

두충나무 유식물의 하배축에서 유관속내 형성층의 기원 및 발생

姜在善·蘇雄永
(全北大學校 自然科學大學 生物學科)

Origin and Development of Fascicular Cambium in Hypocotyl of *Eucommia ulmoides* Seedlings

Kang, Jae Sun and Woong Young Soh
(Department of Biology, Chonbuk National University, Chonju)

ABSTRACT

The early ontogeny of the vascular cambium in the hypocotyl of *Eucommia ulmoides* seedling was studied anatomically. In transverse view, the procambial cells repeated periclinal divisions and then gradually differentiated into vascular cambium; however, in the transectional plane, it was difficult to reveal the origin of cambial initials. In tangential view, the early procambial cells repeated periclinal divisions and then the procambium consisted of homogeneous short cells. Some cells in late procambium did not show transverse divisions, but elongated continuously. Thus, the procambium showed a heterogeneous structure: The long cells became fusiform initials with tapering end walls and the short cells differentiated into ray initials. Conclusively, the two types of cambial initials were gradually originated from the homogeneous cells at the early procambial stage, and they consisted vascular cambium.

서론

전형성층으로부터 유관속 형성층의 발생과정은 이미 몇몇 종의 식물에서 연구된 바 있는데(Sterling, 1946; Cateson, 1946; Cumbie, 1967; Fahn *et al.*, 1972; Soh, 1972, 1974a, b, 1990; Butterfield, 1976), 그 발생유형이 종에 따라 다양한 것으로 밝혀졌다.

유관속 형성층은 접선단면에서 방추형 시원세포와 방사조직 시원세포로 구성된 비균일 구조로 되어 있으며, 원형질은 비교적 진하게 염색된다. 그러나 이와 같은 특징에도 불구하고 전형성층으로부터 유관속 형성층을 명확하게 구분하기는 어려우며(Fahn *et al.*, 1972; Soh, 1972, 1974a, b; Butterfield, 1976; Larson, 1976), 단지 발생시기가 다르기 때문에 편의상 1기생장과 2기생장 과정에서 나타나는 것으로 보고있다(Soh, 1972, 1974a, b, 1990). 따라서 유관속 형성층은 전형성층으로부터 연속되어 점진적으로 발생하게 된다(Easu, 1965; Larson, 1976; Soh, 1990).

발생초기의 접선단면에서, 전형성층은 담배속(Esau, 1943, 1965), 은행나무, 식나무 및 수수꽃다리속에서 균일한 구조를 보이거나(Soh, 1972, 1974a, b), *Canavalia*속에서는 비균일 구조로 이루어져 있다(Cumbie, 1967). 따라서 발생초기의 전형성층 구조는 종에 따라 차이를 나타낸다. 그러나 *Canavalia*속, 은행나무, 식나무, 수수꽃다리속 및 *Hoberia*속 등의 대부분의 식물에서는 전형성층의 발생 후기에 신장된 긴 세포 및 반복되는 횡단분열에 의한 짧은 세포의 종축열 등으로 구성된 두 유형의 세포계가 명확히 구별된다(Cumbie, 1967; Soh, 1972, 1974a, b; Butterfield, 1976).

이와 같은 세포계는 특히 식나무에서 전형성층 발생초기에 짧은 세포들 전체가 신장되어 긴 세포로 변형되며, 이 긴 세포들이 횡단분열을 반복하여 짧은 세포들이 만들어진다. 따라서 짧은 세포로부터 방사조직 시원세포가 분화되고 긴 세포로부터 방추형 시원세포가 기원된다(Soh, 1974a). 또한 수수꽃다리속의 경우, 짧은 세포로부터 방사조직 시원세포 뿐만 아니라 방추형 시원세포도 발생되며,

Table 1. Length of hypocotyl, epicotyl and root in *Eucommia ulmoides* seedlings at the 4 developmental stages

Developmental stages (days)	Length (cm)		
	Hypocotyl	Epicotyl	Root
Early procambium (4)	0.61±0.20	—	2.60
Late procambium (8)	4.46±0.23	0.20	4.31
End procambium (14)	5.44±0.56	0.53	6.12
Early cambium (18)	6.25±0.53	0.93	8.56

긴 세포로부터는 방추형 시원세포만이 분화된다(Soh, 1974 b). *Canavalia*속에서는 짧은 세포로부터 방사조직 시원세포가 기원되고, 긴 세포로부터는 두 가지 시원세포가 모두 발생된다(Cumbie, 1967).

이상과 같이 유관속 형성층의 발생과정에서 시원세포의 기원 및 분화양상은 식물에 따라 다양하게 나타나므로 다른 식물들에서 시원세포들이 어떻게 기원되는지를 밝힐 필요가 있다. 그러므로 본 연구는 두충나무의 하배측에서 전형성층으로부터 유관속내 형성층의 분화과정을 관찰하여 유관속 형성층 시원세포들의 기원을 밝히고자 수행하였다.

재료 및 방법

식물재료. 충북 청원군 남이면 양촌리 한림농원 근처의 밭가에서 생장 중인 두충나무(*Eucommia ulmoides* Oliv.)의 하배측을 재료로 사용하였다. 또한 한림농원으로부터 구입한 두충나무 종자를 모래흙(모래와 흙을 1:1로 혼합)에 넣고 지하 30 cm 정도의 깊이로 1개월간 저장하여 종피가 파열된 후 발에 파종하여 재배하였다.

재료채취 및 조직표본 제작. 크기와 생장단계가 유사한 유식물의 재료를 1990년 5월 16일부터 동년 6월 19일까지 단계별로 10개씩 배측부위를 절단하여 FAA에 고정된 후 tertiary butyl alcohol series에서 탈수하여, embedding center내에서 paraplast를 침투시킨 다음 불력을 제작하였다. 이 불력을 회전식마이크로톰을 이용하여 10 μm의 두께로 횡단면 및 접선단면의 연속절편을 만든 후 Sass(1971)의 염색방법을 변형하여 hematoxylin, safranin, light green으로 3원염색하여 영구조직표본을 제작하였다. 제작된 표본은 Leitz wetzlar 광학현미경으로 관찰하면서 촬영하였다.

결 과

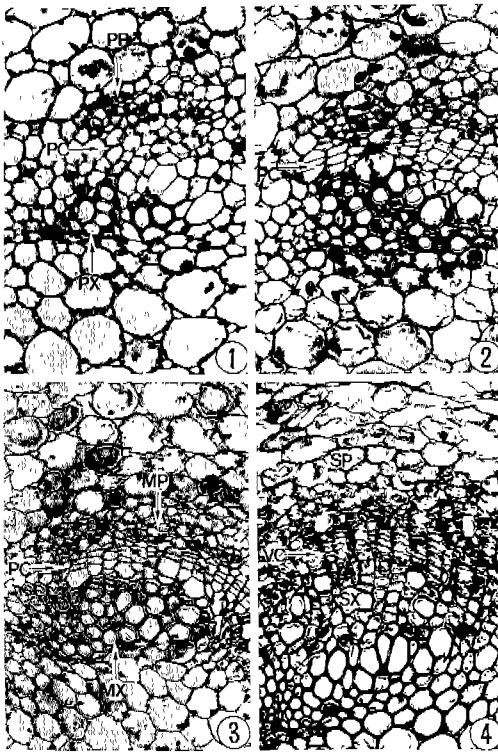
두충나무의 종피가 파열되어 자엽이 전개되기 시작할 때

하배측의 길이는 0.5~0.7 cm이다. 이 시기에 하배측의 중앙상부에는 두 개의 원생목부가 하나의 자엽적으로 이어 지도록 분리되어 위치하므로 전체적으로는 네 개의 원생 목부로 구성된다. 사부요소는 비교적 큰 유세포 사이에 1~8개의 작은 세포로 구성되어 대체로 환상배열을 하고 있다. 전형성층은 원생목부와 후생목부의 사이에 위치하고 있다. 전형성층으로부터 유관속 형성층의 발생과정을 편의상 다음과 같이 4단계 즉, (1) 전형성층 초기, (2) 전형성층 후기, (3) 전형성층 말기, (4) 유관속 형성층 초기 등으로 나누어서 관찰하였다.

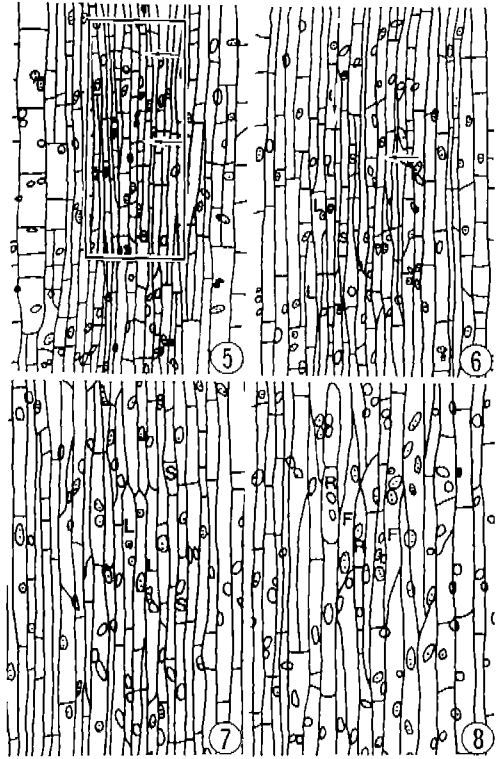
전형성층 초기. 두충나무 유식물의 하배측에서 엽원기 생장이 개시되고, 하배측의 길이가 0.61 cm이며, 하배측이 신장되기 전 단계로 뿌리의 길이는 2.6 cm이고(Table 1), 상배측은 거의 관찰되지 않는다. 하배측의 횡단면 관찰에서, 두 개의 원생목부가 각각의 자엽적으로 갈라져 나감에, 이들의 4~6세포층의 바깥쪽에 사부가 위치한다. 전형성층 세포들은 원생목부의 바깥쪽에 위치하나, 세포 분열의 방향은 뚜렷한 규칙성을 보여주지 않았다. 전형성층은 병층분열을 시작하여 방사방향으로 1~2층 세포의 열을 이룬다(Fig. 1). 한편, 접선단면에서 초기의 전형성층 세포들의 길이는 비교적 균일하며, 주로 횡단분열을 하나 일부에서는 종단분열을 시작하며, 세포말단벽은 횡단벽을 보이고 세포질은 길게 염색된다(Fig. 5). 이 세포들의 평균 길이는 88 μm에 이른다(Table 2).

전형성층 후기. 생장 중인 두 잎을 가지고 있으며 하배측의 길이가 4.46 cm로 활발하게 신장하고 상배측의 평균 길이가 0.2 cm, 뿌리의 길이는 4.31 cm에 이른다(Table 1). 이 시기에 네 개의 후생목부로 구성된 목부는 각각의 자엽적 방향으로 후생목부가 분화되어 주변부로 확산되며, 전형성층 세포의 안쪽에 도관요소와 섬유들이 분화되기 시작한다. 사부는 전형성층 세포들의 바깥쪽에 여러 개의 작은 세포들로 구성되며, 대체로 1~3세포층의 큰 유세포 사이에 집단을 이루면서 불연속적인 환상배열을 보인다. 유관속내 잔존분열조직에서는 방사배열이 보이지 않으나, 유관속내 전형성층 세포들은 주로 계속된 병층분열에 의해 방사방향으로 2~3층의 세포열을 이룬다. 또한 세포분열의 결과로 전형성층 세포의 크기는 감소되며, 방사방향으로 납작한 모양의 2~3 세포층의 방사열을 이룬다(Fig. 2). 그러나 접선단면에서는 전형성층 세포들의 일부가 신장하여 긴 세포로 되며 이들의 평균 길이는 121 μm에 이르러, 세포 말단벽은 횡단벽을 보이거나 다소 뾰족하다. 그러나 다른 일부의 짧은 세포의 평균 길이는 77 μm에 달하며(Table 2), 세포말단벽은 주로 횡단벽이다(Fig. 6). 그러므로 이 시기에는 긴 세포와 짧은 세포로 구성된 두 유형의 세포계를 형성한다.

전형성층 말기. 유식물의 하배측의 길이는 평균 5.44



Figs. 1~4. Transverse sections showing ontogeny of vascular cambium from procambium in *Eucommia ulmoides* hypocotyl. Fig. 1. Early procambium (PC) showing one to two cells in each radial row between protophloem (PP) and protoxylem (PX). $\times 200$. Fig. 2. Late procambium (PC) showing radial seriation with two to three cells in each radial row by periclinal divisions. $\times 200$. Fig. 3. End of procambium (PC) shows radial rows of three to four cells. MP, metaphloem; MX, metaxylem. $\times 130$. Fig. 4. Early vascular cambium (VC) showing radial seriation with four to five cells in each row by repeated periclinal divisions from which secondary xylem (SX) and phloem (SP) are differentiated. $\times 130$.



Figs. 5~8. Tangential sections showing ontogeny of vascular cambium from procambium in the *Eucommia ulmoides* hypocotyl. All, $\times 130$. Fig. 5. The early procambium in box shows a homogeneous structure composed of short cells with transverse end wall (arrows). Fig. 6. The late procambium shows a heterogeneous structure having long (L) and short cells (S). Arrows indicate transverse and anticlinal divisions. Fig. 7. The end of procambium composed of long (L) and short cells (S) in axial strand. Fig. 8. Early vascular cambium consists of elongated fusiform initials (F) with tapering end walls and ray initials (R).

Table 2. Cell length of long cells and short cells in vascular meristem of *Eucommia ulmoides* seedlings at the 4 developmental stages

Developmental stages (days)	Cell length (μm)		Axial strand (No. of cells)
	Long cell	Short cell	Width
Early procambium (4)	88 ± 8.60		1~2
Late procambium (8)	121 ± 20.53	77 ± 7.25	1~2
End procambium (14)	177 ± 22.85	62 ± 7.91	1~2
Early cambium (18)	275 ± 26.57	50 ± 12.38	1

cm, 두 장의 일이 전개되고 상배측 평균의 길이가 0.53 cm이며, 뿌리의 길이는 6.12 cm이다(Table 1). 횡단면에서 전형성층 세포들은 계속된 병층분열에 의하여 3~4세포층으로 구성된 방사열을 이루며, 유관속간 분열조직은 2~3 세포층으로 구성된 방사열이 관찰된다. 전형성층 세포들의 안쪽에 위치한 후생목부는 유관속간 형성층을 제외한 모든 목부에서 환상의 연속적인 배열을 하며, 목부섬유는 보다 좀 더 분화되고 도관요소들은 비후되기 시작한다. 후생사부들은 전형성층 바깥쪽에 분포한다(Fig. 3). 반면에 접선단면 관찰에서 전형성층의 긴 세포는 보다 좀 더 신장되어 평균 177 μm 에 달하고 짧은 세포의 평균길이는 62 μm 에

이르나, 종축열의 높이는 1~18개의 세포로 구성되며, 폭은 1~2개의 세포이다. 긴 세포의 말단벽은 보다 좀 더 뾰족해지고 일부만이 다소 횡단벽을 가지나, 짧은 세포의 말단벽은 횡단분열로 인하여 비교적 많은 횡단벽을 가진다 (Fig. 7).

유관속 형성층 초기. 하배측의 길이가 6.25 cm로 하배측의 신장생장이 점차 중지된다. 상배측의 길이는 0.93 cm이며 상배측 두 장의 잎은 성숙되고 뿌리의 길이는 8.56 cm이다. 또한 제 1절간의 길이는 0.1 cm로 엽원기가 생장을 개시하는 단계이다 (Table 1). 횡단면에서 유관속내 형성층은 4~5세포층으로 구성된 방사열의 분열조직이 완전한 환상배열을 하고 있으며 유관속간 형성층에서도 4~6세포층의 방사열을 이룬다. 이들의 활동결과로 안쪽에 2기목부도 연속적인 환상배열을 보여준다. 2기목부는 도관, 섬유, 주축유조직, 방사유조직으로 구성된다. 유관속 형성층의 바깥쪽에 위치한 2기사부는 초기의 유관속 형성층과 인접하여 분화되며, 사요소가 관찰된다 (Fig. 4). 또한 가장 외부의 표피에서는 병충분열에 의한 코르크형성층이 분화되기 시작한다. 한편, 접선단면에서 유관속 형성층의 긴 세포의 평균 길이는 275 μm 로써 전단계보다 더 신장되어 세포의 말단벽이 뾰족해져 방추형 시원세포를 형성한다. 짧은 세포는 횡단분열의 결과 각 세포의 길이가 50 μm 에 달하며 (Table 2), 종축열의 높이가 1~7개의 세포로 구성된 단열 방사조직 시원세포가 분화되어 비계층상 유관속 형성층을 형성한다 (Fig. 8).

고 찰

줄기의 성장 초기단계에서 *Canavalia*속 (Cumbie, 1967), 토마토 (Thompson and Heimsch, 1964), 식나무 및 병꽃나무속 (Soh, 1974a), 아까시나무 및 수수꽃다리속 (Soh, 1974b) 등은 횡단면에서 원통형의 전형성층은 거의 연속적으로 형성되는데 (Cumbie, 1967; Butterfield, 1976) 두충나무의 하배측에서도 유사한 구조가 관찰되었다. 전형성층 세포들은 계속된 병충분열의 결과, *Canavalia*속 (Cumbie, 1967) 과 *Hoheria*속에서는 5~8세포층의 방사열을 이룬다 (Butterfield, 1976). 그러나 두충나무의 경우에 2세포층으로 구성된 방사열을 형성하므로 전형성층 초기에 병충분열의 활성이 낮은 것으로 보인다. 이와 같은 방사열의 차이는 종에 따라 다르며, 세포분열능력의 차이 또는 생장시기와 조건에 따라 서로 다르게 나타나는 것으로 사료된다. 전형성층 후기에 은행나무와 식나무에서는 방사열이 3~4세포층으로 구성되지만 (Soh, 1990), 두충나무의 경우에는 2~3세포층으로 구성된 방사열이 형성되어 대두에서 (Kang and Soh, 1988)와 유사하였다. 그러나 *Canavalia*속에서는 7~11층의 세포열을 나타냄으로써 많은 차이를 보이는데,

이것은 전형성층의 활동능력에서 비롯되는 차이일 것으로 보인다. 한편, 전형성층 말기에는 계속된 병충분열에 의해 3~4세포층으로 구성된 방사열을 보여주는데, 이것은 아까시나무에서 (Soh, 1974b)와 유사하였다. 이와 같은 계속된 병충분열의 결과로 원통형의 유관속 분열조직의 둘레가 증가하며 (Soh, 1974a), 이에 대한 연구결과는 토마토, *Canavalia*속, 식나무 및 병꽃나무속 등에서도 이루어졌다.

전형성층의 초기 분화과정에서 세포들의 길이는 감소하므로, 전형성층 발생초기의 특징은 비교적 짧은 세포로 구성된 균일한 구조를 보이는데, 담배속 (Esau, 1945), 은행나무 (Soh, 1972), 식나무 (Soh, 1974a), 수수꽃다리속 (Soh, 1974b) 및 잣나무 (Hong and Soh, 1993)의 경우에서도 유사한 구조를 보이며 본 실험의 결과에서도 유사하게 관찰되었다. 한편, 전형성층 후기에는 신장된 긴 세포와 횡단분열이 계속되는 짧은 세포로 구성되는 두 개의 세포계를 보여 주므로 (Cumbie, 1967; Soh, 1972, 1974a, b; Butterfield, 1976), 비균일 구조로 이루어진다 (Esau, 1942; Thompson and Heimsch, 1964; Fahn *et al.*, 1972; Soh, 1972, 1974a, b, 1990; Soh and Kang, 1989, 1992; Hong and Soh, 1993). 후기의 전형성층은 본 실험결과에서 뿐만 아니라 거의 모든 관찰에서 유사한 경향을 보여주었다 (Esau, 1943; Cumbie, 1967; Soh, 1972, 1974a, b; Butterfield, 1976).

두충나무 발생초기의 전형성층 세포들은 세포질이 풍부하고 핵이 현저하게 나타나지만, 점차적으로 핵포화가 진행되고 짧은 세포의 말단벽은 횡단벽을 보이며, 긴 세포의 말단벽도 주로 횡단벽을 가지나 일부에서는 신장으로 인해 다소 뾰족해진다. 그러나 횡단분열에 의해 형성된 짧은 세포는 점차 횡단분열이 감소하나 (Soh, 1972), 신장이 계속되는 긴 세포의 말단벽이 모두 뾰족해지기 시작하므로 Cumbie (1967)는 세포 말단벽의 모양으로 전형성층과 유관속 형성층을 구분하였으며, 이런 특징은 은행나무, 식나무 및 수수꽃다리속, 두충나무에서도 유사한 결과가 확인되었다 (Soh, 1972, 1974a, b, Soh *et al.*, 1988).

한편, 접선단면에서 신장된 긴 세포는 방추형 시원세포로 분화되나, 계속적으로 횡단분열된 전형성층의 짧은 세포는 은행나무 (Soh, 1972)와 식나무 (Soh, 1974a)에서는 방사조직 시원세포로 되는데, *Canavalia*속 (Cumbie, 1967)에서와 같은 일부 세포에서는 방추형 시원세포로 분화되는 경우도 있다.

두충나무의 하배측에서 초기의 전형성층이 분화를 개시할 때 엽원기가 생장하기 시작한다. 그러므로 전형성층 및 유관속 형성층 분화는 잎의 발생과 같은 시기에 개시되며 밀접한 관련이 있다 (Esau, 1965; Larson, 1979; Soh and Kang, 1989, 1992). 또한 어린 엽원기를 제거하였을 때 전형성층과 유관속의 분화가 감소 또는 저해되는 사실 (Sach, 1981)로 미루어 볼 때 잎의 발생은 전형성층의 분

화와 관련이 있음을 알 수 있다.

전형성층으로부터 유관속 형성층의 분화는 절간신장 완료 전후에 완성되며(Butterfield, 1976; Soh, 1974a, b; Soh and Kang, 1989, 1992), 두충나무의 전형성층의 발생초기에 하배측의 길이는 0.61 cm, 후기에는 4.46 cm, 말기에는 5.44 cm에 달하여 신장생장이 점차 중지되므로, 이 결과로부터 유관속 형성층의 분화는 하배측의 신장과도 깊은 관계가 있는 것으로 사료된다. 이 결과는 피마자(Soh and Kang, 1989)에서도 유사하였다.

적 요

두충나무의 하배측에서 전형성층으로부터 유관속 형성층이 분화되는 발생과정을 밝히기 위하여 파라핀포매법으로 횡단면과 접선단면을 관찰하였다. 횡단면에서, 전형성층세포는 반복되는 병층분열에 의하여 유관속 형성층으로 분화되지만 시원세포의 기원과정을 관찰하기 어려웠다. 접선단면에서 초기의 전형성층은 횡단분열에 의해 짧은 세포들만으로 구성되는 균일한 구조를 보이지만, 후기에는 신장생장만을 계속하여 말단벽이 뾰족하고 긴 세포와 짧은 세포로 구성된다. 방추형 시원세포는 긴 세포로부터, 그리고 방사조직 시원세포는 횡단분열을 계속한 짧은 세포로부터 분화된다. 그러므로 유관속 형성층의 두 시원세포는 전형성층 발생초기의 균일한 구조를 구성하고 있던 동일 형태의 세포로부터 점진적으로 기원된다.

참 고 문 헌

- Butterfield, B.G. 1976. The ontogeny of the vascular cambium in *Hoheria angustifolia* Raoul. *New Phytol.* 77: 409-420.
- Catesson, A.M. 1964. Origine, fonctionnement et variations cytologiques saisonnières du cambium de I, *Acer pseudoplatanus* L. *Ann. Sci. Nat. Bot.* (Ser. 12) 229-498.
- Cumbie, B.G. 1967. Development and structure of the xylem in *Canavalia* (Leguminosae). *Bull. Torrey Bot. Club* 111: 42-50.
- Esau, K. 1943. Origin and development of primary vascular tissues in seed plants. *Bot. Rev.* 9: 125-206.
- Esau, K. 1965. Vascular Differentiation in Plants. Holt, Rinehart & Winston, New York. pp. 45-155.
- Fahn, A., R. Ben-Sasson and T. Sachs. 1972. The relation between the procambium and the cambium. *In*, Research Trends in Plant Anatomy, A.K.M. Ghouse (ed.). Tata McGraw-Hill, New Delhi. pp. 161-170.
- Hong, S.S. and W.Y. Soh. 1993. Early ontogeny of vascular cambium in cotyledonary node of seedlings in *Pinus koraiensis* S. et Z. *Korean J. Bot.* 36: 29-34.
- Kang, K.D. and W.Y. Soh. 1988. Origin of the vascular cambium in developing hypocotyl *Glycine max* seedling. *Korean J. Bot.* 31: 89-298.
- Larson, P.R. 1976. Procambium vs. and protoxylem vs. metaxylem in *Populus deltoides* seedlings. *Am. J. Bot.* 63: 1332-1348.
- Larson, P.R. 1979. Establishment of the vascular system in seedlings of *Populus deltoides* Bartr. *Am. J. Bot.* 66: 452-462.
- Sachs, T. 1981. The control of the patterned differentiation of vascular tissues. *In*, Advances in Botanical Research, H.W. Woolhouse (ed.). Academic Press, London. Vol. 9, pp. 151-262.
- Sass, J.E. 1971. Botanical Microtechnique (3rd ed.). The Iowa State Univ. Press, Ames. Iowa. pp. 85-120.
- Soh, W.Y. 1972. Early ontogeny of vascular cambium I. *Ginkgo biloba*. *Bot. Mag.* Tokyo. 85: 111-124.
- Soh, W.Y. 1974a. Early ontogeny of vascular cambium II. *Aucuba japonica* and *Weigela coraeensis*. *Bot. Mag.* Tokyo. 87: 17-32.
- Soh, W.Y. 1974b. Early ontogeny of vascular cambium III. *Robinia pseudo-acacia* and *Syringa oblata*. *Bot. Mag.* Tokyo. 87: 99-112.
- Soh, W.Y., S.S. Hong and D.Y. Cho. 1988. The ontogeny of the vascular cambium in *Ginkgo biloba* root. *Bot. Mag.* Tokyo. 101: 39-53.
- Soh, W.Y. and K.D. Kang. 1989. Ontogeny of the fascicular cambium in the hypocotyl of *Ricinus communis* L. *Korean J. Bot.* 32: 305-312.
- Soh, W.Y. 1990. Origin and development of vascular cambial cells. *In*, The Vascular Cambium, M. Iqbal (ed.). Research Studies Press, Taunton, England. pp. 37-62.
- Soh, W.Y. and K.D. Kang. 1992. Early ontogeny of vascular cambium in cotyledonary node of *Ginkgo biloba* L. seedlings. *Korean J. Bot.* 35: 359-364.
- Sterling, C. 1946. Growth and vascular development in the shoot apex of *Sequoia sempervirens* (Lamb.) Endl. III. Cytological aspects of vascularization. *Am. J. Bot.* 33: 35-45.
- Thompson, N.P. and C. Heimsch. 1964. Stem anatomy and aspects of development in tomato. *Am. J. Bot.* 51: 7-19. (1993. 7. 7 接受)