

نقش ادراک حسی گیاه در تعاملات گیاهان و حیوانات

چکیده

شیوه زندگی غیر متحرک گیاهان می تواند این تصور اشتباه را به وجود آورد که آنها در تعامل با ارگانیزم های دیگر و محیط وسیع تر به صورت غیر فعال شرکت دارند. در واقع، گیاهان توانایی های ادراکی پیشرفته ای را به وجود آورده اند که به آنها امکان می دهد تا به طیف وسیعی از شرایط در حال تغییر زیستی و غیر زیستی پاسخ دهند. در این مقاله، ما در مورد تحقیقات اخیر در مورد روش های مختلف که در آن توانایی های حسی گیاهی تعاملات بین گیاهان و حیوانات، به ویژه حشرات را میانجی گری می کند، بحث می کنیم. چنین تعاملاتی عبارتند از تشخیص و ضبط شکار حیوانات توسط گیاهان گوشتخوار، پاسخ گیاهان فعال به گرده افشانی توسط گرده افشان ها، درک نشانه های مختلف مرتبط با حضور فوری و تغذیه گیاه خواری و پاسخ های گیاه به نشانه ها (بویایی¹)، نشان دهنده خطر برای آینده گیاهخواری است. ما فقط شروع به درک طیف گسترده ای از نشانه های حسی که این تعاملات را میانجی گری می کنند و تشریح مکانیسم هایی که گیاهان این نشانه ها را درک، تفسیر و به آن پاسخ می دهند، کردیم. با این وجود، روشن است که گیاهان به طور مداوم از طریق طیف وسیعی از روش های حسی، اطلاعاتی درباره محیط خود جمع آوری می کنند و به طور فعالانه طوری به آنها پاسخ می دهند که عمیقاً بر تعاملات آنها با سایر موجودات تاثیر می گذارد.

کلمات کلیدی: ارتباطات، گیاهان خواری، تعاملات گیاهی و حیوانی، تعاملات گیاهان و حشرات، بویایی گیاه، ادراک گیاهی، حس های گیاه.

مقدمه

انسانها لزوماً همه چیزهای زندگی را از طریق لنز تجربه خود مشاهده می کنند و این تعصب مفهومی غیرقابل اجتناب، منبع گمراه کننده ای در زیست شناسی است. این مسئله باعث ایجاد تمایل طبیعی در میان دانشمندان و غیر دانشمندان، به طور یکسان؛ برای قائل شدن جنبه های انسانی برای گونه های غیر انسانی با برخی از عواقب

¹ olfactory

ناگوار (Abelson, 1974؛ کندی، 1992) می‌شود. اما همچنین می‌تواند ما را به نادیده گرفتن شباهت‌های اساسی بین انسان و سایر موجودات، که شیوه زندگی آنها در نگاه اول ممکن است کاملا متفاوت از ما به نظر برسد، سوق دهد. جای تعجب نیست که هر دو نوع خطا در مطالعه گیاهان به طور کامل نشان داده شده است و شاید بیشتر از همه این خطاها در رابطه با توانایی‌های ادراکی و حساسیتی گیاهان وجود داشته باشد. از یک طرف، شیوه زندگی بدون تحرک گیاهان، باعث نامفهوم شدن راه‌های بی‌شماری می‌شود که گیاه به طور فعال محیط را درک و به آن پاسخ می‌دهد، مثلا پاسخ‌ها اغلب مستلزم تغییرات فیزیولوژی داخلی-مانند شیمی برگ یا فلئوم هستند که تقریبا غیر قابل مشاهده هستند (برای انسان)، و همچنین تغییرات در رشد و توسعه که به آسانی قابل تشخیص هستند، اما در بازه زمانی خیلی آهسته، که برای مشاهده معمولی طولانی است. در واقع ارسطو، که مطالعه سیستماتیک زیست‌شناسی را پایه‌ریزی کرد، تصور می‌کرد که گیاهان ظرفیت ادراک حسی را ندارند و این عدم وجود ادراک، آنها را از حیوانات و انسان‌ها جدا می‌کند، و این طور استدلال می‌شود که "گیاهان بدون حس زندگی می‌کنند، و به واسطه این حس است که ما حیوان را از آنچه که حیوان نیست تشخیص می‌دهیم (ارسطو، 1984). از سوی دیگر، انسان‌ها تقریبا همیشه با نمونه‌هایی از گیاهان که واکنش‌ها و رفتارهای حسی "مشابه حیوانات" نشان می‌دهند، مانند حرکات سریع برخی گونه‌های گیاهی گوشتخوار، محسوس شده‌اند. این شگفتی ممکن است در روانشناسی انسانی ریشه‌های عمیق داشته باشد، زیرا اهمیت مفاهیم انسان‌شناختی و شرطی‌های خلاف واقع² و فراطبیعی، منجر به نقض دسته‌بندی‌های هستی‌شناسی شهودی که انسان‌ها از اولین مراحل رشد شناختی تشخیص می‌دهند (Boyer, 1996, 2001) شده است. و این ممکن است توضیح دهد که چرا ادعاهای بدون پشتوانه تجربی و خیالی در مورد زندگی درونی، به قول معروف، پیچیده گیاهان، اغلب برجسته هستند و همانطور که در زیر بحث شده است، گاهی اوقات قرارگیری آن در تخیل عمومی مشکل‌ساز است.

اوج شبه علم گیاه‌شناسی احتمالا در اواسط دهه 70 میلادی بوده است که در انتشارات "زندگی رمزی گیاهان" منتشر شده است: یک گزارش جالب توجه در مورد روابط فیزیکی، احساسی و معنوی میان گیاهان و انسان

² counterfactual

(Tomkins and Bird, 1973)، که طیف وسیعی از تحقیقات را در بر می‌گیرد تا ظرفیت‌های ادراکی، روانی و توانایی‌های عاطفی گیاهان را مورد توجه قرار دهد. این کتاب پرفروش نیویورک تایمز است که به چندین زبان خارجی ترجمه شده است و همچنان تا این تاریخ در حال چاپ است - همچنین الهام بخش فیلم مستند 1979 با همین نام است.

این به طور غالب کار Cleve Backster را برجسته می‌کند، کارشناس بازرجویی سابق CIA بود که از تجهیزات پلی‌گراف برای اندازه‌گیری تغییرات مقاومت الکتریکی برگ‌های گیاه استفاده می‌کرد و ادعا کرد که الگوهای ثابت کرده که پاسخ‌های عاطفی به شرایط مختلف آزمایشی، از جمله تهدیدات آسیب‌علیه گیاه یا سایر ارگانیزم‌های نزدیک، نشان می‌دهد. بکستر ادعا کرد که گیاهان قادر به "درک ابتدایی" حالت‌های عاطفی انسان³ و همچنین استرس در سایر موجودات بودند (Backster, 1968). کتاب دوم که در همان سال منتشر شد، "صدای موسیقی و گیاهان" (Retallack, 1973)، آزمایش‌هایی را برای بررسی اثرات سبک‌های مختلف موسیقی بر روی رشد و سلامتی گیاهان توصیف کرد (گیاهان Retallack به نظر میرسد موسیقی کلاسیک را به راک ترجیح می‌دهند، اما عمدتاً نسبت به موسیقی کانتری و وسترن بی تفاوت بودند).

علیرغم فقدان واضح دقت علمی (به عنوان مثال شواهدی که در مطالعات تجربی بررسی شده در مجلات علمی اصلی منتشر شده است) کارهایی نظیر آنچه که در بالا توضیح داده شد، توجه عمومی و مطبوعات مردمی را به این نکته جلب کرد که بسیاری از دانشمندان معتبر مجبور به پاسخ‌گویی بودند (به عنوان مثال Abelson, 1974؛ گالستون، 1975؛ گالستون و Slayman, 1979). مجله علمی پژوهشی Science یک آزمون از فرضیه ادراک اولیه را منتشر کرد (Backster, 1968) که تکنیک‌های یکی از بهترین تجربیات Backster را تکرار کرده بود، اما به طرز ناخوشایندی، هیچ واکنش گیاهی قابل تشخیصی به مرگ دسته جمعی (توسط جوشاندن³) میگوهای آب شور مشاهده نکرد (Horowitz و همکاران، 1975). در همین حال، یک هیئت زیست‌شناسان در نشست سالانه 1975 انجمن آمریکایی برای پیشرفت علم، ادعاهای مربوط به احساسات گیاهی را مورد بررسی قرار داد و آنها را از

³ boiling

لحاظ علمی غیر قابل تحمل محسوب می کرد، و یکی از اعضای آن، برای شکاف بین آنچه که دانشمندان به آن باور دارند و آنچه که عموم به آن اعتقاد دارند، تاسف می خورد (سنت پترزبورگ تایمز، 1975). از دیدگاه امروزی، این ممکن است که به برخی از گمراهی ها دامن بزند، تا به دانشمندان پیشرو و نشریات علمی دهه 1970 فکر کنند که وقت و فضای زیادی را برای تبیین ادعاهای پوچ درباره روانشناسی عاطفی گیاهان اختصاص دادند. اما این توجه، حاصل نگرانی به جا در مورد انتشار وسیع عمومی ادعاهای شبه علمی بی اساس بود. علاوه بر این، مقداری شبه وجود دارد که توجه گسترده به این بحث توسط جامعه علمی عمومی، ادراک تحقیقات علمی درست در مورد توانایی ادراک و حس گیاهان را تحت تاثیر قرار می دهد و با شک و تردید در مورد این موضوع گاهی اوقات مانع پیشرفت های علمی در این حوزه می شود (همانطور که در ادامه بحث می شود). این تاریخچه همچنین زمینه مهمی برای بحث های اخیر و در حال انجام در مورد اینکه آیا گیاهان ممکن است به نوعی "رفتار هوشمندانه" و یا حتی برخی از فرم های ابتدایی از "آگاهی"⁴ را از خود بروز دهند، فراهم می کند.

این بحث ها در محدوده تحقیقات قانونی علمی و استدلال قرار می گیرند و رک و پوست کنده، اغلب بر نکات معنایی و تفسیری بیشتر از تفاوت های حقیقی در زمینه های واقعیات علمی، با محققانی که قصد تکیه بر پیچیدگی واقعی و کمالی که گیاهان در پاسخ به شرایط محیطی نشان می دهند (مانند Trewavas, 2002, Brenner et al., 2003, علی، 2006؛ Trewavas و Baluška, 2011) تکیه دارند، در حالی که دیگران بر احتیاط در برابر ادعاهای گسترده و مهیج و استفاده از اصطلاحاتی که ممکن است منجر به سوء تفسیر شود، تاکید می کنند (مثلا Alpi et al., 2007؛ Struik et al., 2008؛ Olsson and Forkman, 2012).

به نظر می رسد واضح است که توانایی ادراک گیاهان در جایی بین افراطهای که در بالا مشخص شده اند، جای دارند. گیاهان مشابه تصورات عاطفی Cleve Baxter نیستند، اما هیچ یک از آنها ماشین های بی معنی نیستند که ارسطو و دیگران ممکن است به آنها اعتقاد داشته باشند. در واقع، بر خلاف اکثریت قریب به اتفاق گونه های حیوانی، که قادر به هدایت حرکت خود در طی حداقل دوره ای از چرخه زندگی خود هستند و در نتیجه می تواند به دنبال

⁴ consciousness

محیط های مطلوب و یا فرار از شرایط نامطلوب، حرکت کنند، در مراحل رشد گیاهان، گیاهان باید خود را با شرایطی که در آن مکان خاص که در آن ریشه دارند و با طیف وسیعی از تغییرات زیست محیطی در آن محل که در طی عمر خود با آن مواجه می شوند، تطبیق دهند. در نتیجه، گیاهان به تغییرات محیطی عمدتاً از طریق انعطاف پذیری در رشد و تکامل واکنش نشان می دهند و گیاهان اغلب در مورفولوژی و فیزیولوژی خود نسبت به حیوانات انعطاف بسیار بیشتری نشان می دهند. چنین سازگاری به توانایی تشخیص یا پیش بینی تغییر شرایط محیطی و پاسخ دادن به آن بستگی دارد (Casal et al., 2004). بنابراین، جای تعجب نیست که پیشرفت های اخیر و در حال انجام در مطالعه زیست شناسی گیاهان، فهم بیشتری را برای پیچیدگی و پیشرفت توانایی های ادراکی گیاهان به دست آورده اند.

از آنجایی که گزارش جامع از این توانایی ها فراتر از محدوده کار فعلی است، این مقاله به طور خلاصه تمرکز بیشتری بر خلاصه دانش فعلی در مورد نقش ادراک حسی گیاه در میانجیگری روابط میان گیاهان و حیوانات، از جمله حشرات گیاه خوار، که یکی از مهمترین عوامل استرس زیستی زیست محیطی است که در گیاهان اکثر اکوسیستم های زمینی دیده می شود و به ویژه به دلیل ارتباط آنها با کشاورزی بشر، مورد بررسی قرار می گیرد.

مکانورسپشن⁵ (پاسخ گیاه به لمس و صدا)

پاسخ به نیروهای مکانیکی در گیاهان همه گیر است و نقش مهمی در تنظیم فرایندهای بنیادی رشد و توسعه و نیز تعامل میان گیاهان مجاور و واکنش گیاهان به خصوصیات زیستی محیط دارد (Braam, 2005; Telewski, 2006; Sampathkumar et al., 2014). در اینجا ما در مورد نقش مکانورسپشن در پاسخ گیاهان به حیوانات، به ویژه حشرات بحث می کنیم.

گیاهان گوشتخوار⁶

⁵ Mechanoreception

⁶ Carnivorous plants

اگرچه توانایی ادراک گیاهان در ارتباط با حیوانات، بیشتر به سمت اهداف دفاعی هدایت می شود ، بعضی از نمونه های واضح و شناخته شده ، مثال هایی از واکنش حسی گیاهان شامل گیاهان گوشتخوار هستند که حشرات و دیگر حیوانات کوچک را شکار می کنند. زیستگاه گوشتخواران به طور مستقل حداقل 6 بار در نهندانگان تکامل یافته است، اما کلاس های مختلف گوشتخواران، با این وجود ، همگرایی قابل توجه در مکانیسم های مورد استفاده برای جذب، تله، و هضم شکار آنها نشان می دهند (الیسون و Gotelli، 2009). گیاهان گوشتخوار به طور معمول تله های تشکیل شده از برگ های اصلاح شده را که اغلب از طریق بافت یا سازه هایی تولید می شوند که رنگ یا عطر های جاذب حشرات را تولید می کنند (Król و همکاران، 2011)، به کار می برند. برخی از گیاهان گوشتخوار، مانند گیاهان کوزه ای⁷ از تله های منفعل استفاده می کنند که حشرات را بدون تغییر سریع در پیکربندی تله ، به دام می اندازند. بقیه گیاهان فعالانه شکار را به دام می اندازند ، و گاهی این کار را از طریق حرکت های سریع مانند حرکتی که توسط گیاه ونوس حشره خوار (*Dionaea muscipula*) که داروین (1875) آنرا به عنوان یکی از "شگفت انگیزترین" گیاهان جهان اعلام کرد، نمایش داده می شود، انجام می دهند . مکانیزم های حسی موثر به وضوح برای تله های فعال ضروری است، هرچند گیاهانی که به طور غیر فعال تله گذاری می کنند، می توانند شکار را حس و به آن پاسخ دهند برای مثال، از طریق مسیرهای سیگنالینگ بیوشیمیایی القا شده توسط حضور مواد مغذی در محفظه نگهداری (Gallie and Chang، 1997). مکانورسپشن نقش مهمی در تله گذاری فعال توسط بسیاری از گیاهان گوشتخوار، از جمله *D. muscipula*، بازی می کند. دام گیاه ونوس حشره خوار شامل یک برگ اصلاح شده با دو لبه قرمز رنگی است که دارای یک رگه مرکزی است. هر لوب دارای دندان هایی سوزن مانند است که با دندان های موجود در لوب مقابل جفت می شود و به این ترتیب به محدود کردن طعمه کمک می کند. سه تار مو مانند حس کننده ارتعاش (مکانوسنسوری) در مرکز هر لوب به عنوان ماشه تله عمل می کنند و تحریک های متعدد یک یا چند عدد از این تارها در طول چند ثانیه ، به طور کلی برای بسته شدن تله نیاز است، که در این صورت در کسری از ثانیه تله بسته می شود (Volkov و همکاران، 2008). این بسته شدن سریع ،بوسیله انتقال

⁷ pitcher

سیگنال الکتریکی بین سلولی واسطه گری می شود، زمانی که تحریک تارهای ماشه کانال های یونی حساس مکانیکی را فعال می کند و پتانسیل گیرنده را تولید می کند ، پتانسیل عمل افزایش میابد (Volkov et al., 2008).

این سیگنال به نوبه خود باعث تغییرات در فشار هیدرواستاتیک و کشش الاستیک می شود، که منجر به تغییر حالت سریع دام از پیکربندی باز به حالت بسته شده می شود (Forterre et al., 2005; Volkov et al., 2008).

بستن اولیه تله به دنبال بسته شدن لوب در اطراف طعمه و ترشح اسید و آنزیم های گوارشی، فرایندهایی است که همچنین به وسیله نشانه های مکانیکی و بیوشیمیایی انجام می شود که تأیید کننده حضور طعمه های به دام افتاده است (Braam, 2005). نشانه های لمسی به طور مشابه نقش مهمی در ضبط طعمه توسط سایر گیاهان گوشتخوار بازی می کنند. به عنوان مثال، گیاه چرخ آبگرد⁸ آبی (*Aldrovanda vesiculosa*) یک مکانیزم تله گذاری مشابه با *D. muscipula* را نشان می دهد، و این دو به نظر می رسد که از یک جد مشترک مشتق شده اند.

(الیسون و Gotelli, 2009). گونه های آبی از گیاهان مثانه دار⁹ (*Utricularia spp.*) نیز از تارهای حسی مکانیکی به عنوان محرک هایی برای تله های مکش مثانه مانند خود استفاده می کنند که بوسیله فعال سازی پمپاژ آب در خارج از محفظه نگهدارنده فشار هیدرواستاتیکی منفی ایجاد می کند و زمانی که طعمه بی مهره (مانند *Daphnia spp.*) در تماس مستقیم با تارهای کنترل کننده دریچه ورود آب قرار می گیرد ، این فشار به تعادل می رسد. باز شدن درب موجب هجوم بسیار سریع آب می شود و به مدت کمتر از یک ثانیه، شکار به دام انداخته شده به درون تله مکیده می شود (Vincent et al., 2011).

در نهایت، گونه های متنوعی از گیاهان sundew گوشت خوار (*Drosera spp.*) حشرات شکار خود را با استفاده از برگ های اصلاح شده پوشیده شده با شاخک های آسیب دیده با غده هایی که قطرات چسبنده تولید می کنند ، به دام می اندازند. این ماده چسب مانند از فرار شکار دستگیر شده جلوگیری می کند، در حالیکه تحریک لمسی شاخکهای درگیر، باعث می شود که دیگر قسمت های برگ در این نزدیکی به سمت حشرات گیر افتاده (در عرض چند ثانیه) خم شوند.

⁸ waterwheel

⁹ bladderworts

در یک دوره زمانی (دقیقه تا چند ساعت)، کل برگ ممکن است به اطراف خم شود، و شکار گرفته شده را در برگیرد - فیتوهورمون اکسین در این فرآیند دخیل است- و تولید ماده چسبنده همراه با ترشح آنزیم های گوارشی افزایش میابد (Król et al., 2011). اختصاصی بودن گیرنده های مکانیکی در Sundews قابل توجه است، این گیرنده ها به شدت به محرک های مربوط به طعمه پاسخ می دهند، در حالی که نه توسط باد و نه باران تحریک نمی شوند (Braam, 2005).

تشخیص گیاهخواران

با توجه به پیچیدگی مکانیسم پذیرنده های مکانیکی مورد بحث در بالا، نباید جای تعجب باشد که گیاهان غیر گوشتخوار از توانایی های ادراکی مشابه برای تشخیص حضور گیاه خوار استفاده می کنند. یک مثال به خوبی شناخته شده دیگر در مورد پاسخ حسی گیاه *Mimosa pudica*، است. این گیاه حساس، همراه با چند گونه دیگر، در واکنش به تحریک مکانیکی، به سرعت برگ های خود را می بندد. همانطور که با حرکات سریع برخی از گیاهان گوشتخوار که در بالا بحث شده است، انتشار سیگنال های الکتریکی در واسطه گری این پاسخ دخیل بوده است، که معمولاً نه تنها در برگ تحریک شده رخ می دهد، بلکه همچنین در برگ های نزدیک همان برگ نیز دیده می شود، و حتی پس از تحریک قوی به برگ های همسایه نیز گسترش می یابد (Volkov et al., 2010). اعتقاد بر این است که این واکنش به طور کلی، احتمالاً بواسطه تکان دادن یا جابجایی فیزیکی، کاهش نمود برگ یا افزایش نمایش خار های دفاعی به عنوان یک دفاع در برابر گیاهخواران عمل می کند، (Braam, 2005). با توجه به این فرضیه، زخم شدن برگ زمان باز شدن برگ های آسیب دیده (اما نه برگ های دورتر از محل آسیب) را طولانی تر می کند (Cahill et al., 2012).

یکی دیگر از مطالعات اخیر نشان داده است که برگ های بسته تحت شرایط نور کم زود تر باز می شوند و این مسئله پیشنهاد کننده یک مبادله بین پذیرش ریسک شکار و هزینه های کاهش فتوسنتز توسط برگ های بسته در شرایط استرس انرژی است (Jensen et al., 2011). در مورد *M. pudica* نیز نشان داده شده است که به عملکرد

تکراری از محرک های مشابه، خو گرفته است در حالی که به محرک های جدید، پاسخ می دهد، دوباره نشان می دهد این مسئله باز هم نشان دهنده یک استراتژی انطباق وابسته به زمینه برای کاهش هزینه های بسته شدن برگ است (Gagliano et al., 2014).

گیاهان دیگر واکنش های کمتر واضحی نسبت به تماس فیزیکی گیاهخواران بالقوه نشان می دهند. بون و همکاران (2002) گزارش دادند که "ردپای" خزیدن کرم صدپا¹⁰ روی برگ های گیاهان توتون (*Nicotiana tabacum*) و سویا (*Glycine max*) نشان دهنده گسترش سریع مکانیسم های دفاعی، از جمله سنتز 4 آمینوبایترات (GABA) و انباشت محلی گونه های اکسیژن واکنش پذیر است. بعدا نشان داده شد که این پاسخ ها با آسیب های جزئی به لایه اپیدرمی گیاه (مثلا برش کوتیکول و اختلالات سلولی قابل مشاهده از طریق میکروسکوپ الکترونی و رنگ آمیزی بافت) پای گشتی قلاب مانند صد پا (Hall et al., 2004) میانجی گری می شوند.

در گوجه فرنگی (*Solanum lycopersicum*, Peiffer et al., 2009) نشان داد که از بین رفتن کرک های غدد فولیکولی توسط کرم صدپا یا پروانه ها موجب بیان رونوشت های های دفاعی (مثلا مهار کننده پروتئیناز 2) توسط هورمون کلیدی دفاع گیاهی جاسمونیک اسید، می شود. این مسئله پیشنهاد می کند که این ساختارها- که پیش از این نشان داده شده که نقش مهمی در دفاع در برابر گیاهخواران از طریق ترشح ترکیبات چسبنده یا سمی دارند- ممکن است نقش حسی در تشخیص اولیه گیاه خواران در برگ های گیاهی داشته باشند. چنین تشخیص زودرسی می تواند به ویژه در مواردی که حشرات بالغ (مثلا بید ها) تنها بر روی گیاهان تخم می گذارند، اما از گیاه تغذیه نمی کنند، قابل اقتباس باشد؛ که منجر به تاخیر زمانی قابل ملاحظه ای بین تشخیص بالقوه و شروع گیاه خواری می شود. با این حال، حتی گیاهخوارانی که به طور مستقیم گیاهان را مصرف می کنند ممکن است قبل از شروع تغذیه، زمان زیادی را صرف یک گیاه کنند. آنها این زمان را صرف ارزیابی کیفیت غذا و وضعیت دفاع از طریق نشانه های شیمیایی می کنند، به طوری که بیان موقتی صفات دفاعی القا شده در این دوره ممکن است مزایای قابل توجهی برای گیاهان داشته باشد (Kim et al., 2011).

¹⁰ caterpillars crawling

هنگامی که گیاهخواران شروع به تغذیه می کنند، پاسخ های دفاعی گیاهی به وسیله تشخیص القاگر های بیوشیمیایی گیاهخوار (همانطور که با جزئیات در زیر توضیح داده شده است) گسترش می یابد. با این حال، جنبه های مکانیکی زخمی شدن نیز به نظر می رسد که نقش مهمی در ادراک گیاهان و پاسخ به تغذیه گیاهان خواران ایفا می کنند. زخم های مکانیکی به تنهایی پاسخ های دفاع گیاه را القا می کنند، اگر چه بیان آنها متفاوت است و بیان آنها در بسیاری از موارد در مقایسه با پاسخ های ناشی از تغذیه گیاهخواران واقعی کاهش می یابد (Hilker and Meiners, 2010). علاوه بر این، پاسخ های دفاعی گیاه از لحاظ مدت زمان و الگوی آسیب های مکانیکی وارد شده متفاوت هستند (Mithöfer et al., 2005)، به این معنی است که این عوامل می توانند نقش مهمی در تشخیص آسیب داشته باشند، از جمله شناخت تفاوت در الگوی آسیب های ناشی از کلاس های مختلف گیاهخواران (Bonaventure, 2012). کارهای اخیر نیز نشان می دهد که ارتعاشات مربوط به جویدن گیاهان خواران، حتی در فاصله دور از محل زخم، می تواند باعث القای دفاع شیمیایی در Arabidopsis شود. (Appel and Cocroft, 2014).

تعاملات گیاه -گرده افشان

کلاس نهایی تعاملات گیاه - حشرات که در آن مکانورسپشن توسط گیاهان ممکن است نقش مهمی ایفا کند، گرده افشانی است. قطعات گل می توانند الگوهای حرکت سازگار را در پاسخ به تحریک مکانیکی توسط گرده افشان ها نشان دهند، که اغلب برای اطمینان از اتصال مؤثر گرده به گرده افشان یا جلوگیری از گرده افشانی خود بخودی گیاه است (Braam, 2005). در واقع، مکانیزم اهرمی یا فنری¹¹ حساس به لمس که برای اطمینان از انتقال کارآمد گرده، عمل می کنند گسترش پیدا کرده اند. به عنوان مثال، بوته گل میمون (*Mimulus aurantiacus*) گرده افشانی شده توسط مرغ مگس خوار دارای گلپای هرماپردی با جام گلبرگ لوله مانند است هر یک از آنها دارای یک مادگی کوچک و یک کلالة تشکیل شده از دو لوب است که بعد از تماس با یک گرده افشان بسته می شود (ظرف 2 ثانیه). به طوری که تمام سطح پذیرنده کلالة بین سطوح بیرونی دو لوبه برای جلوگیری از رسوب بیشتر

¹¹ spring-loaded

گرده، بهم پیچیده شده است (Fetscher و کوهن، 1999). گل برخی از گونه های ارکیده ای که حشرات گرده افشان را از طریق فریب جنسی (به عنوان مثال *Drakea spp*) بکار می گیرند، دارای نشانه های بصری، بویایی و لمسی مشخصی است که به طور موثر مقلد ماده های هدف گونه های گرده افشان متصل به گل از طریق یک ساقه آویزان، است.

گرده افشان های نر که تلاش می کنند به زیر گلبرگ^{۱۲} برسند، به لولا متصل می شوند و سپس از آنجا به سمت کلاله و توده ذرات گرده گل پرت می شود. در گونه های دیگر (مانند *Pterostylis spp*) گلبرگ های ماخوذ پیچ خورده و قسمت زیر گلبرگ^{۱۳} که حساس لمس است به عنوان درب تله عمل می کند و حشرات را برای چند دقیقه در کلاهک که در آن گرده افشانی اتفاق می افتد، حصر می کند (Gasket, 2010). گرده افشانی buzz که در آن گلها گرده ها را از طریق منافذ یا شکافهای کوچک در راس بساک تنها در پاسخ به ارتعاشات حاصل از گونه های گرده افشانی مناسب پخش می کنند، معمول است، و در حدود 15 تا 20 هزار گونه گیاهی رخ می دهد (De Luca و والتهو مارین، 2013).

حسگر شیمیایی^{۱۴} تماسی (پاسخ به نشانه های شیمیایی)

گیاهان علاوه بر شناخت حضور گیاه خواران، شکارچیان یا طعمه ها از طریق حس های مکانیکی، ممکن است نشانه های شیمیایی حیوانات را نیز شناسایی کنند. همانطور که در بالا ذکر شد، نشانه های شیمیایی شامل استنباط تولید آنزیم های گوارشی و سایر فرآیندهای مرتبط با مصرف شکار حیوانات توسط گیاهان گوشت خوار است. و زمانی که پاسخ گیاهان به گیاهخوارانی که بر روی برگ آن ها راه می روند، منجر به آسیب های جزئی بر روی سطح برگ (Hall et al., 2004) یا اختلالات در کرک های حسی (Peiffer و همکاران، 2009) می شود، مواد شیمیایی ذخیره شده توسط قدم های حشرات (مانند لیپیدهای کورتیکولار) ممکن است به طور احتمالی نشانه هایی را فراهم کند که توسط آنها گیاه بتواند حضور گیاهخوار یا گرده افشان را تشخیص دهد. شواهد دقیق تر نشان دهنده تعدادی

¹² labellum

¹³ labellum

¹⁴ chemoreception

از راه های دیگر است که در آن گیاهان از نشانه های شیمیایی برای تشخیص حضور حشرات گیاه خوار استفاده می کنند ، همانطور که زیر توضیح داده شده است.

نشانه های مرتبط با موقعیت تخم گذاری

بسیاری از حشرات گیاه خوار تخم های خود را به طور مستقیم بر روی گیاهان قرار می دهند و فرزندان حاصله ، متعاقبا از گیاه تغذیه می کنند. به نظر می رسد که گیاهان می توانند از توانایی درک چنین وضعیت تخمک گذاری و آماده سازی دفاع از خود برای حمله قریب الوقوع بهره مند شوند. و در واقع طیف گسترده ای از پاسخ های گیاهان به محل تخم گذاری گیاه خواران گزارش شده است، از جمله واکنش های ازدیاد حساسیت یا نکروتیک، تولید مواد شیمیایی از بین برنده تخم ، توسعه نئوپلاسم ها (سخت شدن بافت) ، و تغییر در رایحه های گیاهی و یا شیمی سطح برگ که شکارچیان تخم یا پارازیتوئیدها را جذب می کنند .

(Hilker and Meiners, 428 | Mescher and De Moraes Downloaded from)

<http://jxb.oxfordjournals.org/> by guest on November 7, 2016 2011

این پاسخ ها اغلب توسط نشانه های شیمیایی ناشی از خود تخم یا از ترشحاتی که در کنار تخم ذخیره می شوند، متاثر می شوند و ممکن است برای حشره نقش حمایتی در حفظ تخم در گیاه و یا حفاظت در برابر میکروب ها یا عوامل استرس زا، مانند خشک شدن (Hilker and Meiners 2006) ایفا کند. در برخی موارد گیاه خواران تخم را ، بدون هیچ گونه آسیب مخربی به گیاه بر روی سطح برگها یا ساقه ها قرار می دهند ، اما تخم همچنین ممکن است در یا نزدیک محل زخم خورده گیاهان قرار گیرد و برخی از گیاه خواران به طور مستقیم به بافت اپیدرمی گیاه آسیب می رسانند تا محل تخم گذاری را تهیه کنند (با بهبود شرایط چسبندگی برای تخم). نحوه تخم گذاری می تواند در مورد گیاهخوارانی که از تخمک گذاران نفوذی استفاده می کنند تا تخم های خود را درون بافت گیاه میزبان قرار دهند، آسیب زننده باشد. در مواردی که چنین زخمی همراه با تخمگذاری باشد، گیاه می تواند از نشانه های شیمیایی و مکانیکی برای هماهنگی و تشخیص استفاده کند، هرچند در موارد بررسی شده تاکنون، به نظر

می رسد که نشانه های شیمیایی برای بیان واکنش های گیاهی به تخم های حشره ضروری است (Hilker and Meiners, 2010). در مقایسه با نشانه های مربوط به تغذیه گیاهان خواران که در زیر مورد بحث قرار می گیرند، در مورد عوامل واسطه ای که گیاه از طریق آن تخم های گیاهخوار یا مکانیسم های مرتبط با تشخیص آنها را شناسایی می کند، اطلاعات کمی موجود است. با این حال، عوامل خاصی در سیستم های مختلف شناسایی شده است. به عنوان مثال، بنزیل سیانید، که در ترشحات غدد جانبی وجود دارد و با تخم پروانه سفید (Pieris brassicae) رسوب می کند. استفاده از این ترکیب در برگ های کلم بروکسل (*Brassica oleracea*) موجب تغییرات رونویسی مشابه تغییرات مشاهده شده در پاسخ به رسوب تخم می شود و این تغییرات در بیان ژن باعث تغییرات در شیمی سطح برگ می شود که باعث افزایش شدت و میزان موفقیت تغذیه توسط پارازیت های تخم می شود (Fatouros و همکاران، 2008). جزئیات بیشتر در مورد هویت و نحوه عملکرد عامل های شیمیایی مرتبط با موقعیت تخم در بررسی های اخیر توسط Hilker و Meiners (2010، 2011) شرح داده شده است.

نشانه های مربوط به تغذیه حشرات

شناخت عوامل بیوشیمیایی در ترشحات دهانی گیاهان خواران نقش مهمی در شناخت گیاه خواری و القاء دفاع ناشی حضور گیاه خوار، در گیاهان دارد. چنین شناختی بیشتر با شناختی که توسط سیستم ایمنی بدن انسان نشان داده می شود، قابل قیاس است تا حس های سنتی انسان، که (گاهی اوقات، نه همیشه) آگاهی شناختی راجع به محرک هایی که تجربه می کنند را فرا می گیرند. با این حال، آگاهی ذهنی از ورودی های حسی احتمالا وجه تمایز درستی برای گیاهان (یا اکثر موجودات دیگر) نیست. و در واقع سیستم ایمنی می تواند به عنوان یک ارگان حسی در نظر گرفته شود (Blalock, 1984). در هر صورت، اکتشاف نشانه های بیوشیمیایی و مولکولی که گیاهان برای شناسایی و پاسخ به تغذیه حشرات استفاده می کنند، تمرکز اصلی پژوهش در تعاملات حشره-گیاه است. در نتیجه، بسیاری از کارهای اخیر به توضیح آنچه که الگوهای مولکولی مرتبط با گیاهخواری (یا HAMPS)، نامیده می شود می پردازد، این اصطلاح برابر با کارهای مربوط به پاسخ گیاه به پاتوژن ها و دیگر میکروب ها است (PAMPs و MAMPs به ترتیب) (Mithöfer and Boland, 2008؛ فلوتون و تاملینسون، 2008). همانطور

که معمولاً تعریف می‌شود، چنین الگوهایی شامل عوامل مولکولی مشتق شده از پاتوزن یا گیاه خوار و فاکتورهای مشتق از گیاه است که به طور قابل یقین با حضور آنتاگونیست همراه هستند (مثلاً مولکول‌هایی که از قبل در گیاه آسیب ندیده وجود دارند و سپس از محفظه‌هایی که معمولاً در آن ساکن هستند و / یا در اکثر تغییرات شیمیایی و یا تخریب در حین تغذیه حشرات آزاد می‌شوند (e.g. Schmelz et al., 2006). از دیدگاه حسی، شاید مورد دوم بتواند بخشی از سیستم ادراکی گیاهی باشد، در حالی که مورد اول ایجاد کننده محرک‌های محیطی است که تشخیص داده می‌شود، هرچند این یک تمایز عموماً معنایی است. در موارد پیچیده تر، جوامع میکروبی مرتبط با گیاهان می‌توانند تحت تأثیر پاسخ گیاه به گیاه خوار گیاهان قرار گیرند و بر آنها تأثیر هم بگذارند (Felton و Tumlinson, 2008) و گیاهان نیز ممکن است حضور گیاه خوار را از طریق نشانه‌های ناشی از میکروب‌های مرتبط با حشرات تشخیص دهند (Bonaventure 2012).

در مورد هر دو عامل مشتق از پاتوزن و حشره، تصور می‌شود که ادراک و واکنش گیاهی در مولکول‌های تکاملی حفظ شده نقش فیزیولوژیک مهمی در آنتاگونیست ایفا می‌کند و بنابراین نمی‌تواند به راحتی سرکوب شود یا تغییر یابد تا از تشخیص جلوگیری شود (Felton و Tumlinson, 2008، Bent and Mackey, 2007). این مسئله با توزیع طبقه بندی گسترده‌ی فاکتورهایمانند امیدهای اسید چرب (Yoshinaga و همکاران، 2007)، از جمله volicitin مطابق است. و در واقع، به نظر می‌رسد این مولکول‌ها نقش مهمی در متابولیسم نیتروژن حشرات بازی می‌کنند (Yoshinaga et al., 2008). Caleiferins نشان دهنده کلاس دیگری از فاکتورهای مشتق شده از اسیدچرب است، آنها به این نام خوانده می‌شوند زیرا؛ به نظر می‌رسد در ملخ‌های راسته راست بالان Caelifera رایج است (Alborn et al., 2007). در حالی که β -گلوکوزیداز یک فاکتور آنزیمی است که در پس‌زنبک کرم‌صدا یا *Pieris brassicae* وجود دارد (Mattiacci et al., 1995). Inceptins فاکتورهای پپتیدی تولید شده از تخریب ATP سنتاز کلرپلاستی گیاه در حین تغذیه حشرات است (Schmelz و همکاران، 2006). گیاه‌شناسی ولیسیتین، نشان دهنده اتصال این مولکول توسط پروتئین غشای پلاسمایی در ذرت دانه‌ای¹⁵

¹⁵ Zea mays

است (Truitt et al., 2004). با این حال، درک کلی ما از مکانیزم های مولکولی ادراک گیاهی از HAMPs و آبشارهای سیگنالی بعدی که ادراک آنها آغاز می کند، محدود است، اگر چه روشن است که در پروسه های انتقال سیگنال آغاز شده توسط عامل های مشتق شده از گیاهان و میکروب هم پوشانی وجود دارد (Bonaventure et al., 2011, 2012). علاوه بر این، سیگنالینگ ناشی از HAMP در تنظیم تغییرات در بیان ژن و سایر پروسه های سلولی و همچنین در تنظیم مسیرهای سیگنالینگ فیتو هورمون ها که طیف وسیعی از دفاع های مستقیم و غیرمستقیم گیاهان را به عهده دارند (Bonaventure, 2012) دخیل بوده است. جزئیات بیشتر در مورد هویت و نحوه عمل HAMPs که می تواند ادراک گیاهان و واکنش به حشرات را واسطه گری کند، در تعدادی از بررسی های اخیر قابل دستیابی است (مانند Felton و Tumlinson, 2008; Mithöfer and Boland, 2008; Bonaventure et al., 2011; Bonaventure, 2012).

کمورسپشن بویایی¹⁶ (پاسخ به نشانه های بویایی)

برای اکثر گونه های حیوانی، حس بویایی برای جمع آوری اطلاعات در مورد ویژگی های محیط زیست در فاصله معینی از موجودات درک کننده، با استفاده از شناسایی نشانه های شیمیایی سیار موجود در هوا و یا آب های پیرامون استفاده می شود. تا همین اواخر بحث های مهمی در مورد اینکه آیا گیاهان توانایی مشابه برای پاسخ دادن به رایحه های موجود در هوا دارند، وجود دارد، اگرچه هورمون فرار اتیلن مدت ها است که شناخته شده است که نقش مهمی در میانجیگری رشد و تکامل گیاه دارد. در اینجا ما در مورد دانش فعلی از پاسخ گیاه به نشانه های شیمیایی فرار مرتبط با گیاهخواری حشرات بحث می کنیم.

سیگنالینگ اتیلن

اتیلن هیدروکربن که ساختاری ساده دارد (C_2H_4)، عملکرد سیگنالینگ فراگیری در گیاهان دارد. اتیلن توسط تمام گونه های شناخته شده گیاهی و تقریباً در تمام قسمت های گیاهان آوندی تولید می شود (یانگ و هافمن، 1984)، اتیلن دارای عملکردهای سیگنالینگ وابسته به زمینه متنوع در طیف گسترده ای از بافت های گیاهی است

¹⁶ Olfactory chemoreception

و و طیف وسیعی از فرایندهای توسعه، شامل رشد رویشی، گل زدن؛ رسیدن میوه و ریزش؛ رشد بذر، نهفتگی و جوانه زدن؛ و پیری را تنظیم می کند. (گریرنس، 2012). بنابراین اتیلن عمدتاً به عنوان یک هورمون گازی عمل می کند، هرچند که می تواند بین اجزای گیاهی و یا بین گیاهان مجاور منتقل شود (Tscharntke et al., 2001, Pierek و Kegge، 2009)، اما تمایز میان سیگنالینگ درون گیاه و ادراک حسی از نشانه های زیست محیطی مبهم است. اتیلن همچنین نقش مهمی در میانجیگری واکنش گیاهان به طیف وسیعی از محرک های محیطی از جمله حمله توسط پاتوژن های گیاهی و گیاه خواران، عمدتاً از طریق تعامل با سایر مسیرهای سیگنالینگ فیتو هورمون ایفا می کند (Adie et al., 2007, Von Dahl and Baldwin، 2007، van der Ent و Pieterse، 2012).

فراریت شدید و سادگی ساختاری اتیلن انتقال آن را در بافتهای گیاهی تسهیل می کند، اما برای تشخیص سیگنال، با توجه به تعداد محدود نقاط متقابل احتمالی بین مولکول سیگنال و گیرنده آن، چالش هایی را برای تشخیص سیگنال ایجاد می کند. (Alonso and Stepanova، 2004).

در گیاهان، یک خانواده از گیرنده های اتیلن در شبکه اندوپلاسمی متمرکز شده اند، و کوفاکتور مس که برای اتصال هیدروفوب لیگاند - گیرنده لازم است، را به دست می آورند (Alonso and Stepanova، 2004). تعداد زیادی از کارهای اخیر، جزئیات مربوط به دریافت اتیلن و انتقال سیگنال پس از آن را شرح داده اند (بررسی شده توسط چو و یو، 2009؛ ب-inder و همکاران، 2012).

سیگنالینگ فرار گیاه به گیاه

در مقایسه با درک روزافزون ما در مورد سیگنالینگ اتیلن، در مورد درک گیاهی از رایحه های محیطی، از جمله آنهایی که با حضور حشرات گیاهان خوار مرتبط هستند، هنوز اطلاعات زیادی وجود ندارد. در حقیقت وجود چنین پاسخ هایی تا حدی اخیراً موضوع بحث بود. اکثریت تحقیقات در مورد پاسخ های بویایی گیاه، بر ادراک گیاهان از مواد فرار آزاد شده از گیاهان زخمی همسایه که توسط گیاه خوار القا می شود و استفاده از آنها به عنوان نشانه های میانجی گری در افزایش دفاع گیاه دریافت کننده، پدیده ای که در دهه 1980 گزارش شد (Rhoades، 1983).

Baldwin و Schultz (1983). تمرکز کرده اند. با این حال، مطالعات ابتدایی که سعی دارند چنین اثراتی را بنویسند، نقاط ضعف روش شناختی را نشان دادند که قدرت نتیجه گیری آنها را محدود می کرد، و یک نقد نفوذی توسط فاولر و لوتون (1985) شک و تردید زیادی در مورد پدیده ارتباطات گیاه با گیاه را برانگیخته بود. مطالعات بعدی نیز نتایج مطلوبی نداشت و باعث ایجاد یک تصور عمومی شد که فرضیه سیگنالینگ فراریت از گیاه به گیاه بی اعتبار شده است (Dicke and Bruin, 2001). این تصور، به نوبه خود، کمک به محیطی بود که در آن، امکان این عمل تا حدودی از بین رفته بود و دسترسی به منابع امکان پیشرفت بیشتر را با محدودیت روبه رو می ساخت (Karban et al., 2014).

شک و تردید عمومی در مورد پاسخ بویایی گیاهان در میان دانشمندان فاقد اطلاعات دقیق در این زمینه، احتمالاً توسط واکنش علیه مطالبات شبه علمی در مورد توانایی های ادراکی گیاهی که در دهه 1970 به شدت برجسته شده بود، تحریک شده است، همانطور که در بالا مورد بحث قرار گرفته است.

پوشش گسترده اخبار مطبوعاتی در مورد مطالعات اولیه در مورد سیگنال های فرارشی گیاهان احتمالاً این ارتباط را تشدید می کند. این پدیده توسط روزنامه نگاران و نیز بسیاری از دانشمندان "صحبت کردن درختان" نامیده می شود، این اصطلاح ناخوشایند بود، نه تنها به این دلیل که تمایل داشت که صفات انسانی به گیاه نسبت دهد و یافته های به دست آمده از اطلاعات محدود را به طور اغراق آمیزی بزرگ جلوه میداد، بلکه همچنین به این دلیل که بر عملکرد سیگنالینگ احتمالی مواد فرار گیاهی بیش از حد تاکید می کرد (مثلاً بیش از قابلیت های ادراکی و پاسخ تشخیصی گیاه برای نشانه های فرار). به این ترتیب سوالاتی در مورد تکامل معقول سیگنال هایی که به نظر می رسد اغلب به عنوان هشدار دهنده برای رقبای همسایه در اطراف گیاه عمل می کنند، ایجاد می شود (Karban et al., 2014).

علیرغم این شکستهای اولیه، کارهای بعدی نشان داد که مواد فرار گیاهان ناشی از گیاه خوار اغلب باعث تقویت دفاع ضد گیاه خوار در گیاهان همسایه می شود. به عنوان مثال، نشان داده شده است که متیل جاسمونات¹⁷ باعث القای

¹⁷ methyl jasmonate

تجمع مهارکننده های پروتئیناز در گوجه فرنگی *S. lycopersicum* می شود ، (Farmer and Ryan, 1990) و قرار گرفتن در معرض ترکیبات terpenoid مختلف ناشی از تغذیه تارتنچه^{۱۸} در فعال شدن فعال سازی مسیره های سیگنالینگ فیتو هورمون و بیان ژن دفاعی در لوبیای لیما^{۱۹} موثر است (Arimura) (*Phaseolus lunatus* و همکاران، 2000). سایر مطالعات ، کلاس های مشابهی از ترکیبات در سیستم های گیاه خوار- گیاه (به عنوان مثال Engelberth و همکاران، 2004) را در بر گرفتند و سایر نشانه های بالقوه، از جمله ترکیبات کربونیل را شناسایی کرد (Weber et al., 2004; Engelberth et al., 2004).

با وجودی که هنوز سوالاتی در مورد رابطه زیست محیطی مطالعات آزمایشگاهی انجام شده در شرایط غیر واقعی (Baldwin et al., 2006; Paschold et al., 2006)، باقی می ماند، اما شواهدی نیز از مطالعات میدانی ارائه شده است. به عنوان مثال، کربن و همکارانش گزارش دادند که گیاهان تنباکو وحشی، *Nicotiana attenuata*، که در نزدیکی برنسیجاسف^{۲۰}، *Artemisia tridentata* که به طور آزمایشگاهی کوتاه شده اند، رشد می کنند؛ تحت شرایط طبیعی دیگر، به میزان کمتری از آسیب توسط گیاهخوار رنج می برد، نسبت به گیاهانی که در نزدیکی برنسیجاسف که کوتاه نشده بوده اند، رشد کرده اند و افزایش تولید ترکیبات مرتبط با دفاع در گیاهان دریافت کننده را نشان دادند (Karban et al., 2003; Karban and Maron, 2002; Karban et al., 2000). و کارهای بعدی، شواهد متقاعد کننده ای از تعامل گیاه - گیاه که توسط ترکیبات فرار در بسیاری از سیستم های دیگر واسطه گری می شود ، را ارائه می دهد.

یک مطالعه متاآنالیز اخیر توسط Karban و همکاران (2014) انجام شد و 48 مطالعه به خوبی تکرار شده را بررسی کردند و 38 دلیل برای اثرات مثبت مواجهه با مواد فرار گیاهان ناشی از گیاهان خواران بر مقاومت گیاه به حمله بعدی گیاهخواران ارائه کرده است. اگر چه بروز واکنش های گیاهی به نشانه های فرار ناشی از آسیب، در حال حاضر به خوبی ثابت شده است، سوالات در مورد اهمیت سازگاری و زیست محیطی چنین تعاملات باقی می ماند. همانطور که در بالا ذکر شد، یک ایراد اولیه به مفهوم سیگنالینگ گیاه - گیاه ، احتمال پذیرش تکاملی سیگنال هایی

¹⁸ spider mite

¹⁹ lima bean

²⁰ clipped sagebrush

که به طور عمده به عنوان هشدار برای گیاهان همسایه عمل می کنند، که اغلب ممکن است در رقابت با امیتر باشند، را زیر سؤال برد. این ایراد ممکن است برطرف شود، در صورتی که گیاهان دریافت کننده، به کرات از انتشار مواد فرار گیاهی استفاده کنند که به خاطر دلایل دیگر، از جمله (به عنوان بحث شده در بالا) دفاع مستقیم یا سیگنال دادن به حشرات، تکامل یافته است. اما همچنین ممکن است که مواد فرار به عنوان سیگنال های مهم درون گیاه عمل کنند، زیرا گیاهان همسایه در برخی موارد از این ارتباطات استفاده می کنند. والقای انتشار مواد فرار گیاه در حقیقت در سیگنالینگ داخل گیاه دخیل بوده است (هیل و تون، 2008).

به عنوان مثال، Heil و Silva Bueno (2007) دریافتند که برگهای لیما لوبیای در معرض مواد فرار ناشی از برگ های آسیب دیده در همان ساقه، نکتار اکسترافلورار²¹ بیشتری تولید می کنند، که باعث جذب شکارچیان می شود، و همچنین گیاه را برای پاسخ های دفاع اضافی آماده می کند. همچنین شواهدی وجود دارد که سیگنالینگ درون گیاه از طریق مواد فرار، ممکن است به غلبه بر محدودیت های آوندی در انتقال سیگنال های داخلی زخم کمک کند (Oriens, 2005; Frost et al., 2007). در سیستم Sagebrush که در بالا توضیح داده شد، Karban و همکارانش گزارش دادند که پیشگیری از جریان هوا از طریق کوتاه کردن مکانیکی شاخه های Sagebrush، سبب افزایش آسیب گیاهخوار به شاخه های مجاور همان گیاه می شود (Karban et al., 2006). همچنین نشان داده شده است که گیاهان sagebrush در مقایسه با گیاهانی که در معرض مواد فرار از گونه های غیر مرتبط قرار دارند، کاهش میزان گیاهخواری به دنبال مواجهه با نشانه های فرار از همسایه هایی که از لحاظ ژنتیکی مشابه، یا مرتبط هستند، نشان می دهد. که پیشنهاد می کند که شناخت خود یا هم نوع نیز ممکن است در سیگنالینگ مواد فرار گیاه به گیاه دخالت داشته باشد (Karban and Shiojiri, 2009; Karban et al., 2013).

اگر چه اثرات ادراک فرار در مسیرهای سیگنالینگ دفاع و بیان ژن در بسیاری از سیستم ها مستند شده است، در مورد مکانیزم های خاصی که گیاهان از طریق آنها نشانه های فرار را شناسایی می کنند، اطلاعات کمی موجود

²¹ extrafloral

است. یک مطالعه اخیر توسط Sugimoto و همکاران. (2014) نشان دهنده مقاومت افزایش یافته گیاهان گوجه فرنگی که در معرض رایحه همسایگان آسیب دیده از کرم صدف قرار گرفته بودند، بود. این مقاومت ناشی از تغییر مواد فرار برگ سبز، یعنی (Z)-3-hexenol to (Z)-3 hexenylvicianoside (or HexVic) بود. بیش از این نشان داده شده است که این ترکیب به عنوان یک دفاع موثر در برابر تغذیه کاتریپیل عمل می کند. بنابراین افزایش دفاع در این سیستم به نظر می رسد که در تبدیل ترکیبات فرار حاصل از گیاهان آسیب دیده توسط گیاه خوار به ترکیبات دفاعی که از طریق تغییرات بیوشیمیایی نسبتاً مستقیم و مستقیم انجام می شود، دخیل باشد. با این حال، مکانیسم های پیچیده تر، بدون شک در سیستم های دیگر دخیل هستند که در آن پاسخ های گیاه به نشانه های فرار به طور پیش فرض شامل القاء راه های دفاع به واسطه فیتوهورمون (مانند Engelberth و همکاران، 2004) بوده است.

پاسخ گیاهی به بوی حشرات

همانطور که در بالا ذکر شد اکثریت کارها بر روی حس بویایی گیاه بر روی درک نشانه های رایحه ساطع شده از سایر گیاهان متمرکز شده است. علاوه بر نقش مواد فرار ناشی از گیاهخواری، در افزایش دفاع که در بالا بحث شده است، نشان داده شده است که نشانه های بویایی همراه با نشانه های نور- در تعیین محل میزبان توسط بعضی از گیاهان انگلی که نهال آنها به طور مستقیم به سمت گیاهان میزبان نزدیک، رشد می کند نقش دارد (Runyon et al، 2006). با این حال، مطالعات اخیر توسط Helms و همکاران. (2013، 2014) نشان داد که برخی از گیاهان همچنین می توانند نشانه های بویایی ساطع شده از حشرات گیاه خوار (حشره گیاه خواری که از خود همان گیاه تغذیه می کند) را درک کنند. این مطالعات نشان داد که گیاهان علف طلائی بلند²² (*Solidago altissima*) در معرض فرمون جنسی قلمداد شده از یک گیاهخوار ویژه؛ یعنی مگس *Eurosta solidaginis* که القا کننده گال بود؛ قرار داشت، متعاقب در معرض قرار گیری، این گیاه فیتوهورمون جاسمونیک اسید دفاعی و همچنین مواد فرار وابسته به آسیب بیشتری را در مقایسه با گیاه مواجه نشده تولید می کرد و همچنین در بررسی های

²² goldenrod

آزمایشگاهی و میدانی از گیاهخواری کمتری رنج می برد. نشانه بویایی در این سیستم شامل ترکیبات شیمیایی دور از گیاه است که معمولا در مواد فرار منتشر شده مشاهده می شود، که نشان دهنده این موضوع است که گیاهان ممکن است بالقوه بتوانند توانایی درک طیف گسترده ای از نشانه های بویایی مربوط به اکولوژیکی را توسعه دهند.

جمع بندی افکار

پاسخ به نشانه های مختلف شیمیایی و مکانیکی که در بالا بحث شده است، روش های حسی که توسط گیاهان نمایش داده می شوند، پاسخ های دقیق و متناسب با نور و همچنین دیگر علائم محیطی مانند دما را نشان نمی دهند (Smith, 2000) (Kumar and Wigge, 2010) و gravity (چن و همکاران، 1999). اهمیت این نشانه ها و دیگر نشانه ها در تعامل میان گیاهان و سایر ارگانیزم ها کمتر مشخص است، به هر حال کار هیجان انگیز اخیر ، نقش سیستم سیگنال الکتریکی درون گیاهان را در واکنش های گیاهان به آسیب گیاهخواران نشان داده است (موسوی و همکاران، 2013). با این حال، ما فقط در حال تلاش برای دست یافتن به درک روشنی از طیف گسترده ای از نشانه های حسی هستیم که تعاملات گیاهان با ویژگی های زیست محیطی محیط آنها، مکانیزم هایی که از طریق آن نشانه ها شناسایی و تفسیر می شوند و میزان اطلاعاتی که از روشهای مختلف حسی در زمینه ادراک و پاسخ گیاه حاصل می شود، را در بر می گیرد. در نتیجه هنوز فضای کافی برای بحث در مورد میزان نزدیکی پیچیدگی سیستم های ادراکی گیاه به پیچیدگی و پختگی که در بسیاری از سیستم های حیوانات وجود دارد ، وجود دارد. با این وجود، به طور فزاینده ای واضح است که گیاهان به طور مداوم جریان دائمی اطلاعات حسی را از محیط هایشان مانیتور می کنند و به شیوه ای عمل می کنند که عمیقا بر تعاملات آنها با سایر موجودات تاثیر می گذارد.