

제 11장. 나자식물(Gymnosperm)

제 1절. 나자식물의 특징

지구상에 현존하는 종자식물은 나자식물과 피자식물로 가장 진화된 식물이며, 종자는 자성배우체와 그와 관련된 조직으로부터 발달한다. 1개의 종자는 백만 개의 포자보다도 많은 식물체를 만들어내기 때문에, 종자는 포자에 비해 생식적으로 우세하다. 첫째, 식물의 포자는 단세포로 구성되어 있는 반면에 종자는 다세포성이고 유근, 배축, 자엽을 가진 잘 발달된 어린 식물을 포함한다. 둘째, 발아 후 종자내에 있는 식물의 배는 스스로 성장할 수 있을 때까지, 종자 안에 저장된 영양분을 공급받는다. 그러나 포자는 단세포이기 때문에 식물로 발달할 때 저장된 영양분이 거의 없다. 또한 종자는 저항성 종피에 의해 보호받으며, 나쁜 환경에서는 대사 속도가 감소되는 휴면기간을 지내다 조건이 양호하게 되었을 때 발아한다. 종자식물에서 나자식물(gymnosperm)이라는 단어는 그리스어에서 ‘나출된 종자’라는 의미를 가진다. 이러한 식물들은 완전히 나출된 종자 또는 구과의 인편에 종자를 생산하는 소나무, 잣나무, 가문비나무, 전나무, 낙우송, 측백나무 등이다.

나자식물문은 보통 4개의 아문(subdivision)으로 나뉘어진다. 가장 큰 아문은 구과식물아문(Coniferophytina)으로 구과에 종자를 생산하는 목본식물이다. 은행나무아문(Ginkgophytina)과 소철아문(Cycadophytina)은 과거에 아주 번성했던 군이었으나 현재까지 잔존하고 있는 진화적 산물이다. 마황아문(Gnetophytina)은 다른 나자식물의 아문에서 발견되지 않는 물관과 물관부 섬유같은 발달된 형태를 가지는 아주 독특한 식물이다.

1. 소철아문(Subdivision Cycadophytina)

현존하는 소철은 종려와 같은 모양을 한 열대성이다(그림 13-1-1). 소철의 생식기구는 자웅이주(dioecious)이므로 서로 다른 식물체 위에 암수의 생식 구조를 가진다는 것을 제외하고는 소나무와 비슷하다. 소철류가 화분립 내부에 운동성 정자를 갖는 것은 가장 원시적인 모습을 보유한 것이다. 그러나 소철은 공기나 곤충에 의해서 운반되는 화분을 형성하기 때문에 이러한 편모성 정자는 흔적기관이다. 그들은 수정을 위하여 물을 필요로 하지 않는다.



<그림 13-1-1. 왼쪽; 소철, 오른쪽; 은행나무>

2. 은행나무아문(Subdivision Ginkgophytina)

소철의 생식기구는 자웅이주(dioecious)이므로 서로 다른 식물체 위에 암수의 생식구조를 가진다는 것을 제외하고는 소나무와 비슷하다. 소철류가 화분립 내부에 운동성 정자를 갖는 것은 가장 원시적인 모습을 보유한 것이다. 그러나 소철은 공기나 곤충에 의해서 운반되는 화분을 형성하기 때문에 이러한 편모성 정자는 흔적기관이다. 그들은 수정을 위하여 물을 필요로 하지 않는다.

2. 은행나무아문(Subdivision Ginkgophytina)

현존하는 대표적인 식물은 은행나무이다. 이것은 중국 원산이고, 수세기동안 재배되어 왔으며 야생인 것은 발견되지 않았다. 은행나무는 2억 년 전의 화석이 현재와 거의 동일한 모습으로 발견되므로 살아 있는 나무 중 가장 오래된 속을 대표한다. 은행나무는 오늘날 중국, 한국, 일본, 미국 등지에서 관상용으로 재배되고 있고, 특히 도시 수종으로 적합한데 그것은 공해에 대한 저항성이 강하기 때문이다. 암수의 구과가 각기 딴 나무에서 생기는 자웅이주이다. 은행나무도 소철과 같이 공기에 의해 운반되는 화분을 생성한 이후부터, 편모가 있는 정자는 흔적기관으로 전락되었다.

3. 구과식물아문(Subdivision Coniferophytina)

구과류(conifers)는 소나무, 가문비나무, 솔송나무, 전나무 등이고 교목이거나 관목으로 초본성이 없으며 대부분이 상록성이다. 대부분의 구과류는 한 식물체내에 암수의 생식기구가 분리되어 있는 자웅동주(monoecious)이고, 이러한 생식기구는 구과(cone)내에 있다. 소나무는 전형적인 구과류의 생활

사를 나타낸다. 소나무는 포자체세대로서 포자를 생성하는데 각기 다른 구과, 즉 웅성 구과(staminate cone)에서 소포자, 자성 구과(ovulate cone)에서 대포자가 형성되는 이형포자이다(그림 13-1-2).



<그림 13-1-2. 소나무의 웅성구과(왼쪽)와 자성구과(오른쪽). 웅성구과는 아주 많은 양의 화분을 생성한다. 성숙한 자성구과는 열개되어 종자를 방출한다>

4. 마황아문(Subdivision Gnetophytina)

마황류(gnetophytes)는 다른 나자식물보다 뚜렷하게 진화된 모습을 보여주는 많은 요소를 공유하는 3개의 속으로 구성되어 있다. 마황류는 피자식물과 마찬가지로 물관부에서 도관을 갖고 효과적인 수분 통도를 하지만, 마황류는 제외한 다른 나자식물에서는 도관이 없고 가도관만 있다. 또한 마황류의 구과송이는 꽃송이와 유사하여 나자식물과 피자식물을 연결하는 식물군이라고 보고 있다. (그림 13-1-3)



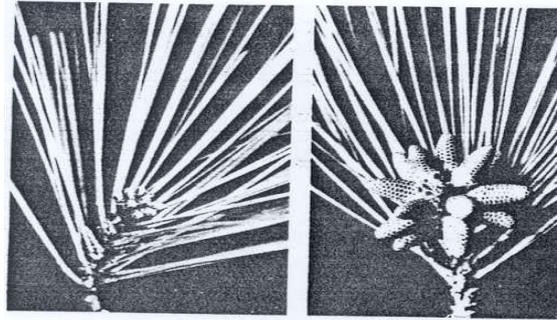
<그림 13-1-3. 왼쪽; 네타속, 오른쪽; 마황속>

제 2절. 소나무(*Pinus*)의 생식과 발생

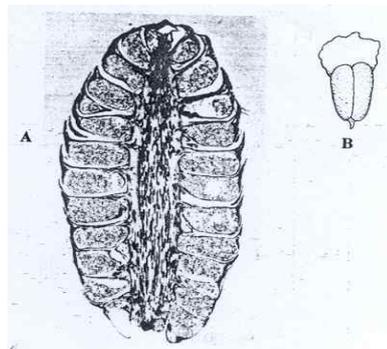
소나무는 자웅동주이다(monoecious). 꽃 중에서 수꽃(male flower)을 microstrobili라 하고 암꽃(female flower)을 megastrobili라 한다. 암꽃은 화축의 선단부에서 만들어지고 수꽃은 화축의 기저부에서 만들어진다.

1. 수꽃(Male flower = Microstrobili)

화축에 인엽(scale leaf)이 나선상 배열하여 생긴다. 인엽 즉, 소포자엽(microsporophyll)에 2개의 microsporangium(소포자낭)이 생긴다. 소포자낭(microsporangium)의 안쪽 내피(inner endothecium)가 포원세포(sporogenous cell=microsporocyte)로 되어 이것이 감수분열하여 4개 소포자(microspore=pollen)를 형성한다(그림 13-2-1, 그림 13-2-2).

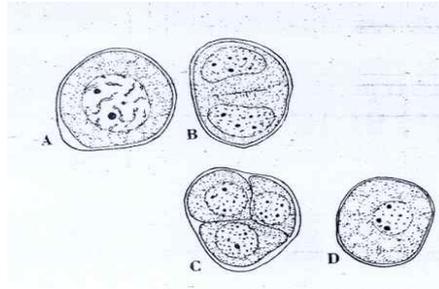


<그림 13-2-1. 소나무의 microstrobili의 발달 단계. 왼쪽; 1월 15일, 오른쪽; 3월 1일. 감수분열이 진행중>



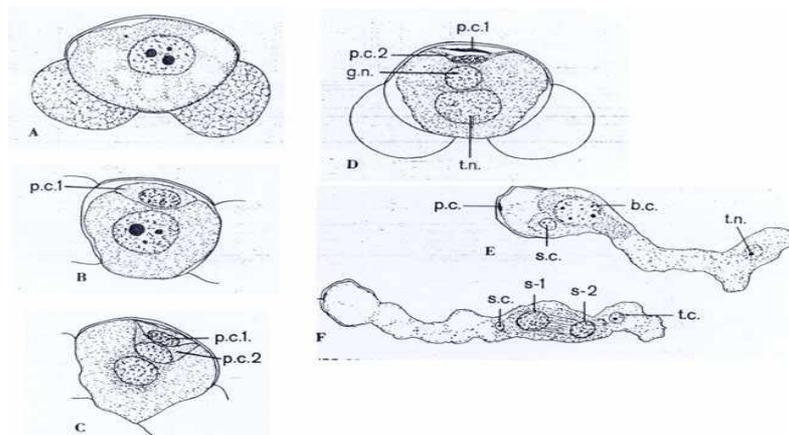
<그림 13-2-2. A; 소나무의 성숙한 화분을 가지고 있는 microstrobilus의 중앙종단면, B; 2개의 소포자낭을 갖고 있는 소포자엽>

Microstrobili는 대부분 가지의 정아(terminal bud)의 기저부 주위에 밀생하여 발달하는데 나선상으로 배열된 소포자엽(microsporophyll)으로 구성되어 있고, 각 소포자엽(microsporophyll)에는 2개의 소포자낭(microsporangium)이 있다. 초 봄에 소포자낭의 microsporocyte가 감수분열하여 4개 소포자(microspore=pollen)가 형성된다(그림 13-2-3).



<그림 13-2-3. 소나무의 포자형성과정. A; Microsporocyte, B; 감수분열 완료, C; 4분소포자, D; 소포자>

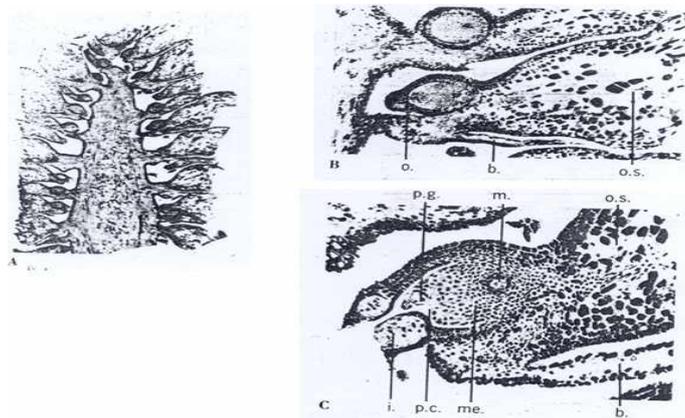
소포자(microspore=pollen)는 소포자낭(microsporangium)으로부터 발산되기 전에 수배우자체(male gametophyte)로 발달한다. 즉 소포자는 세포분열을 하여 first prothallial cell, second prothallial cell, generative cell, tube cell을 형성한다. 미성숙 수배우자체(=pollen grain)는 이러한 4-세포 상태로 방출되는데, prothallial cell은 곧 퇴화되어 두터운 세포벽만 남게 된다. 나중에 generative cell은 분열하여 body cell과 stalk cell로 되고, body cell은 다시 분열하여 2개 sperm으로 된다(그림 13-2-4).



<그림 13-2-4. 소나무 수배우자체의 발달단계. A; 소포자(화분), B, C; First and second prothallial cell (p.c.1, p.c.2) 형성, D; 수분단계의 소포자. g.n.; generative nucleus(영양핵), t.n.; tube nucleus(화분관핵), E; 수분 14개월 후 대포자낭속에 있는 수배우자체. p.c.; prothallial cell, b.c.; body cell, s.c.; stalk cell(자루세포), t.n.; tube nucleus(화분관핵), F; 성숙한 수배우자체, body cell의 핵이 분열하여 2개의 정핵으로 된다. s-1; 정핵 1, s-2; 정핵 2, t.c.; tube cell, s.c.; stalk cell>

2. 암꽃(Female flower = Megastrobili)

Megastrobili(=cone)는 어린 녹색 가지의 정단 근처에 있는 짧은 옆가지 위에서 만들어진다. 처음에는 녹색 또는 약간 붉은 색깔이고 부드럽지만 수분(pollination)이후에는 단단하게 된다. 배주(Ovule)는 포(bract)의 주축에 있는 배주인엽(ovuliferous scales)위에서 발생된다. 각 배주는 작은 대포자낭(megasporangium)을 둘러싸고 있는 많은 주피(integument)들로 구성되어 있다. 주피(integument)는 어린 배주의 대포자낭(megasporangium)의 기부에서만 부착되어 있다. 대포자낭(megasporangium)의 1개 세포가 megasporocyte로 분화하는데 이 megasporocyte는 감수분열하여 4분 대포자(tetrad megaspore)를 만들기전에 어느정도 확장된다(그림 13-2-5).



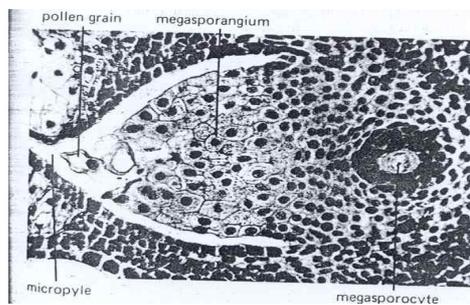
<그림 13-2-5. 소나무의 대포자낭. A; 어린 배주 구과(ovulate strobilus)의 종단면, B; 2개의 포(bract)와 확대된 배주인엽(ovuliferous scales), C; 수분 직후의 배주와 관련 구조의 종단면. b; bract(포), i; integument(주피), m; megasporocyte, me; megasporangium(대포자낭), o; ovule(배주), o.s.; ovuliferous scales(배주인엽), p.c.; pollen chamber(화분실), p.g.; pollen grain(화분립)>

주공(micropyle)의 기부와 대포자낭의 정단사이에 화분립이 접촉하는 방식이 있는데 이곳을 pollen chamber라 한다. 1개 배주에서 1개 이상의 대포자(megaspore)가 기능을 하여 2개의 암배우자체(female gametophyte)가 발생되기도 한다.

3. 수분(pollination)

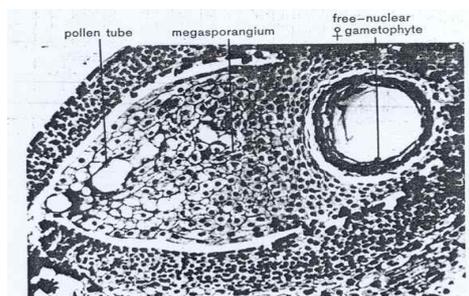
주피(integument)의 팔(arm)과 주공(micropyle)의 입구에 있는 세포들은 끈

적끈적한 물질이 부착되어 있어서 pollen을 붙게 한다. 이것은 현화식물의 암술머리와 같은 역할이다. 화분립이 대포자낭 조직과 접촉하고 난 후 주공에 있는 주피 세포는 방사상으로 신장되어서 주공 통로의 직경이 감소되어 밀봉된다. 남아 있는 주피 팔(integumentary arm)은 나중에 쇠퇴한다. 주공 액체는 화분을 주피 팔과 주공으로부터 대포자낭의 정단으로 이동시켜주는 기계적인 작용을 한다. 화분이 대포자낭에 접촉하고 난 후 곧 화분관이 나와서 기생성장(parasitic growth)을 하게 된다. 수분후 인접한 배주인엽(ovuliferous scale)의 표면세포가 세포분열하여 그들 사이의 틈을 막아 megastrobili를 밀봉한다(그림 13-2-6).



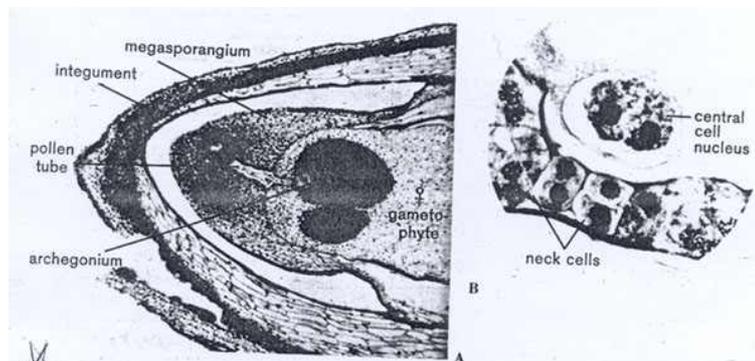
<그림 13-2-6. 수분 직후의 배주(ovule) 절단면 확대>

수분과 화분의 발아가 일어나는 시기에 대포자낭은 megasporocyte stage에 도달한다. 대포자 형성과정은 수분 한달 후 일어나지만 실질적 대포자는 몇 달동안 암 배우자체로 발달하지 않는다. Megasporocyte와 실질적 대포자는 물질을 분비하여 대포자낭속에 확산시켜서 영양물질을 형성하는데 이것이 tapetum과 같은 해면조직이다. 암배우자체의 발달은 매우 느리고 자유 핵분열에 영향을 받는다. 자유 핵의 수는 증가하고 따라서 세포질도 만들어진다. 어린 암배우자체의 큰 중앙 액포는 이런 방법에 따라 물과 같은 세포질로 대체된다(그림 13-2-7).



<그림 13-2-7. 수분 1년 후 배주(ovule)의 종단면. free-nuclear female gametophyte(자유 핵 암배우자체)는 분해되고 있는 대포자낭세포에 의해 둘러싸여 있다>

수분(Pollination) 약 13개월 후 암배우자체는 많은 핵(약 7200개) 사이에서 섬세한 세포벽의 형성에 의해 세포화된다. 세포벽 형성과정은 배우자체의 주변부위에서 시작되어 중앙쪽으로 확산되어 간다. 배우자체가 세포화되면 주공 끝(micropylar end)쪽에 있는 몇 개 세포가 장란기 시원세포(archegonial initial)로서 기능을 하는데, 일반적으로 2~3 개의 장란기(archegonia)가 존재한다. 이 시원세포(initials)가 확대되면 배우자체의 영양세포들이 이들을 둘러싸서 변형되어 각 장란기를 둘러싸는 jacket layer를 형성한다. 장란기 시원세포(archegonial initial)의 광범위한 확대 전에 이들은 배우자체의 표면에 경부 시원세포(neck initial)과 중앙세포(central cell)로 분열된다. 경부 시원세포(neck initial)는 분열하여 짧은 경부(neck)를 형성한다(그림 13-2-8).



<그림 13-2-8. A; 수정(수분 14개월 후)이 일어날때의 배주(ovule) 정단부위 종단면. 화분관이 대포자낭을 통과하여 장란기에 도달하고 있다. B; 장란기(archegonium)의 정단. central cell nucleus(중앙세포핵)은 분열하여 egg(난자)와 ventral canal nucleus(복구세포핵)으로 된다>

중앙세포(Central cell)와 핵은 굉장히 확대되어서 최대크기에 도달한 후에는 중앙세포 핵이 장란기(archegonium)의 경부 지역(neck region)으로 옮겨가서 분열하여 복구세포 핵(ventral canal nucleus)과 난자 핵(egg nucleus)을 형성한다. 복구세포 핵(ventral canal nucleus)을 가지고 있는 세포는 매우 작고 곧 퇴화된다. 따라서 암배우자체는 이제 성숙되어서 수정(fertilization)할 준비가 되었다.

화분립(미성숙 수배우자체)이 4-세포기 상태(그림 13-2-4 D)로 배주의 대포자낭의 정단과 주공(micropyle)에 도달하는(그림 13-2-6), 즉 수분은 배주가 성숙한 암 배우자체를 형성하기 1년 전에 일어난 것이다. 수분(pollination) 12개월 후 pollen의 영양핵(generative nucleus)은 분열이 일

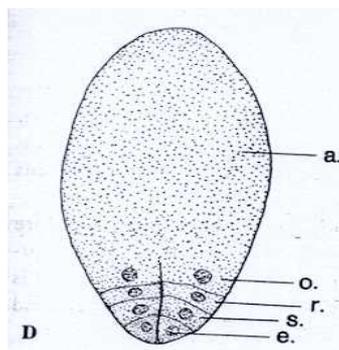
어나서 stalk cell과 body cell로 분열된다. 그 사이에, 수분 후 곧 발달한 화분관은(그림 13-2-4 E) 신장된 대포자낭을 통하여 발달중인 암배우자체의 정단쪽으로 이동한다. 화분관 핵은 화분관의 끝쪽에 위치한다. 화분관은 정핵을 장란기(archegonium)로 수송하는 운반자로서의 역할을 한다. 화분관이 암배우자체에 도달하기 며칠전에 body cell의 핵은 분열하여 2개의 핵을 형성하여 body cell에 같이 존재하게 된다. 가끔 수정하기전에 2개의 정핵과 stalk cell은 화분관의 끝으로 이동하기도 한다.

4. 수정(fertilization)과 배발생(embryogeny)

화분관이 장란기(archegonium) 부근의 암배우자체와 접촉하게되면 정핵은 난자 핵쪽으로 이동하여 수정을 하고, 암배우자체의 나머지 핵은 난자의 세포질속에서 퇴화된다.

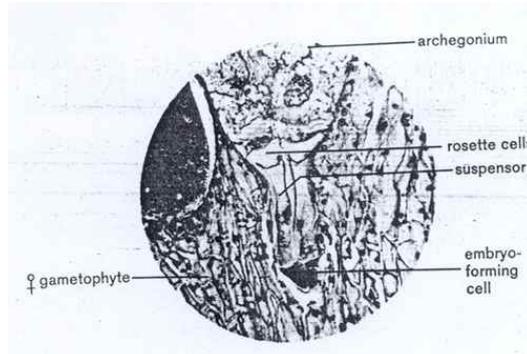
1개 배우자체의 모든 장란기속의 난자 핵은 정자에 의해 수정되어 각 접합자(zygote)는 배(embryo)로 발달한다. 여러개 접합자가 배로 발달하는 것은 simple polyembryony라고 한다 : 소철에서는 존재하나 은행나무에서는 존재하지 않는다.

수정(fertilization) 후 접합자(zygote)는 곧 2번의 연속적인 핵분열에 의해 4핵의 전배(proembryo, 2n)를 형성한다. 이 핵들은 난자세포의 기부로 이동하여 4세포로 구성된 1층으로 재배열된다. 이 세포는 다시 세포분열이 일어나서 2층의 4개 세포로 된다. 각 층은 다시 세포분열이 일어나서 4개 세포로 구성된 4층으로 되어 전배(proembryo) 상태로 된다(그림 13-2-9).



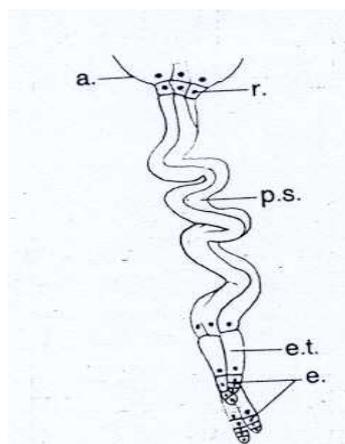
<그림 13-2-9. 소나무의 초기 배발생. 16-세포기의 전배(proembryo)종단면. a; archegonium(장란기), e; embryo-forming cells(배형성세포), o; open tier(개방 층), r; rosette cells, s; suspensor cells(배명세포)>

전배(proembryo)의 가장 밑의 층의 4개 세포들은 배 형성에 관여하고 그 바로 위의 층의 4개 세포는 매우 신장되어서 배병(embryonal suspensor)으로 기능을 하는데, 배병은 가장 밑의 세포(배 형성 세포)들을 암배우자체의 영양조직쪽으로 밀어낸다(그림 13-2-10).



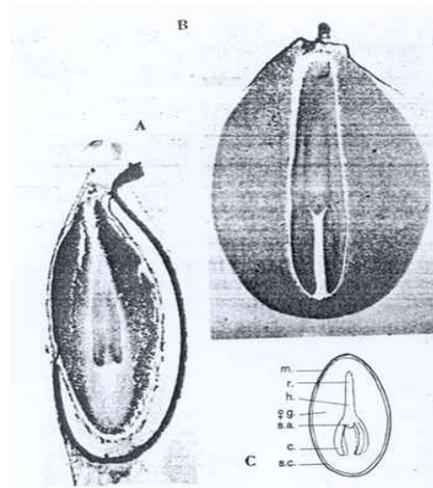
<그림 13-2-10. 장란기의 밑부분. 신장된 배병세포(suspensor)와 배형성세포(embryo-forming cell)가 암배우자체 조직쪽으로 밀려들어가고 있다>

4개의 배병세포(suspensor cell)와 배 형성세포(embryo-forming cell)은 그들의 종단 세포벽에 의해 분리되기도 한다. 배 형성세포(embryo-forming cell) 각각은 배(embryo)로 발달한다. 이런 현상을 cleavage polyembryony 라고 한다. 전배의 가장 밑 층의 배 형성세포(embryo-forming cell)는 배관(embryonal tube)세포들을 절단해 내는데 이들은 2차 배병(secondary suspensor)으로 기능을 한다(그림 13-2-11).



<그림 13-2-11. 장란기의 밑부위와 더욱 신장된 배병 및 배형성세포의 분열. a; archegonium(장란기), e; embryo-forming cell(배형성세포), e.t.; embryonal tube(배관), p.s.; primary suspensor(1차 배병), r; rosette cell>

1차 배병(Primary suspensor)은 발달중인 배(developing embryo)가 저장 대사 물질이 있는 암배우자체의 영양세포쪽으로 들어갈 수 있도록 압력을 발휘한다. 배우자체는 점차 분해되어서 액체화된다. 발달중인 배는 빠른 세포분열이 일어나서 배(embryo)는 암배우자체의 중앙 부위의 대부분을 차지하게 된다. 배(Embryo)가 휴면기에 들어가면 유근(radicle)이 원래 장란기(archegonia) 자리에 놓이게 된다. 장란기(archegonia)의 남은 조직과 배병(suspensor)과 배관(embryonal tube)은 유근(radicle)의 끝에서 압축되어 버린다. 자엽(cotyledon)은 3~18개의 바늘 모양(needlelike) 모양으로 되어 있는데 일반적으로 8개이다. 암배우자체의 주위 세포들은 배 발생동안 계속 세포분열하여 배가 휴면에 들어가면 상당한 암배우자체 조직이 남게된다. (그림 13-2-12)



<그림 13-2-12. A; 성숙한 종자 종단면, B; 대포자낭(검은 뚜껑), 암배우자체, 배, 성숙 종자 절단면, C; living seed(생종자) 절단면. c; cotyledon(자엽), h; hypocotyl(배축), m; megasporangium(대포자낭) 잔유물, r; radicle(유근), s.a.; stem apex(줄기정단) 또는 plumule(유경), s.c.; seed coat(종피)>

미성숙 종자의 주피(integument)에 3 층이 있으나 안쪽과 바깥쪽 층은 퇴화되어 버리고 가운데 층은 단단하게 되어 종피(seed coat)로 작용한다. 종자는 수분(pollination)이 일어난 그 다음해 여름에 성숙, 방출된다. 배주 인엽(ovuliferous scale)은 각기 분리되고 뒤로 휘어져서 날개가 달린 종자(winged seed)의 산포를 가능하게 하여 준다.

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