

樹冠部를 제거한 이태리 포플러에서 維管束 形成層과 그 誘導組織의 比較解剖

韓 京 植 · 蘇 雄 永*

(全州又石大學校 生物學科, *全北大學校 自然科學大學 生物學科)

Comparative Anatomy of Vascular Cambium and Its Derivative Tissues in Decapitated *Populus euramericana*

Han, Kyeong Sik and Woong Young Soh*

(Department of Biology, Chonju Woosuk University, Chonju and

*Department of Biology, Chonbuk National University, Chonju)

ABSTRACT

The size variation of the cambial initials and their derivatives, in relation to the increase of girth, in the intact and decapitated stem of *Populus euramericana* was anatomically studied. In the typical nonstoried cambium of *P. euramericana*, the cell size of fusiform initials, vessel member, and sieve tube member were gradually increased and thus it reached a maximal state. In the intact plants, the size of the cambial initials and their derivatives was larger than in the decapitated ones. On the other hand, the frequency of anticlinal division of the cambial cells, the rate of the elongation and loss of the daughter initials in the intact plants was higher than in the decapitated ones. The cambium of the intact plants had higher ray compared with that of the decapitated ones. It was interpreted that these results were caused by the decapitation, which could block the supply of certain substances for cell growth such as hormones and metabolites.

서 론

목본식물은 성장지역의 다양한 환경요인의 영향을 받게 되며 이러한 영향이 2기목부의 구조적 변이를 일으킬 수도 있는 것으로 알려져 있다(Fahn, 1964; Taylor, 1974; Bis-sing, 1982). 그러나 동일한 지역에서 동일 樹種의 한 개 체내에서도 2기목부요소는 樹高나 연륜에 따른 다양한 구조적 차이를 나타낸다(Dinwoodie, 1961; Panshin and de Zeeuw, 1980). 이러한 동일 개체내의 구조적 변이에 대한 해부학적 연구는 여러 학자들에 의해 보고된 바 있다(Carl-quist, 1962; Evert, 1961; Patel, 1971; Ghouse and Yunus, 1973; Esau, 1977; Ghouse and Hashmi, 1980; Fukajawa and Ohtani, 1982; Cumbie, 1983; Mahmooduzzafar and Iqbal, 1986; 한과 소, 1990). 그러나 이러한 연구결과들에서 아직 일관성을 찾아보기 어려울 뿐 아니라, 사부요소의 구조적 차이에 대한 연구는 상당히 미흡한 실정이다. 특히

이러한 변이를 母組織인 형성층의 구조적 변화와 이에 영향을 미치는 요인 등을 조사한 연구는 별로 많지 않다. 그러므로 본 연구는 동일 지역내에서 성장상태가 비슷한 몇 개체를 택하여 줄기의 둘레증가에 따른 부위별 형성층 시원세포와 2기유관속 구성요소의 구조적 차이를 밝히고, 아울러 樹冠部를 제거한 개체의 해부학적 특징을 정상 개체와 비교하여 그 구조적 차이를 구명하고자 시도되었다.

재료 및 방법

동일지역에서 자라고 있는 이태리 포플러(*Populus eur-americana* GUINIER) 중 흉고부위의 둘레가 100 cm에 이르는 5개체를 택하여 그 중에서 2개체의 줄기 둘레가 30 cm인 부위를 잘라 樹冠部를 제거했다. 1년 후에 정상 개체의 둘레가 1, 4, 8, 20, 40, 60, 80 및 100 cm인 부위에서 그리고 樹冠部가 제거된 개체에서는 줄기의 둘레가 40, 60,

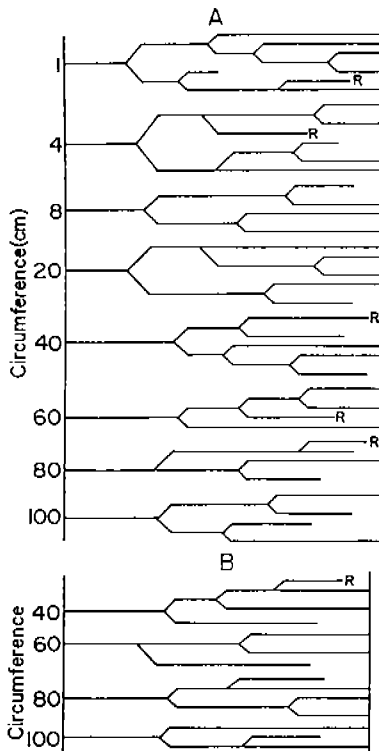


Fig. 1. Diagram showing the frequency of the anticlinal division of cambial initials at the differential girth-increasing stages in the intact and decapitated stem axis of *Populus euramericana*. R, ray.

80 및 100 cm인 부위에서 톱과 끌을 사용하여 맨 외측 연륜과 수피가 포함되도록 4×4 cm 크기의 블록을 각각 떼어냈다. 이와같은 블록에서 형성층대를 중심으로 안쪽에 약간의 2기목부와 사부가 포함된 5×5 mm 크기의 절편을 떼어내어 FAA 용액속에서 24시간 동안 고정하였다. 이와 같이 고정된 재료는 부틸알코올 탈수과정을 거쳐 파라핀에 매몰하였다. 매몰된 재료를 로타리 마이크로톰을 사용하여 10 μm 두께의 연속접선 및 횡단으로 자른 다음 헤마톡시린, 사프란린 및 라이트그린으로 삼원염색을 하였다. 이와 같이 염색된 재료를 캐나다발삼으로 봉입하여 영구표본을 만들었다(Sass, 1971). 또한 도관절 및 사관절의 길이를 측정하기 위하여 각 들레별로 형성층대에 가장 인접한 2기목부와 사부를 면도날로 얇게 깎아서 Jeffrey법으로 분리시켰다(Berlyn and Miksche, 1976).

이상과 같이 만들어진 연속접선단면의 영구표본을 검경하여 줄기의 들레별로 방추형 시원세포의 길이와 접선직경, 관입생장 정도를 나타내는 tapering end의 길이, 방사조직 시원세포의 높이와 폭 및 새로운 방사조직의 발생양식 등을

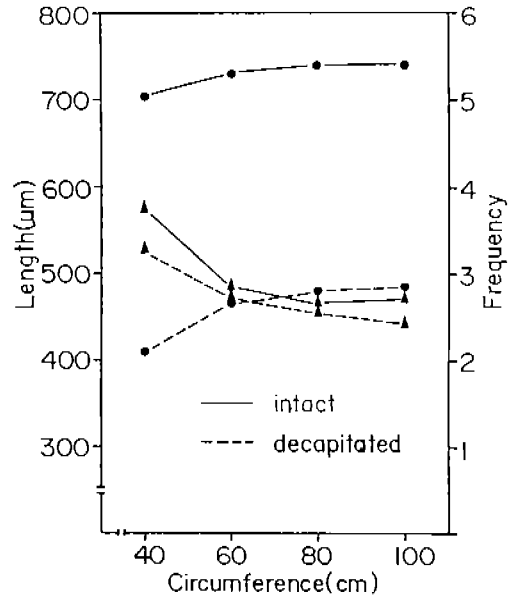


Fig. 2. Diagram showing the length of the fusiform initials (●) and the frequency of the anticlinal division (▲) of cambial initials at the differential girth-increasing stages in the intact and decapitated stem axis of *Populus euramericana*.

측정 관찰하였다. 또한 형성층에 가장 인접한 2기목부에서 도관절의 접선직경, 목부방사조직의 높이와 폭을 측정하였으며, 마찬가지로 형성층에 가장 인접한 2기사부에서 사관절의 접선직경, 사부방사조직의 높이와 폭을 측정하였다. 그리고 횡단면상에서 垂層分裂양상 등을 조사하였다. 그리고 도관절의 길이는 해리표본을 이용하여 측정하였다. 이상의 측정은 들레별로 각각 50개체씩 측정하였으며 측정결과는 통계처리하여 평균과 표준편차로 나타냈다.

결 과

이태리 포플러의 형성층은 전형적인 비계층상 형성층으로서 2기생장에 따른 형성층의 들레증가는 형성층 시원세포의 偽橫斷分裂과 뒤이은 낭세포의 신장생장에 의해 일어났다(Fig. 4A). 이와 같은 형성층에서의 垂層分裂은 줄기의 들레가 증가됨에 따라 점차 분열빈도가 감소되어 들레가 60 cm인 부위에서부터는 일정하게 유지되었다(Fig. 1). 이러한 垂層分裂 양상을 보이는 방추형 시원세포의 길이 변화를 보면 들레가 1 cm인 부위의 279.3 μm을 시작으로 점진적으로 증가되어 60 cm인 부위에 이르러 대략 730 μm 정도로 유지되는 것으로 나타나, 垂層分裂빈도와 길이에 상호 의존의 관계가 있음을 알 수 있다(Fig. 2). 그런데

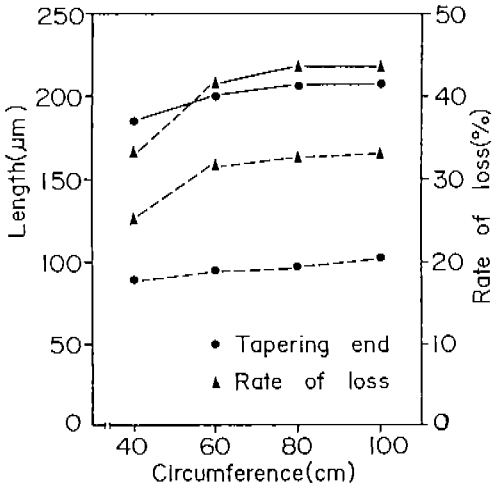


Fig. 3. Diagram showing the length of tapering end and the rate of loss of the fusiform initials at the differential girth-increasing stages in the intact (—) and decapitated (····) *Populus euramericana*.

樹冠部가 제거된 개체의 垂層分裂빈도는 정상 개체에 비해 다소 낮았으나(Fig. 2), 방추형 시원세포의 길이를 비교해 보면 정상 개체의 시원세포길이의 60% 정도에 불과한 것으로 나타나 큰 차이를 보였다. 또한 垂層分裂 후 낭세포의 신장성장 정도를 나타내는 tapering end의 길이와 짧은 낭세포의 소실율을 부위별로 비교해 보면 방추형 시원세포의 길이변화와 마찬가지로 점차 증가된 후 일정하게 유지되는 경향을 보였다. 특히 수관부를 제거한 개체에서

낭세포의 신장성장율은 정상 개체의 50%에 불과하였으며, 낭세포의 소실율도 정상 개체에 비해 樹冠部가 제거된 개체에서 더 낮았다(Fig. 3).

한편, 둘레별 도관절과 사관절의 길이 변화를 보면 1 cm 부위에서 각각 295.4 μm과 292.2 μm을 시작으로 점진적으로 증가되어 둘레가 60 cm인 부위에 이르러 일정한 길이를 유지하였고, 樹冠部를 제거한 개체에 비해 정상 개체에서 훨씬 더 긴 것으로 나타났다(Tables 1~3). 또한 방추형 시원세포, 도관절 및 사관절의 부위별 직경을 비교해 보면 둘레가 증가됨에 따라 점차 증가된 후 일정하게 유지되었으며, 樹冠部를 제거한 개체에 비해 정상 개체에서 더 넓게 나타났다(Tables 1~3). 2기복부의 방사조직의 기원이 되는 방사조직 시원세포와 이에서 비롯된 목부 및 사부방사조직의 둘레증가에 따른 변화경향을 보면 높이는 점진적으로 증가된 후 일정하게 유지된 반면, 폭은 둘레증가에 관계없이 단열로 유지되었다. 그리고 방사조직에서도 정상 개체에 비해 樹冠部가 제거된 개체에서 다소 낮은 것으로 나타났고, 폭의 차이는 찾아볼 수 없었다. 그런데 둘레의 증가에 따른 새로운 2기방사조직의 발생은 방추형 시원세포의 말단부(Fig. 4B) 및 측부의 일부가 분리되어(Fig. 4C) 발생되었으며, 이 전에 있어서 정상 개체와 樹冠部가 제거된 개체사이의 차이는 관찰되지 않았다.

고찰

이태리 포플러의 형성층은 전형적인 비계층상 형성층으로 방추형 시원세포의 길이는 평균 508.2 μm(279.3~737.0 μm)으로 줄기의 둘레가 증가됨에 따라 점차 증가된 후에

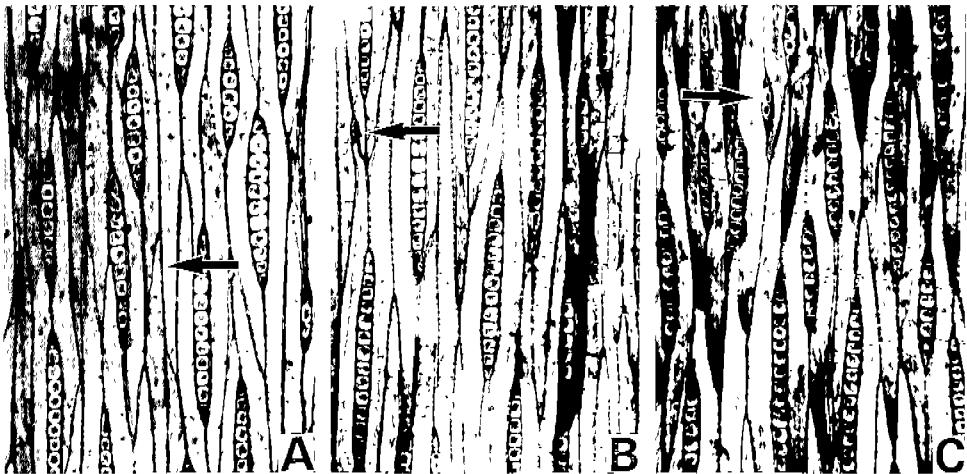


Fig. 4. Photomicrographs show the pseudotransverse division (A) and origin of a new ray initials by division of end (B) and of the side (C) of fusiform initials in the cambium of *Populus euramericana*. ×100.

Table 1. The size variation of the cambial initials in relation to the growing girth of the decapitated and normal *Populus euramericana*

Circumference (cm)		Fusiform initials (μm)			Ray initials (No. of cell)	
		Length	Diameter	Tapering end	Height	Width
1	NP	279.2± 27.2	15.2± 1.8	91.0± 10.9	9.9± 1.8	1.0± 0
4	NP	437.2± 37.6	21.4± 2.1	143.9± 17.7	12.3± 1.1	1.0± 0
8	NP	502.7± 40.5	22.2± 2.0	160.0± 14.9	12.8± 1.9	1.0± 0
20	NP	640.0± 46.4	26.1± 2.2	185.5± 20.7	14.4± 2.0	1.0± 0
40	DP	411.3± 40.4	19.1± 2.1	85.7± 12.9	8.7± 1.4	1.0± 0
	NP	701.1± 70.4	26.1± 2.1	190.5± 37.5	13.2± 2.0	1.0± 0
60	DP	465.6± 24.7	19.6± 1.7	92.5± 11.1	10.1± 1.9	1.0± 0
	NP	727.1± 80.4	32.3± 4.1	196.5± 20.2	12.7± 2.1	1.0± 0
80	DP	479.8± 25.7	21.4± 2.5	96.6± 12.4	10.3± 3.2	1.0± 0
	NP	736.9± 86.6	30.7± 2.9	196.3± 20.9	13.3± 3.2	1.0± 0
100	DP	485.7± 30.9	24.7± 2.5	101.3± 12.7	11.4± 2.4	1.0± 0
	NP	737.0± 64.4	30.5± 3.4	197.8± 21.6	12.8± 2.6	1.0± 0

DP, decapitated plant; NP, normal plant.

Table 2. The size variation of vessel member and xylem ray in relation to the growing girth of the decapitated and normal *P. euramericana*

Circumference (cm)		Vessel member (μm)		Ray (No. of cell)		
		Length	Diameter	Height	Width	
1	NP	295.4± 23.4	45.3± 4.8	13.9± 2.1	1.0± 0	
4	NP	424.4± 70.1	53.4± 12.7	15.1± 2.0	1.0± 0	
8	NP	498.9± 50.7	58.7± 11.2	17.7± 2.1	1.0± 0	
20	NP	626.2± 60.2	66.0± 14.4	17.8± 2.8	1.0± 0	
40	DP	455.7± 29.9	38.0± 5.2	8.5± 2.3	1.0± 0	
	NP	710.1± 126.4	76.1± 14.4	17.1± 3.1	1.0± 0	
60	DP	467.8± 41.3	40.7± 8.5	10.2± 2.7	1.0± 0	
	NP	748.9± 129.7	85.3± 19.7	17.6± 3.3	1.0± 0	
80	DP	478.9± 47.9	43.7± 5.2	10.1± 3.2	1.0± 0	
	NP	726.9± 115.2	82.6± 18.6	16.9± 3.8	1.0± 0	
100	DP	490.7± 40.4	54.1± 5.9	11.4± 2.3	1.0± 0	
	NP	740.5± 98.9	82.6± 17.4	17.2± 3.5	1.0± 0	

DP, decapitated plant; NP, normal plant.

일정하게 유지되는 경향을 나타냈다. 이런 경향은 *Pinus strobus*(Bannan, 1962), *Populus tremula*(Hejnowicz and Hejnowicz, 1958), *Pyrus communis*(Evert, 1961), *Dalbergia sissoo*(Ghouse and Yunus, 1973), *Polialthia longifolia*(Ghouse and Hashmi, 1980) 및 물오리나무(한과 소, 1990) 등에서도 보고된 바 있다. 그러나 樹冠部를 제거한 개체에서는 방추형 시원세포의 길이가 계속해서 다소 증가되는 경향을 보이는데, 이런 현상은 *Polygonum lapathifolium*(Cumbie, 1969a)과 *Apocynum sibiricum*(Cumbie, 1969b)의

Table 3. The size variation of sieve tube member and phloem ray in relation to the growing girth of the decapitated and normal *P. euramericana*

Circumference (cm)		Sieve tube member (μm)		Ray (No. of cell)	
		Length	Diameter	Height	Width
1	NP	292.2± 28.1	15.0± 2.3	14.1± 2.9	1.0± 0
4	NP	421.8± 46.5	25.5± 2.9	16.6± 2.4	1.0± 0
8	NP	493.7± 36.3	26.7± 3.5	18.0± 3.7	1.0± 0
20	NP	626.8± 64.4	29.4± 3.4	16.7± 3.2	1.0± 0
40	DP	410.4± 23.8	25.2± 2.1	7.9± 1.2	1.0± 0.2
	NP	703.3± 62.5	30.2± 3.8	18.1± 3.3	1.0± 0
60	DP	467.8± 42.1	27.6± 3.6	9.9± 3.0	1.0± 0.2
	NP	699.3± 59.4	30.4± 3.2	19.3± 2.4	1.0± 0
80	DP	467.4± 47.7	27.7± 2.5	10.6± 2.5	1.0± 0.2
	NP	704.3± 55.6	29.6± 4.5	18.9± 2.6	1.0± 0
100	DP	479.6± 38.5	29.4± 2.9	11.5± 3.0	1.0± 0.2
	NP	694.8± 64.9	29.5± 4.3	17.0± 3.2	1.0± 0

DP, decapitated plant; NP, normal plant.

경우와 유사하였다. 그런데 비계층상 형성층의 둘째증가는 주로 偽橫斷分裂과 뒤이은 낭세포의 신장생장에 의해 일어난 것으로 알려진 바 있으며(Bailey, 1923; Bannan and Whalley, 1950; Bannan, 1956, 1960; Hejnowicz, 1961; Ghouse and Iqbal, 1981; 한과 소, 1990), 방추형 시원세포의 길이는 垂層分裂보다, 분열 후 낭세포의 신장생장을 및 짧은 낭세포의 소실율과 밀접한 관계가 있는 것으로 보고된 바 있다(Philipson and Butterfield, 1967). 또한 형성층의 垂層分裂은 형성층의 나이, 2기목부에 의한 압력

및 結實 등의 영향을 받게 된다(Wilson, 1966; Cumbie, 1963). 이태리 포플러에서 줄기의 둘레가 증가됨에 따라 방추형 시원세포의 길이가 증가되는 것은 垂層分裂빈도가 높고 짧은 낭세포의 소실율이 낮은 어린 줄기와는 반대로, 성숙한 줄기에서는 분열빈도는 낮으나 낭세포의 소실율이 높아서 분열에 의한 길이의 감소가 적을 뿐 아니라 낭세포의 소실로 인한 공간이 인접세포의 신장생장을 제고시키는 효과를 갖기 때문인 것으로 여겨진다. 그런데 형성층에서의 垂層分裂이 방추형 시원세포의 길이를 증감시키는 요인으로 작용한다는 연구가 보고된 바 있다(Wilson, 1966; Ghose and Iqbal, 1977; Ghose and Hashmi, 1980; Iqbal and Ghose, 1987). 그러나 이와는 달리 垂層分裂이 방추형 시원세포의 길이에 별로 영향을 미치지 않으며 길이의 변화는 단순히 유전적 결과라는 견해도 있다(Bannan, 1964). 그런데 두 개체간의 방추형 시원세포의 크기를 비교해 보면 樹冠部가 제거된 개체에 비해 정상 개체에서 훨씬 더 큰 것으로 나타났다. 이러한 차이는 다음과 같은 원인 때문인 것으로 보인다. 즉 정상개체의 경우 樹冠部에서 성장호르몬과 대사산물 등이 정상적으로 공급됨으로써 세포분열과 뒤이은 낭세포의 확대 및 신장생장이 활발히 이루어지는 반면, 樹冠部가 제거된 개체에서는 이들 물질의 공급이 차단됨으로써 세포분열의 빈도가 낮을 뿐만 아니라 낭세포의 분화(확대 및 신장생장)도 충분히 이루어지지 못한 것으로 추측된다. 이러한 견해는 *Acer saccharum* (Evert *et al.*, 1972)과 *Populus tremuloides* (Evert and Kozlowski, 1967) 등의 연구결과에서도 언급되어 있다. 또한 소나무속식물(Larson, 1960), *Larix decidua* (Balatinecz and Kenedy, 1968), *Populus robusta* (Digby and Wareing, 1966), *Picea abies* 와 *Picea sitchensis* (Denne and Wilson, 1977) 등에서도 오옥신이 세포의 크기를 증대시키는 것으로 밝혀졌다. 그러나 이와는 달리 정단부에서부터의 거리가 증대됨에 따라 오옥신의 농도가 낮아지고 이로 인해 기부로 갈수록 큰 도관절을 갖게 되며(Aloni, 1980, 1982; Denne and Whitbred, 1978; Meicenheimer and Larson, 1983), 이러한 경향은 농도차에 따른 분화속도의 차이에서 비롯된다는 견해도 있다(Aloni and Zimmermann, 1983; Colbert and Evert, 1982; Zimmermann and Potter, 1982).

한편 줄기의 둘레증가에 따른 도관절 및 사관절의 길이와 폭이 점진적으로 증가된 후 일정하게 유지되는 현상은 방추형 시원세포와 거의 일치되었는데, 이러한 경향은 *Tilia japonica* (Fukajawa and Ohtani, 1982), *Betula pubescens* 와 *Betula pendula* (Bhat and Kärkkäinen, 1981) 등에서도 보고된 바 있다. 그러나 *Hibiscus lasiocarpus* (Cumbie, 1963)와 *Bocconia vulcanica* (Cumbie, 1983)에서는 垂層分裂후 낭세포의 신장생장의 일어나지 않아서 오히려 감소되는 것으로 알려진 바 있다.

또한 2기목부의 방사조직이 기원되는 방사조직 시원세포와 이에서 비롯된 목부 및 사부방사조직의 높이는 줄기의 둘레가 증가됨에 따라 점진적으로 증가된 후 일정하게 유지되는 것으로 나타났다. 이와 같은 높이의 증가는 주로 방사조직 시원세포의 횡단분열에 의해 일어나는 것으로 보이며, 이는 *Acer saccharum* (Gregory, 1977)과 물오리나무(한과 소, 1990)의 경우와 유사하다.

樹冠部가 제거된 개체에 비해 정상 개체에서 방사조직의 높이가 높게 나타나는데, 이는 정상 개체에서 물질의 저장 및 수송 등의 생리적 활성과 안정성이 더 높기 때문인 것으로 해석된다(Esau, 1953; Lebedenko, 1962; 임파 소, 1991). 그런데 2기생장의 진행에 따른 새로운 2기방사조직의 발생양식에 있어서 정상 개체와 樹冠部가 제거된 개체사이의 차이는 관찰되지 않았다. 이와 같은 2기방사조직은 대개 방추형 시원세포의 말단부 또는 측부의 일부가 분리되어 1~2 세포의 높이로 발생되며 이러한 방식에 의한 방사조직의 발생은 *Pyrus malus* (Evert, 1963), 물오리나무(한과 소, 1990) 및 감나무와 벽오동(한과 소, 1991) 등의 연구에서도 보고된 바 있다. 그런데 2기방사조직의 발생은 방추형 시원세포와 방사조직 시원세포사이의 물리적인 접촉정도(Philipson *et al.*, 1971), 또는 미지의 자극물질이 축적된 결과에 의해 조절된다(Carmi *et al.*, 1972) 등의 견해가 알려져 있으나 이러한 요인에 대한 연구가 이루어져야 할 것으로 사료된다.

이상에서와 같이 정상 개체와 樹冠部가 제거된 개체사이의 형성층 시원세포와 그 유도세포들은 상당한 해부학적 차이를 보였다. 이는 樹冠部가 제거됨으로써, 정단부에서 성장호르몬 및 대사산물 등의 공급이 제대로 이루어지지 못한 결과 형성층에서의 세포분열을 비롯한 세포의 분화 및 생리적 활성이 정상적으로 이루어지지 못한 것으로 보인다. 그러나 오히려 오옥신의 농도가 낮을 경우 더 큰 도관을 갖는다는 연구보고도 있으므로(Aloni, 1980), 이를 분명히 하기 위해서는 해부학적 연구와 더불어 성장호르몬 및 대사산물 등의 정량적분석과 아울러 이들이 세포분화에 미치는 효과 등에 대한 연구가 함께 이루어져야 할 것으로 사료된다.

적 요

樹冠部를 제거하여 정단부로부터 성장조절물질과 대사산물의 공급이 차단된 이태리 포플러와 정상 개체에서 형성층 시원세포와 그 유도세포의 변이 양상을 탐고하고자 본 연구를 시도하였다. 줄기의 둘레가 증가됨에 따라 방추형 시원세포, 도관절 및 사관절의 크기는 樹冠部를 제거한 개체에 비해, 정상 개체에서 더 큰 것으로 나타났다. 이러한 차이는 형성층 시원세포의 분열빈도, 낭세포의 소실율 및

신장율이 정상 개체에서 더 높는데 기인되는 것으로 여겨진다. 또한 방사조직의 높이도 樹冠部가 제거된 개체에 비해 정상 개체에서 더 높은 것으로 나타났다.

참 고 문 헌

- Aloni, R. 1980. Role of auxin and sucrose in the differentiation of sieve and tracheary elements in plant tissue cultures. *Planta* **150**: 255-263.
- Aloni, R. 1982. Role of cytokinin in differentiation of secondary fibers. *Plant Physiol.* **70**: 1631-1633.
- Aloni, R. and M.H. Zimmermann. 1983. The control of vessel size and density along the plant axis. -a new hypothesis. *Differentiation* **24**: 203-208.
- Bailey, I.W. 1923. The cambium and derivatives. II. Size variation in cambial initials. *Am. J. Bot.* **7**: 355-367.
- Balatinecz, J.J. and R.W. Kenedy. 1968. Mechanism of early-wood-latewood differentiation in *Larix decidua*. *Tappi* **51**: 414-422.
- Bannan, M.W. 1956. Some aspects of the elongation of fusiform cambial cells in *Thuja occidentalis* L. *Can. J. Bot.* **35**: 785-884.
- Bannan, M.W. 1960. Ontogenetic trends in conifer cambium with respect of frequency of anticlinal division and cell length. *Can. J. Bot.* **38**: 795-802.
- Bannan, M.W. 1962. Cambial behavior with reference to cell length and ring width in *Pinus strobus* L. *Can. J. Bot.* **40**: 1057-1062.
- Bannan, M.W. 1964. Tracheid size and anticlinal divisions in the cambium of *Pseudotsuga*. *Can. J. Bot.* **42**: 603-631.
- Bannan, M.W. and B.E. Whalley. 1950. The elongation of fusiform cambial cells in *Chamaecyparis*. *Can. J. Bot.* **28**: 341-355.
- Berlyn, G.P. and J.P. Miksche. 1976. Botanical Microtechnique and Cytochemistry. The Iowa State Univ. Press, Ames, Iowa. pp. 128-129.
- Bhat, K.M. and M. Kärkkäinen. 1981. Variation in structure and selected properties of Finnish birch wood. IV. Fiber and vessel length in branches, stems and roots. *Silva Fennica* **1**: 10-17.
- Bissing, D.R. 1982. Variation in qualitative anatomical features of the xylem of selected dicotyledonous woods in relation to water availability. *Bull. Torrey Bot. Club* **109**: 371-384.
- Carlquist, S. 1962. A theory of pedomorphosis in dicotyledonous woods. *Phytomorphology* **12**: 30-45.
- Carmi, A., T. Sachs and A. Fahn. 1972. The relation of ray spacing to cambial growth. *New Phytol.* **71**: 349-353.
- Colbert, J.T. and R.F. Evert. 1982. Leaf vasculature in sugar cane (*Saccharum officinarum* L.). *Planta* **156**: 136-151.
- Cumbie, B.G. 1963. The vascular cambium and xylem development in *Hibiscus lasiocarpus*. *Am. J. Bot.* **50**: 944-951.
- Cumbie, B.G. 1969a. Developmental changes in the xylem and vascular cambium of *Apocynum sibiricum*. *Bull. Torrey Bot. Club* **96**: 629-640.
- Cumbie, B.G. 1969b. Developmental changes in the vascular cambium of *Polygonum lapathifolium*. *Am. J. Bot.* **56**: 139-146.
- Cumbie, B.G. 1983. Developmental changes in the wood of *Bocconia vulcanica* DONN. SMITH. *IAWA Bull. n. s.* **4**: 131-140.
- Denne, M.P. and J.E. Wilson. 1977. Some quantitative effect of indoleacetic acid on the wood production and tracheid dimension of *Picea*. *Planta* **134**: 223-228.
- Denne, M.P. and V. Whitbread. 1978. Variation of fiber length within trees of *Fraxinus excelsior*. *Can. J. For. Res.* **8**: 253-260.
- Digby, J. and P.F. Wareing. 1966. The effect of applied growth hormones on cambial division and the differentiation of the cambial derivatives. *Ann. Bot. n. s.* **30**: 540-548.
- Dinwoodie, J.M. 1961. Tracheid and fiber length in timber: A review of literature. *Forestry* **34**: 125-144.
- Esau, K. 1953. Plant Anatomy. John Wiley and Sons Inc. New York. 735 pp.
- Esau, K. 1977. Anatomy of Seed Plants. John Wiley and Sons. New York. pp. 145-155.
- Evert, R.F. 1961. Some aspects of cambial development in *Pyrus communis*. *Am. J. Bot.* **48**: 479-488.
- Evert, R.F. 1963. The cambium and seasonal development of phloem in *Pyrus malus*. *Am. J. Bot.* **50**: 149-159.
- Evert, R.F. and T.T. Kozłowski. 1967. Effect of isolation of bark on cambial activity and development of xylem and phloem in trembling aspen. *Am. J. Bot.* **54**: 1045-1055.
- Evert, R.F., T.T. Kozłowski and J.D. Davis. 1972. Influence of phloem blockage on cambial growth of sugar maple. *Am. J. Bot.* **59**: 632-641.
- Fahn, A. 1964. Some anatomical adaptations of desert plants. *Phytomorphology* **14**: 93-102.
- Fukajawa, K. and J. Ohtani. 1982. Within a tree variation of wood element size in *Tilia japonica*. *IAWA Bull. n. s.* **2**: 201-206.
- Ghouse, A.K.M. and S. Hashmi. 1980. Changes in the vascular cambium of *Polyalthia longifolia* Benth. et Hork. (Annonaceae) in relation to the girth of the tree. *Flora* **170**: 135-143.
- Ghouse, A.K.M. and M. Iqbal. 1977. Variation trends in the cambial structure of *Prosopis spicigera* L. in relation to the girth of the tree axis. *Bull. Torrey Bot. Club* **104**: 197-201.
- Ghouse, A.K.M. and M. Iqbal. 1981. Cell length variation within the bark and wood with respect to the develop-

- ment of trees. In, *Advances in Forest Genetics*, Khosla (ed.). Ambika Publ. New Delhi. pp. 192-212.
- Ghouse, A.K.M. and M. Yunus. 1973. Some aspect of cambial development in the shoot of *Dalbergia sissoo* Roxb. *Flora* **162**: 549-558.
- Gregory, R.A. 1977. Cambial activity and ray cell abundance in *Acer saccharum*. *Can. J. Bot.* **55**: 2559-2564.
- 韓京植, 蘇雄永. 1990. 물오리나무 [*Alnus hirsuta* (SPACH) Rupr.] 줄기의 둘레에 따른 維管束形成層과 二期木部の 構造的 變化. *식물학회지* **33**: 153-158.
- 韓京植, 蘇雄永. 1991. 감나무와 벽오동 樹幹의 둘레증가에 따른 形成層原始細胞와 그 誘導 細胞의 發生學的 變化. *식물학회지* **34**: 191-199.
- Hejnowicz, Z. 1961. Anticlinal divisions, intrusive growth and loss of fusiform initials in nonstoried cambium. *Acta Soc. Bot.* **30**: 729-758.
- Hejnowicz, A and Z. Hejnowicz. 1958. Variation of length of vessel members and fibers in the trunk of *Populus tremula* L. *Acta Soc. Bot.* **27**: 139-159.
- 林東沃, 蘇雄永. 1991. 數種의 木本植物에 있어서 正常 빛 왜 소개체의 二期木部の 比較解剖 *식물학회지* **34**: 9-18.
- Iqbal, M. and A.K.M. Ghouse 1987. Anatomy of vascular cambium of *Acacia nilotica* (L.) Del. var. *telia* Troup (Mimosaceae) in relation to age and season. *Bot. J. Linnean Soc.* **94**: 385-397.
- Larson, P.R. 1960. A physiological consideration of spring wood, summer wood transition in red pine. *Forest Science.* **6**: 110-122.
- Lebedenko, L.A. 1962. Comparative anatomical analysis of mature wood of roots and stems of some woody plants. Translocation RTS 2194. National Lending Library for Science and Technology. Boston. pp. 66-91.
- Mahmoodezzafar and M. Iqbal. 1986. Variation in size and amount of wood element across and within the growth rings in *Terminolia tomentosa*. *Flora*. **178**: 191-196.
- Meichenheimer, R.D. and P.R. Larson. 1983. Empirical models for xylogenesis in *Populus deltoides*. *Am. J. Bot.* **51**: 491-502.
- Panshin, A.J. and C. de Zeeuw. 1980. Textbook of Wood Technology. McGraw-Hill Book Co. pp. 55-666.
- Patel, R.N. 1971 Anatomy of stem and root wood of *Pinus radiata* D. Don. *N. J. For. Sci.* **1**: 37-49.
- Philipson, W.R. and B.G. Butterfield. 1967. A theory on the causes of size variation in wood elements. *Phytomorphology* **17**: 155-159.
- Philipson, W.R. and I.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. London. Chapman and Hall. pp. 39-84.
- Sass, J.Z. 1971. *Botanical Microtechnique* (3rd ed.). The Iowa State Univ. Press, Ames, Iowa. pp. 31-148.
- Taylor, F.W. 1974. Differences in the wood of *Eucalyptus grandis* grown in different parts of South Africa. *South African Forestry J.* **91**: 14-18.
- Wilson B.F. 1966. Mitotic activity in the cambial zone of *Pinus strobus* L. *Am. J. Bot.* **53**: 364-372.
- Zimmermann, M.H. and D. Potter. 1982. Vessel length distribution in branches, Stems, and roots of *Acer rubrum* L. *IAWA Bull.* **3**: 103-109.