

寄生植物的生物学特性及生态学效应^{*}

黄新亚^{1,2} 管开云¹ 李爱荣^{1**}

(¹ 中国科学院昆明植物研究所, 昆明 650204; ² 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘 要 寄生植物是陆地生态系统的重要组成部分, 在多数生态系统中均有分布。寄生植物完全或部分依赖于寄主植物获取有机养分、无机养分和水分等, 以满足自身生长发育需求。在生态学效应方面, 寄生植物不但直接影响寄主植物的生长发育, 也会通过改变寄主植物的竞争力而影响植物群落组成。寄生植物对寄主植物个体水平的影响多是消极的, 并能给人类的生产活动造成直接经济损失, 故对寄生植物的防治一直是人们关注的热点问题; 在群落水平上, 寄生植物对促进植物群落的物种多样性有积极的意义, 基于此, 寄生植物有潜在利用价值。深入了解寄生植物的生理生态学特性, 对有害寄生植物的防除和有益寄生植物的利用有重要价值。本文对寄生植物的生物学特性, 包括其寄生类型、寄主范围及偏好、寄主识别和吸器的形成与功能, 进行了阐述, 并就寄生植物对寄主植物和群落结构的影响进行了探讨, 对相关研究前景进行了展望。

关键词 寄生植物; 生物学特性; 寄主植物; 植物群落

中图分类号 Q948.9 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2011)8-1838-07

Biological traits and their ecological significances of parasitic plants: A review. HUANG Xin-ya^{1,2}, GUAN Kai-yun¹, LI Ai-rong¹ (¹Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650204, China; ²Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2011, **30**(8): 1838–1844.

Abstract: Parasitic plants are an important component of terrestrial ecosystems, and widely distributed in most terrestrial ecosystems. They totally or partially depend on the host plants to absorb organic and/or mineral nutrients and water to complete their life cycle. Parasitic plants not only have direct effects on their host plants, but also give influence on the whole plant community via affecting the competition between their host and non-host plants. At individual level, parasitic plants generally show negative effects on the growth of their host plants, and often result in severe financial losses. As a result, the control of parasitic plants has been the focus of relevant research. At community level, however, parasitic plants have positive effects on promoting biodiversity. By this token, parasitic plants have a potential to be used in plant community engineering. Whether to control or to utilize parasites, it is essential to understand their biological traits. This paper reviewed the biological traits of parasitic plants, including parasitism type, host range and preference, host recognition, and haustoria formation and functions. Also, the impacts of parasitic plants on their hosts and on the community structure where the host plants occurred were discussed. The research gaps in relevant fields were pointed out, and the possible research topics were suggested.

Key words: parasitic plant; biological trait; host plant; plant community.

寄生植物是一个特殊的植物类群, 被子植物中约有 4500 种为寄生植物, 隶属 270 属, 22 科, 其中

以列当科 (Orobanchaceae) 居多, 近 2000 种, 78 属 (Nickrent 2007)。它们完全丧失或只保留了部分光合能力, 通过维持远高于寄主植物的蒸腾速率并借助特化的寄生器官——吸器 (haustorium), 从寄主植物中获取有机养分、无机养分和水分等。

寄生植物掠夺寄主植物的养分, 通常会给后者

^{*} 国家自然科学基金项目 (30970288)、云南省自然科学基金项目 (2009CD114) 和中国科学院“西部之光”博士项目 (2908026513W1) 资助。

^{**} 通讯作者 E-mail: airongli@mail.kib.ac.cn

收稿日期: 2011-01-05 接受日期: 2011-03-22

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(Cameron *et al.* 2005, 2008; Shen *et al.* 2007; Prider *et al.* 2009)。这种影响可导致群落中寄主植物和非寄主植物间竞争关系发生变化;同时由于寄生植物对不同的寄主索取成分和程度不同,寄主植物间的相互作用也会受到影响,进而导致群落结构改变。从这种意义上讲,寄生植物可视为所在群落的关键种(keystone species; Press & Phoenix 2005)。本文简要阐述了寄生植物的生物学特性,并总结了寄生植物对寄主植物和群落的影响,旨在为有害寄生植物的防治和有益寄生植物的利用提供科学指导和理论借鉴。

1 寄生植物的类型及生物学特性

1.1 寄生植物的类型

根据植物体是否含有叶绿素,可将寄生植物分为全寄生植物(holoparasites) 和半寄生植物(hemiparasites) 2 种类型。前者不含叶绿素,不能进行光合作用,其全部的营养需求,包括水分、无机养分和有机养分等,都依赖寄主植物获得,如列当属(*Orobanchaceae*) 和菟丝子属(*Cuscuta*) 的一些植物;后者含有叶绿素,保留了部分光合能力,但仍需寄主植物提供水分和无机养分,如马先蒿属(*Pedicularis*) 和鼻花属(*Rhinanthus*) 的一些植物及桑寄生科(*Loranthaceae*) 植物等。半寄生植物又可分为 2 类: 一类可在没有寄主植物伴生的条件下独立完成生活史,称之为兼性半寄生植物(facultative hemiparasites); 另一类则必须依赖寄主植物才能完成生活史,称之为专性半寄生植物(obligate hemiparasites)。全寄生植物和半寄生植物之间的界限并不总是十分明显,有些半寄生植物在生活史的某些阶段可能不含叶绿素。例如,根部半寄生植物独脚金属(*Striga*) 地下生长阶段不含叶绿素,伸出地表时才开始出现叶绿素(Press & Graves, 1995)。

根据吸器着生的位置,可将寄生植物分为根寄生和茎叶寄生 2 种类型。根寄生者,吸器着生于根部,约占寄生植物总数的 60%; 茎叶寄生者,吸器着生于地上部分,以茎部常见,也常被称为茎寄生,占 40% (Press & Graves, 1995)。孔垂华和姜永根(2010) 认为槲寄生与桑寄生植物依赖鸟类或其他动物传播种子,不同于生活史所有环节都直接与寄主植物发生联系的根寄生植物和茎寄生植物,因而将槲寄生和桑寄生植物单独列出,置于与根寄生和

茎寄生植物同等的地位。

1.2 寄生植物的寄主范围及选择性

多数寄生植物的寄主范围广泛,如铁青树属植物 *Olex phyllanthi*, 可利用 26 个科的 47 种植物作为寄主(Pate *et al.* 1990), 鼻花属植物 *Rhinanthus minor* 的寄主植物至少有 50 种,分属于 18 个科(Gibson & Watkinson, 1989)。仅少数寄生植物的寄主范围较窄,如列当科的 *Epifagus virginiana* 仅寄生于一种植物——壳斗科水青冈属的 *Fagus grandifolia* (Press & Graves, 1995)。一般兼性寄生植物对寄主植物的依赖程度较专性寄生植物弱,对寄主植物的养分索取也少,所以前者的寄主范围要比后者的寄主范围广(Irving & Cameron 2009)。广泛的寄主范围可以为寄生植物提供更丰富的资源,并减少寄主植物次生代谢物质对寄生植物可能带来的毒害作用,促进寄生植物的生长(Marvier, 1998a; Joshi *et al.* 2000)。

虽然多数寄生植物表现出广寄生现象,但寄生植物也同时有一定的寄主选择性或寄主偏好(Shen *et al.* 2006)。例如,在 *Rhinanthus minor* 的近 50 种寄主植物中,豆科(*Leguminosae*) 和禾本科(*Gramineae*) 植物是较优寄主,且豆科更优于禾本科(Gibson & Watkinson, 1991); 檀香科(*Santalaceae*) 的 *Thesium chinense* 可在 11 个科的 22 种植物根部形成吸器,而禾本科植物是其比较偏好的寄主植物(Suetsugu *et al.* 2008)。寄主植物能为寄生植物提供的营养及其他资源的多寡影响寄主选择性。固氮植物的氮类物质含量丰富,可能较受偏好; 多年生植物能较长时间地供给营养,比 1 年生植物更受偏好; 某些寄主植物易获取环境中的限制性资源,更可能被寄生植物侵染。群落中各种潜在寄主植物的丰度影响寄生植物对之侵染的机率,从而影响寄主范围和偏好。此外,决定寄主范围和偏好的因素还有寄主植物的化学信号物质,根的渗透压水平及寄主植物抵御寄生的能力等(Yoder 2001; Press & Phoenix, 2005; Suetsugu *et al.* 2008)。一般而言,可以进行固氮作用的豆科植物和根系分枝较多的禾本科植物是较优寄主,原因在于豆科植物可以提供丰富的氮类营养物质,而禾本科根系分枝发达,可以增加寄生植物的根与之接触并建立联系的机会(Gibson & Watkinson, 1991; Press & Phoenix 2005)。

1.3 寄生植物对寄主植物的识别及寄生关系的建立

功能吸器(functional haustorium) 的形成标志着

寄生植物和寄主植物之间寄生关系的建立。寄主植物释放的次生代谢物质作为化学信号,在寄生关系的建立过程中起着关键作用(Yoder, 2001; Bouwmeester *et al.*, 2003)。这类信号分子包括萌发刺激因子(germination stimulants)和吸器诱导因子(haustoria-inducing factors)(Shen *et al.*, 2006)。

寄生植物对寄主植物的识别有2种方式:一是寄生植物的种子在适宜的温湿条件下萌发后,其根部或茎部感受到寄主植物的化学信号刺激,形成吸器,建立寄生关系;二是寄主植物的种子在感受到化学信号刺激之后开始萌发(此前一直处于休眠状态),并形成吸器,建立寄生关系(胡飞和孔垂华, 2003)。兼性根部半寄生植物能独立进行光合作用,可以在没有寄主植物伴生的条件下完成生活史,而茎寄生植物种子萌发不需要寄主释放的化学信号,所以二者可能倾向采取第1种寄主识别方式;专性根寄生植物在种子萌发后如果不能及时与寄主植物建立联系,其继续生长发育可能受阻,因而第2种识别方式可能更为保险。

与非寄生植物相同,寄生植物种子的萌发也受各种土壤因子的影响,包括土壤温度、湿度及种子埋在土壤中的深度等。茎寄生植物种子的萌发一般不需要寄主释放的化学信号,只要温湿条件适宜,休眠打破后,成熟种子即可萌发(孔垂华和娄永根, 2010)。而在合适的寄主植物出现之前,多数根寄生植物的种子在土壤中处于休眠状态,保持活力可达数年至数十年。种子在休眠期完成胚后熟,再经一定温度和湿度条件的预培养,才能对萌发刺激因子产生响应。预培养过程涉及响应萌发刺激因子的代谢产物及酶的合成等(周峰等, 2009)。预培养温度影响种子的萌发率,一些列当属植物的种子最适萌发温度为15℃~18℃(Kebreab & Murdoch, 1999)。在最适温度以外,种子萌发率都会降低。一定范围内土壤湿度的增加对种子萌发也有积极的影响(Grenz *et al.*, 2008)。种子埋在土壤中的深度关系到与寄主植物根的接触及寄生关系的建立。如*Orobancha ramosa*种子在距土壤表层3~4 cm深度时可与寄主植物建立最多的联系(Kebreab & Murdoch, 1999)。此外,土壤营养条件对种子萌发也有影响。van Hezewijk和Verkleij(1996)实验证明,增施不同形态的氮肥(铵盐、尿素和硝酸盐)对*Orobancha crenata*种子的萌发有不同程度的抑制作用。

根寄生植物的种子在土壤中经历胚后熟和预培

养之后,对寄主植物释放的化学信号刺激产生响应并萌发,幼根向着寄主植物根的方向生长,寄主植物的根分泌物可能形成一定的浓度梯度,在这一过程中发挥引导作用;茎寄生种子萌发后,幼苗感知寄主植物的光谱信号或化学信号,向寄主植物偏向生长,为吸器的发育奠定基础(孔垂华和娄永根, 2010)。之后吸器形成,寄生植物与寄主植物二者的木质部连通,寄生关系建立(Bouwmeester *et al.*, 2003)。寄生植物在生活史各阶段的生长发育中,都可能有寄主植物释放的信号物质参与调控。有趣的是,根据胡飞和孔垂华(2003)的观点,参与寄生关系建立的寄主植物根分泌物是寄主植物用于抑制邻近植物生长的化感物质。这些化感物质不仅没有抑制寄生植物的生长,反而为寄生植物所利用,在寄生关系的建立过程中发挥重要作用。因而寄生植物在化学防御方面比寄主植物更为进化。

1.4 吸器的类型与功能

吸器是联系寄生植物和寄主植物的桥梁,是所有寄生植物共有的器官。不同种属寄生植物的吸器,在结构和功能上有一定的相似性:结构上均具有高度特化的木质部成分,多数没有典型的韧皮部结构(全寄生植物的吸器多有韧皮部结构,以从寄主植物中获取有机养分);功能上都发挥着物质流动的通道作用——寄生植物通过吸器与寄主植物建立维管束通道,从寄主植物中获取水分和养分(Press & Graves, 1995)。

根据起源和着生位置的不同,吸器可分为初生吸器(primary haustorium)和次生吸器(secondary haustorium)。初生吸器在种子萌发时即开始发育,位于根的顶端;次生吸器则在幼苗长成以后形成,多发生在次生根(次生吸器在玄参科的一些种也可发生在初生根),侧生或少量顶生,在结构上比初生吸器原始(Weber, 1987)。从形态上讲,成熟的吸器通常在根表表现为球形的隆起。Press和Graves(1995)将吸器结构分成两部分:上吸器(the upper haustorium)和内生吸器或称吸根(endophyte or sucker)。前者指隆起在根表的部分,又可分为表皮、皮层和维管束3部分;后者指吸器侵入寄主植物根的部分。

吸器的发生与形成也有寄主植物次生代谢物质(吸器诱导因子及其他小分子的次生代谢物质)的参与,此过程包括化学信号刺激的感应及早期细胞的扩增和分化,与寄主植物的接触并侵入,而连通寄

主植物和寄生植物的维管组织的成熟标志着功能吸器的建成(Press & Graves, 1995; Shen *et al.*, 2006)。吸器诱导因子主要分为 4 大类: 类黄酮类(flavonoids)、对羟基酸类(p-hydroxy acids)、醌类(quinones) 和细胞分裂素(cytokinins) (Shen *et al.*, 2006)。

吸器主要有两个方面的功能。第一, 吸器侵入寄主植物的根(根寄生) 或茎(茎寄生), 使寄生植物和寄主植物的维管组织联系起来, 寄生植物得以从寄主植物中吸取所需的养分, 所以吸器发挥着联系两种植物的桥梁作用, 并将寄主植物的营养成分运输给寄生植物。第二, 吸器具有合成物质的功能。Tennakoon 和 Pate (1997) 在研究铁青树属寄生植物 *Olex phyllanthi* 与寄主植物 *Acacia littorea* 的氮类物质交流时发现, 吸器运输给寄生植物的成分比之从寄主植物吸收的成分有所改变, 例如氨基酸类中天冬酰胺增多, 半胱氨酸从无变有。而对檀香科寄生植物 *Santalum acuminatum* 与寄主植物根的木质部成分比较分析表明, 寄生植物的吸器和木质部液体成分中脯氨酸居多, 但多数寄主植物脯氨酸的含量却很低(Tennakoon *et al.*, 1997), 寄生植物脯氨酸含量的增多可能得自于吸器的合成功能。一般而言, 吸器的功能越强大, 寄生植物对寄主植物的依赖程度越大(Weber, 1987)。

2 寄生植物的生态学效应——对寄主植物和所在群落的影响

2.1 对寄主植物个体水平的影响

寄生植物一般对寄主植物造成负面影响, 直观表现在寄主植物生物量的减少和繁殖力的减弱。如 Puustinen 和 Salonen (1999) 研究发现, 没有寄生植物 *Rhinanthus serotinus* 侵染的翦股颖生物量分别是有 1 株和 3 株 *Rhinanthus* 侵染时的 2.5 倍和 6 倍, 前者圆锥花序的个数是后者的 4.5 倍和 9 倍, 可见寄生植物个体越多(寄生强度越大), 寄主植物的生物量越小, 繁殖产出也越少。Prider 等(2009) 探究了茎部半寄生植物 *Cassytha pubescens* (樟科 Lauraceae) 对 2 种寄主植物的影响, 二者地上部分生物量都明显减少, 受偏好的寄主尤甚。而无 *Rhinanthus minor* 侵染的寄主植物 *Phleum bertolonii* (禾本科) 生物量约是受侵染者的 9 倍之多(Cameron *et al.*, 2008)。Ameloot 等(2005) 总结 *Rhinanthus* 的诸多相关研究指出, 相比未被侵染的寄主植物, 被侵染的

寄主植物地上部分生物量平均减少 40% ~ 60%。需要指出的是, 由于对寄主植物有选择性, 寄生植物对不同寄主植物的抑制程度也不同: 对较优寄主植物的负面影响更严重; 而对非偏好寄主植物, 一者养分流失较少, 二者因较优寄主植物生长受抑严重, 非偏好寄主植物的竞争能力相对增强, 故总体承受的抑制作用弱于较优寄主, 如果较优寄主植物是群落中的优势种, 寄生反而可能会促进非偏好寄主植物的生长。

寄生植物可通过多种方式影响寄主植物的生长。第一, 通过降低寄主植物的光合速率。如受侵染的寄主植物 *Cytisus scoparius* (豆科) 和 *Leptospermum myrsinoides* (桃金娘科 Myrtaceae) 的光合速率, 比未受侵染的分别降低了约 33% 和 40% (Prider *et al.*, 2009); *Rhinanthus minor* 的寄生则导致寄主植物叶绿素含量降低了 55% (Cameron *et al.*, 2008)。第二, 通过与寄主植物竞争养分。寄生植物通过吸器从寄主植物中夺取有机养分、无机养分和水分等, 造成后者养分流失, 从而影响生长发育, 如 *Rhinanthus minor* 夺取了寄主植物 *Hordeum vulgare* 18% 氮、22% 磷和 20% 钾, 以及 20% 的水分, *Hordeum* 的干重, 尤其地上部分干重, 因之大大降低(Jiang *et al.*, 2003, 2004)。而有部分光合能力的半寄生植物, 除了从寄主植物吸取水分和无机盐, 还与寄主植物竞争土壤中的营养物质。第三, 通过调节寄主植物和非寄主植物间的竞争关系。寄生植物抑制寄主植物的生长, 相对增强了邻近非寄主植物的竞争能力(Ameloot *et al.*, 2008), 使得寄主植物对光、养分等环境因子的获取减少, 加剧了寄生植物造成的负面影响。此外, 寄生植物还可以通过与其他生物相互作用影响寄主植物, 如降低寄主植物的菌根真菌定殖程度, 增加寄主植物对昆虫类取食者和病虫害的易感程度, 都会给寄主植物的生长带来负面的影响(Press & Phoenix, 2005)。总之, 生物与非生物因子间的多重互作关系共同影响寄生植物对寄主植物的影响程度。

2.2 对所在植物群落的影响

由于对寄主植物有一定的选择性, 寄生植物对不同寄主的影响也会有所差异, 使得寄主植物间、寄主植物与非寄主植物间的竞争关系更加复杂。这种多重的种间互作关系, 也会影响群落的组成、结构、生产力和物种多样性等的变化。

寄生植物对所在群落中不同植物种类的影响有

较大差异,从而改变植物种间互作关系,影响群落组成与结构(Watson, 2009)。例如 Gibson 和 Watkinson (1991)的研究中, *Rhinanthus minor* 对寄主 *Trifolium repens* 的抑制作用甚于对寄主 *Lolium perenne* 的抑制,使得 *Lolium* 增加了竞争优势。而 Pennings 和 Callaway (1996)的实验观察到 4 种寄主植物中,当地的优势种 *Salicornia virginica* (藜科) 更受寄生植物 *Cuscuta salina* (旋花科 Convolvulaceae) 偏好,导致该种生物量减少,而另外两种寄主植物生物量反而有所增加。群落优势种的减少为其他种类的生长繁殖腾出了空间,最终可能导致群落组成与结构的改变。旋花科的另一种植物 *Cuscuta campestris* 抑制外来入侵种 *Mikania micrantha* 的生长,却增加原生种的盖度和丰度,从而有助于群落的恢复(Yu et al., 2009)。寄生植物 *Cuscuta* 因而有望被开发成抵制外来物种入侵的生物防治工具。

寄生植物通常导致所在群落的总生物量下降,原因在于寄主植物因养分流失致生物量减少,而寄生植物对养分利用率不高,寄生植物增加的生物量通常不能弥补寄主植物减少的生物量。Ameloot 等(2005)总结大量相关研究后也得出这一论点。这也与 Davies 等(1997)观察一致,即有寄生植物 *Rhinanthus* 存在时,群落的生产力下降了 8% ~ 73%,且群落组成有显著变化,主要表现在禾草类植物减少,双子叶植物种类增加。另外,有实验表明,除去群落中的寄生植物可提高群落的总生物产量。如在除去寄生植物 *Triphysaria pusilla* 后,群落的总生物量增加了 14%,其中禾草类寄主植物生物量增加了 28%(Marvier, 1998b)。Press 和 Phoenix (2005)指出,在其他养分来源匮乏如土壤贫瘠时,寄生植物对寄主植物的索取增大,对群落的负面影响也会加剧。而当群落物种多样性较高时,寄生植物的负面影响则有所减轻(Ameloot et al., 2005)。

寄生植物可以调节群落的物种多样性,多样性的增减取决于其偏好的寄主植物是群落中的优势种还是劣势种。例如在 Davies 等(1997)和 Marvier (1998b)的研究中, *Rhinanthus* 和 *Triphysaria pusilla* 的偏好寄主都是群落的优势种禾草类,这些植物生长受到抑制,间接促进了非禾本草植物的生长,从而增加了物种多样性。而在 Gibson 和 Watkinson (1992)研究中, *Rhinanthus minor* 偏好的寄主是群落中的非优势种,使得优势种的竞争能力加强,从而降低了生物多样性。在去除了寄生植物时,非优势种

的抑制得到解除,竞争能力加强,群落的生物多样性又有所增加。Bullock 和 Pywell (2005)的实验也得出相似的结论: *Rhinanthus* 在草场中的较优寄主通常是群落优势种禾草类植物,寄生降低这些植物的竞争能力,从而增强草场的物种多样性,由此 *Rhinanthus* 可用作草场恢复的生物工具。

此外,由于寄生植物将养分富集于自身地上部分,加之很多寄生植物生活史较短,因而此类植物可以加速有机物的分解,促进养分物质循环(Quested et al., 2002; Ameloot et al., 2008),这对所在群落中植物的生长有一定的积极作用。

3 结 语

寄生植物是高等植物中一个特殊的类群,包含多种多样的植物种类,其中绝大多数为被子植物。寄生植物在陆地生态系统中广泛存在,并通过与寄主植物、传粉动物、食草动物、土壤微生物等的相互作用,在群落中发挥重要作用。

寄生植物与寄主植物间存在着密切的化学信号关联。多数根寄生植物的种子萌发需有适宜浓度的萌发刺激因子参与,由寄主或非寄主植物的根分泌提供。现已发现的萌发刺激因子主要有 4 种:独脚金醇(strigol)、高粱内酯(sorgolactone)、黑蒴醇(alectrol)和列当醇(orobanchol)(孔垂华和姜永根, 2010)。这个数字相对广泛存在于植物根系的萌发刺激物质极微,且这些物质在土壤中浓度很低,不稳定,易被降解而失活。因此,如何寻求更多、更高效稳定的萌发刺激物质值得深入研究。

寄生器官吸器的发生受寄主植物释放的吸器诱导因子的调控,也有植物激素如细胞分裂素和生长素等的参与。根寄生植物对寄主释放到土壤中的化学信号产生响应而形成吸器,茎寄生植物的吸器形成于地上部分,如何感知寄主的化学信号以及信号物质的作用机制研究较少,需待探索。此外,寄生植物在生活史的其他阶段中(种子萌发和吸器形成之后)与寄主植物有怎样的化学信号交流也值得深究。

鉴于其特殊的生理学特性和生物学作用,寄生植物对寄主植物和所在群落的发展都有举足轻重的作用,可以直接影响寄主植物的生长发育和繁殖,影响群落的组成和结构,调节群落的生物多样性等。利用这些特性,可以充分开发寄生植物的潜在作用。这方面已开展不少相关研究,如 Prider 等(2009)指

出, 茎寄生植物 *Cassytha pubescens* 有望开发成澳大利亚一入侵种 *Cytisus scoparius* 的生物防治工具。Pywell 等(2004) 研究发现 *Rhinanthus minor* 有助于非禾本的草本植物在草场的成功定殖, 从而使得草场的物种更加多样化。基于此, 寄生植物有较好的应用前景。

此外, 由于近年菌根学研究的兴起和迅速发展, 寄主植物、寄生植物和菌根真菌之间的相互作用也开始受到关注(Li & Guan 2007, 2008)。在寄生植物与寄主植物相互作用的过程中, 有菌根真菌的参与。研究发现, 高粱内酯不仅是寄生植物的萌发刺激因子之一, 还是菌根真菌的分枝因子, 而菌丝分枝通常意味着菌根真菌开始识别并感染宿主(Akiyama & Hayashi 2006)。菌根真菌在寄生植物与寄主植物的相互作用过程中扮演什么角色, 有着什么作用, 在寄生植物的开发利用方面可以发挥怎样的应用前景? 诸如此类的问题, 都有较大的研究价值。

参考文献

- 胡 飞, 孔垂华. 2003. 寄生植物对寄主植物的化学识别. *生态学报*, **23**(5): 965-971.
- 孔垂华, 姜永根. 2010. 化学生态学前沿. 北京: 高等教育出版社.
- 周 峰, 陈 君, 徐 荣, 等. 2009. 根寄生植物种子萌发刺激物研究进展. *植物生态学报*, **33**(3): 607-616.
- Akiyama K, Hayashi H. 2006. Strigolactones: Chemical signals for fungal symbionts and parasitic weeds in plant roots. *Annals of Botany*, **97**: 925-931.
- Ameloot E, Verheyen K, Hermy M. 2005. Meta-analysis of standing crop reduction by *Rhinanthus* spp. and its effect on vegetation structure. *Folia Geobotanica*, **40**: 289-310.
- Ameloot E, Verlinden G, Boeckx P, et al. 2008. Impact of hemiparasitic *Rhinanthus angustifolius* and *R. minor* on nitrogen availability in grasslands. *Plant and Soil*, **311**: 255-268.
- Bouwmeester HJ, Matusova R, Sun ZK, et al. 2003. Secondary metabolite signalling in host-parasitic plant interactions. *Current Opinion in Plant Biology*, **6**: 358-364.
- Bullock JM, Pywell RF. 2005. *Rhinanthus*: A tool for restoring diverse grassland? *Folia Geobotanica*, **40**: 273-288.
- Cameron DD, Geniez JM, Seel WE, et al. 2008. Suppression of host photosynthesis by the parasitic plant *Rhinanthus minor*. *Annals of Botany*, **101**: 573-578.
- Cameron DD, Hwangbo JK, Keith AM, et al. 2005. Interactions between the hemiparasitic angiosperm *Rhinanthus minor* and its hosts: From the cell to the ecosystem. *Folia Geobotanica*, **40**: 217-229.
- Davies DM, Graves JD, Elias CO, et al. 1997. The impact of *Rhinanthus* spp. on sward productivity and composition: Implications for the restoration of species-rich grasslands. *Biological Conservation*, **82**: 87-93.
- Gibson CC, Watkinson AR. 1989. The host range and selectivity of a parasitic plant *Rhinanthus minor* L. *Oecologia*, **78**: 401-406.
- Gibson CC, Watkinson AR. 1991. Host selectivity and the mediation of competition by the root hemiparasite *Rhinanthus minor*. *Oecologia*, **86**: 81-87.
- Gibson CC, Watkinson AR. 1992. The role of the hemiparasitic annual *Rhinanthus minor* in determining grassland community structure. *Oecologia*, **89**: 62-68.
- Grenz JH, Istoc VA, Manschadi AM, et al. 2008. Interactions of sunflower (*Helianthus annuus*) and sunflower broomrape (*Orobancha cumana*) as affected by sowing date, resource supply and infestation level. *Field Crops Research*, **107**: 170-179.
- Irving LJ, Cameron DD. 2009. You are what you eat: Interactions between root parasitic plants and their hosts. *Advances in Botanical Research*, **50**: 87-138.
- Jiang F, Jeschke WD, Hartung W. 2003. Water flows in the parasitic association *Rhinanthus minor*/*Hordeum vulgare*. *Journal of Experimental Botany*, **54**: 1985-1993.
- Jiang F, Jeschke WD, Hartung W. 2004. Solute flows from *Hordeum vulgare* to the hemiparasite *Rhinanthus minor* and the influence of infection on host and parasite nutrient relations. *Functional Plant Biology*, **31**: 633-643.
- Joshi J, Matthies D, Schmid B. 2000. Root hemiparasites and plant diversity in experimental grassland communities. *Journal of Ecology*, **88**: 634-644.
- Kebreab E, Murdoch AJ. 1999. A model of the effects of a wide range of constant and alternating temperatures on seed germination of four *Orobancha* species. *Annals of Botany*, **84**: 549-557.
- Li AR, Guan KY. 2008. Arbuscular mycorrhiza fungi may serve as another nutrient strategy for some hemiparasitic species of *Pedicularis* (Orobanchaceae). *Mycorrhiza*, **18**: 429-436.
- Li AR, Guan KY. 2007. Mycorrhizal and dark septate endophytic fungi of *Pedicularis* species from northwest of Yunnan Province, China. *Mycorrhiza*, **17**: 103-109.
- Marvier MA. 1998a. A mixed diet improves performance and herbivore resistance of a parasitic plant. *Ecology*, **79**: 1272-1280.
- Marvier MA. 1998b. Parasite impacts on host communities: Plant parasitism in a California coastal prairie. *Ecology*, **79**: 2616-2623.
- Nickrent DL. 2007. Parasitic plant genera and species [EB/OL]. [2011-01]. <http://www.parasiticplants.siu.edu/>
- Pate JS, Pate SR, Kuo J, et al. 1990. Growth, resource allocation and haustorial biology of the root hemiparasite *Oxalophyllanthi* (Olacaceae). *Annals of Botany*, **65**: 437-449.
- Pennings SC, Callaway RM. 1996. Impact of a parasitic plant on the structure and dynamics of salt marsh vegetation. *Ecology*, **77**: 1410-1419.

- Press MC , Graves JD. 1995. Parasitic plants. London: Chapman & Hall Press.
- Press MC , Phoenix GK. 2005. Impacts of parasitic plants on natural communities. *New Phytologist* , **166**: 737–751.
- Prider J , Watling J , Facelli JM. 2009. 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* , **103**: 107–115.
- Puustinen S , Salonen V. 1999. Effects of intensity and duration of infection by a hemiparasitic plant , *Rhinanthus serotinus* , on growth and reproduction of a perennial grass , *Agrostis capillaris*. *Ecography* , **22**: 160–168.
- Pywell RF , Bullock JM , Walker KJ , et al. 2004. Facilitating grassland diversification using the hemiparasitic plant *Rhinanthus minor*. *Journal of Applied Ecology* , **41**: 880–887.
- Quested HM , Press MC , Callaghan TV , et al. 2002. The hemiparasitic angiosperm *Bartsia alpina* has the potential to accelerate decomposition in sub-arctic communities. *Oecologia* , **130**: 88–95.
- Shen H , Hong L , Ye WH , et al. 2007. The influence of the holoparasitic plant *Cuscuta campestris* on the growth and photosynthesis of its host *Mikania micrantha*. *Journal of Experimental Botany* , **58**: 2929–2937.
- Shen H , Ye W , Hong L , et al. 2006. Progress in parasitic plant biology: Host selection and nutrient transfer. *Plant Biology* , **8**: 175–185.
- Suetsugu K , Kawakita A , Kato M. 2008. Host range and selectivity of the hemiparasitic plant *Thesium chinense* (Santalaceae) . *Annals of Botany* , **102**: 49–55.
- Tennakoon KU , Pate JS. 1997. Xylem fluxes of fixed N through nodules of the legume *Acacia littorea* and haustoria of an associated N-dependent root hemiparasite *Olex phyllanthi*. *Journal of Experimental Botany* , **48**: 1061–1069.
- Tennakoon KU , Pate JS , Stewart GR. 1997. Haustorium-related uptake and metabolism of host xylem solutes by the root hemiparasitic shrub *Santalum acuminatum* (R. Br.) A. DC. (Santalaceae) . *Annals of Botany* , **80**: 257–264.
- van Hezewijk MJ , Verkleij JAC. 1996. The effect of nitrogenous compounds on in vitro germination of *Orobancha crenata* Forsk. *Weed Research* , **36**: 395–404.
- Watson DM. 2009. Parasitic plants as facilitators: More Dryad than Dracula? *Journal of Ecology* , **97**: 1151–1159.
- Weber HC. 1987. Evolution of the secondary haustoria to a primary haustorium in the parasitic Scrophulariaceae-Orobanchaceae. *Plant Systematics and Evolution* , **156**: 127–131.
- Yoder JJ. 2001. Host-plant recognition by parasitic Scrophulariaceae. *Current Opinion in Plant Biology* , **4**: 359–365.
- Yu H , He WM , Liu J , et al. 2009. Native *Cuscuta campestris* restrains exotic *Mikania micrantha* and enhances soil resources beneficial to natives in the invaded communities. *Biological Invasions* , **11**: 835–844.
-
- 作者简介 黄新亚 女 1986 年生 硕士研究生。主要从事马先蒿的引种驯化研究。E-mail: huangxinya@mail.kib.ac.cn
- 责任编辑 王伟
-