

끈끈이주걱속 점착식 포충엽의 분비모 발달

이 혜 진, 김 인 선*

계명대학교 자연과학대학 생물학과

Development of the Glandular Trichomes in Trapping Leaves of *Drosera* Species

Hye Jin Lee and InSun Kim*

Biology Department, College of Natural Sciences, Keimyung University, Daegu 704-701, Korea

(Received February 24, 2009; Accepted March 12, 2009)

ABSTRACT

The trapping leaves of *Drosera* capture insects by secreting sticky mucilage from numerous glandular trichomes (GTs) that are developed on the leaf epidermis. The present study examines and compares the structural features of those trichomes in *Drosera binata* and *D. pygmy* with the use of light and electron microscopy. The study focuses primarily on the development and differentiation pattern of the GTs during growth.

Upon examination, the upper and lower epidermis were readily distinguishable by the features of GTs in developing leaves. In particular, the GTs were dense in the upper epidermis and along the leaf margin. In *D. binata*, the capitate GTs with elongated stalk and sessile peltate GTs were found most commonly, whereas only capitate GTs with varying degrees of the stalk length were observed in *D. pygmy*. Up to ca. 2.2~3.4 mm long capitate GTs were seen in the leaf margins of *D. binata* and ca. 3.7~4.2 mm long GTs having racket-like head with adaxial hemispheric structures, otherwise known as tentacles, were noted in the leaf margin of *D. pygmy*. The peltate GTs were found to be distributed in the lower epidermis of *D. binata*. In both species, head cells were dense with cytoplasm containing high numbers of Golgi bodies, ER, mitochondria and small vesicles. Secretory materials accumulated within numerous small vacuoles, then fused together to form a single large vacuole, which serves as a secretory cavity. Flection movement of the marginal GTs and leaf blade GTs, and increased mucilage secretion from the head cells upon contact with prey during the capturing process are considered to be major factors in their active insectivorous mechanism. The findings of this study will be useful in comparisons to similar findings in other species that form adhesive trapping leaves, such as *Drosophyllum* or *Pinguicula*., further contributing a better understanding of the function and structure of the trapping leaves of carnivorous plants.

Keywords : *Drosera binata*, *D. pygmy*, Electron microscopy, Glandular trichomes, Trapping leaves

서 론

식물체 표피조직에 발달하는 모용은 표피세포 표면에 돌출된 이형세포로 크게 식물체 내부로부터 여러 가지 물질을

조직 외부로 내보내는 분비성 모용(glandular trichomes)과 분비와는 무관한 비분비성 모용(non-glandular trichomes)으로 대별된다(Hallahan et al., 2000; Lee, 2000). 특히, 식충식물 포충엽에 발달하는 분비성 모용은 표피세포가 변형된 구조로 점성물질과 소화효소 등을 분비하여 곤충을 유인하여

* 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

포획하는 특수한 기능을 수행한다(Tortora et al., 1980; Juniper et al., 1989).

식충식물은 유인 또는 포충수단과 같은 특수한 기작이 있어 곤충 등을 포획한 후 소화시켜 양분의 일부를 얻는 식물이다(Fahn, 1990; Mauseth, 2003). 전세계적으로 분포하는 식충식물은 포충엽의 형태 및 구조, 먹이포획 양상에 따라 크게 흡입식, 올가미식, 함정식, 점착식 4가지로 나뉜다(Juniper et al., 1989; Kim et al., 1998). *Utricularia* 종은 통발형태의 흡입식 포충엽(trapdoors)으로 곤충을 포획하며, 올가미식 포충엽(snap trap)을 형성하는 *Aldrovanda*, *Dioneaea* 종에서는 잎의 표피조직에 여러 개의 감각모가 발달하여 곤충이 접촉하면 잎 양면이 닫히며 곤충을 포획한다. 함정식 포충낭(pitcher, pitfall)으로 곤충을 포획하는 *Darlingtonia*, *Nepenthes*, *Sarracenia* 종들은 잎 기저부위에 낭구조를 형성하며, 점착식 포충엽(flypaper trap)을 형성하는 *Drosera*, *Drosophyllum*, *Pinguicula* 종에서는 포충엽 표피조직 모용에서 점액성 물질을 분비하여 곤충을 포획한다(Juniper et al., 1989; Kim et al., 1998; Schnell, 2002).

이와 같이 식충식물은 다른 식물 중에서는 찾아볼 수 없는 독특한 포충엽 형성 및 모용 발달, 식충기작 등으로 여러 분야에서 관심을 받고 있다(Fahn, 1990; Kim et al., 1998; Osunkoya et al., 2007; Back & Kim, 2008). 또한 식충식물은 원예, 화훼산업에서도 경제성 식물로 그 가치를 인정받고 있으며, 민간요법으로 화상 등을 치료하는데 이용되고 있어 이들 성분을 대상으로 하는 다양한 연구 및 조사가 활발히 진행되고 있다(Jang, 2002; Kim, 2004).

점착식 포충엽을 형성하여 식충기작을 수행하는 *Drosera*, *Drosophyllum* 등의 식충식물에 대한 연구는 오래 전부터 진행되어 오고 있다. 특히 Juniper et al. (1989)에 의한 연구에서는 식충식물 수집어 종의 형태구조적, 생리적, 생태학적 특성이 총괄적으로 연구된 바 있어 식충식물에 대한 자료로 유용하게 사용되고 있다. 위 연구에서는 점착식 포충엽을 형성하는 끈끈이주걱속(*Drosera*) 식물들이 많이 조사되어 있고, 다른 연구에서도 이들 식물 종들이 효소활성이나 미세구조, 생태학적으로 많은 관심을 받으며 실험대상이 되고 있다(Chandler & Anderson, 1976; Neal & Nilsen, 1993; Okabe et al., 2005). 우리나라에서 실행된 식충식물에 대한 연구 또한 끈끈이주걱속 식물들이 대부분을 이루고 있다. Kim et al. (1998)에 의해서 장대끈끈이주걱 분비모의 미세구조와 peroxidase 효소 활성이 연구되었고, 최근 Back (2008)에 의해 긴잎끈끈이주걱과 갈대끈끈이주걱 2종의 엽육 표피조직 분비모의 구조적 특징이 조사된 바 있다. 이와 같이 끈끈이주걱속에 대한 연구는 꾸준히 진행되고 있으나 아직도 많은 종들이 연구되지 않은 채 미지의 상태로 남아있다. 이에 본 연구에서는 점착식 포충엽을 형성하는 대표적 식충식물인 끈끈이주걱속 식물 2종(*D. binata*, *D. pygmy*)을 대

상으로 표피조직 분비모의 분화발달 양상을 전자현미경적으로 비교·연구하였다.

재료 및 방법

1. 실험재료

실험 재료로 사용된 비나타끈끈이주걱(*D. binata*, 이하 비나타) 및 피그미끈끈이주걱(*D. pygmy*, 이하 피그미)는 2008년 7~9월에 걸쳐 대구광역시 동구 불로동 소재의 화훼단지에서 각각 3개체씩 구입하였다. 실험실로 옮겨진 이들 식물체들은 바로 실험에 사용되거나 실온의 조건에서 4~8주 동안 생육된 후 포충엽 조직이 시료로 채취되었다.

2. 실험방법

주사전자현미경법으로 연구될 비나타 및 피그미의 포충엽 엽육조직을 실온에서 3% glutaraldehyde 용액으로 3시간 전고정한 후 0.1 M sodium phosphate buffer (pH 6.8) 용액으로 15분씩 3회 세척하였다. 세척된 시료는 2% aqueous osmium tetroxide 용액을 이용하여 4°C에서 2~24시간 동안 후 고정된 후 동일 buffer로 15분씩 3회 세척되었다. 고정된 시료는 10% acetone을 시작으로 100%에 이르기까지 점진적으로 탈수되었다. 탈수과정을 거친 이들 시료는 liquid CO₂에 의한 CPD(critical point drying, EMITECH K850) 임계과정을 거쳐 건조시킨 후 ion sputter(EMITECH K550X)에서 약 20 nm의 금속피막(Pt coating) 처리되었다. 처리된 시료는 한국기초과학지원연구원 대구센터 소재 Hitachi S-4200 SEM으로 20 kV에서 분석되었다. 이를 통해 촬영된 image data는 PCI computer 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 중합경화된 후 resin block으로 제작되었다. 제작된 resin block은 Reichert Ultracut-S ultramicrotome으로 0.5~1.0 μm 후박절편을 만든 후 0.1% Toluidine Blue 용액으로 염색하여 Zeiss 광학현미경을 통해 초박절편으로 사용할 조직을 조사하였다. 수차례 fine trimming 후 diamond knife로 60~90 nm 초박절편을 제작하였고 제작된 초박절편은 100-mesh copper grid로 옮긴 후 2% uranyl acetate와 lead citrate에서 각각 45분 동안 이중염색되었다. 이러한 과정을 거친 초박절편은 한국기초과학지원연구원 대구센터의 Hitachi H-7100 TEM을 이용하여 75 kV에서 연구되었다.

결 과

1. 비나타 (*Drosera binata*)

분지된 엽신 (leaf blade)을 지닌 비나타 (Figs. 1, 2)의 성장 초기 포충엽 분화 양상은 다음과 같다. 비나타의 엽원기 (leaf primordium)는 발달초기 양치식물 경 정단부위 (shoot apical meristem)에서 일어나는 권상개엽 현상 (circination)과 같이 길게 신장된 엽병의 정단에서 코일형태의 구조로 분화하기 시작하였다. 식물체 성장에 따라 코일형태 내에 보호되어 있던 미분화된 잎은 점차 신장하여 Y- 또는 T-자 형태로 차상분지 되었다. 분지된 2개의 잎은 각각 13~21 mm 길이로 발달하고 (Fig. 2) 엽연에는 분비모가 길게 돌출되어 육안으로도 쉽게 구별되었다. 정단 부위가 코일형태를 이루는 이러한 분화 초기단계에서는 엽원기 표피조직의 상피와 하피는 구별되지 않으며 (Fig. 3), 엽연의 분화 또한 뚜렷하지 않는다. 이 시기의 정단부위 표피조직에는 미분화된 불규칙적인 형태의 분비모들이 밀생하며, 발생초기 2~3회 감긴 코일형태의 엽병 끝 부위는 점차 신장되어 (Fig. 4 inset) 차상 분지되면서 엽연과 엽신에 분포하는 분비모들은 capitate형과 peltate형으로 확연히 구별되었다 (Fig. 4).

병세포가 형성된 capitate형 분비모는 초기 어린잎에서는 관찰되지 않으나 코일형태의 정단 부위가 펼쳐지는 단계에서는 엽신과 엽연을 따라 분포하였다 (Figs. 4, 5). 차상 분지된 포충엽 엽연에는 약 2.2~3.4 mm의 긴 capitate형 분비모가 발달하였으며, 이들의 다세포성 병세포 및 기저부위는 상피에서 향측면을 향하여 분화하였다. 발달초기 두정부위는 구형으로 분비세포 세포질에는 미토콘드리아, 소포체, 골지체, 분비소낭 등이 충만하며 소액포 내에는 분비물질이 축적되기 시작하였다 (Fig. 6). 이들의 두정부위 표면은 분비현상 전후로 점차 망상형으로 변하며 분비물질의 외부 방출이 진행되었다. 분비모의 성숙으로 두정부위 하단부분에는 상부와 기저부위의 경계면이 뚜렷하였고, 장방형의 병세포 내에는 큰 액포와 함께 세포소기관들이 비교적 잘 발달되어 있다. 상이한 길이의 병세포를 발달시키는 상피의 capitate형 분비모와 함께 하피 및 엽병에는 길이 약 26~35 μm 의 4세포성 peltate형 분비모들이 24~32개/ mm^2 분포하였다. 이들 peltate형 분비모에서도 분화초기 세포분열을 거쳐 4개의 두정부위 분비세포 (head cell)를 형성하였다. 분비세포 내에서는 비교적 작은 크기로 분비강 (secretory cavity) 형성이 시작되었다. 성숙되기 전의 이들 분비강의 외부 표면은 활면상이나 (smooth surface) 분비현상이 진행되면서 점차 수축되었고, 분비물질의 방출과 함께 분비강은 거의 함몰되었다 (Fig. 7).

엽연의 긴 capitate형 분비모의 다세포성 병세포 및 기저

부위는 상피에서 향측면으로 배열하여 곤충을 유인 접촉할 수 있는 면적을 최대화하였고, 엽연을 제외한 상피 엽신 가장자리 부위에는 약 520~810 μm 길이의 긴 분비모들이 분포하였다 (Figs. 4, 8). 이들은 엽신 중앙을 향해 점진적으로 짧아져 중심 부위에서는 약 120~190 μm 의 작은 capitate형 구조를 이루었다. 엽육 표면 단위면적 1 mm^2 당 약 18~21개 분포하는 이들 분비모 또한 발달초기에는 두정부위가 구형이나 점차 타원형으로 변형된 후 표면부위는 파상으로 수축되었다. 이들 분비모 두정부위 내 분비강에서는 성숙할수록 두정부위 표면으로 분비물질이 이동하며 소액포가 융합되어 커다란 액포를 형성하였다. 이후 분비물질의 외부 방출이 진행되면서 두정부위 표면에는 분비강에서 방출된 물질이 축적되어 작은 곤충들을 포획하였다.

2. 피그미 (*Drosera pygmy*)

피그미 식물체의 타원형 포충엽은 (Fig. 9) 성장초기 엽연에 발달하는 수십 개의 모용들이 상피 중앙을 향해 접혀 있어 표피조직 및 모용의 두정부위는 외부로 노출되지 않는다 (Fig. 10). 성장초기에 이미 근생하는 어린잎은 엽병과 타원형의 엽신으로 분화하고, 이후 이들 포충엽은 약 6.5~8.2 mm의 엽병과 2.8~3.3 mm의 엽신으로 성장하며 상피 엽신에 발달하는 붉은색의 분비모에는 투명한 점액성 물질이 분비되었다. 발달초기 어린 포충엽 엽연의 미분화된 모용들의 구심적 배열 상태로 엽육조직 전체가 피복되어 상피 및 분비모의 두정부위는 노출되지 않고 보호되었다. 엽육조직이 성장함에 따라 엽연에 접혀 있던 분비모들은 길게 신장된 capitate 형태로 발달하여 방사상으로 배열하였다 (Fig. 11).

엽연에 분포하는 길게 신장된 capitate형 분비모 두정부위는 상이한 두 형태로 분화하였다. 특히, 가장 신장된 분비모는 약 3.6~4.1 mm의 다세포성 병세포를 지니며 약 3.7~4.2 mm로 발달하였다. 이 유형의 분비모는 매우 독특한 구조로 분비물질을 방출하는 두정부위가 라켓 (racket) 형태를 이루고 향측면의 중앙이 반구형으로 돌출된 구조로 변형되었다. 돌출된 두정부위 향측면에서는 분비물질 방출이 진행되었으나 돌출되지 않은 배측면 표피조직에서는 분비현상이 전혀 관찰되지 않았다. 엽연에 분포하는 또 다른 capitate형 분비모는 두정부위가 타원형 구조를 이루며 병세포의 길이가 비교적 짧은 1.3~1.8 mm로 라켓형 분비모들 사이에 여러 층을 이루며 밀생하였다. 엽신에 발달하는 capitate형 분비모들은 엽신 내부를 향해 점진적으로 모용의 병세포가 짧아지는 비나타의 capitate형 발달양상과 유사하여 엽신 중앙 부위에는 가장 짧은 분비모를 형성하였다 (Fig. 12). 엽신 내부에 24~27개/ mm^2 분포하는 약 160~250 μm 의 capitate형 분비모는 엽연 분비모에 비해 짧게 형성되며

(Fig. 13), 분화초기 두정부위의 세포들은 팽창한 타원형을 이루나 성숙함에 따라 점차 수축되어 주름진 파상의 형태로 변형되었다. 이들 분비모에서는 두정부위 분비세포 내 형성된 여러 액포들로부터 물질의 축적과 외부로의 방출이 지속적으로 일어나 (Fig. 14) 항축면에 발달하는 분비모들의 정단부위는 점액성 물질들이 점사처럼 응집되어 연결되었다 (Fig. 15).

하피조직에 발달하는 분비모는 매우 축소된 capitate형과 유사한 형태로 비나타 하피에 발달하는 peltate형과는 달리 capitate와 peltate형의 중간적인 특징을 지닌다 (Fig. 16). 본 유형의 분비모는 약 58~86 μm 길이로 두정부위는 2~4 세포성이며, 27~40 μm 의 짧은 병세포는 두 개로 분화되어 발달하였다. 이들 또한 분비기능을 수행하여 엽연 및 엽신의 분비모들과 같이 발달초기 분비강이 팽창되고, 이후 분비물질 방출과 함께 분비모 두정부위는 수축·함몰되었다 (Fig. 17).

고 찰

식충식물은 열악한 서식환경에 적응하기 위해 잎이 변형된 포충엽을 이용하여 곤충 등을 포획한 후 소화시켜 양분을 얻는 특수한 식물군이다 (Fahn, 1990; Mauseth, 2003). 대부분의 식충식물은 산성 토양지대 또는 산성의 담수 습지에 서식하나, 이러한 토양에서는 식물체 생존에 필수적인 질소원 등이 소실되고 물의 pH가 상승되어 식물은 질소원을 이용하기 어렵게 된다 (Juniper et al., 1989; Slack, 2000; Jang, 2002). 따라서 식충식물은 포충엽에 발달하는 분비모에서 유기산이나 가수분해효소가 포함된 점액성 물질을 방출하여 곤충을 포획하고 소화·흡수시켜 식물의 성장 및 생존에 필요한 질소원으로 사용한다 (Jeun & Kim, 2002; Graham et al., 2003).

식충식물 포충엽에 발달하는 분비모는 식물체 표피표면에 돌출된 이형세포로 이들 분비성 모용은 특정 물질을 세포외부 또는 세포간극으로 방출하는 매우 분화된 세포들로 두정부위에는 분비강이 잘 발달한다 (Ascensao et al., 1995; Kim et al., 1998; Lee & Kim, 2005). 특히 식충식물 분비강 내에는 다양한 유기화합물이 포함되어 있으며 염류, 당분, 소화효소, 점질성분 및 자극성 물질 등이 분비강에 축적되어 있다 (Callow, 2000; Hallahan et al., 2000). 이들 물질은 필요 시 외부로 분비되어 곤충 등을 포획하거나 포식동물의 섭식에 대한 방어기능 수행에 활용된다.

일반적으로 분비모는 두정부위의 분비세포와 보조세포로 구성되는데, 분비세포는 분비물질 저장 및 분비의 기능을 수행한다 (Juniper et al., 1989). 보조세포는 병세포와 기저세포로 구성되며 분비모는 병세포에 의해 지지된다. 이러한

분비모는 다시 병세포가 신장된 capitate형과 병세포가 없거나 짧은 peltate형으로 구분된다 (Hallahan et al., 2000). 본 연구의 비나타 상피에서는 capitate 및 peltate형이 모두 형성되었으나, 하피에서는 peltate형 분비모만 발달하였다. 반면, 피그미의 상피표면에는 병세포의 길이를 달리하는 capitate형 분비모가 밀생하였으나, 하피에는 capitate형과 peltate형의 중간적 특징을 갖는 작은 capitate형 분비모들이 산재하였다.

식충식물의 포충방식은 이들 포충엽의 형태 및 구조, 먹이포획 양상에 따라 흡입식, 울가미식, 함정식, 점착식 4가지로 세분할 수 있다 (Juniper et al., 1989; Kim et al., 1998). 연구된 2종은 모두 점착식 포충엽을 형성하는 식충식물로 비나타와 피그미는 엽연에 다세포성 병세포를 갖는 매우 신장된 capitate형 분비모를 발달시키며, 분비모 두정부위의 분비강에서는 점액성 물질이 다량 분비되었다. 이들 물질에는 당분이 포함되어 있어 곤충을 유인하며 포충엽 표면에 곤충 접촉 시 엽연에 분포한 capitate형 분비모에 의해 굴곡운동 (flexion movement)이 야기되어 능동적으로 곤충을 포획하는 것으로 보고되어 있으며 (Juniper et al., 1989), 이러한 현상은 비나타와 피그미에서도 잘 관찰되었다. 또한 이들의 포충엽 엽신 내부에 위치한 capitate 또는 peltate형 분비모 두정부위는 다세포성으로 분비강에 점액성 물질을 축적하며 Figs. 5~7, 14~17에서와 같이 분비모 외부 표면에 물질을 분비하여 식충의 기능을 수행하였다.

이와 같이 점착식 포충엽을 형성하는 끈끈이주걱속 식충식물은 포충엽 표피표면에 분포하는 분비모들이 접촉 자극을 받으면 능동적으로 다량의 점액성 물질 등을 더 방출하는 특수한 분비모가 발달하여 식충의 기능을 수행하고 있다. 이들 식충식물에 대한 연구는 세포수준에서 뿐만 아니라 형태구조적 또는 생태학적인 영역에서도 지속적으로 수행되고 있으며, 곤충을 소화·분해하는 분비물질의 성분연구 또한 활발히 이루어져 있다 (Fahn, 1990; Osunkoya et al., 2007). 특히, 우리나라에서 수행된 Kim et al. (1998)에 의한 장대끈끈이주걱 분비모의 구조와 peroxidase 효소 활성에 대한 연구에서는 분비모 관련 일부의 구조적 특징과 함께 분비강에서 방출되는 효소에 초점을 두어 실험 조사한 바 있다. 최근 Back (2008)의 끈끈이주걱속 식충식물 분비모 구조에 대한 연구에서는 긴잎끈끈이주걱과 갈대끈끈이주걱에 분포하는 분비모의 구조적 특징이 비교된 바 있다. 본 연구의 비나타는 신장된 포충엽으로 면적이 넓은 긴잎끈끈이주걱과 긴 포충엽, 엽연에 분포하는 긴 capitate형 분비모, 엽신에 밀생하는 짧은 capitate 및 peltate형 분비모 등의 특성이 유사하였다. 그러나 비나타는 발생초기에는 권상개엽과 같이 코일형태의 구조로 분화한 후 차상 분지되어 엽신이 접혀진 상태로 분화하는 긴잎끈끈이주걱과는 매우 다른 양상으로 발달하였다. 또한 두정부위가 6 세포성인 긴잎끈

끈이주걱의 peltate형 분비모와는 달리, 비나타는 상피 및 하피, 엽병에 4 세포성 peltate형 분비모가 발달하였다. 엽병과 타원형 엽신으로 구분되어 외형적으로 유사한 갈대끈끈이주걱과 피그미는 분화초기 엽육조직 전체를 피복한 미분화된 모용, 엽연에 분포하는 두정부위가 라켓형으로 분화된 capitate형 분비모, 엽신의 짧은 capitate형 분비모 등의 특성이 유사하였다. 그러나 4세포성 peltate형 분비모가 분포하는 갈대끈끈이주걱과 달리, 피그미의 엽육조직에서는 peltate형 분비모가 전혀 형성되지 않았다. 또한 피그미는 갈대끈끈이주걱에 비해 엽병과 엽신의 구별이 뚜렷하고 발달초기 엽육조직을 피복하는 분비모들이 구심적으로 접힌 상태로 조밀하게 분포하여 폐쇄된 구조를 형성하며 엽연에는 분비모들이 여러 층으로 밀생하였다. 이는 피그미의 경우 포충엽이 작게 형성되어 곤충을 포획할 수 있는 면적이 작으므로 분비모들을 더 밀생하게 하여 분비모들이 더 많이 곤충의 접촉에 노출되어 효율적인 포충의 기작을 수행할 수 있도록 분화된 것으로 추정된다.

본 연구에서 실험된 비나타 및 피그미의 capitate 및 peltate형 분비모 두정부위에는 분비강이 형성되며 초기에는 구형 또는 타원형의 분비세포 표면이 팽창한 활면상이나 분비현상이 진행되면서 파상으로 점차 수축되고 분비물질 방출 후 완전히 함몰되었다. 분비현상은 세포질이 충분한 세포 내에서 물질합성 후 이동시키는 과정으로 많은 에너지를 필요로 한다(Kim et al., 1998). 따라서 이들의 포충엽에 분포하는 분비모 세포 내에는 골지체 및 소포체, 액포, 세포소낭 등의 분비 및 합성에 관여하는 세포소기관들이 잘 발달한다(Wagner, 1991). 이러한 현상은 대부분의 끈끈이주걱속 식물 포충엽 분비모에서 보고되어 있으며(Juniper et al., 1989) 본 연구의 비나타 및 피그미 분비모 두정부위 세포에서도 잘 확인되었다.

이와 같이 점착식 포충엽을 형성하는 비나타와 피그미의 표피조직은 capitate 및 peltate형 분비모들을 형성하여 능동적인 방법으로 식충의 기능을 수행하고 있다. 본 연구에서는 식충식물 발달단계에 따른 분비모의 형태구조적 특성 및 미세구조적 분화양상을 전자현미경적으로 추적하였으며 규명된 구조적 정보는 향후 *Drosophyllum*, *Pinguicula* 등 점착식 포충엽을 형성하는 다른 종들의 분비모 분화발달 양상과 비교 연구되면 더욱 유용한 자료가 될 것이다.

참 고 문 헌

- Ascensao L, Marques N, Paos MS: Glandular trichomes on vegetative and reproductive organs of *Leonotis leonurus*. *Ann Bot* 75 : 619-626, 1995.
- Baek KY: Development of the glandular trichomes in *Drosera* species. MS Thesis, Keimyung University. 1-36, 2008.
- Baek KY, Kim IS: Structural features of the glandular trichomes in leaves of carnivorous *Drosera anglica* Huds. *Korean J Electron Microscopy* 38 : 21-27, 2008.
- Callow JA: *Advances in Botanical Research*. Academic Press, pp. 37-120, 2000.
- Chandler GE, Anderson JW: Studies on the nutrition and growth of *Drosera* species with reference to the carnivorous habit. *New Phytol* 76 : 129-141, 1976.
- Fahn A: *Plant Anatomy*. 4th ed. Pergamon Press, pp. 172-179, 1990.
- Graham LE, Graham JM, Wilcox LW: *Plant Biology*. Prentice Hall, p. 252, 2003.
- Hallahan DL, Gray JC, Callow JA: *Advances in Botanical Research: Plant Trichomes*. Academic Press, pp. 1-316, 2000.
- Jang KW: *Carnivorous Plants Cultivation*. Sanbo Publishing Co., pp. 1-48, 2002.
- Jeun YS, Kim JH. *World of Carnivorous Plants*. Doyosae, pp. 12-48, 2002.
- Juniper BE, Robins RJ, Joel DM: *The Carnivorous Plants*. Academic Press, pp. 1-343, 1989.
- Kim ES, Oh SE, Yu SC: Ultrastructure and activity pattern of peroxidase in secretory trichomes of *Drosera capensis*. *Korean J Electron Microscopy* 28 : 399-414, 1998.
- Kim YA: *Air-Filtering & Insectivorous Plants*. Munyemadang, pp. 54-97, 2004.
- Lee SH, Kim IS: Trichome type and development in leaves of *Althaea rosea*. *Korean J Electron Microscopy* 35 : 97-104, 2005.
- Lee YS: *Plant Morphology*. Woosung Publishing Co., pp. 160-203, 244-281, 2000.
- Mauseth JD: *Botany: An Introduction to Plant Biology*. 3rd ed. Jones and Bartlett Publishers Inc., pp. 154-185, 2003.
- Neal SC, Nilsen ET: Responses of *Drosera capensis* and *D. binata* var. *multifida* (Droseraceae) to manipulations of insect availability and soil nutrient levels. *New Zealand J Bot* 31 : 385-390, 1993.
- Okabe T, Iwakiri Y, Mori H, Ogawa T, Ohyama T: An S-like ribonuclease gene if used to generate a trap-leaf enzyme in the carnivorous plant *Drosera adelae*. *FEBS Letters* 579 : 5729-5733, 2005.
- Osunkoya OO, Daud SD, Di-Giusto B, Wimmer FL, Holige TM: Construction costs and physico-chemical properties of the assimilatory organs of *Nepenthes* species in Northern Borneo. *Ann Bot* 99: 895-906, 2007.
- Schnell DE: *Carnivorous Plants of the United States and Canada*. 2nd ed. Timber Press Inc., pp. 243-287, 2002.
- Slack A: *Carnivorous Plants*. The MIT Press, pp. 119-153, 2000.
- Tortora GJ, Cicero DR, Parish HI: *Plant Form and Function: An Introduction to Plant Science*. The MacMilan Company, pp. 123-128. 1980.
- Wagner G: Secreting glandular trichomes: more than just hairs. *Plant Physiol* 96 : 675-679, 1991.

< 국문초록 >

점착식 포충엽을 형성하는 식충식물은 포충엽 표피조직에 발달하는 분비모에서 점액성 물질을 분비하여 곤충을 포획한다. 본 연구에서는 점착식 포충엽을 형성하여 식충의 기능을 수행하는 끈끈이주걱속의 비나타와 피그미 2종의 분비모 분화·발달양상을 형태구조 및 세포학적으로 연구하였다. 분화초기 코일형태의 정단에서 발달하는 비나타의 엽원기는 표피에 미분화된 불규칙적인 형태의 모용이 밀생하였으며, 정단 부위는 신장 후 분지되면서 엽연과 엽신에는 capitate형과 peltate형 분비모들이 발달하였다. 피그미의 어린 포충엽은 엽연의 미분화된 모용들이 구심적으로 접힌 상태로 발달하나, 엽육조직 생장에 따라 길게 신장된 capitate형으로 분화되어 방사상으로 배열하였다.

실험된 2종의 포충엽은 분비모 특성에 의한 상·하피의 분화가 뚜렷하였으며, 상피 엽신과 엽연에는 분비물질을 방출하는 다양한 분비모가 밀생하였다. 상피의 경우, 비나타 분비모는 병세포가 신장된 capitate형과 무병의 peltate형으로 대별되고, 피그미

는 병세포의 길이를 달리하는 capitate형만 발달하였다. 특히, 비나타는 엽연에 약 2.2~3.4 mm에 이르는 긴 capitate형 분비모를 형성하였고, 피그미 엽연에는 위 유형과 함께 라켓 형태의 두정부위를 지니고 약 3.7~4.2 mm로 신장된 독특한 유형의 2 종류 capitate형 분비모가 분포하였다. 하피의 경우, 비나타에서는 작은 peltate형 분비모만 발달하였고, 피그미에서는 capitate형과 유사하나 capitate와 peltate형의 중간적인 특징을 지닌 매우 축소된 분비모를 형성하였다. 이들 분비모 두정부위의 분비세포 세포질에는 미토콘드리아 및 소포체, 골지체 등이 잘 발달하였고, 소액포들의 융합으로 큰 분비강이 형성되어 축적된 물질을 외부로 방출하였다. 표피조직에 밀생하는 capitate 및 peltate형 분비모에서 방출된 점액성 물질은 포충엽 표면에 곤충 접촉 시 엽연 capitate형 분비모에 의한 굴곡운동과 엽신 분비모의 활성화를 유도하여 더욱 능동적으로 곤충을 포획하였다. 본 연구에서 밝혀진 비나타 및 피그미에 대한 분비모의 구조적 정보는 이후 *Drosophyllum*, *Pinguicula* 등의 다른 점착식 포충엽 형성 종들의 분비모 분화 양상과 비교 분석되면 유용하게 활용될 수 있는 자료가 될 것이다.

FIGURE LEGENDS

Figs. 1-8: *Drosera binata*, Figs. 9-17: *Drosera pygmy*

Fig. 1. Part of *D. binata* plant showing Y-shaped trapping leaf. b, leaf blade; p, petiole.

Fig. 2. Dichotomous leaf blade with long petiole in *D. binata*.

Fig. 3. Circination of the juvenile leaf at early development. Asterisk indicates a leaf primordium. p, petiole.

Fig. 4. Fully expanded mature leaf with numerous trichomes. Inset: Developing leaf exhibiting gradual blade unfolding. L, lower epidermis; U, upper epidermis. Bar=410 μm.

Fig. 5. A capitate GT raised on a short stalk. Notice the reticulated head cell surface. H, head cell; P, peltate GT; S, stalk, U, upper epidermis.

Fig. 6. Part of a head cell with dense cytoplasm from the capitate GT. Frequently occurring fusion of the neighboring vacuoles is indicated with asterisk. CW, cell wall; ER, endoplasmic reticulum; G, Golgi apparatus; M, mitochondria; V, vacuole. Bar=500 nm.

Fig. 7. Sessile peltate GTs. a, Two-celled stage with smooth head cell surface. b, Four-celled stage. c, Four-celled head surface during secretion.

Fig. 8. Various GTs along the leaf margin. a, A reticulated head of the longest GT. b, Part of the multicellular, elongated stalk base in adaxial arrangement. c, Capitate GTs with stalks of various length.

Fig. 9. Part of *D. pygmy* plant showing several trapping leaves. b, leaf blade; p, petiole. Inset: A leaf blade with petiole.

Fig. 10. An immature leaf with folded marginal GTs (T). White arrows indicate significantly reduced small GTs along the lower epidermis margin.

Fig. 11. Part of a mature blade with radially arranged dense GTs. Arrowheads indicate the racket-like heads of long tentacles. See Figs. 12, 13, 15 for numbers 1, 2, 3 in Fig. 11.

Fig. 12. The shortest capitate GTs of the central Area 1 from Fig. 11.

Fig. 13. Numerous capitate GTs of Area 2 from Fig. 11.

Fig. 14. Dense cytoplasm with several vacuoles containing accumulated electron opaque materials for secretion. Arrowheads indicate materials released from the head cell. CW, cell wall; ER, endoplasmic reticulum; V, vacuole. Bar=650 nm.

Fig. 15. Capitate GTs in the peripheral Area 3 of Fig. 11. Viscous, thread-like materials (arrows) traversed among heads of the GTs.

Fig. 16. A reduced, but intermediate GT between the capitate and peltate type found in the lower epidermis (L). H, head cells; S, stalk. Compare to that of *D. binata* in Fig. 7.

Fig. 17. Features of head cells. a, Four-celled head during secretion. b, c, Shrunken head cells after secretion. H, head cells; L, lower epidermis; S, stalk.



