

실새삼(*Cuscuta australis* R. Brown) 吸器에서의 通導細胞에 관한 연구

李圭培 · 朴鍾範 · 李載斗

Studies on the Conducting Cells in the Haustorium of *Cuscuta australis* R. Brown

Lee, Kyu Bae, Jong Bum Park and Chai Doo Lee

(Received April 11, 1987)

Abstract

The elongated filamentous haustorial cells, hyphae, of *Cuscuta australis* R. Brown penetrated into the vascular tissues of the host plant *Trifolium repens* L. were studied by the light and electron microscopes. The hyphae reached the host xylem were invaded into the host vessels and then they grew within the host vessels. Finally these hyphae were differentiated into the water conducting elements, xylary hyphae, by thickening of the secondary walls. The hyphae reached the host phloem were branched at the apical regions. These hyphae possessed thin-layered cytoplasm involving the typical features of sieve elements such as the parallel arrays of smooth endoplasmic reticulum, plastids with the clusters of fine starch granules, and mitochondria with the dilated cristae. It was indicated that these hyphae were differentiated into the nutrients conducting elements, phloic hyphae. The structures described were compared with those of other parasitic plants and were discussed in view of the translocation of materials from host to parasite.

緒 論

메꽃과(Convulvulaceae)에 속하는 새삼屬(*Cuscuta*)의 줄기는 寄主植物과의 접촉면에서 발생된 寄生器官, 즉 吸器(haustorium)를 통해서 寄主식물로부터 수분과 무기 및 유기양분을 흡수한다(Kuijt, 1969). 寄主組織 속에 侵入한 흡기부분(endophyte;

Kuijt, 1977)은 기주조직과 직접 접촉되어서 물질 흡수의 本體로 작용하게 된다. 기주의 柔組織 부위에 침입하여 성장하던 endophyte는 그의 先端部 細胞들이 서로 분리되어서 伸長된 細胞들(hyphae)로 변화되며, 그 후에 hyphae는 계속 성장하여 寄主의 維管束組織에까지 도달됨으로써 물질을 通導할 수 있는 기능을 갖게 된다. 이에 관

한 연구는 *C. europaea*(Thoday, 1911), *C. reflexa* (Thomson, 1925), *C. gronovii*(Moss, 1928), 그리고 *C. odorata*(Schumacher와 Halbsguth, 1939) 등에서 광학현미경으로 관찰된 바 있다. Dörr(1967, 1968, 1972)는 *C. odorata*에서 寄主의 篩管要素에 접촉된 hyphae가 독립영양을 취하는 피자식물들에서 관찰되는 사관요소(Tracheid)의 미세구조를 지니고 있음을 밝혔으며, 이러한 hyphae를 "contact hyphae"라고 명명한 바 있으나, 기주의 木部要素에 도달된 hyphae에 대해서는 언급한 바 없다.

유관속 요소화하는 흡기세포의 연구는 寄生被子植物의 물질회독에 관한 이해에 도움이 될 것으로 생각되며, 우리나라에 분포하는 세삼屬 중의 하나인 실새삼의 寄生系에서는 이에 관한 연구가 이루어져 있지 않다.

본 연구는 寄主의 維管束 組織에 침입한 실새삼(*Cuscuta australis* R. Brown)의 흡기에서 유관속 요소화하는 hyphae를 광학 및 전자현미경으로 관찰하여 그 구조적 특징을 기술하고자 한다.

材料 및 方法

경기도 수원시 성균관대학교 자연과학대학 구내에서 자생하고 있는 토끼풀(*Trifolium repens* L.)의 줄기에 침입한 실새삼(*Cuscuta australis* R. Brown)의 吸器부위를 1984년부터 1985년까지 2년 동안 매년 6~9월 사이에 채집하여 실험에 사용하였다.

채집된 재료는 0.1 M sodium phosphate buffer (pH 6.8)로 완충된 2.5% glutaraldehyde-2% paraformaldehyde 혼합액으로 4°C에서 2~4시간 전고정한 다음에, 1% OsO₄(동일한 buffer 사용)로 4°C에서 8~10시간 후고정하였다. 탈수는 acetone 상승농도순으로 실시하였고 propylene oxide로 치환하였다. Epoxy resin 혼합액을 침투시켜 포매한 재료는 Sorvall Porter-Blum MT-2 ultramicrotome으로 유리칼을 사용하여 절편을 만들었다. 두꺼운 절편은 0.05% toluidine blue로 염색하여 광학현미경의 관찰에 사용하였다. 金·銀色 절편은 포화 uranyl acetate와 lead citrate로 전자염색하여 JEM 120 CXII/ASID型 전자현미경

으로 80kV에서 관찰·촬영하였다.

結 果

寄主의 木部에 도달한 hyphae(xylary hyphae)는 그 先端部가 기주의 導管 側壁을 밀고 들어가는 양상을 나타냈다(Fig. 1). Xylary hyphae는 마치 填充體를 형성하는 것처럼 기주의 도관 속으로 침입(Fig. 2), 성장(Fig. 3, 4)한 후에 二次細胞壁이 肥厚되었다(Fig. 5).

寄主의 篩管部에 도달한 hyphae(phloic hyphae)는 잘록잘록한 모양을 보이며 끝부분이 分枝되는 특징을 나타냈다(Fig. 6, 7). 세포질의 밀도가 낮은 phloic hyphae(Fig. 6-I, II)의 세포벽 주변에 있는 얇은 세포질 층에서 篩管要素의 특징적인 미세구조를 관찰할 수 있었다. 즉 많은 滑面小胞體의 層狀排列(Fig. 7, 8, 10), 미세한 입자의 집단을 포함하고 있는 色小體(Fig. 9), 팽창된 cristae를 가지고 있는 미토콘드리아(Fig. 10) 등이 관찰되었다.

考 察

寄主植物의 조직에 침입한 흡기의 先端細胞들은 *Castilleja*(Dobbins와 Kuijt, 1973)와 *Comandra*(Toth와 Kuijt, 1977)에서 손가락 모양의 세포들(digitate cells)로 변화하며, *Cuscuta*(Schumacher, 1934; Dörr, 1968, 1969, 1972)에서는 絲狀으로 伸長된 세포들(hyphae)로 변화되는 것으로 밝혀졌다. Dörr(1972)는 기주식물의 유조직 부위에서 성장하는 hyphae를 "searching hyphae"라고 하였고, 이 hyphae가 기주의 篩管要素에 도달하였을 때 "contact hyphae"라고 각각 지칭한 바 있다. 이러한 용어의 사용은 searching hyphae가 기주의 木部 및 篩管組織을 인식할 수 있는 듯한 암시를 주고 있으나, 실제로 인식작용에 관한 증거는 없으므로 보인다(Kuijt, 1983). 따라서 본 연구에서는 단순하게 기주의 목부 및 사부조직에 도달된 hyphae를 각각 xylary hyphae 및 phloic hyphae라는 용어를 사용하였다.

1. Xylary hyphae

기주식물의 뿌리에 기생하는 *Castilleja*(Dobbins

와 Kuijt, 1973)와 *Comandra*(Toth와 Kuijt, 1977)에서는 digitate cell이 寄主의 導管에 침입한 직후에 2세포의 접촉면에서 세포벽이 분해되어 구멍이 뚫려서 연결(open lumen-lumen linking)됨으로써 digitate cell이 木部要素化되는 것으로 밝혀졌다. *Orobanche*(Dörr와 Kollmann, 1976)에서는 흡기세포가 기주의 導管壁에 接하면 흡기세포벽이 ingrowth되어 傳達細胞로 변화된 다음에 二次細胞壁이 비후됨으로써 목부요소화하는데, 이들 2세포는 膜孔으로 연결된다고 하였다. 그리고 *Pilostyles*(Dell들, 1982)에서는 흡기세포가 기주의 도관에 도달되더라도 木部化하는 경향이 없다고 하였다.

Fig. 1~5에서와 같이, 기주의 木部に 도달된 실새삼의 hyphae 先端部는 마치 壙充體를 형성하듯이 기주의 導管 側壁을 밀고 들어가서 침입, 성장한 후에 2차세포벽이 비후되어 木部要素로 分化된다. 전충체를 형성하듯 기주의 도관 속으로 침입 성장하는 양상은 *Tristerix*(Mauseth들, 1984)의 흡기세포와 대단히 유사하나, 그들은 기주의 도관 속에서 木部要素化하는 흡기세포를 관찰하지 못하였다. 二次細胞壁이 발달된 xylary hyphae(Fig. 5)와 기주의 導管 사이에는 open lumen-lumen 연결(Dobbins와 Kuijt, 1973; Toth와 Kuijt, 1977) 및 膜孔 연결(Dörr와 Kollmann, 1976) 등에 의한 水分吸收 構造는 관찰되지 않았다. 이러한 *Cuscuta-Trifolium* 寄生系에서의 수분흡수는 다음과 같은 가능성으로 설명될 수 있을 것이다. 즉 xylary hyphae의 2차세포벽을 경계로 하여, 寄主의 導管 속의 靜水壓이 xylary hyphae에 比하여 높게 유지되어 있으므로(Klaren과 VanDeDijk, 1976) xylary hyphae 쪽으로 수동적인 水分轉位가 이루어질 것으로 사료된다.

2. Phloic hyphae

Thomson(1925)은 *C. reflexa*의 흡기내에 篩管이 존재하지 않는다고 하였으나, *C. americana*(Peirce, 1893), *C. gronovii*(Moss, 1928), *C. odorata*(Dörr, 1972; Israel들, 1980) 등에서는 물론 본 연구의 *C. australis* 흡기에서도 영양물질 통도요소가 존재한다. 광학현미경 관찰에서(Fig. 6), 기주의 篩部組織에 침입한 hyphae는 先端部가 分枝

되는 특징이 있으며(Moss, 1928), 이러한 hyphae의 篩部要素化는 전자현미경을 통해서 확인되었다. 기주의 사부에 도달된 hyphae는 세포벽 주변의 얇은 세포질 층에 많은 滑面小胞體들이 層狀으로 배열하여 사부요소의 특징을 갖는다. 이와같은 미세구조는 *C. odorata*(Dörr, 1968, 1969, 1972)와 *Orobanche*(Dörr와 Kollmann, 1975) 등에서 관찰된 구조와 일치한다. 총상으로 배열된 활면소포체는 단백질 합성이나 분비작용보다는 물질흡수에 관여되어 있는 구조라고 생각되어진다(Kuijt와 Toth, 1976). Thođay(1911), Schumacher와 Halbusguth(1939) 등은 새삼屬 흡기의 hyphae와 기주식물의 사부요소 사이에 原形質連絡絲가 존재하여 영양물질이 hyphae쪽으로 이동된다고 한 바 있다. 그러나 *C. odorata*(Dörr, 1972), *Orobanche*(Dörr와 Kollmann, 1975), 그리고 본 연구의 *Cuscuta australis* 등에서는 흡기세포와 기주의 사관요소 사이의 세포질 연락구조가 관찰되지 않았다. Tsivion(1978), Gupta와 Singh(1985) 등은 흡기세포의 영양물질 흡수가 hyphae에서 분비되는 효소의 작용으로 이루어질 수 있다고 설명한 바 있다. 실제로 Wolswinkel과 Ammerlann(1983)은 free space invertase와 같은 기수분해 효소에 의해서 영양물질이 2 식물세포 사이의 細胞壁을 통해서(apoplast) 새삼 속으로 轉位됨을 증명하였다. Alosi와 Calvin(1985)도 *Arceuthobium*의 흡기세포와 기주의 사관요소의 세포벽이 융합(cellulosic fusion)됨으로써 그 세포벽을 통해서 영양물질의 흡수가 이루어질 것이라고 하였다.

寄生被子植物에서 吸器를 통한 寄主植物로부터의 수분 및 영양물질의 吸收는, 기주식물에서보다 기생식물 줄기에서의 더 높은 蒸散率(Malcolm, 1966; Klaren과 VanDe Dijk, 1976, Calvin들, 1984) 및 기생식물의 encophyte에서보다 줄기에 더 많은 저장물질(탄수화물)이 축적되어 있음으로써 생기는 農度勾配(Tainter, 1971; Alosi와 Calvin, 1985) 등에 의해서 촉진될 수 있을 것이다.

기주의 사관요소에 도달된 새삼屬의 hyphae는 Dörr(1969, 1972)의 연구에서는 물론 본 연구에서도 callose 및 P-protein 등 고등식물의 사관요소에

서 볼 수 있는 구조를 갖고 있지 않았다. 通導要素化하는 *Cuscuta*-hyphae에 대해서는 앞으로 더 자세하게 연구되어야 할 것이다.

結 論

寄主植物의 維管束組織에 침입한 실새삼(*Cuscuta australis* R. Brown)의 吸器 細胞들(hyphae)을 光學 및 電子顯微鏡으로 조사하였다. 기주의 木部에 도달된 hyphae는 기주의 導管 側壁을 밀고 들어가서 선단부분이 기주의 도관 속으로 침입, 성장한 후에 二次細胞壁이 비후되어 木部要素(xylary hyphae)로 分化하였다. 기주의 節部에 도달된 hyphae는 세포벽 주변의 얇은 細胞質層에 層狀排列된 滑面小胞體와 微小澱粉粒子들을 갖는 色小體 및 팽창된 cristae의 미토콘드리아 등을 포함하고 있는 節部要素(phloic hyphae)로 分化되었다. 이와 같이 分化된 xylary 및 phloic hyphae에 의해서 寄主植物로부터 水分과 營養物質이 吸收될 것으로 판단된다.

References

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

Calvin, C.L., F.G. Hawksworth and D.M. Knudson. 1984. Phloem in *Arceuthobium globosum* (Viscaceae). *Bot. Gaz.* 145, 461~464.

Dell, B., J. Kuo and A.H. Burbidge. 1982. Anatomy of *Pilostyles hamiltonii* C.A. Garáner(Rafflesiaceae) in stem of *Daviesia*. *Aust. J. Bot.* 30, 1~9.

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

Dörr, I. 1967. Zum Feinbau der "Hyphen" von *Cuscuta odorata* und ihrem Anschluss an die Siebröhren ihrer Wirtspflanzen. *Naturwissenschaften* 54, 474.

Dörr, I. 1968. Feinbau der Kontakte zwischen *Cuscuta*-"Hyphen" und den Siebröhren ihrer Wirtspflanzen. *Ber. Dtsch. Bot. Ges., Vtr. Ges. Bot.* 2, 24~26.

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

Dörr, I. 1972. Der Anschluss der *Cuscuta*-Hyphen an die Siebröhren ihrer Wirtspflanzen. *Protoplasma* 75, 167~184.

Dörr, I. and R. Kollmann. 1975. Strukturelle Grundlagen des Parasitismus bei *Orobanch*. II. Die Differenzierung der Assimilat-Leitungsbahn im Haustorialgewebe. *Protoplasma* 83, 185~199.

Dörr, I. and R. Kollmann. 1976. Strukturelle Grundlagen des Parasitismus bei *Orobanch*. III. Die Differenzierung der Xylemandschlusses bei *O. crenata*. *Protoplasma* 89, 235~249.

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.

Israel, S., I. Dörr and R. Kollmann. 1980. Das Phloem der Haustorie von *Cuscuta*. *Protoplasma* 103, 309~321.

Klaren, C.H. and S.J. VanDeDijk. 1976. Water relations of hemiparasite *Rhinanthus serotinus* before and after attachment. *Physiol. Plant.* 38, 121~125.

Kuijt, J. 1969. The biology of parasitic flowering plants. Univ. of California Press. Berkeley and Los Angeles.

Kuijt, J. and R. Toth. 1976. Ultrastructure of angiosperm haustoria—A review. *Ann. Bot.* 40, 1121~1130.

Kuijt, J. 1977. Haustoria of phanerogamic parasites. *Ann. Rev. Phytopathol.* 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, TX. pp. 1~12.
- Malcolm, W.M. 1966. Root parasitism of *Castilleja coccinea*. Ecology 47, 179~186.
- Mauseth, J.D., G. Morónegro and A.M. Walckowiak. 1984. Studies of the holoparasite *Tristerix aphyllus* (Lcranthaceae) infecting *Trichocereus chilensis* (Cactaceae). Can. J. Bot. 62, 847~857.
- Moss, E.M. 1928. The haustorium of *Cuscuta gronovii*. Phytopathol. 18, 478.
- Peirce, G.J. 1893. On the structure of the haustoria of some phanerogamic parasites. Ann. Bot. 7, 291~327.
- Schumacher, W. 1934. Die Absorptionorgane von *Cuscuta odorata* und der Stoffübertritt aus den Siebröhren der Wirtspflanze. Jahrb. Wiss. Bot. 80, 74~91.
- Schumacher, W. and W. Halbsguth. 1939. Über den Anschluss einiger höherer Parasiten an die Siebröhren der Wirtspflanzen. Ein Beitrag zum Plasmodemesmenproblem. Jahrb. Wiss. Bot. 87, 324~355.
- Tainter, F.H. 1971. The ultrastructure of *Arceuthobium pusillum*. Can. J. Bot. 49, 1615~1622.
- Thođay, M.G. 1911. On the histological relations between *Cuscuta* and its host. Ann. Bot. 25, 655~682.
- Thomson, J. 1925. Studies in irregular nutrition. 1. The parasitism of *Cuscuta reflexa* Roxb. Trans. Roy. Soc. Edinb. 54, 343~356.
- Toth, R. and J. Kuijt. 1977. Anatomy and ultrastructure of the haustorium in *Comandra* (Santalaceae). Can. J. Bot. 55, 455~469.
- Tsvivion, Y. 1978. Physiological concepts of the association between parasitic angiosperms and their host—A review. Israel J. Bot. 27, 103~121.
- Wolswinkel, P. and A. Ammerlaan. 1983. Sucrose and hexose release by excised stem segments of *Vicia faba* L.: The sucrose-specific stimulating influence of *Cuscuta* on sugar release and the activity of acid invertase. J. Exp. Bot. 34, 1516~1527.

Figure Legends

- Figs. 1~5.** Light and electron micrographs of hyphae differentiating into the water conducting elements, xylary hyphae.
- Fig. 1.** Hyphae(H) show to push up the lateral wall of the host vessel(HV). Bar=50 μ m.
- Fig. 2.** Hyphal(H) tip is invading into the transectioned host vessel(HV). Bar=0.5 μ m.
- Fig. 3.** Trans- and longisectioned hyphae(H) show to grow within the longisectioned host vessels (HV). Bar=50 μ m.
- Fig. 4.** Transectioned hypha(H) is located near the secondary wall(SW) of the transectioned host vessel(HV). Bar=1 μ m.
- Fig. 5.** Walls of the xylary hyphae(XH) within the host vessel(HV) are thickened by secondary wall material. Bar=50 μ m.
- Figs. 6~10.** Light and electron micrographs of hyphae differentiating into the nutrient conducting elements, phloic hyphae.
- Fig. 6.** Hyphae reached the host phloem are branched at the apical regions. Two phloic hyphae (PH) at the upper side are contained dense cytoplasm and nuclei, whereas two phloic hyphae(I, II) at the lower side show the transparent cytoplasm possessing the thin-layered cyto-

plasm around the cell walls. Bar= $50\mu\text{m}$.

Figs. 7~10. Thin layered cytoplasm of the phloic hyphae as in Fig. 6-I, II involves the typical features of sieve element such as the parallel arrays of smooth endoplasmic reticulum(s-ER, Fig. 7, 8, 10), plastids(Pd) with the clusters of fine starch granules (Fig. 7, 9), and mitochondria(M) with the dilated cristae (Fig. 10). Bars= $1\mu\text{m}$.



