

## 축소된 개구리밥 식물체 내 색소체 특성

김 인 선\*

계명대학교 자연과학대학 생물학과

### Features of Plastids within Reduced *Spirodela polyrhiza*

InSun Kim\*

Biology Department, College of Natural Sciences, Keimyung University, Daegu 704-701, Korea  
(Received March 11, 2011; Revised March 23, 2011; Accepted March 24, 2011)

#### ABSTRACT

Reduced plants of *Spirodela polyrhiza* consisting only of fronds, stalks and roots form turions during dormancy. In development, mature fronds produce offspring fronds by vegetative reproduction, and turions arise laterally from the mother frond before dormancy. The turion primordium is derived from the frond, while the frond primordium forms within the turion tissue. In the present study, cellular features, especially those of the plastids, of the above four tissue types have been examined and compared using electron microscopy.

Proplastids, found to be numerous in the frond and turion primordia, differentiated into chloroplasts rapidly upon growth. The proplastids were small and the thylakoidal membrane system was rudimentary, however the chloroplasts exhibited variation by cell type. Chloroplasts were found within cells of the frond, stalk and root tissue. The thylakoidal membrane system, which formed grana stacks, was moderately developed within frond chloroplasts, while only a few were present in those of the stalk and root cortical cells. One to two starch grains were accumulated within frond chloroplasts, but little to none were found in stalk and root cortical chloroplasts. Contrary to other types of root chloroplasts, those found in the root cap cells developed chloroplasts similar to the frond type. Unlike proplastids of the turion primordia, numerous large amyloplasts occupied most of the turion cell volume. Moreover, the turion cell produced quite large starch grain (s) within the amyloplasts. Accumulation of the starch grains continued until they occupied the most of the stroma and in some cases, individual starch grains reached up to 9.0  $\mu\text{m}$  in length. None to little, if any, thylakoidal or internal membranous systems were seldom detected in these amyloplasts. Although the degree of cellular and tissue differentiation was rather minimal within their reduced body, the functional differentiation of *Spirodela polyrhiza* was very efficient, as is the case in other advanced species.

**Keywords** : Amyloplast, Chloroplast, Frond, Plastid types, *Spirodela polyrhiza*, Turion

#### 서 론

수생식물(hydrophytes)은 식물체의 여러 기관이 서식환경에 알맞게 변형되어 형태적으로 다양해지는 유연성을 지닌다. 일부 수생식물의 경우, 이들이 처한 특수한 수중환경에

적응하여 생존하기 위해 뿌리, 줄기, 잎 등의 기관을 형성하지 않는 매우 축소된 식물체로의 구조 변형이 일어난다. 식물체가 극도로 축소된 개구리밥(*Spirodela polyrhiza*)은 식물체 전체가 엽상체, 연결사, 뿌리의 3부분으로 이루어진 아주 작은 개체로 발달한다(Lee, 1996). 이들은 5~8 mm 크기의 부엽

\* 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

성 수생식물로 엽상체 (frond)로 영양번식 (reproductive reproduction)을 하여 식물체가 수일 이내에 2배가 되는 매우 빠른 속도로 개체를 증식시킨다 (Landolt, 1986; Appenroth, 2003). 수생식물이 생활환을 마칠 때에는 육상식물에서와 같이 종자를 형성하거나, 혹은 생장이 정지된 상태를 유지할 수 있는 특수한 구조를 형성하여 동절기 휴면상태에 들어간다.

다년생 초본식물인 개구리밥은 휴면구조로 겨울눈의 일종인 잠아 (turion)를 형성하여 겨울철 휴면상태를 유지한다. 생장기간 동안 엽상체는 빠른 분열로 그 수를 늘리며 개체를 증식시켜 식물체 용적의 대부분을 차지하게 된다. 이러한 엽상체는 기온이 내려가기 시작하면 영양번식을 멈추고 엽육조직 내부에 잠아원기 (turion primordium)를 형성한다 (Kwak & Kim, 2008). 이후 잠아는 모엽상체 (mother frond)에서 분리되어 물 밑에 가라앉아 월동하고 다음 해 기온이 상승하기 시작하면 수면 위로 부상하여 새로운 식물체로 발달하는 생활환을 반복한다. 이들의 잠아에서는 휴면기 이후 기온상승으로 보호조직 (vegetative sheath) 및 잠아 엽육조직 내에 싸여 있던 엽상체 원기 (frond primordium)가 발아하여 엽상체가 기원한다. 기온하강 시 휴면상태를 유지하도록 하는 개구리밥 잠아의 이러한 특성으로 수생식물의 휴면구조 형성 및 발달과정 추적 연구에 대표적인 모델시스템종으로 제안된 바 있다 (Smart, 1996). 엽상체, 연결사 및 뿌리로만 구성된 매우 축소된 개구리밥의 식물체는 잠아 및 엽상체 원기를 엽상체 및 잠아조직 내에 미리 형성하여 휴면기 이후 신속하게 생장을 재개하거나 생장기에서 휴면상태로 바로 진입할 수 있는 구조적 특징을 지니 축소된 식물체의 생활환 순환에 중요한 역할을 한다 (Newton et al., 1978; Sibasaki & Oda, 1979; Kim & Kim, 2000; Reimann et al., 2007; Kwak & Kim, 2008).

식물세포의 분화발달에서 색소체는 매우 중요한 위치를 차지하는데, 개구리밥의 거의 모든 기관에는 색소체가 분포하는 것으로 보고되어 있다 (Kim & Kim, 2000). 특히, 잠아의 형성 및 수중 침강에 있어 이들 색소체와의 연계성이 언급되고 있어 본 연구에서는 개구리밥 식물체를 구성하는 모든 조직 및 세포 내 색소체 특성에 초점을 두어 이들을 조사하였다. 특히, 엽상체, 모엽상체로부터 형성되는 잠아, 잠아에서 기원하는 엽상체 원기, 모엽상체-자엽상체 및 엽상체-잠아를 연결하는 연결사 (stalk), 뿌리조직에 발달하는 색소체에 대한 구조적 상이성을 중점적으로 비교 연구하고자 하였다.

## 재료 및 방법

### 1. 실험재료

본 실험에 사용된 개구리밥 (*Spirodela polyrhiza*)은 대구

광역시 달서구 신당동 계명문화대학 원예관에 서식하는 식물로 2009년 8월에서 2010년 3월에 걸쳐 수차례 채취되었다. 모엽상체 및 제 1~2세대의 자엽상체로 구성된 성숙한 식물체, 잠아를 형성하기 시작한 엽상체, 그리고 엽상체에서 자연적으로 분리되어 휴면상태에 있는 잠아를 채취하여 다음과 같이 실험에 사용하였다.

### 2. 실험방법

주사전자현미경으로 연구될 개구리밥 엽상체 및 잠아의 조직을 실온에서 3% glutaraldehyde 용액으로 1~2시간 전고정한 후 0.1 M sodium phosphate buffer (pH 6.8~7.2) 용액으로 15분씩 3회 세척하였다 (Kwak & Kim, 2008). 세척된 시료는 2% aqueous OsO<sub>4</sub>로 4°C에서 2~12시간 후고정하여 0.1 M sodium phosphate buffer로 다시 15분씩 4회 세척되었다. 2회 고정된 시료는 10% 아세톤을 시작으로 100% 무수 아세톤에 이르기까지 10% 상승 단계별로 탈수과정을 거쳤다. 무수 아세톤에서 3회 처리된 시료는 liquid CO<sub>2</sub>를 사용한 임계점 건조기 (EMITECH K850)로 임계점 건조 (critical point drying) 되었다. 건조된 시료에 약 20 nm의 금속피막 (Pt coating)을 입힌 후 한국기초과학지원연구원 (Korea Basic Science Institute, KBSI) 대구센터 소재 SEM (Hitachi S-4200)으로 20 kV에서 조사되었다. 이를 통해 촬영된 image data는 PCI program에 입력된 후 image processing을 거쳐 비교 연구되었다.

투과전자현미경으로 조사될 시료들은 SEM 시료제작 방법과 동일한 고정 및 탈수과정으로 처리하였다. 탈수된 시료들은 아세톤과 low-viscosity resin이 일정 비율로 혼합된 용액으로 각각 1시간씩 실온의 rotator 상에서 치환되고, Spurr resin 혼합액으로 침투시킨 후 포매되었다. 포매된 시료는 65°C 건조기 내에서 48시간 동안 중합경화 (polymerization)된 후 resin block으로 제작되었다. 이들 resin block은 ultramicrotome (Reichert Ultracut-S)에 의해 약 0.5~1.0 μm 후박절편으로 제작되었고, 0.1% toluidine Blue 용액으로 염색되어 광학현미경 (Zeiss)을 통해 초박절편으로 사용할 조직을 조사하였다. 수차례 fine trimming 후 diamond knife로 60~90 nm 초박절편을 제작하였다. 이들 초박절편은 formvar coating 처리된 100-mesh copper grid로 옮겨진 후 2% uranyl acetate (50% methanol)에서 30분, lead citrate에서 10분 이중 염색하였다. 이러한 과정을 거친 초박절편은 KBSI 대구센터의 TEM (Hitachi H-7100)을 이용하여 75 kV에서 연구되었다.

## 결 과

개구리밥은 생장기간 동안 엽상체의 활발한 분열활동에

의해 다음 세대의 자엽상체를 증식시키고, 가을에 기온이 내려가면 휴면구조인 잠아원기를 형성하여 잠아로 발달한다 (Fig. 1). 이때 모엽상체의 측부에는 이미 떨어져 나간 자엽상체가 연결되어 있던 연결사의 분리층이 흔적으로 남고, 잠아는 점차 두꺼운 표피층으로 둘러싸이게 된다. 모엽상체의 측면에서 계속 신장하는 잠아는 1~1.2 mm 크기에 도달하면 모체에서 분리된다 (Fig. 1 inset). 이후 잠아는 모엽상체로부터 완전히 탈리되어 물속에 가라앉아 휴면상태를 유지한다. 다음 해 봄 기온이 상승하면 잠아조직 내에서 엽상체 원기가 발달하기 시작하면서 수면으로 떠오르게 된다 (Fig. 2).

수면에 부상하여 빛에 노출된 엽상체는 아주 빠른 속도로 분열 증식하여 지속적으로 자엽상체를 형성한다. 이들 엽상체 엽육세포 내에는 녹말입자를 함유한 엽록체들이 중앙의 큰 액포를 따라 분포한다. 4~6  $\mu\text{m}$  크기의 엽록체 내에는 3~6층의 틸라코이드가 모여 그라나를 형성하고, 발달 중의 어린 자엽상체 엽육세포 엽록체에는 녹말입자가 더 크게 발달한다 (Fig. 3 inset). 치밀한 세포소기관의 발달로 세포밀도가 높은 잠아원기와 달리 인접한 모엽상체 엽육세포에는 세포의 거의 대부분을 거대한 액포가 차지하여 이들 두 조직은 쉽게 구분된다 (Fig. 4). 엽상체와 엽상체 사이를 연결하는 외형상 투명한 연결사(stalk)에도 색소체가 소수 분포하는 것으로 나타난다. 3~5  $\mu\text{m}$ 의 비교적 작은 색소체 내에는 녹말입자가 작거나 거의 발달하지 않으며, 틸라코이드막은 적은 수가 관찰되었다 (Fig. 4 inset). 초기 단계의 잠아 엽육조직과 어린 자엽상체의 미분화된 엽육세포에는 1.5~3  $\mu\text{m}$ 의 많은 전색소체들이 세포질에 산재하는데, 틸라코이드막 발달이 미비한 분화 초기단계의 엽록체로 빠르게 전환된다. 많은 경우 기질 내에는 1~2층으로 길게 신장한 틸라코이드막들이 기질을 가로지르며 분포하나 그라나는 거의 형성되지 않는다 (Fig. 5). 반면, 뿌리조직에도 엽록체가 발달하여 근관 및 표피세포와 피층, 유세포에 뚜렷하게 나타난다. 뿌리정단의 근관세포에는 비교적 작은 녹말입자를 지닌 엽록체가 발달하나 (Fig. 6), 내부의 피층세포에는 틸라코이드가 여러 층 이루는 그라나를 갖는 엽록체가 소수 발달한다 (Fig. 7). 그러나 이들 피층세포 엽록체에서의 녹말입자 형성은 거의 이루어지지 않는다. 엽상체는 이러한 식물체 구조로 활발한 생장을 유지하다 생활환을 마치는 단계로 진입하면 엽육조직 내부의 특정한 위치에 잠아원기를 형성하기 시작한다. 잠아원기는 엽육세포 내에 다수의 큰 전분체를 형성하는 잠아로 발달하고 휴면상태를 유지할 수 있는 구조로 분화된다 (Fig. 8). 잠아조직의 세포 전체에 다량의 거대한 녹말입자가 축적되면 중량이 무거워진 침강 구조로 발달한다. 약 8.5~9  $\mu\text{m}$ 의 크기를 갖는 거대한 녹말입자들은 전분체 기질의 대부분을 차지하나, 전분체의 전분립에는 제(hilum) 중심의 동심원상 구조가 관찰되지 않는다. 이들 전분체들은 잠아세포 용적의 거의 대부분을 차지하는데, 틸라

코이드막 또는 내부 막성계를 전혀 형성하지 않은 채 물 밑에 가라앉아 휴면상태를 유지한다 (Fig. 8 inset).

## 고 찰

식물체는 구성하는 조직의 배열양상에 따라 구조나 기능상의 체제가 결정되기 때문에 세포나 조직은 각각의 특징적인 형태와 특성을 지니게 된다 (Evert, 2006; Graham et al., 2006; Mauseth, 2009). 그러나 10 mm 미만의 매우 축소된 개구리밥 식물체에서는 이러한 특성이 나타나지 않는다. 반면, 개구리밥에서는 이들 기관을 구성하는 세포내 소기관의 특성이 구조와 기능에 있어 중요한 위치를 차지한다 (Kim, 2007). 특히 색소체는 엽상체와 잠아의 휴면기작 수행과 밀접한 연관성이 있어 이에 대한 연구는 생태, 생리, 생화학적인 연구가 계속되고 있다 (Sibaski & Oda, 1979; Smart & Trewavas, 1983; Appenroth & Bergfeld, 1993; Smart, 1996; Appenroth, 2003).

엽상체는 활발한 분열로 식물체를 계속 증식시켜 엽상체-잠아원기-잠아-엽상체원기-엽상체의 발달과정을 반복한다 (Landolt, 1986; Kwak & Kim, 2008). 엽상체 또는 잠아조직 내에 형성되는 원기(primordium)는 신속한 성장재개 혹은 휴면기로의 전환을 가능하게 하는 구조로 식물체 순환에 중요한 역할을 한다. 특히 잠아는 휴면상태를 유지하는 특성으로 수생식물의 휴면구조 형성 및 발달과정 추적에 이상적인 모델시스템으로 설명된 바 있다 (Smart, 1996). 이와 유사한 구조로 생장을 일시적으로 멈추는 수생식물에는 개구리밥 외에 물수세미속(*Myriophyllum*), 통발속(*Utricularia*), 말즘속(*Potamogeton*) 등이 있으나 (Sculthorpe, 1967; Appenroth, 2003; Harada & Ishizawa, 2003; Jian et al., 2003; Lee et al., 2005; Weber & Nooden, 2005), 이들 구조의 형성과 성장 개시과정은 종에 따라 각각 다르다 (Sculthorpe, 1967; Tobiessen & Snow, 1984; Lee et al., 2005; Weber & Nooden, 2005). 기온이 일정한 온도 이하로 내려가면 잠아를 형성한 후 침강하는 개구리밥과는 달리 일부 다른 수생식물의 잠아는 여름에 휴면하고 기온이 내려갈 때 생장을 한다 (Tobiessen & Snow, 1984; Lee et al., 2005; Weber & Nooden, 2005).

식물세포의 분화발달에서 색소체는 중요한 기능을 수행하는데, 상이한 내부구조와 각기 다른 기능을 수행하는 여러 유형의 특수화된 구조로 구별된다. 색소체는 전색소체, 엽록체, 유색체, 백색체 등이 기본적인 형태로, 이들은 서로 연관되어 있으며 다른 유형으로 전환될 수 있다 (Waters & Pyke, 2005). 광합성과 연관된 엽록체는 특유의 대사기작으로 녹말을 생성하고 저장할 수 있으며, 무색의 백색체는 빛에서 격리된 조직이나 저장세포에 존재하는 전분체, 단백질체, 지방체 등으로 구분된다 (Evert, 2006). 모든 색소체는 전색소

체에서 기원하며, 이들로부터 형성된 초기의 미분화 색소체는 비교적 작고 내부의 틸라코이드막이 발달되어 있지 않다. 전색소체로부터 엽록체로의 분화는 매우 복잡한데 크기 증가, 색소 생성, 틸라코이드막 분화, 효소계 생성이 수반된다 (McDonald, 2003; Tetlow et al., 2005). 틸라코이드막의 분화나 색소의 생성은 빛이 있는 조건에서 이루어지고 (Waters & Pyke, 2005), 식물세포가 특정세포로 분화할 때 미분화 색소체는 해당 세포의 종류에 적합한 기능을 수행할 수 있도록 발달한다. 이들 색소체의 종류는 세포의 종류에 따라 다르게 나타난다 (Tetlow et al., 2005).

색소체는 개구리밥의 거의 모든 세포에 분포하고 있는데 (Kim & Kim, 2000), 특히, 잠아 형성 및 수중 침강은 이들 색소체와 연계되어 있다 (Appenroth & Bergfeld, 1993; Smart, 1996; Kwak & Kim, 2008). 본 연구에서 조사된 개구리밥 세포에 발달하는 색소체는 전색소체, 엽록체, 전분체로 크게 대별되며, 특히 색소체의 크기 및 틸라코이드막과 녹말입자 형성이 엽상체와 잠아조직 간에 뚜렷한 차이를 보였다. 엽상체 및 잠아원기 엽육세포에는 비교적 작은 전색소체가 세포질에 분산되어 다수 분포하고, 색소체 기질 내에는 틸라코이드막 및 녹말입자가 거의 형성되지 않았다. 반면, 성장 중의 엽상체에는 엽록체들이 중앙의 큰 액포를 따라 위치하고, 엽록체 기질에는 그라나를 형성하는 틸라코이드막이 발달하였다. 뿌리 및 연결사에도 색소체는 발달하나 녹말은 거의 관찰되지 않았다. 잠아원기에서 발달한 잠아조직에는 다수의 매우 큰 전분체들이 형성되며, 전분체 기질에는 내부 막의 분화 없이 녹말의 지속적인 축적으로 거대한 녹말입자가 세포용적의 거의 대부분을 차지하였다.

잠아세포에 저장되는 전분체는 커다란 녹말을 저장하나 성장단계상 차이를 보여 (Smart & Trewavas, 1983; Harada & Ishizawa, 2003; Jian et al., 2003; Lee et al., 2005; Weber & Nooden, 2005), 개구리밥의 경우, 초기단계의 잠아원기에서는 녹말입자가 거의 형성되지 않는다. 그러나 잠아가 침강할 시점에는 매우 크게 발달하여 8.5~9.0  $\mu\text{m}$ 에 이르는 거대한 구조로 된다. 전분체는 기질에 내막계가 거의 발달하지 않는 색소체이며, 과립상태로 저장될 녹말을 합성하는 전분형성기능을 갖고 있다. 이들의 전분형성은 광합성 세포로부터 받은 당 성분을 전분으로 전환하는 등 이미 생성되어 있는 유기화합물로부터 합성하는 것이다 (Moller, 2005). 전분체는 일반적으로 저장조직 세포에 많이 분포되어 있고, 이들의 분포는 그 기능과 밀접히 관련된 것으로 알려져 있다 (Moller, 2005). 저장된 전분은 필요에 따라 다시 분해되어 알맞은 부위로 이동된 후 물질대사에 쓰이게 된다. 이러한 특성이 개구리밥에서 가장 효율적으로 나타나는 부위는 잠아조직 내 전분체로 특히, 성장재개 시 필수적인 요소가 된다. 잠아조직에 영양분이 녹말입자의 형태로 저장되어 있는 것은 단백질체나 지질체보다 쉽게 용해되기 때문에 낮은

온도의 휴면상태에서는 기질 내에서 녹말과립이 활성화되지 않아 그 형태가 유지가 되는 것으로 추정된다 (Landolt, 1986; Appenroth, 2003; Reimann et al., 2007). 다른 수생식물 중의 잠아세포에서도 저장물질로 녹말이 축적되기도 한다 (Smart & Trewavas, 1983; Weber & Nooden, 2005; Reimann et al., 2007).

이와 같이 매우 축소된 개구리밥 식물체 내 색소체는 엽상체, 연결사, 뿌리세포에서 엽록체로 발달하여 성장발달에 필요한 에너지를 합성하는 반면, 잠아세포에는 전분체가 형성되어 에너지 생성보다는 휴면상태 유지에 필요한 구조로 각각 분화 발달한다. 이들 개구리밥은 매우 축소된 식물체를 이루지만 각각의 조직 및 세포는 최소한의 구조분화로 고도의 분업화된 기능을 수행할 수 있도록 분화하는 독특한 수생식물이라 할 수 있다.

## 참 고 문 헌

- Appenroth KJ: No photoperiodic control of the formation of turions in eight clones of *Spirodela polyrhiza*. J Plant Physiol 160 : 1329-1334, 2003.
- Appenroth KJ, Bergfeld R: Photophysiology of turion germination in *Spirodela polyrhiza* (L.) Schieiden XI. Structural changes during red light induced responses. J Plant Physiol 141 : 583-588, 1993.
- Evert RF: Esau's Plant Anatomy: Meristems, Cells, and Tissues of the Plant Body - Their structure, function, and development, 3rd ed., John Wiley & Sons, Hoboken, pp. 7-64, 2006.
- Graham LE, Graham JM, Wilcox LE: Plant Biology. 2nd ed., Pearson Prentice Hall, Upper Saddle River, pp. 134-149, 2006.
- Harada T, Ishizawa K: Starch degradation and sucrose metabolism during anaerobic growth of pondweed (*Potamogeton distinctus* A. Benn.) turions. Plant and Soil 253 : 125-135, 2003.
- Jian Y, Li B, Wang J, Chen J: Control of turion germination in *Potamogeton crispus*. Aquat Bot 75 : 59-69, 2003.
- Kim IS: Development of the root system in *Spirodela polyrhiza* (L.) Schieiden (Lemnaceae). J Plant Biol 50 : 540-547, 2007.
- Kim KA, Kim IS: Structural aspect of the reduced free-floating hydrophyte, *Spirodela polyrhiza*. Kor J Electron Microsc 30 : 233-240, 2000.
- Kwak M, Kim IS: Turion as dormant structure in *Spirodela polyrhiza*. Kor J Electron Microsc 38 : 307-314, 2008.
- Landolt E: Biosystematic Investigations in the Family of Duckweeds (Lemnaceae); Vol. 2 The family of Lemnaceae, a monographic study. p. 566, 1986.
- Lee SM, Tanaka MS, Kang CM, Jung SY: Science of Hydrophytes. Chonnam University Publishing, Gwangju, pp. 76-85, 2005.
- Lee YN: Flora of Korea. Kyo-Hak Publishing Co., Ltd, Seoul, p. 1054, 1996.
- Mauseth JD: Botany, 4th ed., Jones and Bartlett Publishers, Sudbury,

- pp. 37-86, 217-243, 2009.
- McDonald MS: Photobiology of Higher Plants. John Wiley & Sons Ltd., Chichester, pp. 33-44, 2003.
- Moller SG: Plastid division in higher plants. In: Moller SG, ed, Plastids, pp. 126-158, Blackwell Publishing Ltd., Oxford, 2005.
- Newton RJ, Shelton DR, Duffey, JE: Turion formation and germination in *Spirodela polyrhiza*. Amer J Bot 65 : 421-428, 1978.
- Reimann R, Ziegler P, Appenroth K: The binding of  $\alpha$ -amylase to starch plays a decisive role in the initiation of storage starch degradation in turions of *Spirodela polyrhiza*. Physiol Plant 129 : 334-341, 2007.
- Sculthorpe CD: The Biology of Aquatic Vascular Plants. Edward Arnold Ltd., London, pp. 198-208, 1967.
- Sibaski T, Oda Y: Heterogeneity of dormancy in the turion of *Spirodela polyrhiza*. Plant Cell Physiol 20 : 563-571, 1979.
- Smart CC: Molecular analysis of turion formation in : a model system for dormant bud induction. In: Lang GA, ed, Plant Dormancy, pp. 169-281, CAB International, Wallingford, 1996.
- Smart CC, Trewavas AJ: Abscisic-acid-induced turion formation in *Spirodela polyrhiza* L II. Ultrastructure of the turion; a stereological analysis. Plant Cell Environ 6 : 515-522, 1983.
- Tetlow I, Rawstrhorpe S, Raines C, Emes MJ: Plastid metabolic pathways. In: Moller SG, ed, Plastids, pp. 60-125, Blackwell Publishing Ltd., Oxford, 2005.
- Tobiessen P, Snow PD: Temperature and light effects on the growth of *Potamogeton crispus* in Collins Lake, New York State. Can J Bot 62: 2822-2826, 1984.
- Waters M, Pyke K: Plastid development and differentiation. In: Moller SG, ed, Plastids, pp. 30-59, Blackwell Publishing Ltd., Oxford, 2005.
- Weber JA, Nooden LD: The cause of sinking and floating in turion of *Myriophyllum verticillatum*. Aquat Bot 83 : 219-226, 2005.

### < 국문 초록 >

부엽성 개구리밥은 엽상체, 연결사, 뿌리로 이루어진 축소된 수생식물로 엽상체는 특정한 시기에 물속에 가라앉는 휴면구조인 잠아를 형성한다. 식물세포의 분화발달에서 중요한 기능을 수행하는 색소체는 개구리밥의 거의 모든 기관에 분포하며, 특히 잠아 형성 및 수중 침강에 있어서 이들 색소체와의 연계성이 보고되어 있다. 본 연구에서는 개구리밥 식물체 내 모든 조직을 구성하는 각각의 세포들을 대상으로 색소체 특성에 초점을 두어 전자현미경으로 연구하였다.

생장 중의 엽상체는 활발한 분열로 개체를 계속 증식시키고, 특정 시기에 잠아원기를 형성하여 엽상체-잠아원기-잠아-엽상체 원기-엽상체의 분화과정을 반복한다. 개구리밥 조직에 발달하는 색소체는 전색소체, 엽록체, 전분체로 크게 대별되며, 특히 색소체의 크기, 틸라코이드막계, 녹말입자 형성 등은 엽상체와 잠아 조직 간에 뚜렷한 차이를 보인다. 엽상체 및 잠아원기 엽육세포에는 비교적 작은 전색소체가 세포질에 분산되어 다수 분포하고, 기질 내에는 틸라코이드막계 및 녹말입자가 거의 형성되지 않는다. 반면, 생장 중의 엽상체에는 엽록체들이 중앙의 큰 액포를 따라 위치하고, 기질에는 그라나를 형성하는 틸라코이드막계가 발달한다. 유사한 형태의 엽록체가 근관에 발달하나 뿌리의 피층 및 연결사 색소체에는 녹말입자는 거의 나타나지 않는다. 잠아원기와는 대조적으로 잠아조직에는 매우 큰 전분체들이 축적된다. 이들 전분체는 기질에 내부 막의 분화 없이 당 축적에 의한 거대 녹말입자를 형성하여 무거운 구조가 된다. 이와 같이 엽상체, 연결사, 뿌리조직에 형성된 엽록체로 광합성을 수행하여 생장발달에 필요한 에너지를 생성 활용하는 반면, 잠아는 에너지 생성이나 활용이 아닌 휴면상태 유지에 필요한 독특한 구조로 각각 발달한다. 축소된 개구리밥 식물체 내 색소체 및 각각의 세포와 조직들은 최소한의 구조로 분화되나 기능은 고도로 분업화된 독특한 수생식물이라 할 수 있다.

## FIGURE LEGENDS

- Fig. 1.** SEM image of the mature frond (F), offspring frond (F1) and turion (T). Arrow indicates a remnant of a separated stalk. R, root; RC, root cap. Bar=0.55 mm . Inset: Abaxial side of the frond showing lateral turion formation. Bar=0.45 mm .
- Fig. 2.** A germinating turion (T) with an immature frond growing underneath (asterisk). R, root. Bar=0.22 mm .
- Fig. 3.** Several chloroplasts with starch grain(s) found within a mesophyll cell of the mature frond (MF). Bar=4.0  $\mu$ m. Inset: Chloroplasts (C) from a developing frond. Bar=2.0  $\mu$ m.
- Fig. 4.** Part of a mature frond cell (MF) and turion primordium tissue (TP). N, nucleus. Bar=7.5  $\mu$ m. Note the differences in size and density of the cytoplasm between the two tissue types. I, intercellular space. Inset: A chloroplast (C) from the stalk tissue. Bar=0.7  $\mu$ m.
- Fig. 5.** Numerous chloroplasts (C) in early development within the immature frond (IF). Bar=1.3  $\mu$ m.
- Fig. 6.** Chloroplasts (C) from the root cap (RC) cell. Bar=2.6  $\mu$ m.
- Fig. 7.** Chloroplasts (C) from the root cortical cell (R). Note the absence of starch grains in the stroma. Bar=1.4  $\mu$ m.
- Fig. 8.** Large amyloplasts (A) forming within the mature turion cell (T). Bar=3.5  $\mu$ m. Inset: Higher magnification of the amyloplast (A) containing no internal membranous structures. Bar=1.5  $\mu$ m.

