



فصلنامه علمی - پژوهشی گیاه و
زیست بوم
سال 7، ویژه نامه شماره 2- 29،

بررسی نقش آوندهای چوبی در بروز مقاومت به بیماری مرگ نارون

میرمعصوم عراقی^{1*}، شهرام باغبان سیروس²

چکیده

نقش ابعاد آوندهای چوبی و برخی صفات آناتومیکی مرتبط با آن در بروز درجات مختلف مقاومت نسبت به بیماری مرگ هلندی در درختان نارون محتمل است. در این تحقیق با هدف مقایسه اندازه قطر و پراکندگی آوندهای چوبی و برخی خصوصیات آناتومیکی مرتبط با آن به عنوان عوامل مهم مقاومت میزبانی نسبت به بیماری مرگ نارون در 3 گونه نارون ملج، چتری و چینی انجام شد. در این آزمون علاوه بر اندازه‌گیری قطر آوندها، شاخص‌های درصد آوند در سطح مقطع، درصد آوندهای با بیش از 100 میکرون و میزان هدایت هیدرولیکی نسبی نظری در حلقه‌های آوندی 2 و 3 ساله برای 3 گونه نارون مزبور محاسبه شد. نتایج آزمون نشان داد که تفاوت معنی‌داری در سطح احتمال 0/01 بین شاخص‌های اندازه‌گیری شده در هر 3 گونه نارون وجود دارد به طوری که گونه نارون ملج دارای آندهایی با قطر بیش‌تر نسبت به دو گونه چتری و ملج بود. درصد آوندها در سطح مقطع و درصد آوندهای با بیش از 100 میکرون نیز برای گونه نارون ملج بیش از نارون چتری و چینی محاسبه شد. همچنین شاخص میزان هدایت هیدرولیکی نسبی نظری برای گونه ملج به طور معنی‌داری بیش‌تر از دو گونه دیگر بدست آمد. نارون چینی نیز از نظر شاخص‌های اندازه‌گیری شده کم‌ترین مقادیر را نشان داد. به طور کلی وجود چنین تفاوت‌های معنی‌دار در شاخص‌های آناتومیکی مزبور در بین گونه‌های ملج و چتری (حساس به بیماری مرگ هلندی نارون) و گونه نارون چینی (مقاوم به بیماری مرگ نارون) می‌تواند گامی مؤثر در شناسایی عامل یا عوامل میزبانی مقاومت به عامل بیماری مرگ نارون (*Ophiostoma novo-ulmi*) باشد که در این مقاله بحث شده است.

کلمه‌های کلیدی: بیماری مرگ نارون، آوند چوبی، مقاومت، *Ophiostoma novo-ulmi*

1- دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، گروه گیاهپزشکی، گرگان، ایران

2- دانشگاه آزاد اسلامی واحد مرند، گروه کشاورزی، مرند، ایران

* مسئول مکاتبه. (Iraqi602@yahoo.com)

تاریخ دریافت: زمستان 1388 تاریخ پذیرش: پاییز 1389

مقدمه

آوندی قرار می‌گیرند و در صورت جوانه زدن، میسلیم آن‌ها وارد عناصر آوندی و ترجیحاً آوندهای چوب بهاره شده و با تشکیل فاز مخمری در داخل آوندها در سرتاسر درخت منتشر می‌شوند (Ouellette *et al.*, 2004; Blanchette & Biggs, 1992). آنزیم‌های تخریب‌کننده دیواره آوندها و گلیکوپپتیدهای تولید شده توسط قارچ عامل بیماری عوامل اصلی در پیشرفت و توسعه بیماری محسوب می‌شوند (Blanchette & Biggs, 1992). اگر چه با توجه به مطالب فوق شدت، وسعت و گستردگی بیماری به تعامل پیچیده بین عامل بیماری و ناقل یا ناقلین آن بستگی دارد (Sutherland *et al.*, 1997) اما بسیاری از محققین بر این عقیده‌اند که وجود تفاوت‌های فیزیولوژیکی و آناتومیکی در بین گونه‌ها و حتی واریته‌های مختلف نارون یکی از مهم‌ترین عوامل اصلی در ظهور درجات مختلف مقاومت یا حساسیت به عامل بیماری و نهایتاً شیوع بیماری در یک منطقه می‌باشد (Duun, 2000; Sticklen & Sherald, 1993; Solla & Gil, 2002). با توجه به اینکه هدایت شیره خام در درختان نارون عمدتاً به وسیله آوندهای چوبی بهاره با قطر و ابعاد زیاد انجام می‌گیرد (Ellmore & Ewers, 1985) و آسیب‌پذیری آوندهای با قطر بزرگ‌تر توسط عوامل بیماری‌زای آوندی همچون عامل بیماری مرگ نارون بسیار بیش‌تر و سریع‌تر از آوندهای کوچک‌تر صورت می‌گیرد (Gibbs, 2001; Gorsch & Oberbauer, 2002; Sperry *et al.*, 1994; Tyree & Zimmermann, 2002). از سوی دیگر برخی محققین معتقدند که انسداد آوندی به عنوان یک مکانیسم دفاعی گیاه که با ترشح تیلوزها، ژل‌ها

درختان نارون از مهم‌ترین و زیباترین درختان جنگلی و فضای سبز شهری در اغلب نقاط دنیا به ویژه اروپا، آمریکای شمالی و آسیا محسوب می‌شوند (Santini *et al.*, 2002). اگر چه از قدیم‌الایام از نارون در موارد بسیاری نظیر فیبر، تهیه دارو، تهیه اسباب و اثاثیه، تغذیه دام و موارد دیگر استفاده می‌شده است (Santini *et al.*, 2002) ولی امروزه ارزش بالای اقتصادی چوب نارون باعث شده تا محققین در امر بیماری شناسی گیاهی همچون سایر گیاهان، تحقیقات گسترده‌ای را در زمینه بیماری‌های نارون انجام دهند (عراقی، 1385; Mittempergher & Santini, 2004). در این بین، پاندمیک (اپیدمی شدید) ایجاد شده توسط قارچ مهاجم عامل بیماری مرگ هلندی نارون (*Ophiostoma novo-ulmi*) شدیدترین و وسیع‌ترین بیماری را در بین بیماری‌های نارون در یک قرن گذشته ایجاد کرده است (Duun, 2000). قارچ عامل بیماری توانایی تولید فرم‌های متفاوت اسپور نظیر اسپوروتریکس، سینما و اسپورهای مخمری را دارد (عراقی و همکاران، 1386). انتشار عامل بیماری به وسیله سوسک‌های پوستخوار همچون *Scolytus*، *Hylurgopinus* و *Pteleobius* به اثبات رسیده است (Gregoire *et al.*, 1997; Webber, 2004). دو گونه‌ی مهم *S. scolytus* و *S. multistriatus* مهم‌ترین سوسک‌های پوستخوار در اروپا و آسیا محسوب می‌شوند که هر دو گونه از مناطق جنگلی و شهری ایران نیز گزارش شده‌اند (شجاعی و همکاران، 1380). با تغذیه این سوسک‌ها از درختان سالم اسپورهای احتمالی موجود در بدن این حشرات در تماس با کامبیوم

Ulmus carpinifolia var. *umbraculifera*) (Rehd. (در مناطق شهری) و شیوع اپیدمی‌های جدیدی از عامل مهاجم بیماری مرگ نارون در سال‌های اخیر در کمربند جنگلی شمال و شمال غرب کشور (عراقی، 1385؛ عراقی و همکاران، 1386) و مناطق شهری (شجاعی و همکاران، 1380؛ حاجیان و کاشکی، 1378)، آگاهی از خصوصیات مختلف فیزیولوژیکی و آناتومیکی این درختان و مقایسه با درختان نارون مقاوم به بیماری مرگ نارون همچون نارون چینی (*U. parvifolia*) که در دو دهه اخیر وارد کشور شده، می‌تواند ما را در شناسایی عوامل میزبانی دخیل در مقاومت به عامل بیماری یاری کند. بنابراین این تحقیق با هدف مقایسه قطر عناصر آوندی و برخی خصوصیات آناتومیکی مرتبط با آن در دو گونه نارون حساس ملج و نارون چتری و گونه مقاوم نارون چینی انجام گردید.

مواد و روش‌ها

برای انجام این آزمایش از نهال‌های 3 ساله نارون چینی و ملج و نارون چتری موجود در گلخانه پردیس واقع در دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان استفاده شد. نهال‌های مزبور در سال قبل در آزمایش بیماریزایی تفاوت معنی‌داری را در پژمردگی و ریزش برگ نسبت به جدایه‌های دو گونه قارچ *Ophiostoma ulmi* و *O. novo-ulmi* نشان داده بودند (عراقی و همکاران، 1386). برای این منظور نمونه‌هایی به طور تصادفی از قسمت 20-10 سانتی‌متری بالاتر از طوقه تهیه و برای انجام مطالعات میکروسکوپی اقدام به تهیه مقاطع عرضی میکروسکوپی (اسلاید) گردید. با توجه به اینکه چوب‌های مذکور جزء چوب‌های سخت محسوب می‌شوند قطعات به دست آمده به منظور نرم شدن

و ترکیبات فنلی و غیره صورت می‌گیرد در عناصر آوندی با قطر بیش‌تر بسیار کندتر از عناصر با آوندهای کوچک‌تر صورت می‌گیرد (Blanchette & Biggs, 1992; Ouellette et al., 2004). آن‌ها همچنین نشان دادند که بین سرعت انتشار توکسین سراتوآلمین¹ تولید شده توسط جدایه‌های مهاجم عامل بیماری مرگ نارون در داخل گیاه (که یکی از عوامل دخیل در پژمردگی محسوب می‌شود) و قطر آوندها و صفات آناتومیکی مرتبط با آن رابطه مستقیم وجود دارد. بنابراین تفاوت در ابعاد و پراکندگی آوندهای چوبی به عنوان مهم‌ترین ویژگی آناتومیکی گونه‌های مختلف نارون به شمار می‌رود که مرتبط با بیماری مرگ نارون است (Solla et al., 2005a/2005b). همچنین برخی صفات آناتومیکی نظیر توان هدایت هیدرولیکی شیره آوندی که نقش اساسی در انتشار عامل بیماری در داخل گیاه را دارد به شدت متأثر از ابعاد آوندهای چوبی بوده و در میزان مقاومت درختان نارون تأثیرگذار است (Solla et al., 2005b; Gkinis, 1977; Lovisolo & Schubert, 1998; Melching & Sinclair, 1975). امروزه با اندازه‌گیری شاخص‌های آناتومیکی مرتبط با عناصر آوندی اقدام به گزینش برخی ارقام و واریته‌های نارون در برنامه‌های اصلاح نارون به منظور دستیابی به نارون‌های مقاوم به بیماری مرگ هلندی نارون می‌شود (Solla et al., 2005b). با توجه به حساسیت گونه‌های مهم نارون موجود در کشور نظیر ملج (*U. glabra* Huds.) (در مناطق جنگلی) و نارون چتری

1- Cerato-ulmin

همچنین مقدار هدایت هیدرولیکی نسبی نظری (شاخص ^3THC) با استفاده از رابطه Hagen-Poiseuille (Giordano et al., 1978) و به صورت تقسیم مجموع توان چهارم شعاع آوندها بر مساحت سطح شمارش آوند شده بدست آمد (Lovisololo & Schubert, 1998;) در (Solla et al., 2005a; 2005b). این آزمون در قالب طرح کاملاً تصادفی با 4 تکرار برای هر گونه و 8 نمونه (اسلاید میکروسکوپی) برای هر نهال انجام گردید. برای تجزیه و تحلیل نتایج بدست آمده از نرم افزار آماری SAS استفاده شد. برای مقایسه میانگین داده‌ها از آزمون چند دامنه‌ای دانکن در سطح احتمال 0/01 استفاده گردید. همچنین برای نرمال کردن داده‌ها از رابطه $Arc \sin \sqrt{x}$ استفاده شد.

نتایج

تجزیه و تحلیل داده‌های بدست آمده نشان داد که بین اندازه قطر آوندهای چوبی این 3 گونه تفاوت معنی‌دار در سطح احتمال 0/01 وجود دارد. به طوری که گونه ملج دارای آوندهای با قطر بیش‌تری در مقایسه با دو گونه دیگر بود. گونه نارون چینی نیز از نظر شاخص‌های اندازه‌گیری شده کم‌ترین مقادیر را نشان داد. همچنین نتایج حاصل نشان داد که تفاوت معنی‌داری در سطح احتمال 0/01 بین اندازه قطر آوندهای چوبی حلقه‌های 2 و 3 ساله نهال‌های ملج، نارون چتری و چینی وجود دارد. در یک نتیجه‌گیری کلی نارون ملج دارای سطح اشغال شده آوندی (درصد آوند در سطح مقطع) بیش‌تری در مقطع عرضی نسبت به نارون چتری و چینی بود. همچنین درصد آوندهای با قطر بیش از 100 میکرون نیز در سطح مقطع آوندی نارون ملج بیش از دو گونه‌ی دیگر به دست آمد. با توجه به اینکه

جهت برش برداری، به مدت تقریباً 1/5 ساعت در آب پخته شدند. سپس نمونه‌ها به صورت قطعات کوچک 4 سانتی‌متری برش داده شدند. نهایتاً برش‌های میکروسکوپی با ضخامت 10-15 میکرومتر با استفاده از یک میکروتوم تنه لغزنده از نوع ریچرت¹ به دست آمدند (پارسا پژوه و شواین گروبر، 1380). برای رنگ آمیزی، ابتدا مقاطع بدست آمده به مدت 20 دقیقه در محلول آب ژاول 5 درصد قرار داده شدند. پس از شستشوی مقاطع با آب مقطر، نمونه‌ها به مدت 4 دقیقه در سافرائین 1 درصد قرار داده شدند. سپس مقاطع به ترتیب با الکل 50 درصد (یک بار)، الکل 75 درصد (یک بار) و الکل 96 درصد (3 بار) شسته شدند. سپس نمونه‌ها به منظور شفاف سازی و نهایتاً خشک شدن، در داخل محلول گزیل نگرهداری شدند. به منظور تهیه اسلاید دائم، نمونه‌ها روی لام حاوی یک قطره چسب کانادا بالزام انتقال یافتند. پس از تهیه اسلایدهای میکروسکوپی اقدام به اندازه‌گیری قطر آوندهای چوبی حلقه 2 و 3 ساله نهال‌های مزبور در زیر میکروسکوپ نوری گردید. برای این کار آوندهای مربوط به هر حلقه سالانه آوندی شمارش شده و قطر آنها برحسب میکرون محاسبه گردید. قطر آوندهای با کم‌تر از 20 میکرون محاسبه نشد (Solla & Gil, 2002). برای بدست آوردن درصد آوندها در هر حلقه آوندی (شاخص VTA^2) از تقسیم مساحت آوندها بر حسب میکرومتر مربع بر مساحت سطح شمارش شده، استفاده شد (Lovisololo & Schubert, 1998).

1- Reichert

2- Vessel Transactional Area

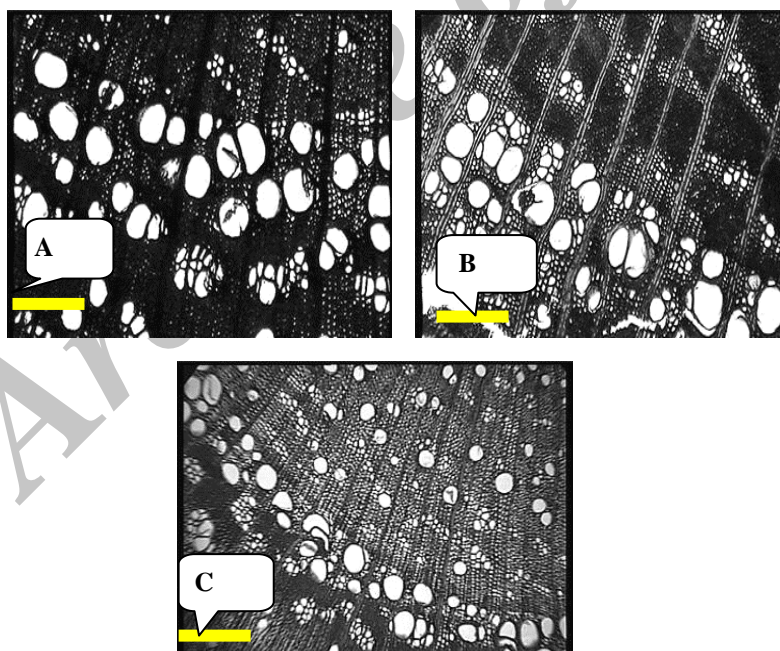
3- Theoretical Hydraulic Conductance

هرگونه تغییر در ابعاد آوندها باعث تغییر تصاعدی میزان هدایت هیدرولیکی نسبی در نهال می‌گردد، بنابراین وجود تفاوت‌های معنی‌دار در میزان هدایت هیدرولیکی این دو گونه بیش از سایر شاخص‌ها نمود پیدا کرده است (جدول 1).

جدول 1- مقایسه شاخص‌های میانگین قطر آوند، درصد آوندهای با قطر بیش از 100 میکرون، درصد آوند در سطح مقطع و مقدار هدایت هیدرولیکی نظری در حلقه آوندی 2 و 3 ساله در 3 گونه نارون ملج و چینی و چتری

گونه	حلقه آوندی	میانگین قطر آوند (میکرون)**	درصد آوندهای با بیش از 100 میکرون	درصد آوند در سطح مقطع	میزان هدایت هیدرولیکی نسبی نظری (میکرومتر مربع)
ملج	2 ساله	$50/4 \pm 0/8$ ^{b*}	$11/87 \pm 1/2$ ^b	$13/07 \pm 2/5$ ^b	$100/15 \pm 19/2$ ^b
چتری	2 ساله	$42/3 \pm 0/4$ ^c	$9/04 \pm 1/1$ ^b	$10/11 \pm 2/3$ ^{bc}	$80/18 \pm 15/6$ ^b
چینی	2 ساله	$30/6 \pm 0/6$ ^d	$4/19 \pm 1/3$ ^c	$7/64 \pm 2/2$ ^c	$41/82 \pm 11/3$ ^c
ملج	3 ساله	$62/6 \pm 2/6$ ^a	$18/12 \pm 2/2$ ^a	$17/38 \pm 3/5$ ^a	$198/3 \pm 16/8$ ^a
چتری	3 ساله	$55/4 \pm 1/8$ ^b	$15/16 \pm 1/8$ ^a	$14/98 \pm 3/2$ ^a	$140/7 \pm 10/6$ ^{ab}
چینی	3 ساله	$42/1 \pm 1/9$ ^c	$8/35 \pm 2/5$ ^{bc}	$10/75 \pm 2/6$ ^b	$79/07 \pm 9/5$ ^b

* اعداد دارای حروف غیرمشابه دارای اختلاف معنی‌دار در سطح احتمال 0/01 با آزمون چند دامنه‌ای دانکن می‌باشند.
** هر عدد میانگین 4 تکرار (نهال) و 8 مشاهده (اسلاید) برای هر تکرار می‌باشد.



شکل 1- اسلایدهای میکروسکوپی از مقاطع عرضی عناصر آوندی

گونه‌های نارون ملج (*Ulmus glabra*) (A)، چتری (*U. carpinifolia* var. *umbraculifera*) (B) و چینی (*U. parvifolia*) (C) (مقیاس 200 میکرون).

بحث

تحقیقی مشخص شد که همزمانی تشکیل آوندهای با قطر بیش تر با ظهور سوسک‌های عامل بیماری که عمدتاً در اواخر بهار و اوایل تابستان صورت می‌گیرد با حساسیت درختان به شدت رابطه مستقیم دارد (Solla *et al.*, 2005a; 2005b). با توجه به اینکه ناقلین بیماری عمدتاً از دو ناحیه سرشاخه‌ها و تنه درختان نارون تغذیه می‌کنند، گارتنر در طی آزمایش‌های گسترده خود بر روی نارون آمریکایی دریافت که ایجاد علائم و پیشرفت بیماری در مایه‌زنی سرشاخه‌های 1-2 ساله بسیار کم‌تر از زمانی است که مایه‌زنی‌ها روی تنه یا شاخه‌های بزرگ‌تر این درختان صورت می‌گیرد (Gartner, 1995). او دلیل این امر را به وجود آوندهای با قطر بسیار بزرگ‌تر در تنه یا شاخه‌های بزرگ‌تر نسبت به سرشاخه‌های 1 یا 2 ساله نسبت داد. بر اساس تحقیقات مختلف سرعت انسداد آوندهای با قطر کمتر توسط ترکیبات دفاعی میزبان جهت محدود کردن انتشار عامل بیماری در گیاه سریع‌تر از آوندهای قطورتر صورت می‌گیرد (Blanchette & Biggs, 1992; Ouellette *et al.*, 2004). بنابراین با در نظر گرفتن این موارد نقش آوندهای چوبی در ایجاد درجات مختلف مقاومت میزبانی به بیماری مرگ نارون غیر قابل انکار به نظر می‌رسد. چرا که نتایج برخی تحقیقات نشان داده است که حتی برخی جمعیت‌های داخل یک گونه نارون که دارای درجاتی از مقاومت به جدایه‌های مختلف عامل بیماری مرگ نارون می‌باشند نیز دارای آوندهای کوچک‌تری نسبت به جمعیت‌های حساس همان گونه هستند (Solla & Gil, 2002). بنابراین نتایج به دست آمده از تحقیق حاضر که در تایید نتایج تحقیقات دیگر محققین می‌باشد، نشان می‌دهد که با

نتایج به دست آمده در تحقیق حاضر در کار سایر محققین نیز دیده می‌شود. برخی محققین ثابت کردند که احتمال تخریب آوندهای با قطر بزرگ‌تر نسبت به آوندهای کوچک‌تر بیش‌تر است که دلیل آن تبادل سریع اندام‌های قارچی به علت میزان هدایت هیدرولیکی نسبی بالای این آوندها در مقایسه با آوندهای با ابعاد کوچک‌تر است (Campana & Hyland, 1974; Dietz & Campana, 1987; Elgersma, 1970; Lo Gullo *et al.*, 1995; McNabb *et al.*, 1970; Sinclair *et al.*, 1975). در تحقیق حاضر نیز میزان هدایت هیدرولیکی نسبی برای گونه نارون چینی کم‌تر از گونه‌های دیگر محاسبه شد. نتایج به دست آمده با توجه به حساسیت گونه ملج و نارون چتری و مقاومت نسبتاً زیاد گونه نارون چینی به بیماری مرگ نارون (عراقی و همکاران، 1386؛ 1387)، نشان داد که شاخص‌های آناتومیکی مرتبط با ابعاد آوندهای چوبی می‌توانند از عوامل اصلی در بروز درجات مقاومت یا حساسیت میزبانی به عامل بیماری در گونه‌های مختلف نارون باشند. نتایج مشابهی توسط محققین دیگر به دست آمده است. اخیراً در تحقیقی مشخص شد که گونه حساس اوجا در مقایسه با گونه‌های دورگه دارای قطر آوندی بیش‌تر و در نتیجه میزان هدایت هیدرولیکی نسبی بیش‌تری می‌باشد (Solla & Gil, 2002). همچنین با انجام آزمون‌های بیماری‌زایی ثابت شد که نهال‌های 3 ساله نارون‌های مزبور به دلیل داشتن آوندهای بزرگ‌تر (در حلقه 3 ساله آوندی) پژمردگی بیش‌تری نسبت به نهال‌های دو ساله ایجاد می‌کنند (Solla & Gil, 2002). همچنین در

نتیجه گیری

با توجه به اینکه نتایج به دست آمده برای اولین بار در کشور صورت می گیرد امید می رود که در آینده تحقیقات جامع تری در جهت شناسایی سایر عوامل میزبانی اعم از عوامل آناتومیکی و فیزیولوژیکی مرتبط با مقاومت میزبانی به بیماری مرگ نارون صورت گیرد. بدیهی است که نتایج حاصل می تواند ما را در رسیدن به بهترین روش مدیریت این بیماری یعنی شناسایی و تکثیر گونه ها و وارته های مقاوم به بیماری و استفاده از آن ها در برنامه های اصلاح نارون رهنمون سازد.

سپاسگزاری

همکاری صمیمانه جناب آقای مهندس جلال شاخص در تهیه اسلایدهای میکروسکوپی آزمون مربوط، شایان تقدیر و تشکر است

اندازه گیری این شاخص های آناتومیکی می توان اقدام به شناسایی و گزینش برخی جمعیت های مقاوم گونه های حساس نارون همچون اوجا و ملج نمود. محتملاً تکثیر این جمعیت ها علاوه بر اینکه باعث کاهش شدت اپیدمی بیماری در مناطق جنگلی می شود، باعث افزایش جمعیت گونه مزبور (که امروزه در زمره درختان در حال انقراض به ویژه در مناطق جنگلی شمال می باشند) در مناطق جنگلی نیز می گردد. همچنین با انجام این آزمون ها، می توان اقدام به گزینش جمعیت های با صفات آناتومیکی مناسب نموده و از این جمعیت ها در برنامه های اصلاح نارون به شکل مطلوب تری استفاده کرد.

منابع

- پارسا پژوه، د. و اف. شواین گروبر. 1380. اطلس گیاهان چوبی در ایران (چاپ سوم)، انتشارات دانشگاه تهران، 136 صفحه.
- حاجیان، م. و م. کاشکی. 1378. شیوع بیماری هلندی نارون در مشهد، مجله پژوهش و سازندگی، شماره های (40 و 41): صفحات 61-60.
- شجاعی، م. ه. استوان، ح. مژدهی، ح. زمانی زاده، ع. نصراللهی، ی. لبافی، و. رهجو، و ش. شریفی. 1380. وابستگی های زیستی قارچ بیماری زای *Ophiostoma ulmi* Buisman با درختان میزبان و حشرات ناقل و نقش آن ها در مدیریت تلفیقی مبارزه و پیشگیری بیماری هلندی نارون، مجله علمی - پژوهشی علوم کشاورزی، انتشارات علمی دانشگاه آزاد اسلامی، (2): صفحات 25-1.
- عراقی، م. 1385. بررسی جدایه های عامل بیماری مرگ نارون در برخی از مناطق استان گلستان و تأثیر بیماری زایی آن ها بر روی گونه های نارون، پایان نامه کارشناسی ارشد در رشته بیماری شناسی گیاهی ارائه شده به دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، 110 صفحه.
- عراقی، م. م. رهنما، ک. رضوی، س. ا. و ابراهیمی، ع. 1386. بررسی بیماری مرگ هلندی نارون در برخی از مناطق جنگلی استان گلستان، مجله علوم کشاورزی و منابع طبیعی گرگان، 14(6): صفحات 138-124.

عراقی، م.م.، ک.رهنما، و ع.طاهری. 1387. ارزیابی مقاومت نارون چتری، ملج و چینی به عامل جدید بیماری مرگ هلندی نارون، *Ophiostoma novo-ulmi*، مجله پژوهشی تحقیقات حمایت و حفاظت جنگل‌ها و مراتع ایران، 6 (1): صفحات 19-10.

Blanchette, A., and R.R. Biggs. 1992. Defense Mechanisms of Woody-plant against Fungi. Berlin, Germany. Springer-Verlag. 256-305.

Campana, R.J., and F. Hyland. 1974. Comparative size, number and distribution of vessels in roots and stems of American elm and factors in recurrence of Dutch elm disease. Proceedings of the American Phytopathological Society. 1: 30-31.

Dietz, M., and R. Campana. 1987. The relationship between earlywood vessel diameter and downward movement of *Ceratocystis ulmi* conidia in elms varying in resistance to Dutch elm disease. Phytopathology. 77: 1238 (Abstract).

Duun, C.P. 2000. The Breeding, Conservation, and Disease Management. Kluwer Academic Press, Boston, Dordrecht, London. Pp. 103-120.

Elgersma, D.M. 1970. Length and diameter of xylem vessels as factors in resistance of elms to *Ceratocystis ulmi*. Netherland Journal Plant Pathology. 76: 179-182.

Ellmore, G.S., and F.W. Ewers. 1985. Hydraulic conductivity in trunk xylem of Elm, *Ulmus americana*. IAWA Bulletin 4: 303-307.

Gartner, B.L. 1995. Patterns of xylem variation within a tree and their hydraulic consequences. In: B. L. Gartner (ed.), Plant Stems: Physiology and Functional Morphology. New York, Academic Press. Pp. 125-149.

Gibbs, N.J. 2001. Vascular wilt diseases of trees – An Anglo-American perspective. In: Ash C. L., (ed.) Shade Tree Wilt Diseases. APS Press, USA.

Giordano, R., S. Salleo, and F. Wanderlingh. 1978. Flow in xylem vessels and Poiseuille's law. Canadian Journal Botany. 56: 333-338.

GKinis, A. 1977. Factors affecting resistance of elms to Dutch elm disease. PhD Thesis, University of Wisconsin, Madison, WI, USA.

Gregoire, J.C., A.M. Liebhold, F.M. Stephen, K.R. Day, and S.M. Salom. 1997. Interacting Cultural Tactics into the Management of Bark Beetle Reforestation Pests. USDA Forest Service General Technical Report NE-236. Radnor, PA, USA.

Gorsuch, D., and S.F. Oberbauer. 2002. Effects of mid-season frost and elevated growing season temperature on stomatal conductance and specific xylem conductivity of the arctic shrub, *Salix pulchra*. Tree Physiology 22: 1027-1034.

Lo Gullo, M.A., S. Salleo, E.C. Piaceri, and R. Rosso. 1995. Relations between vulnerability to xylem embolism and xylem conduit dimensions in young trees. Plant Cell Environ. 18: 661-669.

- Lovisolo, C., and A. Schubert.** 1998. Effects of water stress on vessel size and xylem hydraulic conductivity in *vitis vinifera* L. *Journal Exp. Botany* 49: 693-700.
- McNabb, H.S., H.M. Heybroek, and W.L. McDonald.** 1970. Anatomical factors in resistance to Dutch elm disease. *Netherland Journal Plant Pathology*. 76: 196-204.
- Melching, J.B., and W.A. Sinclair.** 1975. Hydraulic conductivity of stem internodes relates to resistance of American elms to *Ceratocystis ulmi*. *Phytopathology*. 65: 643-645.
- Mitterpergher, L. and A. Santini.** 2004. The history of elm breeding. *Investigación Agraria: Sistemasy Recursos Forestales*. 13: 161-177.
- Ouellette, G.B., and D. Rioux, M. Simard, and M. Cherif.** 2004. Ultrastructural and cytochemical studies of host and pathogen in some fungal wilt disease: retro- and introspection towards a better understanding of DED. *Investigación Agraria: Sistemasy Recursos Forestales*. 13: 119-145.
- Santini, A., A. Fagnani, F. Ferrini, and L. Mitterpergher.** 2002. "San Zanobi" and "Plinio" Elm Trees. *Hortscience*. 37(7): 1139-1141.
- Sinclair, W.A., J.P. Zahand, and J.B. Melching.** 1975. Anatomical markers for resistance of *Ulmus americana* to *Ceratocystis ulmi*. *Phytopathology*. 65: 349-352.
- Solla, A., and L. Gil.** 2002. Xylem vessel diameter as a factor in resistance of *Ulmus minor* to *Ophiostoma novo-ulmi*. *Forest Pathology*. 32: 123-134.
- Solla, A., J.A. Martin, P. Corral, and L. Gil.** 2005a. Seasonal changes in wood formation of *Ulmus pumila* and *U. minor* and its relation with Dutch elm disease. *New Phytologist*. 166 (3): 1025-1034.
- Solla, A., J. Bohnen, and E. Collin.** 2005b. Screening European elms for resistance to *Ophiostoma novo-ulmi*. *Forest Science*. 51: 134-144.
- Sperry, J.S., K.L. Nichols, J.E.M. Sullivan, S.E. Eastlack.** 1994. Comparative studies of xylem embolism in ring-porous, diffuse porous and coniferous trees of northern Utah and interior Alaska. *Ecology* 75: 1736-1752.
- Sticklen, M., and J.L. Serald.** 1993. Dutch elm disease research. Springer Verlag, New York. Pp. 16-25.
- Sutherland, M.L., S. Pearson, and C.M. Brasier.** 1997. The influence of temperature and light on defoliation levels of elm by Dutch elm disease. *Phytopathology*. 87(6): 576-581.
- Tyree, M.T., and M.H. Zimmermann.** 2002. Xylem Structure and the Ascent of Sap. Springer Verlag,