

## 自己寄生하는 실새삼(*Cuscuta australis*)에서 細胞 和合성에 관한 微細構造 研究

李 圭 培

(朝鮮大學校 師範大學 生物教育科)

## Ultrastructural Study on the Cellular Compatibility in Self-Parasiting *Cuscuta australis*

Lee, Kyu Bae

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

### ABSTRACT

Cellular compatibility in the self-parasitism of *Cuscuta australis* R. Brown was studied at the ultrastructural level. The front cells of the haustorium penetrated the host stems independently grew within the host tissues and transformed into elongate, filamentous hyphae. Each hyphal cells contained a large nucleus and dense cytoplasm with abundant cell organelles. Multilamellar structures were contained in the cytoplasm and cell walls of the penetrating hyphal cells. When the hyphal cells did not yet invade the host cells, the middle lamella and the fused cellulosic cell walls of the two partners at the host-parasite interface were preserved well. As the invasion of the parasitic hyphal cells progressed, however, the middle lamella was not found at the interface and the host cell walls and plasma membranes were partially broken down. A hyphal cell penetrated deeply into the host cell had a more darkly stained cytoplasm with numerous of cell organelles. In the host cells attacked by the hyphal cells the limiting membranes of plastids were broken down and several vesicles were arrayed near the cell walls. No plasmodesmata connections between the host and parasite cell walls were found; however, half-plasmodesmata were observed frequently on the side of the hyphal cell walls. These results suggested that the compatibility response in the self-parasitism of *Cuscuta* was expressed by cell walls, not by plasmodesmata, between the host and the parasite cells.

### 緒 論

寄生被子植物은 寄主植物로부터 水分과 無機 및 有機物  
質을 吸收하여 생활한다. 이와 같은 중요한 生理的 機能을  
遂行하기 위해서 이들은 吸器(haustorium)라고 하는 寄生  
器官을 갖는다. 기생식물들은 흔히 分類學的으로 또는 遺  
傳的으로 다른 種의 식물에 기생(種間寄生, interspecific  
parasitism)한다. 그러나 同一한 種 사이에 기생하는 경우도  
있어서 이를 自己寄生(self-parasitism)이라 하며, 이에는 두  
類型이 있다. 즉, 어떤 種의 기생식물이 同種의 同一 個體에  
기생하거나 또는 주위에 있는 다른 個體에 기생하는 경우  
이다. 前者를 自家寄生(autoparasitism), 後者를 種內寄生

(intraspecific parasitism)이라 한다(Kuijt, 1977).

중내기생은 玄蓼科(*Pedicularis*-Maybrook, 1917; *Castil-  
leja*-Heckard, 1962; *Exocarpus*-Fineran, 1965; *Odontites*-  
Govier *et al.*, 1967; *Orthocarpus*-Atsatt and Strong, 1970)  
와 새삼屬(*Cuscuta*) 등에서 보고된 바 있다(Spisar, 1910;  
Audus, 1939; Baldev, 1959). Lyshede(1985)는 자기기생  
하는 *Cuscuta pedicellata*의 줄기와 기주(母莖)의 유관속조  
직이 흡기에 의해서 연결된 해부학적 구조를 광학현미경  
으로 관찰한 바 있다.

Kuijt(1983)는 기생식물의 흡기가 기주식물에 침입하여  
기생하는 것은 樹木의 뿌리 사이에서 이루어지는 接木 현  
상과 비슷하다고 하였다. 일반적으로 分類學的으로 또는

접목은 성공하지 못할 것이다. 분류학적으로 서로 다른 기주식물세포와 기생식물의 흡기세포가 만나는 接觸部位에서, 두 異種細胞의 細胞壁을 貫通하는 原形質連絡絲가 유전적으로 표현형이 다른 식물들 사이에 화합성을 나타내는 구조로서 언급되어지고 있다(Kuijt, 1983). 種이 다른 기주세포와 흡기세포의 接觸部位에서, 두 세포벽을 통과하는 원형질연락사가 존재한다는 견해는 *Cuscuta*(Bennett, 1944; Dörr, 1968, 1969, 1987), *Arceuthobium*(Tainter, 1971), 그리고 *Pilostyles*(Dell et al., 1982) 등의 種間寄生系에서 언급된 바 있다. 그러나 *Castilleja*(Dobbins and Kuijt, 1973), *Comandra*(Toth and Kuijt, 1977a), *Arceuthobium*(Alosi and Calvin, 1985), *Pilostyles*(Kuijt et al., 1985), 그리고 *Cuscuta*(Lee and Lee, 1991) 등의 중간기생계에서 두 異種細胞들의 細胞壁을 통과하는 원형질연락사는 없는 것으로 보고된 바 있다.

한편, Visser 등(1990)은 *Alectra* 흡기세포가 콩과에 속하는 기주식물에 기생할 때에 寄主細胞의 壁이 分解되는 양상을 보임으로써 두 세포 사이에 和合性を 나타낸다고 하였으며, 반면 화합성이 없는 기생계에서는 기주의 세포벽이 비교적 온전하게 유지되어 있다고 하였다.

그러나 同一한 種에 속하는 식물 사이의 기생계에서 세포 화합성에 관한 미세구조적 연구에 대해서는 보고된 바 없다. 따라서 본 연구는 분류학적으로 또는 유전학적으로 同一한 실세삼(*Cuscuta australis*) 사이의 自己寄生系에서 흡기세포와 기주세포가 만나는 접촉부위의 미세구조를 관찰하여, 이들 同種細胞들 사이에 和合성이 어떻게 표현되는지를 밝히는데 그 목적이 있다.

## 材料 및 方法

같은 個體 또는 다른 개체에 寄生하는 실세삼(*Cuscuta australis* R. Brown)의 吸器部位를 경기도 수원시 소재 성균관대학교 자연과학 캠퍼스에서 채집하였다. 채집된 재료는 0.1 M sodium phosphate 완충액(pH 6.8)으로 완충

된 4% glutaraldehyde 또는 2.5% glutaraldehyde-2% paraformaldehyde 용액으로 실온에서 2~4시간 前固定시켰다. 동일한 완충액으로 세척한 재료는 1% osmium tetroxide 용액속에서 4°C에 8~10시간 後固定시켰다. 그리고 acetone 濃度上昇順으로 脫水시킨 다음, Epon 혼합액(Luft, 1961)에 埋沒하였다. 매몰된 재료를 Sorvall Porter-Blum MT-2 초박절편기로 유리칼을 사용하여 切片을 만들었다. 두꺼운 절편은 0.05% toluidine blue로 염색하여 Leitz Labolux 12 광학현미경으로 관찰하였으며, 금은색 절편은 uranyl acetate와 lead citrate로 二重電子染色(Venable and Coggeshall, 1965)한 다음, JEM 120 CXII/ASID 투과전자현미경으로 80 kV에서 관찰 촬영하였다.

## 結果

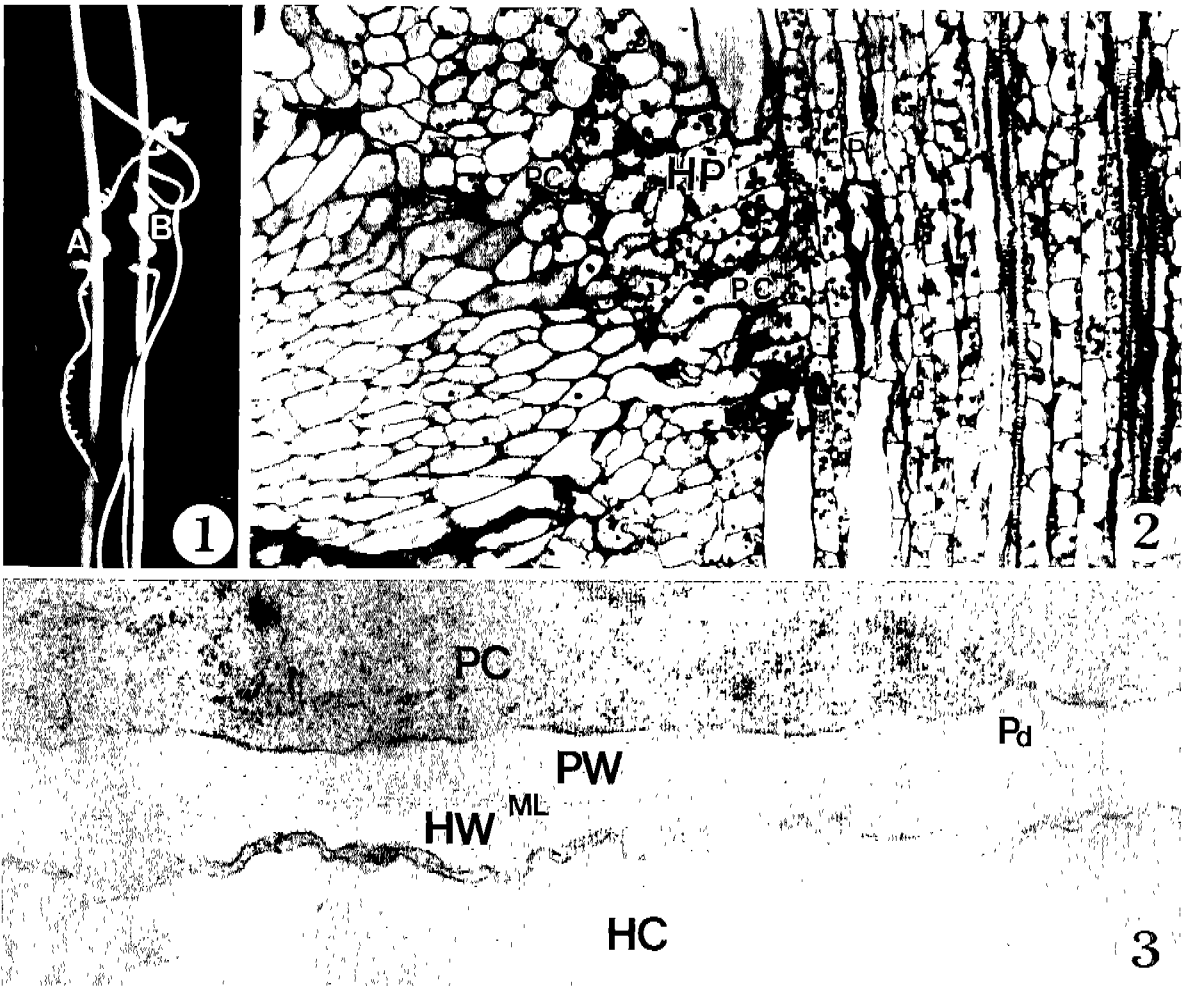
**실세삼의 外部 形態.** 야외에서 관찰된 실세삼은 굵고 오래된 줄기로부터 가느다란 어린 줄기(側枝)가 분기되어 있었으며, 어린 측지는 동일 개체의 굵은 母莖(Fig. 1A) 또는 주변에 있는 다른 오래된 개체의 줄기(Fig. 1B)를 나선형으로 감고 있었다. 이때에 굵고 오래된 줄기들은 種間寄生的의 경우와 같이 寄主植物(host plant)에 해당하며, 이를 감고 있는 어린 측지부분에서는 기주에 접촉된 표면으로부터 돌기들이 형성되어 吸器로 발달하였다.

**吸器의 内部 構造.** 가늘고 어린 측지에서 발달된 흡기의 공격을 받은 굵고 오래된 줄기를 縱斷하였을 때, 흡기의 先端部位 세포들은 서로 떨어져서 긴 絲狀의 세포(hyphae)로 전환되어 기주조직 속으로 침입하였다. 광학현미경하에서 hyphae는 커다란 核과 짙게 염색된 세포질을 가지고 있었으며, 이 세포들은 기주의 皮層조직을 거쳐 유관속조직쪽으로 계속 성장하였다(Fig. 2).

**寄主細胞를 공격하는 吸器細胞의 特徵.** 흡기세포가 아직 기주의 柔組織 細胞속으로 침입하지 않고 단순히 접촉된 상태로 있을 때 두 細胞壁은 서로 融合되어 있는 상태를 보였으며, 이들의 세포벽 및 中葉 구조는 잘 보존

→

Figs. 1~3. Host and haustorium in self-parasiting *Cuscuta*. Fig. 1. A thin *Cuscuta* stem branched from a thick stem entwines on its own mother (A) and another thick stems (B). The thick stems act as a host. Parasitic haustoria develop from the contact side with the host surface in the entwining stem parts. This light micrograph shows two types of self-parasitisms: one is an autoparasitism (A), in which the haustoria of the thin stem parasitize on its own mother stem, the two stems are the same individual; the other is an intraspecific parasitism (B), in which the haustoria developed from the thin stem attack the thick host stem, both stems are different individuals but the same species.  $\times 2$ . Fig. 2. The parasitic hyphal cells (PC) with large nuclei and dense cytoplasm are growing within host parenchyma (HP) and reached near host phloem (P) in longitudinal section of host stems.  $\times 220$ . Fig. 3. As the parasitic hyphal cell (PC) with a dense cytoplasm do not yet invade a vacuolated host cells (HC), i.e., both cells are gently contacted at the interface, and the middle lamella (ML) and the cellulosic fusion of the host (HW) and the parasitic cell walls (PW) are clearly seen. Half-plasmodesma (Pd) is observed on the side of the parasite cell wall (PW).  $\times 49,200$ .



되어 있었다(Fig. 3).

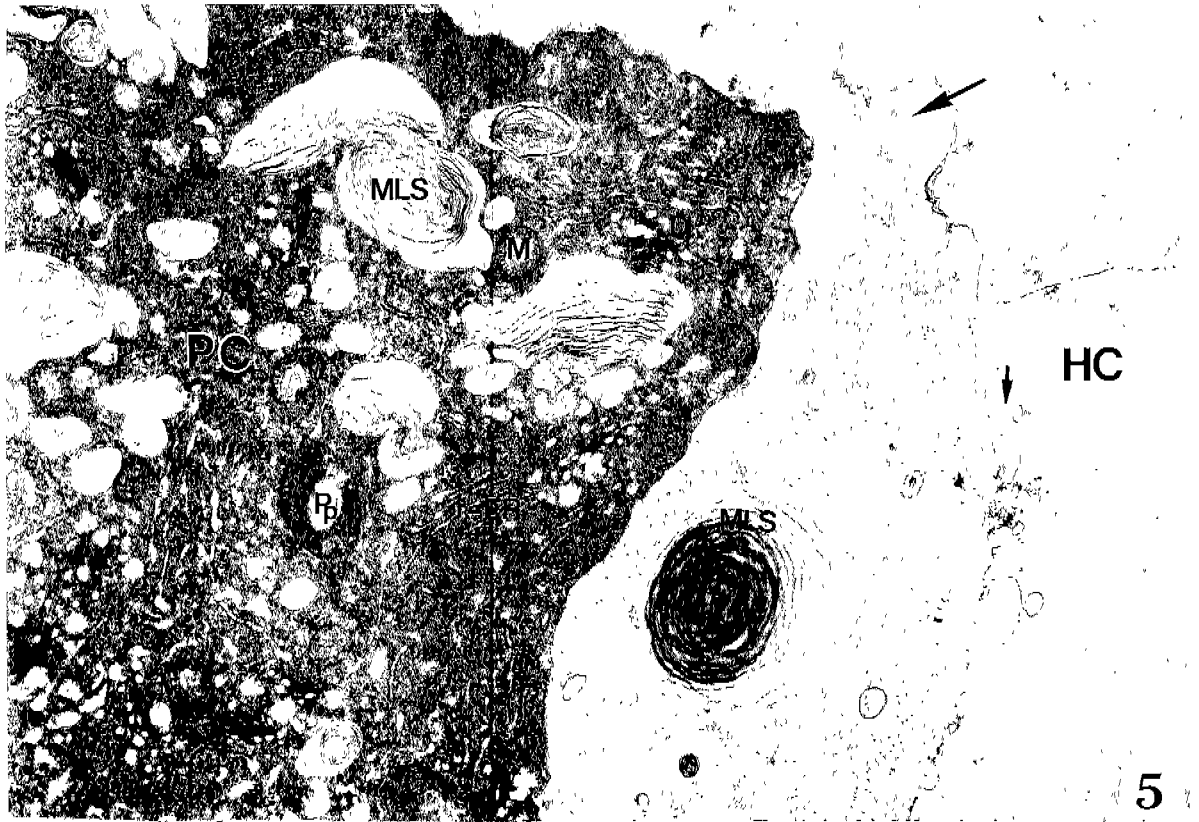
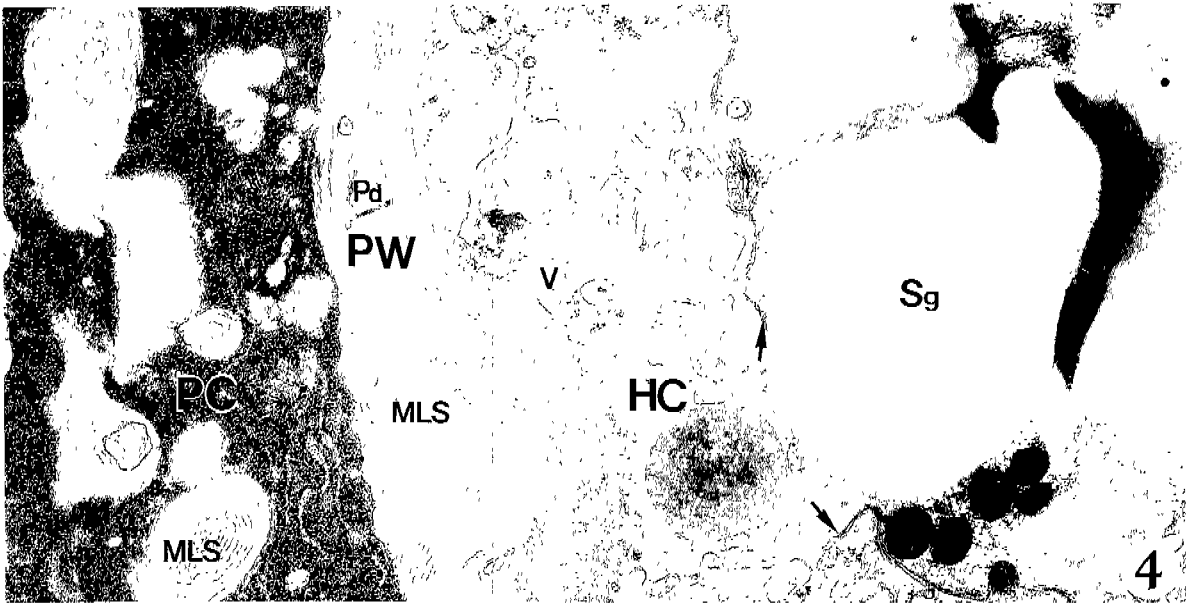
기주의 유조직에 도달되어 있는 흡기세포들(hyphae)은 광학현미경 관찰에서와 같이 큰 핵 및 密度가 높은 細胞質과 粗面小胞體, 덕티오솜, 미토콘드리아, 원시색소체 등의 많은 세포소기관을 가지고 있었다(Figs. 4~7). 특히 세포

질에서 크고 작은 多層膜構造(multilamellar structure)를 관찰할 수 있었으며, 이 구조가 기주세포와 접하는 흡기세포벽 부위로 이동되어 막구조가 분해되는 양상을 흔히 볼 수 있었다(Figs. 4, 5).

이러한 흡기세포들은 頂端部位로부터 점차 신장되면서

→

Figs. 4, 5. Parasiting hyphal cells and host cells at the interface. Fig. 4. The host cell (HC) attacked by a parasite cell (PC) shows a destroyed features; the envelope of amyloplast with starch grains (Sg) has broken down (arrows), and numerous vesicles (V) are located at the periphery of the cytoplasm. The PC with a dense cytoplasm has multilamellar structures (MLS), one of which is incorporated with the parasite cell wall (PW). Middle lamella is not clearly observed at the region of the PW where the MLS is incorporated. Half-plasmodesma (Pd) exists on the side of the PW.  $\times 19,400$ . Fig. 5. The parasitic hyphal cell (PC) has abundant cell organelles such as rough endoplasmic reticulum (r-ER), dictyosomes (D), mitochondria (M), and proplastid (Pp). Multilamellar structures (MLS) are in the cytoplasm and cell wall. Middle lamella is invisible in the cell walls at the host-parasite interface. Partially digested cell wall (large arrow) and broken plasma membrane (small arrow) are seen in host cell (HC).  $\times 11,600$ .



기주세포 속으로 침입 성장하였다(Figs. 6, 7). 이때 이들 두 세포가 만나는 接觸部位에서 吸器細胞壁은 비교적 잘 保存되어 있었으나 공격받은 寄主細胞壁은 部分的으로 分解된 양상을 보였으며, 이들 두 세포벽을 경계하는 中葉 구조는 확실하게 볼 수 없었다.

한편, 두 세포의 접촉부위에서 이들 두 細胞壁을 완전히 貫通하는 原形質連絡絲 구조는 관찰할 수 없었으나, 흡기 세포벽쪽에만 존재하는 소위 半원형질연락사(half-plasmodesmata)는 흔히 볼 수 있었다(Figs. 3, 4, 6).

기주세포 깊숙이 침입한 흡기세포들 중에서는 Figs. 3~6에서와 같은 흡기세포들에 비하여, 전자밀도가 대단히 높은 세포질을 갖고 있었다. 또한 그 세포질 속에는 다른 흡기 세포들에서보다 현저히 많은 소포체, 미토콘드리아, 디티오솜, 그리고 다층막구조 등이 포함되어 있었다(Fig. 7).

## 考 察

### 흡기세포와 기주세포 接觸部位에서의 原形質連絡絲.

Kuijt(1983)는 “組織和合性이라는 관점에서 흡기가 기주 식물에 성공적으로 기생할 수 있는 것은 영양기관의 특이한 接木현상으로 볼 수 있으며, 表現型이 서로 다른 식물 세포들 사이에 和合性이 있다면, 이를 증명할 수 있는 구조적 증거로서 異種細胞들의 細胞壁를 통과하는 原形質連絡絲를 들 수 있을 것이며 이를 통해서 두 세포의 원형질막이 연결될 것이다.”라고 하였다. 이러한 원형질연락사는 기주 식물 세포로부터 흡기세포를 거쳐 기생식물쪽으로 物質을 轉位시키는 通路 役割을 할 것이며, 몇몇 種間寄生系에서 오래 전부터 언급되어 왔다. 즉 광학현미경으로 관찰된 *Cuscuta-Nicotiana*系(Bennett, 1944)와 전자현미경으로 관찰된 *Cuscuta-Pelargonium*系(Dörr, 1968, 1969, 1987), *Arceuthobium-Picia*系(Tainter, 1971), 그리고 *Pilostyles-Daviesia*系(Dell et al., 1982) 등에서 두 異種細胞의 壁를 지나는 원형질연락사가 존재한다고 하였지만, Dörr(1987)의 보고 이외에는 모두가 접촉부위에서 두 異種細胞의 細胞壁를 완전히 通過하는 원형질연락사의 구조를 제시하고 있지 않다. 한편, *Castilleja*(Dobbins and Kuijt, 1973), *Comandra*(Toth and Kuijt, 1977a), *Arceuthobium-Pinus*系(Alosi and Calvin,

1985), *Pilostyles-Dalea*系(Kuijt et al., 1985), 그리고 *Cuscuta-Trifolium*系(Lee and Lee, 1991) 등의 전자현미경적 연구에서는 두 異種細胞의 細胞壁를 통과하는 원형질연락사가 관찰되지 않았다.

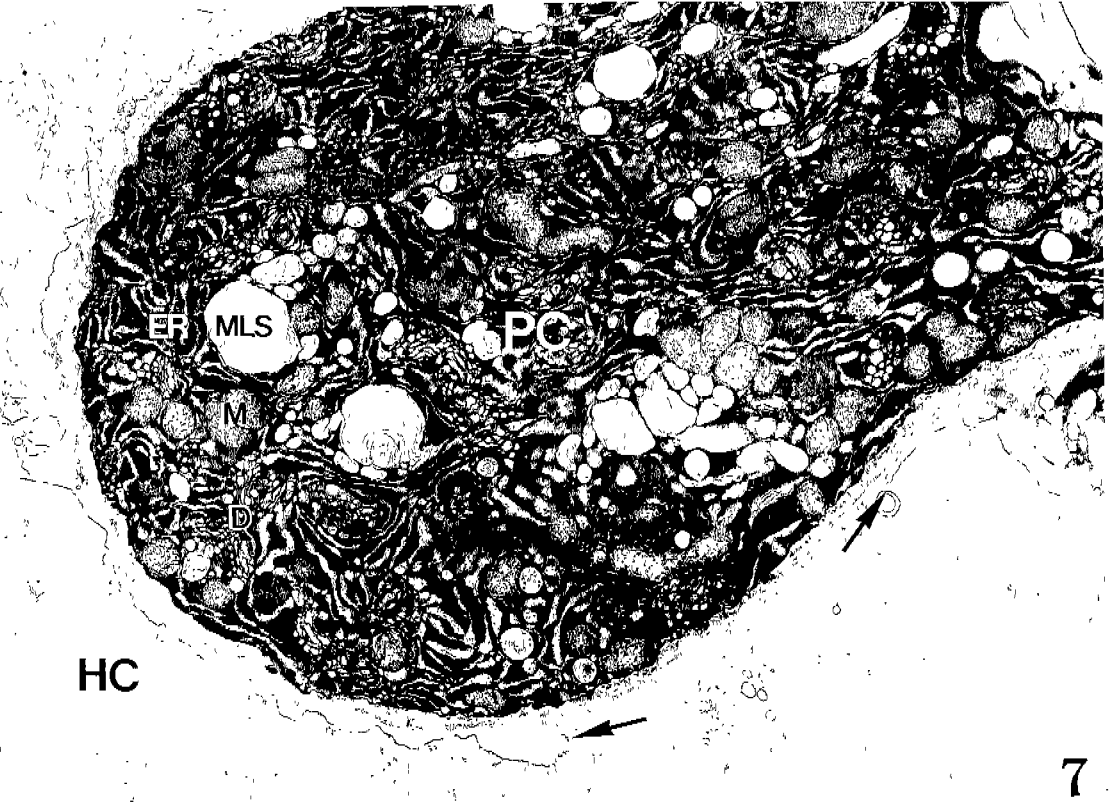
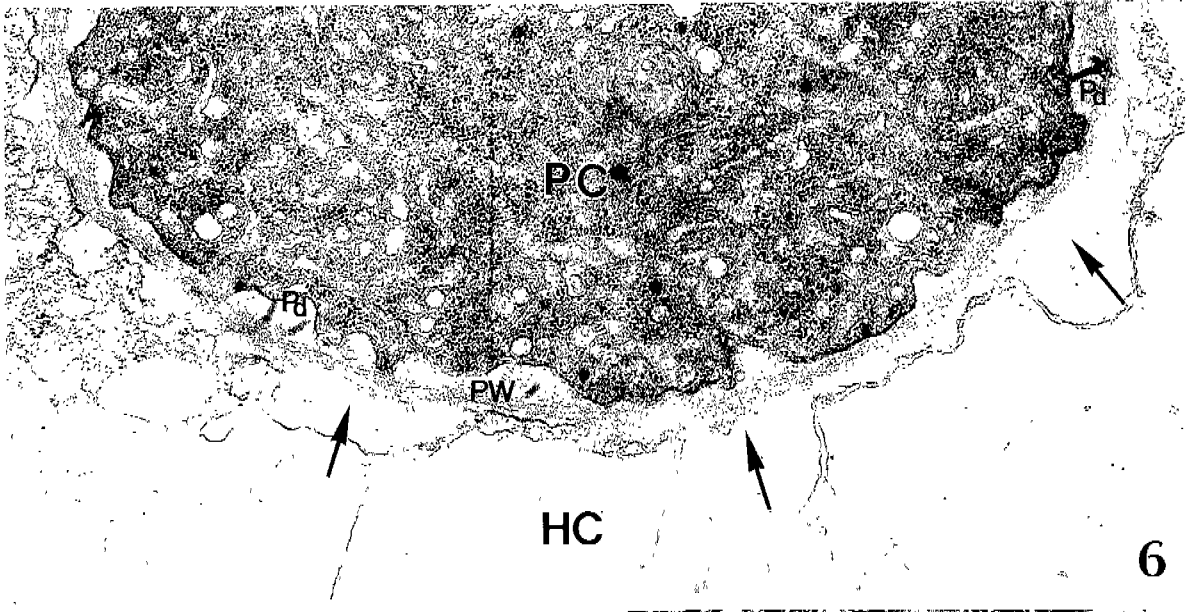
상기의 *Cuscuta-Pelargonium*系와 *Cuscuta-Trifolium*系, *Arceuthobium-Picia*系와 *Arceuthobium-Pinus*系, 그리고 *Pilostyles-Dalea*系와 *Pilostyles-Daviesia*系 등에 관한 연구를 살펴보면, *Cuscuta*와 *Arceuthobium* 및 *Pilostyles* 등은 同屬의 기생식물들이며, 이들의 흡기세포와 異種 기주식물 세포 사이에 원형질연락사의 存在與否가 연구자에 따라서 다르게 주장되고 있다. Kuijt(1983)는 일부 기생계에서 이종세포들 사이에 원형질연락사가 존재한다는 주장들은 재료관찰시 생긴 오류에서 비롯될 수 있다고 지적한 바 있다.

만일 원형질연락사가 유전적으로 표현형이 서로 다른 식물세포들 사이의 화합성을 의미하는 구조적 증거라고 한다면(Kuijt, 1983), 본 연구에서처럼 分類學的으로 그리고 遺傳學的으로 同一한 種 사이의 自己寄生系에서 동종세포들의 세포벽을 통과하는 원형질연락사가 관찰되리라는 期待는 우리가 아닐 것이다. 이를 전제로 본 연구에서 자기 기생하는 재료를 대상으로 많은 관찰을 시도하였으나, 同種細胞들이 만나는 접촉부위에서 두 세포벽을 관통하는 원형질연락사의 구조는 발견할 수 없었다. 반면, 흡기세포의 세포벽쪽에만 있는 半원형질연락사(half-plasmodesmata)는 흔히 볼 수 있었는데, 이 구조는 중간기생하는 실새삼(Lee and Lee, 1991) 및 다른 중간기생계(Alosi and Calvin, 1985; Dörr, 1987)에서도 관찰된 바 있다. 그러므로 본 연구 및 상기 연구자들의 관찰결과들은, 기생식물계에서 두 異種 또는 同種植物 사이의 和合性에 관한 논의의 대상을 두 細胞壁를 관통하는 원형질연락사에만 초점을 맞춘다는 것이 무리한 면을 보이고 있음을 시사한다. 이는 分類學的으로 相異한 두 식물(*Helianthus-Vicia*)의 接木에서 異種細胞들 사이에서도 원형질연락사가 존재하는 경우(Kollmann and Glockmann, 1985)가 있기 때문이다.

흡기세포와 기주세포 接觸部位에서의 細胞壁. 기주 조직에 침입하여 성장하는 실새삼 흡기의 先端部에 위치한 絲狀의 세포들(hyphae)은 큰 核과 많은 세포소기관이 포

→

Figs. 6, 7. Invading hyphal cells and host cells at the interface. Fig. 6. A parasitic hyphal cell (PC) is invading a vacuolated host cell (HC). At the interface, middle lamella is not clearly visible and host cell wall is partially digested (arrows). Note the half-plasmodesmata (Pd) existing on the side of the parasitic cell wall (PW).  $\times 36,800$ . Fig. 7. A parasitic hyphal cell (PC) deeply invaded host cell (HC) has a intensive-staining cytoplasm including a large number of cell organelles such as tubular endoplasmic reticulum (ER), dictyosomes (D), mitochondria (M), and mutilamellar structure (MLS). Cisternae of dictyosomes and ER appear to be interconnected. At the host and parasite interface, the plasma membrane of the HC is discontinued (arrows).  $\times 11,500$ .



함되어 세포질 밀도가 매우 높은 것으로 보아 대사적으로 활발한 상태에 있음을 암시해 준다. 특히 세포질 및 세포벽에서 관찰되는 多層膜構造는 hyphae가 기주조직으로 침입하는 과정에서 分化에 수반되는 液胞의 형성 및 伸長生長에 필요한 세포벽 형성 등에 참여하는 것으로 생각된다 (Lee and Lee, 1986). 한편, Weber와 Weber(1969)는 地衣類에서 藻類세포에 침입하는 菌類세포가 다층막구조를 갖고 있음을 관찰하여, 이 구조가 조류세포 침입에 필요한 어떤 消化酵素의 분비작용과 관련될 수 있다고 한 바 있다. 이들의 견해는 단백질(효소)의 수송기능을 담당하는 것으로 알려진 滑面小胞體로부터 다층막구조가 기원한다는 사실 (Revel *et al.*, 1958; Chang and Tanaka, 1971)로 미루어 보아 가능하다고 사료된다.

이러한 설명은 흡기세포가 기주조직에 侵入하는 과정에도 적용될 수 있을 것이다. 즉, 흡기의 침입기작으로서, 흡기내에서의 細胞分裂과 이에 이어지는 細胞擴張에 따라 생기는 物理的인 壓力과 함께 酵素가 작용하는 것으로 알려져 왔다(Toth and Kuijt, 1977b). 본 연구에서 기주세포 속으로 침입성장하는 흡기세포들은 계속 伸長 및 擴張되는 양상을 보여 주었는데, 이러한 과정에서 물리적인 침투력이 생길 것이며, 同時に 기주의 細胞壁을 分解할 수 있는 酵素도 함께 작용할 것이다(Nagar *et al.*, 1984). 본 연구에서 흡기세포의 효소분비 작용을 의미하는 미세구조적 증거로써, 흡기세포와 기주세포가 만나는 곳에서 두 細胞壁 사이에 있는 中藥과 공격받은 기주세포벽 및 원형질막 등이 부분적으로 분해되는 현상을 들 수 있다. 특히 공격받은 기주의 세포벽이 분해되는 현상은 Dörr(私信)에 의해서 *Cuscuta odorata* 흡기세포의 기생계에서도 관찰된 바 있다. 그녀는 앞서 언급된 것과 같이 다층막구조가 위치하고 있는 흡기세포의 정단부위로부터 pectinase 및 cellulase와 같은 세포벽 분해효소들이 분비되어 기주세포의 벽이 부분적으로 분해될 것이라는 견해를 밝힌 바 있다.

한편, Visser 등(1990)은 콩과 식물의 뿌리에 기생하는 *Alectra* 흡기를 관찰하여 이 중간기생계에서의 和合性 및 不和合性を 다음과 같이 기술하고 있다. 즉, 기주조직에 침입한 흡기세포는 밀도가 높은 세포질을 잘 보존하고 있으며, 이런 흡기세포의 공격을 받은 寄主細胞의 壁이 分解되는 양상을 나타냄으로써 흡기세포들은 기주식물의 유관속조직에까지 침입성장할 수 있다. 그들은 또한 不和合性を 보이는 寄生系에서, 흡기세포는 세포소기관이 풍부하지 않아 세포질 밀도가 현저히 낮고 寄主의 細胞壁이 거의 完全하게 保存되어 있으며, 이 경우 흡기세포들은 기주의 피층조직에까지만 침입한다고 하였다. 본 연구에서도 흡기세포의 공격을 받은 기주세포벽이 분해되는 양상 그리고 흡기세포가 기주의 유관속조직을 향하여 성장하는 경우 등이 관찰됨으로써, 실새삼의 자기기생계에서도 동

종세포들 사이에 세포벽에 의한 화합성이 표현되고 있음을 시사하고 있다.

한편, 흡기세포들 중에는 다른 흡기세포들에서보다 현저히 치밀한 세포질을 가지며 특히 활면소포체, 덕티오솜, 미토콘드리아, 다층막구조 등을 매우 풍부하게 가지고 있는 특이한 세포가 관찰되었다. 이런 세포학적 특징을 지닌 흡기세포는 실새삼의 중간기생(Lee and Lee, 1991)에서는 볼 수 없었으나, 겨우살이과에 속하는 *Phthirusa* 흡기에서 分泌作用을 하는 腺細胞(gland cell)의 미세구조(Dobbins and Kuijt, 1974)와 매우 비슷하였다. 이와 같은 결과로 미루어 보아, 이러한 흡기세포는 다른 흡기세포들과 다른 특별한 기능을 수행할 것으로 추측된다.

결론적으로, 寄生植物系에서 두 異種 또는 同種植物 사이의 細胞 和合性에 관한 논의는 原形質連絡絲 뿐만 아니라 寄主植物의 細胞壁 保存 상태도 함께 고려되어야만 할 것으로 사료된다.

## 摘 要

寄生被子植物인 실새삼(*Cuscuta australis* R. Brown)의 흡기세포가 同種의 같은 또는 다른 個體(寄主植物)에 기생하는 自己寄生系에서, 이들 동종세포들 사이에 표현되는 和合性を 미세구조 수준에서 조사하였다. 기주조직에 침입한 흡기의 선단부 세포들은 서로 다른 방향으로 성장하여 크고 길게 伸長된 絲狀의 세포들(hyphae)로 전환되어 기주의 유조직 속으로 침입성장하였다. 흡기세포가 기주세포 속으로 계속 침입성장할 때, 이들 두 同種細胞들이 만나는 接觸部位에서 두 세포벽을 경계하는 中藥과 기주의 細胞壁 및 원형질막이 分解되는 양상을 보였다. 한편, 접촉부위에서 두 細胞壁을 貫通하는 原形質連絡絲는 발견되지 않았으나, 흡기의 세포벽쪽에만 있는 소위 半原形質連絡絲를 흔히 볼 수 있었다. 이상의 사실로 미루어 보아, 자기기생하는 실새삼에서 동종세포 사이의 화합성은 원형질연락사에 의해 서라기보다 흡기세포의 공격을 받은 기주세포벽이 분해됨으로써 표현되는 것으로 사료된다.

## 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. and D.R. Strong. 1970. The population biology of annual grassland hemiparasites. I. The host environment. *Evolution* **24**: 279-291.
- Audus, L.J. 1939. Self-parasitism in *Cuscuta*. *Ann. Bot.* **3**: 761.

- Baldev, B. 1959. *In vitro* responses of growth and development in *Cuscuta reflexa* Roxb. *Phytomorphology* **9**: 319-319.
- Bennett, C.W. 1944. Studies on the dodder transmission of plant viruses. *Phytopathol.* **34**: 905-932.
- Chang, S.T. and K. Tanaka. 1971. An electron microscope study of complex membranous structures in the Basidiomycetes, *Volvariella volvacea*. *Cytologia* **36**: 639-651.
- Dell, B., J. Kuo, and A.H. Burbidge. 1982. Anatomy of *Pilostyles hamiltonii* C.A. Gardner (Rafflesiaceae) in stem of *Daviesia*. *Aus. 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.
- Dobbins, D.R. and J. Kuijt. 1974. Anatomy and fine structure of the mistletoe haustorium (*Phthirusa pyrifolia*). I. Development of the young haustorium. *Am. J. Bot.* **61**: 535-543.
- Dörr, I. 1968. Plasmatische Verbindungen zwischen artfremden Zellen. *Naturwissenschaften* **55**: 396.
- Dörr, I. 1969. Feinstruktur intrazellulär wachsender *Cuscuta*-Hyphen. *Protoplasma* **67**: 123-137.
- Dörr, I. 1987. The haustorium of *Cuscuta*-new structural results. In, Proceedings of the 4th International Symposium on Parasitic Flowering Plants, H.C. Weber and V.W. Forstreuter (eds.). Marburg, pp. 163-170.
- Fineran, B.A. 1965. Studies on the root parasitism of *Exocarпус bidwillii* Hook. F. V. Early development of the haustorium. *Phytomorphology* **14**: 10-25.
- Govier, R.N., M.D. Nelson, and J.S. Pate. 1968. Hemiparasitic nutrition in angiosperms. I. The transfer of organic compounds from host to *Odontites verna* (Bell.) Dum. (Scrophulariaceae). *New Phytol.* **66**: 285-297.
- Heckard, L.R. 1962. Root parasitism of *Castilleja*. *Bot. Gaz.* **124**: 21-29.
- Kollmann, R. and C. Glockmann. 1985. Studies on graft unions. I. Plasmodesmata between cells of plants belonging to different unrelated taxa. *Protoplasma* **124**: 224-235.
- 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, Waco, Texas. pp. 1-12.
- 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., and C.D. Lee. 1991. Ultrastructural study on the haustorial cells of *Cuscuta australis* R. Brown in the region of the host parenchyma. *Korean J. Bot.* **34**: 129-136.
- Luft, J.H. 1961. Improvements in epoxy resin embedding methods. *J. Biophys. Biochem. Cytol.* **9**: 409-414.
- Lyshede, O.B. 1985. Morphological and anatomical features of *Cuscuta pedicellata* and *C. campestris*. *Nord. J. Bot.* **5**: 65-77.
- Maybrook, A.C. 1917. On the haustoria of *Pedicularis vulgaris*, Tournet. *Ann. Bot.* **31**: 499-511.
- 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.
- 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.
- Spisar, K. 1910. Beiträge zur Physiologie der *Cuscuta gronovii* Wild. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **28**: 329-334.
- Tainter, F.H. 1971. The ultrastructure of *Arceuthobium pusillum*. *Can. J. Bot.* **49**: 1615-1622.
- 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.
- Venable, J.H. and R. Coggeshall. 1965. A simplified lead citrate stain for use in electron microscopy. *J. Cell Biol.* **25**: 407-408.
- Visser, J.H., I. Dörr and R. Kollmann. 1990. Compatibility of *Alectra vogelii* with different leguminous host species. *J. Plant Physiol.* **135**: 737-745.
- Webber, M.M. and P.J. Webber. 1969. Ultrastructure of lichen haustoria: symbiosis in *Parmelia sulcata*. *Can. J. Bot.* **48**: 1521-1524.