

## *Pelargonium peltatum* 분비모의 미세구조 연구

조 범 석, 고 경 남, 김 은 수\*  
건국대학교 이과대학 생명과학과

### Ultrastructural study of Glandular Trichomes in *Pelargonium peltatum*

Bum-Suk Cho, Kyoung-Nam Ko and Eun-Soo Kim\*  
Department of Biological Sciences, Konkuk University  
(Received February 12, 1999)

#### ABSTRACT

The ultrastructure of glandular trichomes in *Pelargonium peltatum* has been studied with a light microscope, transmission, and scanning electron microscope. Two types of the glands, long-stalked and short-stalked capitate glands, are distinguished with their shape and size of the total glands. Both glands are extremely abundant in the leaf veins and petioles.

These glandular trichomes are consisted of one secretory cell, three stalk cells, and one basal cell. The secretory cells contain a large amount of smooth endoplasmic reticulum. They have also much plastids, vacuoles, Golgi apparati, and mitochondria. High electron-dense deposits are frequently present in vacuoles of secretory cells. It seems to be phenolic compounds which is thought as the major secretory precursors.

**Key words** : Glandular trichomes, Ultrastructure, *Pelargonium*, Secretory cell

#### 서 론

식물의 분비모는 특정물질을 세포의 외부 또는 세포간격으로 방출하는 매우 분화된 세포들로서 구성되어 있다. 분비물질은 물과 ion처럼 세포내에서 합성되지 않은 물질도 포함되지만 대부분의 경우 세포

내 물질대사를 통해 합성되고, 분비과정을 통해 방출된다. 분비모의 대부분은 친수성 물질을 분비하는데, 이런 종류로서는 다당류를 분비하는 사막식물의 점액선(mucilage gland), 식충식물의 포충엽에서 발달하고 있으며 단백질 가수분해효소를 분비하는 소화선(digestive gland), 염분농도가 높은 간척지 식물의 염선(salt gland), 그리고 대부분의 피자식물

이 논문은 1997년도 건국대학교 학술진흥연구비 지원에 의한 연구과제임.

\* Correspondence should be addressed to Dr. Eun-Soo Kim, Department of Biological Sciences, Konkuk University, 93-1 Mojin-Dong, Kwangjin-Gu, Seoul 133-701, Korea. Ph : (02) 450-3430, FAX : (02) 3436-5432, E-mail : kimes@kkucc.konkuk.ac.kr

Copyright © 1999 Korean Society of Electron Microscopy.

엽연에 분포하는 배수조직 (hydathode), 수분배개 동물을 유인하기 위해 당액을 분비하는 밀선 (nectary) 등을 들 수 있는데, 엄밀하게 이들 분비물질은 복합적인 물질들로 구성되기 때문에 분비모를 단지 분비물의 종류에 따라서 구분하는 것은 거의 불가능하다.

이와는 달리 소수성 물질을 분비하는 분비모에서는 대단히 다양한 종류의 물질들이 관찰된다. 그 가운데에서 가장 대표적인 것은 정유 (essential oil)와 수지 (resin)로 알려져있는 terpenoids이다. 이밖에 wax, fat, flavonoid aglycon 등도 흔히 관찰되며, 친수성물질과 혼합된 gum의 형태로 분비되는 것이 보통이다 (Schnepf, 1974).

분비과정의 유형에 있어서도 친수성물질은 주로 merocrine의 방식으로 분비되지만, 소수성물질은 일반적으로 holocrine의 방식으로 분비되는 특징이 있다. 대마 분비모에서의 terpenoid의 일종인 cannabinoid의 분비도 이같은 merocrine의 방식을 따르고 있으나 분비물질의 세포벽 통과기작은 아직 명확하게 입증되지 못하고 있다 (Kim & Mahlberg, 1995).

흔히 소수성물질은 세포내 합성을 전, 후로 하여 이들의 전구물질 또는 합성물질은 액포 또는 소포와 같이 막으로 둘러싸인 격리된 공간에 저장, 축적되는데 지속적인 소수성물질의 합성이 이루어지는 분비모에서는 이들 물질을 저장하기 위한 커다란 공간 즉, 분비강의 형성이 분비물질 합성전에 이루어져 있어야만 한다 (Kim & Mahlberg, 1991).

*Pelargonium* 분비모는 monoterpenoid를 포함한 방향성의 소수성물질을 분비하기 때문에 대마와 유사한 분비유형과 분비과정을 따를 것으로 추측되지만, 분비물질의 물리화학적 특성에 따른 이들 나름대로의 독특한 미세구조와 특성을 지닐 것으로 생각되어 왔다. 특별히 *Pelargonium* 분비모의 essential oil은 살충제, 방부제, 향료, 향신료, 및 각종의 약제로서 사용되는 경제성이 높은 식물의 이차대사산물이기 때문에 이의 분비기작에 관한 연구는 많은 관심의 대상이 되고 있다.

일찍이 분비물질의 높은 효용성으로 인해서 이들의 화학구조에 관한 연구가 착수되어져 왔다. 그러나, 주로 친수성분비물질을 분비하는 분비모에 집중

되어 왔고 (Loomis & Croteau, 1973), terpene, 왁스 (wax), 지방 (fat)과 같은 소수성 물질을 분비하는 분비모는 시료 제작에 따른 어려움 때문에 지금까지 많이 연구되어 있지 않다.

Essential oil을 분비하는 각종의 식물을 대상으로 *Origanum* (Bosabalidis & Tsekos, 1982, 1984), *Thymus* (Brunni & Modensi, 1983), *Salvia* (Venkatachalam et al., 1984), *Nicotiana* (Keene & Wagner, 1985), *Mentha* (Gershenzon, 1989), *Satureja* (Bosabalidis, 1990), *Humulus* (Oliveira & Pais, 1990), *Cannabis* (Kim & Mahlberg, 1991, 1995, 1997a, b, c), *Rosa* (Hashidoko & Urashima, 1995) 등이 알려지고 있다. 분비의 조절현상은 막의 구조와 체제, 그리고 세포소기관의 분포, 또한 이들간의 상호작용에 따라 좌우된다. 이러한 면에서 볼 때에 *Pelargonium*의 분비모는 이러한 요구에 부응할 뿐 아니라 식물의 구조와 생리 현상의 상호관계를 명확히 밝힐 수 있는 가장 바람직한 system이라 할 수 있다.

## 재료 및 방법

본 실험에 사용된 재료는 서울 광진구 소재의 화원으로부터 구입한 제라늄 (*Pelargonium peltatum*)을 실험실과 생물학과 온실에서 생장시켰다.

### 1. 주사전자현미경 (SEM) 시료제작

성숙된 *Pelargonium peltatum*의 잎을 해부현미경 하에서 5.0 mm × 5.0 mm 크기의 절편으로 만든 후, 2시간 동안 상온에서 전고정 (25 mM sodium phosphate buffer; pH 7.2, 2% glutaraldehyde)시킨 다음, 동일한 완충액을 가지고 5분씩 3회 세척하였다. 이후 오스mium산 (OsO<sub>4</sub>; 2% osmium tetroxide)으로 2시간 동안 상온에서 후고정 시키고, 증류수로 5분씩 3회 수세하였다. 탈수는 에탄올을 농도별로 60분씩 각 단계별로 실행한 후에 isoamylacetate에 보관하였다.

그런 다음, 조직을 critical point dryer (Bioradical E3000)에 1,000psi, 임계온도에서 조직을 건조시켰다. 건조된 조직은 stub에 고정시키고 ion coa-

ter (JFC 1110E, JEOL)을 이용하여 10분간 gold coating한 후에 주사전자현미경 (JSM-840A, 20 kV)으로 관찰하였다.

## 2. 투과전자현미경 (TEM) 시료제작

성숙된 *Pelargonium peltatum*의 잎을 해부현미경 하에서 1.5 mm × 2.0 mm의 크기로 절편을 만든 후, 2시간 동안 상온에서 전고정 (25 mM sodium phosphate buffer; pH 7.2, 2% glutaraldehyde)시킨 다음, 동일한 완충액을 가지고 5분씩 3회 세척하였다. 이후 오스뮴산 (OsO<sub>4</sub>; 2% osmium tetroxide)으로 2시간 동안 상온에서 후고정 시키고, 증류수로 5분씩 3회 수세하였다. 탈수는 에탄올을 농도별로 60분씩 각 단계별로 실행하였다. 탈수된 조직은 propylene oxide로 치환하여 Spurr 혼합액에 포매하고 incubator (60°C, 24시간)에서 중합시켰다. 포매된 조직은 초박절편기 (Reichert-Ultracut S)와 glass knife를 이용하여 0.5 μm 두께의 semisection을 제작한 다음, toluidine blue-basic fuchsin으로 염색 시키고, 광학현미경 (Axiophot 2, Carl Zeiss)으로 관찰하였다. 이 후, diamond knife를 가지고 70nm의 은색절편을 얻어서 copper grid (300 mesh)에 부착시킨 다음, 1% uranyl acetate와 lead citrate로 이중염색 (Reynolds, 1963)하여 투과전자현미경 (JEM-2000 EX-II, 80 kV)으로 관찰하였다.

## 결 과

*Pelargonium peltatum*은 두 가지 종류 (Type I, II)의 분비모를 지니고 있었으며, 이들은 모두 잎, 엽병, 줄기, 꽃등에서 관찰되었다. 잎의 향측면에는 short-stalked capitate glands (Type I)가 많이 분포하였으나 (Fig. 1), 배측면에는 long-stalked capitate glands (Type II)가 더 많이 분포하였다 (Fig. 2). 그러나, 엽병위에는 Type I과 Type II 두 종류 모두 밀도가 높았다 (Fig. 3). Type I의 분비모는 1개의 분비세포, 3개의 병세포, 1개의 기부세포로 이루어져 있었는데, 병세포와 기부세포의 직경이 거의 같은 원기둥상을 나타내었다 (Fig. 4). Type II의 분비모는 Type I과 같이 1개의 분비세포, 3개의 병세포,

1개의 기부세포로 이루어져 있었지만, 병세포의 길이가 분비세포쪽으로 갈수록 가늘고 길었다 (Fig. 5).

Type I 분비모에서 분비강 형성은 세포벽과 큐티클층이 유리되면서 점차 분비강이 형성되는 것으로 관찰되었고, 큐티클은 매우 두터웠으며 (0.5 μm), 큐티클층과 인접해있는 세포벽을 구성하는 섬유소는 느슨하였다. 분비강이 형성되는 주변부에는 많은 미토콘드리아가 관찰되었다 (Fig. 6). 분비강 형성초기 분비세포의 세포소기관으로서의 미토콘드리아, 조면소포체, 색소체, 골지장치, free 리보솜 등이 관찰되었고, 분비물질의 저장과 관련된 액포가 잘 발달하였다. 특히 tonoplast를 따라 분비물질의 전구체로 추정되는 전자밀도가 높은 물질이 많이 관찰되었다 (Fig. 7), 색소체의 경우 특징적으로 가늘고 긴 틸라코이드가 가득 찬 불규칙한 형태를 지니고 있었다 (Fig. 9). 분비세포와 병세포사이의 세포벽을 따라 많은 수의 미토콘드리아가 존재하였고, 원형질연락사가 관찰되었으며, 병세포에는 분비세포와 같이 tonoplast를 따라 전자밀도가 높은 물질이 관찰되었으며, 세포질은 비교적 충만하였다. 병세포의 측면 세포벽은 큐티클층이 거의 나타나지 않았다 (Fig. 8).

Type I의 성숙한 분비세포에는 중앙액포가 더욱 발달하였고, tonoplast를 따라 존재하였던 전자밀도가 높은 물질이 관찰되지 않았으며, 세포질은 충만하였다. 발달된 분비강은 분비세포를 둘러싸고 있었고, 분비강 외부의 큐티클층은 얇았다. 색소체는 분비강 형성 초기와는 다르게 틸라코이드가 발달되지 않았고, 라멜라구조를 지닌 원시색소체의 양상을 나타내었다. 병세포도 분비세포와 같이 중앙액포가 발달하였으며, 분비세포와 가까운 쪽으로부터 점차 액포내 저장물질이 소실되는 양상을 나타내었다. 또한, 세포질은 세포벽을 따라 잔존하고 있었다 (Fig. 10).

Type II의 분비세포에는 색소체, 미토콘드리아, 액포, free 리보솜 등의 세포소기관이 관찰되었으며, Type I과 같이 tonoplast를 따라 전자밀도가 높은 물질이 관찰되었고, 활면소포체가 특히 발달하였다 (Fig. 11). 분비물질이 활발히 분비되는 시기에 분비

세포와 분비강 사이의 세포벽을 구성하는 섬유소는 매우 느슨하게 관찰되었고, 분비물질로 사료되는 전자밀도가 높은 물질이 분비강에서 관찰되었으며, tonoplast를 따라 존재하던 전자밀도가 높은 물질은 대부분 분해된 것으로 관찰되었다(Fig. 12). Type II의 병세포는 Type I과 같이 측면 세포벽에는 큐티클층이 발달하지 않았고, Type I과는 다르게 액포내에는 전자밀도가 높은 물질이 관찰되지 않았다(Fig. 13).

## 고 찰

식물은 주어진 생육환경을 극복하기 위한 식물 고유의 특성이 있고, 동물체로부터의 섭식을 피하기 위한 다양한 방어기작을 가지고 있다. 분비모는 보호와 방어기능을 수행하는 비분비모(non-glandular trichomes)와 분비물질을 합성, 분비하는 분비모(glandular trichomes)로 나눌 수 있다. 특히 후자의 경우 그 속에 포함된 분비물질 속에는 terpenoids, alkaloids, glycosides를 비롯한 다양한 이차대사물질이 포함되어 있어서 이러한 방어역할을 보다 효과적으로 수행하고 있다(Schnepf, 1974).

Short capitate glands는 보통 1개의 기부세포, 1개 또는 2개의 병세포, 1개 또는 2개의 분비세포로 구성되고, long capitate glands는 보통 1개 또는 2개의 기부세포, 2개에서 5개로 구성된 병세포, 1개 또는 2개의 분비세포로 구성되며 모양과 형태가 다양하다(Karousou et al., 1991). *Pelargonium peltatum*의 경우 다양한 발생단계에 있는 분비모와 비분비모가 뿌리를 제외한 줄기, 잎의 향측면과 배측면, 그리고 엽병에 분포하고 있었다. 주로 보호와 방어기능을 수행하는 비분비모는 잎의 향측면과 배측면, 줄기 등에서 소수 관찰되었고, 분비물질을 저장하고 분비하는 분비모는 뿌리를 제외한 줄기, 잎, 엽병 등 식물체의 모든 부위에서 나타나고, 특히, 엽병위에 집중적으로 분포하였다. 분비모는 병세포(stalk cell)의 길이가 짧고 분비강(subcuticular space)이 분비세포를 둘러싸고 있는 Type I과 병세포의 길이가 가늘고 길며 분비강이 분비세포의 중앙에만 형성된 Type II로 구분할 수 있었다. 그러나,

Type I과 Type II의 분비모는 모두 1개의 분비세포와 3개의 병세포, 1개의 기부세포로 구성되어 있었다.

식물에 있어서 분비현상은 세포내에서 물질을 합성하고 이를 이동시키는 매우 역동적인 과정이기 때문에 세포질이 충실하게 구성되어 있을 뿐만 아니라 많은 에너지를 필요로 한다(Fahn, 1988). 따라서, 이들 세포는 큰 핵과 많은 수의 미토콘드리아, 발달된 액포, 골지체, 조면소포체 등의 세포소기관을 다수 지니고 있다. 더욱이, 인접하는 세포와의 세포벽에는 원형질연락사가 다수 존재함으로써 분비세포로의 물질이동을 원활하게 한다(Thomson & Lieu, 1967; Fahn, 1988). 원형질연락사는 직경이 40~50 nm인 이웃하는 세포사이에 존재하는 관상 연결체(tubular connection)로, 관 내부에는 desmotubule이 관통해 있으며 그 끝은 소포체와 연결되어 있다. 여러 개의 원형질연락사들은 symplast를 형성한다(Brian et al., 1996).

분비단계에서 관찰되는 가장 두드러진 특징은 색소체와 활면소포체의 증가이다. 소포체와 밀접해 있는 색소체는 essential oil과 resin을 분비하는 분비모의 특징이다(Dell & McComb, 1978; Charon et al., 1987; Fahn, 1988; Kleinig, 1989; Wagner, 1991; Duke & Paul, 1993). triterpenes의 합성(Goodwin, 1979)과 마찬가지로 farnesyl pyrophosphate와 이로부터 유도되는 sesquiterpenes의 합성은 세포질안의 활면소포체에서 일어난다(Gleizes et al., 1980; Belingheri et al., 1988; Huguney & Camara, 1990). 일반적으로 친수성 분비물질은 dictyosomes에서 유래한 골지체에 의해 분비되는 것으로 알려져 있다(Schnepf, 1974). *P. peltatum*의 분비모에서 분비강형성 초기의 Type I 분비모는 전체적으로 티라코이드가 발달된 색소체를 지니고 있었고, tonoplast를 따라 분비물질로 사료되는 전자밀도가 높은 물질이 관찰되었다. 병세포들 사이에, 병세포와 분비세포사이에 원형질연락사가 관찰되는 것으로 보아 활발한 symplastic pathway로 이용되고 있음을 짐작케 하였으며, 원형질연락사를 통해 인접하는 세포사이에 있는 raw material이 이동하는 것으로 보인다. 성숙한 Type I의 분비세포와 병세포에는

세포의 노화와 관련된 중앙액포가 발달하였고, 분비강 형성 초기에 tonoplast를 따라 관찰되었던 전자밀도가 높은 물질이 관찰되지 않는 것으로 보아 분비강의 분비작용에 사용된 것으로 사료된다. 분비모를 이루고 있는 세포에서 활면소포체가 잘 발달된 경우에는, 이들이 활면소포체가 terpene secretion에 직접 관여하고 있다고 볼 수 있다(Gershenzon J, 1989). 또한 활면소포체는 sesquiterpenes과 steroids의 합성과 이동에 중요한 역할을 하거나(Gleizes et al., 1980; Belingheri et al., 1988; Huguency & Camara, 1990) phenylpropanoids의 합성을 위해서 cinnamic acid에서 phenylalanine으로 전환시키는 기능을 한다(Schopker et al., 1995). Type II의 분비세포에서도 잘 발달된 활면소포체가 관찰된 것으로 보아 terpene을 분비하는 것으로 사료된다.

대부분 분비모의 분비물질은 분비세포 세포벽의 microfibrillar zone을 통해 큐티클층이 세포벽과 분리됨으로써 형성된 분비강에 저장된다(Fahn, 1988). 반면, *Leonotis leonurus*에서는 세포벽의 외측부위의 loose fibrillar mesh에 분비물질이 축적되는 것으로 관찰되었고(Ascenso et al., 1997), *Mimulus tiligii* 분비모의 경우 분비물질은 원형질막과 세포벽사이에 존재하는데 이것은 매우 보기 드문 것이다(Schnepf, 1974). 분비모의 크기가 일정하게 되면 바깥 세포벽과 큐티클층이 분리되면서 분비강을 형성하기 시작하는데, Type I 분비모의 경우 분비강은 점차 커지면서 분비세포 크기 이상으로 확대되었다. 분비물질이 계속해서 분비강에 쌓이게 되면 분비강은 더욱 커지게 되고 분비강을 이루고 있는 막은 얇아지게 될 것이다. 하지만 분비강을 형성하는 큐티클과 세포벽이 두께를 유지하는 것은 분비세포의 원형질막과 접하고 있는 세포벽에서 세포벽성분이 계속적으로 만들어지는 outer wall fibrils loosening현상이 일어나기 때문이다. 이렇게 loosening현상이 계속적으로 일어나는 이유는 분비강을 둘러싸고 있는 막을 안정하게 하고, 많은 양의 분비물질을 저장하기 위한 것으로 사료된다. 이것은 *Cannabis sativa* 등의 결과와 유사하였다(Kim & Mahlberg, 1991, 1995). Type II의 분비강은 분비세포의 중앙부위에만 형성되었고 Type I과 같이 outer wall

fibrils loosening현상이 관찰되었다.

*P. peltatum*의 분비모를 구성하고 있는 병세포의 측면세포벽은 큐티클층이 발달하였는데, 이러한 특성은 *Leonotis leonurus*에서와 많은 종류의 *Lamiaceae*에서 보고되었다(Amelunxen, 1964; Schnepf, 1974; Bosabalidis & Tsekos, 1982; Fahn, 1988; Bourett et al., 1994; Ascenso et al., 1997). 분비모의 병세포의 측면세포벽에 큐티클층이 발달한 것은 분비강에 저장된 분비물질이 역류하여 엽육세포와 같은 주위의 세포들이 손상되는 것을 막기 위한 것이다.

## 참 고 문 헌

- Amelunxen F: Elektronenmikroskopische untersuchungen an den druesenschuppen von *Mentha piperita* L. *Planta Medica* 12:121-139, 1964.
- Ascensao L, Natalia Marques, Salome Pais M: Peltate glandular trichomes of *Leonotis leonurus* leaves: Ultrastructure and histochemical characterization of secretions. *Int J Plant Sct* 158(3): 249-258, 1997.
- Belingheri LG, Pauly M, Gleizes, Marpeau A: Isolation by an aqueous two-polymer phase system and identification of endomembranes from *Citrofortunella mitis* fruits for sesquiterpene hydrocarbon synthesis. *J Plant Physiol* 132:80-85, 1988.
- Bosabalidis AM, Tsekos I: Glandular scale development and essential oil secretion in *Origanum dictamnus* L. *Planta* 156:496-504, 1982.
- Bosabalidis AM, Tsekos I: Glandular hair formation in *Origanum* species. *Annal Bot* 53:559-563, 1984.
- Bosabalidis AM: Glandular trichomes in *Satureja thymbra* leaves. *Annal Bot* 65:71-78, 1990.
- Bourett TM, Richard JH, Dalziel PO & David LH: Gland development on leaf surfaces of *Nepeta racemosa*. *Int J Plant Sci* 1155:623-632, 1994.
- Brian ES, Gunning, Martin W, Steer: *Plant cell biology structure and function*. Jones and Bartlett Publishers, pp.53, 1996.

- Bruni A, Mondenesi P: Development, oil storage and dehiscence of peltate trichomes in *Thymus vulgaris* L. Nord Bot 3:245-251, 1983.
- Charon J, Launay J, Carde JP: Special organization and volume density of leucoplasts in pine secretory cells. Protoplasma 138:45-53, 1987.
- Dell B, McComb AJ: Plant resins-their formation, secretion and possible functions. Adv Bot Res 6:277-316, 1978.
- Duke SO, Paul RN: Development and fine structure of the glandular trichomes of *Artemisia annua* L. Int J Plant Sci 154(1):107-118, 1993.
- Fahn A: Secretory tissues in vascular plants. New Phytol 108:229-257, 1988.
- Gershenzon JM, Maffei, Croteau R: Biochemical and histochemical localization of monoterpene biosynthesis in the glandular trichomes of spearmint. Plant Physiol 89:1351-1357, 1989.
- Gleizes M, Pauly G, Carde JP, Dagan CB: *In vivo* formation of sesquiterpenes hydrocarbons in the endoplasmic reticulum of pine. Plant Physiol 89:1351-1357, 1980.
- Goodwin TW: Biosynthesis of terpenoids. Annu Rev Plant Physiol 30:369-404, 1979.
- Hashidoko, Urashima: Efficient preparation of browning-free glandular trichome tissues from the surface of leaves of *Rosa rugosa* Thunb. Plant Cell Physiol 36(1):127-132, 1995.
- Huguney P, Camara B: Purification and characterization of farnesyl pyrophosphate synthase from *Capsicum annum*. FEBS Lett 273:235-238, 1990.
- Karousou RA, Bosabalidis M, Kokkini S: *Sideritis syriaca* ssp. *syriaca*: Glandular trichome structure and development in relation to systematics. Nord Bot 12:31-37, 1991.
- Keene CK, Wagner GL: Direct demonstration of divatrienediol biosynthesis in glandular heads of tobacco trichomes. Plant Physiol 79:1026-1032, 1985.
- Kim ES, Mahlberg PG: Secretory cavity development in glandular trichomes of *Cannabis sativa* L. (Cannabaceae). Am J Bot 78(2):220-229, 1991.
- Kim ES, Mahlberg PG: Glandular cuticle formation in *Cannabis sativa* L. (Cannabaceae). Am J Bot 82:1207-1214, 1995.
- Kim ES, Mahlberg PG: Cytochemical localization of cellulase in glandular trichomes of *Cannabis* (Cannabaceae). J Plant Biol 40(1):61-66, 1997a.
- Kim ES, Mahlberg PG: Immunocytochemical localization of tetrahydrocannabinol in cryofixed glandular trichomes of *Cannabis* (Cannabaceae). Am J Bot 84(3):336-342, 1997b.
- Kim ES, Mahlberg PG: Plastid development in disc cells of glandular trichomes of *Cannabis* (Cannabaceae). Mol Cells 7(3):352-359, 1997c.
- Kleinig H: The role of plastids in isoprenoid biosynthesis. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol 40:39-59, 1989.
- Loomis WD, Croteau R: Biochemistry and physiology of lower terpenoids. In: VC Runeckles, TJ Mabry, eds, Recent Advances in Phytochemistry Vol6. Academic Press, New York, pp.147-185, 1973.
- Oliveira MM, Pais MSS: Glandular trichomes of *Humulus lupulus* var. Brewer's Gold: Ontogeny and histochemical characterization of the secretion. Nord Bot 8:349-359, 1990.
- Reynolds ES: The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. J Cell Biol 17:208-212, 1963.
- Schnepf E: Gland cells. Dynamic aspect of plant ultrastructure. Robard AW, ed, McGraw-Hill Co, New York, 9:331-357, 1974.
- Schopker H, Kneisel M, Beerhues L, Robenek H, & Wiermann R: Phenylalanine ammonia-lyase and chalcone synthase in gland of *Primula kewensis* (W. Wats): immunofluorescence and immunogold localization. Planta 196:712-719, 1995.
- Thomson WW, Lieu LL: Ultrastructural features of the salt gland of *Tamarix aphylla* L. Planta 73:201-220, 1967.
- Venkatachalam KV, Robert Kjonaas, Rodney Croteau: Development and essential oil content of secretory glands of sage (*Salvia officinalis*). Plant Physiol 76:148-150, 1984.

Wagner G: Secreting glandular trichomes: more than just hairs. *Plant Physiol* 96:675-679, 1991.

<국문 초록>

제라늄 (*Pelargonium peltatum*) 분비모의 미세구조를 광학현미경과 주사전자현미경을 사용하여 살펴보았다. *Pelargonium peltatum*의 분비모는 형태와 크기에 따라 short-stalked capitate glands (Type I)와 long-

stalked capitate glands (Type II)의 두 가지 종류로 구분할 수 있었다. 두 종류의 분비모는 모두 배측면의 엽맥과 엽병에 많이 분포하였다.

분비모는 1개의 분비세포, 3개의 병세포, 1개의 기부 세포로 이루어져 있었으며, 분비세포는 다수의 활면소포체와 색소체, 액포, 골지장치, 미토콘드리아 등을 가지고 있었다. 분비세포의 액포 내에서는 전자밀도가 높은 물질이 자주 관찰되었는데, 이들은 분비모의 주된 분비전구물질인 phenolic compound인 것으로 사료된다.

FIGURE LEGENDS

- Fig. 1. Adaxial view of leaf with non-glandular trichomes and short-, long-stalked capitate glands. Scale bar=100 μm
- Fig. 2. Abaxial view of leaf with short-stalked and long-stalked capitate glands. Scale bar=100 μm
- Fig. 3. Scanning electron micrograph showing a large number of capitate glands on the petiole. Scale bar=100 μm
- Fig. 4. High magnified electron micrograph of a short-stalked capitate gland. S: secretory cell, T: stalk cell, B: basal cell, C: cavity. Scale bar=10 μm
- Fig. 5. High magnified electron micrograph of a long-stalked capitate gland. S: secretory cell, T: stalk cell, B: basal cell, C: cavity. Scale bar=10 μm
- Fig. 6. Early developmental stage of the secretory cavity showing a prominent thick cuticle detached from cell wall of secretory cell. Several mitochondria (M) are present facing secretory cavity (C). V: vacuole, P: plastid. Scale bar=1 μm
- Fig. 7. Secretory cell of the immature short-stalked capitate gland showing numerous vacuoles (V) with electron-dense substance along the tonoplast. It has also characteristic plastids with condensed thylakoids. P: plastid, M: mitochondria. Scale bar=2 μm
- Fig. 8. Junctional region between secretory cell and adjacent stalk cell showing plasmodesmata (arrow). Both cells have well developed vacuoles containing electron-dense substances along the tonoplast. Note the cuticle of the peripheral cell wall of the secretory cell. M: mitochondria, P: plastid, V: vacuole. Scale bar=1 μm
- Fig. 9. High magnification of Fig. 7. showing the characteristic plastids of the secretory cell. A large amount of rough endoplasmic reticulum are also present. V: vacuole. Scale bar=500 nm
- Fig. 10. Low magnified electron micrograph of a matured short-stalked capitate gland. Central vacuole (V) is appeared in a secretory cell and the vacuoles of stalk cells show their various pattern of degeneration. C: cavity, N: nucleus. Scale bar=10 μm
- Fig. 11. Secretory cell having numerous sER (smooth endoplasmic reticulum) and vacuoles (V) with electron-dense deposits of a long-stalked capitate gland. M: mitochondria, P: plastid. Scale bar=500 nm
- Fig. 12. A long-stalked capitate gland with a secretory cell possesses an enlarged secretory cavity. C: cavity, CW: cell wall. Scale bar=500 nm
- Fig. 13. A stalk cell of a long-stalked capitate gland. Electron-dense deposits of the vacuoles are mostly disappeared. M: mitochondria, N: nucleus. Scale bar=500 nm











