

# DANSKE OG ANDRE NORDISKE SNYLTEPLANTER

DANISH AND OTHER NORDIC PARASITIC PLANTS  
with Figure legends in English



HENNING S. HEIDE-JØRGENSEN

KONGENS LYNGBY - 2008



### Forfatteren

Henning S. Heide-Jørgensen er født 1942. Cand. scient. fra Københavns Universitet 1970 med speciale i økologisk planteanatomi. Adjunkt og lektor samme sted indtil Institut for Planteanatomi og Cytology blev nedlagt i 1986. Gæsteforsker ved University of Victoria, British Columbia 1990-1991. Har siden da været tilknyttet Biologisk Institut ved Københavns Universitet samt undervist ved Folkeuniversitetet i København. Har primært publiceret om tørketilpassede planter, planternes kutikula, kødædende planter, snylteplanter og biologiske konsekvenser af klimaændringer i Grønland.

### Copyright

Ingen dele af denne artikel må reproducere uden skriftlig tilladelse fra forfatteren. Dog tillades én udskrift til personlig brug. Det er tilladt at linke til artiklen. Copyright til illustrationer tilhører personerne nævnt i figurteksterne.

No part of this publication may be reproduced without prior written permission from the author. One printout for personal use is allowed. Links to the paper is allowed. Copyright to the illustrations belongs to photographers mentioned in the Figure legends.

### Indhold

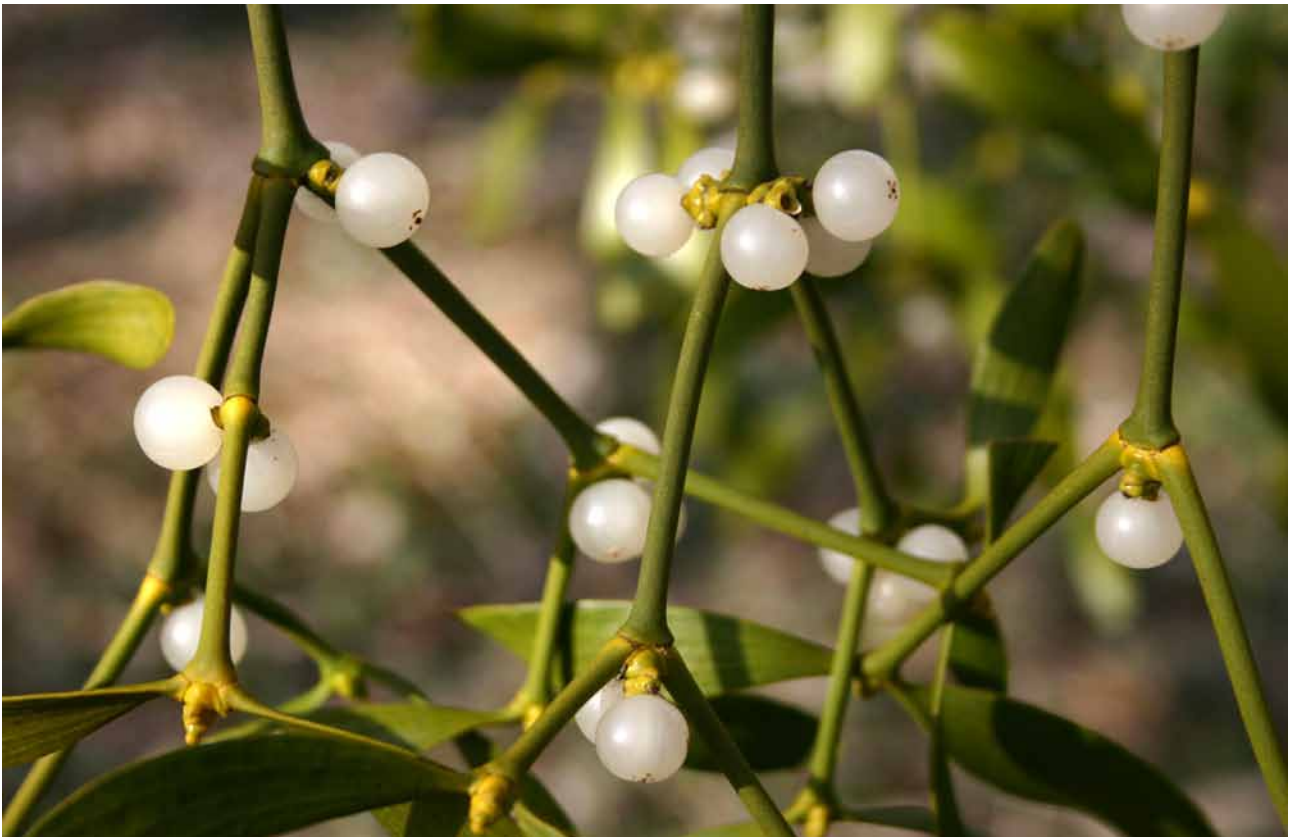
Hvad er en snylteplante? .....	3
Generelt om haustorier .....	6
De nordiske arter .....	7
Thesium - Nålebæger .....	7
Viscum - Mistelten .....	7
Cuscuta - Silke .....	10
Orobanchaceae - gyvelkvælerfamilien .....	12
Euphrasia - Øjentrøst .....	12
Odontites - Rødtop .....	13
Melampyrum - Kohvede .....	14
Bartsia - Bartsie .....	16
Parentucellia - Gul Bartsie .....	17
Pedicularis - Troidurt .....	17
Rhinanthus - Skjaller .....	21
Lathraea - Skælrod .....	22
Orobanche - Gyvelkvæler .....	24
Haustorier .....	27
Anatomi og funktion .....	27
Snylterens etablering .....	30
Hvor mange værter? (Værtsspecificitet) .....	32
Økologiske relationer .....	35
Snylteplanters evolution .....	37
Supplerende læsning .....	40

### Taksigelse

Personer nævnt i figurteksterne takkes for bidrag af illustrationer, Poul Hansen for kommentarer til manuskriptet, Palle Gravesen for vejledning om snylteplante-lokaliteter, samt forlaget Brill for tilladelse til at gengive figurer fra H. S. Heide-Jørgensen 2008: Parasitic Flowering Plants.

### Forside/Cover

Helsnylteren skælrod, *Lathraea squamaria*, snylter især på hassel, *Corylus avellana*.  
The hemiparasitic toothwort, *Lathraea squamaria*, mostly parasitizes hazel, *Corylus avellana*.  
Photo: H. S. Heide-Jørgensen.



1. Mistelten, *Viscum album* ssp. *album*, en sjælden, men velkendt snylter i det sydlige Skandinavien. European Mistletoe, a rare but well known parasite in southern Scandinavia. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.

Snylter eller parasit lyder i de flestes øren som noget ubehageligt, og det skal erkendes, at man blandt snylteplanterne finder verdens mest skadelige ukrudt set fra en land- og skovbrugsmæssig synsvinkel. I de Nordiske lande er snylteplanter dog ganske fredelige, og det gælder også det store flertal af de ca. 4.500 arter, der kendes på verdensplan. Set fra en anden synsvinkel kan snylteplanter fremvise lige så smukke og komplicerede blomster som orkideer, en lige så specialiseret form for næringsoptagelse som hos kødædende planter, og de er lige så vigtige elementer i en række økosystemer som enhver anden organisme. I denne artikel fokuseres på snylteplanter i de nordiske lande inklusive Grønland. Vil man vide mere om de mest skadelige snyltere, om de eksplosive blomster i Loranthaceae, en familie i samme orden som misteltenfamilien, og deres samspil med fugle i bestøvnings- og spredningsøjemed samt om verdens største enkeltblomst hos *Rafflesia* eller de mindste og mest reducerede hos *Balanophoraceae*, så er der hjælp at hente i litteraturlisten side 40.

### Hvad er en snylteplante?

Snylteplanter, også kaldet parasittiske planter, har gennem tiderne udviklet evnen til at skaffe sig vand og næring fra deres værtsplanter. Det sker ved at udnytte værternes rodsystem, og de mest avancerede snylteplanter udnytter også værternes fotosyntese apparat. Det resulterer som regel i, at de udnyttede planter vokser mindre og får mindre frugtsætning, men værterne lider i de fleste tilfælde ingen alvorlig overlast. Drænes værten så hårdt for vand og næring, at den dør, så har snylteren, med undtagelser blandt de énråge snyltere, udslettet grundlaget for sin eksistens. Dette forhold omtales side 35.

Mere præcist kan en snylteplante defineres som en plante, der besidder en såkaldt fysiologisk bro, hvor igennem der transporteres vand og næringsstoffer fra værten til snylteren. Denne bro har en strukturel basis, benævnt et haustorium, hvis struktur og funktion beskrives side 27. Det lyder måske lidt søgt at tale om en fysiologisk bro, når det drejer sig om en fysisk forbindelse mellem de to parter. Der er dog flere problemer



2. Hæfteskiver af klatreplanten rådhusvin, *Parthenocissus tricuspidata*, på murværk.

Holdfasts of the climbing Japanese Ivy attached to brick. Photo: H. S. Heide-Jørgensen



3. Vedbend, *Hedera helix*, klatrer med birødder, der udskiller klæbestof.

Ivy has climbing stems adhering to their support by adventitious roots secreting an adhesive substance. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.

at tage hensyn til. Det første er, at betegnelsen haustorium for den fysiske forbindelse gennem tiderne er anvendt i meget forskellige sammenhænge, skønt haustorium oprindeligt betegnede den fysiske forbindelse mellem silke (*Cuscuta*) og dens vært. Uanset organisme er der dog det fælles træk for haustorier, at de bruges til optagelse og transport af vand og næring.

Det næste problem er, at haustoriet ikke altid er umiddelbart synligt. Efter spiring og indtrængning i værten kan alle ydre tegn på snylterens tilstedeværelse forsvinde for en længere periode. Hele snylterens vegetative legeme splittes op i cellerstrenger, der omgives totalt af værtens væv. Efter måneder eller år produceres en blomst eller blomsterstand, der bryder frem på værtens overflade. Det sker hos alle arter i Rafflesiaceae, og de mest avancerede arter i misteltenfamilien (*Viscaceae*) er godt på vej i samme retning. I sådanne tilfælde kan et haustorium ikke erkendes, men der skelnes mellem snylteplantens dele gemt i værten og de synlige dele uden for værten. De betegnes henholdsvis endofyt og exofyt.

For det tredje giver det problemer for en defineret af snylteplanter, at nogle planter er i tæt fysisk kontakt med andre planter, men uden at optage næring fra dem. Det gælder f.eks. talrige af regnskovens orkideer, mange medlemmer af ananasfamilien (*Bromeliaceae*) og flere andre blomsterplanter foruden mange laver, mosser og bregner. Sådanne planter, der kun bruger andre planter som vækstunderlag, kaldes epifyter. Hos klatreplanter som rådhusvin (*Parthenocissus tricuspidata*, Fig. 2) og vedbend (*Hedera helix*, Fig. 3) er der udviklet særlige fasthæftningsorganer, der bogstaveligt limes til underlaget, men uden at optage næring.

Der er endnu en gruppe vækster, der kan forveksles med snylteplanter. De blev tidligere betegnet saprophyter. Denne gruppe er praktisk talt uden klorofyl og derfor uden fotosyntese, så medlemmerne er afhængige af at få leveret kulstofforbindelser fra andre planter. Man mente tidligere, at kulstoffet kom via mykorrhiza med svampe, der nedbryder dødt organisk stof i jordbunden. Som eksempler fra den nordiske flora på planter



4. Snylterod, *Monotropa hypopitys*, er en klorofylfri myko-heterotrof plante fra familien Monotropaceae. Findes i både løv- og nåleskov. Yellow Bird's Nest (Monotropaceae) is a myco-heterotrophic plant free of chlorophyll. It occurs in beech and pine woods. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.



5. Rederod, *Neottia nidus-avis*, er ikke en snylteplante, men en myko-heterotrof orkide. Bird's Nest Orchid is not a parasitic plant but a myco-heterotrophic orchid. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.

fra denne gruppe kan nævnes snylterod (*Monotropa hypopitys*, Fig. 4) og orkideerne rederod (*Neottia nidus-avis*, Fig. 5), koralrod (*Corallorhiza trifida*) og knælæbe (*Epipogium aphyllum*). Det skal ikke udelukkes, at der findes planter, der er saprofyter svarende til den oprindelige definition, dvs. organismer der udnytter dødt organisk materiale; men de arter, der er blevet undersøgt nærmere, har vist sig at danne mykorrhiza med forskellige svampearter, der samtidig har mykorrhiza med grønne planter. Resultatet er, at den klorofyllløse blomsterplante har svampens mycelium som mellemlid til en grøn plante, der så er leverandør af kulstofforbindelser og andre vigtige næringsstoffer. Sådanne klorofyllløse planter kaldes nu myko-heterotrofe planter. Der kendes omkring 400 arter fordelt på 9 familier.

Af egentlige snylteplanter kendes omkring 4.500 arter fordelt på 20 familier med forekomst i alle ver-

densdele undtagen Antarktis og i stort set alle plantesamfund undtagen samfund i vandigt miljø. I de nordiske lande inklusive Færøerne og Grønland findes omkring 50 arter fra 4 familier. Dertil kommer nogle få indslæbte arter samt en række underarter.

Der er fire typer af snylteplanter. De inddeles efter, om de har fotosyntese eller ej og, om de har deres haustorier anbragt på værtens rødder eller stængler. Halvsnyltere har fotosyntese og er de mest talrige. De kan samtidig være enten stængelsnyltere eller rodsnyltere. Helsnyltere er uden fotosyntese, og af dem er der på verdensplan kun ca. 390 arter. I Norden er denne gruppe kun repræsenteret som rodsnyltere.

Nogle forfattere anvender også betegnelserne obligate og fakultative snylteplanter. De første kan kun overleve, når de ernæres af en vært, og alle helsnyltere er således obligate snyltere. Den anden gruppe kan overleve uden vært, men kla-



6. Primært haustorium (pil) hos vedbend-gyvelkvæler, *Orobanche hederæ*. **A**, Haustoriet har dannet en knold, hvorfra der udgår 3 blomsterstande samt små tykke korte rødder, der hos nogle arter kan anlægge sekundære haustorier. Bemærk, at tykkelsen efter haustoriet på den lyse rod fra værten vedbend er under halvt så tyk, og roden er grålig og døende. **B**, Samme knold og haustorium gennemskåret langs værtsroden. De lyse linier i det gullige knoldvæv afslører et kompliceret system af ledningsstrengte.

Primary haustorium of Ivy Broomrape. **A**, Tubercle with primary haustorium (arrow) and three inflorescences. The very short and thick roots may develop secondary haustoria. Note the host root is much reduced in thickness beyond the haustorium. **B**, Same tubercle cut along the host root. A complicated vascular system shows faintly in the tubercle. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.



7. Primært haustorium hos mistelten, *Viscum album*. Haustoriets endofyt forgrener sig i veddet på et æbletræ og kan let erkendes på den grønne farve, der skyldes tilstedeværelse af klorofyl.

Primary haustorium of European Mistletoe. The endophyte ramifies in the wood (xylem) and is easily recognized by the green colour of chlorophyll. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.

rer sig dårligt og sætter kun få spiredygtige frø. Der kendes flere eksempler på halvsnyltere holdt i kultur uden vært, men da der ikke er påvist fakultative snylteplanter, der er i stand til at formere sig i naturlige plantesamfund, så giver det ikke megen mening at bruge termerne obligat og fakultativ om snylteplanter.

Planter, der ikke ved egen hjælp kan skaffe sig tilstrækkeligt med væsentlige næringsstoffer som kulstof, kvælstof og fosfor kaldes for heterotrofe planter i modsætning til autotrofe planter, der kan det hele selv, blot der er lys, vand og kuldioxid til stede. Det er klart, at snylteplanter tilhører de heterotrofe planter.

### Generelt om haustorier

Haustoriet er snylteplantens forbindelse med værtsplanten. Hos mange snylteplanter og først og fremmest hos stængelsnyltere og helsnyltere er det kimrodens spids, der anlægger det første og hos mere avancerede snyltere også det eneste haustorium. Et sådant haustorium kaldes primært (Fig. 6-7). Haustorier kan også anlægges fra siderødder eller birødder eller hos Nældesilke (*Cuscuta*) fra stængler. De betegnes da sekundære haustorier. Et primært haustorium lever og fungerer som regel længe og ofte i snylteplantens

fulde levetid. Ved tælling af årringe i værtens ved er det konstateret, at endofyten hos den amerikanske mistelten *Phoradendron libocedri* kan leve i mindst 409 år. Sekundære haustorier fungerer oftest i kortere tid, evt. kun i få måneder. Til gengæld danner flerårige snylteplanter ofte nye sekundære haustorier i samme eller efterfølgende vækstsæson.

## De nordiske arter

De omkring 50 nordiske arter af snylteplanter og deres forekomst er anført i tabellen side 8. Underarter er ikke medtaget.

### Thesium - Nålebæger

Nålebæger, der hører til sandelfamilien Santalaceae, er en stor slægt med omkring 300 arter, der alle er halvsnyltere og rodsnyltere med mange forskellige værter. Flertallet af arterne findes i Afrika og omkring Middelhavet, og kun to er kendt fra Skandinavien. Den første, hørbladet nålebæger (*Thesium ebracteatum*) fandtes ved Jægerspris og ved Brede Bakker, men er ikke set siden omkring år 1900. Arten har østlig udbredelse i Europa og anses for en skovsteppeplante. Den anden art, alpe-nålebæger (*Thesium alpinum*, Fig. 8) fandtes tidligere nær Holstebro, men i dag forekommer den kun i det sydøstlige Sverige. Begge arter foretrækker tør bund, og med sidstnævntes nærmeste forekomst små 500 km nede i Tyskland og hovedudbredelse i Alperne, Pyrenæerne, højland på Balkan og længere østpå, skal arten sandsynligvis opfattes som en istids relik.

De små, hvide, 4-tallige blomster støttes af et højblad, der forskydes ud på blomsterstilken. Der er kun et frø per blomst, og frøene spredes af myrer.

### Viscum - Mistelten

Den eneste anden repræsentant for sandelordenen (Santalales) i Norden er halvsnylteren europæisk mistelten (*Viscum album*) repræsenteret med underarten *V. album* ssp. *album* (Fig. 1). I modsætning til nålebæger, der har mange sekundære haustorier hæftet til flere forskellige værter har mistelten kun et primært haustorium.



8. Alpe-Nålebæger, *Thesium alpinum*, er en rodsnylter fra sandelfamilien. I Norden findes den kun i Sverige.

*Alpine Toadflax is a root parasite from the sandalwood family Santalaceae. In the Nordic countries it is only known from Sweden. Photo: Carol Gracie.*

Mistelten var tidligere almindelig i Danmark, da landet var skovdækket; men i dag findes den muligvis ikke vildtvoksende. Den sidste med sikkerhed vildtvoksende plante sad på et vildt æbletræ ved Store Elmue på Sydsjælland; men værtstræet og dermed misteltenen døde for en snes år siden. En bestand ved Lillebælt er måske oprindelig. I de senere år er mistelten blevet en populær haveplante, og den er herfra spredt til naturen med fugle. I Norge trives mistelten godt på øerne i Oslo Fjorden, og den findes vildtvoksende flere steder i Småland og Øster Götland, hvor den nu er fredet. Misteltens nordgrænse i Skandinavien er bestemt af vintertemperaturen, og fund af fossilt pollen viser, at den i sen-glacial varmetid for godt 12.600 år siden nåede mere end 100 km længere mod nord. Klimaændringerne kan betyde, at den atter spreder sig mod nord.

## Snylteplanter i Norden

Art, Figur	Forekomst	Familie
<i>Thesium alpinum</i> , 8	Øster Götland og Småland på tør jord.	Santalaceae
<i>Viscum album</i> , 1	Fyn, Sjælland, Oslo Fjord, Østsmåland, Mälardalen, Gotland	Viscaceae
<i>Cuscuta europaea</i> , 11-13	Sydlig Skandinavien, ikke Vestjylland	Convolvulaceae
- <i>epithymum</i> , 54	Sydlig Skandinavien, men sjælden	-
- <i>epilinum</i>	Sydlig Skandinavien, men nu meget sjælden	-
- <i>campestris</i> og <i>C. scandens</i>	er indslæbt og ses sjældent	-
<i>Odontites verna</i>	Danmark, Sydsverige og Sydnorge	Orobanchaceae
- <i>vulgaris</i> , 17	Som <i>O. verna</i> , men også i S-Finland	-
- <i>litoralis</i>	Kyster helt op i den Botniske bugt	-
<i>Melampyrum pratense</i> , 19, 21	Skandinavien og Finland	-
- <i>sylvaticum</i> , 18	Skandinavien + Finland + NØ Island. I Danmark, Østjylland	-
- <i>cristatum</i> , 22	Sydlig Skandinavien + SV Finland, men ikke Vestjylland	-
- <i>arvense</i> , 23, 60	SV Finland, spredt i SØ Skandinavien, men ikke i Jylland	-
- <i>nemorosum</i> , 20, 63	Som forrige + et par forekomster i Jylland	-
<i>Euphrasia rostkoviana</i>	Sverige på kalkbund - tidligere også i Danmark	-
- <i>arctica</i>	Vest- og Nordjylland + Færøerne	-
- <i>stricta</i> , 15-16	Skandinavien og Finland, men sparsom i nord	-
- <i>hyperborea</i>	Spredt i mellem og Nord Skandinavien	-
- <i>nemorosa</i>	SØ Skandinavien + Finland, men sjælden i Norge	-
- <i>frigida</i> , 14	Skandinaviske højland + Island, Færøerne, Svalbard og Bot. bugt	-
- <i>dunensis</i>	Thy og Vendsyssel	-
- <i>micrantha</i>	Sydskandinavien + Norges vestkyst, Færøerne, SV Finland	-
- <i>scottica</i>	Vestlige Sydnorge og Færøerne	-
- <i>bottnica</i>	Nordlige Botniske Bugt	-
- <i>salisburgensis</i>	Højland i Norge, især mod nord + Gotland	-
- <i>brevipila</i>	Danmark (Yderligere 3-4 arter ? på Island og Færøerne)	-
<i>Parentucellia viscosa</i> , 25	Indslæbt ved Fil sø. Nu også fundet på Sjælland	-
<i>Bartsia alpina</i> , 24	Nordskandinavien, Finland, Gotland, Island, Færøerne og Grønland	-
<i>Pedicularis sceptrum-carolinum</i> , 31D-E	Nordlige Skandinavien og Finland, især højland	-
- <i>hirsuta</i> , 27	Nordlige Norge, Svalbard og Grønland	-
- <i>oederi</i> , 31C	Højland i mellem-Norge og lidt ind i Sverige	-
- <i>flammea</i> , 28	Nord-Norge og Island, Grønland	-
- <i>palustris</i> , 32	Skandinavien og Finland, men sparsom i nordlige højland	-
- <i>sylvatica</i> , 33, 58	Sydlig Skandinavien	-
- <i>lapponica</i> , 30	Skandinaviske højland, Grønland	-
- <i>groenlandica</i> , 26	Kun én lokalitet i Præstefjord, Vestgrønland	-
- <i>capitata</i>	Inglefield Land i Nordgrønland	-
- <i>labradorica</i> , 31B	Sydlig Vestgrønland	-
- <i>lanata</i> , 31A	Centrale Vestgrønland	-
- <i>langsorfii</i>	Isoleret i NV Grønland	-
- <i>albolabiata</i> , 29	Isoleret i NV Grønland	-
<i>Rhinanthus serotinus</i> , 35	Sydlig Skandinavien og store dele af Finland	-
- <i>minor</i> , 34	S og mellem Skandinavien, Finland, Island og Færøerne	-
- <i>groenlandicus</i>	Skandinaviske højland, Island og SV-Grønland	-
- <i>alecterolophus</i>	Indslæbt i Finland	-
<i>Lathraea squamaria</i> , 36-38	Sydlig Skandinavien + SV hjørne af Finland	-
<i>Orobanche purpurea</i>	Öland og Nordsjælland	-
- <i>alba</i>	Öland og Gotland	-
- <i>reticulata</i>	Mellem-Sverige, Skåne og et fund på Fyn	-
- <i>minor</i>	Sydsjælland og Skåne	-
- <i>elatior</i> , 39, 53, 55	Sjælland, Skåne og Østjylland	-
- <i>loricata</i>	Fyn og SØ-Sjælland?	-
- <i>caryophyllacea</i>	Sydlig Trøndelag	-
- <i>hederae</i> , 52, 62 og <i>flava</i> , 40-41, 59	Indslæbt i Danmark	-
- <i>lucorum</i>	Indslæbt i Danmark på <i>Berberis</i> sp.	-



**9.** To hanblomster af mistelten, *Viscum album*, med mange åbne pollensække. Den besøgende snyltehveps er overpudret med pollen.

Two male flowers of European Mistletoe with many open pollen sacs. The visiting Ichneumon Fly is loaded with pollen. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.



**10.** Flue besøger hunblomst af mistelten. Indsat: Blomsterstand med 3 hunblomster. Støvfang og ringformet grønt nektarium er dækket af væske.

A fly visits a female flower of European Mistletoe. Inset: Inflorescence with three female flowers. A liquid covers pistil and the green ring-shaped nectary. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.

Den gaffelgreneede bygning af skudsystemet med to modsatte, læderagtige og stedsegrønne blade pr. stængelled giver mistelten et meget karakteristisk udseende (Fig. 1). Når den om vinteren desuden lyser op med sine hvide bær på de bladløse værts-træer, er det forståeligt, at den har appelleret til fantasien og ført til megen overtro. Så sent som i begyndelsen af det 19. århundrede forstod end ikke botanikerne misteltenens biologi. Man forestillede sig, at mistelten fremkom på træernes grene nogenlunde som vorter fremkommer på mennesker, og man benægtede, at planten kunne spire frem fra en fugleklat. Nu ved man, at fugle og især misteldroslen spreder frøene, men det er forkert at tro, at frøene skal passere fuglens tarmsystem for at kunne spire. Som regel bliver frøet blot smurt af på værts-grenen, hvor det klæbes fast med stoffet viscin, der er en del af frugtkødet.

Mistelten er tvebo, dvs. med hun- og hanplanter og énkønnede blomster (Fig. 9-10). Mange andre af de omkring 150 arter er dog sambo. Der er 4 blomsterblade, og hos hanblomsterne er støvknapperne

vokset sammen med bløsterbladene. Støvknapperne har usædvanligt mange rum, der hver åbnes med en pore (Fig. 9). Hunblomsten har et enkelt støvfang omgivet af et nektarium (Fig. 10), men den udskilte væske er meget lidt sukkerholdig og menes primært at tjene til at indfange pollen, som så ender på fanget, når væsken tørrer ud. Bestøvningen foregår især ved flere forskellige slags små insekter, men vindbestøvning siges også at spille en vis rolle. Haustoriet, spiringsbiologien og værterne omtales side 29-30 og 33, mens misteltens betydning for mennesket omtales i det følgende.

Bedst kendt er vel sagnet om Balders død, som det er nedskrevet i de islandske sagaer. Balder var søn af Odin og Frigg og gudernes yndling. En nat havde Balder en ond drøm. Da hans mor hørte om drømmen, skyndte hun sig at tage alle planter, dyr og genstande, der kunne bruges til at dræbe med, i ed; men Frigg glemte at se op, så misteltenen udgik hendes opmærksomhed. Den onde Loke bemærkede det og skar derpå en pil (eller lad os sige en pile-spids) af mistelten. Loke overtalte derefter Balders



11. Nælde-silke, *Cuscuta europaea* ssp. *europaea* med lange, røde stængler, der slynger sig fra vært til vært, der her er rejnfan, *Tanacetum vulgare*.

Greater Dodder with long reddish twining stems on Tansy (*Tanacetum vulgare*), which is one of its many hosts. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.

bror, den blinde Øder, til at skyde pilen mod Balder en dag, hvor guderne forlystede sig med sportslege. Pilen dræbte Balder, men han fik en chance for at vende tilbage fra dødsriget, hvis blot alle fældede en tåre over hans død. Loke nægtede at græde, og dermed var Balders skæbne beseglet.

Mistelten har også spillet en rolle i andre tros-samfund. Den keltiske præsteorden druiderne afskar mistelten med gyldne segl i forbindelse med ofringer omkring midsommer. Det er måske her vi skal finde roden til den mere nutidige juleskik med at kysse under en ophængt kvist af mistelten. I Sverige brugte man at indsamle mistelten til midsommerfesten indtil 1910, da planten blev beskyttet ved lov. Det er endvidere blevet udlagt, at den gyldne gren, hvormed Æneas åbnede døren til dødsriget i Vergils Æneiden, var en mistelten (måske snarere *Loranthus europaeus*, da den vokser i Sydeuropa. Den har gule frugter, men de vegetative dele er fuldstændig som hos mistelten).

Der er en udbredt medicinsk anvendelse af mistelten, men ofte kun baseret på overtro som f.eks. når man i dele af Østrig troede, at afkog kunne anvendes til svangerskabsforebyggelse. I folke-medicinen har mistelten været anvendt imod næsten enhver form for lidelse. Mest hold synes der at være i, at et lectin-holdigt udtræk fra mistelten kan virke lindrende, men ikke helbredende mod visse former for kræft og ledsmerter. Herudover har mistelten som nævnt en vis betydning som handelsvare ved juletid, hvilket flere steder, f.eks. i England, har ført til rovdrift, så planten nu lokalt er udryddet.

### **Cuscuta - Silke**

Silke slægten rummer godt og vel 150 arter. Silke findes i hele verden undtagen Arktis og de største ørkner. Fem af arterne træffes i Norden, hvoraf to kun forekommer i ny og næ som indslæbt med frø af kulturplanter (side 8). Silke er flere gange ble-



**12.** Nælde-silke, *Cuscuta europaea* ssp. *europaea* med blomster i hoveder fra stænglernes tætliggende vindinger, hvor haustoriene også sidder. Greater Dodder with flowers in heads on the narrow windings where haustoria occur. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.



**13.** Samme nælde-silke som i Fig. 12. Blomsterne er 4-tallige.

Same Dodder as in Fig. 12. The flowers are 4-merous. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.

vet henført til sin egen familie Cuscutaceae, men de fleste forskere placerer den hos snerlerne i Convolvulaceae, hvor silke så bliver den eneste slægt med snylteplanter. Alle arter er stængel-snyltere og som helhed halvsnyltere, men nogle arter, bl.a. nælde-silke (*Cuscuta europaea*, Fig. 11-13), har så lidt klorofyl, at den i praksis må anses for helsnylter. Fotosyntesen giver kun overskud under laboratoriemæssige forhold.

Silke stængler bærer kun meget små skælformede blade som støtte for sideskud og blomsterstande. Skudspidsen udfører nutationer, dvs. cirkulende bevægelser, hvormed stænglen opsøger værtsplanter, den kan slynge sig omkring. Når en vært er fundet, ændres vækstmønsteret, så der fremkommer et mindre antal tætliggende vindinger. Fra disse vindinger anlægges sekundære haustorier. Herefter produceres igen åbne vindinger, som søger nye steder, hvor haustorier kan placeres. Det er for nylig påvist, at silke ikke kun finder sine værter efter, hvad de slyngende stængler tilfældigt rammer, men at silke i hvert fald som kimplante kan 'lugte' sig frem til eg-

nede værter på baggrund af flygtige stoffer udskilt fra værterne. Den amerikanske art *Cuscuta pentagona* kan således skelne mellem hvede og tomat og foretrækker den sidste som vært.

I nordisk botanik er der tradition for at kalde silke for venstreslyngende, idet man drejer venstre om værtsstænglen, når man følger silkes stængel i vækstretningen; men ifølge international opfattelse er silke højreslyngende, idet vækstretningen i vindingerne går mod højre, når man ser på snylter og vært lige forfra. Blomsterstanden er et hoved med 4- eller 5-tallige blomster, som er under 5 mm. Kronen er klokkeformet med frie lobes. Fra støvdragerne udgår nogle skælformede udvækster, hvis funktion er ukendt. Der er ingen nektar, men bestøvningen menes alligevel at foregår ved hjælp af små insekter. Der kan udvikles 4 frø per blomst, men ofte er antallet mindre. Spredningen sker dels med fugle, dels med vind, når kapslerne har åbnet sig.

Nælde-silke (*Cuscuta europaea* ssp. *europaea*, Fig. 11-13) med 4-tallige blomster er den mest almindelige art i den sydlige del af Norden med



14. Arktisk øjentrøst, *Euphrasia frigida*. Disko. Cold Eyebright from Greenland. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.



15. Spids øjentrøst, *Euphrasia stricta* var. *stricta*, en varietet af kirtel-øjentrøst. Glossy Eyebright. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.

undtagelse af det vestlige Norge og Vestjylland. Den ses især i kvælstofrige og fugtige plantesamfund. En anden underart (*Cuscuta europaea* ssp. *halophyta*) med mørkerøde stængler og 5-tallige blomster findes på strandplanter i det sydlige Sverige og Finland. Lyng-silke er også 5-tallig og træffes i to varieteter. *Cuscuta epithimum* var. *epithimum* ses mest på lyng (Fig. 54) og timian, men kun i det sydligste Norden. Den anden varietet (var. *trifolii*) er indslæbt sydfra til kløvermarker, men ses yderst sjældent. Hør-silke, *Cuscuta epilinum*, er ligeledes indslæbt sydfra. Den har gullig stængel og sås tidligere af og til i hømarker.

### Gyvelkvælerfamilien - Orobanchaceae

De seneste års genmolekylære studier har medført mange ændringer i planternes systematik. Tidligere var gyvelkvælerfamilien kun repræsenteret ved slægten gyvelkvæler, *Orobanche*, i Norden; men nu er alle snylteplanter fra maskeblomstfamilien (Scrophulariaceae) overført til gyvelkvælerfamilien, der derved kommer til at bestå af både halv- og helsnyltere.

Orobanchaceae er langt den største af alle snylteplante familier. Den har repræsentanter i alle klimazoner fra Ildlandet (Tierra del Fuego) i Sydamerika til det nordligste Grønland. De fleste arter er énårige urter, og kun i få slægter udvikles der et primært haustorium. Hos nordiske slægter sker det kun hos gyvelkvæler. De øvrige nordiske arter anlægger talrige sekundære haustorier, der forbinder snylteren med flere forskellige værter. Det anses som en fordel for snylterens ernæring, da den derved får næring fra et større rodsystem. Desuden optager forskellige værter forskellige typer og mængder af næringsstoffer, og de producerer ofte forskellige typer aminosyrer, som overføres til snylteren via haustorierne. Alle arter er rodsnyltere. De første syv slægter nævnt i det følgende er samtidig grønne halvsnyltere med fotosyntese.

### Euphrasia - Øjentrøst

Der er op mod 200 arter af øjentrøst (Fig. 14-15), men mange er småarter, da de ligner hinanden meget. Det gør systematikken særligt vanskelig. Derfor henføres danske arter af og til til samlearten



**16.** Spids øjentrøst, *Euphrasia stricta*, med spidse nedhængende trigger-sporer på støvknapperne. Vissen griffel og åbne pollensække i blomst t. h. Glossy Eyebright with pointed trigger spurs on the anthers. Wilted pistil and open pollen sacs in right flower. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.

læge-øjentrøst (*Euphrasia officinalis*). Slægtens udbredelse er bipolar, dvs. den forekommer både på den nordlige og sydlige halvkugle, men adskilt af de varmere klimazoner. Øjentrøst træffes i hele Norden inklusive de Nordatlantiske øer. Slægtsnavnet hentyder til tidligere tiders medicinske anvendelse mod øjensygdomme. De små blomster er to-læbede, og underlæben er ofte udstyret med farvede striber, der skal lede insekter mod nektarierne og blomstens kønnede dele. Bestøvningsmekanismen er ganske raffineret, idet støvknapperne er udstyret med en triggeranordning i form af en spore, der ved berøring får pollen til at drysse ned over insektet (Fig. 16). Flere arter udviser sæsondimorfi, idet de optræder med en forsommer form, der ikke grener sig eller kun grener sig for oven samt en sensommer form, der grener sig for neden (Fig. 15). Sæson-dimorfi anses for en tilpasning til lysforhold og konkurrencen med andre planter på f.eks. enge med græsning og høslet. Alt efter opfattelse er der 3-6 arter i Danmark, og måske 15 i hele Norden foruden nogle underarter og varieteter. Arterne skelnes især fra hinanden på grundlag af deres behåring. Kirtel-øjentrøst (*Euphrasia*



**17.** Eng-rødtop, *Odontites vulgaris*, har énsidig blomsterstand. Humlebi med pollenkurv. Species closely related to Red Rattle with one-sided inflorescence. Bumblebee with pollen basket. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.

*stricta* var. *brevipila*) er den mest udbredte fulgt af arktisk øjentrøst (*Euphrasia frigida*, Fig. 14).

Der kan findes øjentrøst i næsten alle plantesamfund, men underarter og varieteter er ofte knyttet til specifikke økologiske kår i geografisk små områder. Flere arter kendes kun fra kalkbund. Som den mest kræsne kan nævnes brun øjentrøst (*E. salisbugensis* var. *schoenicola*), der vokser på tuer af rust-skæne (*Schoenus ferrogineus*) i gotlandske kalkkær. På Færøerne findes 5-6 arter, hvoraf purpur-øjentrøst (*E. atropurpurea*) er endemisk, dvs. den kun forekommer her.

### **Odontites - Rødtop**

Der er højst 30 arter i den hovedsageligt europæiske slægt rødtop. Den er nært beslægtet med øjentrøst, men adskiller sig ved at blomsten har en lang, hvælvet overlæbe. De nordiske arter er alle énråge urter med énsidigt ordnede, parvise, rødlig blomster. Som snylter er rødtop ikke noget problem i Norden, men i Sydeuropa kan flere arter gøre skade på grøntsager. Mest almindelig er eng-rødtop (*Odontites vulgaris*, Fig 17). Den foretrækker lysåbne plantesamfund, hvor den som de fleste rodsnyltere går



**18.** Skov-kohvede, *Melampyrum sylvaticum*, foretrækker skyggede lokaliteter.  
Wood Cow-Wheat prefers shaded biotopes. Photo: Niels Faurholt. Indset flowers, Peter Wind.

på mange værter. Strand-rødtop (*Odontites litoralis* ssp. *litoralis*) med mørkere røde blomster end hos forrige art er, som navnet antyder, knyttet til kyster. Den når op til bunden af den Botniske Bugt. I Finland findes desuden underarten ssp. *fennicus*. Den tredje og sidste nordiske art, mark-rødtop eller tidlig rødtop (*O. verna*), er nu den sjældneste, men den var tidligere et almindeligt markukrudt.

### Melampyrum - Kohvede

Kohvede omfatter 35 primært europæiske arter, men slægten når også til Nordamerika og Kina. Der er 5 arter i Skandinavien, hvoraf skov-kohvede (*Melampyrum sylvaticum*, Fig. 18) også findes i Island. Populærnavnet hentyder dels til, at køer gerne spiser kohvede, dels til, at frøene ligner hvedekorn. Alle arter er énarige og regnes for giftige p.gr.a. indholdet af glykosidet rhinanthin, der især findes i frøene. Køerne har øjensynligt ingen problemer med giftigheden. Unge planter anses for næringsrige, idet de indeholder sukkerarten dulcitol.

Kohvede har været brugt til at demonstrere, at halvsnyltere om nødvendigt kan få dækket hele deres behov for vand og uorganisk næring via værtens rodsystem. Man lader snylteren etablere



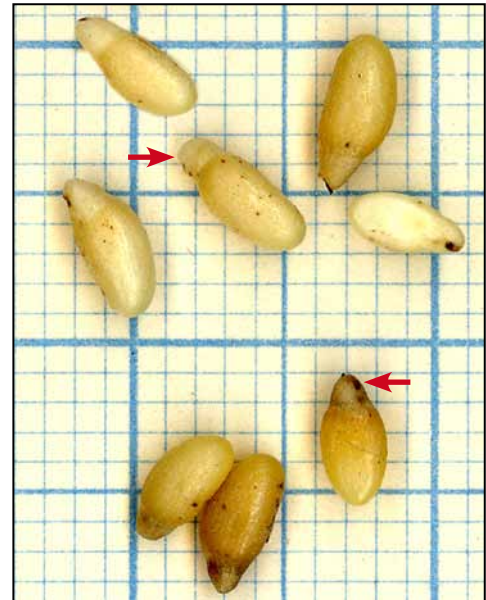
**19.** Almindelig kohvede, *Melampyrum pratense*. Blomsterne er vinkelret udstående fra stænglen.  
Common Cow-Wheat with flowers in right angles to the stem. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.

sig på en egnet værtsplante i en urtepotte. Herefter lader man værtsplantens rod vokse gennem pottens bundhul og ned i en anden urtepotte, og fremover vandes der kun i den underste urtepotte. Via haustorier placeret på værtsrødder i den øverste, tørre potte modtager snylteren vand og næring nok til at gennemføre hele sin livscyklus. Under naturlige forhold vil halvsnylteres egne rødder dog delvist dække behovet for optagelse af vand og næring. Kohvede er endnu et eksempel på en halvsnylter med mange forskellige værter både blandt én- og tokimbladede planter.

Skov-kohvede (Fig. 18) og almindelig kohvede (Fig. 19) er de mest udbredte og kendt fra næsten hele Skandinavien. De findes til dels på samme voksesteder, men skov-kohvede står mørkest og vådest. Almindelig kohvede har større, ofte hvidlige blomster, som er vinkelret udstående fra stænglen, mens de kan være mere oprette hos skov-kohvede. De tre øvrige arter har en sydøstlig udbredelse i Norden samt et markant udseende med farvede højblade (støtteblade) i blomsterstanden. I Danmark er blåtoppet kohvede (*Melampyrum nemorosum*, Fig. 20 og 63) den mest sjældne af arterne og i tilbagegang. I Brede Bakker på Sjælland er den dog i fremgang



**20.** Blåtoppet kohvede, *Melampyrum nemorosum* med farvede højblade og farveskift fra gul til rød i ældre blomster.  
Cow-Wheat species. Note the colour change from yellow to red in older flowers. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.



**21.** Almindelig kohvede, *Melampyrum pratense*. Frø med elaiosom (pil).  
Common Cow-Wheat. Seeds with elaiosome. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.

takket være naturpleje. Den kræver lysåben skov. Ager-kohvede (*Melampyrum arvense*, Fig. 23) er en overdrevs plante, der også ses langs vejkanter. Den gjorde tidligere nogen skade i markafgrøder, og kom der for mange af de kornlignende frø i melet, blev brødet surt og usundt at spise. Kantet kohvede (*M. cristatum*, Fig. 22) træffes især i kystnære krat-skove og som forrige art ofte på kalkbund.

Kohvede producerer nektar i blomsterne og hos nogle arter også i extraflorale nektarier, der sidder på de nedre blade. Sidstnævnte kan tjene til at holde myrer væk fra blomsterne. Hos flere arter sker der med alderen et farveskift i blomsterne, hos blåtoppet og kantet kohvede fra gul til rød (Fig. 20 og 22). Sådanne farveskift tolkes som et signal til bestøveren om, at det ikke mere er umagen værd at besøge blomsten, da nektarproduktionen er ophørt i forbindelse med, at bestøvning er sket. Begge parter har fordel af systemet. Bestøveren bruger ikke unødigt energi på at besøge blomster, der ikke indeholder føde, og planten får øget sikkerhed for, at bestøveren når rundt til flere blomster i det rette stadium for bestøvning. Det forøger frøsætningen. Signalværdien af farveskift efter bestøvning er især veldokumenteret ved fuglebestøvning.

Frøene er forsynet med et elaiosom (Fig. 21), dvs. et olierigt vedhæng, der tiltrækker myrer, som



**22.** Kantet kohvede, *Melampyrum cristatum*. Bemærk farveskift fra gul til rød læbe på ældre blomster. Stor skjaller i baggrunden.  
Crested Cow-Wheat. Note the colour change of the lip in older flowers. A Rattle, *Rhinanthus serotinus*, is seen in the background. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.



23. Ager-kohvede, *Melampyrum arvense*, voksende langs vejkant med slangehoved, *Echium vulgare*. Field Cow-Wheat along a roadside. In the background Viper's Bugloss. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.

derfor slæber frøene med sig til deres bolig og derved sørger for deres spredning. Spiringen sker om efteråret, hvor kimroden vokser frem og forgrener sig, men kimbladene kommer først ud af frøskallen og op over jorden om foråret. Kohvede, skjaller og trolhurt optræder ligesom beskrevet under øjentrøst med genetisk baserede årstids-former, såkaldt sæson-dimorfi.

### **Bartsia - Bartsie**

Bartsie slægten har op mod 60 arter med især arktisk-alpin udbredelse. Den er derfor ikke repræsenteret i nutidens Danmark, men findes i det øvrige Norden inklusive Grønland, dog kun med arten sorttop (*Bartsia alpina*, Fig. 24). Sorttop er slægtens mest udbredte art. Den er lyskrævende og optræder især over skovgrænsen. En isoleret forekomst på Gotland betragtes som en senglacial relik. Det var formentlig skovens indtog, der fortrængte sorttop fra Danmark.

Sorttop har en grenet jordstængel og er flerårig. Den har forskellige star arter og tokimbladede planter som vært inklusive vibefedt (*Pinguicula*



24. Sorttop, *Bartsia alpina*, en arktisk-alpin plante. Alpine Bartsia is an arctic-alpine hemiparasite. Photo: Carol Gracie.



25. Gul bartsie, *Parentucellia viscosa*, en sjælden og indslæbt halvparasit i Norden.

Yellow Bartsia is a rare, introduced plant in Scandinavia. Photo: Forest and Kim Starr.

*vulgaris*), der ellers har et svagt rodsystem, som det er generelt for kødædende planter. Det er endvidere påvist, at rodsystemet hos sorttop ligesom hos andre planter hjemmehørende på ustabil arktisk jord har en særlig høj elasticitet og en høj grad af brudstyrke. Blomsterne har nektar og bestøves af forskellige arter af humlebier. I Sverige udsættes frøene, mens de stadig er i kapslen, for angreb af larver af vikleren *Aethes deutschiana* og gødningsfluen *Gimnomera dorsata*. Til gengæld angribes både vikler- og fluelarver af larver af snyltehvepsen *Scambus brevicornis*.

#### Parentucellia - Gul Bartsie

Gul bartsie, *P. viscosa* (Fig. 25), er nært beslægtet med sorttop, men er énarig ligesom den eneste anden art i slægten *P. latifolia*, der træffes på sandede og stenede lokaliteter fra Frankrig til Tyrkiet. Gul bartsie er hjemmehørende i Syd- og Vesteuro-



26. Snabel-troldurt, *Pedicularis groenlandica*, med overlæben trukket ud i et langt snoet næb.

The upper lip forms a twisted beak in the Elephant's Head which has only one locality in Greenland. Photo: Carol Gracie.

pa på næringsfattig jord, men er indslæbt mange steder i verden fra Australien til Hawaii inklusive enkelte steder på Sjælland og i Sydsverige.

#### Pedicularis - Troldurt

Troldurt er gyvelkvælerfamiliens største slægt med måske helt op til 800 arter, idet der især er beskrevet mange nye arter fra Kina. Troldurt findes kun i den nordlige tempererede zone, og ingen andre slægter af snylteplanter er repræsenteret helt til nordspidsen af Grønland. Troldurts evne til at klare sig i højarktisk klima kan hænge sammen med, at den som eneste snylteplante slægt har vegetativ formering fra jordstængler. Det er kendt, at ukønnet formering får større og større betydning med stigende breddegrad, formentlig fordi antallet af egnede bestøvere samtidig aftager. Troldurt går også under navnet luseurt, fordi man tidligere brugte afkog af troldurt til



27. Lådden trolldurt, *Pedicularis hirsuta*, med sidste års frugtstand til højre.  
This Lousewort occurs to the highest latitudes in Greenland. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.



28. Brand-trolldurt, *Pedicularis flammea*.  
Upright Lousewort. See distribution page 8. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.

at behandle husdyr for lus. Hentydningen til lus ses også i slægtsnavnet *Pedicularis*, idet *pediculus* betyder lus på latin.

Blomsterne er hos nogle arter stærkt asymmetriske, idet overlæben er forlænget i et næb, der snor sig mere eller mindre. Snoningen er mest markant hos snabel-trolldurt, hvor næbet kan blive op til 2 cm langt (Fig. 26). Arten har derfor tidligere været anbragt i sin egen slægt *Elephantella*. Det gyldige latinske navn er *Pedicularis groenlandica*. Man skulle derfor tro, at arten er karakteristisk for Grønland, men den kendes kun fra en enkelt lokalitet i Præstefjord. Artens hovedudbredelse er i Canada og det nordlige USA.

Blandt de øvrige arktiske arter skal nævnes lådden trolldurt (*Pedicularis hirsuta*, Fig. 27), der når til Grønlands nordspids og Svalbard. Den ses især i dværgbuskheder, og arter af pil anses for de vigtigste værter. Sneharer spiser frugtstanden, men

om harenne også spreder frøene vides ikke. Sydlige arter af trolldurt er udstyret med et elaiosom og indrettet til myrespredning, men der savnes oplysning om forekomsten af elaiosomer hos de arktiske arter. Man kunne forestille sig, at elaiosomer her er reduceret eller ikke udviklet, idet der ikke findes myrer i Grønland og højarktiske områder. Der var dog myrer i Grønland for ca. 2,4 mill. år siden. Brand-trolldurt (*Pedicularis flammea*, Fig. 28) når til Thule distriktet og lige så langt mod nord på østkysten. Den er samtidig den eneste trolldurt i det allersydligste Grønland og eneste trolldurt på Island. Den foretrækker fugtige biotoper og kræver snedækning om vinteren. Både lodden- og brand trolldurt træffes i det nordligste Skandinavien.

Snegæs er med stor sandsynlighed ansvarlig for, at hvidlæbet trolldurt (*Pedicularis albolabiata*, Fig. 29) er indvandret fra Canada til NV-Grønland bl.a. ved Qaanaaq, hvor gæssene både yngler



29. Hvidlæbet trolldurt, *Pedicularis albolabiata* er en relativt nylig indvandrer til Nordgrønland. This White Lipped Lousewort was dispersed from Canada to northern Greenland most likely by snow geese in the 20th century. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.



30. Laplands-trolldurt, *Pedicularis lapponica*. Lapland Lousewort occurs in the southern high arctic Greenland and in Scandinavian highlands. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.

og har græsningsarealer under trækket. Laplands-trolldurt (*Pedicularis lapponica*, Fig. 30) med relativt store blomster er ret almindelig i frodige dværgbuskheder på både vest- og østkysten af den midterste del af Grønland samt i store dele af den Skandinaviske halvø.

Uldhåret trolldurt (*P. lanata*, Fig. 31A) og Labrador trolldurt (*P. labradorica*, Fig. 31B) findes i Grønland kun på vestkysten. Uldhåret trolldurt har en særlig tyk og kraftig gul pælerod, som er spiselig. Den træffes både på våd og tør bund og kan undertiden stå så solitært, at det har givet anledning til at tvivle på, om den og andre arktiske trolldurt arter reelt er halvsnyltere. Hermed er vi tilbage ved spørgsmålet, om der findes fakultative snylteplanter i naturen, men der er som nævnt endnu ikke påvist nogen (se side 5-6). Haustorier er ikke med sikkerhed påvist hos alle arktiske arter af trolldurt. Her skal det dog bemærkes, at rodsystemet hos specielt pil og dværgbirk er meget ud-



**31.** Arter af trolldurt, *Pedicularis*. **A**, Uldhåret trolldurt, *P. lanata*. **B**, Labrador trolldurt, *P. labradorica*. **C**, Oeders trolldurt, *P. oederi*, træffes især i Norge. **D-E**, Kongescepter, *P. sceptrum-carolinum*. Different louseworts. **A**, Woolly Lousewort occurs in West Greenland. **B**, Labrador Lousewort occurs in SW Greenland. **C**, Oeders Lousewort, Norway. **D-E**, The King's Scepter is the tallest species of Lousewort in Scandinavia (up to 80 cm high). The corolla tube is closed when the plant is blooming. Only large bumblebees can pollinate the flower. Photo: A-B, H. S. Heide-Jørgensen. C-E, Egil Michaelsen, see link page 40.



**32.** Eng-troldurt, *Pedicularis palustris* ssp. *palustris* med stængel, der grener sig for oven og to-læbet bæger (indsat).

Marsh Lousewort with a two-lipped calyx (inset).  
Photo: H. S. Heide-Jørgensen.



**33.** Eng-troldurt, *Pedicularis palustris* ssp. *palustris* med opblæst bæger i frugtstadiet (indsat).

Marsh Lousewort. Note inflated calyx in the fruiting stage (inset). Photo: H. S. Heide-Jørgensen.

breddt, og da troldurters haustorier ofte er mindre end 1 mm i diameter og sidder på finrødderne af værten, så kan de let overses.

Oeders troldurt (*Pedicularis oederi*, Fig. 31C) er opkaldt efter botanikeren Georg Oeder. Den findes på kalkbund i det sydlige Skandinavien, men er sjælden. Kongescepter (*Pedicularis sceptrum-carolinum*, Fig. 31D-E), er med en højde op til 80 cm Scandinaviens største art af troldurt. Hos de 3 cm lange blomster er kronrøret lukket på den udsprungne blomst. Det betyder, at bestøvningen kun kan foretages af kraftige arter af humlebier. Kongescepter fandtes på en eng i Jylland i årene omkring 1930, men er siden forsvundet fra Danmark. I det øvrige Skandinavien er den ret almindelig på fugtig næringsrig bund.

Eng-troldurt (*P. palustris* ssp. *palustris*, Fig. 32-33) er den mest udbredte troldurt i Skandinavien, og

den og mose-troldurt (*P. sylvatica*) er de eneste arter i Danmark. De to arter kendes fra hinanden på forgreningerne, der sker hele vejen op ad hovedstængelen hos eng-troldurt, men kun ved basis hos mose-troldurt. Hos den første er bægeret tydeligt to-læbet og overlæben kort (Fig. 32 indsat). Hos den sidste er bægeret opblæst både i blomstrings- og frugtstadiet. Yderligere et par troldurt arter er nævnt side 8.

### Rhinanthus - Skjaller

Skjaller har fået sit populærnavn efter den raslende lyd frøene fremkalder i den tørre kapsel-frugt, når vinden rusker i planten. Der er omkring 45 arter i Eurasien, heraf blot 3 samt nogle underarter i Norden. Alle arter er énarige rodsnyltere med mange sekundære haustorier på flere værtsarter. De vingede frø spredes med vinden, men holdes længe i kapslen, der kun åbnes lidt i toppen. Det



34. Liden skjaller, *Rhinanthus minor*.  
Yellow Rattle. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.



35. Stor skjaller, *Rhinanthus serotinus*.  
Greater Hay Rattle. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.

dominerende 4-tandede bæger er en markant karakter for slægten. De gule énsymmetriske blomster, dvs. med kun et symmetriplan, har et kort anderledes farvet næb på overlæben. Bestøvningen sker hovedsageligt ved humlebier, men selvbestøvning er også konstateret.

De danske arter liden skjaller (*Rhinanthus minor*, Fig. 34) og stor skjaller (*R. serotinus*, Fig. 35) kendes fra hinanden bl.a. på bægerets farve. Desuden rager griflen uden for kronen hos stor skjaller. Begge arter har flere underarter. Der forekommer årstidsvarianter (sæsondimorfi) som hos øjentrøst. Liden skjaller er den mest udbredte i Norden og er også kendt fra Færøerne, Island og Grønland. *Rhinanthus groenlandicus*, der især træffes i fjeldområder, regnes ofte for en underart af liden skjaller. Både liden og stor skjaller foretrækker fugtig bund, men træffes på mange biotoper fra skovbryn til overdrev. Stor skjaller træffes desuden i rugmarker, hvor den snylter på kornplanternes rødder. Glykosidet rhinanthin gør planterne lettere giftige. Koncentrationen er størst i frøene.

#### Lathraea - Skælrod

De følgende slægter er ligeledes rodparasitter, men de mangler klorofyl og et 'normalt' rodsystem. De er derfor helsnylttere og dermed totalt afhængige af at få vand og al næring fra værten. Skælrod har dog rødder, der må formodes at kunne optage noget vand. Som helsnylter undgår den at skulle konkurrere med andre planter om lyset.

Skælrod (*Lathraea squamaria*, Fig. 36) træffes i muldrige løvskove i det sydlige Skandinavien, hvor hassel, el og bøg er de foretrukne værter. Der er 3 af i alt 7 flerårige arter i Europa, men kun én art i Skandinavien. I modsætning til alle andre undersøgte helsnylttere anlægger skælrod intet primært haustorium. Desuden dør hovedparten af de sekundære haustorier om vinteren, så der skal anlægges nye om foråret. Ligeledes i modsætning til andre helsnylttere er frøene store (op til 2 mm, Fig. 37) med næring nok til, at den underjordiske kimplante kan udvikle rødder, hvorfra de sekundære haustorier anlægges. Væksten er langsom, og det kan tage op til 10 år, før planten er blomstringsdygtig.



36. Skælrod, *Lathraea squamaria*. Bemærk de tykke skælformede, hvidlige lavblade på jordstænglerne, der her ligger lige i jordoverfladen.

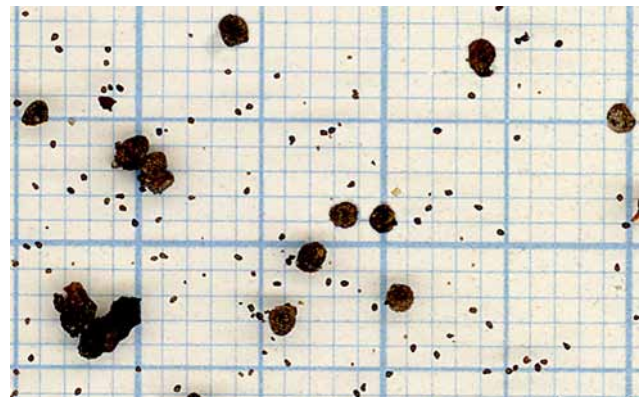
Toothwort with thick, whitish scale-leaves on the rhizomes. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.

Blomsterstanden har énsidigt vendte blomster (forsidefoto), der bestøves af humlebier. Ved modenhed slynges frøene ud af kapslerne. Frøene er forsynede med et såkaldt elaiosom, dvs. et vedhæng rigt på fedtstoffer og proteiner, som tiltrækker myrer, der spreder frøene. Elaiosomer ses også hos kohvede (Fig. 21) og trolldurt.

Skælrod har grenede jordstængler, der kan ligge lige under de nedfaldne blade, men i reglen noget dybere (Fig. 36). Jordstænglerne er beklædt med skælformede lavblade, der er dannet ved en tilbagekrumning af bladpladen, så der fremkommer et labyrintagtigt hulesystem beklædt med kirtelhår kaldet hydatoder (Fig. 38). Da man har fundet små invertebrater i hulerne og påvist proteinnedbrydende enzymer samt et stort antal mitokondrier i kirtelhårene, har disse været tolket som fordøjelseskirtler, og skælrod har været antaget for en kødædende plante. Det har vist sig at være forkert.

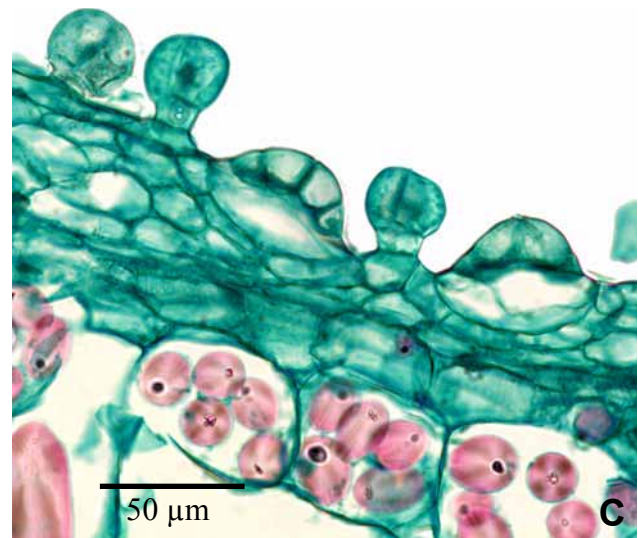
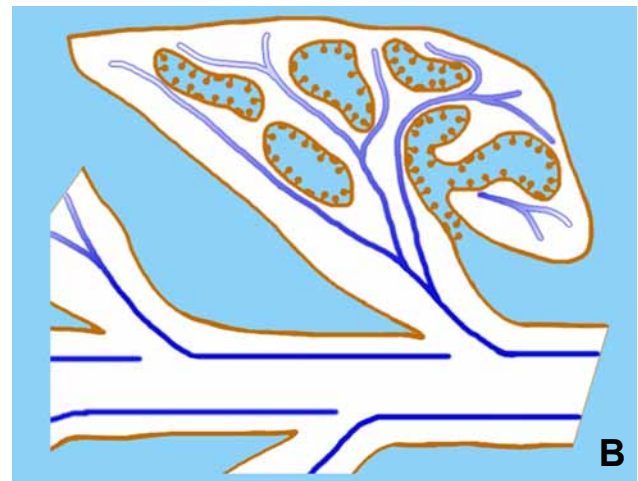
Hydatoder er primært vandudskillende kirtler, og vandet udskilles via et energikrævende pumpesystem. Det forklarer det store antal mitokondrier, der skal levere energi til pumpen i form af ATP (adeno-

sintrifosfat). Behovet for aktiv udskillelse af vand skal ses i sammenhæng med, at skælrod er uden overjordiske, vegetative dele med spalteåbninger, der normalt medvirker til at holde en vandtransport i gang gennem plantens ledningsvæv. Denne såkaldte transpirationsstrøm transporterer hovedparten af de uorganiske næringsstoffer. Det gælder ganske vist



37. Frø af skælrod (store, 46 år gamle) og vedbend gyvelkvæler (*Orobanche hederæe*, små).

Seeds of Toothwort (large, 46 years old) and Ivy Broomrape (small). Photo: H. S. Heide-Jørgensen.



**38.** Skælrod, *Lathraea squamaria*. **A**, Længdesnit gennem en jordstængel med skælformede lavblade. Stængelen ender i en blomsterstand. **B**, Skematisk længdesnit gennem skælformet lavblad hos skælrod. Hulesystemet er sammenhængende, og hulerne er beklædt med vandudskillende hydatoder. De blå linier markerer ledningsstrengene. **C**, Tre hovedformede og to skjoldformede hydatoder. Stivelseskorn i bladkødets celler er farvet røde.

Toothwort. **A**, Longitudinal section of a rhizome covered with scale leaves and continuing in an inflorescence. **B**, Diagram of scale leaf in longitudinal section showing the entrance to the labyrinth-like cavities which are covered by epidermal hydathodes. **C**, Sectioned scale leaf with three stalked and two sessile hydathodes. Starch grains are colored red. Photo and graphic: H. S. Heide-Jørgensen.

for de fleste landplanter, at der skal spares på vandforbruget, men en vis vandgennemstrømning er en nødvendighed for at holde plantens voksende dele forsynet med næringsstoffer. Da transpirationsstrømmen hos skælrod er sat ud af funktion, så må vandet med næringsstofferne pumpes gennem planten, og det sørger hydatoderne for. Det er uvist, hvorfor der er udviklet to strukturelt forskellige slags hydatoder som vist på Fig. 38C. Det er muligt, at skælrods meget langsomme vækst skal forklares ud fra den langsomme transport af næringsstoffer.

### Orobanche - Gyvelkvæler

Gyvelkvæler er en stor slægt med omkring 150 arter, hvoraf flere er vidt udbredt. I Skandinavien regnes med 10 arter, der alle har en meget lokal udbredelse, og de synes generelt i tilbagegang. Tre af arterne er indslæbt. Systematik og artsbestemmelse er i øvrigt vanskelig, og der er nu en tendens til at splitte *Orobanche* op i flere slægter.

De fleste arter er énårige, men der mangler præcis viden om flere arter. Alle arter anlægger et primært haustorium, og nogle har desuden sekundære



39. Stor gyvelkvæler, *Orobanche elatior* (= *O. major*). **A**, To blomsterstande i vækst. Den største er 30 cm høj. **B**, Seks dage senere er den dobbelt så høj og næsten fuldt udsprunget **C**. Besøg af hveps. Tall Broomrape. **A**, Two developing inflorescences. The tallest is 30 cm high. **B**, Six days later it has doubled in height. **C**. Visiting Wasp. Photo: A-B, H. S. Heide-Jørgensen. C, Henrik Madsen.

re haustorier; men rodsystemet er generelt svagt udviklet og hos nogle så reduceret, at der ikke kan anlægges sekundære haustorier. Fra det primære haustorium udvikles en knold (Fig. 6 og 62). Fra vækstpunkter (meristemer) inde i knolden skyder én eller flere hurtigt voksende blomsterstande frem. Værten drænes særdeles effektivt for næring, og værtsroden dør ofte udefter i forhold til haustoriets placering (Fig. 6).

Blomsterstanden er et aks med énsymmetriske, 2-læbede blomster tilpasset bestøvning af bier og hvepse. Griffen er presset op mod overlæben med et veludviklet, nedadbøjet og hos nogle arter tvelobbet fang (Fig. 40), mens de 4 støvdragere sidder fast på kronrøret. Hele exofyten inklusive blomsterne er ofte stærkt håret, hvilket menes at holde diverse kravlende insekter væk fra blomsterne. Kapslerne indeholder enorme mængder frø, der hører til planterigetets mindste (Fig. 37). En enkelt blomsterstand af kløver-gyvelkvæler (*Orobanche minor*) kan producere over 100.000 frø, der spredes med vinden. I sydligere lande gør gyvelkvælere stor skade på diverse kulturplanter, men de nordiske arter er ingen trussel på vore breddegrader. De enkelte arter kan



40. Gul gyvelkvæler, *Orobanche flava*, med tvelobbet støvfang. Butterbur Broomrape has a bi-lobed stigma. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.



41. Gul gyvelkvæler, *Orobanche flava*, er indslæbt og snylter især på rød hestehov, *Petasites hybridus*. Butterbur Broomrape is introduced to Denmark but rare. It is primarily parasitic on Butterbur. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.

kun anvende ganske få værtsarter, hvilket afspejles i populære navne som tidsel-gyvelkvæler (*O. reticu-*

*lata*), røllike-gyvelkvæler (*O. purpurea*) og den indslæbte vedbend-gyvelkvæler (*O. hederæe*, Fig. 52).

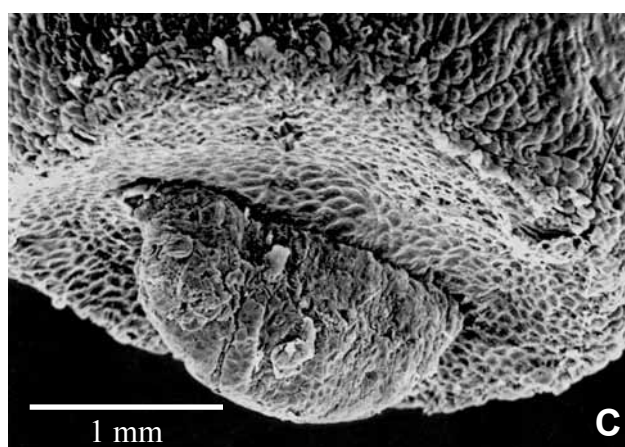
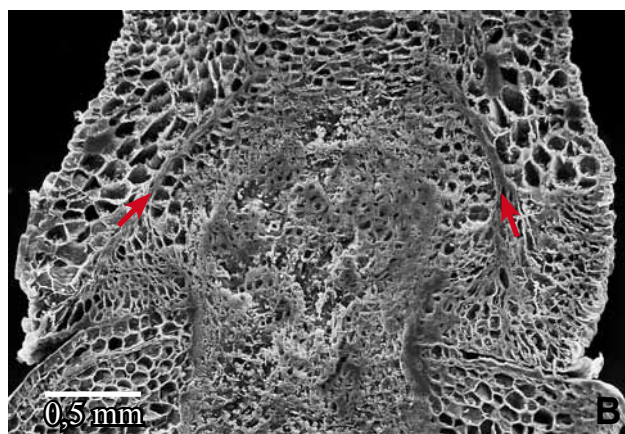
# Haustorier

Tilstedeværelsen af et eller flere haustorier er alt-afgørende for, om en plante kan leve som snylteplante. Termen haustorium blev første gang anvendt i 1813 til beskrivelse af den strukturelle forbindelse mellem en silke art og dens vært. Siden er haustorium anvendt om en lang række næringsoptagende strukturer uden sammenlignelig oprindelse, men kun med funktionen som fællestræk. Som eksempel på anden nyere anvendelse af termen haustorium kan bl.a. nævnes udposninger af svampehyfer ind i fremmede celler, 'foden' hos karsporeplanter og udvækster fra kimsækken hos blomsterplanter. Snylteplanternes haustorier har dog heller ikke alle sammenlignelig oprindelse.

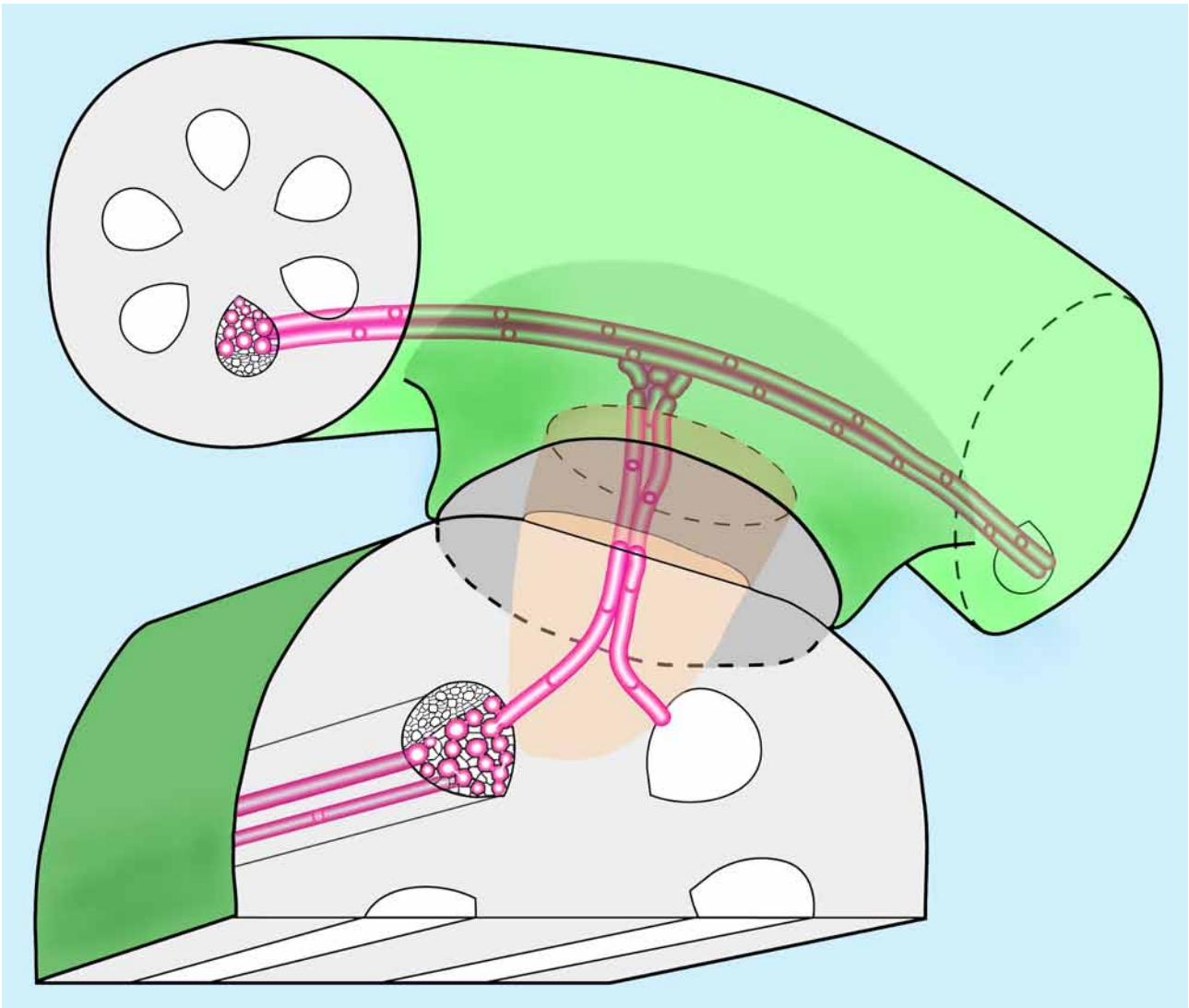
Generelt anses haustoriet for en specialiseret rod. Det synes indlysende, hvor det er kimrodens spids, der direkte udvikles til det primære haustorium, eller når sekundære haustorier viser flere fælles træk med anlæggelse af siderødder fra en hovedrod. Hos nælde-silke anlægges haustorierne imidlertid fra stænglen. Her skal det bemærkes, at nælde-silke hører til snerlefamilien (Convolvulaceae), hvor der ikke kendes et eneste eksempel på, at stængler kan danne birødder. Ydermere sker de første celledelinger uden for stænglens stivelsesskede, et celleglag der i sin placering svarer til endodermis i en rod, dvs. det transportregulerende celleglag, der adskiller ledningsvævet fra resten af roden. Siderødder og birødder anlægges derimod normalt fra cellegaget lige inden for eller i endodermis. Nælde-silkes haustorium kan derfor opfattes som et organ uden sidestykke.

## Anatomi og funktion

Der er betydelig variation i haustoriets anatomi både mellem de forskellige familier og mellem mange slægter inden for en familie. Hovedtrækkene i et haustoriums opbygning fremgår af Fig. 42-43. *Cassytha* (Fig. 42) er en tropisk-subtropisk slægt, hvor haustoriets anlæggelse og anatomi næsten til forveksling svarer til silkes haustorier. Generelt er der to hovedelementer, en hæfteskive, der klæber snylteren fast til vær-



42. *Cassytha pubescens*. **A**, Flere haustoriets hæfteskiver ses dels på værten *Pavonia praemorsa*, dels på egne stængler (selvparasitisme). **B**, Længdesnit gennem hæfteskive og intrusivt organ i vækst. Pil, Sammenpressede celleglag. **C**, Kileformet intrusivt organ er trængt ind i værten, der dog her er fjernet før fotografering i scanning electron mikroskop. *Cassytha* are tropical-subtropical hemiparasites of similar general structure as Dodder. **A**, Haustoria with holdfasts on *Pavonia praemorsa*. **B**, Longitudinal section through holdfast and intrusive organ. Arrow, Collapsed cell layers. **C**, Exposed young, wedge-shaped intrusive organ after removal of host. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.



**43.** Haustoriets struktur hos silke. Øverst snyltereren med markering af 6 ledningsstrengene. Nederst værten med 4 ledningsstrengene. Sivvævet (phloem) ligger yderst, vedvævet (xylem) inderst. De røde 'rør' i xylemet er vandledende kar og/eller tracheider. Den mørkegrønne udvækst på snyltereren er hæfteskiven. Den lysebrune kegle er det intrusive organ (sænker), der får kontakt til værtens ledningsstrengene, hvorefter der anlægges en xylembro som transportforbindelse mellem de to parter ledningsvæv.

Diagram of a Dodder (*Cuscuta*) haustorium. The parasite stem with six vascular bundles is on top. Below is the host with four vascular bundles. Phloem is positioned towards the periphery and xylem towards the centre of the stems. The red 'tubes' are water conducting xylem elements. The darker green bulge on the parasite is the holdfast. The pale brown wedge is the intrusive organ (sinker). It establishes contact to the vascular bundles of the host and a xylem bridge of vessels develops as a water and nutrient transport facility between host and parasite. Graphic: H. S. Heide-Jørgensen.

tens overflade og et intrusivt organ (også kaldet en sænker), der trænger ind i værten og etablerer kontakt til værtens ledningsvæv. Det intrusive organ produceres af et vækstpunkt (meristem) i hæfteskiven. Det skal derfor først gennembryde flere cellelag i hæfteskiven, før det når frem til værtens væv. Indtrængningen sker dels ved enzymatisk opløsning af pectinen i foranliggende cel-

levægges midtlameller, dels som følge af højere tryk i snylterens celler.

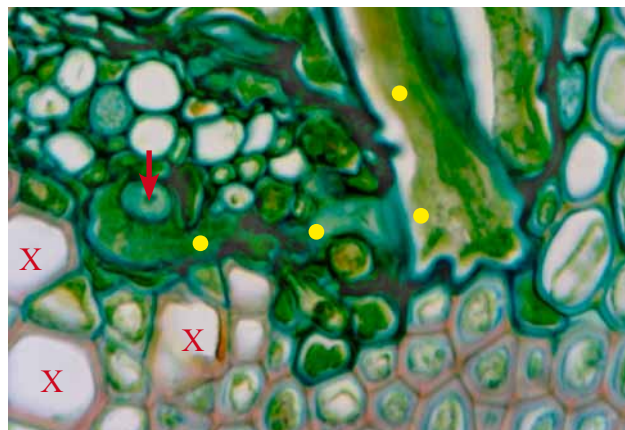
Når værtens ledningsstrengene er nået, differentieres celler i det intrusive organ til ved-elementer (xylem), som regel karceller. Differentieringen foregår fra den celle, der får kontakt til værtens ved-elementer, og bagud til ledningsvævet (moderxylemet) i snyltereren. Der fremkommer derved en bro af

karceller (såkaldt xylembro), der direkte forbinder de to parteres ledningsvæv, tilmed ofte med en perforeret endevæg på kontaktstedet, så modstanden mod vand- og næringstransporten mellem vært og snylter nærmest er lig nul. Denne xylembro er det mest generelle træk i haustoriets anatomi.

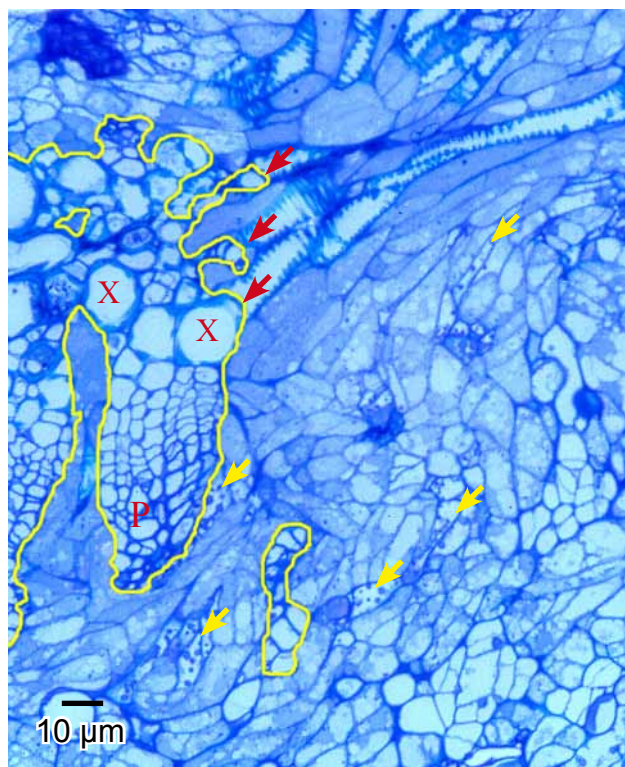
Kun hos to slægter ledsages xylembroen af sivæv (phloem), der når helt frem til værten. Denne avancerede karakter ses hos silke (Fig. 44) og hos flere arter af gyvelkvæler (Fig. 45). Silke arterne hører til de hurtigst voksende snylteplanter og flere gyvelkvælere til de mest skadelige for værten. Det kan skyldes den mere effektive næringsoptagelse som følge af den avancerede sivævskontakt.

Traditionelt kalder man haustoriet funktionsdygtigt, når xylembroen er etableret, men reelt starter vand- og næringsoverførslen via kontaktfladen (interface) mellem parterne allerede under væksten af det intrusive organ. Arealet af kontaktfladen er kolossalt stort sammenlignet med, at kun en meget beskedent del af arealet repræsenterer snylterens kar (eller tracheider) i direkte kontakt med værtens kar (og/eller tracheide). Hos den tropiske *Olex phyllanthi* (Santalales) er sådanne kontakter opgjort til 1% af kontaktfladen. Hos visse arter i gyvelkvælerfamilien kan xylembroen helt mangle i ellers fuldt udviklede haustorier. *Olex* er en halvparasit med et relativt simpelt kileformet intrusivt organ som på diagrammet Fig. 43. Hos silke splittes organets front op i cellestreng, der søger mod forskellige ledningsstreng hos værten, hvilket forøger arealet af kontaktfladen. Denne opsplittning kan være betydeligt mere markant end vist på Fig. 46. En tilsvarende opsplittning af endofyten sker hos mistelten, hvor de såkaldt cortikale streng løber parallelt med værtens ledningsvæv i de levende væv (cortex) under barken (Fig. 47). De cortikale streng sender sekundære sækere ind i værtens ved (xylem). Disse sækere er i øvrigt i stand til at følge med værtens sekundære tykkelsesvækst.

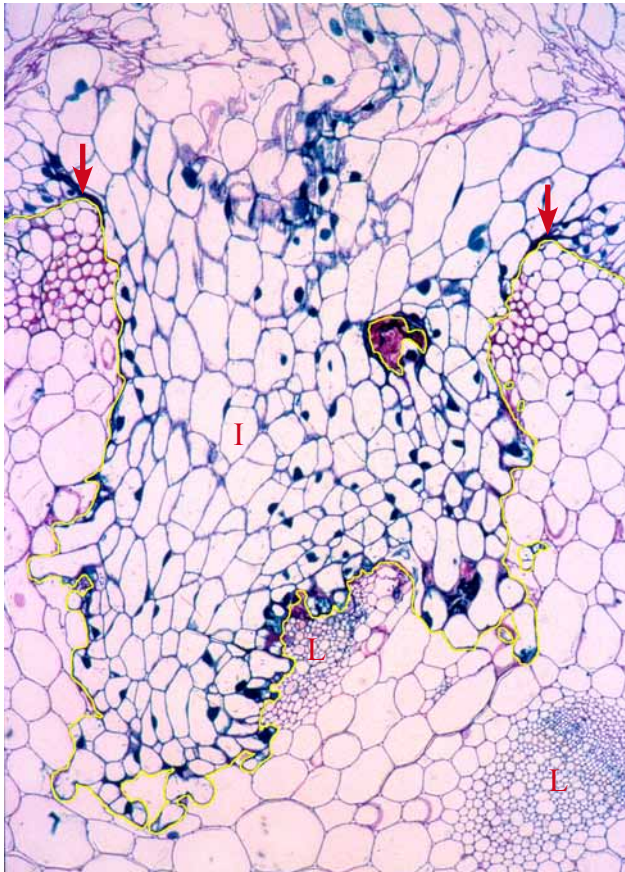
Vandets energistatus i planteceller, det såkaldte vandpotentiale, er afgørende for, hvilken vej vandet med dets indhold af næringsstoffer bevæger sig. Snylteplanter har generelt et lavere vandpotentiale og samtidig en højere transpirationsrate end deres værter. Dermed vil vand- og næringstransporten altid gå fra vært til parasit. For rodsnyltere



44. Værtssirør (pil) omklamret af en sivævs-kontaktcelle fra nælde-silke, *Cuscuta europaea*. Gule prikker viser sirørs-kontinuitet hos snylteren. X, Kar. Phloem contact cell of Dodder embraces host sieve tube member (arrow). X, vessel in host xylem. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.



45. Snit gennem værtsrod og knolden af en nordamerikansk gyvelkvæler, *Orobanche uniflora*. Gul linie, kontaktflade mellem snylter og vært (interface). Rød pil, Direkte xylemkontakt. Gul pil, Snylterens sivæv. P, Værts sivæv. X, Kar i værtsxylem. Transv. sec. of *Sedum album* root with strongly displaced tissues caused by Naked Broomrape. Yellow line, Host-parasite interface. Red arrow, Xylem contact. Yellow arrow, Parasite phloem. P, Host phloem. X, Host vessel. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.



46. Længdesnit gennem det intrusive organ (I) hos silkearten *Cuscuta reflexa* under udvikling ind i *Pelargonium* stængel. Gul linie markerer kontaktfladen (interface). Fra pilene og udefter ses hæfteskivens kontaktflade. L, Ledningsstreng. Longitudinal section of developing intrusive organ (I) of Greater Dodder into a *Pelargonium* stem. Yellow line, Interface. L. Vascular bundles. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.



47. Cortikal streng (grøn af klorofyl) fra mistelten, *Viscum album*, i en æblegren. Basis af primær (\*) og sekundære sænkere (pil) er synlig. European Mistletoe with cortical strand (green of chlorophyll) running below the bark in an apple twig. The base of primary (\*) and secondary sinkers (arrow) is visible. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.

bemærkes, at værtens transportregulerende endodermis (se side 27) er brudt af det intrusive organ, så der er ingen hindring for en fri vandstrøm over i snylterens væv på tværs af kontaktfladen (interface). Endodermis er kun udviklet i underjordiske plantedele, så stængelsnyltere har ingen problemer på denne front.

### Snylterens etablering

Den første forudsætning for at få en snylteplante etableret på en egnet vært, er, at dens kimplante kommer i kontakt med værten. Det sker ved forskellige frøsprednings-strategier. For nordiske snylteplanter er 3 strategier relevante.

a) Snylterens frø er relativt store og indeholder tilstrækkeligt med næring i frøhviden til, at kimplanten kan leve selvstændigt i en periode og vokse sig frem til kontakt med værten. Nælde-silkes kimplanter kan således klare sig i 3-4 uger, men dør herefter, hvis der ikke forinden er etableret et fungerende haustorium (Fig. 48). Andre eksempler er øjentrøst, skjaller og kohvede.

b) Frøene er klæbrige og spredes af fugle, der spiser dele af frugtkødet. Her er mistelten et klart eksempel med misteldroslen som den vigtigste frøspreader, og fuglens adfærd er helt afgørende. Det inderste af frugtkødet består af det stærkt klæbrige og elastiske viscin (Fig. 49), som fuglene ikke bryder sig om. De smører derfor viscin og frø af på træernes grene, og vil dermed nu og da anbringe frøet på en egnet vært. I Norden er mennesket dog nok den mest effektive spreader af mistelten.

c) Frøene er små, men talrige og spredes med vind og vand. Nogle frø vil tilfældigt lande så tæt på en egnet værtsrod, eller en værtsrod vil vokse så tæt forbi frøet, at kemiske spiringsstimulatorer udskilt fra værten sætter frøets spiring i gang. Andre stimulatorer vil derefter dirigere kimrodens vækst direkte hen mod værtsroden, hvor der etableres et primært haustorium. Virkningsradius for de forskellige typer stimulatorer er under naturlige forhold sjældent over 2 mm. Derfor er det nødvendigt med store mængder frø. Denne strategi benyttes af alle arter af gyvelkvæler og desuden af skælrod, selv om den har relativt store frø og kun anlægger sekundære haustorier.

Når den første, lette kontakt mellem parterne er opnået kræves yderligere stimulering for at få an-



48. Ung kimplante af nælde-silke, *Cuscuta europa*, hvor kimroden (pil) er visnet efter anlæggelse af haustorier fra den første stængelslyngning, der i øvrigt drejer modsat rundt end sædvanligt, se Fig. 12. Seedling of Greater Dodder. The radicle has withered (arrow) after establishment of haustoria from the first winding of the stem. Note it is left winding opposite normal as in Fig. 12. Photo: Hans Tybjerg.

lagt haustorier. Denne stimulering er for silke rent mekanisk i form af en trykpåvirkning, der fremkommer, når silke stænglerne slynger sig omkring værten eller et hvilket som helst andet emne, levende eller dødt. Det er dog kun i silke stængels strækningszone bag skudspidsen, at stænglen er modtagelig for trykpåvirkning.

Stimuleringen medfører celledelinger i den indre del af cortex, dvs. cellelagene mellem overhuden og ledningsvævet, og der anlægges en hæfteskive, hvor kontaktfladen består af kirtelceller. Disse udskiller et klæbrigt sukkerstof, der sammen med silke-stængels tætte slyngninger sikrer en stabil kontakt til værten under den efterfølgende udvikling af det intrusive organ. Anlægges hæfteskiven på en ikke egnet vært eller en død



49. Frø af mistelten, *Viscum album*, på æblegren. Frugtskallen hænger i klæbrigt og elastisk viscin. Kimrodens spids er grøn af klorofyl, mens viscinen dækker næsten helt for kimbladenes grønne farve. Fruit skin with scars from pistil and petals hanging in the elastic viscin. The green radicle is just emerging from the seed. The viscin hides the green endosperm. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.

genstand, standser udviklingen, før det intrusive organ anlægges.

Hos mistelten er stimuleringsfaktoren ikke fastslået. Den kan være mekanisk, men lyspåvirkning og kemisk stimulering fra værten er også foreslået. Kimen er grøn af klorofyl allerede inde i frøet (Fig. 49), og kimstænglen bøjer sig mod værtsplantens overflade under spiringen til den ekstremt korte kimrod opnår fysisk kontakt med værts overflade (Fig. 50). Som hos silke anlægges en hæfteskive, men kirtelcellerne udskiller her klæbrige fedtstoffer i store mængder, og ikke sukkerstoffer som hos silke.

Hos rodparasitter er kemisk stimulering det normale, men også her er det kun rodens strækningszone, der er modtagelig for stimulering. De



50. Seks måneder gammel kimplante af mistelten, *Viscum album*, med primært haustorium. De sammenvoksede gullige kimblade er tømt for næring. Six month old seedling of European Mistletoe with a primary haustorium. The coalesced cotyledons are emptied for nutrients and have turned yellow. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.



51. Skælrod, *Lathraea squamaria* (pile), foran stamme af værten *Metasequoia glyptostroboides* i Forstbotanisk Have, Charlottenlund. Toothwort (arrows) in front of an unusual host, the living fossil Dawn Redwood grown in a botanical garden in Denmark. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.

anlagte haustorier er sekundære. Halvsnylterne i gyvelkvælerfamilien anlægger også en slags hæfteskive, men den består primært af rodhår, der omklammer værtsroden. Det er bemærkelsesværdigt, at der ikke dannes rodhår andre steder, dvs. den normale rodhårszone er uden rodhår.

## Hvor mange værter? (Værtsspecificitet)

Nogle arter af snylteplanter kan kun anvende ganske få eller en enkelt art som vært. De siges så at have en høj grad af værtsspecificitet, mens andre med en ringe grad af værtsspecificitet kan anvende et meget bredt udvalg af værtsarter. En snylterers evne til at udnytte flere forskellige værtsarter bliver ofte undervurderet. Det har flere årsager. Det er f.eks. sjældent, at værtsplanten er indsamlet sammen med snylteren til deponering i videnskabelige herbarier. Det er heller ikke altid en vært kan bestemmes i felten, fordi det kan være vanskeligt eller umuligt at følge en værtsrod tilbage til moderplanten. Derved kan faktiske værtsarter let overses.

Generelt er det et problem, hvorledes negative observationer skal tolkes. Spredningsbiologiske og udbredelsesmæssige forhold må tages i betragtning. I Danmark snylter skælrod (*Lathraea*) især på hassel, el og bøg, men der er arter uden for skælrods udbredelsesområde, der fungerer fint som værter. Det kan ses i Forstbotanisk Have i København, hvor skælrod har etableret sig på rødderne af flere eksemplarer af 'det levende fossil' *Metasequoia glyptostroboides*, der er hjemmehørende i Kina (Fig. 51). Forekomsten af snylteplanter, der spredes med f.eks. fugle, afhænger af fuglenes adfærd og udbredelse. Mange fuglearter er knyttet til det åbne land og skovbryn, men kommer ikke ind i skoven, der kan rumme arter og individer, der kunne være værter for en snylter. Selv om mistelten findes i mange danske haver, sker der næsten ingen naturlig spredning. Det skyldes, at misteldroslen, der er den vigtigste spredere af mistelten, sjældent kommer ind i haver.



52. Vedbend-gyvelkvæler, *Orobanchae hederae*, har altid vedbend, *Hedera helix*, som vært. Ivy Broomrape always has Ivy as host. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.



53. Stor gyvelkvæler, *Orobanchae elatior*, har især stor knopurt, *Centaurea scabiosa*, som vært. Snylter og vært ses her i blomst. Tall Broomrape primarily has great Knapweed as host. Four inflorescences of host and parasite are in flower. Photo: Henrik Madsen.

Der er ikke mange snylteplanter, der kun snylter på en enkelt værtsart. I den nordiske flora er der ingen eksempler uden for slægten gyvelkvæler (*Orobanchae*). Således er vedbend-gyvelkvæler kun kendt med vedbend som vært (Fig. 52). Gul gyvelkvæler (Fig. 41) snylter primært på rød hestehov (*Petasites hybridus*), men er også truffet på følfod (*Tussilago farfara*), mens stor gyvelkvæler foretrækker stor Knopurt (*Centaurea scabiosa*, Fig. 53), men den kan også bruge andre arter af knopurt. Den indslæbte berberis-gyvelkvæler holder sig til arter af *Berberis*.

Generelt er halvsnyltere, der samtidig er rodsnyltere, de mindst værtspecifikke. De kan anvende værter fra både de én- og tokimbladede, men med tokimbladede og græsser som de mest anvendte. Værter findes dog sjældent blandt visse grupper af énkimbladede som f.eks. orkidéer samt hos nøgenfrøede. Det er almindeligt, at rodsnyltere samtidigt har mange sekundære haustorier på flere forskellige værtsarter. Det

synes at give større sikkerhed for, at alle nødvendige næringsstoffer er tilgængelige for snylteren, idet forskellige værtsarter optager mere eller mindre af forskellige næringsstoffer i relation til deres eget behov.

Halvsnyltere, der samtidig er stængelsnyltere, er mere kræsnere m.h.t. værtsart. Denne generalisering er dog ikke tydelig, hvis man kun ser på de nordiske snylteplanter. I Danmark trives mistelten især på æbletræer, men i Sverige forekommer den mest på lind (*Tilia cordata*) og løn (*Acer platanoides*). Mistelten er imidlertid registreret på værter fra over hundrede slægter. Der er fire underarter af mistelten, men kun *Viscum album* ssp. *album* forekommer i Norden. De fire underarter adskilles primært på deres værtsvalg. Således er underarten *V. album* ssp. *austriacum* begrænset til fyr (*Pinus*). Den kan ses i Botanisk Have i København. Hos underarten ssp. *album* optræder desuden adskillige fysiologiske racer, der kun afviger fra hinanden m.h.t. hvilke værter, de kan bruge; så på det niveau



54. Hedelyng, *Calluna vulgaris*, pletvis angrebet af lyng-silke, *Cuscuta epithymum*.  
Heather sporadically parasitized by Common Dodder. Photo: Inge Nagstrup.

bliver værtsspecificiteten relativt høj. Derfor lykkes udsåning af mistelten, hvor bærrerne kommer fra f.eks. æble som vært, kun sjældent på røn, birk eller poppel, selv om disse slægter er registreret som værtter for *Viscum album* ssp. *album*.

Generaliseringen gælder heller ikke nælde-silke. Den trives særligt godt på stor nælde (*Urtica dioeca*), men kan stort set anvende enhver anden urt inden for dens rækkevidde. De øvrige nordiske silke arter udviser større kræsenhed i værtsvalget. Lyng-silke anvender hedelyng (*Calluna vulgaris* Fig. 54), timian (*Thymus serpyllum*) og enkelte andre forveddede tokimbladede hedeplanter. Kløver-silke foretrækker bælgeplanter som vært, herunder afgrøder som kløver (*Trifolium*) og lucerne (*Medicago sativa*) uden dog at gøre nævneværdig skade på disse afgrøder på vore breddegrader. En gang imellem optræder en snylteplante som vært for sin egen art. På vore breddegrader ses det især hos silke og lejlighedsvis hos mistelten. Dette fænomen kaldes selvparasitisme (Fig 42A).

Adskillige planter har et effektivt biokemisk forsvar mod snylteplanter, idet etablering af en

snylter selvsagt kræver vævsforenelighed mellem vært og snylter. Det er formentlig sekundære indholdsstoffer i værtsplanten, der afgør, om der er vævsforenelighed. Sådanne indholdsstoffer betragtes ofte som affaldsprodukter fra plantens stofskifte, men kan her være anvendt til værtens fordel. Forsøg med at etablere den sydafrikanske mistelten *Viscum minimum* på en lang række arter af sukkulente vortemælk tyder på, at indholdsstoffer i mælken er afgørende for, om snylteren etableres eller afvises.

Er der vævsforenelighed til stede har værten ikke mange muligheder for at afværge snylterens angreb. Det sker dog, at enkelte haustorier hos nælde-silke ikke bliver funktionsdygtige, fordi værten udvikler øgede mængder forveddede styrkevæv, som det intrusive organ ikke formår at gennembryde. Korkdannelse kan også afvise et angreb af f.eks. mistelten, og etablering lykkes normalt ikke på ældre grene med meget korkvæv.

# Økologiske relationer

Angreb af en snylteplante betyder altid en vis svækkelse af værten. Dens vækst nedsættes, og det går først og fremmest ud over frugt- og frøsætning. Det er dog yderst sjældent, at flerårige snylteplanter svækker værten så meget, at den dør, for dermed udsletter snylteren også sit eget eksistensgrundlag. Det kan dog ende med værten død, når mange individer af en snylteplante vokser på samme vært. Værtsplantens næringstilstand har naturligt nok indflydelse på, hvor veludviklet snylteren bliver. Det kan illustreres ved sammenligning af stor gyvelkvæler (*Orobanche elatior*) på Fig. 39 og 53 med Fig. 55, hvor værten stor knopurt (*Centaurea scabiosa*) står på ren kalkbund, der er meget næringsfattig.

For énårige snylteplanter betyder det mindre, om værten dør, for de vil forinden have nået at sætte frø, der så kan spire på nye værter (Fig. 56). Det er således forventeligt, at de værste snylteplanter for land- og havebrug skal findes blandt de énårige som silke og gyvelkvæler, men skader af økonomisk betydning forekommer i vore dage yderst sjældent på afgrøder i Norden. Det er ganske anderledes i tropiske og subtropiske egne, hvor angreb af rodsnyltere fra især slægterne *Striga* og *Orobanche* fra gyvelkvælerfamilien kan reducere høstudbyttet for vigtige afgrøder som majs, sorghum og diverse bælgplanter med op til 100%.

I Nordamerika koster angreb af diverse arter af de flerårige dværg-mistelten, *Arceuthobium*, på nåletræer kolossale summer årligt for skovbruget ved ødelagt tømmer. Flere forskningsstationer i adskillige lande beskæftiger sig derfor udelukkende med forskning i bekæmpelse af snylteplanter kombineret med fremavlning af resistente afgrøder.

I plantesamfund har snylteplanter som regel en spredt forekomst, men de kan også være et dominerende element. På overdrev og enge kan skjaller opnå høj hyppighed (Fig. 57), men græsning kan holde den nede. For liden skjaller (*Rhinanthus minor*) er det påvist, at dens forekomst i de første år kan favorisere de tokimbladede urter, idet den primært snylter på græsser, som den derved undertrykker. Tilsvarende kan stor gyvelkvæler (*Orobanche*



55. Lille eksemplar af stor gyvelkvæler, *Orobanche elatior*, på svag vært af knopurt (pil). Small specimen of Tall Broomrape (compare with Fig. 53) on a weak host of Great Knapweed (arrow). Photo: H. S. Heide-Jørgensen.



56. Rejnfan, *Tanacetum vulgare*, død efter angreb af den énårige nælde-silke, *Cuscuta europaea*, der forinden har sat frugt. Dead Tansy after attack by the annual Greater Dodder, which has set seeds. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.



**57.** Stor skjaller, *Rhinanthus serotinus*, på Ölandsk løveng med ridder-gøgeurt, *Orchis militaris*. Meadow with Greater Hay Rattle in front of military orchids. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.



**58.** Mose-troldurt, *Pedicularis sylvatica* ssp. *sylvatica* med høj hyppighed på fugtig forstrand. Plenty of Lousewort near the coastline in Northern Jutland. Photo: Henning Adersen.

*elator*, Fig. 53) undertrykke værten stor knopurt (*Centaurea scabiosa*) til fordel for andre planter, der ikke er værter. Det siges, at selv en kraftig værtsplante bukker under, hvis den angribes af stor gyvelkvæler fire år i træk. Tilsvarende forhold er baggrund for, at det har været foreslået at benytte f.eks. gul gyvelkvæler (*Orobancha flava*) til biologisk bekæmpelse af den invasive vært rød hestehov (*Petasites hybridus*, Fig. 59). Også arter af troldurt (Fig. 58) og kohvede kan lokalt være dominerende, men der er ingen undersøgelser, der viser, hvilken indflydelse det har på artssammensætningen og dynamikken i de plantesamfund, hvor de forekommer. Almindelig kohvede (*Melampyrum pratense*) kan være talrigt forekommende i nogle år efter skovrydning eller brand, og hedebrande synes at fremme forekomsten af lyng-silke (*Cuscuta epithimum*, Fig. 54).

Snylteplanter indgår som andre planter i diverse fødekæder. Frø spises af fugle og andre dyr. F.eks. har forfatteren set sneharer gå fra plante til plante og holde festmåltid på frugtstanden af lådden troldurt (*Pedicularis hirsuta*, side 17). Arter med fedtrige elaiosomer på frøene, såsom skælrod, kohvede og troldurt, tiltrækker myrer. Pattedyr og insekter græsser på vegetative dele. Larver af ugle *Amphipyra tragopoginis* (Noctuidae) og sommerfuglen *Eupithecia plumbeolata* (Larentiinae) lever bl.a. på almindelig kohvede (*Melampyrum pratense*, Fig 19). Se også om vikler larver på sorttop (*Bartsia alpina*) side 17.

Emner som selvparasitisme, epiparasitisme, hvor en snylter angriber en anden snylter, mimicry, hvor snylterens vegetative dele eller blomster ligner værten til forveksling og plantesygdomme er også relevante for en omtale af snylteplanter; men bortset fra, at selvparasitisme ofte optræder hos silke og nu og da hos mistelten, så er det især hos tropiske og subtropiske snylteplanter, at de oplagte eksempler findes. Mere viden om disse emner kan evt. søges via litteraturlisten side 40.



**59.** Rød hestehov, *Petasites hybridus*, har mistet saftspænding i blade og bladstilke efter angreb af gul gyvelkvæler, *Orobancha flava*. Leaves and leaf stalks of Butterbur have lost turgidity after attack by Butterbur Broomrape. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.



60. Ager-kohvede, *Melampyrum arvense*. Halvsnyltere, der også er rodsnyltere, anses for de mest primitive snylteplanter.

Field Cow-Wheat. Hemiparasites, which are also root parasites, are considered the most primitive parasitic plants. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.

## Snylteplanters evolution

Det er en åbenlys fordel, hvis en plante kan udvikle et system, der tillader den direkte at hente vand og næring fra en anden plantes rodsystem eller direkte at udnytte dens fotosynteseapparat. Det er netop, hvad der er lykkedes for snylteplanterne. Dog er der ingen snylteplanter i det vandige miljø, for her er der vand nok, og vandmangel bliver derfor ikke en drivkraft for evolutionen i modsætning til situationen for landplanter.

Det er ikke muligt at udpege de først udviklede snylteplanter, bl.a. fordi, der praktisk talt ikke findes fossilt materiale af snylteplanter. Derimod kan man ud fra morfologiske kriterier fastslå, at snylteplanter er opstået mindst 8-9 gange uafhængigt af hinanden. En sammenligning mellem haustoriernes bygning og placering hos silke og mistel-

ten eller diverse rodsnyltere, gør det indlysende, at udviklingen har haft forskelligt udgangspunkt og er gået forskellige veje i de systematiske grupper, hvor der findes snylteplanter. Resultaterne af moderne gen-molekylære studier tyder endvidere på, at snylteplanter kan være opstået 12-13 gange uafhængigt af hinanden.

Der er almindelig enighed om, at de mest primitive snylteplanter skal søges blandt halvsnyltere med sekundære haustorier på værtsplantens rødder. En kohvede (*Melampyrum*, Fig. 60) lignende plante kunne være udgangspunktet. Øjentrøst (*Euphrasia*) har ganske vist mere simpelt byggede haustorier, men forenklingen menes sket ved en reduktion af mere komplicerede haustorier i familien. Der findes i troperne enkelte halvsnyltere, der både snylter på rødder, jordstængler og overjordiske stængler. Det synes klart ud fra eksempler i familien Loranthaceae, at de første stængelsnyltere tog deres rødder med sig op i træerne. Disse såkaldte epicortikale rødder vokser parallelt med og tæt ind til værtsgrenene og udvikler sam-



**61.** Falsk podning med *Clematis* sp. fanget i grenvinkel af kirsebær, *Prunus* sp.  
A false graft where the Virgin's Bower is caught in the angle between two twigs of a Cherry. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.



**62.** Samme som Fig. 61 set i længdesnit. *Clematis* stænglerne er helt indkapslet af kirsebær bark, og de to parter udveksler ikke vand eller næring. Same as in Fig. 61 seen in a longitudinal section. The bower stems are surrounded by Cherry bark and exchange of water and nutrients does not occur. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.



**63.** Ca. 5 mm stor kimplante af vedbend-gyvelkvæler, *Orobanche hederiae*, med primært haustorium, der allerede har forårsaget stop for værtsrodens (vedbend, *Hedera helix*) tykkelsesvækst.  
About 5 mm large seedling of ivy broomrape with a primary haustorium which already has brought the growth in thickness of the distal part of the ivy host root to an end. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.

tidig sekundære haustorier. Hos mere avancerede stængelsnyltere reduceres rodsystemet, og det rykker formentlig ind under barken som de cortikale strenge, der er omtalt hos mistelten (*Viscum*, side 29 og Fig. 47). Samtidig udvikles det primære haustorium direkte fra kimroden (Fig. 63), så den tid minimeres, hvor en kimplante skal klare sig selv v.h.j.a. næring i frøhviden og/eller fotosyntese i kimbladene. I ordenen Santalales, hvortil Loranthaceae og mistelten hører, findes talrige mellemtrin i evolutionsforløbet, der fører frem til de mest avancerede arter af mistelten; men disse arter er ikke repræsenteret i den nordiske flora.

Udviklingen af det primære haustorium fra kimroden er den vigtigste forudsætning for, at en snylteplante helt kan opgive fotosyntesen og dermed udvikle sig til en helsnylter. For rodsnyltere må det samtidig anses for væsentligt, at den potentielle snylter har kunnet udnytte de vækststimulerende stoffer, som mange planters rødder udskiller, så kimrodens vækst fra begyndelsen bliver målrettet direkte mod en egnet værtsrod. Dernæst skal de hydrostatiske trykforhold i værts- og snylterceller



64. Blåtoppet kohvede, *Melampyrum nemorosum*. Hjælpes i Danmark ved naturpleje.  
This Cow-Wheat takes advantage of nature conservancy in Denmark. Photo: H. S. Heide-Jørgensen.

tillade det intrusive organs mekaniske indtrængning i værtsvævet kombineret med en enzymatisk opløsning af midtlamellen i værtens cellevægge. Endelig skal transpirationsraten hos snylteren være højere end hos værten, så vandbevægelsen gennem haustorierne går fra vært til snylter.

Skælrod (*Lathraea*) kan betragtes som en relativt primitiv helsnylter, fordi den kun har sekundære haustorier og stadig har kompliceret byggede blade på jordstænglerne. Dens relativt store frø er heller ikke karakteristisk for helsnyltere. Gyvelkvælere, der som vedbend-gyvelkvæler (*Orobancha hederæe*, side 6 og 34) er næsten uden rødder og har et veludviklet primært haustorium, er mere avanceret. Hos helsnyltere sker der naturligt nok en reduktion af de overfløede blade, men også en kraftig reduktion af frøhvide og kim, idet det primære haustorium meget hurtigt under spiringen bliver det centrale organ i plantens næringsforsyning.

En alternativ forklaring på en rodsnylter opståen kunne være en videreudvikling af en naturlig podning, som det af og til ses mellem træer i skoven. Denne forklaring er dog ikke sandsynlig, fordi så-

danne rodpodninger i reglen sker mellem individer af samme art og på steder langt fra rodsystemets væksthoner, hvor haustorier i alle undersøgte tilfælde anlægges. Falske podninger som på Fig. 61-62 har næppe heller ført til evolution af snylteplanter. Endnu en teoretisk mulighed består i, at en mykorrhiza svamp har medvirket. Myceliet mellem vært og potentiel snylter (f.eks. en saprofyt eller mykoheterotrof plante, se side 5) skulle med tiden være forkortet, så de to højere planter til sidst vokser sammen. På Ny Caledonien findes et nåletræ (*Parasitaxus usta*) som muligvis på denne måde er ved at udvikle sig til en snylteplante i traditionel forstand.

Som afslutning skal der gøres opmærksom på, at flere af de danske snylteplanter er fredet. Det gælder først og fremmest alle de vilde danske gyvelkvælere, men ikke de indslæbte. Skælrod og flere arter af kohvede og silke forekommer så sparsomt, at de bør beskyttes, også selv om nogle af dem på kort sigt kan få en lokal opblomstring som følge af skovrydning eller brand. Naturpleje har f.eks. haft en positiv indflydelse på forekomsten af blåtoppet kohvede på en lokalitet nær København (Fig. 64).

## Supplerende læsning

- Böcher, T. W., Fredskild, B. Holmen, K & Jakobsen K. 1978. Grønlands Flora. Haase, København.
- Calder, M., & Bernhardt, P. (eds.). 1983. The biology of mistletoes. - Academic Press. Sydney.
- Heide-Jørgensen, H. S., 2002. Haustoriets struktur og funktion (Snylteplanter I). - Naturens Verden 85: 32-52.
- Heide-Jørgensen, H. S., 2003. Halvparasitter (Snylteplanter II). - Naturens Verden 86: 2-21.
- Heide-Jørgensen, H. S., 2003. Helsnyltere - Holoparasitter (Snylteplanter III). - Naturens Verden 86: 46-64.
- Heide-Jørgensen, H. S., 2004. Værtsvalg, økonomisk betydning og evolution (Snylteplanter IV). - Naturens Verden 87: 42-61.
- Heide-Jørgensen, H. S., 2008. Parasitic flowering plants. - Brill. Leiden, Boston.
- Heide-Jørgensen, H. S. 2011. Parasitic plants. In: Simberloff, D. & Reymánek, M. (eds.): Encyclopedia of Biological Invasions. Pp. 504-510. Univ. Calif. Press. Berkeley - Los Angeles (Also available in an electronic version Oct. 2010).
- Joel, D. M., Gressel, J. & Musselman, L. (eds.), 2013: Parasitic Orobanchaceae - Parasitic mechanisms and control strategies. Pp. 1-18. Springer, Heidelberg.
- Kuijt, J., 1969. The biology of parasitic flowering plants. - University of California Press. Berkeley.
- Møller Jensen, I. L., & Nagstrup I. 2004. Lyng-silke amok på vestjysk hede. - URT 28/4: 140-142.
- Ostenfeld, C. H., & Grøntved, J. 1934. The flora of Iceland and the Færoes. Levin & Munksgaard. Copenhagen.
- Press, M. C., & Graves, J. D. (eds.). 1995. Parasitic Plants. - Chapman & Hall. London.
- Rubiales, D. & Heide-Jørgensen, H. S. 2011. Parasitic plants. In The Encyclopedia of Life Sciences. Wiley, Chichester.
- Salleh, K. M., 1991: Rafflesia - Magnificent flower of Sabah. Borneo Publ. Company. Kota Kinabalu.
- Skovgaard, S., 1997. Gul gyvelkvæler (*Orobanche flava*) fundet i Danmark. - URT 21/1: 21-22.
- Visser, J., 1981. South African parasitic flowering plants. Juta. Cape Town, Johannesburg.
- Watson, D. M., 2011. Mistletoes of Southern Australia. CSIRO Publishing. Collingwood.
- Weber, H. Chr., 1993. Parasitismus von Blütenpflanzen. Wissenschaftliche Buchgesellschaft. Darmstadt.
- <http://linnaeus.nrm.se/flora/inne.html> Det svenske Naturhistoriske Riksmuseets virtuelle flora med tekst, udbredelseskort og fotos af nordiske planter.
- <http://www.markblomster.com/> Egil Michaelsens hjemmeside med fotos af nordiske planter.
- [http://www.iceland-nh.net/plants/background\\_plants.html](http://www.iceland-nh.net/plants/background_plants.html) Islands flora, engelsksproget.
- <http://www.parasiticplants.siu.edu/> Omfattende engelsksproget web site ved D. Nickrent.
- <http://www.viscum.dk> Forfatterens hjemmeside.