

식충식물 긴잎끈끈이주걱 (*Drosera anglica* Huds.) 분비모의 구조적 특성

백 경 연, 김 인 선*

계명대학교 자연과학대학 생물학과

Structural Features of the Glandular Trichomes in Leaves of Carnivorous *Drosera anglica* Huds.

Kyung-Yeon Baek and InSun Kim*

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

(Received December 18, 2007; Accepted March 12, 2008)

ABSTRACT

Carnivorous plants vary in their unique features of morphology, ultrastructure and biochemical properties by species. Furthermore, prey-capturing mechanism as well as structural and physiological adaptations have been used for grouping various carnivorous species. In *Drosera* plants, glandular trichomes, which develop in the leaf epidermis, are known to play the most important role during the prey capturing process. The present study examined such trichomes, focusing on the glandular type, in leaves of *Drosera anglica* using scanning and transmission electron microscopy. Three types of rudimentary glandular trichomes were found to develop within the folded leaf primordia and immature leaf during early development. The first type, stalked glandular trichomes (Type I), occurred on the margin and upper epidermis of the leaf. With maturation, the longest glandular trichomes having lengthy stalks, ca. 2.2~5.1 mm, developed along the margin, while shorter stalked trichomes, ca. up to 200 μ m, were found on the inner leaf blade. The shorter ones consisted of a globose head having two layers of secretory cells, parenchyma bell cells and tracheids and a multicellular stalk. The stalks gradually decreased in length in centripetal fashion. The second type, Type II, having ca. 15~30 μ m short stalks, also developed along the inner blade. Both types secreted mucilage from the secretory cells which had a thin cell wall and cuticle layer. The sessile six-celled glandular trichomes were the third type, Type III, and were 25~40 μ m in length. They were distributed most commonly throughout the upper and lower epidermis, petiole and even on the stalk surfaces of the first two types of trichomes. The third type was also found to be involved in the active secretion. In prey capturing leaves, all trichome types secreted substances through thin cuticles in the head cell wall, which exhibited relatively loose wall components.

Keywords : Carnivorous plant, *Drosera anglica*, Electron microscopy, Glandular trichomes, Structural adaptation

서 론

대부분의 식물은 광합성으로 스스로의 양분을 획득하는

독립 영양생물체이다. 그러나 극히 일부의 식물은 광합성만으로는 필요한 모든 양분을 획득하기 어려워 서식하는 환경에 맞게 잎, 줄기 또는 뿌리 등의 기관을 특수하게 변형시켜 부족한 영양분을 보충하며 살아간다. 특히 광합성에 의한 양

* 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

분의 합성 및 저장, 호흡, 수분조절 등의 주요 기능을 수행하는 잎은 형태 및 구조의 변형이 비교적 쉽게 일어날 수 있는 기관이다(Fahn, 1990; Mauseth, 2003; Graham et al., 2006). 환경적응을 위한 잎 구조 변형의 예로는 식물체의 지지 작용을 위한 덩굴식물의 덩굴손, 고온 건조로부터의 보호 작용을 위한 사막식물의 엽침, 식충식물의 포충엽 등에서 쉽게 찾아 볼 수 있다.

식충식물(carnivorous plants)의 잎은 곤충을 유인하여 포획하기 쉽도록 포충엽으로 변형된 형태로 발달한다. 포충엽은 포획한 곤충을 소화, 흡수시킬 수 있는 유기산이나 효소가 포함된 점액물질을 엽육조직의 특수화된 부위에서 분비한다(Fahn, 1979, 1990; Kim et al., 1998; Graham et al., 2006). 일부 식충식물은 산성 토양지대나 습지에 서식하는데, 이들 서식지에는 수소이온 농도가 매우 낮아 필요한 질소화합물이 식물체에 이용될 수 있는 형태로 존재하지 않기 때문에 이러한 종들에게는 식충의 기작이 식물생장에 지대한 영향을 미친다(Christensen, 1976; Juniper et al., 1989; Jeon & Kim, 2002; Rormanowski, 2002).

표피조직은 식물체 표면의 수분손실 방지 및 외부 환경으로부터의 충격완화, 분비기능을 수행하여 식물체 내부를 보호하며 다른 생물과의 상호작용을 돕는 역할을 한다(Glove & Martin, 2000). 표피조직에서 발달하여 외부환경으로 돌출하는 대표적인 세포는 모용으로, 분비기능을 가진 경우 표피조직의 기본표피세포와는 달리 특수한 분비성 표피조직의 형태를 지닌다. 분비구조에는 꽃이나 화서 등의 생식구조가 수분매개체를 유인하기 위해 특유의 향이나 밀샘을 만드는 밀선(nectary), 포충엽의 식충 분비모(glandular trichomes) 등이 있다. 특히 포충엽의 분비모는 표피세포가 특수 기능을 수행하는 모용으로 변형된 구조로 곤충을 유인하고 포획하기 위한 점액성 물질과 각종 소화효소를 분비하는 것으로 알려져 있다(Fahn, 1979; Juniper et al., 1989). 특수하게 변형된 분비모를 발달시키는 식충식물은 이들이 분비하는 점액성 물질, 변형된 다양한 포충엽, 독특한 식충의 기작으로 인해 1875년 다윈의 “Insectivorous Plants” (cf. Juniper et al., 1989) 이래 이후 더 많은 관심을 받고 있으며 이들에 대한 다양한 연구 및 조사가 지속적으로 활발하게 진행되고 있다(Chandler & Anderson, 1976; Christensen, 1976; Heslop-Harrison & Heslop-Harrison, 1981; Aldenius et al., 1983; Joel & Heide-Jorgensen, 1985; Fahn, 1990; Kim et al., 1998; Slack, 2000; Hirsikorpi et al., 2002; Schnell, 2002; Kämäräinen et al., 2003; Okabe et al., 2005).

식충식물의 분비모는 크게 유인모(alluring glands), 점액질 분비선(mucilage secreting glands), 소화선(digestive glands secreting enzymes)으로 대별되나(Fahn, 1979), 끈끈이주걱속(*Drosera*) 식물들은 대부분 점질도가 높은 물질을 분비하는 점액질 분비선 및 소화선이 엽육 표피조직에 발달한

다(Fahn, 1979; Juniper et al., 1989; Slack, 2000). 이들 분비모의 직접적인 곤충포획과 소화흡수 특성에 의한 능동적인 식충의 기작으로 *Drosera* 식물 종들에 대한 연구는 지속적으로 진행되고 있다. 특히, *D. capensis* 종이 가장 많이 연구되어 이들에 대한 분비모 두정부위의 구조, 분비세포 내 세포학적 특징, 분비물질의 성분, 분비기작 등이 다른 식충식물 종들과 비교되어 설명되어 있다. *D. capensis*에 대해서는 점착식 식충기작(Fahn, 1979; Juniper et al., 1989; Slack, 2000; Schnell, 2002)에서부터 분비세포 내 소화효소 활성도에 이르기까지 많은 연구가 되어 있다(Kim et al., 1998). 그러나 *D. capensis*를 비롯한 일부 외 다른 종에 대해서는 자세히 연구되어 있지 않아 본 연구에서는 끈끈이주걱속에서 비교적 잘 알려진 긴잎끈끈이주걱(*D. anglica*)을 대상으로 포충엽의 형태적 발달 특성 및 식충기작에 중요한 기능을 수행하는 분비모를 대상으로 어린 잎에서 성숙한 잎에 이르기까지 단계적으로 주사 및 투과전자현미경을 이용하여 자세하게 연구하고자 하였다.

재료 및 방법

1. 실험재료

본 연구에 사용된 긴잎끈끈이주걱(*D. anglica* Huds.)은 2007년 8월 대구화훼단지(대구광역시 동구 불로동 소재) 식물원에서 분양된 어린 식물체를 사용하였다. 실험실에 옮겨져 실온의 조건에서 4~6주 동안 생육시킨 후 분화 초기 단계의 엽원기(≤ 5 mm)에서부터 어린 잎(6×2 mm, 길이×폭) 및 성숙한 잎(50×6 mm)에 이르기까지의 조직을 채취 tissue sampling하였다. 채취한 끈끈이주걱 포충엽 엽육의 표피조직은 다음과 같은 처리과정을 거쳐 단계별로 실험되었다.

2. 실험방법

주사전자현미경법으로 연구될 포충엽들은 먼저 어린단계, 발달단계, 성숙 및 노화단계에 이르기까지 선별하였다. 각각의 단계에서 채취된 포충엽 엽육조직을 3% glutaraldehyde 용액으로 실온에서 3시간 전고정한 후, 0.1 M sodium phosphate buffer (pH 6.8~7.2)로 15분씩 3회 세척하였다(Lee & Kim, 2006). 이를 다시 2% aqueous osmium tetroxide (OsO_4)로 4°C에서 2~12시간 후고정하여 동일 buffer로 다시 15분씩 3회 세척하였다. 고정된 시료는 10~100%에 이르는 graded acetone series로 각각 15분 간격으로 탈수과정을 거친 후 isoamyl acetate로 30분 간격으로 3회 치환하여 4°C에서 냉장 보관하였다. 이후 이들 시료를 liquid CO_2 에 의한 임계건조(critical point drying, EMITECH K850) 과정을 거

쳐 건조시킨 후 ion sputter (EMITECH K550X)에서 약 10 nm의 금속피막 처리하였다. 금속피막을 입힌 시료는 한국 기초과학연구원 대구센터 소재 Hitachi S-4200 SEM으로 15 KV에서 분석되었다. 이들 image data는 Artix Scan 4500t Microtek에 의해 scan 및 digitalization되어 image processing을 거쳐 비교 연구되었다.

투과전자현미경법으로 연구될 시료들은 위의 방법과 동일한 glutaraldehyde에 의한 1차 전고정 및 OsO₄에 의한 2차 후고정, 그리고 acetone에 의한 탈수과정을 거쳤다. 탈수 처리된 시료는 acetone과 resin이 일정한 비율로 혼합되어 각각 1시간씩 실온의 rotator 상에서 처리되었으며, 이후 100% resin 용액으로 1~2시간씩 3회 교체하여 치환하였다. 이때 resin은 low-viscosity resin 제조법에 따라 혼합되었고, 순수 resin으로 3회 교체된 후 시료들은 포매되어 65°C에서 48시간 중합경화 시킨 후 resin block으로 제작되었다.

Leica EM TRIM 및 Reichert Ultracut-S ultramicrotome으로 정리된 block으로부터 0.5~1.0 μm 후박절편을 만들고 0.5% Toluidine Blue 용액으로 염색하여 Zeiss Laboval 4 광학현미경을 통해 사용할 초박절편의 tissue section을 조사하였다. 이후 diamond knife로 90~100 nm의 얇은 초박절편을 제작하여 그리드에 올린 후 2~6% uranyl acetate와 lead citrate로 30분씩 이중염색하였다. 염색된 그리드는 한국기초과학지원연구원 대구센터의 Hitachi H-7100 TEM을 이용하여 75 kV에서 연구되었고, TEM photomicroscopy가 실시되었다. 이후 이들에 대한 종합적인 image processing은 Artix Scan 4500t Microtek, Mitsubishi CP9500DW digital printer 등을 거쳐 최종적으로 분석되었다.

결 과

1. 포충엽 발달 특성

근생엽으로 발달하기 시작하는 긴잎끈끈이주걱의 포충엽은 성장초기 경정단분열조직(shoot apical meristem)으로부터 기원하여 향측면(adaxial surface)을 향하여 180도 굽은 상태로 발달하기 시작한다. 이 시기에는 포충엽의 하피조직만이 외부 환경으로 노출되고 상피조직은 밀착되어 있는 하피조직 내에서 발달한다. 이러한 엽원기 단계에서는 엽신(leaf blade)이 접혀진 상태로 분화하여 노출되지 않는 상피조직과는 달리 하피조직에는 비분비모 및 모용원기들이 분화하기 시작한다(Fig. 1). 지속적인 성장으로 엽연(leaf margin)이 접힌 상태로 어린 잎의 단계를 거치나 엽연에 발달하는 분비모는 기저부위만 노출되고 이들의 두정부위(head) 및 다른 유형의 분비모들은 접혀 있는 엽육조직 내부에 발달하면서 보호된다(Fig. 2). 엽신의 빠른 신장으로 엽연 및 상피조직은 확장되고 이들 조직에 분포하는 여러 형태의

분비모들은 공기 중으로 노출되어(Fig. 3) 곤충을 포획할 수 있게 된다. 엽육조직이 성숙한 단계에 이르면 포충엽은 엽병을 지닌 40~65 nm의 전형적인 긴 잎으로 발달한다. 특히, 엽연에 발달하는 분비모의 두정부위에는 곤충의 유인 및 포획에 주요한 기능을 수행하는 투명 또는 유색의 점액성 분비액이 일차적으로 방출되어 식충 활동을 준비하게 된다. 이들 엽육 표피조직의 상피 및 하피조직과 엽연에 발달하는 분비모의 여러 유형과 구조적 특성은 다음과 같다.

2. 분비모 유형

1) Long-stalked globose trichomes (Type I)

길게 신장된 본 유형의 분비모는 어린 잎에서 성숙한 잎에 이르기까지 엽연과 상피조직 표면 전체에 잘 발달한다. 어린 잎에서는 분비모 두정부위가 구형을 이루나, 성숙함에 따라 타원형으로 되고 표면부위는 파상의 구조로 변화된다(Fig. 4). 이들 두정부위는 병세포와 경계면이 뚜렷하게 나타나며, 점액성 물질은 대부분 두정부위 정단에서 분비되기 시작한다. 이후 분비물질이 지속적으로 방출되면 분비모의 두정부위는 수축되어 파상의 형태로 변형된다. 분비모는 다세포성의 병세포(stalk cells)와 분비세포(secretory cells)로 구성되며, 엽연에 발달하는 병세포의 길이는 ≤5.0 μm에 이르기까지 길게 신장된다. 엽연의 분비모의 이와 같은 병세포 신장과 병행하여 분비세포 내에도 곤충 포획 시 가장 신속하게 식충의 기작을 수행하기 위한 세포수준에서의 구조 분화가 수반된다. 이들 분비모는 엽연 및 엽신 내부에 발달하는 타원형 분비모의 두정부위는 2층의 분비세포들로 구성되어 있다(Fig. 5). 분비세포 내 세포질은 매우 조밀하며 특히 골지체, 소포체 등의 막성계 세포소기관들이 잘 발달하며, 분비기능은 타원형의 두정부위 분비세포에서만 수행된다. 분비세포 안쪽에는 원주형의 유조직성 세포(parenchyma bell cell)가 중앙의 가도관을 둘러싸고 있으며, 두정부위를 지지하고 있는 병세포 내 액포에는 전자밀도가 높은 물질들이 다양한 형태로 분포한다. 곤충 포획에 필요한 점액성 물질은 두정부위의 2층의 분비세포에서 분비되고, 곤충이 포충엽 상피조직에 접촉하면 포획 활동이 곧바로 개시된다. 먼저 엽연의 Type I 분비모가 곤충을 향해 굽어지고, 엽신 또한 곤충의 표면을 향하여 움직이며 포위하여 두정부위에 형성되어 있는 점액성 물질에 점착되어 곤충을 소화 흡수한다(Fig. 6). 상피표면 내부에 분포하는 분비모의 병세포는 차이를 보이며 엽신 내부의 중앙으로 갈수록 점진적으로 짧아진다(Fig. 7). 엽연에 근접한 경우에는 ≥800 μm으로 발달하나 엽신의 중앙 내부에 발달한 경우에는 병세포는 약 200~300 μm 길이로 짧게 형성되기도 한다.

2) Short-stalked capitate trichomes (Type II)

약 15~30 μm의 병세포를 지닌 분비모로 두정부위가 압

편형으로 전 단계의 엽육 상피 및 하피조직에 분포한다. 본 유형은 엽연에 분포하는 Type I 분비모에 비해 매우 짧은 병세포가 두정부위를 지지하게 된다(Fig. 8). 두정부위의 분비세포들은 조사된 분비모들 중 가장 작게 평편한 원반형으로 형성되고 이후 성숙함에 따라 분비활동이 시작되면 이들은 수축된다. 일부의 경우 이들 분비모의 두정부위가 다시 팽창되는 경우도 관찰되었으나 대부분의 Type II 분비모의 두정부위에서는 주름진 형태로 변형되어 분비기능을 수행하는 것으로 조사되었다.

3) Six-celled sessile trichomes (Type III)

일정한 병세포가 형성되지 않는 무병의 분비모는 성장단계별 상피 및 하피조직, 그리고 엽병 표피에 분포한다. 두정부위는 약 20~35 μm 이며, 분비모 전장은 약 25~40 μm 으로 긴잎끈끈이주걱 식물체에서 가장 작은 유형이다(Fig. 9). 분비과정 중에는 두정부위 정단의 두 분비세포만이 분비활동에 관여하나 지속적인 분비로 Type I 분비모에서와 같이 점액성 분비물질이 표피 표면에까지 퍼부어지는 현상이 흔히 나타난다(Fig. 10). 본 유형의 무병 분비모는 성숙할수록 두정부위 세포벽 외부가 점차 팽창하며 분비물질을 외부로 방출하거나, 직접 분비세포 세포벽을 통하여 방출된다(Fig. 11). 분비모는 6세포로 구성되어 있고 분비세포 내부에는 액포가 잘 발달한다. 분비세포 내에는 분화되지 않은 상태의 색소체 및 미토콘드리아, 소포체 등의 미세구조들이 Type I 및 Type II 분비모 분비세포에서와 같이 잘 발달한다(Fig. 12). 이러한 6세포성 무병의 분비모와 함께 어린 단계의 포충엽 하피조직에는 약 300~500 μm 의 다세포성 선형의 모용이 형성되나(Fig. 13), 엽육조직이 성숙하면 거의 관찰되지 않는다. 발달초기 빠르게 분화하는 어린 포충엽을 보호하는 이들 모용은 비분비모로서 분비의 기능은 전혀 수행하지 않는다.

고 찰

식충식물의 잎은 곤충을 유인하여 포획하기 쉽도록 포충엽으로 변형되어 발달한다. 대부분의 식충식물은 필요한 질소화합물이 식물체가 이용할 수 있는 형태로 존재하지 않는 산성 토양지대나 습지에서 서식한다. 변형된 식충식물의 잎이 포획한 먹이는 잎의 분비모에서 분비한 특정효소에 의해 질소성분과 광물성 염류로 분해되어 식물체 성장 및 생존에 필요한 질소원으로 사용된다(Slack, 2000). 다양하게 변형된 포충엽은 포충낭(trap)의 유형에 따라 네펜데스속(*Nepenthes*)의 함정식 pitcher형(pitfall trap), 파리지옥속(*Dionaea*)의 올가미식 포충낭(closing snap trap), 일부 수생 식충식물(*Utricularia*)의 함정식 포충낭(suction trap), 끈끈이주걱속(*Drosera*)의 점착식 포충낭(adhesive trap)으로 구별된

다(Fahn, 1979; Slack, 2000; Romanowski, 2002; Schnell, 2002).

본 연구에서 실험된 긴잎끈끈이주걱의 상피조직과 엽연에는 다른 *D. binata*, *D. capensis*, *D. rotundifolia* 종들에서와 유사한 유형의 분비모가 발달하여(Fahn, 1979; Juniper et al., 1989; Kim et al., 1998), 곤충 유인 및 포획에서 중요한 역할을 한다. Type I 분비모의 두정부위에 분비되어 있는 점액성 액체에 곤충이 접촉되면 먼저 엽연의 분비모가 곤충을 향해 움직이고, 엽정 부위(leaf apex)는 곤충을 향해 접히게 되어 엽신 내부에 발달하는 Type I 및 Type II 분비모에 둘러싸여 곤충을 포획, 소화시킨다. 식충식물의 포충낭 분비모에는 protease, endopeptidase, exopeptidase, esterase, anhydrase, peroxidase, lipase, amylase, nuclease 등 다양한 효소와 다당류 등이 함유되어 있다(Fahn, 1979; Heslop-Harrison & Heslop-Harrison, 1981; Juniper et al., 1989; Kim et al., 1998). 특히, 일부 종 분비액에는 chitinase가 생성되어 단단한 곤충의 외골격도 분해할 수 있으며(Juniper et al., 1989), 자극을 받지 않은 분비모 두정부위의 분비세포 수층세포벽(anticlinal walls) 및 돌출부위(protuberances)에는 acid phosphatase, esterase 및 ribonuclease 활성이 더 강하게 나타나고 있다(Harrison & Knox, 1971). 외부 자극에 민감한 *Drosera* 분비모에서는 peroxidase 산화효소의 역할이 강조된 바 있고(Kim et al., 1998), 이들이 방출한 점액성 분비성분 중에는 약 4%, pH 5의 약한 산성의 arabinose, xylose, mannose, galactose 다당류 등이 생성되어 식충의 기작에 중요한 기능을 수행하는 것으로 알려져 있다(Juniper et al., 1989). 이와 같이 식충식물 분비모의 분비성분, 식충기작, 포충낭의 형태와 구조는 다양하나 포획된 곤충의 분해, 소화흡수의 기작은 유형에 따라 크게 다르지 않는 것으로 추정되고 있다(Juniper et al., 1989; Kim et al., 1998). 이는 여러 식충식물이 열악한 환경에 적응 생존하기 위하여 결핍된 양분을 공급받기 위한 전략으로 엽육조직의 일부분을 빠르게 변형시켜 포충엽 및 식충의 분비모를 형성하는 방향으로(Serna & Martin, 2006) 공동 진화하여 온 결과일 것으로 추정된다.

분비모는 식물체의 모든 부분에 발달할 수 있으며, 이들이 수행하는 분비 특성으로 특수한 분화를 동반한다(Fahn, 2000). 대부분의 분비모는 분비세포와 보조세포로 구성되어 있으며, 분비세포는 분비강을 형성하여 이곳에 분비물질 저장 및 분비의 역할을 한다(Fahn, 2000; Babula et al., 2006). 표피조직에서 분비물질을 합성하고 분비하는 긴잎끈끈이주걱 엽연 및 엽신에는 long-stalked globose Type I, short-stalked capitate Type II, six-celled sessile Type III 분비모가 발달한다. 곤충 포획과 소화의 과정에서 일차적으로 중요한 기능을 수행하는 유형은 Type I이며, 분비과정에서 잘 알려져 있지 않은 무병의 Type III 분비모 또한 본 연구의 Fig. 10에서와 같이 두정부위의 분비세포에서 분비물질을 방출

하여 식충의 기능을 수행하는 것으로 밝혀졌다. 분비현상은 세포질이 충만한 세포 내에서 물질을 합성하고 이를 이동시키는 매우 역동적인 과정이므로 세포질이 충실하게 구성되어 있을 뿐 아니라 많은 에너지를 필요로 한다(Fahn & Shimony, 1996; Kim et al., 1998; Mauseth, 2003). Type III 세포 내에도 Type I 및 II 분비모 분비세포에서와 같이 골지체 및 소포체, 분비소낭 등 막성계 세포소기관이 잘 발달한다. 이는 일반적으로 *Drosera*종에서 분비기능의 주된 역할을 하는 Type I 및 Type II 외에도 무병의 6세포성 짧은 분비모 Type III 또한 *D. anglica* 식물체에서 중요한 분비기능을 수행하는 것을 의미한다. 또한, 분비세포벽 위에 축적되는 큐티클 내 관상 통로의 발달과 기능은 다른 여러 종류의 분비 구조에서도 보고되어 있는데(Fahn, 1990; Kim et al., 1998), 이러한 특성 또한 연구된 Type I, II, III 분비모 분비세포 최외층의 세포벽에 모두 얇게 큐티클이 축적되어 분비기능을 신속하게 수행할 수 있도록 하였다.

최근, 작은 곤충 등을 포획하여 영양을 섭취하며 살아가는 특징으로 인해 방충의 목적으로 주목받고 있는 식충식물은 민간요법으로 화상 등을 치료하는데 활용되고 있다(Jeon & Kim, 2002). 포충엽의 연한 엽육조직이나 분비액의 추출물로 만든 차는 결핵, 감기의 질병치료와 이뇨제 등의 약재로 쓰이고 있어 관심의 대상이 되고 있다. 이들 포피조직에서 생성되는 이러한 성분은 분비모에서 합성 및 축적되었다 분비되는 다양한 이차대사물질로 곤충 포획 및 소화에서도 중요한 기작을 수행한다. 본 *D. anglica* 포충엽 분비모에서 방출되는 이들 점액성 분비물질의 성분을 생화학적 방법으로 분석하여 끈끈이주걱속 다른 종들의 분비모 구조 및 성분과 비교하여 접목시키면 더욱 의미 있는 연구가 될 것이다.

참 고 문 헌

- Aldenius J, Carlsson B, Karlsson S: Effects of insect trapping on growth and nutrient content of *Pinguicula vulgaris* L. in relation to the nutrient content of the substrate. *Phytopathology* 93 : 53-59, 1983.
- Babula P, Mikelova R, Adam V, Kizek R, Havel L, Sladky Z: Using of liquid chromatography coupled with diode array detector for determination of naphthoquinones in plants and for investigation of influence of pH of cultivation medium on content of *Dionaea muscipula*. *J Chromatogr* 842 : 28-35, 2006.
- 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.
- Christensen NI: The role of the carnivory in *Sarracenia flava* L. with regard to specific nutrient deficiencies. *J Elisha Mitchell Sci Soc* 92 : 144-147, 1976.
- Fahn A: Secretory Tissues in Plants. Academic Press, London, pp. 129-146, 1979.
- Fahn A: Plant Anatomy. 4th ed. Pergamon Press, Oxford, pp. 172-179, 1990.
- Fahn A: Structure and function of secretory cells. In: Hallahan DL, Gray JC, Callow JA, eds. *Advances in Botanical Research: Plant Trichomes*. pp. 37-76, Academic Press, Boston, 2000.
- Fahn A, Shimony C: Glandular trichomes of *Fagonia* L. (Zygophyllaceae) species: structural development and secreted material. *Ann Bot* 77 : 25-34, 1996.
- Glover BJ, Martin C: Specification of epidermal cell morphology. In: Hallahan DL, Gray JC, Callow JA, eds. *Advances in Botanical Research: Plant Trichomes*, pp. 193-218, Academic Press, Boston, 2000.
- Graham LE, Graham JM, Wilcox LW: *Plant Biology*. 2nd ed. Pearson Prentice Hall. Upper Saddle River, pp. 190-208, 2006.
- Heslop-Harrison Y, Heslop-Harrison J: The digestive glands of *Pinguicula*: Structure and cytochemistry. *Ann Bot* 47 : 293-319, 1981.
- Heslop-Harrison Y, Knox RB: A cytochemical study of the leaf-gland enzymes of insectivorous plants of the genus *Pinguicula*. *Planta* 96 : 183-211, 1971.
- Hirsikorpi M, Kämäräinen T, Teeri T, Hohtola A: Agrobacterium-mediated transformation of round leaved sundew (*Drosera rotundifolia* L.). *Plant Sci* 162 : 537-542, 2002.
- Jeon ES, Kim JH: *The World of Carnivorous Plants*. Doyosae Co., Seoul, pp. 12-227, 2002. (Korean)
- Joel DM, Heide-Jorgensen HS: Ultrastructure and development of the pitcher epithelium of *Sarracenia*. *Israel J Bot* 34 : 331-349, 1985.
- Juniper BE, Robins RJ, Joel DM: *The Carnivorous Plants*. Academic Press, London, pp. 3-341, 1989.
- Kämäräinen T, Uusitalo J, Jalonen J, Laine K, Hohtola A: Regional and habitat differences in 7-methyljuglone content of Finnish *Drosera rotundifolia*. *Phytochemistry* 63 : 309-314, 2003.
- Kim ES, Oh SE, Yu SC: Ultrastructural and activity pattern of peroxidase in secretory trichomes of *Drosera capensis*. *Kor J Electron Microsc* 28 : 399-414, 1998.
- Lee S, Kim IS: Structural features of various trichomes in *Vitex negundo* during development. *Kor J Electron Microsc* 36 : 35-45, 2006.
- Mauseth JD: *Botany: An Introduction to Plant Biology*. 3rd ed. Jones and Bartlett Publishers Inc., Boston, pp. 154-185, 2003.
- 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
- Romanowski N: *Gardening with Carnivores*. University Press of Florida, Gainesville, pp. 14-104, 2002.
- Schnell DE: *Carnivorous Plants of the United States and Canada*. 2nd ed. Timber Press, Inc., pp. 243-287, 2002.

Serna L, Martin C: Trichomes: different regulatory networks lead to convergent structures. Trends Plant Sci 11 : 274-280, 2006.

Slack A: Carnivorous Plants. The MIT Press, Cambridge, pp. 119-153, 2000.

< 국문초록 >

식충식물의 잎은 결핍된 양분을 보충하기 위해 곤충을 유인하여 포획할 수 있는 포충엽으로 변형된다. 식충식물 표피조직에 발달하는 분비모는 특수한 모양으로 곤충포획에 필요한 성분을 분비하여 먹이를 소화하고 흡수할 수 있도록 발달한다. 본 연구에서는 긴잎끈끈이주걱(*Drosera anglica* Huds.) 엽신에 발달하는 여러 유형의 분비모 발달양상을 주사 및 투과전자현미경적인 방법으로 연구하였다.

포충엽 발달초기 엽원기 단계에서는 엽신이 접혀진 상태로 분화하여 상피조직은 노출되지 않으며, 하피조직에는 비분비모 및 모용원기들이 발달한다. 또한, 엽연이 접힌 상태로 어린 잎의 단계를 거치나 엽연에 발달하는 분비모는 기저부위만 노출되고 이들의 두정부위 및 다른 유형의 분비모들은 접힌 내부에 발달하여 보호된다. 병세포가 매우 길게 신장하는 엽연의 분비모에는

곤충 포획 시 가장 신속하게 식충의 기작을 수행하기 위한 세포 수준에서의 구조분화도 수반된다. 엽연에는 긴 병세포를 지닌 약 2.2~5.1 mm의 globose 분비모(Type I)가 발달한 반면, 엽신의 내부로 갈수록 병세포는 점진적으로 짧아져 중앙 부위에서는 약 200~300 μm 의 짧은 병세포를 형성한다. 두정부위(head)는 2층의 분비세포, 중간층의 장방형의 유세포층, 중앙의 가도관으로 구성된다. 엽연 분비모에 곤충이 접촉되면 이들 분비모는 매우 빠르게 움직이며 엽정 부위를 향측면으로 움직여 엽신이 곤충을 포위하게 하여 두정부위에서 분비된 점액성 물질로 곤충을 소화 흡수시키는 능동적인 식충의 기작을 수행한다. 또한, 엽신의 내부에는 분비물질을 분비하는 압편형 두정부위와 짧은 병세포(ca. 15~30 μm)로 이루어진 분비모(Type II)가 발달한다. 또 다른 유형은 병세포가 형성되지 않는 약 25~40 μm 의 6세포성 분비모(Type III)로 상피 및 하피, 엽병, Type I 및 Type II 병세포 표면에 이르기까지 분포하며 위 두 유형의 분비모와 함께 활발한 분비활동을 수행한다. Type III 분비모의 경우, 분비물질은 정단의 두 세포에서만 방출되었다. Type I, II, III 두정부위 분비세포 세포벽에는 큐티클 층이 얇게 발달하며, 세포질 내에는 골지체, 소포체, 분비소낭 등의 막성계 세포내소기관 및 전자밀도가 높은 입자 등이 잘 발달하였다.

FIGURE LEGENDS

Fig. 1. A leaf primodium at leaf initiation. L, lower epidermis; U, upper epidermis.

Fig. 2. An immature leaf with folded marginal trichomes. Other trichome types in the upper epidermis are still covered by the marginal trichomes which shown here are only exhibiting basal stalks (arrows).

Fig. 3. Unfolded mature leaf with various trichomes. Insert: Closeup of the marginal trichomes (arrows). Bar=380 μm .

Fig. 4. A marginal trichome, Type I, initiating secretion in the head (H) apex. Insert: The developing head before secretion. S, Stalk. Bar=85 μm .

Fig. 5. Transverse section of a marginal trichome. Shown are two layers of secretory cells (SC), parts of a parenchyma bell cell (PB) and tracheid (T). Arrows indicate a thin cuticle on the cell wall (arrow heads). Bar=30 μm .

Fig. 6. Introrse curvature of the leaf apex during prey trapping. Most of the marginal trichomes (arrows) have responded to the prey. I, insect.

Fig. 7. A short-stalked trichome developing in the center of the leaf. Insert: Closeup of the stalk in Fig. 7. Bar=30 μm .

Fig. 8. A Type II, tack-shaped capitate trichome. Insert: Closeup of the head. Bar=25 μm .

Fig. 9. A developing six-celled sessile trichome. Note the smallest trichome size.

Fig. 10. A six-celled sessile trichome during secretion. Arrowheads show the secretion reaching the epidermis.

Fig. 11. The secretion (arrowheads) can be seen above the cavity (CV) in a six-celled type trichome. e, electron-dense globule; CW, cell wall; V, vacuole. Bar=1 μm .

Fig. 12. Dense cytoplasm of a Type III head cell. An arrow indicates secreted materials. M, mitochondria; P, plastid. Bar=1 μm .

Fig. 13. Type III trichomes with multicellular non-glandular trichomes (arrowheads). Lower epidermis (L) of the young leaf.



