

بررسی تغییرات پارامترهای فتوستزی انجیلی (*Parrotia persica* C.A.Mey.) سالم و آلوده به دارواش (*Viscum album* L.) با توجه به موقعیت آن در توده

حورا مومنی^{*}، سیدمحسن حسینی و حامد یوسفزاده

دریافت: ۱۳۹۲/۰۶/۱۰ / پذیرش: ۱۳۹۴/۰۲/۲۱

دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه تربیت مدرس، تهران

*مسئول مکاتبات: hosseini@modares.ac.ir

چکیده. تحقیق حاضر به منظور مقایسه شاخص‌های فتوستزی در پایه‌های مختلف انجیلی سالم و آلوده به دارواش در دو موقعیت داخل و خارج توده در جنگل‌های تمیشان نور انجام پذیرفت. در هریک از موقعیت‌ها، ۵ درخت سالم و ۵ درخت آلوده انتخاب شد و پارامترهای فتوستز، هدایت روزنه‌ای، تعرق و میزان دی-اکسید کربن بین سلولی اندازه‌گرفته شد. نتایج نشان داد که میزان فتوستز و هدایت روزنه‌ای در شاخه سالم و آلوده درختان آلوده به دارواش، بسته به موقعیت قرارگیری درختان، تفکیک هر درخت و نوع شاخه متفاوت است. میزان تعرق و میزان دی-اکسید کربن بین سلولی در شاخه سالم و آلوده با یکدیگر تفاوت آماری معنی‌داری داشت. بیشترین میزان فتوستز، هدایت روزنه‌ای، تعرق و دی-اکسید کربن بین سلولی هم در داخل و هم در خارج توده، مربوط به درختان سالم است (به استثنای هدایت روزنه‌ای در خارج توده). هم در داخل و هم در خارج توده، شاخه سالم درخت آلوده دارای میزان فتوستز بیشتری در مقایسه با شاخه آلوده درخت آلوده است. همچنین مقایسه دو گانه هر چهار پارامتر تحت بررسی حاکی از آن است که فتوستز، هدایت روزنه‌ای، تعرق و دی-اکسید کربن بین سلولی شاخه‌های سالم در داخل توده از مقدار بیشتری در مقایسه با خارج از توده برحوردار است. در این تحقیق مشخص شد که حضور دارواش، سبب اختلال در فعالیت‌های فتوستزی گیاه میزان گشته و انجام مطالعات تکمیلی در این زمینه پیشنهاد می‌شود.

واژه‌های کلیدی. دارواش، هاستوریوم، تنش، هدایت روزنه‌ای، فتوستز

Assessment of variation in photosynthetic parameters in healthy and infected *Parrotia persica* C.A.Mey. with *Viscum album* L. in relation with tree location in stand

Houra Momeni, Seyed Mohsen Hosseini* and Hamed Yousefzadeh
Received 01.09.2013/ Accepted 11.05.2015

Faculty of Natural Resources, University of Tarbiat Modares, Tehran, Iran

*Correspondent author: hosseini@modares.ac.ir

Abstract. This investigation was conducted to compare the photosynthetic indices in ironwood trees infected by *Viscum album* L. and healthy trees located both in stand and out of stand in plain forest of Tamishan, Nour city. In each position, five healthy and five infected trees were selected and photosynthetic parameters, stomatal conductance, transpiration and internal CO₂ were examined. Results showed that the amount of photosynthesis and stomatal conductance in healthy and infected branches were varied depending on the position of trees, individual trees and branch type. The amount of transpiration and internal CO₂ were significantly different in healthy and infected branches. The highest amount of photosynthesis, stomatal conductance, transpiration and internal CO₂ both within and out of stand, were measured in healthy trees (except for stomatal conductance in out of stand). Both within and out of stand, healthy branch of infected tree indicates higher level of photosynthetic activity compared with infected branch. Also, twofold comparison of the four parameters investigated showed that photosynthesis, stomatal conductance, transpiration and internal CO₂ in healthy branches within stand were higher than those out of stand. It was also discovered that *Viscum album* caused disruption in photosynthetic activities of the host plant that, is why conducting supplementary studies in this regard is suggested to future researchers.

Keywords. *Viscum album*, hastorium, stress, stomatal conductance, photosynthesis

مقدمه

درختان، نوع گونه، بازبودن تاج، ساختار توده و شکل تاج درختان (Dawson *et al.*, 1990)، وجود نور به خصوص در حاشیه قطعات جنگل‌های تخریب شده و نیز قابلیت رقابت میزبان و کیفیت رویشگاه از دیگر عوامل تعیین‌کننده و اثرگذار بر شدت ابتلا به دارواش و حضور آن در توده‌ها است (Norton & Reid, 1997; Lopez de Buen *et al.*, 2001) به طور کلی دارواش‌ها درختان آفتاب‌گیر، واقع در فضای باز و با ارتفاع بلند را نسبت به دیگر درختان ترجیح می‌دهند (Kartoolinejad *et al.*, 2006).

جنگل تمیشان در مجاورت پارک نور یکی از محدود جنگل‌های جلگه‌ای باقی‌مانده از رویش‌های جنگلی محسوب می‌شود. این جنگل به لحاظ اینکه از یک سو بازتابی از ظرفیت بوم‌شناختی جنگل‌های جلگه هیرکانی را ارائه داده و از سوی دیگر بستر تبلور برخی درختان انحصاری جنگل‌های هیرکانی نظری سفیدپلت، انگلی، لرگ و شمشاد است، اهمیت ویژه‌ای دارد. در واقع مصون‌ماندن از تخریب‌های ناشی از چرای دام، قطع درخت، آتش‌سوزی و غیره به دلیل واقع بودن در محوطه یک‌صد هکتاری دانشکده منابع طبیعی و علوم دریایی دانشگاه تربیت مدرس در نور و محصور بودن از طریق پرچین احتمالاً سبب حفظ بسیاری از گونه‌های گیاهی، بویژه گونه‌های کف‌زی جنگل شده است و در واقع به همین دلیل می‌توان از آن حتی به مترله ذخیره‌گاه ژنتیکی برای جنگل‌های جلگه‌ای شمال کشور نام برد. متأسفانه طی چند سال اخیر مشاهده شده است که درختان انگلی واقع در جنگل جلگه‌ای تمیشان در مجاورت پارک نور به عنوان یکی از گونه‌های شاخص جنگل هیرکانی به سبب حضور پر شمار دارواش‌ها خشک شده‌اند و در حال ازین‌رفتن هستند. در واقع اثری که نهان‌دانگان انگلی بر گیاهان میزبان می‌گذارند متنوع است. آن‌ها می‌توانند میزان رشد میزبان، میزان باروری و ساختار میزبان را تغییر دهند (Tennakoon & Pate, 1996) و حتی قادرند بر تعامل میزبان با دیگر ارگانیسم‌ها، مانند میکوریزا (Gehring & Whitham, 1992; Davies & Gómez, 1998) و پاتوژن‌ها، گیاه‌خواران (Marvier, 1996) تأثیر بگذارند. بنابراین

دارواش‌ها گیاهان نیمه‌انگل، کلروفیل‌دار، دوپایه و بهمندرت تک‌پایه و دارای میوه‌های تک‌دانه و چسبناک‌اند که طیف وسیعی از گیاهان را به عنوان میزبان می‌پذیرند (Ladley *et al.*, 1997; Christenson *et al.*, 2003). دارواش‌ها برخلاف گیاهان انگلی دیگر، مدت زیادی از زندگی خود را با میزبان سپری می‌کنند و آب و مواد غذایی ضروری خود را طی رابطه آوندی از آن‌ها جذب می‌کنند (Kartoolinejad *et al.*, 2007). دارواش‌ها به راحتی از طریق چسبیدن بذور به نوک پرنده‌گان، پایه‌ها و شاخه‌های سالم را آلوده و قدرت رشد گیاه میزبان را مختل می‌کنند؛ کیفیت چوب، کمیت و تولید محصول دانه را کاهش می‌دهند و سبب مرگ درخت میزبان به طور مستقیم یا غیر مستقیم می‌شوند (Kanat *et al.*, 2009). اثرات این گیاه نیمه‌انگل شامل تورم و کجی در محل آلدگی (کاهش ارزش تجاری چوب)، بدشکل کردن شاخه‌های آلوده، کاهش رویش، کاهش طول عمر، افزایش حساسیت به استرس‌هایی مانند خشکی، پوسیدگی قارچی و دیگر عوامل بیماری‌زا و نیز محل ورود حشرات محسوب می‌شوند (Geils *et al.*, 2002). از آنجایی که انگل‌ها با میزبانان خود جهت جذب آب، مواد غذایی و قندها رقابت می‌کنند، باعث ضعیف شدن شاخه‌های آلوده و گاهی از بین رفتن میزبان می‌شوند اما اغلب سال‌ها طول می‌کشد که باعث مرگ میزبان شوند (Christenson *et al.*, 2003). افت رشد رویشی ناشی از حمله دارواش پاکوتاه در سواحل بریتانیا کلمبیا بیش از یک‌میلیون مترمکعب در سال برآورد شده است (Muir *et al.*, 2004). در تحقیقی ۵۰ درصد از لاریکس‌های غربی مورد مطالعه مبتلا به آلدگی تنه‌ای بودند (Maherali *et al.*, 2002). حضور و فراوانی دارواش در یک منطقه معین به وسیله توزیع گونه‌های مناسب میزبان، ویژگی میزبان مانند ارتفاع، فرم تاج، گونه و ضخامت پوست (Okubamichael, 2009)، تکه‌تکه شدن زیستگاه افشاران (Ladley *et al.*, 1997)، (Kelly & David, 1999)، (Ehleringer *et al.*, 1997)، (Trewavas *et al.*, 1986) و سازوکار شیمیایی میزبان انگل

مواد و روش‌ها

نمونه‌برداری و اندازه‌گیری پارامترهای فتوستزی

نمونه‌برداری از درختان انگلی در دو موقعیت مکانی داخل و خارج توده انجام شد (شکل ۱). در هریک از موقعیت‌ها از درختان سالم و آلوده در سه تیپ شاخه، شامل تیپ اول شاخه‌های سالم درختان سالم، تیپ دوم و سوم به ترتیب شاخه‌های آلوده و سالم درختان آلوده، نمونه‌برداری شد. از هریک از درختان سالم دو شاخه؛ از درختان آلوده دو شاخه سالم و دو شاخه آلوده از قسمت‌های میانی تاج انتخاب شد. سپس تعداد پنج برگ انتخاب و هدایت روزنهاي برگ از قبیل فتوستز، تعرق، میزان دیاکسید کربن بین سلولی و هدایت روزنهاي در درختان انگلی سالم و آلوده به دارواش اندازه‌گیری شد. اندازه‌گیری پارامترهای بالا با دستگاه قابل حمل اندازه‌گیری فتوستز (ADC, Lcpro+, UK) انجام شد.

بررسی اثر انگلی دارواش بر فتوستز گیاه میزان انگلی اهمیت زیادی دارد.

به طور کلی، تحقیق حاضر به منظور کسب شواهدی مبنی بر تأثیر مغرب دارواش بر ثبات رشد و فعالیت فتوستز گیاه انگلی از طریق اندازه‌گیری برخی مشخصه‌هایی که اثبات کننده میزان تنفس در یک گیاه هستند طراحی شده است.



شکل ۱- نمونه‌هایی از درختان آلوده به دارواش با شدت‌های مختلف آلودگی.

Fig. 1. Infected trees with different densities.

نتایج

نتایج تحقیق حاضر در قالب طرح آشیانه‌ای برای پارامتر فتوستتر نشان داد که میزان فتوستتر و هدایت روزنامه‌ای در شاخه سالم و آلوده درختان آلوده به دارواش، بسته به موقعیت قرارگیری درختان، تفکیک هر درخت و نوع شاخه متفاوت است (جدول ۱). همچنین اگرچه میزان تعرق از موقعیت قرارگیری درختان در داخل و خارج توده متأثر نبود، به تفکیک هر درخت و نوع شاخه با یکدیگر متفاوت بود. میزان دی‌اکسید کربن بین سلولی نیز بدون تأثیر از درخت، در موقعیت‌های مختلف (داخل و خارج توده) و شاخه سالم و آلوده با یکدیگر تفاوت معنی‌داری داشت (جدول ۱).

تجزیه و تحلیل آماری

تجزیه و تحلیل داده‌ها با به کارگیری روش‌های تجزیه واریانس Minitab ver. 14 انجام گرفت. ابتدا نرم‌الیتی با آزمون لون و همگنی با آزمون کولموگروف اسمیرنوف سنجیده شد. آزمون تبدیل داده‌ها برای پارامتر هدایت روزنامه‌ای، تعرق و میزان دی‌اکسید کربن بین سلولی با استفاده از تبدیل لگاریتمی انجام شد. با توجه به تبعیت داده‌ها از شروط ذکر شده، مقایسه میانگین با آزمون چند دامنه‌ای دانکن انجام شد و برای مقایسه دو گانه هر چهار پارامتر از آزمون تی مستقل استفاده شد.

جدول ۱- بررسی تأثیر دارواش بر پارامترهای فتوسنتزی شاخه آلوده و سالم درختان آلوده انگلی در قالب طرح آشیانه‌ای در دو موقعیت داخل و خارج توده.

Table 1. Mistletoe effect on photosynthetic parameters of healthy and infected branches in nested experimental design inside and outside of stand.

پارامتر	منبع تغییرات	موقعیت	درخت (موقعیت)	شاخه (درخت موقعیت)	خطا
فتوستتر	درجه آزادی	۱	۷	۹	۱۱۰
($\mu \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	مجموع مربعات	۰/۱۳۷۴	۰/۸۸۰۸	۰/۱۸۱۶	۱/۲۵۶۴
میانگین مربعات	۸۲۶/۴۸	۱/۹۱	۱/۱۵۰۶	۰/۰۱۱۴	
F	۴۳۲/۷۱ ^{**}	۱۲/۷۳ ^{**}	۱۳/۶۳ ^{**}		۱۳/۶۳ ^{**}
هدایت روزنامه‌ای	درجه آزادی	۱	۷	۹	۱۱۰
($\mu \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	مجموع مربعات	۰/۲۰۳۶	۰/۰۸۸۸	۰/۰۴۱۳	۰/۳۸۴۹
میانگین مربعات	۱۲/۴۴	۰/۲۱۴۲	۰/۰۳۵۵	۰/۰۰۳۵	
F	۵۸/۰۷ ^{**}	۶/۰۳ ^{**}	۱۰/۱۴ ^{**}		۱۰/۱۴ ^{**}
تعرق	درجه آزادی	۱	۷	۹	۱۱۰
($\mu \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	مجموع مربعات	۱۳/۰۹	۱۹/۰۲	۱/۱۹	۱۲/۳۶
میانگین مربعات	۸۲۸/۵۵	۳۹/۱۲	۱/۰۴	۰/۱۱۲۴	
F	۲۱/۱۷ ^{ns}	۳۷/۶۱ ^{**}	۹/۲۵ ^{**}		۹/۲۵ ^{**}
میزان دی‌اکسید کربن بین سلولی	درجه آزادی	۱	۷	۹	۱۱۰
($\mu \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	مجموع مربعات	۱۰۸۷/۷	۴۵۱۷۲/۷۷	۲۵۳۲۳/۶۴	۴۶۹۵۱/۳۷
میانگین مربعات	۷۷۳۷۷۲۹/۲۴	۱۱۰۹۱۸/۷۵	۲۰۰۱۰/۴۴	۲۰۰۱۰/۴۴	۴۲۶/۸۳
F	۹۷/۶ ^{**}	۵/۵ ^{ns}	۴۶/۸ ^{**}		۴۶/۸ ^{**}

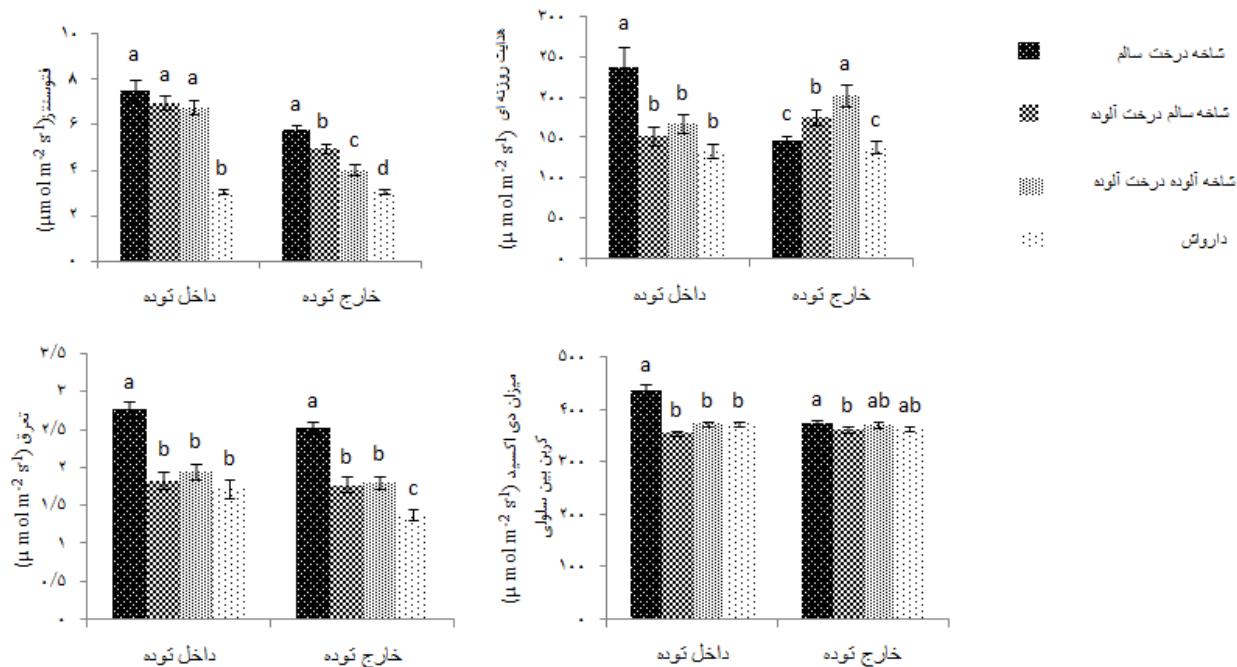
* معنی‌داری در سطح احتمال ۵ درصد؛ ** معنی‌داری در سطح احتمال یک درصد و ns بدون تفاوت معنی‌دار.

× Significant at level 0.05; ** Significant at level 0.01 and ns, not significant.

آلوده به دارواش در خارج توده تفاوت معنی‌داری نشان نداد (شکل ۲).

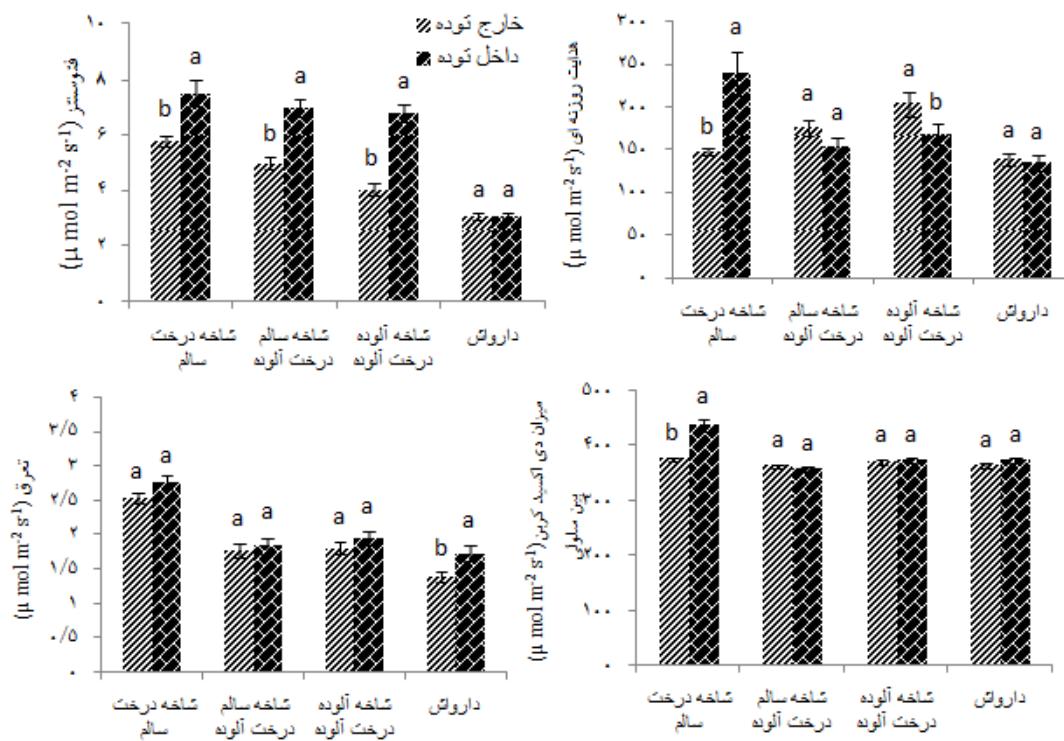
از نظر میزان فتوسنتز، شاخه‌های قرار گرفته در داخل توده دارای مقدار بیشتری نسبت به خارج توده بودند، این در حالی است که از نظر میزان تعرق تفاوت زیادی با یکدیگر نداشتند (شکل ۳).

همچنین پارامترهای فتوسنتزی تحت مطالعه، بین برگ درخت سالم و آلوده تحت ارزیابی قرار گرفت (شکل ۲). نتایج نشان داد در داخل توده، بیشترین مقدار پارامترهای فتوسنتز، هدایت روزنایی، تعرق و دی‌اکسیدکربن بین‌سلولی در شاخه‌های درخت سالم مشاهده شد، درحالی که در خارج توده بیشترین میزان فتوسنتز و تعرق در شاخه‌های درخت سالم و بیشترین میزان هدایت روزنایی در شاخه آلوده درخت آلوده مشاهده شد. اما میزان دی‌اکسیدکربن بین‌سلولی بین شاخه‌های سالم و



شکل ۲- مقایسه فتوسنتز، هدایت روزنایی، تعرق و میزان دی‌اکسیدکربن بین‌سلولی در شاخه درخت سالم، شاخه سالم درخت آلوده، شاخه آلوده درخت آلوده و دارواش در هر موقعیت توده.

Fig. 2. Comparison of photosynthesis, stomatal conductance, transpiration and carbon dioxide between cells in healthy tree branch, infected shoots and mistletoe in each position of stand.



شکل ۳- مقایسه فتوسنتز، هدایت روزنای، تعرق و میزان دی اکسید کربن بین سلولی در شاخه درخت سالم، شاخه آلوده، شاخه آلوده درخت آلوده و داروشن بین دو موقعیت توده.

Fig. 3. Comparison of photosynthesis, stomatal conductance, transpiration and carbon dioxide between cells in healthy tree branch, infected shoots and mistletoe between the two positions.

بحث

همان‌طور که در مقدمه اشاره شد، جنگل جلگه‌ای تمیشان نور با توجه به ظرفیت بوم‌شناختی بالا و داشتن بیش از ۴۰ گونه گیاهی (اعم از درختی و علفی)، از جمله مکان‌هایی است که اگرچه به دلیل محصوربودن بسیاری از گونه‌های گیاهی منطقه پایین‌بند جنگل هیرکانی را در خود جا داده است، بسیاری از پایه‌های درختان انجیلی آن هدف هجوم داروشن قرار گرفته و بعد از مدتی خشک شده و از بین رفته‌اند. در این راستا تاکنون ثابت شد که گیاه انگل از طریق استفاده از ذخایر غذایی (۲۰ درصد) و اختلال در فرایند فتوسنتزی (۸۰ درصد) سبب کاهش رشد گیاه میزبان می‌شود (Graves *et al.*, 1989). همچنین تأیید شد که ۹۹ تا ۲۸ درصد از کربن همی‌پارازیت ممکن است از میزبان مشتق شده باشد (Marshall & Ehleringer, 1990). در این تحقیق مشخص شد میزان فعالیت فتوسنتزی

از جمله موضوع‌های جدیدی که امروزه در مطالعات بوم‌شناختی مورد توجه قرار گرفته است، بررسی میزان تأثیر گیاهان انگلی و دخالت‌های انسانی (بهمنزله دو عامل اصلی تهدیدکننده عملکرد طبیعی اکوسیستم‌ها) است (Kourtev *et al.*, 2003). معمولاً گیاهان انگلی که به عنوان گونه‌های سنگتاج (keystone species) نیز شناخته می‌شوند، در تعیین ساختار و عملکرد بسیاری از اکوسیستم‌های طبیعی نقش کلیدی دارند (Press & Paine, 2005). این گیاهان، به خصوص گیاهان هلوپارازیتیک، مواد مغذی و آب را از گیاه میزبان جذب می‌کنند و با کاهش عملکرد میزبان، به تغییر در تعامل رقابتی بین میزبان و گیاهان غیرمیزبان منجر شده و از این طریق بر ساختار و پویایی جامعه اثر می‌گذارند (Penning & Callaway, 2002).

Zhou, 2008; Monajjem *et al.*, 2011) حرکت شیره آوند چوبی از میزان به انگل به شیبی در پتانسیل آبی نیاز دارد. شیب پتانسیل آبی بین میزان و دارواش سازوکاری را فراهم می کند که از طریق آن آب و مواد محلول به طرف انگل جریان می یابد. شیب پتانسیل آبی از طریق ترکیب میزان تعرق زیاد پارازیت و پایداری بالا در مسیر آبی بین میزان و انگل، مخصوصاً در هاستوریوم، حفظ می شود. هنگامی که فتوستتر میزان بیشترین مقدار را دارد، پتانسیل آبی آوند چوبی میزان کمترین مقدار را دارد. به منظور حفظ جریان شیب و جلوگیری از بسته شدن روزنه ها و پژمردگی، دارواش باید کمترین مقدار پتانسیل آبی را نسبت به میزان تحمل کند. باز و بسته شدن روزنه ها از طریق پتانسیل آبی آوند چوبی برگ به طور متعادل کنترل می شود: هنگامی که آب بیشتری نسبت به آنچه آوند چوبی میزان فراهم می کند از دست می رود، پتانسیل آبی که موجب بسته شدن روزنه ها می شود کاهش می یابد (Brodrribb *et al.*, 2003; Brodrribb & Holbrook, 2003) استفاده از آب، پتانسیل آبی آوند چوبی میزان را کاهش می دهد و باعث بسته شدن روزنه های میزان می شود، و به طور بالقوه جذب کربن میزان را کاهش می دهد.

همان طور که در این تحقیق مشخص شد پتانسیل آبی شاخه آلونده با شاخه سالم دارای تفاوت معنی دار بود؛ به طوری که شاخه آلونده میزان پتانسیل آب پایین تر نسبت به شاخه سالم میزان داشت که ممکن است موجب کاهش رشد، افزایش از دست دادن شاخه، و درنهایت مرگ زودرس گیاه آلونده شود. دارواش ها پتانسیل آبی منفی تر را نسبت به میزان خود حفظ می کنند و این فرایند آنها را قادر به دسترسی آسان تر به آب و مواد غذایی از میزان می سازند (Tennakoon & Pate, 1996). برای انجام این کار، دارواش ها روزنه هایشان را باز می کنند و آب بسیار کاهش می یابد. معمولاً میزان تعرق بالاتر دارواش ها را به تجمع بیشتر مواد معدنی به ویژه نیتروژن قادر می سازد (Meng *et al.*, 1999). البته گفتی است میزان تأثیر گذاری انگل بر میزان با توجه به دوره زندگی آن متفاوت است. در واقع انگل های با دوره زندگی کوتاه مدت به دلیل

شاخه سالم و آلونده، که حتی روی یک پایه درختی نیز قرار گرفته اند با یکدیگر متفاوت بوده است. همان طور که در شکل ۲ نشان داده شده است، بسیاری از پایه های درختی تحت مطالعه، هدف هجوم سنگین دارواش قرار گرفته اند. بنابراین دارواش به دو طریق سبب کاهش بیومس و رشد گیاه انگلی می شود: اول اینکه حضور گسترده دارواش ضمن استفاده از عناصر تغذیه ای ذخیره شده در شاخه، سبب کاهش تثیت کربن میزان از طریق کاهش هدایت روزنه ای میزان می شود و دوم اینکه این هجوم سنگین می تواند مانند اثر سایه، نور لازم برای فتوستتر را کاهش دهد و از این طریق سبب کاهش رشد و زی توده درخت شود. دلیل فیزیولوژیک آن نیز از تأثیر پذیری کارایی مرکز واکنش سیستم نوری (PSII) و قرار گرفتن گیاه در معرض استرس تابش است (Jeschke & Hilper, 1997).

از دیگر تأثیراتی که گیاه انگلی بر میزان خود می گذارد (همانند نتایج این تحقیق)، کاهش میزان تعرق (Schans, 1991) میزان (Trewavas *et al.*, 1991). برخی این مسئله را نتیجه افزایش غلظت آبسیزیک اسید (ABA) که تنظیم کننده رشد گیاهان است، دانسته و اعتقاد دارند که آبسیزیک اسید در کنترل پاسخ های روزنه ای به تنش - های زیستی و غیرزیستی دخالت دارد (Scholander *et al.*, 1965). البته برخی از محققان تأثیر گیاه انگلی را بر افزایش غلظت آبسیزیک اسید در بافت و آوند چوبی گیاه میزان (Drennan & Hiweris, 1979; Taylor 1996; Frost *et al.*, 1997) نتایج آزمایش روی کلزا نشان داد که در شرایط تنش خشکی، و اثر بسته شدن روزنه ها، با کاهش میزان دی اکسید کربن بین سلولی، فتوستتر (Byrd *et al.*, 1992). به طور کلی عوامل محدود کننده فتوستتر شامل دو نوع روزنه ای و غیر روزنه ای است. در زمانی که عامل محدود کننده روزنه ای باشد، با کاهش آب در سلول های محافظ روزنه ها بسته می شوند. در این حالت به دلیل کاهش هدایت روزنه ای، انتشار دی اکسید کربن به فضای بین سلولی کاهش می یابد و فعالیت فتوستزی کم یا متوقف می شود (Yang & Wang, 2001; Marencio *et al.*, 2006; Zhang *et al.*, 2006; Xu &

آیا دارواش از طریق کاهش کارابی کربوکسیلاتیون و ظرفیت تیلاکوئید متabolیسم بر فتوسترنز گیاه تأثیر می‌گذارد & (Press, 2005; Cameron et al., 2008) آیا افزایش غلظت ABA سبب افزایش نسبت ریشه به ساقه و کاهش توسعه برگ و رشد ساقه و درنهایت خشکیدگی و مرگ گیاه می‌گردد (Trewavas et al., 1991).

وابستگی دوره زمانی کوتاه‌تر به میزان، در مقایسه با هلوانگل‌ها تأثیر تخریبی بیشتری بر میزان دارند (Marvier, 1996).

نتیجه‌گیری

اگرچه در این تحقیق تأثیر تخریبی دارواش بر فعالیت‌های فتوسنتزی گونه‌انجیلی بهویژه در تراکم بالا به اثبات رسید، انجام مطالعات تکمیلی جهت پاسخگویی به سوالاتی از این قبیل ضروری است: (الف) چرا دارواش‌ها در مقایسه با گونه‌های دیگر، تمایل بسیار بیشتری به حضور روی گونه‌انجیلی نشان می‌دهند؟ آیا با توجه به ترجیح گیاه انگل به مقدار و سهولت دسترسی به مواد غذایی، می‌شود نتیجه گرفت که مواد غذایی بیشتری در اندام‌های فتوسنتزی گیاه انجیلی ذخیره می‌شود؟ (ب)

References

- Brodribb, T.J., Holbrook, N.M., Edwards, E.J., and Gutierrez, M.V.** 2003. Relations between stomatal closure, leaf turgor and xylem vulnerability in eight tropical dry forest trees. – *Plant, Cell and Environment* 26: 443-450.
- Brodribb, T.J., and Holbrook, N.M.** 2003. Stomatal closure during leaf dehydration, correlation with other leaf physiological traits. – *Plant Physiology* 132: 2166-2173.
- Byrd, G.T., Sage, R.F. and Brown, R.H.** 1992. A comparison of dark respiration between C₃ and C₄ plants. – *Plant Physiology* 100: 191-119.
- Cameron, D.D., Geniez, J.M., Seel, W.E. and Irving, L.J.** 2008. Suppression of host photosynthesis by the parasitic plant *Rhinanthus minor*. – *Annals of Botany* 101: 573-578.
- Christenson, J.A., Young, D. and Olsen M.W.** 2003. True mistletoe. – The University of Arizona Publication AZ: 473-478.
- Davies, D.M. and Graves, J.D.** 1998. Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and the hemiparasitic angiosperm *Rhinanthus minor* during co-infection of a host. – *New Phytologist* 139: 555-563.
- Dawson, T.E., King, E.J. and Ehleringer, J.R.** 1990. Age structure of phoradendron *Juniperum* (Viscaceae), a xylem-tapping mistletoe: inferences from a non-destructive morphological index of age. – *American Journal of Botany* 77: 573-583.
- Drennan, D.S.H. and El Hiweris, S.O.** 1979. Changes in growth regulating substances in *Sorghum vulgar* infected by *Striga hermonthica*. – North Carolina State University Press. 144-155.
- Ehleringer, J.R., Ullmann, I., Lange, O.L., Farquhar, G.D., Cowan, I.R., Schulze, E.D. and Ziegler, H.** 1986. Mistletoes: a hypothesis concerning morphological and chemical avoidance of herbivory. – *Oecologia* 70: 234-237.
- Frost, D.L., Gurney, A.L., Press, M.C. and Scholes, J.D.** 1997. *Striga hermonthica* reduces photosynthesis in sorghum: the importance of stomatal limitations and a potential role for ABA? – *Plant, Cell and Environment* 20: 483-492.
- Gehring, C.A. and Whitham, T.G.** 1992. Reduced mycorrhizae on *Juniperus monosperma* with mistletoe: the influence of environmental stress and tree gender on plant parasite and plant-fungal mutualism. – *Oecologia* 89: 298-303.
- Geils, B.W., Cibrian Tovar, J. and Moody B.** 2002. Mistletoe of north american conifers. USDA forest service publication distribution rocky mountain research station. – General Technical Report Publication. 123 p.

- Gómez, J.M.** 1994. Importance of direct and indirect effects in the interaction between a parasitic angiosperm (*Cuscuta epithymum*) and its host plant (*Hormathophylla spinosa*). – Journal Oikos 71: 97-106.
- Graves, J.D., Wylde, A., Press, M.C. and Stewart, G.R.** 1990. Growth and carbon allocation in *Pennisetum typhoides* infected with the parasitic angiosperm *Striga hermonthica*. – Plant, Cell and Environment 13: 367-373.
- Graves, J.D., Press, M.C., and Stewart, G.R.** 1989. A carbon balance model of the sorghum-*Striga hermonthica* host-parasite association. – Plant, Cell and Environment 12: 101-107.
- Gurney, A.L., Press, M.C., and Ransom, J.K.** 1995. The parasitic angiosperm *Striga hermonthica* can reduce photosynthesis of its sorghum and maize hosts in the field. – Journal of Experimental Botany 46: 1817-1823.
- Jeschke, W.D. and Hilpert, A.** 1997. Sink-stimulated photosynthesis and sink-dependent increase in nitrate uptake: nitrogen and carbon relations of the parasitic association *Cuscuta reflexa* – *Ricinus communis*. – Plant, Cell and Environment 20: 47-56.
- Kanat, M., Alma, M.H. and Sivrikaya, F.** 2009. The effect of *Viscum album*. On annual diameter increment of *Pinus nigra Arn.* – African Journal of Agricultural Research 5: 166-171.
- Kartoolinejad, D., Hosseini, S.M., Mirnia, S.K.H., Tabibzade Ghamsari, Z. and Akbarinia, M.** 2006. Effect of mistletoe (*Viscum album*) on Macronutrients N, P, K and Ca of hornbeam and ironwood tree in Hyrcanian Forests. – Iranian Journal of Biology 20: 72-79.
- Kartoolinejad, D., Hosseini, S.M., Mirnia, S.K.H., Akbarinia, M. and Shayanmehr, F.** 2007. Investigation of the relationship between infection intensity to mistletoe (*Viscum album L.*) with some host species features in Nour Forest park. – Journal of the Iranian Natural Resources 61: 111-122.
- Kelly, P., Reid, N. and Davies, I.** 1997. Effects of experimental burning, defoliation, and pruning on survival and vegetative resprouting in mistletoes (*Amyema miquelii* and *Amyema pendula*). – International Journal of Plant Sciences 158: 856-861.
- Kourtev, P.S., Ehrenfeld, J.G. and Häggblom, M.** 2003. Experimental analysis of the effect of exotic and native plant species on the structure and function of soil microbial communities. – Soil Biology and Biochemistry 35: 895-905.
- Ladley, J.J., Kelly, D. and Robertson, A.W.** 1997. Explosive flowering, nectar production, breeding systems, and pollinators of New Zealand mistletoes (Loranthaceae). – New Zealand Journal of Botany 35: 345-360.
- Lavorel, S., Stafford Smith, M. and Reid, N.** 1999. Spread of mistletoes (*Amyema preissii*) in fragmented Australian woodlands: a simulation study. – Landscape Ecology 14: 147-160.
- Lopez de Buen, L., Francisco Ornelas, J. and Guadalupe Garcia-Franco, J.** 2001. Mistletoe infection of trees located at fragmented forest edges in the cloud forests of central Veracruz, Mexico. – Forests Ecology and Management 164: 293-302.
- Maherali, H., Reid, C.D., Polley, H.W., Johnson, H.B. and Jackson, R.B.** 2002. Stomatal acclimation over a subambient to elevated CO₂ gradient in a C₃/C₄ grassland. – Plant, Cell and Environment 25: 557-566.
- Marenco, R.A., Siebke, K., Farquhar, G.D. and Ball, M.C.** 2006. Hydraulically based stomatal oscillations and stomatal patchiness in *Gossypium hirsutum*. – Functional Plant Biology 33: 1103-1113.
- Marshall, J.D. and Ehleringer, J.R.** 1990. Are xylem-tapping mistletoes partially heterotrophic? – Oecologia 84: 244-248.
- Mathiasen, R.L.** 1998. Infection of young western larch by larch dwarf mistletoe in northern Idaho and western Montana. – Western Journal of Applied Forestry 13: 41-46.
- Marvier, M.A.** 1996. Parasitic plant-host interaction: plant performance and indirect effects on parasite-feeding herbivores. – Ecology 77: 1398-1409.
- Marvier, M.A. and Smith, D.L.** 1997. Conservation implications of host use for rare parasitic plants. – Conservation Biology 11: 839-848.
- Meng, L., Li, L., Chen, W., Xu, Z. and Liu, L.** 1999. Effect of water stress on stomatal density, length, width and net photosynthetic rate in rice

- leaves. – Journal of Shenyang Agricultural University 30: 477-480.
- Monajjem, S., Ahmadi, A. and Mohammadi, V.** 2011. Effect of drought stress on photosynthesis, partitioning of photo-assimilates and grain yield in rapeseed cultivars. – Iranian Journal of Crop Science 13: 533-547.
- Muir, J.A., Robinson, D.C.E. and Geils, B.W.** 2004. Charactrizing the effect of Mistletoe and other diseases for sustainable forest management. – Journal of Ecosystem and Management 3: 1-7.
- Norton, D.A. and Reid, N.** 1997. Lesson in ecosystem management from management of threatened and pest loranthaceous mistletoes in New Zealand and Australia. – Biological Conservation 11: 759-769.
- Okubamichael, D.Y.** 2009. Host specificity of the hemiparasitic mistletoe, *Agelanthus natalitius*. – Journal of Experimental Botany 47: 1057-1065.
- Penning, S.C. and Callaway, R.M.** 2002. Parasitic plants: parallels and contrasts with herbivores. – Oecologia 131: 479-489.
- Press, M.C. and Phoenix, G.K.** 2005. Impacts of parasitic plants on natural communities. – New Phytologist 166: 737-751.
- Scholander, P.F., Bradstreet, E.D. and Hemmingsen, E.A.** 1965. Sap pressure in vascular plants: hydrostatic pressure can be measured in plants. – Science 148: 339-346.
- Schans, J.** 1991. Reduction of leaf photosynthesis and transpiration rates of potato plants by second-stage juveniles of *Globodera pallida*. – Plant, Cell and Environment 14: 707-712.
- Taylor, A., Martin, J., and Seel, W.E.** 1996. Physiology of the parasitic association between maize and witchweed (*Striga hermonthica*): is ABA involved? – Journal of Experimental Botany 47: 1057-1065.
- Tennakoon, K. U. and Pate, J.S.** 1996. Effects of parasitism by a mistletoe on the structure and functioning of branches of its host. – Plant, Cell and Environment 19: 517-528.
- Trewavas, A.J. and Jones, H.G.** 1991. An assessment of the role of ABA in plant development. – Oxford: BIOS, 169-188.
- Xu, Z. and Zhou, G.** 2008. Responses of leaf stomatal density to water status and its relationship with photosynthesis in the grass. – Journal of Experimental Botany 59: 3317-3325.
- Yang, H.M. and Wang, G.X.** 2001. Leaf stomatal densities and distribution in *Triticum aestivum* under drought and CO₂ enrichment. – Acta Phytoecologica Sinica 25: 312-316.
- Yoder, J.I.** 1999. Parasitic plant responses to host plant signals: a model for subterranean plant-plant interactions. – Current Opinion in Plant Biology 2: 65-70.
- Zhang, Y.P., Wang, Z.M., Wu, Y.C. and Zhang, X.** 2006. Stomatal characteristics of different green organs in wheat under different irrigation regimes. – Acta Agronomica Sinica 32: 70-75.

Momeni, H., Hosseini, S.M. and Yousefzadeh, H. 2015. Assessment of variation in photosynthetic parameters in healthy and infected *Parrotia persica* C.A.Mey. with *Viscum album* L. in relation with tree location in stand. – Nova Biologica Reperta 2: 15-24.

مومنی، ح.، حسینی، س.م. و یوسف زاده، ح. ۱۳۹۴. بررسی تغییرات پارامترهای فتوسنتزی انگلیسی (*Parrotia persica* C.A.Mey.) سالم و آلوده به دارواش (*Viscum album* L.) با توجه به موقعیت آن در توده. – یافته‌های نوین در علوم زیستی ۲: ۲۴-۱۵.

