

## 새삼(*Cuscuta japonica* Choisy)의 吸器에 관한 研究

### I. 宿主組織 侵透前의 吸器

李 載 斗 · 李 圭 培  
(成均館大學校 生物學科)

## Studies on the Haustorium of *Cuscuta japonica* Choisy

### I. The Upper Haustorium

Lee, Chai Doo and Kyu Bae Lee

(Department of Biology, Sung Kyun Kwan University, Seoul)

#### ABSTRACT

The portion of *Cuscuta japonica* haustorium which lies external to the host tissues, the upper haustorium, was investigated at the light- and electron-microscopic levels. The haustorium lightly contacted with the host was formed by the expansion of the epidermis and cortex of the stem at the contact side, and to have a group of meristematic cells within the haustorial cortex. When such a haustorium was closely contacted with the host, the meristematic region transformed into a primordial structure of the endophyte (endophyte primordium, EP) which may penetrate into the host tissues. EP consisted of the three kinds of cell group: dividing cells at the adaxial or proximal side; large, elongate cells (idioblasts) at the middle portion; compressed cells at the abaxial or basal side. The idioblasts were characterized by the presence of large nucleus, dense cytoplasm, several small vacuoles, and abundant cell organelles including the multilamellar structures and cytosomes, and thus suggested to have a high metabolic activity. The features of the EP were discussed in relation to the possibility of the penetrating into the host tissues.

#### 緒 論

寄生被子植物의 吸器(haustorium)는 宿主組織에 侵透하지 않은 部分(upper haustorium)과 숙주조직에 침투하여 生長하는 部分(endophyte)으로 區分된다(Kuijt, 1977). 새삼屬(*Cuscuta*)의 흡기에 관한 研究의 大部分은 endophyte에 集中되어 있다(Thoday, 1911; Kindermann, 1928; Dörr, 1968, 1969, 1972).

Koch (1874)는 숙주와 접촉된 *C. epilinum*의 줄기에 짙은 原形質을 가진 伸張된 細胞들이 생겨서 숙주에 침투한다고 하였다. Peirce(1893)는 *C. americana*의 흡기가 줄기의 最內

部皮層細胞의 分裂에 의해 起源되며, 흡기의 先端部에 生長點이 있다고 하였다. Tripodi and Pizzolongo (1967)는 숙주와 접촉된 *C. pentagona*의 皮層에서 分化되는 흡기 세포가 많은 細胞小器官과 높은 細胞質 밀도를 갖고 있어서, 숙주세포를 분해하기 위한 酵素의 合成이 활발할 것이라고 하였다.

이와같은 새삼屬의 upper haustorium에 관한 연구들에서 Kuijt(1977)도 지적한 바와 같이, 숙주조직에 침투하여 生長하는 部分인 endophyte의 起源이 면밀하게 밝혀져 있지 않다.

本 研究는 숙주와 접촉된 새삼(*Cuscuta japonica* Choisy) 吸器의 生長過程에 따른 構造를 調査하고, endophyte의 原基를 밝히고자 수행되었다.

### 材料 및 方法

재료는 경기도 수원시 성균관대학교 자연과학 캠퍼스에서, 토끼풀(*Trifolium repens* L.)과 쑥(*Artemisia asiatica* Nak.)에 기생하는 새삼(*Cuscuta japonica* Choisy)의 upper haustorium을 1984년 7월에 채집하여 사용하였다. 電子顯微鏡의 관찰을 위해서 재료는 0.1M sodium phosphate buffer(pH 7.0)로 완충된 4% glutaraldehyde와 1% OsO<sub>4</sub>에 각각 固定하였다. 脫水는 acetone 上昇濃度順으로 실시하였고, propylene oxide로 置換하여 epoxy resin에 包埋하였다. 切片은 Sorvall Porter-Blum MT-2 ultramicrotome으로 유리칼을 사용하여 만들었다. 두꺼운 절편은 0.05% toluidine blue로 염색하여 광학현미경의 觀察에 사용하였고, 銀色切片은 飽和 uranyl acetate와 lead citrate로 電子染色하여 JEM 100CXII/ASID 전자현미경으로 觀察하였다.

### 結 果

숙주와 가볍게 접촉된 흡기는 줄기로부터 表皮와 皮層이 突出되고, 피층속에 한 層의 分裂組織性 細胞들이 形成되며, 그리고 숙주와 접촉되었던 表皮細胞들은 核이 뚜렷하고 짙은 染色性의 細胞質을 갖고 있었다(Fig. 1). 이러한 흡기가 生長하여 숙주와 더욱 밀접하게 접촉되면, 접촉면의 表皮細胞들은 둥근형에서(Fig. 1) 편평하게 되고(Fig. 2, 4), 다음에는 일그러진 形態로(Fig. 3, 5) 變化되었다. 이와같이 表皮細胞가 變形되는 동안, 피층속에 있던 分열조직으로부터 모양이 각기 다른 세 종류의 細胞群으로 구성된 組織(endophyte primordium, EP)이 形成됨을 觀察할 수 있었다(Fig. 2-5). Fig. 5에서 처럼 endophyte primordium의 細胞群들은 다음과 같이 排列되어 있었다. 즉 中央部에는 큰 核과 짙은 染色性의 細胞質을 가진 大形の 伸張된 세포들이 보통 一層으로 위치하며(異形細胞層, IB), 이형세포의 上部에는 核이 뚜렷한 작은 세포들이 있고(分裂細胞層, DC), 이형세포의 下部에는 매우 압착된 세포들이 있다(壓摺細胞層, CC). Endophyte primordium의 구조는, Fig. 2의 흡기에서 보다 숙주에 더욱 밀착되어 있는 흡기에서(Fig. 3) 주위의 피층으로부터 더 뚜렷하게 구별되었다.

Endophyte primordium의 中央部에 배열되어 있는 이형세포의 微細構造는 다음과 같은 특징이 있었다. 이형세포들은 큰 核, 높은 세포질 밀도, 그리고 많은 小液胞와 細胞小器官들을 갖고 있었으며, 多層膜 構造(multilamellar structure)와 細胞質分離體(cytosegresome)의

구조가 特異하게 관찰되었다.

細胞質에서 관찰되는 同心圓形의 다층박구조는 서로 융합되기도 하며, 外膜은 대체로 잘 保存되어 있으나 內膜은 部分的으로 分解되는 것처럼 보이기도 하였다(Fig. 6, 7). 또한 다층박구조는 原形質膜과 細胞壁 사이에 위치하여 있는 경우도 있었다(Fig. 8, 9).

토끼풀의 줄기와 접촉된 흡기의 이형세포에서(Fig. 5), 세포질의 一部分이 2~3층의 smooth endoplasmic reticulum(s-ER)과 유사한 tubule(Fig. 10) 및 팽대된 tubule(Fig. 11)로 둘러싸여 있는 구조가 관찰되었다. 粒子들을 內包하며 單一膜으로 境界된 液胞의 形態도 관찰되었다(Fig. 12). 썩과 접촉된 흡기의 이형세포에서(Fig. 4), mitochondrion을 포함하는 세포질 일부가 多數의 s-ER과 유사한 tubule로 둘러싸여 있었고(Fig. 13), 粒子들을 내포하며 단일막으로 境界된 液胞도 관찰되었다(Fig. 14). 이들 s-ER과 연관되어 있는 세포질분리체 및 입자를 포함하며 단일막으로 境界되어 있는 액포의 주변에는 dictyosome과 많은 vesicle들이 分布하여 있었다.

## 考 察

**Upper haustorium의 구조.** Koch(1874)는 숙주와 접촉된 *C. epilinum*의 줄기속에 형성되어 있는 原形質 밀도가 길고 伸張된 세포들을 흡기의 “始原細胞(Initial-Zellen)”라고 하였다. 그리고 Peirce(1893)는 새삼屬의 흡기가 줄기의 內鞘 바로 바깥에 있는 最內部 皮層細胞의 分裂로서 起源되며, 이때 흡기가 自體의 表皮와 “生長點”을 가지고 줄기의 皮층과 포피를 뚫고 內生的으로 發生된다고 하였다. 시원세포 및 성장점이라고 한 세포들은, 본 연구에서 숙주에 가볍게 접촉된 흡기(Fig. 1)의 皮층속에 형성된 分裂組織性 細胞들과 同一한 것으로 생각된다. 그러나 본 연구에서, 흡기의 表皮 및 2~3층의 皮層細胞들이 줄기의 것과 連續되어 있는 구조는 Peirce(1893)가 관찰한 흡기의 發生 構造와는 상당히 다른 樣相을 보이고 있다. 따라서 *Castilleja*(Dobbins and Kuijt, 1973a)와 *Comandra*(Toth and Kuijt, 1977)에서와 같이 새삼屬에서도 흡기의 初期 發生 구조가 정밀하게 연구되어야 할 것이다.

寄生被子植物이 숙주와 접촉하면 흡기속에 세포질 밀도가 높고 조밀하게 배열된 세포들이 형성되는데, 이러한 세포들의 集團을 nucleus(Koch, 1874; Simpson and Fineran, 1970), core parenchyma(Dobbins and Kuijt, 1973a), central perenchymatous core(Musselman and Dickison, 1975) 등으로 부르고 있다. 이 조직은 기생피자식물의 種에 따라서 解剖學的 구조에 다소의 差異는 있으나, 숙주조직에 침투하는 機能을 갖고 있다(Kuijt, 1977). 흡기가 숙주에 보다 밀접하게 접촉될 수록(Fig. 1→2→3), 分裂組織에서 誘導되어진 세 종류의 細胞群은 주위에 있는 皮層組織으로부터 더욱 뚜렷하게 境界되어 진다. 이와같은 組織은 上記의 연구자들에 의해서 관찰된 흡기의 구조에서 發見되지 않았다. 세 종류의 세포군도 장차 숙주조직에 침투하여 生長하는 部分(endophyte)으로 발달하기 위해서 준비된 組織의 單位로 볼 수 있다. 따라서, 機能的인 관점에서, 이 조직은 “endophyte primordium”이라고 하는 것이 적당할 것이다. *C. epilinum*에서 흡기의 “始原細胞”(Koch, 1874) 및 *C. pentagona*에서 흡기의 “生長하는 세포”(Tripodi, 1970) 등은 細胞質 密度가 높고 伸張되어 있는 특징을 갖고 있다. 이와같은 특징은 본 연구에서 endophyte primordium의 중앙부에 있는 細胞群과 同一한 것으로 믿어진다. 그런데 중앙부 세포군은 큰 核과 높은 세포질 밀도를 가지

며 大形으로 伸張되어 있어서, 上·下에 있는 두 세포군(분열세포층, 암착세포층)과 形態의으로 대단히 다르기 때문에 “異形細胞層”이라고 하였다.

異形細胞의 微細構造. Endophyte primordium의 중앙부에 배열되어 있는 이형세포들은 큰 핵, 높은 전자 밀도의 세포질, 그리고 많은 小液胞와 ribosome, r-ER, mitochondria, dictyosome 등의 細胞小器官들을 갖고 있어서 높은 代謝活性이 있음을 시사한다(Tripodi and Pizzolongo, 1967). 이러한 細胞學的 특징은 숙주조직속에서 生長하는 蟲기 부분(endophyte)의 細胞들 중에서 숙주세포와 직접 접촉되어 있는 세포의 특징과 거의 一致한다(Dörr, 1968, 1969; Dobbins and Kuijt, 1973b).

多層膜構造는 s-ER에서 起源되는 것으로 알려져 있고(Revel *et al.*, 1958; Chang and Tanaka, 1971), 기능적으로는 細胞內 物質의 移動(Hyde and Walkinshaw, 1966), 消化酵素(Webber and Webber, 1969), 및 autophagic vacuole의 形成(Mesquita, 1972) 등에 관련된 것으로 설명되고 있다. 또한 이 구조는 細胞壁 및 原形質膜과도 연관되어 있는 경우도 있다(Bowes, 1969; Chang and Tanaka, 1971; Sheffield and Bell, 1979). 이러한 보고들을 고려할 때, 異形細胞에서의 다층막구조도 세포내의 물질대사 및 세포벽의 形成에 관련된 것으로 생각된다.

흔히 分化過程에 있는 細胞에서 細胞質의 一部가 s-ER의 tubule로 포위되어 세포질분리체의 구조(primary lysosome)를 形成하며, 산성가수분해 효소에 의해 분리된 세포질이 분해되어 secondary lysosome으로 作用하는 것으로 밝혀져 있다(Ericsson, 1969; Mesquita, 1972; Novikoff, 1976; Marty, 1978). 특히 Marty(1978)는 *Euphorbia*의 根端分裂組織 細胞에서 autophagic vacuole에 의해 분리된 세포질이 분해되어 液胞를 形成한다고 하였다. 또한 Tripodi(1970)는 蟲기의 “生長하는 細胞들”에서  $\beta$ -glycerophosphatase의 活性을 증명한다. 이러한 사실에 비추어 볼 때, 이형세포에서 관찰된 세포질분리체의 구조도(Fig. 10, 11, 13) lysosome의 기능을 갖는 液胞로(Fig. 12, 14) 轉換되는 것으로 생각되어 진다. 그러나 상기의 연구자들에 의해 밝혀진 세포질분리체의 구조는 단순히 s-ER의 tubule이 세포질을 포위하고 있는 구조인데 반해서, 본연구에서 관찰된 구조는 많은 s-ER과 유사한 tubule 및 vesicle들이 복잡하게 연관되어 있는 양상이 다르다. 이 구조가 lysosome으로 作用하는지의 여부는 효소 세포화학적 방법으로 확인되어야 할 것이다.

寄生被子植物의 숙주조직 侵透機作은 物理的인 힘과 酵素의 活性이 함께 作用하는 것으로 說明되고 있다(Musselman and Dickison, 1975; Kuijt, 1977). 숙주조직침투에 必要한 물리적인 침투력과 효소의 활성화는 一次的으로 分裂細胞層의 증가와 代謝的으로 活性이 활발할 것으로 기대되는 異形細胞들에 의해서 각각 이루어 질 것으로 推定된다.

以上の 論議에서, 숙주조직에 침투하기 直前의 upper haustorium 속에 形成된 endophyte primordium의 구조적 특징은 앞으로 숙주조직에 침투하여 生長하는 과정을 이해하는데 도움이 될 것이다. 따라서, endophyte의 침투 生長과정에서 기대되는 숙주세포와의 相互作用, 物質의 吸收, 그리고 endophyte의 구조적 變化相 등에 관하여 연구되어야 할 것이다.

## 摘 要

宿主와 接觸되어 있는 새삼(*Cuscuta japonica* Choisy)의 吸器(upper haustorium)를 生長過程에 따라

그 구조를 調査하였다. 숙주에 가볍게 접촉된 운기는 줄기의 表皮와 皮層이 突出되어 形成되었고, 그 층속에 分裂組織을 갖고 있었다. 이러한 運기가 生長하여 숙주의 表面에 密着되므로서 分裂組織으로부터 分裂細胞層, 異形細胞層, 壓搾細胞層으로 구성된 endophyte primordium이 발달되었다. 길고 大形인 異形細胞들은 큰 核, 많은 小液胞, 높은 밀도의 細胞質, 그리고 多層膜構造와 細胞質分離體를 포함하는 많은 細胞小器官들을 갖고 있어서 代謝의으로 높은 活性이 있음을 反映하였다.

#### 參 考 文 獻

- Bowes, B.G. 1969. Electron microscopic observations on myelin-like bodies and related membranous elements in *Glechoma hederaceae* L. *Z. Pflanzenphysiol.* 60: 414-417.
- Chang, S. and K. Tanaka. 1971. An electron microscope study of complex membranous structure in the Basidiomycete, *Volvariella volvacea*. *Cytologia* 36: 639-651.
- Dobbins, D.R. and J. Kuijt. 1973a. Studies on the haustorium of *Castilleja* (Scrophulariaceae). I. The upper haustorium. *Can. J. Bot.* 51: 917-922.
- Dobbins, D.R. and J. Kuijt. 1973b. Studies on the haustorium of *Castilleja* (Scrophulariaceae). II. The endophyte. *Can. J. Bot.* 51: 923-931.
- Dörr, I. 1968. Zur Lokalisierung von Zellkontakten zwischen *Cuscuta odorata* und verschiedenen höhren Wirtspflanzen. *Protoplasma* 65: 435-448.
- Dörr, I. 1969. Feinstruktur intrazellulär wachsender *Cuscuta*-Hyphen. *Protoplasma* 67: 123-137.
- Dörr, I. 1972. Der Anschluss der *Cuscuta*-Hyphen an die Siebröhren ihrer Wirtspflanzen. *Protoplasma* 75: 167-184.
- Ericsson, J.L.E. 1969. Studies on induced cellular autophagy. I. Electron microscopy of cells with in vivo labelled lysosomes. *Exp. Cell Res.* 55: 95-106.
- Hyde, J.M. and C.H. Walkinshaw. 1966. Ultrastructure of basidiospores and mycelium of *Lenzites saepiaria*. *J. Bacteriol.* 92: 1218-1227.
- Kindermann, A. 1928. Haustorialstudien an *Cuscuta*-arten. *Planta* 5: 769-783.
- Koch, L. 1874. Untersuchungen über die Entwicklung der Cuscuteen. *Bot. Abhandl.* 2: 1-137.
- Kuijt, J. 1977. Haustoria of phanerogamic parasites. *Ann. Rev. Phytopathol.* 17: 91-118.
- Marty, F. 1978. Cytochemical studies on GERL, provacuoles, and vacuoles in root meristematic cells of *Euphorbia*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 75: 852-856.
- Mesquita, J.F. 1972. Ultrastructure de formations comparables aux vacuoles autophagiques dans les cellules des racines de *Allium cepa* L. et du *Lupinus albus* L. *Cytologia* 37: 95-110.
- Musselman, L.J. and W.C. Dickison. 1975. The structure and development of the haustorium in Scrophulariaceae. *Bot. J. Linn. Soc.* 70: 183-213.
- Novikoff, A.B. 1976. The endoplasmic reticulum: A cytochemist's view (A review). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 73: 2781-2787.
- Peirce, G.J. 1893. On the structure of the haustoria of some phanerogamic parasites. *Ann. Bot.* 7: 291-327.
- Revel, J.P., S. Ito and D.W. Fawcett. 1958. Electron micrographs of myelin figures of phospholipid simulating intracellular membranes. *J. Biophys. Biochem. Cytol.* 4: 495-496.
- Sheffield, E. and P.R. Bell. 1979. Ultrastructural aspects of sporogenesis in a fern, *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn. *Ann. Bot.* 44: 393-405.

- Simpson, P.G. and B.A. Fineran. 1970. Structure and development of the haustorium in *Mida salicifolia*. *Phytomorphology* 20: 236-248.
- Thoday, M.G. 1911. On the histological relations between *Cuscuta* and its host. *Ann. Bot.* 25: 655-682.
- Toth, R. and J. Kuijt. 1977. Anatomy and ultrastructure of haustorium in *Comandra* (Santalaceae). *Can. J. Bot.* 55: 455-469.
- Tripodi, G. and P. Pizzolongo. 1967. Osservazioni ultrastrutturali sulla differenziazione e penetrazione degli austori di *Cuscuta pentagona* Engelm. nei tessuti dell'ospite. *Ann. Fac. Agr. Univ. di Napoli* 2: 365-398.
- Tripodi, G. 1970. Localization of tryptophan rich proteins and  $\beta$ -glycerophosphatase activity in *Cuscuta* haustorial cells. *Protoplasma* 71: 191-196.
- Webber, M.M. and P.J. Webber. 1969. Ultrastructure of lichen haustoria: symbiosis in *Parmelia sulcata*. *Can. J. Bot.* 48: 1521-1524.

(1984. 12. 12. 接受)

### Explanation of Figures

- Fig. 1-5.** Lightmicrographs of the longisected haustorial portions which had been contacted with the host plants (*Trifolium repens* L. in Fig. 1, 2, 3, 5; *Artemisia asiatica* Nak. in Fig. 4). The host tissues were removed during preparation except for Fig. 3. Fig. 1. Haustorium lightly contacted with the host has a group of meristematic cells (MC) within the haustorial cortex (HC). Meristematic and epidermal cells (arrow) have densely stained cytoplasm and conspicuous nuclei. Note that the epidermal cells and 2-3 cell layers of cortex in the haustorial portion are continued to those of the stem.  $\times 80$ . Fig. 2. More advanced haustorium has a primordial structure of the endophyte (endophyte primordium, EP) which may penetrate into the host tissues.  $\times 75$ . Fig. 3. Endophyte primordium (EP) in the haustorium closely contacted with the host is more compactly organized into three kinds of cell group than that in Fig. 2.  $\times 85$ . Fig. 4. This haustorium has also the endophyte primordium (EP) consisting of three kinds of cell group.  $\times 80$ . Fig. 5. In the median sectioned and enlarged view of the endophyte primordium in Fig. 3, the three kinds of cell group are obviously distinguished: dividing cells (DC) at the adaxial or proximal side; large, elongate cells (idioblasts, IB) with large nuclei and dense cytoplasm at the middle portion; compressed cells (CC) at the abaxial or basal side.  $\times 350$ .
- Fig. 6-10.** Electron micrographs of the idioblasts in Fig. 3. Fig. 6, 7. Some of the multilamellar structures (MLS) in the cytoplasm show to fuse (small arrows) each other, internal membranes appear to be digested (arrowheads) partly and outer membranes are preserved intact (large arrows).  $\times 17,000$ ,  $32,000$ . Fig. 8, 9. Multilamellar structures (MLS) are located between plasma membrane (arrows) and cell wall (CW).  $\times 41,000$ ,  $16,500$ . Fig. 10. Parts of cytoplasm (Cy) are surrounded with the stacks of smooth endoplasmic reticulum-like tubules (large arrow) and the vesicles (small arrow).  $\times 22,700$ .
- Fig. 11-12.** Electron micrographs of the idioblasts in Fig. 3. Fig. 11. Part of cytoplasm (Cy) is surrounded with the dilated tubules (large arrow) and the vesicles (small arrow). Dictyosomes (D) are located near the sequestered cytoplasm.  $\times 21,000$ . Fig. 12. Vacuoles (V) that are closely associated with the dilated tubules (large arrow) and the vesicles (small arrow), are bounded by a single membrane (arrowhead).  $\times 16,000$ .
- Fig. 13-14.** Electron micrographs of the idioblasts in Fig. 4. Fig. 13. Part of cytoplasm (Cy) including mitochondrion (M) is surrounded with the several stacks of smooth endoplasmic reticulum-like tubules (large arrow) and the several vesicles (small arrow). Dictyosomes (D) are located near the sequestered cytoplasm.  $\times 22,000$ . Fig. 14. Vacuole (V) that is closely associated with the several stacks of smooth endoplasmic reticulum-like tubules (large arrow) and the several vesicles (small arrow), is bounded by a single membrane (arrowhead).  $\times 13,000$ .







