

개구리밥 휴면구조 잠아의 구조적 특성

곽 미 영, 김 인 선*

계명대학교 자연과학대학 생물학과

Turion as Dormant Structure in *Spirodela polyrhiza*

Miyoung Kwak and InSun Kim*

Biology Department, College of Natural Sciences, Keimyung University, Daegu 704-701, Korea
(Received October 15, 2008; Accepted December 17, 2008)

ABSTRACT

Hydrophytes such as *Spirodela polyrhiza* form dormant turions to withstand cold winters. The turion is an anatomically distinct structure from which a vegetative frond arises later during germination. The turions sink to the bottom of the pond when temperatures drop and remain there throughout the winter. In the spring, they float to the surface and germinate into a new frond from the turion primordium. Unlike fronds, turions are known to possess small aerenchyma, starch grains, and relatively dense cytoplasm. These features allow the turions to survive the cold winter season at the bottom of the pond.

Spirodela polyrhiza has been investigated previously to a great extent, especially in its physiological, biochemical and ecological attributes. However, a little is known about the structural features of the frond and turion during turion development. Thus, the aim of the present study was to reveal the structural characteristics of the frond and turion with regard to tissue differentiation, aerenchyma development, starch distribution, and ultrastructure, with the use of electron microscopy.

A moderate degree of mesophyll tissue differentiation was found in the frond, whereas the turion did not exhibit such differentiation. Within the frond tissue, approximately 37~45% of the cellular volume was occupied by a large aerenchyma, but only 9~15% was taken up by the aerenchyma in the turion. The turion cells, especially those of the turion primordium, were derived from frond cells, and contained cytoplasm. Their cytoplasm was densely packed with plastids, mitochondria, endoplasmic reticulum, Golgi bodies, and microtubules. Plasmodesmata were also well developed within these cells.

The most striking feature observed was the distribution of starch grains within the plastids of turion cells. Before the turion sank to the bottom of the pond, a considerable amount of starch accumulated in the plastid stroma. The starch grains dissolved when temperatures rose in the spring, and this promptly provided the nutrients which the primordium needed for turion germination. The turion therefore, was an appropriate dormant structure for free-floating, reduced hydrophytes like *Spirodela polyrhiza* due to its small aerenchyma and large starch grains that aided in the purpose of sinking below the surface of the water to survive cold winters. The new fronds that arose from such turions grew rapidly in the spring, beginning the new life cycle.

Keywords : Hydrophytes, *Spirodela polyrhiza*, Electron microscopy, Turion, Dormant structural development

* Correspondence should be addressed to Dr. InSun Kim, Biology Department, College of Natural Sciences, Keimyung University, Daegu 704-701, Korea. Ph.: (053) 580-5305, Fax: (053) 580-5305, E-mail: botany@kmu.ac.kr

서 론

식물체의 일부 또는 전체가 물속에 잠겨 있는 수생식물 (hydrophytes)은 육상식물과 달리 특수한 서식환경에 생존하기 위해 잎, 뿌리, 줄기 등의 기관이 알맞게 변형되어 형태적으로 다양해지는 유연성을 지닌다 (Kim & Kim, 2000; Lee, 2004). 또한, 식물체 내부에서도 수중환경에 적응 및 생존에 필수적인 구조적 변형이 일어나 거의 대부분의 수생식물은 뿌리에서 꽃, 열매에 이르기까지 식물체 전체에 통기조직 (aerenchyma)이 잘 발달되어 네트워크처럼 연결되어 있다. 통기조직은 인접한 세포간 간극 (intercellular spaces)이 발달하여 식물체 내외로의 원활한 가스교환 및 부유의 기능을 수행하기 위해 형성되는 특수화된 공간으로 (Lee, 2004), 식물 종에 따라 식물체 내에서 차지하는 체적이 다양한 것으로 알려져 있다 (Sculthorpe, 1967; Lemon & Posluzny, 1997; Ji & Kim, 2002).

식물은 기온이 내려가는 추운 겨울에 대비하여 식물체의 성장을 정지시키거나 특수한 구조를 형성하여 휴면상태를 유지한다. 일년생 식물은 종자의 형태로 겨울을 나고 다년생 식물은 성장재개를 위한 분얼조직이나 뿌리 등의 구조를 땅속에 보호하여 알맞은 생육조건이 갖추어질 때까지 휴면상태를 유지한다. 그러나 일부 수생식물에서는 종자 외에 휴면구조의 일종인 잠아 (turion)와 같은 독특한 구조로 겨울철 휴면상태를 유지하며 생존해 나간다. 수생식물 중 가장 빠르게 성장하는 개구리밥은 영양기관에 의해 개체를 증식시키는 영양번식 (vegetative reproduction)의 방법으로 대부분 개체를 증식한다 (Landolt, 1986; Ley et al., 1997; Appenroth, 2003). 이들의 축소된 식물체는 겨울에 잠아를 형성하여 휴면기 이후 바로 성장을 재개할 수 있어 식물체 생활환 (life cycle) 및 성장에 매우 중요한 역할을 한다 (Sibasaki & Oda, 1979; Kim & Kim, 2000; Reimann et al., 2007).

종자나 열매의 조직 및 세포에는 일반적으로 단백질, 지질, 탄수화물 등의 영양물질이 저장되어 발아 시 필요한 영양분으로 사용한다 (Fahn, 1990). 잠아조직 내에도 영양물질이 저장되어 있으며 이들 물질은 성장시기에 따라 큰 차이를 보인다 (Smart & Trewavas, 1983).

개구리밥의 잠아는 기온하강 시 휴면상태를 유지하도록 하는 수생식물의 휴면구조 형성 및 발달과정 추적에 유용한 모델시스템으로 잘 알려져 있다 (Smart, 1996). 특히, 수생식물의 잠아형성 및 발달을 유도하는 조건 조절이나 생리적 특성에 대한 연구들은 개구리밥의 잠아를 이용하여 지속적으로 이루어지고 있다 (Newton et al., 1978; Smart & Trewavas, 1983; Chaloupková & Smart, 1994; Ley et al., 1997; Appenroth, 2003). 휴면기 이후에는 기온상승으로 잠아가 원기 (primordium)로부터 발아하여 엽상체 (frond)가 기원한다.

이와 같이 잠아조직으로부터 새로운 생장이 재개되어 엽상체 형성의 중요 기능을 지닌 잠아구조에 대해서는 심도 있는 연구가 진행되지 않고 있다. Abscisic acid 유도에 의한 잠아 연구 (Smart & Trewavas, 1983) 또는 특정 파장에 의한 구조변화 연구 (Appenroth & Bergfeld, 1993) 등에서 잠아에 대한 일부 구조적 내용이 개괄적으로 보고된 바는 있으나 모엽상체 (mother frond)로부터 형성되는 잠아와 잠아에서 형성된 자엽상체 (daughter frond)에 관한 연구는 자세히 이루어지지 않고 있다.

이에 본 연구에서는 개구리밥 엽상체 및 잠아의 엽육조직의 분화, 통기조직의 발달, 녹말의 분포, 세포수준에서의 미세구조 발달양상을 광학현미경 (LM), 주사전자현미경 (SEM), 투과전자현미경 (TEM)으로 조직 및 세포수준에서의 구조발달 양상을 자세히 분석하고자 하였다.

재료 및 방법

1. 실험 재료

본 실험에 사용된 개구리밥 (*Spirodela polyrhiza*)은 경상북도 경산시 갑제동에 위치한 대풍지 및 대구광역시 달서구 신당동 계명문화대학 원예관에 서식하는 식물로 2007년 10월에서 2008년 5월에 걸쳐 6 차례 sampling되었다. 모엽상체와 잠아를 형성하고 있는 성숙한 식물체 및 엽상체에서 자연적으로 분리된 잠아를 채취하여 다음과 같이 실험에 사용하였다.

2. 실험 방법

주사전자현미경법으로 연구될 개구리밥 엽상체 및 잠아의 조직을 실온에서 3% glutaraldehyde 용액으로 3시간 전 고정 (prefixation)한 후 0.1 M sodium phosphate buffer (pH 6.8) 용액으로 15분씩 3회 세척하였다 (Kim & Kim, 2000). 세척된 시료는 2% aqueous OsO₄로 4°C에서 2~24시간 동안 후고정 (postfixation)하여 동일 buffer로 15분씩 3회 세척되었다. 고정된 시료는 10% acetone을 시작으로 10% 상승 단계별로 탈수과정을 거쳤다. 이후 이들 시료는 liquid CO₂에 의한 임계점 건조 (critical point drying, EMITECH K850)를 거쳐 약 20 nm의 금속피막 (Pt coating)을 입힌 후 한국기초과학지원연구원 대구센터 소재 Hitachi S-4200 SEM으로 20 kV에서 분석되었다. 이를 통해 촬영된 image data는 PCI program에 입력된 후 image processing을 거쳐 비교 연구되었다.

투과전자현미경법으로 연구될 시료들은 SEM 방법과 동일한 고정 및 탈수과정을 거쳐 acetone과 low-viscosity resin이 일정 비율로 혼합된 용액으로 각각 1시간씩 실온의

rotator 상에서 치환되고, 100% Spurr resin 용액으로 침투시킨 후 포매되었다. 포매된 시료는 65°C 건조기 내에서 48시간 동안 중합경화(polymerization)된 후 resin block으로 제작되었다. 제작된 resin block은 Reichert Ultracut-S ultramicrotome으로 0.5~1.0 µm 후박절편(thick section)을 만든 후 0.1% Toluidine Blue 용액으로 염색하여 Zeiss 광학현미경을 통해 초박절편으로 사용할 조직을 조사하였다. 수차례 fine trimming 후 diamond knife로 60~90 nm 초박절편(ultrathin section)을 제작하였고 제작된 초박절편은 100-mesh copper grid로 옮긴 후 2% uranyl acetate와 lead citrate에서 각각 45분 동안 이중염색(double staining)되었다. 이러한 과정을 거친 초박절편은 한국기초과학지원연구원 대구센터의 Hitachi H-7100 TEM을 이용하여 75 kV에서 연구되었다.

엽상체와 잠아 내 통기조직의 발달양상을 비교하기 위하여 위의 resin block으로 0.5~1.0 µm 후박절편을 제작하였다. 제작된 후박절편은 0.1% Toluidine Blue 용액으로 30초 염색하여 Carl Zeiss Jenalumar 광학현미경으로 관찰된 후 엽육조직 내 통기조직을 조사하였다. 엽상체 및 잠아의 후박절편 슬라이드 제작 시 각각 10개씩 각 슬라이드 내에는 10~15개 이상의 절편들이 포함되게 하였다. Jenalumar현미경을 통해 관찰 후 photomicroscopy가 실시된 image data는 image processing을 거쳐 비교 연구되었다.

결 과

잎과 줄기가 미분화된 엽상체와 뿌리로 구성된 개구리밥은 10~15 mm 내외의 매우 축소된 식물체를 이루었다(Fig. 1). 이들 식물체는 꽃을 피워 종자로 번식하는 경우는 극히 드물고, 모엽상체 내에 위치한 분열조직(meristem)의 세포분열에 의해 잠아가 형성되면(Fig. 1) 이들이 분리되어 새로운 식물체를 형성하는 영양번식의 방법으로 개체증식을 하였다. 엽상체는 기온이 떨어지기 시작하는 늦가을이 되면 생장이 느려지고 겨울을 날 수 있는 독특한 휴면구조인 잠아를 형성하고 잠아는 엽상체에서 분리되거나 모엽상체와 함께 물속으로 침강하였다(Fig. 2). 기온이 하강하면 모엽상체 내 분열조직으로부터 형성된 잠아원기(turion primordium)가 활성화되어 생장하기 시작하였다(Figs. 3-4).

늦가을에 생장중인 모엽상체 내에는 이미 2개의 잠아원기가 형성되어 있으며 일부는 모엽상체 내에서 신장되기도 하였다(Fig. 5). 엽육조직이 거의 분화되지 않은 잠아조직 내에는 세포 간에 작은 간극들이 형성된 후 통기조직으로 되어 엽육조직 체적의 약 9~15% 차지하나(Fig. 6) 성숙한 엽상체에서는 통기조직이 잘 발달하여 체적의 약 37~45%를 차지하며 세포간극이 확장되었다(Fig. 7). 책상조직으로 분화된 상피와 통기조직이 잘 발달된 하피로 이루어진 성

숙한 엽상체는 일부 식물체에서 통기조직이 엽육조직의 1/2을 차지하는 경우도 관찰되었다.

잠아는 모엽상체 내 공간에서 분열조직의 활발한 분열로 잠아원기로부터 발달하였다(Fig. 8). 엽상체 내 엽육세포는 세포체적의 거의 대부분을 차지하는 거대액포의 발달로 세포질의 밀도가 낮은 반면, 세포간 간극이 거의 발달하지 않는 잠아원기 내 세포에는 세포질이 매우 치밀하게 분화하였다(Fig. 9). 잠아원기는 분화초기부터 색소체를 형성하기 시작하며(Fig. 10) 색소체 기질에 지속적으로 녹말을 축적하였다. 수생식물의 잠아가 대부분 영양물질로 녹말을 저장하는 것과 같이 개구리밥 잠아조직 내에도 녹말이 축적되었다. 모엽상체에서 분리되어 침강에 대비하는 잠아세포에는 색소체에 다량의 녹말을 축적하는데 잠아조직의 엽맥을 둘러싸는 관속유세포 내 색소체에도 매우 큰 녹말을 축적하였고(Fig. 11) 조직 전체에 다량의 녹말이 축적되어 중량이 무거워진 침강 구조로 발달하였다.

부유기능을 수행하는 엽상체와 달리 잠아는 침강구조로 기능을 수행할 수 있는 독특한 미세구조적 특징을 나타내었다. 분화발달 중의 잠아는 잠아조직 전체에서 빠른 속도로 세포분열이 진행되며, 조직 내에는 불균등분열 중의 세포들이 흔히 관찰되었다(Fig. 12). 분화초기의 잠아세포 내에는 골지체, 소포체, 색소체, 미세소관 등의 치밀한 세포소기관들로 이루어져 세포내 밀도는 높은 상태를 유지하였다(Fig. 13). 잠아세포의 또 다른 특징으로 육상식물이 곤충으로부터 방어 및 보호의 기능으로 탄닌을 축적하는 것과 같이 잠아세포 내에도 탄닌이 다량으로 축적되는 경우에는 거대한 탄닌액포를 형성하여 탄닌세포가 되었다(Fig. 14).

기온이 상승하는 봄이 되면 잠아조직 내 엽상체 원기(frond primordium)가 매우 빠른 속도로 생장을 개시하였다. 잠아로부터 형성된 자엽상체는 엽육세포 내 액포가 매우 잘 발달하였다. 또한, 자엽상체 세포내 통기조직이 발달하기 시작하면서 세포질은 세포벽 주위로 밀려나 밀도가 낮아지고 엽상체는 물 위로 부유하였다(Fig. 15).

고 찰

많은 수생식물은 종자뿐만 아니라 괴경(tuber), 지하경(rhizome), 잠아(turion) 등을 형성하여 번식한다(Lee et al., 2005). 그러나 개구리밥과 같은 부유부엽성 수생식물(free-floating hydrophytes)은 종자번식은 거의 일어나지 않고 잠아에 의한 활발한 영양번식으로 개체가 유지된다(Sibasaki & Oda, 1979; Lee, 1996; Appenroth, 2003). 일명 식아, 월동아, 동아, 휴면정아, 무성아로도 알려져 있는 잠아는 겨울이나 건기를 견디기 위한 특수한 휴면구조로 개구리밥(*Spirodela polyrhiza*), 물수세미(*Myriophyllum verticillatum*), 통발

(*Utricularia vulgaris*), 말즘(*Potamogeton crispusem*) 등에서 보고되어 있다(Sculthorpe, 1967; Appenroth, 2003; Harada & Ishizawa, 2003; Jian et al., 2003; Lee et al., 2005; Weber & Noodén, 2005).

잠아의 형성 및 발아과정은 수생식물 종에 따라 다른 양상을 나타낸다(Sculthorpe, 1967; Tobiessen & Snow, 1984; Lee et al., 2005; Weber & Noodén, 2005). 주된 식물체 부분이 엽상체와 뿌리로 구성된 개구리밥의 경우, 이들의 엽상체는 기온이 7°C 이하로 내려가면 생장을 할 수 없어 엽상체 내 잠아원기로부터 잠아를 발달시킨 후 침강하기 시작한다(Sculthorpe, 1967). 침강된 개구리밥의 잠아는 못이나 연못의 흙 속에서 월동 상태로 겨울을 나고 다음해 봄 잠아 내 분열조직에서 기원하는 엽상체 원기가 생장을 개시한다(Smart & Trewavas, 1983; Appenroth & Bergfeld, 1993). 반면, *Potamogeton* 종과 같은 일부 다른 수생식물의 경우는 이른 여름에 모식물체로부터 떨어져 나온 잠아가 여름에 휴면하고 가을부터 다음해 봄에 걸쳐서 발아하는 전혀 다른 잠아 발달과정을 거친다(Tobiessen & Snow, 1984; Lee et al., 2005; Weber & Noodén, 2005). 그러나 잠아의 형성 및 발아과정이 종에 따라 상이하더라도 대부분 수생식물의 잠아는 단기간에 유수를 이용하거나 육상 환경보다 유리한 수중환경에서 생물계의 생산자로서 큰 역할을 수행하는 것으로 알려져 있다(Lee et al., 2005). 이러한 특징으로 잠아는 환경요인이나 조건이 갖추어지면 일반적으로 왕성한 번식력을 발휘할 수 있는 생활력을 가지고 있는 것으로 추정된다.

부유부엽성 수생식물은 식물체의 크기와 상관없이 어느 부위든 통기조직이 망상으로 잘 발달되어 부유기능과 광합성 기능을 동시에 수행할 수 있도록 구조적으로 분화한다(Sculthorpe, 1967; Raven, 1984; Lemon & Posluszny, 1997; Ji & Kim, 2002). 세포간극은 엽육조직의 신장과 함께 통기조직으로 발달하며 수생식물 엽육조직의 많은 부분을 차지하게 된다. 통기조직을 이루는 공극이 차지하는 비율은 일반적으로 수생식물 체적의 30~60%에 이르기까지 한다(Kim & Kim, 2000; Ji & Kim, 2002; Lee, 2004). Smart & Trewavas에 의해 수행된 abscisic acid 유도에 의한 잠아형성 연구에서는 개구리밥 엽상체내 통기조직이 엽상체 체적의 약 28%, 잠아 내 체적의 약 12%를 차지한다고 보고되어 있다. 그러나, 본 연구에서는 엽상체의 경우 Figs. 6~7에서와 같이 통기조직이 엽육조직 체적의 37~45%, 잠아조직의 9~15%를 차지하는 것으로 조사되어 통기조직 체적비율이 Smart & Trewavas의 연구와 현저한 차이를 나타내고 있다. 이러한 차이는 Smart & Trewavas 연구에서 사용된 개구리밥 식물체 조직은 abscisic acid에 의해 생화학적으로 유도된 통기조직이므로 자연적으로 발생한 통기조직으로 볼 수 없다. 반면, 본 연구에서 사용된 개구리밥 식물체들은 자연

서식지에서 채취되어 사용된 재료이므로 본 연구에서의 엽상체 및 잠아조직 내 통기조직의 체적율이 더 신뢰할 수 있는 수치로 생각된다.

일반적으로 물위에 떠있는 수생식물의 앞에는 상피 기공, 통기조직, 책상 및 해면조직 등이 발달한다(Lee, 2004). 개구리밥의 엽상체는 상피의 광합성조직과 기공이 발달된 엽육조직으로 분화되나 잠아에서는 엽육조직의 분화가 거의 일어나지 않는다. 또한, 성숙한 엽상체는 거대한 액포의 발달로 세포내 세포질의 밀도가 매우 낮아 부유기능에 더욱 적합한 구조로 변하는 반면, 잠아세포 내에는 소포체, 골지체, 미토콘드리아, 색소체 등의 세포소기관이 잘 발달되어 세포질 밀도를 높게 하여 이후 침강에 알맞은 구조로 변형된다. 특히, 잠아에는 Fig. 11에서와 같이 침강 전 색소체 기질에 매우 큰 녹말이 저장되어 세포밀도가 더욱 높게 되어 침강에 용이한 구조로 분화된다.

육상식물의 종자조직 내에는 영양물질이 저장되어 있어 종자가 발아해서 독립적인 식물체가 될 때까지 어린 식물체에 영양분을 공급할 수 있다(Lim et al., 1992). 종자를 형성하지 않는 수생식물은 종자와 같은 역할을 하는 잠아를 형성하여 잠아조직 내에 양분을 저장하고, 잠아는 발아개시 전후 잠아 내에 휴면상태로 있는 엽상체 원기에 위 녹말이 분해된 양분을 공급하여 이후 성숙한 엽상체로 된다. 종자 내 저장물질은 주로 탄수화물, 단백질, 지방 등 이고, 영양물질은 대부분의 식물에서 단백질체, 지질체, 녹말체의 형태로 축적된다(Fahn, 1990; Lim et al., 1992; Lee, 2004). 일부 종자에서는 녹말이 건조중량의 50~80%를 차지하며(Mauseth, 1988) 수생식물 잠아조직에 다량의 녹말축적 또한 보고되고 있다(Smart & Trewavas, 1983; Weber & Noodén, 2005; Reimann et al., 2007).

잠아조직 내에도 일반적으로 녹말이 저장되어 있으나 이들 물질은 생장시기에 따라 큰 차이를 보인다(Smart & Trewavas, 1983; Harada & Ishizawa, 2003; Jian et al., 2003; Lee et al., 2005; Weber & Noodén, 2005). 개구리밥 잠아의 경우에도 잠아원기에서는 색소체 내 녹말의 크기가 작으나 침강시점 전후가 되면 녹말은 더욱 크게 형성된다. 잠아조직에 영양물질이 녹말의 형태로 저장되어 있는 것은 단백질, 지질과 같은 다른 저장물질보다 이들이 물에 더 쉽게 용해될 수 있기 때문이다. 잠아조직 내 영양물질은 겨울에 휴면상태일 때는 색소체 내 녹말입자의 형태로 유지가 되나 다음해 봄 기온이 15°C 이상이 되면 녹말은 용해되어 에너지로 쓰이면서 세포질의 밀도가 낮아져 발아중인 잠아는 물위로 떠오를 수 있게 된다(Landolt, 1986; Appenroth, 2003; Reimann et al., 2007).

이와 같이 잠아는 엽육조직의 미분화, 통기조직의 미흡한 발달, 세포질의 높은 밀도, 다량의 녹말축적 등으로 겨울철 휴면상태에 잘 적응된 구조로 발달되어 축소된 개구리밥

식물체 생활환에 중요한 역할을 수행하는 독특한 구조로 발달하는 것으로 추정된다. 그러나, 잠아로 휴면기를 보내고 생장이 재개되는 봄에서 여름 동안 매우 빠른 생장으로 수표면에 넓게 분포하는 개구리밥은 수생환경에 필요한 양분 및 빛을 차단하여 수생의 생태에 나쁜 영향을 미치기도 한다(Mclay, 1976; Landolt, 1986). 이들 식물체에 잠아 형성을 촉진하는 조건을 가하면 잠아가 형성되고 물속에 가라앉아 휴면상태로 되고 이로 인해 수생환경의 개선을 가능하게 할 수도 있을 것이다. 다른 일반 식물들은 생장 및 형성조건을 조절하기 어렵지만 개구리밥의 잠아는 구조적 특징으로 쉽게 형성을 조절할 수 있다(Chaloupková & Smart, 1994). 향후 본 연구에서 밝혀진 모엽상체와 잠아의 구조적 특성을 이용하여 잠아의 생장특성에 적용하면 이들 식물체가 수생환경정화 등에서도 유용하게 활용될 수 있을 것이다.

참 고 문 헌

- Appenroth KJ: No photoperiodic control of the formation of turions in eight clones of *Spirodela polyrhiza*. J Plant Physiol 160 : 1329-1334, 2003.
- Appenroth KJ, Bergfeld R: Photophysiology of turion germination in *Spirodela polyrhiza* (L.) Schieden XI. structural changes during red light induced responses. J Plant Physiol 141 : 583-588, 1993.
- Chaloupková K, Smart CC: The abscisic acid induction of a novel peroxidase is antagonized by cytokinin in *Spirodela polyrhiza* (L.). Plant Physiol 105 : 497-507, 1994.
- Fahn A: Plant Anatomy. 4th Ed. Pergamon Press, pp. 10-49, 513-532, 1990.
- Harada T, Ishizawa K: Starch degradation and sucrose metabolism during anaerobic growth of pondweed (*Potamogeton distinctus* A. Benn.) turions. Plant and Soil 253 : 125-135, 2003.
- Ji SY, Kim IS: Structural features of various trichomes developed in *Salvinia natans*. Kor J Electron Microsc 32 : 319-327, 2002.
- Jian Y, Li B, Wang J, Chen J: Control of turion germination in *Potamogeton crispus*. Aquat Bot 75 : 59-69, 2003.
- Kim KA, Kim IS: Structural aspect of the reduced free-floating hydrophyte, *Spirodela polyrhiza*. Kor J Electron Microsc 30 : 233-240, 2000.
- Landolt E: Biosystematic Investigations in the Family of Duckweeds (Lemnaceae); Vol. 2 The family of Lemnaceae a monographic study. Vol 1: 566, 1986.
- Lee KB: Plant Morphology. Life Science, p. 91, 167-168, 306-308, 2004.
- Lee SM, Tanaka MS, Kang CM, Jung SY: Science of Hydrophytes. Chonnam University Publishing, pp. 76-85, 2005.
- Lee YN: Illustrated Flora of Korea Plant Biology. Kyohak Publishing Co., p. 1054, 1996.
- Lemon GD, Posluszny U: Shoot morphology and organogenesis of the aquatic floating fern *Salvinia molesta*. D. S. Mitchell, examined with the aid of laser scanning confocal microscopy. Intl J Plant Sci 158 : 693-703, 1997.
- Ley S, Dölger K, Appenroth KJ: Carbohydrate metabolism as a possible physiological modulator of dormancy in turion of *Spirodela polyrhiza* (L.) Schlieden. Plant Sci 129 : 1-7, 1997.
- Lim DB, Ko KS, Lim OK: Plant Morphology. Woosung Publishing, pp. 493-510, 1992.
- Mauseth JD: Plant Anatomy. The Benjamin Cummings Publishing Co., Menlo Park. pp. 415-437, 1988.
- Mclay CL: The effect pH on the population growth of three species of duckweed: *Spirodela polyrhiza*, *Lemna minor* and *Wolffia arrhiza*. Freshwater Biol 6 : 125-136, 1976.
- Newton RJ, Shelton DR, Duffey JE: Turion formation and germination in *Spirodela polyrhiza*. Amer J Bot 65 : 421-428, 1978.
- Reimann R, Ziegler P, Appenroth K: The binding of α -amylase to starch plays a decisive role in the initiation of storage starch degradation in turions of *Spirodela polyrhiza*. Physiol Plant 129 : 334-341, 2007.
- Sculthorpe CD: The Biology of Aquatic Vascular Plants. Edward Arnold Ltd, pp. 198-208, 1967.
- Sibaski T, Oda Y: Heterogeneity of dormancy in the turion of *Spirodela polyrhiza*. Plant Cell Physiol 20 : 563-571, 1979.
- Smart CC, Trewavas AJ: Abscisic-acid-induced turion formation in *Spirodela polyrhiza* L. II. Ultrastructure of the turion; a stereological analysis. Plant Cell Environ 6 : 515-522, 1983.
- Tobiessen P, Snow PD: Temperature and light effects on the growth of *Potamogeton crispus* in Collins Lake, New York State, J Bot 62 : 2822-2826, 1984.
- Weber JA, Noodén LD: The cause of sinking and floating in turion of *Myriophyllum verticillatum*. Aquat Bot 83 : 219-226, 2005.

< 국문초록 >

일부 수생식물은 휴면구조로 엽상체가 변형된 잠아를 형성하여 적응 생존한다. 부유부엽성 식물인 개구리밥은 가을에 형성된 잠아로 동절기 물속에 가라앉아 휴면상태로 겨울을 난다. 이들 잠아는 엽상체의 특정 부위에서 기원하나 모엽상체와 달리 통기조직의 발달이 미흡하고 조직의 밀도가 높아 수중 침강에 유리한 구조로 분화된다. 잠아조직 내에는 일반적으로 기온상승 시 생장재개에 바로 이용할 수 있는 영양분이 저장되어 있다. 이러한 특성을 지닌 개구리밥 잠아의 형성 및 발아에 대해서는 생리적, 생화학적으로 다양한 연구가 진행되고 있으나 잠아조직 세포의 미세구조 연구는 미흡한 상태이다. 이 연구에서는 엽상체와 잠아 엽육조직의 분화, 통기조직의 발달, 녹말의 분포, 세포수준에서의 미세구조 발달양상을 비교 연구하였다.

엽육조직이 비교적 분화되어 있는 모엽상체는 통기조직이 잘 발달되어 엽상체 용적의 약 37~45%를 차지하였다. 반면, 잠아는 엽육조직의 분화 없이 조직 내 통기조직의 발달이 미흡하여 전체 용적의 약 9~15%를 차지하였다. 모엽상체 엽육세포와 달리 잠아 세포내 세포질은 매우 치밀하며 엽록체 기질에는 녹말

이 다량 축적되어 있다. 엽록체, 세포벽, 액포, 세포막은 모엽상체 세포내 특성과 다른 양상으로 분화하였다. 이와 같이 잠이는 통기조직의 미흡한 발달, 세포질의 높은 밀도, 녹말의 다량 축적 등으로 조직의 밀도를 높게 하여 겨울철 휴면상태에 잘 적응된 구조로 발달시켜 축소된 개구리밥 식물체 생활사에 중요한 역할을 수행하는 독특한 구조로 분화하였다.

매우 빠른 성장으로 수면에 넓게 분포하는 개구리밥은 수생환경에 필요한 양분 및 빛을 차단하여 수생의 생태에 나쁜 영향을 미치기도 한다. 그러나 잠아형성 촉진 조건을 가해 주면 식물체

는 쉽게 물속에 가라앉아 휴면상태를 유지할 수 있는 것으로 알려져 있다. 다른 식물 종들은 성장 및 형성 조건을 조절하기 어렵지만 개구리밥 식물체의 잠이는 이러한 구조적 특징으로 형성이 쉽게 조절될 수 있어 수생환경 개선에 유망한 후보가 되고 있다. 향후 본 연구의 모엽상체와 잠아의 성장 및 구조 특성을 이용하여 유사 수생식물 잠아의 성장특성에 적용하면 수생환경 정화 등의 영역에서 유용하게 활용될 수 있는 휴면구조가 될 것이다.

FIGURE LEGENDS

Fig. 1. Plants of *Spirodela polyrhiza* consisting of a mother frond (MF) and a daughter frond (DF). Arrow indicates a frond initiating turion formation.

Fig. 2. Some turions (arrows) separated from the fronds, and some still attached to them (arrowheads). Bar=5.0 mm.

Fig. 3. SEM image of the mature plant exhibiting a mother frond (MF), daughter frond (DF) and turion (T).

Fig. 4. A turion submerged at the bottom of a pond. U, upper epidermis.

Fig. 5. Two turion primordia (TP) within a frond. A, aerenchyma. Bar=50 μ m.

Fig. 6. Small aerenchyma (arrows) within turion tissue. Bar=25 μ m.

Fig. 7. Expanded aerenchyma (A) within the mature frond. Bar=25 μ m.

Fig. 8. Turion primordium (TP) within the mother frond (MF). Bar =5.0 μ m.

Fig. 9. A glancing section showing part of the mother frond cell (MF) and turion primordium cells (TP). Bar=8.0 μ m.

Fig. 10. Numerous plastids (P) in the turion cell during early development. Bar=2.8 μ m.

Fig. 11. Abundant starch grains (S) accumulated in the plastids. Bar=3.5 μ m.

Fig. 12. Numerous, uneven cell divisions (arrows) observed between turion cells. N, nucleus. Bar=2.0 μ m.

Fig. 13. Part of two turion cells exhibiting dense cytoplasm. Arrows indicate numerous plasmodesmata (arrows) between the cells. G, Golgi bodies; N, nucleus; P, plastid. Bar=666 nm.

Fig. 14. A central vacuole filled with tanniferous substances forming the tannin cell (TC) in the turion. Bar=3.5 μ m.

Fig. 15. A daughter frond showing well-developed aerenchyma (A) and a large central vacuole (V) within a mesophyll cell. E, epidermis. Bar=3.3 μ m.



