UPPSALA
UNIVERSITET

Parasitiska växter, en inblick i familjen Orobanchaceae

Therese Jonsson

Independent Project in Biology
Självständigt arbete i biologi, 15 hp, vårterminen 2014
Institutionen för biologisk grundutbildning, Uppsala universitet

Sammanfattning

Parasitism är en väldigt framgångsrik livshistoriestrategi som ca 4500 parasitiska växtarter har evolverat fram. I angiospermers evolution har parasitism uppkommit minst 11 gånger och har därmed genererat de olika strategier som dessa växter utnyttjar. Växtfamiljen Orobanchaceae innefattar arter som parasiterar på andra växters rötter med hjälp av ett organ som kallas för haustorium. De får vatten och näring genom att tränga in i andra växters xylem eller floem och sammankoppla dessa med sitt eget xylem. Olika parasitiska växtarter inom familjen har evolverat egenskapen att utveckla haustorier till en eller flera värdväxter, då ofta olika arter vilket gör att de kan få tillgång till fler näringsämnen. Parasitiska växter har en stor påverkan på de växtsamhällen som de lever i. De kan nämligen påverka strukturen på växtsamhället då olika livshistoriestrategier gynnas på olika sätt av parasitiska växters näringsrika förna. Parasitiska växter kan parasitera på dominerande arter vilket gör att det lämnas plats åt andra arter vilket i längden kommer att öka biodiversiteten. *Striga* och *Orobanche* är två släkten inom Orobanchaceae som har en stor påverkan på oss människor. Dessa två släkten innefattar nämligen arter som parasiterar på grödor som människor odlar för mat. Arter inom de båda släktena orsakar årligen enorma skördeförluster. Flera studier undersöker möjligheten att växtförädla fram grödor som är resistenta mot parasitism. Resistenta grödor kan i framtiden vara lösningen på det stora problem som många fattiga bönder har med skördar som går till spillo på grund av parasitiska växter.

Inledning

Världens största blomma *Rafflesia arnoldii* upptäcktes för över 180 år sedan i regnskogen på Sumatra. Blomman uppmättes till nästan en meter i diameter och saknade blad, stam, klorofyll och luktade ruttet kött. Det man hade hittat var en enorm blomma som tillhör en parasiterande växt som ingår i klassificeringen helparasit då den saknar klorofyll och är helt beroende av en värdväxt (Davies 2008) Även om en växt helt saknar klorofyll behöver det inte betyda att det är en parasit. Det gäller till exempel vissa arter inom Orchidaceae som saknar klorofyll men som samarbetar med svampar för att få näring. Samarbetet kallas för mykoheterotrofi (Heide-Jørgensen 2008). Det finns olika strategier att parasitera som växt och dessa har uppkommit upprepade gånger under angiospermers evolution (Barkman *et al.* 2007).

Familjen Orobanchaceae, snyltrotsväxter är en växtfamilj tillhörande tvåhjärtbladiga blomväxter i ordningen Lamiales (plisterordningen) (https://www.dyntaxa.se/Taxon/Info/2002829?changeRoot=True). Antalet arter är ca 2100 som är fördelade på knappt 100 släkten (Nationalencyklopedin 2014). Karaktäristiskt för familjen är att den innehåller både hel- och halvparasitiska örter som får vatten och näring genom att parasitera på en annan växts rötter, en så kallad värdväxt. Växterna använder sig av ett unikt absorptionsorgan kallat haustorium för att ta det de behöver från sin värdväxt (Heide-Jørgensen & Kuijt 1995, Dörr 1997). Aktiveringen av dessa haustorier sker genom att parasiten känner igen vissa substanser, så kallade haustorieinducerande substanser, som potentiella värdväxters rötter sänder ut (Baird & Riopel 1984, Tomilov *et al.*2004, Cardoso *et al.* 2011). Olika arter inom familjen parasiterar hellre på vissa växter än andra (Gibson & Watkinson 1989, Marvier 1998) och det verkar bero på att olika arter har specialiserat sig på att känna igen vissa substanser som inducerar haustoriumutvecklingen (Jamison & Yoder 2001). Det har också visat sig att om en parasiterande växt kan bilda haustorier till många olika arter av värdväxter får de en ökad produktion av blommor jämfört med växter som parasiterar på endast en värd (Marvier 1998).

Flera arter inom familjen Orobanchaceae parasiterar på växter som vi använder i jordbruket. Släktet *Striga* innefattar flera av dessa arter och har drabbat ca 300 miljoner människor och 50 miljoner hektar odlad mark i Afrika (Ejeta & Gressel 2007). Eftersom *Striga* är ett stort problem som drabbar många människor försöker man ta fram olika metoder för att räkna ut hur mycket av skörden som kommer att gå till spillo och därmed förutse om det lönar sig att odla eller ej (Bernhard *et al.*1998). Det man även försöker få fram är växter som är resistenta mot parasitism och då krävs det en förståelse för värd-parasitinteraktionen i alla olika livsstadier (Scholes & Press 2008). Parasitiska växter ställer inte bara till problem utan har även visat sig öka den biologiska mångfalden i betesmarker (Joshi *et al.*2000). Man kan nämligen reglera spridningen av dominerande gräsarter genom att använda sig av parasitiska växter. Denna reglering är intressant då man vill kunna få ner det dominanta gräsets tillväxt för att öka diversiteten (Davies *et al.*1997).

Det övergripande syftet med den här uppsatsen är att få större förståelse av hur och varför flera autotrofa organismer har valt att utveckla heterotrofa drag, och i vissa fall gått så långt att bli helt heterotrofa och därmed beroende av en annan organism för sin existens. För att få en uppfattning om detta följer en inblick i växtfamiljen Orobanchaceae där följande frågor behandlas:
Hur och varför har parasitism uppkommit och evolverat i Orobanchaceae?
Hur ser haustoriernas morfologi ut?
Vad driver värdselektionen och specialiseringen av att leva på en viss värd hos parasiten?
Har parasitiska växter någon positiv effekt på ekosystem?
Vilka problem skapar dessa växter för oss människor?

Växtparasiters olika strategier

Parasitism är en av de mest framgångsrika strategierna för en levande organism och dessa strategier har evolverat fram oberoende av varandra ett flertal gånger (Poulin & Morand 2000). Att vara parasit innebär att man utnyttjar resurser från en annan organism som påverkas negativt. Man uppskattar att det finns ca 4500 parasitiska växtarter (Heide-Jørgensen 2013). Det är 1% av alla idag kända angiospermer. Konkurrensen om vatten är en av de mest drivande krafterna i landväxternas evolution. En vattenlevande växt skulle inte dra någon nytta av att parasitera på en annan växt för att få dess vatten men däremot så har landlevande parasitiska växter en stor fördel. Att ha förmågan att ta resurser från en annan växt betyder att man blir konkurrenskraftig. Förmågan att kunna parasitera har därmed gjort att parasiterande växter finns i nästan alla ekosystem från de nordligaste delarna till de torraste öknarna (Heide-Jørgensen 2013).

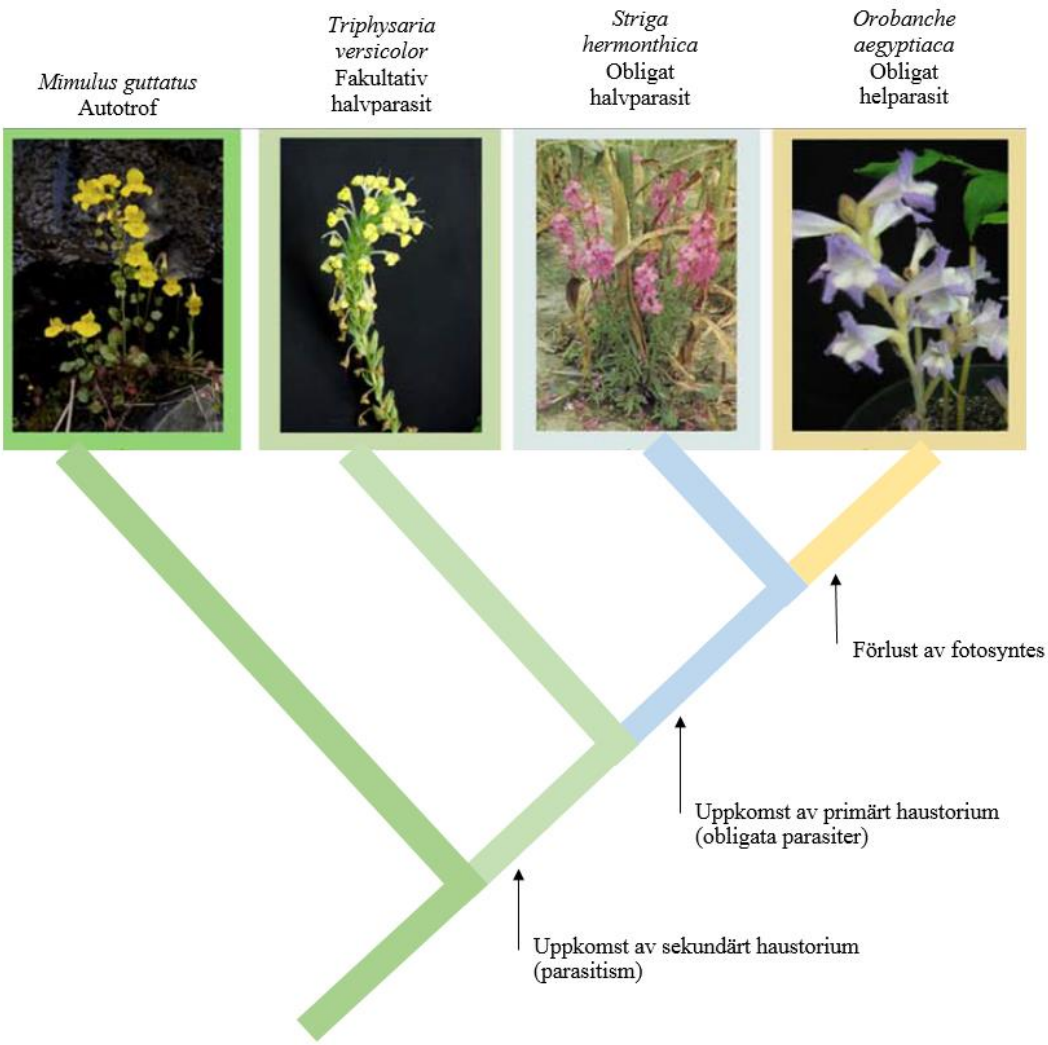
Det har evolverat fram olika strategier att som växt parasitera på en annan växt. En del parasiterande växter lever större delen inuti sin värd som den tar all sin näring ifrån och kallas för endoparasiter. Ektoparasiter lever istället utanpå sin värdväxt och använder sig av haustorier för att ta upp näring. Parasitiska växter som använder sig av haustorium kan antingen vara stam- eller rotparasiter och de kategoriseras efter deras förmåga att parasitera på en värdväxts stam eller rötter (Hibberd & Jeschke 2001). Haustorium kallas det unika fysiska kontaktorgan som bildas mellan en parasit och dess värd (Irving & Cameron 2009). Med detta organ kan en växt fästa sig vid en annan växt och sedan penetrera xylemet eller floemet för att komma åt vatten och näring (Hibberd & Jeschke 2001). Man brukar dela in parasitiska växter i två grupper, fakultativa och obligata. De fakultativa parasiterna kan fullfölja sin livscykel utan en värdväxt med de negativa effekterna av reducerad fekunditet och tillväxt. Obligata parasiter är däremot beroende av en värdväxt för att kunna fullfölja sin livscykel (Irving &

Cameron 2009). En vidare indelning av parasitiska växter kan göras utifrån deras förmåga att kunna fotosyntetisera eller ej. De parasiter som fortfarande har klorofyll och därmed kan fotosyntetisera kallas för halvparasiter. Dessa växter behöver nödvändigtvis inte kunna försörja sig själva via fotosyntesen. Så kallade helparasiter är parasiterande växter som saknar förmågan att fotosyntetisera och som ofta tar den största delen av näringen och vatten från sin värd (Heide-Jørgensen 2013). Eftersom att växtfamiljen Orobanchaceae innefattar ickeparasiter, fakultativa halvparasiter, obligata halvparasiter och obligata helparasiter är det av intresse att studera just denna familj.

Orobanchaceaes fylogeni

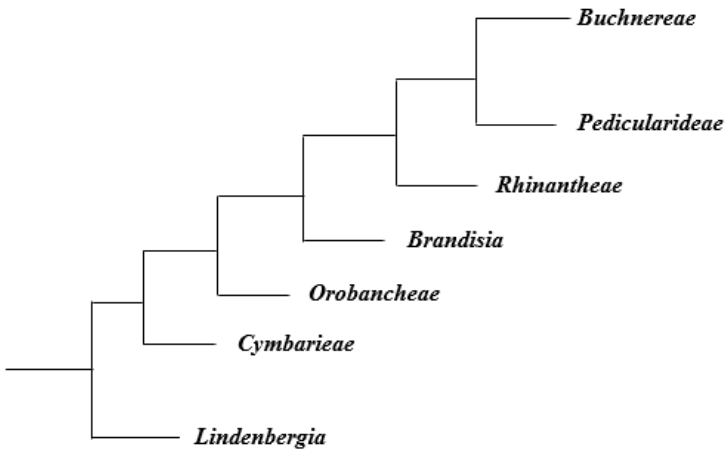
Endast familjen Orobanchaceae innefattar icke parasiterande växter och alla kategorier av parasiterande växter (Figur 1). Bland de andra kända släktlinjerna med parasiterande växter finns det tre släkten som bara innehåller halvparasiter och åtta som endast är helparasiter. Därmed ges en möjlighet att använda Orobanchaceae för att undersöka utdöda arter och ge en bild av det evolutionära ursprunget och utvecklingen av växter som evolverat fram heterotrofa förmågor (Westwood *et al.* 2010). I angiospermers evolution har parasitism uppstått (McNeal *et al.* 2013) och evolverat fram oberoende minst 11 gånger (Barkman *et al*. 2007). Parasiterande växter kan kategoriseras med avseende på hur beroende de är av en värdväxts närvaro. *Triphysaria* är ett släkte i Orobanchaceae som beskrivs som en vanlig vårblomma och som hittas längs med den nordamerikanska västkusten. Dessa växter är fakultativa halvparasiter (Figur 1) och är därmed inte beroende av en värdväxt. *Striga* är ett släkte innehållande obligata halvparasiter (Figur 1) och dessa växter behöver ha närvaro av en värdväxt för att kunna gro och efter det kan de klara sig själva. Ett släkte som har evolverat fram en relation med sina värdväxter som gör att de är helt beroende av dessa för sin överlevnad är *Orobanche* (Figur 1) (Westwood *et al.* 2010).

Det finns lite olika teorier kring vad som kom först och vad som har varit mest avgörande i parasitiska växters evolution. Irving och Cameron (2009) lägger fram en hypotes som kretsar runt produktionen av rothår som sedan har varit avgörande i bildandet av haustorier. Angiospermer utvecklar rothår som har direkt kontakt med jorden och genom dessa kan växterna ta upp näring (Irving & Cameron 2009). Växter utsöndrar olika substanser såsom aminosyror och lösliga kolhydrater i marken och det är vanligt att växter utvecklar rothår som en respons på dessa näringsrika substanser (Hodge *et al* 1999). Det kan alltså ha uppstått växter som sedan har utvecklat en större mäng av rothår som omslutit en annans växts rötter. Detta har då gett en fördel gentemot de växter som inte har utvecklat en respons till dessa substanser eller de växter som inte bildar lika många rothår. Tillslut kan det ha utvecklats växter som hade möjligheten att skada värdväxtens rötter och då erhålla tillgång till de näringsrika substanserna. Detta kan sedan ha resulterat i växter som hade möjlighet att penetrera och invadera en annan växt rötter. Parasitiska växter har evolverat och fysiologiska bevis tyder på att de första parasiterna var halvparasiter (Figur 1) (Irving & Cameron 2009).



Figur 1. Det evolutionära förhållandet mellan parasitiska växter inom Orobanchaceae. Det första steget mot parasitism är att utveckla sekundärt haustorium. Obligata parasiter har även ett primärt haustorium. När en parasiterande växt förlorar förmågan att fotosyntetisera blir den en helparasit. Bearbetad efter Westwood *et al.* (2010).

Bennett och Mathews (2006) utförde en studie där man ville reda ut släktskapet inom Orobanchaceae. De fick resultat som inte kunde utesluta att släktet *Lindenbergia* utgör ett ursprungligt släkte inom Orobanchaceae. *Lindenbergia* är ett släkte bestående av 12 icke parasiterande arter som betraktas som systergrupp till de resterande släktena inom Orobanchaceae (Bennett & Mathews 2006). Detta har även bekräftats i andra studier genomförda över fylogenin inom växtfamiljen (Wolfe *et al.* 2005, Těšitel *et al.* 2010, McNeal *et al*. 2013). McNeal *et al.* (2013) genomförde en fylogenetisk studie där man studerade ett antal loci för att reda ut släktskapet och ursprunget till helparasitism inom Orobanchaceae. Med hjälp av genetisk information kunde man ta fram ett fylogenetiskt träd som visar ursprunget av parasitism inom Orobanchaceae med släktet *Lindenbergia* som systergrupp till släktet *Cymbarieae* (Figur 2). Trädet förgrenar sig vidare i släktena *Orobancheae*, *Brandisia*, *Rhinantheae*, *Pedicularideae* och *Buchnereae* (Figur 2) (McNeal *et al*. 2013).



Figur 2. Fylogenetiskt träd över släkten inom familjen Orobanchaceae. Bearbetad efter McNeal *et al.* (2013).

Resultaten i studien av McNeal *et al.* (2013) visade även att helparasitism har utvecklats tre gånger ifrån halvparasitism, vilket innebär att tre släkten med helparasiter har evolverat fram oberoende av varandra ifrån halvparasitiska släktingar. Det släkte som utvecklade helparasitism först är *Orobanche* (ca 180 arter). Därefter skedde ännu en splittring senare i Orobanchaceaes evolution där släktet *Hyobanche* (ca 70 arter) evolverade fram helparasitism. Det tredje släktet med helparasiter är *Lathraea* (ca 7 arter) (McNeal *et al*. 2013).

Första steget mot parasitism, utvecklingen av haustorium

Haustorium är ett absorptionsorgan som parasitiska växter använder sig av för att ta näring ifrån en värdväxt. Parasitiska rotväxter använder sig av haustorier för att penetrera värdväxtrotens xylem eller floem och ta upp näring och vatten (Heide-Jørgensen & Kuijt 1995, Dörr 1997, Hibberd & Jeschke 2001). Haustorierna har delats in i primära (terminal) och sekundära (lateral) utifrån när de utvecklas i parasiten (Weber 1987). Det primära haustoriumet är väldigt viktigt när de obligata växtparasiterna är en grodd. Det har visat sig att dessa parasiter behöver ha närvaro av en värdväxt för att aktivera groningen (Matusova *et al.*2005). Direkt efter groningen tas all näring ifrån frövitan och om inte en helparasit kopplar ihop sig med en värd innan denna näring är slut så dör den. Det sekundära haustoriumet utvecklas senare och är i vissa arter livsavgörande (Heide-Jørgensen 2008). Eftersom att de primära och sekundära haustorierna har visat sig vara en viktig del i utvecklingen av parasitism i Orobanchaceae är det av intresse att närmare studera deras uppbyggnad och funktion.

Primärt haustorium

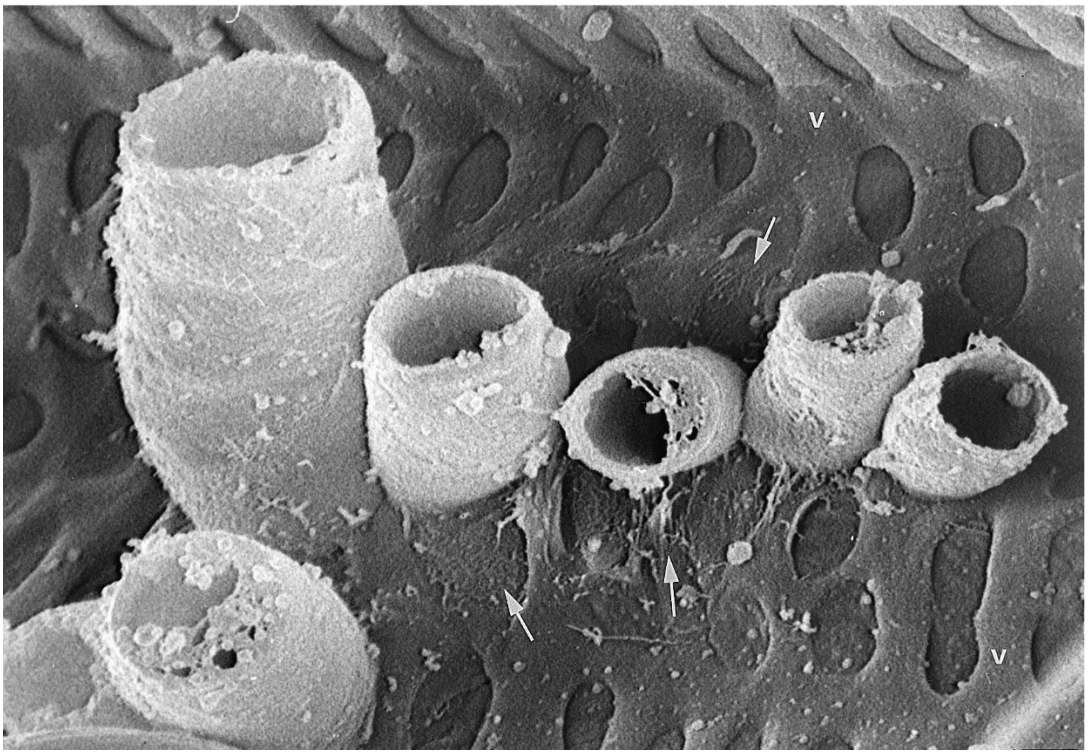
Dörr (1997) gjorde en detaljerad analys av de näringsabsorberande cellerna i det primära haustoriumet hos *Striga asiatica* och *Stiga hermonthica*, båda obligata halvparasiter tillhörande familjen Orobanchaceae. Först lät man frön från de båda parasitiska växterna gro i en miljö med antingen majs (*Zea mays*) eller durra (*Sorhum bicolor*). Fem dagar efter försökets början dök den första grodden av *Striga* upp och efter ytterligare 14 dagar så valdes individer ut till olika analysmetoder. Det var två olika typer av elektronmikroskop som användes för att studera haustoriernas utveckling i värdväxterna, transmissionselektronmikroskop (TEM) och svepelektronmikroskop (SEM).

Utifrån de fotografier som togs med de båda elektronmikroskopen kunde vissa slutsatser dras om de primära haustoriernas uppbyggnad i *Striga*. Det som först studerades var utvecklingen av haustorium i *S. hermonthica* när värden var majs. Där parasiten hade tagit sig in i sin värd var det en svullnad och vid infärgning kunde man se att denna svullnad bestod av hyalin vävnad (Tabell 1) (Dörr 1997). Svullnaden visade sig omgiva det mest centralt belägna xylemelementen bestående av trakéer. Flera tvärsnitt av *S. hermonthica* påvisade att haustoriumet saknade floem. De delar av haustoriumet som penetrerar värden visade sig växa in i värdväxtens cortex (Tabell 1) longitudinellt alternativt tryckte det undan cortexcellerna i sidled (Dörr 1997).

Tabell 1. Definitionen av olika typer av vävnader och strukturer som går att finna i en växt (Björn *et al*. 2005).

Vävnad/ struktur	Definition
Casparys strimma	En inlagring av korkämne i endodermis som hindrar att vatten och joner rör sig mellan rotens yttre delar och ledningsvävnaden
Cortex	Grundvävnad som finns utanför ledningsvävnaden
Endodermis	Innersta lagret av cortex som omger stelen
Epidermala celler	Yttersta cellagret på yngre växtdelar
Hyalin	Genomskinlig vävnad som vid infärgning färgas rosa
Meristem	Celldelningszon
Parenkrymceller	Celler som har hand om fotosyntes, kemiska synteser och lagring
Protoplast	Cellinnehållet innanför cellväggen

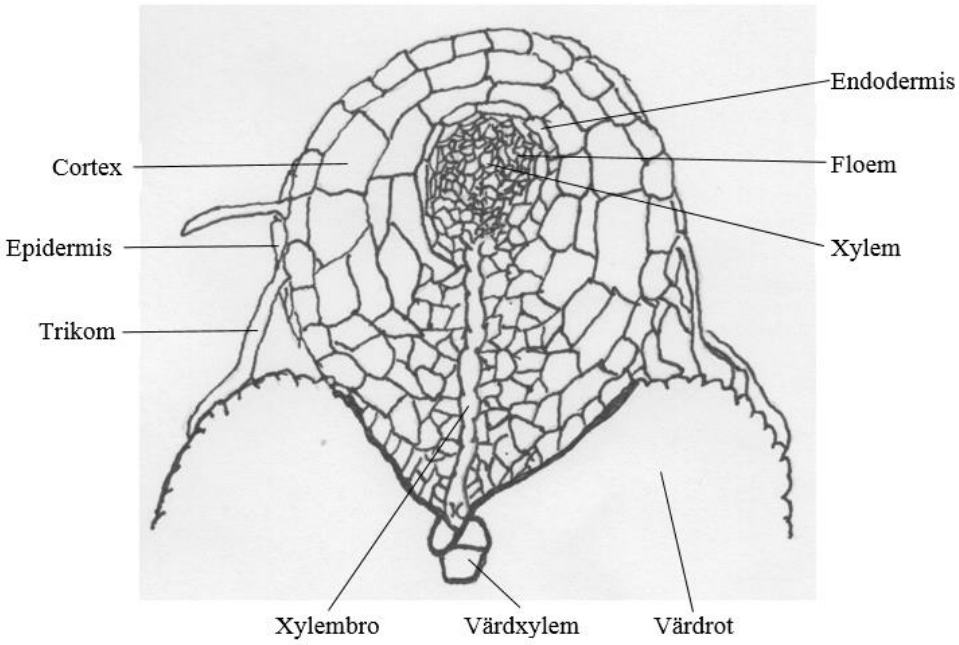
När väl de parasiterande cellerna har nått fram till den centrala cylindern i värdväxtens rot penetrerar dessa in i den vaskulära vävnaden. Parasitcellerna invaderar hålrummen i klungor och växer sedan längs med, eller mellan cellerna i den centrala cylindern. När de väl har åstadkommit detta har de fri tillgång till de vattenledande elementen hos sin värd. Den invaderande delen av cellerna kallas för ”osculum” (Figur 3) som betyder liten mun på latin. De haustorieceller som dessa osculum utvecklas ifrån förlorar sin protoplast (Tabell 1) vid fortsatt differentiering till vattenabsorberande system. När cytoplasman bryts ner svullnar toppen på osculum upp, detta är början till utvecklingen av en rad hål i toppen. Dessa små hål följs sedan av en nedbrytning av hela toppen som resulterar i ett bestående öppet vattenabsorberande system mellan de båda växterna (Figur 3). Resultaten från att samma parasit (*S. hermonthica*) parasiterade på durra visade att haustoriumet utvecklades på samma sätt i denna värdväxt. Interaktionen mellan *S. asiatica* och värdväxt visade sig vara snarlik den i *S. hermonthica* (Dörr 1997).



Figur 3. Osculum som penetrerat cellerna i xylemet hos sin värdväxt och som sedan har differentierat till öppna vattenabsorberande organ. Osculumen tillhör arten *Striga hermonthica* och värdväxten är majs (*Zea mays*). Från Dörr (1997) med tillstånd från upphovsrättsinnehavaren.

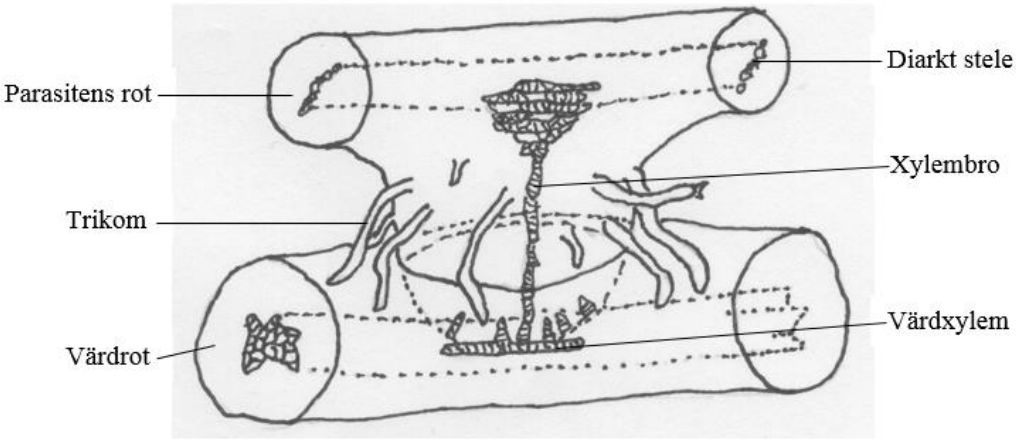
Sekundärt haustorium

Även de sekundära haustorierna är väldigt viktiga för en växtparasits livsduglighet. Det sekundära haustoriumet utvecklas senare i både obligata och fakultativa rotparasitiska växter och är nödvändigt för att växten ska kunna ta upp näring ifrån en värdväxt (Heide-Jørgensen 2008). I en studie gjord av Heide-Jørgensen och Kuijt (1995) undersöktes det hur det sekundära haustoriumet och hur strukturen på den så kallade ”xylembron” utvecklas i *Triphysaria* (Heide-Jørgensen & Kuijt 1995). En xylembro inkluderar alla xylemfibrer som sammankopplar värdens xylem med parasitens xylem (Figur 4, 5). Grästuvor som möjligen innehöll värdväxter och parasitiska växter av arterna *Triphysaria pusilla*, *T. versicolor* och *Orthocarpus pusillus* samlades in. Sedan användes transmissionselektronmikroskop (TEM), svepelektronmikroskop (SEM) och ljusmikroskop (LM) för att identifiera ca 50 sekundära haustorier som befann sig i olika utvecklingsstadier. Med hjälp av ett Carl Zeiss stereomikroskop och ett Leitz Ortholux ljusmikroskop så analyserades 216 haustorier för att undersöka om de innehöll en xylembro eller ej.



Figur 4. Tvärsnitt av en rot som utvecklat sekundärt haustorium till en värdväxt. Bearbetad efter Heide-Jørgensen och Kuijt (1995).

Med hjälp av mikroskopiella analysmetoder kunde de identifiera att utvecklingen av haustorier börjar nära rotspetsen i meristemet (Tabell 1). Det första morfologiska tecknet på att ett haustorium utvecklas är uppkomsten av trikomer som liknar rothår. Trikomer är långsmala och utvecklas ifrån några epidermala celler (Figur 4, Tabell 1) (Heide-Jørgensen & Kuijt 1995). Dessa trikomer saknas eller finns i mycket mindre grad på den sidan av den parasitiska rotens sida som är bortvänd ifrån värdroten. Små värdrötter kan bli helt täckta av haustorietrikomer medan stora rötter endast kontaktas med toppen på trikomer. De flesta trikomer fäster sig själva vid värdroten med hjälp av ett klibbigt material. I de rötter som utvecklat ett sekundärt haustorium har epidermis reducerats och består av mycket tunna cellväggar. Dessa celler kan därför ofta kollapsa eller slitas av. Rötternas cortex består av två lager av parenkrymceller (Tabell 1) med tunna cellväggar (Figur 4) (Heide-Jørgensen & Kuijt 1995). Vidare så har rötterna ett endodermis (Tabell 1) som omger ledningsvändaden i rötterna (Figur 4) med Casparys strimma förskjuten från dess normala mittposition (Heide-Jørgensen & Kuijt 1995). Rötterna hade ett diarkt stele vilket innebär att ledningsvävnaden i roten bildats i två strängar (Heide-Jørgensen & Kuijt 1995, Björn *et al.* 2005). När haustorium utvecklas så bildas en kölliknande struktur som sedan är den som delar epidermis och cortex i värdväxtens rot. Udden på haustoriumet penetrerar värdväxtens cortex till dess att det har fått kontakt med den vaskulära vävnaden. De epidermala cellerna som är riktade in mot värdväxtens rot genomgår en celldelning och några av dem kommer att differentieras till xylem som sedan kan kopplas ihop med värdens xylem, en så kallad xylembro (Figur 4, Figur 5). Med Heide-Jørgensens och Kuijts (1995) studie har man fått mer kunskap om hur det sekundära haustoriumet och hur xylembron ser ut hos *Triphysaria* vilket därmed kan utöka förståelsen för denna process hos fler arter inom Orobanchaceae (Heide-Jørgensen & Kuijt 1995).



Figur 5. Kontakt mellan parasit och dess värd med ett haustorium. Sammankopplingen av dess båda xylem sker med den så kallade xylembron. Bearbetad efter Heide-Jørgensen och Kuijt (1995).

Faktorer som inducerar utvecklingen av haustorium

I flera studier har man sett att utvecklingen av haustorium i olika arter inom Orobanchaceae har aktiverats av substanser som utsöndras ifrån en potentiell värdväxts rötter (Baird & Riopel 1984, Yoder 1997, Jamison & Yoder 2001, Tomilov *et al.* 2004). Det har identifierats flera av dessa substanser som kan inducera haustoriumutvecklingen. Några av ämnena som kallas för strigolaktoner är verksamma i växter vid förgrening och när de söker kontakt med arbuskulär mykorrhiza. Man tror därför att när en växt sänder ut dessa substanser avslöjar den därmed sin position inte bara för mykorrihizan utan även för parasitiska växter (Akiyama *et al.*2005). Det har även identifierats olika fenolsubstanser som är allelotoxiska för växter men inducerar utvecklingen av haustorier i parasitiska växter (Jamison & Yoder 2001). Det är intressant att se hur olika arter inom Orobanchaceae selekterar mellan olika potentiella värdväxter genom att reagera på olika induceringsfaktorer (Yoder 1997).

För att få en generell bild av de faktorer som kan inducera utvecklingen av haustorium i Orobanchaceae behövs en art som kan representera familjen. Baird och Riopel (1984) använde sig därför av *Agalinis purpurea* för att studera vad som hände när denna parasit dels växte tillsammans med en värd och dels i en miljö helt fri från värdväxter. De ville även jämföra om haustorier kunde utvecklas när parasiten utsattes för en lösning innehållande två haustorieinducerande ämnen. Studien visade att när *A. purpurea* blev utsatt för de ämnen som en värdrot utsöndrar eller haustorieinducerande substanser började haustorier utvecklas på bara 24 timmar (Baird & Riopel 1984).

Utvecklingen av haustorier hos *Triphysaria* spp. vid kontakt med en värd och vid exponering av haustorieinducerande ämnen har testats i flera studier (Jamison & Yoder 2001, Tomilov *et al.* 2004). *Triphysaria versicolor* startar induceringen av haustoriernas tillväxt vid kontakt med en värdväxts rötter och de första trikomerna börjar utvecklas redan efter sex timmar. Efter ca 24 timmar har alla haustorier utvecklats och fäst vid värden. Hormonet auxin visade sig ha en stor inverkan på utvecklingen av haustorierna. När parasitrötterna hade tillgång till detta hormon ökade mängden haustorier till det dubbla och kan därför antas vara en aktiv komponent under haustoriers utveckling. Denna teori förstärktes också när man tittade på effekten av det haustorieinducerande ämnet 2,6-dimetoxibensokinon (DMBQ) med och utan auxin närvarande. DMBQ visade sig kunna inducera utvecklingen av haustorier men haustorierna ökade i antal när lösningen även innehöll auxin (Tomilov *et al.*2004). Olika arter

i släktet *Triphysaria* har visat sig reagera olika starkt på DMBQ och att denna egenskap är ärftlig. Hos *T. versicolor* bildade 90% av alla individer haustorier med DMBQ som induceringsfaktor, endast 40% av *T. pusilla* och mindre än 10% av *T. eriantha*. Båda försöksgrupperna av *T. pusilla*, de individer som inte utvecklade haustorium när de exponerades för DMBQ och de som gjorde det, placerades i en miljö med *Arabidopsis* sp.. De individer som inte hade reagerat på DMBQ utvecklade haustorier när de utsattes för värdväxtens substanser. Detta indikerar att de substanser som *Arabidopsis* sp. utsöndrar innehåller fler induceringsmolekyler än vad DMBQ gör. Troligen känns fler av dessa igen av den parasiterande växten och därmed finns det fler ämnen som kan inducera utvecklingen av haustorium. Eftersom att de tre *Triphysaria* -arterna tillhör samma släkte kan man anta att det finns en skillnad i vad som nedärvs mellan de olika arterna. *Triphysaria versicolor* verkar anpassat sig till att utnyttja värdväxter som innehåller induceringsfaktorer som liknar dem i DMBQ. Eftersom att *T. pusilla* reagerade mycket starkare på *Arabidopsis* sp. tyder det på att andra typer av induceringsfaktorer har en större roll hos denna art (Jamison & Yoder 2001).

Igenkänning av sina egna rötter
Ett problem som rotparasitiska växter ska kunna handskas med är igenkänning av sina egna rötter. Om de skulle lägga resurser på att utveckla haustorier som sedan inte parasiterar på en värdväxt skulle det i längden bli väldigt kostsamt. För en helparasit är det ännu viktigare att ha förmågan att kunna urskilja potentiella värdväxter (Yoder 1997). Det finns bland annat en studie genomförd av Yoder (1997) där just förmågan att urskilja egna rötter från värdväxters rötter undersöktes. Två arter av *Triphysaria*, *T. versicolor* och *T. erianthus*, användes för att studera i vilka proportioner som haustorier utvecklades i närvaro av närbesläktade och obesläktade värdväxter. När det inte finns en värdväxt närvarande kan den parasiterande växten utveckla så kallade autohaustorier. Dessa haustorier utvecklades med samma omfattning vare sig de var isolerade eller växte tillsammans med en individ av samma art. Autohaustorierna verkar vara en respons på den parasitiska växtens egna induceringssubstanser. Men för att ändå undvika att parasitera på sig själv har de parasitiska växterna evolverat fram egenskapen att producera en betydligt mindre mängd av induceringssubstanser i jämförelse med vad potentiella värdväxter gör. Förmågan att kunna bilda autohaustorier kunde identifieras som ärftlig. När de båda olika arterna av *Triphysaria* växte tillsammans så ökade antalet haustorier. Detta tyder på att det finns skillnader i vilka substanser de båda arterna producerar. I försöket med *Arabidopsis* sp. närvarande ökade mängden haustorier märkbart. *Triphysaria versicolor* utvecklade dock fler haustorier än *T. erianthus* vilket indikerar att de är olika känsliga för *Arabidopsis* sp. induceringssubstanser. Utvecklingen av den så kallade xylembron sker endast efter kontakt med en annan växt. Xylem mellan växterna bildas oftare när värden är av ett annat släkte än parasiten själv. Det bildas fler xylembroar vid kontakt med *Arabidopsis* sp. än med en annan *Triphysaria.* En potentiell värd känns igen även vid ett senare stadie i haustorieutvecklingen (Yoder 1997).

Interaktioner mellan värd och parasit

Det har länge varit känt att arter inom Orobanchaceae har ett vitt spektrum gällande vilka växter som de kan parasitera på. Det man har sett är att parasiterna verkar få en fördel om de har möjlighet att parasitera på flera olika värdväxter. De kan nämligen tillgodose sig med olika näringsämnen ifrån olika individer ifrån olika arter, så kallade generalister (Govier *et al.*1967). Det har visat sig vara en bra strategi att parasitera på mer än en art i flera avseenden. *Castilleja* spp. har observerats få både bättre tillväxt och ökad reproduktion när denna parasiterar på två individer av olika arter jämfört med två individer av samma art. Den parasiterande växten fick även en ytterligare en fördel. Antalet bladlöss minskade på den

parasiterande växten när den parasiterade på en blandning av arter (Marvier 1998). I en studie av Cameron *et al.* (2005) utförde man en rad olika experiment för att se hur *Rhinanthus minor* interagerade med sina värdväxter. Studien visade på att en parasiterande växt kan påverka sin värd både direkt och indirekt. En direkt påverkan som varierar mellan värdväxter är hur de reagerar på parasitens närvaro. En del värdväxter dör medan andra inte påverkas av parasiten i varken tillväxt eller fysiologi. Den parasiterande växten tar resurser ifrån sin värd men värdväxterna är i vissa fall inte ens märkbart påverkade och kan försörja sig själv med tillräcklig mängd näring. En indirekt påverkan på värdväxten är att inter- och intraspecifika artinteraktioner kan förändras. Det är sedan till stor del abiotiska faktorer som avgör hur dessa interaktioner kommer att se ut (Cameron *et al*. 2005).

Parasitiska växter på både gott och ont

Orobanchaceaes fysiologiska egenskaper har blivit undersökt i många studier men ett område inom familjen som inte har fått lika mycket uppmärksamhet är deras inverkan på ekosystem och jordbruk (Phoenix & Press 2005). Man vill få mer kunskap om hur olika arter inom familjen påverkar strukturen i naturliga ekosystem för att ha möjlighet att använda parasitiska växter till att restaurera områden. Områden som är potentiella mål är betesmarker där man vill kunna reglera dominanta gräs spridningsförmåga (Davies *et al.* 1997). Inom Orobanchaceae finns både annueller och perenner representerade (Heide-Jørgensen 2008, Těšitel 2010). En parasitisk växt som är annuell sätter frö och dör inom ett år vilket lämnar plats åt andra arter som i längden kommer öka diversiteten (Joshi *et al.* 2000). Man vet att de parasitiska växterna har många olika värdväxter som de kan och även väljer att parasitera (Gibson & Watkinson 1989). Detta blir för oss människor väldigt uppmärksammat när en parasit väljer att parasitera på växter som majs, bondbönan och tomater som odlas som föda till oss själva. Småbönder i Afrika söder om Sahara har bland annat haft stora problem med *Striga.* Där har man uppskattat att ca 300 miljoner människor och upp till 50 miljoner hektar odlad mark har drabbats av just denna parasit. Denna växt ses naturligtvis som en plåga och många har även övergivit sina marker pga. att parasiten har tagit över (Ejeta & Gressel 2007). Modeller för att kunna bedöma om det ska löna sig att så eller om hela skörden kommer bli tagen av parasitiska växter har tagits fram (Bernhard *et al.* 1998). I nuläget är det många studier som försöker ta fram genetiska metoder för att skapa grödor som är resistenta mot parasitiska växter (Scholes & Press 2008).

Funktion i ekosystem

Olika växtarters roll i ett ekosystem är en av de saker som står i fokus i ekologin och det är ännu intressantare i nuläget när artsammansättningen påverkas av klimatförändringar, markanvändning och invasion av nya arter (Wardle 2003). Få studier har gjorts på parasitiska växters påverkan på växtsamhällen och ekosystemsprocesser (Quested 2008). Halvparasitiska växter producerar ofta näringsrik förna som har en snabb nedbrytningshastighet. Växter har olika affinitet till denna näringskälla vilket gör att olika arter gynnas i varierad utsträckning. Detta tillsammans med att den värdväxt som parasiten angriper får en hämmad tillväxt leder till att artsammansättning kan ändras i ett växtsamhälle (Demey *et al*. 2013). I en studie genomförd av Demey *et al.* (2013) kunde man se att arter med en snabbväxande strategi anpassade sig och gynnades av den näringsrika miljön som de parasiterande växterna genererade. I områden med låg artdiversitet så kan man åstadkomma en ökning av mångfalden genom att föra in parasitiska växter. När den parasiterande växten parasiterar på en dominerande växtart förtrycks denna art och ger chans åt fler arter att bli etablerade i området (Joshi *et al.* 2000). I betesmarker där man vill ha en möjlighet att återskapa en rik artdiversitet kan därför användandet av parasitiska växter vara en lösning (Davies *et al.* 1997,

Joshi *et al.* 2000). En aspekt som man måste ha i åtanken vid användandet av parasitiska växter är att de kan även välja att parasitera på arter som inte är lika etablerade i ett område. Det skulle kunna leda till att diversiteten minskar (Phoenix & Press 2005). Något som man i alla fall vet är att parasitiska växter har förmågan att spela en signifikant roll vad gäller påverkan på mångfalden och strukturen i de växtsamhällen som de förekommer i (Gibson & Watkinson 1992).

Parasitiska växters relation till jordbruk

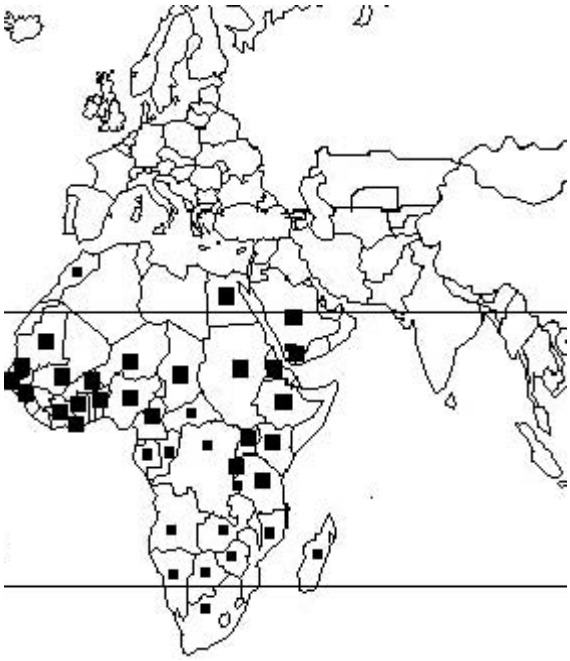
Inom familjen Orobanchaceae är de det huvudsakligen två släkten som är vida omtalade då de ställer till mycket problem för jordbruket på många ställen runt om i världen (Parker 2009, Heide-Jørgensen 2013). Det första av de två släktena är *Striga* som är obligata halvparasiter och det andra släktet är *Orobanche* som är obligata helparasiter. Arter inom dessa släkten klassas som ogräs då de parasiterar på växter som används i jordbruket och har ett högt ekonomiskt värde. De parasitiska växterna tillväxer och förökar sig snabbt då de ofta har tillgång till stora fält med attraktiva värdväxter. De arter som har fått klassificeringen ogräs inom *Orobanche* har ofta gemensamma drag i deras livshistorieegenskaper, de är annueller som parasiterar på ett vitt spektrum av värdväxter. Men det finns även arter som endast parasiterar på en specifik gröda (Heide-Jørgensen 2013).

Striga kan delas in i två grupper, de som parasiterar på olika gräs (Poaceae) och de som parasiterar på grödor som är viktiga inom jordbruket (Mohamed *et al*. 2001). Arter inom släktet *Striga* producerar ca 20 000 frön vilka är väldigt små och kan överleva 20 år i jorden för att invänta en värdväxt. Detta gör att de är svåra att bli av med när de väl har etablerat sig och skapar stora problem inom jordbruket (Irving & Cameron 2009). I släktet *Striga* finns arten *S. hermonthica* som inte bara är den parasit som beräknas göra mest skada på jordbruket utan är även en av de största parasitväxterna med en höjd på 0,5 - 1 meter. Att just *S. hermonthica* orsakar så mycket skada på jordbruket beror på att denna art har många olika värdväxter (Heide-Jørgensen 2013). Bland dessa värdväxter ingår durra, fingerhirs (*Eleusine coracana*), majs, pärlhirs (*Pennisetum glaucum*), ris odlat på torr mark och sockerrör (*Saccharum officinarum*). Detta är växter som odlas i stora delar av Afrika och därmed den världsdel som är mest drabbad av *S. hermonthica*. I Kenya beräknas 80% av all odlad majs årligen bli förstörd av dessa parasitiska växter och i nordvästra Nigeria drabbas 85% av alla odlade grödor. I hela Afrika uppskattas det att mellan 50 och 300 miljoner hektar av odlad mark förstörs av *S. hermonthica* och det motsvarar en ekonomisk förlust på mellan 300 miljoner upp till 1 miljard dollar (Heide-Jørgensen 2013).

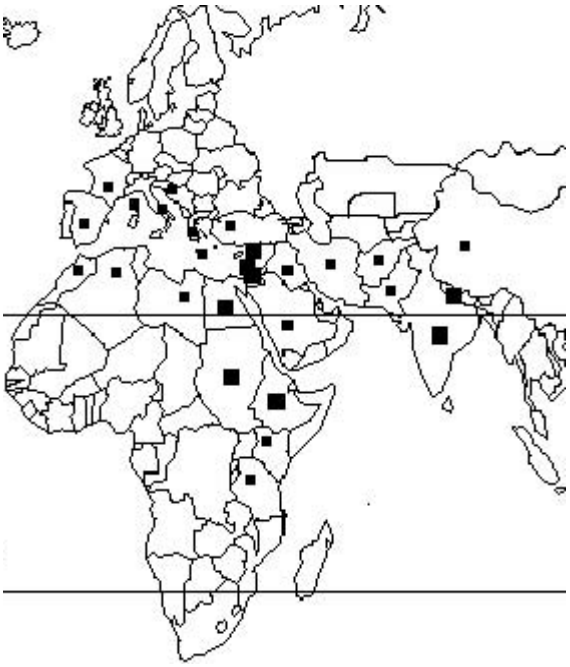
En annan ogräsklassad art inom släktet Striga är *S. asiatica*. Denna parasit parasiterar på alla de växter som *S. hermonthica* gör men dess utbredning är inte alls lika stor, den påverkar dock dess värdväxt på ett mer omfattande sätt. Värdväxten får reducerad fotosyntes, en ändring i skott och rot tillväxt och vissnande blad även under fuktiga förhållanden. Den genomsnittliga förlusten av skörden är mellan 10-40% när den är angripen av *S. asiatica* (Heide-Jørgensen 2013). Andra arter inom Striga som är värda att nämna är *S. aspera* och *S. gesnerioides*. Den förstnämnda skiljer sig inte så mycket ifrån de föregående arterna i värdspecificitet men orsakar inte lika omfattande skada på odlingar. *Striga gesnerioides* är däremot en parasit som skiljer sig lite ifrån de tidigare nämnda inom släktet i val av värdväxter. Den parasiterar nämligen huvudsakligen på ögonböna (*Vigna unguiculata*) och har även rapporterats parasitera på tobak (*Nicotiana* sp.) lokalt i Zimbabwe och sötpotatis (*Ipomoea batatas*) i Sydafrika och Etiopien (Heide-Jørgensen 2013).

Länder i Afrika är som nämnt mest drabbade av *Striga* (Figur 6) och de områden som istället är mest drabbade av olika arter inom släktet *Orobanche* är södra Europa, Mellanöstern,

Sydasien och Nordafrika med en möjlig spridning en bit ner i södra Afrika (Figur 7) (Parker 2012). Detta är områden som innefattar utvecklingsländer och som därmed har ekonomiska begränsningar. Bönderna som lever och odlar där har svårt att bekämpa dessa växter med små ekonomiska medel (Ejeta & Gressel 2007). I flera länder så har bönder gett upp hoppet om att kunna odla grödor som blir utsatta för parasitism (Heide-Jørgensen 2013).



Figur 6. Utbredningskarta över släktet *Striga*. Stora symboler visar länder där skördeförlusten är mer signifikant. Bearbetad efter Parker (2012).



Figur 7. Utbredningskarta över släktet *Orobanche*. Stora symboler visar länder där skördeförlusten är mer signifikant. Bearbetad efter Parker (2012).

Orobanche är det andra släktet som innefattar flera arter som idag ställer till problem för många bönder. Dessa arter har evolverat fram till att parasitera på lite andra arter än vad *Striga* gör. *Orobanche crenata* är en parasiterande växt som har en väldigt stor roll i området kring Medelhavet. Den drabbar nämligen de allra viktigaste ärtväxterna i detta område, så som bondbönan (*Vicia faba*), foderärta (*Pisum arvense*), kikärt (*Cicer arietinum*), linser (*Lens culinaris*), morot (*Daucus carota sativus*) och vicker (*Vicia* spp.) (Heide-Jørgensen 2013). *Orobanche crenata* har många arter inom flera olika växtfamiljer (Apiaceae, Asteraceae, Cucurbitaceae, Fabaceae, Lamiaceae, Ranunculaceae och Solanaceae) som den brukar parasitera på och brukar därför benämnas som en generalist vid val av värd. Man har observerat att just denna art av *Orobanche* verkar sprida sig mer och mer och därmed drabbas fler områden av skördeförluster. Detta tror man kan bero på klimatförändringen då den parasitiska växtens utbredningsområde blir större. Det finns ytterligare sex arter inom släktet *Orobanche* som parasiterar på grödor som odlas (Heide-Jørgensen 2013).

Arten *O. minor* har många olika värdarter inom familjen Fabaceae. Den största ekonomiska skadan drabbar klöver (*Trifolium* spp.) och lusern (*Medicago* sp.) som odlas för utsäde. Flera länder i Europa har rapporterat problem med *O. minor* och detta har lett till att flera industrier inom framställningen av klöverfrön har övergetts (Heide-Jørgensen 2013). En av arterna, *O. foetida,* inom släktet har endast rapporterats som ett problem i Tunisien. Där skapar den stora ekonomiska problem då den parasiterar på bondbönor, kikärt och vicker. Skadan på bondbönan kan vara svår och därför håller man *O. foetida* under uppsikt då man inte vill se en

spridning till andra länder (Heide-Jørgensen 2013). Den parasitiska växten *O. cernua* attackerar Solanaceace grödor och då i synnerhet aubergine (*Solanum melongena*), tobak och tomat (*Solanum lycopersicum*). Den väljer även ibland att parasitera på potatis (*Solanum tuberosum*). Plantage med tomater i södra Europa och i Afrika och tobak i Indien har bedrövats hårt av *O. cernua.* I Indien drabbades ca 20 000 ha med odlad tobak av denna parasit och ledde till att 25-50% av skörden förlorades (Heide-Jørgensen 2013).

Sydöstra Europa, Mellanöstern, sydvästra Asien, Spanien och Kina är delar av världen som är påverkade av den parasitiska växten *O. cumana.* Denna växt parasiterar enbart på solrosor (*Helianthus annuus*). Andelen solrosor som har blivit drabbade och andelen förlust av skörd har beräknats till 40 000 ha i Grekland och till 20 000 ha i Kina (Heide-Jørgensen 2013).

Två arter som också ingår i släktet *Orobanche* är *Phelipanche ramosa* och *P. aegyptiaca.* De båda arterna har ganska lika värdväxter och parasiterar främst på aubergine, tobak och tomat men också på peppar (*Piper nigrum*) och potatis inom växtfamiljen Solanaceace. Främst *P. ramosa* parasiterar även på bondbönor, fänkål (*Foeniculum vulgare*), hampa (*Cannabis sativa*), jordnötter (*Arachis hypogaea*), kikärt, klöver, linser, morot, palsternacka (*Pastinaca sativa*), raps (*Brassica napus* ssp. *napus*) selleri (*Apium grsveolens*), sallat (*Lactuca sativa*), solros och ärt *(Pisum sativum*),. Tillsammans orsakar de stora skördeförluster på bland annat tobak och tomat (Heide-Jørgensen 2013).

Visionen om resistenta värdväxter

De parasiterande växterna är ett stort problem som drabbar många länder. I dagens läge verkar inte heller skördeförlusterna minska. Man vill kunna stoppa spridningen av dessa problemväxter och försöker därmed komma på metoder för att få fram resistenta värdväxter (Scholes & Press 2008, Hearne 2009). En studie gjordes då man ville ta fram en modell utifrån antalet parasitiska frön som fanns i jorden och sedan med hjälp av detta kunna beräkna den eventuella skördeförlusten. Men det visade sig att antalet egentliga parasitiska växter som grodde gav en bättre uppskattning (Bernhard *et al.* 1998) vilket gjorde att denna metod inte var helt tillfredsställande. Herbicider, ogräsmedel har använts med viss framgång mot parasitiska växter men ett vanligt problem vid användning av dessa ämnen är att ogräs ofta utvecklar resistens mot dessa medel (Heide-Jørgensen 2013). Så det man istället vill åstadkomma är att ta fram grödor som inte kan bli parasiterade på. Man har kunnat identifiera enstaka resistensgener ibland annat ris och hirs och dessa hoppas man kunna växtförädla fram och få resistenta växter. Den stora genetiska variationen i parasitiska växtpopulationer och fröbanker gör det svårt att tänka sig att en enda gen som kodar för resistens kan användas i verkligheten. Det som behövs är en förädlad växt med flera olika gener som kodar för resistens mot olika typer av angrepp. Men då krävs det att man har stor vetskap om de molekylära interaktionerna mellan parasit och värd och det är något som det behövs mer kunskap om (Scholes & Press 2008).

Diskussion

Orobanchaceae är en växtfamilj som är ett tydligt bevis på att evolutionen ständigt påverkar naturen och har utvecklat många olika livshistoriestrategier. När en livshistoriestrategi som parasitism uppstår och gynnas bevaras denna och kan evolvera vidare. Detta har lett till att det i nuläget finns olika former av parasitism, halv-och helparasiter, inom familjen Orobanchaceae. Det finns flera fitnessfördelar med att vara växtparasit (Govier *et al.*1967, Matthies 1997, Marvier 1998, Heide-Jørgensen 2013) som hänger samman med varför parasitism har selekterats fram i angiospermers evolution. Men det krävs en stor omstrukturering av cellerna i en autotrof växt till att börja leva delvis eller helt heterotroft.

Det innebär att gener som kodar för klorofyll och andra mekanismer som står bakom fotosyntesen tystas eller helt försvinner. Mutationer som ger nya egenskaper i form av utvecklingen av haustorier och igenkänning av potentiella värdväxter måste uppstå (Atsatt 1973). Det är många steg i evolutionen då det tar tid innan alla dessa mutationer uppstår och fixeras. Trots detta har ändå 1% av alla idag kända angiospermer evolverat fram förmågan att utnyttja parasitism som livshistoriestrategi. Det är ett bevis på de olika livshistoriestrategier som evolutionen kan generera genom att ständigt förändra organismers DNA och att de förändringar som ger en fördel kommer att gynnas och finnas kvar.

Att det är möjligt för haustorierna att penetrera en annans växt rötter är ett resultat av ett mekaniskt tryck och kan även ha med någon slags kemisk mekanism att göra. En möjlig förklaring skulle vara att det är ett enzym som utsöndras ifrån toppen av osculum som bryter ned värdens rötter och som gör att haustorierna kan ta sig in (Dörr 1997). Man har observerat att detta verkar vara det som händer när ett haustorium penetrerar värdväxtens rötter. Kraushaar och Seel (opublicerad data) har sett att pektinas verkar vara det aktiva enzymet vid penetreringen av en värdväxts rötter (Irving & Cameron 2009).

Det finns studier som har försökt att undersöka om det finns gener i de parasiterande växterna som skiljer sig åt i jämförelse med andra angiospermer. Det kan tänkas att man skulle kunna finna ”parasitismgener” i de parasiterande växterna. Gener som kodar för haustoriumutvecklingen och även de receptorer som känner igen de fenolsubstanser som inducerar utvecklingen av haustorium skulle kunna vara sådana gener. De fenolsubstanser och DMBQ som inducerar haustoriumutvecklingen innehåller flera ämnen som känns igen av en parasiterande växt. Dessa substanser är även giftiga för växter, allelotoxiska, och parasiterande växter måste därmed kunna hantera dessa på ett sätt som gör dem ofarliga (Matvienko *et al*. 2001). Matvienko *et al.* (2001) ville undersöka om det kunde gå att hitta några sådana gener genom att använda sig av halvparasiten *T. versicolor*. Studien resulterade i 137 transkriptionssekvenser som troligtvis kodar för proteiner som har med förmågan att kunna oskadliggöra den här typen av fenolsubstanser att göra samt initieringen av haustoriumutveckling (Matvienko *et al*. 2001). Men det har även visat sig att flera arter inom *Triphysaria* trots deras förmåga att klara av de allelotoxiska substanserna inte har ett fullgott skydd. När *Triphysaria* spp. utsattes för koncentrationer mellan 10 och 100 µM av DMBQ inducerades utvecklingen av haustorier men med ökade halter av DMBQ blev resultatet att topparna på rötterna blev bruna och döende (Jamison & Yoder 2001). Detta är en intressant studie som visar på att parasiterande växter har evolverat fram en tolerans mot egentligen skadliga ämnen och istället använder sig av dessa ämnen för att lokalisera värdväxter. De parasiterande växterna utsätter sig för fenolsubstanserna som andra växters vävnad dör av och gynnas av denna interaktion. Det är känt att vissa halvparasiter är beroende av att andra växter sänder ut de skadliga ämnena i jorden för att de ska kunna bilda sina haustorier. De parasiterande växterna kan kanske till och med därmed utnyttja växtzoner som andra växter inte kan växa i på grund av för höga halter av giftiga ämnen. Parasiterande växter har en viss tolerans mot fenolsubstanser men de har ingen resistens vilket gör att även de kan missgynnas av för höga halter.

I olika studier med *Triphysaria* har man visat att antalet värdväxtarter som den parasiterande växten väljer att parasitera på kan variera inom en och samma art (Yoder 1997, Jamison & Yoder 2001). Detta kan vara ett resultat av att samma art har utvecklat lite olika typer av igenkänning av induceringssubstanser beroende på i vilken livsmiljö som de har utvecklats (Yoder 1997). Om man samlar in frön av en art från två områden har man visat att individer inom samma art kan parasitera på varandra på grund av att de har evolverat fram något olika

former av induceringsigenkänning. Det kan med andra ord ha bildats subpopulationer inom samma art beroende på vilka växter som de parasiterande växterna har naturlig tillgång till att parasitera på, de har utvecklat olika värdväxtpreferenser (Yoder 1997).

Släktena *Striga* och *Orobanche* skapar stora problem runt om i världen genom att parasitera på grödor med stort ekonomiskt värde. De parasitiska växternas utbredning minskar inte för närvarande då det inte finns några effektiva metoder att stoppa spridningen av dessa. Det finns i nuläget ett flertal kontrollstrategier som används på *Striga* spp. men alla metoder som finns har sina begränsningar (Hearne 2009). Värdresistens är något som man forskar på och om man kan förstå mekanismen hur en parasit kan skilja sina egna rötter från en potentiellvärdväxt kan detta kanske användas när man studerar värdresistens (Scholes & Press 2008). Eftersom att utvecklingen av haustorier endast sker vid närvaron av en värdväxt skulle en metod för att göra grödorna resistenta vara att modifiera de substanser som de sänder ut. Men det man måste ha i åtanke om man skulle använda sig av grödor som inte sänder ut haustorieinducerande substanser är att växter som växer i närheten av de grödor som är modifierade fortfarande kan sända ut dessa substanser. Detta skulle kunna leda till att de parasiterande växterna fortfarande skulle kunna utveckla haustorier som kan parasitera på de växter som man vill skydda. En annan aspekt av genmodifiering av signaleringen kan vara att de strigolaktoner som växter använder sig av för att bilda kontakt med mykorrhiza rubbas (Akiyama *et al.*2005). Detta skulle leda till att de växter som är beroende av kontakt med mykorrhiza för sin fortlevnad får kvävebrist som i sin tur leder till minskad tillväxt.

Olika genetiska metoder ger nya möjligheter att kunna hitta resistenta gener som redan existerar i vissa grödor. Resistenta grödor skulle kunna vara lösningen på problemen med enorma skördeförluster för miljontals bönder världen över. Det finns dock risker med att man inför genmodifierade arter i naturliga växtsamhällen. Genmodifierade växter kan störa ut den naturliga floran genom att sprida sig till marker vilket inte var tänkt från början och kan även överföra gener till närbesläktade arter så att dessa ökar i antal och kan påverka mönster av biodiversitet. För att genmodifierade växter ska kunna användas behövs fler kontrollerade metoder som gör att man kan göra en uppföljning på vad som egentligen händer vid införandet av den nya arten. Det finns idag därför stora restriktioner kring vad för grödor framtagna i laboratorium som får säljas kommersiellt just på grund av att man inte är säker på konsekvenserna på naturen. Scholes och Press (2008) påpekar också att det fortfarande saknas kunskap om de genetiska komponenterna som kontrollerar värd-parasitsignaleringen vid olika livsstadier, om olika parasitiska växtarters struktur och även de komplexa interaktionerna mellan genetik och miljö i parasitiska växter.

Familjen Orobanchaceae är en unik familj inom växtriket som bjuder på en stor biologisk variation av arter som har evolverat fram en livshistoriestrategi som gynnas vid stark konkurrens (Heide-Jørgensen 2013). Parasitiska växter har utvecklat det enastående organet haustorium som gör att de helt kan förlita sig på att andra växter förser dem med näring. Värdväxterna är många och ger olika fördelar för olika parasitiska växter. Det är ett komplext samspel som man inte har tillräcklig kunskap om och som kan påverkas av en mängd faktorer alltifrån värdväxtsignalering till abiotiska faktorer. Flera arter inom Orobanchaceae har drabbat många människor och fortsätter att göra det. Frågan är dock om vi ska låta de parasitiska växterna fortsätta spridas naturligt i jordbrukslandskapet eller om kampen emot de parasitiska växterna ska tas upp på allvar? Om resistenta värdväxter någon gång i framtiden kommer bli en kommersiell vara skulle detta vara en lösning för många människors svält runt om i världen. Svaret på frågan är kanske att forskarna bör fortsätta försöka hitta nya billiga

och effektiva metoder för att i alla fall förhindra en vidare spridning av de parasitiska växterna.

Tack

Tack till Katariina Kiviniemi Birgersson som handlett mig under detta arbete.
Tack till Emma Thorén för hjälp med bearbetningen av figur 4 och 5.
Tack till Sara Andersson och Ludvig Orsen för hjälpsamma kommentarer genom arbetets gång.
Tack till Oxford University Press för tillståndet att använda figur 3 ifrån Dörr (1997).
Bilderna på uppsatsens försättsblad är ombearbetade ifrån Heide-Jørgensen (2013).

Referenser

Akiyama K, Matsuzaki K, Hayashi H. 2005. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. Nature **435**: 824-827.

Atsatt PR. 1973. Parasitic flowering plants: how did they evolve?. The American naturalist **107**: 502-510.

Baird V, Riopel JL. 1984. Experimental studies of haustorium initiation and early development in *Agalinis purpurea* (L.) Raf. (Scrophulariaceae). American journal of botany **71**: 803-814.

Barkman TJ, McNeal JR, Lim S, Coat G, Croom HB, Young ND, dePamphilis CW. 2007. Mitochondrial DNA suggests at least 11 origins of parasitism on angiosperms and reveals genomic chimerism in parasitic plants. BMC evolutionary biology **7**:248.

Bennett JR, Mathews S. 2006. Phylogeny of the parasitic plant family Orobanchaceae inferred from phytochrome A. American journal of botany **93**: 1039-1051.

Bernhard RH, Jensen JE, Andreasen C. 1998. Prediction of yield loss caused by *Orobanche* spp. in carrot and pea crops based in the soil seedbank. Weed research **38**: 191-197.

Björn LO, Enckell PH, Meurling P, Pelger S, Ståhl S. 2005. Biologisk ordlista. Holmbergs AB, Malmö.

Cameron DD, Hwangbo J, Keith AM, Geniez JM, Kraushaar D, Rowntree J, Seel WE. 2005. Interactions between the hemiparasitic angiosperm *Rhinanthus minor* and its hosts: from the cell to the ecosystem. Folia geobotanica **40**: 217-229.

Cardoso C, Ruyter-Spira C, Bouwmeester HJ. 2011. Strigolactones and root infestation by plant-parasitic *Striga*, *Orobanche* and *Phelipanche* spp. Plant science **180**: 414-420.

Davies CC. 2008. Floral evolution: dramatic size change was recent and rapid in the world's largest flower. Current biology **18**: 1102-1104.

Davies DM, Graves JD, Elias CO Williams PJ. 1997. The impact of *Rhinanthus* spp. on sward productivity and composition: implications for the restoration of species-rich grasslands. Biological conservation **82**: 87-93.

Demey A, Staelens J, Baeten L, Boeckx P, Hermy M, Kattge J, Verheyen K. 2013. Nutrient input from hemiparasitic litter favors plant species with a fast-growth strategy. Plant soil **371**: 53-66.

Dörr I. 1997. How *Striga* parasitizes its host: a TEM and SEM study. Annals of botany **79**:463-472.

Ejeta G, Gressel J. 2007. The *Striga* scourge in Arica: a growing pandemic. I: Ejeta G, Gressel J (red.). Intergratin new technologies for Striga control: towards ending the witch-hunt, ss. 3-16. World scientific publishing Co. Pte Ltd., Singapore.

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. 1992. The role of the hemiparasitic annual *Rhinanthus minor* in determining grassland community structure. Oecologia **89**: 62-68.
Govier RN, Nelson DM, Pate JS. 1967. Hemiparasitic nutrition in Angiosperms. I. The transfer of organic compounds from host to *Odontites verna* (Bell.) dum. (Scrophulariaceae). New phytologist **66**: 285-297.
Hearne SJ. 2009. Control – the *Striga* conundrum. Pest management science **65**: 603-614.
Heide-Jørgensen HS. 2008. Parasitic flowering plants. Brill academic publishers, Boston.
Heide-Jørgensen HS. 2013. Parasitic Orobanchaceae parasitic mechanisms and control strategies. Springer-verlag, Berlin Heidelberg.
Heide-Jørgensen HS, Kuijt J. 1995. The haustorium of the root parasite *Triphysaria* (Scrophulariaceae), with special reference to xylem bridge ultrastructure. American journal of botany **82**: 782-797.
Hibberd JM, Jeschke WD. 2001. Solute flux into parasitic plants. Journal of experimental botany **52**: 2043-2049.
Hodge A, Robinson D, Griffiths BS, Fitter AH. 1999. Why plants bother: root proliferation results in increased nitrogen capture from an organic patch when two grasses compete. Plant, cell and environment **22**: 811-820.
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.
Jamison DS, Yoder JI. 2001. Heritable varitation in Quinone-induced haustorium development in the parasitic plant *Triphysaria*. Plant physiology **125**: 1870-1879.
Joshi J, Matthies D, Schmid B. 2000. Root hemiparasites and plant diversity in experimental grassland communities. Journal of ecology **88**: 634-644.
Marvier M. 1998. A mixed diet improves performance and herbivore resistance of a parasitic plant. Ecology **79**:1272-1280.
Matthies D. 1997. Parasite – host interactions in *Castilleja* and *Orthocarpus*. Canadian journal of botany **75**: 1252-1260.
Matusova R, Rani K, Verstappen F, Franssen M, Beale M, Bouwmeester H. 2005. The strigolactone germination stiumulants of the plant-parasitic *Striga* and *Orobanche* spp. are derived from the carotenoid pathway. Plant physiology **139**: 920-934.
Matvienko M, Torres MJ, Yoder JI. 2001. Transcriptional responses in the hemiparasitic plant *Triphysaria versicolor* to host plant signals. Plant physiology **127**: 272-282.
McNeal JR, Bennett JR, Wolfe AD, Mathews S. 2013. Phylogeny and origins of holoparasitism in Orobanchaceae. American journal of botany **100**: 971-983.
Nationalencyklopedin. Snyltrotsväxter. WWW-dokument: http://www.ne.se/snyltrotsväxter. Hämtad 2014-03-07.
Parker C. 2012. Parasitic weeds: a world challenge. Weed science **60**: 269-276.
Phoenix GK, Press MC. 2005. Linking physiological traits to impacts on community structure and function: the role of root hemiparasitic Orobanchaceae (ex-Scrophulariaceae). Journal of ecology **93**: 67-78.
Poulin R, Morand S. 2000. The diversity of parasites. The quarterly review of biology **75**: 277-293.
Quested HM. 2008. Parasitic plants – impacts on nutrient cycling. Plant soil **311**: 269-272.
Scholes JD, Press MC. 2008. *Striga* infestation of cereal crops – an unsolved problem on resource limited agriculture. Current opinion in plant biology **11**: 180-186.
Těšitel J, Říha P, Svobodová Š, Malinová T, Štech M. 2010. Phylogeny, life history evolution and biogeography of the Rhinanthoid Orobanchaceae. Folia geobot **45**: 347-367.
Tomilov A, Tomilova N, Yoder JI. 2004. *In vitro* haustorium development in roots and root cultures of the hemiparasitic plant *Triphysaria versicolor*. Plant cell, tissue and organ culture **77**: 257-265.

Wardle DA. 2003. Communities and ecosystems: linking the aboveground and belowground components. The quarterly review of biology **78**: 497-498.
Weber HC. 1987. Evolution of the secondary haustoria to a primary haustorium in the parasitic *Scrophulariaceae/Orobanchaceae*. Plant systematics and evolution **156**: 127-131.
Westwood JH, Yoder JI, Timko MP, dePamphilis CW. 2010. The evolution of parasitism in plants. Trends in plant science **15**: 227-235.
Yoder JI. 1997. A species-specific recognition system directs haustorium development in the parasitic plant *Triphysaria* (Scrophulariaceae). Planta **202**: 407-413.