

동부(*Vigna unguiculata*)의 종자 생산 요소에 미치는 모식물과 부식물의 영향

姜 惠 順 · 李 秀 珍 · 張 楠 基

(서울대학교 사범대학 생물교육과)

Maternal and Paternal Effects on Seed Yield Components in Cowpea (*Vigna unguiculata*)

Kang, Hyesoon, Soojin Yi and Nam-kee Chang

(Department of Biology Education, Seoul National University, Seoul)

ABSTRACT

We investigated the effects of maternal and paternal parentage, and ovule position in a pod on seed development, weight, and progeny performance, using an annual crop commonly called cowpea (*Vigna unguiculata* L.). The experiment was conducted in a greenhouse. Nine maternal parents were randomly selected, and 3 individuals were chosen as paternal parents based on the male fitness components. Five types of hand-pollination were attempted on each flower of the maternal plants to evaluate the influence of paternal identity. Independent variables such as parentage and ovule position affected the pattern of seed development. Ovules in the middle position of the pod exhibited a much higher probability of seed maturation than those at the stylar and basal positions, confirming the position effect. These independent variables also appeared to exert a significant effect on seed weight, although it was not possible to evaluate the relative importance of those variables due to a significant interaction between parents. Mixed pollination tended to yield heavier seeds than other paternal parents. Ovules in the middle and basal end positions produced heavier seeds than those at the stylar end regardless of maternal and paternal parentage. Seed weight was independent of all measurements of progeny performance. At week 2 after germination significant paternal effects were found to be mediated through the ovule position in a pod. In particular, the progeny derived from self-pollination performed worse than the progeny from other paternal parentage. The progeny performance at week 4 after germination was affected by maternal parents independently of seed weight. These results show that paternal and maternal effects were quite consistent from the seed development to early growth of the progeny. Consequently, maternal and paternal effects on seed development and weight, and progeny performance may reflect, at least to some extent, genetic contribution of both parents. If so, it is possible for sexual selection on maternal and paternal function to generate the evolution of reproductive traits related to seed production.

서 론

종내에서 발생하는 종자의 수, 크기와 같은 종자생산 요소의 변이는 식물번식생태학의 주요 관심사이다(Harper, 1977; Primck and Kang, 1989). 종자의 수와 크기는 우선

모식물이 생산하는 배주의 수에 직접적으로 관련된다. 그러나 초본, 목본, 과수, 작물 등 많은 식물에서 한 자방내 배주의 수는 열매내 종자의 수를 훨씬 증가한다(Stephenson, 1981; Wiens, 1984; Bawa and Webb, 1984; Lee, 1988; Kang and Bawa, 심사 중). 이는 모든 배주가 종자로 성

숙하지 못함을 의미한다. 많은 연구에서 열매나 종자의 성숙이 자방내 배주의 위치에 따라 결정되고(Horovitz *et al.*, 1976; Stephenson, 1981; Lee, 1988) 배주의 위치는 또한 종자 무게의 변이에도 영향을 미친다고 보고하고 있다(Nakamura, 1988; Rocha and Stephenson, 1990).

종자생산요소에 영향을 미치는 다른 요인은 두 부모개체이다. 부 또는 모식물의 기능에 관련된 서로 상관된 가설들 즉, 자원제한설(resource limitation hypothesis), 화분제한설(pollen limitation hypothesis), 성선택설(sexual selection hypothesis)이 열매와 종자 생산의 비무작위적 양상을 설명하기 위해 제시되었다. 자원제한설에 의하면 자연환경에서의 식물개체들은 보통 번식을 위한 자원이 제한되어 있다. 이런 경우 모든 배주가 수정되었다고도 모식물은 모든 종자에게 광합성 산물과 같은 자원을 충분히 공급할 수 없고 따라서 많은 배주가 발육 정지된다고 본다. 그러나 이 가설에 대한 이의가 존재한다. 예를 들어 실험적으로 영양공급된 환경에서도 많은 배주의 발육이 여전히 정지되었을 뿐만 아니라(Casper and Wiens, 1981; Nakamura, 1988) 이 가설은 종자 성숙률이 배주의 위치에 따라 변하는 위치효과(position effect)를 설명할 수 없다. 종자 생산이 화분의 양에 의해 제한된다는 화분제한설도 현재 역시 비판을 받고 있다. 물론 주두에 도달하는 화분의 수가 극히 적어 자방내 모든 배주를 수정시키지 못하는 경우도 있지만(e.g., Bierzychudek, 1981) 이런 현상은 다소 극단적인 환경에서만 나타나는 것으로 사료되고 있다(Willson, 1983; Bawa and Webb, 1984).

종자생산요소에 관련된 부모개체의 영향에 대한 다른 하나의 논의는 성선택설이다(Stephenson and Bertin, 1983; Bawa and Webb, 1984; Kang, 1990). 성선택설은 부계의 영향력을 나타내는 화분간 경쟁과 모계의 영향력을 나타내는 모식물에 의한 선택현상으로 이루어진다. 성선택설은 기본적으로 모계와 부계가 종자형성에 대하여 유전적으로 기여한다는 가정에 근거한 논의이다. 비록 모계의 유전적, 비유전적(환경적) 효과가 확실히 구분되지 않는 경우가 많지만 종자생산에 대한 모계의 일반적 효과는 많은 종에서 보여진 바 있다(reviewed in Roach and Wulff, 1987). 부식물의 효과는 꽃의 수, 개화기간, 보상의 양, 화분의 제시시기, 화분의 수와 크기, 화분관 성장 속도와 같은 다양한 번식형질의 변이에 의하여 결정된다. 이들 중 아마도 화분간 경쟁과 가장 직접적으로 관련된 형질은 화분의 수, 크기, 화분관 성장 속도같은 화분형질들일 것이다. 화분의 수, 크기, 화분관 성장속도 등에 실제 개체간 차이가 존재할 뿐만 아니라(Dulberger and Horovitz, 1984; Mazer, 1987; Devlin, 1988) 화분관의 성장속도가 가장 빠른 화분에 의해 수정되는 배주가 건강하고 가장 무거운 종자로 발육함이

여러 종에서 보여진 바 있다(Stephenson *et al.*, 1988; Snow and Spira, 1991).

부모의 유전자가 종자형성에 기여한다면 이는 종자생산 요소의 변이 뿐만 아니라 후손의 형질, 즉 후손의 성장과 번식력의 변이에도 반영이 되어야 한다. 많은 연구에서 종자의 형질이 후손의 형질과 밀접하게 정적으로 상관되어 있다는 가정하에 종자생산에 관련된 양상만을 두 부모와 관련하였고(Bawa and Webb, 1984; Marshall and Ellstrand, 1988) 후손의 생장이 고려되었을지라도 모식물과 위치효과만을 고려하였다(Rocha and Stephenson, 1990). 특히 후손에 미치는 부계의 효과에 대한 보고는 상충한다. 예를 들어 화분형질의 차이는 종에 따라 종자생산요소나 후손의 성장력에 유의한 영향을 미치지거나(Mulcahy, 1974; Andersson, 1990; Richardson and Stephenson, 1992; Bertin and Peters, 1992) 또는 거의 영향을 미치지 못한다(Mazer, 1987; Fenster, 1991). 대부분의 식물은 주로 유성생식으로 번식하므로 성선택설에 관련된 실험은 궁극적으로 두 부모의 상대적 중요성과 상호작용을 평가하여야 한다. 종자형성과 후손의 성장에 부식물, 모식물, 위치효과가 1원적으로 또는 2원적으로 작용한다는 앞서의 연구결과들은 3원적인 조사가 필요함을 보여주고 있다.

본 연구의 첫째 목표는 종자 성숙과 종자 무게에 대한 위치효과를 조사하는 것이다. *Lupinus nanus*(Horovitz *et al.*, 1976), *Phaseolus vulgaris*(Nakamura, 1988), *P. coccineus*(Rocha and Stephenson, 1990), *Lathyrus*속의 2종(Hossaert and Valero, 1988) 등 많은 콩과식물은 위치효과를 보이고 있으나 *L. latifolius*(Hossaert and Valero, 1988)와 *Bauhinia unguolata*(Bawa and Webb, 1984)를 제외하면 본 연구의 실험식물인 등부와 같이 많은 배주를 가진 식물에서의 위치효과의 양상은 명백히 알려져 있지 않다. 둘째 목표는 종자생산 요소에 대한 모계와 부계의 상대적 중요성을 평가하는 것이다. 본 연구에서는 특히 화분 생산량과 질의 변이를 측정하여 부계 부모의 기능에 대한 자연선택의 가능성에 주목하고자 한다. 식물을 조절된 환경에서 생육함으로써 이질적 환경에서 기인한 형질의 변이를 감소시킬 수 있다. 모계와 부계 부모의 주로 유전적 영향의 상대적 중요성은 흔히 조절된 환경하에서 평가된다. 세계 목표는 모계, 부계 부모의 정제와 열매내 종자의 위치가 후손의 성장에 미치는 상대적 중요성을 평가하는 것이다.

재료 및 방법

등부(*Vigna unguiculata* L.)는 일년생 콩과작물로서 긴 엽병에 탁엽을 가진 삼출복엽의 잎의 덩굴성 식물이다. 개화시기는 7~8월이고 긴 꽃대에 1~3 꽃이 피는 총상

화서의 구조를 가지고 있다. 평균 길이가 약 25 mm에 달하는 비교적 큰, 보라색 꽃은 전형적인 나비형태이며 10 꽃밥을 가지고 있다. 꽃밥의 열개는 이른 아침 짧은 시간 동안 일어나며 개화 불과 몇 시간 후에는 꽃의 색이 황색으로 변하면서 시든다. 개화 약 4주 후 8~17 cm 길이의 검은 자주색 열매가 성숙한다. 자방내에는 14~17 배수가 일렬로 배열해 있으므로 배주의 위치와 종자의 위치를 명백히 파악할 수 있다. 한 열매에는 2~13개의 길이 7.7~10.1 mm, 폭 5.5~7.5 mm, 두께 4.5~6.2 mm의 (N=50) 둥글고 매끄러운 종자가 형성된다. 예비실험에 의하면 동부의 번식은 자가, 타기수분 양쪽으로 가능하다(미발표 자료).

본 실험에는 농촌진흥청 산하 종자은행에서 분양된 품종 KLC85002를 이용하였다. 1992년 4월 하순 온실에서 1차 파종을 하였다. 종자 60개를 직경 4 cm jiffy pot에 하나씩 파종하였다. 토양은 원예용토, perlite, 질석을 2:1:1로 섞어 사용하였다. 발아 2주경 각 식물을 jiffy pot에 직경 16 cm 화분에 이식하였다. 발아 후 매주 1회씩 1/2 농도의 Hoagland 용액을 각 화분에 분무하였다. 6월 하순부터 개화가 시작되었으므로 7월 초 개화시기가 비슷한 9개의 식물체를 모식물로 결정하였다. 동시에 3개의 식물체를 임의로 부식물로 골라 이들 꽃의 부기능 요소를 조사하였다. 각 부식물에서 충분히 성장한 꽃봉오리 3개를 채취, 이들의 꽃밥만 선택하여 각 개체별, 꽃별로 표지된 20 mL 시약병에 넣고 70% ethanol 2 mL를 첨가하였다. 꽃밥에서 화분을 모두 털어낸 후 화분의 상대적 직경과 수를 측정하기 위해 particle analyzer(FACStar^{plus}, Becton Dickinson)를 사용하였다. Particle analyzer 사용 직전 각 샘플에 0.1% NaCl 3 mL를 첨가하여 잘 섞은 후 각 꽃의 표본을 무작위적 순서로 선택하여 0.5 mL씩 3번 반복 측정하였다. 동부 화분의 평균 직경은 약 60 μm이므로(Chang, 1979) particle analyzer의 nozzle 직경은 100 μm로, channel의 폭은 1023까지로 결정하였다.

종자형성과 후손의 생장에 미치는 부식물의 유전적 다양성과 부식물의 유전적 차이의 효과를 측정하기 위하여 각 부식물 단독의 화분, 부식물 두 개체 이상의 혼합화분, 자가의 화분으로 모두 5가지의 인공수분을 수행하였다. 각 모식물에서 꽃피는 순서에 따라 이 5가지 인공수분이 수행되었다. 인공수분 후 각 꽃대에는 부식물의 정체를 표지하였다. 동부에서 자가수분이 흔히 일어나고 특히 이른 아침에 꽃밥의 개화가 일어나기 때문에 계획된 인공수분 하루 전에 미리 모식물의 꽃봉오리를 열고 꽃밥을 제거하였다. 자기수분인 경우에도 같은 식으로 하루 전 제거한 꽃밥을 작은 병에 보관하였다가 다음날 아침 꽃밥을 암순머리에 분질러 충분한 양의 꽃가루가 부착되도록 하였다. 대부분의 인공수분은 아침 7~8시경에 이루어졌다. 실험

낙화와 낙과현상으로 9월 초까지 인공수분을 계속하였다.

8월 중순부터 9월 말에 걸쳐 열매가 성숙하면 채집하여 표지 후에 개별적으로 보관하였다. 실험실에서 열매내 종자의 수, 위치, 발달상태(초기 발육 정지, 후기 발육 정지, 성숙)를 결정하였다. 발육 정지된 배주의 직경이 3 mm 이상이 되어야 후기 발육 정지로 규정하였다. 각 종자는 약 3주간 말린 후 무게를 0.1 mg까지 측정하였다.

특정 모식물, 부식물, 배주의 위치가 종자의 생장에 미치는 영향을 측정하기 위하여 각별 8 cm 사각 jiffy pot을 늘어놓고 임의의 각 화분에 각 종자를 심었다. 각 화분은 부식물, 모식물, 배주의 위치에 따라 표지되었다. 발아시기를 결정하기 위해 파종 후 하루에 2번씩 발아상태를 점검하였다. 발아 후 주 1회씩 각 화분에 1/2 농도의 Hoagland 용액 50 mL를 주었다. 발아 2주와 4주 시기의 식물의 키, 첫 본잎의 크기(길이, 폭)를 측정하였다. 발아 4주 시기에 후손식물의 측정 후 지상부분만 잘라 80°C에서 7일간 말려 건조무게를 측정하였다.

부식물간 화분의 평균 수와 크기의 차이는 1-way ANOVA로서 분석하였다. 모식물, 부식물, 배주위치의 독립변인들이 종자 발달에 미치는 효과를 측정하기 위해 categorical data analysis를 수행하였다(CATMOD 과정, SAS, 1985). 배주의 수가 14~17까지 다양하였으므로 배주의 위치를 재구분하여 3지역으로 나누었다(특별한 언급이 없는 한 이 구분은 이 논문을 통하여 계속 유지된다). 즉 주두쪽으로부터 5번까지는 주두쪽 배주, 6번에서 10번까지는 중앙 배주, 11번 이후의 나머지는 모두 기부쪽 배주로 결정하였다. 표본의 수가 일정치 않았으므로 종자 무게의 변이에 미치는 모식물, 부식물, 배주위치의 효과는 GLM 과정으로(SAS, 1985) 분석하였다. 독립변인간 상호작용이 통계적으로 유의한 경우 분석은 다음 낮은 수준에서 이루어졌다: 예를 들어 3 독립변인이 아니라 2 독립변인을 포함한 모델의 검증이 나머지 1 독립변인의 등급별(group)로 분석되었다. 종자의 무게와 후손의 발아시기, 성장 측정치와의 관계는 pearson correlation analysis로 분석하였다. 발아시기, 발아 후 2주와 4주의 후손의 성장 측정치는 상당히 상관되어 있었으므로 전체적인 분석이 이루어졌다. 즉 후손의 성장치 변이에 미치는 모식물, 부식물, 배주위치의 효과는 GLM내에서 MANOVA를 이용하였다. 모든 분석전에 분석의 가정들이 검증되었다. 예를 들어 모든 변인의 정규분포를 검증하였다. 단 한 변인이 -발아 4주 후 건체량- 정규분포를 보이지 않았으므로 이 변인은 log-transform한 후 분석하였다. 필요한 경우 특정 2 group간 평균값을 Scheffe's test를 이용하여 비교하였으며 이때 type 1 오류를 피하기 위해 유의도 수준을 조정하였다. 일반적으로 Bonferroni의 기준에 근거하였다.

Table 1. Means (\pm SD) for pollen traits among paternal parents. Diameter of pollen grains represents only relative size to the channel used in a particle analyzer (see text)

Paternal parent	Diameter of pollen grains (X \pm SD)	Number of pollen grains/flower (X \pm SD)
Plant 1	73.2 \pm 4.9	103,610.7 \pm 18,977.0
Plant 2	71.4 \pm 5.0	137,237.7 \pm 29,735.5
Plant 3	79.9 \pm 9.2	135,042.2 \pm 45,596.2

Table 2. 1-way CATMOD analysis for the variation of seed maturation. Ovule position was classified to 3 parts (stylar end; middle; basal end position)

	Maternal parent	Paternal parent	Ovule position
χ^2	26.60	31.85	68.90
df	16	8	4
P	0.0461	0.0001	0.0000

결 과

부기능의 변이. 부기능의 지표인 화분의 평균 크기와 꽃당 총 화분의 평균 수에 있어서 부식물간에 상당히 차이가 있었다(Table 1). 세 부식물은 화분의 상대적 직경의 비교에 있어서 유의한 차이를 보였다(1-way ANOVA: $F_{2,24} = 3.857$, $P = 0.0353$). 부식물 3은 부식물 2에 비하여 유의하게 큰 화분을 생산하였다(Scheffe's multiple range test: overall $\alpha = 0.05$). 꽃당 총 화분의 평균 수는 통계적으로 유의하지는 않았으나 F값은 부식물간에 차이가 있음을 보여주고 있다($F_{2,24} = 2.875$, $P = 0.0760$). 즉 부식물 2와 3의 꽃은 부식물 1의 꽃보다 상당히 많은 화분을 소유하고 있었다. 이 결과는 부기능의 요소인 화분의 생산량과 크기가 임의로 선택된 부식물간에 서로 상당히 다르다는 것을 나타낸다.

종자 발달 단계의 변이. 초기 발육 정지, 후기 발육 정지, 종자 성숙이 각기 총 배주의 31.7%, 11.4%, 56.9%를 차지하였다. 표본의 크기가 작아 종자 발달 단계에 대한 다원적 categorical analysis를 수행할 수 없었다. 일원적인 분석은 고려된 세 변인이 모두 즉, 부식물, 모식물, 배주의 위치가 종자 발달에 전체적으로 유의한 영향을 미침을 보여주고 있다(Table 2). 종자 발달 단계에 대하여 모식물은 전체적으로 유의한 영향을 미쳤으나 단계별 분석에 의하면 모식물의 종자 발달 단계에 대한 영향은 단지 후기 발육 정지의 경우에 있어서만 유의하였다($P = 0.017$). 예를 들어

Table 3. Three-way fixed effect model analysis of variance for seed weight. Three-way interaction indicates the interaction between maternal parent, paternal parent, and ovule position

Effect	df	F	P
Maternal parent	8	16.95	0.0001
Paternal parent	4	11.39	0.0001
Parental interaction	26	14.64	0.0001
Ovule position	2	10.49	0.0001
Maternal parent*Ovule position	16	1.02	0.4376
Paternal parent*Ovule position	8	0.86	0.5490
3-way interaction	41	1.68	0.0066

모식물 1과 8은 후기 발육 정지에 있어서 3.5배의 차이를 보였다(각기 16.0%와 4.6%).

이와는 약간 달리 부식물의 영향은 후기 발육 정지와 종자단계에서 모두 유의하였다(양 경우에 모두 $P = 0.000$). 예를 들어 자가수분은(18.4%) 부식물 2와 혼합화분에(각기 6.1%) 비하여 4배나 높은 후기 발육 정지의 비율을, 부식물 2는(63.0%) 부식물 1보다(49.3%) 훨씬 높은 또는 자가수분보다(57.7%) 약간 높은 종자 성숙의 비율을 보였다. 따라서 자가수분의 경우 수정 후 비교적 늦게 종자의 발육이 정지됨으로 인하여 종자 성숙의 확률이 저하된다.

중앙 배주위치는 주두쪽 배주나 기부쪽 배주에 비하여 낮은 초기 발육정지와 높은 종자 성숙 확률을 보여주었다. 예를 들어 주두쪽 배주에서는 거의 절반에 달하는 배주가 초기에 발육 정지 되지만(45.6%) 중앙 배주에서는 훨씬 낮은 초기 발육 정지를 보인다(17.5%). 종자 성숙의 확률은 이와는 반대였다. 중앙 배주에서는 71.5%의 배주가, 주두쪽 배주는 43.1%, 기부쪽 배주는 56.2%가 종자로 성숙하였다. 결국 수확한 종자의 42.2%가 중앙 배주위치에서 얻어졌다.

따라서 열매당 평균 16.5개에 달하는 배주 중 어느 배주가 종자로 성숙하는가는 모식물의 정제, 열매내 배주의 위치가 중요하다고 볼 수 있다. 본 연구의 결과는 부식물의 정제도 종자 성숙에 중요한 요인임을 보여준다. 그러나 이 연구에서 이들 요인들의 상대적 중요도는 정량화할 수 없었다.

종자 무게의 변이. 종자 무게 변이는 56.4~275.2 mg에 걸쳐 있었고 평균 무게는 195.4 mg이었다($N = 545$). 모식물들은 종자의 평균 무게에 있어서 큰 변이를 보였다. 예를 들어 모식물 중 평균적으로 가장 무거운 종자와 가벼운 종자는 약 32.5 mg의 차이를 보였다(모식물 1과 2: 216.1 mg과 163.6 mg). 부식물들도 큰 변이를 보였으나 평균적으로 가장 무겁고 가벼운 종자는 단일 타기수분에서 기원하였다(부식물 1과 3: 204.1 mg과 184.1 mg). 종자

Table 4. 2-way fixed effect model analysis of variance for seed weight for each maternal parent. P values are reported only if an overall model is significant after Bonferroni correction ($P=0.0056$). For each model, significance of each factor was tested at $\alpha=0.01$ level

Effect	Mom 1	Mom 2	Mom 3	Mom 4	Mom 5	Mom 6	Mom 7	Mom 8	Mom 9
	P	P	P	P	P	P	P	P	P
Paternal parent	0.0001	0.0001	0.0001	NS	0.0001	0.0001	0.0001	0.0003	NS
Ovule position	NS ^a	0.0001	NS	0.0087	NS	NS	NS	NS	0.0036
Paternal parent * Ovule position	NS	0.01	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS
Overall model	0.0001	0.0001	0.0001	0.0005	0.0001	0.0001	0.0001	0.0038	0.0031

^aNS=not significant.

Table 5. Pearson correlation coefficients between seed weight and measures of progeny performance. Sample size ranges from 306-375

	Seed wt	Germination date	Plant height at wk 2	First leaf area at wk 2	Plant height at wk 4	First leaf area at wk 4	Dry wt of plant at wk 4
Seed wt	—	-0.03	0.03	-0.01	0.05	0.05	0.03
Germination date		—	-0.55***	-0.51***	-0.54***	-0.55***	-0.61***
Plant height/wk 2			—	-0.84***	0.96***	0.87***	0.88***
Leaf area/wk 2				—	0.84***	0.87***	0.85***
Plant height/wk 4					—	0.91***	0.89***
Leaf area/wk 4						—	0.89***
Dry wt of plant/wk 4							—

* $P<0.05$, ** $P<0.01$, *** $P<0.001$.

무게의 변이에 대한 3원적인 분석은 전체적으로 고도로 유의하였다(Table 3: $F_{105, 439}=8.15$, $P=0.0001$, $R^2=66.1\%$). 변인간 3차 상호작용이 유의하였으나 모식물과 배주 위치, 부식물과 배주 위치간의 2차 상호작용이 유의하지 않았으므로 이 3차 상호작용의 유의성은 모식물과 부식물의 상호작용에 의한 것으로 사료된다. 다시 말해 종자 무게 변이에 대한 각 부식물과 모식물의 영향이 일관적이지 않음을 의미한다. 3차 상호작용에 존재에 의해 이들 3 변인의 상대적 중요성을 동시에 결정할 수 없었으므로 각 모식물에 대하여 후속적인 2원적 분석을 수행하였다.

이원분석의 모델은 유의수준이 낮춰진 후에도 모든 모식물의 경우에 유의하였다(Table 4). 모식물 2를 제외한 모든 모델에서 2차 상호작용이 유의하지 않았다. 모식물 4와 9를 제외하고 각 모식물내에서 부식물의 영향은 고도로 유의하였고 이는 종자 무게에 대한 부식물의 영향이 지대함을 의미한다. 그러나 각 모식물에서 특정 부식물이 일정한 양상을 보이지는 않았다. 다시 말해 특정 부식물이 모든 모식물에서 항상 무거운 종자를 생산하지는 않았다. 예를 들어 모식물 1에서 자기수분과 혼합화분의 수분이(부식물 4와 5) 단일화분의 타기수분보다(부식물 1, 2, 3)

유의하게 무거운 종자를 생산하였으나 모식물 3에서는 단일 타기수분과 혼합화분의 수분이 자기수분의 경우보다 유의하게 무거운 종자를 생산하였다(Scheffe's test: overall $\alpha=0.05$ level).

종자 무게에 대한 배주위치의 효과는 단지 모식물 2, 4, 9에서만 유의하였다. 이 3 모식물에서 배주위치의 효과는 그러나 상당히 일관되었다. Scheffe's test에 의하면 중앙 배주위치나 기부쪽 배주위치가 주두쪽 배주위치보다 유의하게 무거운 종자를 생산하였다(3 모식물의 평균치: 주두쪽 171.2 mg, 중앙 194.7 mg, 기부쪽 200.9 mg). 결국 동부 종자의 무게는 모식물, 부식물, 배주의 위치 모든 변인에 의해 영향을 받았다. 주두쪽의 배주는 부·모식물의 정제에 관계없이 열매 중하부의 배주에 비하여 가벼운 종자를 생산하는 경향이 있었으나 부식물의 효과는 모식물에 따라 일정하지 않았다.

열매당 종자의 수는 2~15개에 이르며 평균 종자의 수는 $8.5(\pm 3.3)$ 이다. 열매당 종자의 수에 대한 모식물, 부식물의 효과는 나타나지 않았다(GLM: $F_{8, 55}=0.47$, $P>0.05$, $F_{4, 59}=1.04$, $P>0.05$). 열매당 종자의 수와 종자의 평균무게의 상관계수는 0.35로서($P=0.005$, $N=64$) 정적인 상관관계를 보

Table 6. (A) Means(\pm SD) for early traits of progeny produced by different paternal parents. (B) 3-way fixed effect model analysis of variance for germination and measures of progeny performance at wk 2 after germination (A)

Paternal parent	N	Progeny trait		
		Germination date (d)	Plant height (mm)	Leaf area of first leaf (mm ²)
1	49	4.96 \pm 2.57	43.67 \pm 20.98	294.05 \pm 285.81
2	69	5.17 \pm 2.68	44.17 \pm 24.52	364.02 \pm 432.18
3	85	5.06 \pm 2.49	49.54 \pm 21.84	446.59 \pm 397.25
Selfed	74	5.20 \pm 2.28	43.91 \pm 19.35	320.93 \pm 333.74
Mixed	65	5.89 \pm 2.51	46.58 \pm 23.79	393.81 \pm 397.29

(B)

Effect	df	Germination date	Plant height	Leaf area of first leaf	Overall MANOVA
Maternal parent	8	2.79 (**)	1.18 (NS)	1.12 (NS)	(*)
Paternal parent	4	0.94 (NS)	1.35 (NS)	2.24 (*)	(*)
Parental interaction	26	1.07 (NS)	1.54 (*)	1.81 (*)	(NS)
Ovule position	2	0.01 (NS)	0.93 (NS)	2.10 (NS)	(NS)
Maternal parent*Ovule position	16	1.74 (*)	1.79 (*)	1.83 (*)	(*)
Paternal parent*Ovule position	8	1.24 (NS)	1.45 (NS)	1.05 (NS)	(NS)
3-way interaction	34	0.85 (NS)	1.19 (NS)	1.30 (NS)	(NS)

NS=P>0.10, *P<0.10, **P<0.01, ***P<0.001. MANOVA criterion is based on Wilks' Lambda.

Table 7. 2-way fixed effect model analysis of variance for germination and measures of progeny performance at wk 2 after germination. Only results of overall MANOVAs are reported. Significance was tested at alpha=0.0333 level (=0.1/3)

Effect	Ovule position		
	Stylar end F	Middle position F	Basal end F
Maternal parent	1.21 (NS)	1.60 (NS)	1.74 (*)
Paternal parent	1.48 (NS)	1.97 (*)	0.73 (NS)
Parental interaction	1.30 (NS)	1.05 (NS)	1.08 (NS)

었다.

후손의 생장 측정치의 변이. 종자 무게와 발아 후 2 주, 4주에 측정된 후손 생장치간의 상관관계를 조사하였을 때 종자의 무게는 어느 측정치와도 상관되지 않았으므로 (Table 5) 후손의 생장에 대한 분석시 종자의 무게를 공 변인으로서 사용할 필요가 없었다. 종자의 발아시기와 후속적인 생장 측정치와는 모두 고도로 부적 상관을 보였다. 이는 빠른 발아가 후손의 더 높은 생장을 가져옴을 의미

한다. 후손의 키, 엽면적, 전체량 등도 서로 강한 정적 상관관을 보여주었다.

발아 2주 후 식물의 생장에 대한 세 독립변인의 효과를 이해하기 위해 MANOVA를 수행하였다(Table 6). 3차적 상호작용은 유의하지 않았으나 모식물과 배주위치간 2차 상호작용이 통계적으로 유의하였다. 각 독립변인에 대한 개별적 분석에서도 모식물과 배주위치간 2차 상호작용은 항상 유의하였다. 이는 특정 모식물이 배주의 위치에 따라 발아시기 및 발아 2주 후 후손의 키, 첫잎의 크기에 각기 다른 영향을 미친다는 것을 의미한다. 따라서 모식물과 부식물의 두 독립변인에 대한 MANOVA를 배주위치에 대하여 각기 수행하였다.

이 결과는 발아시기와 발아 2주 후 후손 생장에 미치는 부·모식물의 영향이 배주의 위치에 따라 다름을 확실히 보여주고 있다(Table 7). 다시 말해 중앙 배주위치에서는 부식물의 정체가 발아시기와 후손의 생장에 미치는 전체적 영향이 유의하였으나 기부쪽 배주위치에서는 모식물의 정체만이 이들 종속변인의 변이에 유의하게 기여하였다. 중앙 배주지역에 대한 univariate analysis는 특히 발아 후 2주의 후손의 키와 엽면적에서 유의성이 있음을 보여주었다(각기 P=0.0101, P=0.0163). 중앙 배주지역에서 부식물 1과(후손의 키) 부식물 3은(엽면적) 특히 자가화분에서 기원한

Table 8. (A) Means(\pm SD) for early traits of progeny produced by different paternal parent. (B) 3-way fixed effect model analysis of variance for measures of progeny performance at wk 4 after germination

Paternal parent	N	Progeny trait		
		Plant height (mm)	Leaf area of first leaf (mm ²)	Dry weight of plant (g)
1	41	60.78 \pm 21.48	701.03 \pm 434.16	2.6845 \pm 0.3197
2	62	61.53 \pm 27.75	785.81 \pm 663.46	2.6754 \pm 0.4417
3	82	65.06 \pm 27.31	775.16 \pm 573.35	2.7346 \pm 0.4113
Selfed	65	59.62 \pm 23.03	686.90 \pm 506.88	2.6506 \pm 0.3980
Mixed	58	64.26 \pm 25.77	802.80 \pm 533.11	2.7182 \pm 0.4197

(B)

Effect	df	Plant height	Leaf area of first leaf	Dry weight of plant	Overall MANOVA
Maternal parent	8	1.05 (**)	1.04 (NS)	1.45 (NS)	(*)
Paternal parent	4	0.72 (NS)	1.08 (NS)	0.83 (NS)	(NS)
Parental interaction	26	1.46 (*)	1.65 (*)	2.07 (***)	(NS)
Ovule position	2	1.03 (NS)	1.19 (NS)	0.59 (NS)	(NS)
Maternal parent * Ovule position	16	1.69 (*)	1.58 (*)	1.69 (*)	(NS)
Paternal parent * Ovule position	8	1.08 (NS)	0.63 (NS)	0.93 (NS)	(NS)
3-way interaction	31	0.06 (NS)	1.09 (NS)	1.10 (NS)	(NS)

NS=P>0.10, *P<0.10, **P<0.01, ***P<0.001. MANOVA criterion is based on Wilks' Lambda.

후손보다 유의하게 나온 생장을 보였다(Scheffe's test: overall alpha=0.20). 예를 들어 부식물 1의 후손의 크기는 53.6 mm인데 비하여 자가수분의 후손은 단지 40.6 mm였다. 기부쪽 배주지역에 대한 분석은 전체적으로 모식물의 효과를 보여주었으나 univariate analysis는 모두 유의하지 않았다. 이는 기부지역에 대한 표본의 크기가 비교적 작기 때문인 듯하다. 모식물의 효과에 대한 일반적 경향은 어느 정도 찾을 수 있었다. 예를 들어 기부지역에서 모식물 5는 모식물 7이나(후손의 키) 모식물 1보다(엽면적) 상당히 나은 생장을 보였다.

발아 4주 후 후손의 생장에 대한 분석에서 모든 3, 2차적 상호작용은 유의하지 않았다(Table 8). 발아 4주 후 후손의 생장 측정치에 전체적인 영향을 미치는 주요 변인은 오직 모식물의 정제 뿐이었다. 후손의 생장 측정치에 대한 univariate analysis는 모식물의 정제가 후손의 키의 변이를 상당히 설명할 수 있음을 보여주었다(P=0.0591, R²=57.5%). 예를 들어 발아 4주 후 모식물 7과 모식물 4는 평균 키에 있어서 유의한 차이를 보였다(각기 66.23 mm와 56.59 mm) (overall alpha=0.30). 따라서 발아시기 및 발아 2주 후의 후손의 생장에 대한 결과와는 달리 발아 4주 후 후손 생장에 대하여서는 배주위치 효과나 부식물의 효과가 존

재하지 않았다. 이런 결과들은 동부의 종자의 성숙양상, 종자의 크기, 후손의 생장이 여러 요인들의 복합적 작용에 의하여 결정됨을 보여주고 있다.

고 찰

종자 발달에 영향을 미치는 요인. 동부(*Vigna unguiculata* L.)에서 평균 16.5개의 배주 중 56.9%만이 종자로 성숙하였으며 종자 성숙의 확률은 배주의 위치에 따라 달랐다. 인공수분 후 부식물, 모식물, 배주위치 등이 종자 발달 단계에 미치는 효과를 분석하기 위해서는 우선 수분 후 어느 정도의 배주가 수정되는가 하는 사실부터 확인하여야 한다. 세 가지 사실이 인공수분 후 동부 자방내 대부분의 배주가 수정됨을 지지한다. 첫째, 인공수분시 충분한 화분이 주두에 묻히도록 하였기 때문에 거의 모든 배주가 수정 가능하다고 믿어진다. 둘째, 인공수분 4.5시간 후 주두가 단절된 여러 열매에서 종자는 주두쪽에서만 형성되었다(미발표 자료). 이 사실은 초기 발육 정지로 분류된 단계가 실제 수정된 배주가 발달도중 도태되는 것임을 입증한다. 셋째, 여러 종에서 실제 발육 정지의 확률이 높은 지역의 배주들이 배양조건에서는 생존 가능하거나(Nakamura,

1988) 또는 수정 후 4배주 중 3개를 무작위적으로 제거했을 때 나머지 1 배주는 성공적으로 성숙한다는 결과(Casper, 1988)도 동부에서 초기 발육 정지로 분류된 배주들도 수정 후에 도태되는 것임을 시사한다.

본 연구는 부식물의 정체가 종자 발달에 중요한 영향을 미침을 보여주고 있다. 즉 이배체인 많은 종자가 도태되는 시기가 특정 부식물에 따라 수정직후 또는 발달도중 등으로 다르다는 사실은 부식물의 종자 발달에 미치는 효과를 의미한다. 예를 들어 초기 발육 정지의 확률은 부식물 1에서 가장 높았고(35.8%) 자가수분에서 가장 낮았다(23.9%). 종자 성숙의 확률을 고려할 때 자가수분의 경우 많은 종자가 발생이 어느 정도 진행된 후에 도태되었음을 나타낸다. 이 결과는 동부에서 자가수분이 흔히 일어남에도 불구하고 (예비실험의 결과) 종자 발달 시기에 근친교배로 인한 기능저하가 발생함을 시사한다. 종자성숙의 확률이 가장 높은 것은 부식물 2였다. 유전적 다양성이 일률적으로 화분간의 경쟁을 증가시킨다면 혼합화분의 경우 종자 성숙의 확률이 가장 높아야 할 것이다. 그러나 이러한 경향은 보이지 않았다. 결국 종자 발달에 부식물의 기여가 있기는 했으나 이 기여의 기작을 설명하는 어려웠다.

모식물에 따라 발육 정지의 양상이 다르다는 사실은 두 가지 가능성을 제시하고 있다. 첫째, 모식물의 자원 수준에 따라 발육 정지의 시기가 조절되는 것이다. 자원이 많이 부족한 경우 아주 초기에 종자의 발육이 정지될 것이다. 그러나 실험 개체들이 비교적 균일한 환경에서 생육되었기 때문에 종자 발달에 대한 모식물의 효과가 완전히 환경적인 요인에 의한 것이라고 보기는 어렵다. 즉 종자 발달에 대한 모식물의 효과는 적어도 약간은 유전적 근거를 가진, 모식물의 선택작용에 의한 것으로 사료된다. 둘째, 종자에 기여한 모식물과 부식물의 유전적 조합이 모식물에 따라 특징적으로 비양립적이라면 결과적으로 발육 정지 양상이 모식물간에 다를 수 있다. 이런 가능성은 종종 지적된 바 있으며(e.g., Marshall and Ellstrand, 1988) 만약 각 모식물의 ramet이 있었다면 두 부모간의 유전적 비양립성의 양상을 통계적으로 추론할 수 있다.

동부에서도 종자 발달단계에 대한 배주의 위치효과가 유의하였다. 즉 중앙 배주지역이 주두나 기부쪽 배주에 비하여 훨씬 높은(71.5%) 종자 성숙의 확률을 보였다. 무작위적 종자 발달의 양상이 다른 연구에서도 보여진 바 있으나 이 양상이 종간에 꼭 일치하는 것은 아니다. 예를 들어 서로 유사하게 6~7개의 배주를 가진 *Phaseolus coccineus*(Rocha and Stephenson, 1990), *P. vulgaris*(Nakamura, 1988), *Caesalpinia eriostachys*(Bawa and Webb, 1984)에서는 기부쪽에서 주두쪽으로 거의 직선적으로 증가하는 종자 성숙의 확률을 보였으나 *Lupinus nanus*(Horovitz et al., 1976)에서는 기부쪽 배주가 가장 높은 확률을 보였다. 동

부와 같이 많은 배주를 가진 종에 대한 연구는 제한되어 있으나 열매당 평균 21 배주를 가진 *Bauhinia unguiculata*에서 주두쪽 배주가 다른 지역 배주보다 유의하게 많이 발육 정지되어 중앙이나 기부쪽의 배주가 종자로 성숙하는 확률이 높았다(Bawa and Webb, 1984). 또한 많은 배주를 갖는 종의 경우 종자 성숙의 양상은 발육 정지 뿐만 아니라 미수정도 중요한 역할을 하는 듯하다. 예를 들어 평균 19 배주를 지닌 *Lathyrus latifolius*에서는 가장 기부쪽의 배주는 약 90%가 수정되지 않았고 주두쪽의 배주는 40% 이상이 발육정지되었으며 결국 7~8번째 배주에서 약 50%로 가장 높은 종자 성숙의 확률을 보였다(Hossaert and Valero, 1988).

이러한 위치효과에 대한 기작으로서 수정 시차(Kambal, 1969; Hill and Lord, 1986), 모식물로부터 영양양분과 배주간의 거리 차(Watson and Casper, 1984), 종자형성에 기여한 화분 유전자형의 차(Lee, 1988)가 제시되었다. 그러나 이런 가설들이 각기 개별적으로 동부의 무작위적 종자형성을 완전히 설명하기에는 부족한 듯하다. 그 이유는 첫째, 동부에서 수정이 주두쪽에서 시작되었으므로 수정 시차가 종자 성숙의 주 요인이 될 수 없었고(미발표 자료), 둘째, 관다발과 가까운 배주지역은 엽병쪽이며, 셋째, 5종류의 인공수분 중 4가지는(단일 타가수분 3, 자가수분 1) 단일한 부계의 화분이므로 화분 유전자형의 다양성이 실질적으로 작을 수 밖에 없다. 동부의 경우 부식물, 모식물, 배주위치간의 상대적 중요성을 평가할 수는 없었으나 종자 발달에 있어서 이들 독립변인들이 각기 유의하였다는 사실은 Marshall과 Ellstrand(1988)가 지적한 대로 특정 부식물에 의해 수정된 배주가 어느 위치에 존재하는가에 따라서 모식물의 선택작용이 일어난다는 가능성을 시사한다. 결국 이 결과는 종자성숙이 상당히 복잡한 변인간의 상호관계에 의하여 이루어짐을 강조한다.

종자 무게의 변이에 기여하는 요인. 종자 무게의 변이에 미치는 부식물과 모식물 정체의 효과의 크기를 상대적으로 비교할 수는 없었으나 동부의 결과는 부모개체의 정체가 개체내 종자크기의 변이에 영향을 미친다는 것을 보여주고 있다. 특히 다른 몇 식물에서 보고(e.g., Andersson 1990; Snow and Spira, 1991)된 바와 같이 부식물의 정체가 종자의 무게 변이에 대단히 중요한 요인이었다. 화분 유전자형간의 증가된 경쟁을 통한 부기능(male function)을 파악하기 위하여 인공수분시 자가화분과 혼합화분을 사용하였다. 그러나 예상과는 달리 혼합화분 인공수분시 열매당 종자의 수나 평균무게가 유의하게 증가하지 않았고, 더욱이 화분간 경쟁이 가장 작다고 믿어지는 자가수분이 항상 가장 가벼운 종자를 생산하지도 않았다. 그럼에도 불구하고 여러 모식물에서 혼합화분 인공수분은 대체로 큰 종자를 형성하였다. 이 결과는 화분 유전자형의 다양성이

증가되었을 때 화분간 경쟁이 종자 무게에 미치는 영향을 내포하고는 있으나 명백히 입증하지는 못하고 있다. 작기 화분의 평균 직경, 평균 수가 다른 단일 타가수분이 수행되었을 때에도 특정 부식물이 모든 모식물에서 항상 크거나 작은 종자를 가져오지는 않았다. 예를 들어 화분의 직경이 상대적으로 크거나(부식물 3) 한 꽃당 총 화분의 수가 많은(부식물 2) 식물이 항상 무거운 종자를 생산하지는 않았다. 부식물 3의 인공수분은 오히려 여러 모식물(모식물 1, 5, 6, 8)에서 가장 가벼운 종자를 생산하였다. 부식물 2의 인공수분은 모식물 5, 6, 7, 8에서 가장 무거운 종자를 생산했지만 이는 화분의 수로 인한 결과로 해석되지 않는다. 주두에 적용된 화분의 양이 종자형성에 정적인 영향을 미친다는 결과는 존재하지만(Mulcahy and Mulcahy, 1987; Winsor *et al.*, 1987; Bertin, 1990; Richardson and Stephenson, 1992) 본 실험의 경우 다양한 인공수분시 주두에 화분이 균일하게 충분히 묻도록 하였고 열매당 종자의 수에 있어서 부·모식물 어느 쪽도 영향을 미치지 못하였으므로 부식물 2와 종자 무게 변이와의 관계는 화분의 수가 아닌 다른 요인의 탓으로 사료된다. 결국 부식물의 효과는 존재하였으나 화분의 수와 크기는 종자 발달 뿐 아니라 종자 무게의 변이에도 일관적이지 못한 양상을 보였다.

종자의 무게는 또한 배주의 위치에 의해서도 큰 영향을 받았다. 유사한 결과가 야생식물, 일년생 작물, 과수 등 다양한 종에서 보여진 바 있다(Horovitz *et al.*, 1976; Stephenson, 1981; Lee, 1988; Nakamura, 1988; Rocha and Stephenson, 1990). 그러나 배주의 효과가 단지 3 모식물에서만 유의하였다는 사실은 부·모식물의 영향에 비해 배주의 효과는 비교적 작다는 것을 의미한다. 이들 3 모식물에서 배주위치의 효과는 그러나 상당히 일관되었다: 중앙 배주위치나 기부쪽 배주위치가 주두쪽 배주위치보다 유의하게 무거운 종자를 생산하였다. 이는 배주의 수정이 주두쪽에서 열병쪽으로 진행한다는 관찰을 고려할 때(형광현미경을 이용한 개인적 관찰) 상당히 재미있는 현상이다. 초기 발육 정지가 주두쪽 배주에서 가장 높았다는 사실 또한 이와 관련된다. 즉 주두쪽 배주에서 수정이 먼저 일어난다고 해도 이들은 먼저 도태된다는 것을 의미한다. 오히려 수정이 시차적으로 늦은 중앙 배주나 기부쪽 배주가 성공적으로 종자로 성숙할 확률이 높고 동시에 무거운 종자를 형성하는 결과를 가져온다. *Phaseolus coccineus*에서도(Rocha and Stephenson, 1990) 종자 성숙확률이 높은 배주지역(주두쪽)이 무거운 종자를 형성하였다.

이같은 비무작위적 종자 무게 변이의 양상은 열매의 해부적 구조와 관련된 바 있다(Watson and Casper, 1984). 즉 열매 상부는 거리상 관다발에서 멀기 때문에 영양공급면에서 열세에 놓여 있다는 것이다. 그러나 비무작위적 종자성숙이 실험적으로 영양공급된 환경에서도 발생한다는

사실(Casper and Wiens, 1981; Nakamura, 1988)은 관다발과의 거리만으로 종자 무게 변이의 양상을 충분히 설명키 어렵다는 것을 보여준다. Marshall과 Ellstrand(1988)는 십자화과 식물인 *Raphanus sativus*에서 전기영동을 이용하여 종자 성숙과 무게의 변이에 모식물의 능동적 선택작용도 중요함을 보여준 바 있다. 즉 수정은 주두쪽에서 시작하여 수정 시차면에서는 주두쪽의 배주가 우세하나 자원공급면에서는 기부에 가까운 쪽이 모식물에 의하여 선택되는 경향이 있고 결과적으로 이 두 구배가 최대치에 이르는 지점이 중앙 배주지역이라는 것이다. 다양한 부식물에 의해 인공수분된 모식물에서 일정한 배주의 위치효과가 있었다는 사실은 열매 중·하부의 종자들이 열매 상부의 종자들에 비해 자원축적면에서 분명 이점을 갖고 있음을 강조한다.

후손 생장에 대한 부·모식물, 배주의 위치효과. 동부 종자의 크기는 고려된 모든 후손 생장의 측정치와 독립적이었다. 반면 발아시기와 그밖의 후손 생장의 측정치들은 서로 고도로 상관되어 있었다. 이는 발아 후 4주에 이르기까지 크기와 상관없이, 발아가 이른 종자가 대체로 보다 큰 후손을 생산한다는 것을 의미한다. 이 데이터는 많은 식물에서 보여진 종자 크기와 후손의 크기, 성장, 번식능력간의 정적 상관과 극히 대조되는 결과이다(Stanton, 1984, 1985; Giles, 1990; more references in Kang *et al.*, 출판중). 그러나 *Campanula americana*에서의 최근의 연구(Richardson and Stephenson, 1992)는 종자의 무게가 후손의 초기의 성장과는 정적으로 상관되었으나 후기의 성장, 번식 측정치와 무관함을 보여주었다. 동부의 경우 농작물이므로 발아가 종자의 크기와 무관하도록 인공선택 되었을 가능성을 배제할 수 없다. 그러나 종자의 크기와 성장 측정치와의 무관성이 실제 동부의 생물적 특성인지는 재검토할 필요가 있다.

배주의 위치(Stephenson *et al.*, 1988; Rocha and Stephenson, 1990), 화분의 양(Schlichting *et al.*, 1990) 또는 부모의 정체와 화분의 양(Richardson and Stephenson, 1992)이 후손의 성공도에 영향을 미친다는 사실이 보고된 바 있다. 동부에서 발아 2주 후 식물의 생장에 대한 분석은 발아시기와 발아 2주 후 후손 생장에 미치는 부·모식물의 영향이 배주의 위치에 따라 다음을 확실히 보여주고 있다. 다시 말해 중앙 배주위치에서는 부식물의 정체가 발아시기와 후손의 생장에 미치는 전체적 영향이 유의하였으나 기부쪽 배주위치에서는 모식물의 정체만이 이들 종속변인의 변이에 유의하게 기여하였다. 중앙 배주지역에서 자가 화분에서 기원한 후손이 다른 부식물에서 기원한 후손에 비하여 일반적으로 키가 작았고 반대로 평균 화분 수가 가장 적은 부식물 1에서 기원한 후손은 다른 후손에 비하여 컸다는 것은 주목할만 하다. 이 결과는 종자생산과 후손의 생장에 미치는 부식물의 영향을 보여주는 것은 하나 이 두

변인간 즉, 화분의 형질과 후손의 성장간, 정적인 상관을 보여준 연구(Marshall and Ellstrand, 1988; Andersson, 1990; Richardson and Stephenson, 1992)와는 일치하지 않는다.

발아시기 및 발아 2주 후의 후손의 성장에 대한 결과와는 달리 발아 4주 후 후손 성장에 대해서는 배주위치 효과나 부식물의 효과가 존재하지 않았다. 즉, 발아 후 4주의 성장에는 모식물의 정체만이, 후손의 키에 대하여서만 유의하였다. 예를 들어 가장 키가 큰 후손은 모식물 5에서, 가장 작은 후손은 모식물 2에서 기원하였다(평균키; 각기 66.23 mm와 56.59 mm). 이런 결과들은 종자의 무게, 후손의 성장 등에 모식물이 부식물에 비하여 큰 영향력을 발휘한다는 선행된 연구결과와 일치한다(Schemske and Pautler, 1984; Mazer, 1987). 종자 성숙은 모식물의 영양수준과 관련된 생리적 영향을 크게 받으므로 통계적으로 유의한 모식물의 효과를 모계 유전자의 영향으로 보기는 어렵다(Roach and Wulff, 1987). 그러나 종자 무게와 후손의 성장에 모식물이 큰 영향을 발휘함에도 불구하고 종자 무게가 후손의 성장에 무관하다는 사실은 후손의 성장시 노출된 모식물의 효과가 종자의 무게에 대한 효과를 통하여 간접적으로 발생한 것이 아님을 지적한다. 결국 종자 무게와 독립적인 모식물의 효과는 적어도 어느 정도는 유전적인 근거를 갖고 있다고 믿어진다(Schlichting *et al.*, 1990; Kang *et al.*, 출판 중). 대부분의 식물에서 부식물은 모식물과는 달리 단지 화분 내의 DNA를 후손에 전달함으로써 부기능을 성취한다. 그렇다면 본 연구에서 밝혀진 부·모식물의 종자 형성, 무게, 후손의 성장에 대한 영향은 적어도 부분적으로는 두 부모의 유전적 기여에 의한 것으로 볼 수 있다. 일반적으로 식물의 경우 초기의 성공 즉, 빠른 발아와 착상은 후속적 성공을 가져온다(Primack and Kang, 1989). 이러한 현상이 모계 또는 부계의 유전적 차이에 근거하여 이루어진다면 자연선택은 매우 강력하게 부기능 및 모기능에 작용할 것이다.

본 연구 결과는 앞으로의 실험에서는 두 가지 양상이 고려되거나 주의되어야 함을 보여준다. 우선 근친교배(또는 타가교배)로 인한 기능저하이다. 동부의 번식적 생태는 분명 이 식물이 자가수분에 적응되었음을 보여주고 있다. 아마도 긴 경작의 역사동안 자가수분 방향으로 인공선택 되었을 것이다. 그러나 번식과정의 여러 단계에서 동부는 근친교배로 인한 기능저하의 가능성을 보여주고 있다. 예를 들어 종자 발달 단계에서 자가수분은 후기 발육 정지의 높은 확률을 보였고 후손 성장에 있어서도 종종 열세를 보였다. 두 부모간 유의한 상호작용이 종자 무게에서 발아 후 4주 후손의 성장에 이르는 모든 조사된 형질에서 나타났다는 사실은 타가교배로 인한 기능저하의 가능성도 제시한다. 다시 말해 특정 부모의 유전적 조합으로 형성된 후손이 특히 열등한 생장을 나타내는 것이다. 이러한 근

친교배(또는 타가교배) 기능저하는 표본의 감소를 가져오고 종자 크기와 후손의 성장에 미치는 부계와 모계의 상대적 기여도의 동시적 평가를 불가능하게 만들었다. 결과적으로 분산량의 분배에 근거하여 여러 형질의 광역적 유전성(Falconer, 1981)을 측정할 수 없었다. 둘째, 본 연구는 동부의 번식과정에 있어서 종자 형성, 종자의 무게에서 발아 및 후손의 초기 성장에 이르기까지 계속적으로 부모의 정체와 배주위치에 의하여 영향을 받고 이들의 영향은 복합적으로 작용함을 보여주고 있다. 그러나 비교적 균일한 환경인 온실에서 얻어진 이같은 결론이 실제 야외의 환경에서 어떻게 일어날지 예측하기는 쉽지 않다. 스트레스가 증가된 환경에서 즉, 식물간 경쟁이 증가된 환경에서 부식물의 다양성이 증가한다는 연구보고가 존재한다(Marshall, 1988). 따라서 같은 실험이 온실과 야외에서 동시에 이루어진다면 부기능의 이해가 더욱 증진될 것으로 사료된다.

식물 번식에 대한 연구에서 부계는 전통적으로 모계에 비하여 관심을 적게 받아왔다(Roach and Wulff, 1987). 부기능의 지표로 쓰인 화분의 상대적 직경과 양이 종자 발달과 후손의 성장에 정적인 상관관계를 보이지는 못했지만 부식물의 정체는 종자 무게와 후손의 초기 성장까지 계속적으로 영향력을 발휘하였다. 이는 부계 배우자가 기여한 유전자에 근거한 자연선택으로 후손의 성공이 결정될 수 있음을 보여준다. 이 결과는 식물번식학의 측면에서 대단히 중요한 의미를 가지고 있을 뿐만 아니라 동부 종자의 무게, 수를 증가시키기 위해 또는 후손의 질을 향상시키기 위해 농업에 이용할 수 있다. 예를 들어 동부를 경작할 때 부계 식물의 유전적 질, 유전적 다양성 등을 고려한다면 종자 크기와 후손의 성장을 향상시킬 수 있을 것이다. 결국 본 연구는 동부의 종자 생산요소의 변이에 미치는 부·모식물의 정체, 배주위치의 영향을 동시에 고려함으로써 종자 생산요소와 후손의 성장에 미치는 요인의 다양성과 복잡성을 강조하고 있다.

적 요

일년생 식물인 콩과의 동부(*Vigna unguiculata* L.)를 이용하여 부식물과 모식물의 정체, 자방내 배주 위치가 종자의 발달단계와 무게의 변이 및 후손의 성장에 미치는 효과를 조사하였다. 본 실험은 온실에서 수행되었다. 아홉 개체를 임의로 선택하여 모식물로 지정하고 부기능 요소에 근거하여 3개체를 부식물로 지정하였다. 부식물 정체의 효과를 평가하기 위하여 5종류의 인공수분을 각 모식물에서 개화하는 대로 수행하였다. 고려한 세 독립변인인, 부식물, 모식물, 배주의 위치가 모두 종자 발달에 대해 유의한 영향을 보였다. 중앙 배주지역의 배주는 주두쪽이나 기부쪽 배주에 대하여 유의하게 높은 종자성숙의 확률을 보였고

이는 위치효과로 알려진 바 있다. 두 부모간 유의한 상호작용으로 인하여 독립변인들의 상대적 중요성을 평가할 수는 없었으나 이들 변인들은 종자 무게에 유의한 효과를 미치는 경향이 있었다. 혼합 화분 수분이 가장 무겁지는 않으나 평균적으로 무거운 종자를 생산하였다. 중앙과 기부의 배주지역은 부·모식물의 정체에 관계없이 주두쪽에 비하여 유의하게 무거운 종자를 생산하였다. 종자의 무게는 후손의 발아 및 성장과 독립적인 관계에 있었다. 발아 후 2주 후손의 발아 및 성장은 부식물간 차이를 보여주었고 이 효과는 중앙 배주에서만 유의하였다. 특히 자기수분에서 기원한 후손의 생장이 상대적으로 좋지 않았다. 발아 후 4주시 후손의 생장은 종자의 무게와 독립적인 모식물의 영향을 받았다. 이 결과는 부식물의 효과는 종자 발달단계에서 후손의 초기 성장까지 존재하였고 모식물의 효과도 동기간에 강력하였음을 보여준다. 또한 이들 부모의 효과는 종종 열대내 배주의 위치에 따라 발현되었다. 결국, 부식물, 모식물의 종자 발달과 종자 무게, 후손의 성장에 대한 영향은 적어도 부분적으로는 두 부모의 유전적 기여에 의한 것이라고 해석된다. 그렇다면 부기능과 모기능에 작용하는 성선택은 종자생산과 관련된 번식형질의 진화를 가져올 수 있을 것으로 사료된다.

사 사

본 연구는 1992년도 한국과학재단의 국내 Post-Doc 연구 지원(2311-477, 강혜순)으로 수행되었으며, particle analyzer의 사용을 허가해준 서울대학교 분자미생물학 연구센터와 종자를 제공한 농촌진흥청 종자은행에 감사하는 바이다.

참 고 문 헌

- Andersson, S. 1990. Paternal effects on seed size in a population of *Crepis ectorum* (Asteraceae). *Oikos* **59**: 3-8.
- Bawa, K.S., and C.J. Webb. 1984. Flower, fruit, and seed abortion in tropical forest trees: implications for the evolution of parental and maternal reproductive patterns. *Am. J. Bot.* **71**: 736-751.
- Bertin, R.I. 1990. Effects of pollination intensity in *Campsis radicans*. *Am. J. Bot.* **77**: 178-187.
- Bertin, R.I., and P.J. Peters. 1992. Paternal effects on offspring quality in *Campsis radicans*. *Am. Nat.* **140**: 166-178.
- Bierzuchudek, P. 1981. Pollinator limitation of plant reproductive effort. *Am. Nat.* **117**: 838-840.
- Casper, B.B. 1988. Evidence for selective abortion in *Cryptantha flava*. *Am. Nat.* **132**: 318-326.
- Casper, B.B., and D. Wiens. 1981. Fixed rates of random ovule abortion in *Cryptantha flava* (Boraginaceae) and its possible relation to seed dispersal. *Ecology* **62**: 866-869.
- Chang, N.K. 1979. Morphological Studies on the Pollen of Flowering Plants in Korea. Seoul National Univ. Press, Seoul. 62 pp.
- Devlin, B. 1988. The effects of stress on reproductive characters of *Lobelia cardinalis* plants. *Ecology* **69**: 1716-1720.
- Dulberger, R., and A. Horovitz. 1984. Gender polymorphism in flowers of *Silene vulgaris* (Moench) Garcke (Caryophyllaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* **89**: 101-117.
- Falconer, D.S. 1981. Introduction to Quantitative Genetics, 2d ed. Longman, New York. pp. 148-169.
- Fenster, C. 1991. Effect of male pollen donor and female seed parent on allocation of resources to developing seeds and fruits in *Chamaecrista fasciculata* (Leguminosae). *Am. J. Bot.* **78**: 13-23.
- Giles, B.E. 1990. The effects of variation in seed size on growth and reproduction in the wild barley *Hordeum vulgare* ssp. *Spontaneum*. *Heredity* **64**: 239-250.
- Harper, J.L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press, New York. pp. 647-778.
- Harper, J.L., P.H. Lowell, and K.G. Moore. 1970. The shapes and size of seeds. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **1**: 327-356.
- Hill, J.P., and E.M. Lord. 1986. Dynamics of pollen tube growth in wild radish, *Raphanus raphanistrum* (Brassicaceae). I. Order of fertilization. *Evolution* **40**: 1328-1333.
- Horovitz, A., L. Meiri, and A. Beiles. 1976. Effects of ovule positions in fabaceous flowers on seed set and outcrossing rates. *Bot. Gaz.* **137**: 250-254.
- Hossaert, M., and M. Valero. 1988. Effect of ovule position in the pod on patterns of seed formation in two species of *Lathyrus* (Leguminosae: Papilionoideae). *Am. J. Bot.* **75**: 1714-1731.
- Kambal, A.E. 1969. Flower drop and fruit set in field beans. *J. Agric. Sci.* **72**: 131-137.
- Kang, H. 1990. Environmental and evolutionary factors affecting seed size in flowering plants. Ph.D. thesis. Boston University, Boston. 231 pp.
- Kang, H., G. Jaschek, and K. S. Bawa. Variation in seed and seedling traits in *Pithecellobium pedicellare*, a tropical rain forest tree. 출판 중 (Oecologia).
- Lee, T.D. 1988. Patterns of fruit and seed production. In, Reproductive ecology of plants, J. Lovest-Doust and L. Lovest-Doust (eds.). Oxford University Press, Oxford. pp. 179-263.
- Marshall, D.L. 1988. Postpollination effects on seed paternity: mechanisms in addition to microgametophyte competition operate in wild radish. *Evolution* **42**: 1256-1266.
- Marshall, D.L., and N.C. Ellstrand. 1988. Effective mate choice in wild radish: evidence for selective seed abortion and its mechanism. *Am. Nat.* **131**: 739-756.

- Mazer, S.J. 1987. Parental effects on components of seed yield in *Raphanus raphanistrum*: implications for natural and sexual selection. *Evolution* **41**: 355-371.
- Mulcahy 1974. Correlation between speed of pollen tube growth and seedling height in *Zea mays* L. *Nature* **249**: 491-493.
- Mulcahy, D.L., and G.B. Mulcahy. 1987. The effects of pollen competition. *Am. Sci.* **75**: 44-50.
- Nakamura, R.R. 1988. Seed abortion and seed size variation within fruits of *Phaseolus vulgaris*: pollen donor and resource limitation effects. *Am. J. Bot.* **75**: 1003-1010.
- Primack, R.B., and H. Kang. 1989. Measuring fitness and natural selection in wild populations. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **20**: 367-396.
- Richardson, T.E., and A.G. Stephenson. 1992. Effects of parentage and size of the pollen load on progeny performance in *Campanula americana*. *Evolution* **46**: 1731-1739.
- Roach, D.A., and R.D. Wulff. 1987. Maternal effects in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **18**: 209-235.
- Rocha, O.J., and A.G. Stephenson. 1990. Effect of ovule position on seed production, seed weight, and progeny performance in *Phaseolus coccineus* L. (Leguminosae). *Am. J. Bot.* **77**: 1320-1329.
- SAS. 1985. SAS User's Guide: Statistics. SAS Institute, Inc., Cary. 956 pp.
- Schemske, D.W., and L.P. Pautler. 1984. The effects of pollen composition on fitness components in a Neotropical herb. *Oecologia* **62**: 31-36.
- Schlichting, C.D., A.G. Stephenson, L.E. Small, and J.A. Winsor. 1990. Pollen loads and progeny vigor in *Cucurbita pepo*: the next generation. *Evolution* **44**: 1358-1372.
- Snow, A.A., and T.P. Spira. 1991. Pollen vigour and the potential for sexual selection in plants. *Nature* **352**: 796-796.
- Stanton, M.L. 1984. Seed variation in wild radish: effect of seed size on components of seedling and adult fitness. *Ecology* **65**: 1105-1112.
- Stanton, M.L. 1985. Seed size and emergence time within a stand of wild radish (*Raphanus raphanistrum* L.): the establishment of a fitness hierarchy. *Oecologia* **67**: 524-531.
- Stephenson, A.G. 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **12**: 253-279.
- Stephenson, A.G., and R.I. Bertin. 1983. Male competition, female choice, and sexual selection in plants. In, *Pollination Biology*. L. Real (ed.) Academic Press, Orlando. pp. 109-149.
- Stephenson, A.G., J.A. Winsor, and C.D. Schlichting. 1988. Evidence for non-random fertilization in the common zucchini, *Cucurbita pepo*. In, *Reproduction in Higher Plants*, M. Cresti, P. Gori, and E. Pacini (eds.) Springer-Verlag, Berlin. pp. 333-338.
- Watson, M.A., and B.B. Casper. 1984. Morphogenetic constraints on patterns of carbon distribution in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **15**: 233-258.
- Winsor, J.A., L.E. Davis, and A.G. Stephenson. 1987. The relationship between pollen load and fruit maturation and the effect of pollen load on offspring vigor in *Cucurbita pepo*. *Am. Nat.* **129**: 643-656.
- Wiens, D. 1984. Ovule survivorship, brood size, life history, breeding system, and reproductive success in plants. *Oecologia* **64**: 47-63.
- Willson, M.F. 1983. *Plant Reproductive Ecology*. John Wiley & Sons, New York. pp. 123-176.