

DOI: 10.5846/stxb201202110177

车秀霞, 陈惠萍, 严巧娣, 李永慧, 杨蓓芬, 李钧敏, 梁士楚. 外源钙离子与南方菟丝子寄生对喜旱莲子草茎形态结构的影响. 生态学报 2013, 33(9): 2695–2702.

Che X X, Chen H P, Yan Q D, Li Y H, Yang B F, Li J M, Liang S C. Antagonistic interactive effects of exogenous calcium ions and parasitic *Cuscuta australis* on the morphology and structure of *Alternanthera philoxeroides* stems. Acta Ecologica Sinica 2013, 33(9): 2695–2702.

外源钙离子与南方菟丝子寄生对 喜旱莲子草茎形态结构的影响

车秀霞^{1,2}, 陈惠萍², 严巧娣², 李永慧^{2,3}, 杨蓓芬², 李钧敏², 梁士楚^{1,*}

(1. 广西师范大学生命科学院 桂林 541000; 2. 台州学院生态研究所, 临海 317000;

3. 山西师范大学生命科学院 临汾 041004)

摘要: 外源钙离子对植物响应外界环境胁迫具有重要作用。寄生植物对入侵植物具有显著的抑制作用。以入侵植物喜旱莲子草为研究对象, 采用完全随机区组的实验设计分析不同钙离子浓度与南方菟丝子寄生对喜旱莲子草茎形态结构的影响, 探讨外源钙离子在寄主植物响应寄生植物胁迫中的作用。研究结果表明南方菟丝子寄生可以显著改变喜旱莲子草茎的形态结构, 如显著降低喜旱莲子草茎的总长、分枝数、分节数、茎直径和髓腔直径, 显著增加茎的厚角厚度与皮层厚度。外源钙离子对喜旱莲子草茎总长、分枝数、分节数、茎直径、髓腔直径和维管束直径没有显著影响, 但可增加喜旱莲子草茎的维管束数目, 降低茎的节间长、厚角厚度与皮层厚度。外源钙离子与南方菟丝子寄生相互作用可以显著增加喜旱莲子草茎的厚角厚度与皮层厚度, 表明南方菟丝子寄生与高浓度的钙离子对喜旱莲子草茎的厚角厚度和皮层厚度具有显著的拮抗的交互作用。这种交互作用可以提高寄主植物的防御能力, 减少寄生植物对寄主植物的损伤。

关键词: 喜旱莲子草; 南方菟丝子; 外源钙离子; 寄生植物; 入侵植物; 茎

Antagonistic interactive effects of exogenous calcium ions and parasitic *Cuscuta australis* on the morphology and structure of *Alternanthera philoxeroides* stems

CHE Xiuxia^{1,2}, CHEN Huiping², YAN Qiaodi², LI Yonghui^{2,3}, YANG Beifen², LI Junmin², LIANG Shichu^{1,*}

1 School of Life Science, Guangxi Normal University, Guilin 541000, China

2 Institute of Ecology, Taizhou University, Linhai 317000, China

3 School of Life Sciences, Shanxi Normal University, Linfen 041004, China

Abstract: Exogenous calcium ions play an important role in the response of plants to environmental stresses, and parasitic plants cause significant damage to the growth of invasive plants. However, there has been no empirical study on the interactive effect of exogenous calcium ions and parasitic plants on the growth of invasive plants. *Alternanthera philoxeroides* (Amaranthaceae), native to South America, is a globally noxious invasive weed that has expanded into China and is now widespread throughout the country. *Cuscuta australis* (Convolvulaceae), a native holoparasitic plant, is found to parasitize *A. philoxeroides* in the field. Here, we conducted a greenhouse experiment to test the interactive effect of parasitic *C. australis* and exogenous calcium ions on the morphology and structure of invasive *Alternanthera philoxeroides* stems, with the aim of elucidating the role played by calcium ions during the response of invasive plants to native parasitic plants. Parasitic *C. australis* significantly decreased the total length, branch number, internode number, diameter and pulp cavity diameter

基金项目: 国家自然科学基金(30800133); 中国博士后基金(20080440557); 浙江省自然科学基金(Y5090253, Y5110227)

收稿日期: 2012-02-11; 修订日期: 2012-10-16

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gxlsc@sina.com

<http://www.ecologica.cn>

of *A. philoxeroides* stems, but significantly increased the collenchyma and cortex thickness of *A. philoxeroides* stems. The addition of exogenous calcium ions had no significant effect on the total length, branch number, internode number, diameter, pulp cavity diameter and vascular bundles diameter of *A. philoxeroides* stems, but increased the number of vascular bundles, and decreased the internode length, collenchyma thickness and cortex thickness of *A. philoxeroides* stems. The interaction between parasitism and exogenous calcium ions was found to have an effect on the collenchyma and cortex thickness of *A. philoxeroides* stems, with the result of increased thickness in both parts. This indicated an antagonistic interactive effect between parasitism and exogenous calcium ions on the collenchyma and cortex thickness of *A. philoxeroides* stems. This antagonistic interactive effect suggests that exogenous calcium ions could significantly improve the defense of host plants to parasitic plants and reduce the damage caused by parasitic plants on their hosts.

Key Words: *Alternanthera philoxeroides*; *Cuscuta australis*; exogenous calcium ion; parasitic plant; invasive plant; stem

在植物必需的营养元素中,钙具有极其重要的作用,它在植物生长发育及许多生理活动中起着重要作用,如酶的调控作用、作为第二信使参与信号传导等。植物在受到非生物胁迫时,细胞质内钙离子浓度显著升高,能够将外界环境胁迫信号转导到细胞内通过调节基因表达诱导一些生理生化代谢途径改变^[1]。外源的钙离子浓度的升高可以引起植保素的积累^[2],可以增加植物的抗性^[3]。另外,研究发现钙在胞间层可以形成多聚半乳糖醛酸钙,提高细胞壁的稳定性和通过改善植株体结构(细胞膜、细胞壁等)来抵御病原菌的入侵^[4]。

寄生植物掠夺寄主植物的养分,通常会给后者的生长、繁殖和生理代谢等带来负面影响,这在很多研究中已得到证实^[5]。田野菟丝子可以显著抑制入侵植物薇甘菊的光合作用能力,抑制其生长和开花能力,降低生物量,最终导致薇甘菊死亡,达到生物防治的目的^[6]。南方菟丝子寄生可以显著抑降低入侵植物三叶鬼针草的株高和冠幅,降低生物量,达到防治的目的^[7]。但寄生植物诱导寄主植物产生一系列的生理与形态反应的生理生化通路仍是未知。钙离子作为第二信使介导的信号传导在植物响应外界环境胁迫的生理生化变化中起了重要的作用^[8]。大花菟丝子(*Cuscuta reflexa*)寄生蕃茄后会首先引起吸器周围寄主细胞钙离子的释放^[9]。有关寄生植物诱导植物体内钙离子变化的相关研究较少,而有关外源钙离子对寄生植物与寄主相关作用的影响的研究未见报道。那么,外源钙离子对寄生植物引起的寄主的变化是否有影响呢?基于钙离子在生理活动中的作用,外源钙离子对寄生植物引起的寄生的变化具有拮抗作用,可以增强寄主对寄生植物的耐受。

喜旱莲子草 [*Alternanthera philoxeroides* (Martius) Grisebach] 为苋科莲子草属入侵植物。喜旱莲子草原产南美洲,于 20 世纪 30 年代初传入中国,目前已经广泛危害于我国长江中下游及华南等地区^[10]。喜旱莲子草从原产地(阿根廷)到入侵地(中国和美国)其遗传多样性降低,入侵地喜旱莲子草种群间茎的形态变异主要为表型可塑性^[11]。草食动物可以显著降低喜旱莲子草茎的长度和结节数量^[12]。喜旱莲子草的茎的解剖结构,如维管束密度等,与其对草食动物的抗性具有一定的相关性^[12]。野外调查发现全寄生植物南方菟丝子(*C. australis*)天然寄生喜旱莲子草,显著降低茎生物量和茎生物量比,抑制其生长^[13]。鉴于喜旱莲子草茎部形态结构的高度变异性,本研究通过分析不同浓度钙离子对南方菟丝子寄生对喜旱莲子草茎部形态结构的变化影响,以明确以下科学问题: 1) 植物寄生是否可改变喜旱莲子草茎的形态结构? 2) 外源钙离子是否会影响喜旱莲子草茎的形态结构? 3) 外源钙离子是否会改变植物寄生所引起的喜旱莲子草茎的形态结构的变化? 本研究结果不仅可以探讨钙离子在寄生植物与寄主相互作用的可能机制,而且可为菟丝子属植物防治入侵植物提供理论参考依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料的培养

于 2011 年 7 月 7 日,选取长 37 cm 宽 27 cm 的塑料培养箱,内装不含钙离子的 Hoagland's(霍格兰氏)营养液,上盖 1 块厚约 0.5 cm 的黑色泡沫板,泡沫板上用打孔器打取 2 行共 6 个直径 3 cm 的圆洞,孔与孔间隔为 9 cm,两侧各打一个直径 1 cm 的通气小孔。在浙江省临海市生态园内水沟边选取长势相似的喜旱莲子草

若干株,选择中间部位剪成长约 4 cm 左右的小段喜旱莲子草,用海绵固定植于培养液中(图 1)。

南方菟丝子于台州学院生态园由本地植物构成的人工群落中自然培养。



图 1 实验中培养的喜旱莲子草

Fig.1 *Alternanthera philoxeroides* in the experiments

1.2 实验设计及指标测定

3 周后,当培养的喜旱莲子草长度约 15 cm 左右,挑选长势良好外形相似、大小相同的喜旱莲子草进行实验。采用 2×5 完全析因实验设计来分析南方菟丝子寄生(寄生与不寄生)和不同钙离子浓度(0、2、4、6、8 mmol/L)对喜旱莲子草茎部形态结构的影响。以 15 cm 南方菟丝子茎段(保证菟丝子顶端完整)1 段按顺时针方向缠绕喜旱莲子草茎作为寄生处理。在 Hoagland's 营养液中添加 CaCl_2 至 0、2、4、6、8 mmol/L 为不同钙离子浓度处理。Hoagland's 营养液每周更换 1 次。实验共 10 个处理,每个处理重复 3 组。

2 个月后,待寄生组的菟丝子生长旺盛时,测量所有植株的茎总长,分枝数量和茎节数量。取植株顶部成熟茎(放入牛皮纸袋,带回实验室马上用于切片制作。将茎段制成徒手切片,每个茎段制作 3 个重复切片。在解剖镜下(L2,德国莱卡公司)观察各切片,记录维管束的数目(4×);在显微镜(DMLS,德国莱卡公司)下观察切片结构。采用测微尺测量维管束直径、茎直径、皮层厚度、维管柱直径、厚角组织厚度和髓腔的直径(10×)。3 个重复切片的平均值对应为一个样品数据。

1.3 数据分析

数据采用平均值±标准差表示。采用 SPSS 16.0 软件的双因素方差(two-way ANOVAs)分析钙离子浓度(0、2、4、6、8 mmol/L)和寄生(寄生与不寄生)对喜旱莲子草茎形态结构的主要及交互影响,以寄生和钙离子浓度处理为固定因子。寄生处理间的自由度为 1,钙离子浓度处理组的自由度为 4。

当钙离子浓度与南方菟丝子寄生对喜旱莲子草茎形态结构具有显著性影响的时候,通过计算 4 个响应值来判断两者之间对茎形态结构的交互作用是协同还是拮抗^[14]:寄生响应(PR)=无钙离子寄生时的茎形态结构参数/无钙离子无寄生时的茎形态结构参数;钙离子响应(CR)=无寄生时添加不同浓度钙离子时的茎形态结构参数/无寄生无添加钙离子时的茎形态结构参数;期望的总响应值(TP_{pred})=PR×CR;实际的总响应值(TP_{true})=寄生且添加不同浓度钙离子时的茎的形态结构参数/无寄生无添加钙离子时的茎形态结构参数。

采用单因素方差分析 TR_{pred} 与 TR_{true} 之间是否存在显著性差异。如果 $TR_{pred} > TR_{true}$ 则表明钙离子与寄生对喜旱莲子草的茎形态结构的影响协同的交互作用; 而 $TR_{pred} < TR_{true}$ 则表明钙离子与寄生对喜旱莲子草的茎形态结构的影响拮抗的交互作用; 而 $TR_{pred} = TR_{true}$ 则表明钙离子与寄生对喜旱莲子草的茎形态结构的影响不存在交互作用。

2 结果及分析

2.1 外源钙离子与南方菟丝子寄生对喜旱莲子草茎外部形态的影响

寄生可以显著降低喜旱莲子草茎的总长、分枝数、分节数和茎直径, 但对节间长没有显著性影响(图2, 表1)。外源钙离子的添加对茎总长、分枝数、分节数和茎直径没有显著性影响, 但对喜旱莲子草的节间长有显著性影响(图2, 表1); 多重比较显示与不添加钙离子的处理组相比 2 mmol/L 钙离子浓度可以显著降低喜旱莲子草茎的节间长, 但随着钙离子浓度的升高, 节间长又恢复至对照组的长度。外源钙离子与南方菟丝子寄生的交互作用对喜旱莲子草茎的形态指标均没有显著性影响(图2, 表1)。

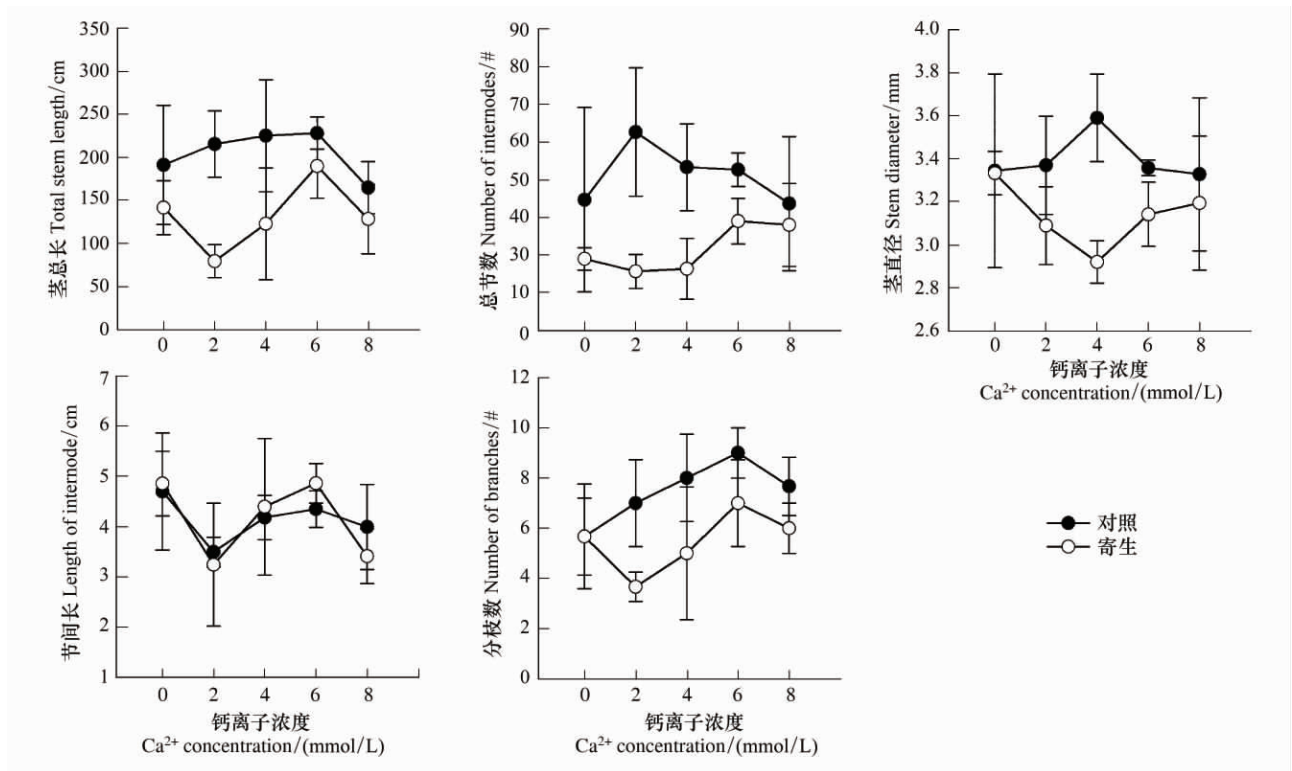


图2 南方菟丝子寄生不同钙离子浓度下的喜旱莲子草茎形态的比较

Fig. 2 Comparison of stem form of *Alternanthera philoxeroides* under different calcium ion concentration and parasitic of *Cuscuta australis*

表1 南方菟丝子寄生与外源钙离子添加对喜旱莲子草茎外部形态的影响的方差分析

Table 1 Two-way ANOVAs of the effect of parasitism and addition of Ca^{2+} on the morphological traits of *Alternanthera philoxeroides* stems

变异来源 Sources of variations	自由度 df	茎直径 Stem diameter	茎总长 Total stem length	平均节间长 Mean length of internodes	分枝数 Number of branches	总节数 Number of internodes
主效应 Main						
寄生 Parasite(P)	1	8.645**	19.367**	0.001	11.392**	18.248**
钙离子浓度 Content of calcium ion(C)	4	0.176	1.919	3.207*	2.513	0.474
交互效应 Interaction						
P × C	4	1.561	1.457	0.413	0.981	1.401
误差 Error	20					

2.2 外源钙离子与南方菟丝子寄生对喜旱莲子草茎内部结构的影响

寄生可以显著降低喜旱莲子草茎的髓腔直径,显著增加茎的厚角厚度与皮层厚度,但对茎的维管束数目与直径没有显著性影响(图3,表2)。外源钙离子的添加对茎的维管束数目、厚角厚度与皮层厚度有显著性影响,但对髓腔直径和维管束直径没有显著影响(图3,表2);多重比较显示与对照相比,在低浓度钙离子(2—4 mmol/L)存在时,浓度的增高可以显著增加茎的维管束数目,但当浓度增高至6 mmol/L时,又恢复至2 mmol/L 钙离子浓度时的数目;2 mmol/L 钙离子浓度下,茎的厚角厚度要显著低于其它浓度;在较高浓度的钙离子(6—8 mmol/L)存在时,钙离子浓度的增高可以显著下降茎的皮层厚度。

外源钙离子与南方菟丝子寄生的交互作用对喜旱莲子草茎的厚角厚度和皮层厚度具有显著性影响(图3,表2)。不同钙离子浓度下,厚角厚度与皮层厚度的 TR_{pred} 均小于 TR_{true} ,且当钙离子浓度为8 mmol/L时,厚角厚度与皮层厚度的 TR_{pred} 与 TR_{true} 之间存在显著性差异,表明南方菟丝子寄生与钙离子对喜旱莲子草茎的厚角厚度与皮层厚度均存在拮抗的交互作用(图4)。

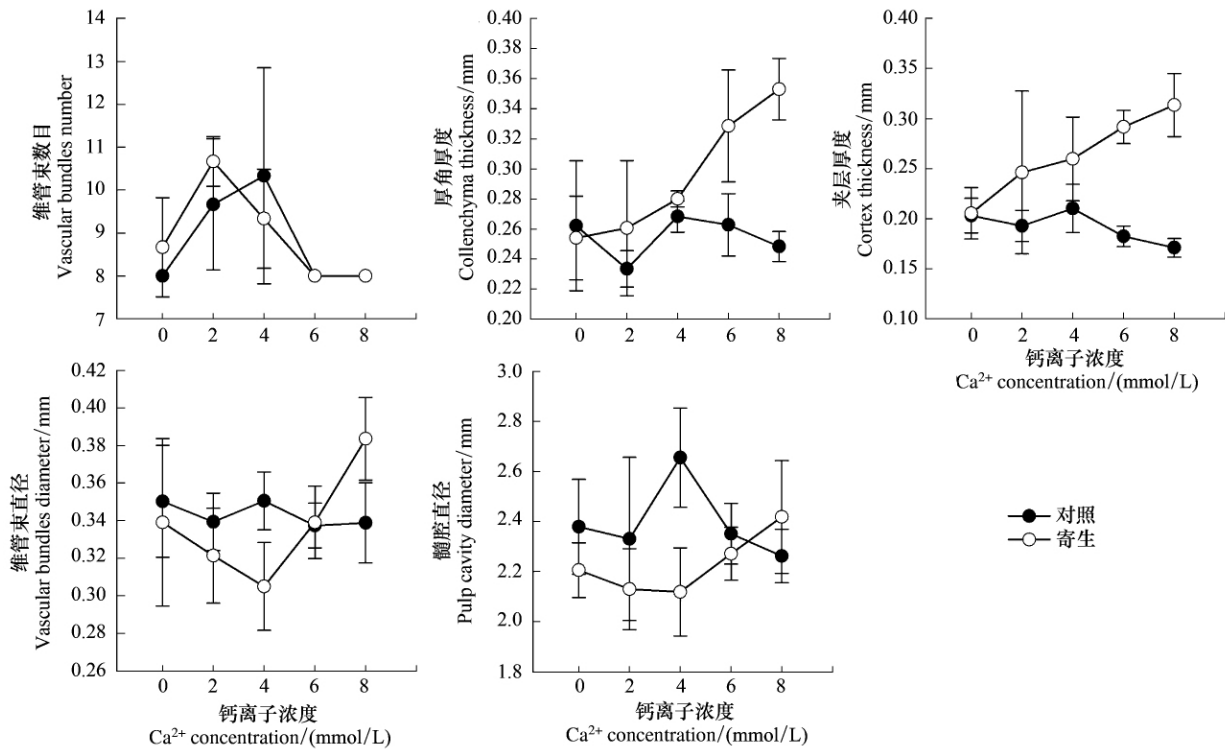


图3 南方菟丝子寄生不同钙离子浓度下的喜旱莲子草茎结构的比较

Fig. 3 Comparison of stem structure of *Alternanthera philoxeroides* under different calcium ion concentration and parasitic of *Cuscuta australis*

表2 南方菟丝子寄生与外源钙离子添加对喜旱莲子草茎内部结构的影响的方差分析

Table 2 Two-way ANOVAs of the effect of parasitism and addition of Ca^{2+} on the structural traits of *Alternanthera philoxeroides* stems

变异来源 Sources of variations	自由度 df	维管束数目 Vascular bundles number	维管束直径 Vascular bundles diameter	髓腔直径 Pulp cavity diameter	厚角厚度 Collenchyma thickness	皮层厚度 Cortex thickness
主效应 Main						
寄生 Parasite(P)	1	0.114	0.169	6.155*	16.677**	75.464***
钙离子浓度 Content of calcium ion(C)	4	5.671**	2.100	0.598	4.437*	2.882*
交互效应 Interaction						
P × C	4	0.757	2.633	2.761	4.185*	8.933***
误差 Error	20					

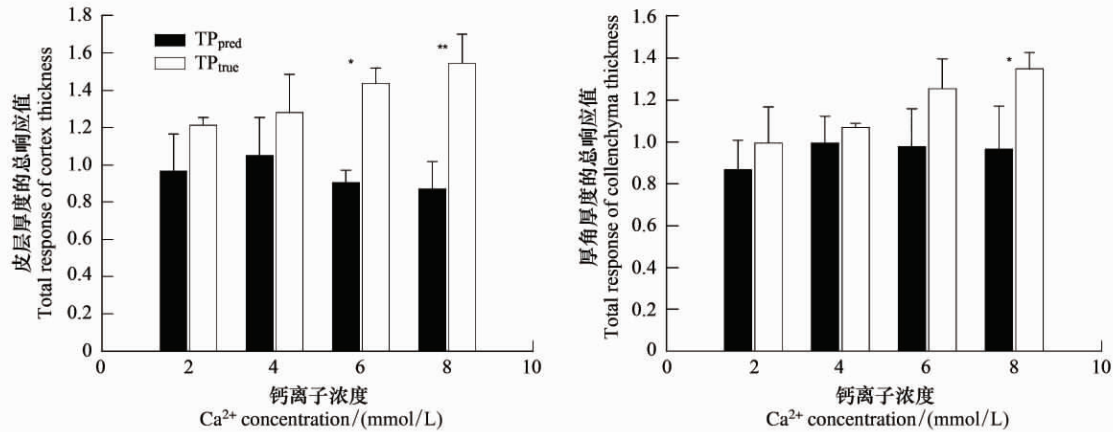


图4 不同钙离子浓度下茎的皮层厚度和厚角厚度总响应值的比较

Fig. 4 Comparison of total response of cortex thickness and collenchyma thickness under different calcium ion concentration

3 讨论

喜旱莲子草茎的形态结构存在较大的变异,与其入侵能力存在密切的关系^[11]。本研究结果显示南方菟丝子寄生可以显著改变喜旱莲子草茎的形态结构,如显著降低降低喜旱莲子草茎的总长、分枝数、分节数、茎直径、髓腔直径,显著增加茎的厚角厚度与皮层厚度。喜旱莲子草茎的输导和通气组织发达而机械支持组织较弱^[11]。髓部空腔的形成是喜旱莲子草茎适应水生环境的典型特征^[11]。本实验的材料采自水生型喜旱莲子草,且采用水培的方式开展实验,因此南方菟丝子寄生显著降低喜旱莲子草的茎直径和髓腔直径,表明寄生可以降低喜旱莲子草对水生环境的适应能力。厚角组织是喜旱莲子草茎的主要机械支持组织^[11],因此南方菟丝子寄生引起厚角厚度的增加,表明在寄生胁迫下喜旱莲子草通过厚角厚度的增加来增强机械支持能力。喜旱莲子草茎的皮层与其通气能力有关^[11],因此南方菟丝子寄生显著增加喜旱莲子草茎的厚度,表明寄生胁迫下,喜旱莲子草通过增加皮层厚度来提高通气能力。菟丝子属植物的寄生可以使寄主植物的叶片的光合作用能力迅速下降^[6],而厚角细胞与皮层细胞常具有叶绿素,可以进行光合作用,其厚度的增加,细胞的增多将有利于补偿寄主叶片光合作用能力的下降。这与寄生植物寄生导致植物叶片比叶面积的增加,增强植物的光源捕获能力^[7]具有异曲同工之效。在寄生的胁迫下,喜旱莲子草通过厚角厚度与皮层厚度的增加来增强茎的光合作用能力、机械支持能力及防御能力,以补偿寄生胁迫产生的生长抑制作用。

不同浓度的有机钙可以显著提高黄金轮的株高和茎粗,这可能与外源钙离子的添加可以促进厚壁组织的生长和维管束数量的增加有关^[15]。本研究结果发现,外源钙离子的添加对茎总长、分枝数、分节数、茎直径、髓腔直径和维管束直径没有显著影响,但对喜旱莲子草的节间长、维管束数目、厚角厚度与皮层厚度有一定的影响。低浓度的钙离子浓度可以提高维管束数目,而高浓度的钙离子浓度可却使皮层厚度下降。这可能与植物在正常情况下对无机钙的耐受能力较低有关,较高浓度的无机钙离子易引起植株的损伤,甚至中毒^[15]。

本研究发现在喜旱莲子草被南方菟丝子寄生时,高浓度的外源钙离子的添加反而促进喜旱莲子草茎的厚角厚度与皮层厚度的增加。产生这种效应的主要原因目前尚不可知,但可能与寄生条件下,钙离子吸收的增加及植物体响应寄生植物而诱发的次生代谢产物的增加有关。外源的钙离子需要通过钙离子通道才可进入细胞内。在正常情况下,钙离子通道关闭,当细胞受到生理性刺激因素或是外界压力的作用下,钙离子通道打开,钙离子才从细胞外进入细胞内^[16]。而植物体内的次生代谢产物,如果胶,与钙离子的结合将会促使厚角细胞厚度的增加,进一步促进次生代谢产物的贮存^[17]。这仍有待进一步的实验验证。

钙离子作为第二信使激发下游的水杨酸信号通路或是茉莉酸信号通路,最终诱导机体产生防御反应(抗性与耐受性)^[18]。这种拮抗的交互作用促使在外源钙离子存在下(尤其是较高浓度时),植物可以提高对寄生的胁迫的耐受与适应,减弱寄生植物对寄主的影响。进一步的实验研究要关注寄生与钙离子协同作用下寄

主的防御相关性状的变化及意义,及所诱发的可能的信号传导通路。

菟丝子属植物的寄生可以引起入侵植物生物量的下降,入侵群落多样性的增加,促进本地群落的恢复,可以作为一种有效的生物防治剂^[19-20]。8 我们可以预测在一些农田中,由于外源施加农药、化肥等导致土壤钙离子浓度增高的区域,将不利于菟丝子属植物对喜旱莲子草的寄生与防治。关于钙离子与寄生植物对寄主植物的生长性状的拮抗作用仍在进一步研究中。

References:

- [1] Hu X H. Studies on Effects of Ca^{2+} on Carbon and Nitrogen Metabolism in Cucumber Seedlings under Hypoxia Stress [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2006.
- [2] Kurosaki F, Tsurusawa Y, Nishi A. The elicitation of phytoalexins by Ca^{2+} and cyclic AMP in carrot cells. *Phytochemistry*, 1987, 26(7): 1919-1923.
- [3] Shi Y X, Guan A M, Li B J. Accumulation and Activity of Phytoalexins in Cucumber Induced by Pathogenicity-impaired Strain of *Cladosporium cucumerium*. *Acta Horticulturae Sinica* 2007, 34(2): 361-365.
- [4] Wisniewski M, Droby S, Chalutz E, Eilam Y. Effects of Ca^{2+} and Mg^{2+} on *Botrytis cinerea* and *Penicillium expansum* in vitro and on the biocontrol activity of *Candida oleophila*. *Plant Pathology*, 1995, 44(6): 1016-1024.
- [5] Huang X Y, Guan K Y, Li A R. Biological traits and their ecological significances of parasitic plants: A review. *Chinese Journal of Ecology*, 2011, 30(8): 1838-1844.
- [6] Shen H, Hong L, Ye W H, Cao H L, Wang Z M. The influence of the holoparasitic plant *Cuscuta campestris* on the growth and photosynthesis of its host *Mikania micrantha*. *Journal of Experimental Botany*, 2007, 58(11): 2929-2937.
- [7] Zhang J, Yan M, Li J M. Effect of differing levels parasitism from native *Cuscuta australis* on invasive *Bidens pilosa* growth. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(10): 3136-3143.
- [8] Albert M, van der Krol S, Kaldenhoff R. *Cuscuta reflexa* invasion induces Ca^{2+} release in its host. *Plant Biology*, 2010, 12(3): 554-557.
- [9] Wu L L. Effect of Salicylic Acid and Calcium on Seed Germination and Physiological Characteristics of Pepper Seedlings under Low Temperature Stress [D]. Gansu: Gansu Agricultural University, 2009.
- [10] Julien M H, Skarratt B, Maywald G F. Potential geographical distribution of alligator weed and its biological control by *Agasicles hygrophila*. *Journal of Aquatic Plant Management*, 1995, 33: 55-60.
- [11] Pan X Y, Liang H Z, Sosa A, Geng Y P, Li B, Chen J K. Patterns of morphological variation of alligator weed (*Alternanthera philoxeroides*): from native to invasive regions. *Biodiversity Science*, 2006, 14(3): 232-240.
- [12] Schooler S, Baron Z, Julien M. Effect of simulated and actual herbivory on alligator weed, *Alternanthera philoxeroides*, growth and reproduction. *Biological Control*, 2006, 36(1): 74-79.
- [13] Wang R K, Guan M, Li Y H, Yang B F, Li J M. Effect of the parasitic *Cuscuta australis* on the community diversity and the growth of *Alternanthera philoxeroides*. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, 32(6): 1917-1923.
- [14] Schädler M, Brandl R, Haase J. Antagonistic interactions between plant competition and insect herbivory. *Ecology*, 2007, 88(6): 1490-1498.
- [15] Yu X N, Lu G P, Cheng F Y, Zheng L W. Effect of calcium on the stem quality of cut herbaceous peony. *Journal of Hunan Agricultural University: Natural Sciences*, 2010, 36(5): 531-535.
- [16] Zhou W, Wang H. The physiological and molecular mechanisms of calcium uptake, transport, and metabolism in plants. *Chinese Bulletin of Botany*, 2007, 24(6): 762-778.
- [17] Jarvis M C. Control of thickness of collenchyma cell walls by pectins. *Planta*, 1992, 187(2): 218-220.
- [18] Albert M, Kaiser B, Krol S V, Kaldenhoff R. Calcium signaling during the plant-plant interaction of parasitic *Cuscuta reflexa* with its hosts. *Plant Signaling and Behavior*, 2010, 5(9): 1144-1146.
- [19] Zan Q J, Wang B S, Wang Y J, Liao W B, Li M G, Xu H L. The ecological evaluation on the controlling *Mikania micrantha* by *Cuscuta campestris*. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni*, 2002, 41(6): 60-63.
- [20] Yu H, Yu F H, Miao S L, Dong M. Holoparasitic *Cuscuta campestris* suppresses invasive *Mikania micrantha* and contributes to native community recovery. *Biological Conservation*, 2008, 141(10): 2653-2661.

参考文献:

- [1] 胡晓辉. 钙对低氧胁迫下黄瓜幼苗碳、氮代谢影响的研究 [D]. 南京: 南京农业大学, 2006.
- [3] 石延霞, 关爱民, 李宝聚. 瓜枝孢弱致病菌诱导黄瓜植保素的积累及抑菌活性. 园艺学报, 2007, 34(2): 361-365.
- [5] 黄新亚, 管开云, 李爱荣. 寄生植物的生物学特性及生态学效应. 生态学杂志, 2011, 30(8): 1838-1844.
- [7] 张静, 闫明, 李钧敏. 不同程度南方菟丝子寄生对入侵植物三叶鬼针草生长的影响. 生态学报, 32(10): 3136-3143.
- [9] 武丽丽. SA 与 CaCl_2 对低温胁迫下辣椒种子萌发及幼苗生理生化特性影响的研究 [D]. 甘肃: 甘肃农业大学, 2009.
- [11] 潘晓云, 梁汉钊, Sosa A, 耿宇鹏, 李博, 陈家宽. 喜旱莲子草茎叶解剖结构从原产地到入侵地的变异式样. 生物多样性, 2006, 14(3): 232-240.
- [13] 王如魁, 管铭, 李永慧, 杨蓓芬, 李钧敏. 南方菟丝子寄生对喜旱莲子草生长及群落多样性的影响. 生态学报, 2012, 32(6): 1917-1923.
- [15] 于晓南, 陆光沛, 成仿云, 郑黎文. 采收前喷钙对切花芍药茎秆品质的影响. 湖南农业大学学报: 自然科学版, 2010, 36(5): 531-535.
- [16] 周卫, 汪洪. 植物钙吸收、转运及代谢的生理和分子机制. 植物学通报, 2007, 24(6): 762-778.
- [19] 鲁启杰, 王伯荪, 王勇军, 廖文波, 李鸣光, 徐华林. 田野菟丝子控制薇甘菊的生态评价. 中山大学学报: 自然科学版, 2002, 41(6): 60-63.