

수생형 통발(*Utricularia japonica*)의 흡입식 포충낭 형태 연구

김 인 선*

계명대학교 자연과학대학 생물학과

Morphological Study of the Suction Trap in Aquatic *Utricularia japonica*

InSun Kim*

Biology Department, College of Natural Sciences, Keimyung University, Daegu 704-701, Korea
(Received June 7, 2010; Revised June 19, 2010; Accepted June 21, 2010)

ABSTRACT

Morphology and microstructure of the suction trap in aquatic *Utricularia japonica* were examined using scanning electron microscopy. Branched stems bear numerous suction traps without root formation. The traps are derived axillary from the node, and their antennae and appendages extend in a peculiar fashion. The trap walls are thin, two-celled, parenchyma tissue and simple, small glands are scattered in both internal and external surface of the trap. The entrance of the trap is surrounded by one pair of dorsal antennae and ventral appendages, where the former guides the prey to the entrance. Trap door is situated below the entrance and numerous sessile and stalked capitate trichomes cover the entrance and even on the door surface. The capitate trichomes are secretory, but four trigger hairs formed on the central areas of the door are not. They are believed to function in activating and tripping the trap door. A specialized region of the threshold come in contact with the lower portion of the door upon closing. The secretory capitate trichomes near this region are responsible for producing and secreting a mucilage-like substance which composes the velum. Two-armed bifid glands are located in the interior side of the threshold, while four-armed quadrifid glands are considerably numerous occurring over the entire inner trap wall. Bifid and quadrifid glands develop semi-spherical basal cells that connect them to the inner wall surface. Antennae, trigger hairs, capitate trichomes, bifid and quadrifid glands are more important structures in the carnivory of *U. japonica*.

Keywords : Aquatic, Microstructure, Morphology, Suction trap, *Utricularia japonica*

서 론

식충식물의 포충엽은 곤충을 유인 및 포획, 소화할 수 있도록 잎이 특이하게 변형된 구조로 열악한 토양에 부족한

질소화합물 등의 필요한 양분을 곤충으로부터 흡수할 수 있게 한다. 전 세계적으로 분포하는 식충식물은 포충엽의 구조 및 식충기작, 곤충포획 포충낭(trap)에 따라 4~5 유형으로 나뉜다(Juniper et al., 1989; Slack, 2000). 잘 알려진 점착식(adhesive trap)은 점액성의 분비모에 곤충이 접촉하면 자극

* 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

신호가 전달되어 곤충을 포획하는 능동적인 유형이고(Juniper et al., 1989; Baek & Kim, 2008), 울가미식(closing trap)은 잎 표면에 발달한 감각모로 접촉 자극을 감지하여 포충엽을 여닫으며 곤충을 포획한다(Schnell, 2002; Volkov et al., 2008). 함정식(pitfall trap)에서는 커다란 포충낭을 형성하여 곤충이 빠지면 다시 나올 수 없게 하고(Ratsirarson & Silander, 1996), 함정식에서 분리되기도 하는 유도식(pitcher trap)은 땅속의 Y자형 나선구조 포충엽 입구의 가는 모용이 안쪽으로 먹이를 유도하는 형식이다(Slack, 2000; Porembski et al., 2006). 흡입식(suction trap)은 포충낭이 수압차를 이용하여 덧문구조를 여닫으며 신속하게 먹이를 포획하는데(Schnell, 2002; Reifenrath et al., 2005) 통발속 식물 종들에서 발달한다.

수생 식충식물인 통발속(*Utricularia*)은 수중에 부유하는 가느다란 줄기로부터 형성된 납작한 배 모양(pear-shape)의 포충낭으로 플랑크톤, 원생동물, 모기 유충 등을 능동적으로 흡입 포획한다. 이들 식물의 포충낭 입구는 이와 같은 먹이 포획에 있어 다른 어느 구조보다도 중요한 기능을 수행할 수 있도록 분화된다. 특히, 입구의 안테나 및 주변 부속지(appendages) 등은 초기 포충 기능 수행에 매우 중요한 역할을 하는 독특한 구조로 발달하고, 이러한 구조는 많은 통발속 식물 종에서 잘 나타난다. 약 220여 종으로 구성된 통발속(Barthlott et al., 2007)은 서식하는 환경에 따라 땅속의 지생형과 물속의 수생형으로 대별되고 이들은 각각 독특한 포충낭의 형태 및 구조로 발달한다(Juniper et al., 1989; Reut & Fineran, 2000; Slack, 2000; Rutishauser & Isler, 2001; Reifenrath et al., 2005). 특히, 물속에 서식하는 종들은 포충낭 안쪽에 위치하는 덧문 주위에 발달하는 독특한 분비구조에서 수중의 곤충을 유혹하는 물질을 분비하여 덧문이 열릴 때 다양한 모용과 함께 곤충을 포획하는 것으로 알려져 있다(Richards, 2001).

가장 빠른 능동적 흡입식으로 식충의 기작이 수행되는 통발속의 주머니형(pouch type) 포충낭에 대한 형태 구조적 특성에 대한 연구는 이들이 독특한 식물군으로 알려져 전 세계적으로 꾸준히 연구되고 있다(see Juniper et al., 1989; Barthlott et al., 2007). 우리나라에는 약 6종의 통발 종들이 보고되어 있으나(Lee, 1996) 이들에 대한 포충낭의 구조나 분화특성, 식충기작 등에 대해서는 거의 조사되어 있지 않고 있다. 현재까지 알려진 연구 또한, 우리나라에 서식하는 육상형 땅귀개 종류와 수생형 통발 종류에 대한 분류학적 연구가 대부분이다(Lee, 1996; Na et al., 2008). 이에 본 연구에서는 흡입식 기작으로 먹이를 포획하는 통발속 식물 중 우리나라에 자생하는 수생형 통발(*U. japonica*) 식물체를 대상으로 포충낭의 형태구조적 특징을 일차적으로 전자현미경적인 방법으로 연구하였다.

재료 및 방법

1. 실험재료

통발(*Utricularia japonica*)의 식물체는 2009년 6~7월에 걸쳐 대구광역시 동구 불로동 소재의 화훼단지에서 입수한 후 실험실로 옮겨져 투명한 수조에서 생육되었고, 이들 식물체에서 수차례 포충낭이 채취되었다. 수중에서 채취된 포충낭 조직은 다음과 같은 처리과정을 거쳐 단계별로 전자현미경적 연구를 위해 다음과 같이 실험되었다.

2. 실험방법

각각의 통발에서 채취한 분지된 줄기 및 포충낭들은 3% glutaraldehyde 용액으로 3시간 전고정 처리한 후, 0.1 M sodium phosphate buffer (pH 6.8)로 15분씩 3회 세척하였다. 세척된 시료는 2% osmium tetroxide (OsO_4)로 4°C에서 2시간-overnight 동안 후고정하여 동일 buffer로 15분씩 3회 세척되었다. 고정된 시료는 10% 저농도에서 100% 고농도까지 순차적으로 15분 간격으로 아세톤 탈수과정을 거쳤다. 이후 시료는 임계점건조기(Emitech K850)에 의한 liquid CO_2 임계점 건조(critical point drying, CPD) 과정을 거쳐 이온코터(Emitech K550X)로 금속(Pt) 피막을 입힌 후 한국기초과학지원연구원 대구센터의 Hitachi S-4200 SEM으로 관찰하였다. 이러한 과정을 거친 후 SEM 연구관찰에 의해 수집한 image data는 SEM에 부착된 프로그램에 입력된 후 스캔(Microtek scanner) 및 image processor (Mitsubishi CP9500DW) 이용한 처리과정을 거쳐 분석되었다.

광학 및 투과전자현미경법으로 연구될 시료들 또한 주사전자현미경적 방법과 동일한 전고정, 후고정 및 탈수과정으로 처리하였다. 탈수과정을 마친 시료들은 아세톤과 resin이 혼합된 용액으로 실온의 rotator 상에서 치환되었고, 이후 포매되어 65°C에서 48시간 동안 중합경화 시킨 후 resin block으로 제작되었다. Resin block은 ultramicrotome (Reichert Ultracut-S)에 의해 0.5~1.0 μm 후박절편으로 제작되어 0.5% Toluidine Blue 용액으로 염색한 후 Zeiss 광학현미경을 통해 사용할 초박절편의 조직에 대한 photomicroscopy를 실시하였다. 이후 diamond knife로 60~90 nm 얇은 초박절편을 제작하여 single slot grid 또는 mesh copper grid로 옮겨진 후 aqueous uranyl acetate와 lead citrate에서 이중 염색되었다. 이와 같은 과정을 거친 시료는 한국기초과학지원연구원 대구센터의 Hitachi H-7100 TEM으로 75 kV에서 연구되었고, 이후 이들 image data에 대해서는 image processor (Artix Scan 4500t Microtek film scanner, Mitsubishi CP9500DW digital printer)를 활용하여 종합적으로 분석하였다.

결 과

본 연구에 사용된 통발은 뿌리가 발달하지 않고 수중에 부유하는 수생형으로, 가늘고 길게 수차례 분지된 줄기의 측부에서 수십 개의 포충낭이 액생하며 발달한다(Fig. 1). 포충낭은 약 2~10 mm 간격으로 호생(alternate growth)하며 약 0.6~0.9×0.9~1.0 mm (length×width) 주머니 형태의 통발구조를 이룬다(Fig. 2). 줄기에 호생하는 포충낭과는 달리 가늘고 긴 침상의 잎은 포충낭 측부에서 대생(opposite growth)으로 성장한다. 분지되어 식물체의 주축을 이루는 줄기와 달리 침상 엽의 말단부위는 단세포로 끝이 예리한 정단(pointed tip)을 이루어 물속에서의 저항을 최소화하는 형태로 분화한다(Fig. 3). 포충낭 벽은 2~3층의 유세포로 구성되며(Fig. 4), 이들 세포 내에는 매우 큰 액포가 발달한다. 포충낭 벽은 얇은 엽육성 조직으로 내벽과 외벽 표피표면에는 부위에 따라 다양한 분비모양들이 독특하게 분화 발달한다. 포충낭 입구의 입구주위(trap entrance)는 열린 상태를 유지하며, 입구 양쪽의 안테나(antennae)는 14~20 개의 세포로 구성된다(Fig. 5). 약 600~750 μm 길이로 성장하는 2개의 안테나는 분지되어 모두 외부를 향하며 분화된다. 입구 상단에는 분지되지 않고 쌍을 이루는 돌출구조(rostrium)가 위치하고, 하단에는 부속지들이 형성된다(Fig. 6).

물속의 먹이를 유인하는 또 다른 구조는 포충낭 표피표면에 발달하는 무병의 단순분비선(sessile simple gland, Fig. 7)으로 초기 분비선의 표면은 비교적 매끄러운 상태로 발달하고, 주변 표피세포에 비해 함몰되어 위치한다. 이후 세포 중앙이 점진적으로 팽창되고 분비물질 생성이 최대에 이르면 분비현상이 진행되면서 물질은 방출된다. 이들 분비선 표면에는 구조를 비롯한 많은 단세포성 플랑크톤 등이 부착한다(Fig. 8). 이와 같은 단순분비선은 줄기에도 발달하나 약 140~160 μm 간격으로 분포하여 비교적 적게 나타난다(Fig. 9). 줄기 표면의 단순분비모는 포충낭에 분포하는 것과는 달리 성장 초기부터 주변세포보다 함몰 착상되어 표피 표면에 굴곡을 형성하게 된다(Fig. 9, Inset).

수중 곤충이나 유충 등의 먹이 유입에 중요 기능을 수행하는 주된 구조는 포충낭 입구 안쪽에 위치하는 덧문과 감각모, 그리고 다양한 종류의 분비모들이다. 덧문에는 4개의 감각모가(trigger hairs, Fig. 10) 발달하는데, 감각모에 먹이가 접촉되면 그 자극을 감지하여 덧문 기저부위의 세포들이 수축하고 도어밸브(door valve)가 열려 먹이와 물이 흡입되면서 덧문을 닫는다. 이때 입구주위 안쪽의 덧문과 도어밸브는 덧문이 닫힐 경우 마주보는 상대 쪽에 위치한 threshold와 접하게 된다(Fig. 11). 입구 부분에는 무병의 작은 분비모(ca. 8~9 μm, Fig. 12)에서 유병의 긴 capitate 분비모들(ca. 50~60 μm)이 다수 분포한다(Fig. 13).

포충낭 입구 안쪽의 threshold는 입구부분(outer zone), pavement epithelium층, 내부 구역(inner zone)의 3부분으로 나뉜다. 내부 구역은 유세포로 구성되며 덧문의 안쪽으로 깊숙이 돌출되어 pavement epithelium과 연결되어 선반모양(shelf-shape)을 형성한다. 입구부분과 내부 구역의 가운데에 형성되는 pavement epithelium층은 그 형태가 도어밸브의 외형과 거의 일치한다. 이 층에서는 분비선들이 분비한 물질에 의해 물이 포충낭 안으로 누출되는 것을 막는 장치인 밸름(velum)이 형성된다. 이 밸름은 입구에 발달하는 capitate형 분비모들에 의해서 형성된 소수성 분비물질인 큐티클(cuticle)로 피복된다(Fig. 14). Capitate형 분비모들은 물질 방출 전에는 표면에 거의 90° 각도를 이룬 직립 형태이나, 먹이가 포충낭으로 유입되면 분비모의 두정부위에서 분비물질이 아주 빠르게 방출되어 직립하던 분비선들은 pavement epithelium 표면에 수평으로 배열된다(Figs. 13, 14). 축적되는 분비물질은 큐티클로 포충낭 내강으로 먹이가 유입될 때 아주 빠르게 분비·축적되면 큐티클 층을 이루어 밸름이 형성된다. 밸름은 capitate형 분비선 뒤쪽에 밸브와 맞닿는 곳에 형성되며(Fig. 14) 먹이유입 후 포충낭 내부로 물이 유입되는 것을 막는다.

포충낭 내부의 내벽에는 2분지선과 4분지선의 특수한 분비구조 두 종류가 발달한다. Threshold 하단의 일부 제한된 조직에만 무리지어 발달하는 2분지선(bifid glands)은 둘로 분지되고(two-armed) 각각의 분지는 약 35~38×6~10 μm 크기로 성장한다(Fig. 15). 이와는 달리 내벽 전체 표면에는 4개의 분지(four-armed)로 구성된 4분지선들(quadrifid glands)이 다수 분포한다. 4분지선에는 약 7~10×20~22 μm의 분지들이 독특한 형태로 발달한다(Fig. 16). 각각의 분지들은 중앙에 위치한 짧은 병세포(stalk cell)로 지지되며, 이들은 다시 기저세포(basal cell, Fig. 16, Inset)에 의해 포충낭 내벽에 단단히 부착된다.

고 찰

식충식물(carnivorous plants)은 식물체 생장에 필수적인 질소성분이 결여된 열악한 토양에 서식하므로 광합성 외 특수한 기작으로 곤충 등을 포획하여 이들로부터 필요한 질소화합물을 흡수한다. 이들 식물의 식충기작에 있어 가장 중요한 기능을 수행하는 포충엽은 잎이 변형된 구조로 형태 및 구조, 먹이 포획양상에 따라 올가미식, 점착식, 함정식, 유도식, 흡입식의 유형으로 대별된다(Juniper et al., 1989). 흡입식으로 식충의 기능을 수행하는 식물은 통발속이 대표적이며, 이들은 물속 또는 육상에서 포충낭을 형성하며 성장한다. 통발속은 서식지 및 생육 습성에 따라 수생(aquatic), 지생(terrestrial)과 착생(epiphytic) 중으로 구분되는데(Rei-

fenrath et al., 2005), 일반적으로 수생종은 통발로 알려져 있다. 수생형의 경우, 일부 종에서는 포충낭이 생체량(biomass)의 10~50% 정도를 차지하는 중요한 조직이 되기도 한다(Richards, 2001; Adamec, 2006).

물속에 부유하는 수생형 통발은 뿌리가 발달하지 않으며 지생형에 비해 안테나 및 부속지가 잘 발달하는 포충낭을 형성한다. 포충낭의 입구 부위는 항상 열려있으며, 포충낭 내부의 덧문, 감각모, capitae 분비모 등에 의해 1/500초에 이르는 아주 빠른 기작으로 수중의 먹이를 포획한다(Juniper et al., 1989; Slack, 2000). 포충낭은 입구 부위의 안테나, 분비모 및 부속지의 특성에 따라 형태 및 구조적으로 종마다 상이하게 나타난다(Thurston & Seabury, 1975; Friday, 1992; Reifenrath et al., 2005; Díaz-Olarte et al., 2007). 이에 본 연구에서는 우리나라에 서식하는 통발의 포충낭 구조와 식충기작을 현재까지 보고된 통발속 포충낭 발달양상과 비교 연구하였다.

흡입식 통발의 포충낭은 외부와 내부구조가 매우 다르게 분화하며, 이들의 기능은 체계적으로 분리되어 있다(Yang et al., 2008). 외부구조는 분비선과 입구 주위에 발달하는 안테나 및 부속지로 이루어져 있다. 포충낭 표피에 발달하는 무병의 단순분비선은 발달 초기 표면이 매끄러운 상태를 유지하나 분비기능을 수행하면서 점진적으로 팽창되며, 분비기능이 최대 상태에 이르면 분비물질을 방출하여 정단부위 세포는 수축되는 양상을 보인다. 그러나 이들 단순분비선은 분비물질을 방출하는 기능보다는 먹이와 함께 낭 내부로 흡입된 물을 외부로 방출하는 구조로 추정되고 있어(Juniper et al., 1989) 이들에 대한 기능수행 연구가 이루어져야 할 것이다. 또한, 본 연구의 Fig. 8에서와 같이 단순분비선 세포 표면에서의 물속 플라크톤 또는 단세포성 생물체들의 부착은 흔히 관찰되는 현상이었는데, 최근의 연구에서는 이들 미생물들을 통발의 상리공생체로 간주하고 통발 식물체 뿌리의 퇴화에 관여하였을 것으로 추측되고 있다(Díaz-Olarte et al., 2007; Sirova et al., 2009).

포충낭의 입구에는 안테나 및 많은 부속지가 발달하는데, 안테나는 포충낭 입구의 양쪽 측면에 다세포성 마디로 형성되고, 입구상단에 돌출된 rostrum과 입구하단의 3개의 긴 부속지는 안테나의 먹이 유인기능에 있어 보조역할을 한다. 이와 같이 입구에 발달한 안테나와 부속지는 먹이를 감지하여 입구 쪽으로 유인하는 역할을 하기 때문에 초기단계의 먹이 포획에 있어 매우 중요한 기관으로 다루어지고 있다(Juniper et al., 1989; Sirova et al., 2009).

포충낭 형성 시 입구 내부 상단에는 도어밸브가 발달하고 하단에는 threshold가 분리되어 발달한다. 덧문에 위치하는 도어밸브는 내부의 벽이 급경사로 굴곡을 이루면서 형성된다. 도어밸브의 중앙에 발달하는 감각모는 유인된 먹이가 접촉하면 접촉 자극을 감지하여 신호를 내부로 전달하

고, 포충낭은 내강(trap lumen)의 수압차를 이용하여 도어밸브를 열고 빠르게 흡입식 기작을 수행한다(Reifenrath et al., 2005). 연구된 통발의 감각모는 4개의 다세포성 모용으로 입구 쪽을 향하여 끝이 가늘고 길게 발달한다. 그러나 다른 종에서는 4~7개의 감각모가 형성되기도 하며, 일부 종에서는 전혀 발달하지 않기도 한다(Juniper et al., 1989). 감각모의 특성은 종에 따라 상이하여 *U. purpurea*에서는 유연성을 지닌 구형의 감각모가 발달하며(Reifenrath et al., 2005), *U. cornuta*의 감각모는 도어밸브 상에서 분비기능을 하는 단순분비선으로부터 기원된 것이라고 추측되고 있다(Juniper et al., 1989).

입구주위 하단에 발달하는 threshold는 입구부분, pavement epithelium층, 내부 구역으로 구분되고, 입구부분에 발달하는 분비선은 다양한 길이의 capitae형 분비모로 두정부위 분비세포와 이를 지지하는 병세포로 분화된다. 이들은 덧문 부위에 다수 배열하며 먹이 유입 시 두정부위를 빠르게 통과하는 물의 자극으로 특정효소를 방출하고, 이 과정은 capitae형 분비모 내 분비저장 세포의 세포벽에 있는 이온의 펌프작용에 의해 일어나는 것으로 알려져 있다(Juniper et al., 1989). 입구부분의 조직 표면에 직립하는 capitae형 분비모는 불활성 상태이나 먹이 접촉으로 활성화되면 점액성 물질을 분비하면서 급격히 굽어 pavement epithelium 위에 큐티클을 축적 밸름층이 형성된다. 밸름은 도어밸브의 끝부분과 맞닿아 입구를 막아 포충낭 내부로 다량의 물이 유입되는 것을 막는 역할을 한다(Juniper et al., 1989; Reifenrath et al., 2005).

이러한 기작으로 먹이가 포충낭 내강(trap lumen)으로 들어오면 내부에 발달하는 분비선들이 다량의 물질을 분비하여 소화·흡수반응을 돕는다. 포충낭 내부의 내벽에는 2분지선과 4분지선의 특수한 분비구조가 발달한다. Threshold의 내강 쪽 하단에 위치한 2분지선은 물을 전달하는 기능을 하며, 내벽 전체 표면에 분포하는 4분지선은 소화효소를 분비하여 먹이를 소화시키며 영양분을 흡수하는 중요한 구조로 발달한다(Juniper et al., 1989; Reifenrath et al., 2005; Yang et al., 2008). 이들 분비선의 세포벽은 물질 축적 및 분비 등의 복잡한 기능을 수행할 수 있는 독특한 미세구조로 분화되어 있다(Fineran & Lee, 1975; Plachno & Jankun, 2004; Plachno et al., 2005). 일반적으로 식충식물은 많은 종류의 소화효소를 분비하나, 대부분의 통발속 식물들은 단백질 분해효소, 산성 인산화효소, 에스터라아제 등의 소화효소를 분비하는 것으로 알려져 있다(Fahn, 1979; Schnell, 2002; Sirova et al., 2003). 이들 내부분비선은 종에 따라 크기, 개수, 분지형태 및 각도 등이 다양하게 형성된다. 내부 분비선 분지의 수는 발달한 종일수록 증가한다고 하나(Komiya, 1972), 최근 연구에서는 분지의 수가 감소하는 방향으로 추정되고 있다(Yang et al., 2008). 또한, 얇은 두 세포층으로 이루어진

포충낭 벽은 먹이와 동시에 유입되는 물의 압력을 견디기 위하여 외표피와 내피 세포벽이 상이하게 비후된다(Sculthorpe, 1967; Reifenrath et al., 2005). 이들이 내피세포 간의 좁은 간격을 유지하여 내강으로 유입된 물이 외부로 배수되는 통로의 역할을 하는 것으로 보고 있으나(Sculthorpe, 1967; Juniper et al., 1989; Slack, 2000; Reifenrath et al., 2005), 포충낭 외표피와 내피 세포벽의 미세구조 특성을 더 자세히 조사 연구하여 이러한 역할을 확인하여야 할 것이다.

이와 같이 통발은 독특한 형태 구조적 특성을 지닌 낭상의 포충낭을 형성하여 물속에서 흡입식으로 식충의 기작을 수행하는 식충식물 중이다. 효율적으로 분화된 이들의 포충낭은 체계적으로 그 기능이 발달하며, 포획된 먹이는 소화 효소에 의해 분해되어 식물체는 필요한 양분을 흡수하며 살아간다. 형태적 유연성을 가지는 통발속 식물은 종에 따라 독특한 특징을 가지며, 각각의 서식환경에 적응하여 더 효율적인 포충낭 내부 및 외부구조로 분화될 것으로 추정된다. 향후 엽원기에서 기원하는 미성숙 단계의 포충낭에서부터 성숙한 구조에 이르기까지 성장단계별로 추적 연구하여 본 연구 결과에 접목시키면 더 유용한 구조 자료가 될 것이다.

참 고 문 헌

- Adamec L: Respiration and photosynthesis of bladders and leaves of aquatic *Utricularia* species. *Plant Biol* 8 : 765-769, 2006.
- Baek KY, Kim IS: Structural features of the glandular trichomes in leaves of carnivorous *Drosera angelica* Huds. *Korean J Electron Microscopy* 38 : 21-28, 2008.
- Barthlott W, Porembski S, Seine R, Theisen I: The Curious World of Carnivorous Plants. Timber Press, Portland, pp. 133-147, 2007.
- Díaz-Olarte J, Valoyes-Valois V, Guisande C, Torres NN, González-Bermúdez A, Sanabria-Aranda L, Hernández AMM, Duque SR, Marciales LJ, Nuñez-Avellaneda M: Periphyton and phytoplankton associated with the tropical carnivorous plant *Utricularia foliosa*. *Aquat Bot* 87 : 285-291, 2007.
- Fahn A: Secretory Tissues in Plants. Academic Press, London, pp. 129-146, 1979.
- Fineran BA, Lee MSL: Organization of quadrifid and bifid hairs in the trap of *Utricularia monanthos*. *Protoplasma* 84 : 43-70, 1975.
- Friday LE: Measuring investment in carnivory: Seasonal and individual variation in trap number and biomass in *Utricularia vulgaris* L. *New Phytol* 121 : 439-445, 1992.
- Juniper BE, Robins RJ, Joel DM: The Carnivorous Plants. Academic Press, London, pp. 64-71, 117-119, 1989.
- Komiya S: Systematic Studies in the Lentibulariaceae. Department Biology, Nippon Dental College, Tokyo, pp. 1-124, 1972.
- Lee YN: Illustrated Flora of Korea, Kyohaksa, Seoul, pp. 735-736, 1996.
- Na ST, Kim YD, Choi HG, Shin HC: Taxonomy and distribution of Korean *Utricularia japonica* and *U. tenuicaulis*. *Kor J Pl Taxon* 38 : 111-119, 2008.
- Plachno BJ, Jankun A: Transfer cell wall architecture in secretory hairs of *Utricularia intermedia* traps. *Acta Biologica Cracoviensia* 46 : 193-200, 2004.
- Plachno BJ, Jankun A, Faber J: Development of the wall labyrinth in pavement epithelium hairs of some *Utricularia* species. *Acta Biologica Cracoviensia* 47 : 109-113, 2005.
- Porembski S, Theisen I, Barthlott W: Biomass allocation patterns in terrestrial, epiphytic and aquatic species of *Utricularia* (Lentibulariaceae). *Flora* 201 : 477-482, 2006.
- Ratsirarson J, Silander Jr JA: Structure and dynamics in *Nepenthes madagascariensis* pitcher plant micro-communities. *Biotropica* 28 : 218-227, 1996.
- Reifenrath K, Theisen I, Schnitzler J, Porembski S, Barthlott W: Trap architecture in carnivorous *Utricularia* (Lentibulariaceae). *Flora* 201 : 597-605, 2005.
- Reut MS, Fineran BA: Ecology and vegetative morphology of the carnivorous plant *Utricularia dichotoma* (Lentibulariaceae) in New Zealand. *New Zeal J Bot* 38 : 433-450, 2000.
- Richards JH: Bladder function in *Utricularia purpurea* (Lentibulariaceae): Is carnivorous important? *Amer J Bot* 88 : 170-176, 2001.
- Rutishauser R, Isler B: Developmental genetics and morphological evolution of flowering plants, especially bladderworts (*Utricularia*): Fuzzy arberian morphology complements classical morphology. *Ann Bot* 88 : 1173-1202, 2001.
- Schnell DE: Carnivorous Plants of United States and Canada. Timber Press, Portland, pp. 15-288, 2002.
- Sculthorpe CD: The Biology of Aquatic Vascular Plants. Edward Arnold Publishers Ltd., London, pp. 349-360, 1967.
- Sirova D, Adamec L, Vrba J: Enzymatic activities in traps of four aquatic species of the carnivorous genus *Utricularia*. *New Phytol* 159 : 669-675, 2003.
- Sirova D, Borovec J, Cerna B, Rejmánková E, Adamec L, Vrba J: Microbial community development in the traps of aquatic *Utricularia* species. *Aquat Bot* 90 : 129-136, 2009.
- Slack A: Carnivorous Plants, The MIT Press, Cambridge, pp. 165-182, 2000.
- Thurston EL, Seabury F: A scanning electron microscopic study of the utricle trichomes in *Utricularia biflora* Lam. *Bot Gaz* 136 : 87-93, 1975.
- Volkov AG, Adesina T, Markin VS, Jovanov E: Kinetics and mechanism of *Dionaea muscipula* trap closing. *Pl Physiol* 146 : 694-702, 2008.
- Yang YP, Liu HY, Chao YS: Trap gland morphology and its systematic implications in Taiwan *Utricularia* (Lentibulariaceae). *Flora* 203 : 1-8, 2008.

< 국문 초록 >

본 연구에서는 뿌리 없이 분지된 줄기에서 기원한 포충낭으로 먹이를 빠르게 포획하는 수생형 통발 포충낭의 형태 구조적 특징을 전자현미경으로 연구하였다. 이들의 흡입식 포충낭에서는 입구 부위 및 덧문에 발달하는 구조들이 능동적 먹이 포획에 있어 다른 어느 구조보다도 중요한 기능을 수행할 수 있도록 분화되어 있다. 포충낭 입구에는 분지된 안테나 및 부속지들이 위치하고, 덧문 중앙 부위에는 4개의 감각모가 발달하여 먹이의 접촉 자극을 감지하였다. 자극신호는 입구의 무병, 유병의 다양한 capitata형 분비모들이 소수성 점액물질을 분비하게 하여 이들을 피

복하며 덧문을 닫아 먹이를 포획하였다. 덧문 안쪽의 threshold는 입구부분, pavement epithelium 층, 내부 구역으로 구분되며, 입구와 내부구역의 중간에 있는 pavement epithelium 층에는 소수성 큐티클이 피복된 맴름층이 형성되었다. 먹이가 포충낭의 내강으로 들어오면 내벽에 발달하는 2분지선과 4분지선들이 효소 등의 물질을 분비하여 이들을 소화 및 흡수하는 중요한 기능을 하였다. 이와 같이 통발의 흡입식 포충낭에서는 안테나, 감각모, 덧문, capitata형 분비모, 내벽의 분지선 등이 체계적이고 효율적인 방법으로 그 구조와 기능이 분화되어 식충의 기작을 수행하였다. 이후 포충낭의 분화발생을 성장단계별로 추적 연구하여 본 연구의 결과에 접목시키면 더 유용한 통발속 포충낭 구조 자료가 될 것이다.

FIGURE LEGENDS

- Fig. 1.** Vegetative morphology of aquatic *U. japonica*. Note numerous suction traps borne axillary on the stem (arrowheads). Bar=1.0 mm.
- Fig. 2.** Pouch type trap (T) with the antenna (arrowheads) and appendages (arrow).
- Fig. 3.** Thin, elongated leaf (L) with tapering pointed tip.
- Fig. 4.** Transverse section of a trap wall consisting of thin inner (I) and outer cell (O) layers. Arrows indicate simple spheric glands, while arrowheads indicate four-armed quadrifid glands. PE, pavement epithelium, TL, trap lumen. Bar=20.0 μ m.
- Fig. 5.** Multicellular antennae (A) arranged outwardly. Inset: Closeup of the Fig. 5. Bar=7.5 μ m.
- Fig. 6.** Three appendages (arrows) extending ventrally to the trap entrance. T, trap.
- Fig. 7.** Two simple spheric sessile glands (arrowheads).
- Fig. 8.** A simple spheric gland with plankton attached in the surface (arrowheads).
- Fig. 9.** Part of a stem (ST) with several simple spheric glands (arrows). Inset: Closeup of the Fig. 9. Bar=3.8 μ m.
- Fig. 10.** Four trigger hairs (arrows) with open trap door (asterisk) above.
- Fig. 11.** Closed trap door (D). Arrowheads indicate the threshold area.
- Fig. 12.** Trap entrance (TE) with sessile capitata trichomes (arrows).
- Fig. 13.** Numerous capitata glandular trichomes covering the door surface.
- Fig. 14.** Capitata glandular trichomes (arrows) bent to the pavement epithelium (PE) surface that has been covered with abundant secreted materials.
- Fig. 15.** Two-armed bifid glands (B).
- Fig. 16.** Four-armed quadrifid glands (Q). Inset: Basal cell (asterisk) of the quadrifid gland after four arms were removed. Bar=7.5 μ m.



