

왕벚나무 花外蜜腺의 糖液 分泌에 관한 微細構造的 研究

鄭炳甲·辛在筠*·金宇甲*

(高神大學校 生物學科, *高麗大學校 生物學科)

Ultrastructural Study on Nectar Secretion from Extrafloral Nectary of *Prunus yedoensis* Matsumura

Jeong, Byung-Kap, Jae-Kyun Sin* and Woo Kap Kim*

(Department of Biology, Kosin University, Pusan and

*Department of Biology, Korea University, Seoul)

ABSTRACT

Nectar secretion from extrafloral nectary cells of *Prunus yedoensis* was examined by light and electron microscopy. Nectaries were composed of two or three layers of secretory cells and one layer of subsecretory cells. Vascular bundles in the petioles were connected to those of the subsecretory cell layer. Secretory cells had a number of mitochondria with poorly developed cristae. Plastids had little thylakoids and small vesicles, about 0.2 to 0.3 μ m in diameter; however, no plastids had starch grains. Calcium oxalate crystals and plasmodesmata were frequently observed in the subsecretory and secretory cells, respectively. And nectar substances were observed in phloem of petiole, subsecretory, and secretory cells of the secretory gland. These results suggested that the nectar moved by symplastic transport through the plasmodesmata. On the other hand, the nectar droplets were observed in the secretory cell walls, in the cuticular layer just beyond of the former, and on the outer surface of the cuticular layer: such observations indicated that a apoplastic movement was involved in the final step of the nectar secretion. Cellular components related to the nectar transport, such as plasma membrane, cell wall and cuticle were not destroyed but intact: it was interpreted as a eccrine secretion.

서론

식물체에 있어서의 분비기관은 내분비기관과 외분비기관으로 크게 구분되어지며(Esau, 1965) 당액(nectar)을 분비하는 밀선은 외분비기관으로서 Linne(1735)가 최초로 기재한 바 있다. Caspary(1848)는 밀선을 그 위치에 따라 화내밀선, 화외밀선, 표피밀선 등 3가지 유형으로 구분하였다. Delpino(1868)는 화내밀선을 nuptial nectary라 하였고 화외밀선은 extrafloral nectary라 하였으며, Zimmermann(1932)은 화외밀선을 그 위치에 따라 크게는 12가지 그리고 작게는 30가지 유형으로 구분하였다.

화외밀선의 기능에 관하여 Zimmermann(1932)과 Frey-Wyssling(1955) 및 Jansen(1962) 등은 밀선이 붙어 있는 기관의 성장 및 분화가 완료된 이후에 당액의 분비가 일

어나는 것으로 보아 공급된 동화산물 중에서 기관분화에 사용되고 남은 여분이 체외로 배출되는데 필요한 구조라고 하였다. Ziegler(1965)는 phloem sap 중에 함유된 당의 농도를 조절하기 위한 체외로의 분비기관이라고 하였다.

당액의 성분에 관하여는 glucose, sucrose, fructose 등이 주성분이라고 알려져 있으나(Elias, 1975; Elias and Gelband, 1977; Esau, 1977; Fahn, 1979b), 이 세가지 성분 이외에도 maltose, amino acid, vitamin, protein, mineral 등이 함유되어 있다는 결과도 보고되고 있다(Baker and Baker, 1973; Heinrich, 1975). 이처럼 다양한 성분을 갖는 당액은 잎의 엽육세포에서 합성되어 phloem sap을 통하여 밀선으로 이동되는 것으로 알려져 있다(Frey-Wyssling, 1955; Esau, 1965, 1977; Mound, 1962; Fahn, 1979a, b).

밀선에 관한 광학 및 전자현미경적 연구는 *Duranta, Pas-*

siflora, *Abutilon*, *Turnera*, *Pedilanthus*, *Campsis*, *Banna*, *Gossypium* 등의 식물에서 많은 연구가 이루어져 왔으나 (Behrens, 1897; Maheshwari, 1954; Dusset, 1965; Roth, 1969; Findlay and Mercer, 1971a, b; Elias, 1975; Dave and Pater, 1975; Elias and Gelband, 1977; Fahn and Benouaiche, 1979; Durkee, 1982; Eleftherious and Hall, 1983) 장미목(Rosales) 장미과(Rosaceae)에 속하는 뽕나무屬(*Prunus*)의 밀선에 관한 미세구조적 연구는 물론 당액 분비에 관한 연구는 매우 미흡한 실정이었다. 따라서 본 연구는 한국산 왕벚나무를 재료로 밀선의 미세구조 및 밀선에서의 당액의 분비과정을 미세구조적으로 밝히는데 목적이 있다.

재료 및 방법

본 연구에 사용된 재료는 한국산 왕벚나무(*Prunus yedoensis* Matsumura)로서 엽저와 접하는 엽병에 존재하는 밀선을 잎이 나기 시작하는 4월 초순부터 일주일 간격으로 절취하여 사용하였다.

광학현미경적 관찰을 위하여는 재료를 FAA 또는 neutral formalin에 고정하여 alcohol로 탈수한 후 paraffin에 포매하고 safranin과 fast green으로 염색하여 관찰하였다. 분비세포에 존재하는 Calcium oxalate 결정은 Jensen(1962)의 조직화학적 방법으로 확인하였다.

주사전자현미경적 관찰을 위하여 재료를 5% paraformaldehyde-6% glutaraldehyde에 4°C에서 2시간 전고정시킨 후, 0.1 M phosphate buffer(pH 6.8)로 20분씩 3회 세척한 다음 2% osmium tetroxide로 후고정하여 동일한 buffer로 세척하였다. Alcohol 농도 상승순으로 부수 alcohol까지 완전 탈수하여 Labconco freeze dryer로 건조시킨 후 colloidal silver를 사용하여 brass stub에 부착시키고 JFC-1100 sputter로 도금하여 JEM-T 300형 주사전자현미경으로 15 kV 하에서 관찰하였다.

투과전자현미경적 관찰을 위하여는 해부현미경하에서 2.5% paraformaldehyde와 3% glutaraldehyde(phosphate buffer, pH 6.8) 고정액 속에서 분비세포를 포함하도록 1 mm 크기로 절단하여 동일한 고정액으로 4°C에서 2시간 전고정하였다. 전고정이 끝난 시료를 0.1 M phosphate buffer로 세척한 후 2% osmium tetroxide로 후고정하여, alcohol 농도 상승순으로 탈수한 후 propylene oxide로 치환하여 Epon-Araldite 혼합액(Anderson and Andre, 1968)에 포매하였다. 포매된 시료를 LKB-V형 ultramicrotome으로 1 µm 두께의 절편을 제작하여, methylene blue-basic fuchsin으로 염색한 후 관찰대상 부위를 확인한 다음 동일한 부위에서 은색절편을 취하였다. 이 절편을 uranyl acetate 및 lead citrate로 이중염색한 후 JEM 100CX-II형 투과전

자현미경으로 80 kV에서 관찰하였다.

결 과

왕벚나무의 화외밀선은 약 1.2-1.4 mm 크기로서 엽저와 엽병 중간에 쌍을 이루고 돌기상으로 존재하여 있었으며 (Fig. 1) 잎의 거치 끝에는 배수조직이 위치하여 있었다(Fig. 1-1).

광학현미경으로 관찰한 밀선은 2-3층의 secretory layer와 그 내부의 subsecretory layer로 구성되며 엽병의 유관속은 subsecretory layer의 것과 연결되어 있었다(Fig. 2). 엽병의 유관속 부위에서는 많은 당액 전구물질이 과립형태로 존재하였는데(Fig. 2. arrow), 거의 모두가 篩部에 집중적으로 위치하여 있었다(Fig. 3).

Subsecretory layer에는 당액 전구물질이 세포 전체를 차지할 정도로 많이 집적되어 있었으며 secretory cell에서는 거의 모든 세포가 당액으로 가득차 있었다(Fig. 3). 또한 subsecretory layer는 불규칙하게 배열된 7-15 µm 크기의 구형 세포로 이루어져 있고, secretory layer는 크기가 작은 2-3 층의 원주상 세포가 규칙적으로 배열되어 있었다. Subsecretory layer에서는 투명한 결정이 다수 관찰되었는데(Fig. 3), 조직화학적 방법으로 조사한 결과 calcium oxalate 결정체임이 확인되었다.

주사전자현미경으로 관찰한 밀선은 구형으로서 그 직경이 약 1,000-1,200 µm이었으며, secretory layer가 위치하는 부위는 내부로 함몰되어 있어서 이곳에서 분비되는 당액은 중앙부로 모일 수 있는 구조를 하고 있었다(Fig. 6). 당액 분비가 활발한 시기에는 이러한 부위에서 secretory cell과 쉽게 구별되어지는 당액 과립을 관찰할 수 있었는데 그 형태가 매우 다양하였다(Figs. 7 and 8).

투과전자현미경으로 관찰한 secretory cell은 세포질 전체가 당과 과립으로 가득차 있었으며 액포도 소수 갖고 있었다(Figs. 9 and 10). 당액 과립은 액포막을 따라서 안쪽으로 접하여 위치하기도 하였다(Fig. 10, arrow). Secretory cell과 접해 있는 subsecretory cell은 당액 과립이 가득차 있는 세포와 비어 있는 세포 등 2가지 형태가 관찰되었다. Subsecretory cell에는 cristae가 잘 발달되지 않은 수 많은 mitochondria가 관찰되었으며(Figs. 11 and 12), 색소체도 다수 관찰되었는데 thylakoid가 거의 발달하지 않았고 전분입자가 관찰되지 않은 반면 기질내에는 0.2-0.3 µm 크기의 액포가 특징적으로 존재하고 있었다.

또한 분비세포들은 원형질 연락사와 간혹 비후된 세포벽, 그리고 다수의 소포체, 색소체 및 미토콘드리아 등을 갖고 있었다(Figs. 13-16). 특히 소포체가 관찰된 곳의 세포질은 전자밀도가 매우 높았으며 mitochondria는 색소체와 함께 세포벽 가까이에서 관찰되었다. 그러나 subsecretory cell

에서는 소포체가 관찰되지 않았다.

인접한 두 secretory cell 사이의 세포벽에는 중첩이 잘 발달되어 있었으며(Figs. 14 and 15, arrow) 인접 세포 사이의 세포벽에서는 물론 cuticle과 접한 면의 세포벽에서 작은 크기의 당액 과립이 다수 관찰되었다(Figs. 17 and 18). Secretory cell의 맨 바깥쪽 세포벽은 cuticle이 두껍게 발달해 있었는데 당액 과립은 세포벽 내에서(Fig. 19), cuticle층 내에서(Fig. 20), 그리고 cuticle의 바깥쪽 표면(Fig. 19, arrows) 등에서 관찰되었다.

고 찰

왕벚나무 잎의 거치 끝에는 배수조직이 존재하여 있었는데(Fig. 1-1) 이 배수조직은 간혹 분비조직과 혼동되기도 하며(Esau, 1965) 종에 따라서는 분비에 관여하거나 분비로 분화되기도 하는 것으로 알려지고 있다(Sperlich, 1939; Kausmann, 1954).

엽병에 있는 유관속은 subsecretory layer까지 뻗어 있었고 엽병의 유관속 부위에서는 많은 prenectar 과립이 관찰되었는데 거의 모두가 사부에 집중적으로 존재하여 있었다. 이러한 사실은 당액의 합성부위가 사부(髓部)라는 연구결과(Frey-Wyssling, 1955; Esau, 1965; Fahn, 1979a, b)와 일치하지는 않으나 최소한 phloem sap에는 당액의 전구물질이 함유되어 있다는 결론을 내릴 수 있다.

Subsecretory layer에서 관찰된 투명한 결정은 Jensen (1962)의 조직화학적 방법으로 실험한 결과 Ca-oxalate로 확인되었으며 이러한 결정은 Roth(1974), Durkee(1982) 등이 *Passiflora*의 subsecretory layer에서 관찰한 것과 동일하였다. Elias and Gelband(1977), Giaquinta(1979), Leonard and Hodges(1980) 등은 subsecretory layer에 Ca-oxalate 결정이 존재하는 이유를 당 투과와 관련지어 설명하였다. 즉 당 투과에는 ATPase가 필요한데 Ca^{2+} 는 원형질막의 ATPase를 불활성화시키고 당 투과를 억제시키므로 Ca^{2+} 는 불용성인 Ca-oxalate 상태로 세포내에 존재해야만 당 투과가 일어나게 된다고 하였다.

Secretory cell과 접해 있는 subsecretory cell은 당액 과립이 가득차 있는 세포와 비어 있는 세포 등 2가지 형태가 관찰되었는데 비어 있는 세포는 당액 성분이 secretory cell로 이동한 때문이라고 생각된다.

Subsecretory cell에는 cristae가 잘 발달되지 않은 수많은 mitochondria가 관찰되었는데 이는 Wergin(1975), Fahn(1979a), Fahn and Benouaiche(1979), Rachmilevitz and Fahn(1973) 등이 화내밀선 혹은 화외밀선에서 관찰한 것과 일치하였으나 Eleftherius and Hall(1983)의 결과와는 다소 상이하였다.

Fahn and Rachmilevitz(1970)는 *Lonicera*의 분비모에서,

Rachmilevitz and Fahn(1973)은 *Vinca*의 화내밀선에서 당액이 활발히 분비되는 시기에는 starch grain이 전혀 관찰되지 않다가 분비가 중단되면 소수 나타난다고 하였다. 또한 Durkee(1982)는 *Passiflora*의 화외밀선에서 당액분비는 잎이 분화된 직후부터 시작되어 낙엽이 질 때까지 계속되며 "화와 밀선의 활성과는 무관하다고 하였다.

본 연구에서도 색소체에 전분과립이 관찰되지 않은 점으로 미루어 당액 분비가 계속되어 있음을 알 수 있었다. 또한 secretory cell에서는 소포체, 색소체, mitochondria 등이 다수 존재하였는데 소포체가 관찰된 곳의 세포질은 전자밀도가 매우 높았으며 다수의 mitochondria는 색소체와 함께 세포벽에 가까이에서 관찰된 반면 subsecretory cell에서는 소포체가 관찰되지 않은 점으로 미루어 secretory cell에서 당액 분비에 관여하는 세포 소기관은 소포체를 알 수 있었다.

당액 분비에 따른 세포 소기관의 기능에 관하여는 세 가지 서로 다른 견해가 알려지고 있다. 첫째, secretory cell에 소포체가 잘 발달되어 있으므로 세포에서 유래한 소낭이 당액 분비에 직접적인 역할을 하고 있다는 보고(Fahn and Rachmilevitz, 1970)와 둘째, 소포체와 골지체가 모두 분비에 관여한다(Fahn, 1979a; Fahn and Benouaiche, 1979)는 결과가 있는 반면에 셋째, 이들 세포 소기관이 당액분비와는 직접적인 관련이 없다(Durkee, 1982)는 등 서로 다른 주장이 제기되고 있다.

본 실험에서는 골지체가 전혀 관찰되지 않았으며 소포체가 잘 나타난 점으로 미루어 소포체가 당액 분비와 관련이 있을 것으로 생각되나 세포 소기관과 당액 분비 기작에 관하여는 더 연구하여야 할 것으로 생각된다.

세포벽에는 원형질 연락사가 잘 발달해 있었는데 이는 이미 보고된 결과(Fahn and Rachmilevitz, 1970; Wergin, 1975; Gunning and Huhges, 1976; Fahn, 1979a, b; Eleftherious and Hall, 1983)와 일치되며 이같은 사실은 subsecretory cell에서 secretory cell로의 prenectar 이동은 원형질 연락사를 통하여 수송됨을 암시하는 것이다.

Secretory cell에서 외부로의 당액 배출기작에는 두 가지 견해가 알려져 왔는데 Schnepf(1964), Figier(1971) 등은 당 분자가 세포벽을 직접 통과하는 eccrine secretion을 주장한 반면, Benner and Schnepf(1975), Fahn(1979a) 등은 소포체, 골지 소포 등이 관여된 exocytosis에 의하여 배출되는 granulocrine secretion을 주장하였다. 또한 cuticle을 통과하여 배출되는 기작에 관하여 Findlay and Mercer(1971a)는 *Abutilon*의 분비모에서 세포벽을 투과한 당액은 cuticle과 세포벽 사이에 집적되고 cuticle이 파괴되어 밖으로 배출된다고 하였고 Rachmilevitz and Fahn(1973)은 변형된 기공을 통해서 당액 배출이 일어난다고 주장한 바 있다. 또한 Fahn(1979a)은 cuticle이 얇을 경우에는 당액이

cuticle에 스며들어 cuticle을 파괴하지 않고 밖으로 배출된다고 하였다.

본 연구에서는 골지체를 전혀 관찰할 수 없었고 소포체도 잘 발달되지 않았으며 vesicle이 원형질막과 융합되어 분비되는 exocytosis 혹은 granulocrine secretion 등은 전혀 관찰할 수 없었다. 그러나 당액 과립이 세포벽 내에서 관찰되기도 하고 cuticle과 세포벽을 손상시키지 않고 cuticle 내에서도 관찰되며 cuticle의 외부 표면에서도 관찰되었다. 또한 주사전자현미경적 관찰에서도 secretory cell의 표면 cuticle에 아무런 손상이 없이 nectar 과립이 관찰된 점으로 미루어 왕벚나무 화외밀선에서의 nectar 분비기작은 누출상 분비(eccrine secretion)에 의하여 일어나는 것으로 사료된다.

적 요

한국산 왕벚나무(*Prunus yedoensis* Matsumura) 화외밀선의 미세구조 및 당액 분비기작을 규명하기 위하여 광학현미경, 주사형 및 투과형 전자현미경을 이용하여 관찰하였다. 밀선은 secretory layer와 subsecretory layer로 구성되어 있었으며 엽병의 유관속은 subsecretory layer에 있는 유관속과 연결되어 있었다. Secretory cell에서는 cristae가 잘 발달되지 않은 다수의 mitochondria가 관찰되었으나 소포체는 소수 나타났고 골지체는 전혀 관찰되지 않았다. 색소체는 thylakoid가 거의 발달되지 않았으며, 소수가 관찰되었고 0.2-0.3 μm 크기의 소포를 특징적으로 갖고 있었다. subsecretory cell에서는 원형질 연락사가 잘 발달해 있었고 다수의 Calcium oxalate 결정이 관찰되었는데 이는 당투과에 간접적으로 관여하는 것 같다. 당액 전구물질은 사부에서 subsecretory layer를 거쳐 secretory layer까지 이동하는 것을 원형질 연락사를 통한 symplastic transport에 의하여 일어나는 것으로 생각되며 secretory layer에서 당액으로 재합성되어 외부로 배출되는 것 같다. Secretory cell의 맨 바깥쪽 세포벽은 cuticle에 의하여 덮여 있었으며 secretory cell에서 당액은 원형질막, 세포벽, cuticle을 차례로 통과하는 누출상 분비(eccrine secretion)에 의하여 분비되는 것으로 사료된다.

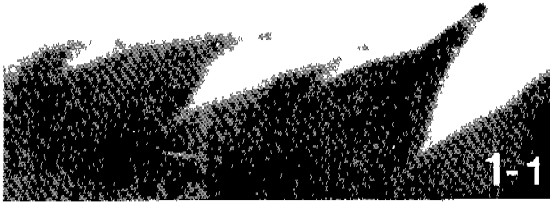
참 고 문 헌

- Anderson, W.A. and J. Andre. 1968. The extraction of some cell components with pronase and pepsin from thin sections of tissue embedded in an Epon-Araldite mixture. *J. Microscopy* 7: 343-354.
- Baker, H.G. and I. Baker. 1973. Amino acid in nectar and their evolutionary significance. *Nature* 241: 543-545.
- Behrens, W.J. 1897. Die Nektarien der Blüten. *Flora* 62: 2-457.
- Belt, T. 1874. The Naturalist in Nicaragua. John Murry, London. 403 pp.
- Belin-Depoux, M. and D. Clair-Maczulajty. 1975. Introduction a l'etude des glandes foliaires de l'Aleurites moluccana Willd. II. Aspects histologiques de la glande petiolaire fonctionnelle. *Revue Gen. Bot.* 82: 119-155.
- Benner, U. and E. Schnepf. 1975. Die morphologie der nectarausscheidung bei bromeliaceen: beteiligung des Golgi-apparates. *Protoplasma* 85: 337-349.
- Casparry, R. De. 1848. De Nectaries. Elberfeld.
- Cusset, G. 1965. Les nectaries extra-floraux et la valeur de la feuilles des Passifloracees. *Revue Gen. Bot* 72: 145-216.
- Dave, Y.S. and N.D. Pater. 1975. A developmental study of extrafloral nectaries in slipper spurge (*Pedilanthus tithymaloides*, Euphorbiaceae). *Am. J. Bot.* 62: 808-812.
- Delpino, F. 1868. Ulteriori Osservazioni Sulla Dicogamia Nel Regno Vegetale. Atti. Soc. Ital. Sci. Nat. XI
- Durkee, L.T. 1982. The floral and extrafloral nectaries of *Passiflora*. II The extrafloral nectary. *Am. J. Bot.* 69: 1420-1428.
- Eleftherius, E.P. and J.L. Hall. 1983. The extrafloral nectaries of cotton. *J. Exp. Bot.* 34: 103-119.
- Elias, T.S. 1975. The foliar and floral nectaries of *Turnera ulmifolia* L. *Am. J. Bot.* 62: 570-576.
- Elias, T.S. and H. Gelband. 1977. Morphology and anatomy of floral and extrafloral nectaries in *Campsis* (Bignoniaceae). *Am. J. Bot.* 63: 1349-1353.
- Esau, K. 1965. Plant Anatomy. 2nd Edition. John Wiley & Sons, New York. pp. 308-337.
- Esau, K. 1977. Anatomy of Seed Plants. John Wiley & Sons, New York. pp. 199-214.
- Fahn, A. 1979a. Ultrastructure of nectaries in relation to nectar secretion. *Am. J. Bot.* 64: 977-985.
- Fahn, A. 1979b. Secretory Tissues in Plants. Academic Press. London. pp. 51-111.
- Fahn, A. and P. Benouaiche. 1979. Ultrastructure, development and secretion in the nectary of *Banna* flowers. *Ann. Bot.* 44: 85-93.
- Fahn, A. and T. Rachmilevitz. 1970. Ultrastructure and nectar secretion in *Lonicera japonica*. In, New Research in Plant Anatomy, Academic Press. London and New York. pp. 51-56.
- Figier, J. 1971. Etude infrastructurale de la stipule de *Vicia faba* L. au niveau du nectarire. *Planta* 98: 31-49.
- Findlay, N., F.V. Mercer. 1971a. Nectar production in *Abutilon*. I. Movement of nectar through the cuticle. *Aust. J. Biol. Sci.* 24: 647-656.
- Findley, N. and F.V. Mercer. 1971b. Nectar production in *Abutilon*. II. Submicroscopic structure of the nectary.

- Aust. J. Biol. Sci.* **24**: 657-664.
- Frey-Wyssling, A. 1955. The phloem supply to the nectaries. *Acta Bot. Neerl.* **4**: 358-369.
- Giaquinta, R.T. 1979. Phloem loading of sucrose. Involvement of membrane ATPase and proton transport. *Plant Physiol.* **63**: 744-748.
- Gunning, B.E.S. and J.E. Hughes. 1976. Quantitative assessment of symplastic transport of prenectar into the trichomes of *Abutilon* nectaries. *Aust. J. Plant Physiol.* **3**: 619-637.
- Heinrich, G. 1975. Über die lokalisation verschiedener phosphatase im nektarium von *Aloe*. *Cytobiologie* **11**: 247-263.
- Jansen, D. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in central America. *Evolution* **20**: 249-275.
- Jensen, W.A. 1962. Botanical Histochemistry. W.H. Freeman & Sons Company. San Francisco and London. pp. 270-285.
- Kaussmann, B. 1954. Die trichomhydathoden von *Muehlenbeckia platyclados* Meissn. Univ. Rostock Wiss. Ztschr. **3**: 231-236.
- Leonard, R.T. and T.K. Hodges. 1980. The Plasma Membrane. In, Biochemistry of Plants, N.E. Tolbert (ed.). Vol. 1, Academic Press, New York. pp. 163-182.
- Linne, C. von. 1735. Systema naturae, sive regna naturae systematice proposita per classes, ordines, genera et species. Leiden.
- Maheswari, J.K. 1954. The structure and development of extrafloral nectaries in *Duranta plumieri* Jacq. *Phytomorphology* **4**: 208-211.
- Mound, L.A. 1962. Extrafloral nectaries of cotton and their secretion. *Empire Cotton Grow. Rev.* **39**: 254-261.
- Rachmilevitz, T. and A. Fahn. 1973. Ultrastructure of nectaries of *Vinca rosae* L., *V. major* L. and *Citrus sinensis* Osbeck cv. valencia and its relation to the mechanism of nectar secretion. *Ann. Bot.* **37**: 1-9.
- Roth, I. 1969. Desarrollo de los nectarios extraflorales en *Passiflora foetida* L. *Acta Biol. Venez.* **6**: 44-49.
- Roth, I. 1974. Morfolgia, anatomia Y desarrollo de la hoja pinnada Y las glandulas laminales en *Passiflora*. *Acta Bot. Venez.* **9**: 363-380.
- Schnepf, E. 1964. Zur cytologia and physiologie pflanzlicher drusen. licht and elektronemikroskopische untersuchungen and septalnektarien. *Protoplasma* **58**: 137-171.
- Sperlich, A. 1939. Das trophische parenchym. B. Exkretionsgewebe. In, Handbuch der Pflanzenanatomie, K. Linsbauer (ed.). Band 4. Lief. 38.
- Wergin, P.W. 1975. Ultrastructure of the subglandular cells from the foliar nectaries of cotton in relation to the distribution of plasmodesmata and symplastic transport of nectar. *Am. J. Bot.* **62**: 842-849.
- Ziegler, H. 1965. Die physiologie pflanzlich drusen. *Ber. dt. Bot. Ges.* **78**: 466-477.
- Zimmermann, J.G. 1932. Über die extrafloralen nektarien der angiospermen. *Beih. Bot. Zbl.* **49**: 99-196.
(1992. 5. 4 接受)

Explanation of Figures

- Fig. 1. Two prominent nectaries on the petiole adjacent to the leaf base. A lot of hydathodes are clearly visible on the leaf margin.
- Fig. 2. Longitudinal section of petiole and nectary showing the prenectar concentrations in the phloem (arrows) and in the subsecretory layer (SSL). SL: Secretory Layer.
- Fig. 3. Calcium oxalate crystals (Co) observed in the subsecretory layer (SSL) and the secretory cells filled with a lot of nectar droplets (Nd).
- Fig. 4. Low magnification of cross section of petiole and nectary showing the concaval distribution of vascular bundle (VB) in the petiole.
- Fig. 5. Cross section of vascular bundle of Fig. 4 showing the prenectar droplets (Nd) concentrated in the phloem (Arrows). X, Xyleme; P, Phloem.
- Fig. 6. Low magnification of scanning electron micrograph showing the nectar droplets (Nd) in the concave portion of nectary.
- Fig. 7. High magnification of nectar droplets (Nd) and secretory cells (SC) in Fig. 6 showing the irregularly shaped nectar droplets secreted from the secretory cells (SL) to the outside of nectary.
- Fig. 8. A single droplet of nectar (Nd) observed on the surface of secretory cells (SC) without distortion of cuticle and cell wall.
- Fig. 9. Low magnification of transmission electron micrograph showing the secretory layer (SL) and subsecretory layer (SSL). Note the scattered nectar particles in the cytoplasm of secretory cells.
- Fig. 10. Nectar particles (arrows) observed on the cytoplasmic side of the tonoplast in secretory cells. V, Vacuole.
- Fig. 11. A lot of mitochondria (M) and plastids (P) not observed in the secretory cells (SL) but in the subsecretory cells (SSL).
- Fig. 12. Plastid with poor thylakoids and no starch grains appearing characteristically in the subsecretory cell. A lot of mitochondria with poorly developed cristae also appeared.
- Fig. 13. Nectar droplets (Nd) distributed at the periphery of the cytoplasm in the secretory cell. P, Plastid.
- Fig. 14. Plasmodesmata traversing between the secretory cells walls (CW). M, Mitochondria.
- Fig. 15. Plastids (P) and a lot of mitochondria (M) in the peripheral portion of the secretory cell. CW, Cell wall.
- Fig. 16. Poorly developed endoplasmic reticulum (ER) and mitochondria (M) in the secretory cells observed at the cell periphery. Note the high electron density of the cytoplasm. CW, Cell wall.
- Fig. 17. Nectar particles scattered along the cell wall (CW) in the secretory cell. M, Mitochondria.
- Fig. 18. A single nectar droplet (Nd) visible in the peripheral layer of the cytoplasm near the cell wall (CW) of the secretory cell.
- Fig. 19. Nectar droplets (Nd) observed within the cell wall (CW) and on the outer surface of the cuticular layer.
- Fig. 20. Nectar droplets (Nd) clearly observed in the cuticular layer (CL) contacted to the outer surface of the secretory cell wall (CW).

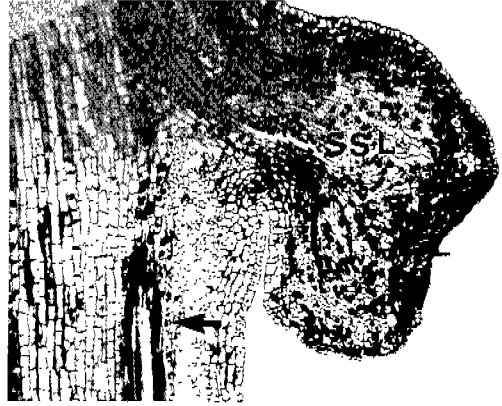


1-1



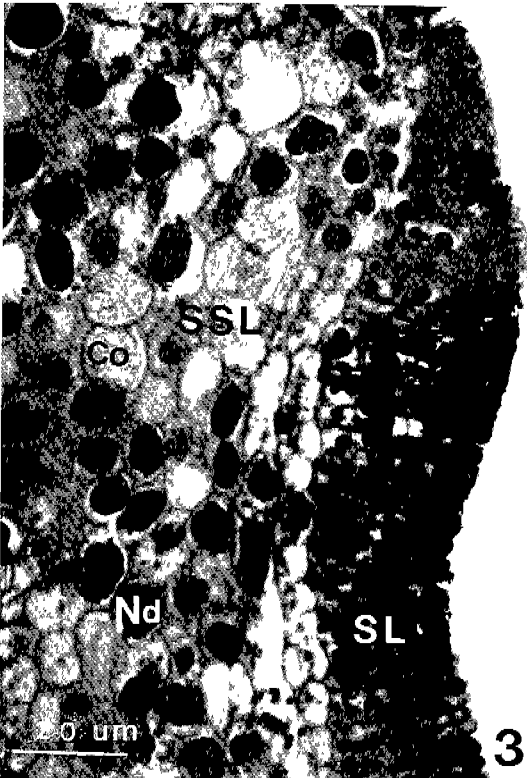
150 mm

1



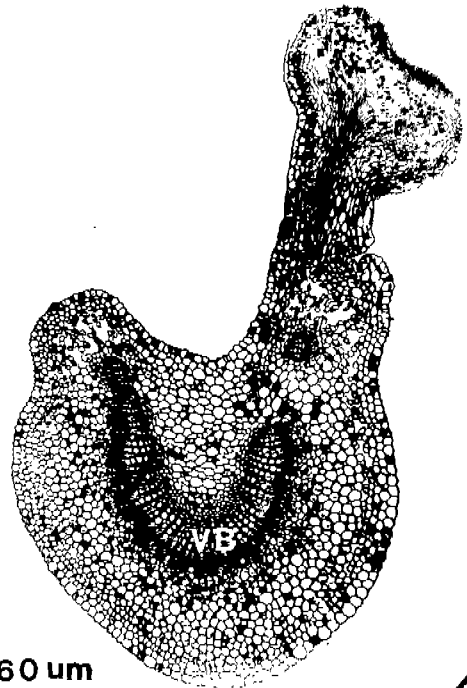
100 um

2



50 um

3



160 um

4

