

## 掌状複葉における小葉の葉形の意義について

荒瀬輝夫, 吉澤優理

信州大学農学部

### Significance of leaflet shape in palmate leaves

Teruo Arase & Masamichi Yoshizawa

Faculty of Agriculture, Shinshu University

**Summary:** In the present study, the leaflet shape of palmate leaves was considered based on geometric analyses and morphometric data collected from three species of *Akebia* (Lardizabalaceae): *A. quinata* (AQ), *A. × pentaphylla* (AP) and *A. trifoliata* (AT). In the geometric analysis, we assumed that the leaflet conformed to a sector of a perfect circle, hypothesizing that the length/breadth ratio for a leaflet in a palmately penta-foliolate leaf was theoretically 1.47 times greater than that for a trifoliolate leaf. In another geometric analysis, we assumed that each leaflet represented a perfect circle in a trifoliolate leaf, and found that the extent of leaflet overlap could be calculated as a function of  $k$  and  $\theta$ , where  $k$  represents the proportion of the terminal leaflet area to the total area of leaflets, and  $\theta$  represents the angle formed by the midribs of the terminal and lateral leaflets. The extent of overlap was largest when  $k = 0.3$  to  $0.4$ , with the area decreasing more rapidly for minor variations in  $k$  with more acute  $\theta$ . Based on the morphometric data, the length/breadth ratio for leaflets decreased in the order  $AQ > AP > AT$ , and the average AQ/AT ratio was 1.44, which is close to that predicted theoretically. However, the average AP/AT ratio was 1.28, which is smaller than the theoretically predicted value. The largest leaflet/smallest leaflet ratio decreased in the order  $AP > AQ > AT$ , and the average AQ/AT and AP/AT ratios were 1.19 and 1.28, respectively. For AP, the presence more acute angles ( $\theta$ ) and more rounded leaflets was predicted to increase the likelihood of leaflet overlap; however, an increase in  $k$  (i.e. largest leaflet/smallest leaflet ratio) was considered to reduce the likelihood of geometric overlap.

---

キーワード：掌状複葉, 小葉の葉形, 縦横比, 大小比, アケビ属

**Key words:** Palmate leaf, Leaflet shape, Length/breadth ratio of leaflet, Largest leaflet/smallest leaflet ratio, *Akebia*

---

#### 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. ; 以下 AQ), ミツバアケビ (*A. trifoliata* (Thunb.) Koidz ; 以下 AT.), および両種の雑種であるゴヨウアケビ (*A. × pentaphylla*

(Makino) Makino ; 以下 AP) の3種がある。葉はいずれも掌状複葉で, 3種を分類するキーとなるのは葉の外部形態であり, 通常, 小葉は AQ と AP で5枚, AT で3枚あり, AQ と AP との違いは葉の鋸歯の有無 (AQ : 全縁, AP : 鋸歯縁) である (北村・村田 1979)。これら3種の葉の形態

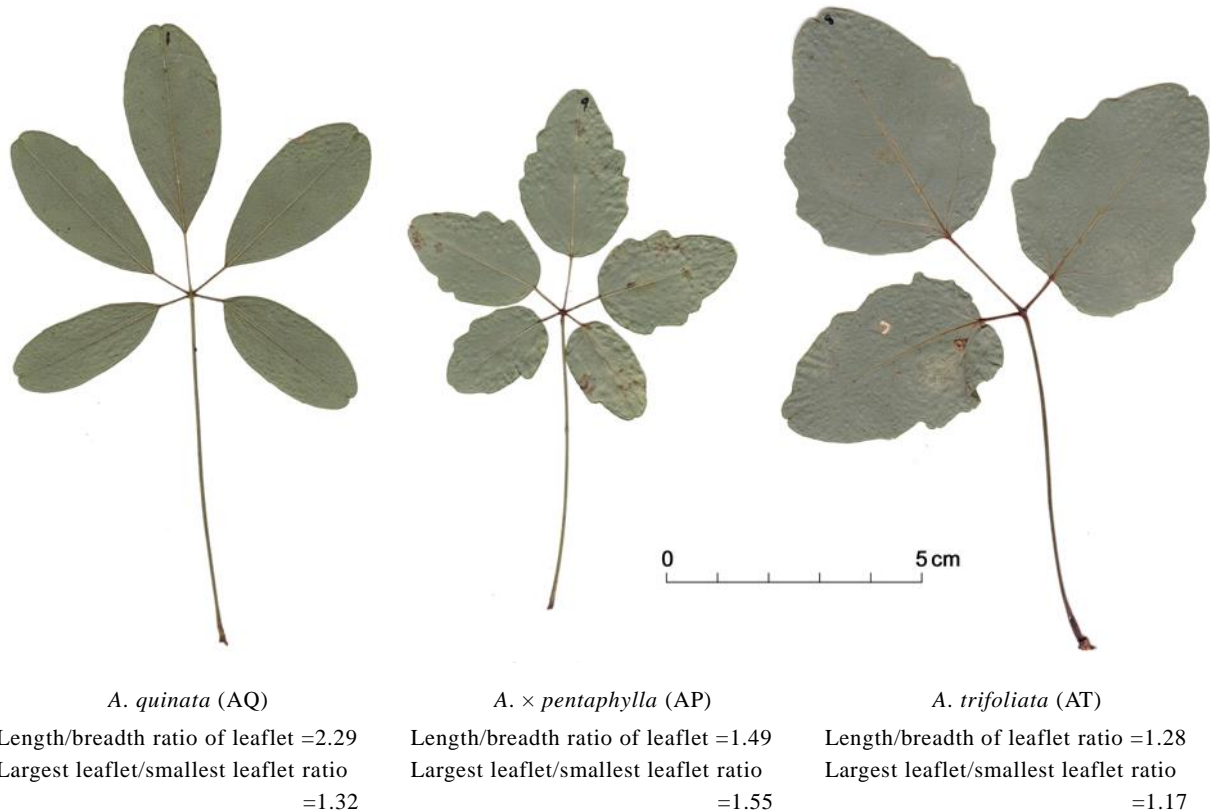


図-1 アケビ属 3 種の掌状複葉の例

長野県上伊那地域において 2022 年に採集したもの。

縦横比 (length/breadth of leaflet) の値は、掌状複葉内の小葉の縦横比の平均値である。

Fig. 1 Examples of palmate leaves of three *Akebia* species.

The leaves were collected in the Kami-ina District, Nagano Prefecture, Central Japan, in 2022.

The length/breadth ratio for leaflets is the average for the leaflets within the palmate leaf.

的変異について、AP の鋸歯数には変異があり AQ と紛らわしい場合があることや、小葉の葉形に種間差がみられる (縦横比:  $AQ > AP > AT$ , 大小比:  $AP > AQ > AT$ ) ことなどが報告されている (吉澤・荒瀬 2024)。これら 3 種の掌状複葉の例を、図-1 に示す。

AP は分子遺伝学的に AQ と AT の雑種であることが確認されており (Kitaoka et al. 2009)、小葉の縦横比が両者の中間的な値となることは妥当といえる。しかし、大小比が AQ において最大となっていることの原因は不明であった (吉澤・荒瀬 2024)。

ここで、複葉について、同じ大きさの単葉より、複葉では葉面積を急速に展開できること (原 1994) や、小部分に分かれていることで風雨による力学的影響を受けにくいこと (巖佐ら 2013) が指摘されている。よって、複葉は生育地の環境

条件と無関係ではなく、乾燥した環境への適応と考えられること (山田 1962)、落葉樹および森林の下層やつる植物に多い傾向にあること (林 2019) などが論じられている。一方、葉形のうち、縦横比については、多湿な環境への適応として一般的に円形化すること (山田 1962)、溪流沿い植物の細い葉形への冠水の重要性 (角川・堤 2012) など、幾つかの議論がある。しかし、複葉内の小葉の大小比についてはあまり注目されていないようで、頂小葉と他の小葉が葉原基において分化する順序 (熊沢 1979)、頂小葉 (シダ植物では最下羽片) の大きさが分類のキーとなる植物群の存在 (たとえばアブラナ科 *Cardamine* 属 (清水ら 2001) やオシダ科 *Polysticum* 属 (岩槻 1999) など) が知られているものの、その意義についての情報は見当たらない。

そこで本研究では、アケビ属植物の掌状複葉の

計測データ（吉澤・荒瀬 2024）をもとに、小葉の葉形（縦横比と大小比）の意義について幾何学的に考察することにした。

## 2. 方法

### 2.1 アケビ属 3 種の葉の形態

検証データとして、アケビ属植物の掌状複葉の計測データ（吉澤・荒瀬 2024）を用いた。

葉の採集地は、長野県上伊那郡南箕輪村および伊那市から計 6 地点とした。採取は 3 種それぞれ 6 個体（計 18 個体）とし、各個体において標準的な掌状複葉を選出し、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 1.9~7.8 m と一律ではなかったため、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。

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（cm<sup>2</sup>）、個葉面積（cm<sup>2</sup>）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。さらに、小葉の葉形として、縦横比（小葉長／小葉幅）と小葉の大小比（頂小葉の小葉長／最下側小葉の小葉長）を求めた。これらの計測値のうち、本報で検討するのは、縦横比と大小比である。

### 2.2 葉形の幾何学的解析

#### 2.2.1 縦横比

最も単純な場合として、掌状複葉が全体として円形をなし、その中心に葉柄の先端（小葉の付け根）があるとする。さらに、小葉のサイズがすべて同一で、円を均等に小葉の数に分割した扇形の中に小葉がそれぞれ重なりあうことなく収まっていると仮定する。このとき、小葉の幅は扇形の弦の長さに比例するとみなすことができる。

弦の長さを  $C$ 、円の半径を  $r$ 、扇形の中心角を

$\theta$  とし、円の中心から弦に垂線（中心角の 2 等分線）を下ろして弦を 2 等分することで  $C$  を求めれば、

$$C = 2r \sin(\theta/2) \quad (1)$$

となる（図-2）。

3 小葉（AT）のとき  $\theta = 2\pi/3$  ( $120^\circ$ )、5 小葉（AP と AQ）のとき  $\theta = 2\pi/5$  ( $72^\circ$ ) なので、(1) 式より、弦の長さはそれぞれ  $L = 1.73r$ ,  $1.18r$  となる。よって、弦の長さは 3 小葉の場合が 5 小葉の場合の 1.47 倍となる。すると、縦横比の値はその分母に小葉幅があるので、小葉長が同じ場合、5 小葉の場合が 3 小葉の場合の 1.47 倍となると予想される。

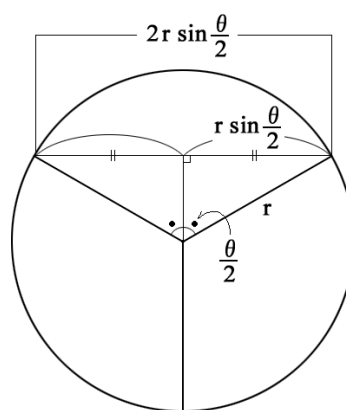


図-2 小葉が扇形に収まるとしたときの小葉幅の幾何学的説明（3 小葉の場合： $\theta = 120^\circ$ ）

Fig. 2 Geometric representation of leaflet breadth, assuming that the leaflet fits into a sector in a perfect circle. The figure shows the case for a palmately trifoliate leaf ( $\theta = 120^\circ$ ).

#### 2.2.2 大小比

最も単純な場合として、小葉がすべて円形の 3 出複葉を取り上げる。かつ、葉柄の先端の葉枕や小葉柄は限りなく小さく、葉柄の先端の 1 箇所ですべての小葉の基部が着生しているとする。

ここで、3 つの小葉の合計面積を 1（一定）として、頂小葉の面積を  $k$  ( $0 < k < 1$ ) とし、2 枚の側小葉の面積を同一とすると、側小葉 1 枚の面積は  $(1-k)/2$  となる。この条件で  $k$  を変化させたときの掌状複葉の例を図-3 に、 $r_1$ ,  $r_2$  および  $r_1/r_2$  の  $k$  との関係を図-4 に示す。大小比にあたる  $r_1/r_2$  は、 $0.333 \leq k$  のとき単調増加関数となるので、 $k$  の大きさは、大小比の大きさと言い換えることができる。ただし、 $k$  が 0.8 前後より大きくなる

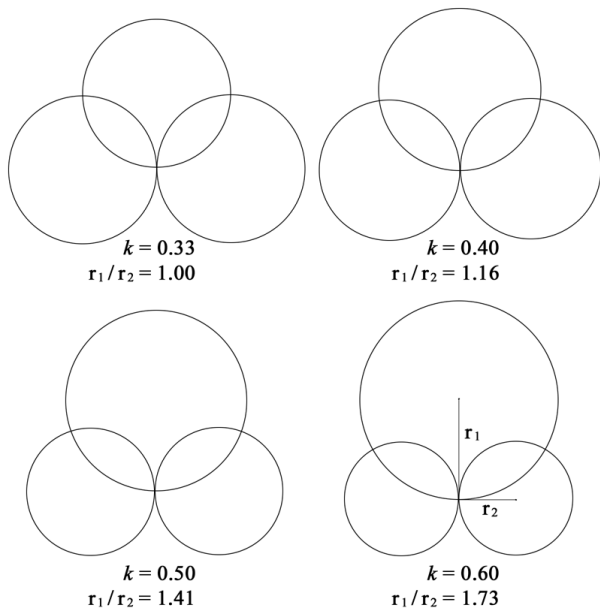


図-3 小葉の合計面積一定，小葉を円形として， $k$  を変化させたときの大小の変化（3小葉の場合）

Fig. 3 Variation in  $r_1/r_2$  (corresponding to the largest leaflet/smallest leaflet ratio) as a function of  $k$  value in a palmately trifoliolate leaf, assuming that the total leaflet area remains constant and each leaflet shape is a perfect circle.

（極端に頂小葉が大きくなる）と， $k$ の増加で  $r_1/r_2$  が急激に増加することが読み取れる。

次に，図-5 に示すように，頂小葉の中心を  $O_1$ ，側小葉の中心を  $O_2$ ，葉柄の先端を  $T$ ，葉柄の先端を中心として頂小葉と側小葉のなす角 ( $\angle O_1TO_2$ ) を  $\theta$  ( $0 < \theta < \pi$ )，頂小葉と側小葉の半径をそれぞれ  $r_1$ ， $r_2$  とおく。円どうしのため重なりあう部分（図5の灰色部分）が生じるので，頂小葉側の扇形の中心角を  $2\alpha$ ，側小葉側の扇形の中心角を  $2\beta$  とおく。ここでは，問題を単純化するため，頂小葉と片側（1枚）の側小葉との重なりあいについて限定する。

すると，重なりあう部分の面積は，2つの扇形から，四角形（三角形  $O_1TO_2$  の面積  $\times 2$ ）を引いた面積として計算される。

三角形  $O_1TO_2$  の面積について，

$$\begin{aligned} 1/2 r_1 \cdot O_1O_2 \sin \alpha &= 1/2 r_2 \cdot O_1O_2 \sin \beta \\ \therefore r_1 \sin \alpha &= r_2 \sin \beta \end{aligned} \quad (2)$$

かつ，三角形の内角の公式から，

$$\begin{aligned} \sin \beta &= \sin (\pi - (\theta + \alpha)) = \sin (\theta + \alpha) \\ &= \sin \theta \cos \alpha + \cos \theta \sin \alpha \end{aligned} \quad (3)$$

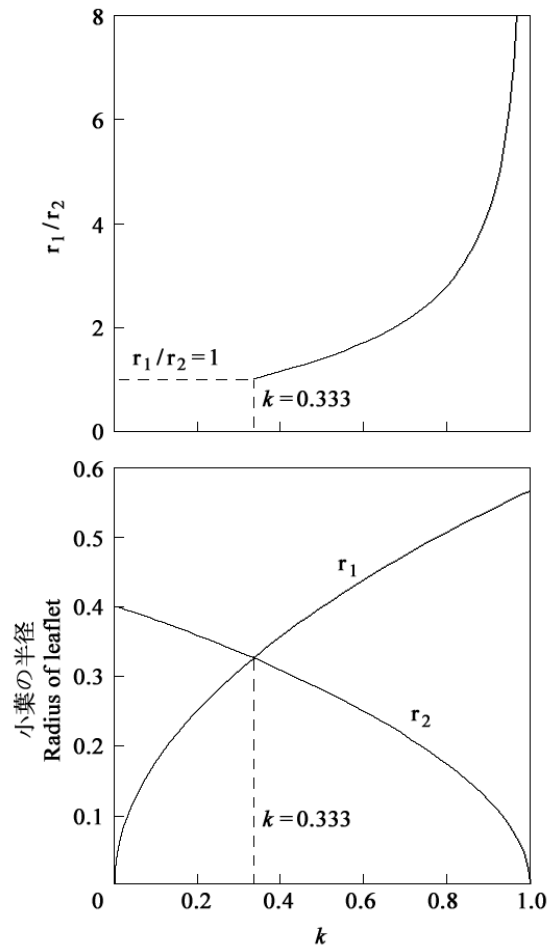


図-4  $r_1$ ， $r_2$ （下）および  $r_1/r_2$  の  $k$  との関係（下） $k < 0.333$  のとき  $r_1 < r_2$  となるため， $r_1/r_2$  は示されていない。

Fig. 4 Relationships between  $r_1$ ， $r_2$  and  $k$  value (bottom) and between  $r_1/r_2$  and  $k$  value (top).  $r_1/r_2$  is not shown in the range where  $k < 0.333$ , since  $r_1$  becomes smaller than  $r_2$ .

となるので，式3を式2に代入して  $\beta$  を消去し， $\alpha$  について解くと，

$$\tan \alpha = r_2 \sin \theta / (r_1 - r_2 \cos \theta) \quad (4)$$

となり，同様に，

$$\tan \beta = r_1 \sin \theta / (r_2 - r_1 \cos \theta) \quad (5)$$

も導かれる。なお， $k$  の値を設定すると円の面積が決まるため， $r_1$  と  $r_2$  はその半径として自動的に決まる。すなわち，

$$r_1 = \sqrt{k/\pi}, \quad r_2 = \sqrt{(1-k)/2\pi} \quad (6)$$

であり， $\alpha$ ， $\beta$  とも， $k$  と  $\theta$  の関数である。

扇形の面積はそれぞれ  $r_1^2 \alpha$ ， $r_2^2 \beta$  であり，三角形  $O_1TO_2$  の面積は  $\theta$  を使うと  $1/2 r_1 r_2 \theta$  で表せるので，重なりあう面積  $S$  は，

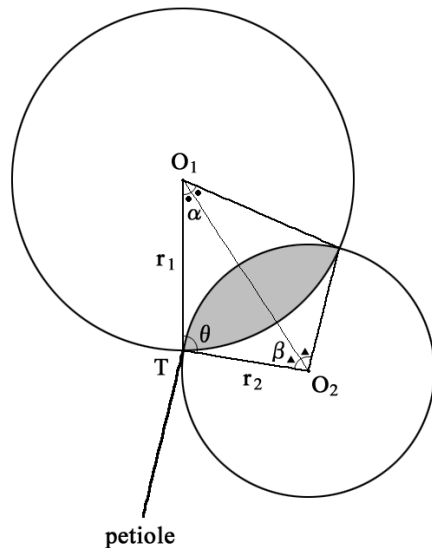


図-5 小葉を円形としたときの頂小葉と側小葉の重なりあいについての幾何学的説明

Fig. 5 Geometric interpretation of the overlap between central and lateral leaflets, assuming that the leaflet shape approximates a perfect circle.

$$S = r_1^2 \alpha + r_2^2 \beta - r_1 r_2 \theta \quad (7)$$

となる（実際には側小葉が2枚あるので、重なりあう面積は2Sである）。 $r_1$ と $r_2$ は $k$ で表され（式6）、 $\alpha$ と $\beta$ は $k$ と $\theta$ で表されるので（式4, 5）、重なりあう面積は $\theta$ と $k$ の関数である。

図-6に、様々な $\theta$ で $k$ を変化させたときの重なりあう面積（2S）の変化を示した。 $\theta$ が $15^\circ$ の場合、 $k=0.3$ 付近で2Sは最大となり、その値が0.5以上（掌状複葉全体の5割以上）と大きい一方、わずかな $k$ の変化で急激に2Sは減少していた。 $\theta$ が鈍角になるにつれ、2Sが最大値となる $k$ の値はやや増加して0.4前後となり、2Sの最大値は減少する傾向が読み取れた。 $\theta$ が $90^\circ$ 以上になると、2Sは0.1程度となり、 $k$ の変化による2Sの減少はわずかとなった。

このことから、 $k=0.3\sim 0.4$ のとき、重なりあう面積が最大となること、小葉のなす角が鋭角なほど、 $k$ の値のわずかな変化で重なり合う面積が大きく減少することが判明した。 $k=1/3$ のとき小葉のサイズが均等となるので、大小比が1に近い場合には小葉どうしの重なりあう部分が大きくなることになる。小葉のなす角が鋭角になるほど、重なりあう面積がより増大するが、 $k$ の値、言い換えると大小比の変化で、重なりあう面積を減少させる大きな効果が得られるといえる。

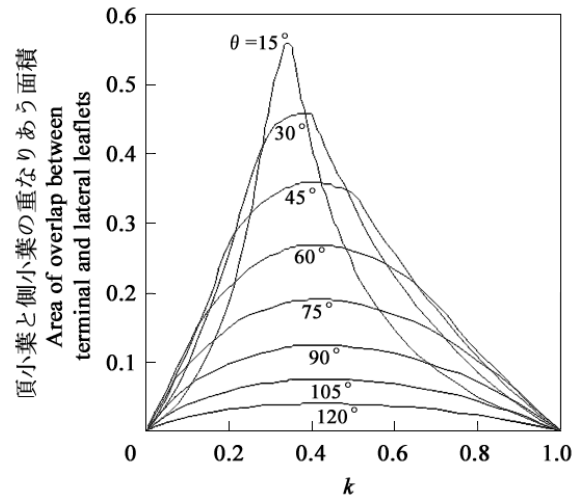


図-6  $k$ と $\theta$ の変化にともなう頂小葉と側小葉の重なりあう面積の変化

Fig. 6 Variation in area of overlap between terminal and lateral leaflets as influenced by  $k$  and  $\theta$ .  $k$  denotes the proportion of the terminal leaflet area to the total leaflet area, and  $\theta$  represents the angle formed by the midribs of the terminal and lateral leaflets (illustrated by line segments  $O_1$  to  $T$  and  $O_2$  to  $T$  in Fig. 5). The total area of the leaflets is set to a value of 1 (constant).

### 3. 結果と考察

表-1に、アケビ属植物3種の小葉の葉形の実測値を示す。まず、縦横比について、着生位置別の実測値の平均はAQ (1.83~2.11) > AP (1.57~1.81) > AT (1.31~1.36)であり、着生位置別のAQ/ATの値は、1.35~1.59倍（平均1.44倍）であった（表-1）。これは、2.2.1節で推定した理論値（1.47倍）と非常に近いことが読み取れる。一方、AP/ATの値は1.16~1.36倍（平均1.28倍）で（表-1）、理論値より約13%小さかった。

なお、下層と上層で縦横比を比較すると、3種のいずれにおいても有意差は認められなかった（TukeyのHSD）。下層は上層より湿潤な環境と考えられるが、着生位置による縦横比の変異は、湿潤環境での葉形の円形化（山田1962）を示すものではないと思われた。

次に、大小比について、着生位置別の実測値の平均はAP (1.43~1.58) > AQ (1.38~1.42) > AT (1.14~1.22)で、着生位置別のAQ/ATの値は1.16~1.22倍（平均1.19倍）、AP/ATの値は1.25~1.32

表-1 アケビ属 3 種の掌状複葉における小葉の葉形 (元データ : 吉澤・荒瀬 2024)

Table 1 Morphology of leaflets in the palmate leaves of three *Akebia* species. The actual measurements were sourced from Yoshizawa & Arase (2024), with additional analysis introduced in the current study.

小葉の葉形 Leaflet shape	着生位置 Layer and shoot age	<i>A. quinata</i> (AQ)	<i>A. × pentaphylla</i> (AP)	<i>A. trifoliata</i> (AT)	AQ/AT	AP/AT
小葉の縦横比 Length / breadth ratio of leaflet	下層 前年枝	1.88 ±0.23 ab	1.72 ±0.22 b	1.35 ±0.13 c	1.39	1.27
	当年枝	1.83 ±0.32 ab	1.57 ±0.27 bc	1.36 ±0.19 c	1.35	1.16
	上層 前年枝	1.89 ±0.20 ab	1.73 ±0.22 b	1.31 ±0.17 c	1.45	1.32
	当年枝	2.11 ±0.23 a	1.81 ±0.30 ab	1.33 ±0.20 c	1.59	1.36
平均					1.44	1.28
小葉の大小比 Largest leaflet / smallest leaflet ratio	下層 前年枝	1.40 ±0.21 ab	1.57 ±0.44 a	1.22 ±0.14 ab	1.16	1.29
	当年枝	1.40 ±0.23 ab	1.58 ±0.30 a	1.20 ±0.10 ab	1.17	1.32
	上層 前年枝	1.38 ±0.20 ab	1.43 ±0.17 ab	1.14 ±0.10 b	1.20	1.25
	当年枝	1.42 ±0.26 ab	1.47 ±0.24 ab	1.17 ±0.12 b	1.22	1.26
平均					1.19	1.28

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,  $p < 0.05$ ).

平均±標準偏差を示し、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。

AQ/AT, AP/AT は、平均値どうしの比である。

倍 (平均 1.28 倍) であった (表-1)。小葉が円形ではなく、本報では 3 小葉についての幾何学的考察にとどまるため、AQ/AT, AP/AT の理論値はないものの、大小比は AP において AQ の平均 1.08 倍となっていた。

AP では、小葉の縦横比が AQ と AT の中間的な値となっており、雑種として AT から鋸歯とともに丸い葉形 (小さい縦横比) も受け継がれている可能性が指摘されている (吉澤・荒瀬 2024)。一方、大小比については、AP では AQ と AT の中間的な値ではなく、3 種の中で最大値となっていた。試みに、縦横比と大小比の相関係数を表-1 の平均値どうしで求めると、AQ, AP でそれぞれ  $r=0.85$  ( $p=0.14$ ),  $r=-0.92$  ( $p=0.08$ , ともに  $n=4$ , F 検定) で、有意ではないものの AQ において負の相関関係の傾向が認められた。すなわち、AP に限り、小葉の丸みが強い (縦横比が小さい) ほど、掌状複葉内の小葉の大小比が大きくなる傾向にあるといえる。

5 小葉で小葉どうしのなす角が鋭角になるにもかかわらず、AP において縦横比の小さい (丸い) 葉形であることは、小葉どうしの重なりあうリスクが AQ より大きいことを意味する。しかし、小葉どうしのなす角が鋭角なため、 $k$  (言い換えると小葉の大小比) のわずかな変化でも、重なりあうリスクを大きく低減できることになる (図-6)。

よって、AP における小葉の大小比は、AT から受け継いだ丸い葉形の欠点 (小葉の重なりあうリスク) を低減する機能をもつと推測された。

ただし、本報では、小葉の重なりあいを低減するものとして、葉形のみを取り上げている。本報での解析から除外した小葉柄はアケビ属において明瞭で (図-1)、著者らの観察では小葉柄長が 3 cm を超える場合もあった。よって、小葉柄を介して葉柄先端と小葉の付け根とが離れることで、小葉の重なりあいがかなり低減されると考えられる。また、同じく本報で考慮していない鋸歯も、葉の重なりあいを低減して受光体制を向上する機能をもつ可能性 (林 2019) が指摘されている。さらに、葉面傾斜角度とその運動も、受光体制に強く関係すること (齋藤ら 1994) が報告されている。このように、AP の丸い葉形の欠点は、大小比だけでなく小葉柄や鋸歯、葉面傾斜角度によっても低減されている可能性が高い。今後、これらも考慮に加えることで、小葉の重なりあうリスクを低減する要素として葉形がどの程度の重要性を占めるかを解明できると期待される。

#### 4. 結論

本報では、アケビ属 3 種、すなわちアケビ (AQ)、ゴヨウアケビ (AP)、ミツバアケビ (AT) の掌状複葉の小葉の葉形について、幾何学的な解析を行

い、実測値を比較して葉形の意義を考察した。得られた知見は以下のとおりである。

(1) 縦横比について、円形を小葉数で分割した扇形に小葉が収まると仮定し、幾何学的に解析した。その結果、5小葉 (AQ と AP) の場合では3小葉 (AT) の場合に比べ、小葉の縦横比の理論値が 1.47 倍になることが導かれた。

(2) 大小比について、小葉が円形の 3 出掌状複葉を仮定して、頂小葉の面積を示す  $k$  と小葉どうしのなす角  $\theta$  が変化したときの小葉の重なりあいについて解析した。その結果、重なりあう面積は  $k$  と  $\theta$  の関数で示され、 $k=0.3\sim 0.4$  のときに重なりあう面積が最大になり、 $\theta$  が鋭角なほど、その面積は  $k$  の値のわずかな変化で急激に減少することが導かれた。

(3) 小葉の縦横比について、実測値は  $AQ > AP > AT$  となっており、AQ は AT の 1.35~1.59 倍 (平均 1.44 倍) であった。これは、理論値 (1.47 倍) に非常に近い値であった。一方、AP では AT の 1.16~1.36 倍 (平均 1.28 倍) で、理論値よりも小さかった。

(4) 小葉の大小比について、実測値は  $AP > AQ > AT$  となっており、AQ/AT の値は 1.16~1.22 倍 (平均 1.19 倍)、AP/AT の値は 1.25~1.32 倍 (平均 1.28 倍) であった。AP では  $\theta$  が鋭角になるにもかかわらず、縦横比の小さい (丸い) 葉形をもつため、小葉どうしが重なりあうリスクが大きく、それを幾何学的に回避するために大小比を大きくしているものと推測された。

#### 【引用文献】

- 1) 原 襄 (1994) 植物形態学. 朝倉書店, 東京. pp. 36-46
- 2) 林 将之 (2019) 葉っぱはなぜこんな形なのか? 植物の生きる戦略と杜の生態系を考える. 講談社, 東京. 211 pp.
- 3) 巖佐 庸・倉谷 滋・斎藤成也・塚谷裕一 (2013) 岩波生物学辞典 第 5 版. 岩波書店, 東京. pp. 1200-1201
- 4) 岩槻邦男編 (1999) 新装版 日本のシダ植物. 平凡社, 東京. pp. 165-176
- 5) 角川 (谷田部) 洋子・堤 千絵 (2012) 溪流沿い植物ヤシヤゼンマイにおける適応的形質の遺伝的背景. *Plant Morphology*, 24 : 51-55
- 6) 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
- 7) 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
- 8) 熊沢正夫 (1979) 植物器官学. 裳華房, 東京. pp. 185-219
- 9) 齋藤邦行・稲村隆治・石原 邦 (1994) ダイズ複葉の運動と環境条件との関係 第 4 報 個葉の葉面受光. *日本作物学会紀事*, 64 (4) : 616-624
- 10) 清水距宏・森田弘彦・廣田伸七 (2001) 日本帰化植物写真図鑑—Plant invader 600 種—. 全国農村教育協会, 東京. pp. 94-95
- 11) 山田昌一 (1962) 葉形と樹形の適応について. *森林立地*, 3 (2) : 1-17
- 12) 吉澤優理・荒瀬輝夫 (2024) 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. *信州大学農学部 AFC 報告*, 22 : 45-54

(原稿受付 2024.3.15)