

아카시아나무의 줄기에 있어서 形成層의 活動과 放射組織의 發生

韓 京 植 · 蘇 雄 永

(全州又石大學 生物學科, 全北大學校 自然科學大學 生物學科)

Cambial Activity and Development of Rays in the Stem of *Robinia pseudo-acacia* L.

Han, Kyeong Sik and Woong Young Soh

(Department of Biology, Chonju Woo Suk University and Department of Biology,
Chonbuk National University, Chonju)

ABSTRACT

An anatomical study was conducted in order to elucidate the development of primary and secondary ray in *Robinia pseudoacacia* L. The height of primary ray near pith decreases progressively toward periphery, while the width and number per unit area gradually increase, and then the height, width and number remain somewhat constant. Secondary ray originates from the segmentation of fusiform initials or division of the side or end of fusiform initials at the middle of the first growth layer. And after the height and width of secondary ray increases to some extent, it remains constantly.

緒 論

二期維管束組織의 放射組織은 그 發生過程에서 多樣한 變化를 보인다. 이러한 放射組織의 起源과 發生에 關한 研究는 이미 植物解剖學者들에 의해 이루어진 바 있다 (Barghoorn, 1940a, 1940b, 1941a, 1941b; Bannan, 1951; Evert, 1961; Srivastava, 1963; Cheadle and Esau, 1964; Cumblie, 1963, 1967, 1969; Gregory and Romberger, 1975). 그러나 二期生長초기에 放射組織의 起源에 대하여는 比較的研究事例가 많지 않다. 아카시아나무는 典型的인 多列放射組織으로 되어 있으나 (Esau, 1965; Cutter, 1978; Fahm, 1982), 1年次生長초기에는 放射組織始原細胞가 단열로서 수십 세포에 이르는 높이를 보이는 것으로 報告된 바 있다 (Soh, 1974). 그러나 二期生長이 進行되는 동안 初期의 單列放射組織에서 높이의 감소 및 多列放射組織으로의 發生過程에 關한 연구는 별로 이루어진 바 없다.

한편, 維管束組織의 비대생장률과 밀접한 관계를 갖는

것으로 알려진 主軸系 要素에 대한 放射組織의 比率은 二期生長이 進行되는 동안 적정수준으로 維持된다. 그 이유는 새로운 放射組織이 紡錐型始原細胞로부터 주기적으로 발생되는데 기인된다 (Philipson et al., 1971). 이러한 二期放射組織의 發生時期과 發生樣式은 放射組織의 구조적 异이와 아울러 二期生長을 이해하는데 있어서도 대단히 중요한 문제이다.

本研究는 아카시아나무에서 二期生長過程 中에 일어나는 放射組織의 發生과정상의 構造的 變化를 규명하고자 試圖되었다.

材料 및 方法

本研究에 사용된 材料는 10년생 아카시아나무 (*Robinia pseudoacacia* L.)로서 전북 임실부근의 야산에서 30여개체를 지상부로부터 1.5m 되는 부위를 採集하였다. 이 가운데에서 發育狀態가 비슷한 20개체를 골라 두께가 1cm 되는

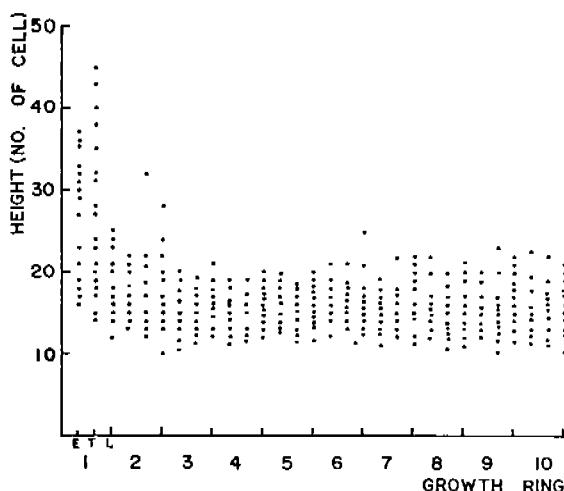


Fig. 1. Changes in the height of ray. E, early wood of the first growth ring; T, transitional region from early wood in the first growth ring; L, late wood of the first growth ring.

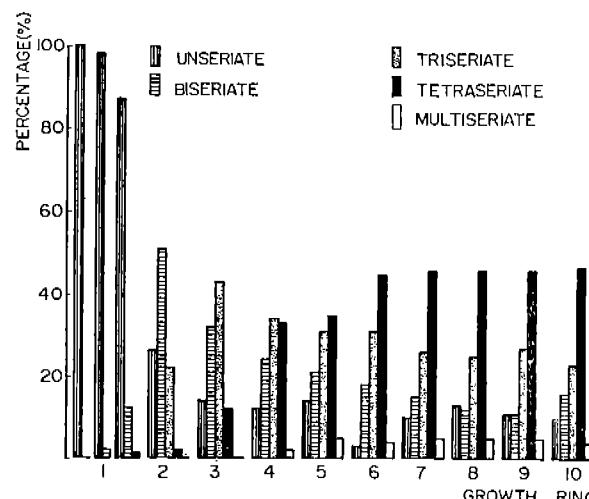


Fig. 2. Histogram showing the changes of ray width from pith to periphery.

圓板狀으로 잘라냈다. 이材料를 폭이 1 cm 정도 되도록 잘라서 고압솥에 넣고 15 기압으로 2-3시간 동안軟化시켰다.軟化된材料를 슬라이딩미이크로톰을 사용하여 15-20 μm 의橫斷切片을 만들고 사프라닌으로染色한 후 에칠알코올脫水過程을 거쳐永久標本을 만들었다. 다시 이材料의 방향을 바꾸어 연륜별로 春材部, 春秋材境界部 및 秋材部로 구별하여 15-20 μm 의切線切片을 슬라이드그라스상에서 사프라닌으로染色한 후 에칠알코올脫水過程을 거쳐研究標本을 제작하였다(Berlyn and Micksche, 1976).

한편,二期放射組織의發生時期와發生樣式을 밝히기 위해 1年次生長部를 파라핀메몰과정을 거쳐 10 μm 두께의橫斷 및連續切線切斷하여 해마복시린, 사프라닌 및 라이트그린으로染色한 후 에칠알코올脫水過程을 거쳐永久標本을 제작하였다(Sass, 1971). 이와같이 만들어진標本을檢鏡하여切線斷面에서放射組織의높이, 폭, 단위면적당 분포수 및主軸系要素에대한放射組織의面積比를연륜당 20곳을임의로선택測定하여평균치를구했다. 이때放射組織의높이는垂直으로배열된細胞數로서, 그리고폭은점선방향으로배열된細胞數로서나타냈다. 또한각연륜의肥大生長率은연륜폭을マイクロ미터로測定하여나타냈다.

結 果

아카시아나무의 1年次生長木部의 春材部에서放射組織은 모두單列放射組織으로경우에따라서는그높이가수십세포에이른다. 이와같은一期放射組織은維管束내와維管束간에서前形成層의짧은細胞의연속적인橫斷分裂에의해起源된다. 이러한 1年次生長層의木部로부터점차二期

生長이 진행됨에따라나타나는가장현저한特徵은放射組織의높이와폭이급격한變化를나타내는점이다. 먼저높이의變化를보면1年次生長木部의春材初期에放射組織의높이는평균27細胞로二期生長이진행됨에따라약간증가되어春秋材boundary에서는높이가30細胞이이른다. 그러나1年次生長木部의秋材部에서급격히감소되기시작하여2年次年輪의boundary에서는약35%가감소되어17細胞로된다. 그리고2年次年輪에서부터放射組織의높이는年輪의증가에관계없이17細胞로일정하게維持되어비교적二期生長初期에안정되는樣相을나타냈다.

한편, 아카시아나무의 1年次生長木部의 春材部에서放射組織은모두單列放射組織이다. 그런데二期生長이진행되어年輪이증가됨에따라처음몇차례의橫斷分裂에의해높이가약간증가된후에春秋材boundary에서垂層分裂이시작되어二列放射組織이나타나기시작한다(Fig. 2). 이와같은放射組織은대체로높이가일정하게維持되는동안垂層分裂을반복하여3-4年次年輪에이르면4-5細胞幅의전형적인多列放射組織으로발달된다(Fig. 8). 그런데각年輪에서폭이다른放射組織의점유율은Fig. 2에나타난바와같다. 즉1年次生長木部의春材部에서單列放射組織이100%,春秋材boundary에서99%그리고秋材部에서는87%로낮아지는반면二列放射組織은1年次生長木部의秋材部에서13%,2年次年輪에서는50%로증가된다. 이와같이年輪이증가됨에따라多列放射組織의점유율은점차증가되고單列放射組織의비율은낮아지는傾向이5年次年輪이후에는안정되어일정하게유지된다. 그런데年輪의증가에따른放射組織當構成細胞數는1年次生長木部의春材部에서27細胞로春秋材boundary에서약간증가되지만秋材部에서는약30%가감소된20細胞에이른다(Fig. 3).

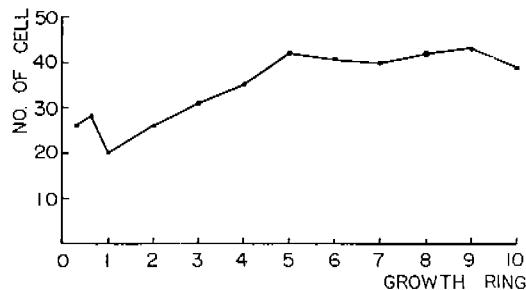


Fig. 3. Number of cell per ray in each growth ring.

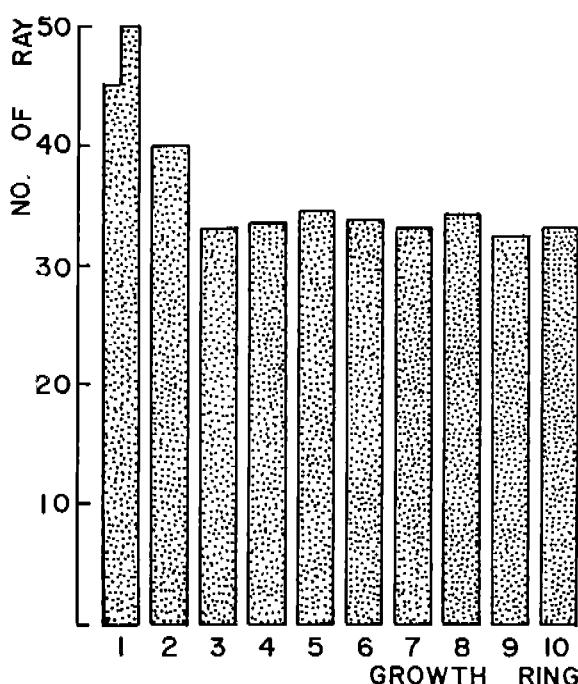


Fig. 4. Histogram showing the number of ray per unit square from pith to periphery in tangential section.

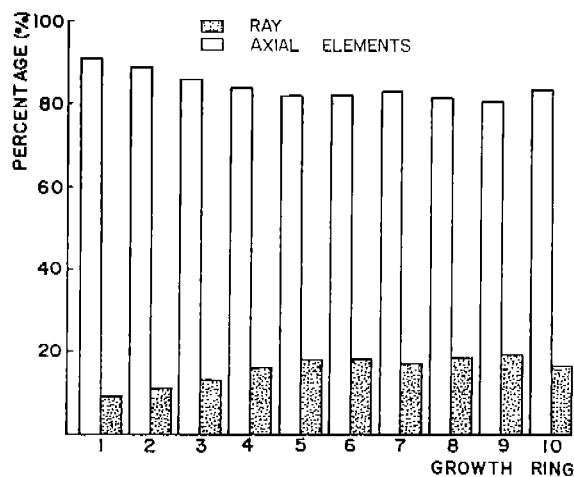


Fig. 5. Histogram showing the relative proportion of ray to axial elements in each growth ring.

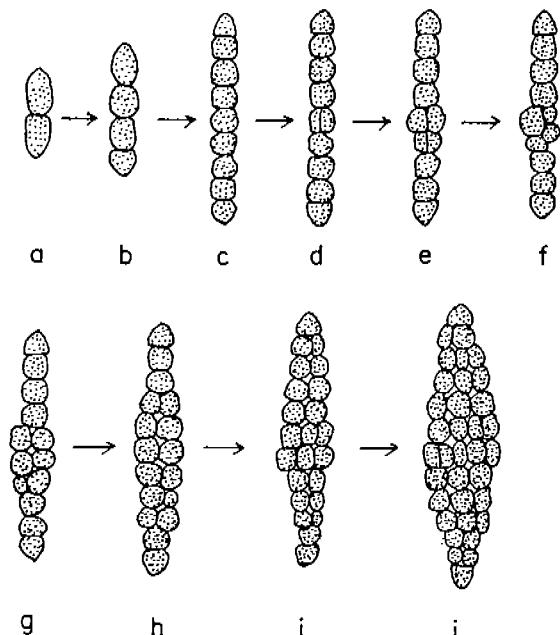


Fig. 6. Diagrammatic representation of development changes from uniseriate to multiseriate in the secondary ray.

그러나 年輪이 증가됨에 따라 放射組織의 幅이 증가되고, 따라서 放射組織當 細胞數도 점차 증가되어 5年次年輪에서 약 42細胞에 도달되어 그 이후에는 별 변화없이 안정된다. 또한 單位面積當 放射組織의 數에서도 年輪의 증가에 따라 상당한 변화를 나타낸다. 一年次生長木部의 春材部에서 放射組織의 數는 45개, 秋材部에서는 50개로 약간의 증가를 보인다. 이어서 二年次年輪에서는 40개, 三年次年輪에서는 32개로 一年次生長木部에 비해 약 35% 가 감소된다. 三年次年輪 이후에는 약간의 증감을 나타내나 대체로 일정하게 维持된다(Fig. 4). 그리고 主軸系要素에 대한 放射組織의 비율은 一年次生長木部에서 9%, 二年次年輪에서 11%로 年輪의 증가에 따라 점진적으로 증가되어 5年次年

輪에서 약 18%에 이르고 그 후에는 일정하게維持된다 (Fig. 5).

한편, 아카시아나무에서 初期의 二期維管束放射組織이 髓로부터 약 500-600 μm 정도의 春材部에서 發生이 시작된다(Fig. 8A). 이와 같은 二期放射組織은 대부분 1-2細胞 높이의 單列放射組織으로서 紡錐型始原細胞의 중앙부의 橫斷分裂에 의해(Fig. 8H), 또는 紡錐型始原細胞의 밀단부

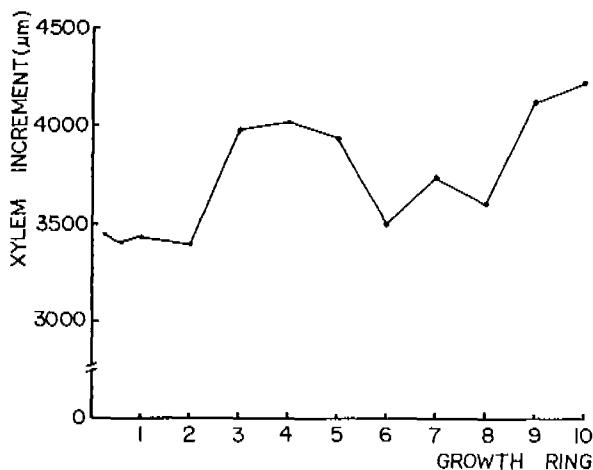


Fig. 7. Variation of the xylem increment from pith to periphery.

(Fig. 8I) 및 축부의 일부가 분리되어 (Fig. 8J) 起源된다. 이와 같이 發生된二期放射組織은 먼저 몇 차례의 橫斷分裂을 거쳐 일정수준의 높이에 도달된 후 (Fig. 6a-c) 二年次年輪의 春材部에서 최초의 垂層分裂을 시작하여 점차 幅이 증가된다 (Fig. 6d-h). 그래서 3年次年輪의 春材部에서 3例, 4年次年輪에서 4例, 그리고 5年次年輪에서 전형적인 多列放射組織으로 발달된다 (Fig. 6i, j).

각 年輪別 비대생장률은 Fig. 7에서 보는 바와 같이 불규칙적인 변화를 나타내어 放射組織의 높이, 單位面積當 放射組織의 分布數 사이에 어떤 규칙적인 관계도 찾아볼 수 없었다.

考 察

일반적으로 雙子葉植物의 放射組織은 줄기의 비대생장 중에 많은 변화를 겪게 된다. 연속접선절편의 관찰에 의한 本研究에서一期放射組織은 單列이며 높이가 아주 높은 것으로 관찰되었다. Barghoorn (1940a)은 이미 二期生長이 완료된 材料의 體에 인접한 二期木部의 放射斷面의 관찰로부터 긴 前形成層細胞의 연속적인 橫斷分裂에 의해 起源된다고 보고한 바 있다. 그러나 아카시아나무의 一期放射組織의 起源에 대한 研究에서 높은 斷列放射組織은 前形成層의 짧은 細胞의 연속적인 橫斷分裂에 의해 되는 것으로 밝혀졌다 (Soh, 1974). 그러므로 一期放射組織의 起源에 대한 研究는 一期生長 中의 材料로부터 發生解剖學의 檢討가 있어야 할 것이고 二期生長이 완료된 材料로 할 경우 정확한 결과의 판단에 무리가 있음을 알 수 있다. 따라서 Barghoorn (1940a)의 연구결과는 어떤 생장 중의 줄기를 材料로 재확인되어야 할 것으로 사료된다. 한편 二期生長이 진행되는 동안 나타나는 가장 뚜렷한 변화는 一期放射組織의 높이가 一年生長木部에서 급격히 감소되는 점이다

(Fig. 1). 아카시아나무에서 放射組織의 높이의 감소가 初期에는 주로 紡錐形始原細胞로의 전환에 의해 일어나며 (Fig. 8F), 또한 인접 紡錐形始原細胞의 貢入生長에 의해 분리됨으로써 높이가 감소된다 (Fig. 8G). 특히 후자에 의한 높이의 감소는 多列放射組織의 내부에서 흔히 나타나는 것으로 Philipson 등 (1971), Soh (1974) 등의 연구에서도 보고된 바 있으며, 후자에 의한 감소는 Barghoorn (1940a, 1940b)에 의해 알려진 바 있다. 그런데 Gregory 와 Romberger (1975)는 松柏類에 대한 연구에서 放射組織의 높이가 二期生長 동안 계속해서 증가하여 季節의 變異가 뚜렷한 것으로 밝힌 바 있어서 아카시아나무와는 다른 樣相을 보였다. 또한 아카시아나무의 경우 放射組織의 높이와 비대생장률 사이에 어떤 일정한 관계도 찾아볼 수 없다 (Fig. 1, 7). 이러한 결과는 White 등 (1986)이 環孔材를 材料로 放射組織의 높이와 비대생장률과의 관계를 調査한 연구결과와도 一致한다. 그러나 Bannan (1965), Carmi 등 (1972) 및 Gregory 와 Romberger (1975) 등은 放射組織의 높이와 비대생장률 사이에 一定한 관계가 있음을 報告한 바, 아카시아나무와는 다른 樣相을 나타냈다.

한편 二期生長이 진행되어 연륜이 증가됨에 따른 또 다른 變化는 放射組織의 幅이 현저하게 증가되어 一年次生長木部의 單列放射組織으로부터 3-4年次年輪에 이르면 4-5細胞幅의 전형적인 多列放射組織으로 발달되는 점이다 (Fig. 8A-F). 그런데 아카시아나무에서 放射組織의 幅의 증가는 始原細胞의 數層分裂 및 融合에 의해 일어나며 (Fig. 8I), 계속해서 幅이 증가되지 않고 一定하게 維持되는 것은 紡錐形始原細胞의 貢入生長과 放射組織始原細胞의 紡錐形始原細胞로의 전환 등에 의해 幅의 증감이 반복되기 때문인 것으로 여겨진다. 이와 같은 幅의 증감방식은 Barghoorn (1940a, 1940b), Butterfield (1972) 및 Philipson 등 (1971)에 의해서도 報告된 바 있다. 그런데 연륜의 증가에 따른 放射組織當構成細胞數는 一年次生長木部에서 약간 감소되는데 이것은 放射組織의 높이의 감소에 基因된 것 같다 (Fig. 3). 그리고 二年次連輪에서부터 점진적으로 構成細胞數가 증가된 후 안정되는데 이것은 放射組織의 幅이 점진적으로 증가하다 일정 연륜에 이르면 一定하게 維持되기 때문인 것으로 보이며 비대생장률과 構成細胞數 어떤 관계도 나타나지 않았다. 그러나 *Abies balamea* 와 *Picea glauca* (Gregory and Romberger, 1975), *Acer saccharum* (Gregory, 1977)에서는 비대생장률과 構成細胞數 사이에 밀접한 관계가 있는 것으로 報告되어 아카시아나무와는 다른 樣相을 보였다. 또한 單位面積當 放射組織의 數에서도 연륜이 증가됨에 따라 상당한 감소를 나타내는데 (Fig. 4), 一로 報告된 반면, *Dalbergia sissoo* (Ghouse and Yunus, 1973), *Prosopis spicigera* (Ghouse and Iqbal, 1977), *Acacia nilotica* (Iqbal and Ghouse, 1987) 및 *Delonix regia* (Ghouse and Hashmi, 1980)에서는 증가되는 것으로 밝혀져 植物에 따라 각기 다른 傾向을 보인다.

한편 主軸系要素에 대한 放射組織의 비율은 연륜이 증가

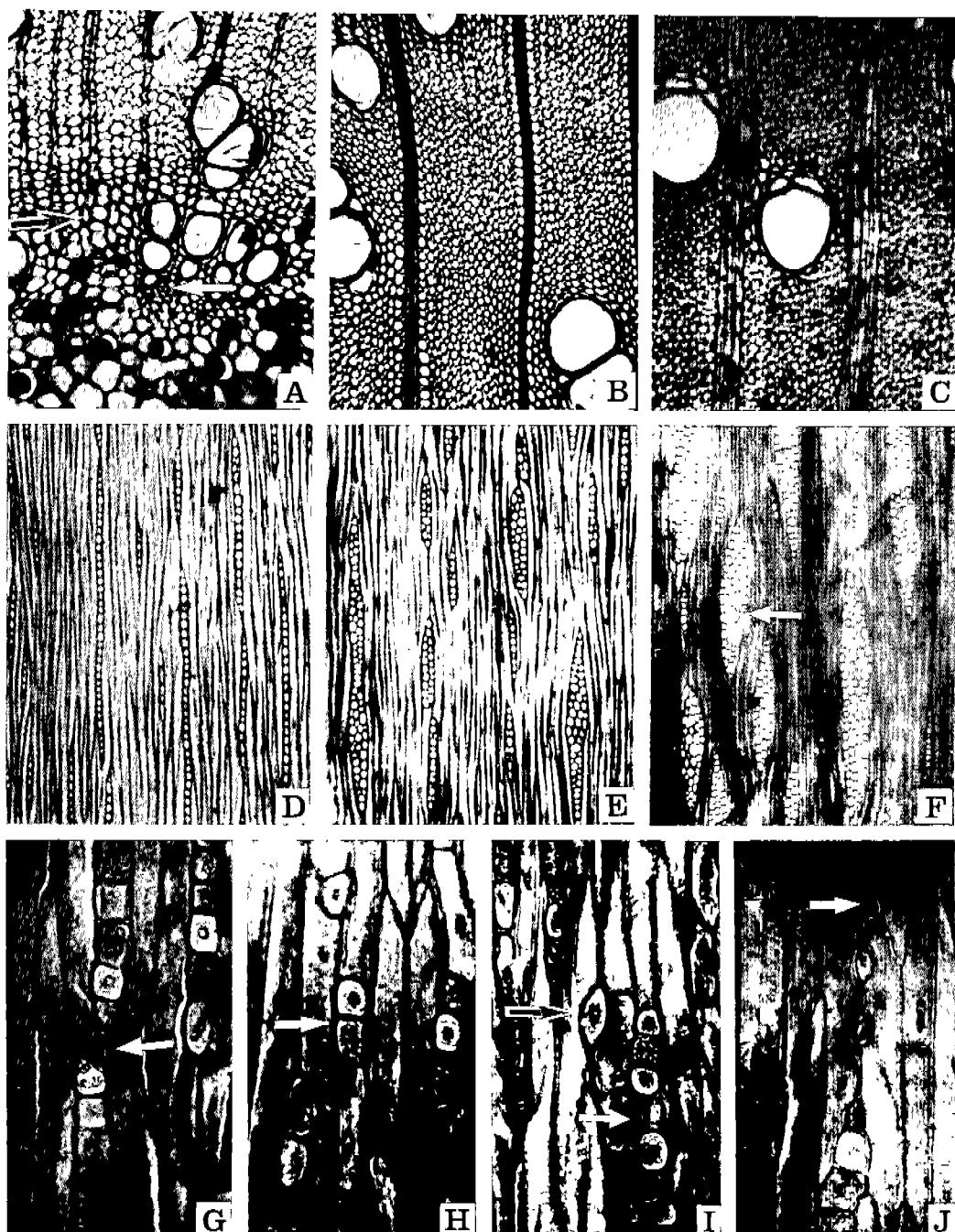


Fig. 8. The secondary xylem in the stem of *Robinia pseudoacacia* L. in transverse (A-C) and tangential section (D-J). A: The origin of the primary ray in the interfascicular (black arrow) and fascicular region (white arrow). $\times 150$. B: Biseriate ray in the third growth layer. $\times 150$. C: Ray of different width in the first, the third, and the fifth growth layer. $\times 150$. Arrow indicates the transformation of ray initials into fusiform initials. G: Splitting of ray initials by intrusive growth of fusiform initials. $\times 500$. H: Formation of secondary ray by central partition of fusiform initials. $\times 500$. I: The origin of secondary ray from lateral division of ray cell (white arrow). $\times 500$. J: The origin of secondary ray from division at the end of fusiform initials. $\times 500$.

됨에 따라 점진적으로 증가된 후一定水準에서 안정되는데 (Fig. 5), 이것은二期生長이 진행되는 동안 새로운放射組織이 紡錘形始原細胞로부터 계속 發生되기 때문이다 (Philipsor et al., 1971). 그런데 放射組織의 비율은 植物에 따라 매우 다양하여 10% 미만에서부터 (Butterfield, 1972), 15-40% (Iqbal and Ghose, 1985) 및 75% (Ghouse and Yunus, 1973) 등이 報告된 바 있다. 이와 같이二期生長이 진행됨에 따라 *Dalbergia sissoo* (Ghouse and Yunus, 1973), *Acacia nilotica* (Iqbal and Ghose, 1987)의 경우 점진적으로 放射組織의 비율이 증가된 후一定水準에서 안정되는 것으로 報告되어 아카시아나무의 경우와一致된다. 그러나 *Polyallhia longifolia* (Ghouse and Hashmi, 1980), *Bauhinia parvifolia* (Khan et al., 1981)에서는 放射組織의 비율이 계속해서 증가되는가 하면, *Prosopis spicigera* (Ghouse and Iqbal, 1977)와 *Citrus sinensis* (Khan et al., 1981)에서는二期生長 동안 내내一定한 것으로 밝혀져 植物에 따라 다양한 傾向을 보인다. 그런데 이러한 比率의 변화는 放射組織의 消失과 發生에 의해 영향을 받게 되는데, 아카시아나무의二期放射組織은 비교적 초기에 紡錘形始原細胞의 中央 (Fig. 8I) 또는 축부의 일부 (Fig. 8J)가 분리되어 1-2細胞 높이의 單列로서 發生되며, 또한 紡錘形始原細胞 全體가 橫斷分裂에 의해 放射組織始原細胞로 전환되어 發生되기도 한다 (Fig. 8H). 이와 같은二期放射組織의 發生樣式은 *Dalbergia sissoo* (Ghouse and Yunus, 1973), *Delonix regia* (Ghouse and Hanshmi, 1980)에서도 報告된 바 있다. 그런데二期放射組織의 발생빈도는 紡錘形始原細胞과 放射組織始原細胞 사이의 물리적인 接觸程度에 의해 (Philipson et al., 1971), 또는 미지의 刺戟物質의 축적에 의해 調節된다는 主張도 있다 (Carmi et al., 1972).

이상에서 본 바와 같이 아카시아나무의 放射組織은二期生長이 진행되는 동안 다양한 構造的 變化를 나타냈으며 다른植物의 研究結果와 相異한 점은 植物에 따라 각기 다른 독특한 發生 및 變形方式을 갖기 때문인 것으로 추정된다. 그러므로 이러한 관점에서 다른 分類群에 대한 광범위한 研究가 이루어져야 하며 또한二期放射組織의 發生頻度와 이에 영향을 미치는 要因에 대한 研究가 이루어져야 할 것으로思料된다.

摘要

아카시아나무에서一期 및二期放射組織의 發生을 理解하기 위해 解剖學的研究를 수행하였다. 體近處에서一期放射組織의 높이는 점진적으로 감소하는 반면 幅과 단위면적당 數는 점진적으로 증가한 다음 높이, 幅 및 數가 어느 정도 일정하게 된다.

二期放射組織은 一年次生長層의 중간에서 紡錘形始原細胞의 分割 또는 紡錘形始原細胞의 側部 및 末端部가 분리되

어 起源된다. 그리고二期放射組織의 높이와 幅은 어느 정도 증가된 후 일정하게 維持된다.

参考文獻

- Banna, M.W. 1951. The reduction of fusiform cambial cells in *chamaecyparis* and *Thuja*. *Can. J. Bot.* 29: 57-67.
- Bannan, M.W. 1965. Ray contacts and rate of anticlinal division in fusiform cambial cell of some Pinaceae. *Can. J. Bot.* 43: 487-507.
- Barghoorn, E.S., Jr. 1940a. Origin and development of the uniseriate ray in the Coniferae. *Bull. Torrey Bot. Club.* 67: 303-328.
- Barghoorn, E.S., Jr. 1940b. The ontogenetic development and phylogenetic specialization of rays in the xylem of dicotyledons. I. The primitive ray structure. *Am. J. Bot.* 27: 918-928.
- Barghoorn, E.S., Jr. 1941a. The ontogenetic development and phylogenetic specialization of rays in the xylem of dicotyledons. II. Modification of the multiseriate and uniseriate rays. *Amer. J. Bot.* 28: 273-282.
- Barghoorn, E.S., Jr. 1941b. The ontogenetic development and phylogenetic specialization of rays in the xylem of dicotyledons. III. The elimination of rays. *Bull. Torrey Bot. Club.* 68: 317-325.
- Berlyn, G.P. and J.P. Miksche. 1976. Botanical Microtechnique and Biochemistry. The Iowa State Univ. Press Ames Iowa.
- Butterfield, B.G. 1972. Developmental Changes in the cambium of *Aeschynomene hispida*. *Can. J. Bot.* 50: 944-951.
- Carmi, A., T. Sachs and A. Fahn. 1972. The relation of ray spacing to cambial growth. *New Phytol.* 71: 349-353.
- Cheadle, V.I. and K. Esau. 1964. Secondary phloem of *Liriodendron tulipifera*. *Univ. Calif. Publ. Bot.* 36: 143-252.
- Cumbie, B.G. 1963. The vascular cambium and xylem development in *Hibiscus lasiocarpus*. *Amer. J. Bot.* 50: 944-951.
- Cumbie, B.G. 1967. Developmental changes in the vascular cambium of *Leitneria floridana*. *Amer. J. Bot.* 55: 662-682.
- Cutter, B.G. 1978. Plant Anatomy: Experiment and Interpretation Part 2. Origans. London, Edward Arnold.
- Esau, K. 1965. Plant Anatomy. 2nd ed. New York, John Wiley & Sons.
- Evert, R.F. 1961. Some aspects of cambial development in *Pyrus communis*. *Amer. J. Bot.* 48: 479-488.
- Fahn, A. 1982. Plant Anatomy. 3rd ed. Pergamon Press.
- Ghouse, A.K.M. and M. Yunus. 1973. The ratio of ray and fusiform initials in some woody species of the Ranalian complex. *Bull. Torrey. Bot. Club.* 101: 363-366.
- Ghouse, A.K.M. and M. Iqbal. 1977. Variation trends in the cambial structure of *Prosopis spicigera* L. in relation to

- the growth of the tree axis. *Bull. Torrey. Bot. Club.* 104: 197-210.
- Ghouse, A.K.M. and S. Hashmi. 1980. Changes in the vascular cambium of *Polyalthia longifolia* Benth. and Hook. (Annonaceae) in relation to the girth of the tree axis. *Flora.* 170: 135-143.
- Gregory, R.A. and J.A. Romberger. 1975. Cambial activity and height to uniserrate vascular rays in Conifers. *Bot. Gaz.* 136(3): 246-253.
- Gregory, R.A. 1977. Cambial activity and ray cell abundance in *Acer saccharum*. *Can. J. Bot.* 55: 2559-2564.
- Iqbal, M. and A.K.M. Ghouse. 1985. Cell everts of radial growth with special reference to cambium of tropical trees. In Widening Horizons of Plant Sciences C.P. Malik (Ed.), Cosmo Publ. New Delhi, pp. 217-252.
- Iqbal, M. and A.K.M. Ghouse. 1987. Anatomy of the vascular cambium of *Acacia nilotica* (L.) Del. var. *telia* Troup (Mimosaceae) in relation to age and season. *Botanical Journal of the Linnean Society.* 94: 385-397.
- Khan, K.K., Z. Ahmad and M. Iqbal. 1981. Trends of ontogenetic size variation of cambial initials and their derivatives in the stem of *Bauhinia parvifolia* Vahl. *Bulletin de la Societe Botanique de France.* 128: 165-175.
- Philipson, W.R., J.M. Ward and B.G. Butterfield. 1971. The Vascular Cambium. London, Chapman and Hall.
- Sass, J.E. 1971. Botanical Microtechnique. 3rd ed. The Iowa State Univ. Press, Ames Iowa.
- Soh, W.Y. 1974. Early ontogeny of vascular cambium. III. *Robinia pseudo-acacia* and *Syringa oblata*. *Bot. Mag. Tokyo.* 87: 99-112.
- Srivastava, L.M. 1963. Cambium and Vascular derivatives of *Ginkgo biloba*. *J. Arnold Arbor.* 44: 165-192.
- White, D.J.B. and A.W. Robards. 1966. Some effects of radial growth rate upon the rays of certain ring porous hardwoods. *J. Inst. Wood.* 17: 54-52.

(1990, 3, 13 接受)