌ی آن در شکل ۳-۳ به نمایش درآمده است.

اینکه تعداد قلمروها از یک سال به دیگری نسبتاً ثابت است، لذا جمعیت نیز به پیروی از آن ثابت می‌ماند.

تغییر در محیط

سازگاری نهایی همانا دستکاری در محیط فیزیکی است. اگر کنترل محیط به طور کامل شدنی بود، بقای نامحدود گونه‌ی تضمین می‌شد زیرا ساختار ژنتیکی بالاخره می‌توانست بدقت با شرایط مطلوب جفت و جور شود و از شرایط اضطراری بالهوسی که بقاپی را به خطر می‌اندازد، رها گردد. هیچ گونه‌یی، حتی انسان، موفق به کنترل کامل محیط نشده است. در عین حال تمام سازگاریها به مفهوم کمتری، موجب تغییر در محیط به طریقی می‌شوند که برای فرد مطلوب باشد. سازگاریهای اجتماعی، به کمک قدرت و پیچیدگی بالای خود، به بالاترین حد تغییر محیط دست یافته‌اند.

در سطح ابتدایی، تجمعهای حیوانی محیط فیزیکی خود را طوری تغییر می‌دهند که وسعت در مقایسه با افراد تها، به طرز نامتناسبی نه تنها زیاد که گاه حتی کیفیتاً به راههای جدیدی است. این تأثیر عمومی را بoven، در زوینا و علی در دهه‌های ۱۹۲۰ و ۱۹۳۰ به تفصیل معلوم داشته‌اند (علی، ۱۹۳۱، ۱۹۳۸). دو مثال زیر در مورد کرمها پنهان را در نظر بگیرید. مثلاً *Planaria dorotocephala* نیز، مثل بسیاری دیگر از پرتویستها و بی‌مهرگان کوچک، نسبت به وجود مواد معلق و فلزات سنجین در آب بسیار



شکل ۳-۳. جریان‌ها و تنظیم ریز - اقلیم در لانه موریانه‌ی قارچ پور آفریقایی *Macrotermes bellicosus* در اینجا نیمی از برش طولی لانه به نمایش درآمده. در هر یک از موقعیتها اشاره شده دما در مستطیل بالا (به سانتی‌گراد) و در صد گازکربنیک در مستطیل پایین آمده است. همچنان‌که هوا در قسمت مرکزی لانه (a,b) از گرمای سوخت و ساز این کلیه عظمی گرم می‌شود، از طریق جابجایی، به محفظه‌ی بزرگ بالایی (c) صعود و سپس به شبکه‌ی مسطحی از محفظه‌های مولتبه (d) که در مجاورت دیوار خارجی لانه است، وارد می‌شود. هوا در محفظه‌های خارجی خشک و نازه می‌گردد و اکنون به گذرگاههای زیرین لانه، زیر قسمت مرکزی (e,f) فرود می‌آید. نمودارهای دو طرف شکل چگونگی تغییرات دما و گازکربنیک را می‌فرآیند تهیه نشان می‌دهند. این تغییرات در اثر انتشار گازها و تشعیش حرارت از ورای دیوارهای نازک و خشک پشته صورت می‌گیرد.

پارگشتن پذیری در تکامل اجتماعی

میچر (۱۹۶۹) مترجمه روند احتمالی معکوس در زنیورهای هالیکتین که زندگی اجتماعی بدوي دارند، نیز شده است. محتمل ترین نیروی انتخابی که از مطالعات صحرایی زنیورهای هالیکتین معلوم شده، کاهش فشار از جانب انگلهای لانه، نظری واسپهای متیلید بوده است. مورد دوم از مهره‌داران است. در پررنده‌های بافندۀ پلوسین، همچون اکثر گروههای گنجشکسان دیگر، گونه‌هایی که در جنگل لانه ساخته و عمدتاً از حشرات تغذیه می‌کنند، عادت زندگی انفرادی یا، حداقل، قلمروطلبی دارند. به عقیده‌ی کروک (۱۹۶۴) تکامل این گونه‌ها از سایر پلوسین‌های دانه‌خواری بوده که در ساوان زیسته و (مثل بسیاری گروههای گنجشکسان مشابه تخصصی) لانه در گروههای کلني می‌سازند و گاه کلنیهای آنها بسیار بزرگ است.

اکنون دو قاعده‌ی کلی آشکار شده که در فصلهای بعد به تقویت آنها خواهیم پرداخت: یکی وابستگی نهایی موارد خاص تکامل اجتماعی به یک یا تعداد نسبتاً محدودی از عوامل زیستمحیطی خودبیشه، و دیگری وجود عوامل ضداجتماعی که بروز آن نیز وضعیتی محدود و غیرقابل پیش‌بینی دارد. اگر پس از آنکه تکامل اجتماعی شروع شده فشارهای ضداجتماعی چیره شود، به لحاظ نظری امکان دارد که گونه‌ی اجتماعی به حالت پست‌تری از زندگی اجتماعی و حتی شرایط انفرادی بازگردد. حداقل دو مورد از این وضع مطرح شده است. میچر (۱۹۶۴b، ۱۹۶۵) ملاحظه کرده که زنیورهای آلدایپین متعلق به جنس *Exoneurella* اندکی از وضعیت کامل اجتماعی پایین‌ترند، زیرا پراکنش ماده‌ها از لانه قبل از آن است که دخترانشان نیز به آنها بپیوندند. ظاهرآ این شرایط از رفتاری مشتق شده که هنوز هم در یک جنس خویشاوند نزدیک آنها

اصول مرتبط با زیست‌شناسی جمعیت

لوكوس واحد به ترتیب p و q باشد و این دو در یک جمعیت مندلی واقع شده باشند که تولید مثل جنسی در آن تصادفی صورت بگیرد، در آن صورت بنا به تعریف $1 = p + q$ ؛ و بسامد ژنتیکی دیپلوئیدی را می‌توان به صورت معادله‌ی دو جمله‌ی زیر نوشت:

$$(p + q)^2 = 1$$

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

که در آن p^2 بسامد افراد $a_1 a_1$ (افراد جور تخم a_1)، $2pq$ بسامد افراد $a_1 a_2$ (ناجور تخمها) و q^2 بسامد افراد $a_2 a_2$ (جور تخمها a_2) است. همین نتیجه را که به قانون هارדי - واینبرگ نیز موسوم است، به لحاظ حسی نیز می‌توان با توجه به یک نکته، بروشنى ديد و آن اینکه اگر تولید مثل تصادفی باشد، احتمال داشتن یک فرد $a_1 a_1$ مساوی است با حاصل ضرب بسامدهای اسپرم حاوی a_1 و تخمک حاوی a_2 یا $p \times p = p^2$. به همین ترتیب بسامد افراد $a_2 a_2$ باستی $q^2 = q \times q$ باشد؛ و ناجور تخمها نیز در ترکیب p اسپرم با q تخمک (ایجاد افراد $a_1 a_2$) با مجموع $2pq$ به دست می‌آیند. این نتایج برای نسل‌اندرنس ادامه دارد. لذا تولید مثل جنسی به فرد امکان می‌دهد که تنوعی از فرزندان به وجود آورد که ژنتیک همه‌ی آنها مشابه با خود او و در عین حال متفاوت از آن باشند. با این وجود فرآیند مربوطه بسامد ژنها را تغییر نمی‌دهد؛ یعنی موجب تکامل نمی‌شود. تکامل خرد یا ریز تکامل، یعنی تکامل در مختصات ترین و ابتدائی ترین انواع آن، شامل تغییرات در بسامد ژنهاست. این تکامل را یک یا ترکیبی از پنج عامل زیر سبب می‌شود: فشار موتاسیونی، انحراف تفکیکی^۱ (رانش میوزی)، رانش ژنتیکی، سیلان ژن و انتخاب. اکنون به تشریح مختصات هریک می‌پردازیم.

۱. فشار موتاسیونی. افزایش آلل a_1 به هزینه‌ی a_2 به دلیل این واقعیت که میزان جهش a_2 به a_1 بیش از a_1 به a_2 است. از آنچه که میزان جهش یا موتاسیون اغلب حدود ۱۰ در فرد (یا سلول) در هر نسل یا کمتر از آن است، فشار موتاسیونی با نیروهای تکاملی دیگر که معمولاً بسامد ژنی را چندین مرتبه‌ی عددی بیش از آن تغییر می‌دهند، رقابت ندارد.

۲. انحراف تفکیکی. نمایندگی نابرابر a_1 و a_2 در تولید اولیه‌ی گاماتها

آگوست وایزن در ۱۸۸۶ حکم محوری زیست‌شناسی تکاملی را بدینگونه به کتابیه بیان می‌دارد:

واقعیتی است که این سرزمین کاملاً ناشناخته نیست و اگر اشتباه نکرده باشم چارلز داروین اول کسی بود در عصر ما که نظریه‌ی نسب را که دیری از پاد رفته بود، از نو زنده کرد. او پیشایش طرحی از آن را ترسیم نمود که می‌تواند به عنوان مبنای تئیه‌ی نقشه‌ی کامل این قلمرو قرار بگیرد، هرچند که شاید جزئیات بسیاری به آن اضافه و بسیاری دیگر نیز از آن کسر گردد. داروین با بیان اصل انتخاب طبیعی راهی را نشان می‌دهد که، برای رسیدن به این سرزمین ناشناخته، پیومن آن ضرورت است.

شاید تاریخ موضوع نظریه‌ی سوسیوبیولوژی را به عنوان آخرین مکتب باقی‌مانده در «سرزمین ناشناخته» بداند، در فراسوی راهی که داروین در اصل انواع ترسیم نموده بود. در سه فصل اول این کتاب مروری بر اصول مقدماتی و شیوه‌ی استدلال سوسیوبیولوژی صورت گرفت. حال به سطح عمیق‌تری از تجزیه تحلیل می‌پردازیم که درنهایت برپایه‌ی انتخاب طبیعی استوار است. هدف نهایی همانا قیاس اوزان^۲ یا ترکیب نسبتها در تکامل اجتماعی است. این قیاس اوزان، پس از کامل شدن، شامل مجموعه‌ی به هم‌بسته‌ی از مدلها خواهد بود که پیش‌بینی کمی کیفیات سازمان اجتماعی - اندازه‌ی گروه، ترکیب سنی، شیوه‌ی سازماندهی شامل ارتباطات، تقسیم کار و بودجه‌ی زمانی - را با بهره‌گیری از یافته‌های مربوط به محركهای اصلی تکامل اجتماعی که در فصل ۳ مورد بحث قرار گرفت، می‌ستر می‌سازد. در این فصل مروری بر مفاهیم مهم امروزی زیست‌شناسی نظری جمعیت می‌کنیم که نحوه‌ی تنظیم و مثالهای آن به گونه‌ی انتخاب شده که بر کاربرد آن در سوسیوبیولوژی تأکید ورزد. در این خلاصه فرض بر آن است که خوانندگان از مقدمات نظریه‌ی تکاملی و ژنتیک در سطح درسهای مقدماتی زیست‌شناسی آگاهی دارند. بعلاوه آشنای با ریاضیات در حد مقدمات نظریه‌ی احتمالات و جبر نیز ضروری است.

تکامل خرد^۳

فرآیند تولید مثل جنسی در هر نسل موجب پیدایش ژنتیکی جدید می‌شود، اما این به خودی خود علت تکامل نیست؛ به عبارت دقیقتر، تولید مثل جنسی ترکیهای ژنی جدید خلق می‌کند اما بسامدهای ژنی را تغییر نمی‌دهد. در ساده‌ترین شکل ممکن اگر بسامد دو آلل a_1 و a_2 در یک

1. stoichiometry

2. Microevolution

3. segregation distortion

غیرمعمولتر و کمیاب‌تر است، اما تأثیر شدیدتری در ازای هر نسل دارد، زیرا تفاوت‌های ژنی که معمولاً دو گونه را از هم جدا می‌کند، بزرگ‌تر است. سیلان ژن، گذشته از انتخاب، سریع‌ترین راهی است که بسامد ژنی از طریق آن تغییر می‌کند.

۵. انتخاب. تغییر بسامد نسبی ژنوتیپها به دلیل تفاوت فنوتیپهای آنها در دستیابی به نمایندگی بیشتر در نسل بعد. انتخاب، خواه مصنوعی باشد و بهاراده‌ی انسان بر روی جمعیت‌ها عمل شود و خواه طبیعی که در همه‌جا بیرون از حیطه‌ی خود آگاه انسان صورت می‌گیرد، در هر صورت به مراتب مهمترین نیروی مؤثر در تکامل بوده و تنها نیرویی است که ترکیبی‌های خاص ژنی را در طی زمانهای طولانی برپا نگه می‌دارد. تغییر در بسامد یک ژنوتیپ خاص ناشی از علل مختلف است: قابلیت‌های متفاوت در رقابت مستقیم با سایر ژنوتیپها؛ بقای افتراقی تحت تأثیر انگلها؛ صیادان و تغییرات محیط فیزیکی؛ قابلیت تولید مثلی متغیر؛ استعداد متغیر در نفوذ به زیستگاهها و غیره. تولید یک جور برتر در یک یا همه‌ی این دسته‌ها به معنی سازگاری است. تدابیر سازگاری، همراه با ثبات ژنتیکی در شرایط محیط ثابت به‌اضافه‌ی قابلیت ایجاد ژنوتیپهای جدید به منظور تطابق با محیط‌های متغیر و نوسان‌دار را عنصر شایستگی^۳ می‌دانیم (تودای، ۱۹۵۳).

انتخاب طبیعی صرفاً یعنی اینکه یک ژنوتیپ سریع‌تر از دیگران اضافه شود. از این نظر رشد مطلق معنایی ندارد. تمام ژنوتیپها ممکن است در مفهوم مطلق، در حال افزایش یا کاهش باشند و در عین حال در کاهش یا افزایش نسبی خود با یکدیگر فرق کنند. انتخاب طبیعی با عمل بر روی نوظهورهای ژنتیکی که با موتاسیون حاصل آمده، در حکم عاملی است که تقریباً تمام خصوصیات گونه را شکل می‌دهد.

یک نیروی انتخاب‌گر ممکن است بر روی تغییرات جمعیت به چندین شیوه‌ی بسیار متفاوت عمل کند. الگوهای اصلی تضمین‌کننده‌ی آن در شکل ۱ - ۴ به نمایش درآمده است. در این دیاگرامها تغییرات فنوتیپی به صورت توزیع نرمال روی محور افقی و بسامدهای افراد روی محور عمودی آمده است. توزیعهای نرمال در بین صفات پیوسته همچون اندازه، زمان بلوغ و کیفیات ذهنی، معمول است اما یک قاعده‌ی عام نیست. انتخاب ثبیت‌گر^۴ که گاه انتخاب بهینه‌گر^۵ نیز خوانده می‌شود، شامل حذف نامناسب نهایتها یا کرانه‌است که در پی آن واریانس کاهش می‌یابد؛ همانطور که در زوج راست دیاگرامها آمده، توزیع «دامشن» را جمع می‌کند. این الگوی انتخاب در تمام جمعیتها روی می‌دهد. واریانس در هر نسل از طریق فشار موتاسیون، نوترکیبی و همچنین احتمالاً از طریق سیلان ژن توسط ورود مهاجرین اضافه می‌شود. انتخاب ثبیت‌گر همواره واریانس را حول یک «ترم» یا هنجار بهینه که با شرایط محیط محلی بهترین سازگاری را داشته باشد، کم

توسط افراد ناجور تخم. انحراف تفکیکی معروف به رانش میوزی، ممکن است به علت تأثیرهای مکانیکی در تقسیمهای سلوی گامتوئنر باشد که در آن فرآیند تولید گامتهای کامل به نفع یک آلل یا دیگری تمام می‌شود. البته تشخیص این فرآیند از انتخاب گامتی^۱ که یک فرم واقعی از انتخاب طبیعی است، دشوار است. این نوع انتخاب اخیر به‌خاطر مرگ و میر افتراقی سلوها در طی دوره‌ی بین تقسیم کاهشی^۲ میوز و تشکیل تخم صورت می‌گیرد. ظاهرآ انحراف تفکیکی واقعی آنقدر نادر است که نمی‌توان برای آن اهمیت کلی چندانی قایل شد.

۳. رانش ژنتیکی. تغییر بسامد ژنها در اثر اشتباہ در نمونه‌برداری. برای یافتن یک درک ذهنی از مفهوم آن به آزمایش ساده‌ی زیر در نظریه‌ی احتمالات توجه کنید. فرض کنید که از یک کیسه‌ی بزرگ حاوی تیله‌هایی که دقیقاً نیمی سیاه و نیمی سفیداند، ده تیله را به تصادف انتخاب کنیم. به رغم مساوی بودن نسبتها در کیسه، نمی‌توان انتظار بیرون‌کشیدن ۵ تیله‌ی سیاه و ۵ تیله‌ی سفید را در هر نوبت داشت. در واقع براساس توزیع دوچمله‌ی احتمالات می‌توان گفت که احتمال دستیابی به یک نسبت کامل فقط :

$$\frac{1}{2} \times \frac{1}{2} = \frac{1}{4}$$

است. اما یک احتمال کوچک - $\frac{1}{2} \times \frac{1}{2} = \frac{1}{4}$ - برای بیرون‌کشیدن یک نمونه‌ی همه‌سیاه یا همه سفید نیز وجود دارد. این بازی فکری به نمونه‌برداری از یک جمعیت کوچک افرادی که تولید مثل جنسی می‌کنند، شباهت دارد. یک سیستم ۲ آللی مندلی در یک جمعیت پایدار، مرکب از N فرد والدینی، شمار بسیار بزرگی از گامتها را به وجود می‌آورد که بسامد آللی آنها تاحدود بسیار نمایانگر بسامد آللی والدین آنهاست؛ این مخزن گامتی در حکم همان کیسه‌ی تیله‌های است. از این مخزن $2N$ گامت بیرون‌کشیده می‌شود و با آن نسل آینده مرکب از N نفر به وجود می‌آید. اگر $2N$ به قدر کافی کوچک بوده و نمونه‌برداری تحت تأثیر عمل سایر نیروها، نظریه انتخاب، به طرز فاحشی یکسویه نباشد، نسبت آللها^۶ و ^۷ (مشابه تیله‌های سیاه و سفید) ممکن است از یک نسل به نسل بعد، فقط به علت اشتباہ صرف در نمونه‌برداری، تغییر قابل ملاحظه‌ی کند. لذا یک جمعیت کوچک در طی تکامل خود می‌تواند در یک یا چند لوکوس به‌طور تصادفی و در جهتی غیرقابل پیش‌بینی رانش کند.

۴. سیلان ژن. مهاجرت یک گروه از افراد که به لحاظ ژنتیکی متفاوتند، به درون جمعیت. دو دسته از سیلانهای ژنی را می‌توان تشخیص داد: سیلان درون‌گونه‌ی بین دو جمعیت یا جامعه‌ی متعلق به همان گونه که از نظر جغرافیایی جدا هستند؛ و دورگ‌گیری بین گونه‌ها. دسته‌ی اول تقریباً همه‌جا در درون گونه‌های گیاه و جانور روی می‌دهد و یک عامل تعیین‌کننده‌ی احتمالی الگوهای تغییرات جغرافیایی به حساب می‌آید. دورگ‌گیری بین گونه‌ها زمانی صورت می‌گیرد که مواد معمولی ارزوای گونه شکسته شود. معمولاً این وضع موقعی است و یا حداقل ماهیتش به سرعت در تغییر است. گرچه این نوع از سیلانهای درون جمعیت بسیار

1. gamete selection

2. reductional division

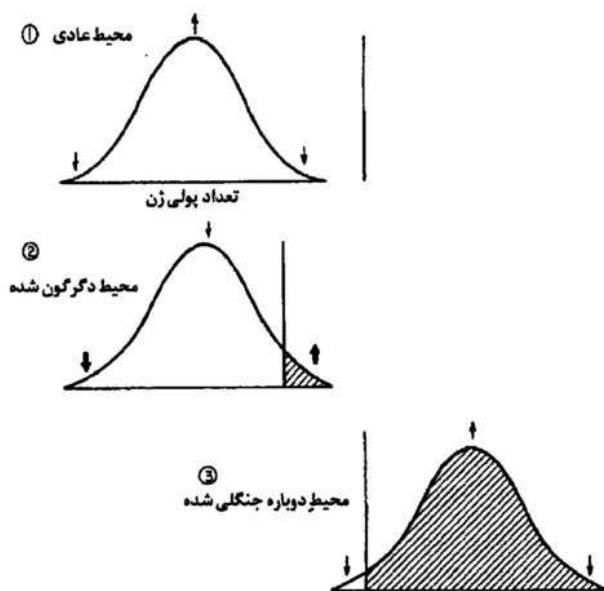
3. Fitness

4. stabilizing selection

5. optimizing selection

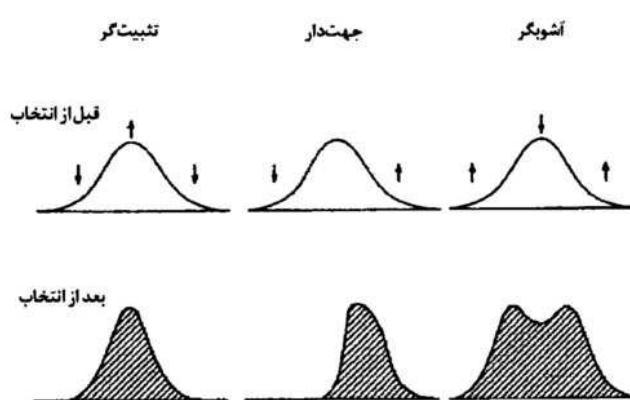
کاذب و فقدان یا نقص رگبار عرضی در مگس سرکه، انگشت خم شده در جوجه میغ و بیماری قند در پستانداران است. این صفات در مواردی به فراوانی بروز می‌کنند که موجود موردنظر درون‌گشته دارد، یا اینکه ذخایر ژنتیکی اش برای یک صفت دیگر به شدت مورد انتخاب قرار می‌گیرد (دو فرآیندی که معمولاً به یک چیز می‌انجامد). اینان به شدت متغیر بوده و انتخاب نیز ممکن است نفوذ و تجلی آنها را بیشتر دگرگون کند. ظهور پدیده‌ی رخ‌گردانها معمولاً به عنوان بخشی از بار ژنتیکی است که روند تکامل را در سایر صفات گند می‌کند. با این وجود آشکار است که اینها خود به عنوان نقطه‌ی آغازی نو برای شروع مسیرهای تازه‌ی تکاملی به حساب می‌آیند.

یک پدیده نزدیک به رخ‌گردانی سلسله‌حوادثی است که وادینگتون آن را هضم ژنتیکی^۵ نام نهاده است. یک نمونه‌ی نظری حد آن را در شکل ۲-۴ می‌توان دید. فرض کنیم که در هر نسل اندکی از افراد از ترکیب ژئی غیرمعمولی برخوردار باشند که به آنان بالقوه امکان دهد تا در شرایط محیطی معین صفت مشخصی را به وجود آورند، ولی شرایط محیطی که گونه معمولاً با آن روبروست، به نفع ایجاد چنین صفتی نباشد و هرگاه



شکل ۴-۲ هضم ژنتیکی به شرطی روی می‌دهد که یک تغییر محیطی موجب آشکارشدن استعداد نهفته‌ی برخی از افراد غیرعادی شود. (۱) محیط عادی هرگز امکان بروز استعداد مربوطه را نمی‌دهد، اما (۲) وقتی محیط تغییر کرد، معدودی از افراد آن را بروز می‌دهند. اگر صفتی که به این صورت از پرده برخون افتداد شایستگی بیشتری فراهم کند، نتوپیش در محیط دگرگون شده اضافه خواهد شد. و جمیت ممکن است تا آنجا تکامل یابد که حتی اگر محیط به شرایط قبلی نیز بازگشت (آنطور که در دیاگرام ۳ آمده) باز هم اکثر افراد صفت مربوطه را خود به خود بروز دهند.

1. disruptive selection
2. diversifying
3. directional
5. genetic assimilation



شکل ۴-۱ توابع انتخاب نامناسب (↓) و مناسب (↑) بر قسمهای مختلف توزیع فراوانی جمیت مربوط به یک صفت فنتیپی. ارتفاع نقاط مختلف، روی منحنی‌های توزیع فراوانی، هریک نمایانگر بسامد افراد در جمیت و محور افقی نمایانگر تغییر فنتیپی است. در هر جفت از شکلها نمونه‌ی بالایی وضعیت الگوی قبل از انتخاب و پائینی بعد از انتخاب است.

می‌کند. چندربختی ژنتیکی متعادل (در مقابل چندربختی کاست اجتماعی) گاه تحت تأثیر نوعی انتخاب تثیت‌گر بسیار ساده و بخصوص قرار می‌گیرد. در یک سیستم ساده‌ی دوآلی، ناجور تخم^۶ نسبت به جور تخمها^۷ و ضعیت بهتری دارد و در هر نسل شاهد کاهش جور تخمها^۸ هستیم. اما بسامدهای ژئی ثابت می‌ماند و درنتیجه همان بسامدهای دیلورنید در هر نسل در یک تعادل هارדי-واینبرگی، پیش از عمل انتخاب، دوباره ظاهر می‌شود. نوع واقعی انتخاب آشوبگر^۹ (اغلب انتخاب تبعیخش^{۱۰} نیز خوانده می‌شود) پدیده‌ی نادر و یا حداقل تاحدودی ناشناخته است. علت آن وجود دو یا چند «تر» سازشی در دسترس تر در خط کش فنتیپی است که احتمالاً در ترکیب با آمیزش ترجیحی بین افراد همان ژنتوپ پیش می‌آید. شواهد تجربی اخیر حاکی از آن است که این نوع انتخاب ممکن است گاهی به ایجاد یک گونه‌ی جدید بیانجامد. انتخاب جهت دار^{۱۱} (یا آنطور که گاه خوانده می‌شود، انتخاب پویا) برعلیه یک کران طیف تغییر عمل کرده و لذا تمامی جمیت را به سمت کران مقابل جایجا می‌کند. این الگوی اصلی دستیابی به تکامل پیش‌رونده است.

رخ‌گردانها و هضم ژنتیکی

پژوهشگر تکامل اجتماعی بخصوص متوجه رویدادهای نادری است که به جزء کوچکی از جمیت فرستهای غیرمعمول نواوری می‌دهد تا شایستگی خود را افزایش داده و بر آینده‌ی گونه تا حد نامتناسبی تأثیر بگذارند. یکی از این پدیده‌ها که توسط ژنتیکدانان یافته شده، ظهور رخ‌گردانها^{۱۲}، یعنی دسته‌ی بسیار اندکی از افراد غیرعادی است که به طور منظم در جمیت یافت می‌شوند و علت ظهور آنها تفکیک برخی از ترکیهای غیرمعمول زنهای است که به طور انفرادی از جمله‌ی زنهای متداول محسوب می‌شوند (لنر، ۱۹۵۴؛ میلکمن، ۱۹۷۰). از جمله نمونه‌های آن پیدایش تومورهای

تعريف، به معنی ایجاد رابطه‌ی ژنتیکی نزدیکتر است. لذا درون‌گشتنی تکامل اجتماعی را ترغیب می‌کند اما از سوی دیگر ناجورتخمی آن جمعیت و قابلیت انعطاف و عملکرد بهتر را که عموماً با ناجورتخمی همراه است، نیز کاهش می‌دهد. لذا در تجزیه تحلیل هر جامعه داشتن معیار هرچه دقیق‌تر از درجه‌ی درون‌گشتنی و خویشاوندی از اهمیت بسیار برخوردار است.

معمولأً در ژنتیک جمعیت از سه معیار خویشاوندی که در اصل توسط سیوال‌رایت طراحی شده استفاده می‌شود:

ضریب درون‌گشتنی^۲: این ضریب که با F یا F_{N} نشان داده می‌شود، عبارت است از احتمال آن که هر دو آلل موجود در یک لوکوس در فرد موردنظر، از طریق داشتن نیای مشترک، باهم یکی باشند. هر احتمالی بالاتر از صفر به معنی آن است که فرد مربوطه تاحدودی درون‌گشتن است، به این معنی که والدینش در گذشته نسبتاً نزدیک نیای مشترک داشته‌اند. (در تعریف گذشته نزدیک باید توجه داشت که تقریباً تمام اعضای یک جمعیت مندلی، اگر شجره‌شان به‌اندازه‌ی کافی به عقب برده شود، نیای مشترک دارند). اگر دو آلل مورد بحث دقیقاً یکی باشند (زیرا از یک آلل واحد در یک جد به‌ارت رسیده باشند) گوییم که آنها خودتخمی^۳ و درغیراین صورت دگرتخمی^۴ دارند.

ضریب همخوئی^۵: این ضریب که به ضریب خویشاوندی^۱ نیز موسوم است، عبارت است از احتمال آنکه دو آلل که تصافاً از یک لوکوس واحد در دو فرد کشیده شده، خودتخم باشند. ضریب خویشاوندی از نظر عدد با ضریب درون‌گشتنی یکی است، با این تفاوت که این یک ناظر بر دو آلل است که از والدین در یک نسل کشیده شده حال آنکه ضریب درون‌گشتن مربوط به آللها پس از ترکیب شدن آنها در یکی از فرزندان است. ضریب خویشاوندی را معمولاً با F_{II} (یا F_{II}) نشان می‌دهند که در آن I و J (یا هر وجه اشتراک دیگر) ناظر بر دو فردی است که با یکدیگر مقایسه می‌شوند.

ضریب قرابت^۶: این ضریب که با π نمایش داده می‌شود، کسری از ژنهای دو فرد در سرجمع همه‌ی لوکوس‌های آنها است که، به علت داشتن نیای مشترک، یکسان باشند. این ضریب را می‌توان به یک شیوه‌ی روشن که بزودی توضیح داده خواهد شد، از دو ضریب قبلی استخراج کرد.

اکنون مبنای ذهنی دو معیار اول را مورد بررسی قرار دهیم. شکل ۴-۳، چگونگی استخراج ضریب درون‌گشتنی را برای فرزندی (I) نشان می‌دهد که از جفتگیری دو ناتی (B و C) یعنی دو فرد که با داشتن یک والد مشترک خویشاوندند، به وجود آمده باشد. ماده‌ها در دایره و نرها در مربع جای گرفته و آللها با حروف کوچک ('a,a',b,b') مشخص شده‌اند.

که بالاخره محیط به مدت کافی تغییر کرد که تجلی چنین صفتی در برخی افراد گونه میسر شد، صفت مربوطه از شایستگی برخوردار باشد. در شرایط جدید آن ژنی که این استعداد را فراهم می‌کند، بر نسبت خود نیز خواهد افزود. اینا به تدریج ممکن است چنان فراوان شوند که اکثر افراد به قدر کافی از آن داشته باشند که حتی در شرایط محیطی گذشته نیز این صفت را بروز دهند. حال اگر شرایط محیط به وضعیت گذشته بازگشت، هنوز هم بخش قابل توجهی از افراد صفت مربوطه را خود به‌خود ایجاد خواهد کرد.

از آنجاکه رفتارها و بخصوص رفتارهای اجتماعی از بیشترین قابلیت انعطاف تکوینی در بین صفات فنوتیپی برخوردارند، به لحاظ نظری، قادرند بیشتر از همه نیز باستی در معرض تکامل از طریق هضم ژنتیکی باشند. سنجه‌ها یا خط کشهای رفتاری^۷، نظری آنها که در درون یک گونه، از رفتار قلمرو طلبی تا سلسه مراتب چیرگی تغییر می‌کنند، ممکن است از طریق ظهور معدودی از افراد به وجود بیایند که قابلیت آن را دارند که رفتار خویش را به‌هنگامی که شرایط محیطی برای اولین بار تغییر می‌کند، به این یا آن سمت تغییر دهند. اگر محیط به‌طریقی دگرگون بماند که بهشت به‌تفع این ژنتیپ باشد، گونه ممکن است در مجموع جابجایی بیشتری نشان داده و یک نهایت خط کش را که در اختیار داشته، به کنار نهد. مثلاً اکثر گونه‌های پروانه‌ماهی کیتو دونتید در رفتار خود فقط قلمرو طلب هستند. با این حال گونه‌های *Heniochus acuminatus* و *Chelmon rostratus* شکل دسته‌های می‌دهند که به صورت سلسه مراتبی سازمان یافته است (زمین، ۱۹۶۵). گونه‌های دیگر نوعی از خط کش را به نمایش می‌گذارند که دو نوع رفتار را بهم پیوند می‌دهد. گرچه این دو، در یک برخورد سطحی، به عنوان دو کران دیده می‌شوند اما تصور این وضع که یکی از آنها به دیگری تکامل یافته باشد، چندان دشوار نیست، بخصوص اگر انتخاب طبیعی استعدادهای تکوینی متغیر را در معرض هضم ژنتیکی قرار داده باشد. اگر اعضای یک گونه‌ی واحد شدت بیشتری می‌گیرند. نوآوریهای فرهنگی، از آن دسته که در پرنده‌گان و نخستینها دیده می‌شود، ممکن است گام اول در این راه باشد، مشروط به آنکه این خلاقيت پایه‌ی ژنتیکی داشته باشد. و بالاخره در مورد منعطف‌ترین گونه‌ها از جمله انسان، حتی امکان دارد که گونه، در ایجاد استعدادهای فکری پیشرفته‌تر، چندین بار این ماجراهای هضمي را از سر گذراندیده باشند.

درون‌گشتنی و خویشاوندی

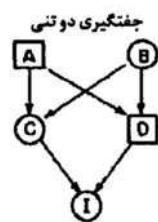
اکثر انواع رفتارهای اجتماعی، و از جمله شاید تمام پیچیده‌ترین انواع آن، به‌طریقی بر خویشاوندی استواراند. به عنوان یک قاعده‌ی کلی هرچه نسبت ژنتیکی اعضای گروه به هم نزدیکتر پیوندهای اجتماعی اعضاش پایدارتر و درهم بافته‌تر است. در عرض هرچه گروه پایدارتر و بسته‌تر و هرچه اندازه‌اش کوچکتر میزان درون‌گشتنی اش بیشتر می‌شود که این خود، بنا به

- | | |
|---------------------------------|---------------------------|
| 1. behavioral scales | 2. inbreeding coefficient |
| 3. autozygosity | 4. heterozygosity |
| 5. coefficient of consanguinity | 6. coefficient of kinship |
| 7. coefficient of relationship | |

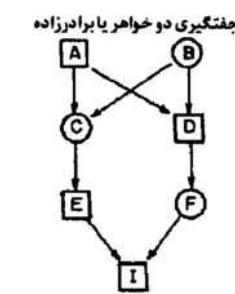
اکنون مفهوم ضریب قربت را می‌توان روشن کرد. ارتباط آن با ضریب خویشاوندی یا هم‌خونی (f_{IJ}) و ضریب درون‌گشتنی (f_I و f_J) دو فرد مقایسه‌شونده به قرار زیر است:

$$r_{IJ} = \frac{2f_{IJ}}{\sqrt{(f_I + 1)(f_J + 1)}}$$

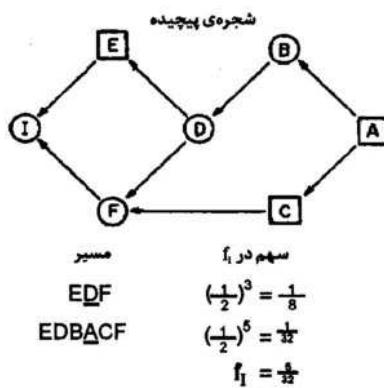
مشروط به اینکه غالیت یا اپیستازی^۳ (رواایتایی) وجود نداشته باشد، اگر هیچیک از افراد به هیچ وجه درون‌گشتن نیستند، یعنی $f_I = f_J = 0$ در آن صورت کسر ژنهای مشترک (r_{IJ}) مساوی دو برابر ضریب خویشاوندی آنهاست. اما اگر هریک از آن کاملاً درون‌گشتن باشد، یعنی $f_I = f_J = 1$ در آن صورت r_{IJ} مساوی با ضریب خویشاوندی خواهد بود. فرض کنیم که r_{IJ} برای دو فرد بروون‌گشتن^۴ باشد. این بدان معنی است که وقتی همهی لوکوسها (یا حداقل نمونه‌ی بزرگی از آنها) مورد توجه قرار بگیرد، $\frac{1}{2}$ ژنهای I، به علت نیای مشترک، شبیه به $\frac{1}{2}$ ژنهای در J است. حال اگر یک لوکوس را موردنظر قرار دهیم، احتمال یکسان بودن یک آلل از I و یکی از J، به علت نیای مشترک، (این احتمال f_{IJ} ، ضریب خویشاوندی است)



مسیر	سهم در f_I
CAD	$(\frac{1}{2})^3 = \frac{1}{8}$
CBD	$(\frac{1}{2})^3 = \frac{1}{8}$

$$f_I = \frac{1}{4}$$


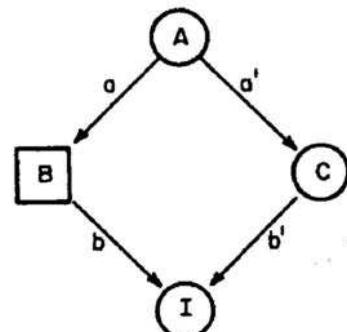
مسیر	سهم در f_I
ECADF	$(\frac{1}{2})^5 = \frac{1}{32}$
ECBDF	$(\frac{1}{2})^5 = \frac{1}{32}$

$$f_I = \frac{1}{16}$$


مسیر	سهم در f_I
EDF	$(\frac{1}{2})^3 = \frac{1}{8}$
EDBACF	$(\frac{1}{2})^6 = \frac{1}{32}$

$$f_I = \frac{3}{32}$$

شکل ۴-۲ تجزیه تحلیل مسیر و محاسبه ضریب درون‌گشتنی در سه نسب. شیوه‌ی عمل در متن تشریح شده است.



شکل ۴-۳ نسب یک فرد (I) که از جفتگیری دو ناتنی (B و C) به وجود آمده، روش محاسبه ضریب درون‌گشتنی I در متن آمده است.

ضریب درون‌گشتنی I به ترتیب زیر تعیین می‌شود. تنها افرادی که از نیای مشترک باشند (A) نشان داده می‌شوند. احتمال یکی بودن a و b است زیرا a^2 نیمی از آلل‌های B را در آن لوکوس می‌سازد و لذا مسئول نیمی از گامهای B است که در I سهم می‌گیرند. احتمال یکی بودن a و b نیز $\frac{1}{2}$ است، زیرا وقتی یکی از آلل‌ها (بنام a) تصادفی انتخاب شد، احتمال آنکه آلل دوم (بنام a') نیز تصادفی انتخاب شود نیز همان $\frac{1}{2}$ است، مشروط به آنکه از آن ابتدا محصول درون‌گشتنی نبوده و لذا احتمال ندارد که دو آلل یکسان داشته باشد. احتمال آنکه a' و b' یکسان باشند $\frac{1}{2}$ است زیرا a'^2 نیمی از آلل‌ها در آن لوکوس را می‌سازد و درنتیجه مسئول نیمی از گامهای C است که در I سهم می‌گیرند. احتمال یکی بودن b و b' ضریب خویشاوندی B و C و همچنین ضریب درون‌گشتنی I است. از آنجاکه $b = b'$ است، اگر و تنها اگر $b = a = a' = b'$ باشد، در آن صورت این ضریب حاصلضرب سه احتمالی است که هم اکنون به آنها اشاره شد.

$$f_{BC} = f_I = \frac{1}{2} \times \frac{1}{2} \times \frac{1}{2} = \frac{1}{8}$$

توجه داشته باشید که اگر مرحلی را که مسیر از یک والد به نیای مشترک و بر عکس به والد دیگر طی می‌کند BAC که در آن زیر نیای مشترک خط کشیده شده را بشماریم، به عددی (۳) که احتمال $\frac{1}{3}$ باستی به آن تعداد در خودش ضرب شود، می‌رسیم. این روش ساده همان تجزیه تحلیل مسیر^۱ است که از طریق آن ضریبها را حتی در نسبهای^۲ پیچیده‌تر نیز می‌توان محاسبه نمود. این روش در سه مورد نسبتاً پیچیده‌ی شکل ۴-۴ نشان داده شده است.

اگر نیای مشترک خود نیز درون‌گشتن باشد، تجزیه تحلیل باستی تغییر کند. اگر ضریب درون‌گشتنی او را به صورت f_A نشان دهیم، احتمال آنکه دو آلل که تصادفی از آن کشیده شده، خود تضمین باشد^۱ است و ضریب درون‌گشتنی نتاج نهایی (یا حداقل ضریب درون‌گشتنی یک مسیر جداگانه‌ی دیگر که به ضریب آن سهم می‌دهد) عبارت است از:

$$f_I = (\frac{1}{2})^n (1 + f_A)$$

که در آن n تعداد افراد در مسیر و مثل مورد قبل است.

آنچه تاکنون از عدد مؤثر جمعیت در محدودی از جمعیتهای واقعی بدست آمده عموماً رقم را بسیار پایین نشان می‌دهد. در موش خانگی (*Mus musculus*)، این رقم در حدود ۱۰ یا کمتر است و در آن چیرگی نر *Peromyscus maniculatus* تأثیر کاهش دهنده شدیدی اعمال می‌کند. در گونه‌ی *Rana pipiens* که مورد قلمرو خواه نسبتاً پایداری به وجود می‌آید و عدد مؤثر آنها بین ۱۰ تا ۷۵ تغییر می‌کند. این رقم برای قورباغه‌ی پلنگی (*Rana pipiens*) که مطالعه‌ی مرل (۱۹۶۸) قرار گرفته، بین ۴۸ تا ۱۰۲ است که به خاطر نسبت جنسی شدیداً نامساوی بعنوان نرها، از رقم واقعی قورباغه‌های بالغی که در زیستگاه طبیعی زندگی می‌کنند، بسیار پایین تر است. تینکل (۱۹۶۵) در مطالعه‌ی مارمولک پهلوکه‌ی (*Uta stansburiana*) با دقیق غیرمعمول جوانها را علامت‌گذاری و ردیابی می‌کرد تا اینکه به سن باروری برسند. او دریافت که N_e در شش جمعیت محلی بین ۱۶ تا ۹۰، با میانگین ۳۰، در نوسان است که از رقم واقعی آمار جمعیتی انحراف چندانی ندارد. با تکیه به آمارهای اصلاح‌نشده می‌توان گفت که به طورکلی عدد مؤثر جمعیت مهره‌داران اجتماعی در حد ۱۰۰ یا کمتر است.

کوچک‌بودن جمعیت مؤثر در حیوانات اجتماعی آنها را در چارچوب مدل اصلی پیشنهادی سیوال رایت، به نام مدل جزیره (۱۹۴۳) قرار می‌دهد: جمعیت به صورت بسیاری جمعیتهای محلی کوچک یا جمع^۱ تقسیم شده که تحت تأثیر راش ژنتیکی قرار دارند و این راش تغییرات ژنتیکی را در درون جمع محدود می‌کند اما بر تغییرات بین جمعی می‌افزاید. چنین جمعیتی، به خاطر زیادتر بودن کل تغییرات، از یک جمعیت تقسیم ناشده‌ی به همین بزرگی، سازش‌پذیری بیشتری دارد. هرگاه ژنتوتیپ یک جمعیت محلی شکست بخورد، دیگری پیروز می‌شود و نتیجه‌ی نهایی حفظ بهتر گونه است. به عنوان یک نتیجه‌ی فرعی، تکامل نیز در چنین جمعیتی سرعت بیشتری دارد.

اکنون باید این پرسش را به طور سطحی مطرح کرد که این جمعیتهای اجتماعی تا چه اندازه با ریسک افزایش درون‌گشتنی و کاهش ناجورتخمی رویه‌رو هستند؟ عموماً ناجورتخمی به خودی خود شادابی و عملکرد تولیدمی‌لی موجود زنده را بالا می‌برند. مورد حاد این رابطه را در پدیده‌ی هتروزیس^۲ می‌توان دید. در این پدیده دراثر افزایش وسیع در بسادن ناجورتخمی در بسیاری از لوکوسهای از بروون‌آمیزی دو نژاد درون‌گشتن حاصل می‌شود، شایستگی موجود به طور سوق افزایش می‌باید. والاس (*Drosophila melanogaster*) با قراردادن جمعیتهای (۱۹۵۸، ۱۹۶۸) تحت تأثیر مداوم تشبع، اساساً همین نتیجه را گرفته است. جمعیت، به جای آنکه از ابیات موتاسیونهای مرگبار و نیمه‌مرگبار، آنطور که انتظار می‌رود کاهش پیدا کند، شاهد روند معکوس هستیم زیرا شمار مکفی این موتاسیونها

به قرار زیر است: احتمال بیرون‌کشیدن آلل درست I^۳ ضربدر احتمال بیرون‌کشیدن آلل درست II^۴ یا $\frac{1}{4}$ است. به عبارت دیگر $f_{II} = \frac{1}{4}f_{I}$. در نقطه‌ی مقابل فرض کنید که I و J کاملاً درون‌گشتن می‌بودند. در این شرایط غیرمحتمل تمام زوج آلهای موجود در I و J خودتخم می‌بود. در نتیجه کسر آلهای مشترک I و J مساوی بود با کسر لوکوسهای مشترک آنها. اگر ۵ درصد آلهای I با ۵ درصد آلهای J یکسان باشد، ۵ درصد لوکوسها نیز به طور کامل مشترک‌اند و ۵ درصد اصل‌اشتراک ندارند، علت آن است که تمام لوکوسها خودتخم هستند.

در شرایط فقدان اطلاعات نسبت نیز می‌توان ضرب خوبی‌شاندی را به طور غیرمستقیم و از طریق مراجعت به داده‌های مربوط به تشابه گروههای خونی و سایر صفات فتوتیپی بین افراد و همچنین استفاده از اطلاعات مربوط به مهاجرت تخمین زد (مورتن، ۱۹۶۹؛ مورتن و همکاران، ۱۹۷۱؛ کاوالی - سفروزا و بودمر، ۱۹۷۱). ماله کوت در ۱۹۴۸ نشان داد که در سیستمهای جمعیتی که سیلان ژن در آنها یکنواخت است، انتظار می‌رود که هرچه فاصله‌ی بین افراد (d) بیشتر می‌شود، متوسط ضرب خوبی‌شاند بین افرادی که از جمعیتهای مختلف برداشته شده، به صورت نمایی کاهش پیدا کند.

$$f(d) = ae^{-bd}$$

که در آن a و b ضربی‌اند.

هرچه جمعیتها تکه‌تکه و چسبندگی بین افراد یعنی گندی انتشار آنها زیادتر می‌شود، میزان خوبی‌شاندی بین افراد مجاور بلاواسطه بیشتر می‌گردد. در نتیجه برای تکامل اجتماعی چشم‌انداز بهتری فراهم می‌آید، زیرا همکاری و حتی فداکاری، از نظر تداوم ژنهای مشترک، ناشی از داشتن نیای یکسان، بازده دارد. در عین حال با افزایش چسبندگی افراد به یکدیگر عوارض جانبی نیز بروز می‌کند که هم شایستگی افراد و هم شایستگی گروههای محلی را به تدریج کاهش می‌دهد، ولذا تکامل اجتماعی را به توقف می‌کشاند. با افزایش درون‌گشتنی بسامد نوترکیهای جور تخم بیش از ناجور تخمها بالا می‌رود و این یعنی گسترش یکنواخت‌تر تغییرات در بین انواع دیلوئیدهای ممکن.

بنابراین یک عامل کوتاه‌مدت در تکامل اجتماعی اندازه و میزان بسته‌بودن گروه است. معمول آن است که از N به عنوان تعداد افراد در گروه (یا جمعیتی که گروه جزئی از آن است) صحبت می‌شود، چنان‌که گویی گروه از شمار یکسان افراد دو جنس تشکیل شده که هریک سهم یکسانی در تولید فرزندان دارند، حال آنکه این وضعیت ایده‌آل به ندرت پیش می‌آید. در عوض لازم است که عدد مؤثر جمعیت^۱ را تعریف کنیم: شمار افرادی که در یک جمعیت ایده‌آل، با نسبت جنسی ۱:۱ و تولید مثل تصادفی، میزان ناجورتخمی یکسانی داشته باشند نیز، همچون جمعیت واقعی موردنظر کاهش می‌باید. عدد مؤثر جمعیت، یا به اختصار N_e نوعاً بسیار کمتر از عدد جمعیت واقعی است. با اندازه گیری آن می‌توان تصویر واقعی تری از چگونگی رویدادهای ریز تکاملی درون جمعیت را ارائه کرد.

1. effective population number

2. deme

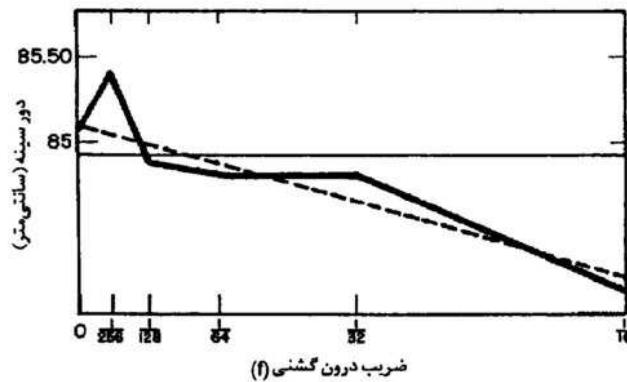
3. heterosis

غیرزنای با محارم به دنیا آورده بودند، وضع بسیار به جمعیت کل شbahat داشت: ۵ مورد مرگ در سال اول تولد، هیچگونه نقص عقلی جدی مشاهده نشد و فقط ۴/۵ درصد از بچه‌ها اختلالات فیزیکی داشتند (Seymanova، ۱۹۷۱).

کاهش ناجورتخمی، علاوه بر افت صریح در فاصله‌ها، موجب کم شدن قابلیت ضربه‌گیری تکوین ساختار در مقابل نوسانهای محیط می‌شود. لذا هرچه ناجورتخمی کمتر باشد، شانس بوجود آمدن فرمهای ناسازگارتر، نظیر رخ‌گردانها بیشتر است. این خود به معنی کاهش بیشتر تنوع ژنتیکی فرزندان است و امکان دارد، با تغییر شرایط محیط، به ازدست رفتن تمامی یک خط فامیلی و خونی یا حتی گروههای اجتماعی بیانجامد.

با توجه به خطرهای آشکاری که جورتخمی افراطی در بی‌دارد، جای شگفتی نیست که می‌بینیم گروههای اجتماعی سازوکارهای رفتاری لازم برای پرهیز از زنای محارم را از خود بروز می‌دهند. قاعده‌تاً این محدودیتها بیش از همه بایستی در جوامع کوچک و نسبتاً بسته دیده شود. درواقع در چنین مواردی از جفتگیری با محارم پرهیز می‌شود. مثلاً شیرهای نر جوان تقریباً به تمامی، قبیله‌ی محل تولد را ترک می‌گویند و به صورت کوچ نشین در اطراف می‌گردند تا اینکه به شیرهای ماده‌ی یک قبیله‌ی دیگر بپیوندند. معدودی از شیرهای ماده نیز به همین ترتیب جابجا می‌شوند (شالر، ۱۹۷۲). می‌بینیم این اتفاقات از قاره‌ی قدریم و انسان ریختها نیز از الگوی بسیار مشابهی پیروی می‌کنند (ایتانی، ۱۹۷۲). حتی هنگامی که نرهای جوان در گله‌ی خودی می‌مانند باز هم به ندرت با مادران خویش آمیزش می‌کنند و احتسالاً علت آن است که برای مدت طولانی نسبت به مادران و نرهای بالغ در موقعیت سلسله‌مراتبی پایین‌تری جای می‌گیرند. پدر در گروههای کوچک خانوادگی ژیون دست‌سفید (*Hylobates lar*) پسران خود را، به‌هنگام رسیدن به بلوغ جنسی، از گروه می‌راند. مادر نیز در مورد دخترانش چنین می‌کند (کارپتر، ۱۹۶۰). موشهای خانگی ماده‌ی جوان که با پدر و مادر خود بزرگ شده‌اند، ترجیح می‌دهند که با نرهای خط‌نژادی دیگری آمیزش کنند و لذا نرهایی را که بیش از همه شبیه به پدر آنها باشند، پس می‌زنند.

به رغم وجود این‌گونه شواهد کنایی قوی، هنوز مشکل بتوان گفت که آیا پرهیز از زنای محارم در این حیوانات یک سازگاری اصلی در واکنش به افسردگی درون‌گشته است یا صرفاً یک محصول فرعی بجا و مناسب حاصل از رفتار چیرگی است که امتیازهای دیگری برای فرد پیروی کننده دارد. اکنون لازم است توجه خود را به انسان معطوف کنیم و ببینیم آیا الگوهای رفتاری را که به طور یگانه با تابوی زنای محارم مرتبط باشد، می‌توان یافت. ظاهراً اساسی ترین فرآیند همان چیزی است که تایگر و فاکس (۱۹۷۱) آن را منع پیوندها^۱ می‌نمند. معلم و شاگرد به ندرت به صورت دو همکار برابر در می‌آیند، حتی اگرکه شاگرد با استاد برابر یا از او سر شود؛ مادر و دختر اغلب لحن روابط خویش را تغییر نمی‌دهند. مهمتر آنکه پدر



شکل ۴-۵ اول خودگشانه دور سینه در مردهای متولد ایالت پارماه ایتالیای شمالی بین سالهای ۱۹۱۱-۱۹۹۲.

در حالت ناجورتخم تأثیر مفید نشان می‌دهند. البته اگر این دسته‌ی ناجورتخم بعداً درون‌گشته کنند، عملکردشان شدیداً کاهش خواهد یافت، زیرا بخش بزرگی از جمعیت دراژر نوترکیبی اولیه‌ی متخلی، به سرعت از حالت ناجورتخم به جورتخم تغییر حالت خواهد داد. با این وجود جمعیتهای معمولی سطح لوکوسهای ناجورتخم بالایی دارند و هرگونه افزایش درون‌گشته منجر به کاهش عملکرد متوسط جمعیت می‌شود که بخشی از آن به علت بالارفتن متوسط مرگ و میر دراژر تولید جورتخمهای زیادتر است. نظریه‌ی اصلی این کاهش موردن توجه وسیع کرو و کیمورا (۱۹۷۰) و کاوالي - اسپورزا و بودمر (۱۹۷۱) قرار گرفته است. رابطه‌ی اصلی آن را به شیوه‌ی زیر می‌توان بیان داشت: اگر برخی صفات نظیر هوش، جثه، مهارتهای حرکتی، جامعه‌پذیری یا هر صفت دیگر تاحدودی ارث‌پذیری داشته باشند و اگر برخی از لوکوسها غالب بوده و یا عملکرد ناجورتخم برتری داشته و یا از هردو برخوردار باشند، در آن صورت درون‌گشته موجب اول آن صفت در درون جمعیت خواهد شد. این اول نه تنها به طور متوسط بر جمعیت مؤثر است بلکه بر عملکرد افراد نیز به طور روزافزون تأثیر دارد.

در شکل ۵-۴ یک مورد از این اول خودگشانه را در مورد یک صفت، یعنی دور سینه در مردان می‌بینیم. مطالعات بعدی توسط شول و نیل (۱۹۶۵) و دیگران تأثیر مشابهی را در مورد جثه، قابلیتهای عصی - ماهیجه‌ی و پیشرفت درسی نیز نشان داده‌است.

یک مطالعه‌ی اخیر در مورد بچه‌های حاصل از زنای با محارم که در چک و اسلاوا کی صورت گرفته، خطر درون‌گشته حاد در انسان را تأیید می‌کند. نمونه‌ی مرکب از ۱۶۱ کودک که از آمیزش زن با پدر، برادر یا پسر خود حاصل آمده، به طرزی غیرعادی تحت تأثیر قرار گرفته است: ۱۵ مورد سقط یا مرگ در سال اول پس از تولد و بیش از ۴ درصد آسیب از انواع خدمات فیزیکی و ذهنی، از جمله عقب‌افتدگی شدید ذهنی، کوتولگی، نقص در قلب و مغز، کر و لالی، بزرگ‌شدن روده‌ی فراخ و اختلالات مجاری ادراری. در مقابل، از ۹۵ کودکی که همان زنان در یک رابطه‌ی

مورد توارثهای چندزئی^۵ موجب افزایش واریانس می‌شود.

موارد ثبت ناجورآمیزی در طبیعت بسیار بوده و سهم نامناسبی از آنها نیز به چندریختی زنی و کروموزومی در حشرات مربوط بوده است (والاس، ۱۹۶۸). روشن است که تأثیرهای ناجورآمیزی عکس جورآمیزی است. در سیستمهای چندزئی تجمعی^۶ افزایش به سمت «افت» تغییرات و جمع شدن در اطراف میانگین است، اما در مورد چندریختی زنیکی تبع حفظ شده و حتی تثبیت می‌شود، زیرا فنتوپهای نایاب تر از آمیزش ترجیحی و ژنتوپهای ایجادکننده آن سود می‌برند و لذا، تا هنگام برطرف شدن امتیاز کمیابی، افزایش خواهدیافت.

رشد جمعیت

انتخاب طبیعی را صرفاً می‌توان افزایش افتراقی آللها در درون جمعیت دانست. این که آیا جمعیت در مجموع درحال افزایش، کاهش یا ثبات است، اهمیتی ندارد بلکه تا هر وقت که یک آلل نسبت به دیگری در افزایش باشد، جمعیت درحال تکامل است. درواقع جمعیت ممکن است همزمان با اتفاقات، درحال تکامل سریع و واکنش به انتخاب طبیعی باشد و درنتیجه درحال سازش یافتن نیز. لذا مفهوم پردازی و اندازه‌گیری رشد جمعیت در حکم نقطه‌ی تلاقی ژنتیک جمعیت و بوم‌شناسی است.

میزان رشد یک جمعیت عبارت از تفاوت بین میزان افزایش، به عنت میزان یا مهاجرت به درون و میزان کاهش، به عنت مرگ و مهاجرت به بیرون است.

$$\frac{dN}{dt} = B + I - D - E$$

که در آن N اندازه‌ی جمعیت و B، D، E به ترتیب، نرخ یا میزانهای تولد، مهاجرت به درون، مرگ و مهاجرت به بیرون را نشان می‌دهد. یک جامعه، حتی اگر تقریباً بسته هم باشد، از جمعیتی ساخته شده که این چهار میزان در موردش اهمیت دارد. با این وجود در هر جمعیت بزرگ و از جمله جمعیتهایی که خود از چندین جامعه‌ی همگونه تشکیل شده باشد، مدل واقع‌بینانه را بایستی با فرض $B = E = I$ (مهاجرت به درون و بیرون مساوی با صفر) و تغیردادن مقدار B (میزان تولد) و D (میزان مرگ) شروع نمود. در ساده‌ترین مدل رشد نمایی فرض بر این است که احتمالات زایش و مرگ متوسط را برای همه افراد جمعیت می‌توان درنظر گرفت. این بدان معنی است که B و D هر کدام متناسب‌اند با تعداد افراد (N). به عبارت دیگر $B = bN$ و $D = dN$ که در آن b و d متوسط میزان تولد و مرگ برای هر فرد در واحد زمان است. لذا:

$$\frac{dN}{dt} = bN - dN \\ = (b - d)N = rN$$

و دختر، مادر و پسر، خواهر و برادر، روابط اولیه‌ی خود را کاملاً انحصاری می‌بینند و تابوی زنای محارم در فرهنگهای انسانی تقریباً جهانی است. مطالعات انجام شده در کیوتوcephalی اسرائیل که آخرین آنها را ژوپف شفر (۱۹۷۱) انجام داده، نشان می‌دهد که منع پیوند در بین مسالان به رابطه خواهر و برادری وابسته نیست. از بین ۲۷۶۹ مورد ازدواج ثبت شده هیچ‌کدام بین اعضای گروه همسال در یک کیوتوcephal واحد که از ابتدای تولد باهم هستند، نبود. حتی یک مورد از فعالیتهای جنسی مخالف بین آنها نبود، گرچه هیچ‌گونه فشار رسمی یا غیررسمی در منع آن وجود نداشت.

خلاصه آنکه درون‌گشتنی و وجود گروههای کوچک ملازم آن به نفع تکامل اجتماعی است، زیرا اینها خود اعضای گروه را از طریق خویشاوندی وحدت می‌دهند و ایثار و فداکاری را تغییر می‌کنند. این کار از طریق پیشبرد ژنهای خودتخم (که درواقع همان ژنهای خود فرد هستند) بین دریافتکنندگان فداکاری صورت می‌گیرد. اما درون‌گشتنی شایستگی افراد را پایین آورده و بقای گروه را از طریق فردگی عملکرد و اتلاف سازش‌پذیری ژنتیکی، به خطر می‌اندازد. لذا درجه‌ی جامعه‌پذیری احتمالاً تا حدودی برآیند تکاملی این دو گرایش انتخابی مخالف است. چگونه می‌توان این نیروها را به صورت عناصر تشکیل دهنده‌ی شایستگی ترجمه کرد و سپس آنرا در یک مدل واحد انتخاب، پابه‌پا نمود؟ درحال حاضر این گام منطقی بعدی را نمی‌توان برداشت و باید آن را یکی از چالشهای مهم آینده‌ی ژنتیک نظری جمعیت به حساب آورد. برخی از عناصر لازم برای حل آن را در تجزیه‌ی تحلیل انتخاب‌گروهی در فصل ۵ ارائه خواهیم کرد.

جورآمیزی^۱ و ناجورآمیزی^۲

جورآمیزی یا جورگشتنی^۳ عبارت است از جفت شدن غیرتصادفی افرادی که در یک یا چند صفت فنتوپی به یکدیگر شبیه باشند. مثلاً زوجهای انسانی براساس شناخت در جهه و هوشمندی تمایل به جفت شدن دارند. در مکسهای سرکه‌ی جنس *Drosophila* تعداد سیخکهای ناحیه‌ی جناغی سینه‌یی که احتمالاً کل جهه را بازتاب می‌دهد، و همچنین برخی از ترکیب‌های وارونگی کروموزومی^۴ را با موضوع جورآمیزی مرتبط یافته‌اند (پارسون، ۱۹۶۷؛ والاس، ۱۹۶۸). در سرخ خانگی و گوزن - موس (Peromyscus maniculatus) جورهای رنگی نسبت به افراد خودی تمایل دارند و آنها را ترجیح می‌دهند (بلیر و هووارد، ۱۹۴۴؛ لیل، ۱۹۶۸). احتمال دارد که جورآمیزی برپایه‌ی تشخیص خویشاوندان استوار باشد که در آن صورت پی‌آمدی‌ای شبه به درون‌گشتنی است؛ یا اینکه ممکن است مشخصاً برپایه‌ی جوربودن فنتوپهای مشابه، چه مرتبط با خویشاوندان و چه در پیوند با منع محارم باشد، آنطور که در مورد انسان دیده می‌شود. جورآمیزی‌ای های «خالص» از این نوع آخر تأثیر مشابه با درون‌گشتنی دارند با این تفاوت که گذار آن به خودتختی چندان سریع نیست و تنها لوکوسهای را تحت تأثیر قرار می‌دهد که با صفت خودتخم مربوط و یا با آن پیوند نزدیک دارند (حال آنکه درون‌گشتنی بر همه‌ی لوکوسها موثر است) و در

1. Assortative mating

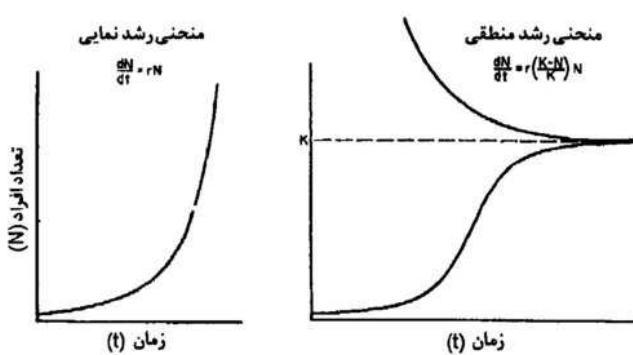
2. Disassortative mating

3. homogamy

4. chromosome inversion

5. polygenic

6. additive polygenic systems



شکل ۴-۶ دو معادله رشد و تنظیم جمعیت (که به صورت معادلات دیفرانسیل نوشته شده) همراه با حل آنها (به صورت منحنی). دو منحنی منطقی (جنبیک) یکی از بالاتر از شروع شده و به طرف سطح مماس بر منحنی پایین می‌آید و دیگری از نزدیک سفر شروع و به سمت خط مماس بر منحنی بالا می‌رود.

این یک شیوه‌ی بیان معادله منطقی^۱ رشد جمعیت است. توجه کنید که وقتی b_0 و d_0 باهم برابر شوند، جمعیت به حد ثابتی نمی‌رسد؛ یعنی اینکه جمعیت خود را در حد N نگه می‌دارد به گونه‌یی که:

$$b_0 - k_b N = d_0 + k_d N$$

$$N = \frac{b_0 - d_0}{k_b + k_d}$$

این مقدار از N را ظرفیت قابل تحمل محیط برای آن جمعیت می‌نامند و به اختصار آن را به صورت K نشان می‌دهند. هرگاه N به هر مقدار از K کوچکتر باشد، جمعیت رشد می‌کند و اگر بزرگتر از K باشد، جمعیت کاهش می‌یابد و این تغییرات تا آنجا پیش می‌رود که جمعیت به مقدار K برسد (شکل ۶-۴). حال اگر این روابط را به صورت خلاصه بنویسیم،

خواهیم داشت:

$$K = \frac{(b_0 - d_0)}{(k_b + k_d)}$$

$$r = b_0 - d_0$$

حال اگر اینها را در معادله دیفرانسیلی که هم‌اکنون به آن رسیدیم، جایگزین کنیم، خواهیم داشت:

$$\frac{dN}{dt} = rN(\frac{K - N}{K})$$

این همان شکل آشنازی معادله منطقی رشد و تنظیم جمعیت است. عموماً معادله به این صورت ساده ارائه شده و سپس ثابتی‌های آن را با توجه به مفهوم زیست‌شناختی احتمالیش تعریف می‌کنند. مشتق ارائه شده در اینجا مبنای منطقی مدل را آشکار می‌کند.

به ازای هر مقدار از N که کمتر یا برابر با K باشد، حل معادله منطقی به یک منحنی مقارن S- شکل برای افزایش N با زمان منجر می‌شود که در

که در آن $(d - b) t = r$ را نرخ ذاتی افزایش جمعیت (پارامتر مالتوس) برای آن زمان و آن مکان می‌نامند. حل معادله به صورت:

$$N = N_0 e^{rt}$$

است که N تعداد افراد در زمان شروع مشاهده و t زمان گذشته از هنگام شروع مشاهده است. واحد انتخاب شده زمان (ساعت، روز، سال یا هر چیز دیگر) مقدار t را معین می‌کند. (علامت r را نایستی با همین علامت که در جای دیگری به عنوان ضریب خویشاوندی به کار رفته، اشتباه کرد. این واقعیت که یک حرف واحد برای دو پارامتر متفاوت به کار رفته خود مشکلی است که از تاریخچه عمدتاً مستقل بوم‌شناسی و ژنتیک (برمی‌خیزد).

هر جمعیت به طور نظری محیط‌زیست بهینه‌یی دارد – ایده‌آل به لحاظ فیزیکی، با فضای و منابع فراوان، عاری از خطر صیاد و رقیب و غیره که در آن t به حد اکثر خود می‌رسد. این مقدار را گاه به صورت r_{\max} یا نرخ حد اکثر ذاتی افزایش^۲ نیز مطرح می‌کنند. واضح است که نرخ واقعی افزایش در اکثر موارد که محیط چیزی کمتر از ایده‌آل است، بسیار کمتر از r_{\max} می‌باشد. گرچه مقدار واقعی r در اکثر جمعیتها انسانی بسیار زیاد بوده و خود موجب انفجار کنونی جمعیت شده، با این وجود این رقم چندین برابر کمتر از آن چیزی است که اگر انسان در شرایط مناسب به حد اکثر کوشش تولید می‌شود می‌پرداخت، شاهد آن می‌بودیم. مقدار r در بین گونه‌ها بسیار متفاوت است. تقریباً تمام جمعیتها انسانی با نرخ ۳ یا کمتر در سال ($= 0.03$ در سال) افزایش می‌یابند. مقدار r در جمعیتها عاری از محدودیت برای میمون رزووس حدود ۰.۱۶ درصد در سال است درحالی که این رقم برای حیوان پرزاده‌ولدی نظیر رات نروزی ۰.۱۵ در روز می‌باشد.

از آنجاکه r به هر مقداری بیشتر از صفر که باشد، درنهایت تعداد افراد گونه را از کل انتهای جهان نیز بیشتر می‌کند، لذا واضح است که مدل رشد نمایی یک مدل ناقص است. مشکل در اینجاست که به طور ضمنی چنین فرض می‌شود که b و d را به صورت دو ثابت که مقدار آنها مستقل از N است، درنظر می‌گیرند. فرض واقع‌بینانه‌تر جدید آن است که b و d را تابع N بدانیم و مثلاً آن را برای سادگی بیشتر، تابع خطی آن درنظر بگیریم.

$$b = b_0 - k_b N$$

$$d = d_0 + k_d N$$

در اینجا b و d مقادیری است که این دو در شرایطی به خود می‌گیرند که جمعیت بسیار کوچک شده باشد، k_b شبکه کاهش نرخ تولد و k_d شبکه افزایش نرخ مرگ و میر است. معادله می‌گوید که با افزایش جمعیت، نرخ تولد کاهش و نرخ مرگ و میر افزایش می‌یابد و این دو فرض در مطالعاتی که روی برخی از گونه‌ها در طبیعت صورت گرفته، تأیید شده‌است. اکنون با جایگزین کردن مقادیر جدید b و d مدل به صورت زیر درمی‌آید:

$$\frac{dN}{dt} = [(b_0 - k_b N) - (d_0 + k_d N)] N$$

1. maximum intrinsic rate of increase

2. logistic

بی مرگی خویش اطمینان کند، بلکه این جمعیت است که چون از تعداد محدودی از افراد ترکیب شده، درنهایت شکست می‌خورد؛ یعنی منقرض می‌شود. به این دلیل است که زیست‌شناسان عقیده دارند که اکثر جمعیتها از نوعی از مهارهای وابسته به تراکم برخوردارند که آنها را از انقراض مصون می‌دارد.

انواع گیج‌کننده‌ی از واکنشهای زیستی را به عنوان کنترلهای وابسته به تراکم می‌شناسیم. اکثر آنها به طرقی در رفتارهای اجتماعی دخیل‌اند. در واقع درک اکثر رفتارهای اجتماعی صرفاً از نظر نقشی که در کنترل جمعیت دارند، میسر است. این قاعده‌ی کلی در شرح مختصری که از گروههای اصلی کنترل در زیر می‌آوریم، روشن می‌شود.

مهاجرت به خارج^۵

گسترده‌ترین واکنشی که به افزایش تراکم در سراسر سلسله‌ی حیوانات می‌توان دید، ناآرامی و مهاجرت به بیرون است. هیدر با ایجاد یک جباب در زیر دیسک استقرار خویش شناورشده و در می‌رود (لومینیکی و اسلوبودکین، ۱۹۶۶). مورچه‌ی فرعون (*Monomorium pharaonis*) بچه‌های نارس خود را از حجره‌ها بیرون کشیده و دسته‌جمعی و دیوانه‌وار از لانه بیرون می‌آیند و به طرف جایی که کارگران پیشاپنگ معین کرده، رهسپار می‌شوند (پی‌کاک و باکستر، ۱۹۵۰). موشهای جنسی از *Mus* و *Peromyscus* بر فعالیتهای حرکتی خویش بهشت می‌افزایند و شروع به سرکشی از جاهای دور از پناهگاه آشناخ خود می‌کنند. در جوندگان و پرنده‌گان گنجشکسان هر زیستگاه اشاع از جمعیتی دارای یک جمعیت شناور نیز هست که افراد خانه بهدوش آن، بدون داشتن قلمروی از خود، در حاشیه‌ی زیستگاههای مناسب، زندگی آشته‌ی دارند. گاه این حرکتها جهت‌دار و به طرز غیرعادی مستمر می‌شود. این روند تکاملی در شدیدترین شکل خود حالت «رژه‌ی» موشهای قطبی (الینگ) را به خود می‌گیرد. سرگشته‌ها، این بازندگان در مسابقه‌ی کسب محلهای مناسب زندگی، اغلب نورس، زیردست یا بیمارند، اما این تسلیم شدگان زمین لزوماً بازنده نیستند بلکه وضعیشان صرفاً آنها را مجبور به قبول گزینه‌ی مهیاً بعدی کرده که «تا دیر نشده در رو»، چراکه در این جستجو امکان یافتن محیطی که چندان شلوغ نباشد، هست. در واقع بسیاری از این افراد در تلاش خود موفق می‌شوند و درنتیجه در بزرگترشدن کل جمعیت، گسترش قلمروی گونه و حتی احتمالاً پیشگامی در سازش با یک زیستگاه جدید،

1. optimum yield

۲. scramble: نوعی رقابت که افراد در استفاده از یک منبع محدود، همه تقلاً می‌کنند و ممکن است هیچ‌کدام در حد موردی باز به منبع دست نیابند و جملگی آسیب بینند، در مقابل نوع دیگر رقابت به مسابقه (contest) معروف است و در آن بهترینها به طور کامل از منبع بهره می‌برند حال آنکه بقیه محروم می‌مانند: م.

3. density dependent

4. density dependent

5. emigration

آن حداکثر شب منحنی (محصول بهینه)^۱ در $k/2$ حاصل می‌شود. برخی از جمعیتهای آزمایشی با مدل خالص منحنی منطقی به خوبی تطابق دارند و محدودی از جمعیتهای طبیعی را نیز حداقل به صورت تجربی می‌توان در این مدل گنجاند. شونر (۱۹۷۳) نشان داده که حداقل در یک مورد نمی‌توان انتظار داشت که منحنی رشد فرم S-شکل داشته باشد و آن موردی است که محدودیت رشد جمعیت، به جای آنکه از طریق رقابت افراد به صورت مداخله‌ی مستقیم باشد، حالت تقلّا^۲ در تصاحب منابع به خود بگیرد. در این صورت منحنی با یک شب واحد بالا می‌آید و از مجانب نیز درمی‌گذرد.

وابستگی به تراکم

به چه علت انتظار داریم که جمعیت دارای یک حد مشخص یا ظرفیت قابل تحمل کا باشد و به سمت آن به صورت مجانب یا غیرآن بررسد و در آنجا بماند؟ بوم‌شناسان اغلب اثرات وابسته به تراکم^۳ را از اثرات مستقل از تراکم^۴ در محیط‌زیست تمیز می‌دهند. عوامل مستقل از تراکم بر رخدای تولد، مرگ و مهاجرت تأثیر می‌گذارند بدون آنکه اثر آنها خود از تغییرات تراکم جمعیت متأثر باشد. درنتیجه، این عوامل اندازه‌ی جمعیت را به آن مفهوم که نزدیک به کامباند، تنظیم نمی‌کنند. تصویر یک جزیره را بکنید که نیمه‌ی جنوبی آن بهناگاه با خاکستر حاصل از فوران آتش‌شان پوشیده شود، پنجه‌ای در صد از افراد همه‌ی انواع موجودات زنده جزیره که در این قسمت سکونت داشتند، منهدم می‌شوند. بی‌شک فوران آتش‌شان یک عامل مؤثر کنترل است اما تأثیر آن وابسته به تراکم نیست، چراکه، صرف نظر از اینکه تراکم موجودات به هنگام فوران چقدر باشد، ۵۰ درصد آنها را کاهش می‌دهد و لذا نمی‌تواند نقش تنظیم‌کننده داشته باشد. اکثر کاهشها مستقل از تراکم که در اندازه‌ی جمعیتها بروز می‌کند، ناشی از تغییرات ناگهانی و شدید در آب و هواست. مجلات مربوط به تاریخ طبیعی و مدیریت حیات وحش پر است از حکایات مربوط به مثلاً بارش تکرگ، که اکثر جوجه‌ها را در جمعیتهای محلی پرنده‌گان آبچر منهدم کرده، یخ‌بندان سخت و دیره‌نگام که موجب افت شدید در جمعیت پستانداران کوچک شده یا آتش‌سوزی که قسم اعظم یک علوفزار را سوزانده و غیره. یک نکته‌ی نظری درخور توجه آنکه جمعیتهایی که رشد آنها منحصرآ در مهار عوامل مستقل از تراکم باشد، احتمالاً در معرض انقراض نسبتاً زوده‌نگام قرار دارند. علت آن است که اگر کنترلهای وابسته به تراکم همواره جمعیت را به سمت کا هدایت نکنند، اندازه‌ی جمعیت به صورت تصادفی به بالا و پایین رانده می‌شود. ممکن است برای مدتی به سطح بسیار بالایی بررسد اما درنهایت دوباره رو به افول می‌گذارد و اگر هیچ‌گونه مهار وابسته به تراکمی نداشته باشد که در تراکمهای پایین به رشد آن سرعت ببخشد، جمعیت درنهایت به صفر می‌رسد. جمعیت مستقل از تراکم شبیه به قماربازی است که با حریف فوق العاده نیرومندی بازی می‌کند که در این مورد خاص حریف او محیط است، محیط را هرگز نمی‌توان شکست داد، حداقل نه به آن صورت که جمعیت از

نامحدود است. به عنوان یکی از بسیار نمونه‌ها، کبوتر بازان می‌دانند که وقتی پرنده‌ها بیش از حد متراکم باشند نرها در کار جفتگیری یکدیگر اخلاق کرده و باروری ماده‌ها کاهش می‌یابد.

بچه‌کشی و خودخواری

ماهیهای گویی (*Lebistes reticulatus*) از این نظر که با خوردن بچه‌های اضافی خود جمعیت را ثابت می‌کنند، معروف‌اند. در یک آزمایش پردر و کوتس (۱۹۳۲) با دو کلنی، یکی بالاتر و دیگری پایین تر از طرفیت قابل تحمل^۲ شروع کردند. برای این کار به یک آکواریوم یک ماهی آبتن ۵۰ عدد از مخلوط ماهیهای گویی وارد نمودند. هر دو جمعیت به سمت جمعیت^۳ ۹ نفره همگرایی یافت و در آن تثبیت شد، زیرا تمام بچه‌ماهیهای اضافی توسط ساکنین خورده می‌شد. خودخواری نیز در بین حشرات اجتماعی متناول است و، به عنوان یک تدبیر، در حفظ مواد غذایی و سازوکار دقیقی در تنظیم جمعیت کلنی، عمل می‌کند. در همه گونه‌های موریانه‌یی که تاکنون مطالعه شده، افراد آسیب‌دیده و مرده بلا فاصله خورده‌می‌شوند. در واقع خودخواری چنان در بین موریانه‌ها گسترده است که آن را بایستی یک شیوه‌ی زندگی در این حشرات دانست.

در دشتهای سرنگتی شیرهای نر سرگردان مرتباً به قلمروی دسته‌ها با بهاصطلاح قبیله‌های شیر حمله می‌کنند و نرها ساکن آنها را رانده با می‌کشند. توله‌ها نیز گاه در حین درگیریهای قلمروخواهانه کشته شده و خورده می‌شوند (شالر، ۱۹۷۲). جمعیتهای بسیار متراکم می‌مون لانگور در گونه‌های *P. senex* و *P. entellus* نیز الگوی خشونت مردانه مشابهی دارند. گاه این نرها موفق می‌شوند که یکی از خود را در موقعیت نر ساکن گروه قرار بدند. مرگ و میر نوزادان ناشی از تأثیر مستقیم این آشتفتگیها بسیار بالاست. در گونه‌ی *P. entellus* بچه‌ها عملاً توسط غاصب کشته می‌شوند (هارדי، ۱۹۷۷).

رقابت

بوم‌شناسان رقابت را به عنوان تقاضای فعلی دو یا چند فرد موجود زنده برای یک منبع مشترک تعریف می‌کنند. در مواردی که منبع به آن اندازه نیست که نیاز همه افراد مقاضی را برآورزد، به صورت یک عامل محدود کننده در رشد جمعیت درمی‌آید. بعلاوه در مواردی که کمبود منبع با افزایش جمعیت، بر شدت محدود کننده‌گش بیافزاید، رقابت بنا به تعریف، یک عامل وابسته به تراکم نیز به شمار خواهد آمد. رقابت ممکن است بین افراد همگونه (رقابت درون‌گونه‌یی) یا غیر‌همگونه (رقابت بین‌گونه‌یی) باشد. هر دو فرآیند می‌تواند به عنوان کنترل وابسته به تراکم برای یک گونه‌ی خاص باشد، هرچند که تنظیم دقیق تر جمعیت عمدتاً درون‌گونه‌یی است. تکنیکهای رقابت فوق العاده متنوع است و در فصلهای بعد، مربوط به قلمرو

نقشی بازی می‌کنند (لیدیکر، ۱۹۶۲؛ کریستین، ۱۹۷۰؛ جی.سی. کلاگ در آرچر، ۱۹۷۰).

تنش و فرسودگی هورمونی

در سال ۱۹۳۹ گرین، لارسون و بل، با مشاهده یک سقوط شدید در جمعیت خرگوش پاسفید (*Lepus americanus*) در مینسوتا نتیجه گیری قابل توجهی کردند. آنان نتیجه گرفتند که علت اصلی این افت همانا بیماری شوک است که یک نوع خودجوش از کاهش قند خون با واسطه هورمونی به حساب می‌آید و می‌توان آن را از روی آزمایشگاهی کبدی و اختلالات متعدد متاپولیسم کربوهیدراتها تشخیص داد. نتیجه گیری ضمنی آن بود که وقتی حیوان به طور مستمر در شرایط ازدحام قرار می‌گیرد، از واکنشهای هورمونی بیش از حد و چاره‌ناپذیر رنج می‌برد. حتی آن عده از افراد که در دوره‌ی کاهش جمعیت جمع آوری و در شرایط مناسب آزمایشگاهی قرار می‌گیرند نیز تنها برای مدت کوتاهی زنده می‌مانند. در پی آن بسیاری از فیزیولوژیستهای مهره‌داران و بوم‌شناسان تأثیر ازدحام و برخوردهای خشونت‌آمیز را بر سیستم غدد داخلی مورد بررسی قرار دادند. اینان از سوی دیگر به حدس و گمان در مورد شیوه‌های متنوعی پرداختند که از طریق آنها واکنشهای فیزیولوژیکی با واسطه هورمونی نقش کنترل‌های وابسته به تراکم را در افزایش مرگ‌ومیر و مهاجرت به بیرون، کاهش زادآوری و کاهش رشد، بازی می‌کنند. به طور کلی افزایش تراکم جمعیت بر میزان برخورد و همکشی افراد می‌افزاید و این تأثیر خود موجب چکاندن ماشه‌ی مجموعه‌یی از تغییرات پی‌درپی فیزیولوژیک می‌شود: افزایش فعالیتهای غدد داخلی، کاهش عملکردهای تولید می‌لثی، توقف رشد، توقف بلوغ جنسی، کاهش مصنوبیت در مقابل بیماریها، و کاهش رشد بچه‌های شیرخوار، ظاهرآ بعلت تولید ناکافی شیر.

کاهش باروری^۱

رابطه‌ی معکوس بین تراکم جمعیت و نرخ تولد در جمعیتهای آزمایشگاهی و آزاد در مورد بسیاری از گونه‌های حشرات، پرندگان و پستانداران به اثبات رسیده است. در مورد کنترل‌های آزمایشگاهی آغازیان و سایر بی‌مهرگان پست مشاهده شده که حتی چنانچه به آنها اجازه داده شود که آزادانه به تولید مثل پردازند و در صورت حذف سایر عوامل محدود کننده، نیز باز هم از میزان تقسیم و دونیم شدن آنها همواره کاسته می‌شود. بست و همکاران (۱۹۶۹) این کنترل را در نوعی کرم پهن پلاتاروئید (*Dugesia dorotocephala*) به ترشح نوعی ماده ردیابی کرده‌اند که حیوان خود در محیط آبی پیرامونش رها می‌کند. در موش خانگی (*Mus musculus*) که احتمالاً گونه‌ی نمونه‌وار در بین جوندگان از نظر پویایی جمعیت است، مشاهده شده که کاهش نرخ تولد در جمعیتهای آزمایشگاهی به علت کاهش باروری در ماده‌های بالغ، توقف بلوغ و افزایش مرگ‌ومیر داخل رحمی صورت می‌گیرد (کریستین، ۱۹۶۱). در واقع روش‌هایی که شلوغی از طریق آنها به کاهش باروری می‌انجامد،

مقدماتی در مورد نظریه‌ی اصلی آن ارائه شده است.

میثاق اجتماعی و نمایش خودنمایی

فرض کنید که حیوانات در صورت باخبر شدن از افزایش تراکم جمعیت خود، داوطلبانه با توقف تولید مثل موافقت کنند. مثلاً نرها می‌توانند به شیوه‌ی دقیقاً محدود و مشخص، مثل نمایشهای قلمروخواهانه بر سر دستیابی به ماده‌ها، با یکدیگر رقابت کنند، به گونه‌ی که بازنده از مسابقه عقب‌نشینی کند بدون آنکه هیچیک از طرفین دچار خستگی یا خونریزی شده باشند. این شیوه‌ی کاهش رشد جمعیت از طریق رفتارهای آینه‌ی را وین ادواردز رفتارهای قراردادی^۲ نام نهاده است (وین - ادواردز، ۱۹۶۲). ظریف‌ترین فرم این قراردادها «رفتارهای خودنمایی»^۳ است که به صورت پیامی روشن، «به هر کس که مربوط است»، اعضای یک جمعیت خود را به جلوه در می‌آورند و به همه امکان می‌دهند تا از تراکم جمعیت تصوری داشته باشند. واکنش درست به این شواهد دال بر تراکم بیش از حد، ممکن است به صورت کنترل داوطلبانه زاده شود یا بیرون‌کشیدن خود از آن محل باشد. این ایده که ریشه‌هایش عمیقاً به نظریات علی (۱۹۴۹) بازمی‌گردد، توسط کالهلا (۱۹۵۴) و وین - ادواردز بسط یافته است. این مبحث در اساس با سایر مقاهم وابسته به تراکم تفاوت دارد، زیرا در برگیرنده‌ی نوعی فداکاری از جانب فرد است و تکامل یافتن فداکاری که از جانب افراد نسبت به کل گروه شود، تنها از طریق انتخاب طبیعی در سطح گروه میسر است.

تها اندکی از بوم‌شناسان به این موضوع باور دارند که میثاقهای اجتماعی نقش عمده‌ی در کنترل جمعیت بازی می‌کند و بسیاری اصولاً نسبت به وجود چنین نقشی تردید دارند. دلیل این شکاکیت مضاعف است. از یک سو شدت انحرافات گروهی برای تشییش دن یک ژن ایشارگرانه بایستی بالا باشد و مسئله وقتی حادر می‌شود که ایشارگری به سمت کل جمعیت مندلی هدف‌گیری می‌شود. از آنجاکه چارچوب رسمی نظریه‌ی انتخاب گروهی پیچیده است و برای سوسیوپولوژی مضامین بسیار دارد، بحث آن را به فصل جداگانه‌ی وامی‌گذاریم (فصل ۵) و در آنجا امکان کنترل جمعیت از طریق رفتارهای اجتماعی را موربررسی قرار می‌دهیم. اما دلیل دوم برای شکاکیت دشواری در یافتن شواهدی است که وجود این پدیده را در طبیعت به اثبات برساند. برای اثبات وجود یک میثاق اجتماعی مؤثر، ولذا اثبات وجود انتخاب در سطح جمعیت، باید از عهده‌ی وظیفه‌ی دشوار اثبات فرضیه‌ی صفر (و نه رد آن) برآمد، به این معنی که بایستی بتراو ثابت کرد که تمام کنترلهای وابسته به تراکم که بر مبنای انتخاب فردی و نه گروهی استوارند، یک‌به‌یک مردود است.

و تهاجم، به آن مفصل تر خواهیم پرداخت. حیوانی که دیگری را بر سر یک قطمه‌ی غذا به چالش می‌طلبد، بهوضوح درگیر رقابت است و به همین ترتیب است در مورد حیوان دیگری که قلمروش را با بو علامت‌گذاری می‌کند، حتی اگرکه دیگران، صرفاً به‌خاطر وجود آن بو و بدون دیدن صاحب قلمرو، از ورود به آن پرهیز می‌کنند. بعلاوه در مواردی که فرد متبوع را بهزیان سایر افراد مصرف می‌کند، خواه هرگونه برخورد تهاجمی باشد یا نه، باز هم رقابت صورت گرفته است. به عنوان یک مثال کرانی، یک گیاه موجودی فسفات را از طریق سیستم ریشه‌اش، به هزینه‌ی گیاهان همسایه، جذب می‌کند یا با سایه کردن توسط برگ‌گایش نور آنها را می‌گیرد.

در حال حاضر کافی است رقابت را به دو نوع کلی تقلا و مسابقه تقسیم کنیم (نیکلسون، ۱۹۵۴). رقابت نوع تلا بهره کشانه است. برنده کسی است که منبع را قبل از دیگران استفاده کند، بدون آنکه هیچگونه واکنش رفتاری خاص نسبت به دیگر رقایش که در همان حوالی هستند، داشته باشد، مثل پرسیچه‌هایی که برای برداشت سکه‌ی که پیش آنها به‌زمین افتاده تلا در یک شعاع مشخص را جمع کرده بجذبگند، فرآیند رقابت مسابقه‌ی می‌کنند. اگر پرسیچه‌ها به‌پای خیزند و با برنده‌ی که همه سکه‌های موجود در یک شعاع مشخص را جمع کرده بجذبگند، فرآیند رقابت مسابقه‌ی می‌نامیم. به عنوان نمونه‌هایی از این نوع اخیر، با خصلت رفتار حیوانی، از قلمرو طلبی و سلسله مراتب چیرگی می‌توان نام برد. نظریه‌ی رقابت در پژوهش‌های بوم‌شناسی به نسبت پیشرفته محاسب می‌شود؛ از جمله بررسیهای اخیر در مورد آن می‌توان کارهای شونر (۱۹۷۳)، می (۱۹۷۳) و می و هسکاران (۱۹۷۶) را یادآور شد.

صیادی و بیماری

با توجه به اینکه تعداد صیادان و انگلها را می‌توان شمرد، لذا آنها را بایستی در زمرة‌ی عوامل وابسته به تراکمی دانست که از همه آسان‌تر به کمیت درمی‌آیند. هرچه جمعیت محلی یک گونه‌ی میزبان بیشتر شود، دشمنانش بهتر می‌توانند با افراد آن روبرو شده و بدفاعات بیشتری به آنان حمله کنند. این واکنش که در اصطلاح بوم‌شناسان «واکنش تابعی»^۱ (هولینگک، ۱۹۵۹) خوانده می‌شود، در مواردی تسهیل می‌گردد که صیادها و انگلها به مواضع هرچه مترکم‌تر صید و میزبان خود مهاجرت می‌کنند. از طرف دیگر قربانی خویش تأثیر بگذارند، به این معنی که جمعیت خود را، به علت افزایش بقا و باروری که در اثر بیهود وضعیت غذایی حاصل شده، طی دو یا چند نسل اضافه کنند.

رابطه‌ی صید و صیاد نیز همچون رابطه‌ی رقابتی در مرکز بحث‌های بوم‌شناسی جامعه قرار داشته و موضوع تحقیقات عملی و نظری فشرده‌ی بوده است. از جمله مهترین بررسی‌های اخیر آن می‌توان به کارهای کربز (۱۹۷۲)، مک آرتور (۱۹۷۲)، می (۱۹۷۳) و می و همکارانش (۱۹۷۶) اشاره کرد. در کار مشترک ویلسون و بوسرت (۱۹۷۱) نیز یک بحث

می‌گیرد. احتمالاً بخش عمدی تفاوتهای را که در عمل کنترل از یک جمعیت به دیگری و از یک محیط به دیگری مشاهده می‌شود، می‌توان بر عهده‌ی جبران متقابل نهاد. اگر از داده‌های موجود بتوان یک قاعده‌ی کلی بیرون کشید، آن قاعده احتمالاً این است که کنترل اصلی وابسته به تراکم در جمعیتهای آزاد جوندگان اغلب، به ترتیب، قلمرو طلبی در ترکیب با مهاجرت به خارج است. پس از آنها تهی شدن منابع غذایی و صیادی قرار می‌گیرد. تغییرات "هورمون - انگیخته" را به دشواری می‌توان ارزیابی کرد. اما ظاهراً این گروه از عوامل، از نظر کنترل، در سرتبیه شانویه جای می‌گیرند. در هر مرد که این گروه دخیل باشد، احتمالاً به طور عمدی بر باوری ماده تأثیر می‌گذارد. خستگی سیستم هورمونی که در آزمایشگاه با حذف سایر کنترلها بروز می‌کند، احتمالاً در جمعیتهای آزاد نادر و یا کلاً نایاب است. تغییرات ژنتیکی در رفتارهای تهاجمی را نیز نمی‌توان به راحتی ارزیابی کرد. احتمال دارد که این تغییرات چرخه‌ها را شدت بیشتری بیخشدند اما در عین حال آنها را، از نظر توالی اهمیت کنترلها وابسته به تراکم، باستی پس از تهاجم قلمرو طلبانه و مهاجرت به خارج قرار داد.

جدولهای حیات^۳

آمار حیاتی مربوط به جمعیتهای بسته را به دو صورت خلاصه می‌کنند: یکی جدول بقا^۴ که تعداد افراد زنده‌مانده تا هر سن معین را نشان می‌دهد و جدول بازوری^۵ که تعداد متوسط دخترهای تولیدشده توسط هر ماده برای هر سن معین را به نمایش می‌گذارد. ابتدا موضوع بقا را مورد توجه قرار دهیم. اگر سن را با x نشان دهیم، تعداد افرادی که تا سن x زنده مانده‌اند را به صورت نسبت یا بسامد (μ_x) افرادی که از تولد تا سن x زنده مانده‌اند، ثبت می‌کیم که در آن بسامد از ۱ تا صفر متغیر است. لذا اگر زمان را به سال اندازه می‌گیریم و معلوم شده که فقط ۵۰٪ از اعضای یک جمعیت معین تا یک‌سالگی زنده مانده‌اند، $0.5 = \mu_1$ می‌شود. اگر فقط ۱۰٪ به هفت سالگی می‌رسند، $0.1 = \mu_7$ است و به همین ترتیب. این فرآیند را به صورت منحنی‌های بقا نیز می‌توان به راحتی نشان داد. در شکل ۷A - ۴ سه فرم اصلی این منحنی‌ها آمده‌است. تیپ آ که انسان در جوامع پیشرفته و گیاهان و حیوانات پرورش یافته در باغها و آزمایشگاه‌های دقیق، از نظر شباهت، به آن نزدیک می‌شوند در مواردی شکل می‌گیرد که مرگ و میرهای اتفاقی در حداقل نگداشتند شده باشد. در اینها مرگ در مورد اکثر افراد فقط هنگامی پیش می‌آید که آنها به سن پیری می‌رسند. در منحنی بقای تیپ II احتمال مرگ در همه‌ی سنین به یک‌اندازه است، به این معنی که درصد شتابی از افراد هر سن در واحد زمان توسط صیاد، تصادف یا هر چیز دیگر حذف می‌شود. مثلاً مرگ و میر سالانه‌ی لکلک سفید همواره در حدود ۲۱ درصد

جبان متقابل^۱

بین جمعیتها در گونه‌های مختلف، جمعیتهای آزاد و آزمایشگاهی یک گونه و حتی بین جمعیتهای آزاد یک گونه‌ی واحد، از نظر کنترلها وابسته به تراکم تفاوتهای بسیار می‌توان دید. بخش عمدی این تفاوتها بدليل خصوصیت جبران متقابل است، به این معنی که اگر محیط در جهت رفع تأثیر یک عامل فشار بر جمعیت تغییر کند، جمعیت تا آنجا اضافه می‌شود که در نتیجه‌ی یک تأثیر دیگر، روند افزایش در سطح تعادل جدیدی متوقف شود. اگر صیادان، به طور مثال جمعیت یک علفخوار را معمولاً در تعادل نگه می‌دارند، با حذف آنها جمعیت علفخوار اضافه خواهد شد تا اینکه کمبود غذا حالت بحرانی پیدا کند. حال اگر غذا به طرز غیرعادی فراوان شد، جمعیت باز هم اضافه خواهد شد تا اینکه از دحام بیش از حد موجب شروع یک بیماری همه گیر یا عارضه‌ی تنش شدید گردد. مطالعات کالهون، کریستیان، کربز، لیدیکر و دیگران در روشن شدن توالي کنترلها و جبران متقابل در گونه‌های مختلف بسیار آموزنده بوده‌اند. چال رفتاری^۶ کالهون را که در آن اکثر افراد رفتار غیرعادی دارند و موفق به تولید مثل نمی‌شوند، می‌توان به عنوان جمعیتی از رات دید که فراتر از همه کنترلها وی که گونه در طبیعت با آن برخورد می‌کند، امکان رشد یافته است. اگر آسیهای اجتماعی ناشی از ازدحام باشد، می‌توان آنها را به عنوان کنترلها وی دانست که غیرسازشی‌اند، به این معنی که فراتر از حدود چنتهای تدبیر گونه واقع می‌شوند و لذا نه به شایستگی فرد کمک می‌کنند و نه به شایستگی گروه.

ادوار جمعیتی در پستانداران

چرخه‌های جمعیتی پستانداران و بخصوص چرخه‌های جوندگان متون مربوط به سوسیوبیولوژی را بسیار و در واقع بیش از حد، به خود مشغول داشته است. این وضع به طور مضاعف باعث تأسف است، چراکه مشاجرات گمراه کننده و اغلب تلخی را نیز پیرامون این چرخه‌ها برانگیخته است. مشکل واقعی، صرف نظر از دشواریهای عملی در دستیابی به اطلاعات، این واقعیت است که مسئله چرخه‌های جمعیتی به طور سنتی در معرض شیوه‌ی ادعا و حمایت بوده که معمولاً در کارهای پژوهشی منتداول است. هر یک از کنترلها وابسته به تراکم مکتب فکری خاص، قهرمانان خود و نظریه‌ی علمی خود را دارد: مهاجرت به خارج، تنش و خستگی هورمونی، انتخاب ادواری در جهت فتویهای مهاجم، صیادی و تهی شدن منابع غذایی. در پس هر یک از این فرآیندها یک مدل احتمالی و داده‌هایی برای اثبات آن ردیف شده تا آن را به عنوان عامل اصلی طبیعت مطرح سازند. طرح موضوع به این صورت به قصد بی اعتبار کردن کارهای این پژوهشگران نیست، چراکه کارهای آنها از کیفیت و تخلی خلاق بالایی برخوردار بوده و طرفه آنکه همه، حداقل تا حدودی، نیز صحیح‌اند. اما تناقضها از تعایل آنها به ارائه‌ی تعیین و قاعده‌ی کلی، با تکیه بر تجربیات محدود آزمایشگاهی و مشاهدات صحرایی در مورد یک یا چند جمعیت و ضعف محدودی از شخصیتهای کلیدی در درک نقش احتمالی پدیده‌ی جبران متقابل، سرچشم

1. intercompensation

2. behavioral sink

3. life tables

4. survivorship schedule

5. fertility schedule

سال دوم عمرش به طور متوسط دو ماده می‌زاید ($m_2 = 2$)؛ در سومین سال به طور متوسط $4/5$ ماده به دنیا می‌آورد ($m_3 = 4/5$) و به همین ترتیب در بقیه عمر.

با استفاده از جدولهای بقا و باروری می‌توان نرخ خالص تولید مثل را که با R نشان داده می‌شود، اندازه گرفت. بنا به تعریف، این نرخ عبارت است از متوسط تعداد فرزند ماده‌بی که هر ماده در طی تمام عمرش تولید می‌کند. این رقم معیار مفیدی در محاسبه میزان رشد جمعیت است. در مورد گونه‌هایی که نسلهای مشخص و غیرهمپوش دارند، R در واقع دقیقاً همان افزایش جمعیت در طی هر نسل است. فرمول نرخ خالص تولید مثل عبارت است از:

$$R_* = \sum_{x=0}^{\infty} l_x m_x$$

برای روشن تر شدن چگونگی محاسبه R مثال ساده‌ی ذهنی زیر را در نظر بگیرید. در هنگام تولد همه ماده‌ها زنده‌اند ($m_0 = 1/0$) اما البته هیچ‌کدام فرزند ندارند ($m_1 = 0$) لذا $0 = 1 \times 0 = 0$. هر کدام به طور اول $5/0$ درصد از ماده‌ها هنوز زنده هستند ($m_1 = 1/5$) و هر کدام به طور متوسط 2 ماده به دنیا می‌آورند ($m_2 = 2$) لذا $0.5 \times 2 = 1/5$. در پایان سال 20 درصد از ماده‌های اولیه هنوز زنده ($m_{20} = 0.2$) و هر کدام به طور متوسط 4 ماده می‌زاید ($m_3 = 4$) لذا $0.8 \times 4 = 1/4$. نرخ خالص تولید مثل مجموع مقادیر x است که در بالا بدست آمد.

$$R_* = \sum_{x=0}^{\infty} l_x m_x$$

$l_x m_x$	$l_x m_x$	$l_x m_x$	$l_x m_x$
در هنگام تولد	در بیکمالگی	در دوسالگی	در سالگی
($x=0$)	($x=1$)	($x=2$)	($x=3$)
$= 0 + 1 + 0.8 + 0$			
$= 1/8$			

می‌توان به شیوه‌ی پیش رفت که از طریق آن « R » یعنی نرخ ذاتی افزایش، را بتوان از روی جداول باروری و بقا محاسبه نمود. با حداقل معادله رشد نمایی شروع می‌کنیم.

$$N_t = N_0 e^{rt}$$

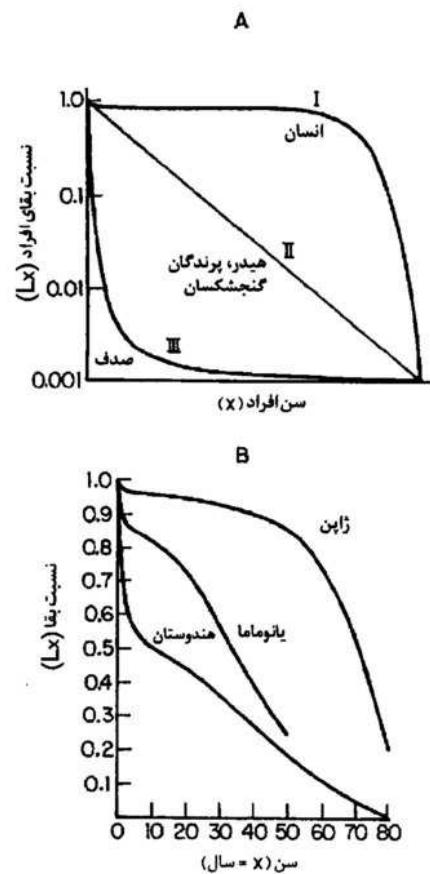
فرض کنیم که t حداکثر عمری باشد که ماده به آن می‌رسد و N نیز فقط مشتمل بر یک ماده باشد. حال می‌خواهیم بینم تعداد زادگان این ماده تک، از جمله فرزندان خودش و فرزندانی که آنها تولید می‌کنند، در طی حداکثر عمر یک ماده چقدر است. لذا $1 =$

$$N_t = N_0 e^{rt}$$

(حداکثر سن)

(حداکثر سن)

$$= \sum_{x=0}^{\infty} l_x m_x e^{rt} - N$$



شکل ۷-۴ منحنی‌های بقا. A: سه تیپ اصلی. B: تغییرات منحنی بقا در جمعیت‌های مختلف انسانی در تیپ I تا III. محور عمودی A مقیاس لگاریتمی دارد.

باقي می‌ماند. این رقم برای پنگوئن چشم‌زرد 13 درصد است. لذا منحنی تیپ II حالت فروافت نمایی منفی دارد. وقتی آن را روی مقیاس نیمه‌لگاریتمی ترسیم می‌کنیم (\ln روی مقیاس لگاریتمی، x روی مقیاس معمولی) منحنی به شکل خط راست درمی‌آید. تیپ III متداوول ترین نوع در طبیعت است و زمانی پیش می‌آید که شمار بسیار بزرگی از زادگان، معمولاً به شکل اسپور، بذر یا تخم، تولید و در محیط منتشر می‌گردد. اکثریت بزرگی از آنها به سرعت از بین می‌روند؛ به عبارت دیگر این نوع منحنی بقا در سنین اولیه افت شدید دارد. اما آن‌عده از افراد که ریشه می‌دوانند یا جای امنی برای استقرار پیدا می‌کنند، شناس خوبی برای رسیدن به بلوغ دارند. شکل منحنی بستگی به شرایط محیط دارد و از یک جمعیت به دیگری در همان گونه تفاوت می‌کند. در مورد خود انسان این تغییرات از تیپ I تا III متغیر است (شکل ۷B-۷C).

جدول باروری شامل نرخ زادوولد برای هر سن خاص است؛ تعداد متوسط فرزندان متولد شده از هر ماده در هر دوره از عمر مشخص است. برای روشن شدن چگونگی ثبت این نوع جدول مثال فرضی زیر را در نظر بگیرید: در هنگام تولد ماده هنوز هیچ فرزندی نزاده‌است ($m_0 = 0$)؛ در طی سال اول عمرش نیز هنوز تولدی صورت نگرفته ($m_1 = 0$)، ماده در

نامنظمی داشته باشد که با فرستهای خوبی که گاه و بیگاه پیش می‌آید، چرخ و دنده شده باشد (هالگیت، ۱۹۶۷). در مواردی که بقای فرزندان نه فقط کم بلکه از نظر زمانی نیز غیرقابل پیش‌بینی است، طول عمر باز هم در جهت بلندشدن پیش می‌رود (مورفی، ۱۹۶۸).

توزیع سنی پایدار

یک اصل مهم در بوم‌شناسی آنکه هرگاه جمعیتی امکان تولید مثل در یک محیط ثابت داشته باشد، به یک توزیع سنی پایدار خواهد رسید. (تها استثنای در مورد گونه‌هایی است که همه به صورت همزمان و در یک واحد منحصر به تولید می‌پردازند). این بدان معنی است که نسبت افراد متعلق به گروههای مختلف سنی، نسل‌اندرنس، ثابت می‌ماند. فرض کنید که آمارگیری یک جمعیت خاص نشان داده که ۶۰ درصد افراد آن ۱ - ۰ ساله، ۳۰ درصد ۲ - ۱ ساله و ۱۰ درصد ۲ ساله یا بیشترند. اگر جمعیت از پیش به مدت طولانی در این محیط زندگی کرده، انتظار می‌رود که توزیع سنی اش پایدار باشد. لذا نتایج سرشماری‌های بعدی نیز همین نسبتها را به بار خواهد آورد. هر جمعیت که در محیط پایدار به سر بردا، صرف نظر از اینکه اندازه‌اش در حالت افزایش، کاهش یا ثابت باشد، به سمت توزیع سنی پایدار می‌خواهد کرد. برای هر شرایط مفروض محیطی، هر جمعیت توزیع خاص خود را دارد.

تلاش تولیدمثلی^۱

در معادلات اصلی زیست‌شناسی جمعیت تلاش‌های صرف شده در تولید مثل را به صورت مستقیم و بر مبنای زمان و کالری اندازه نمی‌گیرند. آنچه اهمیت دارد، سود و زیان برای شایستگی آینده است. فرض کنید که ماهی ماده‌ی متعلق به یک گونه‌ی خاص در سال اول بلوغش به شدت تخم‌ریزی کند و درنتیجه آنقدر تخم رها شود که ۲۰ بچه‌ماهی به بار آید. در عین حال صرف انرژی و تلاش همواره به قیمت جان این ماهی ماده تمام شده باشد. حال یک ماهی از نوع دیگر را در نظر بگیرید که تلاش کمتری برای تولید مثل می‌کند و درنتیجه تنها ۵ بچه‌ماهی به بار می‌آید اما این وضع ریسک ناچیزی برای عمر مادر به همراه دارد و لذا او می‌تواند انتظار ۱۰ تا ۱۱ تلاش تولیدمثلی دیگر را در طی یک فصل تولیدمثلی داشته باشد. تلاش تولیدمثلی ماهی دوم که بر مبنای واحدهای شایستگی آینده که در هر تخم‌ریزی هزینه شده‌اند، اندازه‌گیری می‌شود، بسیار کمتر از ماهی اول است، اما در این مورد خاص انتظار می‌رود جمعیت ماهی دوم سریعتر از اولی افزایش پیدا کند. پرسش عمومی این است: برای دست‌یافتن به یک m_x مفروض در سن آکاهش x و m_y در آینده چقدر است؟ این سؤال موضوع یکسری از پژوهش‌های نظری توسط ویلیامز (۱۹۶۹)، تینکل (۱۹۷۰)، گارگیل و بوسرت (۱۹۷۰) و فاجن (۱۹۷۲) بوده که با استفاده از برگرددانهای مختلف معادله اولر - لاتکا

به عبارت دیگر کل تعداد افراد حاصل از یک ماده مساوی است با مجموع فرزندان تولیدی او در هر سن x ماده (m_x) ضربدر فرزندانی که هر یک از این فرزندان از هنگام تولد تا آخر عمر ماده اصلی تولید می‌کند (x - حداکثر سن). با جایگزینی و ترتیب مجدد خواهیم داشت:

$$\text{حداکثر سن} \quad (m_{\text{حداکثر سن}})^x = (m_{\text{حداکثر سن}})^x$$

$$\sum_{x=0}^{\infty} l_x m_x e^{-rx}$$

$$\text{حداکثر سن} \quad \sum_{x=0}^{\infty} l_x m_x e^{-rx} = 1$$

یا در توزیع پیوسته x و m_x خواهیم داشت:

$$\text{حداکثر سن} \quad \int l_x m_x e^{-rx} dx = 1$$

به جای «سن حداکثر» نیز می‌توان ۵۵ را گذاشت زیرا این دو به لحاظ زیست‌شناسی معادل یکدیگرند. این معادله را به نام اولر (ریاضیدان قرن ۱۸) که اولین بار آن را اثبات کرده) یا اولر - لاتکا (لاتکا اولین کسی که آن را در بوم‌شناسی به کار برده) می‌شناسند. با توجه به اینکه مقادیر m_x و x را می‌دانیم، با استفاده از معادله اولر - لاتکا می‌توانیم نرخ ذاتی افزایش جمعیت را محاسبه کنیم.

معادله اولر - لاتکا کاربردهای مهمی در سراسر مباحث سوسیو‌بیولوژی دارد. هر مقدار از x و m_x ممکن است کارپایی از عناصر اجتماعی داشته باشد. از سوی دیگر مقدار سازشی α در مورد هر ژنتیپ تابع دودی به وسیله‌ی نحوه‌ی تأثیر واکنش‌های اجتماعی‌اش بر هر x و m_x معین می‌شود. توارث‌پذیری جدولهای m_x در مورد مگس سرک، پشه‌ی جنس *Aedes*، سوسنار و انسان مستند گردیده است. لذا انتظار می‌رود که جزئیات چرخه‌ی زندگی، یعنی جدولهای «بقا - باروری» و عوامل تعیین‌کننده‌ی آنها، به انتخاب طبیعی واکنش داشته باشند. در واقع تمام استراتژی تکاملی گونه را می‌توان به طور مجرد بر مبنای این جدولها تبیین نمود.

به عنوان یک نمونه‌ی ساده، عمر طولانی و باروری کم صفات جبرانی هستند که انتخاب طبیعی تحت یکی از دو شرایط محیطی متساد بر می‌گردند. اگر محیط بسیار بائبات و قابل پیش‌بینی باشد، بقا، و درنتیجه طول عمر، برای گونه‌هایی بہبود پیدا می‌کند که بتوانند بخشی از زیستگاه را به تصرف خود درآورند، آهنگ فعالیت‌های خوبیش را با ریتمهای طبیعت تنظیم نمایند و یا به هر شکل دیگری از این ثبات بهره بگیرند. چنین موجوداتی پرکردن خانه‌ی خوبیش با زادگان بی شماری را که رقیب بالقوه‌ی خود آنها باشند، استراتژی خوبی تغواهندانست. در کران مقابل، محیط خشن، سخت و غیرقابل پیش‌بینی موجب می‌شود که بعضی از گونه‌ها (و نه همه) یک مرحله‌ی بالغ مقاوم و بادوام را تکامل بخشنده که انرژی آنها را، به جای کوشش در تولید مثل، در جهت بقا به مصرف برسانند. می‌توان نشان داد که بهترین استراتژی برای چنین گونه‌ی آن است که تولید مثل به شدت

با این وجود حیوانات اجتماعی از این دادوستد ساده به راحتی پرهیز می‌کنند. مثلاً یک نر چیره ممکن است زمان بسیاری را صرف فعالیت‌هایی کند که کم ویش به طور مستقیم به تولید مثل مربوطند و در عین حال به خاطر جایگاه امنی که در قلمرو یا در رأس گروه اجتماعی دارد، از بقای بالای نیز سود ببرد.

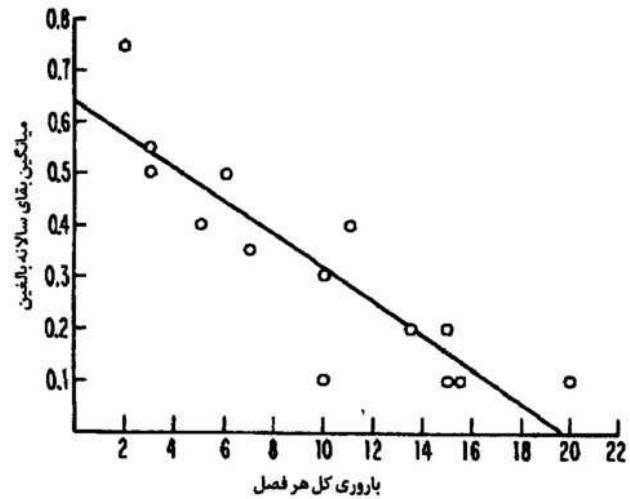
انتخاب و k

پارامترهای جمعیتی^۱ و k را در نهایت ترکیب ژنتیکی جمعیت معین می‌کند. در نتیجه، این پارامترها در معرض تکامل قرار دارند و زیست‌شناسان به تازگی شروع به بررسی دقیق نحوه تکامل آنها نموده‌اند. فرض کنید که گونه برای زندگی در یک زیستگاه کم‌دوم و غیرقابل پیش‌بینی، نظری پوشش علفی یک منطقه‌ی تازه پاکراشی‌شده جنگل، سطح کفه‌ی گلی یک مانداب رودخانه‌ی یا کف غنی از مواد غذایی یک حوضچه‌ی حاصل از آب باران، سازش یافته باشد. چنین گونه‌یی به شرطی به بهترین شکل عمل می‌کند که سه کار را بتواند به خوبی انجام دهد: (۱) زیستگاه را به سرعت کشف کند، (۲) پیش از آنکه دیگر گونه‌های رقیب آن منبع را استفاده کنند یا زیستگاه کلأ ازین برود، به سرعت تولید مثل کند و (۳) وقتی زیستگاه مورد استفاده‌اش نامناسب شد، در جستجوی زیستگاه‌های جدید، به سرعت منتشر شود. چنین گونه‌هایی را که، جهت استفاده از نوسانات محیط و منابع زودگذر، 2 بالایی دارند، « 2 - استراتئیست» یا «فرصت‌طلب» می‌نامند (مک آرتور و ویلسون، ۱۹۶۷). یک نمونه‌ی کرانی از 2 - استراتئیستها گونه‌های گریزپا^۲ هستند که مرتباً از محلهای استقرار روفته می‌شوند اما تنها به آن خاطر باقی مانده‌اند که قابلیت انتشار و پرکردن زیستگاه‌های جدید در آنها بسیار بالاست (هاچیسنون، ۱۹۵۱). استراتئی 2 برای بهره گیری کامل از زیستگاهی است که، به خاطر ماهیت زودگذرش، بسیاری از جمعیتها را در قسمت‌های پایین و رو به بالای منحنی رشد نگه می‌دارد. اینگونه شرایط کرانی همواره به نفع ژنتیکهای در جمعیت است که 2 بالا داشته باشند. شرایط نامناسب حکم به نفع ژنتیکهای می‌دهد که قابلیت رقابت در وضعیت ازدحام (جایی که $N = k$ یا نزدیک به آن است) را با صفت با ارزش 2 بالا معاوضه می‌کنند. این فرآیند به انتخاب^۳ معروف است.

k - استراتئیست « یا « گونه‌ی باثبات » نوعاً در زیستگاه بادوام‌تری همچون جنگل پیر اوچی یا قله‌ی (کلیماکس)، دیوار یک غار یا قسم داخلی آبسنگ مرجانی زندگی می‌کند. در نتیجه جمعیت او و گونه‌های همکنش در سطح اشباع K یا نزدیک به آن به سر می‌برند. در این صورت دیگر به نفع گونه نیست که 2 بالایی داشته باشد. برای این ژنتیکها مهمتر آن است که قابلیت رقابت به دست آورند و بخصوص بتوانند بخشی از محیط‌زیست را به خود اختصاص داده و انرژی تولیدی آن را استخراج

(یا معادله‌ای مفهومی آن) تأثیر روابط مختلف بین z_i و m_i در همه‌ی سنین را بر شایستگی مورد بررسی قرار داده‌اند. اینکه تلاش‌های تولید مثل را بر مبنای تدابیر فیزیولوژیکی و رفتاری، نظری سهمی از بافت‌های بدنی که تبدیل به غدد جنسی می‌شوند یا مدتی که وقت صرف معاشقه و مراقبتهاي والدینی می‌شود، اندازه بگیریم، نیز معنی دار است. اما پیش از اینکه بتوان تأثیر این تدابیر را بر تکامل ژنتیکی محاسبه کرد بایستی عملکرد آنها را به صورت واحدهای درآورده که در جدولهای حیات جای بگیرند.

مدارک و داده‌های مرتبط با مدل‌های تلاش تولید مثلی کم و پراکنده است. متون حیات وحش پراز حکایت نزهای است که به خاطر گرفتاری آنی در جدال قلمرو طbane یا معاشقه، جان خود را ازدست داده‌اند. مثلاً شالر (۱۹۷۲) شاهد بوده که وقتی دو گراز زگیل دار نر مشغول جنگ بوده‌اند، شیر ماده سعی کرده که یکی از آنها را شکار کند؛ غزال نر رید باک، به خاطر ندیده گرفتن شیرهای مجاورش در حین معاشقه، جان خود را ازدست داده است. رشد کشته چسبها^۱ در طی تخم‌ریزی به شدت کم می‌شود (بارتر، ۱۹۶۲) و در نتیجه در فصل تولید مثلی بعدی تخم‌کمتری می‌گذارند و احتمال حذف آنها توسط کشته چسبهای دیگری که در مجاورشان رشد می‌کنند نیز بیشتر می‌شود. مورداک (۱۹۶۶) نشان داده که بقای سوسکهای ماده‌ی کارآید در گونه‌ی *Agonum fuliginosum* از یک سال به سال بعد، با مقدار تولید مثل آنها در سال اول نسبت عکس دارد. به طور کلی هرچه موجود کوچکتر و عمرش کوتاه‌تر باشد تلاش تولید مثلی اش، بحسب مقدار باروری در هر فصل، بیشتر است. یک مثال چشمگیر آن در مورد سوسمارها در شکل ۴-۸ آمده است. رابطه‌ی منفی احتمالی بین طول عمر و باروری که احتمالاً علاوه بر سوسمارها برای بسیاری از موجودات دیگر نیز صدق می‌کند، بر این فرض استوار است که بین مدت زمانی که حیوان در تولید مثل صرف می‌کند و شانس بقای او رابطه‌ی معکوس برقرار است.



شکل ۴-۸ مصداقی از قاعده‌ی تلاش‌های تولید مثلی: رابطه‌ی معکوس بین میزان تولید مثل سوسمار ماده و طول عمر آن که بر مبنای بقای سالانه اندازه گرفته شده است. هر نقطه نمایانگر گونه‌ی متفاوتی است.

1. barnacle

2. fugitive species

3. r selection

جدول ۱-۴ برخی از همبسته‌های انتخاب k و r (اقباس از پبانکا، ۱۹۷۰)

همبسته	انتخاب r	انتخاب k
اقلیم	متغیر و / یا غیرقابل پیش‌بینی: نامطمئن	نسبتاً ثابت و / یا قابل پیش‌بینی: مطمئن
مرگ و میر	اغلب فاجعه‌بار، بدون جهت خاص، مستقل از تراکم	جهت‌دار، وابسته به تراکم
منحني بنا	اغلب تیپ III	عمولاً تیپ I و II
اندازه‌ی جمعیت	با تغییرات زمانی، غیرتعادلی؛ عمولاً بسیار پایین‌تر از ظرفت قابل تحمل محیط یا نزدیک به آن؛ جوامع یا بخشی از آنها اشاعر نشده؛ خلاه‌های ضرورت ندارد.	نسبتاً ثابت در زمان، تعادلی؛ در ظرفت قابل تحمل محیط با قابل تحمل محیط؛ جوامع یا بخشی از آنها اشاعر نشده؛ خلاه‌های بوم‌شناختی؛ استقرار دویاره در هر سال
رقابت درون و بین‌گونه‌ی	متغیر و اغلب مست	عمولاً سخت
خصوصیات مورد توجه انتخاب	۱ - تکون و رشد آهسته، قابلیت رقابت بیشتر ۲ - آستانه‌های پایین‌تر از نظر منابع ۳ - تولیدمثل تأثیری ۴ - جله‌ی بزرگ ۵ - تولیدمثل مکرر	۱ - تکون و رشد سریع ۲ - بالا r_{max} ۳ - تولیدمثل زودهنگام ۴ - جله‌ی کوچک ۵ - تولیدمثل یکباره
طول عمر	کوتاه، عمولاً کمتر از یک سال	درازتر، عمولاً بیشتر از یک سال
تأکید در مورد مصرف انرژی	بهره‌وری ^۱	کارایی
قابلیت استقرار	زیاد	کم
رفارهای اجتماعی	ضعیف، اغلب به شکل دسته، گله یا تجمع	غلب به خوبی توسعه یافته

در از عمر می‌انجامد که نتیجه‌اش لزوماً کاهش تکاملی است. برای یک ژنوتیپ یا گونه که در زیستگاه پایدار زندگی می‌کند، هرگونه تعهد شدید به تولیدمثل که شانس بقای فرد را کاهش دهد، هیچگونه امتیاز داروینی به همراه ندارد. در کران مقابل، اگر مهیاً باشند که زیستگاه خالی تضمین می‌کند که حداقل محدودی از زادگان منابع موردنیاز برای بقا و تولیدمثل خود را پیدا کنند، تلاش تولیدمثلی، حتی به قیمت جان خود آن موجود نیز به صرفه است. اکثر زادگان "۲ - استراتژیست" در طی مرحله‌ی پراکنش ازین می‌روند اما بالاخره محدودی از آنها احتمالاً زیستگاه‌های خالی لازم برای ازسرگیری چرخه‌ی حیات را بدست می‌آورند.

همبسته‌های احتمالی r و k در بوم‌شناصی و رفتار متعدد و پیچیده‌اند (جدول ۱-۴). به طور کلی انواع عالی‌تر تکامل اجتماعی به معنی انتخاب k عمل می‌کند. دلیل آن است که پایداری جمعیت به کاهش سیلان ژن و درنتیجه افزایش درون‌گشتنی^۵ می‌انجامد و همزمان تصاحب زمین و انواع پیوندهای اجتماعی موردنیاز برای عمر دراز در محیط قابل پیش‌بینی تر را

کنند. این انتخاب^۶ در گیاهان عالی منجر به ایجاد افراد بزرگی نظیر درختچه‌ها و درختان می‌شود که با سیستم ریشه‌های خود گیاهان مجاور را خفه کنند و با برگ‌هایشان آنها را از نور خورشید محروم دارند و مانع از جوانه‌زن آنها در نزدیک خود شوند. در حیوانات نیز انتخاب k می‌تواند به افزایش تخصص (برای پرهیز از مداخله‌ی رقبا) یا افزایش تمایل در دفاع از قلمرو و بیرون راندن دیگر افراد همگونه از آن بیانجامد. در صورت یکسان‌بودن همه‌جیز، شرایط به نفع k - استراتژیستهای تمام می‌شود که بتوانند متراکم‌ترین جمعیت را در وضعیت تعادل نگه‌داشته باشند. آن ژنتیکی‌هایی که، در چنین شرایطی از نظر شلوغی، قابلیت کمتر برای بقا و تولیدمثل داشته باشند، حذف خواهند شد.

البته این دو نوع انتخاب لزوماً ناسازگار نیستند. r در همه موارد، حداقل در معرض برخی تعدیلهای تکاملی رویه‌بالا یا روبه‌پایین قرار دارد، حال آنکه محدودی از گونه‌ها چنان از نزدیک شدن به k باز داشته‌می‌شوند که در معرض هیچ حدی از انتخاب k قرار نمی‌گیرند. کینگ و اندرسون (۱۹۷۱) و راف‌گاردن (۱۹۷۱) درواقع به طور مستقل از هم، شرایطی را که در آن آلل‌های r و k می‌توانند در یک چندربخشی متوازن با یکدیگر همبودی^۷ داشته باشند، معین کرده‌اند. اما در بسیاری از موارد که انتخاب شدید k صورت می‌گیرد، این وضع به ایجاد جمعیت پایداری از افراد

1. productivity

2. k selection

3. coexistence

4. correlates

5. inbreeding

ترغیب می‌کند.

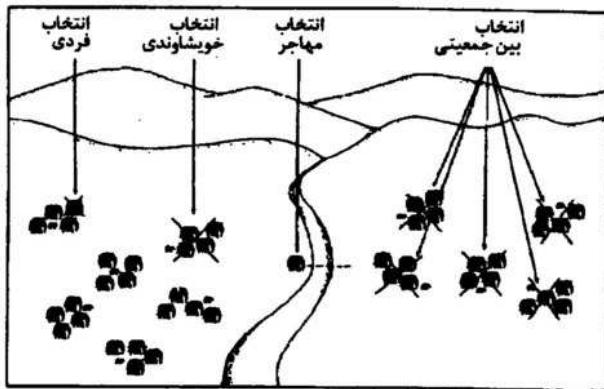
بزرگی از آمریکای شمالی می‌بینیم. سایر جوندگان متعلق به این دسته (microtines) در آمریکای شمالی، بخصوص گوزن - موشهای متعلق به جنس *Peromyscus*، به کران ^۱ در این طیف نزدیکترند. اینان در اصل در زیستگاههای بهم پیوسته‌ی آمریکای شمالی، بخصوص جنگلهای خزان‌دار شرق و دشتی‌های مرکزی، سکونت داشته‌اند. جمعیت اینها پایدارتر است و به ندرت بهشیوه‌ی «ول و موش قطبی» (المینگ) طغیانهای چشمگیر می‌کنند. بیدستر (*Castor canadensis*) شباهت نزدیک به آن‌چیزی دارد که می‌توان ^۲ استراتژیست واقعی نام نهاد. این پستاندار تاحدود زیادی خود، از طریق ساختن سد و برکه، زیستگاهش را طراحی و تثیت می‌کند. بیدستر به خاطر محفوظبودن از صیادان، به علت جهی بزرگ و اقامتگاه آبی امنی که دارد و همچنین به خاطر در اختیار داشتن منابع غذایی غنی، هم نرخ مرگ و هم نرخ تولدش کم است. بجهه‌ها، تنها پس از یکی دو سال ماندن در اقامتگاه والدین، پراکنده می‌شوند. درنتیجه، جمعیت بیدستر بسیار پایدارتر از جونده‌های گروه مایکروتین است.

اکنون با خاتمه‌ی بحث مفهوم انتخاب ^۳ و ^۴، مرور مختصر مبانی زیست‌شناسی جمعیت را پایان می‌دهیم و آمده می‌شویم که در فصل ۵ موضوع پیچیده‌تر اما محوری‌تر، انتخاب گروهی در تکامل رفتار اجتماعی را مورد بررسی قرار دهیم.

جوندگان از جمله بسیار گروههای مستند که در درون خود هم گونه‌های ^{۲ - گزیده} دارند و هم ^{۱ - گزیده} «براساس نظر کریستیان (۱۹۷۰) *Microtus pennsylvanicus* در کران ^۲ این طیف واقع می‌شود. در دوره‌ی قبل از کریستف کلمب این گونه احتمالاً به اُنگهایی نظری آنچه در پشت سدهای متروک بیدستر ^۱ باقی می‌ماند، محدود می‌شده است. این‌گونه اُنگهای (چمنزارهای مرطوب) موقع بسرعت جای خود را به مراحل پله‌ی ^۲ توالي بازگشت جنگل می‌دهند. لذا گونه‌های وابسته به آنها می‌باید استراتژی رشد سریع جمعیت و پراکنش مؤثر را در پیش بگیرند. این گونه جونده مراحل پرنوسان شدید جمعیت را از سر می‌گذراند که در طی آنها شمار بسیار زیادی از بی‌خانمانان فاقد قلمرو به فواصل دور مهاجرت می‌کنند. کریستیان در طی یکی از سالهای پرجمعیت این جونده شاهد برد که چگونه یک اُنگ بیدستر، پس از یکی دو هفته از ایجاد، توسط این جونده موردهجوم قرار می‌گرد. اینان مجبورند قطعات بزرگی از محیط‌های نامناسب جنگلی را برای رسیدن به زیستگاههای تازه احداث شده در نوردنند. استراتژی ^۲ این گونه را برای زندگی در محیط‌های بسرعت متتحول اُنگ - مانند زمینهای کشاورزی به نوعی پیش - سازگاری داده، به گونه‌ی که امروزه این حیوان را به صورت گونه‌ی فراوان و غالب در بخش

انتخاب گروهی و فداکاری

انتخاب در شکل ۱-۵ ترسیم شده است. این طبقه‌بندی تقریباً همان چیزی است که براؤن (۱۹۶۶) آن را توصیه کرده بود. بعلاوه انتخاب در سطح گونه یا خوشه‌ی از گونه‌های خویشاوند نیز می‌تواند عمل کند. این فرآیند که برای دیرین‌شناسان و متخصصین جغرافیای زیستی به خوبی شناخته شده است، سبب ایجاد الگوهای آشنا توالی دودمانی در گروههای عمدتی نظیر آمنیتها، کوسه‌ها، گراپتولیتها و دایناسورها در طی ادوار زمین‌شناسی شده است (سیمپسون، ۱۹۵۳؛ دارلینگتون، ۱۹۷۱). حتی می‌توان تصور انتراض افتراقی در مورد اکویستها، به شمول سطوح غذایی آنها، را نیز داشت (دونبار، ۱۹۶۰، ۱۹۷۲). با این وجود به دلیل ساده‌بودی که در بی می‌آید، انتخاب در این



شکل ۱-۵ ترازهای بالاروندهای انتخاب. انتخاب گروهی، در وسیع ترین معنی مفهوم خود، هم شامل انتخاب خویشاوندی است که در آن اعمال افراد به طور افتراقی به نفع خویشاوندان آنها تمام می‌شود و هم انتخاب بین جمعیتی که در آن کل جمیعتها، با نژادهای مختلف، ضعیف و کوچک یا منقرض می‌شوند. هر نوع جاگایی بین این دو کران نیز میسر است. تقابل افتراقی به انتشار و پراکنده شدن را انتخاب مهاجر^۳ می‌نامند.

1. altruism

2. group selection

۳. در این کتاب هر جا از عموزاده‌ها صحبت می‌شود منظور فرزندان برادر یا خواهر مادر و پدر هستند، چراکه در انگلیس، واژه‌ی جداگانه‌بی برای هر یک از آنها به کار نمی‌رود:

4. kin selection

5. interdemic selection

6. migrant selection

گزارشگر: وقتی به جای فنلاند در نقشه‌ی جهان می‌دویم، آبای احساسات آن بود که به آن خاطر می‌دوی که برای ملتی که از

نظر دیگران ناشناخته است، شهرت بدارمغان بیاوری؟

نورمی: من برای خودم می‌دویم، نه برای فنلاند.

گزارشگر: نه حتی در المپیک؟

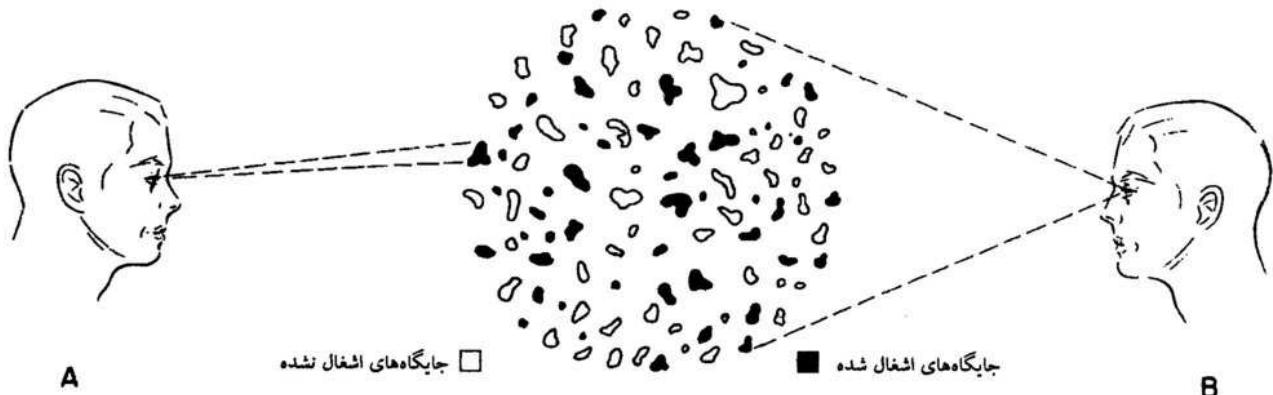
نورمی: نه حتی در آنجا. بخصوص نه در آنجا. در المپیک پا وو

نورمی از همه‌وقت مهمتر بود.

چه کسی است که حداقل اندکی احساس تجلیل برای پا وو نورمی، این «فرد-گزینش‌گیر» نهایی، نداشت باشد؟ در کران مقابل، احساس تأیید مشترک ما برای فضانوردان آپولوی ۱۱ که پیامش را در ماه به جا گذاشت، از نوع دیگری است، گرمترا به لحاظ لحن ولی از نظر ساخت و بینان به طرز نگران‌کننده‌ی سنت و کشدار: «ما آمدیم با امید به صلح برای تمام بشریت». موضوع این فصل، انتخاب طبیعی در سطحهای بین گروه و گونه است. بحث محوری آن موضوع فداکاری^۴ یا ایشار، یعنی ترک شایستگی ژنتیکی شخصی خود به خاطر پیشبرد شایستگی ژنتیکی شخصی در دیگران است.

انتخاب گروهی^۵

در مواردی که انتخاب دو یا بیشتر از اعضای یک گروه دودمانی را تحت تأثیر قرار می‌دهد، می‌توان گفت که انتخاب در سطح گروه عمل کرده و لذا کاربرد واژه‌ی انتخاب گروهی شایسته است. درست در حد بالاتر از فرد اندیع این گروههای دودمانی را می‌توان مشخص کرد. یک دسته خواهر و برادر، والدین و زادگان آنها، یک قبیله همبسته‌ی نزدیک از خانواده‌های خویشاوند، حداقل تا سطح رده‌ی سوم عموزاده‌ها^۶ و به همین ترتیب. اگر انتخاب بر روی گروه به عنوان یک واحد عمل می‌کند، یا عملش بر روی فرد به گونه‌ی است که بر سامد ژنهای مربوط به نسبت مشترکش با خویشاوند تأثیر می‌گذارد، این فرآیند را انتخاب خویشاوندی^۷ می‌نامیم. در سطح بالاتر، تمامی یک جمیعت زادآور می‌تواند واحد سورننظر باشد به طوری که جمیعتهای برخوردار از ژنتیکهای مختلف به طور افتراقی محو شوند یا به صورت افتراقی تعداد متفاوتی از پیشگامان را به راکنند که در این صورت ما از انتخاب بین جمعی^۸ صحبت می‌کنیم. سطوح بالاروندهای



شکل ۲-۵ آبرجybعت مجموعه‌یی از جمعیت‌هاست که خوشبی از زیستگاهها را اشغال می‌کنند. از آنجاکه انقراض‌های مکرری صورت می‌گیرد که مهاجرت‌های به درون برای پیشگیری از آنها کافی نیست، درصدی از جایگاه‌ها همواره خالی می‌ماند، هرچند که هر جایگاه در زمان متفاوتی مسکن است در چنین وضعی باشد.

لحظه‌ی معین یک لکه ممکن است حاوی جمعیتی باشد یا نباشد؛ گاه لکه‌های خالی مورد استقرار مهاجرین قرار گرفته و جمعیت جدیدی شکل می‌گیرد، حال آنکه جمعیت‌های قدیمی نیز ممکن است منقرض شده و لکه‌های تنهی به جا بگذارند. اگر $P(t)$ نمایانگر سهم لکه‌های اشغال شده با جمعیتها در زمان t باشد و m سهم لکه‌های دریافت‌کننده لحظه‌یی مهاجر (خواه از پیش اشغال شده یا غیرآن) و E سهم جمعیت‌هایی که به طور لحظه‌یی منقرض می‌شوند، در آن صورت:

$$\frac{dP}{dt} = mg(P) - \bar{E}P$$

تابع (P) باستی، متناسب با موضع از پیش اشغال شده، کاهش پداکند و این رابطه‌یی است که در یک فرم ساده‌ی منطقی می‌توان انتظارش را داشت:

$$\frac{dP}{dt} = mP(1-P) - \bar{E}P$$

سهم لکه‌های اشغال شده در وضعیت متعادل عبارت است از:

$$P = 1 - \frac{\bar{E}}{m}$$

که در آن آبرجybعت، به‌حیث یک کل، فقط در شرایطی دوام می‌آورد که $m < \bar{E}$ باشد. لذا این سیستم را در طی زمانهای تکاملی می‌توان به صورت شبکه‌یی از لکه‌ها جسم کرد که، با استقرار یک جمعیت، یک لکه چشمک می‌زند و روشن می‌شود و، با انقراض دیگری، لکه‌یی خاموش می‌گردد. در نقطه‌یی تعادل، نرخ روشن شدنها و خاموش شدنها و تعداد جایگاه‌های اشغالی ثابت است هرچند که الگوی اشغال مرتباً تغییر کند. این تصویر ذهنی هنگامی به صورت واقعیت ترجمه می‌شود که ناظر بتواند حد مرز جمعیت‌های مندلی در سیستم را مشخص کند. پیچیدگیهای

سطوح احتمالاً از نظر تکاملی پدیده‌یی فداکاری نبایستی مهم باشد. شرط خشی شدن انتخاب فردی آن است که نرخهای انقراض جمعیتی، به لحاظ بزرگی، با آن قابل قیاس باشند. سرعت ایجاد گونه‌های جدید به آن اندازه کافی نیست که بتوان آنها را به این صورت آزمود، یا حداقل در شرایطی که گونه‌ها چنین به لحاظ ژنتیکی واگرانی‌هایند که به طور معمول توسط زیست- جغرافی دانان مطالعه می‌شوند، این کار شدنی نیست. همین محدودیت در مورد اکوسیستمها باز هم بیشتر صدق می‌کند.

در طبیعی از انتخاب که در آن به طور سلسله‌مراتبی (لانه‌یی) مجموعه‌های هرچه بزرگتر از افراد خویشاوند جای داده شده باشند، انتخاب خویشاوندی خالص و انتخاب بین جمعی خالص در دو کران آن قرار می‌گیرند. اینان به آن اندازه متفاوت هستند که به دو نوع مدل ریاضی متفاوت نیاز داشته باشند، و نتایج آنها نیز به لحاظ کیفی متفاوت است. حوزه‌یی حد واسطه بین انتخاب خویشاوندی و بین جمعی، بسته به رفتار افراد و میزان پراکنش آنها بین جوامع، جایی است که گروه به آن اندازه بزرگ باشد که بین ۱۰ تا ۱۰۰ نفر را در خود جای دهد. در این دامنه به حد فوکانی اندازه‌ی خانواده می‌رسیم و به گروه خانواده‌ها وارد می‌شویم. بعلاوه این سطح فوکانی، از تعداد اعضای گروه، جایی است که فرد هنوز می‌تواند دیگران را چندان به یاد آورد که با آنها پیوند شخصی برقرار کند. و بالاخره عدد مؤثر جمعیت^۱ (N_e) برای اکثریت بزرگی از مهره‌داران نیز در همین دامنه‌ی بین ۱۰ تا ۱۰۰ واقع می‌شود. لذا تجمعهای بیش از ۱۰۰ نفر به لحاظ ژنتیکی شقه‌شقه است و آرایش مندلی توزیع آنها از نظر تکامل خرد آنها اهمیت پیدا می‌کند.

انتخاب بین جمعی (بین جمعیتی)

خوشبی از جمعیت‌های متعلق به یک گونه‌ی واحد را آبرجybعت^۲ می‌نامیم. بهترین شیوه‌ی تجسم آبرجybعت تشبیه آن به یک هویت آمیب‌مانند است که روی لکه‌های مشخص و ثابتی گسترش می‌یابد (لوینز، ۱۹۷۰). در هر

1. effective population number

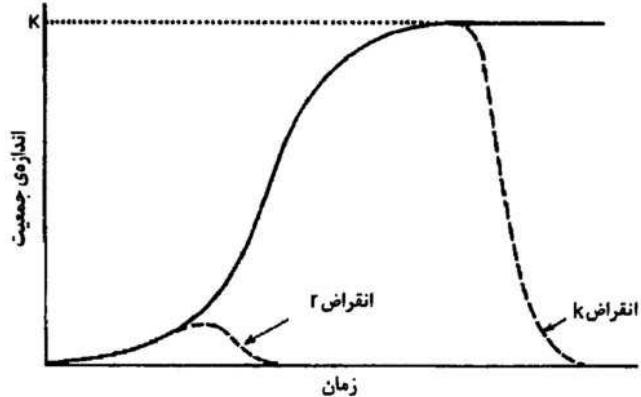
2. metapopulation

از نسل اول پیشگامان توسط صیادهای سرگردان، از جمله عنکبوتها و کفشدوزکها، روفه می‌شوند. کلینهای قدیمی‌تر و پاپرجاتر صیادهای مستقر خاص خود، از جمله مگس‌های سیرفید و کامبید و برخی از کفشدوزکها، را دارند. عمل این صیادها، همراه با مهاجرت به خارج از سوی بسیاری از شتهای زنده‌مانده، اغلب موجب حذف کامل کلی می‌گردد.

جمعیتهای بسیار جوان و درحال رشد احتمالاً از افراد خویشاوند نزدیک تشکیل شده‌اند. لذا جدا کردن انتخاب بین جمعیتی، از طریق انقراض ۲، از انتخاب خویشاوندی ذاتاً دشوار است و این دو فرآیند در موارد کارانی احتمالاً یکی هستند. یک جنبه‌ی دیگر که تجزیه تحلیل این فرآیند را دشوار می‌کند، تغییر در بسامد ژئی بدليل رانش ژنتیکی است. رانش در جمعیتهای مرکب از حدود ۱۰ نفر، می‌تواند تأثیر کلی انقراض افتراقی در درون ابرجمعیت را تحت الشاع خود قرار دهد. به این دلایل تجزیه تحلیلها بر جمعیتهای بزرگتر متمرکز شده‌است و کلی ترین نتایج به دست آمده را می‌توان در مورد انتخاب بین جمعیتی، از طریق انقراض ۲، به کار برد.

روشن ترین شیوه‌ی درک امروزی ما از انتخاب بین جمعیتی نگاه به آن از طریق نحوه‌ی تکوین تاریخی این موضوع است. در سال ۱۹۴۲ هالدین معدودی از عناصر نظریه‌ی را ارائه داد که آن را می‌توان در مورد انتخاب خویشاوندی و بین جمعیتی به یکسان به کار بست. او فکر می‌کرد که نحوه‌ی پشرفت صفات فداکارانه در جمعیت را به طور مبهم می‌داند. «مطالعه‌ی این صفات مستلزم درنظرگرفتن گروههای کوچک است؛ زیرا صفتی از این دست تنها هنگامی در جمعیت شایع می‌شود که ژنهای تعیین‌کننده‌اش توسط گروهی از افراد خویشاوند بدنیآورده شود که شانس به جاگذاشتن فرزند توسط آنها از طریق اشتراک همین ژنهای با ژنهای بدن فردی که آنها کارایی و زیست‌پذیری شخصی‌اش را پایین آورده‌اند، افزایش یابد». هالدین، در ادامه، ثابت می‌کند که این فرآیند در صورتی امکان‌پذیر است که گروهها تا آن اندازه کوچک باشند که فداکار بتواند امتیاز سریعی اعطای کند. به نظر او شرط پایدارشدن فداکاری در ابرجمعیت آن است که اندازه‌ی کوچک جمعیت ثبت ژنهای مربوطه در تک گروهها را از طریق رانش میسر کند، یا حداقل این ژنهای در جمعیتهای توپایی که توسط برخی از مهاجرین این تک جمعیتها تأسیس می‌شود، ثبت گردد. هالدین، بدلاًیلی، نقش انقراض افتراقی جمعیتها را که می‌توانست او را به مرحله‌ی بعدی تکوین نظریه‌اش رهنمون شود، نادیده گرفت.

یک خط فکری جداگانه‌ی دیگر به ایجاد «مدل جزیره» در ژنتیک جمعیت توسط سوال رایت در دهه‌های ۱۹۳۰ و ۱۹۴۰ انجامید. رایت در مقاله‌ی ۱۹۴۵ خود که مروری بر نوشته‌ی سیمپسون به نام آهنگ و حالت تکامل^۲ بود به رابطه‌ی بین مدل جمعیت و تکامل رفتار فداکارانه می‌پردازد و آن را به صراحةً بیان می‌دارد. جمع‌بندی او تقریباً همان است که هالدین



شکل ۵-۵. انقراض یک جمعیت به احتمال زیاد با در مراحل اولیه رشد صورت می‌گیرد، بخصوص وقتی اولین پیشگامان سعی در پنجه‌انداختن به جایگاه (انقراض ۲) دارند و یا پس از رسیدن به ظرفیت قابل تحمل و یا گذشتن از آن و سقوط شدید (انقراض ۳). پی‌آمدهای تکاملی این دو به شدت متفاوت است (ویلسون، ۱۹۷۳).

حاصل از این مسئله را در شکل ۵-۵ می‌توان دید. در بررسی انتخاب بین جمعیتی توجه به زمان‌بندی رویداد انقراض در تاریخ جمعیت اهمیت دارد (شکل ۳ - ۵). انقراض در دو نقطه‌ی زمانی بیش از همه محتمل است: یکی به هنگام استقرار اولیه پیشگامان، یعنی هنگامی که آنها سعی در چنگ‌انداختن به جایگاه دارند، و دیگری اندکی بعد از آنکه جمعیت به ظرفیت قابل تحمل رسید یا از آن درگذشت. جمعیت در این هنگام بیش از هر وقت دیگری در معرض خطر انها ناشی از قطحی یا تخریب زیستگاه قرار دارد. رویداد اولی را می‌توان انقراض ۲ و دومی را انقراض ۳ نامید، زیرا هر کدام با انتخاب ۲ و ۳ توازن نزدیک دارند. در مواردی که جمعیت در معرض انقراض ۳ باشد انتخاب گروهی احتمالاً آن دسته از خصوصیات فداکارانه را ترجیح می‌دهد که از نوع «پیشگام»^۱ باشد. این صفات منجر به تجمع خوشبی جمعیتهای کوچک، دفاع مقابل در مقابل دشمنان و همکاری در لانه‌سازی و تغذیه می‌شود. اصل حاکم در این شرایط همانا حد اکثر متوسط بقا و باروری کل گروه است؛ به عبارت دیگر اصل حاکم بیشینه‌شدن ۳ است. در انقراض ۳ نقطه‌ی مقابل این وضع صدق می‌کند. در اینجا اولویت با، به اصطلاح، «کیفیتهای شهری» است که اندازه‌ی جمعیت را در پایین‌تر از حدود خط‌نراک نگه دارند. از فشارهای شدید کنترلهای وابسته به تراکم با نوعی منشأ خارجی پرهیز می‌شود. کمکهای مقابل به حداقل می‌رسد و خویشنداری شخصی، به صورت بهره‌برداری کمتر از زیستگاه و کنترل بیشتر بر زادوولد، در خط مقدم قرار می‌گیرد.

این دو سطح از انقراض را در جمعیتهای شتهای *Pterocomma populifolia* می‌توان تشخیص داد (ساندرز و نایت، ۱۹۶۸). این گونه‌ی شدیداً فرصل طلب در توده‌های پاجوشهای سپیدار برگ - دندانه‌بزرگ مستقر و، با تولید مثل سریع خود، جمعیتهای کوچک متزوی به وجود می‌آورد. نرخ انقراض بسیار بالاست. اولین کلینهای مرکب

میثاقهای اجتماعی است. اینها تدابیری محسوب می‌شوند که فرد توسط آن شایستگی فردی خودش، یعنی بقا یا باروری و یا هردو، را به نفع بقای گروه مختلف می‌سازد. اثرات وابسته به تراکمی را که وین - ادواردز به عنوان میثاقهای اجتماعی به آنها می‌پردازد، تقریباً کل طیف را دربر می‌گیرند: کاهش باروری، کاهش جایگاه در سلسله‌مراتب، ترک نوازادان یا کشتن مستقیم آنها، تنش هورمونی، تأخیر رشد و بلوغ او صرف نظر و فداکردن هریک از این دسته امور را به عنوان سهم فردی در تأمین جمعیت، در حدی پایین تر از سطح افول و نابودی می‌بیند. او در تفسیر مجدد رفتارهای اجتماعی، بسیاری از آنها را به عنوان نمایشهای خودنمایی^۱ می‌دید، یعنی شیوه‌ی از ارتباط که طی آن اعضای جمعیت یکدیگر را، به حیث اجزای یک‌کل، از تراکم جمعیت خویش آگاه می‌سازند و آن‌قدر از شایستگی فردی خود را که بایستی کاهش یابد، معلوم می‌دارند. مواردی از نمایشهای خودنمایانه (بایستی آنها را از نمایشهای پیراجنسی^۲ که صرفاً در معاشه نقش دارند، تفکیک نمود) شامل تشکیل گله‌های جنگیگری در حشرات، تشکیل گله در پرنده‌گان و حتی مهاجرت عمودی پلانکتونهای جانوری نیز می‌شود. لذا این نمایشها را بایستی تکامل‌یافته‌ترین بخش ارتباطی میثاقهای اجتماعی دانست.

وین - ادواردز بخصوص این نظریه را عنوان کرد که حیوانات داوطلبانه بقا و باروری خود را فدا می‌کنند تا به کنترل رشد جمعیت کمک نمایند. بعلاوه او عقیده داشت که این پدیده در بین تمام انواع حیوانات بسیار شایع و گسترده است. گذشته از این او برخلاف کاله‌لاکه در انتخاب گروههای خویشاوندی توقف کرده بود، عقیده داشت که این سازوکار در جمعیتها مندلی با هر اندازه‌ی عمل می‌کند و در همه ساختارهای تولیدمی‌تلی تجلی دارد. او نظریات بدیل دیگر که پدیده‌های اجتماعی را تحت عنوان همزمانی تولیدمی‌لی، ضدصیادی و افزایش کارایی تقدیم، توجیه می‌کردند یا رد می‌نمود و یا کم‌بها جلوه می‌داد.

کتاب وین - ادواردز بسیاری از زیست‌شناسان و از جمله نظریه‌پردازان را برانگیخت تا به موضوع جدی انتخاب گروهی و تکامل اجتماعی ژنتیکی پردازند. در زنجیره‌یی از مقالات مرورگرانه یا مطالعات جدیدی که در بی آن آمد و به نوشته‌ی جی.سی. ولیامز تحت عنوان «سازگاری و انتخاب طبیعی» (ولیامز، ۱۹۶۶) منتهی شد، طرحهای وین - ادواردز در مورد «میثاقهای» خاص و نمایشهای خودنمایانه یکی پس از دیگری یا برمبنای شواهد موجود رد شد و یا حداقل در مقابلش نظریه‌ی بدیلی با همان درجه از احتمال و برپایه‌ی مدل‌های انتخاب فردی مطرح گردید. اما برای مدل‌های مدید نه متقدان و نه طرفداران او نمی‌توانستند به پرسش نظری اصلی مطرح شده در این مباحثه پاسخ گویند: اندازه‌ی جمعیت، نرخ مهاجرت بین جمعیتی و احتمالات بقای افرادی جمعیت چقدر باید باشد تا تأثیر انتخاب فردی را خشی کند؟ تنها با پیشرفت ژنتیک جمعیت تا بهاین حد بود

بیان داشته، هرچند که این کار مستقل از او صورت گرفته است. رایت مجموعه‌یی از جمعیتها را درنظر می‌گیرد که، در اثر رانش و سازگاری با محیط‌زیست خود، وامی گرایند اما در عین حال با یکدیگر ژن مبادله می‌کنند. این الگو که رایت همواره بر آن تأکید داشته، «بزرگترین عامل خلاق» در تکامل است. مثلاً در این مورد خاص ژنهای نامطلوب (مثلًاً فداکار) می‌توانند در تمام ابرجمعیت شایع شوند، به شرط آنکه جمعیتهایی که به آنها کمک می‌شود به قدر کافی کوچک باشند که این ژنها بتوانند تا مقادیر بسیار بالا در آنها رانش کنند، و به شرط آنکه جمعیتهای کمک‌یافته به این علت، شمار نامتنااسبی از مهاجرین را به خارج بفرستند. رایت نیز همچون هالدین، تأثیر انقراض افرادی را بر آبرجمعیت تعادلی درنظر نگرفته بود. بعلاوه این مدل نیز به یک نظریه‌ی کامل در مورد تکامل فداکاری هیچ نزدیک نشد. شکفت آنکه دیگر از سر گرفت، این کار نه با الهام از مدل «جزیره‌ی» رایت بلکه مطالعات رایت در مورد خویشاوندی و درون‌گشته بود که به بحث انتخاب خویشاوندی می‌انجامید.

گام بعد در مطالعه‌ی انتخاب بین‌جمعیتی را بوم‌شناسان، بدون اطلاع از نظریه‌ی ژنتیک برداشتند. کاله‌لا (۱۹۵۷، ۱۹۵۴) انتخاب گروهی را به عنوان سازوکار مسئول خودداری تولیدمی‌لی در جمعیتهای زیرقطبی وُول می‌دانست. او که بود غذا را به عنوان عامل کنترل نهایی می‌دید، اما عقیده داشت که خویشتنداری تولیدمی‌لی جمعیتها به هنگام وفور غذا، مانع از قحطی در موقع کمبود آن می‌شود. کاله‌لا به درستی چنین استدلال می‌کرد که خویشتنداری، به عنوان یک شایستگی فردی، تنها در صورتی می‌تواند تکامل حاصل کند که گروههای فاقد ژنهای خویشتنداری، مستقیماً به علت نداشتن این ژنها، به صورت ادواری کم شده و یا مفترض گرددند. او یک جنبه‌ی دیگر نیز به طرح خویش اضافه کرد که احتمال صحت آن را افزایش می‌داد. او ادعای کرد که جمعیتهای جوندگان در بسیاری از موارد واقعاً مركب از گروههای حاصل از خانواده‌های گسترش‌یافته‌اند، به گونه‌یی که خویشتنداری به عنوان شیوه‌یی است برای قبیله‌های افرادی که به لحاظ ژنتیکی خویشاوند هستند تا از زمین خود مواظبت کنند، حال آنکه قبیله‌های دیگر همان‌گونه آن را تا مرز انقراض خورده و چریده‌اند. به عبارت دیگر قوی‌ترین شیوه‌ی انتخاب بین‌جمعیتی به طریقی با نوع خاصی از انتخاب خویشاوندی شباهت پیدا می‌کند. به باور کاله‌لا همین نوع ساختار جمعیتی و انتخاب گروهی صفت مشخصه‌ی بسیاری از جوندگان دیگر، سمداران و نخستیها نیز هست.

اما این وظیفه برای وین - ادواردز ماند تا طیف وسیع‌تری از ناظران زیست‌شناسی را به موضوع جلب کند. او در کتاب خود تحت عنوان «انتشار حیوانات در ارتباط با رفتار اجتماعی» (وین - ادواردز، ۱۹۶۲) نظریه‌ی خویشتنداری (تولیدمی‌لی : م) از طریق انتخاب گروهی را به نهایت خود رسانید و با این ترتیب ارزیابی نقاط قوت و ضعف آنها را اجباری کرد. مفهوم بنیادی نظریه‌ی وین - ادواردز کنترل وابسته به تراکم از طریق

متغیر باشد. گاه حتی همین موانع کوچک زیستگاهی هم ضرورت ندارد. اگر جوندها چندان به اطراف پرسه نمی‌زنند و برای تولید مثل خود وفادارانه به زادگاه خود بازمی‌گردند، محله‌ی جمعیت عملاً محدود و اندازه‌ی جمعیت مؤثر کوچک است. ایجاد نوعی شخص فرهنگی نظری لهجه‌های اکسایپ پرنده‌گان یا سیستم حفرات لانه که در جونده‌گان اجتماعی بهارث می‌رسد، مرزهای این جمعیتهای محلی را باز هم مشخص‌تر و قاطع‌تر می‌کند. همراه با مشخص‌تر شدن هرچه بیشتر مرز جمعیت و کوچکتر شدن اندازه‌ی آن انتخاب مربوطه نیز، در خط کش خود، بیشتر به سمت انتهای انتخاب خوشاوندی می‌لغزد. برای ارزیابی قطعی شدت بالقوه انتخاب بین جمعیته‌ی داشتن تخمینی از اندازه‌ی محلی جمعیت، اندازه‌ی مؤثر جمعیت و نرخ انتخاب جمعیتهای واقعی ضرورت دارد (ر.ک به شکل ۱-۵).

شاید نقش اصلی انتخاب بین جمعیتی نه صرف تحمیل تکامل فدایکاری بلکه عمل کردن به عنوان سکوی پرشی باشد که سایر انواع تکامل فدایکاری از آن برخیزد. فرض کنید که فدایکاران گرایشی به همکاری با یکدیگر نیز داشته باشند و این کار به هزینه‌ی غیرفداکاران صورت بگیرد. شاید لازمه‌ی محفل و کمون از خودگذشتگی فردی باشد، اما اگر افراد آن واحد از طریق داشتن یک صفت توارثی مشترک با یکدیگر همبسته باشند، همراه با پیروزی واحد بر سایر واحدهایی که، به جز عدم همکاری، از سایر جهات با آن قابل مقایسه‌اند، آن صفت می‌تواند تکامل پیدا کند. حتی این همبستگی لزوماً به معنی از خودگذشتگی درازمدت نیست، بلکه تنها موازنیه مثبت بدء‌بستان در فدایکاری متقابل نیز ممکن است کفایت کند. تشکیل چنین شبکه‌هایی یا نیازمند بسامد ژنتیکی اولیه‌ی بسیار شدید است و یا بایستی تماشاهی تصادفی با سایر افرادی که امکان بدء‌بستان با آنها وجود دارد، بسیار زیاد باشد (تیریورز، ۱۹۷۱). این آستانه‌های بسامد ممکن است از طریق آن نوع از انتخاب بین جمعیتی حاصل شود که در گام اول اصولاً به نفع سایر جنبه‌های رفتار که غیرفداکارانه‌اند، تمام می‌شود.

انتخاب بین جمعیتی، در یک شرایط خاص، ممکن است به گسترش سریع ژن فدایکار در جمعیت بیانجامد. میاندار اسمیت (۱۹۶۴) مدلی را پیشنهاد می‌کند که طبق آن جمعیتهای محلی در ابتدا از هم جدا بوده و امکان می‌یابند که برای مدتی رشد یا پس روی کنند که این تغییرات به طریقی تحت تأثیر ترکیب ژنتیکی آنها باشد. سپس افراد متعلق به جمعیتهای مختلف، قبل از اینکه برای تشکیل جمعیتهای جدید رهسپار شده باشند، تاحدودی با یکدیگر مخلوط شده و آسیزش نمایند. فرض کنید که جمعیتهای موردنظر موش باشد در توده‌های علف خشک و هر توده‌ی علف را یک تک‌موش ماده‌ی بارور شده بنیانگذاری کرده باشد. اگر افراد فدایکار و A/A و A/a خودخواه باشند، آلل a از تمام توده‌های علفی که در آنها افراد حامل A حضور دارند، حذف خواهد شد. اما اگر جمعیتهای

که زیست‌شناسان می‌توانستند امیدوار باشند که اهمیت نرخهای انتخاب را ارزیابی کنند و در هر مورد خاص از فرضیه‌های رقبی یکی را تأیید یا مردود شمارند.

اولین مدل‌های کمی حاصل از ژنتیک جمعیت که توسط ریچارد لوینز (۱۹۷۰) و بورمن و لویت (۱۹۷۲) جمع‌بندی شده، بر یک جنبه‌ی مهم توافق دارند و آن اینکه گسترش یک ژن فدایکار، صرفاً از طریق انتخاب خالص بین جمعیتی، رویدادی غیرمحتمل است. ابرجمعيت بایستی از «دریچه‌ی» تنگی گذر کند که مقادیر دقیقاً مشخصی از پارامترها آن را مقید نموده باشند: تابعهای انتخاب را شیب تبدیل پایین‌روند، ترجیحاً تزدیک به تابع پله‌ی با بسامد ژن فدایکاری در حد آستانه؛ نرخهای انتخاب بالاکه از نظر مقداری (برحسب جمعیتها در هر نسل)، قابل قیاس با انتخاب مقابله‌ش، یعنی انتخاب فردی (برحسب افراد در هر جمعیت در هر نسل) باشد؛ وجود ابرجمیعهای نسبتاً بزرگ که به صورت بسیاری از جمعیتهای نیمه‌منزوی شکسته شده باشند. حتی پس از تحقق همه‌ی این شرایط باز هم این ژنها فقط تاحدودی به ابرجمعيت نفوذ می‌کنند (مرور دقیق‌تر این مدل‌ها در ویلسون، ۱۹۷۵ آمده است).

در عمل همه‌ی این بحثها بدان معنی است که اکثر میثاقهای اجتماعی که وین - ادواردز و دیگر نویسنده‌گان تئوریزه کرده‌اند، احتمالاً واقعیت ندارد. بعلاوه احتمالاً خویش‌ندازی به نفع کل جمعیت در بزرگترین و پایدارترین جمعیتها که رفتار اجتماعی در آنها به رشیدیافته‌ترین حد خود رسیده، از همه کمتر است. نمونه‌های آن شامل این موارد است: کلنیهای تولیدمثلی پرنده‌گان دریابی، گروههای خواب دسته‌جمعی در سارها، دسته‌ی صحنه یا میعادگاه^۱ در باقرقره‌ها، دسته‌های معاشره گر خرگوشها و بسیاری از فرمهای اجتماعی دیگری که وین - ادواردز از آنها به عنوان بهترین نمونه‌های فدایکاری در کنترل جمعیت یاد می‌کنند. در این موارد بایستی فرضیات بدیل راکه یا با انتخاب خوشاوندی مرتبطاند و یا با انتخاب فردی، ترجیح داد. با این وصف سازوکار تکامل همکاری در کل جمعیت بهایبات رسیده و فرضیه میثاق اجتماعی را یا بایستی متفق دانست و یا آن را برای بررسی در مورد هر گونه، بهنوبت، همچنان زنده نگاهدادشت.

بايد همواره در نظر داشت که جمعیت واقعی همان واحدی است که اعضای آن آزادانه با یکدیگر آمیزش کنند. یک‌چنین واحدی می‌تواند در میانه‌ی یک جمعیت ظاهرآ عظیم - که از بعد زمان تکاملی واقعاً یک ابرجمعيت است - به شدت همبسته و مشخص باقی بماند. مثلاً یک جمعیت جونده مرکب از دههازار نفر را در نظر بگیرید که بالغینش هر کدام قلمروی کوچکی را در یک زیستگاه پیوسته که صدها کیلومترمربع وسعت دارد، اشغال کرده باشند. گرچه این تجمع در ظاهر بسیار عظیم به نظر می‌آید اما با این وجود هر پشه‌ی خاک، هر ردیف درخت و هر جویبار کوچکی ممکن است مسیر مهاجرت را آنقدر سد کند که جمعیت واقعی را مشخص و محدود سازد. برغم آنکه در یک نگاه وسیع کل ابرجمعيت یکپارچه به نظر می‌آید اما اندازه‌ی مؤثر جمعیت ممکن است بین ۱۰ تا ۱۰۰ نفر

که یک وضعیت خاص انتخاب بین جمعیتی در یک گونه‌ی مفروض حکم به کاهش رشد جمعیت بدهد. در آن صورت آن فرد «فداکاری» که تولید مثل شخصی اش را مختل کرده، شاید وقت اضافیش را صرف خودخواری سایر اعضای جمعیت نیز بکند - باز هم در جهت نفع کل جمعیت محلی. یک رفتار ظاهرآ کینه‌توزانه‌ی دیگر که انقراض Δ به آن امتیاز می‌دهد، حفظ قلمروهای بیش از حد بزرگ است.

انتخاب خویشاوندی

یک شبکه از افراد مرتبط، به لحاظ خویشاوندی، را در درون جمعیت در نظر بگیرید. این خویشاوندان خونی با یکدیگر همکاری می‌کنند و اینکه متوسط شایستگی ژنتیکی اعضای شبکه آنها در مجموع بالا می‌رود، حتی اگر این رفتارها از شایستگی فردی بعضی از اعضای شبکه نیز بکاهد. اعضا ممکن است باهم زندگی کنند، یا اینکه در سراسر جمعیت متشر شده باشند. شرط ضروری آن است که اعضاء، در عین داشتن ارتباط نسبتاً نزدیک با بقیه جمعیت، به گونه‌یی نسبت به یکدیگر رفتار کنند که گروه آنها در کل از آن فاقد بود. این نوع پیشبرد رفاه شبکه خویشاوندی در درون یک جمعیت را انتخاب خویشاوندی Δ گویند.

نوع مناسبی از آرایش فضایی مجدد افراد می‌تواند انتخاب خویشاوندی را با انتخاب بین جمعیتی درآمیزد. هرچه شبکه خویشاوندانها در یک موقعیت فیزیکی بیشتر جاگیر شده و به لحاظ فیزیکی از بقیه منزوالی تر شود، بیشتر حالت یک جمعیت واقعی را پیدا خواهد کرد. جمعیت مندلی واقعی جامعه‌ی بسته یا نسبتاً بسته‌ی است که تنها سهم کوچکی از اعضایش را با جوامع دیگر مبادله کند. اگر، علاوه بر این، همه‌ی اعضا یکدیگر را، بدون توجه به رابطه‌ی ژنتیکی، به یک چشم بنگرند در آن صورت انتخاب خویشاوندی و بین جمعیتی یک فرآیند واحد محسوب خواهد شد. اگر جامعه‌ی بسته کوچک و مثلاً مرکب از ده نفر یا کمتر باشد، انتخاب گروهی را می‌توان با استفاده از نظریه‌ی انتخاب خویشاوندی تجزیه تحلیل کرد. اما اگر بزرگ و مرکب از 10^0 نفر یا بیشتر است یا اگر انتخاب از طریق انقراض کل جمعیت محلی، با هر اندازه‌یی، به پیش می‌رود در آن صورت احتمالاً به کارگیری نظریه‌ی انتخاب بین جمعیتی مناسب‌تر است.

عمل یک فرد نسبت به عضو دیگر را می‌توان در سه دسته طبقه‌بندی کرد، به گونه‌یی که تجزیه تحلیل انتخاب خویشاوندی را امکان‌پذیر نماید. وقتی کسی (با حیوانی) شایستگی دیگری را به هزینه‌ی شایستگی خودش اضافه می‌کند، می‌توان گفت که یک اقدام فداکارانه انجام داده است. گرچه از خودگذشتگی به خاطر فرزندان در مفهوم متداولش، نوعی فداکاری است اما در مفهوم صریح ژنتیکی چنین نیست، زیرا شایستگی فردی را بر مبنای تعداد فرزندان زنده‌مانده اندازه‌گیری می‌کنند. اما از خودگذشتگی به خاطر

a/a در مرحله‌ی اختلاط و بنیادگذاری سهم بیشتری از زادگان را به خود اختصاص داده باشند و اگر مقدار درون‌گشته نیز قابل توجه باشد (به طوری که جمعیتهای خالص a/a تنها به طور شناسی از حد انتظار فراوان‌تر باشند) Δ فداکار در سراسر جمعیت شایع خواهد شد. دی‌اس ویلسون (۱۹۷۵) عقیده دارد که بسیاری از گونه‌ها به طور طبیعی چرخه‌های اختلاط و جدایی دارند و لذا شرایط واقعی انتشار ژنهای فداکار گسترده بود و به مراتب بیش از محدوده‌ی تنگی است که می‌نارد اسمیت انتظار دارد. تنها سرتاسر ضروری آن است که نرخ مطلق افزایش فداکاران بزرگ باشد. اینکه نرخ افزایش آنها نسبت به غیر فداکاران در همان جمعیت طی دوره‌ی جدایی (بنا به تعریف) کمتر باشد، اهمیتی ندارد. تنها به شرط اینکه نرخ افزایش جمعیت در کل، به علت وجود فداکاران، به قدر کافی بهبود پیدا کرده باشد، اینان بسامد خود را در سراسر ابر جمعیت افزایش خواهند داد.

از انتخاب بین جمعیتی انتظار ایجاد چه صفات خاصی می‌رود؟ تحت برخی شرایط خاص فداکاری بر علیه انتخاب Δ عمل می‌کند. در ژنتیکیهای که بالاترین مقدار Δ را دارند، اساساً گرایش به بردن در انتخاب فردی است و این امتیاز در گونه‌های فرست طلب یا آنها که به هر دلیل نوسانات منظم جمعیتی دارند، تشدید می‌شود. اما هرچه نوسانات جمعیت بیشتر باشد، نرخ انقراض نیز بالاتر است. لذا انتخاب بین جمعیتی نوسانات جمعیت را از طریق کاهش باروری و حساسیت اولیه فداکارانه نسبت به کنترل‌های وابسته به تراکم، کاهش می‌دهد. بعلاوه ژنتیکیهای تأمین‌کننده‌ی بالاترین تراکمها گرایش به سمت غلبه دارند (انتخاب Δ). رک به فصل (۴). اما از سوی دیگر تراکم بالا موجب آلوده شدن محیط، جذب صیادان و انتشار بیماری می‌شود و اینها خود نرخ انقراض کل جمعیت را بالا می‌برند. فداکاری که به علت این تأثیرها به پیش رفته، خود شامل حساسیت بالاتر نسبت به شلوغی و تمایل بیشتر به پراکنندگی، حتی به هزینه‌ی کاهش شایستگی نیز هست. لوینز (۱۹۷۰) اشاره کرده که مخلوط ژنتیکیها در جمعیت مگس سرکه و گیاهان کشاورزی قادرند در نقطه‌ی تعادل، تراکمها بالاتر از نژادهای خالص را تأمین کنند، اما تحت بسیاری از شرایط یکی از نژادها، درائیر رقابت، دیگران را حذف می‌کند. اگر تراکمها بالا به تولید زادگان Δ بیشتر بیانجامد، اما این وضع ریسک انقراض را در جمعیت مادر به همراه نداشته باشد، در آن صورت بین انتخاب گروهی و فردی تضاد حل ناشدنی بروز خواهد کرد. بعلاوه همانطور که در مثال بیماری تالاسمی دیده‌ایم، مقاومت ژنتیکی به بیماری یا صیادی اغلب به کاهش شایستگی در یک عنصر دیگر ختم می‌شود. انتخاب فردی در غیبت موقعت این فشار، جمعیت را در کل به اصطلاح «نرم» می‌کند (کاهش مقاومت: Δ)، اما هرگاه که فشار (بیماری و غیره: Δ) دوباره اعمال شد، انتخاب بین جمعیتی این نرمی را دوباره نامطلوب خواهد دید.

بعلاوه همانطور که گادگیل (۱۹۷۵) به درستی اشاره داشته، انتخاب خالص بین جمعیتی که سوای انتخاب خویشاوندی عمل کرده باشد، می‌تواند به رفتارهای شدیداً خودخواهانه و حتی کینه‌توزانه بیانجامد. مثلاً فرض کنید

انتخاب طبیعی با عمل بر روی والدین بارور می‌توانسته گونه‌ی را به وجود آورد که به تدریج قادر به تولید افراد خشنی باشد، خواه همه با جهتی بزرگ با یک نوع آرواره، یا همه با جهتی کوچک با آرواره‌های شدیداً متفاوت به لحاظ ساختار؛ و بالاخره (و این اوج مشکل ما است) یا یک سری کارگران با یک جهت و یک نوع آرواره و همزمان نوع دیگری از کارگران با جهت و ساختار متفاوت» (*Origin of species*, 1959:24).

در اینجا منظور داروین سربازها و کارگران کوچک است که در مورچه‌ها با آن برخورد می‌کنند. نظریه‌ی نجدید فداکاری، خودخواهی و شرارت را ویلیام دی‌هامیلتون (۱۹۶۴، ۱۹۷۰، ۱۹۷۱a,b) در یک سری از مقاله‌های مهم خویش مطرح کرد. مفهوم محوری نظریه‌ی هامیلتون شایستگی فراگیر^۳ است: مجموع شایستگی خود فرد به‌اضافه‌ی مجموع تمام تأثیرهایی که از جانب او بر آن قسمت از شایستگی‌های همه‌ی خویشاوندانش که با او مرتبط می‌شوند، گذاشته است. مثلاً وقتی حیوان یک اقدام فداکارانه نسبت به برادرش انجام می‌دهد، شایستگی فراگیر عبارت است از شایستگی خود حیوان (که با انجام این عمل شایستگی‌اش پایین آمده) به‌اضافه‌ی سهمی از آن که نصیب آن بخش از ساختار ژنتیکی برادرش شده که با حیوان فداکار مشترک است. قسمت مشترک توارثی عبارت از آن سهم از ژنهای است که دو حیوان از طریق نیای مشترک در خود دارند، و آن را از طریق ضریب خویشاوندی^۴ اندازه می‌گیرند (ر. ک به فصل ۴). لذا، در شرایط فقدان درون‌گشته، این حیوان و برادرش $\frac{1}{2}$ از ژنهای خود را از طریق نیای مشترک، به صورت یکسان دارند. نتیجه گیری کلیدی هامیلتون را به صورت ساده‌ی زیر می‌توان بیان داشت: یک عمل فداکارانه، خودخواهانه یا شرارت آمیز فقط در صورتی تکامل می‌یابد که میانگین شایستگی فراگیر افراد شبکه‌ی که چنین رفتاری دارند، بزرگتر از شایستگی فراگیر افراد شبکه‌ی مشابهی باشد که فقط چنین رفتاری را از خود بروز نمی‌دهند.

مثلاً یک شبکه‌ی ساده مرکب از یک فرد و برادرش را در نظر بگیرید (شکل ۵-۴). اگر خود فداکار است، نوعی از خودگذشتگی به نفع برادرش انجام می‌دهد. مثلاً ممکن است غذا یا پناهگاه موردنیاز را به او واگذارد یا در انتخاب جفت کنار بکشد، یا خود را بین برادرش و خطر حایل کند. نتیجه‌ی مهم، منحصر از منظر تکاملی، از دست رفتن شایستگی ژنتیکی است - کاهش متوسط عمر یا زادگان کمتر یا هردو - که به کاهش نمایندگی ژنهای شخصی فرد فداکار در نسل آینده می‌انجامد. اما حداقل نیمی از ژنهای برادرش، از طریق نیای مشترک، با او یکسان است. در یک مورد اغراق آمیز فرض کنید که فداکار هیچ‌گونه فرزندی از خود به جانگذارد. اگر عمل فداکارانه‌ی او نمایندگی ژنهای شخصی برادرش را در نسل آینده بیش از دوباره کند، این کار در نفس خود نیمی از ژنهای را که عیناً شبیه ژنهای

نوه‌عموها را می‌توان، در هر دو سطح، فداکاری واقعی دانست؛ و وقتی این از خودگذشتگی به سمت یک بیگانه‌ی کامل جهت گرفته باشد، این گونه رفتار ریاضت‌کشانه چنان شگفت‌انگیز (یعنی «شریف») است که نوعی توجیه نظری را طلب می‌کند. در مقابل، کسی که شایستگی خود را با کاستن از شایستگی دیگران اضافه می‌کند، درگیر خودخواهی است. گرچه علناً نمی‌توان بر خودخواهی صحنه گذاشت اما کاملاً می‌توان آن را درک کرد و حتی با آن همدردی نمود. و بالاخره کسی که برای کاستن از شایستگی دیگران خود چیزی عایدش نمی‌شود و حتی از شایستگی خود نیز می‌کاهد، دست به شرارت^۱ زده است. شاید خود عمل معقول بوده و مرتکب آن نیز از انجامش خشنود باشد، اما درک انجیزه‌ی منطقی آن دشوار است. ما ارتکاب عمل شریانه را به عنوان «بیش از حد انسانی»^۲ در نظر می‌گیریم و بعد می‌مانیم که آن را چه معنی کنیم.

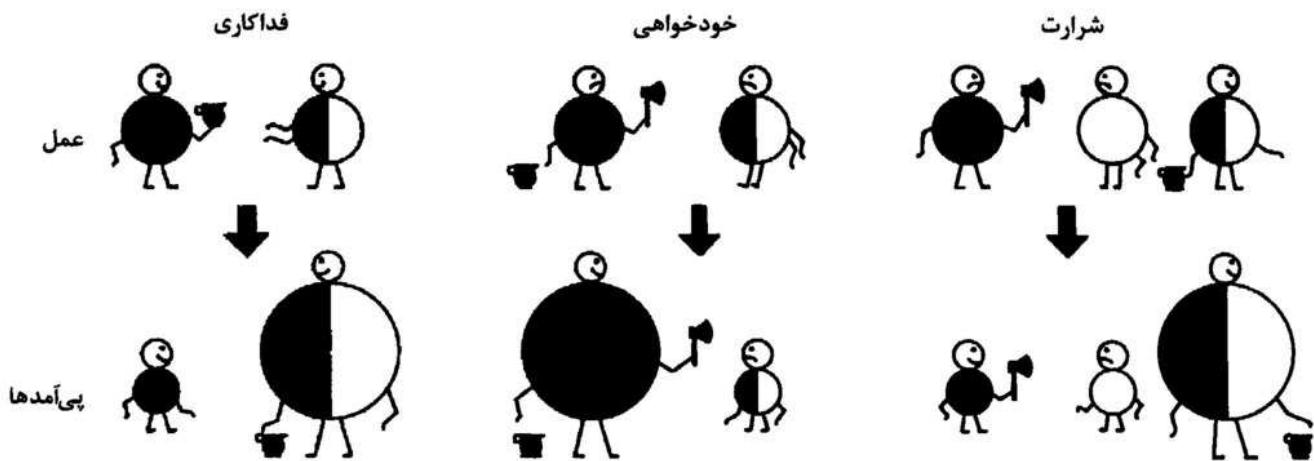
استفاده از مفهوم انتخاب خویشاوندی در توجیه این‌گونه رفتارها ریشه در کتاب اصل انواع چارلز داروین دارد. او در حشرات اجتماعی با «یک مشکل بخصوص که در نگاه اول غیرقابل حل می‌نماید و عملاً برای کل نظریه‌ی من کشته است» روبرو می‌شود. او می‌پرسد که اگر کاستهای کارگر در حشرات اجتماعی عقیم بوده و فرزندی به جای نمی‌گذارند، پس چگونه توانسته‌اند تکامل پیدا کنند. این تناقض برای نظریه‌ی تکاملی لامارک که در آن تکامل از طریق توارث صفات اکتسابی به پیش می‌رود، کشته است. داروین یادآور می‌شود که لازمه‌ی نظریه‌ی لامارک آن است که صفات از طریق استفاده یا عدم استفاده‌ی آن اندام و توسط هر فرد تکوین یابد و سپس مستقیماً به نسل بعد منتقل گردد، امری که در شرایط عقیم‌بودن موجود زنده غیرممکن می‌شود. داروین برای نجات نظریه‌ی خودش ایده‌ی انتخاب طبیعی در سطح خانواده، به جای فرد، را مطرح کرد. اکنون در نگاه به گذشته می‌بینیم که استدلال او بی‌عیوب و نقصان است. اگر برخی از اعضای خانواده عقیم و در عین حال به لحاظ رفاه خویشاوندان بارور خود مهم باشند، آنطور که در مورد حشرات اجتماعی چنین است، به ناجا انتخاب بایستی در سطح خانواده صورت گرفته باشد. وقتی کل خانواده واحد انتخاب محسوب شد، توان آن در تولید خویشاوندان عقیم، ولی فداکار، موضوعی می‌شود که در معرض تکامل ژنتیکی قرار می‌گیرد. از داروین نقل قول کنیم که می‌گوید «لذا سبزیجات خوش‌طعم پخته شده و افرادش نابود می‌شوند، اما با غبان بذر همان نژاد را می‌کارد و مطمئن است که تقریباً همان را دوباره بدست می‌آورد؛ پرورش دهنده‌گان گاو مایل‌اند که گوشت و چربی همچون رگه‌های مرمر درهم ادامگام باشند؛ حیوان کشtar می‌شود - اما پرورش دهنده با اطیبان دوباره به سراغ همان فامیل می‌رود» (*Origin of species* 1959: 237). داروین با شیوه‌ی استدلال مخصوص به خود متوجه شد که مراحل حد واسطی که در بعضی از حشرات اجتماعی زنده‌ی امروزی یافت می‌شود، حداقل با بعضی از کاستهای شدیداً عقیم مرتبط است و به این ترتیب می‌توان مسیر تکامل آنها را ردیابی نمود. آنطور که او می‌نویسد «با این واقعیات در پیش روی من، به این باور می‌رسم که

1. spite

2. احتلاً منظور «منحصر به انسان» است. م

3. inclusive fitness

4. coefficient of relationship



شکل ۴-۵ شرایط اصلی تکامل فداکاری، خودخواهی و شرارت از طریق انتخاب خویشاوندی. خانواده به فرد و برادرش محدود شده؛ سهم ژنهای مشترک با برادر، از طریق نیای مشترک، $\frac{1}{2}$ توسط نیمه‌ی بدن مشخص شده است. نیازهای مطبوعی (غذا، پناگاه، دستیابی به جفت و غیره) به صورت یک ظرف و رفتاب زیبانبار نسبت به دیگران به صورت تبر مشخص شده است. فداکاری: فداکار شایستگی ژنتیکی خودش راکم می‌کند اما شایستگی برادرش را تابه آن حد بالا می‌برد که ژنهای مشترک آنها عملأ در نسل آینده اضافه می‌شود. خودخواهی: فرد خودخواه شایستگی برادرش راکم می‌کند اما شایستگی خودش را تابه اضافه می‌کند که بیش از جبران آن باشد. شرارت: فرد شریر شایستگی رقب غیرخویشاوند را پایین می‌آورد حال آنکه شایستگی خودش را نیز یا پایین می‌آورد و یا حداقل اضافه نمی‌کند؛ با این وجود عمل او بر شایستگی برادرش بیش از حد جبران می‌افزاید.

است. اما در واقع اگر خویشاوندان تا آنجا آسیب بینند که ژنهای مشترک آنها با فرد خودخواه (از طریق نیای مشترک) بیش از حد کاهش یابد، این نتیجه گیری صحت ندارد. در اینجا نیز شایستگی فراگیر باستی از ۱ بیشتر باشد، اما این بار گذشتمن از آن آستانه به معنی گسترش ژنهای خودخواهانه است.

و بالاخره تکامل شرارت نیز، مشروط به بالابردن شایستگی فراگیر می‌سر است. مرتکب باستی بتواند خویشاوند را از غیرخویشاوند یا خویشاوند نزدیک را از خویشاوند دور تشخیص دهد. اگر رفتاب شرارت آمیز موجب شکوفایی خویشاوند در بیشتر از حد جبران شود، ژن مسئول شرارت در کل جمعیت افزایش خواهد یافت. بدین شک شرارت محض به آن خاطر در جوامع انسانی متداول است که انسان از وضعیت نسب خونی خود آگاه است و هوشمندی چیدن توشه را نیز دارد. انسان از نظر توان دروغ‌گفتن به سایر هم‌معناعانش موجودی یگانه است. او نوعاً می‌تواند چنان دروغ بگوید که به عمد شایستگی غیرخودیها را کم و همزمان خودیها را زیاد کند، حتی اگر این کار برای رفاه شخصی خودش ریسک داشته باشد (والاس، ۱۹۷۳). موارد شرارت در حیوانات نادر است و تشخیص آن از رفتابهای کاملاً خودخواهانه دشوار. بخصوص در قلمرو ارتباطات کاذب این موضوع صحت پیدا می‌کند. همانطور که هامیلتون بدون هیچ پیرایه‌ی می‌گوید: «حیوانات، برگنای استانداردهای بالای خود، دروغ‌گویان ضعیفی هستند». گاه شمعانه و گوربل، این هوشمندترین نخستیهای غیرانسان، به یکدیگر (یا به نگهبانهای باغ و حش) برای بدست آوردن غذا یا جلب توجه، دروغ می‌گویند (هدیگر، ۱۹۵۵؛ ون لاویک - گودال،

برادر فداکار است، افزایش داده و فداکار عملأ در نسل آینده نمایندگی یافته است. بسیاری از ژنهای مشترک این برادران همانهایی است که تمایل به رفتابهای فداکارانه را رمزگذاری می‌کند. شایستگی فراگیر که در این مورد خاص صرفاً توسط سهم برادر تعیین می‌شود، آنقدر بزرگ هست که ژنهای فداکاری را در جمعیت بگستراند و در نتیجه موجب تکامل رفتاب فداکاری شود.

اکنون مدل را می‌توان به گونه‌یی بسط داد که تمام خویشاوندان تحت تأثیر را شامل شود. اگر تنها عموزاده‌های رده‌ی اول^۱ تحت تأثیر فداکاری می‌بودند ($\frac{1}{2}$) آن فداکار که خود هیچ فرزندی به جا نگذاشته می‌باشد شایستگی عموزاده‌های اول را هشت برابر کند؛ عمو ($\frac{1}{4}$) را بایستی ۴ بار تقویت کرد؛ و به همین ترتیب. اگر ترکیبی از خویشاوندان فایده برده باشند، تأثیر ژنتیکی فداکاری صرفاً از طریق تعداد خویشاوندان تحت تأثیر، از هر نوع، و ضرب خویشاوندی آنها اندازه گیری می‌شود. به طور کلی کا یا نسبت افزایش شایستگی به کاهش شایستگی، بایستی از عکس ضرب خویشاوندی (\bar{x}) بیشتر باشد:

$$k > \frac{1}{\bar{x}}$$

لذا در مورد کرانی برادر - به - برادر $\bar{x} = \frac{1}{2}$ است؛ و در مورد فرد فداکار که هیچ فرزندی به جای نگذاشته خسارت کامل است ($\bar{x} = \text{خسارت}$). بنابراین شرط اضافه شدن ژن مشترک فداکار آن است که k ، یعنی نسبت سود به زیان از ۲ بیشتر باشد. به عبارت دیگر شایستگی برادر بایستی بیش از دو برابر شود. تکامل خودخواهی را نیز با همین مدل می‌توان بررسی کرد. به لحاظ حتی چنین به نظر می‌آید که خودخواهی تا هر جا که به افزایش ژنهای شخصی در نسل آینده اضافه کند و به هر اندازه که باشد، مقرن به صرفه

این واکنش نوعاً چیزی است که آدمها آن را فداکاری «حالص» می‌دانند. اما چون نیک نظر کنیم، می‌بینیم که سامری خوب با عملش چیز کمی به دست نمی‌آورد. فرض کنید که فرد در حال غرق شدن چنانچه کمک نشود، ۵۰ درصد احتمال غرق شدن داشته باشد، حال آنکه این احتمال برای امدادگر^۱ باشد. بعلاوه فرض کنید که وقتی امدادگر غرق می‌شود، قربانی^۲ نیز غرق می‌شود اما چنانچه امدادگر زنده باشد، قربانی نیز همواره امن است. اگر یک چنین ماجرایی فوق العاده نادر می‌بود، محاسبات داروینی پیش‌بینی فایده‌هی هیچ یا اندکی را برای شایستگی امدادگر درقبال عملش می‌کرد. اما اگر قربانی در زمانی در آینده تلافی کند و ریسک غرق شدن در هر دو مورد یکسان بماند، ایفای نقش امدادگر به نفع هر دو طرف است. هریک از طرفین^۳ شانس مردن را با احتمال^۴ ۱/ سودا کرده‌اند. جمعیت آزادی که پا به یک سری از اینگونه تهدایات اخلاقی، یعنی اعمال فداکارانه متقابل نهاده باشد، جمعیتی خواهد شد که در افراد آن شایستگی ژنتیکی عموماً افزایش یافته است. این بدهستان عللاً شایستگی فردی را بهبود می‌دهد و خلوص فداکارانه آن به اندازه‌ی اعمالی که از طریق انتخاب خویشاوندی و بین‌جمعیتی تکامل یافته باشد، نیست.

مدل سامری خوب در فرم اولیه‌اش هنوز تناقض‌هایی دارد. به چه دلیل نجات‌یافته‌ها بایستی زحمت جبران به خود بدهند؟ چرا تقلب نه؟ پاسخ آن است که در یک جامعه‌ی پیشرفتی که افراد تشخص یافته باشند و اعضای آن شناخته و اعمالشان در معرض داوری دیگران باشد، تقلب حتی در مفهوم داروینی اش نیز به صرفه نیست. اگر تقلب در زندگی و تولید مثل فرد تأثیر سوء داشته باشد که بر فواید لحظه‌ی اش بچرید، انتخاب برعلیه چنین افرادی عمل خواهد کرد. ایا گو جوهر این مطلب را در اُلتُر چنین می‌گوید: «نام نیک برای مرد و زن، آه خدای من، گوهر بی‌واسطه‌ی روح است».

تریورز مدل ژنتیکی اش را با طیف وسیعی از ظریفترین رفتارهای بشری استادانه مرتبط کرده است. مثلاً رفتارهای تهاجم آمیز منبع از اخلاق هر مطلب احتمالی را در خط نگه می‌دارد و تأثیرش از پسنداندرز خیرخواهانه به مؤمنین چیزی کم ندارد. ایمان به عادل‌بودن خوش، همدردی و حق شناسی موجب تلافی شده و احتمال دریافت عمل فداکارانه را افزایش می‌دهند. اهمیت اصلی صداقت در آن است که صداقت در مورد نقش و اهمیت این پیامها، در حکم آبرار تباطات^۵ عمل می‌کند. شاید انتخاب طبیعی به نفع احسان گناه عمل کرده باشد زیرا مطلب را بر می‌انگیزد که سوئیت خودش را تلافی کند و، با شواهد قانع‌کننده، نشان دهد که قصد تقلب دوباره را ندارد. وسوسه‌ی رفتار فداکارانه چنان قوی است که در تستهای روان‌شناسی تجربی، صرف دیدن رفع ناراحتیهای دیگران می‌تواند به عنوان پاداش عمل کند و فرد را به یادگیری یک واکنش شرطی ابزاری برانگیزد (ویس و همکاران، ۱۹۷۱).

۱۹۷۱). ظرفیت فکری لازم برای شرارت موجود است، اما اینکه آیا این حیوانات به دلایل شرارت آمیز دروغ می‌گویند یا نه، هنوز به اثبات نرسیده است. حتی ساده‌ترین تکنیک‌های شرارت در حیوانات نیز مبهم است. گاه در مغ آلاچیق ساز نرها آلاچیق همسایه را خراب می‌کنند که در ابتداء عملی شرارت آمیز به نظر می‌آید (مارشال، ۱۹۵۴). اما مغ آلاچیق ساز حیوانی چند همسر است و این احتمال می‌رود که پرنده‌ی خرابکار بتواند ماده‌های بیشتری را به آلاچیق خود جلب کند. هامیلتون (۱۹۷۰) به خودخواری در کرم غلاف ذرت (*Heliothis zea*) بعنوان یک نمونه‌ی احتمالی شرارت اشاره دارد. اولین کرمی که به غلاف ذرت نفوذ می‌کند، رقبای بعدی را می‌خورد؛ هرچند که غذا به آن اندازه هست که دو یا چند کرمینه نیز رشد خود را تا بلوغ به اتمام برسانند. اما باعتراف خود هامیلتون، حتی در همین مورد نیز صفت خودخواری مسکن است، بعنوان یک صفت کاملاً خودخواهانه، به هنگامی تکامل یافته باشد که کرمینه از غلافهای کوچکتر تقدیم می‌کرده و یا اینکه غلاف در ذرت‌های اجدادی اصولاً کوچکتر بوده است. موارد بسیار دیگری از کشن افراد همگونه در حشرات نشان داده شده، اما تقریباً همه‌ی آنها به مواردی بازی گردد که متابع غذا محدود و تهاجم خودخواهانه است نه شریرانه (ویلسون، ۱۹۷۱).

بخشی از فریبنده‌گی مدل‌های هامیلتون به خاطر شفافیت و ارزش آشکارگری آنهاست. ضریب خویشاوندی^۶ به راحتی به «خون» ترجمه می‌شود و فکر انسان که از پیش نیز برای محاسبه‌ی حسی پیوندهای خونی، و فداکاری متناسب با آن، به قدر کافی پیچیده و آمده است، بر آن می‌شود که مفهوم شایستگی فرآگیر را در ارزیابی مجدد انگیزه‌های اجتماعی خودش به کار گیرد. اما دیدگاه هامیلتون چارچوب‌بندی کافی ندارد. پارامترهای معمول ژنتیک جمعیت نظری سامد آللها، نرخ متاسیون، مهاجرت، اندازه‌ی گروه و غیره در معادلات نیست. درنتیجه شیوه‌ی استدلال هامیلتون را فقط تاحدی می‌توان با بقیه‌ی نظریه‌ی ژنتیک تلفیق کرد. تعداد پیش‌بینیهای این مدل نیز بسیار محدود است.

فداکاری متقابل^۷

نظریه‌ی انتخاب گروهی موضوع فداکاری را از حسن نیت عمدتاً تهی کرده است. وقتی فداکاری را بعنوان نوعی سازوکار در نظر می‌گیریم که از طریق آن یک DNA خودش را در شبکه‌ی از خویشاوندان گسترش می‌دهد، این صفت به لحاظ معنوی جز یک ابزار توامندکننده داروینی چیز دیگری نیست. نظریه‌ی انتخاب طبیعی را می‌توان به مدد آنچه را برتر تریورز (۱۹۷۱) از آن به نام فداکاری متقابل نام می‌برد، بسط بیشتری داد و به صورت روابط و معادلات پیچیده‌ی درآورد. الگوی پیشنهادی تریورز رفتار خیرخواهانه و امدادگرانه در انسان است، چیزی که می‌توان آن را الگوی «سامری خوب»^۸ نامید. فرض کنید که فردی در حال غرق شدن است و دیگری در آب می‌پرده تا او را نجات دهد، هرچند که این دو با یکدیگر خویشاوند نباشند که سهل است، اصولاً هم‌دیگر را نیز پیشتر ندیده باشند.

1. reciprocal altruism

2. good samaritan

3. metacommunication

جز دفاع نمی‌خورد، حال آنکه کارگر درحال مرگ مشکل بهداشتی بهار می‌آورد، نیش در زنبور عسلی کارگر خاردار است و وقتی کارگر خودش را از قربانی جدا می‌کند، آن را همراه با بخشی از احتشایش در بدن قربانی به جا می‌گذارد و به این ترتیب خود آسیب مرگبار می‌بیند (ساکاگامی و آکاهیرا، ۱۹۶۰). بنظر می‌رسد که این خودکشی در حکم ابزاری است که اختصاصاً برای دورکردن انسان و سایر مهره‌داران سازش یافته، زیرا کارگر می‌تواند زنبورهای اخلاق‌گر را که از کلیه‌ای دیگر آمده‌اند نیش بزند بدون آنکه از این تأثیر آسیبی بیند (بوتلو و فری، ۱۹۵۲). مانور دفاعی مشابهی نیز در سورچه‌ای *P.badius* و سیاری از واسپه‌ای پلی‌باین، از جمله سورچه‌ای *Synoeca surinama* و حداقل بعضی از گونه‌های جنسهای *Stelopolybia* و *Polybia* حضوری بادابلو دی. هامیلتون). شهرت خوفناک واسپها و زنبورهای اجتماعی به خاطر آمادگی عمومی آنها برای فداکردن جان خود در مقابل هر عمل اندک تحریک‌آمیزی است.

گرچه مهره‌داران به ندرت به اندازهٔ حشرات اجتماعی انتحاری اند اما بسیاری از آنها نیز، در دفاع از خویشاوندان، خود را در موقعیت خطر قرار می‌دهند. نرهای چیره در بابون چکمه (*Papio ursinus*) در هنگام چرای سایر اعضای گله، خود را در موقعیت‌های ناپوشیده و در معرض آسیب قرار می‌دهند تا اطراف را وارسی کنند. اینان، با نزدیک شدن صیاد یا گله‌های رقیب، از طریق پارس کردن، به دیگران هشدار داده و ممکن است با حالت تهدید و درحالی که شاید برخی از نرهای دیگر نیز آنها را همراهی کرده باشند، به سمت مهاجم بروند.

با عقب‌نشینی گله نیز نرهای چیره عقبه‌ی گله را پوشش می‌دهند (هال، ۱۹۶۰. آلتمن ۱۹۷۰) تقریباً همین رفتار را در بابون زرد (P.*cynocephalus*) نیز مشاهده کرده است. هریار که بابونهای هاما دریاس، رزوس یا ورود در موقعیت جنگ قرار می‌گیرند، هدایت کار بر عهدهٔ نرهای بالغ است (استروسیکر، ۱۹۷۸a,b؛ کورم، ۱۹۶۸). در بسیاری از سُم‌داران از جمله گاو قطبی (مشک - گاو)، گورخر، گوزن شاخ پهن (موس) و کودو که زندگی آنها در گروههای خانوادگی است، بالغها خود را بین صیاد و بچه‌ها حایل می‌سازند. وقتی مستولیت حرمسرا با نرهایست، معمولاً آنها این وظیفه را بر عهده می‌گیرند؛ در غیراین صورت دفاع از گروه و وظیفه ماده‌های است. این رفتار را به سادگی می‌توان با انتخاب خویشاوندی توجیه کرد. نرهای چیره احتمالاً پدر، یا حداقل خویشاوند نزدیک افراد ضعیف‌تری هستند که از آنها دفاع به عمل می‌آید. چیزی در حد مطالعه شاهد را در گله‌های بزرگ سه‌داران مهاجر نظیر ویلدربیست و گله‌های بابون جلالدی مجرد نیز می‌توان دید. نرها، در این گله‌های نه‌چندان منضم، رقبای جنسی خود را تهدید می‌کنند اما از دیگر اعضای همگونه در مقابل صیادان دفاع به عمل نمی‌آورند.

آشکارترین جلوه‌ی از خودگذشتگی والدین در مقابله با صیادان را در

رفتار انسان سرشار از فداکاریهای مقابل سازگار با نظریهٔ ژنتیکی است، اما به نظر می‌رسد که رفتار حیوانات از آن تقریباً تهی باشد، شاید بهاین دلیل که روابط حیوانی آنقدر پایدار یا حافظه‌ی رفتارهای شخصی آنها آنقدر قابل اعتماد نیست که امکان برقراری میانهای مرتبط با فرمای انسانی تر فداکاری مقابل را فرامهم آورد. تنها استثنای که می‌شناسم، در همان جایی است که انتظارش می‌رود، یعنی در هوشمندترین میمونها نظری رزوس و بابون و انسان ریختها. می‌دانیم که در اینها اعضای گروه تشکیل ائتلاف یا باند می‌دهند و در مشاجره با سایر اعضای گروه یکدیگر را به طور مقابل یاری می‌رسانند. شباهنجه، ژیون، سگهای وحشی آفریقایی و گرگها نیز به شیوهٔ مقابل از یکدیگر در خواست غذا می‌نمایند.

رفتارهای فداکارانه

اکنون با تکیه بر نظریهٔ موجود، برخی از موارد فداکاری در حیوانات را مورد ارزیابی قرار دهیم. در بررسی زیر، هر دسته از رفتارها را، در پرتو نظریات رقیب، که فداکاری را در مقابل خودخواهی قرار می‌دهند، تا حد امکان بررسی می‌کنیم.

خنثی‌کردن صیاد

در بین حشرات اجتماعی موارد چشمگیر بسیاری از رفتارهای فداکارانه هست که از طریق انتخاب در سطح خانواده تکامل یافته‌اند. واکنشهای فداکاری نه فقط در جهت زادگان و والدین بلکه همچنین به سوی خواهر و برادرها و حتی فرزندان آنها و عموزاده‌ها نیز سمت‌گیری شده است (ویلسون، ۱۹۷۱). کاست سریاز در اکثر گونه‌های موریانه و مورچه به طور عمده وظیفه دفاع از لانه را بر عهده دارد. سریازها اغلب در شاندادن واکنش به محركهای خاص که سایر اعضای کلنی را بر می‌انگیزد، گند عمل می‌کنند، اما وقتی نوبت به واکنش خود آنها می‌رسد، معمولاً خود را در موقعیت حداکثر خطر قرار می‌دهند. مثلاً وقتی دیواره‌ی لانه در موریانه‌های عالی نظری *Nasutitermes* فرو می‌ریزد، پوره‌های سفیدی بی دفاع و کارگرها به سمت اعماق داخل که پوشیده است، می‌شتابند حال آنکه سریازها بیرون می‌روند و خشمگین به اطراف می‌گردند. ناتینگ (اصحابه‌ی شخصی) شاهد بوده که سریازهای گونه‌ی *Amitermes emersoni* در آریزونا خیلی بیش از حد پروازهای جنسی در اطراف لانه به طور وسیع پرسه می‌زنند و با همه‌ی مورچه‌هایی که ممکن است افراد جنسی را که قرار است به هنگام خروج از لانه به خطر اندازند، می‌جنگند. من خود شاهد بوده‌ام که کارگران زخمی، در مورچه‌ی آتشی *Solenopsis invicta*، به طور متوسط راحت تر از خواهرهای سالم خویش از لانه بیرون می‌زنند و از آنها مهاجم تر هستند. در مورچه‌ی خرم‌چین *Pogonomyrmex badius*، کارگران درحال پرده‌ی کلاً لانه را ترک می‌گویند. شاید این دو جلوه چیزی بیش از یک پدیده‌ی کم‌اهمیت غیرسازشی باشند اما امکان اینکه نوعی واکنش فداکارانه باشند نیز منتفی نیست. دقیق‌تر بگوییم: کارگر زخمی به درد هیچ کار دیگری



شکل ۵-۵ نمایش انحراف توجه در شبگرد ماده. پرنده برای منحرف کردن مزاحم از لانه‌اش، برミ خیزد و آنگاه هنگام نشستن بالهایش را می‌اندازد (A) و یا آنها را می‌گشند (B).

می‌کند. این رفتار نسبتاً بی‌خطر است زیرا صیاد در موقعیت حمله قرار ندارد. تهاجم پرنده‌های کوچک اغلب صیاد را از آن حوالی دور می‌کند. لذا برانگیختن یا پیوستن به دیگران در این اویاشگری دسته‌جمعی^۲ قاعده‌ای شایستگی فردی را بالا می‌برد. اما آوای اعلام هشدار از نظر محتوا و اهمیت، با آوای اویاشگری تفاوت دارد. این آوا را پرنده‌گان در گونه‌های بسیار متفاوتی، از توکا و سینه‌سرخ آمریکایی تا زردپره‌ی نیزار و چرخ‌رسک، سر می‌دهند. پرنده‌ها به هنگام دیدن شاهین بر بالای سر خود، خف کرده و نوعی سوت نازک نی از خود سر می‌دهند. آوای هشدار، برخلاف آوای اویاشگری، به لحاظ اکوستیک طوری طراحی شده که تشخیص موقعیت فضایی خود را دشوار کند. تداوم صدا که در حدود نیم ثانیه یا بیشتر گسترش دارد، الگوی زمانی لازم برای کشف جهت صدا را منتفی می‌کند. یک طین خالص ۷ کیلوهertzی به کار می‌رود که درست در حد بالاتر از سامد لازم برای تشخیص موقعیت از طریق اختلاف فاز است، اما پایین تر از حد بهیته برای ایجاد تفاوت شدت در دو گوش قرار می‌گیرد (مارلر، ۱۹۵۷؛ مارلر و هامیلتون، ۱۹۶۱). ظاهرآ پرنده «سعی دارد» از خطر بزرگی که از جانب شاهین متوجه اوست، پرهیز کند. اگر اینظور است، اصلاً چرا خود را به دردرس می‌اندازد؟ اگر خود از پیش خطر را درک کرده چرا بایستی به دیگران هشدار بدهد؟ آواهای اعلام هشدار در نگاه اول، به نظر فدایکارانه و بسیار صاف و ساده است. نمایش، در اکثر گونه‌ها، با رفتار مدافعانه، غیراز رویه‌رویی ساده با دشمن، به صورتهای دیگری نیز می‌تواند جانش را به خطر اندازد. اگر مدافعانه صرفاً سعی در هشدار به سایر اعضای همگونه داشته باشد، باز هم توجه را به خود جلب کرده و رسک بزرگتری را به خود خریده است. ارتباطات هشداری در حشرات اجتماعی فدایکارانه و بسیار صاف و ساده است. نمایش، در اکثر گونه‌ها، با رفتار مدافعانه همراه می‌شود. حتی وقتی که حشره، با آزادکردن فرمون یا وزوزکردن فرار می‌کند، باز هم علامت جز جلب توجه مزاحم هیچ معنی دیگری ندارد. ارتباطات هشداری در مهره‌داران ابهام بیشتری دارد. بسیاری از پرنده‌گان کوچک متعلق به گونه‌های مختلف، به هنگام کشف شاهین، جذب یا سایر دشمنان بالقوه در نزدیکی قلمرو خویش، حمله می‌برند و صدای کلیک‌مانندی از خود بروز می‌دهند که سایر پرنده‌گان اطراف را جلب

بچه‌های دیگران به ثبت رسیده است. وان لاویک - گودال (۱۹۷۱) سه مورد از بهفرزنندی پذیرفتن خواهر و برادرهای یتیم را در شمازنه در پارک ملی گبه استریم تازائیا به ثبت رسانیده است. آنطور که او توجه کرده عجیب است (اما مهم بلحاظ نظریه انتخاب خویشاوندی) که این نوزادان را، به جای آنکه ماده‌های با تجربه و بچه‌دار بردارند که، علاوه بر شیردادن، برای آنها پشتوانی اجتماعی کافی هم فراهم کنند، خواهر و برادر خودشان آنها را بهفرزنندی قبول کرده‌اند. طی مطالعه‌ی سگهای وحشی آفریقا که توسط استس و گودارد (۱۹۶۷) صورت می‌گرفت، یک مادر فوت کرد حال آنکه ۹ بچه‌اش تنها ۵ هفته سن داشتند. نرهای بالغ دسته مراقبت از آنها را ادامه دادند و هر روز با غذا به لانه برگشتند تا اینکه بچه‌ها توانتند برای مأموریت شکار به دسته بیرونند. کوچک‌بودن اندازه‌ی دسته این احتمال را فراهم می‌کند که نرها پدر، عم، عمو، عموزاده یا دیگرستگان نزدیک توله‌ها باشند. باون هامادریايس نر نیز معمولاً دختر بچه‌ها را بهفرزنندی قبول می‌کند (کومر، ۱۹۶۸). این سازگاری غیرمعمول به روشنی ماهیت خودخواهانه دارد، زیرا در جامعه‌ی هامادریايس برای جمع‌کردن حرم‌سرا مفید واقع می‌شود.

گاه یاوری در کوشش‌های تولیدمثلی دیگران جلوه‌های عجیبی به خود می‌گیرد. در جمیعت بوقلمونهای وحشی (*Meleagris gallopavo*) در جنوب شرقی تگزاس، برادرها در رقابت خشندی که بر سر کسب جفت درمی‌گیرد، یکدیگر را کمک می‌کنند (واتز و استاکز، ۱۹۷۱). اتحاد برادرها در اوخر پاییز شکل می‌گیرد که پرنده حدوداً هفت‌ماهه است و این هنگامی است که نرهای جوان از دسته‌ی همزاوها جدا می‌شوند. اینها پیوند خود را، به عنوان یک گروه برادری، تا آخر عمر حفظ می‌کنند. لذا حتی اگر تمام برادرها بمیرند، باز هم پرنده به گروه برادری دیگری نمی‌پیوندد. گروه برادرها در زمستان به گله‌ی نرهای جوان ملحق می‌شوند. در این وقت جایگاه اجتماعی آنها از طریق یکسری از پیکارها مشخص می‌شود که طی آن نرها به شیوه‌ی جنگ خروس درهم می‌پیچند و گاه به مدت ۲ ساعت بر سر و گردن هم نوک می‌زنند و ضربه‌ی بال رذوبدل می‌کنند. برندۀ‌ی مسابقه به عنوان عضو چیره، در بین آن دو برای تمام عمر باقی می‌ماند. این مسابقه در سه سطح اجرا می‌شود. ابتدا برادرها با یکدیگر جدال می‌کنند تا فرد چیره‌ی بی‌رقیب معلوم شود. سپس گروههای برادری با هم روبرو می‌شوند تا یک گروه که معمولاً بزرگترین آنهاست، برتری خود را بر بقیه در گله‌ی زمستانه مسجل کند، و بالاخره گله‌های مختلف در برخورد با هم رقابت می‌کنند تا موضوع چیرگی در سطح گروهها نیز مشخص شود. نتیجه‌ی نهایی این دور پیچیده‌ی مسابقه آن است که یک نر در موقعیت چیره در بین تمامی جمیعت محلی قرار می‌گیرد. وقتی نرها و ماده‌ها در ماه فوریه در صحنه‌ی جفتگیری گرد آمدند، دسته‌ی برادرها با دم چتری خود در رقابت

فداکارانه‌ی می‌توانند در یک حالت متوازن چندربختی تأمین گردد. در مورد رفتارهای هشدار جوندگان نیز همین ملاحظات صدق می‌کند و لذا نظریه‌ی انتخاب خویشاوندی را با راحتی بیشتری می‌توان آزمود. کلیه‌ای سنجاب زمینی دم‌سیاه و قطبی، با دیدن صیاد، موجی از آواهای هشدار سر می‌دهند (کینگ، ۱۹۵۵؛ کارل، ۱۹۷۱). از آنجاکه حیوان به‌هنگام سردادن آوا باستی در مدخل لانه یا بالای آن باشد و سراسمه شرمن (۱۹۷۷) در تجزیه تحلیل دقیق رفتار سنجاب زمینی بلدینگ (Spermophilus beldingi) شان داده که حفظ خویشاوندان نزدیک (kin) توجیهی برای آوای هشدار است و با همه‌ی شرایط بروز رفتار انتطباق دارد.

تولیدمثل همکارانه

کاستن از تولیدمثل شخصی به‌عنوان تولیدمثل دیگران، در بین موجودات زنده بسیار گسترده است و این خود یکی از نیرومندترین شواهد غیرمستقیم در مورد وجود انتخاب خویشاوندی است. از این نظر نیز، طبق معمول، حشرات اجتماعی شفاف‌تر از بقیه‌اند. تعریف جامعه‌خواهی عالی (با زندگی اجتماعی واقعی^۱) در موریانه‌ها، مورچه‌ها، زنبورهای عسل و واسپها، در معنی کلامی خود، مستلزم وجود کاستهای عقیم است که وظیفه‌ی اصلی آنها افزودن بر نرخ تخم‌گذاری ملکه که معمولاً مادر خودشان محسوب می‌شود و پرورش زادگان او است که معمولاً خواهان و برادران خود آنها هستند. موضوع وجود «یاورها»^۲ در پرندگان نیز شدیداً موید این مطلب است (اسکات، ۱۹۶۱؛ لاک، ۱۹۶۸؛ وولفندن، ۱۹۷۴a,b). در بین بسیاری از پرندگان، از جمله چنگر نوک‌سرخ، الیکایی آبی استرالیایی، تورنبل، آنی و دیگران که یاورها در پرورش جوجه‌ها به دیگران کمک می‌کنند، یاوری نوعاً از سوی بالغین جوان و در خدمت والدین خود آنهاست. در تیجه در اینجا نیز، مثل حشرات اجتماعی، همکاران عملاً به پرورش برادرها و خواهرهای خودشان مشغول‌اند (ر. ک به فصل ۲۱).

رفتارهای «عموها» و «عمه‌ها» در میمونها و انسان‌ریختها نیز از برخی جهات ظاهری به مراقبتهای پرورشی حشرات اجتماعی و پرندگان شباهت دارد. بالغهای بی‌بجه کوکان افراد دیگر را برای مدت کوتاهی برداشت، می‌گردانند، می‌جورند و با آنها بازی می‌کنند. شاید این بچه‌داریها به‌ظاهر فداکارانه به نظر آید اما توجیه‌های دیگری نیز وجود دارد. نرهای بالغ در مکاک بربری از بچه‌ها، در آینه‌های تقدیم و به‌قصد مصالحة با نرهای بالغ دیگر استفاده می‌کنند. بعلاوه در رزوس و مکاک ژاپنی «عمه‌ها»، برای برقراری ائتلاف با مادرهای بلندرتیه، بچه‌های آنها را نگه‌داری می‌دارند. همچنین این احتمال را نیز نمی‌توان رد کرد که رفتار عتیگی^۳، با فراهم‌کردن امکان کارورزی، به ماده‌های جوان کمک می‌کند که وقتی برای اولین بار خود صاحب بچه شدند، عملکرد بهتری داشته باشند (ر. ک به فصل ۱۶). در محدودی از گونه‌های پستانداران فرزندخواندگی تمام عیار نوزادها و

انسان ریختها گاه شکار می‌کنند و می‌کشند. این رفتار سخاوتمندانه در تقابل آشکار با رفتار بابونهای است: ایستان وقتی غزال کوچکی را می‌کشند و می‌خواهند بخورند، نرها چیره گوشت را تصاحب کرده و جنگ مکرر در می‌گیرد (کومر، ۱۹۷۱).

جنگ، تسلیم و عفو آئینی

صرف بخشایش دشمن می‌تواند نوعی فدایکاری باشد. جنگ بین اعضای یک گونه‌ی حیوان نوعاً شکل آئینی دارد. دشمن کشک خورده می‌تواند، با علامت دادن دقیق، فوراً نشان دهد که چه وقت قصد ترک صحنه را دارد و برندۀ نیز معمولاً اجازه‌اش را می‌دهد بدون آنکه آسیبی به او وارد کند. سگ وحشی آفریقا تسلیم طلبی خود را با شکلک^۱ «دهن باز»، فرود و برگردانیدن سروگردان و حرکت خاکشدن با شکم رو به بالا، نشان می‌دهد. به این ترتیب بازنشده خود را باز هم بیشتر در معرض گازگرفتهای دشمن تیزدنداش قرار می‌دهد. اما در همین لحظه است که یا حمله تخفیف می‌یابد و یا کلاً متوقف می‌گردد. نرها در میگویی آخوندکی، با گشودن انفجاری ابرکهای دوم دهانی، یا یکدیگر می‌جنگند. یک ضربه‌ی این زوائد چکش - مانند برای از هم درین حریف کافی است. اما آسیب کشته به ندرت پیش می‌آید، زیرا هریک از میگوها مواطل است که ضربه را بهست دم بهشدت سپریندی شده‌ی حریف معطوف دارد (دینگل و کالدول، ۱۹۶۹). موارد بی‌شماری از تهاجم آئینی را می‌توان از خلال مقالات برشمود، و در واقع اینها مضمون اصلی کتاب مشهور کنراد لورنر به نام تهاجم هستند. بعلاوه این موارد مشکل نظری قابل توجهی را مطرح می‌کنند: چرا نباید دشمن را همواره در جا کشت یا مثله کرد؟ و چرا باید با دشمن به شیوه‌ی آئینی برخورد کرد؟ چرا نباید ادامه داد و او را پس از آن کشت؟ به قول پسرچه‌ها «مهلت میدی بگریزه روز دیگه بستیزه» - و این بار ببرد. لذا به نظر می‌رسد که لطف در حق دشمن به یک معنی فدایکارانه و یک ریسک بی‌موردنسبت به شایستگی شخصی باشد. یک توجیه آن است که اغماض «بهفع گونه است»، زیرا امکان می‌دهد که بیشترین تعداد افراد سالم و آسیب‌نديده‌ی گونه به زندگی ادامه دهند. چنین فرضیه‌یی یک حد بالا از انتخاب بین جمعیتی را می‌طلبد، زیرا انتخاب، در سطح فرد، بیشترین شایستگی را در این درگیری به کسی می‌دهد که دست به «بازی کلیف» بزند. فرضیه‌ی دوم می‌گویند که آئینی شدن از انتخاب خویشاوندی بر می‌خیزد: نیاز به بردن جنگ بدون حذف ژنهایی که فرد، از طریق نیای مشترک، با دیگران شریک است. این توجیه در بسیاری از موارد خاص، مثل مسابقات کشتی بین بوقلمونهای برادر در جنوب تکراس، کارساز است. اما درگیریهای شدیداً آئینی در بسیاری از گونه‌های دیگر بین کسانی است که در بهترین صورت خویشاوند دور یکدیگرند. فرضیه‌ی سوم که از جانب مینارد اسمیت و پرایس (۱۹۷۳؛ همچنین ر.ک. به نوشته‌ی پرایس در کار مشترک مینارد

با دیگران طوری هماهنگ می‌خرامند که رویه تماساگران ماده باشند. هریار که ماده‌ی آماده‌ی جفنگیری باشد برادرهای زیردست تسلیم برادر چیره‌ی خود و دسته‌های برادری زیردست تسلیم آن دسته که بر همه چیره است، می‌شوند. در نتیجه‌ی این وضع تهاکر کوچکی از نرها موفق به بارور کردن ماده‌ها می‌گردد. از ۱۷۰ نر متعلق به چهار گروه نمایشی که واتس و استاکز ناظر آن بوده‌اند، تنها ۶ نر مستولیت همه‌ی جفتگیریها را بر عهده داشته‌اند.

اشتراک غذایی

بعد از خودکشی، هیچ رفتاری روش‌تر از تسلیم غذا حالت فدایکارانه ندارد. حشرات اجتماعی اشتراک غذا را در حد یک هنر عالی ارتفا داده‌اند. در مورچه‌های عالی به‌اصطلاح «معده‌ی جمعی» که یک چیزه‌دان اجتماعی است، همراه با سنجکان که به‌طرز خاصی تغییرشکل یافته، یک سیستم ذخیره و پمپاژ پیچیده را تشکیل می‌دهد که وظیفه‌اش مبادله‌ی غذاهای مایع بین اعضای همان گلکنی است (آیزر، ۱۹۵۷). کارگرهای تازه‌تغذیه شده در مورچه‌ها و زنبور عسل، اصرار به ارائه غذاهای قی شده به اعضای هم‌گلکنی خود دارند، بدون آنکه آنها در خواست غذا کرده باشند. اینان ممکن است در بخشیدن غذا به دیگران تا آنجا پیش روند که ذخایر خود را، در مقایسه با متوسط اعضای گلکنی، تا سطح پایینی کاهش داده باشند (لینداور، ۱۹۶۱). قی کردن غذا، فراتر از تغذیه‌ی افراد گرسنه، از نظر سازمان اجتماعی نیز حداقل دو بی‌آمد مهم دارد. اول آنکه چون محتوى معده‌ی کارگران از نظر کیفیت و کیفیت در هر لحظه یکنواخت است، هر فرد مرتباً به عنوان سنجه‌ی از وضعیت کل گلکنی محسوب می‌شود. گرسنگی و شنگی او تقریباً همان است که کل گلکنی، و به عبارت دیگر آنچه برای یک کارگر خوب است، برای گلکنی نیز هست. دوم آنکه غذاهای قی شده، علاوه‌بر داشتن مواد غذایی خاص که از طریق غدد بروونریز حاصل شده و مواد دیگری که اهمیت اجتماعی دارند، محتوى فرومون نیز هست.

اشتراک فدایکارانه غذا در بین سگهای وحشی آفریقا نیز مشخص شده است. این کار به بعضی از افراد امکان می‌دهد که وقتی دیگران به شکار رفته‌اند، در لانه با توله‌ها بمانند (کوم، ۱۹۶۵؛ اج. وجین و نلاویک - گودال، ۱۹۷۱). دهنده یا غذای تازه را به‌طور مستقیم به گیرنده‌ها می‌دهد و یا آن را جلوی آنها قی می‌کند. گاه مادر به سایر ماده‌ها اجازه می‌دهد که بچه‌هایش را شیر دهند. اشتراک فدایکارانه غذا در بین انسان‌ریختهای عالی نیز چندین بار گزارش شده است. مبادله‌ی غذا در ژیبونهای اسیر یا بایان صورت است که یکی به غذای دیگری می‌چسبد و یا در حین گرفتن غذا دست او را نگه می‌دارد. طرف مقابل معمولاً بدون اعتراض اجازه می‌دهد که او بخشی از غذا را بگیرد. گاه در شرایط خاص، با نگهداشتن غذا دور از دسترس او و یا به‌ندرت با تهدید به جنگ، در مقابل این خواسته مقاومت می‌کند. ظاهرآ ارائه‌ی غذا بدون درخواست صورت نمی‌گیرد (برکسن و شاسترمن، ۱۹۶۴). شمپانزه‌ها نیز با موقعیت از یکدیگر تمنای غذا می‌کنند، بخصوص در مورد بخشی از صیدهای پستاندار کوچکی که این

تکلیف خانواده، قبیله و سایر واحدهای انتخاب است، واحدهایی که هر کدام معیارهای افتخار خود را تکامل می‌بخشد. بیهوده نیست که روح انسان همواره در غلیان مدام است. آرجونا، آشفته از این وضع می‌گوید: «اوہ کریشنا! روح چه نآرام، طفیانگر، قوی و سخت‌سر است. به گمان من مهار آن آسانتر از باد نیست.» و کریشنا پاسخ می‌گوید که: «برای رام ناشده، قبول که دست یافتن به این قانون دشوار است، اما روحهای فرمابنده که با طی کردن راه درست دریبی آند، به آن می‌رسند.» در فصل آغازین کتاب اشاره داشتم که شاید سوسیوبولوژی در ترکیب با فیزیولوژی اعصاب، بتواند آموزه‌های ادیان باستانی را به شرح دقیقی از مشاً تکاملی اخلاق بدل کند، ولذا دلایل اینکه چرا ما در یک زمان خاص یک گزینه‌ای اخلاقی را به جای دیگری انتخاب می‌کنیم، روشن کند. اینکه آیا پیدایش چنین درکی به ایجاد آن قانون می‌انجامد یا نه، چیزی است که باید منتظر بود. اما شاید برای این لحظه کافی است که نشان دهیم یک رشته‌ی منحصر و محکم رفتار کلیه‌ای مورچه، میثاق برادری در بوقلمونها و رفتار اجتماعی انسان را واقعاً به هم پیوند می‌دهد.

اسمیت و ریدپات، (۱۹۷۲) مطرح شده، جنگ آینی را به عنوان نتیجه‌ی خاص انتخاب در سطح فرد توجیه می‌کند. این فرضیه دو نوع جنگ را در بین بسیاری از حیوانات از یکدیگر متمایز می‌سازد: یکی جنگ آینی و دیگری جنگ دامن‌گستر. فرم دامن‌گستر هنگامی رخ می‌دهد که حیوان توسط حریفش آسیب دیده باشد. این نوع رفتار خاص مدرج درین تکامل ثابت می‌شود زیرا هم درگیرشدن زودهنگام در یک جنگ دامن‌گستر به زیان فرد است و هم اصولاً درگیرنشدن.

فلکروی درستکاری

به عنوان نتیجه‌ی این بحث، باید گفت که گرچه نظریه‌ی انتخاب گروهی هنوز چندان پخته نیست، اما تاکنون به درک ما در مورد برخی از ناشناخته‌ترین و مزاحم‌ترین کیفیات رفتار اجتماعی کمک کرده است. مهمتر از همه، تردید و دودلی را به عنوان شیوه‌ی زندگی جانوران اجتماعی می‌بینند. فرد، همچون آرجونا که در عرصه‌ی درست و نادرست دچار تردید بود، مجبور به انتخاب گزینه‌های ناکامل است، مجبور به انتخاب برمنای وفاداریهای آشتی‌ناپذیر - بین «حق» و «تکلیف» خود و حق و