[UCI]I804:24011-200000231765

숙주식물에 침입한 기생피자식물 새삼(*Cuscuta japonica* Choisy) 흡기(吸器)의 발달과 미세구조

Development and Ultrastructure of the Haustorium in the Parasitic Angiosperm *Cuscuta japonica* Choisy penetrated the Host Plant

2006년 2월

조선대학교 교육대학원

생 물 교 육 전 공

김 연 희

조선대학교
CHOSUN UNIVERSITY
100354325 2006-08-22

숙주식물에 침입한 기생피자식물 새삼(*Cuscuta japonica* Choisy) 흡기(吸器)의 발달과 미세구조

지도교수 이 규 배

이 논문을 교육학석사(생물교육)학위 청구논문으로 제출합니다.

2005년 10월

조선대학교 교육대학원

생 물 교 육 전 공

김 연 희

김연희의 교육학 석사학위 논문을 인준합니다.

심사위원장 조선대학교 교수 이 용 보 (인)

심사위원 조선대학교 교수 조 은 희 (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 ····· 7
1. 재료 ····· 7
2. 방법 ····· 8
Ⅲ. 결과 ····· 10
1. 새삼 줄기의 구조 ····· 10
2. 숙주 식물의 유조직에 침입한 흡기 ····· 10
3. 숙주 식물의 관다발조직에 도달한 흡기 ····· 34
4. 흡기의 공격을 받은 숙주 조직의 구조 ····· 35
Ⅳ. 고찰 ····· 59
1. 흡기의 기원 ····· 59
2. 흡기 세포의 생장 ····· 60
2-1. 흡기 및 숙주 세포들 접촉부위에서의 원형질연락사 ····· 60
2-2. 흡기 세포의 색소체 ····· 62
3. 관다발 세포로 분화하는 흡기세포들 ····· 63
3-1. 물관 세포로 분화하는 사상세포들 ····· 63
3-2. 체관 세포로 분화하는 사상세포들 ····· 64
4. 흡기의 공격을 받은 숙주 조직의 구조 ····· 65
Ⅴ. 결론 ····· 66
참고문헌 ····· 67

List of figures

Fig. 1. External morphology of the stem of parasite *Cuscuta japonica* bearing haustoria and host stem ····· 12
Fig. 2. Anatomical view of a section showing the endophyte ····· 13
Fig. 3. Light micrograph of a simple peg-like endophyte as it nears the cortex of the host stem ····· 14
Fig. 4. Electron micrograph of two walls of the parasitic hyphal cells in contact with the host parenchyma cell ····· 15
Fig. 5. Light micrograph showing the parasitic hyphal cells contain large nuclei and dense cytoplasm ····· 16
Fig. 6. Electron micrograph of the parasitic hyphal cells of the endophyte growing within host parenchyma cells ····· 17
Fig. 7. Light micrograph of the elongate parasitic hyphal cells in the host parenchyma ····· 18
Fig. 8. Light micrograph of the elongate parasitic hyphal cells in the host parenchyma ····· 19
Fig. 9. Light micrograph showing an endophyte as it nears the host xylem ····· 20
Fig. 10-11. Electron micrographs of apical region of the parasitic hyphal cell ····· 21-22
Fig. 12-14. Electron micrographs showing the digestion of the host cell walls invaded by the parasitic hyphal cells ····· 23-25
Fig. 15-16. Electron micrographs of the tip of the parasitic hyphal cell within into the host parenchyma cell ····· 26-27
Fig. 17. Electron micrograph of a chloroplast in the host parenchyma cell ····· 28

Fig. 18-22. Electron micrographs of various plastid types in the parasitic hyphal cells ·····29-33
Fig. 23. Light micrograph showing the parasitic hyphal cells of the endophyte near the phelom and xylem ·····36
Fig. 24. Light micrograph of the parasitic hyphal cells ·····37
Fig. 25-28. Light micrographs of a serial sections showing the xylary hyphae connecting between xylary elements of endophyte and host ·····38-41
Fig. 29. Light micrograph of the parasitic hyphal cells of endophyte that have reached near the host phloem and xylem. ·····42
Fig. 30. Light micrograph showing the parasitic hyphal cells of endophyte which have reached the host vessel ·····43
Fig. 31. Light micrograph of the host vascular tissues attacked by the parasitic hyphal cells·····44
Fig. 32. Electron micrograph of a transsectioned host vessel with the secondary wall occluded by two large vacuolated cells ·····45
Fig. 33-35. Electron micrographs of the parasitic hyphal cells of endophyte penetrating the host phloem ·····46-48
Fig. 36. Light micrograph of the phloic hyphae invading the host phloem ·····49
Fig. 37-38. Electron micrographs of the phloic hyphae invading the host phloem ·····50-51
Fig. 39. External morphology of the host stem being invaded by the endophytes of *Cuscuta japonica*·····52
Fig. 40-41. Anatomical view of the host stem attacked by the dodder's endophytes ·····53-54
Fig. 42. Light micrograph of the internal structure of the host stem uninfected with the dodder's endophyte ·····55

Fig. 43. Light micrograph of the internal structure of the host stem attacked by the dodder's endophyte ·····56
Fig. 44. Internal structure the swollen portion of the host stem, formed by penetration of endophytes ·····57
Fig. 45. Internal structure of the host stem being invaded by the endophytes of *Cuscuta japonica* ·····58

ABSTRACT

Development and Ultrastructure of the Haustorium in the Parasitic Angiosperm *Cuscuta japonica* Choisy penetrated the Host Plant

Yeon-Hee Kim
Advisor : Prof. Kyu Bae Lee
Major in Biology Education
Graduate School of Chosun University

The development and ultrastructure of the endophyte in the parasitic angiosperm *Cuscuta japonica* Choisy growing within the host plant *Impatiens balsamina* L. was studied with light and electron microscopy. The endophyte consisted of mainly vacuolated parenchymatous axial cells and elongate peripheral cells. The peripheral cells had large nuclei and a dense cytoplasm including abundant cellular organelles. It was suggested that the elongate peripheral cells are metabolically very active. These cells were transformed into the filamentous hyphal cells which were separated each other and independently penetrated into the host tissues. Cytologically the hyphal cells growing within the host parenchyma were similar to that of the peripheral cells. Especially the hyphal cells contained various plastid types including well-developed thylakoids, starch grains, crystals. The hyphal cells reached the host xylem were differentiated into the water-conducting elements, xylary hyphae, by thickening of the secondary walls. The hyphal cells reached the host phloem were differentiated into the

nutrient-conducting elements, phloic hyphae. The phloic hyphae possessed a thin layer of peripheral cytoplasm showing a typical feature of sieve-tube member such as the parallel arrays of smooth endoplasmic reticulum, mitochondria, and plastids with the fine starch granules. The structural features of the endophytic cells were compared with those of the other parasitic plants and were discussed in view of the translocation of materials from host to parasite.

Ⅰ. 서 론

지구상에는 26만 종 이상의 피자식물들이 살고 있다. 그 중에는 숙주(宿主)식물의 뿌리와 줄기 및 잎 등에 기생하면서 영양물질과 수분을 흡수하여 살아가는 식물이 있는데 이들을 기생피자식물(寄生被子植物, parasitic angiosperm)이라고 한다. 기생피자식물은 세계적으로 단향科(Santalaceae)에 30속 400여종, 열당科(Orobanchaceae)에 14속 180여종, 현삼科(Scrophulariaceae)에 26속 560여종, 메꽃科(Convolvulaceae)에는 50속 1,200여종이 분포하며, 광합성 능력이 있어 유기 물질은 스스로 해결하나 그 외의 수분과 무기 물질을 숙주식물에 의존하는 반기생성 피자식물로 알려져 있는 겨우살이科(Loranthaceae)에는 60속 900여종이 분포한다고 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(Kuijt, 1969).

새삼속(*Cuscuta*) 식물은 세계적으로 약 150여종이 분포하며 분류학적으로 메꽃과(Convolvulaceae)에 속한다. 이 식물은 종자가 발아한 후에 뿌리는 곧 퇴화되고 대단히 작은 잎(비늘잎)을 가진 줄기가 숙주식물의 줄기나 잎을 감으면서 숙주식물로터 유기 및 무기 물질 뿐만 아니라 수분을 흡수하여 생활한다(Peirce, 1893). 따라서 새삼속 식물은 살아가는데 필요한 모든 물질을 숙주식물에 의존하는 완전기생피자식물로 알려져 있다.

겨우살이과(Hull and Leonard, 1964a; Miller and Tocher, 1975), 현삼과(Okonkwo, 1966; Govier *et al.*, 1968), 그리고 새삼속(Pattee *et al.*, 1965; Wolswinkel and Ammerlann, 1983; Penot, 1986) 등의 기생식물에서 ^{14}C와 ^{3}H 방사성 동위원소로 표식된 숙주식물의 광합성 산물이 검출된 바 있다. Ismail and Obeid(1976)는 *C. hyalina*에서 영양분의 흡수와 전위에 대한 연구를 통해 방사성 동위원소(^{14}C, ^{3}H)로 표식된 숙주식물의 광합성 산물이 새삼속 식물의 조직에서 검출되었다. 또한 최근에는 형질 전환된 담배(*Nicotiana tabacum*)속에 있는 녹색형

광단백질(green fluorescent protein, GFP)이 새삼속 식물(*Cucuta reflexa*)의 흡기를 구성하는 실(絲) 모양의 세포, 즉 사상세포(絲狀細胞, hyphae)에 의해 흡수된 다음 줄기의 체관부로 이동하는 것이 확인되었다(Haupt *et al.*, 2001).

새삼속 식물의 경우, 줄기가 숙주식물을 감으면 줄기의 접촉부위에서 흡기(吸器)라고 하는 기관이 발생되어 숙주식물로부터 살아가는 데 필요한 물질이 전위된다(Kuijt, 1977). 실제로 기생피자식물에서 "흡기"라는 용어는 1813년 De Candolle에 의해 새삼 속의 기생 기관을 기재하기 위해서 최초로 사용되었다.

Kuijt(1977)는 숙주식물의 외부에 있는 흡기 부분을 'upper haustorium', 숙주 조직에 침입하여 생장하는 흡기 부분을 'endophyte'라는 용어로 정의한 바 있다. 살아있는 숙주식물에 침입하여 물질을 흡수하는 기능을 수행하기 때문에, 일종의 침입기관(intrusive organ) 또는 흡수기관(absorptive organ)이라고 할 수 있으며(Kuijt, 1977), 또한 숙주식물과 기생식물을 연결시키므로 연결기관(connective organ)이라고도 할 수 있다(Tsivion, 1978b).

Musselman and Dickison(1975)은 생장 과정을 숙주식물과의 접촉기(接觸期), 숙주 조직으로의 침입기(侵入期), 그리고 숙주 조직 내에서 물질 통도를 수행하는 성숙기(成熟期) 등으로 나눌 수 있다고 하였다.

기생피자식물의 흡기 구조는 Sloms-Laubach(1867-1868)에 의하여 최초로 종합적으로 조사된 바 있으며, 현대적인 연구는 Schumacher(1959)에 의해서 이루어졌다. 그리고 Kuijt(1969)는 "기생현화식물의 생물학(The Biology of Parasitic Flowering Plants)"이라는 저서에서 기생식물의 분류, 형태, 생태, 흡기의 구조와 생리학적 및 진화적 고찰 등을 기술하여, 기생피자식물의 생물학적 연구와 이해를 위한 일대 전환기를 마련하였다.

흡기는 숙주식물과의 접촉(Peirce, 1893, 1894), 근적외광(Zimmermann, 1962), 사이토키닌(Tsivion, 1978b) 등에 의해서 발생된다. Koch(1874)는 *C. epilinum*의 줄기에서 숙주와 접촉된 부위에서 피층 세포들이 분열하고 신장되어 흡기의 기원이 되는 시원세포군을 형성한다고 하였다. Peirce(1893)는 *C. americana*의 흡기가 내초(內鞘)의 바로 바깥에 있는 피층의 유조직 세포들이 분열

하여 마치, 측근과 같이 발생된다고 하였다. Thoday(1911)도 숙주와 접촉된 줄기의 내초 바로 바깥에 있는 피층 세포의 분열에 의해 흡기가 마치 부정근(不定根)과 유사하게 발생한다고 하였다. 실새삼(*Cuscuta australis*)의 경우 줄기의 피층 중앙부에서 흡기의 시원세포들이 유도되고 이로부터 분열조직이 발달하며, 이어서 종렬세포층, 지형세포층, 압착세포층 등 3 종류의 세포로 구성된 성숙한 흡기가 기원된다(Lee and Lee, 1989).

완전기생식물로 분류하는 새삼속 식물의 경우 유기물질을 합성하는 광합성 작용을 완전히 수행하지 못하는 것은 아니다. Macleod(1961a, 1961b)는 *C. campestvis*와 *C. gronovii*에 방사성 동위원소로 표지된 $^{14}CO_2$를 이용한 실험에서 이 식물들이 광합성 작용을 수행하며, *C. campestvis*와 *C. reflexa*의 줄기에 엽록소가 있어서 광합성이 이루어짐을 증명하였다. Pattee *et al.*(1965)은 *C. indecora*, *C. campestvis*, *C. approximata* 의 유식물들이 높은 광합성 능력을 지니고 있으나, 숙주식물에 기생하면서 성숙한 줄기에서의 광합성 능력이 감소한다는 사실을 밝혔다. Machado and Zetsche(1990)는 *C. reflexa*가 탄소 고정능력이 있음을 밝혔다. Dinelli *et al.*(1993)은 *C. campestris*가 엽록소 a와 b, β카로틴을 갖고 있으며, 낮은 수준의 PSⅡ가 일어난다고 하였다. 또한 Hibberd *et al.*(1998)은 *C. reflexa*의 관다발조직 주변에 탄소고정 능력을 수행하는 세포가 얇게 띠를 형성하고 있음을 밝혔다.

Sherman *et al.*(1999)은 *C. pentagona* 유식물에서 엽록체의 구조 및 면역학적 특성을 연구하였다. 그들은 유식물의 엽록체에서 틸라코이드 주머니가 주로 2-5개의 구성된 그라나가 길게 형성된다고 하였다. 또한, 엽록체의 기질에서 CO_2 고정에 필요한 효소들이 있으며 반면, 틸라코이드에는 PSⅡ에 관련된 단백질들과 광수확 엽록소 분자들이 있음을 밝혔다. Kooij *et al.*(2000)은 6종의 새삼속 식물 중에서 4종의 색소체에만 틸라코이드를 갖고 있으며, 그리고 1종에서는 광합성 수행에 관련된 색소체의 rbcL 유전자가 없다고 하였다. Lee *et al.*(2000)은 새삼(*C. japonica*) 종자 속의 배(胚)세포들은 녹말입자를 갖고 있지 않지만, 암처에서 3일 자란 유식물과 암처 및 명처에서 각각 3일씩 6일 동안 자란 유식물의 슈트 정단의 기부 세포들이 수많은 녹말입자(녹말체)를 갖고 있는 것을 관찰하였다. 한편

Park(2004)은 암처 및 명처에서의 새삼 유식물의 슈트 정단 기부 세포들에서 2-4층의 틸라코이드 막으로 된 그라나를 갖는 엽록체들을 관찰하여, 유식물들이 숙주식물에 기생하기 전에 자가 영양을 취할 수 있을 것이라고 하였다.

흡기에 관하여 많은 연구가 이루어졌지만, 새삼속(*Cuscuta*) 식물의 흡기에 대한 연구는 주로 숙주식물에 침입한 흡기(endophyte)에 집중되어 있다. Peirce(1893)는 *C. americana*에서 시원세포들이 숙주 조직에 침입하고 흡기의 기부에서 물관부 요소가 분화되어 줄기의 물관부와 연결된다고 하였다. Thoday(1911)는 침입한 흡기의 가장자리에 위치하는 실 모양으로 신장된 사상(絲狀)세포들(haphae)과 숙주의 체관부의 사요소들 사이에 원형질연락사가를 관찰하였다.

Thomson(1925)는 *C. reflexa*의 줄기가 숙주에 접촉되면 표피세포들이 신장되어 예비흡기(prehaustorium)을 형성하여 숙주조직으로 침입한 다음, 이 예비흡기의 바로 위에 있는 분열조직세포들이 예비흡기의 침입로를 따라서 삽입된다고 하였다. 그 후 흡기의 사상세포들은 숙주의 물관부와 접촉되어 통수요소로 분화하고, 그 분화 방향은 흡기의 기부를 향해서 구기적으로 이루어지며, 흡기 속에는 체관부가 없다고 하였다. Moss(1928)는 *C. gronovii*의 흡기에서 큰 핵을 갖고 있는 사상세포들이 숙주의 물관부의 통수요소와 연결되어 가도관으로 분화되나, 사상세포들이 체관부에 침입하게 되면 사요소들이 파괴되고 사상세포는 산호 모양으로 분지되는 특징을 보인다고 하였다. Schumacher(1934) 및 Schumacher and Halbsguth(1939)는 *C. odorata*의 흡기 세포가 숙주식물의 유조직 속으로 침입하여 생장하며, 흡기의 사상세포들이 숙주식물의 체관부 요소들과 접하면 이들 사이에 형성된 원형질연락사를 통해서 영양 물질이 사상세포들로 이동하는 것을 형광현미경으로 확인한 바 있다.

Bennett(1944)는 *C. campestvis*, *C. california*, *C. subinclusa* 등의 흡기를 통해서 이들 새삼속 식물의 체관부로부터 숙주식물의 체관부로, 그리고 흡기의 사상세포와 숙주 세포 사이의 원형질연락사를 통해서 숙주식물로부터 새삼속 식물로 바이러스가 전이되어 감염된다고 하였다. Macleod(1961b)는 숙주식물의 유조직에 침입한 *C. campestvis*와 *C. reflexa* 흡기의 사상세포들이 숙주 세포로부터 영양물

질을 흡수하며, 사상세포들이 숙주식물의 물관부에 도달하지 않더라도 흡기 조직 속에 물관부의 통수요소가 분화되는 경우가 있다고 하였다.

Dörr(1967, 1968a, 1968b, 1968c)는 *C. odorata*에서 숙주식물의 체관부에 침입한 흡기의 사상세포들(hyphae)의 세포벽이 세포질 안으로 자라서 표면적이 증가시키는 수송세포의 형태로 전환된다고 하였다. 그리고 Dörr(1969)는 숙주식물의 유조직 세포 속으로 또는 세포들 사이로 생장하는 사상세포들을 "searching hyphae" 라고 하였으며, 이러한 사상세포들과 숙주 세포 사이에 원형질연락사가 존재한다고 하였다.

Tripodi(1970)는 *C. pentagona* 줄기에서 생장하는 피층 세포들과 이를 둘러싸고 있는 압착된 피층 세포들이 β-glycerophosphatase의 활성을 가지고 있어서 숙주 조직의 침입에 작용할 것이라고 하였다. Dörr(1972)는 새삼속 식물의 흡기에서 숙주식물의 체관부에 있는 체관 세포에 접촉한 사상세포들을 "contact hyphae" 라고 하였는데, 이 세포들은 수많은 활면소포체들이 세포벽에 수직으로 평행 배열하는 미세구조적 특징을 보임으로서 흡기의 체관 세포로 분화하는 것을 확인하였다.

Tsivion(1978a, 1978b)은 *C. campestvis*에서 기능이 상실된 흡기에 cytokinin을 처리한 결과 흡기의 발달이 회복되고 그 속에 가도관이 분화되며, 숙주식물의 종에 따라서 흡기 가장자리에 있는 사상세포들이 숙주식물의 물관부의 통수요소에까지 도달되지 않더라도 흡기의 기부에 물관부가 분화되는 양상을 관찰한 바 있다. Israel *et al.*(1980)은 *C. odorata* 와 *C. grandiflora*에서 흡기 속에 형성된 체관부 요소에 의해서 이 새삼속 식물들의 줄기와 숙주식물의 체관부가 연결되어 있음을 밝힌 바 있다. Forstreuter and Weber(1984)는 대극속(*Euphorbia*) 식물에 기생하는 *Cuscuta. reflexa* 흡기를 광학현미경으로 관찰하여 그 구조와 발달 및 생장유형 등에 관한 해부학적 특징을 밝혔다.

Lee and Lee(1986, 1991b)와 Lee *et al.*(1987)은 실새삼(*C. australis*)의 흡기에 관한 해부학 및 미세구조 연구에서 실새삼 줄기의 흡기(upper haustorium)에서 형성된 손가락 모양의 지형세포들이 숙주 조직 속으로 침입하고, endophyte의

선단세포들이 숙주 세포사이로 생장하면서 사상세포들로 전환되며, 숙주식물의 물관부 및 체관부 조직까지 도달한 사상세포들은 각각 물관부 및 체관부 요소로 분화됨으로써 숙주식물로부터 필요한 영양물질을 공급받을 수 있다고 하였다.

Dörr(1987)는 *C. odorata*의 흡기 속에서 물관 및 체관 요소가 전형성층으로부터 분화하지 않고 흡기의 유조직 세포로부터 기원되고, 이러한 유관속의 분화는 이 새삼속 식물의 슈트 쪽으로부터 흡기의 끝 쪽을 향해서 진행되며, 또한 숙주식물(*Pelargonium*)의 유세포와 흡기 세포 사이에 원형질연락사가 형성된다고 하였다. Ihl(1990)은 숙주식물(토마토)에 대한 여러 종의 새삼속 식물의 저항성 정도를 조사한 결과, 성숙한 숙주식물일수록 감염된 새삼속 식물들의 흡기가 형성되지 않아 저항력이 높았다.

Vaughn(2003)은 숙주(*Impatiens sultanii*) 조직에 침입하여 숙주 세포 속으로 생장하는 *C. pentagona* 흡기에서, 숙주 세포와 흡기의 사상세포 사이에 두 세포의 세포벽을 관통하는 원형질연락사가 존재함을 관찰하였다.

우리나라에 분포하는 새삼속 식물 중에서 실새삼(*Cuscuta australia*)의 흡기 구조와 발달에 관한 연구는 Lee and Lee(1986, 1989, 1991a, 1991b), Lee *et al.* (1987), 그리고 Lee(1993) 등에 의해서 이루어진 바 있다. 그러나 새삼 흡기의 발생과 구조에 관한 연구는 아직 이뤄진 바 없지만 새삼의 배와 유식물에 관련된 연구는 Park(2004)에 의해 이뤄졌다. 기생피자식물에서 흡기의 발생과 발달에 따른 구조의 체계적인 연구는 기생식물의 진화적 기원과 영양물질의 획득에 관한 생리학적 기능을 이해하기 위해서 우선적으로 연구되어야 한다.

따라서, 이 연구는 우리나라에 분포하는 메꽃과에 속하는 새삼(*Cuscuta japonica* Choisy)의 유식물에서 발달되어 (i) 숙주식물에 침입하여 생장하는 흡기(endophyte)를 생장 단계 별로 조직학 및 세포학적 특징을 기재하고, 이로부터 (ii) 이 흡기의 기원과 발달을 이해하는데 그 목적이 있다.

Ⅱ. 재료 및 방법

1. 재료

1) 숙주식물인 봉선화의 종자 파종

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

2) 새삼 종자의 발아 및 유식물(幼植物)의 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 유리접시 위에 종피를 벗긴 종자를 20개씩 올려놓고 30℃의 어두운 항온기에 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 연구에 사용하였다. 진한 황산을 처리한 새삼 종자들은 젖은 여과지를 깔아놓은 유리접시 위에 올려놓고 30℃의 어두운 항온기 속에서 발아하도록 하였다. 항온기 속에서 3일 동안 자란 유식물들의 뿌리부분을 젖은 솜으로 감싸서 500ml 비이커 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 지표면 근처에 심었다. 특히 유식물 뿌리를 흙속에 심을 때 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. 이렇게 하지 않으면 새삼 유식물의 줄기가 숙주식물을 잘 감고 올라갈 수 없기 때문이다.

4) 광학 및 투과전자현미경 관찰 재료

숙주조직에 침입한 흡기 부분을 생장 단계 별로 채취하여 광학 및 투과전자현미경 관찰을 위한 재료로 사용하였다.

2. 방법

1. 외부 형태 관찰

새삼 흡기의 외부형태 및 해부학적 구조는 디지털 카메라(Nikon coolpix 5000)으로 촬영하였다.

2. 광학 및 투과전자현미경 관찰

숙주조직에 침입한 흡기 부분(endophyte) 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 혼합액에서 2~4시간 실온에서 전고정하였다. 전고정하는 동안 재료의 조직 속에 들어있는 공기를 빼내었다. 전고정의 마지막 단계로서, 800W 마이크로파(波) 처리장치(Pelco

laboratory microwave processor model 3450)에서 10초 및 20초 동안 마이크로파를(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 조사하였다. 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 량으로 섞은 혼합액 및 순수한 수지를 3번 교환하여 침투시켰다. 수지 침투 과정의 각 단계는 15분 동안 마이크로파(70% power)를 조사하였다. 수지 침투가 완료된 재료는 수지에 매몰시켜 68℃ 항온기에서 19시간 정도 중합시켜 조직이 들어 있는 수지의 블럭을 만들었다. 블록 속의 재료는 LKB-V 초박절편기로 유리칼을 사용하여 두꺼운 절편을 만들었다. 두꺼운 절편은 0.05% toluidine blue로 염색하여 광학현미경(Olympus BX50)으로 관찰하여 전자 현미경 관찰 부위를 확인하였다. 다시 RMC MT-7000 초박절편기에서 얇은 절편을 만들었다. 절편은 uranyl acetate와 lead citrate(Venable and Coggeshall, 1965)로 이중 전자염색하여 Hitaachi H-7600 및 JEM 100 CXII 투과전자현미경으로 80 kV에서 관찰 · 촬영하였다.

Ⅲ. 결 과

1. 새삼 줄기의 구조

항온기에서 3일 그리고 창가에서 3일 자란, 즉 6일 동안 자란 새삼 유식물은 숙주식물인 봉선화 줄기를 잘 감고 올라갈 수 있도록 새삼 유식물 슈트(줄기)의 끝에 있는 갈고리 모양으로 된 부분이 봉선화 줄기에 잘 걸쳐 있도록 뿌리의 위치를 조절하여 심었다.

흡기가 형성되지 않은 초록색의 새삼 유식물의 줄기는 숙주식물인 봉선화 줄기를 나선형으로 감고 있었다. 숙주식물의 줄기에 접촉된 표면으로부터 돌기들이 형성되어 흡기로 발달하였다(Fig. 1).

2. 숙주식물의 유조직에 침입한 흡기

숙주식물의 줄기에 접촉된 부위로부터 형성된 흡기는 숙주식물의 유조직에 침입하여 쐐기 모양의 흡기(endophyte)를 형성하였다(Fig. 2). 이런 흡기는 액포화된 유조직 세포들이 주축을 이루며, 그 가장자리에는 다소 신장된 세포들로 구성되었다. 신장된 가장자리 세포들은 점차 서로 떨어져서 실 모양으로 길게 자라는 세포(絲狀細胞, hyphae)들로 발달하였다(Figs. 3, 9). 사상세포들은 커다란 핵과 높은 세포질 밀도를 갖고, 숙주의 유조직 세포 속에서 또는 사이로 생장하였다(Figs. 4-8).

흡기의 가장자리세포들은 커다란 핵과 뚜렷한 인, 밀도가 높은 세포질을 갖고 있었다. 세포질 속에는 딕티오좀, 미토콘드리아, 액포, 그리고 전분입자를 함유한 색소체 등의 여러 세포소기관을 많이 갖고 있었다(Figs. 6, 10, 11, 15). 사상세포들의 세포질과 액포 속에 전자 밀도가 높은 입자들이 있었다(Figs. 6, 15, 16).

숙주의 유조직 속으로 생장하는 사상세포의 세포벽과 원형질막이 파상(波狀)으로 돌출되는 경우를 관찰할 수 있었다(Fig. 11). 사상세포가 숙주의 유조직 세포에

접촉된 경우, 이들 두 세포의 세포벽은 비교적 잘 보존되어 있으나(Fig. 12), 점차로 사상세포가 숙주의 유조직 세포 깊숙이 침입하면서 숙주의 세포벽과 원형질막은 부분적으로(Fig. 13) 또는 완전히 분해되는 양상을 보였다(Fig. 14). 그러나 흡기의 사상세포들과 숙주의 유조직 세포들의 세포벽을 관통하는 원형질연락사의 구조는 관찰되지 않았다. 이러한 사상세포들은 그 끝 부분에 뚜렷한 인을 갖는 커다란 핵과 높은 전자 밀도를 갖는 세포질, 그 속에 딕티오좀, 미토콘드리아, 소포체, 전분입자를 함유한 색소체, 그리고 전자밀도가 높은 입자 등의 많은 세포소기관들을 관찰할 수 있었다. 특히 숙주의 유세포와 맞닿은 사상세포의 세포질에서 관찰되는 밀도가 높은 입자들이 맞은 편 숙주 세포의 세포벽 근처에서도 볼 수 있었으며, 또한 이 입자 주변에 있는 숙주의 세포벽과 원형질막이 부분적으로 분해되는 양상을 보이기도 하였다(Figs. 15, 16).

한편 숙주식물의 엽록체는 여러 층의 틸라코이드로 이루어진 그라나가 잘 발달되어 있었다(Fig. 17). 반면, 유조직에 침입한 흡기의 사상세포들 속에는 여러 개의 틸라코이드 막 및 녹말입자를 함유하는 색소체가 관찰되었다(Figs. 18, 19). 또한 크고 작은 여러 개의 녹말입자, 2-3개의 틸라코이드 막, 그리고 결정체 등을 갖고 있는 색소체도 흔히 볼 수 있었다(Figs. 19, 20). 그리고 전자 밀도가 높고 낮은 부분들이 반복되어 격자(格子) 무늬를 형성하거나(Fig. 21), 줄 무늬를 형성하는 결정체를 갖는 색소체도 관찰되었다(Fig. 22). 이러한 격자 및 줄무늬 모양으로 이루어진 결정체의 주변에는 2-3개의 틸라코이드 막이 분포하며, 부분적으로 틸라코이드 막이 결정체와 밀접하게 위치하기도 하였다.

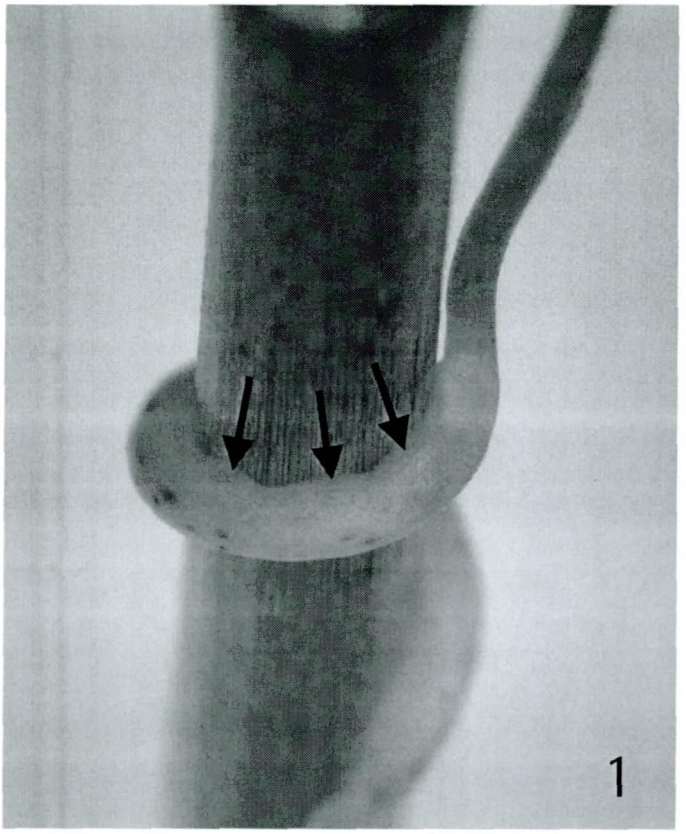


Fig. 1. External morphology of parasite (*Cuscuta japonica*) stem-bearing haustoria and host stem. The parasite stem twines the host stem. Some upper haustoria (arrows), lying external to the host tissue, are formed at the contact side of the greenish parasite stem. ×5.

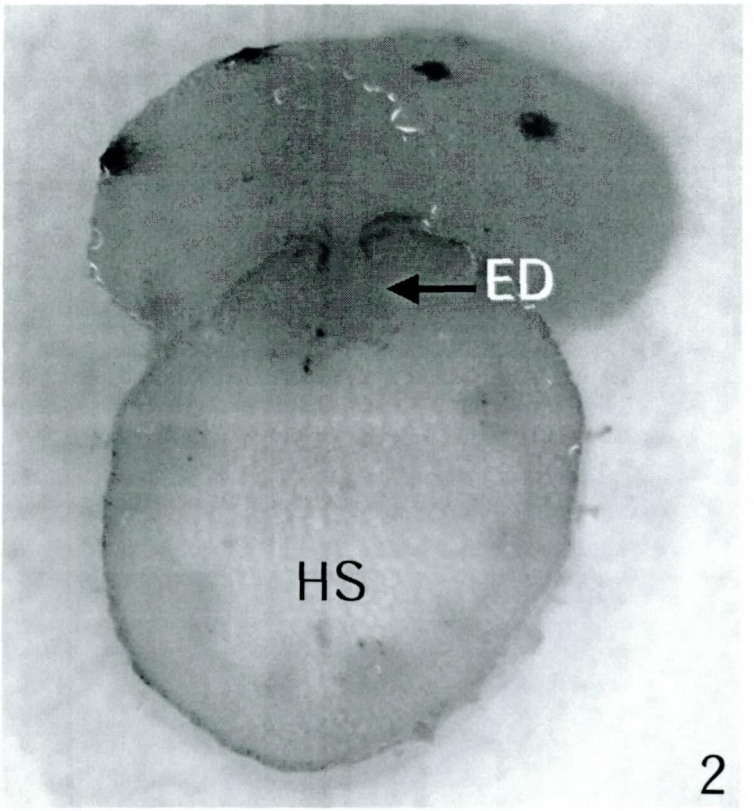


Fig. 2. Anatomical view of a section shows endophyte (ED, arrow), haustorial part lying internal to host stem (HS) tissues, and stems of the parasite and the host plant. The ED has penetrated between two vascular bundles of the HS. The ED and stem of the parasite are greenish. ×7.

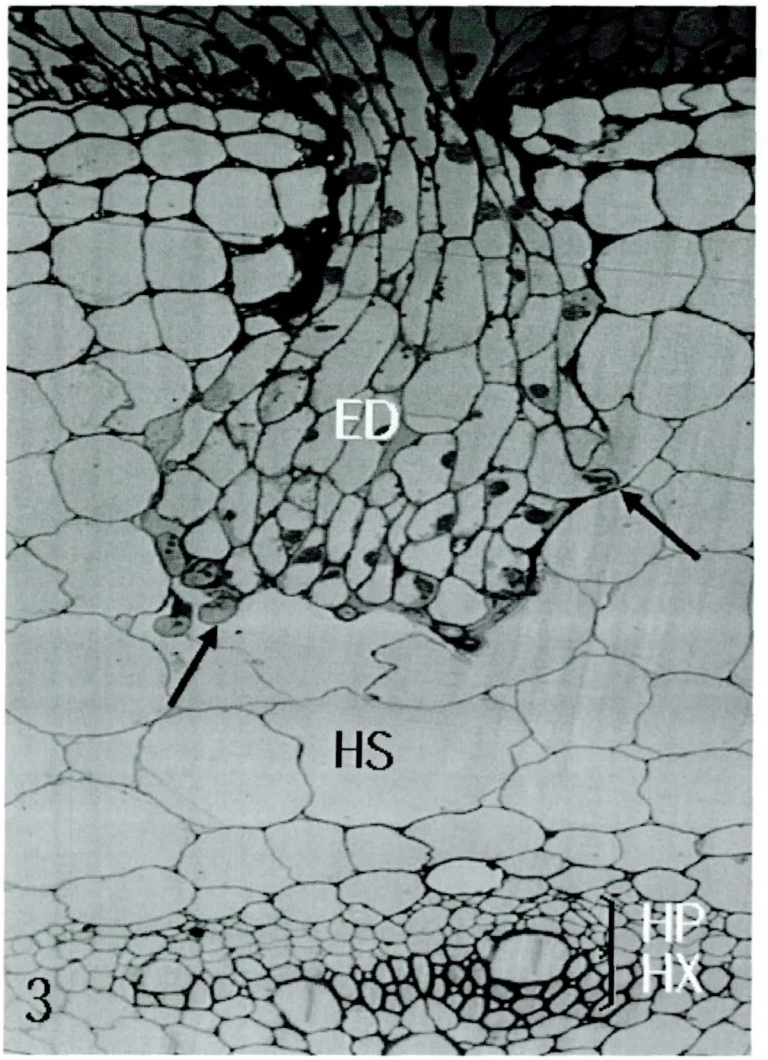


Fig. 3. Light micrograph of a simple peg-like endophyte (ED) reached the cortex of the host stem (HS). The ED consists of the parenchymatous axial cells and elongate peripheral cells. The latter have transformed into filamentous cells, so-called hyphae (arrows) which are indicated as PHC for the parasitic hyphal cells. HX, host xylem; HP, host phloem. ×150.

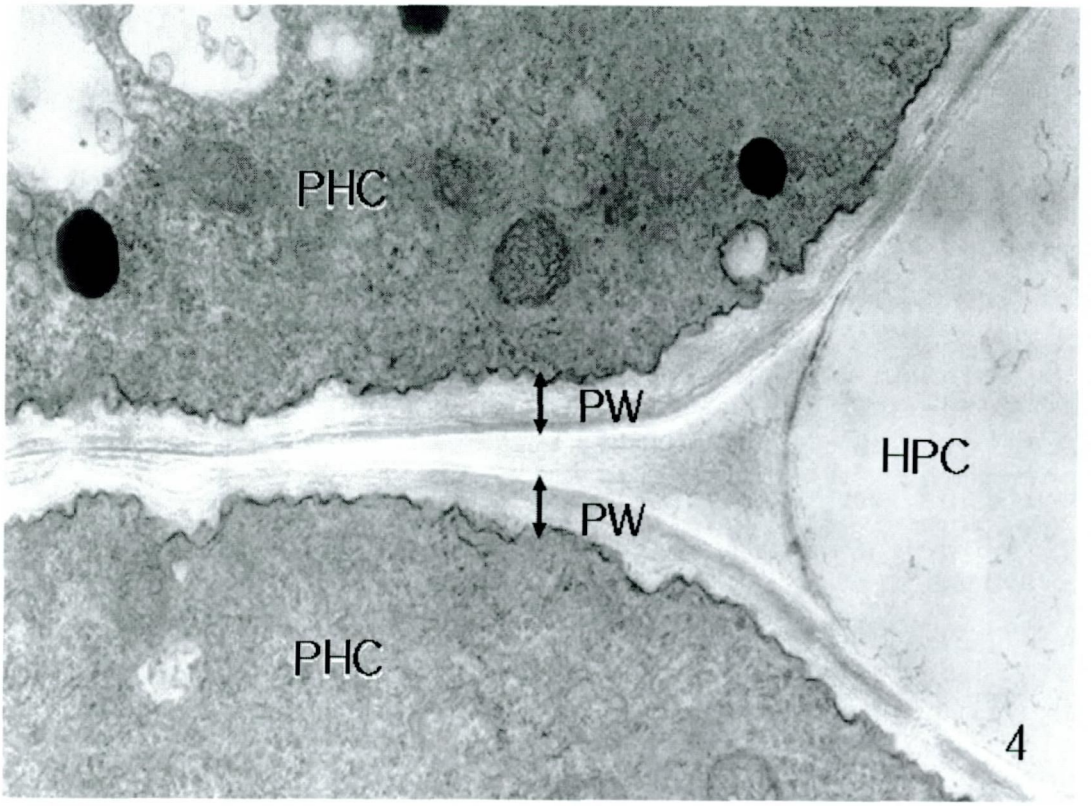


Fig. 4. Electron micrograph of two walls (PW) of the parasitic hyphal cells (PHC) in contacts with the host parenchyma cell (HPC) shows the PHC to be separated from each other. ×23,600.

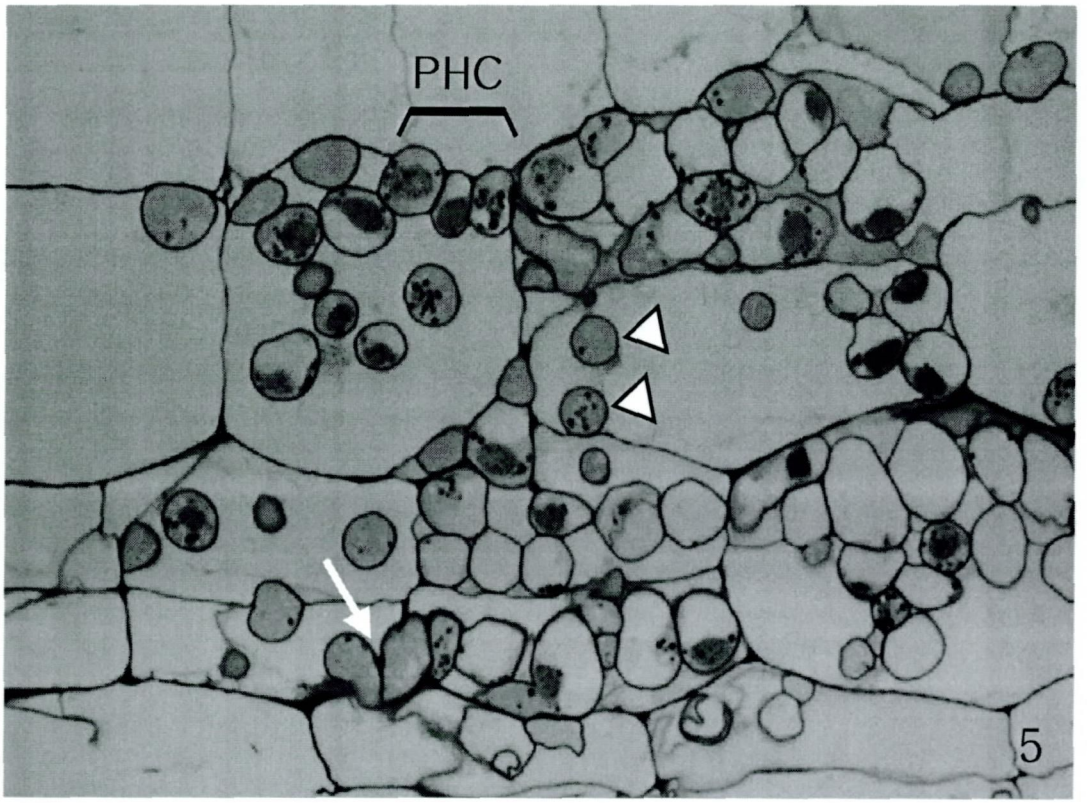


Fig. 5. Light micrograph shows lots of the parasitic hyphal cell (PHC), located at the tip of the endophyte, sectioned transversely, where they are. Some PHCs are separated (arrow) and growing independently of each other (arrowheads) at the peripheral sides of the endophyte within host parenchyma. Most of the PHCs contain large nuclei and dense cytoplasm. ×270.

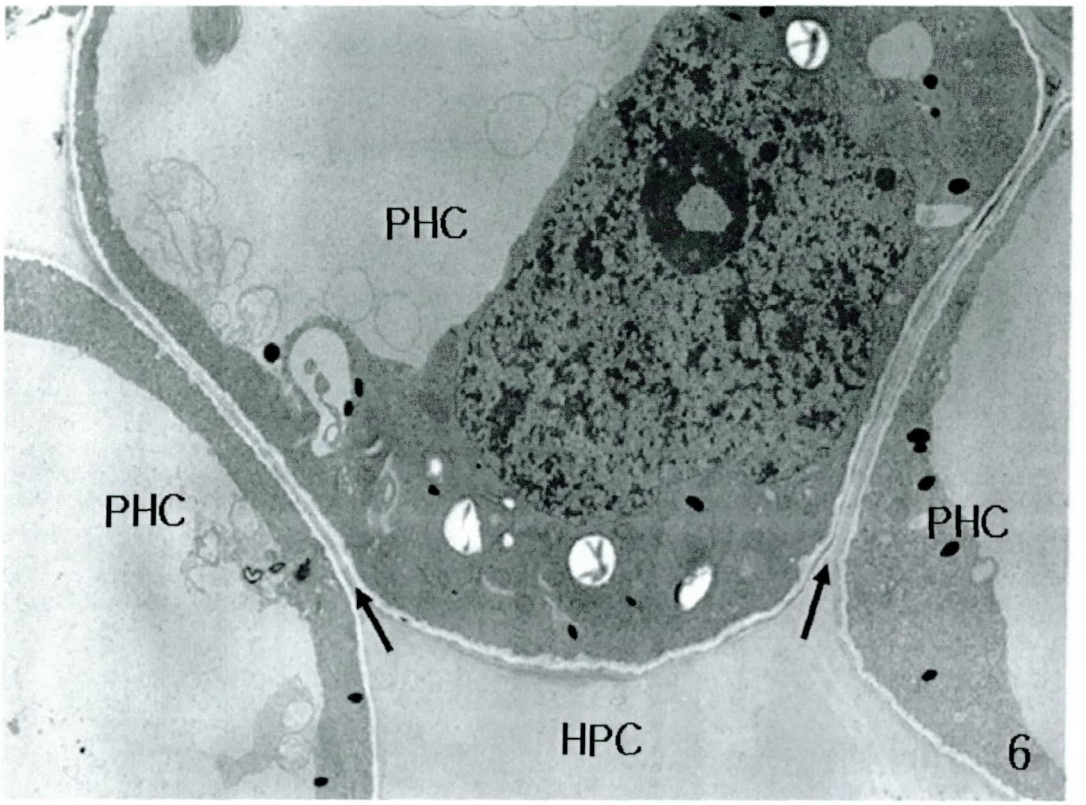


Fig. 6. Electron micrograph of the parasitic hyphal cells (PHC), sectioned transversely as in Fig. 5, of endophyte growing within host parenchyma cells (HPC). The PHCs have a conspicuous nucleus with large nucleous and dense cytoplasm containing abundant cell organelles such as dictyosomes, mitochondria, the vacuoles, plastids with starch grains, and electron-dense particles within vacuole and cytoplasm. Note the walls between three of the PHCs are separated (arrows). ×4,400.

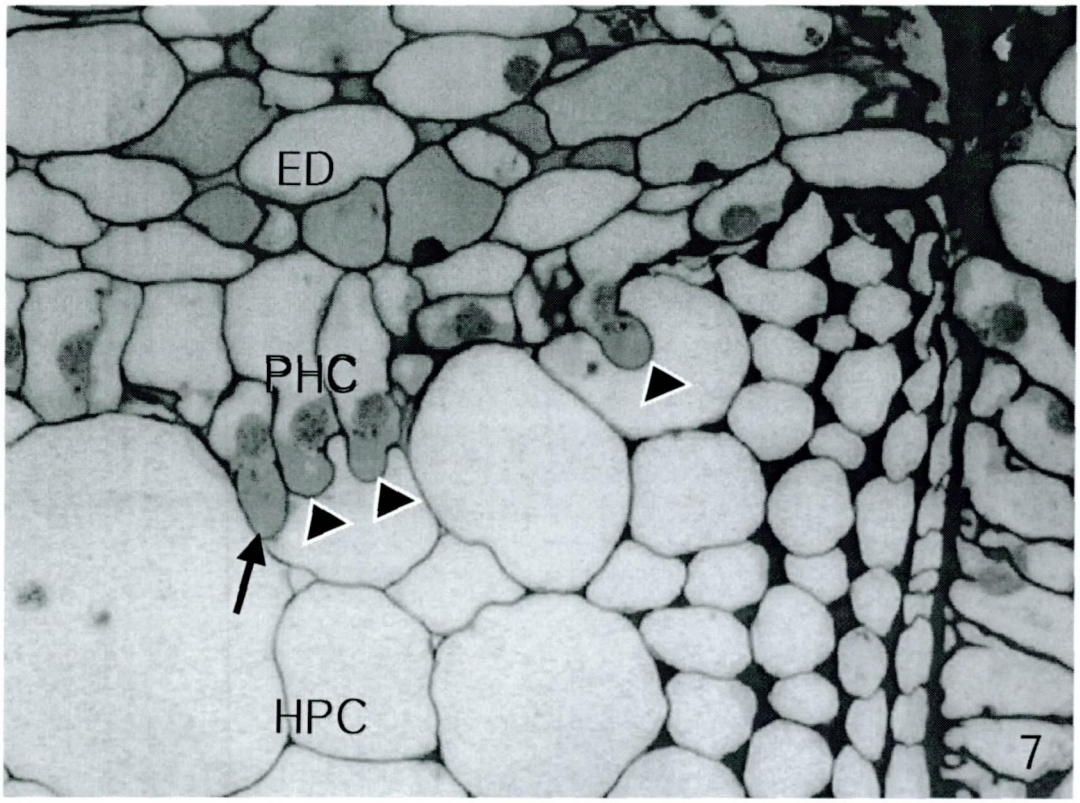


Fig. 7. Light micrograph of the elongate parasitic hyphal cells (PHC) in the host parenchyma. Some of the PHC are growing intracellularly (arrowheads), whereas the others are growing intercellularly (arrow). The apical region of the PHCs contains dense cytoplasm and conspicuous nuclei. ED, endophyte. ×330.

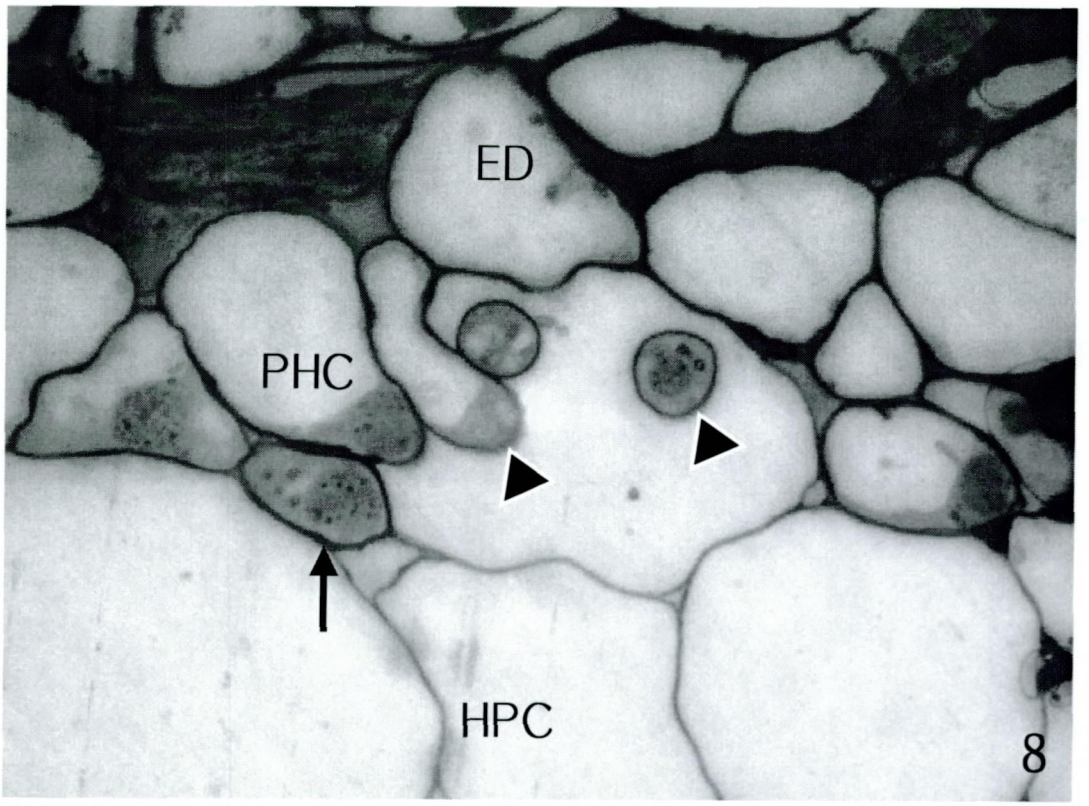


Fig. 8. Light micrograph of the elongate parasitic hyphal cells (PHC) in the host parenchyma. Some of the parasitic hyphal cells (PHC) are transversely sectioned, while the others are longitudinally sectioned. Hyphal cells growing intracellular (arrowheads) and intercellular (arrow), respectively. ED, endophyte. ×450.

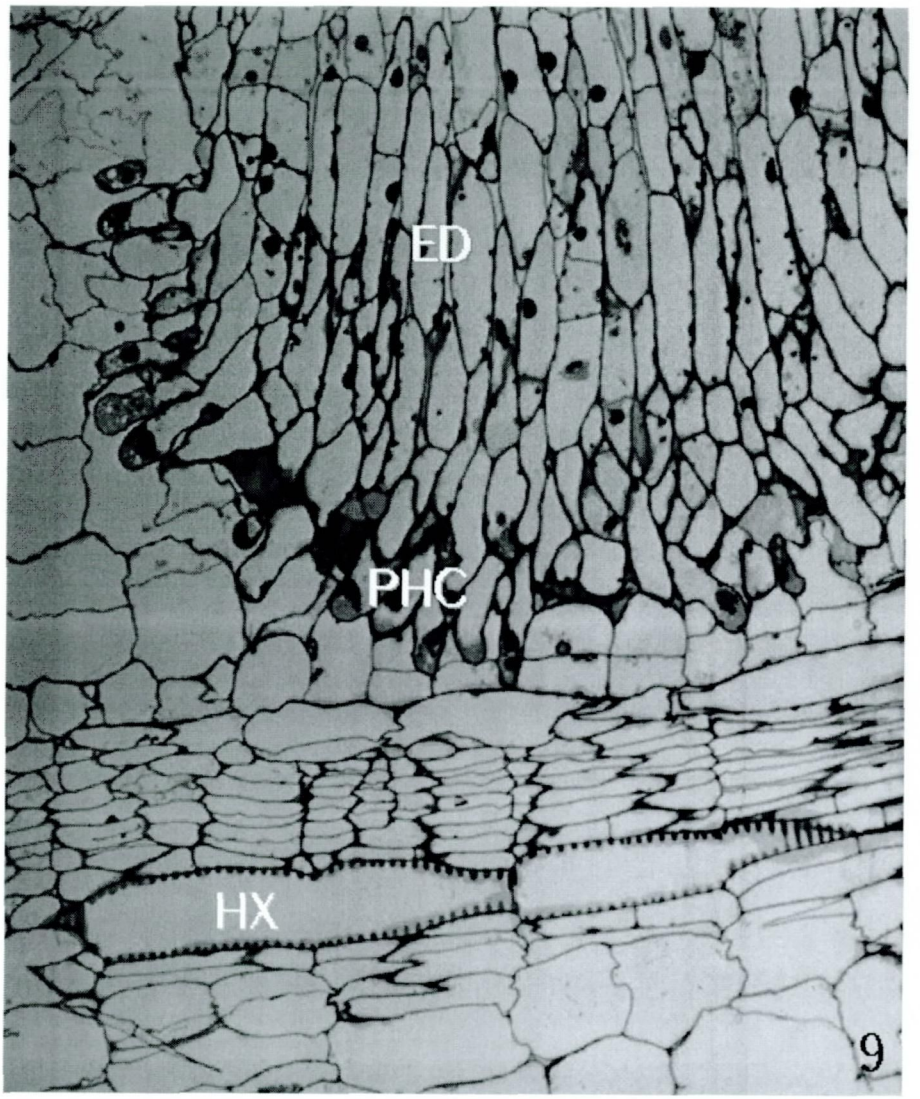


Fig. 9. Light micrograph showing an endophyte (ED) reached near the host xylem (HX). At the periphery of the ED, the parasitic hyphal cells (PHC) with large nuclei and dense cytoplasm are growing within the host parenchyma. ×140.

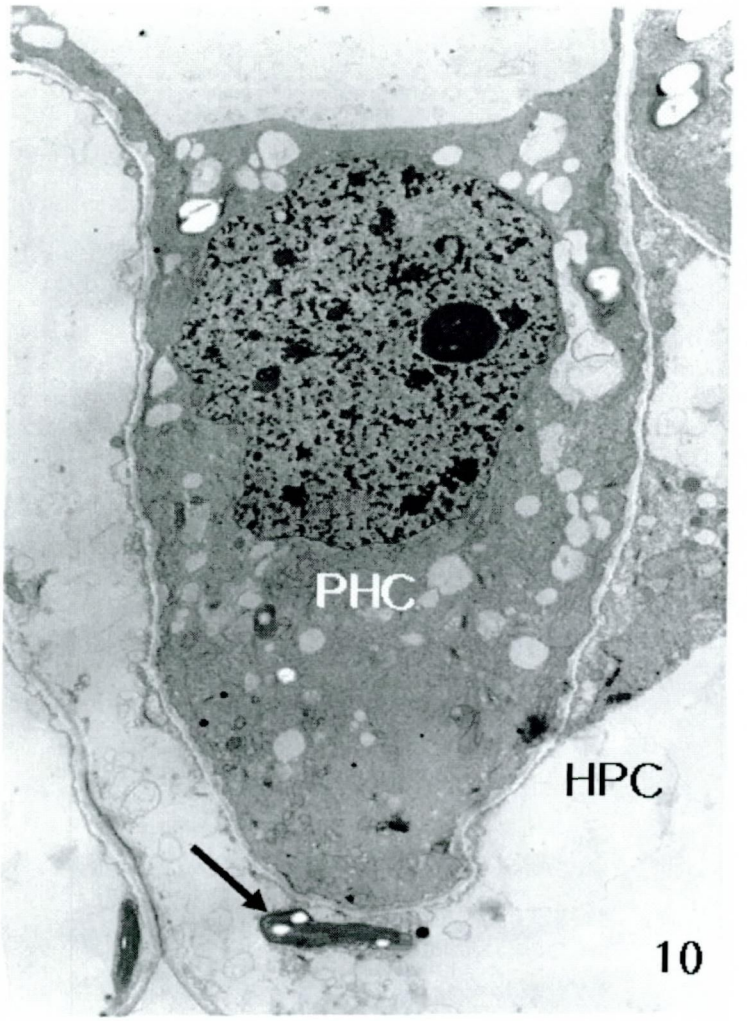


Fig. 10. Electron micrograph of apical region of the parasitic hyphal cell (PHC) sectioned longitudinally that has a conspicuous nucleus with large nucleolus and a dense cytoplasm including abundant other cellular organelles such as dictyosomes, mitochondria, vacuoles, plastids with starch grains. A chloroplast (arrow) of the host parenchyma cell (HPC) is visible near the PHC. ×3,000.

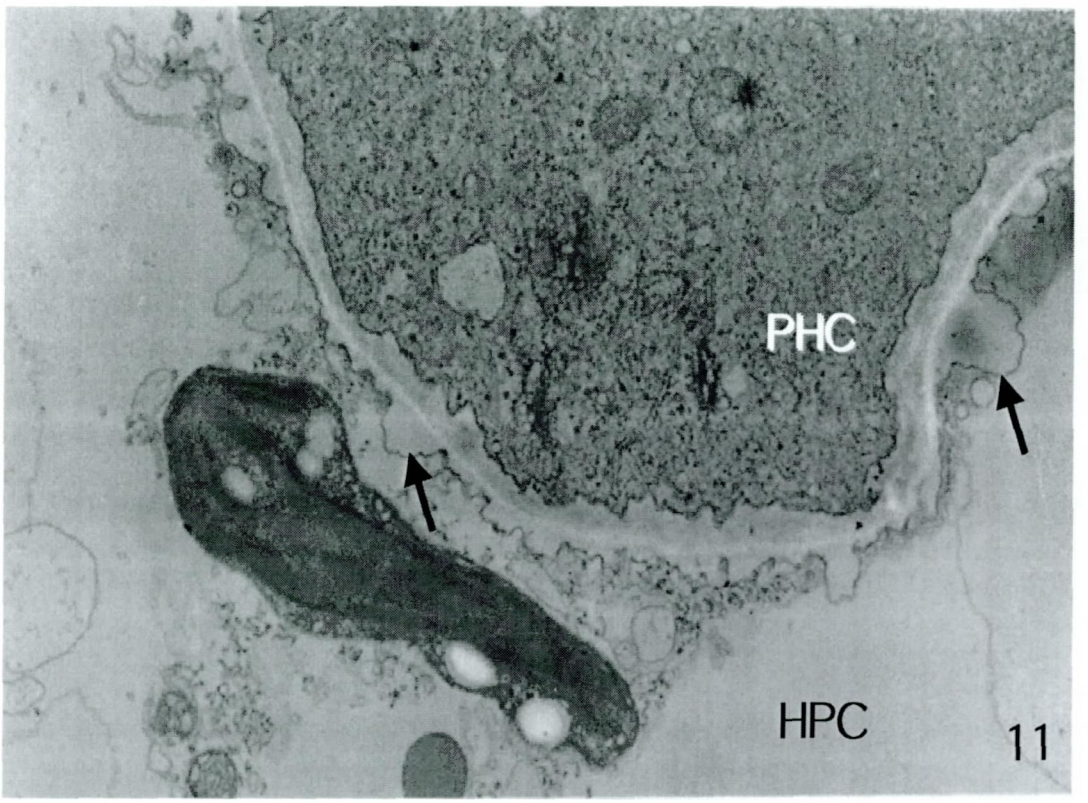


Fig. 11. Enlarged view of the very tip portion of the parasitic hyphal cell (PHC) that is in direct contact with the host parenchyma cell (HPC) in Fig. 10. Note the walls of the PHC and HPC show a wavy uneven appearance (arrows). ×13,400.

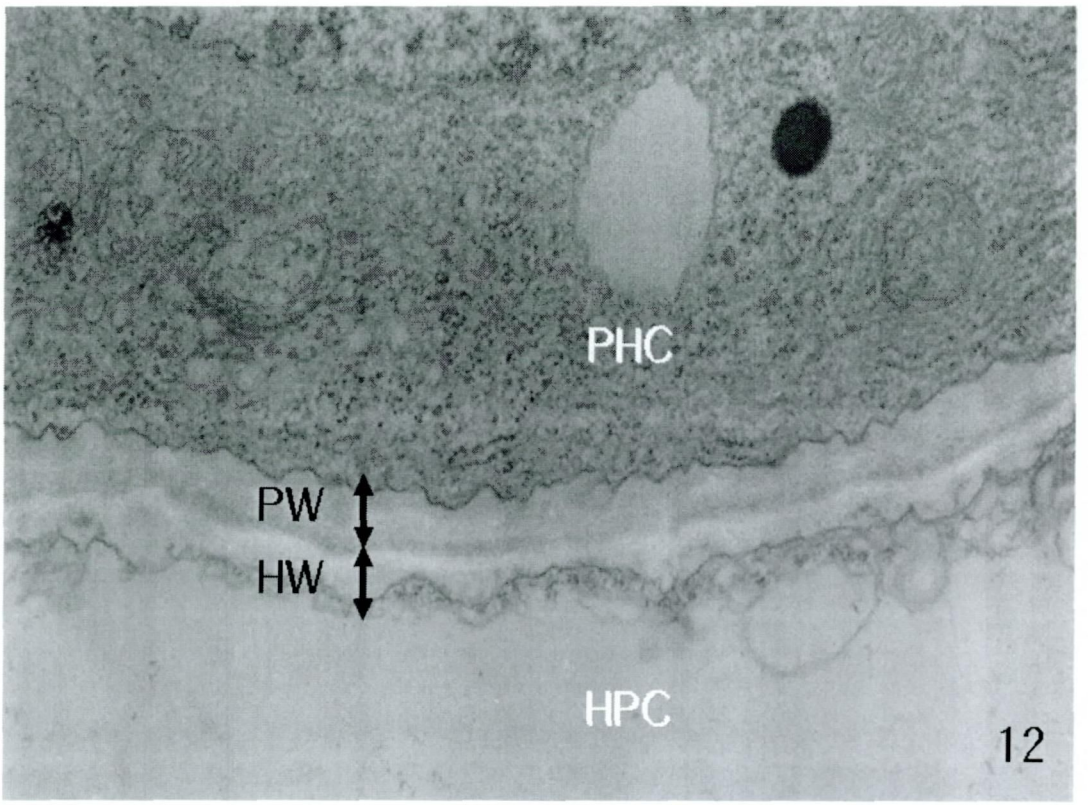


Fig 12. Electron micrograph showing the host cell walls being invaded by the parasitic hyphal cells (PHC). The parasitic hyphal cell (PHC) is in contact with a host parenchyma cell (HPC). The cellulosic fusion of the host cell wall (HW) and the parasitic hyphal cell wall (PW) is clearly seen at the point of contact. ×32,300.

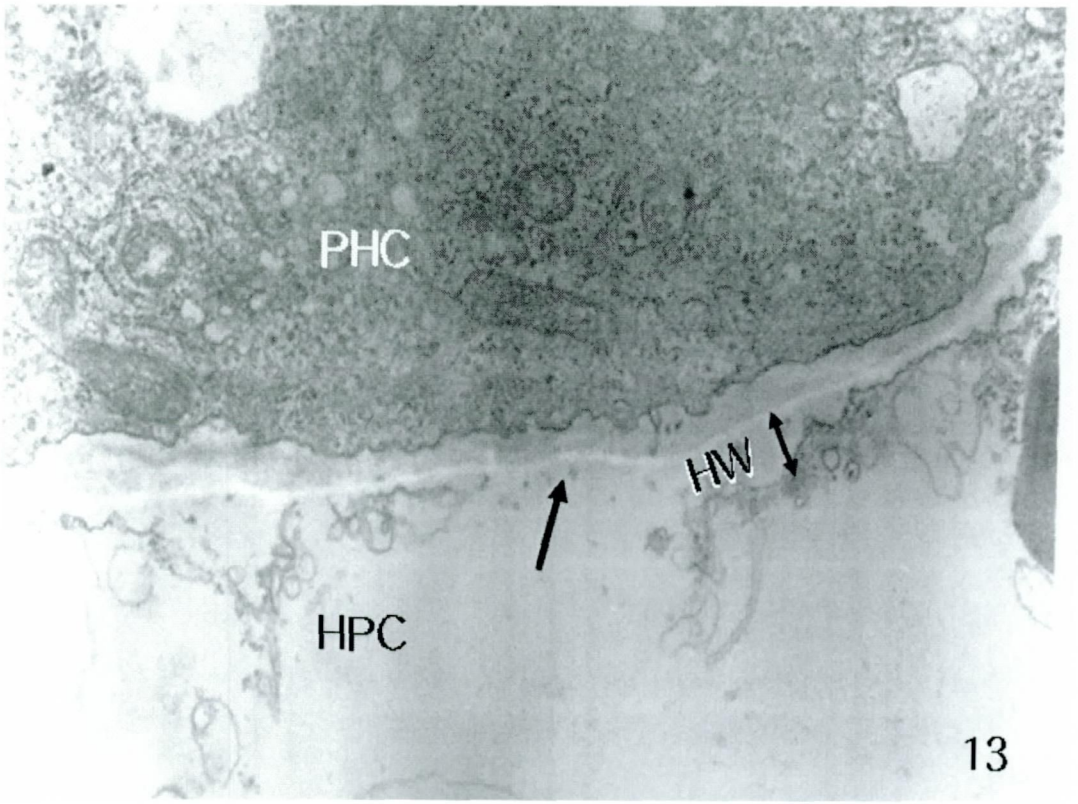


Fig. 13. Electron micrograph showing the digestion of the host cell wall (HW) and plasma membrane seem by the invading parasitic hyphal cells (PHC). At the host-parasite interface (arrow). ×17,100.

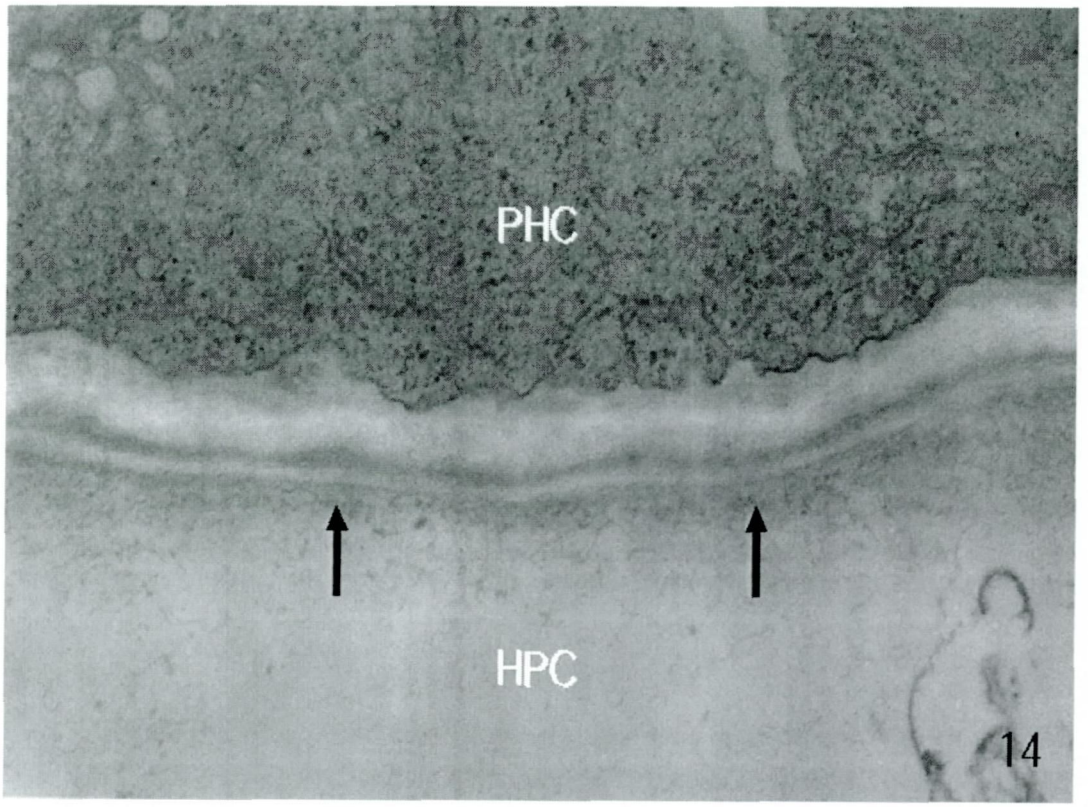


Fig. 14. Electron micrographs showing the digestion (arrows) of the host cell walls invading by the parasitic hyphal cells (PHC). As penetration of the parasitic hyphal cell (PHC) progresses into the host parenchyma cell (HPC), the host cell wall and plasma membrane (arrows) are almost entirely digested. HPC, host parenchyma cell. ×31,000.

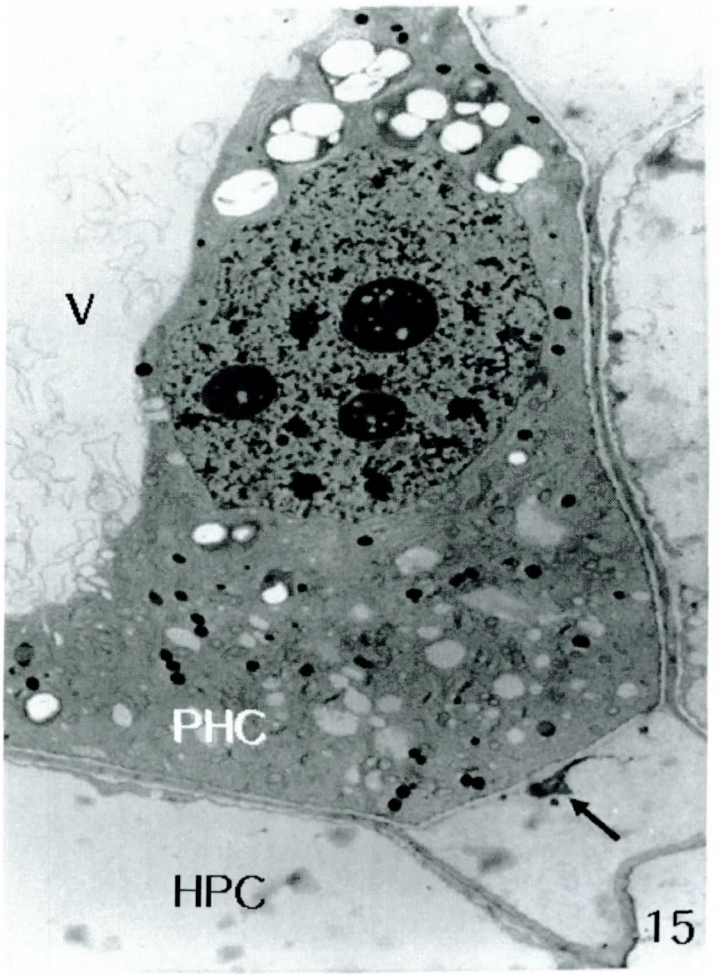


Fig. 15. Electron micrograph of the tip of the parasitic hyphal cell (PHC) penetrating the host parenchyma cell (HPC). The PHC has a conspicuous nucleus with three nucleolei and dense cytoplasm containing several other cellular organelles such as mitochondria, endoplasmic reticulum, dictyosomes, plastids with starch grains and numerous electron-dense particles. Note the dense particles in the PHC are also seen near the wall of the HPC. V, vacuole. ×3,100.

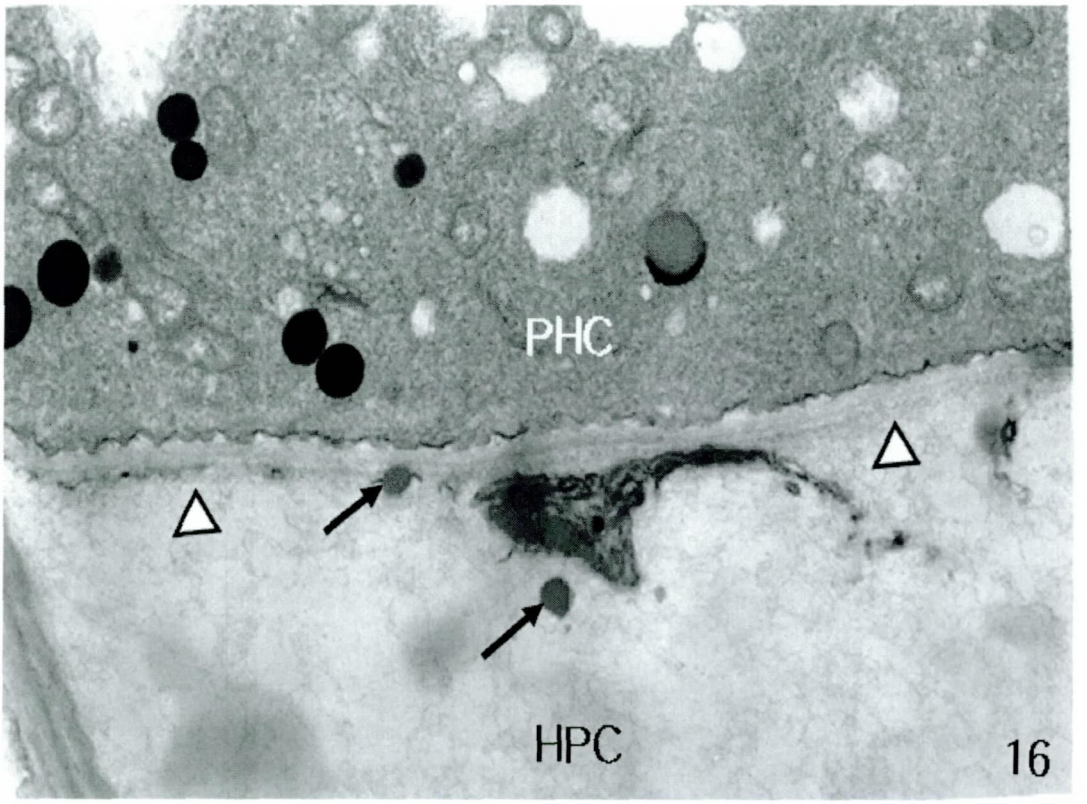


Fig. 16. Enlarged view of the arrowed part in Fig. 15. The electron-dense particles are near the wall of the host parenchyma cell (HPC) that is in contact with the apical portion of the parasitic hyphal cell (PHC). The dense particles (arrows) in the HPC are very similar to those of the PHC. Note the walls and plasma membrane of the HPCs appear partially digested (arrowheads). ×12,900.

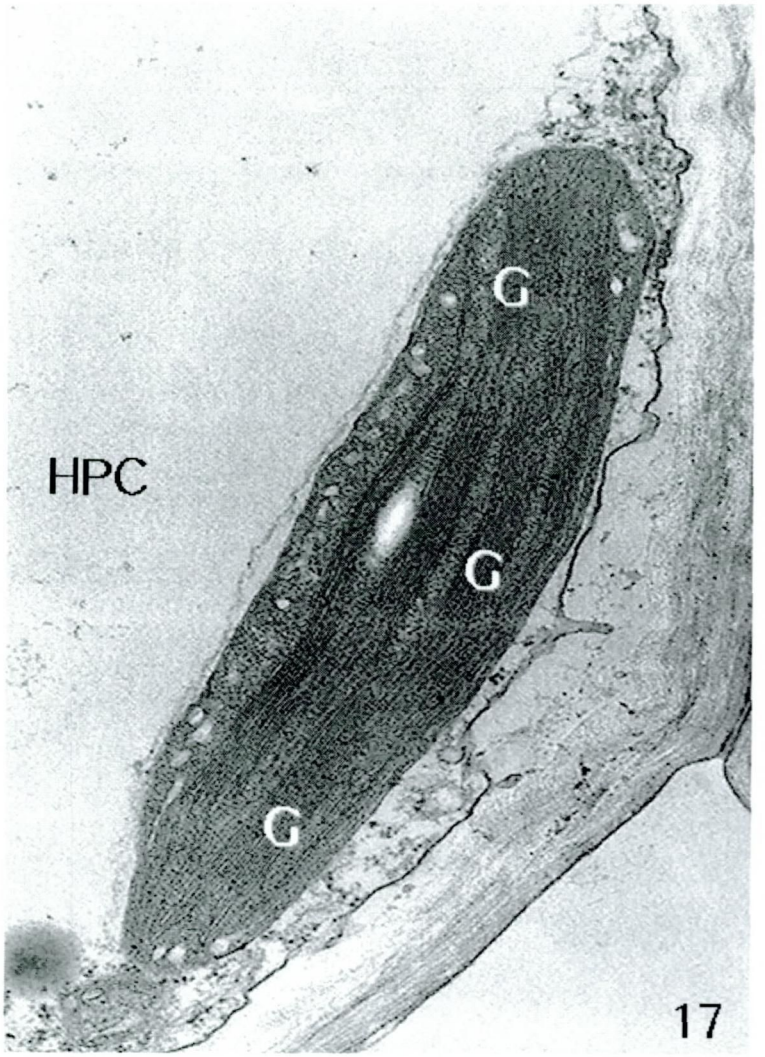


Fig. 17. Electron micrograph of a chloroplast in the host parenchyma cell (HPC) shows organized grana (G) that consist of several layers of thylakoids. Compare this chloroplast with one of the parasitic hyphal cell (PHC) in Fig. 18. ×30,800.

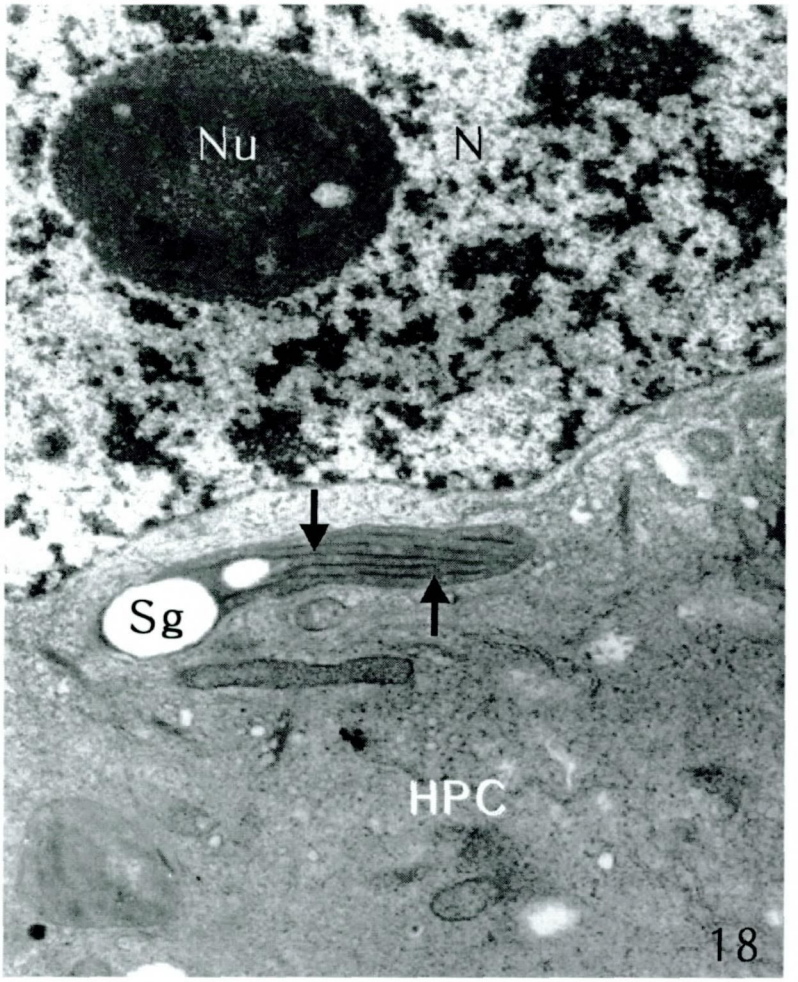


Fig. 18. Electron micrograph of one of various plastid types in the parasitic hyphal cells (PHC) growing within the host parenchyma. The plastid with starch grains (Sg) appear to be transforming into a chloroplast because the plastid contains somewhat developed thylakoid membranes (arrows). N, nucleus; Nu, nucleolus. ×11,200.

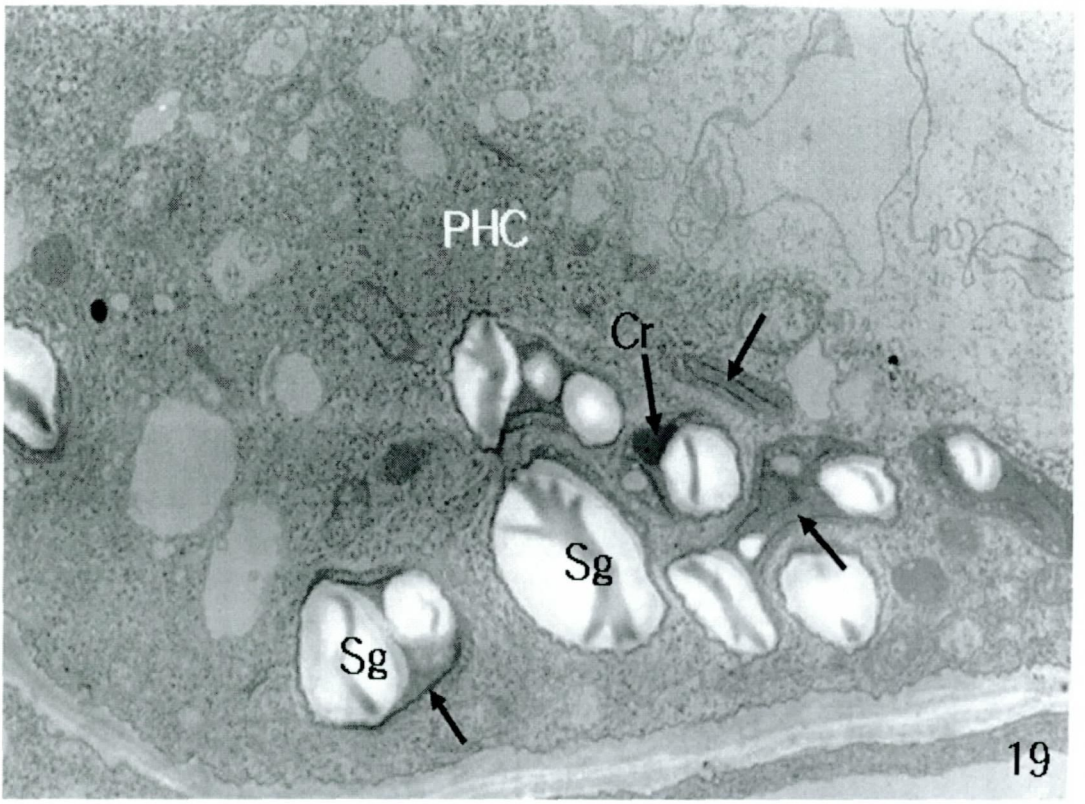


Fig. 19. Electron micrograph of various plastid types in the parasitic hyphal cells (PHC) growing within the host parenchyma. Each one of the numerous plastids contains starch grains (Sg), a few thylakoid membranes (arrows), and crystalline inclusion (Cr, arrow). ×8,800.

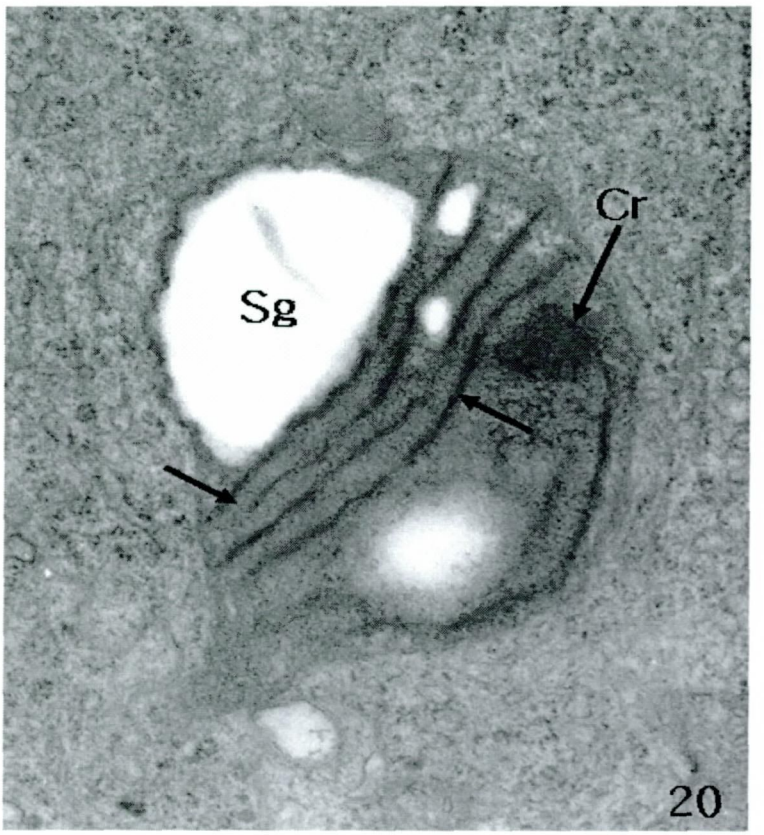


Fig. 20. Electron micrograph of various plastid types in the parasitic hyphal cells (PHC) growing within the host parenchyma. One plastid contains starch grains (Sg), a few thylakoid membranes (arrows), and crystalline inclusion (Cr, arrow). ×30,200.

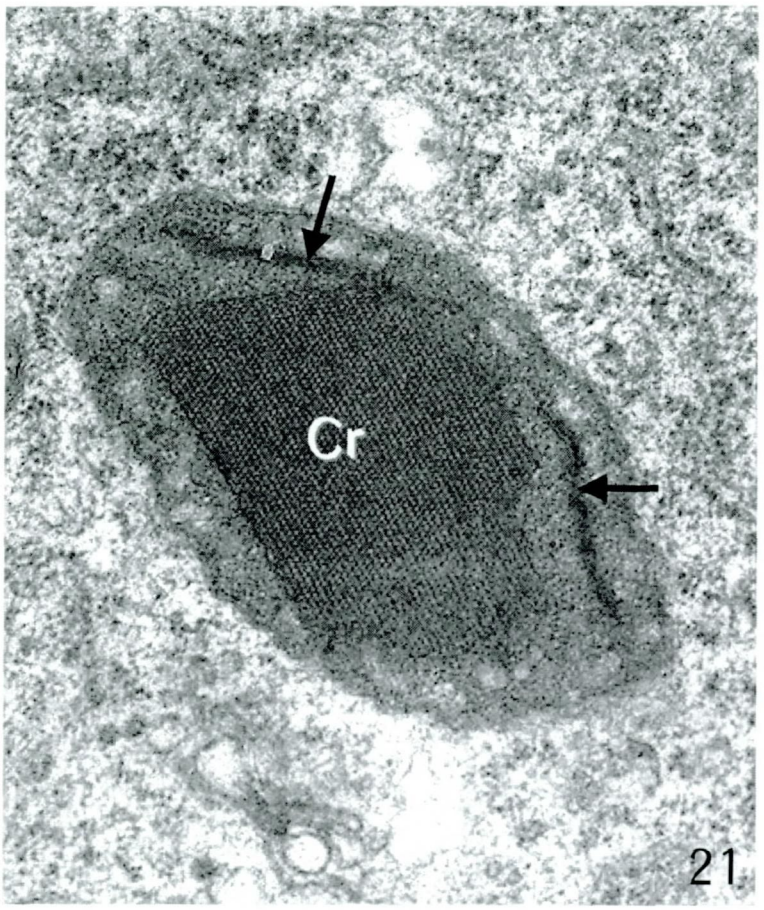


Fig. 21. The other plastid possess a few of thylakoid membranes (arrows) at the peripheral region and a crystalline inclusion (Cr). The inclusion shows a lattice substructure of transparent and opaque regions are arranged in a two set of periodicities. ×46,700.

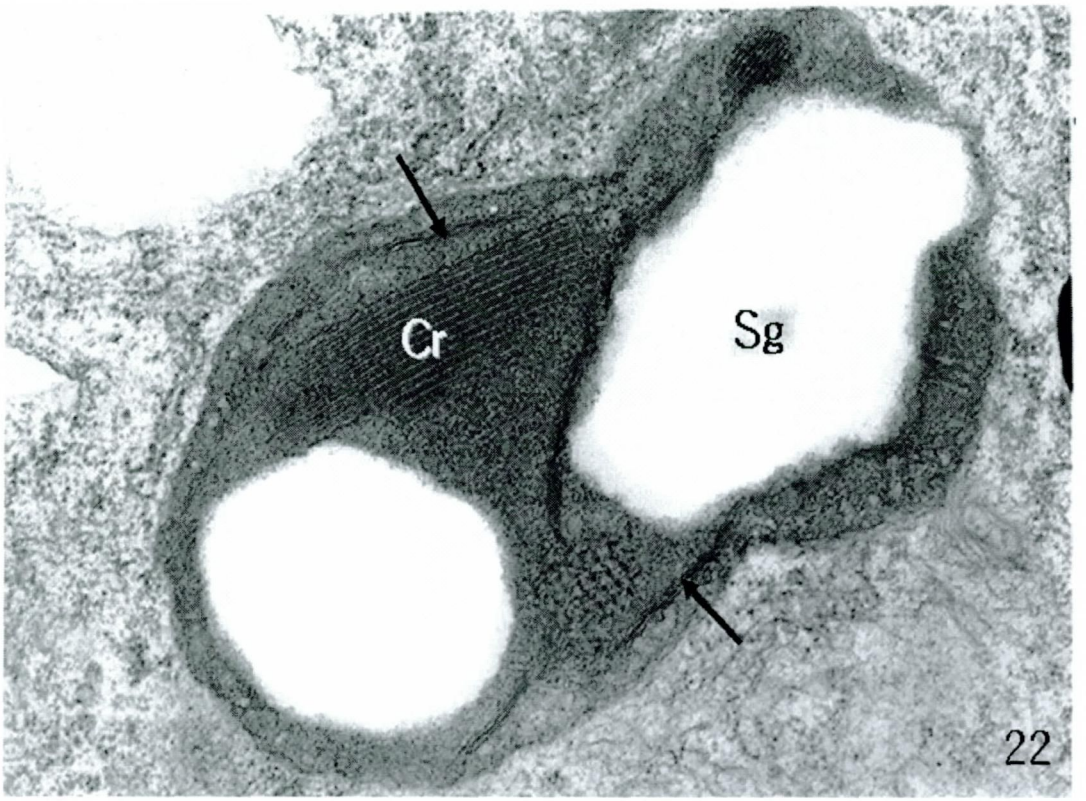


Fig. 22. Electron micrograph of various plastid types in the parasitic hyphal cells (PHC) growing within the host parenchyma. This plastid contains starch grains (Sg), a few thylakoid membranes (arrows), and crystalline inclusion (Cr) enclosed by a membrane. The crystal shows a lattice substructure of alternately electron transparent and opaque regions in a parallel pattern. ×35,100.

3. 숙주 식물의 관다발조직에 도달한 흡기

흡기의 사상세포들은 생장을 계속하여 숙주식물의 물관부 및 체관부 조직 뿐만 아니라 수(隨) 조직에까지 도달하였다(Fig. 23). 관다발 조직에 도달한 사상세포들의 끝 부분은 커다란 핵과 높은 전자밀도의 세포질을 갖고 있었다(Fig. 24).

숙주식물의 물관부에 도달한 사상세포들은 숙주의 두꺼운 물관 측벽에 접촉한 후에 2차벽이 비후된 물관세포(xylary hyphae)로 분화되었으며, 이 세포들이 숙주의 물관과 흡기의 물관 사이를 연결하였다(Figs. 25-28). 한편, 흡기의 사상세포들이 도달되지 않은 숙주식물의 물관은 비어 있는 긴 관 모양이었지만(Fig. 29), 흡기 세포들이 도달된 숙주식물의 물관들은 뒤틀리고 이차벽 물질이 부분적으로 끊어지는 특징을 보였다(Fig. 30). 흡기의 세포들이 도달된 숙주식물의 물관부에서, 숙주의 도관 세포들은 흔히 액포화 된 세포들로 채워져 있었고, 이런 도관들은 침입된 흡기의 세포들에 의해서 서로 멀리 떨어져 있었다(Figs. 31, 32).

숙주식물의 체관부에 도달한 사상세포(phloic hyphae)는 숙주 식물의 체관요소들 사이로 침입하여 둘러싸는 특징을 보였다(Fig. 33). 숙주의 체관요소에 침입한 사상세포는 커다란 핵과 틸라코이드 막을 갖는 색소체 등을 가지며(Fig. 34), 때로는 틸라코이드 막, 격자무늬를 갖는 결정체, 그리고 색소체 가장자리를 따라 분포하는 소낭 등을 갖기도 하였다(Fig. 35). 숙주의 체관부에 도달된 이런 사상세포들은(Fig. 36) 자가영양을 취하는 피자식물들의 체관세포에서 볼 수 있는 전형적인 특징을 갖는 체관세포로 분화되었다. 즉 세포질 주변에 많은 활면소포체들이 액포막 및 세포벽에 수직으로 배열하고(Figs. 37, 38), 많은 미세 녹말 입자를 포함하는 색소체(Fig. 39) 등을 관찰할 수 있었다.

4. 침입한 흡기의 영양을 받는 숙주 조직

숙주와 접촉된 새삼 줄기에서 흡기가 발달하여 숙주식물의 조직 속으로 침입하였을 때, 흡기가 침입된 숙주의 줄기 부분이 이상적으로 팽창하는 경우를 관찰할

수 있었다(Figs. 40, 41). 흡기의 침입을 받지 않은 보통의 숙주식물 줄기에서, 관다발 조직들은 속간(束間)유조직에 의해서 서로 독립적으로 일정한 거리를 두고 환상으로 배열하였다(Fig. 42). 그러나 흡기의 공격을 받은 숙주식물의 줄기에서는 관다발 조직 사이에 있던 속간유조직 세포들이 분열하여 유관속형성층으로 분화함으로서 관다발 조직들이 서로 연결되었다(Fig. 43). 흡기의 공격을 받은 또 다른 숙주식물의 줄기에서, 피층을 구성하는 액포화 된 많은 유세포들이 분열하며, 역시 속간지역의 유세포들도 분열하여 속간 및 속내형성층이 연결되었다(Fig. 44). 더욱이 흡기의 생장이 지속되면서 흡기 조직을 구성하는 세포들은 여러 갈래로 갈라진 상태로 생장하였다(Fig. 45).

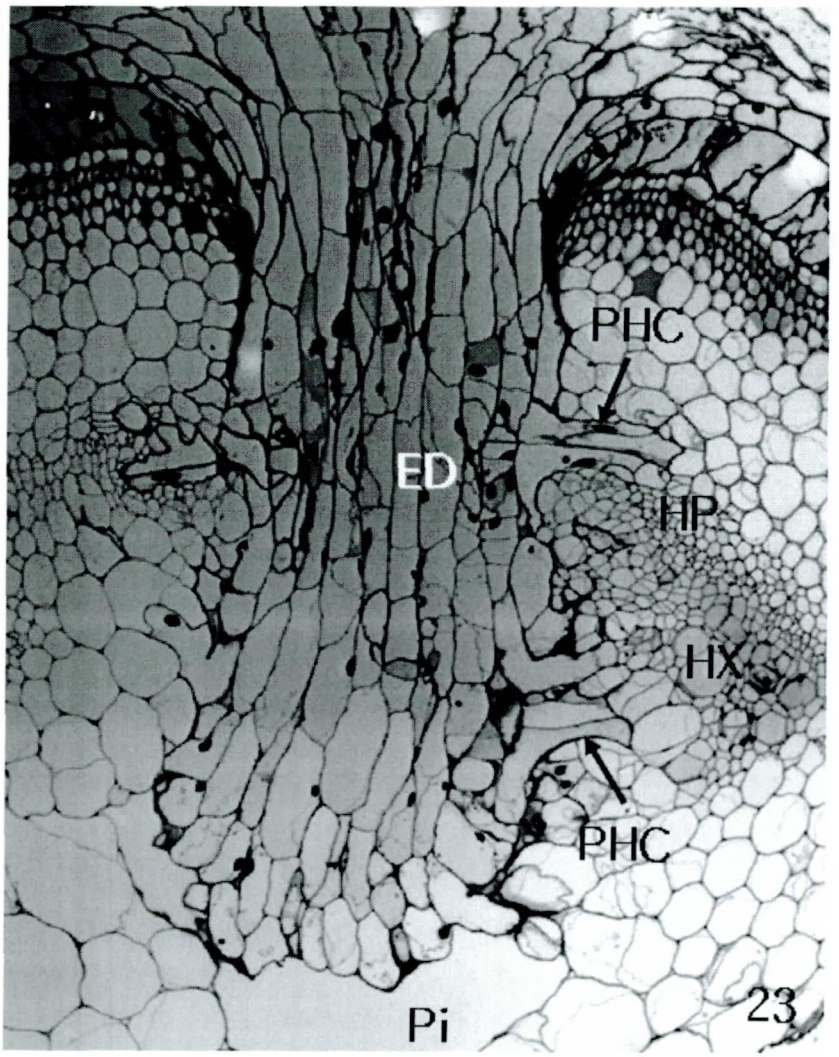


Fig. 23. Light micrograph showing that the parasitic hyphal cells (PHC) of the endophyte (ED) have reached the phloem (HP) and xylem (HX) of the host. The tip of the ED has reached the pith (Pi) of the host stem. ×150.

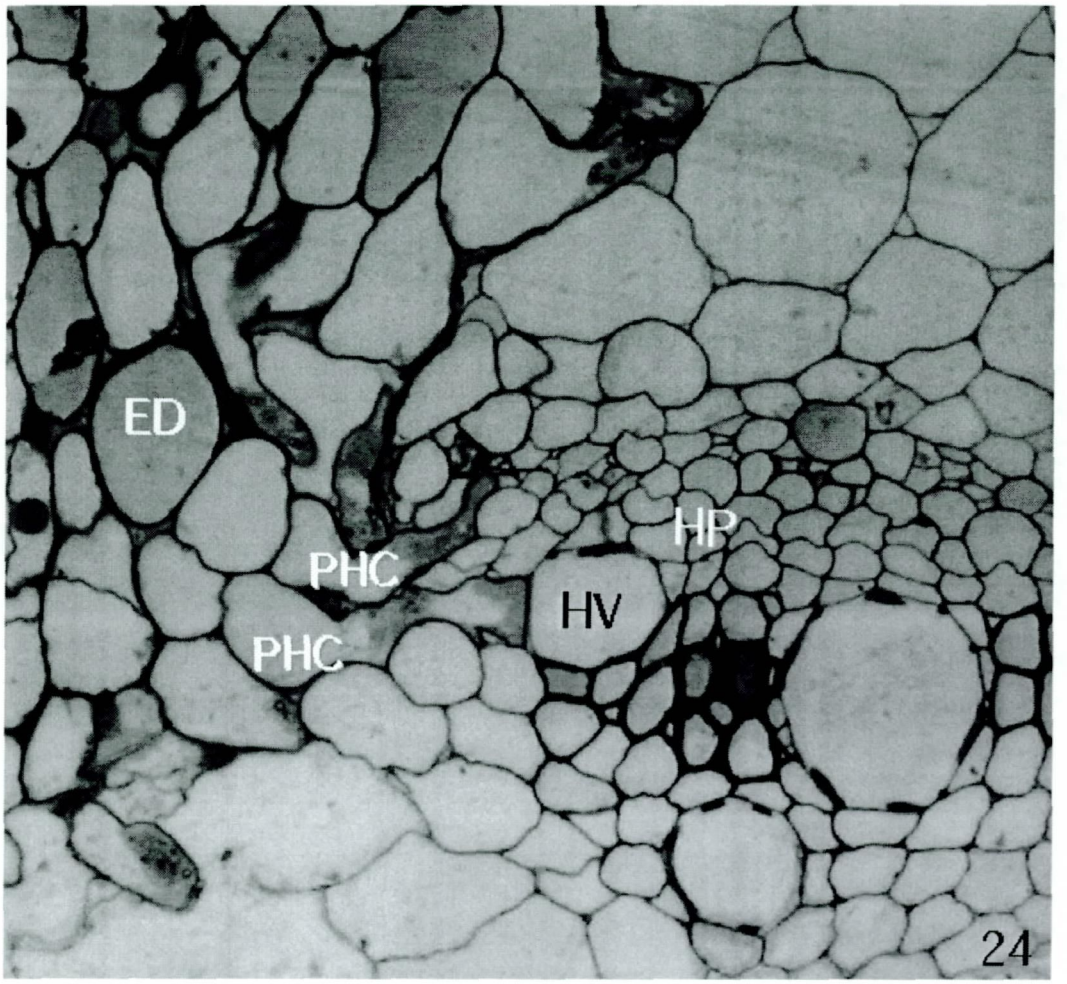
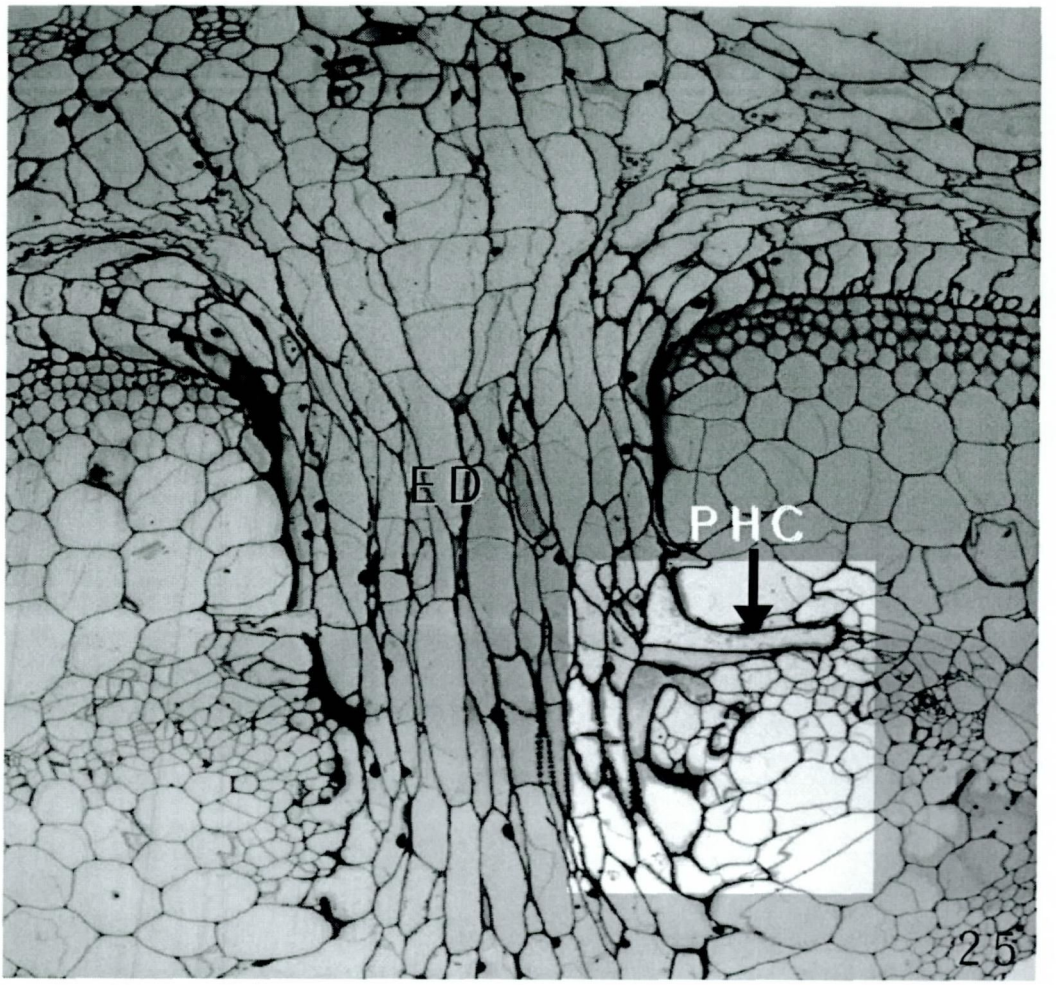


Fig. 24. Light micrograph showing that the parasitic hyphal cells (PHC) are in contact with the host xylem (HX) and phloem (HP). The PHCs have dense cytoplasm at the apical regions: the upper PHC has reached the HP, while the lower PHC is in contact with a host vessel (HV). ED, endophyte. ×360.



Figs. 25-28. Light micrographs of a serial section from the rectangular portion marked in Fig. 25 shows that a xylem bridge has been formed by xylary hyphae connecting the endophyte to the host xylem.

Fig 25. The parasitic hyphal cells (PHC) have reached the host xylem (HX), and the xylary hyphae (Xh), have differentiated into water-conducting elements by deposition of the secondary wall. ×140.

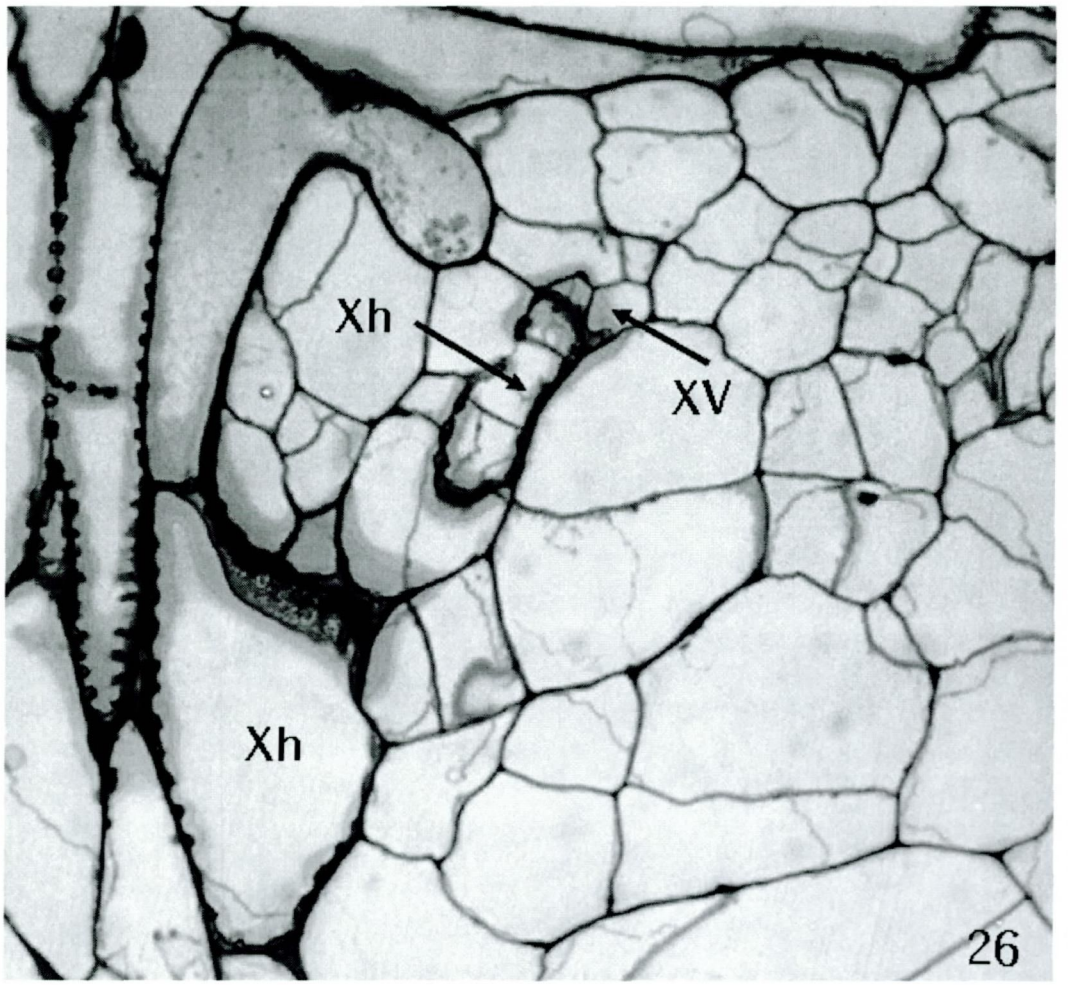


Fig. 26. In this section, the xylary between the endophyte and xylary hyphae (Xh) is disconnected (arrow). The XH is in contacted with a host vessel (HV). ×580.

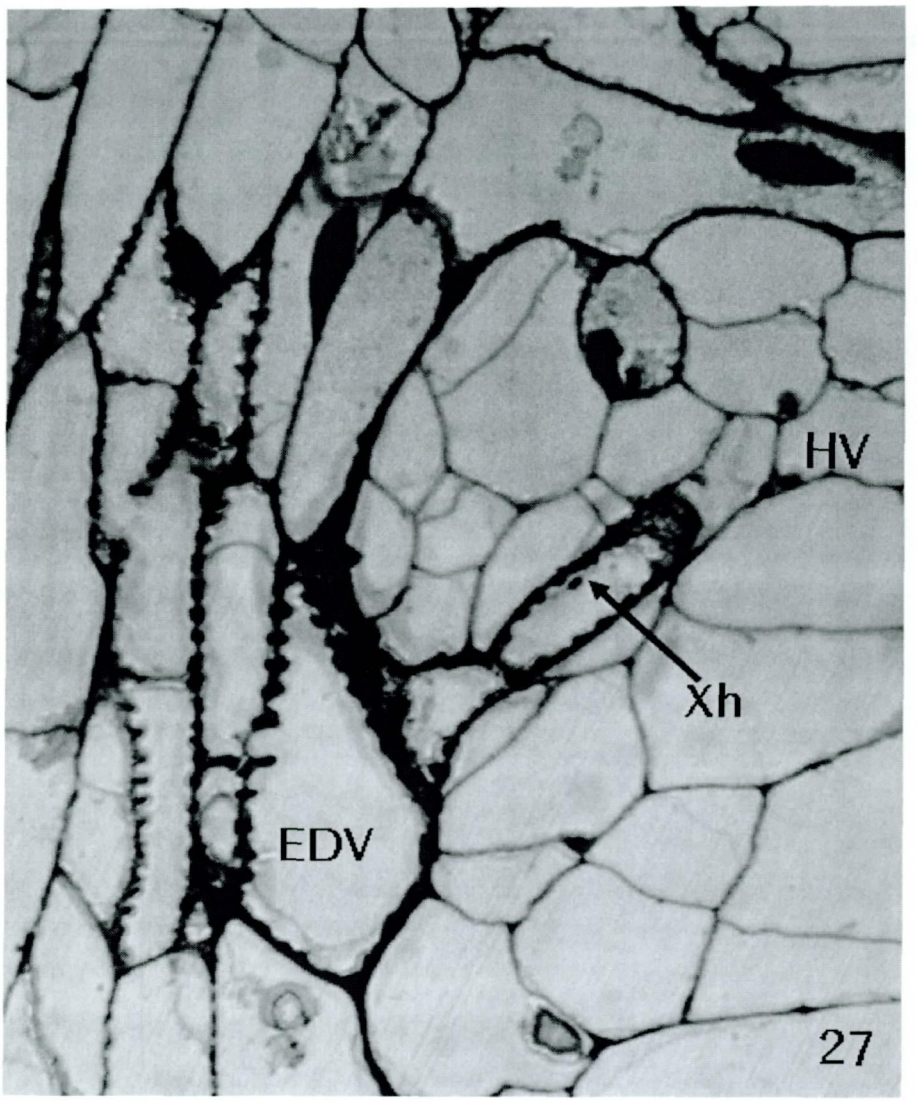


Fig. 27 The xylem bridge by the Xh is formed between endophyte vessel (EDV) and xylary hyphae (Xh). The Xh is disconnected (arrow) with host vessel (HV). ×550.

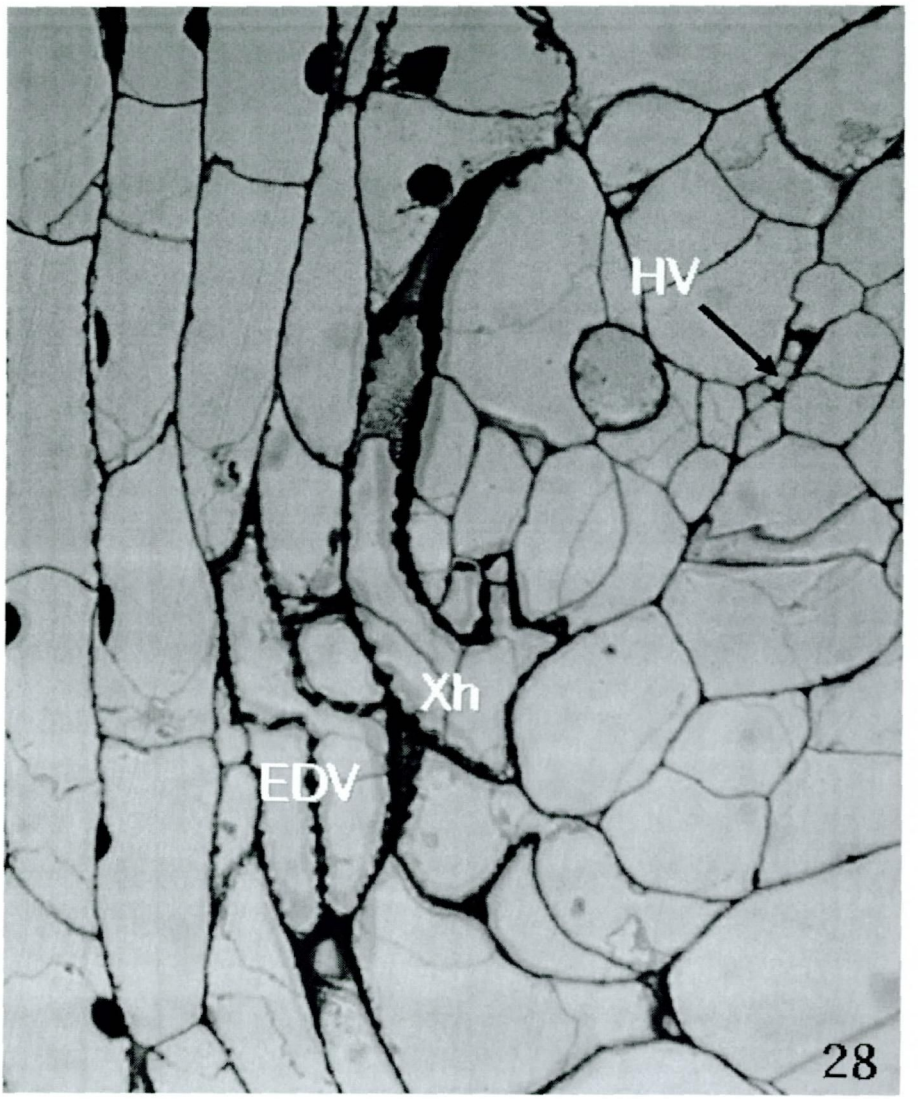


Fig. 28. This section shows that the xylem is disconnected between endophyte vessels (EDV) and host vessels (HV). ×420.

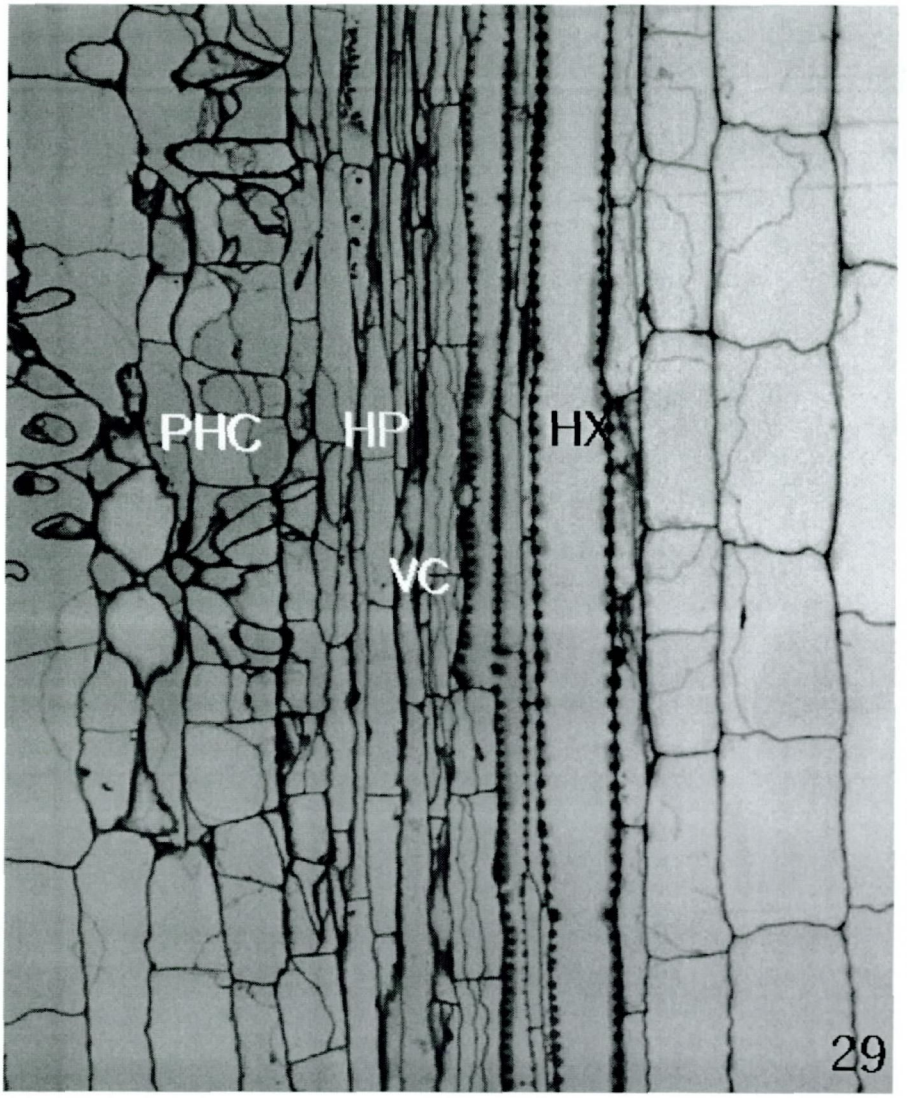


Fig. 29. Light micrograph of the parasitic hyphal cells (PHC) of endophyte that have reached near the host pholem (HP) and xylem (HX) longitudinally sectioned. The host vessels (HV) are straight and seen as empty pipes. Vascular cambium cells (VC) exist between the HP and HX. ×240.

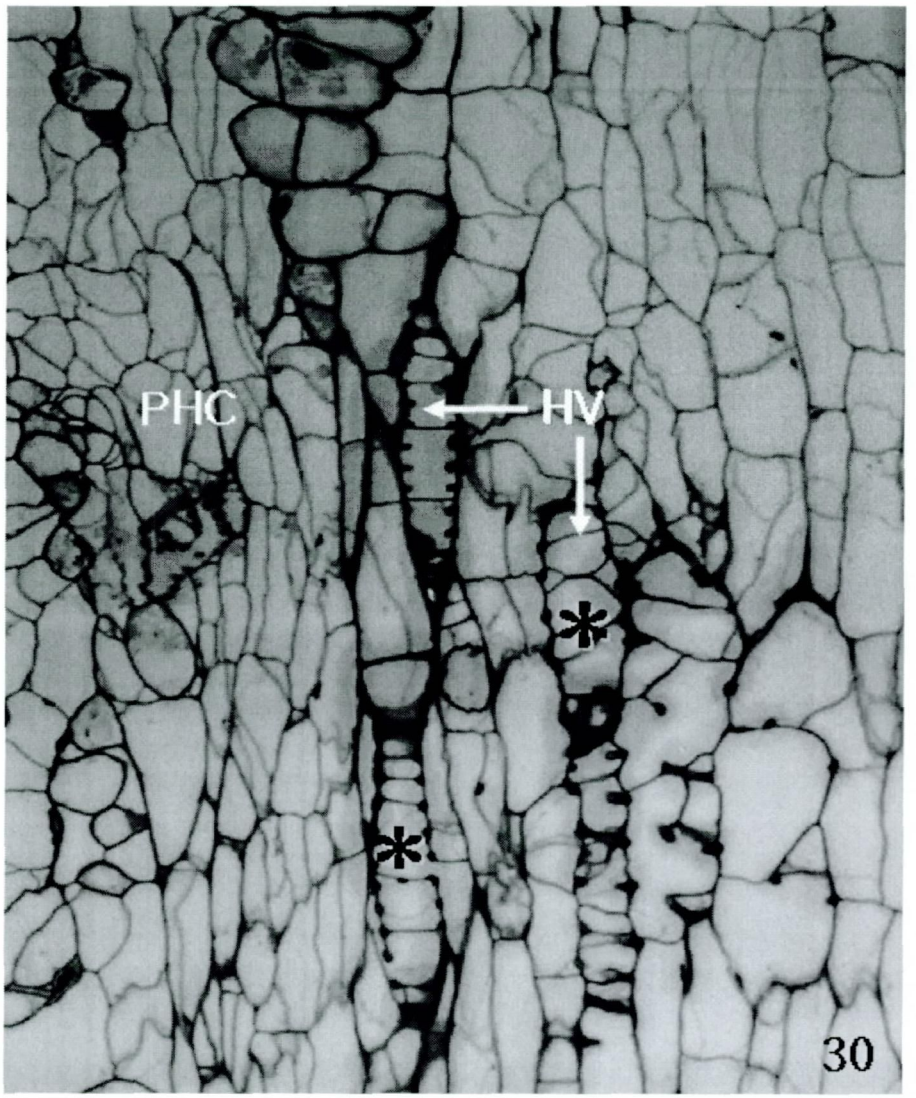


Fig. 30. Light micrograph showing the parasitic hyphal cells (PHC) of endophyte reached the host vessel (HV), which is sectioned longitudinally. Some of the HV seem to be distorted and swollen because the vessels are filled with cells (asterisks). ×380.

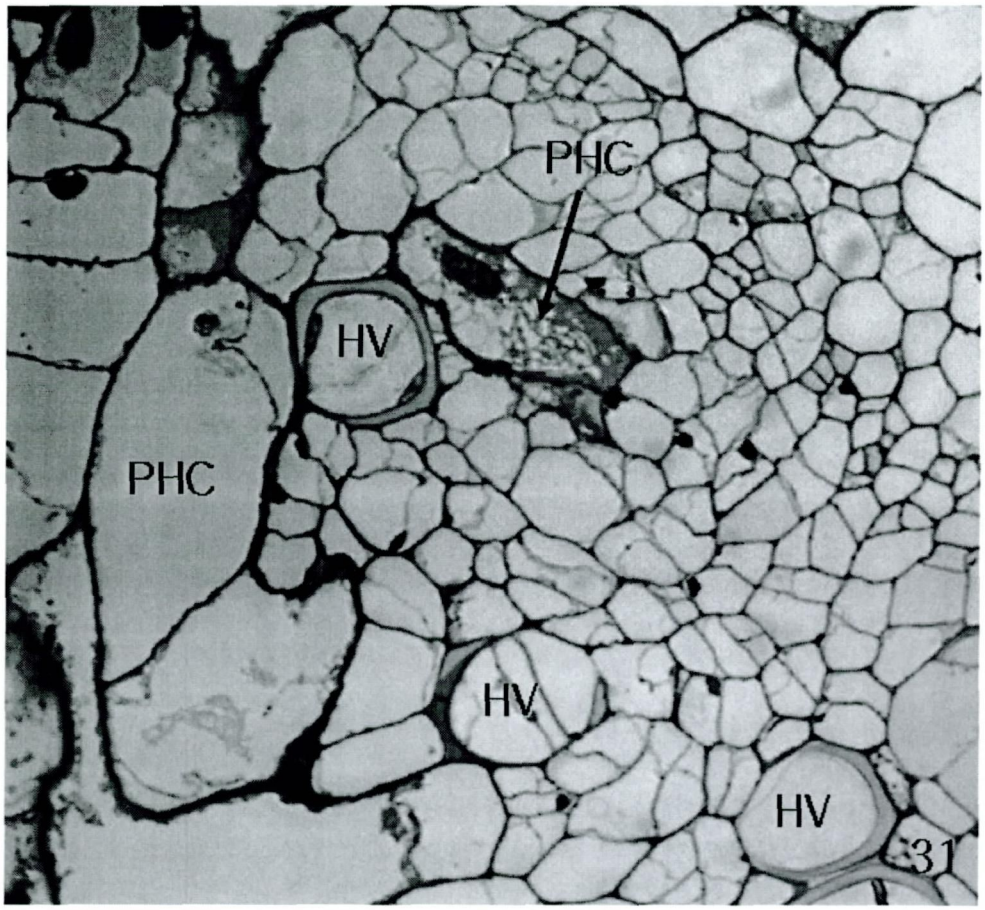


Fig. 31. Light micrograph of the host vascular tissues, sectioned transversely, attacked by the parasitic hyphal cells (PHC) shows clearly some host vessels (HV) that are filled with a few cells. The host xylem tissue penetrated by the parasitic cells appears to be disturbed. The vessels are discontiguous. ×550.

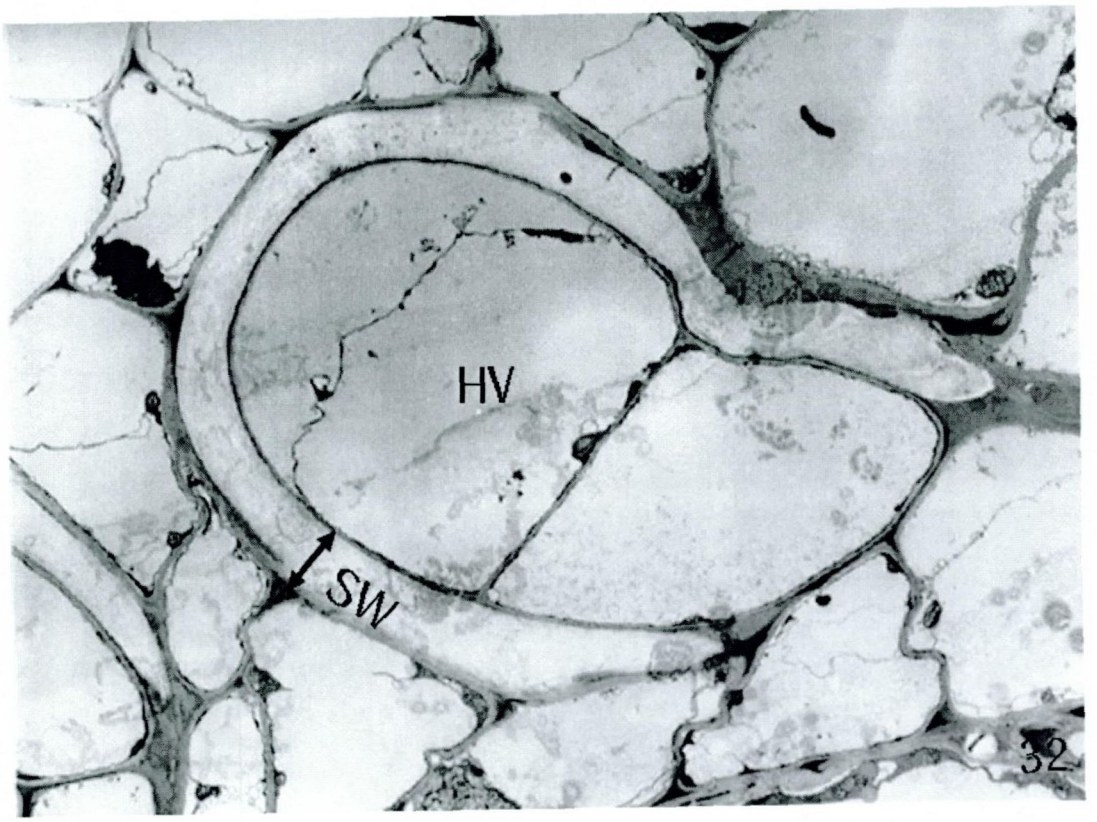


Fig. 32. Electron micrograph of a transverse section shows that a vessel with the secondary wall (SW) is occluded by two large vacuolated cells. ×3,300.

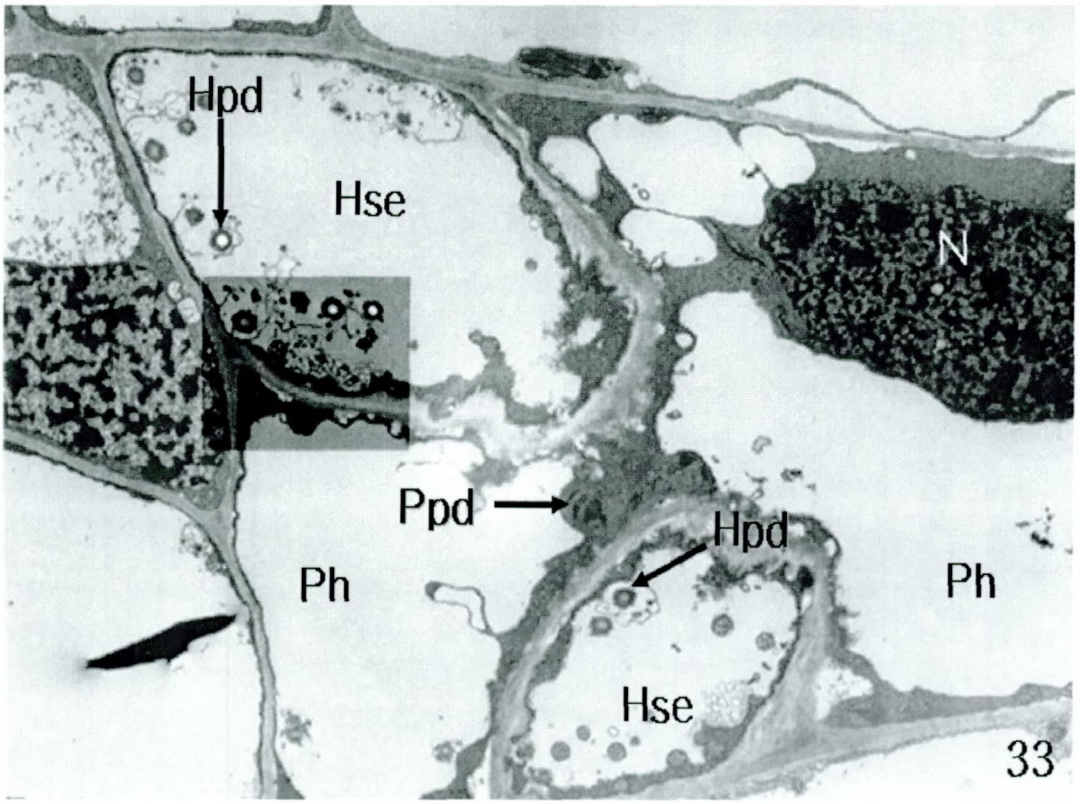


Fig. 33. Electron micrograph of a parasitic hyphal cell (PHC) of endophyte reached the host phloem (HP), phloic hypha (Ph), as in Fig. 23. A large phloic hypha (Ph) sectioned longitudinally has penetrated between two sieve elements (Hse), sectioned transversely, of the HP. The PHC has a large nucleus (N), and a thin layer of peripheral cytoplasm including plastids (Ppd) with some thylakoids. The sieve elements (Hse) of the host contain typical plastids (Hpd) with fine starch granules. ×3,900.

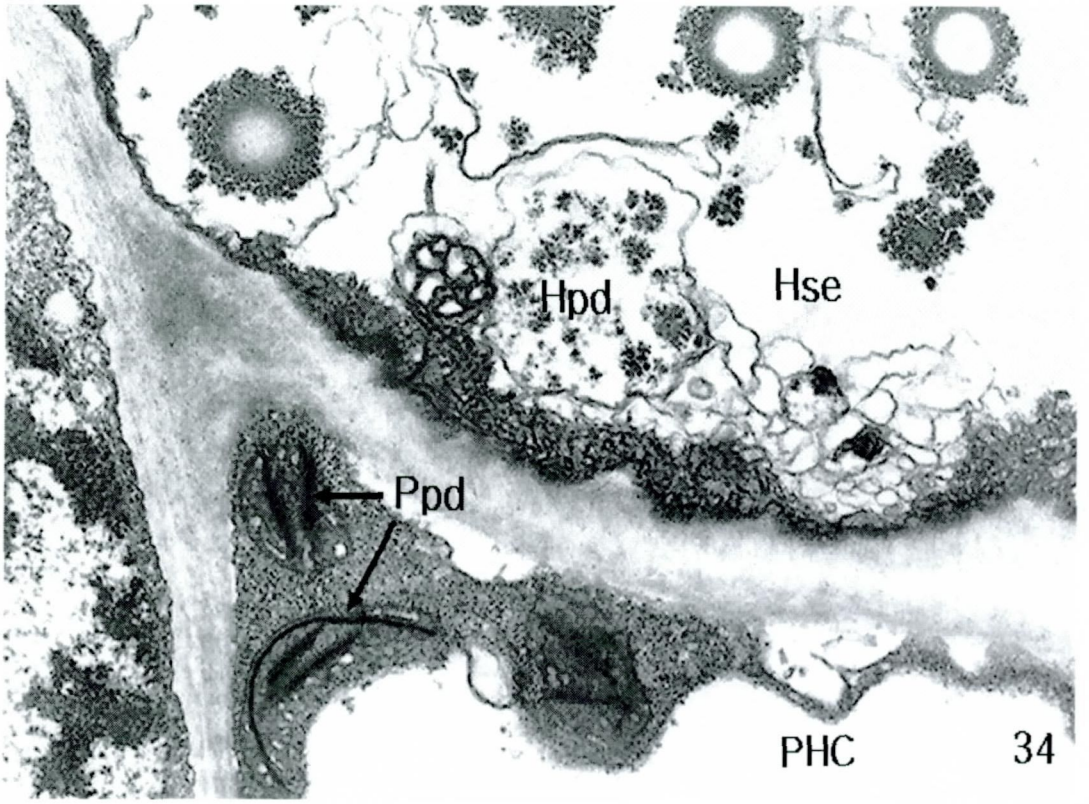


Fig. 34. Enlarged view of the rectangular portion marked in Fig. 33 shows clearly the ultrastructural difference between the plastids in the PHC and the sieve elements (Hse) of the host. Ppd, plastid of the parasitic hyphal cell; Hpd, plastid of the host cell. ×22,300.

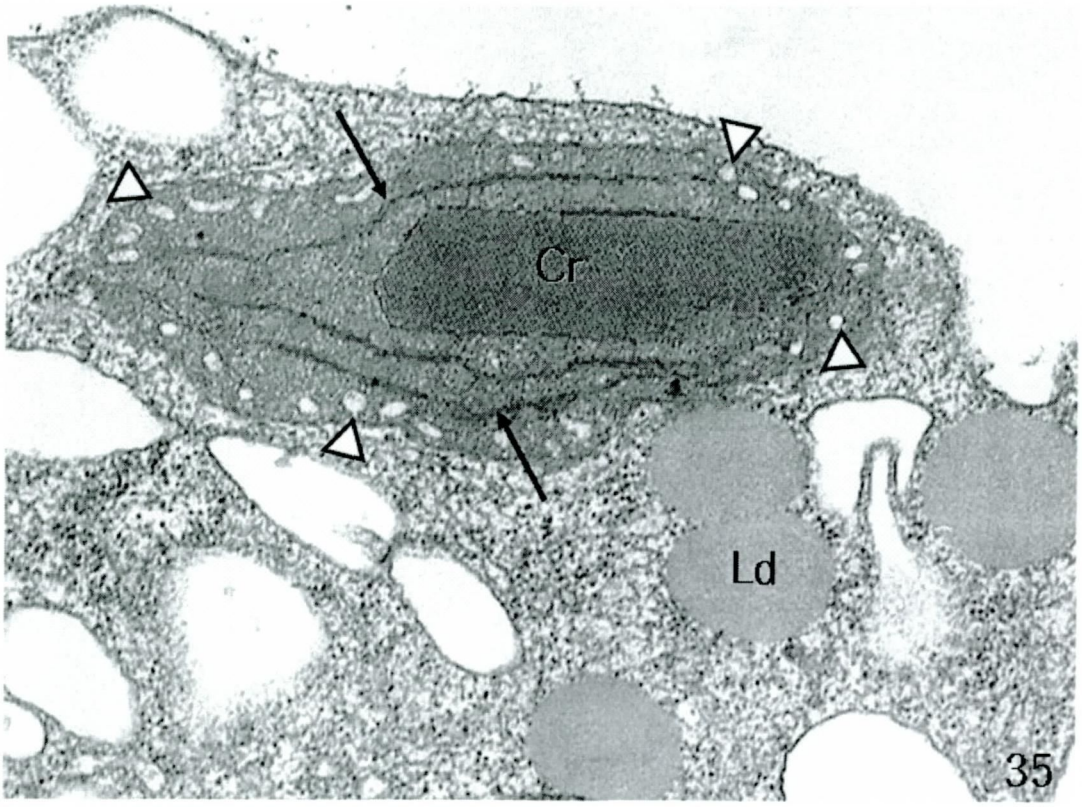


Fig. 35. A plastid in the PHC contains a crystalline inclusion (Cr), a couple of thylakoids(arrows), and vesicles (arrowheads) along the periphery of the plastid. Ld, lipid droplet. ×31,700.

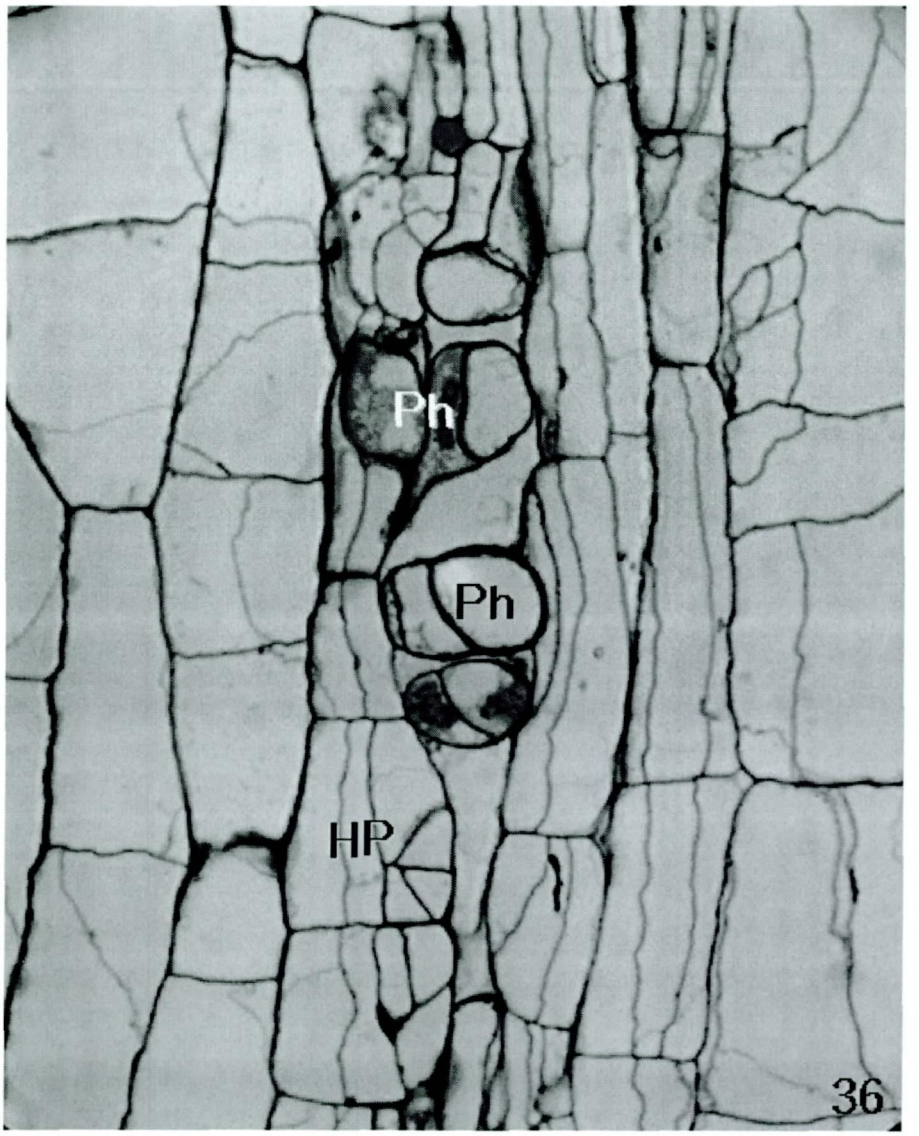


Fig. 36. Light micrograph of the phloic hyphae (Ph) sectioned transversely penetrating the host phloem (HP) sectioned longitudinally. ×390.

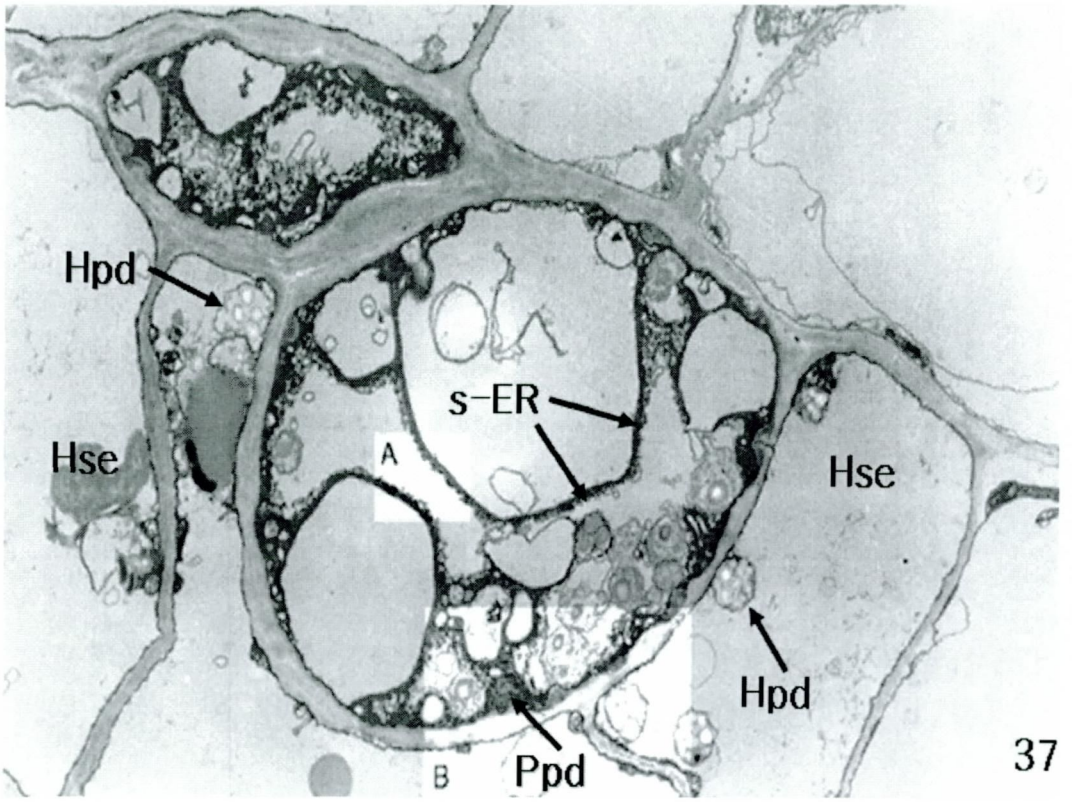


Fig. 37. Electron micrograph of a phloic hypha (Ph) penetrating the host sieve element (Hse). The Ph exhibits some typical features of sieve elements such as parallel arrays of smooth endoplasmic reticulum (s-ER), mitochondria, and plastids (Ppd). Note the plastids (Hpd) of host. ×4,300.

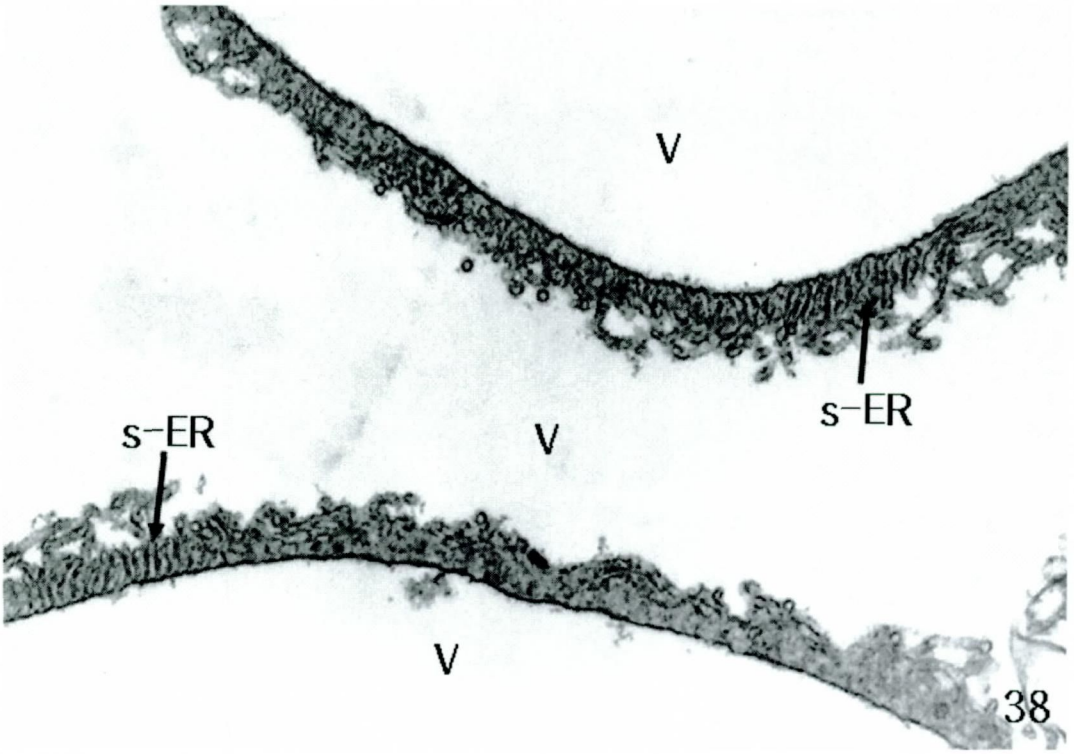


Fig. 38 Electron micrograph of a phloic hypha (Ph) invading the host phloem (HP). Enlarged view of the rectangular part marked by (A) in Fig. 37 shows the parallel arrays of smooth endoplasmic reticulum (s-ER) on the tonoplasts of vacuoles (V). ×32,500.

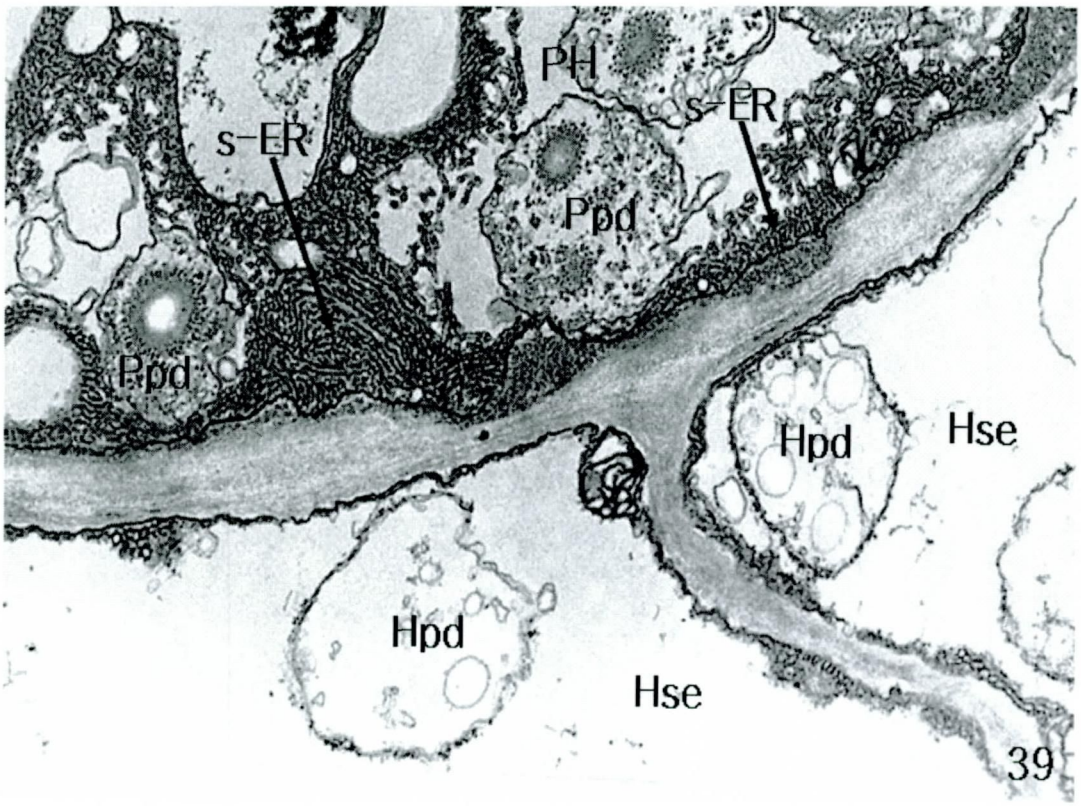


Fig. 39. Electron micrograph of a phloic hypha (Ph) reaching the host sieve elements (Hse). Enlarged view of the rectangular part marked by (B) in Fig. 37 exhibits that the parallel arrays of s-ER and platids (Ppd) in the mature Ph. Compare the Ppds with plastids of host (Hpd). ×20,300.

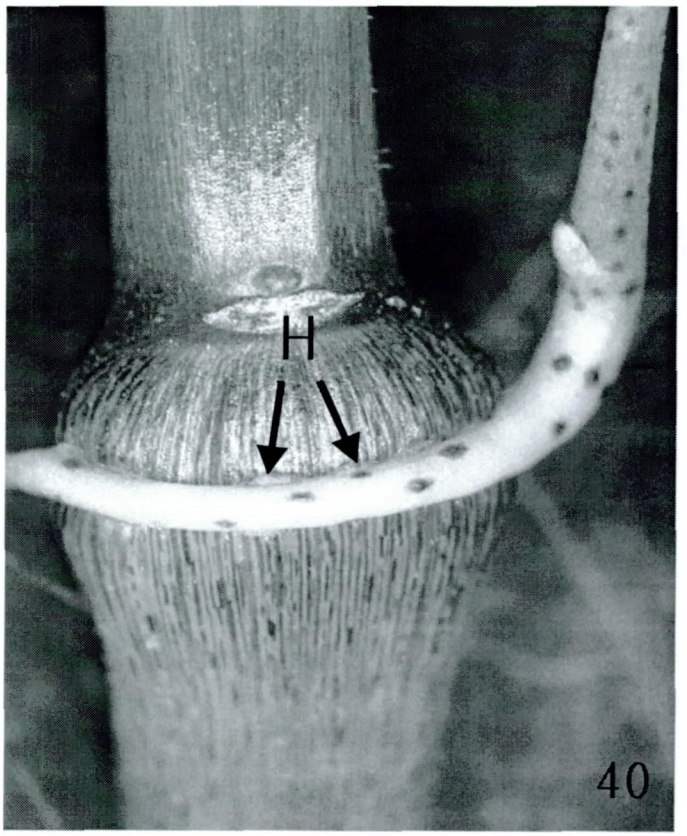


Fig. 40. External morphology of a host stem attacked by the haustoria(H) of *Cuscuta japonica*. Photograph of a host stem that is very swollen by penetration of haustoria. ×5.

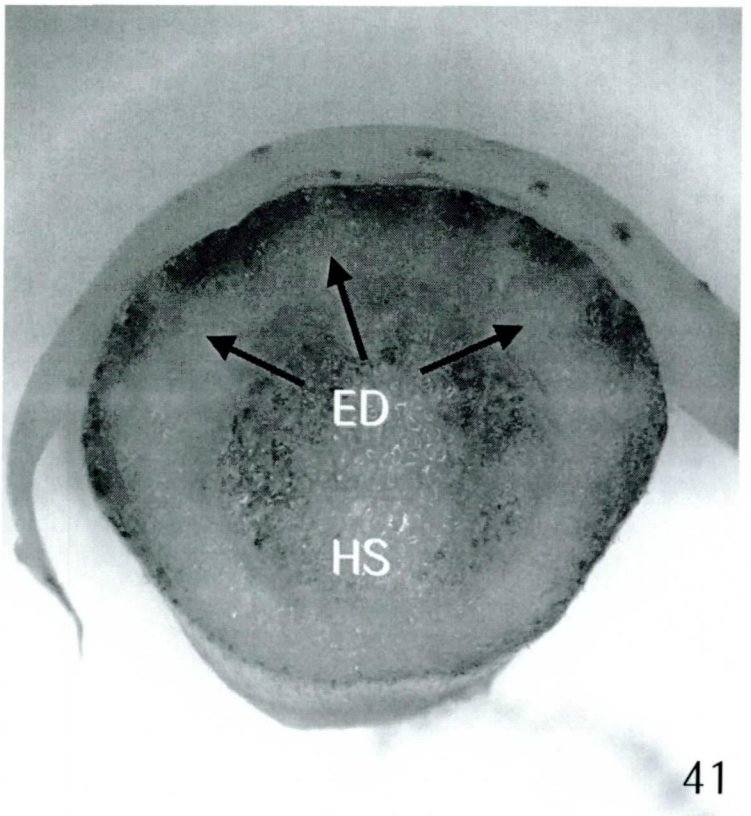


Fig. 41. Anatomical view of the endophytes (ED) within the host stem (HS). The parasite stem and its endophytes are green in color. The infected upper half part of the host stem expanded compared to the uninfected lower half. ×8.

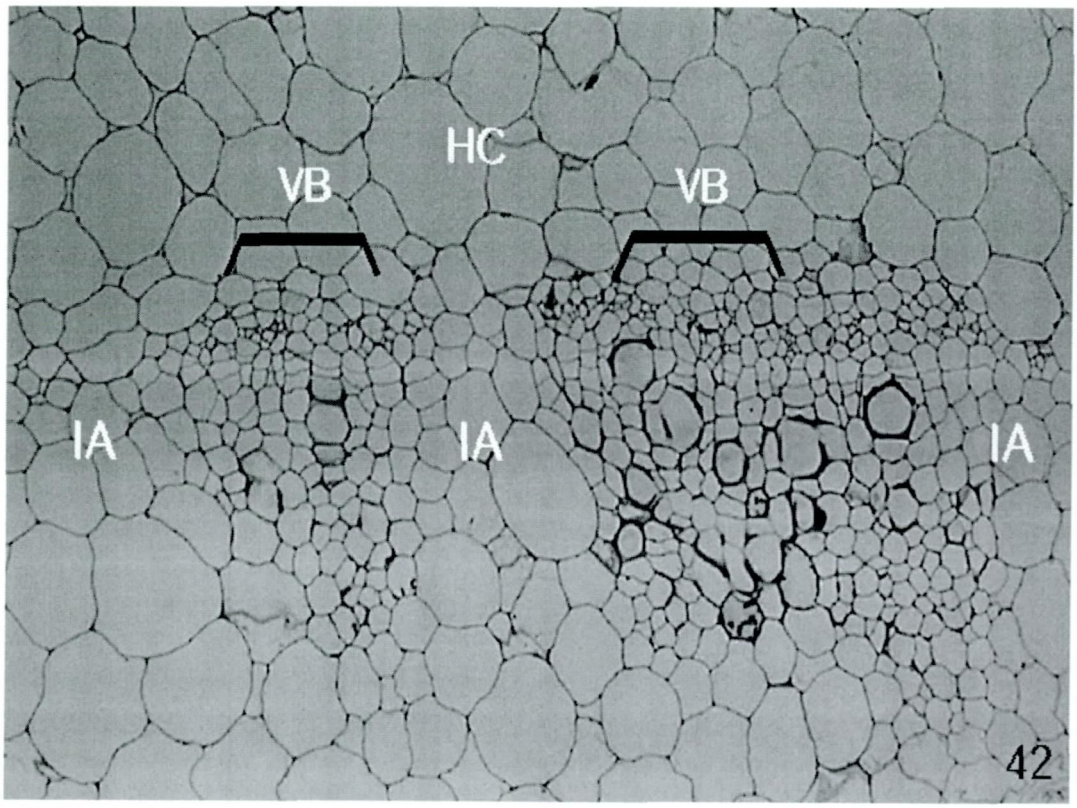


Fig. 42. Light micrograph of the host stem, uninfected with endophytes, shows vascular bundles (VB) that are separated from each other by interfascicular areas (IA). HC, cortex of the host stem. ×320.

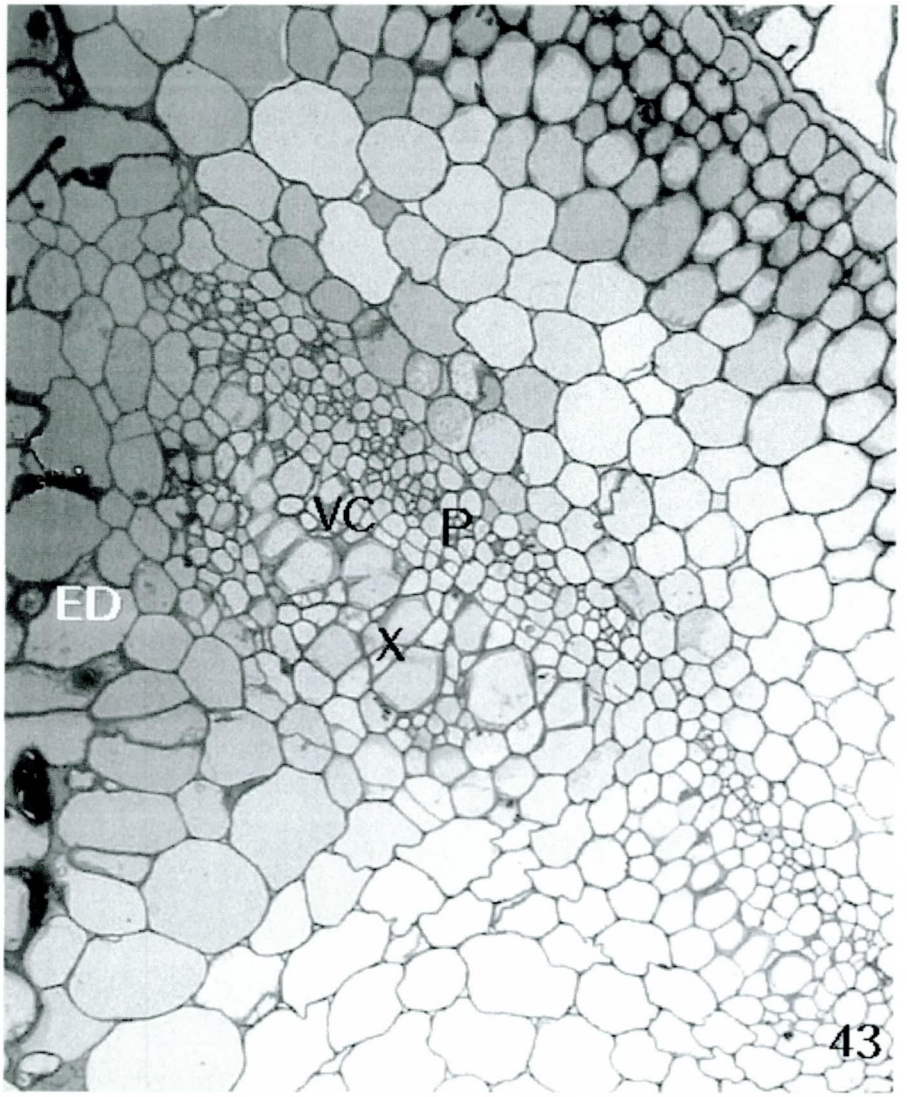


Fig. 43. Internal structure as the host stem is parasitized by endophyte (ED), the vascular cambium (VC) is formed at intra- and interfascicular areas, and thus the vascular bundles are in contact with each other. X, xylem; P, phloem. ×250.

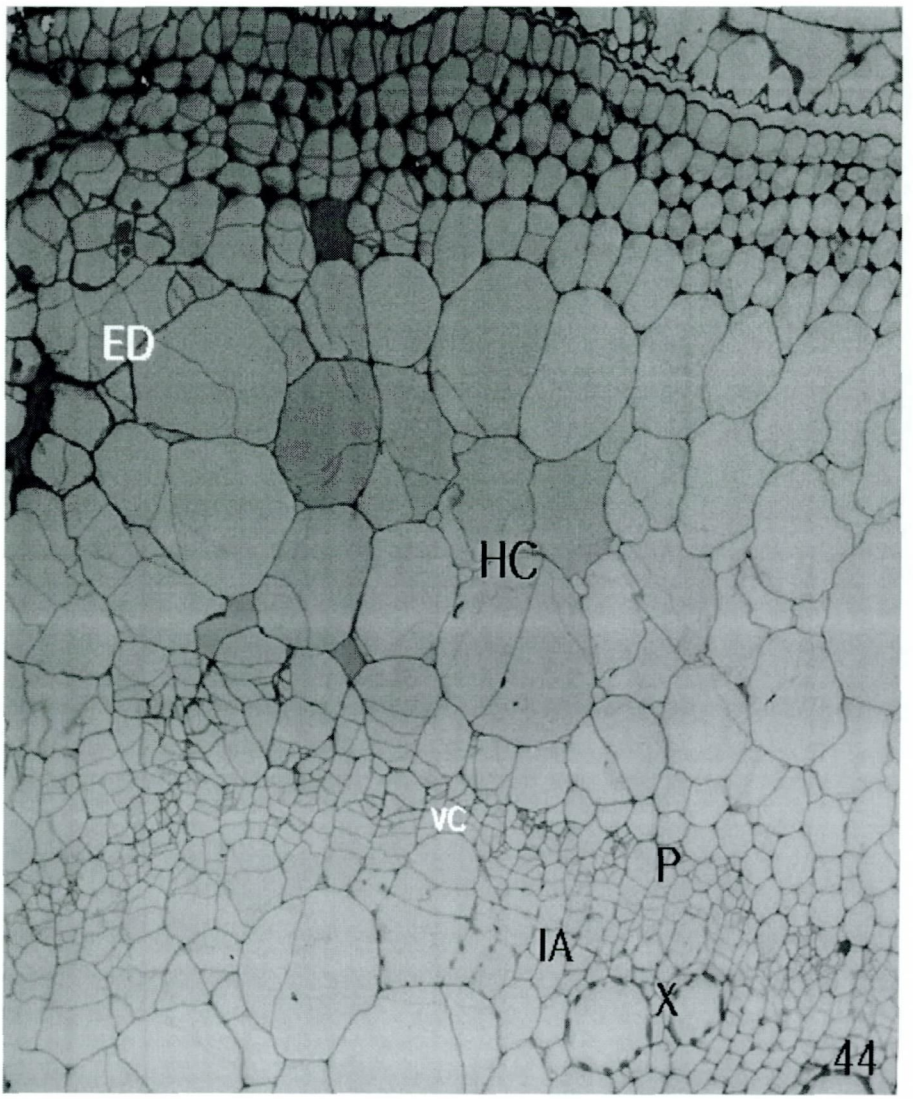


Fig. 44. Internal structure the swollen portion of the host stem, formed by penetration of endophytes (ED). The cells of vacuolated parenchyma cells of the host cortex (HC) and interfascicular area (IA) are divided. Vascular cambium (VC) is formed at the intra- and interfascicular areas. P, phloem; X, Xylem. ×160.

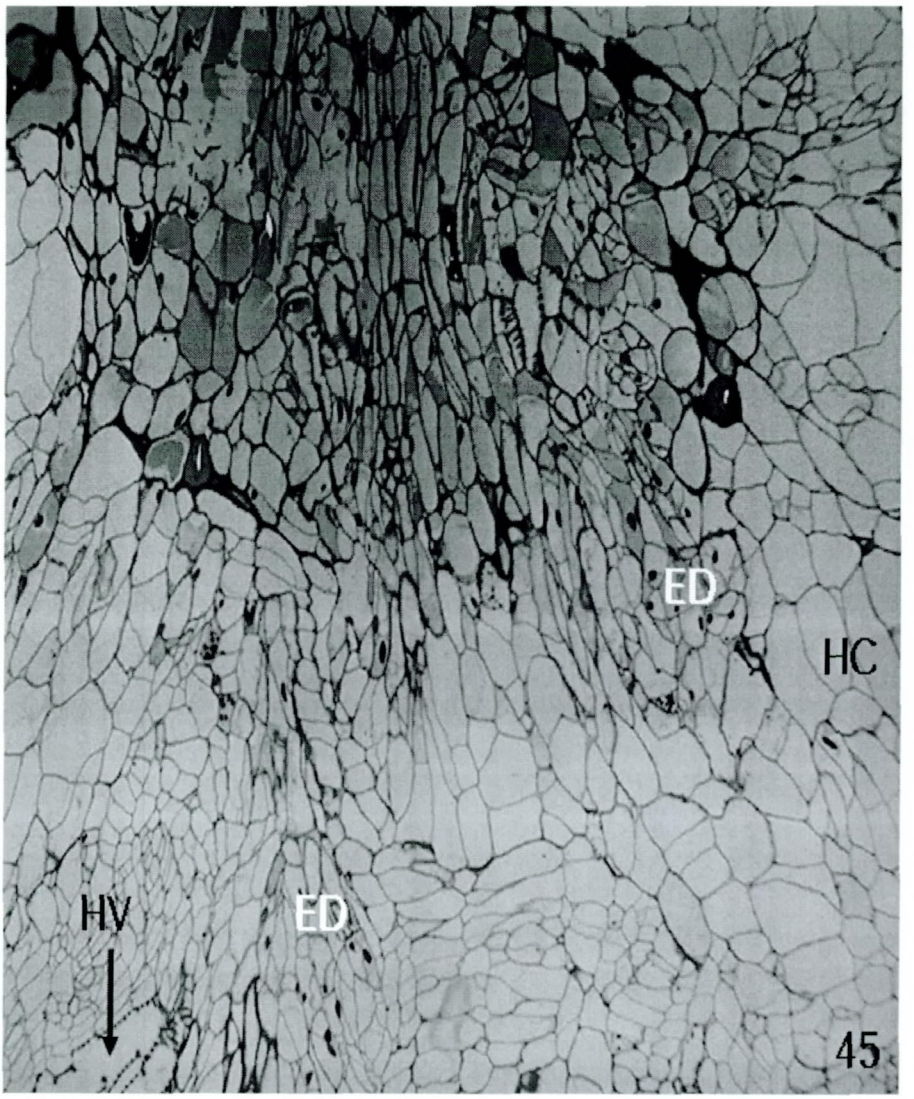


Fig. 45. Internal structure the swollen portion of the host stem, formed by penetration of endophytes (ED) as in Figs. 40 and 41, consists of numerous cells around endophytes. HC, host cortex; HV, host vessel. ×150.

Ⅳ. 고 찰

1. 흡기의 기원

숙주 식물의 조직에 침입하기 전의 흡기(upper haustorium) 구조에 대한 언급은 장차 숙주식물의 조직에 침입하여 생장할 흡기 부분(endophyte)의 기원을 이해하기 위해서 필요하다. 숙주식물의 뿌리에 기생하는 흡기의 경우는 뿌리의 표피조직으로부터 기원되는 것으로 밝혀졌다(Stephens, 1912; Chuang and Heckard, 1971). Thomson(1925)은 줄기의 피층에 형성된 "분열유조직세포들"을 흡기의 시원세포군이라고 하였다. 또한 Koch(1874)는 *C. epilinum* 줄기의 피층에 형성된 세포질 밀도가 높은 신장된 세포들을 흡기의 세포군이라고 하였다.

Peirce(1893)는 *C. americana* 줄기의 내초의 바로 위에 위치한 피층 세포의 분열에 의해 흡기가 기원되고, 줄기와 기원이 다른 표피세포와 흡기의 말단부에 생장점이 있어 측근의 발생 양식과 비슷하다고 하였다. Thoday(1911) 역시, 흡기는 내초 바로 외측에 있는 피층 세포가 분열하여 부정근과 비슷하게 발생된다고 하였다. 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).

Kim(2005)에 의하면, 새삼(*C. japonica*) 줄기가 숙주식물에 접촉되면 피층의 중앙부에 위치한 세포들이 뚜렷한 핵과 높은 밀도의 세포질 속에 많은 세포소기관을 갖는 흡기의 시원세포들이 유도되고, 이로부터 분열조직이 발달되면 이어서 종렬세포층, 지형세포층, 압착세포층 등 3가지 유형의 세포들로 구성된 흡기가 형성된다. 특히 지형세포(指形細胞)들은 큰 핵과 높은 밀도의 세포질 속에 여러 가지 세포소기관을 많이 갖고 있어서 대사활성이 매우 활발한 특징을 지니며, 지형세포의 바로 위에 위치하는 종렬세포들은 수직 및 수평분열을 활발히 하여 종(縱)으로 여러 개의 세포 열(列)을 형성한다. 실새삼(*Cuscuta australis*)의 흡기도, 새삼과 비슷한 발달 과정을 거쳐서, 종렬세포층, 지형세포층, 압착세포층 등 3종류의 세포

층으로 구성되며, 이들의 조직적 특징도 대체로 실새삼의 것과 비슷하다(Lee and Lee, 1989).

숙주 조직 속에 침입하여 생장하는 흡기 부분(endophyte)은 주로 액포화된 유조직 세포들이 주축을 이루며, 가장자리에 있는 다소 신장된 세포들은 서로 분리되어 사상세포(絲狀細胞, hyphae)들로 전환된다. 흡기의 주축을 이루는 세포들 및 가장자리의 사상세포들의 조직학적 배열 및 세포학적 특징은 숙주 조직에 침입하기 전의 흡기(upper haustoruim)를 구성하던 종렬세포들 및 지형세포들과 각각 비슷하다. 이런 특징의 일치성은 endophyte의 주축 및 사상세포들이 각각 upper haustorium의 종렬세포들 및 지형세포들로부터 기원되었음을 시사한다.

2. 흡기 세포의 생장

숙주 조직 속에서 흡기의 가장자리 세포들은 서로 분리되어서 사상세포들로 전환되어 숙주식물의 유세포 사이로 또는 유세포 속으로 침입하여 생장하였다. 이런 특징은 다른 새삼속 식물들에서도 볼 수 있다(Schumacher, 1934; Dörr, 1968a, 1972; Lee and Lee, 1987; Vaughn, 2003).

사상세포들은 뚜렷한 핵과 높은 밀도의 세포질 속에 여러 가지 세포소기관을 많이 갖고 있어서, 이 사상세포들이 대사적으로 높은 활성 상태에 있음을 시사한다. 특히 사상세포들의 액포 속에 전자 밀도가 높은 입자들이 들어 있으며, 이런 사상세포들과 접해 있는 숙주 세포벽 근처에서도 동일한 입자들이 관찰되었고, 또한 이런 숙주 세포의 벽이 부분적으로 분해되는 양상을 보였다. 이런 결과로 보아, 사상세포들에서 생기는 전자밀도가 높은 입자들은 숙주 세포들을 약화시키거나 분해하는 작용을 하는 것으로 추정된다(Toth and Kuijt, 1977b; Nagar *et al.*, 1984). 따라서 이 입자들에 대한 화학적 성질이 효소세포화학적 방법 등으로 확인되어야 할 과제이다.

2-1. 흡기 및 숙주 세포들 접촉부위에서의 원형질연락사

숙주식물 세포로부터의 물질 흡수를 위한 구조의 하나로서, 오래전부터 흡기와 숙주 세포들 사이의 물질 전달 통로 역할을 할 것으로 생각되는 원형질연락사(plasmodesmata)를 언급하여 왔다(Thoday, 1911; Schumacher and Halbusguth, 1939).

*Cuscuta-Nicotiana*系(Bennett, 1944)와 *Cuscuta-Pelargonium*系(Dörr, 1968b 1969, 1987), *Cuscuta-Impatiens*系(Vaughn, 2003), *Arceuthobium-Picia*系(Tainter, 1971), 그리고 *Pilostyles-Daviesia*系(Dell *et al.*, 1982) 등의 기생계에서 두 이종 식물 세포의 벽을 지나는 원형질연락사가 존재한다고 하였다. 또한 Dörr(1987)와 Vaughn(2003)의 보고 이외에 모든 연구자들은 접촉 부위에서 두 세포의 세포벽을 완전히 관통하는 원형질연락사의 구조를 제시하지 않고 있다. 반면, 실새삼-토끼풀系(*Cuscuta-Trifolium*; Lee and Lee, 1989), 자기기생(自己寄生) 하는 *Cuscuta-Cuscuta*系(Lee, 1993), *Arceuthobium-Pinus*系(Alosi and Calvin, 1985), 그리고 *Pilostyles-Dalea*系(Kuijt *et al.*, 1985) 등의 미세구조 연구에서는 두 이종(異種) 세포의 세포벽을 관통하는 원형질연락사가 관찰되지 않는다.

이상의 기생계를 살펴보면, (i) *Cuscuta-Pelargonium*系 및 *Cuscuta-Impatiens*系 그리고 *Cuscuta-Trifolium*系 및 *Cuscuta-Cuscuta*系, (ii) *Arceuthobium-Picia*系와 *Arceuthobium-Pinus*系, 그리고 (iii) *Pilostyles-Daviesia*系와 *Pilostyles-Dalea*系 등에서 *Cuscuta*와 *Arceuthobium* 및 *Pilostyles* 등은 같은 속(屬)의 기생피자식물이다. 그런데 연구자들에 따라서, 이들의 흡기 세포와 이종(異種) 숙주식물 세포 사이에 원형질연락사의 존재 여부가 서로 다르게 주장되어 있다. Kuijt(1983)는 일부 기생계에서 이종 세포들의 두 세포벽을 통과하는 원형질연락사가 존재한다는 연구 결과는 아마도 전자현미경 하에서 재료 관찰시 생긴 오류일 수 있다고 한 바 있다.

본 연구에서 흡기와 숙주의 두 세포벽을 관통하는 원형질연락사를 관찰할 수 없었다. 따라서 새삼 식물에서는 기생식물과 숙주식물사이의 세포질을 통한 물질전위 기작은 존재하지 않는 것으로 보이며, 흡기와 숙주 세포의 두 세포벽이 융합되

어 전세포벽 경로(apoplastic pathway)를 통해서 물질 전위가 이루어질 것으로 생각된다(Alosi and Calvin, 1985).

2-2. 흡기 세포의 색소체

새삼속 식물들은 엽록소를 갖고 있어서 숙주식물에 기생하기 전까지는 광합성에 의해 독립영양을 취하다가(Zimmerman, 1962; Pattee *et al.,* 1965), 숙주식물에 기생하게 되면 광합성 능력이 감소하게 된다(Macleod, 1961a, 1961b). 이러한 이유로 새삼속 식물은 완전기생피자식물로 분류되고 있다.

Kooij *et al.*(2000)은 6종(*Cuscuta reflexa, C. subinclusa, C. gronovii, C. campestris, C. grandiflora, C. odorata*)의 새삼속 식물 줄기에서 색소체의 분자, 기능, 미세구조 등에 관한 특성을 연구한 바 있다. 그들이 조사한 6종 가운데 4종의 색소체는 틸라코이드를 갖고 있으며, 이들이 지닌 엽록소 a/b의 비율은 계통적으로 밀접하게 관련된 고구마속(*Ipomoea*) 식물의 줄기 조직에 있는 것과 비슷하다. 그러나 2종의 색소체에는 어떤 엽록소도 없고 틸라코이드도 존재하지 않는다. 그 밖에도 *Cuscuta australis*(Laudi, 1968), *C. pedicellata* (Lyshede, 1989), 그리고 *C. pentagona* (Sherman *et al.,* 1999) 등의 줄기에 있는 피층 세포들에서 틸라코이드 막을 갖는 색소체(엽록체)가 발견된다.

본 연구에서 Fig. 1, 2 및 39, 40처럼, 새삼 줄기의 외부 형태와 숙주조직에 침입하여 생장하는 새삼의 흡기는 녹색을 띄고 있었다. 또한 많은 사상세포를 포함한 흡기 세포들에서 틸라코이드가 발달된 색소체, 즉 엽록체를 흔히 볼 수 있었다. 이런 특징은 자연에서 새삼이 보통 관목식물에 기생하는 반면, 이 연구에서는 새삼의 흡기가 봉선화와 같은 초본 숙주식물에 침입하여 기생한다는 점을 고려할 필요가 있을 것이다. 이런 초본 숙주식물의 경우 일정한 깊이에 있는 조직에까지 빛의 투과될 수 있기 때문에 흡기 세포들에서 광합성을 수행할 수 있는 틸라코이드가 발달한 것으로 사료된다. 그러나 흡기의 최종 생장 과정에서 흡기의 사상세포가 숙주의 체관부 세포와 만나서 체관 요소로 분화된다. 이런 사실은 새삼의 흡기 세포들에서 틸라코이드 막을 갖는 엽록체가 발달하더라도 독립영양을 취할 수 없을 정도

로 광합성 효율이 낮기 때문인 것으로 사료된다. 새삼속 식물의 흡기(upper haustorim)의 지형세포(指形細胞)들(Kim, 2005) 및 본 연구의 흡기(endophyte) 세포들에서 관찰된 엽록체와 같이, 기생피자식물들의 흡기 세포에서 엽록체가 관찰된 예는 아직까지 보고된 바 없다. Vaughn(2003)은 이 연구에서 사용된 봉선화(*Impatiens balsamina*)와 같은 속의 숙주식물(*Impatiens sultanii*)에 기생하는 새삼속 식물(*C. pentagons*)의 흡기(endophyte) 세포에서 틸라코이드가 발달된 엽록체를 언급하고 있지 않다.

또한 색소체 속에서 전자 밀도가 높고 낮은 부분이 반복되는 격자무늬의 결정체가 관찰되었다. 이런 결정체는 숙주 조직에 침입하기 전의 흡기를 구성하는 지형세포들에서 흔히 볼 수 있다(Kim, 2005). 이러한 결정체는 광합성에 관련된 단백질로서 약 200여 종류가 틸라코이드 루멘 속에 축적되어 있는 것으로 밝혀져 있다(Robbinson and Mant, 2005). 이 결정체의 화학적 성질을 정확히 알기 위해서는 결정체를 색소체로부터 분리하여 분석하는 연구가 이루어져야 할 것이다.

3. 관다발 세포로 분화하는 흡기 세포들

Dörr(1972)는 숙주식물의 유조직 부위에서 생장하는 새삼속 식물 흡기의 사상세포를 "searching hyphae" 라고 하였고, 이 세포가 숙주의 체관부에 도달하였을 때 "contact hyphae" 라고 지칭한 바 있다. 이러한 용어의 사용은 searching hyphae가 숙주의 물관 및 체관 세포를 인식할 수 있는 듯한 암시를 주고 있으나, 실제로 인식작용에 관한 증거는 없는 것으로 보인다(Kuijt, 1983).

3-1. 물관 세포로 분화하는 사상세포들

Dörr and Kollmann(1976)은 열당과의 초종용속(*Orobanche*) 식물의 흡기 세포가 숙주의 물관 벽에 접하여 이차세포벽이 비후되는데 이들 두 세포는 벽공으로 연결된다고 하였다. 그리고 Dell *et al.*(1982)은 흡기 세포가 숙주의 물관에 도달하

더라도 물관부 요소로 분화 하는 세포가 없다고 하였다. 또한 숙주식물의 뿌리에 기생하는 현삼과의 *Castilleja*속 식물(Dobbins and Kuijt, 1973b) 및 단향과의 *Commandra* 속 식물(Toth and Kuijt, 1977b) 등에서는 흡기들이 숙주의 물관에 침입한 후에 두 세포의 접촉면에서 세포벽이 분해되고 구멍이 뚫려서 서로 연결(open lumen-lumen linking)됨으로서 물관 세포로 분화한다. 또한 최근에 현삼과의 *Striga*속 식물의 흡기 세포들은 벽공을 통하여 숙주의 물관 세포 속으로 침입한 다음 흡기 세포의 세포벽 끝이 분해됨으로서 물관 세포로 분화한다(Dörr, 1997).

본 연구에서는 흡기 가장자리에서 형성된 사상세포들이 숙주식물의 물관에 접촉한 다음에 2차벽이 집적되어 물관 세포로 분화되었다. 결국 이렇게 사상세포들로부터 분화된 물관 세포들(xalary hypha)은 숙주의 물관과 흡기의 주축속에 형성된 물관을 연결하는 교량 역할을 하였다. 이런 특징은 초종용속(Orobanche) 식물의 흡기에서와 비슷하나(Dörr and Kollmann, 1976), *Castilleja*속(Dobbins and Kuijt, 1973b), *Commandra*속(Toth and Kuijt, 1977b), *Striga*속(Dörr, 1997) 식물 등과는 다르다. 또한 사상세포가 숙주의 물관 속으로 전충체를 형성하듯이 침입하여 생장한 후에 물관 세포로 분화하는 실새삼 흡기의 경우와도 다르다(Lee and Lee, 1989).

3-2. 체관 세포로 분화하는 사상세포들

Thomson(1925)은 *Cuscuta. reflexa*의 흡기 내에 체관부가 존재하지 않는다고 하였다. 그러나 *C. americana*(Peirce, 1893), *C. gronovii*(Moss, 1928), *C. odorata*(Dörr, 1972, Israel *et al.*, 1980), *C. austrails*(Lee and Lee, 1989) 등의 흡기에서는 영양 물질의 이동 통로인 체관부가 존재한다. 또한 형질 전환된 담배(*Nicotiana tabacum*)속에 있는 녹색형광단백질(green fluorescent protein, GFP)이 새삼속 식물(*Cuscuta reflexa*) 흡기의 사상세포(絲狀細胞)에 의해 흡수된 다음 줄기의 체관부로 이동하는 것이 확인되었다(Haupt *et al.*, 2001).

숙주의 체관부에 도달한 사상세포들은 숙주의 체관 세포들 사이로 침입하여 생장하며 체관 세포로 분화되었다. 즉 사상세포들의 얇은 세포질 층에서 세포

벽이나 액포막에 거의 수직으로 배열하는 활면소포체들, 미토콘드리아, 그리고 작고 많은 녹말 입자를 갖는 색소체 등의 미세구조를 볼 수 있었다(Dörr, 1972; Lee and Lee, 1989). 이런 구조는 자가영양을 취하는 피자식물들의 체관 세포에서 볼 수 있는 전형적인 특징이다. 숙주의 체관요소에 도달된 흡기에서 사상세포들은 칼로스(callose) 및 체관부-단백질(P-protein) 등 고등식물의 체관 세포에서 볼 수 있는 구조가 관찰되지 않았다. 이런 미세구조들은 새삼에서도 볼 수 없었다(Lee and Lee, 1989).

4. 흡기의 공격을 받은 숙주 조직의 구조

본 연구에서 흡기의 사상세포들이 숙주의 관다발조직 특히 물관부에 침입하는 경우, 침입된 사상세포들에 의해서 숙주의 물관 세포들의 배열이 교란되어, 하나의 물관부에서 물관 세포들이 서로 분리될 정도였다. 또한 기원을 알 수 없는 액포화된 세포들이 마치 전충체를 형성하듯 숙주의 물관 세포 속으로 밀려들어가기도 하였다. 여러 개의 흡기가 침입된 숙주 줄기 부위에서, 주로 피층 조직의 세포들이 분열함으로서 충영(蟲瘿)처럼 부풀었다. 이런 부위에서 관다발 사이에 있던 속간지역(束間地域)의 유세포들도 분열하여 속간형성층을 이루었다. 많은 흡기에 관한 연구 중에서 Thomson(1925)의 연구 이외에 흡기의 침입으로 인한 숙주 조직의 변화에 대한 연구는 거의 찾아 볼 수 없다. 그는 새삼속 식물(*Cuscuta reflexa*)의 흡기가 무화과(*Ficus carica*) 및 호박속(*Cucurbita*) 식물 등의 줄기에 침입하면, 이들 숙주 식물 줄기의 피층과 속간지역의 유세포들이 분열하여 흡기 근처의 조직이 증가되며, 속간지역으로부터 속간형성층이 나타남을 확인한 바 있다. 그의 연구 결과는 본 연구에서 관찰된 것과 거의 일치하였다. 이와 같은 숙주 유세포들의 분열 활성은 단순히 흡기의 침입이라는 자극에 대한 반응으로 생기는 것인지, 아니면 흡기의 공격을 방어하기 위한 수단의 하나로 자신의 세포 수를 증가시키는 것인지는 확실하지 않다.

V. 결 론

숙주식물에 침입한 기생피자식물 새삼(*Cuscuta japonica* Choisy) 흡기 세포들의 발달 및 미세구조를 광학 및 전자현미경으로 연구한 결과는 다음과 같다.

1. 숙주 조직 속에 침입하여 생장하는 흡기 부분(endophyte)은 주로 발달된 액포를 갖는 유조직 세포들이 주축을 이루며, 가장자리에 있는 다소 신장된 사상세포(絲狀細胞)들로 이루어진다. 세포의 조직학적 배열 및 특징의 일치성으로 보아, upper haustoruim을 구성하던 종렬세포들 및 지형세포들로부터 endophyte의 주축 및 사상세포들이 각각 기원된다.

2. 신장된 사상세포는 큰 인을 갖는 커다란 핵과 높은 밀도의 세포질 속에 여러 가지 세포소기관을 많이 갖고 있어서, 대사적 활성이 활발함을 반영한다.

3. 특히 사상세포들은 틸라코이드 막이 발달된 색소체(엽록체)를 갖고 있는데, 이는 숙주의 피층 조직에서 생장하는 흡기 세포들에까지 빛이 투사될 수 있기 때문인 것으로 사료된다.

4. 숙주 식물의 물관부에 도달된 사상세포들은 물관부 측벽에 접촉된 다음 이차세포벽이 두꺼워져 물관요소(xylary hyphae)로 분화한다. 한편. 숙주 식물의 체관부에 도달한 사상세포들은 세포벽 주변의 얇은 세포질 층 속에 세포벽이나 액포막에 수직으로 배열된 활면소포체 및 미세한 녹말입자를 갖는 색소체 등을 갖는 체관 요소(phloic hyphae)로 분화한다.

5. 흡기의 공격을 받은 숙주의 줄기에서, 피층 세포들이 분열하며, 또한 관다발 사이에 있는 속간지역(束間地域)의 유세포들도 분열하여 속간유관속형성층으로 분화된다.

참 고 문 헌

Alosi, M.C. and Calvin, C.L.(1985). The ultrastructure of dwarf mistletoe (Arceuthobiumsp) sinker cells in the region of the host secondary vasculature. Can. J. Bot. 63: 889-898.

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

Bennett, C.W.(1944). Studies of dodder transmission of plant virus. Phytopathol. 34: 905-932.

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

Byrne, J.M., Pesacreta, T.C. and Fox, J.A.(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.

Chuang, T.L. and Heckard, L.R.(1971). Observations on the root-parasitism in *Cordylanthus*(Scrophulariaceae). Amer. J. Bot. 58: 218-228.

Dell, B., Kuo J. and Burbidge, A.H.(1982). Anatomy of *Pilostyles hamiltonii* C.A. Gardner (Rafflesiaceae) in stem of *Deviesia.* Aus. J. Bot. 30: 1-9,

Dinelli, G., Bonetti, A. and Tibiletti, E.(1993). Photosynthetic and accessory pigments in *Cuscuta campestris* Yuncker and some host species. Weed Res. 33: 253-260.

Dodge, J.D. and Lawes, G.B.(1974). Plastid ultrastructure in some parasitic and semi-parasitic plants. Cytobiologie. 9: 1-9.

Dobbins, D.R. and Kuiit, J.(1973b). Studies on the haustorium of *Castilleja* (Scrophulariaceae). II. The endophyte. Can. J .Bot. 51: 923-931.

Dörr, I.(1967). Zum Feinbau der 뺙Hyphen뺙 von *Cuscuta odorata* und ihrem Auschluss an die Siebrohen ihrer Wirtspflanzen. Naturwissenschften 54:

474.

Dörr, I.(1968a). Plasmatishe Verbindungen zwischen artfremden Zelllen. Zaturwissenschften 55: 396.

Dörr, I.(1968b). Finebau der Kontakte zwischen *Cuscuta*-Hyphen und den Siebrohen ihrer Wirtspflanzen Protoplasma. 75: 167-184.

Dörr, I.(1968c). Zur Lokalisierung von Zellkontakten zwischen *Cuscuta odorata* und verschiedenen hoheren Wirtspflanzen. Protoplasma. 65: 435-448.

Dörr, I.(1969). Feinstruktur intrazellular wachsender *Cuscuta*-Hyphen. Protoplasma. 67: 123-137.

Dörr, I.(1972). Der Anschluss der *Cuscuta*-Hyphen an die Siebrohren ihrer Wirtspflanzen. Protoplsma. 75: 167-184.

Dörr, I.(1987). The haustorium of *Cuscuta*-new structural results. *In*, Weber H.C. and Forstreuter, V.W.(eds.), Proceedings of the 4th International Symposium on Parasitic Flowering Plants, Marbrug, FRG. pp. 163-170.

Dörr, I.(1997). How Striga parasitises its host: a TEM and SEM study. Ann Bot 79: 463-472.

Dörr, I. and Kollmann, R.(1976). Strukturelle Glundlagen des Parasitismus bei *Orobanche*. III. Die Differenzierung der Xylemanschlussses bei *O. crenata* Protoplsma 89: 235-249.

Foard, D.E., Haber, A.H. and Fishman, T.N.(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 Weber, H.C.(1984). Zum Parasitismus von *Cuscuta auf Euphorbia* Wirten. Beitr. Biol. Pflanzen 59: 31-54.

Govier, R.N., Brown, J.G.S. and Pate, J.S.(1968). Hemiparasitic nutrition in angiosperms II. Root haustoria and leaf glands of *Odontites verna*(Bell) Dum. and their relative to the abstraction of solutes from the host. New Phytol. 67: 963-972.

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

holoparasite *Cuscuta reflexa*. Journal of Experimental Botany. 52: 173-177.

Hibberd, J.M,. Bungard, R.A., Press, M.C., Jeschke, W.D., Scholes, J.D. and Quick, W.P.(1998). Localization of photosythnthetic metabolism in the parasitic angiosperm *Cuscuta reflexa*. Planta. 205: 506-513.

Hull, R.J. and Leonard, O.A.(1964a). Physiological aspects of parasitism in mistletoes (*Arceuthobium and Phoradendron*). I. The carbohydrate nutrition of mistletoe. Plant Physiol. 39: 996-1007.

Ihl, B. and Jacob, F.(1990). Functioning of *Cuscuta* haustoria by benzylaminopurine. Haustorium 24: 4.

Ismail, A.M.A., Obeid, M.A.(1976). study of assimilation in *Cuscuta. hyaline* Heyne ex Roth., *Orobnche ramosa* L. and Striga hermonthica Benth. Weed REs. 16: 87-92.

Israel, S., Dörr, I. and Kollman, R.(1980). Das Phloem der Haustorien von *Cuscuta*. Protoplasma. 103: 39-321.

Kindermann, A.(1928). Haustorien a Cuscuta-arten. Planta, 5: 769-783.

Kim, J.A.(2005). The structure and development of the upper haustorium in the parasitic angiosperm *Cuscuta japonica* Choisy. Thesis of M.S. Chosun University. Pp. 1-58.

Koch, L.(1874). Untersuchungen uber die Entwicklung der Cuscuteen. Bot. Abhandl. 2: 1-137.

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

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.

Kuijt, J., Bray, D. and Olson, A.R.(1985). Anatomy and ultrastructure of the endophytic system of *Pilostyles thurberi* (Rafflesiaceae).Can. J. Bot. 63: 1231-1240.

Laudi, G.(1968). Four-layered membrane in the plastidspf galls of *Cuscuta australis*. Experientia, 15(7). 729.

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

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

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

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

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

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

Machado, M.A. and Zetsche, K.A.(1990). structural, functional and molecular analysis of plastids of the holoparasites *Cuscuta reflexa* and *Cuscuta europaea*. Planta 181: 91-96.

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

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

Miller, J.R. and Tocher, R.D.(1975). Photosynthesis and respiration of

Artheuthobium tsugense (Loranthaceae). Am. J. Bot. 62: 765-769.

Moss, E.M.(1928). The haustorium of *Cuscuta gronovii*. Phytopathol. 18: 478.

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

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

Okonkwo, S.N.C.(1966). Studies on *Striga senegalensis*. II. Translocation of C^{14}-labelled photosynthate, urea-C^{14} and sulphur-35 between host and parasite. Am. J. Bot. 53: 142-148.

Park, S.H.(2004). Ultrstructure and Development of Mature Embryo and Seeding in Parasitic Angiosperm *Cuscuta japonica* Choisy. Thesis of M.S. Chosun University. Pp. 1-49.

Pattee, H.E., Allred, K.R. and Wiebe, H.H.(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.

Penot, M.(1986). L'importance de la void ligneuse dans 1'alimentation de la *Cuscute*. Physiol. Veg. 24: 333-338.

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

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

Schumacher, W.(1934). Die Absorptionsorgan von *Cuscuta odorata* und der stoffubertritt aus den Siebrohren der Wirtspflanze. Jahrb. Wiss. Bot. 80: 74-91.

Schumacher, W. and Halbsguth, W.(1939). Uber den Anschluss einiger

hoherer Parasiten an die Siebrohren der Wirtspflanze. Ein Beitrag zum Plasmodesmenproblem. Jahrb. Wiss. Bot. 87: 324-355.

Sherman, T.D., Pettigrew, W.T. and Vaughn, K.C.(1999). Structural and Immunological Characterization of the *Cuscuta Pentagona L.* Chloroplast. Plant Cell Physiol. 40(6): 592-603.

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

Stephens, E.L.(1912). The structure and development of the haustorium of *Striga lutea.* Ann. Bot. 26: 1067-1076.

Spurr, A.A.(1969). Low-viscosity epoxy resin embedding medium for electron micrpscopy. J. Ultrastr. Res. 26: 31-43.

Tainter, F.H.(1971). The ultrastructure of *Arceuthobium pusillum.* Can. J. Bot. 49: 1615-1622.

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

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

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.

Vaughn, K.C.(2003). Dodder hyphae invaded the host: a structural and immunocytochemical characterization. Protoplasma. 220: 189-200.

Venable, J.H and Coggeshall, R.(1965). A simplified lead citrate stain for

use in electron microscopy. J. Cell Biol. 25: 407-408.

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

Wolswinkel, P. and Ammerlaan, A.(1983). Sucrose and hexose release by excised stem segments of Vica faba L.: The sucrose-specific stimulating influence of *Cuscuta* on sugar release and the activity of acid invertase. J. Exp. Bot. 34: 1516-1527.

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