

백리향(*Thymus quinquecostatus* Celakovsky) 잎에 분포하는 두상형 분비모의 미세구조

신 현 철 · 유 성 철
순천향대학교 자연과학대학 생명과학부

Ultrastructure of Capitate Glandular Trichome in Leaf of *Thymus quinquecostatus*

Hyunchur Shin and Seong-Cheol Yu
Department of Biological Science, College of Natural Sciences
Soonchunhyang University, Asan, Choongnam 337-745, Korea
(Received January 16, 1998)

ABSTRACT

The glandular secretory system of the capitate glandular trichomes in leaf of *Thymus quinquecostatus* Celakovsky was examined by transmission electron microscope. The glandular trichome was consisted of three cell layers; an basal cell layer, a stalk cell with single-celled intermediate layer and a discoid secretory layer with thickened cuticle. The secretory cell was dense, rich in mitochondria, rER, plastids, Golgi complex and had many vesicular structure. Typical plastids with reticulate body and plastoglobule were present in glandular trichome. The cytoplasm of secretory cell was filled with osmophilic secretory materials. The secretory vesicles, originated from Golgi complex, appeared as membrane bounded vesicles and secreted to the outer wall surface. The presences of well developed rER, mitochondria, Golgi complex, and membrane-bounded vesicles fused with plasmalemma in the secreting cells indicate that the granulocrine mechanism of secretion was occurring in *T. quinquecostatus*. Subcuticular cavity was developed between the cuticular layer and the secretory cell wall, and it formed above the secretory cell upon separation of cuticle-wall.

Key words : capitate, glandular trichome, ultrastructure, *Thymus*

서 론

식물체에 있어서 분비구조는 내분비구조와 외분비구

조로 구분되며 (Esau, 1965), 이들은 여러 형태로 분화되어 있고 분비물질의 종류도 다양하다. 많은 식물들에서 나타나는 외분비 구조는 표피의 일부가 분비구조인 경우도 있으며 분비모나 분비선 같이 표피세포가

분비구조로 변화한 것도 있다. 이들 중 다세포성 분비모는 다양한 종류의 물질을 생산하고 분비하는데, Uphof (1962)에 의해 여러 종류의 분비모에 대한 형태 및 기능이 알려져 왔으며 분비세포의 세포질에서 생성된 분비물질은 큐티클을 포함한 세포벽을 통하여 이동된다.

백리향 (*Thymus quinquecostatus* Celakovsky)은 꿀풀과 (Labiatae)에 속하는 낙엽성 소관목으로, 높은 산이나 바닷가 바위 곁에서 서식하는데, 꽃과 잎에는 분비모가 있고, 식물 전체에 향기가 있다. 특히 잎에서 나오는 향기가 백리향이라 부르며, 이는 향료로도 이용된다 (이, 1996). 백리향이 속하는 꿀풀과에는 많은 방향성 식물들이 포함되어 있는데, 이들 식물에서 분비하는 분비물질은 방향성인 essential oil로 알려져 있다. 특히 *Lavandular* 속 식물의 경우 표피세포 위쪽에 자루가 만들어져 자루끝에 분비모가 달리는 것이 밝혀졌으며 (Fahn, 1979), 박하속 (*Mentha*) 식물의 경우 기름분비모의 세포질에 친오스뮴성 물질의 작은 유적들이 발견된 바 있다 (Amelunxen, 1964, 1965, 1967). *Mentha piperita*의 분비모는 2종류로 나뉘는데 각각 하나의 분비세포 (secretory cell), 병세포 (stalk cell) 및 기저세포 (basal cell) 등 3개의 세포로 구성되는 두상 (ciliate)과 8개의 분비세포를 포함하여 총 10개의 세포로 구성된 방패상 (peltate)으로 구분된다. 백리향의 잎과 꽃잎에 나타나는 외분비구조는 백리향속 (*Thymus*) 식물들에서 독특하게 나타나는 구조이나, 분비모의 분비구조, 분비기작 및 분비물질의 생성에 관한 것은 아직 밝혀져 있지 않다.

따라서 본 연구에서는 꿀풀과에 속하는 백리향속 식물중 백리향의 잎에 존재하는 분비모중 3개의 세포로 구성된 두상형 분비모의 미세구조 및 분비물질의 형성 및 분비과정을 전자현미경적 미세구조 측면에서 밝히고자 하였다.

재료 및 방법

1997년 9월 충청북도 제천군 월악산 정상 부근에서 채집한 백리향 (*Thymus quinquecostatus* Celakovsky)을 실험실의 화분에 옮겨 심은 후, 1~2주 지난

다음, 잎을 실험 재료로 사용하였다.

해부현미경하에서 분비모를 포함한 잎의 조직을 1.5 mm × 2.5 mm의 크기로 세절한 다음 3% glutaraldehyde (0.05M 인산완충용액, pH 7.0)로 전고정시켰다. 이후 동일한 완충액으로 2~3회 수세하여 2% OsO₄ (0.05 M 인산완충용액, pH 7.0)에 후고정 한 다음 알코올농도 상승순으로 탈수하였고, propylene oxide로 치환 후 Epon혼합액에 포매하였다. 포매된 재료는 ultramicrotome (Reichert supernova model)으로 약 400~500 nm 두께로 절편하여 0.5% methylene blue로 염색한 후 광학현미경하에서 분비 조직 부위를 확인하였고, 동일한 부위를 60 nm로 초박절편하여 uranyl acetate와 lead citrate로 이중염색한 후, JOEL 1010 투과형전자현미경 (80 kV)으로 관찰하였다.

결 과

백리향의 잎에 분포하는 분비모는 상·하 표피에서 대칭적으로 분화되었으며, 두상형 분비모는 각각 단일 세포로 이루어진 기저세포, 병세포 및 분비세포로 구성되었다. 기저세포는 잎의 표피세포층에 위치하였으며, 병세포는 기저세포에서 발달하여 위쪽으로는 물질을 분비하는 분비세포를 달고 있었고, 분비세포에는 물질을 분비하는 분비강이 발달하였다. 한편 기저세포와 병세포, 병세포와 분비세포 사이의 병충세포벽 (transverse cell wall)에는 이 벽을 관통하는 원형질 연락사들이 관찰되었다. 외부와 노출되어 있는 세포벽은 1차 벽으로 구성되어 있으며 그 바깥쪽에는 전자밀도가 낮은 큐티클이 형성되었다. 분비모를 이루는 세포의 종류와 분비모의 발달 단계에 따라 세포소기관들의 분포는 각기 다른 차이점을 보여주었다 (Figs. 1, 2).

1. 발달중인 분비모 (Fig. 1)

기저세포는 한층으로 배열되었으며, 세포의 중앙은 액포가 발달되어 있었다. 액포내에는 전자밀도를 갖는 작은 입자 또는 미세섬유상 물질이 축적되었다. 세포질은 세포의 주변부에 위치하였으며 높은 전자밀도로 인하여 세포소기관들을 구분하기는 힘들었다. 병충세

포벽에 인접하여 드물게 구형의 지질과립이 나타났는데, 크기는 약 300~400 nm로 단일막으로 짜여있고, 낮은 전자밀도를 나타내는 동질성 기질로 이루어졌다.

분비모의 중간세포층인 병세포의 하단부는 기저세포와, 상단부는 분비세포와 접하고 있었고, 병세포의 수층세포벽(anticlinal cell wall)은 기저세포의 수층세포벽으로부터 확장된 두꺼운 큐티클층으로 덮혀 있었다(Fig. 1, arrow). 병세포의 중앙에는 2개의 대형 액포가 위치하였는데 내부에는 전자밀도가 높은 친오스뮴성 합유물이 관찰되었다(Fig. 1, asterisks) 액포와 밀접하게 소포체, 미토콘드리아, 그리고 원시색소체 등이 위치하였는데, 원시색소체의 기질내에는 전자밀도가 낮은 구형의 과립들이 분포하였다.

분비모의 머리부분에 위치한 분비세포의 하단부는 핵이 위치하였는데 일부 핵합입을 보이고 전자밀도가 높은 이질염색질은 핵막을 따라 모여있다. 또한, 전자밀도가 높은 인은 핵의 중앙부에 위치하였다. 분비세포의 중앙에 발달한 액포는 대부분 친오스뮴성 물질로 차 있었다. 세포질에는 조면소포체가 골고루 분포하였으며, 골지체, 미토콘드리아, 원시색소체 등이 액포 주변부를 따라 위치하였다. 조면소포체와 골지체 기원의 단일막을 갖는 소낭(vesicle)들은 원형질막을 따라 위치하였으며 막 주변부를 따라 전자밀도를 갖는 섬유상 구조를 갖고 있었고, 이들은 서로 융합되거나 기존 액포와 합쳐지는 양상이 관찰되었다. 또한, 기저세포에서 관찰되었던 구형의 지질과립은 분비세포의 수층세포벽과 인접하여 위치하였다.

2. 분비기능을 나타내는 성숙한 분비모 (Figs. 2-8)

기저세포는 주위의 단층표피보다는 합몰되어 있었다. 세포의 중앙에 위치한 액포내에는 전자밀도를 갖는 작은 입자 또는 미세섬유상 물질이 관찰되었다. 핵은 기부쪽에 위치하였으며, 이질염색질은 핵막을 따라 모여 있었다. 세포소기관들은 액포 주변부인 세포벽과 인접하여 관찰되었는데, 미토콘드리아는 난원형으로 미토콘드리아 크리스테는 매우 불규칙하게 배열되어 있으며, 기질은 전자밀도가 낮아 밝게 보였다. 원시색소체 및 일반적으로 육상식물 잎의 표피세포에서 볼 수 없는 엽록체가 특징적으로 관찰되었는데 엽록체의

내부에는 다수의 틸라코이드가 조밀하게 겹쳐 있었다. 발달중인 분비모의 기저세포에서 관찰되었던 구형의 지질과립이 골지체와 밀접하게 관찰되었으며 세포벽과 인접하여 위치하였다. 또한 소포체 및 골지체 기원의 소낭들은 원형질연락사가 나타나는 병층세포벽 부근에서 관찰되었다.

병세포는 기저세포와 전자밀도가 유사하였다. 핵은 세포의 중앙에 위치하였으며, 이질염색질은 핵막을 따라 모여있거나 가운데에 크고 작은 점상으로 뭉쳐있었다. 세포내에는 소형 액포들이 서로 융합하면서 발달하고 있으며, 점진적으로 액포내에는 분비물질의 전구물질로 추측되는 전자밀도가 높은 친오스뮴성의 물질이 축적되어 있었다. 이들 액포 주위에는 소포체, 골지체, 미토콘드리아, 그리고 색소체 등이 위치하였는데, 색소체는 난원형으로 뚜렷한 이중막으로 둘러싸여 있으며 비교적 높은 전자밀도를 나타내는 기질속에 발달중인 내막계가 그라나의 형태를 갖추기 시작했고 스트로마 기질내에는 구형인 색소체소구(plastoglobule)가 관찰되었다. 또한 일부 색소체의 기질내에는 전자밀도가 높은 구형의 분비과립과 색소체소구가 함께 나타났다. 분비세포와 접한 상단부의 세포질에는 다수의 작은 소낭들이 원형질막을 따라 배열됨이 관찰되었는데 소낭내에는 전자밀도를 갖는 물질이 함유되어 있음이 관찰되었다.

분비모의 상단부에 위치한 분비세포는 돌기형을 이루고 있었으며, 기저세포벽으로부터 확장된 큐티클층으로 덮혀 있었다. 분비세포는 활성이 높은 세포로서 분비모를 구성하는 다른 세포들에 비해 전자밀도가 높게 나타났다. 세포의 중앙부는 핵이 위치하였는데 기저세포나 병세포의 핵에 비해 전자밀도가 높은 이질염색질은 핵막을 따라 모여있었다. 세포질에는 리보솜, 골지체, 미토콘드리아, 조면소포체, 색소체, 그리고 구형과 침상형의 분비과립들의 수가 증가하였다. 소포체는 내강이 팽창되었으며, 조면소포체 기원의 소포 및 액포내에는 전자밀도를 달리하는 친오스뮴성 물질을 함유하고 있었다(Figs. 2, 5, 6). 골지체는 시스터나가 4~6개로서 겹겹히 중첩해 있었으며 각 골지시스터나의 양끝은 풍선처럼 둥글게 부풀어 있어 마치 아령과 같은 모습을 이루고 있었고, 시스터나의 양끝

을 제외한 나머지 부분은 납작하거나 팽창되었다. 또한, 전자밀도를 갖거나 갖지 않는 골지체 기원의 소낭과 액포들은 미토콘드리아 및 조면소포체와 밀접하게 위치하였다(Figs. 2, 5). 색소체는 격자상의 막구조를 이루고 있으며, 스트로마 기질내에는 구형인 분비파립과 색소체소구(Fig. 3, arrow)들이 관찰되었다. 또한, 분비물질로 추정되는 파립내 함유물들은 색소체막 주변부로 이동되며 중앙부위는 과립내 물질합성과 관련이 있는 것으로 추정되는 내막체인 격자상 구조가 관찰되었다(Figs. 2, 3, 4). 분비강(subcuticular cavity)은 외부와 접한 병증세포벽과 큐티클층사이에서 형성되었다. 기저세포로부터 연결된 큐티클층은 분비세포를 둘러싼 분비강의 외곽을 덮고 있는 큐티클층과 연결되어 나타났으며, 큐티클의 가장 바깥쪽 표면에는 전자밀도가 다소 불규칙한 형태의 납질층(wax)인 각피표피층(epicuticular wax)이 관찰되었다. 세포벽은 분해상을 나타나며 세포벽의 구성물질인 섬유소의 미세섬유상을 보여주고 있다. 분비강내에는 세포벽으로부터 유리된 세포벽성분과 분비물질이 이동함을 볼 수 있었다(Fig. 2). 분비세포내의 분비파립들은 더욱 증가되어 세포질이 짙게 나타났으며 이러한 과립들을 포함한 소낭들은 multivesicular body를 형성한 후 원형질막과 융합하여 세포벽으로 분비되는 모습이 관찰되었다(Fig. 7, arrow). 또한, 세포벽을 둘러싸고 있는 큐티클층과 큐티클층 외부에는 분비물질로 판단되는 친오스뮴성 물질들이 관찰되었다(Fig. 8, arrow).

고 칠

외분비 구조인 분비모는 본 연구 대상인 백리향을 포함하는 꿀풀과 식물이외에도 가지과, 국화과 등의 여러 식물에서 발견되며(Metcalfe and Chalk, 1950; Uphof, 1962; Schnepf, 1969; Serrato-Valenti *et al.*, 1997), 주로 유지성 물질을 분비하는 것으로 알려져 있으나(Amelunxen, 1964, 1965, 1967; Amelunxen *et al.*, 1969; Luttge, 1971; Schnepf, 1972; Dell and McComb, 1977; Fahn, 1979), 유지성 물질과 함께 다른 물질도 분비하는 것으로 알려져 있다(Amelunxen *et al.*, 1969; Serrato-

Valenti *et al.*, 1997). 또한, 백리향에서 발견되는 두상형 분비모는 본 연구 결과에서처럼 일반적으로 하나의 기저세포, 병세포 및 분비세포로 이루어져 있는 것으로 알려져 있다(Fahn, 1979).

분비세포의 세포질에서 관찰되는 소낭들은 전자밀도가 높은 물질들을 함유하고 있으며(Luttge, 1971; Shin and Kim, 1994), 또한 분비강 형성이 끝난 분비모의 경우 분비기능을 수행하는 분비세포의 세포질은 치밀하고 세포소기관들이 많이 발달하고 있고(Kim and Mahlberg, 1991; Mahlberg and Kim, 1992), 분비과정중인 분비세포에는 전자밀도가 높은 다수의 리보솜이 분포하는 것으로 알려져 있다(Schnepf, 1969; Wollenweber *et al.*, 1971; Dell and McComb, 1977; Oross and Thomson, 1982). 본 연구 결과에서도 분비모의 이러한 독특한 특징들을 관찰할 수 있었는데, 분비모를 이루는 분비세포는 기저세포나 병세포에 비해 세포질이 치밀하고 다수의 세포소기관들을 함유하고 있었으며, 전자밀도가 높은 분비물질을 포함하고 있는 것으로 확인되었다.

분비모가 정상적으로 분화하기 위해서는 분비세포를 기저세포에서 지탱해주는 병세포가 필요하며, 이러한 병세포는 지지를 위한 구조적 특징을 지니고 있어야 할 것이다. 그런데, 병세포의 수층세포벽은 완전히 각피화되어 있어, 분비세포의 자라나는 큐티클층을 보호하거나 병세포 주위에서 섬유소층으로부터 큐티클층의 이탈을 막는 기능을 하는 것으로 알려져 있다(Amelunxen, 1965; Schnepf, 1972; Dell and McComb, 1977; Serrato-Valenti *et al.*, 1997). 백리향의 경우 병세포에 발달하는 수층세포벽에도 기저세포벽으로부터 확장된 두꺼운 큐티클층이 발달하고 있었으며, 또한 이 큐티클층이 분비세포를 둘러싼 분비낭의 외곽을 덮고 있는 큐티클층과 연결되어 나타나, 병세포의 수층세포벽이 큐티클층을 보호하거나 섬유소층으로부터의 이탈을 막는 것으로 생각된다.

많은 종류의 분비세포에는 작은 액포들이 유합되어 커다랗게 형성된 중앙액포가 분포하는 것으로 알려져 있으며(Esau, 1974; Kathryn and Mahlberg, 1980; Albert and Horney, 1983), 이 액포내에는 친오스뮴성 물질을 포함하고 있는 것으로 보고되었다(Amelunxen, 1967; Harry and Lersten, 1968).

본 연구에서도 미성숙한 분비세포 중앙부에 발달한 커다란 액포와, 분비물질의 전구물질로 생각되는 친오스뮴성 물질들이 축적되어 있음을 관찰할 수 있었다. 그러나, 실제로 분비기능을 담당하는 성숙한 분비모의 분비세포의 경우에는 전자밀도가 높은 물질을 함유하는 소형액포들을 다수 관찰할 수 있었는데, 이러한 소형액포들은 분비가 이루어짐에 따라 액포내에 들어있던 분비물질을 세포질 및 세포 외부로 이동시키는 운반자 역할을 하는 것으로 생각된다. 이러한 점은 오래된 분비세포의 경우 액포가 비어있고, extraplasmonic space가 증가한다는 보고(Amelunxen, 1967)로 뒷받침된다.

대다수의 분비모에는 다수의 미토콘드리아가 분포하는데, 이들은 물질분비와 관련된 물질대사에 관여하며, 원형질막과 밀접하게 위치하는(Luttge, 1971) 것으로 알려져 있다. 백리향의 경우에도, 분비세포내에 미토콘드리아가 널리 분포하고 있었으며, 또한 분비물질을 분비하는 세포소기관 및 분비물질과 밀접하게 위치하고 있어, 미토콘드리아가 분비물질의 분비에 관여하는 것으로 생각된다. 그런데, 백리향 분비세포내에 있는 미토콘드리아는 크리스테가 매우 불규칙하게 배열되어 있었으며, 기질은 전자밀도가 낮아 밝게 관찰되었다.

분비기능을 담당하는 분비세포내에는 소포체가 특히 발달하는데, 분비물질의 종류나 식물에 따라 조면소포체(Amelunxen *et al.*, 1969; Esau, 1974; Galatis *et al.*, 1978; Oross and Thomson, 1982)나 활면소포체(Schnepf, 1969, 1972; Heinrich, 1973; Wollenweber *et al.*, 1971)가 발달하거나, 이 두 소포체 모두(William *et al.*, 1976; Platt-Aloia *et al.*, 1983)가 발달하기도 한다. 백리향의 경우에는 활면소포체보다는 조면소포체가 널리 분포하고 있어, 조면소포체에서 분비물질을 합성하는 것으로 생각된다. 특히 소포체는 내강이 팽창되어 있었고, 미토콘드리아, 골지체 및 전자밀도가 높은 분비과립과 친오스뮴성 물질로 차있는 액포 등과 밀접하게 위치하고 있어, 소포체가 분비물의 합성 및 수송 기능을 담당하고 있는 것으로 생각된다.

분비세포에서 골지체의 출현은 다양하게 보고되었으며(Amelunxen, 1964; Luttge, 1971; Schnepf,

1972), 특히 유지성 물질이 생성되는 동안에는 골지체가 발달하여 10~15층의 골지시스터나를 구성하며, 주변부에 소낭을 분비하는 것으로 알려져 있다(Amelunxen, 1967). 백리향의 경우에도, 골지체가 소포체와 작은 액포 사이에 다수 분포하고 있었으며, 특히 성숙한 분비모의 분비세포에서는 그 수가 더 많은 반면 중앙액포는 응축되어 있었고, 겹겹히 중첩되어 있는 골지시스터나가 관찰되는 것으로 보아, 백리향의 분비모에서도 액포속의 유지성 물질을 골지체를 통해 분비하는 것으로 판단할 수 있다. 그런데 백리향이 속하는 꿀풀과에 속하는 박하속 식물의 분비모에서는 분비세포의 세포질에서 처음으로 essential oils이 형성되는 것으로 밝혀졌다(Amelunxen, 1965).

분비세포내에 분포하는 색소체는 식물 종류나 분비구조에 따라 다양한 종류로 관찰되는데, 전분형성체(Harry and Lersten, 1968; Lenore *et al.*, 1981; Lenore, 1982; Fineran, 1982; Albert and Horney, 1983), 또는 원시색소체 형태로 나타난다(Nessler and Mahlberg, 1978, 1979; Nessler, 1982; Oross and Thomson, 1982). 또한 색소체의 함유물도 다양하게 나타나는데, 단백질, 지질, 폐놀 성분 등이 색소체내에 함유되기도 한다(Flemion *et al.*, 1967; Marinos, 1967; Gifford and Steward, 1968; Cran and Possingham, 1974; Hoefer and Esau, 1975). 이러한 색소체 함유물은 저장 기능을 담당하거나(Newcomb, 1967), 텔라코이드 생성에 관여하기도 한다(Salema *et al.*, 1972). 백리향의 경우, 색소체 내에 텔라코이드 구조가 미약하고, 전분을 함유하고 있지 않으며, 중앙 부위에는 과립내 물질합성과 관련이 있을 것으로 추정되는 내막계인 격자상 구조(Shin and Kim, 1994)가 발달된 점으로 보아, 색소체에서 분비물질의 일부가 생성되어 외부로 분비되는 것으로 보인다. 한편, 색소체에 함유된 물질의 전자밀도가 골지체에 함유된 분비물질로 추정되는 물질의 전자밀도와 동일하게 관찰되어, 백리향의 경우 색소체 함유물은 저장 기능을 담당하는 것보다는 분비 기능을 하는 것으로 생각된다.

따라서, 본 연구 재료인 백리향의 경우, 친오스뮴성 물질을 함유하는 색소체와 전자밀도를 갖는 과립을 분비하는 골지체가 유지성 물질의 분비 기작에 관련이

있을 것으로 생각되며, 분비작용에는 조면소포체, 친오스뮴성 물질을 함유한 액포 및 미토콘드리아 등이 서로 연관성을 갖는 것으로 사료되나, 세포소기관과 분비기작에 대해서는 앞으로 더 많은 연구가 진행되어야 할 것이다. 그런데, 분비세포에서 분비기능을 담당하는 세포소기관들의 구조와 작용에 대해서는 여러 견해들이 보고되어 있을 뿐(Luttge, 1971; William et al., 1976; Kathryn and Mahlberg, 1980; Fahn, 1979; Nessler and Mahlberg, 1979; Fahn and Shimony, 1996), 정확하게 알려지지 않고 있는 실정이다.

백리향의 분비모를 구성하는 세포들 사이의 병충세포벽에는 원형질연락사가 분포하고 있었는데, 이러한 원형질연락사는 많은 종류의 분비구조에서도 확인되었다(Luttge, 1971; Wergin, 1975; Fahn, 1979; Oross and Thomson, 1982). 이러한 사실로 보아, 이러한 원형질연락사는 분비세포에서 분비되는 유지성 물질의 전구물질 이 기저세포로부터 병세포를 경유하여 분비세포에 이르기까지의 symplastic transport의 경로로 생각된다.

한편, 백리향의 경우, 누출상 분비의 특징인 분비세포벽의 합입이 일어나지 않은 점(Luttge, 1971), 분비세포의 상단부 세포질에 다수의 전자밀도를 갖는 소포체 및 골지체 기원의 소낭들이 원형질막을 따라 배열하고 있는 점(Harry and Lersten, 1968), 그리고 분비과립들과 막성 소낭들이 multivesicular body를 형성하여 원형질막과 융합하는 현상이 관찰되는 점(O'Brien et al., 1996) 등으로 보아, 유지성 물질이 과립상분비에 의해 분비되는 것으로 판단된다.

결 론

한국산 백리향(*Thymus quinquecostatus* Celakovsky) 잎에 분포하는 두상형 분비모의 미세 구조 및 분비물질의 형성 및 분비과정을 전자현미경을 이용하여 관찰하였다.

분비모는 3개의 세포층으로 구성되었다; 각각 단세포로 구성된 기저세포층, 중간층인 병세포 및 비후된 큐티클을 갖는 분비세포로 이루어져 있다. 분비세포에는 다른 세포들에 비하여 전자밀도가 높게 나타났으

며, 세포 내부에는 세포소기관인 미토콘드리아, 조면소포체, 색소체, 골지체 그리고 막성구조가 관찰되었다. 특징적으로 격자상의 구조와 색소체과립을 함유하는 색소체가 관찰되었다. 분비세포의 세포질에는 친오스뮴성 물질로 가득 차 있었다. 분비세포에서 골지체 기원의 분비소낭은 막성소낭으로 원형질막과 융합하여 세포벽으로 분비됨이 관찰되었다. 또한, 분비물질의 외부로의 분비는 분비세포에 나타나는 잘 발달된 소포체, 미토콘드리아, 골지체, 그리고 원형질막과 융합하는 막성소낭 등이 관찰되는 것으로 미루어 보아 과립상 분비에 의하여 이루어지는 것으로 판단된다. 분비강은 큐티클층과 세포벽사이에 형성되는데, 큐티클층과 세포벽이 분리되면서 분비세포의 상단부에 형성된다.

참 고 문 헌

- 이우철, 1996. 한국식물도감, 서울, 동아출판사
 Albert PK, Horney HT, 1983. The development of mucilaginous raphide crystal idioblasts in young leaves of *Typha angustifolia* L., Amer. J. Bot. 70, 691-705
 Amelunxen F, 1964. Elektronenmikroskopische Untersuchungen an den Drusenhaaren von *Mentha piperita*, Plant Med. 12, 121-139
 Amelunxen F, 1965. Elektronenmikroskopische Untersuchungen an den Drusenschuppen von *Mentha piperita* L., Planta Med. 13, 457-473
 Amelunxen, F, 1967. Einige Beobachtungen in den Blattzellen von *Mentha pipertita* L., Planta Med. 15, 32-34, 1967
 Amelunxen F, Wahlig T, Arbeiter H, 1969. Über den Nachweis des Atherischen Ols in Isolierten Drusenhaaren und Drusenschuppen von *Mentha piperita* L., Z. Pflanzenphysiol. 61, 68-72
 Cran D, Possingham J, 1974. Plastid thylakoid formation, Ann. Bot. 38, 843-847
 Dell B, McComb AJ, 1977. Glandular hair formation and resin secretion in *Eremophila frasere* F. Meull (Myoporaceae), Protoplasma 92, 71-86
 Esau K, 1965. Plant Anatomy, 2nd ed., John Wiley & Sons, New York, pp.308-337

- Esau K, 1974. Ultrastructure of secretory cells in phloem of *Mimosa pudica* L., Ann. Bot. 38, 159-164
- Fahn A, 1979. Secretory Tissues in Plants, Academic Press, London, pp. 158-222
- Fahn A, Shimony C, 1996. Glandular trichomes of *Fagonia* L. (Zygophyllaceae) species: structure, development and secreted materials, Ann. Bot. 77, 25-34
- Fineran BA, 1982. Distribution and organization of nonarticulated laticifers in mature tissues of *Poinsettia* (*Euphorbia pulcherrima* W.), Ann. Bot. 50, 207-220
- Flemion F, Dengler R, Dengler N, Stewart K, 1967. Ultrastructure of shoot apices and leaves of normal and physiologically dwarfed peach seedlings. I. Plastid development, Contrib. Boyce Thomson Inst. Plant Res. 23, 331-334
- Galatis B, Apostolakos, Katsaros C, 1978. Ultrastructural studies on the oil bodies of *Marchantia paleacea* Bert. II. Advanced stage of oil-body cell differentiation: synthesis of lipophilic material, Can. J. Bot. 56, 2268-2285
- Gifford EM, Stewart K, 1968. Inclusions of the protoplastids and vacuoles in the shoot apices of *Bryophyllum* and *Kalanchoe*, Amer. J. Bot. 55, 269-279
- Harry TH, Lersten NR, 1968. Development, structure and function of secretory trichomes in *Psychotria bacteriophila*, Amer. J. Bot. 55, 1089-1099
- Heinrich G, 1973. Entwicklung, Feinbau und Olgehalt der Drusenschuppen von *Monarda fistulosa*, Plant Med. 23, 154-166
- Hoefer L, Esau K, 1975. Plastid inclusions in epidermal cells of *Beta*, J. Microsc. (Paris) 22, 109-116
- Kathryn JW, Mahlberg PG, 1980. Ultrastructure of developing and mature nonarticulated laticifers in the milkweed *Asclepias syriaca* L., Amer. J. Bot. 67, 1160-1170
- Kim ES, Mahlberg PG, 1991. Secretory cavity development in glandular trichomes of *Cannabis sativa* L., Amer. J. Bot. 79, 166-173
- Lenore TD, 1982. The floral and extra-floral nectaries of *Passiflora*. II. The extra-floral nectary, Amer. J. Bot. 69, 1420-1428
- Lenore TD, Gaal DJ, Reisner WH, 1981. The floral and extra-floral nectaries of *Passiflora*. I. The floral nectary. Amer. J. Bot. 68, 453-462
- Luttge U, 1971. Structure and function of plant glands, Ann. Rev. Plant Physiol. 22, 23-44
- Mahlberg PG Kim ES, 1992. Secretory vesicle formation in glandular trichomes of *Cannabis sativa*, Amer. J. Bot. 79, 166-173
- Marinos N, 1967. Multifunctional plastids of potato tuber buds, J. Ultrastruct. Res. 17, 91-113
- Metcalfe CR, Chalk L, 1950. Anatomy of the Dicotyledons. Clarendon Press, Oxford.
- Nessler CL, 1982. Ultrastructure of laticifers in seedlings of *Glaucium flavum*, Can. J. Bot. 60, 56-567
- Nessler CL, Mahlberg PG, 1978. Laticifer ultrastructure and differentiation in seedling *Papaver bracteatum* Lindl., Amer. J. Bot. 65, 978-983
- Nessler CL, Mahlberg PG, 1979. Plastids in laticifers of *Papaver*. I. Development and cytochemistry of laticifer plastids in *P. somniferum* L. (Papaveraceae), Amer. J. Bot. 66, 266-273
- Newcomb E, 1967. Fine structure of protein storing plastids in bean root tips, J. Cell Biol. 33, 143-163
- O'Brien SP, Loveys BR, Grant WJR, 1996. Ultrastructure and function of flower nectaries of *Chamelaucium uncinatum*, Ann. Bot. 78, 189-196
- Oross JW, Thomson WW, 1982. The ultrastructure of the salt glands of *Cydonia* and *Distichlis*, Amer. J. Bot. 69, 939-949
- Platt-Aloia KA, Oross JW, Thomson WW, 1983. Ultrastructural study of the development of oil cells in the mesocarp of avocado fruit, Bot. Gaz. 144, 49-55
- Salema R, Mesquita J, Abreu J, 1972. Particular aspects of the construction of photosynthetic

- membrane, J. Sunmicrosc. Cytol. 4, 161-169
- Schnepf E, 1969. Sekretion und Exkretion bei Pflanzen. Springer, Wien-New York.
- Schnepf E, 1972. Tubulares Endoplasmatisches Reticulum im Drusen mit Lipophilen Ausscheidungen von *Ficus*, *Ledum* und *Salvia*, Biochem. Physiol. Pflanzen. 163, 113-125
- Serrato-Valenti G, Bisio A, Cornara L, Ciarallo G, 1997. Structural and histochemical investigation of the glandular trichomes of *Salvia aurea* L. leaves, and chemical analysis of the essential oil, Ann. Bot. 79, 329-336
- Shin MC, Kim ES, 1994. Comparative morphology of plastids on vegetative tissue of *Cannabis sativa*, Korean J. Electron Microscopy 24, 1-12
- Uphof JCT, 1962. Encyclopedia of Plant Anatomy, ed. W. Zimmermann, P.G. Ozenda, bd. 4, teil 5, Gebruder Borntraeger, Berlin, pp. 1-206
- Wergin PW, 1975. Ultrastructure of the subglandular cells from the foliar nectaries of cotton in relation to the distribution of plasmodesmata and symplastic transport of nectar, Amer. J. Bot. 62, 842-849
- William WT, Platt-Aloia KA, Endress AG, 1976. Ultrastructure oil gland development in the leaf of *Citrus sinensis* L., Bot. Gaz. 137, 330-340
- Wollenweber E, Egger K, Schnepf E, 1971. Flavonoid-Aglycone in *Alnus knospen* und die Feinstruktur der Drusenzellen, Biochem. Physiol. Pflanzen. 162, 193-202

FIGURE LEGENDS

Figs. 1-8. Electron micrographs of capitate-stalked glandular trichome in developing leaf of *Thymus quinquecostatus*.

Fig. 1. Early development of capitate-stalked glandular trichome. Glandular trichome was consisted of three cell layers : a basal cell layer, a stalk cell with single-celled intermediate layer and a secretory cell. Stalk cell showing the osmiophilic materials containing vacuoles (asterisks). The radial walls of the stalk cell were completely cutinized (arrow).

Figs. 2-8. Mature stage in capitate-stalked glandular trichome.

Fig. 2. Showing the trichome secretion and formation of the enlarged secretory cavity covered with cuticle. The expanded vacuole was central portion in basal cell. The stalk cell had the plastid with a dense osmiophilic granule. The cytoplasm of secretory cell was dense, rich in mitochondria, rER and Golgi complex and has many vesicular structure.

Fig. 3. Plastid was dominant organelle and contained membrane-bounded osmiophilic inclusions and plastoglobule (arrow).

Fig. 4. Plastid was observed that contained a structure that resembled a reticulate body. The osmiophilic secretory product migrates from central region to peripheral portions of plastid.

Figs. 5, 6. Secretory cell of glandular trichome. Golgi complex consisted of well developed cisternae and secretory vesicles. Enlarged portions of the rER were frequently associated with Golgi complex and mitochondria.

Fig. 7. Secretory cell of glandular trichome. The cytoplasm of secretory cell was filled with osmiophilic secretory materials. The secretory vesicles, originated from Golgi complex, appeared as membrane bounded vesicles (arrow) and secreted to the outer wall surface by exocytosis.

Fig. 8. Most of the secreted materials passed the cuticle. Note the loosely arranged fibrous wall materials and osmiophilic secretory products along inner surface of cuticle.

Abbreviations

BC	: basal cell	N	: nucleus
Cv	: subcuticular cavity	P	: plastid
Ch	: chloroplast	Pd	: plasmodesmata
Cu	: cuticle	rER	: rough endoplasmic reticulum
CW	: cell wall	SC	: secretory cell
G	: Golgi complex	TC	: stalk cell
M	: mitochondria	V	: vacuole
Mvb	: multivesicular body	☆	: osmiophilic materials containing vacuoles





