

ANNA DZIERŻYŃSKA

*Katedra Fizjologii Roślin, Wydział Rolnictwa i Biologii, SGGW
Nowoursynowska 159, 02-776 Warszawa
e-mail: anna_dzierzynska@sggw.pl*

CZY ROŚLINY MOGĄ „ZJADAĆ” ROŚLINY CZYLI O PASOŻYTNICZYCH ROŚLINACH NASIENNYCH

WSTĘP CZYLI DLACZEGO POWSTAŁA TA PRACA

Przedstawienie zarysu aktualnej wiedzy na temat fizjologii zjawiska pasożytnictwa w obrębie roślin nasiennych, poprzez analizę mechanizmów i skutków tego zjawiska, daje

możliwość przewidywania reakcji na „efekt cieplarniany” ekosystemów naturalnych i sztucznych, w których występują pasożyty nasienne.

CO TO SĄ PARAZYTOFITY CZYLI NA CZYM POLEGA ZWIĄZEK PASOŻYTNICZY ROŚLIN KWIATOWYCH

Rośliny pasożytnicze, nazywane także parazytofitami, to takie okrytonasienne rośliny kwiatowe, które za pomocą specjalnego organu absorpcyjnego – haustorium – przytwierdzają się do innej rośliny. Jest to zróżnicowana grupa roślin, których wzrost zależy całkowicie lub częściowo od składników pokarmowych dostarczanych przez haustorium z rośliny – gospodarza (ACYORD i GRAVES 1997). Pasożyt (gr. *para* – przy, obok; *sitos* – pokarm lub ziarno), to organizm żywiący się kosztem innego organizmu. Pasożyt korzysta jednostronnie z innego organizmu, nie dając mu nic w zamian (SAUERBORN 1991, NICKRENT i MUSSELMAN 2004). Pożyteczne jest rozróżnienie pomiędzy pasożytem i patogenem, to znaczy organizmem powodującym objawy chorobowe, polegające na zaburzeniu normalnych funkcji życiowych gospodarza. Około 11% z 275 rodzajów roślin pasożytniczych uznane być może za patogeny roślin uprawianych lub zbieranych przez człowieka. *Haurire*, z łaciny znaczy pić, stąd haustorium to ssawka. Jest ona zwykle zmodyfikowanym korzeniem pasożyta, który zapewnia morfologiczne i fizjologiczne połączenie z rośliną-gospodarzem, zawierając często tkan-

ki obu organizmów. Wyjątek stanowią wtórne haustoria roślin z rodzaju *Hyobanche*, utworzone z przekształconych łuskowatych liści (NICKRENT 2002). Istnieje ogromna różnorodność pod względem miejsca wytworzenia, budowy, wielkości, ilości i długości życia ssawek (AYRES i współaut. 1996). Połączenie to umożliwia nawet wymianę genów pomiędzy pasożytem i gospodarzem (MOWER i współaut. 2004).

Rośliny pasożytnicze stanowią około 1% wszystkich roślin nasiennych i obejmują ponad 4000 gatunków z 22 rodzin roślin, wyłącznie dwuliściennych (NICKRENT 2002). Gospodarze to głównie gatunki dwuliścienne, ale niektóre pasożyty, z najliczniejszej i najbardziej rozprzestrzenionej rodziny *Orobanchaceae* (ex-*Scrophulariaceae*), infekują korzenie roślin jednoliściennych, szczególnie traw (SAUERBORN 1991). Parazytofity to zarówno małe rośliny zielne, pnącza, krzewy, jak i duże drzewa, organizmy jedno-, dwu- i wieloletnie, które spotkać można od biegunów po suche i wilgotne tropiki (STEWART i PRESS 1990, MAŁUSZYŃSKA i współaut. 1998, NICKRENT 2002). Wiele z nich to groźne chwasty roślin uprawnych, wymagające zwal-

czania (NICKRENT i MUSSELMAN 2004, SAUERBORN 1991). Niektóre jednak rzadkie gatunki powinny podlegać ochronie, ponieważ z powodu chorób lub braku żywicieli mogą wyginać całkowicie (MARVIER i SMITH 1997).

O SPOSOBACH KLASYFIKACJI PARAZYTOFITÓW CZYLI W JAKI SPOSÓB UPORZĄDKOWAĆ ZRÓŻNICOWANE FUNKCJONALNIE I STRUKTURALNIE ROŚLINNE PASOŻYTY SSAWKOWE

Pasożyty ssawkowe, w zależności od stopnia cudzożywności, podzielić można na pasożyty całkowite (inaczej holoparazytofity) i półpasożyty. Pasożyty całkowite nie zawierają w zasadzie chlorofilu i nie przeprowadzają fotosyntezy. Posiadając niewielką zdolność asymilacji węgla, azotu i związków nieorganicznych zależą całkowicie od substancji pokarmowych zawartych w ksylemie i floemie gospodarza, który jest także ich żywicielem. Rośliny półpasożytnicze posiadają zróżnicowaną zawartość chlorofilu i mogą samodzielnie fotosyntetyzować dwutlenek węgla, a wodę, sole mineralne i inne związki czerpią poprzez ssawkę z gospodarza. Mimo tego jasno określonego kryterium fizjologicznego, wiele roślin np. z rodzaju *Striga*, uznać można za formy pośrednie pomiędzy pasożytami całkowitymi i półpasożytami, ponieważ stopień ich samożywności jest ograniczony (NICKRENT 2002).

Podział według stopnia zależności od gospodarza uwzględnia fakt, że gospodarz jest niezbędny do pełnego cyklu życiowego pasożytów całkowitych, tzn. są one pasożytami obligatoryjnymi (bezwzględny). Półpasożyty obejmują zarówno gatunki obligatoryjne, jak i fakultatywne (względne). Półpasożyty fakultatywne mogą przejść pełny cykl życiowy, od kiełkowania do wydania nasion, bez obecności gospodarza (STEWART i PRESS 1990).

Kolejnym, strukturalnym kryterium podziału może być miejsce przytwierdzenia ssawki do gospodarza. Rozróżnia się pasożyty lub półpasożyty korzeniowe (odpowiednio np. z rodzaju *Orobanchae* – zaraza i rodzaju *Melampyrum* – pszeniec) i łodygowe (np. z rodzaju *Cuscuta* – kaniańka i rodzaju *Viscum* – jemiola) (PODBIELKOWSKI i PODBIELKOWSKA 1992). Infekcja może być miejscowa, gdy ssawki nie tracą swej niezależności i pozostają w miejscu porażenia. Przy infekcji systemicznej, porażenie rozprzestrzenia się na znaczne odległości od miejsca infekcji pierwotnej, a w ssawce mieszają się ze sobą komórki pasożyta, np. roślin z rodzaju *Arceuthobium* – jemiola karłowej, z komórka-

Opis występujących w Polsce nasiennych roślin pasożytniczych znaleźć można w literaturze (GAJEWSKI 1962, MAŁUSZYŃSKA i współaut. 1998, SZAFER i współaut. 1988).

mi gospodarza (HAWKSWORTH i WIENS 1996). Ssawki półpasożyta australijskiego, *Olox phyllanthi*, mogą wnikać do brodawek korzeniowych motylkowatego gospodarza *Acacia littorea*, korzystającego z symbiotycznie związanego azotu atmosferycznego (HIBBERD i JESCHKE 2001).

Większość pasożytów to epiparazytofity, rozwijające się na powierzchni gospodarza i wnikające do jego tkanek tylko za pomocą ssawek. Wśród roślin tropikalnych spotykane są endoparazytofity, jak *Rafflesia arnoldii*, której organy wegetatywne zredukowane są do systemu ssawek wewnątrz żywiciela. Na zewnątrz wyrastają jedynie kwiaty, najokazalsze wśród roślin (GAJEWSKI 1962).

Najmniej wyraźną granicę podziału pasożytów stanowi floemowa lub ksylemowa droga transportu roztworów przez ssawkę. Półpasożyty fakultatywne i półpasożyty obligatoryjne prymitywne korzystają wyłącznie ze związków transportowanych ksylemem gospodarza. Pasożyty całkowite i półpasożyty obligatoryjne zaawansowane korzystają także z roztworów floemowych (HIBBERD i JESCHKE 2001, NICKRENT 2002).

Zakres roślin żywicielskich to całkowita liczba gatunków, które potencjalnie mogą być porażane przez danego pasożyta. Specjalizacja to wybór jednego lub kilku gatunków gospodarzy, zapewniających najlepsze warunki wzrostu pasożyta, w których osiąga on zwykle największe rozmiary (ESTRABROOK i YODER 1998, NICKRENT 2002). Istnieją gatunki pasożytnicze wyspecjalizowane (specjaliści), posiadające tylko jednego gospodarza oraz niewyspecjalizowane (generalisci), które zasiedlać mogą wiele gatunków gospodarzy (STEWART i PRESS 1990). Gatunki niewyspecjalizowane stanowią większość parazytofitów, bo dają im to większe ewolucyjnie szanse przetrwania tam, gdzie gospodarz nie występuje powszechnie. Jedna roślina gospodarza może być porażona przez więcej niż jedną roślinę pasożytniczą. Jeden pasożyt może porażać jednocześnie więcej niż jednego gospodarza. Jednoczesna infekcja dwu różnych

gatunków gospodarzy może być korzystna dla pasożyta ze względu na lepszą równowagę pokarmową i zmniejszenie ewentualnej toksyczności jednego z gospodarzy (AYRES i współaut. 1996, NICKRENT 2002, PHOENIX i PRESS 2005a). Najszerszy zakres żywicieli mają półpasożyty fakultatywne. Najlicniejsza grupa gospodarzy z rodziny *Asteraceae* – 156 gatunków, może być zasiedlana przez 59 gatunków pasożytniczych z rodzaju *Orobanchae* (SAUERBORN 1991).

Możliwe są związki pasożytnicze wyższego rzędu. Nadpasożytnictwo (hiperpasożytnictwo) to sytuacja, w której jedna roślina pasożytnicza pojawia się na roślinie pasożytniczej innego gatunku, jak *Phoradendron ramiflorus* z rodziny *Viscaceae* na *Psittacanthus ramiflorus*, z rodziny *Loranthaceae*, na dębie jako gospodarzu (KUIJT i LYE 2005). Nadpasożytnictwo to także wystąpienie rośliny pasożytniczej na pasożycie tego samego gatunku, jak pasożytowanie *Viscum album* jednej płci na roślinie *Viscum album* płci przeciwnej, która pasożytuje na drzewie gospodarza (GAJEWSKI 1962). Przykładem potrójnego związku jest epipasożyt *Scurrula ferrugineus* na hyperpasożycie *Viscum articulatum* na pasożycie *Elytranthe barnesti* i na gospodarzu z rodzaju *Durio* (NICKRENT 2002). Zanotowano sporadyczne przypadki, kiedy haustoria tworzą się pomiędzy korzeniami tej samej rośliny. Zjawisko to określa

się mianem samo- czyli auto-pasożytnictwa. Pasożyt z rodzaju *Triphysaria*, przy braku gospodarza, wytwarza autohaustoria, czyli ssawki na własnych korzeniach (YODER 1997). Wytwarzanie ssawek nie zawsze może więc być korzystne dla pasożyta. Ssawki, powstające w związkach współgatunkowych pomiędzy osobnikami jednego gatunku, np. *Triphysaria versicolor*, jak i współrodzajowych, pomiędzy gatunkami z jednego rodzaju pasożytów, np. *Triphysaria versicolor* i *Triphysaria erianthus*, przynoszą ograniczone korzyści. Mechanizmy samo-rozpoznania, czyli odróżnienia własnych korzeni od korzeni innych roślin oraz rozpoznania korzeni wybranego od potencjalnego gospodarza, nie są znane. Przypuszcza się, że są one związane z wymianą sygnałów molekularnych w środowisku korzeniowym i mogą się wiązać ze specyficznością gospodarza (ESTRABROOK i YODER 1998).

Związek z niektórymi gospodarzami jest niekorzystny dla pasożyta. Bywa, że dany gospodarz, np. *Plantago lanceolata*, wpływa negatywnie na jednego parazytofita, np. *Rhinanthus minor*, a pozytywnie na innego, np. z rodzaju *Euphrasia* – świetlik (CAMERON i współaut. 2005). Dobrymi gospodarzami dla roślin z rodzajów *Rhinanthus* – szelężnik, *Euphrasia*, *Orthocarpus* i *Alectra*, są rośliny motylkowate z symbiozą azotową (NICKRENT 2002).

JAKIE KORZYŚCI ODNOSI PARAZYTOFIT CZYLI O TYM, JAKIE SUBSTANCJE I W JAKI SPOSÓB POBIERANE SĄ Z GOSPODARZA W RAMACH AKTYWNOŚCI PASOŻYTNICZEJ

Ssawki pełnią następujące funkcje: przytwierdzają pasożyta do gospodarza, jako organ intruzyjny wnikają do tkanek gospodarza na skutek nacisku fizycznego i reakcji enzymatycznych oraz tworzą połączenia tkankowe, przez które następuje pobieranie przez pasożyta substancji pokarmowych i metabolitów z gospodarza (ESTRABROOK i YODER 1998, HIBBERD i JESCHKE 2001).

Rozwój ssawek pasożytów korzeniowych, np. z rodzaju *Orobanchae*, rozpoczyna się od zawiązków ssawek, które powstają przez zmianę wzrostu wydłużeniowego komórek korzonka zarodkowego siewki na wzrost objętościowy i tworzą nabrzmienia w kształcie bulwki na końcu korzonka. Wytwarzane na bulwce włoski otaczają korzeń gospodarza (KEYES i współaut. 2000). Przytwierdzenie do powierzchni korzenia może być ułatwione przez lepkie, śluzowate substancje wydzie-

lane przez włoski, jak u półpasożyta *Agalinis purpurea* (ESTRABROOK i YODER 1998). Przytwierdzenie do gospodarza może odbywać się także dzięki wytworzeniu przyłgi na końcu kiełka pasożyta i wydzielaniu lepkich substancji. W roślinach rodzaju *Viscum* hipokotyl wydziela kleistą wiscinę i wytwarza na szczycie płytkę chwytaną. Z niej wyrasta klinowata ssawka pierwotna, która penetruje kolejne warstwy tkanek gałęzi i dociera do najmłodszych pierścieni drewna (GAJEWSKI 1962).

Rozwój i wnikanie (intruzja) ssawki może zachodzić w różny sposób. Analiza anatomiczna ssawki parazytofita z rodzaju *Striga* wykazała, że bogate w cytoplazmę komórki ssawki, zwane strzępką, przeciskają się jak klin pomiędzy komórkami miękiszu, spłaszczając je bocznie, docierają do tkanki naczyniowej i przez jamki w ścianie do wnętrza

ksylemu korzenia gospodarza. Tu komórka szczytowa przekształca się w rurkę, której ściany boczne podlegają silnej lignifikacji, a ściana szczytowa zanika. Zanika też żywa zawartość wypustki strzępki, którą w tej fazie rozwoju nazywa się *osculum* (łac. małe usta). W ten sposób powstaje endofityczne połączenie ssawki ze światłem naczyń gospodarza. Pobrany przez liczne oscula roztwór dostaje się do dysku ksylemowego ssawki i dalej do pasożyta (DÖRR 1997, REISS i BAILEY 1998). Inny, bardzo ciekawy sposób wnikania ssawki wykazuje drzewo australijskie *Nuytsia floribunda*, będące półpasożytem korzeniowym. Tworząca się na końcu korzonka siewki ssawka, obejmując z dwóch stron korzeń gospodarza, tworzy pierścień wokół niego. Jednocześnie od strony korzonka pasożyta, wewnątrz ssawki, wykształca się ostry, sklerenchymatyczny twór. Przecina on korzeń gospodarza na podobieństwo sekatora, prawdopodobnie zgniatając komórki w wyniku ciśnienia hydrostatycznego. Dalsza część korzenia, odcięta od gospodarza, zamiera. W miejscu odcięcia wiązka przewodząca wykształcona w ssawce łączy się z naczyniami żywej części korzenia gospodarza przez komórki parenchymatyczne ssawki. Na powierzchni styku z ksylemem gospodarza wytwarzają one wypustki, które jak baloniki wnikają do światła przeciętych naczyń gospodarza (CALLADINE i PATE 2000).

Dowody na enzymatyczny sposób penetracji ssawki pierwotnie związane były z cytologicznym obrazem ścian komórkowych gospodarza w miejscu wnikania ssawki (DÖRR 1997, REISS i BAILEY 1998). Obecnie istnieją dowody biochemiczne, aktywności enzymów pektolitycznych, degradujących ściany komórkowe w miejscu intruzji (MATUSOVA i BOUWMEESTER 2006).

Związki transportowane jednokierunkowo do pasożyta drogą ksylemową wraz z prądem transpiracyjnym wody to: jony, aminokwasy jako źródło węgla i azotu oraz kwasy organiczne i niektóre węglowodany (ESTRABROOK i YODER 1998, HIBBERD i JESCHKE 2001).

Kontakt pomiędzy ksylemem gospodarza i pasożyta zapewniany jest na różne sposoby, od bezpośredniego sąsiedztwa cewek i komórek parenchymatycznych, nawet bez obecności ksylemu w ssawce, do bezpośredniego kontaktu światła naczyń (AYRES i współaut. 1996, HIBBERD i JESCHKE 2001). Droga przepływu roztworów z gospodarza do pasożyta obejmować może wyspecjalizowane, żywe komórki transferowe, o wyraźnym pofaldo-

waniu błony komórkowej, zwiększającym znacznie powierzchnię chłonną (AYRES i współaut. 1996, HIBBERD i JESCHKE i 2001). Mechanizm transportu ksylemowego u półpasożytów polega na przepływie wody z gospodarza zgodnie z różnicą potencjału wody – ψ . ψ jest niższy (bardziej ujemny) u półpasożyta, np. korzeniowego *Nuytsia floribunda* lub łodygowego *Arceuthobium americanum*, niż w ksylemie gospodarza (CALLADINE i PATE 2000, HAWKSWORTH i WIENS 1996). Przepływ do *Arceuthobium americanum* jest wynikiem zarówno niższego potencjału osmotycznego, jak i znacznie wyższego natężenia transpiracji półpasożyta (HAWKSWORTH i WIENS 1996). Przepływowi masowemu roztworu ksylemowego do półpasożyta sprzyja także wysoka przewodność jego ksylemu i aparatów szparkowych (HIBBERD i JESCHKE 2001). Niski potencjał osmotyczny u półpasożytów z rodzaju *Viscum* wynika z dużego stężenia kationów obecnych w jego liściach. Również wysokie stężenie cukrów, np. glukozy i fruktozy u roślin z rodzaju *Viscum* czy mannitolu w roślinach z rodzaju *Orobanche* i *Striga*, przyczynia się do wytworzenia gradientu osmotycznego między pasożytem a gospodarzem (STEWART i PRESS 1990).

Specyfika gospodarki wodnej i stopień pobierania od gospodarza wody i związków mineralnych zależy w znacznym stopniu od tego czy parazytofit posiada własne korzenie (rośliny z rodzajów *Rhinanthus* i *Olex*), czy są to pseudo-korzenie (niektóre gatunki roślin z rodzaju *Orobanche*), czy brak ich w ogóle (pasożyty z rodzaju *Cuscuta*) (HIBBERD i JESCHKE 2001). Półpasożyt korzeniowy *Rhinanthus minor*, po połączeniu z gospodarzem, wykazuje bardzo istotny spadek oporności hydraulicznej i znaczne przyśpieszenie wzrostu. Wskazuje to wyraźnie, że mimo obecności własnych korzeni, głównym źródłem wody jest ksylem gospodarza (PHOENIX i PRESS 2005a).

U półpasożytów aparaty szparkowe mogą pozostawać otwarte, nawet w warunkach sprzyjających zamykaniu, ponieważ ich rola polega na zapewnieniu znacznego przepływu wody w ssawce, a nie, jak w gospodarzu, na ograniczaniu strat wody i zwiększeniu pobierania dwutlenku węgla (PHOENIX i PRESS 2005a). Duży stopień rozwarcia aparatów szparkowych wiązać się może, jak w półpasożytach rodzaju *Striga*, z dużym stężeniem jonów potasu w liściach, które jest wynikiem intensywnej transpiracji i tworzy z tym procesem pozytywne sprzężenie zwrotne (HIB-

BERD i JESCHKE 2001, PHOENIX i PRESS 2005a). Wysokie wartości przewodności szparkowej wiążą się też ze słabą reakcją szparek na wysokie stężenia kwasu abscysynowego (STEWART i PRESS 1990). Aparaty szparkowe w liściach *Rhinanthus minor* mogą pozostawać otwarte nawet nocą i przy znacznych stężeniach kwasu abscysynowego (ABA) (JIANG i współaut. 2003). Stwierdzono, że półpasożyty lodygowe z rodzaju *Viscum* zamykają szparki nocą, ale wiele jednorocznych półpasożytów korzeniowych z rodziny *Scrophulariaceae* nawet w nocy utrzymuje wysoką transpirację (PRESS i współaut. 1990).

Intensywna transpiracja wpływa także na zasoby ciepłe liści. Ochładzające parowanie powoduje, że temperatura liści parazytofitów z gorących stref klimatycznych z rodzaju *Striga*, spada nawet o 7°C (PHOENIX i PRESS 2005a).

Wysokie natężenie transpiracji powoduje gromadzenie w półpasożycie składników mineralnych. W przypadku *Arceuthobium americanum* transport pierwiastków jest jednak selektywny, tzn. stężenie azotu, fosforu, potasu i magnezu jest wyższe, a wapnia niższe niż w gospodarzu (HAWKSWORTH i WIENS 1996). W przypadku półpasożytów z rodzaju *Striga* obserwowano nieselektywny transport, tzn. bez zmian składu pobieranego z sorgo roztworu w ssawce. Taka sytuacja jest zrozumiała przy bezpośrednim kontakcie ksylemu gospodarza i półpasożyta (PHOENIX i PRESS 2005a).

Azot może być pobierany z roztworu ksylemowego zarówno w postaci azotanów, jak i aminokwasów. Istnieją badania wskazujące na aktywność enzymów metabolizmu azotowego w ssawce. Zanotowano zmiany składu aminokwasów, zarówno w komórkach ssawki, jak i w komórkach towarzyszących ksylemu pasożyta, także u półpasożytów z rodzaju *Striga* (PHOENIX i PRESS 2005a). Z badań wynika, że aktywność reduktazy azotanowej i zdolność asymilacji azotanów przez pasożyty jest ograniczona i preferowany jest azot zredukowany (STEWART i PRESS 1990). Parazytofity mogą mieć wpływ na, zależną od rodzaju gospodarza, zmianę składu aminokwasów w ksylemie gospodarza (PATE 2001). W jęczmieniu bez pasożyta podstawowym aminokwasem jest glutamina, a po infekcji przez *Rhinanthus minor* indukowana jest synteza asparaginy, o wyższym stosunku C:N (PHOENIX i PRESS 2005a).

Inaczej zachodzi transport ssawkowy u holoparazytofitów. W przypadku *Cuscuta re-*

flexa, ze ssawki wyrasta strzępka poszukująca, która rośnie pomiędzy komórkami tkanek lodygi gospodarza. Docierając do komórki sitowej floemu gospodarza, strzępka poszukująca przekształca się w strzępkę absorbującą, która wytwarza palczaste wypustki, otaczające komórkę sitową. Dochodzi do połączenia z elementami sitowymi ssawki. Uważano, że na styku strzępki absorbującej i komórki sitowej gospodarza brak jest porów i plasmodesm. Jednak badania z zastosowaniem białek fluoryzujących, o ekspresji zlokalizowanej w komórkach towarzyszących floemu roślin transgenicznych tytoniu dowiodły, że białka te mogą przemieszczać się do floemu *Cuscuta reflexa* w miejscu przytwierdzenia ssawki. Wskazuje to, podobnie jak zastosowanie przenieszonego przez floem barwnika flouryzyjnego, na połączenie żywej treści komórek. U przedstawiciela rodzaju *Orobanche*, stwierdzono wyraźną symplastyczną łączność z gospodarzem, polegającą na bezpośrednim połączeniu plasmodesmami komórek sitowych obu organizmów (HAUPT i współaut. 2001).

Floem gospodarza jest źródłem węglowodanów, aminokwasów oraz niektórych jonów i wody. Przepływ związków pokarmowych można badać m.in. stosując substancje radioaktywne. Ciekawą metodą badawczą jest także pobranie soku floemowego do analizy składu chemicznego (podobnie jak ksylemowego), przy pomocy owadów ssących. W przypadku pasożytów z rodzaju *Cuscuta* i *Orobanche*, sok floemowy może być istotnym źródłem azotu, magnezu, a szczególnie potasu (PRESS i współaut. 1990, HIBBERD i JESCHKE 2001). Duże pobieranie fosforu z gospodarza, które zaobserwowano w roślinach rodzaju *Orobanche*, było wynikiem intensywnego pobierania ufosforylowanych cukrów, ponieważ pasożyt nie był zdolny do pobierania i transportu fosforanów (SAUERBORN 1991).

Mechanizm transportu związków pokarmowych floemem do pasożyta nie został wyjaśniony, ale sugeruje się, że aktywność pasożyta jako akceptora asymilatów i rozładunek sacharozy z floemu gospodarza, powodując różnicę stężeń pomiędzy miejscem załadunku i rozładunku, stymuluje dalszy transport do pasożyta (AYRES i współaut. 1996). Możliwość badania transporterów sacharozy w mutantach lub roślinach transgenicznych *Arabidopsis thaliana*, które mogą być żywicielem m.in. *Orobanche aegyptiaca* lub *Cuscuta reflexa*, stwarza szansę pozna-

nia mechanizmu rozładunku floemu (HIBBERD i JESCHKE 2001).

U holoparazytofitów problem pobierania wody przedstawia się trochę inaczej niż u półpasożytów. Zwiększone tempo rozładowania floemu wydaje się być wystarczające do tego, aby woda i substancje w niej rozpuszczone mogły swobodnie przepływać (PRESS i współaut. 1990). Pasożyty mające dostęp do floemu i ksylemu, z rodzaju *Cuscuta* i *Orobanchae*, w przeciwieństwie do półpasożytów, utrzymują niskie natężenie transpiracji i wymiany dwutlenku węgla. Regulacja przepływu wody powoduje unikanie nadmiernego pobierania jonów z gospodarza i stresu osmotycznego (JIANG i współaut. 2003). Usuwanie wody zachodzić może również przez zjawisko gutacji lub sekrecji gruczołowej. U pasożyta z rodzaju *Orobanchae* stwierdzono duże zagęszczenie gruczołów wydzielniczych, które mogą brać udział w pozbywaniu się nadmiaru wody i jonów (PRESS i współaut. 1990).

Ilość związków węglowych pobieranych z gospodarza zależy od tego czy pasożyt może sam fotosyntetyzować (jak *Rhinanthus minor*), czy musi pobierać asymilaty z gospodarza, bo sam ich wytwarza zbyt mało (jak w roślinach z rodzaju *Striga*) lub praktycznie nie wytwarza (jak w *Cuscuta reflexa*) (AYRES i współaut. 1996, HIBBERD i JESCHKE 2001). Półpasożyty z rodzaju *Viscum* mogą samodzielnie fotosyntetyzować 5–63% potrzebnych asymilatów, resztę pobierając z gospodarza (AYRES i współaut. 1996, HAWKSWORTH i WIENS 1996, HIBBERD i JESCHKE 2001). Półpasożyty z rodzaju *Striga* pobierają 6–30% węgla z ksylemu gospodarza jako węgiel heterotroficzny, co przejawia się m.in. ogromnym zwiększeniem produktywności półpasożyta po połączeniu z gospodarzem (PHOENIX i PRESS 2005a). Ciekawym sposobem rozróżnienia węgla heterotroficznego i autotroficznego w półpasożycie z rodzaju *Striga*, o fotosyntezie C_3 , jest badanie współczynnika dyskryminacji izotopowej węgla $\delta^{13}C$ w jego tkankach, rosnących na gospodarzu C_4 (AYRES i współaut. 1996). Kiedy jednak półpasożyt sam wytwarza dużo związków węgla, mogą one przedostawać się drogą apoplastyczną do gospodarza (NICKRENT i MUSSELMAN 2004). Duży stopień autotroficzności półpasożyta zależy w znacznym stopniu od dobrego zaopatrzenia gospodarza w azot (PHOENIX i PRESS 2005a).

Typowe organy asymilacyjne w postaci blaszki liściowej u pasożytów całkowitych zanikły (rodzaj *Cuscuta*) lub zostały zredukowane do bezzieleniowej formy luskowatej (rodzaj *Orobanchae*) (NICKRENT i MUSSELMAN 2004). Zarówno w pasożytach z rodzaju *Cuscuta*, jak i *Orobanchae*, prawie 100% pobranego z gospodarza węgla pochodzi z jego floemu (HIBBERD i JESCHKE 2001).

Węgiel pobierany być może w różnej formie, w zależności od rodzaju gospodarza i pasożyta. Roślina motylkowata dostarcza do półpasożyta korzeniowego 90% węgla w postaci związków azotowych, podczas gdy gospodarz bez symbiozy azotowej prawie wyłącznie w formie monosacharydów i kwasów organicznych. Węgiel pobrany z gospodarza w formie sacharozy, przez parazytofity gromadzony jest raczej w formie alkoholi wielowodorotlenowych – polioli, np. mannitolu, który jest formą najczęściej niedostępną dla gospodarza (AYRES i współaut. 1996). Rodzaj gromadzonego polioli zależy od rodzaju pasożyta. Polirole obniżają potencjał wody półpasożyta, wspomagając przepływ roztworów z gospodarza, oraz pełnią rolę ochronną w stosunku do enzymów i błon komórkowych, w warunkach wysokiego stężenia jonów nieorganicznych w wakuoli półpasożyta. (PHOENIX i PRESS 2005a).

Pasożyt może korzystać z regulatorów wzrostu gospodarza. Parazytofity łądogowe nie posiadają korzeni i w związku z tym mogą zależeć od fitohormonów syntetyzowanych w korzeniu gospodarza. Rafleje wytwarzając kwiaty wydają się korzystać z regulatorów wzrostu gospodarza, bo jedyne ich organy wegetatywne to ssawki (STEWART i PRESS 1990). Parazytofity, korzystając z metabolitów wtórnych pobranych z gospodarza, unikają nakładów energetycznych i metabolicznych, a pozyskują związki o roli allelopatycznej, antypatogenicznej lub antyrosłinożernej (PHOENIX i PRESS 2005a).

O skali korzyści, jakie osiąga *Orobanchae aegyptiaca* pasożytując na roślinie pomidora może świadczyć fakt, że jej biomasa stanowi do 80 % biomasy żywiciela (AYRES i współaut. 1996). Dobrego gospodarza wyróżnia wydajny export substancji do pasożyta. Zależy on nie tyle od dużej liczby wytworzonych na gospodarzu ssawek, co od ich wysokiej efektywności transportowej, która wynika m.in. z różnic budowy ssawek tego samego pasożyta w różnych gospodarzach (CAMERON i współaut. 2005).

JAKIE STRATY PONOSZĄ GOSPODARZE CZYLI O OBJAWACH CHOROBY

Bezpośredni wpływ pasożyta polega na pobieraniu wody i związków pokarmowych, w tym asymilatów, na zasadzie donor-akceptor. Niedobór wody i ograniczenie produktywności może prowadzić do spadku biomasy gospodarza (NICKRENT 2002). Straty dotyczą także zdolności reprodukcyjnych gospodarza (PHOENIX i PRESS 2005a). Objawem infekcji pasożytniczej, poza zahamowaniem wzrostu i redukcją plonu, może być więdnienie i chlorozy liści gospodarza (PRESS i współaut. 1990).

Przypuszcza się, że szkodliwy wpływ pasożyta może być także wynikiem przenikania do gospodarza związków toksycznych (PRESS i współaut. 1990, AYRES i współaut. 1996).

Pasożyt pobiera wodę od gospodarza zarówno w dzień, jak i w nocy, utrzymując wysokie natężenie transpiracji nawet w warunkach stresu wodnego, co pogarsza uwodnienie gospodarza oraz zwiększa wrażliwość na suszę. Roślina-gospodarz wykazuje obniżoną wartość wskaźnika efektywności wykorzystania wody (WUE), to znaczy wytwarza mniej suchej masy rośliny w przeliczeniu na jednostkę wytranspirowanej wody (STEWART i PRESS 1990, PHOENIX i PRESS 2005a). Ograniczenie wzrostu pod wpływem pasożyta wydaje się w największym stopniu zależeć od ograniczenia związków węgla i azotu, a konkurencja o wodę jest raczej drugorzędna (PRESS i współaut. 1990).

Pasożyt lodygowy może zmniejszać natężenie fotosyntezy gospodarza (AYRES i współaut. 1996, CAMERON i współaut. 2005, PHOENIX i PRESS 2005a). W przypadku pasożytów korzeniowych, dodatkowy akceptor asymilatów jakim jest pasożyt, indukuje przejściowy wzrost intensywności fotosyntezy gospodarza (AYRES i współaut. 1996, HIBBERD i JESCHKE 2001). Pasożyty korzeniowe, zmieniają też wzór dystrybucji asymilatów, które w większym stopniu kierowane są do korzeni, wzrasta więc stosunek masy korzenia do pędu (AYRES i współaut. 1996).

Infekcja wpływa też na metabolizm azotowy. *Cuscuta reflexa* powoduje wzrost pobierania azotu azotanowego, ale spadek jego redukcji i asymilacji w korzeniach *Ricinus communis* (JESCHKE i HILPERT 1997).

W przypadku gospodarza z grupy motylkowatych spada drastycznie symbiotyczne wiązanie azotu atmosferycznego (HIBBERD i JESCHKE 2001). Intensywne pobieranie azotu przez półpasożyta *Olax phyllanthi* z ksylemu *Acacia littorea* prowadzi do głodu azotowego w gospodarzu (PATE 2001). Konkurencja gospodarza i holoparazytofita o związki organiczne wydaje się mieć znacznie większy wpływ na w redukcję wzrostu niż współzawodnictwo o związki nieorganiczne (PRESS i współaut. 1990).

Infekcja pasożytnicza wpływa na równowagę fitohormonalną gospodarza (AYRES i współaut. 1996). Zainfekowane przez półpasożyta z rodzaju *Arceuthobium* gałęzie wykazują wzrost stężenia cytokinin i auksyn oraz spadek kwasu abscysynowego (HAWKSWORTH i WIENS 1996). Objawami zaś braku równowagi hormonalnej samego półpasożyta może być zahamowanie wydłużania jego międzywęźli, brak wytwarzania kwiatów czy wytwarzanie miotlastych narośli (PRESS i współaut. 1990).

Stopień redukcji biomasy gospodarza zależy od bardzo wielu czynników. Można go nawet symulować przy pomocy modeli matematycznych (MANSCHADI i współaut. 2003). Straty w plonie zbóż chlebowych, powodowane przez rośliny z rodzaju *Striga*, wynoszą zwykle 5–40%, ale sięgają nawet 100% (ESTRABROOK i YODER 1998, GURNEY i współaut. 2006). Wyraźnie spada reprodukcja gospodarza, np. w przypadku *Urtica dioica* zainfekowanej *Cuscuta europaea* 97% badanych roślin nie zakwitło (KOSKELA i współaut. 2001).

Zwyczajowe nazwy gatunków pasożytniczych, głównie angielskie (witchweed, broomrape, steller of bread, devil's thread), ale i polska nazwa zaraza, sugerują dewastacyjny wpływ pasożyta, prowadzący często do śmierci żywiciela (STEWART i PRESS 1990).

Patogeniczność pasożyta zależy od wielu czynników takich jak stosunek masy gospodarza do pasożyta, ilość pasożytów na jednym gospodarzu i czas potrzebny do wydania nasion przez pasożyta. Niezależnie od stopnia patogeniczności i dynamiki cyklu życiowego pasożyta, roślina gospodarza nie powinna zamierać przed wydaniem nasion przez pasożyta (NICKRENT 2002).

WNIOSKI CZYLI JAKIE SĄ EKOLOGICZNE SKUTKI PASOŻYTNICZYCH ZWIĄZKÓW ROŚLIN NASIENNYCH W ŚRODOWISKU NATURALNYM I W AGROSYSTEMACH

Podwójna zależność od warunków środowiskowych, zarówno pasożyta, jak i gospodarza, może być przyczyną szczególnej wrażliwości związku pasożytniczego na zmianę tych warunków. Pasożytnictwo może oddziaływać pośrednio na stopień bioróżnorodności w ekosystemie. Pasożyt infekując wrażliwego gospodarza zmniejsza jego zdolności konkurencyjne w stosunku do gospodarzy mniej wrażliwych oraz roślin nie będących gospodarzami (PRESS i PHOENIX 2005).

Zmiana natężenia konkurencji oraz zmiana obiegu pierwiastków i wody prowadzi do zmiany struktury, cykli wegetacyjnych i strefowości ekosystemów. Przykładem zmiany struktury w ekosystemie łąkowym jest wpływ *Rhinanthus minor* na spadek udziału pewnych gatunków traw (np. *Poa pratensis*) lub roślin motylkowatych (np. *Lathyrus pratensis*) w stosunku do innych roślin zielnych. Podobnie *Triphysaria pusilla* i *Cuscuta salina* mogą zmieniać skład gatunkowy ekosystemu. Dotyczy to szczególnie łąk młodych, o uboższym składzie gatunkowym, które w większym stopniu zmniejszają produktywność i są niszczone przez pasożyty (CAMERON i współaut. 2005, PHOENIX i PRESS 2005a). Selekcja gospodarza przez pasożyta może być aktywna, na skutek np. wymiany sygnałów chemicznych, lub pasywna, na skutek lepszego wzrostu i reprodukcji pasożyta na wybranym gospodarzu. Wybór gospodarza może być determinowany dużą zawartością azotu w tkankach (motylkowate), dobrym dostępem do wody (głęboko korzeniące się gatunki, odporne na suszę), długotrwałą dostępnością (gatunki wieloletnie), łatwym dostępem do tkanek przewodzących i słabą reakcją obronną (PRESS i PHOENIX 2005). Kierunek wpływu na różnorodność ekosystemu zależy od tego czy gatunek gospodarza jest dominujący i dotyczy powiązań nie tylko pomiędzy roślinami, ale także szerszych oddziaływań roślin z innymi organizmami typu roślinożerców, patogenów, symbiontów czy organizmów zapylających i roznoszących nasiona (PHOENIX i PRESS 2005a).

Wpływ pasożyta na stan ekosystemu, zarówno naturalnego, jak i agrosystemu, jest w znacznym stopniu zależny od zasobności w składniki pokarmowe i wodę. Nawożenie azotowe upraw sorgo zmniejsza istotnie porażenie przez rośliny z rodzaju *Striga* i jest jednym ze sposobów kontroli tego pasożyta.

W przypadku jednak trawy łąkowej *Poa pratensis* i pasożyta *Rhinanthus minor* efekt jest przeciwny ponieważ zdolność konkurencyjna gospodarza spada przy zwiększonej zasobności w azot, co wyraża się większą redukcją jego masy (CAMERON i współaut. 2005). Porażone gatunki żywicielskie mają większą wrażliwość na suszę, a intensywnie transpirujące pasożyty mogą dodatkowo zmniejszać zapasy wody w glebie (PHOENIX i PRESS 2005a).

Szczególnie interesująca jest możliwość zmian bioróżnorodności ekosystemów, w których występują rośliny pasożytnicze, w wyniku bezpośredniego (podwojenie stężenia CO₂ w atmosferze) i pośredniego (zmiany klimatyczne) działania „efektu cieplarnianego” (PHOENIX i PRESS 2005b). W warunkach atmosfery wzbogaconej w CO₂ rośliny gromadzą prawie cały dodatkowo związany węgiel w częściach podziemnych. W przypadku półpasożytów korzeniowych wzrost stężenia CO₂ stymuluje wzrost zarówno autotroficznego jak i heterotroficznego pobierania węgla. Stwierdzono, że doświadczalne podwojenie stężenia CO₂ w atmosferze wpłynęło na wzrost gęstości występowania i stopnia reprodukcji półpasożyta *Melampyrum pratense* L. na granicy lasów alpejskich. Sugeruje to możliwość migracji gatunków pasożytniczych w warunkach „efektu cieplarnianego” (HÄTTENSCHWILER i ZUMBRUNN 2006).

Straty gospodarcze, powodowane przez półpasożyty łąkowe z rodzaju *Viscum* i *Arceuthobium* w przemyśle drzewnym, a w agrosystemach głównie przez rośliny z rodzajów *Striga*, *Orobanche* i *Cuscuta*, są w skali globalnej znaczne (ESTRABROOK i YODER 1998, NICKRENT i MUSSELMAN 2004, GURNEY i współaut. 2006) Relatywnie największe straty z powodu występowania chwastów pasożytniczych ponoszą kraje afrykańskie w uprawie sorgo, kukurydzy i prosa. Niedawno stwierdzono, że półpasożyt z rodzaju *Striga* infekuje także pszenicę. Do tej pory nie stanowiło to problemu gospodarczego, ponieważ rejony, w których w Afryce uprawia się pszenicę, są zbyt chłodne dla parazytofita. Analiza zmiany warunków klimatycznych, w wyniku „efektu cieplarnianego”, wskazuje na zagrożenie położonych wyżej nad poziomem morza upraw pszenicy przez półpasożyty z rodzaju *Striga* (VASEY i współaut. 2005).

CAN A PLANT EAT ANOTHER PLANT ? WHAT IS PARASITISM BETWEEN ANGIOSPERM PLANTS ABOUT

Summary

Parasitism among angiosperms is not a widespread phenomenon as it occurs in approximately 1% of known species. Nevertheless, some parasitic weeds have great economic importance – among them are destructive pathogens of commercially valuable crops and pathogens of coniferous trees in many regions of the world. Parasitic angiosperms are a taxonomically, structurally and physiologically differentiated group of plants that rely on a neighboring plant for partial or total supply of water and nutrients. The common feature uniting parasitic angiosperms is the presence of haustorium, a specialized organ that attaches the parasite to its host and allows for extraction of solutes from the host's vascular system. Parasitic plants are often classified as hemiparasitic or holoparasitic, depending on the extent of their inability to produce their own reduced carbon. Holoparasitic species are obligate parasites and as such lack chlorophyll and have little independent capacity to assimilate carbon and inorganic nu-

trients. Hemiparasites have chlorophyll and are autotrophic to some extent. They can be further divided into facultative and obligate parasites, depending on whether or not they are capable of completing their lifecycle in the absence of the host. Parasitic plants have different modes of invading host plants, some develop haustoria on the roots whereas others invade aerial parts of the host. They infect their hosts to rob them of water, minerals and nutrients and compete for resources. The direct effect of infestation is the reduction of host is dry matter production, change of its shoot/root allometry, the decrease in reproductive output and sometimes finally killing of the host. Parasitic genera vary considerably in their habits and host ranges and can indirectly influence their hosts by shifting the competitive balance and resource cycling in ecosystems. This can result in change in ecosystems of relative species composition under future CO₂ -rich atmosphere and climate warming, known as the greenhouse effect.

LITERATURA

- ACYORD R. D., GRAVES J. D., 1997. *The regulation of the water potential gradient in the host and parasite relationship between Sorghum bicolor and Striga hermontica*. Ann. Bot. 80, 649–656.
- AYRES P. G., PRESS M. C., SPENCER-PHILLIPS P. T. N., 1996. *Effects of pathogens and parasitic plants on source-sink relationships*. [W:] *Photoassimilate Distribution in Plants and Crops*. ZAMSKI E., SCHAFFER A. A. (red.). Marcel Dekker Inc., 479–500.
- CALLADINE A., PATE J. S., 2000. *Haustorial structure and functioning of the root hemiparasitic tree Nuytsia floribunda (Labill.) R.Br. and water relationships with its hosts*. Ann. Bot. 85, 723–731.
- CAMERON D. D., HWANGBO J.-K., KEITH A. M., GEMINEZ J.-M., KRAUSHAAR D., ROWNTREE J., SEEL W. E., 2005. *Interactions between the hemiparasitic angiosperm Rhinanthus minor and its host: from cell to the ecosystem*. Folia Geobot. 40, 217–229.
- DÖRR I., 1997. *How Striga parasitizes its host: a TEM and SEM study*. Ann. Bot. 79, 463–472.
- ESTRABROOK E. M., YODER J. I., 1998. *Plant-plant communications: rhizosphere signaling between parasitic angiosperms and their hosts*. Plant Physiol. 116, 1–7.
- GAJEWSKI W., 1962. *Pasożytnicze rośliny kwiatowe*. PZWS, Warszawa.
- GURNEY A. L., SLATE J., PRESS M. C., SCHOLES J. D., 2006. *A novel form of resistance in rice to the angiosperm parasite Striga hermonthica*. New Phyt. 169, 199–208.
- HAUPT S., OPARKA K. J., SAUER N., NEUMANN S., 2001. *Macromolecular trafficking between Nicotina tabacum and the holoparasite Cuscuta reflexa*. J. Exp. Bot. 52, 173–177.
- HAWKSWORTH F. G., WIENS D., 1996. *Dwarf Mistletoes: Biology, Pathology, and Systematics*. [W:] *Agriculture Handbook 709*. GEILS B. W., NISLEY R. G. (red.). United States Department of Agriculture Forest Service, Washington.
- HÄTTENSCHWILER S., ZUMBRUNN T., 2006. *Hemiparasite abundance in an alpine treeline ecotone increases in response to atmospheric CO₂ enrichment*. Oecologia 147, 47–52.
- HIBBERD J. M., JESCHKE D. W., 2001. *Solute flux into parasitic plants*. J. Exp. Bot. 52, 2043–2049.
- JESCHKE D. W., HILPERT A., 1997. *Sink-stimulated photosynthesis and sink-dependent increase in nitrate uptake: nitrogen and carbon relations of the parasitic association Cuscuta reflexa – Ricinus communis*. Plant Cell Envir. 20, 47–56.
- JIANG F., JESCHKE W. D., HARTUNG W., 2003. *Water flows in the parasitic association Rhinanthus minor/Hordeum vulgare*. J. Exp. Bot. 54, 1985–1993.
- KEYES W. J., O'MALLEY R. C., KIM D., LYNN D. G., 2000. *Signaling organogenesis in parasitic angiosperms: xenognosin generation, perception and response*. J. Plant Growth Regul. 19, 217–231.
- KOSKELA T., SALONEN V., MUTIKAINEN P., 2001. *Interaction of a host plant and its holoparasite: effects of previous selection by the parasite*. J. Evol. Biol. 14, 910–917.
- KUIJT J., LYE D., 2005. *Gross xylem structure of the interface of Psittacanthus ramiflorus (Loranthaceae) with its hosts and with a hyperparasite*. Bot. J. Linnean Soc. 147, 197–201.
- MAŁUSZYŃSKA E., PODYMA W., DRZEWIECKI J., KARNKOWSKI W. 1998. *Chwasty i rośliny pasożytnicze objęte przepisami kwarantanny*. IHiAR PIOP, Warszawa.
- MANSCHADI A. M., WANG E., ROBERTSON M. J., MEINKE H. SAUERBORN J., 2003. *Development of a parasite module in APSIM (Agricultural Production System Simulator) – Case study: the parasitic weed Orobanche crenata infesting Faba bean*. Proceedings of the Australian Agronomy Conference, Australian Society of Agronomy.
- MARVIER M. A., SMITH D. I., 1997. *Conservation implications of host use for rare parasitic plants*. Conserv. Biol. 11, 839–848.

- MATUSOVA R., BOUWMEESTER H., 2006. The effect of host-root-derived chemical signals on the germination of parasitic plants. [W:] *Chemical Ecology: from Gene to Ecosystem*. DICKE M., TAKKEN W. (red.). Springer, 39-54.
- MOWER J. P., STEFANOVIC S., YOUNG G. J., PALMER J. D., 2004. *Plant genetics: gene transfer from parasitic to host plants*. Nature 11, 165-166.
- NICKRENT D. L., 2002. *Parasitic Plants of the World*. [W:] *Parasitic Plants of the Iberian Peninsula and Balearic Islands*. LÓPEZ-SÁEZ J. A., CATALN P., SÁEZ L. (red.). Mundi-Prensa, Madrid, 7-27.
- NICKRENT D. L., MUSSELMAN L. J. 2004. *Introduction to parasitic flowering plants*. The Plant Health Instructor. DOI: 10.1094/PHI-I-2004-0330-01 <http://www.apsnet.org/education/IntroPlant-Path/PathogenGroups/Parasiticplants/default.htm#types>
- PATE J. S., 2001. *Haustoria in action: case studies of nitrogen acquisition by woody xylem-tapping hemiparasites from their hosts*. Protoplasma 215, 1-4.
- PHOENIX G. K., PRESS M. C., 2005a. *Linking physiological traits to impacts on community structure and function: the role of root hemiparasitic Orobanchaceae (ex-Scrophulariaceae)*. J. Ecol. 93, 67-78.
- PHOENIX G. K., PRESS M. C., 2005b. *Effects of climate change on parasitic plants: the root hemiparasitic Orobanchaceae*. Folia Geobot. 40, 205-216.
- PRESS M. C., PHOENIX G. K., 2005. *Impacts of parasitic plants on natural communities*. New Phytol. 166, 737-751.
- PRESS M. C., GRAVES J. D., STEWARD G. R., 1990. *Physiology of the interaction of angiosperm parasites and their higher plant hosts*. Plant Cell Environ. 13, 91-104.
- PODBIELKOWSKI Z., PODBIELKOWSKA M., 1992. *Przystosowania roślin do środowiska*. Wydawnictwa Szkolne i Pedagogiczne, Warszawa.
- REISS G. C., BAILEY J. A., 1998. *Striga gesnerioides parasiting cowpea: development of infection structures and mechanisms of penetration*. Ann. Bot. 81, 431-440.
- SAUERBORN J., 1991. *Parasitic Flowering Plants – ecology and Management*. Verlag Josef Margrave Scientific Books.
- STEWART G. S., PRESS M. C., 1990. *The physiology and biochemistry of parasitic angiosperms*. Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 41, 127-151.
- SZAFER W., KULCZYŃSKI S., PAWŁOWSKI B., 1988. *Rośliny Polskie*. PWN, Warszawa.
- VASEY R., SCHOLDS J., PRESS M., 2005. *Wheat (Triticum aestivum) is susceptible to the parasitic angiosperm Striga hermonthica, a major cereal pathogen in Africa*. Phytopath. 95, 1294-1300.
- YODER J., 1997. *A species-specific recognition system directs haustorium development in the parasitic plant Triphysaria (Scrophulariaceae)*. Planta 202, 407-413.