

寄生顯花植物의 吸器 構造에 관하여

李 圭 培

(朝鮮大學校 師範大學 生物教育科)

On the Structure of the Haustoria of Some Parasitic Flowering Plants

Lee, Kyu Bae

(Department of Biological Science Education, College of Education, Chosun University, Kwangju)

ABSTRACT

The parasitic flowering plants obtain nutrients and water from their host plants through a parasitic organ, haustorium, which connects both structurally and physiologically host and parasite. The parasitism in angiosperms thus can be understood from the knowledge of the haustorial structure. The haustoria have evolved convergently and independently in several unrelated taxa; therefore, they have similar morphology. Many anatomical studies on the haustoria in several parasites in the past have been carried out by light microscopy. Ultrastructural studies on the haustoria, which are started from the end of 1060s', have provided new information relating to the phenomenon of parasitism in angiosperms. The purpose of this paper is to introduce and compare the structure of haustoria between parasitic plants. The results may help an understanding of phylogenetic relationships of parasitic angiosperms. The haustoria of some families, such as Santalaceae, Orobanchaceae, Scrophulariaceae, Loranthaceae (or Viscaceae), and Convolvulaceae (*Cuscuta*) will be discussed.

緒 論

寄生顯花(또는 被子)植物은 다른 식물, 즉 寄主植物(host plant)로부터 水分과 無機 및 有機 物質을 取해서 살아가는 피자식물이라고 정의할 수 있다. 기생식물은 기주로 부터의 물질 흡수를 基準으로 하여 두 部類로 나뉜다. 즉 기생식물이 葉綠素 合成 能力을 喪失하여 光合成을 할 수 없는 경우에, 수분은 물론 무기 및 유기양분까지도 기주식물에 依存하게 된다. 이러한 寄生型을 完全寄生植物(holoparasite 또는 obligate parasite)이라고 한다. 한편 광합성 능력을 지니고 있어서 기주식물에 全적으로 依存하지 않는 경우를 半寄生植物(hemiparasite 또는 facultative parasite)이라고 한다(Visser, 1981). 또한 生態의 地位를 基準으로 하였을 때, 기주식물의 뿌리에 기생하거나(root parasite) 地上部의 줄기 등에 기생하는 식물(stem parasite)로 區分하기도 한다. 例로서, 檀香科(Santalaceae)와 列當科(Orobanchaceae)

그리고 玄蓼科(Scrophulariaceae) 등에 속하는 기생식물은 기주의 뿌리에 기생하며, 겨우살이科(Loranthaceae 또는 Viscaceae)와 메꽃科(Convolvulaceae)의 새삼屬(*Cuscuta*) 등은 기주식물의 지상부 기관에 기생한다.

기생 피자식물의 世界的 分布로서, 단향科에는 30屬 400餘種이, 열당科에는 14屬 180餘種이, 현삼科에는 26屬 560餘種이, 새삼屬에는 150餘種이, 그리고 半寄生性인 것으로 생각되고 있는 겨우살이科에는 60屬 900餘種이 알려져 있다(Visser, 1981). 이 밖에도 우리나라에 분포하지 않는 것으로 보이는 Olacaceae, Myzodendraceae, Rafflesiaceae, Hydnoraceae, Balanophoraceae, Lennoaceae 및 Krameriaceae 등의 기생식물들이 다른 나라에서 분류 연구되어 있다(Kuijt, 1969).

¹⁴C와 ³H 등의 放射性 同位元素로 標識된 기주식물의 光合成 產物이 겨우살이科(Rediske and Shea, 1960; Hull and Leonard, 1964a, b; Miller and Tocher, 1975), 현삼科

(Rogers and Nelson, 1962; Okonkwo, 1966; Govier *et al.*, 1968), 그리고 새삼屬(MacLeod, 1961; Pattee *et al.*, 1965; Littlefield *et al.*, 1966; Wolswinkel 1982; Wolswinkel and Ammerlaan, 1983; Penot, 1986) 등의 기생식물에서 검출된 바 있다. 이러한 증거는 기생식물에게 필요한 유기물질이 기주식물로부터 轉位된다는 사실을 뒷받침 한다. 기주식물로부터 기생식물로의 物質轉位는 “흡기(吸器, haustorium)”에 의해서 이루어진다. 吸器라는 用語는 菌類, 蕨苔類의 孢子體, 그리고 피자식물 種子의 胚乳 등에서도 사용되고 있으나, 기생피자식물계에서는 1813년 De Candolle에 의해 새삼屬의 기생기관을 記載하기 위해서 최초로 사용되었다(Kuijt, 1969). 기생피자식물의 흡기는 살아있는 기주식물에 침입하여 기주식물로부터 물질을 흡수하는 機能을 수행하기 때문에, 一種의 侵入器官(intrusive organ) 또는 吸收器官(absorptive organ)이라고 할 수 있으며(Kuijt, 1977), 또한 기주식물과 기생식물 사이를 연결시킴으로 連結器官(connective organ)이라고도 할 수 있다(Tsivion, 1978b).

Sloms-Laubach(1967-1968)에 의하여 최초로 기생피자식물의 흡기 구조가 綜合적으로 조사된 바 있으나, 현대적인 연구는 Schmucker(1959)에 의해서 이루어졌다. 그리고 Kuijt(1969)는 “寄生顯花植物的 生物學(The Biology of Parasitic Flowering Plants)”이라는 著書에서 기생식물의 分類, 形態, 生態, 흡기의 구조와 生理學的 및 進化的 高찰 등을 기술하여, 기생피자식물의 생물학적 연구와 이해를 위한 一代 轉換期를 마련하였다. 1960年代 末부터 흡기에 관한 전자현미경적 연구가 시작되어 吸器 細胞의 여러 가지 微細構造가 밝혀짐으로써(Dörr, 1967, 1968a, b, 1969, 1972; Tainter, 1971; Dobbins and Kuijt, 1973a, b, 1974a, b; Fineran, 1974; Dörr and Kollmann, 1974, 1975, 1976; Kuijt and Toth, 1976), 細胞學的 측면에서 흡기의 寄生機作에 관하여 더 잘 이해할 수 있게 되었다.

Kuijt(1977)는 기생피자식물의 흡기를 기주식물의 外部에 있는 부분과 기주 조직에 侵入하여 生長하는 부분으로 나누어, 이를 각각 upper haustorium과 endophyte라는 用語로 定義하였다. 특히 endophyte라는 용어는 그 意味에 있어서 문제가 없지 않으나, 흡기 구조 연구에서 記載上的 便利함 때문에 여러 연구자들이 그대로 사용하는 경향이 있다. 일반적으로 흡기의 生長 過程은 기주식물과의 接觸期, 기주 조직으로의 侵入期, 그리고 기주 조직 내에서 物質 通導를 수행하는 成熟期 등으로 나누어서 記載 또는 說明되기도 한다(Kuijt, 1983).

이 글은 지금까지 國內外에서 연구된 寄生被子植物的 吸器에 관한 解剖學的 그리고 微細構造의 특징을 紹介하고 이를 比較하여, 기생피자식물들에 대한 生物學的 理解를 돕는데 目的이 있다.

吸器(upper haustorium)의 發生

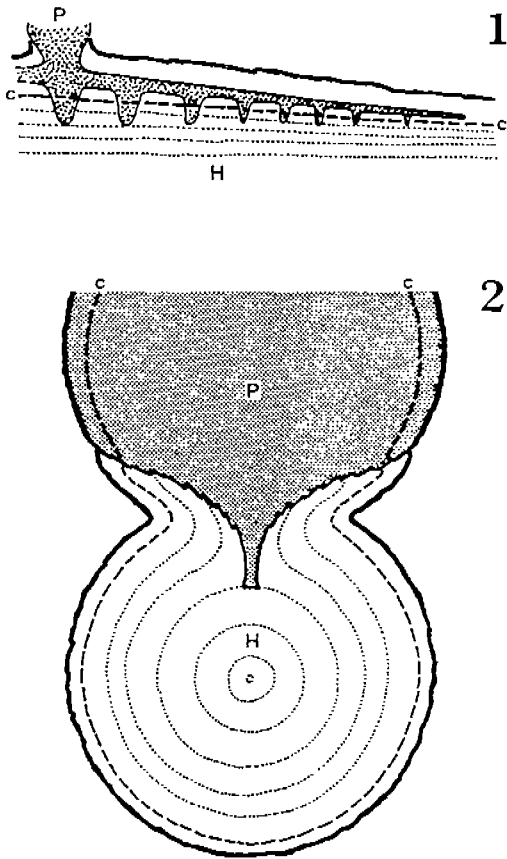
새삼屬에서는 줄기가 寄主植物 또는 기타 固形 物體 등에 接觸하거나(Peirce, 1894) 近赤外光(Zimmermann, 1962)에 노출될 때 흡기가 발생된다. 현삼科의 *Lathraea clandestina*는 기주식물의 뿌리에 접촉된 후에 자신의 뿌리에서 흡기가 형성된다(Renaudin, 1975). Cytokinin(Tsivion, 1978a) 및 그 밖의 여러가지 化學物質들(Atsatt *et al.*, 1978), 그리고 기주식물에서 抽出된 물질도 흡기의 발생을 誘導한다(Riopel and Musselman, 1979). 이러한 연구 결과들은 흡기의 발생에 요구되는 식물체 内部의 刺戟을 유발시키기 위해서, 일차적으로 外部에서의 物理的 및 化學的인 刺戟이 필요함을 시사한다.

寄主組織 侵入機作

오래 전부터, 흡기의 기주조직 침입은 機械的 또는 物理的인 힘과 酵素들이 함께 作用하여 이루어지는 것으로 생각되어 왔다(Peirce, 1893; Kuijt, 1977). 흡기 内에서의 細胞分裂과 이에 따른 細胞擴張(cell enlargement) 등의 要因은 흡기 세포들의 기주조직 침입 과정에 필요한 물리적인 힘을 제공할 수 있을 것이다(Lee and Lee, 1989). 한편, Renaudin(1975)은 현삼科의 *Lathraea clandestina* 흡기에서 cellulase의 活性을 조직화학적 방법으로 증명했다. Tripodi(1970)는 새삼屬의 *Cuscuta pentagona* 흡기의 皮層에서 acid phosphatase의 활성을 관찰한 바 있다. 이 효소는 기주조직 침입에 참여하지 않는 흡기자체의 세포들을 自家分解한 후에, 기주 세포에도 작용하여 흡기세포들의 침입을 용이하게 할 수 있을 것이다. 또한 이 효소는 겨우살이科의 *Tapinanthus bangwensis*(Onofeghara, 1972)와 단향科의 *Comandra umbellata*(Toth and Kuijt, 1977b) 흡기 등에서도 확인된 바 있다. Toth and Kuijt(1977b)는 endophyte의 表面部位 세포들로부터 細胞壁을 통하여 acid phosphatase가 放出되어, 이 효소가 접촉되어 있는 기주세포를 弱화시키면 표면세포들이 기주조직으로 침입할 수 있다고 해석하였다. Nagar *et al.*(1984)은 기주식물과 접촉되어 있는 *Cuscuta reflexa*의 흡기 부위에서 여러 종류의 細胞壁 分解酵素들을 분석한 바 있다. 이러한 효소들은 흡기 내에서 생기는 물리적인 힘과 함께 기주조직 침입을 촉진할 것이다.

Endophyte의 類形

Endophyte는 기주조직에 침입해서 직접적으로 物質 吸收기능을 수행하기 때문에 生理學的으로 대단히 중요한 부분이다. *Arceuthobium*(Srivastava and Esau, 1961a)과



Figs. 1 and 2. Schematic diagram of the general two major types of endophyte in parasites. Fig. 1. The diffuse endophytic system. Fig. 2. The simple, peglike endophyte. P, parasite; H, host; c, cambium. [From Kuijt, 1983]

Phoradendron (Calvin, 1967) 및 *Viscum* (Sallé, 1978) 등의 겨우살이과에 속하는 기생식물에서는, 일단 기주조직 속에 침입한 endophyte가 다시 여러 갈래로 분枝하여 성장하기 때문에, 전체적으로 대단히 복잡한 구조로 발달하여 endophytic system을 형성한다(Fig. 1). 반면, 현삼과와 열당과 그리고 새삼屬의 endophyte는 解剖學的으로 단순한 쪼기 모양의 構造를 갖는다(Fig. 2). 새삼屬의 경우, 기주세포들과 직접 접촉되어 있는 쪼기형 endophyte의 표면세포들이 서로 分離되어 獨立的으로 生長하여 伸長된 세포들(hyphae)로 轉換되는 특징이 있다(Dörr, 1968a, 1969, 1972; Lee and Lcc, 1989).

吸器의 構造

Kuijt(1969)는 寄生被子植物의 物質 獲得에 관한 生理學

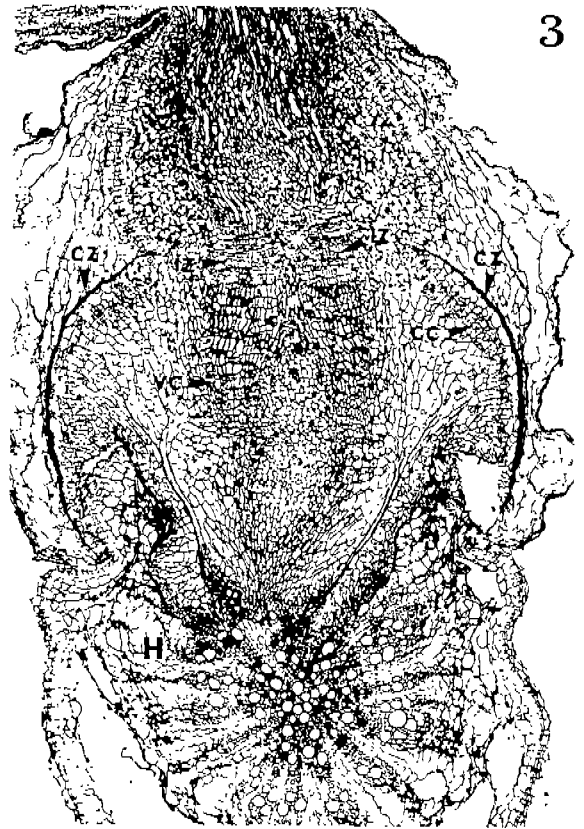


Fig. 3. Longitudinal section of *Comandra umbellata* haustorium, in which the structure of gland has not appeared. CC, cork cambium; CZ, collapsed zone; H, host; IZ, interrupted zone; VC, vascular core. ×27. [From Toth and Kuijt, 1977a]

的 機能의 理解 그리고 進化的 起源의 理解는 于先 그들의 흡기 구조에 관한 지식으로부터 이루어질 수 있음을 示唆한 바 있다. 지금 까지 연구된 몇몇 기생식물 分類群(科)들에서 밝혀진 흡기들의 解剖學的 및 微細構造의 특징을 살펴 본다.

檀香科 寄生植物의 吸器. *Mida* (Simpson and Fine-ran, 1970)와 *Geocaulon* (Warrington, 1970) 및 *Comandra* (Toth and Kuijt, 1977a) 등의 흡기(upper haustorium)는 다음과 같은 여러 부위로 構成되어 있다. 즉 柔組織으로 된 “崩壞部位(collapsed zone)”, 붕괴부위의 위에 있는 유조직으로서 단지 매우 적은 數의 木部 要素만이 존재하여 상·하부의 木部가 거의 끊겨진 상태로 나타나는 “中斷部位(interrupted zone)”, 그리고 흡기 中央部의 유조직을 싸고 있는 “維管束 中心部位(vascular core)” 등으로 이루어진다(Fig. 3).

특히, 木部에는 粒子를 포함하고 있는 通導 要素가 존재하는데, 이를 소위 'phloetracheid'라고 하며, 이 구조는 단항목 기생식물의 흡기에서 볼 수 있는 특징으로 알려져 있다. Fineran(1974)은 phloetracheid 속에 있는 입자들이, 통도 요소가 성숙했을 때, 小胞體(endoplasmic reticulum)로부터 형성됨을 走査電子顯微鏡으로 확인한 바 있다. 그러나 이 구조물의 기능에 대해서는 정확히 알려진 것이 없고, 다만 篩部 要素(sieve elements)와 假導管의 중간기능을 하는 것으로 추측되고 있다(Kuijt, 1969). *Comandra* 흡기는 기주 조직에 침입하기 前에 分泌腺 구조가 형성된다(Toth and Kuijt, 1976, 1977a). 또한, endophyte의 표면 세포들이 기주의 導管 壁孔을 뚫고 들어가서 通導 要素로 分化함으로써, 두 植物 사이의 木部가 열려진 상태로 連結되고(open xylem-to-xylem connection), 寄主와 吸器 細胞들 사이에는 原形質連絡絲(plasmodesmata)가 존재하지 않는다(Toth and Kuijt, 1977a).

列當科 寄生植物의 吸器. Dörr and Kollmann(1974, 1975, 1976)에 의해서, 寄主 組織 속에서 자라고 있는 *Orobanche* 흡기 세포들(endophyte cells)의 흥미있는 미세구조들이 밝혀졌다. 즉, 기주세포 사이로 성장하는 *Orobanche* 흡기 세포들은 매우 풍부한 원형질을 가지며, 밀도가 높고 직경이 60 μm 정도인 球體를 갖고 있어서 이것이 흡기세포의 標識이 되고, 기주와 흡기세포 사이에는 원형질연락사가 존재하지 않는다(Dörr and Kollmann, 1974). 또한, 기주의 篩部에 접촉된 endophyte의 표면에 있는 세포들은 핵과 세포 내용물이 풍부하다. 반면, 표면세포의 바로 뒤에 위치한 세포들은 핵이 소실되고, 평행 배열된 많은 滑面 小胞體가 세포벽에 수직으로 위치한다(Dörr and Kollmann, 1975). 이러한 특징은, *Cuscuta*에서도 관찰된 바 있는데(Dörr, 1972; Lee and Lee, 1989), 독립영양을 취하는 피자식물의 篩部 要素(sieve elements)에서 볼 수 있기 때문에 그 흡기세포들이 영양물질 통도 기능을 갖는 세포로 전환되는 것으로 해석되고 있다. 그리고 기주의 木部 要素에 도달된 흡기세포들은 細胞壁이 세포 内部로 生長(wall ingrowth)하여 전형적인 傳達細胞(transfer cell)로 발달한다. 그 후 二次 細胞壁 物質이 集積되면서 안 쪽으로 자라던 세포벽 부분이 제거되고, 이웃한 기주의 목부 세포와 壁孔雙들(pit-pairs)을 형성하여 기주와의 목부연결이 완성된다(Fig. 4). 열당科的 다른 한 屬인 *Boschniakia*에서는 기주의 導管壁이 뚫려서 열려진 상태로 기주와 기생식물 사이에 목부가 연결된다(Kuijt and Toth, 1985).

겨우살이科 寄生植物의 吸器. *Arceuthobium*의 흡기는 기주 조직에 침입하여 성장할 때, 여러 방향으로 갈라져서 매우 복잡한 구조 즉 endophytic system을 이룬다. 이 기생식물은 주로 槲果植物의 地上部에 기생한다(Srivastava and Esau, 1961a, b; Tainter, 1971; Calvin *et al.*,

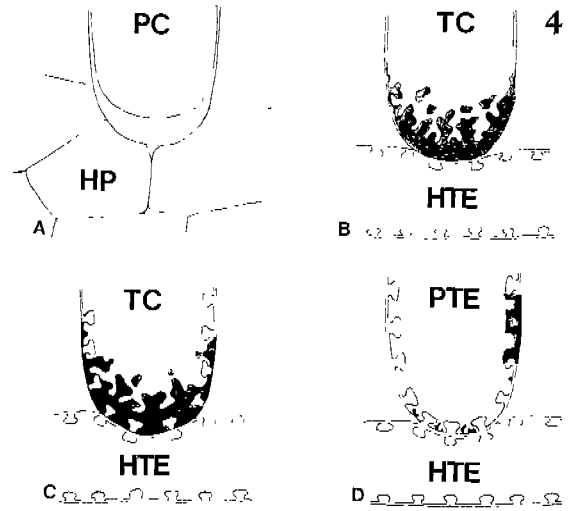


Fig. 4. Diagrammatic representations of *Orobanche* haustorial cell differentiating into a water-conducting element. [A] A parasitic haustorial cell (PC) with thickened apical wall grows into the host parenchyma (HP). [B] The haustorial cell develops into a typical transfer cell (TC), having wall ingrowth at the apical region contacting with the host tracheary element (HTE). [C] The haustorial transfer cell (TC) develops into a water-conducting element by thickening of the typical secondary wall. [D] The labyrinthine structure of the transfer cell disintegrates and the protoplast degenerates, and eventually a parasitic haustorial tracheary element (PTE) differentiates. Xylem between the parasite and host is connected by pit-pairs. [Adapted from Dörr and Kollmann, 1976]

1984). Tainter(1971)는 기주와 흡기세포가 맞닿는 곳에서, 두 세포의 壁을 통과하는 原形質連絡絲가 관찰된다고 한 바 있다. 그러나 두 세포벽을 완전히 貫通하는 미세구조는 제시되어 있지 않다.

*Phthirusa*의 흡기(upper haustorium)는 崩壞部位와 分泌腺 등의 구조가 있어서(Dobbins and Kuijt, 1974a, b), 단항목 기생식물의 흡기와 부분적으로 유사성을 갖고 있다.

*Viscum minimum*에서, 흡기의 表皮 細胞들이 分泌毛(secretory trichome)로 分化하여 기주와 接觸한 후에 여러 가지 물질을 분비한다(Fig. 5). 이와 같은 흡기 속에 崩壞部位가 형성되나 分泌腺의 구조는 발달하지 않는다(Figs. 6 and 7).

玄蓼科 寄生植物의 吸器. *Castilleja*의 흡기에는 板狀의 木部部位 그리고 厚角組織 및 皮膚部位 등이 있으며, 木部 要素에는 단항목 흡기의 phloetracheid 속에 있는 것과 비교될 수 있는 粒子狀 物質이 들어 있다(Dobbins

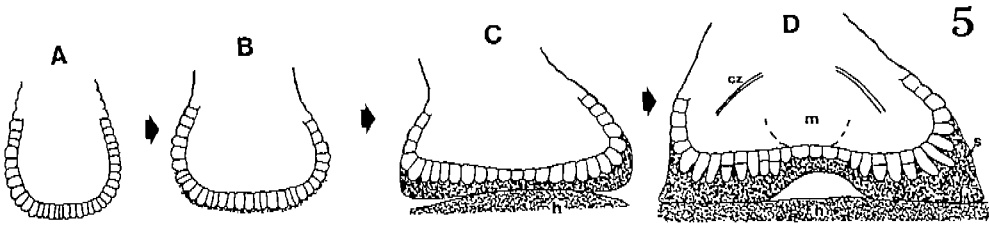
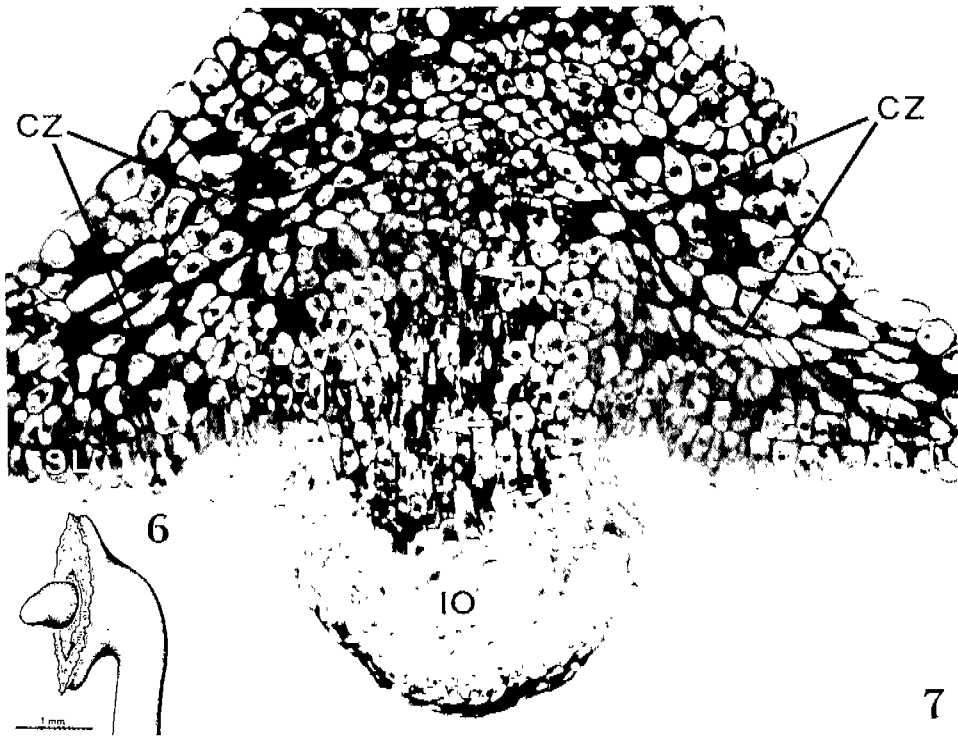


Fig. 5. Diagram of developmental stages of the adhesive haustorial disk in *Viscum minimum*. Mature adhesive disk (D) develops through immature stages (A-C) before emergence of intrusive organ. cz, collapsed zone; h, host; m, central meristem; s, secretion complex. [Adapted from Heide-Jørgensen, 1989]



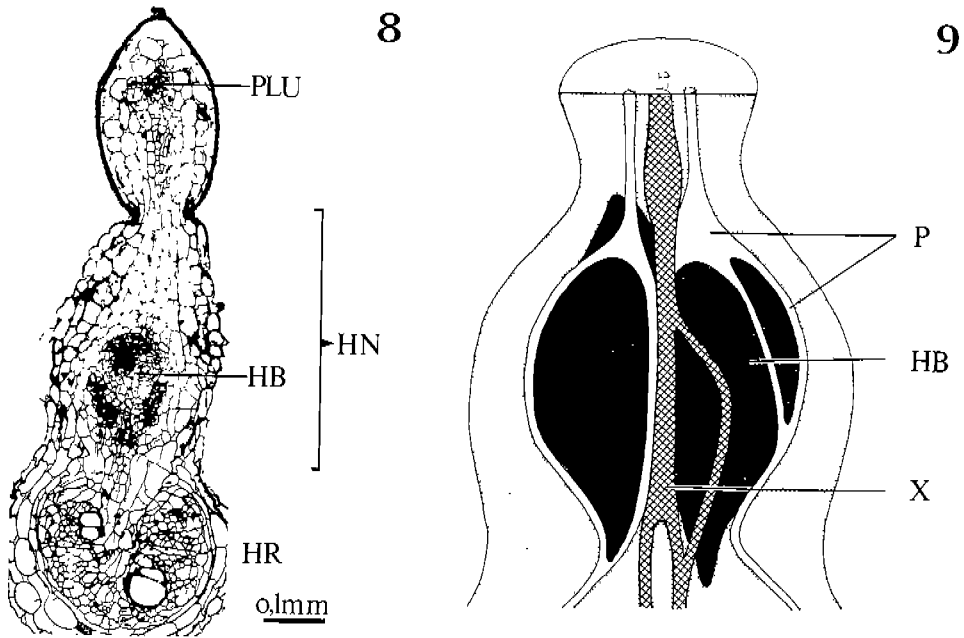
Figs. 6 and 7. Haustorium of *Viscum minimum*. Fig. 6. Lateral view of mature haustorial disk with a protruded intrusive organ. Fig. 7. Longitudinal section of the haustorium as in Fig. 6. CZ, collapsed zone; IO, intrusive organ; SL, superficial layer. $\times 7'$. [Adapted from Olson and Kuijt, 1986]

and Kuijt, 1973a) 또한 기주와 흡기세포의 사이에서 원형질연락사는 관찰되지 않으며, 세포벽이 비후되어 傳達細胞와 비슷한 구조를 갖는 흡기세포도 있다(Dobbins and Kuijt, 1973b).

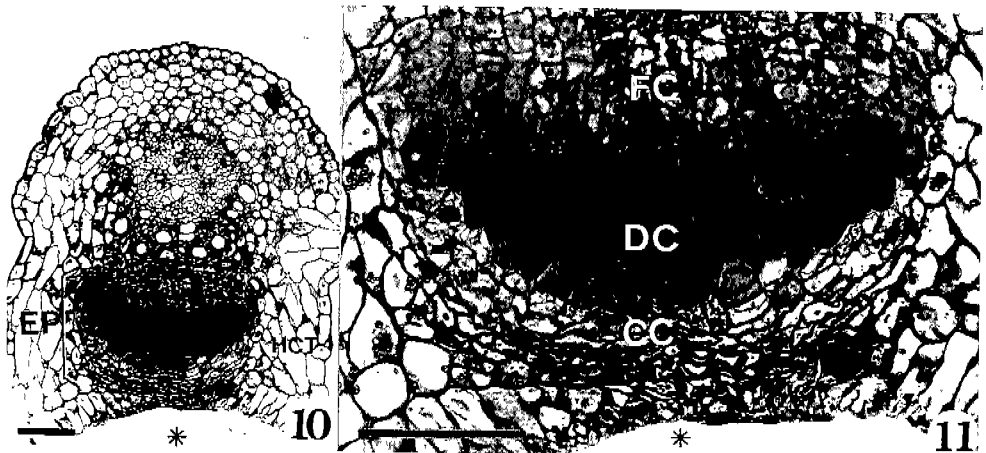
Nectra 흡기는 “透明體(hyaline body)”라고 하는 特殊한 組織을 갖고 있는데(Fig. 8), 이 名稱은 染色하지 않은 生體 관찰에서 透明하게 보이기 때문에 붙여진 것이며, 이의 精確한 기능은 아직 밝혀지지 않았다. 이 조직은 木

部와 筋部가 발달되어 있고(Fig. 9) 흡기와 기주의 사이에 位置하는 것으로 보아, 기주로부터 흡수한 營養물질을 輸送 또는 時的인 貯藏작용을 하는 것으로 推定되고 있다.

새삼屬의 吸器. 실새삼(*Cuscuta australis*)의 成熟한 upper haustorium에는, 세 類型의 세포들로 구성된 endophyte primordium이 발달한다(Figs. 10 and 11). 세 유형인 세포들은 (i) 層으로 배열하는 작은 세포들(file cells), (ii) 커다란 핵과 높은 細胞質 密度를 가지며 손가락 모양으로



Figs. 8 and 9. Haustorial structure of *Alectra orobanchoides*. Fig. 8. Longitudinal section of *Alectra orobanchoides* seedling. Hyaline body (HB) consists of smaller cells with dense cytoplasm. HN, haustorial neck; HR, host root; PLU, plumule within seed coat. $\times 77$. Fig. 9. Schematic diagram of the hyaline body (HB) related to the xylem (X) located at center and phloem (P) surrounding and traversing the HB. [From Visser, Dörr, and Kollmann, 1984]



Figs. 10 and 11. Haustorium of *Cuscuta australis*. Asterisks (*) indicate the side that contacts the host organ. Bar=100 μ m. Fig. 10. Endophyte primordium (EP) of the mature upper haustorium lies within haustorial cortex (HCT). $\times 76$. Fig. 11. Enlarged view of the EP in Fig. 10 shows three cell types: at the central region, the elongate digitate cells (DC) have very dense cytoplasm and large nuclei; proximal to the DC, the smaller file cells (FC) contain prominent nuclei; distal to the DC, the highly compressed cells (CC) show almost rectangular shape. $\times 215$. [From Lee and Lee, 1989]

신장된 세포들(指形細胞, digitate cells), 그리고 (iii) 壓搾된 모양의 세포들(compressed cells) 등으로서, 寄主 조직에 侵入하기 前의 成熟한 흡기 속에 형성된다.

특히 endophyte primordium이 寄主에 침입하면, 指形細胞들이 서로 分離되어 伸長生長하여 소위 hyphae로 진화된다. 이 세포들은 기주의 유조직을 거처서, 결국 木部와 篩部에 도달하여 각각 水分 및 養分 通導 기능을 수행하는 세포로 分化한다. 한편, hyphae 세포들은 기주의 유조직 부위에서 생장할 때에도 두 식물의 세포벽을 통하여 물질을 흡수할 수 있는 미세구조를 갖는다(Lee and Lee, 1991a). 일부 연구자들(Thomson, 1925; Tsivion, 1978c)은 기주의 通導 要素와 接한 흡기 세포들이 木部 要素로 分化하기 시작하여 점차로 흡기의 基部로 진행되는 求基의 목부 分化를 보고한 바 있다. 실새삼에서는, 줄기의 中心柱에 있는 유조직 세포들의 分裂 活性이 흡기의 基部를 거친 다음, 頂端을 향하여 求頂的으로 확장된다. 이와 동시에 줄기의 목부와 접해 있던 분열된 세포에서 부터 이미 형성되었던 분열활성을 따라서 구정적인 목부 分化가 이루어진다(Lee and Lee, 1991b). 이 결과는 기존의 求基의인 흡기의 목부 分化에 대한 설명을 다른 각도에서 試圖할 필요성이 있음을 시사한다.

특히 寄主의 유관속조직 가운데 篩部에 도달한 hyphae는 기주의 篩管 要素를 손가락으로 움켜쥐는 形象을 하며, 이 세포들은 細胞壁이 세포 안쪽으로 생장하는 구조(wall ingrowth)를 갖기 때문에 일종의 傳達細胞로 발달된다. 그 후에 核이 消失되고 平滑 배열된 滑面小胞體가 세포벽에 수직으로 위치하는 등의 특징을 지닌 사관 요소로 分化한다(Dörr, 1972; Lee and Lee, 1989).

考 察

寄生被子植物들에서 寄主에 侵入하기 前의 吸器(upper haustorium)의 전체적인 構造를 比較 解剖學的으로 연구하려면 光學顯微鏡的 관찰이 선행되어야 하며, 이로 부터 기생식물들의 系統的 理解나 進化的 起源에 관한 論議도 가능하게 될 것이다. 예로서 檀香科와 겨우살이科를 포함하는 단항미에서의 崩壞部位와 中斷部位 및 分泌腺, 玄蔘科에서의 透明體(hyaline body), 그리고 새삼屬에서 세 類型的 세포들로 구성된 endophyte primordium 등은 모두 광학현미경적 수준에서 밝혀진 해부학적 특징들이다. 그렇지 못한 예로서 *Orobanche*의 경우를 指摘할 수 있다. 이屬에서 기주에 침입하여 생장하는 흡기 세포들(endophyte cells)의 微細構造는 잘 밝혀져 있는 반면(Dörr and Kollmann, 1974, 1975, 1976), 기주에 침입하기 전의 흡기 구조는 잘 알려져 있지 않다. 그래서 기주식물의 뿌리에 기생하는 현삼과와 열당과는 分類學的 類緣關係가 가까운

植物群이지단(Kuijt, 1969), 흡기의 比較 解剖學的 방법에 의한 계통적 논의는 불가능한 실정이다. 따라서 흡기의 구조와 기능의 연구는 광학 및 전자현미경적인 방법이 병행되어 이루어져야 할 필요가 있다.

단항미에 속하는 *Mida*(Simpson and Fineran, 1970)와 *Comandra*(Toth and Kuijt, 1976, 1977a) 그리고 겨우살이科에 속하는 *Phthirusa*(Dobbins and Kuijt, 1974a)와 *Viscum*(Heide-Jørgensen, 1989) 등의 흡기들은 崩壞部位와 分泌腺(또는 分泌毛) 등의 구조를 공통적으로 갖는다. 따라서 단항미와 겨우살이科를 하나의 檀香目に 소속시킨 分類體系(Kuijt, 1969)는, 吸器의 構造라고 하는 形質을 基準으로 하였을 때, 妥當하다고 생각한다. 또한, 단항미(Simpson and Fineran, 1970; Fineran, 1974)와 현삼과(Dobbins and Kuijt, 1973a)의 흡기들에서 粒子를 함유하는 木部 要素가 공통적으로 관찰되나, 이러한 목부 요소를 根據로 하여 두 分類群 사이의 系統的 近遠關係를 언급하기는 어렵다. 현삼과의 *Alectra* 흡기에서 관찰되는 透明體(hyaline body, Visser *et al.*, 1984)가 단항미 흡기에는 없다. 前述된 봉피부위, 중단부위, 그리고 투명체 등과 같은 흡기들의 특별한 해부학적 구조들이 그들 기생식물의 寄生 機作에 어떤 作用 또는 寄與를 하는지는 확실하게 알려져 있지 않다. 따라서, 그들의 機能에 관한 연구와 해명이 필요하다고 생각된다.

電子顯微鏡에 의한 微細構造 연구에서, 흡기와 기주의 두 細胞壁을 通過하는 原形質連絡絲가 存在한다는 주장이 일부 연구자들에 의해서 提起된 바 있으나(Dörr, 1968b, 1987; Tainter, 1971; Dell *et al.*, 1982), 다른 연구자들은 관찰되지 않음을 밝히고 있다(Dobbins and Kuijt, 1973b; Alosi and Calvin, 1985; Kuijt, *et al.*, 1985). 分類學的으로 또는 遺傳學的으로 類緣關係가 먼 두 植物細胞 사이에 원형질연락사를 통한 物質의 流通은 細胞 또는 組織의 和合性(compatibility)이라는 의미에서 볼 때 대단히 중요하므로, 連續切片의 관찰 등에 의한 정밀한 연구가 필요하다.

끝으로 李(1985)와 李 등(1990)에 의해 記載되어 있는 우리나라에 分布하는 寄生被子植物을 살펴보면 다음과 같다. 檀香科에는 세비굴(*Thesium chinensis* Trucz)과 긴세비굴(*T. longifolium* Trucz)의 2種이 있고, 列當科과에는 야고(*Aeginetia indica* L.), 오리나무더부살이(*Boschniakia rossica* Fedtsch et Flerov), 개종용(*Lathraea japonica* Miq.), 초종용(*Orobanche coerulea* Steph.), 가지더부살이(*Phacellanthus tubiflorus*) 등의 4種이 있다. 玄蔘科에는 머느리밭풀(*Melampyrum roseum* Max.), 수염머느리밭풀(*Melampyrum roseum* var. *japonicum* Fr. et Sav.), 애기머느리밭풀(*Melampyrum setaceum* var. *nakaianum* Yamazaki), 닳은좁쌀풀(*Euphrasia maximowiczii* Wettst.), 절국대(*Siphonostegia chinensis* Benth.), 그리고 나도송이풀(*Ph-*

theirospermum japonicum (Thunb.) Kanitz] 등 6種이 있다. 겨우살이과에는 참나무겨우살이(*Loranthus yadoriki* Sieb.), 꼬리겨우살이(*Loranthus tanakae* Fr. et Sav.), 겨우살이 [*Viscum album* var. *coloratum* (Kom.) Ohwi], 붉은겨우살이(*Viscum album* for. *rubroaurantiacum* Ohwi), 그리고 동백나무겨우살이(*Pseudixus japonicus* Hayata) 등 5種이 있다. 새삼屬에는 새삼(*Cuscuta japonica* Choisi.), 실새삼(*Cuscuta australis* R. Br.) 그리고 갯실새삼(*Cuscuta chinensis* Lam.) 등 3種이 알려져 있다.

이와 같이 國內에 분포되어 있는 여러 기생식물들 중에서, 解剖學的 및 微細構造的으로 연구된 기생식물은 오직 새삼屬의 실새삼(*Cuscuta australis* R. Brown) 한 種 밖에 없다. 즉 실새삼 吸器 細胞의 微細構造(Lee and Lee, 1986), 通導 要素로 分化하는 흡기세포(Lee et al., 1987), 흡기의 構造와 發達(Lee and Lee, 1989), 寄主의 柔組織에서 生長하는 흡기세포의 미세구조(Lee and Lee, 1991a), 그리고 흡기 内の 木部 分化(Lee and Lee, 1991b) 등이 보고된 바 있다. 그 밖의 많은 寄生被子植物에 대한 形態, 解剖, 細胞 및 生理學的인 연구가 이루어져서, 特異하고 흥미로운 이 식물들에 대한 生物學的 理解와 關心이 增進되기를 期待한다.

參 考 文 獻

- Alosi, M.C. and C.A. 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.
- Atsatt, P.R., T.F. Hearn, R.L. Nelson and R.T. Heineman. 1978. Chemical induction and repression of haustoria in *Orthocarpus purpurascens* (Scrophulariaceae). *Ann. Bot.* **42**: 1177-1184.
- Calvin, C.L. 1967. Anatomy of the endophytic system of the mistletoe, *Phoradendron flavescens*. *Bot. Gaz.* **128**: 117-137.
- Calvin, C.L., F.R. Hawksworth and D.M. Knutson. 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. Gardner (Rafflesiaceae) in stem of *Deviesia*. *Aus. J. Bot.* **30**: 1-9.
- 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.
- Dobbins, D.R. and J. Kuijt. 1974a. Anatomy and fine structure of the mistletoe haustorium (*Phthirusa pyrifolia*). I. Development of the young haustorium. *Am. J. Bot.* **61**: 535-543.
- Dobbins, D.R. and J. Kuijt. 1974b. Anatomy and fine structure of the mistletoe haustorium (*Phthirusa pyrifolia*). II. Penetration attempts and formation of the gland. *Am. J. Bot.* **61**: 544-550.
- Dörr, I. 1967. Zum Feinbau der "Hyphen" von *Cuscuta odorata* und ihrem Anschluss an die Siebröhren ihrer Wirtspflanzen. *Naturwissenschaften* **54**: 474.
- Dörr, I. 1968a. Zur Lokalisierung von Zellkontakten zwischen *Cuscuta odorata* und verschiedenen höheren Wirtspflanzen. *Protoplasma* **65**: 435-448.
- Dörr, I. 1968b. Plasmatische Verbindungen zwischen artfremden Zellen. *Naturwissenschaften* **55**: 396.
- Dörr, I. 1969. Feinstruktur intrazellulär wachsender *Cuscuta*-Hyphen. *Protoplasma* **65**: 1232-137.
- Dörr, 1972. Der Anschluss der *Cuscuta*-Hyphen an die Siebröhren ihrer Wirtspflanzen. *Protoplasma* **75**: 167-184.
- Dörr, I. 1987. The haustorium of *Cuscuta*-new structural results. In, H.C. Weber and V.W. Forstreuter (eds.), Proceedings of the 4th International Symposium on Parasitic Flowering Plants, Marburg, FRG. pp. 163-170.
- Dörr, I. and R. Kollmann. 1974. Strukturelle Grundlagen des Parasitismus bei *Orobanchen*. I. Wachstum der Haustorialzellen im Wirtsgewebe. *Protoplasma* **80**: 245-259.
- Dörr, I. and R. Kollmann. 1975. Strukturelle Grundlagen des Parasitismus bei *Orobanchen*. II. Die Differenzierung der Assimilat-Leitungsbahn im Haustorialgewebe. *Protoplasma* **85**: 185-199.
- Dörr, I. and R. Kollmann. 1976. Strukturelle Grundlagen des Parasitismus bei *Orobanchen*. III. Die Differenzierung der Xylemanschlusses bei *O. crenata*. *Protoplasma* **89**: 235-249.
- Fineran, B.A. 1974. A study of 'phloeotracheids' in haustoria of santalaceous root parasites using scanning electron microscopy. *Ann. Bot.* **38**: 937-946.
- Govier, R.N., J.G.S. Brown and J.S. Pate. 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.
- Heide-Jørgensen, H.S. 1989. Development and ultrastructure of the haustorium of *Viscum minimum*. I. The adhesive disk. *Can. J. Bot.* **67**: 1161-1173.
- Hull, R.J. and O.A. Leonard. 1964a. Physiological aspects of parasitism in mistletoes (*Arceuthobium* and *Phoradendron*). I. The carbohydrate nutrition of mistletoe. *Plant Physiol.* **39**: 996-1007.
- Hull, R.J. and O.A. Leonard. 1964b. Physiological aspects of parasitism in mistletoes (*Arceuthobium* and *Phoradendron*). II. The Photosynthetic capacity of mistletoe. *Plant Physiol.* **39**: 1008-1017.

- 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. 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, Texas. pp. 1-12.
- Kuijt, J. and R. Toth. 1976. Ultrastructure of angiosperm haustoria-A review. *Ann. Bot.* **40**: 1121-1130.
- Kuijt, J. and R. Toth. 1985. Structure of the host-parasite interface of *Boschniakia hookeri* Walpers (Orobanchaceae). *Acta Bot. Neerl.* **34**: 257-270.
- Kuijt, J., D. Bray and A.R. Olson. 1985. Anatomy and ultrastructure of the endophytic system of *Pilostyles thurberi* (Rafflesiaceae). *Can. J. Bot.* **63**: 1231-1240.
- 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., 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. 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. *Korean J. Bot.* **34**: 137-144.
- 李昌福. 1985. 大韓植物圖鑑. 郷文社.
- 李昌福, 金潤植, 金鼎錫, 李偵錫. 1990. 新編 植物分類學. 郷文社.
- Littlefield, N.A., H.E. Pattee and K.R. Allred. 1966. Movement of sugars in the alfalfa-dodder association. *Weeds* **14**: 52-54.
- MacLeod, D.G. 1961. Photosynthesis in *Cuscuta*. *Experientia* **17**: 542-543.
- Miller, J.R. and R.D. Tocher. 1975. Photosynthesis and respiration of *Arceuthobium tsugense* (Loranthaceae). *Am. J. Bot.* **62**: 765-769.
- 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.
- Okonko, S.N.C. 1966. Studies on *Striga senegalensis*. II. Translocation of C¹⁴-labelled photosynthate, urea-C¹⁴ and sulphur-35 between host and parasite. *Am. J. Bot.* **53**: 142-148.
- Olson, A.R. and J. Kuijt. 1986. Early development of the primary haustorium of *Viscum minimum* (Viscaceae). *Can. J. Bot.* **64**: 1075-1080.
- Onofeghara, F.A. 1972. Histochemical localization of enzymes in *Tapinanthus bangwensis*: Acid phosphatase. *Am. J. Bot.* **59**: 549-556.
- 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.
- Penot, M. 1986. L'importance de la voie ligneuse dans l'alimentation de la Cuscute. *Physiol. Vég.* **24**: 333-338.
- Rediske, J.H. and K.R. Shea. 1960. The production and translocation of photosynthate in dwarfmistletoe and lodgepole pine. *Am. J. Bot.* **48**: 447-452.
- Renaudin, S. 1975. Sur l'obtention, in vitro, des suçoirs de *Lathraea clandestina* L. (Scrophulariacées). *Bull. Soc. Bot. Fr.* **122**: 115-122.
- Riopel, J.L. and L.J. Musselman. 1979. Experimental initiation of haustoria in *Agalinis purpurea* (Scrophulariaceae). *Am. J. Bot.* **66**: 570-575.
- Roger, W.E. and R.R. Nelson. 1962. Penetration and nutrition of *Striga asiatica*. *Phytopathology* **52**: 1064-1070.
- Sallé, G. 1978. Origin and early growth of the sinkers of *Viscum album* L. *Protoplasma* **96**: 267-273.
- Schmucker, T. 1959. Höhere Parasiten. In, Handbuch der Pflanzenphysiologie, W. Ruthland (ed.). Vol. 11, pp. 480-529.
- Simpson, P.G. and B.A. Fineran. 1970. Structure and development of the haustorium in *Mida salicifolia*. *Phytomorphology* **20**: 236-248.
- Slom-Laubach, H. 1867-1868. Über den Bau und Ernährung-sorgane parasitischer Phanerogamen. *Jahrb. Wiss. Bot.* **6**: 509-638.
- Srivastava, L.M. and K. Esau. 1961a. Relation of dwarfmistletoe (*Artheuthobium*) to the xylem tissue of conifers. I. Anatomy of parasite sinkers and their connection with host xylem. *Am. J. Bot.* **48**: 159-167.
- Srivastava, L.M. and K. Esau. 1961b. Relation of dwarfmistletoe (*Artheuthobium*) to the xylem tissue of conifers. II. Effect of the parasite on the xylem anatomy of the host. *Am. J. Bot.* **48**: 209-215.
- Tainter, F.H. 1971. The ultrastructure of *Arceuthobium pusillum*. *Can. J. Bot.* **49**: 1615-1622.
- 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. 1976. Anatomy and ultrastructure of the young haustorial gland in *Comandra* (Santalaceae). *Can. J. Bot.* **54**: 2315-2327.
- 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 *Cuscuta* haustorial cells. *Protoplasma* **71**: 191-196.
- Tsivion, Y. 1987a. 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. 1987b. Physiological concepts of the association between parasitic angiosperms and their hosts-A review. *Israel J. Bot.* **27**: 103-121.
- Tsivion, Y. 1978c. Host tissue determination of xylem formation in the haustorium of *Cuscuta*. *Israel J. Bot.* **27**: 122-130.
- Warrington, P.D. 1970. The haustorium of *Geocaulon lividum*, a root parasite of the Santalaceae. *Can. J. Bot.* **48**: 1669-1675.
- Wolswinkel, P. 1982. Is enhanced phloem unloading in plants parasitized by *Cuscuta* restricted to the site of attachment? *Ann. Bot.* **50**: 863-868.
- 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.
- Visser, H.R. 1981. South African Parasitic Flowering Plants. Juta and Co. Cape Town, South Africa.
- Visser, J.H., I. Dörr and R. Kollmann. 1984. The "hyaline body" of the root parasite *Alectra orobanchoides* Benth. (Scrophulariaceae)-Its anatomy, ultrastructure and histochemistry. *Protoplasma* **121**: 146-156.
- Zimmermann, C.E. 1962. Autotrophic development of dodder (*Cuscuta pentagona* Engelm.) in vitro. *Crop Sci.* **2**: 449-450.

(1992. 4. 28 接受)