

## 제 12장. 피자식물(Angiosperm)

### 제 1절. 피자식물의 특징

피자식물(angiosperm)은 꽃이 피기 때문에 진정한 현화식물(flowering plants)이며 오늘날 지구상에 현존하는 대부분의 식물을 차지하고 있는 우점 식물이다. 남극지방을 제외한 거의 모든 생육지에 적응하고 있으며 약 250,000종 이상이 있다. 피자식물의 배주(ovule)는 심피(carpel)에 싸여 있고, 꽃, 과실, 종자가 형성되는 유성생식을 한다. 대부분의 종에 있어서 물관부(xylem)에 도관(vessel)을 가지며 중복수정을 하는 것이 독특하다. 피자식물은 배의 구조, 꽃의 형태, 줄기와 잎의 해부학적 구조 등의 차이에 의해서 쌍자엽식물강과 단자엽식물강의 두 강으로 분류된다.

#### 1. 쌍자엽식물강(Class Dicotyledoneae)

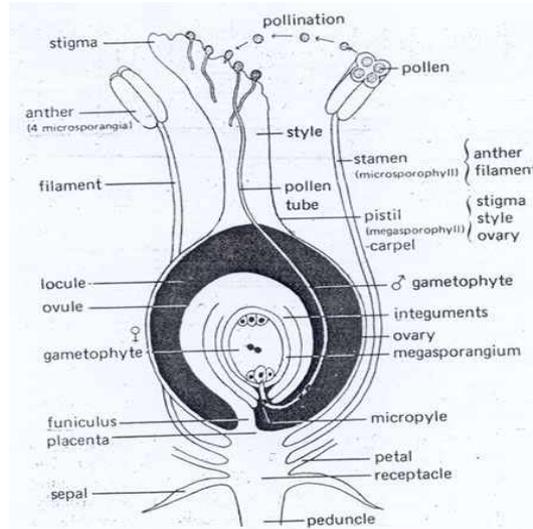
배에 2장의 자엽이 있고 성숙한 종자에는 배유(endosperm)가 존재한다. 잎은 다양하지만 보통 넓고, 엽맥은 그물맥(망상맥)으로 되어 있다. 꽃의 기관은 주로 5수성 또는 4수성이다. 줄기에는 병립유관속이 환상으로 배열하고, 형성층이 있어 비대생장을 한다. 초본성이거나 목본성 식물로서 뿌리는 일반적으로 1개 또는 그 이상의 1차근(주근)과 2차근(측근)으로 되어 있다. 쌍자엽식물강은 꽃잎이 갈라진 이판화아강과 꽃잎이 붙은 합판화아강으로 분류된다.

#### 2. 단자엽식물강(Class Monocotyledoneae)

쌍자엽식물에서 유래한 것으로 종자의 배에 1장의 자엽이 있고 성숙한 종자에 배유가 없다. 잎은 대개 좁고 나란히맥(평행맥)이며 가장자리가 밋밋하고 잎자루는 엽초로 되어 있다. 꽃의 기관(꽃잎, 꽃받침, 수술 및 암술)은 기본적으로 3수성이나 그 배수로 된 것도 있다. 줄기에는 폐쇄유관속이 산재하고, 보통 형성층이 없어 2기생장은 전혀 없거나 거의 없다. 대나무나 야자수 같은 몇몇 과는 목본이나 대부분은 초본이다. 뿌리는 전형적인 수염뿌리이다.

### 제 2절. 피자식물의 생식과 발생

피자식물의 생식기관인 꽃은 꽃받침(sepal), 꽃잎(petal), 암술(pistil), 수술(stamen)로 구성되어 있고, 이 중에서 암술과 수술이 생식에 관여한다(그림 14-2-1)

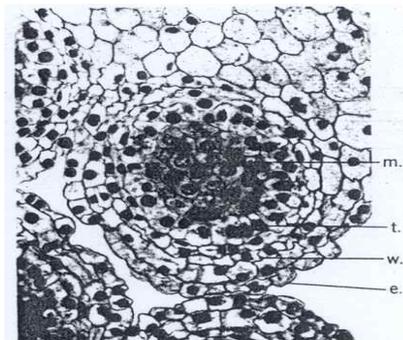


<그림 14-2-1. 꽃의 일반적 구조>

피자식물의 생식과정은 크게 6 과정으로 구분되는데, (1) 소포자형성과정, (2) 대포자형성과정, (3) 수배우자형성과정, (4) 암배우자형성과정, (5) 수분과 수정, (6) 배와 종자 및 열매의 발달 등이다.

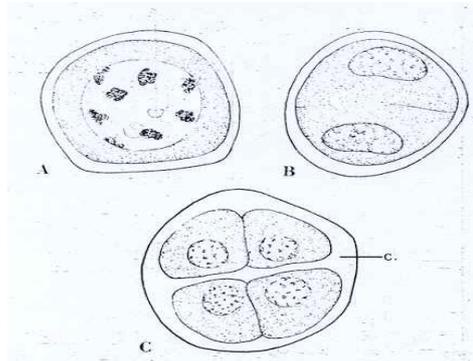
### 1. 소포자형성과정(microsporogenesis)

피자식물에서 소포자(microspore)는 화분(pollen)을 말한다. 수술(stamen)을 소포자엽(microsporophyll)이라고도 하는데, 어린 약(anther)는 불완전한 4개 부분의 엽(lobe, 둥글게 휘어나온 부분)으로 되어 있다. 각 엽(lobe)의 세포들이 포자원조직(sporogenous tissue)의 역할을 한다. 성숙한 약(anther)을 포자낭(microsporangium)이라고 한다(그림 14-2-2).



<그림 14-2-2. 1개의 미성숙한 약의 엽(소포자낭)(one immature anther lobe, microsporangium). e; epidermis(표피), m; microsporocytes, t; tapetum, w; microsporangial wall(소포자낭벽)>

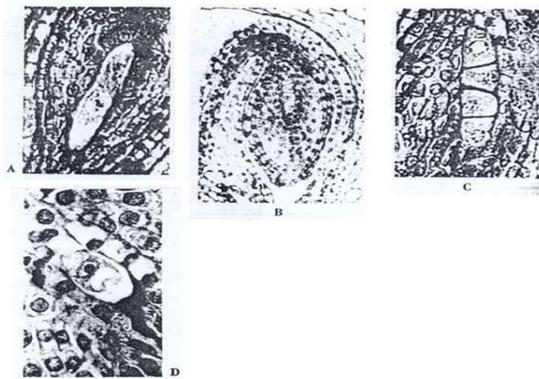
포자원세포(sporogenous cells)는 microsporocyte로 분화되어서 각각 분리되어 구형이 되는데, 각 microsporocyte는 callose 라는 특수한 세포벽에 의해 둘러싸인다. Microsporocyte는 감수분열하여 4분 소포자(tetrad microspore)를 형성한다. 소포자(microspore=pollen grain)는  $\beta$ -1, 3-glucanase 효소에 의해 소포자를 둘러싸고 있는 callose wall로부터 방출된다. 각 소포자(microspore)는 단상(n)의 핵을 갖고 있다(그림 14-2-3).



<그림 14-2-3. 소포자형성과정. A; microsporocyte, B; 감수분열 완료, C; 4분 소포자, c; callose wall>

## 2. 대포자형성과정(megasporogenesis)

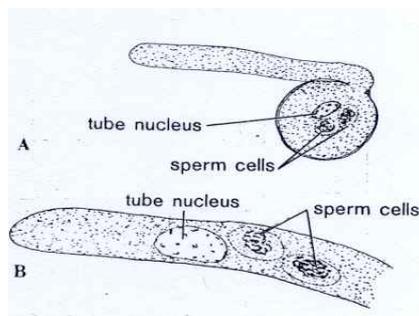
피자식물에서 대포자(megaspore)는 배낭(embryo sac)을 말한다. 대포자낭(megasporangium)인 배주(ovule)는 integument(주피)로 둘러싸여 있다. 1개 자방(ovary)안의 배주(ovule)의 수는 식물의 속(genus)에 따라 다양하다. 각 배주(ovule)는 주병(funiculus)에 의해 태좌(placenta)에 붙어있다. 대포자낭 조직(megasporangium tissue)은 미세한 통로인 주공(micropyle)을 제외하고는 1~2층의 주피 층(integumentary layer)으로 덮여있다. 배주(ovule)의 초기발달에서 주공 지역에 있는 표피 바로 밑의 세포가 분화하여 megasporocyte를 형성하는데, 이는 대포자낭(megasporangium)의 다른 세포와 비교하여 매우 크기가 매우 크다. 이 megasporocyte가 감수분열하여 4개의 대포자(megaspore)를 형성하는데, 이 중 주공(micropyle) 근처에 있는 3개의 대포자는 퇴화되고 주공 반대쪽인 합점(chalaza)부위의 대포자가 암배우자체인 배낭(embryo sac)으로 발달한다(그림 14-2-4).



<그림 14-2-4. 대포자형성과정. A; megasporocyte, B; 일렬로 된 4개 대포자를 갖고있는 배주(ovule), C; 확대된 4개 대포자, D; 4개 대포자중 3개는 퇴화되고 1개만 대포자로 기능함>

### 3. 수배우자형성과정(male gametogenesis)

피자식물에서 수배우자는 화분 안에서 형성되는 정핵을 말한다. 단핵의 소포자(microspore=pollen grain)는 소포자낭(microsporagium)으로부터 방출되기 전에 세포분열하여 수배우자체(male gametophyte)로 발달하는데, 두 딸세포는 크기가 다르다. 크기가 큰 세포를 화분관 세포(tube cell) 또는 영양세포(vegetative cell)라 하고, 크기가 작은 세포는 생식세포(generative cell)라 한다. 피자식물의 수배우자체에서는 나자식물처럼 prothallial cell이 형성되지 않는다. 생식세포 핵(generative nucleus)은 화분이 방출되기 전에 분열하여 2개의 정핵(sperm nucleus)을 형성하거나, 또는 화분관에서 이 분열이 일어나기도 한다(그림 14-2-5).

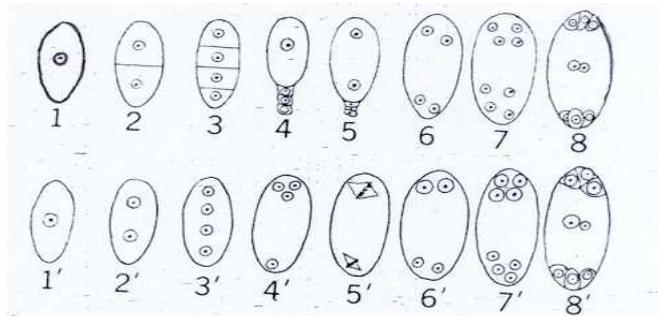


<그림 14-2-5. A; 성숙한 수배우자체, 소포자안에 화분관핵(tube nucleus)과 2개의 정자(sperm cell)가 있다. B; 화분관의 끝부위를 확대한 것>

화분이 암술의 주두(stigma) 표면에 붙은 것은 종에 따라 중력, 바람, 곤충, 비 또는 물에 의해서 붙는다.

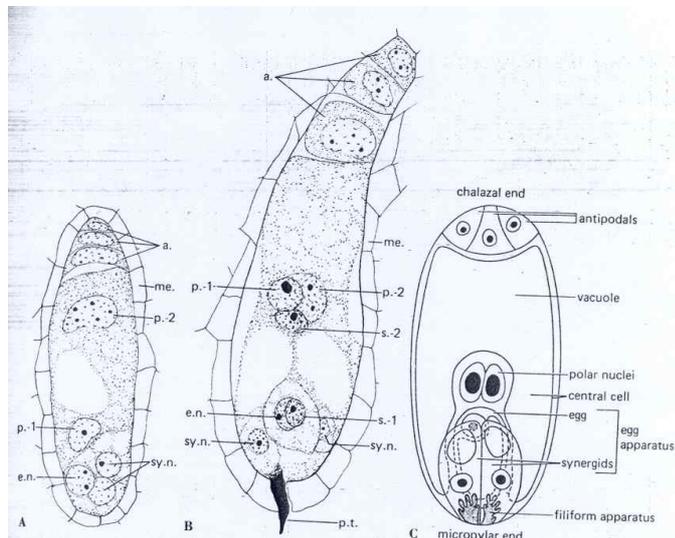
#### 4. 암배우자형성과정(female gametogenesis)

4개 대포자중 3개는 퇴화되고 1개 대포자(megaspore)는 암배우자체로 발달된다. 이 과정 즉, 암배우자 형성과정은 대포자(megaspore)안에서 3번의 연속적인 핵분열에 의해서 일어나서 대포자는 확대된다. 3번의 핵 분열의 결과 발달중인 암배우자체는 8개의 핵이 형성되어, 각 극쪽(pole)에 4개씩의 핵을 갖게 되는데, 이 8개의 핵이 재배열되고 세포벽이 형성되어 암배우자체로 성숙된다(그림 14-2-6).



<그림 14-2-6. 암배우자체의 대배우자 형성과정. 1-8; 정상형태(normal type), 1'-8'; 나리형태(Lilium type)>

주공 극쪽(micropylar pole)에 있는 4개 핵 중 3개 핵은 난자 장치(egg apparatus)로 분화하는데, 1개의 난세포와 2개의 조세포(synergid)로 구성되어 있다. 조세포(synergid)는 주공 극쪽에서 섬유모양 장치(filiform apparatus)에 의해 특정지워진다. 섬유모양 장치(filiform apparatus)는 조세포의 세포벽에 손가락과 같은 돌출물로 구성되어 있는데, 돌출물은 pectic 물질과 hemicellulose로 되어 있다(그림 14-2-7).



<그림 14-2-7. A; 미성숙한 8-핵의 암배우자체, B; 성숙한 암배우자체와 중복수정, C; 피자식물의 정상적인 형태의 암배우자체 모식도. a; antipodal cell(반쪽세포), e.n.; egg nucleus(난자핵), me; megasporangium(대포자낭), p.-1; haploid polar nucleus(n 극핵), p.-2; triploid polar nucleus(3n 극핵), p.t.; pollen tube(화분관), s.-1, s.-2; sperm nuclei(정자핵), sy.n.; synergid nuclei(조세포핵)>

합점 극쪽(chalazal pole)에 있는 4개 핵 중 3개 핵은 세포벽이 발생하여 반쪽세포(antipodal cell)가 된다. 각 극쪽에 남아 있는 1개씩의 핵(합계 2개 핵)은 중앙쪽으로 이동하여 극핵(polar nucleus)이 된다. 대부분 피자식물의 성숙한 암배우자체는 이렇게 하여 8핵의 7개 세포 구조를 형성하는데, 각 극쪽(pole)에 3개씩의 단핵 세포와 중앙에 큰 2핵의 중앙세포(극세포)로 구성되어 있다.

피자식물의 생식을 설명하는데 일반적으로 나리 속(*Lilium* genus)이 이용된다. 왜냐하면 핵의 크기가 크고, 암배우자체도 크기가 크며, 그리고 하나의 변이과정(deviation)을 나타내고 있기 때문이다. 나리가 정상적인 형태의 암배우자체 발생과 다른 첫 번째 점은 megasporecyte의 분열과 감수분열이다. 2번의 연속적인 핵분열은 정상적 형태와 같으나, 세포질 분열이 일어나지 않는 것이 다르다. 따라서 4개의 대포자 핵이 megasporocyte의 세포질에 매몰되어 있다(그림 14-2-6, 1'~3'). 두 번째 다른 점은 4개의 대포자 핵 중 3개가 퇴화하지 않아서 4개 핵 모두가 암배우자체 형성에 참여하는 것이다. 따라서 암배우자체는 4분포자 기원이다.

선상배열된 대포자 핵 4개는 위치가 변경되어 1개 핵은 발달중인 암배우자체의 주공 극(micropylar pole)에 남아 있고 나머지 3개 핵은 합점 극(chalazal pole)쪽으로 이동한다(그림 14-2-6, 4', 그림 14-2-8, D). 그래서 3개의 합점쪽 핵은 유사분열을 하는데 전기나 중기때 서로 융합되어서 3n의 핵이 된다. 계속된 유사분열의 결과로 결국 2개의 큰 3n 핵이 형성된다. 반면 주공 극쪽에 있는 핵은 분열하여 2개의 n 핵을 형성한다(그림 14-2-6, 6'). 이것은 2개의 큰 3n 핵과 2개의 작은 n 핵이 존재함으로써 쉽게 구별된다. 이런 다음 4번째 유사분열이 일어나서 4개의 3n 핵과 4개의 n 핵이 형성된다(그림 14-2-6, 7'). 이후의 발생은 정상적 형태와 같아서 1개의 3n 핵과 1개의 n 핵이 극핵으로 작용한다(그림 14-2-6, 8').

따라서 나리속(Lilium)의 성숙한 암배우자체에서는 반쪽세포(antipodal cell)는 triploid(3n)이고 난세포와 조세포(synergid cell)는 haploid(n)이다. 또 극핵 2개중 1개는 triploid(3n)이고 1개는 haploid(n)가 된다(그림 14-2-8).



<그림 14-2-8. 나리속(Lilium) 식물의 암배우자체 발달과정. A; 주피, 주공, 대포자낭, megasporocytes가 보이는 배주(ovule)의 종단면, B; 감수분열 완료, C; n 핵의 4개 대포자, D; 3개의 n 핵이 합점 극으로 이동, 분열 전기, E; 3n 핵분열의 중기(위쪽 합점극), n 핵분열의 중기(아래쪽 주공극), F; 2개의 3n 핵(위쪽), 2개의 n 핵(아래쪽)>

### 5. 수분(pollination)과 수정(fertilization)

암배우자체의 성숙은 꽃이 필때나 피기전에 이루어진다. 자방(ovary)안의 각 배주(ovule)는 한 개의 성숙한 배우자체를 갖는다. 비교적 미성숙한 수배우자체인 화분은 꽃이 핀 후 주두(stigma)표면 쪽으로 이동하는데, 이 과정을 수분(pollination)이라고 한다. 피자 식물의 수분(pollination)은 나자식물과 다르다. 나자식물의 화분은 배주(ovule)의 주공(micropyle)의 pollen chamber 쪽으로 직접 이동된다.

수분 매개자는 바람, 물, 달팽이, 곤충, 새, 박쥐 등이 있다. 자가수분 꽃은 약(anther)과 주두(stigma)가 서로 접촉되어 있거나 또는 화분이 스스로 주두위에 떨어진다. 학자에 따라 곤충 수분이 원시적이라는 사람과 바람 수분이 원시적이라는 사람이 있다. 바람에 의해 수분되는 화분은 작고 건조하며, 곤충에 의해 수분되는 화분은 왁스나 또는 기름성분의 끈적끈적한 접착성표면을 가지고 있다. 성공적인 수분을 위하여 화분과 주두사이에 기계적인 접

축이 있다. 주두의 분비물질과 화분벽의 물질(지질, 단백질, glycoproteins) 사이에 일치성 여부를 감별하는 여러 종류의 효소가 있다. 화분은 주두 표면에서 발아되는데, 화분으로부터 관상돌기가 돌출되어 나와서 주두쪽으로 성장하여 화주(style)를 통해 자방(ovary) 쪽으로 성장한다. 일반적으로 1개 화분으로부터 1개 화분관이 나오나 어떤 종에서는 14개 화분관이 나오는 것도 있다.

화주(style, 암술대)는 표피(epidermis), 피층(cortex), 유관속(vascular bundle) 그리고 두꺼운 세포벽을 가진 특수한 중앙세포인 transmitting tissue로 구성되어 있다. 화분관은 주두나 화주의 어떤 세포로나 들어가지 않고 주두 세포 사이와 transmitting tissue의 세포들 사이에서 성장한다. 화분관이 성장하면 조세포(synergid)는 퇴화하기 시작한다. 화분관은 조세포(synergid)의 섬유모양 장치(filiform apparatus)를 통해 세포질로 침투해서 2개 정자와 화분관 핵, 약간의 세포질을 표피구멍을 통해 조세포(synergid)에다 방출한다. 조세포(synergid)로부터 1개 정자는 난자쪽으로 들어가서 융합되고 두 번째 정자는 중앙 세포쪽으로 들어가서 2개의 극핵과 융합한다(그림 14-2-7 B). 이러한 현상을 중복수정(double fertilization)이라고 하는데, 이는 피자식물만의 중요한 특징이다.

2개의 극핵은 수정하기 전에 융합하여 소위 2차핵(secondary nucleus)이 되는데, 이는 나중에 2번째 정자와 융합한다. 중복수정은 피자식물에만 한정되어 있고 1898년에 발견되었다. 2개의  $n$ 상의 극핵(=이차핵, secondary nucleus)이 1개의 정핵과 융합하여  $3n$ 의 핵을 형성하여 나중에 일차배유 핵(primary endosperm nucleus)이 된다. 그러나 나리속(Lilium)에서는 1개의 극핵은  $3n$ 이고 다른 1개의 극핵은  $n$ 이기 때문에 이들이 정핵과 융합하면  $4n$ 의 일차배유 핵을 형성하게 된다.

## 6. 배, 종자, 열매의 발달(Development of the embryo, seed, fruit)

정핵과 난자가 수정하여  $2n$ 의 배(embryo)가 되고, 배낭(embryo sac)을 완전히 둘러싸고 있는 주피(integument)는 나중에 종피(seed coat)가 되어 배주(ovule)는 종자가 되고 자방(ovary)은 나중에 열매로 된다.

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