

日本に生育するススキの遺伝的変異

(独) 農業環境技術研究所 早川宗志・西田智子

1. ススキの伝統的利用と生物多様性

イネ科ススキ *Miscanthus sinensis* Andersson は、日本、中国、台湾、朝鮮半島、極東ロシアに生育する多年生草本である。カヤ、オバナとも呼称されるススキは、秋の七草の一つとして親しまれると共に、古くから人間生活に利用されてきており、マグサ、マルチ資材、茶草、防風林・浜抱護・土壌侵食防止 (図-1) などの農業資材としてや、茶花・仏花・盆花、民芸品、ススキ染め、茅葺屋根の資材などの生活物資としても用いられてきた (例えば、足立 1958; 松村・岩田 1976; 藤居 2001; 藤本 2001; 梅本・山口 2002; 稲垣ら 2008)。石垣島では大型のススキやハチジョウススキを茅葺屋根としてではなく納屋壁材として、台風による強風対策のため戦後まで利用していた (前津栄信氏 私信)。また、上記以外にも茅 (ススキとチガヤを含む) の多様な民族学的利用と風習については大形 (1998) が詳しく報告している。

このような多岐にわたる伝統的利用を目的として定期的な草刈りや火入れが行われているススキ草原では、伝統的な里山の草地環境が保全されており、キキョウやノウルシなどの絶滅危惧種やカワラナデシコやオミナエシなどの希少種が生育するなど里山の生物多様性が保たれている (稲垣ら 2008; 楠本 2010, 2011, 2014; 稲垣 2012)。2013年には伝統的なススキ草原である熊本県の「阿蘇の草原の維持と持続的農業」および静岡県の「茶草場農法」が世界農業遺産に登録され、ススキ草原の伝統的な農業とその文化、景観、生物多様性の価値が再評価されることによって、新たな地域ブランドの創出などの波及効果を生んでいる (楠本 2014)。

2. 法面緑化と国内外来種問題

上述のススキの伝統的利用法に加えて、法面緑化用種子としてもススキは流通している。法面緑化は、道路工事跡などの人工的な裸地法面を草木

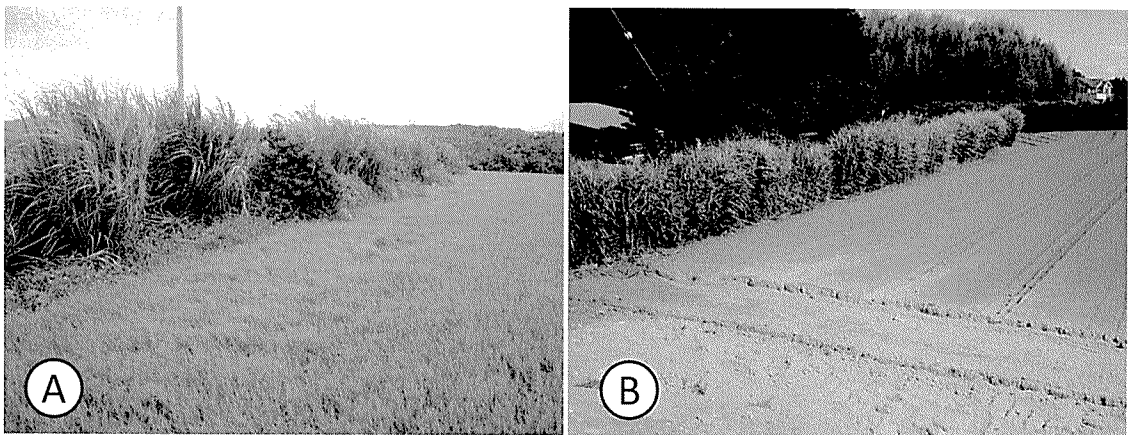


図-1 ススキを用いた防風林と土壌侵食防止

A: 沖縄県石垣市平得 (2013年10月29日撮影)。B: 千葉県印西市瀬戸 (2014年8月23日撮影; 栽培品種タカノハススキを利用)。

で覆うことで斜面崩壊の防止や景観保全を目的に行われる。元来、法面緑化ではトールフェスク、チモシー、レッドトップ、オーチャードグラス、シロツメクサといったイネ科やマメ科の牧草など外来種を用いた画一的な緑化が行われてきていたが、自然公園などの自然環境の保全や生物多様性が重視される地域では周辺環境と景観に配慮し、外来種ではなく在来種を用いた施工が推奨されている。在来種を用いた法面緑化には、草本植物のススキ、ヨモギ、イタドリ、メドハギ、木本植物のヤシャブシ、コマツナギ、ヤマハギなどが利用される（環境省ら 2006；表-1）。しかし、一口に在来種といってもその産地は様々である。日本国内でも北海道から沖縄までの全く環境の異なる条件下に同一植物が生育しており、日本と同じく日華植物区系に属する中国や韓国にも同一種が生育している例は多数知られている。海峡や山脈などにより集団間の移入が断たれると集団間の遺伝的分化が進むため、もし産地間で遺伝的・生態的に異なる特性を持つ場合、産地を問わない導入はたとえ同一種であっても産業利用系統による在来地域集団への遺伝的かく乱をもたらす恐れがある。このような遺伝的・生態的特性が異なる集団の他集団もしくは非分布域への人為的移動に起因する問題が国内外来種問題である。したがって、国内外来種問題は、本質的には種子採取地が国内か外国かを問うているのではなく、遺伝的・生態

的に異なる個体が導入されていないかどうか問われる。地域性の認識に関しては、同一種であるため形態的識別が困難である場合が多く、系譜関係を地図上に配置する系統地理学的解析による遺伝的識別が重要となる。

日本における系統地理学的研究は木本植物において先行しており、複数の樹種の系統地理学的分布パターンから、移動許容範囲を 100 ~ 200 km とすることが提案されている（小林・倉本 2006）。また、広葉樹の稚苗の移動に関する遺伝的ガイドラインも示されている（森林総合研究所 2011）。それに対して、在来草本では系統地理学的研究における基礎的知見が少ないのが現状である。本稿では、日本に広く分布し、緑化植物として流通量も比較的多い草本植物の一つであるススキにおける遺伝的変異と国内外来種問題について述べる。

3. ススキの形態的・生態的変異

ススキは形態的変異が非常に大きな植物であり、これまでに数多くの種内変異が記載されてきた。分類学的見解を数例挙げると、ススキの種内変異として 2 変種 10 品種（大井 1942）、2 変種 3 品種（足立 1958）、15 変種 3 品種（Lee 1964c）、2 亜種（Koyama 1987）、2 変種 4 品種 1 栽培品種（米倉・梶田 2003）とされてきたように、分類学者により見解が異なる（表-2）。特

表-1 外国産在来緑化植物の供給状況

環境省ら（2006）を改変。

種名	推定流通量 (t)	市場価格 (円/kg)		価格差 (倍)	輸入先
		輸入	国内採取		
木本					
ヒメヤシャブシ	1	10,000	94,000	9.4	韓国
ヤシャブシ	11	4,400-4,500	30,000	6.7-6.8	韓国, 中国
ヤマハンノキ	11	6,900-8,000	30,000	3.8-4.3	中国, 韓国
アカマツ	1.5	40,000	93,000	2.3	中国
クロマツ	1.5	35,000	90,000	2.6	中国
コマツナギ	40.5	7,650-8,000	15,300-27,500	2-3.4	中国
ヤマハギ	11.5	3,100-3,500	78,000	22.3-25.2	中国, アメリカ
草本					
シバ	45	13,600-15,200			アメリカ, 韓国, 中国
ススキ	15.5	3,800-4,600	45,000	9.8-11.8	中国
チガヤ	1	14,000			中国
ヨモギ	45	2,090-2,120	14,000	6.6-6.7	中国
イタドリ	11	4,050-4,190	13,600	3.2-3.4	中国
メドハギ	95	2,000-2,470			アメリカ, 中国

表-2 5つの文献におけるススキと近縁種の分類学的見解の抜粋

大井 (1942)	足立 (1958)	Lee (1964c, d)	Koyama (1987)	YList (米倉・梶田 2003)	和名
<i>M. sinensis</i> var. <i>sinensis</i>		<i>M. s.</i> var. <i>sinensis</i>		<i>M. s.</i> var. <i>sinensis</i>	ススキ
<i>M. s.</i> f. <i>purpurascens</i>		<i>M. s.</i> var. <i>purpurascens</i>		<i>M. s.</i> f. <i>purpurascens</i>	ムラサキススキ
<i>M. s.</i> f. <i>decompositus</i>		<i>M. s.</i> var. <i>decompositus</i>			エゾススキ
<i>M. s.</i> f. <i>pycnocephalus</i>	<i>M. s.</i> var. <i>sinensis</i>	<i>M. s.</i> var. <i>pycnocephalus</i>			イトススキ
<i>M. s.</i> f. <i>porphyrocomus</i>					ムラサキイソススキ
<i>M. s.</i> f. <i>transillicus</i>		<i>M. s.</i> var. <i>ionandros</i>			ケススキ
<i>M. s.</i> f. <i>variegatus</i>	<i>M. s.</i> f. <i>variegatus</i>	<i>M. s.</i> f. <i>variegatus</i>		<i>M. s.</i> f. <i>variegatus</i>	シマススキ
<i>M. s.</i> f. <i>hashimotoi</i>					ホソシマススキ
<i>M. s.</i> f. <i>zebrinus</i>	<i>M. s.</i> f. <i>zebrinus</i>	<i>M. s.</i> f. <i>zebrinus</i>		<i>M. s.</i> 'zebrinus'	タカノハススキ
<i>M. s.</i> f. <i>gracillimus</i>	<i>M. s.</i> f. <i>gracillimus</i>	<i>M. s.</i> var. <i>gracillimus</i>	<i>M. s.</i> subsp. <i>sinensis</i>	<i>M. s.</i> f. <i>gracillimus</i>	イトススキ
<i>M. s.</i> f. <i>crassirameus</i>		<i>M. s.</i> var. <i>nakaianus</i>		<i>M. s.</i> f. <i>crassirameus</i>	ハントウススキ
		<i>M. s.</i> var. <i>transmorrisonensis</i>		<i>M. s.</i> var. <i>transmorrisonensis</i>	ニイタカススキ
		<i>M. s.</i> var. <i>matsudae</i>			ホソバノコガネススキ
		<i>M. s.</i> var. <i>kanehirai</i>			キライススキ
		<i>M. s.</i> var. <i>flavidus</i>			コガネススキ
		<i>M. s.</i> var. <i>formosana</i>			ホソススキ
		<i>M. s.</i> var. <i>formosana</i> f. <i>glaver</i>			
		<i>M. s.</i> var. <i>keemunensis</i>			
		<i>M. s.</i> var. <i>sunanensis</i>			
		<i>M. s.</i> var. <i>longiaxis</i>			
		<i>M. condensatus</i> var. <i>boninensis</i>		<i>M. boninensis</i>	ムニススキ
<i>M. s.</i> var. <i>condensatus</i>	<i>M. s.</i> var. <i>condensatus</i>	<i>M. condensatus</i>	<i>M. s.</i> subsp. <i>condensatus</i>	<i>M. condensatus</i>	ハチジョウススキ

に、Makino (1913)によりススキの変種へと学名組換えされたハチジョウススキに関して、足立 (1958)は変種とし、大井(1942)も Makino (1913)に従い変種としたがのちに独立種に改めている(長田 1993)。Lee (1964a, b, d)は小穂と葉の形態学的・解剖学的結果を基に独立種とした一方、Koyama (1987)はススキの亜種とする見解を示しており、ススキの種内多型を考える上での分類学的問題点が残されたままといえる。近年では、ハチジョウススキを独立種としてススキに数品種を認める YList (米倉・梶田 2003)の見解が国内では多いようであるが、ススキ属植物の研究においてはススキの亜種や変種とする見解も依然として多い(例えば、Dwiyanti *et al.* 2013)。このようにススキの分類学的見解が分かれる一因は、大井 (1942)が指摘するように「変異が多いが何れも中間で連絡する」ことが挙げられるだろう。実際、ススキ、狭葉のイトススキ、ハチジョウススキを用いた葉の形態学的解析では、3種は連続変異であるであることが示されており(足立 1958)、足立 (1958)は、ススキの形態変異が大きい要因を自家不和合性(平吉ら 1956)のために多彩な遺伝子組合せが作られたと考察している。このことは、ススキの形態変異には地理的なまとまりがはっきりしないことの一因にもなっ

ている。

一方、開花期には明瞭な地理的変異が存在し、北方に産する系統は南方産の系統よりも早生である(足立 1958; 山田 2009)。同一圃場の栽培条件下においても系統間の開花順序は変わらないため、開花期の地理的勾配は環境変異ではなく遺伝的変異であると推察される。さらに、緯度のみならず標高によっても同様に開花期の違いがみられ、高標高のススキは同山の低標高のススキよりも早生であることが報告されている(足立 1958)。

4. ススキの系統地理パターン

形態的・生態的に多様な変異を持つススキであるが、遺伝的変異についてはどうであろうか。近年、ススキの系統地理学的研究が行われ、日本産ススキは集団間で遺伝子型を共有しているために集団間の遺伝的分化程度が低いものの、南西諸島のトカラ海峡(渡瀬線)付近を境に南に祖先系統、北に派生系統が分布していることが示されている(Shimono *et al.* 2013a; Hayakawa *et al.* 2014; 図-2)。さらに、中国、韓国、日本の在来ススキを用いた遺伝的解析より、中国南部に祖先系統を持つススキは、日本へと南方経路で侵入した後に朝鮮半島経路でも再侵入していることが明

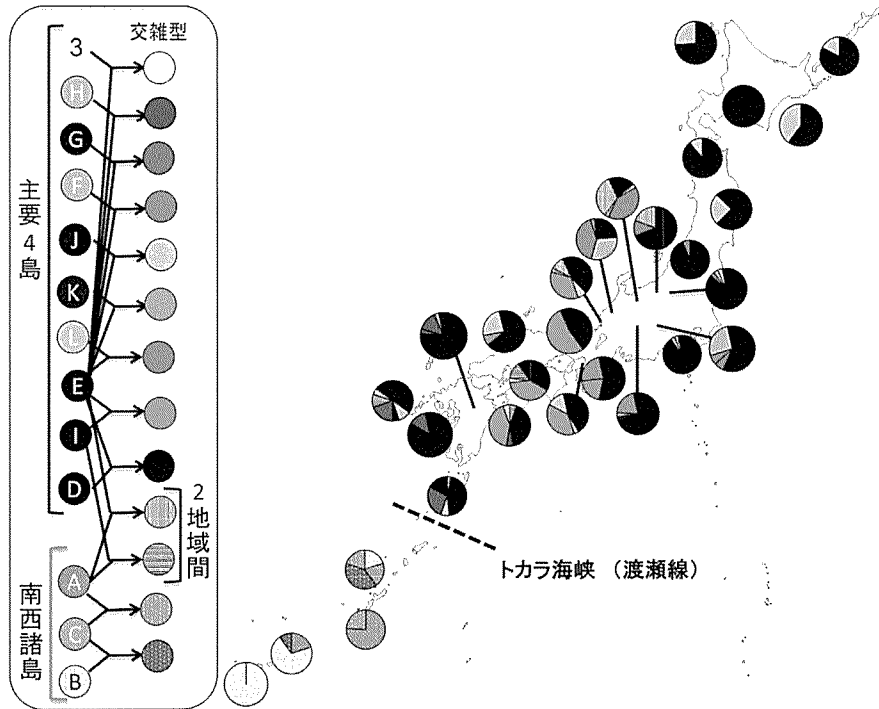


図-2 核 DNA の ITS 領域を用いたススキの地理的分布 (Hayakawa et al. 2014 を改変)
各門は集団内における各遺伝子型の頻度を示す。枠内に示した円は遺伝子型の凡例を示す。

らかとなった (Clark *et al.* 2014)。見出された合計 6 クラスターのうち、日本の主要 4 島 (北海道、本州、四国、九州) から見出された 2 クラスターは固有性が高く (Clark *et al.* 2014)、ススキの分散には海峡が地理的障壁として働いている一方、少数の系統が急速に分布拡大した結果であると考えられる (Shimono *et al.* 2013a ; Hayakawa *et al.* 2014 ; Clark *et al.* 2014)。以上から、日本産ススキは南方から北方へと分布を拡大してきた歴史を持ち、主要 4 島において固有な集団を形成していると考えられる。つまり、ススキの移動許容範囲は主要 4 島では比較的広いと考えられるが、南西諸島などの島嶼部には異なる遺伝的構造を持つ集団が生育しているため (早川ら 2014)、これらの集団に対する遺伝的かく乱が起きないように配慮が必要である。

他方、上述したように、ススキの開花期には北方系統が早生で南方系統が晩生という明瞭な地理的勾配が存在する (足立 1958 ; 山田 2009)。開

花期の早晚性は集団間の開花期が一致するか否かという遺伝的かく乱に係る重要な形質である。国内外来種問題は遺伝的特性のみならず生態的特性が異なる場合もリスクがあると判断されるため、遺伝的解析では明瞭な地域性がなくても生態的特性を加味した総合的な判断が必要である。また、ススキの地域性をより詳細に把握するためにも、今後は開花期の地理的勾配をもたらす開花関連遺伝子の解明や開花予測モデルの構築が必要であろう。

5. 外国産緑化植物の利用と遺伝的かく乱のリスク

実際の緑化に使用される在来種子の供給の多くは外国産在来種によって賄われている (環境省ら 2006)。その主な理由は、国内産種子は外国産種子の 2 ~ 20 倍以上と高額であること、各地域の国内産種子の供給体制が確立されていないため外国産種子に頼らざるを得ない状況が挙げられるだろう (環境省ら 2006 ; 表 -1)。ススキも例

外ではなく、人件費の安い中国産の緑化用種子は国内採取種子の1/10程度と安価であり、緑化植物として取り扱われる種子のほぼ100%が中国において採取されている(環境省ら2006)。そこで、中国産の緑化用ススキによる日本在来集団への遺伝的かく乱リスクを明らかにするため系統比較を行ったところ、市販の中国産緑化用ススキには日本からは未検出の系統が存在した(早川ら2014)。したがって、中国産の導入は日本在来系統に対する遺伝的かく乱リスクがあると考えられるため、自然公園のような自然度の高い地域における外国産緑化用種子の使用には注意が必要である。

6. 在来植物の系統地理パターンと移動許容範囲

近年、ススキ以外にも緑化に利用可能なパイオニア性の在来草本植物の系統地理学的研究が行われ、地域性のある種とない種が報告されている(Inamura *et al.* 2000; 保田・芝山 2003; Shimono *et al.* 2013b; 津田ら 2014; 下野 印刷中)。これらの研究では北海道や南西諸島の集団が欠けているなど日本全国を網羅した研究は少ないため、今のところ共通の明瞭な地理的分布パターンをパイオニア性草本植物に見いだすことはできない。今後、北海道と南西諸島の集団を解析することにより共通性が見出されるかもしれないが、現時点における本州、四国、九州の在来草本に明瞭なパターンを見出すことが難しいという結果自体が、一括りにはできない草本植物の生態的特色を反映しているのではないかと考えている。すなわち、世代サイクルが短い、かく乱地に依存的に分布する、分散能力が高いなどのパイオニア植物としての共通の特性と個々の種特性の組み合わせに応じて地理的分布パターンが決まっているのかもしれない。服部(2002)は、照葉樹林構成種において、最終氷期終了時の1万年前にレフュージアであったと想定される太平洋沿岸の7半島からの分布拡大について、現在のフロラと種子の分散能力から氷期後の分布拡大範囲は300 km程度としている。これは、系統地理学的研究

から導かれた木本植物の移動許容範囲100~200 kmよりやや広い範囲となっている。他方、上述の様にパイオニア性草本は照葉樹林構成種とは全く生態的特性が異なるため、最終氷期とその後の分布変遷も全く異なると推定されている。Clark *et al.* (2014)は、ススキの分布拡大に関して、2.1万年前の最終氷期最盛期には日本本土には分布していなかったが、1.4万年前の間氷期には本州のほとんどの地域まで一旦は分布を拡大し、その後の氷期も分布域を南に後退させたものの九州の阿蘇カルデラなどにおいて維持され、最終氷期終了時の1万年前には北海道に到達したと推測している。このような最終氷期やそれ以降の分布変遷の歴史が照葉樹林構成種とパイオニア性草本であるススキの地理的分布パターンの違いをもたらしているのかもしれない。興味深いことに、木本植物では遺伝的地域性が報告されている樹種が多数ある一方(例えば、小林・倉本 2006; 森林総合研究所 2011)、常緑広葉樹では地域性がない樹種も報告されており(Aoki *et al.* 2003, 2005)、地理的に離れた数サンプル間の数領域で多型が見つかる種の割合は3分の1かそれ以下であるという報告もある(青木・服部 2006)。今後、異なる生態的特性を持つ様々な植物種の系統地理学的結果を比較検討することによって、パイオニア性草本植物の地域性に関する一般解が見出せるかもしれない。

おわりに

国内外来種の緑化利用という観点では、現在のところ草本植物の明瞭な地理的分布パターンがある種はイタドリなど数例であり、遺伝的な面からは日本本土内における移動許容範囲が広く、在来系統に対する国内産緑化種子の遺伝的かく乱程度は相対的に小さいと考えられる。しかし、遺伝的特性が類似していたとしても生態的特性が異なる場合はリスクとなるため、そのような特性を持つ場合には地域を超えた種子の移動は予防原則からも慎むべきである。

地域集団間の移動に関しては、生態的・遺伝的

情報などの科学的知見が十分に得られていなく、対策の実施が難しい場合も多い。しかし、地方自治体においても国内外来種も含め地域版の侵略的外来種リストを作成してきめ細やかな対策と実施の必要性が要請されており（東岡 2014）、在来草本植物の産業利用に伴う国内外来種問題に対応していく必要があるだろう。

謝 辞

本研究を進める上でご指導をいただきました環境省の若松徹氏、(独) 農業・食品産業技術総合研究機構の黒川俊二氏、赤坂舞子氏、(独) 農業環境技術研究所の池田浩明氏、京都大学農学部の下野嘉子氏に感謝いたします。本研究は、環境省公害防止等試験研究費「緑化植物による生物多様性影響メカニズム及び影響リスク評価手法に関する研究 (2008-2012)」によって行いました。

引用文献

- 足立昇造 1958. ススキ属植物の飼料作物化に関する育種学的基礎研究. 三重大学農学部学術報告 17, 1-120.
- Aoki, K., T. Suzuki and N. Murakami 2003. Intraspecific sequence variation of chloroplast DNA among the component species of evergreen broad-leaved forests in Japan. *Journal of Plant Research* 117, 77-94.
- Aoki, K., T. Hattori and N. Murakami 2005. Intraspecific sequence variation of chloroplast DNA among the component species of evergreen broad-leaved forests in Japan II. *Acta Phytotax. Geobot.* 55, 125-128.
- 青木京子・服部保 2006. 植物地理学の立場から緑化植物の地域性を考える. *ランドスケープ研究* 70, 11-14.
- Clark, L.V, J.E. Brummer, K. Glowacka, M.C. Hall, K. Heo, J. Peng, T. Yamada, J.H. Yoo, C.Y. Yu, H. Zhao, S.P. Long and E.J. Sacks 2014. A footprint of past climate change on the diversity and population structure of *Miscanthus sinensis*. *Annals of Botany* 114, 97-107.
- Dwiyanti M. S., J. R. Stewart and T. Yamada 2013. Germplasm resources of *Miscanthus* and their application in breeding. In: Saha M. C., H. S. Bhandari and J. H. Bouton (eds) *Bioenergy feedstocks: Breeding and genetics*. pp. 49-66. John Wiley & Sons, Inc.
- 藤居眞理子 2001. ススキによる緑系染色の研究. *日本シルク学会誌* 10, 49-56.
- 藤本義昭 2001. たかがススキされどススキ. In: 藤本義昭 (編) *たかがススキされどススキ—イネ科植物の話*. pp. 1-31. 藤本植物研究所, 兵庫.
- 服部保 2002. 照葉樹林の植物地理から森林保全を考える. In: 種生物学会 (編) *保全と復元の生物学*. pp. 203-222. 文一総合出版, 東京.
- 早川宗志・下野嘉子・赤坂舞子・黒川俊二・西田智子・池田浩明・若松徹 2014. 日本在来ススキの地理的遺伝構造と遺伝的多様性. *日本草地学会誌* 60, 124-131.
- Hayakawa, H, M. Akasaka, Y. Shimono, S. Kurokawa, T. Nishida, H. Ikeda and T. Wakamatsu 2014. Phylogeography based on nrDNA ITS regions of native *Miscanthus sinensis* (Poaceae) populations in Japan. *Weed Biology and Management* 14, 251-261.
- 東岡礼治 2014. 行政の立場から外来生物法の今後を考える. *雑草研究* 59, 93-99.
- 平吉功・西川浩三・加藤隼三 1956. 飼料植物の細胞遺伝学的研究 (IV) ススキ属植物の自家不和合性. *育種学雑誌* 5, 19-22.
- 稲垣栄洋 2012. 世界が注目する茶草場の生物多様性—静岡茶が守る貴重な植物. *緑茶通信* 31, 33-36.
- 稲垣栄洋・大石智広・高橋智紀・松野和夫 2008. 除草の風土 13. 静岡県の茶園地帯に見られる管理された茶草ススキ草地. *雑草研究* 53, 77-78.
- Inamura, A., Y. Ohashi, E. Sato, Y. Yoda, T. Masuzawa, M. Ito and K. Yoshinaga 2000. Intraspecific sequence variation of chloroplast DNA reflecting variety and geographical distribution of *Polygonum cuspidatum* (Polygonaceae) in Japan. *Journal of Plant Research* 113, 419-426.
- 環境省自然環境局・農林水産省農村振興局・林野庁・国土交通省都市・地域整備局・国土交通省河川局・国土交通省道路局・国土交通省港湾局 2006. 平成17年度外来生物による被害の防止等に配慮した緑化植物取扱方針検討調査委託業務報告書. 283p.
- 小林達明・倉本宣 2006. 生物多様性緑化概論. In: 小林達明・倉本宣 (編) *生物多様性緑化ハンドブック*. pp. 13-57. 地人書館, 東京.
- Koyama, T. 1987. *Grasses of Japan and its neighboring regions: An identification manual*. Kodansha, Tokyo.
- 楠本良延 2010. 農業が育むもう一つの自然「茶草場の生物多様性」. 農業環境技術研究所成果報告会.
- 楠本良延 2011. 茶生産により育まれる「茶草場の生物多様性」. *技術と普及* 8, 58-59.
- 楠本良延 2014. 茶草場を介した生物多様性保全と茶生産の両立. *農業および園芸* 89, 360-365.
- Lee, Y.N. 1964a. Taxonomic studies on the genus *Miscanthus* II. Anatomical patterns of leaves. *Bot. Mag. Tokyo* 77, 122-130.
- Lee, Y.N. 1964b. Taxonomic studies on the genus

- Miscanthus* (3) Relationships among the section, subsection and species. Part 1. Journal of Japanese Botany 39, 196–203.
- Lee, Y.N. 1964c. Taxonomic studies on the genus *Miscanthus* (4) Relationships among the section, subsection and species. Part 2 Enumeration of species and varieties. Journal of Japanese Botany 39, 257–265.
- Lee, Y.N. 1964d. Taxonomic studies on the genus *Miscanthus* (5) Relationships among the section, subsection and species. Part. 3 Enumeration of species and varieties. Journal of Japanese Botany 39, 289–298.
- Makino, T. 1913. Observations on the flora of Japan. Bot. Mag. Tokyo 27, 243–260.
- 松村正幸・岩田悦行 1976. ススキを中心とする野草の利用慣行. In: 平吉功先生退官記念誌, ススキの研究, 日本のススキとススキ草地. pp. 177–211. 平吉功先生退官記念事業会, 岐阜.
- Numata, M. and M. Mitsudera 1963. Efficient environmental factors in relation to the growth and production of the *Miscanthus sinensis* Meadows in Japan. In: Numata, M. (ed.) Ecological studies in Japanese grasslands with special reference to the IBP area –Productivity of terrestrial communities–. Japanese Committee for the International Biological Program Vol. 13, pp. 71–84. University of Tokyo Press, Tokyo.
- 大形徹 1998. <茅>について—その呪術的効用をめぐって. 日本研究 18, 151–175.
- 大井次三郎 1942. 日本の禾本科植物第四. 植物分類及植物地理 11, 145–195.
- 長田武正 1993. 増補日本イネ科植物図譜. p. 672–687. 平凡社, 東京.
- Shimono, Y., S. Kurokawa, T. Nishida, H. Ikeda and N. Futagami 2013a. Phylogeography based on intraspecific sequence variation in chloroplast DNA of *Miscanthus sinensis* (Poaceae), a native pioneer grass in Japan. Botany 91, 449–456.
- Shimono, Y., H. Hayakawa, S. Kurokawa, T. Nishida, H. Ikeda and N. Futagami 2013b. Phylogeography of mugwort (*Artemisia indica*), a native pioneer herb in Japan. J. Heredity 104, 830–841.
- 下野嘉子 2015. ヨモギ (*Artemisia indica* Willd. var. *maximowiczii* (Nakai) H. Hara) ~緑化植物の観点から~. 草と緑 6. (印刷中)
- 森林総合研究所 2011. 広葉樹の稚苗の移動に関する遺伝的ガイドライン. 独立行政法人森林総合研究所, 茨城.
- 津田その子・小林聡・富田基史・阿部聖哉・松木吏弓・河津かおり・花井隆晃・鈴木素弘・守谷栄樹・藤井義晴 2014. 葉緑体 DNA ハプロタイプ分析による在来草本植物 10 種の地域性評価. 日本緑化学会誌 40, 72–77.
- 梅本信也・山口裕文 2002. 紀伊大島におけるチガヤとススキの利用と保全. 大阪府立大学大学院農学生命科学研究科学術報 54, 41–47.
- 山田敏彦 2009. エネルギー作物としてのススキ属植物への期待. 日本草地学会誌 55, 263–269.
- 保田謙太郎・芝山秀次郎 2003. 日本産チガヤ (*Imperata cylindrica*) の葉緑体 DNA 変異の地理的分布. Costal Bioenvironment 2, 51–58.
- 米倉浩司・梶田忠 2003. 「BG Plants 和名—学名インデックス」(YList). http://bean.bio.chiba-u.jp/bgplants/ylist_main.html (2014年8月26日).