

DOI: 10.5846/stxb201211301714

陈惠萍, 车秀霞, 严巧娣, 李钧敏. 外源钙离子对南方菟丝子寄生入侵植物喜旱莲子草效果的影响. 生态学报, 2014, 34(14): 3900-3907.

Chen H P, Che X X, Yan Q D, Li J M. Effect of exogenous calcium ions on the parasitic effects of *Cuscuta australis* on the invasive plant *Alternanthera philoxeroides*. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(14): 3900-3907.

外源钙离子对南方菟丝子寄生入侵植物 喜旱莲子草效果的影响

陈惠萍¹, 车秀霞^{1, 2}, 严巧娣^{1, 3}, 李钧敏^{1, 3, *}

(1. 台州学院生态研究所, 台州 318000; 2. 广西师范大学生命科学学院, 桂林 541000;
3. 浙江省植物进化生态学与保护重点实验室, 台州 318000)

摘要: 外源钙离子可以有效地缓解植物在胁迫下受到的毒害, 提高植物组织或细胞抗胁迫的能力。以喜旱莲子草为研究对象, 采用完全随机区组的实验设计, 研究不同钙离子浓度与南方菟丝子寄生对喜旱莲子草茎生物量的影响, 探讨外源钙离子是否可以减少南方菟丝子对喜旱莲子草的损伤。研究表明南方菟丝子寄生对喜旱莲子草的根、茎和叶的生物量具有显著影响, 且南方菟丝子寄生与外源钙离子对喜旱莲子草茎和叶的生长具有显著的交互作用。不同浓度的钙离子与南方菟丝子寄生对喜旱莲子草茎生物量存在拮抗的交互作用; 而仅 8 mmol/L Ca^{2+} 与南方菟丝子寄生对喜旱莲子草叶生物量存在拮抗的交互作用。不同浓度钙离子均可以减缓南方菟丝子对喜旱莲子草茎的有害效应, 仅 8 mmol/L Ca^{2+} 可以减缓南方菟丝子对喜旱莲子草根和叶的有害效应。2—6 mmol/L 的外源钙离子对南方菟丝子寄生下的喜旱莲子草的丙二醛(MDA)含量无显著影响, 但可以显著地降低过氧化物酶(POD)活性, 表明低浓度的外源钙离子的添加可以减缓南方菟丝子对喜旱莲子草的寄生胁迫, 并体现在生理指标上。

关键词: 外源钙离子; 南方菟丝子; 喜旱莲子草; 生物量; 有害效应

Effect of exogenous calcium ions on the parasitic effects of *Cuscuta australis* on the invasive plant *Alternanthera philoxeroides*

CHEN Huiping¹, CHE Xiuxia^{1, 2}, YAN Qiaodi^{1, 3}, LI Junmin^{1, 3, *}

1 Institute of Ecology, Taizhou University, Taizhou 318000, China

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

3 Zhejiang Provincial Laboratory of Evolutionary Ecology and Conservation, Taizhou 318000, China

Abstract: The invasive plant *Alternanthera philoxeroides* (Amaranthaceae), which is native to South America, has spread widely throughout China. The native holoparasite *Cuscuta australis* (Convolvulaceae) parasitizes *A. philoxeroides* in the field and can significantly inhibit the growth of this invasive plant. Therefore, *C. australis* might be a potential biological control agent to control existing populations and/or prevent further spread of *A. philoxeroides*. Exogenous calcium ions can effectively alleviate the deleterious effects of stress on plants, and improve their stress resistance. Previous studies have shown that there can be an antagonistic interaction between parasitism and exogenous calcium ions. Specifically, supplying exogenous Ca^{2+} ions increased the collenchyma and cortex thickness of *A. philoxeroides* stems, thus improving its resistance to parasitic plants. However, no empirical studies have been conducted to verify the hypothesis that exogenous calcium ions can reduce the damage caused by parasitic plants to their hosts. In this study we conducted a greenhouse experiment to test the

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(Y5110227)

收稿日期: 2012-11-30; **网络出版日期:** 2014-02-27

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lijm@tzc.edu.cn

relationship between exogenous calcium ions and *C. australis*, in terms of its effect on the growth of *A. philoxeroides*. *C. australis* had significantly negative effects on the root, stem, and leaf biomass of *A. philoxeroides*. There were significant interactive effects between *C. australis* and exogenous calcium ions on the stem and leaf biomass of *A. philoxeroides*. There was a significant interactive effect between exogenous calcium ions at all tested concentrations (2—8 mmol/L) and *C. australis* on the stem biomass of *A. philoxeroides*, while this interactive effect was significant only between 8 mmol/L Ca^{2+} and *C. australis* for leaf biomass of *A. philoxeroides*. Exogenous calcium ions at all tested concentrations significantly decreased the deleterious effects of parasitic *C. australis* on the stem biomass of *A. philoxeroides*, while only 8 mmol/L Ca^{2+} significantly decreased the deleterious effects of *C. australis* on the root biomass and leaf biomass of *A. philoxeroides*. These results confirmed that there is an antagonistic interaction between exogenous Ca^{2+} and parasitism of *C. australis*. That is, exogenous Ca^{2+} could alleviate the deleterious effects of parasitic *C. australis* on its host, *A. philoxeroides*. When supplied at concentrations of 2 to 6 mmol/L, Ca^{2+} did not significantly affect the malondialdehyde content in the leaves of *A. philoxeroides* parasitized by *C. australis*, but peroxidase activity was significantly decreased. These findings suggest that changes in cellular biochemistry are associated with the ability of Ca^{2+} to alleviate the deleterious effects of *C. australis* on *A. philoxeroides*.

Key Words: exogenous calcium ions, *Cuscuta australis*, *Alternanthera philoxeroides*, biomass, deleterious effect

全寄生被子植物是生态系统的特殊类群之一,不含叶绿素,完全依靠吸器从寄主植物中吸取生长所需要全部水分、无机物和有机物等,抑制其生长,严重时甚至致死^[1],如旋花科菟丝子属(*Cuscuta*)植物^[2]。全寄生植物可以驱动生态系统中生物与非生物因子的变化,在生态系统结构形成与功能维持中起关键作用,被认为是异生的生态系统工程师^[2]。以往的研究较多地关注寄生植物的生物学特性,而对寄生植物寄生寄主植物后带来的生态学效应及这种效应产生的影响因素关注较少。近年来,寄生植物作为寄主植物的一种生物胁迫因子受到了广泛关注^[3]。

早在1965年,研究发现寄生植物无根藤(*Cassytha filiformis*)可用于控制入侵植物三叶鬼针草(*Bidens pilosa*)^[4]。1972年,Parker等^[5]发现田野菟丝子(*Cuscuta campestris*)可以抑制入侵植物薇甘菊的生长。自2002年开始,野外调查陆续发现田野菟丝子、南方菟丝子(*Cuscuta australis*)、林木无根藤(*Cassytha pubescens*)均可以作为入侵植物的生物防治方法^[6-8]。喜旱莲子草(*Alternanthera philoxeroides* Griseb),又名空心莲子草,通称水花生,是苋科(Amaranthaceae)莲子草属(*Alternanthera*)入侵植物^[9]。南方菟丝子(*Cuscuta australis* R.Br.)可以寄生喜旱莲子草,具有抑制喜旱莲子草生长的特性^[7]。前期利用水培实验发现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,即高浓度的钙离子可以显著减缓南方菟丝子寄生造成的喜旱莲子草茎的厚角厚度与皮层厚度的下降,并且推测这种拮抗的交互作用可以减缓寄生植物对寄主植物的损伤^[10]。但是目前尚无相关的实验证据验证高浓度的钙离子可以显著减缓南方菟丝子寄生对寄主植物造成的损伤。

对植物来说,钙不仅是一种大量的营养元素,而且还是植物代谢和发育的主要调控者,尤其是在植物响应外界环境的胁迫时^[10]。研究发现大花菟丝子(*Cuscuta reflexa*)寄生蕃茄后会引引起吸器周围寄主细胞钙离子的释放,并在寄生植物与寄主植物的兼容性中起了重要作用^[11]。但有关钙离子对寄主植物响应寄生植物造成的胁迫的相关研究却很少。研究发现,在盐胁迫^[12]、缺氧胁迫^[13]、寒冷胁迫^[14]下,外源钙离子可以通过调控相关基因的表达来改善植物的生长。因此,假设在寄主受到全寄生植物的寄生胁迫时,外源钙离子也可以改善寄主植物的生长。本文利用相同的实验设计,进一步分析外源钙离子与南方菟丝子寄生是否可以交互影响入侵植物喜旱莲子草的生长,探讨外源钙离子是否可以减缓南方菟丝子对喜旱莲子草造成的损伤。

1 材料与方法

1.1 实验材料的培养

供试喜旱莲子草于 2011 年 7 月初取自浙江省临海市台州学院生态园,选取粗细大致相同的喜旱莲子草茎作为培养材料;培养箱为长 37cm 宽 27cm 的塑料箱;在塑料箱上盖 1 块厚约 0.5cm 的黑色泡沫板,板上钻 2 行、每行 3 个直径 3cm 的圆洞作为植株孔,孔与孔间隔为 9cm,两侧各打一个直径 1cm 的通气小孔;植株孔内放 1 株喜旱莲子草,用海绵将其固定;植株放进孔后于不含钙离子的 Hoagland's (霍格兰氏)营养液上进行水培,并使其在面板下方至水面间至少有 10mm 的空气层;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^[15]。

1.2 实验设计

当培养的喜旱莲子草长度约 15cm 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、8mmol/L)对喜旱莲子草形态的影响;以 15cm 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 CaCl₂ 至 0、2、4、6、8mmol/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 6 组^[15]。

1.3 生理指标测定

在南方菟丝子生长最旺盛时进行收获,将南方菟丝子从喜旱莲子草中分离,将喜旱莲子草分为根、茎、叶,取喜旱莲子草叶片,于冰浴上进行研磨,采用硫代巴比妥酸(thiobarbituric acid, TBA)法测定丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量^[16],采用愈创木酚法测定过氧化物酶(peroxidase, POD)活性^[16]。

1.4 生物量测定

在南方菟丝子生长最旺盛时收获。收获时,将南方菟丝子从喜旱莲子草中分离,将喜旱莲子草分为根、茎、叶,并将各部位置于 70℃ 条件下烘干 72h 以上至恒重,称取各部分干重,计算各部位生物量。

1.5 数据处理

数据采用平均值±标准差表示。寄生植物对寄生植物造成的损伤的强度采用寄生植物对寄主带来

的有害效应(DE)来表示^[17-18]。DE 采用一定量的寄生植物感染后寄主植物的生物量的减少来表示,即 $DE = (\text{有寄生植物的寄主植物的生物量} - \text{未寄生的寄主植物的平均生物量}) / \text{寄生植物生物量}$ 。

采用 SPSS 13.0 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)对喜旱莲子形态的主要及交互影响,以寄生和钙离子浓度处理为固定因子。采用 Tukey HSD 法进行多重比较,分析不同钙离子浓度处理相互之间是否存在显著性差异。

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^[15]:寄生响应(PR)=无钙离子寄生时的生物量/无钙离子无寄生时的生物量;钙离子响应(CR)=无寄生时添加不同浓度钙离子时的生物量/无寄生无添加钙离子时的生物量;期望的总响应值(TR_{pred})=PR×CR;实际的总响应值(TR_{true})=寄生且添加不同浓度钙离子时的生物量/无寄生无添加钙离子时的生物量。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生物量的影响存在协同的交互作用;而 $TR_{pred} < TR_{true}$ 则表明钙离子与寄生对喜旱莲子草的生物量的影响存在拮抗的交互作用;而 $TR_{pred} = TR_{true}$ 则表明钙离子与寄生对喜旱莲子草的生物量的影响不存在交互作用。

2 结果与分析

2.1 外源钙离子对南方菟丝子寄生下的喜旱莲子草生物量的影响

双因素方差分析显示南方菟丝子寄生可以显著降低喜旱莲子草的根、茎和叶的生物量,外源钙离子对喜旱莲子草的生长没有显著影响,而南方菟丝子寄生与外源钙离子的交互作用对喜旱莲子草茎和叶的生长具有显著影响(表 1)。由图 1 可知,当钙离子浓度为 2 mmol/L 时,南方菟丝子寄生可以显著降低喜旱莲子草的根、茎和叶生物量;当钙离子浓度为 6 mmol/L 时,南方菟丝子寄生可以显著降低喜旱莲子草的根与叶生物量,对茎生物量没有显著影响;而在其它的钙离子浓度条件下,南方菟丝子寄生对喜旱莲子草的生物量没有显著的影响(图 1)。在不

同钙离子浓度下,喜旱莲子草茎生物量的 TR_{pred} 均显著小于 TR_{true} (图 2),表明外源钙离子(不论浓度如何)与南方菟丝子寄生对喜旱莲子草的茎生物量存在拮抗的交互作用,即外源钙离子可以减缓南方菟丝子寄生导致的茎生物量的下降,且随着钙离子浓度的增加,这种效应越来越明显(图 2)。而当钙离子浓度为 8 mmol/L 时,喜旱莲子草叶生物量的 TR_{pred} 显著小于 TR_{true} ,而其它钙离子浓度下喜旱莲子草叶生物量的 TR_{pred} 与 TR_{true} 之间不存在显著性差异(图 2),表明仅 8 mmol/L 钙离子可以减缓南方菟丝子寄生导致的喜旱莲子草叶生物量的下降。

表 1 南方菟丝子寄生与外源钙离子添加对喜旱莲子草生物量影响的方差分析

Table 1 Two-way ANOVAs of the effect of parasitism and addition of Ca^{2+} on the biomass of <i>Alternanthera philoxeroides</i>				
变异来源 Sources of variations	自由度 <i>df</i>	茎生物量 Stem mass	根生物量 Root mass	叶生物量 Leaf mass
主效应 Main				
寄生 Parasite (P)	1	13.988 **	5.097 *	11.618 **
钙离子浓度 Content of calcium ion (C)	4	0.703	0.747	1.164
交互效应 Interaction				
P × C	4	2.779 *	1.747	4.253 **
误差 Error	54			

* $P<0.05$; ** $P<0.01$

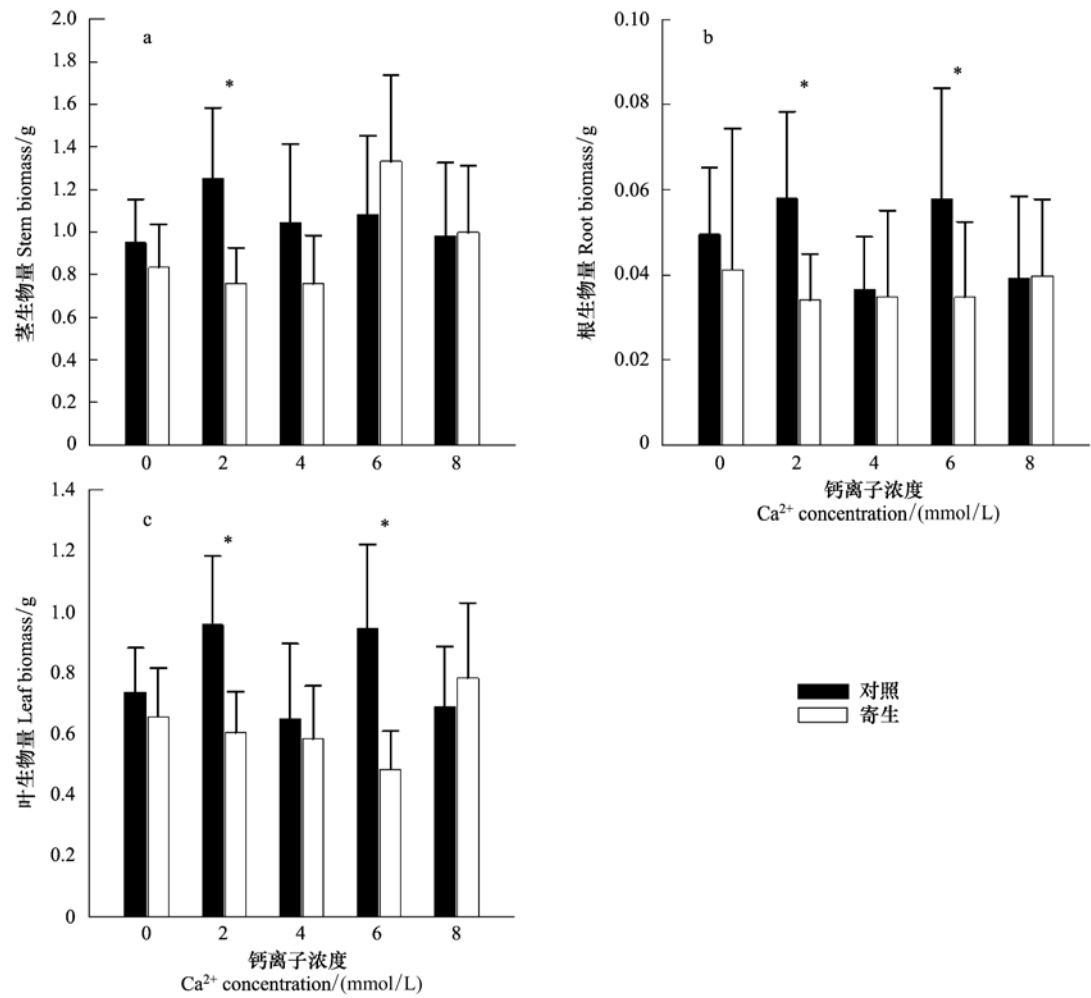


图 1 南方菟丝子寄生和外源钙离子添加对喜旱莲子草生物量的影响

Fig.1 Effect of calcium ion concentration and parasitic *Cuscuta australis* on the biomass of *Alternanthera philoxeroides*

* 表示在该钙离子浓度下,寄生与对照处理组间具有显著性差异, $P<0.05$

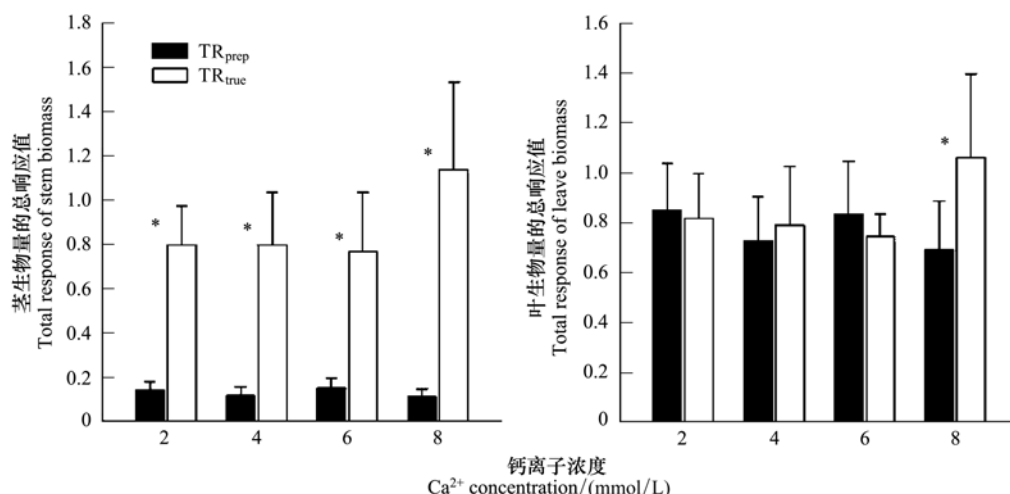


图2 钙离子浓度对喜旱莲子草茎生物量与叶生物量总响应值的影响

Fig.2 Effect of calcium ion concentration on the total response of stem and leaf biomass of *Alternanthera philoxeroides* to parasitic *Cuscuta australis*

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$

2.2 外源钙离子对喜旱莲子草耐南方菟丝子能力的影响

在外源钙离子存在下,南方菟丝子对喜旱莲子草茎造成的有害效应得到了显著缓减,但不同的钙离子浓度之间不存在显著性差异(图3);在较低的

Ca²⁺浓度(2—6 mmol/L)下,南方菟丝子对喜旱莲子草根和叶造成的有害效应没有显著改变;但当钙离子浓度达到8 mmol/L时,南方菟丝子对喜旱莲子草根和叶造成的有害效应得到了显著缓减(图3)。

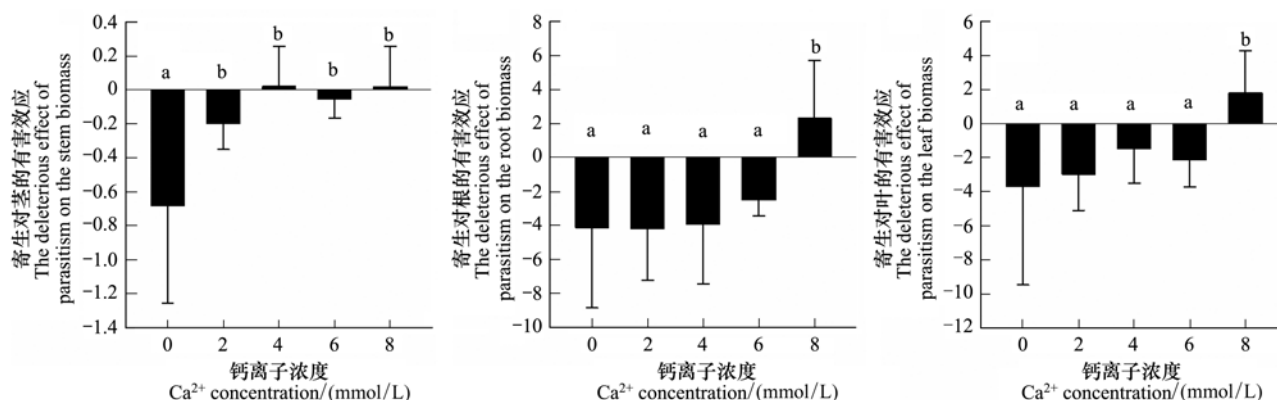


图3 不同钙离子浓度下喜旱莲子草各部位耐南方菟丝子的能力

Fig.3 The tolerance of the different part of *Alternanthera philoxeroides* to parasitic *Cuscuta australis* under different calcium ion concentration

不同小写字母表示不同处理间存在显著性差异, $P < 0.05$

2.3 外源钙离子对南方菟丝子寄生下的喜旱莲子草叶片生理特性的影响

寄生对喜旱莲子草的MDA含量无显著性影响,而低浓度(4—6 mmol/L)的外源钙离子对南方菟丝子寄生下的喜旱莲子草的MDA含量略有下降但没有显著性意义,仅8 mmol/L Ca²⁺可以显著增加MDA

含量。寄生对喜旱莲子草的POD活性没有显著影响,但低浓度的外源钙离子(2—6 mmol/L)可以显著地降低POD活性,而8 mmol/L Ca²⁺可以恢复POD活性,与其它浓度的外源钙离子处理组之间存在显著性差异,但与对照组间不存在显著性差异。

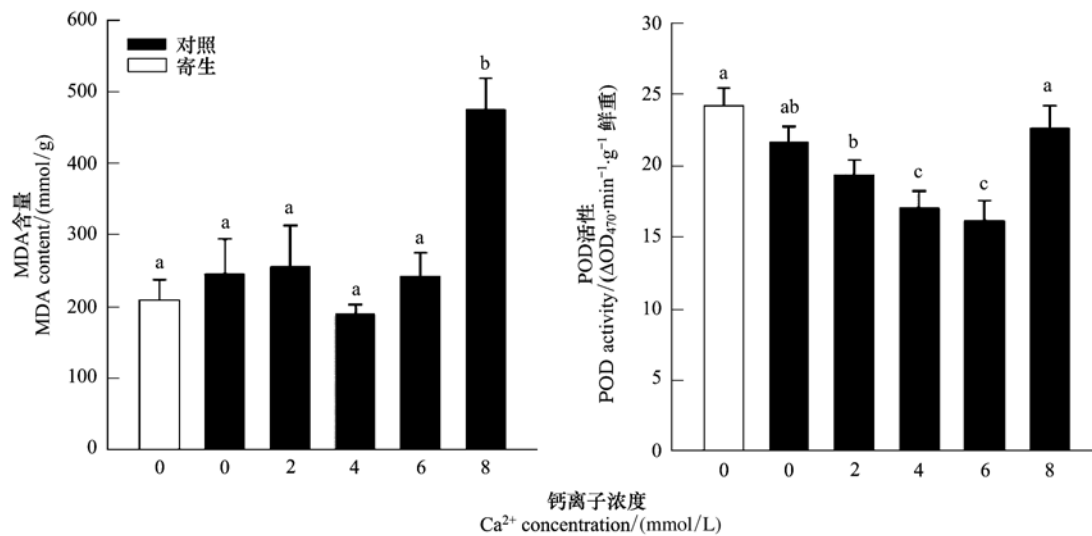


图4 钙离子浓度和南方菟丝子寄生对喜旱莲子草叶片 MDA 含量和 POD 活性的影响

Fig.4 Effect of calcium ion concentration and parasitic *Cuscuta australis* on the MDA content and POD activity in the leaves of *Alternanthera philoxeroides*

不同小写字母表示不同处理间存在显著性差异, $P < 0.05$

3 讨论

入侵植物,由于具有快速的生长速率和强大的营养捕获能力,能提供给寄生植物更多的营养,导致寄生植物偏好入侵植物,对其产生更大的损害,这种效应使得全寄生植物可以有效地防治入侵植物,促进本地植物的恢复^[18]。本研究采用水培实验仅发现当钙离子浓度为 2 mmol/L 时,南方菟丝子寄生可以显著降低喜旱莲子草的根、茎和叶生物量;当钙离子浓度为 6 mmol/L 时,南方菟丝子寄生可以显著降低喜旱莲子草的根与叶生物量,对茎生物量没有显著影响;而在其它的钙离子浓度条件下,南方菟丝子寄生对喜旱莲子草的生物量没有显著的影响,这与野外陆生生境的生态调查结果略有出入^[7]。这可能的原因有两个,一是由于水培条件下可能喜旱莲子草生长较为粗壮,对南方菟丝子寄生具有较强的抵抗能力;二是由于实验采用了 Hogland 营养液进行培养,而全营养条件下生长的喜旱莲子草对南方菟丝子有较强的抑抗能力。有关南方菟丝子对不同生境条件下的喜旱莲子草生长的影响及机制的研究正在进行中。

研究发现,适量的钙离子还可以有效地缓解植物在胁迫下受到的毒害^[19-21],提高植物组织或细胞抗胁迫的能力^[22]。如外源钙离子能降低质膜透性,阻止胞内钾离子的外渗和钠离子的进入,从而提高

植物的耐盐性,促进植物的生长^[19];外源钙离子可以促进超积累植物东南景天的生长,改善积累锌的能力^[22]。本实验室在研究外源钙离子与南方菟丝子寄生对喜旱莲子草茎的形态及结构的影响时,发现两者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相互作用,推测这种交互作用可以提高喜旱莲子草对南方菟丝子的防御能力,减少寄生植物对寄主植物的损伤^[15]。本研究发现不同浓度的外源钙离子与南方菟丝子寄生对喜旱莲子草茎的影响均具有拮抗的交互作用,即外源钙离子可以显著地减缓南方菟丝子对喜旱莲子草的防治效果。而外源钙离子诱导的南方菟丝子寄生下喜旱莲子草茎的厚角厚度和皮层厚度的加大可能为外源钙离子减少寄生植物对寄主植物茎的损伤的一个重要机制。

植物在受到外界胁迫时,其生理生态特性会发生明显改变,以响应外界胁迫,如各种氧化酶活性的增高,MDA 含量增加等^[16]。不同的植株在响应寄生植物寄生时其生理特性变化存在一定的差异,如花叶鹅掌材被日本菟丝子寄生后 MDA 含量与 POD 含量均下降^[23];刘梦佼等发现田野菟丝子寄生对薇甘菊的生理指标的影响受到寄生密度的影响,低寄生密度下 MDA 含量与 POD 含量均上升,但高寄生密度下两者的指标均下降^[24]。本研究发现在寄生胁迫下,寄主植物喜旱莲子草可以增高 MDA 含量,降低 POD 活性,但没有达到显著性水平。具体的原因

可能与水培及寄生强度等有关,但仍需进一步实验才能证实。

外源钙离子可以有效地改善盐胁迫条件下水稻叶片脯氨酸、可溶性糖的含量,降低 MDA 含量,增强 SOD 酶活性,从而缓解盐对水稻的毒害作用^[19]。在本研究中,2—6 mmol/L 的外源钙离子可使南方菟丝子寄生下的喜旱莲子草的 MDA 含量略有下降但没有显著性意义,可以显著地降低 POD 活性,这表明钙离子的添加可以减缓南方菟丝子对喜旱莲子草的寄生胁迫。适量的钙离子可以提高非生物因子胁迫下植物体内的 SOD、POD 和 CAT 的活性,而降低 MDA 含量,从而增强植物活性氧清除能力和对生物膜结构的稳定作用,如铁胁迫^[21]、盐胁迫^[25]等。但本研究还发现 8 mmol/L Ca^{2+} 可以显著增加南方菟丝子寄生下的喜旱莲子草的 MDA 含量,恢复 POD 活性,虽然与对照之间不存在显著性差异。MDA 含量的增加表明植物处于明显的胁迫状态,POD 活性的恢复又表明喜旱莲子草抗胁迫能力增强,这一矛盾可能与南方菟丝子寄生后从寄主植物吸收大量的水分与养分,及诱导细胞释放内源性钙离子有关,可能的机制有待进一步研究。

菟丝子属植物的寄生可以显著引起喜旱莲子草生物量的下降,促进本地群落的恢复,可以作为一种有效的防治喜旱莲子草的生物防治方法^[7]。作为一种生物防治方法,南方菟丝子对寄主植物的生态学效应可能会受到多种的生物与非生物因子的影响,这些影响因素最终会决定在野外环境中南方菟丝子大规模防治寄主植物的整体效果,因此在实验室水平深入研究这些可能的影响因素的生态学效应将具有非常重要的意义。本研究结果显示外源钙离子可以显著地减缓南方菟丝子对喜旱莲子草造成的有害效应,尤其是对茎的影响。虽然这些结果来自实验室水培试验,在田间土壤实际应用时可能会存在许多不确定因素^[26],如水分含量及营养元素对植物的生长及结构的影响、钙离子形态对实际效果的影响、其它生物或非生物因子对实际效果的影响等等。但结合本实验室的前期研究成果,仍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。进一步的研究可以关注外源钙离子对寄生植物的间接影响及生态效应,以及外源

钙离子与寄生植物诱导的内源性钙离子之间的相互作用及生态学效应。

References:

- [1] Press M C, Phoenix G K. Impacts of parasitic plants on natural communities. *New Phytologist*, 2005, 166(3): 737-751.
- [2] Li J M, Dong M. Impacts of plant parasitism on structure and function of ecosystems. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(4): 1174-1184.
- [3] Cuevas-Reyes P, Wfernandes G W, Gonzalez-Rodriguez A. Effects of generalist and specialist parasitic plants (Loranthaceae) on the fluctuating asymmetry patterns of ruprestrian host plants. *Basic and Applied Ecology*, 2011, 12: 449-455.
- [4] Rabbe Z. The parasitic ciliates of gastropods in the Ohrid Lake. *Acta Protozoology*, 1965, 3: 311-320.
- [5] Parker C. The *Mikania* problem. *Pest Articles and News Summaries*, 1972, 18: 312-315.
- [6] Yu H, He W M, Liu J, Miao S L, Dong M. Native *Cuscuta campestris* restrains exotic *Mikania micrantha* and enhances soil resources beneficial to natives in the invaded communities. *Biological Invasions*, 2009, 11: 835-844.
- [7] Wang R K, Guan M, Li Y H, Yan 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.
- [8] Prider J, Walting J, Facelli J M. Impacts of a native parasitic plant on an introduced and a native host species: implications for the control of an invasive weed. *Annals of Botany*, 2009, 103: 107-115.
- [9] 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.
- [10] Aurisano N, Bertani A, Reggiani R. Involvement of calcium and calmodulin in protein and amino acid metabolism in rice roots under anoxia. *Plant Cell Physiology*, 1995, 26: 1525-1529.
- [11] Albert M, van der Krol S, Kaldenhoff R. *Cuscuta reflexa* invasion induce Ca^{2+} release in its host. *Plant Biology*, 2010, 12(3): 554-557.
- [12] Henriksson E, Nordin Henriksson K. Salt-stress signaling and the role of calcium in the regulation of the *Arabidopsis* ATHB7 gene. *Plant Cell Environment*, 2005, 28: 202-210.
- [13] Gao H B, Jia Y X, Guo S R, Lü G Y, Wang T, Juan L. Exogenous calcium affects nitrogen metabolism in root-zone hypoxia-stressed muskmelon roots and enhances short-term hypoxia tolerance. *Journal of Plant Physiology*, 2011, 168: 1217-1225.
- [14] Gao H B, Chen G L, Han L H, Lin H. Calcium influence on chilling resistance of grafting eggplant seedlings. *Journal of Plant*

- Nutrition, 2004, 27: 1327-1339.
- [15] Che X X, Chen H P, Yan Q D, Li Y H, Yan 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.
- [16] Li J M, Jin Z X. Potential allelopathic effects of *Mikania micrantha* on the seed germination and seedling growth of *Coix lacryma-jobi*. *Weed Biology and Management*, 2010, 10: 194-201.
- [17] Rohr J R, Raffel T R, Hall C A. Developmental variation in resistance and tolerance in a multi-host-parasite system. *Functional Ecology*, 2010, 24: 1110-1121.
- [18] Li J M, Jin Z X, Song W J. Do native parasitic plants cause more damage to exotic invasive hosts than native non-invasive hosts? An implication for biocontrol. *PLoS One*. 2012, 7(4): e34577. doi: 10.1371/journal. Pone. 0034577.
- [19] Sun C H, He H Y, Du W, Pan W Q, Sun Y H. Effect of calcium on high potassium poison to wheat seedlings. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 2005, 14(5): 6-9.
- [20] Ni C Y, Zeng H, Huang Y Y, Jian M F, Zhu Z. Antidotal function of calcium to resist copper toxicity during the growth of *Astragalus sinicus* L. *Ecology and Environmental Sciences*, 2009, 18(3): 920-924.
- [21] Cai M Z, Ruo A C, Lin X Y, Zhang Y S. Effect of Ca^{2+} on antioxidant enzymes and lipid peroxidation in rice under excessive Fe^{2+} stress. *Acta Agronomica Sinica*, 2003, 29(3): 447-451.
- [22] Huang H G, Li T X, Zhang X Z, Tian S K, Yang X E. Effects of exogenous Ca^{2+} on the growth and Zn accumulation of two *Sedum alfredii* Hance ecotypes. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19(4): 831-837.
- [23] Xu J, Huang X H, Yang Z D, Zhou G, Huang C. Physiological responses of *Schefflera odorata* cv. *Variegata* to *Cuscuta japonica* parasitization. *Chinese Agriculture Science Bulletin*, 2010, 26(23): 192-195.
- [24] Liu M J, Hong L, Shen H, Wei X, Ye W H, Cao H L. Responses of *Mikania micrantha* to parasitization of *Cuscuta campestris* in total soluble protein content and activities of antioxidant enzymes. *Guihaia*, 2011, 31(4): 520-525.
- [25] Xue Y F, Liu Z P. Effects of calcium ion on plophysiological characterisits of *Jerusalem artichoke* seedlings under seawater salt and NaCl stresses. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2006, 20(3): 179-183.
- [26] Wang S L, Zheng J G. Phytoremediation for heavy metal contamination in soil, metal hyperaccumulator and their genetic engineering. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2007, 15(1): 190-194.

参考文献:

- [2] 李钧敏, 董鸣. 植物寄生对生态系统结构和功能的影响. *生态学报*, 2011, 31(4): 1174-1184.
- [7] 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] 车秀霞, 陈惠萍, 严巧娣, 李永慧, 杨蓓芬, 李钧敏, 梁士楚. 外源钙离子对南方菟丝子寄生诱导的喜旱莲子草茎形态结构变化的拮抗作用. *生态学报*, 2013, 33(9): 2695-2702.
- [19] 孙存华, 贺鸿雁, 杜伟, 潘伟琴, 孙元华. 钙对小麦高钾毒害作用的影响. *西北农业学报*, 2005, 14(5): 6-9.
- [20] 倪才英, 曾珩, 黄玉源, 简敏菲, 朱笃. 钙对紫云英铜害的解毒作用. *生态环境学报*, 2009, 18(3): 920-924.
- [21] 蔡妙珍, 罗安程, 林咸永, 章永松. Ca^{2+} 对过量 Fe^{2+} 胁迫下水稻保护酶活性及膜脂过氧化的影响. *作物学报*, 2003, 29(3): 447-451.
- [22] 黄化刚, 李廷轩, 张锡洲, 田生科, 杨肖娥. 外源钙离子对东南景天生长及锌积累的影响. *应用生态学报*, 2008, 19(4): 831-837.
- [23] 许军, 黄晓红, 杨振德, 周光, 黄超群. 花叶鹅掌柴对日本菟丝子寄生的生理响应. *中国农学通报*, 2010, 26(23): 192-195.
- [24] 刘梦佼, 洪岚, 沈浩, 韦霄, 叶万辉, 曹洪麟. 薇甘菊可溶性蛋白质和抗氧化酶活性对田野菟丝子不同寄生密度的响应. *广西植物*, 2011, 31(4): 520-525.
- [25] 薛延丰, 刘兆普. 钙离子对海盐和 NaCl 胁迫下菊芋幼苗生理特征的响应. *水土保持学报*, 2006, (3): 179-183.
- [26] 王松良, 郑金贵. 土壤重金属污染的植物修复与金属超富集植物及其遗传工程研究. *中国生态农业学报*, 2007, 15(1): 190-194.