

新潟県中南部に自生するエゾアジサイの装飾花と葉の地理的変異

荒瀬 輝 夫

信州大学農学部

要 約

長野県はヤマアジサイ (*Hydrangea serrata* var. *serrata*) の白花集団の分布域で、県北部に青色の花色とされる変種エゾアジサイ (*H. serrata* var. *yesoensis*) および2変種の間中型が存在する。この間中型の実態を把握するには、ヤマアジサイとともにエゾアジサイに関する情報が必要である。そこで本論文では、エゾアジサイの装飾花と葉の形質について、ヤマアジサイの混在しないエゾアジサイ分布域における変異を把握し地理的変異を解析した。新潟県中南部から7地点を設定し、各地点4個体の個葉面積、花径と花色(L*a*b*色座標値)を測定した。その結果、個葉面積、花径、花色(青色を示すb*値)に地点間で有意差が認められた(それぞれ、地点平均で53.8~83.4 cm², 2.4~3.8 cm, -33.4~-17.3)。これらの形質は、長野県内のヤマアジサイの範囲と重なりがあり、ヤマアジサイに比べて個葉面積と花径はより大きく、花色(b*値)はより低い値(淡紫色~濃青色)にずれていた。いずれの形質とも、エゾアジサイでは緯度に沿った連続的变化は認められなかった。

キーワード：エゾアジサイ、地理的変異、装飾花、花色、葉

はじめに

エゾアジサイ (*Hydrangea serrata* var. *yesoensis*) は、野生のアジサイ類の中でも、最も雪深い地域に分布する北限のアジサイである⁷⁾。エゾアジサイは北海道から東北地方、本州日本海側、九州に分布しており⁸⁾、植物分類学の最新の見解では、基準変種をヤマアジサイとする母種 *H. serrata* の変種に位置づけられている¹¹⁾。ただし、九州での隔離分布を認めない見解もあり、その場合、九州では西日本型ヤマアジサイ(花色：有色)およびその派生系統が分布しているとされる⁷⁾。ヤマアジサイより全体が壮大で装飾花(中性花)の花色が青いとされ⁸⁾、セイヨウアジサイの様々な品種を作成する際の親になったといわれている¹⁴⁾。スギ人工林で行われた研究では、エゾアジサイ優占型の下層植生は斜面中部の緩斜面に発達すると報告されている²⁾。乾燥と寒さに弱いため積雪地帯以外での栽培が困難とされ¹⁶⁾、遺伝的に単系統とされているが¹⁵⁾、花色、装飾花のがく片の形状や枚数は変化に富み^{5,16)}、近年では小型の品種や淡い花色の品種、雪の少ない地域でも栽培できる品種が発表されている⁶⁾。

長野県では、東日本型ヤマアジサイ(白花集団)と県北部のみにエゾアジサイが分布する。ヤマアジ

サイは県南部のものはほとんど白色、県中部と北部のものはエゾアジサイに似て淡青紫色になるものが多いとされている¹³⁾。増田(2017)¹⁰⁾ および荒瀬ら(2019)¹⁾ は、長野県内のヤマアジサイの装飾花(花弁状の萼片からなる中性花)の花色や形状、葉の形態などに多様な変異が見られ、概ね北緯36°(諏訪市)以南の県南部では花色が白色花、それより北では淡青紫色であることを報告している。

エゾアジサイとヤマアジサイの区別は明確ではなく⁶⁾、両者の接するところでは間中型があることが記載されている⁸⁾。長野県におけるヤマアジサイの花色の変異^{1,10,13)}はこの記載に当たるものと考えられるが、花色が淡青紫色らしいことや葉が高緯度ほど大型になる^{1,10)}こと以外、「間中型」の実態は明らかにはされていない。エゾアジサイとヤマアジサイの接する長野県北部で、花色が非連続的に変化するのか(境界はどこか)、それとも交雑により連続的に花色が変化するのか(移行帯や2変種双方への遺伝子浸透はあるのか)、といった情報は乏しい現状にある。ここで重要になるのが、「間中型」の形質を評価するための基準としての純粋なエゾアジサイに関する基礎的情報である。エゾアジサイは北海道から北陸までの広い分布域をものの、ヤマアジサイとは異なり、変種内における地理的変異に関する報告は見当たらない。

そこで、本論文では、長野県北部に存在するヤマ

受付日 2022年1月11日

受理日 2022年2月8日

アジサイとエゾアジサイの中間型の実態を明らかにすることを目的として、エゾアジサイの装飾花と葉の形質について変異を把握することを試みた。ヤマアジサイの分布域と重ならない新潟県中南部を調査範囲とし、変異の背景についてマクロな地理的要因の観点から解析を試みた。

調査方法

1. 現地調査およびデータ測定

ヤマアジサイと分布域の重ならない地域として、調査地を新潟県中南部に設定した。エゾアジサイの地理的変異を把握するため、自生地を探索し、佐渡市から妙高市まで7地点を設定した(図1, 表1)。調査地の緯度および標高は、国土地理院の地図、携帯型GPS、現地での地形読み取りによって判読した。

装飾花については、各調査地点において4個体、1個体当たり4花ずつ、色彩色差計(カラーリーダー CR-20, KONICA MINOLTA)を用いて

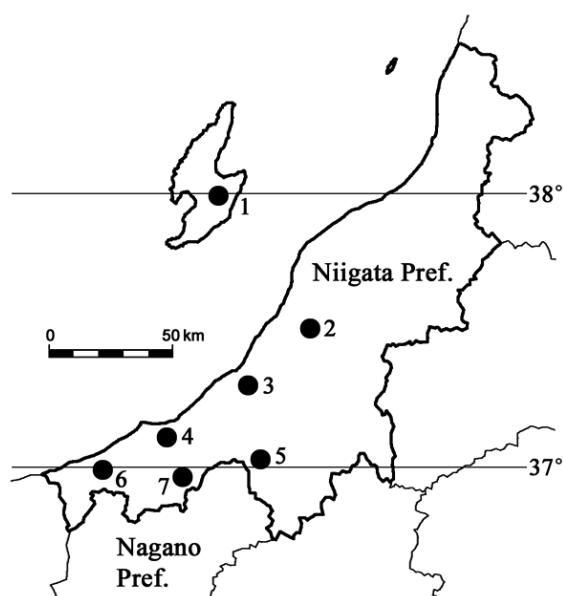


図1 エゾアジサイ群落の調査地点

図中のNo. は調査地点No.を示す(表1参照)。

表1 エゾアジサイの調査地点概況

No.	地点	流域	緯度 (N)			標高 (m)	斜面方位
			°	'	"		
1	佐渡市	国府川	37	58	44	180	NNE
2	長岡市	信濃川	37	28	55	315	E
3	柏崎市	谷根川	37	18	32	255	平坦地
4	上越市	関川	37	6	54	110	E
5	津南町	信濃川	37	0	54	630	NNE
6	糸魚川市	姫川	36	57	32	250	W
7	妙高市	関川	36	51	17	980	E

$L^*a^*b^*$ 表色系の色座標値で花色を測定し、同時にノギスで花径を測定した。これらの調査を開花期(2019年と2021年, 6月下旬から7月上旬)に2回、約1週間の間隔で行った。ここで、 $L^*a^*b^*$ 表色系においては、 L^* が明度(+の大きな値ほど白色)を示す軸、 a^* および b^* が色相(a^* : +側で赤色, -側で緑色; b^* : +側で黄色, -側で青色)を示す軸であり、値が0に近づくほど L^* では灰色~黒色に、 a^* と b^* では無彩色になる。

なお、2020年に調査を実施しなかった理由は、新型コロナウイルス感染拡大による行動制限により、開花期に越県移動を行えなかったためである。調査の年度がずれることによる影響をかんがみ、2019年の調査地については、念のため2021年にも現地にて花色に大きな変化がないか確認した。

葉については、1枝から1枚、1個体あたり3枚ずつ、十分に展葉した夏期に採集した。採集する葉は、その個体で平均的なサイズのものとし、花をつけた枝の枝先から数えて2~3節目に着生し、虫害等のない葉とした。採集した葉は、新聞紙に挟んで均平に乾燥した後、フラットヘッドスキャナー(GT-9300UF, EPSON)を用いて画像解像度400 dpiで画像をデジタル化した。得られた画像をもとに、画像解析(Motic Plus 2.0S, 島津製作所)により個葉面積を測定した。

2. データ解析

エゾアジサイおよびヤマアジサイでは青色が花色を特徴づけることから、花色として、以降では主に $L^*a^*b^*$ 表色系の b^* 値に着目して解析した。花色と花径については、より開花の盛期のデータを選択するという観点から、2回の測定のうち、-側で青色を示す b^* 値の値が小さいほうの測定日の値を用いることとした。

全データをそのまま分散分析に用いると、装飾花では7地点×4個体×4花=112データ、葉では7地点×4個体×3枚=84データとなる。しかし、本調査における個体内の反復データ(装飾花: 1個体4花, 葉: 1個体3枚)はばらつきが非常に小さく、個体間の誤差とは質が異なるため、そのまま解析すると個体間差だけでなく地点間のわずかな差も有意と判定されてしまう擬似反復の問題⁴⁾を生じるおそれがある。そこで、計測した形質の地点間差について、個体内の反復データの平均をとってその個体の平均値とし、各地点4反復(4個体)として分散分析を行った。また、緯度や個葉面積などとの関係进行分析するにあたっては、4個体の平均値をもってそ



図2 エゾアジサイ装飾花の花色の変異
右：津南町，左：上越市。
図中の白黒スケールの単位 = 1 cm.

の地点の代表値とした。

結 果

まず，調査地域の7地点での調査において，エゾアジサイの装飾花の花色が濃青色からほとんど淡紫色のものまで，葉のサイズが葉長40 cmに達するものから30 cm程度のもので，変異があることが確認された（図2，図3）。

計測した各形質（個葉面積，花径および花色）の地点間差を表2示す。個体内の誤差を取り除いた各4個体ずつのデータからも，地点間差はすべての形質で有意（個葉面積と花径： $p < 0.05$ ，花色： $p < 0.001 \sim 0.0001$ ，F検定）となった。個葉面積は地点平均で $53.8 \sim 83.4 \text{ cm}^2$ ，花径は地点平均で $2.4 \sim 3.8 \text{ cm}$ で，いずれも連続的な変異が見られた。花色については，地点平均で L^* 値： $41.9 \sim 58.0$ ， a^* 値： $-8.6 \sim +3.1$ ， b^* 値： $-33.4 \sim -17.3$ という変異が見られたが， a^* 値では糸魚川（唯一の+の値）， b^* 値では津南（最小値の -33.4 ）がそれぞれやや飛び離れた値であるように見受けられた。青色を示すという意味をふまえ，以降の解析では b^* 値

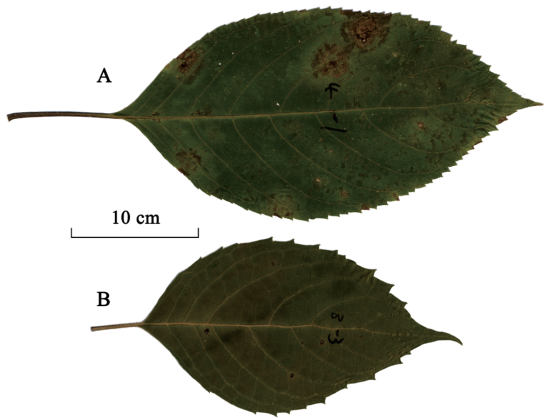


図3 ヤマアジサイの葉のサイズの変異
A：佐渡市，B：長岡市。

を取り上げることとする。

自生地環境（緯度，標高）と葉および装飾花の形態（個葉面積，花径，花色（ b^* 値））間の相関係数をまとめると，表3のようになった。緯度と標高との間には，有意ではないものの中程度の負の相関（ $r = -0.542$ ）が認められた。これは，長野県境の山地帯から日本海沿岸に向かって緯度が高くなると標高が低くなることを示すものであるため，以下の

表2 エゾアジサイの葉と装飾花の形態についての地点間差

No	地点	個葉面積 (cm^2)	花径 (cm)	花色 ($L^*a^*b^*$ 表色系)		
				L^*	a^*	b^*
1	佐渡市	83.4 ± 13.5	3.8 ± 0.8	56.9 ± 0.8	-8.0 ± 1.9	-21.0 ± 0.8
2	長岡市	53.8 ± 5.3	2.9 ± 0.2	58.0 ± 3.2	-3.9 ± 0.9	-17.7 ± 2.0
3	柏崎市	62.7 ± 9.3	3.3 ± 0.4	49.6 ± 3.1	-6.4 ± 0.5	-18.7 ± 4.7
4	上越市	75.7 ± 9.2	3.1 ± 0.2	54.5 ± 2.3	-7.7 ± 1.2	-22.7 ± 4.3
5	津南町	75.9 ± 26.3	3.5 ± 0.3	41.9 ± 3.8	-2.8 ± 2.9	-33.4 ± 2.4
6	糸魚川市	56.5 ± 12.8	2.4 ± 0.6	52.3 ± 6.4	3.1 ± 4.0	-17.3 ± 3.1
7	妙高市	80.2 ± 8.5	3.2 ± 0.6	52.7 ± 4.6	-8.6 ± 1.4	-21.5 ± 4.7
地点間差		*	*	**	***	***
HSD (5%)		52.4	2.1	17.1	9.6	15.4

*, **, *** は，地点間差がそれぞれ $p < 0.05$ ， $p < 0.001$ ， $p < 0.0001$ で有意であることを示す（F 検定）。
HSD (5%) は，Tukey 検定に基づく平均値間の最小有意差を示す。

表3 自生地環境、葉および装飾花の形態間の相関係数

項目	標高	個葉面積	花径	花色 (b*値)
緯度	-0.542	0.119	0.517	0.243
標高		0.323	0.087	-0.378
個葉面積			0.768 *	-0.536
花径				-0.520

*相関係数が $p < 0.05$ で有意 (F 検定, $n = 7$).

分析からは標高を除外した。表3では唯一、個葉面積と花径との相関係数のみ有意であった ($r = 0.768$, $p < 0.05$, F 検定)。緯度と個葉面積との相関係数は低く ($r = 0.119$, ns, F 検定)、ヤマアジサイのように高緯度地方ほど葉のサイズが大きくなる現象^{1,10)}は認められなかった。花色と花径の地点間差をより詳しく検証するため、緯度と関連のある地理的変異か、葉のサイズと関連のある個体内の相対成長的なものかをそれぞれ検討することとした。

花色 (b* 値) および花径と自生地の緯度との関係は図4のとおりである。いずれも有意な相関は認められないだけでなく、グラフからも明確な関連性

は読み取れなかった。一方、花色 (b* 値) および花径と個葉面積との関係は図5のとおりである。花色との相関は有意でないだけでなく、グラフからも明確な関連性は読み取れなかったのに対し、花径との相関は有意で、個葉面積が大きくなるほど花径も直線的に大きくなることが読み取れた。

考 察

新潟県中南部7地点において、エゾアジサイの個葉面積、花径、花色に地点間差が認められた (表2)。地点平均で個葉面積 $53.8 \sim 83.4 \text{ cm}^2$ 、花径 $2.4 \sim 3.8 \text{ cm}$ 、b* 値 $-33.4 \sim -17.3$ であった。この結果をヤマアジサイ変異の幅と比較するため、長野県内10地点における調査データ¹⁾と比較すると、表4のようになった。なお、長野県内のヤマアジサイでは、緯度に沿った花色および花径の変化について、北緯 36° (諏訪市付近) を節点とする折れ線の直線回帰式が得られているため¹⁾、表4では長野県を南北2地域に分けて記載した。表4から、葉と装飾花について、以下のことが読み取れた。

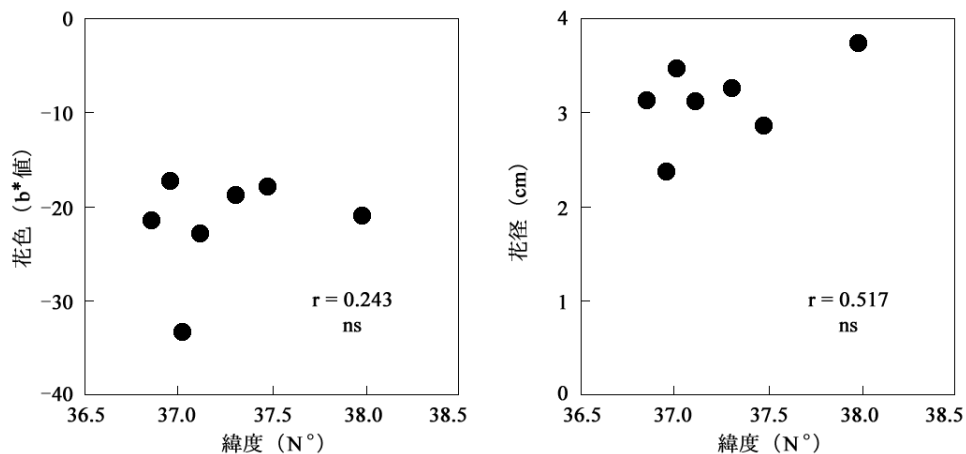


図4 エゾアジサイ装飾花の花色および花径と自生地の緯度との関係

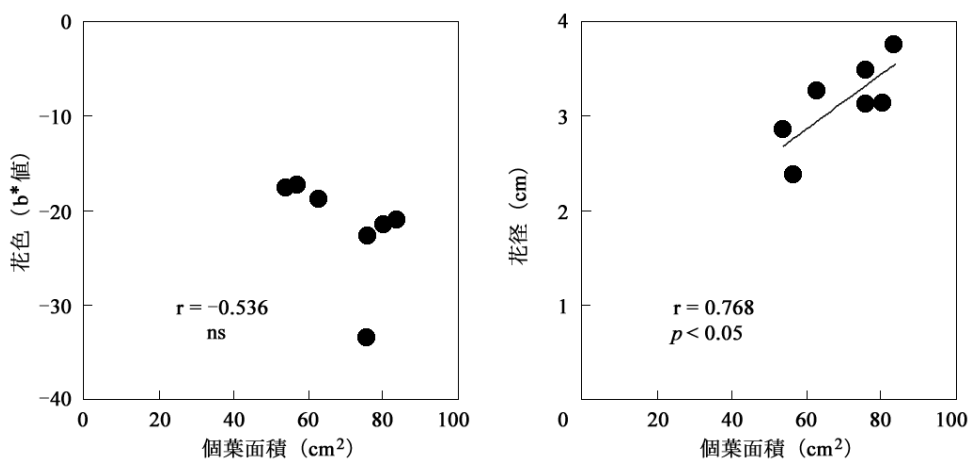


図5 エゾアジサイ装飾花の花色および花径と個葉面積との関係

表4 葉と装飾花の形態についてのエゾアジサイとヤマアジサイの比較

変種名・地域	個葉面積 (cm ²)	花径 (cm)	花色 (b*値)
ヤマアジサイ			
北緯36.0°以南 (諏訪市～南信・木曾地方)	13.1 ～ 38.9	2.1 ～ 3.0	7.1 ～ 10.3
北緯36.0°より北 (山形村～北信地方)	43.0 ～ 78.3	2.8 ～ 3.2	-22.6 ～ 3.3
エゾアジサイ			
北緯36.9～38.0° (新潟県中南部)	53.8 ～ 83.4	2.4 ～ 3.8	-33.4 ～ -17.3

ヤマアジサイ：長野県内10地点における調査データ (荒瀬・増田2019)¹⁾。

エゾアジサイ：本研究の調査データ (表2参照)。

ア) いずれの形質とも、エゾアジサイの範囲とヤマアジサイの範囲に重なりがあり、エゾアジサイでは個葉面積と花径はサイズの大きい側に、b*値は負値側にずれている。

イ) エゾアジサイの個葉面積とb*値は、北緯36°より北のヤマアジサイとのみ範囲が重なる。

ウ) エゾアジサイの花径の範囲はヤマアジサイより大きく、北緯36°以南のヤマアジサイと同等に花径の小さいものもある。

花径については、エゾアジサイに地点平均で3.8cmという大きなサイズが見られたものの、ヤマアジサイとの範囲の重なりが大きく、近年エゾアジサイにも小型の品種が発見されていることから⁶⁾、2変種を明確に区別する基準にはなりにくいように思われる。一方、北緯36°より北のヤマアジサイのみと重なりのある個葉面積と花色 (b*値) は、エゾアジサイの影響がヤマアジサイに強く表れた形質ではないかと考えられる。

一方、表3および図5から、個葉面積と花径には有意な正の相関が認められた。ヤマアジサイにおいては、高緯度ほど個葉面積が大きくなるという有意な地理的変異が認められているが^{1,10)}、本調査のエゾアジサイではその関係はほとんど認められていないので (表3)、図5は個体内の部位どうしの相対成長関係を表したものではと思われる。

本調査では、県境の山地帯で長野県と隔てられ、ヤマアジサイの自然分布のない新潟県内を調査地としたが、エゾアジサイは遺伝的に単系統とされているにもかかわらず¹⁵⁾、ヤマアジサイに近い個葉面積や花色をもつエゾアジサイ (葉がやや小型で花色が淡紫色のもの) が認められた。これは地理的観点からエゾアジサイの本来有する変異と思われるので、本結果を踏まえて、両変種の混在する長野県北信地方での更なる調査を行うことで「中間型」について検討が進むことが期待される。ツツジ科ヤマツツジ (*Rhododendron kaempferi*) では、九州南部における花色の変異や多様性が遺伝子浸透 (浸透交雑) に起因する、すなわち分布域の接する近縁種とかつて

交雑して母種との間に戻し交雑が進むことによってもたらされたと推測されている¹²⁾。また、ナス科 *Petunia* 属野生種の2亜種では、分布境界から双方の分布域内に広域に遺伝子浸透による中間型が分布していることが報告されている⁹⁾。遺伝子浸透には幾つかのパターンがあり、遺伝的に純粋な集団の双方が (対称的に) 互いの影響を受けることもあれば、何らかのメカニズムにより雑種が衰退して片方のみ (非対称的に) 影響されることもある³⁾。遺伝子がどのくらい浸透したかについての判別はフィールド調査では困難であるが、エゾアジサイとヤマアジサイでは、本調査で得られた個葉面積や花色の変異は重要な基準になると期待できる。

また、表3および図4から、エゾアジサイでは、少なくとも新潟県中南部 (北緯36.9～38.0°) において、緯度に沿った装飾花の変異は観察されなかった。ヤマアジサイでは、北緯36°より北になると高緯度ほど個葉面積が大きく、花径が大きく、花色が白色から青色になるという地理的変異が認められているが¹⁾、これらは遺伝子浸透の程度を示していて、純粋なエゾアジサイやヤマアジサイでは緯度に沿った地理的変異は乏しいという可能性がある。

引用文献

- 1) 荒瀬輝夫・増田 遥 (2019) 長野県に自生するヤマアジサイの装飾花と葉の地理的変異. 信州大学農学部 AFC 報告, 17: 45-52
- 2) 長谷川幹夫・図子光太郎・相浦英春・中島春樹・大宮徹・高橋由佳 (2015) 多雪地のスギ人工林に生育する下層植物の分布と環境. 富山県農林水産総合技術センター森林研究所研究報告, 7: 12-21
- 3) 長谷川 理 (2012) 鳥類における種間交雑と遺伝子浸透. 日本鳥学会誌, 61(2), 238-255
- 4) Hurlbert, S.H. (1984) Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs*, 54(2): 187-211
- 5) 伊藤栄子 (1960) エゾアジサイの中性花の変異について. 自然科学と博物館, 27: 1-7
- 6) 川原田邦彦・三上常夫・若林芳樹 (2010) 日本の

- アジサイ図鑑. 柏書房, 東京. 204pp.
- 7) 川島 榮生 (2010) アジサイ 百科 Hydrangea Kawashima Index. Aboc, 鎌倉. 623pp.
 - 8) 北村四郎・村田 源 (1979) 原色日本植物図鑑・木本編Ⅱ. 保育社, 大阪. pp.111-121
 - 9) Kokubun, H., Ando, T., Kohyama, S., Watanabe, H., Tsukamoto, T. and Marchesi, E. (1997) Distribution of intermediate forms of *Petunia axillaris* subsp. *axillaris* and subsp. *parodii* (Solanaceae) in Uruguay as revealed by discriminant analysis. *Acta Phytotaxonomica Geobotanica*, 48(2): 173-185
 - 10) 増田 遥 (2017) 長野県に自生するヤマアジサイの装飾花と葉の形質についての変異の把握. 信州大学農学部森林科学科専攻研究論文. 64pp.
 - 11) 邑田 仁監修・米倉浩二 (2012) 日本維管束植物目録. 北隆館, 東京. 379pp.
 - 12) Sakata, Y., Arosumi, K., and Miyajima, I. (1991) Some morphological and pigmental characteristics in *Rhododendron kaempferi* Planch., *R. kiushianum* Makino and *R. eriocarpum* Nakai in Southern Kyushu. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 60(3): 669-675
 - 13) 清水建美監修・長野県植物誌編纂委員会編 (1997) 長野県植物誌. 品の毎日新聞社, 長野. pp. 624-626
 - 14) 志内利明 (1997) エゾアジサイ. 富山県中央植物園だより, 1997年7月号: 6
 - 15) Uemachi, T., Mizuhara, Y., Deguchi, K., Shinjo, Y., Kajino, E. and Ohba, H. (2014) Phylogenetic relationship of *Hydrangea macrophylla* (Thunb.) Ser. and *H. serrata* (Thunb.) Ser. evaluated using RAPD Markers and plastid DNA sequences. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*, 83 (2): 163-171
 - 16) 山本武臣 (1979) アジサイ (グリーンブックス53). ニュー・サイエンス社, 東京. 93pp.

Geographical Variations in the Morphology of Ornamental Flower and Leaf of *Hydrangea serrata* var. *yessoensis* (Hydrangeaceae) in Central and Southern Niigata Prefecture

Teruo ARASE

Faculty of Agriculture, Shinshu University

Summary

The range of the white-flower type of yama-ajisai (*Hydrangea serrata* var. *serrata*) covers Nagano Prefecture, and ezo-ajisai (*H. serrata* var. *yessoensis*, with blue flower) and an intermediate type between the two varieties are found in the northern part of the prefecture. To understand the characteristics of the intermediate type, it is necessary to characterize the morphology of the ornamental flower and the leaf of ezo-ajisai in an area without yama-ajisai and compare it to the characteristics of the yama-ajisai with consideration of geographical distribution. Seven survey sites from central and southern Niigata Prefecture were established, and individual leaf area, flower diameter and flower color (b^* , indicating the degree of blue, based on $L^*a^*b^*$ color coordinates) were measured on 4 individuals per site. Significant differences were obtained for individual leaf area (53.8 and 83.4 cm²), flower diameter (2.4 and 3.8 cm) and flower color (-33.4 and -17.3) between the central and southern sites, respectively. The range of each trait overlapped with those of yama-ajisai in Nagano Prefecture; individual leaf area and flower diameter were larger, and b^* value was smaller (i.e., light purple to deep blue) in ezo-ajisai compared to yama-ajisai. However, no geographic variations with latitude were observed in these traits.

Key words: ezo-ajisai (*Hydrangea serrata* var. *yessoensis*), geographical variation, ornamental flower, flower color, leaf