

檀香与不同豆科植物寄生关系的研究

陈荣^{1,2}, 张新华¹, 马国华^{1*}

(1. 中国科学院华南植物园, 中国科学院植物资源保护与可持续利用重点实验室, 广州 510650; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 为了解檀香(*Santalum album* L.)与不同豆科植物的寄生关系,选取 11 种具有重要经济价值的豆科植物和檀香一起种植,对檀香叶片的光合特征和株高、地径以及寄主植物根系的吸器大小进行了测定。结果表明,檀香的吸器大小、数量在不同寄主之间存在很大差异,不同寄主对檀香的株高、地径也有显著差异。檀香的优良寄主有美洲合欢(*Calliandra haematocephala*)、苏木(*Caesalpinia sappan*)、台湾相思(*Acacia confusa*)、龙牙花(*Erythrina corallodendron*);一般的寄主植物有马占相思(*Acacia mangium*)、降香黄檀(*Dalbergia odorifera*)、黄槐(*Cassia surattensis*);不适宜的寄主植物有凤凰木(*Delonix regia*)、海南红豆(*Ormosia pinnata*)、银合欢(*Leucaena leucocephala*)、洋紫荆(*Bauhinia blakeana*)。同时,檀香的株高、地径及光合特征和吸器数量密切相关。因此,檀香种植时应选择适宜的优良寄主植物。

关键词: 檀香; 半寄生; 豆科植物; 寄主

doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2014.01.009

Studies on Parasitic Relationship between *Santalum album* L. and Leguminous Plants

CHEN Rong^{1,2}, ZHANG Xin-hua¹, MA Guo-hua^{1*}

(1. Key Laboratory of Plant Resources Conservation and Sustainable Utilization, South China Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: In order to understand the parasitic relationship between *Santalum album* L. and leguminous plants, eleven leguminous species were planted with *S. album*. The leaf photosynthetic characters, height and base diameter of *S. album* and its haustoria number and size were studied. The results showed that number and size of haustoria, height and base diameter of *S. album* had significant differences among different hosts. The excellent hosts for *S. album* were *Calliandra haematocephala*, *Caesalpinia sappan*, *Acacia confusa* and *Erythrina corallodendron*, and *Acacia mangium*, *Dalbergia odorifera* and *Cassia surattensis* were just general hosts, while *Delonix regia*, *Ormosia pinnata*, *Leucaena leucocephala* and *Bauhinia blakeana* were unsuitable hosts. Meanwhile, the height and diameter, leaf photosynthesis characters of *S. album* had close relation with number of haustoria parasitized on roots of leguminous plants. So, the plantation of *S. album* should choose appropriate host plant.

Key words: *Santalum album*; Hemi-parasitize; Leguminous plant; Host plant

檀香(*Santalum album* L.)为檀香科(Santalaceae)檀香属的一种常绿半寄生小乔木。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闻名遐迩。檀香油可用于香料工业,是一种

良好的定香剂,是配制高级香水、香精不可缺少的原料。檀香油还具有药用价值,有清凉、收敛、强心作用^[1-4]。由于檀香的特殊用途,檀香木的价格极高。中国利用檀香已有千余年的历史,但并无檀

收稿日期: 2013-03-19 接受日期: 2013-05-23

基金项目: 国家自然科学基金项目(31100498, 31270720 和 30972295)资助

作者简介: 陈荣, 研究生, 主要从事檀香生理和植物组织培养的研究。E-mail: chenrong0123@126.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: magh@scib.ac.cn

香的原生分布,其成品或半成品过去一直从国外进口,有目的地引种檀香进行栽培试验还不到100年。1962年中国科学院华南植物园首次从印度尼西亚引入檀香种子并繁殖成功,檀香在华南植物园已能结籽繁殖并能结香,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^[5-8]。但由于檀香的半寄生特性,发展檀香产业在寄主选择、施肥灌溉等方面仍存在诸多问题。因此,寄主筛选是种植檀香需要解决的首要问题。

目前,关于檀香的半寄生特性、吸器发育以及养分吸收已有一些研究报道^[9-13],对檀香属其他种也进行了类似的研究^[14-17]。檀香的有关研究主要涉及的国家有印度^[18-23]、印度尼西亚^[24-25]、澳大利亚^[9-10,26-33]和中国^[5,34-35],不同地区可以根据当地资源特色筛选檀香合适的寄主植物。由于檀香的生长周期比较长,至少需要种植13年^[36]甚至更长时间,所以在选择寄主植物时,尽可能选择有重要经济价值的寄主植物,这对于檀香产业的可持续发展将具有重要意义。由于豆科植物具有生物固氮功能,如果以豆科植物作为寄主,对今后减少檀香施肥以及改良土壤将起到更好的作用。很多研究报道中都特别筛选豆科植物作为檀香的寄主植物^[5,30,37]。此外,因为檀香是一种半寄生的植物,它本身可以通过叶片进行光合作用以提供一部分能量,因此光合作用也是影响檀香生长的重要指标之一。因此,本文选择了一批有园林、经济价值的豆科植物与檀香一起种植,以期筛选出优良的寄主植物,并对与不同寄主伴生时檀香叶片的净光合速率、气孔导度、胞间二氧化碳浓度和蒸腾速率进行分析,为檀香寄主的选择提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验地点

实验于2011-2012年在中国科学院华南植物园檀香基地进行。该基地地处南亚热带,位于113°21' E, 23°10' N,海洋性季风气候明显,年平均气温为21.9℃,最冷月均温9.2℃,极端最低温度为-0.3℃,年降雨量为1720.1 mm。

1.2 材料

将印度檀香(*Santalum album* L.)种子放入含有500 mg L⁻¹ GA₃及1%多菌灵的萌发促进剂中浸泡

24 h。取出种子均匀撒在温室的沙垅上,表面覆盖2~3 cm的细沙,每2 d浇水1次,30~50 d后种子开始萌发。当萌发芽长到8~10 cm高时,轻轻从沙中取出移植到12 cm × 15 cm的塑料袋中,统一荫棚管理,塑料袋内的泥土含2/3黄泥和1/3泥炭土。当幼苗长到15 cm高时,扦插1株10 cm长的假蒿。一个月后将袋苗全部转入全日照管理,6个月后选取檀香苗高约40 cm的小苗待用。

寄主植物材料均采自位于广州市天河区龙洞的苗木繁育区,包括豆科植物美洲合欢(*Calliandra haematocephala*)、凤凰木(*Delonix regia*)、海南红豆(*Ormosia pinnata*)、马占相思(*Acacia mangium*)、降香黄檀(*Dalbergia odorifera*)、苏木(*Caesalpinia sappan*)、台湾相思(*Acacia confusa*)、龙牙花(*Erythrina corallodendron*)、黄槐(*Cassia surattensis*)、银合欢(*Leucaena leucocephala*)、洋紫荆(*Bauhinia blakeana*)。

1.3 寄生生长

选用规格为口径30 cm × 高30 cm的黑色聚乙烯塑料花盆,每盆装入黄泥:泥炭土=2:1的生长基质。将檀香与以上豆科植物一起种植于花盆中,每盆种1株檀香和1株豆科植物,拔去假蒿。试验共分12个处理,每个处理3株,对照处理为檀香(拔去假蒿)单独种植。所有处理均在室外自然条件下生长,根据土壤干湿情况及时浇水,并每隔3个月每盆施10.0 g复合肥(N:P:K=1:1:1=15%),以满足檀香及寄主对养分的需求。

1.4 檀香生长情况和光合速率的观测

每隔3个月观察檀香和豆科植物的长势情况,用卷尺测量并记录檀香和伴生豆科植物的株高。当檀香和寄主植物一起生长15个月后,测定檀香株高、地径以及伴生植物高度,在室温为25℃~27℃,CO₂浓度为390 μmol mmol⁻¹的室外环境下,用光合作用仪LI6400P,设定光强为1000 μmol m⁻²s⁻¹,测定檀香叶片的净光合速率、气孔导度、胞间CO₂浓度、蒸腾速率等,每个处理测定3片成熟叶片,每片叶重复测量3次。

1.5 檀香吸器的观察和测量

檀香和豆科植物一起生长15个月后,将檀香和寄主根系基质小心清理干净,尽量保持檀香和寄主植物根系的完整。用精度为0.02 mm的游标卡

尺测量吸附于豆科植物根系上的檀香吸器大小,统计吸器数量,并观察檀香吸器与寄主根系结合的紧密程度。

1.6 数据处理

采用 SPSS 18.0 Statistics 统计软件对试验数据进行处理并分析与不同豆科植物伴生檀香的株高、地径、光合速率、吸器数量等的差异显著性及其相关性。计算檀香的绝对生长速率(Absolute growth rate, AGR): $AGR (\text{cm d}^{-1}) = \text{株高增量} / \text{天数}$ 。

2 结果和分析

2.1 不同寄主在不同时期对檀香生长的影响

寄主植物和檀香一起生长 3 个月后,与美洲合欢伴生的檀香株高净增长最大(22.77 cm),其次是凤凰木、龙牙花、苏木、台湾相思、降香黄檀、马占相思,而海南红豆、黄槐、银合欢、洋紫荆(9.96 cm)的最小,还不及单独种植的檀香株高净增长(对照)。美洲合欢伴生下的檀香株高增长显著高于除凤凰木之外的其他伴生豆科植物。且美洲合欢、凤凰木、龙牙花、苏木伴生时的檀香株高净增长显著高于对照($P < 0.05$)。和海南红豆、黄槐、银合欢、洋紫荆一起生长的檀香,其株高的增长不及对照。可见,在寄生的早期,有的植物能够促进檀香的生长,而有的却不能促进檀香的生长,如海南红豆、黄槐、银合欢、洋紫荆。

15 个月后,与美洲合欢伴生的檀香株高增长最大,平均增高了 136.30 cm (为对照的 2 倍多),其次是苏木、台湾相思、龙牙花、马占相思、降香黄檀、黄槐,而凤凰木、海南红豆、银合欢、洋紫荆的最少,还不及对照(57.89 cm)处理。与美洲合欢伴生的檀香株高增长量显著高于与其他豆科植物伴生的(表 1),且与美洲合欢、苏木、台湾相思、龙牙花、马占相思伴生的檀香株高增量显著高于对照($P < 0.05$)。而与海南红豆、银合欢、洋紫荆伴生的檀香株高增长量基本上均低于对照的($P < 0.05$),这几种植物在某种程度上对檀香的生长产生了不利的影响。

檀香在与凤凰木伴生的第 3 个月生长较快,但随着时间的延长,与凤凰木伴生的檀香生长速度明显缓慢,至第 15 个月时,檀香的株高已经低于对照,说明凤凰木对檀香生长起负作用。与黄槐伴生的檀香株高在第 3 个月时略低于对照,第 6 个月开

始高于对照,说明其对檀香的生长有促进作用。因此,仅就檀香株高增长这一指标而言,豆科植物对于檀香寄生的适宜性随生长时间不同而不同,从伴生 15 个月的结果来看,檀香的优良豆科寄主植物有美洲合欢、苏木、台湾相思、龙牙花;一般寄主植物有降香黄檀、黄槐、马占相思;不适宜的寄主植物有凤凰木、海南红豆、银合欢、洋紫荆。

与不同豆科植物一起种植后,檀香的生长速率在不同阶段有很大变化,而且与不同的豆科植物伴生,其变化的趋势不尽相同(表 1)。与美洲合欢(0.253 cm d^{-1})和苏木(0.179 cm d^{-1})伴生的檀香,前 3 个月(2011 年 7 月 - 2012 年 10 月)均保持着较高的生长速率,且随着培养时间的延长,生长速率呈增大的趋势,对檀香的生长非常有利。而与台湾相思伴生的檀香在第 9 至 12 个月(2012 年 4 - 7 月)间的生长最快(0.495 cm d^{-1}),其余时期生长速率不是很理想,檀香的生长速率呈慢-快-慢的变化趋势。而与龙牙花伴生的檀香在第 6 至 9 个月(2012 年 1 月 - 2012 年 4 月)(0.323 cm d^{-1})、第 12 至 15 个月(2012 年 7 - 10 月)(0.342 cm d^{-1})间生长迅速。总体来说,与豆科植物伴生的檀香大部分在第 9 至 12 个月(2012 年 4 - 7 月)的生长较快。

2.2 寄主对檀香光合作用的影响

与美洲合欢伴生的檀香叶片净光合速率最高($7.996 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$),其次为苏木、台湾相思、海南红豆、凤凰木、马占相思、黄槐、银合欢、降香黄檀、龙牙花,洋紫荆的最低($1.438 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$),而对照达 $1.676 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 。与美洲合欢伴生的檀香叶片净光合速率显著高于与其他植物伴生的,且除洋紫荆外与所有豆科植物伴生的檀香叶片净光合速率均显著高于对照($P < 0.05$)。说明与这些豆科植物伴生对檀香的光合作用起促进作用。檀香株高的净增长和净光合速率极显著相关($r^2 = 0.793$),说明作为一种半寄生的植物,檀香株高的增长与其自身的光合作用密切相关。

气孔是调控光合作用与蒸腾作用的重要器官,外界气体从气孔进入叶片为光合作用提供底物 CO_2 。与不同豆科植物伴生 15 个月后,檀香叶片的气孔导度从大到小依次为苏木、海南红豆、马占相思、台湾相思、银合欢、美洲合欢、凤凰木、降香黄檀、洋紫荆、黄槐、龙牙花($0.0098 \mu\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$),均显著低于对照($0.1420 \mu\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$) ($P < 0.05$),

表 1 寄主对檀香净增高(cm)的影响

Table 1 Effect of different host plants on height increase (cm) of *Santalum album*

寄主植物 Host plant	生长时间 Growth time (month)				
	3	6	9	12	15
美洲合欢 <i>Calliandra haematocephala</i>	22.77 ± 1.66a	39.66 ± 1.09a	63.04 ± 3.22a	99.49 ± 4.93a	136.30 ± 3.98a
凤凰木 <i>Delonix regia</i>	20.11 ± 0.24ab	22.51 ± 1.24c	23.55 ± 0.74g	46.98 ± 3.97ef	54.82 ± 4.00f
海南红豆 <i>Ormosia pinnata</i>	10.55 ± 1.79e	16.07 ± 1.24def	31.82 ± 3.41f	42.04 ± 2.89f	53.08 ± 5.87f
马占相思 <i>Acacia mangium</i>	13.91 ± 1.61cde	16.55 ± 1.47def	21.20 ± 1.05g	53.78 ± 3.42de	72.04 ± 4.72d
降香黄檀 <i>Dalbergia odorifera</i>	14.09 ± 1.25cde	21.36 ± 2.05cd	39.05 ± 2.29de	61.05 ± 2.63cd	68.00 ± 4.58de
苏木 <i>Caesalpinia sappan</i>	16.10 ± 0.64bc	28.40 ± 1.00b	50.19 ± 1.48b	85.04 ± 3.96b	115.43 ± 4.82b
台湾相思 <i>Acacia confusa</i>	15.27 ± 0.59cd	28.24 ± 2.65b	42.54 ± 3.06cd	87.06 ± 1.63b	103.27 ± 2.89c
龙牙花 <i>Erythrina corallodendron</i>	17.65 ± 1.50bc	35.87 ± 2.53a	47.32 ± 3.58bc	64.19 ± 3.68c	95.00 ± 3.39c
黄槐 <i>Cassia surattensis</i>	10.33 ± 1.27e	17.92 ± 1.58cde	32.60 ± 1.86ef	49.63 ± 2.75ef	62.50 ± 5.26def
洋紫荆 <i>Bauhinia blakeana</i>	9.96 ± 1.96e	14.05 ± 1.06ef	23.11 ± 1.37g	31.38 ± 1.28g	36.59 ± 1.55g
银合欢 <i>Leucaena leucocephala</i>	10.17 ± 1.42e	12.51 ± 1.70f	21.92 ± 2.00g	31.17 ± 2.13g	37.79 ± 1.78g
对照 Control	11.63 ± 0.81de	16.34 ± 0.86def	26.85 ± 1.08fg	45.61 ± 2.48ef	57.89 ± 0.84ef

同列数据后不同字母表示差异显著($P < 0.05$)。下表同。

Data followed different letters indicate significant difference at 0.05 level. The same is following Tables.

说明与豆科植物伴生后,檀香的气孔导度均明显降低。相关性分析表明,与不同豆科植物伴生 15 个月檀香叶片的净光合速率和气孔导度的相关性不显著($r^2 = 0.192$),气孔张开程度对檀香叶片净光合速率的影响不大,且檀香株高的净增长与檀香叶片的气孔导度的相关性也不显著($r^2 = 0.024$)。

与豆科植物伴生 15 个月后,檀香叶片的胞间 CO_2 浓度从高到低依次为洋紫荆、马占相思、海南红豆、降香黄檀、银合欢、龙牙花、凤凰木、苏木、黄槐、台湾相思、美洲合欢($136.40 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$),均显著低于对照($408.20 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$) ($P < 0.05$)。檀香叶片胞间 CO_2 浓度和檀香叶片净光合速率呈极显著负相关($r^2 = 0.727$),说明叶片胞间 CO_2 浓度越高,光合作用利用的细胞间 CO_2 越少,净光合速率越低,檀香生长缓慢。

15 个月后,与苏木伴生的檀香叶片的蒸腾速率最高($2.61 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$),其次为马占相思、海南红豆、台湾相思、凤凰木、美洲合欢、降香黄檀、银合欢、洋紫荆、黄槐,对照($0.45 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$)和龙牙花($0.29 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$)最低。除龙牙花外,与其它豆科植物伴生后,檀香叶片的蒸腾速率均比对照显著上升($P < 0.05$)。檀香叶片的蒸腾速率和其株高增长的相关性不显著($r^2 = 0.309$),而檀香叶片的净光合速率和蒸腾速率呈正显著相关($r^2 =$

0.667)。

2.3 寄主对檀香地径、吸器的影响

15 个月后,与台湾相思伴生的檀香地径最大(13.07 mm),其次为美洲合欢、苏木、龙牙花、降香黄檀、黄槐,而马占相思、海南红豆、洋紫荆、凤凰木、银合欢(6.34 mm)均低于对照(7.59 mm)。与台湾相思、美洲合欢、苏木、龙牙花、降香黄檀伴生的檀香地径显著大于对照,且与台湾相思伴生的檀香地径显著大于与其他豆科植物伴生的,而与凤凰木和银合欢伴生的檀香地径显著小于对照($P < 0.05$)。从檀香地径来看,这 11 种豆科植物中,檀香的优良寄主有台湾相思、美洲合欢、苏木、龙牙花、降香黄檀;一般寄主为黄槐,而马占相思、海南红豆、洋紫荆、凤凰木和银合欢为不适宜寄主植物。这一结果和从株高增长的分析结果不完全相同。檀香株高净增长和地径呈极显著正相关($r^2 = 0.882$),说明檀香的株高增长和地径在生长过程中关系密切。

与豆科植物伴生 15 个月后,不同豆科植物根系上的檀香吸器的数量和大小均不同(图 1)。吸附于美洲合欢根上的檀香吸器数量(直径 $\geq 0.2 \text{ cm}$)最多,其次为苏木、黄槐、台湾相思、降香黄檀、马占相思、洋紫荆、海南红豆、凤凰木、银合欢、龙牙花。吸器数量与檀香的株高增长量呈极显著正相关

表 2 豆科植物对檀香光合特征的影响

Table 2 Effect of different host plants on photosynthetic characters of *Santalum album*

寄主植物 Host plant	净光合速率 Net photosynthetic rate ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	气孔导度 Stomatal conductance ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	胞间 CO_2 浓度 Intercellular CO_2 concentration ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1}$)	蒸腾速率 Transpiration rate ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)
美洲合欢 <i>Calliandra haematocephala</i>	7.996 ± 0.173a	0.0524 ± 0.0026e	136.40 ± 1.03i	1.29 ± 0.08cd
凤凰木 <i>Delonix regia</i>	3.810 ± 0.141e	0.0511 ± 0.0027ef	281.40 ± 2.20ef	1.39 ± 0.07c
海南红豆 <i>Ormosia pinnata</i>	4.520 ± 0.148d	0.0970 ± 0.0033c	336.00 ± 4.93c	1.70 ± 0.05b
马占相思 <i>Acacia mangium</i>	3.146 ± 0.223f	0.0836 ± 0.0023d	337.40 ± 2.84c	1.80 ± 0.02b
降香黄檀 <i>Dalbergia odorifera</i>	2.556 ± 0.110g	0.0471 ± 0.0012ef	317.40 ± 6.74d	1.17 ± 0.02de
苏木 <i>Caesalpinia sappan</i>	7.196 ± 0.176b	0.1082 ± 0.0059b	270.60 ± 5.88f	2.61 ± 0.10a
台湾相思 <i>Acacia confusa</i>	6.692 ± 0.178c	0.0819 ± 0.0006d	197.20 ± 3.81h	1.69 ± 0.17b
龙牙花 <i>Erythrina corallodendron</i>	2.178 ± 0.094g	0.0098 ± 0.0002h	285.40 ± 13.7ef	0.29 ± 0.06f
黄槐 <i>Cassia surattensis</i>	3.146 ± 0.078f	0.0365 ± 0.0007g	239.60 ± 1.89g	0.97 ± 0.02e
洋紫荆 <i>Bauhinia blakeana</i>	1.438 ± 0.045h	0.0440 ± 0.0008fg	377.40 ± 4.19b	1.04 ± 0.03e
银合欢 <i>Leucaena leucocephala</i>	3.028 ± 0.056f	0.0531 ± 0.0007e	290.20 ± 2.22e	1.15 ± 0.05de
对照 Control	1.676 ± 0.061h	0.142 ± 0.0041a	408.20 ± 4.52a	0.45 ± 0.04f

表 3 与豆科植物伴生 15 个月的檀香吸器数量、大小以及檀香地径

Table 3 Number and size of haustoria and diameter of *Santalum album* seedlings associated with hosts for 15 months

寄主植物 Host plant	吸器数量 Number of haustoria			大吸器直径 Diameter of big haustoria (cm)	地径 Base diameter (mm)
	大 Big (> 0.4 cm)	中 Middle (0.2 ~ 0.4 cm)	小 Small (< 0.2 cm)		
美洲合欢 <i>Calliandra haematocephala</i>	24.67	15.00	0	0.839	11.99 ± 0.54b
凤凰木 <i>Delonix regia</i>	2.00	1.00	2.50	0.568	6.53 ± 0.18gh
海南红豆 <i>Ormosia pinnata</i>	1.67	2.33	5.00	0.566	7.34 ± 0.44efgh
马占相思 <i>Acacia mangium</i>	11.33	4.67	25.00	0.659	7.44 ± 0.27efg
降香黄檀 <i>Dalbergia odorifera</i>	13.67	5.00	0	0.801	9.60 ± 0.44d
苏木 <i>Caesalpinia sappan</i>	16.33	16.67	5.00	0.956	10.67 ± 0.20c
台湾相思 <i>Acacia confusa</i>	10.67	12.67	5.00	0.667	13.07 ± 0.43a
龙牙花 <i>Erythrina corallodendron</i>	0.33	0.67	0	0.357	9.75 ± 0.33cd
黄槐 <i>Cassia surattensis</i>	11.00	17.00	5.00	0.738	8.31 ± 0.09e
洋紫荆 <i>Bauhinia blakeana</i>	1.33	5.00	5.00	0.560	7.13 ± 0.16fgh
银合欢 <i>Leucaena leucocephala</i>	2.00	1.00	0	0.620	6.34 ± 0.07h
对照 Control	-	-	-	-	7.59 ± 0.26ef

($r^2 = 0.740$), 与檀香地径呈显著正相关($r^2 = 0.707$), 较大吸器的数量对于檀香株高的增长和地径的增加均有重要影响, 且对株高的影响尤为显著。而大吸器的平均大小与檀香的株高增长量间的相关性不显著($r^2 = 0.413$), 与檀香地径的相关性也不显著($r^2 = 0.395$), 说明大吸器的大小对于檀香株高和地径生长的影响不是那么密切。

3 讨论

檀香需要依靠寄主植物获得水分和部分矿物质盐, 而豆科植物能够生物固氮, 能获得比其它植物更好的 N 源^[30,38]。檀香以固氮植物 *Sesbania formosa*、*Acacia trachycarpa*、*A. ampliceps* 为寄主时, 檀香的生物量显著高于寄生于赤桉(*Eucalyptus*



图 1 不同豆科寄主植物根系上的檀香吸器和根瘤。白色箭头示吸器；黑色箭头示根瘤。A: 美洲合欢；B: 凤凰木, 吸器结合较为紧密；C: 海南红豆, 吸器结合较为松弛；D: 苏木, 吸器结合较为松弛；E: 黄槐, 吸器结合紧密。F~G: 台湾相思, 吸器结合紧密。标尺 = 3 cm

Fig. 1 Haustoria of *Santalum album* and root nodule of host plants. White arrows show haustoria, and black arrows show root nodules. A: *Calliandra haematocephala*; B: *Delonix regia* attached closely by haustoria; C: *Ormosia pinnata* attached closely by haustoria; D: *Caesalpinia sappan* attached loosely by haustoria; E: *Cassia surattensis* attached closely by haustoria; F-G: *Acacia confusa* attached closely by haustoria. Bars = 3 cm

camaldulensis)或无寄主的檀香, 叶片 N 浓度、叶绿素含量以及光合速率和叶面积也比寄生于赤桉或无寄主的檀香高^[39]。作为一种半寄生植物, 选择合适的寄主植物会直接影响檀香培育各个阶段的成活率和生长状况, 这对于檀香人工栽培至关重要。檀香寄主一般分为早期(主要是苗期)、中期及长期寄主 3 种类型^[28]。本实验选取的檀香幼苗均培养了 6 个月左右, 高约 40 cm, 每隔 3 个月生长状况的

变化程度不同, 因此就檀香苗期而言, 不同豆科植物对檀香寄生的适宜性是相对的。若简单地把某一种植物作为檀香苗期的优良寄主则显得有些粗放。因此, 在生产实践中, 我们可以先种植檀香寄生较快的苗期优良寄主植物, 然后根据檀香与某种寄主植物生长的快慢和这种寄主植物伴生时檀香生长最快的时期来逐步种植优良的中长期寄主植物以保证檀香的持续快速生长。而且檀香生长的

速率也与培养时间和气候有关,本研究中,每年4—7月为适合檀香生长的季节,因此选择在这段时间前种植檀香可获得较快的生长速率。

李应兰^[5]的研究结果表明,优良寄主根上檀香的吸盘数量多,直径大,檀香叶色深绿,株高增长较快。在非寄主植物的根上,檀香吸盘少,而且吸附不牢,呈干瘪状或发育不良,3个月后,檀香植株基本停止高生长,叶片变黄、脱落,逐渐死亡。本研究表明,作为优良寄主的苏木,檀香吸器与根的结合比较松弛,而檀香吸器紧密结合在不适宜寄主植物的凤凰木和洋紫荆的根上。而且,檀香吸器直径大小和株高的增长以及地径均没有相关性,因此,用檀香吸器结合程度和吸器大小来判定一种植物是否是檀香优良寄主的方法还值得商榷,但吸器直径大小可以说明檀香吸器产生的时间。吸器直径大,它所产生的时间较早,与寄主植物结合的比较快,吸器直径小,它跟寄主植物根系的结合就晚。与优良寄主植物伴生的檀香,其寄主植物根上较大吸器的数目较多,这是毋庸置疑的,这也与前人研究的结论^[21]是一致的。在本研究中,培育15个月后,各处理檀香虽均未出现植株死亡的现象,但有些处理檀香生长明显受到抑制。因此,檀香的不适宜寄主植物会明显阻碍甚至毒害檀香生长。

据李应兰^[5]报道,台湾相思、苏木、龙牙花是檀香的优良寄主,降香黄檀是檀香的一般寄主植物,而海南红豆是檀香的不适宜寄主植物。我们的研究表明,檀香与海南红豆一起种植不仅对檀香的生长无促进作用,而且檀香的各项生长指标均不及对照。这与李应兰^[5]的研究结果一致。另外,我们的研究结果还表明,洋紫荆、银合欢和凤凰木同檀香的关系与海南红豆相似,因此建议将洋紫荆、银合欢和凤凰木也列为不适宜寄主。檀香在海南红豆、银合欢、凤凰木、洋紫荆根上也能产生吸器,只是吸器数量较少。檀香吸器的发育和产生是否与寄主植物的诱导有关还是有待于进一步研究。

参考文献

- [1] Nasi R, Ehrhart Y. Sandalwood, a perfume of prosperity: Part 2. Plantations [J]. Bois For Trop, 1996(248): 5–16.
- [2] Scartezzini P, Speroni E. Review on some plants of Indian traditional medicine with antioxidant activity [J]. J Ethnopharmacol, 2000, 71(1/2): 23–43.
- [3] Kuriakose S, Joe H. Qualitative and quantitative analysis in sandalwood oils using near infrared spectroscopy combined with chemometric techniques [J]. Food Chem, 2012, 135(1): 213–218.
- [4] Paulpandi M, Kannan S, Thangam R, et al. *In vitro* anti-viral effect of β -santalol against influenza viral replication [J]. Phytomedicine, 2012, 19(3/4): 231–235.
- [5] Li Y L. Study on the Introduction of Sandalwood [M]. Beijing: Science Press, 2003: 146–148.
李应兰. 檀香引种研究 [M]. 北京: 科学出版社, 2003: 146–148.
- [6] Ma G H, Bunn E, Zhang J F, et al. Evidence of dichogamy in *Santalum album* L. [J]. J Intergr Plant Biol, 2006, 48(3): 300–306.
- [7] Liu X J, Xu D P, Yang Z J, et al. Preliminary analysis of growth and oil composition from a 6-year-old sandal (*Santalum album* L.) plantation in Gaoyao, Guangdong, South China [J]. Sandalwood Res Newslet, 2011(26): 1–5.
- [8] Zhang X H, Teixeira da Silva J A, Jia Y X, et al. Chemical composition of volatile oils from the pericarps of Indian sandalwood (*Santalum album* L.) by different extraction methods [J]. Nat Prod Commun, 2012, 7(1): 93–96.
- [9] 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, 1987, 79(1): 59–66.
- [10] Barrett D R, Fox J E D. Early growth of *Santalum album* in relation to shade [J]. Aust J Bot, 1994, 42(1): 83–93.
- [11] Tennakoon K U, Cameron D D. The anatomy of *Santalum album* (Sandalwood) haustoria [J]. Can J Bot, 2006, 84(10): 1608–1616.
- [12] Zhang X H, Teixeira da Silva J A, Duan J, et al. Endogenous hormone levels and anatomical characters of haustoria in *Santalum album* L. seedlings before and after attachment to the host [J]. J Plant Physiol, 2012, 169(9): 859–866.
- [13] Yang X Y, Zhang X H, Jaime A T, et al. Ontogenesis of the collapsed layer during haustorium development in the root hemiparasite *Santalum album* L. [J/OL]. Plant Biol, 2013. [2013–04–23]. <http://yale.pubget.com/paper/23590414>. doi: 10.1111/plb.12026.
- [14] Struthers R, Lamont B B, Fox J E D, et al. Mineral nutrition of sandalwood (*Santalum spicatum*) [J]. J Exp Bot, 1986, 37(9): 1274–1284.
- [15] Tennakoon K U, Pate J S, Stewart G R. Haustorium-related uptake and metabolism of host xylem solutes by the root hemiparasitic shrub *Santalum acuminatum* (R. Br.) A. DC. (Santalaceae) [J]. Ann Bot, 1997, 80(3): 257–264.
- [16] Woodall G S, Robinson C J. Direct seeding Acacias of different form and function as hosts for sandalwood (*Santalum spicatum*) [J]. Conserv Sci W Aust, 2002, 4(3): 130–134.
- [17] Woodall G S, Robinson C J. Same day plantation establishment of the root hemiparasite sandalwood [*Santalum spicatum* (R. Br.) A. DC.: Santalaceae] and hosts [J]. J Royal Soc W Aust, 2002, 85(1): 37–42.

- [18] Rama Rao M. Host plants of the sandal tree [J]. *Ind For Rec*, 1911, 2(4): 159–207.
- [19] Sreenivasa Rao Y V. Contributions to the physiology of sandal (*Santalum album* L.): Part II. Influence of host on the nitrogen metabolism of sandal [J]. *J Ind Inst Sci*, 1933, 16(Part A): 167–184.
- [20] Srimathi R A, Babu D R, Sreenivasaya M. Influence of host plants of the amino-acid make up of *Santalum album* L. [J]. *Curr Sci*, 1961, 30(11): 417.
- [21] Ananthapadmanabha H S, Nagaveni H C, Rai S N. Influence of host plants on growth of sandal [J]. *Myforest*, 1988, 24(2): 154–160.
- [22] Ananthapadmanabha H S, Rangaswamy C R, Sharma C R, et al. Host requirement of sandal (*Santalum album* L.) [J]. *Ind For*, 1984, 110(3): 264–268.
- [23] Nagaveni H C, Vijayalakshmi G. Growth performance of sandal (*Santalum album* L.) with different host species [J]. *Sandalwood Res Newslet*, 2003(18): 1–8.
- [24] Karminasih E. A short description about cendana (*Santalum album* L.) conservation in West Timor (Kupang) [J]. *J Manajemen Hutan Tropika*, 1997, 3(2): 57–64.
- [25] Kountul S A. Sandalwood *Santalum album* L. with different shade regimes and rates of K fertilizer in Timor Island [J]. *J Informasi Pertanian Lahan Kering*, 1999(5): 1–7.
- [26] Fox J E D, Doronila A I. Selection of primary host (pot stage) for *Santalum album* [R]. Perth, Western Australia: Mulga Research Centre., 1993: 1–46.
- [27] 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.
- [28] Radomiljac A M, McComb J A, Shea S R. 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.
- [29] Radomiljac A M. The influence of pot host species, seedling age and supplementary nursery nutrition on *Santalum album* L. (Indian sandalwood) plantation establishment within the Ord River Irrigation Area, western Australia [J]. *For Ecol Manag*, 1997, 102(2/3): 193–201.
- [30] 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(5): 675–682.
- [31] Radomiljac A M, McComb J A, McGrath J F. Intermediate host influences on the root hemi-parasite *Santalum album* L. biomass partitioning [J]. *For Ecol Manag*, 1998, 113(2/3): 143–153.
- [32] Loveys B R, Tyerman S D, Loveys B R. Effect of different host plants on the growth of the root hemiparasite *Santalum acuminatum* (quandong) [J]. *Aust J Exp Agri*, 2002, 42(1): 97–102.
- [33] Barbour L. Analysis of Plant-host Relationships in Tropical Sandalwood (*Santalum album*) [M]. Barton: RIRDC Publication, 2008: 1–138.
- [34] Ma G H, He Y M, Zhang J F, et al. Study on semi-parasitism of sandalwood seedlings [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2005, 13(3): 233–238.
马国华, 何跃敏, 张静峰, 等. 檀香幼苗半寄生性初步研究 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2005, 13(3): 233–238
- [35] Mei Q W, Zhang X H, Ma G H. Influence of rhizospheric pH value of host on growth of Indian sandalwood and preference to host [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2011, 19(16): 565–570.
- [36] TFS Corporation Ltd (TFS). TFS Sandalwood Project: Indian Sandalwood [M/OL]. Nedlands: TFS Properties Ltd., 2012. <http://www.tfsltd.com.au/tfs-2012-tfs-sandalwood-project-2012>
- [37] Luong T M, Lion T, Fox J E D, et al. Aspects of early growth and host relationships in the hemi-parasitic *Santalum album*: *Alternanthera* taxa as primary hosts and growth in response to foliar feeding [J]. *Int J Ecol Environ Sci*, 2008, 34(1): 7–17.
- [38] Tennakoon K U, Pate J S, Arthur D. Ecological aspects of the woody root hemiparasite *Santalum acuminatum* (R. Br) A. DC. and its common hosts in southwestern Australia [J]. *Ann Bot*, 1997, 80(3): 254–256.
- [39] 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(3): 215–224.