

생이가래속 (*Salvinia*) 부유엽 모용의 분화 발달

서애리, 김인선*

계명대학교 교육대학원 공통과학교육

Development of the Trichomes in Floating Leaves of *Salvinia* Species

AeRi Seo and InSun Kim*

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

(Received May 15, 2008; Accepted June 19, 2008)

ABSTRACT

Salvinia is an aquatic plant forming dimorphic leaves that have been modified into floating and submerged leaves. A pair of floating leaves plays an important role for the floating and photosynthesis while the submerged leaves, which are slim and long, have the form and function of root. Many aquatic plants develop trichomes in the epidermis but in *Salvinia*, trichomes grow densely in the epidermis of the dimorphic leaves. The present study examined the differentiation pattern of trichomes developing in the floating leaves of *S. natans* and *S. molesta* by scanning and transmission electron microscopy.

Trichomes developing in the floating leaves of *Salvinia* showed very different patterns. In *S. natans*, they were arranged in a V-shape form, having 20~25 rows at 18~25° on both sides of the lamina divided by the midrib in the floating leaf. In each row, 8~10 oval-shaped cells, 200~290 μm in length, were arranged in a spiral fashion. Four trichomes of this form made a trichome unit, but their apical parts were separated from one another and developed into the so-called 'knuckle-crane' type. On the other hand, in *S. molesta*, trichomes differentiated in a unique pattern quite different from those of *S. natans*. At the early stage of differentiation, trichomes protruded from the epidermis and then 4~6 cylindrical cells grew 400~600 μm long and the four trichomes formed as an unit. The four grouped trichomes were interconnected through their apex and developed in the 'egg-beater' type. Then 300~600 μm long multi-cellular stalk cells grew and protruded out of the epidermal surface from the basal part of the trichomes. Such a structural characteristic of trichomes is considered to play a very important role along with the aerenchyma tissue in the leaf mesophyll tissue for the floating of *Salvinia* on the water surface.

Keywords : Aquatic plant, *Salvinia* species, Electron microscopy, Trichomes, Structural development

서론

양치식물(Pteridophytes)은 꽃피는 식물과 달리 포자로 번

식하는 하등 관속식물로 독특한 생활사(life cycle)를 가지며, 대부분 육상생활을 한다. 그러나 일부 양치식물은 수생 형태로 물고사리과(Parkeriaceae), 생이가래과(Salviniaceae),

* 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

물부추과(Isoeteaceae), 네가래과(Marsileaceae) 등 4개의 과(科)가 여기에 속한다(Lee & Lee, 1991). 수생 양치식물은 전체 양치식물의 약 2%에 해당하며, 우리나라에는 생이가래속(*Salvinia*)을 포함하여 약 7종이 분포한다(Ko & Jeon, 2005).

수생식물은 수중의 단일 환경 속에서 생육하므로 육상식물과는 달리 뿌리, 줄기, 잎 등의 기관이 생활환경에 적응되어진 형태로 변형되어 있다. 특히 수생식물은 식물체 내외의 가스교환과 지지작용 등을 위해서 세포 또는 조직간에 형성된 간극인 통기조직이 잘 발달한다(Lee, 2004). 대형 수생식물에서부터 생이가래와 축소된 식물체에 이르기까지 수생식물은 산소나 이산화탄소 등 생장에 필요한 기체의 교환을 위해 줄기 끝에서 뿌리에 이르기까지 통기조직이 연결되어 있다. 일반적으로 부유성 수생식물의 잎은 식물체 크기와 상관없이 부유기능과 광합성을 동시에 수행할 수 있도록 구조적으로 분화된다(Sculthorpe, 1967; Lemon & Posluszny, 1997; Ji, 2002).

수생 양치식물 또한 식물체내 조직 및 기관이 수중생활에 알맞은 구조로 변형되어 있다. 수생식물의 표피조직은 수중에서 식물체 지지, 무기이온과 양분의 흡수 및 이동에 중요한 역할을 하며, 모용이나 엽침과 같이 표피세포가 변형된 특이한 형태의 이형세포(idioblast)가 흔히 발달한다. 많은 식물은 한 종류 이상의 이형세포를 가질 수 있으며, 동일 식물체 내에서도 서로 다른 모용을 갖기도 한다. 표피세포가 특수하게 분화된 여러 유형의 모용들은 식물체 지지, 방수, 부유, 빛의 반사 및 열소실 방지 등의 다양한 기능을 수행한다(Fahn, 1990; Lee, 1997; Glover & Martin, 2000; Lee, 2004). 부유성 수생 양치식물인 생이가래의 엽육 표피조직에서도 모용(trichomes) 등의 이형세포가 잘 발달하며(Ji & Kim, 2002), 이들 모용은 수중생활에 유용한 적응된 구조로 추정되고 있다(Croxdale, 1979; Andrew, 1990; Oliver, 1993; Ji & Kim, 2002).

생이가래는 양치식물의 구조적 특징인 줄기정단의 권상개엽(crozier formation)을 형성하지 않는 축소된 식물로, 마디(node)에 발달하는 한 쌍의 액아(axillary buds)로부터 운생하는 잎을 형성한다(Croxdale, 1978; Lemon & Posluszny, 1997; Ji & Kim, 2002). 상부에 위치한 액아는 대생하는 2장의 부유엽으로 발달하여 물 위에 뜨고, 하부에 위치한 액아는 물 속에 잠기는 전혀 다른 형태의 침수엽으로 발달한다. 운생하는 생이가래의 잎 중 부유엽은 대기 중에 노출되는 부위로 부유 및 광합성 기능을 수행하도록 발달하나, 물속에 잠기는 침수엽은 가늘고 길게 세분화되어 뿌리의 기능을 대신하는 구조로 발달한다(Lemon & Posluszny, 1997; Ji & Kim, 2002).

이러한 독특한 특징을 지닌 생이가래는 오랜 동안 생리적 성장 특성, 생태적 활용 여부, 환경 정화에서의 역할 등 다

양한 분야에서 관심을 받아 연구되고 있다(Julien & Bourne, 1986; Room, 1988, 1990; Sen & Mondal, 1990; Gupta & Devi, 1992; Goncz & Sencic, 1994; Gardner & Al-Hamdani, 1997; Barreto et al., 2000; Coelho et al., 2000; Petrucio & Esteves, 2000; Maine et al., 2001; Madeira et al., 2003; Coelho et al., 2005; Van der Heide, 2006). 생이가래 표피조직에 발달하는 여러 유형의 모용에 대해서는 생이가래 이형엽의 구조분화 연구에서 *S. natans* 종의 모용에 대한 개괄적인 설명이 이루어져 있으나(Ji & Kim, 2002), 분화발달에 따른 종간의 상이한 형태구조적 연구에 대해서는 자세히 이루어져 있지 않다. 이에 본 연구에서는 우리나라에서 발견되는 2종의 생이가래(*Salvinia natans*, *S. molesta*) 부유엽 표피조직에 발달하는 모용의 분화 양상과 발달단계에 따른 세포수준에서의 구조적 특징을 주사 및 투과전자현미경으로 연구하고자 하였다.

재료 및 방법

1. 실험 재료

본 연구에 사용된 생이가래 2종은 경상남도 창녕군 지역의 우포늪(Upo Wetland)에 부유하는 식물로 2007년 6월~2007년 9월에 걸쳐 수차례 부유엽이 채취되어 실험에 사용되었다. 분화 초기단계의 어린 잎(*S. natans*: 2.0×5.0 mm, *S. molesta*: 5.0×10 mm, 폭×길이)에서부터 성숙한 잎(*S. natans*: 8.0×13 mm, *S. molesta*: 12×20 mm)에 이르기까지의 엽육조직의 중앙부위(median section)에서 절단된 조직을 tissue sampling 하였다. 채취한 생이가래 부유엽 표피조직은 다음과 같은 처리과정을 거쳐 단계별로 실험되었다.

2. 실험 방법

주사전자현미경법으로 연구될 부유엽들은 먼저 어린 잎과 성숙 잎으로 선별하였다. 각각의 단계에서 채취된 부유엽 엽육조직을 3% glutaraldehyde 용액으로 실온에서 3시간 전고정 시킨 후, 0.1 M phosphate buffer (pH 6.8~7.2)로 15분씩 3회 반복 세척하였다(Lee & Kim, 2006). 이를 다시 2% osmium tetroxide (OsO₄)로 4°C에서 2~12시간 후고정하여 동일 buffer 용액으로 다시 15분씩 3회 세척하였다. 고정된 시료는 10~100%에 이르는 graded acetone series로 각각 15분 간격으로 탈수과정을 거친 후 4°C에서 냉장 보관하였다. 이후 이들 시료를 liquid CO₂에 의한 임계건조(critical point drying) 과정을 거쳐 건조시킨 후 ion sputter에서 약 10 nm의 백금피막으로 처리하였다. 백금피막을 입힌 시료는 한국기초과학연구원 대구센터 소재 Hitachi S-4200 SEM으로 15 kV에서 분석되었으며 이들 image data는 Artix

Scan 4500t Microtek에 의해 scan 및 digitalization 되어 image processing을 거쳐 비교 연구되었다.

투과전자현미경법으로 연구될 시료들은 위의 방법과 동일한 3% glutaraldehyde 용액에 의한 1차 전고정 및 2% OsO₄에 의한 2차 후고정, 그리고 acetone series에 의한 탈수과정을 거쳤다. 탈수 처리된 시료는 acetone과 resin이 일정한 비율로 혼합된 혼합용액으로 각각 1시간씩 rotator 상에서 처리되었다. 이후 100% resin 용액으로 1~2시간씩 3회 반복 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.

Reichert Ultracut S microtome 상에서 약 0.5~1.0 μm의 후박절편을 만들어 0.1% Toluidine Blue 용액으로 염색한 후 Zeiss 광학현미경으로 초박절편의 tissue section을 조사하였다. 이후 Ultracut S microtome 및 diamond knife로 60~90 nm의 얇은 초박절편을 제조하여 formvar 피막을 입힌 100-mesh copper grid로 옮겨 수분을 제거시켰다. TEM 전자현미경 관찰시 제조된 초박절편의 전자밀도를 높이기 위해 uranyl acetate 와 lead citrate로 각각 35~40분 동안 이중염색하였다. 염색과정을 거친 초박절편을 기초과학연구원 대구센터 소재 Hitachi H-7100 TEM으로 연구하였다.

결 과

1. *Salvinia natans* trichome type

생이가래 (*Salvinia*)는 뿌리가 형성되지 않는 축소된 식물체로 한 쌍의 대생하는 부유엽과 가늘고 길게 세분된 침수엽으로 이루어져 있다. 이들 부유엽 상피조직에 밀생하는 모용들은 중맥(mid-vein)을 기준으로 V자형으로 배열되며 엽신의 양면에 약 20~25열로 규칙적으로 배열되어 있다. 모용의 배열양상은 엽정(leaf apex)에서는 18~25도의 각도로, 엽저(leaf base)에서는 약 40~60도의 넓은 각도를 이루며 상이하게 진행되었다(Fig. 1). 엽육 표피조직 분화초기에는 모용으로 발달할 기본표피세포(ordinary epidermal cells)들이 분열하여 표면 위로 돌출되기 시작하였으며, 수차례 세포분열을 통해 약 200~290 μm의 8~10개 다세포성 모용으로 분화하였다. 모용을 구성하는 세포들은 나선상으로 배열하여 발달하고 4개씩 무리지어 하나의 단위체(trichome unit)를 이루었다. 그러나 각 모용들의 정단부위가 서로 융합되지 않고 분리되어 있는 'knuckle-crane' 형상으로 발달하였다(Fig. 2). 분화초기 이들 상피 모용세포 내 세포질에는 핵, 미토콘드리아, 색소체, 골지체 등이 치밀하게 발달하나(Fig. 3), 분화후기로 진행되면서 소액포들은 점차 융합하

여 거대액포로 되고 세포용적의 대부분을 차지하던 세포내 소기관들은 세포벽 주위로 밀려난 얇은 층을 형성하였다(Fig. 4). 각각의 모용세포들은 상피세포로부터 직접 기원하였으며 단위체(trichome unit)를 이룬 모용세포의 기저부위에서는 병세포가 발달하지 않았다. 기저부위의 모용세포들은 약 30~45×90~110 μm(길이×폭)의 비교적 큰 세포로 이루어져 있으나 정단부위로 갈수록 모용세포들은 점차 작아져 약 20~35×60~70 μm 크기로 축소되었다(Fig. 5). 모용세포의 표면에는 미세한 입자성 돌기들(granular protuberance)이 치밀하게 분포하였다(Fig. 6).

2. *Salvinia molesta*

상피조직 모용들은 *S. natans*에서와 같이 규칙적으로 밀생하는 특징을 보이나, 모용의 양상은 전혀 다른 형태 및 구조로 분화하였다(Fig. 7). 모용의 발달은 중맥 주위의 내부 상피면에서부터 시작하여 엽연(leaf margin) 부위로 진행되었다. 특히, 초기의 분화과정은 엽연에서 가장 잘 일어나 모용 발달과정의 추적연구에 가장 적합한 부위가 되었다. 분화초기 표피조직의 엽연 부위에서는 모용으로 발달할 기본표피세포들이 분열을 개시하여 초기의 돌기형태를 형성하였다(Fig. 8). 이들 세포는 계속 분열하여 6~8개의 다세포성 세포로 발달하며, 분열을 마치면 약 400~600 μm 크기의 8~10개 세포로 구성된 모용으로 분화하였다(Fig. 9). 각 세포의 측면부위는 부분적으로 팽창하여 balloon 형상을 나타내었다(Fig. 10). 이때 단위체를 형성할 표피조직 부위에는 서로 인접한 2개 이상의 모용세포들이 무리지며, 2~4개 모용세포의 정단부위가 융합되기 시작하였다(Fig. 11). 융합이 진행된 정단부위의 세포들은 심하게 수축되고 5~6개의 원기둥형 세포로 발달하였다. 정단부위가 수축된 후 변형된 4개의 모용세포들은 아치형으로 융합되어 'egg-beater' 형태로 발달하기 시작하였다. 이때 기저부위의 기본표피들은 빠르게 분열하여 수십 개의 다세포성 병세포로 분화하였다. 이들 병세포들은 표피조직 표면 위로 약 300~600 μm 돌출하며 아치형을 이룬 세포들을 지지하였다. 'Egg-beater 형'을 이룬 상단의 융합된 모용 및 하단의 병세포들은 분화 후기 약 0.9~1.2 mm 크기로 신장하여 독특한 구조를 형성하였다(Fig. 12).

고 찰

수중에 서식하는 일부 식물은 식물체의 잎을 수중생활에 적합한 구조로 변형시켜 적응한다. 양치식물로 수중에 적응한 생이가래 식물체의 경우, 뿌리가 형성되지 않고 부유엽과 침수엽 형태의 이형엽이 발달한 것을 볼 수 있다. 이들

의 부유성 줄기는 불규칙적 분지를 하여, 2개의 부유엽과 1개의 침수엽이 마디에 윤생한다(Croxdale, 1978; Lemon & Posluszny, 1997; Ji, 2002). 이형엽 표면에는 육안으로도 관찰 가능한 모용의 돌출구조들이 발달하며, 대생하는 부유엽 상피조직에는 비교적 규칙적으로 배열된 모용이 밀생하고 있다. 하피조직에도 모용이 발달하나 상피모용과는 다른 유형으로 일정한 간격없이 불규칙적인 분포를 한다. 수중에 발달하는 침수엽은 여러 갈래로 가늘게 세분되어 외관상 뿌리의 형태를 취하며, 이들의 표피조직에도 단순모용이 밀생한다(Lemon & Posluszny, 1997; Kim & Ji, 2002). 이들 이형엽 표피조직 내 표피세포에는 각피층이 형성되지 않는데, 이는 조직 내에 수분을 축적하지 않고 빠르게 배출시켜야 하는 수생식물의 표피세포에 일반적으로 나타나는 특징이다(Sculthorpe, 1967; Choi, 1985).

생이가래와 같은 수생식물은 수중생활에서의 제한점을 개선하기 위해 환경에 적응된 구조로 식물체를 발달시킨다. 대부분의 수생식물들은 잎을 크고 얇게 변형시키는데 이는 물속에 잠긴 잎에 도달하는 빛의 감소와 가스교환 장애를 개선하기 위함이다(Lee, 2004). 이로 인해 엽육조직은 책상 및 해면조직으로 분화하지 않고 가스교환과 지지작용을 위한 통기조직이 발달하게 된다. 생이가래의 성숙한 부유엽과 침수엽에서도 기실 및 통기조직이 잘 형성되어 있다(Ji, 2002; Kim & Ji, 2002). 이러한 통기조직은 수생식물의 종류 또는 그 발달양상에 따라 다르나 일반적으로 수생식물의 부유엽에는 하피 부분에 기실이 크게 발달한다(Sculthorpe, 1967; Choi, 1985; Fahn, 1990). 생이가래 부유엽에서도 하피 부분에 큰 기실들이 형성되어 있는데(Ji, 2002), 이는 식물체가 물위에 떠있기 위해 더 많은 부력을 받기 위한 것으로 추정되고 있다.

부유기능을 수행하기 위한 또 다른 방법으로는 식물체 잎에 모용을 형성하는 것이다. 표피세포가 변형된 여러 유형의 모용들은 식물체가 물에 젖지 않게 하고, 세포 내 공기를 충만하게 하여 쉽게 부유할 수 있게 한다(Kim & Ji, 2002). 또한 빛을 반사하여 열이나 물의 지나친 소실을 방지하며, 식물체에 물과 영양분의 흡수를 돕거나 식물체를 보호하는 등 다양한 기능들을 담당한다(Jung, 1992; Lee, 2004). 축소된 식물체를 형성하는 생이가래의 경우, 부유엽의 상피 및 하피조직에 밀생하는 모용이 엽육조직 내 통기조직과 함께 식물체 부유에 큰 비중을 차지하는 것으로 추정된다. 실험된 *S. natans*와 *S. molesta* 생이가래 부유엽 상피조직에 발달하는 모용은 부유를 수행하는 기능면에서는 유사하나 모용의 구조분화 및 그 발달양상은 매우 다르게 나타났다. 본 연구에서 조사된 2종 모두 축소된 식물체를 이루나 생이가래속 식물 종간 식물체의 크기 및 중량에 차이가 있어 수중 부유에 적합한 형태로 상이한 모용을 형성하는 것으로 추정되었다.

상피모용 분화발달에 있어 *S. natans*는 타원형의 다세포성 모용세포들이 나선형상으로 규칙적인 배열을 하며 4개씩 한 단위를 이루는 'knuckle-crane' 형태를 이루나 정단부위가 융합되지 않는 유형이다. 그러나 *S. molesta*의 모용은 'egg-beater' 형태로, 다세포성 모용세포들의 정단부위가 융합되어 4개씩 하나의 단위를 이루며 길게 신장된 병세포들 위에 형성된다(Andrews, 1990; Oliver, 1993; White & Turner, 1995; Lemon & Posluszny, 1997). 이러한 상피모용의 독특한 형태와 달리 이들 2종의 부유엽 하피조직에는 단순모용들이 복외상으로 밀생하고 있다. 각 모용세포들은 신장되어 있으나 정단부위는 침상 돌기형으로 각질화되며 기저부위의 세포 측면에는 반구형 등의 세포가 부착되어 발달하는 특징을 지닌다. 이들 모용은 분화초기에는 충만한 세포질과 비교적 작은 액포들로 구성되고 액포 내에는 전자밀도가 높은 물질이나 소립자들이 축적된다. 그러나 성숙할수록 모용세포 내에는 액포들이 융합하여 거대액포가 되고 확장된 액포에 의해 세포질이 세포벽 주위로 밀려나 세포 용적의 일부만 차지하게 된다.

부유엽 상피 표면에 독특하게 발달하는 'knuckle-crane형'이나 'egg-beater형' 모용은 세포질의 밀도를 낮추어 식물체 부유기능에 보조적인 역할을 담당하는 것으로 생각된다. 이와 같이 생이가래 부유엽 상피조직에 형성된 모용의 형태 및 구조, 그리고 세포 내 미세구조적 특성은 이들 축소된 식물체가 부유기능을 효과적으로 수행하는데 있어 엽육조직 내 통기조직과 함께 매우 중요한 역할을 하는 것으로 추정되고 있다.

참 고 문 헌

- Andrew SB: Ferns of Queens Land. Queens land department of primary industries, pp. 305-306, 1990.
- Barreto R, Charudattan R, Pomella A, Hanada R: Biological control of neotropical aquatic weeds with fungi. *Crop Protection* 19 : 697-703, 2000.
- Choi HG: Monograph of vascular hydrophytes in Korea. MS Thesis, Seoul University, pp. 1-9, 1985.
- Coelho FF, Lopes FS, Sperber CF: Density-dependent morphological plasticity in *Salvinia auriculata* Aublet. *Aquat Bot* 66 : 273-280, 2000.
- Coelho FF, Lopes FS, Sperber CF: Persistence strategy of *Salvinia auriculata* Aublet in temporary ponds of Southern Pantanal. *Brasil Aquat Bot* 81 : 343-352, 2005.
- Croxdale JG: *Salvinia* leaves. I. Origin and early differentiation of floating and submerged leaves. *Can J Bot* 56 : 1982-1991, 1978.
- Croxdale JG: *Salvinia* leaves. II. Morphogenesis of the floating leaf. *Can J Bot* 57 : 1951-1959, 1979.
- Fahn A: *Plant Anatomy*. 4th ed. Pergamon Press, Oxford, pp. 57-

- 74, 1990.
- Gardner JL, Al-Hamdani SH: Interactive effects of aluminum and humic substances on *Salvinia*. *J Aquat Plant Manage* 35 : 30-34, 1997.
- Glover BJ, Martin C: Specification of epidermal cell morphology. In: Hallahan DL, Gray JC, Callow JA, eds, *Advances in Botanical Research*, pp. 193-218, Academic Press, San Diego, 2000.
- Goncz AM, Sencic L: Metolachlor and 2,4-dichlorophenoxy acetic acid sensitivity of *Salvinia natans*. *Bull Environ Contamin Toxicol* 53 : 852-855, 1994.
- Gupta M, Devi S: Cadmium sensitivity inducing structural responses in *Salvinia molesta* Mitchell. *Bull Contamin Toxicol* 49 : 436-443, 1992.
- Ji SY: Structural differentiation of heterophylly in *Salvinia natans* (L.) ALL. MS Thesis. Keimyung University, pp. 1-20, 2002.
- Julien MH, Bourne AS: Compensatory branching and changes in nitrogen content in the aquatic weed *Salvinia molesta* in response to disbudding. *Oecologia* 70 : 250-257, 1986.
- Jung J: *Plant Morphology*. Hyungseol Publishing, Seoul, pp. 182-235, 1992.
- Kim IS, Ji SY: Structural features of various trichomes developed in *Salvinia natans*. *Kor J Electron Microsc* 32 : 319-327, 2002.
- Ko KS, Jeon ES: Fern-allies and seed-bearing plants of Korea. *Ijinsa*, Seoul, pp. 17-18, 70, 2005.
- Lee KB: *Plant Morphology*. Life Science, Seoul, pp. 167-168, 2004.
- Lee S, Kim IS: Structural features of various trichomes in *Vitex negundo* during development. *Kor J Electron Microsc* 36 : 35-45, 2006.
- Lee ST, Lee YS: *Modern Systematic Botany*. Woosung Publishing, Seoul, pp. 227-230, 245-246, 1991.
- Lee YS: *Plant Morphology*. Woosung Publishing, Seoul, pp. 194-198, 1997.
- Lemon GD, Posluszny U: Shoot morphology and organogenesis of the aquatic floating fern *Salvinia molesta*. D.S. Mitchell, examined with the aid of laser scanning confocal microscopy. *Intl J Plant Sci* 158 : 693-703, 1997.
- Madeira PT, Jacono CC, Tipping P, Van TK, Center TD: A genetic survey of *Salvinia minima* in the southern United States. *Aquat Bot* 76 : 127-139, 2003.
- Maine MA, Duarte MV, Sune NL: Cadmium uptake by floating macrophytes. *Water Res* 35 : 2629-2634, 2001.
- Oliver JD: A review of the biology of giant *Salvinia* (*Salvinia molesta* Mitchell). *J Aquat Plant Manage* 31 : 227-231, 1993.
- Petrucio MM, Esteves FA: Influence of photoperiod on the uptake of nitrogen and phosphorus in the water by *Eichhornia crassipes* and *Salvinia auriculata*. *Revista Brasileira de Biologia* 60 : 373-379, 2000.
- Room PM: Effects of temperature, nutrients and a beetle on branch architecture of the floating weed *Salvinia molesta* and simulations of biological control. *J Ecol* 76 : 826-848, 1988.
- Room PM: Ecology of a simple plant-herbivore system: biological control of *Salvinia*. *Trends Ecol* 5 : 74-79, 1990.
- Sculthorpe CD: *The Biology of Aquatic Vascular Plant*. Edward Arnold Ltd, pp. 176-204, 1967.
- Sen AK, Mondal NG: Removal and uptake of copper (II) by *Salvinia natans* from waste water. *Wat Air Soil Poll* 49 : 1-6, 1990.
- Van der Heide T, Roijackers RMM, van Nes EH, Peeters ETHM: A simple equation for describing the temperature dependent growth of free-floating macrophytes. *Aquat Bot* 84 : 171-175, 2006.
- White RA, Turner MD: Anatomy and development of the fern sporophyte. *Bot Rev* 61 : 281-305, 1995.

< 국문 초록 >

생이가래는 수생 양치식물로 한 쌍의 부유엽은 식물체 부유 및 광합성의 기능을 하며, 수중의 침수엽은 가늘고 길게 세분되어 뿌리의 형태 및 기능을 수행한다. 많은 수생식물에서는 표피 조직에 엽침이나 모용 등의 이형세포를 형성하는데, 생이가래는 모용이 엽육 표피조직에 밀생한다. 이에 본 연구에서는 생이가래속 *Salvinia natans* 및 *S. molesta* 2종의 부유엽 상피조직에 발달하는 모용의 분화 발달 양상을 주사 및 투과전자현미경으로 연구하고자 한다.

연구된 2종의 생이가래 부유엽 상피조직에 발달하는 모용은 매우 다른 양상을 나타낸다. *S. natans*의 모용은 중맥을 중심으로 엽신 양면에 일정하게 20~25열로 발달한다. 각각의 열에는 8~10개 세포로 구성된 200~290 μm 크기의 타원형 세포들이 나선형상으로 배열된다. 이들 모용 4개가 모여 하나의 단위체를 이루지만 정단부위가 융합되지 않는 'knuckle-crane' 형태로 발달한다. 반면, *S. molesta*에서는 독특한 유형의 모용으로 분화한다. 분화초기 부유엽 상피조직에서 모용들이 돌기형태로 돌출되고 8~10개의 원통형 세포들이 400~600 μm 으로 신장한 후 이들 모용 4개가 하나의 단위를 이룬다. 이들 단위체내 각 모용들의 정단부위가 융합되어 'egg-beater' 형태로 발달하기 시작한다. 이 후 300~600 μm 의 다세포성 병세포들이 모용 기저부위에서 상피표면 위로 신장하여 돌출한다. 성숙한 'egg-beater' 형태의 모용은 0.6~1.2 mm로 발달하고 'knuckle-crane' 형태에 비해 3~4배 길게 신장한다. 연구된 생이가래 2종 모용세포 내 액포는 분화초기에는 세포용적의 극히 일부를 차지하나 분화후기에는 세포용적의 대부분을 차지하여 세포질의 밀도를 매우 낮게 하는 특징을 나타낸다. 이와 같이 생이가래속 식물체내 모용의 구조적 특성은 생이가래가 수중에서 부유기능을 수행하는 데 있어 엽육조직 내 통기조직과 함께 매우 중요한 역할을 수행하는 것으로 추정되고 있다.

FIGURE LEGENDS

Figures. 1-6: *Salvinia natans*

Fig. 1. 20-25 rows of trichomes (arrows) in the upper epidermis. M, Mid-vein.

Fig. 2. Four trichomes forming a trichome unit in the 'knuckle-crane' type.

Fig. 3. Dense cytoplasm during early trichome development. N: Nucleus, V: Vacuole. Bar=4.0 μm .

Fig. 4. Developing trichome with thin cytoplasm. Note the large central vacuole (V). Bar=4.0 μm .

Fig. 5. Closeup of two trichomes (T) in the upper epidermis. Multicellular trichomes composed of 8~10 cells in the background.

Fig. 6. Closeup of the trichome surface (arrows: granules on the surface).

Figures. 7-12: *Salvinia molesta*

Fig. 7. Upper epidermis with numerous trichomes in various stages of development (1: immature trichomes, 2: developing trichomes, 3: mature trichomes).

Fig. 8. Trichomes initiating development indicate cells protruding from the surface (arrows: initiating trichomes).

Fig. 9. Trichomes in the multicellular stage (arrow: a trichome undergoing cell division).

Fig. 10. Two trichomes contacting at the base (arrow).

Fig. 11. Fusion of two arches from two branches (★).

Fig. 12. Development of the egg-beater type trichomes. S, Stalk cell (1: two arches fused at the apex with very short stalk cells, 2: three arches fused at the apex with developing stalk cells, 3: four arches fused, in the egg-beater type, with elongated stalk cells).



