

葉の形態的変異に基づくアケビ属植物3種の分類学的検討

吉澤優理・荒瀬輝夫

信州大学農学部

要 約

アケビ属植物3種（アケビ、ゴヨウアケビ、ミツバアケビ）の分類について検討するため、長野県上伊那郡において葉の形態的変異を調査した。3種それぞれ6個体について、着生位置（階層（上層、下層）と枝齢（前年枝、当年枝）の組み合わせ）ごとに10枚ずつ（1個体あたり計40枚）の掌状複葉を採取し、外部形態の諸形質を計測した。その結果、分類のキーとされる掌状複葉の小葉数と小葉の鋸歯数は、種の違いに強く影響されていた。小葉数でミツバアケビ（通常3枚）と他2種（通常5枚）を明確に分けることができた一方、鋸歯数は幅広い変異を示し、ゴヨウアケビ（鋸歯あり）とアケビ（鋸歯なし）の区別が困難な場合があった。葉形（小葉の縦横比、大小比）も、種の違いに影響されており、縦横比はアケビ>ゴヨウアケビ>ミツバアケビ、大小比はゴヨウアケビ>アケビ>ミツバアケビであった。ゴヨウアケビのみ小葉の鋸歯数と縦横比とに有意な負の相関が認められ、小葉が丸いほど鋸歯数が多くなる傾向が見られた。葉のサイズに関する形質は、3種とも概ね「下層<上層」、「前年枝<当年枝」となっていた。これらは、小葉数、鋸歯数、葉形との相関が低かった。よって、階層や枝齢の異なる葉、葉形の異なる葉を確認することが、アケビ属の正確な同定のために必要といえる。

キーワード：アケビ属、分類、葉の形態、階層、枝齢

1. はじめに

アケビ属（*Akebia*）はアケビ科（Lardizabalaceae）の落葉性のつる性木本で、アケビ（*A. quinata* (Houtt.) Decne.）、ミツバアケビ（*A. trifoliata* (Thunb.) Koidz.）および両種の雑種であるゴヨウアケビ（*A. × pentaphylla* (Makino) Makino）の3種がある。本州・四国・九州の丘陵帯から山地帯の林地に普通に見られ²⁾、ミツバアケビは北海道にも生育している⁷⁾。3種は小葉数と鋸歯の有無によって見分けることができる。すなわち、アケビは小葉が5枚で鋸歯がないのに対して、ミツバアケビは小葉が3枚で波状の大きな鋸歯がある。ゴヨウアケビは両種の特徴を併せ持っており、小葉が5枚で波状の鋸歯がある（写真1）。

アケビの果実は秋になると縦に裂け、内部の果肉は食用になり甘い。つる先や若芽も山菜として用いられ、炒め物やごま和えなどの料理に使われる¹⁶⁾。また、アケビは漢方では「木通」の生薬名で、消炎や利尿、鎮痛薬、神経痛、月経不順に用いられる¹⁷⁾。ミツバアケビの果皮を対象にした化学分析が行われており、薬効成分がトリテルペンサポニンの一種であるアケボシドということも解明されてい

る^{6, 20)}。また、長野県北信地方の野沢温泉ではつるを用いた工芸品として、手提げ鞆や石けん入れ、郷土玩具である鳩車が土産品として古くから知られている¹⁵⁾。さらに、緑化植物として、バーゴラや四つ目垣に絡ませるといった使用例があり¹⁰⁾、緑陰駐車場に用いた研究もあげられる¹⁴⁾。以上のように、アケビ属植物は食用だけではなく、薬用や緑化植物などとして利用されており、有用な植物であるといえる。

アケビは「郷愁を誘う珍しい果実」として、山形県を中心に、昭和60年代（1985年頃以降）から本格的な栽培が始まり、優良系統の選抜や栽培技術の改善が進められるようになった³⁾。現在、果実の生産のため栽培されているのは主にミツバアケビ（アケビは受粉用の親木として利用される程度）で、果実の大きさ、果皮の着色、早晩性などの違いから、「向方1号」「紫宝No.1」「初ひめ」など多くの品種がある。ただし、自生品または実生繁殖から得られた優良系統を生産者が育成したものが多く、形質が均一な品種は少ないとされる³⁾。農林水産省果樹試験場でも、アケビ（3種を含む）の組織的な系統収集が1998年に行われている¹²⁾。

一方、分類に関する情報収集は乏しい状況にある。Makino (1902)¹¹⁾ はゴヨウアケビがアケビとミツバアケビの雑種と推定しており、現在刊行され

受付日 2024年1月11日

受理日 2024年2月7日

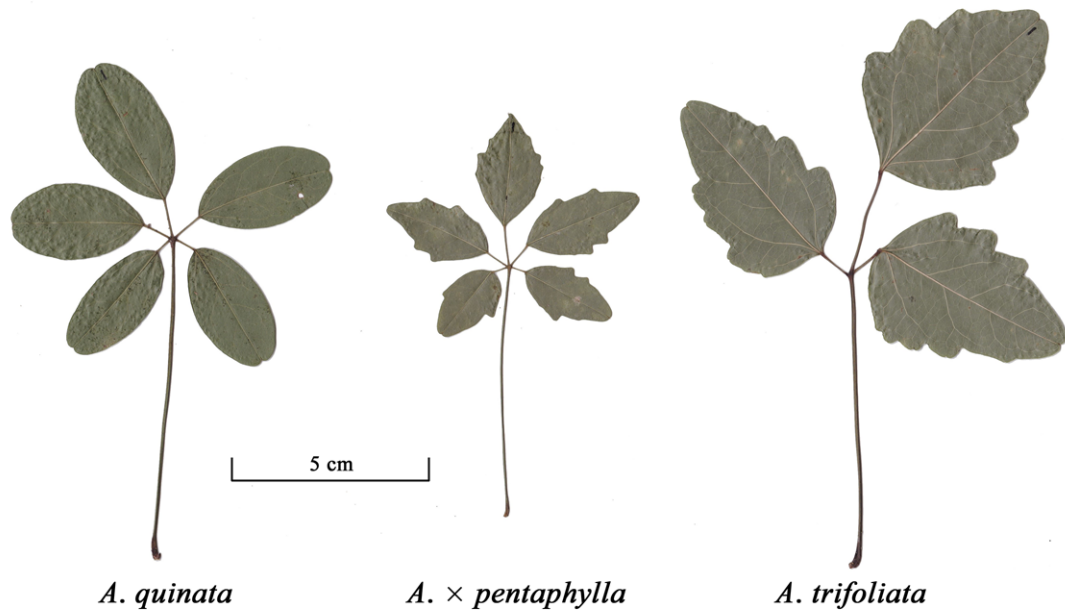


写真1 アケビ属3種の葉の比較

左：アケビ，中央：ゴヨウアケビ，右：ミツバアケビ。

ている図鑑もそれに倣って記述されたものと推測される。生葉「木通」にアケビ属の他種などが混在していることから、近年、アケビ属植物についての分子遺伝学的解析や木質茎の形態学的解析が行われ、ゴヨウアケビが分子遺伝学的に他2種の雑種であることが示されており⁸⁾、形態学的観察から他2種とは明確に異なる特徴があることが示されている¹⁸⁾。しかし、これらの既往研究での分類はDNAの解析や顕微鏡を用いた方法になるため、実際のフィールドで利用できる分類方法の確立が必要になる。フィールドでの種の同定でキーとなる葉の形態に着目した研究は行われておらず、詳細な種間差や変異の幅は明らかになっていない。

つる性植物について、同じ落葉つる性木本のツタ (*Parthenocissus tricuspidata* (Siebold et Zucc.) Planch.) では、葉はふつう単葉であるが、幼時期には3出複葉になる²⁾。このように、群落の階層を超えて葉群を発達させるつる性植物では、幾つかの種で、同一個体でも着生位置の環境や生育段階に依存して葉の形態が変化すること (heteroblasty)²²⁾ が知られている。ただし、heteroblasty は、狭義には、異形葉のように劇的に異なる変化 (heteroblasty) と連続的な変化 (homoblasty) とに区別されている²²⁾。

アケビ属3種の葉の形態について、吉澤 (2023)²¹⁾ は、アケビであっても小葉に鋸歯が現れるものや小葉が5枚でないものがあることなど、種内や個体内

の変異が大きいことを示唆している。ゴヨウアケビの分類でキーとなる鋸歯が、アケビの変異と連続するか否かを明らかにすることは、分類を行ううえで重要になる。

そこで本研究では、アケビ属植物の緑化・食用利用のための基礎研究として、アケビ属植物における種間と、個体内の着生位置 (階層および枝齢) 間における比較を行い、葉の形態の種内変異や種間差について解析した。

2. 調査方法

2.1 調査地

調査地として、信州大学農学部構内、西駒演習林、経ヶ岳山麓 (林道御射山線～市道羽広経ヶ岳線) の3地域 (長野県上伊那郡南箕輪村および伊那市) から計6地点を選定した。採集地点の概況を表1に示す。アケビ属植物の生育適地は林縁とされ¹³⁾、さらに、樹高が比較的低い落葉広葉樹林の周縁部であることが報告されている¹²⁾。そのため、個体の探索は道路に接する林縁部を主な対象として実施した。

2.2 採取方法

採取は3種それぞれ6個体 (計18個体) で実施した。内訳は、農学部構内で各種3個体、西駒演習林でアケビ1個体、ゴヨウアケビ1個体、ミツバアケビ2個体、経ヶ岳山麓でアケビ2個体、ゴヨウアケビ1個体、ミツバアケビ1個体である。同一個体の

表1. アケビ属3種の採集地点の概況

| 種名 | No. | 上層の高さ (m) | 場所 | 標高 (m) | 植生等 |
|-----------------------------------|-----|--------------|----------------|-----------|-----------|
| <i>A. quinata</i> アケビ | AQ1 | 2.5 | 大学構内 (南箕輪村) | 760 | 落葉広葉樹低木林 |
| | AQ2 | 3.1 | 大学構内 (南箕輪村) | 770 | アカマツ林の林縁 |
| | AQ3 | 2.7 | 大学構内 (南箕輪村) | 775 | アカマツ林の林縁 |
| | AQ4 | 5.5 | 県道伊那駒ヶ岳線 (伊那市) | 1,360 | カラマツ林の林縁 |
| | AQ5 | 2.9 | 市道羽広経ヶ岳線 (伊那市) | 1,280 | カラマツ林の林縁 |
| | AQ6 | 2.6 | 林道御射山線 (伊那市) | 1,020 | カラマツ林の林縁 |
| <i>A. × pentaphylla</i> ゴヨウアケビ | AP1 | 3.0 | 大学構内 (南箕輪村) | 770 | 落葉広葉樹林 |
| | AP2 | 3.7 | 大学構内 (南箕輪村) | 780 | 落葉広葉樹林 |
| | AP3 | 5.8 | 大学構内 (南箕輪村) | 780 | 落葉広葉樹林の林縁 |
| | AP4 | 4.7 | 県道伊那駒ヶ岳線 (伊那市) | 1,240 | カラマツ林の林縁 |
| | AP5 | 3.1 | 市道羽広経ヶ岳線 (伊那市) | 1,200 | カラマツ林の林縁 |
| | AP6 | 1.9 | 市道羽広経ヶ岳線 (伊那市) | 1,150 | カラマツ林の林縁 |
| <i>A. trifoliata</i> ミツバアケビ | AT1 | 4.4 | 大学構内 (南箕輪村) | 760 | 落葉広葉樹林の林縁 |
| | AT2 | 2.9 | 大学構内 (南箕輪村) | 765 | 落葉広葉樹林の林縁 |
| | AT3 | 5.4 | 大学構内 (南箕輪村) | 775 | アカマツ林の林縁 |
| | AT4 | 2.7 | 県道伊那駒ヶ岳線 (伊那市) | 1,350 | アカマツ林の林縁 |
| | AT5 | 7.8 | 県道伊那駒ヶ岳線 (伊那市) | 1,360 | カラマツ林の林縁 |
| | AT6 | 2.7 | 林道御射山線 (伊那市) | 1,000 | カラマツ林の林縁 |

採取を避けるため、地表で枝が繋がっていないことを確認し、互いに充分離れた個体を選出した。

各個体において標準的な葉（掌状複葉）を選出し、階層（上層、下層）と枝齢（前年枝、当年枝）の組み合わせでそれぞれ10枚ずつ（1個体あたり計40枚）採取した。すなわち、本調査は、3元配置法（種間差×階層の違い×枝齢の違い）で、個体間差と個体内（個葉間）差の2つの誤差が存在するという実験計画である。なお、採集地点によってアケビ属植物の群落高は1.9~7.8mと一律ではなかったため（表1）、階層の区分は群落状況に応じて判断することとした。

現地での葉の採取を2022年6月から9月にかけて実施した。採取した葉は新聞紙に挟んで平面状に乾燥し、押し葉標本とした。

2.3 葉の形態の測定

押し葉標本にした葉について、スキャナー（MG7530, Canon）を用いて解像度400 dpiで画像化し、画像処理ソフト（Adobe Photoshop 7.0.1）を用いて輪郭沿いの影の消去や小葉の分離などの調整を行った。得られた画像データから、小葉数と鋸歯数を目視によって読み取り、小葉長（cm）、小葉幅（cm）、小葉柄長（cm）、葉柄長（cm）、小葉面積（cm²）、個葉面積（cm²）を画像解析ソフト（Motic Image Plus 2.4S, 島津製作所）を用いて測定した。なお、小葉長は小葉柄との境目から主脈の端まで、小葉幅は最も幅の広い部分とした。な

お、鋸歯数は小葉の葉縁両側の対の数として読み取った。

小葉の葉形として、縦横比（小葉長/小葉幅）を求めた。また、掌状複葉の葉形として、小葉の大小比（頂小葉の小葉長/最下側小葉の小葉長）を求めた。

2.4 データ解析

3元配置法の分散分析を行い、種間、階層、枝齢、およびそれらの交互作用について有意性を検定した。有意と判定された場合、平均値間の差の所在についての多重比較としてTukeyのHSD法を用いた。また、それぞれの形質に各要因が及ぼす影響の大きさの指標として、分散分析の結果から因子寄与率を求めた。因子寄与率（ ρ ）は、因子やその交互作用などの純効果が、誤差も含めた全体の効果（偏差平方和）の中で、どのくらいの大きさで結果に影響を与えているかを示す。因子Aの偏差平方和を S_A 、自由度を ϕ_A 、誤差分散を V_e 、全体の偏差平方和を S_T とおくと、 S_A の期待値はその自由度 ϕ_A の分の誤差を含む値となるため、

$$\rho_A = (S_A - V_e \times \phi_A) / S_T \times 100 (\%)$$

$$\rho_e = 100 - \sum (\text{各要因の因子寄与率}) (\%)$$

で表される。

ここで、3種とも小葉数に変異が認められたため、データ数が不均一になり、すべての小葉のデータを用いると3元配置法の分散分析を行うことができない。標準的な小葉数にデータを補正すれば分散

分析は可能になり、個葉内差（小葉間差）が最終誤差として抽出される。しかし、データ数が膨大になることで、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。そのため、分散分析においては、データ数を揃え、かつ擬似反復の問題を避けるため、小葉ごとの計測値（鋸歯数、小葉長、小葉幅、小葉柄長、小葉面積）について個葉ごとの平均値を用いた。

また、形質間の関係性について、3種でそれぞれすべての形質の組合せで相関係数を求め、相関行列にまとめた。相関係数の有意性の判定にはF検定を用いた。

3. 結果

3.1 小葉数と鋸歯数

まず、アケビ属3種の分類のキーとなる小葉数と

鋸歯数について、全サンプルを度数分布に集計したものを図1に示す。小葉数（図1左）は、アケビ、ゴヨウアケビで5枚が圧倒的であったものの、3～7枚までの幅広い変異が見られた。一方、ミツバアケビでは3枚が圧倒的に多く、2枚のものがわずかに見られた。小葉数の平均値（±標準偏差、n=240）は、アケビ、ゴヨウアケビ、ミツバアケビでそれぞれ 5.07 ± 0.46 、 4.95 ± 0.32 、 2.99 ± 0.11 であった。

鋸歯数（図1右）は、アケビでは0（鋸歯なし）が圧倒的に多く、1～2対の鋸歯が現れたものがわずかに見られた。一方、ゴヨウアケビでは0～5対、ミツバアケビでは0～7対まで幅広い変異が見られ、とくにゴヨウアケビでは0（鋸歯なし）の小葉が約4割を占めていた。鋸歯数の平均値（±標準偏差）は、アケビ、ゴヨウアケビ、ミツバアケビで

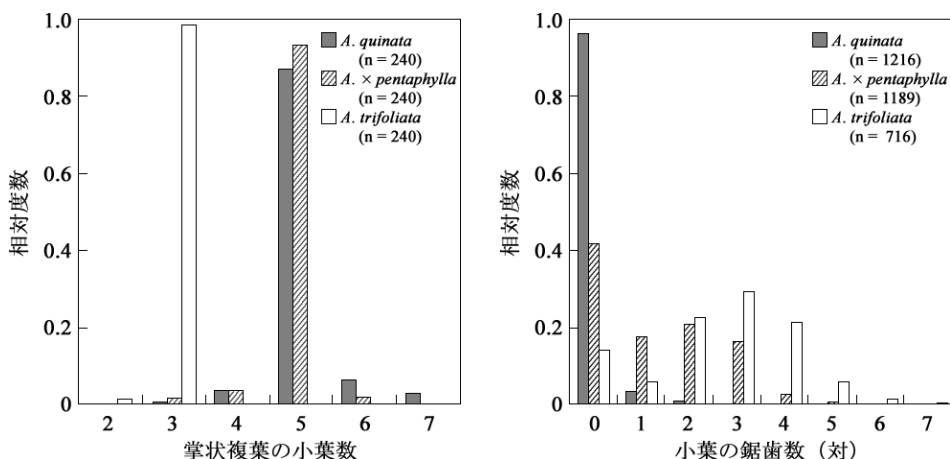


図1 アケビ属3種の掌状複葉の小葉数（左）と小葉の鋸歯数（右）それぞれ6個体、1個体あたり40枚（計240枚）の掌状複葉を調査。

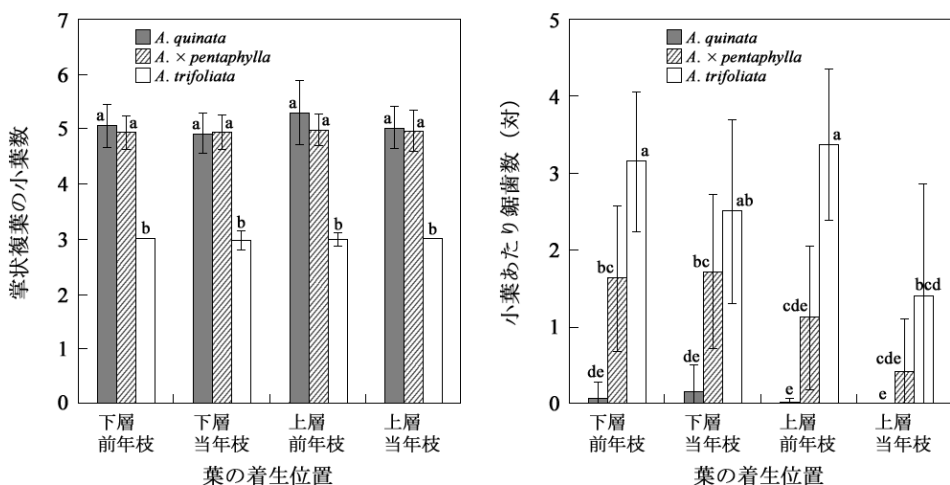


図2 着生位置別の掌状複葉の小葉数（左）と小葉あたり鋸歯数（右）それぞれ6個体、1個体あたり40枚（計240枚）の掌状複葉を調査。統計解析上の理由から、鋸歯数は掌状複葉ごとの平均値（小葉あたり）とした。図中の異なる文字は、平均値間に有意差があることを示す（TukeyのHSD法、 $p < 0.05$ ）。

表2. アケビ属3種の葉の外部形態の諸形質（小葉数と鋸歯数をのぞく）

| 形質 | 着生位置 | <i>A. quinata</i> | | | <i>A. × pentaphylla</i> | | | <i>A. trifoliata</i> | | |
|----------------------------|------|-------------------|---------------|------|-------------------------|------|---------------|----------------------|-----|----|
| | | 前年枝 | 当年枝 | 統計 | 前年枝 | 当年枝 | 統計 | 前年枝 | 当年枝 | 統計 |
| 小葉長 (cm) | 下層 | 前年枝 | 2.66 ± 0.46 | e | 2.62 ± 0.49 | e | 3.13 ± 0.86 | de | | |
| | | 当年枝 | 2.89 ± 0.53 | e | 2.77 ± 0.61 | e | 3.55 ± 1.31 | cde | | |
| | 上層 | 前年枝 | 3.28 ± 0.79 | de | 3.61 ± 0.66 | bcde | 4.80 ± 1.03 | abc | | |
| | | 当年枝 | 5.00 ± 1.14 | ab | 4.41 ± 1.05 | abcd | 5.65 ± 1.41 | a | | |
| 小葉幅 (cm) | 下層 | 前年枝 | 1.42 ± 0.22 | e | 1.55 ± 0.38 | de | 2.32 ± 0.63 | bcde | | |
| | | 当年枝 | 1.61 ± 0.32 | cde | 1.79 ± 0.40 | bcde | 2.60 ± 0.80 | b | | |
| | 上層 | 前年枝 | 1.75 ± 0.48 | bcde | 2.13 ± 0.50 | bcde | 3.68 ± 0.74 | a | | |
| | | 当年枝 | 2.42 ± 0.69 | bcd | 2.52 ± 0.81 | bc | 4.28 ± 1.01 | a | | |
| 小葉面積 (cm ²) | 下層 | 前年枝 | 2.95 ± 0.86 | d | 3.16 ± 1.32 | cd | 5.61 ± 2.85 | cd | | |
| | | 当年枝 | 3.67 ± 1.21 | cd | 3.92 ± 1.75 | cd | 7.33 ± 5.09 | bcd | | |
| | 上層 | 前年枝 | 4.52 ± 2.28 | cd | 5.77 ± 2.21 | cd | 13.26 ± 5.42 | ab | | |
| | | 当年枝 | 9.58 ± 4.39 | bc | 8.80 ± 4.58 | bcd | 18.88 ± 8.83 | a | | |
| 個葉面積 (cm ²) | 下層 | 前年枝 | 14.78 ± 4.02 | e | 15.47 ± 6.35 | e | 16.82 ± 8.56 | de | | |
| | | 当年枝 | 17.90 ± 5.68 | de | 19.36 ± 8.88 | de | 21.55 ± 14.86 | cde | | |
| | 上層 | 前年枝 | 23.40 ± 11.12 | cde | 28.67 ± 10.91 | bcde | 39.39 ± 15.77 | abcd | | |
| | | 当年枝 | 48.08 ± 22.36 | ab | 43.52 ± 22.35 | abc | 56.63 ± 26.50 | a | | |
| 葉柄長 (cm) | 下層 | 前年枝 | 6.17 ± 1.42 | | 5.64 ± 1.16 | | 5.13 ± 1.29 | | | |
| | | 当年枝 | 6.44 ± 1.43 | | 5.80 ± 1.20 | | 5.03 ± 1.35 | | | |
| | 上層 | 前年枝 | 6.69 ± 2.38 | | 7.15 ± 2.06 | | 6.73 ± 1.72 | | | |
| | | 当年枝 | 6.95 ± 2.74 | | 6.33 ± 2.14 | | 5.77 ± 1.77 | | | |
| 小葉柄長 (cm) | 下層 | 前年枝 | 0.61 ± 0.13 | d | 0.60 ± 0.14 | d | 0.90 ± 0.34 | cd | | |
| | | 当年枝 | 0.67 ± 0.18 | cd | 0.67 ± 0.15 | cd | 0.96 ± 0.37 | cd | | |
| | 上層 | 前年枝 | 0.81 ± 0.28 | cd | 0.89 ± 0.24 | cd | 1.45 ± 0.45 | ab | | |
| | | 当年枝 | 1.14 ± 0.45 | bc | 1.00 ± 0.32 | bcd | 1.63 ± 0.53 | a | | |
| 小葉の縦横比 (長さ/幅) | 下層 | 前年枝 | 1.88 ± 0.23 | ab | 1.72 ± 0.22 | b | 1.35 ± 0.13 | c | | |
| | | 当年枝 | 1.83 ± 0.32 | ab | 1.57 ± 0.27 | bc | 1.36 ± 0.19 | c | | |
| | 上層 | 前年枝 | 1.89 ± 0.20 | ab | 1.73 ± 0.22 | b | 1.31 ± 0.17 | c | | |
| | | 当年枝 | 2.11 ± 0.23 | a | 1.81 ± 0.30 | ab | 1.33 ± 0.20 | c | | |
| 小葉の大小比 (頂小葉/最下小葉) | 下層 | 前年枝 | 1.40 ± 0.21 | ab | 1.57 ± 0.44 | a | 1.22 ± 0.14 | ab | | |
| | | 当年枝 | 1.40 ± 0.23 | ab | 1.58 ± 0.30 | a | 1.20 ± 0.10 | ab | | |
| | 上層 | 前年枝 | 1.38 ± 0.20 | ab | 1.43 ± 0.17 | ab | 1.14 ± 0.10 | b | | |
| | | 当年枝 | 1.42 ± 0.26 | ab | 1.47 ± 0.24 | ab | 1.17 ± 0.12 | b | | |

数値右の異なる文字は、平均値間に有意差があることを示す (Tukey の HSD 法, $p < 0.05$).
計測した着生位置ごとの葉数は、3種それぞれ6個体×10枚 (n=60) である。

表3. 分散分析に基づく要因の因子寄与率

| 形質 | 因子寄与率 (%) | | | | | | | | | |
|----------|-----------|------|--------|--------|------|-----|-----|-------|------|------|
| | 要因 | 種 | | | 交互作用 | | | | 誤差 | |
| | | (A) | 階層 (B) | 枝齡 (C) | A×B | A×C | B×C | A×B×C | 個体間 | 個体内 |
| | 自由度 | 2 | 1 | 1 | 2 | 2 | 1 | 2 | 60 | 648 |
| 掌状複葉の小葉数 | | 89.3 | 0.1 | 0.1 | 0.1 | 0.2 | 0.0 | 0.0 | 1.5 | 8.7 |
| 小葉あたり鋸歯数 | | 51.7 | 2.8 | 3.2 | 1.2 | 3.9 | 1.6 | 0.7 | 10.6 | 24.1 |
| 小葉長 | | 9.7 | 32.4 | 6.7 | 0.8 | 0.5 | 2.5 | 0.7 | 15.4 | 31.3 |
| 小葉幅 | | 36.5 | 19.2 | 3.5 | 4.2 | 0.0 | 0.5 | 0.0 | 12.7 | 23.2 |
| 小葉面積 | | 21.3 | 21.8 | 5.3 | 5.0 | 0.3 | 2.0 | 0.0 | 13.5 | 30.8 |
| 個葉面積 | | 2.7 | 30.4 | 7.9 | 1.2 | 0.1 | 3.4 | 0.2 | 16.6 | 37.3 |
| 葉柄長 | | 3.6 | 5.6 | 0.2 | 0.3 | 0.6 | 0.6 | 0.1 | 17.2 | 71.8 |
| 小葉柄長 | | 20.7 | 21.7 | 2.2 | 2.2 | 0.2 | 0.7 | 0.2 | 21.0 | 31.2 |
| 小葉の縦横比 | | 50.7 | 1.4 | 0.1 | 1.4 | 0.5 | 1.5 | 0.6 | 19.1 | 24.9 |
| 小葉の大小比 | | 26.1 | 1.2 | 0.0 | 0.7 | 0.0 | 0.1 | 0.0 | 10.8 | 61.0 |

それぞれ 0.06 ± 0.29 ($n=1216$), 1.20 ± 1.24 ($n=1189$), 2.60 ± 1.47 ($n=716$)であった。

着生位置(階層と枝齢の組合せ)ごとにみた小葉数と鋸歯数は図2のとおりである。小葉数の平均値(図2左)は、アケビで4.92~5.28, ゴヨウアケビで4.93~4.98, ミツバアケビで2.97~3.00となっており、階層と枝齢による差異はほとんど見られなかった。また、アケビとゴヨウアケビとの間に小葉数についての有意差は見られなかった(TukeyのHSD)。

鋸歯数(図2右)について、アケビとゴヨウアケビでは下層で鋸歯数が多く(アケビ:平均0.06~0.17対, ゴヨウアケビ:平均1.63~1.73対), 上層の当年枝で鋸歯数が少ない(アケビ:すべて0(鋸歯なし), ゴヨウアケビ:平均0.41対)傾向がみられたが、ばらつきが大きく有意差は認められなかった。一方、ミツバアケビでは鋸歯数が前年枝で多く当年枝で少ない傾向が見られ、前年枝(平均3.16~3.37対)に比べて上層の当年枝(平均1.40対)で有意に少なかった(TukeyのHSD, $p<0.05$)。

3.2 葉の諸形質

小葉数と鋸歯数以外の葉の形態の諸形質について、着生位置(階層と枝齢の組合せ)ごとにまとめた計測結果を表2に、分散分析から得られた各要因の因子寄与率を表3に示す。表2は数値が多く読み取りにくいので、表3(とくに「種」「階層」「枝齢」と「誤差」の因子寄与率)の情報を参照しながら以下に概況を述べる。

まず、表3から、小葉数についての種の因子寄与率が89.3%と圧倒的に高く、その他の因子では1%に及ばず、誤差の因子寄与率も10%未満であり、種の違いでほぼ決まっている形質であることが読み取れる。鋸歯数については種の因子寄与率が51.7%で、種の違いの影響が最大であるが、個体内の誤差の因子寄与率が24.1%と大きく、階層と枝齢もそれぞれ3%前後の影響を及ぼしていることが読み取れる。

小葉数と鋸歯数以外で種の違いの影響が圧倒的に大きい形質は、小葉の縦横比(種の因子寄与率50.7%)であり、平均値はアケビで最も細長く1.83~2.11, ゴヨウアケビで1.57~1.81, ミツバアケビで最も丸く1.31~1.36で、ミツバアケビと他2種との間で有意差が認められた。また、小葉の大小比も、種の因子寄与率が26.1%と比較的大きく、かつ、他の要因の因子寄与率が0~1%と小さく、不明のばらつき(個体内の誤差の因子寄与率61.0%)

が大きいものの種の違いを特徴付ける形質の可能性がある。大小比の平均値は、ゴヨウアケビで最も大きく1.43~1.58, アケビで1.38~1.42, ミツバアケビで最も小さく1.14~1.22で、ゴヨウアケビの前年枝とミツバアケビの当年枝の間のみで有意差(TukeyのHSD, $p<0.05$)が認められた。

階層と枝齢の影響が大きい形質は、小葉長, 小葉幅, 小葉面積, 個葉面積, 小葉柄長(階層の因子寄与率20~30%, 枝齢の因子寄与率2~8%)であった。これらの形質では、概ね3種とも、「下層<上層」, 「前年枝<当年枝」となっており、下層の前年枝(最小値)と上層の当年枝(最大値)との間に有意差(TukeyのHSD, $p<0.05$)が認められた(ゴヨウアケビの小葉面積を除く)。

なお、葉柄長のみ、個体間および個体内の誤差の因子寄与率が圧倒的に大きく(それぞれ17.2%, 71.8%), それ以外では階層の因子寄与率5.6%が最大であった。下層<上層という傾向が読み取れるものの、平均値間の有意差は全く検出されなかった(TukeyのHSD)。

3.3 葉の諸形質間の相関

表4に、3種それぞれにおける葉の諸形質間の相関係数を示す。なお、ここでは元データとして(着生位置別でない)掌状複葉ごとの全データ($n=240$)を用いている。表中の枠で囲まれた部分と太字は相関の強さを示しており、その目安として、決定係数(r^2)の値を0.8以上(太枠, 太字), 0.5以上(太枠, 細字), 0.2以上(細枠, 細字)の3つに区分した。

まず、目立つのは強い相関($0.8 \leq r^2$)をもつ形質群で、「小葉長」, 「小葉幅」, 「小葉面積」, 「個葉面積」の4つである。これらは葉のサイズそのものに当たるものであり、互いに強い相対生長関係もちながら生長していることが伺える。

中程度の相関($0.5 \leq r^2$)として、「小葉柄長」が上記4形質および「葉柄長」との関係性が検出された。ただし、種によって相関の強さが若干異なり、アケビにおいてより強い相関が認められ、ミツバアケビでは葉柄長と小葉柄長の相関はやや低くなっていた。

弱い相関($0.2 \leq r^2$)として、「葉柄長」と葉のサイズの4形質が検出された。また、ゴヨウアケビのみ、小葉あたり鋸歯数と小葉の縦横比との間にも弱い相関が認められた。

一方、小葉数と鋸歯数, 縦横比と大小比は、全体として、他のどの形質との相関も低いことが読み取

表4. アケビ属3種の葉の外部形態形質間の相関行列 (n=240)

| 種名 | 形質 | 小葉数 | 鋸歯数 | 小葉長 | 小葉幅 | 小葉面積 | 個葉面積 | 葉柄長 | 小葉柄長 | 縦横比 | 大小比 |
|----------------------|-------------------------|----------|--------|--------|--------------|--------------|--------------|--------|--------------|---------------|--------|
| <i>A. quinata</i> | 掌状複葉の小葉数 | 1.000 | -0.124 | -0.115 | -0.156 | -0.115 | 0.003 | -0.125 | -0.124 | 0.065 | 0.245 |
| | 小葉あたり鋸歯数 | | 1.000 | -0.113 | -0.043 | -0.091 | -0.104 | 0.136 | -0.031 | -0.186 | 0.134 |
| | 小葉長 | | | 1.000 | 0.920 | 0.963 | 0.956 | 0.551 | 0.888 | 0.294 | 0.294 |
| | 小葉幅 | | | | 1.000 | 0.967 | 0.952 | 0.683 | 0.938 | -0.089 | -0.267 |
| | 小葉面積 | | | | | 1.000 | 0.990 | 0.602 | 0.921 | 0.092 | -0.208 |
| | 個葉面積 | | | | | | 1.000 | 0.594 | 0.909 | 0.103 | -0.185 |
| | 葉柄長 | | | | | | | 1.000 | 0.720 | -0.223 | -0.263 |
| | 小葉柄長 | | | | | | | | 1.000 | -0.021 | -0.279 |
| | 小葉の縦横比 | | | | | | | | | 1.000 | 0.140 |
| | 小葉の大小比 | | | | | | | | | | 1.000 |
| | <i>A. × pentaphylla</i> | 掌状複葉の小葉数 | 1.000 | -0.140 | 0.004 | -0.089 | -0.048 | 0.071 | 0.117 | -0.012 | 0.165 |
| 小葉あたり鋸歯数 | | | 1.000 | -0.203 | 0.020 | -0.129 | -0.144 | 0.107 | -0.126 | -0.459 | 0.058 |
| 小葉長 | | | | 1.000 | 0.881 | 0.938 | 0.936 | 0.561 | 0.817 | 0.121 | 0.121 |
| 小葉幅 | | | | | 1.000 | 0.963 | 0.951 | 0.536 | 0.803 | -0.346 | -0.048 |
| 小葉面積 | | | | | | 1.000 | 0.991 | 0.503 | 0.812 | -0.148 | -0.038 |
| 個葉面積 | | | | | | | 1.000 | 0.520 | 0.806 | -0.130 | -0.038 |
| 葉柄長 | | | | | | | | 1.000 | 0.708 | -0.070 | -0.075 |
| 小葉柄長 | | | | | | | | | 1.000 | -0.103 | -0.103 |
| 小葉の縦横比 | | | | | | | | | | 1.000 | -0.181 |
| 小葉の大小比 | | | | | | | | | | | 1.000 |
| <i>A. trifoliata</i> | | 掌状複葉の小葉数 | 1.000 | -0.032 | -0.097 | -0.076 | -0.076 | 0.002 | -0.063 | -0.101 | -0.044 |
| | 小葉あたり鋸歯数 | | 1.000 | -0.142 | -0.146 | -0.216 | -0.218 | 0.364 | -0.118 | -0.012 | -0.048 |
| | 小葉長 | | | 1.000 | 0.924 | 0.948 | 0.942 | 0.546 | 0.788 | 0.240 | 0.240 |
| | 小葉幅 | | | | 1.000 | 0.962 | 0.958 | 0.606 | 0.873 | -0.131 | -0.253 |
| | 小葉面積 | | | | | 1.000 | 0.997 | 0.541 | 0.852 | 0.018 | -0.199 |
| | 個葉面積 | | | | | | 1.000 | 0.538 | 0.844 | 0.015 | -0.199 |
| | 葉柄長 | | | | | | | 1.000 | 0.625 | -0.128 | -0.157 |
| | 小葉柄長 | | | | | | | | 1.000 | -0.160 | -0.125 |
| | 小葉の縦横比 | | | | | | | | | 1.000 | -0.007 |
| | 小葉の大小比 | | | | | | | | | | 1.000 |

太字 相関係数 r の絶対値が 0.894以上 ($0.8 \leq r^2$)
 細字 相関係数 r の絶対値が 0.707以上 ($0.5 \leq r^2$)
 細字 相関係数 r の絶対値が 0.447以上 ($0.2 \leq r^2$)

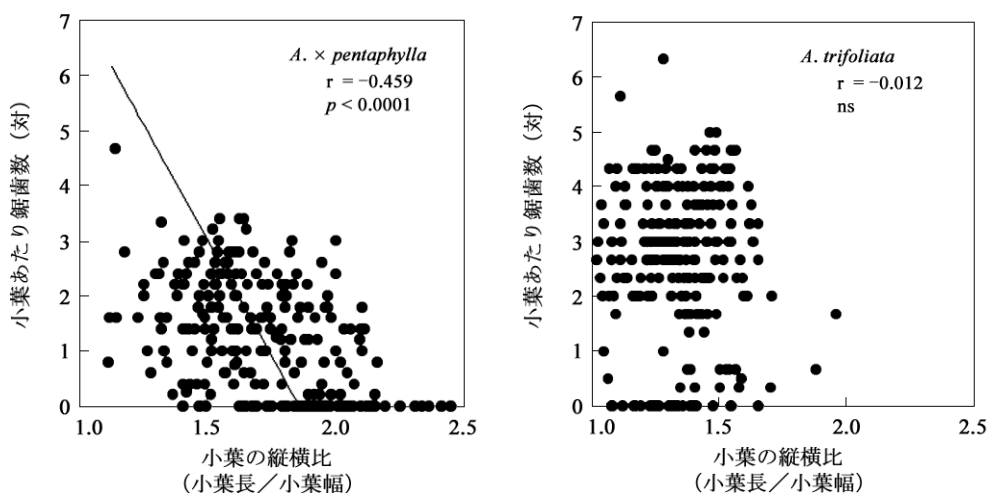


図3 小葉の縦横比と鋸歯数との関係
 左：ゴヨウアケビ，右：ミツバアケビ。

れた。唯一の例外は、上述のようにゴヨウアケビにおける鋸歯数と縦横比の弱い相関だけであった。

そこで、小葉あたり鋸歯数と小葉の縦横比の関係を詳しく見るため、ゴヨウアケビとミツバアケビについて両者を散布図で示したものが図3である。なお、アケビは鋸歯の出現がまれであったので、この

解析から除外している。

ゴヨウアケビ (図3左) では、ばらつきは大きいながら、縦横比が2.2付近を越えると鋸歯数は0になり、縦横比2.2以下になると鋸歯が増加し、とくに縦横比1.5を下回ると鋸歯数0の小葉がなくなることが読み取れる ($r = -0.459$, $p < 0.0001$, F 検

定)。一方、ミツバアケビ (図3右) では、縦横比によらず鋸歯数は0~6前後まで大きくばらついており、縦横比との関係性は読み取れなかった ($r = -0.012$, ns)。

4. 考 察

4.1 種の分類にかかわる形質

まず、アケビ属3種の分類のキーとなる形質とされてきた掌状複葉の小葉数と小葉の鋸歯数には、種の違いが強く影響していた (図1, 表3)。これら2形質は葉のサイズを示す形質との相関があまり見られないことから (表4)、3種を分類するうえで信頼できる形質であることが確かめられた。

ただし、鋸歯数は葉の着生位置 (階層と枝齢) によって変化しうるもので、とくに上層の当年枝ではゴヨウアケビ、ミツバアケビとも鋸歯数0になる小葉が比較的多く見られたことには注意を要する (図2)。すなわち、ミツバアケビと他2種の分類は容易であるが、同じ小葉数 (通常5枚) のアケビとゴヨウアケビの分類 (鋸歯がないかあるかの違い) については困難な場合があるといえる。同一個体でも葉の着生位置によって鋸歯数に変異があることには、葉の着生位置をとりまく外部の環境要因 (光、温度、乾湿など) の違いが背景として考えられる。また、つるの伸長または矮化へのジベレリンの関与¹⁹⁾ や、葉の鋸歯の形成へのオーキシンの関与⁹⁾ が報告されており、アケビ属では前年枝の葉腋に花芽が形成される生育特性も知られているので³⁾、階層や枝齢の違いが枝や葉芽における植物ホルモンの種類や濃度に影響し、それが小葉の鋸歯の形成に影響している可能性も考えられる。ゴヨウアケビとミツバアケビの同一個体内の葉の着生位置による鋸歯数の変異は、植物体の内外いずれの影響であるにせよ、つる植物の葉の heteroblasty (狭義には連続的な変化の homoblasty)²²⁾ の1例と解釈される。

葉形にあたる小葉の縦横比と大小比についても、種の特徴を示す形質であることが示唆された。ばらつきが大きいながら、縦横比はアケビ>ゴヨウアケビ>ミツバアケビ、大小比はゴヨウアケビ>アケビ>ミツバアケビであった。小葉が多いほど細い形状になることは、互いに重ならないための幾何学的な意味があると考えられ、ゴヨウアケビが中間的な値を示したことも、他2種の雑種であることを反映したものとすれば妥当である。一方、大小比ではゴヨウアケビが最大 (掌状複葉内での小葉のサイズが不揃い) であることについては、どのような要因が影

響したのか、本調査からは不明である。

また、ゴヨウアケビのみにおいて、小葉あたり鋸歯数と小葉の縦横比との間に弱い負の相関、すなわち小葉が丸くなるほど鋸歯が多くなる傾向が認められた (表3, 図3)。上述のように、ミツバアケビはアケビと比べて小葉の縦横比が小さく (丸く)、ゴヨウアケビでは鋸歯とともに葉形 (縦横比) も受け継いでいるとすれば、鋸歯数と縦横比の相関は、ミツバアケビ由来の形質どうしであることを反映したものと解釈できる。ヤマアジサイ (*Hydrangea serrata* Ser. var. *serrata*, 花色: 白, 葉のサイズ: 小) は、エゾアジサイ (*H. serrata* Ser. var. *yesoensis* (Koidz.) H. Ohba, 花色: 濃紫色, 葉のサイズ: 大) と分布域を接する長野県北部において中間型 (花色: 淡紫色, 葉のサイズ: 小~大) が分布し、花色と葉のサイズとの強い相関が認められ、2つの形質の遺伝子浸透が示唆されている¹⁾。ゴヨウアケビにおける小葉の鋸歯と縦横比の相関についても、ヤマアジサイとエゾアジサイの中間型と同様に、遺伝子浸透を反映した可能性がある。

4.2 葉のサイズにかかわる形質

小葉長、小葉幅、小葉面積、および個葉面積は、階層と枝齢の因子寄与率が比較的大きく (表3)、3種とも概ね「下層<上層」, 「前年枝<当年枝」となっていた (表2)。小葉柄長もこの形質群と同様の傾向であったことは、小葉のサイズが大きくなると小葉基部で重なりが生じるため、それを避けるために小葉柄が伸長するのではと推測される。

3種とも、これらの形質が上層の当年枝で最大となっていたことは、光や空間を求めて伸長する上層の当年枝が最も受光態勢が良好であったことが影響しているのではと思われる。ユーカリノキ (*Eucalyptus globulus* Labill.) の萌芽枝と通常枝では、前者で弱光利用型、後者で強光利用型の葉の内部および外部形態を示し、水分通導性も異なることが報告されている⁵⁾。よって、アケビ属でも下層や前年枝に着生した葉が陰葉化していた可能性がある。また、つるの伸長や鋸歯の形成に関わる植物ホルモン^{9,19)} が、葉のサイズにも何らかの影響を及ぼしている可能性もある。

5. おわりに

本報では、葉の形態的変異に基づいてアケビ属植物3種の分類を検討した。得られた知見は以下のとおりである。

- (1) 掌状複葉の小葉数と小葉の鋸歯数は、種の違

いに非常に強く影響される形質であり、3種を分類するうえで信頼できる形質である。小葉数でミツバアケビ（通常3枚）と他2種（通常5枚）を明確に分けることができた。一方、鋸歯数は着生位置（階層と枝齢）による変異が大きく、鋸歯数0になるものも少なくないため、ゴヨウアケビ（鋸歯あり）とアケビ（鋸歯なし）の分類が困難な場合がある。

(2) 葉形に関する形質（小葉の縦横比、大小比）も、種の違いに強く影響されていた。ばらつきは大きいものの、縦横比はアケビ>ゴヨウアケビ>ミツバアケビ、大小比はゴヨウアケビ>アケビ>ミツバアケビであった。ゴヨウアケビのみ、小葉の鋸歯数と縦横比との間に負の相関が認められ、小葉が丸いほど鋸歯数が多くなる傾向があった。

(3) 葉のサイズに関する形質は着生位置によって変異があり、3種とも概ね「下層<上層」、「前年枝<当年枝」となっていた。ただし、これらの形質は、小葉数、鋸歯数、葉形（縦横比と大小比）との相関が低く、分類に関してはあまり関係がないといえる。

よって、実際のフィールドでは、ある枝のみの少数の葉をもって種を同定するのではなく、階層や枝齢の異なる葉、葉形の異なる葉を見比べることが、より正確な同定のために必要であるといえる。

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) 馬場多久男 (1999) 葉でわかる樹木 625種の検索. 信濃毎日新聞社, 長野. pp.188-189
- 3) 堀込 充 (1999) アケビ. 農山漁村文化協会編, 農業技術体系果樹編7 特産果樹 (追録第14号): pp.1-10
- 4) Hurlbert, S.H. (1984) Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. Ecological Monographs, 54(2): 187-211
- 5) Ito, S. and Suzaki, T. (1990) Morphology and water relations of leaves of *Eucalyptus globulus* sprouts. Bulletin of the Kyushu University Forest, 63: 37-53
- 6) Iwanaga, S., Warashina T. and Miyase, T. (2012) Triterpene saponins from the pericarps of *Akebia trifoliata*. Chemical and Pharmaceutical Bulletin, 60 (10): 1264-1274
- 7) 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.170-172
- 8) Kitaoka, F., Kakiuchi, N., Long, C., Itoga, M., Mitsue, A., Mouri, C. and Mikage, M. (2009) Molecular characterization of *Akebia* Plants and the derived traditional herbal medicine. Biological & Pharmaceutical Bulletin, 32(4): 665-670
- 9) Koenig, D., Bayer, E., Kang, J., Kuhlemeier, C. and Sinha, N. (2009) Auxin patterns *Solanum lycopersicum* leaf morphogenesis. Development, 136: 2997-3006
- 10) 国土交通省都市局公園緑地・景観課 (2011) 改訂版緑化樹木ガイドブック. 財団法人建設物価調査会, 東京. p.455
- 11) Makino, T. (1902) Observations on the flora of Japan. The Botanical Magazine, 16: 27-36
- 12) 間瀬誠子・佐藤義彦・正田守幸 (1999) 群馬県及び山形県におけるアケビ属遺伝資源の収集. 植物遺伝資源探求調査報告書, 15: 15-21
- 13) 宮脇 昭・奥田重俊・藤原睦夫 (北川政夫監修) (1978) 改訂新版 日本植生便覧. 至文堂, 東京. pp.265-716
- 14) 小田悠介・淑 敏・日置佳之 (2011) 駐車場緑化のためのつる植物の栽培実験. 広葉樹研究14: 9-14
- 15) 信州郷土史研究会 (1982) 信州の文化シリーズ 手づくりと郷土玩具. 信濃毎日新聞社, 長野. pp.80-83
- 16) 自然医学会編 (森下敬一監修) (1977) 食用・薬用野草ハンドブック. 自然の友社, 東京. pp.244-245
- 17) 田中俊弘 (水野瑞夫監修) (1995) 日本薬草全書. 新日本法規, 東京. pp.25-27
- 18) Tatsukawa, S. and Mikage, M. (2007) Studies of *Ku-tong*, *Akebiae Caulis* (2) Outer and inner morphologies of woody stems of *Akebia* plants growing in Japan and the botanical origin of Mokutsu produced in Japan. Journal of Traditional Medicines, 24: 200-208
- 19) 山根久和 (1991) 植物ホルモンと矮性. 科学と生物, 29(5): 330-336
- 20) 吉川雅之 (2008) 生薬学・天然物化学. 化学同人, 京都. p.83
- 21) 吉澤優理 (2023) アケビ属植物3種の分類学的検討—上伊那北部地域における葉の形態的変異と種間差の把握—. 信州大学農学部専攻研究論文. 42 pp.
- 22) Zotz, G. (2011) Heteroblasty — a review. The Botanical Review, 77:109-151

Classification Considerations of Three Species of *Akebia* (Lardizabalaceae) Based on Variations in Leaf Morphology

Masamichi YOSHIZAWA and Teruo ARASE
Faculty of Agriculture, Shinshu University

Summary

In reconsidering the classification of three species of *Akebia* (Lardizabalaceae) — *A. quinata* (AQ), *A. × pentaphylla* (AP) and *A. trifoliata* (AT) — the variations in leaf morphology were investigated in Kamiina District, Nagano Prefecture, central Japan. For each species, a total of 40 palmate leaves were collected from sites where leaves had developed on the shoots of an individual; thus, 10 leaves were collected from both the lower and upper layers of plants in a community, and 10 leaves were collected from both previous- and current-year shoots. Various morphometric traits of the leaves were examined. The results showed that the number of leaflets per palmate leaf and the number of serrations per leaflet, considered to be important characteristics of *Akebia* species, showed marked differences among the three species. The former character clearly discriminated AT (which typically has three leaflets) from AP and AQ (which typically have 5 leaflets), whereas the variation of the latter character was so large that AP (with serration) could occasionally not be discriminated from AQ (without serration). Leaf shape (length: breadth of leaflet, and largest leaflet: smallest leaflet) also differed among species: the length: breadth ratios were in the order AQ > AP > AT, and those for largest leaflet: smallest leaflet were AP > AQ > AT. In AP, a significant negative correlation was observed between the number of serrations per leaflet and length: breadth for leaflets, i.e., more rotund leaflets tended to have more serrations. The traits concerning leaf size were generally larger in the upper layer than in the lower layer of plants, and in current-year shoots than in previous-year shoots. The traits related to leaf size were weakly correlated with the number of leaflets per palmate leaf, number of serrations per leaflet, and leaf shape. In conclusion, observing many leaves from different layers, with different shoot ages, and with different leaf shapes was necessary for accurately identifying *Akebia* species.

Key words: *Akebia*, Classification, leaf morphology, layer, shoot age