



ارائه شده توسط:

سایت ترجمه فا

مرجع جدیدترین مقالات ترجمه شده

از نشریات معتبر

بررسی جنبه‌های مختلف همزیستی: هم سفرگی و همیاری

چکیده:

نه تنها روابط همزیستی در همه جای طبیعت وجود دارد، بلکه نقش‌های اساسی در اکولوژی و تکامل ایفا می‌کند. این مقاله در مورد فواید و مقرون به صرفه بودن همزیستی و ارگانسیم‌های درگیر در آن صحبت می‌کند و این که چگونه ماهیت متفاوت این هزینه‌ها و سودها بر نحوه ارتباط ارگانسیم‌ها موثر است. ما در این پژوهش به اثر عوامل محیطی، زمان آنتوژنیک (رشد) و تکامل و رفتارهای تاریخی موجود زنده در رابطه همزیستی متمرکز شده‌ایم و براین باوریم که این ارتباطات در شرایط زمانی و موقعیتی مختلف انعطاف پذیری زیادی از خود نشان می‌دهد. نتیجه گیری کلی ما اینست که نبایست همه روابط همزیستی را در طبقه بندی معمول همیاری، هم سفرگی و انگلی قرار داد و بهتر است زین پس در استفاده از این واژه برای شرح روابط بین ارگانسیم‌ها با دقت بیشتری برخورد کنیم.

مقدمه:

روابط همزیستی در همه جای طبیعت حتی بین انگل‌ها نیز وجود دارد. با وجود اینکه واژه همزیستی برای بیان روابط مفید در همکاری بین دو موجود به کار می‌رود، ما در این مقاله ازین واژه به معنی زندگی کردن در کنار هم استفاده می‌کنیم خواه این روابط بین ارگانسیم‌های مفید، خنثی یا حتی مضر باشد. هدف ازین مقاله ایسنت که همزیستی را بدین صورت تعریف کنیم، در واقع همزیستی به برهم کنش و رابطه بین موجودات مختلف اطلاق می‌شود که حداقل یکی از اعضای آن به صورت اجباری جهت بقا به این رابطه نیاز داشته باشد. این تعریف در واقع به معنای روابطی همچون تمیزسازی محل زندگی، حفاظت از یکدیگر و التزام به گرده افشانی می‌باشد، ممکن است موجودات در تماس فیزیکی مستقیم با یکدیگر نیز نباشند، اما موجودات جهت ادامه چرخه زندگی خود با یکدیگر همکاری می‌کنند. موجود میزبان کسی است که منابع را فراهم می‌کند، در حالی که symbiont (همزی) مصرف کننده این منابع است، یا اینکه ممکن است خدمات دیگری را ارائه دهد. این تعریف مشابه تعریفی است که Ferriere و همکارانش ارائه دادند، آن‌ها معتقدند که میزبان فراهم کننده منابع است و sumbiont یا پارتنر خدماتی در ازای آن فراهم می‌کند.

همزیستی اگر مهمترین فرم روابط بین ارگانیسمی نباشد، یکی از مهمترین آنهاست. همزیستی بین موجودات اثرات تکاملی و اکولوژیکی مهمی دارد، اگرچه فواید و مضرات همزیستی کاملاً مشخص نشده‌است؛ اما در آن، عوامل محیطی، زمانی و بیولوژیکی مختلفی در آن موثر است.

در کتاب‌های رفرنس اکوژیک و بیولوژیکی، روابط همزیستی بر مبنای اینکه رابطه مفید، مضر یا بی اثر برای میزبان باشد؛ به سه گروه تقسیم بندی می‌شود. در گروه همیاری (mutualism)، هم میزبان و هم همزی به صورت دو طرفه از این رابطه سود می‌برند. در گروه هم سفره (commensal)، ارگانیسم همزی سود جسته، اما رابطه برای میزبان هیچ سود یا زیانی ندارد. در حالی که اگر همزی از رابطه سود جسته و منابع میزبان استفاده کند، اما میزبان دچار ضرر شود، به این رابطه انگلی گفته می‌شود.

با وجود مفید بودن این تقسیم‌بندی، اما نمی‌تواند به درستی روابط همزیستی بین موجودات در طبیعت را تبیین سازد. همان‌طور که محققانی همچون Starr و Lewis، بیان نمودند، نمی‌توان مرز دقیق روابط همزیستی، هم سفرگی و انگلی را در روابط طولانی مدت بین موجودات مشخص نمود و در نتیجه نمی‌توان این روابط را در گروه‌های پیشنهادی کتاب‌های رفرنس جای داد. بر مبنای این طبقه بندی، هم سفرگی در میانه طیف این طبقه بندی قرار می‌گیرد. اگرچه در مواردی که میزبان به میزان کمی دچار زیان می‌شود، نمی‌توان آن از هم سفرگی افتراق داد. همچنین در مورد رابطه همیاری، در شرایطی که منابع و خدمات زیادی صرف شود، نمی‌توان به سادگی این روابط را طبقه بندی نمود. موجودات انگلی و (همیاری) mutualist در دو انتهای مختلف طیف قرار می‌گیرند، در واقع مرز بین این دو مشخص نیست و موقعیت هر موجود در یک رابطه طولانی مدت از نظر تئوری بسیار متغیر و متفاوت است. در این مقاله مروری، ما پلاستیسیته (انعطاف پذیری) این روابط همزیستی را بررسی می‌کنیم و نشان می‌دهیم که این روابط چگونه به آسانی بین روابط انگلی و همیاری تغییر می‌کند. بررسی ما در این مقاله جامع نیست، اما بر تحقیقات اخیر پیرامون تغییرات ماهیت روابط همزیستی متمرکز شده‌ایم.

معنای سود و زیان (هزینه)

سود و هزینه یک رابطه همزیستی برای یک میزبان همواره مشخص نیست و به علت سطوح مختلف درجه بندی قابل اندازه گیری نیست. در مورد رابطه انگلی، استراتژی‌های سود رساننده به میزبان ممکن است نشانگر تعدادی از رفتار-های زندگی میزبان باشد، در حالی که ممکن است در رابطه همیاری، موجود همزی چند عملکردی باشد، در واقع از راه‌های مختلفی به میزبان سود می‌رساند. مثال‌های زیر به خوبی هزینه‌ها و سودها را به نمایش می‌گذارد:

هزینه‌های پنهان رابطه انگلی

علاوه بر وضعیت پاتولوژیکی که در روابط انگلی رخ می‌دهد، این رابطه منجر به اعمال هزینه‌های اضافی غیرمستقیم دیگری نیز می‌شود. برای مثال، ماهی کاردینال *Cheilodipterus quinquelineatus* معمولاً با سخت پوست *cymothoid* رابطه انگلی دارد، این انگل یک اکتوپارازیت (انگل خارجی) بوده که از خون و دیگر بافت‌های میزبان تغذیه می‌کند. اما علاوه بر اعمال این آسیب‌ها به ماهی، به علت سایز بدن (بیش از یک چهارم طول بدن میزبان است) و موقعیت نامتقارنش روی بدن ماهی نیز از توانایی ماهی برای فرار از شکارچیان می‌کاهد. از جمله دیگر هزینه‌های اضافی وارده بر میزبان توسط انگل، تداخل در پروسه انتخاب جفت است. برای مثال، ماهی پوزه دار *Syngnathus typhle* با متاسرکر ترماتود گونه‌های *Cryptocotyle* آلوده می‌شود و لذا در انتخاب جفت ماده مناسب با مشکل مواجه می‌شود. (یعنی جفتی نالایق بر می‌گزیند) که این اتفاق می‌تواند تولید مثل ماهی را تهدید کند. *Pelabon* و همکارانش ادعان نمودند با اینکه عفونت *microsporidian* هیچ اثر قابل توجهی بر شرایط بدنی نر دو خال خالی گوبی *Gobiusculus flavescens* (two-spotted gobies) ندارد، اما نر درگیر در این رابطه انگلی، 30٪ کمتر تولید مثل می‌کند. بنابراین، *microsporidian* منجر به کاهش جفت گیری ارگانسیم می‌شود، با اینکه هیچ اثر فیزیولوژیکی دیگری بر میزان القا نمی‌کند. و اما مثال نهایی، در حالی که *acanthocephalans* فنوتیپ میزبان‌های حدواسط سخت پوستش را تغییر می‌دهد و باعث حساسیت بیشتر آن‌ها به شکارچی اصلی می‌شود. *Sparkes* و همکارانش نیز معتقدند که سخت پوست‌های نر آلوده در مقایسه با افراد غیرآلوده شانس کمتری در آمیزش و جفت گیری با ماده‌ها دارند. پیش از انتشار مقاله اصلی *Hamilton* و همکارانش، این سه نوع زیان (هزینه) مورد توجه زیست شناسان قرار نمی‌گرفت.

لذا تشخیص و تعیین دیگر هزینه‌های همزیستی به ویژه زمانی که انگل هیچ اثری بر فنوتیپ میزبان نداشته- باشد، دشوار است، Schwanz ادعا می‌کند، موش *Peromyscus maniculatus* آلوده با ترماتود *Schistosomatium douthitti* نمی‌تواند در مقایسه با موش‌های غیرآلوده شرایط متابولیکی بهینه‌ای داشته باشد، چرا که هزینه‌های الفا شده توسط انگل بر ویژگی‌های موفولوژیکی و فیزیولوژیکی میزبان اثر گذاشته است. همچنین، مطابق با مدل ریاضی میلر و همکارانش، اگر میزبان آلوده شده بتواند از طریق مکانیسم‌هایی بر اثرات مضر انگل فایق آید، این رابطه از حالت انگلی به کومنسال تغییر می‌یابد. اگرچه، به صورت معناداری هزینه‌های این رابطه هم سفرگی از فوایدش بیشتر است، اما در طول تکامل کمتر به آن توجه شده است.

مزایا (فواید) پنهان برای همیارها

به طور مشابه، پارتنرهای همیار ممکن است از طرق مختلفی به میزبان سود برسانند. یکی از شناخته شده ترین مثال‌ها، همیاری بین شقایق ماهی و دلک ماهی در جنس‌های *Amphiprion* و *Premnas* است. این رابطه اجباری باعث محافظت ارگانسیم‌ها می‌شود. شاخک‌های سوزان شقایق دریایی خطر شکارچی مانند ماهی پروانه‌ای را از ارگانسیم دیگر دور می‌کند. اگرچه، علاوه بر افزایش بقای موجود، از راه‌های دیگری نیز به میزبان سود می‌رساند. *Schmitt* و *Holbrook* ادعان نمودند که رشد و تولید مثل دلک ماهی در این رابطه همزیستی بهبود می‌یابد. علت این پدیده نیز غلظت بالای آمونیوم دفع شده اطراف ماهی است، در واقع افزایش غلظت نیتروژن در اطراف دلک ماهی منجر به جذب بیشتر جلبک‌های درون همزیست شده و نهایتاً محصولات فنوسنتتیک بیشتری اطراف ماهی تولید می‌شود.

این مزایای پنهان در دیگر روابط همیاری نیز دیده می‌شود. گونه *Sanita* از مرجان‌های آب شیرین صخره‌های پوپوآ گینه نو میزبان جلبک‌های تک سلولی است. این جلبک‌های لایه ضخیمی در سطح اسکلت خارجی سخت پوست تشکیل می‌دهند. در حالی که رشد جلبک بر سطح سخت پوست ظاهر فنورسنت قرمزی به میزبان می‌بخشد، *Lindquist* و همکارانش معتقدند که جلبک میزبان را از طریق تولید متابولیت‌های سمی از شکارچیان حفظ می‌-

کند. اما علاوه بر این محافظت، مرجان از جلبک‌ها تغذیه نیز می‌کند و همچنین باعث افزایش رشد جلبک‌ها نیز می‌شود. در واقع جلبک‌ها علاوه بر محافظت از مرجان یک منبع غذایی قابل اطمینان نیز برای آن‌ها هستند. یکی از رایج‌ترین مزایای همیاری، فراهم آوردن محیطی برای زندگی است (niche). Moran. همزیستی را به عنوان راهی برای دستیابی به منابع جدید اکولوژیکی و niche می‌داند. مزایای متقابل نیز در مدت زمان کوتاه قابل اندازه‌گیری و بررسی نیست.

یکی از این مثال‌ها در دو گونه مرتبط به هم *plataspid stinkbugs*، به نام‌های *Megacopta punctatissima* و *Megacopta cribraria* در ژاپن دیده می‌شود. این دو گونه معمولاً میزبان گونه‌هایی از لگومیناسه وحشی هستند، در حالی که *M. punctatissima* روی حبوبات کلونیزه شده و آفت آن‌ها می‌شود. *M. cribraria* به میزبان اولیه خود وفادار مانده و در صورت جابه‌جایی به یک لگوم دیگر، تعداد تخم‌های کمتری انتقال می‌دهد. Hosokaw و همکارانش، معتقدند توانایی *M. punctatissima* در بهره‌برداری از حبوبات به علت حضور باکتری‌های درون همزیست در روده است، در حالی که این‌ها به صورت عمودی (نسل به نسل) با استفاده از یک سیستم منحصر به فرد به نام کپسول همزی منتقل می‌شود. این کپسول به تخم متصل شده و سپس به واسطه سر از تخم در آوردن مصرف می‌شود. زمانی که ارگانسیم همزی *M. punctatissima* با همزی *M. cribraria* عوض شود، شرایط کاملاً معکوس می‌شود. بنابراین، به نظر می‌رسد توانایی *M. punctatissima* در بهره‌برداری از یک گیاه به صورت مستقیم به خود ارگانسیم همزی بستگی دارد. (در این سیستم گیاه میزبان و حشرات نیز ارگانسیم همزی است، و همزی به علت داشتن باکتری‌های خاصی می‌توانند از گیاه بهره‌برداری کنند).

یکی از مثال‌های این مورد، کرم‌های *siboglinid* پر تار جنس *Osedax* است. این کرم دهان و روده کارآمدی ندارد، اما باکتری‌های هتروتروفی همزی در ساختارهای شبه ریشه‌ای منشعبی دارد که به کرم امکان جذب مواد غذایی از لاشه استخوان‌های وال را می‌دهد. در بستر دریا لاشه‌های زیادی وجود دارد که کرم‌ها از آن تغذیه می‌کنند.

همیاری بین قارچ میکوریز و گیاهان مثال مشابه دیگری در مورد فراهم کردن محیط (niche) می‌باشد؛ این مثالی در مورد کلونیزاسیون گیاهان آوندی در محیط زیر زمینی است. رابطه بین گیاهان و قارچ میکوریز به صورت مداوم وجود دارد و می‌تواند همیاری یا حتی انگلی باشد، و می‌تواند در طول زمان متغیر باشد. این ویژگی تقریباً در تمامی همزیست‌ها وجود دارد و در ادامه مقاله بیشتر در مورد آن صحبت خواهد شد. در مثال‌های بالا به راحتی توانستیم مزایا را برشماریم، اما در همه روابط نمی‌توان به آسانی مزایا و معایب بین روابط را مستقیماً مشخص نمود و گاهی اطلاعات خیلی کمی در مورد روابط به دست می‌آوریم.

همزیستی و چگونگی آن (شرایط همزیستی)

با در نظر داشتن انواع مختلف همزیستی در مدت زمان طولانی، می‌توانیم هزینه و مزایای یک همیاری را بررسی کنیم. خدمات و ویروالانس رابطه انگلی در واقع دو روی یک سکه هستند. ویروالانس اغلب مترادف فقدان مزایا برای میزبان است که به علت حضور یک انگل حادث شده، اما ویروالانس همچنین می‌تواند به معنای این باشد که میزبان از منابع خاصی محروم باشند که در نهایت از مزایای میزبان می‌کاهد. به طور مشابه، در رابطه همیاری، میزبان منابعی را از در اختیار موجود همزی قرار می‌دهد، اما در ازای آن خدماتی نیز می‌گیرد. در واقع این معایب به واسطه جذب خدمات دیگر جبران می‌شود. بالانس بین فواید و هزینه‌های پرداختی در یک رابطه همزیستی به عوامل مختلفی بستگی دارد و اغلب بسیار به وضعیت تعادل نزدیک است. در حالی که ترماتود *digenean* معمولاً یک پارازیت است، اما حداقل در یک مورد دیده شده است که یک گونه ترماتود می‌تواند رابطه همیاری برقرار کند. ترماتود *Podocotyloides stenometra* از پولیپ مرجان به عنوان دومین میزبان حدواسط استفاده می‌کند. پولیپ آلوده، به علت تغییر شکل قابل تشخیص است. پولیپ به رنگ صورتی کمرنگ درآمده، متورم شده و نمی‌تواند به اسکلت محافظ داخلی بازگردد. این تغییرات باعث می‌شود دسترسی میزبان نهایی ترماتودی به *Chaetodon multinctus* پولیپ آسان تر شود، این انگل از پولیپ آلوده تغذیه می‌کند. تغییرات فنوتیپی القا شده توسط عفونت ترماتودی همچنین انرژی پولیپ آلوده را افزایش می‌دهد، اولاً به دلیل اینکه پولیپ متورم، سطح بیشتری برای مرجان فراهم می‌کند و دوم اینکه لازم نیست مرجان برای فرار از

شکارچی پولیپ را به داخل بدن بکشد و لذا انرژی کمتری مصرف می‌شود. در مقایسه با حجمی از پولیپ که آلوده می‌شود، میزان کمی ترماتود در پولیپ وجود دارد و علت اینست که ترماتودها در مقایسه با میزبان اندازه و سایز بسیار کوچکتری دارد. در واقع انرژی کمی از میزبان در این رابطه انگلی صرف می‌شود و حتی این مقدار از دست رفته با میزان خیلی بیشتری جبران می‌شود. Abey معتقد است هیچ اثر منفی از عفونت *P. stenometra* روی میزبان نهایی (ماهی) القا نمی‌شود و لذا با توجه به تغذیه شدن ترماتود از پولیپ مرجان، می‌توان ترماتود را به عنوان

همیار *C. multicinctus* در نظر گرفت.

بنابراین تمام این عناوینی که برای توصیف روابط همزیستی استفاده نمودیم، لزوماً به درستی روابط میزبان و موجود همزی را بیان نمی‌سازد. حتی بین انگلهایی که بیشتر برای میزبان هزینه به بار می‌آورند تا فایده، درجه آسیب وارد شده، همواره ثابت نیست. این انعطاف پذیری در درجه ویرولانسی (در واقع میزان منابعی از میزبان که مورد استفاده

انگل قرار می‌گیرد) در *Ascogregarina tai taiwanensis* بررسی شده است (انگل پروتوزوا حشره *Aedes*

albopictus). Tseng معتقد است ویرولانسی انگل تحت شرایطی که میزبان میزان بیشتری غذا دریافت می‌کند

در حد متوسط است، در واقع اووسیت انگلی که میزبان به خوبی تغذیه شده است در مقایسه با میزبانی که به خوبی

تغذیه نشده، ویرولانسی تر است.

هزینه‌ها و فواید رابطه همزیستی به موقعیت بستگی دارد. حتی در مورد رابطه همیاری، هزینه‌ها همواره به مزایای

دریافتی مرتبط نیست و به شرایط و محیط بستگی دارد. مثال بعدی این نکته را روشن می‌سازد. شته نخود

Acyrtosiphon pisum، یک درون همزیست اجباری است، شیره آوندی *Buchnera aphidicola* نیز به

عنوان میزبان اسیدآمینه‌های ضروری برای شته را فراهم می‌کند این اسید آمینه‌ها برای تولید مثل شته ضروری

است. علاوه بر این، *A. pisum* مجموعه‌ای از همزیست‌های ثانویه اختیاری نیز دارد، یکی از آن‌ها *Hamiltonella*

defense می‌باشد که باعث مقاومت میزبان به حمله انگلی زنبورها می‌شود. اگرچه، همزیستی همچنین هزینه جدی

به جای این فایده به *A. pisum* تحمیل می‌کند. علیرغم اینکه *A. pisum* آلوده به *H. defense* به انگل‌ها مقاوم

است، اما در شرایطی که میزبان با یک همزی ثانویه دیگر نیز مانند *Serratia symbiotica* آلوده شود، باروری

رابطه بین *A. pisum* و همزی ثانویه اش به ما نشان می دهد که چگونه رابطه اختیاری می تواند بین دو حالت انگلی و همیاری باشد. اما زمانی که یک رابطه اجباری وجود داشته باشد، چه اتفاقی می افتد؟ آیا هزینه زیادی به موجود همزی تحمیل می شود؟ به مثال زیر توجه کنید.

یک رابطه همیاری هضمی منحصر به فردی بین گیاه گوشتخوار *Roridula dentata* و حشره *Pameridae marmarlothii* وجود دارد. *R. dentate* معمولاً حشره را با قطرات چسبنده ای که در سطح برگ های خود دارد، گیر می اندازد. حشره بدون هیچ مانعی در قطرات چسبان حرکت نموده و در همین حین گیاه از آن تغذیه می کند، حشره نیز مدفوع خود را بر سطح برگ دفع می کند. سپس گیاه نیتروژن مدفوع را از طریق کوتیکول نازک خود جذب می کند. گیاه به همین شویبه حدود 70٪ نیتروژن خود را کسب می کند. به علت اینکه گیاه هیچ آنزیمی برای هضم شکار خود ندارد، به نظر می رسد این رابطه جهت تسهیل فرآیند هضم شکل گرفته است. *Anderson* و *Midgley* ادعا کرده اند گیاهان شکارچی که بر سطح آنها حشره *hemipteran* زندگی می کند، در مقایسه با سایرین (بدون حشره) رشد بیشتری دارند؛ در واقع در گیاهان گوشت خوار بدون این حشره، رشد منفی دیده می شود. اگرچه، حشره علاوه بر تغذیه از گیاه، شیره گیاه میزبان را می مکد. حشره *P. marlothii* همچنین باعث رشد منفی گیاه نیز می شود. این رشد منفی مشابه با رشد گیاهان کنترل و گیاهانی است که هیچ حشره ای با آنها رابطه همزیستی ندارد. در واقع مزایای رسیده به میزبان، در مقایسه با هزینه هایی که به میزبان تحمیل می شود، ناچیز بوده و لذا به نظر می رسد همزیستی این گیاه با حشره هیچ اثر مثبت مستقلی ندارد. بنابراین می توانیم این رابطه را از گروه همیاری خط زده و در گروه همسفرگی قرار دهیم، هر چند این حشره خدماتی برای گیاه نیز فراهم می کند. همزیستی تمیزکاری بین ماهی های تمیزکننده اجباری و حامی (*clients*) به خوبی مطالعه شده است و مفهوم مزایا و هزینه را به خوبی می توان در این مثال درک نمود. ماهی ها حامی به دنبال ماهی تمیزکننده در حرکتند و در نتیجه این رفتار که برای هر دو طرف مزایایی دارد، اکتوپارازیت های ماهی حامی از بین خواهند رفت. ماهی حامی تمیز شده و ماهی تمیزکننده *wrasse* (نوعی ماهی با رنگ روشن) نیز منبع خوبی از غذا به دست می آورد. اگرچه، هنوز

تناقضاتی در این زمینه وجود دارد و نمی‌توان این رابطه را به صورت متقابل مفید در نظر گرفت. در حالی که ماهی تمیزکننده اکتوپارازیت‌هایی مانند سخت پوست gnathiid و مونوژن‌های موجود در سطح پوست ماهی را می‌خورد. غذای ماهی تمیزکننده ترجیحا مخاط و بافت‌های ماهی حامی می‌باشد. اگرچه، تولید مخاط و دیگر بافت‌ها برای ماهی انرژری بر است و هزینه در پی دارد، به نظر می‌رسد ماهی تمیزکننده، متقلب (cheater) بوده و بدون اینکه خدمات خاصی به ماهی حامی ارائه دهد (به جز حذف اکتوپارازیت‌ها)، غذایش را تامین می‌کند. این انگیزه برای تقلب، باعث می‌شود نتوانیم این رابطه را در گروه همیاری قرار دهیم و لذا به نظر می‌رسد گروه رابطه انگلی گروه مناسب‌تری باشد. برای ماهی تمیزکننده، انگیزه فریب حامی (تقلب) حضور یا عدم حضور اکتوپارازیت اطراف حامی است. Cheney و Cote معتقدند هر چه حامی، اکتوپارازیت بیشتری داشته باشد، ماهی تمیزکننده، کمتر مواد تولید شده حامی را حذف و پاکسازی می‌کند، و همین طور برعکس. آن‌ها پیشنهاد دادند که نتیجه این رابطه بین ماهی تمیزکننده و حامی ممکن است به تنوع در فراوانی اکتوپارازیت‌ها بستگی داشته باشد. حضور اکتوپارازیت‌ها برای تغذیه ماهی تمیزکننده یک فاکتور خارجی کلیدی در تعیین نوع رابطه از نوع همیاری یا انگلی است. حضور این ماهی‌های همزی به معنای اینست که باید مکانیسم‌های کنترلی جهت جلوگیری از بهره برداری (استفاده از خدمات ارائه شده) بیش از حد وجود داشته باشد. Johnstone و Bshary یک مدل ساده تئوری پیشنهاد دادند که طبق آن ماهی‌های حامی می‌توانند ماهی تمیزکننده را کنترل کنند، در واقع حامی می‌تواند این همکاری را قطع کند، لذا ماهی تمیزکننده از منابع غذایی محروم خواهد شد و بهره‌برداری او کاهش خواهد یافت. این مدل‌های تئوری منطبق با نتایج تجربی نیز می‌باشد، در واقع حامی می‌تواند این رابطه حمایتی را از طریق فرار یا تنبیه ماهی تمیزکننده به پایان رساند.

مکانیسم‌های کنترلی و بهره‌برداری

مطالعاتی که در قسمت بالا آمده، نشان می‌دهد که ماهی‌های تمیزکننده در شرایط خاصی می‌توانند از خدمات میزبان استفاده کنند و این رابطه همیاری بیشتر به علت تقلب و حيله‌ای است که به کار می‌برند و اما به جای آن هیچ خدمت خاصی به میزبان ارائه نمی‌دهند (استثمارگری). با این حال برخی از این استثمارگران اجباری بوده و

برخی دیگر نیز همیار هستند که تحت شرایط خاصی انگل نیز خواهند شد، همانند آنچه در مورد ماهی تمیزکننده بیان نمودیم. حال چگونه رابطه همزیستی می‌تواند در حضور یک استثمارگر ادامه یابد؟ مسئله متقلبین در رابطه همیاری و کنترل این استثمارگران توسط محققان دیگری با جزئیات خیلی بیشتری بررسی شده‌است. اگرچه، ما باید این موضوع را به صورت مختصر در این مقاله نیز بیان کنیم. مثال ماهی تمیزکننده و حامی به مکانیسم کلی کنترل ارگانسیم استثمارگر (نفع برنده) اشاره دارد. موضوع مهم پیرامون این مطالعات اینست که میزبان از طریق کنترل منابعی که در اختیار ارگانسیم مقابل می‌گذارد، پایداری رابطه همیاری را کنترل می‌کند. تحریم منابع از ارگانسیم استثمارگر از مکانیسم‌های مشترک میزبان در کنترل رابطه همیاری است که بین ماهی تمیزکننده و حامی، درخت یوکای آمریکایی و بید، درخت انجیر و زنبور و حبوبات و باکتری‌های ریزوبیال نیز وجود دارد.

بنا بر نظریه پذیرفته شده در مورد تعریف رابطه انگلی، میزبان علیه عامل انگلی مقاومت می‌کند، این مقاومت و پاسخ‌های ایمنولوژیکی میزبان در واقع از جمله مکانیسم‌های کنترلی است که میزبان جهت محدود سازی اعمال موجود همزی به کار می‌گیرد. نهایتاً، وجود چنین مکانیسم‌هایی در تضاد با مبانی و اصول یک رابطه همزیستی اجباری است؛ و هنوز سوالاتی در مورد نقش مکانیسم‌های کنترل موجود همزی(انگل) و پاسخ‌های ایمنولوژیکی در محدودسازی بهره‌برداری انگل از میزبان وجود دارد. تنها تفاوت در مورد رابطه انگل-میزبان (این رابطه عمدتاً آنتاگونیستی است) اینست که میزبان راهکارهایی برای جلوگیری استفاده بیشتر انگل از منابعش به کار می‌گیرد. همزیستی در گذر زمان (طی تکامل)

تغییرات در شرایط و وضعیت روابط همزیستی در طبیعت به صورت موقتی است. در بازه‌های زمانی مختلف، روابط یک نسل از موجودات همزی از انگلی به همیاری تغییر یافته و مجدداً به انگلی باز می‌گردد. این تغییرات در بازه‌های زمانی مختلف تکاملی و یا یک بازه زمانی از زندگی موجود زنده روی می‌دهد. ما در ادامه مثال‌هایی از تغییرات طبیعی روی داده در همزیستی در بازه‌های زمانی کوتاه و بلند می‌آوریم. رابطه بین خرچنگ‌های brachyuran و میزبان‌های cnidarian دریایی در نواحی مختلف جهان دیده شده‌است،

اما ماهیت دقیق این رابطه مشخص نشده است. علاوه بر *hyperiid amphipod Hyperia medusarum*. فرم نابالغ و بالغ خرچنگ *Cancer gracilis* در قسمت زنگوله مانند پیکره ستاره دریایی *Phacellophora camtschatica* قرار گرفته و رابطه برقرار می‌کند. در حالی که *instar* (مرحله خاصی از رشد بندپایان) خرچنگ-های جوان به صورت فعال از بافت میزبان تغذیه می‌کنند، به آن‌ها انگل گفته می‌شود و این رابطه از نوع انگلی در نظر گرفته می‌شود. *Towanda* و *Thuesen* معتقدند همزمان با تکوین و رشد خرچنگ، رژیم و زائقه غذایی آن تغییر می‌کند. با افزایش رشد خرچنگ به جای تغذیه از بافت میزبان از *amphipod H. medusarum* (در بازوی دهانی ستاره دریایی قرار دارد) تغذیه می‌کند. *hyperiid amphipods* مانند *H. medusarum* از جمله پارازیت‌های مضر میزبان می‌باشند. این خرچنگ با خوردن این پارازیت‌ها یک رابطه همزیستی شکل داده که میزبان را تمیز می‌کند. با گذر زمان، این رابطه از فرم انگلی به رابطه همیاری مفید تغییر یافته است. همزیستی بین درخت انجیر (گونه فیکوس) و زنبورهای گرده افشان (*Agaonidae*) یکی از مثال‌های کلاسیک همزیستی دو طرفه مفید است، این دو موجود به علت اثرات مثبتی که در تولید مثل موفقیت آمیز یکدیگر دارند، به یکدیگر وابسته هستند. اگرچه، مطالعات اخیر نشان داده که اصول این رابطه در تضاد با این اصول مزبور روابط همزیستی است. در مورد شفاف‌سازی این مطالعات، باید بگوئیم این رابطه همزیستی به نوع انگلی تغییر یافته است. به نظر می‌رسد در درخت‌های انجیری که گرده افشانی هم ندارند، زنبورها همچنان همراه با درخت انجیر به حیات خود ادامه می‌دهند. برای مثال *Ceratosolen arabicus*، با *Ficus sycomorus*، گرده افشانی می‌کند. به نظر می‌رسد این رابطه، نوعی رابطه همزیستی است که به تدریج به نوع نامناسب تغییر یافته است، در واقع موجود همزی بدون اینکه به میزبان سودی برساند، در رابطه همزیستی درگیر است. *Kerdelhue* و همکارانش نشان دادند که *C. arabicus* و *galili* به هم مربوط نیستند، اما با هم روی *F. sycomorus* رابطه همزیستی شکل داده، البته تغییراتی نیز در میزبان القا می‌کنند. علاوه بر رابطه مزبور، زنبورهایی که توانایی گرده افشانی نیز ندارند (*NPFW*) (متعلق به ابرخانواده *chalcidoidea*) نیز با درخت انجیر وارد رابطه همزیستی می‌شوند، این زنبورها باعث هیچ گونه موفقیتی در تولیدمثل و شکوفایی انجیر نمی‌شوند. *Jousselin* و همکارانش اعلام کردند، دو جنس تخم ریز

NPFW به نام‌های *Diaziella* و *Lipothymus* یک خانواده شکل می‌دهند که به عنوان انگل میزبان فیکوسی خود مطرح هستند و البته در گرده افشانی درخت انجیر نیز همراه با همکاری می‌کنند. *Waterstoniella* نیز به عنوان یک گرده افشان شناخته شده است. بنابراین، واضح است که رابطه *Diaziella* . *Lipothymus* از انگلی به سمت همیاری تغییر یافته است. بنابراین، داستان این رابطه تکاملی بین انجیر و زنبور به ما نشان می‌دهد که روابط همیاری و انگلی می‌توانند در بازه‌های زمانی مختلف به یکدیگر تغییر یابند.

همزیستی و تغییر و جابه جایی آن (TRANSMISSION)

بعد از توجه به عوامل خارجی موثر و زمان در تغییر روابط، لازم است به یک عامل درونی (ذاتی) مهم در اعمال تغییرات در رابطه همزیستی توجه کنیم. خواص و خصوصیات خود موجود همزی، عامل موثر مهمی در تغییر رابطه همزیستی است. این عامل یکی از عوامل مهم است که می‌تواند سرنوشت یک رابطه همزیستی و نحوه تغییر آن را تعیین کند.

تئوری‌های اخیر مشخص نموده که نحوه تغییر رابطه نقش مهمی در تعیین ویرولانسی یک موجود همزی دارد. بنابراین، تغییرات عمودی بدین معناست که مزایای میزبان و همزی با هم متناسب باشد، مانند رابطه‌ای که بین دو موجود وجود دارد (یا حداقل اینکه همزی ویرولانسی کمتری برای میزبان داشته باشد). این نوع رابطه توسط تکامل انتخاب شده است. در حالی که اگر مزایای همزی با مزایای میزبان تناقض نداشته باشد، همزی می‌تواند مزایای خود را با بهره‌برداری بیشتر از میزبان افزایش دهد، در این حالت میزبان سود کمتری می‌برد این رابطه به نوع انگلی نزدیک تر می‌شود.

Wolbachia (باکتری الوده کننده بندپایان) یک انگل است که از مادر به صورت عمودی (از طریق تولید مثل منتقل می‌شود) بین بندپایان منتقل می‌شود، این باکتری در تعیین جنسیت زاده‌های میزبان تاثیر می‌گذارد. لذا به نظر می‌رسد هزینه‌های زیادی برای میزبان دارد. البته این باکتری در اعمال فیزیولوژیک طبیعی باکتری نیز تداخل ایجاد می‌کند، کیفیت و زادآوری اسپرم را کاهش داده و باعث مرگ بیشتر زاده‌های نر می‌شود. علاوه بر این، پاسخ‌های ایمنی میزبان را کاهش داده و به علت ناسازگاری سیتوپلاسمی، زادآوری بندپایان را کاهش می‌دهد. اگرچه

مشخص شده است که در یک دوره زمانی کوتاهتر از دو دهه، سویه‌ای از این باکتری *Wolbachia* باروری میزبانش را حدود 10٪ در مقایسه با میزبان آلوده نشده، افزایش می‌دهد. بنابراین رابطه این سویه خاص از *Wolbachia* با بندپایان از نوع انگلی به همیاری تغییر یافته است، که این نتیجه مطابق با تئوری‌های اخیر در مورد ویروالانس است. در حالی که نحوه انتقال *Wolbachia* غالباً به صورت عمودی (انتقال از والدین به زاده‌ها) است، اما انتقال افقی (بین افراد بدون تولید مثل) نیز در موارد نادری دیده شده است. تغییرات رخ داده در ویروالانس همراه با تغییراتی در نحوه انتقال پارازیت است و این بدان معناست که نحوه سرایت موجود همزی به نحوه انتقال عمودی و افقی تاثیر می‌گذارد.

dinoflagellate درون همزیست (موجودات تگ سلولی با دو فلاژل که موجودات زنده آب شیرین را آلوده می‌کند) مثالی از این پدیده است. اعضای این جنس *Symbiodinium* انواعی از مهره‌داران آب شیرین نواحی استوایی و نیمه استوایی را آلوده می‌کند. یک گونه *Symbiodinium microadriaticum* در ستاره دریایی *Cassiopea xamachana* وجود دارد که مستقل از جلبک‌ها رشد کرده و از طریق محیط و از طریق تولیدمثل غیرجنسی منتقل می‌شود. *Sachs & Wilcox* دو نوع از جلبک‌ها را تحت این شرایط پرورش به صورت انتقال افقی و عمودی دادند. همان طور که انتظار می‌رفت جلبک‌هایی که به صورت افقی با گونه میزبان انتقال می‌یابند، منجر به کاهش رشد و تولید مثل میزبان می‌شوند در حالی که این اثر در مورد جلبک‌هایی که به صورت عمودی به میزبان منتقل می‌شوند، دیده نمی‌شود. اگرچه دیده شده است که جلبک‌های نیز وجود دارد که در رشد و تکثیر خود مشکل دارند و به همین شکل نیز در رشد و حیات ستاره دریایی اختلال ایجاد می‌کند. لذا به نظر می‌رسد که تحت این شرایط معمول، موجودات همزی مفید می‌توانند رابطه مضر و با هزینه‌ای شکل دهند و یک رابطه همیاری یا انگلی همواره پایدار نیست و می‌تواند همواره تغییر یابد.

مرور مجدد موارد مزبور

هنوز نمی‌توانیم معنای یک رابطه بیولوژیکی خاص انگلی، هم سفرگی یا همیاری را به درستی تعریف کنیم و هنوز جنبه‌های نامشخصی از آن تعیین نشده و لازمست تحقیقات بیشتری در مورد آن انجام شود. برای مثال، اگر

Anderson و Midgley به اسانی همزیستی hemipteran (نوعی بندپا) با *R. dentate* را به عنوان یک رابطه همیاری پذیرفته بودند، نمی توانستند هزینه های تحمیل شده از جانب این بندپا به گیاه را کشف کنند. همچنین Towanda و Thuessen مشاهده کردند، لارو *C. gracilis* تغذیه کننده از بافت میزبان scyphozoan یک رابطه انگلی با خرچنگ برقرار می کند و اگر بیشتر تحقیق نمیکردند، متوجه تغییر ماهیت این رابطه در دوران بلوغ لارو نمی شدند، همان طور که در بلوغ، این رابطه ماهیت همیاری یافته و در نتیجه این لارو بالغ، میزبان را از پارازیت های دیگر محافظت می کند.

واژه همزیستی اغلب به معنای یک رابطه مفید دو طرفه اطلاق می شود، اما ما در این مقاله جهت تفسیر روابط بیولوژیکی بین دو موجود زنده استفاده کردیم. اگرچه، پیشرفت های اخیر در تحقیقات اکولوژیکی و تکاملی به ما نشان داده است که حتی تقسیم بندی های فرعی بین همیاری، هم سفرگی و انگلی، همیشگی نبوده و در گذر زمان تغییر می کند. بنابراین، بهتر است در استفاده از این لغات برای تفسیر روابط با دقت و احتیاط بیشتری رفتار کنیم، چرا که این روابط بیولوژیکی بسیار انعطاف پذیر بوده و هیچ گاه ثابت نیست.



این مقاله، از سری مقالات ترجمه شده رایگان سایت ترجمه فا میباشد که با فرمت PDF در اختیار شما عزیزان قرار گرفته است. در صورت تمایل میتوانید با کلیک بر روی دکمه های زیر از سایر مقالات نیز استفاده نمایید:

لیست مقالات ترجمه شده ✓

لیست مقالات ترجمه شده رایگان ✓

لیست جدیدترین مقالات انگلیسی ISI ✓

سایت ترجمه فا ؛ مرجع جدیدترین مقالات ترجمه شده از نشریات معتبر خارجی