

제 8장. Hepatophyta (태문) (=liver wort, 우산이끼)

일반적으로 liver wort(우산이끼류), horn wort(뿔이끼류), moss(이끼류) 3 무리를 묶어서 선태식물문(Bryophyta)으로 취급한다. 선태식물문은 육상식물 중 가장 단순한 형태의 식물체로서 관속조직이 없는 유일한 육상식물이다. 이들은 물, 양분 및 필수 무기염류를 먼거리까지 수송할 능력이 없기 때문에 크기에 있어 제한을 받게 된다. 대부분의 선태식물은 활발한 성장과 생식을 위하여 습한 환경을 필요로 한다.

그러나 어떤 식물학자들은 이들 3 무리를 각각 분리하여 독립된 Division (문)으로 취급하기도 하여 Hepatophyta(태문, liver wort 우산이끼), Anthocerotophyta(각태문, horn wort 뿔이끼), Bryophyta(선문, moss 이끼)로 나누기도 하는데, 이들의 생활사는 서로 유사하다.

Hepatophyta(태문, liver wort 우산이끼)는 1개의 태강(Class Hepatopsida)에 7개 목, 300속, 6,000-10,000 여종이 존재하는데, 지구상에 현존하는 가장 단순한 육상식물이다.

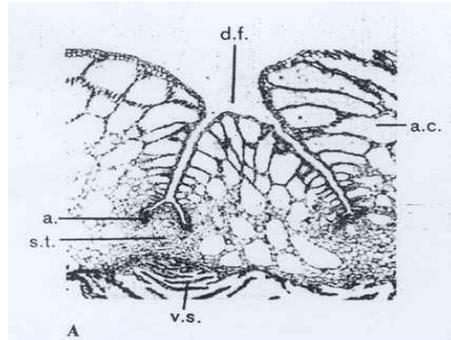
제 1절. *Ricciocarpus* 생식

Class Hepatopsida (태강); 생활사중 배우자체(gametophyte)가 우세한 heteromorphic이다. 배우자체와 포자체의 구조 차이점에 의해 7 order(목)로 분류된다.

Order 1. Marchantiales(우산이끼목)

Family 1. Ricciaceae

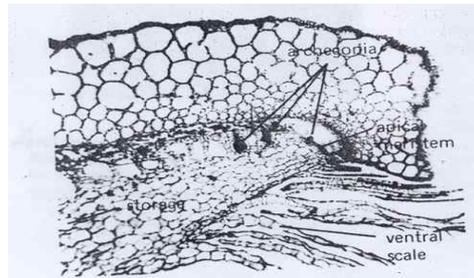
Ricciocarpus : 식물체는 monoecious(자웅동주)로 길이 약 2.5 cm이며, 식물체의 아래쪽 표면에는 4열 이상의 복부 비늘(ventral scales)이 있으며, 여기에서 단세포돌기체인 rhizoid(가근)가 나와 식물체를 토양에 고착시킨다(그림 10-1-1).



<그림 10-1-1. *Ricciocarpus* 식물체의 횡단절단면. a; archegonium(장란기), a.c; air chamber(공기방), d.f; dorsal furrows(등쪽 고랑), s.t; storage tissue(저장조직), v.s; ventral scales(복부 비늘) >

<Gametophyte(배우자체)의 생식>

이끼류에서는 포자체세대가 항상 배우체 식물에 부착하고 있다. 생식기관은 식물체의 한 세포로부터 발생되어 처음에는 돌출되어 나오나 나중에 주변조직들이 성장함으로써 chamber안에 움푹 들어간 형태가 된다(그림 10-1-2).



<그림 10-1-2. *Ricciocarpus* 식물체의 중앙종단면. 성숙한 장란기는 저장 조직에 함몰되어 있고 가장 최근에 발생된 장란기는 돌출되어 있다>

Male sex organ(수생식기관, antheridia 장정기)이 먼저 생기고 나중에 female sex organ(암생식기관, archegonia 장란기)가 생기는데, 이들 두 생식기관은 모두 apical cells(정단세포)의 등쪽 유도체(dorsal derivatives)로부터 발생되어 나온다.

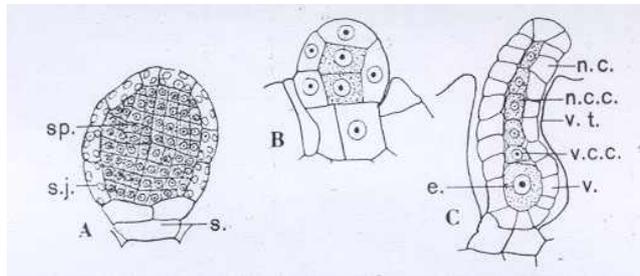
이와 같이 수생식기관이 암생식기관보다 먼저 생기는 것을 Protandrous라 하고 반대로 암생식기관이 수생식기관보다 먼저 생기는 것을 Protogynous라고 한다.

장정기와 장란기는 등쪽고랑(dorsal furrow)에서 3층 이상의 불명확한 열에

배열되어 있는데, 이들 생식기관은 부분적으로 불임세포들로 구성되어 있다.

Antheridium(장정기)은 짧은 자루와 1층의 표면세포인 불임 jacket과 정육면체의 spermatogenous cells(정원세포)로 구성되어 있는데, 정원세포에서 sperm(정자)이 생산된다(그림 10-1-3 A).

Archegonium(장란기)은 플라스크 모양이며 egg(난자), 복구세포(ventral canal cell), 경구세포(neck canal cell)를 포함하고 있는 굴대의 세포열(axial row of cells)로 구성되어 있고 그 주위를 6열의 불임세포인 jacket에 의해 둘러싸여 있는데, jacket는 가늘은 neck와 venter로 구성되어 있다. Venter는 나중에 장란기의 확장된 기부 부위가 된다(그림 10-1-3 C).



<그림 10-1-3. *Ricciocarpus* 식물체의 생식기관. A; 미성숙 장정기, B; 미성숙 장란기, C; 성숙한 장란기. sp; 정원세포, s.j; sterile jacket, s; stalk(자루), n.c; neck cell(경부세포), n.c.c; neck canal cell(경구세포), v.t; 영양조직, v; venter(복부), v.c.c; venter canal cell(복구세포), e; 난자>

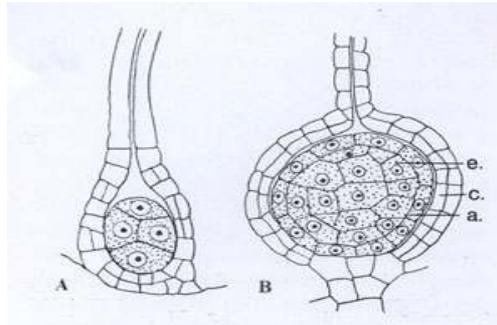
Archegonium(장란기)이 성숙되면 경구세포(neck canal cell)와 복구세포(ventral canal cell)는 붕괴되어서 점액으로 되어 축축한 도관으로 된다. 이 축축한 도관을 통해 정자는 난자 쪽으로 이동한다.

이와같은 현상을 chemotactic attraction(화주성 유도)라고 한다.

<Sporophyte(포자체)의 생식>

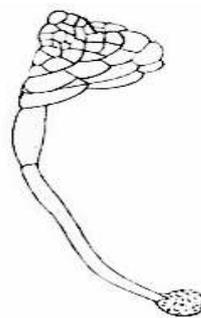
초여름에 비가 오면 정자가 빗물 속으로 헤엄쳐 나와서 장란기안에 있는 난자에 도달하여 수정한 후 zygote(접합자)를 형성한다. 이 접합자는 유사분열을 하여 장란기의 venter안에서 구형의 조직 덩어리를 생산한다. 그래서 이들 조직은 $2n$ 이 된다. 장란기의 venter는 수정 후 즉시 periclinal division(평측분열)이 일어나서 2 층이 되고 연속적으로 anticlinal division(수축분열)이 일어나서 성장된다. 즉, 확장된 장란기 venter 내에 있는 구형의 $2n$ 조직 덩어리를 sporophyte(포자체)라고 하고, 수정 후 sporophyte(포자체)

를 둘러싸고 있는 이러한 확장된 장란기를 calyptra(선창)이라고 한다. Sporophyte의 분화는 가장 바깥쪽 세포의 periclinal division(평측분열)이 일어난 결과로서 발생동안 진행된다. 그래서 포자체의 주변 층은 amphithecium(외피)로 되고 중앙부위의 조직 덩어리는 endothercium(내피)으로 분리된다(그림 10-1-4).



<그림 10-1-4. Ricciocarpus 식물체의 Sporophyte(포자체) 발달. A; 4-세포기, B; 포자체 발달기. a; amphithecium(외피), c; calyptra(선창), e; endothercium(내피)>

Endothercium(내피)이 약 400개 세포들로 증가되었을 때 확장이 일어나서 amphithecium wall(외피벽) 내에서 액체 상태로 떠있게 된다. 그 후 endothercial cells(내피세포= 포자모세포 = sporocytes)은 2번의 연속적인 감수분열이 일어나서 $2n$ 조직의 염색체 수가 n 으로 된다. 그래서 각 세포는 4개의 n 상의 세포들이 4면체 배열을 하게 된다. 이들 n 상의 세포들을 spore tetrads(4분포자) 또는 meiospore(감수포자)라고 한다. 그 결과 4분포자는 $2n$ 의 amphithecium(외피)과 가장 바깥층의 장란기 venter에 의해 둘러싸이게 된다. 4분포자는 나중에 4개의 spore(포자)가 된다. Spore(포자)는 늦여름 또는 가을에 연못 가장자리의 축축한 토양에서 발아하여 원래의 배우자체와 같은 식물체로 발생한다(그림 10-1-5)



<그림 10-1-5. Ricciocarpus 식물체의 포자 발아와 어린 배우자체>

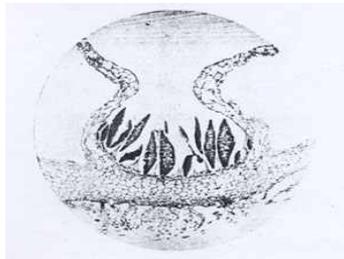
제 2절. 우산이끼의 생식

Family 3. Marchantiaceae

Marchantia(우산이끼) : 자웅이주(dioecious)

1. 배우자체(gametophyte)의 생식

어린 식물체는 영양세포로 구성되어 있다. 나중에 영양식물체가 특수한 증식 구조(special propagative structure)인 무성아 컵(gemma cup)을 만든다. (그림 10-2-1)



<그림 10-2-1. 우산이끼의 gemma cup(무성아 컵)>

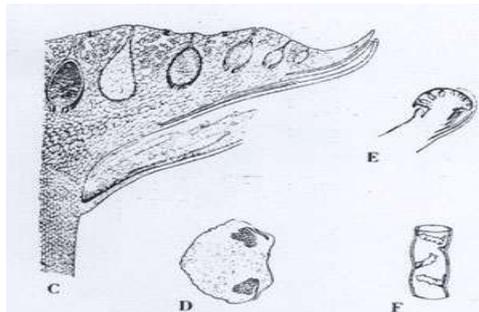
gemma cup은 크기가 작으며 2중 V자 형태의 렌즈모양으로 구성된 무성아(gemma)를 생산하는데 이들은 짧은 자루에 의해 cup의 바닥에 붙어 있다. 홍수가 되면 무성아(gemma)는 cup의 밑바닥에 있는 세포들에 의해 분비된 gelatinous 물질의 팽배에 의해 재빨리 방출된다. 이들은 부모식물체와 떨어져 나와서 축축한 장소에 도달하면 두 개의 정단부위로부터 양극 성장(bipolar growth)을 하여 궁극적으로 한쌍의 어린 식물체가 된다. 따라서 무성아(gemma)는 부모식물체의 special agent로서 새로운 식물체를 재생해 낸다. 이러한 무성생식법은 Hepatophyta와 Bryophyta에서 일반적인 현상이다. 이 원리는 어떤 조류에서의 절편형성(fragmentation)과 비슷하고 한편 유관속식물의 영양번식법과 비슷하다.

식물체의 가임지역(fertile region)은 gametophores(배우자탁)이라 불리우는 특수화된 직립가지에 한정되어 있다. 장정기(antheridia)는 자루가 달린 원반상 선단 가지(disc-headed branch), 즉 antheridiophores(장정기탁)에서 만들어지고 장란기(archegonia)는 7~8개의 우산살모양 선단(umbrellalike head)인 장란기탁(archegoniophres)에서 만들어진다(그림 10-2-2).



<그림 10-2-2. 우산이끼의 생식기관. 왼쪽; 원반상가지의 장정기탁, 오른쪽; 우산살모양의 장란기탁>

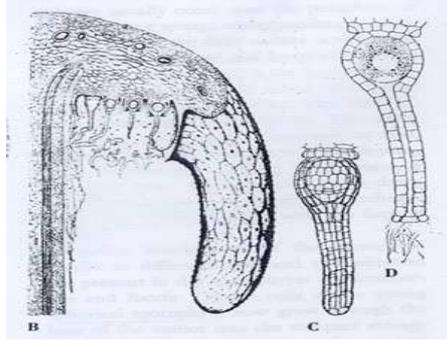
장정기(antheridia)는 장정기탁(antheridiophore)의 원반의 상표피 바로 밑의 방사상 열의 방(chamber)에 존재한다. 그래서 가장 어리면서 가장 최근에 만들어진 장정기(antheridium)는 가장자리 근처에 위치하고 있으며, 성숙되면 각 장정기(antheridium)는 방(chamber)안에 움푹 패여서 표면의 구멍과 좁은 통로에 의해 연결된다. 두 개의 편모가 달린 정자의 방출은 이런 통로와 구멍을 통하여 이루어진다(그림 10-2-3).



<그림 10-2-3. 장정기탁의 중앙종단면. 성숙한 장정기는 원반상 가지의 가운데 부위에 조직속에 함몰되어 있다>

정자(sperm)의 방출은 물의 존재하에서 장정기(antheridium)의 세포벽 세포와 공기 방(air chamber)의 구심력 팽창 뿐만 아니라 정원세포(spermatogenous cell)의 세포벽의 팽창이 동반되어서 장정기 세포벽의 상표피 세포가 파열되면 정자가 방출된다.

장란기(archegonia)는 장란기탁(archegoniophores)의 복부표면(ventral surface)에 열을 지어 존재한다. 장란기(archegonia)는 정단세포의 등쪽 유도체로부터 만들어지기 때문이다. 여기에도 6열의 neck cell이 있다. 장란기탁(archegoniophore)의 자루 가장 가까이 있는 group에서 가장 나중에 만들어진 장란기(archegonia)의 열(rows)은 가화피(pseudoperianth)에 의해 분리되어진다(그림 10-2-4).



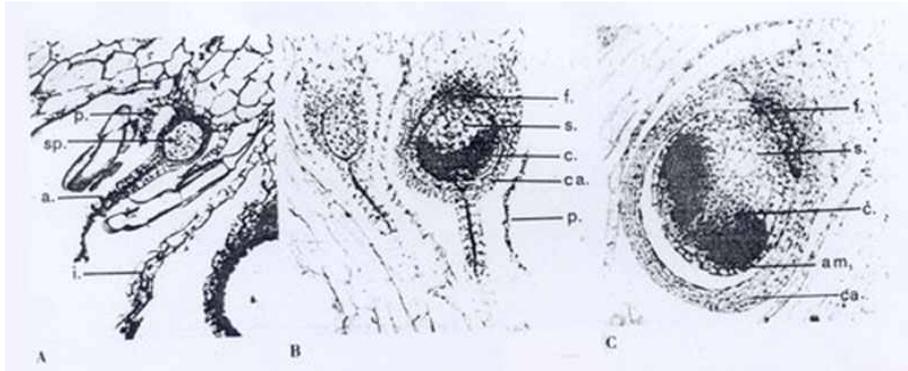
<그림 10-2-4. 장란기탁의 중앙종단면. B; 성숙한 장란기는 우산살모양의 가지 바깥에 위치하고 있다, C; 미성숙 장란기, D; 수정시의 장란기>

2. 포자체(Sporophyte)의 생식

많은 장란기의 난자들이 수정되어도 모든 접합자(zygote)가 모두 성숙한 포자체로 발달되지는 않는다. 아마도 불충분한 영양분 때문에 접합자의 연속적인 횡단, 종단분열로 구형의 $2n$ 조직 덩어리(diploid tissue mass) 즉 포자체(sporophyte)가 복부안에 폐쇄되어서 만들어 진다.

Venter(복부)는 세포분열하여 크기가 증가하여 계속 표면 층(covering layer)으로 존재한다. 이 표면 층(covering layer)이 calyptra이다. 이 과정 동안 각 장란기(archegonium)을 둘러싸고 있는 화탁(receptacle)으로부터 깃모양 층(collarlike layer)인 involucre(총포)가 성장해서 2개 테로 되어 있는 조직이 된다.

어린 구형의 포자체의 어떤 세포들은 복부(venter)의 기부(base)를 통하여 성장하여 장란기탁(archegoniophore)의 압축된 저장 조직(compact storage tissue)으로 되어서 지지와 흡수기능을 하는 기관(anchoring and absorptive organ)인 foot를 형성한다. 반대쪽 극에서도 확장이 일어나서 포자체(sporophyte)는 궁극적으로 3 지역으로 분화된다. 첫째는 확대된 족부(foot), 둘째는 중간의 짧은 관상 지역인 강모(seta) 혹은 자루(stalk), 셋째는 포자모세포 지역(sporogenous region)인 capsule(삭) 또는 포자낭(sporangium)이다(그림 10-2-5).



<그림 10-2-5. 우산이끼의 포자체 발달 단계. a; 장란기, p; pseudoperianth(가화피), sp;sporophyte(포자체), f;foot(족부), s;seta(강모) 또는 stalk(자루), c;capsule(삭), ca;calyptra, am;amphithecium(외피)>

삭(capsule)은 amphithecium(외피)와 endothecium(내피)의 2 조직으로 분화된다. 삭(capsule)의 내피 세포(endothecial cell)는 처음에는 비슷하지만 점차로 열을 짓는 구형세포(rows of spherical cells)로 분화한다. 이러한 열을 짓는 구형세포(rows of spherical cells)는 포원세포(sporocytes)로 작용하여 이것이 감수분열하여 4분 포자(spore tetrad)를 형성하는데, 각 4분 포자는 세포벽이 두꺼워져 4개의 포자로 분리된다.

내피(endothecium)의 남아있는 세포들은 신장되어서 이들 세포벽의 안쪽표면이 나선상으로 배열되면서 두꺼워져 나중에는 원형질체가 붕괴된다. 이러한 뾰족하게 신장된 세포(pointed, elongated cells)들을 탄사(elaters)라 부르는데 이들은 대기중의 습기의 조그만 변화에도 매우 민감하다. 그래서 이들 탄사는 포자 방출시 동시에 방출되는 것 보다 점진적으로 방출되는 역할을 하고 포자 덩어리(spore mass)를 느슨하게 만드는 역할을 한다.

포자형성(sporogenesis)이 완성되면 포자체(Sporophyte)는 여러 가지 보호층들 - calyptra, 총포(involucre), 2개 가화피(two pseudoperianths) - 에 의해 둘러싸여 있는데 이들은 포자체가 성숙하기전에 건조되는 것을 막는 기능을 한다. 포자가 성숙되면 강모(seta)는 신장되어서 포자체(sporophyte)의 capsule을 calyptra, 가화피(pseudoperianths), 총포(involucre)의 밖으로 밀어낸다. 포자(spore)는 공기 중에 떠돌아다니다가 적당한 조건이 되면 떨어져서 새로운 배우자체식물로 발아한다. 각 4분 포자의 포자 중 2개는 아마도 수 배우자체(male gametophyte)로 되고 2개 포자는 암 배우자체(female gametophyte)로 된다.

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