

## 수종의 버드나무과 유관속 형성층의 구조에 관한 비교연구

한 경 식

우석대학교 자연과학대학 생물학과

### Comparative Study on the Structure of Vascular Cambium in Some Salicaceae

Kyeong Sik Han

Department of Biology, College of Natural Sciences, Woosuk University, Chonju, 565-701 Korea

#### ABSTRACT

Vascular cambium in 16 species of Salicaceae is nonstoried in all of them and is made up of fusiform and ray initials. The growth of cambial girth occurred by pseudotransverse division of fusiform initials and subsequent apical intrusive growth of daughter initials. The measurements of fusiform initials in tangential sections have revealed that the average length varies from 252.2-437.1 $\mu$ m in investigated species, with the maximum being in *Populus euramericana* and the minimum in *Salix purpurea* var. *multinervis*. The length of fusiform initials depends on the length of the tapering end wall, therefore, the longer the length of the tapering end wall, the longer the length of fusiform initials. Ray initials have their own size, magnitude, and frequency of occurrence in each species. The relative proportion of ray initials fall about 15.0-24.5% in Salicaceae. Shrubby species of *Salix* have a lower ratio of ray initials than the species which possess wider trunks. New ray initials are originated from cut off the side or the end of fusiform initials and central partition of a fusiform initials.

**Key words:** pseudotransverse division, tapering end wall, initials, trunks

#### 서 언

송백류의 형성층에 관한 연구는 비교적 상세하게 이루어진 바 있으나(Philipson 등, 1971), 쌍자엽식물의 형성층에 관한 연구는 아직도 미흡한 실정이다(Ajmal 등, 1986). 특히 형성층에 관한 정보의 대부분은 2기목부의 연구를 통해 간접적으로 추정된 것으로서 형성층과 그 유도체세포의 크기에 관한 연구는 비교적 최근에서야 불과 몇몇 식물에서 이루어진 바 있다(Ghouse와 Hashmi, 1980; Mahmooduzzafar와 Iqbal, 1986; Iqbal와 Ghouse, 1987).

한편 전세계적으로 340여종이 분포하는 것으로 알려진 버드나무과의 해부학적 특징이 Solereder(1909)

를 비롯하여 Hermann(1922), Metcalfe와 Chalk(1950) 등에 의해 일부 기재된 바 있으나, 형성층에 관한 기재는 전혀 찾아볼 수 없다. 그러나 비록 형성층세포의 구조나 활동이 2기목부에 반영된다 할지라도 원시세포와 이에서 비롯된 유도체세포 사이에는 분화과정에서 야기된 다양한 차이가 있을 것으로 예상된다. 또한 형성층 자체의 구조적 특징과 분열활동에 관한 연구는 2기목부의 분화과정 뿐 아니라 수목의 2기생장을 이해하는데 있어서도 대단히 중요한 것으로 여겨진다. 따라서 본 연구는 버드나무과의 줄기에서 유관속 형성층의 구조적 특징을 밝히고자 시도되었다.

## 재료 및 방법

본 연구에 이용된 버드나무과의 3속 16종은 전주 시 반월동에 위치한 한국도로공사 전주묘포장에서 채집되었다. 각각의 종은 크기가 비슷한 3개 체씩을 선택하여 지상부로부터 약 1.5m되는 부위에서 맨 외측 연륜과 수피가 포함된 2cm×2cm크기의 절편을 떼어냈다. 이와 같이 채취된 재료에서 형성층대를 중심으로 안쪽에 약간의 2기목부와 수피가 포함된 5mm×5mm 크기의 절편을 떼어 FAA 용액속에서 탈기한 후 약 일주일 동안 고정하였다. 이어서 부칠알코올 탈수 과정을 거쳐 파라플라스트에 매몰하였다(Sass, 1971). 이와 같이 매몰된 재료를 로타리 마이크로톰을 사용하여 10 $\mu$ m 두께의 연속접선절편을 만든 다음 헤마톡시린, 사프란 및 라이트그린으로 삼원염색 후 카나다발삼으로 봉입하여 영구표본을 만들었다(Berlyn과 Miksche, 1976). 이상과 같이 만들어진 표본을 검경

하여 형성층대의 접선단면상에서 방추형 시원세포의 길이와 폭, 경사진 말단벽(tapering end wall)의 길이, 방사조직 시원세포의 높이와 폭 등을 각각의 종별로 100개 체씩 측정하여 평균과 표준편차를 구하였다. 그런데 경사진 말단벽의 길이는 방추형 시원세포의 끝부분의 경사진 벽의 길이를 측정하였고, 형성층대의 접선단면상에서 방사조직 및 방추형 시원세포의 비율은 Ghouse와 Iqbal(1975)의 방법에 따라 구하였다.

## 결 과

버드나무과의 줄기는 경사진 말단벽을 갖는 방추형 시원세포와 등경성의 세포로 이루어진 방사조직 시원세포가 불규칙적으로 배열된 전형적인 비계층상 형성층을 갖는 것으로 밝혀졌다(그림 1A-D, 그림 2A-D). 이러한 버드나무과에서 줄기의 2기생장에 따른 형성층의 둘레 증가는 위횡단분열과 뒤이은 낭세포

Table 1. Size variation of cambial cell in some Salicaceae.

Cell type	Fusiform initials( $\mu$ m)			Ray initials			
	Length	Diameter	Length of tapering end wall	Height	Width	Number*	Ratio(%)
<i>Chosenia bracteosa</i>	396.1±33.9	19.5±1.1	110.4±10.4	10.6±1.2	1.1±0.2	82.3±6.5	21.4±1.3
<i>Populus alba</i>	363.3±35.7	17.3±1.0	86.3±6.8	10.1±1.3	1.0±0	81.0±7.9	19.0±1.1
<i>P. × tomentiglandulosa</i>	346.7±40.3	20.2±1.2	80.2±9.4	11.2±1.6	1.1±0.3	73.6±7.5	19.8±2.0
<i>P. deltoides</i>	360.3±30.5	14.0±0.6	85.3±5.6	9.5±0.8	1.0±0	100.1±13.2	20.2±2.3
<i>P. nigra × P. maximowiczii</i>	317.9±22.7	15.9±0.5	76.5±6.1	9.8±1.2	1.0±0	80.8±8.9	18.3±1.2
<i>P. nigra</i> var. <i>italica</i>	421.8±34.2	16.4±0.7	123.4±11.9	10.8±1.4	1.0±0	90.6±7.8	20.6±1.8
<i>P. euramericana</i>	437.1±47.7	21.4±2.7	143.9±17.7	12.3±1.6	1.0±0	78.9±6.7	20.5±2.3
<i>Salix alba</i> var. <i>vitellina</i>	331.6±34.9	20.5±0.9	78.8±8.6	9.7±1.2	1.0±0	75.2±6.6	18.8±2.1
<i>S. babylonica</i>	355.0±36.1	18.1±0.7	80.5±6.7	10.2±2.3	1.1±0.2	88.4±5.7	20.5±1.7
<i>S. matsudana</i> for. <i>tortuosa</i>	254.2±22.6	22.0±1.3	59.4±6.5	7.2±0.8	1.1±0.3	95.2±10.3	21.0±1.8
<i>S. glandulosa</i>	394.7±34.3	17.1±0.9	108.7±9.1	14.2±1.3	1.0±0.2	88.0±6.8	21.4±2.1
<i>S. gracilistyla</i>	390.0±40.9	17.8±0.7	98.4±10.2	9.5±1.5	1.0±0	80.6±8.8	15.0±0.9
<i>S. hallaisanensis</i>	278.6±29.3	15.3±0.6	68.9±7.5	11.8±1.7	1.0±0.1	77.6±7.9	17.4±2.2
<i>S. purpurea</i> var. <i>multinervis</i>	252.2±31.2	15.1±1.1	63.4±5.8	7.1±1.2	1.1±0.3	72.5±7.3	15.4±1.3
<i>S. florida</i>	261.8±23.4	15.0±0.8	61.7±7.6	15.3±2.1	1.6±0.4	82.4±8.0	21.9±1.8
<i>S. sachalinensis</i>	284.9±30.6	17.2±0.9	67.4±8.2	9.4±1.3	1.1±0.2	111.6±9.7	24.5±1.7

Number\*: number of ray per mm<sup>2</sup>

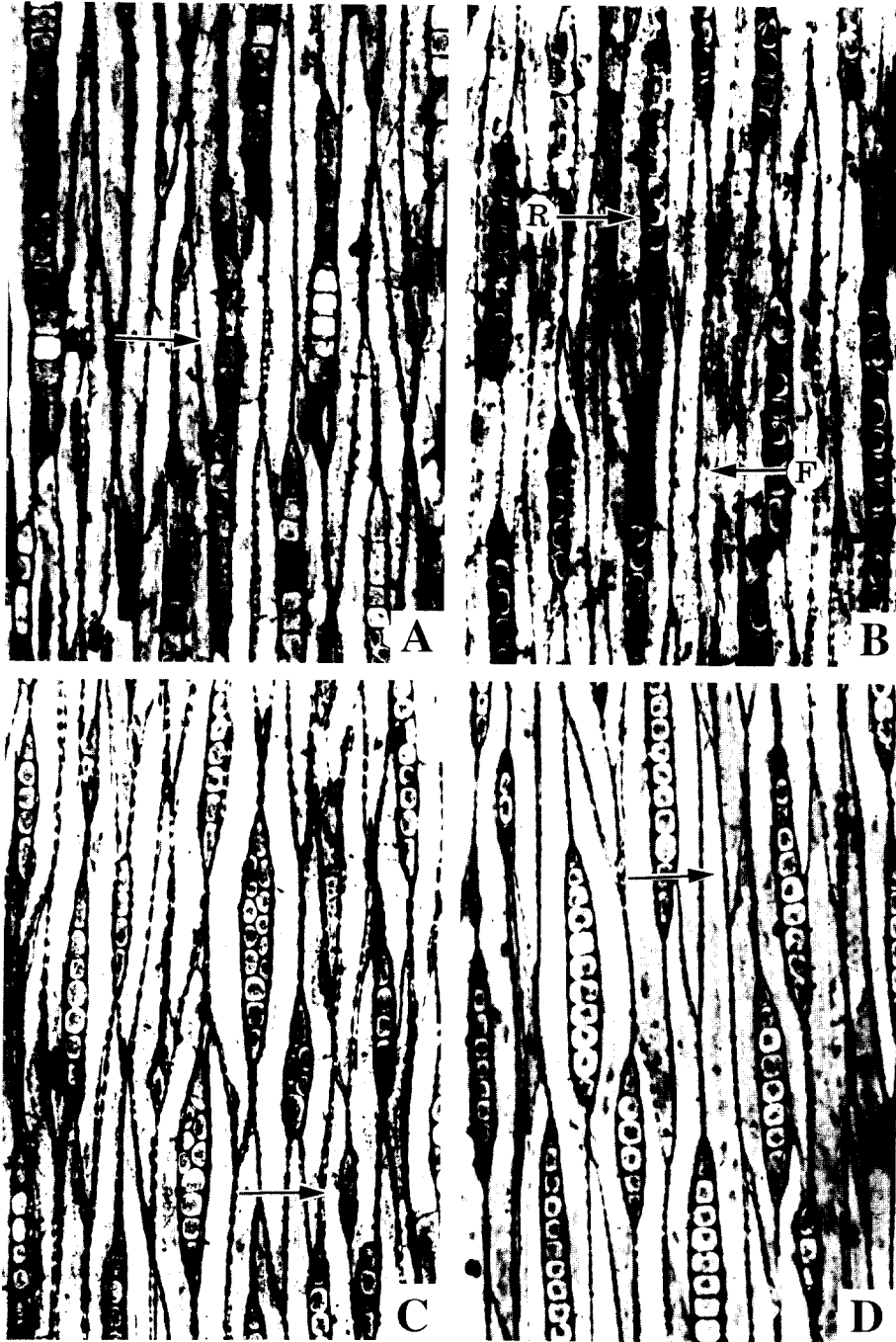


Fig. 1A-D. Photomicrographs show nonstratified cambium of some Salicaceae in tangential view. A: *Chosenia bracteosa*. Arrow indicates the occurrence of new ray initials by central partition of a fusiform initials. B: *Populus alba*. Ⓕ: fusiform initials Ⓖ: ray initials C: *Populus tomentiglandulosa*. Arrow indicates the occurrence of new ray initials by cut off the side of a fusiform initials. D: *Populus euramericana*. Arrow indicates the pseudotransverse wall of a newly divided cell.  $\times$  300.

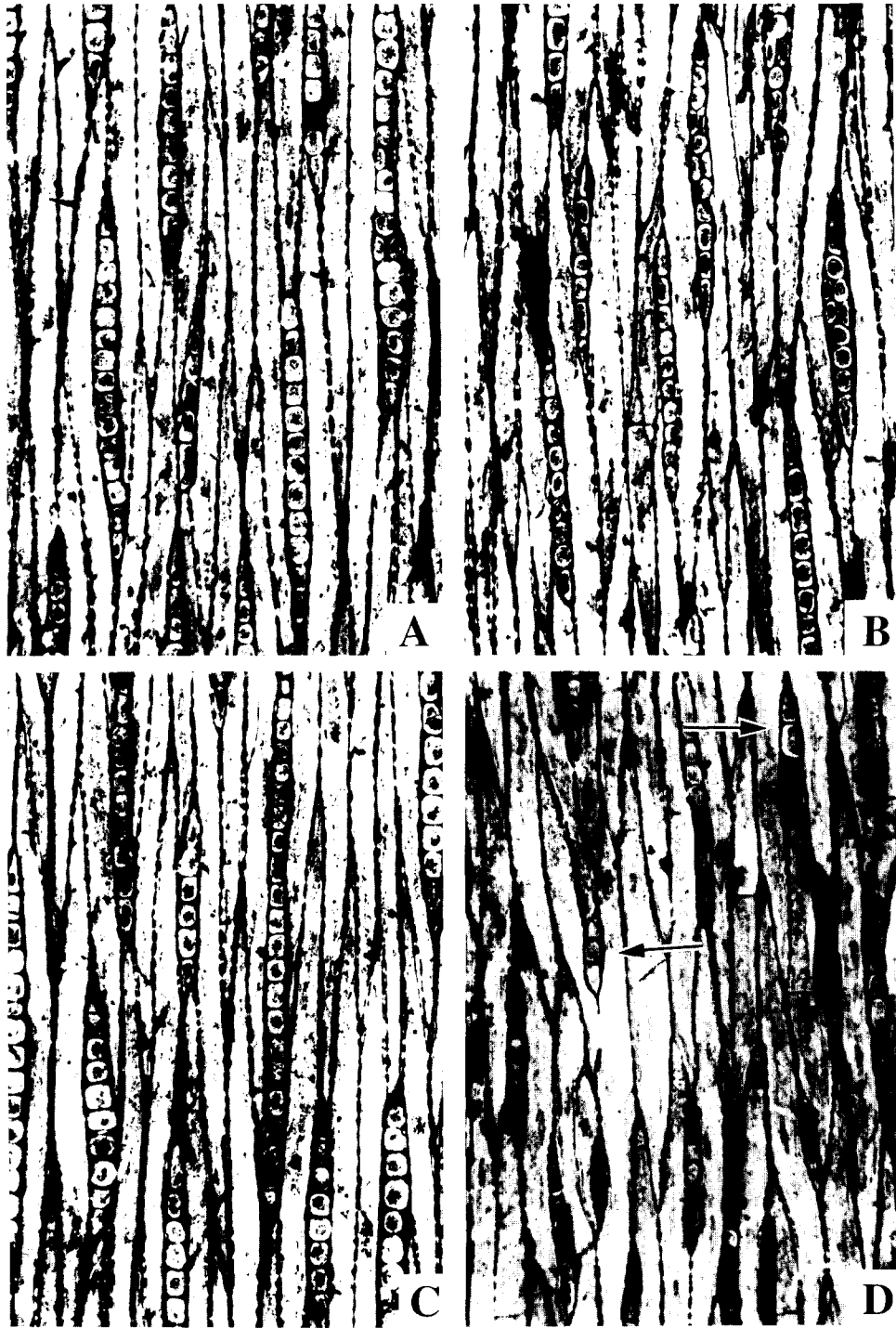


Fig. 2A-D. Photomicrographs show nonstratified cambium of some Salicaceae in tangential view. A: *Populus nigra* var. *italica*. B: *Salix alba* var. *vitellina*. C: *Salix hallaisanensis*. D: *Salix matsudana* for. *tortuosa*. Arrows indicate the occurrence of new ray initials by cut off the end of a fusiform initials.  $\times 300$ .

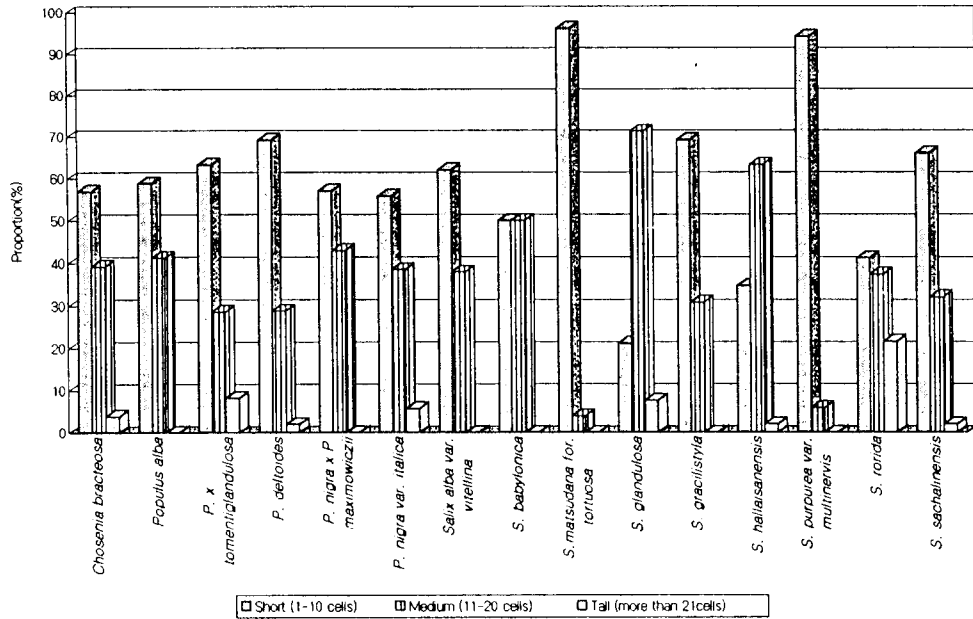


Fig. 3. Histogram represents frequency of ray initials of different heights in some Salicaceae.

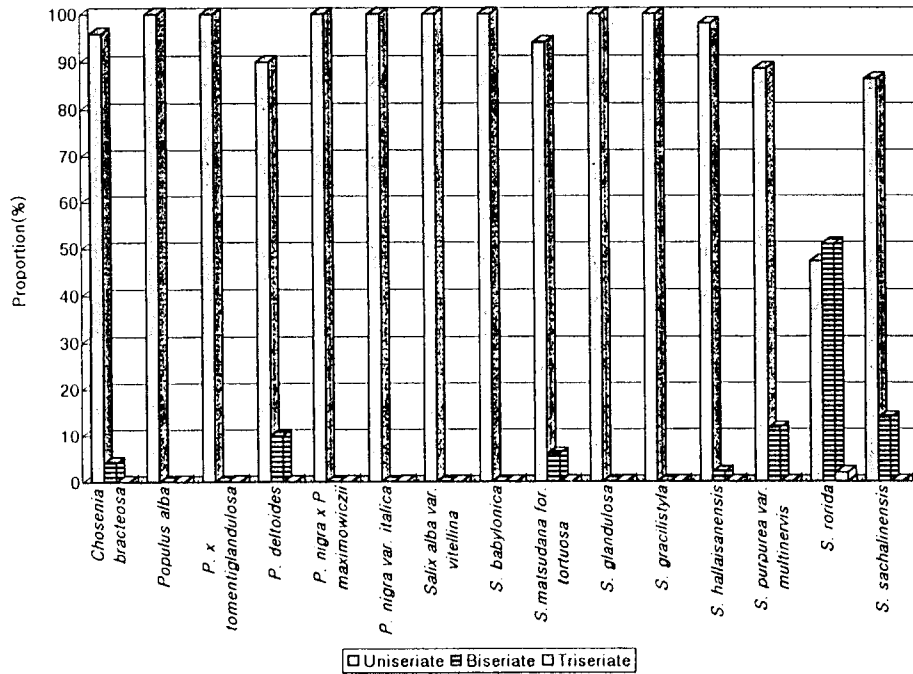


Fig. 4. Histogram shows frequency of ray initials of different widths in some Salicaceae.

의 관입생장에 의해 이루어졌다(그림 1D). 형성층대의 접선단면상에서 방추형 시원세포의 길이는 252.2-

437.1 $\mu$ m으로 종에 따른 큰 변이를 나타냈으며, 이태리포플라에서 가장 긴 반면 개키버들에서 가장 짧은

것으로 밝혀졌다(표 1). 또한 속간의 방추형 시원세포의 길이는 새양버들속, 사시나무속 그리고 버드나무속 순으로 버드나무속이 평균 311.4 $\mu\text{m}$ 으로 두 속에 비해 훨씬 더 짧았다. 그런데 방추형 시원세포의 경사진 말단벽의 길이는 59.4-143.9 $\mu\text{m}$ 으로 종에 따라 상당한 변이를 나타냈으며, 대체적으로 말단벽의 길이가 길수록 방추형 시원세포의 길이도 더 긴 것으로 밝혀졌다. 방추형 시원세포의 직경은 평균 14-22.0 $\mu\text{m}$ 으로 미루나무에서 가장 좁았고 용버들에서 가장 넓었다.

한편 방사조직 시원세포의 크기와 분포수등에서도 종에 다른 다양한 차이가 관찰되었다. 방사조직 시원세포의 높이는 평균 7.1-15.3세포로 관목인 개키버들에서 가장 낮은 반면 분버들에서 가장 높은 것으로 밝혀졌다. 접선단면상에서 방사조직 시원세포를 높이에 따라 저(1-10 세포), 중(11-20세포) 및 고(21세포 이상)로 구분하면 용버들과 개키버들의 경우 저 방사조직 시원세포가 90%이상을 점유한 데 비해, 수양버들, 왕버들 및 떡버들에서는 중 방사조직 시원세포가 50%이상을 차지하였다(그림 3). 그러나 고 방사조직 시원세포는 16종 가운데 8종에서만 나타났으며 10%미만의 낮은 비율에 불과하였다. 방사조직 시원세포의 폭은 은백양을 비롯한 8종에서는 모두 단열인데 반해 나머지 종의 경우 단열방사조직 시원세포 이외에 2-3열 방사조직 시원세포도 일부 분포하였다(표 1). 그러나 분버들에서는 2열 방사조직 시원세포의 비율이 51%, 3열 방사조직 시원세포가 2%를 차지하여 예외적으로 단열 방사조직 시원세포보다 높은 빈도를 나타냈다(그림 4). 접선단면상에서 단위면적당 방사조직 시원세포의 분포수는 72.5-111.6개로 사할린버드나무에서 가장 높은 빈도를 나타냈다. 또한 방추형 시원세포에 대한 방사조직 시원세포의 비율은 15.0-24.5%로 관목성 줄기를 갖는 종에서 상대적으로 낮은 것으로 밝혀졌다.

줄기의 2기생장에 따른 새로운 방사조직 시원세포는 방추형 시원세포의 중앙부분의 일부가 분리되거나(그림 1A), 또는 말단부(그림 1C)나 측부의 일부가 분리됨으로써(그림 2D) 단열의 1-2세포 높이로 기원되었다.

## 고 찰

버드나무과의 형성층은 이제까지 알려진 대부분의 쌍자엽식물이나 나자식물과 마찬가지로 방추형 시원세포와 방사조직 시원세포로 구성되며 전형적인 비계층상 배열을 하고 있다. 이러한 버드나무과에서 줄기의 2기생장에 따른 형성층의 둘레 증가는 방추형 시원세포의 방사사면분열과 뒤이은 낭세포의 관입생장에 의해 이루어졌다. 이와 같은 위횡단분열은 송백류나 비교적 원시적인 쌍자엽식물에서 주로 일어나는 것으로 보고된 바 있으나(Bailey, 1923; Cumbie, 1967), 비교적 진화된 *Hibiscus laciocarpus*(Cumbie, 1963)와 *Acer pseudoplatanus*(Catesson, 1964) 및 마편초과(Ghouse 등, 1980) 등에서도 일어나는 것으로 밝혀졌다. 그러나 계통학적으로 비계층상 형성층에 비해 더 진화된 구조로 알려진 계층상 형성층에서는 방추형 시원세포의 방사수층분열에 의해 형성층의 둘레 증가가 일어난다(Ghouse와 Yunus, 1974b; Ajmal 등, 1986). 버드나무과에서 방추형 시원세포의 길이는 약 252.2-437.1 $\mu\text{m}$ 으로 구조적으로 원시적인 송백류와 일부 쌍자엽식물과(Bailey, 1923; Bannan, 1951, 1956, 1960a, 1960b, 1962, 1963; Bannan과 Bayly, 1956; Ghouse와 Iqbal, 1975; Ghouse 등, 1975, 1976)에 비해 훨씬 더 짧을 뿐만 아니라 계통학적으로 더 진화된 계층상 형성층을 갖는 과에 비교될 정도로 짧다. 따라서 버드나무과의 형성층이 비록 구조적으로 비계층상 배열을 이루고 있다 할지라도 계통학적으로 상당히 진화된 것으로 여겨진다. 이런 관점에서 볼 때 새양버들속이나 사시나무속에 비해 버드나무속의 형성층이 더 진화된 것으로 보여진다. 그런데 방추형 시원세포의 길이는 위횡단분열 후에 이어지는 낭세포의 관입생장 정도에 크게 영향을 받는 것으로 알려지고 있다(Bannan과 Whalley, 1950; Bannan, 1956). 따라서 낭세포의 관입생장의 결과로 나타난 경사진 말단벽의 길이가 길수록 더 긴 방추형 시원세포를 갖게 되는데 버드나무과의 대부분의 종에서도 이와 동일한 경향을 나타냈다.

한편 방사계의 기원이 되는 방사조직 시원세포는 등경성의 세포로 이루어지며 종에 따라 크기, 상대적 비율 및 분포수등에서 다양한 변이를 갖는 것으로

밝혀졌다. 버드나무과에서 방추형 시원세포에 대한 방사조직 시원세포의 비율은 15.0-24.5%로 종에 따라 다양한 변이를 보였다. 그러나 기존의 *Aeschynomene hispida*(Butterfield, 1973)와 *Abies concolor*(Wilson, 1963, 1964)의 경우 방사조직의 비율이 10%미만으로 보고된 바 있고, *Dalbergia sissoo*(Ghouse와 Yunus, 1973)는 30-40%, *Polyalthia longifolia*(Ghouse와 Hashmi, 1980)에서는 약 28%, 그리고 *Dillenia indica*(Ghouse와 Yunus, 1974a)의 경우 75%로 알려져 식물에 따라 매우 다양한 변이를 나타낸다. 그런데 버드나무과의 경우 특히 관목인 갯버들과 개키버들에서 교목종에 비해 훨씬 더 낮은 비율의 방사조직 시원세포를 갖는 것으로 밝혀졌다. 이러한 경향은 좁은 관목 줄기에 비해 넓은 수간을 갖는 교목성 줄기에서 영양물질과 수분 등의 방사방향으로의 이동에 대한 생리적 요구가 크기때문으로 해석된다. 또한 *Dalbergia sissoo*(Ghouse와 Yunus, 1973a)와 *Prosopis spicigera*(Ghouse와 Iqbal, 1977)의 경우 줄기의 둘레가 증가됨에 따라 방사조직 시원세포의 비율도 증가되는 것으로 밝혀져 이와 같은 견해가 타당한 것으로 여겨진다. 그러나 이와는 달리 *Citrus sinensis*(Khan 등, 1983)와 *Terminolia tomentosa*(Mahmooduzzafar와 Iqbal, 1986) 및 밤나무(한과 소, 1996)에서는 2기성장동안 내내 방사조직 시원세포의 비율이 일정하게 유지되는 것으로 알려지고 있다.

한편 줄기의 2기생장에 따른 방사조직 시원세포의 빈도나 비율은 새로운 방사조직 시원세포의 발생과 밀접하게 관련되는데 버드나무과에서 새로운 방사조직 시원세포는 방추형시원세포의 말단부 또는 측부 및 중앙부의 일부분이 분리되어 단일의 1-2세포 높이로 기원된다. 이와 같은 발생양식이 *Pyrus communis*(Evert, 1961), *Delonix regia*(Ghouse와 Hashmi, 1981) 및 아까시나무(한과 소, 1990)에서도 보고된 바 있다. 또한 2기생장에 따른 새로운 방사조직 시원세포의 발생빈도는 방사조직 시원세포와 방추형 시원세포의 접촉정도(Philipson 등, 1971) 또는 미지의 자극물질의 축적에 의해 조절되는 것으로 알려지고 있으나 (Carmi 등, 1972) 이에 대한 구멍이 필요한 것으로 사료된다.

## 적 요

버드나무과 16종의 형성층은 모두 비계층상으로 방추형 시원세포와 방사조직 시원세포로 이루어졌다. 형성층의 둘레증가는 방추형 시원세포의 위향단분열과 뒤이은 낭세포의 정단 관입생장에 의해 일어났다. 접선단면상에서 방추형 시원세포를 측정할 결과 평균 길이는 252.2-437.1 $\mu$ m으로 다양했으며, 이태리포플러에서 가장 길고 개키버들에서 가장 짧았다. 방추형 시원세포의 길이는 경사진 말단벽의 길이에 좌우되므로, 말단벽의 길이가 길수록 방추형 시원세포도 더 긴 것으로 밝혀졌다. 종에 따라 방사조직 시원세포의 크기, 등급 및 발생빈도 등이 각기 다른 것으로 나타났다. 버드나무과에서 방사조직 시원세포의 상대적인 비율은 약 15.0-24.5%로서 버드나무속의 관목성 종에서 더 넓은 수간을 갖는 나머지 종에 비해 더 낮은 비율을 나타냈다. 새로운 2기방사조직 시원세포는 방추형 시원세포의 말단부나 측부의 일부가 분리되거나 또는 중앙의 일부분이 분할되어 기원되었다.

## 인 용 문 헌

- Ajmal, S., R. Khan & M. Iqbal. 1986. Cambial structure of *Holoptelea integrifolia* Planch. in relation to age. *Flora* 178: 197-202.
- Bailey, I. W. 1923. The cambium and its derivative tissues. V. The increase in girth of cambium. *Am. J. Bot.* 10: 499-509.
- Bannan, M. W. 1951. The annual cycle of changes in the fusiform cambial cells of *Chamaecyparis* and *Thuja*. *Can. J. Bot.* 29: 421-437.
- Bannan, M. W. 1956. Some aspects of elongation of fusiform cambial cells in *Thuja occidentalis* L. *Can. J. Bot.* 34: 175-196.
- Bannan, M. W. 1960a. Cambial behavior with reference to cell length and ring width in *Thuja occidentalis* L. *Can. J. Bot.* 38: 177-183.
- Bannan, M. W. 1960b. Ontogenetic trends in conifer cambium with respects to 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: 1057-1162.
- Bannan, M. W. 1963. Cambial behavior with reference to cell length and ring width in *Picea*. *Can. J. Bot.* 41: 811-822.
- Bannan, M. W. & B. E. Whalley. 1950. The length of fusiform cambial cells in *Chamaecyparis*. *Can. J. Res. Botanical Sciences* 28: 341-355.
- Bannan, M. W. & I. L. Bayly. 1956. Cell size and survival in conifer cambium. *Can. J. Bot.* 34: 769-776.
- Berlyn, G. P. & J. P. Miksche. 1976. Botanical Microtechnique and Cytochemistry. The Iowa State Univ. Press Ames pp128-129.
- Butterfield, B. G. 1972. Developmental changes in the cambium of *Aeschynomene hispida* Willd. *N. Z. J. Bot.* 10: 373-386.
- Carmi, A. T., T. Sachs & A. Fahn. 1972. The relation of ray spacing to cambial growth. *New Phytol.* 71: 439-447.
- Catesson, A. M. 1964. Origine, fonction et variations cytologiques saisonieres due cambium de l. *Acer pseudoplatanus*. *Ann Sc. Nat.(Bot.)* 12 eser. 5: 229-498.
- Cumbie, B. G. 1963. The vascular cambium and xylem development in *Hibiscus laciocarpus*. *Am. J. Bot.* 50: 944-951.
- Cumbie, B. G. 1967. Developmental changes in the vascular cambium of *Leitneria floridana*. *Am. J. Bot.* 54: 414-424.
- Evert, R. F. 1961. Sme aspects of cambial development in *Pyrus communis*. *Am. J. Bot.* 50: 149-159.
- Ghouse, A. K. M. & M. Yunus. 1973. Some aspects of cambial development in the shoots of *Dalbergia sissoo* Roxb. *Flora* 162: 549-558.
- Ghouse, A. K. M. & M. Yunus. 1974a. The ratio of ray and fusiform initials in some woody species of the Indian complex. *Bull. Torrey Bot. Club* 101: 363-366.
- Ghouse, A. K. M. & M. Yunus. 1974b. Cambial structure of *Dalbergia sissoo*. *Phytomorphology* 24: 152 -158.
- Ghouse, A. K. M. & M. Iqbal. 1975. A comparative study on the cambial structure of some arid zone species of *Acacia* and *Prosopis*. *Bot. Notiser* 128: 327-331.
- Ghouse, A. K. M. & M. Iqbal. 1977. Variation trends in the cambial structure of *Prosopis spicigera* L. in relation to the growth of tree axis. *Bull. Torrey Bot. Club* 104: 197-201.
- Ghouse, A. K. M., M. Yunus & M. Iqbal. 1975. Ratio of ray and fusiform initials in the vascular cambium of some arid zone plants. *Curr. Sci.* 44: 361-362.
- Ghouse, A. K. M., M. Yunus & M. Iqbal. 1976. A comparative study on the cambial structure of some *Bauhinia* species. *Bot. Jb.* 95: 411-417.
- Ghouse, A. K. M., M. I. H., S. Khan & A. H. Khan. 1980. Comparative study on the structure of vascular cambium in some Verbenaceae. *Phytomorphology* 30(1): 32-40.
- Ghouse, A. K. M. & S. Hashmi. 1980. Changes in the vascular cambium of *Polialthia longifolia* Benth. et Hork.(Annonaceae) in relation to the girth of the tree. *Flora* 170: 135-143.
- Ghouse, A. K. M. & S. Hashmi. 1981. Developmental changes in the vascular cambium of *Delonix regia* Rafin. *Proc. Indian Acad. Sci.* 90(2): 143-151.
- 한경식, 소웅영. 1990. 아까시나무의 줄기에 있어서 유관속 형성층의 활동과 방사조직의 발생. *식물학 회지* 33(1): 65-74.
- Han, K. S. & W. Y. Soh. 1996. Developmental changes of rays in stems of selected woody dicotyledons. *Plant Morphology* 8: 1-7.
- Hermann, H. 1922. Vergleichende Holzanatomie der Pappeln und Baumweiden. *Bot. Arch.* 2: 35-56.
- Khan, M. I. H., T. O. Siddiqi & A. H. Khan. 1983. Ontogenetic changes in the cambial structure of *Citrus sinensis*. *Flora* 173: 151-158.
- Mahmooduzzafar & M. Iqbal. 1986. Variation in size and amount of wood elements across and within the growth rings in *Terminolia tomentosa*. *Flora* 178: 191-196.
- Metcalf, C. R. & L. Chalk. 1950. Anatomy of the Dicotyledons.



- Vol. II . Oxford, Clarendon Press.
- Philipson, N. R., J. M. Ward & B. G. Butterfield. 1971. The Vascular Cambium, its Development and Activity. Chapman & Hall Ltd., London.
- Sass, J. E. 1971. Botanical Microtechnique(3rd Ed.). The Iowa State Univ. Press, Ames, Iowa.
- Solereder, H. 1909. Systematic Anatomy of the Dicotyledons. English editions, translated by L. A. Boodle and F. E. Fritsch. Oxford, 2 vols, pp1183.
- Wilson, B. F. 1963. Increase in cell wall surface area during enlargement of cambial derivatives in *Abies concolor*. *Am. J. Bot.* 50: 95-102.
- Wilson, B. F. 1964. A model for cell production by the cambium of conifers: 19-36. In Zimmermann, M. H.(ed.) The Formation of Woods in Forest Tree. New York U. S.