

ΘΕΜΕΛΙΩΔΕΙΣ ΕΝΝΟΙΕΣ ΤΗΣ ΔΑΡΒΙΝΙΚΗΣ ΒΙΟΛΟΓΙΑΣ*

Είσαγωγή

Υπάρχουν δύο προσπελάσεις στη μελέτη των δομών, λειτουργιών και αλληλεξαρτήσεων των έμβιων όντων, ή καρτεσιανή ή αναγωγική και ή δαρβινική ή συνθεσιακή (compositionalist). Αυτό δέν σημαίνει ότι άλλες βιολογικές επιστήμες είναι αναγωγικές και άλλες συνθεσιακές, ή ότι υπάρχουν καρτεσιανά και δαρβινικά φαινόμενα. Τά βιολογικά όμως φαινόμενα παρουσιάζουν όπωσδήποτε και δαρβινικές και καρτεσιανές όψεις. Μερικοί βιολόγοι αντιμετώπιζουν τό θέμα τους περισσότερο από την αναγωγική, ένω άλλοι τό αντιμετώπιζουν από τή συνθεσιακή σκοπιά. Άλλοι τείνουν νά χρησιμοποιήσουν καρτεσιανή, και άλλοι δαρβινική μεθοδολόγία.

Γιά τόν Descartes τά έμβια σώματα, και ανάμεσά τους τό ανθρώπινο σώμα, είναι αυτόματα, δηλαδή μηχανές τίς όποιες κανείς μπορεί νά περιγράψει μέ φυσικούς ή άκόμη και μαθηματικούς όρους. Είναι λοιπόν δυνατό νά τό μελετήσει κανείς μέ τή βοήθεια τής γνωστής καρτεσιανής μεθόδου. Όπως όλα τά πολύπλοκα φαινόμενα, τά φαινόμενα τής ζωής πρέπει νά αναλυθοϋν στά άπλούστερα συστατικά πού μποροϋν νά μελετηθοϋν. Τά συστατικά αυτά θά πρέπει τελικά νά περιγραφοϋν μέ μηχανικούς, φυσικούς και χημικούς όρους. Αυτό προτείνεται μέ τήν έλπίδα ότι, «...πληρωμα τοϋ χρόνου, όταν ή χημική έρευνα των συστατικων πού απεισέρχονται στις διαδικασίες τής ζωής θά έχει προχωρήσει αρκετά, θά φανεϊ καθαρά ότι τά πιο σύνθετα βιολογικά φαινόμενα είναι συνδυασμοί άπλούστερων χημικων και φυσικοχημικων φαινομένων. Η αναγωγή είναι «ή εξήγηση μιās θεωρίας ή ενός συνόλου πειραματικων νόμων πού έχουν διατυπωθει και ισχύουν για ένα όρισμένο πεδίο έρευνας, μέ μιá θεωρία πού συνήθως, αν και όχι πάντοτε, ανήκει σε μιá διαφορετική περιοχή» (Nagel, 1961). Μέ τόν τρόπο αυτό θά δειχτει ότι οι βιολογικές

* Τό πρωτότυπο *On Some Fundamental Concepts of Darwinian Biology* δημοσιεύτηκε στον τόμο *Evolutionary Biology* (ed. M.K. Hecht και W.C. Steere) vol. II, 1968 (Νέα Υόρκη), σ. 1-34.

ἐξηγήσεις καί οἱ βιολογικοὶ νόμοι εἶναι εἰδικές περιπτώσεις τῶν χημικῶν ἐξηγήσεων, πού ἔχουν γενικότερη ἰσχύ.

Εἶναι ὅμως συζητήσιμο κατά πόσον οἱ ἀναγωγικές ἐξηγήσεις εἶναι ἀπό μόνες τους ἐπαρκεῖς. Ὁ Warren Weaver (1964) γράφει: «Θεωρεῖ κανεῖς συνήθως ὅτι μιὰ πρόταση ἔχει ἐξηγηθεῖ, ἂν μετά τήν ἐξήγησιν νιώθῃ διανοητική ἱκανοποίηση». Ὡστόσο ὁ ἀναγωγισμός καί μόνο δέν προσφέρει ἀρκετή διανοητική ἱκανοποίηση σέ πολλούς βιολόγους. Ὁ Dubos (1965) πιστεύει ὅτι «στά πῶ κοινά καί ἴσως καί πῶ σημαντικά φαινόμενα τῆς ζωῆς, ὑπάρχει μιὰ τέτοια σχέση ἀλληλεξάρτησης ἀνάμεσα στά στοιχεῖα πού τά συναποτελοῦν, ὥστε νά χάνουν τό χαρακτήρα τους, τό νόημά τους καί τήν ὑπαρξή τους τήν ἴδια, ὅταν τά στοιχεῖα αὐτά ἀποκόβονται ἀπό τό λειτουργικό σύνολο. Ἄν θέλουμε λοιπόν νά ἀντιμετωπίσουμε τά προβλήματα μιᾶς ὀργανωμένης πολυπλοκότητας, εἶναι ἀπαραίτητο νά ἐρευνήσουμε τίς περιπτώσεις στίς ὁποῖες διάφορα ἀλληλοεξαρτημένα συστήματα λειτουργοῦν μέ ἕναν ὀλοκληρωμένο τρόπο».

Γιά νά αἰσθανθεῖ κανεῖς «διανοητική ἱκανοποίηση» ἀπό τήν κατανόηση τῶν βιολογικῶν φαινομένων, χρειάζονται δαρβινικές ἢ συνθεσιακές ἐξηγήσεις. Σύμφωνα μέ τήν ἄριστη διατύπωση τοῦ Simpson (1964): «Στή βιολογία λοιπόν, ἕνα δεῦτερο εἶδος ἐξήγησιν πρέπει νά προστεθεῖ στό πρῶτο, δηλαδή στήν ἀναγωγική ἐξήγησιν πού βασίζεται πάνω σέ ἀρχές τῆς φυσικῆς, τῆς χημείας ἢ τῆς μηχανικῆς. Ἡ δεῦτερη τοῦτη μορφή ἐξήγησιν, πού γιά νά τονίσουμε τήν ἀντίθεσή της πρὸς τήν ἀναγωγική μποροῦμε νά τήν ὀνομάσουμε συνθεσιακή, διατυπώνεται μέ ὄρους χρησιμότητας τῶν δομῶν καί διαδικασιῶν γιά τήν προσαρμογή τοῦ συνόλου ὀργανισμοῦ καθὼς καί τοῦ εἶδους στό ὁποῖο ἀνήκει, καί ἀκόμη εὐρύτερα, μέ ὄρους οἰκολογικῆς λειτουργίας στίς κοινότητες μέσα στίς ὁποῖες παρουσιάζεται τό εἶδος».

Γιά τούς βιολόγους δέν ὑπάρχει δίλημμα, καρτεσιανή ἢ δαρβινική ἐξήγησις: οἱ δύο μορφές ἐξήγησιν ὄχι μόνο συμβιβάζονται, ἀλλά εἶναι καί ἐξίσου ἀναγκαῖες, γιά τόν ἀπλό λόγο ὅτι εἶναι συμπληρωματικές. Ἐνα ἀπό τά πῶ ἐλπιδοφόρα χαρακτηριστικά τῆς σύγχρονης βιολογίας εἶναι ἡ ἀξανάομενη τάση της γιά ἐνοποίηση καί ἀπαρτίωσις. Ἡ ἀπαρτίωσις συντελεῖται γιά νά ἀντιμετωπισθεῖ ἡ τεράστια αὐξηση τῶν διαθέσιμων στοιχείων καί τεχνικῶν. Ἀπό αὐτή τήν ἀποψη, ἡ ὑπαρξή τῶν δύο κατευθύνσεων, τῆς ἀναγωγικῆς καί τῆς συνθεσιακῆς, δέν προκαλεῖ διχασμό ἀλλά ἐνοποίηση. Ὁ Stebbins (1966) βρῆκε διαδοχικά δύο συνθεσιακές ἐνοποιητικές ἐννοιες, τίς ὁποῖες ἐξοχα περιγράφει ὡς ἐξῆς: «Ἡ πρώτη εἶναι ἡ ἐννοια τῆς ὀργάνωσης. Σύμφωνα μέ αὐτήν σέ κάθε ἐπίπεδο, ἀπό τό μόριο μέχρι τόν πληθυσμό ἢ τήν κοινωνία (διαμέσου τοῦ ὑπερμοριακοῦ ὀργανιδίου, τοῦ κυττάρου, τοῦ ὀργανισμοῦ καί τοῦ βιολογικοῦ ἀτόμου), οἱ ἰδιότητες τῆς ζωῆς ἐξαρτῶνται σέ πολύ μικρό βαθμό

ἀπό τίς χημικές οὐσίες πού ἀποτελοῦν τήν ἔμβια ὕλη. Σέ πολύ μεγαλύτερο βαθμό τά ἔμβια ὄντα ὀφείλουν τό χαρακτήρα τους στόν τρόπο μέ τόν ὁποῖο τά συστατικά ὀργανώνονται σέ διατεταγμένους σχηματισμούς, οἱ ὁποῖοι εἶναι πολύ πιό σταθεροί ἀπό τίς ἴδιες τίς χημικές οὐσίες. Ἡ ἄλλη ἐνοποιητική ἐννοια τῆς βιολογίας εἶναι ἡ συνέχεια τῆς ζωῆς διαμέσου τῆς κληρονομικότητας καί τῆς ἐξέλιξης. Αὐτή μᾶς λέει ὅτι οἱ ὀργανισμοί μοιάζουν ὁ ἕνας μέ τόν ἄλλο γιατί ἔχουν δεχτεῖ κληρονομικά στοιχεῖα ἀπό ἕναν κοινό πρόγονο· πρόκειται, κατά κύριο λόγο, γιά τά χρωματοσώματα τῶν πυρήνων τους, τά ὁποῖα εἶναι ὅμοια καί ὡς πρός τίς χημικές οὐσίες πού περιέχουν καί ὡς πρός τόν τρόπο ὀργάνωσης τῶν οὐσιῶν αὐτῶν. Ὅταν συγγενικά εἶδη ὀργανισμῶν διαφέρουν μεταξύ τους, αὐτό σημαίνει ὅτι στούς χωριστούς γενεαλογικούς κλάδους πού ξεκινοῦν ἀπό τόν κοινό πρόγονο ὑπῆρξαν μεταβολές στά κληρονομικά στοιχεῖα καί ὅτι οἱ μεταβολές αὐτές καθιερώθηκαν σέ ὀλόκληρους πληθυσμούς».

Βιταλισμός, μηχανισμός καί συνθεσιακή βιολογία

Ἡ βιολογική σκέψη εἶναι σήμερα πολύ πιό γόνιμη καί ἐνδιαφέρουσα ἀπό ὅ,τι ἦταν στό παρελθόν, ὅταν ἡ κοινότοπη καί πληκτική διαμάχη ἀνάμεσα στό βιταλισμό καί τό μηχανισμό ἦταν στό κέντρο τοῦ ἐνδιαφέροντος πολλῶν βιολόγων. Στό θαυμάσιο βιβλίο του *The Structure of Science*, ὁ Nagel (1961) γράφει: «Εἶναι σφάλμα νά θεωροῦμε τό μηχανισμό ὡς τή μόνη ἐναλλακτική λύση στό βιταλισμό. Ὑπάρχουν τομεῖς τῆς βιολογικῆς ἐρευνας στούς ὁποίους ὁ ρόλος τῶν φυσικοχημικῶν ἐξηγήσεων εἶναι σήμερα ἐλάχιστος ἢ καί ἀνύπαρκτος, ἐνῶ πολλές ἀπό τίς βιολογικές θεωρίες πού ἔχουν ἀξιοποιηθεῖ μέ ἐπιτυχία δέν εἶναι φυσικοχημικοῦ χαρακτήρα... Ὑπάρχει λοιπόν στή βιολογία μιά γνήσια ἐναλλακτική λύση τόσο στό βιταλισμό ὅσο καί στό μηχανισμό: ἡ ἀνάπτυξη συστημάτων ἐξήγησης πού χρησιμοποιοῦν ἐννοιες καί ἐκφράζουν σχέσεις οἱ ὁποῖες οὔτε ὀρίζονται οὔτε προέρχονται ἀπό τίς φυσικές ἐπιστήμες». Τόσο ἡ βιολογία ὅσο καί ἡ φιλοσοφία θά εἶχαν πολλά νά ὀφελῆθοῦν ἂν μιά τόσο διαυγῆς διατύπωση γινόταν εὐρύτερα γνωστή καί ἂν γινόταν περισσότερο κατανοητή ἀπό ὅ,τι εἶναι σήμερα. Ἡ δαρβινική ἢ συνθεσιακή βιολογία προσφέρει ἕνα σύστημα ἐξήγησης πού ἱκανοποιεῖ τίς ἀπαιτήσεις τοῦ Nagel.

Ἐδῶ καί μισό τουλάχιστον αἰῶνα ὁ ξεπερασμένος καί ἀδιάλλακτος βιταλισμός τῶν Harvey, Bichat, Wolff, Driesch καί Bergson ἔχει πιά τελείως ἐγκαταλειφθεῖ. Ἐξάλλου, ἂν ὁ μηχανισμός ἔχει θριαμβεύσει στή βιολογία, αὐτό ἀσφαλῶς δέν ὀφείλεται στό ὅτι ὅλες οἱ διαδικασίες τῆς ζωῆς ἔχουν περιγραφεῖ ἐξαντλητικά μέ φυσικούς καί χημικούς ὀρους. Κανένας λογικός καί προσγειωμένος μηχανιστής δέν προγραμματίζει τήν πραγματοποίηση ἑνός τέτοιου ἄθλου στό προσεχές, ἢ ἀκόμη καί στό

απώτερο μέλλον, μολονότι βεβαιώνει ότι αυτό είναι καταρχήν δυνατό. Ο βιταλισμός έχει απορριφθεί, και σωστά κατά την γνώμη μου, γιατί αποδείχτηκε άχρηστος και, ως οδηγός για καινούριες ανακαλύψεις, ασύμφορος. Ο μηχανισμός, αντίθετα, έπιτελεί τή λειτουργία αυτή θαυμάσια.

Ο αναγωγισμός και ο μηχανισμός στή βιολογία αντιμετώπιζουν συχνά ένα πλέγμα έπιφυλάξεων. Μιά από αυτές είναι ότι οί φυσικές και χημικές γνώσεις πού διαθέτουμε σήμερα δέν έπαρκοδν για μία απόλυτα ίκανοποιητική εξήγηση όλων τών βιολογικών φαινομένων. Όπωςδήποτε όμως μία πληρέστερη γνώση και πιο προχωρημένες μέθοδοι θά μπορέσουν τελικά νά ανταποκριθοδν καλύτερα σ' αυτό τό σκοπό. Αναφέρονται ήδη ως παραδείγματα τέτοιων ισχυρών μεθόδων οί τεχνολογίες τής κυβερνητικής και τών ηλεκτρονικών υπολογιστών, οί όποιες είναι πολύ πρόσφατο απόκτημα και έχουν όπωςδήποτε μεγάλα περιθώρια βελτίωσης. Είναι φυσικά λογικό νά περιμένει κανείς ότι θά υπάρξει πρόοδος και στίς βιολογικές και στίς φυσικές επιστήμες: όμως ή επίκληση αυτή ενός υποθετικού μέλλοντος δέν νομίζω ότι είναι ίκανή νά μᾶς πείσει για τή δυνατότητα τής αναγωγικής μεθοδολογίας νά δώσει από μόνη της μία πλήρη εξήγηση τών βιολογικών φαινομένων.

Μιά εύγλωττη διατύπωση τής σύγχρονης μορφής του καρτεσιανού «πιστεύω» στή βιολογία είναι τό παρακάτω κείμενο του Asimov (1960): «Η σύγχρονη επιστήμη έχει σχεδόν εξαλείψει τό σύνορο ανάμεσα σέ ζωή και μή-ζωή. Σήμερα τό έρώτημα «εί είναι ζωή;» τίθεται τό ίδιο συχνά από τούς φυσικούς όσο και από τούς βιολόγους. Στήν πραγματικότητα ή βιολογία και ή φυσική έχουν συγχωνευτεί σέ ένα νέο κλάδο τής επιστήμης, τή βιοφυσική – τή μελέτη τών φυσικών δυνάμεων και φαινομένων πού συνεπάγονται οί βιολογικές διαδικασίες... Οί βιολόγοι άπευθύνονται σήμερα στή βιοχημεία («χημεία τή ζωής») για άπαντήσεις σέ θεμελιώδη έρωτήματα σχετικά μέ τά μυστικά τής αναπαραγωγής, τής κληρονομικότητας, τής εξέλιξης, τής γέννησης, τής ανάπτυξης, τής άσθένειας, του γήρατος και του θανάτου». Και συνεχίζει: «Μιά μηχανή, όπως είδαμε, μπορεί νά υπολογίζει, νά θυμάται, νά συνδυάζει, νά συγκρίνει και νά αναγνωρίζει. Μπορεί ακόμη και νά σκέπτεται; Η άπάντηση είναι πάλι καταφατική».

Η καλύτερη ένδειξη για τό κλίμα πού επικρατεί σήμερα μεταξύ τών βιολόγων είναι τό ότι οί έλάχιστοι όπαδοί του βιταλισμού πού έχουν άπομείνει δέν παραδέχονται εύκολα ότι είναι βιταλιστές. Ο πιο διακεκριμένος ανάμεσά τους, ο Sinnott, έχει εκθέσει τίς άπόψεις του σέ μία σειρά από βιβλία και άρθρα μέ βιολογικό και φιλοσοφικό περιεχόμενο (1953, 1963, 1966), όπου ή λέξη «βιταλισμός» λάμπει, αν όχι μέ τήν άπουσία της, τουλάχιστο μέ τή σπανιότητά της. Τό κύριο βιολογικό έπιχείρημα του Sinnott ξεκινά από τό πραγματικά άξιοσημείωτο και

αναμφισβήτητο γεγονός ότι η ανάπτυξη του οργανισμού φαίνεται να κατευθύνεται προς ένα σκοπό, να δημιουργήσει ένα ενήλικο σώμα βιώσιμο και υγιές. Έχοντας μία φαινομενικά απλή αφετηρία, ένα γονιμοποιημένο ωάριο, διαδικασίες έντυπωσιακής πολυπλοκότητας διαδέχονται ή μία τήν άλλη για να παραγάγουν τελικά τη «νόρμα» ενός σώματος, πού μόνο με ένα έργο τέχνης μπορεί να παραβληθεί. «Ακόμα και όταν ο αναπτυσσόμενος οργανισμός διαταραχτεί με διάφορους τρόπους, η νόρμα αυτή παίζει τό ρόλο του σκοπού προς τόν όποιο κατευθύνεται η ανάπτυξη. Είναι ιδιαίτερα σημαντικό τό γεγονός ότι αυτή ή «διορθωτική» διαδικασία μπορεί να συμβεί, ανάλογα με τό χαρακτήρα της διαταραχής, όχι μόνο σ' έναν τύπο πορείας ανάπτυξης αλλά και σέ άλλους τύπους. Η ένότητα βρίσκεται στό τέλος της ανάπτυξης, όχι στην αρχή της. Η ανάπτυξη αυτή, πού κατευθύνεται προς ένα «κανονικό» τελικό αποτέλεσμα, υποδηλώνει μία διαδικασία καθηγούμενη προς ένα σκοπό και πού γι' αυτό μοιάζει με μία νοητική διαδικασία.» Για τόν Sinnott πρόκειται έδω για κάτι περισσότερο από μία απλή όμοιότητα: «Υπάρχει στή ζωή κάτι, τό όποιο δημιουργεί σχήμα και άρμονία σέ ένα υλικό σύστημα και πού τό κινεί προς έναν καθορισμένο σκοπό... τί είναι αυτό τό κάτι, πού γίνεται ή πηγή του σώματος, του νοῦ και του πνεύματος, αυτό είναι τό βαθύτερο πρόβλημα».

Η άπορία του Sinnott όφείλεται στό ότι βλέπει μόνο ένα μέρος του προβλήματος. Οδηγείται στην άποδοχή του βιταλισμού από τό ότι δέν μπορεί να δώσει μία ίκανοποιητική καρτεσιανή εξήγηση. Πραγματικά, μόνο με ένα θαῦμα θά μπορούσε ό τυχαῖος συνδυασμός ατόμων και μορίων να σχηματίσει ένα έμβιο σώμα τόσο πολύπλοκο όσο οποιοδήποτε φυτό ή ζωο. Αυτά όμως τά σώματα δέν είναι παρά οί πιο πρόσφατοι κρίκοι μιᾶς αλυσίδας έμβιων όντων πού εκτείνεται μέσα στό παρελθόν έως τή μακρινή καταγωγή της ζωής. Είναι προϊόντα όχι μόνο της ανάπτυξης των ατόμων, τήν όποία μπορούμε να παρατηρήσουμε μέσα στή δική μας χρονική κλίμακα, αλλά και της εξελικτικής ανάπτυξης, ή όποία χρειάστηκε πάρα πολλές γενιές για να γίνει και κράτησε ίσως περί τά δύο δισεκατομμύρια χρόνια. Τό άδιέξοδο του Sinnott όφείλεται στό ότι δέν πήρε τήν εξέλιξη στά σοβαρά. Δέν είναι βέβαια αντιεξελικτικός, δέν μπόρεσε όμως να δει ότι ή οργανική ανάπτυξη δέν είναι μόνο ένα καρτεσιανό πρόβλημα, αλλά είναι και δαρβινικό· είναι πρόβλημα συνθεσιακό όσο και αναγωγικό.

Λέγεται ότι μία κότα είναι ό τρόπος με τόν όποιο ένα άβγό δημιουργεί ένα άλλο άβγό. Ένα άβγό γίνεται κότα γιατί είναι ό άπόγονος άναρίθμητων άλλων άβγών, κοτών, και, σέ μεγαλύτερο χρονικό βάθος, οργανισμών πού δέν έμοιαζαν ούτε με τά τωρινά άβγά ούτε με τίς κότες. Ο τελεολογικός χαρακτήρας (goal directiveness) της όντογενετικής ανάπτυξης είναι συνέπεια της φύσης της φυλογενετικής ανάπτυξης. Η όν-

τογένεση, αυτή ή πολύπλοκη διαδικασία, υπάρχει, διαμορφώνεται και γίνεται διαρκώς πολυπλοκότερη διαμέσου της εξέλιξης, μέσα δηλαδή από τή φυλογένεση. Ή όντογένεση φαίνεται νά έχει τελεολογικό χαρακτήρα· όπωςδήποτε είναι πιο τελεολογική από τή συναρμολόγηση ενός αυτόκινήτου σέ ένα σύγχρονο έργοστάσιο. Ή άλυσίδα συναρμολόγησης του αυτόκινήτου σχεδιάστηκε από ένα «νοϋ», ή, άν θέλετε, από ένα «πνεϋμα». Μάταια όμως θά ψάχναμε για «νόες» και για «πνεϋματα» σέ ένα αναπτυσσόμενο άβγό ή σέ ένα έμβρυο. Άληθεύει τό αντίστροφο: ό άνθρωπος νοϋς και τό ανθρώπινο πνεϋμα δέν είναι οί αιτίες αλλά τά αποτελέσματα των όντογενετικών και των φυλογενετικών διαδικασιών.

Κατορθώνουν όλες οί όντογενέσεις και φυλογενέσεις νά παραγάγουν σώματα ικανά νά ζήσουν και νά αναπαραχθούν: "Όχι βέβαια· όλα τά σώματα πεθαίνουν κάποτε, πολλά μάλιστα πεθαίνουν πρόωρα, πριν γίνουν ικανά για αναπαραγωγή, ενϋ ή εξάλειψη είναι ή κατάληξη των περισσότερων φυλογενετικών κλάδων. Οί μυριάδες κάθε λογής όργανισμοί, πού ζούν σήμερα, είναι απόγονοι μιας μειοψηφίας από τους κατοίκους του παρελθόντος· και όσο ανατρέχουμε σέ πιο παρωχημένες εποχές της Ιστορίας της ζωής οί μειοψηφίες αυτές γίνονται όλο και πιο μικρές. Μερικοί όμως φυλογενετικοί κλάδοι κατόρθωσαν νά επιζήσουν, και νά κληρονομήσουν τή γη. Ήάν ζούν σήμερα, όφείλεται στό ότι είναι προσαρμοσμένοι στα περιβάλλοντα στα όποια διαβιούν.

Προσαρμογή και κατάσταση προσαρμογής

"Όταν δανειζόμαστε λέξεις από τήν καθημερινή γλώσσα για νά τις χρησιμοποιήσουμε ως τεχνικούς όρους, υπάρχει ό κίνδυνος νά δημιουργήσουμε παρανοήσεις. Ή λέξη «προσαρμογή» είναι σέ μεγάλο βαθμό άμφισημη, ακριβώς γιατί χρησιμοποιείται σέ συμφραζόμενα άσχετα μέ τή βιολογία. "Επιπλα, εργαλεία και μηχανές μπορούν νά χαρακτηριστούν «προσαρμοσμένα» για όρισμένους σκοπούς. Ή βιολογική προσαρμογή άφορα τήν επιβίωση και τήν αναπαραγωγή ή μόνο τήν αναπαραγωγή· χαρακτηρίζει μόνο τά έμβια σώματα· ένα πτώμα έχει πάψει νά προσαρμόζεται, παρόλο πού όρισμένοι όργανισμοί είναι προσαρμοσμένοι στό νά τρέφονται μέ πτώματα. Ή εμφάνιση της κατάστασης προσαρμογής πρέπει νά θεωρηθεί ταυτόχρονη μέ τήν αρχή της ζωής, εφόσον ή ζωή αυτή δέν εξελίφθηκε· όμως ή αρχή της ζωής δέν ήταν ένα φαινόμενο προσαρμογής. Όρισμένοι επικριτές ισχυρίζονται ότι ή κατάσταση προσαρμογής δέν είναι παρά ταυτολογία, εφόσον ότιδήποτε ζει πρέπει νά είναι προσαρμοσμένο για νά ζει. Αυτό όμως δέν άληθεύει· οί όργανισμοί δέν είναι γενικά και άφηρημένα προσαρμοσμένοι, προσαρμόζονται σέ συγκεκριμένα περιβάλλοντα. Ή άνθρωπος δέν είναι προσαρμοσμένος στό νά τρέφεται μέ τή βοσκή, ενϋ τά άλογα και οί άγελάδες είναι

προσαρμοσμένα· τά φοινικόδεντρα καί οί μπανανιές δέν είναι προσαρμοσμένα στά καναδικά δάση, ένῶ οί λάρηκες (πεδκα) καί ή έρυθρελάτη είναι προσαρμοσμένα· άλλοι μικροοργανισμοί αναπτύσσονται σέ έργαστηριακά ύλικά έκτροφής καί άλλοι ὄχι.

Είναι άξιοπερίεργο γιά ὀρισμένα μεθοδικά πνεύματα, καί συνάμα τούς προκαλεῖ σύγχυση τό ὅτι πολλές, οί περισσότερες ἴσως από τίς θεμελιώδεις έννοιες τής βιολογίας δέν επιδέχονται άκριθή ὀρισμό. Δέν υπάρχουν άπόλυτα ίκανοποιητικοί ὀρισμοί γιά τό τί είναι ζωή, γόνος, άτομο, είδος, νοῦς, αὐτοσυνειδησία. Δέν υπάρχει γενικά παραδεκτός ὀρισμός τής προσαρμογής ή τής κατάστασης προσαρμογής. Ἡ κατάσταση ὡστόσο δέν είναι τόσο άπελπιστική ὅσο θά μπορούσε νά φανεί σέ κάποιον πού δέν είναι βιολόγος. Σπάνια αντιμετώπιζει κανείς περιπτώσεις ὅπου είναι δύσκολο νά αποφασίσει άν κάτι είναι ή δέν είναι ζωντανό, άν αὐτό πού παρατηρεῖ είναι ένα άτομο ή δύο ή καί πολλά. Πιό συχνές είναι οί άμφιβολίες σχετικά μέ άτομα ή πληθυσμούς πού ανήκουν στό ἴδιο ή σέ διαφορετικά είδη. Ἀπό ἱστορική σκοπιά, οί δυσκολίες αυτές άποδείχτηκαν πραγματική εὐλογία, γιατί άπέτέλεσαν τήν πρώτη ένδειξη – πού άργότερα έγινε άπόδειξη – ὅτι τά είδη δέν είναι προϊόντα δημιουργίας αλλά εξελισσόμενες ὀντότητες. Ἐνα σημεῖο πραγματικής άβεβαιότητας είναι τό άν υπάρχει νοῦς καί αὐτοσυνείδηση καί σέ άλλα ζῶα εκτός από τόν *Homo sapiens*· άν θέλουμε νά ακριβολογήσουμε, βεβαιότητα γιά τήν ύπαρξη αὐτοσυνειδησίας μπορεί νά έχει κανείς άποκλειστικά καί μόνο γιά τόν έαυτό του.

Παραθέτω μερικά δείγματα ὀρισμών ή περιγραφικῶν διατυπώσεων πού δόθηκαν από σύγχρονους συγγραφείς. Γιά τόν Simpson (1953), «Μία προσαρμογή είναι ένα χαρακτηριστικό ενός ὀργανισμοῦ εὐνοϊκό γιά αὐτόν τόν ἴδιο ή γιά τήν ὀμάδα ὀργανισμών τοῦ ἴδιου είδους μέσα στήν ὀποία ζεῖ, ένῶ προσαρμογή, γενικά, ή διαδικασία προσαρμογής, είναι ή άπόκτηση τέτοιων επιμέρους προσαρμογῶν μέσα στά πλαίσια ενός πληθυσμοῦ». Γιά τόν Mayr (1963), «Ἡ πρόταση ὅτι κάθε είδος είναι προσαρμοσμένο στό περιβάλλον του είναι μία αὐταπόδεικτη κοινοτοπία. Σέ ήπειρωτικές περιοχές πού δέν έχουν φυσικά εμπόδια (φραγμούς), τά ὀρια τής έξάπλωσης ενός είδους είναι συγχρόνως καί τά ὀρια πέρα από τά ὀποία τό είδος παύει νά είναι προσαρμοσμένο». Γιά τόν Grant (1963), «Ἐο λόγος γιά τόν ὀποῖο κάθε είδος ὀργανισμοῦ είναι μέσα στή φύση περιορισμένο στό φυσικό του τόπο διαβίωσης καί, υπό κανονικές συνθήκες, δέν τό συναντάμε άλλοῦ, είναι ὅτι αὐτό είναι προσαρμοσμένο ή εξειδικευμένο στό νά ζεῖ σέ ὀρισμένες συνθήκες... ένας ὀργανισμός είναι κάτι παραπάνω από μία δέσμη ξεχωριστῶν προσαρμογῶν· είναι ένα συντονισμένο σύνολο προσαρμογῶν». Γιά τούς Wallace καί Srb (1964), «Λέμε ὅτι τά ζῶα καί τά φυτά είναι προσαρμοσμένα στό περιβάλλον τους ή στόν τρόπο ζωής τους· έννοοῦμε ὅτι άκόμη καί μία επιφανειακή

παρατήρηση θά δείξει ότι οί οργανισμοί αὐτοί διαθέτουν ἰδιαίτερα χαρακτηριστικά πού τούς ἐπιτρέπουν νά ἐπιβιώνουν στίς εἰδικές συνθήκες περιβάλλοντος στίς ὁποῖες βρίσκονται». Οἱ Bock καί Wahlert (1965) χρησιμοποιοῦν περισσότερο τεχνική ὀρολογία, ὀρίζοντας τό «βαθμό ἐξελικτικῆς προσαρμογῆς, ὡς τό ἐλάχιστο ποσό ἐνεργείας πού ἀπαιτεῖται ἀπό τόν ὀργανισμό γιά νά διατηρήσει μέ ἐπιτυχία τό σύνεργο*, ἐάν πρόκειται γιά ἕναν ἀπλό βιολογικό ρόλο μιᾶς ἰδιότητας, ἢ γιά νά διατηρήσει μέ ἐπιτυχία τήν οἰκολογική του φωλιά, ἐάν πρόκειται γιά ὀλόκληρο τόν ὀργανισμό».

Ἡ πρόταση ὅτι ἕνας ὀργανισμός εἶναι προσαρμοσμένος σέ ὀρισμένα περιβάλλοντα σημαίνει ὅτι ὁ ὀργανισμός αὐτός μπορεῖ νά ἐπιβιώσει καί νά ἀναπαραχθεῖ στά περιβάλλοντα αὐτά. Ἐνα χαρακτηριστικό προσαρμογῆς εἶναι ἕνα δομικό ἢ λειτουργικό χαρακτηριστικό, ἢ, γενικότερα, μιᾶ ὄψη τῆς πορείας ἀνάπτυξης τοῦ ὀργανισμοῦ ἢ ὁποῖα καθιστᾶ δυνατή ἢ ἐπαυξάνει τήν πιθανότητα ἐπιβίωσης καί ἀναπαραγωγῆς τοῦ ὀργανισμοῦ (Dobzhansky, 1956). Ἡ κατάσταση προσαρμογῆς εἶναι ἢ κατάσταση τοῦ νά εἶναι κάτι προσαρμοσμένο· ἢ προσαρμογή ἀναφέρεται στή διαδικασία τοῦ προσαρμόζεσθαι· ἢ προσαρμοστικότητα σημαίνει ὅτι ὁ ὀργανισμός ἢ πληθυσμός γιά τόν ὁποῖο μιλάμε μπορεῖ νά παραμείνει προσαρμοσμένος ἢ νά καταστρεῖ φυσιολογικά ἢ γενετικά προσαρμοσμένος σέ μιᾶ ὀρισμένη κλίμακα περιβαλλόντων.

Ἡ κατάσταση προσαρμογῆς γιά τήν ἐπιβίωση καί τήν ἀναπαραγωγή

Ἐμμεσα ἢ ἄμεσα, ὄλοι οἱ ὀρισμοί πού παραθέσαμε πιο πάνω ἀναφέρονται καί στήν ἐπιβίωση τοῦ ἀτόμου καί στή διαιώνιση ἑνός βιολογικοῦ στελέχους ἢ ἑνός πληθυσμοῦ. Περὶ αὐτοῦ ὄντως πρόκειται: ἕνας ὀργανισμός πρέπει νά ἐπιβιώσει γιά νά ἀναπαραχθεῖ καί πρέπει νά ἀναπαραχθεῖ γιά νά ἐπιβιώσει στήν ἐπόμενη γενιά. Ὑπάρχουν ὄμως ὀρισμένες δυσκολίες. Ἡ βιωσιμότητα, ἢ μακροβιότητα, ἢ γονιμότητα, καί ὁ ἀριθμός τῶν ἀπογόνων πού παράγει ἕνα ἄτομο συνδέονται συνήθως μεταξύ τους μέ μιᾶ θετική συσχέτιση, ὄχι ὄμως καί ἀπόλυτα. Τά παρθένα ἴθιλυκά τῆς *Drosophila* ζοῦν κατά μέσον ὄρο περισσότερο ἀπό αὐτά πού ἔχουν γονιμοποιηθεῖ καί ἐναποθέτουν τά ἄβγά τους. Ἡ κατάσταση προσαρμογῆς τῶν πληθυσμῶν, ὄπως εἶναι τά εἶδη, μπορεῖ νά ἔρχεται σέ ἀντίθεση μέ τήν κατάσταση προσαρμογῆς τῶν ἀτόμων. Οἱ ἐργάτριες μέλισσες εἶναι πλούσια ἐξοπλισμένες μέ προσαρμοστικά χαρακτηριστικά,

* Κατά τούς Bock καί Wahlert «Σύνεργο (synerg) μπορεῖ νά ὀριστεῖ ἕνας δεσμός μεταξύ τοῦ ὀργανισμοῦ ἀφενός καί τῶν παραγόντων ἐκείνων τοῦ περιβάλλοντος πού χρησιμοποιεῖ ὁ ὀργανισμός ἢ πού ἐπιδρῶν σ' αὐτόν ἀφετέρου (Umwelt). Ὁ δεσμός πραγματοποιεῖται μεταξύ μιᾶς ἐπιλεκτικῆς δύναμης πού ἀσκοῦν αὐτοί οἱ περιβαλλοντικοί παράγοντες, καί ἑνός βιολογικοῦ ρόλου ἢ ἰδιότητας τοῦ ὀργανισμοῦ» [Σ.τ.Ε.].

τόσο τῆς δομῆς ὅσο καί τῆς συμπεριφορᾶς τους, τά ὅποια τοὺς ἐπιτρέπουν νά συλλέγουν τροφή καί νά χτίζουν κηρύθρες. Εἶναι ὅμως θηλυκά ἄτομα στεῖρα μέ ὑποανάπτυκτο γεννητικό σύστημα καί τά κεντριά τους ἔχουν ἀνεστραμμένες αἰχμές πού κάνουν τή μέλισσα πού κεντρίζει ἕναν ἐχθρό ταυτόχρονα νά αὐτοκτονεῖ. Ἡ αὐτοκτονία αὐτή εἶναι προφανῶς προσαρμοστικό χαρακτηριστικό ὅσον ἀφορᾶ τήν ἄμυνα τῆς ἀποικίας καί τῶν ἀναπαραγωγικῶν ἀτόμων («βασίλισσες»); οὔτε οἱ μονήρεις μέλισσες οὔτε τά περισσότερα εἶδη ζώων πού ζοῦν σέ ἀποικίες ἔχουν αὐτό τό ἀμφιλεγόμενο προσαρμοστικό χαρακτηριστικό.

Μέ τό νά ποῦμε ὅτι ἕνα ἄτομο ζεῖ δέν ἔχουμε προσδιορίσει οὔτε τήν ποιότητα οὔτε τό βαθμό τῆς κατάστασης προσαρμογῆς πού τό χαρακτηρίζει. Τό ἴδιο ἰσχύει καί γιά τήν κατάσταση προσαρμογῆς τῶν πληθυσμῶν καί τῶν εἰδῶν. Χρειάζεται οὐσιαστική ἔρευνα γιά νά διαπιστώσουμε σέ ποιό περιβάλλον εἶναι προσαρμοσμένος ὁ ὀργανισμός, μέ τί τρόπο καί σέ τί ἔκταση. Μιά τέλεια κατάσταση προσαρμογῆς ἑνός ἀτόμου θά ἐπέτρεπε στό ἄτομο αὐτό νά ζεῖ ἐπ' ἄπειρον. Αὐτό μοιάζει παράδοξο, δέν εἶναι ὅμως τόσο ἀπίθανο ὅσο φαίνεται. Σέ ὀρισμένα εἶδη δέντρων, λ.χ. στή σεκόγια (*Sequoia*) τῆς Καλιφόρνιας, ἕνα ἄτομο τοῦ εἴδους μπορεῖ νά ζεῖ καί νά παράγει βιώσιμο σπόρο γιά πολλούς αἰῶνες. Ἐπιπλέον, ἐφόσον ἡ σεκόγια μπορεῖ νά ἀναπαράγεται μέ καταβολάδες, ἕνα ἄτομο τοῦ εἴδους μπορεῖ νά ζήσει ἐπ' ἀόριστον ὅσο καιρό τό ἐξωτερικό περιβάλλον παραμένει εὐνοϊκό. Ἐντούτοις αὐτή ἡ σχεδόν ἀθανασία τοῦ ἀτόμου δέν ἐξασφαλίζει τήν αἰώνια διάρκεια τοῦ εἴδους· καί πράγματι, τά ἄτομα τῆς σεκόγια τῆς Καλιφόρνιας εἶναι τά ὑπολείμματα ἑνός εἴδους πού κινδυνεύει νά ἐξαφανιστεῖ τελείως. Ἀντίθετα, ὀρισμένα εἶδη ἐντόμων, τῶν ὁποίων τά ἄτομα εἶναι ἐξαιρετικά βραχύβια, φαίνεται ὅτι βρίσκονται σέ πλήρη ἀκμή.

Τό πρόβλημα τῆς σύγκρουσης ἀνάμεσα στήν κατάσταση προσαρμογῆς τοῦ ἀτόμου καί στήν κατάσταση προσαρμογῆς τοῦ εἴδους μπορεῖ νά ἐπιλυθεῖ. Ἡ ἀναπαραγωγή εἶναι μιᾶ ἀναγκαία, ἀλλά ὄχι ἐπαρκῆς συνθήκη γιά τή διαίωνηση τοῦ εἴδους· ἡ ἐπιβίωση τοῦ ἀτόμου εἶναι καί αὐτή ἀναγκαία καί μὴ ἐπαρκῆς συνθήκη γιά τήν ἀναπαραγωγή. Ἡ κατάσταση προσαρμογῆς ἑνός ἀτόμου ὡς πρὸς τήν ἐπιβίωση εἶναι ἐν γένει μεγαλύτερη πρὶν ἀπὸ καί κατά τήν ἡλικία τῆς ἀναπαραγωγῆς· ἀρχίζει νά φθίνει ἀπὸ τό τέλος τῆς ἡλικίας ἀναπαραγωγῆς. Οἱ μακρόβιοι ὀργανισμοὶ ἔχουν συνήθως ἐκτεταμένες περιόδους ἀναπαραγωγῆς: πάρα πολύ γέρικες σεκόγιες συνεχίζουν νά παράγουν κώνους μέ σπόρο.

Μπορεῖ κανεὶς νά ἀναρωτηθεῖ γιατί ἡ κατάσταση προσαρμογῆς δέν παύει ἀμέσως μετὰ τήν παραγωγή τοῦ τελευταίου ἀπογόνου καί γιατί τόσο πολλοὶ κοινοὶ καί οἰκολογικά ἐπιτυχεῖς ὀργανισμοὶ εἶναι βραχύβιοι. Ἄν ἐξαιρέσουμε τίς περιπτώσεις ὅπου τά ἄτομα πού ἔχουν ὑπερβεῖ τήν ἡλικία ἀναπαραγωγῆς καταναλώνουν τή λιγοστή τροφή πού ὑπάρ-

χει, ή μέ όποιοδήποτε τρόπο στεροϋν τά νεαρά άτομα από τά πρόσ τό ζήν αναγκαία, τό είδος δέν θά είχε τίποτε νά κερδίσει μέ τό νά θανατώσει άμέσως τά γέρικά άτομα. Μιά ταχεία έξολόθρευση θά άπαιτοϋσε ένα σύνολο πολύ είδικών μηχανισμών πού θά κατέστρεφαν, άμέσως μετά τό τέλος τής ήλικίας αναπαραγωγής, αύτή τήν ίδια τήν κατάσταση προσαρμογής τοϋ ατόμου, ή όποία ήταν τόσο αναγκαία μέχρι τότε για τήν αναπαραγωγή τοϋ είδους. Στην πραγματικότητα ή άνθεκτικότητα στην άσθένεια και στους κινδύνους τοϋ περιβάλλοντος ύποχωρεί βαθμιαία. Μερικά συστήματα όργάνων πού ανήκουν σέ γηρασμένα άτομα έξακολουθοϋν μέ πείσμα νά λειτουργοϋν κανονικά μέχρι τό τέλος.

Στίς ίατρικές μελέτες ή αντίδραση τοϋ όργανισμού στην άρρώστια όνομάζεται μερικές φορές «προσαρμογή» (πρβλ. Dubos, 1965). Αύτή ή έπιφανειακά άντιφατική χρήση μπορεί νά έναρμονιστεί μέ τή συνηθισμένη χρήση τοϋ όρου στην βιολογία, εάν θεωρήσουμε ότι μία άρρώστια είναι έκφραση ενός μερικά έπιτυχημένου άγώνα τοϋ όργανισμού ενάντια στις προσβολές τοϋ περιβάλλοντος και τίς έσωτερικές άνωμαλίες· μέ άλλα λόγια, μία άρρώστια μπορεί νά θεωρηθεί ως μία προσαρμοστική αντίδραση τοϋ όργανισμού ή όποία, προσωρινά τουλάχιστον, έχει άποτύχει.

Τό πρόβλημα τής εξέλιξης τοϋ γήρατος και τής μακροβιότητας έχει συζητηθεί άρκετά (βλ. Comfort, 1956· Brues και Sacher, 1965· και τίς παραπομπές τους). 'Η πιο εύλογη άποψη για τή θέση τής μακροβιότητας στην εξέλιξη είναι ότι πρόκειται για ένα συμβιβασμό μεταξύ τής ύψηλης αναπαραγωγικής ικανότητας πού χαρακτηρίζει τή νεότητα και τής προσαρμοστικής σταθερότητας τοϋ σώματος. 'Η εξέλιξη είναι όπορτουμιστική: ή άμεση ωφέλεια είναι πιο ισχυρή από τό ένδεχόμενο κέρδος. Οί γενετικές παραλλαγές, πού κατά τή νεανική ήλικία βελτιώνουν τήν κατάσταση προσαρμογής τοϋ ατόμου και τή γονιμότητα, διαιώνίζονται άκόμη και αν τυχαίνει νά βλάπτουν τήν κατάσταση προσαρμογής σέ πιο προχωρημένες ήλικίες. Θά ήταν δύσκολο, για λόγους πού ανάγονται στην φυσιολογία, νά επιτύχει κανείς μία όργάνωση τοϋ σώματος πού δέν θά έφθινε μέ τήν ήλικία. 'Επιπλέον, ή επ' άόριστον παράταση τής ζωής και τής ικανότητας αναπαραγωγής θά όδηγοϋσε σέ ύπερπληθυσμό. Θά παρεμπόδιζε άκόμη και τήν παραέρα εξέλιξη, άφοϋ εξέλιξη σημαίνει αντικατάσταση τών παλαιότερων μορφών ζωής μέ νεώτερες οί όποίες ύποτίθεται ότι είναι καλύτερα προσαρμοσμένες. Τό αν ή φυσική έπιλογή μπορεί νά δράσει έτσι ώστε νά έμποδίσει τόν ύπερπληθυσμό, και νά εννοήσει μία έξελικτική πλαστικότητα, είναι βέβαια δύσκολο έρώτημα. Μιά άρνητική άπάντηση δόθηκε πρόσφατα από τόν Williams (1966), ό όποιος ύποστηρίζει μία άκραία θέση σύμφωνα μέ τήν όποία καμία μορφή φυσικής έπιλογής δέν δρα πάνω σέ πληθυσμούς, αλλά μόνο πάνω σέ άτομα.

Ένας συγγραφέας επιστημονικής φαντασίας θά μπορούσε βέβαια νά φανταστεί έναν κόσμο μέ απόλυτως σταθερά περιβάλλοντα, κατοικούμενο από τέλεια προσαρμοσμένους οργανισμούς οί όποιοι έχουν επιτύχει τήν άθανασία τών άτόμων. Μόνο πού οί οργανισμοί αυτοί θά έπρεπε νά έχουν στερηθεί τίς χαρές τής τεκνοποιίας.

Προσαρμοστικότητα

Έάν ένα είδος μπορούσε νά κατοικήσει ένα μόνο και απόλυτα σταθερό περιβάλλον, ή εξέλιξη θά ήταν δυνατό νά καταλήξει σέ ένα γονότυπο άριστα προσαρμοσμένο σ' αυτό τό περιβάλλον. Σ' αυτή τήν περίπτωση ή εξέλιξη θά σταματούσε. Στήν πραγματικότητα, όχι μόνο κάθε είδος αλλά ίσως και κάθε άτομο έχει νά αντιμετώπισει πολλά περιβάλλοντα, έπειδή τό περιβάλλον μεταβάλλεται στό χώρο και στό χρόνο. Η κατάσταση προσαρμογής σέ μία μικρή κλίμακα περιβαλλόντων είναι μία μορφή υπερειδίκευσης· ένας υπερειδικευμένος οργανισμός μπορεί για ένα χρονικό διάστημα νά είναι βιολογικά έξαιρετικά έπιτυχής, κινδυνεύει όμως νά πεθάνει ή νά εξαλειφθεί αν τό περιβάλλον μεταβληθεί. Από αυτό μπορούμε νά καταλάβουμε τή σημασία τής προσαρμοστικότητας.

Πρέπει νά ξεχωρίσουμε τή φυσιολογική από τή γενετική προσαρμοστικότητα. Κάθε γονότυπος έχει μία «νόρμα αντίδρασης» (norm of reaction) ή όποία είναι τό σύνολο τών φαινοτύπων πού μπορεί νά παραγάγει σέ μία κλίμακα ύπαρκτων ή δυνατών περιβαλλόντων. Είναι προφανές ότι κάθε χαρακτηριστικό πού μπορεί νά έχει ένα άτομο, εϋνοϊκό ή μή, ύγιές ή παθολογικό, μορφολογικό, φυσιολογικό ή συμπεριφορās, είναι ένα παράγωγο τής νόρμας αντίδρασης του γονοτύπου του και τής βιογραφίας του συγκεκριμένου άτόμου. Η κατάσταση προσαρμογής ενός γονοτύπου είναι συνάρτηση τής νόρμας αντίδρασής του και τής γκάμας τών περιβαλλόντων στά όποια βρίσκεται, ενω ή φυσιολογική προσαρμοστικότητα έξαρτάται από μία νόρμα αντίδρασης ή όποια παράγει μία συγκεκριμένη κατάσταση προσαρμογής σέ περιβάλλοντα τά όποια συναντά στή ζωή του τό άτομο, ό πληθυσμός ή τό είδος. Η γενετική προσαρμοστικότητα γίνεται διαμέσου τής άλλαγής τής νόρμας αντίδρασης ώστε νά παραχθεί μία καλύτερη κατάσταση προσαρμογής σέ μερικά περιβάλλοντα ή και σέ όλα, σέ παλαιά περιβάλλοντα ή και σέ καινούρια.

Μπορούμε νά πούμε ότι ένας γονότυπος έχει ύψηλή προσαρμοστικότητα, εάν σέ μερικά ή και σέ όλα τά περιβάλλοντα πού συναντά αντιδρά δημιουργώντας προσαρμοστικά χαρακτηριστικά για αυτά τά περιβάλλοντα. Η ύψηλή αυτή προσαρμοστικότητα μπορεί νά έξαρτάται είτε από τή φυσιολογική όμοιότητα είτε από τήν όμοιότητα τής πορείας ανάπτυξης (Cannon, 1932· Dubos, 1965). Πρόκειται για δύο έννοιες στενά συν-

δεδεμένες. Ἡ φυσιολογική ὁμοίωσις θεωρεῖται συνήθως ταυτόσημη μέ αὐτό πού ὁ Claude Bernard ὀνόμαζε σταθερότητα τοῦ milieu interieur (= ἐσωτερικοῦ περιβάλλοντος Σ.τ.Μ.). Τό σῶμα πραγματοποιεῖ γρήγορα τέτοιες προσαρμοστικές διευθετήσεις σέ ἀπάντηση περιβαλλοντικῶν ἀλλαγῶν καί μέ τέτοιο τρόπο, ὥστε οἱ φυσιολογικές του διαδικασίες νά ἐξακολουθοῦν κανονικά ὅπως καί πρὶν ἀπό τή μεταβολή. Ἐνα προφανές παράδειγμα ὁμοίωσις εἶναι ἡ διατήρηση μιᾶς σταθερῆς θερμοκρασίας στό σῶμα παρ' ὅλες τίς διακυμάνσεις τῆς θερμοκρασίας τοῦ περιβάλλοντος. Ἐνα ἄλλο παράδειγμα εἶναι ὁ ἐγκλιματισμός στίς μεταβολές τῆς πίεσης τοῦ ὀξυγόνου στά διάφορα ὑψόμετρα, ἐγκλιματισμός πού ἐπιτυγχάνεται μέ μεταβολές στή σύνθεση τοῦ αἵματος.

Ἡ ἀναπτυξιακή ὁμοίωσις εἶναι μιᾶ τροποποίηση τοῦ ἀναπτυξιακοῦ ὑποδείγματος τοῦ ὀργανισμοῦ, ἡ ὁποία ἔχει ὡς ἀποτέλεσμα τή συνέχιση τῆς ζωῆς καί τή μή παρεμπόδιση τῶν θεμελιωδῶν φυσιολογικῶν διαδικασιῶν. Ὄταν ἡ τροφή εἶναι ἀνεπαρκής, οἱ προνύμφες τῆς *Drosophila* καί πολλῶν ἄλλων ἐντόμων δέν πεθαίνουν, ἀλλά μετασχηματίζονται σέ πολύ μικρότερους σέ μέγεθος ἐνήλικες σέ σύγκριση μέ αὐτούς πού προέρχονται ἀπό καλοθερμμένες προνύμφες. Ὅρισμένα φυτά εἶναι καταφανῶς διαφορετικά ὅταν ἔχουν ἀναπτυχθεῖ μέσα στό νερό ἀπό ὅ,τι ὅταν ἔχουν μεγαλώσει στήν ξηρά· ὅταν ἔχουν μεγαλώσει στή σκιά ἀπό ὅ,τι ὅταν ἔχουν ἐκτεθεῖ στόν ἥλιο, ὅταν διαθέτουν ὑποστήριγμα γιά νά ἀναρριχηθοῦν ἀπό ὅ,τι ὅταν δέν διαθέτουν (Grant, 1963· Bradshaw, 1965). Ἡ πλαστικότητα τῆς συμπεριφορᾶς τοῦ ἀνθρώπινου εἴδους εἶναι ἕνα ἐντυπωσιακό παράδειγμα ἀναπτυξιακῆς ὁμοίωσις. Μέ κατάλληλη ἐκπαίδευση ὁ ἄνθρωπος μπορεῖ νά ἀναπτύξει μεγάλη ποικιλία δεξιότητων καί ἱκανοτήτων. Αὐτό εἶναι τό ἰσχυρότερο ὄργανο προσαρμογῆς του στά ἀνθρώπινα περιβάλλοντα.

Ὅμοίωσις δέν σημαίνει ἀπουσία ἀλλαγῆς· δέν πρόκειται γιά μιᾶ μορφή βιολογικοῦ πείσματος. Ἡ ἐσωτερική θερμοκρασία τοῦ σώματός μας δέν μεταβάλλεται πολύ ὅταν ριγοῦμε ἢ ὅταν ἰδρώνουμε. Αὐτή ἡ σταθερότητα τῆς θερμοκρασίας ὀφείλεται ἀκριβῶς στούς φυσιολογικούς μηχανισμούς πού προκαλοῦν τό ρίγος ἢ τήν ἐφίδρωση καί οἱ ὁποῖοι λειτουργοῦν πολύ διαφορετικά στό κρύο ἀπό ὅ,τι στό θερμό περιβάλλον. Τό πρῶτο καί κύριο ἀποτέλεσμα τῆς ὁμοιοστατικῆς ἀρμογῆς (adjustment) εἶναι ἡ διατήρηση τῆς ζωῆς· ὁ ὀργανισμός ἐξακολουθεῖ νά ζεῖ καί νά ἀναπτύσσεται γιά νά φτάσει στό στάδιο τῆς ἀναπαραγωγῆς. Οἱ Wallace καί Dobzhansky (1953), Dobzhansky καί Levene (1955), καί ἄλλοι, διαπίστωσαν ὅτι ἡ βιωσιμότητα ἀπό τό ἀβγό στό ἐνήλικο ἄτομο τῆς *Drosophila* ὁμοζυγωτῆς γιά ὀρισμένα χρωματοσώματα, πού ὑπάρχουν στούς φυσικούς πληθυσμούς, ποικίλλει πολύ, ἀνάλογα μέ τίς μεταβολές ὀρισμένων παραγόντων τοῦ περιβάλλοντος, ὅπως εἶναι ἡ θερμοκρασία, ἡ τροφή, ἡ πυκνότητα τοῦ πληθυσμοῦ (density), κ.ο.κ. Ἡ βιωσιμότητα

τῶν ἑτεροζυγωτῶν γιά τά ἴδια χρωματοσώματα τείνει νά εἶναι πολύ ὁμοιόμορφη καί κατά μέσον ὄρο ὑψηλότερη ἀπό ὅ,τι στά ὁμοζυγωτά. Αὐτό σημαίνει ὅτι τά ἑτεροζυγωτά εἶναι κατά μέσον ὄρο πιό ὁμοιοστατικά καί ἐπομένως πιό εὐπροσάρμοστα ἀπό τά ὁμοζυγωτά. Πρόκειται γιά φυσιολογική ἢ γιά ἀναπτυξιακή ὁμοιόσταση; Μᾶλλον γιά μιᾶ ἀνάμειξη καί τῶν δύο, ἢ γιά μιᾶ ἐνδιάμεση κατάσταση. Στά πειράματα αὐτά, οἱ μύγες πού ἔχουν μεγαλώσει σέ διαφορετικά περιβάλλοντα μερικές φορές διαφέρουν καί ἄλλες φορές δέν διαφέρουν αἰσθητά μεταξύ τους – ἂν ἐξαιρέσουμε τό σημαντικότερο γεγονός ὅτι ἄλλες ἐνηλικιώνονται καί ἄλλες πεθαίνουν πρὶν ἐνηλικιωθοῦν.

Ἐξελικτική πλαστικότητα

Ἡ γενετική προσαρμοστικότητα ὀνομάζεται ἐπίσης ἐξελικτική πλαστικότητα, καί αὐτό τό ὄνομα εἶναι ἴσως προτιμότερο ἂν θέλει κανεῖς νά ἀποφύγει τήν ἀμφισημία. Ἡ φυσιολογική προσαρμοστικότητα εἶναι μιᾶ ἰδιότητα τῆς νόρμας ἀντίδρασης τῶν φορέων ὀρισμένων γονοτύπων. Ἡ ἐξελικτική πλαστικότητα προφανῶς ἀναφέρεται σέ πληθυσμούς ἢ σέ ὁμάδες κοινῆς προέλευσης. Τά ἄτομα ἀναπτύσσονται, οἱ πληθυσμοί ἐξελίσσονται. Ἡ ἐξελικτική πλαστικότητα ἐξαρτᾶται ἀπό τήν ὑπαρξη στόν πληθυσμό γενετικῆς διακύμανσης τῶν χαρακτηριστικῶν προσαρμογῆς, γενετικῆς διακύμανσης ἢ ὁποῖα προσφέρεται καθιστώντας δυνατή τή φυσική ἢ τήν τεχνητή ἐπιλογή. Ἐτσι ἡ ἀποτελεσματικότητα τῆς τεχνητῆς ἐπιλογῆς πού διενεργοῦν οἱ βελτιωτές φυτῶν ἢ ζώων εἶναι συνάρτηση τοῦ μεγέθους τῆς γενετικῆς διακύμανσης πού διαθέτει ὁ πληθυσμός πάνω στόν ὁποῖο ἐργάζονται. Ἡ παρατεταμένη ἐπιλογή γιά ἓνα συγκεκριμένο χαρακτηριστικό, ὅπως ἡ ἀποδοτικότητα, ἡ τό μέγεθος, ἡ ἢ ποιότητα, ἀργά ἢ γρήγορα θά φτάσει σέ μιᾶ «ὄροφή», σ' ἓνα ἐπίπεδο, ὅταν ἡ προσθετική γενετική διακύμανση ἔχει πιά ἐξαντληθεῖ, μέ ἀποτέλεσμα ἢ παράταση τῆς ἐπιλογῆς νά μὴν ἀποδίδει πρόοδο πρὸς τήν ἐπιθυμητή κατεύθυνση. Ἡ «ὄροφή» αὐτή μπορεῖ νά ξεπεραστεῖ μόνο μέ νέες μεταλλάξεις ἢ μέ τή δημιουργία νέων συνδυασμῶν συνδεδεμένων γόνων πού ὑπάρχουν στά χρωματοσώματα τοῦ πληθυσμοῦ στό ὁποῖο διενεργεῖται ἡ ἐπιλογή (Lerner, 1958· Falconer, 1960). Ἐνα κάπως εὐτράπελο – ἀλλά πάντως ἔγκυρο – παράδειγμα γιά τή σημασία τῆς γενετικῆς διακύμανσης εἶναι τό ὅτι, ἂν ἤθελε κανεῖς νά μεταμορφώσει τοὺς ἀνθρώπους σέ ἀγγέλους μέ τήν ἐπιλογή, θά ἦταν εὐκολότερο νά ἐπιλέξει μέ κριτήριο μιᾶν ἀγγελικῆ ἰδιοσυγκρασία ἀπό ὅ,τι μέ κριτήριο ἓνα ζεῦγος φτερά.

Γενικά ἡ κατάσταση προσαρμογῆς μπορεῖ νά ἐπιτευχθεῖ εἴτε μέ τήν προσαρμοστικότητα τοῦ ἀτόμου εἴτε μέ τή γενετική προσαρμοστικότητα.

Ένας γονότυπος, ό όποϊος μέ προσαρμοστικές όμοιοστατικές αντίδράσεις προσδίδει στους φορείς του μιά δυνατότητα αντίδρασης στά περιβάλλοντα μέσα στά όποϊα βρίσκονται, μπορεί νά έπιτύχει έναν ύψηλό βαθμό κατάστασης προσαρμογής. Μιά θεωρητικά δυνατή, αλλά μή πραγματιστική όριακή περίπτωση θά ήταν ένας γονότυπος ό όποϊος θά πρόσφερε στους φορείς του μιά κατάσταση προσαρμογής του ύψιστου βαθμού σέ όλα τά περιβάλλοντα πού θά ήταν δυνατό νά συναντήσουν. Αντίθετα μέ αυτό, ή γενετική προσαρμοστικότητα μπορεί νά παραγάγει διαφορετικούς γονότυπους, πού νά ταιριάζουν ό καθένας τους σέ διαφορετικά περιβάλλοντα – ή όμάδες περιβαλλόντων. Μιά όριακή, αλλά και πάλι μή πραγματιστική περίπτωση, θά ήταν ένας εξειδικευμένος γονότυπος ό όποϊος θά πρόσφερε τό μέγιστο βαθμό προσαρμογής σέ ένα μόνο περιβάλλον – και ένας πληθυσμός ό όποϊος θά περιείχε τόσους γονότυπους τέτοιας κατηγορίας όσα είναι και τά περιβάλλοντα. Αυτόι είναι λοιπόν οί δύο τρόποι του προσαρμόζεσθαι, και στήν πραγματικότητα οί εξέλικτικές μεταβολές χρησιμοποιούν διάφορους συνδυασμούς και των δύο. Επιλέγονται λοιπόν όμοιοστατικοί γονότυποι, αλλά έπίσης δημιουργείται μιά ποικιλία γονοτύπων πού νά ταιριάζουν στίς διαθέσιμες και εύκαιριακά παρουσιαζόμενες οικολογικές δυνατότητες διαβίωσης.

Τό ζήτημα είναι τώρα νά δοϋμε κάτω από ποιές συνθήκες είναι προτιμότερη ή προσαρμοστικότητα του άτομου ή αντίστοιχα ή γενετική προσαρμοστικότητα, προκειμένου νά εξασφαλιστεί ή κατάσταση προσαρμογής στά συγκεκριμένα περιβάλλοντα μέσα στά όποϊα ζει ό πληθυσμός ή τό είδος. Πρόκειται για ένα ζήτημα εξέλικτικής «στρατηγικής» (Lewontin, 1961· Slobodkin, 1964) και όσοι μέχρι τώρα έχουν ασχοληθεί μ' αυτό τό θεώρησαν ένα είδος άσκησης στή μαθηματικο-γενετική θεωρία. Σέ τελευταία ανάλυση δέν είναι καθόλου προφανές ότι ή εξέλιξη θά ακολουθεί πάντα τή στρατηγική τήν όποϊα ή δική μας εύστροφία θά δείξει ως τήν καλύτερη· όπως σημειώσαμε πιο πάνω, ή εξέλιξη είναι βασικά όπορτουνιστική, και ό όπορτουνισμός δέν είναι πάντα ή καλύτερη στρατηγική.

Ό Levins (1962, 1963, 1964) επινόησε πάρα πολύ ενδιαφέροντα μαθηματικά μοντέλα. Τά κύρια συμπεράσματά του μπορούν νά συνοψιστούν ως έξής: "Ας ύποθέσουμε ότι ένας πληθυσμός ή ένα είδος κατοικεί μιά περιοχή μέ δύο προσιτές οικολογικές φωλιές. Τί είναι προτιμότερο για τόν πληθυσμό αυτό, νά είναι γενετικά όμοιόμορφος ή διαφοροποιημένος; Όρισμένοι γονότυποι προσδίδουν στους φορείς τους ευρύτερες δυνατότητες όμοιοστατικής άρμογής από ό,τι άλλοι γονότυποι. Από τήν άλλη μεριά, ή διαφορά ανάμεσα στίς (δύο) φαινοτυπικές εκφάνσεις, πού είναι πιο πρόσφορες (optimal) για καθεμιά από τίς δύο φωλιές, μπορεί νά είναι μικρή ή μεγάλη, συγκρινόμενη μέ τό εύρος τής όμοιοστατικής αντίδρασης του γονότυπου. Εάν οί προσφορότεροι φαινότυποι έμπεριέχον-

ται πλήρως στή νόρμα αντίδρασης τοῦ γονότυπου, τότε ἡ καλύτερη στρατηγική γιά τόν πληθυσμό εἶναι νά εἶναι μονομορφικός γιά τό γονότυπο αὐτό. Τό εὖρος ὅμως τῆς ὁμοιοστατικῆς αντίδρασης μπορεῖ νά εἶναι μικρότερο ἀπό τή διαφορά ἀνάμεσα στίς δύο προσφορότερες φαινοτυπικές ἐκφάνσεις πού ἀντιστοιχοῦν στίς δύο οἰκολογικές φωλιές. Στήν περίπτωση αὐτή εἶναι προτιμότερο γιά τό εἶδος νά εἶναι πολυτυπικό ἢ πολυμορφικό. Ὁ πολυμορφισμός εἶναι προτιμότερος ἐάν οἱ δύο οἰκολογικές φωλιές διαδέχονται ἢ μία τήν ἄλλη σέ κανονικά χρονικά διαστήματα, λ.χ. μέ τίς ἐποχές, ἢ ἐάν ἐναλλάσσονται σάν ἓνα μωσαϊκό μέσα στό χῶρο. Ἡ ἄριστη λύση θά εἶναι στήν περίπτωση αὐτή ἓνας πολυμορφικός πληθυσμός μέ δύο ἢ περισσότερους γονότυπους πού νά ταιριάζουν στίς φωλιές. Ἀπό τήν ἄλλη μεριά, μπορεῖ οἱ δύο φωλιές νά εἶναι σέ χωριστές γεωγραφικές περιοχές ἔτσι πού ἡ καθεμιά τους νά περιορίζεται σέ ἓνα τμήμα τῆς γεωγραφικῆς κατανομῆς τοῦ εἴδους. Στήν περίπτωση αὐτή εἶναι προτιμότερη ἢ ὑπαρξή δύο γεωγραφικῶν φυλῶν, ἀπό τίς ὁποῖες καθεμιά νά εἶναι μονομορφική γιά τό γονότυπο πού προσαρμόζεται καλύτερα στήν περιοχή της. Ἡ μετανάστευση καί ἡ ροή γόνων εἶναι ἐπιθυμητές σέ κυμαινόμενα περιβάλλοντα· ἐπιτρέπουν τήν ἄρμογή τῶν πληθυσμῶν σέ ἐκτεταμένες καί μακροχρόνιες διακυμάνσεις τοῦ περιβάλλοντος, ἐνῶ ταυτόχρονα μειώνουν τήν αντίδραση [Σ.τ.Ε. δηλαδή φαινοτυπική καί γενετική ἀλλαγῆ] σέ τοπικές καί ἐφήμερες διακυμάνσεις.

Τό πρόβλημα τῆς ποσοτικοποίησης τῆς κατάστασης προσαρμογῆς

Καθετί τό ζωντανό εἶναι προσαρμοσμένο στό νά ζεῖ. Ὅπως εἶδαμε πῶς πάνω, ἡ ταυτολογία αὐτή δέν ἐξαντλεῖ τό θέμα. Καταρχήν ἡ κατάσταση προσαρμογῆς ὑπάρχει μόνο σέ σχέση μέ ἓνα συγκεκριμένο περιβάλλον ἢ περιβάλλοντα. Ἐάν ἐκτεθῶ γυμνός στήν ἄρκτική χιονοθύελλα, γρήγορα θά πάψω νά ζῶ, γιατί δέν εἶμαι προσαρμοσμένος σέ τέτοιο περιβάλλον. Κανένα ἄτομο τοῦ εἴδους *Homo sapiens* δέν διαθέτει τέτοια προσαρμογή. Ἀντίθετα, ἡ πολική ἄρκτος εἶναι προσαρμοσμένη σ' αὐτό τό περιβάλλον καί γι' αὐτό ἐπιβιώνει μέσα στήν ἄρκτική θύελλα. Εἶναι ἀκόμη διαισθητικά σαφές ὅτι ἡ προσαρμογή ἑνός ὄργανισμοῦ σέ ἓνα περιβάλλον μπορεῖ νά εἶναι καλύτερη ἢ χειρότερη. Ἡ ἐξεύρεση ὅμως ἑνός ἱκανοποιητικοῦ τρόπου μέτρησης τῆς κατάστασης προσαρμογῆς ἀποδείχτηκε ὅτι εἶναι ἓνα ἐξαιρετικά δύσκολο πρόβλημα.

Γιά τήν κατάσταση προσαρμογῆς τοῦ ἀτόμου εὐλόγα κριτήρια εἶναι ἡ πιθανότητα ἐπιβίωσης, ἡ πιθανότητα τοῦ νά φτάσει ὁ ὄργανισμός στό ἀναπαραγωγικό στάδιο τοῦ βιολογικοῦ κύκλου, καί στήν περίπτωση τοῦ ἀνθρώπου, τό πόσο καλά αἰσθάνεται (πράγμα πού εἶναι ἐπίσης δύσκολο νά μετρηθεῖ). Γιά τούς πληθυσμούς ἔχει προταθεῖ μιᾶ στατιστική μέθοδος στήν ὁποία δίνονται διάφορα ὀνόματα: Μαλθουσιανή παράμετρος,

έγγενής ρυθμός φυσικής αύξησης (intrinsic rate of natural increase), ή έμφυτη δυνατότητα αύξησης (innate capacity for increase) (Lotka, 1925· Fischer, 1930· Andrewartha και Birch, 1954). Οί Andrewartha και Birch δίνουν τόν ακόλουθο «προσεγγιστικό όρισμό» αυτής της στατιστικής παραμέτρου: «Η έγγενής δυνατότητα αύξησης, r_m , όρίζεται ως ό μέγιστος συντελεστής αύξησης σέ ένα δεδομένο συνδυασμό θερμοκρασίας, ύγρασίας, ποιότητας τροφής, κ.ο.κ., όταν ή ποσότητα της τροφής, τοῦ χώρου και τῶν άλλων ζώων τοῦ ίδιου είδους είναι σταθερά στήν τιμή τοῦ optimum και όταν οί ποσότητες πού άφοροῦν οργανισμούς διαφορετικού είδους δέν ύπεισέρχονται στά δεδομένα τοῦ πειράματος.»

Η τιμή r_m μετριέται όταν ό πληθυσμός έχει φτάσει σέ μιá σταθερή κατανομή ήλικιῶν, δηλαδή σέ ένα σταθερό πρόγραμμα γεννήσεων και θανάτων (Σ.τ.Ε. και ως έκ τούτου σέ μιá σταθερή πληθυσμιακή πυραμίδα). Στήν περίπτωση αυτή ή βασική εξίσωση είναι ή ακόλουθη:

$$\int_0^{\infty} e^{-r_m x} l_x m_x dx = 1$$

όπου e είναι ή βάση τῶν φυσικῶν λογαρίθμων, l_x είναι, τή στιγμή της γέννησης, ή πιθανότητα τό άτομο νά επιβιώσει μέχρι τήν ήλικία x , m_x είναι ό άριθμός τῶν θηλυκῶν απογόνων πού παράγονται στή μονάδα τοῦ χρόνου από ένα θηλυκό ήλικίας x , και 0 έως ∞ είναι τό χρονικό διάστημα της ζωής. Στήν πράξη, και ειδικά στά πειράματα μέ έντομα ὅπως ή μύγα *Drosophila*, οί ειδικοί για κάθε ήλικία συντελεστές θνησιμότητας και γονιμότητας δέν μετρῶνται στά ίδια άτομα, και έτσι έχουμε τήν ακόλουθη τροποποιημένη εξίσωση (Andrewartha και Birch, 1954· Birch, et al., 1963):

$$a \sum_0^t e^{-r_m (x+F)} l_x m_x = 1$$

όπου a είναι ή αναλογία τῶν ζυγωτῶν πού επιζοῦν μέχρι τήν ενηλικίωση, t ή μέγιστη διάρκεια ζωής πού παρατηρήθηκε, l_x ή πιθανότητα επιβίωσης τοῦ ενήλικου από τή στιγμή της εκκόλαψης μέχρι τήν ήλικία x , m_x , τό ένα δεύτερο τοῦ άριθμοῦ τῶν άβγῶν πού γέννησε ένα θηλυκό ήλικίας x (ή μέτρηση αρχίζει από τήν έναρξη της ενηλικίωσης), F ή διάρκεια της ανάπτυξης από τό άβγό στον ενήλικα, και r_m ό έγγενής συντελεστής αύξησης. Μιá ενδιαφέρουσα τιμή πού προέρχεται από αυτόν είναι ό πεπερασμένος συντελεστής αύξησης, λ , ό όποιος είναι:

$$\lambda = \text{antilog}_e r_m$$

και πού μπορεί νά εκφραστεί, λ.χ., ως ό συντελεστής αύξησης ανά ήμέρα, ανά έβδομάδα, ή ανά οποιαδήποτε άλλη μονάδα τοῦ χρόνου. Μικρές διαφορές στήν τιμή τοῦ r_m και τοῦ λ μποροῦν νά παραγάγουν τεράστιες διαφορές στον άριθμό τῶν ατόμων όρισμένων ειδῶν, ὅπως ή *Drosophila*, μέσα σέ σχετικέ: μικρό άριθμό γενεῶν.

Τά πειράματα πού χρειάζονται για νά ύπολογιστοῦν οί τιμές αυτές εἰ-

ναι τόσο επίπονα ώστε έχουν πραγματοποιηθεί μόνο για έναν πολύ μικρό αριθμό οργανισμών, μεταξύ των οποίων ή *Drosophila* και όρισμένα σκαθάρια που τρώνε σπόρους, όπως *Calandra*, *Rhizoperla*, και όρισμένα είδη των *Ptinidae* (βλ. Andrewartha και Birch, 1964). Οί τιμές που προκύπτουν εξαρτώνται βέβαια από τό περιβάλλον μέσα στό όποίο γίνονται τά πειράματα. Ό Ohba (1967) βρήκε για τό r_m τιμές οί όποιες κυμαίνονταν μεταξύ του 0,256 και 0,275 για έπτά πειραματικούς πληθυσμούς της *Drosophila pseudoobscura* οί όποιοι αναπτύχθηκαν πάνω σε έμπλουτισμένο μέσο καλλιέργειας και σε θερμοκρασία 25°C· ένα λιγότερο εύνοϊκό μέσο καλλιέργειας έδωσε για τό r_m τιμές από 0,153 ως 0,164. Αυτό άντιστοιχεί σε πεπερασμένους συντελεστές αύξησης για 20 ήμέρες (λ^{20}) από 1,292 ως 1,316 για έμπλουτισμένο μέσο καλλιέργειας, και από 1,167 ως 1,178 για φτωχότερο. Οί Dobzhansky, Lewontin και Pavlovsky βρήκαν για τό ίδιο είδος, κάτω από άντιξοότερες συνθήκες, τιμές του r_m που κυμαίνονται από 0,154 ως 0,222 σε θερμοκρασία 25°C. Για τήν *Drosophila serrata* και τήν *Drosophila birchii* οί τιμές του r_m κυμάνθηκαν μεταξύ 0,135 και 0,249 σε 25°C, και από 0,051 ως 0,156 σε 20°C. Οί τιμές αυτές άντιστοιχοϋν σε πεπερασμένους συντελεστές αύξησης για 20 ήμέρες ως έξής: 1,145 ως 1,282 σε 25°C, και 1,053 ως 1,170 σε 20°C (Birch, et al., 1963).

Θά ήταν χρήσιμο, για νά συλλάβουμε έποπτικά τό νόημα που έχουν οί έκτιμήσεις των παραμέτρων αυτών για τή βιολογία, νά εξετάσουμε πώς επηρεάζονται από διάφορους παράγοντες. Οί τιμές της r_m που δώσαμε πιο πάνω δείχνουν καθαρά τίς συνέπειες ενός άντιξοότερου ή άντίστοιχα ενός εύνοϊκότερου περιβάλλοντος – τά r_m είναι ύψηλότερα σε εύνοϊκότερα περιβάλλοντα. Η ύπεροχή που παρουσιάζεται στις ύψηλότερες θερμοκρασίες όφείλεται στη μεγαλύτερη ταχύτητα άνάπτυξης, ή όποία άναπληρώνει με τό παραπάνω τή μείωση της συνολικής γονιμότητας. Επιπλέον, ή πρωιμότερη έναρξη της περιόδου άναπαραγωγής και ή μεγαλύτερη γονιμότητα σε νεαρή ήλικία είναι σημαντικότερες από τή μακροβιότητα των ένηλίκων και τή γονιμότητα σε πιο προχωρημένη ήλικία. Στά πειράματα των Dobzhansky, Lewontin και Pavlovsky (1964) ό ύπολογισμός των r_m έγινε δύο φορές για κάθε πληθυσμό και ή δεύτερη μέτρηση έγινε ένα με έναμισι χρόνο μετά τήν πρώτη. Σε αυτό τό χρονικό διάστημα ή γενετική κατάσταση προσαρμογής των πληθυσμών βελτιώθηκε και τά r_m αυξήθηκαν. Είναι όμως ενδιαφέρον τό ότι οί αυξήσεις αυτές όφείλονται στην αύξηση της γονιμότητας, ενώ ή μακροβιότητα μειώθηκε κάπως άντί νά αυξηθεί.

Θά πρέπει τώρα νά εξετάσουμε τή χρησιμότητα αλλά και τά έλαττώματα του r_m ως τρόπου μέτρησης της κατάστασης προσαρμογής. Η έκτίμηση της παραμέτρου αυτής ισχύει μόνο για τά πειραματικά περιβάλλοντα μέσα στα όποία γίνεται ή έκτίμηση. Παρόμοιες έκτιμήσεις σε

φυσικούς πληθυσμούς θά ήταν ένα τρομακτικά δύσκολο έργο. Θά έπρεπε κανείς νά γνωρίζει τή συχνότητα τών διαφόρων περιβαλλόντων μέσα στά όποια ζεί ό πληθυσμός καθώς και τόν άριθμό άτόμων σέ κάθε τέτοιο περιβάλλον, νά βρει τήν τιμή τοῦ r_m γιά κάθε ένα περιβάλλον χωριστά και νά προσπαθήσει νά βγάλει τελικά ένα είδος σταθμισμένου μέσου όρου. Έπιπλέον, τό r_m είναι τό μέτρο τής δυνατότητας τοῦ πληθυσμοῦ νά αύξήσει τόν άριθμό τών άτόμων του σέ περιπτώσεις πού οὔτε ή τροφή οὔτε ό χώρος οὔτε οί ανταγωνιστές συνιστοῦν περιοριστικές συνθήκες. Όμως ή μοίρα ενός φυσικοῦ πληθυσμοῦ μπορεί νά εξαρτᾶται από τήν ικανότητά του νά έπιζήσει μέσα σέ όρισμένες αντίξοες συνθήκες και χωρίς νά αύξάνει τόν άριθμό τών άτόμων του. Μερικοί πληθυσμοί *Drosophila*, λ.χ., άποδεκατίζονται στή διάρκεια ενός δύσκολου χειμώνα ή ενός ζεστοῦ καλοκαιριοῦ μέ ξηρασία και τά λιγοστά άτομα πού έπιζοῦν, τά όποια είναι καλύτερα «προσαρμοσμένα» γιά νά κρατηθοῦν στή ζωή, μπορεί νά είναι πίο σημαντικά από τούς γονότυπους οί όποιοι αναπτύσσονται γρήγορα, αναπαράγονται νωρίς, και παρουσιάζουν έτσι ύψηλότερες τιμές τοῦ r_m μέσα σέ εὐνοϊκότερες συνθήκες. Γιατί βέβαια τά φυσιολογικά χαρακτηριστικά πού δίνουν ύψηλότερα r_m σέ αντίξοες συνθήκες μπορεί νά είναι πολύ διαφορετικά από αυτά πού δίνουν ύψηλά r_m σέ εὐνοϊκές συνθήκες.

Προκειμένου γιά όργανισμούς πού δέν έχουν στενή οϊκολογική σχέση μεταξύ τους, όπως λ.χ. ένα έγχυματικό, ή *Drosophila*, ένα είδος ψαριοῦ, και ό άνθρωπος, ή σύγκριση τών r_m ή τών λάμδα τους δέν θά μᾶς έδινε καμία ένδειξη γιά τήν κατάσταση προσαρμογής τους. Αυτό βέβαια δέν είναι άδυναμία τής μεθόδου, γιατί παρόμοιες συγκρίσεις δέν έχουν νόημα. Καθένας από τούς όργανισμούς αὐτούς έχει μία όρισμένη κατάσταση προσαρμογής στό περιβάλλον του, αλλά μηδενική κατάσταση προσαρμογής στά περιβάλλοντα τών άλλων. Όποιο και άν είναι τό νόημα τής εξέλικτικῆς προόδου, όπωςδήποτε δέν σημαίνει ότι ένας ανώτερος όργανισμός, όπως ό άνθρωπος, έχει τή δυνατότητα νά αναπαράγεται ταχύτερα από ένα ψάρι ή από μία *Drosophila* άν βρεθεῖ μέσα στίς δικές τους οϊκολογικές φωλιές. Από τήν άλλη μεριά, προκειμένου γιά γενετικά διαφορετικούς πληθυσμούς τοῦ ίδιου είδους, συνήθως – άν και όχι πάντα – τά r_m συμπίπτουν μέ όρισμένες άλλες ιδιότητες πού εύλογα θά μπορούσαν νά ύπαχθοῦν στήν κατάσταση προσαρμογής. Οί Beardmore, Dobzhansky και Pavlovsky (1960) διαπίστωσαν ότι όρισμένοι χρωμοσωματικά πολυμορφικοί πληθυσμοί τής *Drosophila pseudoobscura* μπορούν, σέ αντίξοα περιβάλλοντα, νά παραγάγουν μεγαλύτερους άριθμούς άτόμων και μεγαλύτερη ποσότητα βιομάζας από ό,τι οί χρωμοσωματικά μονομορφικοί πληθυσμοί. Μέ άλλα λόγια, οί πολυμορφικοί πληθυσμοί είναι πίο άποτελεσματικοί στή μετατροπή τής τροφῆς σέ έμβια σώματα. Και πάλι όμως, ένῶ οί Dobzhansky, Lewontin και Pavlovsky (1964) βρήκαν

ύψηλότερα r_m στους πολυμορφικούς από ό,τι στους μονομορφικούς πληθυσμούς, μέσα σε πιο αντίξοα περιβάλλοντα, ο Ohba (1967) βρήκε ελάχιστη ή και καμία διαφορά μέσα σε πιο ήπια περιβάλλοντα.

Είναι φανερό ότι τό πρόβλημα τής εξεύρεσης τρόπων μέτρησης τής κατάστασης προσαρμογής χρειάζεται ακόμα πολλή μελέτη.

Η δαρβινική Fitness

Ἡ φυσική ἐπιλογή εἶναι ἡ διαδικασία πού τείνει νά διατηρήσει ἢ νά βελτιώσει τή γενετική κατάσταση προσαρμογής στά παλαιά περιβάλλοντα τοῦ ὀργανισμοῦ καί νά δημιουργήσει κατάσταση προσαρμογής στά νέα περιβάλλοντα. Μέ τά λόγια τοῦ ἴδιου τοῦ Darwin (1859): «Ὁ ἀγώνας γιά τήν ἐπιβίωση εἶναι φυσικό ἐπακόλουθο τοῦ ὑψηλοῦ ρυθμοῦ μέ τόν ὁποῖο τείνουν νά αὐξάνονται ὅλα τά ὀργανικά ὄντα... Ἐπομένως, ἐφόσον παράγονται περισσότερα ἄτομα ἀπό ὅσα εἶναι δυνατό νά ἐπιβιώσουν, πρέπει παντοῦ νά ὑπάρχει ἕνας ἀγώνας γιά ἐπιβίωση, εἴτε μεταξύ δύο ἀτόμων τοῦ ἴδιου εἴδους, εἴτε μεταξύ ἀτόμων διαφορετικῶν εἰδῶν, εἴτε ἐνάντια στίς φυσικές συνθήκες τής ζωῆς... Βλέποντας λοιπόν ὅτι ἀναμφισβήτητα ὑπῆρξαν παραλλαγές χρήσιμες γιά τό ἀνθρώπινο εἶδος, μπορεῖ κανεῖς ἄραγε νά θεωρήσει ἀπίθανο ὅτι στό πέρασμα χιλιάδων γενεῶν ὑπῆρξαν κάποτε καί ἄλλες ἀλλαγές, χρήσιμες κατά κάποιο τρόπο σέ κάθε ἕνα ἀπό τά ἐμβια ὄντα στή μεγάλη καί πολύπλοκη μάχη τής ζωῆς; Καί ἂν ὑπῆρξαν, μποροῦμε ἄραγε νά ἀμφιβάλλουμε (ἂν θυμηθοῦμε ὅτι γεννιοῦνται πολύ περισσότερα ἄτομα ἀπό ὅσα εἶναι δυνατό νά ἐπιζήσουν) ὅτι τά ἄτομα πού εἶχαν κάποιο πλεονέκτημα σέ σύγκριση μέ ἄλλα, ὅσοδῆποτε μικρό, θά εἶχαν περισσότερες ἐλπίδες ἐπιβίωσης καί ἀναπαραγωγῆς ὁμοίων τους; Ἀπό τήν ἄλλη μεριά, μποροῦμε νά εἴμαστε βέβαιοι ὅτι ὁποιαδήποτε παραλλαγή ἢ ὁποῖα θά ἦταν ἔστω καί ελάχιστα ἐπιβλαβῆς θά καταστρεφόταν ἀμείλικτα. Αὐτή τή διατήρηση τῶν εὐνοϊκῶν παραλλαγῶν καί τήν ἀποβολή τῶν ἐπιβλαβῶν, τήν ὀνομάζω Φυσική Ἐπιλογή».

Σέ μιά μεταγενέστερη ἐκδοση τής «Καταγωγῆς τῶν εἰδῶν» ὁ Darwin θεώρησε ὅτι ταίριαζε νά προσθέσει τά ἐξῆς: «Ἐδῶσα σέ αὐτήν τήν ἀρχή, χάρη στήν ὁποῖα κάθε ἀπειροελάχιστη παραλλαγή ὅταν εἶναι εὐνοϊκή διατηρεῖται, τό ὄνομα Φυσική Ἐπιλογή, γιά νά ὑποδηλώσω τή σχέση της μέ τήν ἱκανότητα ἐπιλογῆς πού ἔχει ὁ ἀνθρώπος. Ὅμως ἡ ἔκφραση πού συχνά χρησιμοποιεῖ ὁ κ. Herbert Spencer, ἡ ἐπιβίωση τοῦ πιο προσαρμοσμένου (fittest), εἶναι πιο ἀκριβῆς καί μερικές φορές ἐξίσου εὐχρηστη». Ἀπό τή σκοπιά τής σημερινῆς μας γνώσης ἡ ἔκφραση αὐτή εἶναι λιγότερο ἀκριβῆς καί δύσχρηστη. Ὁ ὑπερθετικός ἀφήνει νά ἐννοηθεῖ ὅτι ὑπάρχει ἕνας μοναδικός γονότυπος, ὁ ὁποῖος εἶναι ὁ πιο

προσαρμοσμένος (the fittest), ενώ στην πραγματικότητα υπάρχει δλόκληρο πλήθος γονοτύπων που αποτελεί την προσαρμοσμένη νόρμα ενός είδους. Η έμφαση που δίνεται στην επιβίωση δεν πρέπει να επισκιάζει τό ότι ή διαφορική αναπαραγωγή είναι τουλάχιστον εξίσου σημαντική. Η φυσική επιλογή θά ήταν θεωρητικά δυνατή ακόμα και αν όλοι οι απόγονοι επιβίωναν και έφόσον διαφορετικοί γονεϊς παρήγαγαν διαφορετικούς αριθμούς απογόνων. Αυτό δεν αποτελεί μία δλότελα έξωπραγματική υπόθεση. Υπάρχουν είδη έντόμων που παράγουν πολλές γενιές ανά έτος και από τά όποια πολύ λίγα έπιζούν μετά από μία ψυχρή ή μία ξηρή έποχή· τά είδη αυτά αυξάνονται αριθμητικά μέ ταχύ ρυθμό στή διάρκεια τής εϋνοϊκής έποχής και αποδεκατίζονται, μάλλον μέ τυχαίο τρόπο, στή διάρκεια τής μή-εϋνοϊκής έποχής. Στο ανθρώπινο είδος ή θνησιμότητα πρίν από τήν ένηλικίωση έχει τόσο πολύ περιοριστεί στίς τεχνολογικά προηγμένες χώρες, ώστε τά νεογνά νά έπιζούν σέ ποσοστό 90% ή και ύψηλότερο· έφόσον όμως ό αριθμός τών παιδιών ανά ζευγος κυμαίνεται από μηδέν ως είκοσι ή και πίο πολλά, υπάρχει πάντα ή δυνατότητα φυσικής και τεχνητής επιλογής και κατά πάσα πιθανότητα τέτοιες έκλογές συντελοϋνται.

Γιά νά υπάρξει φυσική επιλογή πρέπει νά υπάρχουν δύο ή περισσότεροι γονότυποι μέ διαφορετική δαρβινική προσαρμοστικότητα (darwinian fitness) στά περιβάλλοντα στά όποια βρίσκονται. Η δαρβινική προσαρμοστικότητα ονομάζεται μερικές φορές και επιλεκτική τιμή (selective value) ή προσαρμοστική τιμή (adaptive value). Η ύπαρξη τών τριών αυτών όρων, οί όποιοι, ενώ χρησιμοποιϋνται ως συνώνυμα, αποκτοϋν πολύ εύκολα διαφορετικές έννοιολογικές αποχρώσεις, έχει προκαλέσει άσκοπες συζητήσεις και διαφωνίες ιδιαίτερα μεταξύ τών φιλοσόφων που ασχολοϋνται μέ τά βιολογικά προβλήματα (λ.χ. Beckner, 1959· Grene, 1958, 1961· Goudge, 1961· Manier, 1965· Scriven, 1959· Smart, 1963). Οί σημασίες τοϋ «fit» στο λεξικό είναι οί έξης: (είμαι) προσαρμοσμένος ως πρός ένα σκοπό, έχω τά προσόντα για κάτι, ταιριαστός, όρθός ή πρέπων, προτιμητέος, έτοιμος, σέ καλή σωματική κατάσταση, ύγιής. Γι' αυτό ακριβώς θά ήταν καλύτερο στή βιολογία νά μιλοϋμε για «δαρβινική προσαρμοστικότητα» («Darwinian fitness»). Μποροϋμε χειριστικά νά όρίσουμε τή δαρβινική προσαρμοστικότητα ενός γονότυπου ως τό μέσο όρο τής συνεισφορās τών φορέων ενός γονότυπου, ή ενός συνόλου γονότυπων, στο γενετικό κεφάλαιο τής έπόμενης γενιās και σέ σύγκριση μέ τίς συνεισφορές άλλων γονότυπων (Dobzhansky, 1962 και 1964). [Ακολουθεϊ μία σελίδα όπου δίνεται μέ μαθηματικό φορμαλισμό ό όρισμός τών συντελεστών προσαρμοστικότητας (ή επιλογής) που αποτελοϋν μεγέθη ανάλογα μέ τίς «δαρβινικές προσαρμοστικότητες», μόνο που αναφέρονται σέ σύγκριση μέ ένα γονότυπο τοϋ όποιου ό συντελεστής αυθαίρετα λαμβάνεται ίσος μέ τή μονάδα.]

Με βάση ὅσα εἶπα πρέπει νά ἐγινε φανερό ὅτι ὁ ὅρος «φυσική ἐπιλογή» χρησιμοποιεῖται γιά μιὰ σειρά φαινομένων κάθε ἄλλο παρά ταυτόσημων. Ἀκόμη καί πρὶν ἀπὸ τὸν Darwin οἱ βιολόγοι γνώριζαν ὅτι τὰ ἀδύναμα, κακοσχηματισμένα καί ἀσθενοῦντα ἄτομα ἀποδιλέγονται (λ.χ. Blythe τὸ 1835 καί 1837· βλ. Eiseley, 1959). Αὐτὸ ἀποτελεῖ μιὰ ἐξομαλυντική ἐπιλογή. Πρόκειται γιά μιὰ συντηρητική δύναμη ἢ ὁποία, μέσα στὰ πλαίσια τοῦ πληθυσμοῦ, ἀντενεργεῖ στή συσσώρευση μεταλλαγῶν πού μειώνουν τὴ δαρβινική προσαρμοστικότητα τῶν κατόχων τους, τουλάχιστον ὅταν αὐτές οἱ μεταλλαγές γίνονται ὁμοζυγωτές. Ὁ Darwin βέβαια γνώριζε καλά τὴ διαδικασία αὐτή, ἀλλὰ ὅμως, ἐφόσον αὐτὸ πού τὸν ἐνδιέφερε πρὶν πολὺ ἦταν οἱ συντελεστές πού ἐπιφέρουν ἀλλαγὴ καί ὄχι αὐτοὶ πού συντηροῦν τὸ *status quo*, ἔδωσε σχετικὰ λιγότερη σημασία στήν ἐξομαλυντική ἐπιλογή.

Ἄς ὑποθέσουμε ὅτι ἓνας γόνος A_1 , οἱ φορεῖς τοῦ ὁποίου χαρακτηρίζονται ἀπὸ ὑψηλὴ δαρβινικὴ προσαρμοστικότητα, μεταλλάσσει στήν κατάσταση A_2 , ἢ ὁποία μειώνει τὴν προσαρμοστικότητα. Ἐάν ὁ A_2 εἶναι ἓνας κυρίαρχος ἀβιώσιμος ἢ ἓνας γόνος πού προκαλεῖ στειρότητα, τοῦ ὁποίου δηλαδή οἱ φορεῖς πάντα πεθαίνουν ἢ εἶναι ἄτομα ἀνίκανα γιά ἀναπαραγωγή, τότε ὅλες οἱ μεταλλάξεις A_2 ἐξαλείφονται μὲ τὴν ἴδια γενιά στήν ὁποία ἐμφανίστηκαν. Βέβαια μιὰ νέα συγκομιδὴ μεταλλαγῶν θά ἐμφανιστεῖ στήν ἐπόμενη γενιά. Ἄν ὅμως ἡ ἐπιλογή δέν εἶναι ἀπόλυτα ἀποτελεσματικὴ, ὀρισμένοι μεταλλαγμένοι ἀλληλόμορφοι θά ξεφύγουν τὸ κοσκίνισμά της καί θά μεταδοθοῦν στήν ἐπόμενη γενιά. Αὐτὴ ἢ ἐπόμενη γενιά θά περιέχει ἔτσι ὅλες τὶς νεοεμφανιζόμενες μεταλλαγές, ἓνα μέρος ἀπὸ τὶς μεταλλαγές πού ἐμφανίστηκαν στήν προηγούμενη γενιά, ἓνα μικρότερο μέρος ἀπὸ τὶς μεταλλαγές πού ἐμφανίστηκαν δύο γενιές πρὶν, κ.ο.κ. Τὸ πόσο μεγάλο θά εἶναι τὸ «γενετικό φορτίο» τῶν μεταλλαγῶν πού δέν ἐξαλείφθηκαν ἀκόμα, καί πού συσσωρεύονται σὲ ἓναν πληθυσμὸ, θά ἐξαρτηθεῖ ἀπὸ δύο κυρίως παράγοντες – πόσο συχνά παρουσιάζονται οἱ μεταλλαγές καί κατὰ πόσο μειώνουν τὴ δαρβινικὴ προσαρμοστικότητα.

Ἐπάρχουν πολὺ ἀπλοὶ μαθηματικοὶ τύποι γιά τὴν περιγραφή παρόμοιων καταστάσεων. Ἄς ὑποθέσουμε ὅτι μιὰ ἐπιβλαβὴ μεταλλαγή, $A_1 \rightarrow A_2$, παρουσιάζεται μὲ μιὰ συχνότητα μετάλλαξης μ ἀνά γενεά (ἢ τιμὴ τοῦ μ γιά μεταλλαγές ὀρισμένων ἀνθρώπινων γόνων μπορεῖ νά εἶναι τῆς τάξης τῶν 10^{-5}). Ἄς ὑποθέσουμε ἀκόμα ὅτι ἡ μεταλλαγή ὑφίσταται μιὰ ἀποδιαλογή καί ὁ συντελεστὴς ἐπιλογῆς της εἶναι s (ὁ ὁποῖος ἰσοδυναμεῖ μὲ 1 γιά ἀβιώσιμες ἢ στειρωτικὲς μεταλλαγές). Στὴν περίπτωσι αὐτή, ἐάν ἡ μεταλλαγή A_2 εἶναι κυρίαρχη στὸν ἀλληλόμορφο A_1 , ἀπὸ τὸν ὁποῖο προῆλθε, ἡ συχνότητα τοῦ A_2 στὸ γενετικὸ κεφάλαιο τοῦ

πληθυσμοῦ (gene pool) θά εἶναι ἴση μέ u/s . Ἐάν ὁ A_2 εἶναι ὑπολειπόμενος στόν A_1 , ἡ συχνότητα μέ τήν ὁποία τελικά θά συσσωρευθεῖ στόν πληθυσμό θά εἶναι πολύ ἀνώτερη, γιά τήν ἀκρίβεια ἴση μέ $\sqrt{u/s}$. Ὁ λόγος γιά τόν ὁποῖο οἱ ἐπιβλαβεῖς ὑπολειπόμενες μεταλλαγές μποροῦν νά πετύχουν ὑψηλότερες συχνότητες ἀπό τίς κυρίαρχες, καί ἐξίσου ἐπιβλαβεῖς μ' αὐτές, εἶναι τό ὅτι μιά ὑπολειπόμενη μεταλλαγή θά φέρεται ἀπό μεγάλο ἀριθμό ἑτεροζυγωτῶν ἀτόμων, στά ὁποῖα ὁμως δέν μπορεῖ νά ἐκδηλωθεῖ φαινοτυπικά, μέ ἀποτέλεσμα νά προφυλάσσεται ἢ νά προστατεύεται ἀπό τή δράση πού ἐξασκεῖ ἐναντίον της ἡ φυσική ἐπιλογή. Οἱ μεταλλαγές πού δέν εἶναι οὔτε κυρίαρχες οὔτε ὑπολειπόμενες θά συσσωρευθοῦν στόν πληθυσμό μέ τελικές συχνότητες μεταξύ τοῦ u/s καί τοῦ $\sqrt{u/s}$.

Οἱ πληθυσμοί ὄλων σχεδόν τῶν εἰδῶν, συμπεριλαμβανομένου καί τοῦ ἀνθρώπου, φέρουν γενετικά φορτία πού ἀποτελοῦνται ἀπό ἐπιβλαβεῖς μεταλλαγές. Δέν μποροῦμε λοιπόν νά ἐπιρρίψουμε τήν εὐθύνη γι' αὐτό στήν παιδεία, στόν πολιτισμό ἢ σέ ὁποιαδήποτε ἄλλη εἰδικά ἀνθρώπινη ἰδιότητα. Οἱ πληθυσμοί τῆς *Drosophila* καί ἄλλων σεξουαλικά ἀναπαραγόμενων ὀργανισμῶν φέρουν καί αὐτοί παρόμοια γενετικά φορτία. Ἡ συσσώρευση τῶν γενετικῶν φορτίων εἶναι μιά ἀναγκαία συνέπεια τῆς ὑπαρξης τῶν μεταλλαγῶν, πολλές ἀπό τίς ὁποῖες εἶναι ἐπιβλαβεῖς, ἀλλά ὄχι ἀρκετά ἐπιβλαβεῖς γιά νά ἐξαλείφονται ἀμέσως μόλις ἐμφανιστοῦν. Οἱ ἐπιβλαβεῖς μεταλλαγές συσσωρεύονται μέχρι νά ἐξισωθοῦν οἱ ἀριθμοί τῶν γόνων πού προέρχονται ἀπό μετάλλαξη μέ τούς ἀριθμούς μεταλλαγῶν (τῶν μεταλλαγμένων γόνων) πού ἐξουδετερώνει, στόν ἴδιο πληθυσμό, ἡ φυσική ἐπιλογή. Τότε λέμε ὅτι ὁ πληθυσμός βρίσκεται σέ κατάσταση «γενετικῆς ἰσορροπίας». Ὁ Muller (1950) ὀνόμασε τήν ἐξάλειψη τῶν ἐπιβλαβῶν γόνων «γενετικό θάνατο». Ὁ γενετικός «θάνατος» εἶναι μιά διαδικασία πού ἄλλοτε εἶναι ὀδυνηρή, ἄλλοτε καλοήθης. Ὁ θάνατος ἑνός παιδιοῦ ἀπό σοβαρή κληρονομική ἀσθένεια ἢ ἡ γενετικά προσδιορισμένη ἀνικανότητα νά κάνει κανεῖς καί ἄλλο παιδί, ἀποτελοῦν καί τά δύο γενετικούς «θανάτους». Ὅσο ὑψηλότερες εἶναι οἱ συχνότητες μέ τίς ὁποῖες πραγματοποιοῦνται οἱ μεταλλαγές καί ὅσο πῖο ἐπιβλαβεῖς οἱ μεταλλαγές πού δημιουργοῦνται, τόσο πῖο συχνοί εἶναι καί οἱ γενετικοί θάνατοι. Σέ πληθυσμούς πού ἔχουν φτάσει σέ γενετική ἰσορροπία, ὁ συνολικός ἀριθμός τῶν γενετικῶν θανάτων θά ἰσοδυναμῆ μέ τό συνολικό ἀριθμό τῶν μεταλλαγῶν πού ὑπόκεινται στήν ἐξομαλυντική φυσική ἐπιλογή.

Μιά πολύ διαφορετική μορφή φυσικῆς ἐπιλογῆς εἶναι ἡ ἐξισορροπημένη ἐπιλογή τῆς ἐτέρωσης. Αὐτή παρουσιάζεται ὅταν ἡ δαρβινική προσαρμοστικότητα ἑνός ἑτεροζυγωτοῦ ὑπερβαίνει τήν προσαρμοστικότητα καί τῶν δύο ὁμοζυγωτῶν (Σ.τ.Ε. τῶν ὁμοζυγωτῶν γιά τούς δύο ἀλληλομόρφους γιά τούς ὁποίους εἶναι ἑτεροζυγωτό). Καί ἡ ἐξισορροπη-

μένη επιλογή της έτέρωσης οδηγεί σέ γενετική ίσορροπία, αλλά όχι σάν εκείνη ανάμεσα στή μεταλλαγή και τήν έξομαλυντική επιλογή. Ό εξισορροπημένος πολυμορφισμός πού επιτυγχάνεται οφείλεται σέ μιά επιλογή πού εϋνοεί τά έτεροζυγωτά έναντι τών όμοζυγωτών. Σέ έναν πληθυσμό πού αναπαράγεται σεξουαλικά, τά έτεροζυγωτά τείνουν σέ κάθε γενιά νά αναπαραγάγουν μιά νέα συγκομιδή όμοζυγωτών. Ένα παράδειγμα αϋτής της μορφής επιλογής είναι ή διατήρηση της δρεπανοκυτταρικής αναιμίας σέ ανθρώπινους πληθυσμούς. Τά όμοζυγωτά για τό δρεπανοκυτταρικό γόνο είναι άβιώσιμα· έχουν μηδενική δαρβινική προσαρμοστικότητα και ύφίσταται επιλογή έναντίον τους μέ συντελεστή επιλογής $s_2 = 1$. Όστόσο, όπως απέδειξε για πρώτη φορά ό Allison, στίς χώρες όπου είναι ένδημική ή έλονοσία πού προκαλείται από τό *Falciparum* τό έτεροζυγωτό έχει ύψηλότερη προσαρμοστικότητα από τό κανονικό όμοζυγωτό (τό όμοζυγωτό για τόν συνήθη κανονικό άλληλόμορφο)· αϋτό οφείλεται στή σχετικά ίσχυρή άνθεκτικότητα πού παρουσιάζει τό έτεροζυγωτό στήν ασθένεια αϋτή.

Σέ περιβάλλοντα μέ έλονοσία ένα πληθυσμός πού περιέχει γόνους (άλληλομόρφους) δρεπανοκυτταρικής αναιμίας ύπερτερεί σέ σχέση μέ έναν πληθυσμό πού δέν έχει τέτοιους γόνους. Ό πρώτος πληθυσμός είναι περισσότερο ασφαλής από τούς κινδύνους της έλονοσίας, αν και «πληρώνει» τό πλεονέκτημα αϋτό θυσιάζοντας σέ κάθε γενιά μερικά άτομα, τά όποια πεθαίνουν από αναιμία. Αϋτό τό πλεονέκτημα δέν ύπάρχει σέ χώρες όπου ή έλονοσία *Falciparum* είναι σπάνια ή άνύπαρκτη. Οί γηγενείς πληθυσμοί σέ αϋτές τίς περιοχές έχουν, όπως είναι φυσικό, λίγους (ή καθόλου) δρεπανοκυτταρικούς γόνους. Η θανατηφόρα ασθένεια πού επισύρει ή όμοζυγωτία για τούς γόνους της δρεπανοκυτταρικής αναιμίας όπωσδήποτε προκαλεί όρισμένους «γενετικούς θανάτους»· είναι τμήμα του γενετικού φορτίου του πληθυσμού. Όμως, τό γενετικό φορτίο για τήν περίπτωση του εξισορροπημένου πολυμορφισμού, φορτίο πού προέρχεται από τό ότι είναι μειονέκτημα νά είναι κανείς όμοζυγώτος για όρισμένους γόνους, είναι πολύ διαφορετικό από τό γενετικό φορτίο πού προκαλείται από τίς μεταλλαγές τίς όποιες έξαλείφει ή έξομαλυντική επιλογή. Τό πρώτο διατηρείται διαμέσου τή εξισορροπιστικής έτερωτικής επιλογής, ενώ τό δεύτερο διατηρείται μέ τήν επισυμβαίνουσα μεταλλαγή.

Μιά άλλη μορφή εξισορροπιστικής φυσικής επιλογής είναι ή διαφοροποιητική επιλογή (diversifying ή disruptive selection). Σέ πολλές έξετάσεις και μαθηματικές αναλύσεις του φαινομένου της επιλογής, υιοθετείται συχνά ή άπλουστευτική ύπόθεση ότι τό περιβάλλον ενός πληθυσμού είναι όμοιόμορφο και ότι τά πλεονεκτήματα ή μειονεκτήματα τών διαφόρων γονότυπων είναι ανεξάρτητα από τή συχνότητα μέ τήν όποία εμφανίζονται οι ίδιοι στον πληθυσμό αϋτό. Όστόσο, αϋτή ή

ἀπλούστευση δέν ἔχει τήν παραμικρή σχέση μέ τήν πραγματικότητα. Πολλά ζῶα μποροῦν νά συντηρηθοῦν μέ μιά ποικιλία τροφῶν, πολλά φυτά μποροῦν νά ἀναπτυχθοῦν σέ διάφορα ἐδάφη, οἱ ἄνθρωποι πρέπει νά ἀνταποκριθοῦν σέ μεγάλη ποικιλία ἀσχολιῶν, λειτουργιῶν, ἐπαγγελμάτων καί κοινωνικῶν ρόλων. Εἶναι πιθανότατο ὅτι ὀρισμένοι γονότυποι εἶναι πιό προσαρμοσμένοι σέ ὀρισμένα περιβάλλοντα ἀπό ὅ,τι εἶναι σέ ἄλλα. Ἡ διαφοροποιητική ἐπιλογή εὐνοεῖ λοιπόν διαφορετικούς γονότυπους στά διαφορετικά ὑποπεριβάλλοντα ἢ οἰκολογικές φωλιές, τίς ὁποῖες συναντᾷ ὁ πληθυσμός. Τά θαυμάσια πειράματα τεχνητῆς διαφοροποιητικῆς ἐπιλογῆς σέ ἐργαστηριακούς πληθυσμούς τῆς *Drosophila* τοῦ Thoday καί τῶν συνεργατῶν του (Thoday, 1959, καί 1965· Thoday, Gibson καί Spickett, 1963) ἔδειξαν ὅτι ἐξαιτίας αὐτῆς τῆς ἐπιλογῆς ὁ πληθυσμός γίνεται πολυμορφικός, δηλαδή συνίσταται ἀπό μιά ποικιλία γονότυπων. Ὁ ἐξισορροπημένος πολυμορφισμός πού προκύπτει ἀπό τή διαφοροποιητική ἐπιλογή διαφέρει ἀπ' αὐτόν πού διατηρεῖται μέσω τῆς ἐξισορροπιστικῆς ἑτερωτικῆς ἐπιλογῆς, γιατί ὁ πρῶτος μπορεῖ νά διατηρηθεῖ χωρίς νά πρέπει τά ἑτεροζυγωτά νά ὑπερέχουν σέ προσαρμοστικότητα ἀπό τά ὁμοζυγωτά.

Ἡ διαφοροποιητική ἐπιλογή παρουσιάζει ἀκόμα μιά ἐνδιαφέρουσα ὄψη: σέ μιά ἰδανική περίπτωση ἢ προσαρμοστικότητα (fitness) ἑνός πληθυσμοῦ, ὁ ὁποῖος ἀντιμετωπίζει μιά ποικιλία περιβαλλόντων, θά μποροῦσε νά μεγιστοποιηθεῖ ἐάν κάθε γονότυπος τοποθετοῦνταν στό περιβάλλον στό ὁποῖο εἶναι καλύτερα προσαρμοσμένος. Αὐτό δέν πραγματοποιεῖται πάντοτε. Ἐνα φυτό πρέπει νά ἐπιζήσει ὅπουδήποτε καί ἂν ἔχει πέσει ὁ σπόρος. Ἐνα ζῶο μέ δυνατότητα κίνησης εἶναι ὡς ἕνα σημεῖο ἰκανό νά πάει σέ ἕνα περιβάλλον πιό σύμφωνο πρὸς τίς ἰδιαιτερές του ἀπαιτήσεις. Ὅπωςδήποτε, ὅμως, ἀκόμα καί ἕνα εἶδος τόσο κινητικό ὅσο ὁ ἄνθρωπος περιέχει πολλά ἄτομα πού γιά διάφορους λόγους δέν ἔχουν βρεῖ οἰκολογικές φωλιές πού νά ἀνταποκρίνονται μέ ἄριστο τόπο στίς ἰδιαιτερές τους ἀνάγκες. Στήν περίπτωση αὐτή ὁ πληθυσμός φέρει ἕνα γενετικό φορτίο πού ὀφείλεται στήν κακή τοποθέτηση μέσα στό περιβάλλον μερικῶν (ἴσως καί πολλῶν) ἀπό τοῦς γονότυπούς του.

Μιά εἰδική μορφή ἐπιλογῆς προκύπτει στά θηλαστικά ἀπό τό ἀσυμβίβαστο ὀρισμένων μητρικῶν γονότυπων μέ αὐτούς τῶν ἀγέννητων παιδιῶν τους. Στόν ἄνθρωπο, ἡ περίπτωση πού ἔχει ἐρευνηθεῖ καλύτερα εἶναι τοῦ ἔμβρυου μέ ὀμάδα αἵματος θετικοῦ *Rhesus*. Θεωρητικά ἡ ἐπιλογή αὐτή θά ἔπρεπε νά κάνει ὅλο τόν πληθυσμό νά ἔχει μόνο ἀρνητικό ἢ μόνο θετικό *Rhesus*. Αὐτό ὅμως δέν φαίνεται νά συμβαίνει, γιά λόγους πού δέν ἔχουν ἀκόμη διευκρινιστεῖ. Ἐνα ἄλλο εἶδος ἐπιλογῆς ὀφείλεται στήν ἐπονομαζόμενη κατευθυντήρια μείωση (meiotic drive), διαταραχή τοῦ Μεντελιανοῦ μηχανισμοῦ διάσχισης ἢ ὁποῖα κάνει τά κύτταρα ὑπεύθυνα γιά τήν σεξουαλική ἀναπαραγωγή (γαμέτες) νά φέρουν ὀρισμένους

άλληλόμορφους με μεγαλύτερη ή μικρότερη συχνότητα από όση δικαιολογεί μία τυχαία τους κατανομή. Δεν έχει ακόμη καταγραφεί στον άνθρωπο καμία τέτοια αποδεδειγμένη περίπτωση, όμως πρέπει πάντα να έχουμε υπόψη μας ότι δεν αποκλείεται να υπάρχει.

Τελευταία αναφέρουμε μία μορφή επιλογής ή όποια μακροπρόθεσμα αποδεικνύεται ή σημαντικότερη από όλες: την κατευθυντήρια επιλογή (directional selection). Αυτή είναι ή φυσική επιλογή που ό Darwin θεωρούσε ως κατεξοχήν κινητήρια δύναμη τής εξέλιξης. "Ας υποθέσουμε ότι τό κλίμα γίνεται ψυχρότερο ή θερμότερο, ότι εμφανίζεται μία νέα πηγή τροφής, ένας νέος θηρευτής ή μία ασθένεια, ή ότι συμβαίνουν όρισμένες δραστικές αλλαγές στό περιβάλλον. Στην περίπτωση αυτή όρισμένοι από τούς γονότυπους θά ευνοηθούν, ενώ για άλλους οί συνθήκες θά γίνουν δυσμενέστερες. Η κατευθυντήρια φυσική επιλογή θά δράσει έτσι ώστε να αναδομηθεί τό γενετικό κεφάλαιο του πληθυσμού σύμφωνα με τίς απαιτήσεις του νέου περιβάλλοντος. Η παραδοχή ότι τό περιβάλλον όποιουδήποτε είδους παραμένει σταθερό είναι παρακινδυνευμένη· πάρα πολύ λίγοι πληθυσμοί (ίσως καί κανένας) κατορθώνουν να έχουν γενετική σταθερότητα για όποιοδήποτε χρονικό διάστημα. Είναι πιθανό ότι ή κατευθυντήρια επιλογή ποτέ δεν παύει να λειτουργεί άλλοτε λίγο καί άλλοτε πολύ.

Η δαρβινική προσαρμοστικότητα (Fitness) καί ή κατάσταση προσαρμογής

"Όπως καί ή κατάσταση προσαρμογής, ή δαρβινική προσαρμοστικότητα είναι συνάρτηση καί του γονότυπου καί του περιβάλλοντος. "Ένας ύψηλός βαθμός κατάστασης προσαρμογής, όπως επίσης καί μία ύψηλή δαρβινική προσαρμοστικότητα, που ίσχύει τώρα καί για έναν τόπο ή για μία γεωγραφική περιοχή μπορεί να αυξηθεί ή να μειωθεί στό μέλλον ή για ένα διαφορετικό τόπο. Η υγεία, ή ανθεκτικότητα καί ή ρώμη αυξάνουν τήν κατάσταση προσαρμογής του άτομου (ή τήν «Fitness» με τήν τρέχουσα σημασία τής λέξης – έδω υπάρχει κίνδυνος σημασιολογικής σύγχυσης). Μία ύψηλή δαρβινική προσαρμοστικότητα θά προκύπτει από αυτές τίς ιδιότητες μόνο εάν έχουν ως αποτέλεσμα έναν ύψηλό συντελεστή μεταβίβασης των γόνων στις επόμενες γενιές. Αυτό σημαίνει ότι ενώ ή κατάσταση προσαρμογής μπορεί να θεωρηθεί ως ένα απόλυτο μέτρο, ή δαρβινική προσαρμοστικότητα είναι ένα σχετικό μέτρο.

"Έστω μία γενετικά όμοιόμορφη σειρά ατόμων, όπως λ.χ. ένας βακτηριδιακός κλώνος. Μπορεί να είναι περισσότερο ή λιγότερο καλά προσαρμοσμένος στό περιβάλλον τής εργαστηριακής καλλιέργειας· μπορεί να έχει ύψηλότερη ή χαμηλότερη ταχύτητα αύξησης κατά τή λογαριθ-

μική της φάση για ένα δεδομένο μέσο διατροφής· ακόμα ή Ικανότητά του για επιβίωση κατά τή φάση σταθεροποίησης της αύξητικής καμπύλης (τήν όροφή) μπορεί να είναι περισσότερο ή λιγότερο Ικανοποιητική. Όλα αυτά δέν μᾶς παρέχουν καμία ένδειξη για τή δαρβινική του προσαρμοστικότητα. Ἡ προσαρμοστικότητα αὐτή θά ἐκδηλωθεῖ μόνο ὅταν εἰσαγάγουμε καί ἕναν ἄλλο γονότυπο στήν καλλιέργεια, ἢ ὅταν ἕνας ἄλλος γονότυπος ἐμφανιστεῖ μέ μετάλλαξη, ἔτσι ὥστε οἱ δύο γονότυποι νά συναγωνίζονται πλάι-πλάι μέσα στό ἴδιο περιβάλλον. Μπορεῖ νά προκύψει ὅτι μιά ὑψηλή κατάσταση προσαρμογῆς ἑνός γονότυπου εἶναι δυνατό νά συμβαδίζει μέ μιά σχετικά χαμηλή δαρβινική προσαρμοστικότητα, ἐάν ὁ γονότυπος αὐτός ἐκτεθεῖ σέ συναγωνισμό μέ ἕναν καλύτερα προσαρμοσμένο γονότυπο.

Ὅπως εἶδαμε παραπάνω, οἱ προσπάθειες για τήν ἐξεύρεση μεθόδων, πού νά μᾶς ἐπιτρέπουν νά ἐκτιμήσουμε τήν κατάσταση προσαρμογῆς μέ ἀπόλυτα μέτρα, δέν ὑπῆρξαν μέχρι τώρα ἀπόλυτα ἐπιτυχημένες. Ὡστόσο, κάτι τέτοιο εἶναι καταρχήν ἀδύνατο, καί αὐτό εἶναι πολύ σημαντικό. Ἡ στατιστική παράμετρος r_m , δηλαδή τῆς «ἐμφυτῆς Ικανότητας αὐξησης», εἶναι ἕνα παράδειγμα μεθόδου πού προσεγγίζει τό στόχο αὐτό, χωρίς βέβαια νά τόν φτάνει. Αὐτό πού πρέπει νά τονίσουμε εἶναι ὅτι οἱ τιμές τῆς r_m πού προκύπτουν ἀπό τή μελέτη τῶν πληθυσμῶν δέν εἶναι κατανάγκη ἀνάλογες πρὸς τή δαρβινική προσαρμοστικότητα τῶν ἴδιων πληθυσμῶν. Σχετικά μέ αὐτό, ἀρκετά διαφωτιστικοί εἶναι οἱ χρωματοσωματικοί πολυμορφισμοί πού ἔχουν βρεθεῖ σέ φυσικούς πληθυσμούς πολλῶν εἰδῶν τῆς *Drosophila*. Οἱ Dobzhansky, Lewontin καί Pavlovsky (1964) διαπίστωσαν ὅτι, στή *Drosophila pseudoobscura*, καί σέ πληθυσμούς *Drosophila* πολυμορφικούς για ὀρισμένες χρωματοσωματικές ἀναστροφές, ἡ δαρβινική προσαρμοστικότητα τῶν ὁμοκαρυοτύπων ἦταν χαμηλότερη ἀπό αὐτή τῶν ἑτεροκαρυοτύπων. Παρ' ὅλα αὐτά, μέσα σέ ἐργαστηριακούς πληθυσμιακούς κλωβούς μποροῦμε νά συντηρήσουμε ἐπ' ἀόριστο πειραματικούς πληθυσμούς τόσο χρωματοσωματικά μονομορφικούς ὅσο καί πολυμορφικούς.

Οἱ μονομορφικοί πληθυσμοί σχηματίζουν, μέ τήν ἴδια ποσότητα τροφῆς, πληθυσμούς μέ μικρότερο ἀριθμό ἀτόμων ἀπό ὅ,τι οἱ πολυμορφικοί (Beardmore, Dobzhansky καί Pavlovsky, 1960). Στή φύση, ἄτομα ἀπό τίς πολυμορφικές ἀποικίες θά διασταυρώνονταν μέ ἄτομα ἀπό τίς μονομορφικές καί ἴσως τελικά ἔτσι οἱ πολυμορφικές νά ἀντικαθιστοῦσαν τίς μονομορφικές. Αὐτό βέβαια μπορεῖ νά συμβεῖ μόνο ἐάν ὑπάρχει ἀμοιβαία μετανάστευση μεταξύ πολυμορφικῶν καί μονομορφικῶν ἀποικιῶν· ἐάν εἶναι ἀπόλυτα ἀπομονωμένες, ὅπως λ.χ. συμβαίνει στά νησιά τοῦ ὠκεανοῦ, δέν εἶναι ἀπαραίτητο νά συμβεῖ ἡ ἀντικατάσταση τῶν μονομορφικῶν ἀπό τούς πολυμορφικούς πληθυσμούς.

Μιά ἐνδιαφέρουσα περίπτωση εἶναι ἡ χρωματοσωματική παραλλαγή

«sex-ratio» στη *Drosophila*. Ένα άρσενικό πού φέρει τή γενετική αὐτή παραλλαγή στό χρωματόσωμα X, όταν διασταυρωθεῖ μέ ἕνα θηλυκό, παράγει θυγατέρες καί ἐλάχιστους, ἤ καί κανένα, γιούς. Ἐφόσον ὁμως οἱ θυγατέρες κληρονομοῦν τά χρωματοσώματα X ἀπό τούς πατέρες τους, ἐνῶ οἱ γιοί δέν τά κληρονομοῦν, ἕνα άρσενικό μέ τήν παραλλαγή «sex-ratio» μεταδίδει τά χρωματοσώματα X σέ ὅλους τούς ἀπογόνους του, ἐνῶ ἕνα φυσιολογικό άρσενικό τά μεταδίδει μόνο στούς μισούς. Κανονικά λοιπόν καί μέ τίς ἴδιες συνθήκες, ὁ γονότυπος μέ «sex-ratio» θά πρέπει μέσα σέ ἕναν πληθυσμό νά ἔχει ὑψηλότερη δαρβινική προσαρμοστικότητα ἀπό ὅ,τι ὁ φυσιολογικός (στήν πραγματικότητα αὐτό δέν συμβαίνει, γιατί τά θηλυκά πού εἶναι ὁμοζυγωτά γιά τή «sex-ratio» ἔχουν χαμηλή προσαρμοστικότητα· Wallace, 1948). Ἡ ἀνεξέλεγκτη ἐξάπλωση τῆς παραλλαγῆς «sex-ratio» θά μποροῦσε νά προκαλέσει πραγματική καταστροφή καί ἐξάλειψη τοῦ πληθυσμοῦ· ὁ πληθυσμός θά ἔφτανε στό σημείο νά ἀποτελεῖται μόνο ἀπό θηλυκά, καί αὐτό γιά ὀργανισμούς πού δέν μποροῦν νά πολλαπλασιαστοῦν μέ παρθενογένεση θά σήμαινε ἐξάλειψη. Ὡστόσο, ὅσο ἡ ἔλλειψη τῶν άρσενικῶν δέν εἶναι ἄρκετά μεγάλη ὥστε νά παρεμποδίζει τήν ἀναπαραγωγή, ἕνας πληθυσμός πού περιέχει τήν παραλλαγή «sex-ratio» σέ μεγάλη συχνότητα μπορεῖ νά ἔχει μιά ὑψηλή δαρβινική προσαρμοστικότητα. Αὐτό δέν ἀποκλείει βέβαια μιά αἰφνίδια κατάρρευση.

Ὁ Dunn (1956 καί 1960) μελέτησε μιά ἀξιοσημεῖωτη σειρά ἀλληλομόρφων τοῦ γόνου *t* τοῦ οἰκιακοῦ ποντικοῦ. Παρατηρήθηκε στό ἐργαστήριο ὅτι οἱ γενετικές παραλλαγές παράγονται μέ μετάλλαξη καί παρατηρήθηκε ἐπίσης ὅτι εἶναι πολύ διαδεδομένες στούς φυσικούς πληθυσμούς. Τά ὁμοζυγωτά γι' αὐτούς τούς μεταλλαγμένους ἀλληλομόρφους εἶναι ἀβιώσιμα ἤ στεῖρα. Ὡστόσο ἡ πιό ἐνδιαφέρουσα ἰδιότητα τῶν ἀλληλομόρφων τοῦ γόνου *t* εἶναι τό ὅτι παραμορφώνουν τό μηχανισμό διάσχισης στά άρσενικά μέ τέτοιο τρόπο ὥστε τά σπερματοζωάρια (ἢ τουλάχιστον τά λειτουργικά σπερματοζωάρια), σέ μιά ἀναλογία πάνω ἀπό 50% καί μέχρι 95%, νά φέρουν τό μεταλλαγμένο καί ὄχι τόν κανονικό ἀλληλόμορφο. Ἡ διάσχιση στά ἑτεροζυγωτά θηλυκά εἶναι φυσιολογική. Ἐπομένως, οἱ ἀλληλόμορφοι τοῦ *t* εὐνοοῦνται ἀπό τή φυσική ἐπιλογή καί ἡ συχνότητά τους αὐξάνεται στούς πληθυσμούς, μολονότι ἔχουν σαφῶς ἀρνητικές ἐπιπτώσεις γιά τήν κατάσταση προσαρμογῆς. Ὁ Lewontin καί ὁ Dunn (1960) πρότειναν ἕνα θεωρητικό μοντέλο τό ὁποῖο ἐξηγεῖ πῶς ἐλέγχεται στούς φυσικούς πληθυσμούς ἡ ἐξάπλωση τῶν ἀλληλομόρφων αὐτῶν μέ τήν προσαρμοστικά τόσο ἀμφίρροπη συμπεριφορά. Κατά γενικό κανόνα ὁ οἰκιακός ποντικός κατοικεῖ σέ ξεχωριστές ἀποικίες ἀνάμεσα στίς ὁποῖες ἡ ἀμοιβαία μετανάστευση εἶναι μᾶλλον σπάνιο φαινόμενο. Σέ μερικές ἀπό τίς ἀποικίες οἱ ἀλληλόμορφοι *t* τυχαῖα ἐξαλείφονται· συνήθως ὁμως οἱ ἀλληλόμορφοι *t* φτάνουν σέ τέτοια

συχνότητα, ώστε ή κατάσταση προσαρμογής νά ελαττώνεται μέχρι τήν εξάλειψη τής ἴδιας τής ἀποικίας. Τό μέρος ὅπου κατοικοῦσε ή ἀποικία αὐτή καταλαμβάνεται ἀπό μετανάστες ἀπό ἄλλες ἀποικίες, μερικοί ἀπό τούς ὁποίους μπορεῖ νά μή φέρουν καθόλου ἀλληλόμορφους *t*.

Ἐξελικτικός ὁπορτουρισμός καί ἀκτινωτή προσαρμοστική κλαδογένεση (adaptive radiation)

Σύμφωνα μέ τούς παραπάνω ὁρισμούς, ὁ βαθμός τής κατάστασης προσαρμογής καί τής δαρβινικῆς προσαρμοστικότητας εἶναι ιδιότητες ἀτόμων, γονοτύπων, πληθυσμῶν ἢ εἰδῶν καί ἰσχύουν γιά ἕνα ὁρισμένο χρονικό διάστημα καί γιά ἕνα δεδομένο περιβάλλον. Τονίσαμε ἐπίσης ὅτι ή κατάσταση προσαρμογής διαφέρει ἀπό τήν προσαρμοστικότητα. Ἡ δαρβινική προσαρμοστικότητα δέν πρέπει νά συγχέεται μέ τή γενετική προσαρμοστικότητα ἢ μέ τήν ἐξελικτική πλαστικότητα. Σέ ὁρισμένες ἐξαιρετικές περιπτώσεις, ὅπως αὐτή τοῦ «sex-ratio» στή *Drosophila* καί τῶν ἀλληλόμορφων στούς ποντικούς, ή φυσική ἐπιλογή μπορεῖ νά ὀδηγήσει σέ μείωση τής κατάστασης προσαρμογής καί σέ εξάλειψη τοῦ πληθυσμοῦ. Ἀλλά ἀκόμα καί ἂν δέν λάβουμε ὑπόψη τίς ἀσυνήθιστες αὐτές συνθήκες, οἱ ἐξελικτικές μεταβολές πού ἐπιφέρουν ἕναν ὑψηλό βαθμό δαρβινικῆς προσαρμοστικότητας καί τής κατάστασης προσαρμογής μπορεῖ νά συνεπάγονται μιά μεγαλύτερη ἐξειδίκευση (γιά μιά ζωή σέ πιό περιορισμένο εὖρος περιβαλλοντικῶν συνθηκῶν) ἢ ἀκόμα μιά μείωση τής ἐξελικτικῆς πλαστικότητας καί εξάλειψη. Ἡ φυσική ἐπιλογή τείνει νά μεγιστοποιεῖ τή δαρβινική προσαρμοστικότητα γιά τά περιβάλλοντα πού ὑφίστανται ἐδῶ καί τώρα. Δέν διαθέτει πληροφορίες γιά τό μέλλον οὔτε μπορεῖ νά προγραμματίσει ἐξελικτικές «στρατηγικές». Ὅμως τό πλεονέκτημα τοῦ παρόντος μπορεῖ νά εἶναι τό μειονέκτημα τοῦ μέλλοντος καί ἕνα τωρινό κέρδος μπορεῖ τελικά νά γίνει ζημία. Αὐτή τήν ἐκπληκτική ιδιότητα τής ὀργανικῆς ἐξέλιξης μποροῦμε νά τήν ὀνομάσουμε ἐξελικτικό ὁπορτουρισμό, ἂν καί ὁρισμένοι μελετητές βρίσκουν ὅτι παρόμοια ὀνόματα εἶναι ὑπερβολικά ἀνθρωπομορφικά.

Μέ ὅλον ὅμως τόν ὁπορτουρισμό της, ή ἐξελικτική διαδικασία δέν ἔχει ὀδηγήσει στήν ὀλοκληρωτική ἐξόντωση τής ζωῆς, ἀλλά ἀντίθετα στήν ἐπέκταση καί βελτίωσή της. Αὐτό ὀφείλεται στό ὅτι ή ζωή ἔχει «ἀκτινωθεῖ» (ἀκτινωτά διακλαδιστεῖ), ἔχει ἐξαπλωθεῖ σέ μιά τεράστια ποικιλία οἰκολογικῶν φωλιῶν, ἔχει δοκιμάσει πάρα πολλούς τρόπους ἐκμετάλλευσης τόσο τῶν ἀνόργανων ὅσο καί τῶν ὀργανικῶν περιβαλλόντων καί μέ τόν τρόπο αὐτό ἔχει δημιουργήσει μιά πληθώρα πληθυσμῶν ἢ εἰδῶν πού δοκιμάζουν νά δαιωνιστοῦν, ἀπό τούς ὁποίους οἱ περισσότεροι κατάληξαν στήν ἐξάλειψη, μερικοί ὅμως «ἀνακάλυψαν»

καινούριους τρόπους ζωής και με τόν τρόπο αυτό κληρονόμησαν τή γή. Πρόκειται γι' αυτό πού ό Teilhard de Chardin (1959) τονίζει υπερβολικά όταν υποστηρίζει ότι ή εξέλιξη «διαπερνά τά πάντα γιά νά δοκιμάσει τά πάντα, και δοκιμάζει τά πάντα γιά νά βρεϊ τά πάντα». Μέχρι τώρα δέν έχει πραγματοποιηθεϊ παρά ένα ελάχιστο κλάσμα από τούς δυνατούς συνδυασμούς γόνων, και επομένως απέχουμε πάρα πολύ από τό νά έχουν δοκιμαστεϊ και ανακαλυφθεϊ τά πάντα. Όστόσο ή υπάρχουσα ποικιλία οργανικῶν ὄντων είναι έντυπωσιακή. Ό Grant (1963) δίνει τίς ακόλουθες εκτιμήσεις γιά τόν αριθμό τῶν οργανικῶν ειδῶν πού έχουν περιγραφει μέχρι σήμερα:

<i>Ζῶα</i>		<i>Φυτά και Μονήρη</i>	
Χορδωτά	39.500	Άγγειόσπερμα	286.000
Έχινόδερμα	4.000	Γυμνόσπερμα	640
Άρθρόποδα	923.000	Φτέρες και συγγενικά	10.000
Δακτυλιοσκῶληκες	7.000	Βρυόφυτα	23.000
Μαλάκια	80.000	Φύκη	8.700
Νηματώδεις	10.000	Μύκητες	40.400
Πλατυέλμινθες	6.000	Πρωτόζωα, Διάτομα	30.000
Κοιλεντερωτά	9.000	Κυανοφύκη	1.400
Σπόγγοι	4.500	Βακτήρια	1.630
Διάφορα	7.300	Ίοι	200

Τό γενικό σύνολο τῶν ειδῶν πού έχουν περιγραφει είναι λοιπόν 1.492.000. Είναι πολύ πιθανό ό αριθμός αυτός νά μήν εκπροσωπει παρά μόνο τό μισό αριθμό τῶν υπάρχόντων ειδῶν. Είναι ακόμα πιό δύσκολο νά υπολογιστεϊ στή διάρκεια ὅλης τῆς ιστορίας τῆς γῆς. Ό Simpson (1960) υπολογίζει ότι ό αριθμός αυτός κυμαίνεται μεταξύ τῶν 50 ἑκατομμυρίων και τῶν 4 δισεκατομμυρίων και προτείνει τά 500 ἑκατομύρια ὡς εϋλογη εϊκασία.

Πρέπει ὁμως νά έχουμε υπόψη μας ότι οϊ αριθμοϊ τῶν συγχρόνων και οϊ αριθμοϊ τῶν μή συγχρόνων (ἀλλοχρονικῶν) ειδῶν δέν περιγράφουν τό ἴδιο βιολογικό φαινόμενο. Ό Simpson (1953) και ό Rensch (1960) διακρίνουν δύο τύπους εξέλικτικῶν διαδικασιῶν: (1) τό ξεχώρισμα τῶν φυλογενετικῶν κλάδων σέ δύο ἢ περισσότερους, ἢ κλαδογένεση, και (2) τή φυλετική εξέλιξη ἢ αναγένεση, ἢ ὁποία είναι ἡ μεταβολή τοῦ πληθυσμοῦ μέσα στό χρόνο, χωρίς νά υποδιαιρεθεϊ σέ δύο ἢ περισσότερους κλάδους. Ό Simpson γράφει: «Στήν περίπτωση πού τό προγονικό εϊδος διαχωρίζεται σέ δύο ἢ περισσότερα εϊδη ἀπογόνων, μέ τό χῶρισμα σέ δύο ἢ περισσότερα τμήματα τῆς διαθέσιμης ποικιλομορφίας, ἢ αναγένεση δέν είναι σημαντική· αντίθετα όταν ένα εϊδος ὑπόκειται σέ ἐκτετα-

μένες και επισωρευτικές αλλαγές δέν υπάρχει κλαδογένεση. 'Υπάρχουν πάλι περιπτώσεις πού μᾶς δείχνουν πώς ἡ διάκριση δέν μπορεί νά θεωρηθεῖ ἀπόλυτη καί ὅτι στήν οὐσία πρόκειται γιά δύο στενά συνδεδεμένα τμήματα τοῦ ὅλου».

Κατανοοῦμε τή σημασία τῆς κλαδογένεσης ἂν ἀναλογιστοῦμε ὅτι κατά πᾶσα πιθανότητα ἡ ζωή γεννήθηκε στή γῆ μόνο μιά φορά, ἢ ὅτι ἐν πάση περιπτώσει οἱ ἀρχέγονοι ὀργανισμοί ἀνήκαν εἴτε σέ ἕνα εἶδος, εἴτε σέ πάρα πολύ λίγα εἶδη. Ἡ τεράστια ποικιλία ὀργανικῶν ὄντων, πού ὑπάρχει τώρα, εἶναι προφανῶς ἀποτέλεσμα τῆς προσαρμοστικῆς ἀκτινωτῆς κλαδογένεσης, τοῦ διαχωρισμοῦ φυλογενετικῶν κλάδων στά δύο καί τῆς διακλάδωσης. Ἀπό τόν καιρό πού ἐμφανίστηκε ἡ σεξουαλική ἀναπαραγωγή, τό φαινόμενο πού ἔχει ἀποφασιστική σημασία γιά τήν κλαδογένεση εἶναι ἡ ἀναπαραγωγή τῶν εἰδῶν. Ἐάν μιά δμάδα ἀτόμων κατορθώσει νά διαφοροποιηθεῖ τόσο ἐξελικτικά ὥστε νά ἀποτελέσει ἕνα ξεχωριστό εἶδος, ἔχει συγχρόνως ἐπιτελέσει καί μιά μή ἀντιστρεπτή ἀλλαγή. Οἱ φυλές ἢ οἱ ὑποδιαιρέσεις τοῦ εἴδους μπορεί νά διαφοροποιηθοῦν ἢ νά δημιουργήσουν ὑβρίδια καί νά συγχωνευθοῦν· τά τελείως διαχωρισμένα εἶδη μποροῦν βέβαια νά ὑποστοῦν μετασχηματισμούς μέ τόν καιρό, μερικά ἀπό αὐτά ἢ καί ὅλα μπορεί νά ἐξαλειφθοῦν χωρίς νά ἀφήσουν ἀπογόνους, ὅμως εἶναι σχεδόν ἀδύνατο νά συγκλίνουν καί νά ξαναγίνουν πάλι ἕνα εἶδος. Ἡ ἔννοια τῆς κλαδογένεσης περιλαμβάνει ὄχι μόνο τό χωρισμό τῶν εἰδῶν, ἀλλά καί τή μεταβολή τους πού κάνει τό καθένα τους ὅλο καί πιο ξεχωριστό ἀπό τά ἄλλα· μέ αὐτόν τόν τρόπο γίνεται ἡ ἀπαρχή τοῦ σχηματισμοῦ τῶν γενῶν, τῶν οἰκογενειῶν καί τῶν ἄλλων ὑψηλότερων ταξινομικῶν κατηγοριῶν. Ἡ διαφοροποίηση τῶν εἰδῶν ἔχει ἀποφασιστική σημασία, γιατί μέ αὐτήν ἀρχίζουν νά εἶναι ἀναπαραγωγικά ἀπομονωμένες μεταξύ τους οἱ ὑποδιαιρέσεις αὐτοῦ πού ἦταν πρῖν ἕνας μεντελιανός πληθυσμός ὁ ὁποῖος τίς περιεῖχε. Δέν ὑπάρχει κανένα γνωστό βιολογικό φαινόμενο πού νά εἶναι χαρακτηριστικό γνώρισμα τοῦ γένους ἢ τῆς οἰκογένειας· οἱ ὑψηλότερες αὐτές ταξινομικές κατηγορίες εἶναι, μέ αὐτή τήν ἔννοια, αὐθαίρετες· εἶναι δημιουργήματα τοῦ ταξινομοῦ, φτιαγμένα γιά νά τόν ἐξυπηρετοῦν. Ἀντίθετα τά εἶδη τῶν σεξουαλικῶν ἀναπαραγόμενων ὀργανισμῶν εἶναι ἀπτά φυσικά φαινόμενα.

Ἡ μοίρα ἑνός εἴδους κυμαίνεται ἀπό τή διατήρησή του μέ μικρές μεταβολές ὡς τήν μεταμόρφωσή του ἢ ὡς τήν ἐξάλειψή του. Μακροπρόθεσμα ἡ ἐξάλειψη εἶναι ἡ πιο πιθανή κατάληξη· σύμφωνα μέ τόν Simpson (1953, 1960) ἀπό τά εἶδη τῆς Κάμβριας περιόδου πού γνωρίζουμε σέ κατάσταση ἀπολιθώματος οὔτε ἕνα δέν ἔχει ζώντανους ἀπογόνους, ἐνῶ ἀπό τά Μεσοζωικά τετράποδα μόνον ἕνα ποσοστό πού δέν ξεπερνᾷ τό 1% ἔχει ἀπογόνους πού νά ζοῦν στή δική μας περίοδο. Ὡστόσο, μέ τό πέρασμα τοῦ χρόνου, ἡ συνολική ποικιλία τῶν ὀργανικῶν ὄντων, μέ κριτήριο τόν ἀριθμό τῶν εἰδῶν, ἔχει αὐξηθεῖ. Αὐτό ὀφείλεται προφανῶς

στό ότι όρισμένα είδη όχι μόνον επέζησαν, αλλά συνάμα διακλαδώθηκαν σέ πολλά παράγωγα είδη μέ τήν άκτινωτή προσαρμοστική κλαδογένεση. "Όπως γράφει ό Simpson: «Είναι καταφανές τόσο από τά είδη πού υπάρχουν, πού είναι γνωστά σάν απολιθώματα, όσο και από τούς σημερινούς τους απογόνους, ότι πολύ συχνά, μετά τό σχηματισμό ενός ξεχωριστοϋ προσαρμοσμένου τύπου, επακολουθεϊ διαφοροποίησή του σέ μεγάλο βαθμό. Αυτό μπορεί νά συμβεϊ άμέσως μετά τό σχηματισμό ενός τέτοιου τύπου, ή μπορεί επίσης νά καθυστερήσει πολύ· πάντως, τό πιθανόν είναι ότι, εάν ό τύπος επιβιώσει και ριζώσει, ή διαφοροποίηση άργά ή γρήγορα θά πραγματοποιηθεϊ».

Θεαματικά παραδείγματα άκτινωτής προσαρμοστικής κλαδογένεσης παρουσιάζονται στά νησιά τοϋ άκεανοϋ, όπου ό πληθυσμός σχηματίστηκε μέ τυχαϊες εισαγωγές μικροϋ άριθμοϋ ειδών πού προέρχονται από άλλα νησιά ή ήπειρους. Αυτοί οί πλάνητες συχνά τυχαίνει νά προσγειωθούν σέ νησιά πού προσφέρουν μία άφθονία μή-κατειλημμένων οικολογικών φωλιών, μέ αποτέλεσμα μία «έκρηξη» διαφοροποιήσεων και έναν πολλαπλασιασμό τών ειδών. 'Η χλωρίδα και ή πανίδα τών νησιών τοϋ άκεανοϋ συχνά δέν είναι ίσορροπημένες μέ τήν έννοια ότι δέν εκπροσωποϋνται στά νησιά αυτά πολλές από τίς κοινές και «πανταχοϋ παροϋσες» ομάδες, ένω μικρός άριθμός ομάδων εκπροσωπεϊται από δυσανάλογα μεγάλο άριθμό ειδών (βλ. Zimmerman, 1948· Fosberg, 1963). Οί σπίνοι τοϋ Darwin στα νησιά Galapagos, τά πουλιά τής οικογένειας *Trogoniidae* και οί μύγες τής οικογένειας *Drosophilidae* είναι στή Χαβάη περιπτώσεις παρόμοιας νησιωτικής άκτινωτής κλαδογένεσης.

'Η οικογένεια *Drosophilidae* είναι μία μετρίου μεγέθους οικογένεια τής τάξης τών Διπτέρων. 'Ο Hardy (1965) αναφέρει τίς ακόλουθες στατιστικές σχετικά μέ τόν άριθμό τών ειδών τοϋ γένους *Drosophila*: ή παγκόσμια πανίδα, άν εξαιρέσουμε τή Χαβάη, περιέχει 750 είδη· ή Χαβάη περιέχει 243 είδη (σύμφωνα μέ προφορική ανακοίνωση τοϋ καθηγητή Hardy, στό μεταξύ, ό άριθμός τών ειδών *Drosophila* πού ανακαλύπτονται στή Χαβάη έχει αύξηθεϊ). "Ετσι, στα 1.000 περίπου είδη *Drosophila* πού υπάρχουν στόν κόσμο, τό ένα τέταρτο περίπου εμφανίζεται μόνο στα νησιά τής Χαβάης, τών οποίων τό έμβαδόν δέν ξεπερνά τά 6.423 τετραγωνικά μίλια. "Ενα άλλο γένος τής οικογένειας τών *Drosophilidae*, ή *Scaptomyza*, έχει περίπου 114 είδη στή Χαβάη και περίπου 70 είδη σέ όλον τόν υπόλοιπο κόσμο. 'Η δεύτερη σέ μέγεθος οικογένεια μυγών στή Χαβάη είναι οί *Dolichopodidae*, μέ 188 γνωστά είδη. "Άλλες οικογένειες, οί όποιες σέ άλλα μέρη τοϋ κόσμου ξεπερνούν σέ άριθμό ειδών τίς οικογένειες *Drosophilidae* και *Dolichopodidae*, εκπροσωποϋνται στή Χαβάη από λιγοστά ιθαγενή είδη, ή και καθόλου. 'Η μόνη εύλογη εξήγηση γι' αυτά τά φαινόμενα είναι ότι, χάρη σέ κάποια τυχαία διασπορά, ένα ή δύο είδη *Drosophilidae* έφτασαν στή Χαβάη, ή όποια

είναι μία ομάδα ήφαιστειογενών νησιών του ωκεανού, πρίν από άλλα είδη μυγών. Ακολούθησε μία αξιοσημείωτη ακτινωτή προσαρμοστική κλαδογένεση των *Drosophilidae*, οι οποίες κατέλαβαν πολλές προσαρμοστικές φωλιές που άλλοι κατοικούνται από εκπροσώπους άλλων οικογενειών. Ένα από τα μικρότερα γένη των *Drosophilidae* της Χαβάης (τό γένος *Titanochaeta*, 10 είδη) φαίνεται να έχει υιοθετήσει έναν τρόπο ζωής πολύ ασυνήθιστο για την οικογένεια – είναι παράσιτα των αυγών της αράχνης!

Στή γενετική εξέλιξη, με το πέρασμα του χρόνου, τα είδη υπόκεινται σε έκτεταμένες και επισωρευτικές αλλαγές, και παρ' όλα αυτά καθένα τους παραμένει ένα ξεχωριστό είδος. Είναι δυνατό ή μορφή των απογόνων να έχει καταστεί τόσο διαφορετική από τη μορφή των προγόνων ώστε να χρειάζεται να δώσουμε στο είδος ένα διαφορετικό όνομα. Είναι φανερό ότι αν ένας παλαιοντολόγος διέθετε μία πλήρη σειρά μεταβατικών μορφών από όλες τις χρονικές τομές, ή διαίρεση μις τέτοιας σειράς σε άλλοχρονικά είδη θα ήταν αυθαίρετη. Στην πραγματικότητα οι πλήρεις σειρές είναι σπάνιες. Οι παλαιοντολόγοι, *τήν ανάγκην γιλοτιμίαν ποιούμενοι*, χρησιμοποιούν τα κενά του αρχείου τους ως όρια μεταξύ των ειδών. Ο μόνος λογικός κανόνας που θα μπορούσε να ακολουθήσει κανείς (και τον οποίο συνήθως δεν ακολουθούν) είναι να χωρίσει τις σειρές των διαδοχικών απολιθωμάτων σε τμήματα, με τέτοιο τρόπο ώστε η διαφορά μεταξύ των άκρων των τμημάτων να είναι όση περίπου και η διαφορά ανάμεσα σε σύγχρονα είδη της ίδιας ομάδας ζώων, συνήθως ανάμεσα σε είδη που υπάρχουν σήμερα.

Η εξέλιξη του ανθρώπου, τουλάχιστον από το μέσο της πλειστόκαινης υποπεριόδου, και ίσως και νωρίτερα, ως σήμερα είναι ένα εξοχο παράδειγμα αναγένεσης. Μολονότι είναι γνωστή ή διάσταση απόψεων πάνω σ' αυτό το θέμα, καθώς επίσης και οι διαφορές στην όρολογία, πλησιάζουμε κάποια συμφωνία όσον αφορά τη διαδοχή των διαφόρων φάσεων της γενεαλογίας του ανθρώπου. Μπορούμε να την αναπαραστήσουμε με την ακόλουθη σειρά:

africanus → *habilis* → *erectus* → *sapiens*

Όρισμένοι μελετητές τοποθετούν καθένα από τα είδη αυτά σε διαφορετικά γένη· άλλοι αναγνωρίζουν ένα και μόνο γένος – τό *Homo*. Άλλοι πάλι θα θεωρούσαν τον *habilis* μία φυλή του *africanus* και όχι ένα ξεχωριστό είδος. Μπορούμε να παρεμβάλουμε μία «νεαντερτάλεια» φάση ή είδος ανάμεσα στον *erectus* και τον *sapiens*. Ένα άλλο είδος, ο *robustus*, και η φυλή *boisei* υπήρχαν ταυτόχρονα με τον *africanus* και τον *habilis*. Μερικοί μελετητές τοποθετούν τον *africanus* και τον *robustus* στο ίδιο γένος, τό γένος *Australopithecus*· άλλοι πάλι τούς θέλουν *Homo africanus* και *Paranthropus robustus* (Robinson 1967).

Αυτό που μπορεί λογικά να θεωρηθεί βέβαιο, παρ' όλες αυτές τις

ἀμφιβολίες και τίς διαμάχες, είναι ότι στην κατώτερη πλειστόκαινη υποπερίοδο υπήρχαν δύο είδη ανθρωποειδών, ο *africanus* και ο *robustus*: ότι ο *robustus* έσθθησε, ενώ ο *africanus* συνέχισε να ζει και έτσι είμαστε οί απόγονοί του: ότι ή εξέλιξη πέρασε μέσα από μία σειρά αναγενετικών σταδίων, τά όποία κορυφώνονται στο δικό μας χρονικό επίπεδο μέ τον *sapiens*. Αυτό δέν σημαίνει ότι ή κλαδογένεση άπουσίαζε τελείως από την ανθρώπινη εξέλιξη: όμως, από τον καιρό του διαχωρισμού του *africanus* και του *robustus*, στις αρχές δηλαδή της πλειστόκαινου ίσως ακόμη και κατά την πλειστόκαινο, ή κλαδογένεση παρουσιάζεται σε επίπεδα μόνο κατώτερα από τό είδος, σε επίπεδα διαφοροποίησης φυλών. Μπορεί να έχουμε κληρονομήσει όρισμένους γόνους από κάθε φυλή του *africanus* και του *erectus*, αλλά δέν έχουμε κανένα γόνο από τον *robustus* μετά από τό διαχωρισμό του ως είδους από τον *africanus*.

Προοδευτική εξέλιξη

Κάθε όργανισμός, από τον άπλούστερο έως τον πιο πολύπλοκο, είναι μία άριστουργηματικά σχεδιασμένη κατασκευή. Για έναν ευαίσθητο και διεισδυτικό παρατηρητή, ή θέαση της δομής και της λειτουργίας ενός έμβιου σώματος προκαλεί τά ίδια συναισθήματα μέ τή θέαση ενός έργου τέχνης. Και όπως όρισμένα έργα τέχνης είναι πιο θαυμαστά και πιο τελειοποιημένα από άλλα, έτσι ακριβώς όρισμένοι όργανισμοί φαίνονται πιο προηγμένοι από άλλους. Ένα θηλαστικό, ένα πουλί ή ένα φανερόγαμο φυτό φαίνονται ύψηλότερα, ανώτερα, πιο αναπτυγμένα από ό,τι μία άμοιβάδα, ένας φύκος ή ένα βακτήριο. Έ εξέλιξη της ζωής πάνω στη γη άρχισε πιθανότατα μέ όντα τόσο άπλά όσο οί μικροοργανισμοί ή οί οί: τώρα έχει φτάσει σ' ένα επίπεδο μορφών τόσο προηγμένων όσο ο άνθρωπος. Έπομένως ή εξέλιξη των έμβιων όντων υπήρξε στο σύνολό της προοδευτική.

Άπό την εποχή ήδη των κλασικών της εξελικτικής σκέψης και ίσαμε τούς σημερινούς συγγραφείς καταβάλλονται προσπάθειες για να μεταφραστούν οί διαισθητικές αυτές συλλήψεις σε αντικειμενικές κρίσεις σχετικά μέ τή φύση της προόδου και της τελειοποίησης. Όλες αυτές οί προσπάθειες είχαν, στην καλύτερη περίπτωση, άμφίβολη έπιτυχία. Ό Teilhard de Chardin (1959) είδε στην εξέλιξη έναν «προνομιούχο άξονα», ο όποιος οδηγεί στον άνθρωπο. Αυτό είναι μία ύπερβολικά ανθρωποκεντρική θέση έφόσον, μέ τον τρόπο αυτό, όλο τό φυτικό βασίλειο, όλα τά φύλα εκτός των Χορδωτών και όλες οί όμοταξίες εκτός των Θηλαστικών θεωρούνται έξ όρισμού μή-προοδευτικά. Δέν είναι πρόθεσή μας να άρνηθοΰμε ότι ο άνθρωπος είναι κατεξοχήν προοδευτικός, στην πραγματικότητα τό ανώτατο προϊόν της εξέλιξης. Έχει ύποστηριχτεί ότι

ένα άλλο όν, λ.χ. ένα ψάρι, θά θεωρούσε τόν έαυτό του ως τό ανώτατο προϊόν τής εξέλιξης. 'Η άπάντηση τοῦ Simpson (1949) είναι ότι οποιοδήποτε ψάρι θά έμενε κατάπληκτο άν μάθαινε πώς υπάρχουν άνθρωποι πού άμφιβητοῦν τήν άνωτερότητα τοῦ ανθρώπινου είδους, και ότι άλλωστε ένα ψάρι πού θά μπορούσε νά εξετάσει παρόμοια προβλήματα θά έπρεπε νά είναι άνθρωπος. 'Ωστόσο, είναι βέβαιο ότι, κοντά σ' αυτήν πού οδηγεί στόν άνθρωπο, υπάρχουν και άλλα είδη προόδου.

'Η θεμελιώδης θέση τής βιολογικής θεωρίας τής εξέλιξης είναι ότι ή εξέλιξη, σέ γενικές τουλάχιστο γραμμές, είναι μιά προσαρμοστική αντίδραση τής ζωής στίς προκλήσεις τοῦ περιβάλλοντος, τής οποίας διαμεσολαβητής είναι ή φυσική επιλογή. Αυτό βέβαια δέν συνεπάγεται τό ότι ή κατάσταση προσαρμογής αύξάνεται μέ τήν πρόοδο τής εξέλιξης. 'Ο άνθρωπος δέν είναι υποχρεωτικά καλύτερα προσαρμοσμένος στό περιβάλλον του από ό,τι είναι οί μύγες, ή τά κοράλια, ή τά βακτήρια στό δικό τους περιβάλλον. 'Όπως έπισημάναμε παραπάνω, παρόμοιες συγκρίσεις στεροῦνται χειριστικοῦ νοήματος, έφόσον δέν υπάρχει τρόπος γιά νά συγκρίνουμε τήν κατάσταση προσαρμογής διαφορετικῶν οργανισμῶν σέ διαφορετικά περιβάλλοντα. 'Επιπλέον, ή κατάσταση προσαρμογής διαφέρει από τήν προσαρμοστικότητα. 'Εξελικτικές μεταβολές πού προκαλοῦν αύξηση τής κατάστασης προσαρμογής σέ ένα δεδομένο περιβάλλον μπορεί νά συνεπάγονται έναν περιορισμό τής εξειδίκευσης στό περιβάλλον αυτό, άπώλεια τής εξελικτικής πλαστικότητας και ένδεχομένως έξάλειψη. Τό θέμα αυτό έχει αναλυθεῖ διαυγέστατα, ιδιαίτερα από τόν Thoday (1953, 1958· βλέπε επίσης Manier, 1965).

'Ο Thoday όρίζει τήν *fitness* «μιᾶς εξελικτικής μονάδας» (δηλ. μιᾶς ποικιλίας, ενός μεντελικοῦ πληθυσμοῦ ή ενός είδους) ως «τήν πιθανότητα τοῦ νά αφήσει άπογόνους μετά από μιά δεδομένη μακρά χρονική περίοδο. 'Η βιολογική πρόοδος είναι ή αύξηση αυτής τής προσαρμοστικότητας (*fitness*)». 'Επομένως, «οί προσαρμοσμένοι οργανισμοί (the fit) είναι αυτοί πού ταιριάζουν (προσαρμόζονται) στά υπάρχοντα περιβάλλοντα και τῶν οποίων οί άπόγονοι θά ταιριάζουν στά μελλοντικά περιβάλλοντα». 'Η προσαρμοστικότητα (*fitness*) μέ τήν έννοια πού τής δίνει ο Thoday είναι δλότελα διαφορετική από τή δαρβινική προσαρμοστικότητα ή από τήν κατάσταση προσαρμογής. 'Ισως τό καλύτερο όνομα γιά τή μεταβλητή αυτή νά ήταν «άντοχή στό χρόνο» (*durability*). 'Η *fitness* τοῦ Thoday έχει πολλές συνιστώσες, τίς όποιες ο ίδιος όνομάζει 'προσαρμογή' (ίσοδυναμεί μέ τή δική μας «κατάσταση προσαρμογής»): μεταβλητότητα, ή όποία περιλαμβάνει τή γενετική *εὐκαμψία* (εξελικτική πλαστικότητα), *φαινοτυπική εὐκαμψία* (φυσιολογική και άναπτυξιακή πλαστικότητα και όμοίωση), και τή *σταθερότητα τοῦ περιβάλλοντος*. Αυτή ή τελευταία δέν είναι ένδογενής ιδιότητα τοῦ οργανισμοῦ και συνεπώς δέν θά έπρεπε, κατά τή γνώμη μου, νά περιληφθεῖ. Μέ αυτό δέν

ἀρνούμαστε τό ὅτι ἡ σταθερότητα τῆς οἰκολογικῆς φωλιᾶς, στήν ὁποία ὁ ὄργανισμός εἶναι προσαρμοσμένος, εἶναι σημαντικός παράγοντας γιά τή διατήρησή του· πρόκειται ὁμως γιά ἕναν παράγοντα περισσότερο συντηρητικό παρά δυναμικό. Κατά τόν Today, λοιπόν, «ἡ ἔννοια τῆς προόδου μπορεῖ νά ἀναλυθεῖ σέ μιά σειρά ἀπό συνιστώσες πού ὅλες τους ἐπηρεάζουν εἴτε τήν ἱκανότητα τοῦ ὄργανισμοῦ νά διατηρήσει τήν προσαρμογή του καί τήν προσαρμοστικότητά του σέ ἀλλαγές τοῦ περιβάλλοντος, εἴτε τήν ἔκταση τῆς περιβαλλοντικῆς ἀλλαγῆς πού εἶναι ἐνδεχόμενο νά ἀντιμετωπίσει. Μέ αὐτή τήν ἔννοια, ἡ 'fitness' συγκροτεῖται ἀπό παράγοντες σταθερότητας καί παράγοντες μεταβλητότητας καί ἡ αὐξηση τῆς 'fitness' προκύπτει ὡς λύση τοῦ ἀνταγωνισμοῦ μεταξύ σταθερότητας καί μεταβλητότητας».

Στήν ἀνάλυση τῆς «fitness» (ἀντοχή στό χρόνο) μιᾶς ἐξελικτικῆς μονάδας ὁ Today ἐπιμένει νά μιλά γιά μιά «μακρά χρονική περίοδο», τῆς τάξης τῶν 10⁸ ἐτῶν. Ὅμως ἔτσι μειώνεται σημαντικά ἡ χειριστική χρησιμότητα τῆς ἔννοιας αὐτῆς. Ἄς ὑποθέσουμε ὅτι ἕνας ζωολόγος ἢ ἕνας βοτανολόγος μαθαίνει καλά τά ζῶα καί τά φυτά πού κατοικοῦσαν στή γῆ κατά τήν Κάμβρια, τήν Ἰουρασσική ἢ ἀκόμα καί τήν Ἡώκαινο περίοδο. Μήπως θά μπορούσε, στήν περίπτωση αὐτή, νά ξεχωρίσει τίς μορφές πού εἶχαν μεγάλη ἀντοχή στό χρόνο καί τῶν ὁποίων οἱ ἀπόγονοι ζοῦν σήμερα; Αὐτό εἶναι μᾶλλον ἀμφίβολο. Ἀπό τίς σημερινές ἐμβιες μορφές, ποιᾶ θά ἦταν ὁ πιθανότερος ὑποψήφιος γιά τή μεγαλύτερη διάρκεια; Τό ἀνθρώπινο εἶδος θά ἦταν ἴσως ἡ πιό εὐλογη ἐκλογή. Θά μπορούσε, ἂν ἤθελε, νά ἐλέγξει ὄχι μόνο τό περιβάλλον του ἀλλά καί τήν ἴδια του τήν ἐξέλιξη. Καί ὁμως, μπορεῖ κανεῖς νά ἀποκλείσει τό ἐνδεχόμενο τοῦ νά ὑποκύψει ἡ ἀνθρωπότητα σέ ἕνα εἶδος αὐτοκαταστροφικῆς παραφροσύνης; Γνωρίζουμε δυστυχῶς πολύ καλά ὅτι τό ἀνθρώπινο εἶδος εἶναι ἱκανό καί γιά βλακώδη συμπεριφορά.

Ἡ ἔννοια τῆς φυσικῆς ἐπιλογῆς μᾶς βοηθαεῖ νά κατανοήσουμε πολλά πράγματα πού ἀλλιῶς μᾶς φαίνονται παράδοξα. Μαζί μέ ἀξιοσημεῖωτες περιπτώσεις προσαρμογῆς οἱ ὄργανισμοί παρέχουν συχνά δείγματα ἐκπληκτικῶν ἀτελειῶν, οἱ ὁποῖες εἶναι κατανάγκην ἀσυμβίβαστες μέ τήν ἐξελικτική πρόοδο. Ὑπάρχει τίποτε πιό παράλογο, ἀπό τήν ἀποψη τῆς προσαρμογῆς, ἀπό τήν ὀδυνηρότητα καί τούς κινδύνους τῆς γέννας στόν ἄνθρωπο; Ὁ γρίφος γίνεται λιγότερο αἰνιγματικός, ἂν ἀναλογιστοῦμε ὅτι ἡ φυσική ἐπιλογή δέν ἔχει νά κάνει μέ μεμονωμένα χαρακτηριστικά, προσαρμοστικά καί μή, ἀλλά μέ τούς φαινότυπους ὡς σύνολα καί μέ τούς γονότυπους πού παράγουν τούς φαινότυπους αὐτούς. Ἡ δυσκολία τῆς γέννας μπορεῖ νά ἐμφανίστηκε ὡς τμήμα τοῦ πλέγματος μεταβολῶν πού ἔδωσαν στόν ἄνθρωπο τήν ὀρθια στάση καί χέρια πού μποροῦν νά κατασκευάσουν καί νά χρησιμοποιήσουν ἐργαλεῖα. Τό πλέγμα αὐτό στό σύνολό του εἶναι ὁπωσδήποτε προσαρμοστικό, καί ἡ δαρβινική του

προσαρμοστικότητα είναι ύψηλή, επειδή υποτίθεται ότι τά μειονεκτήματα του αντισταθμίζουν τά πλεονεκτήματά του.

Ἡ ἱκανότητα γιά ἀναπαραγωγή εἶναι ἓνας σημαντικός παράγοντας τῆς δαρβινικῆς προσαρμοστικότητας· μήπως αὐτό σημαίνει ὅτι ἡ φυσική ἐπιλογή πρέπει νά δρᾷ γιά τήν ἐπ' ἀόριστο αὐξηση τῆς παραγωγῆς ἀπογόνων; Ὁ Lack (1954) καί ὁ Cody (1966) ἀπόδειξαν ὅτι τουλάχιστο γιά ὀρισμένα εἶδη πουλιῶν ὁ μέσος ὄρος τῶν νεοσσῶν πού ἐπιβιώνουν σέ κάθε φωλιά εἶναι μεγαλύτερος σέ φωλιές πού περιέχουν ἓναν ὀρισμένο ἀριθμό ἀβγῶν (πού παρουσιάζεται καί μέ τή μεγαλύτερη συχνότητα). Ἐάν ἔχουν πάρα πολλά ἀβγά, οἱ γονεῖς δέν μποροῦν νά φροντίσουν τά παιδιά τους, καί ὁ ἀπόλυτος ὀρισμός τῶν ἀπογόνων μειώνεται ἀντί νά αὐξάνεται. Φαίνεται λοιπόν ὅτι ἡ φυσική ἐπιλογή καταπολεμᾷ τήν αὐξηση τῆς γονιμότητας.

Φιλόσοφοι καί βιολόγοι σωστά παρατήρησαν ὅτι ἡ θεωρία τῆς ἐξέλιξης ἔχει πολύ μικρή προβλεπτική ἱκανότητα. Γιά τό τωρινό ἐπίπεδο τῶν γνώσεών μας, οἱ μακροπρόθεσμες προβλέψεις ἐξελικτικῶν γεγονότων εἶναι ἐξαιρετικά παρακινδυνευμένες. Παραθέτω μερικά παραδείγματα. Ἄς ἀναφερθοῦμε στά ἀκόλουθα ζωολογικά εἶδη: τή φαιά ἄρκτο (*Ursus horribilis*), τόν ἄρουραῖο τῆς Νορβηγίας (*Rattus norvegicus*) καί τόν ἄνθρωπο (*Homo sapiens*). Ἡ κατάσταση προσαρμογῆς τῆς φαιᾶς ἄρκτου περιορίζεται σέ ἓνα μᾶλλον στενό φάσμα ἀπό τά ὑπαρκτά περιβάλλοντα, τοῦ ἄρουραίου σέ ἓνα εὐρύτερο φάσμα, ἐνῶ τό φάσμα τοῦ ἀνθρώπου εἶναι τό εὐρύτερο ἀπό ὅλα, γιατί ἔχει τή δυνατότητα νά συνταιριάζει τά περιβάλλοντα στίς ἀνάγκες του. Τό νά προσπαθοῦμε νά συγκρίνουμε τίς δαρβινικές προσαρμοστικότητες τῶν τριῶν εἰδῶν δέν ἔχει νόημα, ἐφόσον σπάνια συναγωνίζονται γιά τίς ἴδιες οἰκολογικές φωλιές. Ποιά ὁμως εἶναι ἡ πιθανή ἀντοχή στό χρόνο τοῦ καθενός ἀπό αὐτά; Μιά εὐλογία ἐκτίμηση θά ἦταν ὅτι γιά τήν ἐπόμενη χιλιετηρίδα (διάστημα πολύ μικρότερο ἀπό αὐτό πού ἀναφέρει ὁ Thoday!) ἡ φαιά ἄρκτος ἔχει τή μέγιστη καί ὁ ἄνθρωπος τήν ἐλάχιστη πιθανότητα ἐξαφάνισης. Μιά τέτοια εἰκασία βασίζεται βέβαια στήν προέκταση στό μέλλον τῶν περιβαλλοντικῶν μεταβολῶν πού συμβαίνουν στή γῆ ἐδῶ καί μερικούς αἰῶνες.

Ἡ φαιά ἄρκτος εἴτε θά ἐξολοθρευτεῖ εἴτε θά ἐξακολουθήσει νά ὑπάρχει σέ μικρούς ἀριθμούς, μέσα σέ προστατευμένους φυσικούς δρυμούς. Ὁ ἄρουραῖος ἔχει πῶς καλές προοπτικές διάρκειας, ἐφόσον, τουλάχιστο μέχρι σήμερα, τό εἶδος αὐτό ἔχει ἐπιδείξει ἀξιοσημεῖωτη κατάσταση προσαρμογῆς καί προσαρμοστικότητας. Ὅμως ὁ ἄνθρωπος μπορεῖ νά ἀνακαλύψει ἓνα μέσο τροποποίησης τοῦ περιβάλλοντος τοῦ ἄρουραίου, τό ὁποῖο νά ὑπερβαίνει τά ὄρια ἀνοχῆς τοῦ εἶδους. Πράγματι, ἓνα φάρμακο, πού ὀνομάζεται McN-1025, εἶναι πολύ τοξικό γιά τοὺς ἄρουραίους χωρίς νά ἐπηρεάζει τά ἄλλα θηλαστικά (Roszkowski, Roos καί Mohrbacher, 1964). Τό ἀνθρώπινο εἶδος ἔχει μεγαλύτερη πιθανότητα ἀντοχῆς

στό χρόνο από τή φαιά ἄρκτο καί τόν ἄρουραϊο. Ἡ πρόβλεψη ὅμως αὐτή ἔχει ἄγνωστο περιθώριο ἀβεβαιότητας· ἡ ἐμφάνιση ἑνός ἰοῦ ὁ ὁποῖος θά εἶναι δύσκολο νά ἐλεγχθεῖ, καί ὁ ὁποῖος μπορεῖ νά καταστρέψει τό εἶδος, δέν μπορεῖ νά ἀποκλειστεῖ ὡς δυνατότητα· ἡ ἀκόμη τό ὅτι τό εἶδος μας θά αὐτοκτονήσει μέ ἕναν ἀτομικό πόλεμο, μέ τή δημογραφική ἔκρηξη ἢ ἀπό παρόμοια παραφροσύνη.

Αὐτό πού ἐξασφαλίζει τή μελλοντική ὑπαρξη ἀπογόνων μιᾶς ἐξελικτικῆς μονάδας, ἡ ἀντοχή της στό χρόνο (*durability*), εἶναι μιά σημαντική παράμετρος ἡ ὁποία ὅμως δέν μπορεῖ νά μετρηθεῖ μέ ἀκρίβεια. Ὅσον ἀφορᾷ ὅμως τήν προοδευτική ἐξέλιξη, ἡ παράμετρος αὐτή δέν ἐξαντλεῖ τό θέμα. Πολλοί μικροοργανισμοί καί ἰοί, σχετικά «ὑποδεέστεροι» καί «πρωτόγονοι», ἐξακολουθοῦν νά ἐπιζοῦν καί μάλιστα ἀκμάζουν. Ὅρισμένοι ἀπό αὐτούς εἶναι προϊόντα μιᾶς ὀπισθοδρομικῆς ἐξέλιξης, δηλαδή ἀπόγονοι πιά προηγμένων, λιγότερο πρωτόγονων προγόνων. Πῶς θά μποροῦσε κανεῖς μέ παρόμοια κριτήρια νά ἀποτιμήσει τήν ἀρχέγονη ζωή πάνω στή γῆ; Ἡ ἀρχέγονη ζωή εἶχε τό μεγαλύτερο ἀριθμό καί τή μεγαλύτερη ποικιλία ζωντανῶν ἀπογόνων – καί ὅμως ἦταν ἡ βάση τῆς ἐξελικτικῆς προόδου καί ὄχι τό κορύφωμά της.

Μεταξύ τῶν σύγχρονων συγγραφέων πού προσπάθησαν νά διευκρινίσουν τήν ἔννοια τῆς ἐξελικτικῆς προόδου συγκαταλέγονται οἱ Huxley (1942) καί Rensch (1960). Σύμφωνα μέ τόν Simpson ἀναγνωρίζουν ὅτι «ἡ πρόοδος δέν συνοδεύει πάντα τήν ἐξέλιξη, οὔτε μπορεῖ νά θεωρηθεῖ οὐσιαστικό της χαρακτηριστικό. Σέ ὀρισμένες περιπτώσεις ἡ ἐξέλιξη ἔχει φέρει πρόοδο, ὅμως αὐτό δέν ἀποτελεῖ τήν οὐσία της. Μέσα στά πλαίσια τῆς ἐξελικτικῆς ἱστορίας τῆς ζωῆς δέν ὑπῆρξε μόνο ἕνα ἀλλά πολλά εἶδη προόδου». Ὁ Rensch ἀπαριθμεῖ ἕξι κριτήρια: αὐξηση τῆς πολυπλοκότητας, ὀρθολογική διάρθρωση τῶν δομῶν καί λειτουργιῶν, εἰδική πλεονεκτήματα καί ὀρθολογική διάρθρωση τοῦ κεντρικοῦ νευρικοῦ συστήματος καί τῶν αἰσθητήριων ὀργάνων, αὐξηση τῆς πλαστικότητας τῶν δομῶν καί λειτουργιῶν, ὄχι ἀδιέξοδες βελτιώσεις πού καθιστοῦν δηλαδή δυνατές παραπέρα βελτιώσεις, καί τέλος αὐξηση τῆς ἀνεξαρτησίας ἀπό τό περιβάλλον ἢ ἔλεγχο τοῦ περιβάλλοντος. Ἀπό τά κριτήρια αὐτά τό ἕνα δέν ἀποκλείει βέβαια τό ἄλλο, ὅμως ἡ συνύπαρξη καί τῶν ἕξι δέν εἶναι ἀπαραίτητη γιά νά χαρακτηριστεῖ προοδευτική μιά ἐξελικτική ἀκολουθία ἢ μιά ἐξελικτική ἀλλαγή.

Ἀπό τά ἕξι κριτήρια τοῦ Rensch πρέπει νά τονιστεῖ ιδιαίτερα αὐτό πού ἀφορᾷ τήν ἀνάπτυξη τοῦ νευρικοῦ συστήματος καί τῶν αἰσθητήριων ὀργάνων. Ἡ σημασία του δέν ὀφείλεται (ἢ τουλάχιστο δέν ὀφείλεται μόνο) στό ὅτι ὁ ἄνθρωπος βρίσκεται στήν κορυφή αὐτοῦ τοῦ ιδιαίτερου εἴδους προόδου· ὀφείλεται κυρίως στό ὅτι συνδέεται πολύ στενά μέ τήν ιδιότητα τήν ὁποία τόνισε ὁ Thoday, τήν ἀντοχή στό χρόνο μιᾶς ἐξελικτικῆς μονάδας. Τοῦτο, πάλι σύμφωνα μέ τή διατύπωση τοῦ Simpson

(1949), όφείλεται στον έξής λόγο: «Ή κατεύθυνση τήν όποία ακολουθεί ή πρόοδος είναι ή συλλογή όλο και περισσότερων, όλο και πιο ποικίλων πληροφοριών σχετικά μέ τό συγκεκριμένο περιβάλλον μέσα στο όποιο ζοϋν οι όργανισμοί, καθώς επίσης και ή διαμόρφωση μηχανισμών προσαρμογής σέ συνάρτηση μέ τίς πληροφορίες αυτές. Στα χαμηλότερα επίπεδα, αυτό προϋποθέτει μόνο μία διάχυτη ευαισθησία και μία δυνατότητα αντίδρασης στη σημειοδότηση πού προέρχεται από τό περιβάλλον, και ή όποία θά έπηρέαζε όποιοδήποτε πρωτόπλασμα: σημεία τέτοιας σημειοδότησης είναι όρισμένοι τύποι άκτινοβολιών, ή κίνηση και ή σωματική έπαφή, ή θερμοκρασία και οι χημικές επιδράσεις. Σε ύψηλότερα επίπεδα προϋποθέτει έξαιρετικά πολύπλοκα και έξειδικευμένα αισθητήρια όργανα, και έξίσου ή και περισσότερο πολύπλοκα νευρικά συστήματα και άλλους τέτοιους συντονιστικούς μηχανισμούς».

Ή ζωή αναπαράγει τον έαυτό της μετασχηματίζοντας σέ συστατικά του σώματος τά υλικά τά όποια διαλέγει και αφαιρεί από τό περιβάλλον. Ή άπαρχή της βιολογικής εξέλιξης ήταν ή εμφάνιση συστημάτων πού μπορούσαν νά αυτο-αναπαραχθοϋν, δηλαδή έμβιων όργανισμών. Τό γεγονός αυτό ήταν μία άποφασιστική καμπή στην Ιστορία του σύμπαντος, στην όποία ταιριάζει τό όνομα «έξελικτική ύπέρβαση». Αυτό τό όποιο κατάστησε δυνατή τήν ύπέρβαση αυτή, είναι τό ότι ή άνόργανη εξέλιξη δημιούργησε ευνοϊκές συνθήκες γι' αυτήν σέ έναν τουλάχιστον έλάσσονα πλανήτη του Σύμπαντος. Μετά από μία πορεία δύο περίπου δισεκατομμυρίων έτών, ή βιολογική εξέλιξη έφτασε σέ ένα άλλο σημείο ύπέρβασης, τήν εμφάνιση του άνθρώπου. Στη διάρκεια της πορείας αυτής ή εξέλιξη ήταν πολλές φορές προοδευτική, όχι όμως παντού και πάντα. Οι άνακοπές της εξέλιξης, τά όπισθοδρομικά έπεισόδια, έξηγοϋνται από τον όπορτουνιστικό χαρακτήρα της κύριας ώθησης πού προκαλεί τίς έξελικτικές μεταβολές - της φυσικής έπιλογής. Ή όπισθοδρομική εξέλιξη αύξησε τήν ποικιλία της ζωής πάνω στη γη και δέν παρεμπόδισε τήν προοδευτική εξέλιξη άλλων μορφών ή της ζωής στο σύνολό της. Μολονότι οϋτε σχεδιάστηκε, οϋτε καθοδηγήθηκε ή προκαθορίστηκε (παρά μόνο μέ τήν έννοια πού δίνει ο Laplace στην καθολική ντετερμινιστική αίτιότητα), ή βιολογική εξέλιξη δημιούργησε τον άνθρωπο. Μολονότι όρισμένες από τίς Ικανότητές του ύπάρχουν, σέ ύποτυπώδη μορφή, και σέ άλλα ζώα, ο άνθρωπος είναι τό μοναδικό όν πού μπορεί νά έχει άφηρημένη και συμβολική σκέψη, νά χρησιμοποιεί συμβολική γλώσσα, νά κατασκευάζει εργαλεία και νά τά χρησιμοποιεί, καθώς επίσης νά δημιουργεί παιδεία ή όποία δέν μεταβιβάζεται μέ τούς γόνους αλλά αποκτάται *de novo* σέ κάθε γενιά μέ τήν εκμάθηση και μεταβιβάζεται στην έπόμενη γενιά μέ τήν εκπαίδευση. Τέλος, ο άνθρωπος έχει φτάσει στο σημείο νά έχει αυτοσυνειδησία και συνείδηση του θανάτου· έχει ύπερβεί έτσι τή βιολογική του φύση.

Βιβλιογραφικές αναφορές

- Amadon, D. 1964. The evolution of low reproductive rates in birds. *Evolution*, 18:105-110.
- Andrewartha, H.G., and L.C. Birch. 1954. *The Distribution and Abundance of Animals*. Chicago, Univ. Chicago Press.
- Asimov, I. 1960. *Intelligent Man's Guide to Science*. New York, Basic Books.
- Beardmore, J.A., Th. Dobzhansky, and O. Pavlovsky, 1960. An attempt to compare the fitness of polymorphic and monomorphic experimental populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Heredity*, (London), 14:19-33.
- Beckner, M. 1959. *The Biological Way of Thought*. New York, Columbia Univ. Press.
- Birch, L.C., Th. Dobzhansky, P.O. Elliott, and R.C. Lewontin. 1963. Relative fitness of geographic races of *Drosophila serrata*. *Evolution*, 17:72-83.
- Bock, W.J., and G.V. Wahlert. 1965. Adaptation and the form-function complex. *Evolution*, 19:269-299.
- Bradshaw, A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances Genet.*, 13:115-155.
- Brues, A.M., and G.H. Sacher, eds. 1965. *Aging and Levels of Biological Organization*. Chicago and London, Univ. Chicago Press.
- Cannon, W.B. 1932. *The Wisdom of the Body*. New York, Norton.
- Cody, M.L. 1966. A general theory of clutch size. *Evolution*, 20:174-184.
- Comfort, A. 1956. *The Biology of Senescence*. New York, Holt, Rinehart and Winston, Inc.
- Darwin, C. 1964 (1859). *On the Origin of Species*. (A facsimile of the 1st edition, introduction by Ernst Mayr.) Cambridge, Harvard Univ. Press.
- Dobzhansky, Th. 1956. What is an adaptive trait? *Amer. Naturalist*, 90:337-347.
- . 1962. *Mankind Evolving*. New Haven, Yale Univ. Press.
- . 1964. Biology, molecular and organismic. *Amer. Zool.*, 4:443-452.
- Dobzhansky, Th., and H. Levene. 1955. Development homeostasis in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Genetics*, 40:797-808.
- Dobzhansky, Th., R.C. Lewontin, and O. Pavlovsky. 1964. The capacity for increase in chromosomally polymorphic and monomorphic populations of *Drosophila pseudoobscura*. *Heredity*, (London), 19:597-614.

- Dubos, R. 1965. *Man Adapting*. New Haven, Yale Univ. Press.
- Dunn, L.C. 1956. Analysis of a complex gene in the house mouse. *Sympos. Quant. Biol.*, 21:187-195.
- . 1960. Variations in the transmission ratios of alleles through egg and sperm in *Mus musculus*. *Amer. Naturalist*, 94:385-393.
- Eiseley, L. 1959. Charles Darwin, Edward Blyth, and the theory of natural selection. *Proc. Amer. Philos. Soc.*, 103:94-158.
- Falconer, D.S. 1960. *Introduction to Quantitative Genetics*. New York, Ronald Press.
- Fisher, R.A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford, Clarendon.
- Fosberg, F.R., ed. 1963. *Man's Place in the Island Ecosystems*. Honolulu, Bishop Museum Press.
- Grant, V. 1963. *The Origin of Adaptations*. New York, Columbia Univ. Press.
- Greene, M. 1958. Two evolutionary theories. *Brit. J. Philos. Sci.*, 9:110-127, 185-193.
- . 1961. Statistics and selection. *Brit. J. Philos. Sci.*, 12:25-42.
- Goudge, Th. A. 1961. *The Ascent of Life*. London, Allen and Unwin.
- Hardy, G.H. 1908. Mendelian proportions in a mixed population. *Science*, 28:49-50.
- Huxley, J.S. 1942. *Evolution, the Modern Synthesis*. New York, Harper and Row.
- Lack, D. 1954. The evolution of reproductive rates. In Huxley, J.S., A.C. Hardy, and E.B. Ford, eds., *Evolution as a Process*. London, Allen and Unwin.
- Lerner, I.M. 1958. *The Genetic Basis of Selection*. New York, John Wiley and Sons.
- Levins, R. 1962. Theory of fitness in a heterogeneous environment. I. The fitness set and adaptive function. *Amer. Naturalist*, 96:361-373.
- . 1963. Developmental flexibility and niche selection. *Amer. Naturalist*, 97:75-90.
- . 1964. The theory of fitness in a heterogeneous environment. IV. The adaptive significance of gene flow. *Evolution*, 18:635-638.
- Lewontin, R.C. 1961. Evolution and the theory of games. *J. Theor. Biol.*, 1:382-403.
- , and L.C. Dunn. 1960. The evolutionary dynamics of a polymorphism in the house mouse. *Genetics*, 45:705-722.
- Lotka, A.J. 1925. *Elements of Physical Biology*. Baltimore, Williams and Wilkins.
- Manier, E. 1965. Genetics and the philosophy of biology. *Proc. Amer.*

- Catholic Philos. Ass., 124-133.
- Mayr, E. 1963. *Animal Species and Evolution*. Cambridge, Harvard Univ. Press.
- Muller, H.J. 1950. Our load of mutations. *Amer. J. Hum. Genet.*, 2:111-176.
- Nagel, E. 1961. *The Structure of Science*. New York, Harcourt, Brace.
- Ohba, S. 1967. Chromosomal polymorphism and capacity for increase under near optimal conditions. *Heredity*, (London), 22:169-186.
- Rensch, B. 1960. *Evolution Above the Species Level*. New York, Columbia Univ. Press.
- Robinson, J.T. 1967. Variation and the taxonomy of early hominids. In Dobzhansky, Th., M.K. Hecht, and Wm. C. Steere, eds., *Evolutionary Biol.*, vol. 1, pp. 69-100, New York, Appleton - Century - Crofts.
- Roszkowski, A.P., G.I. Poos, and R.J. Mohrbacher. 1964. Selective rat toxicant. *Science*, 144:412-413.
- Schmalhausen, I.I. 1949. *Factors of Evolution*. Philadelphia, Blakiston.
- Scriven, M. 1959. Explanation and prediction in evolutionary theory. *Science*, 130:477-482.
- Simpson, G.G. 1949. *The Meaning of Evolution*. New Haven, Yale Univ. Press.
- . 1953. *The Major Features of Evolution*. New York, Columbia Univ. Press.
- . 1960. The history of life. In Tax, S., ed., *Evolution after Darwin*, vol. 1, 117-180, Chicago, Univ. Chicago Press.
- . 1964. *This View of Life*. New York, Harcourt, Brace and World.
- Sinnott, E.W. 1953. *The Biology of the Spirit*. New York, Viking.
- . 1963. *The Problem of Organic Form*. New Haven, Yale Univ. Press.
- . 1966. *The Bridge of Life*. New York, Simon and Schuster.
- Slobodkin, L.B. 1964. The strategy of evolution. *Amer. Sci.*, 52:342-357.
- Smart, J.C. 1963. Physics and biology. In *Philosophy and Scientific Realism*. New York, Humanities Press.
- Stebbins, G.L. 1966. *Processes of Organic Evolution*. Englewood Cliffs, N.J., Prentice-Hall.
- Teilhard de Chardin, P. 1959. *The Phenomenon of Man*. New York, Harper.
- Thoday, J.M. 1953. Components of fitness. *Sympos. Soc Exp. Biol.*, 7:96-113.
- . 1958. Natural selection and biological progress. In Barnett, S.A. ed., *A Century of Darwin*, London, Heinemann.
- . 1959. Effects of disruptive selection. I. Genetic flexibility. *Heredity*, (London), 13:187-203.

- , 1965. Effects of selection for genetic diversity. In Goerts, S.J., ed., *Genetics Today*, vol. 3, 533-540, Oxford, Pergamon Press.
- , J.B. Gibson, and S.G. Spickett. 1963. Regular responses to selection. *Genet. Res.*, 5:1-19.
- Wallace, B. 1948. Studies on «sex-ratio» in *Drosophila pseudoobscura*. *Evolution*, 2:189-217.
- ., and Th Dobzhansky. 1953. The genetics of homeostasis in *Drosophila*. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 39:162-171.
- ., and A.M. SRB. 1964. *Adaptation*. Englewood Cliffs, N.J., Prentice-Hall.
- Weaver, W. 1964. Scientific explanation. *Science*, 143:1297-1300.
- Weinberg, W. 1908. Über den Nachweis der Vererbung bei Menschen. *Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg*, 64:368-392.
- Williams, G.C. 1966. *Adaptation and Natural Selection*. Princeton, N.J., Princeton Univ. Press.
- Zimmerman, E.C. 1948. *Insects of Hawaii*. Honolulu, Univ. Hawaii Press.