

木材細胞壁의 微細構造에 관한 研究

— Compression Wood의 螺旋肥厚의 構造 —

李 元 用 *

Ultrastructure of Wood Cell Wall Tracheids

— The Structure of Spiral Thickenings in Compression Wood —

Won - Yong Lee *

The structure of spiral thickenings, particularly the appearance, arrangement and orientation of thickenings in compression wood of *Torreya nucifera*, were studied in detail by light and polarizing microscope, scanning and transmission electron microscope.

The results obtained are as follows:

- (1) Using the inclined sections at an angle of 45 degrees to the fiber axis, it seems that we can not only observe the more accurate transverse view of the thickenings but also investigate the formation of their thickenings.
- (2) Generally 2-4 pieces of thickenings are projected to the cell lumen as nipple-like appearance in transverse section and are as frequent, well developed, forming pair and have the rope-like appearance in radial surface.
- (3) The secondary wall of early wood is composed of 3 layers (S1, S2, S3) and orientation of thickening appears S helix but that of late wood is of 2 layers (S1, S2) and that orientation shows Z helix. Above two regions are demarcated at several tracheid cells from the growth ring boundary.
- (4) Orientation of thickening seems to be a element showing the characteristics of compression wood in *Torreya nucifera*.
- (5) It believes that the thickenings of compression wood are integral part of the S3 in early wood tracheids and of the S2 in late wood and have the same orientations as the inner-most microfibrils in these layers.
- (6) Thickening and cavities seem to be not formed together in a secondary cell wall of same tracheids.

Torreya 屬의 Compression wood에 存在하는 螺旋肥厚 (spiral thickening)의 一年輪內에서의 配列, 形態, 旋回方向 등을 光學顯微鏡 偏光顯微鏡 및 電子顯微鏡(SEM와 TEM)을 通하여 觀察하였다.

1) 假導管細胞의 長軸에 對하여 45°로 切削한 傾似切片을 만들어 ST의 構造를 檢鏡하면 더욱 뚜렷하고 正確하게 관찰할 수 있으며 그 形成過程도 追求할 수 있다.

2) 一般으로 2~4개의 ST가 細胞의 內腔面에 乳頭狀으로 突出되어 있고 두개씩 짝을 이루고 있으며 Rope와 같은 모양을 하고 있다.

3) 春材部 假導管의 2次壁은 S₁, S₂, S₃의 3層으로 構成되어 있고 ST의 旋回方向은 S Helix를 나타내고 있으나 秋材部假導管에서는 S₁, S₂의 2層으로 構成되어 있고 그 旋回方向도 Z Helix로 移行되고 있다. 그 境界가 되는 部位는 年輪界로부터 10數細胞되는 部分이다.

* 江原大学 農大 林産加工学科

4) ST의 旋回方向은 *Torreya*屬에 있어서는 Compression wood의 特徵을 나타내는 하나의 因子로 생각할 수 있다.

5) ST는 春材部假導管의 膜壁에서는 S_3 의 一部分이며 秋材部(Compression wood의 特徵이 顯著한 部分)에서는 S_2 의 一部分으로 생각되고 있다.

6) *Torreya*屬의 Compression wood의 同一假導管의 2次壁에는 적어도 ST와 Spiral cavity는 同時に 존재하지 않는다.

緒 言

針葉樹材의 特정한 樹種에는 假導管細胞의 2次壁이 部分的으로 肥厚되어 있어 螺旋狀의 肥厚部를 나타낼 때가 있는데 이와같은 肥厚部를 螺旋紋 또는 螺旋肥厚(Spiral thickening; Helical thickening)라 稱하고 있다.

이러한 螺旋狀의 肥厚部가 存在하는 樹種은 一般的으로 *Taxus*, *Torreya*, *Cephaletaxus*, *Pseudotsuga* 등의 各屬에 한정되어 있으며 때로는 *Picea*屬 *Larix*屬 또는 *Pinus*屬의 樹種에서도 산발적으로 존재할 때가 있다.¹⁷⁾ 또한 북미산의 樹種에는 Douglas fir, Pacific yew, *Torreya* spp. Toamarack 및 Loblolly pine 등의 樹種에 存在하며 이 中에서도 Douglas fir의 春材部假導管에서는 뚜렷하다고 한다.¹⁹⁾

이와같은 Spiral thickening(以下 ST라 稱함)은 一般的으로 一年輪內에서 細胞壁全體에 걸쳐 存在하는 것이 보통이지만 반듯이 그렇지 않을때도 많다.

즉 Douglas fir의 ST는 春材部假導管에서는 잘 보이며 그 傾斜角도 적으나 秋材部에 向함에 따라 傾斜角이 커지고 잘안보이며 年輪界에 가까운 秋材部假導管에서는 전혀 안보이는 것으로 報告되고 있다.¹⁹⁾

Sudo가 *picea*屬의 假導管의 ST에 對하여 研究 調査한 바에 의하면³⁾ 春材部에서보다 秋材部에 存在할 때가 많고 또한 高令部에서보다 幼令部에 存在할 때가 많으며 더욱이 *picea*屬에 있어서는 그 假導管의 側壁에 ST가 存在할 때는 그 放射假導管의 膜壁에도 ST가 存在한다고 말하고 있다.

한편 Patel이 *Taxus baccata*와 *Torreya californica*의 ST의 변이에 관하여 調査한 바에 의하면 全年輪에 걸쳐 存在하며 그 傾斜角은 假導管細胞의 幅이나 膜壁의 두께에 관계없이 春材部와 秋材部에서 同一하다고 報告하고 있다.

Jutte S. M.과 Levy J. F.⁵⁾ 및 Parham R. A.와 Kaustinen H⁸⁾ 등이 *Taxus*屬과 *Pseudotsuga*屬의 ST의 形態에 관하여 研究한 바에 의하면 ST는 一般的으로 分岐되어 있지않고 rope와 같은 모양을 하고 있으며 ST의 간격에 변화가 많다고 記述하고 있다.

또한 Wardrop와 Dadswell의 研究에 의하면¹⁵⁾ *Pseudotsuga*와 *Taxus*屬에 있어서는 假導管의 길이가 길면 그 ST의 傾斜度는 적어지며 柃目面에서 보다 板木面에서 그 傾斜度가 급하게 되는 傾向이 있고 하나의 假導管에 있어서는 旋回度의 數는 假導管의 길이가 길수록 증가된다고 發表하고 있다.

山林에 의하면¹⁹⁾ ST의 旋回方向은 大體로 時計의 反對方向으로 상승하면서 2次壁의 內面に 펼쳐 있으며 그 傾斜角도는 假導管의 幅과 膜壁의 2因子에 의하여 左右되는데 一般的으로는 細胞壁이 두껍고 內腔이 좁을 때에는 그 反對일때 보다 傾斜角도가 크며 ST의 간격은 樹種에 따라 固有하므로 樹種 識別에 有用한 것으로 생각된다고 記述하고 있다.

그러나 ST가 假導管細胞의 2次壁中에서 S_3 의 한 部分에 屬하느냐 하는 問題는 아직 의문이 많은 것으로 생각되고 있다.

이러한 問題에 관하여 Wardrop와 Dadswell¹⁵⁾ Frey-Wyssling⁴⁾ 및 Wardrop¹⁴⁾ 등의 研究에 의하면 ST는 2次壁의 S_3 에 느슨하게 附着되어 있고 S_3 를 構成하고 있는 最內層의 microfibril의 配列과는 多小 다른 角度로 走行하고 있다고 報告하고 있다. 또한 最近 Cote³⁾와 Jutte 및 Levy⁵⁾가 研究한 바에 의하면 ST는 正常材에 있어서는 S_3 의 完全한 한 部分이라고 말하고 있다.

그러나 正常材의 針葉樹材의 假導管과는 달리 Compression wood의 假導管壁의 2次壁에는 一般的으로 S_3 가 存在하지 않는다. 또한 Compression wood의 2次壁의 S_2 의 內面에는 螺旋狀의 裂目인 Helical cavity가 存在한다. 따라서 이와같은 Helical cavity와 ST가 하나의 假導管壁에 同時に 存在하느냐하는 問題는 매우 흥미있는 문제로 생각되고 있다.

Pillow와 Luxford의 調査에 의하면 *Pseudotsuga*의 Compression wood에는 ST는 一年輪內에서 生育期の 初期에 형성된 春材部에서만 存在하며 또한 Cote에 의하면³⁾ 上記한 樹種의 假導管壁에는 Spiral cavity는 존재하지 않는다고 報告하고 있다.

한편 Onaka에 依하면⁷⁾ Taxus, Torreya, Cephalotaxus 등의 正常材 假導管壁에는 第2次壁厚壁의 S₃에 數條의 ST가 存在하고 있고 또 回旋方向은 S₂의 micell 方向과 反對方向으로 走行하고 있다. 그러나 上記한 樹種의 Compression wood에서는 ST의 回旋方向은 S₂의 Micell 方向처럼 左旋(S Helix)으로 走行하고 있으며 그 傾斜角度도 45°를 이루고 있다고 報告하고 있다.

그러나 Wergin과 Casperson¹⁶⁾이 Taxus의 Compression wood의 假導管을 電子顯微鏡으로 관찰한 研究에 依하면 ST와 微細한 Helical cavity가 하나의 假導管에 同時에 存在하는데 그 傾斜角度는 40~50°程度로서 S₂의 Microfibril과 같은 方向으로 走行하고 있으며 또한 ST는 S₂의 完全한 한部分으로 생각된다고 報告하고 있다.

또한 Patel⁴⁾은 Taxus와 Torreya의 Compression wood의 假導管壁에서 ST의 狀態를 調査한 바 있다. 그에 依하면 ST의 傾斜度는 45°程度로서 S₂의 microfibril과 같은 方向으로 走行하고 있으나 Wergin의 研究와는 달리 螺旋狀의 裂目を 발견하지 못하였다. Timell이 Taxus의 Compression wood의 假導管을 研究調査한 바에 依하면¹³⁾ ST는 존재하지만 螺旋狀 裂目を 발견하지 못하였으며 ST는 正常材에서는 S₃의 Compression wood에서는 S₂의 完全한 한 部分으로 생각되고 있으며 最內層의 Microfibril과 같은 方向으로 配列되어었다고 記述하고 있다.

針葉樹材 Compression wood의 假導管의 基本的 특징의 하나로서 2次壁 中層(S₂)에 Spiral cavity가 存在하는 것을 생각할 수가 있다. 그러나 ST가 一般적으로 存在하는 Torreya屬이나 Taxus屬의 Compression wood에서는 光學的 Level로서는 이러한 Helical cavity의 觀察이 어려울 것으로 생각되고 있다. 또한 正常材 假導管에서는 2次壁 內層(S₃)에 생기는 ST가 正常材 假導管과는 그 壁構造를 달리하고 있는 Compression wood의 假導管에서는 어떻게 관찰되느냐하는 문제는 흥미있는 일로 생각되고 있다.

以上과 같은 觀點에서 Torreya屬의 Compression wood의 ST의 形態配列 傾斜度 및 一年輪內에서의 ST 配列의 相異에 依한 Compression wood의 발달의 구분 對하여 光學顯微鏡 偏光顯微鏡 走査電子顯微鏡(SEM) 및 透過電子顯微鏡(TEM)으로 調査 관찰하였다.

本 研究을 遂行하는데 있어 적극적으로 협조하여주신 日本 京都大學 農學部 木材構造學 研究室 教授 原田浩 博士 同研究室 助教授 佐伯浩 博士에게 감사를 드리는 바이다. 또 本實驗에 協조하여주신 同研究室 野淵正, 藤田裕助手에게도 감사를 드리는 바이다.

材料 및 方法

1. 材料

京都大學 農學部 木材構造學 研究室에 所藏되어 있는 비자나무(Torreya nucifera Sied. et Zucc.)의 材鑑(木材標本)에서 Compression wood가 잘 발달된 것을 選擇하여 供試在料로 使用하였다.

2. 包埋

上記의 材料에서 5×5×10 mm 程度의 작은 block을 切取하여 飽水狀態로 浸水하였다. 光學顯微鏡 관찰용은 alcohol series로 脫水하여 Epon 812(Luft法: A:B=2:8)로 包埋하였으며 透過電子顯微鏡用은 2% 과망간산加里 용액으로 固定한 후 Alcohol series로 脫水한 것으로 구분한 다음에 上記와 같은 方法으로 包埋하였다.

3. 切片的 作製

包埋한 試料에서 2μ 두께의 薄切片을 glass knife를 裝置한 TB-4 microtom으로 多數 作製하였다. 切片으로서는 木口面 및 柃目面切片과 假導管軸에 對하여 約45° 傾斜시킨 角度의 切片을 FUJITA 등이 試圖한 方法에 依하여⁶⁾ 作製하였다. 이러한 傾斜切片은 ST나 螺旋狀裂目등의 正確한 橫斷面과 從斷面을 얻기 爲하여 만들었다.

한편 KMnO₄ 固定試料와 脫Lignin 處理한 試料에서 0.1μ 程度의 超薄切片을 역시 glass knife와 Diamond knife를 장치한 超 microtom인 Porter Blum MT-1과 LKB ultramicrotom III 8800을 使用하여 연속적으로 作製하였다. 또한 SEM으로 切片을 관찰할 때는 그 表面이 比較的 平滑한 것이 要求되므로 sliding microtom으로 두께 100~150μ의 切片을 만들고 깨끗한 slide glass 上에서 乾燥 固着하여 관찰에 利用하였다. 이와는 別途로 sliding microtom으로 두께 100μ 程度의 切片을 만들고 그 表面에 pt-pd shadowing하여 Replica法에 依한 細胞壁內 表面의 관찰에 利用하였다.

4. 切片의 觀察方法

2 μ 의 薄切片은 safranin으로 染色 脫水한 후 Canada Balsam으로 封入하여 光學顯微鏡으로 ST의 分化程度, 크기 모양등을 관찰하였다. 한편 染色하지 않은 切片을 利用하여 偏光顯微鏡의 Cross Nical 下에서 膜厚의 複屈折을 觀察하여 壁層의 構成狀態 S₂의 fibril의 傾斜角등을 調査하였다.

또한 0.1 μ 의 超薄切片中 KMnO₄로 染色固定한 切片은 常法에 依하여 脫 lignin 處理한 것은 포오름발 支持膜을 바른 電顯用 grid에 올려놓고 脫包埋한 후 pt-pd shadowing 하여 透過電子顯微鏡(JEM-7)으로 觀察하였다. 또한 100 μ 두께의 切片은 잘 乾燥한 다음 Ion Sputter Fc-100을 利用하여 Au Coating 하여 走査電子顯微鏡(JSM-U3)으로 觀察하였다.

實驗結果 및 考察

1. 切片의 切削角度的 영향

木材의 3斷面의 構造中 橫斷面(木口面)의 組織을 觀察할 때는 細胞의 長軸에 對하여 直角方向으로 切削하여 切片을 만들고 觀察하는 것이 普通이다. 그러나 本研究에서와 같이 ST나 Spiral cavity와 같은 螺旋構造는 細胞의 長軸에 對하여 거의 45°의 角度로 傾斜하여 配列되어 있으므로 細胞의 長軸에 對하여 直角方向으로 切削하여 檢鏡하면 ST의 보다 더 詳細한 構造를 觀察하기는 어려울 것으로 생각된다.

이와 같은 문제를 해결하기 위하여는 ST를 直角으로 切斷한 切片을 觀察하지 않으면 안된다. 따라서 本研究에서는 假導管軸에 對하여 45°의 角度를 가진 傾斜의 切片을 作製하였다. 즉 Fig. 1은 正常材春材部 假導管에 對하여 直角으로 切斷한 것이며 Fig. 2 및 Fig. 3은 Compression wood가 발달한 春材部 假導管 및 秋材部 假導管에 對하여 45°의 傾斜切片을 만들어 觀察한 것이다.

이 結果에 依하면 Fig. 1의 直角으로 切削한 切片에서는 ST의 出現이 뚜렷하지 못하고 약간 불분명하며 細胞內腔의 圓周方向으로 약간 짧게 나타나고 있음을 알 수 있다. 그러나 Fig. 2 및 Fig. 3의 傾斜切片에 있어서는 ST의 出現이 매우 뚜렷하여 明確히 觀察되고 있음을 알 수 있다. 더욱이 Fig. 2의 春材部 假導管에서는 ST가 細胞內腔의 圓周方向으로 대단히 길게 돌출되고 있으나 Fig. 3의 秋材部 假導管에서는 圓周方向으로는 길지 않고 비교적 짧고 굵은

ST가 內腔의 中心方向으로 돌출되어 있는 것을 觀察할 수가 있다.

이와 같은 事實은 後述에서 알 수 있는 바와 같이 春材部 假導管에서는 ST의 配列이 약간 S Helix로 傾斜되어 있어 ST의 配列과 切片의 切削方向이 거의 平行으로 되어 있기 때문이며 秋材部 假導管에서는 ST의 配列이 Z Helix로 되어 있어 ST의 配列과 切削方向이 거의 直角으로 되어 있기 때문인 것으로 생각되고 있다.

사실 FUJITA 등에 依하면¹⁶⁾ 삼나무 苗木의 Compression wood에 발달한 Spiral cavity를 上記와 같은 傾斜切片을 만들어 觀察한 結果 傾斜切片에 依하여 Helical cavity의 構造와 形成過程을 詳細히 연구할 수 있었다고 記述하고 있다.

2. 光學顯微鏡에 依한 觀察

前術한 Fig. 2에서 알 수 있는 바와 같이 橫斷面에서의 春材部 假導管의 細胞의 形態는 大體로 4~5角形이며 膜壁이 비교적 얇고 細胞間극이 거의 存在하지 않고 있어 正常材와 거의 同一한 構造를 나타내고 있는 것으로 생각되고 있다.

한편 Fig. 3의 秋材部 假導管에서는 假導管細胞의 모양이 大體로 圓形이며 膜壁은 대단히 두껍고 細胞間隙이 발달되어 있으며 곳곳에 Crack이 形成되고 있어 曲型的인 Compression wood를 形成하고 있음을 알 수 있다. 또한 ST도 內腔面으로 돌출되어 보다 確實히 觀察할 수가 있고 하나의 假導管細胞의 內腔面에는 2~4개 程度의 ST가 出現되고 있다. 또한 Fig. 4에 依하면 橫斷面에 있어서는 春材部에서 보다 秋材部の 假導管에서 ST가 더욱 뚜렷이 발달되고 있음을 알 수 있다.

Fig. 5는 正常材의 假導管에 對하여 柱目面에서 ST를 觀察한 것이다. 이 結果에 依하면 正常材의 경우는 一年輪을 通하여 全體의 均一하게 ST가 分布되고 있으며 그 傾斜도 春材나 秋材에서 거의 差異가 없으며 비교적 完만한 傾斜角을 이루고 있다. 그러나 山林가 假導管의 ST에 對하여 調査한 바에 의하면 ST의 傾斜角度는 大體的으로 假導管의 幅과 膜厚와의 두 因子에 依해 左右되며 일반적으로는 細胞壁이 두껍고 內腔이 좁을 때에는 그 反對일 때에 比하여 傾斜角이 크다. 따라서 秋材部 假導管에 있어서는 春材部 假導管에서 보다 傾斜가 急하다고 報告하고 있다.

그러나 Fig. 6은 Compression wood가 잘 발

달된 가도관에 對하여 柱目面에서 관찰한 것이다. 이 結果에 依하면 Fig. 5의 正常材의 경우와는 달리 一年輪에 있어서 ST의 傾斜角에 변화가 있음을 알 수 있다. 즉 春材部에서는 그 傾斜角이 大體的으로 완만하지만 秋材部에 向함에 따라 漸次的으로 급하게 경사되고 있는 것을 관찰할 수가 있다. 또한 하나의 假導管에 있어서는 그 頂端부에서 더욱 傾斜되어 있고 中央部에서는 비교적 완만하게 出現되고 있다.

3. 偏光顯微鏡에 依한 檢鏡

針葉樹材의 假導管이나 闊葉樹材의 목섬유의 橫斷面 切片을 偏光顯微鏡의 Cross Nicol 下에서 관찰하면 하나의 細胞壁은 明暗의 差異에 依하여 3개의 層으로 구분할 수가 있다. 이와 같은 사실은 2次壁中에 細胞의 長軸에 對하여 Microfibril의 配列을 달리하는 層이 있기 때문이다.

따라서 偏光顯微鏡의 Cross Nicol 下에서 膜壁의 複屈折을 관찰하여 壁層의 構成狀態를 調査하였다.

즉 Fig. 7은 正常材의 假導管에 對하여, Fig. 8은 Compression wood가 발달된 假導管에 對하여 관찰한 것이며 Fig. 9는 柱目面에서 檢鏡한 것이다.

즉 正常材의 切片인 Fig. 7에 依하면 春材部와 秋材部에서 모두 細胞의 內腔面에 밝은 線으로 보이는 S₃와 細胞壁의 外側의 部分에서 역시 밝은 線으로 관찰되는 S₁이 存在하고 S₃와 S₁사이 間에 검은 部分인 S₂가 分明히 관찰되고 있다. 또한 一次壁은 2次壁에 비하여 대단히 얇으므로 偏光顯微鏡의 Cross Nicol 下에서는 S₁에 影響되어 그 存在를 確認하기가 매우 곤란하다. 따라서 正常材의 細胞壁의 2次壁은 S₁, S₂, S₃의 3層으로 構成되고 있는 것을 알 수 있다.

그러나 Compression wood가 발달한 Fig. 8에 依하면 春材部에서는 正常材의 경우와 같이 그 明暗의 差異에 依하여 大體的으로 S₁, S₂, S₃의 3層으로 構成되어 있는 것을 알 수 있어 正常材와 똑같은 性質을 나타내고 있는 것으로 생각되고 있다. 그러나 秋材部에 있어서는 2次壁은 다만 2層으로 구분되고 있다. 즉 外側에 강한 複屈折을 나타내는 層이 S₁이며 內側의 비교적 약한 複屈折을 나타내는 層이 S₂이며 S₃는 存在하지 않고 있다.

이와같이 비자나무의 Compression wood의 春材部에 있어서는 正常材와 똑같이 2次壁이 3層으로 構成되어 있는 反面에 秋材部에서는 2層으로 構成되어 있는데 그 경계가 되는 部位는 一年輪中의 年輪界로

부터 秋材部로 向하여 數細胞 또는 10數細胞되는 部位로 생각되고 있다.

한편 橫斷面에서는 ST가 잘 보이지 않고 있다. Fig. 9는 柱目面에서 ST를 관찰한 結果이다. 이것에 依하면 ST의 配列은 뚜렷하며 두개씩 正確히 짝을 지어 配列되고 있다.

4. 走査電子顯微鏡(SEM)에 依한 觀察

Sliding microtom으로 切片을 만들어 잘 乾燥한 다음 Ion Sutter FC-100을 利用Au-coating하여 SEM(JSM-U3)으로 檢鏡하였다. 即 Fig. 10 및 Fig. 11은 正常材의 假導管에 對하여 관찰한 것이다. 이 結果에 依하면 正常材에서는 前述한 바와 같이 一年輪을 통하여 모두 ST의 旋回方向이 같으며 고르고 均一하게 S Helix로 配列되고 있음을 알 수 있다. 즉 春秋材에서 Helix의 변화가 거의 인정되지 않고 있다.

한편 Fig. 12는 Compression wood가 잘 발달된 假導管의 一年輪內에서의 ST의 旋回狀態를

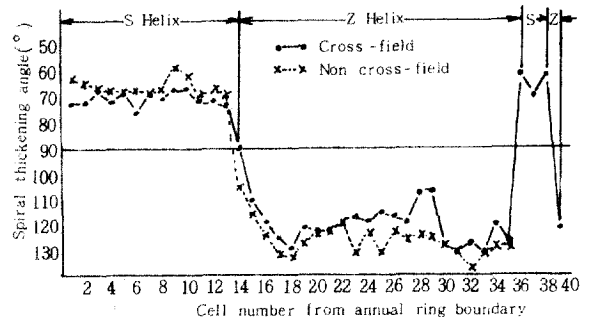


Fig. 14. Variation of Spiral Thickening Angle in a Ring. (Ex. 1)

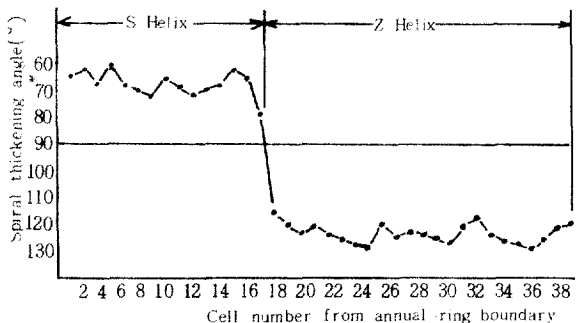


Fig. 15. Variation of Spiral Thickening Angle in a Ring. (Ex. 2)

관찰한 것이며 Fig. 13은 그 春材部에서의 一部를 확대한 것이다. 또한 Fig. 14 및 Fig. 15는 上述한 ST의 旋回度의 傾斜角을 測定하여 도표로 나타낸 結果이다.

이 結果에 依하면 먼저 春材部에서는 ST의 旋回方向 및 傾斜度는 細胞의 長軸에 對하여 水平에 가까운 비교적 完만한 S Helix를 나타내고 있으나 年輪界로부터 數細胞 또는 10數細胞되는 部位에서부터, 다시 말하면 Compression wood의 특징이 현저하여 짐에 따라 그 旋回方向은 Z Helix로 移行되고 그 傾斜角도 약간 急하게 되는 現狀을 보이고 있다. 또한 秋材部의 終末部에서는 때때로 S Helix가 2~3개 出現되어 약간 불규칙한 배열을 나타내고 있다.

이와같은 사실은 偏光顯微鏡에 依한 관찰에서 記述한 바와 같이 一年輪內에서 S Helix로 나타나는 部分은 2차벽이 S_1, S_2, S_3 의 3層으로 構成된 部分에 해당되며 Z Helix로 나타나는 部分은 S_3 가 없는 S_1, S_2 의 2層으로 構成되어 있는 部分에 大體적으로 一致되는 것으로 생각되고 있다.

따라서 Compression wood의 특징을 나타내는 因子 예를 들면 橫斷面에서의 細胞의 形態, 細胞間隙의 有無 Spiral cavity의 形成 Fibril 傾斜角의 변화등과 마찬가지로 비자나무에 있어서는 ST의 旋回方向의 변화도 Compression wood의 특징을 나타내는 하나의 因子로 確信되고 있다.

또한 Fig. 13에 依하면 春材部에서는 ST의 旋回方向은 Pit aperture의 傾斜方向과 서로 직교되어 있는 反面에 秋材部에 있어서는 兩者는 거의 같은 方向으로 傾斜되어 있는 것을 관찰할 수가 있다. (Fig. 18 參照). 또한 ST는 大體로 2개씩 짝(pair)을 形成하고 있고 先端이 分岐되어 있지 않으며 Rope와 같은 모양을 하고 있다. 또 하나의 假導管內에서는 가도관의 中間部分에서 斷續된 것도 많이 관찰할 수가 있다. 또한 Fig. 16에서 ST의 移行狀態를 볼 수 있다.

또한 Fig. 17과 Fig. 18 및 Fig. 19는 각각 春材部와 秋材部에서 ST의 旋回方向을 2차벽의 Microfibril과 관련하여 관찰한 것이다. 이 結果에 依하면 ST의 旋回方向은 大體적으로 2차벽의 最外層을 構成하고 있는 Microfibril의 旋回方向과 거의 一致되어 있고 45° 程度의 角度를 이루고 있다.

Onaka에 依하면¹²⁾ Taxus, Torreya屬의 Compression wood에 存在하는 ST의 旋回方向은 S_2 의

Micell 方向과 同一하게 左旋으로 走行하고 있으며 그 傾斜角도 約 45° 를 이루고 있다고 報告하고 있다.

5. 透過電子顯微鏡에 依한 觀察

LKB Ultramicrotom으로 切削한 超薄切片을 Pt-Pb Shadowing하여 透過電子顯微鏡으로 觀察하였다. 即 Fig. 20, Fig. 21, Fig. 22는 各各 Compression wood의 春材部와 秋材部의 假導管, 그리고 有緣壁孔의 周圍에 形成된 ST에 對하여 TEM (JEM-7)으로 檢鏡한 것이다.

이 結果에 依하면 거의 모든 ST가 細胞의 內腔面으로 마치 乳頭狀처럼 突出되어 있으며 針葉樹材 Compression wood의 特徵의 하나인 Spiral cavity는 存在하지 않고 있다. 또한 Fig. 22에서 볼 수 있는 것 같이 春材部의 2차벽에는 S_1, S_2, S_3 가 存在하는 것을 알 수 있는데 ST는 이 S_3 上에 形成된 것으로 생각되고 있으며 Fig. 21의 秋材部 假導管의 2차벽에는 S_2 層에 形成된 것으로 생각되고 있다. 따라서 ST는 春材部의 膜壁에서는 S_3 의 一部分이며 秋材部의 膜壁에서는 S_2 의 一部分으로 생각할 수 있다.

事實 高岡等은¹⁸⁾ 주목나무, 비자나무의 Compression wood에서 ST를 觀察한 結果 ST는 S_2 에 形成되어 있고 또 그들의 旋回度도 S_2 의 Microfibril의 傾斜角과 거의 같으며 約 45° 를 이루고 있다고 報告하고 있다.

또한 T. E. Timell¹³⁾도 Taxus baccata의 正常材와 Compression wood의 膜壁에서 ST를 觀察한 結果 ST는 正常材에서는 S_3 의 完全한 한 部分이며 Compression wood에서는 S_2 의 한 部分이라고 報告하고 있다.

또한 上述한 바와 같이 針葉樹材 Compression wood의 特徵의 하나인 Spiral cavity는 分明히 存在하지 않는 것을 認定할 수가 있다. 이와같은 事實은 비자나무의 Compression wood의 同一한 假導管의 膜壁上에서는 적어도 ST와 Spiral cavity는 同時에 存在하지 않는 것으로 생각되고 있다.

그러나 Wergin과 Casperson¹³⁾은 Taxus baccata의 Compression wood 假導管의 S_2 層에 微細한 Spiral cavity가 存在한다고 報告하고 있는데 이것은 아마도 超薄切片作製時의 Artifact인 것으로 생각되고 있다.

이와같이 ST가 存在하는 Compression wood에서 ST와 Spiral cavity가 同時에 存在하지 않

는 樹種이 있다는 事實은 적어도 Spiral cavity 라고 하는 것은 Compression wood의 特徵을 나타내는 本質的인 要素는 아니라고 하는 것을 立證해 주고 있는 結果로 생각되고 있다.

한편 Fig. 22에서 볼 수 있는 것처럼 ST는 때로는 有緣壁孔의 Pit border에도 形成될 때가 있으며 또한 Fig. 23에서와 같이 ST는 細胞의 內腔面에 乳頭狀처럼 突出되어 있지 않고 옆으로 길게 形成되어 있는 것도 觀察할 수가 있다.

Fig. 24는 切片의 切削角度的 影響에서 記述한 바와 같이 ST나 Spiral cavity 같은 螺旋構造를 상세히 관찰하기 위하여 假導管細胞의 長軸에 對하여 45°의 角度를 가진 傾斜切片을 만들어 觀察한 것이다.

即 이와같은 傾斜切片에 있어서는 ST가 直角으로 切斷되는 斷面(Orthogonal side)과 平行하게 切斷되는 斷面(Parallel side)으로 나타나게 되는데 Fig. 24는 ST가 Parallel side에 나타난 것이다. 이것에 依하면 ST는 細胞壁에 沿하여 大端히 길게 形成되어 있는 것을 알 수 있다.

FUJITA等⁶⁾은 이와같은 傾斜切片에 依하여 삼나무 苗木의 Compression wood가도관의 2次壁에 形成된 Helical Ridge와 Cavity를 조사한 바 있다.

結 論

一般的으로 橫斷面에서 木材의 組織을 觀察할 때는 細胞의 長軸에 對하여 直角方向으로 切削하여 檢鏡하는 것이 普通이나 ST나 Spiral cavity와 같은 螺旋構造를 觀察할 때는 假導管軸에 對하여 45°의 角度를 가진 傾斜切片을 만들어 檢鏡하면 더욱 그 狀態를 確實히 調査할 수가 있다.

即 傾斜切片에서는 ST의 構造가 直角으로 切斷되는 Orthogonal side와 平行하게 切斷되는 Parallel side로 나타나게 되는데 前者의 斷面에서는 ST의 正確한 橫斷面과 微細한 構造를 觀察할 수 있으며 後者의 斷面에서는 ST의 從斷面을 觀察할 수가 있다. 따라서 이와같은 傾斜切片에 依하여 ST나 Spiral cavity와 같은 螺旋構造의 形成過程을 상세히 追求할 수 있을 것이다.

또한 Compression wood의 春材部假導管의 2次壁은 S_1, S_2, S_3 의 3層으로 構成되어 있고 ST의 旋回方向도 細胞軸의 長軸에 對하여 水平에 가까운

S Helix를 나타내고 있는 反面에 秋材部의 2次壁은 S_1, S_2 의 2層으로 構成되어 있고 Z Helix를 나타내고 있다. 이와같은 사실은 ST의 旋回方向도 Compression wood의 特徵을 나타내는 하나의 因子가 될 수 있는 것으로 確信되고 있다.

한편 ST와 Spiral cavity는 적어도 Compression wood의 同一假導管의 2次壁上에서는 同時に 存在하지 않는데 이와같은 것은 Spiral cavity라고 하는 因子는 Compression wood의 特徵을 나타내는 本質的인 要素는 아니라는 것을 立證해 주고 있는 것이다.

引 用 文 獻

1. A.J. Panshin and Carl de Zeeuw; 1970. Text book of wood technology. Vol. 1. P99.
2. Cote W.A., Jr.: 1967. Woods Ultrastructure. An Atlas of Electron Micrographs. University of Washington press. Seattle and London, plate 2-4
3. Cote W.A., Jr., Day A.C., Kutscha N.P. and Timell T.E.: 1967. Studies an compression wood. V. Nature of the compression wood formed in the early spring wood of conifers. Holzforschung, 21:180-186.
4. Frey-Wyssling A.: 1959. Die Pflanzliche Zellwand. Springer-Verlag, Berlin, Göttingen, Heidelberg. P.367.
5. Jutte S.M., Levy J.F.: 1973. Helical thickenings in the tracheids of Taxus and Pseudotsuga as revealed by the scanning electron microscope. Acata Bot. Neerl. 23:100-105.
6. Minoru FUJITA, Hiroshi SAIKI, Hiroshi HARADA: 1973. The secondary wall formation of compression wood tracheids. On the helical ridges and cavities. - Bulletin of the Kyoto University Forests, No. 45 P.192-203.
7. Onaka F.: 1949. Studies on compression and tension wood. Mokuzai Kenkyu, No. 1 P. 22. Wood Res. Inst, Kyoto Univ, Kyoto.
8. Parham R.A., Kaustinen H: 1973. On the morphology of spiral thickenings. IAWA Bull. (2):8-17.
9. Pillow M.Y. and Luxford R.F.: 1937. Structure, occurrence and properties of compression wood. U.S. Dept. Agr. Tech. Bull. No. 546, P32.
10. Patel R.N.: 1973. Spiral thickenings in normal and compression wood. Nature. 198,

1225-1226.

11. Sudo Syoji: 1955. Wood anatomical studies on the Genus Picea. Bull. of the Tokyo University Forests. No. 57
12. Timell T.E.: 1978. Ultrastructure of compression wood in Ginkgo biloba. Wood Sci. Technol. 12:89-103.
13. Timell T.E.: 1978. Helical thickenings and helical cavities in normal and compression woods of Taxus baccata. Wood Sci Technol. 12:1-15.
14. Wardrop A.B.: 1964. The structure and formation of the cell walls in Xylem. In: Zimmermann M.A. Fd.: The formation of wood in forest trees. Academic press. Inc. New York. 562. p 97-134
15. Wardrop A.B., Dadswell H.F.: 1951. Helical thickenings and micellar orientation in the secondary walls of conifer tracheids. Nature. 168, 610-612.
16. Wergin W., Caspersen G.: 1961. "Über Entstehung und Aufbau von Reaktionholzzellen. 2. Morphologie der Druckholzzellen von Taxus baccata L. Holzforschung, 15:44-49.
17. 島地謙, 須藤彰司, 原田浩: 1976. 木材の組織 森北出版 P. 114 - 116
18. 高岡明, 石田茂雄: 1974. そせん肥厚をもつ針葉樹林の あて材, 日本木材學會 北海支講演集 第6號 5-8
19. 山林遍: 1958. 木材組織學, P. 94.

木材組織의 圖解

著者 李元用 著者 李元用 著者 李元用

著者 李元用 著者 李元用 著者 李元用

著者 李元用 著者 李元用 著者 李元用

주문처

正良社

서울·西大門區 弘濟洞 137-24

電話 72-3270, 3218

가격

5,000원

목재는 오랜 옛날부터 인간이 가장 친근하게 사용하여온 재료이며 고갈되어 없어지는 석유자원과는 달리 再生産이 가능한 목재자원의 중요성이 새롭게 인식되고 있다. 목재를 사용목적에 맞고, 또 합리적으로 이용하기 위하여는 무엇보다 木材組織에 대한 지식이 필수요전임은 再論의 여지가 없을 것이다.

이 책은 오랫동안 목재조직을 연구해온 저자가 光學顯微鏡 및 電子顯微鏡으로 촬영한 현미경사진을 사용하여 간략하고 알기 쉽게 목재의 조직을 설명한 것이다.

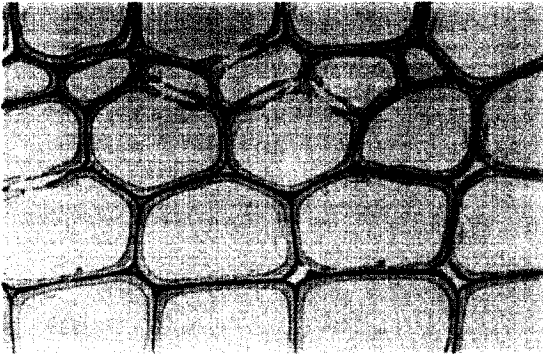


Fig. 1. Transverse section of portion of early wood in normal wood. ST is slightly seen. (400X)

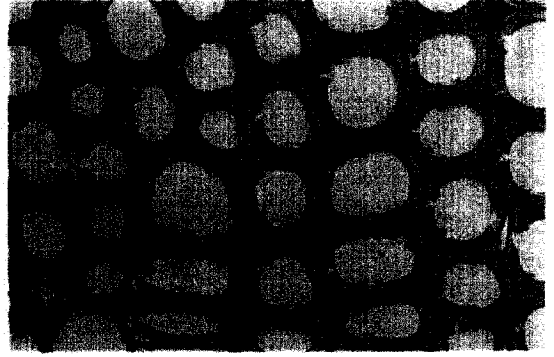


Fig. 4. Transverse section of portion of a growth ring in compression wood. ST appears more evidently in late wood.

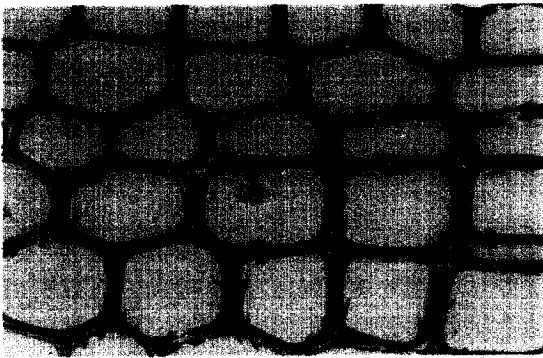


Fig. 2. Transverse section of compression wood (Early wood) showing an inclined section cut at an angle of 45 degrees to the fiber axis. ST appears distinctly. (400X)

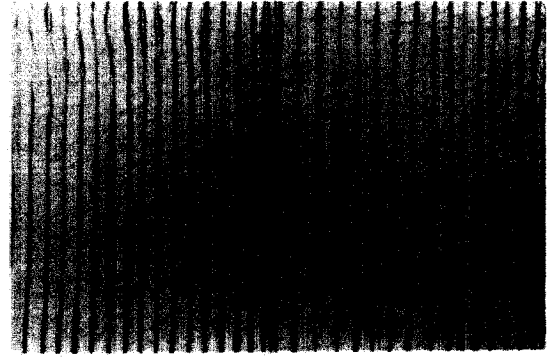


Fig. 5. Radial surface of normal wood in a growth ring. The orientation of ST is all the same in whole ring. (100X)

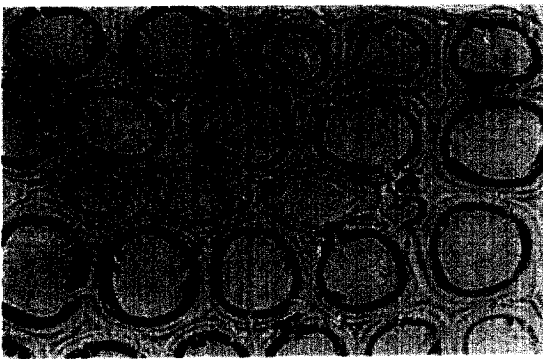


Fig. 3. Transverse section of portion of late wood in compression wood showing an inclined section cut at an angle of 45 degrees to the fiber axis. ST is projected to cell lumen. (400X)

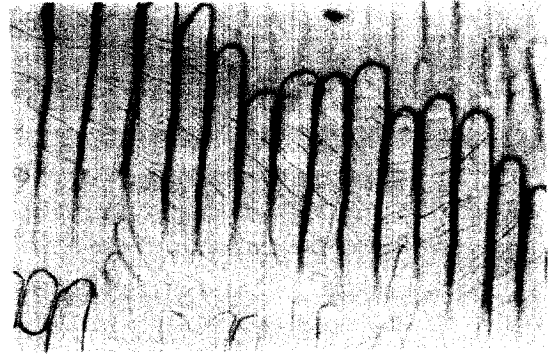


Fig. 6. Radial surface of compression wood in a growth ring The orientation of ST is varying in early and late wood. (200X)

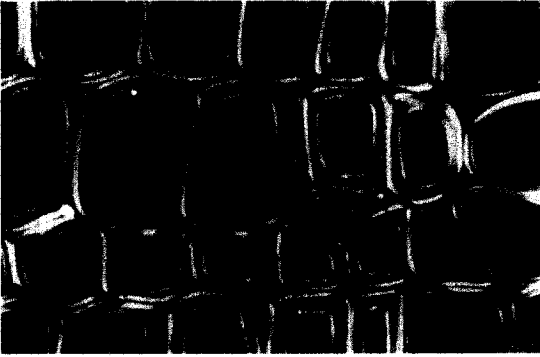


Fig. 7. Transverse section of normal wood tracheids observed under the crossed nicols of polarizing microscope. Note that the early and late wood tracheids cell walls are composed of S1, S2 and S3 layers. (400X)

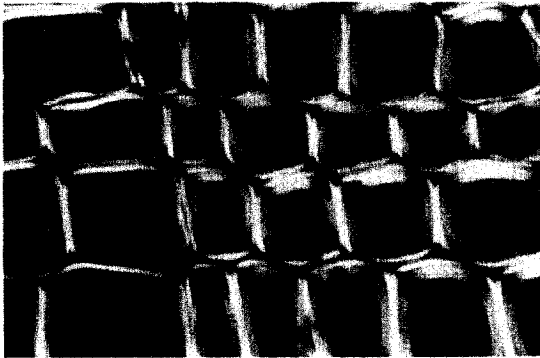


Fig. 8. Transverse surface of compression wood tracheids observed under the crossed nicols polarizing microscope showing late wood of tracheids cell wall composed only S1 and S2 layers. (400X)

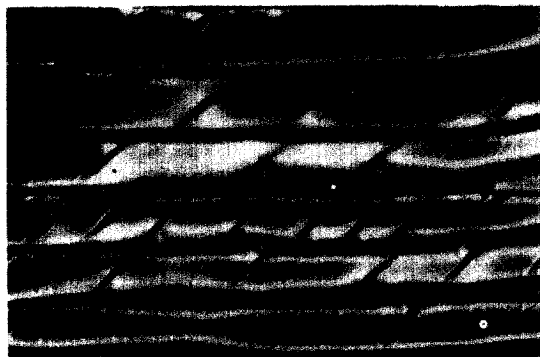


Fig. 9. Radial surface of compression wood observed under the crossed nicols of polarizing microscope. (200X)

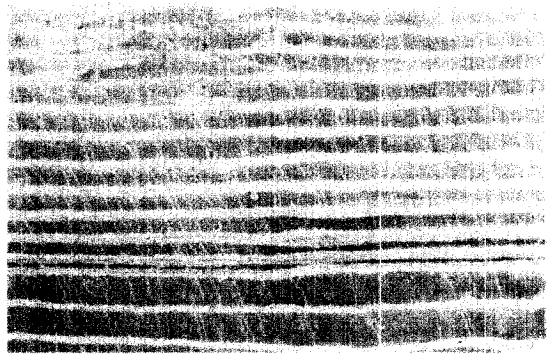


Fig. 10. Radial surface of normal wood in a growth ring. The orientation of ST is all the same in a whole ring. Scanning electron micrograph. (100X)

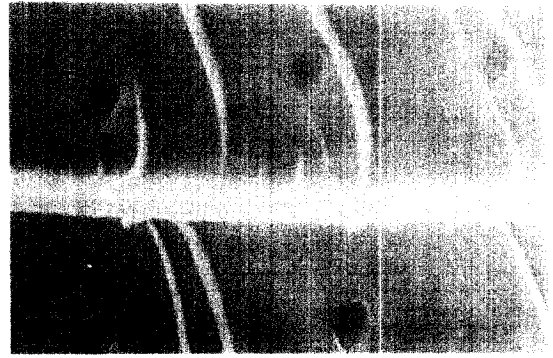


Fig. 11. Radial surface of portion of early wood in normal wood. The orientation of ST crossed to the inclination of pit aperture. Scanning electron micrograph. (100X)

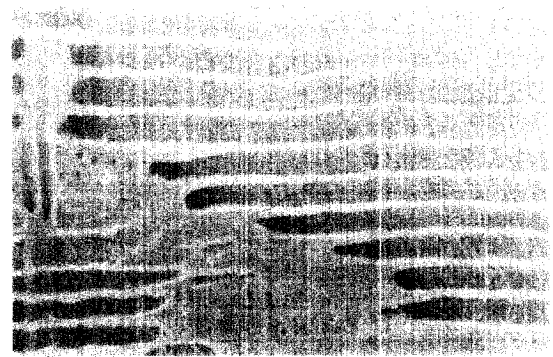


Fig. 12. Radial surface of compression wood tracheids showing the orientation of ST in a growth ring. Scanning electron micrograph. (100X)

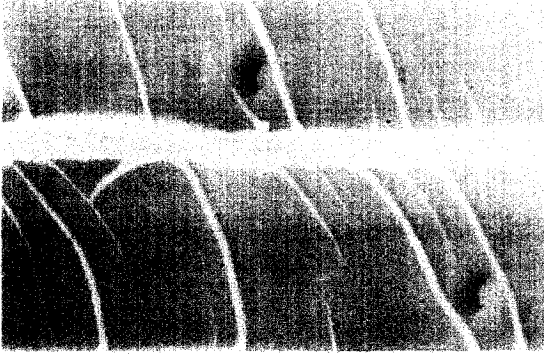


Fig. 13. Radial surface of portion of early wood in compression wood showing the orientation of ST crossed to the pit aperture inclination. Scanning electron micrograph. (1000X)

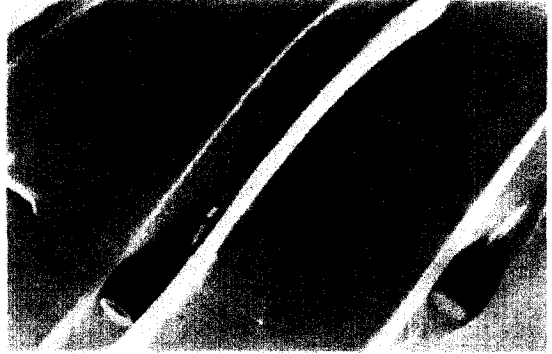


Fig. 18. Radial view of portion of late wood in compression wood. The orientation of ST is agreed with the microfibrils and pit aperture inclination. Scanning electron micrograph. (2,000X)

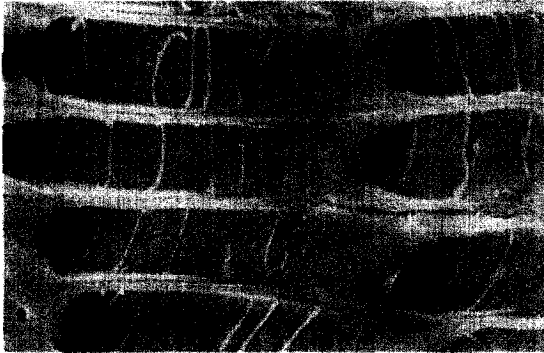


Fig. 16. Radial surface of compression wood showing the transformation of ST orientation. Scanning electron micrograph. (300X)

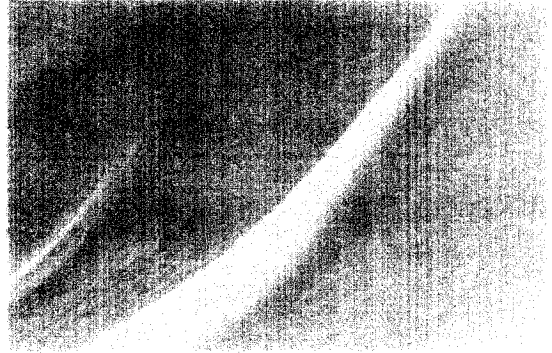


Fig. 19. Radial view of compression wood showing the orientation of ST and microfibrils. Scanning electron micrograph. (10,000X)



Fig. 17. Radial surface of portion of early wood in compression wood. The orientation of ST is agreed with the microfibrils orientation on the whole. Scanning electron micrograph. (3,000X)



Fig. 20. Transverse surface of portion of early wood in compression wood. ST is attached to S3 of secondary wall. Transmission electron micrograph. (4,500X)



Fig. 21. Transverse surface of portion of late wood in compression wood. ST is attached to S2 of secondary wall. Transmission electron micrograph. (3,500X)



Fig. 23. Transverse section of compression wood showing the ST projected to cell lumen laterally. Transmission electron micrograph. (14,000X)



Fig. 22. Transverse surface of compression wood showing a bordered pit and ST. Transmission electron micrograph. (3,500X)

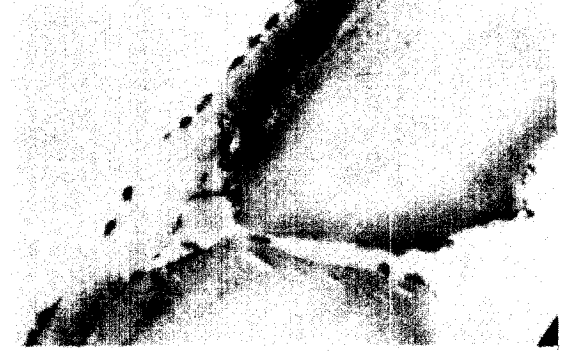


Fig. 24. Transverse section of compression wood. An inclined section cut at an angle of 45 degrees to the fiber axis. ST is sliced parallelly. Transmission electron micrograph. (9,000X)