

شکل‌گیری جهان زنده با هم-تکاملی

اتابک روحی امینجان^{۱*} و ربابه لطیف^۲

^۱ همدان، دانشگاه بوعلی سینا، دانشکده علوم پایه، گروه زیست‌شناسی

^۲ سمنان، دانشگاه سمنان، پردیس فرزنانگان

* نویسنده مسئول، پست الکترونیکی: a.roohiaminjan@basu.ac.ir

چکیده

بعد از مه‌بانگ بزرگ و سپس تشکیل کره زمین، شرایط لازم برای پیدایش موجودات زنده بر روی کره زمین فراهم آمد. در طی زمان گونه‌های مختلف موجودات زنده تکامل یافته و روی کره زمین ظاهر شده‌اند. با افزایش تعداد گونه‌ها، برهمکنش‌های بین آنها نیز افزایش یافته است. برهمکنش‌های بین گونه‌ها، سرعت تکامل را افزایش داده و منجر به هم-تکاملی گونه‌های برهمکنش کننده با هم شده است. بخش بسیار زیادی از تکامل مربوط به هم-تکاملی گونه‌ها با یکدیگر است. به تازگی مشخص شده است که هم-تکاملی بسیار فراگیرتر، پویاتر و گسترده‌تر از آن چیزی است که در گذشته تصور می‌شد. چهار نکته اساسی در مورد هم-تکاملی موجودات زنده وجود دارد: موجودات زنده پیچیده برای زنده ماندن و تولیدمثل به برهمکنش‌های متقابل نیاز دارند؛ اکوسیستم‌های غنی از گونه‌ها بر پایه برهمکنش‌های متقابل ساخته شده‌اند؛ هم-تکاملی به شکل‌های مختلف انجام می‌شود و نتایج زیست محیطی متفاوتی را ایجاد می‌کند؛ و برهمکنش‌های بین گونه‌ای به صورت موزاییک‌های جغرافیایی سرنوشت هم-تکاملی را مشخص می‌کند. فعالیت‌های انسانی شامل پاره پاره کردن زیستگاه‌ها، شکار و صید بیش از حد، ترجیح دادن یک گونه به گونه دیگر، وارد کردن گونه‌های غیربومی به اکوسیستم‌های آسیب‌پذیر و ...، اغلب با تغییر ماهیت و شدت برهمکنش‌های بین گونه‌ای، روند هم-تکاملی را مختل می‌کند.

کلیدواژگان: ابرجمعیت، مسابقه تسلیحاتی، موزائیک جغرافیایی هم-تکاملی، هم-تکاملی دوتایی، هم-تکاملی منتشر

مقدمه

هم-تکاملی (coevolution) به تکامل مشترک دو یا چند گونه یا ژنگان^۱ به دلیل برهمکنش بین آنها اشاره دارد. این برهمکنش‌ها شامل رقابت بین گونه‌ای، همبازی و برهمکنش‌های بین «مصرف کنندگان» و «مصرف شوندگان» (شامل روابط شکارچی/طعمه، گیاهخوار/گیاه و انگل/میزبان) و همچنین برهمکنش‌های دیگر مانند تقلید (mimicry) است. هم-تکاملی تأثیرات عمیقی بر گوناگونی موجودات زنده و تکامل ویژگی‌های آنها داشته است (Futuyma, 2009).

هم-تکاملی، فرآیند تکامل متقابل است که بین جفت گونه‌ها یا در میان گروه‌های گونه‌ای هنگام برهمکنش آنها با یکدیگر اتفاق می‌افتد. فعالیت‌های حیاتی هر گونه‌ای که در برهمکنش‌ها شرکت دارد، بر گونه‌های دیگر فشار انتخابی وارد می‌کند. به عنوان مثال، در یک رابطه برهمکنشی شکارچی-طعمه، ظهور طعمه با سرعت فرار بیشتر می‌تواند بر گونه شکارچی فشار انتخابی وارد کند. بنابراین، فقط افراد

بعد از مه‌بانگ بزرگ (Big Bang) در جهان هستی در حدود ۱۳/۷ میلیارد سال پیش، به تدریج ماده از انرژی به وجود آمد. اتم‌ها و مولکول‌های تشکیل شده به تدریج به هم پیوستند و ستاره‌ها و سیاره‌ها را به وجود آوردند. منظومه شمسی که شامل کره زمین می‌باشد در حدود ۴/۵۵ میلیارد سال پیش تشکیل شد. کره زمین در ابتدای پیدایش حالت مذاب داشته است ولی با گذر زمان سرد شده و حالت جامد پیدا کرده است. به تدریج روی کره زمین شرایط لازم برای پیدایش موجودات زنده ایجاد می‌شود. در طی زمان گونه‌های مختلف موجودات زنده تکامل یافته و روی کره زمین ظاهر شده‌اند. با افزایش تعداد گونه‌ها، برهمکنش‌های بین آنها نیز افزایش یافته است. برهمکنش‌های بین گونه‌ها، سرعت تکامل را افزایش داده و منجر به هم-تکاملی گونه‌های برهمکنش کننده با هم شده است. در نهایت هم-تکاملی باعث شکل‌گیری ساختار کنونی حیات روی کره زمین شده است (Broecker, 2012).

¹ genome

چنانچه پاسخ‌های تکاملی دو گونه به یکدیگر تأثیری روی برهمکنش آنها با سایر گونه‌ها نداشته باشد، به چنین تغییراتی هم-تکاملی گونه‌ای (specific coevolution) یا هم-تکاملی دوتایی (pairwise) گفته می‌شود. هم-تکاملی منتشر (diffuse coevolution) یا صنفی (guild coevolution) زمانی اتفاق می‌افتد که تغییر ژنتیکی حداقل در یک گونه روی برهمکنش آن با دو یا چند گونه دیگر تأثیر می‌گذارد. به عنوان مثال، ژنوتیپ‌هایی از خیار که میزان بالای از ماده شیمیایی کوکوربیتاسین را تولید می‌کنند باعث افزایش مقاومت در برابر کنه‌ها و در عین حال باعث جلب بیشتر سوسک‌های خیار می‌شوند؛ این مثال موردی از همبستگی منفی ژنتیکی با مقاومت گیاه در برابر افت است. حمله شپشک‌ها به گیاهان سماق باعث می‌شود که این گیاهان بیشتر در معرض حمله سوسک‌های شاخک‌دراز ساقه‌خوار قرار بگیرند اما هرچه مقاومت در برابر شپشک‌ها بیشتر باشد حمله سوسک‌های شاخک‌دراز نیز کمتر می‌شود (Futuyma, 2009).

هم-تکاملی باعث سازماندهی جوامع زیستی می‌شود. این سازماندهی می‌تواند به روابط بسیار تخصصی در بین گونه‌ها، مانند روابط بین گرده‌افشان‌ها و گیاهان، بین شکارچیان و شکارها، بین انگل‌ها و میزبان‌ها و ... منجر شود. همچنین ممکن است باعث تکامل گونه‌های جدید در مواردی شود که جمعیت‌های یگانه از ابرجمعیت‌های (metapopulations) در حال برهمکنش، برای مدت طولانی جدا باشند (Thompson and Rafferty, 2020).

چگونگی برهمکنش بین گونه‌ها نه تنها به ماهیت ژنتیکی کنونی گونه‌های درگیر بستگی دارد بلکه به جهش‌های جدید، ویژگی‌های جمعیتی هر گونه و ترکیب جامعه در حال برهمکنش نیز بستگی دارد. در شرایط اکولوژیک خاص (مانند برهمکنش‌های خاص شکارچی-شکار یا روابط خاص بین رقیب‌ها برای به دست آوردن یک منبع)، یک برهمکنش ستیزگرانه (antagonistic interaction) می‌تواند برای افزایش ستیز (antagonism) در بین دو گونه تکامل پیدا کند. در فرآیندی شبیه به مسابقه تسلیحاتی (arms race)، گونه‌ها روش‌های دفاع و حمله را به دست می‌آورند. در شرایط اکولوژیک دیگر (مانند برهمکنش‌های خاص انگل-میزبان)، ممکن است ستیز کاهش یابد (Thompson and Rafferty, 2020).

علاوه بر برهمکنش‌های ستیزانه، هم‌تکاملی با وجود

با سرعت دوندگی بالا از جمعیت شکارچی یا افرادی که سازگاری‌هایی را برای گرفتن طعمه با روش‌های دیگر دارند، می‌تواند زنده بمانند و ژن‌های خود را به نسل بعدی منتقل کند (Thompson and Rafferty, 2020). بسیاری از جنبه‌های تکامل، شامل برهمکنش‌های انگل‌ها و میزبان‌ها، شکار و شکارچی، رقابت کنندگان و همیارها، از نوع هم-تکاملی است. گونه‌های برهمکنش‌کننده، انتخاب را بر یکدیگر تحمیل می‌کنند و به طور پیوسته ویژگی‌های یکدیگر و تاریخچه حیات را تغییر می‌دهند. این روند تغییرات تکاملی متقابل که توسط انتخاب طبیعی ایجاد می‌شود، شبکه حیات را شکل داده و در نتیجه جهانی را به وجود آورده است که نه تنها میلیون‌ها گونه را دربر دارد بلکه ده‌ها میلیون برهمکنش بین گونه‌ای را نیز شامل می‌شود. هم‌تکاملی شبکه حیات را شکل می‌دهد (Thompson, 2010).

هم-تکاملی به چندین فرآیند اشاره دارد. یکی از اشکال هم-تکاملی، گونه‌زایی هماهنگ (cospeciation) یا انشعاب هماهنگ گونه‌های برهمکنش‌کننده (مانند میزبان و انگل) است. هر جا این اتفاق افتاده باشد، تبارزایی (phylogeny) مشابه برای کلادهای میزبان و انگل (یا مسیرهای تکاملی) وجود خواهد داشت. گونه‌زایی هماهنگ می‌تواند ناشی از برهمکنش بین گونه‌ها باشد یا ممکن است ناشی از تاریخ مشترک جدایی جغرافیایی باشد، با این فرض که واگرایی و جدایی تولیدمثلی با سرعت مشابهی در هر دو گروه تکامل یابد. همسانی دو تبارزایی نشان دهنده تاریخ طولانی برهمکنش و فرصت سازگاری دوطرفه است. تغییر میزبان (host switching) را می‌توان از الگوهای ناهماهنگ تبارزایی میزبان و همزیست استنباط کرد. گونه‌زایی هماهنگ و تغییر میزبان در حشرات گیاهخوار، باکتری‌های همزیست و انگل‌ها دیده شده است. به عنوان مثال، به نظر می‌رسد که شپش‌های مرتبط با موش‌های کیسه‌دار (gopher) و برخی از پرندگان دریایی تا حد قابل توجهی به صورت هماهنگ با هم، گونه‌زایی کرده‌اند و باکتری‌های درون‌زیست و همیار (Buchnera) تبارزایی هماهنگی با شته‌های میزبان‌شان دارند (Futuyma, 2009).

در اغلب موارد، هم-تکاملی به تغییرات ژنتیکی در ویژگی‌های گونه‌های برهمکنش‌کننده اشاره دارد که به صورت دوطرفه به یکدیگر فشار تکاملی وارد می‌کنند - یعنی سازگاری متقابل نسب به یکدیگر به دست می‌آورند.

آنها به جای ورود به داخل گل، با بریدن سایر قسمت‌های گیاه تقلب می‌کنند (Thompson and Rafferty, 2020).

در موارد دیگر، رفتار یا شکل ظاهری چندین گونه ممکن است برای تقویت محافظت همپارانه آنها همگرا شود (تقلید مولرین Mullerian mimicry). در تقلید مولرین، دو یا چند جاندار نامطبوع یا خطرناک غیرخویشاوند، سیستم‌های هشداردهنده مشابه دارند. به عنوان مثال، چندین گونه از پروانه‌های جنس *Heliconius* که برای شکارچیان خوشمزه نیستند، با ظاهری شبیه به یکدیگر تکامل یافته‌اند (شکل ۲). علاوه بر این، ممکن است یک گونه طوری تکامل پیدا کند که رفتار یا شکل ظاهری گونه دیگر (گونه مدل) را تقلید کند تا از حفاظت‌های گونه مدل بهره‌برداری کند (تقلید باتسین Batesian mimicry). در تقلید باتسین، سیستم هشدار دهنده یک جاندار نامطبوع یا خطرناک (مدل)، توسط یک جاندار بی‌ضرر (مقلد) تقلید می‌شود. مقلد از مزایای حفاظتی مدل برخوردار می‌شود زیرا شکارچیان آن را با مدل اشتباه می‌گیرند. این استراتژی تکاملی برای مارهای غیرسمی سودمند بوده است، نظیر تقلید رنگ در شاه مار قرمز (*Lampropeltis triangulum elapsoides*) غیرسمی از مارهای مرجانی سمی (Thompson and Rafferty, 2020) (شکل ۳).



شکل ۲- تقلید مولرین: پروانه‌ها؛ پروانه‌های *Heliconius* تقلید مولرین را نشان می‌دهند، شکلی از تقلید که در آن یک یا چند گونه سیستم‌های هشدارتی تقریباً مشابهی را نشان می‌دهند. در این مورد، الگوی بال و رنگ آمیزی در بین گونه‌ها بسیار شبیه به نظر می‌رسد (Encyclopedia Britannica, 2022a).

برهمکنش‌های دیگر نیز اتفاق می‌افتد. برهمکنش‌ها یا با خصوصیات درون گروه‌های تشکیل شده از گونه‌های غیرخویشاوند ممکن است همگرا شوند و به گونه‌های مختلف اجازه دهند تا از منابع ارزشمند بهره‌برداری کنند یا از افزایش حفاظت برخوردار می‌شوند. هنگامی که یک برهمکنش بین دو گونه تکامل می‌یابد، دیگر گونه‌های جامعه ممکن است صفاتی شبیه به صفات گونه‌های درگیر در برهمکنش پیدا کنند، که نتیجه آن ورود گونه‌های جدید به برهمکنش خواهد بود. این نوع از همگرایی گونه‌ها به طور معمول در تکامل برهمکنش‌های همپارانه (mutualistic interactions)، شامل روابط بین گرده‌افشان‌ها (مانند زنبورها) و گیاهان و روابط بین مهره‌داران (مانند پرندگان و خفاش‌ها) و میوه‌ها، اتفاق افتاده است (Thompson and Rafferty, 2020).

برخی از گونه‌هایی که وارد برهمکنش‌های همپارانه می‌شوند، تبدیل به همیار (mutualist) می‌شوند و از این رابطه سود می‌برند، در حالی که برخی دیگر از گونه‌ها تبدیل به فریبکار (cheater) شده و از رابطه سوء استفاده می‌کنند. در بسیاری از برهمکنش‌های بین زنبورهای گرده‌افشان و گیاهان، زنبورها شاهد را از اندام‌های تولیدمثلی گیاه جمع‌آوری می‌کنند و اغلب در این فرآیند، گرده به بدنشان می‌چسبد. وقتی زنبورها به طرف فرد دیگری از همان گونه گیاهی پرواز می‌کنند، ممکن است با قرارگیری گرده روی کلاله، گیاه را بارور کنند. در مقابل، برخی از زنبورهای پشمالو (bumblebees)، نظیر گونه *Bombus terrestris*، شاهد را از گیاه به دست می‌آورند بدون اینکه گرده را منتقل کنند (شکل ۱).



شکل ۱- زنبور پشمالوی *Bombus terrestris* در حال شهدخواری از بافت گیاه میزبان (Thompson and Rafferty, 2020).



شکل ۳- تقلید باتسین: مارهای مرجانی؛ مار مرجانی سمی شرقی (*Micrurus fulvius*) (سمت چپ)، شاه مار غیرسمی (*Lampropeltis polyzona*) (سمت راست)، و مار مرجانی کاذب نیمه سمی با نیش خلفی (*Oxyrhopus*) (پایین) (Encyclopedia Britannica, 2022b).

نتیجه هم-تکاملی با سایر گونه‌ها متنوع شده باشند (Lake, 2009). در طول تاریخ حیات، انتخاب طبیعی بارها و بارها به افرادی که از کل ژنگان‌های سایر گونه‌ها برای زنده ماندن و تولیدمثل بهره‌برداری می‌کنند، شانس بیشتری داده است (جدول ۱) (Thompson, 2010).

میتوکندری واضح‌ترین مثال است. همه موجودات زنده پیچیده برای تولید انرژی در سلول‌های خود به میتوکندری وابسته هستند. شواهد محکمی وجود دارد که میتوکندری از هم-تکاملی باکتری‌های باستانی با یوکاریوت‌های اولیه تکامل یافته است (Cavalier-Smith, 2009). رابطه میتوکندری و میزبان آن سرانجام به قدری زیاد و عمیق شده است که میتوکندری به عنوان گونه باکتری در نظر گرفته نمی‌شود. بلکه، از آن با عنوان اندامک نام می‌برند (Thompson, 2010). گیاهان از نظر ژنتیکی حتی پیچیده‌تر هستند، زیرا بیشتر گیاهان به سه ژنگان هم-تکامل یافته نیاز دارند: یک ژنگان هسته‌ای، یک ژنگان میتوکندریایی و یک ژنگان کلروپلاست که از سیانوباکتری‌ها تکامل یافته و اکنون فتوسنتز را در گیاهان انجام می‌دهد (Archibald, 2009). از این رو، گیاهان، حداقل یک مجموعه هم-تکامل یافته چند گونه‌ای از سه گونه قدیمی هستند (Thompson, 2010).

تعداد اندکی از گیاهان و جانوران وابستگی خودشان را به برهمکنش‌های میان گونه‌ای قطع کرده‌اند اما بیشتر آنها برای زنده ماندن و تولیدمثل در طبیعت به چندین ژنگان دیگر نیاز دارند. اکثر گونه‌های گیاهی بدون قارچ‌های میکوریزی متصل به ریشه‌هایشان که به جذب مواد مغذی کمک می‌کنند

هم-تکاملی یک فرآیند پیچیده است که در بسیاری از سطوح بیوسفر رخ می‌دهد. هم-تکاملی ممکن است در شرایطی ظاهر شود که یک گونه با چند گونه دیگر برهمکنش نزدیک داشته باشد، مانند برهمکنش بین کوکوی اروپایی یا کوکوی معمولی (*Cuculus canorus*) و گونه‌های میزبان آن (شکل ۴)؛ یا ممکن است شامل بسیاری از گونه‌ها باشد، مانند روابط بین گیاهان میوه‌دار و پرندگان؛ همچنین ممکن است در بین بعضی از زیرگروه‌های یک گونه اتفاق بیفتد (Thompson and Rafferty, 2020).



شکل ۴- پرنده میزبان در حال پرورش جوجه کوکوی معمولی (*Cuculus canorus*) (Newson, 2022).

نیاز موجودات زنده پیچیده برای زنده ماندن و تولیدمثل به برهمکنش‌های حاصل از هم-تکاملی

همه موجودات زنده پیچیده نتیجه هم-تکاملی بین دو یا چند گونه هستند. شواهد بسیاری وجود دارد که حتی ساده‌ترین موجودات تک‌سلولی نیز ممکن است به طور مستقیم در

انتخاب طبیعی است که به طور مستقیم به آن دسته از افرادی که می‌توانند از کل ماده ژنتیکی گونه‌های دیگر بهره‌برداری کنند، برتری می‌بخشد. تولیدمثل گیاه واضح‌ترین مورد در این زمینه است، زیرا عمل جفت‌گیری در گیاهان اغلب به گونه‌های دیگر نیاز دارد. گیاهان با استفاده از جانوران به عنوان گرده‌افشان، حرکت گامت‌های خود را از فردی به فرد دیگر برون‌سپاری کرده‌اند. به طور کلی، زندگی روی زمین بدون توانایی موجودات زنده برای تکامل با انتخاب گونه‌های دیگر و ایجاد مشارکت‌های هم-تکاملی، بسیار متفاوت با وضعیت کنونی می‌بود (Thompson, 2010).

شکل‌گیری اکوسیستم‌های غنی از

گونه‌ها براساس برهمکنش‌های حاصل از هم-تکاملی

در هنگام توصیف سازماندهی جوامع زیستی، اغلب بر رقابت و شکارگری تمرکز می‌شود و شاید زندگی انگلی و تنها چند مورد همیاری مانند گرده‌افشانی ذکر شود. این موضوع باعث ایجاد این تصور می‌شود که جوامع زیستی به طور عمده شامل روابط ستیزانه در میان گونه‌ها و تعدادی نیز برهمکنش‌های حاشیه‌ای هستند. این دیدگاه به طور کامل یکی از اساسی‌ترین واقعیت‌های زیست‌شناسی را نادیده می‌گیرد: برهمکنش‌های قوی حاصل از هم-تکاملی، اغلب همیاری، پایه همه اکوسیستم‌های غنی از گونه‌ها را تشکیل می‌دهند. بدون این برهمکنش‌های حاصل از هم-تکاملی، اکوسیستم‌های بسیار متنوع بلافاصله فرو می‌ریزند (Thompson, 2010).

در جوامع خشکی، بیشتر سازمان‌یابی‌ها به وسیله همزیستی‌های حاصل از هم-تکاملی، در زیر زمین و نزدیک به سطح اتفاق می‌افتد. گل‌سنگ‌ها، حاصل از برهمکنش‌های ناشی از هم-تکاملی قارچ‌ها با جلبک‌ها، بخش مهمی از توالی اولیه در بسیاری از اکوسیستم‌ها هستند. میکوریزها، که حاصل از برهمکنش‌های ناشی از هم-تکاملی قارچ‌ها با گیاهان هستند، در ریشه اکثر گیاهان ایجاد می‌شوند و بر تغذیه و رشد گیاه تأثیر می‌گذارند. ریزوبیوم‌ها، که حاصل از برهمکنش‌های ناشی از هم-تکاملی باکتری‌ها با گیاهان هستند، در ریشه حبوبات و برخی گیاهان دیگر ایجاد می‌شوند و نیتروژن را تثبیت می‌کنند که برای رشد گیاه در دسترس قرار می‌گیرد. اگرچه این برهمکنش‌ها اغلب

یا بدون گرده‌افشان‌هایی که به تولیدمثل آنها کمک می‌کنند، به سرعت در طبیعت منقرض می‌شوند. جانوران معمولاً به مجموعه‌ای از همزیستی‌های روده برای کمک به تغذیه متکی هستند (Thompson, 2010).

جدول ۱- برخی از برهمکنش‌های حاصل از هم-تکاملی که برای تنوع بخشیدن به شبکه حیات بسیار مهم بوده‌اند (Thompson, 2010).

مثال	تاکسون ۱	تاکسون ۲	پیامدهای اکولوژیکی
بقا و رشد			
میتوکندری‌ها	یوکاریوت‌ها	باکتری‌ها	انرژی سلولی
کلروپلاست‌ها	یوکاریوت‌ها	سیانوباکتری‌ها	فتوسنتز
صخره‌های مرجانی	مرجان‌های دریایی	داینو فلاژله‌ها	فتوسنتز
گل‌سنگ‌ها	قارچ‌ها	سبز/ سیانوباکتری‌ها	تغذیه
میکوریزها	گیاهان	قارچ‌ها	تغذیه گیاه
ریزوبیوم‌ها	گیاهان	باکتری‌ها	تثبیت نیتروژن در خاک
همزیستی‌های روده	جانوران	باکتری‌ها	هضم غذا در جانور
همزیستی‌های روده	موریانه‌ها	آغازیان / جانوری / باکتری‌ها	توانایی هضم سلولز
باغ‌های قارچ	مورچه‌ها	قارچ‌ها	کشاورزی توسط مورچه‌ها
همزیستی شیمیایی	باکتری‌ها	بی‌مهرگان	مسکونی شدن دودکش‌های مناطق عمیق دریا
رقابت	بسیاری از تاکسون‌ها	بسیاری از تاکسون‌ها	تنوع اکولوژیک
تولیدمثل			
گرده‌افشانی	گیاهان	جانوران	تولیدمثل جنسی در گیاهان
پراکنش بذر	گیاهان	جانوران	تولیدمثل جنسی در گیاهان
زندگی انگلی	میزبان‌ها	انگل‌ها	انتخاب برای تولیدمثل جنسی

بنابراین، انتخاب طبیعی، گونه‌ها را به شیوه‌ای کلی با «محیط محلی» آنها سازش نمی‌دهد. بیشتر تکامل ناشی از نوعی از

موجودات زنده فراهم کرده است، در نتیجه باعث تنوع بیشتر حیات می‌شود. روند هم-تکاملی باعث ایجاد تنوع چشمگیر از حیات و شیوه زندگی در زمین شده است و بعد از هر دوره از انقراض توده‌ای (mass extinction) در طول تاریخ زمین دوباره شکوفا شده است (Thompson, 2010).

هم-تکاملی اشکال مختلفی دارد و منجر به گوناگونی زیستی می‌شود

انواع گوناگون شیوه زندگی که امروزه در همه جوامع زیستی دیده می‌شود از گوناگونی فرآیند هم-تکاملی ناشی شده است. همان‌طور که شکل‌ها یا جهت‌های تغییر مختلف برای تکامل وجود دارد، برای هم-تکاملی هم شکل‌ها و جهت‌های تغییر متفاوتی وجود دارد. با مطالعات گسترده برهمکنش‌ها در دهه‌های اخیر، مشخص شده است که فرآیند هم-تکاملی دارای اشکال قابل شناسایی متعددی است (جدول ۲). شدیدترین شکل هم-تکاملی ستیزانه، تشدید هم-تکاملی (coevolutionary escalation) است که باعث ایجاد «رقابت تسلیحاتی» بین شکار و شکارچی می‌شود. انتخاب به نفع افرادی است که نسبت به سایر افراد نسبت بیشتری از انرژی را به دفاع یا ضد دفاع اختصاص می‌دهند. روند هم-تکاملی ادامه می‌یابد تا زمانی که توسط سایر الزامات، مانند نیاز به رقابت با سایر گونه‌ها، یافتن جفت یا پرورش فرزندان متوقف شود. اینکه چگونه انتخاب طبیعی باعث ایجاد تعادل بین همه این تقاضاهای متناقض می‌شود، در محیط‌های مختلف، متفاوت است و منجر به ایجاد الگوهای پیچیده جغرافیایی در سطح دفاع و ضد دفاع در گونه‌های برهمکنش‌کننده می‌شود (Hanifin et al., 2008). در مقیاس‌های زمانی طولانی‌تر زمین‌شناسی، این رقابت‌های تسلیحاتی هم-تکاملی منجر به ایجاد برخی از گوناگونی‌های زیستی شده است (Segraves, 2010).

برهمکنش‌های ستیزانه نیز به روش‌های ظریف‌تری با هم تکامل پیدا می‌کنند. انگل‌ها و میزبان‌ها اغلب با انتخاب فرم‌های ژنتیکی نادر با هم تکامل می‌یابند (Lively, 2010). انگل‌های محلی اغلب با فرم‌های نادر ژنتیکی جمعیت میزبان محلی خود سازگار نمی‌شوند.

همیارانه هستند، اما تحت برخی شرایط محیطی نیز می‌توانند ستیزانه باشند و در نتیجه روابط پیچیده هم-تکاملی را در این گونه‌ها در پایه شبکه غذایی ایجاد کنند (Piculell et al., 2008).

به طور مشابه، برهمکنش‌های حاصل از هم-تکاملی، بنیان شبکه‌های غذایی اقیانوسی را تشکیل می‌دهد. بسیاری از گوناگونی‌های زیستی در اقیانوس‌ها در اطراف مرجان‌های تولیدکننده صخره‌های مرجانی تشکیل شده است که با داینوفلاژله‌ها رابطه همیارانه دارند. در حقیقت، بحرانی‌تر شدن موضوع زیست محیطی سفید شدن مرجان‌ها در بسیاری از صخره‌های مرجانی نتیجه از بین رفتن این داینوفلاژله‌ها و در نتیجه مرگ مرجان‌هاست (Weis, 2008).

در اقیانوس آزاد، جوامع پلانکتونی در پایه شبکه غذایی به برهمکنش‌های حاصل از هم-تکاملی در میان گونه‌های کوچک که به تازگی به طور دقیق مورد مطالعه قرار گرفته است وابسته‌اند. سیانوباکتری‌های جنس *Prochlorococcus* یکی از موجودات مهم فتوسنتزکننده در اقیانوس آزاد هستند و براساس برخی از برآوردها فراوان‌ترین موجودات فتوسنتزکننده روی زمین هستند. ژن‌های مسئول فتوسنتز در این گونه‌ها شواهدی از انتقال مکرر بین ژنگان سیانوباکتری و ژنگان ویروس‌های همزیست با آنها را نشان می‌دهند (Lindell et al., 2004, 2007). نتیجه این امر توزیع پیچیده ژن‌های فتوسنتزی در میان این میزبان‌های مهم از نظر اکولوژی و در حال تکامل با ویروس‌ها می‌باشد (Sharon et al., 2009).

در مناطق بسیار عمیق اقیانوس که هرگز نور خورشید به آنجا نمی‌رسد، جوامع به طور مستقیم براساس نوع دیگری از برهمکنش‌های حاصل از هم-تکاملی ساخته شده‌اند. هنگامی که دودکش‌های اعماق دریا، گوگرد و متان را به داخل آب می‌ریزند، این مواد شیمیایی توسط گونه‌های میکروبی تخصص یافته که همزیست با نرم‌تنان دوکفه‌ای، میگو، شکم‌پایان، پرتاران و کرم‌های لوله‌زی هستند، به انرژی قابل استفاده تبدیل می‌شوند. این گونه‌ها پایه شبکه حیات پیرامون این دودکش‌ها را تشکیل می‌دهند (Nakagawa and Takai, 2008).

تقریباً در همه جای کره زمین، برهمکنش‌های حاصل از هم-تکاملی امکان بهره‌برداری از محیط‌های جدید را برای

جدول ۲- روش‌های مختلفی که در آن جمعیت‌های محلی گونه‌ها با هم تکامل می‌یابند (Thompson, 2010).

نوع برهمکنش	نوع هم-تکاملی	نوع انتخاب طبیعی
همیاری	هم-تکاملی کننده	کامل جهت‌دار، تثبیت کننده
همیاری	هم-تکاملی کننده	همگرا جهت‌دار، تثبیت کننده
ستیز غذایی	هم-تکاملی کننده	تشدید جهت‌دار
ستیز غذایی	هم-تکاملی شکل‌ساز	چند نوسانی
ستیز غذایی	هم-تکاملی متناوب	نوسانی
رقابت	هم-تکاملی کننده	جابجا جهت‌دار
ستیز غذایی	ستیز ضعیف شده	جهت‌دار

در نتیجه، این فرم‌های ژنتیکی نادر نسبت به میزبان‌های معمول‌تر ژنتیکی، بقاء یا تولیدمثل بیشتری دارند. همراه با افزایش فرم نادر میزبان در جمعیت، انتخاب طبیعی به نفع فرم‌هایی ژنتیکی از انگل عمل می‌کند که قادر به حمله به فرم در حال افزایش میزبان باشد. در طی زمان، انتخاب در جمعیت‌های میزبان و انگل نوسان می‌کند و در ابتدا یکی و سپس شکل ژنتیکی دیگری از میزبان و انگل را ترجیح می‌دهد. سرانجام، جمعیت‌های میزبان و انگل فرم‌های ژنتیکی متعددی را انباشه می‌کنند (یعنی به طور فزاینده چند شکل می‌شوند). تکامل تولیدمثل جنسی ممکن است نتیجه این شکل متداول هم-تکاملی باشد (Lively, 2010). برخلاف ماده‌های غیرجنسی، یک ماده جنسی فرزندان تولید می‌کند که از نظر ژنتیکی با او متفاوت باشند و یک یا چند فرد از آن فرزندان ممکن است از نظر ژنتیکی نادر باشند که تا حدودی در برابر حمله انگل‌های محلی مصون بمانند (Thompson, 2010).

علی‌رغم تصور اشتباه رایج، هم-تکاملی نیازی به همزیستی پایدار گونه‌ها ندارد و نیازی به افزایش هماهنگی متقابل ندارد. انگل‌ها می‌توانند تکامل پیدا کنند و توانایی بیماری‌زایی بیشتر یا کمتری را به دست آورند که بستگی به تاریخچه زندگی آنها دارد. سازگاری داروینی (Darwinian)

(fitness) ژنوتیپ انگل با میانگین موفقیت تولیدمثلی یک فرد از آن ژنوتیپ اندازه‌گیری می‌شود. بهره‌برداری بیشتر از میزبان، اگر چه شانس زنده‌مانی انگل را کاهش می‌دهد، اما اغلب موفقیت تولیدمثلی انگل یا زادگان آن را افزایش می‌دهد تا زمانی که انگل یا فرزندان آن بتوانند قبل از مرگ میزبان فعلی به میزبان جدید فرار کنند. تکامل انگل، براساس انتخاب فردی (individual selection)، ممکن است منجر به کشندگی بالا شود که نتیجه آن از بین رفتن جمعیت میزبان خواهد بود. انقراض جمعیت میزبان، سازگاری نسبی ژنوتیپ‌های انگلی را تغییر نمی‌دهد و بنابراین برای کاهش بیماری‌زایی عمل نمی‌کند. با این حال، انتخاب گروه (group selection) ممکن است باعث ایجاد بیماری‌زایی کمتر شود. اگر انگل‌های با قدرت بیماری‌زایی بیشتر نسبت به جمعیت‌های کم خطرتر باعث انقراض بیشتر شوند، ممکن است گونه انگل برای بیماری‌زایی کمتر تکامل یابد. اگرچه انتخاب فردی در اکثر گونه‌ها از انتخاب گروهی قوی‌تر است، اما ساختار جمعیت برخی از انگل‌ها می‌تواند فرصتی را برای انتخاب گروه ایجاد کند که بر تکامل آنها تأثیر بگذارد (Futuyma, 2009).

فرآیند مشابهی از انتخاب نوسانی، به نام تناوب هم-تکاملی، ممکن است هنگامی اتفاق بیفتد که چندین شکار (یا میزبان) با یک یا چند شکارچی (یا انگل) تکامل پیدا کنند (Thompson, 2006). در این حالت از هم-تکاملی چند گونه‌ای، یک گونه شکارچی با گذشت زمان از نظر ژنتیکی برای ترجیح نسبت به گونه‌های خاص شکار تغییر می‌کند و قدرت دفاعی گونه‌های شکار با گذشت زمان به طور ژنتیکی نوسان می‌کند. در طی این فرآیند، انتخاب طبیعی شکارچیان را برتری می‌دهد که به گونه شکار محلی با کمترین سطح دفاع حمله می‌کنند. این امر باعث افزایش دفاع در جمعیت شکارهایی می‌شود که مورد حمله شدید قرار گرفته‌اند که نتیجه آن تغییر شکل ژنتیکی شکارچی است تا به سایر گونه‌های میزبان با دفاع کمتر حمله کند. در طی دوره‌های طولانی مدت، ترجیحات مبتنی بر ژنتیک برای میزبان به طور پیوسته در هر جمعیت شکارچی تغییر می‌کند و سطح دفاع در هر گونه شکار به طور مداوم کم و زیاد می‌شود. این شکل از انتخاب، توانایی ایجاد گروه‌های هم-تکامل از شکارچیان و شکارها را، با ترکیبات متفاوتی از گونه‌های برهمکنش کننده در زمان‌های مختلف در تاریخ

برخی از برهمکنش‌های ستیزانه حتی ممکن است برای کاهش ستیز در شرایط اکولوژیکی خاص تکامل یابند. دهه‌ها پیش، تصور می‌شد که انگل‌ها و میزبان‌ها به تدریج با هم تکامل پیدا می‌کنند تا به سطوح پایین‌تری از ستیز برسند، اما اکنون مشخص شده است که این فرآیند در شرایط خاصی رخ می‌دهد. اگر یک انگل فقط با انتقال مستقیم از میزبان ماده به فرزندانش گسترش یابد، انتخاب طبیعی به نفع اشکال کمتر بیماری‌زای انگل عمل خواهد کرد - یعنی ستیز کاهش خواهد یافت. دلیل این امر آن است که انگل‌های کمتر بیماری‌زا پیش از توانایی تولیدمثل، میزبان را نمی‌کشند و انگل می‌تواند فرزندان خود را به فرزندان میزبان منتقل کند. اگر، انگل‌ها از طریق شیوع عفونی (به عنوان مثال، توسط یک عطسه میزبان روی دیگری) گسترش یابند، در این صورت انتخاب طبیعی اغلب به نفع اشکال بیماری‌زای انگل عمل می‌کند. این انگل‌ها نسخه‌های زیادی از خود را با هزینه میزبان تولید می‌کنند و سپس به سرعت به میزبانان جدید گسترش می‌یابند. از این رو، انگل‌ها می‌توانند برای بیماری‌زایی کمتر یا بیشتر تکامل پیدا کنند که تا حدی به نحوه گسترش آنها از یک میزبان به میزبان دیگر بستگی دارد (Thompson, 2010).

پژوهش‌ها در ارتباط با تکامل بیماری‌زایی انگل‌ها، نشان داده است که عوامل دیگری علاوه بر نحوه انتقال انگل می‌توانند بر تکامل بیماری‌زایی تأثیر بگذارند. این موارد شامل میزان آلودگی میزبان توسط سایر انگل‌ها، میانگین زمان بین آلودگی و انتقال به میزبان بعدی و نحوه عملکرد انتخاب روی میزبان می‌باشد (Alizon et al., 2009).

در نقطه مقابل برهمکنش‌های ستیزانه، گونه‌های همیار باعث افزایش سازگاری داروینی برای یکدیگر می‌شوند، اما این کار را با بهره‌برداری متقابل از یکدیگر انجام می‌دهند. در حالت‌های شدید همیاری، یک جفت گونه برهمکنش‌کننده، مانند همزیست دستگاه گوارش و میزبان آن، ممکن است طوری با هم تکامل پیدا کنند که مکمل یکدیگر بشوند و به معنای واقعی کلمه بدون یکدیگر زنده نمانند. این حالت به طور معمول در برهمکنش‌های همیارانه‌ای وجود دارد که در آن همزیست‌ها در داخل بدن میزبان زندگی می‌کنند و به طور مستقیم به فرزندان میزبان منتقل می‌شوند (Moran et al., 2008).

تکامل، دارد (Nuismer and Thompson, 2006). در یکی از مقالات مهم در مورد هم-تکاملی، Ehrlich و Raven در سال ۱۹۶۴ آنچه را که از آن به بعد «فرار و انشعاب» هم-تکاملی (escape and radiate) نامیده می‌شود، معرفی کردند - فرآیندی که در آن تغییرات تکاملی برهمکنش‌های زیست محیطی بین گونه‌ها را به طور موقت کاهش یا حذف می‌کند. با استفاده از این مفهوم در مورد گیاهان و حشرات گیاهخوار، این پژوهشگران اظهار کردند که در پاسخ به انتخاب گیاهخواران، یک گونه گیاهی ممکن است مکانیسم‌های دفاعی جدید به دست آورد که باعث می‌شود بتواند از گیاهخواری فرار کرده، سپس با گونه‌زایی باعث ایجاد کلادی از گونه‌های مقاوم شود. بعد از آن، یک یا چند گونه از گیاهخواران به روش انشعاب سازشی با مکانیسم‌های دفاعی این گیاهان سازگار می‌شوند و از این کلاد گیاهی تغذیه می‌کنند. در این سناریو، تنوع تکاملی گیاهخواران و گیاهان توسط برهمکنش‌های آنها افزایش می‌یابد (Futuyma, 2009).

هم-تکاملی در رقابت، با سایر اشکال روابط ستیزانه متفاوت است، زیرا این برهمکنش برای سازگاری هر دو گونه مضر است. بنابراین فشار انتخاب هم-تکاملی بر روی رقیب‌ها به نفع افرادی است که ویژگی‌های آنها در هنگام استفاده از منابع محدود، باعث ایجاد رقابت کمتر با گونه‌های دیگر می‌شود. ویژگی‌های این گونه‌های رقیب در اکوسیستم‌های محل رقابت جابجا می‌شوند. از این رو، با مطالعه چندین جمعیت از گونه‌های بالقوه رقیب، می‌توان سرخ‌هایی را برای هم-تکاملی از طریق جابجایی صفات یافت. شواهد اولیه مربوط به رقابت از مشاهداتی به دست می‌آیند که نشان می‌دهند تفاوت صفات گونه‌ها در مناطقی که به طور مشترک با هم حضور دارند بیشتر از مناطقی است که فقط یکی از گونه‌ها وجود دارد یا تفاوت صفات از نظر جغرافیایی براساس ترکیب گونه‌ای قابل پیش‌بینی است (Schluter, 2010). این اختلافات ممکن است شامل واگرایی در صفات (به عنوان مثال، اندازه بدن)، زیستگاه‌های مورد استفاده توسط گونه‌های رقیب یا زمانی از سال باشد که گونه‌ها از یک زیستگاه خاص استفاده می‌کنند و همچنین ممکن است شامل چندین شکل انتخاب غیر از رقابت باشد (Pfenning and Pfenning, 2009).

اندازه دهان، میانگین و واریانس منابع مصرفی (به عنوان مثال، اندازه شکار) را تعیین می‌کند. چون رقابت برای منابع محدود، سازگاری فرد را کاهش می‌دهد، ژنوتیپ‌های گونه اول که از منبعی متفاوت از منبع گونه دوم استفاده می‌کنند، به احتمال زیاد فراوانی ژنوتیپ‌های گونه اول افزایش یافته و میانگین فنوتیپ آنها (و استفاده از منبع) از گونه‌های دیگر فاصله می‌گیرد. در حالت تعادل تکاملی، گونه‌های مختلف همچنان در استفاده از منابع به میزان بیشتر یا کمتر، بسته به فراوانی منابع مختلف، همپوشانی خواهند داشت، اما واریانس هر گونه (وسعت منابع مورد استفاده) به احتمال زیاد کمتر از گونه‌های منفرد خواهد بود. سه یا چند گونه ممکن است تکامل پیدا کنند و از نظر فنوتیپ (به عنوان مثال، اندازه) و منبع مورد استفاده با یکدیگر تفاوت پیدا کنند. این تغییرات هم-تکاملی می‌تواند باعث همزیستی شود. با این حال، اگر رقابت بین گونه‌ها نامتقارن باشد (به عنوان مثال، اگر افراد بزرگتر سازگاری افراد کوچکتر را بیشتر کاهش دهند) گونه قوی به گونه ضعیف همگرا می‌شود، از منابع آن استفاده کرده و آن را «در مسیر» انقراض قرار می‌دهد.

شواهد قابل توجهی، به طور عمده از مهره داران، از نظریه هم-تکاملی پشتیبانی می‌کند. به عنوان مثال، گونه‌های خویشاوند همجای سهره‌های داروین، دارکوب‌ها و برخی از حیوانات دیگر، گوناگونی غذایی یا ریززیستگاه‌های کمتری نسبت به گونه‌های غیر خویشاوند در جزیره‌ها دارند. شواهدی برای پاسخ تکاملی به رقابت با استفاده از جابجایی صفت (character displacement) ارائه می‌شود - تفاوت بیشتر دو گونه در جایی که با هم زندگی می‌کنند نسبت به مکان‌هایی که هر کدام به تنهایی زندگی می‌کند. برخی از دریاچه‌های به جا مانده از یخچال‌های عصر یخبندان در شمال غربی آمریکای شمالی دارای یک گونه منفرد از آبنوس ماهیان (گروه گونه‌ای *Gasterosteus aculeatus*) هستند که هم در نزدیکی بستر و هم در سطح آب تغذیه می‌کنند. در دریاچه‌های دیگر، دو گونه همزمان تکامل یافته‌اند. در مقایسه با حالت انفرادی، گونه‌های همزیست واگرا شده و از نظر ریختی و رفتار تخصص یافتگی دارند: یکی از گونه‌ها از طعمه‌های کف‌زی تغذیه می‌کند در حالی که گونه دیگر از پلانکتون‌ها تغذیه می‌کند. آزمایشات نشان داده است که رقابت بین فنوتیپ‌های مشابه، رشد نوزادان را بیشتر از

اما هم-تکاملی منجر به تخصص‌یافتگی شدید دوطرفه در همه برهمکنش‌های همیارانه نمی‌شود. در همیاری‌های بین گونه‌های آزادی مانند همیاری گیاهان با گرده‌افشان‌ها و بذریرکانان، تخصص‌یافتگی غیرمعمول است. به نظر می‌رسد که نبود تخصص شدید، نتیجه فرآیند هم-تکاملی باشد (Thompson, 2005). ممکن است متناقض به نظر برسد که هم-تکاملی در واقع به نفع گروه‌های بزرگ‌تری از گونه‌های برهمکنش‌کننده نسبت به جفت گونه‌های بسیار تخصص یافته عمل می‌کند (Thompson, 2010). دلیل آن گرداب هم-تکاملی (coevolutionary vortex) است. همیاری در میان گونه‌های آزادی، در طول زمان، به گونه‌های دیگر گسترش می‌یابد و شبکه‌های پیچیده از برهمکنش‌ها را ایجاد می‌کند. هم-تکاملی همراه با عملکرد به نفع شریک‌های مکمل (مانند گل‌ها و مرغ مگس)، به طور همزمان از دیگر گونه‌های خویشاوند یا غیرخویشاوند که برای بهره‌برداری از برهمکنش با همگرایی بر روی همان صفات تکامل می‌یابند، حمایت می‌کند. در یک جامعه به خوبی مطالعه شده در کاستاریکا، ۶۵ گونه شب‌پره با ۳۱ گونه گیاهی از خانواده‌های مختلف دارای همگرایی برای ویژگی‌های گل، سازش یافته برای گرده‌افشانی شب‌پره‌ها، برهمکنش دارند (Haber and Frankie, 1989). چگونگی شکل‌دهی شبکه‌های بزرگ‌تر از گونه‌های برهمکنش‌کننده توسط هم-تکاملی، در حال حاضر یکی از فعال‌ترین حوزه‌های پژوهشی در زمینه هم-تکاملی است و هنوز چیزهای زیادی برای یادگیری وجود دارد (Jordano, 2010).

هم-تکاملی گونه‌های رقیب

داروین استدلال کرد که برای گونه‌های متفاوت، رقابت عامل مهم انتخاب طبیعی برای سازش با زیستگاه‌ها یا منابع مختلف است. در واقع، یک دیدگاه مشترک در اکولوژی جامعه این است که گونه‌های همزیست از نظر غذا یا سایر اجزای نیچ‌های اکولوژیکی خود متفاوت هستند و این تفاوت‌ها برای همزیستی گونه‌ها در دراز مدت ضروری هستند (Futuyma, 2009).

مدل‌های کمی ژنتیکی تکامل در ارتباط با رقابت‌کنندگان فرض می‌کنند که در هر یک از دو یا چند گونه، یک ویژگی وراثتی و متغیر از نوع پیوسته، مانند اندازه بدن حیوان یا

گونه بعید است، زیرا هزینه یک ویژگی به اندازه کافی مفید، در نهایت از سود آن بیشتر می‌شود. در عوض، ویژگی‌های شکار و شکارچی ممکن است به یک حالت پایدار حد واسط تکامل یابند. شاید بر خلاف شواهد، گونه‌ها در حمله یا دفاع مهارت کمتری به دست آورند؛ به عنوان مثال، یک گونه شکار ممکن است سطح دفاعی پایین‌تری را کسب کند اگر به خوبی در برابر شکارچی دفاع کند و شکارچی کمیاب شود، به عامل ضعیف‌تری در انتخاب طبیعی نسبت به هزینه انرژی دفاع تبدیل می‌شود. در برخی مدل‌ها، هم تراکم جمعیت و هم میانگین ویژگی‌های هر دو گونه ممکن است به طور نامحدود، یا در چرخه‌های پایدار محدود یا به طور آشفته تغییر کند و حتی ممکن است منجر به انقراض شود (Futuyma, 2009).

هنگامی که مصرف‌کننده از چندین گونه قربانی تغذیه می‌کند، یا قربانی مورد حمله چندین گونه مصرف‌کننده قرار می‌گیرد، هم-تکاملی منتشر ممکن است بر نتیجه تأثیر بگذارد. به عنوان مثال، اگر یک همبستگی ژنتیکی منفی بین مقاومت میزبان در برابر گونه‌های مختلف انگل وجود داشته باشد، مقاومت در برابر هر گونه انگل «هزینه» خواهد داشت، در نتیجه انتخاب طبیعی بسته به فراوانی نسبی دو انگل در زمان و مکان متفاوت بوده و مقاومت میزبان در برابر هر انگل محدود خواهد بود. مستندسازی هم-تکاملی منتشر می‌تواند بسیار دشوار باشد و اغلب ممکن است به کندی انجام شود. چون گونه‌های شکار دارای ویژگی‌هایی مانند رنگ‌آمیزی استتاری، بد مزه بودن و سرعت فرار هستند که محافظت در برابر بسیاری از گونه‌های شکارچی را فراهم می‌کنند و شکارچیان نیز ویژگی‌هایی دارند که آنها را قادر می‌سازند تا بسیاری از گونه‌های شکار را صید کنند؛ تغییر در فراوانی نسبی شکارچیان (یا شکارهای) مختلف ممکن است انتخاب را تا حد زیادی تغییر ندهد. در طول «انقلاب دریایی مزوزوئیک»، دودمان سخت‌پوستان و ماهی‌هایی که قادر به خوردن پوسته‌های سخت بودند، تکامل یافتند و بسیاری از گروه‌های نرم‌تنان برای ویژگی‌هایی (مانند پوسته‌های ضخیم‌تر و خارها) که شکار کردن آنها را دشوارتر می‌کردند، تکامل یافتند. این تغییرات منعکس‌کننده هم-تکاملی منتشر هستند، اما ناتوانی ما در نسبت دادن تغییرات در یک گونه به تغییرات در هر گونه دیگر، تشخیص فرآیند هم-تکاملی را دشوار می‌کند (Futuyma, 2009).

فئوتیپ‌های متفاوت کاهش می‌دهد. یکی از موارد نادر جابجایی اکولوژیکی صفت که برای حشرات گزارش شده است، مربوط به جمعیت‌های دو گونه سوسک کرگدنی (*Scarabaeidae: Chalcosoma*) می‌باشد؛ در جمعیت‌های همجا با همپوشانی کم، تفاوت اندازه بین افراد دو گونه نسبت به جمعیت‌های ناهمجا بیشتر است. با این حال، نشان داده نشده است که این تفاوت‌ها ناشی از رقابت برای منابع باشد (Futuyma, 2009).

هم-تکاملی رقابت‌کنندگان می‌تواند برخی از الگوها را در ساختار جامعه زیستی توضیح دهد. به عنوان مثال، تفاوت در اندازه بدن یا ساختارهای تغذیه‌ای بین جفت گونه‌های همجای شاهین پرند خوار، پستانداران گوشتخوار و سهره‌های دانه‌خوار گالاپاگوس بیشتر از مکان‌هایی است که گونه‌ها به طور تصادفی حضور دارند. در یک نمونه قابل توجه از هم-تکاملی، مجموعه‌های متعادل اکولوژیکی و ریخت‌شناختی گونه‌های مارمولک جنس *Anolis* هستند که به طور مستقل در هر یک از چهار جزیره مجمع‌الجزایر آنتیل بزرگ (Greater Antilles) تکامل یافته‌اند (Futuyma, 2009).

هم-تکاملی مصرف‌کنندگان و قربانیان

ممکن است این تصور وجود داشته باشد که شکارچیان و طعمه‌ها، گیاهخواران و گیاهان، انگل‌ها و میزبانان آنها در یک «مسابقه تسلیحاتی» تکامل یابند، به این ترتیب که قربانی همیشه برای افزایش توانایی به منظور مقاومت، دفاع یا فرار تکامل پیدا کند و مصرف‌کننده نیز همیشه برای پیدا کردن قربانی و حمله به آن تکامل یابد. با این حال، پویایی هم-تکاملی ممکن است پیچیده‌تر از این باشد، زیرا عواملی مانند هزینه‌های سازگاری و هم-تکاملی منتشر وجود دارد. شواهد قابل ملاحظه‌ای این فرض را تأیید می‌کند که توسعه بیشتر یک ویژگی دفاعی یا تهاجمی، هزینه‌هایی را به دلیل تداخل این ویژگی با عملکردهای دیگر تحمیل می‌کند یا به طور ساده انرژی مورد نیاز برای توسعه این ویژگی نیاز به هزینه دارد (Futuyma, 2009).

پویایی جمعیت و سیر تکامل ویژگی به پارامترهای زیادی بستگی دارد و اغلب به شرایط شروع تکامل حساس هستند. یک مسابقه تسلیحاتی نامحدود یا تشدید ویژگی‌های دو

هم-تکاملی شکارچیان و شکار

ژنوتیپ‌های مقاوم گندم توصیف شده است. انتخاب در سیستم‌های ژن-به-ژن ممکن است وابسته به فراوانی باشد: چون با افزایش فراوانی آلی از انگل که با رایج‌ترین آلی میزبان مطابقت دارد، آلی‌های نادر میزبان به دلیل ایجاد مقاومت در برابر اکثر انگل‌ها مزیت انتخابی پیدا می‌کنند و فراوانی آنها افزایش می‌یابد. ترکیب ژنتیکی جمعیت‌های محلی احتمالاً در هر زمان متفاوت است، زیرا این پویایی‌های ژنتیکی نوسانی ممکن است خارج از فاز باشند، مگر اینکه جمعیت‌ها با جریان ژنی بالا به هم ارتباط داشته باشند. تنوع جغرافیایی در ترکیب ژنتیکی برای ترماتودها و حلزون‌ها، ترماتودها و ماهی‌ها، میکروسپوریدین‌ها و *Daphnia* و قارچ‌های انگلی و گیاهان گزارش شده است. در اکثر این جفت‌های انگل-میزبان، جمعیت‌های انگل به بهترین وجه با جمعیت محلی میزبان خود سازگار هستند، که نشان می‌دهد انگل‌ها سریع‌تر از میزبان خود سازگار می‌شوند (Futuyma, 2009).

سازگاری یک ژنوتیپ انگل را می‌توان با تعداد میزبان‌های بالقوه‌ای که در مقایسه با سایر ژنوتیپ‌ها آلوده می‌کند، اندازه‌گیری کرد. سرعت انتقال به میزبان‌های جدید متناسب با نرخ تولیدمثل انگل است، که به نوبه خود اغلب (اگرچه نه همیشه) قدرت بیماری‌زایی انگل را برای میزبان تعیین می‌کند. برای مثال، احتمال انتقال یک ویروس توسط پشه تابعی از فراوانی ذرات ویروسی در خون میزبان است. با این حال، اگر میزبان خیلی زود بمیرد، به عبارت دیگر اگر انگل‌ها قبل از انتقال بمیرند، احتمال انتقال کاهش می‌یابد. چنین عوامل متضادی منجر به ایجاد یک سطح تعادل تکاملی از کشندگی می‌شود که توسط عوامل متعدد به ویژه نحوه انتقال تعیین می‌شود. اگر انتقال «عمودی» باشد، یعنی فقط به فرزندان افراد آلوده، سازگاری انگل متناسب با تعداد فرزندان زنده مانده میزبان خواهد بود و انتخاب به نفع ژنوتیپ‌های انگلی بی‌خطر و نسبتاً غیرکشنده عمل خواهد کرد. اگر انتقال «افقی» باشد، یعنی در بین میزبان‌های همان نسل، سطح تعادل کشندگی احتمالاً بالاتر خواهد بود، زیرا (الف) سازگاری یک انگل به تولیدمثل موفق میزبان آن بستگی ندارد و (ب) احتمال اینکه یک میزبان توسط ژنوتیپ‌های مختلف انگل که برای انتقال به میزبان‌های جدید رقابت می‌کنند، آلوده شود، بیشتر است. همان‌طور که توسط این نظریه پیش‌بینی می‌شود، در میان گونه‌هایی از نماتودهایی که

تنوع جغرافیایی در ماهیت و شدت برهمکنش‌های بین‌گونه‌ای، از بهترین شواهد موجود برای هم-تکاملی می‌باشد. به عنوان مثال، شکل مخروط‌های درخت کاج *Pinus contorta* در بین جمعیت‌ها متفاوت است، بسته به اینکه بذرخوار اصلی آن، سنجاب قرمز (*Tamiasciurus hudsonicus*)، وجود داشته یا وجود نداشته باشد. در رشته‌کوه‌های بدون سنجاب قرمز، سهره‌های نوک قیچی قرمز (گروه گونه‌ای *Loxia curvirostra*) بذرخواران اصلی هستند. در این مناطق، مخروط کاج به نحوی دچار تکامل شده است که استخراج بذر توسط این پرندگان کاهش یابد؛ شکل و اندازه منقار سهره‌ها نیز برای افزایش استخراج بذر از مخروط دچار تکامل شده است. با این حال، چنین شواهدی از هم-تکاملی در مقایسه با شواهد سازش یک طرفه نادر هستند. برای مثال، جمعیت‌های مدیترانه‌ای زنبورهای انگلی براکونید *Asobara tabida* نسبت به جمعیت‌های شمال اروپا، ظرفیت بقای بالاتری در برابر دفاع میزبان دارند. اگرچه یکی از میزبانان آن، *Drosophila melanogaster* الگوی جغرافیایی تا حدودی موازی در دفاع از خود نشان می‌دهد، اما به نظر می‌رسد که کلاین (cline) در *Asobara* نه با هم-تکاملی، بلکه با این واقعیت که *D. melanogaster* میزبان اصلی آن در جنوب، نسبت به میزبان اصلی شمالی، *D. subobscura*، دفاع قوی‌تری دارد (Futuyma, 2009).

هم-تکاملی برهمکنش‌های میزبان-انگل

تکامل برهمکنش‌های بین میزبان‌ها و انگل‌ها (از جمله ریزجانداران بیماری‌زا) می‌تواند از چندین جنبه با برهمکنش‌های شکارچی-شکار متفاوت باشد. بهبود صفت شکارچی یا شکار (مانند اندازه یا چابکی) بدون در نظر گرفتن ژنوتیپ در گونه حریف احتمالاً سازگاری را افزایش می‌دهد، در حالی که برهمکنش‌های انگل-میزبان بیشتر تحت تأثیر «ژن-به-ژن» قرار می‌گیرند، برهمکنش‌هایی که در آن هر آلی برای مقاومت میزبان با یک آلل ظرفیت انگل برای غلبه بر مقاومت میزبان، مطابقت دارد. این نوع رابطه ژن-به-ژن برای چندین برهمکنش گیاه-قارچ و برای رابطه بین مگس گندم (*Cecidomyiidae: Mayetiola destructor*) و

وسيله شباهت شیمیایی گیاهان مرتبط تسهیل شده است، با مواردی تأیید می‌شود که در آن روابط تبارزایی بین گونه‌های حشرات (مانند شپشک‌های *Blepharida*) بیشتر با شباهت‌های شیمیایی میزبان همسانی دارد تا روابط تبارشناختی. الگوهای تنوع ژنتیکی در توانایی سوسک‌های برگ میزبان-ویژه جنس *Ophraella* برای تغذیه و تکوین روی گیاهان غیرمیزبان، همه در خانواده Asteraceae، نشان‌دهنده پتانسیل ژنتیکی بیشتری برای سازگاری با گیاهانی است که نزدیک‌ترین خویشاوندی را با میزبان معمولی حشره دارند (Futuyma, 2009).

اگرچه سازگاری‌های فیزیولوژیک، مورفولوژیک، رفتاری و ریختی حشرات با گیاهان میزبان بسیار و آشکار است، اما نشان دادن اینکه ویژگی‌های گیاهی به دلیل انتخاب برای عملکردهای دفاعی آنها تکامل یافته است، دشوارتر بوده است. بسیاری از ویژگی‌های شیمیایی و ریختی گیاهان در کاهش حمله یا آسیب توسط برخی یا بسیاری از گونه‌های حشرات تأثیر دارند، اما برخی از پژوهشگران استدلال کرده‌اند که آنها در واقع به دلایل فیزیولوژیکی یا به عنوان دفاعی در برابر پستانداران گیاهخوار تکامل یافته‌اند. با این حال، نشان داده شده است که هم ترکیبات شیمیایی گیاهان (به عنوان مثال، فورانوکومارین‌ها) و هم ویژگی‌های ریختی (مانند تریکوم‌ها) ایجاد کننده تفاوت‌های سازگاری در بین ژنوتیپ‌ها به دلیل تأثیر آنها بر حشرات گیاهخوار هستند و توزیع بسیاری از ترکیبات گیاهی در بافت‌ها مطابق با کارکردهای دفاعی می‌باشد. با این حال، نمونه‌های کمی از تنوع جغرافیایی سازشی برای دفاع گیاهان در رابطه با فراوانی یا ماهیت حشرات گیاهخوار خاص وجود دارد. در یکی از اندک نمونه‌های احتمالی هم-تکاملی در سطح جمعیت، جمعیت هویج وحشی (*Pastinaca sativa*) از نظر فورانوکومارین‌های سمی با هم تفاوت دارند و کرم‌های هویج وحشی (*Depressaria pastinacella*) با جمعیت میزبان محلی خود سازگاری دارند (Futuyma, 2009).

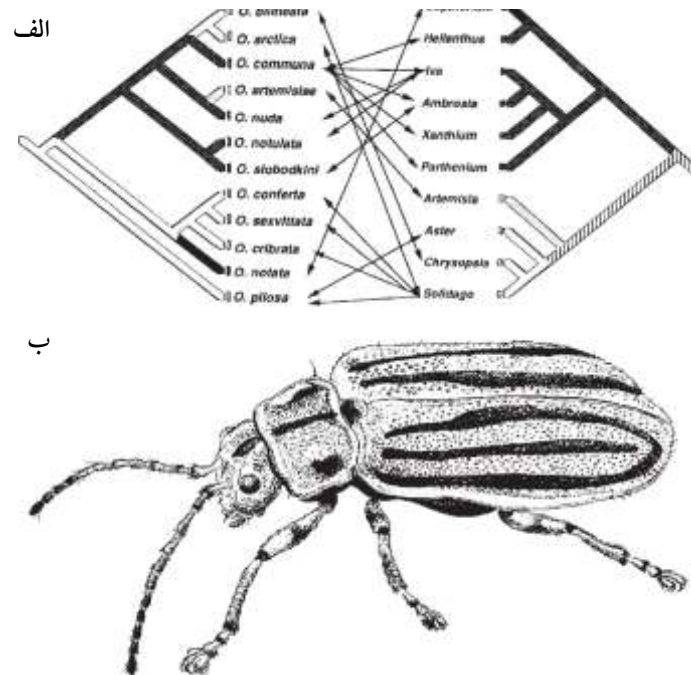
مدل فرار-و-انشعاب (Raven و Ehrlich (escape-and-radiate) برای هم-تکاملی بین گیاهان و حشرات گیاهخوار تا حدودی پذیرفته شده است.

زنبورهای انجیر را آلوده می‌کنند (Agaonidae)، آنهایی که به طور عمده به صورت افقی منتقل می‌شوند، نسبت به آنهایی که به صورت عمودی منتقل می‌شوند، باعث کاهش بیشتر سازگاری میزبان خود می‌شوند (Futuyma, 2009).

هم-تکاملی گیاهخواران و گیاهان

بسیاری از هزاران گونه حشرات گیاهخوار به طور نسبی یا بسیار میزبان-ویژه هستند و از گونه‌های گیاهی نزدیک به هم - گاهی فقط یک گونه - تغذیه می‌کنند. این میزبان-ویژه بودن به طور عمده نتیجه واکنش‌های رفتاری به ویژگی‌های گیاهی است، به‌ویژه بسیاری از «مواد شیمیایی ثانویه» که تاکسون‌های گیاهی را متمایز می‌کنند. حشرات اغلب به ترکیبات موجود در گیاهان غیرمیزبان به عنوان بازدارنده برای تخمگذاری یا تغذیه و به ترکیبات خاصی در گیاهان میزبان به عنوان محرک واکنش نشان می‌دهند. مواد شیمیایی گیاهی نه تنها ممکن است از تغذیه جلوگیری کنند، بلکه با عمل به عنوان سم یا تداخل در هضم، سازگاری حشرات را کاهش می‌دهند. به طور کلی تصور می‌شود که تفاوت‌های شیمیایی و سایر تفاوت‌های موجود در میان گیاهان برای میزبان-ویژه شدن در حشرات انتخاب می‌شوند، با این فرض که هزینه‌های فیزیولوژیکی برای سازگاری با ویژگی‌های مختلف گیاه، سود و زیان را تحمیل می‌کند؛ با این حال، تنها تعداد کمی از مطالعات ژنتیکی و فیزیولوژیکی این فرضیه را تأیید کرده‌اند. سایر مزایای پیشنهادی برای میزبان-ویژه بودن شامل استفاده از گیاهان خاص به عنوان مکان‌های قرار ملاقات برای جفت‌گیری، کارایی بیشتر در یافتن میزبان و فرار شکارچی با چندین روش، مانند ذخیره‌سازی ترکیبات دفاعی گیاهی است (Futuyma, 2009).

مطالعات تبارشناختی نشان داده است که ارتباط بین برخی از کلادهای حشرات و کلادهای گیاهی بسیار قدیمی است و اغلب به اوایل ترشیاری و در برخی موارد به کرتاسه یا حتی ژوراسیک مربوط می‌شود. با این وجود، تنها چند نمونه از همسانی گونه‌زایی و تبارزایی توصیف شده است. در بیشتر موارد، بسیاری از گونه‌زایی‌ها در یک کلاد حشره پس از گونه‌زایی در گیاهان میزبان رخ داده است، اما گونه‌های جدید حشرات به گونه‌های گیاهی نزدیک به میزبان اجدادی جابجا شده‌اند (شکل ۵). اینکه این جابجایی‌های میزبان به



شکل ۵- (الف) تبارزایی سوسک‌های برگ جنس *Ophraella* (سمت چپ) و گیاهان میزبان آنها (سمت راست)، براساس توالی DNA. فلش‌ها هر گونه سوسک را به گیاه میزبان وصل کرده‌اند. طرح‌های مختلف نشان دهنده چهار قبیله *Asteraceae* است که گیاهان میزبان در آنها قرار دارند. توجه داشته باشید که اکثر جایجایی‌های میزبان در ارتباط با گونه‌زایی سوسک در بین گیاهان یک قبیله بوده است. عدم همسانی بین تبارزایی حشرات و گیاهان میزبان آنها یکی از چندین نشانه مبنی بر گونه‌زایی ناهماهنگ سوسک‌ها و گیاهان است. این دودمان‌های گیاهی تنها معدودی از قبیله‌های *Asteraceae* و جنس‌های درون هر قبیله را نشان می‌دهند. (ب) سوسک برگ *O. sexvittata*، که از گونه‌های *Solidago*، از قبیله *Astereae* تغذیه می‌کند (Futuyma, 2009).

جدید گیاهی و سازگاری‌های ضد حشرات مورد نیاز است (Futuyma, 2009).

هم-تکاملی همیاری

در برهمکنش‌های همیارانه در بین گونه‌ها، هر گونه از دیگری به عنوان منبع استفاده می‌کند. یعنی هر یک از دیگری بهره‌برداری می‌کند و میزان بهره‌برداری تعیین کند که یک برهمکنش همیارانه یا انگلی باشد. همیاری شامل برهمکنش بین دو موجود زنده آزادزی، مانند گیاهان و جانوران گرده‌افشان، و همزیست‌هاست. در همزیستی یکی از گونه‌ها، بخش زیادی از چرخه زندگی خود را روی یا درون بدن گونه دیگر می‌گذرانند. میکروب‌ها در بسیاری از همزیستی‌ها نقش دارند. همیارها اغلب برای برقراری رابطه همیاری سازشهایی دارند، مانند ساختارهای تولیدکننده شهد در برگ گیاهان، که مورچه‌های دفاع‌کننده از گیاهان در برابر علفخواران را جلب می‌کنند، یا گره‌های ریشه حبوبات، که

بیشتر دودمان گیاهانی که به طور مستقل برای ایجاد کانال‌های لاتکس یا رزین (بازدارنده‌های قوی برای اکثر حشرات) تکامل یافته‌اند، غنای گونه‌ای بیشتری نسبت به گروه‌های خواهری بدون کانال خودشان دارند، بنابراین این فرضیه را پشتیبانی می‌کند که روش‌های دفاعی جدید در گیاهان، سرعت گونه‌زایی را افزایش می‌دهد. به همین ترتیب، کلادهای حشرات گیاهخوار به طور کلی متنوع‌تر از گروه‌های خواهری غیرگیاهخوار خود هستند. کلادهای سوسک‌های گیاهخوار که تصور می‌شود با بازدانگان مرتبط هستند، گونه‌های کمتری نسبت به گونه‌های خواهری خود دارند که به نهاندانگان منتقل شده‌اند، شاید به همین دلیل است که تنوع بیشتری دارند. تنوع چندین تاکسون پروانه که از گیاهان خانواده *Apiaceae* با دفاع شیمیایی احتمالاً «پیشرفته» تغذیه می‌کنند، بیشتر از گونه‌هایی است که از گیاهان خانواده *Apiaceae* با دفاع «ابتدایی» تغذیه می‌کنند، مشابه با تفاوت در تنوع گیاهان میزبان، اما تجزیه و تحلیل تبارشناسی برای تأیید افزایش نرخ تنوع به وسیله دفاع‌های

را دور می‌زند و تعداد زیادی تخم می‌گذارند که لاروها بیشتر دانه‌ها یا همه آنها را مصرف می‌کنند. فریب و تقلب در برخی از گیاهان نیز تکامل یافته است، مانند ثعلب‌ها که هیچ پاداشی برای زنبورهای بی‌ریا که از آنها بازدید می‌کنند، ندارند؛ ثعلب‌های دیگر از فرمون جنسی ماده یک گونه حشره تقلید می‌کنند، بنابراین نرهای آن حشره از طریق «جفت شدن» با گل، گرده‌افشانی را انجام می‌دهند (Futuyma, 2009).



شکل ۶- الف) یک پروانه یوکا ماده (*Tegeticula yuccasella*) در حال بازدید از گل و تخم‌گذاری، گرده‌ها را به داخل لوله کلاله گل یوکا (*Yucca*) انتقال می‌دهد (Encyclopedia Britannica, 2022c)؛ ب) در همیاری بین پروانه یوکا و گیاه یوکا، لارو پروانه از برخی - اما نه همه - دانه‌های گیاه تغذیه می‌کند و از غلاف‌های بذر گیاه به عنوان پناهگاه استفاده می‌کند. در عوض، پروانه‌های بالغ به عنوان گرده‌افشان گیاه عمل می‌کنند (Encyclopedia Britannica, 2022d).

محل سکونت و تغذیه باکتری‌های ریزوبیومی تثبیت کننده نیتروژن هستند. در برخی از همزیستی‌های شدید، همزیست به عنوان یک اندام یا اندامک عمل می‌کند، مانند باکتری‌های میزبان-ویژه که در داخل سلول‌های ویژه‌ای در بدن شته‌ها وجود دارند و اسیدهای آمینه ضروری را برای میزبان خود تولید می‌کنند (Futuyma, 2009).

برای هر همیار، رابطه برهمکنشی هم سود و هم هزینه دارد. برای مثال، حبوبات نیتروژن را از ریزوبیوم‌ها به دست می‌آورند اما انرژی و مواد را برای همزیست‌ها مصرف می‌کنند. رشد بیش از حد ریزوبیوم‌ها رشد گیاه را تا حدی کاهش می‌دهد که سازگاری آن را کاهش می‌دهد. به همین ترتیب، تکثیر بیش از حد میتوکندری یا پلاستیدها، که از باکتری‌های همزیست منشاء گرفته‌اند، تناسب سلول یوکاریوتی یا موجود زنده حامل آنها را کاهش می‌دهد. بنابراین، انتخاب همیشه به نفع مکانیسم‌های حفاظتی برای جلوگیری از بهره‌برداری بیش از حد توسط یک همیار عمل خواهد کرد. اینکه آیا عملکرد انتخاب روی یک همیار مانع بیش بهره‌برداری از میزبان شود یا نه، بستگی به این خواهد داشت که سازگاری یک همیار چقدر به سازگاری میزبان وابسته است. هنگامی که یک همیار می‌تواند به راحتی از یک میزبان به میزبان دیگر جابجا شود، همان طور که حشرات گرده‌افشان می‌توانند از گیاهی به گیاه دیگر جابجا شوند، با شکست تولیدمثلی هر یک از میزبانان دچار مشکل نخواهد شد، و ممکن است خودخواهی یا بیش بهره‌برداری ایجاد شود. برای مثال، بسیاری از حشرات گرده‌افشان «تقلب» می‌کنند. لارو پروانه‌های یوکا (*Tegeticula*) از دانه‌های در حال تکوین یوکا در گل‌هایی که مادرانشان گرده‌افشانی کرده‌اند، تغذیه می‌کنند (شکل ۶). با این حال، چندین گونه از *Tegeticula* به طور مستقل رفتار گرده‌افشانی را از دست داده‌اند و در گل‌هایی تخم‌گذاری می‌کنند که سایر گونه‌ها قبلاً گرده‌افشانی کرده‌اند. علاوه بر این، گونه‌های گرده‌افشان در هر گل فقط چند تخم می‌گذارند تا لاروها تمام دانه‌های در حال رشد را مصرف نکنند. این محدودیت تولیدمثلی در پاسخ به یک تاکتیک دفاعی گیاه تکامل یافته است، به طوری که گیاه از تکوین میوه‌های حاوی بیش از چند تخم جلوگیری می‌کند و میوه از گیاه جدا می‌شود. با این حال، گونه‌های «متقلب» *Tegeticula* با تخم‌گذاری پس از دوره بحرانی برای سقط میوه، دفاع گیاه

می‌تواند سازوکارهای دفاعی در برابر کوکو ایجاد کند، مانند توانایی تشخیص تخم‌های غیرخودی و بیرون انداختن تخم‌هایی که تنها تفاوت جزئی با تخم‌های خودش دارد (این که این توانایی رد تخم‌ها با تکامل به وجود آمده است با این واقعیت نشان داده شده است که در ایسلند، جایی که کوکو وجود ندارد، دم‌جنبانک‌های ابلق و پیپت‌های چمنزار تخم‌های کوکو را می‌پذیرند که توسط پژوهشگران در لانه‌های آنها قرار داده شده‌اند). با گسترش ژن دفاعی در سراسر جمعیت میزبان، ژنوتیپ‌هایی از کوکوها که توانایی تولید تخم‌هایی همسان با تخم‌های میزبان جدید دارند، توسط انتخاب طبیعی پشتیبانی می‌شوند (Thompson, 2009a).

کوکو با تغییر میزبان، با تعدادی از گونه‌های پرندگان در بریتانیا در حال هم-تکاملی است. برخی از میزبانان فعلی آنها، از جمله گنجشک‌های پرچین، دفاع کمی در برابر کوکوها دارند و تخم‌های کوکو را رد نمی‌کنند، که ممکن است نشان دهنده جدیدتر بودن این میزبان‌ها باشد. برخی از میزبان‌های بالقوه دیگر که کوکوها در حال حاضر در لانه آنها تخم‌گذاری نمی‌کنند، هر گونه تخم‌هایی را که دقیقاً شبیه تخم‌های آنها نیست به شدت رد می‌کنند و این نشان می‌دهد که این گونه‌های پرنده ممکن است در گذشته نزدیک میزبان کوکو بوده باشند اما پس از تکامل دفاعی در برابر آنها توسط کوکوها رها شده‌اند. در طول چندین نسل، این میزبانان سابق احتمالاً دفاع خود را از دست خواهند داد زیرا فشار تکاملی برای حفظ سازوکارهای دفاعی آنها کاهش یافته است - آنها دیگر توسط کوکوها مورد استفاده قرار نمی‌گیرند. در بریتانیا از دست دادن این نوع دفاع، پرندگان میزبان بالقوه را بار دیگر هدف استفاده کوکوها قرار خواهد داد و در نتیجه روند تناوب هم-تکاملی میان میزبانان ادامه خواهد یافت (Thompson, 2009a).

هم-تکاملی در میان گروه‌هایی از گونه‌ها

هم-تکاملی اغلب شامل تعداد زیادی از گونه‌ها می‌باشد، اما مطالعه بسیاری از این برهمکنش‌های هم-تکاملی بسیار دشوارتر از روابط دوطرفه یا تناوبی است.

انتقال عمودی یک همیار به نفع محدودیت و منافع متقابل عمل می‌کند، همان طور که به نفع کشندگی کمتر در انگل‌ها عمل می‌کند، زیرا سازگاری همزیست با موفقیت تولیدمثلی میزبان متناسب است. این اصل می‌تواند توضیح دهد که چرا درون همزیست‌ها مانند باکتری‌های شته‌ها یا zooxanthellae مرجان‌ها (یا میتوکندری یوکاریوت‌ها) با نرخ‌های متناسب با رشد میزبان‌شان تقسیم می‌شوند. می‌توان تصور کرد که ممکن است برای میزبان‌ها مکانیسم‌هایی برای جلوگیری از انتقال افقی همزیست‌ها تکامل یابد و در نتیجه شرایطی را حفظ کنند که تحت آن «خودخواهی» برای همزیست مضر باشد (Futuyma, 2009).

هم-تکاملی یک گونه با چند گونه (تناوب هم-تکاملی)

در فرآیندی به نام تناوب هم-تکاملی (coevolutionary alternation)، یک گونه با چند گونه دیگر با جابجایی در میان گونه‌هایی که با آنها در طی چندین نسل برهمکنش دارد، تکامل می‌یابد. کوکوی اروپایی (*Cuculus canorus*) نمونه‌ای از این نوع هم-تکاملی است. این کوکو نوعی انگل تولیدمثلی است، تخم‌های خود را در لانه پرندگان دیگر می‌گذارد و برای پرورش جوجه‌های خود به این میزبان‌ها وابسته است (شکل ۷). چهار گونه میزبان اصلی کوکو در بریتانیا شامل پیپت‌های چمنزار (*Anthus pratensis*)، سسک نیزار (*Acrocephalus scirpaceus*)، دم‌جنبانک ابلق (*Motacilla alba yarrellii*) و گنجشک پرچین (*Prunella modularis*) می‌باشد (Thompson, 2009a).

جمعیت‌های کوکو سازگاری‌های زیادی را به دست آورده‌اند که آنها را قادر می‌سازد تا میزبان‌های خود را برای پرورش جوجه‌هایشان فریب دهند؛ چشمگیرترین این سازش‌ها تولید تخم‌هایی است که شبیه تخم‌های میزبان‌شان است. کوکو می‌تواند تخم‌هایی تولید کند که از نظر رنگ بسیار شبیه به تخم پیپت‌های چمنزار، سسک نیزار یا دم‌جنبانک ابلق است. سه ژنوتیپ مختلف کوکو مسئول تولید این سه رنگ مختلف تخم هستند، بنابراین کوکوها از نظر رنگ تخم، فنوتیپ چندشکلی دارند. این ژنوتیپ‌ها در جمعیت‌های کوکو حفظ می‌شوند زیرا انتخاب طبیعی به طور پیوسته در حال تغییر به نفع ژنوتیپ‌های مختلف است. این امر به این دلیل اتفاق می‌افتد که پس از چندین نسل، گونه میزبان

ممکن است با رابطه بین چند گونه جانوری و گیاهی آغاز شده باشد، اما گونه‌های دیگر به طور همگرا تکامل یافته‌اند و ویژگی‌های مشابهی را برای بهره‌برداری از روابط موجود به دست آورده‌اند (Thompson, 2009a).

هم-تکاملی بین پرندگان و گونه‌های گیاهی میوه‌دار حتی پیچیده‌تر از هم-تکاملی بین گل‌ها و گرده‌افشان‌ها یا بین مدل‌ها و مقلدها است، زیرا بسیاری از گونه‌های گیاهی توانایی تولید میوه‌های گوشتی برای پراکنش توسط پرندگان را به دست آورده‌اند و بسیاری از گونه‌های پرندگان برای خوردن میوه‌ها به عنوان بخشی از رژیم غذایی سازگار شده‌اند. در حدود نیمی از ۲۸۱ خانواده خشکی‌زی شناخته شده از گیاهان گلدار شامل گونه‌هایی با میوه‌های گوشتی هستند. در حدود یک سوم از ۱۳۵ خانواده پرندگان خشکی‌زی و یک پنجم از ۱۰۷ خانواده پستانداران خشکی‌زی شامل برخی از گونه‌های نیمه یا به طور کامل میوه‌خوار هستند. علاوه بر این، تکامل این برهمکنش‌ها محدود به روابط بین گونه‌ها در جوامع محلی نیست. بسیاری از پرندگان میوه‌خوار هر سال هزاران مایل مهاجرت می‌کنند و به نظر می‌رسد رسیدن میوه‌های بسیاری از گونه‌های گیاهی در مناطق معتدل در زمان اوج مهاجرت پرندگان در پاییز می‌باشد. در نتیجه، تکامل برهمکنش‌های بین پرندگان و میوه‌ها در محدوده‌های جغرافیایی بسیار وسیعی رخ می‌دهد. این برهمکنش‌ها، گونه‌های بیشتری را در جوامع بیشتر نسبت به هر شکل دیگری از رابطه بین گونه‌ها به هم مرتبط می‌کند. این برهمکنش‌ها نشان می‌دهند که حفاظت از گونه‌ها مستلزم یک دیدگاه جغرافیایی، حتی جهانی، در مورد چگونگی حفظ برهمکنش‌های بین گونه‌ها در جوامع زیستی می‌باشد (Thompson, 2009a).

هم-تکاملی ژن-به-ژن

هم-تکاملی ژن در برابر ژن (gene-for-gene coevolution)، که به آن هم-تکاملی ژنی جورشونده (matching-gene coevolution) نیز گفته می‌شود، شکل خاصی از تغییر تکاملی دوطرفه براساس این ایده است که اگر یکی از اعضای یک رابطه هم-تکاملی ژنی داشته باشد که بر رابطه تأثیر بگذارد، عضو دیگر ژنی برای مبارزه با آن خواهد داشت. این ژن‌ها به صورت دوطرفه تکامل می‌یابند و پایه ژنتیکی انواع خاصی



الف



ب

شکل ۷- الف) تخم کوکوی اروپایی (*Cuculus canorus*) (در سمت چپ) در لانه یک سسک نیزار (*Acrocephalus scirpaceus*) (Encyclopedia Britannica, 2022e)؛ ب) جوجه کوکوی اروپایی که جوجه‌های سسک نیزار را از لانه بیرون انداخته و توسط یک سسک نیزار بالغ که آن را به عنوان جوجه خود پذیرفته است، تغذیه می‌شود (Encyclopedia Britannica, 2022f).

نمونه‌هایی از این گروه‌های بزرگ‌تر از گونه‌های هم‌تکامل شامل بسیاری از پروانه‌ها هستند که با گیاهان تولیدکننده گل‌های نمایان و پرندگان میوه‌خواری که با گیاهان تولیدکننده میوه‌های گوشتی و کوچک برای پراکنده کردن دانه‌هایشان، تکامل یافته‌اند. بسیاری از این برهمکنش‌ها

هم-تکاملی برهمکنش‌ها

به صورت تغییرات پیوسته موزائیک‌های جغرافیایی

شاید یکی از بزرگ‌ترین تغییراتی که در سال‌های اخیر در درک ما از هم-تکاملی رخ داده است، این باشد که اکنون مشخص شده است هم-تکاملی یک فرآیند گسترده اکولوژیکی است و چیزی نادر نیست و در دوره‌های زمانی کنونی نیز قابل مشاهده است. می‌توان شواهدی از هم-تکاملی را با مطالعه برهمکنش‌های یکسان در مکان‌های مختلف مشاهده کرد. هر گروه از گونه‌ها که در یک جامعه محلی با هم برهمکنش دارند، یک آزمایش کوچک هم-تکاملی بالقوه است. هر جمعیت محلی از گونه‌ها اغلب از نظر ژنتیکی از سایر جمعیت‌های همان گونه‌ها متمایز است؛ و هر یک از آن جمعیت‌ها به روش‌های منحصر به فردی با گونه‌های دیگر برهمکنش دارند، زیرا هر محیطی فشار انتخابی منحصر به فردی را تحمیل می‌کند (Thompson, 2010). در نتیجه، گونه‌های برهمکنش‌کننده اغلب در برخی از بخش‌های دامنه جغرافیایی خود با هم تکامل می‌یابند؛ در جایی که انتخاب دوطرفه است، نقاط داغ هم-تکاملی (coevolutionary hotspots) ایجاد می‌شود، اما در قسمت‌های دیگر که انتخاب دوطرفه وجود ندارد، نقاط سرد هم-تکاملی ایجاد می‌شود (شکل ۸). یک انگل ممکن است در برخی از محیط‌ها فشار انتخابی قوی بر جمعیت میزبان خود تحمیل کند، اما در جاهای دیگر به صورت همسفره با همان گونه میزبان زندگی کند. حتی اگر یک برهمکنش در همه جا تکامل یابد، ممکن است به روش‌های مختلف در اکوسیستم‌های متفاوت این کار انجام شود. این موزائیک‌های جغرافیایی انتخاب و نقاط داغ و سرد هم-تکاملی، به نوبه خود، به طور پیوسته با ظاهر شدن و ناپدید شدن صفات جدید در جمعیت‌ها از طریق جهش، جریان ژن، رانش ژنتیکی تصادفی و پویایی فراجمعیت‌ها تغییر شکل می‌دهند (Thompson, 1994, 2005). در نتیجه برهمکنش‌های هم-تکاملی به صورت موزائیک جغرافیایی همیشه در حال تغییر نمود پیدا می‌کنند نظریه موزائیک جغرافیایی هم-تکاملی چارچوبی را برای مطالعه چگونگی عملکرد این فرآیندها برای شکل‌دهی سازش و ایجاد گوناگونی در برهمکنش‌های میان گونه‌ای فراهم می‌کند (Thompson, 2010).

از هم-تکاملی را فراهم می‌کنند. این رابطه بین گیاهان و تعدادی از انگل‌های آنها از جمله قارچ‌های زنگ، نماتودها، باکتری‌ها، ویروس‌ها و یک گونه حشره اثبات شده است (Thompson, 2009b).

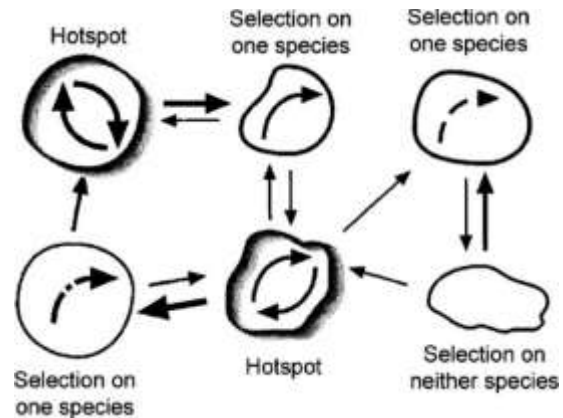
فرآیند هم-تکاملی ژن-به-ژن زمانی آغاز می‌شود که جمعیت انگل با گیاه میزبان جدیدی روبرو می‌شود. اکثر افراد میزبان قادر به تشخیص وجود انگل نخواهند بود. با این حال، برخی از افراد میزبان ممکن است یک ژن جهش یافته داشته باشند، که در این سناریو ژن مقاومت نامیده می‌شود؛ این ژن به آنها اجازه می‌دهد تا ماده‌ای را که انگل منتشر می‌کند، شناسایی کنند. میزبان پس از آگاهی از خطر انگل، واکنش نشان می‌دهد تا از حمله انگل جلوگیری کند. ژن مقاومت مزیتی را برای گیاهان حامل آن به ارمغان می‌آورد و به افراد اجازه می‌دهد زنده بمانند و ژنوتیپ خود را به نسل‌های آینده منتقل کنند. افرادی که این ژن را ندارند نمی‌توانند در برابر تهاجم انگل مقاومت کنند و می‌میرند، بنابراین قادر به انتقال ژنوتیپ خود نیستند. در نتیجه، ژن مقاومت جدید در میان جمعیت گیاه گسترش می‌یابد. در این مرحله ممکن است به نظر برسد که انگل فریب خورده است، اما در واقع ممکن است بتواند این فرار ژنتیکی میزبان را با یک ترفند ژنتیکی خودش دور بزند. اگر جهشی در ژنی ایجاد شود که کد کننده محصولی است که میزبان شناسایی می‌کند، محصول ژن تغییر می‌کند و میزبان دیگر نمی‌تواند در برابر انگل مقاومت کند. گسترش این ژن جهش یافته در جمعیت انگل با انتخاب طبیعی پشتیبانی خواهد شد. پس از آن یک مسابقه ژنتیکی رفت و برگشتی بین دو گونه می‌تواند رخ دهد، زیرا برای میزبان جهش دیگری در ژنی می‌تواند ایجاد شود که به او اجازه می‌دهد انگل را شناسایی کند و انگل به این مانور دفاعی با یک تغییر ژنتیکی پاسخ می‌دهد تا از شناسایی جلوگیری کند. بنابراین، جمعیت میزبان و انگل با انباشته شدن این ژن‌های جورشونده تکامل می‌یابند (Thompson, 2009b).

در کشاورزی، روابط ژن-به-ژن با انتقال ژن‌های مقاومت جدید به تمام گیاهانی که منطقه وسیعی را پوشش می‌دهند، حفظ می‌شود. در جمعیت‌های طبیعی، ژن مقاومت جدید به صورت جهش در یک فرد ظاهر می‌شود و سپس در نسل‌های بعدی توسط انتخاب طبیعی در سراسر جمعیت پخش می‌شود (Thompson, 2009b).

شود. در یک جمعیت دیگر، تکامل یک ژن قدرتمند برای مقاومت میزبان در برابر این انگل ممکن است باعث انقراض جمعیت محلی انگل شود. در جمعیت‌های دیگر، دو گونه ممکن است به همزیستی خود ادامه دهند، اما به روش‌های متفاوتی تکامل یابند. در طی یک دوره طولانی، برخی از سازگاری‌ها در این جمعیت‌ها به جمعیت‌های دیگر گسترش می‌یابند و جهت کلی هم-تکاملی را در بین گونه‌های انگل و میزبان تحت تأثیر قرار می‌دهند. این الگو در برهمکنش‌های بین شکارچیان و طعمه‌ها و بین رقیب‌ها و همپارها نیز وجود دارد (Thompson, 2016).

برای اینکه برخی از اشکال هم-تکاملی در یک سطح جغرافیایی رخ دهد، بسیاری از جمعیت‌های گونه‌های برهمکنش‌کننده باید در مقیاس محلی و همچنین در محدوده‌های جغرافیایی وسیع (ابرجمعیته‌ها) وجود داشته باشند. اگر یک گونه به چند جمعیت کاهش یابد، موزاییک جغرافیایی برای سازش‌های گوناگون که به فرآیند هم-تکاملی کمک می‌کند، کاهش می‌یابد (Thompson, 2016).

هم‌اکنون مطالعات بسیار خوبی در مورد این موزاییک‌ها وجود دارد. به عنوان مثال، سنجاب‌ها در بسیاری از مناطق آمریکای شمالی و اوراسیا با مخروطیان تکامل یافته‌اند، اما در جاهایی که سنجاب‌ها حضور ندارند، این درختان با سهره‌های نوک قیچی تکامل پیدا کرده‌اند. ویژگی‌های مخروطیان و سهره‌های نوک قیچی فقط انواعی از تفاوت‌های جغرافیایی را نشان می‌دهند که مورد انتظار است که در مناطق دارای سنجاب در مقایسه با مناطق بدون سنجاب مشاهده شود (Benkman, 2010). سمندرهای سمی و مارهای گارتری که آنها را می‌خورند از نظر جغرافیایی در غرب آمریکای شمالی از جنبه میزان دفاع شیمیایی در سمندرها و توانایی مارها برای سم‌زدایی این دفاع‌های شیمیایی متفاوت هستند (Hanifin et al., 2008). هویج وحشی و کرم‌های آفت آن، که تنها در چند صد سال گذشته از اروپا به آمریکای شمالی وارد شده‌اند، از جنبه دفاع شیمیایی که توسط گیاهان در برابر این حشرات به کار گرفته شده و آنزیم‌های سم‌زدایی موجود در حشرات که با این دفاع شیمیایی مقابله می‌کنند، به صورت موزاییک جغرافیایی با هم تکامل پیدا کرده‌اند (Zangerl and Berenbaum, 2003). مرغ مگس و گل‌های *Heliconia* در بین جزایر کارائیب به گونه‌ای متفاوت هستند که نشان دهنده تفاوت در



شکل ۸- نمایش نموداری برخی از اجزای اصلی موزاییک جغرافیایی هم-تکاملی بین یک جفت گونه. برهمکنش‌های داخل جوامع محلی به صورت فلش در داخل دایره‌ها نشان داده شده است و نشان دهنده انتخابی است که روی یک یا هر دو گونه عمل می‌کند. زوایای مختلف فلش‌ها نشان دهنده تفاوت بین جوامع در نحوه عملکرد انتخاب بر روی گونه‌ها است. تفاوت در ضخامت فلش‌ها نشان دهنده تفاوت در قدرت یا نوع انتخاب طبیعی است. فلش‌های بین جوامع نشان‌دهنده جریان ژن است؛ ضخامت فلش‌ها نشان‌دهنده میزان جریان ژن است. در این نمودار، نقاط داغ هم-تکاملی (یعنی جوامعی که در آنها انتخاب بر روی گونه‌های برهمکنش‌کننده دوطرفه است) در داخل ماتریس وسیع‌تری از نقاط سرد هم-تکاملی (یعنی جوامعی که در آنها انتخاب یا بر روی گونه‌های برهمکنش‌کننده عمل نمی‌کند یا دوطرفه نیست) قرار دارند (Thompson, 2010).

مطالعه برهمکنش‌های در حال تکامل در جوامع زیستی طبیعی نشان داده است که پویایی درازمدت هم-تکاملی در محدوده‌های جغرافیایی بزرگ رخ می‌دهد. این نظریه، براساس مشاهداتی است که یک گونه می‌تواند به شیوه‌های متفاوت در مناطق جداگانه با گونه‌های دیگر سازش یافته و تخصصی شود. گونه‌ای که در یک برهمکنش بین گونه‌ای در یک منطقه جغرافیایی درگیر است ممکن است در منطقه جغرافیایی دیگر حضور نداشته باشد. این موزاییک جغرافیایی در برهمکنش‌های در حال تکامل، مواد خام را برای جهت کلی هم-تکاملی فراهم می‌کند (Thompson, 2016).

برخی از جمعیت‌های محلی ممکن است نقش چندانی در جهت کلی تکامل مشترک بین دو یا چند گونه نداشته باشند، در حالی که سایر جمعیت‌ها ممکن است برای این فرآیند بسیار مهم باشند. یک فرم بسیار خطرناک از یک انگل که به تازگی وارد یک جمعیت محلی شده است می‌تواند باعث انقراض جمعیت میزبان خود و در نتیجه باعث انقراض خود

گیاهان، حشرات و قارچ‌های مختلف، شکل‌های گوناگون گل‌ها، شکل‌های متفاوت رشد در گیاهان و رژیم‌های غذایی گاه به‌طور شگفت‌انگیز تخصصی جانوران - از برهمکنش‌های میان گونه‌ای به وجود آمده‌اند. همان‌طور که Raven و Ehrlich پیشنهاد کردند، ممکن است تعداد گونه‌ها نیز با هم-تکاملی افزایش یافته باشد. هم-تکاملی در میان رقیب‌ها می‌تواند تنوع گونه‌ها را در جوامع افزایش دهد و مجموعه‌هایی از گونه‌های تخصصی ایجاد کند که منابع را بین خودشان تقسیم می‌کنند (Futuyma, 2009).

برهمکنش‌های اکولوژیکی آنها در اکوسیستم‌های مختلف است (Temeles and Kress, 2003).

نتایج هم-تکاملی

هم-تکاملی بدون شک تأثیرات عمده‌ای بر تاریخ و تنوع حیات کره زمین داشته است. بسیاری از تفاوت‌های سازشی در میان موجودات زنده - هزاران ترکیب سمی دفاعی در

منابع

- Alizon, S., Hurford, A., Mideo, N., Van Baalen, M. (2009). Virulence evolution and the trade-off hypothesis: history, current state of affairs and the future. *Journal of Evolutionary Biology*, 22: 245–259.
- Archibald, J.M. (2009). The origin and spread of eukaryotic photosynthesis: evolving views in light of genomics. *Botanica Marina*, 52: 95–103.
- Benkman, C.W. (2010). Diversifying coevolution between crossbills and conifers. *Evolution: Education and Outreach*, 3(1): 47–53.
- Broecker, W.S., Langmuir, C.H. (2012). *How to build a habitable planet: the story of Earth from the Big Bang to humankind*. Princeton University Press.
- Cavalier-Smith, T. (2009). Predation and eukaryote cell origins: a coevolutionary perspective. *The International Journal of Biochemistry & Cell Biology*, 41: 307–322.
- Encyclopedia Britannica (2022a). Müllerian mimicry: butterflies. Url: <https://www.britannica.com/science/Mullerian-mimicry/images-videos#/media/1/396909/127842>. Accessed 31 August 2022.
- Encyclopedia Britannica (2022b). Müllerian mimicry: coral snakes. Url: <https://www.britannica.com/science/Mullerian-mimicry/images-videos#/media/1/396909/110726>. Accessed 31 August 2022.
- Encyclopedia Britannica (2022c). Yucca moth (*Tegeticula yuccasella*). Url: <https://www.britannica.com/science/coevolution/images-videos#/media/1/124291/8906>. Accessed 31 August 2022.
- Encyclopedia Britannica (2022d). Mutualism: yucca moth. Url: <https://www.britannica.com/science/coevolution/images-videos#/media/1/124291/8907>. Accessed 31 August 2022.
- Encyclopedia Britannica (2022e). European cuckoo egg in a reed warbler nest. Url: <https://www.britannica.com/science/coevolution/images-videos#/media/1/124291/138578>. Accessed 31 August 2022.
- Encyclopedia Britannica (2022f). Fledgling European cuckoo being fed by an adult reed warbler. Url: <https://www.britannica.com/science/coevolution/images-videos#/media/1/124291/138580>. Accessed 31 August 2022.
- Futuyma, D.J. (2009). Coevolution. In: Resh, V.H., Cardé, R.T. (eds), *Encyclopedia of insects*. Academic press, 175–179.
- Haber, W.A., Frankie, G.W. (1989). A tropical hawkmoth community: Costa Rican dry forest Sphingidae. *Biotropica*, 21: 155–172.
- Hanifin, C.T., Brodie, E.D.J., Brodie E.D.I. (2008). Phenotypic mismatches reveal escape from arms-race coevolution. *PLOS Biology*, 6: e60.
- Jordano, P. (2010). Coevolution in multispecific interactions among free-living species. *Evolution: Education and Outreach*, 3(1): 40–46.
- Lake, J.A. (2009). Evidence for an early prokaryotic endosymbiosis. *Nature*, 460: 967–71.
- Lindell, D., Jaffee, J.D., Coleman, M.L., Futschik, M.E., Axmann, I.M., Rector, T., Kettler, G., Sullivan, M.B., Steen, R., Hess, W.R., Church, G.M., Chisholm, S.W. (2007). Genome-wide expression dynamics of a marine virus and host reveal features of co-evolution. *Nature*, 449: 83–86.
- Lindell, D., Sullivan, M.B., Johnson, Z.I., Tolonen, A.C., Rohwer, F., Chisholm, S.W. (2004). Transfer of photosynthesis genes to and from Prochlorococcus viruses. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 101: 11013–11018.
- Lively, C.M. (2010). Antagonistic coevolution and sex. *Evolution: Education and Outreach*, 3: 19–25.
- Moran, N.A., McCutcheon, J.P., Nakabachi, A. (2008). Genomics and evolution of heritable bacterial symbionts. *Annual Review of Genetics*, 42: 165–90.
- Nakagawa, S., Takai, K. (2008). Deep-sea vent chemoautotrophs: diversity, biochemistry and ecological significance. *FEMS microbiology ecology*, 65(1): 1–14.
- Newson, s. (2022). British Trust for Ornithology. Url: <https://www.bto.org/our-science/publications/peer-reviewed-papers/breeding-ground-correlates-distribution-and-decline>. Accessed 31 August 2022.
- Nuismer, S.L., Thompson, J.N. (2006). Coevolutionary alternation in antagonistic interactions. *Evolution*, 60: 2207–17.

- Pfennig, K., Pfennig, D. (2009). Character displacement: ecological and reproductive responses to a common evolutionary problem. *The Quarterly Review of Biology*, 83: 253–76.
- Piculell, B.J., Hoeksema, J.D., Thompson, J.N. (2008). Interactions of biotic and abiotic environmental factors on an ectomycorrhizal symbiosis, and the potential for selection mosaics. *BMC Biology*, 6: 23.
- Schluter, D. (2010). Resource competition and coevolution in sticklebacks. *Evolution: Education and Outreach*, 3: 54–61.
- Segraves, K.A. (2010). Branching out with coevolutionary trees. *Evolution: Education and Outreach*, 3(1): 62–70.
- Sharon, I., Alperovitch, A., Rohwer, F., Haynes, M., Glaser, F., Atamna-Ismaeel, N., Pinter, R.Y., Partensky, F., Koonin, E.V., Wolf, Y.I., Nelson, N., Béjà, O. (2009). Photosystem I gene cassettes are present in marine virus genomes. *Nature*, 461(7261): 258–262.
- Temeles, E.J., Kress, W.J. (2003). Adaptation in a plant-hummingbird association. *Science*, 300(5619): 630–633.
- Thompson, J.N. (1994). *The coevolutionary process*. University of Chicago press.
- Thompson, J.N. (2005). *The geographic mosaic of coevolution*. Chicago: University of Chicago Press.
- Thompson, J.N. (2006). Mutualistic webs of species. *Science*, 312(5772): 372–373.
- Thompson, J.N. (2009a) Coevolutionary alternation. In: *Encyclopedia Britannica*. Url: <https://www.britannica.com/science/coevolutionary-alternation>. Accessed 31 August 2022.
- Thompson, J.N. (2009b) Gene-for-gene coevolution. In: *Encyclopedia Britannica*. Url: <https://www.britannica.com/science/gene-for-gene-coevolution>. Accessed 31 August 2022.
- Thompson, J.N. (2010). Four central points about coevolution. *Evolution: Education and Outreach*, 3(1): 7–13.
- Thompson, J.N. (2016) Geographic mosaic theory of coevolution. In: *Encyclopedia Britannica*. Url: <https://www.britannica.com/science/geographic-mosaic-theory-of-coevolution>. Accessed 31 August 2022.
- Thompson, J.N., Rafferty, J.P. (2020). Coevolution. In: *Encyclopedia Britannica*. Url: <https://www.britannica.com/science/coevolution>. Accessed 31 August 2022.
- Weis, V.M. (2008). Cellular mechanisms of Cnidarian bleaching: stress causes the collapse of symbiosis. *Journal of Experimental Biology*, 211: 3059–66.
- Zangerl, A.R., Berenbaum, M.R. (2003). Phenotype matching in wild parsnip and parsnip webworms: causes and consequences. *Evolution*, 57(4): 806–815.

