

田野菟丝子寄生薇甘菊的形态解剖学研究

黄东佳^{1,2}, 陈 华^{1,3*}, 韦 霄⁴, 沈 浩¹, 叶万辉¹

(1. 中国科学院 华南植物园, 广州 510650; 2. 华南农业大学, 广州 510642; 3. 耀华中学, 天津 300040; 4. 广西壮族自治区 广西植物研究所, 广西 桂林 541006)

摘要: 采用扫描电镜及光镜观察田野菟丝子——薇甘菊茎的全寄生系统建立的过程。根据对吸器发生发育的观察, 将其发育过程划分为4个阶段: 接触反应、吸附作用、侵入生长及维管系统的建立。田野菟丝子的寄生吸器由吸器原基发育而来; 当田野菟丝子成功吸附到可寄生寄主时, 两者间的接触面会积累一些分泌物; 吸器原基继续发育为内生原基, 侵入寄主植物后单向生长并进一步分化出韧皮部和木质部“搜索菌丝体”, 木质部菌丝有明显的环纹次生壁加厚; 两种“菌丝体”分别与寄主的韧皮部筛管和木质部导管相连通, 有的甚至到达寄主植物的髓部, 从而完成寄生过程。另外, 如果吸器原基形成时未能成功接触到可寄生寄主, 则会保持在内生原基阶段, 停止发育, 这个结构称之为假吸器。

关键词: 全寄生植物; 吸器原基; 侵入生长; 菌丝体; 假吸器

中图分类号: Q944.3; Q945.79 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2011)04-0451-05

Characteristics of haustorium of holoparasite *Cuscuta campestris*

HUANG Dong-Jia^{1,2}, CHEN Hua^{1,3*}, WEI Xiao⁴, SHEN Hao¹, YE Wan-Hui¹

(1. *South China Botanical Garden, Chinese Academy Sciences, Guangzhou 510650, China*; 2. *South China Agricultural University, Guangzhou 510642, China*; 3. *Yaohua High School, Tianjin 300040*; 4. *Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and the Chinese Academy of Sciences, Guilin 541006, China*)

Abstract: The development of the haustoria of the holoparasitic angiosperm *Cuscuta campestris* parasitizing the stem of *Mikania micrantha* was studied under scanning electron microscope and light microscope. According to the structural characters of paraffin slices, the haustorial development of *C. campestris* was divided into four main steps: contact, attachment, invasion and establishment of vascular tissues. The results indicated that the haustorium originated from a haustorial primordium; as the parasite attaching to the host, some secretion was produced to improve the attachment and invasion of the parasite; the haustorial primordium developed further into the endophyte primordium, and then invaded into the host tissue. After penetration, the haustorium grew straight into the host tissue and differentiated into some finger-like protuberances at the tip, which were called search hyphae. Afterwards, the search hyphae were differed into xylem and phloem hyphae, which were respectively connected to the xylem vessel and phloem sieve tube of the host. And some xylem hyphae extended

收稿日期: 2010-10-29 修回日期: 2011-01-11

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(30470345); 中国科学院知识创新工程青年人才领域前沿项目; 广东省自然科学基金重点项目(05200701) [Supported by the National Natural Science Foundation of China(30470345); the Knowledge Innovation Program of the Chinese Academy of Sciences; the Natural Science Foundation of Guangdong Province(05200701)]

作者简介: 黄东佳(1989-), 女, 山东嘉祥人, 主要从事环境、资源与经济的相互作用与联系等研究, (E-mail)djhuang@gdas.ac.cn.

* 通讯作者(Author for correspondence, E-mail:chenhua@sebg.ac.cn)

into the pith of the host stem. The secondary walls of the xylem hyphae were thickened annularly. Additionally, after the formation of the haustorial primordium, if not attaching to the available host, the primordium did not develop further. This structure was named as pseudo-haustorium.

Key words: holoparasite; haustorial primordium; invasion; hyphae; pseudo-haustorium

寄生植物是指在不同程度上消费其它植物的植物,通过形成吸器(haustorium)这一特殊的器官来完成其吸附、穿透寄主以及物质传输过程,从寄主获取所需的部分或全部营养(Press & Graves, 1995),是被子植物中一类营部分或完全异养生活的特殊类群。吸器,又称吸根,是连接寄生植物与寄主的一种特殊器官,可以穿透寄主植物的表皮、皮层到达维管束,形成通道,称“生理桥”,最终形成一个寄生系统,使寄主与寄生植物相联系。寄生植物可分为全寄生和半寄生植物:全寄生植物不含叶绿素,通过吸器从寄主体内吸取所有的资源;半寄生植物有叶绿素,从其寄主体内摄取部分资源。另外,根据寄生的部位不同,寄生植物还可以分为根寄生和茎寄生(Press 等, 1999; Shen 等, 2006)。

田野菟丝子(*Cuscuta campestris*)隶属于旋花科菟丝子属,是该属分布最为广泛的寄生杂草之一。它没有叶片,是一种茎全寄生植物(Parker & Riches, 1993; Dawson 等, 1994)。田野菟丝子能通过发生吸器并穿透寄主从而汲取大量的养分来完成自身的生长发育(Dinelli 等, 1993; Dawson 等, 1994)。前期的研究表明,田野菟丝子对外来入侵植物薇甘菊的生长发育和繁殖具有强烈的抑制作用,甚至会导致寄主的死亡(管启杰等, 2002; Shen 等, 2005, 2007)。这些研究大多集中在寄生植物对寄主的影响上,对寄生植物的关注较少,寄生系统内的联系,寄生植物的吸器侵入对寄主组织所造成的损伤等尚未得到详细的研究。

薇甘菊(*Mikania micrantha*)为菊科(Asteraceae)假泽兰属植物,原产于中、南美洲,20世纪50年代后传入东南亚和印度等地,形成入侵性,素有“一分钟一英里杂草(mile-a-minute weed)”之称,所到之处将森林等植被夷为薇甘菊的单物种草地,严重威胁当地生态系统,使生物多样性严重丧失,直接造成难以弥补的经济损失(Zhang 等, 2004)。本研究从植物种间寄生关系出发,以田野菟丝子——薇甘菊全寄生系统为研究对象,通过电子显微镜和光学显微镜观察田野菟丝子吸器发生的动态过程,明确田野菟丝子与薇甘菊寄生系统的建立过程,旨在为

田野菟丝子对薇甘菊的生长抑制提供结构上的理论参考,同时也为进一步认识植物寄生关系建立过程的结构发育提供素材。

1 材料和方法

1.1 石蜡切片材料采集及处理

于华南植物园试验地选取具有代表性的田野菟丝子与薇甘菊寄生部位0.5~1.0 cm数段,迅速用70%FAA固定液(70%酒精:冰乙酸:甲醛=90:5:5)进行野外固定。将样品抽真空,经过常规石蜡切片制作方法、爱氏苏木精染色及番红-固绿对染、中性树胶封片等步骤,制成8~10 μm厚的石蜡切片(李正理, 1987)。在Olympus光学显微镜下观察寄生过程,并拍照记录。通过苏木精染色的石蜡切片观察了田野菟丝子寄生薇甘菊的吸器发育的具体过程;番红-固绿染色技术能具体分析韧皮部与木质部的连接成分,进一步深入了解寄生系统的具体连通情况。

1.2 扫描电镜材料采集及前处理

2006年9月下旬,于华南植物园试验地采集已经建立寄生系统的田野菟丝子——薇甘菊茎段,长约1 cm,数段,野外即刻进行戊二醛固定,尽快回实验室抽气,放4℃冰箱中固定超过24 h。所有样品用戊二醛—锇酸双固定法进行处理,用JFD-310型冷冻干燥机冷冻干燥,在体视解剖镜下选取目标材料粘台,在JFC-1600型离子溅射仪中镀膜,用JSM-6360LV型扫描电镜观察、拍照。扫描电镜技术能更加直观地观察寄生系统中间接触面的形态变化及菟丝子表面的形态特征。

2 结果与分析

2.1 田野菟丝子——薇甘菊寄生系统的建立过程

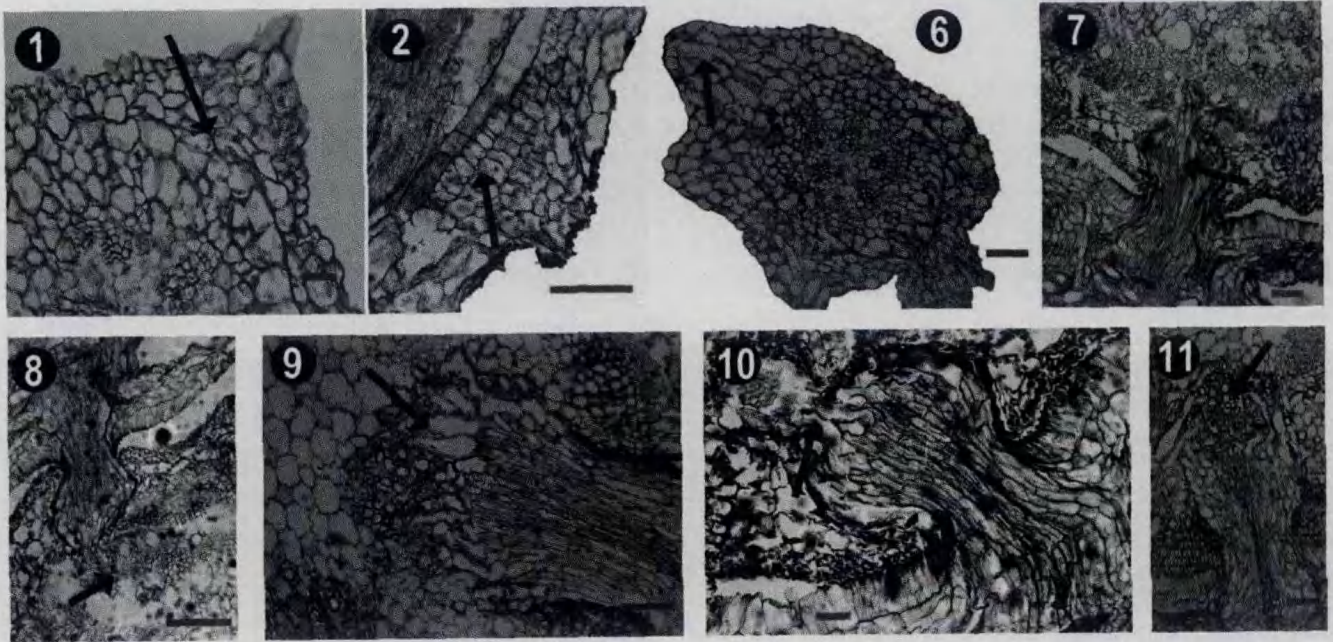
2.1.1 接触反应 田野菟丝子接触到薇甘菊时,接触部位的田野菟丝子茎段皮层细胞脱分化,恢复分裂能力,行平周分裂,形成圆锥形的突起,称吸器原基(图版I:1)。表皮细胞饱满且稍有伸长,其内容

物或细胞器数量可能发生变化。同时还观察到,在寄生部位的背面也有突起发生,因没有与寄主直接接触且不能进一步发育成熟而称之为假吸器。在光学显微镜下对石蜡切片进行观察,田野菟丝子与寄主接触部位的寄主表皮细胞内也累积一些物质或者细胞内结构,田野菟丝子很多皮层细胞恢复分生能力,细胞变小,排列整齐紧密(图版 I:2)。

2.1.2 吸附作用 田野菟丝子接触薇甘菊后,接触面出现分泌物(图版 II:3),寄生植物与寄主紧密结合(图版 II:4)。石蜡切片观察两者的横切面发现,田野菟丝子吸附部位的皮层细胞向两侧伸长,同时表皮细胞行垂周分裂以适应皮层的生长(图版 I:1,2);而寄主薇甘菊吸附部位受到田野菟丝子的挤压

或者溶解,从而导致两者部分表皮细胞破碎(图版 II:3,5)。

2.1.3 侵入生长 吸器原基形成,田野菟丝子完成吸附,吸器细胞开始横向伸长,形成内生原基(图版 I:6),并能很快突破薇甘菊茎表皮到达内部,进行单向生长(图版 I:7)。田野菟丝子的吸器由大量薄壁细胞组成,经薇甘菊茎的韧皮部到达木质部(图版 I:7),甚至髓部(图版 I:8),并在吸器末端有一个或几个指状伸长,有的与寄主薇甘菊导管相通,有的在伸长过程中将所穿透的细胞溶解掉,形成空腔(图版 I:9)。另外,在薇甘菊茎内的吸器周围有明显的一层颜色较深的物质,与薇甘菊韧皮部显色类似(图版 I:7)。



图版 I 田野菟丝子寄生薇甘菊吸器发育的光学显微镜观察 箭头指示具体结构; 1. 吸器原基, 标尺=50 μm ; 2. 反分化皮层细胞, 标尺=200 μm ; 6. 内生原基, 标尺=20 μm ; 7. 单向侵入生长, 标尺=100 μm ; 8. 吸器顶端到达寄主髓部, 标尺=100 μm ; 9. 寄生连接部位的空腔, 标尺=50 μm ; 10. 导管间的连通, 标尺=50 μm ; 11. 环纹加厚, 标尺=100 μm 。

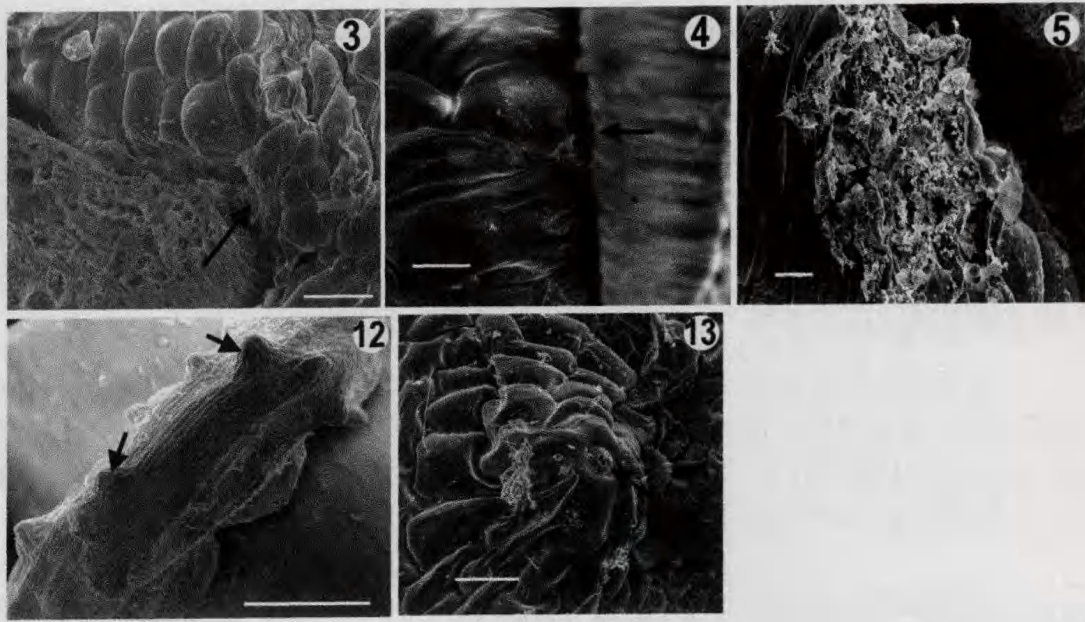
Plate I Development of the haustorium of *Cuscuta campestris* parasitizing *Mikania micrantha* under light microscope. Arrowheads showed the exact structures; 1, haustorial primordium, bar=50 μm ; 2, cortical cells of dedifferentiation, bar=200 μm ; 6, endophyte primordium, bar=20 μm ; 7, invasive growth, ellipse shows the similar coloration, bar=100 μm ; 8, haustorium to the pith, bar=100 μm ; 9, cavum in the connection, bar=50 μm ; 10, connection between vessels, bar=50 μm ; 11, vessel thickened annularly, bar=100 μm .

2.1.4 维管系统的建立 吸器侵入后,吸器中部细胞伸长,末端形成多个细长的指状细胞,被称之为“搜索菌丝体”(search hyphae)(图版 I:7)。指状突起沿着吸器生长方向向薇甘菊茎内延伸,最终到达寄主木质部,进而指状突起会进一步分化为木质部菌丝体(xylem hyphae),并与寄主的导管相连通(图版 I:10);这种管状分子较长,细胞壁发生明显的次生环纹加厚(图版 I:11)。有的指状菌丝体到达寄

主的韧皮部,分化为韧皮部菌丝体(phloem hyphae)并与韧皮部细胞溶为一体(图版 I:11),筛管分子之间建立连通,并在筛板处有黑色沉积物,为少量的胼胝质累积(图版 I:9)。

2.2 田野菟丝子茎的表面形态及假吸器

菟丝子茎的表皮细胞排列整齐、紧密,无表皮附属物;在寄生部位的菟丝子茎的背面有大量的圆锥状突起(图版 II:12),进一步放大观察发现,在突起



图版 II 田野菟丝子形成吸器的部分形态学及假吸器的扫描电子显微镜观察 箭头指示具体结构; 3. 分泌物, 标尺=50 μm ; 4. 寄生植物与寄主紧密连接, 标尺=20 μm ; 5. 破裂的表皮细胞, 标尺=20 μm ; 12. 假吸器, 标尺=500 μm ; 13. 假吸器顶端椭圆形开口, 标尺=50 μm 。

Plate II Morphology of the haustorium and pseudo-haustorium of *Cuscuta campestris* Arrowheads showed the exact structures; 3. secretion, bar=50 μm ; 4. close connection between host and parasite, bar=20 μm ; 5. broken epidermal cells, bar=20 μm ; 12. pseudo-haustorium, bar=500 μm ; 13. Open pore on the tip of pseudo-haustorium, bar=50 μm .

的顶端有一个椭圆形的开口(图版 II :13)。

3 讨论

本实验通过扫描电镜和石蜡切片的光镜观察, 揭示了田野菟丝子与薇甘菊的寄生系统发生和发育过程, 并描述了此过程中的田野菟丝子细胞形态及内容物、分泌物等一些物质的变化。在田野菟丝子和薇甘菊的接触反应中吸器原基与黄健中等(1987)所研究的日本菟丝子(*Cuscuta japonica*)、无根藤(*Cassytha filiformis*) (李扬汉等, 1992)的发育形态类似, 但与根寄生植物檀香(*Santalum album*)的钟形吸器则不同(Kushan 等, 2006), 这种突起的形成是由诱导因子引发, 而诱导因子可分为物理信号和化学信号; 并且寄生植物种类不同, 其诱导信号也各不相同(Press 等, 1990; 王华磊等, 2004)。对于细胞内容物变化的研究, 以前多集中在寄生植物上(Vaughn, 2002), 对寄主植物的变化及寄生系统中两者的物质交流则很少提及, 因此将来我们有必要加强对整个寄生系统的详细探索。

寄生植物与寄主植物在吸附过程中产生的分泌物在很多寄生植物中均有出现, 例如列当属、桑寄生科、无根藤、檀香等, 其来源、成分、功能也有一些研

究(黄健中等, 1987; Vaughn, 2002), 但观点存在分歧。Weinert & Barckhaus(1975)认为这种分泌物是属于一种表皮物质, 可以减少接触面的水分丧失, 具有“粘合”功能, 更有利于菟丝子吸附寄主。Heide-Jorgenson(1987)则认为这种“粘合剂”并不附属于菟丝子的表皮, 而是表皮细胞的分泌物。目前大多研究认同菟丝子表皮细胞具有分泌功能。Vaughn(2002)研究表明, 五角菟丝子(*Cuscuta pentagona*)用两种机制来吸附寄主, 一方面菟丝子增强表皮细胞的延展性, 另一方面分泌果胶类的粘性物质, 来保证对寄主的吸附稳定性。黄建中等(1987)和 Peirce(1893)认为这些分泌物富含水解酶等, 可溶解本身及寄主组织, 有助于吸器生长。有关这些分泌物的成分研究至今尚无明确定论。我们认为, 吸附是完成寄生的第一步, 也是关键的一步, 而这种分泌物则是成功吸附的物质基础。本研究观察到寄主细胞与寄生植物表皮细胞的破碎, 也可以说明在寄生过程中寄生系统受到物理挤压和化学溶解共同的作用。当吸器侵入到寄主体内后无明显的细胞碎片, 说明溶解酶在这个过程中起作用, 这也与 Tenakoon 等(2006)对檀香的研究结果相类似。

侵入过程中, 吸器中部细胞发生伸长生长, 为下一步维管系统的建立提供组织基础。指状伸长无论

最终与哪个部分相通,都说明吸器顶端能分泌某些酶,溶解寄主组织。这种指状伸长与黄健中等(1987)所描述的吸器“菌丝”类似,Tennakoon & Cameron(2006)在研究檀香的寄生过程中也认为在这个过程中酶起了主要作用,而物理的挤压作用却不明显。

吸器在经典植物学上称为寄生根、吸根(陆时万等,1991),这是从吸器功能的角度提出的一个名词。在维管系统建立过程的观察中发现吸器管状分子与田野菟丝子茎的维管连接类似于植物侧枝和叶柄与茎的连接方式。这是否提示我们吸器的发生有可能是退化器官的残余细胞重新分化的结果,也许它真正的“身分”是侧枝或者叶柄?这些有待于我们进一步的研究。关于吸器维管系统的成分,黄健中等(1987)认为管状分子的加厚为网纹或梯纹,是以纹孔相连的管胞。本实验则观察到田野菟丝子的茎中维管束的主要输导组织为导管,且导管次生壁呈现环纹加厚。

田野菟丝子茎表面的圆锥形突起,在以往研究中未见报道,突起一般出现在寄生部位的背面,我们认为当真正的功能性吸器(与寄主建立连接的吸器)因某些刺激被诱导产生时,同样在这个寄生部位由于强而集中的刺激信号,从而诱导了这种特殊结构的发生。这种结构因其产生的部位及原因与真正的吸器相类似,但又不存在真正的吸器功能,因此将其称之为假吸器。这种假吸器的基本结构我们已进一步研究,但其功能的讨论有待进一步深入探讨。在假吸器顶端的小的开口,其成因及功能也尚未研究过,我们推测这种结构可能是吸器发展到一定阶段的体现,但更加准确的推测我们也尚不明确。

参考文献:

李正理. 1987. 植物制片技术[M]. 第2版. 北京:科学出版社
 陆时万,徐祥生,沈敏健. 1991. 植物学(上)[M]. 北京:高等教育出版社:176
 Dawson JH, Musselman LJ, Wolswinkel P, et al. 1994. Biology and control of *Cuscuta*[J]. *Rev Weed Sci*, **6**:265-317
 Dinelli G, Bonetti A, Tibiletti E. 1993. Photosynthetic and accessory pigments in *Cuscuta campestris* Yuncker and some hosts [J]. *Weed Res*, **33**, 253-260
 Heide-Jorgensen HS. 1987. Changes in cuticle structure during development and attachment of the upper haustorium of *Cuscuta*, *Cassytha* and *Viscum*[C]//Weber HC, Forstreuter W(eds). Parasitic flowering plants: proceedings of the 4th Symposium on Parasitic Flowering Plants, Marburg, Federal Republic of Germa-

ny:319-334

- Huang GZ(黄健中), Li YH(李扬汉). 1987. Studies on haustorial development of *Cuscuta japonica* (日本菟丝子吸器发育解剖的研究)[J]. *J Nanj Agri Univ*(南京农业大学学报), **10**(2): 1-8
 Kushan U, Tennakoon, Duncan D, et al. 2006. The anatomy of *Santalum album* (Sandalwood) haustoria[J]. *Can J Bot*, **84**: 1 608-1 616
 Li YH(李扬汉), Yao DR(姚东瑞). 1992. Anatomical and histochemical studies of haustorial development of *Cassytha filiformis* (无根藤吸器发育过程的解剖及组织化学研究)[J]. *Acta Bot Sin*(植物学报), **34**(10):753-757
 Parker C, Riches C. 1993. Parasitic Weeds of the World: Biology and Control[M]. Wallingford: CAB International
 Peirce GJ. 1893. On the structure of the haustoria of some phanerogamic parasites[J]. *Ann Bot (London)*, **7**:291-327
 Press MC, Graves JD. 1995. Parasitic Plants[M]. London: Chapman & Hall
 Press MC, Graves JD, Stewart GR. 1990. Physiology of the interaction of angiosperm parasites and their higher plant hosts[J]. *Plant Cell Environ*, **13**:91-104
 Press MC, Scholes JD, Watling JR. 1999. Parasitic plants: physiological and ecological interactions with their hosts[C]//Physiological Plant Ecology: The 39th Symposium of the British Ecological Society(Press MC, Scholes JD, Barker MG, eds.), York: University of York:175-197
 Shen H, Ye WH, Hong L, et al. 2005. Influence of the obligate parasite *Cuscuta campestris* on growth and biomass allocation of its host *Mikania micrantha*[J]. *J Exp Bot*, **56**:1 277-1 284
 Shen H, Ye WH, Hong L, et al. 2006. Progress in parasitic plant biology: host selection and nutrient transfer[J]. *Plant Biol*, **8**: 175-185
 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*[J]. *J Exp Bot*, **58**:2 929-2 937
 Tennakoon KU, Cameron DD. 2006. The anatomy of *Santalum album* (Sandalwood) haustoria[J]. *Can J Bot*, **84**:1 608-1 616
 Vaughn KC. 2002. Attachment of the parasitic weed dodder to the host[J]. *Protoplasma*, **219**:227-237
 Wang HL(王华磊), Tang FY(汤飞宇), Yang TX(杨太新), et al. 2004. Studies on the haustorium of parasites in angiosperm (寄生被子植物吸器的研究)[J]. *Biol Bull*(生物学通报), **39** (11):7-9
 Weinert H, Barckhaus RH. 1975. Fortified synthesis of cutin at the contact-zones between *Cuscuta odorata* and *Pelargonium zonale*[J]. *Cytobios*, **13**:17-22
 Zan QJ(詹启杰), Wang BS(王伯荪), Wang YJ(王勇军), et al. 2002. Ecological evaluation on the controlling *Mikania micrantha* by *Cuscuta campestris* (田野菟丝子控制薇甘菊的生态评估)[J]. *Acta Sci Nat Univ Sunyatseni*(中山大学学报(自然科学版)), **41**(6):60-63
 Zhang LY, Ye WH, Cao HL, et al. 2004. *Mikania micrantha* H. B. K. in China - an overview[J]. *Weed Res*, **44**:42-49