[UCI]I804:24011-200000231672

기생자식물 새삼(*Cuscuta japonica* Choisy)에서 흡기(吸器)의 구조와 발달

The Structure and Development of the Upper Haustorium in the Parasitic Angiosperm *Cuscuta japonica* Choisy

2006년 2월

조선대학교 교육대학원

생 물 교 육 전 공

김 진 아

조선대학교
CHOSUN UNIVERSITY
100354327 2006-08-22

기생피자식물 새삼(*Cuscuta japonica* Choisy)에서 흡기(吸器)의 구조와 발달

지도교수 이 규 배

이 논문을 교육학석사(생물교육)학위 청구논문으로 제출합니다.

2005년 10월

조선대학교 교육대학원

생 물 교 육 전 공

김 진 아

김진아의 교육학 석사학위 논문을 인준합니다.

심사위원장 조선대학교 교수 조 은 희 (인)

심사위원 조선대학교 교수 이 용 보 (인)

심사위원 조선대학교 교수 이 규 배 (인)

2005년 12월

조선대학교 교육대학원

목 차

List of Figures ····· ii
ABSTRACT ····· v
Ⅰ. 서론 ····· 1
Ⅱ. 재료 및 방법 ····· 3
1. 재료 ····· 3
2. 방법 ····· 5
Ⅲ. 결과 ····· 10
1. 새삼 줄기의 구조 ····· 10
2. 흡기의 발달 ····· 13
3. 성숙한 흡기의 구조 ····· 31
Ⅳ. 고찰 ····· 47
1. 흡기의 기원과 발달 ····· 47
2. 색소체 ····· 49
3. 표피 세포벽의 변형과 흡기의 부착 ····· 50
4. 흡기의 구조적 특징과 숙주 조직 침입 방법 ····· 52
Ⅴ. 결론 ····· 54
참고문헌 ····· 56

List of Figures

Fig. 1. Light micrograph of internal structure of the *Cuscuta* stem devoid of haustoria ····· 11

Fig. 2. External morphology of the parasite stem ····· 12

Fig. 3. Light micrograph of internal structure of the parasite stem contacted with the host ····· 15

Fig. 4. Light micrograph of the lower half of the parasite stem at the contact side in Fig. 3. ····· 16

Fig. 5. Light micrograph of internal structure of the parasite stem at the first contact stage ····· 17

Figs. 6 - 8. Electron micrographs of the hasutorial initial cells 18

Fig. 9. Light micrograph of the dodder stem, sectioned longitudinally ····· 21

Fig. 10. Electron micrograph showing division of the hasutorial initial cells ····· 22

Fig. 11. Light micrograph of the parasite stem shows a group of meristematic cells developed within the cortex of the parasite stem ····· 23

Fig. 12. Light micrograph of an enlarged view of the meristematic region in Fig. 11. ····· 24

Fig. 13. Light micrograph of a meristem developed within the cortex of the parasite stem sectioned longitudinally·····25
Fig. 14. Electron micrographs of the meristematic cells ·····26
Figs. 15 - 16. Electron micrographs of the meristematic cells near the vacuolated cortical cells of the parasite stem ·····27
Fig. 17. Electron micrograph of a meristematic cell····· 29
Fig. 18. Electron micrograph of the interface of the meristematic and cortical cells of the parasite stem·····30
Fig. 19. Eexternal morphology of haustoria developed on the parasite stem at the side contacted with host stem ·····33
Figs. 20 - 21. Light micrographs of the parasite stem-bearing upper haustoria not protruded from the epidermal level of the parasite stem ····· 34
Fig. 22. Light micrographs of a longitudinal section showing the dodder stem and mature upper haustorium ····· 36
Figs. 23 - 26. Electron micrographs of the epidermal cells with branched tips at the side that contacts the host stem ·····37
Fig. 27. Light micrograph showing the file cells dividing periclinally and anticlinally at the proximal side of upper haustorium ····· 41
Figs. 28 - 29. Electron micrographs showing typical features of the digitate cells at the distal side of upper haustorium ···42
Figs. 30 - 31. Electron micrographs showing plastids in the

digitate cells at the distal side of upper haustorium ……44
Fig. 32. Electron micrograph of amyloplasts with starch grains in the cortical cells, near the upper haustorium of the parasite stem …… 46

Abstract

The structure and development of the upper haustorium in the Parasitic Angiosperm *Cuscuta japonica* Choisy

Jin-A Kim
advisior : Prof. Kyu Bae Lee
Major in Biology Education
Graduate School of Education Chosun University

The structure and development of the haustorium of a parasitic angiosperm *Cuscuta japonica* Choisy growing on the host plant *Impatiens balsamina* L. was studied with light and electron microscopy. Three-day-old seedlings of the parasitic plant grew at 30℃ in the dark and for three days in the light. As these six-day-old seedlings were made in contact with the host plant stem, the upper hasutorium, which lies external to the host organ, was initiated endogenously from cortical cells at the middle layers of the parasite stem at the contact side. The initial cells possessed large nuclei and dense cytoplasm containing a lots of cell organelles such as dictyosomes, mitochondria, rough endoplasmic reticulum, plastids with starch grains and thylakoids, and lipid droplets. As the contact between the parasitic and host

plants was kept, haustorial initial cells were developed into a group of meristematic cells. Cytological feature of the meristematic cells was similar to that of the initial cells. Especially the meristematic cells had plastids with developed thylakoids, abundant ribosomes, and several small vacuoles with electron-dense particles. At this time, epidermal cells of the parasite stem at the contact side had dense cytoplasm and conspicuous nuclei and were changed into somewhat elongate form. As the haustorial maturation was progressed, the meristematic cells developed into an upper haustorium, that consisted of three cell types: (i) at the central region, very enlarged elongate cells (digitate cells) with very dense cytoplasm and large nuclei; (ii) at the proximal to the digitate cells, smaller file cells with conspicuous nuclei, and (iii) at the distal to the digitate cells, compressed cells. The file cells were divided periclinally and anticlinally, and thus they were arranged in several files. The digitate cells contained very large nuclei with a few nucleolei. Their dense cytoplasm including various and abundant organelles: especially the digitate cells contain a few types of plastids that had thylakoids, crystalline inclusion, and starch grain. Ultrastructural evidence was suggested that the digitate cells were metabolically very active. It was thought that the three cell types was formed to invade into the host tissue. On the other hand, Tips of elongate epidermal cells at the side contacted host were

branched like toes, in which cytoplasm and nuclei were localized. In the cytoplasm of the branched tips, vesicles containing electron-dense particles were fused with plasma membranes and the particles were released into walls and then were secreted to spaces outside the folded-walls. It was interpreted as the secreted material might play a important role in cementing the upper haustorium on the surface of host organ.

Ⅰ. 序 論

피자식물 가운데에는 그들이 살아가는데 필요한 수분과 영양 물질을 숙주식물(宿主植物)로부터 얻는 식물들이 있는데, 이를 기생피자식물(寄生被子植物, parasitic angiosperm)이라고 한다. 기생피자식물은 숙주식물로부터의 물질 흡수를 기준으로 하여 2가지 유형으로 구별한다. 즉 기생피자식물이 엽록소(葉綠素)를 합성할 능력이 상실되어 광합성(光合成)을 할 수 없는 경우에, 수분은 물론 무기 및 유기 영양 물질까지도 숙주식물로부터 얻는 경우로 이런 식물을 완전기생식물(完全寄生植物, holoparasite 또는 obligate parasite)이라고 한다. 한편, 광합성 능력을 지니고 있어서 숙주식물에 전적으로 의존하지 않는 경우를 반기생식물(半寄生植物, hemiparasite 또는 facultative parasite)이라고 한다(Kuijt, 1977).

또한 생태적 지위를 기준으로 하였을 때, 숙주식물의 뿌리계에 기생하는 유형(root parasite)과 줄기 및 잎의 슈트계에 기생하는 유형(shoot parasite)으로 구분하기도 한다. 예로서, 단향과(Santalaceae)와 열당과(Orobancaceae), 현삼과(Scrophulariaceae) 등에 속하는 기생식물들은 숙주식물의 뿌리에 기생하며, 숙주식물의 지상부 기관에 기생하는 식물엔 겨우살이과(Loranthaceae 또는 Viscaceae)와 메꽃과(Convolvulaceae)의 새삼속(*Cuscuta*) 식물 등이 있다.

기생피자식물의 세계적 분포로서, 단향과에 30속 400여종, 열당과에는 14속 180여종, 현삼과에는 26속 560여종, 새삼속에는 150여종, 그리고 겨우살이과에는 60속 900여종이 알려져 있다(Visser, 1981). 이 밖에도 우리나라에는 분포하지 않으나 다른 나라에서 밝혀진 기생식물로서, Olacaceae, Myzodendraceae, Rafflesiaceae, Hydnoraceae, Balanophoraceae, Lennoaceae 및 Krameriaceae 등에 속하는 식물들이 있다(Kujit, 1969).

분류학적으로 메꽃과(Convolvulaceae)에 속하는 새삼속 식물은 유기물질은

물론 수분과 무기 물질까지도 숙주식물로부터 흡수하여 생활하는 완전기생식물이며, 종자가 발아한 후 뿌리는 곧 퇴화되고 대단히 작은 비늘잎을 가진 줄기는 숙주식물의 지상부 기관에 기생하는 피자식물이다(Perice, 1893).

새삼속 식물에서 흡기가 형성되기 전의 종자와 유식물 및 줄기의 연구에서 Fugita(1964)는 새삼(*C. japonica*)에서 종자 속의 성숙한 배(胚)의 구조를 관찰하였고, Truscott(1966)는 *C. gronovii*의 배(胚)를 배양하는 연구에서, 자엽과 뿌리는 자가영양을 취하던 조상 식물이 진화하는 과정에서 퇴화된 것이라고 하였다. 또한 Lee *et al.*(2000)은 암처에서 발아한 후 2일 된 새삼(*C. japonica*)종자가 발아 전의 형태와 비교하여 크게 변화되었다고 하였다.

Loo(1946)는 *C. campestris*의 슈트 정단부의 절편에 상당히 많은 양의 엽록소가 있으며, 이 절편을 배양하여 측아와 꽃이 형성되었다고 하였다. Macleod(1961a)는 *C. campestvis*와 *C. gronovii*에 $^{14}CO_2$를 이용해서 이 식물들이 광합성 작용을 수행한다는 사실을 증명하였고, Zimmermann(1962)은 *C. pentagona*의 종자가 발아한 후 줄기의 끝부분에서 엽록소가 발달하여 자가영양을 취할 수 있다고 하였다. Lyshede(1984,1986)는 *C. pedicellata* 종자와 유식물의 조직을 해부학적으로 관찰하였고, 1주일 동안 자란 유식물의 미세구조를 관찰하여, 유식물의 슈트 정단부 세포들이 녹말입자를 함유하고 있고, 활발한 분열을 한다고 하였다(Lyshede, 1989). Sherman *et al.*(1999)은 숙주식물에 기생하지 않는 상태의 C. *pentagona* 유식물에서 틸라코이드 주머니가 2-5개 정도 형성된 엽록체의 구조 및 면역학적 특성을 연구하였다.

Lee *et al.*(2000)은 *C. japonica* 의 배와 유식물을 생장 과정에 따라 형태학및 해부학적으로 연구하였다. Kooij *et al.*(2000)은 6종의 새삼속 식물 중에서, 4종의 색소체는 틸라코이드를 갖고 있으며 이들의 엽록소 a/b 비율은 계통적으로 밀접하게 관련된 고구마속(*Ipomoea*) 식물의 것과 비슷하고, 2종의 색소체에는 엽록소 및 틸라코이드가 없으며, 또한 1종만이 색소체의 rbcL 유전자가 없다고 하였다. Park(2004)은 새삼 종자 속의 배와 유식물의 생장 단계 별 미

세구조 연구에서, 암처 및 명처에서 각각 3일씩 6일 동안 자란 새삼 유식물의 슈트 정단 기부 세포들에서 2-4 층의 틸라코이드 막으로 된 그라나를 갖고 있는 엽록체들을 관찰하여, 유식물들이 숙주식물에 기생하기 전에 자가 영양을 취할 수 있을 것이라고 하였다.

^{14}C와 ^{3}H 등의 방사성 동위원소로 표식된 숙주식물의 광합성 산물이 여러 새삼속 식물의 조직에서 검출된 바 있으며(Macleod, 1961; Pattee *et al.*, 1965; Penot, 1986), 최근에는 형질 전환된 담배(*Nicotiana tabacum*) 속에 있는 단백질(GFP)이 새삼속 식물(*Cucuta reflexa*)의 조직에서 검출되었는데(Haupt *et al.*, 2001), 이것은 기생식물에 필요한 유기물질이 숙주식물로부터 전위(轉位)된다는 사실을 뒷받침한다.

이러한 물질 전위는 "흡기(吸器, haustorium)"에 의해서 이루어지며, 실제로 기생피자식물에서 "흡기" 라는 용어는 1813년 De Candolle이 새삼속의 기생기관의 기재를 위해서 최초로 사용하였다(Kuijt, 1969). 기생피자식물의 흡기는 숙주식물과의 접촉(Peirce, 1893, 1894), 근적외광(Zimmermann, 1962), 사이토키닌(Tsivion, 1978b) 등에 의해서 유도되고 발달하며, 살아있는 숙주식물에 침입하여 물질을 흡수하는 기능을 수행하기 때문에, 일종의 침입기관(intrusive organ) 또는 흡수기관(absorptive organ)이라고 할 수 있으며(Kuijt, 1977), 또한 숙주식물과 기생식물 사이의 연결기관(connective organ)이라고도 할 수 있다(Tsivion, 1978b).

Kuijt(1977)는 숙주식물의 외부에 있는 흡기 부분을 upper haustorium, 숙주 조직에 침입하여 생장하는 흡기 부분을 endophyte라는 용어로 정의하였다. 일반적으로 흡기의 성장 과정은 숙주식물과의 접촉기, 숙주 조직으로의 침입기, 그리고 숙주 조직 내에서 물질 통도를 수행하는 성숙기 등으로 나누어서 설명하기도 한다(Musselman and Dickison, 1975; Kuijt, 1983). 기생피자식물의 흡기 구조는 Sloms-Laubach(1967-1968)에 의하여 최초로 종합적으로 조사된 바 있으며, 현대적인 연구는 Schumacker(1959)에 의해서 이루어졌다. 그리고

Kuijt(1969)는 "기생 현화식물의 생물학(The Biology of Parasitic Flowering Plants)" 이라는 저서를 통해 기생피자식물의 생물학적 연구와 이해를 도왔다.

새삼속 식물들에서 흡기의 해부학 및 미세구조에 관한 연구는 많은 종에서 이루어진 바 있다. Koch(1874)는 *C. epilinum*의 줄기가 숙주식물과 접촉되면 피층 세포들이 분열하고 신장하여 흡기의 시원세포군이 생기며, 돌기가 발달된 흡기는 숙주조직에 침입할 수 없다고 하였다. Peirce(1893)는 *C. americana* 등에서 흡기는 내초 바로 바깥에 있는 피층의 유조직 세포들이 분열하여 생긴다고 하였다. 이때 흡기는 줄기와 기원이 다른 표피를 가지며 끝 부분에 생장점이 있어서 피층을 뚫고 자라기 때문에 측근의 발생 양상과 비슷하다고 하였으며, 흡기가 숙주 조직에 침입하면 흡기의 기부에서 물관부 요소가 분화되어 줄기의 물관부와 연결된다고 하였다. Peirce(1894)는 *C. europaea*와 *C. glomerata*의 흡기는 접촉 자극에 의해서 유도되며, 흡기의 숙주조직 침입은 물리적인 힘과 화학물질의 작용으로 이루어진다고 하였다. Thoday(1911)는 *C. europaea*와 *C. reflexa*의 흡기가 줄기의 내초 바로 바깥에 있는 피층 세포들의 분열에 의해서 발생되기 때문에 부정근의 발생 양상과 같이 기원된다고 하였으며, 또한 숙주조직에 침입한 흡기의 가장자리에 위치하는 사상(絲狀)세포들(hyphae)과 숙주의 체관부의 사요소들 사이에 원형질연락사가 존재한다고 하였다.

Thomson(1925)는 *C. reflexa*의 줄기가 숙주에 접촉되면 표피세포들이 신장되어 예비흡기(prehaustorium)을 형성하여 숙주조직으로 침입한 다음, 분열조직세포들이 삽입되고, 그 후 흡기의 사상세포들이 숙주의 물관부와 접촉되어 물관세포로 분화한다고 하였다. Macleod(1961b)도 숙주식물의 유조직에 침입한 *C. campestvis*와 *C. reflexa* 흡기의 사상세포들이 물관세포로 분화한다는 연구결과를 보여주었다. Tripodi and Pizzolongo(1967)는 *C. pentagona* 줄기의 피층 유조직 세포들의 세포질 밀도 및 리보솜 등이 증가되는 미세구조를 관찰하여 이런 세포들로부터 흡기가 형성되어 숙주식물의 조직으로 침입과 공격을 받

은 숙주 세포들의 변형을 관찰하였다.

Ismail and Obeid(1976)는 *C. hyalina*에서 방사성동위원소(^{14}C, ^{3}H)로 표식된 숙주식물의 광합성 산물이 새삼속 식물의 조직에서 검출되는데, 이를 숙주식물로부터 영양 물질이 흡기를 통해 새삼속 식물로 전위(轉位)되는 것으로 설명하였다. Forstreuter and Weber(1984)는 대극속(*Euphorbia*) 식물에 기생하는 *Cuscuta reflexa* 흡기의 구조와 발달 및 생장유형 등에 관한 해부학적 특징을 밝혔다. Gupta and Singh(1983,1985), Nagar *et al.*(1984)은 *C. reflexa*의 줄기를 조사하였을 때, 흡기를 포함하고 있는 반쪽 줄기에서 RNA 분해효소의 활성과 cytokinin 농도 등 여러 가지 세포분해 효소들의 농도가 그 반대쪽에서보다 높다는 것을 밝혔다.

Lee and Lee(1986)는 실새삼(*C. australis*)의 흡기에 관한 해부학 및 미세구조 연구에서 실새삼 줄기의 upper haustorium에서 형성된 손가락 모양의 지형세포들이 숙주식물의 조직 속으로 침입하고, endophyte의 선단세포들이 숙주세포사이로 침입·생장하면서 사상세포들로 전환되며, 숙주식물의 물관부 및 체관부 조직까지 도달한 사상세포들은 각각 물관부 및 체관부 요소로 분화됨으로써 숙주식물로부터 필요한 영양물질을 공급받을 수 있다고 하였다.

Vaughn(2002)은 *C. pentagona*의 줄기의 신장된 표피 세포에서 세포벽-이완-복합체들(cell wall-loosening complexes)을 분비하여 세포벽을 부드럽게 한 다음, 세포벽이 함입되어 생긴 공간에 일종의 접착제로 작용하는 펙틴 물질을 분비하여 숙주의 표면에 부착하는 기작을 설명한 바 있다. 또한 *C. pentagona* 흡기의 사상세포(hyphae)와 숙주(봉선화)의 세포들이 만난 경계면에서 두 세포벽을 통과하는 원형질연락사가 존재한다고 하였다(Vaughn, 2003).

우리나라에 분포하는 새삼속 식물 중에서 실새삼(*Cuscuta australis*)의 흡기세포의 미세구조에 관련된 해부학적 연구 등은 발달 과정에 따라 Lee and Lee(1986), Lee *et al.* (1987), Lee and Lee (1991a, 1991b), Lee(1993) 등에 의해 자세히 다루어져 왔다. 최근에 Lee *et al.*(2000)은 새삼(*C. japonica*) 의 배

와 유식물을 생장 과정에 따라 형태학 및 해부학적으로 연구하였다. 그러나 새삼 흡기의 발생과 구조에 관한 연구는 아직 이루어진 바 없다. 기생피자식물에서 흡기의 발생과 발달에 따른 구조의 체계적인 연구는 기생식물의 생활사와 영양물질의 획득에 관한 생리학적 기능을 이해하기 위해서 우선적으로 연구되어야 한다.

따라서, 이 연구는 우리나라에 분포하는 메꽃과에 속하는 새삼(*Cuscuta japonica* Choisy)의 유식물이 숙주식물과 접촉한 후부터 발달하는 (i) 흡기(upper haustorium)를 생장 단계 별로 광학 및 전자현미경으로 관찰하여 해부학 및 미세구조 수준의 특징을 기재하고, 이로부터 (ii) 흡기의 기원과 발달을 파악하여 이 기생피자식물의 생활사에서 가장 중요한 기생 기작의 이해를 돕는데 그 목적이 있다.

Ⅱ. 材料 및 方法

1. 재료

1) 숙주식물인 봉선화의 종자 파종

적당한 시기에 맞추어 대형 화분에 숙주식물로 사용될 봉선화(*Impatiens balsamina* L.)의 종자를 파종하였다. 새삼(*Cuscuta japonica* Choisy)의 유식물을 감염시키기 위해서는 약 1달 정도 자란 봉선화가 적당하며, 봉선화 줄기의 직경은 1cm정도 자란 것이 가장 적당하였다.

2) 새삼 종자의 발아 및 유식물의 생장

새삼의 성숙한 종자를 진한 황산(H_2SO_4)에 25, 35, 45분 동안 담가서 종피를 벗겨낸 다음, 흐르는 수돗물과 증류수로 씻었다. 젖은 여과지를 깔아놓은 유리 접시 위에 종피를 벗긴 종자를 20개씩 올려놓고 30℃의 어두운 항온기 속에서 발아시켰다. 이들 중에서 45분 동안 진한 황산을 처리한 새삼 종자의 발아율은 90% 이상으로 다른 처리구에 비해 매우 높은 발아율을 보였다.

따라서 진한 황산으로 45분간 처리한 종자들을 이 연구에 사용하였다. 진한 황산을 처리한 새삼 종자들은 젖은 여과지를 깔아놓은 유리 접시 위에 올려놓고 30℃의 어두운 항온기 속에서 발아하도록 하였다. 항온기 속에서 3일 동안 자란 유식물들의 뿌리부분을 젖은 솜으로 감싸서 500ml 비커 바닥에 놓고 햇빛이 잘 드는 창가에 놓아두었다.

3) 새삼 유식물의 감염

항온기에서 3일 그리고 창가에서 3일 자란, 즉 6일 동안 자란 새삼 유식물을 숙주식물인 봉선화 줄기 아래의 흙 속에 심었다. 이때 특히 유식물 뿌리의 방향을 잘 조절해야 한다. 즉, 새삼 유식물 슈트(줄기)의 끝에 있는 갈고리 모양으로 된 부분이 봉선화 줄기에 잘 걸쳐 있도록 뿌리의 위치를 조절하여 심었다(Fig. 1). 이렇게 하지 않으면 새삼 유식물의 줄기가 숙주식물을 잘 감고 올라갈 수 없기 때문이다.

4) 광학 및 투과전자현미경 관찰 재료

숙주식물에 접촉되지 않은 새삼 유식물의 줄기 부분, 가볍게 접촉된 후 생장 과정 별로 채취한 유식물의 줄기 부분들, 흡기가 발생된 새삼의 줄기 부분 등을 광학 및 투과 전자현미경 관찰을 위한 재료로 사용하였다.

2. 방법

1) 외부형태

새삼의 줄기는 숙주식물을 나선형으로 감고 올라가면서 자랐다. 생장 과정에 따른 외부형태는 디지털 카메라(Nikon coolpix 5000)로 촬영하였다.

2) 광학 및 전자현미경 관찰

숙주식물에 접촉되지 않은 새삼 유식물의 줄기, 가볍게 접촉된 후 서로 다른

생장 단계에 있는 새삼 줄기 부분들, 흡기(upper haustorium)가 발생된 새삼의 줄기 부분 등을 다음과 같은 방법으로 처리하였다. 위의 재료들을 약 1㎜크기로 자른 다음, 0.1M sodium cacodylate 완충액(pH 6.8)으로 완충된 2.5% glutaraldehyde - 2% paraformaldehyde 혼합액으로 2~4시간 실온에서 전고정하였다. 전고정하는 동안 재료의 조직 속에 들어있는 공기를 빼내었다. 전고정의 마지막 단계에, 800W 마이크로파(波) 처리장치(Pelco laboratory microwave processor model 3450)에서 10초 및 20초 동안 마이크로파(각각 70% 및 0% power)를 조사하였다.

전고정이 완료된 재료는 고정 시 사용한 완충액으로 실온에서 15분씩 3회 세척하였다. 후고정은 재료를 0.1M sodium cacodylate 완충액으로 완충된 1%의 osmium tetroxide 고정액(pH 6.8)에 넣고 40초 동안 3번 마이크로파(70% power)를 조사하여 실시한 다음, 동일한 완충액으로 실온에서 15분씩 3번 수세하였다. 탈수는 acetone 농도 상승 순으로 실시하였다. 즉, 30% - 50% - 70% - 90% - 100% - 100% - 100%의 순서로 각 단계마다 40초 동안 마이크로파(70% power)를 조사하였다.

탈수가 끝난 재료는 Spurr 수지를 침투시켰다(Spurr, 1969). 즉, 아세톤과 수지를 같은 양으로 섞은 혼합액으로 침투시킨 다음, 순수한 수지를 3번 교환하여 침투시켰다. 수지 침투 과정의 각 단계에서 15분 동안 마이크로파(70% power)를 조사하였다. 수지 침투가 완료된 재료는 수지에 매몰시켜 68℃ 항온기에서 19~21시간 정도 중합시켜 조직이 들어 있는 수지의 블럭을 만들었다. 블럭 속의 재료는 초박절편기(LKB-V)에서 유리칼을 사용하여 두꺼운 절편을 만들었다. 두꺼운 절편은 0.05% toluidine blue로 염색하여 광학현미경(Olympus BX50)으로 관찰하였다. 이때 투과전자현미경으로 관찰할 부위를 확인하여, 초박절편기(RMC MT-7000)에서 얇은 절편을 만들었다. 이 절편들은 uranyl acetate와 lead citrate(Venable and Coggeshall, 1965)로 이중 전자염색 하여 투과전자현미경(Hitachi H-7600 및 JEM 100 CXII)으로 80 kV에서 관찰 · 촬영하였다.

Ⅲ. 結 果

1. 새삼 줄기의 구조

어두운 항온기 속에서 3일 그리고 창가에서 빛을 받으며 3일 동안 자란, 즉 6일 된 새삼 유식물을 숙주식물에 접촉시키기 전에 줄기를 횡단하여 관찰하였다. 흡기가 형성되지 않은 새삼 유식물의 줄기는 표피, 피층, 유관속 및 수(隨) 등으로 구성되어 있었다(Fig. 1). 한 층으로 된 표피 세포들은 크기가 비슷하고 둥근 모양이며, 바깥쪽 세포벽은 짙게 염색된 각피로 덮여 있었다. 표피 안쪽에 있는 피층은 보통 5~6층 정도의 유조직 세포들로 구성되었다. 그러나 내초 및 유관속조직에서 체관부 등은 구별하기 어려웠다.

6일 동안 자란 새삼 유식물이 숙주식물인 봉선화의 줄기를 잘 감고 올라갈 수 있도록 새삼 유식물 슈트(줄기) 정단부의 녹색을 띠며 갈고리 모양으로 된 부분이 봉선화 줄기에 잘 걸쳐 있도록 뿌리의 위치를 조절하여 심었다(Fig. 2). 숙주식물에 새삼 유식물을 접촉시키고 난 후, 유식물 줄기의 접촉면에 닿아 있는 세포들의 변화 과정을 단계적으로 관찰하였다.

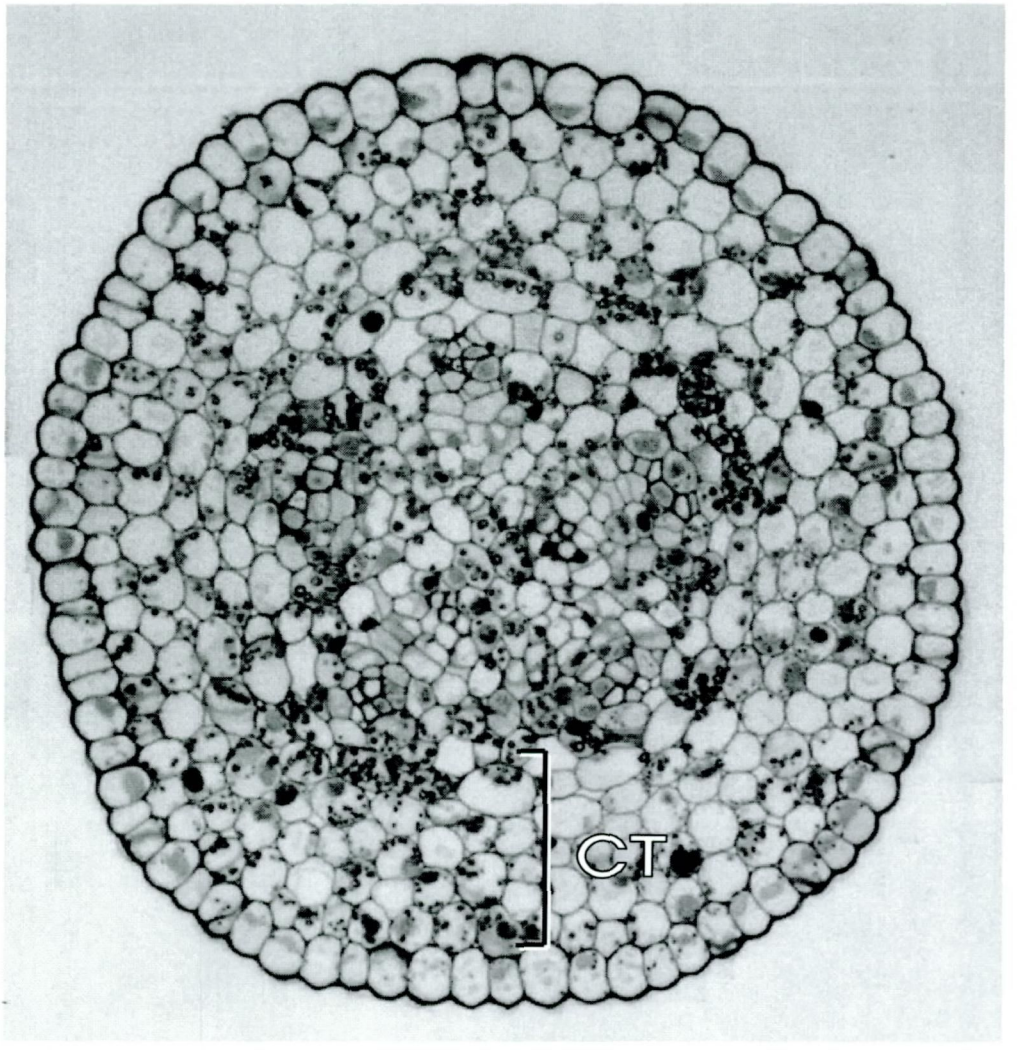

Fig. 1. Light micrograph of internal structure of the *Cuscuta* stem devoid of haustoria. In transverse section, the parasite stem consists of a one-layered epidermis, five- or six-layered cortex, and a central stele. Outer walls of the epidermis is covered with darkly stained cuticle. The cortex (CT) consists of vacuolated parenchyma cells, many of which contain starch grains. ×390.

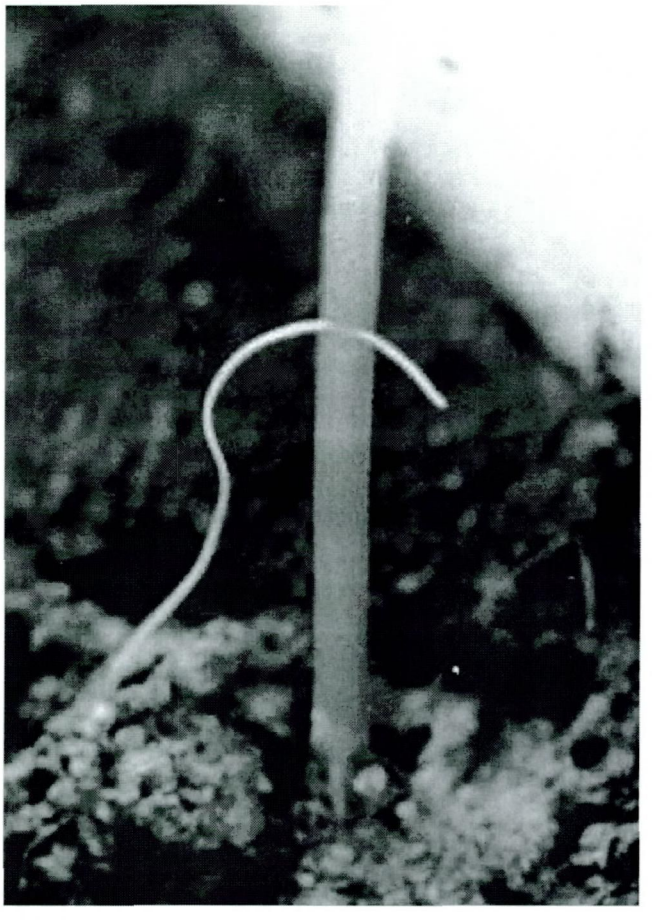

Fig. 2. External morphology of the parasite stem. Tip of the parasite stem, whcih is in contact with host stem, is greenish and hooked. ×1.5.

2. 흡기의 발달

새삼 유식물 줄기가 숙주식물에 부착되었을 때 다음과 같은 초기 변화가 나타났다. 숙주 식물의 표피에 접촉되어 있는 쪽의 새삼 유식물 줄기를 구성하는 세포들은 접촉하지 않은 반대쪽의 세포들에 비하여 피층의 중앙 부위에서 변화가 있었다. 즉 중앙부 피층 세포들의 크기가 작아지고 뚜렷한 핵과 많은 녹말 입자들, 그리고 짙게 염색된 세포질을 갖는 탈분화 현상이 일어났다(Figs. 3-5). 이런 세포들로부터 장차 흡기 조직이 형성되기 때문에, 이들을 흡기의 시원세포(始原細胞)라고 하였다. 그 후 숙주식물의 접촉면에 있던 표피에서도 유사한 변화가 나타났다. 즉, 표피 세포들의 핵도 더욱 뚜렷해지고 세포질의 염색성도 증가되었으며, 둥근 모양을 보이던 세포들이 분열하여 크기가 작아졌다(Figs. 3-5).

시원세포들에서 커다란 핵은 큰 인(仁)을 2-3개 가지며, 짙은 밀도의 세포질 속에는 작은 액포들, 녹말입자 및 틸라코이드를 갖고 있는 색소체들, 미토콘드리아, 지질입자, 조면소포체, 그리고 골지체 등을 다수 관찰할 수 있었다(Figs. 6-8). 특히, 미토콘드리아를 많이 발견할 수 있는데 크기가 크고 막 안쪽에는 크리스타가 발달해 있었다(Fig. 7). 또한 시원세포들의 전색소체는 작은 색소구체, 다소 큰 녹말 입자, 그리고 소낭 등을 갖고 있었다(Fig. 8).

새삼 유식물의 생장이 계속되면서, 표피세포들에서 핵과 세포질이 더욱 뚜렷하게 되며, 표피세포들의 모양도 숙주와 접촉하지 않은 처음과 다르게 약간 길게 변형되었다(Fig. 9). 또한, 피층의 중앙에 있던 유조직 세포들로부터 탈분화된 시원세포들이 활발히 분열하기 시작했고, 이 세포들은 높은 밀도의 세포질을 가지며 그 속에 많은 리보솜과 다양하고 풍부한 세포소기관을 갖고 있으며, 세포판을 형성하는 작은 소낭들도 관찰 할 수 있었다(Fig. 10).

새삼 유식물 줄기의 피층 중앙부에 있던 시원세포들의 활발한 분열에 의해서 일단의 분열조직(分裂組織) 세포군이 형성되었다. 이때 새삼 유식물이 숙주식물

과 접촉해있던 표피 부분이 처음의 둥근 모양에서 많이 편평하게 변화되었다(Figs. 11, 12). 이 분열조직 세포들은 크고 뚜렷한 핵과 짙은 세포질을 갖고 있었다. 또한 접촉면의 표피세포들이 약간 길게 신장되는데, 그 끝부분에 핵이 위치하고 액포는 기부에 위치하였다(Fig. 12). 종단면에서 액포화 된 유조직 세포들로 구성된 피층의 중앙에 분열조직이 위치하며, 숙주식물과 접촉된 면에 있는 신장된 표피세포들은 발가락처럼 끝이 갈라져 있었다(Fig. 13).

분열조직 세포들도 시원세포의 미세구조와 비슷한 특징을 보였으나, 세포분열이 더 활발하고 세포 간극도 넓어져 있으며, 때로 많은 미토콘드리아를 갖고 있는 세포도 관찰되었다(Figs. 14-16). 분열조직 중앙부에 있는 세포들에서, 커다란 핵 속에 큰 인이 있으며, 리보솜, 미토콘드리아, 그리고 작은 액포 등이 많았고, 세포벽은 얇았다 (Fig. 14). 액포화 된 피층 세포 가까이에 있는 분열조직 세포는 매우 긴 엽록체를 갖기도 하는데, 이 엽록체는 잘 발달된 틸라코이드 막과 엽록체의 가장자리를 따라 분포하는 소낭 등을 갖고 있었다(Fig. 15).

다른 액포화 된 피층 세포 근처에 있는 분열조직 세포에서는 잘 발달된 틸라코이드를 갖는 색소체(엽록체)와 전자 밀도가 높은 입자를 함유한 액포 등이 관찰되었다(Fig. 16). 또한, 분열조직세포들은 잘 발달된 조면소포체 및 골지체 주머니 근처에 높은 전자 밀도의 입자 등을 갖고 있었다(Fig. 17). 분열조직 세포와 가까운 곳에 있는 새삼 유식물 줄기의 피층 세포들은 녹말입자가 들어 있는 색소체(녹말체)를 갖고 있어서, 틸라코이드 막이 발달된 색소체(엽록체)를 갖는 분열조직 세포와 쉽게 구별할 수 있었다(Fig. 18).

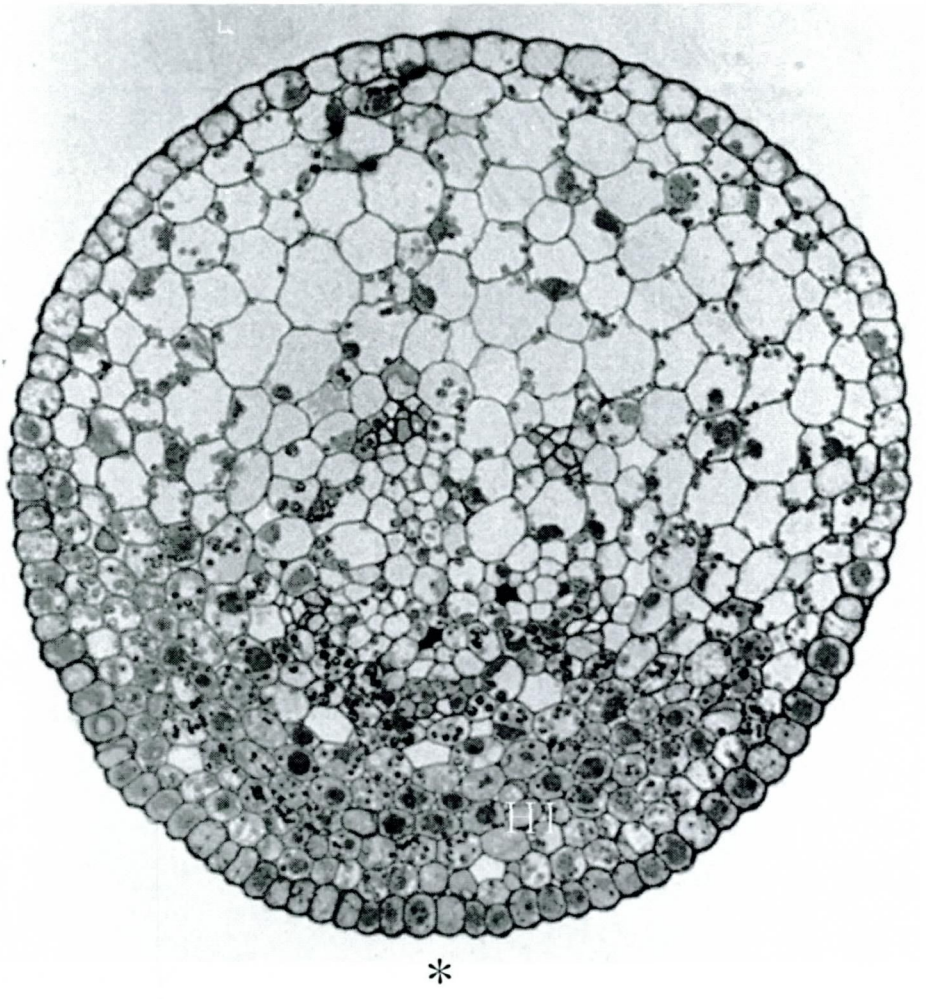

Fig. 3. Light micrograph of internal structure of the parasite stem, sectioned transversely, that was gently in contact with the host. At the first contact stage, haustorial initials (HI) appear in the cortical cells in the middle layers of the parasite stem at the contact side (*). Compare the difference of some features such as size and contents of the epidermal and cortical cells between upper and lower halves of the stem. ×410.

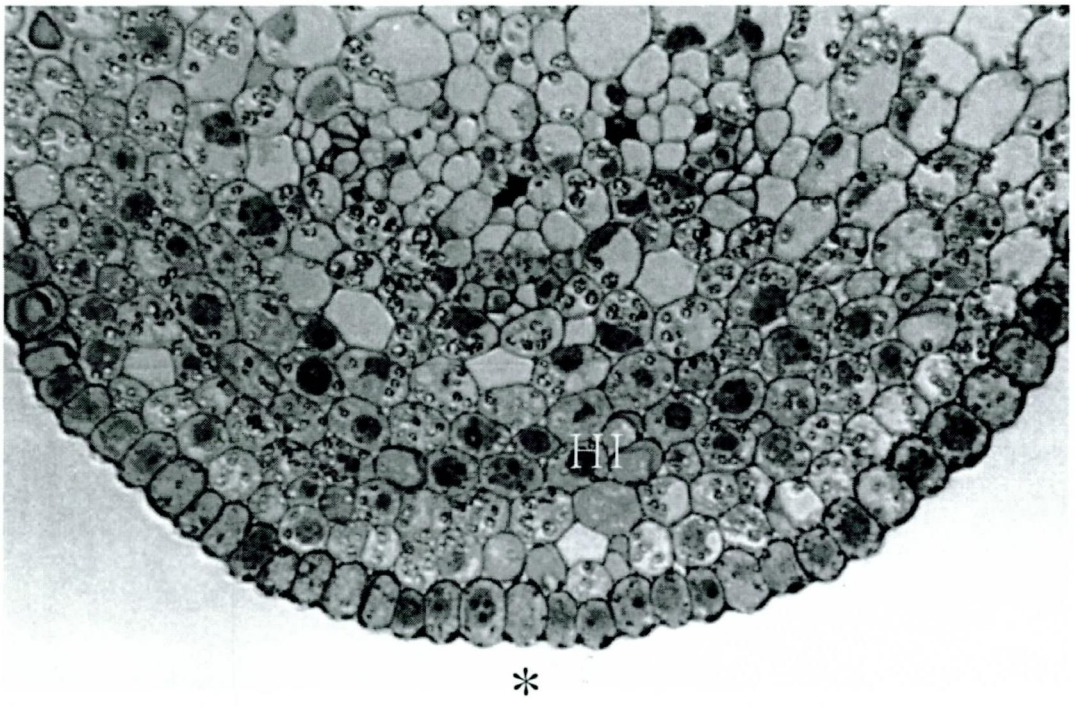

Fig. 4. Light micrograph of lower half of the parasite stem at the contact side in Fig. 3. At the contact side (*), epidermal cells are smaller and contain denser cytoplasm than those of the epidermis of the parasite stem that is not made a contact with host as in Fig. 1. Note the haustorial initials (HI) in the middle layers of the cortex have densely stained cytoplasm, conspicuous nuclei, and numerous starch grains. ×650.

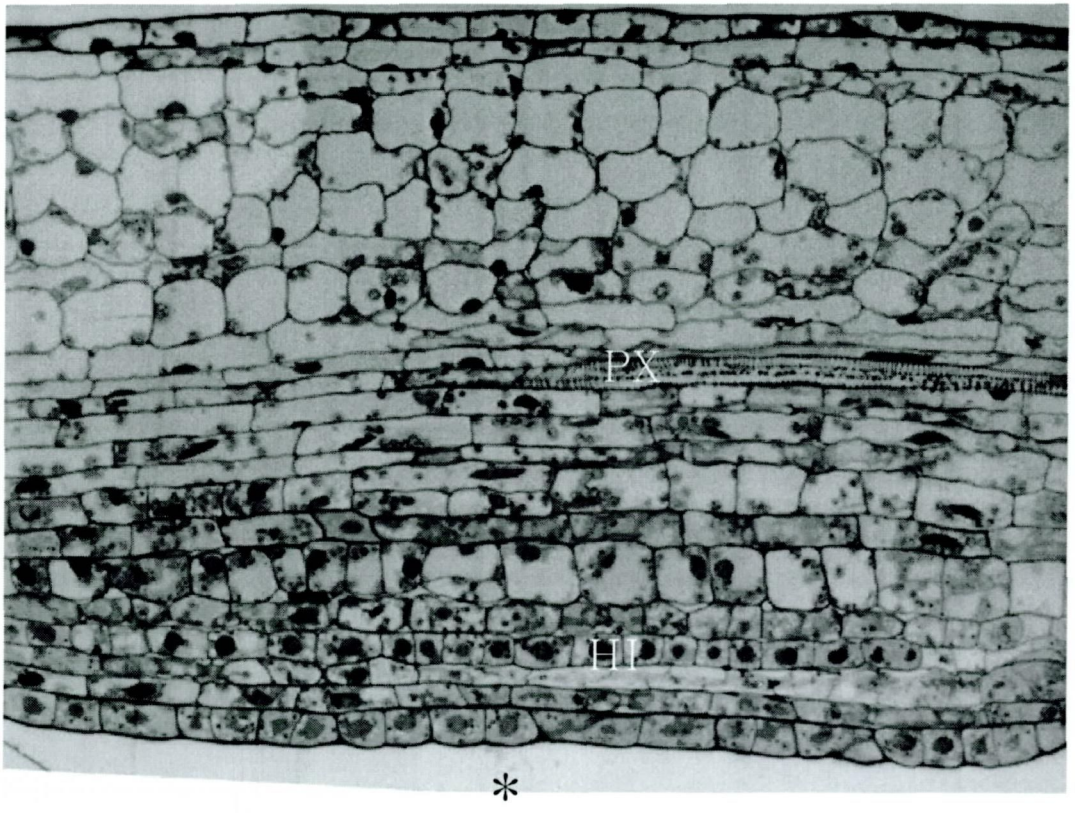

Fig. 5. Light micrograph of an internal structure of parasite stem, sectioned longitudinally, at the first contact stage. In lower half of the stem, the haustorial initials (HI) in the cortex and the epidermal cells have conspicuous nuclei and a dense cytoplasm. Asterisk (*) indicates the contact side. PX, parasite xylem. ×330.

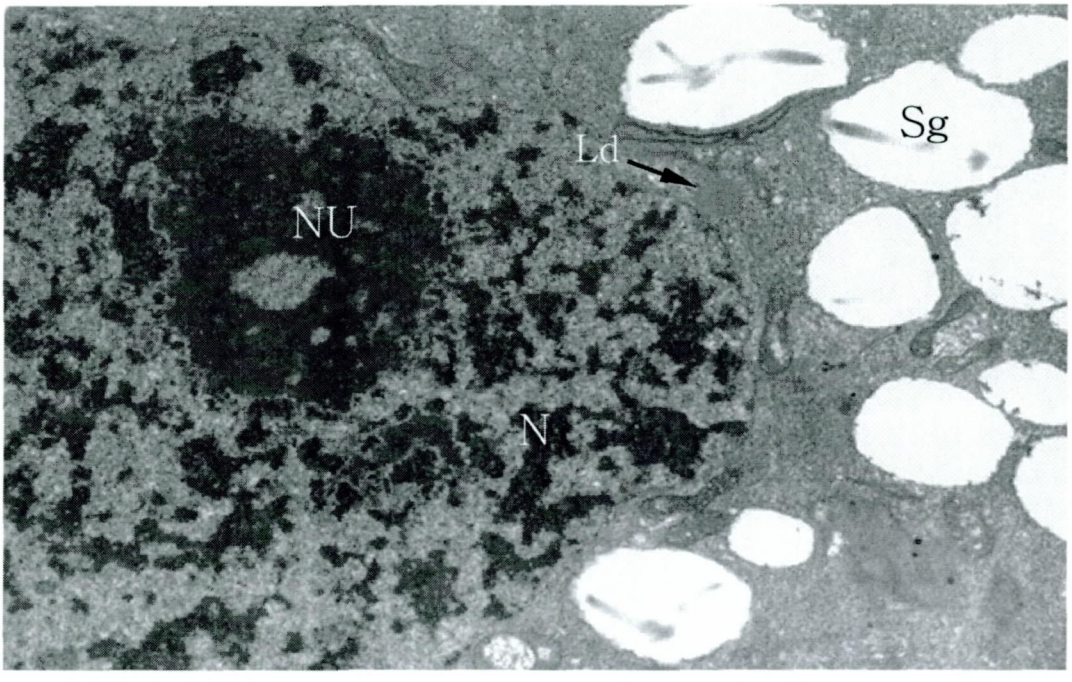

Fig. 6. Electron micrograph of a hasutorial initial cell that has a large nucleus (N) with large nucleolus (NU) and a dense cytoplasm containing many other cell organelles. Ld, lipid droplet; Sg, starch grain. ×10,000.

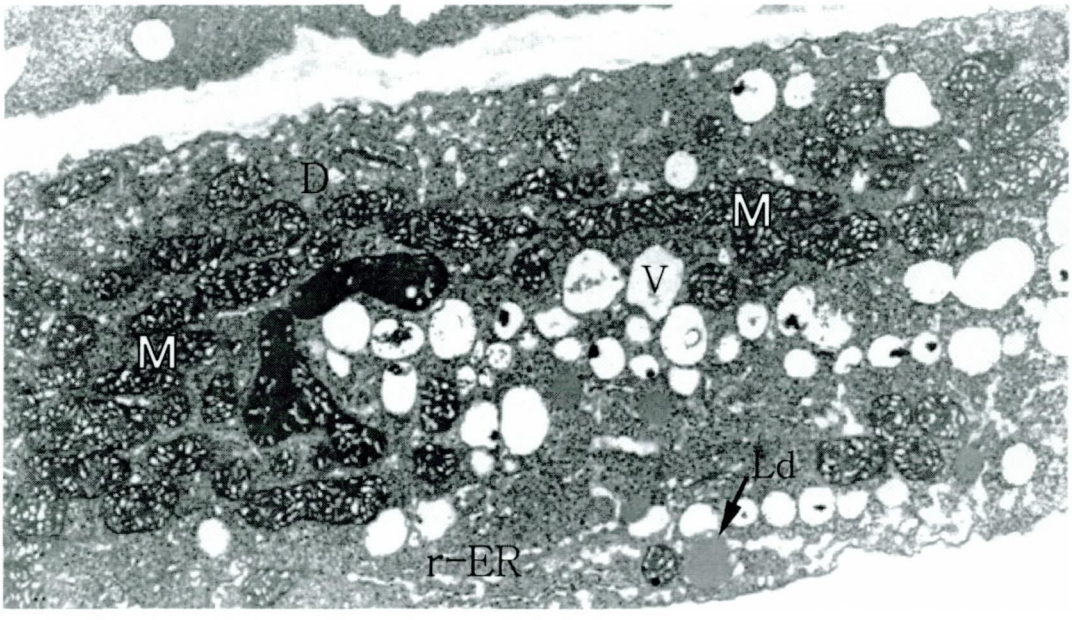

Fig. 7. Electron micrographs of a hasutorial initial cell that has lots of mitochondria (M) with well developed cristae as well as various and numerous cell organelles as in Fig. 6. D, dictyosomes; Ld, lipid droplet; r-ER, rough endoplasmic reticulum; V, vacuoles. ×10,800.

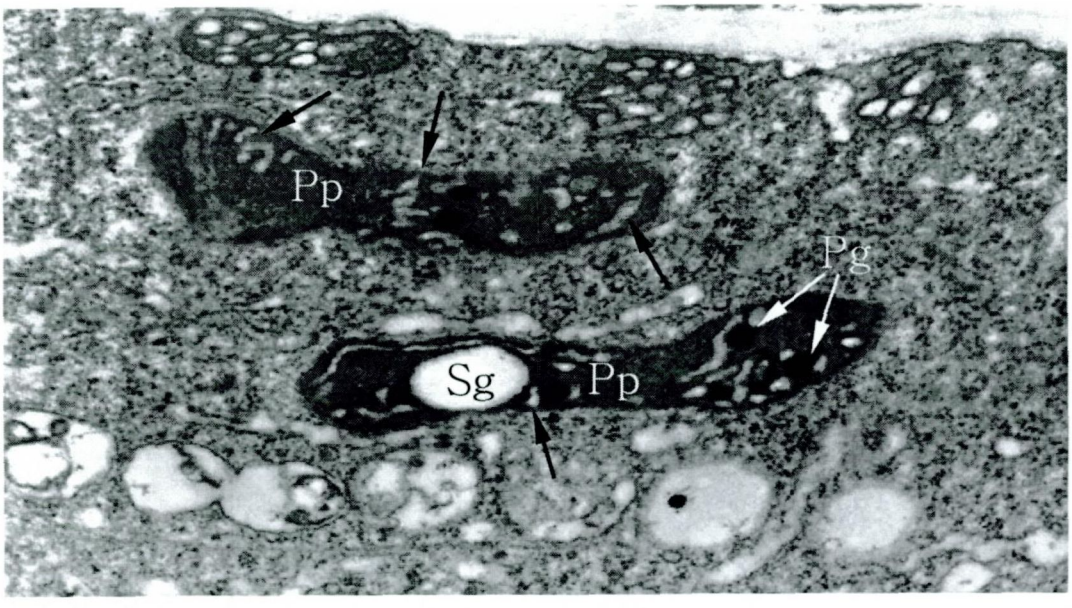

Fig. 8. Electron micrographs of a haustorial initial cell that contains proplastids (Pp) with electron-dense plastoglobuli (Pg), starch grain (Sg), and vesicles (arrows). ×30,100.

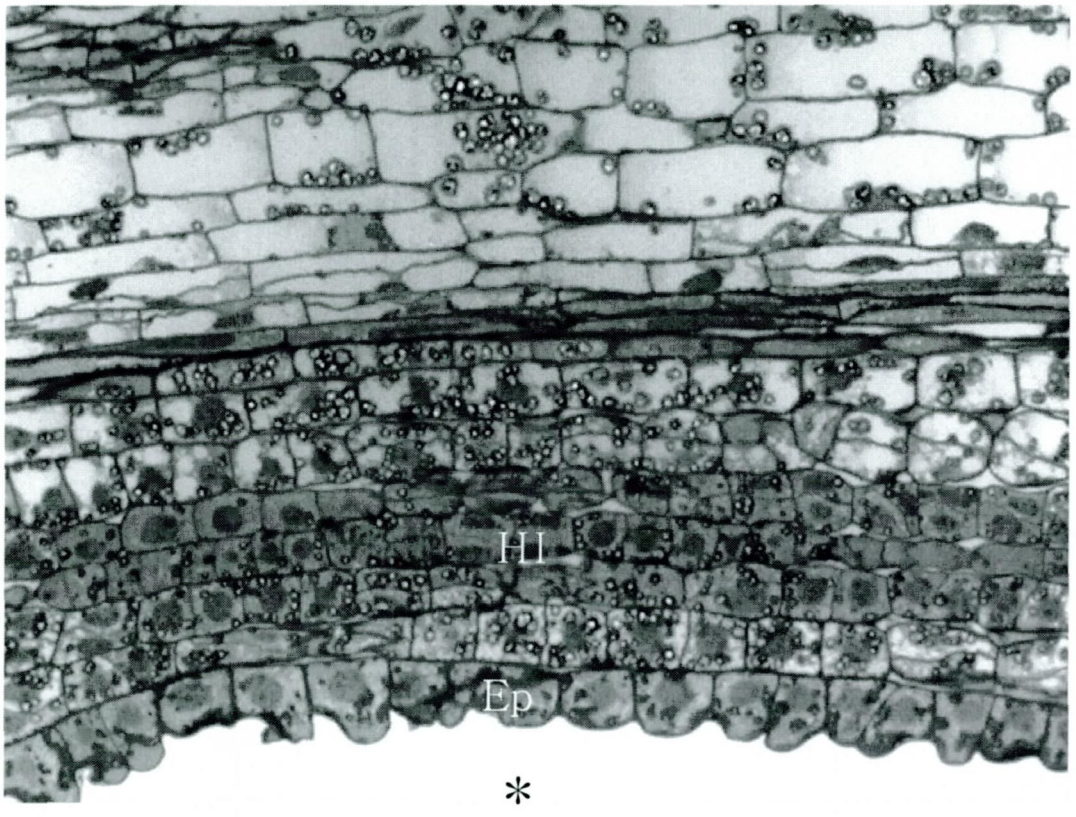

Fig. 9. Light micrograph of the dodder stem, sectioned longitudinally. At the contact side (*), the haustorial initial cells in the middle layers of the cortex begin to divide, and some epidermal cells (EP) are changed in shape compared with that of Figs. 3-5 at the first contact stage. ×260.

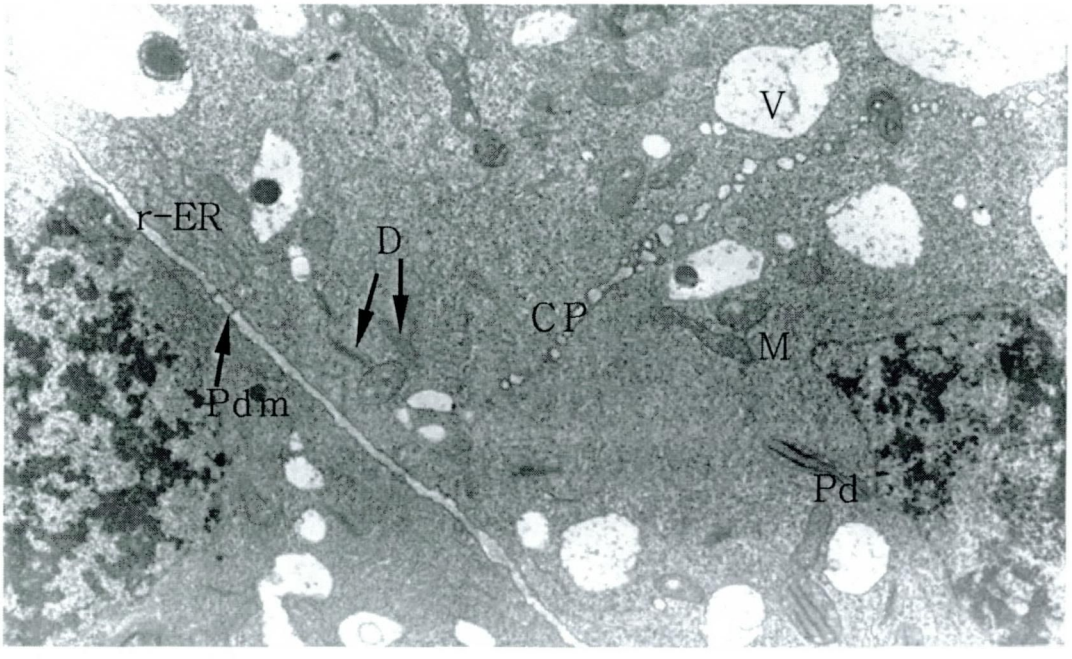

Fig. 10. Electron micrograph showing division of the hasutorial initial cells that possess a dense cytoplasm including numerous ribosomes and various and abundant cell organelles. Note vesicles forming a cell plate (CP). D, dictyosomes; Pd, plastid; M, mitochondria; Pdm, plasmodesmata; r-ER, rough endoplasmic reticulum; V, vacuoles. ×7,300.

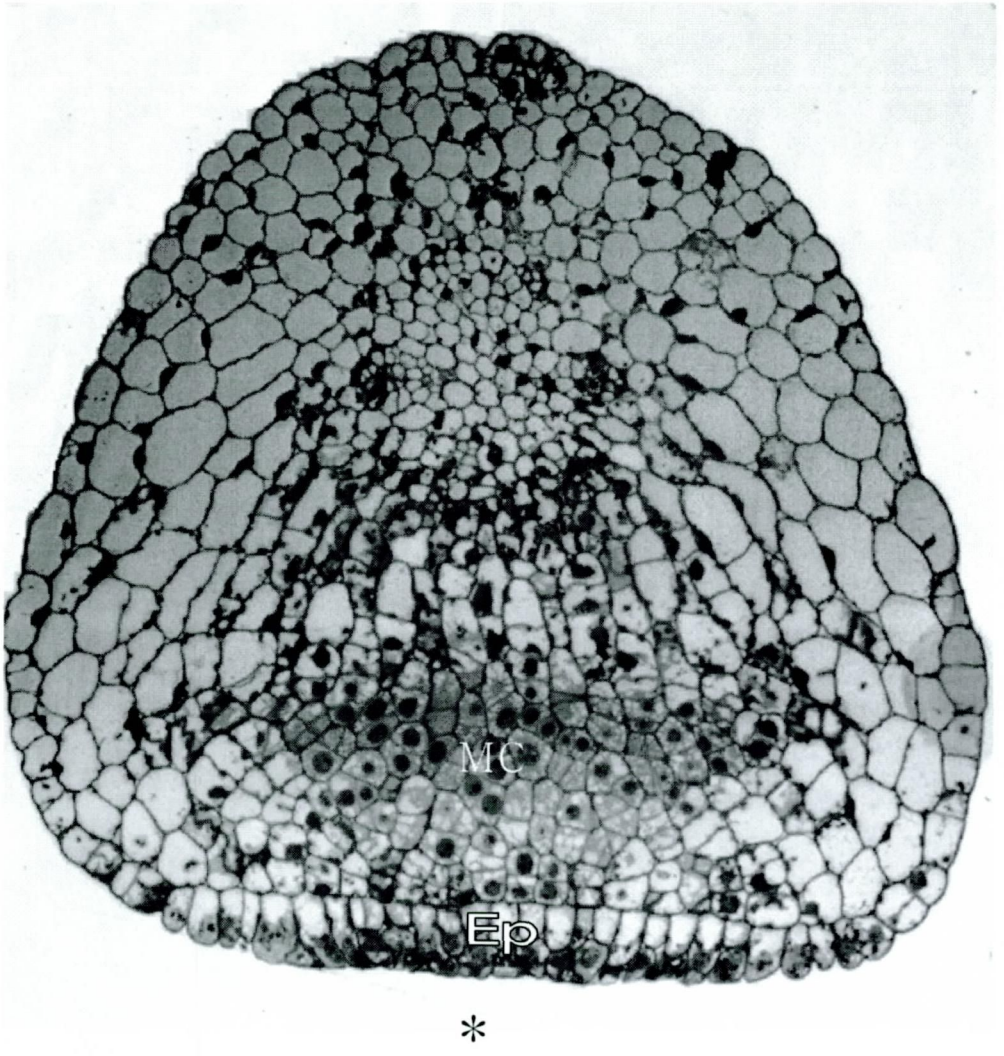

Fig. 11. Light micrograph of the parasite stem, sectioned transversely, in which a group of meristematic cells (MC) is developed within the cortex of the parasite stem. At the contact side (*), the surface level of epidermal cells (EP) is flat. ×210.

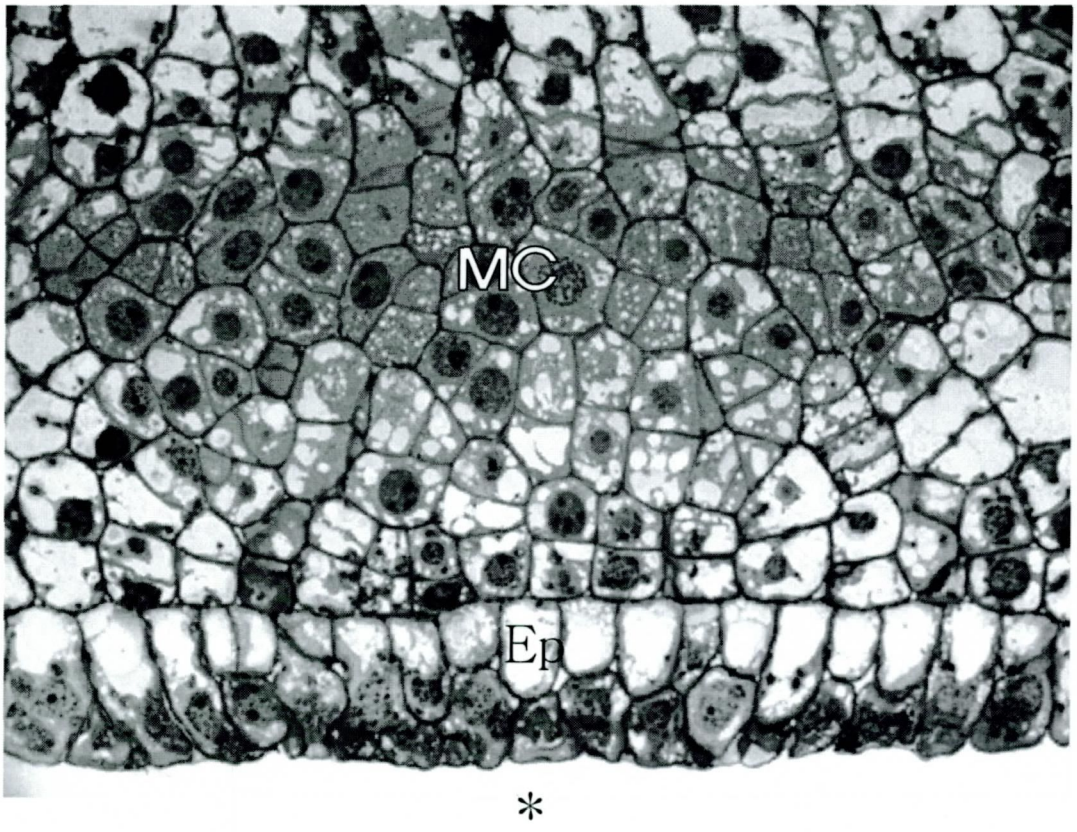

Fig. 12. Light micrograph of a group of meristematic cells (MC) in Fig. 11. The meristematic cells have a dense cytoplasm and prominent nuclei. The epidermal cells (EP) at the contact side (*) are elongate: nuclei are located at distal side and vacuoles are occupied at proximal side. ×430.

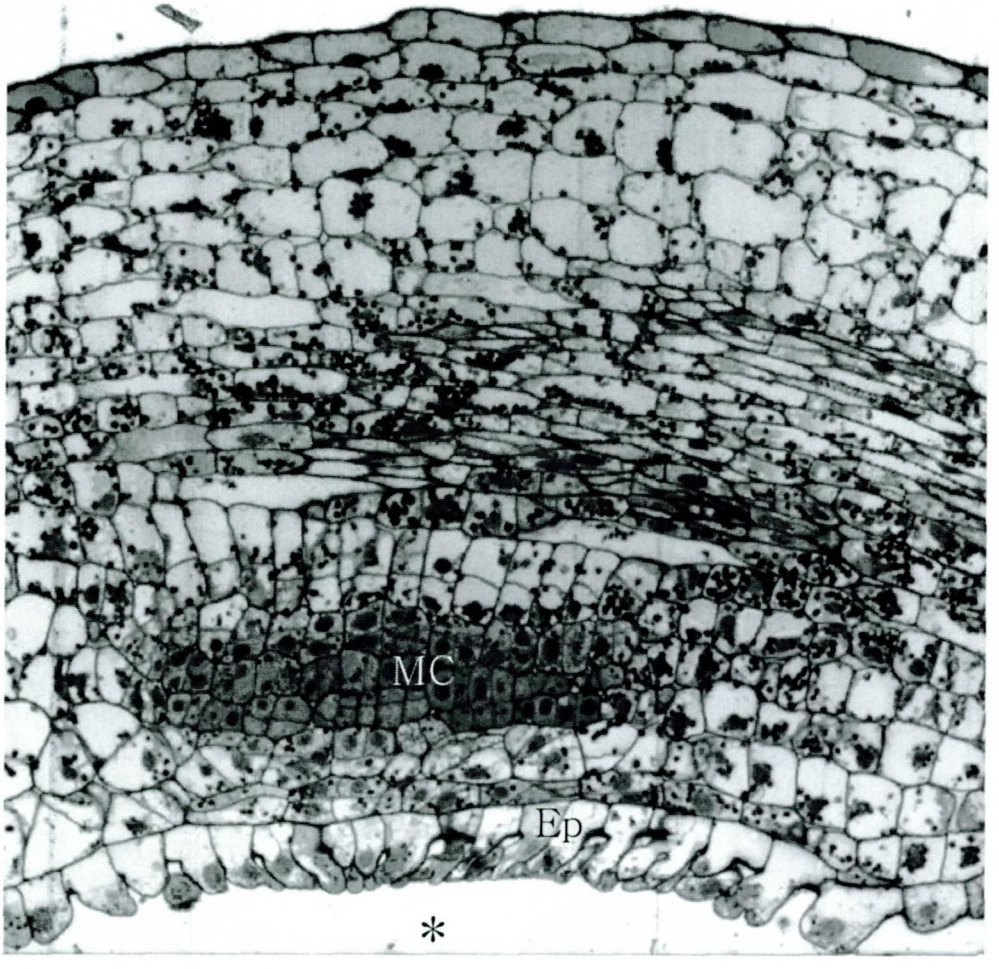

Fig. 13. Light micrograph of a meristem developed within the cortex of the parasite stem that is sectioned longitudinally. A group of meristematic cells (MC) contain a dense cytoplasm and conspicuous nuclei. The cortex of the parasite stem consists of vacuolated parenchyma cells. Note elongate epidermal cells (EP) at the contact side (*) are branched at the tip like toes. ×160.

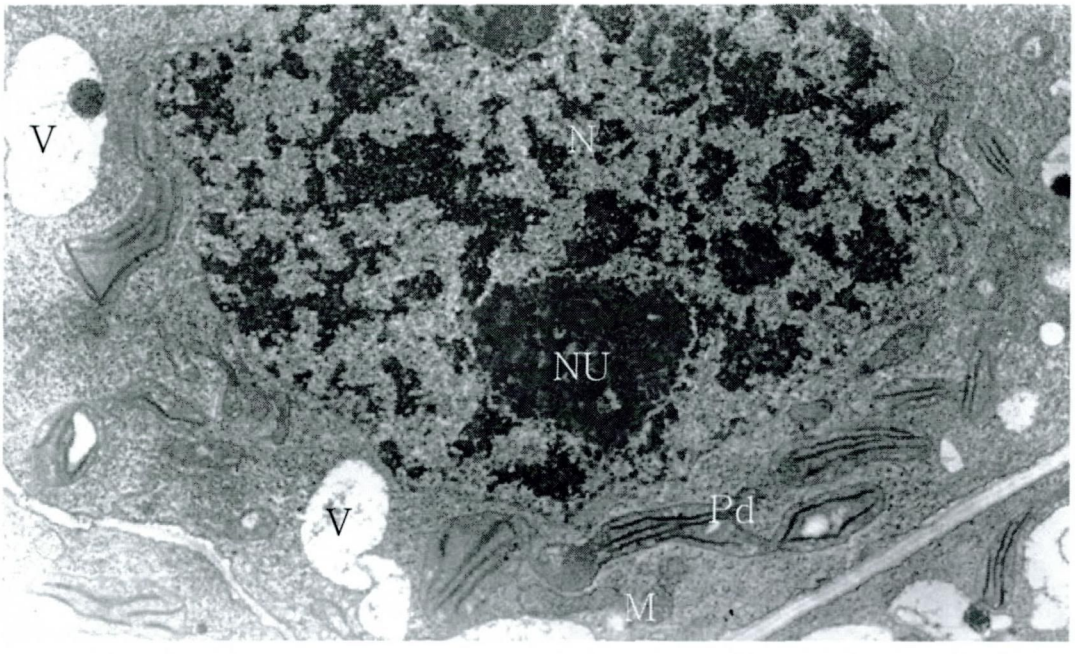

Fig. 14. Electron micrograph of a cell, at central portion in the meristem, that contains a large nuclus (N) with large nucleolei (NU) and a dense cytoplasm including mitochondria (M), plastids (Pd) with thylakoids, abundant ribosomes, and small vacuoles (V) with dense particles. ×9,100.

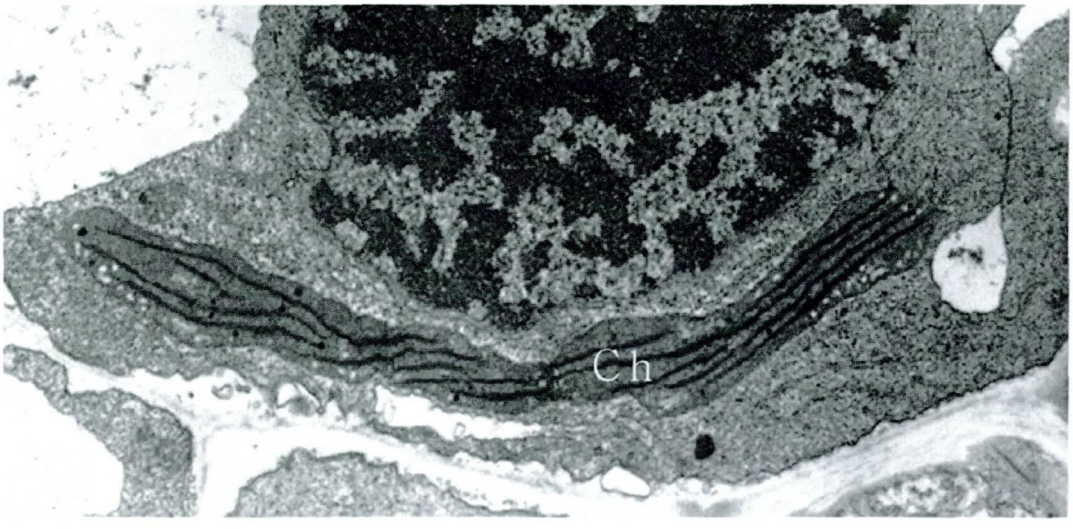

Fig. 15. Electron micrograph of a meristematic cell, near the vacuolated cortical cells of the parasite stem, that has a very long chloroplast (Ch) with thylakoids. ×16,500.

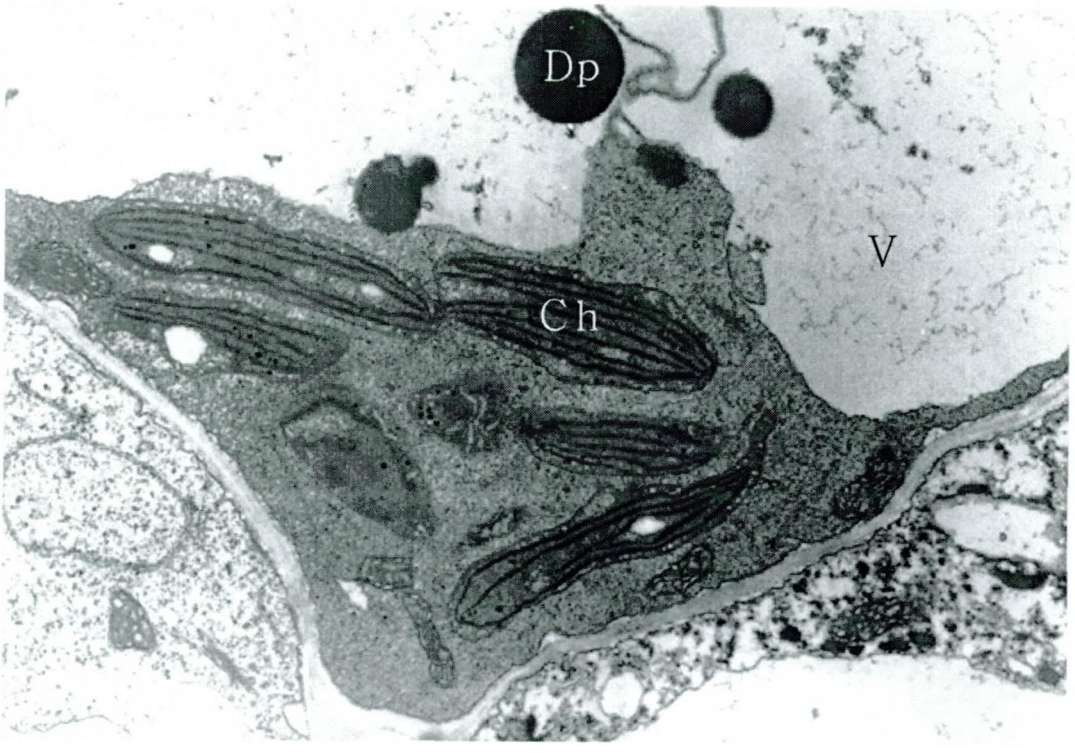

Fig. 16. *Electron micrograph of a meristematic cell, near the* vacuolated cortical cells of the parasite stem, that has vacuoles (V) with electron dense particles (DP) and several chloroplsts (Ch) with well-developed thylakoids and small starch grains. ×11,500.

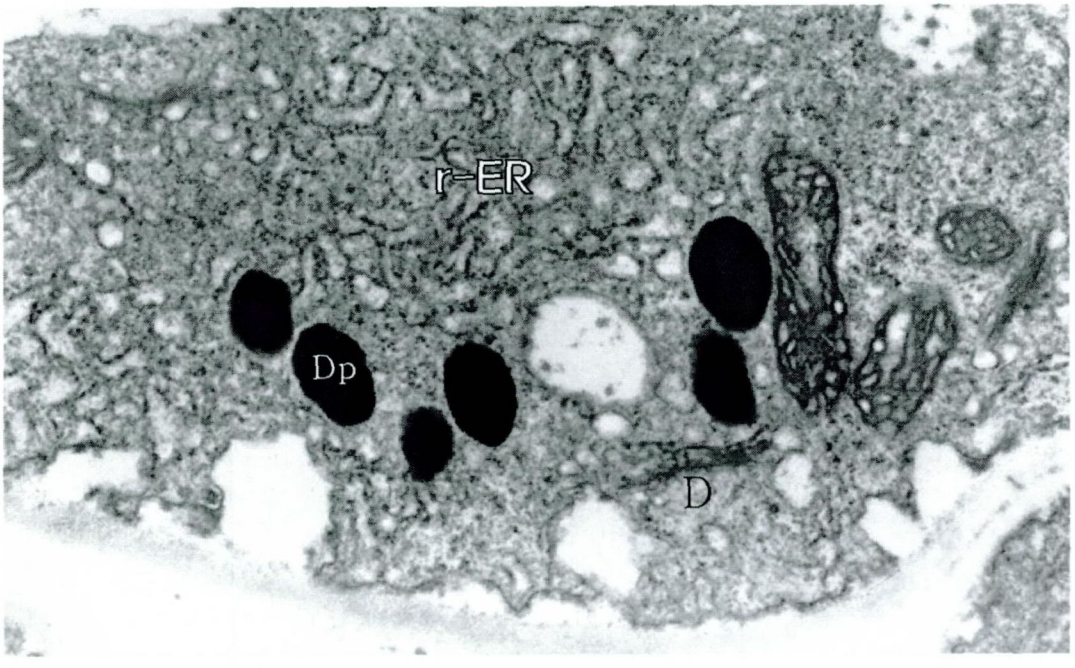

Fig. 17. Electron micrograph of a meristematic cell containing numerous rough endoplasmic reticulum (r-ER) and electron dense particles (DP) around dictyosomes (D). ×25,000.

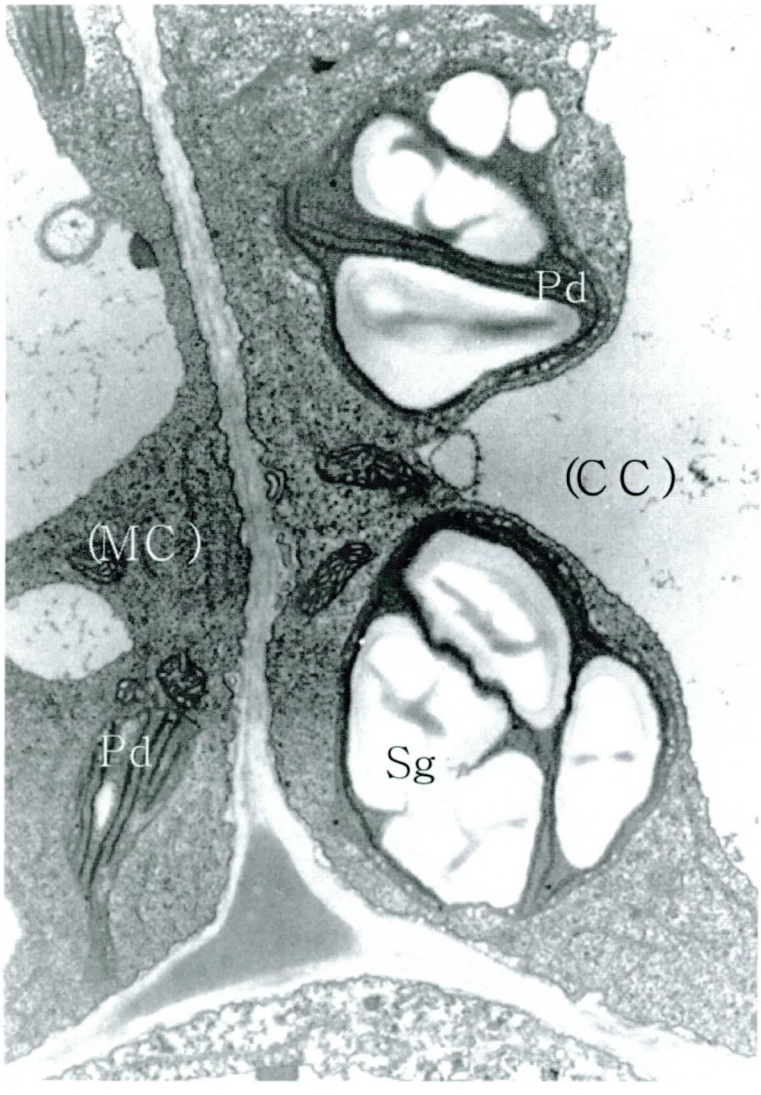

Fig. 18. At the interface of the meristematic (MC) and cortical cells (CC) of the parasite stem, the former cell's plastids (Pd) has thylakoiods, whereas the latter one contains starch grains (Sg). ×14,000.

3. 성숙한 흡기의 구조

유식물 줄기의 접촉면에서 숙주 식물의 유조직에 침입하기 위한 흡기(upper haustorium)가 형성되었다(Fig. 19). 앞에서 언급한 바와 같이, 새삼 줄기에 형성된 분열조직 세포들이 수평 및 수직분열을 거듭하여 점차로 세포 수가 증가하였다. 이때 분열조직의 중앙부 세포들은 주로 수직으로 분열하여 약간 신장된 세포들을 형성하였다. 이 세포들은 높은 밀도의 세포질을 가지며, 그 위 및 아래 부분 있는 세포들은 주로 수평으로 분열하였다(Figs. 20-22).

이러한 세포 집단으로부터 3가지 유형의 세포층으로 구성되는 흡기의 조직이 발달하였다. 이 세포 집단에서 3가지 유형의 세포들을 구별할 수 있었다. 즉 중앙부에 위치한 세포들은 수직분열 하여 약간 신장된 손가락 모양의 세포(指形細胞, digitate cell)들로 이루어진 층을 형성하였다. 지형세포층의 위에는 크기가 작고 핵이 뚜렷하며 수평 및 수직분열 하여 생긴 세포들이 세로로 배열되어 열(列)을 형성하는 세포(縱列細胞, file cell)들의 층이 위치하였다. 지형세포층의 아래에는 다소 압착된 세포(壓搾細胞, compressed cell)들이 층을 이루고 있었다(Fig. 22).

흡기가 완전히 성숙해가면서 숙주식물의 표면에 밀착되었던 접촉면의 표피세포들의 모양이 심하게 변화되었다. 즉, 최초의 둥근 모양에서(Fig. 3) 편평하게 되었다가(Fig. 11), 그 후 숙주와 접했던 세포의 끝 부분이 여러 개로 갈라져서 마치 발가락 모양으로 변화되었다(Figs. 20-22). 발가락 모양으로 갈라진 끝 부분의 세포질에서, 원형질막 근처에 전자 밀도가 높은 많은 입자들이 분포하는데(Fig. 23), 소낭 안에 들어 있던 입자들은 원형질막과 융합된 후 세포벽으로 방출되는 양상을 보였다(Figs. 24, 25). 그 후 밀도가 높은 수많은 입자들은 발가락 모양으로 갈라진 세포벽 사이사이에 형성된 공간으로 분비되었다(Fig. 26). 또한 이러한 입자 주위에서 많은 섬유상 물질들이 관찰되었다(Fig. 25).

3가지 유형의 세포들로 구성된 흡기에서, 중앙의 지형세포층 위에 있는 종렬

세포층 세포들은 크기가 작고 수평 및 수직으로 활발히 분열하여 여러 개의 열을 이루며, 특히 지형세포들로부터 멀리 있는 세포일수록 더 큰 액포를 갖고 있었다(Fig. 27). 한편 흡기의 중앙에 위치한 지형세포들은 큰 핵을 가지며, 밀도가 매우 높은 세포질 속에는 미토콘드리아, 조면 소포체, 딕티오솜, 작은 액포들 등 여러 가지 세포소기관을 대단히 많이 갖고 있었다(Fig. 28). 또한 커다란 핵은 2-3개의 큰 인을 갖고 있는 경우가 흔하며, 핵 주변의 세포질에서 녹말입자, 결정체, 틸라코이드 등을 갖는 다양한 색소체를 관찰할 수 있었다(Fig. 29). 특히 지형세포에서는 틸라코이드, 녹말입자, 그리고 결정체 등을 갖고 있는 색소체를 흔히 볼 수 있었으나(Figs. 30-31), 주변에 있는 새삼 줄기의 피층 세포들에서는 녹말입자로 가득 채워진 녹말체를 관찰할 수 있었다(Fig. 32).

Fig. 19. Eexternal morphology of haustoria (H) that are developed on the parasite stem (PS) at the side contacted with host stem (HS). The lower part of the parasite stem is wilted. ×2.5

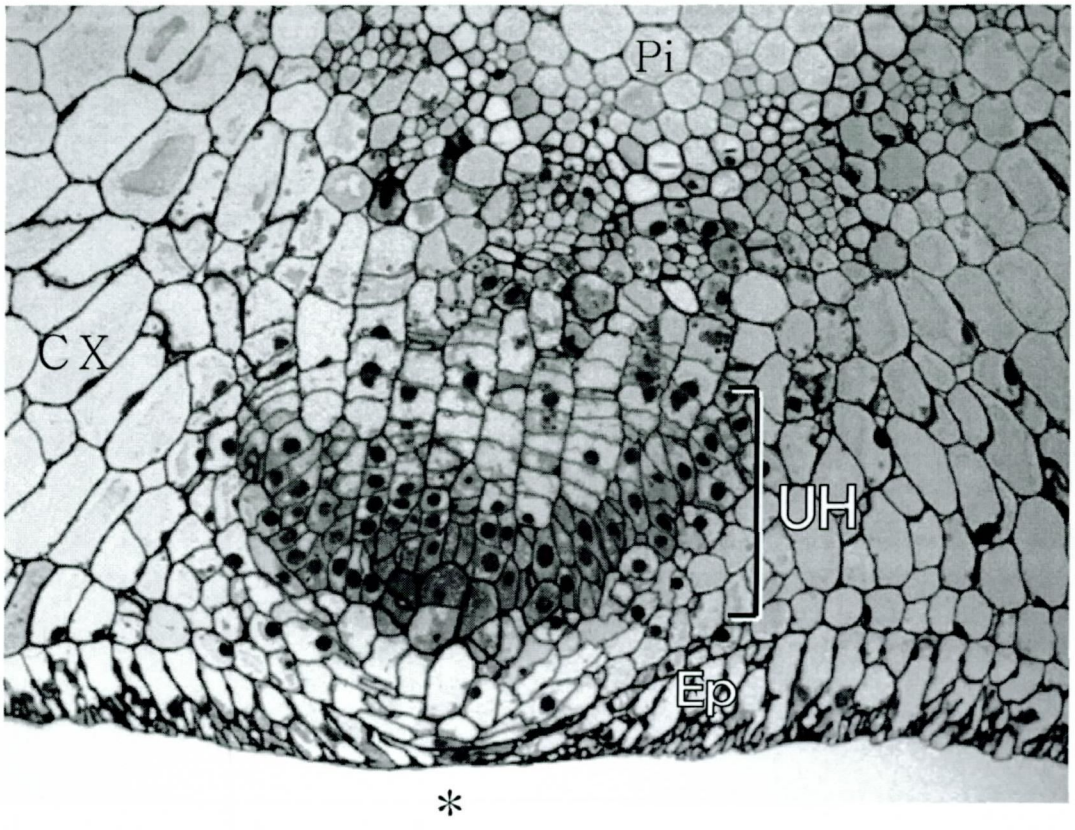

Fig. 20. Light micrograph of the parasite stem-bearing an upper haustorium (UH) sectioned transversely. The UH is not protruded from epidermal level of the parasite stem. The immature UH is formed in the mid-cortex of the parasite stem at the contact side (*). Note the epidermal cells (EP) at the contact side (*) are branched at the tip like toes. CX, cortex of the parasite stem; Pi, pith of the parastite stem. ×150.

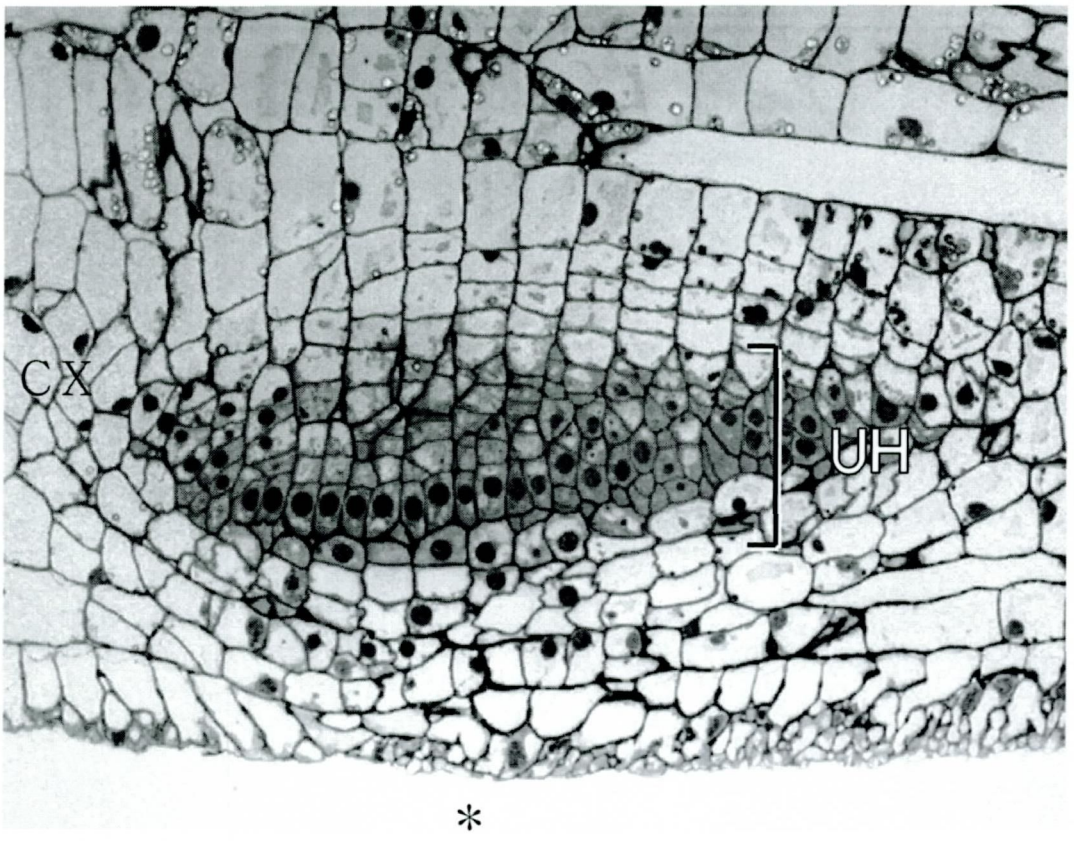

Fig. 21. Light micrograph of a longitudinal section showing the dodder stem-bearing an upper haustorium (UH). The immature UH is formed in the mid-cortex of the parasite stem at the contact side (*) and is composed of three cell types that may invade into host tissue. CX, cortex of the parasite stem. ×230.

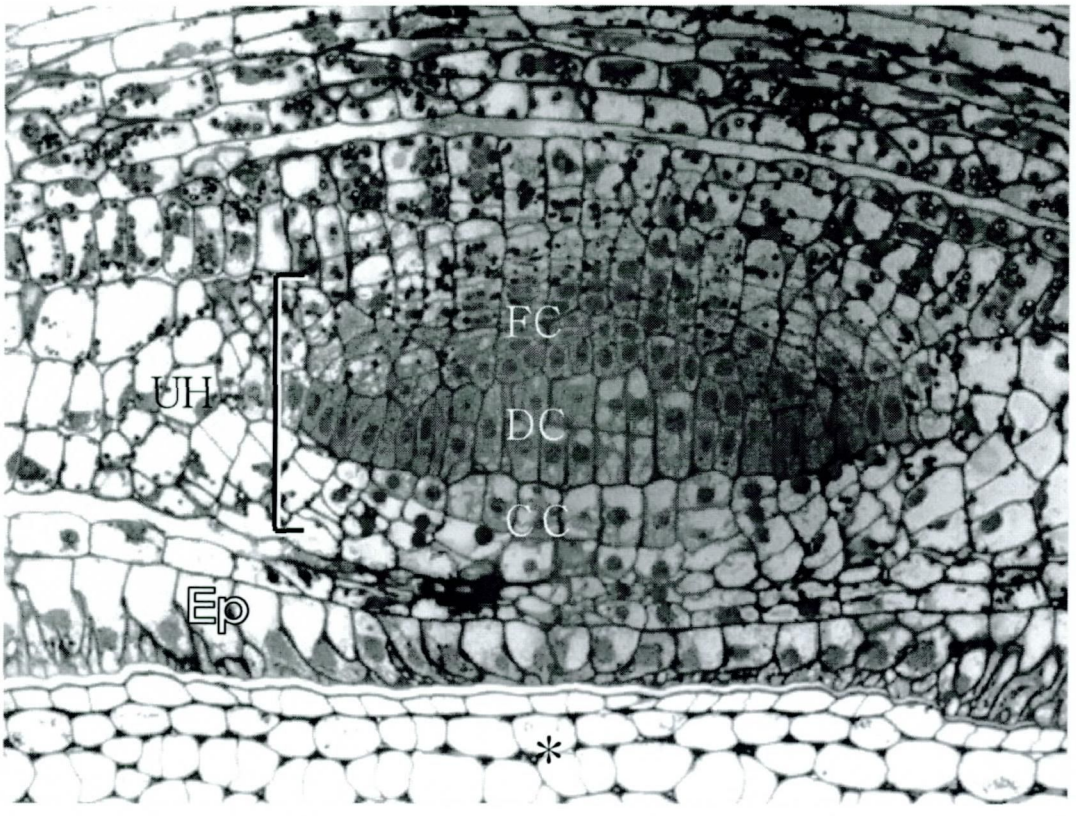

Fig. 22. Light micrograph of a longitudinal section showing the dodder stem and mature upper haustorium (UH). The UH consists of three cell type: at the central region, the elongate digitate cells (DC) have very dense cytoplasm and large nuclei; at the proximal to the digitate cells, the smaller file cells (FC) have conspicuous nuclei; at the distal to the digitate cells, compressed cells (CC). Tips of the epidermal cells (EP) at the contact side (*) are branched like toes. ×190.

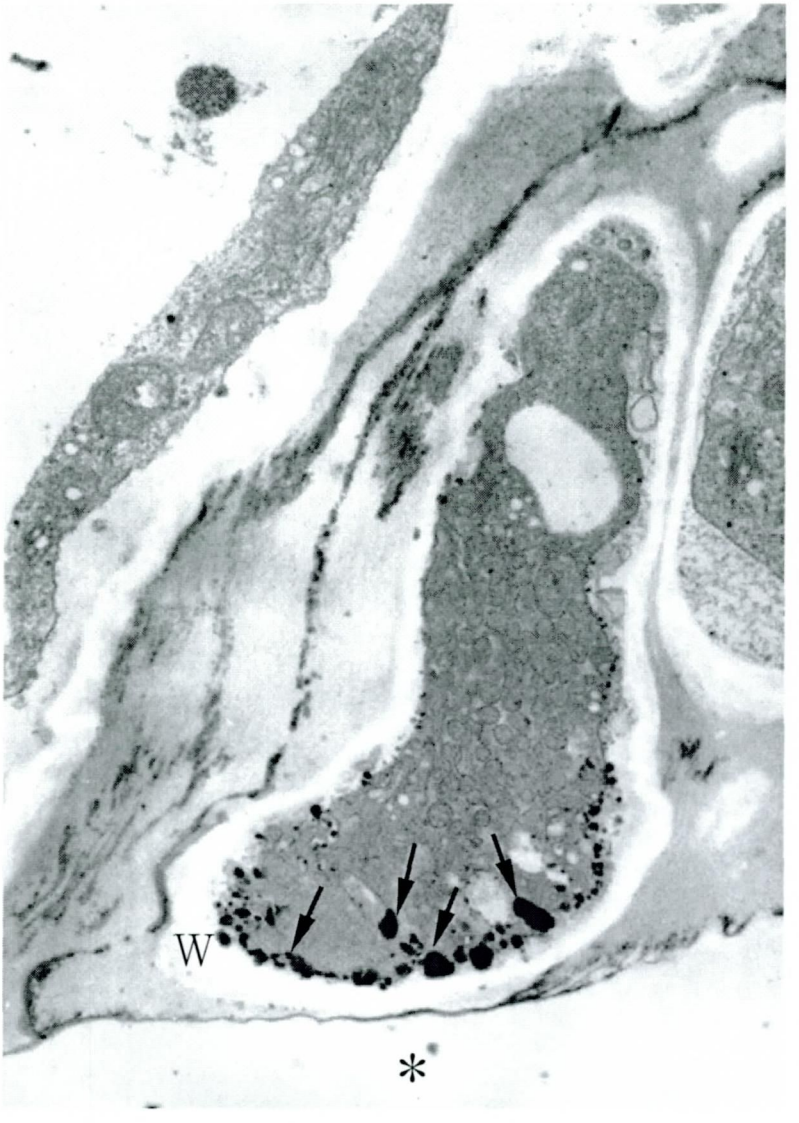

Fig. 23. Electron micrograph of the tip region of the branched epidermal cell at the side that contacts (*) the host stem, numerous electron-dense particles (arrows) are located at the cytoplasm near the wall (W). ×10,700.

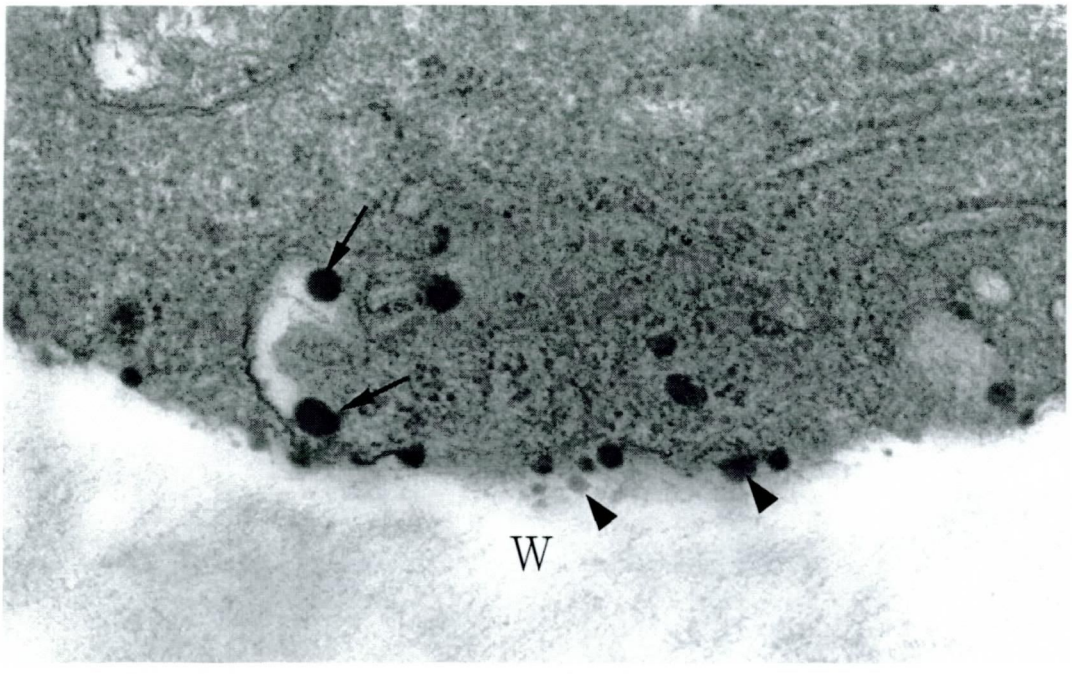

Fig. 24. Electron micrograph of branched tip region of the epidermal cell contacted with the host stem. Note a vesicle containing electron-dense particles (arrows) is in cytoplasm near the wall and the particles (arrow heads) are released into the wall (W). ×74,500.

Fig. 25. Numerous electron-dense particles (arrows) are released into the wall (W) contacted with the host stem. The cytoplasm at the branched tip region of the epidermal cell contains organelles such as dictiosomes (D), rough endoplasmic reticulum (r-ER). Note fibrous materials (Fm) are visible outside of the wall at the contact side (*). ×15,300.

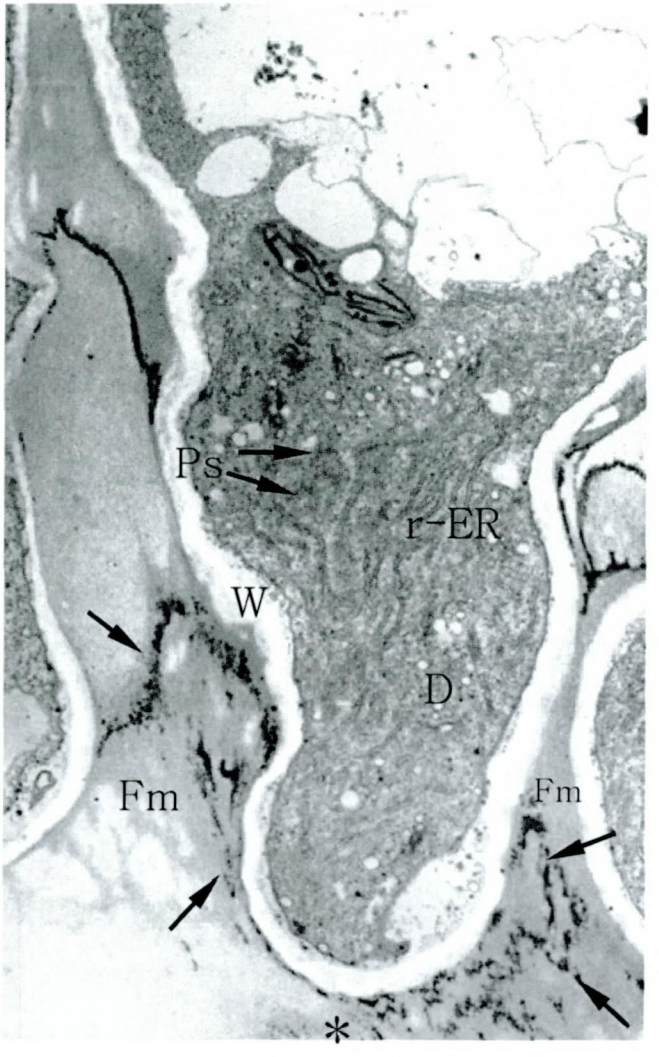

Fig. 26. Electron micrograph of branched tip region of the epidermal cells contacted with the host stem. Electron-dense paricles (arrows) and fibrous materials (Fm) are filled the spaces formed by folding of the walls (W). D, dictyosomes ; r-ER, rough endoplasmic reticulum ; Ps, polysomes. ×8,400.

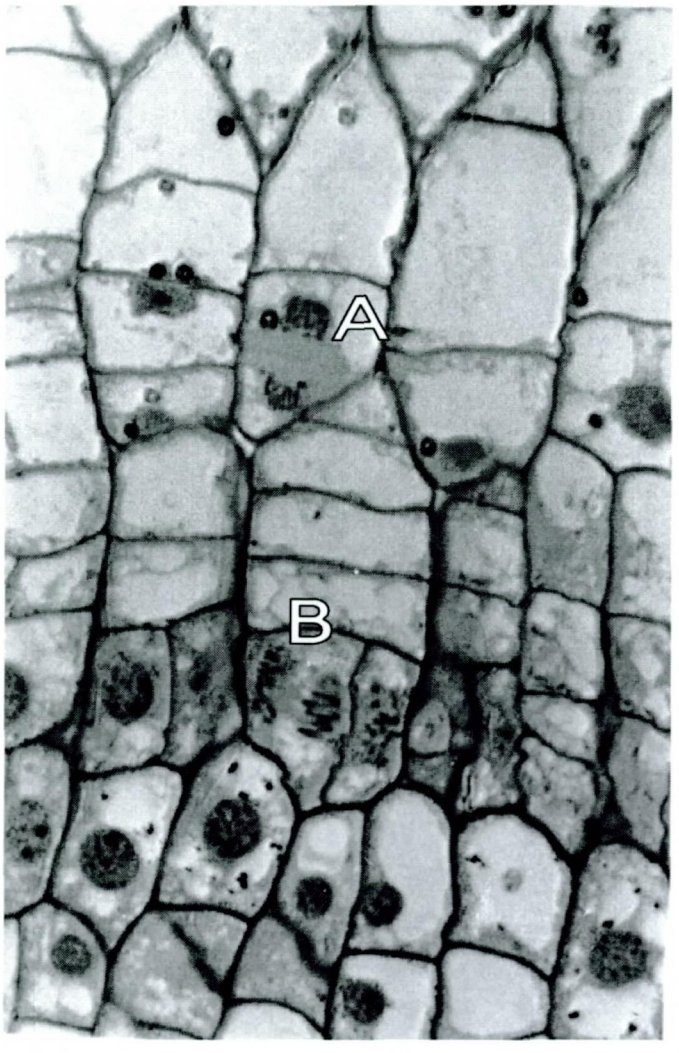

Fig. 27. Light micrograph of file cells within the upper haustorium. Periclinal (A) and anticlinal divisions (B) take place at the proximal side of the upper haustorium. The farther the file cells are from the digitate cells, the larger their vacuoles are. ×260.

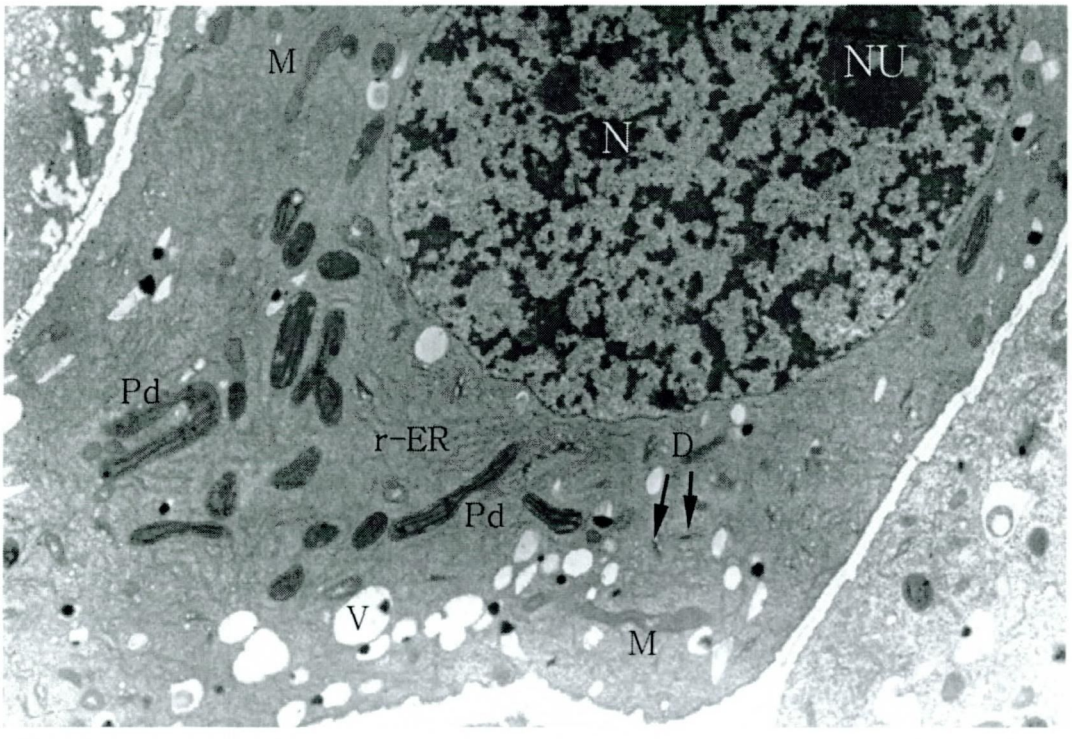

Fig. 28. Electron micrograph showing a typical feature of the digitate cells at the distal side of upper haustorium. The digitate cells contain very large nuclei (N) with nuclolei (NU) and a dense cytoplasm including various and abundant organelles such as dictyosomes (D), mitochondria (M), rough endoplasmic reticulum (r-ER), small vacuoles (V) with electron-dense particle, and plastids (Pd). ×7,200.

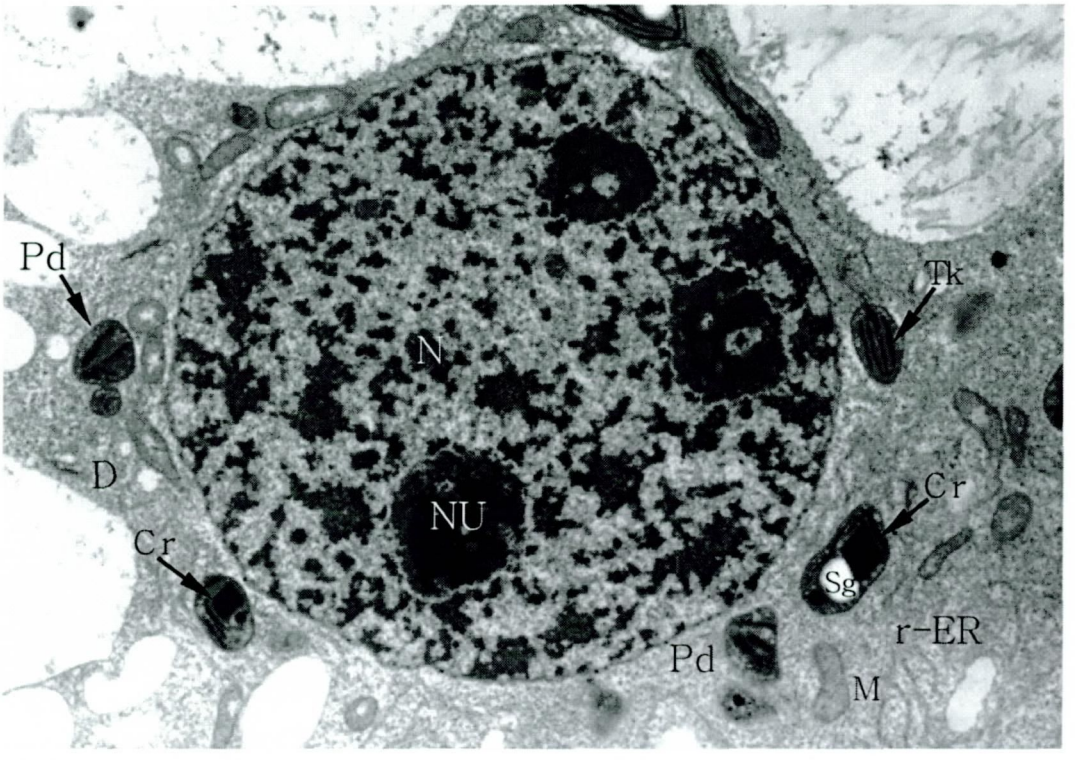

Fig. 29. Electron micrographs showing typical features of the digitate cells at the distal side of upper haustorium. The digitate cells contain very large nuclei (N) with three large nucleolei (NU) and a dense cytoplasm including many other cell organelles such as dictyosomes (D), mitochondria (M), rough endoplasmic reticulum (r-ER). Note a various plastid (Pd) types with thylakoids (Tk), crystalline inclusion (Cr), and starch grain (Sg). ×7,900.

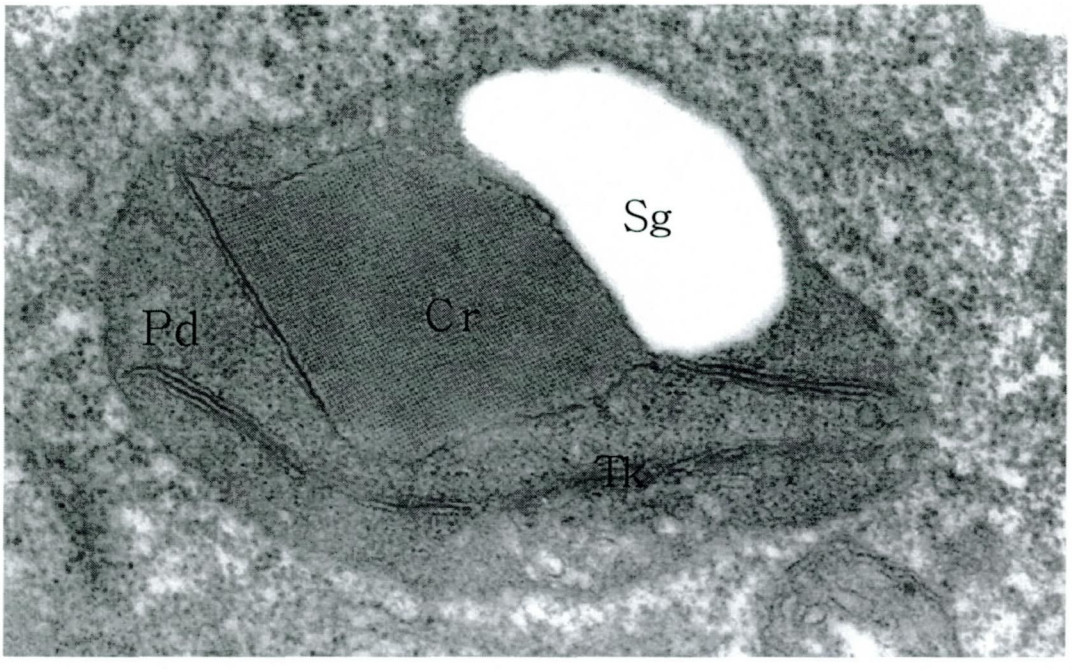

Fig. 30. Electron micrograph of a plastid in the digitate cells. The plastids (Pd) possess various inclusions such as thylakoids (Tk), crystals (Cr), and starch grain (Sg). ×53,000.

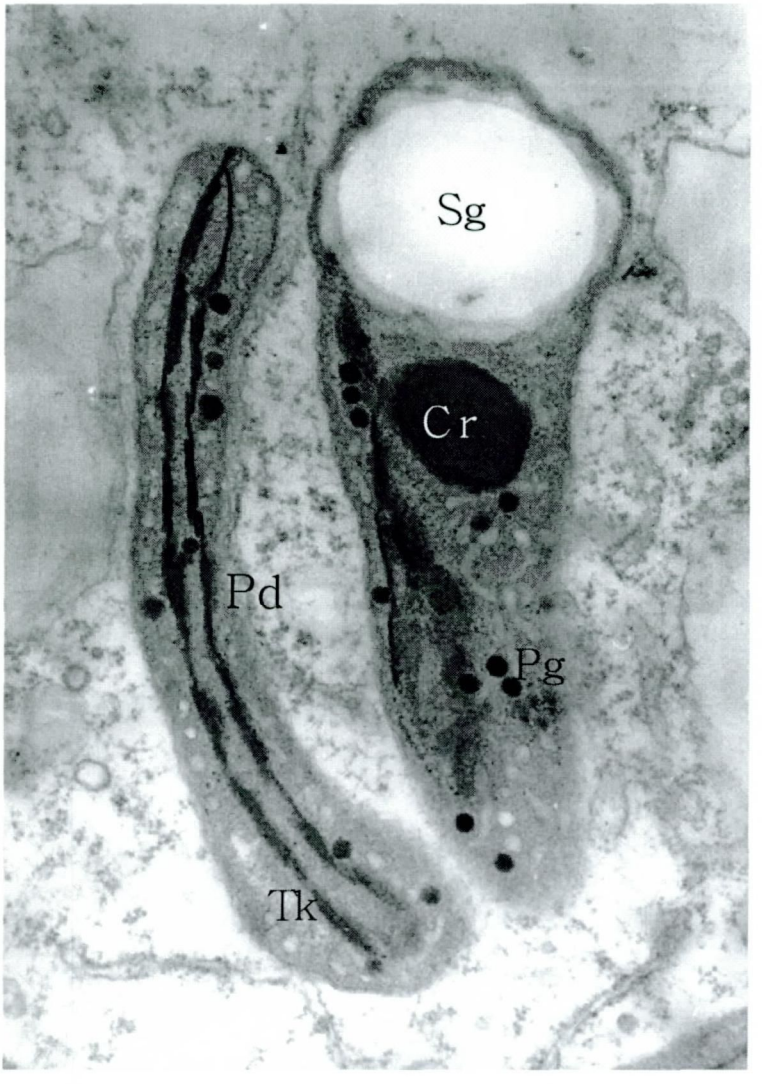

Fig. 31. Electron micrograph of plastids in the digitate cells. The plastids (Pd) have various inclusions such as thylakoids (Tk), crystals (Cr), starch grain (Sg), plastoglobuli (Pg), and small vesicles. ×29,700.

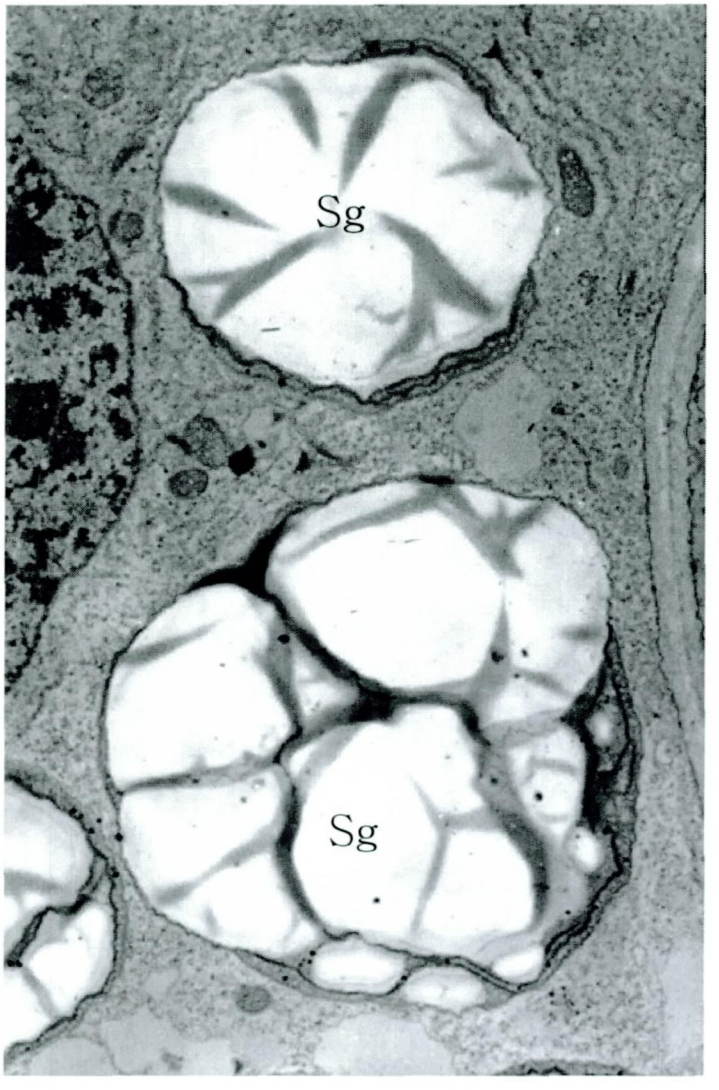

Fig. 32. Electron micrograph of amyloplasts with starch grains (Sg) in the cortical cells near the upper haustorium formed within the parasite stem. ×7,700.

Ⅳ. 考 察

1. 흡기의 기원과 발달

새삼속 식물은 자가 영양을 취하던 조상 식물로부터 진화되어 오는 과정에서, 생장에 필요한 영양물질의 저장 기관으로 작용하는 자엽이 점차로 소실되면서 숙주식물에 기생하여 타가영양을 취하게 되었을 것으로 생각된다(Truscott, 1966). 결국, 타가영양을 취하기 위해 새삼속 식물은 흡기(haustorium)라는 기관의 발생을 통해 숙주식물로부터 수분 및 무기 · 유기 물질을 흡수하여 살아간다.

숙주식물의 줄기에 새삼 유식물이 접촉되면, 유식물 줄기의 접촉면에서 새삼 유식물 줄기를 구성하는 피층의 중앙부에 있던 세포들이 뚜렷한 핵과 짙은 세포질을 갖는 탈분화현상을 관찰할 수 있다. Thomson(1925)은 줄기의 피층에 형성된 "분열유조직세포들"을 흡기의 시원세포군이라고 하였는데, 이는 본 연구에서 Fig. 11-13에서처럼, 새삼 줄기의 피층 중앙부에서 탈분화된 시원세포군으로부터 발달되어진 분열조직에 해당하는 것으로 볼 수 있다. 또한 Koch(1874)는 *C. epilinum* 줄기의 피층에 형성된 세포질 밀도가 높은 "신장된 세포들"을 흡기의 시원세포군이라고 하였다. 이는 본 연구에서 Fig. 22-23과 같이, 3종류의 세포층으로 구성된 흡기에서 지형세포층에 해당하는 것으로 보인다. 따라서 Thomson(1925)과 Koch(1874)에 의해서 언급된 흡기의 시원세포군은 발생 과정이 어느 정도 경과된 흡기에서 관찰되었던 것으로 보인다. 그러므로 이와 같이 숙주식물에 접촉한 후 핵이 뚜렷하게 되고 세포질의 밀도가 증가되어서 탈분화하는 피층의 중앙부에 위치한 유조직세포들을 흡기의 시원세포군으로 보는 것이 타당할 것이다.

Peirce(1893)는 내초 바로 바깥에 있는 피층의 유조직세포들의 분열에 의해서 흡기가 기원되고, 이 흡기는 줄기와 기원이 다른 표피를 가지며, 끝부분에 생장점이 있어서 피층을 뚫고 자라기 때문에 측근의 발생 양상과 비슷하다고 하였다. Thoday(1911)도 흡기는 내초 바로 바깥에 있는 피층 세포가 분열하여 생기기 때문에 부정근의 발생양상과 비슷하게 기원된다고 하였다. 새삼의 흡기가 줄기의 피층으로부터 기원된다는 점은 상기 연구자들(Koch, 1874; Peirce, 1893; Today, 1911; Thomson, 1925; Lee *et al.*, 1986)의 연구 결과와 거의 일치한다. 독립영양식물들에서 측근 및 부정근은 뿌리의 내초 또는 중심주의 유조직 세포들로부터 기원되는 것으로 밝혀져 있다(Foard *et al*, 1965; Bonnet and Torry, 1966; Byrne *et al.*, 1977; Blakely *et al.*, 1982). 그러나 새삼 흡기의 시원세포군은 줄기의 피층 중앙부 세포들로부터 기원된다. 그러므로 측근 및 부정근의 발생 양식과는 구별되어야 할 것이다.

기생피자식물에서 흡기의 형성과 발달은 근적외광(Zimmermann, 1962) 및 cytokinin(Tsivion, 1978 a) 등에 의해서 조절되며, 특히 Peirce(1894)는 숙주식물 및 고형물체의 접촉자극에 의해서 새삼속의 흡기가 형성된다고 하였다. 흡기와 숙주의 접촉 상태를 토대로 하여 흡기 발생의 초기에서부터 성숙기에 이르는 생장 과정을 조직학적으로 조사하면 흡기는 돌기형과 무돌기형 흡기가 관찰된다(Lee *et al.*, 1986). 새삼 유식물 줄기가 숙주식물에 부착되면 유식물 줄기의 피층에서 흡기의 시원세포군이 형성되고 이로부터 분열조직이 발달된다. 또한 분열조직으로부터 숙주식물에 침입할 수 있는 성숙한 흡기가 발달된다. 성숙한 흡기는 종렬세포층, 지형세포층, 압착세포층 등과 같은 3종류의 세포군으로 이루어진다. 새삼속 이외의 기생피자식물들의 흡기에서도 이러한 세포군과 유사한 구조가 보고된 바 있는데, 대체로 조밀하고 세포질 밀도가 높은 세포들로 이루어져 있다. 그리고 이 세포군은 기생피자식물의 종에 따라서 그 주변 조직과의 조직학적 조성에 다소의 차이가 있으나, 숙주식물의 조직에 침입할 수 있는 기능을 가지고 있다(Kuijt, 1977).

다른 연구자들에 의하여 여러 용어로 명명되어 있는 이 세포군들은 본 연구에서처럼 주변의 피층 세포들로부터 뚜렷하게 경계를 나타내고 있거나, 모양이 서로 다른 세 종류의 세포군으로 구성되어 있지는 않다. 특히 중앙에 위치하여 있고 큰 인을 갖는 커다란 핵과 조면소포체, 미토콘드리아, 딕티오솜, 작은 액포, 리보솜, 색소체 등 여러 가지 세포소기관을 다수 포함하여서 높은 세포질 밀도를 지닌 신장된 세포들은 그 위와 아래에 있는 두 세포군들(종렬세포층 및 압착세포층)과는 형태적으로 현저하게 구별되기 때문에 "지형세포(digitate cell)" 라고 명명하였다. 이와 같은 새삼 흡기의 구조적 특징은 실새삼(*Cuscuta australis*)의 것(Lee and Lee, 1989)과 비슷하였다.

2. 색소체

발아 후 10일 정도 된 *Cuscuta pentagona*의 흡기 세포에서 줄기의 피층 세포들은 틸라코이드 막으로 형성된 그라나가 발달된 엽록체를 갖는다(Sherman *et al.*, 1999). 또한 *C. reflexa* 및 *C. subinclusa* 줄기의 피층 세포들도 고등한 식물들에서 볼 수 있는 것처럼 그라나가 발달된 엽록체를 갖는다(Kooij et al., 2000). Park(2004)은 어두운 곳에서 3일 자란 새삼 유식물의 슈트 정단부 세포들은 전색소체를 가지며, 그리고 햇빛이 비치는 곳에서 3일을 더 자란 즉, 6일 동안 자란 새삼 유식물 슈트 정단부 세포들에서 녹말입자 및 결정체를 갖는 색소체를 관찰한 바 있다.

특히 보통 2-3층의 틸라코이드 막으로 이루어진 그라나를 갖고 있어서, 이러한 구조가 엽록체임을 분명하게 확인한 바 있다. 이 연구에서, 새삼 줄기의 피층 중앙부에 발달된 분열조직세포들과 이로부터 형성된 흡기를 구성하는 지형세포들은 틸라코이드 막이 발달된 색소체를 갖고 있었다. 새삼 유식물의 외부 형태 관찰에서 슈트 정단부가 녹색을 띄고 있었던 점을 고려한다면, 전색소

체로부터 틸라코이드 막을 갖고 광합성 작용을 할 수 있는 엽록체가 발달된 것으로 판단된다.

이 연구에서 새삼의 흡기 세포가 틸라코이드 막이 발달된 엽록체를 갖고 있는 것은 다른 기생피자식물들의 흡기 세포에서는 물론, 특히 실새삼(*Cuscuta australis*)의 흡기 세포에서도 관찰할 수 없었던 특징이다(Lee, 1989, 1991).

흡기를 구성하는 지형세포들은 틸라코이드, 녹말입자, 그리고 결정체 등을 갖고 있는 색소체를 흔히 갖고 있었다. 특히 전자 밀도가 높고 낮은 부분이 바둑판의 줄처럼 배열된 결정체는 6일 동안 자란 새삼 유식물 슈트 정단에 있는 세포들에서 많이 관찰된다(박, 2004). 이 결정체는 틸라코이드 막으로 싸여 있는 공간(루멘) 속에 있으며 화학적으로는 단백질이며, 많은 식물들의 다양한 기관에 있는 세포에서 관찰된 바 있다(Newcomb, 1967; Price and Thomson, 1967; Tsekos and Schnepf, 1974; Hoefert and Esau, 1975; Miller *et al.*, 1976; Sherman *et al.*, 1999).

최근의 연구에 의하면, 틸라코이드 막 속에는 광합성의 명반응에 관여하는 플라스토시아닌과 광계 I 및 II와 관련된 몇 종류의 단백질 등 약 200여 종류의 단백질이 들어 있는 것으로 알려져 있다(Robbinson and Mant, 2005: Peltier *et al.*, 2002; Schubert *et al.*, 2002). 그러므로 색소체 속에서 발견되는 결정체는 틸라코이드 루멘으로부터 막 속으로 전위될 수 있을 것으로 추측된다.

한편, 흡기 조직 주변에 있는 새삼 줄기의 피층 세포들은 녹말입자로 가득 채워진 녹말체를 갖고 있었다. 이것은 엽록체를 갖고 있는 흡기의 전구 조직인 분열조직과 흡기 속의 지형세포들이, 새삼 줄기의 피층 세포들과 다르게 광합성 작용이 이루어지고 있음을 반영하는 것으로 판단된다.

3. 표피 세포벽의 변형과 흡기의 부착

기생피자식물의 흡기는 숙주식물의 표면에 단단히 그리고 지속적으로 부착되어 있어야 흡기의 세포들이 숙주조직 속으로 침입하여 기생할 수 있다(Kuijt, 1969; Malik and Singh, 1979). 실새삼(*Cuscuta australis*)에서, 줄기의 피층 속에 시원세포들로부터 분열조직이 발달하더라도 표피세포들이 숙주식물의 표면으로부터 떨어질 경우 분열조직으로부터 흡기 조직이 형성되지 않는다(Lee, 1986). 본 연구에서 숙주와 접촉하지 않은 새삼 줄기의 표피 세포들은 둥근 모양이었으나, 새삼 줄기가 숙주의 표면에 접촉되고 줄기의 피층에 분열조직이 형성될 무렵에는 다소 신장된 표피 세포들이 전체적으로 동일 수평선상에서 편평하게 변화되었다. 흡기가 성숙할 무렵, 숙주의 표면에 접해 있던 표피 세포들의 끝 부분이 마치 발가락처럼 여러 갈래로 갈라져서, 세포벽의 여러 곳에 합입 부위를 형성하였다. 이와 같은 표피 세포(벽)의 변형은 실새삼(Lee and Lee, 1986)의 경우와 거의 같으며, *C. pentagona*에서도 비슷한 양상을 보인다(Vaughn, 2002).

표피 세포(벽)의 변형은 숙주식물 표면에 부착하기 위해서 접착제 역할을 할 수 있는 배출물의 배출 표면적 및 배출물이 머물 수 있는 공간을 보다 많이 확보하기 위한 수단으로 해석된다. 세포(벽)의 확장 또는 신장 시에는 딕티오솜에서 유래된 소낭이 세포벽과 융합하여 벽 전체에 분포하는 확장소(expansin)라는 단백질이 섬유소 사이의 결합을 느슨하게 함으로서 세포벽이 변형된다(Vaughn *et al.*, 2001). 이 연구자들에 의하면, 확장소는 새삼속 식물(C. pentagona)에서 표피 세포벽이 변형될 때 발견되는 세포벽-이완-복합체들(wall-loosening complexes)의 구성 요소들 중의 한 가지이다.

흡기가 숙주에 부착하기 위해서 표피 세포들이 배출(분비)하는 물질은 기생식물에 따라 다소 다른 것으로 알려져 있다. 겨우살이과의 한 기생피자식물(*Viscum minimum*)에서는 표피 세포에서 각피(角皮)가 분비되고, 그 후에 신장된 표피 세포에서 각피를 포함한 몇 층의 복잡한 구조가 형성되어 숙주의 표면에 부착된다(Heide-Jorgensen, 1989). 숙주 식물의 뿌리에 기생하는 현삼과 기생식물들에서는 흡기를 부착시키기 위한 물질로서 다당류를 배출한다(Neumann *et al.*,

1999). 새삼속 식물(*C. odorata*)에서는 표피의 바깥쪽 세포벽 위에 각피를 분비하며(Weinert and Barckhaus, 1975), 다른 새삼속 식물(*C. pentagona*)에서는 표피 세포에서 세포벽-이완-복합체들을 분비하여 세포벽의 함입 부위를 형성하고, 그 공간을 접착제 역할을 하는 펙틴 층으로 채워서 숙주의 표면에 단단하게 붙는다. 본 연구에서 세포벽이 함입되어 분지된 표피 세포의 끝 부분에 있는 세포질에서는 조면소포체와 딕티오솜, 그리고 딕티오솜으로부터 기원된 것으로 보이는 많은 소낭 등을 볼 수 있었다. 특히 높은 전자 밀도 또는 친오스미움성의(osmiophilic) 수많은 입자들이 세포벽 밖의 공간으로 내보내는 미세구조 특징은 표피 세포들이 숙주에 부착하기 위한 물질을 배출하는 것으로 해석된다. 그러나 배출 물질이 단순히 숙주 표면에 부착하기 위한 물질인지 또는 거기에 더하여 숙주 조직을 분해할 수 있는 효소의 성분이 포함되어 있는지, 이에 대해서는 앞으로 더 연구해야 할 과제이다.

4. 흡기의 구조적 특징과 숙주조직 침입 방법

흡기가 숙주조직 속으로의 침입은 기계적인 압력과 효소의 분해 작용이 함께 작용하여 이루어질 것으로 생각되어 왔다(Peirce, 1894; Kuijt, 1969; Toth and Kuijt, 1977a, 1977b; Nagar *et al.*, 1984). 이 연구에서 성숙한 흡기를 구성하는 지형세포층과 그 위에 있는 종렬세포층은 각각 효소의 활성 및 기계적 작용에 의한 숙주 조직 침입 기작을 설명하기에 좋은 체제를 이루고 있는 것으로 생각된다. 즉 종렬세포층의 세포들은 그들의 앞에 위치해 있는 지형세포층의 방향으로 규칙적인 여러 개의 열을 이루고 있었다. 이와 같은 흡기의 조직학적 특징은 실새삼의 경우와 대단히 비슷하다(Lee and Lee, 1989).

또한 지형세포층으로부터 멀리 있는 종렬세포일수록 액포가 발달되어 있었다. 이러한 액포 크기의 기울기는 세포분열이 지형세포층에 가까운 부위에서

더욱 활발하게 일어남을 암시한다. 흡기 속에서 이와 같은 세포 수의 증가 방식은 지형세포들을 숙주식물의 방향으로 전진시킬 수 있을 것이며, 따라서 숙주 조직 속으로 효과적인 침입력 형성에 기여하게 될 것으로 생각된다. 또한 세포분열에 이어지는 세포확대 현상도 지형세포들의 숙주조직 침입을 용이하게 할 수 있는 기계적 압력을 만들 수 있을 것으로 판단된다.

Tripodi(1970)는 *C. pentagona*에서 생장하는 흡기세포와 이를 둘러싸고 있는 압착된 세포들이 산성가수분해효소의 활성을 가지고 있어서, 이 효소의 작용으로 숙주조직이 분해될 수 있을 것이라고 한 바 있다. 그리고 Tsivion(1978c)은 Tripodi(1970)의 견해에 덧붙여, 숙주조직의 분해에 작용하는 가수분해효소의 활성은 압착된 세포들의 자가분해에도 작용될 것이라고 하였다.

한편, 본 연구에서 흡기의 중앙부에 위치하는 지형세포들은 신장된 세포들로서, 2-3개의 큰 인을 가진 커다란 핵, 많은 리보솜, 조면소포체, 미토콘드리아, 딕티오솜 등의 여러 가지 세포소기관을 대단히 많이 갖고 있었다. 이러한 세포학적 특징은 지형세포들이 대사적으로 매우 높은 활성 상태에 있음을 시사한다. 이런 특징은 *C. pentagona*에서 "생장하는 흡기 세포들"의 것과 비슷하고, 이 흡기 세포들에서 강한 산성 인산가수분해효소 및 단백질 분해요소의 활성이 확인되며, 이는 이효소들의 활성에 의해서 숙주 조직이 분해될 것임을 시사한다(Tripodi, 1970). 따라서 대단히 높은 대사 활성을 지니고 있는 지형세포들은, 종렬세포층에서 형성된 물리적인 침입력과 압착세포층의 자가분해 및 이에 따른 숙주의 표면 조직 약화에 의해서, 숙주 조직 속으로 직접 침입하는 기능을 수행할 것으로 추정된다.

V. 結 論

숙주식물(봉선화)에 기생하고 있는 새삼(*Cuscuta japonica* Choisy) 흡기의 생장 과정을 유식물이 숙주식물과 접촉한 후부터 숙주식물 조직으로 침입하기 전까지 단계 별로 광학 및 투과전자현미경으로 관찰하여 흡기의 기원과 발달 과정을 연구하여, 다음과 같은 결론을 얻었다.

1. 6일 동안 자란 새삼 유식물을 숙주식물 줄기에 접촉시키면, 그 접촉면에서 새삼 유식물 줄기의 중앙부에 있는 피층 세포들로부터 흡기의 시원세포군이 유도된다.

2. 새삼과 숙주식물의 접촉상태가 계속 유지되면 시원세포들로부터 일단의 분열조직 세포들이 발달된다. 이 분열조직 세포들의 세포학적 특징은 시원세포와 매우 유사하며, 큰 핵과 높은 밀도의 세포질 속에는 여러 가지 세포소기관을 많이 갖고 있다. 또한 이 무렵에 숙주식물과 접촉하고 있던 표피 세포들도 높은 밀도의 세포질과 핵을 가지며, 다소 길게 신장되었다.

3. 흡기가 완전히 성숙하면서, 분열조직으로부터 3가지 유형의 세포층으로 구성된 흡기의 조직이 발달된다. 즉 중앙부에는 큰 핵과 높은 밀도의 세포질을 갖는 매우 신장된 세포들(지형세포층)이 위치하며, 그 위에는 뚜렷한 핵을 갖는 작은 세포들(종렬세포층)이, 그리고 지형세포층의 아래에는 다소 압착된 세포들(압착세포층)이 위치한다. 종렬세포들은 수평 및 수직으로 활발히 분열하여 크기가 작은 세포들이 여러 개의 열(列)을 이룬다. 지형세포들은 몇 개의 큰 인을 갖는 커다란 핵과 다양한 세포소기관을 매우 많이 갖고 있어서, 대사적으로 매우 활발한 상태에 있음을 암시한다.

4. 흡기에서 종렬세포들과 지형세포들은 위아래 층에 배열되어 있어서, 이들은 각각 숙주 조직에 침입에 필요한 물리적인 침입력 및 숙주 조직 분해를 위한 효소의 분비 기능을 설명할 수 있는 좋은 체제를 이룬다.

5. 흡기를 발달시킨 분열조직 및 흡기의 지형세포들은 틸라코이드 막, 결정체, 녹말입자 등을 함유한다. 특히 광합성 작용을 할 수 있는 틸라코이드 막을 갖는 엽록체는 지금까지 연구된 다른 기생피자식물들의 흡기 세포들에서 발견된 바 없다.

6. 숙주식물의 표면에 밀착되었던 표피 세포들이 길게 신장되며, 접촉면의 표피 세포벽의 여러 곳에서 마치 발가락처럼 분지되어 함입 부위가 형성된다. 분지된 끝 부분의 세포질에서 전자밀도가 높은 입자들을 포함한 소낭들이 원형질막과 융합되고, 그 후 세포벽을 거쳐, 결국 세포벽의 함입된 공간 속으로 방출된다. 이 물질은 흡기가 숙주식물 표면에 단단히 부착될 수 있도록 하는 일종의 접착제 역할을 하는 것으로 추정된다.

참 고 문 헌

Blakely, L.M., Durham, T.A. Evans, and R.M. Blakely. 1982. Experimental studies on lateral root formation in radish seedling root. I. General methods, developmental stages, and spontaneous formation of laterals. Bot. Gaz. 143: 341-352.

Bonnet, H.T. and J.G. Torry. 1966. Comparative anatomy of endogenous bud and lateral root formation in *Convolvulus arvensis* roots cultured in vitro. Amer. J. Bot. 53: 496-507.

Byrne, J.G., T.C. Pesacreta, and J.A. Fox. 1977. Development and structure of the vascular connection between the primary and secondary root of *Glycine max* (L.) Merr. Amer. J. Bot. 64: 946-959.

Foard, D. E., A. H. Haber, and T. N. Fishman. 1965. Initiation of lateral root primordia without completion of mitosis and without cytokinesis in uniseriate pericycle. Amer. J. Bot. 52: 590-590.

Forstreuter, V.W. and H.C. Weber. 1984. Zum Parasitismus von *Cuscuta* auf *Euphorbia*. Wirten. Beitr. Biol. Pflanzen 59: 31-54.

Fujita, T. 1964. Phylloitaxis of *Cuscuta*. Bot. Mag.(Tokyo) 77: 73-76.

Gupta, A. and M. Singh. 1985. Mechanism of parasitism by *Cuscuta reflexa*: Distribution of cytokinins in different regions of the parasite vine. Physiol. Plant. 63: 76-78.

Haupt, S., K.J. Oparka, N. Sauer, and S. Neumann. 2001. Macromolecular trafficking between Nicotiana tabacum and the holoparasite Cuscuta

reflexa.. Journal of Experimental Botany 52: 173-177.

Heide-Jorgensen, H.S. 1989. Development and ultrastructure of the hasutorim of *Viscum minnimum*. I. The adhesive disk. Can. J. Bot. 67: 1161-1173.

Hoefert, L.L. and K. Esau. 1975. Plastid inclusion in epidermal cells of *Beta*. Amer. J. Bot. 62: 36-40.

Ismail, A.M. and M. Obeid. 1976. A study of assimilation in *Cuscuta hyalina* Heyna ex Roth., *Orobanche ramosa* L. and *Striga hermonthica* Benth. Weed Res. 16: 87-92.

Koch, L. 1874. Ultrasuchungen uber die Entwicklung der Cuscuteen. Bot. Abbandl. 2: 1-137.

Kuijt, J. 1969. The Biology of Parasitic Flowering Plants. University of California Press. Berkeley and Los Angeles.

Kuijt, J. 1977. Haustoria of phanerogamic parasites. Ann. Rev. Phytophathol. 17: 91-118.

Kuijt, J. 1983. Tissue compatibility and haustoria of parasitic angiosperms. *In*, Vegetative Compatibility Responses in Plants, R. Moore (ed.). Baylor University Press, Waco, Texas. Pp. 1-12.

Kooij, T.A.W., K. Krause, I. Dorr, and K. Krupinska, 2000. Molecular funtional and ultrastructural characterisation of plastids from six species of the parasitic flowering plant genus *Cuscuta*. Planta 210: 701-707.

Lee, K.B. 1986. Studies on the haustorial development of *Cuscuta australis* R. Brown. Dissertaion of PH.D. Sungkyunkwan University, Seoul. Pp. 1-60.

Lee, K.B. 1993. Ultrastructural study on the cellular compatibility in

self-parasiting *Cuscuta australis*. Korean J. Bot. 36(3): 285-292.

Lee, C.D. and K.B. Lee. 1986. Ultrastructure of haustorial cells of *Cuscuta australis* R. Brown. Korean J. Electron Microsc. 16: 49-60.

Lee, K.B. and C.D. Lee. 1989. The structure and development of the haustorium in *Cuscuta australis*. Can. J. Bot. 67: 2975-2982.

Lee, K.B. and C.D. Lee. 1991a. Ultrastructural study on the haustorial cells of *Cuscuta australis* R. Brown in the region of the host parenchyma. Korean J. Bot. 34: 129-136.

Lee, K.B. and C.D. Lee. 1991b. Ontogeny of haustorial xylem in parasitic angiosperm *Cuscuta australis* R. Brown. Koran J. Bot. 34: 137-144.

Lee, K.B., J.B. Park, and C.D. Lee. 1987. Studies on the conducting cells in the haustorium of Cuscuta australis R. Brown. Korean J. Electron Microsc. 17: 161-168.

Lee, K.B., J.B. Park, and S.C. Lee, 2000. Morphology and anatomy of mature embryos and seedlings in parasitic angiosperm *Cuscuta japonica*. J. Plant Biol. 43(1): 22-27.

Loo, S.W. 1946. Cultivation of excised stem tips of dodder in vitro. American Journal of Botany 33: 295-300.

Lyshede, O.B. 1984. Seed structure and germination in *Cuscuta pedicellata* with some note on *Cuscuta campestris*. Nord. J. Bot. 5: 65-77.

Lyshede, O.B. 1986. Fine structure features of the tuberous radicular end of the seedling of *Cuscuta pedicellata*. Ber. Deutsch. Bor. Ges. 99: 105-109.

Lyshede, O.B. 1989. Electron microscopy of the filiform seedling axis of *Cuscuta pedicellata*. Bot. Gaz. 150: 230-238.

Macleod, D.G. 1961a. Photosynthesis in *Cuscuta*. Experientia. 17: 542-543.

Macleod, D.G. 1961b. Some anatomical and physiological observationson two species of *Cuscuta*. Trans. Bot. Soc. Edinb. 39: 302-315.

Malik, C.P. and M.B. Singh. 1979. Physiological and biochemical aspects of parasitism in *Cuscuta*: a review. Annu. Rev. Plant Sci. 1979: 67-112.

Miller, K.R., R.A. Bloodgood, and L.A. Staehelin. 1976. Crystals within thylakoids: A structural analysis. J. Ultrastruct. Res. 54: 29-36.

Musselman, L.J. and W.C. Dickison. 1975. The structure and development of the haustorium in parasitic Scrophulariaceae. Bot. J. Linn. Soc. 70: 183-212.

Nagar, R., M. Singh, and G.G. Sanwal. 1984. Cell wall degrading enzymes in *Cuscuta reflexa* and its hosts. J. Exp. Bot. 35: 1104-1112.

Neumann, U., B. Vian, H.C. Weber, and G. Salle. 1999. Interface between haustoria of parasitic members of the Scrophulariaceae and their hosts: a histochemical and immunocytochemical appoach. Protoplasma 207: 84-97.

Newcomb, E.H. 1967. Fine structure of protein storing plastids in beat root tips. J. Cell Biol. 33: 143-163.

Park, S.-H. 2004. Ultrastructure and development of mature embryos and seedlings in Parasitic Angiosperm *Cuscuta japonica* Choisy. Dissertation of Master. Chosun University. Pp. 1-49.

Pattee, H.E., K.R. Allred, and H.H. Wiebe. 1965. Photosynthesis in dodder. Weeds 13: 193-195.

Peirce, G.J. 1893. On the structure of the haustoria of some phanerogamic parasites. Ann. Bot. 7: 291-327.

Peirce, G.J. 1894. A contribution to the physiology of genus *Cuscuta*. Ann. Bot. 8: 53-117.

Price, J.L. and W.W. Thomson. 1967. Occurrence of a crystalline inclusion in the chloroplasts of *Macadamia* leaves. Nature 214: 1148-1149.

Peltier, J.B., O. Emanuelsson, E.E. Kalume, *et al.* 2002. Central function of the luminal and pheripheral thylakoied proteome of *Arabidopsis* determined by experimentation and genome-wide prediction. Plant Cell 14: 211-236.

Penot, M. 1986. L'importance de la void ligneuse dans l'alimentation de la Cuscute. Physiol. Veg. 24: 333-338.

Robbinson, C. and A. Mant. 2005. Biogenesis of the thylakoid membrane. *In*, Plastids, Annual Plant Reviews, Vol. 13. Edited by MØler, S. G. Blackwell Publishing, pp. 180-213.

Schubert, M., U.A. Peterson, B.J. Haas, C. Funk, W.P. Schroder, and T. Kieselbach. 2002. Proteome map of the chloroplasts lumen of *Arabidopsis thaliana*. J. Biol. Chem. 277: 8354-8365.

Schmucker, T. 1959. Hoehere Parasites. *In*, Handbuch der Pflanzenphysiologie, W. Ruthland (ed.). 11: 480-529.

Sherman, T.D., W.T. Pettigtrw, and K.C. Vaughn. 1999. Structural and immunological characterization of the *Cuscuta pentagona* L. chloroplast. Plant Cell Physiol. 40: 592-603.

Slom-Laubach, H. 1867-1868. Ueber den Bau unto Ernaehrungsorgane parasitischer Phanerogamen. Jahrb. Wiss. Bot. 6: 509-638.

Spurr, A. 1969. A low-viscosity epoxy resin embedding medium for electron microscopy. J. Ultrastr. Res. 26: 31-43.

Thoday, M.G. 1911. On the histological relations between *Cuscuta* and its

host. Ann. Bot. 25: 655-682.

Thomson, J. 1925. Studies in irregular nutrition. No. 1. The parasitism of *Cuscuta reflexa* Roxb. Trans. Roy. Soc. Edinb. 54: 343-356.

Toth, R. and J. Kuijt. 1977a. Anatomy and ultrastructure of the haustorium in *Comandra* (Santalaceae). Can. J. Bot. 55: 455-469.

Toth, R. and J. Kuijt. 1977b. Cytochemical localization of acid phosphatase in endophyte cells of the semiparasitic angiosperm Comandra umbellata (Santalaceae). Can. J. Bot. 55: 470-475.

Tripodi, G. 1970. Localization of tryptophan rich proteins and β-glycerophosphatase activity in Cussuta haustorial cells. Protoplasma 71: 191-196.

Tripodi, G. and P. Pizzolong. 1967. Osservazioni ltrastrutturali sulla differenziazione e penetraxzione degli austori di *Cuscuta pentagona* Engelm. nei tessuti dell'ospite. Ann. Fac. Sci. Agi. Univ. Stud. Napoli, 2: 365-398.

Truscott, F. H. 1966. Some aspects of morphogenesis in *Cuscuta gronovil*. Amer. J. Bot. 53: 739-750.

Tsekos, V.I. and E. Schnepf. 1974. Der Feinbau der Druesen der Pechnelke *Viscaria vulgalris*. Biochem. Physiol. Pflanzen. 165: 265-270.

Tsivion, Y. 1978a. Possible role of cytokinins in nonspecific recognition of a host and in early growth of haustoria in the parasitic plant, *Cuscuta campestris*. Bot. Gaz. 139: 27-31.

Tsivion, Y. 1978b. Host tissue determination of xylem formation in the haustorium of *Cuscuta*. Isrel J. Bot. 27: 122-130.

Tsivion, Y. 1978c. Physiological concepts of the association between

parasitic angiosperms and their hosts-A review. Israel J. Bot. 27: 103-121.

Vaughn, K.C. 2002. Attachment of the parasitic weed dodder to the host. Protoplasma. 219: 227-237.

Vaughn, K.C. 2003. Dodder hyphae invade the host: a structural and immunocytological characterization. Protoplasma 220: 189-200.

Vaughn, K.C., W. Barger, and D. Cosgrove. 2001. Dodders utilizeexpasin to attach to and invade the host. Plant Biol. 2000: 17-18.

Visser, H.R. 1981. South African Parasitic Flowering Plants. Juta and Co. Cape Town, South Africa.

Weinert, H. and R.H. Barckhaus. 1975. Fortified synthesis of cutin at the contact-zone between *Cuscuta odorata* and *Pelargoniuum zonale*. Cytobis. 13: 17-22.

Zimmermann, C.E. 1962. Autotrophic development of dodder (*Cuscuta pentagona* Engelm.) in vitro. Crop Sci. 2: 449-450.