

벼속 (*Oryza*) 잎의 식물규소체 표징형질

황성수* · 김경식¹

(전북대학교 사범대학 과학교육학부 · ¹전북대학교 자연대학 생물과학부)

벼속 (*Oryza*) 잎의 식물규소체에 대한 분류학적 연구의 일환으로 표징형질을 정립하고 검색표를 작성하고자 광학현미경과 주사전자현미경을 사용하였다. 벼의 잎에서 가장 다양한 형태의 규소체를 형성했던 기공장치규소체, 장세포규소체 그리고 단세포규소체 등을 대상으로 엽신 배측면의 동일한 위치에 형성된 종류를 집중적으로 조사하였다. 이들 규소체의 특징은 속내 분류체계의 설정과 종을 동정하는데 유용하게 사용될 수 있었다. 기공장치규소체는 공변세포와 부세포 상의 유두상돌기 유래 규소체의 발달 유무와 배열 양상의 특징이 다양하게 나타났고, 이들의 특징은 절 및 계열 수준에서 기존 분류체계와 일치하였다. 장세포규소체는 표면에 유두상돌기의 발달 유무, 배열양상 및 형태 등에 따라 다양한 형태가 확인되었다. 그러나 확인된 특징이 본 속내 기존 분류체계와 일치하기보다는, 종의 동정에 유용한 것으로 생각되었다. 단세포규소체는 모두 형판규소체로 십자형, 안장형, 이완형 그리고 3완형 등이 확인되었으며, 이들의 특징은 절 및 계열 수준에서 계통학적으로 의의가 있었다. 또한 단세포규소체가 맥상표피역에 밴드를 형성하는 종류와 밴드를 형성하지 않는 종류, 유관속 종류에 따른 맥상표피역 규소체의 밴드 수 그리고 맥간표피역에 안장형 규소체의 발달 여부 등에 따라 다양한 종류가 확인되었으나, 이들의 특징이 속내 분류체계와 일치하지 않는 것으로 나타났다. 조사된 기공장치규소체, 장세포규소체 그리고 단세포규소체 등의 특징에 따라 각각 검색표를 작성하였고, 각 형질의 특징과 속내 분류계급과 비교하여 계통학적 의의를 논의하였다.

주요어 : 식물규소체, 벼속 식물, 분류체계, 표징형질, 검색표

식물규소체 (opal phytolith) 는 식물체내에 규소가 축적되어 형성되는 구조물이며 (Rovner, 1971; Bombin, 1984; Mulholland *et al.*, 1988; Piperno, 1988; Pearsall, 1989; Whang *et al.*, 1998; Krishnan *et al.*, 2000), 식물 분류군에 따라 그 형태가 다양하기 때문에 분류학, 생태학, 고고학 그리고 고생물학 등 여러 학문분야에서 많은 연구가

*교신저자 : 전화 +82-63-270-4340, 전송 +82-63-270-2781, 전자우편 : whang@chonbuk.ac.kr

이루어 졌다(Whang, 1993; Whang and Hill, 1996). 식물규소체에 대한 분류학적 연구는 다량의 규소를 축적하며 분류군별로 다양한 형태의 규소체를 형성하는 벼과(Poaceae) 식물을 대상으로 많이 수행되었다(Whang, 1993). Metcalfe(1960, 1971)는 벼과 엽신 표피의 규소세포에서 형성되는 규소체의 형태적 특징이 분류학적 가치가 있음을 확인하면서 20종류 이상의 규소체를 기재하였다. Metcalfe의 연구결과는 Ellis(1976, 1979), Palmer and Tucker(1981, 1983), Thomasson(1981, 1983, 1984), Palmer *et al.*(1985) 그리고 Palmer and Gerbeth-Jones(1986) 등에 의하여 지지를 받았다. Ellis(1976, 1979)는 규소체의 표준화된 용어를 정립하고자 벼과 엽신 표피조직의 해부학적 특징 즉 장세포(long cell), 단세포(silica cell), 모용(trichome) 그리고 기타 특수 세포의 모양, 크기 그리고 분포양상 등을 상세하게 기재한 바 있다. Twiss *et al.*(1969)은 벼과 17종 식물을 대상으로 26종류의 규소체를 기재하고 이들이 아과 수준에서 분류학적 의미가 있음을 확인하였고 이를 Festucoid, Chloridoid, Panicoid 그리고 Elongate class 등으로 분류하였다. 일반적으로 Elongate class를 제외한 나머지 class는 단세포 규소체이며, 이들의 형태적 특징이 과거시대의 온도와 습도 등의 변화양상을 추정하는 연구에 활용된 바 있다(Lewis, 1979, 1981; Robinson, 1980; Pearsall, 1982). 그러나 Twiss *et al.*(1969)의 분류체계는 제한된 지역의 일부 종에 대한 식물규소체를 대상으로 작성되었기 때문에 보다 광범위한 식물이 형성하는 규소체를 대상으로 분류체계의 개발이 시도되었다(Brown, 1984; Piperno, 1984; Mulholland *et al.*, 1988). Brown(1984)은 112종의 벼과 식물을 대상으로 규소체를 조사하여 약 100종류의 규소체를 기재하였고 Twiss *et al.*(1969)의 분류체계를 기초로 하여 이를 8개의 군으로 분류하였다. 이 결과는 과거의 유적지 등에서 인간의 간섭에 의한 환경변화 등을 파악하는데 유용하였다(Piperno, 1988).

그러나 지금까지 제시된 대부분 분류체계는 규소체의 기원에 대한 연구가 미흡하여 서로 다른 종류를 혼동하여 분류체계를 작성하는 등의 오류도 있었고, 각 규소체의 범주 및 형태에 대한 용어도 기원되는 조직을 중심으로 설정하는 경우와 형태만을 중심으로 설정하는 경우 등 연구자마다 차이를 나타내었다(Whang *et al.*, 1998). 또한, 식물규소체 분류는 동일 개체내에 다양한 종류의 규소체가 나타나는 반복성(multiplicity)과 서로 다른 분류군에서 동일한 형태의 규소체가 나타나는 중복성(redundancy)이 있기 때문에 어려움이 있다(Rovner, 1971; Whang *et al.*, 1998). 이러한 중복성과 반복성을 극복하기 위해, 한편으로는 식물 종류별로 고유한 형태의 규소체를 조사하고 다른 한편으로는 식물 종류별로 특징적인 식물규소체 조합을 확인하는 작업이 제시되고 있다(Mulholland *et al.*, 1988). 특히 고식물학, 고고학 그리고 고생태학 등의 연구를 위하여 토양에 분리된 식물규소체의 종류 및 이들의 조합을 통해서 기원 식물을 확인하고 환경을 복원하는 등의 연구를 수행하고자 할 때 모든 식물에서 형성되는 모든 종류의 규소체를 확인하는 것은 현실적으로 어렵다. 따라서 표징형질로 사용될 수 있는 특정 규소체의 조합을 확인하는 연구가

연구가 우선적으로 요구된다.

한편, 벼속 (*Oryza*) 식물은 벼과 (Poaceae) 에 속하며 20여 종으로 구성되어 있다 (Tateoka, 1963; Vaughan, 1989; Lu, 1999). 본 속내 종들은 재배종인 *O. sativa* L.를 제외하고 대부분 특정 대륙에 생육하며, 호주에 생육하는 *O. australienses* Domin.를 제외하면 모두 북반구에 분포하는 특징을 갖고 있다. 본 속의 특징은 호영, 내영, 6개의 응에 그리고 2열 깃털 주두 등으로 구성된 하나의 입성 소화와 두 개의 불입성 포영을 갖는 소수화서 등이다 (Tateoka, 1963; Chang, 1985; Vaughan, 1989). 본 속 식물에 대한 분류학적, 계통학적 그리고 유전학적 연구가 다수 수행되었다 (Roschevicz, 1931; Sampath, 1962; Tateoka, 1963; Sharma and Shastry, 1965, 1972; Vaughan, 1989, 1994; Morishima *et al.*, 1992; Wang *et al.*, 1992; Xie and Zhou, 1998; Aggarwal *et al.*, 1999; Lu, 1999; Li *et al.*, 2000). 그러나 본 속내 종들 간에는 유전적 다양성이 높고 형태적 변이가 크기 때문에 종의 한계설정에서 어려움이 많다 (Vaughan, 1989; Lu, 1999). 따라서 지난 20여 년 동안 다수의 학자에 의해서 본 속내 100여 종 이상이 보고되었지만 현재 약 20여 종이 인정될 뿐이어서 분류학적 혼란이 누적되었다 (Vaughan, 1989). 또한 본 속내 분류체계는 최초로 Baillion(1894)이 4개의 절 즉 *Euoryza*, *Padia*, *Potamophila* 그리고 *Maltebrunia*를 제안하였다. 뒤에 Vaughan(1989)이 벼족 (tribe Oryzeae)에 대한 분류학적 처리를 하면서 *Potamophila*와 *Maltebrunia*를 독립된 별개의 절로 각각 정리하였다. Roschevicz(1931)는 벼속 20종에 대한 종합적인 고찰을 하면서 4개의 절 즉 *Sativa*, *Granulata*, *Coarctata* 그리고 *Rhynchoryza* 등으로 분류하여 뒤에 여러 연구자들의 지지를 받았다 (Chevalier, 1932; Chatterjee, 1948; Sampath, 1962; Tateoka, 1963; Sharma and Shastry, 1972; Chang, 1985; Vaughan, 1989; Lu, 1999; Li *et al.*, 1999). 최근에 Lu(1999)는 벼속 분류체계를 ICBN (Art. 21.1)의 규정에 따라 정립하면서 3절 (7계열) 즉 *Padia*(ser. *Meyerianae*, *Ridleyana*, *Schlechterianae*), *Brachyanatha*(ser. *Brachyanthae*) 그리고 *Oryza*(ser. *Latifoliae*, *Australienses*, *Sativae*)로 분류하였다. 그러나 Lu(1999)가 제안한 분류체계가 더욱 더 신빙성을 갖기 위해서는 최근 새롭게 얻어지고 있는 분자유전학적 자료뿐만 아니라 계통학적인 여러 독립적인 형질의 특징에 의해서 작성된 체계들에 의해서 지지를 받아야 할 것이다.

상기에서, 식물 분류군 별로 다양한 규소체의 형태적 특징이 여러 학문분야에 적용되어 그 유용성이 점차 확인되고 있다. 그러나 식물규소체의 중복성과 반복성 그리고 변이에 대한 어려움이 있어서 여러 학문분야에서 공통으로 적용하기 위한 식물규소체 분류체계를 작성하기까지는 더 많은 연구가 필요한 실정이다 (Whang *et al.*, 1998). 또한 대표적인 규소 축적 분류군인 벼속 식물의 계통 및 유전학적 연구가 다수 시도되었지만 유전적 다양성이 크고 형태적 변이가 심하여 분류학적으로 어려움이 누적되어 아직 학자간 일치된 분류체계가 없는 실정이다. 따라서 본 연구의 목적은 벼속 속에 형성되는 다양한 규소체

중에서 표징형질로 사용될 수 있는 종류의 형태적 특징을 상세히 관찰하여 분류체계를 정리할 수 있는 검색표를 작성하고, 이를 가장 최근에 제시된 벼속 식물의 속내 분류체계 (Lu, 1999)와 비교하여 그 가능성을 확인하고자 하였다.

재료 및 방법

벼속 식물은 가장 최근에 제시된 분류체계에 따라 3절 20여 분류군으로 구성된다 (Lu, 1999). 본 연구에서는 그 중 17 분류군의 표본을 필리핀의 국제미작연구소(The International Rice Research Institute, Philippines)로부터 분양 받아 사용하였고 (Table 1, 재료는 Lu(1999)의 속내 분류체계에 따라 배열 하였 음), 예비실험을 위해서 벼 (*O. sativa* L.)의 생체표본을 호남작물시험장에서 입수하거나 경작지에서 채집하여 사용하였다.

벼 (*Oryza sativa* L.)는 각 기관 및 부위에 따라 다양한 규소체를 형성하는 것으로 알려져 있으나, 이 중 엽신의 경우 가장 다양한 종류의 규소체를 형성하는 것으로 확인된 바 있다 (Soni and Parry, 1973; Soni *et al.*, 1972; Whang and Kim, 1994). 즉, 벼의 엽신에서 형성되는 식물규소체의 조사에서 장세포규소체가 11종류, 기공장치규소체가 3종류 그리고 단세포규소체가 5종류 등이 확인되었다 (Whang and Kim, 1994). 따라서 본 연구에서는 벼속 (*Oryza*) 17종류 엽신에 형성되는 장세포규소체, 기공장치규소체 그리고 단세포규소체를 중점적으로 조사하였다.

식물규소체의 추출은 Kaplan and Smith(1980)의 wet ashing 방법을 일부 변형하여 사용하였다. 먼저 석엽표본 또는 생체표본으로부터 채취한 잎을 건조시킨 후, 중앙부위에서 각각 0.1~0.2g씩의 잎을 채취하여 100ml의 삼각플라스크에 넣었다. 여기에 chromic-sulfuric acid solution(100ml의 sulfuric acid에 100g의 potassium dicromate를 녹인 후 여기에 증류수를 부어 1000ml이 되게 함)을 각각 40ml 씩 넣고 열판에서 약 10분 정도 가열하여 끓기 직전에 꺼내어 하루밤을 방치했다. 이들을 15ml의 원심분리관에 옮겨 3000rpm으로 10분간 원심분리한 뒤 식물규소체를 수거하였다. 이들을 증류수 및 95% ethanol로 각각 3회 씩 세척한 뒤, 수거된 식물규소체는 95% ethanol에 보관했다.

식물규소체의 주사전자현미경(SEM) 관찰을 위해서, 95% ethanol에 보관된 재료를 양면 tape를 이용하여 SEM용 stub에 부착한 후 이온증착기(RE, RMC-EIKO)로 100~150 Å 두께의 금 피막을 하여 SEM으로 관찰 및 촬영했다. 조직내 식물규소체 관찰은 냉동 건조된 성숙한 식물 잎의 중앙부위에서 5mm² 크기로 재료를 채취했다. Epicuticular wax를 제거하기 위하여 hexene:chloroform을 동량으로 혼합한 용액내에서 microwave로 5분간 가열하고 대기중에 건조시킨 후, stub에 올려 SEM의 Robinson detector로 30kV에서 후반사전자상(back scattered electron image)을 조사했다.

Table 1. Specimens used for the study of opal phytoliths of *Oryza*

Species (Section, Series)*	Accession no.	Distribution
Sect. <i>Padia</i> (Zoll. et Mor.) Baill.		
Ser. <i>Meyerianae</i> Sharma et Shastry		
<i>O. granulata</i> Nees et Arn. ex Watt	W5 89-23, SMV 9	Asia
<i>O. meyeriana</i> (Roll. et Mor. ex Steud.) Baill.	P90-5	Asia
Ser. <i>Ridleyanae</i> Sharma et Shastry		
<i>O. longiglumis</i> Jansen	101254, 105662	Asia
<i>O. ridleyi</i> Hook. f.	100820, 100821	Asia
Sect. <i>Brachyantha</i> B.R. Lu		
Ser. <i>Brachyanthae</i> Sharma et Shastry		
<i>O. brachyantha</i> Chev. et Roehr.	101234	Africa
Sect. <i>Oryza</i>		
Ser. <i>Latifoliae</i> Sharma et Shastry		
<i>O. alta</i> Swallen	88-807	America
<i>O. grandiglumis</i> (Doell) Prod.	105669	America
<i>O. eichingeri</i> A. Peter	101426, 105407	Africa
<i>O. officinalis</i> Wall. ex Watt	NS 32	Asia
<i>O. rhizomatis</i> Vaughan	103410, 103417	Asia
<i>O. minuta</i> J.S. Presl. et C.B. Presl.	P90-18a, 103878	Asia
<i>O. punctata</i> Kotechy ex Steud.	105158, 104975	Africa
Ser. <i>Australienses</i> Tateoka ex Sharma et Shastry		
<i>O. australienses</i> Domin.	105272, 100882	Australia
Ser. <i>Sativae</i> Sharma et Shastry		
<i>O. barthii</i> A. Chev	W1232	Africa
<i>O. rufipogon</i> Griff.	88-1044, VN90-W29	Asia
<i>O. rufipogon</i> (intermediate type)	P90-1A	Asia
<i>O. sativa</i> L.	64508	Asia

*Infrageneric classification is based on Lu's system(1999)

광학현미경 관찰을 위한 재료는 재료를 FAA에 충분히 고정한 뒤, n-butyl alcohol series로 탈수하고 xylene으로 투명화한 뒤, paraplast에 매물시켜 회전식 박편기를 사용 10 μ m 두께로 절편을 만들었다. 이를 haematoxylin, safrannin 그리고 light green으로 염색하고 Canada balsam으로 봉입하여 영구프레파라트를 만들었다. 관찰 및 촬영은

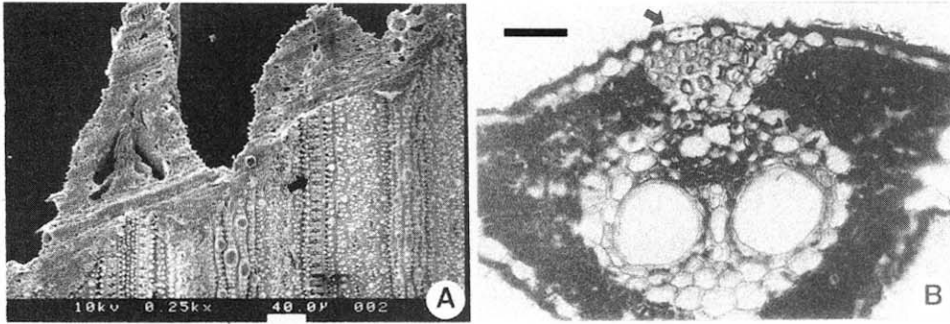


Fig. 1. SEM (A) and LM (B) micrographs of *Oryza sativa* L. Bars equal to 40 μ m. Arrows indicate short-cell phytolith.

DIC(differential interference contrast)가 장착된 Carl Zeiss(Axiophoto II) 광학현미경으로 하였다.

본 연구에 사용된 식물규소체의 용어는 주로 Whang(1993)에 따랐으며, 필요에 따라 Metcalfe(1960), Twiss *et al.* (1969) 그리고 Bombin(1984) 등을 참조했다.

결과 및 고찰

벼속 식물의 엽맥은 중륵(midrib), 대맥(large vein), 소맥(small vein) 그리고 엽연부맥(marginal vein) 등으로 구별된다(Metcalfe, 1960; Whang *et al.*, 1996). 또한 엽맥 위에 발달하는 표피조직은 맥상표피역(costal strip)으로, 엽맥과 엽맥사이의 표피조직은 맥간표피역(intercostal strip)으로 구별된다(Fig. 1). 본 연구에서는 엽신 배측면의 동일한 부위에 형성된 규소체를 비교하기 위해서 장세포 및 기공장치규소체는 대맥과 소맥 사이 맥간표피역에 형성된 종류를, 단세포규소체는 중륵위 및 맥간표피역에 형성된 종류를 각각 조사하였다(Fig. 2).

1. 기공장치규소체(Fig. 3)

기공장치규소체에는 공변세포와 부세포에 규소가 축적되어 형성된 규소체 그리고 공변세포와 부세포의 표면에 각각 발달되는 유두상돌기에 규소가 축적되어 형성된 규소체 등을 합한 구조물이며, 그들의 형태는 다양하다(Fig. 3). 먼저, 유두상돌기 유래 규소체의 발달 양상에 따라 세 개의 집단 즉 공변세포와 부세포에 모두 유두상돌기 유래 규소체를 형성하는 경우와 그렇지 않은 경우 그리고 부세포에만 유두상돌기 유래 규소체를 형성하는

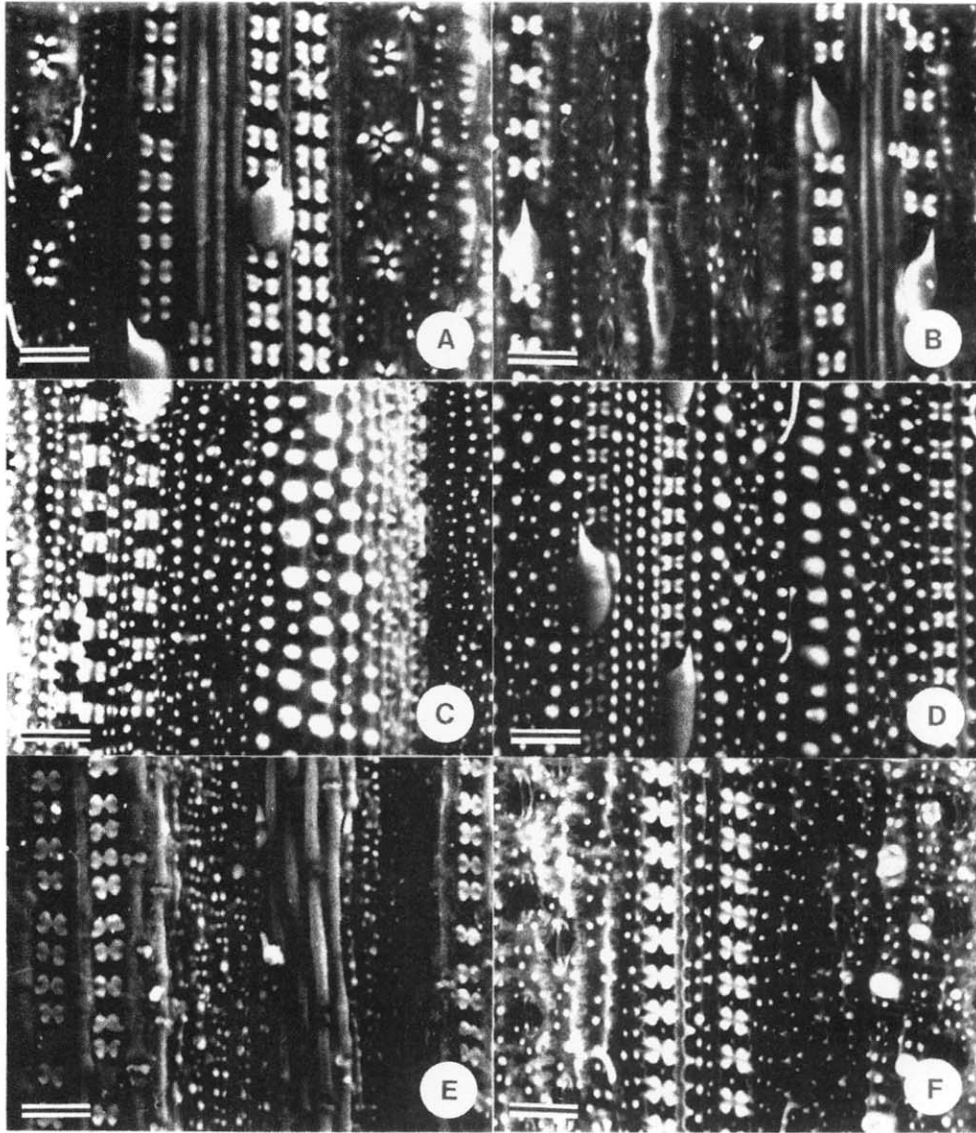


Fig. 2. SEM micrographs to the abaxial side of *Oryza* leaves. Bars equal to 33μ m. A: *O. granulatai* B: *O. ridleyi*, C: *O. brachyantha*, D: *O. alta*, E: *O. australiensis*, F: *O. rufipogon* (intermediate)

경우로 구별이 가능하다. 이는 Lu(1999)의 속내 분류체계를 지지하는 결과이고, 분자생물학적 접근 방법에 의해서 얻어진 계통체계와도 일치하였다 (Xie and Zhou, 1998;

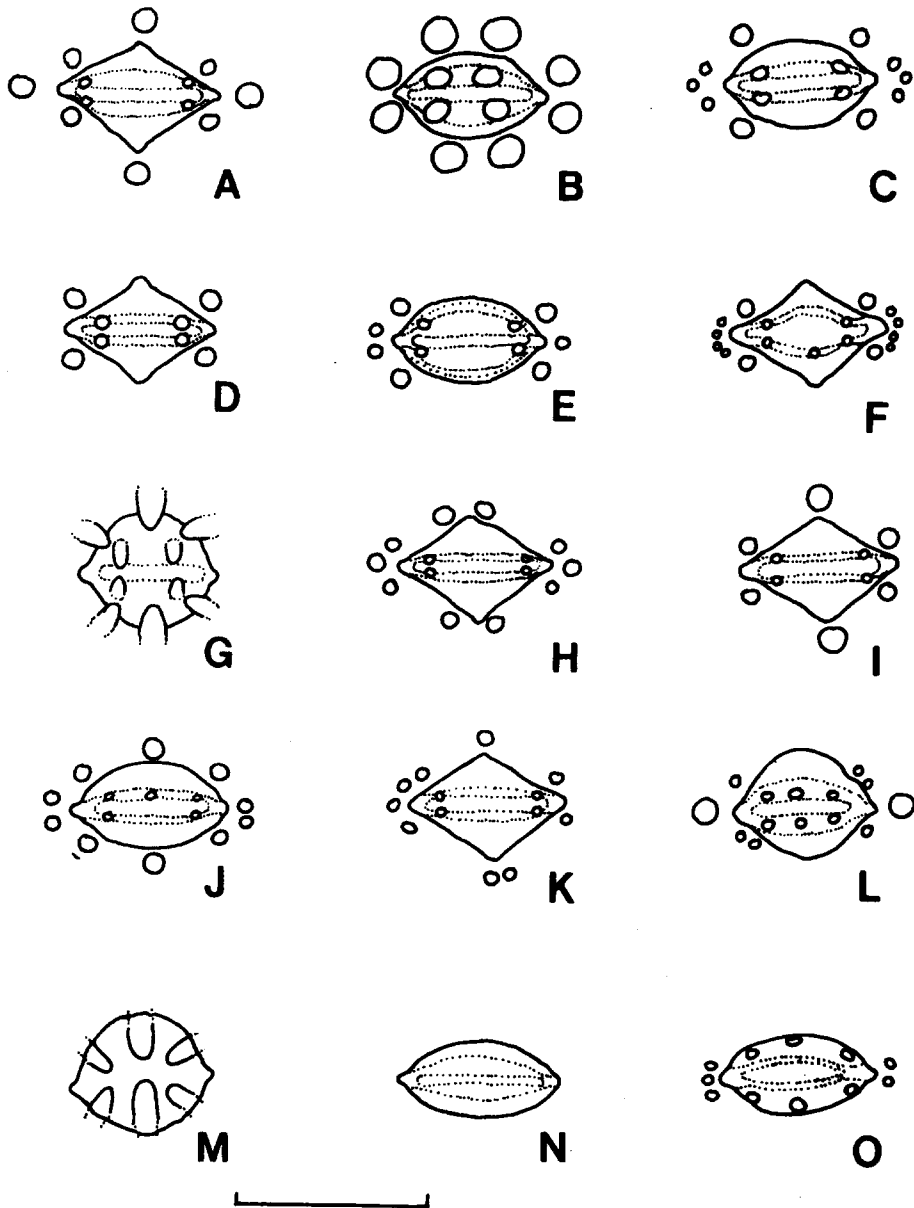


Fig. 3. Illustration of the stomatal phytoliths at the surface view of *Oryza*. Bar equals to 70 μ m. A: *O. alta*, B: *O. australiensis*, C: *O. eichingeri*, D: *O. grandiglumis*, E: *O. barthii*, F: *O. minuta*, G: *O. officinalis*, H: *O. punctata*, I: *O. rhizomatis*, J: *O. rufipogon*, K: *O. rufipogon* (intermediate), L: *O. sativa*, M: *O. granulata* and *O. meyeriana*, N: *O. longiglumis* and *O. ridleyi*, O: *O. brachyantha*

Aggarwal *et al.*, 1999). Lu(1999)의 체계에 따라 sect. *Oryza* ser. *Latifoliae*(Fig. 3A, C, D, F, G, H, I), ser. *Australienses*(Fig. 3B) 그리고 ser. *Sativae*(Fig. 3E, J, K, L)에 속하는 분류군은 유두상돌기 유래 규소체가 공변세포와 부세포에 모두 발달한다. 그러나 sect. *Padia* ser. *Ridlelyanae*에 속하는 *O. longiglumis*와 *O. ridleyi*(Fig. 3N)는 공변세포 및 부세포 모두에 유두상돌기 유래 규소체를 형성하지 않고, sect. *Padia* ser. *Meyerianae*에 속하는 *O. granulata*, *O. meyeriana*(Fig. 3M)와 sect. *Brachyantha* ser. *Brachyanthae*에 속하는 *O. brachyantha*(Fig. 3O)는 부세포에만 유두상돌기 유래 규소체를 형성한다. Vaughan(1989)은 sect. *Padia*내 두 개의 계열 *Meyerianae*와 *Ridlelyanae*를 각각의 독립된 sect. *Granulatae*와 *Ridlelyanae*로 처리 하였는데, 본 연구에서 나타난 유두상돌기 유래 규소체가 발달하는 종류와 발달하지 않는 집단으로 뚜렷이 구별이 가능하여 Lu(1999)보다 Vaughan(1989)의 체계와 정확히 일치하였다. 기공장치규소체에서 유두상돌기 유래 규소체를 제외한 부세포와 공변세포의 형태에 따라서 저돔형은 *O. australiensis*, *O. eichingeri*, *O. barthii*, *O. rufipogon*, *O. sativa*, *O. longiglumis*, *O. ridleyi* 그리고 *O. brachyantha*(Fig. 3B, C, E, J, L, N) 등이, 돔형은 *O. officinalis*, *O. granulata* 그리고 *O. meyeriana*(Fig. 3G, M) 등이, 삼각형은 *O. alta*, *O. grandiglumis*, *O. minuta*, *O. punctata*, *O. rufipogon* (intermediate) 그리고 *O. rhizomatis*(Fig. 3A, D, F, H, I, K) 등으로 구별되었다. 그러나 이는 기존에 제시된 계통 분류체계와 일치되지 않는 경향으로 중간 유연관계가 적으며, 다른 형질들과 조합을 통해서 종을 동정할 때 유용할 것으로 생각된다. 또한 유두상돌기 유래 식물규소체는 약경사형인 *O. officinalis*, *O. granulata* 그리고 *O. meyeriana*(Fig. 3G, M)를 제외하면 원형이다. 공변세포 유래 규소체에 5개 이상의 유두상돌기 유래 규소체를 형성하는 *O. minuta*, *O. rufipogon* 그리고 *O. sativa*(Fig. 3F, J, L) 등을 제외하면 타 종류는 모두 4개의 유두상돌기 유래 규소체를 형성한다. 저돔형과 삼각형의 부세포 유래 규소체 중앙부위에 유두상돌기 유래 규소체를 형성하는 종류는 저돔형에서 *O. australiensis*, *O. rufipogon* 그리고 *O. brachyantha*(Fig. 3B, J, O)이고 삼각형에서 *O. alta*, *O. punctata*, *O. rhizomatis* 그리고 *O. rufipogon* (intermediate) (Fig. 3A, H, I, K) 등이다.

기공장치규소체 검색표

- 1. 공변세포에 유두상돌기 유래 규소체를 형성하지 않는다
- 2. 부세포에 유두상돌기 유래 규소체를 형성한다
- 3. 부세포에 발달된 유두상돌기 유래 규소체는 경사형이다
*O. granulata*, *O. meyeriana*
- 3. 부세포에 발달된 유두상돌기 유래 규소체는 원형이다*O. brachyantha*

2. 부세포에 유두상돌기 유래 규소체를 형성하지 않는다*O. longiglumis*, *O. ridleyi*
1. 공변세포에 유두상돌기 유래 규소체를 형성한다
4. 기공장체규소체중 절반인 공변세포와 부세포는 저돔형 또는 삼각형이다
5. 공변세포와 부세포는 저돔형이다
6. 공변세포에 형성된 유두상돌기 유래 규소체는 4개로 일정하다
7. 돔형의 부세포 정단중앙에 유두상돌기 유래 규소체를 1~2개 형성한다
.....*O. australiensis*
7. 돔형의 부세포 정단중앙에 유두상돌기 유래 규소체를 형성하지 않는다
.....*O. eichingeri*, *O. barthii*
6. 공변세포에 형성된 유두상돌기 유래 규소체는 5~6개로 불규칙하다.....
.....*O. rufipogon*, *O. sativa*
5. 공변세포와 부세포는 삼각형이다
8. 공변세포에 형성된 유두상돌기 유래 규소체는 4개로 일정하다
9. 삼각형의 부세포 정단중앙에 유두상돌기 유래 규소체를 형성한다.....
.....*O. alta*, *O. punctata*, *O. rufipogon* (intermediate)
9. 삼각형의 부세포 정단중앙에 유두상돌기 유래 규소체를 형성하지 않는다
.....*O. grandiglumis*, *O. rhizomatis*
8. 공변세포에 형성된 유두상돌기 유래 규소체는 5개 이상이다*O. minuta*
4. 기공장체규소체중 절반인 공변세포와 부세포는 돔형이다*O. officinalis*

2. 장세포규소체 (Fig. 4)

장세포규소체는 표면에 형성된 유두상돌기 유래 규소체를 포함한다 (Fig. 4). 비교형태적 형평성을 고려하여 모든 조사대상 식물의 배측면 맥간표피역의 기동세포열에 발달한 장세포규소체를 상면관찰하였다.

장세포규소체에 유두상돌기 유래 규소체가 발달하지 않는 종류는 sect. *Oryza*, ser. *Australienses*에 속하는 *O. australiensis* (Fig. 4B)와 sect. *Padia*, ser. *Ridleyanae*에 속하는 *O. longiglumis* (Fig. 4O)와 *O. ridleyi* (Fig. 4P) 등이다. 그 외 종류는 유두상돌기 유래 규소체가 뚜렷이 발달한다. 장세포에 유두상돌기 유래 규소체가 발달하거나 발달하지 않는 특징은 속내 분류 범주간 유연관계를 뚜렷이 반영하지는 않는다. 그러나 Vaughan (1989)이 sect. *Redleyanae*로 분류한 종류들이 본 속내 다른 분류군과 구별되는 것은 의미가 있고, sect. *Oryza* 중 유일하게 남반구에 분포하며 유일하게 EE genome을 갖는 (Tateoka, 1963; Xie and Zhou, 1998) *O. australiensis* (Fig. 4B)가 본 속내 여타의 다른 종류와 구별되는 것도 의미가 있는 것으로 생각된다.

유두상돌기 유래 규소체의 배열과 크기에 따라 다양한 형태가 관찰되었지만, 속내 분류

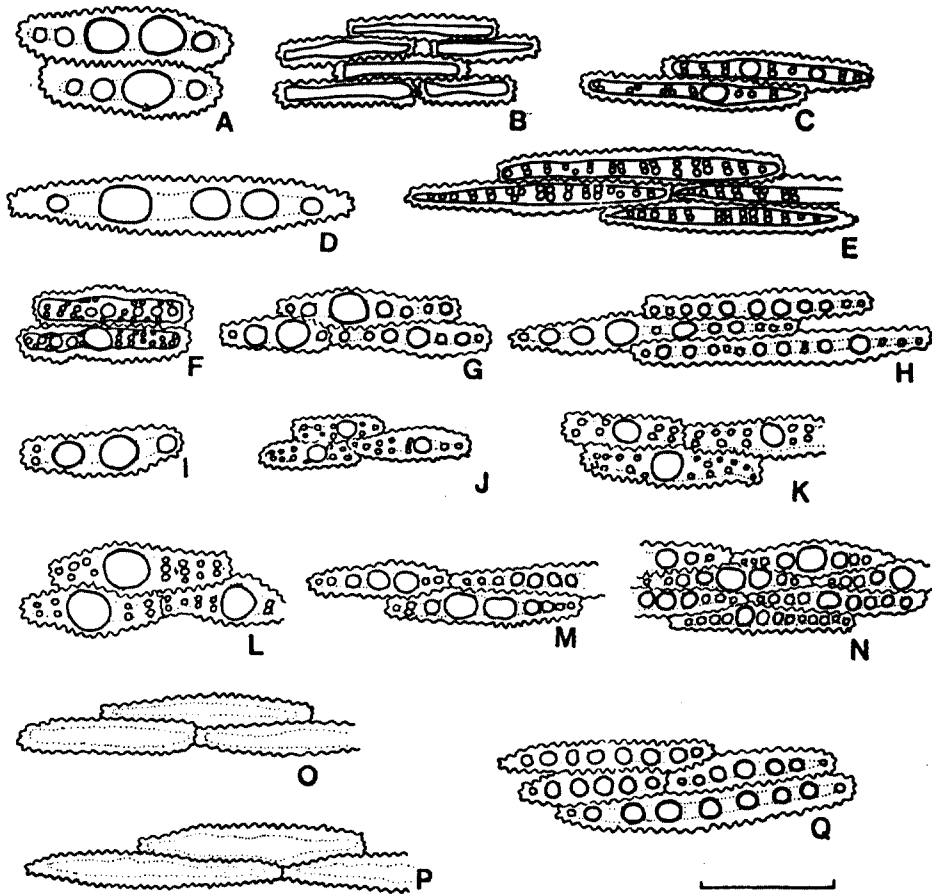


Fig. 4. Illustration of the long-cell phytoliths on the abaxial side of *Oryza* leaves. Bar equals to 65 μ m. A: *O. alta*, B: *O. australiensis*, C: *O. eichingeri*, D: *O. grandiglumis*, E: *O. barthii*, F: *O. minuta*, G: *O. officinalis*, H: *O. punctata*, I: *O. rhizomatis*, J: *O. rufipogon*, K: *O. rufipogon*(intermediate), L: *O. sativa*, M: *O. granulata*, N: *O. meyeriana*, O: *O. longiglumis*, P: *O. ridleyi*, Q: *O. brachyantha*

계급간 유연관계를 반영하기 보다는 종을 동정하는 데 유용하게 사용될 수 있었다. 유두 상돌기기원의 규소체가 한줄로 밴드를 형성하는 종류는 sect. *Brachyantha* ser. *Brachyanthae*에 속하는 *O. brachyantha*(Fig. 4Q)와, sect. *Padia* ser. *Meyerianae*에 속하는 *O. meyeriana*(Fig. 4N)와 *O. granulata*(Fig. 4M), 그리고 sect. *Oryza* ser. *Latifoliae*에 속하는 *O. alta*(Fig. 4A), *O. grandiglumis*(Fig. 4D), *O. officinalis*

(Fig. 4G), *O. punctata*(Fig. 4H) 그리고 *O. rhizomatis*(Fig. 4I) 등이다. 장세포규소체에 소형, 중형 그리고 대형의 유두상돌기 유래 규소체를 모두 형성하는 종류는 sect. *Padia*, ser. *Meyerianae*에 속하는 *O. granulata*와 *O. meyeriana*, sect. *Brachyantha*에 속하는 *O. brachyantha* 그리고 sect. *Oryza*, ser. *Latifoliae*에 속하는 *O. minuta*, *O. officinalis*, *O. punctata* 그리고 *O. rhizomatis* 등이다. 소형의 유두상돌기 유래 규소체만 형성하는 종류는 sect. *Oryza*, ser. *Sativae*에 속하는 *O. barthii*(Fig. 4E)가 있고, 중형 및 대형의 유두상돌기 유래 규소체를 형성하는 종류는 sect. *Oryza* ser. *Latifoliae*에 속하는 *O. alta*와 *O. grandiglumis*가 있다. 또한 대형 및 소형의 유두상돌기 유래 규소체를 형성하는 종류는 ser. *Latifoliae*의 *O. eichingeri*(Fig. 4C)와 *O. minuta*(Fig. 4F)가 있고, ser. *Sativae*의 *O. rufipogon*(Fig. 4J), *O. rufipogon*(intermediate)(Fig. 4K) 그리고 *O. sativa*(Fig. 4L) 등이 있다.

장세포규소체 검색표

1. 장세포규소체에 유두상돌기 유래 규소체를 형성하지 않는다
 2. 장세포규소체는 두꺼운 벽을 형성한다*O. australiensis*
 2. 장세포규소체는 두꺼운 벽을 형성하지 않는다*O. longiglumis*, *O. ridleyi*
1. 장세포규소체에 유두상돌기 유래 규소체를 형성한다
 3. 유두상돌기 유래 규소체는 1열로 밴드를 형성한다
 4. 유두상돌기 유래 규소체는 중형 및 대형이 발달하고, 소형은 없다
.....*O. alta*, *O. grandiglumis*, *O. rhizomatis*
 4. 유두상돌기 유래 규소체는 소형, 중형 그리고 대형이 모두 발달한다
 5. 유두상돌기 유래 규소체의 크기가 서로 비슷하다*O. brachyantha*
 5. 유두상돌기 유래 규소체는 크기가 다양하다
.....*O. officinalis*, *O. punctata*, *O. granulata*, *O. meyeriana*
 3. 유두상돌기 유래 규소체는 1열로 밴드를 형성하지 않는다
 6. 소형의 유두상돌기 규소체가 많고, 대형은 없다*O. barthii*
 6. 소형 및 대형의 유두상돌기 규소체를 형성한다
.....*O. eichingeri*, *O. minuta*, *O. rufipogon*, *O. rufipogon* (intermediate), *O. sativa*

3. 단세포규소체 (Fig. 5)

단세포규소체는 기원 세포와 축적 양상에 따라 주형규소체 (cast phytolith)와 형판규소체 (template phytolith)로 나눌 수 있는데 (Bombin, 1984). 벼의 전 기관에서 확인된

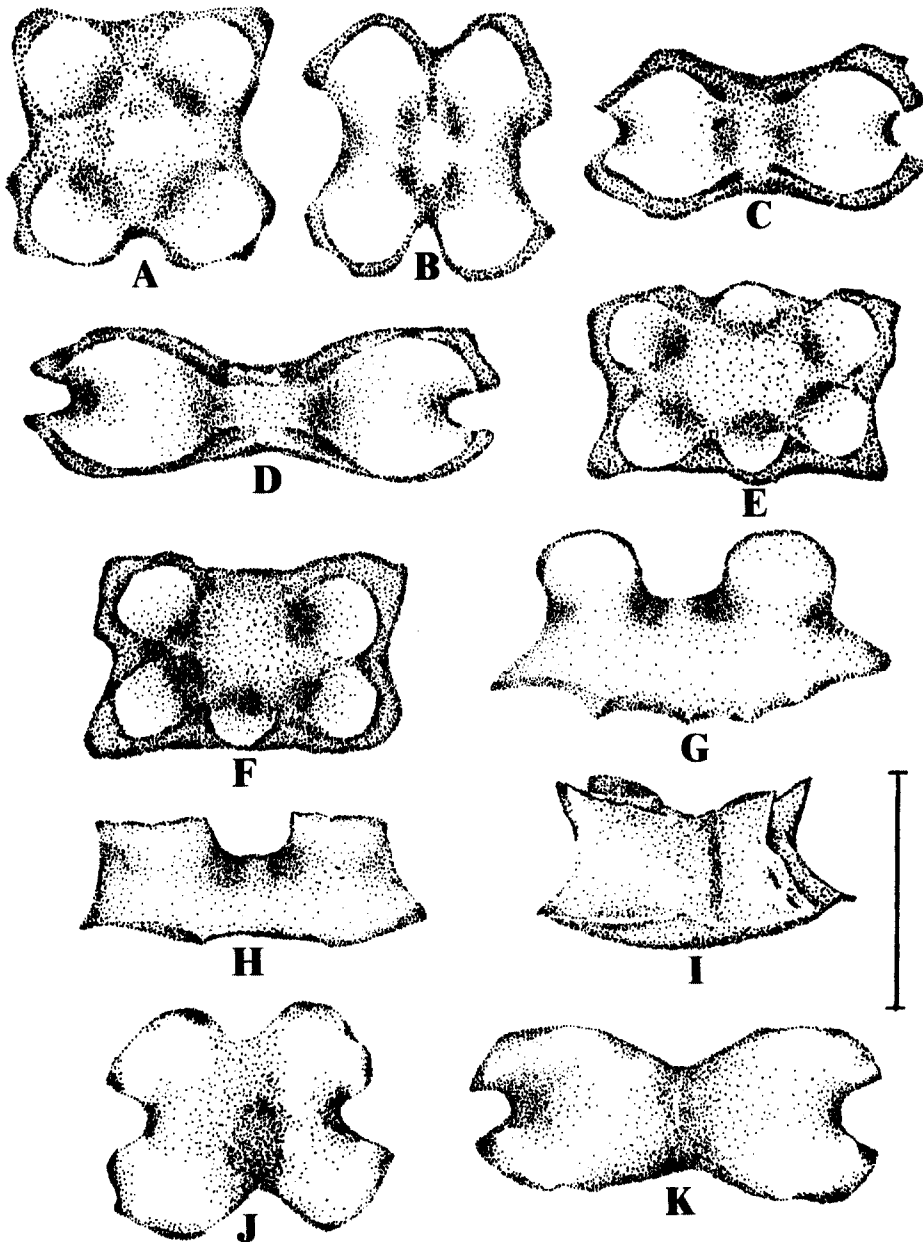


Fig. 5. Illustration of various short-cell phytoliths of *Oryza*. Bar equals to 12μ m. A-F: surface view, G-I: side view, J-K: bottom view, A: cross, B: short-bar bilobate, C and D: medium-bar bilobate, E: regularly trilobate, F: irregularly trilobate, G: convex, H: flat, I: non-projection, J: cross, K: bilobate

단세포규소체의 종류는 형판규소체인 십자형, 안장형, 이완형과 주형규소체인 단세포형 등이었지만(Whang and Kim, 1994), 본 속 엽신에는 주로 세포내강에 규소가 축적되어 형성되는 형판규소체가 형성되었다(Whang *et al.*, 1996). 형판규소체는 여타의 규소체에 비하여 토양내 장기간 보존되고 식물 종류별로 특징적인 형태를 나타내기 때문에 많은 연구가 수행되었다(Metcalf, 1960; Fujiwara and Sasaki, 1978; Mulholland, 1987; Kim and Whang, 1992). 특히, 벼의 단세포규소체의 경우는 타 화분과 식물과 다르게 아령형(dumbbell 또는 bilobate)의 규소피가 엽신의 장축에 수직으로 배열하는 특징에 근거하여 이를 *Oryza*-type으로 분류하고 벼속 식물의 표징형질로 기재하였다(Metcalf, 1960). 단세포규소체가 식물체에 위치하고 있을 때 관찰하는 것은 상면관찰로 2차원적인 구조이지만(Whang *et al.*, 1996), 규소체를 식물체로부터 분리해서 상면관찰, 이면관찰 그리고 측면관찰을 할 때는 3차원적인 구조를 확인하는 것이다(Fig. 5).

본 연구에서 확인된 단세포규소체의 종류는 십자형(Fig. 5A, J), 안장형(Fig. 5I), 이완형(Fig. 5B, C, D, K) 그리고 3완형(Fig. 5E, F) 등 이었다. 십자형 규소피는 열편의 돌출부가 서로 어긋나게 대칭이고(Fig. 5A), 이완형 규소피는 열편의 돌출부가 연속적으로 대칭이다(Fig. 5C). 안장형은 주로 맥간표피역에 형성하는 종류로서 규소피를 분리해서 관찰할 때 이완형과 혼돈하기 쉬우나 본 연구에서는 식물체에 위치해 있을 때를 기준으로 조사한 것이다. 이완형은 돌출된 열편의 쌍을 연결하는 가로장(*arm*)의 길이에 따라 단횡완형(Fig. 5B)과 중횡완형(Fig. 5C, D)으로 구별된다. 열편의 수가 3완형인 종류는 열편의 수가 5개 또는 6개로 불규칙적인 종류(Fig. 5E)와 열편의 수가 6개로 규칙적 3완형(Fig. 5F)이 구별된다.

Sect. *Brachyantha* ser. *Brachyanthae*인 *O. brachyantha*는 십자형의 단세포규소체만을 맥상표피역에 형성하여(Fig. 2C, Fig. 5A) 본 속내 여타의 종류들과 뚜렷하게 구별된다. 이의 결과는 본 종이 외부형태학적 연구는 물론(Launert, 1965) 각종 분자유전학적 연구결과 등에서도 본 속내 여타의 종류보다 유연관계가 적은 것으로 나타나서(Wang *et al.*, 1992; Xie and Zhou, 1998; Aggarwal *et al.*, 1999) 분류학적 위치를 정확히 하기 위해서는 보다 심도 있는 연구가 필요한 것으로 판단되었다. Sect. *Padia*내 모든 종류 즉 ser. *Meyerianae*에 속하는 *O. granulata*(Fig. 2A)와 *O. meyeriana* 및 ser. *Ridleyanae*에 속하는 *O. longiglumis*와 *O. ridleyi*(Fig. 2B)는 맥상표피역에 십자형과 이완형을 모두 형성하여 Lu(1999)의 분류체계와 일치하였다. 나아가, 주로 맥간표피역에 형성하는 안장형은 ser. *Meyerianae*에는 없고(Fig. 2A), ser. *Ridleyanae*(Fig. 2B)에 속하는 종류들만 형성을 해서 뚜렷이 구별 가능하여 본 형질은 계통학적으로 의의가 있다(Vaughan, 1989; Lu, 1999). Sect. *Oryza*는 *O. eichingeri*와 *O. punctata*를 제외하면 모두 맥상표피역에 이완형의 단세포규소체만을 형성한다. 그러나 sect. *Oryza*의 맥간표피역에 형성하는 안장형은 ser. *Australienses*에 속하는 *O. australiensis*(Fig. 2E)와

*Latifoliae*에 속하는 *O. eichingeri*, *O. minuta*, *O. officinalis* 그리고 *O. rhizomatis* 등의 종류에서만 형성하고, ser. *Sativae*에 속하는 종류들은 형성하지 않는 특징이 있다.

한편, 맥상표피역에 형성된 규소체의 배열양상도 다양하게 나타났다. 종특위에 형성된 단세포규소체가 밴드를 이루는 종류(see Fig. 1A) (*O. officinalis*, *O. rufipogon*, 그리고 *O. brachyantha*)와 산재해 있는 종류(*O. longiglumis*, *O. ridleyi*, *O. sativa*, *O. punctata*, *O. rhizomatis*, 그리고 *O. grandiglumis*) 그리고 나머지 종류는 밴드를 형성하기도 하고 산재해 있는 규소체가 동시에 나타나는데, 이들 특징은 본 속내 분류범주간 계통학적 유연관계를 반영하기 보다는 종 동정에 유용한 것으로 생각된다.

단세포규소체 검색표

1. 맥상표피역내 단세포규소체는 이완형만 있거나 이완형, 3완형 그리고 십자형이 섞여있다
2. 맥상표피역내 단세포규소체는 이완형만 형성한다
3. 엽연부 맥상표피역의 단세포규소체의 밴드 수는 1-2개이다.
 4. 맥간표피역에 단세포규소체를 형성한다*O. minuta*, *O. officinalis*, *O. rhizomatis*
 4. 맥간표피역에 단세포규소체를 형성하지 않는다*O. alta*, *O. grandiglumis*, *O. barthii*, *O. rufipogon*, *O. rufipogon* (intermediate), *O. sativa*
 3. 엽연부 맥상표피역의 단세포규소체의 밴드 수는 3개 이상이다*O. australiensis*
2. 맥상표피역내 단세포규소체는 이완형 십자형을 형성한다
 5. 단세포규소체는 규칙적 및 불규칙적 3완형을 드물게 형성한다*O. punctata*
 5. 단세포규소체는 3완형이 없다
 6. 맥간표피역에 단세포규소체를 형성한다*O. longiglumis*, *O. ridleyi*
 6. 맥간표피역에 단세포규소체를 형성하지 않는다*O. granulata*, *O. meyeriana*
1. 규소체는 십자형이다*O. brachyantha*

사 사

심사과정 중에 유용한 조언을 해주신 익명의 두분 심사자에게 고마움을 전합니다. 이 논문은 2001년도 전북대학교의 지원 연구비에 의하여 연구되었습.

인 용 문 헌

- Aggarwal, R. K., D. S. Brar and S. Nandi. 1999. Phylogenetic relationships among *Oryza* species revealed by AFLP markers. *Theor. Appl. Genet.* 98: 1320-1328.
- Baillion, N. 1894. *Histoire des plantes*. Vol. XIII, Paris.
- Bombin, M. 1984. On phytoliths, late quaternary ecology of Beringia, and information evolutionary theory. Ph.D dissertation, University of Alberta.
- Brown, D. A. 1984. Prospects and limits of a phytolith key for grasses in the Central United States. *J. Archaeol. Sci.* 11:345-368.
- Chang, T. T. 1985. Crop history and genetic conservation:rice-a case study. *Iowa State J. Res.* 59:425-455.
- Chatterjee, D. 1948. A modified key and enumeration of the species of *Oryza* L. *Indian J. Agric. Sci.* 18:185-192.
- Chevalier, A. 1932. Nouvelle contribution a l'etude systematique des *Oryza*. *Rev. Bot. Appl. Agric. Trop.* 12:1014-1032.
- 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.
- _____. 1979. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. II. The epidermis as seen in surface view. *Bothalia* 21:641-676.
- Fujiwara, H. and S. Sasaki. 1978. Fundamental studies of plant opal analysis.(2) The shape of the silica bodies of *Oryza*. *Archaeol. Nat. Sci.* 11:9-20.
- Kaplan, L. and M. B. Smith. 1980. Procedures for phytolith reference materials. Unpublished manuscript distributed at the 45th annual meeting of the Society for American Archaeology, Philadelphia.
- Kim, K. and S. S. Whang. 1992. Nature of phytoliths and their applications in botany. *Kor. J. Bot.* 35:283-305.
- Krishnan, S., P. Ravichandran, D. Narasimhan and P. Dayanandan. 2000. Phytoliths of Indian grasses and their potential use in identification. *Bot. J. Linn. Soc.* 132:241-252.
- Launert, E. 1965. A survey of the genus *Leersia* in Africa. *Senckenb. Biol.* 46: 129-153.
- Lewis, R. O. 1979. Use of opal phytoliths in paleo-environmental reconstruction. M. A. thesis, University of Wyoming, Laramie.

- _____. 1981. Use of opal phytoliths in paleo-environmental reconstruction. *J. Ethnobiol.* 1:124-175.
- Li, C. B., D. M. Zhang, S. Ge and D. Y. Hong. 2000. Relationships among the CC, DD, and EE genomes in the *Oryza officinalis* complex detected by two probe genomic in situ hybridization. *Int. Rice Res. Not.* 25:19-22.
- Lu, B. R. 1999. Taxonomy of the genus *Oryza* (Poaceae): historical perspective and current status. *Int. Rice Res. Not.* 24:4-8.
- Metcalfe, C. R. 1960. *Anatomy of the Monocotyledons. I. Gramineae.* London: Oxford University Press.
- _____. 1971. *Anatomy of the Monocotyledons. V. Cyperaceae.* London: Oxford University Press.
- Morishima, H., Y. Sano and H. I. Oka. 1992. Evolutionary studies in cultivated rice and its wild relatives. *Oxford Surv. Evol. Biol.* 8:135-184.
- Mulholland, S. C. 1987. Phytolith studies at Big Hidatsa, North Dakota. Ph.D. Dissertation, University of Minnesota.
- _____, Rapp G Jr., Ollendorf A. L. 1988. Variation on phytoliths from corn leaves. *Can. J. Bot.* 66:2001-2008.
- Palmer, P. G. and S. Gerbeth-Jones. 1986. A scanning electron microscope survey of the epidermis of East African grasses: IV. *Smithsonian contributions to botany*, No. 55, Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- _____ and A. E. Tucker. 1981. A scanning electron microscope survey of the epidermis of East African grasses: I. *Smithsonian contributions to botany*, No. 49, Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- _____ and A. E. Tucker. 1983. A scanning electron microscope survey of the epidermis of East African grasses: I. *Smithsonian contributions to botany*, No. 53, Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- _____, S. Gerbeth-Jones and S. Hutchinson. 1985. A scanning electron microscope survey of the epidermis of East African grasses; III. *Smithsonian contributions to botany*, No. 55, Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Pearsall, D. M. 1982. Phytolith analysis: Applications of a new paleoethnobotanical technique in archaeology. *Amer. Anthropologist* 84:862-871.
- _____. 1989. *Paleoethnobotany: A Handbook of Procedures.* Academic Press, New York.
- Piperno, D.R. 1984. A comparison and differentiation of phytoliths from maize and wild grasses: Use of morphological criteria. *Amer. Antiquity* 49:361-383.

- _____. 1988. Phytolith Analysis: An Archaeological and Geological perspective. San Diego.
- Roschevitz, R. I. 1931. A contribution to the study of rice. Turdy Prikl. Bot. Genet. Selek. 27:3-133.
- Robinson, R. L. 1980. Environmental chronology for central and south Texas: External correlations to the Gulf Coastal Plain and the Southern High Plains. Paper presented at the 45th Annual Meeting of the Society for American Archaeology, Philadelphia.
- Rovner, I. 1971. Potential of opal phytoliths for use in paleoecological reconstruction. Quaternary Res. 1:343-359.
- Sampath, S. 1962. The genus *Oryza*: its taxonomy and species interrelationships. *Oryza* 1:1-29.
- Sharma, S. D. and S. V. S. Shastry. 1965. Taxonomic studies in the genus *Oryza*. VI. A modified classification of genus. Indian J. Genet. 25:173-178.
- Sharma, S. D. and S. V. S. Shastry. 1972. Evolution in genus *Oryza*. In *Advancing frontiers in cytogenetics*. Proceedings of the National Seminar, 1972. New Delhi (India): Hindustan Publishing Corporation. pp. 5-20.
- Soni, S. L. and D. W. Parry. 1973. Electron probe microanalysis of silicon deposition in the inflorescence bracts of the rice plant (*Oryza sativa* L.). Amer. J. Bot. 60:111-116.
- _____, P. B. Kaufman, W. C. Bigelow. 1972. Electron probe analysis of silicon and other elements in leaf epidermal cells of the rice plant (*Oryza sativa* L.). Amer. J. Bot. 59:38-42.
- Tateoka, T. 1963. Taxonomic studies of the genus *Oryza*. In IRRI (ed.): *Rice Genetics and Cytogenetics* pp. 15-23.
- Thomasson, J. R. 1981. Micromorphology of the lemma in *Stipa robusta* and *Stipa viridula* (Gramineae; Stipeae): Taxonomic significance. Southwest Natu. 26:211-214.
- _____. 1983. *Carex graceii* sp. nov., *Cyperocarpus eliasii* sp. nov., *Cyperocarpus terrestris* sp. nov., and *Cyperocarpus pulcherrima* sp. nov., (Cyperaceae) from the Miocene of Nebraska. Amer. J. Bot. 70:435-449.
- _____. 1984. Miocene grass (Gramineae: Arundinoideae) leaves showing external micromorphological and internal anatomical features. Bot. Gaz. 145:204-209.
- Twiss, P. C., E. Suess and R. M. Smith. 1969. Morphological classification of grass phytoliths. Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 33:109-115.

- Vaughan, D. A. 1989. The genus *Oryza* L. current status of taxonomy. IRRI Research Paper Ser. No 138:1-21.
- _____. 1994. A new rhizomatous *Oryza* species (Poaceae) from Sri Lanka. Bot. J. Linn. Soc. 103:159-163.
- Wang, Z. Y., G. Second and S. D. Tanksley. 1992. Polymorphism and phylogenetic relationships among species in the genus *Oryza* as determined by analysis of nuclear RFLPs. Theor. Appl. Genet. 83:565-581.
- Whang, S. S. 1993. Phytolith morphology and its taxonomic signification in the genus *Oryza*. Ph.D dissertation, Chonbuk National University, Korea.
- _____ and K. Kim. 1994. Phytolith morphology of rice (*Oryza sativa* L.). J. Plant Biol. 37:53-67.
- _____ and R. S. Hill. 1996. Phytolith analysis in leaves of extant and fossil populations of *Nothofagus* subgenus *Lophozonia*. Aust. Syst. Bot. 8:1055-1065.
- _____, K. Kim and W. M. Hess. 1996. Phytolith morphology of leaf epidermal cells of *Oryza* L. J. Plant Biol. 39:237-242.
- _____, K. Kim and W.M. Hess. 1998. Variation of silica bodies in leaf epidermal long cells within and among seventeen species of *Oryza* (Poaceae). Amer. J. Bot. 85:461-466.
- Xie, Z. W. and Y. Zhou. 1998. Phylogenetic relationship of genus *Oryza* as revealed by RAPD analysis. Int. Rice Res. Not. 23:6-8.

Some opal phytoliths diagnostic characters of *Oryza* leaves

Whang, Sung Soo* · Kyungsik Kim¹

(Division of Science Education, Chonbuk National University

¹Division of Biological Sciences, Chonbuk National University)

Abstract

Phytoliths of leaf blades of *Oryza* were studied by light and scanning electron microscopy in order to assign the diagnostic character and taxonomic key for the genus. Some phytoliths such as stomatal apparatus, long-cell and short-cell, existing at the same position on the abaxial side of leaf blade, were intensively investigated because of their various forms documented in a previous study. These characters have value either for testing infrageneric classification or for identifying taxa within the genus. Stomatal phytolith is formed by integration of several kinds of sources, such as the guard and subsidiary cell and the papillae. The stomatal phytolith, characterized by not only the absence and presence of phytolith originated by the papillae developed on the guard and subsidiary cell but also their pattern of arrangement, shows various morphologies, and these features have congruent with the infrageneric classification such as section and/or series. Long-cell phytolith is characterized by the absence/presence, arrangement and morphology of phytoliths originated by the papillae on the cell surface. These features may hardly have any systematic relevance within the genus, but contain some informations for identifying of species. All of short-cell phytoliths found are silica body. They form various shapes like cross, bilobate, saddlelike and trilobate, and these features are consistent with infrageneric classification such as section and/or series. Also, some characters, the absence/presence of band of short cell phytolith within costal strip, the absence/presence of saddlelike phytolith within intercostal strip and the number of band of short cell phytolith within costal strip are various according to taxa, but these features do not fall into infrageneric classification. Some taxonomic keys on the phytoliths of stomatal, long-cell and short-cell were developed by their features, and the agreement between these

characters and infrageneric classifications was also discussed.

Key words : phytolith, *Oryza*, classification, diagnostic character, taxonomic key

*Corresponding author : Phone : +82-63-270-4340, Fax : +82-63-270-2781
email : whang@chonbuk.ac.kr