

木本植物의 再幼齡化

李 在 善* · 文 興 奎**

Rejuvenation of woody plants

Jae-Seon Yi* · Heung-Kyu Moon**

Summary

Without scientific understanding of the phase change and the rejuvenation in woody perennials, many tree breeders have successfully rejuvenated and multiplied mature trees of some tree species, i.e., *Eucalyptus*, *Pseudotsuga menziesii*, *Sequoia sempervirens*, *Pinus radiata*, *Pinus pinaster*, *Quercus virginiana*, *Hedera helix*, *Juglans*, apples, grapes, and so on.

Practical techniques discussed to rejuvenate the old trees include grafting to younger stock, growth regulator treatment, pruning, repeated cutting, and *in vitro* culture. However, a combination of skills mentioned is recommended for rejuvenation of the mature propagation material.

It is strongly required to develop a morphological and/or biochemical indicator system to judge the juvenility.

I. 서 론

고등식물의 생활사는 성장과 분화를 토대로 하여 幼齡期(juvenile phase)와 成熟期(adult phase)로 나뉘어 진다.

유령기에서 성숙기로의 변화를 相變化(phase change)라고 부르며, 이것은 목본수종에만 국한된 현상은 아니다. 이러한 두 가지 생장 단계는 개체 발생시 이미 결정되어 있으며, 유전적으로 고정된 범위내에서 외부 환

경 요인인 일장, 광질, 온도, 영양(무기 이온) 등의 영향을 받는다. 따라서, 종자 발아 이후부터 식물체가 자라면서 시간의 경과에 따라 여러가지 특성들이 독자적이면서 또한 다소 조정된 방식으로 변화된다. 이러한 발달의 초기 단계 즉, 유령기는 개화가 안되고, 부정근이 쉽게 내리는 것이 특징이다. 잎 모양, 잎 차례, 안토시아닌 착색, 생장 습성, 동절기 잎의 보존, 많은 가시 등의 특징도 있다.

유령기에서 성숙기로의 전이는 점진적인

*江原大學校 林科大學 林學科 Dept. of Forestry, College of Forestry, Kangwon Nat'l. Univ.

**江原大學校 林學科 博士課程 Dept. of Forestry, Graduate School, Kangwon Nat'l Univ.

성숙화 과정을 통하여 지속적으로 이루어진다. 개화는 성숙기에 대한 대표적 특성이므로 유시-성숙상의 전이는 '개화 능력의 획득'으로 정의한다.^{62, 72, 73)}

유시-성숙상의 전이는 상변화(phase change)⁸⁾, 發生學的 老化 現象(ontogenetic aging)²¹⁾, 또는 分裂組職 老化(meristem aging)^{55, 64)}라 부른다. 이것은 주로 유시-성숙상에 이르는 형태적 특성에 근거한 것이다.

상변화의 중요성은 다음과 같다.

1. 유령기의 기간은 목본수종의 육종효율 및 개량 품종의 선발과 역관계를 가진다. 즉, 유령기가 길면 길수록 육종세대는 길어진다.³⁸⁾
2. 목본수종의 영양 번식은 모수령의 영향을 받는다.⁴⁰⁾
3. 목본수종의 생산성에 관련된 양적, 질적인 문제는 그 수종의 성숙 정도에 달려 있다.⁴⁰⁾

본 總說에서는 영양 번식시에 문제가 되는 '모수령의 효과'를 감소시키거나 역전시켜 영양번식을 보다 효율적으로 수행하기 위한 이른바 再幼齡化(rejuvenation)에 관련된 문제점과 技術을 살펴 보고자 한다.

목본식물의 재유령화에 관한 몇개의 고찰이 이미 보고된 바 있다.^{6, 13, 30, 36, 73)}

II. 본 론

1. 목본식물의 유령 기간

목본식물에 있어 유령기간의 장단은 수종에 따라 크게 다르다. 예를 들면 장미과는 20~30일, 너도밤나무는 30~40년, 대나무는 60년 이상의 유령기를 거친 후에 개화가 된다. 따라서 유령기가 길면 길수록 육종기간이 길어지기 때문에 신품종 개발에 애로점이 많다.

반면, 영양 생장이 목적일 때는 유령기를 가급적 길게하여 개화를 자연시키는 것이 필요하므로, 유령기의 지속은 육종 효율과 역관계를 갖는다. 몇가지 목본수종의 유령기간은 Table 1과 같이 밝혀졌다.¹³⁾

Table 1. Length of juvenile period in some woody plant species.¹³⁾

Species	Length of juvenile period
<i>Rosa</i> (hybrid tea)	20~30 days
<i>Vitis</i> spp.	1 year
<i>Prunus</i> spp.	2~8 years
<i>Malus</i> spp.	4~8 years
<i>Citrus</i> spp.	5~8 years
<i>Pinus sylvestris</i>	5~10 years
<i>Hedera helix</i>	5~10 years
<i>Betula pubescens</i>	5~10 years
<i>Pyrus</i> spp.	6~10 years
<i>Sequoia sempervirens</i>	5~15 years
<i>Pinus monticola</i>	7~20 years
<i>Larix decidua</i>	10~15 years
<i>Fraxinus excelsior</i>	15~20 years
<i>Acer pseudoplatanus</i>	15~20 years
<i>Thuja plicata</i>	15~25 years
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	20 years
<i>Pinus aristata</i>	20 years
<i>Sequoiadendron giganteum</i>	20 years
<i>Picea abies</i>	20~25 years
<i>Tsuga heterophylla</i>	20~30 years
<i>Picea sitchensis</i>	20~35 years
<i>Quercus robur</i>	25~30 years
<i>Abies amabilis</i>	30 years
<i>Fagus sylvatica</i>	30~40 years

유령기에는 물론 일장 처리, 생장 물질 처리

등에 의해 개화가 일어나지 않는다. 따라서 개화 촉진 처리로 개화가 유도되었다면 이것은 처리목이 성숙기로 전이하는 중이었거나, 이미 성숙상에 도달한 것으로 간주할 수 있다. 다시 말해 어떤 처리에 의해 개화가 유도되거나 촉진되었다면 그것은 적어도 유령기를 지난 상태인 것이다.

2. 식물의 유령기에 대한 개념

고등 식물의 생장 과정중에 나타나는 유령기는 1차, 2차로 나뉜다.

1차 유령기란 배 발생 과정을 거쳐 형성된 종자가 발아하여 일정 기간 동안 왕성한 영양 생장을 하면서 성숙기에 이르는 기간을 말한다. 따라서 유령기의 고유한 생리적 특징은 花芽形成이 전혀 불가능하다는 것이다. 모든 식물은 유령기가 지나야 개화가 가능하며, 유령기에서 성숙기로 넘어가는 상변화의 전환점에서 花成能(Blühreife)을 획득하게 된다. 그러나 이미 화성능을 획득한 성숙한 영양계 식물도 때로는 또 다시 일정 기간 동안 영양 생장을 거친 다음 화아 형성(꽃눈 유도+꽃 눈 분화)이 가능하게 되는 데 이 기간을 2차 유령기라 한다.⁷⁰⁾ 일반적으로 2차 유령기는 1차 유령기보다 짧다. 또한 화성능을 획득하지 않은 유령기의 줄기에서 영양 번식으로 식물체를 얻었을 때 이 개체의 유령기는 단축되지 않고 오히려 연장되는 경향이 있으며, 성숙상에 있는 식물의 영양 번식체는 비교적 빨리 개화하는 것으로 알려져 있다. 이러한 유시상-성숙상으로의 변화를 도식적으로 잘 제시한 사람은 Zimmerman⁷³⁾이었다. (Fig. 1)

유령기에는 생장 조절제 처리로도 개화가 전혀 일어나지 않는다. 전이기에 들어가야만 비로소 개화가 가능하며 성숙상으로 갈수록

처리 효과가 점증된다. 따라서 물리적 또는 화학적 개화 촉진처리에 의해 개화가 유도되었다면 그 수종은 유령기를 지났다고 볼 수 있다. 그러나 개화 유도 효과가 지속적으로 나타나지 않았다면 완전한 성숙상에 도달되지 않은 전이기에 개화 촉진 처리에 의해 일시적으로 개화가 유도되었다고 할 수 있다.

GROWTH REGULATORS – CEPA, SADH, TIBA

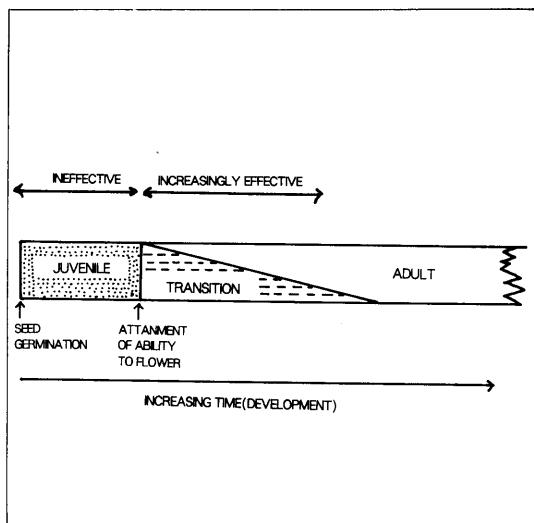


Fig. 1. A proposed scheme illustrating the relationship between different growth phases of seedling fruit trees and the effect of exogenously applied growth regulators on flowering.⁷³⁾

3. 유시상과 성숙상의 특징

유시상과 성숙상의 가장 결정적인 차이는 개화 능력의 획득에 있음을 앞에서 알아보았다. Table 2는 Wareing⁶⁹⁾과 Franclet²⁸⁾에 의해 제시된 유시상과 성숙상의 세포 생물학적·형태학적 차이이다.

Table 2. Juvenile and mature characteristics.^{28, 69)}

	Juvenile	Mature
nucleus	small; surrounded by a thin layer	reticulated and elongated surrounded by endoplasmic reticulum membranes
chromatin	decondensed	condensed; methylated DNA; polyploid euchromatin
ribosomes	free	associated to membranes
apical meristems	small dome; few large cells	high dome; numerous small cells; increased RNA
leaves	typical form (simple or complex); large epidermic cells; winter retention; unequal opposed stomate distribution	typical form (complex or simple); dense venation; thick; amphistomatism; frost resistant; often blue coloration
trunk	non-forking; short tracheids; smooth bark	forking; thick bark
branches	acute angle; thick and long	obtuse angle; thin
thorns	frequent	rare or none
bark	thick	thin
cells and tissues	capable of organogenesis	not capable of organogenesis
<i>in vitro</i>		
cuttings	easy rhizogenesis; easy recovery of vigorous growth; quick recovery of orthotrophy when cuttings are plagiotropic; quick formation of taproots; cuttings somewhat attractive to game	slow rooting; low and durable rate of growth; low recovery of orthotropic habit; slow recovery of taproots; cuttings very attractive to game
biochemical traits	none or weakness of ABA and other inhibitor content; high content in endogenous auxins; high total peroxidase activity at the basal part of excised cuttings; high K/Ca ratio	high basal content in ABA and other inhibitors; low content in endogenous auxins; low total peroxidase activity at the basal part of excised cuttings; low K/Ca ratio

4. 용어의 정의

유시상은 영양 번식 능력과 밀접한 관련이 있어 성숙상의 것보다 영양 번식이 잘 된다.

나무는 부분별로 유시상 또는 성숙상, 나아가서 노화되어 있기 때문에 유시-성숙에 대한 명확한 판정을 내리기 어렵다. 더우기 수

종에 따라 이러한 형태적 특성이 성숙되었을 때 갑자기 변화되는 것(heteroblastic)이 있는가 하면, 점진적으로 변화되는 것(homoblastic)이 있어서 상변화에 대한 정의를 내리기 곤란하나 Bonga⁶⁾에 의해 제시된 개념을 살펴 보기로 한다.

1) 유령기 (juvenile)

성숙기의 상대적인 용어로 유시 특성이 나타난 식물체 조직이나 세포를 지칭한다. 영양변식을 목적으로 할 때 어떤 개체, 부분 혹은 조직이 유시상인가를 알아두는 것이 중요하다. 유시-성숙상의 특성은 Table 2에 제시되었다.

조직배양시 세포들이 진정한 영양변식 능력이 있었다면 이것들은 유령기라고 말할 수 있다.

2) 성숙기 (mature)

유령기를 지난 식물체 부분이나 세포의 상태를 지칭한다. 나무의 뚜렷한 성숙 특징은 개화 능력에 있으며, 세포나 조직들이 성숙기에 있다는 것은 그들이 부정기관 형성 또는 배형성 능력을 잃었다는 것이다.

3) 부분적 재유령화 (partial rejuvenation)

나타났던 성숙 특성이 사라지고 어떤 유시 특성이 식물체의 기관, 조직 혹은 세포에 다시 나타난 상태이다. 부분적 재유령화는 조직이나 세포들이 제한된 형태 형성 능력의 획득 즉, 부정근이나 부정줄기를 형성하는 것으로도 볼 수 있다.

4) 완전 재유령화 (complete rejuvenation)

성숙상 혹은 부분적 성숙상의 조직이나 세포가 정상 식물체로 자랄 수 있는 부정배를 형성하는 능력을 다시 얻은 상태이다. 때때로 부정배는 불완전하거나 비정상형으로 나타나기도 한다. 이것은 환경적 요소가 원인일 때

도 있지만 성숙 상태가 여전히 존재하는 즉, 재유령화가 완전히 되지 못한 세포에서 부정배가 생겼기 때문이다.

5) 脱分化 (Dedifferentiation)

탈분화란 조직배양에 이용된 식물 기관, 조직 또는 세포가 본래의 특성을 잃고 재유령화로 전이되는 과정을 지칭한다. 따라서 앞에서 여러번 언급된 재유령화는, 세포의 형태 형성 능력이 증가하는 것을 의미할 때 사용함이 합당하다 하겠다.

5. 재유령화의 기술

몇몇 수종을 제외한 대부분 목본 수종의 영양변식 나이도는 모수령의 영향을 강하게 받는다. 바람직한 형질 특성은 수령이 상당히 많아진 후에나 발현되므로 이 시기에 적절한 영양변식 방법을 강구하지 못하면 선발목에서 높은 유전적 획득을 기대하기 어렵다. 따라서 보다 용이한 반식체계를 갖추기 위해서 재유령화의 기술적용이 필요하다.

지금까지 알려진 재유령화의 기술은 정단부 또는 가지 전정에 의한 맹아지 유도, 근맹아 유도, 유령대목으로서의 반복 접목, 기내배양, Benzylaminopurine(BAP)등 생장 조절제 살포, 반복 삽목, 보다 유시적인 부분의 선택 이용 등으로 나뉜다. 이러한 여러가지 방법은 수종에 따라 다르게 반응하므로 원하는 수종에 따라 적절한 방법을 적용하여야 한다.

Fig. 2는 Bonga⁶⁾에 의해 제시된 개체목내에서의 유시-성숙상의 대조 그림으로 다소 복잡한 모식도이기는 하나 수간 하부로 갈수록 유시적임을 보여 주었다. 따라서 영양변식을 위해서는 수간 하부의 가지를 이용하거나 맹아 유도가 가능한 수종이라면 별목하여 근주 맹아를 이용하는 것이 보다 적절한 방

법이라 하겠다.

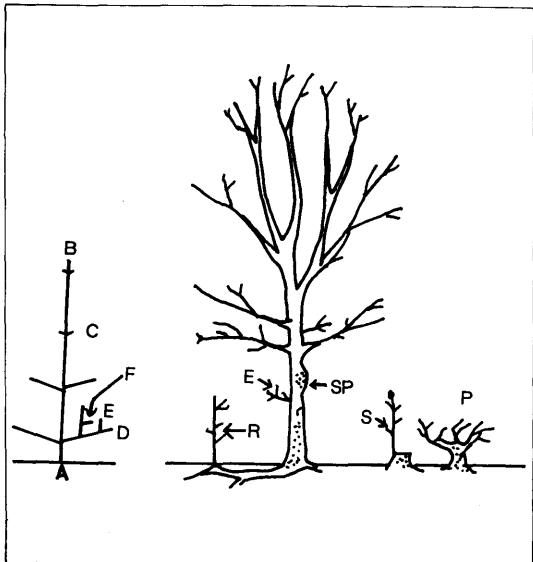


Fig 2. Diagram of juvenility gradients in trees. Left: Juvenility in a regularly shaped conifer. The degree of juvenility of an apical meristem is inversely proportional to the distance (along trunk and branches) between the root-shoot junction(A) and the meristem. Since laterals are shorter than the internodes they originated from, the distance AB>AC>AD>AE>AF, and therefore, meristem B is the most mature, and meristem F is the most juvenile. Right: Juvenility in several of the hardwoods. Density of crosshatching indicates degree of juvenility. Epicormics(E), spheroblast(SP), root sprouts(R), stump sprouts(S), and severely pruned trees (P) are juvenile. In the juvenile zone, note the single trunk, retention of leaves close to the trunk in winter, and obtuse branch angles. In the mature zone, note the forked trunk and acute branch angles.⁶⁾

5·1 성숙목에서 유시 재료를 얻기 위한

방법

바람직한 특성을 가진 선발목을 손쉽게 번식시키기 위하여는 첫째 성숙목에서 보다 유시적인 부분을 이용하거나, 둘째 성숙한 것을 재유령화 시키는 방법이 있다.

5·1·1 성숙목의 유령 부분 이용

앞에서 설명한 바와 같이 성숙목은 근주로 갈수록 보다 유시적이기 때문에 수관 하부를 재료로 이용하는 것이 바람직하다. Olesen⁵⁵⁾은 수관 하부가 유시성이 높은 이유는 수관과 주간의 성숙 진행률이 다르기 때문이라고 하였다.

그러나 Black⁵⁶⁾은 24년생 미만의 *Pseudotsuga menziesii*에서, Fieding²⁰⁾은 20년생 이상된 *Pinus radiata*에서 수관의 위치에 따른 발근력의 차이가 없었다고 하여 예외적인 발표를 하였다. 그럼에도 불구하고 많은 학자들은 수간의 소지나 수관 하부의 가지에서 유시상을 보일 때가 많다고 하였다.

다음은 수간이나 1차 가지의 기부에서 맹아지를 이용하는 방법이다. 맹아지는 자연적으로 수간 하부나 1차 가지의 기부에 있는 잡아에서 자라거나 뿌리의 부정아에서 생기며 유시상의 형태적 특성과 높은 발근력을 가지고 있다. 뿌리나 줄기에서 생기는 부정지는 새로 형성된 분열 조직이므로 재유령화 될 수는 있으나 그것이 반드시 나무의 유시적인 부분에서 생기기 때문은 아니다.

Mazalewski와 Hackett⁴⁹⁾는 주간의 강도 전정과 BAP처리로 맹아지를 유도하였으며, 이 방법은 사과나무, 라디아타 소나무, 유카리나무 등에서 많이 사용되었다. Libby⁴⁵⁾등은 마디의 발생 단계에 정단전정을 하면 성숙화가 저지되어 맹아지가 만들어 진다고 하였다. Fortanier와 Jonkers²¹⁾는 정단전정이나 강도 전정으로 생기는 발근력의 증가는 성숙 상태(개

체 발생적 나이)에 관계된 것이 아니고, 생리적 원기 회복이나 생리적 가령이 바뀌므로써 유시적 특성이 나타난다고 하였다. 그러나 이것은 정단전정한 *Pinus radiata*에서는 그렇지 않았다.

Libby⁴⁵⁾등은 정단전정한 삽수기원의 식물체가 종자 기원의 식물체와 매우 유사한 생육습성을 가지고 있음을 밝혔으며 다른 사람들도 유사한 관찰을 하였다.

5·1·2 나무의 성숙 부분의 재유령화.

Rogler와 Hackett⁶¹⁾는 재유령화가 기술에 따라 차이가 있으며, 특정한 처리 또는 처리의 강도와 기간은 몇몇 특성에 영향을 미치는 것으로 모든 특성에 영향을 주는 것은 아니라고 하였다.

성숙 부분을 재유령화하는 실제적 방법은 다음과 같다.

5·1·2·1 부정아나 부정배의 유도.

Hackett³⁵⁾는 부정지나 그와 유사한 방법으로 얻어진 식물체는 유시상을 어느정도 지니고 있어 개화가 늦어지며 발근력이 더 높다고 하였다.

가장 완전한 재유령화는 유성생식에 의한胚의 형성으로 器內胚는 부정적으로 얻어졌기 때문에 완전한 재유령화를 이루었는가는 의문점이 많다. Robinson과 Schwabe⁶⁰⁾는 발근이 어려운 'Lord Lamborne'사과 영양계의 뿌리에서 발생한 줄기는 유시상을 보이고 발근이 잘 되어, 삽목 증식 후 2년 내에 개화가 되었음을 밝혔다. 이러한 관찰은 개화의 가능성은 재유령화에 따른 발근력 증진과는 명백히 별개의 성질로 원예 분야에서 특히 중요하다.

Barlass와 Skene³⁹⁾는 성숙한 포도나무의 정단부에서 잎원기 기원의 부정 줄기는 유시상

의 형태적 특성을 지녔으나 개화능력이 있음을 관찰하였고, Banks²⁹⁾는 부정배 기원의 성숙된 *Hedera helix*의 줄기에서 생긴 칼루스 유래의 식물체는 유시상의 특성과 차색을 나타냈다고 하였다.

흔히 성숙 조직의 부정배 유래의 식물체가 기형을 나타내거나 정상적으로 생장을 못하는 것은 완전한 재유령화가 못 이루어지고 성숙 특성이 부분적으로 전달되었기 때문일 것이다.

5·1·2·2 유령대목에 성숙한 접수를 접목하는 방법.

성숙 상태는 보통 영양 번식 동안 매우 안정되어 있다. 대체로 유령목에 실시한 접목은 생장 활력이 증가되고 개화를 늦게 하는데, 이것은 어린 접수를 성숙목에 접목했을 때에도 기대할 수 있다. 그러한 반응은 개체 발생적 나이 보다는 생리적 상태의 변화로 해석된다.

Monselise⁵¹⁾는 성숙한 *Citrus mitis* 접수를 유묘에 접목했을 때 활력이 증진되고 개화가 늦어 짐을 관찰했다. 이러한 반응이 생리적 변화인지 대목의 모수령 때문인지는 불분명하다. Doorenbos¹⁸⁾는 *Hedera helix*의 유묘 접목이 형태학적, 생리학적으로 완전한 재유령화가 접수에서 이루어짐을 밝혔다. Stoutemyer 와 Britt⁶⁶⁾는 *Hedera canariensis*로 접수 길이가 짧고 눈의 수를 적게 할수록 재유령화가 촉진되며, 또한 완전한 재유령화는 최저 온도 이상 유지되어야 함을 관찰했다. Doorenbos¹⁸⁾는 유령대목에 있는 잎은 재유령화를 촉진하였으나, 성숙한 접수에 있는 잎은 재유령화를 억제함을 밝혔고, Muzik와 Cruzado⁵⁴⁾는 *Hevea brasiliensis*로 성숙한 접수의 발근력은 유령대목에 계속 반복 접목하므로써 증가된다고 하였다. Martin과 Quillet⁴⁸⁾는 *Eucalyptus*

*platyphilla*와 *Terminalia superba*의 성숙 줄기를 유묘의 근주에 접목해서 발근이 용이한 영양 계를 개발하였다. Franclet²⁶⁾은 *Eucalyptus camadulensis*를 재료로 2개월 간격으로 유묘의 근주에 반복적인 미세 접목을 통해 발근력을 높였고, *Cupressus duperziana*는 생장 주기에 따라 1회 접목으로 발근력을 높일 수 있었다. 그러나 *Cupressus duperziana*의 재유령화된 삽수 기원의 개체는 재유령화후 8년이 지나서 개화가 시작되었고 반면 종자 기원식물체는 40년 후까지 개화되지 않았다. 조기 개화를 보인 것은 재유령화된 영양계에서 완전 재유령화가 아니라 부분적 재유령화가 일어났기 때문으로 여겨진다.

한편, Chaperon¹¹⁾은 유묘의 근주에 성숙 접수를 접목하여, 재유령화에 성공하려면 근주의 활력이 높아야 하며, 접수가 유령 근주의 뿌리에 가깝게 오도록 접목하는 것이 중요하다고 하였다. 또한 접수의 크기를 작게 해야 된다는 것도 여러 학자에 의해 제시되고 있다.

그러나 이상에서 제시된 결과가 재유령화 때문인지 아직은 밝혀내지 못하고 있다. 재유령화와 생리적 연령의 역전과의 차이를 구분하기 어렵기 때문에 재유령화로 보고된 몇 가지는 실제로 생리적 연령에 관련된 일시적 활력 증진이라고 볼 수 있다.

5・1・2・3 생장 조절제 처리에 의한 재유령화.

생장 조절제 처리에 의한 재유령화에 대한 보고는 많지 않으나, Rogler와 Hackett⁶¹⁾는 성숙 *Hedera helix*에 GA₃를 처리하여 재령화를 시켰으며 GA₄+GA₇, GA₁도 효과적임을 밝혔다. 그러나 오옥신, 사이토카이닌, 에테폰 등은 비효과적이었다. GA₃의 적용으로 개화가 억제되고 유시상의 형태적 특성이 나타났으

나 발근 효과는 없었다. Scurfield⁶³⁾는 어린 유카리 나무에 GA₃를 처리하여 유시상의 잎이 성숙상의 잎 형태로 빨리 변화됨을 관찰했다. 그러나 발근력의 효과는 관찰되지 않았다. 기내 배양에 의한 성숙목의 번식은 배지및 배양 조건과 투여되는 생장 조절제의 효과로 볼 수 있으나 이것은 다음에서 자세히 논하기로 한다.

5・1・2・4 수관의 강도 높은 전정.

Hatcher³⁹⁾는 근주 맹아 기원의 사과 나무에서 강도 높은 전정은 개화를 자연시키고 영양 활력과 발근력을 증진시킨다고 하였다. Garner와 Hatcher³⁹⁾는 나무 밀동에 있는 1년 생 줄기가 개화가 가능함에도 불구하고 여전히 강한 발근력을 보였으며, 이것은 재유령화 때문이 아닌 생리적 활력 증진으로 생각하였다.

Franclet²⁶⁾는 실생묘로 성숙된 *Pseudotsuga menziesii*, *Picea abies*등에서 강 전정 후 발근력이 강한 줄기를 얻었으며, 가지나 엽속의 길이가 길어지는 유시상의 특성을 나타냈다고 하였다. 그러나 강 전정한 *Pinus pinaster*에서는 전정 3년 후에 암꽃의 개화가 재개되는 것을 관찰하였다. 한편 그는 강 전정된 나무의 줄기는 접목이 잘 되고 조직배양을 이용한 재유령화가 용이하다고 하였다. 그것은 생리적인 활력 증진이나 부분적인 개체 발생적 재유령화가 그 이상의 개체 발생적 재유령화를 위해 중요하다는 것을 시사하는 것이다.

5・1・2・5 삽목에 의한 번식

일단 삽목 발근이 되어서 얻어진 식물체는 어느 정도의 유시상을 나타내며, 이 식물체에서 줄기나 가지를 취하여 다시 삽목하면 발근력이 좋아진다.

Ooyama와 Toyoshima⁵⁶⁾는 1차 삽목 발근된

소나무는 최초의 삽수보다 발근이 용이하다고 하였으며, Black⁵⁾은 *Pseudotsuga menziesii*에서 3년생 삽목묘는 3년생 실생묘보다 발근력이 세고, 유시특성이 뚜렷하며, 활력이 크게 증가되었다고 하였다. Morgan⁵²⁾도 이와 비슷한 결과를 *Quercus virginiana*에서 얻었다. Franclet²⁶⁾은 환경 요인(양료, 온도, 토양 용적, 습도 등)이 뿌리의 활력과 새로 삽목 발근된 줄기의 활력을 촉진하며, 단간은 발근 가능성과 새로 삽목 발근된 줄기의 생장 개시에 영향을 미친다고 하였다.

이상의 결과로 볼 때 어떠한 처리로써 부분적 재유령화나 일시적인 생리적 활력 증진이 가능하지만 이러한 두 가능성 간의 차이를 밝히기는 어렵다. 그 이유는 적절하게 조절된 처리 결과가 없고, 조사된 특성이 충분치 못하고, 그 특성의 안정성에 대한 기록이 많지 않기 때문이다.

5 · 1 · 2 · 6 기내 번식.

기내 번식은 80년대 이후로 가장 성공적인 결과를 가져온 재유령화의 과정이다. 성숙 분열 조직은 *in vivo*나 *in vitro*에서 아주 안정되어 있으나 배양 기간, 계대 배양 횟수를 조절하여 상변화를 가져올 수 있으며, 이것은 배지나 배양조건이 기내 재유령화에 중요하다는 것을 의미한다.

David¹⁴⁾은 *Pinus pinaster* 1차 분열조직의 기내 재유령화를 보고하였고, 고농도 BAP와 저농도 자당이 유시 특성을 촉진한다고 하였다. Boulay⁷⁾는 *Sequoia sempervirens*를 재료로 1차 조직편이 초살형이었을 때 줄기의 수는 계대 배양 횟수가 증가되면서 많아지고 초살형 줄기의 형성을 배지에 활성탄을 첨가한 결과 증가되었다. 계대 배양 횟수가 증가되면서 발근이 잘 되었으며, 배양조건이 발생학적

으로 재유령화를 가져온다고 하였다. 이 밖에도 Mullins⁵³⁾은 성숙한 포도 나무에서 Broome과 Zimmerman⁹⁾은 겹은 딸기에서, Sriskandarajah⁶⁵⁾과 Zimmerman⁷⁴⁾은 사과 나무에서 기내 배양을 통한 재유령화를 관찰하였다. 이들은 주로 발근률의 증가와 꽃이나 잎의 특성 변화로 재유령화를 보고하고 있다.

한편, Takeno⁶⁷⁾은 계대 배양 후의 발근률 증가는 내생 지베렐린과 사이토카이닌의 감소에 있다고 주장하였으며, Zimmerman⁷⁴⁾은 이상의 결과가 기내 줄기의 재유령화를 나타낸다고 하지만 포장에서의 개화가 지체되지는 않았다고 하였다.

이것은 곧 완전한 재유령화가 이루어지지 못했다는 것을 뜻한다.

McCown⁴⁶⁾은 *Thuja occidentalis*와 *Cryptomeria japonica*를 기내 배양하여 유시 특성이 빠르게 나타나는 것을 관찰하였다. 그리고 부정아나 부정배 형성으로 재유령화된 식물체가 얻어진다고 기대하지만 그런 식물체의 재유령화는 이미 존재하는 분열 조직에서 분화된 것이라고 생각하기 어렵고, 앞에서 지적한 바와 같이 성숙된 절편체의 크기가 작고, 계속된 계대 배양으로 인해 재유령화가 된 것으로 보인다고 하였다. 계속된 배양으로 인해 부정아가 형성될 때 식물체 중식에 기여하게 되고 이것이 유시상을 지닌 것이라고 기대할 수 있다.

5 · 2 목본 수종의 재유령화 실태.

무성 번식 방법(접목, 삽목, 기내 배양 등)의 적용으로 성숙한 모수를 재유령화 시킨 좋은 예는 유카리 나무류, 미송, 독일, 가문비, 세코이아, 삼나무, 벚나무, 호도 나무 등이며, 불란서의 AFOCEL에서는 *Platanus occidentalis*, *Pinus pinaster* 등도 성공적이었다고 보고하였다.

재유령화 현상에 대한 집중적인 연구는 *Hedera helix*를 재료로 이루어졌으며, 최근에는 생화학적 지표를 이용한 연구가 *Sequoia dendron giganteum*⁴⁷⁾, 호도 나무^{19,43)},

*Hedera helix*³⁷⁾등에서 이루어지고 있다.

Table 3은 1985년 이전에 이루어진 목본 수종의 재유령화에 대한 보고를 요약한 것이다.

Table 3. Some woody species showing rejuvenation.

Species	Method	References
<i>Sequoia sempervirens</i>	in vitro culture	1, 4, 7, 27
	grafting	27
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	severe pruning	26
	in vitro grafting	27
	repeated cutting	5
<i>Hedera helix</i>	in vitro culture	2, 34
	repeated cutting	31
	grafting to younger stock	17
	gibberellin treatment	50, 59, 61
<i>Eucalyptus</i>	micro-grafting	26
	in vitro culture	12
	repeated cutting	22, 23, 24, 33, 41, 48, 58
	grafting to younger stock	48
	pruning	26
	gibberellin treatment	63
	repeated grafting	10, 25, 57
<i>Ilex aquifolium</i>	spheroblast→shoot	32
<i>Pinus pinaster</i>	in vitro culture	14
	grafting	29
<i>Thuja occidentalis</i>	in vitro culture	46
<i>Cryptomeria japonica</i>	in vitro culture	46
<i>Pinus radiata</i>	repeated cutting	42
<i>Pinus densiflora</i>	repeated cutting	56
<i>Quercus virginiana</i>	repeated cutting	52
<i>Citrus mitis</i>	grafting to younger stock	51
<i>Hevea brasiliensis</i>	grafting to younger stock	54
<i>Terminalia superba</i>	grafting to younger stock	48

Apple	in vitro culture	44, 65, 67, 74
	root cutting	60
	pruning	49
Grape	in vitro culture	3, 53
Blackberry	in vitro culture	9
Cherry	repeated cutting	16
	in vitro culture	16

III. 결 론

이상에서 목본식물의 생장과정에 나타나는 상변화와 성숙목의 재유령화에 관하여 고찰해 보았다. 상변화에 관련된 구체적 기작에 관한 보고는 거의 이루어지지 못하고 있다. 다만 이러한 상변화에 대한 기초적인 정보 없이도 임목개량가들이 적절히 그리고 효율적으로 성숙목을 재유령화시켜 번식시키는 훌륭한 기술을 발휘해 왔다는 점은 고무적인 것이다. 특히 유카리 선발목의 재유령화 증식은 대표적인 경우이다. 이밖에도 미송, 세코이아, 라디아타 소나무, 마리타임 소나무, 삼나무, 사과나무류, 포도나무류, 호도나무, *Hedera helix*등은 성공적인 실례로 보고되는 수종들이다.

임목의 재유령화를 위해서는 둘 또는 그 이상의 기술을 병용하는 것이 바람직하다. 器內培養은 아주 효율적인 방법으로 시사되고 있다. 강한 전정에 의한 맹아유도→유령 대목에 접목→기내배양 등은 성숙목을 증식할 수 있는 적절한 방법이 될 것이다. 일단 기내 증식이 가능하면 그 수종의 증식 문제는 크게 문제시 되지 않는다. 또한, 선발목을 접목등에 의해 증식을 유도한 후 강한 전정등으로 맹아지를 유도시켜 삽목 증식하는 방법도 효율적일 것이다.

이때 삽수 제공을 위한 나무는 삽수의 발근율과 유시특성의 유지를 위해 반복적 강전정이 필요할 것이다.

재유령화의 난점은 성숙 특성의 이해에 있다. 기내 배양을 적정화시키는 방법과 절편체의 선택과 크기를 고려하고 영양번식의 각 단계에서 나타나고 생리적 조건을 이해하여야 할 것이다. 더욱기 幼時性을 감지할 수 있는 형태학적, 생화학적인 표식자의 발견이 절실히 요구된다 하겠다.

參 考 文 獻

1. Ball EA. 1950. Differentiation in a callus culture of *Sequoia sempervirens*. Growth 14: 295—325.
2. Banks MS. 1979. Plant regeneration from callus from two growth phases of English ivy *Hedera helix* L.). Z Pflanzenphysiol 92: 349—353.
3. Barlass M, KGM Skene. 1980. Studies on the fragmented shoot apex of grapevine. II. Factors affecting growth and differentiation in vitro. J Exp Bot 31:489—495.
4. Bekkaoui F. 1983. Microbouturage in vitro du *Sequoia sempervirens* (Endl.); étude de la rhizogénèse considérée comme critère de

- juvenilité chez deux clones d'âge différent.
DEA Université Pierre et Marie Curie
(Paris VI).
5. Black DK. 1972. The influence of shoot origin on the rooting of Douglas-fir stem cuttings. Proc Intern Plant Prop Soc 22: 142–159.
 6. Bonga JM. 1982. Vegetative propagation in relation to juvenility, maturity and rejuvenation. In: Bonga JM, DJ Durzan (eds), *Tissue Culture in Forestry*, Martinus Nijhoff/Dr W Junk Publishers, pp 387–412.
 7. Boulay M. 1979. Multiplication et clonage rapide du *Sequoia sempervirens* par la culture in vitro. In: *Micropropagation d'arbres forestiers*. Assoc Forêt-Cellulose, domaine de l'Etancon, 77370 Nangis, France, pp 49–56.
 8. Brink RA. 1962. Phase change in higher plants and somatic cell heredity. Quart Rev Biol 37:1–22.
 9. Broome OC, RH Zimmerman. 1978. In vitro propagation of blackberry. Hortsci 13:151–153.
 10. Cauvin B, JN Marien. 1979. La multiplication végétative des *Eucalyptus* en France. AFOCEL, Annles de Recherches Sylvicoles 1978, pp 141–175.
 11. Chaperon H. 1979. Maturation et bouturage des arbres forestiers. In: *Micropropagation d'arbres forestiers*, Assoc Forêt-Cellulose, Domaine de l'Etancon, 77370 Nangis, France, pp 19–31.
 12. _____. 1983. Clonal propagation of *Eucalyptus* by cuttings in France. Presented at the Workshop on Propagation of Eucalypts, Sacramento, CA, USA, June, 1983, pp 1–7.
 13. Clark JR. 1983. Age-related changes in trees. J Arboricul 9:201–205.
 14. David HK, K Isemukali, A David. 1978. Obtention de plants de pin maritime (*Pinus pinaster* Sol.) à partir de brachyblastes ou d'apex caulinaires de très jeunes sujets cultivés in vitro. C R Acad Aci Ser D 287: 245–248.
 15. de la Goublay de Nantais, H. 1981. Vieillissement et rajeunissement chez le *Sequoia sempervirens* Endl. en relation avec la propagation végétative. Thèse 3ème cycle, Université Paris VI.
 16. Destremau DX, A Franclet. 1982. Quelques espèces méconnues: le merisier "*Prunus avium*". AFOCEL-ARMEF, Informations Forêt No 2:161–172.
 17. Doorenbos J. 1953. Rejuvenation of *Hedera helix* in graft combinations. Preb 115 Wageningen, November 28.
 18. _____. 1954. Rejuvenation of *Hedera helix* in graft combination. Proc Koninkl Ned Akad Wetenschap, Ser C 57:99–102.
 19. Drouet A, N Weiswald, C Jay-Allemond, D Cornu. 1989. Pentose phosphate pathway and glutamate dehydrogenase activities in adult and rejuvenated hybrid walnut trees. Plant Physiol Biochem 27:259–267.
 20. Fielding JM. 1954. Methods of raising Monterey pine cuttings in the open nursery. Bull 32 Foresr & Timber Bur, Canberra, Australia.

21. Fortanier EJ, J Jonkers. 1976. Juvenility and maturity of plants as influenced by their ontogenetical and physiological ageing. *Acta Hortic* 56:37–44.
22. Franclet A. 1956. Premiers travaux d'amélioration génétique des *Eucalyptus*. *Ann Rech For*, Rabat, Marco, 1:65–89.
23. _____. 1963. Amélioration des reboisements *d'Eucalyptus* par multiplication végétative. FAO 1st World Consultation of Forest Genetics and Tree Improvement, Stockholm, Sweden.
24. _____. 1970. Techniques de bouturage des *Eucalyptus camaldulensis*. FAO/IRT, Institut de Reboisement de Tunisie, Note Technique No 12.
25. _____. 1977. Manipulation des pieds-mères et amélioration de la qualité des boutures. AFOCEL, Etudes et Recherche No 8, 12/77.
26. _____. 1979. Le rajeunissement des arbres adultes en vue de leurs propagation végétative. In: *Micropropagation d'Arbes Forestiers*, AFOCEL, Etudes et Recherche No 12:3–18.
27. _____. 1981. Rajeunissement et propagation végétative des ligneux. *Annales AFOCEL*, 1980:12–40.
28. _____. 1983. Rejuvenation: theory and practical experience in clonal silviculture. In: Zsuffa L, RM Rauter, CW Yeatman (eds), *Clonal Forestry: Its impact on Tree Improvement and our Future Forests*, Proc Can Tree Improv Assoc, 19th Meet, Part II, pp 96–134.
29. _____, A David, H David, M Boulay. 1980. Première mise en évidence morphologique d'un rajeunissement de méristèmes primaires caulinaires de pin maritime âgé, *Pinus pinaster* Sol.. *C R Acad Sci Ser D* 290:927–930.
30. _____, M Boulay, F Bekkaoui, Y Fouret, B Verschooremartontz, N Walker. 1987. Rejuvenation. In: *Cell and Tissue Culture in Forestry*, Bonga JM, DJ Durzan(eds), Martinus Nijhoff/ Dr W Junk, The Hague, Vol I, pp 232–248.
31. Franks H, O Renner. 1956. Über verjungung die *Hedera helix* L.. *Planta* 47:105–114.
32. Garner RJ, ESJ Hatcher. 1962. Regeneration in relation to vegetative vigor and flowering. In: *Proc 16th Intern Hort Cong*, Brussels, pp 105–111.
33. Giordano E. 1956. Osservazioni preliminari sulla moltiplicazione vegetativa negli eucalipti. *Publ Centro Speriment Agricol For* 1:131–152.
34. Hackett WP. 1976. Control of phase change in woody plants. *Acta Hort* 56:143–174.
35. _____. 1980. Control of phase change in woody plants. In: Little CHA(ed), *Control of shoot growth in trees*, Proc IUFRO Working Parties on Xylem and Shoot Growth Physiology, Fredericton, NB, Canada, pp 257–272.
36. _____. 1987. Juvenility and maturity. In: *Cell and Tissue Culture in Forestry*, Bonga JM, DJ Durzan(eds), Martinus Nijhoff/ Dr W Junk, The Hague, Vol I, pp 216–231.
37. _____. J Murray, H Woo. 1989.

- Biochemical and molecular analysis of maturation related characteristics in *Hedera helix*. In: IUFRO Symposium Abstracts of Working Party Workshop on Woody Plant Biotechnology, Institute of Forest Genetics, USDA For Serv, Placerville, CA, USA 15–19 Oct, 1989.
38. Hansche PE. 1983. Response to selection. In: Moore JN, J Janick (eds), Methods in Fruit Breeding, Purdue Univ Press, West Lafayette, IN, USA, pp 154–171.
39. Hatcher ESJ. 1959. The preparation of rootstocks from stem cuttings. Ann Appl Biol 47:635–639.
40. Heybroek HH, T Visser. 1976. Juvenility in fruit growing and forestry. Acta Hortic 56: 71–80.
41. Ikemori YK. 1976. Resultados preliminaire sobre enraizamento de estacas de *Eucalyptus* spp. Aracruz, Brazil, Informativo Teonico 2.
42. Jacobs MR. 1939. The vegetative reproduction od forest trees. I. Experiments with cuttings of *Pinus radiata*. Don.. Commnwealth For Bull 25.
43. Jay-Allemond C, D Cornu, JJ Macheix. 1988. Biochemical attributes associated with rejuvenation of walnut tree. Plant Physiol Biochem 26:139–144.
44. Jones O Ph. 1978. Discussion in round table conference “in vitro” multiplication of woody species. Gembloux, June 6–8, 1978, p 22.
45. Libby WJ, Jr, AG Brown, JM Fielding. 1972. Effects of hedging radiata pine on production, rooting, and early growth cuttings. N Z J For Sci 2:263–283.
46. McCown BH. Rejuvenation of *in vitro* cultured *Thuja occidentalis* and *Cryptomeria japonica*. (Unpublished).
47. Marie-Claude B. 1988. J 16: An apex protein associated with juvenility of *Sequoiadendron giganteum*. Tree Physiol 4: 381–387.
48. Martin B, G Quillet. 1974. Bouturage des arbres forestiers au Cougo. Resultats des essais effectues a Pointe-Noire de 1969 a 1973, Rajeunissement des arbres plus et constitution du parc a bois. Bois et Forets des Tropiques 157:21–40.
49. Mazalewski RL, WP Hackett. 1979. Cutting propagation of *Eucalyptus ficiifolia* using cytokinin-induced basal trunk sprouts. Proc Intl Plant Prop Soc 29:118–124.
50. Miller DR, JR Goodin. 1976. Celluar growth rates of juvenile and adult *Hedera helix* L.. Plant Sci Lett 7:397–401.
51. Monselise SP. 1973. Recent advances in the understanding of flower formation in fruit trees and its hormonal control. Acta Hort 34:157–166.
52. Morgan DL. 1980. Maintaining juvenility in live oak. HortSci 15: 493–494.
53. Mullins MG, Y Nair, P Sampet. 1979. Rejuvenation *in vitro*: Induction of juvenile characteristics in an adult clone of *Vitis vinifera* L. Ann Bot 44:623–627.
54. Muzik TJ, KJ Cruzado. 1958. Transmission of juvenile rooting ability from seedlings to adults of *Hevea brasiliensis*. Nature 181:1288

55. Olesen PO. 1978. On cyclophysis and topophysis. *Silvae Genet* 27:173–178.
56. Ooyama N, A Toyoshima. 1965. Rooting ability of pine cuttings and its promotion. *Bull Govt For Expt Sta (Tokyo)* 179:100–125.
57. Paton DM, RR Willing, W Nicholls, LD Pryor. 1970. Rooting of stem cuttings of *Eucalyptus*: A rooting inhibitor in adult tissues. *Aust J Bot* 18:175–173.
58. Pryor LD, RD Willing. 1963. The vegetative propagation of *Eucalyptus*. An account of progress. *Aust Forestry* 27:52–67.
59. Robbins WR. 1957. Gibberellic acid and the reversal of adult *Hedera* to a juvenile state. *Am J Bot* 44:743–746.
60. Robbins JC, WW Schwabe. 1977. Studies on the regeneration of apple cultivars from root cuttings. I. Propagation aspects. *j Hort Sci* 52: 205–220.
61. Rogler CE, WP Hackett. 1975. Phase change in *Hedera helix*: Induction of the mature to juvenile phase change by gibberellic A₃. *Physiol Plant* 34:141–147.
62. Schwabe WW. 1976. Applied aspects of juvenility and some theoretical considerations. *Acta Hortic* 56:45–56.
63. Scurfield G. 1962. Effects of gibberellic acid on woody perennials with special reference to species of *Eucalyptus*. *For Sci* 8:168–179.
64. Seeliger R. 1924. Topophysis and Zyklophysis pflanzlicher organe und ihre Bedeutung für die Pflanzenkultur. *Angew Bot* 6:191–200.
65. Sriskandarajah D, MG Mullins, Y Nair. 1982. Induction of adventitious rooting in vitro in difficult-to-propagate cultivars of apple. *Plant Sci Lett* 24:1–9.
66. Stoutemyer VT, OK Britt. 1961. Effect of temperature and grafting on vegetative growth phases of Algerian ivy. *Nature* 189: 854–855.
67. Takeno K, TS Taylor, S Sriskandarajah, RP Pharis, MG Mullins. 1982/1983. Endogenous gibberellin and cytokinin-like substances in cultured shoot tissues of apple, *Malus pumila* cv. Jonathan, in relation to adventitious root formation. *Plant Growth Reg* 1:161–168.
68. Tsogas M. 1983. Contribution à l'étude de la propagation de l'Epicea, *Picea abies* L., par culture "in vitro". These Docteur Ingenieur, Universite de Lille.
69. Wareing PF. 1971. Some aspects of differentiation in plants. *Symp Soc Exp Biol* 24:323–344.
70. _____. 1971. Determination in plant development. *Trans Bot Soc Edin* 41:109–118.
71. 양덕조. 1988. 고등식물체에서 유년기의 생리적 특성. 식물생장 및 분화 심포지움 1988, 한국식물학회와 한국과학기술원 유전공학 센터 pp 103–125.
72. Zimmerman RH. 1971. Floweing in crabapple seedlings. Methods of shortening the juvenile phase. *J Amer Soc Hort Sci* 96:404–411.
73. _____. 1973. Juvenility and flowering in fruit trees. *Acta Hortic* 34:139–142.
74. _____. 1981. Micropropagation of fruit trees. *Acta Hortic* 120: 217–222.