

은행나무 幼植物에 있어서 反應組織의 分化에 대한 解剖學的 研究

姜 京 德·蘇 雄 永

(全北大學校 自然科學大學 生物學科)

Anatomical Studies on the Differentiation of Reaction Tissues in *Ginkgo biloba* L. Seedling

Kang, Kyung Duck and Woong Young Soh

(Department of Biology, Chonbuk National University, Chonju)

ABSTRACT

In order to elucidate the formation of reaction tissues during the transition from primary to secondary growth, the developmental anatomy was conducted in the first internode of *Ginkgo biloba* seedling in horizontal position. The righting of the horizontal first internode took place at the middle portion and gradually proceeded to the base during the primary growth. Reaction tissues were formed corresponding to the righting movement in the horizontal first internode. During the transition from primary to secondary growth, compression wood was gradually developed on the lower side only. The anatomical features of compression wood also extended longitudinally to the lower side of the vertical portion where it coincided with the lower side of the horizontal portion. Thus, compression wood formation in the lower side of the horizontal first internode occurs acropetally from basal to apical portion. Eventually, some of the anatomical features of compression wood occurred at the primary growth. And the typical compression wood is gradually established during the secondary growth. On the other hand, the lower side tracheid and ray were longer and higher than those of the upper side in the horizontal first internode. However, difference in the width of ray was not observed between the lower and upper sides.

緒 論

樹幹은 斜面으로 위치할 경우 偏心 異常生長이 일어나며 2期組織 分化過程에 많은 변화가 일어나게 된다(Robards, 1965; Philipson *et al.*, 1971; Esau, 1977). 裸子植物에 있어서는 이와 같은 편심적인 肥大生長 중에 가지나 줄기의 下部에 反應材인 壓縮材(compression wood)가 형성된다는 사실이 이미 알려진 바 있다(Esau, 1965; Westing, 1965; Philipson *et al.*, 1971; Archer and Wilson, 1973; Wilson and Archer, 1977; Timell, 1986). 종래에는 裸子植物의 反應材 形成課程에 있어서 壓縮材의 假導管 特性(Timell, 1981, 1986; Eom and Lee, 1985; Yoshizawa, 1987)과 雙

子葉植物의 反應材인 張力材의 膠質纖維에 대한 解剖學的 研究가 주로 이루어졌고(Onaka, 1949; White, 1962; Wardrop, 1964; Hughes, 1965; Robards, 1965; Scurfield, 1973; Fisher and Stevenson, 1981; Fisher, 1985; Mueller, 1988), 反應材의 放射組織에 관한 연구는 그리 흔하지 못한 상태이다(鄭과 수, 1989).

한편, 식물외 主軸 方向이 변화되면 중력 자극에 의한 維管束組織 특히 木部の 구조적 변화가 일어나는 것으로 알려져 있다(Fisher and Stevenson, 1981). 그리고 斜面으로 위치할 어린 줄기가 垂直 復歸현상(righting movement)은 처음에 정단부에서 일어나다가 점차 아래쪽으로 진행되어지는 것으로 알려져 왔으나(Westing, 1961; Ar-

cher and Wilson, 1973), 최초의 復歸는 莖葉部의 중간 부분에서 시작되어 기부쪽으로 계속된다는 보고도 있다 (Yoshizawa *et al.*, 1986). 莖葉部에 있어서 이와 같은 현상은 維管束形成層의 발달과 反應材의 發生 사이에 어떤 관련이 있다는 것을 시사하고 있다. 莖葉部에 있어서 維管束形成層의 발생과 壓縮材의 形成에 관한 Yoshizawa 등 (1986)의 연구결과에 따르면, 어린 *Picea jzoensis* var. *noendoensis*의 莖葉部를 기울여 놓은 경우 壓縮材形成은 1期 維管束 組織의 분화과정에서가 아니고 維管束形成層으로부터 분화되는 2期木部 조직들의 분화과정에 생긴다는 것이다. 그러므로, 幼植物의 경우에 있어서 righting movement에 대한 維管束形成層의 분화와 反應材 形成은 서로 관련이 있을 것으로 기대된다.

그러나 反應材의 解剖學의 特性에 관한 대부분의 연구에 있어서, 수평생장을 하는 동안 反應材의 분화양상을 維管束形成層의 초기발생과 관련지어 수행한 경우는 거의 찾아볼 수 없다.

따라서 본 연구에서는 중력자극을 받는 경우 식물체의 1期生長으로부터 이어지는 2期生長 初期에 維管束組織의 발생에 어떤 변화가 일어나는지 알아보기 위하여 은행나무 幼植物의 第1節間을 대상으로 수평생장 중에 垂直復歸되는 동안 反應組織의 발생과정과 形成位置를 구명하고자 하였다. 아울러, 維管束形成層의 분화와 관련지어 主軸구조의 변화를 조사하기 위하여 上部와 下部에서의 假導管의 길이와 측벽무늬의 미세구조 및 放射組織을 비교 관찰하였다.

材料 및 方法

材料 植物의 栽培. 실험재료는 약 1.6 g의 무게에 해당하는 은행나무(*Ginkgo biloba* L.)의 種子만을 선별하여 모래에 파종한 후 25°C가 유지되는 암처에서 20일 동안 開根을 유도시켰다. 開根 後 幼根의 길이가 4 mm 정도의 種子만을 골라 水洗한 모래(직경 1-1.5 mm)가 담긴 종이컵(직경 80 mm, 높이 120 mm)에 移植하여 온실내에서 栽培하였다.

材料 採取 方法 및 處理. 移植한 후 10일째 第1節間의 길이가 20 mm에 해당하는 幼植物만을 선정하여 정상위치에서 두 子葉이 地面과 平行하게 유지되도록 幼植物을 水平으로 生長시켰다. 일부 幼植物은 수평생장 처리에 대한 解剖學의 比較를 위한 대조군으로 生長시켰다. 수평생장 처리 약 24시간 후 垂直으로 復歸가 일어난 상태에서 幼植物의 第1節間은 편의상 3부분으로 나누어서 採取하였다(Fig. 1). 즉 屈曲部(bent portion), 屈曲部를 중심으로 위, 아래부분을 垂直生長部(vertical portion)와 水平生長部(horizontal portion)로 하였다. 그리고 水平生長部の 上部(upper side), 下部(lower side)로 나누어서 채취하였다. 解剖學의 인 관찰을 위하여 수평생장 처리 후 48시간 간격으로 發生段階別, 部位別로 生長 정도가 비슷한 幼植物을 채취하였다.

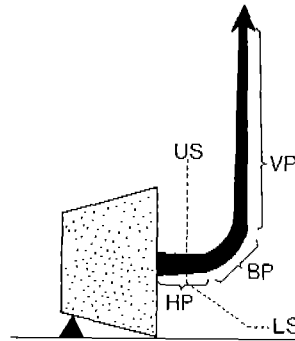


Fig. 1. Diagram for the righting movement in the 1st internode of *Ginkgo biloba* seedling after 24 h of horizontal placement. VP, vertical portion; BP, bent portion; HP, horizontal portion; US, upper side; LS, lower side.

光學顯微鏡의 觀察. 解剖學의 인 觀察을 위하여 채취한 材料를 固定 前에 主軸의 上部를 먹물로 표식하여 FAA에 넣어 固定시킨 후, n-butyl alcohol로 脫水 시켰다. Paraffin에 매몰된 材料들을 rotary microtome로 10 μm 두께로 薄片 절편으로 만들어 hematoxylin, safranin 및 light green으로 三元染色하여 莖구조식 표본을 만들었다 (Sass, 1971).

한편, 維管束形成層의 分化와 관련지어 수평생장에 대하여 1期木部組織이 반응하는지를 조사하기 위한 假導管의 길이 비교는 水平位置로 높은 幼植物體의 垂直生長部와 水平生長部の 上部와 下部에 해당하는 維管束의 木部만을 선별하여 jeffrey법으로 헤리시커 1% basic fuchsin 용액으로 염색한 후 莖구조식 표본을 만들어(Berlyn and Miksche, 1976), 個體당 50개씩 측정하여 평균처리 하였다.

電子顯微鏡의 觀察. 通水要素의 측벽무늬의 미세구조 관찰은 FAA에 고정시킨 材料 중 水平生長部를 이용하였는데, 불순물을 제거하기 위하여 증류수로 24시간 세척한 후 면도날로 調査部位(屈曲部를 중심으로 上部와 下部 15 mm 부위에서 5 mm를 이용)를 接線方向으로 절단하여 절편을 얻어 대기 중에서 자연건조 시켰다(Fisher, 1985). 건조를 마친 절편을 양면 접착테이프를 試料臺에 固着시키고 IB-3 Ion coater에서 金으로 蒸着시킨 후 가속전압 10 Kv의 scanning electron microscope(Akashi beam technology, Model ISI-SR-50)로 관찰하였다.

結 果

橫斷面 觀察. 假導管 細胞壁의 圓形化 정도, 細胞間隙의 발달 정도, 細胞壁의 肥厚 정도, 및 假導管 細胞의 2次壁의 분리로 인한 人工物(artifacts)의 존재여부를 중심으로 第1節間의 生長 중의 관찰은 편의상 (1) 1期生長의 末期, (2) 2期生長의 初期, 및 (3) 2期生長의 中期로 나누어서 기재하고자 한다.

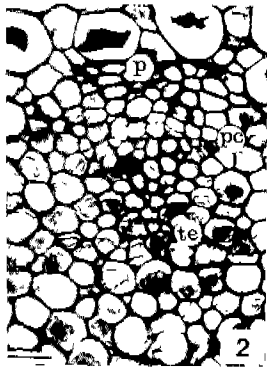


Fig. 2. Transverse section of the 1st internode of *Ginkgo biloba*. Bar=50 μ m. p, phloem; pc, procambium; te, tracheary clements of protoxylem.

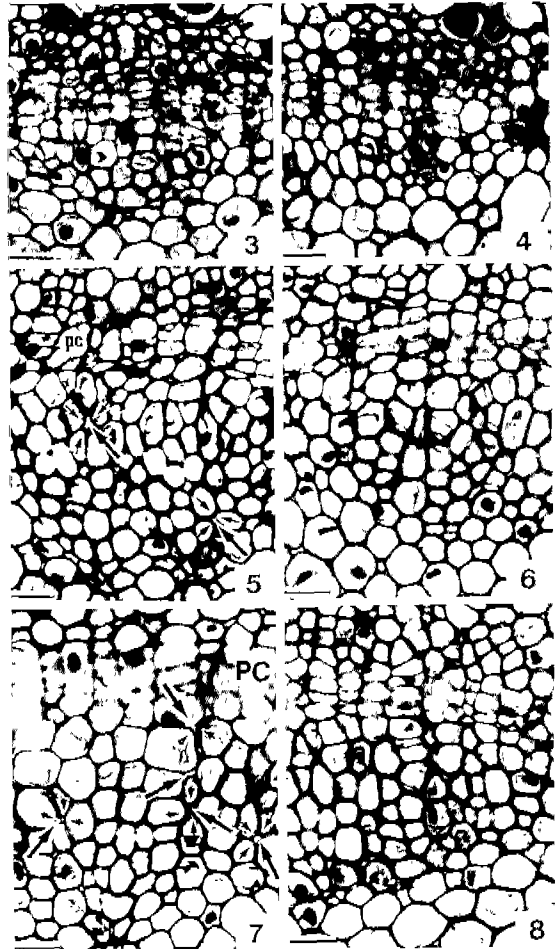
먼저 수평생장 처리시 정상적인 은행나무 幼植物의 第1節間에 있어서 維管束의 분화 상태를 살펴보면 횡단면에서 維管束은 維管束間組織을 사이에 두고 분열속적으로 분리되어 나타난다(Fig. 2). 維管束의 1期木部의 導管要素는 방사상 배열을 하고 있다(Fig. 2. te). 木部의 바깥쪽에 나타나는 前形成層은 납작한 細胞群이 2層分裂에 의한 放射排列을 이룬 띠모양으로 나타나는데, 이 放射列들은 1-2개의 細胞로 이루어져 있다(Fig. 2. pc). 前形成層의 바깥쪽에서 篩部가 분화하고 있다(Fig. 2. p).

1期生長의 末期. 수평생장 처리 후 3일째의 垂直生長部, 屈曲部 및 水平生長部の 下部 및 上部 維管束組織은 Figs. 3, 5, 7 및 4, 6, 8에서 보여주고 있고, 이 시기에 前形成層의 안쪽에서 새로운 1期木部들이 발달하여 1期木部の 양이 증가하고 있는데, 특히 上部에 비해 下部에서 木部の 양이 더욱 증가하기 시작한다. 아울러 前形成層細胞와 비슷한 木部細胞 및 篩部細胞들이 放射排列을 한 납작한 細胞帶를 이루게 된다.

屈曲部の 前形成層에서는 병충분열이 불규칙하게 일어나 각 放射列은 2-3개의 細胞로 구성되나 接線方向으로의 연결은 보이지 않고 있다. 屈曲部の 上部에서 放射狀으로 배열된 1期木部の 導管要素들은 직사각형 모양을 보이고 있다(Figs. 6, 8). 水平生長部の 下部는 물론 屈曲部の 下部에서 일부 假導管의 細胞의 角진 부분이 다소 둥글게 되기 시작하며, 細胞間隙도 일부 발달하기 시작한다(Figs. 5, 7).

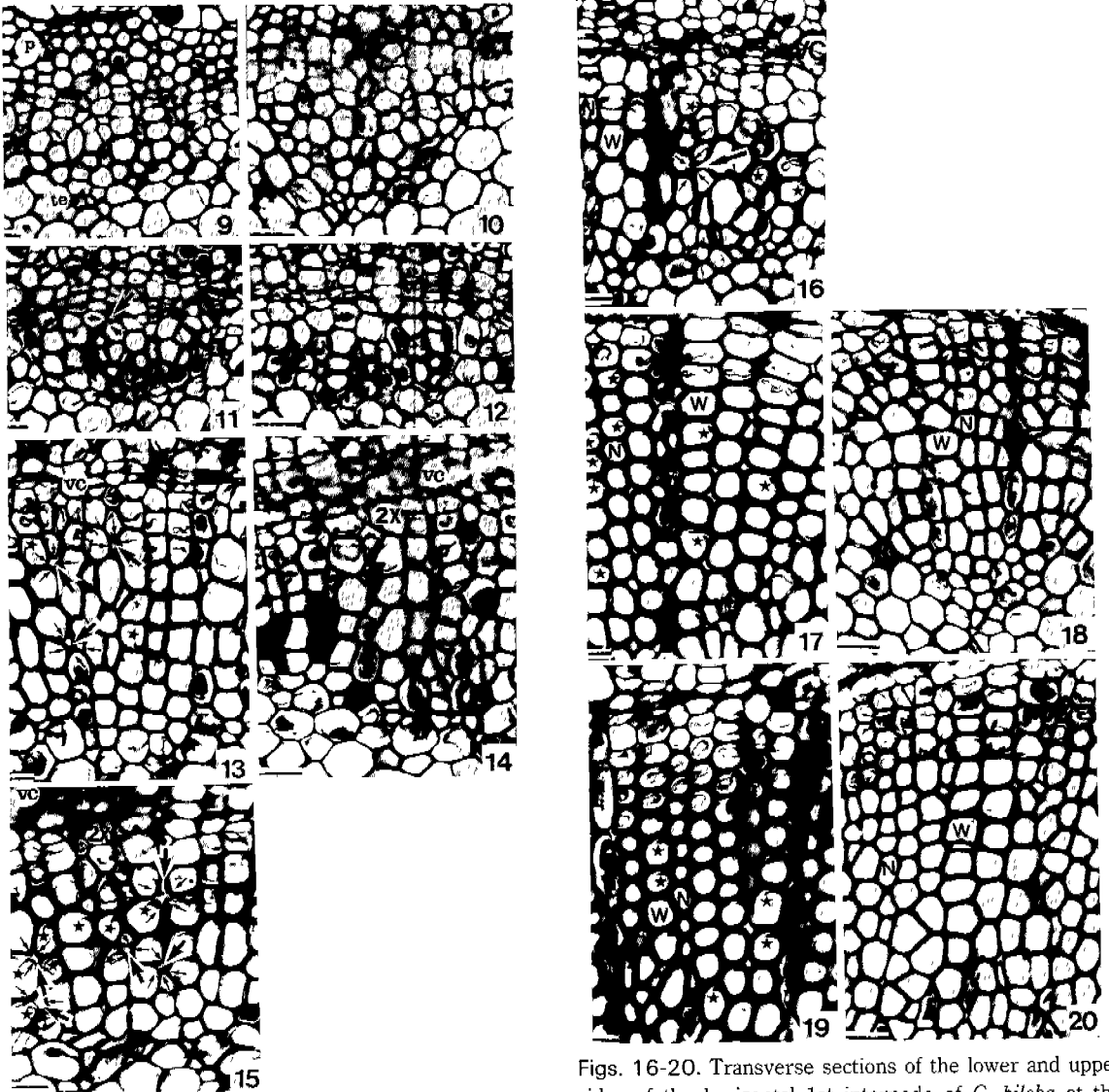
같은 시기에 정상생장한 第1節間의 維管束은 전반적으로 수평생장한 第1節間의 上部의 경우와 분화 정도가 유사하다(Figs. 9, 10).

2期生長의 初期. 수평생장이 시작된 후 9일에 2期木部가 일부 형성되기 시작한다(Figs. 11-15). 橫斷面에서 보면 維管束形成層이 그 특징적인 구조를 보여주고 있다. 上部와 下部에 있어 維管束의 분화 정도는 전반적으로 더



Figs. 3-8. Transverse sections of the lower and upper sides of the horizontal 1st internode at the completion of primary growth of *G. biloba*. Bars=50 μ m. Figs. 3, 4. Vertical portion. Figs. 5, 6. Bent portion. Figs. 7, 8. Horizontal portion. Note the primary xylem cells with rounded outline (short arrows in Figs. 5 and 7) and the occurrence of intercellular spaces (long arrows in Figs. 5 and 7). p, phloem; pc, procambium; te, tracheary clements of protoxylem.

진행되어 1期木部の 양이 증가하고 있으며 上部에서도 많은 양의 木部가 분화되나, 여전히 下部쪽의 木部の 양이 더 많다. 2期木部の 細胞壁의 肥厚 程度는 上, 下部에서 차이점이 발견되지 않는다(Figs. 13, 14). 形成層은 放射方向으로 납작한 細胞群으로 배열되어 接線方向으로의 연결이 뚜렷하게 된다(Fig. 13). 形成層細胞에서는 병충분열이 활발히 일어나 각 방사열당 3-4개의 細胞를 이루고 있다(Fig. 13).



Figs. 9, 10. Transverse sections of the 1st internode of *G. biloba* at the completion of primary growth under normal condition. Bars=50 μ m. Fig. 9. Coincidence with bent portion. Fig. 10. Coincidence with horizontal portion. p, phloem; pc, procambium; te, tracheary elements of protoxylem.

Figs. 11-15. Transverse sections of the lower and upper sides of the horizontal 1st internode of *G. biloba* at the initiation of secondary growth. Bars=50 μ m. Figs. 11, 12. Vertical portion. Figs. 13, 14. Bent portion. Fig. 15. Lower side of the horizontal portion. Short arrows, primary xylem cells with rounded outline; long arrows, intercellular spaces; star, artifacts; vc, vascular cambium; 2X, secondary xylem.

Figs. 16-20. Transverse sections of the lower and upper sides of the horizontal 1st internode of *G. biloba* at the completion of secondary growth. Bars=50 μ m. Fig. 16, Lower side of the vertical portion. Figs. 17, 18. Bent portion. Figs. 19, 20. Horizontal portion. Short arrows, tracheid cells with rounded outline; long arrows, intercellular space; star, artifacts; VC, vascular cambium; W, wide tracheids; N, narrow tracheids.

垂直生長部の 경우 수평생장下部 해당부에서도 假導管細胞의 角진 부분이 둥글게 되어지고 있다(Fig. 11). 木部の 경우 전단계에서보다 細胞間隙의 존재가 많은 것으로 보아 細胞壁의 圓形化가 더 심하게 진행되었다(Figs. 13, 15). 아울러 屈曲部和 水平生長部の 下部에서는 上部의 경우와는 대조적으로 假導管細胞壁의 2次壁이 내부측으

단계의 垂直生長部와 水平生長部의 上, 下部에 해당하는 木部단을 선별하여 관찰한 假導管의 길이는 垂直生長部와 水平生長部에 있어 모두 下部가 上部보다 더 길었으며, 각 발생단계별에 있어서도 下部가 上部보다 더 길었다(Table 1). 아울러 垂直生長部와 水平生長部에 있어서 발생단계별 假導管의 길이는 2期生長이 진행되어 짐에 따라 다소 짧아지는 경향을 보였다(Table 1). 2期生長 中에 수평생장한 第1節間에 있어서, 壓縮材가 발생하는 과정 동안 횡단면에서 구분하기 어려운 水平生長部의 上部와 下部의 解剖學的 特性들의 미세구조들을 接線斷面에서 비교 관찰한 결과는 Table 2와 같다. Figs. 21-23은 Table 2에 나타난 解剖學的인 特性들을 보여주고 있다. 螺旋狀 乾燥列의 존재, 細胞間隙의 발달 정도 및 假導管 細胞壁의 두께 증가 등은 광학현미경에 의한 횡단면의 관찰 결과와 일치하여 下部에서만 볼 수 있는 解剖學的 特性으로 나타났다. 아울러 2 가지 유형의 假導管이 존재하는 것과 2期生長 中의 假導管의 측면벽에 있어서는 有緣孔(bordered pit)의 존재 및 구성상태 등은 上部와 下部에서 동일한 것으로 나타났다.

횡단면에서 관찰 할 수 없는 放射組織細胞에 관한 解剖學的 特性은 접선면의 走査電子顯微鏡에 의한 관찰 결과, 放射組織의 幅은 上部와 下部에 있어 모두 單列放射組織을 이루고 있어 차이가 없었으며, 放射組織의 높이(細胞數)는 上部에 비하여 下部에서 높은 것으로 나타났다(Figs. 21-23).

考 察

은행나무의 幼植物에서 수평으로 위치한 第1節間은 1期生長 동안에 垂直으로 復歸가 일어났다. 최초의 復歸現象은 1期生長 中에 第1節間의 頂단부에서 시작하여 아래쪽으로 진행되어 垂直으로 復歸가 일어났다. 이러한 사실은 重力方向의 변경으로 인한 軸心 分포의 변화가 원인이 된 것으로 사료되며(Robards, 1965; Cuitter, 1971; Philipson et al., 1971; Esau, 1977), *Pinus strobus*의 경우(Westing, 1961)와 莖葉部の 主軸을 45°로 기울여 놓은 *Picea jezoensis* var. *hondoensis*의 경우(Yoshizawa et al., 1986)와 유사한 것으로 나타났다.

壓縮材의 발생과정은 求頂의이며 집진적인 과정으로서 壓縮材의 解剖學的인 特性 中 일부는 1期木部에서부터 보이기 시작하고, 일부는 2期生長 中에 나타나 壓縮材의 전형적인 解剖學的 特性을 보이는 것으로 나타났다. 이와 같은 점은 2期生長 中에만 壓縮材 形成의 현저한 변화가 나타났던 *P. jezoensis* var. *hondoensis*의 경우와는 다른 경향이다(Yoshizawa et al., 1986). 그러므로 종릭에 대한 반응은 2期木部와 1期木部에 뚜렷이 구분되지 않는 점으로 보아 유관속형성층과 전형형층이 별개의 분열조직이 아니고 同一分裂 조직이 2개의 발생단계로 보인다(Esau, 1965).

한편, 수평생장 동안 1期生長으로부터 이어지는 2期生長

중에 은행나무 幼植物의 第1節間에서 발달하는 維管束組織 中 篩部는 上, 下部에서 큰 변화가 일어나지 않는 것으로 나타나 구조적으로 정상생장한 경우와 유사하였다(Figs. 5-9). 수평생장 中의 은행나무 幼植物에 있어서 第1節間의 部에 나타나는 木部조직의 解剖學的 特性 中 假導管 細胞壁의 圓形化, 細胞間隙의 발달, 양적인 면에서 木部の 분화 정도 및 細胞壁의 두께 증가 등은 이미 보고된 많은 연구 결과와 일치하고 있다(Wardrop, 1964; White, 1965; Westing, 1965; Cote and Day, 1965; Timell, 1978, 1986; Yoshizawa, 1987).

또한 수평생장한 第1節間의 上部의 假導管과 정상생장한 假導管 形態는 횡단면에서 다소 정상각형이나 직사각형을 나타내었는데(Figs. 16-20). 이는 Timell(1973)이 壓縮材와 對應材(opposite wood) 및 정상재 간의 조직비교에 있어서 壓縮材는 둥글고 대응재는 직사각형이며 정상재는 각을 이루고 있다는 보고와 일치하였고, 이러한 경향은 Yoshizawa(1987), Lee와 Eom(1988) 및 鄭과 李(1989)의 연구에서도 확인된 바 있다.

그리고 횡단면에서 假導管細胞는 폭이 넓은 假導管과 좁은 假導管의 2 가지로 구성되는 특성은 수평생장이거나 정상생장한 은행나무에서 볼 수 있는 특징으로 알려져 있다(Srivastava, 1963; Timell, 1978). 아울러 수평생장한 第1節間의 下部쪽 假導管에서는 人工物(artifacts)이 발달하는 것으로 나타났다(Figs. 13-20). 이와 같은 현상은 乾燥時 變列(drying check)로 인하여 확장되는 구조물로 알려져 있다(Timell, 1978, 1986).

수평생장한 第1節間에 있어서 발생단계별 假導管의 길이는 垂直生長部와 水平生長部에서 모두 下部쪽에서 길게 나타나(Table 2), 水平生長部에서만 조사된 기항의 연구 결과와는 상반되고 있다(Hartig, 1901; Wardrop and Dads-well, 1950; Bamber, 1980). Hartig(1901)는 上部쪽에서 假導管의 길이가 길게 나타나는 이유로서 줄기의 肥大生長이 빠를수록 形成層 原始細胞가 더욱 빠르게 분열하여 새로운 분열이 일어나기 전에 충분히 성장할 수 없으므로 편심적인 줄기생장에서 假導管이 넓은 연륜보다 좁은 연륜에서 더 길게 된다고 결론지었다. 그러나 *Larix europaea*와 *Pinus densiflora*의 경우 假導管의 길이가 정상재에서 보다 壓縮材에서 더 길다는 보고도 있다(Mariani, 1955; 朴, 1985).

Mariani(1955)는 下部쪽에서 假導管의 길이가 길게 나타나는 이유로 假導管의 길이는 각각의 種에서 遺傳的으로 미리 정해진 形成層의 활동 결과이기 때문에 비대 생장을 결정하는 요인들은 假導管의 길이에 영향을 미치지 않는다고 결론을 지었다. 이와 같은 상반된 해석은 垂直生長部를 포함하여 앞으로 보다 많은 種에서 확인되어야 할 것으로 사료된다. 한편, 垂直生長部에서 假導管의 길이에 있어서의 차이는 수평생장부에서의 오목신의 농도 차이가 일어나는 현상이 垂直生長部까지 연될 것으로 추정된다.

接線斷面에서 2期生長 中期의 수평생장한 第1節間의

Table 1. Mean length of tracheid in the 1st internode positioned horizontally of *Ginkgo biloba* seedling measured with 50 cells respectively

Length(μm)	Vertical portion		Horizontal portion	
	Upper side*	Lower side**	Upper side	Lower side
Stages(days)※				
End of primary growth(3)				
Initiation of secondary growth(9)	672± 116	740± 152	716± 113	748± 104
Completion of secondary growth(16)	654± 69	746± 92	714± 105	725± 101

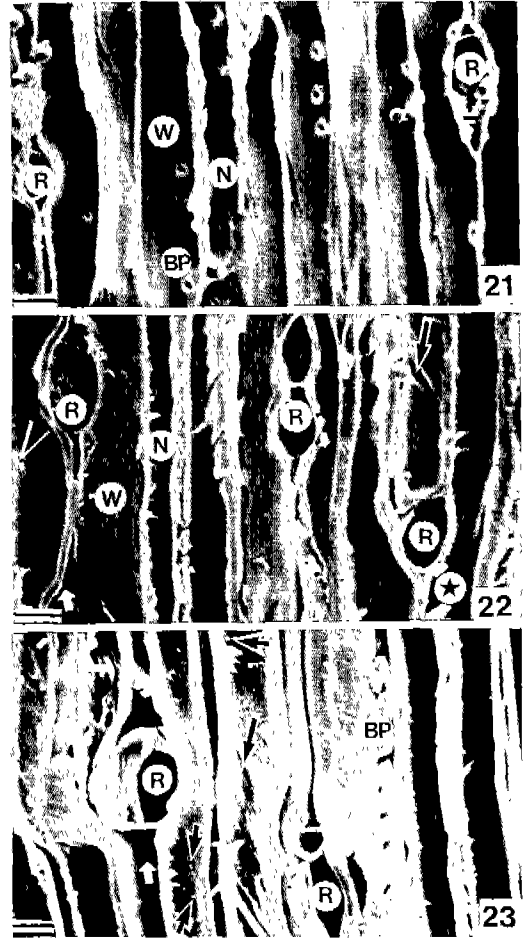
※ Day after horizontal position of the 1st internode. * Coincide with upper side of the horizontal portion. ** Coincide with lower side of the horizontal portion.

Table 2. Scanning electron microscopical features in the upper and lower sides of the horizontal 1st internode of *Ginkgo biloba* seedling after the completion of secondary growth

Anatomical features	Location	
	Upper side	Lower side
Side wall of tracheids		
Spiral drying check	absent	present
Scattered warts in the inner surface of S ₂ layer	absent	present
Spiral drying check associated with pit openings	absent	present
Artifacts	absent	present
Intercellular space	small	large
Degrees of lignification	low	high
Types of tracheids	two types wide	two types wide
	narrow	narrow
Ray cells		
Height	low (2-3 cells)	high (4-5 cells)
Width	uniseriate	uniseriate

로 분리되면서 人工物(artifacts)의 발달이 뚜렷해지기 시작한다(Figs. 13, 15).

2期生長의 中期. 수평생장 처리 후 16日째에 다소 많은 數의 2期木部가 형성되는 단계이다. 다른 維管束組織들의 분화 상태는 전단계와 비슷하나, 2期木部の 細胞壁이 비후된 상태가 屈曲部和 水平生長部の 下部에서 더 뚜렷한 차이를 보이고, 기부쪽으로 정단부쪽을 향해 구경적인 증가를 보인다. 그리고 細胞間隙의 존재와 細胞壁의 圓形化 정도 및 人工物의 존재가 전단계에 비해 훨씬 진전되어 수평생장한 第1節間의 下部 전체에 걸쳐 壓縮材의 解剖學의 特性을 대부분 보이기 시작한다(Figs. 16, 17, 19).



Figs. 21-23. Tangential sections of tracheids in the upper and lower sides of horizontal 1st internode of *G. biloba* at the completion of secondary growth. Bars=14 μm. Fig. 21. Upper side of horizontal portion. Figs. 22, 23. Lower sides of horizontal portion. Long arrows, spiral drying checks; short arrows, scattered warts; arrowhead, spiral drying check associated pit opening; star, artifacts; white-colored arrows, intercellular space; BP, bordered pits; R, ray.

아울러 垂直生長部에서도 壓縮材의 解剖學의 特性을 보이기 시작하여 細胞壁이 다소 등골게 되어지고 細胞間隙의 발달이 보이며, 일부 假導管細胞의 2次壁이 내부측으로 분리되어 人工物이 나타나기 시작한다(Fig. 16). 또한, 수평생장한 第1節間의 上部와 下部 및 정상생장한 第1節間의 木部要素를 구성하고 있는 假導管의 세포유형이 2가지로 나타나 폭이 넓은 假導管과 좁은 假導管으로 구성된다(Figs. 16-20).

假導管의 길이 및 측벽무늬. 횡단면에서 관찰한 각

假導管의 측벽부위 관찰결과 上部와 下部에서 모두 有線孔이 나타나서 차이가 없었으나 下部에서 螺旋上 乾燥列(spiral drying check)의 존재, 細胞間隙의 발달, 假導管 細胞壁의 두께 증가 및 羽狀層(warts)이 산재하는 것이 확인되었다(Table 2, Figs. 21-23). 나선상 乾燥列의 존재는 은행나무를 포함한 일부 裸子植物의 壓縮材에서만 볼 수 있는 특징으로 알려져 있다(Timell, 1978; Yoshizawa *et al.*, 1982). 그러나 대부분 침엽수의 壓縮材의 假導管에서는 나선상 건조열 대신 螺旋腔(helical cavity)이 존재하는 것으로 보고되고 있다(Cote *et al.*, 1968; Timell, 1978, 1981, 1986; 鄭과 李, 1989). 한편 假導管 細胞壁의 내부측에 우상층이 산재하는 현상은(Timell, 1981) 壓縮材의 假導管 및 螺旋腔에서 간혹 관찰되는 것으로 알려져 있다.

2期生長 中에 수평생장한 第1節間의 접선단면에서 放射組織의 폭은 上部와 下部에서 모두 單列을 이루고 있어 차이를 보이지 않는 반면 放射組織의 높이(細胞數)에 있어서는 上部에 비해 壓縮材가 발달하는 下部에서 높은 것으로 나타났다(Table 2, Figs. 21-23). 이는 기왕의 연구결과와 일치하나(Doerksen and Mitchell, 1965; Mitchell, 1967; Smith, 1967; Timell, 1972; Lee and Eom, 1988), 放射組織의 높이가 上部에서 더 높게 나타난다고 하는 연구결과도 있어(Onaka, 1949; Ollinmaa, 1955; Kucera and Necessary, 1970; 鄭과 李, 1989), 수평생장한 裸子植物에 있어서 放射組織의 높이 비교에 관한 연구는 보다 많은 검토가 이루어져야 할 것으로 사료된다. Timell(1972)은 壓縮材의 放射組織의 數가 정상재보다 많은 이유를 壓縮材 부위의 급속한 성장으로 인한 결과로 설명하였다.

摘 要

본 연구는 증력자극에 대하여 식물체의 1期生長으로부터 이어지는 2期生長 중에 일어나는 성장 반응과 관련지어 維管束組織의 發生上의 變化를 구명하기 위하여 은행나무 幼植物의 第1節間의 수평생장 중에 일어나는 反應組織의 발생과정을 연구하였다.

수평생장한 은행나무 幼植物의 第1節間에서 壓縮材의 발생과정은 점진적인 과정으로 나타났다. 수평생장한 第1節間의 下部에서 壓縮材의 발생과정은 기부에서 정단부를 향해 구상적으로 일어났다. 反應材의 解剖學的 特性들이 1期 維管束에서도 나타나기 시작되어, 2期生長 중에 나타나게 된다. 假導管의 길이와 측벽부위의 미세구조를 비교 관찰한 결과, 第1節間의 下部에서 假導管의 길이가 다소 길게 나타났고, 放射組織의 높이는 下部에서 다소 높게 나타났다.

參 考 文 獻

Archer, R.R. and B.F. Wilson. 1973. Mechanics of the compression wood response II: On the location, action, and

distribution of compression wood formation. *Plant Physiol.* **51**: 777-782.

Bamber, R.K. 1980. The origin of growth stresses. IUFRO Conf Laguna, Philippines, 1978. For Comm NSW Repr 715 WT, 7 pp.

Berlyn, G.P. and J.P. Miksche. 1976. Botanical Microtechnique and cytochemistry. The Iowa State Univ. Press, Ames, Iowa. 128 pp.

鄭然韓, 李弼宇. 1989. 소나무(*Pinus densiflora* S. et Z.) 壓縮異常材의 放射組織 特性에 관한 解剖學的 研究. 韓國 林學會誌 **78**(2): 119-131.

Cote, W.A., Jr. and A.C. Day. 1965. Anatomy and ultrastructure of reaction wood. In, Cellular Ultrastructure of Woody Plants. W.A. Cote, Jr. (ed.) Syracuse Univ. Press, Syracuse. pp. 391-418.

Cote, W.A., Jr., N.P. Kutscha, and T.E. Timell. 1968. Studies on compression wood. VII. Formation of cavities in compression wood tracheid of *Abies balsamea* (L.) Mill. *Holzforchung* **22**: 138-144.

Cutter, E.G. 1971. Plant anatomy: Experiment and interpretation. Part 2. Organs, Arnold, London. pp. 81-116.

Doerksen, A.H. and R.G. Mitchell. 1965. Effects of the balsam woolly aphid upon wood anatomy of some western true firs. *For. Sci.* **11**(2): 181-188.

Eom, Y.G. and P.W. Lee. 1985. Scanning electron microscopic studies on the features of compression wood, opposite wood, and side wood in branch of pitch pine (*Pinus rigida* Miller). *Kor. Wood Sci. Tech.* **13**(1): 3-18.

Esau, K. 1965. Plant Anatomy, 2nd ed., John Wiley & Sons, New York. pp. 89-130.

Esau, K. 1977. Anatomy of Seed Plants. 2nd ed., John Wiley & Sons, New York. pp. 125-144.

Fisher, J.B. 1985. Induction of reaction wood in *Terminalia* (Combretaceae): Roles of gravity and stress. *Ann. Bot.* **55**: 237-248.

Fisher, J.B. and J.W. Stevenson. 1981. Occurrence of reaction wood in branches of dicotyledons and its role in tree architecture. *Bot. Gaz.* **142**(1): 82-95.

Hartig, R. 1901. Holzuntersuchungen. Altes und Neues. Julius Springer, Berlin. 99 pp.

Hughes, J.F. 1965. Tension wood: a review of literature. *Forest. Abstr.* **26**: 1-9, 179-186.

Kucera, L. and V. Necessary. 1970. The effect of dorsiventrality on the amount of wood rays in the branch of fir (*Abies alba* Mill) and poplar (*Populus monilifera* Henry). Part I. Some wood ray characteristics. *Drev. Vysk.* **15**: 1-6.

Lee, P.W. and Y.G. Eom. 1988. Anatomical comparison between compression wood and opposite wood in a branch of Korean pine (*Pinus koraiensis*). *IAWA Bull. n. s.* **9** (3): 275-284.

Mariani, P. 1955. Accrescentioe caratteri istologici di un

- fusto eccentricodi *Larix europaea* DC. *Ital. For. Mont.* **10**: 216-224.
- Mitchell, R.G. 1967. Abnormal ray tissue in three true firs infested by the balsam woolly aphid. *For. Sci.* **13**: 327-332.
- Mueller, R.J. 1988. Shoot tip abortion and sympodial branch reorientation in *Brownea ariza* (Leguminosae). *Am. J. Bot.* **75**: 391-400.
- Ollinmaa, P.J. 1955. On the structure and properties of compression wood. *Pap. ja Puu* **37**: 544-549.
- Onaka, F. 1949. Studies on compression and tension wood. *Bull. Wood Res. Inst. (Kyoto)* **1**: 1-88.
- 朴相珍. 1985. 針葉樹の opposite材の構造に関する研究. 京都大學 博士學位論文. 104 pp.
- Philipson, W.R., J.M. Ward and B.G. Butterfield. 1971. The vascular cambium: Its development and activity. Chapman and Hall, London. pp. 159-169.
- Robards, A.W. 1965. Tension wood and eccentric growth in crack willow (*Salix fragilis* L.). *Ann. Bot.* **29**: 419-431.
- Sass, J.E. 1971. Botanical Microtechnique. 3rd ed., The Iowa State Univ. Press Ames, Iowa. pp. 55-77.
- Scurfield, G. 1973. Reaction wood: its structure and function. *Science* **179**: 647-655.
- Srivastava, L.M. 1963. Cambium and vascular derivatives of *Ginkgo biloba*. *J. Arnold Arbor.* **44**: 165-192.
- Timell, T.E. 1972. Beobachtungen an Holzstrahlen im Druckholz. *Holz. Roh-Werkst* **30**: 267-273.
- Timell, T.E. 1973. Studies on opposite wood in conifers. II. History and ultrastructure. *Wood Sci. Tech.* **7**: 79-91.
- Timell, T.E. 1978. Ultrastructure of compression wood in *Ginkgo biloba*. *Wood Sci. Tech.* **12**: 89-103.
- Timell, T.E. 1981. Recent progress in the chemistry, ultrastructure, and formation of compression wood. The Ekman-Days, SPCI, Rep. 38, Vol. 1, pp. 99-147.
- Timell, T.E. 1986. Compression wood in gymnosperms. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg. pp. 81-288.
- Wardrop, A.B. 1964. The reaction anatomy of arborescent angiosperms. In, The Formation of Wood in Forest Trees. M.H. Zimmermann (ed.). Academic Press, New York. pp. 405-456.
- Wardrop, A.B. and H.E. Dadswell. 1950. The nature of reaction wood. II. The cell wall organization of compression wood tracheids. *Aust. J. Sci. Res. B.* **3**: 1-13.
- Westing, A.H. 1961. Changes in radial symmetry in the leaders of eastern white pine following inclination. *J. For.* **59**: 17-19.
- Westing, A.H. 1965. Formation and function of compression wood in gymnosperms. *Bot. Rev.* **31**: 381-480.
- White, D.J.B. 1962. Tension wood in a branch of sassafras. *J. Inst. Wood Sci.* **10**: 74-80.
- White, D.J.B. 1965. The anatomy of reaction tissues in plants. In, Viewpoints in Biology J.D. Carthy and C.L. Duddington (eds.). Butterworths, London. pp. 54-82.
- Wilson, B.F. and R.R. Archer. 1977. Reaction wood: induction and mechanism of action. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **28**: 24-43.
- Yoshizawa, N. 1987. Cambial responses to the stimulus of inclination and structural variation of compression wood tracheid in gymnosperms. *Bull. Utsunomiya Univ. Forests* NO. **23**: 23-141.
- Yoshizawa, N., T. Itoh and K. Shimaji. 1982. Variations in features of compression wood among gymnosperms. *Bull. of Utsunomiya Univ. Forests* NO. **18**: 45-64.
- Yoshizawa, N., Y. Tanaka and T. Idei. 1986. Development of vascular cambium and compression wood formation in the shoot of young spruce (*Picea jezoensis* var. *Hondoensis*). *IAWA Bull. n. s.* **7**(1): 21-30.

(1990. 10. 24 接受)