

檀香幼苗半寄生性初步研究

马国华¹, 何跃敏², 张静峰¹, 陈福莲¹

(1. 中国科学院华南植物园, 广州 510650; 2. 广州大学实验中学, 广州 510405)

摘要: 在不同寄主植物繁殖的基础上, 研究了檀香(*Santalum album* L.) 幼苗对寄主植物的半寄生性。檀香种子发芽及幼苗生长初期, 并不需要寄主植物的参与, 但随后的生长其根系必须寄生于适宜的寄主植物的根上。不同寄主植物对檀香幼苗的生长和吸器的发育影响不同, 表现在根寄生吸器的数量、大小和结合的程度。初步筛选了扶桑(*Hibiscus rosa-sinensis*)、烂头钵(*Phyllanthus reticulatus*) 等优良的檀香幼苗寄主植物。檀香幼苗根系极不发达, 细根缺乏根毛, 但其导管非常发达, 有利于从寄主根吸收养分和水分。此外还观察了檀香和寄主植物扶桑建立半寄生吸器的过程。

关键词: 檀香; 幼苗生长; 寄主; 半寄生; 吸器

中图分类号: Q945.3

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395 (2005) 03-0233-06

Study on Semi-parasitism of Sandalwood Seedlings

MA Guo-hua¹, HE Yue-min², ZHANG Jing-feng¹, CHEN Fu-lian¹

(1. South China Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China;

2. Experimental Middle School, Guangzhou University, Guangzhou 510405, China)

Abstract: Semi-parasitism in the sandalwood (*Santalum album* L.) seedlings was studied on the basis of propagation of different host plant species. The sandalwood plants can grow normally without host plant during seed germination and early seedling stage. However, the subsequent growth needs suitable host plant for roots to be parasitized. The experiment indicated that host plant species had great impact on the growth of sandalwood seedlings and their root haustoria, which revealed the differences in haustorium number, size and adhesiveness. Based on our preliminary study, host plants species, such as *Hibiscus rosa-sinensis* and *Phyllanthus reticulatus* were found good for the growth of sandalwood seedlings. It was observed that the sandalwood roots lacked root hairs, but its vessels were well developed, which is benefit for absorption of water and nutrition from the host roots. The process of root semi-parasitism of sandalwood in *Hibiscus* was also investigated.

Key words: *Santalum album* L.; Seedling growth; Host plant; Semi-parasite; Haustorium

檀香(*Santalum album* L.) 为檀香科(Santalaceae) 半寄生常绿乔木。主要分布于东南亚、澳洲和太平洋地区。人类利用檀香已有数千年的历史, 因其木材可用于雕刻和提炼檀香油而格外有名, 在香熏、香水、中药等方面具有广阔的用途^[1-3]。檀香素有“绿色黄金”之称, 堪称世界上最贵的木本植物, 栽培檀香能够获得比其它林木更高的经济收益。因此发展檀香种植业和加工业市场前景广阔, 是一个值得大力推广和发展的高效农林产业。

中国无檀香的原生分布, 其成品或半成品过去

一直从国外进口。1962年中国科学院华南植物园首次从印尼引入檀香种子繁育成功。经过几十年的研究试验, 檀香在华南植物园已能结籽繁殖并能结香^[4-7]。经过推广种植, 目前檀香已在广东、海南、四川、云南、广西、福建等地安家落户, 表明檀香在我国热带亚热带地区是可以推广栽培的。但由于檀香的半寄生特性^[8-11], 发展檀香产业在寄主选择、施肥灌溉等方面仍存在技术制约。因此, 种植檀香首先必须解决其寄主问题。

檀香同寄主植物的半寄生关系似乎同其它半

寄生植物如桑寄生和槲寄生有所不同。桑寄生和槲寄生植物本身较小,并且没有根系,他们必须以吸盘寄生在其它寄主植物的茎上。而檀香虽有根系,但不发达,根冠较小,根系很浅。在其生长过程中,其部分根系必须以吸器寄生在寄主植物根上以吸取养分和水分,否则檀香植株会逐渐死亡。我国对檀香寄主的筛选也做了大量前期研究,目前已筛选了 50 多种优良的寄主植物种类^[4,5]。

檀香幼苗期的生长发育一般至少要 5 年的时间,对寄主的选择非常关键。所筛选的寄主植物既要满足檀香正常生长的需要,又不能影响檀香幼苗的生长^[2],因此生产上应当选择较小的草本或灌木作为寄主植物(组合),并且寄主植物容易取材和繁殖。在澳大利亚、印度、印度尼西亚等国对檀香幼苗的寄主筛选作了大量的研究工作^[13-15]。在国内,中国科学院华南植物园使用茉莉花,广东(湛江)南药场以假蒿作为檀香袋苗的寄主植物^[6],但尚无统一的寄主模式,对檀香幼苗同寄主植物之间的半寄生关系尚缺乏系统的认识。虽然已有一些半寄生植物根吸器的研究,但幼苗根系特点未见报道。本文选取几种小型草本或灌木植物,在扦插和种子繁殖的基础上,对檀香幼苗半寄生特性进行了研究,并筛选几种较适宜的寄主植物,为檀香种植提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 檀香和寄主植物的扦插和种子发芽及移栽

试验于 2003 年 3 月至 12 月在中国科学院华南植物园内进行。从植物园剪取烂头钵(*Phyllanthus reticulatus*)、美蕊花(*Calliandra haematocephala*)、柠檬(*Citrus limon*)、扶桑(*Hibiscus rosa-sinensis*)、茉莉花(*Jasminum sambac*)、栀子(*Gardenia jasminoides*)作插穗。插穗长约 15 cm,各 20 支,其中一半用 IBA 溶液浸泡 30 min,而另一半不用任何药剂处理,按顺序斜插在沙床上,统一水肥管理。一个月后观察插穗的出根和存活情况。玫瑰茄(*Hibiscus sabdariffa*)的小苗用 2002 年收获的干燥种子,经洗净浸泡后,埋在沙盆中让其发芽和出苗。

檀香(*Santalum album*)种子于 2002 年 9-10 月份采收。种子经沙埋冷藏近半年后,在 3 月份以 GA₃ 浸泡 2 d,然后在 28±1℃的培养箱中发芽^[9]。将刚发芽的种子埋在 2-3 cm 深的沙盆中,让其出苗。一个月后,当幼苗植株长至 7-8 cm 高时,选取长势一致的檀香幼苗,以 1 株檀香苗配 1 株已扦插生根或种子发芽的寄主植物一起移栽到直径 30 cm,盆

高 20 cm 的沙盆中。沙盆中配以有机腐质土、细塘泥以及部分细沙,确保泥土疏松和植株生长所需的营养。每一寄主盆栽植物重复 6 盆,以无寄主植物为对照,所有盆栽植物均在同一环境下管理。待檀香和寄主植物定植半个月后,观察记录檀香植株的生长及植株高度。

1.2 檀香幼苗半寄生根观察

在檀香和寄主植物盆栽半年后,小心地将植株根系从泥土中分离出来。观察檀香幼苗和不同寄主植物根系生长情况以及根吸盘的数量和大小,判断檀香与不同寄主植物的半寄生关系。

1.3 檀香根和扶桑根半寄生吸器切片观察

取檀香和扶桑的细根以及不同大小的半寄生吸盘,用 FAA 液固定 2 d 并在 75%乙醇中保存。采用铁-苏木精染色。按常规石蜡切片法进行横切和纵切,切片厚度为 8-10 μm。观察檀香细根和扶桑细根的特点以及半寄生吸盘发育的特征。

2 结果

2.1 檀香和寄主植物的扦插或播种试验

经冷藏的檀香种子通过 GA₃ 处理后,陆续开始发芽,整体发芽率可达 80%。将其移到沙盆一个月,幼苗一般能长到 7-8 cm 高,出叶 3-4 片。此时檀香幼苗主根上有根毛的生长。这段时间,虽然没有寄主植物的参与,檀香幼苗生长正常,表明在种子发芽和出苗阶段并不需要任何寄主植物。

所有扦插的寄主植物在沙床上生长一个月均能够存活并长出新叶或芽,并且大部分种类能够长出根,以扶桑和栀子花出根率较高,茉莉花和柠檬次之,而烂头钵和美蕊花不能出根(表 1)。

以 IBA 处理插穗,能有效促进插穗的生根,其中烂头钵和美蕊花生根率分别提高到 40%和 10%。对植物生根、壮根也均有所促进,根系更长,侧根更多,表明 IBA 处理对促进以上植物的生根和壮根均有理想的效果(表 1,图版 I:a)。

玫瑰茄的种子发芽率很高,但是由于种子出苗过程中空气潮湿易发生霉变,大部分幼苗出现烂根现象,因而存活率较低。存活的植株在克服前期弱苗阶段后,后期生长一直旺盛。

2.2 不同植物对檀香幼苗生长的影响

从图 1 可见,无寄主植物参与,檀香植株生长相对较慢,这种情形在植株移栽后 2 个月内并不明

显,而当檀香植株长到 15 cm 左右时,逐渐表现出生长迟缓的状态。7-8 月份以后,无寄主的檀香植株基本没有长高,开始出现叶黄和落叶现象,有明显的营养缺乏和生存力衰退的迹象。在 8-12 月,大部分没有寄主植物的檀香植株逐渐枯黄并死亡。

不同的寄主植物长势有所不同,比檀香长得高的有茉莉花、玫瑰茄、扶桑、烂头钵以及栀子等,长势相当的有柠檬。除了玫瑰茄为一年生植物外,其它为多年生植物。玫瑰茄在 10-11 月份开始落叶并逐渐死亡。

当与寄主植物一同盆栽时,檀香幼苗均比对照高。其中与玫瑰茄、扶桑、烂头钵、栀子、柠檬等植物的配置效果较好,其株型和叶片均能保持正常的状态。半年后,檀香植株的生长高度一般可达 20-30 cm (图 1,表 2)。而茉莉花的效果则一般,对应的檀香植株生长态势不一,有的植株生长良好,有的植株生长较差。

2.3 植株根系和吸器观察

檀香和寄主植物共栽培半年后观察植株的根

表 1 不同寄主植物生根率和存活率

Table 1 Rooting and survival percentage of different host plants

寄主 Host plant	扦插或播种数量 Number of cuttings or seedlings	生根(发芽)率 Rooting or seed germinating (%)		成活率 Survival (%)
		未经 IBA 处理 Treated without IBA	经 IBA 处理 Treated with IBA	
茉莉花 <i>Jasminum sambac</i>	100	40	50	100
柠檬 <i>Citrus limon</i>	20	40	80	100
烂头钵 <i>Phyllanthus reticulatus</i>	20	0	40	100
栀子 <i>Gardenia jasminoides</i>	20	80	90	100
扶桑 <i>Hibiscus rosa-sinensis</i>	20	100	100	100
美蕊花 <i>Calliandra haematocephala</i>	20	0	10	100
玫瑰茄 <i>Hibiscus sabdariffa</i>	100	96	Not tested	19

表 2 不同寄主植物同檀香共栽培半年后的生长情况

Table 2 The growth of host plants together with sandalwood seedlings cultivated for half a year

寄主植物 Host plants	寄主植株高度 Host height (cm)	檀香植株高度 Height of sandal seedlings (cm)	寄主须根生长情况 Fibre root growth of hosts
茉莉花 <i>Jasminum sambac</i>	60.0	23.2	++
柠檬 <i>Citrus limon</i>	22.8	23.7	+++
烂头钵 <i>Phyllanthus reticulatus</i>	64.0	31.8	++++
栀子 <i>Gardenia jasminoides</i>	62.8	25.7	++++
扶桑 <i>Hibiscus rosa-sinensis</i>	52.8	25.6	+++++
玫瑰茄 <i>Hibiscus sabdariffa</i>	79.8	26.4	+++

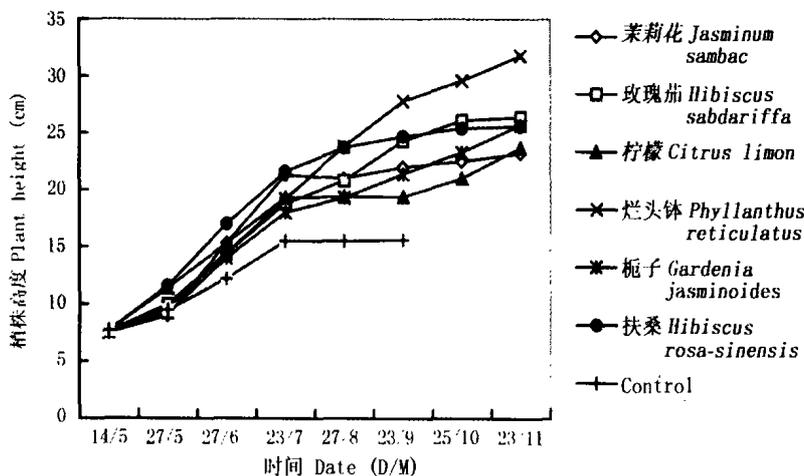


图 1 不同寄主植物对檀香幼苗株高的影响

Fig. 1 Effect of host plants on the growth height of sandalwood seedlings

系生长情况,檀香幼苗根系不发达,只有一条主根和少量的须根,肉眼观察不到根毛。所有的寄主植物的根系均比檀香发达得多,其中扶桑、烂头钵、栀子等植物的根系非常发达(表2,图版I:a);茉莉花植株有2-3条主根,主根上长有短而稀疏的须根。玫瑰茄植株的根系比茉莉花发达,但是由于植株地上部分的叶片枯萎脱落,地下根系也出现萎缩。从表2可以看出,植物根系的生长发育主要受两个因素的影响:一是植株本身的生长发育状况,植株生长越大,一般根系就越发达;二是与植物本身特性有关,半寄生植物檀香根系极不发达,而其它寄主植物的根系则相对发达。

在檀香根和寄主植物根周围,可以观察到膨大的乳白色或黄褐色的吸器,它们将檀香根和寄主植物的根系连接起来。早期发育的吸盘形状象“钳子”(图版I:b),在其伸展过程中,当遇到合适的寄主根时,它就以“钳子”将寄主植物的根钳住,然后和寄主根组织融合。初期发育的吸器膨大成近球型,而此时檀香根和寄主根较细(图版I:c)。檀香根上的吸器通常长在根中间部位上(图版I:b)。

几种寄主植物的根上均发现了吸盘的存在。这种半寄生吸盘只在少数的根上存在。吸盘数量在每株植物上不同,少则几个,多则十几个,吸盘直径最大的可达3-4 mm左右(表3)。吸盘大小和数量在不同寄主间不同,优良的寄主植物根上,吸盘大且多,且结合得紧密。同时还发现很多尚没有建立半寄生关系的吸盘,他们一般发育较小,肉眼通常不容易观察到。

早期发育的吸盘细胞生长旺盛,细胞质浓(图版I:d,e)。当吸盘遇到合适的寄主根时,就会钳住寄主根(图版I:e),通过组织“融合”逐渐结合在一起(图版I:f,g)。一般情况下,吸盘往往寄生在寄主根根毛区(图版I:e),此区根系组织较嫩,吸器容易嵌入,并且不影响寄主根的生长和延伸。当

建立半寄生关系后,吸盘优先发育成近球型,而此时檀香根和寄主根较细,以后逐渐变粗,寄主根上的根毛也逐渐消失(图版I:f,g)。

组织切片观察,可见檀香幼苗根次生木质部发达,其中含有大量导管和薄壁组织(图版I:h),而韧皮组织细胞却不多。幼嫩细根上没有根毛(图版I:i),而同样粗细的扶桑根上却出现大量的根毛(图版I:j)。

3 讨论

我们可以看出,檀香在幼苗早期不需要任何寄主植物仍然可以正常生长。但随着栽培时间的延长,它对寄主植物的依赖性更加明显。没有寄主植物的参与,檀香幼苗生长发育逐渐表现出养分缺乏和生长衰退的特征,表明檀香苗期的生长对寄主植物也是非常必需的^[4]。在我们先前的工作中,我们通常将茉莉花作为常用的寄主植物,但是通过檀香地上部分植株生长高度和地下部分根系生长以及吸器的综合观察和比较试验,有多个植物种类表现出比茉莉花更优越的半寄生寄主特性,如扶桑、烂头钵等。这对于我们筛选更好的檀香寄主是一个良好的开端,也希望今后能够优选出经济价值更高,更适合檀香半寄生的优良寄主植物。

植物的正常生长发育有赖于根系正常的水分和养分吸收和传导,而水分和养分吸收主要由根毛区的根毛完成。我们观察到檀香种子发芽和幼苗生长初期,其细根上有根毛的生长,此时,檀香幼苗并不需要寄主植物就可独立地正常生长。但随后观察到檀香根不发达,并且缺乏根毛,表明檀香根不能有效吸收水分和养分,这正是檀香离开寄主植物不能独立生存的根本原因。当檀香根缺乏根毛时,半寄生吸盘则成为根毛的替代品,形成了檀香半寄生的机制,正是通过吸盘,檀香从寄主根吸收水分和

表3 檀香和寄主植物半寄生吸盘的生长情况

Table 3 The growth of haustoria in sandalwood in relation to host plants

寄主植物 Host plants	大于1 mm的吸盘数 No. of haustoria larger than 1 mm	吸盘大小 Haustorium size (mm)	吸盘附着程度 Adhesiveness of haustoria
茉莉花 <i>Jasminum sambac</i>	8	1-2	强Strong
柠檬 <i>Citrus limon</i>	6	2-2.5	中等Common
烂头钵 <i>Phyllanthus reticulatus</i>	14	1.5-3.0	特强Very strong
栀子 <i>Gardenia jasminoides</i>	11	2-3.0	特强Very strong
扶桑 <i>Hibiscus rosa-sinensis</i>	16	2-3.5	特强Very strong
玫瑰茄 <i>Hibiscus sabdariffa</i>	9	1-2.0	中等Common

养分,以维持自身生长发育的水分和养分所需。

我们的研究结果显示:檀香幼苗根内的次生木质部非常发达,其中导管组织非常丰富,而韧皮部组织并不发达。这表明檀香根系的组织结构有利于水分和无机养分的传导,而有机养分则靠自身光合作用来提供的,充分显示其半寄生植物的特点。目前已有一些檀香(属)根系养分吸收和传导的报道^[16-19],表明檀香在无寄主植物的情形下,短期内能通过自身根系吸收养分而正常生长,而随着檀香植株体内矿物质消耗并引起养分缺乏,必然会影响檀香的持续生长。有关檀香半寄生根系养分吸收与传导的研究尚有待深入进行。

参考文献

- [1] Nasi R, Ehrhart Y. Sandalwood, a perfume of prosperity: Part 2. Plantations [J]. Boil For Trop, 1996, (248):5-16.
- [2] Yu J G (余竟光). Studies on the chemical constituents of Chinese sandalwood oil and preliminary structures of five novel compounds [J]. Acta Pharm Sin(药学学报), 1988, 23(11):868-872.(in Chinese)
- [3] Scartezzini P, Speroni E. Review on some plants of Indian traditional medicine with antioxidant activity [J]. J Ethnopharmacol, 2000, 71(1-2):23-43.
- [4] Li Y L(李应兰). Introduction of sandalwood [A]. In: Acta Botanica Austro Sinica Vol. 1 [C]. Beijing: Science Press, 1983. 113-121.(in Chinese)
- [5] Li Y L(李应兰). Study on the Introduction of Sandalwood [M]. Beijing: Science Press, 2003. 47-110.(in Chinese)
- [6] Li Y L(李应兰), Chen F L(陈福莲). Studies on accelerating germination of sandal seeds [J]. Guihania(广西植物), 1996, 16(3): 278-282.(in Chinese)
- [7] Li Y L(李应兰), Chen F L(陈福莲). Studies on forcing heartwood formation in *Santalum album* [J]. J Trop Subtrop Bot(热带亚热带植物学报), 1994, 2(3):39-45.(in Chinese)
- [8] Mindawati N. Influence of some host plants to the growth of cendana (*Santalum album* L.) seedlings [J]. Bull Penelitian Hutan, 1987, (492):38-46.
- [9] Radomiljac A M, McComb J A. Field establishment of *Santalum album* L: The effect of the time of introduction of a pot host (*Alternanthera nana* R. Br.) [J]. For Ecol Manag, 1998, 111(2-3): 107-118.
- [10] Radomiljac A M. The influence of pot host species, seedling age and supplementary nursery nutrition on *Santalum album* Linn. (Indian sandalwood) plantation establishment within the Ord River Irrigation Area, West Australia [J]. For Ecol Manag, 1998, 102(2-3):193-201.
- [11] Widiarti A. Effect of host plants and potting media on the growth of sandal seedlings in the nursery [J]. Bull Penelitian Hutan, 1989, (507):1-12.
- [12] Barrett D R, Fox J E D. Early growth of *Santalum album* in relation to shade [J]. Aust J Bot, 1994, 42:124-128
- [13] Surata K. Effect of host plants on growth of sandalwood (*Santalum album*) seedling [J]. Santalum, 1992, 9:1-10.
- [14] Suriamihardja S, Surata K, Kharisma A. Effects of variety, urea and host species on seedling growth of sandalwood (*Santalum album*) [J]. Santalum, 1991, 6:1-13.
- [15] Fox J E D, Doronila A I, Barrett D R, et al. *Desmanthus virgatus* (L.) Willd.: An efficient intermediate host for the parasitic species *Santalum album* L. in Timor, Indonesia [J]. J Sustain For, 1996, 3 (4):13-23.
- [16] Barrett D R, Fox J E D. *Santalum album*: Kernel composition, morphological and nutrient characteristics of pre-parasitic seedlings under various nutrient regimes [J]. Ann Bot, 1997, 79: 59-66.
- [17] Radomiljac A M, McComb J A, Pate J S. Gas exchange and water relations of the root hemi-parasite *Santalum album* L. in association with legume and non-legume hosts [J]. Ann Bot, 1999, 83:215-224.
- [18] Radomiljac A M, McComb J A, Pate J S, et al. Xylem transfer of organic solutes in *Santalum album* L. (Indian sandalwood) in association with legume and non-legume hosts [J]. Ann Bot, 1998, 82:675-682.
- [19] Struthers R, Lamont B B, Fox J E D, et al. Mineral nutrition of sandalwood (*Santalum spicatum*) [J]. J Exp Bot, 1986, 37:1274-1284.

图版说明

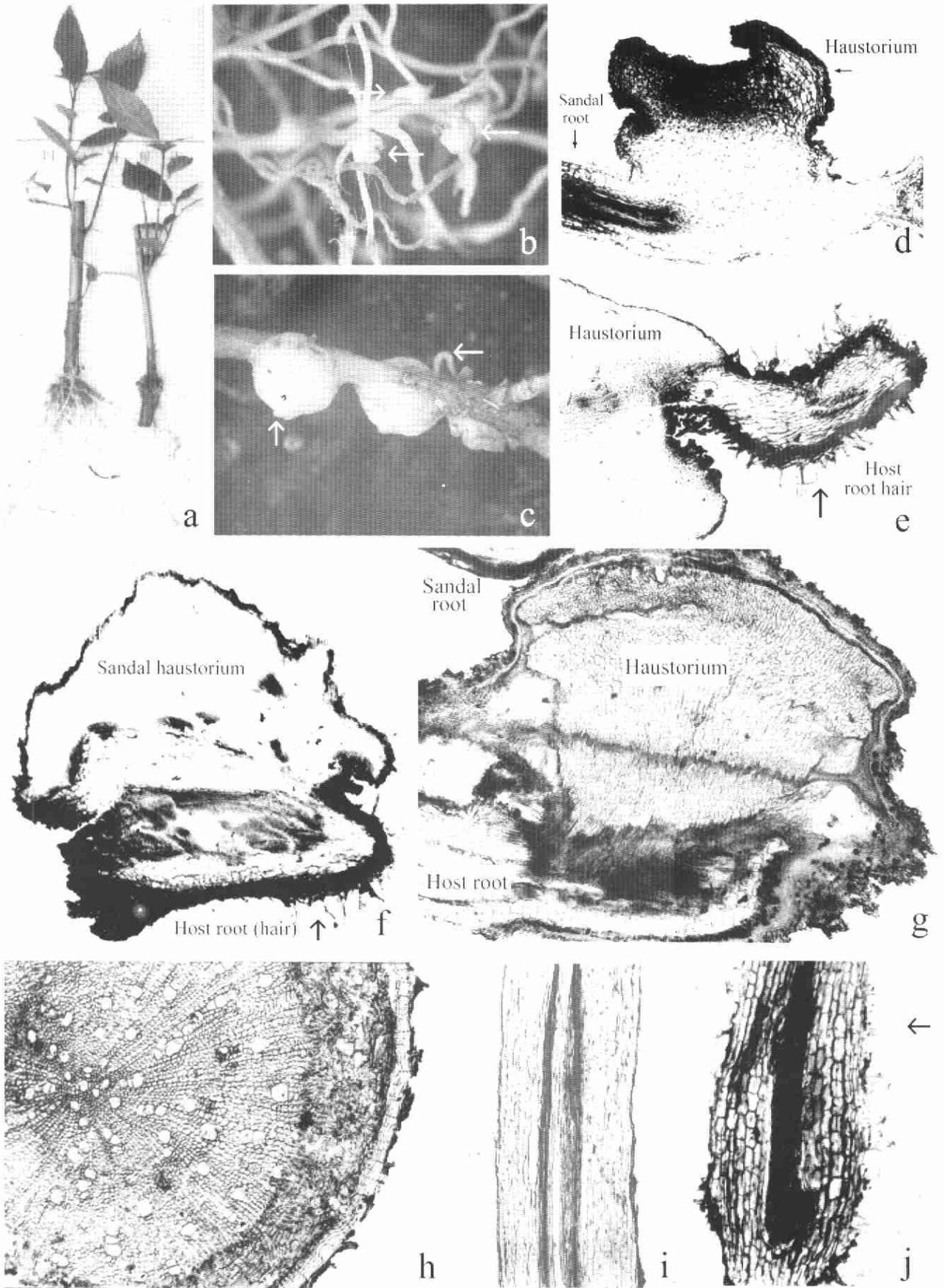
图版 I

- a: 寄主植物扶桑插穗出根(左: IBA 处理, 右: 未用 IBA 处理);
 b: 檀香根上早期发育的吸盘(箭头); ×5
 c: 扶桑根上半寄生吸盘(箭头示檀香根); ×5
 d: 檀香根吸盘纵切面; ×50
 e: 檀香根吸盘寄生的扶桑幼根毛区(箭头示); ×50
 f, g: 吸盘的发育(箭头示寄主根毛); ×50
 h: 檀香幼苗根的横切, 示丰富的导管(箭头)和薄壁组织; ×50
 I: 檀香幼苗根的纵切(无根毛); ×50
 J: 扶桑根的纵切, 示根毛(箭头)。×50

Explanation of plate

Plate I

- a: Rooting of host (*H. rosa-sinensis*) (Left: treated with IBA; Right: treated without IBA);
 b: Earlier development of haustorium (arrows) on sandalwood root; ×5
 c: The haustoria on host *H. rosa-sinensis* (arrows show the roots of sandalwood); ×5
 d: Vertical section of a sandalwood haustorium; ×50
 e: Root hairs (arrow) of host *H. rosa-sinensis* parasited by sandalwood haustorium; ×5
 f, g: Development of haustorium (arrow: host root hairs); ×50
 h: Transverse section of the root of sandalwood seedling, showing the abundant vessels (arrow) and parenchyma tissue; ×50
 I: Vertical section of the root of sandalwood seedling (no root hair was observed); ×50
 J: Vertical section of the root of *H. rosa-sinensis* (showing root hairs). ×50



马国华等:图版 I

MA Guo-hua et al.: Plate I