

2n性 單爲生殖 利用에 의한 固定 F₁種子 生產과 그 展望

韓昶烈* · 韓智學†

興農種苗 育種研究所, ¹KIST 生命工學研究所

Prospects on the Fixation of F₁ Hybrid Seed by Means of 2n Apomixis

HARN, Changyawl* · HARN, Chee-Hark¹

Breeding Research Station, Hungnong Seed Co., Chung-buk, 363-950, Korea; ¹Korea Research Institute of Bioscience and Biotechnology, KIST, P.O.Box 115, Taejon, 305-600, Korea. *Corresponding author

Plants belonging to the category of 2n apomixis or agamospermy form embryos and seeds without the processes of normal meiosis and syngamy. Seeds produced in this way have identical genotype of their maternal parent. Three different types of agamospermy are recognized: diplospory, apospory, and adventitious (adventive) embryony. F₁ hybrid cultivars cannot be used as seed sources in the next (F₂) generation because this generation would be extremely variable as a result of genetic segregation. Hybrid vigor is also reduced in the F₂ generation. Therefore, parental stocks for hybrid seed production need to be maintained and cross must be continuously repeated. Agamospermic 2n apomixis would make it possible to fix the genotype of a superior variety so that clonal seeds faithfully representing that genotype could be continuously and cheaply produced independent of pollination. That is, F₁ hybrid seeds could be produced for many generations without loss of vigor or genotype alteration. Production of apomictic F₁ hybrid seed would be simplified because line isolation would not be necessary to produce seed or to maintain parental lines, and the use of male-sterile lines could be avoided. Overall, apomixis would enable a significant reduction in hybrid seed production costs. Additionally, the production of clonal seed is not only important for seed propagated crops, but also for the propagation of heterozygous fruit trees and timbers. Clonal seed would help avoid costly and time-consuming vegetative propagating methods that are currently used to ensure the large-scale production of these plants. Apomixis is scattered throughout the plant kingdom, but few important agricultural crops possess this trait. Therefore, most research to date has centered on introgressing the trait of apomixis into agricultural crops such as wheat, maize, and some forage grasses from wild distant relatives by traditional cross breeding. The classical breeding approach, however, is slow and often impeded by many breeding barriers. These problems could be surmounted by taking mutagenesis or molecular approach. *Arabidopsis thaliana* is a tiny sexually reproducing plant and is convenient in constructing and screening in molecular researches. Male-sterile mutants of *Arabidopsis* are particularly suitable genetic background for mutagenesis and screening for apomictic mutants. Molecular approaches towards isolating the genes controlling the apomictic process are feasible. Direct isolation of genes conferring apomixis development would greatly facilitate the transfer of this trait to wide variety of crops. Such studies are now in progress.

Key words: agamospermy, embryo sac, F₁ hybrid seed, megasporangium

금세기초 遺傳學이 등장하자 곧이어 應用遺傳學인 育種學이 생기면서 품종개량 사업이 비로소 과학적 토대 위에 서 체계적으로 이루어지게 되어 불과 70-80년 사이에 量, 質의으로 우수한 품종들이 폭발적으로 만들어졌다. 품종이 상품으로 가치가 있으려면 우수성 못지않게 중요한 것이 품

종의 균일성이다. 自殖性作物은 자동적으로 유전자들이 homozygous하게 되기 때문에 균일한 純系를 만들 수 있어 품종의 균일성은 얻기도 쉽고 유지하기도 쉽다. 즉 품종개량하기가 쉽다는 이야기이다. 그러나 他殖性作物의 경우는 유전자들을 homozygous 하게 만들기도 힘들고 만들었다 해

도 유지하기가 힘들고 homozygous하게 하면 弱勢現象이 있어 homo화해도 안된다. 즉 이런 작물들은 육종하기가 극히 까다롭다는 이야기이다. 이런 타식성작물에서는 약세가 되지 않을 정도로 또 적정 수준의 純度를 유지하게끔 유사계통 간에 授粉이 되도록 해서 소위 「固定種」을 만들어 써왔다.

이런 純度를 높여 품종의 균일성을 확보하려는 육종, 다시 말해서 유전자의 homozygosity에 입각한 품종개량을 수십년 동안 해오다가 금세기 중반부터는 유전자들을 heterozygous 상태가 되도록 하면 強勢가 된다는 이론 즉 heterosis 현상을 육종에 도입, 異系統, 異品種間에 交雜을 해서 강세현상을 나타내는 잡종 F₁ 세대를 직접 품종화하는 식의 육종법이 탄생되었다. 이로써 homozygosity에 입각한 육종에서 heterozygosity를 목표로 하는 것으로 품종개량의 방향이 일대 전환을 한 셈이다.

서로 다른 두 품종의 自殖系 간에 교접을 해서 F₁ 종자를 만든다고 하지만 A, B 두 품종을 나란히 배열해 놓으면 A, B간의 잡종종자만 생기는 것이 아니고 A, B 품종의 자식종자도 각각 생겨 F₁ 종자에 混存하게 된다. A, B간의 F₁종자만 강세이지 A, B의 각 자식 종자는 질이 떨어져 품종의 균일성을 저하시킨다. 그러므로 F₁ 종자 생산에서 제일 문제되는 것은 어떻게 하면 양친 품종에서 자식종자를 형성하는 것을 막을 수 있는가에 있다. 그런데 F₁ 종자 채종에 있어서 자식종자 형성을 피할 수 있는 현상과 이 현상을 F₁ 채종에 이용할 수 있는 기술이 1950년을 전후해서 개발되었는데 그것이 自家不和合現象(self-incompatibility 略해서 SI)과 雄性不稔性(male-sterility 略해서 MS)의 이용이다. 전자에서는 양친 품종 모두 완벽한 SI 自殖系를 쓰면 F₁ 종자만 생기고 후자에서는 母親 품종을 MS로 하고 모친 품종에서 채종하면 F₁ 종자만 생긴다. 전자인 SI현상을 이용한 F₁ 종자 채종체계는 우리나라 禹長春 박사의 연구이고 후자인 MS 이용은 미국 Jones박사의 업적인데, 현행 육종을 F₁ 육종으로 한 단계 격상시키는데 그들은 큰 공헌을 했다.

유전자를 heterozygous 상태로 만들면 그 유전자들이 homozygous 상태로 있는 것에 비해 훨씬 강세가 된다. 즉 생장속도, 초장, 엽면적, 생산량, 조숙성 등에서 월등해지는 테, 이것을 쉽게 말하면 식물이 크고 저항력이 강하고 다수성이 된다라고 할 수 있다. 유전자가 hetero 상태일 때 이런 현상이 나타난다고 해서 heterosis, 서로 다른 품종간에 잡종을 만들었을 때 강세가 된다고 해서 hybrid vigour라고도 한다. 왜 잡종강세가 되는지 그 이론적 근거는 아직 증명을 못하고 있고 옛부터 여러 假說들이 제창되고 있다. 그 가설들은 과학적 토대 위에서 주장된 것이 아니기 때문에 그들을 여기에 소개할 필요는 없을 것 같아 생략하기로 한다.

Heterosis의 이론적 근거는 아직 잘 모르고 있지만 강세현상은 확실한 것이어서 오늘날 화훼, 채소를 비롯한 대부분의 원예작물, 일부 자식성 주곡류, 각종 가축, 양잠, 임목

등 모든 분야의 육종에서 F₁ 품종을 만들고 있어 오늘날 F₁ 육종은 품종 개량의 주류를 이루고 있고 또 금후에도 古典育種의 근간이 될 것이라고 본다.

앞에서 언급했듯이 농작물의 경우 F₁ 생산은 거의 SI, MS의 두 유전 현상을 이용하고 있는데, SI를 이용하는 것은 十字花科 채소 정도이고 기타 작물에서는 거의 MS의 유전기구를 이용하고 있다. 그런데 SI, MS 모두 그 유전 기구를 구명해 내는데 또 MS 유전자, 회복유전자 같은 특정 유전자를 찾아내는데 오랜 시일이 소요될 뿐 아니라 SI, MS 유전자의 발현이 환경 여하에 따라 쉽게 변하는 수가 있는 등 이들 유전기구를 이용해서 F₁ 종자를 생산한다는 것이 그리 쉬운 일이 아니다. 이런 관계로 F₁ 종자가 高價이고 농민의 부담도 적지 않다.

이와 같이 F₁ 이용이 쉬운 일이 아닌데, 이보다 더 큰 문제는 F₁ 종자만 쓸 수 있지 F₁에서 채종한 F₂ 세대는 종자로서 쓸 수가 없다는 것이다. F₁은 극도로 heterozygous하다. 이 F₁에서 F₂ 종자를 받으면 감수분열과 수정을 거쳐 F₂ 종자가 되기 때문에 F₂에는 심한 變異, 弱勢 등이 나타나고 균일성을 상실, 종자로서 쓸모가 없게 된다. 이로써 경작자는 F₁ 종자를 매년 사다 써야된다는 이야기가 된다. 이와 같이 F₁만이 품종으로 가치가 있고 여기서 받은 F₂ 종자는 품종으로 쓸 수가 없어 F₁ 품종을 흔히 한번만 쓰고 버리는 1회용 주사기에 비유하기도 한다.

만일 F₁ 식물이 종자를 만들 때에 감수분열과 수정의 과정을 거치지 않고 2n性의 난세포가 되고 이것이 수정 없이 직접 배발생을 하든가 아니면 배주 주심조직의 체세포(2n)가 직접 배발생을 해서 종자가 된다고 하면, 다시 말해서 F₁이 2n性의 單爲生殖으로 종자를 만들 수 있다고 하면 이 종자는 母體인 F₁과 genotype이 똑같기 때문에 이렇게 해서 생긴 F₂ 개체들은 F₁세대와 똑같아진다. 다시 말하면 F₁이 固定(true-breeding)된다는 것이고 이런 유전기구를 가진 F₁ 종자는 固定 F₁雜種種子(bred-true F₁ hybrid seed)라고 할 수 있다. 이것은 영양번식과 같은 증식을 종자의 형태로 한다는 것인데 요즘 말로는 종자의 형태로 cloning한다는 것과 같다.

식물의 正統 생식 양식에서는 배주 주심의 胞原細胞에서 대胞子母細胞가 分化되고 이 모세포가 감수분열을 해서 核相 n의 대포자가 되고 이 대포자에서 배낭이 만들어지고 그 안에 난세포가 생기고 이 난세포가 화분에서 온 精細胞와 수정이 되고 배발생, 종자 형성이 되는 것인데, 앞에서 말한 단위생식적 종자 형성은 감수분열과 수정을 모두 생략함으로써 모본과 유전자 조성이 똑같은 종자를 만들어낸다는 것이다.

감수분열을 생략한 2n性 난세포가 단독 종자를 만든다면 가 배주 주심조직의 체세포가 직접 종자가 된다던가 하는 예는 자연계에는 흔히 있는 현상이다. 특히 열대지방의 식물 중 배수체 식물, 異種屬間 交雜(wide-cross)의 잡종 개체

에서 많이 발견된다. 2n性의 난세포나 체세포(2n)가 수정없이 단독 배발생한다고 해서 단위생식(apomixis)이라고 하는데, 이 apomixis라는 用語는 옛부터 여러 의미로 널리 써왔기 때문에 혼돈을 일으킬 염려가 있어 本文에서는 2n性 난세포나 체세포가 단독으로 배발생하는 경우를 특히 agamospermy라고 하기로 한다. 즉 apomixis는 廣義로 쓰이고 agamospermy는 狹義로서 특정 apomixis를 지칭한다고 생각하면 된다. agamospermy에도 여러 類型이 있지만 모두 모본과 genotype이 같은 종자를 만든다는데 있어서는 공통적이다.

우수한 F₁ 개체를 하나 만들고 이 F₁이 apomixis의 특성을 갖도록 조작을 하면 F₁ 개체는 자기와 똑같은 유전자 조성의 종자를 만들어내기 때문에 농민은 현재 자식성 작물인 벼, 밀, 보리, 콩에서 다음 해의 종자를 자가채종해서 쓰듯이 F₁ 개체에서 다음 해의 종자를 받아 쓸 수 있어 큰 이득이 되고 F₁ 종자 생산업자는 기왕처럼 F₁ 종자를 독점 판매하지 못한다는 불이익은 있겠지만 계통 유지, 채종할 때의 隔離가 필요 없고 MS 이용에 드는 막대한 노력이 필요 없어 F₁ 종자를 염가로 쉽게, 단시일에 만들 수 있고 매년 새로운 품종을 계속 만들 수 있어 이 단위생식을 이용한 고정 F₁ 종자 생산은 F₁ 육종에 일대혁신이 아닐 수 없다. F₁ 품종 이외에도 과수, 林木, 관상화훼 등 기왕에 영양번식에 의존하던 식물에 이 단위생식을 도입함으로써 모본과 똑같은 것을 종자의 형태로 증식할 수 있어, 번식이 쉽고 경비가 적게 들게 된다.

이제 agamospermy라는 단위생식은 대체 어떤 것이며 이 특성을 어떻게 F₁에 도입할 수 있는지, 현재 연구 현황과 전망은 어떤지 등에 대해 생각해 보기로 하겠지만, 단위생식에 대한 것을 설명하기 전에 우선 한 두가지 기본적인 문제에 대해 이야기해 두는 것이 좋을 것 같다.

먼저 생물이 진화하면서 性의 分化가 생기고 감수분열과 수정현상이 생겼는데 이것이 생물진화에 어떤 영향을 끼쳤는지를 생각해 보고 아울러 일반 정상 식물에서는 정상과정을 거쳐 배발생, 종자형성을 하는데 이런 正統生殖의 각 단계 즉 감수분열에 의한 大,小胞子 형성(mega-, micro-sporogenesis), 대,소포자에서 雌,雄性配偶體(mega-, micro-gametophyte) 형성, 雌,雄性配偶子(mega-, micro-gamete) 형성, 난세포의 수정(syngamy)과 融合極核의 수정(triple fusion)을 거쳐 胚發生, 胚乳形成 등이 이루어지는데, 이 각 단계에 대해 간단히 적기로 한다.

生物進化에 있어서 性分化의 意義

약 36억년 전 지구에 처음 생명체가 생겨난 이래 20여억년 간은 생물의 진화가 극히 완만했는데 이 시기를 생물진화 遲遲不進시대라고 말할 수 있다. 이 시기의 전반부에는 현재의 세균의 선조, 후반부에는 현재의 藍藻類의 선조격인

원시미생물들이 살았는데 당시의 지구는 雷電, 지진, 화산폭발, 지열 등이 심할 뿐 아니라 大氣에는 산소가 없으니 ozone층도 없어 강렬한 자외선 등이 여과없이 지구에 도달, 돌연변이는 엄청나게 많이 일어났을 것이다. 즉 유전물질인 DNA의 base에 다양한 변이가 일어나면서 적응된 것은 계속 증가하고 적응이 안되는 것은 급속히 도태되는 식으로 미생물들이 빠른 속도로 변해갔을 것이다.

이 시대의 돌연변이는 우리의 상상을 초월하는 高頻度의 것이었겠지만 그것이 DNA의 base level의 것이어서 변이가 미생물의 범위를 벗어나지를 못했다. 이와 같이 생명체 탄생 이후 20여억년 간은 돌연변이가 심하고 유전물질의 변이가 빨리 진행되고 진화가 급격히 이루어졌지만 진화는 미생물의 범위를 뛰어넘지를 못했다. 오늘날 지구상의 세균을 비롯한 미생물들은 이런 고대 원시 미생물들의 後裔들로서 미생물 level이긴 하지만 심히 진화된 것이라고 볼 수 있다.

특기할 것은 이 시대의 후반부에 광합성능을 가진 미생물인 cyanobacteria가 태어났다는 사실인데 이것은 오늘의 藍藻類의 선조격이다. 풍부한 공중 CO₂와 물을 자원으로 광합성을 하면서 이 미생물은 급속히 증식, 계속 공중에 O₂를 방출했는데, 이로써 無酸素였던 大氣가 점점 산소가 있는 대기로 변하기 시작했다. 그때까지의 미생물들은 산소없는 상태에서 태어나서 산소의 필요없이 살던 anaerobic microbe였기 때문에 대기 중에 산소가 생기는 바람에 적응이 안되어 대부분은 사멸되고 일부는 지중 깊은 산소 없는 곳에서 근근히 생명을 유지했다. 미생물에는 계속 돌연변이가 생겨 산소의 해를 별로 받지 않는 것이 태어나는가 하면 산소를 적극적으로 이용하는 새로운 것도 생겨났다. 현존의 생물은 대기 중의 산소는 당연한 것으로 생명유지에 절대적인 것 이지만 그 당시의 無酸素 下에 생겨난 생물들에는 산소는 일종의 毒gas처럼 작용했을 것이다. cyanobacteria는 풍부한 수분과 CO₂로 크게 번창, 소위 cyanobacteria 왕국을 전설했는데, 이로써 대기는 무산소에서 산소 있는 것으로 변하고 anaerobic한 미생물만 살던 지구는 비로소 산소를 이용하는 생물이 사는 곳으로 바뀌었다.

20여억년 간 미생물의 시대가 계속되다가 지금부터 약 10억년 전 당시의 단세포 真核생물에 雌,雄의 性의 分化가 생겼는데, 이것을 계기로 생물의 진화는 폭발적으로 급진전되었다.

♀, ♂性을 갖게 되면 兩性은 接合(conjugation)을 하게 되는데, 접합체의 유전물질 즉 genome의 量은 倍加 즉 2n이 된다. 접합하기 전의 것은 자연히 n으로 표시할 수 있다. 유전물질이 2n 상태의 핵을 흔히 複相核, 반감된 n상태의 핵을 單相核이라고 표현한다. 2n의 개체가 다시 다음의 접합을 하려면 유전물질이 다시 그 전의 것 즉 n으로 還元되어야 하는데, 2n體에서 n으로 유전물질이 半減되어 본래의 것으로 환원되는 분열을 還元分裂이라고 한다. 10억년 전의 극히 원시적인 단세포 진핵생물은 이와 같이 ♀, ♂의 性으

로分化되면서 우, ♀이 접합해서 $2n$ 가 되고 $2n$ 에서는 다시 n 으로 환원되는 분열이 생겨, 생물에 비로소 핵상이 $2n$ 의複相世代와 n 의單相世代가 교番되는 생활사(life cycle)가 생겼는데, 전자의接合은 오늘의受精(학술적으로는syngamy, 일반 용어는fertilization)에 해당하고 후자의환원분열은 보통減數分裂(학술적으로는meiosis, 일반용어로는reduction division)로 통한다. 또한 수정에 의해 생기는 $2n$ 核은造胞體世代의始原이고 환원분열에 의한 n 세대는 오늘의配偶體世代의시작이다. 오늘의 단세포真核綠藻類인Chlamydomonas는 10억년 전 처음 성분화된 진핵 단세포생물과 흡사한 생활사를 가지고 있다.

생명체가 약 36억년 전에 지구에 태어났지만 20여억년간은 미생물의 한계를 벗어나지 못하는 느린 진화를 하다가 성의 분화가 생기면서 폭발적으로 진행, 오늘과 같은 동식물, 인간으로 다양하게 분화되었는데, 이것이 불과 10억년 사이에 이루어졌다. 그러면 性의分化가 어떻게 해서 다양한 생물이 생겨날 수 있게 했는지에 대해 생각해 보기로 한다.

減數分裂, 受精 그리고 遺傳的 變異

雌雄性의 분화가 생기면 당연히 수정에 의해 核相이 $2n$ 의 접합체가 생기고 이 $2n$ 體에서 다음의 수정에 대비하기 위해 核相이 半減(n)되는 감수분열을 해야한다. 즉 성분화 때문에 생물에 감수분열과 수정이라는 생식에 필요한 기구가 생긴 것이다.

감수분열에서는 양친의 genome을 구성하는 相同의 염색체들이對合, 2價染色體를 만드는데, 감수분열 후기 이 2價染色體를 구성했던 염색체들이 분리, 세포兩極으로 이동, 핵상 n 의 세포를 만든다. 이 때에 양친 genome을 구성하는 염색체들 간에 recombination이 생겨 염색체 level에서 다양한 생식세포들이 만들어진다. 농작물에는 염색체 수가 $2n=20\sim40$ 의 것이 많은데, 만일 어떤 작물이 $2n=24$ ($n=12$)의 염색체를 가지고 있다고 하고 두 품종간에 잡종을 만들었다 하면 이 잡종의 감수분열에서는 2^{12} 종류의 염색체 recombination이 된 생식세포를 만들어 낼 것이다. 한 염색체 안에 수백, 수천의 유전자가 있다고 가정하면 염색체 level의 recombination은 유전자群을 단위로 한 recombination이라고 할 수 있다.

감수분열前期의 太絲期(pachytene)에서는 상동염색체 내에서 유전자와 유전자 사이 즉 non-genic DNA sequence에서交叉(crossing-over)가 생기는데 이것을 intergenic crossing-over라고 한다. 이런 상동염색체 내의 유전자간의 crossing-over로 인해 생식세포는 더욱 다양해진다. 옛날에는 유전자는 염색체상의 한 点(point)이라고 생각했다. 즉 염색체 상에 여러 유전자가 점상태로 線狀配列되어 있다고 생각했기 때문에 유전자 사이에서 교차가 일어난다는 것이 쉽게 납

득이 되고 또 유전 실험에서 상상한 교차 현상을 광학현미경 하에서 실지 관찰할 수도 있었다. 감수분열 전기對合된 상동염색체에서 관찰되는 chiasma현상이 유전실험에서 가정한 crossing-over에 해당된다는 것을 알아냈다. 이런 유전자와 유전자 사이의 교차는 많이 연구되었고 그 결과 linkage map, 염색체지도 등이 만들어지기도 했다.

그런데 교차는 유전자간에서만 일어나는 것이 아니다. 유전자 내에서도 일어난다. 옛날에는 유전자를 点으로 생각했기 때문에 한 유전자 안에서 crossing-over가 일어난다는 것은 상상도 할 수 없고 간혹 이상한 현상이 생기면 설명不可로 그냥 덮어두었다. 그런데 오늘날은 이런 이상 현상의 정체가 밝혀졌다. 오늘의 유전자는 염색체 상의 点이 아니고 긴 DNA분자 한 조각(segment)이다. 대장균같은 세균들의 유전자는 평균 길이가 1 kbp이고 사람을 포함한 진핵생물의 한개의 유전자의 길이는 앞(5'쪽)과 뒤(3'쪽)의 regulatory sequence를 제외하고도 약 3 kbp나 된다. 이런 관계 때문에 상동염색체의 상동유전자 사이에서 유전자 내의 교차가 생길 수 있다. 진핵생물의 유전자에는 exon 영역과 intron 영역이 있는데 교차는 intron 영역, exon 영역 모두에서 일어날 수 있으나 intron 영역에서 생긴 것은 mild한 변화여서 도태되지 않고 기능있는 생식세포를 만들 것이다. 한 유전자 안의 교차라고 해서 intragenic crossing-over라고 한다.

이와 같이 감수분열에서는 염색체 level에서 유전자群 단위의 recombination, 유전자 간의 crossing-over에 의한 유전자의 recombination, 유전자 안에서의 crossing-over에 의한 exon의 recombination 등에 의해 거의 무한정에 가까운 다양한 변이를 가진 생식세포들을 만들어내고 이런 생식세포들의 수정에 의해 엄청난 변이를 가진 후대를 만들어냄으로써 풍부한 진화의 소재를 제공한다. 20여억년 동안 미미한 진화를 해오다가 성의 분화, 감수분열과 수정기구가 생물들에 생기면서 진화는 급진전했는데, 그것은 recombination에 의해 다양한 생식세포가 생겼기 때문이다. 우리는 감수분열을 흔히 염색체가 $2n$ 에서 n 으로半減되는 기구로만 생각하기 쉬운데 감수분열의 생물학적 의의는 후대에 유전적 다양성(genetic diversity)을 부여하는데 있다고 할 수 있다.

위에서는 recombination에 의해 다양한 생식세포가 생기고 이로 인해 심한 변이가 일어나고 진화에 기여했다는데 대해 설명했는데, 이것은 감수분열의 중요성의 일부만을 생각해 본 것이다. 다시 말해 감수분열의 의의는 여기서 그치는 것이 아니다. recombination 못지않게 중요한 것이 감수분열 시에 생기는 각종 염색체 이상현상인데, 이것이 또 생물진화를 폭발적으로 급진전시키는데 기여했다. 염색체 이상 중 한두 가지 예를 들어보기로 한다.

감수분열 전기對合期(zygotene)에 상동염색체가對合을 해서 2價染色體를 만드는데, 때로는 이 대합이 均等對合이

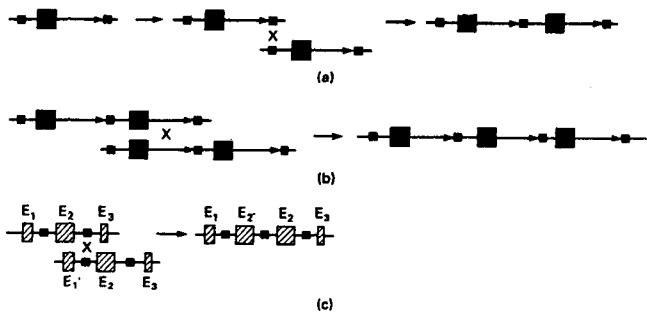


Figure 1. Unequal crossing over at homologous short repeated DNA sequences (small box) dispersed between or within genes. Duplication of a gene by unequal crossing over may occur (a) once or (b) repeatedly to produce two or more copies of the original coding sequence. (c) Unequal crossing over involving short DNA repeats in intervening sequences between exons (E_1 - E_3) may similarly lead to a recombinant gene containing one or more duplicated coding segments (Jeffrey and Haris).

되지 않고 不均等對合이 되는 수가 있다. 이런 불균등 대합이 된 후 교차가 일어나면 한 쪽에는 긴 염색체(DNA)가, 반대쪽엔 짧은 것이 생겨나는데(Figure 1) 이런 급격한 변화를 가진 생식세포가 기능이 있어 소실되지 않을 때에는 후대에 급격한 변이체가 태어날 수 있다. 또한 감수분열기에는 환경변화에 대단히 민감해서 각종 염색체 이상이 생기는데 그 중의 하나가 염색체 수가 반감이 되지 않고 그냥 $2n$ 상태로 되어 버리는 소위 復舊核(restitution nucleus)의 발생이다. $2n$ 性의 생식세포는 후대에 배수체 출현의 원인이다. 배수체를 비롯 각종 염색체 이상을 가진 개체는 대개 불임이 심해서 종자번식은 잘 안되지만 식물에는 종자번식 이외에 영양번식도 겸한 것이 많아서 이런 급격한 genome의 변이체도 도태되지 않고 살아남았다가 적응된 환경이 오기를 기다린다.

이와 같이 생물에 감수분열의 기구가 생기면서 recombination에 의한 다양한 생식세포, 염색체 이상에 의한 급격한 genome의 변화를 가진 생식세포 등의 발생으로 생물의 진화는 급격히 진행되었다.

大·小胞子, 雌·雄性 配偶子 形成 및 受精

花器가分化된지 얼마 안된 어린 화뢰의 幼藥을 횡단해 보면 약의 4귀(耳, lobe)의 表皮직하에 약의 다른 세포와는 좀 다른 상태의 세포가 관찰된다. 이 세포들은 크기도 하거니와 세포질이 많아 염색하면 濃染되어, 주변 세포와 쉽게 식별이 된다. 이것을 胞原細胞(archesporium)라고 하는데 이 세포는 곧 藥壁에 대해 平行으로 緣邊分裂을 해서 内外의 두 세포를 만드는데, 바깥쪽의 것은 1~2회 더 분열해서 밖으로부터 内被(endothecium), 中層, tapetum으로 된 약 벽조직을 형성하고 안쪽 세포는 여러 번 분열하여 다수의

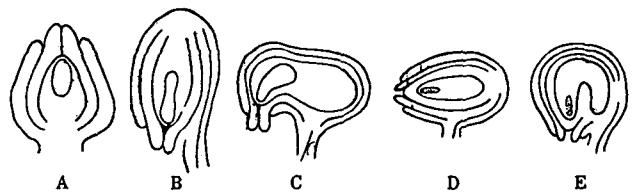


Figure 2. Types of ovules as seen in vertical longitudinal section. A, atropous or orthotropous. B, anatropous. C, campylotropous. D, hemianatropous. E, amphitropous (Plantl).

小胞子母細胞로 발달한다.

1年生 草本植物에서는 개화 10~15日 전에 소포자모세포들은 감수분열을 해서 핵상이 n으로 된 소포자를 만든다. 이 소포자들은 핵분열을 해서 영양세포와 생식세포를 만드는데 禾本科, 十字花科에서와 같이 개화, 화분이 飛散할 무렵 생식세포가 분열, 두개의 精細胞로 되어 있는 경우도 있고 Allium屬, 茄子科 식물들에서와 같이 생식세포 상태로 화분이 성숙하고 화분관이 암술 화주안을 伸張해 내려가면서 精細胞를 만드는 경우도 있다. 전자를 3細胞性花粉, 후자를 2세포성화분이라고 하는데 3핵성, 2핵성 화분이라고 잘못된 用語가 더 많이 통용된다.

영양세포와 생식세포 또는 영양세포와 두 개의 정세포로 된 것을 우리는 옛부터 꽃의 가루 즉 花粉이라는 俗된 말로 불러 왔지만 식물학상으로는 精細胞라는 雄性配偶子를 만드는 식물체 즉 웅성배우체 식물이다. 苔蘚類나 羊齒類 같은 下等植物에서는 웅성배우체는 복잡하게 分化된 영양기관과 다수의 정세포를 가진 복잡한 藏精器로 되어 있고 우리는 이것을 흔히 이끼의 雄株라고 부르고 있다. 被子植物로 진화해 오면서 영양기관이 모두 퇴화, 한 개의 영양세포만 남게 되었고 藏精器도 완전 퇴화, 없어졌고 정세포수도 극소화 되어버려 꼭 필요한 두 개만 남게 되어 화분이 현미경적 존재로 퇴화되었지만 이끼의 雄株에 해당하는 엄연한 웅성의 배우체식물이다.

화분이나 화분안의 정세포는 약의 表皮直下의 tunica 제2층 (LⅡ층)에서 유래되었는데, 이 약의 LⅡ층은 영양기관 생장점의 제2층, 그 앞단계인 종자 생장점, 胚, 幼芽 분열조직의 제2층에서 유래된 것이다.

암술 子房의 胎座에서 胚珠가 발생하는 것을 보면 배주頂端이 처음 자방 윗쪽을 향해 자라다가 점차 자방 측면을 향하고 개화할 무렵에는 자방 하부 胎座쪽을 향하게 되는데 이런 배주를 倒生胚珠라고 한다. 이와는 반대로 여뀌식물 같은 것은 성숙 배주가 자방 上部를 향하고 있는데 이런型을 直生胚珠라고 부른다. 이 밖에 이 두 형의 중간형들이 여럿 있지만 식물의 약 80%는 도생배주여서 교과서 같은데는 항상 도생배주의 그림을 例示하고 있다(Figure 2).

아주 어린 배주 珠心頂端의 表皮直下層 (LⅡ層)에는 주변 세포들과는 구별이 되는 세포가分化되는데 이것을

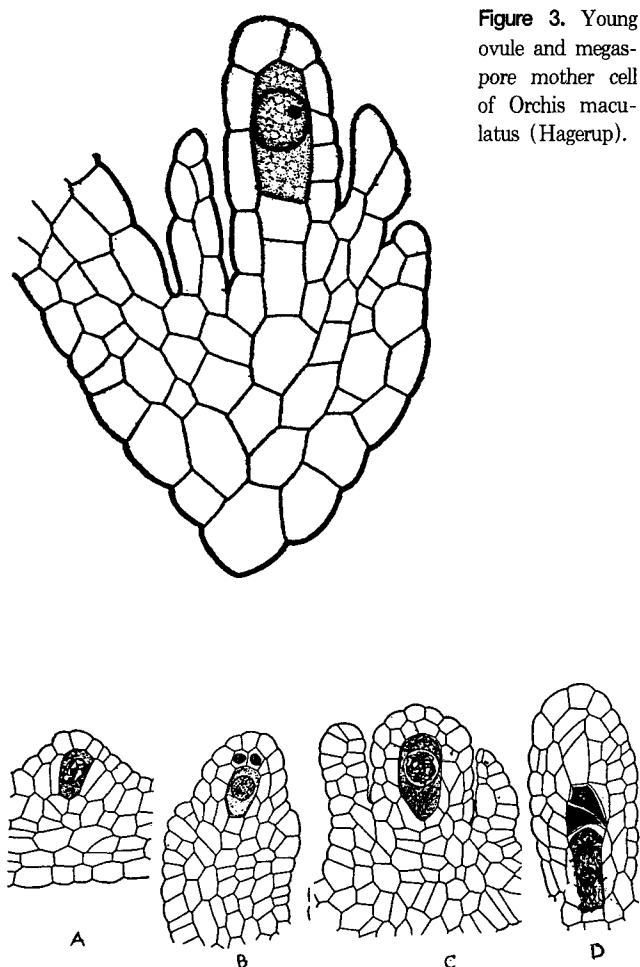


Figure 4. Formation of megasporangia in *Hydrilla verticillata*. A, hypodermal archesporial cell. B, anticlinal division of primary parietal. C, megasporangium mother cell in prophase of meiosis I. D, tetrad of megasporangia.

胞原細胞라고 한다. 이 포원세포는 그냥 직접 大孢子母細胞로 분화되는 수도 있고(Figure 3) 몇 번 세포분열을 해서 珠壁組織을 만든 후 대포자모세포로 분화되는 수도 있다(Figure 4). 대포자모세포는 감수분열을 해서 4개의 n 性大孢子를 만들지만 그중 한 개만이 기능 있는 대포자 구실을 한다(Figure 4). 대포자모세포의 감수분열은 소포자모세포의 감수분열보다 좀 늦는 경우가 많다.

한 花器 안에는 药이 많을 뿐 아니라 한 개의 약 안에도 수많은 소포자모세포가 있지만 대포자모세포는 배주 안에 하나 밖에 없어 감수분열에 관한 연구는 대포자모세포를 재료로 해서는 하기가 힘들어 대부분 소포자모세포를 재료로 쓰는 수가 많다. 그러나 배주珠心안의 포원세포나 대포자모세포는 그 分化정도가 뚜렷해서 주변 체세포와는 쉽게 구별되어, 감수분열의 시기만 잘 포착하면 염색한 조직표본에서 감수분열을 쉽게 관찰할 수도 있다.

핵상이 n 가 된 대포자의 핵은 연속 3회 분열해서 핵상이

Figure 3. Young ovule and megasporangium mother cell of *Orchis maculatus* (Hagerup).

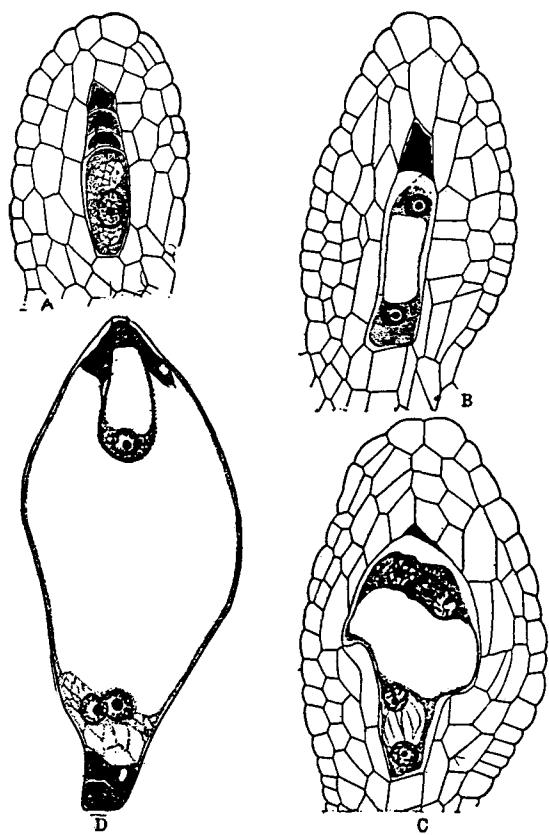


Figure 5. Development of embryo sac in *Hydrilla verticillata*. A, tetrad of megasporangia with chalazal cell functioning. B,C, two-nucleate and four-nucleate embryo sacs. D, mature embryo sac: synergids have degenerated.

n性인 遊離核으로 된 8核胚囊을 만들고 곧이어 卵裝置(egg apparatus), 融合極核(secondary nucleus), 反足組織 (antipodal tissue)으로組成된 성숙배낭을 만든다(Figure 5). 배가 자라는 주머니라는 뜻의 俗語로 胚囊이라고 부르지만 药의 花粉의 경우와 마찬가지로 난세포라는 雌性配偶子를 만드는 식물체 즉 雌性配偶體가 학술적으로 맞는 용어이다.

배낭이나 그 안의 난세포는 모두 주심의 L_{II}층에서 유래되었는데 이 L_{II}층은 영양기관 생장점의 L_{II}층에서 온 것이다. 화분이나 정세포도 L_{II}층에서 유래되었기 때문에 이들의 수정에 의한 胚, 종자는 모두 先代의 L_{II}층에서 起源되었다고 할 수 있다. 식물에서는 오랜 영양생장 끝에 생식생장으로 전환, 화기가 생기고 수정, 배발생, 종자형성이 되는데, 어떤 영양기관이건 그 체세포핵에 생긴 유전물질(genome)의 변화는 다음 代에 유전되지 않지만 생장점 L_{II}층 세포에 생긴 genome의 변화는 암, 수술 생식세포에 똑같이 전달되어 다음 代로 유전이 된다.

난세포는 정세포와 수정, 배로 발생하고 융합극핵은 다른 정세포의 핵과 합쳐 핵상이 3n인 初生胚乳核을 만든다. 이 초생배유핵은 곧 핵분열을 해서 다수의 游離核을 만들어

Type	Megasporogenesis					Megagametogenesis	
	Megasporocyte mother cell	Division I	Division II	Division III	Division IV	Division V	Mature embryo sac
Monosporic & nucleate Polygonum type	○	○	○	○	○	○	○
Monosporic 4-nucleate Oenothera type	○	○	○	○	○	○	○
Bisporic 8-nucleate Allium type	○	○	○	○	○	○	○
Tetrasporic 16-nucleate Peperomia type	○	○	○	○	○	○	○
Tetrasporic 16-nucleate Penea type	○	○	○	○	○	○	○
Tetrasporic 16-nucleate Drusa type	○	○	○	○	○	○	○
Tetrasporic 8-nucleate Fritillaria type	○	○	○	○	○	○	○
Tetrasporic 8-nucleate Plumbagella type	○	○	○	○	○	○	○
Tetrasporic 8-nucleate Plumbago type	○	○	○	○	○	○	○
Tetrasporic 8-nucleate Adonis type	○	○	○	○	○	○	○

Figure 6. Diagram showing important types of embryo sacs in angiosperms.

배낭주변에 배열되고 후에 핵들 사이에 隔膜이 생기면서 胚乳組織을 만든다.

이상 설명한 것은 다수의 被子植物 배낭에 공통적인 특징이지만 식물에 따라서 양상이 다른 경우도 있다. 즉 감수분열 후 배낭형성에 관여하는 대포자 핵의 수, 융합극핵의 異常, 배낭조성의 이상, 수정난의 초기분열, 배유의 초기 형성 등에서 식물간에 큰 차이가 있고 여러 類型이 있다. 참고삼아 그 중 한두 가지를 예시하면 다음과 같다.

대포자모세포의 감수분열 후 생긴 4개의 대포자중 3개는 퇴화되고 한 개의 대포자가 배낭을 형성하는데 이것을 單胞子性(monosporic) Polygonum型 배낭이라고 한다. 약 80%의 피자식물이 이型에 속하니 고등식물의 대표적 배낭형성 방법이다. 그런데 파, 양파 같은 Allium屬 식물에서는 감수분열 제2분열을 생략하고 2分期의 두 세포중 하나는 쇠퇴되고 나머지 하나는 핵만 분열, 두 개의 대포자 핵을 가진 대포자 세포가 된 후 이 핵들이 분열해서 8核性 배낭을 만드는데, 이런 型을 2胞子性(bisporic) 배낭이라고 한다. 그렇다면 Peperomia, Drusa, Fritillaria 같은 식물에서는 대포자모세포의 핵은 2회의 감수분열을 해서 4개의 n성 核이 되지만 세포분열이 안되어 4개의 핵이 그냥 대포자모세포 안에 있다가 이것이 핵분열을 해서 배낭형성을 하는데, 4胞子

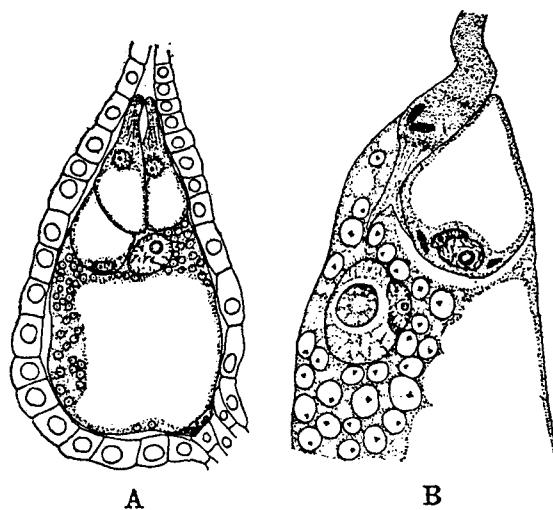


Figure 7. Fertilization in petunia. A, mature embryo sac. B, micropilar portion of embryo sac at time of double fertilization (Cooper).

性(tetrasporic) 배낭이라고 한다.

배낭은 8핵성으로 난세포와 두 개의 助細胞로 된 卵裝置와 融合極核, 3개의 세포로 된 反足組織으로 구성된 것이 가장 많지만 變形의 것도 적지 않다. 卵裝置에서 조세포가 하나 밖에 없는 것, 조세포가 모두 퇴화, 난세포만 남아 있는 것, 반쪽조직이 여러 세포로 구성된 것 또는 퇴화되어 없는 것이 있다. 극핵은 n성의 두 핵이 합쳐져서 융합극핵을 만들고 여기에 精核이 가담해서 배유의 핵상이 3n으로 되는 것이 가장 많지만 Peperomia에서처럼 8개의 핵이 합해서 융합극핵을 만드는 것, Penea, Plumbago와 같이 4개의 핵으로 된 것도 있다. 이런 극핵이 수정하면 배유핵의 핵상은 전자에서는 9n, 후자의 경우는 5n이 된다.

배낭이 단포자성이건 2포자성 또는 4포자성이건 성숙배낭은 8핵성의 것이 압도적으로 많다는 사실은 배낭진화에서 난장치, 융합극핵, 반쪽조직은 배낭의 필수 기본 구성원이 되어 왔다는 것을 시사해 준다. Figure 6에 식물별 大胞子 형성, 雌性配偶體 즉 胚囊 組成을 예시했다.

수정(Figure 7)은 난세포가 먼저하고 극핵은 후에 하는 경우가 많지만 핵분열은 수정극핵이 먼저해서 배유조직을 신속히 만든다. 胚發生(Figure 8)에는 배유조직으로 부터의 영양공급이 필요하기 때문이다. 모든 식물에서 배유조직 형성은 필수의 것이지만 1, 2종류의 식물에서는 예외도 있다. 蘭科식물에서는 배유형성이 없어胚는 조기에 발생을 중지 극히 빈약한 것이 되는데, 이런 배는 제 능력으로는 배발생을 계속하지 못한다. 그러나 난과식물은 이 불완전한 배가 地中에서 蘭菌을 만나면 이것과 共生, 배발생을 재개, 종자는 발아가 된다. 콩과 十字花科 식물같이 배가 자라면서 배유조직을 전부 이용, 무배유종자가 되는 것도 있고, 벼, 옥수

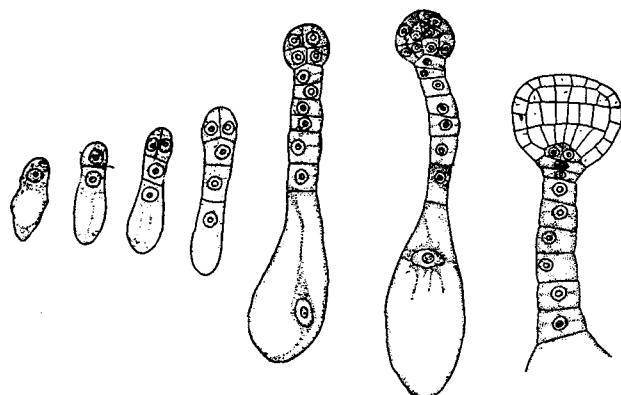


Figure 8. Development of embryo in *Capsella bursa-pastoris* (Souege).

수동 禾本科 식물에서와 같이 배는 왜소한 대신 거대한 배 유조직을 가진 종자를 만드는 것도 있다. 전자에서는 저장 양분이 충분치 못해 곧 발아, 지상으로 빨리 나오고 후자에서는 종자 발아와 지상출현이 늦는 수가 많다.

單爲生殖

배발생을 하고 종자형성이 되지만 위에서 설명한 정통의 유성생식 과정을 거치지 않는 경우가 있다. 즉 정상 감수분열을 거쳐 n 性의 배낭과 n 성의 난세포가 생기지만 난세포가 수정을 거치지 않고 직접 배로 크는 경우가 있는데 이것을 옛부터 처녀생식 (parthenogenesis) 통속적으로는 virgin birth라고 했다. 또 난세포와 隣接한 조세포가 어떤 자극으로 배로 발생하는 경우가 있는데 이것을 配偶子가 아닌 것 이胚가 된다고 해서 無配生殖 apogamy라고 했다. 앞의 처녀생식의 경우와 마찬가지로 모두 핵상은 單相이고 반수체 식물이 된다. 또 드문 경우이긴 하지만 어떤 원인으로 卵核이 붕괴되는 바람에 난세포 안에 들어간 精核이 난핵을 대신해서 핵분열, 배발생을 해서 花粉親 닮은 반수체가 태어나는 수가 있는데 이런 현상을 童貞生殖, androgenesis 또는 merogony라고 한다.

이런 처녀생식, 무배생식, 동정생식에서는 감수분열을 거쳐 생겨난 n 성의 난세포, 조세포, 정핵등이 수정 없이 단독 배발생, 종자형성 한다고 해서 옛부터 單爲生殖, apomixis라고 불렸는데, 이런 類型의 단위생식은 本文의 내용과는 아무 관계가 없는 것이기에 本文에서는 이 이상 더 언급을 않기로 한다.

정핵과 난핵이 융합해서 된 수정난세포는 곧 세포분열을 거듭해서 배를 만드는데, 세포분열은 수정에 따른 자동적 현상이다. 수정이라는 자극으로 세포가 분열을 하는 것이다. 난세포는 수정이 아닌 다른 자극으로도 곧잘 분열을 하는 것이다. 개구리 알은 간단한 물리, 화학적 자극으로 쉽게 분열을 한다. 수정은 정핵이 합쳐져 $2n$ 의 핵상이 되고 후대에 변이의 폭을 넓힌다는 것에 큰 의의가 있고 수정난의 세포분열은 자동적으로 일어나는 제2次의 級義밖에 안된다.

식물 중에는 塊莖, 鱗莖, 球莖, 塊根 등 소위 球根의 형태로 또는 runner, sucker, 珠芽 (bulbil) 등의 형태로 증식하는 것이 많은데, 이들은 모두 영양기관의 일부가 propagule로서 증식되기 때문에 genotype은 母本과 똑같고 영양체로 증식한다고 해서 영양번식, vegetative propagation이라고 하지만 廣義의 단위생식에 포함시키는 사람도 있다. 종자번식이 아니고 영양기관으로 번식하는 것이기 때문에 이것 역시 本文의 내용과는 아무 상관이 없어 이 이상 언급을 않기로 한다.

단위생식 중에는 생겨난 종자의 genotype이 모본의 것과 똑같아지는 것이 있는데, 이것은 감수분열을 생략해서 생긴 $2n$ 성 난세포가 수정없이 직접 배발생을 하던가 아니면 주심조직 체세포 유래의 $2n$ 성 난세포 또는 주심 체세포가 직접 배발생을 하기 때문에, 모본과 유전적으로 똑같은 것을 종자의 형태로 증식시킬 수 있다는 데서 관심의 대상이 되는 현상이다. 오늘날 apomixis라고 하면 모체식물과 똑같은 유전자 조성의 종자를 만드는 이런 $2n$ 성 세포의 단위생식을 말하는데 狹義의 單爲生殖이라고 할 수 있다. 종자형성은 완벽하고 繼代가 되기 때문에 옛날에는 이런 단위생식을 recurrent apomixis라고 불렀고 그 대신 n 성 난세포에 의한 단위생식은 반수체가 불임, 繼代가 안 되기 때문에 non-recurrent apomixis라고 했다.

apomixis는 amphimixis의 반대의 학술용어인데, 여기서 mixis라는 것은 영어의 mixing, mingling이라는 뜻이고 amphi는 雌, 雄의 두 생식세포라는 뜻을 나타낸다. 그러므로 amphimixis는 자, 응 배우자가 합친다는 뜻으로 영어의 fertilization에 해당한다. apomixis의 apo는 영어의 away from의 뜻으로서 非受精, 단독으로의 뜻이다.

앞에서 母本과 genotype이 똑같은 종자를 만드는 狹義의 단위생식 양식을 옛날에는 recurrent apomixis라고 했다고 설명했는데, 요즘은 이것을 일반단위생식과 구별하기 위해 agamospermy라는 새로운 용어를 쓰고 있다. 감수분열을 생략해서 생긴 $2n$ 성의 난세포 또는 체세포($2n$)의 단독 배발생이라는 뜻에서 $2n$ 성 apomixis라고 하는 것도 좋을 것 같다. agamospermy식의 단위생식은 모본과 genotype이 같은 것을 종자로서 생산할 수 있어 육종분야에서는 F₁개체에 이 특성을 부여, 固定된 F₁종자를 만들어 보자는 생각을 갖게 되었다. agamospermy에는 3가지 類型이 있는데, 모두 모본과 유전적으로 똑같은 것을 종자로 만든다는 뜻에서는 공통적이다.

Agamospermy型 $2n$ 性의 單爲生殖

식물이 유성생식에 의해 종자를 만들 때에 그 sexual cycle에서 두 가지의 큰 과정을 거치는데, 그것은 감수분열과 수정이다. 감수분열에 의해 유전적으로 다양한 생식세포가 생기고 이들의 수정에 의해 엄청난 변이집단이 생겨 진화의

소재를 제공한다. 변이집단에서 환경에 가장 적응된 것(the fittest)이 살아 남으면 이 biotype과 똑같은 개체를 속히 널리 전파시키기 위해 식물은 영양번식능력 또는 자가수정의 생식 양식을 채택한 것이 생겨났다. 전자에서는 유전자 조성은 heterozygous 하지만 영양기관으로 번식하기 때문에 모본과 똑같은 것이 증식되고 후자에서는 homozygous한 상태로 모본과 똑같은 것을 종자의 형태로 만들어 낸다.

동물과 달라서 식물에서는 3배체, 4배체 등 奇數, 偶數의 배수체가 흔히 생기고 또 異種屬 등 近緣植物間에 수분, 수정이 되어 잡종개체가 자연에서 생기는 수도 있고, 이런 배수체, 近緣間 잡종(wide cross)이 식물진화에 크게 기여하기도 했다. 3배체, 5배체 등 기수배수체가 不穩이 되는 것은 물론이지만 偶數倍數體인 경우에도 同質의 배수체는 불임이 심하다. 近緣植物間의 교잡의 경우도 F₁ 世代는 심한 불임이 되어 종자가 거의 안 생긴다. 동질배수체, 원연간 잡종 모두 감수분열에서 2價염색체가 안 생겨 완전한 genome을 가진 생식세포가 형성되지 않기 때문이다. 종자 형성은 2배체 식물과 異質배수체 식물에 한해서 완벽한 것이다. 감수분열에서 깨끗한 2價染色體가 형성되고 genome이 완전한 생식세포가 생기기 때문이다.

天然의 동질배수체 중에는 종자 임성이 아주 좋은 것이 있는 경우도 있는데, 이런 것은 오랜 진화과정에서 돌연변이에 의해 diploidization을 일으켰기 때문이다. genome의 記號로 표시하면 AAAA가 AAA'A'로 변해서 genome上으로는 同質 4倍體이지만 염색체의 행동으로는 異質倍數體와 흡사해서 감수분열에서 염색체들이 깨끗한 2價染色體를 만든다.

만일 배수체가 기준의 2배체보다 적응력이 훨씬 더 강하고 잡종개체는 強勢로서 환경에 더 유리하다고 해도 이들은 모두 불임이 심해 생존은 당대뿐이고 도태되고 后代를 못 만든다. 그러나 이들 식물은 진화과정에서 2n성 단위생식 양식을 채택함으로써 母本과 꼭 같은 genotype의 종자를 많이 만들어 널리 전파시키는 방법을 강구해 냈다. 단위생식이 2배체식물에서는 없고 거의 배수체나 잡종식물에 국한해서 있다는 것은 식물이 오랜 진화과정에서 가장 적응되는 biotype인 배수체, 종속간 잡종을 만들었지만 정상적인 sexual cycle로서는 종자가 안 생기기도 하거니와 설사 종자가 몇 생긴다 해도 弱勢의 것이 되기 때문에 agamospermy 양식을 채택, 유전적으로 모본과 똑같은 것을 종자의 형태로 만들게 되었다고 본다.

유성생식에서 수정난이 胚로 발생, 기능 있는 배가 되려면 胚乳조직이 먼저 형성되고 그러고도 배와 배유조직의 유전적 조성이 균형을 이루어야 한다. 난세포와 정핵의 수정 이외에 융합극핵이 精核과 수정해서 배유가 되는 것도 이런 이유 때문이다. agamospermy형 단위생식에서 배발생과 배유형성을 거쳐, 종자가 되려면 ①2n성의 난세포 또는 체세포가 ②수정 없이 배발생을 하고 ③배와 균형이 있는 유전자 조성이 배유조직이 형성되어야 한다.

agamospermy식의 단위생식에는 3가지 類型이 있다. 하나는 胞原細胞 유래의 대포자모세포가 감수분열을 생략한 채

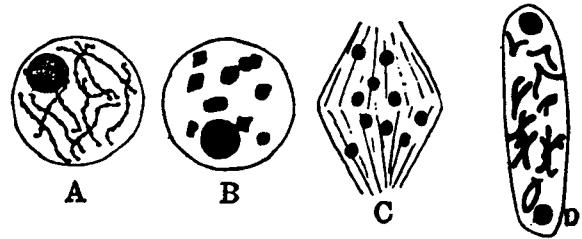


Figure 9. Formation of restitution nucleus in megasporangium mother cell of apomictic angiosperms. A, nucleus of megasporangium mother cell in prophase (absence of pairing). B, diakinesis. C, semi-heterotypic metaphase. D, fully formed restitution nucleus.

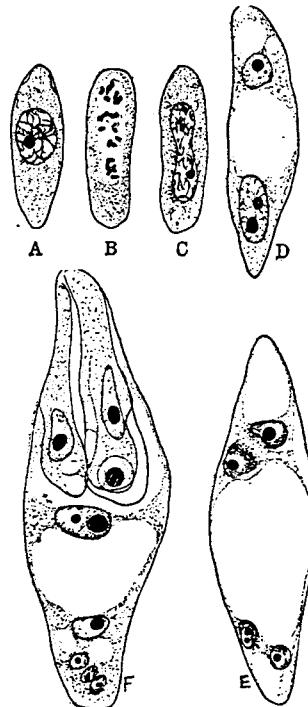


Figure 10. Development of unreduced embryo sac in *Ixeris dentata*. A, megasporangium mother cell at prophase. B, 21 univalent chromosomes. C, restitution nucleus. 2-nucleate(D), 4-nucleate(E), and mature(F) embryo sac.

(Figure 9, 10) 직접 2n성 배낭을 형성, 배낭 안의 2n성 난세포 또는 조세포가 수정없이 배발생, 종자를 형성하는 경우인데 이런 식의 단위생식을 diplospermy라고 부른다. 또 하나는 대포자모세포가 감수분열, 생긴 n성 대포자가 n성 배낭을 형성하지만 배주 주심의 일반 체세포가 2n성 배낭을 또 하나 형성, 결국 배주 주심에 복수의 배낭을 만든다. 후에 정통의 n성 배낭은 쇠퇴되고 체세포 유래의 2n성 배낭이 발달 2n성 난세포가 단독 배 발생을 하는데, 이런 것을 apospermy라고 한다(Figure 11). 세 번째의 유형은 정상 n성의 배낭이 생기고 난세포는 수정해서 정상 배발생을 하는데, 배주 주심의 체세포들이 분열을 거듭, 이들이 주심에서

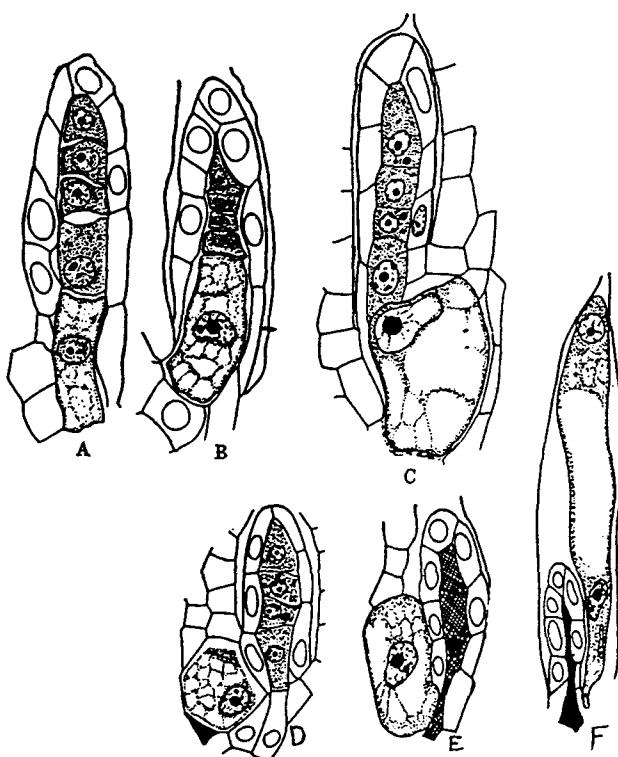


Figure 11. Development of aposporic embryo sac in *Hieracium flagellae*. A nucellar cell at the bottom of megasporangium has enlarged (A-E) to form an aposporic sac (F). The dark areas (E, F) represent the degenerated megasporangia (Rosenberg).

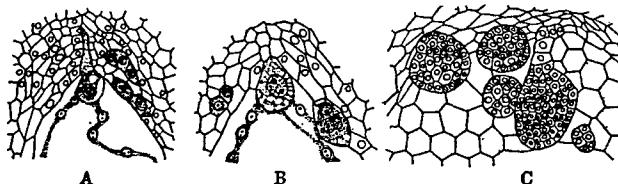


Figure 12. Adventitious embryony. Dividing nucellar somatic cells (A, B, shaded) enter into embryo sac to from adventitious embryos (C).

배낭 안으로 침입, 거기서 不定胚로 발달하는 경우인데, 이런 체세포 유래의 배 발생을 adventitious (adventive) embryony라고 한다(Figure 12).

이 세 가지 유형에서 2n성 난세포의 기원이 포원세포이건 주심의 체세포이건 또 배의 기원이 난세포이건 체세포이건 모두 감수분열과 수정없이 배발생, 종자 형성하기 때문에 핵상은 2n, 유전자의 조성 즉 genotype은 모본의 것과 똑같아서, 이들은 모두 종자의 형태로 모본과 같은 것을 cloning을 한다고 할 수 있다. 이제 이 세 가지 유형의 단위 생식을 좀 더 자세히 생각해 보기로 한다.

Agamospermy의 3가지 類型

diplosropy에서는 배주 주심 표피 直下(L II 층)에 胞原細胞가分化되고, 이 세포는 곧 대포자모세포로 발달하지만 감수분열을 생략한 채 핵상이 2n성인 배낭을 형성한다. 난세포나 조세포는 물론 2n의 핵을 갖게 된다. 2n성 난세포는 수정 없이 단독 배 발생(2n성의 처녀생식, parthenogenesis)을 한다. 간혹 인접의 2n성 助細胞도 배발생(無配生殖, apogamy)을 해서 雙胚를 만드는 수가 있다. 配偶子가 아닌 것에서胚가 생긴다고 해서 無配生殖이라는 이름이 붙었다. diplosropy라는 용어는 감수분열을 생략한 2n성의 대포자 즉 diploid (mega) spore라는 뜻에서 온 것인데 전에는 diplosropy를 generative apospory라고 불렀다. diplosropy 현상에서는 난세포가 수정 없이 배발생할 뿐 아니라 극핵도 수정 없이 단독 자동 배유형성을 한다. 이런 관계로 이 현상에서는 授粉이 불필요하다는 이야기가 된다.

식물종류에 따라서는 대포자모세포가 감수분열, n성의 대포자를 만들고 이것이 n성의 배낭을 만들지만, 이와는 별도로 같은 珠心 조직의 체세포 (2n)가 대포자화 되면서 2n성의 배낭을 만드는 경우가 있다. 2n성 배낭이니 물론 난세포도 2n이고, 이 난세포는 수정없이 배발생을 한다. 정통의 대포자가 아닌 체세포에서 생긴다 해서 無胞子生殖(apospory)이라고 하는데 전에는 이것을 somatic apospory라고 불렀다. 인접의 정통 n성 배낭의 난세포는 수정에 의해 배발생하는 수도 있어, 결국 雙胚가 생기는데, 이때 정통n성 난세포 유래의 배는 핵상으로는 2n이지만 genotype은 모본의 것과 다르다. 그러나 옆의 apospory에 의한 배는 체세포 유래의 2n 난세포에서 직접 단독 배발생했기 때문에 genotype은 모본의 것과 똑 같다.

그런데 이 apospory 현상에서 신기한 것은 주심에 생긴 두 배낭 중 도리어 정통의 n성 배낭이 초기에 쇠퇴, 붕괴되어 버리는 수가 많아 배는 apospory현상에 의해서만 생기는 수가 많다는 사실이다. diplosropy의 경우와는 달라서 극핵은 수정을 해서 배유형성을 한다고 한다.

한때 diplosropy와 apospory는 같은 현상인데, 일부 변해서 두 類型으로分化되었을 것이라고 생각한 적도 있지만 이 두 현상은 전혀 별개의 것이라고 보는 것이 옳을 것 같다. 식물은 감수분열후 n성 난세포가 수정에 의해 배발생하는 것이 원칙인데 diplosropy는 이런 정상 유성생식 양식에 들연변이가 생겨, 태어난 현상이라고 본다.

apospory에서는 같은 주심 안에 n성의 정통 배낭과 체세포 유래의 2n성 배낭이 공존하다가 정상 배낭이 쇠퇴, 없어지는데 이것을 설명하는데 있어서 n성 배낭은 감수분열이라는 큰 일을 치르고 생긴 대신 체세포 유래의 2n성 배낭은 이것을 생략, 쉽게 배낭을 만들었기 때문에 유리하고, n성 배낭은 기운이 쇠퇴 소멸된다고 말하지만 합리적인 설명이 못된다. 그것보다는 이런 현상을 가진 식물은 거의 배수체 아니면 近緣식물간의 잡종인 것으로 보아, 감수분열 이상이 특히 심한 것으로서 정상 genome의 대포자가 생기지 않고

이런 대포자에서는 기능 있는 정상배낭, 수정능 있는 난세포는 생기기 힘들어, 소실된다고 생각하는 것이 옳을 것 같다. diplosropy는 정상유성생식의 변형이라고 볼 수 있지만 apospory현상은 정통 생식양식과는 전혀 별개의 것이다.

diplosropy를 취할 때에는 초기이전 후기이전 대포자모세포에 callose가 축적되지 않는다. 药의 소포자모세포의 경우는 callose가 없으면 세포가 붕괴되는데, diplosropy의 대포자모세포에서는 callose가 없어도 세포의 붕괴는 일어나지 않는다. 한때에는 어떤 유형의 단위생식이건 단위생식이 일어날 때에는 callose가 안 생긴다고 믿었는데, callose가 생기지 않는 것은 diplosropy型의 apomixis뿐이다.

diplosropy와 apospory에 대해 설명했는데, 다음은 제3의 agamospermy현상인 adventitious embryony에 대해 생각해보기로 한다. 감수분열도 정상적으로 이루어지고 정상의 n성 배낭, 정상 n성 난세포가 생기고 수정에 의해 배발생을 하지만, 감귤류, 선인장과 식물에서와 같이 주심 또는珠皮조직의 체세포들이 체세포분열을 거듭하고, 이 세포들이 배낭 안으로 침투해 들어가서 모두 배를 만든다. 이런 관계로 종자에는 난세포의 수정에 의한 배 이외에 체세포 유래의 배를 가져 多胚現象을 나타낸다. 랭자를 비롯해서 종자를 만드는 감귤류의 종자에는 수정에 의한 정상배 이외에 여러 개의 체세포 유래의 不定胚를 반드시 가지고 있는데, 한 종자 안에 41개의 배가 발견되었다는 기록이 있다.

珠心조직의 체세포라고 하지만 아무 세포나 다 배를 만드는 것은 아니다. 배낭에 접해 있는 주심조직, 珠孔쪽에 가까운 주심, 珠皮조직의 체세포들이 특히 부정배를 잘 만든다. 그리고 이 세포들은 분열을 해서 반드시 배낭 안으로 들어가서 비로소 胚로 分化된다. 배낭 밖에서 不定胚를 만드는 일은 없다. 이런 사실 때문에 胚囊液에는 세포를 바로 분화시키는 특이 성분이 있다고 해서 이를 magic bath라고도 부른다. 식물체에서 새싹이 돋아나는데 두 가지 길이 있는데, 不定芽(adventive bud)과 不定胚(adventive embryo)이다. 전자는 식물체 모든 부위에서 생길 수 있지만 후자는 배주에서만 생기고 그것도 반드시 배낭 안에 있는 세포에서만 생긴다.

극핵은 물론 수정에 의해 배유조직을 만들지만 감귤류에서는 배발생하면서 모두 흡수, 소비해 버리기 때문에 無胚乳 종자가 된다.

이런 adventitious (adventive) embryony는 감귤류에서는 옛부터 널리 알려져 있고 근래에는 종자 안의 부정배이기 때문에 virus-free이고 그리고도 genotype은 母本과 똑같기 때문에, 우수한 품종이지만 virus로 전멸 위기에 놓인 품종을 개선하는데 이 多胚현상은 많이 이용되고 있다. Citrus屬 식물 이외에는 mango, 선인장과 식물에 있고 일반 농작물 중에는 이 현상을 가진 것이 없다. diplosropy, apospory 등은 배수체, 잡종식물에 혼란 현상이지만 adventitious embryony는 정상 2배체 식물에서 잘 생긴다.

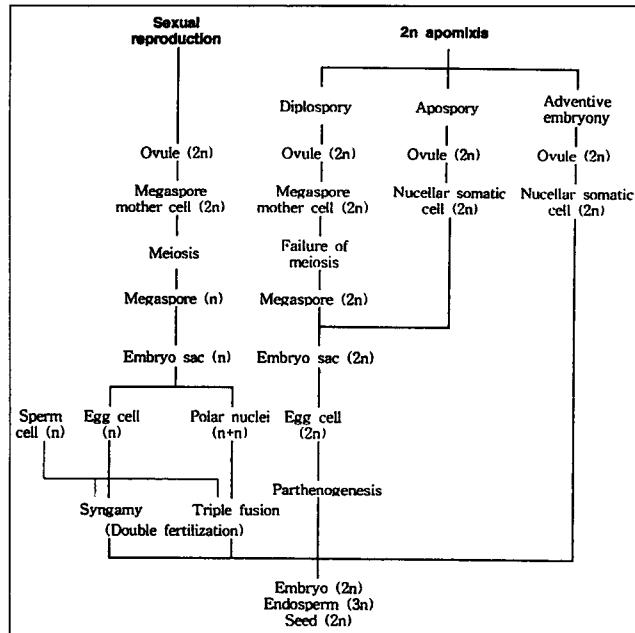


Figure 13. Sexual and three apomictic pathways in the embryogenesis of angiosperms.

adventive embryony는 감귤류에서처럼 농업에서 널리 이용되고 있는 agamospermy현상이지만 화분과 식물 등 F1에 이용하려는 식물에는 없는 현상이어서 本文에서는 이 이상 언급을 않기로 한다. 대체로 agamospermy 현상은 농작물의 근연 야생식물에 많은데 그 발생빈도는 apospory가 가장 많고 다음이 adventitious embryony, diplosropy의 순으로 되어 있다.

diplosropy는 포원세포 유래의 대포자모세포가 감수분열을 생략하고, 2n성 난세포는 수정을 생략하는 경우이고, apospory는 기원이 주심 체세포이고, 이것이 2n성 배낭과 난세포를 만들고 수정없이 배를 만드는 경우이고, adventitious embryony에서는 주심 체세포 기원의 세포가 배발생하는 것으로, 3자 간에 배발생 기구가 전혀 다르지만, 이 배가 모두 모체의 genotype과 똑같다는 데서는 공통적이다(Figure 13).

오늘날 이런 단위 생식을 agamospermy라는 새로운 용어로 쓰고 있지만 종자는 완전 임성이 있어 다음 代로 계승되기 때문에 전에는 이것을 recurrent apomixis라고 했다. 여기에 반해서 감수분열을 거친 n성 배낭에 생긴 난세포의 단위생식에 의해 생긴 배는 반수체로서 불임, 次代 계승이 안 되기 때문에 non-recurrent apomixis라고 불렀다.

Agamospermy型 單爲生殖의 잘 일어나는 植物의 種類

2n性 단위생식은 약 35科 300種 이상의 식물에서 알려졌고 화분과, 菊科, Rutaceae에서 특히 잘 일어나는 것으로 되어 있다. diplosropy와 apospory를 보면 전자는 포원세포, 후자는 체세포로 기원은 다르지만 모두 2n성 난세포가 단독

배발생하기 때문에 이것을 gametophytic apomixis라고도 한다. gametophytic apomixis에는 이와 같이 diplosporic한 것과 aposporic한 것의 구별이 있을 뿐 아니라 주로 단위생식만을 하는 obligate apomixis와 단위생식이 무작위로 일어나고 이것이 수정에 의한 정상 유성생식과共存하는 facultative apomixis의 두 형이 있다. 本文에서 흥미있는 것은 전자인 obligate apomixis이다. 이후 본문 내용의 단위생식은 2n성의 단위생식인 agamospermy이고 그리고 obligate인 것이고 그 이외의 것은論外기로 한다.

단위생식 현상의 흥미 있는 특징은, ①이것이 주로 열대 식물에 많이 일어난다는 것, ②배수체 식물 또는 이종속 간의 잡종(wide-cross)식물에 많다는 것, ③2배체 식물에서는 아직 발견이 안되었다는 것, ④grass, cereal 등 禾本科에서 특히 많이 알려져 있다는 사실 등이다.

옥수수, 밀, *Penisetum* (pearl millet)의 근연 야생종에서 단위생식하는 것은 모두 배수체인데, 옥수수의 근연식물인 *Tripsacum dactyloides*는 단위생식을 하는데 배수체이고 밀의 근연종인 *Elymus rectisetus*도 배수체이고 단위생식을 한다. *Poa*를 비롯한 많은 사료용 식물들 즉 *Cenchrus*, *Eragrostis*, *Paspalum*, *Bothriochloa*, *Capillipedium* 등에 단위생식 현상이 많은데 모두 배수체이다. 단지 벼의 근연 배수체 식물에서만은 아직 단위생식이 발견되지 않고 있다.

Penisetum, *Cenchrus*, *Poa*등 grass類에는 apospory형의 단위생식을 하는 것이 많고 옥수수의 근연식물에서는 diplospory형 단위생식을 하는데, 대체로 화분과 식물에서는 diplospory보다는 apospory가 훨씬 더 많다. 앞에서도 설명했듯이 apospory에서는 포원세포 유래의 정상 n성 배낭과 체세포 유래의 2n성 배낭이 한 주심 안에 공존하지만 식물이 배수체인 관계로 감수분열에서 완전한 genome의 대포자가 생기지 못해 n성 배낭은 형성도중 쇠퇴해 버리고 2n성 배낭으로代置된다고 생각된다.

grass類의 obligate apospory를 보면 포원세포 유래의 대포자모세포는 2회의 감수분열을 해서 4개의 대포자가線狀配列을 한다. 이 무렵 배주 주심의 몇 체세포들은 meristematic하게 되는데, 조직표본을 만들어 보면 이런 세포들은 농염되어 주변 다른 세포들과 뚜렷이 구별된다. obligate apospory에서는 이 체세포들에液胞(vacuole)가 생기면서 세포가 커지는데, 이들은 배낭을 형성한다. 이때 감수분열에 의해 생긴 정통 대포자는大胞子期 또는早期 배낭형성期에 소실되어 버린다. 대신 체세포 유래의 배낭이 배주 주심 중심을 점령, 정통 n성 배낭과代置된다. 이런 체세포 유래의 배낭은 주심에 한 개 이상 생기는 수도 있는데, grass의 종류에 따라 다르다. 배낭은 보통 5개의 핵으로 되어있는 수가 많은데, 이 때에는 3개의 핵이卵裝置를, 두 개의 핵이극핵을 구성한다. 배낭이 3개의 핵으로 되어있을 때에는 난세포와 두 개의 극핵으로 배낭이 조성된다. 4개의 핵일 때에는 3개의 핵이卵裝置를, 핵 하나는 극핵이 되는

배낭을 만드는데, *Panicum*屬에 이런 경우가 많아 *Panicum*型이라고도 한다. 이상의 여러 예에서 보듯이 apospory 단위생식을 하는 배낭에서는反足組織이 없다는 것이 특징이다.

diplospory에서는 대포자모세포는 정상으로 분화되지만, ①감수분열을 처음부터 아예 생략하든가 (*Antennaria*형 diplospory) 아니면 ②감수분열이 진행되다가 도중復舊核이 되어 버리든가 (*Taraxacum*型) 해서 결국 ①, ②의 경우 모두에서 2n성 대포자모세포에서 직접 2n성 배낭이 형성되고 난세포의 핵상이 2n이 된다. 이 난세포는 수정없이 배발생을 해서 모체의 genotype과 똑같은 것을 가진 종자를 형성한다.

grass類에는 *Taraxacum*型은 없고 모두 *Antennaria*型의 diplospory를 하는데, *Eragrostis*屬, *Trypsacum*屬, *Elymus*屬 등이 여기에 속한다. 배낭을 만들 때 핵분열 회수가 식물 종류에 따라 각각 다르고 배낭 조성(embryo sac organization)도 물론 다르다. *Polygonum*型의 8核性胚囊을 조성하는 것은 *Trypsacum dactyloides* 뿐인 것으로 알려져 있다.

2n성 단위생식 현상은 식물계에 널리 분포되어 있지만 농작물에는 없다. 농작물에는 종자를 목적으로 하는 것이 많고 결실율이 좋은 것은 2배체이고 설사 배수체일지라도 종자번식의 농작물은 모두異質倍數體로서 이들은 단순 2배체 못지않게 종자결실율이 완벽하다. 감수분열에서 완전한 2價染色體만을 형성하기 때문이다. adventitious embryony는 감귤류, mango, mangosteen 등에 흔하고 apospory는菊科,禾本科 특히 사료용 식물의 근연 야생종에 많고 diplospory는 *Taraxacum* 등 菊科, 소맥, 옥수수들의 근연 야생종인 *Erymus*, *Trypsacum* 등에서 발견된다.

앞에서 거듭 언급했듯이 2n성 단위생식은 2배체 식물에는 나타나지 않고 배수체와 잡종개체에 많은 현상인데, obligate apomixis의 후대에 ploidy level의 변화들에 의해 유성생식에 의한 종자가 생기는 수가 있는데 그 이유를 설명하기가 쉽지 않다.

Agamospermy型 單爲生殖 發生에 대한 植物學的 考察

감수분열을 생략함으로써 2n性의 대포자, 배낭, 난세포가 생기고 이 2n성 난세포가 수정없이 배발생, 모체와 유전적으로 똑같은 것을 종자의 형태로 만든다는 것이 과연 obligate한 것인지 아니면 무작위로 일어나는 facultative한 것인지의 문제와 이런 현상이 하나같이 배수체 식물과近緣異種間의 잡종 개체에 한해서 일어나고 종자번식이 완벽한 2배체 식물에는 없다는 사실에 대해 생각해 보기로 한다.

감수분열을 생략해서 2n성의復舊核을 가진 생식세포가 생기는 예는 세포유전학 연구에서 흔히 경험하는 일이다.

감수분열을 처음부터 생략하는 경우와 감수분열이 진행되다가 도중에 復舊되는 경우가 있는데 모두 핵상이 $2n$ 성의 포자와 배우자를 만든다. 이런 복구핵 현상은 대포자모세포의 감수분열에서보다 藥 안의 소포자모세포의 감수분열에서 더 관찰하기가 쉽다. 대포자모세포는 배주 주심 안에 한 개밖에 없어 이것이 감수분열하는 것을 포착하기가 힘들지만 소포자 모세포는 그 수가 많고 또 감수분열을 조사하기도 쉬워 관찰의 기회가 많기 때문이다.

그런데 이런 $2n$ 성의 생식세포가 유성생식에 의해 배와 종자를 만들 때에는 난세포를 통해서 이루어지는 수가 많고 $2n$ 성의 精細胞가 배발생에 참여하는 기회는 극히 적다. 주두에 수분된 화분은 그 수가 많아서 n 성의 정상 화분이 $2n$ 성의 비정상 화분보다 더 빨리 난세포에 도달하는 수가 많기 때문이다. 만일 $2n$ 성의 난세포가 생겼을 때에는 이것이 n 성의 정세포가 수정하기 때문에 3배체($3x$)가 생기게 된다.

식물에는 이런 복구핵 현상 아니고도 배수체가 생기는 기회가 많다. 식물의 생활사를 보면 오랜 영양생장을 한 끝에 생육 말기에 가서 생식생장으로 전환되는데, 오랜 영양생장 기간동안에 생장점에 배수체 세포($2n=4x$)가 생기는 수가 흔히 있다. 이것이 인접 정상 체세포 못지않게 가능이 있을 때에는 도태되지 않고 분열을 계속하다가 생식생장으로 전환된 후 암술, 수술에 똑같이 전달, 감수분열 후 핵상 2배성($n=2x$)의 난, 정세포를 만들고 이것이 수정, 쉽게 4배체($2n=4x$)가 태어난다.

앞에서 생물이 폭발적으로 진화를 하는데 性分化에 따른 감수분열이 크게 기여했다는데 대해 설명을 했다. 또 감수분열에서는 여러 유형의 유전자 recombination이 생겨 유전자 조성이 다양한 생식세포가 생기기도 하지만 감수분열 이상에 의해 genome에 다양한 변이를 가진 생식세포가 생겨, 이것도 식물 진화에 크게 공헌했다는 것도 설명했는데, 그 genome의 여러 異常 중의 하나가 復舊核 현상이다. 그런데 이런 復舊核은 환경의 변화에 의해 생기는 것이고 무작위로 일어난다. 옛날 생물이 진화하면서도 그랬고 오늘날도 기상 불순 같은 환경 변화 하에서는 감수분열의 생략은 흔히 일어난다.

한편 배수체를 보면 3배체, 5배체 등 기수배수체가 불임임은 물론이고 4배체, 6배체 등 우수배수체도 이것이 同質倍數體일 때에는 생식세포의 불임이 심해 종자가 잘 생기지 않는다. 간혹 이런 배수체에 종자가 생기는 수가 있는데, 그것은 흑간 생기는 완전한 genome의 n 성, $2n$ 성 생식세포의 유성생식에 의한 3배체, 4배체들이 생기는 경우가 있고 또 하나는 감수분열을 생략한 $2n$ 성의 난세포가 단위생식적으로 종자를 만드는 경우가 있다. 전자의 경우는 종자가 劣惡하고 변이가 많고 후자의 경우는 母本과 genotype이 같은 것이 태어난다. 그리고 이때의 $2n$ 성 난세포는 무작위로 생기기 때문에 이 단위생식은 facultative한 것이다.

앞에서 생물이 진화해 오면서 환경에 가장 적응한 개체가

태어났을 때 이 적응된 biotype을 급속히 번식시키는 수단으로 식물에는 자가수정 양식을 택한 것과 영양번식 능력을 갖게 된 것이 생겨났다고 했다. 전자에서는 유전자가 homozygous 상태이고 종자번식을 하고 후자는 heterozygous 해서 強勢인 것이 塊莖, 鱗莖, 球莖, 塊根, 珠芽 등 영양기관의 분리로 증식을 한다. 3배체, 4배체 등 배수체는 2배체와 genome의 조성은 같고 genome의 양이 더 많아진 것이어서 환경에 적응이 2배체 못지 않고 2배체보다 더 가능이 우수한 것도 생길 수 있다. 이렇게 환경에 맞는 biotype이 생겼을 때 이것과 유전적으로 똑같은 것을 대량 만들어 내면서 유리한 진화를 한 것으로서 감수분열을 생략한 $2n$ 성 난세포 또는 주심조직의 체세포($2n$)가 수정없이 직접 단위생식적으로 배발생, 종자 형성하는 능력을 가진 것이 생겨났다. 앞에서 설명한 facultative한 것은 환경 변화에 의해 감수분열이 생략되는 것이어서 일시적인 것이라지만 후자인 배수체에 생긴 감수분열 생략과 단위생식은 어떤 유전자의 돌연변이에 의한 것이어서 obligate한 것이 된다.

동물에서는 異種屬의 별종을 어릴 때부터 같이 사육함으로써 인위적으로 이종속간에 잡종을 만들 수는 있으나 자연상태하에서 근연 이종간에 交尾를 해서 잡종이 생기는 경우는 거의 없다. 그러나 식물에서는 근연종간에 교잡이 되는 수가 흔히 있고 잡종 제1代의 genome이 增加되어 異質倍數體가 잘 생겨나는데 식물에서는 이런 식의 잡종이 식물진화에 크게 기여했다. 이런 자연 발생의 異質倍數體가 식량작물을 위시해서 재배식물로 채택된 예도 수없이 많다.

근연종간의 잡종 제1代는 거의 완전 불임이 된다. 두 종의 genome간에 차이가 너무 심해서 감수분열에서 2價染色體가 안 생기고 1價染色體가 많이 생겨 완전한 genome을 가진 생식세포가 되는 기회가 적기 때문이다. 그런데 이런 잡종 개체에 가끔 종자가 생기는 수가 있는데 이 종자 형성에는 두 가지 pathway가 있다. 하나는 감수분열을 생략한 복구핵을 가진 생식세포끼리의 유성생식에 의한 것이고 또 하나는 이런 난세포의 단위생식에 의한 것이다. 전자에서는 異質倍數體가 생기고 후자에서는 잡종개체와 똑같은 것이 태어난다. 후자인 단위생식에서는 $2n$ 성의 생식세포가 생기는 것도 무작위이고 또 이것이 수정없이 단위생식적으로 배발생하는 것도 무작위이다. 즉 이런 단위생식은 facultative한 것이다.

잡종 중에는 환경에 적응된 biotype일 수도 있다. 이런 것에 돌연변이가 생겨 $2n$ 성의 난세포가 생기고 이것이 단독 배발생능을 가진 것으로 변하면, 자기와 똑같은 genotype을 가진 것을 종자로서 대량 급속 번식시킬 수 있게 된다. 이와 같이 해서 잡종식물에 obligate한 단위생식 양식이 생겼다고 본다.

grass類의 apospory현상에서 이것이 facultative한 경우와 obligate한 경우 사이에 뚜렷한 차이가 있다. grass의 주심, 주피조직의 체세포들은 분열능이 강할 뿐 아니라 이들이

胞原細胞化 되는 능력도 강해서 쉽게 2n성(식물이 배수체 이기 때문에 핵상으로는 4x) 배낭을 형성한다. facultative한 것에서는 비교적 정상에 가까운 감수분열을 해서 n성(핵상으로는 2x)의 대포자와 배낭을 만든다. 이와 동시에 주심 조직의 체세포도 2n성의 배낭을 만든다. 이와 같이 해서 한 주심 안에 n성, 2n성의 두 배낭이 공존하게 되고 전자는 수정에 의해, 후자는 단위생식에 의해 각각 배발생을 해서 한 종자안에 雙胚를 만든다. 그러나 이 경우 체세포 유래의 난세포의 단위생식은 무작위로 일어나는 것이어서 이 특성이 후대에 유전되는 것은 아니다.

그러나 obligate한 것에서는 대포자모세포의 감수분열이 심히 불완전해 대포자의 genome異常이 심한 것이 생긴다. 이런 대포자는 설사 배낭 형성을 한다고 해도 조기에 쇠퇴되어 버린다. 그 대신 주심 체세포 유래의 2n성 배낭이 n성의 정통 배낭과 代置되고, 2n성 난세포가 단위생식에 의해 모본과 똑같은 genotype을 가진 종자를 만든다. obligate한 것은 오랜 진화과정에서 돌연변이가 생겨 주심 체세포가 배낭을 만들고 난세포는 단독 배발생하는 능력을 갖게 되었다고 본다.

대포자와 달라서 소포자는 저축 양분이 없어 약간의 genome異常을 가진 것도 불임이 되어 기능을 상실한다. 이런 소포자 유래의 화분은 난세포에 자극을 주어 단위생식을 할 수 있게 할 뿐 수정은 시키지 못한다.

여지껏 단위생식은 2배체에는 없고 주로 배수체와 잡종식물에 많다는 것에 대해 생각해 보았는데, 이런 특성을 가진 식물이 열대지방에 많이 분포되어 있다는데 대해 생각해 보기로 한다.

동물과 달라서 식물에는 2배체 이외에 同質, 異質의 배수체, 염색체의 수나 구조 이상의 개체들이 허다하고 이런 염색체 이상이 식물 진화에 크게 기여했다. 이질배수체를 제외하고는 불임이 심해 종자번식은 잘 안 되지만 식물에는 영양 번식능력을 겸한 것이 많아 도태되지 않고 번식해 나간다.

염색체의 倍加는 size를 증가시키고 수나 구조 이상은 식물의 형태나 화기에 异常을 초래한다. 인간이 珍奇한 화기나 樹形을 선별하다 보니 영양번식을 하는 화훼, 花木類, 관상수들에는 염색체 이상체가 많아졌다. 관상 菊花는 수많은 품종으로 분화되었는데 이들은 모두 서로 다른 염색체 이상을 가지고 있다. 인간에서 염색체의 수나 구조 이상은 정신박약아 출산과 암발생의 원인이 되어 오늘날 큰 사회문제가 되고 있지만 관상화훼 육종에서는 염색체 이상이 육종 목표가 되어 있으니 ironical한 이야기이다.

염색체 异常 중 배수체는 같은 genome이 양적으로 증가한 것이어서 2배체보다 도리어 적응력이 강하고 변이성이 높은 경향이 있다. 같은 식물이지만 平地나 山麓에는 2배체가 자생하고 高山 높이 올라갈수록 배수체 자생이 많다. Table 1에는 北緯 緯度가 높은 지방일수록 배수체가 많다는

Table 1. Frequency of polyploid species among flowering plants in various regions of the world.

Region	Latitude(° N)	per cent polyploids
Sicily	37	37
Hungary	46-49	47
Denmark	54-58	53
Great Britain	60-61	57
Sweden	55-59	56
Norway	58-71	58
Finland	60-70	57
Iceland	63-66	64
South Greenland	60-71	72

(Ayala and Kiger, Jr)

예를 제시한 것인데, 온대지방의 식물로서는 반대의 열대지방도 살기 힘든 極地일 수 있어 2배체 보다는 배수체가 적응력이 더 강할지도 모른다.

胚發生과 胚乳 形成

수정난이 胚로 발생하는데 배유 조직은 그 영양원이 된다. 배가 자라면서 배유 조직을 전부 써 버려서 콩과, 십자화과 종자들과 같이 無胚乳種子(unendospermous seed)가 되는 것도 있고 화분과 종자에서와 같이 배는 왜소한 대신 거대한 배유를 가진 것도 있다. 일반 유성생식에서는 수정난이 배발생하는데 용합극핵의 수정에 의한 배유 조직 형성은 필수의 요건이다.

그런데 옥수수의 경우는 배와 배유간에 서로 genotype이 다르고 상대방의 도움없이 각각 단독 발생하는 경우도 있다고 한다. 화분과 식물 중 grass에서는 배유 형성에 극핵의 수정이 꼭 필요한 경우가 있지만 일부 grass에서는 수정이 꼭 필요한 것은 아니고 수분 자극만으로도 극핵이 핵분열을 할 수 있는 경우도 있다고 한다.

배발생, 종자 형성에 배유는 필수의 것이다. 배유조직을 형성하는데 극핵의 수정이 필요한지 안한지는 단위생식적으로 종자를 만드는데 있어 중요한 문제이다.

單爲生殖에 관여하는 遺傳子

열대지방에 자생하는 grass類에는 apospory형의 단위생식을 하는 것이 많은데 이들은 單因子性 유전을 하는 경우가 많다. apospory가 monogenic basis에 의해 이루어진다는 것은 *Panicum*, *Ranunculus*, 기타 여러 식물에서도 알려져 있다. diplospory형, adventitious embryony형의 단위생식도 單一因子性의 background를 가지고 있다고 하나 확실치 않다. 전반적으로 2n성 단위생식의 유전인자적 background에는 애매 모호한 점이 많은데 그것은 이런 2n성 단위생식을 하는 식물들이 거의 배수체 식물이 아니면 wide-cross의 잡종식물이기 때문에 관여하는 유전자를 알아내기가 단순 2배체 식물

에 비해 대단히 힘들기 때문이다. 고전유전학의 Mendel식의 유전자 분석을 하려면 유성생식을 하는 近緣 2배체 식물과 이런 배수체(또는 잡종식물)와 交雜을 해서 後代에 나타나는 유전자의 행동을 조사해야 하는데, 배수체나 잡종은 불임이 심하고 감수분열 이상이 있고 화분에 염색체 이상이 많은 등 이상이 심해 교잡을 하기도 힘들거니와 後代에 異常體 발생이 많아 유전자 분석이 힘들고 애매할 때가 많다.

이제 식물별로 단위생식에 대한 더 자세한 유전자 분석의 예를 들어보기로 한다. obligate apomixis를 control하는 유전자는 Triticum의 近緣種, 옥수수의 근연종인 *Tripsacum*, *Pennisetum* (Pearl millet)의 야생종 등에서도 알려져 있다. *Parthenium argentatum*, *buffel grass*의 apospory에는 두개의 유전자가 관여하고 *hahigrass*의 단위생식에는 劣性 유전자가 관여한다고 한다. *Poa pratensis*에서는 두개 이상의 유전자가 관여한다고 한다. 단위생식하는 *Guinea grass* (*Panicum maximum*)와 유성생식하는 2배체와의 교잡에서는 유성생식이 우성으로 나타난다는 보고도 있고 반대로 한 개의 우성 유전자가 단위생식을 control한다는 보고도 있다.

Panisetum squamulatum, *Ranunculus* 등의 apospory 단위생식을 한 개의 우성유전자가 지배하고 *Patontilla*의 apospory는 열성으로 작용한다고 한다. 또 *Taraxacum*의 diplospory형 단위생식에서 대포자모세포의 감수분열에는 한 개의 유전자가 관여한다는 것이 알려져 있다.

고전유전학적 방법에 의한 이상의 결과를 종합하면 2n성 단위생식이라는 것은 생식양식의 엄청난 변화이지만 관여하는 유전자는 1~2개 정도밖에 안된다는 것을 알 수 있다.

*Panicum*이나 *Ranunculus* 같이 연구가 많이 이루어진 것에서 보면 2n성 배낭형성과 단독 배 발생을 control하는 유전자는 close-link되어 있는 것 같이 행동을 한다. 이렇게 두 유전자가 link된 유전자를 super gene이라고 부르는데 단위생식은 이 super gene 단독 또는 다른 유전자와 공동 작용으로 이루어질 것이다. 감수분열을 생략한 2n성 배낭 형성 유전자와 난세포 단독 배발생 유전자가 link되지 않고 서로 별개의 염색체에 독립되어 있다는 것은 상상하기 힘든다. 식물 진화에서 어느 한쪽만을 가진 것은 진화에 무가치일 것이기 때문이다. 이 두 현상이 monogenic하든가 close-link 된 유전자에 의해 common regulation되어야만 어떤 적응(fit)된 allele이 그냥 증식할 수 있을 것이다.

감수분열, 대포자의 배낭형성, 난세포의 分化, 수정, 배발생, 융합극핵 형성, 극핵수정, 배유형성 등에는 수많은 유전자가 관여하고 이런 유전자들의 연쇄반응에 의해 종자가 만들어질 것이다. 만일 이런 유전자들의 발현을 control하는 어떤 기본 master gene이 있는데 이 master gene에 돌연변이가 생겨 종자 형성 유전자들의 발현에 오류가 생김으로써 obligate apomixis가 된다고 가정하면 단위생식 식물에서 monogenic한 이 master gene을 찾아서 이것을 교잡의 방법 또는 유전공학적 방법에 의해 농작물에 도입할 수도 있을

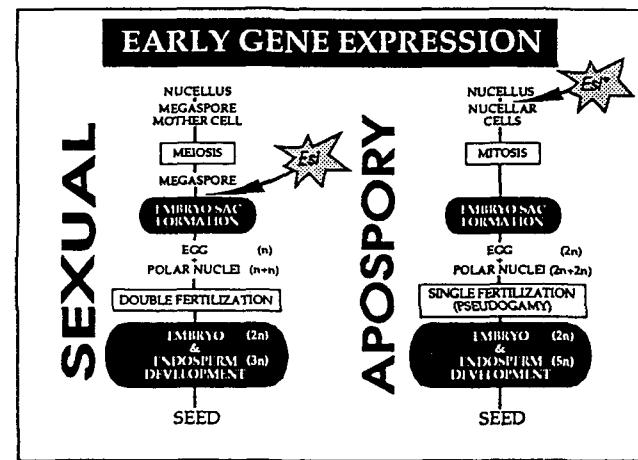


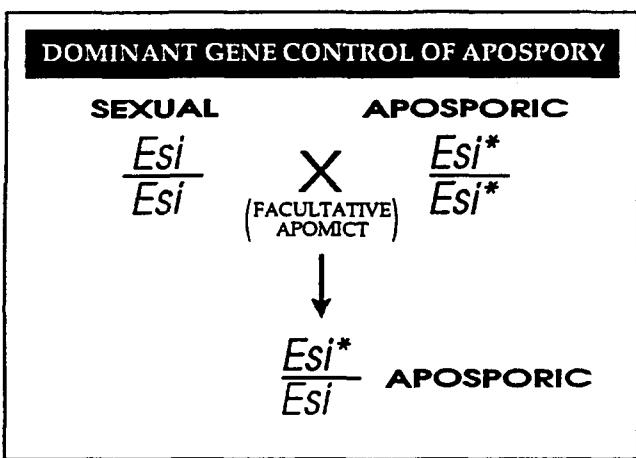
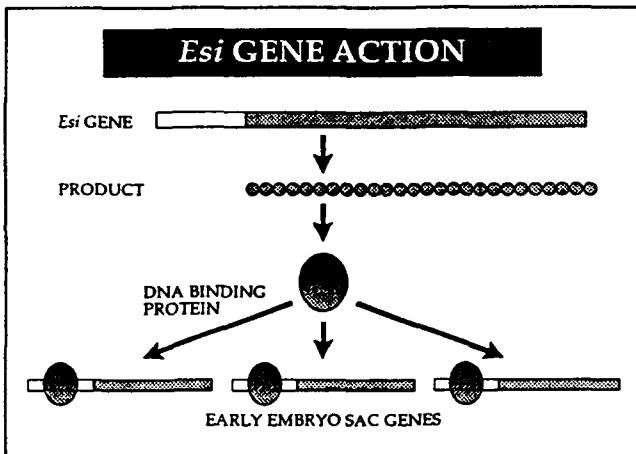
Figure 14. While the expression of *Esi* gene occurs at post-meiotic megasporangium in sexual reproduction, it takes the place prematurely at nucellar somatic cell in aposporous apomixis.

것이다.

정상적으로는 생기지 않는 조직이나 기관에 엉뚱한 기관이 생기는 수가 흔히 있다. 초파리의 頭部 촉각이 생길 자리에 다리가 생기기도 하고 화기의 수술이 될 곳에 꽃잎이 생겨 겹꽃이 되기도 한다. 이런 것은 각 기관의 분화를 control하는 master gene인 homeotic gene에 돌연변이가 생기기 때문인데, 단위생식을 일으키는 master gene도 이런 regulatory homeotic gene의 일종이 아닐지 하고 추측하기 쉽다. 체세포가 배낭형성을 하고 감수분열이 생략되고 난세포가 혼자 배발생을 하는 등 엉뚱한 일이 벌어지는 것이 마치 master gene에 異常이 생겨 엉뚱한 곳에 엉뚱한 기관이 생기는 homeosis현상과 흡사하기 때문이다. 그러나 단위생식이 특정 master gene에 의해 조절되는 것은 사실이지만 homeosis유전자는 달리 유전자의 발현 시기의 차이 때문인 것 같다(Figure 14).

어떤 單一 우성유전자에 의해 여러 반응이 연속적으로 생겨(cascade of events) 母本과 똑같은 genotype의 것이 생긴다. 한 개의 우성인자 A에 의해 단위생식이 생긴다고 가정하고 A가 일찍 발현되면 apospory가 되고 늦게 A가 발현되면 diplospory가 된다고 할 수 있다. A의 발현이 중간 정도이면 apospory와 diplospory의 두 현상이 共存하게 되는데 이런 예는 Beta屬에서 알려져 있다.

배낭형성에 관여하는 *Esi* (embryo sac induction) 유전자가 알려져 있는데 이 유전자는 감수분열 후 생긴 대포자에서 발현한다. 그런데 apospory형 단위생식을 하는 식물에서는 이 유전자가 주심조직의 체세포에서 발현되는데(Figure 14) 체세포들은 이 *Esi* transcription factor에 반응해서 배낭을 형성한다. *Esi* gene은 regulatory gene이고 또 일종의 master gene이고 고전 유전학적으로는 우성 유전자이다 (Figure 15). Figure 16은 *Esi* gene은 master gene이고 이 유전

Figure 15. Apospory is controlled by a dominant *Esi* gene.Figure 16. In an aposporic plant the *Esi* gene is switched on early in the nucellar somatic cell and the transcription factor (TF) binds to the promoters of groups of embryo sac genes.

자에 의해 만들어지는 단백질 즉 transcription factor (TF)가 대포자, 대포자의 배낭 형성에 관여하는 여러 유전자의 promoter부위에 결합된다는 것을 나타낸 것이다.

단위생식에 관여하는 유전자들의 고전유전학적 유전자 분석의 예를 하나 들어보기로 한다. 감수분열 생략에 관여하는 유전자, 수정 방해에 관여하는 유전자, 난세포 배발생에 관여하는 유전자를 각각 가정하고 이들 세 유전자를 한 개체에 모음으로써 단위생식을 유기시킬 수 있다는 것이다. *Parthenium argentatum* (guayule, 紫苑)의 2배체는 유성생식을 하지만 배수체들은 모두 obligate apomict이다. 이 식물의 감수분열, 수정, 배발생에는 A, B, C의 세 유전자가 관여하는데, 이들의 열성 유전자가 homozygous일 때에는 이상이 생긴다. 즉 aa일 때에는 감수분열 생략으로 2n성 난세포 형성, homozygous bb일 때에는 수정 방해, cc이면 난세포 수정 없이 배발생을 한다.

만일 식물의 genotype이 aaBBCC이면 2n성 난세포가 되지만 수정을 안 하고는 배 발생이 안된다. AAbbCC의 개체에서는 n성 난세포가 생기고 수정이 안되어 배가 안 생긴다. AABBcc에서는 A유전자에 의해 n성의 정상 난세포가 생기고 B유전자의 도움으로 수정이 되어 배발생을 할 수 있다. 이 때 c 유전자는 영향이 없다. 그런데 이 식물에서 aabbcc의 genotype의 개체를 얻었다 하면 여기서는 2n성 단위생식을 할 수 있게 된다.

植物 育種에 2n性 單為生殖 現象의 利用

감수분열에서는 유전자의 recombination에 의한 다양한 생식세포, 不均等交叉(unequal crossing over), 복구핵, 또는 염색체의 수나 구조 이상 등에 의한 다양한 생식세포가 생기고 이들의 수정에 의해 엄청난 변이 집단이 만들어져 생물 진화의素材가 된다.

한편 환경에 가장 적응된 biotype은 똑같은 것을 급속 증식시킬 필요가 있어 식물에는 그 방법으로 영양번식 능력을 가진 것, 자가수정 양식을 택한 것들이 생겨났는데 전자는 heterozygous 상태로, 후자는 homozygous 상태로. 또 전자는 영양체의 分離로, 후자는 종자의 형태로 자기와 똑 같은 것을 만들어 냈다. 2n性 obligate apomixis도 환경에 적응된 유리한 배수체나 잡종개체가 생겼을 때에 똑같은 genotype의 것을 종자로 증식시키는 식물의 한 생식 수단이라고 볼 수 있다.

現行의 식물 F₁ 育種에서는 SI, MS현상에 의존하고 있지만 이 특성에 관한 유전 규명, A, B, C line의 유지를 비롯해서 F₁ 종자 생산에 관련된 복잡한 절차, SI, MS 현상의 다양성과 이용한계 등 극복해야 할 난제가 적지 않다.

그러나 단위생식의 특성을 농작물에 끌어 들여 우수한 obligate F₁ apomict만 만들어 놓으면 이것을 그냥 증식만 시키면 된다. 양친 계통의 유지나 증식도 필요 없고 품종 오염의 우려도 격리의 필요도 없어 채종이 아주 간편하다. 재배자는 매년 F₁ 종자를 사다 심을 필요가 없고 벼, 밀, 콩 같이 F₁에서 자가채종해서 다음해의 종자로 쓸 수가 있다.

종자를 목적으로 하는 농작물은 완전한 2배체 식물 아니면 異質倍數體 식물이다. 이런 식물들은 감수분열을 할 때 완벽한 2價染色體를 만들기 때문에 雌, 雄의 생식세포는 완전한 genome을 구성, 수정능력이 완벽, 유성생식에 의한 종자 형성이 잘된다. 이런 2배체나 이질배수체 농작물에는 단위생식 현상이 없다. 농작물이 단위생식의 특성을 같게 하려면 ①근연 야생의 단위생식성 배수체나 잡종식물과 wide cross를 하는 길, ②돌연변이를 유기시켜 단위생식 특성을 가진 개체를 선발해 내는 길, ③유전공학적 기술로서 *Arabidopsis*같은 식물에서 분리된 유전자를 probe로써 유전자를 construct하는 길, ④apomict에서 단위생식 관여유전자를 직접 분리해 내는 길 등이 있을 수 있다.

고전 육종기술에 의해 농작물에 균연식물이 가지고 있는 단위생식 유전자를 도입해 보려는 시도는 많았다. Pearl millet의 여러 종류 중에서 현재 재배되고 있는 것은 *Pennisetum glaucum*인데 이것은 2배체이고 정상 유성생식을 한다. *Pennisetum glaucum*에는 균연의 배수체 야생식물이 많은데 이들은 모두 apomict이고 2배체($2n=14$) \times 3배체($2n=27$, 화분 생김)의 잡종 $2n=27$ 은 화분 불임이 된다. 그러나 극히 제한된 배주에서 apomict종자를 형성한다. 이 교잡 이외의 여러 2배체 \times 배수체의 잡종들은 雌, 雄이 모두 불임이 된다. 가끔 apospory형 종자가 생기는데, 이 중에는 facultative한 apospory도 있고 obligate apospory도 있다. apomictic한 개체간의 교잡 후대에 유성생식하는 것이 생긴다는 예가 있고 또 obligate aomict개체도 염색체 배가를 시키면 유성생식에 의한 종자를 만든다는 예도 있어 단위생식이 obligate하다는 것이 신빙성이 없다.

2배체 *P. glaucum*에서 4배체($2n=4x=28$)을 유기하고 이것과 양생 *P. squamulatum* ($2n=6x=54$) 및 *P. purpureum* ($2n=4x=28$)間に trispecific hybrid를 만들고, 여기에 재배종의 4배체를 3회 backcrossing해서 야생의 염색체를 순차적으로 제거, BC₃ 세대에서 obligate apomictic 개체($2n=29$)를 얻었고, *P. squamulatum*의 한 염색체에 apomixis gene이 있다는 것도 알아냈다. 현재 이 유전자와 close-link된 marker를 tag해서, 이것을 pearl millet에 옮길 연구를 하고 있다.

*Tripsacum dactyloides*의 단위생식 특성을 옥수수에 옮기기 위해 옥수수 \times *T. dactyloides*의 F₁에 옥수수를 2회 backcrossing해서 후대에 옥수수의 20개의 염색체 이 외에 *T. dactyloides*의 염색체 2~6개를 가진 apomictic개체를 선발해냈는데, 현재 backcross를 계속하고 있다.

근연 야생 배수체 식물의 단위생식 특성을 재배식물에 도입하려는 시도는 미국, Mexico 등에서 pearl millet, 옥수수 등을 대상으로 하고 있고 IRRI에서는 벼의 균연식물에 대한 조사가 한창이다. Kentucky blue grass (*Poa*), buffel grass 등에서도 apomictic한 품종 육성의 가능성성이 보이지만 현재로서는 사료작물 한 종류에서만 단위생식능이 있는 것이 육성되었다. 금후 10년 이내에 단위생식을 control하는 유전자가 apomictic grass類에서 분리될 것이라고 보고 있다.

단위생식을 control하는 유전자가 식물에 따라 다르고 다양해서 이것을 교잡에 의해 농작물에 도입한다는 것이 쉽지 않을 것이다. 또한 균연 야생의 배수체나 잡종에 나타나기 때문에 wide-cross를 해야하고 2배체 \times 배수체의 후대에는 자, 응 생식세포에 불임이 심할 뿐 아니라 염색체수의 異常體들이 많이 나타난다. 야생의 劣惡 유전자를 제거하는 것도 쉽지 않다. 이런 여러 문제 때문에 고전적 교잡 방법에 의해 단위생식 유전자를 농작물에 도입한다는 것이 쉽지 않고 노력에 비해 성과는 크지 않을 것 같다.

*Arabidopsis*는 돌연변이 유기 실험식물로서는 대단히 편리한 것이어서 단위생식 유전자 탐색을 위해 현재 실험 중이

다. 금후 수년 내에 단위생식을 control하는 유전자가 apomictic grass 등에서 분리될지도 모른다. 그 방법에는 map-based gene cloning에 의하는 길, cDNA library에서 screening하는 길 등이 있다.

앞의 서두에서도 언급했듯이 단위생식 유전자를 분리해내서 이용하는 방법이 개발되면 F₁ 육종뿐 아니라 과수, 화훼, 임목 등 기왕에 힘든 영양번식에 의존하던 것들도 단위생식의 특성을 도입함으로써 쉽게 종자로 번식시킬 수 있을 것이다.

單爲生殖現象을 벼에 導入하는데 있어서 고려해야 할 問題

단위생식의 특성을 가진 벼를 만들려면, ①벼의 야생 균연종에서 단위생식을 하는 것을 찾아서 벼와 wide-cross를 하는 길이 있겠지만 현재 벼와 균연의 식물 중에는 단위생식을 하는 것이 없다. ②돌연변이에 의한 단위생식 誘起를 시도해 봤지만 별 성과가 없다. 이와 같이 apomict種의 탐사, 돌연변이의 유기 등 고전 육종학적 방법으로는 가망이 없고, ③유전공학적방법(molecular approach)에 의존할 수밖에 없다.

2n성 단위생식 중에도 diplosropy, apospory, adventitious embryony의 3종류가 있는데 그 중 어느 것을 택할 수 있는지도 결정해야 한다. 前2者에서는 정상 n성 배낭형성이 억제되고 後者에는 多胚현상이 있어 서로 다를 뿐 아니라 2n 세포에서 배발생하는 것도 그 양상이 3자간에 각각 다르다.

diplosropy이전 apospory이전 2n성 난세포는 수정없이 단독으로 배발생이 되어야 하고 융합극핵은 단독이전 또는 수정에 의해서선 반드시 배유조직을 형성해야 하고, 난세포가 수정되는 일은 절대로 없어야 되고, 만일 apospory를 택할 경우는 감수분열에 의한 n성 배낭이 형성되더라도 반드시 중도에 소멸되고 옆의 aposporous한 체세포에 의한 배낭과 代置되어야하고 벼 한 이삭의 100개의 花器에서 모두 이런 현상이 순조롭게 이루어져 不稔粒이 생기는 일이 없어야 하고 또 이렇게 해서 만든 단위생식이 obligate apomixis이어야 하니 apomictic한 벼를 만든다는 것이 쉬운 일은 아닐 것 같다.

apospory와 adventitious embryony에서는 극핵이 수정해서 배유형성을 하지만 diplosropy에서는 극핵이 단독으로 배유를 만든다고 하는데 그 真否를 더 확인해봐야 할 것 같다. 또 adventitious embryony의 경우는 n성 난세포의 수정에 의한 정통 배는 퇴화되고 주심조직 체세포 유래의 不定胚는 한 개만 발생하도록 해야 하는데 이런 조작은 불가능에 가까워 이 型의 단위생식은 이용할 수가 없을 것 같다.

유성생식 개체와 단위생식 개체는 모두 똑같이 花器형성, 배발생, 종자결실의 길을 밟는다. 단지 다른 점은 전자는 n성 난세포가 수정에 의해 배발생을 하는 대신에 후자에서

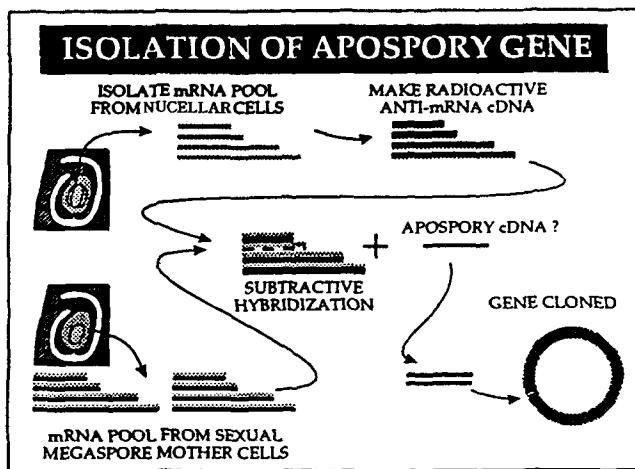


Figure 17. A putative process of isolating apospory gene.

는 감수분열이 생략되어 생긴 2n성의 난세포나 체세포(2n)에서 직접 배발생 한다는 것이다.

대포자모세포가 감수분열을 해서 대포자를 만드는데 관여하는 유전자들이 있을 것이고 또 정상 감수분열을 하지 않고 단위생식을 하게 하는 유전자들도 있을 것이다. 이 두 pathway의 차이에 관여하는 유전자는 극소수에 지나지 않을 것이라고 추측되고 앞에서 한 개의 master gene일 것이라고 가정해 보기도 했다.

정상 유성생식에서 단위생식으로 전환하게 하는 유전자가 단순한 단일 유전자일 경우 이것을 분리, 벼에 삽입, 벼에서 apospory 현상이 일어나는지를 우선 조사해야 한다. 또한 벼에도 이런 유전자가 있는지의 여부도 알아보고, 유전자는 있는데 발현이 안된다고 판정되면 발현 안되는 원인을 구명해야 한다.

다른 grass類의 apomictic gene을 찾아서 벼에 도입시킬 때 그 promoter는 벼에서 적기 적소에서 발현이 안되는 등 발현에 异常이 있을 수 있으니 벼의 해당유전자를 찾아서 그 promoter에 이 apomictic gene을 연결시켜 이용해 보는 것도 좋다. 옥수수에서는 花器 각 기관 분화에 관여하는 여러 유전자가 밝혀졌는데 옥수수의 이런 유전자들을 probe로 써서 벼에서 해당유전자를 분리해 내고 reporter gene을 연결, 발현 장소를 확인해야 한다.

만일 diplospory system을 벼에 도입하려면 대포자모세포의 감수분열을 억제, 2n성의 배낭, 난세포를 만들고 단독 배발생을 하게 해야 한다. apospory형 단위생식을 하게 하려면 정상 n성 배낭형성을 방해하고 대신 주심의 체세포가 2n성 배낭, 난세포를 만들고 단독 배발생을 하게 해야 한다.

암술 각 조직의 분화 시기를 알아내는데 있어서 marker gene의 분리가 있으면 편리하다. 그런데 이런 유전자를 직접 찾는 것보다 이런 유전자가 이미 알려져 있는 식물 *Arabidopsis*, *Antirrhinum*, *tomato*, 옥수수 등의 유전자를 probe로 써서 벼의 library에서 해당 유전자를 분리해 낸다.

또 다른 방법으로는 cDNA library를 이용하는 길이 있다. 개화 전 벼 이삭에서 추출한 mRNA로서 cDNA library를 만들고, 옥수수 花器 mRNA 유래의 cDNA를 probe로 써서 벼 cDNA library에서 해당 유전자를 찾아낸다. 이 cDNA를 이용해서 벼 genomic library에서 목적하는 정상 유전자를 찾아내서 cloning (Figure 17), sequencing을 해서 정체를 알아내고 동시에 이 유전자의 promoter에 GUS gene을 연결해서 유전자의 발현 장소를 조사한다. 이 promoter에 apomictic gene을 연결해서 벼에 접어 넣어본다.

벼에 유전자를 도입하는 방법은 原形質體를 이용하기도 하고 biolistic method를 쓰기도 한다. 원형질체는 PEG 仲介로서 형질전환하기도 하고 helium-driven microprojectile delivery system으로 유전자를 도입시키기도 한다.

인용 문헌

- Hanna WW, Bashaw EC (1987) Apomixis: Its identification and use in plant breeding. *Crop Sci* 27: 1136-1139
- Aanna MK, Ross AB, Abdul MC (1995) Apomixis: Molecular strategies for the generation of genetically identical seeds without fertilization. *Plant Physiol* 108: 1345-1352
- Marshal DR, Brown AHD (1981) The evolution of apomixis. *Heredity* 47: 1-15
- Tariaferro CM, Bashaw EC (1965) Inheritance and control of obligate apomixis in breeding Buffelgrass, *Pennisetum ciliare*. *Crop Sci* 6: 473-475
- Koltunow AM (1993) Apomixis: Embryo sacs and embryos formed without meiosis or fertilization in ovules. *The Plant Cell* 5: 1425-1437
- Khush GS (1994) Apomixis: exploiting hybrid vigor in rice. IRRI Phillipines
- den Nijs APM (1990) Experimenting with apomixis and sexuality in *Poa pratensis*. *Apomixis Newsletter* 2: 52-54
- Leblanc O, Peel M, Carman J, Savidan Y (1993) Megasporogenesis in sexual and apomictic *Tripsacum* species using interference contrast and fluorescence. *Apomixis Newsletter* 6: 14-17
- Zimmerman JL (1993) Somatic embryogenesis: A model for early development in higher plants. *Plant Cell* 5: 1411-1423