

צורות החשיבה הדרוויניות (נספח ל"דרווין ודרוויניזם")

אהוד לס. יוני 2020. לא לציטוט.

לחשיבה הדרווינית שלושה מרכיבים מרכזיים: חשיבה על עצים אבולוציוניים; חשיבה אוכלוסייתית; וחשיבה היסטורית. להלן דיון בצורות החשיבה הדרוויניות הללו. התיאור כאן אינו היסטורי בעיקרו, אלא מנסה לחלץ מאפיינים מרכזיים בחשיבה האבולוציונית הדרווינית, שחלקם התפתחו לפני דרווין וחלקם התגבשו מאוחר יותר. חלק מהמאפיינים שיוצגו היו בעלי תפקיד חשוב בפיתוח התיאוריה על ידי דרווין עצמו, באופן גלוי או סמוי.

חשיבה על עצים

במוקד החשיבה הדרווינית עומד עץ החיים. תפיסה הזמן, ומיקומו לאורך ציר הזמן הטבעי אינה של שרשרת התפתחות לאורך ציר מרכזי של התפתחות, התפיסה היא של עץ חיים מתפצל שאין בו ציר התפתחות מרכזי. תפיסת הזמן הדרווינית מערערת, בהקשר הביולוגי אך לבסוף גם מעבר לו, על שני המרכיבים של התפיסה המסורתית: קיומו של ציר התפתחות יחיד, והיותו מאופיין במגמה קבועה של שינוי או התפתחות לאורך זמן. כתוצאה מכך, חשיבה על עצים (tree thinking) היא אחת מצורות החשיבה או ההיקש האופייניות לחשיבה אבולוציונית דרווינית. היא מבוססת על הסקת מסקנות על בסיס קשרי המשפחה בין מינים שונים, שמיוצגים כעץ פילוגנטי, ועומדת בבסיס השיטה ההשוואתית.

תכונות שהדמיון ביניהן נובע מקשר המשפחה בין המינים המשווים נקראות הומוולוגיות ותכונות שהדמיון ביניהן נובע מסיבות אחרות, כגון פונקציה דומה, נקראות תכונות אנלוגיות. כך למשל, הדמיון בין הגפיים של כל היונקים הוא הומוולוגיה, בעוד שהדמיון בין הכנפיים של ציפורים ושל חרקים הוא אנלוגיה. זאת משום שלאב המשותף (common ancestor) של הציפורים והחרקים לא היו כנפיים – כנפיים התפתחו אבולוציונית בנפרד בשתי השושלות (במילים אחרות: אם נלך אחורה בעץ עד למוצא המשותף של חרקים וציפורים, לא נמצא מין בעל כנפיים), והדמיון ביניהן נובע מהאילוצים הפיזיקליים על מנת לאפשר תעופה ולא ממוצא משותף. דוגמה נוספת: העין של דג הומוולוגית לעין של פרה אך לא לעין של דיונון. מושג ההומוולוגיה כה מרכזי שנאמר עליו שהוא הבסיס לכל השוואה בעלת ערך בביולוגיה.

המושג הומוולוגיה קודם לדרווין, ואינו במקורו מושג אבולוציוני. המושג מגיע מהמחקר באנטומיה השוואתית, ומתייחס למבנים אנטומיים שמקורם בתבנית התפתחותית אחת. הומוולוגיה נקבעת ללא ההתייחסות לצורה ולתפקיד (פונקציה), אלא אך ורק תוך התייחסות למיקום יחסי (למשל, של עצמות), מבנה, וחיבורים לעצבים וכלי דם. התפיסה האידאליסטית, לפיה מינים שונים בנויים בהתאם לתבניות או ארכיטיפים שונים, עמדה בבסיסה של גישה א-היסטורית למה שהיום מכונה הומוולוגיה. מינים שונים שמבוססים על אותה תבנית, מציגים מבנים שהם הומוולוגים. לאחר דרווין,

במיוחד בעבודה של הזאולוג הגרמני ארנסט הקל, עובר המושג הומולוגיה היסטוריוזיה והופך להיות מושג המתאר סוג של קשר הסטורי בין תכונות, המשמש בהסברים אבולוציוניים. כך, חשיבה על עצים היא סוג מסויים, או מקרה פרטי, של חשיבה היסטורית. דרווין (1877, עמ' 233) כתב:

homology clears away the mist from such terms as the scheme of nature, ideal types, archetypal patterns or ideas, &c.

אם מזהים, דהיינו משחזרים, את עץ החיים בעזרת הומולוגיות (כלומר עושים שימוש בתכונות הומולוגיות בין מינים על מנת לזהות קשרי משפחה, שמשקפים את הקשרים ההסטוריים), הרי שזיהוי או מציאת תכונות הומולוגיות דרושה לבניית העץ. מצד שני, ההגדרה של הומולוגיה היא ביחס לעץ הפילוגנטי. לכאורה, יש כאן מעגל שוטה. שימוש בהגדרה א-היסטורית של הומולוגיה יכול להיות נקודת התחלה, אך העץ וההומולוגיות מתקפים האחד את השני. אין בכך כשל לוגי.

כאמור, העץ הדרוויני הוא סוג של תיאור היסטורי, ואינו עץ טקסונומי (מיון לסוגי ותתי סוגים). עם זאת, חלק מההיקשים הנעשים ביחס לעץ או בעזרתו הם מקרים פרטיים של היקשים אותם ניתן לעשות, בהבדלים המתבקשים, על גבי עצים טקסונומיים. למשל, לצפות שתכונה של הורה תשתקף בתכונות של כל הצאצאים (צורת היקש המכונה taxonomic inheritance); לשער שאם תכונה קיימת אצל צאצאים של הורה משותף, היה תשתקף גם אצל צאצאים נוספים של אותו הורה (category based induction), אך בסבירות הולכת וקטנה ככל שקשר המשפחה רחוק יותר (מקרה המכונה weak inductive inference). ישנן ראיות שצורת חשיבה טקסונומית-מיונית, כלומר חשיבה על עצי מיון, היא יכולת קוגניטיבית בסיסית אצל בני אדם, ומצויה בכל התרבויות, ועומדת בבסיס תפיסה הטבע היומיומית (folk biology).

קריאה נוספת

Ereshefsky, Marc. 2012. "Homology Thinking." *Biology & Philosophy* 27 (3): 381–400.

<https://doi.org/10.1007/s10539-012-9313-7>.

Gregory, T. Ryan. 2008. "Understanding Evolutionary Trees." *Evolution: Education and Outreach* 1 (2): 121–37.

<https://doi.org/10.1007/s12052-008-0035-x>.

Hall, Brian K. 2003. "Descent with Modification: The Unity Underlying Homology and Homoplasy as Seen through an Analysis of Development and Evolution." *Biological Reviews* 78 (3): 409–33. <https://doi.org/10.1017/S1464793102006097>.

Sober, E. 2009. "Did Darwin Write the Origin Backwards?" *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106 (Supplement_1): 10048–55.

<https://doi.org/10.1073/pnas.0901109106>.

Wagner, Günter P. 1989. "The Biological Homology Concept." *Annual Review of Ecology and Systematics* 20 (1): 51–69.

חשיבה אוכלוסייתית

ברירה טבעית אינה תהליך השתנות של פרט או שושלת, כפי שתיאר למרק, אלא תחרות בתוך אוכלוסייה של פרטים מאותו המין (זהו **מאבק הקיום** עליו מדבר דרווין). עובדת ה**וריאציה** נמצאת בבסיסה של הברירה הטבעית. קשרים רציפים בין מינים, והדגש על כך שבתוך כל מין של ייצורים חיים קיימת שונות רבה, חידד את הקשיים בתפיסה מהותנית (אסנציאליסטית) של מין ביולוגי, תפיסה לפיה יש קווי אפיון קבועים המאפיינים כל מין, ובאופן כללי יותר ערער על חשיבה טיפולוגית (סיווגית) או אסנציאליסטית (מהותנית), לפיה יש גבולות חדים בין מינים המשקפים את המאפיינים השונים של כל מין.

ניתן להבחין בין שני סוגים או סגנונות של חשיבה אוכלוסייתית. זו הרואה את האוכלוסייה כאוסף של פרטים, ובאה להסביר תופעות או שינויים באוכלוסייה תוך התייחסות למה שקורה לפרטים (בדומה להסבר של לחץ של גז כתוצאה של התנגשות של מולקולות גז בדפנות של מיכל), וזו המתתייחסת למאפיינים של האוכלוסייה, ולא של הפרטים בנפרד, כדי להסביר תופעות או שינויים באוכלוסייה (בדומה לקשר שיש בין לחץ וטמפרטורה של גז – שתייהן תכונות 'אוכלוסייתיות' -- כפי שמיוצג במשוואת בולצמן: $PV=nRT$). במידה רבה ניתן לראות את האבחנה הזו כמתארת שתי דרכים שבהן חשיבה אוכלוסייתית יכולה לבוא לידי ביטוי, ולא כשני סוגים נפרדים של חשיבה אוכלוסייתית. בחשיבה אוכלוסייתית דרווינית, בשונה מבדוגמאות מהפיסיקה, האוכלוסייה מורכבת מפרטים השונים זה מזה (היא ה**טרונגנית**).

במוקד של חשיבה אוכלוסייתית מודרנית עומדת התייחסות לתכונה באוכלוסייה **כהתפלגות סטטיסטית** של ערכי התכונה באוכלוסייה כולה. במילים אחרות: התפלגות של השכיחות באוכלוסייה של כל ערך אפשרי של התכונה (למשל מה השכיחות של ערכים שונים של הגובה של הפרטים). ההתפלגות היא לרוב מעין עקומת פעמון (התפלגות נורמלית). האוכלוסייה, אם כן, היא התפלגות סטטיסטית, והשינוי האבולוציוני מתואר כשינויים בהתפלגות לאורך הזמן. צורת הסתכלות כזו התפתחה לאחר דרווין, ולאור התפתחויות בסטטיסטיקה שהושפעו רבות מחשיבה על אבולוציה. עם זאת, המחשבה על הבדלים בין אוכלוסיות על ידי בדיקת ההבדלים בהתפלגות של התכונות בהן (או, על מנת לפשט, השוואת הממוצע של התכונה בקבוצות שונות) קדם לדיון הדרוויני והגיע מהנסיון לנתח ולחקור קבוצות של בני אדם. רעיון זה פותח על ידי הסטטיסטיקן הבלגי אדולף קטלה (Quetelet). בספר מ 1835 בחן קטלה את ההתפלגות של מגוון תכונות בקבוצות שונות של אנשים, ופיתח את המושג "האדם הממוצע" כדי לאפיין את ההבדל בין האוכלוסיות שונות. את ההבדל בממוצע ראה קטלה כהבדל אמיתי, בעולם, בין האוכלוסיות, לא כסיכום סטטיסטי של הבדלים (מקריים ברובם) בין הפרטים. במובן זה, ההתפלגות אצל קטלה משקפת מתח שמצוי בליבה של

החשיבה האוכלוסייתית (מתח שבאופן חלקי אפשר לתאר אותו כמתח בין נומינליזם או פוזיטיביזם ובין ריאליזם ביחס להתפלגות).

חשיבה אוכלוסייתית, והתייחסות לאוכלוסיה כהתפלגות הערכים של תכונה, עוזרת להבהיר שברירה טבעית אינה אך ורק מנגנון של שינוי אבולוציוני. יציבות, או העדר שינוי, גם הם דורשים הסבר שכן וריאציה תיווצר שוב ושוב (למשל כתוצאה ממוטציות או מרבייה זוויגית). העדר שינוי באוכלוסיה מעיד על כך שהברירה הטבעית פועלת נגד השינויים שנוצרים וכך שומרת על שהתפלגות התכונות באוכלוסיה לא תשתנה. למצב כזה קוראים **סלציה מייצבת** (stabilizing selection). תופעה נוספת שהחשיבה האוכלוסייתית עוזרת להציף היא מקרים בהם הערך או התועלת שיש לתכונה תלוי בשכיחות שלה (או של תכונות אחרות) באוכלוסיה. כך למשל תכונה יכולה לתת יתרון למחזיקים בה כאשר היא נדירה באוכלוסיה, ולהפוך להיות פחות מועילה או אפילו מזיקה כאשר השכיחות שלה עולה. דוגמה לכך היא צבעי הסוואה: אם רק לחלק מהפרטים יש צבעי הסוואה הם יהיו בעלי ערך רב אך אם שכיחותם תעלה מספיק, טורפים ילמדו לזהות אותם. התוצאה של משטר ברירה כזה יכולה להיות לשמור את שכיחות התכונה בערך ביניים, כך שהיא אינה נעלמת אך גם אינה משתלטת על האוכלוסיה.

מושג מרכזי בחשיבה האוכלוסייתית המודרנית, כפי שהתפתחה אחרי דרווין, הוא המושג **סחף אבולוציוני**. המושג מתייחס לכך שבאוכלוסיות קטנות ההשפעה של שינויים מקריים בהרכב האוכלוסיה תהיה חזקה יותר מההשפעה של הברירה הטבעית. כך, למשל, באוכלוסיה קטנה תכונות שליליות יכולות להשתלט על האוכלוסיה משום שבמקרה בעלי התכונות הטובות יותר לא יביאו צאצאים (למשל כתוצאה מתאונה). הניתוח המתמטי מאפשר להראות כיצד **גודל האוכלוסיה** (מספר הפרטים בה) קובע עד כמה חזקה צריכה להיות הברירה הטבעית כדי להתגבר על הסחף (במילים אחרות, כמה גדולים צריכים להיות ההבדלים בין הפרטים בהתחשב בגודל האוכלוסיה). הניתוח המתמטי אף מראה שהתוצאות של ברירה טבעית יהיו שונות כאשר מספר הפרטים באוכלוסיה הוא במגמת עליה (האוכלוסיה גדלה) או במגמת ירידה (האוכלוסיה קטנה).

אחד הויכוחים המכוננים במאה ה-20 ביחס להסבר האבולוציוני עסק במקורן של אדפטציות מורכבות. לפי הסבר אחד, שבו החזיק רונלד פיישר, ברירה טבעית בתוך אוכלוסיה גדולה מספיק, מביאה לשיפור הולך ועולה של התכונה. לעומתו סוול רייט הציע מודל לפי ברירה טבעית פועלת בקבוצות קטנות, שבהן גם לסחף יש תפקיד משמעותי, והגירה בין הקבוצות הקטנות מאפשרת ליצור קומבינציות מוצלחות של תכונות. הויכוח כולו מושתת על חשיבה אוכלוסייתית ומדגים אותה.

היבט אחרון שנזכיר הוא שחשיבה אוכלוסייתית אינה חייבת להיות מיושמת לאוכלוסיות של אורגניזמים. כך למשל, תחום המחקר המכונה **אבולוציה תרבותית** מושתת על התייחסות למאפיינים תרבותיים (כגון ידע, נורמות חברתיות, גרסאות של שירים וכיוצא ב'), המכונים memes, כאל אוכלוסיות: למשל אוכלוסיית כל הגרסאות של שיר מסוים שקיימות בתרבות מסוימת. המחקר עוסק בגורמים השונים המשפיעים על השינוי בשכיחות של יחידות תרבות כאלה לאורך זמן.

- Ariew, André. 2008. "Population Thinking." *The Oxford Handbook of Philosophy of Biology*, July. <https://doi.org/10.1093/oxfordhb/9780195182057.003.0004>.
- Beatty, John. 1987. "Dobzhansky and Drift: Facts, Values, and Chance in Evolutionary Biology." In: *The Probabilistic Revolution 2*: 271–311.
- . 1994. "Dobzhansky and the Biology of Democracy: The Moral and Political Significance of Genetic Variation." *The Evolution of Theodosius Dobzhansky*. Princeton University Press, Princeton, 195–218.
- Goodnight, Charles J, and Michael J Wade. 2000. "The Ongoing Synthesis: A Reply to Coyne, Barton, and Turelli." *Evolution* 54 (1): 317–24. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2000.tb00034.x>.
- Hacking, Ian. 1990. *The Taming of Chance*. Cambridge University Press.
- Mayr, Ernst. 1994. [1959] "Typological versus Population Thinking." In: E. Sober (ed.), *Conceptual Issues in Evolutionary Biology*, 157–60.
- Sperber, Dan. 2017. Population Thinking. <https://www.edge.org/response-detail/27029>

חשיבה היסטורית

הן החשיבה על עצים והן החשיבה האוכלוסייתית הן דרכים או כלים שבהם החשיבה הדרווינית משתמשת על מנת להבין שינויים אבולוציוניים. במלים אחרות, הן היבטים של החשיבה ההיסטורית הדרווינית. עם זאת, ניתן להשתמש במרכיבים של החשיבה האוכלוסייתית ואף של החשיבה על עצים גם באופן עצמאי. בבסיס החשיבה הדרווינית עומדת ההכרה בשינוי (בניגוד לתמונת עולם סטטית או תמונה של שיווי משקל), והצורך להסביר את השינוי, ובאמצעות הבנת המנגנונים שיצרו את השינוי להסביר את המצב הנוכחי. זוהי חשיבה היסטורית. זאת בשעה שהשינוי אינו טלאולוגי, או בעל מגמת התפתחות או התקדמות אוניברסלית וחיצונית, עמדה שניתן לכנותה הכרח הסטורי, ושעמדה למשל בבסיס של האמונה בקידמה (פרוגרס). החשיבה הדרווינית משקפת פן של התפתחות החשיבה ההיסטורית לאורך המאה ה-19. תוצאה מרכזית של התפתחות החשיבה ההיסטורית היה הפיכת מדעי האדם והחברה לשדות שהמאפיין אותם ומבחין בינם ובין מדעי הטבע הוא שהתופעות בהן דורשות הסבר היסטורי. בכך תחומים אלה הם בעלי דמיון למחקר האבולוציוני.

בבסיסו הסבר היסטורי הוא הסבר המתאר את השלבים שהביאו ממצב התחלתי כלשהו למצב אחר, תוך התייחסות לגורמים השונים שהשפיעו בכל שלב לאורך הדרך. ההסבר מתמקד בזיהוי השלבים והתנאים שהשפיעו בכל שלב ושלב (למשל, תנאי הסביבה השונים). לרוב ההסבר עוסק בשינויים של דבר מה: למשל שינויים בפיסת עץ עד הפיכתה לכף. במקרה האבולוציוני לרוב מדובר על שינויים

במין ביולוגי כלשהו, ובאופן מדויק שינויים בהרכב של אוכלוסיה. הסבר היסטורי כזה שונה מסוג הסבר אחר הנפוץ במדע והוא ההסבר של תופעות על ידי כך שמראים כיצד הן נובעות מחוקי טבע אוניברסליים ובלתי משתנים (למשל: הסקת צורת המסלול של כוכבי לכת בעזרת כוח הכבידה הניוטוני בצירוף תנאי התחלה מסוימים). סוג נוסף של הסבר שראוי להבחין בינו ובין הסבר היסטורי הוא הסבר מן הסוג הבא: לא משנה מה תהיה נקודת ההתחלה, התוצאה תהיה תוצאה מסוימת אחת כלשהי. למשל: לא משנה לאיזה כיוון וכמה חלש נדחוף גולה העומדת בפסגה של קערה הפוכה: הגולה תתגלגל למטה. הסבר מן הסוג הזה לא דורש התייחסות לשלבי הביניים (מסלול הנפילה של הגולה). בצורה זאת הסברים המבוססים על שיווי משקל או נקודות יציבות בדינמיקה של מערכת (אטרקטורים) הם א-היסטוריים; זאת למרות שכמו הסברים היסטוריים הם עוסקים בשינויים המתרחשים במסגרת תהליכים דינאמיים.

חוקר האבולוציה סטיבן גיי גולד הדגיש את החשיבות של הסביבה ושל הוריאציה האקראית שבבסיס הברירה הטבעית, בקובעו שאם התהליך האבולוציוני היה מתרחש מאותם תנאי התחלה פעם נוספת, התוצאות היו שונות מהתוצאות אותן אנו רואים בפועל. אי אפשר, לטענתו, "להריץ מחדש את סרט החיים" ולקבל שוב את אותה תוצאה. על אף שפרשנות זו של התפיסה הדרוויינית נתונה במחלוקת תיאורטית ואמפירית, היא מביאה לידי ביטוי את **הקונטינגנטיות ההיסטורית** שהדרוויניזם יותר מכל עמדה אחרת העמיד כאלטרנטיבה להכרח היסטורי. אחד הגורמים לקונטינגנטיות כזו (ותוצאה שלה) הוא **path dependence**: האופציות לשינוי הזמינות בכל שלב, והתועלת שלהן, מעוצבות על ידי אירועים שקרו בעבר. כך, למרות שהעבר אינו פועל בהווה, ההשפעה שלו ממשיכה. אם יש path dependence הרי שיש צורך בהסבר היסטורי, שכן הסבר המתייחס רק לתנאים הנוכחיים או לתנאי ההתחלה לא יוכל להסביר באופן מלא את התופעה בה עוסקים.

דרוויין הקדיש חלק ניכר ממוצא המינים על מנת להבהיר את התוצאות של התהליך ההיסטורי שהציע. למשל, הפיזור הגיאוגרפי של מינים שונים הוא תוצאה של (ולכן גם ראייה) להיסטוריית ההתפתחות שלהם (פרק 12 ב'מוצא המינים'). דרוויין מתחיל את הדיון על כך בטענה שלא ניתן להסביר את הדמיון והשוני בין מינים שונים אך ורק על סמך התנאים הפיזיים, למשל תנאי האקלים, במקומות שונים. בהמשך הוא טוען שאין חוקים הקובעים צורת התפתחות מסוימת של מינים, בכיוונים מסוימים (קונטינגנטיות). ומכאן הוא מסיק שכאשר מספר מינים דומים (מאותה משפחה) נמצאים במקומות שונים, רחוקים מאוד זה מזה, המסקנה היא שיש להם אותו מקור, או במילים אחרות שיש להם מוצא משותף מאב קדמון. הפיזור הגיאוגרפי משקף היווצרות במרכז מסוים, ונדידה ממנו. הסבר היסטורי הוא הכרחי על מנת להגיע למסקנות האלה. ההסבר הזה גם מדגים כיצד קונטינגנטיות אינה רק מסקנה, או טענה כללית על העולם, אלא משמשת בבניה של טיעונים אבולוציוניים. על בסיס הניתוח הזה עבר דרוויין לדיון בדפוסי ההתפזרות (נדידה) של מינים, למשל כאשר הרוח מעיפה זרעים או כאשר זרעים צפים על פני המים בים. לאחר הדיון הזה דרוויין חזר והסיק מסקנות כלליות המבוססות על ההסבר ההיסטורי שנתן: למשל, שבאיזורים בעלי דמיון אקלימי, מינים דומים יכולים בכל זאת להיות שונים באופן ניכר אחד מהשני, ושמידת השוני קשורה לשאלה כמה זמן עבר מאז שכל אחד מהאיזורים יושב על ידי פרטים מהמין ממנו התפצלו.

ההסטוריות של ההסבר שמציע דרווין משמשת אותו כדי להתמודד עם תופעות שקשה להסביר. דוגמאות מגוונות לכך ניתן למצוא בפרקים 6-7 ב'מוצא המינים' העוסקים באתגרים לתיאוריה שמציע דרווין, ומדגימים כיצד התיאוריה על שינוי אבולוציוני במינים, שקדמה לדרוויין, מתגבשת לתיאוריה העושה שימוש עשיר ועמוק במשאבים שנותן ההיסטוריה. להלן דוגמאות ספורות. דרווין מתחיל את הדיון בקשיים שעומדים בפני התיאוריה האבולוציונית בשאלה מדוע, אם יש כל הזמן שינויים, ומינים הם תוצאה של השתנות הדרגתית, לא מוצאים בטבע צורות ביניים (למשל ג'ירף עם צוואר באורך בינוני). התשובה שדרוויין מציע: היות שהברירה הטבעית תשמור רק על התכונות הטובות ביותר הקיימות באוכלוסיה, הרי שצורות הביניים (של הורים או אחאים), ייכחדו כתוצאה ממאבק הקיום ולכן אנו לא רואים צורות ביניים. דוגמה לצורת מחשבה היסטורית דומה ניתן למצוא גם בדיון של דרווין על אבולוציה של האדם. בספרו על מוצא האדם נתן דרווין פומבי להשערה בדבר השמדתם של גזעים אנושיים 'פראיים' על ידי הגזעים בעלי התרבות הגבוהה יותר.¹ דרווין סבר שקופי האדם יעלמו גם הם ככל הנראה. התוצאה תהיה שהפער בין האדם לבעלי החיים הקרובים לו ביותר יראה כעת עוד יותר רחב: במקום הפער בין שחורים או ילידים אוסטרליים והגורילה, יהיה כעת פער גדול יותר, כמו בין האדם הלבן וקוף אדם נחות יותר, כמו הבבון.² מהלכים אלה מדגימים שצורת ההסבר ההיסטורית של דרווין אינה מסתכמת בלהציג את ההתפתחות של תכונה זו או אחרת על ידי הצגת שרשרת של שלבים (גנאולוגיה). ההיסטוריה אינה ציר אחד של שלבים הבאים זה אחר זה. הזמן ממשיך לתקתק עבור המינים הקיימים גם לאחר שנוצר מין או וריאנט חדש (עמדנו על נקודה מהותית זו בתפיסת הזמן האבולוציונית בדיון על חשיבה על עצים). בפרט, בהסבר האבולוציוני מאתרים אב-משותף של מינים, ובמוצאם ממין זה, ולא בשחזור של שרשרת שלבים לא מתפצלת (אנגנזה): השימפנזה, למשל, אין אב קדמון של בני אדם (Homo sapiens), אלא מוצאם ממין קדום שממנו התפתח גם האדם; היתה לשימפנזים אבולוציה גם לאחר הפיצול.

דרוויין מדגיש גם חשיבותם של מקרים בהם איבר נוצר לשימוש מסוים, אך אחר כך מוסב לצורך שימוש אחר (למשל, בלוטת הציפה של דגים, שהופכת לריאות שהן איבר נשימה). מקרים אלה מראים דרך אפשרית להגיע לאיבר בעל תפקיד מסוים, מבלי שיש שלבי ביניים של איברים המבצעים את אותה פעולה (במקרה הזה, נשימה) באופן חלקי, ההולך ומשתפר עם הזמן. גם כאן, ההסבר ההיסטורי הדרוויני שונה מגינאולוגיה של התכונה (אין "איבר נשימה" בחלק גדול מההיסטוריה שההסבר מתייחס אליה). מקרה זה מכונה בספרות האבולוציונית פְּרָה-אדפְּטצִיָה או אקספְּטצִיָה. אפשרות נוספת שדרוויין מדבר עליה הוא שלאורגניזם יש יותר מדרך אחת להשיג מטרה מסוימת, ובהמשך חלק מהדרכים נעלמות או עוברות שינויים כך שיוכלו לשרת מטרות אחרות. דוגמה שהוא מתאר היא צמחים מטפסים, בהם ניתן למצוא שלוש שיטות טיפוס: התפתחות סיפרלית סביב משהו, הצמדות לתמיכה כלשהי באמצעות קונוקנות, או שליחה של שורשונים דרך האוויר. למרות שישנם מקרים

¹ "At some future period, not very distant as measured by centuries the civilised races of man will almost certainly exterminate and replace throughout the world the savage races." Darwin, Descent, vol. 1, p. 201.

² שם, שם.

בהם צמח משתמש ביותר משיטה אחת, בדרך כלל כל קבוצה של צמחים משתמשת רק בשיטה אחת. דרווין הציע שזו תוצאה של תהליך שבו בצמחים שיכלו להשתמש ביותר מאצעי אחד, אחד האמצעים שופר עוד ועוד והפך להיות הדרך היחידה שבה הצמח השתמש, כאשר האמצעים האחרים שימשו כתמיכה או גיבוי לאורך תהליך ההתפתחות הזה. לאחר מכן האמצעים שאין בהם צורך יותר יכולים להיעלם או לעבור שינויים שיאפשרו להם לשמש למטרה אחרת של הצמח.

קריאה נוספת

Beatty, John. 2006. "Replaying Life's Tape." *The Journal of Philosophy* 103 (7): 336–62;

Beatty, John, and Eric Desjardins. 2009. "Natural Selection and History." *Biology and Philosophy*.

Blount, Zachary D., Richard E. Lenski, and Jonathan B. Losos. 2018. "Contingency and Determinism in Evolution: Replaying Life's Tape." *Science* 362 (6415): eaam5979.

Darwin, C. R. 1872. *The origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: John Murray. 6th edition. Chapters VI, VII. <http://darwin-online.org.uk>

Gould, Stephen Jay, and Elisabeth S. Vrba. 1982. "Exaptation—a Missing Term in the Science of Form." *Paleobiology* 8 (1): 4–15.

<https://doi.org/10.1017/S0094837300004310>.

Kaiser, Marie I., Oliver R. Scholz, Daniel Plenge, and Andreas Hüttemann, eds. 2014. *Explanation in the Special Sciences: The Case of Biology and History*. Synthese Library. Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-94-007-7563-3>.

Lewontin, Richard C. 1969. "The Bases of Conflict in Biological Explanation." *Journal of the History of Biology* 2 (1): 35–45.

Lloyd, Elisabeth A., and Stephen Jay Gould. 2017. "Exaptation Revisited: Changes Imposed by Evolutionary Psychologists and Behavioral Biologists." *Biological Theory* 12 (1): 50–65. <https://doi.org/10.1007/s13752-016-0258-y>.

Losos, Jonathan B. 2017. *Improbable Destinies: Fate, Chance, and the Future of Evolution*. New York: Riverhead Books.

Szathmary E. 2006. Path dependence and historical contingency in biology. In: Wimmer A., Kossler R. (eds) Understanding change: models, methodologies, and metaphors. Palgrave Macmillan, New York, pp 140–157.

עקרון הגיוון

בשונה מצורות החשיבה עד כה, שמשקפות היבטים מרכזיים של חשיבה אבולוציונית גם היום, עיקרון הגיוון (**Principle of Divergence**) הוא עקרון הסברי שבו השתמש דרווין על מנת להעמיד את התיאוריה שלו. הוא אינו משמש באופן ישיר בחשיבה עכשווית, אך לאור המרכזיות שלו בטיעון הדרוויני מעניין לדון בו.

מוריצאה לעץ: דרווין ראה בעץ החיים תיאור היסטורי של היווצרות מינים חדשים ממינים קיימים כתוצאה מברירה טבעית, וכן היווצרות של קבוצות של מינים בעלי מאפיינים דומים (משפחות, גנוסים) וכן הלאה, לכול אורך העץ. מדוע, אבל, שהתוצאה של ברירה טבעית תהיה סוגים של ייצורים חיים שניתן לסווג אותם בצורה של עץ מיון, כפי שעשו חוקרי טבע לפני דרווין (כמו לינאוס), שמיינו את הייצורים החיים לפי קווי דמיון ולא לפי קשרי משפחה? או, אם לשאול את אותה השאלה בדרך אחרת, מדוע (במיוחד לאור כך שיש שונות מספקת), יש "רווחים" בין מינים שונים, מבלי שקיימות צורות ביניים, ועוד יותר מכך שישנם רווחים גדולים בין משפחות שונות, וכך הלאה ככל שעוברים לסיווגים גדולים יותר ויותר באופן היררכי? התהיה הזו שילבה את שלושת ההיבטים של החשיבה הדרווינית שהזכרנו: עצים (מה מקורו של העץ?), חשיבה אוכלוסייתית (כיצד העץ משתלב עם עובדת הוריאציה והשינוי ההדרגתי?), והחשיבה ההיסטורית (אם נוצרות צורות ביניים, כיצד הן נעלמות כך שהתוצאה היא עץ?). בדיון על חשיבה היסטורית ראינו את הצורה הכללית של הפתרון של דרווין: צורות הביניים, אם יוצרו, ייכחדו עקב מאבק הקיום, משום שיהיו פחות מוצלחות (יעילות) מהצורות האחרות. השאלה, כמובן, היא מדוע כך הדבר, במיוחד ככל שעוברים מהבדלים בין מינים קרובים לדבר על משפחות גדולות יותר ויותר (דרוון סבור שככל שהמשפחות גדולות יותר כך גדולים גם הרווחים ביניהן). הפתרון של דרווין היה עקרון הגיוון: ככל שייצורים יהיו שונים יותר זה מזה, כך יותר מהם יוכלו לחלוק את אותו איזור גיאוגרפי. בטרמינולוגיה עכשווית, לכל ייצור תהיה נישה אקולוגית שונה ולכן הם לא יתחרו זה בזה. דרווין הדגים זאת כך: יותר צאצאים של טורף יוכלו לשרוד אם כתוצאה מברירה טבעית חלקם יהיו מותאמים לצוד בעלי חיים קטנים ואחרים יהיו מותאמים לצוד בעלי חיים גדולים. התוצאה מעיקרון הגיוון היא שהבדלים קטנים ילכו ויגדלו וכך ההבדלים בין הורים לצאצאים ובין הצאצאים לבין עצמם. המוצא המשותף של כל הייצורים החיים בצירוף לעקרון הגיוון הם המקור ל"רווחים" עליהם מושתת עץ החיים הדרוויני.

דרוון הגיע לעיקרון הגיוון תוך שימוש ברעיונות שהגיעו מכלכלה פוליטית, בפרט ברעיון של **חלוקת עבודה**. הרעיון שחלוקת עבודה מאפשרת השגת יעילות כלכלית הוא אבן יסוד בניתוח של אדם סמית' ב"עושר העמים", ומופיע גם אצל צ'רלס באבג' בספרו מ 1832 על מיכון ותיעוש שאותו הכיר דרווין.

הגיוון (divergence) בין המינים מאפשר, לפי דרווין, לנצל ביעילות מקסימלית את המשאבים הטבעיים, כשם שחלוקת עבודה מביאה ליעילות כלכלית. אך דרווין עשה צעד ביניים בין שני הרעיונות הללו, כאשר הוא העמיד את היעילות שבבסיס עקרון הגיוון על היעילות שיש בחלוקת העבודה הפיזיולוגית בין האיברים השונים של האורגניזם, רעיון שאותו הוא הצדיק על ידי הפניה לעבודה של הזאולוג הצרפתי הנרי מילן אדוורדס :

The advantage of diversification in the inhabitants of the same region is, in fact, the same as that of the physiological division of labour in the organs of the same individual body—a subject so well elucidated by Milne Edwards. No physiologist doubts that a stomach by being adapted to digest vegetable matter alone, or flesh alone, draws most nutriment from these substances. So in the general economy of any land, the more widely and perfectly the animals and plants are diversified for different habits of life, so will a greater number of individuals be capable of there supporting themselves. (*Origin of Species*, 1st ed. p. 115)

הטענה הפיזיולוגית היא שהתמחות פונקציונלית של איבר (למשל, קיבה שמשמשת רק לעיכול ולא משמשת גם לנשימה), מביאה לעליה ביעילות. באופן אנלוגי, דיפרנציאציה אקולוגית (התמחות לנישה), שבה כל מין מתמחה בצורת חיים מסוימת, תביא לעליה ביעילות בניצול המשאבים הזמינים בסביבה. היות שדרוין הניח שהטבע תמיד מלא, מינים חדשים יכולים להיווצר רק על ידי כך שיתפסו את מקומם של מינים אחרים, ומשום שמאבק הקיום (התחרות על משאבים) היא עזה יותר ככל שהסוגים דומים זה לזה, מין או סוג חדש ידחוק במרבית המקרים את המינים הדומים לו ביותר, ולבסוף יביא להכחדתם.³

עיקרון הגיוון מאפשר לתת פרדיקציה על התוצאה של התפתחות מינים על ידי ברירה טבעית (כלומר, שיתקבל עץ, כמו שדרוין מתאר ב'מוצא המינים'), וזאת מבלי לנתח את ההתפתחות ההיסטורית הקונטינגנטית של כל מין. זהו דפוס הסבר אהיסטורי, שמבוסס על עיקרון אופטימיזציה: הברירה הטבעית תביא לניצול מקסימלי של משאבי הסביבה. ההצדקה לכך, שאינה דורשת כוח מכוון חיצוני (מהסוג שנמצא בהסברים טלאולוגיים), היא הנטיה של כל מין להתרבות במידה הרבה ביותר האפשרית. ניתן לפרש הנחה זו כהכללה מהתיאור המלתוסי על קצב גידול אוכלוסיה של סדרה הנדסית (המקור ממנו הסיק דרווין את התחרות על משאבים מוגבלים שהיא הבסיס ל**מאבק הקיום**). את רעיון האופטימיזציה ייתכן שדרוין אימץ מהפילוסופיה התועלתנית של ג'רמי בנתס, שהגדירה התנהגות מוסרית כהתנהגות שתביא לאושר המצטבר הגדול ביותר של כל האנשים יחד.

³ קיימת מחלוקת בין הסטוריונים לגבי ההיכרות של דרווין עם אדם סמית' ומידת ההשפעה של הרעיונות שלו עליו. ראו על כך בחומרים לקריאה נוספת.

עיקרון הגיוון, למרות שהוא מוצג כעקרון "לוגי" הכרחי, מבוסס על מספר הנחות אמפיריות על העולם, שהעיקריות שבהן הן: שהגיוון יאפשר ליותר יצורים להתקיים (הנחה הקשורה לניתוח המלתוסי על משאבים מוגבלים); שמאבק הקיום חזק יותר בין ייצורים דומים; ושעקרון המקסימיזציה ישקף את התוצאות של תהליך לוקלי של ההתפתחות של המינים על ידי ברירה טבעית.

קריאה נוספת

Hale, Piers J. 2014. *Political Descent: Malthus, Mutualism, and the Politics of Evolution in Victorian England*. 1 edition. Chicago, London: University of Chicago Press.

Hodge, J., and Radick, G. 2009. Introduction. In: J. Hodge and G. Radick (eds.), *The Cambridge Companion to Darwin*, Cambridge: Cambridge University Press (2009).

Hodge, J. 2009. The notebook programmes and projects of Darwin's London years. In: J. Hodge and G. Radick (eds.), *The Cambridge Companion to Darwin*, Cambridge: Cambridge University Press (2009).

Schweber, Silvan S. 1980. "Darwin and the Political Economists: Divergence of Character." *Journal of the History of Biology* 13 (2): 195–289.
<https://doi.org/10.1007/BF00125744>.