總　說

식물학회지 제35권 제3호
Korean J. Bot. 35(3) : 283~305

植物硅素體의 特性과 植物學的 應用

金 京 植·黃 聖 秀
(全北大學校 自然科學大學 生物學科)

Nature of Phytoliths and their Applications in Botany

Kim, Kyungsik and Sung Soo Whang
(Department of Biology, Chunbuk National University, Chunju)

ABSTRACT

Phytoliths (plant stones) mean all types of mineral deposition formed in or between plant cells. However, most of the researches on the phytoliths so far have been focused on the opaline silica bodies (silicified phytoliths) formed by grasses. Therefore, the phytolith is usually refered to opaline silica body in a narrow sense. Phytoliths are very useful in grass classification, and their usefulness as microfossils is also proved in several other fields, including soil science, paleoecology, and archaeology. Recently attention has been paid to the possibility that they might function as carcinogen. The purpose of this review is to present an overview of the nature and analysis of phytoliths and their applications in botany as well as other fields of sciencess.

緖　論

식물규소체는 그 명칭이 연구자에 따라 phytolith, silica cell, silica phytoliths 등으로 사용되며 특히 토양학에서는 토양내에 존재하는 식물규소체를 opal phytolith, plant opal 또는 biogenic opal이라 한다. 넓은 의미로 보면 phytolith (plant stone)란 식물체내에 형성되는 여러가지 무기염류의 구조물을 통칭하는 용어이다. 그러나 규소의 축적 또는 침적에 의하여 형성되는 구조물은 칼슘화합물 등 기타 무기염류에 의한 것 보다 식물의 종류에 따라 형태가 다양하고 토양내에 장기간 보존되는 특징이 있다. 따라서 현재까지의 많은 연구들이 규소의 축적에 의하여 형성되는 규소체를 중심으로 수행되어 왔으므로, phytolith는 식물체내에 규소가 축적되어 형성되는 구조물을 뜻하는 좁은 의미의 용어로 흔히 사용되고 있다. 본 문에서는 이를 식물규소체로 번역하여 사용하고자 한다.

식물규소체는 Struve(1835)가 최초로 발견하였으며 처음에는 살아있는 식물체가 생성한 것이 아니고 단지 토양성분 또는 대기의 먼지 등으로 간주되었다. 이 후 Ehrenberg(1841, 1846)는 토양이나 대기중에 존재하는 규소체가 식물에 의하여 형성된 것이라는 사실을 인식하고 이들을 "Phytolitharia"라 명명하였으며(그리스어로 "plant stone"을 의미), 최초로 식물규소체 분류를 시도하여 당시까지 발견된 식물규소체를 4 paragenera로 분류 하였다(Ehrenberg, 1854). 이 중 3 paragenera는 화본과 식물에서 그리고 1 paragenus는 속새과 식물에서 나타나는 식물규소체이다. 이 후 19세기에 산발적으로 식물과 토양에서 식물규소체가 발견되었다(Gregory, 1855; Ruprecht, 1866).

20세기에 들어오면서, 유럽 특히 독일을 중심으로, 식물체내의 규소 성분에 대한 정량적인 연구, 식물 세포내에 규소축적 기작 및 규소체의 생성과정과 분류에 대한 연구 등이 수행되었고 또한 식물 종류별로 나타나는 식물규소체의 형태를 기재하고 도해하였다(Grob, 1896; Haberlandt 1914; Netolitzky, 1929; Mobius, 1908). 이 후 근자에는 화본과 식물이 형성하는 식물규소체에 대한 연구가 집중적으로 수행되었으며(Metcalfe, 1960; Parry and Smithson, 1964, 1966; Blackman and Parry, 1968), Twiss 등(1969)과 Brown(1984)은 이들의 형태에 근거한 분류체계를 개발하였다. 화본과 외의 단자엽 식물의 식물규소체에 대한 연구는 Tomlinson(1961, 1969)이 종려나무과를 위시한 일부 식물들에 대하여, Mehra와 Sharma(1965)와 Metcalfe(1971)는 사초과에 대하여 그리고 Stant(1973)는 닭의장풀과에

대하여 수행한 바 있다. 비 단자엽성 식물들에 대한 연구는 아직까지 활발하지 않은 실정이다. 그러나 일부 활엽성 목본류 및 송백류의 잎과 다수의 비상록성 쌍자엽 식물 그리고 열대 교목의 목부에서 식물규소체가 조사되었다 (Amos, 1952; Bamber and Lanyon, 1960; Brydon *et al.*, 1963; Lanning, 1960, 1961, 1966; Wilding and Drees, 1968, 1971; Verma and Rust, 1969; Rovner, 1971; Geis, 1973; Klein and Geis, 1978; Scurfield *et al.*, 1974; Kondo and Peason, 1981). 이들의 연구를 통하여 화본과 식물과 쌍자엽 피자식물의 규소체 간에 그리고 화본과 식물과 송백류의 규소체 간에 형태적 차이가 있음이 확인 되었고, 속 수준에서 고유한 형태의 규소체가 발견되기도 하였다.

한편 생태학적 관점에서 토양내의 식물규소체 분석에 대한 연구가 수행되어 Smithson(1956, 1958)은 영국에서, Baker(1959a, b)는 호주에서, Beavers와 Stephen(1958)은 미국에서 그리고 Kanno와 Arimura(1958)는 일본에서 각 지역의 토양내에 존재하는 식물규소체를 연구하였다.

또한 식물규소체를 이용하는 고생태학적 연구들도 수행되었다. 즉 북미주에서 과거 임야와 초지의 전이양상의 파악에 식물규소체가 이용되었으며(Jones and Beavers, 1964a, b; Jones *et al.*, 1963; Witty and Knox, 1964; Verma and Rust, 1969; Wilding and Drees, 1968, 1971; Norgren, 1973), 동아프리카 호수 침전물에 보존되어 있는(Palmer, 1976) 그리고 Colombia의 후기 홍적세 지질층에 나타나는 식물규소체에 대한 연구들이 수행되었다(Schreve-Brinkman, 1978). 이들 연구는 과거의 식생 및 환경에 대하여 화본과 식물의 식물규소체가 중요한 정보를 제공해 줄 수 있음을 밝혔다.

고식물학적인 연구로는 Jones 등(1963)이 Wisconsin기의 석회질 황토와 표석점토를 대상으로, Baker(1960a), Jones (1964), Gill(1967), Weaver와 Wise(1974) 등은 각각 백악기, 제3기 그리고 제4기의 지질학적 재료를 대상으로, Kolbe (1957)와 Bukry(1979, 1980)는 심해의 지질학적 재료를 대상으로 그리고 Thomasson(1983, 1984), Thomassen 등 (1986), Smiley와 Huggins(1981) 등은 북미의 제3기 중신세의 바위에 보존된 화석식물을 대상으로 식물규소체를 조사하였다. 그 결과 화본과, 사초과 그리고 활엽성 목본류의 화석에서 식물규소체의 형태와 위치는 이들 식물의 분류학적 연구는 물론 현존식물과의 유사성을 추정하는데 도움이 된다는 사실을 보고하였다.

이외에 Parmenter와 Folger(1974), Baker(1960b), Folger 등(1967), Twiss 등(1983) 등은 대기중의 먼지를 대상으로 식물규소체에 대한 연구를 수행하였다.

식물규소체에 대한 물리화학적 연구와(Lanning *et al.*, 1958; Jones and Beavers, 1963; Jones and Handreck, 1963; Lanning, 1960), 식물체 내에서 규소의 기능, 규소체 형성 및 분해 등에 대한 연구들도 수행되었고(Blackman, 1968, 1969; Blackman and Parry, 1968; Wilding, 1967), 최근에는 규소의 축적 범위, 발생단계, 규소화 세포의 미세구조적 특성 그리고 이들의 형태학적 기능에 대한 연구가 수행된 바 있다(Hodson *et al.*, 1984; Sangster, 1977; Parry *et al.*, 1984; Kaufman *et al.*, 1981, 1985; Hodson, 1986; Hayward and Parry, 1975; Bennett and Sangster, 1981; Sangster and Parry, 1976a-c; Parry and Kelso, 1975; Kunoh and Akai, 1977; Dinsdale *et al.*, 1979). 또한 식물규소체가 발암물질로 작용할 수 있다는 보고도 있어 의학적인 면에서도 주목을 받고있다(O'Neill *et al.*, 1986).

植物硅素體의 形成 및 特性

植物硅素體의 形成. 규소는 산소를 제외하면 지구상에서 가장 흔한 원소중의 하나로써 다양한 생물체의 구성성분이 된다. 이러한 생물의 규소 구조물들은 생물이 죽게되면 토양중에 쌓이게 되고 고생물학 연구에 중요한 정보를 제공하게 된다(생물계 전반에 나타나는 규소와 이의 구조물에 대하여는 Simpson과 Volcani(1981)의 총설 참조).

규소는 지표상에 광범위하게 침전되어 있거나 물에 용해되어 있으며 이중 용해된 상태의 규소가 식물규소체의 원료가 된다. 수용성 규소는 주로 석영이나 장석 같은 규소 무기물에서 풍화작용에 의하여 방출되며 풍화되는 정도는 기후, 위치, 기석의 성질, 토양내의 수분양 등 다양한 요인에 의하여 결정 된다. 예를 들어 따듯하고 습기찬 지역에서 풍화과정이 촉진되어 보다 많은 양의 수용성 규소가 방출되며(Dunne, 1978) 이들 중 일부는 식물이 흡수하기에 충분한 시간동안 토양내에 남아있게 된다. 식물이 이용하는 토양내의 규소는 pH 2~9 사이에 존재하는 monosilic acid ($Si(OH)_4$)로서(Barber and Shone, 1966; Jones and Handeck, 1963; McKeague and Cline, 1963a, b), 이들은 뿌리를 통하여 흡수되고 수분 통도 조직인 목부의 증산류를 따라 지상부로 이동한다.

식물의 뿌리에서 규소를 흡수하는 기작에 대하여는 능동적 흡수와 수동적 흡수가 모두 나타나는 것으로 알려져 있다. 즉 Okuda와 Takahashi(1964)는 벼의 지상부에 있는 목부내의 용액에서 배지의 농도보다 높은 농도의 규소가 존재함을 확인하였고, Barber와 Shone(1966)은 보리의 뿌리에서 최초의 흡수는 수동적으로 일어나나 뿌리에서 증산류로의 이동은 능동적으로 일어남을 보고한 바 있다. 또한 Worm(1980)은 사탕수수, 밀 그리고 쌀에 있어서 규소의 흡수는 능동적 수송에 의한다고 하였다. 그러나 Jones와 Handreck(1965)는 귀리에서 규소 흡수가 규산의 농도와 증산류의 양에 비례함을 확인하여 수동적 수송에 대한 가능성을 제시하였다. 이상의 사실들에 근거하여 보면

고등식물에서 규소의 흡수는 식물의 종류 및 부위에 따라 능동적 흡수와 수동적 흡수가 나타나는 것으로 보는 것이 타당한 것으로 생각된다.

규소를 축적하지 않거나 소량의 규소를 축적하는 식물들에서는 규소의 흡수를 억제하는 기작이 뿌리 자체 또는 뿌리로 부터 지상부로 이동하는 과정에 있는 것으로 추정되고 있다. 즉 Jones와 Handreck(1969)는 클로버(*Trifolium incarnatum*)에서 토양 보다 낮은 양의 monosilic acid가 증산류에 존재함을 확인하고 뿌리에서 규소의 배척기작이 있는 것으로 추정하였다. 또한 Parry와 Winslow(1977)는 완두 유식물체에서 뿌리를 제거할 경우 지상부에 다량의 규소가 축적이 되나 뿌리를 제거하지 않은 경우에는 규소가 축적되지 않음을 확인하고 뿌리에 규소의 흡수를 억제하는 기작이 있을 가능성을 제시하였다. 이들은 규소를 적게 흡수하는 식물에는 큐틴, 슈베린 등과 비슷한 지방성 물질들이 근모를 얇게 싸고 있어 이들이 규소의 흡수를 억제하는 것으로 추정하였다.

식물체내에 들어온 monosilic acid는 중합과정을 거쳐 silicon dioxide(SiO_2)로 되면서 세포벽, 세포의 내강 및 세포간극 등에 비결정성 수화규소로 축적이 된다. Jones와 Handreck(1967), Sangster와 Parry(1971) 그리고 Raven (1983) 등은 주로 화본과 식물의 지상부에 대한 연구를 통하여 증산작용에 의한 수분의 소실이 규소체의 생성의 주요인으로 추정하였다. 즉 증산작용을 활발히 하는 세포에는 규산의 과포화용액이 형성되어 규소의 침전작용이 일어나 규소체가 생성되는 것으로 추정하였다. 이는 수분의 소실이 고도로 진행되는 기관이나 조직들 즉 식물체의 상부에 위치한 잎과 화서의 포엽 등에서 타기관들 보다 많은 양의 규소가 축적되는 사실에 근거하고 있다. 그러나 Hayward와 Parry(1973)는 보리 잎의 경우 이형세포, 모용 그리고 후막세포 등에서 주로 규소체가 형성되는데 반하여 실제로 증산작용이 일어나는 백간지역에서는 소수의 세포들만이 규소를 축적한다는 사실에 근거하여 상반된 견해를 보이고 있다. 또한 일부 콩과 식물에서도 증산작용이 활발히 일어나는 조직보다는 오히려 후막세포가 규소화 되며 (Piperno 1983, 1985), 종려나무에서도 표피세포 보다는 엽육조직 세포들이 규소화 된다(Tomlinson, 1961; Piperno, 1983, 1985). 따라서 증산작용 외에도 규소축적을 위한 생리적인 기작이 있을 가능성도 제시되고 있으나(Commoner and Zucker, 1953; Parry *et al.*, 1984) 상세한 중합기작에 대하여는 아직까지 확실히 밝혀진 바가 없다.

한편 Blackman과 Parry(1968)는 화본과 식물의 잎에 있어서 전형적인 규소축적과 비전형적인 규소축적을 구분하였다. 즉 전형적인 규소축적은 항상 규소가 축적되는 세포들에서 나타나는 현상으로 주로 엽맥 위에 위치한 규소세포(silica cell)들에서 나타나며 규소체의 형태도 매우 다양하게 나타난다. 그러나 비전형적인 규소축적은 주로 백간지역에 있는 기공장치(stomatal complex)와 장세포(long cell), 등 부속체에서 나타나며, 규소축적의 양과 양상이 일정하지 않고 식물체가 노쇠하면 현저히 진행된다. 따라서 수용성 규소가 과다하게 공급되면 전형적인 규소축적이 1차적으로 이루어진 후에 2차적으로 이루어 지는 것으로 추정되고 있다. 또한 Blackman(1969)은 발생해부학적 관찰을 통하여 규소세포는 잎 형성 초기에 핵이 소실되고 그 후 세포질이 소실되면서 규소가 축적됨을 밝혀 세포의 특수화 현상을 위한 생리적 기작이 존재할 가능성을 제시하였다. 식물체의 기계적 상처와 노쇠는 규소의 축적을 가속화 시키며 따라서 어린 잎 보다는 오래된 잎에서 규소가 더 많이 축적된다(Parry and Smithson, 1963; Blackman, 1968, 1969; Lanning and Eleuterius, 1985).

식물체에서 부위별 규소 축적 양상은 식물 종류에 따라 특정 기관이나 조직에 편재되어 나타나기도 하고 식물체 전체에 고루 분포하기도 한다. 식물규소체의 생성에 대하여 각 부위별로 상세히 조사된 결과는 아직 없으나 가장 대표적인 규소축적 식물군인 화본과 식물은 뿌리 보다는 지상부에 주로 축적되며(Sangster and Parry, 1981) 주로 표피조직에 중점적으로 축적이 된다(Kaufman *et al.*, 1981). 밀, 보리, 귀리, 호밀 등의 곡류들은 화서의 포엽에 타 부위보다 많은 양의 규소를 축적된다(Jones and Handreck, 1967). 잎에서는 엽신부가 많고, 줄기는 잎의 10~20% 정도 (Lanning *et al.*, 1980; Geis, 1978) 그리고 뿌리는 0.7~15% 정도의 규소를 축적한다(Geis, 1978; Lanning and Eleuterius, 1985; McNaughton *et al.*, 1985). 사초과와 골풀과 식물들도 화본과와 비슷한 양상을 보인다(Lanning and Eleuterius, 1981, 1983). 결국 초본식물의 경우 규소는 잎에 가장 많이 축적되며 대부분 식물들은 잎에 규소를 축적하지 않으면 타 부위에도 축적하지 않는 것으로 보인다.

종자에도 주목할만한 양의 규소가 축적이 된다. 해바라기의 종자에서 독특한 형태의 식물규소체가 분리되어 고고학적으로 응용된 바 있으며(Bozarth, 1985), 마란타과(Marantaceae)와 홍초과(Cannaceae)에 속하는 일부 종들의 종자에서도 특이한 형태의 식물규소체가 다량 발견되기도 하였다. 종자에서 규소는 주로 외과피와 중과피에 집중적으로 축적되며 보호기능을 하는 것으로 추정된다(Piperno, 1988).

한편 Geis(1983)는 단풍나무와 소나무 등 목본식물을 대상으로 잎, 가지, 수피, 목재에서 규소의 축적 정도를 비교하였다. 단풍나무에는 전체 규소량의 60%가 그리고 소나무에는 16%가 잎에 축적되었다. 특징적인 형태를 가지는 식물규소체는 잎에서만 소수 발견되었다. 또한 일부 쌍자엽류에서도 목재에 규소가 축적됨이 발견되었다(Amos, 1952; Scurfield *et al.*, 1974).

한편 규소의 축적시기에 대하여는 상세한 연구가 수행된 바 없고, 일부 화본과 식물의 잎을 대상으로 조사된 바 있으나 식물 종류별로 차이를 보인다. *Digitaria sanguinals*의 잎은 발생 후 2일이 경과하면 이형세포의 규소체가 나타나며(Sangster, 1977) 일부 화본과 화서의 소포엽들에서도 화서가 신장되기 전에 이미 규소가 축적된다(Sangster *et al.*, 1983). 따라서 규소의 축적은 미성숙 세포의 확장에 지장을 주지 않는 것으로 간주되고 있다. 그러나 호밀의 경우는 잎이 완전히 성숙한 후에도 한동안 규소체가 나타나지 않는다(Blackman and Parry, 1968).

植物硅素體의 性質 및 機能. 식물규소체는 물리화학적 성질이 보석 오팔과 유사하다. 이들은 식물체내에서 주로 비결정성 수화규소로 존재하며 4~9%의 물을 함유하나 결정 형태도 소량 존재한다(Lanning, 1960, 1961; Sterling, 1967). 특히 토양내에 장기간 존재할 경우 결정 상태로 변하는 경향이 있으며 이 경우 토양 환경에 보다 오래 존속 한다(Wilding *et al.*, 1977). 식물규소체에는 규소 외에도 알미늄, 철, 티타늄, 망간, 인, 구리, 질소, 탄소 등이 소량 포함되어있다. 식물규소체의 크기는 2 μm 이하의 소형으로부터 200 μm 이상의 대형에 이르기까지 다양하나 식물에서 분리된 규소체의 50% 이상은 10 μm 이하이다. 색은 무색 또는 담갈색이며, 무색인 경우 대부분 투과광하에서 반투명한 경우가 많다. 비중은 1.5~2.3이며, 굴절율은 1.41~1.47이다(Jones and Beavers, 1963). 때로는 유기탄소의 색소 침착으로 검은 색의 식물규소체가 나타나기도 하는데 이들은 식물이 불에 탈 때 주로 형성되므로 과거에 일어났던 화재의 유무와 정도에 지표가 되며 또한 쉽게 산화되지 않아 탄소 연대측정도 가능하다(Wilding, 1967).

한편 식물규소체의 토양내 보존성에 대하여, Baker(1959 a)는 식물규소체가 오늘날의 토양 조건에서는 1000년 이상을 존속할 수 없다고 추정하였으나, Wilding(1967)이 토양에서 분리된 식물규소체를 방사성 탄소 연대측정법으로 조사한 결과 13,300 bp.임을 확인함으로써 식물에서 기원되는 규소체는 토양내에서의 물리화학적인 분해과정에서도 상당히 오랜 기간동안 안정하다는 사실이 명백하게 되었다.

식물규소체의 기능에 대하여는 아직 논란의 여지가 많다. 규소는 식물의 신진대사에 직접 관여하지 않으므로 필수원소로 볼 수는 없다. 그러나 벼의 경우 규소를 공급하면 잎이 보다 더 직립하게 되어 보다 많은 양의 태양광선을 받을 수 있어서 광합성량이 증가되므로 결국 벼의 생산이 증가하게 된다. 반면에 규소가 결핍되면 식물체가 왜소해지고 허약하게 된다. 사탕수수의 경우에도 규소가 정상적인 생장에 관여하는 것으로 알려져 있다(Kaufman *et al.*, 1985). 또한 곰팡이류에 대한 저항성을 강화해주며 곤충 및 초식동물에 대하여도 보호기능을 한다. 이러한 지지 및 보호기능은 벼 이외의 식물에서도 확인된 바 있다(Okuda and Takahashi, 1964; McNaughton and Terrants, 1983; McNaughton *et al.*, 1985). 속새의 경우 규소는 정상적인 생장과 발달에 필수적인 것으로 알려져 있다(Hoffman and Hillson, 1979; Chen and Levin, 1969). Raven(1983)은 규소의 기능으로써 압착방지 기능을 제시하였다. 즉 증산작용에 의하여 수분의 함량이 낮아질 때 세포벽이 압축되는 것을 방지하는 기능으로 이는 목질소의 기능과 유사한 것으로 설명하였다.

植物硅素體의 形成에 關與하는 要因들. 규소의 축적과정은 식물의 뿌리가 토양내의 수용성 규소를 흡수하면 시작되고, 이 규소가 세포벽, 세포간극 그리고 세포내에 축적되면 완결된다. 따라서 규소체의 생성속도는 이러한 과정중 각 단계에 관여하는 생물 또는 무생물적 요인들에 의하여 변화할 수 있다. 즉 고등식물에서 식물규소체 형성은 여러가지 환경요인 및 식물체 자체의 내재된 요인들의 영향을 받게된다.

환경요인으로는 토양의 상태, 생장시 기후, 토양내의 수분함량 정도 등이 식물규소체의 형성에 영향을 주는 것으로 알려져있다. 토양의 수소이온농도가 2~9일 때 수용성 규소를 흡착하는 능력이 낮아지며(Mckeangue and Cline, 1963b) 따라서 산성토양에 식물이 흡수할 수 있는 유리된 상태의 규소가 보다 많이 존재한다. 또한 수분 함량이 많고 온도가 높으면 식물의 규소흡수 능력이 더 높아진다(Wadham and Parry, 1981). Jones and Handreck(1967)는 벼에 대한 연구에서 습지에서 재배된 것이 건조한 지역에서 재배된 것 보다 더 많은 양의 규소를 축적함을 확인하였고, 이러한 특성을 이용하여 Miller(1980)는 관개농법에 의하여 재배된 곡류와 천수답에서 재배된 곡류에서 형성된 식물규소체의 차이를 구별함으로써 관개 농법의 역사에 대한 증거를 제시한 바 있다. 그 외에 aluminium oxide의 존재유무, 수소이온농도, 유기물의 양, 용해된 질소와 인의 양들도 식물의 규소흡수에 영향을 줌을 확인하였다. 따라서 같은 종류의 식물이라 하더라도 서로 다른 토양조건에서 자라게 되면 고체 규소의 함유정도에 차이가 난다.

그러나 식물규소체 형성에는 환경적 요인보다 식물의 성숙정도 그리고 식물 자체의 유전적 배경 등이 더 중요한 요인인 것으로 알려져 있다. 즉 서로 다른 분류군에 속하는 식물들은 다른 종류의 식물규소체를 형성한다. 지금까지 조사된 종류들을 보더라도 화본과, 사초과, 쐐기풀과, 국화과, 야자류 그리고 바나나 등은 세계 어느 곳에서 자라난 것들이라도 다량의 규소를 체내에 축적하고 서로 다른 형태의 규소체를 생성한다(Metcalfe and Chalk, 1950; Tomlinson, 1961, 1969; Piperno, 1985). 특히 화본과 식물의 경우 규소가 결핍된 환경에서도 흙의 과립에서 규소를 용해하여 흡수할 수 있는 능력이 있으며(McNaughton and Tarrants

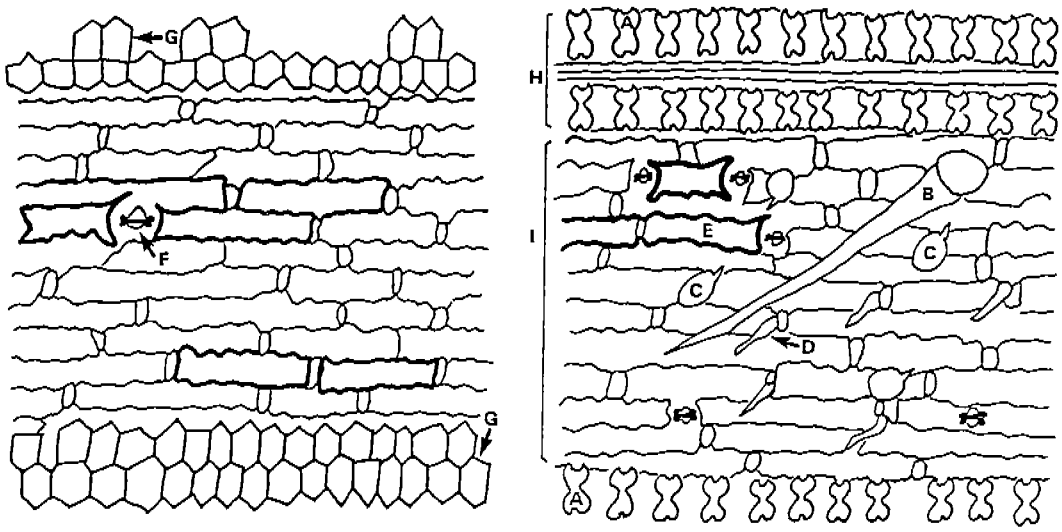

Fig. 1. Typical grass leaf epidermis showing composed cells which are developed into phytolisths. A: Short cell, B: Macrohair, C: Prick hair, D: Microhair, E: Long cell, F: Stomata, G: Bulliform cells, H: Coastal region, I: Intercoastal region.

1983) 이러한 사실은 규소를 결핍시킨 배지에서 재배한 화본과 식물에서 규소세포가 형성된다는 사실에서도 입증되고 있다(Blackman, 1969).

그러나 현재까지의 연구들은 일부 제한된 종을 대상으로 이루어졌고 또한 규소가 축적되는 조직 및 세포의 종류에 따라서도 차이가 있으므로(Blackman and Parry, 1968) 식물규소체 형성에 관여하는 요인들에 대하여는 보다 광범위하고 상세한 연구가 수행되어야만 확실한 결론을 얻을 수 있을 것으로 생각된다.

植物硅素體의 形態와 分類

形態. 식물규소체는 형성되는 양상에 따라 2가지로 구분된다(Bombin, 1984). 즉 세포벽에 규소가 축적되어 세포자체의 형태를 유지하는 주형규소체(cast phytoliths)와 세포내강에 규소가 축적되어 형성되는 형판규소체(template phytoliths)가 있고 후자의 경우에는 불완전하나 세포 내부의 형태를 반영한다고 볼 수 있다.

주형규소체는 잎의 표피조직에 있는 장세포, 모용세포, 모용기부세포, 기공장치 등에서 주로 형성되며, 이외에 하피조직(hypodermis), 엽육조직, 후막조직, 유관속조직의 세포에서도 각기 특징적인 형태의 식물규소체가 형성된다. 그리고 형판규소체는 주로 화본과 식물들의 규소세포에서 형성되며 이를 단세포 규소체(short cell phytolith) 또는 규소괴(silica body)라 한다. 단세포 규소체는 형태가 다양하고 토양중에 오래 보존되기 때문에 고고학, 고생태학 그리고 식물분류학적으로 보다 의의가 큰 것으로 간주된다.

식물규소체의 형태에 대하여는 화본과 식물에서 형성되는 규소체가 가장 많이 그리고 체계적으로 조사되었다. 화본과 식물 외에는 일부 단자엽 식물과 수목류의 규소체가 부분적으로 조사된 바 있고(Rovner, 1971; Geis, 1973, 1978, 1983) 근자에 열대지방의 재배종을 중심으로 조사된 바 있으나(Piperno, 1985) 아직까지 식물계 전반에 대한 자료는 매우 부족한 실정이다. 따라서 화본과 식물에서 나타나는 식물규소체의 형태를 살펴본 후 그 외의 식물들의 것들을 보기로 한다.

禾本科의 植物硅素體. 화본과 식물은 다량의 규소를 체내에 축적하며 많은 종류의 세포들에서 규소체가 형성된다. 그러나 잎의 표피조직에서 가장 많이 그리고 다양한 규소체를 형성되므로 이들에 대한 연구가 가장 많다. 화본과 식물 잎의 표피세포는 단세포, 장세포, 기동세포 및 특수세포들로(콜크세포, 기공, 강모, 미세모, 유두돌기) 구성된다(Metcalfe, 1960). 이 중에서 단세포는 엽맥위의 표피조직에 규칙적으로 배열하거나 장세포 사이에 나타나며 (Fig. 1) 발생 초기에 규소화 된다. 이들이 형성하는 규소체의 형태는 덤벨형, 십자형, 말안장형 그리고 원형 또는 침형 등 다양하며 특히 3차구조 및 크기 등을 고려하면 매우 다양한 형태가 식물의 종류에 따라 나타난다. 현재까지의 조사로는 아과 또는 족 수준에서 특징적인 형태의 식물규소체가 형성되는 것으로 알려져 있다. 즉 기장아과(Panicoideae)에서는 덤벨형과 십자형(Fig. 2, A-E), 김의털아과(Festucoideae)에서는 원형 또는 난형(Fig. 4, 1a-1h),

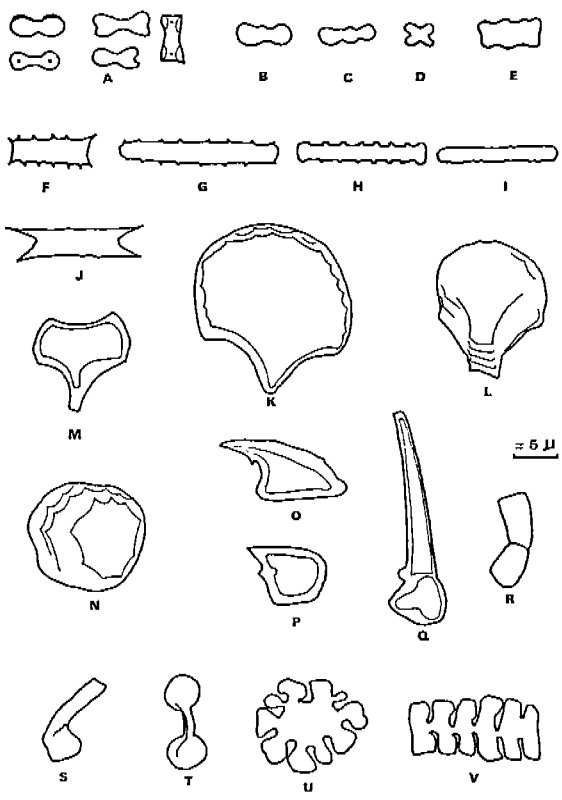

Fig. 2. Diagram of disticntive grass phytoliths (modified from Rovner (1971)). (see to text for detailed description and source plants).

나바랭이아과(Chloridoideae)에서는 양날 도끼형(Fig. 4, 2a-2b) 등이 특징적으로 형성된다. 그리고 벼아과(Oryzoideae)에서는 형태는 기장아과와 유사하나 배열이 잎의 장축에 수직인 덤벨형이 특징적으로 나타난다(Blackman, 1971; Twiss *et al.*, 1969; Brown, 1984).

장세포에서 형성되는 식물규소체는 막대형이며 이들의 가장자리는 평편하거나 파상 또는 거치상의 돌기가 있기도 하고 때로는 분지된 형태의 돌기를 가지기도 한다(Fig. 2, F-J).

기동세포는 엽맥 사이에 위치하는 대형의 세포로 수분 소실 방지를 위한 잎의 전개운동에 관여한다(Smithson, 1958; Parry and Smithson, 1964). 이들에서 형성되는 규소체는 부채꼴 형태이며 속 때로는 종 수준에서 다소 형태적 차이가 있다(Fig. 2, K-N).

특수세포들 중에는 모용세포에서 흔히 규소체가 형성된다. prickle hair는 화본과 식물 잎에 가장 흔히 나타나는 일반적인 모용으로(Baker, 1960b) 이들에서는 대부분 원추형의 규소체가 형성된다(Fig. 2, O-P). Macrohair는 길고 대형인 모용세포로 골프 클럽 형태의 규소체가 형성되고 (Fig. 2, Q), microhair는 2세포성인 소형의 모용으로 flask 형, 파이프형 또는 L 자형의 규소체(Fig. 2, R-S)가 형성된다. 기공장치 세포들에서도 흔히 규소체가 형성되는데 형태는 대부분 아령형이다(Fig. 2, T). 그러나 기공세포 규소체는 주형규소체로 세포자체의 형태를 반영하기 때문에 화본과 식물들이 다양한 형태의 기공장치를 가지는 것을 감안해 볼 때 앞으로 상세한 조사가 수행될 경우 다양한 규소체가 발견된 가능성이 매우 크다.

이 외에 울타리조직에서 유래되는 것으로 다양한 형태로 세포가 모여있는 규소체가 나타나며(Fig. 2, U-V), 도관에서 유래한 나선형(Fig. 2, r-s) 등의 규소체가 흔히 나타난다.

규소체의 형태는 연구대상 지역에 따라 차이를 보이고 있어(Sendulsky and Labouraiu, 1966; Campos and Labouria, 1969; Figueiredo and Handro, 1971) 화본과 식물의 규소체를 대상으로한 세계적인 조사가 필요한 실정이다.

잎 이외의 기관이나 조직들로 규소체를 형성하나 이에 대한 연구는 아직 미흡하다(Pease and Anderson, 1969; Yeck and Gray, 1969; Blackman, 1971).

禾本科외의 植物硅素體. 화본과 식물 외에는 특정 분류군을 대상으로 식물규소체의 형태가 체계적으로 조사된 바는 없으며 또한 기원이 되는 조직이나 세포에 대한 조사도 미흡하다. 단지 일부 수목류와 단자엽류의 규소체가 부분적으로 조사된 바 있다.

수목류의 경우 잎에서 기원되는 규소체는 화본과 식물의 것과는 구분되나 침엽수의 일부에서 나타나는 규소체는 화본과 식물의 기동세포 또는 장세포 규소체와 유사하다 (Brydon *et al.*, 1963; Wilding and Drees, 1971; Geis, 1973; Klein and Geis, 1978). 이들은 대부분 유세포 또는 가도관세포에서 유래되며 형태는 단순한 6면체 또는 불규칙한 다면체이며 표면에 혹이 나타나는 것들도 있다(Klein and Geis, 1978). Brydon 등(1963)은 *Pseudotsuga*속의 성상후막세포에서 유래한 규소체는 타 수목류와 뚜렷이 구별된다고 보고한 바 있다.

광엽활엽수에서 기원되는 규소체는 형태가 비교적 다양하다. 태산목, 조록나무 그리고 일부 참나무과 식물 등에서는 유관속세포에서 유래하는 Y자형 또는 L자형의 식물규소체가(Fig. 3, A-B) 그리고 골병꽃과 일부 쐐기풀과, 뽕나무과 식물 등에서는 표피의 모용세포에서 유래한 속이 빈 원추형과(Fig. 3, C) (Geis, 1973; Wilding and Drees, 1973), 잎의 표피세포에서 유래한 4-5각형의 판상 규소체가 발견되었다(Fig. 3, D-E) (Geis, 1973; Wilding and Drees, 1971; Wilding *et al.*, 1977). 이외에 감태나무에서는 구형(Fig. 3, F), 후박나무에서는 판형(Fig. 3, G-H), 구실잣밤나무에서는 불규칙한 구형의 식물규소체가 발견되었다(Fig. 13, I-J) (Kondo, 1977).

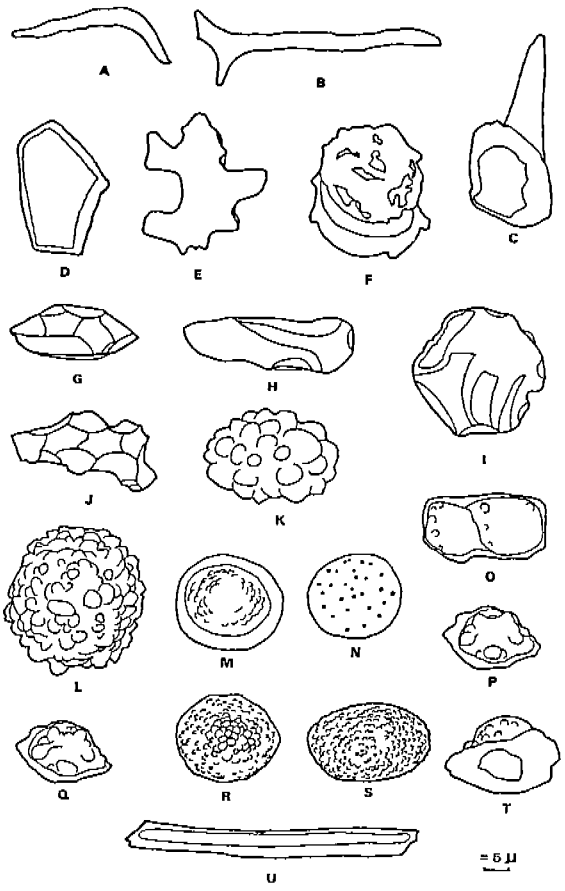

Fig. 3. Diagram of disticntive non-grass phytoliths (modified from Kondo & Sase (1986)). (see to text for detailed description and source plants).

종려나무과 식물의 잎에서는 표면에 과립상의 무늬가 있는 구형의 규소체가 나타난다(Fig. 13, K-N) (Sendulsky and Labouriau, 1966; Kondo, 1977; Tomlinson, 1961; Cutler, 1978).

수목류의 수피에서도 규소체가 형성되며(Drum, 1968; Scurfield *et al.*, 1974, Richer, 1980; Nanko and Cote, 1980), 특히 Richer(1980)는 녹나무과 식물과와 그 근연과 약 750종의 식물에서 목재중에 나타나는 규소체를 SEM으로 검토하여 방사조직, 유세포 그리고 섬유세포 등에서 기원이 되는 규소체를 3군으로 분류하였다.

또한 사초과의 잎에서도 다소 특징적인 규소체가 나타나며(Fig. 3, O-Q) (Witty and Knox, 1964; Mehra and Sharma, 1965) 특히 Mehra 와 Sharma(1965)는 이를 사초과형으로 분류하였다. 일부 사초과 식물 종자의 표피에서도 규소체가 확인되었다(Raeside, 1970).

이외에 난과의 일부 식물에서 규소체가 나타나며(Fig. 3, R-S), 속새, 고사리류에서도 다량의 규소를 체내에 축적하여 헬멧형, 봉상형 등의 규소체가 나타나나(Fig. 3, T-U) 식물의 종류에 따른 특징적인 형태는 아직 확인되지 않았다.

이상의 사실들에 근거하여 보면 식물규소체는 과거에 인식된 것과는 달리 화본과 식물 외에도 식물의 분류군별로 다양한 형태가 나타남을 알 수 있다. 이는 현재까지 제한된 범위의 식물에서만 식물규소체가 조사되었다는 점을 감안해 볼 때 앞으로 보다 상세하고 체계적이며 광범위한 조사가 수행될 경우 상당히 다양한 형태의 식물규소체가 나타날 가능성을 보여주는 것이라 할 수 있다. 특히 쌍자엽 초본류에 대하여는 아직 거의 조사가 수행된 바 없기 때문에 이들에 대한 조사가 시급하다 하겠다.

植物硅素體의 分類. 식물규소체에 대한 분류체계는 전술한 바와 같이 특정 분류군을 대상으로 식물규소체의 종류가 완전히 조사된 바 없기 때문에 화본과와 일부 수목류를 제외하면 아직까지 정립되지 않고 있다. 기존의 분류체계들도 학자에 따라 규소체의 형태 자체에 중점을 두고 분류하는 경우와(Rapp, 1986) 이들을 생성하는 식물에 따라 분류하는 경우가 있으며(Piperno, 1988), 식물규소체의 명명 또한 형태에 근거하여 명명하는 경우와(Rovner, 1971; Wilding and Drees, 1973, 1974), 기원이 되는 세포에 근거하여 명명하는 경우가 있다(Geis, 1978; Piperno, 1985). 현재에는 기원이 되는 세포에 근거하고 형태적 특징을 보충하는 명명법이 주로 사용된다(Piperno, 1988).

화본과 식물은 대표적인 규소축적 식물이며 경제적으로 유용한 곡류들이 대부분 속하기 때문에 가장 많은 연구가 수행되었으며 규소체의 분류체계도 여러 연구자들에 의하여 제시된 바 있다. 따라서 화본과 식물의 경우를 먼저 살펴보기로 한다.

Prat(1932, 1936)은 화본과 식물 규소체의 형태가 분류군에 따라 차이가 있음을 최초로 발견하고 이에 근거하여 기장아과(Panicoideae)는 규소체의 형태가 아령형 또는 십자형인 Eu-panicoides(Melindeae, Paniceae, Tripsaceae, Andropogoneae의 4속)와 양날 도끼형인 Chlorides(Chrorideae, Zoysieae의 2속, *Eragrostis, Sporobolus*의 2종 포함)로 구분되며, Festucoideae(Aveneae, Agrostdeae, Festuceae, Hordeae)는 원형 또는 타원형의 규소체를 가져 기장아과(Panicoideae)와 구별됨을 보고하였다.

Metcalfe(1960)는 기재 및 분류를 목적으로 200종 이상의 화본과 식물을 대상으로 잎의 표면과 단면의 해부학적 특징을 조사하였다. 그는 단세포에서 형성되는 식물규소체가 식물 종류에 따라 매우 다양함에 주목하고 이들을 형태에 따라 분류하였다. 그러나 Oryza type의 경우는 규소체가 잎에서 배열되는 양상에 근거하여 분류하였다.

Ellis(1976, 1979)는 화본과 식물 잎의 조직학적 조사를

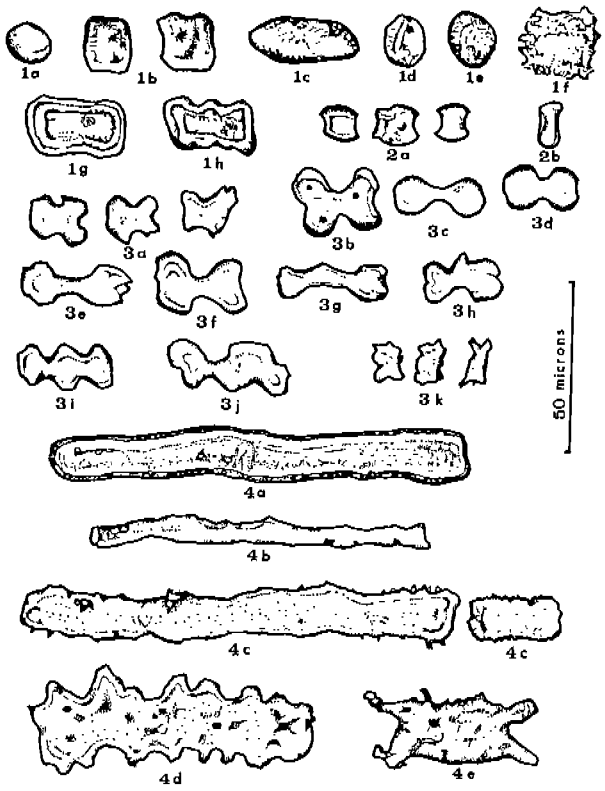

Fig. 4. Grass silica cell-shape classification (from Twiss *et al.*, 1969: 111). 1. Festucoid Class (1a-1h), 2. Chloridoid Class (2a-2b), 3. Panocoid Class (3a-3k), 4. Elongate Class (4a-4e) (no subfamily characteristics).

위한 기준을 설정하면서 Metcalfe(1960)의 분류체계를 근거로 다소 변형된 단세포 규소체의 분류체계를 제시하였다.

이상의 연구자들은 식물조직학적인 관점에서 화본과 식물 잎의 형태 및 해부학적 특징을 조사하는 과정에서 식물규소체의 형태적 특징을 기재하고 분류하였다. 따라서 이들의 연구는 식물규소체가 잎의 조직내에 위치한 상태에서(*in situ*) 조사하였으므로 개개 규소체의 형태외에 잎에서의 배열양상 등을 그들의 분류체계를 작성하는데 특징으로 사용하였다. 그러나 고고학, 고식물학, 고생태학 등의 분야에서는 주로 토양내에 존재하는 식물규소체 즉 식물 조직에서 분리된 상태의 식물규소체를 대상으로 연구하게되므로 분리된 개개의 식물규소체의 형태적 특징에 근거한 분류가 제기되었다.

즉 Twiss 등(1969)은 Prat(1936), Metcalfe(1960) 등의 결과를 토대로 17종의 화본과 식물의 잎에서 규소체를 분리하여 이들의 형태적 특징에 따른 분류체계를 작성하였다. 그 결과 화본과 식물 잎에 나타나는 규소체는 Festucoid class, Chloridoid class, Panicoid class, Elongate class로 구분이 되어 분류군별로 차이가 있음을 명확히 하였다(Fig. 4). 또한 일본산 화본과 식물을 대상으로 조사하여 기존의 분류체계에 기동세포 및 prickle hair에 형성되는 규소체를 첨가하여 확장시킨 분류체계도 제시된 바 있다(Table 1).

근자에 Brown(1984)은 북미산 112종의 화본과 식물의 규소체를 조사하여 이들을 8군으로 분류하였고(Fig. 5) 각 군을 다시 세분하는 분류체계를 설정하였다. 이 분류체계는 새로운 형태의 규소체가 발견되면 해당 범주에 넣고 다시 세분할 수 있으므로 분류체계의 자유로운 확장이 가능하다는 장점이 있으나 규소체의 기원은 무시하고 형태만 강조한 점은 문제점으로 지적할 수 있다. 최근에 Mulholland (1987)는 기존의 분류체계를 종합하여 식물규소체의 범주를 명확히 하고(Table 2), 특히 상세한 규소괴의 용어 및 분류체계를 제시하였다.

식물규소체의 분류에 있어 식물의 분류군에 따른 분류체계가 이상적이나 이 경우 동일 개체내에 다양한 종류의 규소체가 나타나는 반복성과(multiplicity) 서로 다른 식물종류에서 동일한 형태의 규소체가 나타나는 중복성(redundancy)이 문제로 나타난다(Rovner, 1971). 이러한 중복성과 반복성을 극복하기 위하여 식물 종류별로 고유한 형태를 가지는 식물규소체를 조사하는 작업과 식물의 종류에 따른 특징적인 식물규소체 조합을 확인하는 작업이 제시되고 있다(Mulholland *et al.*, 1988). 전자의 경우 현재까지 간과되었던 식물규소체의 3차구조적 특징을 보다 상세히 관찰하고 한편으로는 양적형질을 측정하고 통계적인 방법을 도입하여 보다 정확한 규소체의 형태 기재가 수행될 경우 새로운 규소체의 발견과 함께 식물규소체 분류체계의 정립에 유용할 것으로 생각된다. Pearsall(1978)은 형태외에 크기를 기준으로하여 그리고 Piperno(1984)는 3차구조적 특징을 도입하여(Fig. 6) 재배종 옥수수와 야생형 화본과 식물들의 식물규소체는 식별하는데 이용한 바 있으며, Ollendorf 등(1988)은 외부형태가 유사한 2종의 화본과 식물을 식별하는데 사용한 바 있다.

한편 화본과 식물 이외의 식물들에서 나타나는 규소체에 대하여는 아직까지 상세한 조사도 미흡하며 따라서 분류체계도 제시된 바 없다.

Rovner(1971)는 식물규소체의 고고학 및 고생태학적 이용 가치를 논하고 체계적인 연구의 필요성을 주장하면서 활엽수, 침엽수, 쌍자엽 초본류, 화본과 등 일부식물의 규소체 형태를 조사하였다. Geis(1973)와 Klein과 Geis(1978)는 각각 23속 36종의 활엽수와 6종 17속의 침엽수에서 규소화 정도와 규소체의 형태를 상세히 조사하고 식물의 분류군에 따라 차이가 있음을 보고하였으나 분류체계를 작성하지는 않았다. 근자에 Piperno(1985)는 55과 382종의

Table 1. Classification of phytoliths of Japanese grass (modified from Kondo and Sase, 1986: 40)

Phytolith Class	Shape	Source Cell	Source Taxon
Orizoid Class	Dumbbell	Short cell	Oryzoideae
Panicoid Class	Dumbbell	Short cell	Panicoideae
	Cross		Arundinoideae
			Eragrostideae (in part)
Eambusoid Class	Long saddle	Short cell	Bambusoideae
Chloridoid Class	Short saddle	Short cell	Panicoideae
			Arundoideae (in part)
			Bambusoideae (in part)
Arundoid Class	Long saddle	Short cell	Arundinoideae
			Bambusoideae (in part)
Festucoid Class	Trapezoid	Short cell	Pooideae
	Hat or boat		
Elongate Class	Rod with smooth edge	Long cells	
	Rod with sinuous edge		
	Rod with serrated edge		
Point-shape Class	Arrow head	Prickle hair	
Fan-shape Class	Fan	Bulliform cell	
	Rectangular block		
Club-shape Class		Macrohair	
Pipe-shape Class		Microhair	
Spine-shape Class		Pallisade	

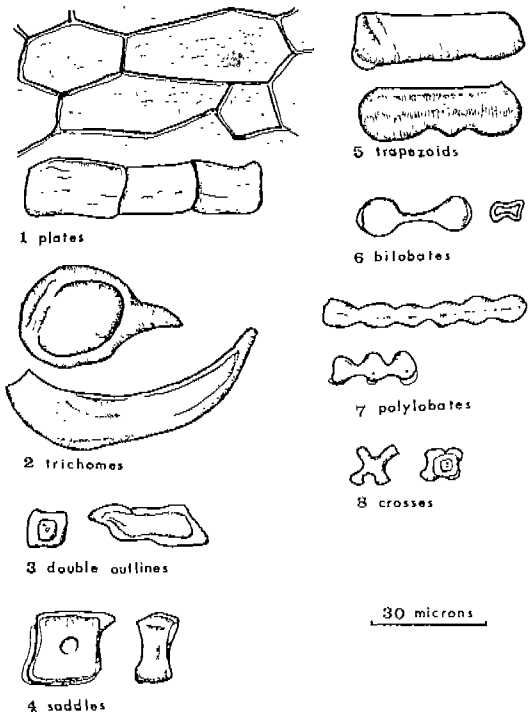

Fig. 5. The eight basic divisions of grass phytolith types in Brown' classification system (from Brown 1984: 362-364).

Table 2. Phytolith categories (from Mulholland, 1987: 74)

1. Trichomes: Hairs and Papillae. Spherical to ovoid base with a conical top.
2. Stomata: Guard and/or subsidiary cells. The entire complex is ovoid in shape. Guard cells are shaped like a telephone receiver. Subsidiary cells are ovoid to trianguloid.
3. Bulliform cells: Enlarged thin-walled epidermal cells. Keystone shapes.
4. Epidermal groundmass cells: Unspecialized epidermal cells. Various rectangular box shapes with interlocking edges. Thin.
5. Rod: fibers, schlereids, xylem cells and other cylindrical shaped cells.
6. Rectangles/Squares: Large blocky cells. Cube to rectangular box. Thicker than groundmass cells or silica bodies.
7. Silica bodies: Phytoliths from specialized silica accumulating cells. Truncated to beveled pyramids, cones, rectangular boxes, and cylinders. At least one broad face (base) in present. Note that although silica-bodies are equated with short cells in botanical texts, some very long bodies are included here with the shorter ones. The long bodies are consistently silicified and resemble the other sinica-bodies in surface texture (unlike groundmass cells that happen to be silicified). For these reasons, the longer cells are included here.

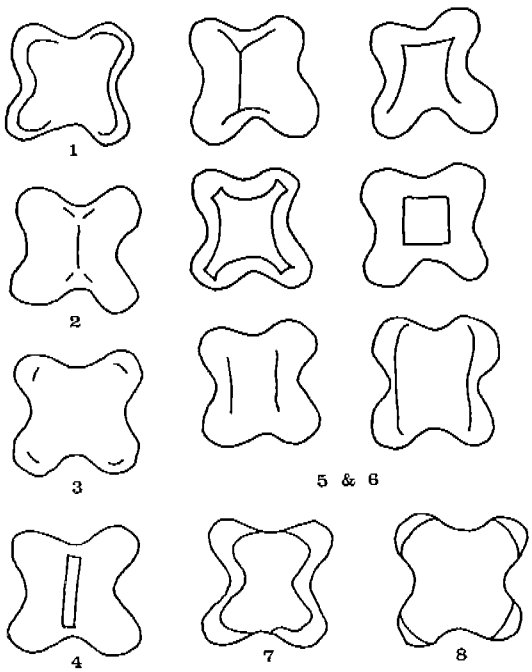

Fig. 6. Piperno's three dimensinal classification of cross shape silica bodies based on morphological variation of one side (type tier) of silica body. 1. Plain type tier, 2. Tentlike type tier, 3. Four leged type tier, 4. Thin, elongated type tier, 5 & 6. Two elevated lined type tier, 7. Dumbbell type tier, 8. Type tier with conical projection at each corner type.

남미산 열대식물의 식물규소체를 조사하여 분류학적으로 의미가 있는 규소체를 다수 발견하였다. 또한 Kondo와 Sumida(1978)와 Kondo와 Pearson(1981)은 일본산 수목류 55과 110속 200종에서 규소체의 형태를 광학현미경과 주사전자현미경으로 상세히 조사하였다.

植物硅素體의 植物學的 應用

分類 및 系統學的 應用. 식물학적으로 보면 규소체는 식물분류 특히 화본과 식물의 분류에 중요한 형질로 이용될 수 있다. 즉 Prat(1932, 1936), Metcalfe(1960), Ellis(1976, 1979) 등의 조직학 관점에서의 연구와, Twiss 등(1969)과 Brown(1984)의 분리된 규소체의 형태에 의한 연구에서 밝혀졌듯이 화본과 식물 잎에서 형성되는 식물규소체의 형태, 분포, 배열 등은 아과, 속 때로는 종수준에서 차이를 보이는 것이 확인되었으며 또한 Blackman(1971)은 카나다의 목초지에 생육하는 26종의 화본과 식물의 규소체를 조사하여 이들이 화본과 식물의 동정과 분류에 유용함을 보고하였다.

그러나 현재까지 수행된 대부분의 연구들은 주로 과 또는 아과 등 상위 분류군 간의 식물규소체의 형태적 다양성에 근거하여 식물규소체를 부분적으로 식물의 분류에 이용해 왔으나 족 또는 속 이하의 하위 분류군에 대하여는 이용 가능성이 회의시 되는 경향이 있었다(Mulholland, 1987). 특히 화본과 식물의 단세포에서 형성되는 규소괴(silica body)는 형태적 다양성과 토양내에서의 보존성은 인정 되어왔으나 식물분류학에 직접 이용되지는 않았다. 이는 특정 분류군을 대상으로 규소괴의 형태가 완전히 조사된 바 없으며 또한 일부 학자들은 이들 형태의 반복성과 중복성 때문에 분류학적 이용 가능성을 무시하는 경향이 있어왔기 때문이다. 벼아과의 경우 Metcalfe(1960)가 벼아과 식물의 단세포 규소괴를 Oryza type으로 분류하여 모두 동일한 형태로 취급한 이래 이에 대한 상세한 조사가 수행된 바 없다. 단지 Fujiwara(1976, 1979, 1980) 그리고 Fujiwara와 Sasaki(1978) 등이 벼 잎의 기동세포에서 형성되는 부채꼴의 규소괴를 이용하여 고고학적인 연구를 수행한 바가 있을 뿐이다. 그러나 저자 등에 의하여 확인된 벼아과 식물의 규소괴는 지금까지 간주되었던 것과는 달리 매우 다양한 형태를 나타내었다(Plate 1-5). 벼아과 식물의 단세포에서 형성되는 규소괴의 형태는 기본적으로 4면에 함입부가 있는 정4각형 또는 직4각형의 기부와 4 또는 6개의 돌기가 있는 상부로 되어있다(Plate I). 그러나 이와같은 기본형 외에 기부 또는 상부 돌기의 형태가 종류별로 다양하게 나타난다. 즉 벼속의 경우 벼(*O. sativa*)와 *O. latifolia*는 기본형의 규소괴가 주로 나타난다(Plate I.1-6). 이들은 기존의 분류체계에 의하면 덤벨형과 십자형의 규소체 이다. 십자형 규소체의 정의에 대하여는 아직 논란의 여지가 많으나(Pearsall, 1978, 1979, 1989; Mulholland, 1987) 벼속의 규소체의 경우는 Pearsall(1978)의 정의 보다는 Mulholland (1987)의 정의를 따르는 것이 더 타당한 것으로 생각된다. 겨풀속(genus *Leersia*)은 *L. virginica*의 경우 십자형 보다는 덤벨형이 더 많으며(Plate II.7-9) 특히 중앙부에 돌기가 1쌍 더 있는 즉 6개의 돌기를 가진 상부형태가 나타난다(Plate II.8). 좀겨풀(*L. oryzoides*)의 경우는 십자형의 규소괴가 주로 나타나며 크기도 다소 작다(Plate II.10-12). 한편 줄속(genus *Zizania*)에서는, *Z. palustris*는 기부가 상부보다 좁으며 돌기가 있는 종류(Plate III.13)와 십자형이나 상부 돌기가 심장형인 종류(Plate 3.14) 등 특이한 형태의 규소체가 주로 나타나며, *Z. latifolia*는 주로 기본형의 규소괴가 나타난다(Plate III.15). 그러나 *Z. aquatica*의 경우는 기부는 완전히 돌기로만 되어있는 종류(Plate III.16), 기부는 좁고 상부 돌기가 대형인 종류(Plate III.17) 그리고 기부는 좁고 상부 돌기가 심장형인 종류(Plate III.18) 등이 고르게 나타나며 기본형은 거의 없다. *Zizaniopsis miliacea*의 경우는

기부가 돌기로만 되어있는 종류와(Plate IV.19) 기본형이 고르게 나타나나 기본형의 경우 크기가 작은 십자형이 많이 나타난다(Plate IV.20). *Luziola caroliniensis*에서는 소형의 기본형(Plate IV.24) 외에 돌기형의 기부를 가진 것(Plate IV.22), 좁은 기부에 심장형의 상부 돌기를 가진 것(Plate IV.23) 그리고 기부 단면에는 함입부가 없고 상부 돌기가 중앙부에 1개 더 있는 독특한 형태의 것(Plate IV.21) 등이 나타난다. 또한 *Luziola bahiensis*에서는 기본형(Plate V.25), 돌기형 기부를 가지는 것(Plate V.26), 중앙부에 2개의 돌기가 더 있는 종류(Plate V.28,29), 그리고 별모양의 형태를 나타내는 종류(Plate V.27) 등 매우 다양한 종류의 규소괴가 나타난다. 이상의 결과에서 보여주듯이 벼아과의 규소괴는 속수준에서는 물론 종간에서도 다양한 차이를 보여 보다 광범위한 조사가 수행될 경우 본 아과의 분류에 매우 유용한 정보를 얻을 수 있으리라 생각된다.

또한 잎의 부위에 따라 규소괴의 형태, 분포, 배열 양상이 차이가 있을 것으로 추정되고 있으나(Piperno, 1988) 관찰 방법상의 어려움 때문에 현재까지 조사가 이루어진 바 없다. 그러나 주사전자현미경의 후반사전자상(backscattered electron image)을 이용할 경우 일반적인 2차전자상(secondary electron image) 보다 규소괴의 2차원상이 명확하게 얻어지게 된다(Plate 6). 따라서 이러한 방법을 이용할 경우 잎의 부위에 따른 규소괴의 형태적 변이 양상을 보다 정확히 파악하여 식물의 분류에 중요한 자료로 사용될 수 있을 것이다.

한편 Piperno(1985)의 조사에서도 확인되듯이 앞으로 식물규소체에 대한 연구가 화본과 식물외에 전 식물계를 대상으로 광범위하고 상세하게 조사되고 보다 상세한 분류체계가 정립될 경우 식물규소체는 다양한 분류군의 식물을 동정, 분류하고 계통을 추정하는데 매우 유용한 정보를 제공해 줄 수 있을 가능성이 크다고 생각된다.

고식물학 분야에서의 이용가능성도 제시되고 있다. 즉 Thomasson(1983, 1984)과 Smiley와 Huggin(1981)은 신생대 제3기 지질층에서 발견된 화본과, 사초과 그리고 너도밤나무의 화석에서 식물규소체를 관찰하고 식물의 진화초기에 규소축적을 위한 체계가 발달한 것으로 추정하였다. 또한 사초과 식물은 다량의 규소를 축적하나 근연군인 골풀과에서는 그 정도가 미약한 것으로 보아 규소축적 체계는 여러 단자엽의 분류군에서 독립적으로 진화된 것으로 추정된다(Dahlgrene and Clifford, 1982). 이들 외에도 Schreve-Brinkman(1978)은 Colombia의 후기 홍적세 지질층에서 화본과 식물의 규소체를 조사하고 이들이 화분 자료와 잘 일치함을 확인하였고, Jones 등(1963)은 Wisconsine기의 석회질 황토와 표석점토를 대상으로, Baker(1960a), Jones (1964), Gill(1967), Weaver와 Wise(1974) 등은 각각 백악기, 제3기 그리고 제4기의 지질학적 재료를 대상으로, Kolbe (1957)와 Bukry(1979, 1980)는 심해의 지질학적 재료를 대상으로 식물규소체에 대한 연구를 수행하였다. 이상의 사실들은 식물규소체가 식물의 진화양상을 추정하는데 중요한 정보를 제공해 줄 수 있는 화석으로서 그 가치가 있음을 시사해 준다고 볼 수 있다.

土俗植物學的 應用. 토속식물학적으로는 농업의 기원과 작물의 전파경로를 추정하는데 식물규소체는 중요한 정보를 제공해 줄 수 있음이 확인되었다.

Netolitzky(1900, 1914)는 스위스와 여타 유럽 지역의 고고학적 회화물(archaeological spodogram)에 남아있는 곡류의 낟알에서 규소화된 껍질의 특징을 관찰하여 당시까지 잘못 식별되었던 2종의 밀을 정확히 식별하였으며 또한 밀과 보리도 식별하였다. Schellenberg(1908)는 터어키의 선사시대 주거지에서 나온 도자기의 조각에서 토기 제조시 흙에 섞이어 있던 보리와 밀의 규소화된 잔재를 확인하였다. Edman과 Soderberg(1929)는 중국 신석기시대의 질그릇의 내부를 긁어내어 규소화된 쌀의 잔재를 확인하였다. Helbaek(1952, 1961, 1969)은 신석기시대와 그 후기의 재 무덤과 항아리에서 곡류 표피의 규소체를 발견하고 밀, 쌀, 조, 보리 등의 껍질을 식별하였다. Edman과 Soderberg(1929)는 고대 중국의 유적지에서 출토된 토기의 흙을 분석하여 여기에 나타나는 규소체의 종류에 근거하여 5000년전에 이미 벼, 조가 재배되었음을 확인하였다. Watanabe(1968)는 벼의 포영의 표피에 규소화된 특징적인 세포를 확인하고 일본의 유적지에 남아있는 회화된 식물의 잔재에서 동일한 형태의 규소체를 발견하여 벼를 재배하였음을 밝히었고, Fujiwara(1976, 1979, 1980)와 Fujiwara와 Sasaki(1978)는 벼 잎의 특징적인 부채꼴 형태의 기동세포 규소체를 이용하여 토양 및 유적지에서 이를 확인하고 벼의 재배사실을 확인하였다.

Pearsall(1978)은 에콰도르의 유적지의 토양과 해당 지역에 분포하는 화본과 식물에 대하여 식물규소체를 분석하고 비교하여 옥수수의 재배기원에 대한 새로운 사실을 발견하였다. 즉 재배종 옥수수는 야생형 옥수수 및 타 화본과 식물에서는 발견되지 않는 대형의 십자형 규소체를 형성함을 발견하고 유적지의 토양에 이러한 형태의 규소체가 다량 존재함을 확인하여 고대 옥수수 재배의 역사를 기존의 학설 보다 훨씬 이전으로 거슬러 올라가게 하였다. Piperno(1984)는 Pearsall(1978)의 연구에 근거하여 파나마 유적지에서 옥수수의 기원을 조사하였고, 이 과정에서 최초로 식물규소체의 3차 구조적 차이를 이용하여 성공적인 결과를 얻었다.

또한 식물규소체는 타 식물 부위에 비하여 내열성이 크므로 화분이나 종자 등 타 조직이 존재하기 어려운 환경에서도 검출되어 분석이 가능하다. 따라서 연료로 사용되는 식물의 종류의 확인과 토기의 분석을 통한 식물 종

류의 확인이 가능하다. 또한 화전 농업의 역사를 추정하는 데에도 유용한 정보를 제공해 줄 수 있다. Cutler(1978)는 13세기 성당 유적지에서 출토된 종의 제조시 사용했던 구조물에서 화본과 식물의 규소체를 발견하여 당시 종 제조 방법을 확인하였다.

Armitage(1975)는 고대 유적지에서 출토된 가축의 치아에 남아있던 식물규소체를 분리하여 고대 가축의 식이습성을 확인할 수 있는 방법을 개발하였다.

植物古生態學的 應用. 고생태학적으로는 과거의 식생 및 환경의 복원에 식물규소체는 매우 유용한 정보를 제공해 준다. 즉 미국 토양학자들은 Holocene기 북미주 임야와 초지의 전이양상에 대한 연구에서 식물체의 지상부가 1년간에 생산하는 식물규소체의 양을 추정하여 토양에 초지 또는 임야가 우점하는 상태로 있었던 기간을 측정하는데 이용하였다(Jones and Beavers, 1964a, b; Jones *et al.*, 1963; Witty and Knox, 1964; Verma and Rust, 1969; Wilding and Drees, 1968, 1971; Norgen, 1973). Palmer(1976)는 홍적세기의 동아프리카 호수 침전물에 보존되어 있는 식물 잔재의 조직내에 들어있는 식물규소체를 초원의 화본과 식물을 식별하는데 실험적으로 사용하여 화본과 식물들이 화석 기록의 중요한 요소가 되는 지역에서는 과거의 기후를 확인하는데 식물규소체가 중요한 정보를 제공해 줄 수 있음을 밝혔다. 이러한 지역에서 화분은 형태적으로 식별이 어려워 사용에 제한을 받는다.

식물규소체는 토양내에서 장기간 보존되기 때문에(Wilding, 1967) 이들의 고생태학적 이용 가능성은 매우 크다고 볼 수 있다. 그러나 이러한 고생태학적 응용을 위하여는 현존 식물이 생성하는 식물규소체에 대한 연구가 선행되어야 보다 광범위한 응용이 가능하다.

其他分野에의 應用. 식물규소체는 식물학 외에도 다양한 분야에서 이용 가능함이 확인되고 있다. 즉 Stewart (1967)는 야생동물의 분뇨 및 위의 내용물에서 식물규소체를 조사하여 야생동물의 식성 및 이동성을 파악하는데 활용될 수 있음을 확인하였다. 근자에 식물규소체가 발암물질로 작용할 수 있다는 보고도 있어 의학적인 면에서도 주목을 받고있으며(O'Neill *et al.*, 1986) 또한 생약의 판별 및 범죄수사에도 그 이용 가능성이 제시되고 있다(Kondo and Sase, 1986).

結 論

식물규소체는 1835년에 Struve에 의하여 발견되어 화분이 전4기 지층에서 발견되기 1년전에 식물체에서 발견되었으나(Faegri and Iverson, 1975) 이의 이용 및 분석은 화분학에 비하여 65년이나 늦게 시작되었으며 아직 초기 단계의 연구들이 필요한 실정이다.

전술한 바와같이 식물규소체는 식물학, 토양학, 고고학, 고식물학 및 고생태학 그리고 기타 생활면에 그 이용성이 매우 크다. 즉 토양 형성식물의 확인, 각종 농작물의 재배역사 및 농법의 변천상, 초지식생의 변화, 고생태환경의 복원, 야생동물 및 가축의 식성확인 등의 연구에 이용되어 각 분야에서의 효용성이 입증되었다.

특히 식물규소체의 분석은 유기물인 타 잔존물들이 잘 보존되어있지 않은 지역이나 화분분석에 의한 정보의 획득이 어려운 지역 또는 식물에 대하여 유용한 정보를 얻을 수 있다. 즉 식물규소체는 무기물로서 강한 알카리성 환경이 아닌 경우에는 형태적 특징이 토양내에서 잘 보존이 된다. 따라서 화분분석에 의한 정보와 연관지어 이용을 하면 각 종 분야에서 정확한 정보를 얻을 수 있다. 또한 근자에 보다 다양한 식물들에서 식물규소체가 형성된다는 사실이 확인됨에 따라 보다 다양한 환경에 대하여 그 활용이 가능성이 커지고 있다. 특히 많은 자원식물들을 식별할 수 있을 것으로 기대되고 있다(Piperno, 1985; Pearsall, 1979).

식물규소체 분석의 또하나의 장점으로는 화분이 바람이나 곤충에 의하여 이동되는 것에 반하여 식물규소체는 이들을 생성하는 식물이 위치했던 토양에 대부분 잔존하기 때문에 식물규소체 분석은 화분분석 보다 정확한 자료를 얻을 수 있다는 것이다. 개활지의 표토층의 경우는 바람에 의하여 이동이 가능한 것으로 보고된 바 있으며(Folger *et al.*, 1967; Parmenter and Folger, 1974; Twiss, 1983), 토양내에서의 이동 가능성도 제시되고 있으나 이는 그 지역에 생육하던 식물이 죽어 분해되어 방출되는 양에 비하면 무시할 수 있는 정도이다(식물규소체의 이동에 대하여는 Rovner(1986) 참조). 또한 화본과 식물이 주요 구성 분자인 초지의 경우 화분은 형태가 거의 유사하여 식별이 어려우나 식물규소체는 화본과 식물 종류별로 형태가 다양하여 식별이 가능하다.

그러나 앞으로 해결해야할 문제점도 많다. 즉 가장 중요한 점으로는 아직까지 식물규소체의 종류가 확인된 식물이 극히 제한되어 있다는 점이다. 따라서 여러 분야에서 활용 가능한 식물규소체의 분류체계가 정립되어있지 못하다. 또한 기재를 위한 용어도 표준화 되지 못한 상태이며 각종 정량적인 자료도 매우 부족하다. 그리고 식물규소체를 분리하고 관찰하는 방법이 다수 제시되고 있으나(식물규소체의 분리 및 관찰을 위한 방법은 Piperno(1988) 및 Pearsall(1989)의 총설 참조) 완전히 표준화 되어있지 못하며 따라서 각 방법에 따른 장단점도 완전히 비교되지 못한 실정이다. 그리고 식물규소체의 형성에 관여하는 요인들에 대한 연구도 아직 미흡한 실정이다. 앞에서도 밝힌 바와 같이 각 종 환경적인 요인도 작용할 것으로 추정되나 식물규소체의 형태는 해당 식물의 유적적인 배경에 의하여

결정된다는 정보도 많다(Pearsall. 1979; Piperno, 1983, 1984, 1988). 따라서 이러한 분야의 연구도 시급한 실정이다. 또한 식물체내에서 규소의 중합과정, 식물규소체의 형성과정 및 기능 등에 대하여서도 아직 확실한 정보가 없다.

이상의 사실들에 근거하여 보면 식물규소체에 대한 연구는 타 분야에 비하여 아직 초보적인 단계에 있고 그 활용범위도 매우 넓기 때문에 앞으로 많은 관심이 필요한 분야라 할 수 있다.

摘 要

Phytolith는 식물 세포내, 세포벽 또는 세포간에 축적되는 현미경적 구조의 무기염류의 구조물을 통칭하는 용어이다. 그러나 현재까지의 연구들이 주로 규소의 축적에 의하여 형성되는 식물규소체를 중심으로 수행되었기 때문에 현재는 식물규소체를 지칭하는 용어로 흔히 사용되고 있다. 식물규소체는 화본과 식물의 분류에 유용한 형질이며, 미소화석으로 그 효용성이 토양학, 고생태학, 고고학 등의 분야에서 입증되었다. 또한 근자에는 발암물질로의 가능성도 제시되고 있다. 본 문에서는 식물규소체의 특성과 이들의 분석 그리고 식물학적 이용과 더불어 여타 분야에서의 이용 가능성을 소개하고자 한다.

參 考 文 獻

Amos, G.L. 1952. Silica in Timbers. Bulletin No. 267, Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization, Melbourne.

Armitage, P.L. 1975. The extraction and identification of opal phytoliths from the teeth of ungulates. *J. Archaeol. Sci.* **2**: 187-197.

Baker, G. 1959a. Opal phytoliths in some Victorian soils and "Red Rain" residues. *Aus. J. Bot.* 7: 64-87.

Baker, G. 1959b. Fossil opal-phytoliths and phytolith nomenclature. *Aus. J. Sci.* **21**: 305-306.

Baker, G. 1960a. Fossil opal-phytoliths. *Micropaleontol.* **6**: 79-85.

Baker, G. 1960b. Phytoliths in some Australian dusts. *Proc. Royal Soc. Victoria* **72**: 21-40.

Bamber, R.K. and J.W. Lanvon 1960. Silica deposition in several woods of New South Wales. *Trop. Woods* **113**: 48-54.

Barber, D.A. and M.G.T. Shone 1966. The absorbtion of silica from aqueous solutions by plants. *J. Exp. Bot.* **17**: 569-578.

Beaver, A.H., and I. Stephen 1958. Some features of the distribution of plant opal in Illinois soils. *Soil Sci.* **86**: 1-5.

Bennet, D.M. and A.G. Sangster 1981. The distribution of silicon in the adventitious roots of the bamboo Sasa Palmata. *Can. J. Bot.* **59**: 1680-1684.

Blackman, E. 1968. The pattern and sequence of opaline silica deposition in rye (*Secale cereale* L.). *Ann. Bot.* **32**: 207-218.

Blackman, E. 1969. Observations on the development of the silica cells of the leaf sheath of wheat (*Triricum aestivum*). *Can. J. Bot.* **47**: 827-838.

Blackman, E. 1971. Opaline silica bodies in the range grasses of southern Alberta. *Can. J. Bot.* **49**: 769-781.

Blackman, E. and D.W. Parry 1968. Opaline silica deposition in rye (*Secale Cereale* L.). *Ann. Bot.* **32**: 199-206.

Bombin, M. 1984. On phytoliths, late quaternary ecology of Beringia, and information evolutionary theory. Ph.D. Dissertation, University of Alberta.

Bozarth, S. 1985. Distinctive phytoliths from various dicot species. Paper presented at the 2nd Phytolith Research Workshop, Duluth, Minnesota.

Brown, D.A. 1984. Prospects and limits of a phytolith key for grasses in the Central United States. *J. Archaeol. Sci.* **11**: 345-368.

Brydon, J.E., W.G. Dove and J.S. Clark 1963. Silicified plant asterosclereids preserved in soil. *Proc. Soil Sci. Soc. Amer.* **27**: 476-477.

Bukry, D. 1979. Comments on opal phytoliths and stratigraphy of neogene silicoflagellates and coccoliths at deep sea driling project site 397 off northwest africa. *In*, Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project, B.P. Luyendyk and J.R. Canns, (ed.). Vol. XLIX, Washington, D.C. pp. 977-1009.

Bukry, D. 1980. Opal phytoliths from the tropical eastern Pacific Ocean, deep sea drilling project leg 54. *In*, Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project, B.R. Rosendahl and R. Hekinian, (ed.), Vol. LIV, Washington, D.C. pp. 575-589.

Campos, A.C. and L.G. Labouria. 1969. Corpos silicosos de gramineas dos Cerrados II. *Pesq. agropec. bras.* **4**: 143-151.

Chen, C.H. and J.C. Lewin 1969. Silicon as a nutrient of *Equisetum Arvense*. *Can. J. Bot.* **47**: 125-131.

Commoner, B. and M.L. Zucker 1953. Cellular differentiation: An experimental approach. *In*, Growth and Differentiation in Plants, W.E. Loomes (Ed.). Iowa, Ames. pp. 339-392.

Cutler, D.F. 1978. Applied plant anatomy. Longman, London. 210 pp.

Dahlgren, R.M.T. and W.T. Clifford 1982. The Monocotyledons: A comparative study. Academic Press, London.

Dinsdale, D., A.H. Gordon and S. George 1979. Silica in the mesophyll cell walls of Italian rye grass (*Loflium multiflorum* Lam. cv. RvP). *Ann. Bot.* **44**: 73-77.

Drum, R.W. 1968. Silicification of Betula woody tissue *in vitro*. *Science* **161**: 175-176.

Dunne, T. 1978. Rates of chemical denudation of silicate rocks in tropical catchments. *Nature* **274**: 244-246.

Edman, G. and E. Soderberg 1929. Auffindung von Reis in einer Tonscherbe aus einer etwas funftausendjahrigen Chinesischen Siedlung. *Bull. Geol. Soc. China* **8**: 363-365.

Ehrenberg, C.G. 1841. Uber Verbreitung und Einfluss des mikroskopischen Lebens in Sud- und Nordamerika. Monatsberichte der Koniglich Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, pp. 139-144.

Ehrenberg, C.G. 1846. Uber die Vulkanischen Phytolitharien der Insel Ascension. Monatsberichte der Koniglich Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, pp. 191-202.

Ehrenberg, C.G. 1854. Mikrogeologie. Leopold Voss, Leipzig.

Ellis, R.P. 1976. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. I. The leaf blade as viewed in transverse section. *Bothalia,* **12**: 65-109.

Ellis, R.P. 1979. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. II. The epidermis as seen in surface view. *Bothalia,* **21**: 641-676.

Faegri K. and J. Iverson 1975. Textbook of Pollen Analysis (3rd Ed.), New York.

Figueiredo, R.C. and W. Handro. 1971. Corpos silicosos de gramineas dos Cerrado, Edquard Blucher, Sao Paulo.

Folger D.W., L.H. Burckle and B.C. Heezen 1967. Opal phytoliths in a North Atlantic dust fall. *Science* **155**: 1243-1244.

Fujiwara, H. 1976. Fundamental Studies in Plant Opal Analysis(1) On the silica bodies of motor cell of rice plants and their near relatives, and the method of quantitative analysis. *Archaeol. Nat. Sci.* **9**: 15-29.

Fujiwara, H. 1979. Fundamental Studies in Plant Opal Analysis(3) Estimation of the yield of rice in ancient paddy fields through quantitative analysis of plant opal. *Archaeol. Nat. Sci.* **12**: 29-42.

Fujiwara, H. 1980. Fundamental Studies in Plant Opal Analysis(4) Detection of plant opals contained in pottery walls of the JOMON period in Kumamoto pref. *Archaeol. Nat. Sci.* **14**: 55-65.

Fujiwara, H. and A. Sasaki. 1978. Fundamental Studies in Plant Opal Analysis(2) The shape of the silica bodies of *Oryza*. *Archaeol. Nat. Sci.* **11**: 9-20.

Geis, J.W. 1973. Biogenic silica in selected species of deciduous angiosperms. *Soil Sci.* **116**: 113-130.

Geis, J.W. 1978. Biogenic opal in three species of gramineae. *Ann. Bot.* **42**: 1119-1129.

Geis, J.W. 1983. Classification of phytoliths from angiosperms and coniferous trees. Paper presented at the annual meeting of the American Association for the Advancement of Science, Detroit.

Gill E.D. 1967. Stabilith of biogenetic opal. *Science* **158**: 810.

Gregory, W. 1855. On the presence of Diatomaceae, Phytolitharia, and sponge spicules in soils which support vegetation. *Proc. Bot. Soc. Edinburgh 69-72.*

Grob, A. 1896. Beitrage zur anatomie der epidermis der gramineenblatter. Bibli. Bot. 36.

Haberlandt, G. 1914. Physiological Plant Anatomy. Macmillan, London. Hayward D.M. and D.W. Parry 1973. Electron probe mictoanalysis studies of silica distribution in barley (*Hordeum satibum* L.). *Ann. Bot.* **37**: 579-91.

Hayward D.M. and D.W. Parry 1975. Scanning electron microscopy of silica deposition in the leaves of barley (*Hordeum sativum* L.). *Ann. Bot.* **39**: 1003-1009.

Helbaek, H. 1952. Early crops in southern England. *Proc. Prehist. Soc.* **18**: 194-233.

Helbaek, H. 1961. Studying the diet of ancient man. *Archaeol.* **14**: 95-101.

Helbaek, H. 1969. Palaeo-ethnobotany. In, Science in Archaeology, D. Brothwell and E. Higgs (eds). Thames and Hudson, London pp. 177-185.

Hodson, M.J. 1986. Silicon deposition in the roots, culm and leaf of *Phalaris canariensis* L. *Ann. Bot.* **58**: 167-177.

Hodson M.J. and A.G. Sangster and D.W. Parry 1984. An ultrastructural study on the development of silicified tissues in the lemma of *Phalaris canariensis* L. *Proc. Royal Soc. London* **B222**: 413-425.

Hoffman, F.M. and C. Hillson 1979. Effects of silicon on the life cycle of *Equisetum Hyemale* L. *Bot. Gaz.* **140**: 127-132.

Jones, R.L. 1964. Notes on occurrence of opal phytoliths in some Cenozoic sedimentary rocks. *J. Paleont.* **38**: 773-775.

Jones R.L. and A.H. Beaver 1963. Some mineralogical and chemical properties of plant opal. *Soil Sci.* **96**: 375-379.

Jones R.L. and A.H. Beaver 1964a. Aspects of catenary and depth distribution of opal phytoliths in Illinois soils. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* **28**: 413-416.

Jones R.L. and A.H. Beaver 1964b. Variation of opal phytolith content among some great soil groups in Illinois. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* **28**: 711-712.

Jones, L.H.P. and K.A. Handreck, 1963. Effects of iron and aluminum oxides on silica in soils. *Nature* **198**: 852-853.

Jones R.L. and K.A. Handreck 1965. Studies of silica in the oat plant. III. Uptake of silica from soils by the plant. *Plant and Soil* **23**: 79-96.

Jones, L.H.P. and K.A. Handreck, 1967. Silica in soils, plants and animals. *Adv. Agron.* **19**: 107-149.

Jones, L.H.P. and K.A. Handreck, 1969. Uptake of silica by *Trifolium incarnatum* in relation to the concentration in the external solution and to transpiration. *Plant and*

Soil **30**: 71-80.

Jones, L.H.P., W.W. Hay, and A.H. Beavers, 1963. Microfossils in Wisconsin loess and till from western Illinois and eastern Iowa. *Science* **140**: 1222-1224.

Kanno, I., and S. Arimure 1958. Plant opal in Japanese soils. *Soil and Plant Food* **4**: 62-67.

Kaufman, P.B., P. Dayanandan, Y. Takeoka, W.C. Bigelow, J.D. Jones, and R. Iler. 1981. Silica in shoots of higher plants. *In*, silicon and siliceous structures in biological systems, T.L. Simpson and B.E. Volcani (ed.). New York pp. 383-407.

Kaufman, P.B., Dayanandan, P., C.I. Franklin and Y. Takeoka 1985. Structure and function of silica bodies in the epidermal system of grass shoots. *Ann. Bot.* **55**: 487-507.

Klein, R.L. and J.W. Geis 1978. Biogenic silica in the Pinaceae. *Soil Sci.* **126**: 145-156.

Kolbe, R.W. 1957. Fresh water diatoms from Atlantic deep-sea sediments. *Science* **126**: 1053-1056.

Kondo, R. 1977. Opal phytoliths, inorganic, particles in plants and soils. *JARQ* **11**: 198-203.

Kondo, R. and T. Sase 1986. Opal Phytoliths, their Nature and Application. *Quat. Res.* **25**: 31-63.

Kondo, R. and T. Sumida. 1978. Opal phytoliths in tree leaves (Part 1): Opal phytoliths in gymnosperm and monocotyledonous angiosperm tree leaves. *J. Sci. Soil Manure Jap.* **49**: 138-144.

Kondo, R. and T. Pearson 1981. Opal phytoliths in tree leaves (Part 2): Opal phytoliths in dicotyledon angiosperm tree leaves. *Res. Bull. Obihiro Univ., Ser.* **12**: 217-230.

Kunoh, H., and S. Akai 1977. Scanning electron microscopy and X-ray microanalysis of dumbbell-shaped bodies in rice lamina epidermis. *Bull. Torrey Bot. Club* **104**: 309-313.

Lanning, F.C. 1960. Nature and distribution of silica in strawberry plants. *Proc. Amer. Hort. Soc.* **76**: 349-358.

Lanning, F.C. 1961. Silica and calcium in black raspberries. *Proc. Amer. Hort. Soc.* 77: 367-371.

Lanning, F.C. 1966. Silica and calcium deposition in the tissues of certain plants. *Advan. Front. Pl. Sci.* **13**: 55-66.

Lanning, F.C. and L.N. Eleuterius 1981. Silica and ash in several marsh plants. *Gulf Res. Rep.* 7: 47-52.

Lanning, F.C. and L.N. Eleuterius 1983. Silica and ash in tissues of coastal plants. *Ann. Bot.* **51**: 835-850.

Lanning, F.C. and L.N. Eleuterius 1985. Silica and ash in tissues of some plants growing in the coastal area of Mississippi, U.S.A. *Ann. Bot.* **56**: 157-172.

Lanning, F.C., T.L. Hopkins and J.C. Loera 1980. Silica and ash content and depositional patterns in tissues of nature *Zea mays* L. plants. *Ann. Bot.* **45**: 549-554.

Lanning, F.C., B.W.X. Ponnaiya and C.F. Crumpton 1958. The chemical nature of silica in plants. *Plant Physiol.* **33**: 339-343.

McKeague, J.A. and M.G. Cline 1963a. Silica in soil solutions I. The form and concentration of dissolved silica in aqueous extracts of some soils. *Can. J. Soil Sci.* **43**: 70-82.

McKeague, J.A. and M.G. Cline 1963b. Silica in soil solutions II. The absorption of monosilicic acid by soil and by other substances. *Can. J. Soil Sci.* **43**: 83-96.

McNaughton, S.J. and J.L. Terrants 1983. Grass leaf silicification: Natural selection for an inducible defense against herbivores. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* **80**: 790-791.

McNaughton, S.J. and J.L. Terrants and R.H. Davis 1985. Silica as a defense against herbivory and a growth promoter in African grasses. *Ecology* **66**: 528-535.

Mehra, P.N. and O.P. Sharma 1965. Epidermal silica cells in the Cyperaceae. *Bot. Gaz.* **126**: 53-58.

Metcalfe, C.R. 1960. Anatomy of the Monocotyledons. I. Gramineae. Oxford University Press, London.

Metcalfe, C.R. 1971. Anatomy of sthe Monocotyledons. V. Cyperaceae. Oxford University Press. London.

Metcalfe, C.R. and L. Chalk 1950. Anatomy of the Dicotyledons. London: Oxford University Press.

Miller, A. 1980. Phytoliths as indicators of farming techniques. Paper presented at the 45th annual meeting of the Society for American Archaeology, Philadelphia.

Mobius, M. 1908. Uber ein eigentrumliches Vorkommen von Kieselkorpern in der Epidermis den Bau des Blattes von Callisia repens (Wiesner-Festschrift: 81).

Mulholland, S.C. 1987. Phytolith studies at Big Hidatsa, North Dakota. Ph.D. Dissertation, University of Minnesota, Duluth. 399 pp.

Mulholland, S.C., G. Rapp and A.L. Ollendorf 1988. Variation in phytoliths from corn leaves. *Can. J. Bot.* **66**: 2001-2008.

Nanko, H. and W.A Cote. 1980. Crystals and other inclusions in the phloem, *In*, Bark structure of hardwoods grown on southern pine sites. Syracuse Univ. Press, Syracuse pp. 47-51.

Netolitzky, F. 1900. Mikroskopische Untersuchung Ganzlich verkohlter vorgeschichtlicher Nahrungsmittel aus Tirol. *Zeitschrift Fur Untershchung der Nahrungs- Und Genussmittel* **3**: 401-407.

Netolitzky, F. 1914. Die Hirse aus Antiken Funden. *Sitzbuch der Keiserliche Akadamie fur Wissenschaft der Mathematisch-Naturwissenschaften* **123**: 725-759.

Netolitzky, F. 1929. Die Kieselkorper. Linshauer's Handbuch der Pflanzenanatomie **3/1a**: 1-19.

Norgen, J.A. 1973. Distribution, form and significance of plant opal in Oregon soils. Ph.D. dessertation. Oregon State University, Corvallis. 165 pp.

Okuda, A. and E. Takahashi 1964. The role of silicon. *In*,

The Mineral Nutrition of the Rice Plant, Proceedings of the Symposium of the International Rice Research Institute. Johnes Hopkins Press, Baltimore. pp. 123-46.

Ollendorf A.M., S.C. Mulholland and G. Rapp 1988. Phytolith analysis as a means of plant identification: *Arundo donax and Phragmites communis. Ann. Bot.* **61**: 209-214.

O'Neill, C., Jordan, P., Bhatt, T., and Newman. R. 1986. Silica and oesophageal cancer. *Ciba Found. Symp.* **121**: 214-230.

Palmer, P.G. 1976. Grass cuticles: A new paleoecological tool for East African lake sediments. *Can. J. Bot.* **54**: 1725-1734.

Parmenter, C. and D.W. Folger 1974. Eolian biogenic detritus in deep sea sediments: A possible index of equatorial ice age aridity. *Science* **184**: 695-698.

Parry, D.W. and M. Kelso 1975. The distribution of silicon deposits in the roots of *Molinia caerulea* (L.) Moench. and *Sorghum bicolor* (L.) Moench. *Ann. Bot.* **39**: 995-1001.

Parry D.W., M.J. Hodson and A.G. Sangster 1984. Some recent advances in studies of silicon in higher plants. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* **304**: 537-549.

Parry, D.W. and Smithson 1963. Influence of mechanical damage on opaline silica deposition in *Molina caerulea* L. *Nature* **199**: 925-926.

Parry, D.W. and Smithson 1964. Types of opaline silica depositions in the leaves of British grasses. *Ann. Bot.* **28**: 169-185.

Parry, D.W. and Smithson 1966. Opaline silica in the inflorescences of some British grasses and cereals. *Ann. Bot.* **30**: 525-538.

Parry D.W. and A. Winslow 1977. Electron probe microanalysis of silicon accumulation in the leaves and tendrils of *Pisum sativum* (L.) following root severance. *Ann. Bot.* **41**: 275-278.

Pearsall, D.M. 1978. Phytolith analysis of archaeological soils: Evidence for maize cultivation in formative Equador. *Science* **199**: 177-178.

Pearsall, D.M. 1979. The application of ethnobotanical techniques to the problem of subsistence in the Ecuadorian Formative. Ph.D. dissertation, University of Illinois-Urbana.

Pearsall, D.M. 1989. Paleoethnobotany: A handbook of Procedures. Academic Press Inc. New York. pp. 311-438.

Pease, D.S. and J.U. Anderson. 1969. Opal phytoliths in *Bouteloua Eriopoda* Torr. roots and soils. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* **33**: 321-322.

Piperno, D.R. 1983. The application of phytolith analysis to the reconstruction of plant subsistence and environments in prehistoric Panama. Ph.D. dissertation. Temple Univ., Philadelphia.

Piperno, D.R. 1984. A comparison and differentiation of phytoliths from maize and wild grasses: Use of morphological criteria. *Amer. Anti.* **49**: 361-383.

Piperno D.R. 1985. Phytolith analysis and tropical paleo-ecology: Production and taxonomic significance of siliceous forms in new world plant domesticates and wild species. *Rev. Palaeobot. Palynol.* **45**: 185-228.

Piperno, D.R. 1988. Phytolith Analysis: An archaeological and Geological Perspective. Academic Press, New York.

Prat, H. 1932. L'Epiderme des Graminees. Etude Anatomique et systematique. *Ann. Sci. nat. Bot. Ser. 10, 14. 117-324.*

Prat, H. 1936. La systematique des Graminees. Ann. Sci. nat. Bot. Ser. 10, 18. 165-258.

Raeside, J.D. 1970. Some New Zealand plant opals. N.Z.J. Sci. **13**: 122-132.

Rapp, G. 1986. Morphological classification of phytoliths. *In*, Plant Opal phytolith Analysis in Archaeology and Paleoecology, I. Rovner (ed.).

Occasional Papers No. 1 of the Phytolitharien. North Carolina State Univ., Raleigh. pp. 33-34.

Raven, J.A. 1983. The transsport and function of silica in plants. *Biol. Rev. Camb. Phil. Soc.* **58**: 179-207.

Richer, J.G. 1980. Occurrence, morphology and taxonomic implications of crystalline and siliceous inclusions in the secondary xylem of *Lauraceae and related families. Wood Sci. Technol.,* **14**: 35-44.

Rovner, I. 1971. Potential of opal phytoliths for use in paleoecological reconstruction. *Quat. Res.* **1**: 343-359.

Rovner, I. 1986. Downward percolation of phytoliths in stable soils. A non-issue. *In*, Plant Opal Phytolith Analysis in Archaeology and Paleoecology, I. Rovner (ed.). Occasional Papers No. 1. of the Phytolitharien. North Carolina State Univ., Raleigh. pp. 23-30.

Ruprecht, F. 1866. Geobotanical investigations on chernozem. Acad. Sci.(Russian)

Sangster, A.G. 1977. Characteristics of silica deposition in *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop.(crabgrass). *Ann. Bot.* **41**: 341-350.

Sangster, A.G. and D.W. Parry 1971. Silica deposition in the grass leaf in relation to transpiration and the effect of Dinitrophenal. *Ann. Bot.* **35**: 667-677.

Sangster, A.G. and D.W. Parry 1976a. Endodermal silicon deposits and their linear distribution in developing roots of *Sorghum bicolor* (L.) Moench. *Ann. Bot.* **40**: 361-371.

Sangster, A.G. and D.W. Parry 1976b. Endodermal silicification in mature, nodal roots of *Sorghum bicolor* (L.) Moench. *Ann. Bot.* **40**: 373-379.

Sangster, A.G. and D.W. Parry 1976c. The ultrastructure and electron probe microassay of silicon deposits in the endodermis of the seminal roots of *Sorghum bicolor* (L.) Moench. *Ann. Bot.* **40**: 381-389.

Sangster, A.G. and D.W. Parry, 1981. Ultrastructure of silica deposits in higher plants. *In*, Silicon and siliceous structures in biological systems. Simpson T.L. and B.E. Volcani (ed.). Springer-Verlag Inc. New York. pp. 383-407.

Sangster A.G., M.J. Hodson, D.W. Parry, and J.A. Rees 1983. A developmental study of silicification on the trichomes and associated epidermal structures of the inflorescence bracts of the grass, *Phlaris canariensis* L. *Ann. Bot.* **52**: 171-187.

Schellenberg, H.C. 1908. Wheat and barley from the North Kurgan, Anau. *In*, Exploration in Turkestan, R. Pumpelly (ed.). Vol. 3, Carnegie Institution, Washington D.C. pp. 471-473.

Schreve-Brinkman, E.J. 1978. A palynological study of the upper Quaternary sequence in the El Abra Corridor and rock shelters (Colombia). *Paleogeo. Paleoclimat. Paleoeco.* **25**: 1-109.

Scurfield, G., C.A.Anderson and E.R. Segnit 1974. Silica in woody stems. *Aust. J. Bot.* **22**: 211-229.

Sendulsky, T.S. and L.G. Labouraiu. 1966. Corpos silicosos de gramineas dos Cerrado-I, *In*, II. Simposio sobreo Cerrado, L.G.Labouriau (ed.)., Anais Acad. 38 Suplemento, Brasil Ciencias, pp. 159-170.

Smiley, C. and L.M. Huggins 1981. Pseudofagus Idaharensis, N.Gen.et Sp. (Fagaceae) from the Miocene Clarkia flora of Idaho. *Amer. J. Bot.* **68**: 741-761.

Simpson, T.L. and B.E. Volcani 1981. Introduction. *In*, Silicon and Silicious Structures in Biological Systems. T.L. Simpson and B.E. Volcani (ed.). Springer-Verlag, New York. pp. 3-12.

Smithson, E. 1956. Plant opal in soil. *Nature* **178**: 107.

Smithson, E. 1958. Grass opal in British soils. *J. Soil Sci.* **9**: 148.

Stant, M.Y. 1973. Scanning electron microscopy of silica bodies and other epidermal features in *Gibasis* (*Tradescantia*) leaf. *Bot. J. Linnaean Soc.* **66**: 233-244.

Sterling, C. 1967. Crystalline silica in plants. *Am. J. Bot.* **54**: 840-844.

Stewart, D.R.M. 1967. Analysis of plant epidermis in faces: a technique for studying the food preferences of grazing herbivors. *J. Appl. Ecol.* **4**: 83-111.

Struve, G.A. 1835. Die silica in Plantis Nomanulis. Inaugural Dissertation, Berlin.

Thomasson, J.R. 1983. *Carex Graceii* SP.N., *Cyperocarpus Eliasii* SP. N., *Cyperocarpus Terrestris* SP.N., and cyperocarpus *Pulcherrima* SP.N., (Cyperaceae) from the Miocene of Nebraska. *Am. J. Bot.* **70**: 435-449.

Thomasson, J.R. 1984. Miocene grass (Gramineae: Arundinoideae) leaves showing external micromorphological and internal anatomical features. *Bot. Gaz.* **145**: 204-209.

Thomasson J.R., M.E. Nelson and R.J. Zakrzewski 1986. A fossil grass (Gramineae-Chloridoideae) from the Miocene with Krantz anatomy. *Science* **233**: 876-878.

Tomlinson, P.B. 1961. Anatomy of the Monocotyledons II. Palmae. Oxford University Press, London.

Tomlinson, P.B. 1969. Anatomy of the Monocotyledons III. Commelinales-Zingiberales. Oxford University Press, London.

Twiss, P.C. 1983. Dust deposition and opal phytoliths in the Great Plains. *Trans. Neb. Acad. Sci. XI*: 73-82.

Twiss P.C., E. Suess, and R.M. Smith 1969. Morphological classification of grass phytoliths. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* **33**: 109-115.

Verma, S.D. and R.H. Rust 1969. Observations on opal phytoliths in a soil biosequence in southeastern Minnesota. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* **33**: 749-751.

Wadham, M.D. and D.W. Parry 1981. The silicon content of *Oryza sativa* L. and its effect on the grazing behaviour of *Agriolimax reticulatus* Miller. *Ann. Bot.* **48**: 399-402.

Watanabe, N. 1968. Spodographic evidence of rice from prehistoric Japan. *J. Facul. of Sci. Univ. Tokyo, (Sect. V)* **3**: 217-235.

Weaver, F.M., and S.W. Wise, Jr. 1974. Opaline sediments of the southeastern coastal plain and horizon A: Biogenic origin. *Science* **184**: 899-901.

Wilding, L.P. 1967. Radiocarbon dating of biogenetic opal. *Science* **184**: 899-901.

Wilding, L.P. and L.R. Drees 1968. Biogenic opal in soils as an index of vegetation history in the prairie peninsula. *In*, The Quaternary of Illinois, R.E. Bergstrom (ed.)., Special Publication 14. University of Illinois, College of Agriculture, Urbana. pp. 99-103.

Wilding, L.P. and L.R. Drees 1971. Biogenic opal in Ohio soils. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* **35**: 1004-1010.

Wilding, L.P. and L.R. Drees 1973. Scanning electron microscopy of opaque opaline forms isolated from forest soils in Ohio. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* **37**: 647-650.

Wilding, L.P. and L.R. Drees 1974. Contribution of forest opal and associated crystalline phases to fine silt and clay fractions of soils. *Clays and Clay Mineral.* **22**: 295-306.

Wilding, L.P., N.E. Smeck and L.R. Drees 1977. Silica in soils: Quartz, cristobalite, tridymite and opal. In, Minerals in Soil Environments, Soil Science Society of America. Madison. pp. 471-552.

Witty, J.E. and E.G. Knox 1964. Grass opal in some chestnut and forested soils in north central Oregon. *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.* **28**: 685-688.

Van der Worm, P.D.J. 1980. Uptake of Si by five plant species as influenced by variations in Si-supply. *Plant and Soil* **56**: 153-156.

Yeck, R.D. and F. Gray. 1969. Preliminary studies of opaline phytoliths from selected Oklahoma soils. *Pro. Okla. Acad. Sci.* **48**: 112-116.

(1992. 3. 4 接受)

Plate I

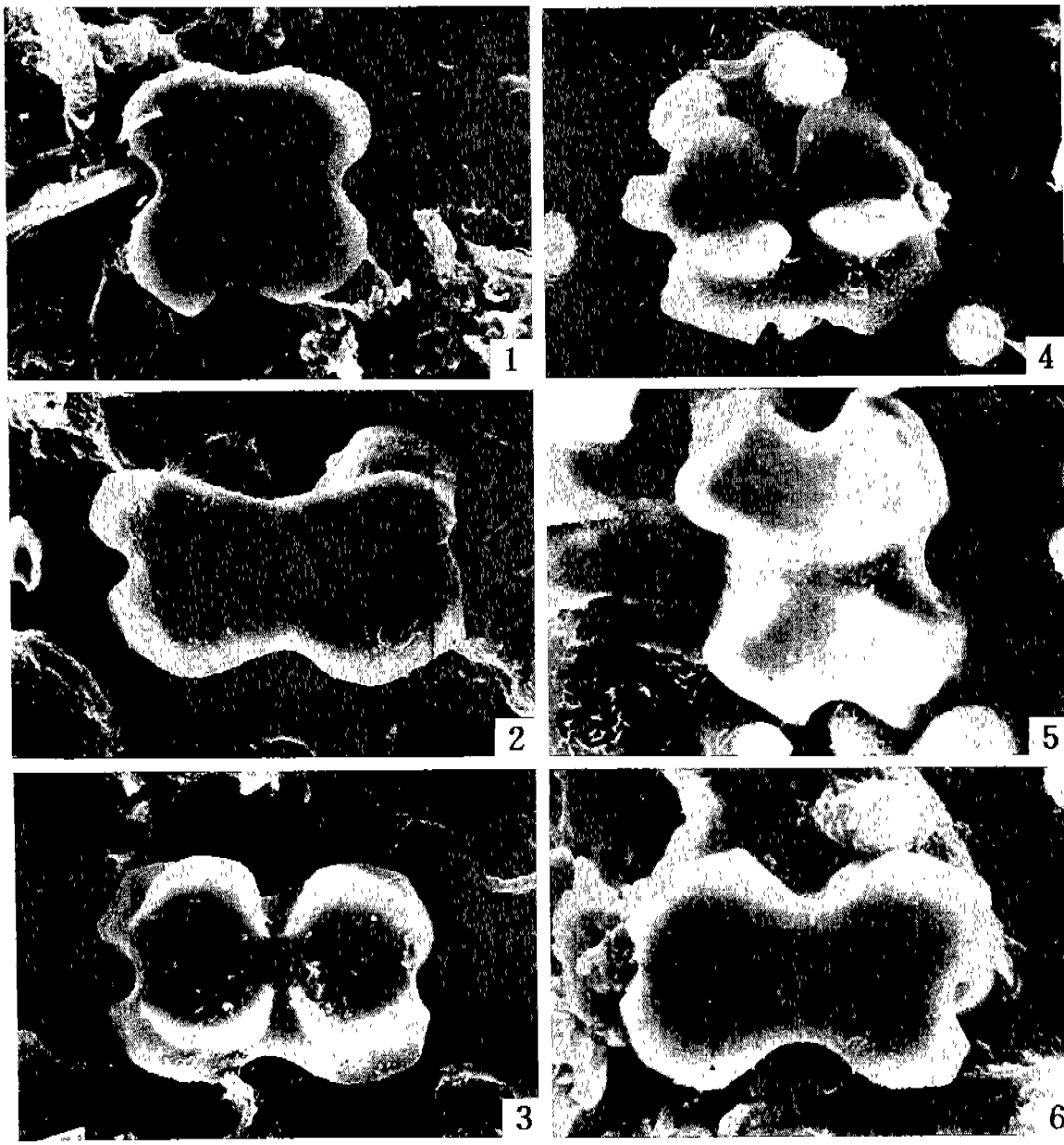

Plate. I. Scanning electron micrographs of silica bodies from the leaves of oryzeous plants. (all ×5,000)
1-3, *Oryza sativa*; 4-6, *Oryza latifolia*.

Plate II

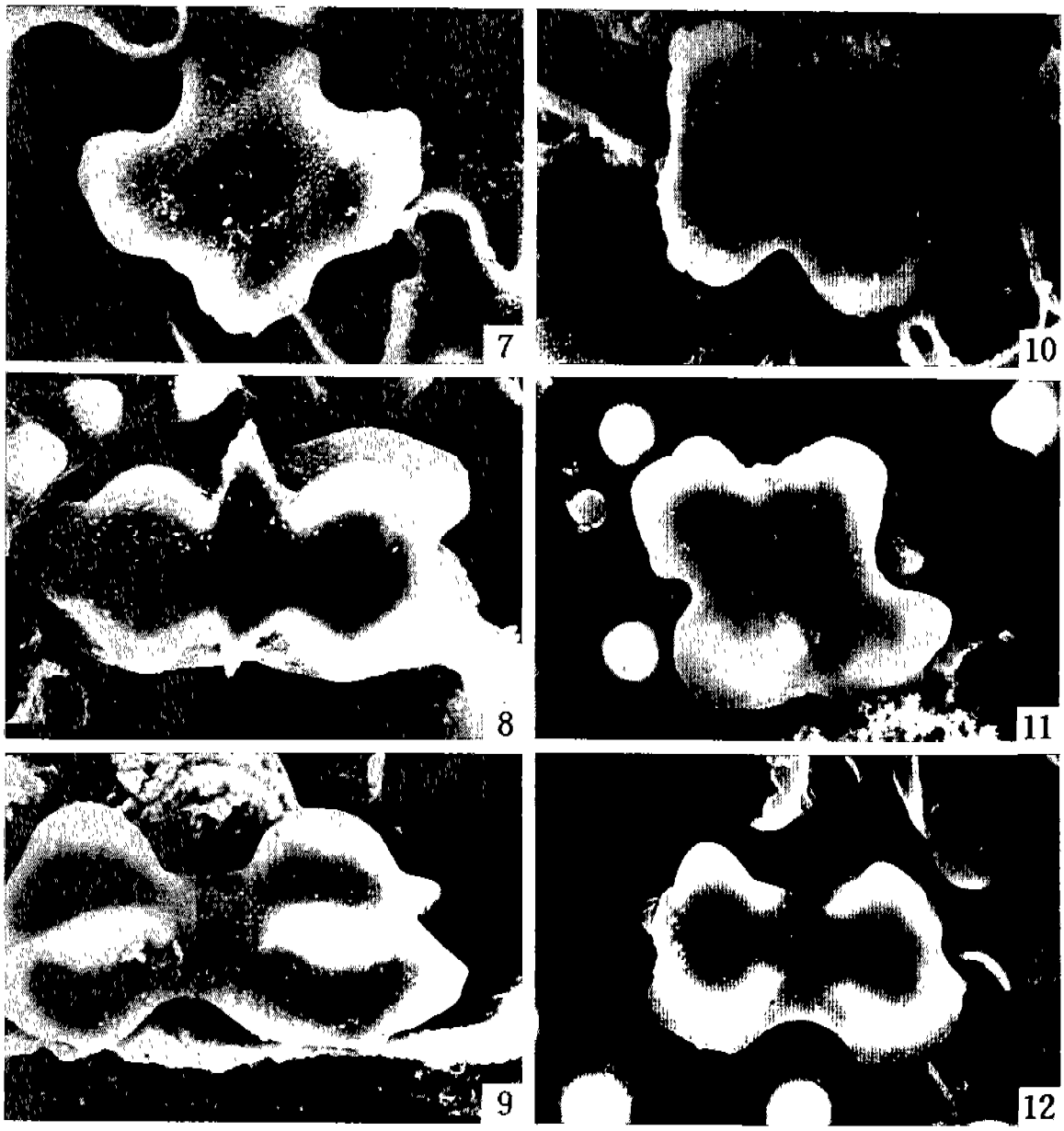

Plate. II. Scanning electron micrographs of silica bodies from the leaves of oryzeous plants. (all ×5,000)
7-9, *Leersia virginica*; 10-12, *L. oryzoides*.

Plate III

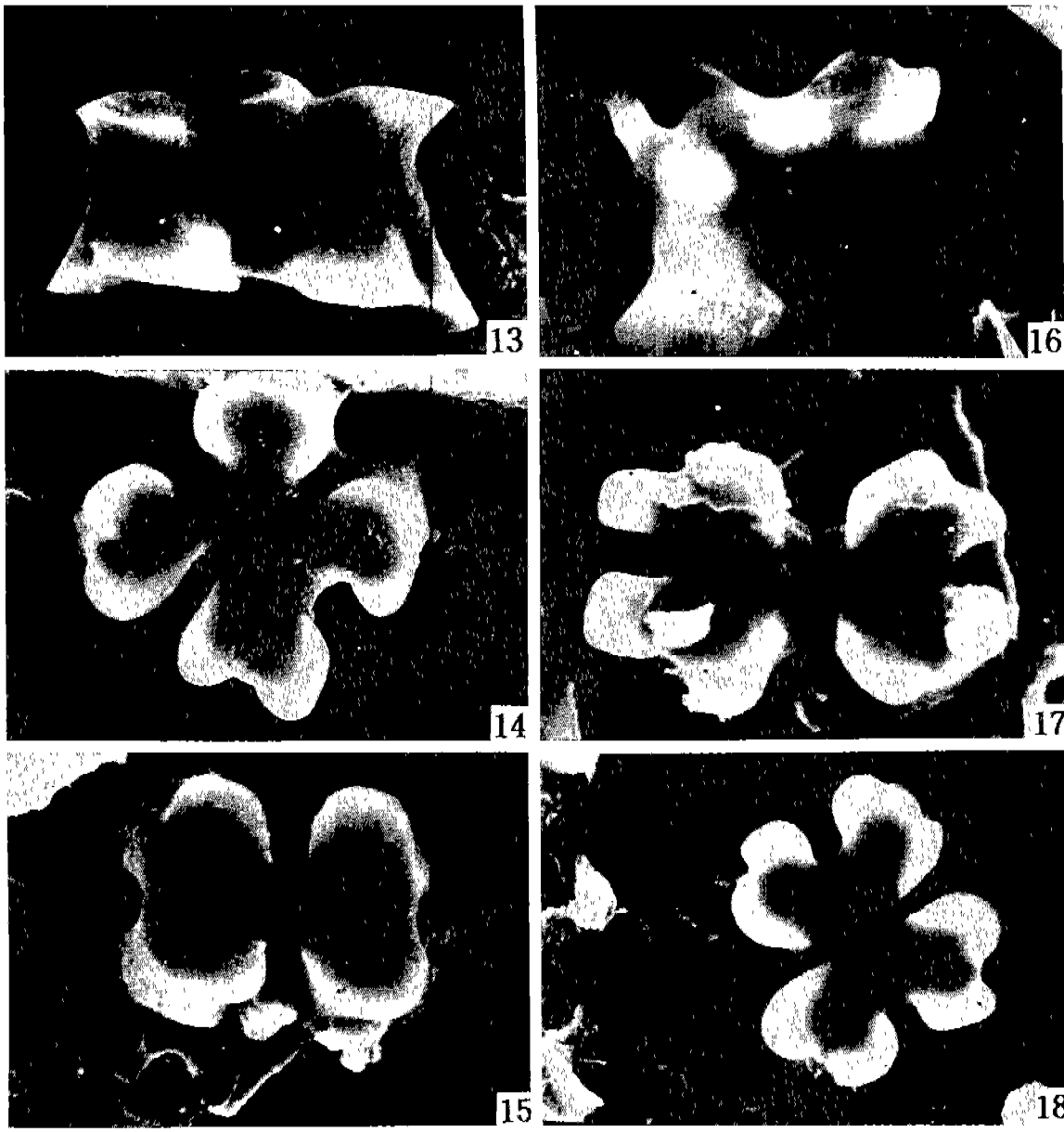

Plate. III. Scanning electron micrographs of silica bodies from the leaves of oryzeous plants. (all ×5,000) 13-14, *Zizanica palustris*; 15, *Z. latifolia*; 16-18, *Z. aquatica*.

Plate IV

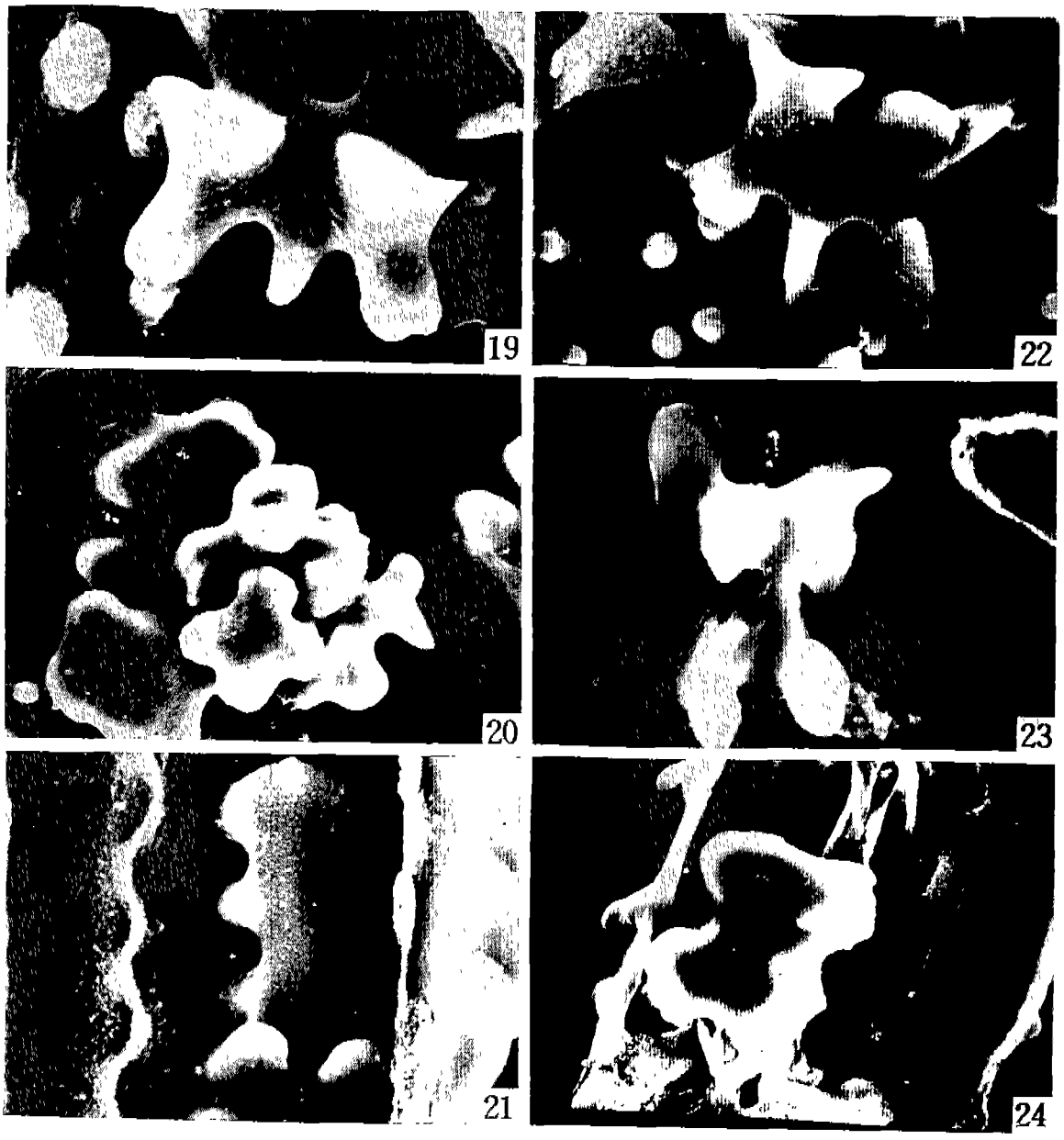

Plate. IV. Scanning electron micrographs of silica bodies from the leaves of oryzeous plants. (all ×5,000) 19-20, *Zizaniopsis miliiacea*; 21-24, *Luziola carolinensis*.

Plate V

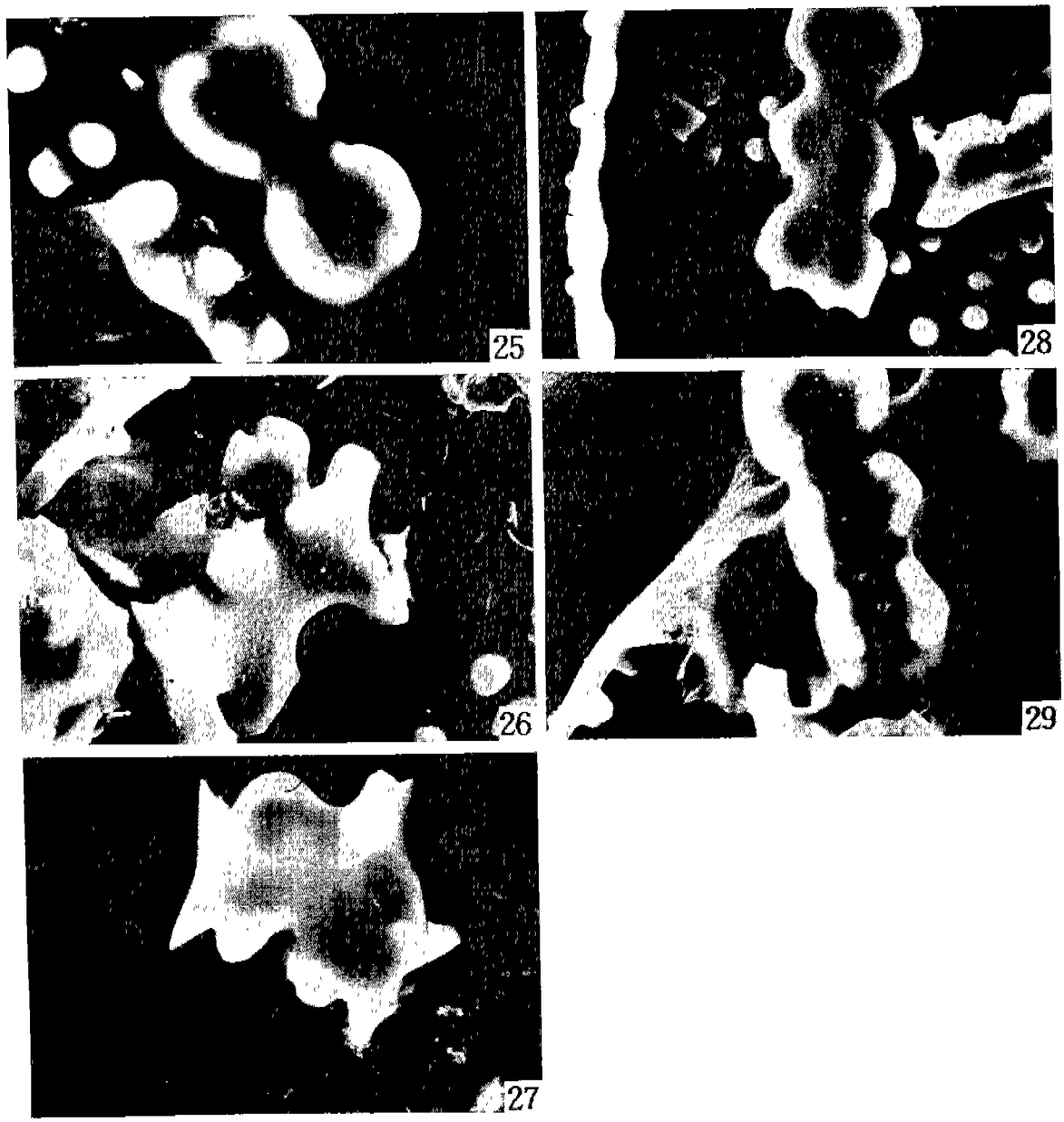

Plate. V. Scanning electron micrographs of silica bodies from the leaves of oryzeous plants. (all ×5,000)
25-29, *Luziola bahiensis*.

Plate VI

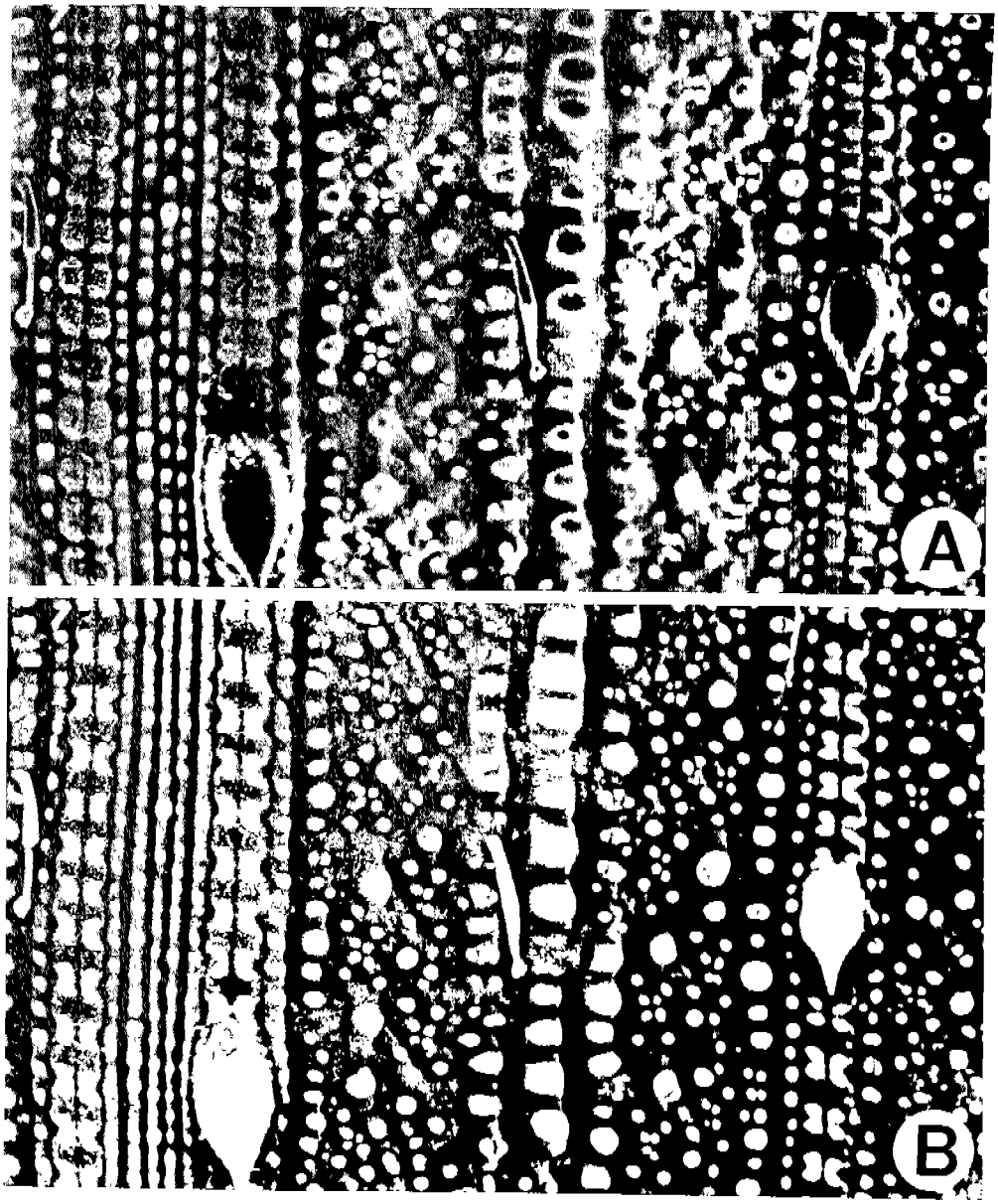

Plate. VI. Scanning electron micrographs of rice leaf. (×800)
A) secondary electron image, B) meched backscattered electron image.