

اثراتی از گیاهان پارازیت روی جوامع طبیعی

عایشه اسماعیلی*، رستم موسوی، پیمان حامدی، مهتاب جبّاری

(ayshe.esmaili@gmail.com)

چکیده

گیاهان انگلی اثرات عمیقی بر اکوسیستم‌هایی که در آنها اتفاق می‌افتند، دارند. آنها دارای ۴۰۰۰ گونه می‌باشند و می‌توانند در بیشتر بیوم‌ها یافت شوند. آنها برخی یا تمام آب، کربن و مواد مغذی خود را از طریق بافت عروقی ریشه یا شاخه میزبان به دست می‌آورند. پارازیت‌یسم تأثیرات عمده‌ای بر رشد، آلودگی و تولید مثل میزبان دارد که منجر به تغییرات در رقابت‌های بین گونه‌های میزبان و غیرمیزبان می‌شود. بنابراین بر ساختار اجتماعی، زون بندی گیاهی و پوشش جمعیت تأثیر می‌گذارد. تأثیر بر روی میزبان ممکن است بیشتر گیاه خواران، گرده افشان‌ها و پخش کننده‌های بذر را تحت تأثیر قرار دهد که خود به شدت با حضور و فراوانی گیاهان انگلی در ارتباط است.

بنابراین گیاهان انگلی می‌توانند به عنوان گونه کلیدی در نظر گرفته شوند. جامعه انگلی تحت تأثیر طیف گونه‌های میزبان انگل (تنوع گونه‌ای که می‌تواند به طور بالقوه به عنوان میزبان عمل کند) و ترجیحات و انتخاب گونه‌های میزبان خاص آنها می‌باشد. گیاهان انگلی نیز می‌توانند محیط فیزیکی اطراف آنها را تغییر دهند - از جمله آب‌های خاک و مواد مغذی، CO₂ جوی و دما - و همچنین می‌توانند به عنوان مهندسان سیستم‌های زیست محیطی در نظر گرفته شوند. چنین اثراتی می‌تواند پیامدهای بیشتری در تغییر منبع عرضه و رفتار سایر موجودات در جوامع گیاهی انگلی داشته باشد. هدف از این مقاله مروری بر اثرات پارازیت‌ها بر جوامع گیاهی می‌باشد. که بررسی صورت گرفته از مقالات انجام شده استخراج شده است.

کلمات کلیدی: تنوع زیستی، رقابت، مهندسان اکوسیستم، گیاه خواری، همیاری، چرخه مواد مغذی، پراکنندگی دانه

مقدمه

گیاهان انگلی یک گروه تاکسونومیکی متنوع از نهانانگان هستند که عمدتاً به گیاهان میزبان برای تامین کربن، مواد مغذی و آب وابسته هستند، آنها با اتصال به ریشه‌ها یا شاخه‌های میزبان با استفاده از ساختارهای شناخته شده به عنوان هاستوریوم و با نفوذ در آوند چوبی میزبان و یا تشکیل ارتباط نزدیک با آوند آبکش این مواد را بدست می‌آورند.

شبکه اندام‌های هاستوریوم، جوانه‌هایی را تولید می‌کنند که در همان سال یا سال‌های آینده به شاخه‌های نیمه انگل تبدیل می‌شوند که این شاخه‌ها به مرور زمان می‌توانند قطورتر شوند (آزادبخت و همکاران، ۱۳۹۲: مبارکی و توکلی، ۱۳۹۲).

پارازیت‌ها را بر اساس محل اتصالشان به میزبان، به پارازیت ریشه و پارازیت ساقه طبقه بندی می‌کنند. همچنین در صورت حضور یا عدم وجود کلروپلاست‌های عملکردی، پارازیت را بیشتر به عنوان همی پارازیت یا هولوپارازیت تعریف می‌کنند (Musselman & Press, 1995). گیاهان انگلی در بسیاری از اکوسیستم‌های طبیعی و نیمه گرمسیری از جنگل‌های بارانی گرمسیری تا ارتفاعات قطب شمال رایج هستند (Press, 1998). حدوداً ۱٪ از گونه‌های نهانانگان (۳-۶۰۰۰) در ۲۷۰ جنس و بیش از ۲۰ خانواده را تشکیل می‌دهند (Nickrent et al., 1998; Press et al., 1999). آنها در بسیاری از شکل‌های زندگی، از جمله گیاهان یکساله و چند ساله (به عنوان مثال Rhinanthus spp. و Bartsia spp.)، بالارونده‌ها (به عنوان مثال Cuscuta spp. و Cassytha spp.)، درختچه‌ها

(مانند *Olax spp.* و *mistletoes*) و درختان (*sandlewoods*)، مانند *Okoubaka aubrevillei* که تا ۴۰ متر ارتفاع رشد می‌کنند (Veenendaal et al., 1996).

پارازیتیسیم اغلب به شدت عملکرد میزبان را کاهش می‌دهد که منجر به تغییرات در تعاملات رقابتی بین گیاهان میزبان و گیاهان غیرمیزبان و یک دسته از اثرات بر ساختار اجتماعی، تنوع، چرخه و زون بندی پوشش گیاهی می‌شود (Pennings & Callaway, 2002). تأثیرات بر روی جامعه گیاهان همچنان افزایش می‌یابد، زیرا گیاهان انگلی به طور همزمان هم پارازیت می‌شوند هم با گونه‌های *co-occurring* رقابت می‌کنند: بهره‌وری و جمعیتشان به همین ترتیب بستگی به کیفیت "میزبان"، انگیزه آنها و قدرت رقابت گیاهان همسایه دارد.

علاوه بر این، جذب محلول‌های میزبان می‌تواند عواقبی برای ارگانسیم‌های دیگر گیاهان (مانند گیاه خواران و گرده افشان‌ها) داشته باشد و ارگانسیم‌های *co-occurring* ممکن است توسط اثرات گیاهان انگلی بر روی محیط زیست غیر زنده شامل اثرات چرخه مواد، روابط آب و خاک، درجه حرارت محلی و غلظت CO_2 در اتمسفر تحت تاثیر قرار گیرند. مهمتر از همه، چنین اثرات مهمی ممکن است حتی اگر گیاهان انگلی جزء کوچکی از اکوسیستم باشند رخ دهد. علیرغم اثرات عمیقی که گیاهان انگلی روی جوامع می‌گذارند، در نظریه جامعه اغلب نادیده گرفته می‌شوند (highlighted by Pennings & Callaway, 2002).

با توجه به این مطلب، این مطالعه به بررسی تعاملات فراوانی که گیاهان انگلی با جوامع گیاه میزبان و گیاهان غیر میزبان با سایر ارگانسیم‌ها (از جمله گیاه خواران، گرده افشان‌ها، قارچ‌های میکوریزا و سایر انگل‌ها) می‌پردازد و در مورد اثرات گیاهان انگلی بر روی محیط زیست غیر زنده برای برجسته کردن عواقب بسیار وسیع این تعاملات روی ساختار و عملکرد جامعه، بحث می‌کند. از آنجا که این بررسی عمدتاً مربوط به تعاملات سطح جامعه است، فقط تأثیرات مستقیم انگل در گیاهان میزبان به صورت مختصر بررسی می‌شود.

✓ پارازیتیسیم: پیامدهای مستقیم

کسب منابع میزبان توسط پارازیت اثرات قوی روی رشد، تولید مثل و باروری و فیزیولوژی میزبان خواهد داشت به طور کلی پارازیتیسیم بهره‌وری و باروری میزبان را کاهش می‌دهد. همان‌طور که برای هر دو پارازیت ریشه (Davies & Graves, 1998; Matthies & Egli, 1999) و پارازیت ساقه (Howell & Mathiasen, 2004) به طور گسترده‌ای مستند شده است. در اغلب موارد، کاهش عملکرد میزبان قابل توجه است و در مواردی در اثر آلودگی شدید، پارازیتیسیم ممکن است باعث مرگ میزبان شود (Aukema, 2003). اثرات بحرانی روی سطح جامعه و میزبان، اغلب نسبت به اندازه انگل بسیار زیاد است. این می‌تواند ناشی از هر دو، استفاده ناکارآمد از منابع توسط انگل باشد، به طوری که کاهش میزان زیست‌توده میزبان عموماً بیشتر از افزایش زیست‌توده پارازیت است (Matthies & Egli, 1999). تأثیرات بیشتر می‌تواند از طریق اثرات بر روی آلومتری و ساختار میزبان رخ دهد، و باعث ایجاد اختلال فیزیولوژیک عناصر در درخت آلوده می‌شوند (حسینی، ۱۳۹۱) مهمترین آنها داروآش است که باعث اختلال در تعادل آب و مواد مغذی موجود در میزبان می‌شود و می‌تواند فتوسنتز و میزان تنفس میزبان را کاهش دهد (Sala et al., 2001; Meinzer et al., 2004).

✓ فعل و انفعالات پارازیت - میزبان

(دامنه میزبانی، اولویت و انتخاب)

تأثیرات گیاهان انگلی در سطح جامعه به میزان قابل توجهی به این‌که کدام گونه‌ها انگلی هستند، وابسته است. در نهایت، به دامنه میزبان پارازیت (تنوع میزبان و نه محدوده جغرافیایی)، ترجیح دادن گونه‌های میزبان خاص و درجه‌ای که می‌توان گونه‌های ترجیحی را انتخاب کرد بستگی دارد.

- دامنه میزبانی:

گیاهان انگلی معمولاً عمومی هستند. بیشتر گیاهان انگلی (که دارای دامنه میزبان گسترده‌ای هستند) به طور بالقوه می‌توانند به تعداد زیادی از گونه‌های مختلف که با هم ظاهر می‌شوند، اغلب به طور همزمان حمله کنند (Pennings & Callaway, 2002; Westbury, 2004). در این راستا بیشتر پارازیت‌ها عمومی عمل می‌کنند اما استثنا هم وجود دارد. نمونه‌هایی از طیف وسیعی از میزبان برای هر دو پارازیت ریشه و ساقه ثبت شده است. به عنوان مثال، در مورد اول، *Castilleja spp.* بیش از ۱۰۰ میزبان متفاوت از خانواده‌های مختلف را تحریک می‌کنند (Press, 1998). در حالی که *Rhinanthus minor* دارای تقریباً ۵۰ گونه مختلف میزبان از ۱۸ خانواده در مراتع اروپایی است، و در مطالعه سیستم‌های فضایی، گیاهان *R. minor* تنها به طور همزمان در هفت گونه مختلف میزبان یافت می‌شوند (Gibson & Watkinson, 1989). پارازیت‌های ساقه دارای دامنه میزبان کوچکتر از پارازیت‌های ریشه هستند (Norton & Carpenter, 1998). برای داروهای جنگل‌های گرمسیری نزدیک به ۴۰۰ گونه میزبان شناسایی شده است. گیاهان انگلی که تنها می‌توانند از یک یا چند گونه گیاهی استفاده کنند جزء استثناها می‌باشند و شاید مهمترین آنها *virginiana Epifagus* باشد که تنها پارازیت راش آمریکایی است (Musselman & Press, 1995).

- اولویت

با وجود این‌که بسیاری از گیاهان انگلی دامنه میزبانی گسترده‌ای دارند، و بسیاری از گونه‌های گیاهی مختلف می‌توانند به عنوان میزبان عمل کنند، اکثر پارازیت‌ها از یک زیرمجموعه از گیاهان در دسترس استفاده می‌کنند (Gibson & Watkinson, 1989; Santalaceae: Joel et al., 1991). به این ترتیب گیاهان انگلی عمومی نیستند بلکه بیشتر اختصاصی عمل می‌کنند. بنابراین ما می‌توانیم فرض کنیم که پارازیت‌ها ممکن است با افزایش انگیزه خود از میزبان‌های "بهرتر" (به عنوان مثال میزبان‌هایی که بیشترین رشد، تولید مثل را دارند و تناسب جمعیت انگل را افزایش می‌دهند) به عنوان مصرف‌کننده‌های اختصاصی رفتار کنند. مطالعات نشان می‌دهد که هر دو انگل ریشه و ساقه اغلب، میزبان‌هایی با محتوای نیتروژن بالا مانند حبوبات (Radomiljac et al, 1999)، یا میزبان‌هایی که سیستم تنفسی مناسب دارند (Kelly et al, 1988)، یا میزبان‌هایی که سیستم دفاعی ضعیف دارند (Cameron, 2004; Cameron et al., 2005) را ترجیح می‌دهند. همچنین میزبان‌هایی که به عنوان یک منبع غذایی برای طولانی مدت در دسترس باشند (مثلاً اولویت برای گیاهان چند ساله نسبت به یکساله (Kelly et al, 1988)، یا آنهایی که دسترسی مستقیم به منابع محدود دارند (مثلاً اولویت برای میزبان‌های با ریشه عمیق که در طی خشکسالی به آب دسترسی دارند (Pate et al., 1990)، ممکن است ترجیح داده شوند.

- انتخاب

انتخاب و کاوش میزبان‌های مورد نظر می‌تواند به روش‌های مختلف، هم موقتی و هم همیشگی انجام شود. یک گونه خاص میزبان ممکن است به علت فراوانی، مانند "میزبان ترجیح داده شده" به نظر برسد، به عنوان مثال، گونه‌های میزبان فراوان، بیشتر مورد

استفاده قرار می‌گیرند، زیرا احتمال بیشتری دارد که با پارازیت مواجه شوند. با این حال، اولویت اصلی میزبان، هنگامی که یک میزبان به میزان فراوانی استفاده می‌شود، به نظر می‌رسد یک رخداد معمول در میان گیاهان انگلی ریشه و ساقه است. برای چنین ترجیحی در عمل، انگل ممکن است به نشانگرهای شیمیایی از میزبان‌های مناسب که باعث جوانه زنی می‌شوند و یا توسعه هاستوریا (Matvienko *et al*, 2001; Tomilov *et al.*, 2004) نیاز داشته باشند. از آنجایی که اتصال سریع به علت جوانه‌زنی برای بسیاری از پارازیت‌ها حیاتی است، بسیاری از آنها به دنبال چنین نشانگرهای شیمیایی هستند. بنابراین ترجیح میزبان به این دلیل است که انگل دور از گونه‌های میزبان کمتر احتمال دارد جوانه زده و یا تولید هاستوریا کند (Musselman & Press, 1995).

نشانگرهای شیمیایی همچنین ممکن است نقش مهمی را در تغذیه فعال پارازیت‌های ساقه داشته باشد (مانند پارازیت *Cuscuta subinclusa* و *C. europea*). این پارازیت‌ها حرکات ظریف را که به آنها اجازه تغذیه کردن از میزبان، رد کردن (از بین بردن) یا پذیرش (اتصال به اطراف) ساقه میزبان پس از تماس را می‌دهد، نشان می‌دهند. مکانیسم‌هایی که این پاسخ‌ها را پشتیبانی می‌کنند، زیاد هستند.

✓ اثرات گیاهان پارازیتی روی جامعه گیاهی

تأثیرات بر روی جامعه اغلب قابل توجه است و به این دلیل رخ می‌دهد که: (i) تأثیرات بر میزبان زیاد است؛ (ii) حتی اگر پارازیت جزئی از اکوسیستم باشد، اثرات عمده رخ می‌دهد؛ (iii) یک انگل به تنهایی ممکن است بر یک ناحیه بزرگ اکوسیستم تأثیر بگذارد. به عنوان مثال، در یک فصل، یک گیاه *Cuscuta* به تنهایی می‌تواند هزاران ارتباط با بسیاری از گونه‌های میزبان ایجاد کند و ممکن است مساحتی بیش از ۱۰۰ مترمربع را پوشش دهد (Kelly, 1990)، که تأثیرات قابل توجهی بر روی جامعه گیاهی می‌گذارد، با وجود اینکه شاید کمتر از ۵٪ از زیست‌توده گیاهی باشد (Callaway & Pennings, 1996).

- زیست‌توده جامعه گیاهی

از آنجا که کاهش رشد میزبان اغلب بیشتر از افزایش رشد انگل است، کاهش بهره‌وری جامعه گیاهی اغلب مشاهده می‌شود. به عنوان مثال تحقیقات نشان داده است که، گونه‌های *Rhinanthus*، بهره‌وری کل را در علفزارهای اروپایی از ۸ تا ۷۳٪ کاهش می‌دهند (Davies *et al*, 1997)، در حالی که داروایش (یکی از پاتوژن‌های مخرب درختان تجاری قابل قبول) می‌تواند حجم رشد گونه *Douglas fir* را تا بیش از ۶۵٪ کاهش دهد (Mathiasen *et al.*, 1990).

جالب است، Joshi و همکاران (2000) نشان داده اند که کاهش زیست‌توده جامعه توسط *Rhinanthus* در علفزارهایی که تنوع عملکردی بالاتری دارند، کمتر است. آنها پیشنهاد کردند که تنوع گیاهی زیاد، می‌تواند اثرات بیش از حد بهره‌برداری از گونه‌های میزبان منحصربفرد را از بین ببرد، طوری که گونه‌های کمتر حساس می‌توانند کاهش زیست‌توده گونه‌های حساس‌تر را جبران کنند. علاوه بر این، Matthies و Egli (۱۹۹۹)، نشان داده‌اند که زیست‌توده میزبان در اثر مصرف مواد غذایی اش توسط پارازیت کاهش می‌یابد و این نشان می‌دهد که تأثیرات اجتماعی در سطح محلی نیز ممکن است زیاد باشد، جایی که منابع (مانند مواد مغذی) توسط پارازیت محدود می‌شوند.

- تنوع جامعه گیاهی

تأثیرات بر ساختار جامعه می‌تواند زیاد باشد. اثرات روی عملکرد میزبان، توازن رقابتی گونه‌های میزبان را نسبت به گونه‌های غیرمیزبان تغییر و در نهایت منجر به تغییر در جامعه می‌شود. اغلب گونه‌های انگلی به شدت تهاجمی هستند که باعث تسهیل قدرت رقابت گونه‌های وابسته می‌شوند. پارازیت سالانه ممکن است باعث افزایش تنوع از طریق تسهیل تهاجم شوند؛ برای مثال، *Rhinanthus spp*، باعث کاهش زیست‌توده علف‌های میزبان و تسهیل افزایش فراوانی علف‌های خوراکی می‌شود (Davies et al., 1997). بنابراین، از *Rhinanthus spp* به عنوان یک ابزار مدیریتی موثر برای بازگرداندن مراتع با باروری و تنوع کم به مراتع متنوع استفاده می‌شود (Westbury & Dunnett, 2000). در مورد پارازیت‌های ساقه، مطالعات مرداب‌های نمک توسط (Callaway & Pennings, 1998)، نشان داده است که *Cuscuta salina*، میزبان *Cuscuta salina* را ترجیح داده است. از آنجا که این میزبان در جامعه غالب است، سرکوب آن در مناطقی که *Cuscuta* فراوان است، گسترش گونه‌های وابسته *Limonium californicum* و *Frankenia salina* را تسهیل می‌کند، که به نوبه خود باعث افزایش تنوع جامعه می‌شود.

برعکس، در جایی که میزبان‌های برتر تابع رقابت هستند، پارازیت‌یسم می‌تواند فراوانی گونه‌های وابسته را کاهش دهد، و فراوانی گونه‌های غالب را افزایش دهد، بنابراین تنوع جامعه را کاهش می‌دهد. Gibson & Watkinson (۱۹۸۹)، نشان دادند که *Rhinanthus minor*، بطور معمول برای افزایش تنوع گونه‌ها تمایل به کاهش تنوع گونه‌های وابسته پارازیتی برتر دارد.

سیکل پوشش گیاهی و پهنه بندی

تأثیر گیاهان انگلی در ساختار جامعه اغلب پویا است و بسته به شرایط محیطی یا عملکرد پارازیت تغییر خواهد کرد. بنابراین گیاهان انگلی می‌توانند هر دو پهنه بندی و سیکل پوشش گیاهی را تنظیم کنند. در ساده‌ترین سطح، انگل تهاجمی می‌تواند میزبان ترجیح داده شده را به طور محلی منقرض کند. این ممکن است، به نوبه خود، باعث منقرض شدن پارازیت به طور محلی شود. سپس میزبان ترجیح داده شده اصلی سرکوب شده قادر به بازگشت می‌شود و پس از آن پارازیت می‌تواند در گیاهان میزبان جدید دوباره برقرار شود. چنین چرخه جمعیتی شباهت‌هایی با بعضی چرخه‌های شکارچی دارد (Krebs et al., 1995). بهترین نمونه از چنین چرخه‌ای در گیاهان انگلی توسط *Cuscuta salina* ارائه می‌شود (Pennings & Callaway 1996). *Cuscuta* نه تنها باعث تهاجم به گونه‌های وابسته می‌شود، بلکه این روند همچنین چرخه گیاهی را آغاز می‌کند، زیرا جمعیت *Cuscuta* پس از سرکوب شدن *Salicornia* کاهش می‌یابد که به نوبه خود باعث کاهش تهاجم *Limonium* و *Frankenia* می‌شود و اجازه بازگشت دوباره را به *Salicornia* می‌دهد.

✓ اثرات جامعه گیاهی روی جمعیت پارازیت‌ها

فراوانی بیشتر و کارایی بهتر میزبان‌های ترجیح داده شده سبب افزایش کارایی پارازیت‌ها می‌شوند. به عنوان مثال، همی پارازیت‌های ریشه در سیستم‌های علفزار به طور خاصی رایج هستند، زیرا علف‌های نابجا، به علت داشتن سیستم ریشه ای فراوان (به راحتی قابل شناسایی) و ریشه‌های ظریف که به راحتی نفوذ می‌کنند برای پارازیت‌ها میزبان برتر می‌باشند. به طور مشابه، *Cuscuta*، در زمین‌های دارای میزبان خوب زیست‌توده و تولید بیشتری دارد (Kelly, 1990).

سن میزبان که توسط پارازیت انتخاب شده است نیز ممکن است بر دینامیک جمعیت شان تأثیر بگذارد. به عنوان مثال، Seel و Press (1996)، مشاهده کردند که *Rhinanthus*، در زمان پارازیت‌یته کردن، زیست‌توده گیاهان میزبان *Poa alpina* را هنگامی که بالغ نشده اند بیشتر از زمانی که بالغ اند کاهش می‌دهد. علاوه بر این، *Rhinanthus* وابسته به *Poa* که قبلاً پارازیت شده‌اند، رشد بهتری

نسبت به *Rhinanthus* متصل به *Poa* پارازیت نشده دارند. پارازیت از پارازیتسم قبلی میزبان سود می‌برد، زیرا باعث کاهش گلدهی میزبان می‌شود، در غیر این صورت گلدهی منجر به از بین رفتن منابع می‌شود.

✓ اثرات پارازیت در سطوح تغذیه

گیاهان پارازیتی نه تنها جامعه گیاهی را تحت تاثیر قرار می‌دهند. بلکه بسیاری از موجودات دیگر، از جمله پرندگان و ماهیان گیاه خوار، حشرات، پارازیت‌های دیگر و قارچ‌های میکوریز، یا به طور مستقیم یا غیر مستقیم به پارازیت مبتلا می‌شوند. این طیف وسیع از تأثیرات به این دلیل رخ می‌دهد که بسیاری از گیاهان انگلی می‌توانند هر دو اثر بالا به پایین (دشمن طبیعی میزبان) و اثرات پایین به بالا (به عنوان منبع اصلی) را داشته باشند. به عنوان مثال، حشرات گیاهخوار و پستانداران شاخه‌های گیاه انگلی را مصرف می‌کنند؛ پرندگان گیاهخوار میوه داروایش‌ها را مصرف می‌کنند؛ قارچ‌ها و حشرات می‌توانند از گیاهان میزبان ضعیف شده توسط گیاهان انگلی استفاده کنند (Aukema, 2003) و گیاهان انگلی می‌توانند با مصرف کنندگان دیگر رقابت کنند، در حالی که میزبان یک منبع مشترک (و به طور بالقوه محدود کننده) است (Pennings & Callaway 2002).

- تعامل با گیاه خواران

در مورد اثرات غیر مستقیم، میزبان ضعیف شده توسط یک گیاه انگلی بیشتر به حمله حشرات حساس است. در مورد داروایش (*Arceuthobium spp.*)، افزایش حساسیت درختان میزبان ممکن است ناشی از افزایش استرس آب آنها باشد، زیرا انگل به راحتی با وجود سطح نسبتاً کوچک آن، حتی در شرایط محدود آب، به داخل نفوذ می‌کند (Fisher, 1983). کاهش تراوش رزین میزبان ممکن است یک مکانیسم برای افزایش حساسیت میزبان باشد (Aukema, 2003).

گیاهان پارازیتی خود می‌توانند منابع غذایی جذاب برای گیاهخواران باشند. در مورد داروایش، میوه اش در طول سال در دسترس است. گل اش شهد فراوان تهیه می‌کند و شاخه و برگ اش غنی از مواد غذایی است (Watson, 2001). در واقع، میوه، گل و شاخه و برگ داروایش به عنوان غذا برای ۶۶ خانواده از پرندگان، ۳۰ خانواده از پستانداران و گروه متنوعی از حشرات گیاهخوار مورد استفاده است (Watson, 2001). کیفیت انگل به عنوان یک منبع برای این گیاهخواران می‌تواند به شدت تحت تأثیر وضعیت مواد مغذی میزبان باشد.

- تعامل با گرده افشان‌ها

دو گروه از گیاهان انگلی (داروایش‌ها و *Rafflesiaceae*)، نشان می‌دهند که فعالیت‌های گرده افشانی و پخش کردن دانه‌ها رابطه بسته‌ای با هم دارند. گونه‌های ویژه‌ای از جنس *Rhizanthus* و *Rafflesia*، تقریباً به طور کامل از گل اندوترمی تشکیل شده‌اند و ساقه و برگ ندارند. میزان تنفس و اندوترمی بالا برای ایجاد گل‌هایی که تا ۹ کلوین گرمتر از محیط اطراف هستند با هم ترکیب می‌شوند و باعث افزایش غلظت CO_2 در محل می‌شوند. داروایش‌ها برای باز شدن شکوفه‌ها و عمل گرده افشانی‌شان به پرندگان نیاز دارند در نتیجه جهت جذب گرده‌افشان‌ها، گل‌های بزرگ و بی‌بو با رنگ روشن دارند (Watson, 2001). باز شدن گل، انتقال گرده توسط پرنده را تضمین می‌کند و در عوض اجازه می‌دهد تا پرنده به یک منبع شهد که قبلاً دست نخورده و دارای مقدار زیاد مواد غنی، بخصوص قند است دسترسی یابد (Baker et al., 1998). چنین امکان‌ات لوکس از شهد غنی از کربوهیدرات ممکن است

امکان پذیر باشد زیرا بسترها از طریق دو منبع میزبان و داروایش تامین می شوند. به نظر می رسد که عادت انگلی برای هر دو نوع داروایش و Rafflesiaceae مکانیسم‌های گران قیمت جهت جذب گرده‌افشان‌ها را بپذیرد.

- تعامل با پخش کننده گان بذر

در اکثر مواقع، پرندگان به عنوان پخش کننده گان بذر عمل می کنند و در برخی موارد همان گونه‌ها ممکن است به عنوان گرده افشان و پخش کننده بذر عمل کنند (Robertson *et al.*, 1999). در واقع، بسیاری از گونه‌های پرنده برای مصرف میوه‌های داروایش بسیار اختصاصی هستند (Restrepo *et al.*, 2002)، و حتی جایی که در آن گسترش اولیه دانه داروایش‌ها توسط انفجار هیدرواستاتیک است، پرندگان می توانند نقش ثانویه در حمل بیشتر دانه داشته باشند (Watson, 2001). میوه‌ها اغلب سازگار با پرندگان پخش کننده‌اند: آنها معمولا بزرگ و ظاهر رنگی دارند؛ و غنی از کربوهیدرات‌های محلول، مواد معدنی، لیپیدها و چربی هستند و می توانند اسید آمینه‌های فراوانی داشته باشند (Lamont, 1983). در برخی از گونه‌های داروایش، پرندگان گرده افشان و پخش کننده بذر هستند. پرندگان می توانند در حمل و نقل بیشتر دانه نقش بازی کنند. برای کمک به پخش شدن بذر، چسبندگی بذر داروایش، باعث می شود که به آسانی به منقار یا شکم پرنده بچسبند. پرنده شروع به تمیز کردن خود کرده تا بذر را جدا کند، و این رفتار پرنده اغلب در شاخه‌های مناسب میزبان اتفاق می افتد، لذا بذر توسط پرنده به میزبان می چسبند (Aukema, 2003).

- تعامل با سایر پارازیت‌های غیر گیاهی میزبان

جایی که دو پارازیت یک میزبان را به اشتراک می گذارند، یک پارازیت ممکن است به استقرار پارازیت دیگر کمک کند (با تضعیف میزبان) و یا ممکن است رقابت مستقیم بین این دو پارازیت برای منابع میزبان به وجود آید. پارازیتی توسط دو پارازیت زیست توده میزبان را بیشتر از پارازیتی توسط هر پارازیت به تنهایی کاهش می دهد (Puustinen *et al.*, 2001). به عنوان مثال در مطالعه پارازیتیسم دوگانه *Trifolium pratense*، با همی پارازیت ریشه (*Rhinanthus serotinus*) و نماتد (*Hystodera trifolii*) مشاهده شد که، پارازیتیسم همزمان با هر دو پارازیت، باعث کاهش میزان زیست توده *Trifolium* بیش از پارازیتی توسط هر یک از پارازیت‌هاست. علاوه بر این، *Heterodera* به نظر می رسد پارازیت تهاجمی تر از *Rhinanthus* است، زیرا کاهش زیست توده *Trifolium* تحت نماتد بیش از پارازیتی توسط همی پارازیت ریشه بود.

- تعامل با باکتری‌های خاک

گیاهان پارازیتی اثرات قابل توجهی بر روی موجودات زنده خاک دارند، حتی اگر تماس مستقیم شان با سیستم خاک از طریق ریشه حداقل باشد یا وجود نداشته باشد. هر دو پارازیت‌های ریشه و ساقه جوامع میکوریزایی گیاهان میزبان را کاهش می دهند. چون پارازیت و میکوریز برای کسب فتوستتوز میزبان رقابت می کنند. Gehring و Whitham (1992)، دریافتند که کلون‌های قارچ‌های میکوریز در ریشه درختان با تراکم داروایش رابطه عکس دارد. شاید به این علت باشد که دارویش‌ها و قارچ‌های میکوریزا برای فتوستتوز میزبان با هم رقابت می کنند. الودگی به میکوریزا در جایی که داروایش رقبای قوی برای کرین گیاه باشند پایین می آید. کاهش جوامع میکوریزا ناشی از الودگی به داروایش در درختان ماده بیشتر از درختان نر است، احتمالا به دلیل اینکه درختان ماده فتوستتوز بیشتری در ساختارهای تولید مثل ایجاد می کنند، لذا رقابت برای فتوستتوز میان داروایش‌ها و قارچ‌ها افزایش می یابد (Gehring & Whitham, 1992).

اثرات روی تنوع موجودات غیر گیاهی دیگر

علاوه بر اهمیت پارازیت‌ها به عنوان یک منبع غذایی برای پرندگان و بی‌مهرگان، داروآش‌ها می‌توانند ساختار زیستگاه را برای بسیاری از ارگانیسم‌هایی که رو یا داخل میزبان زندگی می‌کنند، تغییر دهند. توده‌های برومس و داروآش، به عنوان مکان‌هایی برای استراحت شبانه پرندگان، یا ساختاری برای حمایت از لانه و یا کمک به پنهان شدنشان استفاده شوند، و در مناطق گرم و مرطوب برای گونه‌های پستاندار مانند سمورها، گورخرها و سنجاب‌ها، به عنوان مکان یا پناهگاهی برای خواب زمستانه استفاده می‌شوند (reviewed by Watson, 2001). لذا حذف درختان آلوده (و حذف برومس) طی عملیات پاکسازی جنگل می‌تواند به زیان حیات وحش باشد (Bull et al., 2004).

اثرات پارازیت‌ها بر محیط زیست غیرزنده

گیاهان انگلی می‌توانند به عنوان مهندسین اکوسیستم (ارگانیسم‌هایی که دسترسی به منابع موجود را با تغییر حالت فیزیکی در مواد زیستی و غیرزیستی تنظیم می‌کنند) مد نظر باشند. به عنوان مثال داروآش‌ها برای لانه پرندگان استفاده می‌شود، و شکاف‌های ایجاد شده با مرگ *Rhinanthus* در علفزارها نیز، تهاجم علف‌های هرز را تسهیل می‌کند (Jones et al., 2000). همچنین گیاهان انگلی می‌توانند نقش مهمی را به عنوان مهندسین آلورژنیک ایفا کنند، که با تغییر مواد از حالت فیزیکی به یک حالت دیگر، محیط را تغییر می‌دهند. این نقش شاید بهترین نمونه از اثرات آن بر چرخه مواد مغذی، به ویژه توسط همی پارازیت‌های ریشه باشد. این گیاهان اغلب در جوامع فقیر از مواد مغذی ظاهر می‌شوند و به طور فزاینده‌ای ظاهر می‌شوند. تبدیل موادی که در فرایند مهندسی آلورژنیک اتفاق می‌افتد، سبب تبدیل مواد مغذی از فرم‌های بازدارنده یا کمتر در دسترس به فرم‌های ناپایدار و قابل دسترس می‌شود. گیاهان انگلی معمولا غلظت‌های بیشتری از مواد مغذی در برگ‌هایشان نسبت به میزبان خود دارند. (Pate, 1995).

نتیجه گیری

گیاهان پارازیتی با توجه به طبقه بندی مورفولوژی و جغرافیای زیستی، یک گروه متنوع از موجودات هستند و می‌توانند نقش کلیدی در تعیین ساختار و عملکرد جامعه داشته باشند و باید به عنوان هر دو گونه کلیدی و مهندسین اکوسیستم آلورژنیک و اتورژنیک مورد توجه قرار گیرند. ترکیبی از اثرات هر دو بالا به پایین و پایین به بالا، به این معنی است که آنها می‌توانند تاثیر قابل ملاحظه‌ای بر سطوح مختلف تغذیه در جوامع داشته باشند که بر پویایی جمعیت، تنوع و توزیع گیاهان میزبان و غیرمیزبان، بی‌مهرگان، پرندگان و پستانداران تاثیر می‌گذارد. علاوه بر این، به رغم کمترین تماس با سیستم خاک، آنها همچنین می‌توانند بر روی زیستگاه خاک و منابع خاک تاثیر بگذارند: که می‌تواند عواقب بیشتری برای گیاهان همجواری داشته باشد. گیاهان انگلی به وضوح جزء اصلی و کلیدی بسیاری از اکوسیستم‌ها هستند، و اثرات قابل ملاحظه‌ای (حتی اگر جزئی از اکوسیستم‌ها باشند)، روی تنوع اکوسیستم‌هایی که در آنها رخ می‌دهد، و تنوع ارگانیسم‌هایی با پارازیت‌ها در تعامل هستند، دارند. گیاهان انگلی نباید در نظریه جامعه یا نظریه انگلی نادیده گرفته شوند. جزء اصلی و کلیدی بسیاری از اکوسیستم‌ها هستند، و اثرات قابل ملاحظه‌ای (حتی اگر جزئی از اکوسیستم‌ها باشند)، روی تنوع اکوسیستم‌هایی که در آنها رخ می‌دهد، و تنوع ارگانیسم‌هایی با پارازیت‌ها در تعامل هستند، دارند. گیاهان انگلی نباید در مطالعه یا نظریه جامعه نادیده گرفته شوند.

References

- Azadbakht, N., J, Azadbakht & H.Nosrati, 1390. The threat of parasitic mistletoe for Zagros forests (Lorestan). In: National Conference on Central Zagros Forests, Capabilities and Limitations, Lorestan, Iran. 9 p.(In Persian).
- Aukema JE, Martinez del Rio C. 2002. Variation in mistletoe seed deposition: effects of intra- and interspecific host characteristics. *Ecography* 25: 139-144. Baker HG, Baker I, Hodges SA. 1998. Sugar composition of nectar and fruits consumed by birds and bats in the tropics and subtropics. *Biotropica* 30: 559-586.
- Bull EL, Heater TW, Youngblood A. 2004. Arboreal squirrel response to silvicultural treatments for dwarf mistletoe control in northeastern Oregon. *Western Journal of Applied Forestry* 19: 133-141.
- Cameron DD. 2004. Role for differential host resistance to the hemiparasitic angiosperm, *Rhinanthus minor* (L.) in determining the structure of host plant communities. PhD Thesis, University of Aberdeen, UK.
- Cameron DD, Hwangbo J-K, Keith AM, Geniez J-M, Kraushaar D, Rowntree J, Seel W. 2005. Interactions between the hemi-parasitic angiosperm *Rhinanthus Minor* L. & its. hosts: from the cell to the ecosystem. *Folia Geobotanica*. (in press.)
- Davies DM, Graves JD. 1998. Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and the hemiparasitic angiosperm *Rhinanthus minor* during co- infection of a host. *New Phytologist* 139: 555-563.
- Fisher JT. 1983. Water relations of mistletoes and their hosts. In: Calder, M, Bernhardt, P, eds. *The Biology of Mistletoes*. Sydney, Australia: Academic Press, 161-184.
- Gehring CA, Whitham TG. 1992. Reduced mycorrhizae on *Juniperus monosperma* with mistletoe - the influence of environmental stress and tree gender on a plant parasite and a plant-fungal mutualism. *Oecologia* 89: 298-303.
- Gibson CC, Watkinson AR. 1989. The host range and selectivity of a parasitic plant: *Rhinanthus minor* L. *Oecologia* 78: 401-406.
- Hoseuni ,A., 1391. The effect of mistletoe on some morphological and nutrient characteristics of Iranian oak leaves in Zagros forests (A case study of the southern slopes of Manesteh forests in Ilam province), 1392 *Journal of Iranian Natural Ecosystem*, Vol. 4, No. 2, Winter 2013 (In Persian).
- Howell BE, Mathiasen RL. 2004. Growth impacts of *Psittacanthus angustifolius* Kuijt on *Pinus oocarpa* Schiede in Honduras. *Forest Ecology and Management* 198: 75-88.
- Jones CG, Lawton JH, Shachak M. 1994. Organisms As Ecosystem Engineers. *Oikos* 69: 373-386.
- Kelly CK. 1990. Plant foraging: a marginal value model and coiling response in *Cuscuta subinclusa*. *Ecology* 71: 1916-1925.
- Krebs CJ, Boutin S, Boonstra R, Sinclair ARE, Smith JNM, Dale MRT, Martin K, Turkington R. 1995. Impact of food and predation on the snowshoe hare cycle. *Science* 269: 1112-1115.
- Kuijt J. 1969. *The Biology of Parasitic Flowering Plants*. Berkeley, CA, USA: University of California Press.
- Lamont B. 1983. Mineral nutrition of mistletoes. In: Calder, M, Bernhardt, P, eds. *The Biology of Mistletoes*. New York, USA: Academic Press, 185-204.
- Martinez del Rio C, Hourdequin M, Silva A, Medel R. 1995. The influence of cactus size and previous infection on bird deposition of mistletoe seeds. *Australian Journal of Ecology* 20: 571-576.

- Martinez del Rio C, Silva A, Medel R, Hourdequin M. 1996. Seed dispersers as disease vectors: Bird transmission of mistletoe seeds to plant hosts. *Ecology* 77: 912-921.
- Mathiasen RL, Hawksworth FG, Edminster CB. 1990. Effects of dwarf mistletoe on growth and mortality of douglas-fir in the southwest. *Great Basin Newsletter* 50: 173-179.
- Matthies D, Egli P. 1999. Response of a root hemiparasite to elevated CO₂ depends on host type and soil nutrients. *Oecologia* 120: 156-161.
- Matvienko M, Torres MJ, Yoder JJ. 2001. Transcriptional responses in the hemiparasitic plant *Triphysaria versicolor* to host plant signals. *Plant Physiology* 127: 272-282.
- Meinzer FC, Woodruff DR, Shaw DC. 2004. Integrated responses of hydraulic architecture, water and carbon relations of western hemlock to dwarf mistletoe infection. *Plant, Cell and Environment* 27: 937-946.
- Mobaraki, D., M., Tvakoli, 1392. Distribution and Domain of Parasitic Vegetation in the Lorestan Forest Areas. In the Proceedings of the National Conference on Central Zagros Forests, Capabilities and Limitations, Lorestan, Iran. 5 p.
- Musselman LJ, Press MC. 1995. Introduction to parasitic plants. In: Press, MC, Graves, JD, eds. *Parasitic Plants*. London, UK: Chapman & Hall, 1-13.
- Norton DA, Carpenter MA. 1998. Mistletoes as parasites: host specificity and speciation. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 101-105.
- Pate JS, Davidson NJ, Kuo J, Milburn JA. 1990a. Water relations of the root hemiparasite *Olaxphyllanthi* (Labill) R.Br. (Olacaceae) and its multiple hosts. *Oecologia* 84: 186-193.
- Pennings SC, Callaway RM. 2002. Parasitic plants: Parallels and contrasts with herbivores. *Oecologia* 131: 479-489. Petney TN, Andrews RH. 1998. Multiparasite communities in animals and humans: frequency, structure and pathogenic significance. *International Journal for Parasitology* 28: 377-393.
- Press MC. 1998. Dracula or Robin Hood? A functional role for root hemiparasites in nutrient poor ecosystems. *Oikos* 82: 609-611. Press MC, Graves J, eds. 1995. *Parasitic Plants*. London, UK: Chapman & Hall.
- Press MC, Scholes JD, Wading JR. 1999. Parasitic plants: physiological and ecological interactions with their hosts. In: Press, MC, Scholes, JD, Barker, MG, eds. *Physiological Plant Ecology*. Oxford, UK: Blackwell Science, 175-197.
- Puustinen S, Mutikainen P. 2001. Host-parasite-herbivore interactions: Implications of host cyanogenesis. *Ecology* 82: 2059-2071.
- Radomiljac AM, McComb JA, Pate JS. 1999. Gas exchange and water relations of the root hemi-parasite *Santalum album* L. in association with legume and non-legume hosts. *Annals of Botany* 83: 215-224.
- Restrepo C, Sargent S, Levey DJ, Watson DM. 2002. The role of vertebrates in the diversification of New World mistletoes. In: Levey, DJ, Silva, WR, Galetti, M, eds. *Seed Dispersal and Frugivory: Ecology, Evolution and Conservation*. Oxford, UK: CAB International, 83-98.
- Robertson AW, Kelly D, Ladley JJ, Sparrow AD. 1999. Effects of pollinator loss on endemic New Zealand mistletoes (Loranthaceae). *Conservation Biology* 13: 499-508.
- Sala A, Carey EV, Callaway RM. 2001. Dwarf mistletoe affects whole-tree water relations of Douglas fir and western larch primarily through changes in leaf to sapwood ratios. *Oecologia* 126: 42-45.



Salonen V, Puustinen S. 1996. Success of a root hemiparasitic plant is influenced by soil quality and by defoliation of its host. *Ecology* 77: 1290-1293.

Tomilov A, Tomilova N, Yoder JI. 2004. In vitro haustorium development in roots and root cultures of the hemiparasitic plant *Triphysaria versicolor*. *Plant Cell Tissue and Organ Culture* 77: 257-265.

Veenendaal EM, Abebrese IK, Walsh MF, Swaine MD. 1996. Root hemiparasitism in a West African rainforest tree *Okoubaka aubrevillei* (Santalaceae). *New Phytologist* 134: 487-493.