

絶滅危惧種リュウノヒゲモと琵琶湖・淀川水系固有種ネジレモ に関する保全遺伝学的研究

金子有子（文学部）

キーワード：生物多様性保全、絶滅危惧種、リュウノヒゲモ、固有種、ネジレモ、
遺伝的多様性、遺伝的分化度、保全効果

1. はじめに

日本では、議長国を務めた生物多様性条約締結国会議が愛知で開かれた際に、我が国から世界に向けて発信した「里山イニシアティブ」を推進しようとする動きが強く、生物多様性の低下に対する戦略や施策において、里山のような二次的自然の保全と持続的利用に重きを置いている傾向がある。生物多様性の減少要因に、世界の 5 大絶滅要因には見られない「自然への働きかけの減少」が、日本では「第二の危機」として挙げられているのも大きな特徴である。それは、日本では自然資本の利用において生産性と持続性を高度に両立させてきた長い歴史によるところが大きいのかもしれない。

しかし、例えば、里山の方が原生林よりも生物多様性が高いという見解は、狭い視野でしか森林を見ていないことによる誤解だろう。潜在的な原生自然を民俗や宗教上の価値で崇めているわけではない。森林科学の分野では、二次林より原生林の方が総体としての生態学的機能が高く、総体としての生物多様性も高いことは多くの研究事例から支持されている。また、里山をかつてと同様の利用形態により復活させたとしても、原始的な自然が残っていなければ、潜在的な地域の生物多様性を復元することはできないことが、理論的研究などからも示唆されている。二次的自然には原始的な自然には見られない貴重な存在価値も見出されており、生態系の多様性という観点から、いずれも重要であることは間違いない。ただ、二次的な自然生態系の価値の多くは潜在的な自然生態系が失われた場合の代替的存在、second best としてのものである側面が強いことも確かだろう。

また、IUCN（世界自然保護連合：国家、政府機関、非政府機関で構成される世界最大の国際的な自然保護ネットワーク）や WWF（世界自然保護基金：国際的に活動する世界最大規模の非政府自然環境保護団体）の見解や活動でも明らかなように、種の多様性という観点から、野生生物の保護においては絶滅のおそれが高い種の保護が喫緊の課題であり、固有種が最重視される。現在の科学技術ではまだ、一度絶滅させてしまった生物を健全な姿では復元できない、すなわち、取り返しのつかない案件だからである。種の保存における健全な姿での存続とは、生物が生物たる所以の進化する存在であり続けることを保障する遺伝的な多様性を保持させることである。

ここでは、そのような視点から、日本および琵琶湖・淀川水系の固有種であるネジレモ（トチカガミ科）と、環境省が準絶滅危惧（NT）に指定しているリュウノヒゲモ（ヒルムシロ科）という 2 種

の沈水植物に関する事例研究の一部を紹介し、その研究成果からの保全施策や保護活動への提案を提示したい（環境省, 2015）。

2. 保全遺伝学とは

保全生物学（conservation biology）は、生物種の大量絶滅・衰退と生物学的侵入による生物相や生態系の全地球的規模での急激な変質を背景に、「現代生物学のあらゆる経験・技術を駆使してこの問題解決への寄与をめざす使命の科学」として誕生した学問分野である。保全生物学には、主に集団や個体の数の変動や群集構造などを調べる生態学的アプローチ（保全生態学：conservation ecology）と主に集団や個体の遺伝的な構造や多様性などを調べる遺伝学的アプローチ（保全遺伝学：conservation genetic）がある。さらに、社会科学的アプローチなどもあり、多岐に及ぶ複合領域を含む学際的な分野である。

保全遺伝学の目的は、遺伝的多様性の減少が生物の絶滅とどのように関係するのか、生物の絶滅を防ぐためには遺伝的多様性をどのように保つべきなのかなどについて指針を打ち出すことである。

3. 遺伝子レベルの多様性保全が意味するもの

生物多様性保全の中身は、1) 生態系の多様性、2) 種間の多様性、3) 遺伝子（種内）の多様性、4) 相互作用の多様性を、第一にこれ以上損失させないよう保持、次に損失速度を遅くすることである。短期的処置として生態系の修復・再生をしようとする際にはその必要性を十分に吟味する必要がある。行政・企業等では、既にある自然を現状維持する事業や活動より、新しく自然（その場所の本来の自然でない場合も含め）を創出する事業や活動の方が計画されやすいが、生物多様性の損失を食い止めることが先決であること、すなわち、自然の修復・再生を行うことより、生物多様性の圧迫要因を除く努力が必要である。このことは、生物多様性国家戦略 2012-2020 の戦略目標の一つとなっている。

遺伝子の多様性を守るのは、生物種はさまざまな地域集団から成り立っており、同種でも地域によって異なる遺伝組成と進化の歴史をもつため、保全すべき対象は、単なる「種」ではなく、地域固有の遺伝系統だからである。自然修復・再生事業や活動等で、生物種の人為的な導入を行う際には、①その地域固有の系統が損なわれないようにしなければならない。土砂の移動等に伴う生物の非意図的導入によって、その土地固有の系統が失われるリスクについても配慮をすべきである。また、②特定の種を保護、増殖する場合に、遺伝的多様性を保持する上で重要なことは、個体群内の遺伝的変異を保つことである。組織培養や少数の親から育てた種苗から再生された群落は遺伝的に均質で遺伝的多様性が低下するため望ましいとは言えない。日本生態学会生態系管理専門委員会（2005）が提唱した「自然再生事業指針」において、自然再生事業を進める上での原則のうち、前者①は「地域性保全の原則（風土性の原則）」、後者②は「変異性保全の原則（変異性維持の原則）」として知られている。

これら2つの原則は、遺伝的多様性の中身のうちの2つの異なる階層レベルに対応している。すなわち、種内に存在する多様性には、①地理的に離れた地域集団間レベルの遺伝的変異、②同一の局所

集団 (local population; patch population) 内の個体間レベルにみられる遺伝的変異である。この他、同一の地域集団 (meta-population; regional population) 内で恒常的に遺伝的な交流があるとみられる局所集団間レベルの遺伝的変異もある (鷲谷, 2006)。

望ましい植栽指針の確立に不可欠な保全遺伝学的情報を得るためには、①風土性の原則を守るために必要な分子系統地理学的傾向、各地域集団の分化程度、自家和合性と近交弱勢、外交配弱勢の程度に関する研究など、および、②変異性の原則を守るために必要な地域集団の持つ遺伝的な変異性の大きさ、異なる遺伝的特徴を持つ個体と生存・成長・繁殖特性や適応度との関係に関する研究などが必要となる。

本稿では、ネジレモ (*Vallisneria natans* (Lour.) H.Hara var. *biwaensis* (Miki) H.Hara) の琵琶湖南湖における局所集団の遺伝的特性、および、琵琶湖では絶滅したとみられるリュウノヒゲモ (*Potamogeton pectinatus* L.) の国内の各地域集団における遺伝的多様性について報告する。

4. 琵琶湖における沈水植物相の近年の動向

琵琶湖は日本最大の淡水湖である。渡り鳥が多く飛来する湿地として、1993年にはラムサール条約の登録湿地となっている。水生植物ではこれまで約 69 種類が報告されている (Mori and Miura, 1980)。水生植物は抽水植物 (茎や葉が水面から突き抜けて大気中に出る植物)、浮葉植物 (水底に根をつけ、葉が水面に浮く植物)、生活史の大部分を水中で過ごす沈水植物、根を水底につけず水面に浮いている浮遊植物に分類される (角野, 2014)。本稿で取り上げるネジレモとリュウノヒゲモはいずれも沈水植物である。

琵琶湖の沈水植物は、山口 (1938) によれば、1930 年代から 1940 年代にかけて 10 種類以上が消滅している。リュウノヒゲモやガシヤモク (*Potamogeton lucens* L. subsp. *sinicus* (Migo) H.Hara var. *teganumensis* Makino) は長年にわたって記録がなく、既に絶滅したと考えられている。また、生嶋ら (1962) によれば、ネジレモは、1960 年代までは、冬～春以外の季節における優占種であり、最も出現頻度の高い種であった。しかし、1970 年代以降は分布域が減少し続けており、1980 年代半ばには琵琶湖全域で減少が確認され出現頻度も 6 位に落ちた (浜端, 1991)。1994 年以降にも大幅に減少している (浜端, 2008; 芳賀ほか, 2006; 浜端, 2011; 中川ほか, 2014)。

5. 琵琶湖絶滅種リュウノヒゲモの保全遺伝学研究

5-1. 研究の背景と目的

沈水植物は、同一の水系ネットワーク内にしばしば遺伝的に均一な集団 (クローン集団) を形成することが知られている。しかし、水系による繋がりのない湿地間での連続性についてはあまり知られていない。水系による繋がりがないと果実・種子や植物体の移動が著しく制限され、湿地間の遺伝的分化が進みやすいという説や、水鳥や海水流により果実・種子や植物体が長距離散布され、湿地間の遺伝子流動は保たれているという説がある。リュウノヒゲモは水鳥の糞から多くの種子が見つかる

ことや、水鳥の糞から取り出した種子で発芽率が上昇すること等が分かっており、水鳥による散布の可能性が強く示唆されている（神谷, 2001）。本報告では、全国の湖沼集団を対象に、保全上の配慮事項を提示することを目的として、各湖沼集団内における遺伝的多様性を評価した。

5-2. 研究材料

リュウノヒゲモ (*Potamogeton pectinatus* L.) はヒルムシロ科リュウノヒゲモ属の多年生植物である (Kaplan, 2008)。世界に広く分布し、国内でも北海道から本州、四国、九州、沖縄の汽水域から淡水域まで分布する沈水植物である (角野, 2014)。

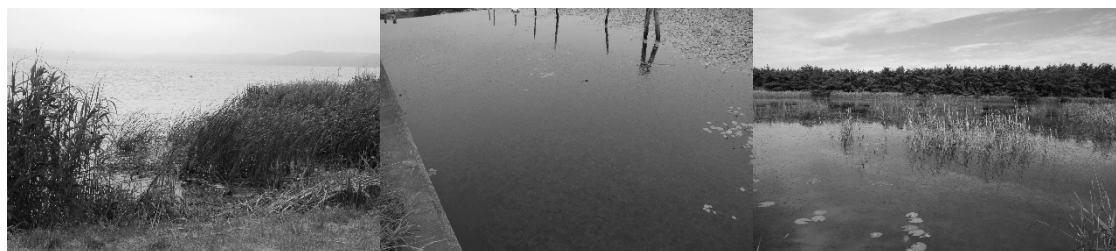
5-3. 研究方法

5-3-1. 調査集団と試料採取

2005 年に、リュウノヒゲモの分布が報告されている日本国内の 13 湖沼集団から、各々 10～46 ラメットの葉試料を採取した (表 5-1、写真 5-1、写真 5-2)。採集は湖岸に沿って等間隔で行い、採集箇所を GPS で定位した。葉試料はただちに水道水及び純水で十分に洗浄後、プラスチックバックに入れ、分析まで超低温槽 (-80℃) で保存した。

表 5-1 リュウノヒゲモの国内採取場所および解析試料数

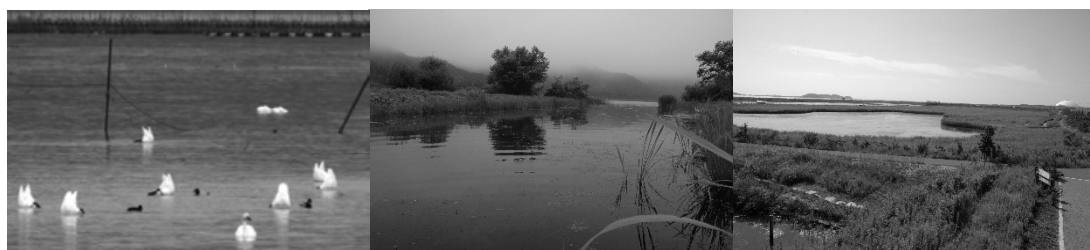
道府県	河川湖沼	解析試料数	自然度
北海道	クッチャロ湖	43	高
北海道	阿寒湖	32	高
北海道	塘路湖	40	低
青森県	鷹架沼	32	中
青森県	小川原沼	46	中
青森県	明神沼	32	低
宮城県	富士沼	10	中
茨城県	西浦・北浦	32	中
和歌山県	荒見用水路	32	低
和歌山県	桜谷川	38	中
鳥取県	水鳥公園	22	高
広島県	安浦用水路	32	低
山口県	きらら浜自然公園	22	高



小川原湖

西浦 (霞ヶ浦)

明神沼 (用水路跡)



米子水鳥公園

富士沼

きらら浜自然公園

写真 5-1 試料採取地の様子 (米子水鳥公園：神谷要氏、その他：著者撮影)

5-3-2. 遺伝分析

葉試料から改良 CTAB 法によりゲノム DNA を抽出し、公表されているリュウノヒゲモのマイクロサテライトマーカーのうち、*Potpec24*、*Potpec32*、*Potpec34*、*Potpec37*、*Potpec39*、*Potpec40*、*Potpec42* の 7 遺伝子座について解析し、シーケンサー (Genetic analyzer 3130xl, Applied Biosystems) を用いて多型解析を行った (Nies and Reusch 2004)。解析結果の良好であった 11 集団 (表 5-2) について、核 DNA のマルチローカスジェノタイプを決定し、クローン判別を行った。

5-3-3. 遺伝解析

推定されたクローン構成からクローン多様性 (ジェノタイプック多様性) の指数として、サンプル数が限られている場合のシンプソンの多様度指数 (D: Simpson's D) を計算した (Simpson, 1949; Pielou, 1969)。D は N 個体からなる集団から任意に 2 個体選んだ時に、その 2 個体が異なるマルチローカスジェノタイプである確率である。D の値は 0 から 1 の間の数値を取り、D の値が 1 の場合に多様度が最大となる。この指数は以下の式から求められる。

$$D = 1 \cdot \sum [n_i (n_i - 1) / N (N - 1)]$$

n_i は、 i 番目のジェノタイプであるラメットの数

5-4. 結果と考察

5-4-1. 国内の各地域集団における遺伝的多様度

マイクロサテライトマーカーによる多型解析からクローン判別し、各集団のクローン多様性の指数として、Simpson's D 指数を計算した。その結果、リュウノヒゲモ集団のクローン多様性はクローン植物の平均的な値に比して概して高く、特に、水鳥が多く飛来し、水深が浅くて均一な米子水鳥公園やきらら浜自然公園等の湖沼止水域で高かった。一方で、Simpson's D 指数の値は 0.000 から 0.990 まで集団により大きく異なっており、近畿地方唯一の産地である和歌山県荒見や明神沼等、人為的に刈り取り管理をされている用水路や河川流水域では低い傾向が見られた（表 5-2）。



写真 5-2 採取地の一つ、広島県安芸市の用水路（著者撮影）

表 5-2 リュウノヒゲモ集団のクローン多様性

道府県	河川湖沼	多様度指数	生育環境
北海道	阿寒湖	0.000	淡水湖
青森県	鷹架沼	0.677	汽水湖
青森県	小川原沼	0.857	汽水湖
青森県	明神沼	0.282	汽水・淡水路
宮城県	富士沼	0.500	汽水湖
茨城県	西浦・北浦	0.838	汽水湖
和歌山県	荒見用水路	0.512	淡水
和歌山県	桜谷川	0.758	淡水
鳥取県	水鳥公園	0.990	汽水湖
広島県	安浦用水路	0.593	汽水・淡水路
山口県	きらら浜自然公園	0.833	汽水湖

5-4-2. 保全施策や保護活動への提案

リュウノヒゲモ集団のクローン多様性は自然度の高い湖沼止水域で高く、用水路や河川等の流水域では低い傾向が見られた。特に、近畿地方唯一の産地でもある和歌山県では、近畿農政局紀伊平野農業水利事業建設所が、希少植物リュウノヒゲモに配慮した用水路の整備を継続してきている（図 5-1）。荒見井水路で人為復元された集団は 2005 年当時にはわずか 2 クローンから成る集団であった。もしその後の遺伝的なモニタリングを行えば、このような環境配慮型公共事業や保全活動の成果を検証できる可能性があり、移植再生や刈り取り等、人為的管理手法の検討や改善に役立つことが期待できる。



図 5-1 紀伊平野農業水利事業（荒見井水路）の紹介 HP より転載（近畿農政局, 2005）

6. 琵琶湖固有種ネジレモの保全遺伝学研究

6-1. 研究の背景と目的

ネジレモは琵琶湖・淀川水系の固有種であるが、琵琶湖においてはすぐに絶滅する状況にはない。しかし、ネジレモのような丈の低い水草は、浅瀬域の激減による生育域の消失や水際のレジャー利用や外来種の繁茂による生育環境の悪化などによって生育を圧迫されており、楽観視できる状況でもない。本研究では、近年一貫として減少してきたネジレモ集団の遺伝的多様性の現状を把握し、その損

失を防止することを目的として、各集団の遺伝的な特徴（変異性の高さや固有性）に基づいた保全の際の判断材料を提供しようとするものである。

6-2. 研究材料

ネジレモ（*Vallisneria natans* (Lour.) H.Hara var. *biwaensis* (Miki) H.Hara）はトチカガミ科セキショウモ属の多年生植物である。広義のセキショウモ（*Vallisneria natans* (Lour.) (Miki)）（Les et al., 2008）。琵琶湖・淀川水系の日本固有種であり、滋賀県の分布上重要種に指定されている（滋賀県生きもの総合調査委員会編, 2016）。

6-3. 研究方法

6-3-1. 調査集団と試料採集

琵琶湖南湖の 13 集団において水深 1.5 m 以浅の範囲でネジレモのシュートを採集した（図 6-1）。採集は湖岸に沿って等間隔で行い、採集箇所を GPS で定位した。採集したシュートは冷蔵状態で持ち帰り、付着物を蒸留水などで除去した後、葉身部のみをポリエチレン製のチャック袋に入れて解析まで-80℃の冷凍庫で保存した。

6-3-2. 遺伝分析

電気泳動実験は Shiraishi (1988) に従い、ポリアクリルアミドゲル電気泳動法により行った。解釈可能な染色パターンは 10 酵素種；アスパラギン酸アミノ酸転移酵素（*Aat-1*、*Aat-2*）、アルコール脱水素酵素（*Adh-1*、*Adh-2*）、酸性フォスファターゼ（*Acp*）、ジアホラゼ（*Dia*）、スパオキシドジスムタゼ（*Sod-1*、*Sod-2*）、フマラゼ（*Fum*）、ホスホグルコイソメラゼ（*Gpi*）、ホスホグルコムタゼ（*Pgm-1*、*Pgm-2*）、6-ホスホグルコン酸脱水素酵素（*6Pg*）、ロイシンアミノペプチダゼ（*Lap*）で得られ、14 遺伝子座を解析することができた。

6-3-3. 遺伝解析

10 酵素 14 遺伝子座での遺伝子型データから多遺伝子座遺伝子型（マルチローカスジェノタイプ）を求めた。各集団の多遺伝子座遺伝子型の構成から遺伝子型多様性について、シンプソン指数（D；Simpson 1949）を計算した。

6-4. 結果と考察

6-4-1. 南湖における各局所集団の遺伝的多様度

シンプソン指数（D）については、大津市大正寺川河口集団で最大値（D=0.972）、大津市坂本城址集団で最小値（D=0.782）を示した（図 6-1）。結果の詳細は中川ら（2014）を参照されたい。

6-4-2. 保全施策や保護活動への提案

琵琶湖南湖における固有沈水植物ネジレモの遺伝的多様性保全には、下記のような配慮が必要である。1980年代以降減少し続けていることから保全は必要であり、ネジレモが生育可能な浅水域を確保することが第一に重要と考えられる。中川ら（2014）によれば、南湖には遺伝的に近い複数の地域集団から成る東岸集団と西岸・南岸集団が存在することから、復元する際にはその地域に応じて同グループから材料を採取する必要がある。その基準として、図 6-1a に、遺伝的に近いグループに含まれる集団をそれぞれ黒丸、灰色の丸で図示した。この風土性の原則と並び、遺伝的多様性維持の原則に則ることが重要であることから、復元や人為導入の際にはその必要性を慎重に検討した上で、全体の遺伝的多様性を損なわないような地域集団から導入材料を採取すべきである。

さらに、復元以前に必要なこととして、既存の集団を保持することが重要である。その際の判断材料として、2つの図を作成した（図 6-1b, c）。一つには、遺伝的多様性の保全効果が高い地域の目安として、図 6-1b を作成した。ここでは、琵琶湖のネジレモが保有する全対立遺伝子の保有率が高い集団ほど保全効果が高いと考え、保有率を基準にカテゴリ分けを行った。また、固有ないし希少な遺伝子型を持つため保護の重要度が高い地域の目安として、図 6-1c を作成した。ここでは、固有（黒丸で図示）ないし出現頻度 5%以下の希少な対立遺伝子の保有率が高い集団ほど保護の重要度や必要性が高いと考え、保有率を基準にカテゴリ分けを行った。このような基準に基づいて優先的に保護すべきエリアの選定が行われることが期待される。

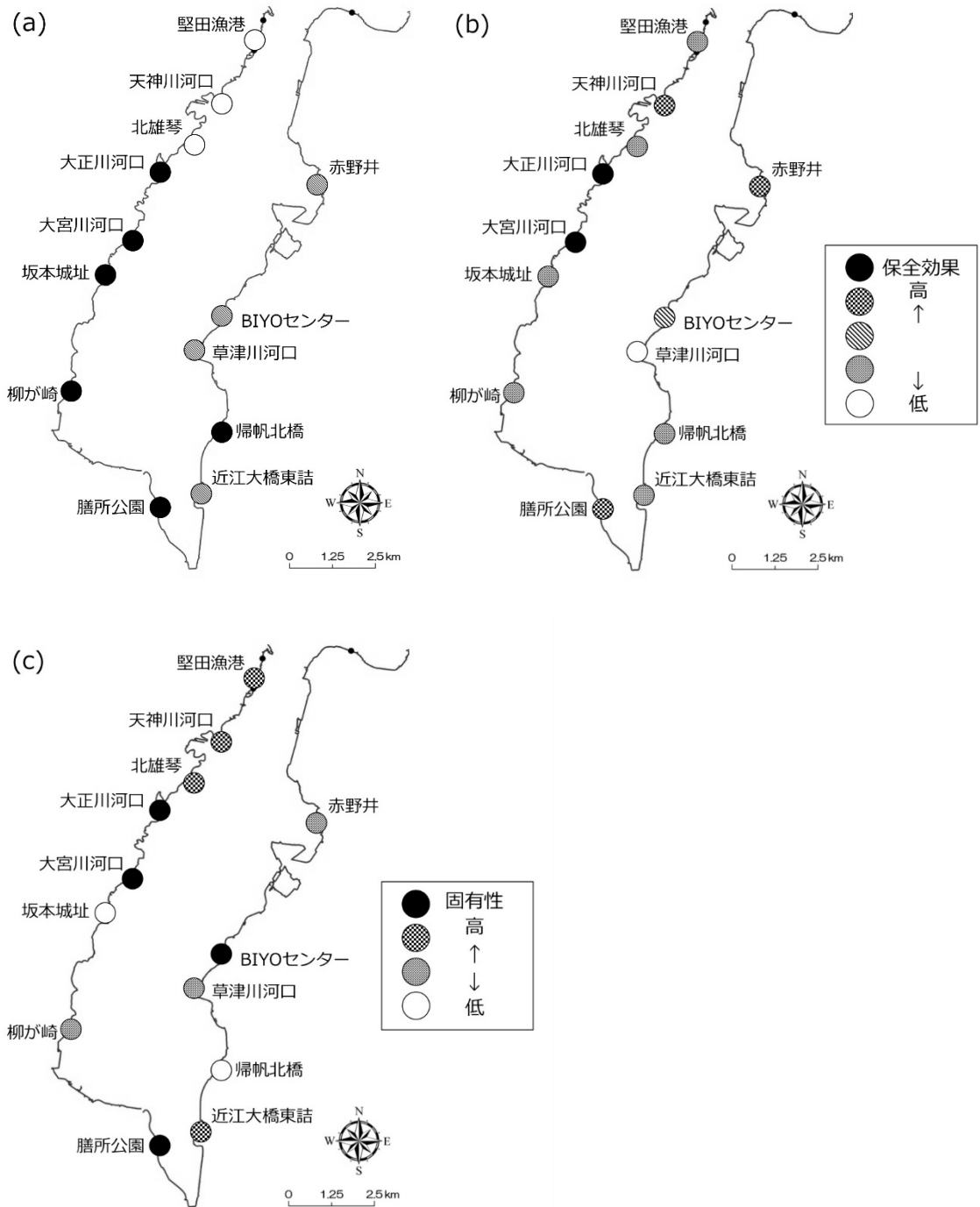


図 6-1 (a) 遺伝的分化、(b) 保全効果、(c) 保護の必要性

7. おわりに

生物多様性とは何か、なぜ生物多様性を守らなくてはいけないのか、という質問に、生態学者や保全生物学者ならおそらく少なくとも一度は直面するだろう。そして、自然度の高い生態系や生き物の価値を社会に認めてもらおうとする際に、生態系サービスや経済的価値といったものさしを持ち込まざるを得ないのは、主に、人間中心主義で、常に人間本位の視点からしか世界を捉えることのない人々が圧倒的多数だからだろう。もしも世の中の大多数の人が、内なる自然に思いを馳せ、外なる自然には唯一無二の代替不可能な存在価値が無条件に備わっていると感じ、生命に深い畏敬の念を持っているならば、そのような尺度を持ちだす必要はない。そういう人たちからは、そもそも前述のような問いも生じない。しかし、さまざまな世論調査や意識調査からも明らかのように、日本では、ほとんどの人が、自分となんら直接の接点もない自然や生き物たちの行く末などに経済的豊かさを犠牲にしたり多額の税金を投じたりするほどの価値はなく、特段の関心もなく、自分の毎日の生活の方がはるかに大事だと考えている。そのような社会では、人類の存続に関わる重大で喫緊の課題だということに一定の国際的コンセンサスが得られている環境問題に対して、一刻も早い解決を図ろうとすると、必然的に、地球あるいは地域生態学や保全生物学の立場からの将来予測や主張の妥当性や正当性を、科学的データや論証によって示そうとするしかなくなる。それでも、そこに熱心に関わる人たちの背景にあるのは、おそらく人間社会あるいはホモ・サピエンスの存続可能性に対する危機感だけではなく、もっと止むに止まれぬ感情であると信じたい。もしそうした人々の努力によって、次世代にかけがえのない自然や好ましい地球環境が受け継がれたとしても、そのような心を次世代に持ち続けてもらえなければ、その先の未来はないだろう。そういう価値観や世界観を次世代の心に受け継いでいくことこそが、生物多様性や環境の保全に関わる人間の責務であるように思う。そのためには、大人によってすべてお膳立てされた中での環境教育だけでは不十分に違いない。使命の科学として誕生した保全生物学や環境科学に携わる者として何ができるのか、課題は尽きない。

8. 謝辞

本稿のリュウノヒゲモに関する報告内容は、科学研究費補助金基盤研究(A)(2)「東アジアにおける水鳥のフライウェイ中継湿地での水生生物相の分布と遺伝的多様性」(課題番号: 16255004、研究代表者: 滋賀県立大学・浜端悦治)の一環として実施した川瀬大樹博士(京都大学生態学研究センター)との共同研究の一部に基づいている。また、ネジレモに関する報告内容は、滋賀県琵琶湖環境科学研究センター「南湖生態系の順応的管理方法に関する研究」の一環として実施した中川昌人博士(京都大学総合博物館)との共同研究の一部に基づいている。なお、所属はいずれも研究実施当時のものである。上記の方々に記して深く感謝します。

〈引用文献〉

- 芳賀裕樹・大塚泰介・松田征也・芦谷美奈子. 2002 年夏の琵琶湖南湖における沈水植物の現存量と種組成の場所による違い. 陸水学雑誌 67: 69-79. 2006.
- 浜端悦治. 琵琶湖の沈水植物群落に関する研究 (1) 潜水調査による種組成と分布. 日本生態学会誌 41: 49- 63. 1991.
- 浜端悦治. 琵琶湖における沈水植物群落に関する情報の収集と分布状況の変遷に関する研究. 平成 19 年度滋賀県琵琶湖環境科学研究センター委託研究報告書. 滋賀県琵琶湖環境科学研究センター. 大津. 2008.
- 生嶋功・古川優・池田准蔵. 琵琶湖の水生高等植物の現存量. 千葉大学理学部紀要 3: 483-494. 1962.
- 角野康郎. ネイチャーガイド 日本の水草. 文一総合出版. 東京. 2014.
- 神谷要. 水鳥の糞から取り出したリュウノヒゲモ *Potamogeton pectinatus*. L. の種子の発芽について. 水草研究会報 72: 36-37. 2001.
- 環境省. 環境省レッドリスト 2015 植物 I (維管束植物). 2015.
- Kaplan Z., A taxonomic revision of *Stuckenia* (Potamogetonaceae) in Asia, with notes on the diversity and variation of the genus on a worldwide scale. Folia Geobot. 43: 159-234. 2008.
- 近畿農政局 HP (<http://www.maff.go.jp/kinki/seibi/sekei/kokuei/kiiheiya/kiiheiya08.html>) 2005 年確認.
- Les D.H., S.W.L. Jacobs, N.P. Tippery, L. Chen, M.L. Moody and M. Wilstermann-Hilderbrand. Systematics of *Vallisneria* (Hydrocharitaceae). Syst. Bot. 33: 49-65. 2008.
- Mori S. and T. Miura. List of plant and animal species living in Lake Biwa. Mem. Fac. Sci., Kyoto Univ., Ser. Biol., 8: 1-33. 1980.
- 中川昌人・金子有子・西野麻知子. 琵琶湖南湖における固有種ネジレモの遺伝的変異と遺伝子流動. 保全生態学研究 19: 3-14. 2014.
- Nies G and Reusch TBH. Nine polymorphic microsatellite loci for the fennel Pondweed *Potamogeton pectinatus* L. Mol Ecol Notes. 4: 563-565. 2004.
- 日本生態学会生態系管理専門委員会. 自然再生事業指針. 保全生態学研究 10: 63-75. 2005.
- Pielou EC. An introduction to mathematical ecology. Wiley-Interscience, New York. 1969.
- 滋賀県生きもの総合調査委員会編. 滋賀県で大切にすべき野生生物 滋賀県レッドデータブック 2015 年版. 滋賀県. 大津. 2016.
- Shiraishi S. Inheritance of isozyme variation in Japanese blackpine, *Pinus thzambergii* Parl. Silvae Genetica 37: 93-100. 1988.
- Simpson EH. Measurements of diversity. Nature 168: 688. 1949.
- 鷲谷いづみ編. サクラソウの分子遺伝生態学 エコゲノム・プロジェクトの黎明. 東京大学出版会. 東京. 2006.
- 山口久直. 琵琶湖南部における高等水生植物の生態分布. 生態学研究 4: 17-26. 1938.