

제 10장. Pteridophyte(양치식물)의 생식과 발생

제 1절. 양치식물의 특징

양치식물은 옛부터 현재까지 생존하고 있는 매우 오래된 식물을 대표한다. 이들은 특히 온대수림지나 열대우림지에 흔하게 분포하며, 다양한 변이를 보인다. 선대류와는 달리 양치식물의 주요한 발달은 분화된 유관속조직의 존재이다. 이러한 통도계는 관속식물로 하여금 물이나 용해된 무기염류 및 영양분을, 식물체의 모든 부위에까지 전달할 수 있게 하여 거대한 식물체로의 성장을 가능하게 한다. 온대지방의 양치식물은 키가 상대적으로 작다 할지라도 열대의 목본 양치식물은 180 cm 정도까지 자란다. 양치식물 및 근연식물 모두 관속조직이 있는 줄기를 가지며, 대부분은 뿌리와 잎도 가지고 있다.

양치식물문은 흔히 송엽란강(class Psilophyta), 석송강(class Lycopsidea), 속새강(class Arthrospida), 양치식물강(class Filicinae)의 4가지로 대별된다. 이중 송엽란, 석송, 속새류를 진포자낭군(eusporangiates)이라 하고 양치식물은 박벽포자낭군(leptosporangiates)이라고 한다. 진포자낭군은 여러개의 시원세포(initial cell)가 한꺼번에 발달하여 진포자낭(eusporangium)을 형성한 후 여기에서 수백 또는 수천개의 포자를 방출하는 것으로 원시형이다. 반면에 박벽포자낭군(leptosporangiates)은 1개의 시원세포(initial cell)가 발달하여 박벽포자낭(leptosporangium)을 형성한 후 여기에서 보통 48개 - 64개의 포자(최대 128개)를 방출하는 것으로 진화형이다.

1. 송엽란강(Class Psilophyta)

송엽란강 식물은 주로 열대 및 아열대지역에 3종의 송엽란류가 현존하는데, 우리나라에도 제주도의 남쪽 서귀포 근처의 습기가 많은 바위틈에서 송엽란이 자라고 있다. 송엽란류는 외형이 양치식물과 유사하지는 않더라도 생활사가 유사하며, 양치식물의 근연분류군으로 본다. 솔잎란(*Psilotum nudum*)은 송엽란강의 대표적인 식물로서 진정한 뿌리와 잎은 없으나 관속줄기를 갖는다. 송엽란속(*Psilotum*)은 지하에 있는 수평의 근경과 수직의 지상줄기인 포자체를 가진다. 줄기는 항상 두 갈래로 분지하는 차상분지(dichotomous branching)이며, 줄기의 표면은 녹색이며 광합성을 하는 주요기관이다. 줄기에는 3갈래로 갈라진 포자낭이 달리는데 매우 크고, 여기서 생긴 포자는 발

아하여 단상의 전엽체가 된다. 전엽체는 반지중성이고 영양 공급에 중요한 균류와 상리공생을 하는 관계로 광합성을 하지 못한다(그림 12-1-1).

2. 석송강(class Lycopsidea)

석송강식물은 속새류와 같이 데본기에 생겨 석탄기에 번성하였다가 멸종된 화석종이 대부분이다. 멸종된 식물의 형태는 키가 크고 나무 모양이지만, 현재 생존하고 있는 것은 모두 30 cm 이하의 작은 형태이다. 현생종은 아한대에서 열대에 걸쳐 살고 있으나 주로 열대지방에 종수가 많고, 일반적으로 수림지에 많이 자란다(그림 12-1-2). 이들은 진정한 뿌리, 줄기 및 작고 비늘같은 잎(인편엽)을 가지는데, 잎은 줄기에 나선상으로 배열하고 대개 중앙에 1줄의 관속조직이 있으며, 줄기는 중앙의 목부조직(xylem)을 사부조직(phloem)이 원통형으로 둘러싸고 있다. 포자체의 포자낭은 줄기의 정단부에서 구과와 같은 포자낭수에 생기고, 감수분열의 결과 같은 형태의 포자가 생성된다. 이러한 동형포자(homospore)는 선대류, 속새류, 송엽란류와 양치류 및 석송류의 석송목에서도 볼 수 있다. 그러나 감수분열의 결과 2가지의 상이한 포자, 즉 대포자와 소포자인 이형포자(heterospore)를 가지는 것은 특정 양치식물과 석송류의 부처손목에서 볼 수 있다.



<그림 12-1-1. 송엽란 식물>



<그림 12-1-2. 석송 식물>

3. 속새강(class Arthrospida)

속새류는 대부분이 화석종으로서 멸종되고 현존하는 것은 25종 정도이며, 데본기에 출현하여 다양한 종으로 발전하여 석탄기에는 육상에서 우점되었던 식물이다. 그 당시의 속새류가 현재까지 방대한 석탄 퇴적물로 남아 있어 최근까지 인류가 중요하게 사용하고 있다(그림 12-1-3).



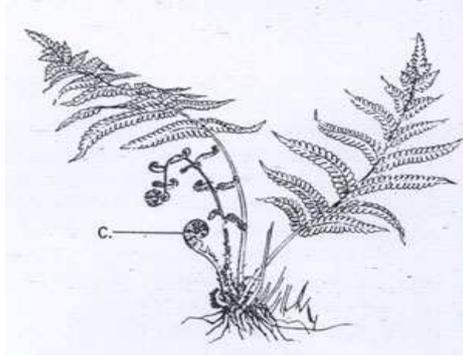
<그림 12-1-3. 쇠뜨기 식물>

속새류는 대개 습지나 늪지에서 살며 줄기는 속이 비고 실리카가 충만하여 꺾끄러운 느낌을 준다. 진정한 뿌리, 줄기 및 잎으로 구성되고, 줄기에는 뚜렷한 마디(node)가 있으며, 각 마디에 비늘같은 잎이 운생하거나, 2차 분지된 작은 가지가 있다. 생식력이 있는 일부 생식경은 그 끝에 솔방울과 비슷한 포자낭수(strobilus)를 가지며 근경에서 먼저 나오고, 많은 운생지가 달린 영양경은 나중에 나온다.

포자낭수에 있는 포자낭에서 방출된 포자는, 발아하여 녹색의 배우체 식물로 발달되고 난자와 정자를 생산하는 장정기와 장란기를 갖는다. 생식세포인 정자와 난자의 수정으로 형성된 접합자는 포자체 식물로 발달되고, 포자체는 우선 배우체에 기생하다가 빠른 기간내에 줄기와 뿌리가 생겨나는데 생활사가 양치식물과 비슷하다.

4. 양치식물강(class Filicinae)

양치식물류는 관속식물의 가장 오래된 식물군으로 원시양치와 같은 화석식물은 3억 6천만년 전인 데본기와 그 후인 석탄기에 살다가 멸종되었다. 양치식물 중 수서생활을 하는 것도 있으나 대부분은 육상생활을 한다. 생활사는 세대교번이 뚜렷하게 일어나고 흔히 보는 양치류는 복상(2n)의 포자체세대이다. 이 식물체는 수평의 근경(rhizome)으로 되었고, 뿌리와 잎 혹은 양치엽(frond)를 가지고 있다. 어린 잎은 땅에서 돋아날 때 매우 단단하게 말려서 나오는데, 이것이 자라면서 펴지고 잎을 이루는데, 이런 잎을 권상개엽(circinately vernate leaf)이라고 한다. 잎은 종종 하나로 혼합되거나 깃 모양으로 갈라져 있어 아름다운 복엽을 이루고, 잎, 뿌리 및 근경은 관속조직을 가지고 있는 진정한 식물기관이다(그림 12-1-4).



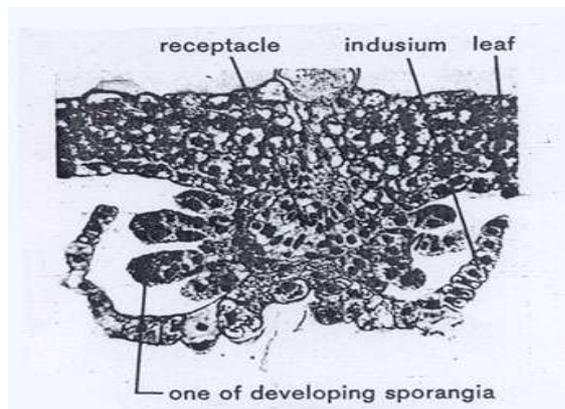
<그림 12-1-4. 양치식물. c; 권상개엽(circinately vernate leaf)>

제 2절. 양치식물(Fern)의 생식

양치식물 중에서 대표적인 고사리의 생식과 발생을 공부한다. 우리가 먹는 고사리순은 포자체세대의 어린 순이다. 고사리 식물의 지상부는 잎이며, 땅 속에는 rhizome(근경)이 뻗어 있고, 이로부터 뿌리가 나오는데, 이러한 뿌리를 adventitious root(부정근)이라고 한다. 잎에는 보통 잎인 심상엽(foliage leaf)과 포자를 형성하는 잎인 포자엽(sporophyll)이 있다. 포자엽의 엽맥 근처에서 표피가 특수화되어 포자과(sporocarp)가 되어 낭퇴(sori)로 된다.

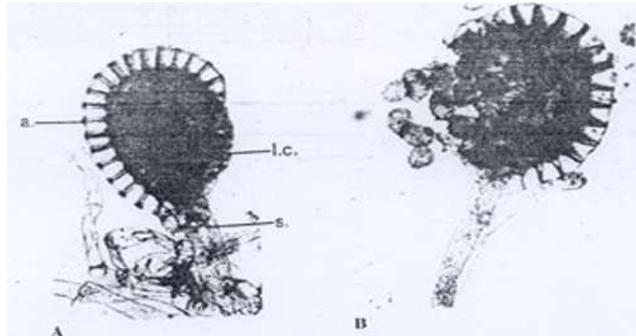
1. 포자체의 생식(Reproduction of the sporophyte)

포자엽의 뒷면에 포자낭이 군집의 형태로 존재하는데, 이를 낭퇴(sori)라 한다. 낭퇴(sori)는 한 층의 방패모양의 뚜껑조직인 indusium으로 덮여 있는데, indusium은 표피세포가 기원이 된 두꺼운 조직이다(그림 12-2-1).



<그림 12-2-1. 양치식물 잎 횡단면. 발달중인 포자낭을 indusium이 둘러싸고 있다>

여름에는 소엽의 뒷면에서 황색의 낭퇴(sori)가 생기는데, 그 속에는 많은 포자낭(sporangium)이 들어 있고, 포자낭 속의 포자모세포(spore mother cell)는 감수분열을 거쳐 4개의 포자가 된다. 포자낭이 건조하면 환대(annulus)가 수축되어 곧게 펴지고, 입술세포(lip cell)가 터지면서 포자가 튀어 나온다(그림 12-2-2).

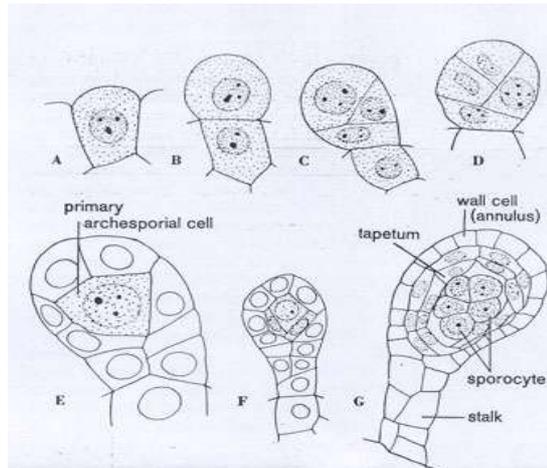


<그림 12-2-2. 포자낭의 구조. A; 성숙한 포자낭, B; 입술세포가 터져 포자가 방출됨. a; annulus(환대), l.c; lip cell(입술세포), s; stalk(자루)>

포자낭(sporangium)은 잎의 뒷면에서부터 발생되어 나오는데 포자낭이 발생되어 나오는 기원 지역을 receptacle이라 한다. 각 포자낭은 receptacle의 표면세포(superficial cell)로부터 발생되어 나오는데, 표면세포의 표피 밖으로 돌출되어 나와서 경사분열(oblique division)을 한다. 경사분열 결과 생긴 안쪽세포는 더 이상 분열하지 못하거나, 또는 분열하여 2 세포를 형성하나 더 이상 포자낭 형성에는 관여하지 않는다. 경사분열 결과 생긴 바깥쪽 세포는 가장 바깥쪽의 세포가 개재분열(intercalary division)을 하여 포자낭을 형성한다. 포자낭은 자루(stalk)와 확장된 바깥 부위(enlarged distal portion)를 갖고 있다.

중앙의 다면체 세포(central tetrahedral cell)는 평렬분열(periclinal division)을 하여 4 세포를 형성하고 계속적인 평렬분열을 하여 2 층을 형성한다. 2층 중 바깥 층은 포자낭벽(sporangial wall)으로 작용하고, 안쪽 층은 융단세포(tapetum)로 작용한다. 융단세포(tapetum)에 둘러싸인 중앙세포(primary archesporial cell)는 반복분열해서 sporocyte를 형성한다. sporocyte의 세포수는 12~16개로 다양하나 16개가 가장 전형적인 세포 수이다. sporocyte는 감수분열하여 4분 포자(tetrad of spore)가 되어 각 포자는 세포벽이 두꺼워진다. 융단세포는 방사상으로 신장되어 나중에는 해체

되는데 아마 포자발생시 영양분으로 작용하는 것 같다(그림 12-2-3).



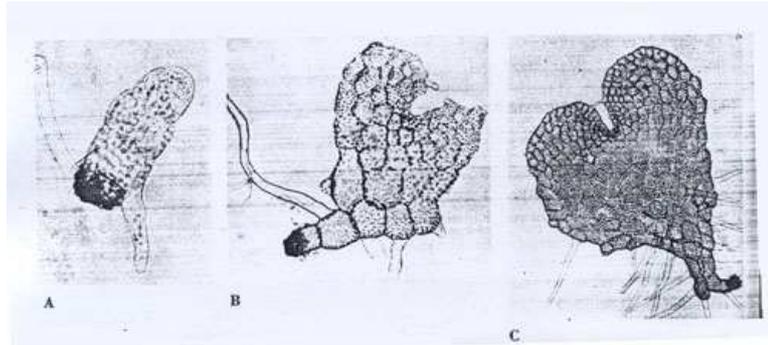
<그림 12-2-3. 포자낭 발달 단계>

포자발생과정동안 포자낭의 jacket cell은 수축분열(anticlinal division)을 하여 크기가 증가하여서 자루세포(stalk cell)로 된다.

포자낭(sporangium)은 성숙되면 표피에 환대(annulus)가 불완전하게 둘러싸고 있는데, 환대(annulus)는 약간 평평한 타원형으로 특별히 분화된 직립의 세포 열들로 포자낭을 둘러싸고 있다. 환대의 마지막 세포와 포자낭의 자루 사이에는 보통 4개의 세포벽이 얇은 세포들이 있는데, 이들을 입술세포(lip cell) 또는 stomium이라 한다(그림 12-2-2)

2. 배우자체의 생식(Reproduction of the gametophyte)

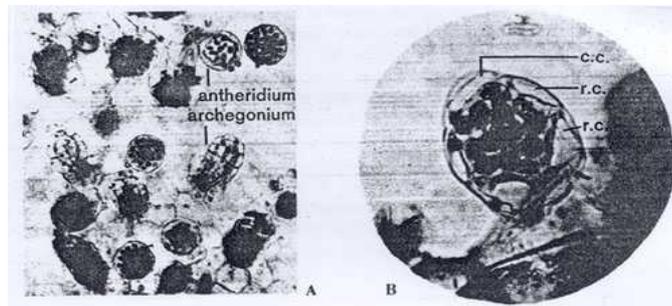
적합한 환경에 떨어진 포자는 발아하여 녹색의 납작한 심장모양의 전엽체(Prothallium)로 자라고, 전엽체는 반수체(n)의 배우체세대의 식물로서 그 밑면에는 장정기와 장란기가 생기고, 수분이 많을 때 수정이 이루어진다. 한 전엽체의 정자는 물속을 헤엄쳐서 다른 전엽체의 장란기 속에 들어감으로써 타가수정을 하게된다. 수정한 접합자(zygote)는 발생하여 포자체(2n)를 형성하는데, 이것은 뿌리, 지하경, 잎이 완성될 때까지 족(foot)이 없는 상태로 전엽체의 조직속에서 양분과 물을 흡수한다(그림 12-2-4).



<그림 12-2-4. 포자 발아와 배우자체(전엽체)의 발달. A; 포자 발아 초기, B; 포자 발아 25일 후의 초기 배우자체, C; 성숙한 배우자체(전엽체)>

전엽체(prothallia)로 불리는 배우자체(gametophyte)는 일반적으로 자웅동주(monoecious)이고 어느정도 protandrous이다. 일반적으로 antheridia(장정기)는 archegonia(장란기)보다 먼저 발생하는데, 배우자체의 둔부(엉덩이)에서 발생한다. 반면 장란기(archegonia)는 정단 근처의 중앙 완충대(central cushion)에서 발생한다. 전엽체에서 장정기(antheridia)는 돌출하는데 비해 장란기(archegonia)는 경부(neck)만이 전엽체 표면으로부터 돌출한다. 장정기와 장란기는 배우자체의 한개 표면세포로부터 기원되어 형성된다.

장정기 시원세포(antheridial initial)는 돌출하여 반 구형세포가 되고 계속하여 횡단분열(transverse division)을 한다. 횡단분열 결과 바깥쪽 세포가 장정기로 분화되는데, 장정기벽은 3 세포로 구성되어 있는데 2 세포는 환상형(ringlike)이고 가장 바깥쪽 세포는 덮개세포(cover cell = cap cell)이다 (그림 12-2-5).

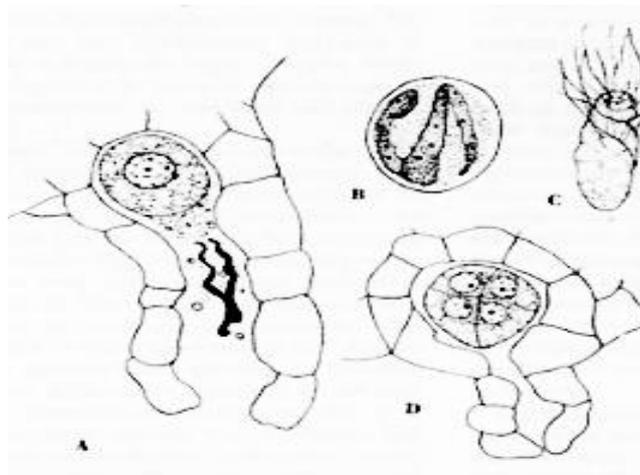


<그림 12-2-5. 배우자체(전엽체)의 생식기관. A; 장정기와 장란기, B; 확대된 장정기, c.c; cover cell, r.c; ring cell>

편모가 다수 달린 정자는 장정기로부터 방출되어 재빨리 운동하여 구형의 세포질에서부터 허물을 벗어 탈피하게 된다.

포자가 발아하면 곧 심장형의 배우자체로 되는데 이들은 antheridiogen이라는 물질을 생산하여 다른 어린 배우자체가 장란기를 발생하도록 자극한다. 장란기(archegonia)는 배우자체의 성장점에 인접한 표면세포로부터 발생되어 나온다. 각 장란기 시원세포(initial)는 평렬분열(periclinal division)을 하여 바깥쪽의 표면세포(superficial cell)와 안쪽의 아래세포(hypogenous cell)로 된다. 바깥쪽 세포는 2번의 연속적인 수축분열(anticlinal division)을 하여 경부세포의 4열의 시원세포(initials of the four rows of neck cells)를 형성한다. 아래세포(hypogenous cell)는 평렬분열(periclinal division)하여 경구세포(neck canal cell)를 형성하고 중앙세포(central cell)는 분열하여 난자(egg)와 복구세포(ventral canal cell)를 형성한다.

장란기는 물속에 침수되면 경부세포(neck cell)의 기저부위는 파열되어서 붕괴된 경구세포(neck canal cell)와 복구세포(ventral canal cell)의 팽창에 의해서 밀려나가서 소실되고 정자가 난자로 들어올 수 있는 통로로 남게된다(그림 12-2-6).



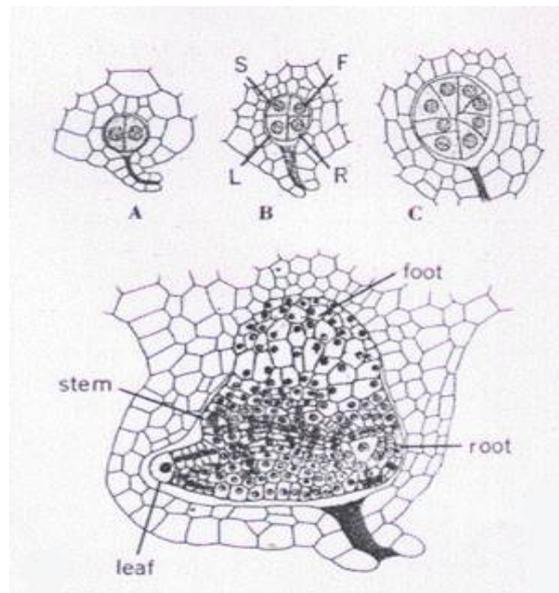
<그림 12-2-6. A; 성숙한 장란기의 종단면, 정자가 neck에 존재. B; 정원 세포속의 정자, C; 정자, D; 8-세포기 배를 가지고 있는 장란기 종단면>

정자가 장란기로 이동하는 것은 화학주성(chemotactic)현상의 결과이다. 장란기로부터 분비되는 화학 촉진제(chemical stimulant)는 실험실에서 능금산(malic acid)으로 대체된다.

3. 배발생(embryogeny)

각 배우자체에서 한 개 이상의 난자가 수정이 되지만, 단지 1개의 접합자만이 정상적으로 배발생이 되어 포자체 식물로 발생한다. 수정된 복상(2n)의 접합자(zygote)는 분열하여 다세포성 배로 되고 이는 성장하여 포자체식물로 되는 유성생식을 한다. 어린 포자체의 배는 배우자체에 붙어서 성장을 의존하지만, 배가 성장하여 포자체인 양치식물로 성숙됨에 따라 배우자체인 전엽체는 시들어 죽게 된다.

장란기의 복부(venter)와 불임성의 배우자체 조직들은 배 발생과 보조를 같이 하지만 곧 뿌리와 잎차 잎이 발생되어 나온다. 뿌리는 지면쪽으로 발생하고 잎은 정단부위를 통해 돌출되어 나온다(그림 12-2-7).



<그림 12-2-7. 고사리 배발생 과정. S; stem(줄기), F; foot(족부), L; leaf(잎), R; root(뿌리)>

양치식물의 생활사는 유성생식에 의한 근경, 뿌리, 잎을 가지는 복상(2n)의 포자체 식물과, 무성생식에 의한 단상(n)의 전엽체인 배우자체 식물간의 세대교번이 이루어지고 있다.

* 그림 인용 ; Morphology of Plants and Fungi(4th ed.)