개나리족, 향선나무족, *Myxopyrum*속(물푸레나무과) 엽병의 해부학적 형질 및 분류학적 유용성

송준호 · 홍석표*

경희대학교 이과대학 생물학과 및 기초과학연구소

Comparative anatomy of petiole in Forsythieae, Fontanesieae and *Myxopyrum* (Oleaceae) and its systematic implication

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 5 March 2012 : Revised 15 March 2012 : Accepted 17 March 2012)

적 요: 개나리족(*Abeliophyllum*: 1 sp., *Forsythia*: 12 spp.)과 향선나무족(*Fontanesia*: 2 spp.) 및 근연분류군인 *Myxopyreae*속(*Myxopyrum*: 5 spp.)을 포함한 총 20분류군의 엽병의 해부학적인 형질을 검토하고자 광학현미경(LM)을 이용하여 연구하였다. 모든 해부학적 형질은 엽병의 횡단면을 단부, 중앙부, 기부로 나누어 관찰하였고, 측정된 정량적 형질과 정성적 형질에 대해 자세히 비교하고 기재하였다. 세 가지 유형(침상, 프리즘형, 선정체)의 결정체가 *Fontanesia*속과 *Myxopyrum*속에서만 확인되었다. 미선나무속과 개나리속의 일부 분류군(*Forsythia europaea*, *F. giraldiana*, *F. japonica*)에서만 단세포성 비선모(uni-cellular non-glandular trichome)가 관찰되었다. 본 연구 결과에서는 엽병의 유관속 패턴을 크게 두 타입으로 구분하여 기재하였다. Type 1A: 결정체가 존재하지 않는 단순호형(*Abeliophyllum*, *Forsythia*), 1B: 결정체가 존재하는 단순호형(*Myxopyrum*), Type 2: 결정체가 존재하는 함입호형(*Fontanesia*). 또한 세부적인 해부학적 형질에 대해 자세히 기재하였고, 분류학적 중요성에 대해 논의하였다. 결론적으로 일부 엽병 해부학적 형질(예, 주유관속 패턴, 결정체의 유무)은 진단형질로서 유용할 뿐 아니라 최근의 분자계통학적 결과를 지지하였다.

주요어: 엽병 해부, *Myxopyrum*속, 개나리족, 향선나무족, 물푸레나무과

ABSTRACT: A comparative study of the petiole anatomy in the tribes Forsythieae (*Abeliophyllum*, *Forsythia*) and Fontanesieae (*Fontanesia*), including one related genus *Myxopyrum* belonging to Myxopyreae, was carried out using light microscopy. The anatomical characteristics of the distal, medial and proximal parts of the petiole were studied to document any differences. We are described in detail based on their quantitative and qualitative characteristics. Three crystal types (acicular, druse, and prismatic crystals) were found in both *Fontanesia* and *Myxopyrum* within all of the studied taxa. Uni-cellular non-glandular trichomes were found in *Abeliophyllum* and three *Forsythia* taxa (*F. europaea*, *F. giraldiana*, and *F. japonica*). All features were compared and the vascular patterns of the petiole were distinguished in two types: Type 1A: Trace continuous arc - without crystals (*Abeliophyllum*, *Forsythia*), 1B: with crystals (*Myxopyrum*), Type 2: Trace invaginating at ends with crystals (*Fontanesia*). A detailed anatomical description of the studied taxa is provided, and its systematic importance is also briefly discussed. In conclusion, some petiole anatomical characteristics (e.g., the main vascular patterns, the presence/absence of crystals) can be useful for diagnostic features as well as partly for supporting the recently proposed molecular phylogeny.

Keywords: Petiole anatomy, *Myxopyrum*, Fontanesieae, Forsythieae, Oleaceae

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

물푸레나무과(Oleaceae Hoffmanns. & Link)는 25속 600여종으로 구성되며, 극지방을 제외한 온대지역과 구대륙의 열대지역에 분포한다(Wallander and Albert, 2000; Green, 2004). 그 중 개나리족(Forsythieae H. Taylor ex L.A.S. Johnson)과 향선나무족(Fontanesieae H. Taylor ex L.A.S. Johnson)은 물푸레나무과, 영춘화아과(Jasminoideae)에 속하는 분류군으로, 개나리족은 개나리속(*Forsythia* Vahl)과 미선나무속(*Abeliophyllum* Nakai)이 포함되고, 향선나무족은 단일속인 향선나무속(*Fontanesia* Labill.)이 포함된다(Johnson, 1957; Wallander and Albert, 2000; Mabberley, 2008). 개나리속은 *Forsythia europaea* Degen & Bald 한 종만이 세르비아-몬테네그로의 인접한 일부 지역에 제한적으로 분포하며(Green, 1972; Chang et al., 1996; Kim, 1999), 나머지 10여 분류군은 동북아시아 전역에 분포한다(Kim, 1999; Wallander and Albert, 2000). 미선나무속은 한국 특산속(endemic genus)으로 미선나무(*A. distichum* Nakai) 단일종으로 구성된다(Nakai, 1920; Lee, 1976; Kim and Kim, 2011). 또한 향선나무속은 열매의 크기와 외형에 의해 구별되어 향선나무(*Fontanesia philliraeoides* var. *philliraeoides* Labill.)와 *F. philliraeoides* var. *fortunei* (Carr.) Koehne. 그리고 *F. longicarpa* K.-J. Kim 3종으로 구성되며, 주로 서남아시아와 중국에 분포한다(Kim, 1998; Wallander and Albert, 2000).

개나리족과 향선나무족에 대한 연구는 다양한 방법으로 이루어졌으나, 이들의 분류학적 위치에 대해서는 학자간 견해 차이를 보이고 있다. Taylor (1945)는 향선나무족에 향선나무속과 미선나무속을 포함시켰고, 개나리족으로 개나리속을 단일속으로 처리하였다. 이는 열매(견과과, 시과)의 형태 및 해부학적 특징(Nakai, 1919; Taylor, 1945; Lee and Park, 1982a)과 화분 발아구(3-공구형, 약3-공구형)의 형태(Lee and Park, 1982b)를 통해 제시되었다. 반면 Johnson (1957)은 향선나무족에 향선나무 1속만을 포함시켰고, 개나리족에 미선나무속과 개나리속을 포함시켰다. 이들 분류군은 복와상 통꽃의 화관 모양과 계단상 수의 특징(Nakai, 1920)을 지니고, 특히 세포학적 연구에서 확인된 $\chi = 14$ 의 기본 염색체 수의 특징(O'Mara, 1930; Taylor, 1945; Darlington and Wylie, 1955; Meakawa, 1962; Lim and Ko, 1989; Tae et al., 2005; Goldblatt and Johnson, 2008)과 화학분류학적 연구에서 밝혀진 코르노사이드(cornoside) 성분(Jensen, 1992)은 개나리족의 기본 공유파생형질이다(Wallander and Albert, 2000). Han (2001)은 물푸레나무과 화분 형태학적 연구에서 망벽 화분표면무늬(망상-미세망상)의 차이(미선나무속, 개나리속 - 평활상의 망벽; 향선나무속 - 횡문상의 망벽)를 통해 Johnson (1957)의 체계를 지지하였으며, 개나리속이 미선나무속 혹은 그들의 공통조상으로부터 유래하였다는 가설을 제시하였다. 반면, Harbone and Green (1980)의 플라보노이드의 성분비교와 Piechura and Fairbrothers (1983)의 단백질 번역학적 특징에 의한 화

학분류적 연구 등의 결과들은 이들 사이의 분류학적 연관관계에 대해서 설득력 있는 결과를 제공하지 못하였다. 또한 Bass et al. (1988)의 목재해부결과를 근거로 수행한 분지분석과 Rohwer (1996)의 열매와 종자 형태 및 해부학적 연구를 통한 연구결과 역시 분류군 사이의 반복적인 위치 변동만을 제안하고 있을 뿐이다.

최근 들어 활발히 진행되는 물푸레나무과 과내 분류군들에 대한 분자계통학적 연구는 개나리족으로 *Abeliophyllum* 속, *Forsythia*속이 포함되고, *Fontanesia* 1속을 향선나무족으로 포함시키고 있다(Kim et al., 2000; Wallander and Albert, 2000; Lee et al., 2007). 특히 개나리족과 근연 분류군을 대상으로 한 Tae et al. (2005)의 RAPD 연구와 Kim and Kim (2011)의 ITS와 엽록체 DNA *trnL-F*, *matK* 염기서열에 대한 연구는 앞서 제시한 분류체계와 동일한 결과를 나타내고 있다. Lee (2011)는 물푸레나무과의 족 분류체계(tribal classification)에 대한 문제점을 요약하며, Han (2001)이 제시한 화분학적 형질의 유용성과 함께 최근 수행된 연구들을 종합하여 제시하고 있다.

Wallander and Albert (2000)에 의해 제시된 Myxopyreae족은 *Dimetra*, *Myxopyrum*, *Nyctanthes* 3속을 포함하며, 이들은 향선나무족, 개나리족과 근연 분류군으로 제시되었다. 과거 *Dimetra*속, *Nyctanthes*속은 마편초과에 속하는 분류군으로 처리되었으나(Airy Shaw, 1952; Stant, 1952; Johnson, 1957), *Myxopyrum*속은 영춘화아과의 Myxopyreae족으로 분류되었다(Johnson, 1957). Bass et al. (1988)는 *Myxopyrum*속만이 영춘화아과 분류군들과 원시형질(plesiomorphy)을 공유한다고 밝힌바 있다. 본 연구에서는 향선나무족과 개나리족의 근연분류군인 *Myxopyrum*속을 족 내 대표 속으로 선정하여 비교 연구 하였다.

해부학적인 형질은 현화식물의 분류군에 있어 분류학적 위치뿐만 아니라 분류학적 유연관계를 밝히기 위해 이용되고 있다(Stuessy, 2008). 국내에서는 한국산 방동사니속(*Cyperus* L., Oh et al., 1999), 대극속(*Euphorbia* L., Chung et al., 2002), 조팝나무속(*Spiraea* L., Lee et al., 2010) 등의 분류군들에서 해부학적 형질을 통한 분류학적 유용성이 확인되었다. 특히 엽병의 해부학적 형질은 매우 유용한 형질을 제공하므로 다양한 분류군에서 연구되고 있으며, 엽병 해부를 통해 *Biscutella*속(Olowokudejo, 1987), Papilionoideae아과(Heneidak and Shaheen, 2007), *Megadenia*속(Gorovoy et al., 2011)의 분류학적 한계설정 및 진단형질로서의 유용성을 확인 할 수 있었다. Solereder (1908), Metcalfe (1983), Bass et al. (1988)는 쌍자엽식물 혹은 물푸레나무과 전체의 해부학적 형질을 조망하고 있고, Kiew and Che Su (1982)와 Kiew (1984)는 과 내 일부 분류군을 다루고 있다. 그러나 물푸레나무과 내 개나리족과 향선나무족에 대한 엽병의 해부 연구는 전무한 상태이다. 이와 같이 이들 분류군(*Abeliophyllum*, *Fontanesia*, *Forsythia*, *Myxopyrum*)에 대한 연구는 지속적으로 이루어졌으나 엽병의 해부학적

인 연구 등의 형태학적 비교연구는 미비한 실정이다.

따라서 본 연구의 주요 목적은, 개나리족과 향선나무족 분류군에 대한 엽병의 연속적인 횡단 절편(단부, 중앙부, 기부)에 따른 해부학적 형질들(엽병의 단면, 유관속 배열의 유형, 결정의 유무 및 형태 등)을 광학현미경(LM)을 통해 관찰하고 상세히 기재하기 위함이다. 또한 본 연구 결과로부터 얻어지는 해부학적 형질들을 근거로 분류군 사이 진단형질로써의 적용가능성 및 각 분류군의 분류학적 유연관계를 이해하는데 있다.

재료 및 방법

본 연구에 사용된 *Abeliophyllum*속 1종, *Fontanesia*속 2종, *Forsythia*속 12종, *Myxopyrum*속 5종의 잎 재료를 직접 야외 채집하여 FAA (Formalin Acetic acid Alcohol) mixture에 고정된 후, 70% alcohol에 장기 보관하면서 관찰하였고, 일부 분류군들은 표본관(GH, KHUS, S, SKK, SNUA; Holmgren et al., 1998)으로부터 대여한 석엽표본에서 확보하였다. 사용된 재료는 Appendix에 제시하였다.

엽병의 해부학적인 구조를 밝히기 위해서 파라핀 매물법을 사용하였다(Ruzin, 1999; Lee et al., 2010). 줄기로부터 잎으로 향하는 유관속 체계 변화의 중요성 때문에(Dehgan, 1982; Shaheen, 2006; Heneidak and Shaheen, 2007), 본 연구에서는 보다 더 정확한 유관속 체계와 변화를 살펴보기 위해 줄기를 기준으로 단부(D-distal), 중앙부(M-medial), 기부(P-proximal)로 세분화하여 구간을 정의하였다. 또한 엽병의 비유관속 형질(non-vascular features)과 유관속 형질(vascular bundle features)로 구분하여 상세히 기재하였다.

채집된 시료는 FAA에 고정하였으며, 자동조직처리기(Tissue Processor; Thermo Shandon, Citadel 2000, USA)를 이용하여 TBA (tert Butyl-alcohol series)로 탈수하고, 녹는점이 56–58°C인 파라핀으로 치환시켜 조직포매기(Tissue Embedding System; Thermo Shandon, Histocentre 3, USA)로 embedding cassettes에 매몰한 후, 자동조직절편기(Rotary Microtome; Thermo Shandon, Finesse E Rotary Microtome, USA)를 이용하여 8–10 µm 두께로 절단하였다. 절단된 절편은 40°C의 물위에 floating 시켜 slide위에 부착시킨 후, 신전기(slide warmer; JISICO, J-HSW, Korea)에 올려 신장시키고 완전 건조시켰다. 준비된 슬라이드는 자동염색장치(Automatic Slide Stainer; Thermo Shandon, Varistain 24-4, USA)를 이용하여 Safranin O와 Fastgreen FCF로 이중 염색하고, entellan으로 봉입하여 광학현미경하에서 관찰하고 촬영하였다.

유관속의 총수(NVL), 횡단면 엽병 배측면의 길이(VA), 중심축 유관속 길이(DVA) 및 너비(WMV)간의 관계를 나타내기 위해 피어슨 상관관계(Pearson correlation)를 이용하여 분석하였다(SPSS statistical software version 18.00).

실험에 사용된 재료의 증거표본은 경희대학교 이과대

학 생물학과 식물표본실(KHUS)에 보관하였으며, 해부학적 형질에 관한 용어의 기재는 Howard (1979), Heneidak and Shaheen (2007)을 따랐다.

결 과

개나리족과 향선나무족에 포함되는 15분류군과 근연 분류군인 *Myxopyrum*속 5분류군에 대하여 엽병 횡단면의 15가지 해부학적 형질을 관찰하고 기재하였다. 엽병은 단부(distal region: 가지에서 먼 부분, 엽신에 가까운 부분), 중앙부(medial region: 엽병의 가장 중앙 부분), 기부(proximal region: 잎을 잘라냈을 때 가지에서 가까운 부분) 세 부분의 연속절편으로 나누어 관찰하였고, 관찰된 해부학적 특징은 Tables 1–3, Figs. 1–6에 제시하였다.

1. 비유관속형질(Non-vascular features) - (Figs. 1A–B, J–L, O, Q, P–R, 2G–I, 3A–C, 3G–I, P–R, 5; Tables 1–3)

1) 엽병의 외형(outline: adaxial groove) 및 날개(wing)

배측면이 둥근형태(circular)와 각이진 형태(angular)로 구분하였고, 향측면에서는 홈(groove)의 유무로 구별하였다. 대부분의 분류군은 세 부분에서 모두 날개가 관찰되었으며, 기부에서 단부로 갈수록 구성이 확실해졌다. 다만, *Forsythia*속의 *F. japonica*, *F. ovata*, *F. velutina*는 중앙부와 단부에서만 날개가 관찰되었고(Figs. 1P–R, 2G–I, 3A–C), *Myxopyrum*속의 *M. macrolobum*과 *M. ovatum*는 기부와 중앙부에서만 날개가 관찰되었다(Figs. 3G–I, P–R).

2) 횡단면 엽병 크기(size of petiole in cross section)

배측면의 길이(VA, width of ventral axis)에서 *Abeliophyllum*속-D: 460–510 µm, M: 720–740 µm, P: 750–760 µm; *Fontanesia*속-D: 310–650 µm, M: 600–680 µm, P: 570–950 µm; *Forsythia*속-D: 700–1625 µm, M: 420–1850 µm, P: 390–2250 µm; *Myxopyrum*속-D: 1400–3875 µm, M: 1450–3750 µm, P: 1100–3500 µm로 나타났고, 등측면으로부터 배측면으로 향한 길이(DVA, length of dorsiventral axis)는 *Abeliophyllum*속-D: 350–380 µm, M: 410–430 µm, P: 430–440 µm; *Fontanesia*속-D: 220–470 µm, M: 370–520 µm, P: 390–600 µm; *Forsythia*속-D: 480–1100 µm, M: 370–1050 µm, P: 300–1625 µm; *Myxopyrum*속-D: 850–2750 µm, M: 875–2475 µm, P: 925–2500 µm로 측정되었다.

3) 표피세포(epidermal cell)

*Abeliophyllum*속 17.5–42.5 µm, *Fontanesia*속 7.5–20.0 µm, *Forsythia*속 10.0–37.5 µm, *Myxopyrum*속 10.0–42.5 µm였으며, *Fontanesia*속의 표피세포의 크기가 다소 작은 것으로 나타났다.

Table 1. The characters of the petiole anatomy (distal region) of the studied 20 species of Fontanesieae, Forsythieae and Myxopyrum.

Taxa/Characters	OP		WI	NCL	COR	VA (μm)	DVA (μm)	EC (μm)	OV	WMV (μm)	LMV (μm)	LB (μm)	NVL	BU	CT	TR
	ab	ad														
Tribe Fontanesieae Genus <i>Fontanesia</i>																
<i>F. fortunei</i> Carrière	a	g	+	3-4	irr	310	220	15.0	inv	200	60	70	5-6	5-6	ac	-
<i>F. phillyreoides</i> Labill	c	n	+	8-9	iso	640-650	460-470	12.5-20.0	inv	390-400	70-80	30-50	4-5	5-6	ac	-
Tribe Forsythieae Genus <i>Abeliophyllum</i>																
<i>A. distichum</i> Nakai	a	g	+	4-5	irr	460-510	350-380	17.5-30.0	arc	250-260	60	50-60	4-5	5	-	+
Tribe Forsythieae Genus <i>Forsythia</i>																
<i>F. europaea</i> Degen & Bald	c	g	+	9-10	iso	1025-1060	875-950	20.0-25.0	arc	525-540	150-170	30-140	7-8	7-9	-	+
<i>F. giraldiana</i> Lingelsh	c	g	+	5-6	irr	600-630	500-530	12.5-20.0	arc	300-310	100-110	140-150	7-8	5-6	-	-
<i>F. japonica</i> Makino	c	g	+	6-8	irr	830-870	620-640	12.5-18.0	arc	350-370	30-40	60-80	3	5	-	-
<i>F. koreana</i> (Rehd.) Nakai	c	g	+	8-9	iso	950-1025	625-650	10.0-20.0	arc	480-500	140-150	30-130	9-11	7	-	-
<i>F. mandschurica</i> Uyeki	c	g	+	6-7	irr	1150-1225	550-650	20.0-25.0	arc	620-640	170-180	30-140	9-10	6	-	-
<i>F. ovata</i> Nakai	a	g	+	6-7	irr	750-775	550-625	20.0-30.0	arc	420-450	130-150	10-110	6-8	8	-	-
<i>F. saxatilis</i> Nakai	c	g	+	7-8	iso	1100-1150	750-850	20.0-30.0	arc	480-530	120-160	10-120	7-11	4	-	-
var. <i>lanceolata</i> S.T. Lee	c	g	+	5-7	iso	720-770	480-500	12.5-25.0	arc	340-360	100-110	20-80	6-7	6-7	-	-
var. <i>pilosa</i> S.T. Lee	c	g	+	7-8	iso	900-925	600-625	15.0-25.0	arc	440-450	170-180	30-140	11-12	8	-	-
<i>F. suspensa</i> (Thunb.) Vahl	c	g	+	5-6	irr	800-825	500-510	20.0-37.5	arc	390-410	160-170	30-110	9-11	7	-	-
<i>F. velutina</i> Nakai	c	g	+	7-8	iso	1150-1200	700-750	15.0-20.0	arc	540-550	100-130	10-70	7-8	3	-	-
<i>F. viridissima</i> Lindl	c	g	+	8-9	iso	1600-1625	975-1100	17.5-25.0	arc	650-700	170-200	30-100	9-10	8	-	-
Tribe Myxopyreae Genus <i>Myxopyrum</i>																
<i>M. macrolobum</i> A.W. Hill	c	n	-	16-18	iso	3650-3875	2625-2750	12.5-20.0	arc	1350-1400	375-400	40-240	11-14	6	ac, pr	-
<i>M. nervosum</i> Blume	a	g	+	10-11	irr	1750-1775	850-950	15.0-22.5	arc	390-400	170-180	40-230	10-11	7	ac, pr	-
subsp. <i>coriaceum</i> (Blume) Kiew	c	g	+	7-8	irr	2200-2250	1125-1200	25.0-42.5	arc	320-330	130-150	30-180	11-12	7	ac, pr	-
<i>M. ovatum</i> A.W. Hill	c	n	-	12-14	iso	1625-1650	1550-1575	15.0-25.0	arc	420-440	170-180	50-240	9-11	5	ac, d, pr	-
<i>M. pierrei</i> Gagnep.	c	g	+	13-14	iso	1400-1500	1000-1050	20.0-30.0	arc	380-400	80-90	20-40	6-7	5	ac	-

List of abbreviations: BU, number of vascular bundle; COR, Cortex (ir-irregular, iso-isometric); CT, crystal type (ac-acicular, d-druse, pr-prismatic); DVA, length of dorsiventral axis; EC, thickness of epidermal cell; LB, diameter of lateral bundle; NCL, number of cortex layers; LNV, length of main vascular bundle; NVL, number of vascular layers; OP, outline of petiole (ab, abaxial; ad, adaxial; a-angular, c-circular, g-groove, n-no groove); OV, outline of main petiolar vascular bundle (arc-arc, inv-invaginating at ends); TR, trichome; VA, width of ventral axis; WI, wing; WMV, width of main vascular bundle; +, present; -, absent.

Table 2. The characters of the petiole anatomy (median region) of the studied 20 species of Fontanesiaceae, Forsythiaceae and *Myxopyrum*.

Taxa/Characters	OP		WI	NCL	COR	VA (μm)	DVA (μm)	EC (μm)	OV	WMV (μm)	LMV (μm)	LB (μm)	NVL	BU	CT	TR
	ab	ad														
Tribe Fontanesiaceae Genus <i>Fontanesia</i>																
<i>F. fortunei</i> Carrière	c	g	+	4	irr	600-650	370-380	15.0-17.5	inv	350-360	100-120	30-40	9	1	ac	-
<i>F. phillyreoides</i> Labill	c	n	+	8-9	iso	670-680	500-520	7.5-17.5	inv	380-400	90-100	30-40	4-6	4	ac	-
Tribe Forsythiaceae Genus <i>Abeliophyllum</i>																
<i>A. distichum</i> Nakai	c	g	+	5-7	irr	720-740	410-430	17.5-42.5	arc	340-360	80-90	15-30	5-6	3	-	+
Tribe Forsythiaceae Genus <i>Forsythia</i>																
<i>F. europaea</i> Degen & Bald	c	g	+	9-10	iso	1000-1075	875-880	12.5-22.5	arc	480-630	130-150	20-35	6-8	7	-	+
<i>F. giraldiana</i> Lingelsh	a	g	+	6-7	irr	420-430	370-380	17.5-20.0	arc	240-250	60-70	20-37.5	4-5	4-6	-	-
<i>F. japonica</i> Makino	c	g	+	6-8	irr	1075-1100	675-700	10.0-15.0	arc	430-440	30-50	50-60	3-4	3	-	+
<i>F. koreana</i> (Rehd.) Nakai	c	g	+	7-11	iso	1225-1275	775-800	12.5-22.5	arc	570-580	170-180	40-50	10-13	3	-	-
<i>F. mandshurica</i> Uyeki	c	g	+	7-9	irr	1325-1350	675-700	25.0-32.5	arc	620-650	170-190	20-70	9-10	5	-	-
<i>F. ovata</i> Nakai	a	g	+	6-7	irr	1175-1200	500-525	22.5-30.0	arc	430-440	130-140	30-40	6-8	3	-	-
<i>F. saxatilis</i> Nakai	c	g	+	7-9	iso	1000-1025	675-700	20.0-27.5	arc	450-460	90-100	30-40	7-9	3	-	-
var. <i>lanceolata</i> S.T. Lee	c	g	+	9-11	iso	1100-1125	875-925	17.5-25.0	arc	450-460	150-160	30-40	10-12	3	-	-
var. <i>pilosa</i> S.T. Lee	c	g	+	6-7	iso	860-975	570-625	10.0-27.5	arc	470-480	120-130	40-50	9-11	3	-	-
<i>F. suspensa</i> (Thunb.) Vahl	c	g	+	5-6	irr	850-875	575-600	20.0-37.5	arc	450-460	170-180	40-110	8-10	6	-	-
<i>F. velutina</i> Nakai	c	g	+	7-8	iso	1225-1300	675-750	17.5-25.0	arc	560-600	90-100	20-30	7-8	2	-	-
<i>F. viridissima</i> Lindl	c	g	+	8-9	iso	1800-1850	1025-1050	17.5-30.0	arc	720-790	150-160	20-80	9-10	5	-	-
Tribe Myxopyreaceae Genus <i>Myxopyrum</i>																
<i>M. macrolobum</i> A.W.Hill	c	n	-	16-18	iso	3625-3750	2450-2475	15.0-25.0	arc	1325-1375	375-400	75-200	14-16	5	ac, pr	-
<i>M. nervosum</i> Blume	c	g	+	10-11	irr	1750-1800	950-1000	10.0-25.0	arc	620-630	150-170	40-90	9-10	5	ac, pr	-
subsp. <i>coriaceum</i> (Blume) Kiew	c	g	+	8-10	irr	2075-2200	1125-1200	25.0-40.0	arc	310-330	140-150	30-150	12-14	5	ac, pr	-
<i>M. ovatum</i> A.W. Hill	c	n	-	12-13	iso	1600-1625	1475-1500	10.0-15.0	arc	400-410	190-200	60-220	9-11	5	ac, d, pr	-
<i>M. pierrei</i> Gagnep.	c	g	+	13-15	iso	1450-1500	875-900	15.0-25.0	arc	370-380	80-90	30-60	6-7	4	ac	-

List of abbreviations: BU, number of vascular bundle; COR, Cortex (irr-irregular, iso-isometric); CT, crystal type (ac-acicular, d-druse, pr-prismatic); DVA, length of dorsiventral axis; EC, thickness of epidermal cell; LB, diameter of lateral bundle; NCL, number of cortex layers; LNV, number of main vascular bundle; NVL, number of vascular layers; OP, outline of petiole (ab, abaxial; ad, adaxial; a-angular, c-circular, g-groove, n-no groove); OV, outline of main petiolar vascular bundle (arc-arc, inv-invaginating at ends); TR, trichome; VA, width of ventral axis; WI, wing; WMV, width of main vascular bundle; +, present; -, absent.

Table 3. The characters of the petiole anatomy (proximal region) of the studied 20 species of Fontanesiaceae, Forsythiaceae and Myxopyrum.

Taxa/Characters	OP		WI	NCL	COR	VA (μm)	DVA (μm)	EC (μm)	OV	WMV (μm)	LMV (μm)	LB (μm)	NVL	BU	CT	TR
	ab	ad														
Tribe Fontanesiaceae Genus <i>Fontanesia</i>																
<i>F. fortunei</i> Carrière	c	g	+	4	irr	570-630	390-400	15.0-17.5	inv	320-330	110	-	8-9	1	ac	-
<i>F. phillyreoides</i> Labill	c	n	+	8-12	iso	920-950	590-600	12.5-17.5	inv	400-410	70-80	-	6-7	1	ac	-
Tribe Forsythiaceae Genus <i>Abeliophyllum</i>																
<i>A. distichum</i> Nakai	c	g	+	5-7	irr	750-760	430-440	25.0-42.5	arc	390-400	70-80	12.5-15	4-6	3	-	-
Tribe Forsythiaceae Genus <i>Forsythia</i>																
<i>F. europaea</i> Degen & Bald	c	g	+	6-8	iso	1125-1140	875-890	15.0-30.0	arc	580-600	170-180	25-37.5	7-9	6-7	-	+
<i>F. giraldiana</i> Lingelsh	c	g	+	5-7	irr	390-420	300-310	15.0-25.0	arc	220-230	60-70	25-30	8-9	4-5	-	+
<i>F. japonica</i> Makino	c	g	-	6-8	irr	830-1000	600-640	12.5-18.0	arc	350-370	40-60	-	3-4	1	-	-
<i>F. koreana</i> (Rehd.) Nakai	c	g	+	7-10	iso	1325-1350	920-925	15.0-25.0	arc	570-600	170-190	40-50	10-12	3	-	-
<i>F. mandshurica</i> Uyeki	a	n	+	6-7	irr	1500-1550	700-850	25.0-35.0	arc	700-725	170-180	20-80	9-10	3	-	-
<i>F. ovata</i> Nakai	a	n	-	5-7	irr	1125-1175	500-525	25.0-37.5	arc	400-430	100-110	20-30	6-8	3	-	-
<i>F. saxatilis</i> Nakai	c	g	+	7-9	iso	925-950	600-775	20.0-30.0	arc	380-400	110-120	20-30	5-7	3	-	-
var. <i>lanceolata</i> S.T. Lee	c	g	+	9-12	iso	1125-1175	925-950	15.0-25.0	arc	430-450	150-160	20-40	10-11	4	-	-
var. <i>pilosa</i> S.T. Lee	c	g	+	8-9	iso	1150-1200	750-800	12.5-15.0	arc	480-490	150-160	40-50	11-12	4	-	-
<i>F. suspensa</i> (Thunb.) Vahl	c	g	+	5-7	irr	750-770	630-650	17.5-30.0	arc	320-330	140-160	20-50	10-11	6	-	-
<i>F. velutina</i> Nakai	a	n	-	9-11	iso	1725-1925	1000-1125	22.5-25.0	arc	510-530	100-110	10-20	5-7	4	-	-
<i>F. viridissima</i> Lindl	c	g	+	11-13	iso	2175-2250	1600-1625	17.5-30.0	arc	720-730	270-280	11-13	11-13	3	-	-
Tribe Myxopyreae Genus <i>Myxopyrum</i>																
<i>M. macrolobum</i> A.W. Hill	c	g	+	13-15	iso	3450-3500	2400-2500	12.5-25.0	arc	1450-1475	425-450	14-16	14-16	5	ac, pr	-
<i>M. nervosum</i> Blume	c	g	+	10-11	irr	1800-1875	1075-1150	12.5-25.0	arc	600-625	150-175	7-8	7-8	4	ac, pr	-
subsp. <i>coriaceum</i> (Blume) Kiew	c	g	+	8-9	irr	2125-2150	1300-1325	20.0-37.5	arc	300-310	150-160	12-14	12-14	5	ac, pr	-
<i>M. ovatum</i> A.W. Hill	c	n	-	27-30	iso	1800-1825	2325-2350	10.0-15.0	arc	430-450	130-150	7-9	7-9	5	ac, d, pr	-
<i>M. pierrei</i> Gagnep.	c	g	+	13-15	iso	1100-1125	925-1000	12.5-25.0	arc	340-380	70-80	5-6	5-6	3	ac	-

List of abbreviations: BU, number of vascular bundle; COR, Cortex (irr-irregular, iso-isometric); CT, crystal type (ac-acicular, d-druze, pr-prismatic); DVA, length of dorsiventral axis; EC, thickness of epidermal cell; LB, diameter of lateral bundle; NCL, number of cortex layers; LNV, length of main vascular bundle; NVL, number of vascular layers; OP, outline of petiole (ab, abaxial; ad, adaxial; a-angular, c-circular, g-groove, n-no groove); OV, outline of main petiolar vascular bundle (arc-arc, inv-invaginating at ends); TR, trichome; VA, width of ventral axis; WI, wing; WMV, width of main vascular bundle; +, present; -, absent.

Fig. 1. LM micrographs of cross-sections of the distal (A, D, G, J, M, P), medial (B, E, H, K, N, Q), proximal (C, F, I, L, O, R) regions of the petiole. A–C: *Abeliophyllum distichum*; D–F: *Fontanesia fortunei*; G–I: *F. phillyreoides*; J–L: *Forsythia europaea*; M–O: *F. giraldiana*; P–R: *F. japonica*. - Arrow indicates the trace invaginating at ends.

4) 피층(cortex)

피층은 크게 두 가지 유형으로 유조직이 규칙적으로 배열된 유형(regular)과 불규칙적으로 배열된 유형(irregular)이 나타났으며, 피층의 층수(NCL, number of cortex layers)는 *Abeliophyllum*속 4–7개, *Fontanesia*속 3–12개, *Forsythia*속 5–13개, *Myxopyrum*속 7–30개로 관찰되었다.

5) 결정체(crystals)

조사된 분류군 중 *Fontanesia*속과 *Myxopyrum*속에서만 관찰되어 다른 분류군들과 구별되었다. *Myxopyrum*속 모든 분류군에서 침상(ascicular), 프리즘형(prismatic), 선정체(druse)가 나타났고, 특히 *M. ovatum*에서만 선정체가 나타났다(Fig. 5).

6) 모용(trichomes)

*Abeliophyllum*속(*A. distichum*)과 *Forsythia*속 일부 분류군(*F. europaea*, *F. giraldiana*, *F. japonica*)에서만 단세포성 비선모(uni-cellular non-glandular trichome)가 관찰되었다(Fig. 1A–B, J–L, O, Q).

2. 유관속 형질(Vascular bundle features) - (Figs. 4, 6; Tables 1–3)

1) 주유관속 유형(main vasculature type)

본 연구에서 조사된 분류군의 유관속 모양은 개방형(open)으로 호형(arc)인 단순 호형과 끝이 안쪽으로 함입된 함입호형 두 가지 유형으로 구분하였다. 개나리속

Fig. 2. LM micrographs of cross-sections of the distal (A, D, G, J, M, P, S), medial (B, E, H, K, N, Q, T), proximal (C, F, I, L, O, R, U) regions of the petiole. A–C: *Forsythia koreana*; D–F: *F. mandschurica*; G–I: *F. ovata*; J–L: *F. saxatilis*; M–O: *F. saxatilis* var. *lanceolata*; P–R: *F. saxatilis* var. *pilosa*; S–U: *F. suspensa*.

(*Abeliophyllum*속, *Forsythia*속)과 *Myxopyrum*속이 단순호형 (Type 1: Trace continuous arc)을 나타냈고, 향선나무족의 *Fontanesia*속은 끝이 안쪽으로 함입된 함입호형 (Type 2: Trace invaginating at ends)를 나타냈다 (Fig. 4).

2) 유관속 크기 (size of vascular bundles)

중심축의 유관속 너비(WMV, width of main vascular bundle)는 *Abeliophyllum*속-D: 250–260 μm, M: 340–360 μm, P: 390–400 μm; *Fontanesia*속-D: 200–400 μm, M: 350–400 μm, P: 320–410 μm; *Forsythia*속-D: 300–700 μm, M:

240–790 μm, P: 220–730 μm; *Myxopyrum*속-D: 320–1400 μm, M: 310–1375 μm, P: 300–1475 μm로 측정되었고, 중심축의 유관속 길이(LMV, length of main vascular bundle)는 *Abeliophyllum*속-D: 60 μm, M: 80–90 μm, P: 70–80 μm; *Fontanesia*속-D: 60–80 μm, M: 90–120 μm, P: 70–110 μm; *Forsythia*속-D: 30–200 μm, M: 30–190 μm, P: 40–280 μm; *Myxopyrum*속-D: 80–400 μm, M: 80–400 μm, P: 70–450 μm로 나타났다. 또한 엽병 배측면의 길이는 중심축의 유관속 너비와 유의한 상관관계를 보였으며 (VA와 WMV: $r = 0.82$, $p < 0.05$; Fig. 6A), 엽병 등배측면의 길이는 중심축

Fig. 3. LM micrographs of cross-sections of the distal (A, D, G, J, M, P, S), medial (B, E, H, K, N, Q, T), proximal (C, F, I, L, O, R, U) regions of the petiole. A–C: *Forsythia velutina*; D–F: *F. viridissima*; G–I: *Myxopyrum macrolobum*; J–L: *M. nervosum*; M–O: *M. nervosum* subsp. *coriaceum*; P–R: *M. ovatum*; S–U: *M. pierrei*.

의 유관속 길이와 유의한 상관관계를 나타냈다(DVA와 LMV: $r = 0.84$, $p < 0.05$; Fig. 6B).

3) 부유관속 크기(size of lateral bundle)

단부, 중앙부, 기부에서 관찰된 부유관속은 *Abeliophyllum*

속 12.5–60 μm , *Fontanesia*속 30–70 μm , *Forsythia*속 10–150 μm , *Myxopyrum*속 20–450 μm 으로 나타났다.

4) 유관속 층수(number of vascular layers)

*Abeliophyllum*속 4–6개, *Fontanesia*속 4–9개, *Forsythia*속

Fig. 4. Median vascular bundle structure of the petiole in the studied taxa. A: *Abeliophyllum distichum*; B: *Fontanesia fortunei*; C: *F. phillyreoides*; D: *Forsythia europaea*; E: *F. giraldiana*; F: *F. japonica*; G: *F. koreana*; H: *F. mandschurica*; I: *F. ovata*; J: *F. saxatilis*; K: *F. saxatilis* var. *lanceolata*; L: *F. saxatilis* var. *pilosa*; M: *F. suspensa*; N: *F. velutina*; O: *F. viridissima*; P: *Myxopyrum macrolobum*; Q: *M. nervosum*; R: *M. nervosum* subsp. *coriaceum*; S: *M. ovatum*; T: *M. pierrei*. - White arrows indicate the trace invaginating at ends.

Fig. 5. Crystal types of the petiole in the studied taxa. A: *Fontanesia fortunei*; B-C: *F. phillyreoides*; D: *Myxopyrum macrolobum*; E: *M. nervosum*; F: *M. nervosum* subsp. *coriaceum*; G: *M. ovatum*; H: *M. pierrei*. - Black arrow: prismatic type; Stripe pattern arrow: drupe type; White arrow: acicular type.

3-13개, *Myxopyrum*속 5-16개로 관찰되었으며, 유관속 층수(NVL)는 중심축의 유관속 길이(LMV)와 유의한 상관관계를 나타냈다(NVL와 LMV: $r = 0.76$, $p < 0.05$; Fig. 6C).

5) 유관속 수(number of vascular bundles)

*Abeliophyllum*속 3-5개, *Fontanesia*속 1-6개, *Forsythia*속 1-9개, *Myxopyrum*속 3-7개로 나타났다.

고찰

1. 비유관속형질(Non-vascular features)

엽병의 외형 변이는 다른 외부 형태학적 형질과 연관성

이 적은 이유로 분류학적 가치가 적은 것으로 여겨져 왔다(Haddad and Barnett, 1989). 조사된 분류군에서도 엽병의 외형만으로 종을 동정하거나 분류군의 한계를 설정하기에는 어려웠다. 그러나 결정체의 유무 및 형태는 분류학적으로 그 중요성이 상당히 강조되어 왔으며(Scurfield et al., 1973), 이를 통해 다양한 분류계급에서 분류학적 유용성이 증명되었다(Lersten and Horner 2008a, b; Horner et al., 2009). 본 연구에서도 결정체의 유무로 개나리족에 속하는 두 속(*Abeliophyllum*, *Forsythia*)과 향선나무족에 속하는 *Fontanesia*속, *Myxopyreae*족의 *Myxopyrum*속을 구분할 수 있어, 형질의 분류학적 유용성을 확인하였다. 특히 조사된 *Myxopyrum*속은 모든 분류군에서 결정체가 나타나

Fig. 6. Simple scatter plots between petiole anatomical variables (black line showed regression line). A: Tendency of change in VA and WMV ($r = 0.82$, $p < 0.05$); B: Tendency of change in DVA and LMV ($r = 0.84$, $p < 0.05$); C: Tendency of change in NVL and LMV ($r = 0.76$, $p < 0.05$); Astral (*): *Abeliophyllum* taxon, circle (○): *Forsythia* taxa, diamond (◇): *Myxopyrum* taxa, square (□): *Fontanesia* taxa. - List of abbreviations: DVA, length of dorsiventral axis; LMV, length of main vascular bundle; VA, width of ventral axis; WMV, width of main vascular bundle.

Kiew (1984)의 연구와 동일한 결과를 나타냈다. Metcalfe (1983)는 결정체의 기능에 대해 초식동물로부터 식물을 보호하는 기능과 가뭄이 들었을 때 조직을 구조적으로 지지하는 기능을 한다고 하였으며, 때때로 노화된 식물일수록 그 수가 많아진다고 하였다. 차후 식물의 서식지를 비롯한 환경요인과 생활사가 결정체의 유무 및 양과 상관관계가 있는지 생태학적 접근의 연구가 필요하다. 해부학적 형질 가운데 모용의 유무는 종을 구별하는데 유용한 분류학적 형질로 사용되며(Shaheen, 2006, 2007), 분비모(secretion hair)의 유무로도 분류군을 구별하였다(Akçin, 2011). 하지만 본 분류군에서는 모용의 유무가 종 동정을 위한 주요 형질로 작용하지 않았다. Kiew (1984)는 *Myxopyrum nervosum*, *M. ovatum*, *M. pierrei*에서 함몰된 방패형 선모(sunken glandular peltate)가 관찰되고, *M. ovatum*에서는 함몰된 방패형 비선모(sunken eglandular peltate), *M. pierrei*는 단모(unicellular)가 관찰된다고 기재하였지만, 본 연구에서는 *Myxopyrum*속 모두에서 모용을 관찰할 수 없었다. 이는 일부 단편만을 관찰하게 되는 해부학적 결과의 한계로 여겨지며, 많은 수의 표본 조사를 통해 엽병의 다양한 형질을 파악할 필요성이 있다. 엽병은 기능적으로 잎을 지지하는 역할을 하며, 이는 횡단면 엽병의 크기와 잎의 크기와의 양의 상관관계로 증명되었다(Dehgan, 1982; Lee et al., 2010). 조사된 분류군의 엽병 중앙부의 크기(VA)와 잎의 너비를 비교한 결과, *Fontanesia*속은 횡단면 엽병의 크기가 600–680 μm 로 다른 분류군보다 비교적 작은 크기로 확인되었으며, 잎의 너비 역시 8–22 mm로 나타나 다른 분류군보다 좁게 관찰되었다. *Myxopyrum*속은 횡단면 엽병의 크기가 1600–3750 μm 으로 측정되었으며, 잎의 너비가 40–160 mm로 나타났다(Lee, 2003; Song and Hong, unpubl. data). 이를 통해 조사된 분류군에서 횡단면 엽병의 크기에 따라 잎의 크기도 커지는 경향성을 나타냈다.

2. 유관속 형질(Vascular bundle features)

엽병의 유관속 모양은 *Abeliophyllum*, *Forsythia*, *Myxopyrum*

속이 단순호형인 Type 1, *Fontanesia*속이 함입호형인 Type 2로 나타났으며, 엽병의 해부학적 형질로 Kiew (1984)가 기재한 *Myxopyrum*속 3종(*M. nervosum*, *M. ovatum*, *M. pierrei*)의 유관속 모양이 본 연구와 동일함을 확인하였다. Kim et al. (2000)은 엽록체 DNA의 제한효소절편 자료와 핵 DNA에 ITS (Internal Transcribed Spacer) 염기서열 자료를 토대로 미선나무속이 개나리속과 근연임을 주장하였고, Wallander and Albert (2000)는 엽록체 DNA *rps16*과 *trnL-F*염기서열의 연구 결과, 미선나무속과 개나리속이 자매군으로 나타남으로써, 미선나무속을 향선나무속과는 독립된 개나리족에 포함되는 것이 타당하다고 발표하였다. 이와 함께 Jensen et al. (2002)의 iridoid 성분 분석, Kim and Kim (2004)의 수리분류학적 연구 및 Tae et al. (2005)의 RAPD분석을 통해서도 동일한 결과를 제시하고 있으며, Lee et al. (2007)은 엽록체 게놈(genome) 재배열에 대한 연구에서 *Fontanesia*속, *Forsythia*속, *Myxopyrea*속 세 속이 단계통임을 밝히며, 미선나무속과 개나리속을 근연으로 명시하였다. 최근 수행된 ITS 염기서열과 *trnL-F*, *matK* 염기서열을 통한 개나리족의 분자계통분류학적 연구에서도 미선나무속과 개나리속을 포함하는 개나리족의 분류체계를 주장하였다(Kim and Kim, 2011). 본 연구 결과, 엽병의 주유관속 모양은 개나리족(개나리속, 미선나무속), *Myxopyrum*속과 향선나무족(향선나무속)을 구분할 수 있었고, 이는 분자계통학적 연구결과를 지지하였다. 다양한 해부학적 형질 중, 분류학적 유용성이 검증되고 있는 엽병의 유관속 모양이 종 동정(Heneidak and Shaheen, 2007)이나 검색표 작성(Lee et al., 2010) 뿐만 아니라 분류학적 유연관계를 설명하는 데에도 유용한 것으로 판단하였다. Dehgan (1982)은 유관속의 수와 다른 형질과의 연관성에 대한 언급에서 유관속의 수가 엽병의 길이나 너비와 직접적인 상관관계가 없다고 기술하였다. 본 연구에서도 유관속 수와 형태 및 해부학적 형질과의 상관성을 찾을 수 없었다. 피어슨 상관관계 분석 결과, 엽병의 크기가 클수록 유관속의 크기도 커지는 경향성을 보여주는데, 잎

의 크기, 엽병의 크기, 유관속의 크기가 모두 양의 상관관계를 나타내는 것으로 보아 수분수송(water transport)의 역학적인 관점에서, 많은 양의 수분을 필요로 하는 커다란 잎을 가진 분류군의 경우 유관속의 크기가 커지는 것으로 추정할 수 있었다.

결론적으로, 본 연구는 *Abeliophyllum*, *Fontanesia*, *Forsythia*, *Myxopyrum*속 엽병의 해부학적 형질을 관찰하여 상세히 기재함으로써 물푸레나무과의 해부학적 기초자료를 확보하는데 있다. 특히 다양한 해부학적 형질 중 엽병 주유관속 패턴과 결정체의 유무는 *Abeliophyllum*, *Forsythia*, *Myxopyrum*속과 *Fontanesia*속을 구분할 수 있었고, 이는 개나리족과 향선나무족에 대한 최근 분자계통학적 연구 결과를 지지하였다. *Myxopyreae*속의 *Dimetra*, *Nyctanthes*속을 포함한 해부학적, 미세형태학적 형질 등의 종합적인 연구를 통해 *Fontanesieae*, *Forsythieae*, *Myxopyreae* 세 족 간의 유연관계 및 진화적인 경향성을 연구할 필요가 있다.

사 사

본 연구를 위해 귀중한 표본을 대여해주신 GH, S, SKK, SNUA의 각 표본관의 관계자에게 감사를 드립니다. 또한 논문심사 과정 중 많은 조언과 보다 정확한 논문이 되도록 교정을 해주신 익명의 두 분 심사자들에게 감사드립니다. 끝으로 본 연구과정에 여러모로 도움을 아끼지 않은 경희대학교 생물학과 식물계통분류학 연구실(KHUS)의 모든 동료들에게 고마운 마음을 전합니다. 본 연구는 경희대학교 교비연구비지원(기본연구: KHU-20110890)으로 수행되었으며, 이에 감사드립니다.

인용문헌

- Airy Shaw, H. K. 1952. Note on the taxonomic position of *Nyctanthes* L. and *Dimetra* Kerr. Kew Bull. 2: 271-272.
- Akçin, O. E., M. S. Özyurt and G. Senel. 2011. Petiole anatomy of some Lamiaceae taxa. Pak. J. Bot. 43: 1437-1443.
- Bass, P., P. M. Esser, M. E. T. Van Der Waster and M. Zandee. 1988. Wood anatomy of the Oleaceae. I.A.W.A. Bull. 9: 103-182.
- Chang, M. C., L. Q. Qiu and P. S. Green. 1996. Oleaceae. In Flora of China. Vol. 15. Wu, Z.-Y., P. H. Raven and D.-Y. Hong (eds.). Science Press and Missouri Botanical Garden Press, Beijing and St. Louis. Pp. 272-319.
- Chung, G. Y., B. U. Oh, K. R. Park, J. H. Kim and H. J. Kwon. 2002. Taxonomic study of Korean *Euphorbia* L. by anatomical characters. Korean J. Pl. Taxon. 32: 77-94 (in Korean).
- Darlington, C. D. and A. P. Wylie. 1955. Chromosome atlas of Flowering Plants. George Allen and Unwin, London.
- Dehgan, B. 1982. Comparative anatomy of the petiole and infragenetic relationships in *Jatropha* (Euphorbiaceae). Amer. J. Bot. 69: 1283-1295.
- Goldblatt, P. and D. E. Johnson. 2008. Index to Plant Chromosome Numbers 2004-2006. <http://www.tropicos.org/Project/IPCN>.
- Gorovoy, P. G., E. V. Boltenkoc, O. V. Yakovleva and R. V. Doudkin. 2011. Taxonomic value of petiole anatomy in the genus *Megadenia* Maxim. (Cruciferae). Dokl. Biol. Sci. 439: 215-217.
- Green, P. S. 1972. *Forsythia*. In Flora Europaea. Vol. 3. Tutin T. G., V. H. Heywood, N. A. Burges, D. M. Moore, D. H. Valentine, S. M. Walters and D. A. Webb (eds.). Cambridge University Press, Cambridge. p. 53.
- Green, P. S. 2004. Oleaceae. In Flowering plants, Dicotyledons: Lamiales (except Acanthaceae including Avicenniaceae). Vol. 7. Kadereit, J. W. (ed.). Springer-Verlag, New York. Pp. 296-306.
- Haddad, R. S. and L. C. Barnett. 1989. Variation in petiole anatomy of the European spiny species of *Astragalus* L. (Leguminosae-Papilionoideae-Galegeae). Bot. J. Linn. Soc. 101: 241-247.
- Han, B. W. 2001. The Palynological study of the Oleaceae. M.S. thesis of Sungkyunkwan University, Suwon. (in Korean).
- Harbone, J. B. and P. S. Green. 1980. A chemotaxonomic survey of flavonoids in leaves of the Oleaceae. Bot. J. Linn. Soc. 81: 155-167.
- Heneidak, S. and A. M. Shaheen. 2007. Characteristic of the proximal to distal regions of the petioles to identify 15 tree species of Papilionoideae-Fabaceae. Bangladesh J. Plant Taxon. 14: 101-115.
- Holmgren, P. K. and N. H. Holmgren. 1998. (continuously update): Index herbariorum - <http://sciweb.nybg.org/science2/IndexHerbariorum.asp>.
- Horner, H. T., S. Wanke and M.-S. Samain. 2009. Evolution and systematic value of leaf crystal patterns: a phylogenetic approach in the genus *Peperomia* (Piperaceae). Int. J. Pl. Sci. 170: 343-354.
- Howard, R. A. 1979. The petiole. 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. Pp. 88-96.
- Jensen, S. R. 1992. Systematic implications of the distribution of iridoids and other chemical compounds in the Loganiaceae and other families of the Asteridae. Ann. Missouri Bot. Gard. 79: 284-302.
- Jensen, S. R., H. Franzky and E. Wallander. 2002. Chemotaxonomy of the Oleaceae: iridoids as taxonomic markers. Phytochemistry 60: 213-231.
- Johnson, L. A. S. 1957. Review of the family Oleaceae. Contrib.

- New South Wales Natl. Herb. 2: 395-418.
- Kiew, R. 1984. The genus *Myxopyrum* L. (Oleaceae). *Blumea* 29: 499-512.
- Kiew, R. and I. Che Su. 1982. Comparative study of leaf anatomy of Malaysian species of *Chionanthus* and *Olea* (Oleaceae) with species reference to foliar sclereids. *Bot. J. Linn. Soc.* 84: 79-101.
- Kim, D.-K. and J. H. Kim. 2004. Numerical taxonomy of tribe Forsythieae (Oleaceae) in Korea. *Korean J. Pl. Taxon.* 34: 189-203 (in Korean).
- Kim, D.-K. and J. H. Kim. 2011. Molecular phylogeny of tribe Forsythieae (Oleaceae) based on nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacers and plastid DNA *trnL-F* and *matK* gene sequences. *J. Plant Res.* 124: 339-347.
- Kim, K.-J. 1998. A new species of *Fontanesia* (Oleaceae) from China and taxonomic revision of the genus. *J. Plant Biol.* 41: 142-145.
- Kim, K.-J. 1999. Molecular phylogeny of *Forsythia* based on chloroplast DNA variation. *Pl. Syst. Evol.* 218: 113-123.
- Kim, K.-J., H.-L. Lee and Y.-D. Kim. 2000. Phylogenetic position of *Abeliophyllum* based on nuclear ITS sequence data. *Korean J. Pl. Taxon.* 30: 235-250 (in Korean).
- Lee, S. and E.-J. Park. 1982a. A cladistic analysis of the Korean Oleaceae. *Kor. J. Bot.* 25: 57-64 (in Korean).
- Lee, S. and E.-J. Park. 1982b. A palynotaxonomic study of the Korean Oleaceae. *Kor. J. Bot.* 25: 1-11 (in Korean).
- Lee, H. L., R. K. Jansen, T. W. Chumley and K.-J. Kim. 2007. Gene relocations within chloroplast genomes of *Jasminum* and *Menodora* (Oleaceae) are due to multiple, overlapping inversions. *Mol. Biol. Evol.* 224: 1161-1180.
- 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 J. Pl. Taxon.* 40: 16-26 (in Korean).
- Lee, S. 2011. Palynological contributions to the taxonomy of family Oleaceae, with special emphasis on genus *Forsythia* (tribe Forsythieae). *Korean J. Pl. Taxon.* 41: 175-181.
- Lee, T. B. 1976. New forms of *Abeliophyllum distichum*. *Korean J. Pl. Taxon.* 7: 21-22 (in Korean).
- Lee, T. B. 2003. *Colored Flora of Korea*. Hyangmunsa, Seoul (in Korean).
- Lersten, N. R. and H. T. Horner. 2008a. Crystal macropatterns in leaves of Fagaceae and Nothofagaceae: a comparative study. *Pl. Syst. Evol.* 271: 239-253.
- Lersten, N. R. and H. T. Horner. 2008b. Subepidermal idioblasts and crystal macropattern in leaves of *Ticodendron* (Ticodendraceae). *Pl. Syst. Evol.* 276: 255-260.
- Lim, S. C. and S. C. Ko. 1989. A cytotaxonomical study on some species of Korean *Forsythia*. *Korean J. Pl. Taxon.* 19: 229-239 (in Korean).
- Mabberley, D. J. 2008. *Mabberley's Plant-book. A Portable Dictionary of Plants, their Classifications, and Uses.* 3rd ed. University of Washington Botanic Gardens, Seattle.
- Meakawa, F. 1962. Major polyploid with special reference to the phylogeny of Oleaceae. *Jap. J. Bot.* 37: 25-27.
- Metcalf, C. R. and L. Chalk. 1983. Lists of families in which certain diagnostic characters occur, Secretory tissue. In *Anatomy of the Dicotyledons, Wood Structure and Conclusion of the General Introduction.* 2nd ed. Metcalfe, C. R. and L. Chalk (eds.). Clarendon Press, Oxford, UK.
- Nakai, T. 1919. Genus novum Oleacearum in Corea media inventum. *Bot. Mag. (Tokyo)* 33: 153-154.
- Nakai, T. 1920. On *Abeliophyllum distichum*. *Bot. Mag. (Tokyo)* 34: 249-251.
- Oh, Y. J., C. S. Lee and K. M. Ko. 1999. Anatomical study of Korean *Cyperus* Linne. *Korean J. Pl. Taxon.* 29: 325-354 (in Korean).
- Olowokudejo, J. D. 1987. Taxonomic value of petiole anatomy in the genus *Biscutella* L. (Cruciferae). *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* 57: 307-320.
- O'Mara, J. 1930. Chromosome numbers in the genus *Forsythia*. *J. Arnold Arb.* 11: 14-15.
- Piechura, J. E. and D. E. Fairbrothers. 1983. The use of protein-serological characters in the systematics of the family Oleaceae. *Amer. J. Bot.* 75: 780-789.
- Rohwer, J. G. 1996. Die Frucht- und Samenstrukturen der Oleaceae. *Biblioth. Bot.* 148: 1-177.
- Ruzin, E. S. 1999. *Plant Microtechnique and Morphology*. Oxford University Press, Oxford.
- Scurfield, G., A. J. Michell and S. R. Silva. 1973. Crystal in woody stems. *Bot. J. Linn. Soc.* 66: 277-289.
- Shaheen, A. M. 2006. The value of vascular supply of the petiole trace characteristics in the systematic of some species of subfamily: Mimosoideae-Leguminosae. *Asutt J. Bot.* 35: 193-213.
- Shaheen, A. M. 2007. Taxonomic importance of stem-leaf transitional of some species of subfamily: Caesalpinioideae-Leguminosae. *Turkish J. Bot.* 31: 297-310.
- Solereder, H. 1908. *Systematic Anatomy of the Dicotyledons.* [translated from German by Boodle L. A. and F. E. Fritsch]. Vol. 2. Clarendon Press, Oxford, UK.
- Stant, M. Y. 1952. Anatomical Evidence for Including *Nyctanthes* and *Dimetra* in the Verbenaceae. *Kew Bull.* 7: 273-276.
- Stuessy, F. T. 2008. *Plant Taxonomy: the systematic evaluation of comparative data.* 2nd ed. Columbia University Press, New York.
- Tae, K. H., D.-K. Kim and J. H. Kim. 2005. Genetic variations and phylogenetic relationships of tribe Forsythieae (Oleaceae)

based on RAPD analysis. Korean J. Plant Res. 8: 135-144.

Tae, K. H., J. H. Tho and J. H. Kim. 2005. A systematic study of *Abeliophyllum distichum* (Oleaceae) based on cytological characters. Korean J. Pl. Taxon. 35: 143-151 (in Korean).

Taylor, H. 1945. Cyto-taxonomy and phylogeny of Oleaceae. Brittonia 5: 337-369.

Waller, E. and V. A. Albert. 2000. Phylogeny and classification of Oleaceae based on *rps16* and *trnL-F* sequence data. Amer. J. Bot. 87: 1827-1841.

Appendix: Specimens investigated (* , Examined for the petiole anatomy)

Abeliophyllum distichum Nakai 미선나무: Korea, Gyeonggi-do, Hongreung Arboretum, 20. May. 2005. J.H. Song 24750001 (KHUS); Korea, Gyeonggi-do, National Arboretum, 27. July. 2005. S.P. Hong et al. 24750002 (KHUS); Korea, Gyeonggi-do, Hongreung Arboretum, 09. May. 2009. J.H. Song 24750004 (KHUS)* - *Fontanesia fortunei* Carrière: China, Prov. Anhwei, 16. August. 1915. Anonym 00286725 (A); China, Lushan, Lulin, 24. May. 1992. Nie Min-Xiang 00286726 (A)* - *F. phillyreoides* Labill 향선나무: Korea, Gyeonggi-do, Anyang-si, 30. July. 1958. S.S. Kim s.n. (SKK); Korea, Gyeonggi-do, National Arboretum, 21. May. 1999. G.H. Lee 00070650 (SNUA); Korea, Gyeonggi-do, National Arboretum, 27. July. 2005. Hong et al. 24760003 (KHUS)* - *Forsythia europaea* Degen & Bald: Albanien, Nordost, 30. July. 1914. I. Dorfner 578 (S)* - *F. geraldiana* Lingelsh: China, Tianshui County, Prov. Gansu, 14. September. 1978. M.C. Chang s.n. (SKK)* - *F. japonica* Makino: Japan, Prov. Honshu, Hiroshima, Taishakukyo. 01. May. 1962. M. Togashi 00286731 (A)* - *F. koreana* (Rehd.) Nakai 개나리: Korea, Gyeonggi-do, Mt. Soyo-san, 11. September. 1960. Y.J. Kim 24242 (SKK); Korea, Gyeonggi-do, Suwon-si, Mt. Gwanggyo-san, 05. August. 1982. Y.M. Lee et al. 00046065 (SNUA); Korea, Gyeonggi-do, Mt. Yongmoon-san, 10. August. 1983. S.T. Lee 24241 (SKK)*; Korea, Gyeonggi-do, Mt. Cheonggye-san, 06. July. 2009. S.P. Hong et al. 24770005 (KHUS) - *F. mandschurica* Uyeki: China, Shenyang city, Prov. Liaoning, Cult. In gardens. 30. August. 1989. M.C. Chang & X.K. Qin 12801 (SKK)* - *F. ovata* Nakai 만리화: Korea, Seoul,

Cheongnyang-ri, Forest Exper., 05. October. 1965. W.C. Lee 24248 (SKK); Korea, Chungcheongnam-do, Chollipo Arboretum, 03. November. 1984. B.R. Yinger et al. 00046076 (SNUA); Korea, Gyeonggi-do, Hongreung Arboretum, 20. May. 2005. S.P. Hong et al. 24780001 (KHUS)* - *F. saxatilis* Nakai 산개나리: Korea, Seoul, Myeongnyun-dong, 28. April. 1962. W.T. Lee 19754 (SKK); Korea, Seoul, Mt. Bukhan-san, 14. August. 1982. S.T. Lee 24246 (SKK)*; Korea, Gyeonggi-do, Hongreung Arboretum, 20. May. 2005. J.H. Song 24790001 (KHUS) - *F. saxatilis* var. *lanceolata* S. T. Lee 간산개나리: Korea, Seoul, Mt. Bukhan-san, 14. August. 1982. S.T. Lee Holotype (SKK); Korea, Gyeonggi-do, Univ. Sungkyunkwan, 01. July. 2009. J.H. Song 24790001-1 (KHUS)* - *F. saxatilis* var. *pilosa* S. T. Lee 털산개나리: Korea, Chungcheongbuk-do, Jincheon-gun, 26. September. 1983. S.T. Lee 19744 (SKK); Korea, Chungcheongbuk-do, Jincheon-gun, 26. September. 1983. S.T. Lee 19743 (SKK)* - *F. suspensa* (Thunb.) Vahl: China, Shennongjia Fores District. 22. September. 1980. B. Bartholomew et al. 00286730 (A); China, Shehong county, Prov. Sichuan, not precise collected data 1990. S.X. Liu & P. Liu 19751 (SKK)*; China, Beijing, Xiangshan, Botanical Garden of Institute of Botany, Academia Sinica. 25. June. 2006. C.S. Chang. 00083517 (SNUA) - *F. velutina* Nakai 장수만리화: Korea, Gyeonggi-do, Hongreung Arboretum, 20. May. 2005. J.H. Song 24780001-1 (KHUS); Korea, Gyeonggi-do, National Arboretum, 09. May. 2008. S.P. Hong et al. 24780002 (KHUS)* - *F. viridissima* Lindl 의성개나리: Japan, Honshu, Pref. Kyoto, Nishikyo-ku, Matsudairi-cho. 12. April. 1999. G. Murata 00286728 (A); Korea, Gyeonggi-do, Univ. Sungkyunkwan, 01. July. 2009. J.H. Song 24770001-1 (KHUS)* - *Myxopyrum macrolobum* A. W. Hill: Philippines, Bohol., without data. M. Ramos 00286741 (A)* - *M. nervosum* Blume: Singapore, Sungai Kayu, 12. March. 1937. Kiah 00286736 (A)* - *M. nervosum* subsp. *coriaceum* (Blume) Kiew: Malaysian, Sarawak, Stampin, south of Kuching, 10. December. 1966. Anderson 00298118 (A)* - *M. ovatum* A. W. Hill: Papua new guinea, Prov. Morobe, 25. October. 2003. Takeuchi & Ama 00286742 (A)* - *M. pierrei* Gagnep.: China, Vincity Chuk-phal, Ha-coi, Tonkin, 16-22. October. 1936. Tsang 00298119 (A)*