



Sveriges lantbruksuniversitet
Swedish University of Agricultural Sciences

Fakulteten för landskapsarkitektur, trädgårds-
och växtproduktionsvetenskap

Växternas osynliga försvar

- En undersökning av sekundära metaboliters betydelse och deras styrbarhet i hydroponiska system

The invisible defense of plants

- An investigation of the importance of secondary metabolites and their controllability in hydroponic systems

Julia Nilsson

Växternas osynliga försvar

- En undersökning av sekundära metaboliters betydelse och deras styrbarhet i hydroponiska system

The invisible defense of plants – An investigation of the importance of secondary metabolites and their controllability in hydroponic systems

Julia Nilsson

Handledare: Helena Karlén, SLU, Institutionen för biosystem och teknologi

Examinator: Karl-Johan Bergstrand, SLU, Institutionen för biosystem och teknologi

Omfattning: 15 hp

Nivå och fördjupning: G2E

Kurstitel: Självständigt arbete i trädgårdsvetenskap, G2E

Kurskod: EX0844

Program/utbildning: Trädgårdsingenjör: odling – kandidatprogram

Utgivningsort: Alnarp

Utgivningsår: 2020

Omslagsbild: SLU

Elektronisk publicering: <http://stud.epsilon.slu.se>

Nyckelord: Rotexudat, Abiotiska faktorer, Respons, Stress, Kostnader, Primära metaboliter, Inducerat växtförsvar

SLU, Sveriges lantbruksuniversitet

Fakulteten för landskapsarkitektur, trädgårds- och växtproduktionsvetenskap

Institutionen för biosystem och teknologi

Innehållsförteckning

1 Inledning.....	1
1.1 Bakgrund.....	2
1.1.1 Växtens försvar.....	2
1.1.2 Hydroponiska system.....	3
2 Material & metod.....	3
3 Resultat.....	4
3.1 Växtens försvar – helhetsbild.....	4
3.1.1 Sekundära metaboliter.....	5
3.1.2 Rotexudat.....	11
3.2 Applicering och styrning i hydroponiska odlingssystem.....	12
3.3 Kostnader av inducerat växtförsvar.....	12
4 Diskussion.....	14
Litteraturförteckning.....	17

Sammanfattning

I växtproduktion används idag både kemiska bekämpningsmedel och biologiska strategier för att skydda den odlade kulturen från angrepp av olika slag. Men utöver den externa hjälpen från oss människor har växter en egen förmåga att försvara sig mot de hot som finns omkring dem. Såväl strukturella- som biokemiska försvar samarbetar för att växten ska få överleva och föröka sig. Men överlevnad kommer inte utan uppoffring och plantan kan få betala dyrt för sin överlevnad. Både blombildning och smak är några kvalitetsaspekter som kan påverkas vilket betyder att fördelar och nackdelar med ett inducerat försvar måste ställas mot varandra för att avgöra om kostnaderna vägs upp av fördelarna. I denna studie görs en kartläggning av hur växtens försvar är uppbyggt och en djupdykning i den kemiska delen görs för att undersöka dess potentiella styrbarhet. Appliceringen i hydroponiska system ger möjlighet att kontrollera och styra odlingsförhållanden för att lättare inducera stress och en önskad respons hos växten vilket leder till bättre försvar mot angrepp.

Abstract

In today's plant production, both chemical and biological control methods are being used to protect the cultivated plants from attack of any kind. Apart from the external help from us humans, plants have their own ability to defend themselves against the surrounding threats. Both structural as well as biochemical defenses cooperate so that the plant may survive and propagate. But survival does not come without sacrifice and the plant may come to pay a high price for it. The development of flowers as well as taste are a few quality aspects that may get affected which means that in order to determine if the benefits of induced defense are worth the costs, the advantages and disadvantages must be weighed against one another. In this study, a survey of the structure of plant defense is made and a deep-dive in the chemical part of the defense is done to examine its controllability. An application in hydroponic systems gives the ability to control and steer the growing conditions to induce stress and receive a desirable response in the plant in order to strengthen the defense against attack.

1 Inledning

Produktion av plantor för såväl prydnads- som livsmedelsändamål är synonymt med risken för angrepp av både skadedjur och patogener. Ett angrepp kan snabbt påverka en odling där konsekvenserna kan bli ödesdigra om de inte upptäcks och åtgärdas i tid. För att hantera aktiva och framtida angrepp kan olika bekämpningsstrategier tillämpas, exempelvis kemisk och biologisk.

Bekämpning med hjälp av kemiska medel kan enligt Jordbruksverket (2019) bland annat leda till negativa förändringar i den biologiska mångfalden i närområdet. Enligt SLU (2019) är ett miljövänligare alternativ biologisk bekämpning vilket är en strategi som baseras på bekämpning med olika typer av nyttodjur. Att direkt använda nyttodjuret samt att skapa en gynnsam miljö för dem är olika sätt att tillämpa biologisk bekämpning.

Infallsvinkeln i denna studie är stärkandet av växternas eget försvar för att göra dem mer motståndskraftiga och bättre rustade inför angrepp. Detta för att minska behovet av extern hjälp från odlaren vilket på sikt kan minska miljöpåverkan. För detta krävs kunskap om hur växternas försvar fungerar, vilka verksamma substanser som ingår, hur de samverkar och hur de eventuellt kan styras. Freeman och Beattie (2008) skriver att försvaret kan delas upp i det strukturella och det kemiska varav det kemiska är fokus för denna studie.

För att skapa så gynnsamma förhållanden som möjligt i kulturen görs det i denna studie en applicering på hydroponiska system där möjligheten att styra odlingsförhållandena är större än på friland. Med kunskap om de viktigaste signalsubstanserna kan ett hydroponiskt system modifieras och anpassas för att stärka försvaret mot skadegörare.

Målet med denna litteraturstudie är att använda kunskapen om signalsubstanser för att konstruera ett gynnsamt och robust hydroponiskt odlingssystem för att stärka det kemiska försvaret och minska risken för större växtskyddsproblem. Förhoppningen är också att minska användningen av kemiska bekämpningsmedel med hjälp av den information som sammanställs i denna studie.

Frågeställning: *Vilka signalsubstanser har betydelse för växters kemiska försvar och är det möjligt att påverka dessa i hydroponiska system?*

1.1 Bakgrund

1.1.1 Växtens försvar

Freeman och Beattie (2008) skriver i artikeln ”An overview of plant defenses against pathogens and herbivores” hur växtens försvar är uppbyggt. Växter har utvecklat olika sätt att försvara sig mot skadegörare, både kemiskt och strukturellt. Till det kemiska försvaret hör de primära och sekundära metaboliterna.

Evert och Eichhorn (2013) menar att även om namnen är snarlika så fyller produkterna skilda funktioner i växten. Undersöks vilken cell som helst i växten så återfinns primära metaboliter där eftersom de har betydelse för växtens liv. De sekundära metaboliterna, i kontrast till de primära, tillverkas inte i lika stor utsträckning och har bland annat en koppling till växtens försvar. De har studerats mycket och tre stora, huvudsakliga grupper har definierats; alkaloider, terpenoider och fenoler. I varje grupp finns ett antal molekyler som alla har olika betydelse.

Osbourne och Lanzotti (2009) skriver i sin bok ”Plant-derived natural products - Synthesis, function, and application” att de primära metaboliterna länge erkänts som essentiella för växters generella liv medan de sekundära först nyligen fått upprättelse för sin viktiga funktion i växten. Det finns flera olika sorters sekundära metaboliter och inom varje sort finns det ytterligare diversifiering. De ser olika ut, har olika ursprung och har olika funktioner. En del verkar i direkt försvar mot fiender av både stora och små slag medan andra fungerar som kommunikationsmedel antingen mellan växter eller till olika typer av nyttodjur. Den stora variationen i dels struktur och uppbyggnad, dels i verkningssätt gör det svårt att diktera en generell funktion för alla sekundära metaboliter. Därför inriktas denna studien istället på att arbeta med en mindre skara sekundära metaboliter som har funktion i växtens försvarsmekanismer och försöka sammanställa deras betydelse och potentiella styrning.

Ytterligare en aspekt att vara medveten om och undersöka är vilken betydelse rotexudat har i det kemiska försvaret. I tidskriftsartikeln ”Regulation and function of root exudates” av Badri och Vivanco (2009) förklaras det att växtens rötter inte enbart fungerar som en stabil förankring i substratet och för näring- samt vattenupptag utan också kan tillgodose det omgivande substratet med rotexudat. Rotexudat är ämnen som utsöndras av växtens rotsystem och är viktiga för plantans överlevnad.

1.1.2 Hydroponiska system

Raviv et al. (2019) skriver i boken "Soilless culture – theory and practice" att hydroponik bygger på principen att odla utan jord. Däremot kan plantor odlas i olika sorters substrat eller hänga fritt i en näringslösning. Om plantorna växer i substrat kallas ett sådant hydroponiskt system för "solid hydroponics" och om de odlas direkt i näringslösning kallas det för "liquid hydroponics". Det finns flera olika sorters system som har olika egenskaper. Det finns bland annat aeroponiska system där rötterna hänger fritt och duschas med näringslösning. På så vis finns det alltid syre runt rötterna vilket gynnar tillväxt. Andra system, som Deep Water Culture (DWC), innebär att rötterna är helt eller delvis nedsänkta i vatten vilket i vissa fall betyder att syre behöver tillsättas. I ett hydroponiskt system finns det goda möjligheter att styra klimatet för plantan. Exempelvis går det att reglera bevattningsmönster och näringsinnehåll i vattnet och det finns även möjligheter att filtrera ut skadliga ämnen och patogener med hjälp av filter.

2 Material & metod

Det material som används i studien är främst vetenskapliga artiklar som samlats in via Google Scholar och SLU bibliotekets databas Primo. Några sökord som använts är 'secondary metabolites', 'rootexudates' och 'plant defense'. Utöver det material som hämtats från internet har även böcker använts för att beskriva olika funktioner och för att koppla ämnet till ett större sammanhang.

Avgränsningar: Det huvudsakliga fokuset berör det kemiska försvaret och dess uppbyggd/struktur och funktion. Litteraturstudien kommer ej undersöka genetiska eller ekonomiska aspekter. Även uppskattningar kring skördeutbyte utesluts.

Inledningsvis presenteras problemet och grundläggande bakgrundsinformation för att skapa ett gemensamt språk och en förståelse att utgå ifrån. I arbetets nästkommande del sammanställs information kring studiens olika komponenter med hjälp av tidigare undersökningar och fakta. Följaktligen analyseras informationen i studiens sista del och förslag på framtida forskningsområden presenteras.

Arbetet definieras som en litteraturstudie som sammanställer, tolkar och presenterar information från flera olika källor, däribland både böcker och vetenskapliga artiklar. För ytterligare information och djupare förståelse kring arbetets olika avsnitt hänvisas läsaren till respektive källa. De antaganden och definitioner som görs i studien baseras på den information som hämtas och tolkas från diverse vetenskapliga artiklar och böcker.

3 Resultat

Inledningsvis ges en översikt av växtens försvar. Därefter definieras samt förklaras sekundära metaboliter och en djupdykning i några av de mest välstuderade grupperna görs. Hur dessa metaboliska produkter bildas och var de lagras samt vilken betydelse de har för växtens försvar presenteras såväl som deras eventuella styrbarhet. Senare i studien diskuteras även kort rotexudaten och deras betydelse. Som avslutning på avsnittet presenteras även vilka kostnader och konsekvenser det medför att inducera ett försvar hos växten. Detta återkopplas sedan i diskussionen i förhållande till frågeställningen. Robusthet i detta arbete definieras som en planta med god förmåga att försvara sig själv mot de yttre påfrestningar som kan förekomma i en odling, i detta fall i form av angrepp.

3.1 Växtens försvar – helhetsbild

Freeman och Beattie (2008) skriver i sin artikel om försvarets uppbyggnad. Det finns dels ett försvar som existerar hela tiden, det strukturella försvaret, dels ett försvar som kräver inducering för att bli aktivt, det kemiska försvaret. Till det strukturella försvaret räknas bland annat epidermis som är det yttersta lagret hos växten. Detta kan ibland vara täckt av ett slags vax som kan vara av olika tjocklek och karaktär. Vaxet bidrar med ett slags skyddslager som gör det mer komplicerat för skadedjur att komma ner till epidermiscellerna och få näring. I epidermis finns det även olika typer av celler och de kan ha olika specialiseringar. Bland annat kan cellerna som sitter runt stomata, klyvöppningar som ansvarar för att transportera gas in och ut ur växten, stänga klyvöppningarna om det finns ett aktuellt hot. Cellerna kan också innehålla ämnen som inte är till fördel för patogenen. Det kan exempelvis röra sig om smakämnen som ger en bitter smak som minskar risken för vidare angrepp. En annan försvarsstruktur är trikomer. Detta är små hårstrån som finns mer eller mindre över hela växten som kan göra det avsevärt mycket svårare för ägg från skadedjur att nå epidermiscellerna. På så vis stryps matförsörjningen till äggens larver vilket i sin tur även medför att de dör och ett större angrepp har förhindrats. Även cellväggar agerar som försvarsstrategi. Dessa kan vara mer eller mindre tjocka vilket gör det svårare för fiender att penetrera celler och förtära den. Vidare skriver författarna att de aktiva produkterna som tillämpas i det kemiska försvaret kan grupperas in i två grupper, primära och sekundära metaboliter. De primära metaboliterna är ämnen som tillverkas av varje cell i växten och de är essentiella för att växten ska kunna leva och fortplanta sig. Hit hör bland annat socker och aminosyror. De sekundära metaboliterna har istället bland annat funktion i försvaret mot ovälkomna gäster av olika slag. Det finns många tusentals olika sorters sekundära metaboliter

men de tre största grupperna är terpenoider (även kallade terpen), alkaloider och fenoler. Terpenerna är den största gruppen och kan påvisas i de flesta växter. Alkaloider är kvävebaserade och kan ge kraftig effekt på skadedjuret. Fenoler är den tredje gruppen och kan ge en otrevlig smak som bidrar till en mindre benägenhet att fortsätta attacken. Slutligen nämner författarna att växter utöver det dessa försvarsmekanismer använder sig av vissa protein för att inhibera skadliga enzymer som utsöndrats från skadedjuren i syfte att skada växten.

3.1.1 Sekundära metaboliter

Enligt Evert & Eichhorn (2013) definieras primära och sekundära metaboliter enligt följande:

”Primary metabolites, by definition, are molecules that are found in all plant cells and are necessary for the life of the plant. [...] Secondary metabolites, by contrast, are restricted in their distribution, both within the plant and among the different species of plants. Once considered waste products, secondary metabolites are now known to be important for the survival and propagation of the plants that produce them.”

Evert och Eichhorn, 2013, s. 30

Vidare beskriver författarna att sekundära metaboliter kan ha olika funktioner i växten och att de tillverkas i olika delar av plantan beroende på var i livscykelväxten växten befinner sig.

Lagringsplatsen för de sekundära metaboliterna är däremot i en specifik struktur i växtcellen, nämligen i vakuloen. Det är även så att mängden sekundära metaboliter som finns i plantan varierar från dag till dag och även under dagens gång. Metaboliterna kan delas upp i flera grupper och i denna studie presenteras och beskrivs fyra av dem, nämligen; alkaloider, terpenoider, fenoler och cyanogeniska glukosider. De har valts ut eftersom de utgör de största grupperna och ofta nämns i vetenskapliga texter och därför anses vara bra grupper för att illustrera några av de funktioner sekundära metaboliter kan ha i växtens försvar.

3.1.1.1 Alkaloider

Evert och Eichhorn (2013) skriver att det finns olika sorters alkaloider som besitter olika egenskaper, vilka kan utnyttjas av oss människor, och de bildas under varierande förhållanden för att skydda växten från angrepp. Några typer av alkaloider är morfin, kokain, nikotin och koffein. Just koffeinet har visat sig vara fördelaktigt för de växter som utsöndrar det på grund av dess toxiska egenskaper. Det visar sig också att koffein är till värdväxtens fördel vid konkurrens från andra växter om plats och näring. Effekten av koffeinets utsöndring leder till

minskad benägenhet att gro hos omgivande växter vilket innebär att värdväxten blir ensam om alla näringsämnen och vattentillgång vilket bidrar till starkare plantor och större förmåga att föröka sig. Detta kan sammanfattas under termen allelopati. Bildandet av alkaloiden nikotin i rötterna initieras först när en skada på växten har uppstått till följd av exempelvis ett angrepp av ett skadedjur. Därefter förflyttas nikotinet från rötterna till växtens blad där det har en avskräckande effekt på den ovälkomna skadegöraren och angreppet avbryts.

I tidsskriftsartikeln ”Secondary metabolites in plant defence mechanisms” av Bennett och Wallsgrove (1994) förklaras det hur alkaloiderna, beroende på vilket ursprung de kommer ifrån, kan kategoriseras in i olika grupper. En grupp kallas för de äkta alkaloiderna (nikotin) och en annan grupp kallas för protoalkaloider och dessa sekundära metaboliter har sitt ursprung i en aminosyra. I de båda gruppernas kemiska struktur återfinns kväve med det som skiljer dem åt är att kvävet hos de äkta alkaloiderna sitter bundet i en heterocyklisk ring, något det inte gör hos protoalkaloiderna. En tredje grupp alkaloider är pseudoalkaloider och till skillnad från både de äkta alkaloiderna och protoalkaloiderna bildas de inte från en aminosyra och till denna grupp hör bland annat koffein. Vidare förklarar författarna att alkaloider inte återfinns lika mycket hos alla växter och att de växtslag som innehåller en mer stabil och jämn fördelning av metaboliterna bland annat är Solanaceae, Leguminosae och Amaryllidaceae. Flera experiment visar att alkaloider kan ha betydelse för växternas motståndskraft mot oönskade angrepp av diverse skadedjur och patogener. Bland annat har det visat sig att en typ av alkaloider (quinolizidine alkaloider) hade dels en avskräckande effekt på skadegörare, med syfte att förtära växten, samt verkade giftigt för svampar.

3.1.1.2 Terpenoider

Enligt Evert och Eichhorn (2013) utgörs den större delen av alla sekundära metaboliter av just terpenoiderna. Detta är en grupp som också återfinns i alla växter och deras strukturella formation består av isopren. Det är isopren-enheten som avgör hur en terpenoid ska kategoriseras och det finns huvudsakligen tre kategorier som är viktiga att känna till; monoterpenoider, sesquiterpenoider och diterpenoider. Alla tre typer av terpenoider förekommer olika mycket i en växt och fyller olika funktioner. Exempelvis är essentiella oljor viktiga för att generera doftämnen som antingen repellerar patogener och skadedjur eller attraherar diverse nyttodjur för att exempelvis underlätta pollinering. Men terpenoider kan, som nämnts ovan, också fylla andra funktioner och bland annat även förekomma som hormoner i växten.

Enligt Bennett och Wallsgrove (1994) finns det bevis som pekar på sannolikheten att terpenoider har mest effekt mot insekter än mot skadegörare av mindre storlek som exempelvis virus. Bland annat har terpenoiderna visat både giftig och avskräckande effekt mot skadeinsekter hos växter som befinner sig i öknen, något som naturligtvis är till fördel för plantan i den typen av miljö.

3.1.1.3 Fenoler

Fortsättningsvis beskriver Evert och Eichhorn (2013) fenolerna som den grupp sekundära metaboliter som forskare har studerat allra mest men som däremot även innehåller många föreningar vars funktion vi ännu inte klarlagt. Utifrån studier har forskare kommit fram till att fenoler förekommer i princip i alla växter världen över. Dessutom är de inte specifika för en viss del av växten utan återfinns i alla strukturer och delar. Några viktiga fenoler är flavonoiderna som hjälper till att skapa gynnsamma symbioser med bland annat bakterier i rotzonen. Även lignin har betydelse för växten eftersom den påverkar cellväggens styrka vilket bidrar till mer robusta plantor som klarar påfrestningar bättre. En flavonoid som bidrar till att ge växten ett långvarigt försvar mot skadegörare är salicylsyra. Av denna syra bildas SAR, som är en förkortning av systemic acquired resistance, vid angrepp vilket sedan sprider sig till resterande delar av växten som då i sin tur får starkare beredskap och blir mer motståndskraftiga mot ett nytt eventuellt angrepp.

Fenoler är enligt Bennett och Wallsgrove (1994) en samling sekundära metaboliter som har olika ursprung och bildas från olika typer av kemiska produkter. I denna grupp hittas, utöver flavonoider, både isoflavonoider och tanniner. Efter flertalet studier har det konstaterats att just fenoler kan ha en avskräckande effekt på de skadedjur som är intresserade av att förtära växten. Vid en närmare granskning av interaktionen mellan växten och skadegörare av mindre skala, svampar och bakterier bland andra, verkar det som att det snarare är hastigheten på tillverkningen av fenoler som har en betydelse vid angrepp än hur stor mängd fenoler som finns närvarande i växten initialt. Det går att härleda fenoler till två olika typer av effekter gentemot skadegörare, dels en giftig effekt som direkt påverkar nämnd fiende och dels en skyddande effekt där växtens egen barriär förstärks med hjälp utav lignin vilket försvårar angreppet för skadegöraren.

Bennett och Wallsgrove (1994) skriver fortsättningsvis att fenoler kan användas på olika sätt vid kontakt med varierande typer av fiender. Vid interaktionen med insekter kan fenolerna ha en avskräckande effekt. Ett experiment i en hydroponisk odling med vete, där olika mängder fenoler distribuerades till fyra olika grupper vete, kunde påvisa att för lite fenoler innebär en

större risk för attacker från en fiende. Det gick också att påvisa två typer av fenoler som var mest effektiva i försvaret mot angrepp, nämligen ferulinsyra och pyrocatechol. I ett annat experiment där plantorna blev utsatta för stress, i detta fallet i form av för lite koltillgång i näringen och för lite ljus, kunde en koppling mellan för låg fotosyntes och angrepp göras. Även mängden kol som fanns tillgängligt påverkade växterna där för lite kol också innebar att plantan riskerade att bli angripen eftersom den blev mer mottaglig. Detta betyder att ljus och kol är viktiga för just syntesen av dessa viktiga sekundära metaboliter.

3.1.1.4 Cyanogeniska glukosider

Författarduon Bennett och Wallsgrove (1994) skriver i sin artikel om ytterligare en grupp sekundära metaboliter, nämligen cyanogeniska glukosider. Dessa metaboliska produkter har sitt ursprung från en aminosyra och återfinns hos många olika växtslag. De lagras i vakuolen och blir verksamma vid angrepp som skadar växtcellerna och på så vis exponerar glukosiderna för olika sorters enzym som hydrolyserar dem och bildar en slutprodukt i form av cyanid. Cyanid har giftiga egenskaper vilket också innebär vissa svårigheter vid hantering av växter med höga halter av cyanogeniska glukosider. Däremot är detta till växtens fördel eftersom den blir mer motståndskraftig mot fiender. Detta till trots är det inte sagt att växten aldrig blir utsatt för angrepp eftersom evolutionen har gjort att skadedjur utvecklat strategier för att desarmera växtens försvar och oskadliggöra cyaniden. Författarna fortsätter med att beskriva platsen för metaboliternas syntes vilket hos cassava sker i kotyledonen. Därifrån kan de sedan transporteras till flera olika delar av plantan så att ett mer jämnt fördelat skydd åstadkoms. Än så länge finns det dock inget vetenskapligt underlag som stödjer kopplingen mellan angrepp och syntes av metaboliten.

3.1.1.5 Sekundära metaboliters funktion

Bennett och Wallsgrove (1994) menar att sekundära metaboliter alltså kan inneha olika funktioner hos olika växter kopplat till det kemiska försvaret mot skadedjur, svampar, bakterier och övriga patogener. Deras doft- och smakupverkande egenskaper kan ge plantan en fördel i att verka avskräckande. De kan också få giftiga effekter för de skadegörare som förtär dem. Eftersom växternas försvar har visat sig vara ytterst komplext är det enligt författarna svårt att härleda en specifik sekundär metabolit till en specifik funktion. Det kan förekomma flera olika metaboliter i en växt som samspelar under specifika förhållanden och de kan även vara så att en sekundär metabolit inte får effekt mot en viss skadegörare. Dessutom har evolutionen utvecklat samspelet i det kemiska kriget mellan växten och skadegöraren vilket har medfört att vissa anpassningar har utvecklats fram. En del

skadegörare drar nytta av de sekundära metaboliternas egenskaper (som påverkan av växtens färg, doft och smak) för att känna igen just den specifika växt som är av intresse.

Metaboliterna kan också medföra att skadegöraren växer bättre och frodas. Ytterligare en nyans av metaboliterna är att en del insekter använder växten som skydd mot sina egna naturliga fiender eftersom dessa repelleras av metaboliterna som utsöndras av växten.

Osbourn och Lanzotti (2009) förklarar att sekundära metaboliter finns i hundra tusental och att alla växter har sin egen uppsättning av dem som kan variera mellan individer inom samma art såväl som mellan olika arter. För att förbättra en plantas eget försvar menar författarna att det inom forskningen ofta tillämpas modifieringar av olika slag för att förstärka motståndskraften mot skadedjur men också för att förbättra hälsofördelarna i mänsklig diet. Modifiering av sekundära metaboliter är således inte enbart för att plantan ska bli mer robust och motståndskraftig utan också för att öka plantans värde i mänsklig hälsa.

3.1.1.7 Styrning av sekundära metaboliter

I artikeln av Bennett och Wallsgrove (1994) bedöms ljusstillgång och mängden tillgängligt kol som viktiga för försvaret mot oönskade angrepp.

I tidningsartikeln ”Costs of induced responses in plants” av Cipollini et al. (2003) beskrivs det hur styrningen av den sekundära metabolismen har undersökts genom åren och vilka metoder som är vanligast. ”Wounding”, som innebär att växten skadas mekaniskt, har använts frekvent för att kartlägga vilka kostnader som ett inducerat förvar får för överlevnadsmöjligheterna hos växten. Det som är bra med denna metod är styrbarheten. Det går att kontrollera på vilket sätt skadan ska göras, vid vilket tillfälle den ska göras samt hur mycket mekanisk skada som krävs för att generera en respons. Däremot är det svårt att efterlikna skador från riktiga herbivorer och deras mundelar. Det finns också en del svårigheter när det kommer till att skilja minskad fitness till följd av att det försvinner resurspackad växtvävnad vid skadetillfället från minskad fitness till följd av förflyttad prioritering av metabolism där resurserna förflyttas från den primära till den sekundära metabolismen. Undersökningar där ett specifikt skadedjur introduceras för växten för att sedan plockas bort har också använts för att ta reda på och kartlägga hur växten reagerar på ett angrepp. Författarna beskriver sedan en metod som börjar användas mer frekvent för styrning av sekundär metabolism, nämligen användningen av kemiska elicitors. Genom att istället använda sig av en kemisk molekyl istället för att skada växten blir det ett mer rättvist resultat eftersom förlust i fitness till följd av förlorad vävnad inte behöver tas i beaktning. Författarna understryker också att det är av största vikt att känna till hur metabolismen fungerar för att använda sig av denna metod på ett effektivt sätt. Att

undersöka under vilken mängd kemiska elicitors som det blir mest kostnader är ett viktigt steg i forskningen för att i framtiden kunna producera bättre plantor. Det negativa med denna metod måste dock också lyftas fram. Det finns bevis för att kemiska elicitors kan påverka både den primära och den sekundära metabolismen negativt vilket senare också medför att plantans överlevadspotential blir sämre. I framtiden hoppas man kunna använda sig av elicitors som är lika eller identiska med de som återfinns i herbivorerna mundelar i kombination med mekaniska skada för att på så vis inducera en mer äkta respons.

Cipollini et al. (2014) skriver att kväve är viktigt för att bilda kvävebaserade sekundära metaboliter som exempelvis alkaloider.

Yang et al. (2018) skriver i artikeln ”Response of plant secondary metabolites to environmental factors” om hur omgivningen påverkar produkterna som bildas ur den sekundära metabolismen. Enligt dem påverkas syntesen av sekundära metaboliter av bland annat ljus, temperatur, vatten, salthalt och näring vilket kommer förklaras vidare i detta stycke. När det kommer till ljus finns det olika faktorer att undersöka: ljuskvalité, ljusintensitet och fotoperiod. Fotoperioden definierar hur länge plantan exponeras för ljus och detta har betydelse för växtens förmåga att växa och mogna. Om plantan exponeras för ljus under en längre period, exempelvis 24 timmar, går det att se en ökning av sekundära metaboliter. Framst handlar det om fenoler som skyddar plantan mot ljuset. Ljusintensiteten, som definierar mängden ljus som tillförs till plantan, ger möjligheter att styra hastigheten på syntesen av vissa sorters sekundära metaboliter. Det går att påvisa en ökning av mängden sekundära metaboliter redan vid 27% fullt ljus. Kvalitén på ljuset, alltså vilka våglängder det finns i ljuset, kan också öka produktionen av försvarsprodukter. Om UV-ljus och UV-B-ljus används kan halterna av sekundära metaboliter öka. Författarna trycker dock på att det kan vara bra att anpassa ljusets kvalité beroende på vart i sin livscykel som plantan befinner sig. Vidare beskriver författarna temperaturens betydelse för styrbarheten av sekundära metaboliter. Här varierar effekten dels mellan olika växtslag och dels mellan olika individer inom samma växtslag. Dessutom finns det skillnader i hur de sekundära metaboliterna responderar på stressen, en typ av terpen kan öka om temperaturen är hög medan en annan variant av terpen minskar vid hög temperatur. Det har visat sig att höga temperaturer generellt ökar produktionen av alkaloider medan det i sojabönor räcker med en temperatur på 10 °C för att öka halten fenoler. En annan miljöfaktor att notera är tillgången till vatten. Vid för låga halter vatten upplever plantan torkstress och syntesen av sekundära metaboliter ökar medan det även går att påvisa att tillväxten samtidigt avtar. En typ av fenol (Asiaticoside) visar sig

öka i mängd om luftfuktigheten stiger. Yang et al. skriver vidare om salthaltens inverkan på växtens stress där en oxidativ stress riskerar att bryta ut i plantan. Som en respons på detta stimuleras den sekundära metabolismen som börjar producera försvarsprodukter för att oskadliggöra farliga ämnen. Slutligen diskuterar författarna näringens betydelse. Om det råder brist på kväve samt fosfor och växten upplever stress kan det, enligt några experiment, öka mängden flavonoider. Om det däremot finns tillräckliga mängder kväve och fosfor så går det att se en minskad halt fenoler och flavonoider. I ett experiment med tomater där det inte fanns tillräckligt med kväve i rotzonen stimulerades syntesen av sekundära metaboliter. Även kaliumbrist har betydelse för den sekundära metabolismen. För lite kalium ledde hos lupiner till en respons med ökad mängd alkaloider i fröna.

3.1.2 Rotexudat

I tidskriftsartikeln ”Regulation and function of root exudates” av Badri och Vivanco (2009) förklaras det huvudsakliga syftet med rotexudaten, är att stimulera interaktioner mellan växten och mikroorganismer. Vad rotexudaten utgörs av kan variera mellan olika växtslag och kan vara allt från vätejoner till syre men huvudsakligen innefattar de föreningar som är uppbyggda av kol. Exudaten är som sagt viktiga för plantans förmåga att skapa en god miljö i rotzonen där det förekommer både positiva och negativa interaktioner med omkringliggande mikroorganismer, svampa och bakterier. Att interaktionerna kan vara av både positiv och negativ natur innebär att det dels förekommer kontakt och samarbete med, för växten, hjälpsamma organismer. Exempel på det är mykorrhiza. Dels kan det också förekomma kontakt med organismer som inte har en positiv effekt på växten, nämligen någon form av skadeorganism som exempelvis parasiter. Författarna fortsätter med själva utsöndringsprocessen av rotexudat. Tack vare denna tillförs det stora mängder av flera sorter ämnen till substratet men framförallt avges det kol eftersom de flesta rotexudat är uppbyggda av just kol. Detta innebär såklart att det är kostsamt för plantans kol-ekonomi att utsöndra rotexudat och studier har enligt författarna visat att utsöndringen är som störst hos yngre plantor, högst vid sexuell mognad och förökning och mindre när plantorna närmar sig slutskedet i sin livscykel. Rotexudaten kan alltså ha positiva effekter för plantans liv även om de också är kostsamma. Därför kan det vara av intresse att hitta system för att reglera mängden och kvalitén på dem. Faktorer som har en tydlig inverkan på rotexudaten är ljus, temperatur och vatten men även saker som vilket växtslag som undersöks och näringstillgång har betydelse. Om det råder näringsbrist, särskilt av fosfor och kväve, går det att påvisa en starkare tillväxt av rotsystemet och utsöndringen av rotexudat ökar också. Vid torkstress går det att se en ökning av halterna rotexudat som utsöndras av rötterna men även vid

förhållanden då det finns för mycket vatten syns en ökning. Detta beror på att om vattnet kring rötterna inte syresätts skapas en syrefattig miljö i rotzonen vilket får växtens respiration att jobba enligt aerobiska förutsättningar. Därigenom utsöndras rotexudat som består av de skadliga föreningar som bildats under frånvaron av syre. Under dagar med mycket ljus skriver författarna att rotexudationen ökar och likaså om temperaturen är hög. ytterligare en metod för styrning är med hjälp av elicitors som påverkar försvaret som en reaktion på stressfaktorer. Om dessa används ökar både utsöndringen men även variationen av rotexudat.

3.2 Applicering och styrning i hydroponiska odlingssystem

Enligt Jones (2005) kan temperaturen i vattnet regleras för att minska rötternas tillväxt. En temperatur under 20 °C är att föredra om en minskning i rottillväxt ska ske. Det är även viktigt att titta på näringstillförseln. Genom att kontinuerligt ta prover på växtmaterialet för att analysera hur mycket av ett näringsämne som finns, exempelvis kväve, går det att reglera hur mycket näring som behöver tillsättas för att nå önskat resultat. Det är också viktigt att analysera näringslösningen kontinuerligt för att kontrollera halterna av näringsämnen som finns tillgängliga. Därifrån kan justeringar göras för att inducera olika responser. Genom att justera pH-värdet går det att reglera näringsupptaget från via rötterna. Det finns olika ”optimum” för olika näringsämnen där de tas upp bäst via rötterna men ett generellt värde mellan 5.8 och 6.5 fungerar för de flesta.

3.3 Kostnader av inducerat växtförsvar

I detta avslutande avsnitt i studiens resultatdel kommenteras de konsekvenser och kostnader som följer av ett inducerat försvar och bildandet av viktiga försvarsprodukter. Fördelar och nackdelar med de tekniska åtgärderna från föregående avsnitt presenteras vilket senare leder fram till en avslutande diskussion med slutsats.

I studien av Bennett och Wallsgrove (1994) framkommer det att syntesen av vissa sekundära metaboliter medför en metabolisk kostnad i form av mindre produktion av blommor hos vissa växtslag. Däremot argumenterar författarna för att denna kostnad eventuellt kan vara värt det om det innebär ett långvarigt försvar mot attacker vilket ger fler tillfällen och möjligheter att föröka sig.

Osborn och Lanzotti (2009) skriver att en modifiering som syftar till att förbättra försvaret mot en viss typ av angrepp tyvärr även kan innebära att andra egenskaper hos plantan

påverkas, ibland till det sämre. Bland annat kan smaken hos morötter försämrats om modifikationer görs för att hantera rotgallnematoder vilket alltså betyder att det inte alltid är möjligt att förbättra försvaret utan att samtidigt generera en ”sämre” planta ur konsumtionssynpunkt/konsumentensynpunkt.

Cipollini et al. (2014) understryker i artikeln ”Costs of resistance in plants: from theory to evidence” att det är viktigt att hålla isär begreppen resistens och tolerans.

”While resistance generally refers to traits that reduce the amount of damage, tolerance refers to traits that reduce the impact of damage on plant fitness”

Cipollini et al., 2014, s. 265

Vidare skriver författarna att det verkar vara som att terpenoider kan vara mer ekonomiska för växten att tillverka i kontrast till alkaloiderna. Detta beror på att det ”enbart” krävs kol för att producera terpenoider, vilket finns tillgängligt i växten tack vare fotosyntesen. Alkaloider, däremot, behöver kväve för att kunna bildas vilket är en resurs som är begränsad eftersom växten har en medelmåttig förmåga att både ta upp och nyttja den. Dessutom behövs kvävet i andra mekanismer i växten vilket leder till en konkurrens mellan bildandet av alkaloider och övriga processer i växten.

Cipollini et al. (2003) skriver i artikeln ”Costs of induced responses in plants” att det råder en konkurrens mellan den primära och den sekundära metabolismen under ett angrepp av någon form utav herbivor. Detta beror på att de flesta resurserna som finns i växten förflyttas från den primära metabolismen till den sekundära för att respondera på det angrepp som den utsatts för så att attacken minskar eller upphör. Den motståndskraft (resistens) som växten får tack vare den sekundära metabolismen kommer dock inte utan uppoffringar och författarna fortsätter med att förklara hur plantans överlevnadspotential (fitness) påverkas negativt av den förändrade metaboliska prioriteringen. Det är kostsamt för växten att bibehålla en resistens om det inte finns något stort hot i närheten. För att undvika för stora kostnader för växten, som i värsta fall kan leda till för dålig förmåga att överleva, anpassas försvaret så att resistensen enbart förstärks efter att en skadegörare direkt har angripit växten. Det är dock viktigt att notera att även om resistens som tillkommer som en direkt respons på inducering inte är lika kostsamt som vid en konstant resistens (om det ej råder hot) så medför det ändå en viss kostnad för växtens överlevnadsförmåga. Vidare beskriver författarna att det finns olika sätt att definiera och mäta kostnader och att olika studier undersöker olika parametrar utefter vilket sammanhang de utförs. Det går exempelvis att mäta kostnader i form av plantans fitness

då saker som hur stor plantan är, hur många blommor och frukter den klarar av att producera och hur grobara dess frö är. Detta är den vanligaste definitionen av kostnader och faktorer som vilket växtslag det rör sig om samt genupsättning och omkringliggande abiotiska och biotiska omständigheter har inverkan på hur pass stora möjligheter plantan har att överleva och föröka sig. Ett annat sätt att mäta kostnader enligt författarna är växtens förmåga att fotosyntetisera och tillgodose sig solljus men även hur pass bra den dels kan ta upp och dels nyttja näringsämnen från jorden som exempelvis kväve. I andra sammanhang kan det vara av intresse att istället undersöka hur plantans kvalitet påverkas av resistensen. Kvalité kan betyda olika saker men i odlingssammanhang kan det handla om exempelvis tillväxt och storlek. Att olika studiers definitioner av kostnader skiljer sig är viktigt att vara medveten om vid informationssökning inom ämnet eftersom resultaten kan variera. Följaktligen skriver Cipollini et al. (2003) att det finns en risk att den kunskap om resistens som hittills forskats fram kan vara något missvisande eller ofullständig eftersom det i de flesta fall är hon-exemplar som undersökts och att det därför fattas fakta om hur han-individer påverkas av inducerad resistens. Möjligheten att jämföra olika plantor kan också vara problematiskt eftersom varje planta är unik och reagerar individuellt. En annan faktor som kan problematisera mätningen av kostnader är det faktum att det i vissa plantor blir en förskjutning av responsen till nästkommande generation som då riskerar att missas vilket leder till ett felaktigt resultat. Vidare beskriver skribenterna ytterligare ett sätt som växten kan försvara sig på, det indirekta inducerade försvaret. Detta, i kontrast till det direkt inducerade försvaret som tidigare beskrivits, innebär istället att plantan producerar och utsöndrar ämnen som är lockande för nyttodjur som exempelvis predatorer, vilket möjligtvis kan vara metaboliskt ”billigare” än direkt respons. Däremot kan det vara något riskabelt för plantan att enbart förlita sig på hjälp från nyttodjur eftersom det alltid finns en risk att det inte finns några i närområdet när attacken bryter ut.

4 Diskussion

Utifrån resultaten går det att dra slutsatsen att det finns svårigheter med att hitta en generell metod som fungerar för att stimulera produktionen av sekundära metaboliter. Eftersom det finns tusentals olika varianter, som dessutom kan variera mellan växtslag och individer, är det viktigt att undersöka vilka sekundära metaboliter som generellt finns hos den odlade kulturen samt om det är värt metaboliska kostnader för ett ökat försvar kontra användningen av andra bekämpningsmetoder, som exempelvis biologisk bekämpning. Att väga kostnader som förändrad smak mot potentiella fördelar som minskade angrepp är nyckeln till en hållbar

användning av kunskapen om växtens eget kemiska försvar. Att avgöra vilken typ av sekundär metabolit som bör produceras är också en svårighet. Eftersom exempelvis terpenoider kostar plantan mindre resurser, då det bara krävs kol för produktion, kan dessa vara värda att satsa på. Däremot uppstår då bekymmer eftersom många av de behandlingar som behövs för att stimulera produktionen också ökar utsöndringen av rotxudat, som består av mest kol. Därför kan det behövas åtgärder i näringslösningen i form av kol-tillskott för att kompensera för förlusten via rötterna. Även modifieringar för att koppla lossa växtens ovanjordiska delar med rötterna för att minimera utsöndringen av rotxudat samtidigt som produktionen av sekundära metaboliter inte sänks är en aspekt som behöver undersökas ytterligare. Dessutom kanske en kombination av prognoser för svärmning av skadedjur behövs innan en inducering av försvar sätts igång för att minska den totala kostnaden för växten. Att upprätthålla ett försvar om risken för angrepp är låg innebär inte bara en kostsam uppoffring för växten, utan kan även påverka odlarens försäljning om slutprodukterna blir av sämre kvalitet. Om försämrad kvalitet, exempelvis smak, blir märkbart i delar av plantan som inte nyttjas utgör dock förstärkningen av försvaret inte ett hot mot försäljningen. Om den dåliga smaken uttrycks i blasten hos morötter och inte i själva moroten minskar inte morotens värde ur konsumentsynpunkt och försäljningen kan antas förbli densamma.

Användningen av hydroponiska system kan agera som ett bra hjälpmedel för att stimulera syntesen av metaboliska produkter tack vare möjligheterna att styra många parametrar efter en specifik kultur. På så vis kan en skräddarsydd miljö skapas för att stimulera produktion av sekundära metaboliter och rotxudat vilket ger plantorna en god förutsättning att försvara sig mot angrepp. Något som däremot behöver utvärderas är vilket system som passar bäst för att inducera olika stresssymptom och därmed styra produktionen av de sekundära metaboliterna. Om syrebrist kan stimulera en stressrespons i växten kan det vara fördelaktigt att använda ett system där det är enklare att reglera syrehalten. Exempel på ett sådant system kan vara ett DWC-system där rötterna inte nödvändigtvis har kontinuerlig tillgång på syre eftersom rötterna är omgivna av näringslösning. Ett system som inte lämpar sig lika bra för att inducera syrebrist är ett aeroponiskt system eftersom rötterna hänger fritt i luften och därför har god tillgång till syre. Ett sådant system kan vara svårare att modifiera för att skapa en syrefattig miljö.

Den faktor som enligt resultaten går att modifiera mest och har mest inverkan på syntesen av sekundära metaboliter är ljuset. Eftersom det går att korrigera hur länge och hur mycket ljus som plantorna ska exponeras för samt vilka våglängder som ska användas kan olika

belysningskombinationer göras för olika växtslag för att inducera syntes av olika metaboliter. Att huvudsakligen satsa på ett utvecklat belysningssystem, där relevanta odlingssystem och modifierade näringslösningar används som komplement, är troligtvis det mest effektiva tillvägagångssättet för att se goda resultat.

Enligt mig utgör hydroponiska system ett stort stöd i forskningen för att producera bättre, mer robusta plantor. Och det krävs just det, forskning, för att mer kunskap om hur en abiotisk eller biotisk attack påverkar en respons i växten för att kunna kartlägga mer specifika reaktionsvägar så att det i framtiden går att stärka försvaret mer effektivt.

Litteraturförteckning

- Badri, D.V., Vivanco, J.M. (2009). Regulation and function of root exudates. *Plant, cell and environment*, vol. 32 (6), ss. 666-681. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2009.01926.x
- Bennett, R.N., Wallsgrave, R.M. (1994). Tansley review no. 72. Secondary metabolites in plant defence mechanisms. *New Phytologist*, vol. 127(4), ss. 617-633. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1994.tb02968.x>
- Jordbruksverket (2019). *Kemisk ogräsbekämpning i åkerböror*. Tillgänglig: <http://www.jordbruksverket.se/ammesomraden/odling/jordbruksgrödor/akerbonor/ogras/kemiskbekampning.4.3229365112c8a099bd980007678.html> [2019-03-23]
- Jones, J.B. (2005). *Hydroponics – A practical guide for the soilless grower*. 2. uppl. Boca Raton, Florida: CRC Press
- Cipollini, D., Purrington, C.B., Bergelson, J. (2003). Costs of induced responses in plants. *Basic and Applied Ecology*, vol. 4 (1), ss. 79-89. DOI: <https://doi.org/10.1078/1439-1791-00134>
- Cipollini, D., Walters, D., Voelckel, C. (2014). Cost of resistance in plants - From theory to evidence. *Annual Plant Reviews*, vol. 47, ss. 263-307. DOI: 10.1002/9781119312994.apr0512
- Evert, R.F., Eichhorn, S.E., Raven, P.H. (2013). *Raven - Biology of plants*. 8. uppl. Internationell uppl. New York: W.H. Freeman
- Freeman, B.C., Beattie, G.A. (2008) An overview of plant defenses against pathogens and herbivores. *The Plant Health Instructor*. DOI: 10.1094/PHI-I-2008-0226-01
- Osborn, A.E, Lanzotti, V. (2009). *Plant-derived natural products - Synthesis, function, and application*. New York, NY: Springer. DOI: 10.1007/978-0-387-85498-4
- Raviv, M., Lieth, J.H., Bar-Tal, A. (red.) (2019). *Soilless culture – theory and practice*. 2. uppl. London: Academic Press, an imprint of Elsevier
- SLU (2019). *Vad är biologisk bekämpning?* Tillgänglig: <https://www.slu.se/site/bibliotek/skriva-och-referera/skriva-referenser/referenslista-enligt-harvard/?si=3D04075E84AA58831FB15C600F99FE3D&rid=848426764&sn=sluEPI6-prodSearchIndex> [2019-03-23]
- Yang, L., Wen, K-S., Ruan, X., Zhao, Y-X., Wei, F., Wang, Q. (2018) Response of plant secondary metabolites to environmental factors. *Molecules*, vol. 23 (4), MDPI AG. DOI: <https://doi.org/10.3390/molecules23040762>