식물학회지 제36권 제4호 (1993)
Korean J. Bot. 36(4) : 337~343

수 종 고사리삼과 식물 지상부의 가도관 구조

金 京 植·黃 聖 秀·宣 炳 崙
(전북대학교 자연과학대학 생물학과)

Tracheid Structure in Aerial System of Several Ophioglossaceous Plants

Kim, Kyungsik, Sung Soo Whang and Byung Yun Sun
(Department of Biology, Chonbuk National University, Chonju)

ABSTRACT

Tracheid structure of aerial system in five species of Ophioglossaceae and one species of Osmundaceae was examined with light and scanning electron microscope. The species were *Botrichium multifidum* var. *robustrum, B. ternatum, B. strictum, B. virginianum, Ophioglossum vulgatum,* and *Osmunda japonica.* Three types of tracheids could be recognized by the pattern of secondary wall thickening; helical, irregular reticulate and circular bordered pitted tracheids. Among them, the appearance of circular bordered pitted tracheids supported that ophioglossaceous plants might have phylogenetic relationship with progymnosperm-seed plant line. Circular and elliptical bordered pits in shape were observed in five ophioglossaceous species; the former was subdivided into large and small types in size. In conclusion, three types of bordered pits were found: (1) large circular type- *O. vulgatum,* (2) small circular type- *B. multifidum* var. *robustrum, B. ternatum* and (3) elliptical type- *B. strictum, B. virginianum. B. strictum* and *B. virginianum* belong to subgenus *Osmundopteris* had the elliptical bordered pits. Therefore, this group might be interpreted as the most primitive in this family; however, such suggestion did subgenus *Osmundopteris* was classified into the most advanced group.

서 론

고사리삼과(Ophioglossaceae) 식물은 배우체가 독립생활을 하고 동형포자를 생산하는 진정포자낭을 갖는 식물로서, 일반적으로 고사리문(division Filicophyta)내에서 Marattiaceae와 함께 가장 하등한 식물군으로 분류되고 있다(Pichi Sermolli, 1973; Tryon and Tryon, 1982; Foster and Gifford, 1989). 그러나 고사리삼과 식물은 화석 기록이 거의 없고 포자체의 형태가 독특하여 현존하는 양치식물 중에는 근연군이 없다. 따라서 기원 및 계통학적 유연관계가 분명치 않은 식물군으로 알려져 있다.

최근에 일부 연구자들은 고사리삼과 식물이 전나자식물(progymnosperms)로부터 유래된 것이라는 견해를 제시하고 있다(Bierhorst, 1971; Kato, 1983, 1988, 1990; Chau, 1986; Kato *et al.*, 1988). 전나자식물은 상부 데보니안기부터 나타나는 화석 양치식물로서 종자식물의 조상으로 간주되는 식물군이다(Beck, 1960). 따라서 이들의 견해는 고사리삼과 식물은 현존하는 전나자식물로서 계통학적으로는 종자식물에 더 가깝다는 것이다. 이러한 추정의 근거는 고사리삼과 식물이 타 양치식물보다 전나자식물 및 현존하는 나자식물과 더 많은 형질을 공유한다는 사실에 근거하고 있다. 즉 고사리삼과 식물은 타 양치류 식물과는 달리 잎이 와권상 출아를 하지 않고, 진정중심주를 가지며, 낭퇴 대신 독립된 포자낭을 형성하고, 일부 종류에서 지하경이 유관속 형성층에 의한 2기생장을 하고 주피를 형성하며, 목부의 가도관이 원형유연벽공벽을 가지고 있는 점 등을 주요한 형질로 간주하고 있다. 이상의 형질들의

본 연구는 1992년 교육부 기초과학연구소(BSRI-92-427)의 지원으로 수행되었음.

대부분에 대하여는 비교적 상세한 조사가 수행된 바 있으나 (Stevenson, 1980; Kato, 1978a, b; Kato *et al.*, 1988; Webb, 1981; Takahashi and Kato, 1988), 가도관의 형태에 대하여는 지하경을 중심으로 개괄적인 조사만 수행되었을 뿐 (Bierhorst, 1960; White, 1963a, b; Chau, 1986) 지상부 및 가도관벽 비후에 대한 상세한 연구는 이루어진 바 없다.

한편 과내 분류에서 Clausen(1938)은 고사리삼과를 3속 6아속으로 분류하였으며, Kato(1987)는 6속으로 분류하였고, Nishida(1952)는 고사리삼과를 목으로 설정하고 2아목 3과 6속으로 분류하여 차이를 보이고 있다.

따라서 본 연구에서는 고사리삼과 식물 지상부에 나타나는 가도관벽의 무늬 및 비후에 대한 상세한 조사를 통하여 본 과의 분류에 대한 유용성 여부를 확인하고, 전나자식물 및 나자식물과의 유연관계를 검토하고자 수행되었다.

재료 및 방법

본 연구의 재료로는 고사리삼과 5종과 고비과 1종을 사용하였다. 즉 고사리삼속(*Botrichium*)의 고사리삼〔*B. ternatum* (Thunb.) Sw.〕, 산고사리삼〔*B. multificum* var. *robustum (Rupr.) C. Christ*〕, 늦고사리삼〔*B. virginianum* (L.) Sw.〕, 긴꽃고사리삼(*B. strictum* Underw.) 등은 변산, 모악산 및 울릉도에서 채집한 개체들과 서울대 표본관에서 대여한 표본들을 사용하였고 나도고사리삼속(*Ophioglossum*)의 나도고사리삼(*O. vulgatum* L.)은 제주도 및 보길도에서 채집하였다. 또한 고사리류 중 고사리삼과 식물과 계통적으로 가까운 고비속(*Osmunda*)의 고비(*O. japonica* Thunb.)를 대조 목적으로 사용하였는데, 이는 제주도에서 채집한 개체들과 서울대 표본관에서 대여한 표본들을 재료로 사용하였다. 채집된 재료의 확증표본은 전북대 표본관에 보관하였다.

재료의 채취는 지하경으로부터 나온 엽병부위, 염성부와 영양부가 분지된 이후의 소엽병부위 그리고 포자낭퇴 및 엽신이 부착된 말단부 등 세 부위에서 0.5 cm 크기로 절단하여, 각 부위별로 Jeffery법에 의하여 해리하였다(Berlyn and Miksche, 1976). 해리된 재료는 alcohol로 탈수시킨 후 광학현미경 및 주사전자현미경으로 관찰하였다. 식물 종류 및 부위에 따른 가도관벽의 종류별 비율을 측정하기 위해서 각 부위별로 200개 이상의 세포를 관찰하여 백분율을 구하였다.

결 과

조사된 5종의 고사리삼과 식물 지상부에 나타나는 가도관의 전체적인 형태는 끝부분이 점진적으로 가늘어지는

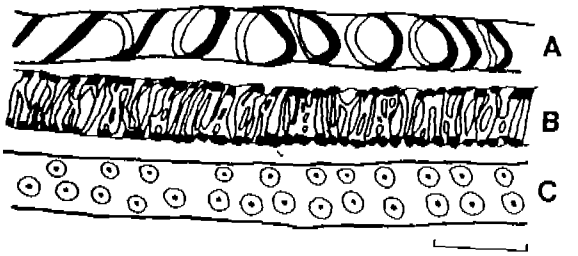


Fig. 1. Types of tracheids based on secondary wall thickening (bar=30 μm). A, helical tracheid; B, irregulary reticulate tracheid; C, circular bordered pitted tracheid.

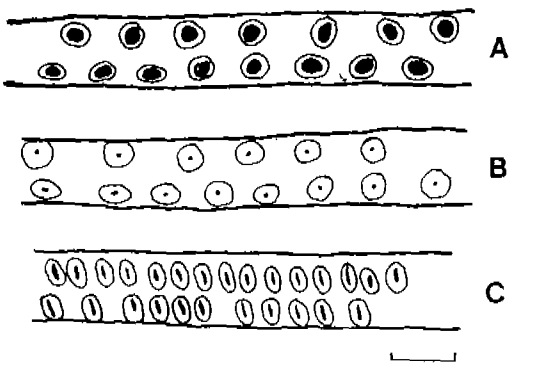


Fig. 2. Types of circular bordered pits in tracheids (bar= 30 μm). A, large circular bordered pit; B, small circular bordered pit; C, elliptically circular bordered pit.

전형적인 긴 방추형이었으며, 길이는 1.5~2.5 mm이었고 격벽의 분화는 나타나지 않았다(Figs. 1, 2, 5). 그리고 본 조사에서 도관절은 발견할 수 없었다.

관찰된 가도관들의 2차 세포벽 비후양상은 3가지 유형으로 구분되었다(Fig. 1). 즉 1차 세포벽 위에 2차벽이 나선상으로 비후된 종류(나선상 가도관, Fig. 1A), 나선상 비후부분이 분지되어 인접한 나선상 비후부분과 연결되어서 불규칙한 망상을 보이는 종류(불규칙 망상 가도관, Fig. 1B), 그리고 2차벽이 균일하게 비후되어 원형유연벽공을 형성하는 종류(원형유연벽공 가도관, Fig. 1C) 등이 관찰되었다. 그러나 원형유연벽공 가도관의 경우에도 망상으로 비후된 2차 세포벽 위에 추가로 세포벽이 더 비후되어 원형유연벽공이 형성된다.

조사된 5종의 고사리삼과 식물에서 이들 3종류의 가도관의 출현율은 식물 종류 및 조사 부위별로 차이를 보였으나(Table 1), 분류 및 계통학적 의의는 확인할 수 없었다. 즉 모든 종류에서 엽병의 기부에서는 환상 가도관의 출현율이 가장 적고 다음으로는 불규칙한 망상 가도관이 그리고 원형유연벽공 가도관의 출현율이 가장 높았다. 그러나 정

Table 1. Percentage of the tracheid types observed in the different parts of leaf in five ophioglossaceous species

Specific name	Leaf parts	% Tracheid types		
		Helical	Irregular reticulate	Bordered pitted
Botrichium	rachis	3.99	35.21	60.80
multifidum	petiolule	5.27	32.31	62.42
var. *robustrum*	vein(st[a])	50.28	48.46	1.26
	vein(ft[b])	49.77	50.23	0.00
B. ternatum	rachis	24.09	31.14	43.82
	petiolule	16.25	32.35	51.40
	vein(st)	45.68	38.49	15.82
	vein(ft)	72.76	27.24	0.00
B. strictum	rachis	4.50	10.52	84.98
	petiolule	14.39	29.99	56.63
	vein(st)	38.15	27.81	34.04
	vein(ft)	45.03	41.61	13.36
B. virginianum	rachis	20.85	28.84	50.31
	petiolule	27.80	29.46	42.74
	vein(st)	35.90	64.10	0.00
	vein(ft)	38.14	61.86	0.00
O. vulgatum	rachis	30.45	27.09	42.46
	vein(st)	47.65	41.88	10.47
	vein(ft)	48.60	32.30	19.10

[a]Sterile segment, [b]Fertile segment.

단부로 갈수록 환상 가도관의 출현율이 증가하고 원형유연벽공 가도관은 감소하는 추세를 볼 수 있었다. 특히 산고사리삼, 고사리삼, 늦고사리삼의 경우에 염성부 말단 분지에는 원형유연벽공 가도관이 나타나지 않았다.

한편 원형유연벽공은 원형과 타원형이 관찰되었고, 원형인 것은 크기가 큰 것과 작은 것으로 구분되어 전체적으로 모두 3종류로 구분할 수 있었으며(Fig. 2), 이들은 식물종류별로도 차이가 있었다(Table 2). 즉, 산고사리삼과 고사리삼의 원형유연벽공은 거의 완전한 원형이나 크기가 작고(Figs. 4, 5), 나도고사리삼은 완전한 원형이나 전자에 비하여 크기가 크며(Fig. 8), 긴꽃고사리삼과 늦고사리삼의 유연벽공은 타원형이었으며(Figs. 6, 7) 드물게 계문상벽공도 나타났다. 대조를 위하여 조사된 고비의 경우에는 고사리류의 전형적인 계문상벽공을 가지고 있었다(Fig. 9). 벽공의 배열은 대부분 호생이었으나 나도고사리삼을 제외하고는 드물게 대생배열도 나타났다(Table 2).

한편, 원형유연벽공 가도관의 경우 먼저 2차 세포벽이 균일하게 비후된 다음, 그 위에 2차 세포벽 물질이 첨가되는 양상이 차이를 보였다. 즉 가도관 세포 내부로 불규칙하게 돌출되어 첨가되는 경우(Fig. 3A), 오목렌즈 모양으로 비후

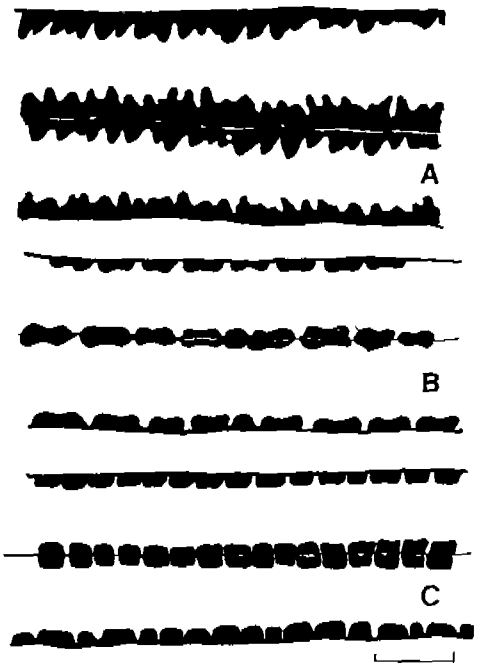
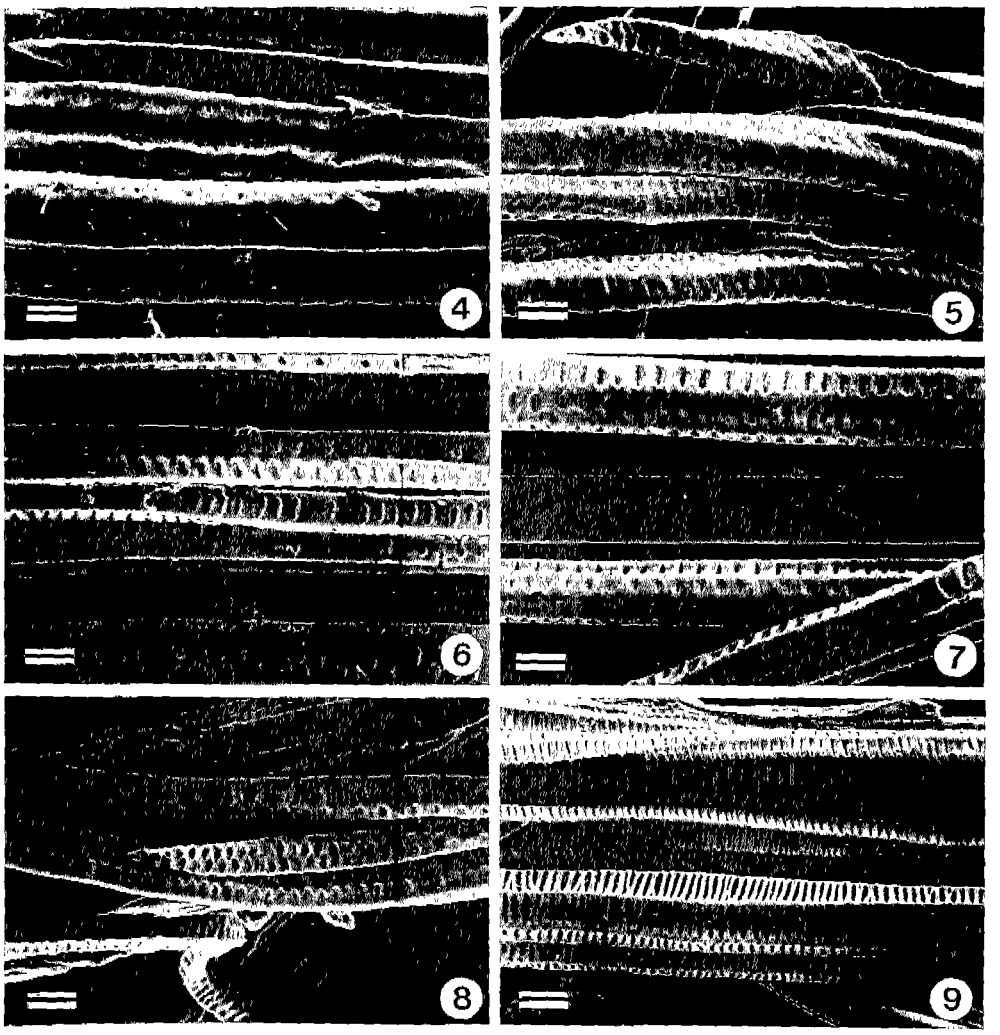


Fig. 3. Patterns of additional secondary wall thickening in tracheids (bar=30 μm). A, irregular wall thickening; B, concave wall thickening; C, beaded wall thickenig.

Table 2. Some structural characteristics of circular bordered pitted tracheid in five ophioglossaceous species

Specific name	Shapes of pits	Arrangement of pits	Patterns of innermost wall
Botrichium multifidum var. *robustrum*	small circular	alternate, rarely opposite	irregular sinuate
B. ternatum	small circular	alternate, rarely opposite	irregular sinuate
B. strictum	elliptical	alternate, rarely opposite	concave
B. virginianum	elliptical	alternate, rarely opposite	evenly beaded
O. vulgatum	large circular	alternate	evenly beaded

되는 경우(Fig. 3B), 그리고 비교적 균일한 높이로 마치 염주알처럼 비후되는 경우(Fig. 3C) 등이 관찰되었다. 산고사리삼과 고사리삼은 2차벽의 표면이 불규칙한 돌기형이었으며(Figs. 10, 11), 긴꽃고사리삼은 오목렌즈형(Fig. 12)

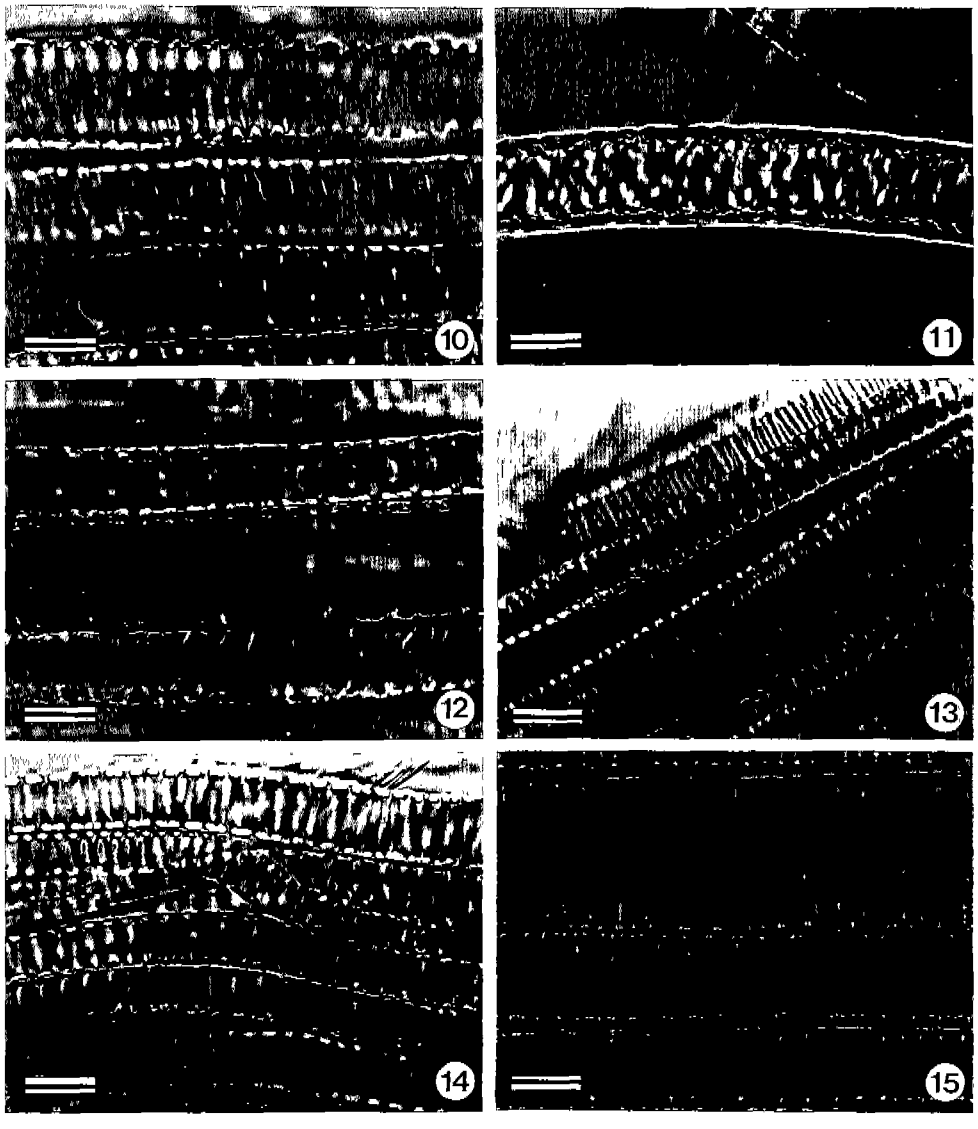


Figs. 4~9. SEM photographs of aerial system tracheids in five ophioglossaceous species and *Osmunda japonica* (bars=16.5 μm). Fig. 4. *Botrichium multifidum* var. *robustrum*, Fig. 5. *B. ternatum*, Fig. 6. *B. strictum*, Fig. 7. *B. virginianum*, Fig. 8. *Ophioglossum. vulgatum*, Fig. 9. *O. japonica*.

그리고 늦고사리삼과 나도고사리삼은 염주알 형태이었다(Figs. 13, 14). 대조를 위하여 조사된 고비는 2차벽의 내부가 오목렌즈 형태로 비후하였다(Fig. 15).

고 찰

고사리삼과 식물이 양치식물보다 종자식물에 더 가깝다는 주장에 있어서 가도관벽의 측벽에 있는 벽공 형태는 중요한 근거가 된다(Bierhorst, 1971; Kato, 1988; Chau, 1986). 즉 양치류의 경우 가도관의 벽공이 계문상이나, 고사리삼과 식물의 경우에는 나자식물과 같은 유연벽공을 가진다. 본 조사에서 확인된 5종류의 고사리삼과 식물 지상부의 가도관의 경우에는 나선상 및 불규칙한 망상의 가도관 외에 양치류에서는 나타나지 않는 원형유연벽공상 가도관이 나타났다. 일반적으로 목부분화 초기에 형성되는 원생목부 및 초기후생목부의 가도관의 2차 세포벽은 양치류나 전나자식물의 경우 모두 환상, 나선상 또는 망상의 2차벽이 비후된다(Bierhorst, 1960). 그러나 전나자식물 및 나자식물의 2기목부에서는 원형유연벽공 가도관이 형성된다. 고사리삼과 식물 지상부 가도관에서 관찰된 유연벽공은 일반 양치류에서 나타나는 계문상 벽공과는 다르며, 이는 오히려 전나자식물(Beck, 1970) 또는 나자식물 등에서 관



Figs. 10~15. Photomicrographs of aerial system tracheids in five ophioglossaceous species and *Osmunda japonica* (bars=30 μm). Fig. 10. *Botrichium multifidum* var. *robustrum*, Fig. 11. *B. ternatum*, Fig. 12. *B. strictum*, Fig. 13. *B. virginianum*, Fig. 14. *Ophioglossum vulgatum*, Fig. 15. *O. japonica*.

찰된 원형유연벽공(Bierhorst, 1960)과 유사한 것으로 판단된다. 그러나 고사리삼속 일부 식물외 지하경에서 나타나는 것으로 보고된 원절은(Bierhorst, 1960) 본 조사에서는 확인할 수 없었다.

고사리삼과의 과내 분류는 Clausen(1938)이 *Botrychium* 속, *Ophioglossum*속, *Helminthostachys*속의 3속으로 분류하였고, *Botrychium*속은 다시 *Osmundopteris*아속, *Sceptridium*아속, *Botrychium*아속으로, 그리고 *Ophioglossum*속은 *Ophioglossum*아속, *Rhizoglossum*아속, *Cheiroglossa*아속, *Ophioderma*아속으로 세분하였다. 그러나 Nishida(1952)는 고사리삼과를 목수준으로 분류하였고(*Ophioglossales*) 이를 *Botrychiineae*아목, *Ophioglossineae*아목으로 나누었으며 *Botrychiineae*아목은 *Botrychium*속, *Sceptridium*속, *Osmundopteris*속이 속하는 *Botrychiaceae*과와 *Helminthostachys* 1속이 속하는 *Helminthostachyacea*과로 분류하였고, *Ophioglossineae*아목은 *Ophioglossaceae* 1과내에 *Ophioglossum*속, *Ophioderma*속, *Cheiroglossa*속, *Rhizoglossum*속으로 분류하였다. 한편, Kato(1987)는 과내 분류군의 지위를 모두 동

일하게 취급하여 고사리삼과를 *Botrypus*속(=*Osmundopteris*속), *Japanobotrychium*속, *Sceptridium*속, *Helminthostachys*속, *Botrychium*속, *Ophioglossum*속의 6속으로 분류하였다. 본 조사에서 확인된 지상부 가도관의 형태에서, 산고사리삼과 고사리삼의 가도관은 크기가 작은 원형유연벽공이었고, 긴꽃고사리삼과 늦고사리삼의 가도관은 이와는 달리 타원형의 원형유연벽공이었으며, 나도고사리삼의 경우에는 크기가 큰 원형유연벽공이었다. 산고사리삼과 고사리삼이 *Sceptridium*아속에 그리고 긴꽃고사리삼과 늦고사리삼이 *Osmundopteris*아속에 그리고 나도고사리삼은 *Ophioglossum*속에 속하므로 벽공의 형태는 기존의 분류와 잘 일치하였다(Clausen, 1938; Kato, 1987). 또한 과내 분류군의 지위에 있어서는 Clausen(1938)과 Nishida(1952)가 상위 분류군으로 인정한 *Botrychium*속과 *Ophioglossum*속 간의 가도관 형태의 차이는 속내 분류군인 *Sceptridium*아속과 *Osmundopteris*아속간의 차이와 근본적인 차이가 없으므로 가도관의 형태는 고사리삼과를 동일한 수준의 6속으로 분류한 Kato(1987)의 분류체계를 지지한다고 볼 수 있다.

한편 속간의 계통에 대하여는 일반적으로 *Sceptridium*아속이 가장 하등한 군이며 *Osmundopteris*아속이 가장 진화된 군으로 간주되어 왔으나(Bower, 1926; Clausen, 1938, 1954; Nishida, 1957; Nozu, 1955), Kato(1987)는 분계적 분석을 통하여 그가 설정한 6속의 진화경향에 대하여 *Osmundopteris*속이 가장 하등한 군이며 *Ophioglossum*속이 가장 고등한 군이라 추정하였다. 지상부 가도관의 벽공모양은 *Osmundopteris*속에 속하는 긴꽃고사리삼과 늦고사리삼이 타원형이며, *Sceptridium*속에 속하는 산고사리삼과 고사리삼의 경우는 원형이었다. 또한 *Ophioglossum*속에 속하는 나도고사리삼은 원형이며 *Sceptridium*속보다 크기가 컸다. 대조를 위하여 조사된 고비의 경우에서처럼 고사리류의 벽공은 긴타원형이 주류를 이루고 있다. 따라서 지상부 가도관의 벽공모양으로 보면 *Ophioglossum*속이 나자식물과 가까운 형태의 벽공을 가지고 있어서 가장 고등한 분류군일 것으로 추정된다. 다음으로 *Sceptridium*속이 원형으로, 그리고 *Osmundopteris*속은 양치류에 가까운 벽공을 가지고 있어 가장 하등한 형태의 가도관을 가지고 있다고 볼 수 있다. 따라서 이러한 결과는 Kato(1987)의 견해를 지지하는 것으로 생각되었다.

이상의 사실들을 종합하여 볼 때 고사리삼과 식물의 지상부에 나타나는 가도관의 벽공 형태는 양치류보다는 전나자식물 또는 나자식물에 가까우며, 이는 고사리삼과 식물이 나자식물과 계통적으로 가깝다는 견해를 지지하고 있다. 그러나 이러한 견해에서 배우체의 형태에 대한 고려가 전혀 없으므로 고사리삼과 식물이 현존하는 전나자식물이라는 주장은 배우체의 형태에 대한 상세한 조사가 이루어진 후에야 결론을 내릴 수 있는 것으로 생각되었다.

적 요

고사리삼과 식물 5종 및 고비의 지상부 목부 가도관에 있어서 2차벽 비후 양상 및 벽공의 형태를 광학현미경과 주사전자현미경으로 조사하였다. 가도관의 종류는 나선상 가도관, 불규칙한 망상 가도관, 원형유연벽공상 가도관 등 3종류가 확인되었다. 지상부의 기부에서는 원형유연벽공상 가도관이 그리고 말단부에서는 나선상 가도관이 수적으로 증가하는 경향을 볼 수 있었다. 조사된 5종의 고사리삼과 식물은 벽공의 형태에 따라 크기가 작고 원형인 산고사리삼과 고사리삼, 크기가 크고 원형인 나도고사리삼 그리고 타원형인 긴꽃고사리삼과 늦고사리삼으로 나눌 수 있었으며 이는 기존의 분류체계와 잘 일치하였다. 특히 *Osmundopteris*속이 가장 하등한 속이라는 Kato(1987)의 견해와 일치하였다. 또한 고사리삼과 식물 지상부에서도 원형유연벽공상을 가진 가도관이 다수 나타나는 것은 이들이 전나자식물과 유연관계가 깊다는 주장을 지지해 주는 것으로 생각된다.

참 고 문 헌

Beck, C.B. 1960. The identity of Archaeopteris and *Callixylon*. *Brittonia* **12**: 351-368.

Beck, C.B. 1970. The appearance of gymnospermous structure. *Biol. Rev. Cam. Phil. Soc.* **45**: 370-400.

Berlyn, G.P. and J.P. Miksche. 1976. Botanical Microtechnique and Cytochemistry. The Iowa State University Press, Ames, Iowa. p. 128.

Bierhorst, D.W. 1960. Observation on tracheary elements. *Phytomorphology* **10**: 249-305.

Bierhorst, D.W. 1971. Morphology of Vascular Plants. Macmillan, New York. pp. 231-235.

Bower, F.O. 1926. The Ferns. Vol. 2. Cambridge Univ. Press, Cambridge. pp. 371-372.

Chau, R.I. 1986. Xylem structure in *Botrychium dissectum* Sprengel and its relevacne to the taxonomic position of the Ophioglossaceae. *Am. J. Bot.* **73**: 1201-1206.

Clausen, R.T. 1938. A monograph of the Ophioglossaceae. *Mem. Torrey Bot. Club* **19**: 1-177.

Clausen, R.T. 1954. Ophioglossaceae of the Hawaiian Islands. *Am. J. Bot.* **41**: 493-500.

Foster, A.S. and E.M. Gifford Jr. 1989. Comparative Morphology of Vascular Plants, 3 ed. John Wiley & Sons, New York. pp. 221-244.

Kato, M. 1978a. Vascular anatomy of leaves in the Ophioglossaceae. *Bot. Mag. Tokyo* **91**: 187-195.

Kato, M. 1978b. On the sporangia of the Ophioglossaceae.

Acta Phytotax. Geobot. **29**: 25-32.

Kato, M. 1983. The classification of major groups of pteridophytes. *J. Fac. Sci. Univ. Tokyo* Sect. III **13**: 263-287.

Kato, M. 1987. A phylogenetic classification of Ophioglossaceae. *Gard. Bull.* **40**: 1-14.

Kato, M. 1988. The phylogenetic relationship of Ophioglossaceae. *Taxon* **37**: 381-386.

Kato, M. 1990. Ophioglossaceae: A hytothetical archetype for the angiosperm carpel. *Bot. J. Linn. Soc.* **102**: 303-311.

Kato, M., A. Takahashi and R. Imaichi. 1988. Anatomy of the axillary bud of *Helminthostachys Zeylanica* (Ophioglossaceae) and its systematic implication. *Bot. Gaz.* **149**: 57-63.

Nishida, M. 1952. A new system of Ophioglossales (Studies on the systematic position and constitution of Pteridophyta-3). *J. Jap. Bot.* **27**: 271-278.

Nozu, Y. 1955. Anatomical and morphological studies of Japanese species of the Ophioglossaceae I. Phyllomophore. *Jap. J. Bot.* **15**: 83-102.

Pichi Sermolli, R.E.G. 1973. Historical Review of the Higher Classification of the Filicopsida. *In*, A.C. Jermy *et al.* (eds.). The Phylogeny and Classification of the Ferns, Academic Press, London. pp. 11-40.

Stevenson, D.W. 1980. Ontogeny of the vascular system of *Botrychium multifidum* (S.G. Gmelin) Rupr. (Ophioglossaceae) and its bearing on stelar theories. *Bot. J. Linn. Soc.* **80**: 41-52.

Takahashi, A. and M. Kato. 1988. Developmental anatomy of vascular cambium and periderm of *Botrypus virginianus* and its bearing on the systematic position of Ophioglossaceae. *Bot. Mag. Tokyo* **101**: 373-385.

Tryon, R.M. and A.F. Tryon. 1982. Ferns and Allied Plants with Special Reference to Tropical America. Springer-Verlag, New York.

Webb, E. 1981. Stem anatomy, phyllotaxy, and stem protoxylem tracheids in several species of *Ophioglossum*. I. *O. petiolatum* and *O. crotalophoroides*. *Bot. Gaz.* **142**: 597-608.

White, R.A. 1963a. Tracheary elements of the ferns. I. Factors which influence tracheid length; Correlation of length with evolutuionary divergence. *Am. J. Bot.* **50**: 447-455.

White, R.A. 1963b. Tracheary elements of the ferns. II. Morphology of tracheary elements; conclusions. *Am. J. Bot.* **50**: 514-522.

(1993. 8. 17 接受)