



▲ 그림 35.1 컴퓨터 예술인가?

핵심 개념

- 35.1** 식물은 기관, 조직, 세포로 이루어진 계층적인 체제를 갖는다
- 35.2** 다른 종류의 분열조직들이 1기 생장, 2기 생장을 위해 세포들을 만들어낸다
- 35.3** 1기 생장은 뿌리와 줄기를 신장시킨다
- 35.4** 목본식물의 2기 생장은 줄기와 뿌리를 두껍게 한다
- 35.5** 식물체는 생장, 형태형성, 세포분화에 의해 만들어진다

식물은 컴퓨터인가?

그림 35.1의 물체는 어떤 예술적 재능이 있는 컴퓨터 천재의 창조물이 아니라 로마네스코(romanesco)의 끝부분으로서, 브로콜리와 가까운 채소의 일종이다. 이 부위의 매혹적인 아름다움은 작은 꽃눈들이 전체 식물의 축소판으로 닮아 있다는 사실에 기인한다. (수학자들은 이러한 반복적인 양상을 프랙탈이라고 부른다). 로마네스코는 컴퓨터에 의해 만들어진 것처럼 보이는데, 그 이유는 생장 패턴을 이루는 명령이 반복적 순서로 이루어지기 때문이다. 대부분의 식물처럼 줄기 끝의 생장점은 잎, 눈, 줄기의 패턴으로 계속해서 세포를 생산한다. 이러한 반복적인 발생 패턴들은 유전적으로 결정되어 있고 자연선택을 잘 받는다. 예를 들면, 잎과 잎 사이의 마디사이가 짧아지는 돌연변이는 좀 더 덥수룩한 모양을 만든다. 만약 식물의 이러한 변화된 구조가 빛과 같은 자원을 받아들이는 능력을 개선시키거나, 더 많은 자손을 남기게 된다면 이러한 형질은 후손세대에 있어서 더욱 자주 발현되게 되고 진화가 일어나게 된다.

로마네스코는 특이하게 기본이 되는 몸체에 단단히 붙어 있다. 대부분의 식물은 개개의 형태가 너무나도 다양한데, 그 이유는 식물이 동물에 비해서 지역의 환경 영향을 훨씬 많이 받기 때문이다. 예를 들면 사자들은 모두 4개의 다리를 갖고 크기도 서로 비슷하지만, 참나무들은 그 가지의 수와 모양이 다양하다. 식물은 생장을 변화시킴으로써 그곳의 환경으로부터 오는 도전과 기회에 반응하지만, 동물은 이동에 의해 반응한다. 예를 들면, 식물은 한 쪽으로 빛을 받으면 몸체가 비대칭이 된다. 빛을 받는 쪽의 가지는 음지쪽보다 훨씬 빨리 자라는데 이러한 구성적인 변화는 광합성에서 이익이 훨씬 많다. 식물은 생장과 발생에서의 변화로 인해 주변 환경으로부터 자원을 얻는 능력을 촉진시킨다. 29장과



30장은 비관다발식물과 관다발식물이 포함된 식물의 다양성에 대해서 개관하고 있다. 6단원은 관다발식물 특히 속씨식물을 중심으로 기술하였는데, 그 이유는 이 식물군이 육상 생태계의 1차 생산자로서 역할을 할 뿐만 아니라 농업에서의 비중이 크기 때문이다. 이 장에서는 주로 영양생장과 관련한 뿌리, 줄기, 잎을 탐색해 보고, 속씨식물의 두 가지 주요 그룹인 진정쌍떡잎식물과 외떡잎식물(그림 30.16)에 초점을 맞추고자 한다. 38장에서는 속씨식물의 생식기관인 꽃, 종자, 열매를 다루게 된다.

개념 35.1

식물은 기관, 조직, 세포로 이루어진 계층적인 체제를 갖는다

식물은 대부분의 동물과 마찬가지로 기관, 조직, 세포로 구성되어 있다. 세포(cell)는 생명의 기본단위이며, 조직(tissue)은 하나 또는 두 가지 이상 유형의 세포들이 모여서 특별한 기능을 하는 세포 집단이다. 기관(organ)은 함께 특정한 기능을 수행하는 여러 종류의 조직들로 구성되는데, 이러한 식물 구조의 각 단계를 배울 때에는, 자연선택이 어떻게 체제의 모든 단계에서 마다 기능에 맞는 식물의 형태를 갖게 되었는지를 기억해야 할 것이다. 식물의 기관은 그 구조가 우리에게 가장 친숙하기 때문에 이것부터 논의를 시작하고자 한다.

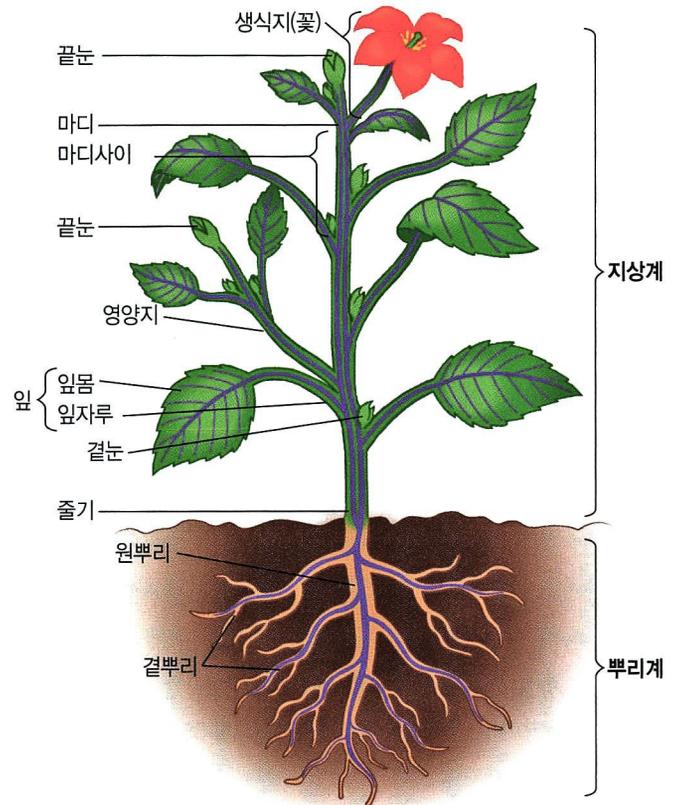
기본적인 관다발식물의 기관: 뿌리, 줄기, 잎

진화 대부분 관다발식물의 기본구조는 땅속과 땅위라는 완전히 다른 두 환경에서 서식하면서 물질을 얻어야 하는 육상 생물체의 역사를 잘 반영하고 있다. 식물은 땅속으로부터 물과 무기질을, 땅위로부터는 이산화탄소를 흡수해야 한다. 식물은 이렇게 필요한 물질을 따로따로 얻어야 하므로 3개의 기본적인 기관인 뿌리, 줄기, 잎이 발달하게 되었다. 식물은 크게 뿌리계(root system)와 지상계(shoot system)로 구분되며, 지상계는 다시 줄기와 잎으로 나뉜다(그림 35.2). 일부 예외가 있기는 해도 기본적으로 속씨식물과 대부분의 관다발식물은 생존을 위해서 이 두 구조를 모두 갖는다. 뿌리는 광합성을 거의 하지 못하기 때문에 지상계로부터 광합성 산물인 당이나 다른 탄수화물을 공급받지 못하면 죽게 되며, 지상계 역시 뿌리가 토양으로부터 흡수한 물과 무기질을 공급받지 않고는 살아갈 수 없다.

뿌리

뿌리(root)는 관다발식물을 토양 등에 고착시키는 기관으로서 물과 무기질을 흡수하고 때때로 탄수화물과 다른 저장물을 저장한다. 1차 뿌리(primary root)는 배에서 유래하는 뿌리로서 발아하는 종자로부터 나온다. 1차 뿌리에서 곁뿌리(lateral root)가 나오며

▼ **그림 35.2** 꽃식물의 개요. 식물체는 뿌리계와 지상계로 나뉘며 두 계의 사이는 관다발조직(보라색 선)으로 연결된다. 이 식물은 전형적인 진정쌍떡잎식물을 나타낸다.



(그림 35.2), 식물체를 고착시키고 토양으로부터 물과 무기질 같은 자원을 획득하는 뿌리계의 능력을 급격히 향상시킨다. 가지가 많은 키 큰 식물들은 보통 원뿌리계(taproot system)를 갖는다. 이들은 하나의 중심 뿌리인 원뿌리(taproot)로 이루어지는데 보통 1차 뿌리에서 발달한다. 원뿌리계에서 흡수의 역할은 대부분 곁뿌리의 끝에 국한된다. 원뿌리는 비록 에너지를 많이 소비해서 형성되지만 식물체의 키를 크게 자라게 함으로써, 빛을 잘 받거나 꽃가루와 종자를 퍼뜨리는데 장점을 갖도록 한다. 원뿌리는 양분 저장을 위해 특수화가 이루어질 수 있다.

작은 관다발식물이나 덩굴식물들은 특히 뿌리를 파내어 식물을 죽일 수 있는 초식동물에 민감하다. 이런 식물들은 토양 표면 아래에 가느다란 뿌리들이 퍼져 매트처럼 두껍게 깔리는 수염뿌리계(fibrous root system)에 의해서 효과적으로 고착된다(그림 30.16). 대부분의 외떡잎식물이 포함된 수염뿌리계를 갖는 식물들은 1차 뿌리가 일찍 죽고 원뿌리가 형성되지 않는 대신에 많은 작은 뿌리들이 줄기로부터 나온다. 이런 뿌리들을 막뿌리(adventitious, 부정근)라고 하는데, 이 용어는 한 식물의 기관이 비정상적인 유래로 자라나는 것을 설명하는 말로서 예를 들면 줄기나 잎에서 뿌리가 나오는 경우를 말한다. 각각의 뿌리들이 자

▶ **그림 35.3** 어린 무의 뿌리털. 뿌리털은 뿌리 끝 바로 위쪽에서 수천 개가 나온다. 뿌리털은 표면적을 크게 증가시켜서 토양으로 부터 물과 무기질 흡수를 증대시킨다.

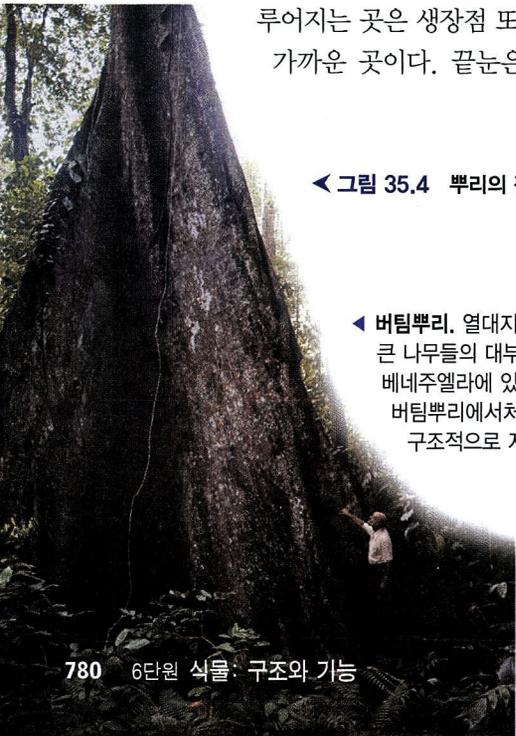


신의 곁뿌리를 형성하고, 이 곁뿌리들은 또 다른 자신의 곁뿌리를 만든다. 이런 뿌리의 매트가 표층토를 붙잡기 때문에 두터운 수염뿌리계를 갖는 벼과식물은 토양침식 방지에 특히 좋다.

대부분의 식물에서는 신장하는 뿌리 끝 가까운 곳의 수많은 뿌리털에서 물과 무기질이 흡수된다. **뿌리털(root hair)**은 가늘고 뿌리 표피세포가 손가락처럼 늘어져 나온 것으로서 뿌리의 표면적을 크게 증가시킨다(그림 35.3). 대부분 육상식물의 뿌리계는 식물체의 무기질 흡수를 증대시키는 토양 곰팡이와의 공생체인 균근체(mycorrhizal association)를 형성한다(그림 31.15). 많은 식물의 뿌리는 특별한 기능을 위해 적응한다(그림 35.4).

줄기

줄기(stem)는 잎과 눈을 갖는 식물기관으로, 그 주된 기능은 잎에서의 광합성을 최대한 늘리기 위해 줄기를 신장시키고 방향을 잡는 것이다. 줄기의 또 다른 기능은 생식구조를 지녀서 꽃가루와 열매를 퍼뜨리기 쉽게 하는 것이다. 녹색의 줄기는 제한된 양의 광합성을 하기도 한다. 각각의 줄기는 잎의 부착 부위인 **마디(node)**와 이들의 사이 부분인 **마디사이(internode)**가 교대로 이어진다(그림 35.2). 줄기에서 대부분의 생장이 이루어지는 곳은 성장점 또는 **끝눈(apical bud)**이 가까운 곳이다. 끝눈은 줄기에 있는 유일한



◀ **그림 35.4** 뿌리의 진화 적응

◀ **버팀뿌리.** 열대지역의 습기 때문에 키가 큰 나무들의 대부분 뿌리는 놀랍도록 얇다. 베네주엘라에 있는 케이폭나무의 버팀뿌리에서처럼 기근은 식물의 몸체를 구조적으로 지지한다.



▶ **지지근.** 옥수수의 막뿌리는 기근이지만, 무거운 윗부분과 키를 지탱하기 때문에 지지근이란 이름이 붙게 되었다. 성숙한 옥수수의 모든 뿌리는 땅의 위, 아래 어느 부분에서 나오더라도 모두 막뿌리이다.



▶ **호흡근.** 맹그로브처럼 조수차가 있는 소택지에 서식하는 식물에 발달하는 기근은 진흙 속의 부족한 산소를 물위의 뿌리를 만들어서 얻는다.



▶ **저장근.** 순무처럼 많은 식물이 양분과 물을 뿌리에 저장한다.

▶ **“감는” 기근.** 무화과나무의 씨가 숙주식물의 틈새에서 발아한다. 캄보디아의 한 사원에서 보이는 것처럼 기근이 땅을 향해 자라면서 숙주식물이나 물체를 감는다. 줄기가 위로 자라면서 숙주식물을 그늘지게 해서 죽게 한다.



유형의 눈이 아니며, 각 잎이 줄기와 만나는 겨드랑이 부위에 **결눈(axillary bud)**이 있는데, 경우에 따라서 가시나 꽃으로 발달할 수 있다.

일부 식물들은 양분저장, 무성생식과 같은 다른 기능이 있는 줄기를 갖는다. 변형된 줄기 가운데에 지하줄기, 기는줄기, 덩이줄기, 비늘줄기 등이 있는데 이들은 가끔씩 뿌리로 오해된다(그림 35.5).

잎

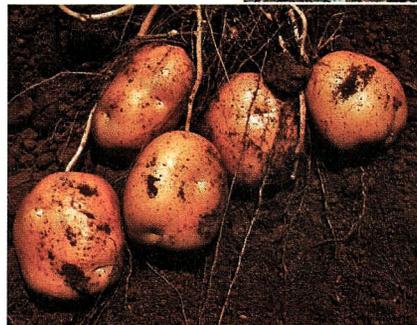
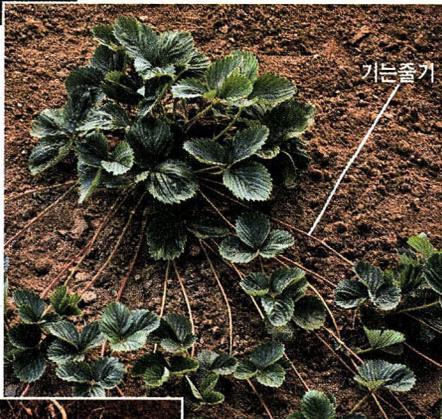
잎(leaf)은 대부분의 관다발식물에서 가장 중요한 광합성 기관이다. 빛을 붙잡고 대기와 기체교환을 하는 이외에 열을 방출하며, 초식동물과 병원체로부터 자신을 보호하는 일을 한다. 이런 기능들은 생리적, 해부학적, 또는 형태학적인 필요성에 있어서 충돌이 있을 수 있다. 예를 들면 뾰뾰하게 나 있는 털들은 곤충을 막는 데는 도움이 될 수 있지만 잎 표면 가까운 공기를 붙잡기 때문에 기체교환이 잘 안되어 광합성을 감소시킬 수 있다. 이러한 상

▼ 그림 35.5 변형된 줄기



▶ **지하줄기.** 붓꽃의 아래부분이 지하줄기의 예이다. 땅 밑에서 수평적으로 자라는 줄기이며 이곳의 결눈으로부터 수직으로 지상줄기가 나온다.

▶ **기는줄기.** 딸기처럼 땅 위에서 수평하게 자란다. 이들 “포복경”은 각 줄기의 마디에서 작은 식물을 만들어 무성적으로 생식을 가능하게 한다.



▶ **덩이줄기.** 이들 감자처럼 양분을 저장하기 위해 특수화된 지하줄기의 끝부분이 확대되어 있다. 감자의 “눈”은 결눈들의 집합체로서 마디를 표시한다.

반되는 요구들과 이들 사이의 균형 때문에 잎의 형태는 다양하다. 잎은 보통 넓혀진 **잎몸(엽신, blade)**과 줄기의 마디에 잎을 부착시키는 **잎자루(엽병, petiole)**로 구성된다(그림 35.2). 벼과식물과 대부분의 외떡잎식물은 잎자루가 없는 대신 잎자루의 아랫부분이 줄기를 감싸고 있다.

외떡잎식물과 진정쌍떡잎식물은 잎의 관다발조직인 **잎맥(vein)**의 배열이 서로 다르다. 대부분의 외떡잎식물은 잎의 장축과 평행한 잎맥을 갖는다. 진정쌍떡잎식물은 보통 잎몸의 중앙에 위치한 **중앙맥(중엽, midrib)**으로부터 갈라져 나온 그물모양의 잎맥을 갖는다(그림 30.16).

식물분류학자들은 속씨식물 종의 동정과 분류를 주로 꽃의 형태를 이용해서 하지만, 잎의 형태와 잎의 배열, 잎맥 등을 사용하기도 한다. **그림 35.6**은 잎의 두 가지 다른 형태인 **홀잎**과 **겹잎**을 나타내고 있다. 겹잎은 강한 바람에도 별로 찢어지지 않고 견딜 수 있으며, 작은 소엽에 침투한 병원체를 잎 전체에 퍼뜨리지 않고 한개 잎으로만 제한할 수 있다.

잎의 형태적 특징은 흔히 환경 영향에 의해 바뀐 유전자 프로그램의 산물이다. **과학사고력 키우기**에 있는 자료들을 가지고 단풍나무의 잎 모양을 결정하는 데 있어서 환경과 유전학의 역할을 탐색해 보기 바란다. 대부분의 잎들은 광합성을 하기 위해 특수화되었지만 어떤 식물종들은 지지, 보호, 저장, 생식과 같은 다른 기능을 갖도록 발달된 잎을 갖기도 한다(그림 35.7).

▼ 그림 35.6 홀잎과 겹잎



홀잎

홀잎은 갈라지지 않은 하나의 잎몸을 갖는다. 어떤 홀잎은 깊게 파이기도 한다.

결눈 — 잎자루



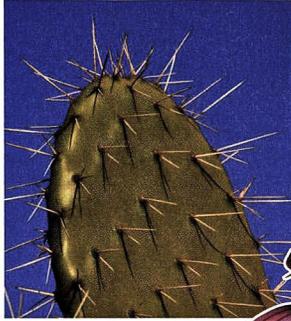
겹잎

겹잎은 여러 개의 작은 잎으로 구성된다. 작은 잎의 아랫부분에는 결눈이 없다. 어떤 식물에서는 각 작은 잎들이 더 작은 잎들로 다시 갈라져 있다.

결눈 — 잎자루

▼ 그림 35.7 잎의 적응

▶ **덩굴손.** 지지체에 붙어있는 완두의 덩굴손은 변형된 잎이다. 덩굴손은 코일을 만들어 식물체를 지지체로 가까이 끌어당긴다. 덩굴손은 보통 변형된 잎이지만 포도의 덩굴손은 변형된 줄기이다.



◀ **가시.** 선인장의 가시는 실제 잎이며 광합성은 녹색의 줄기에서 이루어진다.



◀ **저장잎.** 솔잎채송화와 같이 대부분의 다육식물은 물을 저장하기 위한 잎을 갖는다.

▶ **생식잎.** 칼란코에 같은 일부 다육식물의 잎은 작은 식물체를 형성한다. 이들이 잎에서 떨어지면 뿌리를 내리고 각각 새로운 개체가 된다.

표피계, 관다발계, 기본조직계

모든 관다발식물의 기본기관인 뿌리, 줄기, 잎은 3개의 핵심조직 유형인 표피조직, 관다발조직, 기본조직으로 구성되어 있다. 각각의 조직유형들은 조직계(tissue system)를 이루면서 식물체 전체의 기관 사이를 연결하고 있지만, 그들의 고유한 특성과 상호연관성은 기관에 따라서 다양한 차이를 나타낸다(그림 35.8).

표피계(dermal tissue system)는 식물체의 바깥 표면을 덮는 보호조직으로 사람의 피부와 같이 물리적인 손상과 병원체의 침입을 막는 1차 방어선이다. 초본식물의 표피조직은 **표피(epidermis)**라고 하는 매우 치밀하게 연결된 1개의 세포층으로 구성된다. 잎과 대부분의 줄기에서는 표피를 덮고 있는 왁스성의 **큐티클(cuticle)**이 물의 손실을 막는다. 목본식물의 오래된 줄기와 뿌리에서는 표피가 **주피(periderm)**라고 하는 보호조직으로 대체된다. 또한 표피는 물의 손실과 질병을 막는 역할 이외에도 각 기관에서 매우 특수한 기능을 수행한다. 뿌리에서는 토양에서 흡수한 물과 무기질이 표피를 통해 흡수된다. 어린잎에서는 **공변세포(guard cell)**라고 하는 특수화된 표피세포가 기체교환에 참여

과학사고력 키우기

막대그래프를 이용한 데이터 해석



자연 대 자연: 왜 북부지역의 단풍나무 잎들은 남부지역의 단풍나무 잎들보다 거치(teeth)가 많을까? 모든 단풍나무 잎이 다 같은 것은 아니다. 단풍나무 잎의 가장자리를 따라 있는 거치는 북부지역의 잎과 남부지역의 잎이 서로 다르다. (여기 사진에서는 중간 정도의 외형을 나타낸다). 이러한 형태적 차이는 북부지역과 남부지역 단풍나무(*Acer rubrum*)의 유전적 차이에 기인할까, 아니면 평균온도 같은 환경적 차이가 유전자 발현에 영향을 미쳤기 때문일까?

실험 과정 단풍나무의 종자를 4개의 위도가 다른 지역인 온타리오(캐나다), 펜실베이니아, 사우스캐롤라이나, 플로리다로부터 수집하여 이들 종자를 북부 지역인 로드아일랜드와 남부 지역인 플로리다에서 키웠다. 몇 년이 지난 후 두 지역의 4가지 단풍나무의 잎들을 각각 수확하였는데, 단일거치를 갖는 면적과 거치의 수가 평균인 것이 밝혀졌다.

실험 결과

| 종자 채취장소 | 단일거치 평균면적 (cm ²) | | 잎 면적당 거치의 수 | |
|---------------------|------------------------------|---------|-------------|---------|
| | 로드 아일랜드 수확 | 플로리다 수확 | 로드 아일랜드 수확 | 플로리다 수확 |
| 온타리오(43.32°N) | 0.017 | 0.017 | 3.9 | 3.2 |
| 펜실베이니아(42.12°N) | 0.020 | 0.014 | 3.0 | 3.5 |
| 사우스 캐롤라이나 (33.45°N) | 0.024 | 0.028 | 2.3 | 1.9 |
| 플로리다(30.65°N) | 0.027 | 0.047 | 2.1 | 0.9 |

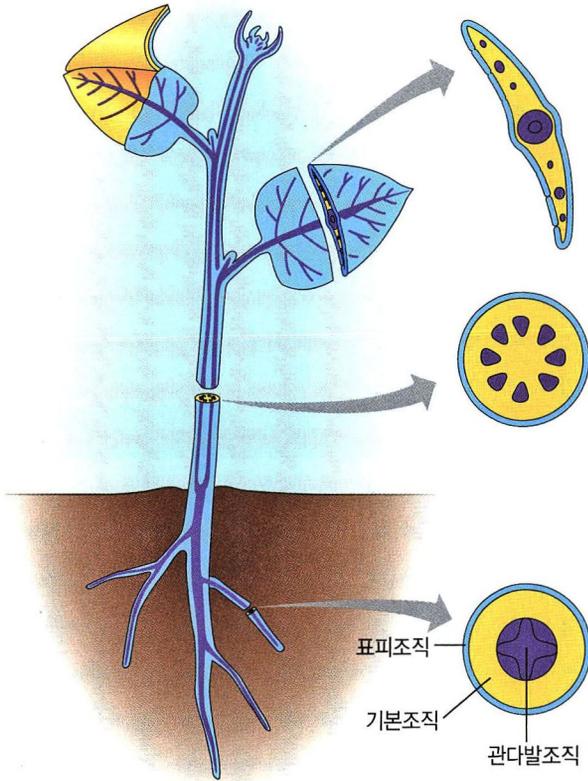
참고문헌 D. L. Royer et al., Phenotypic plasticity of leaf shape along a temperature gradient in *Acer rubrum*, PLoS ONE 4(10): e7653 (2009).

실험 결과의 해석

1. 거치의 길이와 수에 대한 막대그래프를 작성하라(막대그래프 정보에 대해서는 부록 F 참조). 북부와 남부지역 단풍나무 잎의 거치의 수와 길이의 일반적 경향은 무엇인가?
2. 이상의 데이터에 근거해서 단풍나무 잎의 거치가 유전형질(유전형)에 의해서 대부분 결정되는지 아니면 한 개 유전자형(표현형의 가소성)이 환경 변화에 반응해서 생기는 것인지, 또는 두 가지 모두인지를 추정하라.
3. 연대가 밝혀진 잎 화석의 "거치(toothiness)"를 가지고 고기상학자는 해당지역의 과거 온도를 추정한다. 만약 사우스캐롤라이나에서 채취된 1만 년 된 단풍나무 잎 화석이 1 cm² 당 4.2개의 거치를 갖는다면 오늘날과 비교해서 사우스캐롤라이나의 온도가 어떻게 할 수 있는가? 그 이유를 설명하라.

한다. 털은 어린잎에서 발견되는 매우 특수화된 표피세포이다. 어떤 사막식물은 **털(trichome)**이 있어서 물의 손실을 막고 과도한 빛을 반사한다. 또 일부 식물의 털은 곤충에 대해 반격할 수 있는 형태를 갖거나, 끈끈한 용액, 또는 독성화합물을 분비하는 방식

▼ **그림 35.8 세 가지 조직계.** 표피계(청색)가 식물체 보호를 위해 전체를 덮고 있다. 뿌리와 지상계 사이에서 물질을 수송하는 관다발조직계(보라색) 역시 식물체 전체에 연결되어 있지만, 기관마다 각각 다르게 배열되어 있다. 식물 대부분의 대사기능을 수행하는 기본조직계(노란색)는 각각의 기관에서 표피계와 관다발조직계 사이에 위치하고 있다.

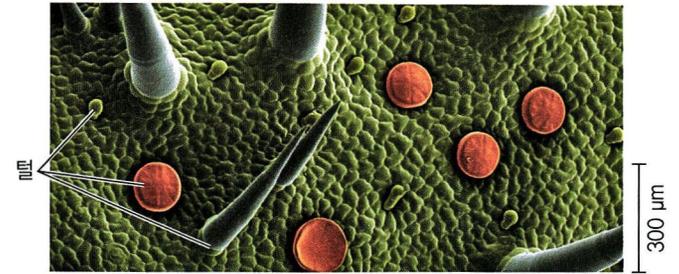


을 통해서 방어한다(그림 35.9).

관다발조직계(vascular tissue system)의 주된 기능은 물질 이동을 쉽게 하고 식물체를 기계적으로 지지하는 것이다. 관다발 조직의 두 가지 유형은 물관부와 체관부이다. **물관부(xylem)**는 물과 용해된 무기질을 뿌리로부터 지상계까지 수송한다. **체관부(phloem)**는 앞에서 합성된 당과 같은 유기양분을 이를 필요로 하는 기관인 뿌리, 열매 등으로 운반한다. 줄기 또는 뿌리의 관다발 조직을 합쳐서 **중심주(stele)**라고 하는데, 그리스어의 "기둥"이라는 말에서 온 것이다. 중심주의 배열은 생물종이나 기관에 따라서 다양하게 나타난다. 예를 들면, 속씨식물 뿌리의 중심주는 물관부와 체관부의 단단한 **관다발기둥(vascular cylinder)**으로서 중앙에 위치하고 있는 반면에, 줄기와 잎에서는 물관부와 체관부가 서로 떨어져 있는 관다발(**vascular bundle**)로 이루어진다(그림 35.8). 물관부와 체관부는 모두 다양한 세포들로 이루어지는데, 특히 물질 운반을 위해 고도로 특수화된 세포들을 갖는다.

표피계와 관다발조직계를 제외한 또 다른 조직계를 **기본조직계(ground tissue system)**라 한다. 관다발조직 안쪽의 기본조직을 **수(pith)**라 하며 바깥쪽 기본조직을 **피층(cortex)**이라 한다. 기본

▼ **그림 35.9 잎 표면에 있는 털의 다양성.** 마조람(*Origanum majorana*)의 잎에는 3가지 유형의 털이 나타난다. 창 모양의 털은 기는 곤충의 이동을 저지하며, 다른 두 유형의 털은 방어작용에 관여하는 오일과 화학물질을 분비한다(채색된 SEM 사진).



조직계는 기관을 채우는 역할뿐만 아니라 특수화된 다양한 종류의 세포들이 있어서 저장, 광합성, 지지작용 및 단거리 수송과 같은 기능들을 수행한다.

식물세포의 일반적 유형

식물은 발생 단계에서 다른 다세포 생물들처럼 세포의 구조와 기능이 특수화되는 **세포분화(differentiation)**가 이루어지는데, 세포분화는 세포질의 소기관과 세포벽에서 모두 이루어진다. 다음 페이지의 **그림 35.10**은 식물의 주요한 세포 유형을 소개하고 있다. 특정한 기능을 가능하게 하는 구조적 적응에 주목하라. 아마도 식물세포의 기본 구조에 대해 다시 살펴보고 싶을지 모른다.

개념 확인 문제 35.1

1. 관다발조직계는 어떻게 잎과 뿌리의 기능을 통합하여 식물체의 성장과 발생이 이루어지게 하는가?
2. **WHAT IF? >** 만약 사람이 빛에너지를 흡수해 양분을 만드는 광독립 영양체라면, 우리의 해부학적 구조는 어떻게 달라졌을까?
3. **MAKE CONNECTIONS >** 중심액포와 세포벽 섬유소가 어떻게 식물 성장에 기여하는지 설명하라(개념 7.4와 7.7).

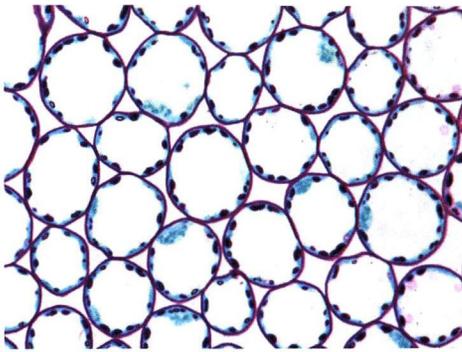
정답은 부록 A 참조

개념 35.2

다른 종류의 분열조직들이 1기 성장, 2기 성장을 위해 세포들을 만들어낸다

식물과 대부분 동물들에서의 가장 큰 차이는 식물생장이 배 발생기와 유년기에 국한되지 않는다는 점에 있다. 식물의 생장은 전 생애에 걸쳐 끊임없이 일어나는데 이것을 **무한생장(indeterminate growth)**이라 한다. 식물은 **분열조직(meristem)**이라고 하는 미분화된 조직이 있기 때문에 성장을 계속할 수 있다. 분열조직의 세포들은 분열해서 새로운 세포를 만드는데, 이들 세포들은 신장하고 분화한다(그림 35.11). 휴면기간을 제외하고 대부분의 식물들은 계속해서 자란다. 반대로 대부분의 동물들과 일

유세포

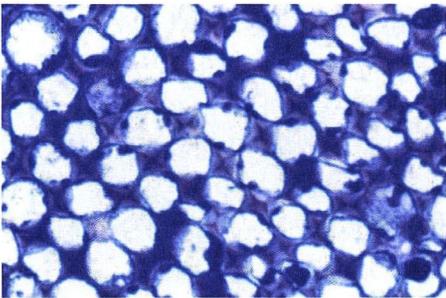


유세포 쥐똥나무(*Ligustrum*) 잎 (LM 사진)

25 μm

성숙한 유세포(parenchyma cell)는 세포벽이 얇고 유연한 1차벽으로 이루어져 있으며 2차벽이 없다(1차벽과 2차벽의 복습을 위해 그림 7.27 참조). 유세포가 성숙하면 큰 중심액포를 갖는다. 유세포는 유기물질의 합성과 저장 같은 물질대사 기능의 대부분을 담당한다. 예를 들면, 광합성은 잎의 유세포의 엽록체에서 이루어지며, 줄기와 뿌리의 일부 유세포에는 전분형성체라고 하는 무색의 색소체가 있어서 녹말을 저장한다. 많은 과실의 과육 역시 주로 유세포로 구성된다. 대부분의 유세포는 특별한 조건, 예를 들면 상처를 회복하는 동안 세포분열을 하고 다른 유형의 조직으로 분화할 수 있는 능력을 갖는다. 이런 특성 때문에 한 개의 유세포로부터 완전한 식물체로 자라는 것이 가능하다.

후각세포

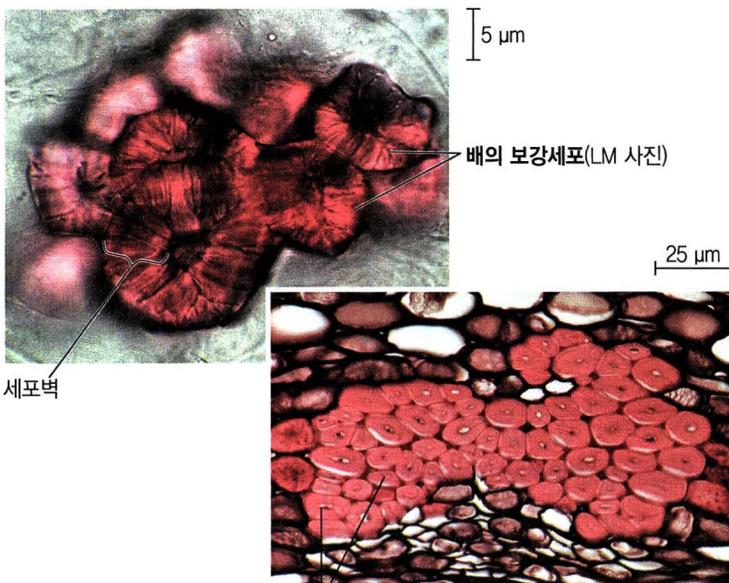


후각세포 (해바라기 줄기, LM 사진)

5 μm

후각세포(collenchyma cell, 여기에서는 횡단면이 보임)는 다발로 모여서 지상계의 어린 부분을 지지한다. 후각세포는 유세포에 비해 두꺼운 1차벽을 갖지만 그 두께는 일정하지 않다. 어린 줄기와 잎자루에는 흔히 표피 밑에 후각세포의 다발이 있다. 후각조직은 식물의 성장을 저해하지 않으면서 유연하게 지지한다. 후각세포는 다음에 논의할 후벽조직과 달리 살아 있고 유연하며, 이들이 지지하는 줄기, 잎과 함께 신장할 수 있다.

후벽세포



5 μm

배의 보강세포(LM 사진)

25 μm

세포벽

섬유세포(회나무의 횡단면, LM 사진)

식물 지지작용의 한 가지 요소인 후벽세포(sclerenchyma cell)는 리그닌으로 이루어진 두꺼운 2차벽이 있어서 후각세포보다 더 단단하다. 후벽세포는 세포신장이 멈춘 다음에 생긴 2차벽으로서 두껍고 많은 양의 리그닌(lignin)을 갖는데, 이들 리그닌은 목재 건조중량의 1/4 이상을 차지하는 잘 소화되지 않는 단단한 중합체이다. 리그닌은 모든 관다발식물에 나타나지만 이끼식물에는 없다. 후벽세포는 지지기능을 위해 매우 특수화되어서 기능적으로 성숙한 세포들은 대부분 죽어 있는데, 원형질이 사라지기 전에 2차벽이 완성된다. 단단한 세포벽은 “골격”으로 남아서 식물체를 지지하며 어떤 경우에는 수백 년 동안 이를 수행한다.

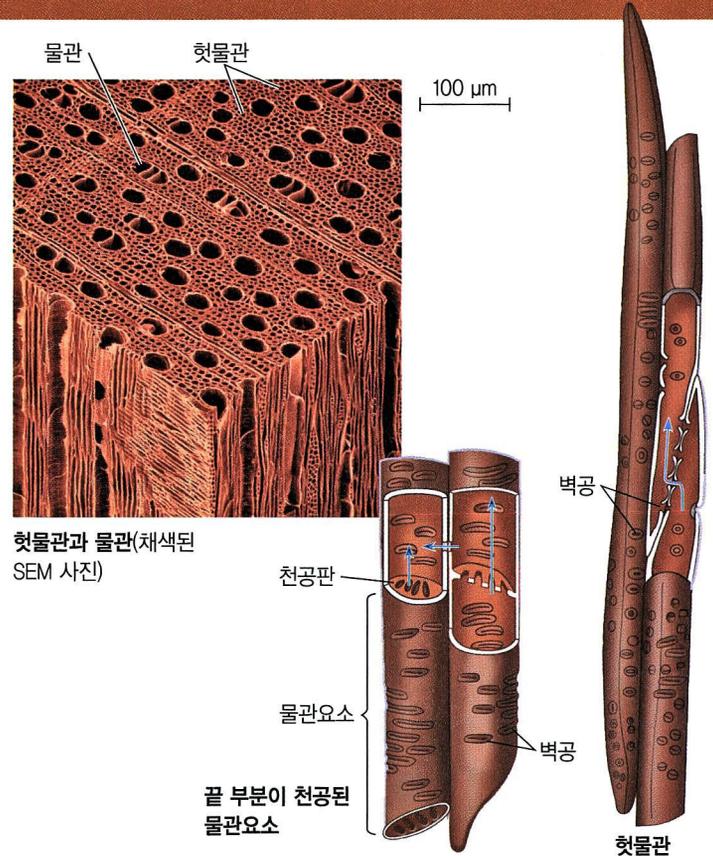
후벽세포의 두 유형인 보강세포(sclereid)와 섬유(fiber)는 지지 및 강화 기능으로 완전히 특수화되어 있다. 보강세포는 섬유보다 세포의 길이가 짧고, 목질화된 2차벽을 지니며 형태가 불규칙한데 견과류의 껍질, 종피, 배의 과육에 있는 석세포 등에서 나타난다. 섬유는 보통 다발 형태로서 가늘고 길며 끝이 뾰족한데, 대마의 섬유는 밧줄, 아마의 섬유는 아마포와 같은 섬유제품을 만드는 데 사용된다.

물관부의 물 운반세포

물을 운반하는 세포인 **헛물관(tracheid)**과 **물관요소(vessel element)**는 관모양의 신장된 세포로서 기능적으로 완성된 상태에서는 죽어 있다. 모든 관다발식물의 물관부에는 헛물관이 나타난다. 대부분의 속씨식물과 일부 겉씨식물, 양치식물에는 헛물관뿐만 아니라 물관요소가 있다. 헛물관과 물관요소의 원형질은 점차 없어지지만 두꺼운 세포벽은 그대로 남아서 물이 흐를 수 있는관이 형성된다. 헛물관과 물관요소의 2차벽 중에는 종종 1차벽으로만 구성된 얇은 부위인 벽공이 있다(1차벽과 2차벽의 복습을 위해 그림 7.27 참조). 물은 벽공을 통해 이웃 세포로 이동할 수 있다.

헛물관은 가늘고 길며 끝이 뾰족하다. 물은 주로 두꺼운 2차벽을 통과할 필요가 없는 벽공을 통해 한 세포에서 다른 세포로 이동한다.

물관요소는 보통 헛물관에 비해서 폭이 넓고 길이가 짧으며 끝이 뭉뚝하다. 물관요소들은 끝과 끝이 맞닿아서 물관(도관, vessel)이라고 하는 긴 관을 형성하는데, 어떤 경우에는 눈으로 보인다. 물관요소 끝부분의 벽에는 구멍이 뚫려 있어서 물이 자유롭게 흐를 수 있다. 헛물관과 물관요소의 2차벽은 리그닌으로 인해 단단하기 때문에 물 수송의 장력으로 인한 붕괴를 막을 뿐만 아니라 지지하는 역할을 한다.



헛물관과 물관(채색된 SEM 사진)

천공판

물관요소

끝 부분이 천공된 물관요소

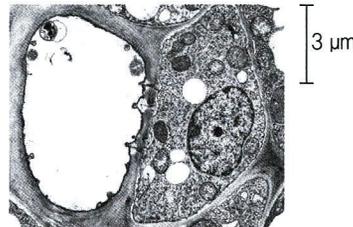
벽공

헛물관

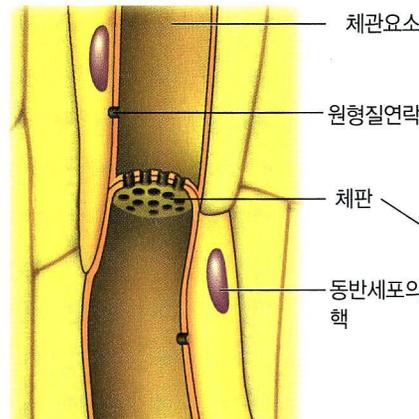
체관부의 당 운반세포

물관부의 물 운반세포와 달리 체관부의 당 운반세포는 기능적으로 완성된 상태에서도 살아 있다. 무종자관다발식물과 겉씨식물에서는 당과 그 밖의 유기물질이 체세포(sieve cell)라고 하는 가늘고 긴 세포에 의해서 운반되지만 속씨식물에서는 이 물질들이 **체관요소(sieve-tube member)**로 이루어진 체관에 의해서 운반된다.

체관요소는 비록 살아 있는 세포지만 핵과 리보솜, 액포와 같은 소기관을 갖고 있지 않는데, 이러한 세포 성분의 감소는 양분의 세포 통과를 보다 쉽게 한다. 체관요소의 끝에는 **체판(sieve plate)**이 있고 작은 구멍들이 있어 용액이 흐를 수 있다. 각 체관요소 옆에는 **동반세포(companion cell)**라고 하는, 운반세포가 아닌 세포가 있으며 원형질연락사라고 하는 수많은 통로에 의해 체관요소에 연결되어 있다(그림 7.27). 동반세포의 핵과 리보솜은 자신의 세포기능뿐 아니라 체관요소의 세포기능을 담당한다. 어떤 식물에서는 잎의 동반세포가 당을 체관요소로 옮겨주어 체관요소를 통해 양분을 다른 부분으로 옮길 수 있게 한다.

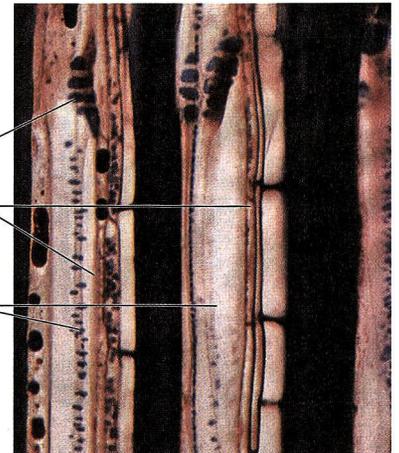


체관요소(왼쪽)와 동반세포: 횡단면 (TEM 사진)



체관요소: 종단면

체관요소: 종단면 (LM 사진)



체판

동반세포

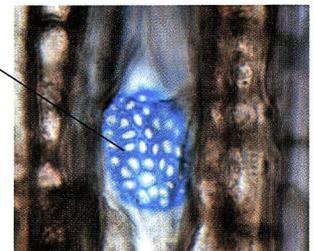
체관요소

원형질연락사

체판

동반세포의 핵

30 µm



15 µm

작은 구멍들을 갖는 체판(LM 사진)

부의 식물 기관, 즉 잎, 가지, 꽃 등은 일정 크기에 도달할 때까지만 자라는 **유한성장(determinate growth)**을 한다.

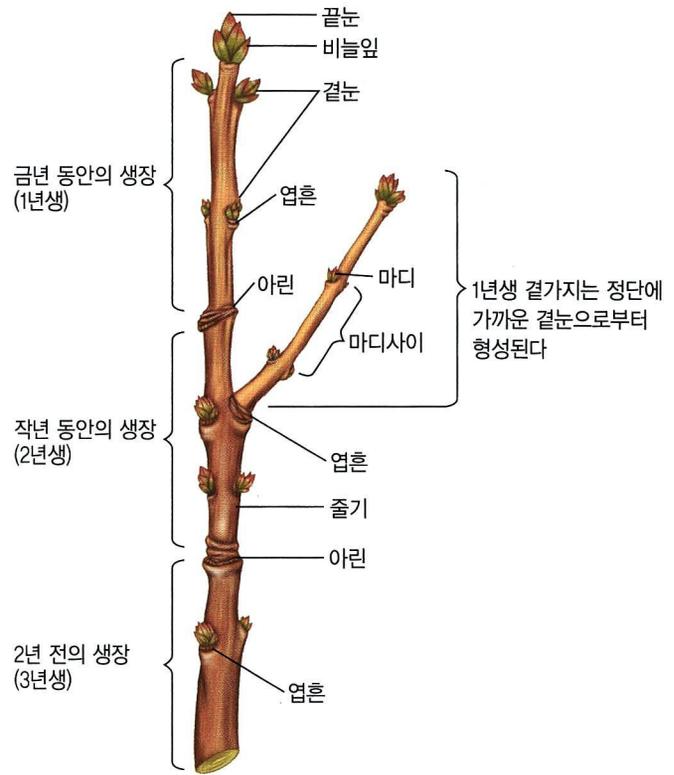
분열조직에는 정단분열조직과 측생분열조직의 두 가지 유형이 있다. **정단분열조직(apical meristem)**은 뿌리와 줄기의 끝에 위치하면서 새로운 세포를 만들어 길이생장을 하게 하는데 이를 **1기 성장(primary growth)**이라 한다. 1기 생장은 뿌리를 땅속 깊이 뻗게 하고, 가지를 넓게 뻗게 함으로써 더 많은 빛과 CO₂를 받아들일 수 있게 한다. 초본식물(풀)은 1기 성장만으로 식물체 전체가 형성되지만, 목본식물에 있어서는 줄기와 뿌리의 1기 생장이 멈춘 부위에서 둘레생장인 2기 생장이 있게 된다. **2기 성장(secondary growth)**은 관다발형성층과 코르크형성층이라 불리는 측생분열조직(lateral meristem)의 활동에 의해 이루어진다. 이 분열하는 세포들의 기둥은 뿌리와 줄기의 길이를 따라 뻗어 있다. **관다발형성층(vascular cambium)**은 2기 물관부와 2기 체관부라고 일컫는 관다발조직을 증가시키는데, 대부분의 비후는 2기 물관부로부터 생긴다. **코르크형성층(cork cambium)**은 표피를 더 두껍고 단단한 주피로 대체한다.

측생분열조직의 세포들은 성장 기간에 계속 분열해 새로운 세포를 만들어내는데 이렇게 만들어진 세포 중에는 분열조직에 남아서 분열을 계속하는 세포도 있지만 일부는 분화하여 다른 조직과 기관에 속하기도 한다. 새로운 세포의 근원으로서 분열조직에 남는 세포를 전통적으로 **시원세포(initial)**라고 한다. 그러나 끊임없이 분열하고 기능적으로 특수화하지 않은 상태로 남아 있는 동물의 줄기세포(*stem cell*)와 비슷하기 때문에 줄기세포라고도 부른다.

분열조직으로부터 떨어져나온 세포들은 분화해서 성숙하면서 몇 차례 더 분열한다. 1기 성장을 하는 동안 이들 세포들은 **1기 분열조직인 원표피(protoderm)**, **기본분열조직(ground meristem)**, **전형성층(procambium)** 등 3개의 조직을 형성하는데, 이들은 장차 뿌리와 어린싹의 성숙한 3개 조직인 표피조직, 기본조직, 관다발조직을 만들게 된다. 목본식물의 측생분열조직은 또한 2기 성장을 수행하게 될 줄기세포를 갖는다.

1기 성장과 2기 성장 사이의 관계는 낙엽성 수목의 겨울가지에서 명확하게 나타난다. 줄기의 끝에는 휴면상태의 **끝눈**이 있는데, 이들을 **비늘잎**이 둘러싸서 보호하고 있다(그림 35.12). 봄이 되면 끝눈의 비늘잎이 떨어지고 마디와 마디사이를 갖는 새로운 가지의 1기 생장이 시작된다. 각각의 성장 구역에는 잎이 떨어진 흔적에 의해서 마디가 분명하게 되며, **엽흔**은 많은 가지에서 뚜렷하게 나타난다. 각 엽흔의 위에는 **결눈** 또는 **결눈**에 의해 형성된 가지가 있고, 그 아래쪽에는 지난 겨울동안 끝눈을 둘러쌌던 비늘잎의 흔적인 **아린**이 있다. 매번의 성장 기간에 1기 성장으로 인해서 줄기는 확장되고, 2기 성장으로 인해서 전년에 형성되었던 부분의 직경은 증가된다.

▼ 그림 35.12 3년생 겨울가지



분열조직이 식물을 일생동안 자라게 할 수는 있지만, 식물도 결국 죽게 된다. 꽃식물은 성장 연한에 따라서 1년생 식물, 2년생 식물, 다년생 식물로 구분한다. 1년생 식물(*annuals*)은 종자로부터 발아해서 꽃이 피고 다시 종자를 맺고 죽게 되는 기간이 1년 이하인 식물을 말한다. 대부분의 야생화와 곡류, 콩과류와 같은 중요한 식량작물이 이에 속한다. 2년생 식물(*biennials*)은 보통 2년 동안 사는 식물로서 첫 번째 봄과 여름에 영양생장을 하고 추운 겨울을 거처 두 번째 봄 또는 여름에 꽃이 피고 결실하는 식물을 말한다. 사탕무와 당근은 보통 일년 후에 수확하지만 2년생 식물에 해당된다. 다년생 식물(*perennials*)은 여러해살이로 나무, 관목 및 일부 풀 종류가 포함된다. 북미 초원의 목초식물은 마지막 빙하기 말기에 발아해서 약 10,000년 동안 살아온 것으로 생각된다.

개념 확인 문제 35.2

- 1기 성장과 2기 생장이 같은 식물에서 동시에 일어날 수 있을까?
- 뿌리와 줄기는 무한하게 자라지만 잎은 유한하다. 식물에 있어서 이런 것이 어떻게 유익한가?
- WHAT IF? >** 어떤 정원사가 한 철이 지난 당근을 뽑았더니 아주 작다는 것을 알게 되었다고 가정하자. 정원사는 당근이 2년생이라는 것을 알기에 땅속의 남은 당근들이 다음 해에 크게 자랄 것으로 생각하면서 뽑지 않고 둔다면 이것이 좋은 생각일까? 설명하라.

정답은 부록 A 참조

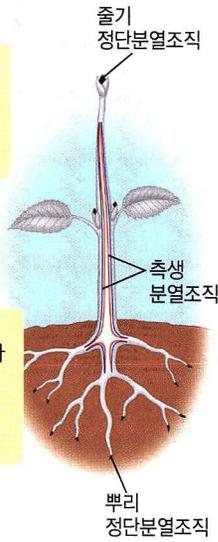
▶ 그림 35.11 1기 성장과 2기 성장 살펴보기

모든 관다발식물은 길이생장인 1기 성장을 한다. 또한 목본식물은 비대생장인 2기 성장을 한다. 모식도를 공부하면 가지가 어떻게 길어지고 두껍게 되는지 알게 된다.

개요

1기 성장
(길이생장)은 줄기와 뿌리 끝에 있는 정단분열조직에 의해서 이루어진다.

2기 성장(비대생장)은 1기 성장이 끝난 줄기와 뿌리 길이를 따라 확장되어 있는 2개의 측생분열조직에 의해 이루어진다.

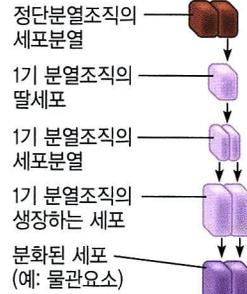


1기 성장(길이생장)

가지 끝 1기 성장의 내부 모습

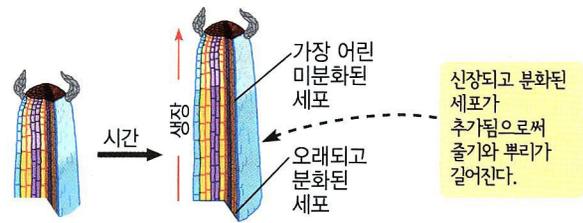


표피조직 기본조직 관다발조직



줄기 또는 뿌리 끝에 있는 정단분열조직은 미분화되어 있다. 분열조직이 분열할 때 일부 딸세포들은 정단분열조직에 머물러서 미분화세포의 집단으로 남는다. 다른 딸세포들은 1기 분열조직의 세포들처럼 부분적으로 분화된다. 이들은 분열과 길이생장 후에 성숙한 조직 내에서 완전히 분화한다.

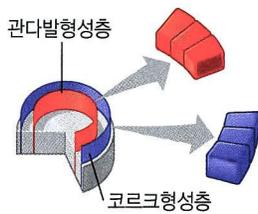
1 뿌리의 정단분열조직은 뿌리끝물에 의해 보호된다. 뿌리의 4개 영역(밑에서부터) 뿌리끝물, 뿌리 정단분열조직, 1기 분열조직, 성숙한 조직을 그리고 명칭을 써 내려라.



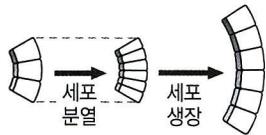
신장되고 분화된 세포가 추가됨으로써 줄기와 뿌리가 길어진다.

2기 성장(비대생장)

관다발형성층과 코르크형성층이라고 하는 측생분열조직은 한 개 세포층으로 된 원통형의 분열세포들이다.



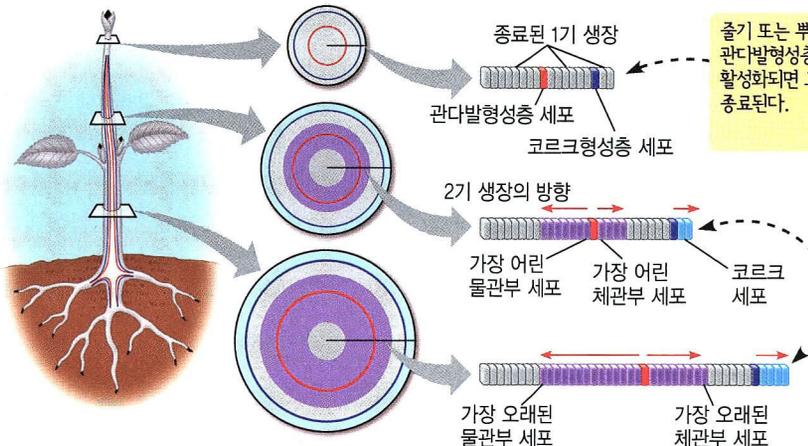
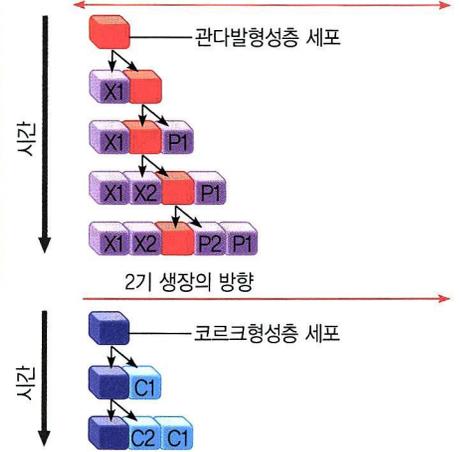
증가된 둘레: 형성층 세포가 분열할 때, 가끔 두 개의 딸세포 모두가 형성층에 남아 자리면서 둘레를 증가시킨다.



2기 물관부, 2기 체관부 세포의 첨가: 관다발형성층 세포가 분열할 때, 가끔 한 개의 딸세포가 형성층의 안쪽에서 2기 물관부 세포(X)가 되거나, 바깥쪽에 2기 체관부 세포(P)가 된다. 여기에서는 물관부 세포와 체관부 세포가 똑같이 첨가되는 것으로 보여지고 있지만, 보통은 훨씬 많은 물관부 세포가 형성된다.

코르크세포의 첨가: 코르크형성층 세포가 분열할 때는 종종 하나의 딸세포가 형성층 바깥쪽에서 코르크세포(C)로 된다.

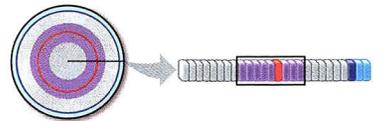
2기 성장의 방향



줄기 또는 뿌리에서 관다발형성층과 코르크형성층이 활성화되면 그 부위의 1기 성장은 종료된다.

2기 물관부, 2기 체관부, 코르크세포가 첨가되면 줄기 또는 뿌리가 두꺼워진다. 대부분의 세포들은 2기 물관부이다.

2 아래의 박스에서 세포열을 그리고 명칭을 기입하여 2기 성장의 순서를 나타내시오. 관다발형성층세포(V), 5개의 가장 어린 물관부 세포(X1)에서 가장 오래된 물관부 세포(X5), 3개의 체관부 세포(P1에서 P3). 성장이 계속된 후에는 어떤 일이 일어나는지 물관부 세포와 체관부 세포가 2배로 증가된 세포열을 그린 다음 각 명칭을 내려라.



개념 35.3

1기 생장은 뿌리와 줄기를 신장시킨다

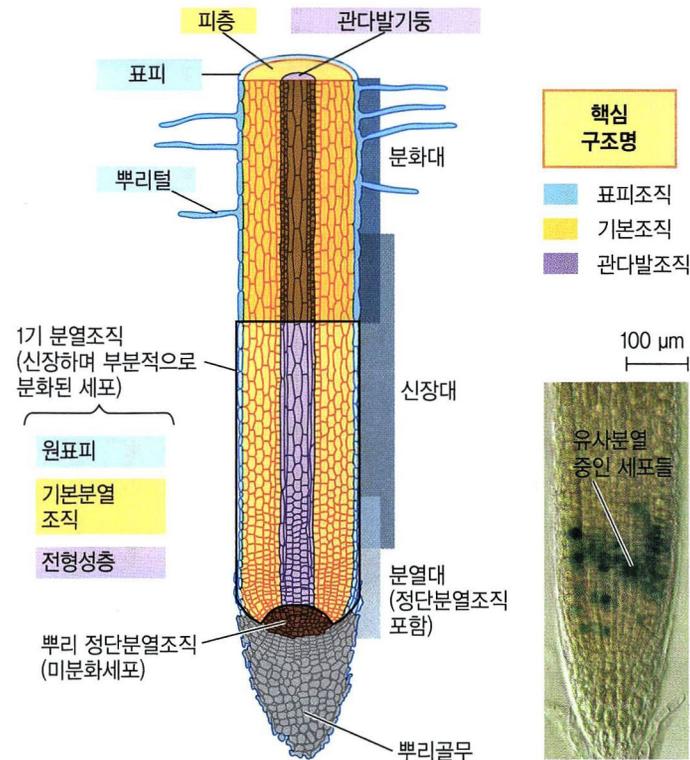
1기 생장은 정단분열조직에 의해 직접 형성된 세포에서 일어난다. 보통 초본식물은 식물체 전체가 1기 생장으로 이루어지지만, 목본식물에서는 아직 목질화되지 않은 어린 부위에서만 1기 생장이 나타난다. 뿌리와 줄기에서는 정단분열조직에서 유래된 세포로부터 길이신장이 직접 일어나지만 이들의 1기 생장에는 여러 면에서 차이가 있다.

뿌리의 1기 생장

1차 뿌리의 전체 바이오매스는 뿌리의 정단분열조직으로부터 유래한다. 또한 뿌리 정단분열조직은 뿌리가 거친 토양을 밀어낼 때 약한 정단분열조직을 보호하는 **뿌리골무(root cap)**를 만든다. 뿌리골무는 다당류인 점액을 분비함으로써 뿌리 끝 주변 토양을 매끄럽게 한다. 1기 생장의 성공적인 단계에서 뿌리끝 뒤에 있는 3개의 중복 영역인 분열대, 신장대, 성숙대의 세포들에서 생장이 일어난다(그림 35.13).

분열대(zone of cell division)는 뿌리의 정단분열조직과 그 유도체로 이루어지는데 이 부위에서 뿌리골무의 세포들을 포함해 새로운 뿌리세포가 만들어진다. 전형적으로 뿌리 끝으로부터 수 mm 떨어진 곳이 신장대(zone of elongation)인데 신장대에서는 보

▼ **그림 35.13** 진정쌍떡잎식물 뿌리의 1기 생장. 사진에서는 세포분열에 관여하는 단백질인 사이클린을 염색함으로써 정단분열조직의 유사분열 세포가 나타나고 있다(LM 사진).



통 뿌리세포들이 원래 길이의 10배 이상 길어진다. 이곳에서의 세포신장은 토양 쪽으로 뿌리 끝을 밀어내는 역할을 한다. 뿌리의 정단분열조직은 신장대의 더 어린 말단 쪽에 새로운 세포들을 계속해서 첨가한다. 뿌리세포의 길이생장이 끝나기 전에 대부분의 세포들은 구조와 기능에 있어 특수화가 일어나게 되는데, 이렇게 되면 3개의 1기 분열조직인 원표피, 기본분열조직, 전형성층이 분명해진다. **분화대(zone of differentiation)** 또는 **성숙대(zone of maturation)**에서는 세포들의 분화가 완전하게 이루어져 뚜렷한 세포의 유형을 갖게 된다.

1기 분열조직의 가장 바깥쪽에 있는 원표피는 큐티클이 없는 한 층의 세포층으로 뿌리를 덮고 있는 표피를 형성한다. 뿌리털은 뿌리 표피의 가장 두드러진 특징이다. 이들 변형된 표피세포들은 물과 무기질을 흡수한다. 대체로 뿌리털은 몇 주에 불과한 생을 살지만 전체 뿌리 표면적의 70~90%를 차지한다. 4개월 된 호밀의 뿌리에는 140억 개의 뿌리털이 있는 것으로 추정된다. 호밀 한 그루의 뿌리털을 모두 연결하면 적도 길이의 1/4인 10,000km에 달하게 될 것이다. 원표피와 전형성층 사이에 끼어 있는 기본분열조직은 성숙한 기본조직을 형성한다. 뿌리의 기본조직은 대부분 유세포로 구성되어 있는데, 이들은 표피와 관다발조직의 중간부위인 **피층**에서 관찰된다. 피층의 세포들은 탄수화물을 저장하는 한편, 뿌리털을 통해 흡수한 물과 무기질을 뿌리의 중앙으로 운반한다. 피층에는 커다란 세포간극이 있기 때문에 뿌리털로부터 들어온 물, 무기물과 산소의 세포외 확산을 가능하게 한다. 피층의 가장 안쪽에 위치한 한 개 세포층을 **내피(endodermis)**라고 하는데, 관다발기둥의 바깥 경계를 이룬다. 내피는 토양으로부터 관다발기둥까지의 물질 이동을 조절하는 선택적 장벽이다(그림 36.8).

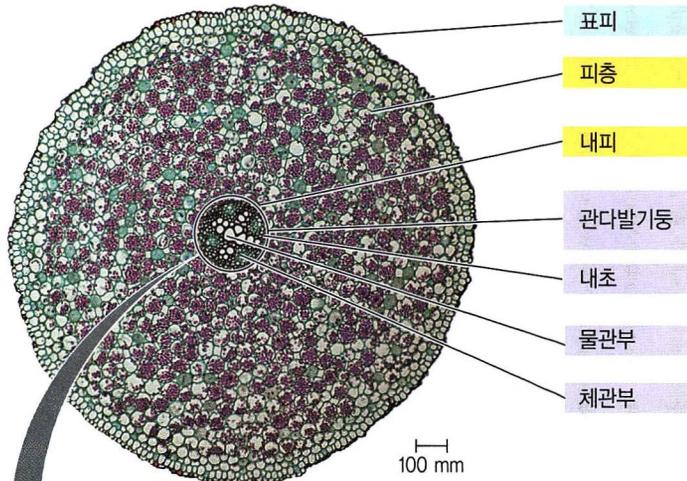
전형성층은 단단한 중앙부인 관다발기둥을 만드는데, 이것은 물관부와 체관부로 이루어져 있고 이를 **내초(pericycle)**라고 하는 한 개의 세포층이 둘러싸고 있다. 대부분의 진정쌍떡잎식물 뿌리에서는 물관부의 횡단면이 별모양을 나타내고, 체관부는 별모양 물관부의 팔 사이에 위치한다(그림 35.14a). 많은 외떡잎식물 뿌리의 관다발조직은 미분화된 중앙의 유세포와 이를 교대로 둘러싸는 물관부와 체관부 조직으로 이루어져 있다(그림 35.14b).

1기 생장에 의해 뿌리 길이가 길어지면 뿌리의 토양 침투와 탐색이 쉽게 된다. 결뿌리는 중심주의 가장 바깥쪽 세포층이며, 내피의 바로 안쪽에 붙은 내초에서 분열 능력이 활발한 부분으로부터 발생한다(그림 35.14). 최근에 만들어진 결뿌리는 기존 뿌리에서 벗어날 때까지 뿌리의 바깥 조직을 파괴적으로 밀어낸다(그림 35.15).

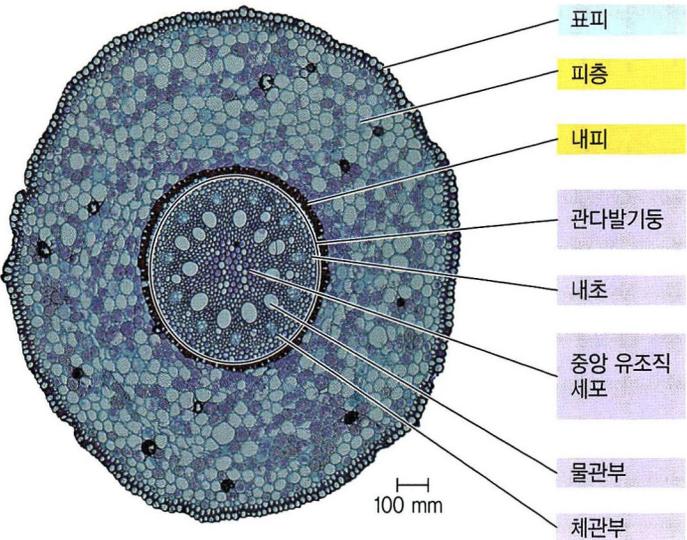
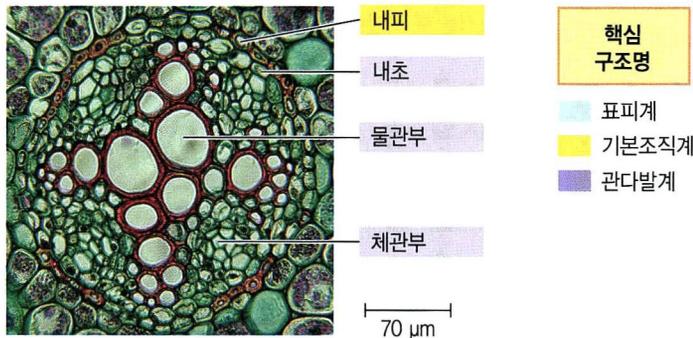
줄기의 1기 생장

1기 줄기의 전체 바이오매스—모든 잎과 줄기—는 줄기 끝에 있는 반구형의 분열세포 집단인 정단분열조직으로부터 유래한다(그

▼ **그림 35.14** 어린 뿌리의 1기 조직 체제. 그림(a)와 (b)는 미나리아재비와 옥수수 뿌리의 횡단면이다. 뿌리 체제에는 식물종에 따라 많은 변형이 있지만 여기에서는 두 가지 기본적인 유형을 나타내고 있다(LM 사진).

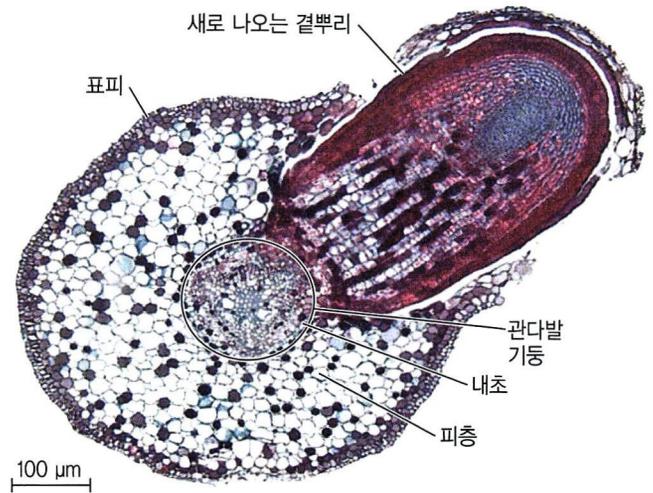


(a) 중앙에 물관과 체관을 가지는 뿌리(전형적인 진정쌍떡잎 식물). 전형적인 겉씨식물 및 일부 외떡잎식물의 뿌리에서 중심주는 중앙으로부터 돌출된 물관부와 그 사이의 체관부로 구성된 관다발기둥으로 이루어진다.



(b) 중앙의 유조직으로 이루어진 뿌리의 횡단면(전형적인 외떡잎식물). 많은 외떡잎식물 뿌리의 중심부는 물관과 체관의 환상구조에 둘러싸인다.

▼ **그림 35.15** 결뿌리의 형성. 결뿌리는 뿌리 관다발기둥의 가장 바깥에 위치한 내초로부터 발생하여 피층과 표피를 뚫고 성장한다. 여기 연속된 사진에서 원래의 뿌리는 횡단면을, 결뿌리는 종단면을 보여준다(결뿌리의 길이를 따라서 보이는 장면).

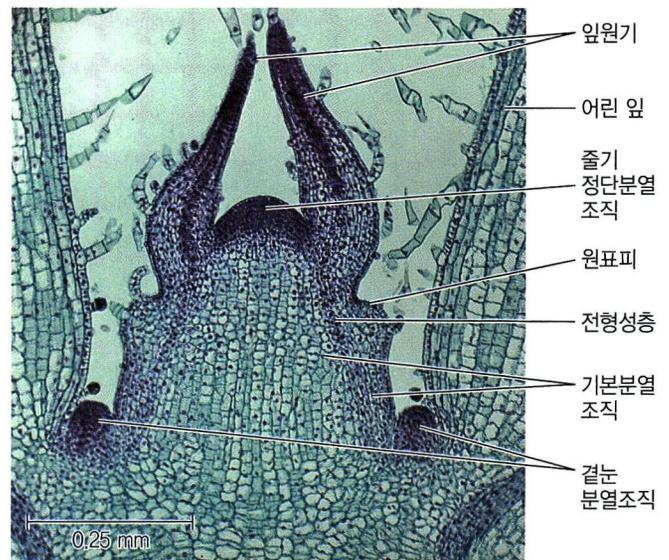


WHAT IF? ▶ 측면에서 보았을 때의 원뿌리와 결뿌리를 그리고, 두 뿌리의 명칭을 넣으시오.

림 35.16. 줄기의 정단분열조직은 끝눈안 잎들의 보호를 받는 연약한 구조이다. 끝눈 안의 어린 잎들은 마디사이가 매우 짧기 때문에 함께 밀집되어 있다. 줄기의 신장은 줄기 끝의 마디사이 세포들이 길어짐으로써 생긴다. 뿌리 정단분열조직과 함께 줄기 분열조직은 세 가지 유형의 1기 분열조직인 원표피, 기본분열조직, 전형성층을 만든다. 이들 세 개의 1기 분열조직은 줄기의 성숙한 1기 조직을 형성한다.

1기 생장의 일부인 가지뻗기는 결눈의 활성화로부터 이루어

▼ **그림 35.16** 줄기의 정단. 잎원기는 정단분열조직이 있는 반구형 부분의 옆에서 발생한다. 이 사진은 콜레우스 어린싹 끝의 종단면이다(LM 사진).



지는데, 결눈은 각각의 정단분열조직을 갖는다. 식물호르몬에 의한 화학적 소통 때문에 결눈은 활성이 있는 끝눈 가까이에 있을수록 억제되는데, 이러한 현상을 정아우성(apical dominance)이라고 한다. (정아우성에 의한 특정한 호르몬 변화에 대해서는 개념 39.2에서 다루고 있다.) 만약 어떤 동물이 줄기의 끝을 먹거나 또는 그들이 저서 줄기의 한쪽 면으로만 빛이 집중되면 정아우성은 방해받는다. 결과적으로 결눈은 휴면이 깨어져서 성장하기 시작한다. 결눈이 휴면에서 깨어나면 결국 곁가지를 만들게 되는데 여기에는 자신의 끝눈, 잎과 결눈이 있다. 정원사들이 화초의 가지를 잘라주면 끝눈의 수가 줄어들게 되므로 곁가지들이 신장하여 식물은 더 무성하게 된다.

줄기의 성장과 해부학

줄기는 물의 손실 방지를 위해 왁스성 큐티클을 갖는 보통 한 개 세포층으로 이루어진 표피로 덮여 있다. 줄기에서 몇 가지 특수화된 표피세포의 예로서는 공변세포와 털이 있다. 줄기의 기본조직은 대부분 우세포로 이루어진다. 그러나 많은 경우 표피 바로 밑에 있는 후각세포들은 1기 성장 동안 줄기를 강화시킨다. 후벽세포 가운데 특히 섬유세포는 더 이상 신장이 되지 않는 섬유세포가 차지한 줄기 부분을 지지한다. 관다발 내의 관다발조직은 줄기의 길이를 따라서 뻗는다. 깊은 뿌리속의 관다발 조직으로부터 발생해서 관다발기둥, 피층, 표피 등을 파괴하며 나오는 곁뿌리(그림 35.15)와는 달리, 곁가지는 줄기 표면에 있는 결눈분열조직으로부터 발달하고 다른 조직을 파괴시키지 않는다(그림 35.16). 토양 표면 가까이에 있는 줄기와 뿌리 사이의 전환 부분에서 뿌리의 관다발기둥은 줄기의 관다발 배열로 흡수된다.

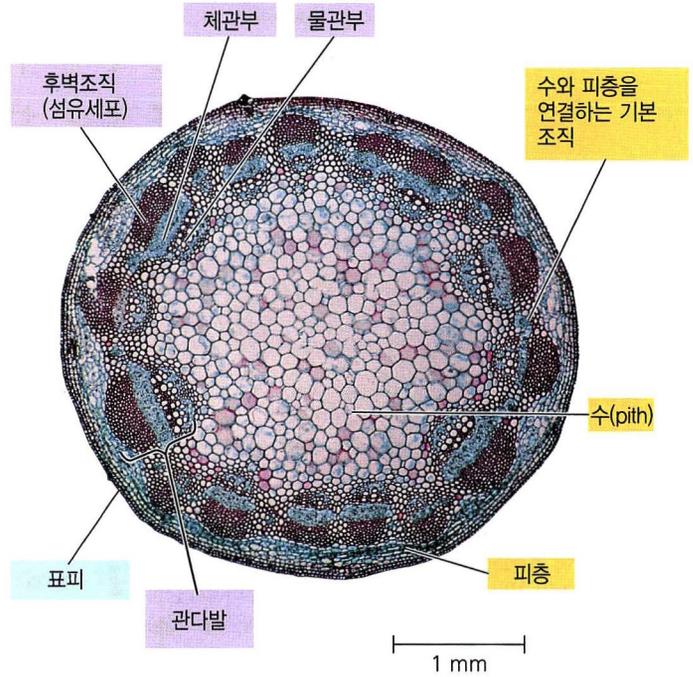
대부분 진정쌍떡잎식물 줄기의 관다발조직은 환상의 관다발 배열을 갖는다(그림 35.17a). 각 관다발의 물관부는 수의 가까이에 있고 체관부는 피층 옆에 위치한다. 대부분 외떡잎식물 줄기에서는 관다발이 환상을 형성하지 않고 기본조직 전체에 흩어져 있다(그림 35.17b).

잎의 성장과 해부학

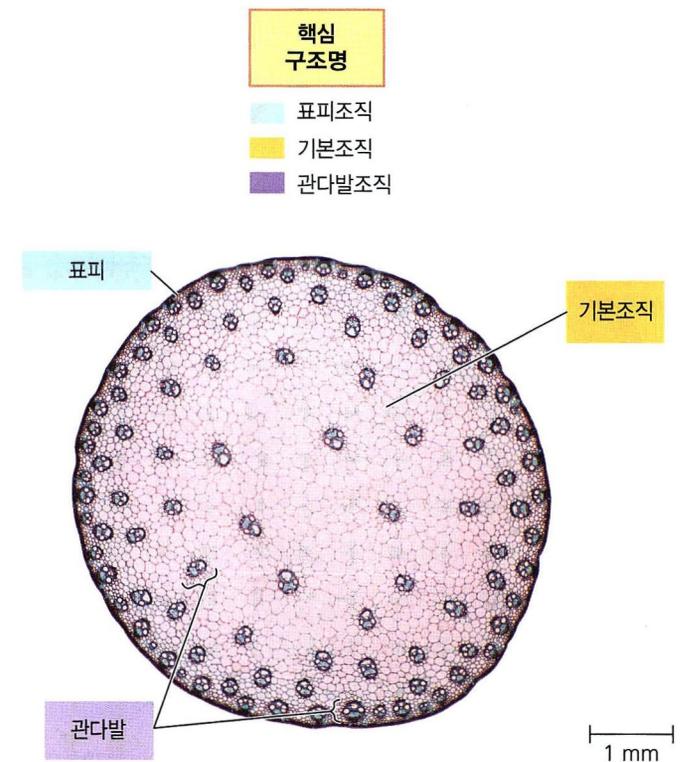
그림 35.18은 전체적인 잎의 구조를 나타내고 있다. 잎은 줄기 정단분열조직의 옆 부위에서 나오는 소뿔 모양의 돌출부인 잎원기(leaf primordia, 단수는 primordium)로부터 발생한다(그림 35.16). 뿌리, 줄기와는 달리 잎의 2기 생장은 미약하거나 존재하지 않는다. 뿌리와 줄기처럼 3개의 1기 분열조직이 성숙한 기관의 조직을 형성한다.

잎의 표피는 기공(stomata, 단수는 stoma)에 의해 차단되는 부분을 제외하고 모두 왁스성 큐티클로 덮여 있다. 기공은 잎의 안쪽에 있는 광합성 세포와 주변 공기 사이에 CO₂와 O₂ 교환이 이루어지게 한다. 기공은 광합성을 위한 CO₂ 흡수 조절 이외에도 물의 증발을 위한 주요한 통로이기도 하다. 기공이란 용어는 단순히 기공 개구부만을 지칭하기도 하지만, 개구부의 양옆에서 기

▼ 그림 35.17 어린 줄기에서 1기 조직의 체제

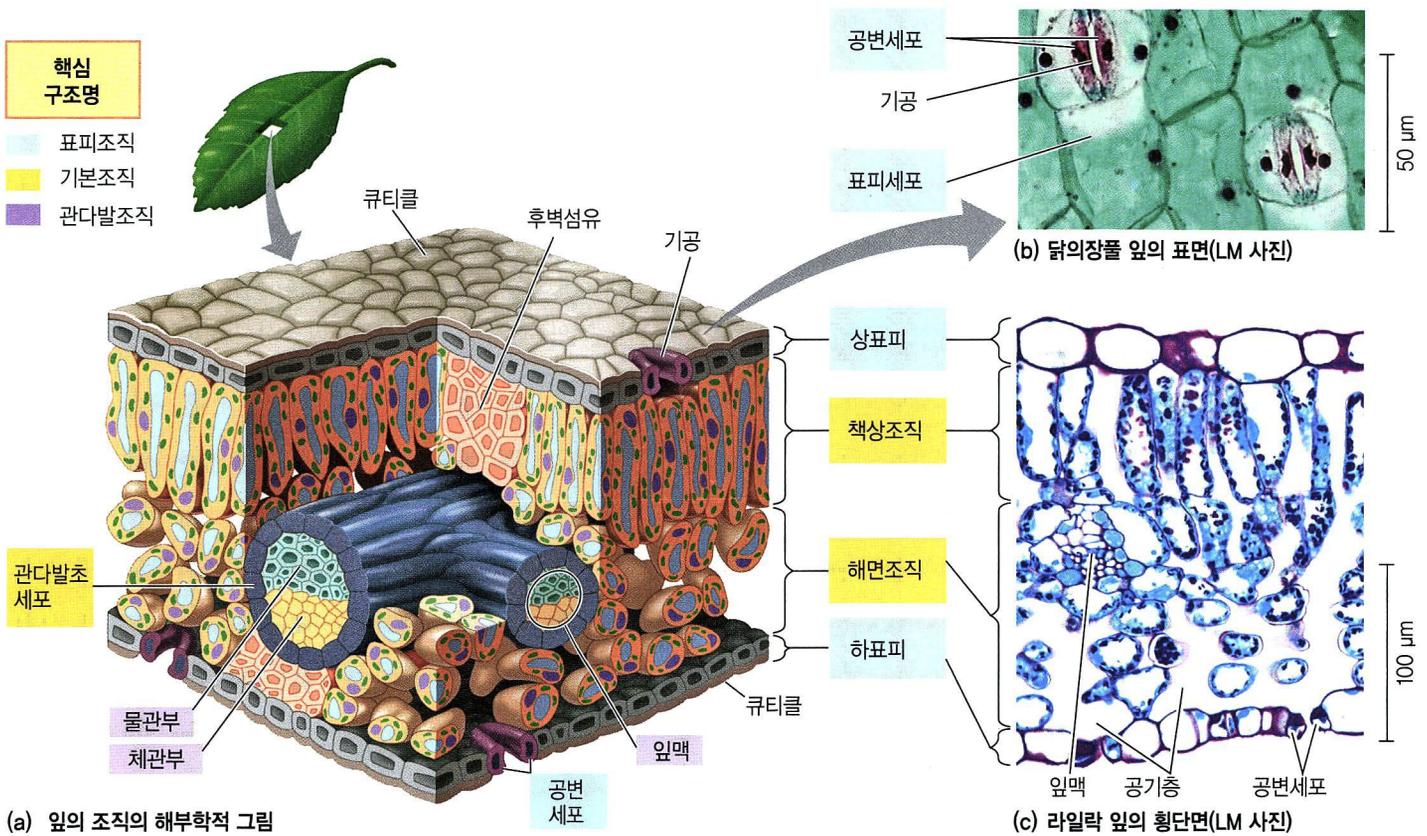


(a) 환상의 관다발을 갖는 전형적인 진정쌍떡잎식물의 줄기의 횡단면. 관다발 안쪽의 기본조직을 수, 바깥쪽을 피층이라 한다(LM 사진).



(b) 산재형 관다발을 갖는 전형적인 외떡잎식물의 줄기의 횡단면. 이러한 관다발 배열에서는 기본조직이 수와 피층을 갈라놓지 않는다(LM 사진).

VISUAL SKILLS > 진정쌍떡잎식물과 외떡잎식물의 줄기에서 관다발의 위치를 비교해 보라. 그런 다음 외떡잎식물 줄기의 기본조직을 기술하는데 왜 그 용어들이 사용되지 않는지를 설명하라.



(a) 잎의 조직의 해부학적 그림

공의 개폐를 조절하는 2개의 공변세포(guard cell)를 모두 포함한 기공 복합체를 지칭하기도 한다. (기공에 대해서는 개념 36.4에서 자세히 설명한다.)

엽육(mesophyll; 그리스어 *mesos*는 중간이며, *phyll*은 잎)이라고 하는 잎의 기본조직은 상표피와 하표피 사이에 들어있다. 엽육은 광합성을 위해 특수화된 유세포로 이루어져 있는데 대부분 진정쌍떡잎식물의 잎은 책상조직과 해면조직이라는 두 개의 뚜렷한 층으로 나뉜다. 책상조직(*palisade mesophyll*)은 책상유조직이라고도 하며 잎의 윗부분에 1개 이상의 세포층으로 이루어져 있다. 해면조직(*spongy mesophyll*)은 해면유조직이라고도 하며 책상조직의 아래에 있는데 엉성하게 배열되어 있어서 책상조직과 주변 세포로 이산화탄소와 산소를 순환시키기에 적당하다. 특히 기공 근처의 기공간극은 크기 때문에 이곳에서 바깥 공기 중의 CO₂를 흡수하고 O₂를 방출한다.

각 잎의 관다발조직은 줄기의 관다발조직과 연결되어 있다. 잎맥은 잎의 관다발로서 엽육조직 속으로 계속해서 갈라져 들어간다. 줄기의 관다발로부터 연결되는 엽적(left trace)은 잎자루를 통해 잎으로 들어간다. 이 연결망에 의해 광합성 조직이 물관부 및 체관부에 근접하게 되어 물관부로부터는 물과 무기질을 얻는 한편 체관부에는 당과 유기물질을 실어서 식물체의 다른 부분으로 수송한다. 관다발구조는 동물의 골격처럼 잎의 형태를 유지

하는 역할을 한다. 각 잎맥을 둘러싸서 보호하는 관다발초(*bundle sheath*)는 보통 유세포로 구성된 하나 이상의 세포층으로 되어 있고, 관다발조직과 엽육 사이의 물질이동을 조절한다. 관다발초 세포는 특히 C₄ 광합성을 하는 식물의 앞에서 뚜렷하게 나타난다 (개념 11.4).

개념 확인 문제 35.3

1. 뿌리와 줄기의 1기 생장을 비교해 보라.
2. **WHAT IF? >** 만약 어떤 식물의 잎이 수직으로 달린다면 엽육이 해면조직과 책상조직으로 구분되었을까? 설명하라.
3. **MAKE CONNECTIONS >** 어떻게 뿌리털과 용털돌기가 상사구조일까? (그림 7.8과 개념 22.2에 있는 유사성 토론 참조)

정답은 부록 A 참조

개념 35.4

목본식물의 2기 생장은 줄기와 뿌리를 두껍게 한다

많은 육상식물은 측생분열조직에 의해 형성되는 비대생장인 2기 생장이 나타난다. 거대한 숲에는 2기 생장으로 인해서 목본성 덩굴식물에 이르기까지 식물이 다양해졌다. 모든 겉씨식물과 많은

진정쌍떡잎식물은 2기 생장을 하지만, 외떡잎식물에는 흔하지 않다. 2기 생장은 목본식물의 줄기와 뿌리에서 일어나지만 잎에서는 거의 일어나지 않는다.

2기 생장은 관다발형성층과 코르크형성층에 의해 형성된 조직들로 구성된다. 관다발형성층은 2기 물관부와 2기 체관부를 첨가시키는데 이로 인해 관다발에서의 물질 이동과 줄기의 지지를 증가시킨다. 코르크형성층은 곤충, 세균, 곰팡이의 침입과 수분 손실을 막는 코르크세포를 형성하는데 이들 세포는 왁스가 두껍게 덮여 있다.

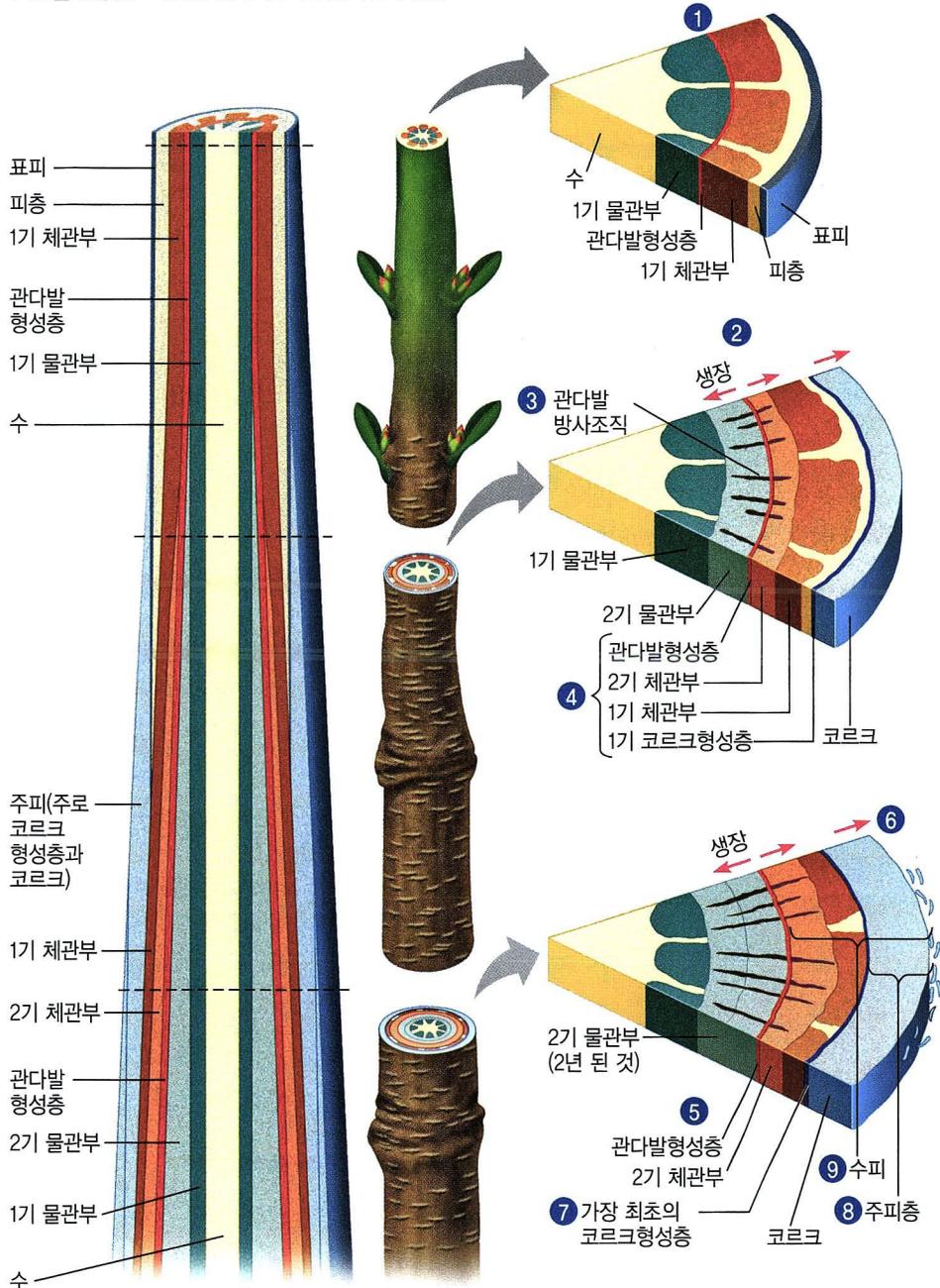
목본식물에서는 1기 생장과 2기 생장이 동시에 일어난다. 식

물체의 어린 부위에서는 1기 생장에 의해 잎이 많아지고 줄기와 뿌리의 길이가 늘어나지만, 1기 생장이 정지된 오래된 부위에서는 2기 생장에 의해 줄기와 뿌리가 두껍게 된다. 이 과정은 줄기와 뿌리에서 거의 비슷하게 생긴다. **그림 35.19**는 목본성 줄기의 생장을 개략적으로 보여주고 있다.

관다발형성층과 2기 관다발조직

관다발형성층은 분열세포로 이루어진 원통형 구조로서 보통 하나의 세포층으로 구성되는데, 전체적인 2기 관다발조직을 형성한다. 전형적인 목본 줄기에서는 관다발형성층이 수와 1기 물관부

▼ **그림 35.19** 목본성 줄기의 1기 생장과 2기 생장



- 1 정단분열조직의 활동에 의해 형성된 1기 생장이 거의 완성되었다. 관다발형성층이 방금 형성되었다.
- 2 끝에서는 1기 생장이 계속되지만 이곳에서는 2기 생장만이 일어난다. 관다발형성층이 2기 물관부를 안쪽에, 2기 체관부를 바깥쪽에 형성함으로써 줄기가 두꺼워진다.
- 3 관다발형성층의 일부 시원세포는 방사조직을 형성한다.
- 4 관다발형성층의 직경이 증가하면서 2기 체관부와 형성층의 바깥쪽 조직은 세포들이 더 이상 분열하지 않기 때문에 늘어나지 않는다. 결과적으로 표피를 포함한 이들 조직은 파열된다. 두 번째 측생분열조직인 코르크형성층은 피층의 유세포로부터 발달한다. 코르크형성층은 표피를 대체하는 코르크세포를 형성한다.
- 5 2기 생장이 일어난 뒤 2년째에 관다발형성층은 더 많은 2기 물관부와 2기 체관부를 첨가시키며, 코르크형성층은 코르크를 생산한다.
- 6 줄기의 직경이 커지면서 코르크형성층 바깥쪽에 있는 조직은 파열되고 줄기로부터 떨어져 나간다.
- 7 코르크형성층은 많은 경우 피층의 깊은 세포층에서 재형성된다. 원래의 피층세포가 아무것도 남아 있지 않을 때 코르크형성층은 2기 체관부의 유세포로부터 발달한다.
- 8 각각의 코르크형성층과 조직은 조피를 형성한다.
- 9 수피는 관다발형성층 바깥쪽의 모든 조직으로 구성된다.

VISUAL SKILLS ▶ 모식도를 근거해서 관다발형성층이 어떻게 일부 조직을 파열시키는지 설명하라.

의 바깥에 위치하고, 1기 체관부와 피층의 안쪽에 위치한다. 전형적인 목본성 뿌리에서는 관다발형성층이 1기 물관부의 바깥에, 1기 체관부와 내초의 안쪽에 위치한다.

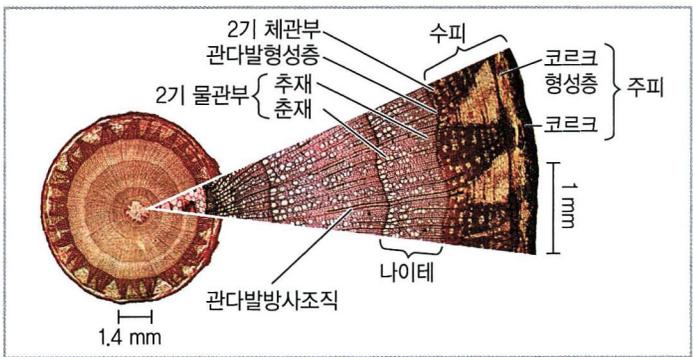
횡단면에서는 관다발형성층이 고리모양의 분열조직 세포들로 나타난다(그림 35.19의 4단계). 이들 시원세포가 분열하면서 관다발형성층 자신의 둘레도 증가하지만 안쪽으로 2기 물관부, 바깥쪽으로 2기 체관부가 늘어난다. 각 고리는 원래 있던 고리보다 크기 때문에 뿌리와 줄기의 직경이 증가한다.

관다발형성층의 일부 줄기세포들은 줄기 또는 뿌리의 주축과 평행하게 배열하고 신장시킨다. 이들 세포들은 헛물관, 물관요소, 물관부섬유를 비롯하여 체관요소, 동반세포, 주축유조직, 체관부섬유 등의 성숙한 세포들로 된다. 관다발형성층의 다른 줄기세포들은 길이가 짧는데 줄기 또는 뿌리의 주축방향과 직각으로 배열한다: 줄기세포들은 관다발방사조직(vascular ray)을 생성하는데, 유세포로 이루어진 이들은 2기 물관부와 2기 체관부를 연결한다(그림 35.19의 3단계). 이들 세포들은 2기 물관부와 2기 체관부 사이에 물과 양분을 운반하며, 녹말이나 다른 물질을 저장하거나 상처치유를 돕는다.

2기 생장이 계속되면서 주로 헛물관, 물관요소, 섬유로 이루어진 2기 물관부의 세포층이 쌓이게 된다(그림 35.10). 대부분의 겉씨식물에서는 헛물관만이 물을 수송하는 세포이지만, 대부분의 속씨식물은 물관요소를 함께 갖는다. 2기 물관부 세포의 세포벽은 심하게 목질화되어서 단단하고 강하게 된다.

온대지역에서는 봄에 생장한 목재를 춘재(early wood)라 하는데 이들은 얇은 세포벽을 가지며 직경이 크다(그림 35.20). 춘재는 최대한의 물을 앞으로 운반할 수 있다. 생장 후반기에 형성된 목재를 추재(late wood)라 하는데, 이들은 춘재처럼 많은 물을 수송하지는 않지만 두꺼운 세포벽을 이용해 보다 강한 지지작용을 한다. 세포의 크기가 큰 새로운 춘재와 지난해에 형성되었던 작은 세포로 이루어진 추재 사이에는 명확한 경계가 생기므로 대부분 나무의 줄기나 뿌리의 단면에는 나이테(growth ring)가 나타난다. 따라서 과학자들은 나이테 수를 세어 나무의 나이를 측정한다. 수목연대학(dendrochronology)은 나이테의 양상을 분석하는 학문이다.

▼ 그림 35.20 3년생 피나무(Tilia) 줄기의 횡단면(LM 사진)



다. 나이테의 두께는 다양한데 이는 생장시기의 생장에 따라 좌우된다. 나무는 따뜻하고 습한 해에 잘 자라지만 건조하고 추운 해에는 잘 자라지 못한다. 두꺼운 테는 따뜻한 해를 뜻하지만 얇은 테는 춥고 건조한 해를 뜻하기 때문에 과학자들은 기후 변화의 연구에 나이테의 양상을 이용할 수 있다(그림 35.21).

교목이나 관목이 나이가 들면서 오래된 2기 물관부의 층은 더 이상 물과 무기질(물관액)을 운반하지 않는다. 이들 층을 심재(heartwood)라 하는데 줄기와 뿌리의 중심에 위치한다(그림 35.22). 그러나 바깥층에 위치한 변재(sapwood)는 물관액을 계속 해서 운반한다. 이런 이유로 큰 나무의 줄기는 속이 비어도 살아 있다(그림 35.23). 새로운 2기 물관부의 각 층은 큰 바깥둘레를 갖기 때문에 2기 생장은 물관부로 하여금 매년 더 많은 수액을 앞으로 옮길 수 있게 한다. 심재는 보통 변재에 비해 진한 색깔을 띈다.

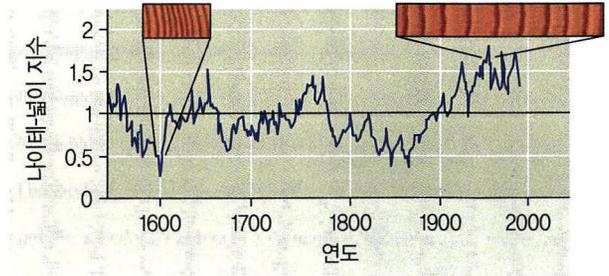
▼ 그림 35.21

실험 방법 수목연대학을 이용한 기후 연구

적용 나무의 나이테를 분석하는 수목연대학은 기후의 변화를 연구하는 데 매우 유용하다. 대부분의 과학자들은 화석연료의 연소와 CO₂ 및 온실가스의 배출로 인해 최근의 지구온난화가 이루어졌다고 생각하지만, 일부 소수의 학자들은 이것이 자연적인 변화라고 생각한다. 기후 패턴의 연구에는 과거와 현재의 온도 비교가 필요하지만 기기로 측정된 기후의 기록은 지난 2세기 동안의 것만 있기 때문에 일부 지역에만 적용한다. 라옹-도허티 기상대의 야코비(G. C. Jacoby)와 다리고(Rosanne D'Arrigo)는 1500년대 중반까지로 추정되는 몽고산 침엽수의 나이테를 조사함으로써 몽고에 비슷한 온난기가 있었는지를 밝히고자 하였다.

방법 연구자들은 살아 있는 나무와 죽은 나무에서 나이테의 패턴을 분석할 수 있다. 이들은 오래된 건물에 사용되었던 목재를 같은 시기에 살았던 다른 시료와 맞춰보며 연구하기도 한다. 연필 직경의 각 핵심적인 시료들을 수피로부터 줄기의 중심에 이르기까지 채취해서 건조시킨 후 나이테가 잘 보이도록 처리한다. 연구자들은 몽고산 침엽수로부터 얻은 많은 시료를 비교, 정렬하고 평균치를 얻어서 연대기를 작성하였는데 이런 방법에 의해 나무는 환경 변화의 연대기를 작성하는 데 이용된다.

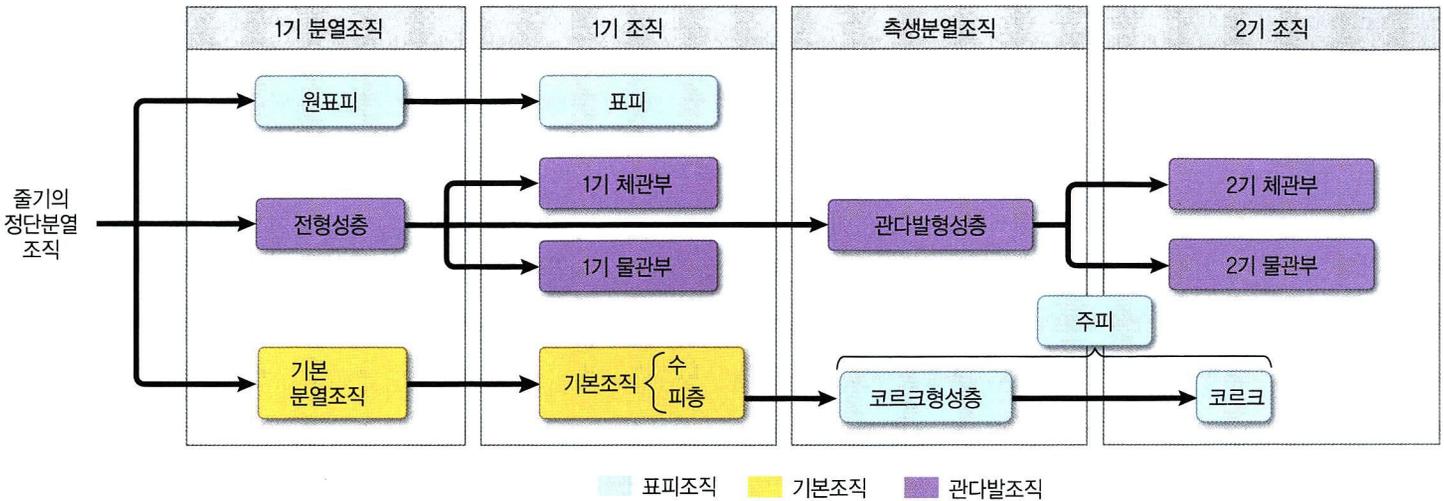
결과 이 그래프는 1550년부터 1993년까지 몽고산 침엽수의 나이테-넓이 지수에 관한 기록을 요약한 것이다. 높은 지수는 넓은 나이테와 따뜻한 온도를 나타낸다.



참고문헌 G. C. Jacoby et al., Mongolian tree rings and 20th-century warming, Science 273:771 - 773 (1996).

실험 결과의 해석 ▶ 이 그래프는 1550~1993년 사이의 환경 변화에 대해 무엇을 알려주는가?

▼ **그림 35.24** 목본성 줄기의 1기 생장과 2기 생장 요약. 동일한 분열조직과 조직이 목본성 뿌리에 존재하지만 뿌리의 기본조직은 수와 피층으로 분리되지 않으며, 코르크형성층은 관다발기둥의 가장 바깥쪽 세포층인 내초에서 유래한다.



개념 35.5

식물체는 생장, 형태형성, 세포분화에 의해 만들어진다

세포들이 조직, 기관과 생명체를 형성하기 위한 연속적 변화를 발생(development)이라 한다. 발생은 부모로부터 물려받은 유전정보에 따라 이루어지지만 외부 환경으로부터도 영향을 받는다. 어떤 유전자형은 다른 환경에 처하면 표현형이 달라질 수 있다. 예를 들면 수생식물인 수련(*Cabomba caroliniana*)은 어린삭 정단 분열조직이 물에 잠기는지 여부에 따라서 두 가지 전혀 다른 잎을 갖는다(그림 35.25). 이런 국소적인 환경 변화에 따라 형태가 달라지는 능력을 발생학적 가소성(developmental plasticity)이라 한다. 수련과 같은 가소성의 극단적인 예가 동물보다는 식물에서 훨씬 많은데, 환경이 나쁘면 이동에 의해 악조건을 벗어나는 동물과는 달리 식물은 이런 능력에 의해서만 상황을 극복할 수 있기 때문이다.

생장, 형태형성과 세포분화는 다세포생물체의 발생에 관여하는 3가지 중복되는 과정이다. 생장(growth)이란 몸체가 되돌릴 수 없게 커지는 것이다. 형태형성(morphogenesis; 그리스어 morph는 모양, genesis는 창조)은 조직, 기관, 또는 생명체의 형태를 만들고 세포 유형의 위치를 결정하는 과정이다. 세포분화(cell differentiation)는 동일한 유전자를 가진 세포들이 서로 다르게 되어 가는 과정이다. 우리는 이들 3가지 과정을 차례차례 조사하려고 하는데, 먼저 현대 분자생물학 기술을 애기장대와 같은 모델생물체에 적용한 것이 식물발생 연구에 얼마나 혁명적이었는지에 대해 논의할 것이다.

▼ **그림 35.25** 수생식물인 수련(*Cabomba caroliniana*)의 발생학적 가소성. 수련의 수중 잎은 물의 흐름으로부터 잎이 찢겨지는 것을 막기 위해 깃털 모양을 이룬다. 이와 반대로 수면 위의 잎은 물체를 띄우는 부엽이다. 두 가지 유형의 잎들은 모두 유전적으로 동일한 세포들로 이루어지지만, 이들의 다른 환경은 잎이 발생하는 동안 다른 유전자들이 발현되거나 또는 발현되지 않는 결과를 낳는다.



식물 연구에 있어서 혁명적인 모델생물체

생물학의 다른 분야에서처럼 분자생물학 기술과 애기장대와 같은 모델생물체에 대한 관심이 지난 20년간 있었던 폭발적인 연구의 촉매역할을 하였다. 십자화과의 작은 잡초 식물인 애기장대(*Arabidopsis thaliana*)는 원래 농업적인 가치가 없었지만 여러 가지 이유로 식물유전학자와 분자생물학자들이 선호하는 식물이 되었다. 애기장대는 아주 작기 때문에 연구실내 수 평방미터에서 수천 개의 식물체를 키울 수 있다. 또한 세대가 짧아서 종자로부터 성숙한 식물체가 되어 더 많은 종자를 만드는데도 6주밖에 걸

리지 않는다. 애기장대의 이런 빠른 성숙 때문에 생물학자들은 비교적 짧은 시간 안에 유전자 교잡실험을 진행할 수 있었다. 애기장대는 한 식물체가 5,000개 이상의 종자를 생산할 수 있고 유전자 분석에도 유용한 다른 장점을 갖고 있다.

이러한 기본적인 특징을 넘어서 애기장대의 유전체는 분자유전학적 방법에 의한 분석에 아주 적합하다. 약 27,000개 단백질을 암호화하는 유전자를 지닌 애기장대는 식물 중에서 가장 작은 유전체를 갖는다. 더욱이 이 식물은 5쌍의 염색체를 갖고 있어서 특정 유전자의 위치를 알아내기가 매우 쉽다. 이로 인해서 애기장대는 식물체 전체 염기서열이 밝혀진 최초의 식물이 되었다.

애기장대속은 중앙아시아의 높은 산으로부터 유럽의 대서양 연안까지, 그리고 북아프리카에서부터 북극권에 이르기까지 다양한 기후와 고도 가운데 분포한다. 이들 지역변이들은 외부의 모양이 매우 다르다(그림 35.26). 유라시아에 분포하는 애기장대속의 수 백개 개체군에 대한 유전체 염기서열 연구가 확대되고 있는데, 이들 애기장대속 개체군의 유전체에는 마지막 빙하기가 끝나면서 새로운 환경으로의 분포 확장을 위한 적응에 관한 정보가 담겨 있다. 이러한 정보가 작물 개량을 시도하는 식물육종가들에게 통찰력과 전략을 제공할지도 모른다. 분자식물학자들이 애기장대에 관심을 갖게 된 또 다른 이유는 이들 세포가 다른 생물체의 유전자를 안정적으로 도입해 재조합유전자를 갖는 형질전환이 쉽게 이루어질 수 있다는 점이다.

특정 돌연변이를 갖는 창조된 식물의 선발 기술로서 빠르게 확립된 CRISPR 기술(그림 19.14)이 애기장대속의 실험에 성공적으로 사용되었다. 과학자들은 특정 유전자를 방해하거나 “녹아웃”시켜서 유전자의 정상적인 기능에 대한 중요한 정보를 수집할 수 있다.

애기장대의 모든 유전자 기능을 규명하기 위한 대규모 과제가 이런 기술을 이용하여 진행되고 있다. 연구자들은 각 유전자의 기능을 알아내고 모든 생화학적 과정을 추적함으로써 식물발생

▼ **그림 35.26** 애기장대(*Arabidopsis thaliana*) 개체군 사이에서 잎의 배열, 형태, 어린싹 성장에서의 변이. 이들 개체군의 유전체 정보는 새로운 환경에서의 작물생산을 위한 전략에 있어서 통찰력을 갖게 할지 모른다.



에 대한 청사진을 완성하려는 목표를 갖고 있다. 아마도 언젠가는 식물발생 전체 과정 중에 각 부위에서 어떤 유전자가 발현되는지를 보기 위한 컴퓨터상의 가상 식물을 만들 수 있는 날이 올 것이다.

애기장대와 같은 모델생물체에 대한 기초 연구는 식물 구조에 관계된 복잡한 유전적 경로 인식과 같은 식물과학의 발전 속도를 가속시키고 있다. 여러분이 계속 읽어가면서 모델생물체가 얼마나 강력하고 현대의 모든 식물학 연구를 풍부하게 했는지를 이해하게 되면 이를 감사하게 될 것이다.

생장: 세포분열과 세포팽창

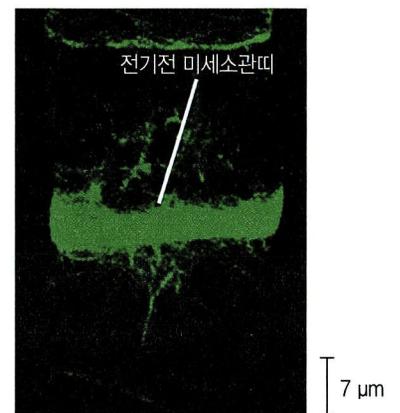
세포분열은 세포 수를 증가시켜 생장의 가능성을 높이지만, 실제 식물의 무게를 증가시키는 것은 세포팽창이다. 세포분열 과정은 12장에 자세히 기술되어 있으며(그림 12.10), 세포신장에 대해서는 39장에서 다루고 있다(그림 39.7). 여기에서는 이런 과정들이 식물의 형태를 이루는 데 어떻게 관여하는지에 대해서 자세히 알아보고자 한다.

세포분열면과 분열의 대칭성

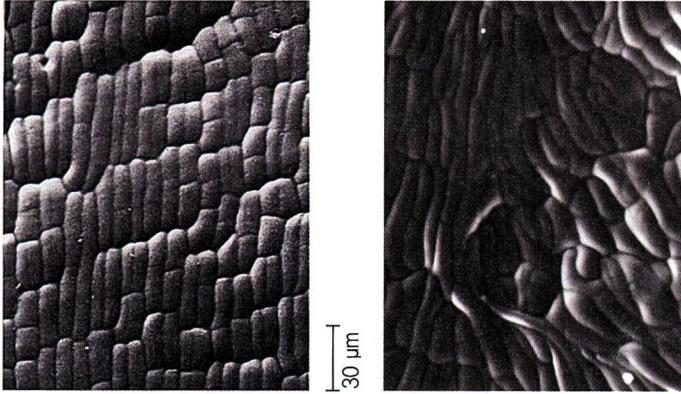
세포질이 분열할 때 식물세포를 2개로 나누는 새로운 세포벽은 세포판으로부터 형성된다(그림 12.10). 세포분열의 분열면은 간기 후반부에 결정되는데, 보통 양친 세포의 체적을 반으로 나누는 가장 빠른 방법이다. 이러한 공간적 방향 결정의 첫 번째 신호는 세포골격의 재배열이다. 세포질 내 미세소관은 전기전 미세소관 띠(*preprophase band*)에 집중된다(그림 35.27). 이 띠는 중기 전에 사라지지만 앞으로 나타날 세포분열판을 예고한다.

세포분열판은 식물기관의 형태적 기초를 제공하는 것으로 생각되어 왔지만, *tangled-1*이라고 하는 옥수수 돌연변이체는 학자들로 하여금 이러한 견해에 의문을 갖게 했다. 야생형 옥수수에서 잎의 세포들은 양친 세포의 주축에 대해 상대적으로 횡단 또는 종단으로 분열한다. 횡분열은 잎의 신장과 연계되어 있고 잎의 종분열은 잎의 팽창과 관련되어 있다. *tangled-1* 앞에서는 횡분열

▶ **그림 35.27** 전기전 미세소관 띠와 세포분열판. 전기 전미세소관 띠의 위치는 세포분열판을 예측한다. 이 광학현미경 사진에서는 미세소관-연합 단백질에 결합된 전기전 미세소관 띠가 녹색 형광 단백질로 염색되어 있다.



▼ **그림 35.28 옥수수 야생형과 돌연변이체의 세포분열 양상.** 옥수수 야생형(왼쪽)과 *tangled-1* 돌연변이체(오른쪽)의 표피세포를 비교해 보라. 매우 무질서한 표피세포를 갖는 *tangled-1* 돌연변이체도 정상적으로 보이는 잎을 생산한다.



야생형 옥수수 잎의 표피세포 (SEM 사진)

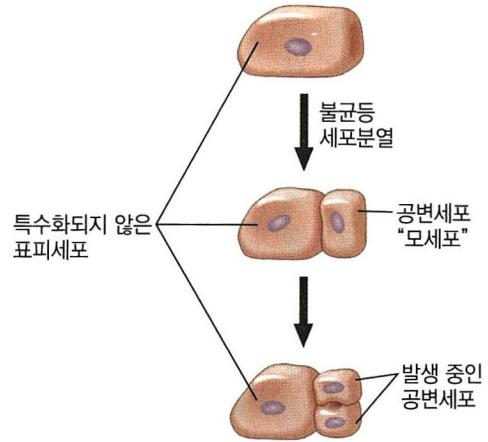
tangled-1 옥수수 돌연변이 잎의 표피세포(SEM 사진)

이 정상이지만 대부분의 종분열은 비정상적으로 이루어져서 세포들이 꾸부러진다(그림 35.28). 그러나 비정상적인 세포분열이 잎의 형태에는 영향을 미치지 않는다. 돌연변이체의 잎은 야생형의 잎보다 훨씬 천천히 자라지만 전체적인 형태는 정상적이다. 이러한 것은 잎의 형태가 세포분열의 정확한 공간적 조절에 의하는 것이 아니라는 사실을 의미한다. 덧붙여 최근의 증거는 애기장대의 줄기 정단의 모양이 세포분열면에 의한 것이 아니라 세포증식과 생장에 연관된 “밀치기”로부터 생기는 미세소관 의존성의 기계적 스트레스에 달려 있다고 한다.

식물발생에 영향을 미치는 세포분열의 중요한 특징은 대칭성(symmetry)—딸세포들 사이의 세포질 분포—이다. 모든 식물세포가 유사분열기에 균등 분열을 하지는 않는다. 체세포분열 동안 염색체는 딸세포에 균등하게 나뉜다고 할지라도 세포질은 불균등하게 나누어질 수도 있다. 비대칭 세포분열(asymmetrical cell division)이란 한 딸세포가 다른 세포에 비해 세포질을 더 많이 받는 것을 말한다. 식물세포에서는 이런 일이 매우 자주 일어나는데 보통 발생에서 중요한 일이 일어날 것임을 나타낸다. 예를 들면, 공변세포의 형성에는 비대칭 세포분열과 세포분열면 변경의 두 가지 요인이 관여함으로써 이루어진다. 한 개의 표피세포가 비대칭으로 분열하면 큰 세포는 특수화되지 않은 채 표피세포로 남지만 작은 세포는 공변모세포로 된다. 이 작은 공변모세포가 첫 번째 세포분열면과 직각 방향으로 다시 분열함으로써 공변세포가 형성된다(그림 35.29). 그러므로 비대칭 세포분열은 다른 운명을 갖는, 즉 다른 유형의 세포로 성장하는 세포를 생산한다.

또한 비대칭 세포분열은 생물체의 양쪽 끝에 구조적, 화학적 차이점을 갖는 극성(polarity) 현상을 만들어낸다. 식물은 전형적으로 뿌리 끝과 줄기 끝으로 이루어진 주축을 갖는다. 이 같은 극

▼ **그림 35.29 불균등 세포분열과 기공발생.** 기공의 경계를 이루는 세포인 공변세포가 발생하기에 앞서 불균등 분열이 일어난다(그림 35.18).



성은 형태적인 차이에서 가장 분명히 드러나지만 옥신히르몬이 한쪽 방향으로만 이동하는 것이나 막뿌리(부정근), 막눈(부정아)의 경우와 같은 생리적인 특성에 있어서도 명확하게 나타난다. 막뿌리는 줄기를 잘랐을 때 뿌리쪽 끝에서 생긴 뿌리를 말하며, 막눈이란 뿌리를 자른 후 줄기쪽 끝부분으로부터 생긴 어린 줄기를 말한다.

식물 접합자의 첫 번째 세포분열은 보통 불균등하며, 줄기와 뿌리로 되는 식물체의 극성화가 시작된다. 일단 이러한 극성이 유도되면 실험적으로 되돌리기가 무척 어렵다. 그렇기 때문에 주축 극성이 적절하게 확립되는 것은 식물의 형태형성에 있어서 대단히 중요한 단계이다. 애기장대의 *gnom*(독일어 유래의 왜소증 또는 기형적인 생물) 돌연변이체는 극성 확립에 문제가 있다. 접합자의 첫 번째 세포분열이 비정상적으로 균등하게 이루어지므로, 이렇게 생긴 공모양의 식물체는 뿌리와 잎이 모두 없다(그림 35.30).

▶ **그림 35.30 주축 극성의 확립.** 정상적인 애기장대(왼쪽)의 어린 식물은 줄기와 뿌리의 말단을 갖는다. *gnom* 돌연변이체(오른쪽)는 접합자의 첫 번째 분열이 비대칭적으로 이루어지지 않기 때문에 식물체는 공모양이 되고 잎과 뿌리가 없다. *gnom* 돌연변이체의 결함은 극성 방향으로의 옥신히르몬의 운반 능력 상실로 검증된다.

