

잣나무(*Pinus koraiensis* S. et Z.) 유식물의 자엽절에서 유관속 형성층의 초기 발생

洪 性 式 · 蘇 雄 永*

(전남대학교 사범대학 생물교육과, *전북대학교 자연과학대학 생물학과)

Early Ontogeny of Vascular Cambium in Cotyledonary Node of Seedlings in *Pinus koraiensis* S. et Z.

Hong, Sung Sik and Woong Young Soh*

(Department of Biology Education, Chonnam National University, Kwangju and

*Department of Biology, Chonbuk National University, Chonju)

ABSTRACT

Observation was made on early ontogeny of vascular cambium in the cotyledonary node of *Pinus koraiensis* seedling in order to clarify the cambial ontogeny of the node which was hardly elongated. In transverse view, the derivatives by the early periclinal divisions at the outer region of the procambial strands differentiate to protophloem with establishing a certain degree of radial serialations. Later, some cells in the central region of the procambial strands begin divide periclinally, eventually the cells, differentiate gradually to the vascular cambium. In tangential view, early procambium is consisted of homogeneous short cells with transverse end walls which are transformed into the long cells and short cells gradually. The long cells continue intrusive growth and the short cells repeat transverse division. Finally, the long and short cells differentiated to cambial fusiform initials and ray initials respectively. In tangential section, the differentiation pattern of cambial initials resembles that of the stem of *Ginkgo biloba*. But in transverse view, the characteristics in the origin of vascular cambium of the cotyledonary node resembles that of root. The vascular cambium in cotyledonary node is completed after eleven prophylls were formed.

서 론

목본식물의 비대생장은 유관속 형성층으로부터 이루어지기 때문에 유관속 형성층에 대한 연구는 실용적인 관점에서 주로 목재형성과 연관되어 연구되어 왔다(Cutter, 1971; Esau, 1977; Fahn, 1982). 지금까지 수행된 유관속 형성층의 발생과정에 대한 연구는 일부 종자식물의 줄기(Sterling, 1946; Catesson, 1964; Cumbie, 1967, 1984; Soh, 1972, 1974a, b; Fahn *et al.*, 1972; Enright and Cumbie, 1973; Larson and Isebrands, 1974; Larson, 1976; Butterfield, 1976; Soh *et al.*, 1990)와 몇몇 종의 뿌리에 국한되어

있을 뿐(Esau, 1965 b, 1977; Soh *et al.*, 1988, 1991) 자엽절의 경우는 찾아보기 어렵다. 유관속 형성층의 특징적인 구조는 집선단면에서 볼 때, 방추형 시원세포와 방사조직 시원세포로 된 두 유형의 분열조직 세포계가 존재하는 것이다(Esau, 1965 a; Philipson and Ward, 1965). 두 유형의 형성층 시원세포들은 보통 초기의 동질적인 구조로 된 전 형성층 세포들로부터 긴 세포와 짧은 세포로 구성된 이질적인 구조로 전환되고, 점진적으로 긴 세포는 방추형 시원세포로 짧은 세포는 반복되는 횡분열에 의해 방사조직 시원세포로 분화된다. 그러나 유관속 형성층 시원세포들의 구조와 분화양상은 종에 따라 다양성이 크기 때문에 발생해부학적으로 밝혀야 할 문제점들이 많은 것으로 지적되고 있다(Philipson *et al.*, 1971; Larson, 1980; Soh, 1990). 특히 잣나무의 배측은 신장생장이 활발하게 일어나지만 자엽절

본 연구는 교육부의 1991년도 기초과학연구소 학술연구조성비(BSRI-91-427)의 지원으로 이루어졌음.

Table 1. Length of hypocotyl, root, cotyledon and leaf number during growth of *Pinus koraiensis* seedlings measured with 30 seedlings, respectively

Measurement stage (d)	Hypocotyl length (cm)	Root length (cm)	Cotyledon length (cm)	No. of Prophyll
Protoxylem (1)	0.59 ± 0.03	0.35 ± 0.05	0.32 ± 0.02	—
Early metaxylem (16)	5.72 ± 0.62	6.31 ± 0.53	3.09 ± 0.38	2.15 ± 0.17
Late metaxylem (28)	6.10 ± 0.56	8.16 ± 0.81	4.03 ± 0.45	9.27 ± 0.75
Early vascular cambium (40)	6.57 ± 0.51	11.96 ± 0.51	4.37 ± 0.50	11.31 ± 2.16

은 신장생장을 거의 하지 않기 때문에 이들 간의 비교를 위해서 자엽질의 형성층 발생을 구명할 필요가 있다.

따라서 본 연구는 잣나무의 자엽질에서 유관속 형성층의 초기 발생과정 - (1) 방추형 시원세포와 방사조직 시원세포의 기원 (2) 유관속 분열조직 세포의 관입생장 (3) 유관속 형성층의 분화과정에 있어서 급진성 여부 등 - 을 구명하기 위하여 시도되었다.

재료 및 방법

1991년 채취된 잣나무(*Pinus koraiensis* S. et Z.)의 종자를 4°C에서 2주간 저온 처리한 후, 16시간 조명(4,000 lux, 25 ± 1°C)과 8시간 차광(20 ± 1°C), 그리고 60-70%의 습도 조건으로 조절된 growth cabinet(Maraton, M-610)내의 모래에서 개갑시켰다. 개갑된 종자만을 선별하여 상기 조건의 growth cabinet내의 모래에 파종하여 1주일 간격으로 10배로 희석된 Knop's액을 주면서 40일간 재배하였다. 재료식물들은 생장단계에 따라 자엽, 배축 및 뿌리의 길이와 자엽의 수를 측정하였으며, 자엽질에서 배축으로 5 mm 이내의 부위를 자엽질로 정하였다. 채취된 절편들은 FAA액에서 48시간 고정시킨 후, safranin이 첨가된 5% HF 용액에서 재료에 따라 3-15일간 연화처리 하였다. 그리고 *n*-butyl alcohol series에서 탈수시킨 후, paraplast에 매몰시켜 10 µm 두께로 횡단 및 접선종단을 하여 hematoxylin으로 염색하여 관찰하였다.

결 과

파종 시 잣나무의 배는 유백색이고, 전체 길이가 약 0.85 cm(배축: 0.36 cm, 유근: 0.25 cm, 자엽: 0.23 cm)이며, 상배축은 육안으로 구별하기 어렵다. 배 자엽질의 횡단면 관찰에서, 5각형의 전형성층이 구별되지만 원생목부 요소는 미분화되어 있고 원생사부로 발달될 부위의 세포들은 다소 확대되어 있다. 편의상 자엽질에서 유관속 형성층의 발생 과정은 목부의 분화단계에 따라 (1) 원생목부 단계 - 파종 후 8일까지 (2) 초기 후생목부 단계 - 파종 후 16일경 (3)

후기 후생목부 단계 - 파종 후 28일경 (4) 유관속 형성층의 초기 분화 단계 - 파종 후 40일경으로 나누어 관찰하였다.

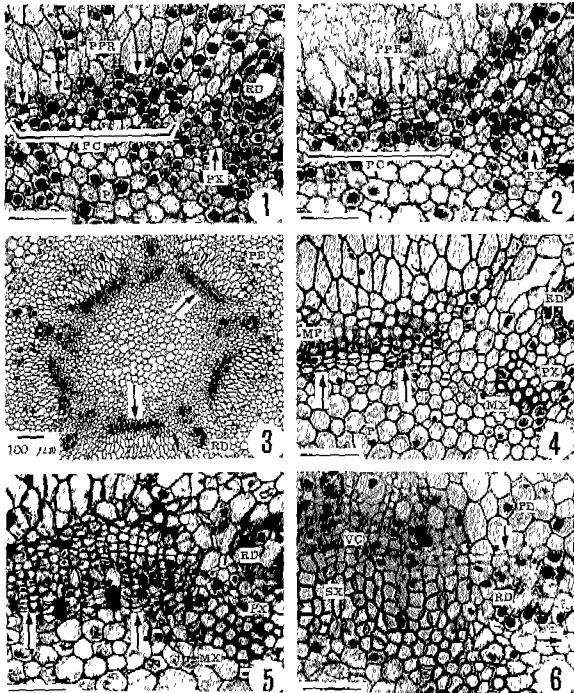
원생목부 단계. 파종 후 1일된 유식물은 전체 길이가 약 1.26 cm이며, 배축이 0.59 cm로 가장 길다(Table 1). 횡단면 관찰에서, 원생목부는 5각형으로 된 전형성층의 모서리에서 분화되기 시작하고 원생목부극의 바깥 쪽에 수지도가 발달된다(Fig. 1). 원생사부는 5각형으로 된 전형성층의 5개변의 바깥 쪽에 익포화 된 큰 세포들과 함께 발달 중에 있으며, 특히 변에 있는 전형성층 세포들은 원생사부 쪽으로 병층분열을 시작하고 있다(Fig. 1). 따라서 5원형 목부를 포함한 중심주가 발달된다.

접선면 관찰에서, 전형성층 세포들의 격벽은 거의 수평이고, 일정한 짧은 세포들로 구성된 동질적인 구조들로 보여준다(Fig. 7). 이러한 세포들은 길이가 약 57 µm이며(Table 2), 횡분열과 방사분열을 계속하게 된다.

파종 후 3일된 유식물은 약 2.06 cm(배축: 0.75 cm, 뿌리: 0.86 cm, 자엽 0.45 cm)로 자라게 된다. 이 시기에 자엽질과 배축에서 원생목부의 분화를 보면 자엽질에서는 전형성층 세포들이 원생사부 쪽으로 병층분열을 계속하고 있으며 원생목부 요소는 5-6개 정도 분화되어 있으나(Fig. 2), 배축 중앙부에서는 2-3개의 원생목부 요소가 분화되어 있을 뿐이고, 배축 기부에서는 원생목부 요소가 아직 분화되지 않고 있다. 따라서 원생목부의 분화는 자엽질에서 배축기부 쪽으로 진행되는 것으로 생각된다.

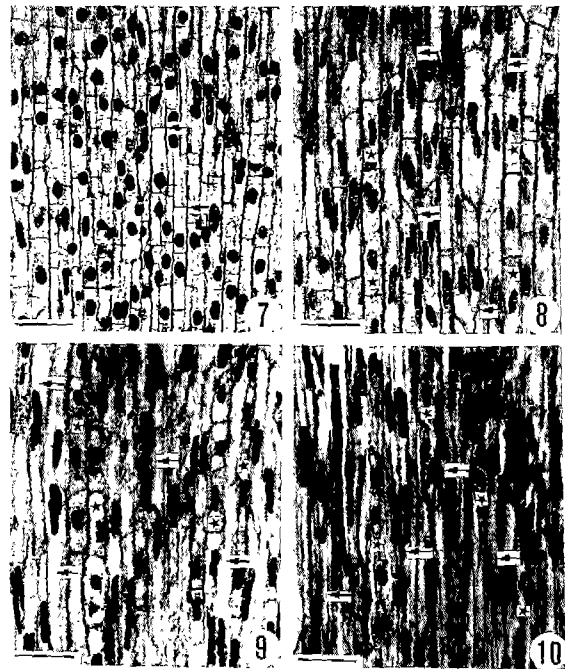
파종 후 8일된 유식물은 배축상부가 구부러져 있으며, 전체 길이는 약 7 cm로 자라게 된다. 아직 자성배우체내에 있는 자엽과 배축은 광선을 직접 받지 않았음에도 녹색을 띠고 있고, 광선에 노출된 배축 상부는 적갈색을 띠기 시작한다. 자엽질의 횡단면에서, 목부는 전형적인 5원형 목부가 형성되어 있고, 원생목부극 바깥 쪽에 5개의 수지도가 발달되어 있으며, 5각형의 변에 있는 전형성층은 바깥 쪽으로 2회 정도의 병층분열을 하고 있다(Fig. 3).

초기 후생목부 단계. 파종 후 16일 된 유식물은 전체 길이가 약 15.12 cm로 자라게 되고, 전출엽이 2개 정도나 있다(Table 1). 구부러져 있던 배축 상부는 이미 곧게 펴져 있으며, 자성배우체는 자엽 끝에 남아 있거나 탈락되기



Figs. 1-6. Transverse sections showing ontogeny of vascular cambium from procambium in the cotyledonary node. Bars=50 μ m. Fig. 1. Protophloem region (PPR) and resin duct (RD) in 1-day-old seedling. Procambium remains below protophloem and early periclinal divisions (arrows) of procambial cells begin toward protophloem. Protoxylem element (PX) differentiating in protoxylem pole. Fig. 2. Protoxylem elements undifferentiated in protoxylem pole of cotyledonary node of 3-day-old seedling. Periclinal divisions (arrows) of procambial cells continue toward protophloem. Fig. 3. Pentarch xylem in 8-day-old seedling. Preclinal divisions (arrows) at the outer region of the procambial strands. Fig. 4. Procambial cells (arrows) divide periclinally 16-day-old seedling and thus meristematic strip is formed. Fig. 5. Periclinal division (arrows) of procambial cells forms radial seriations with two to four cells in 28-day-old seedling. Fig. 6. Vascular cambium in 40-day-old seedling composed of radial seriations with three to four cells in each row. Secondary xylem elements differentiated from vascular cambium. Meristematic cells (arrows) formed by pericyclic cells outside of resin duct are connected with ones formed by procambial cells. MP, metaphloem; PC, procambium; PX, protoxylem; MX, metaxylem; PE, pericycle; P, pith; SX, secondary xylem; VC, vascular cambium.

시작한다. 횡단면 관찰에서, 후생목부는 이미 분화되어 있는 원생목부로부터 구심적으로 분화되는데 주로 원생목부 국



Figs. 7-10. Tangential sections showing ontogeny of vascular cambium from procambium in the cotyledonary node. Bars=50 μ m. Fig. 7. Procambium has a homogeneous structure composed of short cells with transverse end walls (arrows). Fig. 8. Some procambial cells (arrows) become elongated and tapered, while the other cells (stars) remain short. Fig. 9. Vascular meristem is composed of long cells (arrows) and short cells (stars) and become heterogeneous. Fig. 10. Vascular cambium is composed of elongated fusiform initials (arrows) and ray initials (stars).

가까이에 제한되어 있다(Fig. 4). 전형성층은 바깥쪽으로 2-3회의 병층분열을 하며 다소 방사배열을 하고 있는 그 유도체들은 후생사부로 분화된다(Fig. 4). 이 시기에 5개 변의 전형성층은 안쪽으로 새로운 병층분열을 시작하여 5개의 분열조직 띠를 형성하게 되지만, 5개의 원생목부극 부위에서는 아직 불연속이다(Fig. 4). 접선면 관찰에서, 원생목부 단계에서 횡벽을 갖는 등질적인 짧은 전형성층 세포들의 일부는 격벽의 끝이 뾰족한 신장된 세포로 전환되어 관입생장을 하게 되고, 나머지 세포들은 횡분열을 반복하게 되므로서 격벽이 거의 수평인 세포들로 증축열을 형성하게 된다(Fig. 8). 따라서 원생목부 단계에서 등질적이었던 전형성층은 두 유형의 세포들, 즉 긴세포와 짧은 세포로 구성된 이질적인 전형성층으로 전환된다. 긴 세포의 길이는 약 203 μ m인데 비해 짧은 세포는 약 82 μ m이며, 증축열을 형성한 짧은 세포열은 높이가 5-20개의 세포로 되어 있고

Table 2. Cell size of vascular meristems of *Pinus koraiensis* cotyledonary nodes measured with 20 permanent specimens

Measurement stage (d)	Cell length (μm)		Axial strand (cells)	
	Long cell	Short cell	Height	Width
Protoxylem (1)	57.4 \pm 5.5		—	—
Early metaxylem (16)	203.7 \pm 19.4	82.5 \pm 7.6	5-20	1-2
Late metaxylem (28)	252.5 \pm 23.3	46.6 \pm 4.5	2-14	1-2
Early vascular cambium (40)	460.0 \pm 42.7	30.4 \pm 3.0	1-4	1

폭은 1-2세포열로 되어 있다(Table 2).

후기 후생목부 단계. 28일된 유식물은 자엽이 거의 퍼져 있으며, 초기 후생목부 단계의 유식물에서 보다 배측, 뿌리 및 자엽이 좀 더 신장되어 있고, 길이가 약 1.25 cm 되는 전출엽은 9개 정도나 있으나 상배측은 약 2 mm 정도 밖에 안된다(Table 1). 횡단면 관찰에서, 후생목부는 원생 목부로부터 구심적 또는 양 측 방향으로 계속 분화되고, 5원형 목부의 5변에 있는 5개의 분열조직 띠는 중앙부에서 2-3회, 주변부에서 1-2회의 병층분열을 한 결과 2-4층의 세포들이 방사열을 형성하고 있다(Fig. 5). 그러나 5개의 분열조직 띠는 아직 목부극 쪽에서 연속되지 않고, 목부극 밖에 있는 수지도를 중심으로 양쪽에서 분열조직 띠에 연속된 내초세포들이 병층분열을 시작하고 있다.

접선면 관찰에서, 전형성층은 긴 세포들과 짧은 세포들의 종축열로 구성된 뚜렷한 이질적인 구조를 보여준다(Fig. 9). 격벽은 뾰족한 침상으로 활발한 관입생장을 하고 있다. 종축열에 있는 짧은 세포들의 길이는 약 46 μm (Table 2) 이고, 이들 중 일부는 신장되어 긴 세포로 되고 나머지 세포들은 횡분열을 반복하게 된다. 짧은 세포들로 구성된 종축열의 높이는 2-14개의 세포들로 구성되어 있는데 이는 긴 세포들의 관입성장 결과 초기 후생목부 단계보다 종축열의 높이가 낮아지고, 종축열의 폭은 1-2개의 세포열로 되어 있다(Table 2).

유관속 형성층의 초기 분화 단계. 40일된 유식물에서 배측과 자엽의 신장은 정지되고, 전출엽의 길이는 약 2 cm로 자랐으며, 그 수는 약 11개로 후기 후생목부 단계보다 증가되었으나 그 이상의 수적인 증가와 신장은 일어나지 않는다(Table 1). 상배측은 약간 신장되고 5엽으로 된 본엽이 1개 정도 발달하기 시작한다.

횡단면 관찰에서, 사부 안쪽에 있는 3-5개의 세포열로 된 분열조직 띠들은 4-7 세포층의 2기목부를 발달시키고 있고, 또 수지도 바깥 쪽에 있는 내초 세포들이 병층분열을 하므로써 5개의 분열조직 띠들은 서로 연결되어 연속된 분열조직 세포층을 형성하게 된다(Fig. 6). 접선면 관찰에서, 긴 세포는 길이가 460 μm 이고, 뚜렷하게 액포화 되어 있으며, 관입생장을 하게 되는 격벽은 침상이다(Fig. 10). 짧은

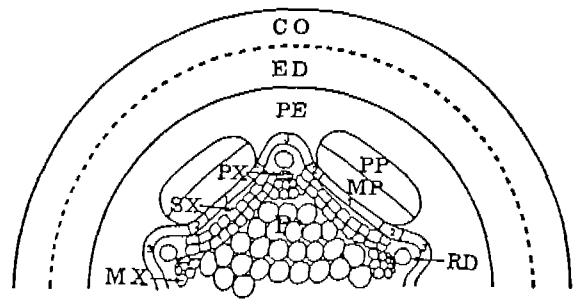


Fig. 11. Diagrammatic display of transverse section of cotyledonary node various stages of meristematic strip formation (This diagram shows only about half area of a cotyledonary node containing pentarch xylem.). The first periclinal divisions (1) of procambial cells appears central region of procambium, and thus a meristematic strip is formed in central region (2). These strips are connected with each other by periclinal divisions (3) of the pericyclic cells (PE) located outside the resin duct (RD). CO, cortex; ED, endodermis; MP, metaphloem; PP, protophloem; PX, protoxylem; MX, metaxylem; SX, secondary xylem; P, pith.

세포들의 종축열은 단세포층이며, 그 높이는 긴 세포들의 계속적인 관입성장 결과 1-4개의 세포로 낮아져 있다. 이러한 유관속 분열조직은 초기단계 유관속 형성층의 구조적인 특징을 보여주는 것으로 긴 세포가 방추형 시원세포로, 짧은 세포는 방사조직 시원세포로 분화된다.

고 찰

잣나무 자엽절의 접선면 관찰에서, 전형성층은 초기 단계의 짧은 세포들로 구성된 동질적인 구조로부터 두 가지 유형의 세포, 즉 긴 세포와 짧은 세포로 구성된 이질적인 구조로 전환된다. 긴 세포는 더 신장된 후에 방추형 시원세포로, 그리고 종축열을 형성하는 짧은 세포는 횡분열을

반복한 후에 방사조직 시원세포로 분화된다. 이러한 발생 과정은 은행나무의 줄기에서와 유사하며(Soh, 1972), 점진적으로 이루어진다. 그러나 은행나무의 뿌리에서, 초기의 짧은 동질적인 전형성층 세포들은 모두 신장된 후에 일부 신장된 전형성층 세포의 점진적인 횡분열에 의해 짧은 세포가 형성되고 나머지 신장된 전형성층 세포들은 신장을 계속하게 된다. 그 후 짧은 세포로부터 방사조직 시원세포가, 그리고 긴 세포로부터 방추형 시원세포가 분화되는데(Soh *et al.*, 1988), 이러한 분화과정은 같은 식물의 줄기에서와 다르다(Soh, 1972).

잣나무 자엽절의 횡단면에서, 수지도 사이에 있는 전형성층의 중앙부에서 시작된 병층분열은 주변부로 진행되어 분열조직 띠를 형성하게 된다. 그 후 수지도 밖에 있는 내초세포들이 병층분열을 하므로써 분열조직 띠들이 서로 연결되어 유관속 분열조직층이 형성된다(Fig. 11). 전형성층의 초기 병층분열이 일어나는 위치는 은단풍나무와(Soh, *et al.*, 1991) 은행나무의(Soh, *et al.*, 1988) 뿌리와 비교할 때, 다소 위치상의 차이가 있으나, 원생목부극 밖에 있는 내초세포들의 병층분열에 의해 분열조직 띠들이 연결되는 과정은 뿌리의 일반적인 특징에 유사하다. 은단풍나무의 뿌리에서(Soh, *et al.*, 1991) 분열조직 띠는 최초로 초기 추생목부에 접해있는 전형성층 주변부의 세포들이 병층분열을 하므로써 처음 나타나고, 이어서 중앙부로 진행된 후에 원생목부극 밖에 있는 내초세포들로 이어져서 유관속 분열조직이 완성된다. 잣나무 자엽절의 횡단면에서 유관속 형성층의 기원이 뿌리의 특성에 유사한 것은 자엽절과 배측의 구조가 뿌리의 구조가 같고, 또한 유관속의 전이가 자엽절의 극히 짧은 범위내에서 또는 상배측에 이어져서 급격하게 일어나기 때문인 것으로 생각된다(Park, 1991).

초기 유식물의 자엽절에서 유관속 조직 및 형성층 분화과정에 대한 연구는 은행나무(Hong and Soh, 1983)와 *Pinus pinea*(Saks and Aloni, 1985)에서 보고된 바 있다. 은행나무의 유식물에서 초기 유관속 조직은 자엽절에서 시작되어 추축의 양극 방향으로 진행되는 것으로 보고되어 있고, *Pinus pinea*의 유식물에서 형성층의 분화는 자엽절에서 시작되어 뿌리쪽으로 진행된다고 보고되었다. 이러한 분화과정은 잣나무 자엽절에서 원생목부의 분화과정과 그 방향성에서 유사한 것으로 생각된다.

이와 같이 유관속 조직 및 유관속 형성층의 분화가 줄기의 절 또는 자엽절에서 먼저 일어난 후에 절간부위 또는 뿌리로 이어지는 것은 육신분포와 관련이 있는 것으로 보인다(Bruck and Paolillo, 1984; Saks and Aloni, 1985). 그러나 실제로 유관속 형성층 분화와 내재 육신의 분포와의 관계를 실험적으로 입증한 보고가 없으므로 앞으로의 연구를 기대하게 된다.

적 요

잣나무(*Pinus koraiensis* S. et Z.) 유식물의 자엽절에서 유관속 형성층의 초기 발생과정을 관찰하였다. 횡단면에서, 전형성층 세포의 초기 병층분열은 전형성층의 바깥 부분에서 시작되고, 여기서 유도된 세포들은 어느 정도 방사열을 이루면서 원생사부로 분화된다. 나중에 전형성층 띠의 중앙부에서 병층분열이 재개되고, 이 분열은 점차 유관속 형성층의 분화로 이어진다. 접선면에서, 초기의 전형성층은 동질적인 짧은 세포들로 구성되며, 이들은 점진적으로 관입생장을 하는 긴세포들과 횡분열을 계속하는 짧은 세포들로 전환된다. 긴 세포들은 더 신장된 후 방추형 시원세포들로, 짧은 세포들은 방사조직 시원세포들로 분화된다. 접선면 상에서, 이러한 형성층 시원세포들의 발생유형은 은행나무의 줄기에서와 유사하다. 그러나 횡단면 상에서, 자엽절의 유관속 형성층의 기원에 있어서 부위별 특성은 오히려 뿌리의 분화유형에 유사하다. 자엽절의 유관속 형성층은 11개의 전출엽이 형성된 후에 완성된다.

참 고 문 헌

- Bruck, D.K. and D.J. Paolillo. 1984. Anatomy of nodes vs. internodes in *Coleus*: The nodal cambium. *Am. J. Bot.* **71**: 142-150.
- Butterfield, B.G. 1976. The ontogeny of the vascular cambium in *Hoheria angustifolia* Raoul. *New Phytol.* **77**: 409-420.
- Catesson, A.M. 1964. Origine, fonctionnement et variations cytologiques saisonnieres du cambium de l'*Acer pseudo-platanus* L. *Ann. Sci. Nat. Bot.* (Ser. 12) **5**: 229-498.
- Cumbie, B.G. 1967. Development and structure of the xylem in *Canavalia* (Leguminosae). *Bull. Torrey Bot. Club.* **94**: 162-175.
- Cumbie, B.G. 1984. Origin and development of the vascular cambium in *Aeschynomene virginica*. *Bull. Torrey Bot. Club.* **111**: 42-50.
- Cutter, F.G. 1971. Plant Anatomy; Experiment and Interpretation Part 2. Organs. Edward Arnold, London.
- Enright, A.M. and B.G. Cumbie. 1973. Stem anatomy internode development in *Phaseolus vulgaris*. *Am. J. Bot.* **60**: 915-922.
- Esau, K. 1965a. Vascular Differentiation in Plants. Holt, Rinehart & Winston, New York.
- Esau, K. 1965b. Plant Anatomy (2nd ed.) John Wiley & Sons, Inc., New York.
- Esau, K. 1977. Anatomy of Seed Plants (2nd ed.) John Wiley & Sons, Inc., New York.
- Fahn, A., R. Ben-Sasson and T. Sachs. 1972. The relation

- between the procambium and the cambium. *In*, Research Trends in Plant Anatomy, A.K.M. Ghouse (ed.). Tata McGraw-Hill, New Delhi. pp. 161-170.
- Fahn, A. 1982. Plant Anatomy 3rd ed. Pergamon Press, Oxford, U. K.
- Hong, S.S. and W.Y. Soh. 1983. Vascular differentiation in the mature embryo and the seedling of *Ginkgo biloba* L. *Korean J. Bot.* **26**: 207-216(in Korean).
- Larson, P.R. and J.G. Isebrands. 1974. Anatomy of the primary-secondary transition zone in stems of *Populus deltoides*. *Wood Sci. Technol.* **8**: 11-26.
- Larson, P.R. 1976. Procambium vs. and protoxylem vs. metaxylem in *Populus deltoides* seedlings. *Am. J. Bot.* **63**: 1332-1348.
- Larson, P.R. 1980. Interrelations between phyllotaxis, leaf development and the primary-secondary vascular transition in *Populus deltoides*. *Ann. Bot.* **46**: 757-769.
- Park, E.K. 1990. Primary Vascular Differentiation and Transition of the Mature Embryo and Seedlings of *Pinus koraiensis* S. et Z.. MS. Thesis Chonnam Nat. Univ. 14 pp.
- Philipson, W.R. and J.M. Ward. 1965. The ontogeny of the vascular cambium in the stem of seed plants. *Biol. Rev.* **40**: 534-579.
- Philipson, W.R., J.M. ward and B.G. Butterfield, 1971. The Vascular Cambium: Its' Development and Activity. Chapman & Hall, London.
- Saks, Y. and R. Aloni. 1985. Polar gradients of tracheid number and diameter during primary and secondary xylem development in young seedlings of *Pinus pinea* L. *Ann. Bot.* **56**: 771-778.
- Soh, W.Y. 1972. Early ontogeny of vascular cambium I. *Ginkgo biloba*. *Bot. Mag. Tokyo.* **85**: 111-124.
- Soh, W.Y. 1974a. Early ontogeny of vascular cambium II. *Aucuba japonica* and *Weigela coraeensis*. *Bot. Mag. Tokyo.* **87**: 17-32.
- Soh, W.Y. 1974b. Early ontogeny of vascular cambium III. *Robinia pseudo-acacia* and *Syringa oblata*. *Bot. Mag. Tokyo.* **87**: 99-112.
- Soh, W.Y. 1990. Origin and development of cambial cells. *In*, The Vascular Cambium, M. Iqbal (ed.). Research Studies Press, Taunton, England. pp. 37-62.
- Soh, W.Y., S.S. Hong and D.Y. Cho. 1988. The ontogeny of the vascular cambium in *Ginkgo biloba* roots. *Bot. Mag.* **101**: 39-43.
- Soh, W.Y., S.S. Hong and D.Y. Cho. 1990. The early ontogeny of the vascular cambium in *Acer saccharinum* L. seedling- The first internode. *Plant Morphol.* **2**: 15-21.
- Soh, W.Y., S.S. Hong D.Y. Cho. 1991. Early Ontogeny of Vascular Cambium in the Seedling Roots of *Acer saccharinum* L. *Korean J. Bot.* **34**(4): 311-316.
- Sterling, C. 1946. Growth and vascular development in the shoot apex of *Sequoia sempervirens* (Lamb.) Endl. III. Cytological aspects of vascularization. *Am. J. Bot.* **33**: 35-45.

(1992. 8. 28 接受)