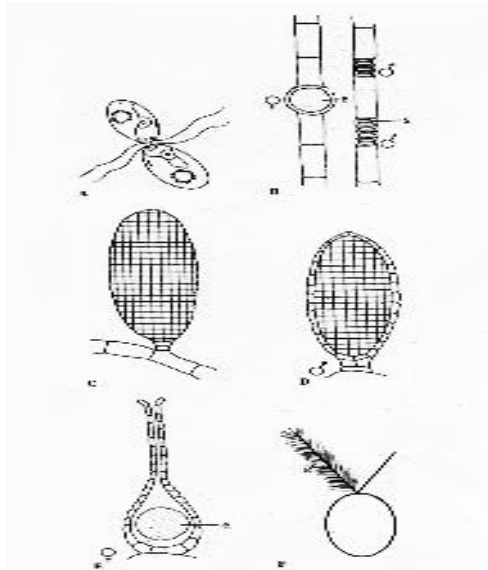


제 3장. 녹조류(Chlorophycophyte, Green algae)의 발생

조류(Algae)는 다른 녹색식물과는 유성생식법이 다르다. 첫 번째로 단세포로 구성된 식물체는 개체가 곧 배우자로 기능하여 두 배우자가 융합하여 접합자를 형성하는 것이고(그림 4-1 A), 두 번째는 단세포로 된 암, 수 배우자낭으로부터 암, 수 배우자가 형성되는 것이 있고(그림 4-1 B), 세 번째는 다세포로 된 배우자낭으로부터 배우자가 형성되는데, 이때 다세포 배우자낭의 모든 세포가 다 배우자로 된다(그림 4-1 C). 반면에 조류가 아닌 녹색식물은 다세포 배우자낭으로부터 배우자가 형성되나, 배우자낭의 모든 세포가 다 배우자가 되는 것이 아니고, 배우자낭을 구성하는 표면세포들은 모두 불임세포들로 구성되어 있다(그림 4-1 D, E).



<그림 4-1. 조류와 비조류의 유성생식 차이점. A; 운동성 단세포체 조류의 배우자 융합 B; 조류의 단세포 암, 수 생식기관 C; 조류의 다세포 생식기관, 모든세포가 생식능력있다 D; 비조류의 수 생식기관, 표면세포는 불임세포 E; 비조류의 암 생식기관, 표면세포는 불임세포 F; whiplash(깃털모양)와 tinsel(채찍모양) 편모>

녹조류에는 단세포체, 군체, 혹은 다세포로 구성되는 종류(사상체, 막상체, 관상체)가 있으며, 세포는 대개 단핵성이지만 다핵성도 있다. 거의 대부분 담수에서 살지만 바다에서 사는 종류도 있다. 엽록소 a와 b를 가지고 있어 유글레나와 비슷하지만 녹조류는 cellulose와 다당류로 된 단단한 세포벽을 가지고 있다. 이들의 광합성 산물은 녹말로 저장된다.

편모를 가진 것도 있고 갖지 않는 것도 있는데, 편모가 없는 종류는 편모가 달린 유주자나 배우자를 보통 생성한다. 또한 이들은 색소체가 여러 겹의 틸라코이드라멜라 구조로서 잘 발달하고 모양이 다양하다. 따라서 이러한 색소체는 녹조류에서 Order(목)을 구분하는 데 중요한 형질로 작용한다.

녹조류는 많은 원생동물과 수생동물의 먹이로 중요하다. 특히 광합성을 하는 단세포성 클로렐라는 중요한 공급원이 되고 있다. 전세계적으로 약 7,000여 종이 알려져 있으며 해캄, 파래, 청각 등이 있다.

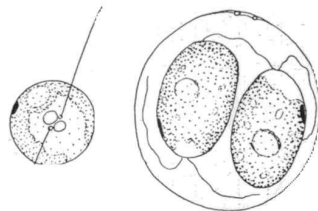
녹조류는 5가지 형태로 대별되는데, (1) 운동성 단세포체와 군체(motile unicellular and colonial organisms), (2) 비운동성 단세포체와 군체(nonmotile unicellular and colonial organisms), (3) 사상체(filamentous organisms), (4) 막상체(membranous organisms), (5) 관상체(coenocytic and tubular organisms)의 5가지 형태로 대별된다.

제 1절. 운동성 단세포체와 군체(motile unicellular and colonial organisms)

1. 운동성 단세포체(motile unicellular organisms)

녹조류 중에서 운동성이 있는 단세포체로는 클라미도모나스와 *Carteria* 등이 있는데, 이들은 모두 편모(flagella)로 운동한다.

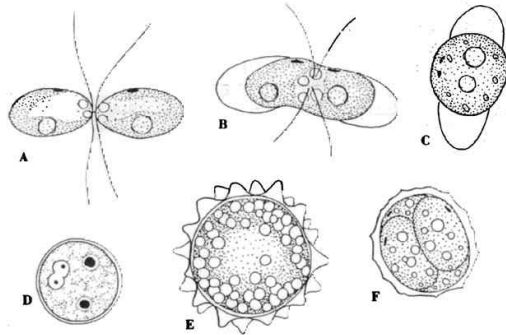
무성생식법(Asexual Reproduction); 이분법(binary fission)으로 증식한다. 즉, 한 개체 안에 2개의 유주자(zospore)를 형성하였다가 세포막이 파열되면서 유주자가 방출되어 나와서 각기 독립된 식물체가 된다(그림 4-1-1).



<그림 4-1-1. 클라미도모나스의 무성생식; 이분법>

유성생식법(Sexual Reproduction); 4단계로 나누어 진행된다.

두 식물체 각각이 isogamete(동형배우자)로 분화한 후 ① 동형배우자로 분화된 두 세포가 편모가 소실되면서 서로 융합하여 접합자(zygote)를 형성한다(원형질융합, plasmogamy) ② 이들 두 세포의 핵이 융합한다(핵융합, karyogamy) ③ 접합자(zygote) 핵 내에서 두 세포의 염색체가 융합된다 ④ 이 접합자가 감수분열(meiosis)하여 4개의 새로운 개체로 되어 편모가 생기고 독립된 식물체로 성장한다(그림 4-1-2).



<그림 4-1-2. 클라미도모나스의 유성생식; 동형접합. A; 동형배우자 융합 B, C; 세포질 융합 D; 핵융합 E; 접합자 F; 접합자 발아>

- * 동형배우자(isogamete); 배우자(gamete)의 크기가 같고 형태가 같을 경우
- * 동형접합(isogamy); 동형배우자끼리 융합이 일어나는 것
- * 이형배우자(heterogamete); 배우자의 크기가 다르고 형태가 다를 경우
- * 이형접합(anisogamy); 이형배우자끼리 융합이 일어나는 것
- * 자웅동체(monoecious): 암배우자와 수배우자가 한 개체 안에 존재할 경우
- * 자웅이체(dioecious): 암배우자, 수배우자가 각각 다른 개체에 존재할 경우
- * homothallic: 한 클론(clone)안에서 형성된 동형배우자들끼리 서로 유성생식이 일어날 때
- * heterothallic: 한 클론(clone)안에서 형성된 동형배우자들끼리는 융합하지 못하고 서로 다른 클론에서 형성된 동형배우자끼리 융합이 일어나서 유성생식이 일어날 때

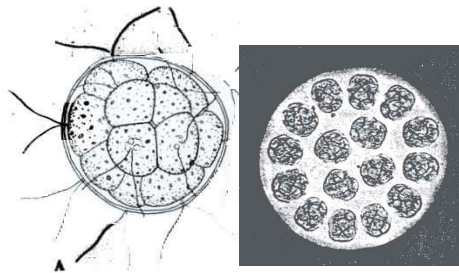
2. 운동성 군체(motile colonial organisms)

녹조류 중에서 운동성이 있는 군체로는 판도리나(*Pandorina*)와 볼복스(*Volvox*) 등이 있는데, 이들은 모두 연생체(coenobium)를 형성하고 있다.

군체로 구성된 식물체중 한 세포가 유주자(zoospore)가 되어 방출되면 이

유주자가 연속적으로 세포분열하여 많은 세포들이 모여 새로운 군체를 형성하여 새로운 식물체로 성장한다.

판도리나(*Pandorina*); 16개 세포로 구성되어 있는데, 난형을 이루고 있다(그림 4-1-3). 무성생식은 자생군체(*autocolony*) 형성으로 이루어지고, 유성생식은 동형접합(*isogamy*)으로 이루어진다. 자생군체 형성은 군체를 구성하고 있는 부모세포 중의 하나가 반복적으로 세포분열하여 16개 세포가 되어 이들이 모여서 새로운 군체 식물로 되는 것을 말한다(그림 4-1-4).



<그림 4-1-3. *Pandorina* 군체> <그림 4-1-4. 딸군체형성>

볼복스(*Volvox*); 수천개 세포들로 구성된 난형 군체. 무성생식은 *gonidium* 형성으로 이루어지고(그림 4-1-5), 유성생식은 *oogamy*(난접합)로 이루어진다.



<그림 4-1-5. 볼복스의 무성생식; *gonidium* 형성>

- * 연생체(*coenobium*): 군체(*colony*)를 구성하는 세포수가 일정한 식물체
- * 자생군체(*autocolony*); 자생포자가 모세포내에서 모식물체와 동형의 군체를 만들고 있는 것(그림 4-1-4).

**gonidium*; 부동(不動)의 무성생식세포. 녹조류의 일종인 볼복스(*Volvox*) 등에서 일정한 수의 딸세포군체를 만드는 능력이 있는 큰 세포를 가리켜 말한다(그림 4-1-5).

제 2절. 비운동성 단세포체와 군체(Nonmotile Unicellular and Colonial Organisms)

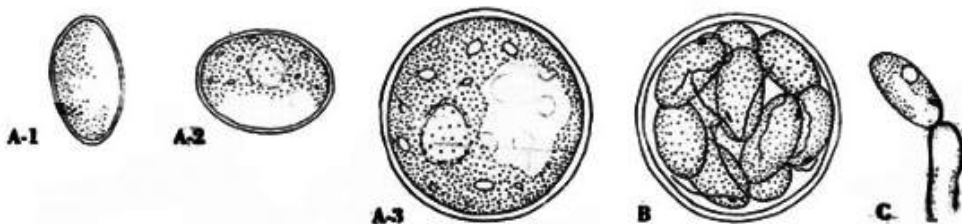
1. 비운동성 단세포체(nonmotile unicellular organisms)

생활사 중에서 편모달린 세포인 유주자(zospore)의 형성 유무에 따라 2 종류로 나누어지는데, 유주자를 형성하는 개체(zospore producer)와 무성생식에서 유주자 대신 자생포자(autospore)를 형성하는 개체(azosporic organisms) 2 종류가 있다.

* **자생포자(autospore)**; 내생포자(内生孢子)의 일종으로 부모세포(父母細胞)와 형상이 유사한 부동포자(不動孢子). 즉 영양체의 세포내용이 2~다수로 분열하여 부모세포막내에서 새로운 막을 만들면서 부모세포와 같아진다. 남조류(藍藻類)의 *Gloeocapsa*나 녹조류의 클로렐라 등에서 볼 수 있다. 이것이 연쇄상(連鎖狀)으로 계속 이어지면 내생군체(内生群體)가 된다.

① 유주자 형성 개체(zospore producer): *Tetracystis*, *Chlorococcum*, *Protosiphon*

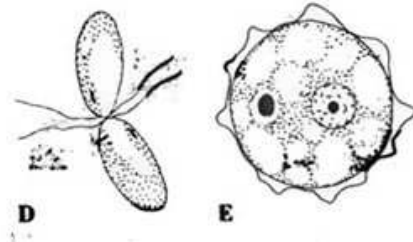
무성생식; 단세포 식물체의 영양세포(vegetative cell)가 유주자낭(zosporangium) 형성 → 유주자(zospore) 방출 → 유주자는 편모(flagella)를 소실하고 성장하여 새로운 영양세포의 식물체로 발달한다(그림 4-2-1).



<그림 4-2-1. *Chlorococcum*의 무성생식; 유주자 형성. A1-A3; 영양세포 B; 유주자(zospore) 형성 C; 편모 2개 달린 유주자>

유성생식; 단세포 식물체의 영양세포(vegetative cell)가 유주자낭(zosporangium) 형성 → 유주자 방출 → 유주자가 동형배우자(isogamete)로 기능 → 이들 두 동형배우자가 융합하여 가시가 있는 세포벽을 지닌 휴면 접합자(spiny-walled dormant zygote) 형성 → 환경 조건이 적절하면

접합자가 감수분열하여 발아(germination) → 4개 유주자 방출 → 유주자는 편모를 소실하고 성장하여 새로운 식물체로 발달한다(그림 4-2-2).

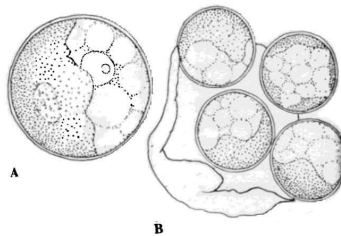


<그림 4-2-2. *Chlorococcum*의 유성생식; 동형접합. D; 동형배우자끼리 융합 E; 휴면상태의 접합자>

* 유주자낭(zoosporangium); 유주자(zospore)를 생산하는 비운동성 세포

② 유주자 형성하지 않는 개체(Azoosporic organisms): *Chlorella*

무성생식; 부모세포(Parent cell)가 세포분열하여 2개, 4개 또는 8개의 비운동성 딸세포(autospore)를 형성 → 딸세포가 성장하여 새로운 식물체로 발달한다(그림 4-2-3).



<그림 4-2-3. *Chlorella*의 무성생식. A; 영양세포 B; Autospore 방출>

유성생식; 아직까지 관찰되지 않고 있다.

2. 비운동성 군체(nonmotile colonial organisms)

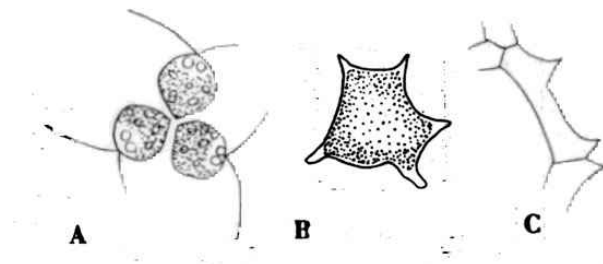
비운동성 단세포체와 마찬가지로 생활사 중에서 편모달린 세포인 유주자(zospore)를 형성하는 개체(zospore producer)와 무성생식에서 유주자 대신 자생포자를 형성하는 개체(azoosporic organisms) 2 종류가 있다.

① zoospore producers : *Pediastrum*, *Hydrodictyon*

무성생식; 식물체의 성숙한 세포(mature cell)가 계속하여 작게 분할됨 → 궁극적으로 단핵의 절편(uninucleate segment)으로 쪼개짐 → 단핵의 절편이 유주자로 기능 → 유주자의 편모가 소실됨 → 유주자가 4개~9개(전형적으로는 6개)로 무리지어 부모세포의 관내에 배열한다.

유성생식; 동형접합(isogamous)

부모세포로부터 동형배우자 방출 → 두 동형배우자가 융합하여 접합자 형성(isogamy, 동형접합) → 접합자가 감수분열하여 4개 유주자 형성 → 유주자의 편모 소실 → 비운동성의 다면체 세포(nonmotile, polyhedral cell(polyeder))형성 → 다면체 세포가 분할되어 운동능력이 왕성한 유주자 형성 → 유주자의 편모가 소실되면서 성장하여 새로운 식물체로 발달함(그림 4-2-4).

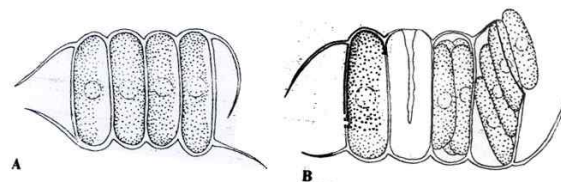


<그림 4-2-4. *Hydrodictyon*. A; 유주자(zospore) B; 다면체 세포 (Polyeder) C; 어린 식물체>

② Azoosporic organisms : *Scenedesmus*, *Coelastrum*

무성생식; 자생군체 형성(autocolony formation)

성체 식물체의 각 세포내에서 자생군체를 형성하여 무성생식함(그림 4-2-5)



<그림 4-2-5. *Scenedesmus*. A; 영양군체 B; 자생군체 형성과 방출>

유성생식; isogamy(동형접합)

제 3절. 사상체(Filamentous Organisms)

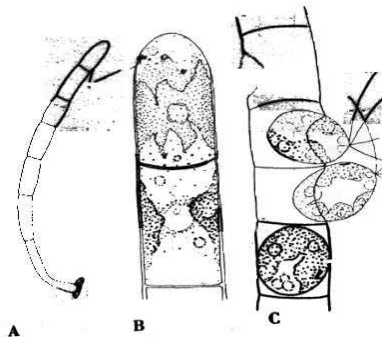
생활사 중에서 편모달린 세포인 유주자(zospore)의 형성 유무에 따라 2 종류로 나누어지는데, 유주자를 형성하는 개체(zospore producer)와 유주자를 형성하지 않는 개체(azoosporic organisms) 2 종류가 있다.

1. 유주자 형성 개체(zospore producer); 가지를 치지 않는 식물(unbranched plant)과 가지를 치는 식물(branched plant) 두 종류가 있다.

① 가지를 치지 않는 식물: *Ulothrix*(주름말), *Oedogonium*(붓뚜껑말)

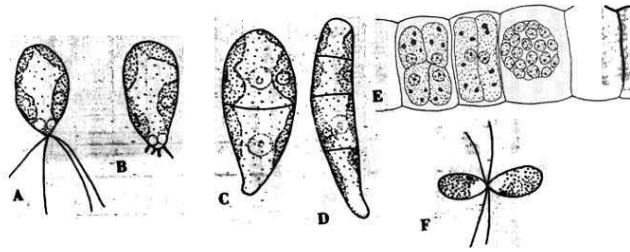
* *Ulothrix*(주름말)

무성생식: 식물체의 각 영양세포가 특수하게 분화되어 유주자낭을 형성 → 유주자낭의 세포벽이 파괴 → 유주자낭에서 1개 또는 여러 개의 유주자(zospore; 4개의 편모가 있음)가 방출 → 유주자의 편모가 소실되면서 신장되고 세포분열하여 새로운 식물체로 발달함(그림 4-3-1).



<그림 4-3-1. *Ulothrix*. A; 어린 식물체 B; 식물체 세포 정단 C; 편모가 4개 달린 유주자 형성과 방출>

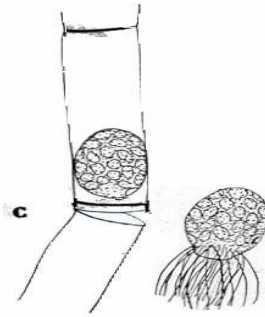
유성생식: 식물체의 한 세포가 특수하게 생식세포로 분화되어 배우자낭(gametangium)을 형성 → 배우자낭으로부터 동형배우자(isogamete; 2개의 편모가 있음)가 방출 → 동형배우자들끼리 융합하여 접합자(zygote) 형성(동형접합, isogamy) → 접합자가 감수분열 → 4개 유주자(zospore) 형성 → 편모 소실 → 새로운 식물체로 발달함(그림 4-3-2).



<그림 4-3-2. *Ulothrix*의 무성생식(A-D)과 유성생식(E-F). A; 4개 편모의 유주자 B; 편모 소실 C, D; 새 식물체로 성장 E; 배우자 형성 F; 동형 배우자끼리 융합>

* *Oedogonium*(붓뚜껑말) (=swelling reproductive structure)

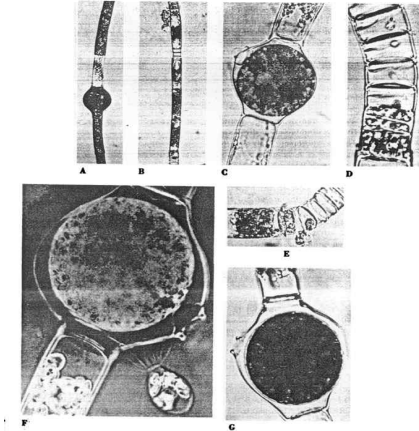
무성생식: 식물체의 한 영양세포가 특수하게 분화되어 유주자낭을 형성 → 유주자낭으로부터 유주자(약 120개의 편모를 가짐) 방출 → 유주자의 편모 소실되면서 신장되고 세포분열하여 새로운 식물체로 발달함(그림 4-3-3).



<그림 4-3-3. *Oedogonium*의 유주자형성과 120개 편모의 유주자>

유성생식: oogamy(난접합)

식물체의 한 세포가 특수하게 수생식세포(male filament)로 분화되어 짧은 상자 모양의 세포(short, boxlike cell)인 수배우자낭(male gametangium)을 형성하는데, 이것을 장정기(antheridium)라고 한다 → 장정기에서 다수의 편모(multiflagellate)를 가진 정자를 방출. 식물체의 또 다른 한 세포가 특수하게 암생식세포(female filament)로 분화되어 팽창되어 신장된 세포인 암배우자낭(female gametangium)을 형성하는데, 이것을 장란기(oogonium)라고 한다 → 장란기에서 난자(egg)를 방출함 (그림 4-3-4).



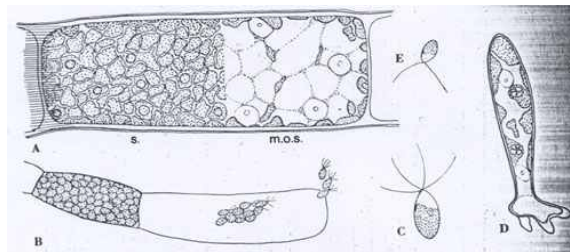
<그림 4-3-4. 난접합. A;Oogonium을 가진 암 사상체, B; 3 Antheridia를 가진 수 사상체, C;난자를 가진 oogonium, D; 2 정자를 가진 antheridia, E;정자방출, F;정자가 oogonium에 접촉하여 수정하기 전, G;어린 접합자>

장정기에서 방출된 정자(sperm)가 장란기에서 방출된 난자(egg)안으로 들어가서 융합하여 수정(ferlilization)한 후 접합자(zygote = oospore) 형성 → 접합자는 2층 또는 여러층의 세포벽으로 둘러싸이고 붉게 되어 휴면상태(dormancy)에 들어간다. 성숙한 장란기에서는 정자를 유인하여 끌어들이는 화학물질(erotactin, 정자 유인 성호르몬)을 분비한다. 환경조건이 좋으면 접합자(zygote)는 감수분열로 발아하여 4개 유주자(zospore)를 형성 → 유주자의 편모는 소실되고 성장하여 새로운 식물체로 발달한다.

② 가지를 치는 식물: *Stigeoclonium*, *Fritschiella*, *Cladophora*

(가) *Cladophora* ; 식물체의 크기가 크며 다핵세포이다.

무성생식: 다핵 식물체의 정단세포 원형질체가 분할되어 단핵의 유주자(4개 편모를 가짐)를 방출함 → 유주자의 편모가 소실되면서 성장하여 새로운 식물체로 발달함. 따라서 어린 식물체는 단핵세포이지만 세포질분열없이 반복적인 핵분열로 인하여 다핵세포의 성숙한 식물체로 된다(그림 4-3-5).



<그림 4-3-5. *Cladophora*의 무성생식. A;식물체 B; 유주자 형성과 방출

C; 4개 편모의 유주자 D; 유주자 편모 소실되면서 식물체로 성장 E; 2개 편모의 배우자>

유성생식: 다핵 식물체의 정단세포 원형질체가 분할되어 단핵의 동형배우자 (2개 편모를 가짐)를 방출함 → 동형배우자가 융합하여(isogamy, 동형접합) 접합자(zygote) 형성 → 접합자가 발아하여 새로운 식물체로 발달한다.

※ 해양 식물(Marine species)에는 두가지 형태의 식물이 존재한다. 두 가지 형태의 식물은 형태적으로 거의 유사하지만 염색체 수와 생식세포가 서로 다르다.

첫 번째 형태의 식물은 $2n$ (diploid)의 포자체(sporophyte)가 감수분열(meiosis)하여 n (haploid)의 유주자를 형성하고, 이 유주자가 성장하여 n 의 새로운 식물체가 되는 것이다.

두 번째 형태의 식물은 n (haploid)의 배우자체(gametophyte)에서 배우자(gamete; 2개의 편모를 가짐)가 방출되고, 이들 배우자 2개가 서로 융합하여 $2n$ 의 접합자(zygote)를 형성하면, 이 접합자가 성장하여 $2n$ 의 새로운 식물체가 되는 것이다.

* **단위생식(parthenogenesis);** 배우자(gamete)가 다른 배우자와의 성적 융합(sexual union)없이 배우자가 바로 새로운 식물체로 발생하는 경우

* **diplobiontic;** *Cladophora*처럼 생활사에서 분명히 다른 두 형태의 식물체가 존재하는 경우, 즉 $2n$ 의 포자체 식물(sporophyte)과 n 의 배우자체 식물(gametophyte)이 생활사중에 같이 존재하는 것

* **haplobiontic;** $2n$ 의 포자체 식물(sporophyte)이거나 n 의 배우자체 식물(gametophyte)이거나 간에 생활사에서 오로지 한가지 형태의 식물체만 존재하는 것

* **isomorphic;** $2n$ 의 포자체 식물(sporophyte)과 n 의 배우자체 식물(gametophyte)이 조성과 형태가 거의 유사한 경우

* **heteromorphic;** $2n$ 의 포자체 식물(sporophyte)과 n 의 배우자체 식물(gametophyte)이 조성과 형태가 전혀 다른 경우

2. 유주자를 형성하지 않는 개체; *Spirogyra*(해캄), *Zygnema*

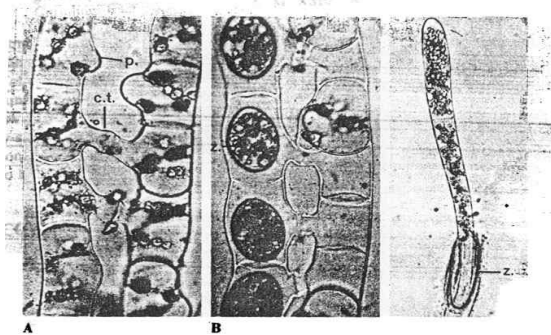
* *Spirogyra*(해캄)

무성생식(Asexual reproduction): 절편형성(fragmentation)

식물체를 구성하는 한 필라멘트 세포(filament)가 잘려 나와서 절편을 형성하여, 이 절편이 그대로 성장하여 새로운 식물체가 되는 무성생식법

유성생식(Sexual reproduction): 접합(conjugation)

식물체를 구성하는 필라멘트 세포(filament)가 나란히 놓인다 → 인접한 filament의 이웃 세포들에서 유두상 돌기(papillate protuberance)를 형성 → 인접세포의 유두상 돌기의 정단세포벽이 용해되어 서로 연결됨 → 접합관(conjugation tube) 형성 → 접합관 연결(tubular connection)을 통해 한 세포의 원형질이 다른 세포로 완전히 이동하여 궁극적으로 두꺼운 세포벽을 가진 접합자(zygote)를 형성 → 영양세포의 세포벽에서 방출된 접합자(zygote)는 감수분열하여 4개가 되면 그중 3개는 퇴화 되고 나머지 1개 접합자만이 발아하여 새로운 필라멘트의 식물체로 발생한다(그림 4-3-6).

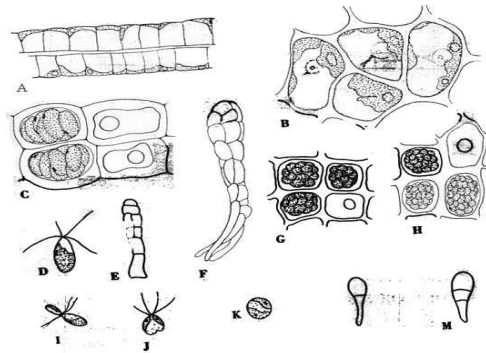


<그림 4-3-6. 해캄의 접합. A;유두상돌기(p) 및 접합관(c.t)형성, B;접합관을 통하여 세포내용물 이동, C;접합자발아>

제 4절. 막상체(Membranous Organisms)

녹조류 중에서 막상체로는 *Ulva*(파래)가 있다. 파래의 생활사 형태는 Type D, h + d 이며, diplobiontic and isomorphic이다.

무성생식; 식물체(2n, 포자체식물)의 영양세포 중 한 세포가 유주자낭(2n)으로 분화 → 유주자낭이 감수분열 → 유주자(n, 4개 편모를 가짐) 방출 → 유주자 발아 → 유주자의 편모는 소실되고 성장하여 어린 식물체(n, 배우자체 식물)로 발달(그림 4-4-1 A-F).



<그림 4-4-1. 파래의 무성생식(A-F)과 유성생식(G-M). A; 식물체 종단면 B; 세포구성 C; 유주자 형성 D; 4개 편모의 유주자 E-F; 유주자 편모 소실 되면서 식물체로 성장 G; 암배우자낭 형성과 암배우자 H; 수배우자낭 형성과 수배우자 I-J; 이형배우자끼리 이형접합 K; 접합자 L-M; 접합자 발아하여 새로운 식물체로 성장>

유성생식; 어린 식물체(n , 배우자체식물)의 $1/2$ 은 수 배우자체식물(n)이 되어 크기가 작은 수 배우자(2개 편모를 가짐)를 방출함. 나머지 $1/2$ 은 암 배우자체식물(n)이 되어 크기가 큰 암 배우자(2개 편모를 가짐)를 방출한다. 따라서 암, 수 배우자의 크기와 모양이 다른 이형배우자(anisogamete)가 된다. 이들 암, 수 배우자가 융합하여(이형접합, anisogamy) 접합자($2n$)를 형성 → 접합자가 발아, 성장하여 새로운 식물체($2n$, 포자체식물)로 발달한다(그림 4-4-1 G-M).

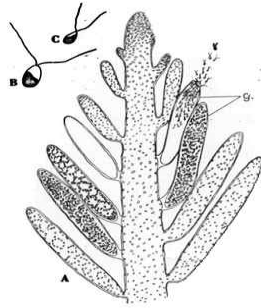
제 5절. 낭상체와 관상체(Coenocytic and Tubular Organisms)

녹조류 중에서 낭상체나 관상체에 속하는 식물체로는 *Bryopsis*, *Caulerpa*, *Codium*(청각), *Acetabularia* 등이 있다.

(1) *Bryopsis*:

유성생식; anisogamy(이형접합)

식물체($2n$) 가지 중 일부가 격벽(septa)을 형성하여 배우자낭으로 분화 → 배우자낭이 감수분열 → 서로 모양과 크기가 다른 이형배우자인 암, 수 배우자(female, male gamete; n , 2개의 편모를 가짐) 방출 → 암, 수 배우자가 융합(이형접합, anisogamy) → 접합자(zygote, $2n$) 형성 → 접합자가 자라는 장소에 따라 발생이 다르다(그림 4-5-1).



<그림 4-5-1. *Bryopsis*. A; 배우자낭(g)을 가진 식물체 B-C; 2개 편모를 가진 이형배우자>

북유럽해역; 접합자(2n)가 발아, 성장하여 새로운 식물체(2n, 포자체 식물)로 발달

프랑스해역; 무성생식을 한다.

무성생식; 접합자(zygote, 2n) → 가지를 치는 관상 구조로 발달 → 옆 가지가 유주자낭(2n)으로 분화 → 유주자낭이 감수분열 → 4개 유주자(n, 다수의 편모를 가짐) 방출 → 유주자의 편모가 소실되면서 성장하여 새로운 식물체(n)로 발달한다.

(2) *Codium*(청각);

차상분지를 하고 있는 식물체로서 생활사는 아직까지 완전하게 밝혀져 있지 않으며 유성생식만이 일부 알려져 있다. 유성생식은 anisogamy(이형접합)이다.

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