The taxonomic implication of leaf anatomy in tribe Sorbarieae (Spiraeoideae: Rosaceae)

Jun-Ho Song and Suk-Pyo Hong*

Laboratory of Plant Systematics, Department of Biology & Research Institute for Basic Sciences,
Kyung Hee University, Seoul, 130-701, Korea
(Received 13 May 2014; Accepted 28 May 2014)

쉬땅나무족(Sorbarieae Rydb., 장미과) 잎의 해부학적 형질 및 분류학적 유용성

송준호 · 홍석표*

경희대학교 이과대학 생물학과 및 기초과학연구소

ABSTRACT: A comparative study of leaf anatomy in tribe Sorbarieae (*Adenostoma*, *Chamaebatiaria*, *Sorbaria*, *Spiraeanthus*) including one related genus *Lyonothamnus* was carried out using light microscopy. Anatomical characteristics of the leaf blade and midrib were described and taxonomically evaluated. The anatomical characters which described in this study are as follows: thickness of leaf midrib, blade in cross section, cuticle, epidermal cell, stoma, trichome, mesophyll, crystal, main vasculature type. All features were compared and the vascular patterns of midrib were distinguished two types. - Type 1: Trace tripartite (*Adenostoma*), Type 2: Trace continuous, subtype 2A: flat arc (*Chamaebatiaria*, *Spiraeanthus*), subtype 2B: U-shape arc (*Lyonothamnus*, *Sorbaria*). In conclusion, some of leaf anatomical characters (e.g., cuticle, epidermal cell, trichome, mesophyll, main vasculature type) can be useful for diagnostic features. Hypostomatic type, dorsiventral mesophyll, U-shape vasculature type would constitute a major characters for genus *Sorbaria* in Sorbarieae. The detailed anatomical description of studied taxa is provided, and its systematic importance is also briefly discussed.

Keywords: Vascular bundle, Leaf anatomy, *Sorbaria*, Sorbarieae, Rosaceae

적 요: 쉬땅나무족(*Adenostoma*: 2spp., *Chamaebatiaria*: 1sp., *Sorbaria*: 9spp., *Spiraeanthus*: 1sp.)과 근연분류군인 *Lyonothamnus*속 2종을 포함한 총 15분류군의 잎의 해부학적인 형질을 광학현미경(LM)을 이용하여 연구하였다. 모든 해부학적 형질은 잎의 횡단면을 비교하고 기재하였으며, 해부학적 형질로 분류군 간 중륵과 엽신의 횡단면, 중륵의 두께, 각피층, 표피세포, 기공, 모용, 엽육조직, 결정체, 주유관속 유형 등의 형질을 비교하였다. 본 연구 결과에서는 중륵의 주유관속 패턴을 크게 두 타입으로 구분하여 기재하였다. Type 1: 불연속유관속, 독립된 3개의 호형(*Adenostoma*), Type 2: 연속유관속, subtype 2A: 다소 편평(flat)한 호형(*Chamaebatiaria*, *Spiraeanthus*), subtype 2B: U-shape 호형(*Lyonothamnus*, *Sorbaria*). 또한 세부적인 해부학적 형질에 대해 자세히 기재하였고, 분류학적 중요성에 대해 논의하였다. 결론적으로, 일부 잎의 해부학적 형질(예, 각피층, 표피세포, 모용, 엽육조직, 유관속 패턴)은 진단형질로서 유용함을 확인하였고, 쉬땅나무속 내 이면기공엽과 배복성의 엽육조직, U-shape의 유관속 패턴의 형질이 쉬땅나무속을 구분하는 주요형질임을 밝혔다.

주요어: 유관속, 잎 해부, 쉬땅나무속, 쉬땅나무족, 장미과

*Author for correspondence: sphong@khu.ac.kr

쉬땅나무족(tribe Sorbarieae Rydb.)은 장미과(family Rosaceae Juss.)내의 조팝나무아과(subfamily Spiraeoideae Arn.)에 속하는 분류군으로, 최근 장미과의 분류체계에 따르면 4개 속(*Adenostoma* Hook. & Arn., *Chamaebatiaria* Maxim., *Sorbaria* A. Braun, *Spiraeanthus* Maxim.)을 포함하고 있으며, 주로 북반구의 온대지역, 중앙아시아, 동아시아, 서부아메리카 등지에 분포하는 것으로 알려져 있다 (Potter et al., 2007).

쉬땅나무족은 관목 또는 다년생 초본으로, 전열의 우상 복엽이 호생하고, 화서는 원추 또는 취산화서로, 화탁은 반구형, 종형, 또는 튜브형이다. 대략 10-50개의 수술이 나타나며, 암술은 일반적으로 5개로 나누어져 있다. 꽃받침은 대생으로 배열하고, 배주는 존재하나 드물다. 특히 심피가 꽃받침과 대생하고 숙존성인 탁엽이 존재하는 특징으로 아과 내 근연인 국수나무족(Neillieae), 조팝나무족(Spiraeae)과 구분된다(Rydborg, 1908).

최근 Potter et al. (2007)의 장미과 분자계통학적 연구에 따르면, 배주 수와 배주형, 골돌과의 형질로 Schulze-Menz (1964)에 의해 쉬땅나무족 내 분류군으로 인식되어 온 *Lyonothamnus*속이 조팝나무아과 내에서 정확한 족 내 분류학적 위치를 찾지 못하고 있는 것으로 나타났고, 많은 학자들(Rydborg, 1908; Hutchinson, 1964; Schulze-Menz, 1964; Takhtajan, 2009)에 의해 수과의 열매를 갖는 특징으로 독립된 Adenostomeae족으로 인식되었던 *Adenostoma*속이 쉬땅나무족에 포함되어, 장미과 내 다른 분류군들과는 구별되는 독립된 족임을 지지하였다. 그러나 아직까지 족 간, 족 내 뚜렷한 형태학적, 미세형태학적, 또는 해부학적 공유파생형질이 밝혀지지 않은 상태이다.

족 내 가장 큰 분류군인 *Sorbaria*속은 전 세계적으로는 약 10여 종이 분포하는 것으로 알려져 있으며, 국내에는 좁쉬땅나무(*Sorbaria kirilowii* (Regel & Tiling) Maxim.), 쉬땅나무(*S. sorbifolia* (L.) A. Braun var. *stellipila* Maxim.), 청쉬땅나무(*S. sorbifolia* (L.) A. Braun f. *incerta* C. K. Schneid.)가 분포하는 것으로 알려져 있다(Lee, 2007; Song et al., 2010). Rahn (1989)은 표본 조사를 통한 *Sorbaria*속의 분류학적 연구에서 골돌과의 크기와 털의 유무, 꽃받침의 형태, 수술의 개수 등과 같은 특징으로 *S. sorbifolia*, *S. grandiflora*, *S. kirilowii*, *S. tomentosa*, *S. tomentosa* var. *angustifolia* 4종 1변종으로 분류군들을 인식하였다. 하지만 외부형태적인 형질 이외에 다른 형질에 대한 관찰 및 고찰이 없어 추가적인 다양한 분류학적 형질(화분학, 미세형태학, 해부학, 분자계통학)을 통한 본 분류체계의 재검토가 필요하다(Song in prep.).

해부학적인 형질은 현화식물의 분류군에 있어 분류학적 위치와 유연관계 뿐 아니라 종 동정을 위해 이용되고 있다(Solereder, 1908; Metcalfe and Chalk, 1950, 1979; Agbaywa and Noukwu, 2004; Kharazian, 2007; Stuessy, 2008). 잎의 해부학적 형질 또한 최근까지도 다양한 분류군에서 연구되고 있으며, 그 분류학적 유용성이 검토되고 있다

(Gonçalves and Rodriigo, 2003; Noorbakhsh et al., 2008; Araújo et al., 2010; De Villiers et al., 2010; Millán and Kahn, 2010; Moraes et al., 2011; Almeida et al., 2013). 장미과에 대한 해부학적 연구로는 Lee et al. (2010)이 한국산 조팝나무속의 엽병 해부를 통해 진단형질로써의 가치를 검토하고, 검색표를 제시한 바 있다. 반면, 쉬땅나무족의 해부학적 형질에 관한 연구로는 목부의 해부(wood anatomy)로만 제한적으로 시도되었고(Zhang, 1992; Zhang et al., 1992), 잎의 해부학적 연구는 전무한 상태이다.

따라서, 본 연구의 주요 목적은 쉬땅나무족 잎의 다양한 해부학적 형질들(엽신의 두께, 각피층, 기공, 모용, 중륵 단면의 모양, 중륵 유관속 형질, 결정체 등)을 광학현미경(LM)을 통해 자세히 관찰하고 기재하며, 본 연구 결과로부터 얻어지는 해부학적 형질들을 근거로 분류군 사이에 진단형질로서의 적용 가능성을 검토하는데 있다. 또한, 해부학적 형질과 서식지 내 환경요인과의 연관성을 간단히 고찰하고자 하였다.

재료 및 방법

본 연구에 사용된 *Adenostoma*속 2종, *Chamaebatiaria*속 1종, *Lyonothamnus*속 1종, 1아종, *Sorbaria*속 6종, 2변종, 1품종, *Spiraeanthus*속 1종의 잎 재료를 표본관(A, C, GH, K, KH, KHUS, MO, PE, SNUA, Holmgren and Holmgren, 1998)으로부터 대어한 석엽표본에서 확보하였고, 일부 분류군들은 직접 야외 채집하여 FAA (40% formalin: 40% glacial acetic acid: 70% ethyl alcohol) mixture에 고정한 후, 70% alcohol에 장기 보관하면서 관찰하였다. 이미 건조된 표본이나, 대출 표본으로부터의 재료는 약 90°C에서 3분간 끓이거나 연화제(water: agepon solution = 20:1)에 넣어, 24시간 이상 담가 조직을 부드럽게 한 후, 70% alcohol에 보관하여 실험에 사용하였다. 사용된 재료는 Appendix에 제시하였다.

쉬땅나무족 내 분류군의 다양한 잎의 형태를 고려하여, 대상 분류군의 잎과 소엽을 관찰하였다. 침엽과 유사한 형태를 나타내는 *Adenostoma*속의 경우, 잎의 가운데 부분 횡단면을 관찰하였고, 복엽을 나타내는 나머지 분류군의 경우, 중앙부 소엽(middle leaflet)의 가운데 부분을 절단하여 관찰하였다. 또한 서식환경에 따른 변이를 고려해 가능한 분류군 당 최소 2개체 이상, 10개 이상의 절편을 이용하여 관찰하였다.

잎의 해부학적인 구조를 밝히기 위해서 파라핀 매물법을 사용하였다(Ruzin, 1999; Song et al., 2012). 자동조직처리기(automatic tissue processor; Shandon Citadel 2000, Thermo Shandon, Pittsburgh, PA, USA)를 이용하여 TBA (tert Butyl-alcohol series)로 탈수하고, 녹는점이 56-58°C인 파라핀과 치환시켜 조직포매기(tissue embedding system; Shandon Histocentre 3, Thermo Shandon, Pittsburgh, PA, USA)로 embedding cassettes에 매몰한 후 조직절편기

(manual rotary microtome; Shandon Finesse E, Thermo Electron, Pittsburgh, PA, USA)를 이용하여 8-10 μm 두께로 절단하였다. 절단된 절편을 40°C의 물위에 floating 시킨 후 슬라이드 글라스(slide glass) 위에 부착시켜 신전기(slide warmer; J-HSW, JISICO, Seoul, Korea)에 올려 신장시키고 완전 건조시켰다. 준비된 슬라이드를 자동염색장치(automatic slide stainer; Varistain 24-4, Thermo Shandon, Pittsburgh, PA, USA)를 이용하여 Safranin O와 Fastgreen FCF로 이중 염색하고, entellan으로 봉입하였다. 영구표본은 광학현미경(light microscopy; BX-41 Laboratory Microscope, Olympus America, Melville, NY, USA)하에서 관찰하고 현미경용 디지털카메라(digital camera for microscopes; MDX-30, Shinwoo Optics, Anyang, Korea)로 촬영하였다. 유관속의 층수(NVL), 배측면의 길이(VA), 중심축 유관속 길이(DVA) 및 너비(WMV)간의 관계를 나타내기 위해 피어슨 상관관계(Pearson correlation)를 이용하여 분석하였다

(IBM SPSS Statistics for Windows, Version 19.0., Released 2010, IBM Corp., Armonk, NY, USA).

실험에 사용된 재료의 증거표본은 경희대학교 이과대학 생물학과 식물표본실(KHUS)에 보관하였으며, 해부학적 형질에 관한 용어의 기재는 Wilkinson (1979), Araújo et al. (2010)을 따랐다.

결 과

최근 Potter et al. (2007)의 장미과 분류체계에 따른 쉬땅나무속 4속과 Schulze-Menz (1964)의 이전 분류체계에서 본 속에 포함되어 인식되었던 *Lyonothamnus*속을 포함한 15분류군(*Adenostoma*속 2종, *Chamaebatiaria*속 1종, *Lyonothamnus*속 2종, *Sorbaria*속 9종, *Spiraeanthus*속 1종)의 해부학적 형질을 관찰하고 기재하였다. 16개의 잎의 해부학적 형질들(중륵의 외형, 날개 유무, 피층의 구조, 결정체, 모용, 중륵 크기, 유관

Fig. 1. Leaf blade cross-sections of the tribe Sorbarieae. A, *Adenostoma fasciculatum*; B, *Adenostoma sparsifolium*; C, *Chamaebatiaria millefolium*; D, *Lyonothamnus floribundus*; E-F, *Lyonothamnus floribundus* subsp. *asplenifolius*; G, *Sorbaria arborea*; H, *Sorbaria grandiflora*; I-J, *Sorbaria kirilowii*; K, *Sorbaria pallasii*; L, *Spiraeanthus schrenkianus*. C, cuticle; D, druse; E, epidermis; G, glandular trichome; Pa, papilla; PP, palisade parenchyma; SC, sub-stomatal cavity; Sh, bundle sheaths; She, bundle sheath extension; SP, spongy parenchyma; St, stomata; T, trichome; Black arrow-stomata; White arrow-bilayered epidermis.

Fig. 2. Cross-sections of the leaf midrib in the tribe Sorbarieae. A, *Adenostoma fasciculatum*; B, *Adenostoma sparsifolium*; C, *Chamaebatiaria millefolium*; D, *Lyonothamnus floribundus*; E, *Lyonothamnus floribundus* subsp. *aspleniifolius*; F, *Sorbaria arborea*; G, *Sorbaria arborea* var. *subtomentosa*; H, *Sorbaria grandiflora*; I, *Sorbaria kirilowii*; J, *Sorbaria pallasii*; K, *Sorbaria sorbifolia*; L, *Sorbaria sorbifolia* var. *stellipila*; M, *Sorbaria sorbifolia* f. *incerta*; N, *Sorbaria tomentosa*; O, *Spiraeanthus schrenkianus*.

속 구조 및 크기, 엽신의 구조 등)은 Table 1에 제시하였다.

중륵(midrib)의 구분이 어렵고, 날개(wing)를 형성하지 않는 *Adenostoma*속과 *Spiraeanthus*속은 각각 잎과, 소엽의 중앙부분을 절단하여 엽신으로 관찰하여 기재하였고, 날개를 형성하는 *Chamaebatiaria*속, *Lyonothamnus*속, *Sorbaria*속은 소엽의 엽신(leaf blade; 날개부분: wing)과 중륵을 구분하여 관찰, 기재하였다.

1. 엽신(Leaf blade)

1) 횡단면 잎의 외형(shape of leaf in cross section)

*Adenostoma*속, *Spiraeanthus*속에서 날개를 형성하지 않

는 원형, 아원형이었으며(Fig. 2A, B, O), 나머지 분류군에서는 날개를 형성하였다(Fig. 2C-N).

2) 횡단면 엽신의 두께(thickness of leaf blade in cross section)

연구된 분류군의 엽신의 두께는 중륵을 형성하고 주맥부분을 제외한 날개부분(wing)이 나타나는 분류군을 기준으로 *Chamaebatiaria*속 160-180 μm, *Lyonothamnus*속 220-270 μm, *Sorbaria*속 50-180 μm으로 나타났다. 날개를 형성하는 소엽의 경우, *Sorbaria tomentosa*가 50-70 μm로 가장 얇게 관찰되었다(Table 1).

Table 1. Selected characteristic anatomical features of the leaf in the tribe Sorbarieae.

Taxa/Characters	Leaf blade			Midrib					Vascular bundle					Type				
	ECB	ECD	T	OL (ab)	OL (ad)	W	NCL	CT	VA	DVA	EC	OV	WMV		LMV	LB	NVL	BU
Genus <i>Adenostoma</i>																		
<i>Adenostoma fasciculatum</i>	9.5-13.0	9.0-13.0	u	c	g	-	-	d, p	650	500	10.0	T	87.5	90.0	35.0-62.5	4-5	14	1
<i>A. sparsifolium</i>	9.0-13.0	10.5-14.5	u	c	n	-	-	d, p	530	410	12.5	T	75.0	45.0	17.5-42.5	6-7	8	1
Genus <i>Chamaebatiaria</i>																		
<i>Chamaebatiaria millefolium</i>	12.5-17.5	15.0-25.0	g,m,u	c	g	+	6-7	d	230	250	15.0	A	80.0	37.5	-	4-5	1	2A
Genus <i>Lyonothamnus</i>																		
<i>Lyonothamnus floribundus</i>	10.0-25.0	30.0-50.0	-	a	g	+	10-12	d	710	600	15.0	U	213	52.0	50.0	5-8	2	2B
<i>L. floribundus</i> subsp. <i>asplenifolius</i>	12.5-25.0	12.5-17.5	-	c	n	+	8-10	d	600	560	12.5	U	225	50.0	-	5-7	1	2B
Genus <i>Sorbaria</i>																		
<i>Sorbaria arborea</i>	10.0-12.5	15.0-25.0	-	c	g	+	5-6	d, p	450	350	12.5	U	250	50.0	-	3-4	1	2B
<i>S. arborea</i> var. <i>subtomentosa</i>	7.5-12.5	17.5-25.0	g,u	c	g	+	5-7	d, p	750	550	12.5	U	320	60.0	-	5-6	1	2B
<i>S. grandiflora</i>	10.0-12.5	17.5-22.5	g,u	c	g	+	4-5	d, p	345	310	12.5	U	117	30.0	-	3-4	1	2B
<i>S. kirilowii</i>	10.0-12.5	17.5-25.0	-	c	n	+	3-4	d, p	400	340	15.0	U	187	32.0	32.0	3-5	2	2B
<i>S. pallasi</i>	12.5-17.5	22.5-37.5	g,u	c	g	+	5-6	d, p	460	140	17.5	U	162	60.0	-	4-5	1	2B
<i>S. sorbifolia</i>	12.5-17.5	25.0-37.5	-	c	g	+	4-5	d, p	470	350	12.5	U	217	45.0	-	4-5	1	2B
<i>S. sorbifolia</i> var. <i>stellipila</i> (1)	5.0-7.5	20.0-25.0	g,u	c	g	+	5-7	d, p	510	350	7.5	U	260	80.0	-	5-6	1	2B
<i>S. sorbifolia</i> var. <i>stellipila</i> (2)	10.0-15.0	17.5-25.0	g,s,u	c	g	+	5-7	d, p	470	360	10.0	U	205	45.0	-	4-5	1	2B
<i>S. sorbifolia</i> f. <i>incerta</i>	10.0-12.5	17.5-25.0	u	a	g	+	4-5	d, p	500	430	12.5	U	232	75.0	-	5-6	1	2B
<i>S. tomentosa</i>	7.5-10.0	7.5-10.0	u	c	g	+	6-8	d, p	560	520	7.5	U	210	80.0	-	6-7	1	2B
Genus <i>Spiracanthus</i>																		
<i>Spiracanthus schrenkianus</i>	6.5-8.0	13.0-22.0	u	c	n	-	-	d	520	210	15.0	A	62.5	37.5	12.5-50.0	1-3	7	2A

List of abbreviations: BU, number of vascular bundle; CT, crystal type (d-druse, p-prismatic type); DVA, length of dorsiventral axis (μm); EC, thickness of epidermal cell (μm); ECB, thickness of abaxial epidermal cell (μm); ECD, thickness of adaxial epidermal cell (μm); LB, diameter of lateral bundle (μm); NCL, number of cortex layers; LNV, length of main vascular bundle (μm); NVL, number of vascular layers; OL, outline (ab-abaxial, ad-adaxial, a-angular, c-circular, g-groove, n-no groove); OV, outline of vascular bundle (A-flat arc, T-tripartite, U-U-shape); T, trichome (g-glandular trichome, m-simple multicellular trichome, s-stellate, u-simple unicellular trichome); W, wing; WMV, width of main vascular bundle (μm); +, present; -, absent.

3) 각피층(cuticle)

*Adenostoma*속(Fig. 1A, B), *Lyonothamnus*속(Fig. 1E), *Spiraeanthus*속(Fig. 1L)에서만 각피층이 잘 발달하였고, 나머지 분류군에서는 미비하게 나타났다. 각 분류군별로 배측면에서 0.7-4.3 μm , 2.8-8.5 μm , 1.5-2.5 μm 로 나타났고, 향측면에서 각각 3.0-9.5 μm , 5.4-10.0 μm , 2.0-3.5 μm 로 나타나 잘 발달된 각피층이 나타나는 분류군에서 모두 향측면이 더 두꺼운 것으로 나타났다.

4) 표피세포(epidermal cell)

표피세포는 *Lyonothamnus*속을 제외한 모든 분류군의 배

측면, 향측면에서 단일층(single-layered)으로 나타났으며, *Lyonothamnus*속 두 분류군(*L. floribundus*, *L. floribundus* subsp. *aspleniifolius*)의 향측면에서만 불연속적인 이중층(non-continuous bilayered)이 나타났다(Fig. 1D, E). 표피세포의 크기는 배측면과 향측면에서 차이가 나타났는데, 배측면의 표피세포(ECB)와 향측면의 표피세포(ECD)의 두께는 각각 *Adenostoma*속: 9.0-13.0 μm , 9.0-14.5 μm ; *Chamaebatiaria*속: 12.5-17.5 μm , 15.0-25.0 μm ; *Lyonothamnus*속: 10.0-25.0 μm , 12.5-50.0 μm ; *Sorbaria*속: 5.0-17.5 μm , 7.5-37.5 μm , *Spiraeanthus*속: 6.0-8.0 μm , 13.0-22.0 μm 로 *Adenostoma*속을 제외한 나머지 모든 분류군에서 향측면의 표피세포 크기가 배측

Fig. 3. Vascular bundle structure of the leaf blade (midrib) in the tribe Sorbarieae. A, *Adenostoma fasciculatum*; B, *Adenostoma sparsifolium*; C, *Chamaebatiaria millefolium*; D, *Lyonothamnus floribundus*; E, *Lyonothamnus floribundus* subsp. *aspleniifolius*; F, *Sorbaria arborea*; G, *Sorbaria arborea* var. *submentosa*; H, *Sorbaria grandiflora*; I, *Sorbaria kirilowii*; J, *Sorbaria pallasii*; K, *Sorbaria sorbifolia*; L, *Sorbaria sorbifolia* var. *stellipila*; M, *Sorbaria sorbifolia* f. *incerta*; N, *Sorbaria tomentosa*; O, *Spiraeanthus schrenkianus*.

면에 비해 약 1.5-2.5배정도 크게 나타났다(Table 1). 표피세포의 모양은 타원형(elliptic), 장타원형(oblong)에서 원형(circular), 사각형(square)으로 관찰되었다(Fig. 1). 특히 *Lyonothamnus*속에서만 배측면에 원뿔형(cone)과 가지형(branched)의 유두상(papillae) 세포가 확인되었다(Fig. 1D-F).

5) 기공(stomata)

기공은 *Adenostoma*속, *Chamaebatiaria*속, *Lyonothamnus*속, *Spiraeanthus*속에서 양면기공엽(amphistomatic type)이 나타났고, *Sorbaria*속에서만 이면기공엽(hypostomatic type)이 나타났다. 특히 *Adenostoma*속 두 분류군과 *Spiraeanthus*속에서만 공변세포 내 잘 발달된 cuticular ledges가 관찰되었고,

모든 분류군에서 기공 밑 세포 간극(sub-stomatal chamber)이 확인되었다(Fig. 1A).

6) 모용(trichome)

모용은 크게 비선모(non-glandular trichome)와 선모(glandular trichome) 두 가지가 확인되었다. 비선모 모용에는 단세포 단모(simple unicellular non-glandular trichome), 다세포 단모(simple multicellular non-glandular trichome), 성상모(stellate)로 구분되었다. 단세포 단모는 *Lyonothamnus*속과 *Sorbaria*속 일부 분류군을 제외한 모든 분류군에서 관찰되었으며(Fig. 4F, K, N, S, T), 다세포 단모는 *Chamaebatiaria*속에서만 확인되었고(Fig. 4E), 성상모는 쉬멍나무(*S. sorbifolia*

Fig. 4. Crystal types and trichomes of leaf blade in the studied taxa. A, *Adenostoma fasciculatum*; B-F, *Chamaebatiaria millefolium*; G, *Lyonothamnus floribundus* subsp. *aspleniifolius*; H-K, *Sorbaria arborea* var. *subtomentosa*; L, *Sorbaria grandiflora*; M-N, *Sorbaria pallasii*; O-Q, *Sorbaria sorbifolia* var. *stellipila* (1); R-S, *Sorbaria sorbifolia* var. *stellipila* (2); T, *Sorbaria tomentosa*; glandular trichome (C, D, I, J, M, O, P, Q); simple multicellular non-glandular trichome (E); simple unicellular non-glandular trichome (F, K, N, S, T); stellate (R); Black arrow-druse type crystal; White arrow-prismatic type crystal.

var. *stellipila*)에서만 확인되었다(Fig. 4R). 선모(glandular trichome)는 *Chamaebatiaria*속(Fig. 4D), *Sorbaria arborea* var. *subtomentosa* (Fig. 4I, J), *S. grandiflora*, *S. pallasii* (Fig. 4M), *S. sorbifolia* var. *stellipila*에서 긴 자루(> 30 μm)의 두상선모가 관찰되었고, *Chamaebatiaria*속(Fig. 4C), *S. sorbifolia* var. *stellipila* (Fig. 4O, Q)에서는 짧은 자루(< 30 μm)의 두상선모와 함께 관찰되었다. 특히 쉬땅나무 일부 분류군에서 많은 수의 짧은 자루, 긴 자루의 두상선모가 관찰되었다(Fig. 4O-Q).

7) 엽육조직(mesophyll)

엽육조직은 *Lyonothamnus*속(Fig. 1D-E)과 *Sorbaria*속(Fig. 1G-K)에서만 배복성(dorsiventral)이 나타났고, 나머지 분류군에서는 모두 쌍동측성(isobilateral)으로 관찰되었다(Fig. 1B-C, L). 쌍동측성 분류군에서 책상조직(palisade parenchyma)은 배측면 2-3층, 향측면 1-3층으로 확인되었고, 배복성인 *Lyonothamnus*속, *Sorbaria*속은 모두 향측면에 1개의 책상조직층으로 나타났다(Fig. 1D-E, G-K). 해면조직(spongy parenchyma)은 대부분 전체 잎 두께의 약 1/2정도를 차지하고 있다. 유관속(vascular bundle)은 병립유관속(collateral)으로 배측면에 사부(phloem), 향측면에 목부(xylem)가 존재하며, 대부분의 분류군에서 유관속은 유관속초(bundle sheath)에 둘러싸여 있다(Fig. 1C, E, G-I, K-L). 또한 대부분의 분류군에서 유관속초 확장부위(bundle sheath extension)를 형성하였다(Fig. 1I, K).

8) 결정체(crystal)

연구된 모든 분류군의 엽신에서 선정체(druse)가 나타났다(Table 1; Fig. 4A, 4B, 4G).

2. 중륵(Midrib)

1) 횡단면 중륵의 크기(size of midrib in cross section)

배측면의 길이(VA)와 등측면으로부터 배측면으로 향한 길이(DVA)에서 각각 *Adenostoma*속: 530-650 μm , 410-

500 μm ; *Spiraeanthus*속: 230 μm , 250 μm 이었고, 중륵이 나타나는 분류군의 중륵의 크기는 각각 *Chamaebatiaria*속: 230 μm , 250 μm ; *Lyonothamnus*속: 600-710 μm , 560-600 μm ; *Sorbaria*속: 345-750 μm , 140-550 μm 으로 나타났다(Table 1). 잎의 등측면으로부터 배측면으로 향한 길이는 배측면의 길이와 유의한 상관관계를 보였다(DVA와 VA: $r = 0.75$, $p < 0.05$; Fig. 5A).

2) 피층(cortex)

조사된 모든 분류군의 중륵에서 대부분 규칙형(isometric)이 나타났으며, 피층의 층수(NCL)는 *Chamaebatiaria*속 6-7개, *Lyonothamnus*속 8-10개, *Sorbaria*속 3-8개로 관찰되었다(Table 1).

3) 결정체(crystal)

*Chamaebatiaria*속, *Lyonothamnus*속, *Spiraeanthus*속에서는 선정체만이 관찰되었고, *Adenostoma*속, *Sorbaria*속에서는 선정체와 프리즘형(prismatic type)이 동시에 나타났다(Table 1; Fig. 4H, 4L).

4) 주유관속 유형(main vasculature type)

잎 중륵의 유관속은 병립유관속으로 모두 호형(arc)인 개방형(open)이었는데, 유관속의 연속성으로 크게 두 타입으로 구별하였다. Type 1인 *Adenostoma*속은 불연속 유관속으로 호형인 독립된 3개의 유관속 배열이 나타나 다른 분류군과 구별되었다(Fig. 3A, B). Type 2는 연속 유관속으로 유관속의 형태에 따라 두 개의 subtype으로 구분하였다. Type 2A인 *Chamaebatiaria*속, *Spiraeanthus*속은 다소 편평(flat)한 호형을 나타냈고(Fig. 3C, O), Type 2B인 *Lyonothamnus*속, *Sorbaria*속은 U-shape의 호형이 나타나 구별되었다(Fig. 3D-N; Table 1). 연구된 분류군 중 *Adenostoma*속과 *Lyonothamnus*속에서만 유관속 주변으로 섬유조직(fiber)이 확인되었다(Fig. 3A-B, 3D-E).

Fig. 5. Simple scatter plots between leaf blade anatomical variables (black line showed regression line). Change in (A) VA and (B) NVL according to increasing of DVA. - List of abbreviations: DVA, length of dorsiventral axis; NVL, number of vascular layers; VA, length of ventral axis; Triangle ($\triangle$), *Adenostoma*; Diamond ($\diamond$), *Chamaebatiaria*; Square ($\square$), *Lyonothamnus*; Circle ($\circ$), *Sorbaria*; Astral (*), *Spiraeanthus*.

5) 유관속 크기(size of vascular bundles)

중심축의 유관속 너비(WMV)는 *Adenostoma*속: 75.0-87.5 μm , *Chamaebatiaria*속: 80.0 μm , *Lyonothamnus*속: 213-225 μm , *Sorbaria*속: 162-320 μm 로 나타났고, 중심축의 유관속 길이(LMV)는 *Adenostoma*속: 45.0-90.0 μm , *Chamaebatiaria*속: 37.5 μm , *Lyonothamnus*속: 50.0-52.0 μm , *Sorbaria*속: 30.0-80.0 μm 로 나타났다(Table 1).

6) 측유관속(lateral vascular bundles)

측유관속(LB)은 *Adenostoma*속, *Lyonothamnus floribundus*, *Sorbaria kirilowii*, *Spiraeanthus*속에서만 나타나 구별되었다(Table 1).

7) 유관속 층수(number of vascular layers)

*Adenostoma*속 4-7개, *Chamaebatiaria*속 4-5개, *Lyonothamnus*속 5-8개, *Sorbaria*속 3-7개, *Spiraeanthus*속 1-3개로 관찰되었고, 잎의 등측면으로부터 배측면으로 향한 길이가 유관속 층수와 유의한 상관관계를 나타냈다(DVA와 NVL: $r = 0.67$, $p < 0.05$; Fig. 5B).

8) 유관속 수(number of vascular bundles)

*Adenostoma*속 8-14개, *Chamaebatiaria*속 4-5개, *Lyonothamnus*속 1-2개, *Sorbaria*속 1-2개, *Spiraeanthus*속 7개로 관찰되었다.

고 찰

쉬땅나무속에 속하는 4속의 잎과 소엽의 외형은 그 모양과 배열에 있어 상당한 차이가 나타난다. *Adenostoma*속의 경우 단엽은 단단한 선형으로 침엽과 유사한 형태(needle-like form)를 나타내고(Jepson, 1993), *Chamaebatiaria*속은 2-3회 우상복엽으로 양치식물의 포자엽과 유사한 형태(fern-like form)를 나타낸다(Cullen, 2001). *Sorbaria*속은 일반적인 우상복엽의 형태를 보이며(Lee, 2007), *Spiraeanthus*속은 좁은 선형의 우상복엽으로 20-35개의 소엽으로 구성되는데, *Chamaebatiaria*속과 유사하게 전체적으로 양치엽과 비슷한 형태를 보인다(Komarov, 1939). *Lyonothamnus*속은 전연의 단엽 형태인 *L. floribundus* subsp. *floribundus*와 깊게 우상으로 갈라져 보이는 형태(pinnatifid)인 *L. floribundus* subsp. *aspleniifolius*으로 구분된다(Raven, 1963; Jepson, 1993; Kalkman, 2004).

횡단면 잎의 외형에서 *Adenostoma*속, *Spiraeanthus*속에서 날개를 형성하지 않아 구분할 수 있었으며, 나머지 분류군은 중륜과 엽신이 관찰되어 구분되었다.

각피층은 *Adenostoma*속, *Lyonothamnus*속, *Spiraeanthus*속에서 잘 발달되어, 미비하게 나타난 *Chamaebatiaria*속, *Sorbaria*속과 구분할 수 있었다. 각피층의 두께는 다양한 환경조건과 반응하는 것으로 알려져 있는데, 빛이 강하거

나 건조할수록 또는 고도가 높아질수록 두께가 두꺼워진다고 보고된 바 있다(Eberhardt, 1903; Schroeter, 1923; Skoss, 1955; Wilkinson, 1979). 각피층이 잘 발달된 *Adenostoma*속은 미국의 캘리포니아주(특히, *A. fasciculatum*는 Sierra Nevada), 멕시코의 바하칼리포르니아에 자생하는 식물로 알려져 있고(Jepson, 1993), *Lyonothamnus*속 역시 캘리포니아 채널 제도의 고유종으로 협곡 바위지대에 서식하는 것으로 알려져 있으며(Raven, 1963; Jepson, 1993; Kalkman, 2004), *Spiraeanthus*속은 카자흐스탄 고유종으로 Karatau 산악지역과 Betpak-Dala 사막에 서식하는 것으로 보고되어 있다(Kamelin, 1990). 세 속의 해당 서식지역은 모두 햇빛이 강하거나 건조한 기후대에 속해 각피층의 두께는 생태적 환경과 연관이 깊다는 기존의 의견을 지지하였다.

Araújo et al. (2010)은 표피세포에서 나타나는 단일층과 이중층의 형질이 Malpighiaceae에 속하는 일부 분류군을 인식하는데 유용하다고 밝힌 바 있다. 또한, Wilkinson (1979)은 표피세포에서 나타나는 유두상 세포에 대해 형태학적으로 구별되는 유두상 세포의 타입을 진단형질로 이용할 수 있다고 기술하였다. 본 연구 분류군 중 *Lyonothamnus*속 표피세포에서만 향측면에서 불연속적인 이중층이 나타나고, 배측면에서 원뿔형과 가지형의 유두상 세포가 나타나 나머지 쉬땅나무속 분류군과 구별되는 형질로 확인되었다.

기공은 *Sorbaria*속에서만 이면기공엽이 나타나고 나머지 분류군에서 양면기공엽이 나타나 구별되었다. Parkhurst (1978)는 일반적으로 중생식물(mesophytic species)의 경우 이면기공엽이 더 빈번히 나타나고, 매우 건조하거나 혹은 매우 습한 환경에 서식하는 분류군에서는 양면기공엽의 빈도가 높게 나타난다고 주장한 바 있다. 본 연구 분류군에서는 양면기공엽이 나타나는 *Adenostoma*속과 *Chamaebatiaria*속, *Spiraeanthus*속의 서식환경이 모두 고온 건조한 사막지역이고, *Lyonothamnus*속은 채널제도 바위 지대로 Parkhurst (1978)의 주장과 일치하였다. 공변 세포 유형에 대해서는 cuticular ledge의 형태가 인식형질로서 중요하다고 보고된 바 있는데(Solereder, 1908), 본 연구에서는 *Adenostoma*속과 *Spiraeanthus*속에서만 잘 발달된 cuticular ledge가 확인되어, 다른 분류군과 구별하는 인식형질로 유용함을 밝혔다.

본 연구에서 3종류의 비선모와 2종류의 선모가 확인되었는데, 다세포 모용은 *Chamaebatiaria*속에서만 확인되었고, 성상모는 쉬땅나무(*S. sorbifolia* var. *stellipila*)에서만 확인되어, 다세포 비선모와 성상모가 연구된 분류군의 인식형질로 이용되는데 유용하였다. 선모 역시 *Chamaebatiaria*속과 *Sorbaria*속 일부 분류군에서 관찰되어 구분할 수 있었다. Rahn (1989)은 *Sorbaria*속 내 크게 4가지 타입의 모용을 기재하였는데, 본 연구 결과와는 일부만이 일치하였다. 이는 전체 잎의 구조 중 일부 단편만을 관찰하게 되

는 해부학적 결과의 한계로 여겨지며, 많은 수의 표본 조사를 통해 개체 및 지역적 분포에 따른 모종의 종류와 빈도를 정확히 파악할 필요성이 있다(Song in prep.). 선묘의 빈도에 있어 쉬땅나무 분류군 중 강원도 점봉산에서 채집된 표본(*T. B. Lee s.n.*, SNUA)에서 높게 나타나 구별되었는데, Nakai가 잎 뒷면에 선점이 분포한다는 특징으로 鮮滿實用林業便覽(鎬木德二, 1940)에 발표한 점쉬땅나무(*Sorbaria stellipila* Schneid. var. *glandulosa* Nakai)의 형질과 일치하였다. 하지만, 본 학명은 비합법명으로 재고된 상태이기 때문에(Chang and Kim, 2002; Kim et al., 2005), 다양한 형질조사를 통한 점쉬땅나무의 실체 파악과 분류학적 처리가 필요하다(Song in prep.).

기공엽의 종류와 엽육조직의 형태는 서식지 환경요인[햇빛의 세기(일사량) - 광합성유효방사(PAR; photosynthetic active radiation); 건습 - 수분스트레스(water stress)]과 높은 연관성이 나타난다(Smith et al., 1997, 1998). 일사량이 높은 서식지 내에서, 수분 스트레스가 낮은 지역에서는 양면 혹은 이면기공엽과 배복성의 엽육조직을 지닌 분류군들이 빈번하게 확인되고, 수분 스트레스가 높은 지역에서는 양면기공엽과 쌍동측성의 분류군들이 확인된다. 또한 일사량이 낮은 서식지 내에서는 수분 스트레스의 정도에 따라 양면기공엽과 배복성 혹은 책상조직층이 없는 분류군들이 나타난다(Smith et al., 1997, 1998). 본 연구 분류군 중 양면기공엽과 쌍동측성 엽육조직이 관찰된 *Adenostoma*속, *Chamaebatiaria*속, *Spiraeanthus*속은 일사량과 수분 스트레스가 높은 고온 건조한 사막지대에 서식하고, 양면기공엽과 배복성이 나타난 *Lyonothamnus*속은 일사량은 높지만 비교적 수분 스트레스가 낮은 섬 지대에 서식하며, 이면기공엽과 배복성이 확인된 *Sorbaria*속은 일사량과 수분 스트레스가 비교적 낮은 온대지역에 서식한다. 따라서, 서식 환경요인과 기공엽, 엽육조직 형질 간의 높은 연관성을 제시한 Smith et al. (1997, 1998)의 의견을 지지하였다.

결정체는 식물체의 물리적인 보호와 oxalate의 방출, 칼슘의 저장, 광합성 중 빛의 조절 등 다양한 기능과 연관이 있는 것으로 알려져 있다(Franceschi and Nakata, 2005). Metcalfe and Chalk (1985)는 결정체의 종류와 분포패턴이 분류학적으로 유용한 형질로 작용한다고 주장하였다. 본 연구에서는 모든 분류군의 엽신에서 선정체가 관찰되었고, 특히 중륜 부위에서는 *Adenostoma*속과 *Sorbaria*속에서 선정체와 프리즘형이 동시에 관찰되어 구별되었다. *Sorbaria*속에서는 주유관속 주변에 많은 수의 선정체가 확인되었는데, 이는 *Adenostoma*속과 *Lyonothamnus*속에서 나타나는 섬유와 마찬가지로 유관속을 물리적으로 지지하는 기능을 하는 것으로 판단되었다.

Viguier (1906)와 Metcalfe and Chalk (1950)은 잎의 해부학적 형질 중 유관속의 패턴과 개수가 분류학적으로 상당히 유용하다고 주장한 바 있다. 본 연구에서도 *Lyonothamnus*속, *Sorbaria*속과 나머지 분류군을 주유관속의 유형과

유관속 수로 구분할 수 있어, 본 형질의 유용성을 확인 할 수 있었다. 또한 중륜과 유관속의 관계에 있어, 잎의 등측면에서 배측면으로 향한 길이(DVA)가 증가할수록 유관속충수(NVL)가 증가하는, 일정한 양의 상관관계를 확인하였다($r = 0.67$, $p < 0.05$). 이는 중륜, 잎의 두께가 두꺼울수록 유관속의 충을 늘려 많은 양의 수분을 수송하는 것으로 판단되었다.

최근 Potter et al. (2007)의 장미과 분자계통학적 연구에 따르면, *Lyonothamnus*속은 조팝나무아과에 포함되나 족 내 분류학적 위치를 찾지 못하고 있다. 잎의 해부학적 형질에 의해서는 일부 *Sorbaria*속과 공유하는 형질이 있으나, 배측면의 유두상 표피세포와 향측면에 나타나는 이중층의 특징으로 *Lyonothamnus*속은 나머지 쉬땅나무족 분류군과 구분된다. Song and Hong (unpubl. data)의 쉬땅나무족 ITS 염기서열에 근거한 분자계통분석에서도 *Lyonothamnus*속이 연구 분류군 내 가장 기부에 분지되어 표피세포의 형질이 *Lyonothamnus*속과 쉬땅나무족을 구분하는 매우 유용한 형질임이 확인되었다.

쉬땅나무족 내에서는 *Adenostoma*속에서만 중륜의 유관속 패턴이 불연속 호형으로 나타나 연속 호형인 다른 분류군과 구분되었다. 이는 수과의 열매를 갖는 특징 및 침엽과 유사한 잎의 외부형태학적 차이와 더불어 족 내 다른 분류군과의 뚜렷한 차이를 나타낸다. 또한, 쉬땅나무속에서는 단면기공엽과 배복성의 엽육조직, U-shape의 유관속 패턴 등의 독립된 형질이 나타나 다른 속과 구분되어, 이들 형질이 족 내 쉬땅나무속을 구분하는 주요형질임을 확인하였다. 분자계통학적 연구를 기반으로 한 종합적인 형질 고찰을 통해 족 내에서 속 간 뚜렷하게 구분되는 형질 및 형질진화에 대한 연구가 수행되어야 할 것이다. 더불어, 장미과 내 확장된 분류군의 해부학적 연구를 통해 유용한 형질로 판단된 이들 형질의 전반적인 진화적 경향성을 파악해야 할 것이다.

결론적으로, 본 연구는 쉬땅나무족에 포함된 4개 속과 연관 분류군인 *Lyonothamnus*속 잎의 해부학적 형질을 관찰하여 상세히 기재함으로써 장미과의 해부학적 기초자료를 확보하였고, 잎의 해부학적 형질과 환경과의 연관성에 대해 고찰하였다. 또한 다양한 해부학적 형질 중, 잎의 각피층, 표피 유두상 세포의 유무, 기공의 유형, 결정체 및 모종의 종류와 유무, 유관속 패턴 및 수, 엽신의 조직구조 등의 형질이 진단형질로서 유용함을 확인하였다. 특히 표피세포 형질의 중요성을 확인하였고, 해부학적 형질의 분류학적 적용을 통해 기공, 엽육조직의 종류, 중륜의 주유관속 패턴의 형질이 족 내 *Sorbaria*속의 주요 인식형질임을 밝혔다.

사 사

본 연구를 위해 귀중한 표본을 대여해주신 A, C, GH, KH, KHUS, MO, PE, SNUA의 각 표본관의 관계자에게 감사

를 드립니다. 또한 논문심사 과정 중 많은 조언과 보다 정확한 논문이 되도록 교정을 해주신 익명의 두 분 심사자 분들께 감사드립니다. 끝으로 본 연구과정에 여러모로 도움을 아끼지 않은 경희대학교 생물학과 식물계통분류학 연구실(KHUS)의 모든 동료들에게 고마운 마음을 전합니다. 본 연구는 한국연구재단 기본연구비(NRF-2012R1A1A2004149)의 지원으로 수행되었으며, 이에 감사드립니다.

인용문헌

- Agbaywa, I. O. and B. C. Noukwu. 2004. The value of morpho-anatomical features in the systematic of *Cucurbita* species in Nigeria. *African Journal of Biotechnology* 3: 541-546.
- Almeida, E. B. Jr., J. S. Araújo, F. S. Santos-Filho and C. S. Zickel. 2013. Leaf morphology and anatomy of *Manilkara* Adans. (Sapotaceae) from northeastern Brazil. *Plant Systematics and Evolution* 299: 1-9.
- Araújo, J. S., A. A. Azevedo, L. C. Silva and R. M. S. A. Meira. 2010. Leaf anatomy as an additional taxonomy tool for 16 species of Malpighiaceae found in the Cerrado area (Brazil). *Plant Systematics and Evolution* 286: 117-131.
- Chang, C. S. and H. Kim. 2002. Overlooked and invalidly published names of Korean woody plants. *Korean Journal of Plant Taxonomy* 32: 363-371. (in Korean)
- Cullen, J. 2001. *Handbook of North European Garden Plants*. Cambridge University Press, Cambridge.
- De Villiers, B. J., P. M. Tilney and E. B. Van Wyk. 2010. The taxonomic significance of leaf anatomical characters in *Cussonia* and related genera (Araliaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 164: 246-263.
- Eberhardt, P. 1903. Influence de l'air et de l'air humide sur la forme et sur la structure des végétaux. *Annales des Sciences Naturelles Botanique Ser VIII*. 18: 60-152.
- Franceschi, V. R. and P. A. Nakata. 2005. Calcium oxalate in plants: Formation and function. *Annual Review of Plant Biology* 56: 41-71.
- Gonçalves, M. M. B. and O. Rodriigo. 2003. Leaf anatomy of rubber tree clones. *Scientia Agricola* 60: 709-713.
- Holmgren, P. K. and N. H. Holmgren. 1998. *Index herbariorum*. Retrieved Feb. 20, 2014, from <http://sciweb.nybg.org/science2/IndexHerbariorum.asp>.
- Hutchinson, J. 1964. *The genera of flowering plants*, Vol. 1. Dicotyledons. Clarendon Press, Oxford.
- Jepson, W. L. 1993. *Jepson manual: higher plants of California*. University of California, Berkeley.
- Kalkman, C. 2004. Rosaceae. In *The Families and Genera of Vascular Plants*, Vol. VI. Flowering Plants. Dicotyledons: Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales. Kubitzki, K. (ed.), Springer-Verlag, Berlin. Pp. 343-386.
- Kamelin, R. V. 1990. *Flora Syrdarinskogo Karatau: Materialy k floristicheskomu raionirovaniu Srednei Azii*. Nauka, Leningrad. (In Russian)
- Kharazian, N. 2007. The taxonomy and variation of leaf anatomical characters in the genus *Aegilops* L. (Poaceae) in Iran. *Turkish Journal of Botany* 31: 1-9.
- Komarov, V. L., 1939. *Flora of the U.S.S.R.*, Vol. 4. Rosales and Sarraceniales. Izdatel'stvo Akademii Nauk SSSR. Moscow, Leningrad. Pub. by Israel Program for Scientific Translations Ltd., Jerusalem.
- Kim, H., H. S. Lee, S. Park and C. S. Chang. 2005. Invalid names published by T. B. Lee. *Korean Journal of Plant Taxonomy* 35: 211-226. (in Korean)
- Lee, J. H., O. W. Kwon, T. S. Jang, H. S. Roh and S.-P. Hong. 2010. The petiole anatomy of the genus *Spiraea* L. (Rosaceae) in Korea. *Korean Journal of Plant Taxonomy* 40: 16-26. (in Korean)
- Lee, S. T. 2007. *Sorbaria*. In *The Genera of Vascular Plants of Korea*. Park, C.-W. (ed.), Academy Publishing Co., Seoul. Pp. 540-541.
- Metcalf, C. R. and L. Chalk. 1950. *Anatomy of the dicotyledons*, Vol II. 2nd ed. Clarendon Press, Oxford.
- Metcalf, C. R. and L. Chalk. 1979. *Anatomy of the dicotyledons: Systematic anatomy of leaf and stem, with a brief history of the subject*, Vol I. 2nd ed. Clarendon Press, Oxford.
- Metcalf, C. R. and L. Chalk. 1985. *Anatomy of dicotyledons: Wood structure and conclusion of the general introduction*, Vol II. 2nd ed. Clarendon Press, Oxford.
- Millán, B. and F. Kahn. 2010. Characterization of leaf anatomy in species of *Astrocaryum* and *Hexopetion* (Arecaceae). *Revista Peruana de Biología* 17: 81-94.
- Moraes, T. M. S., G. R. Rabelo, C. Alexandrino, S. J. S. Neto and M. Da Cunha. 2011. Comparative leaf anatomy and micro-morphology of *Psychotria* species (Rubiaceae) from the Atlantic Rainforest. *Acta Botanica Brasilica* 25: 178-190.
- Noorbakhsh, S. N., A. Ghahreman, F. Attar and K. Mahdigholi. 2008. Leaf anatomy of *Artemisia* (Asteraceae) in Iran and its taxonomic implications. *Iranian Journal of Botany* 14: 54-69.
- Parkhurst, D. F. 1978. The adaptive significance of stomatal occurrence on one or both surfaces of leaves. *Journal of Ecology* 66: 367-383.
- Potter, D., T. Eriksson, R. C. Evans, S. H. Oh, J. E. E. Smedmark, D. R. Morgan, M. Kerr, K. R. Robertson, M. P. Arsenault, T. A. Dickinson and C. S. Campbell. 2007. Phylogeny and classification of Rosaceae. *Plant Systematics and Evolution* 266: 5-43.
- Rahn, K. 1989. A survey of the genus *Sorbaria* (Rosaceae). *Nor-*

- dic Journal of Botany 8: 557-563.
- Raven, P. H. 1963. A flora of San Clemente Island, California. *Aliso* 5: 289-347.
- Ruzin, S. E. 1999. Plant microtechnique and microscopy. Oxford University Press, New York & Oxford.
- Rydberg, P. A. 1908. Rosaceae. In North American Flora, Vol. 22. Britton, N. L. and L. M. Underwood (eds.), New York Botanical Garden, New York. Pp. 239-292.
- Schroeter, C. 1923. Das Pflanzenleben der Alpen. Eine Schilderung des H6chgebirgsflora. Alberta Ranstein, Zurich.
- Schulze-Menz, G. K. 1964. Rosaceae. In Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien II. Melchior, H. (ed.), 12th ed. Gebrüder Borntraeger, Berlin. Pp. 209-218.
- Skoss, J. D. 1955. Structure and composition of plant cuticle in relation to environmental factors and permeability. *Botanical Gazette* 117: 55-72.
- Smith, W. K., T. C. Vogelmann, E. H. DeLucia, D. T. Bell and K. A. Shepherd. 1997. Leaf form and photosynthesis. *Bioscience* 47: 785-793.
- Smith, W. K., D. T. Bell and K. A. Shepherd. 1998. Associations between leaf structure, orientation, and sunlight exposure in five Western Australian communities. *American Journal of Botany* 85: 56-63.
- Solereider, H. 1908. Systematic anatomy of the dicotyledons, Vol. Clarendon Press, Oxford.
- Song, J.-H., C. S. Chang and S.-P. Hong. 2010. First record of *Sorbaria kirilowii* (Rosaceae-Spiraeoideae) from Korea. *Korean Journal of Plant Taxonomy* 40: 174-178. (in Korean)
- Song, J.-H. and S.-P. Hong. 2012. Comparative petiole anatomy in Forsythieae, Fontanesieae and *Myxopyrum* (Oleaceae) and its systematic implication. *Korean Journal of Plant Taxonomy* 42: 49-62. (in Korean)
- Stuessy, F. T. 2008. Plant taxonomy: the systematic evaluation of comparative data. 2nd ed. Columbia University Press, New York.
- Takhtajan, A. 1997. Diversity and classification of flowering plants. Columbia University Press, New York.
- Viguiet R. 1906. Recherches anatomiques sur la classification des Araliacées. *Annales des Sciences Naturelles. Botanique* 4: 1-210.
- Wilkinson, H. P. 1979. The plant surface (mainly leaf). In Anatomy of the dicotyledons: Systematic anatomy of leaf and stem, with a brief history of the subject, Vol I. 2nd ed. Metcalfe, C. R. and L. Chalk (eds.), Clarendon Press, Oxford.
- Zhang, S. Y. 1992. Systematic wood anatomy of the Rosaceae. *Blumea* 37: 81-158.
- Zhang, S. Y., P. Bass and M. Zandee. 1992. Wood structure of the Rosaceae in relation to ecology, habit and phenology. *IAWA (International Association of Wood Anatomists) Bulletin* 13: 307-349.
- 鏑木徳二, 1940. 鮮満實用林業便覧. 朝鮮總督府林業試験場刊行會, 養賢堂, 東京. (in Japanese)

Appendix: Specimens investigated. (* photographed for the leaf anatomy).

Adenostoma fasciculatum Hook. & Arn: USA, California, Los Angeles County, Santa Monica Canyon, 04. June. 1952. Anonymous 8707 (C); USA, California, San Mateo County, 12. June. 1941. L. S. Rose 14270 (GH)* - *A. sparsifolium* Torr.: USA, California, San Diego County, Laguna Mountain, 04. August. 1931. W. T. Swingle & R. H. Peebles 323 (MO); USA, California, Riverside County, West of Keen Lake Camping, 21. August. 1935. I. W. Clokey, & E. G. Anderson 6674 (MO); USA, California, Los Angeles County, Santa Monica Mountain, 20. November. 1932. B. D. Stark 4421 (A)* - *Chamaebatiaria millefolium* (Torr.) Maxim.: USA, California, Los Angeles County, Cory Canyon, 7. September. 1938. W. Andrew Archer 6977 (GH)*; USA, Utah, Juab County, Pinon Mountain, 20. June. 1933. B. Maguire 2646 (GH) - *Lyonothamnus floribundus* A.Gray subsp. *floribundus*: USA, California, Los Angeles County, Santa Catalina Island, 22. May. 1962. Peter H. Raven 17833 (GH)*; USA, California, Los Angeles County, Santa Catalina Island, 21. May. 1962. Peter H. Raven 17816 (GH) - *L. floribundus* A.Gray subsp. *aspleniifolius* (Greene) P.H. Raven: USA, California, Santa Clara County, Stanford University, 22. May. 1962. Anonymous s.n. (C); USA, California, Los Angeles County, Claremont, Rancho Santa Ana Botanic Garden, 20. June. 1971. J. Henrickson 5590 (GH)* - *Sorbaria arborea* C.K.Schneid. var. *arborea*: China, Shaanxi Province, Baoji City, 03. June. 2008. W. Jianyong SX 1439 (SNUA)* - *S. arborea* var. *subtomentosa* Rehder: China, Sichuan Province, 01. January. 1914. E. H. Wilson 2744 (K)* - *S. grandiflora* (Sweet) Maxim.: Russia, Buryatia, 01. August. 1964. V. N. Siplivinskij s.n. (K)* - *S. kirilowii* (Regel & Tiling) Maxim.: Korea, Gyeonggi-do, Pocheon-si, 13. July. 2010. J. H. Song 10071301 (KHUS)*; Korea, Gyeonggi-do, Yangpyeong-gun, Samgak Mountain, 7. June. 2010. J. H. Song 10060701 (KHUS); China, Shaanxi Province, Xi'an, Zhu Que Mountain, 29. June. 2008. J. I. Jeon SX1091 (KH) - *S. pallasii* (G.Don) Pojark.: Russia, Primorsky Krai, 14. July. 1980. I. B. Vyshin 3030 (A); Russia, Khabarovsk Krai, Ayano-Maysky District, Without date. S. Kharkevich s.n. (K)* - *S. sorbifolia* (L.) A.Braun var. *sorbifolia*: Canada, Quebec Province, Longueuil, 12. June. 1917. M. Victorin 4341 (A); Russia, Zabaykalsky Krai, Nertschinski Sawod, 16. July. 1977. N. Alianskaia s.n. (C)* - *S. sorbifolia* (L.) A.Braun var. *stellipila* Maxim. (1): Korea, Gangwon-do, Inje-gun, Jeombong Mountain, 11. August. 1979. T. B. Lee s.n. (SNUA)*; Korea, Gangwon-do, Pyeongchang-gun, Hwangbeong Mountain, 13. July. 1964. T. B. Lee s.n. (SNUA) - *S. sorbifolia* (L.) A.Braun var. *stellipila* Maxim. (2): Korea, Seoul, Seoul National University, 26. July. 2010. J. H. Song 10072601 (KHUS)*; Japan, Hokkaido, Kushiro Province, 04. September. 1965. N. Naruhashi 1147 (C) - *S. sorbifolia* (L.) A.Braun f. *incerta* (C.K.Schneid.) Kitag.: Unknown site, Unknown date. Anonymous s.n. (SNUA); Korea, Gyeonggi-do, Pocheon-si, Gwangneung, 18. June. 1986. S. S. Kim s.n. (KH)* - *S. tomentosa* (Lindl.) Rehder: Afghanistan, Wais Morah, Darrah Ališeng, 06. June. 1971. G. Wilson & T. F. Hewer 1053 (K)*; Pakistan, Khyber Pakhtunkhwa Province, Swat District, 01. October. 1977. Muqarrab Shah & Dilawar 357 (A) - *Spiraeanthus schrenkianus* (Fisch. & C.A.Mey.) Maxim.: Kazakhstan, South Kazakhstan Province, Shymkent, Karatan Mountain, 10. June. 1982. I. I. Russanovich s.n. (A)*; Kazakhstan, Without locality, 05. September. 1976. O. Knorring s.n. (C).