

モモの形質に関連したSSRマーカーの取得

大橋義孝^{*1}・小野勇治^{*2}・木幡栄子^{*3}・岡田初彦^{*4}
佐藤守^{*5}・山口正己^{*6}・西谷千佳子^{*7}・山本俊哉^{*7}

Development of SSR Markers Associated
with Phenotypic Characteristics in Peach

Yoshitaka OHASHI^{*1}, Yuji ONO^{*2}, Eiko KOHATA^{*3}
Hatsuhiko OKADA^{*4}, Mamoru SATO^{*5}, Masami YAMAGUCHI^{*6}
Chikako NISHITANI^{*7} and Toshiya YAMAMOTO^{*7}

Abstract

Both qualitative and quantitative phenotypic characteristics were analyzed for 48 peach cultivars by the recursive partitioning method based on genotypes of 68 SSR markers covering all 8 linkage groups. Several associated SSR markers were successfully identified for some qualitative characteristics, i.e., male sterility, fruit acidity and fruit flesh color. It was shown that the obtained SSR markers for 3 qualitative traits located close positions to their previously reported regions in genetic linkage maps. It was also revealed that the obtained associated markers could be applicable as selection markers based on the evaluation of 233 peach seedlings from 8 cross combinations. Two SSR markers could be identified to associate with the quantitative characteristic maturing time, resulting that SSR allele (genotype) and trait values showed the significant correlation. In this study, some characteristic-associated SSR markers were obtained, which will be used as marker-assisted selection in peach breeding programs.

Key word : peach, SSR marker, qualitative character, quantitative character
キーワード : モモ・SSRマーカー・質的形質・量的形質

受理日 平成23年11月17日

^{*1}福島県農業総合センター果樹研究所（現福島県県北農林事務所安達農業普及所） ^{*2}福島県農業総合センター果樹研究所（現農業総合センター作物園芸部） ^{*3}福島県農業総合センター果樹研究所（現農業総合センター企画経営部） ^{*4}福島県農業総合センター果樹研究所（現福島県県北農林事務所伊達農業普及所）
^{*5}福島県農業総合センター果樹研究所 ^{*6}独立行政法人農業・食品産業技術総合研究機構果樹研究所（現東京農業大学） ^{*7}独立行政法人農業・食品産業技術総合研究機構果樹研究所

1 緒言

形質と関連した遺伝子を探索するための方法として、統計学を基礎としたアプローチがある。このアプローチは形質と遺伝子多型との関連から、形質マッピングを行うことが可能である。遺伝統計学を用いた形質マッピングには、様々な種類があるが、その一つに、表現形をゲノムワイドに解析することができる連鎖不平衡を利用した解析がある。ヒトでは、国際ハップマッププロジェクトが進行中であり、シロイヌナズナのFlowering Time関連遺伝子CRY2のマッピングの報告がある¹⁾。

果樹では、単一因子形質の解析とマッピングや連鎖マーカーの取得について多数報告されており、モモ (*Prunus persica* (L.) Batsch) では、サクラ属の異なる連鎖地図を統合することにより、異なる地図上に位置付けられた28の形質座の同定が報告されている²⁾。また、ナシでは黒星病抵抗性遺伝子のマッピングの報告がある³⁾。また、果実形質については、QTL解析が報告されている。QTL解析では、F1、バッククロス、F2など、特定の組合せ集団の十分な数の個体を用いて解析を行い、形質に関連する座の数や作用力、相加効果や相乗効果の同定が可能であるが、特定の親で解析された結果が他の組合せに利用できない場面が多いという問題がある。一方、連鎖不平衡解析は、果樹では時間のかかる特定親組合せの多数の後代個体を育成する必要はないが、解析する集団の構造化、使用するマーカー数について配慮する必要があり⁴⁾、現在までに、果樹で判別分析や連鎖不平衡を利用した形質関連マーカーの取得の報告はない。

判別分析は、品種の特性(形質)とSSRマーカー遺伝子型の情報を基に行ない、判別分析を行うソフトウェアとして、Helix Tree (Golden Helix Inc.) などがある。Helix TreeソフトウェアはハプロタイプやSNPなどの遺伝子多型情報と、環境因子、薬の効用などとの関係を解析することが可能である。その解析はRecursive partitioning法と呼ばれ、P-valueによる仮説検定を用いて従属変数と独立変数との間で関連を示すエントリを分割することにより、着目する因子とその他の因子との関連性を分析するものである^{6) 7)}。

日本の栽培モモは「上海水蜜桃」が起源であると報告されている⁵⁾。現在の栽培品種の多くが、「上海水蜜桃」から2~数世代進んだ交雑品種で、「白桃」や「あかつき」を両親とする品種やその中の近縁関係にある品種が数多く存在する。また、染色体のほぼ全域をカバーするSSRマーカー遺伝子型とモモの形質データを基に、連鎖不平衡理論を用いた判別分析ができる

のではないかと判断した。

本研究では、モモ48品種を用いて全連鎖群をカバーするSSRマーカー遺伝子型と質的形質および量的形質を数値化したデータを用いて、Helix Treeソフトウェアでモモの形質と関連するマーカーの取得を試みた。取得した形質と関連するマーカー(区分マーカー)が、育種の選抜に使用できるかどうかを実生集団で検証し、区分マーカーの有効性を検討した。さらに、用いたモモ品種の集団の構造化の程度と結果(擬陽性程度)を議論した。

2 試験方法

(1) 供試品種とDNA抽出方法

日本の主要経済栽培品種を含むモモ48品種(別表1)と、交雑実生集団8集団(ゆうぞら×ちよひめ: 27個体、あきぞら×ちよひめ: 17個体、あかつき×はつおとめ: 29個体、ゆうぞら×モモ福島8号: 29個体、川中島白桃×モモ福島8号: 35個体、川中島白桃×ゆうぞら: 27個体、川中島白桃×ちよひめ: 23個体、長沢白鳳×黄金桃: 36個体)の合計223個体を用いた。モモの若葉100mgからDNeasy Plant Mini Kit (Qiagen)を用いて、ゲノムDNAを抽出し、以下の分析に供試した。

(2) 各品種および実生の形質評価

形質のデータは、福島県農業総合センター果樹研究所(福島市飯坂町)の数年~30年間の栽培試験に基づき、福島でもっとも栽培面積の広い「あかつき」を標準品種としてデータを補正し、年次間差、環境要因差、樹齢による差を最小限に抑えたデータセットとした。表現形質として13種類を評価し、うち花粉粘性、酸味、果肉色、離核性、溶不溶性、硬軟肉性は質的形質で、モモ連鎖地図上の位置がおおよそ同定されている。収穫期、果皮着色、果肉紅色素、核紅色素、糖度、pH、一果重は量的形質で、複数の遺伝子の関与が示唆されている。データセットは、形質のデータを質的形質については、2~3つにクラス分けを行った。量的形質については、4~12にクラス分けを行い数値化した(別表1)。交雑実生の形質データは、最低3年間の果実品質調査を経た個体について、「あかつき」を標準品種として補正し、解析に用いた。

(3) SSRマーカー遺伝子型の分析

SSRマーカーとして、農研機構果樹研究所^{5) 8) 9)}および欧米^{10) ~16)}で開発されたSSRマーカー約250種類からスクリーニングした合計76種類を供試した(別表

2)。SSRマーカーは波形ピークが明瞭に生じ、品種間で多型がみられ、かつゲノム全領域をカバーするものを用いた。

PCRは10 μ l (10mM Tris-HCl (pH8.3)、50mM KCl、1.5mM MgCl₂、0.1mM dNTPs、5'末に蛍光標識 (Fam/Vic/Ned) した5 pmol/ μ lのプライマー、非蛍光の5 pmol/ μ lのプライマー、5 ngのゲノムDNA、0.5unitのTaq polymerase (Invitrogen))の系で行った。反応温度は、denatureを94°C 1分、annealingを50–55°C 1分、extensionを72°C 1分を35サイクルで行った。

PCR反応の後、増幅産物をDNAシーケンサーで分離・分画してフラグメント解析を行った。DNAシーケンサー Prism 377 (Applied Biosystems) では、変性アクリルアミドゲルを用いてPCR増幅産物を分離し、内部標準の蛍光ラベルサイズマーカー GS350TAMRAを指標にして、GeneScan解析ソフト (Applied Biosystems) で解析した。3100または3130xl DNAシーケンサー (Applied Biosystems) では、高分子ポリマーPOP4もしくはPOP7を用い、内部標準の蛍光ラベルサイズマーカー400HD-ROXを指標にして、GeneScan解析ソフト (Applied Biosystems) で解析した。増幅したSSRフラグメントの長さを整数値で表記し、SSRフラグメントの組合せを遺伝子型とし、各品種の遺伝子型を決定した (別表3)。

(4) Helix Tree解析による判別分析

解析は、各品種の形質データとSSR遺伝子型データを基に、Helix Treeソフトウェア (Golden Helix Inc.) を用いて判別分析を行い、区分マーカー=形質と関連するマーカーを取得した。

(5) 区分マーカーの検証

検証には交雑実生集団8集団 (ゆうぞら×ちよひめ: 27個体、あきぞら×ちよひめ: 17個体、あかつき×はつおとめ: 29個体、ゆうぞら×モモ福島8号: 29個体、川中島白桃×モモ福島8号: 35個体、川中島白桃×ゆうぞら: 27個体、川中島白桃×ちよひめ: 23個体、長沢白鳳×黄金桃: 36個体) の合計223個体を用いた。

質的と報告されている形質は、交雑実生の区分マーカーにおける遺伝子型と実際の形質から組み換え価を算出した。量的と報告されている形質については遺伝子型と実際の形質が一致する割合 (= 選抜率) について調査し、区分マーカーが交雑実生集団の選抜に利用可能かどうかを検証した。

解析により取得した区分マーカーの選抜精度を向上するために、区分マーカーの近傍にある別のマーカーを選び、品種および交雑実生で検証し、選抜に利用可能かどうかを検証した。

3 試験結果

(1) SSRマーカー解析

連鎖地図上の座位が同定されているSSRマーカー約250種類を用いて解析を行った結果、76種類のSSRマーカーで多型がみられた (表1)。各連鎖群に7~14種類のSSRマーカーが座乗しており、第7連鎖群ではギャップが見られたが、そのほかの連鎖群ではほぼ全域をカバーしていた。各SSRマーカーは、2~8種類の対立遺伝子がみられ、合計286で、遺伝子座あたりの対立遺伝子の平均は3.76であった。SSRマーカーのヘテロ接合度の観測値 (HO) は0.538で、ヘテロ接合度期待値 (HE) は0.499で、多型情報量 (PIC値) は0.437であった。遺伝子型は3~14種類あり、平均で6.26であった。

(2) 各品種の形質評価

栽培試験データから、花粉稔性、酸味、果肉色および肉質溶性は、2つのタイプにクラス分けをすることができた。酸味は、供試した48品種の中で酸味のある品種が3品種 (「上海水蜜桃」、「橘早生」、「伝十郎」) のみであり、肉質溶性では2品種 (「阿部白桃」、「もちづき」) のみであった。粘離核と硬軟肉は、3つのクラスに分けることができた (別表1)。これらの質的形質とされている形質については、2~3つのクラスに分けることができた。

収穫期の早晚では、最も早く収穫できる「はつおとめ」(6月下旬) から、最も遅い「あきぞら」(9月下旬) まで期間が長く、10クラスに分けた。同様に、果実重は12クラスに、果皮着色、糖度、pHは6クラス、果肉紅色素は4クラス、核周紅色素は5クラスに分けた。これらの形質については、クラス数が多く、複数の遺伝子の関与が示唆された。これらの数値化した形質のデータセットとSSR遺伝子型データを基にHelix Treeソフトウェアで解析を行った。

(3) Helix Tree解析

Helix Treeソフトウェアを用いて、モモ品種の果実および花の形質とSSR遺伝子型との関連を解析し、区分マーカーとしてP値が1.0E-05以下の相関の高いものを選抜した (図1)。8種類の形質で1~3つの区分マーカーを得ることができ (表2)、5種類の形質に

表1 モモ48品種での76種類のSSRマーカーの特性

SSRマーカー	対立遺伝子数	HE	HO	PIC	遺伝子型数
MA004b	2	0.500	0.396	0.375	3
CPPCT016	2	0.457	0.500	0.353	3
MA051a	5	0.607	0.458	0.534	8
CPPCT027	3	0.420	0.479	0.354	4
UDP96-005	5	0.765	0.854	0.729	12
CPPCT026	5	0.712	0.792	0.664	10
pchgms3	4	0.590	0.708	0.512	6
CPPCT034	2	0.422	0.521	0.333	3
MA030a	3	0.341	0.417	0.300	3
M4c	6	0.786	0.896	0.754	14
BPPCT016	4	0.635	0.708	0.589	9
CPPCT029	4	0.423	0.417	0.374	6
M15a	4	0.446	0.375	0.408	8
BPPCT028	5	0.194	0.167	0.189	5
第1連鎖群平均	3.86	0.521	0.549	0.462	6.71
PaCITA27	2	0.495	0.396	0.372	3
MA024a	3	0.301	0.312	0.270	4
M1a	3	0.498	0.583	0.384	4
UDP98-025	4	0.309	0.312	0.289	5
MA069a	5	0.559	0.562	0.509	9
BPPCT001	4	0.551	0.625	0.513	8
BPPCT034	5	0.538	0.604	0.474	8
MA007a	4	0.676	0.708	0.616	9
BPPCT024	5	0.714	0.833	0.660	10
UDP98-410	6	0.782	0.812	0.748	14
第2連鎖群平均	4.10	0.542	0.575	0.484	7.40
BPPCT007	5	0.666	0.729	0.620	11
MA066a	4	0.675	0.750	0.625	10
BPPCT039	3	0.377	0.438	0.326	4
UDP96-008	3	0.642	0.708	0.570	6
MA015a	6	0.706	0.771	0.657	13
MA031a	2	0.385	0.438	0.311	3
MA068a	3	0.618	0.750	0.548	6
第3連鎖群平均	3.71	0.581	0.655	0.522	7.57
CPPCT028	5	0.563	0.625	0.501	7
CPPCT005	6	0.434	0.479	0.383	8
PaCITA6	3	0.081	0.083	0.079	3
MA053a	3	0.510	0.696	0.391	4
M12a	2	0.498	0.688	0.374	3
BPPCT023	2	0.291	0.271	0.249	3
BPPCT035	2	0.444	0.458	0.346	3
第4連鎖群平均	3.29	0.403	0.471	0.332	4.43
CPPCT004A	2	0.353	0.417	0.291	3
MA026a	5	0.582	0.708	0.534	7
UDP98-414	7	0.474	0.479	0.436	8
CPPCT036	4	0.190	0.188	0.179	4
PaCITA21	4	0.521	0.646	0.437	6
BPPCT017	6	0.686	0.729	0.627	10
CPPCT013	2	0.451	0.479	0.349	3
PceGA25	2	0.444	0.500	0.346	3
BPPCT014	3	0.428	0.479	0.345	4
第5連鎖群平均	3.89	0.459	0.514	0.394	5.33
UDP98-416	3	0.502	0.479	0.411	5
BPPCT042	2	0.497	0.500	0.373	3
EPPCU3855	2	0.291	0.312	0.249	3
CPST012	4	0.695	0.625	0.635	10
M19a	2	0.437	0.521	0.342	3
EPPCU2828	2	0.495	0.562	0.372	3
BPPCT025	7	0.754	0.771	0.715	13
EPPB4222B	4	0.548	0.562	0.446	6
MA040a	5	0.631	0.638	0.590	11
UDP98-412	6	0.750	0.717	0.706	13
CPPCT031	3	0.348	0.396	0.316	4
PaCITA12	3	0.498	0.479	0.384	4
CPPCT030	3	0.390	0.396	0.322	4
第6連鎖群平均	3.54	0.526	0.535	0.451	6.31
CPPCT022	8	0.452	0.438	0.435	11
CPST004	2	0.099	0.104	0.094	2
EPPCU5814	2	0.353	0.333	0.291	3
EPPCU8891	2	0.264	0.229	0.229	3
CPST033	5	0.449	0.417	0.387	7
EPPCU5176	4	0.325	0.375	0.284	4
CPPCT017	5	0.633	0.646	0.569	9
第7連鎖群平均	4.00	0.368	0.363	0.327	5.57
MA006b	3	0.291	0.312	0.272	4
UDP96-019	4	0.621	0.646	0.567	8
MD201a	3	0.531	0.625	0.448	5
MA035a	5	0.562	0.562	0.470	6
MA017a	4	0.550	0.542	0.474	7
CPPCT006	3	0.400	0.500	0.341	4
M6a	4	0.677	0.854	0.616	8
MA013a	4	0.664	0.729	0.609	9
UDP98-409	3	0.514	0.646	0.410	4
第8連鎖群平均	3.67	0.534	0.602	0.467	6.11
全連鎖群平均	3.76	0.499	0.538	0.437	6.26

注1) HE: ヘテロ接合度の期待値
 注2) HO: ヘテロ接合度の観測値
 注3) PIC:多型情報量

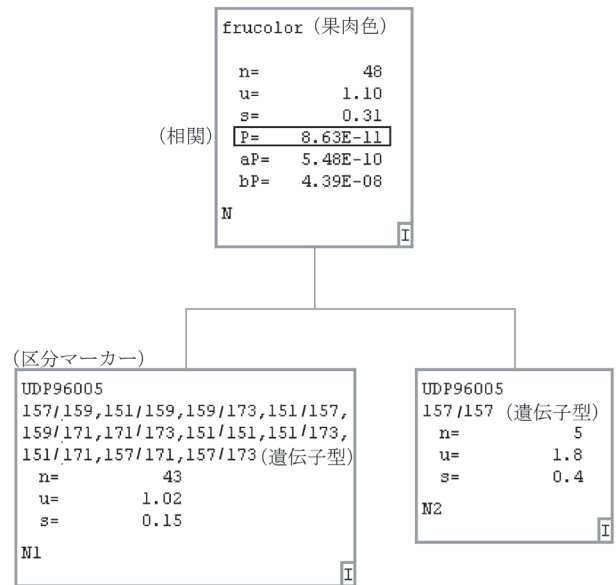


図1 Helix Treeによる形質と遺伝子型の関連解析

については有意な区分マーカーは得られなかった。質的と報告されている形質では硬軟肉性を除く5種類の形質で、P値が1.0E-08以下と非常に高い相関を示した。花粉稔性は第6連鎖群上部に位置するBPPCT042と、酸味では第5連鎖群上部に位置するMA026a、果肉色では第1連鎖群中央部に位置するUDP96-005、M4c、pchgms3、粘離核では第4連鎖群下部に位置するCPPCT005と相関が高く、これらは既報の形質の座位とほぼ一致していた。肉質溶性は第6連鎖群の下部に位置するBPPCT025と第1連鎖群下部に位置するBPPCT028、CPPCT029と相関が高かった。

量的と報告されている形質では、収穫期、果皮着色、糖度の区分マーカーが選抜された。量的形質は質

表2 形質の区分マーカー

形質	SSRマーカー	P値	連鎖群
花粉稔性	BPPCT042	3.62E-08	G6
酸味	MA026a	1.33E-17	G5
果肉色	UDP96-005	8.63E-11	G1
	M4c	4.73E-10	G1
	pchgms3	2.01E-06	G1
粘離核	CPPCT005	5.55E-09	G4
肉質溶性	BPPCT025	4.79E-11	G6
	BPPCT028	3.17E-08	G1
	CPPCT029	3.17E-08	G1
収穫期	M12a	2.21E-06	G4
	M6a	5.53E-06	G8
	MA013a	5.53E-06	G8
果皮着色	BPPCT025	2.81E-07	G6
糖度	PaCITA27	1.09E-06	G2

的形質と比較すると相関が低く、果皮着色の第6連鎖群に座乗しているBPPCT025の2.81E-07が最も高かった。収穫期では第4連鎖群中央部に位置するM12aの他に、第8連鎖群中央部、第2連鎖群上部と異なる連鎖群に座乗する複数の区分マーカーが選抜された。糖度では、第2連鎖群に位置するPaCITA27が得られた。

(4) 区分マーカーの検証

取得した区分マーカーが、交雑実生集団の選抜に利用可能かどうかの検証を行った。Helix Treeの結果、果肉色を区分するSSRマーカーUDP96-005において、遺伝子型が157をホモで持つ個体は黄肉、それ以外の遺伝子型を持つ個体は白肉となることが示された(図2)。交雑実生の遺伝子型から予想される形質と、実

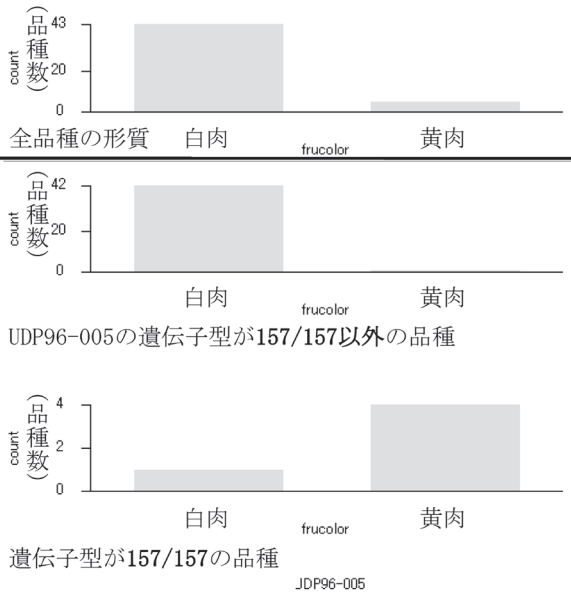


図2 果肉色区分マーカーの解析
(上図：供試全品種の形質区分，中、下図：マーカー遺伝子型による形質区分)

際の形質と照らし合わせた(表3)。6集団合計158個体を照合し、組み換え価を算出したところ、4.61%であった。花粉稔性(BPPCT042)と酸味(Ma026a)の区分マーカーについて同様に組み換え価を算出したところ、それぞれ16.9%、5.65%であった(表4)。

収穫期と関連が見られた区分マーカーM12aは、Helix Treeの解析に用いた品種で177ホモ型が満開後

表3 果肉色区分マーカーの検証

交雑組み合わせ	栽培データ	遺伝子型	照合
両親	川中島白桃	白	151 / 157
	ゆうぞら	白	157 / 159
	2	白	157 / 159 ○
	3	白	157 / 159 ○
	4	白	151 / 159 ○
	5	白	157 / 159 ○
	6	白	157 / 159 ○
	7	白	151 / 157 ○
	8	白	151 / 159 ○
	9	黄	157 / 157 ○
	10	白	151 / 157 ○
	11	白	151 / 159 ○
	12	白	151 / 157 ○
	13	白	157 / 157 ×
	14	白	157 / 159 ○
	15	白	151 / 157 ○
	16	白	151 / 159 ○
	18	黄	157 / 157 ○
	19	黄	157 / 157 ○
	20	白	151 / 157 ○
	21	白	157 / 159 ○
	22	白	151 / 159 ○
	23	白	151 / 157 ○
	24	白	151 / 159 ○

表4 形質区分マーカーの検証結果

形質	SSRマーカー	連鎖地図上位置	供試実生数(集団数)	実生集団での検証	遺伝子型の示す形質		
質的	花粉稔性	BPPCT042	第6、上	177 (6)	16.9	D=248	d=246
		UDP96-001	第6、上	194 (7)	20.0	D=117	d=125,127
質的	果肉色	UDP96-005	第1、中	158 (6)	4.61	Y=151,159,171,173	y=157
		EPPCU1090	第1、中	35 (1)	3.03	Y=129,131,135	y=135
質的	酸味	MA026a	第5、上	127 (4)	5.65	D=195	d=191,197
		UDP97-401	第5、上	120 (4)	19.0	D=121	d=127
量的	収穫期	M12a	第4、中	194 (7)	60.8%	177,195 (177ホモ型で早生)	
		EPPCU9268	第4、中	179 (6)	63.1%	199,201 (201ホモ型で早生)	

注1) D/d=可稔/不稔, Y/y=白肉/黄肉, D/d=甘味/酸味

注2) 検証は質的形質が組み換え価、量的形質が遺伝子型と形質が一致する割合で評価した

日数平均84日で収穫され、195ホモ型の平均が137.3日で、ヘテロ型の平均が108.6日となり、これら遺伝子型間において有意な差が認められた(表5)。さらに、交雑実生集団(194個体)を用いた遺伝子型の度数分布で、早生と推定されるホモ型(177/177)の個体は、「あかつき」より約1ヶ月早く収穫できる個体が多く、晩生と推定されるホモ型(195/195)の個体は「あかつき」より約1ヶ月遅い収穫期のものが最も多く、ヘテロ型(177/195)の個体は「あかつき」とほぼ同時期に収穫できるものが最も多くHelix Treeの結果と一致した(図3)。実生個体の各遺伝子型の収穫期は、早生と推定されるホモ型の個体の収穫期が、「あかつき」の収穫期より平均16.4日早く、ヘテロ型の個体が5.5日早く、晩生と推定されるホモ型の個体が29.8日遅

く、遺伝子型間において有意な差が認められた(表6)。このため、M12aでは177の対立遺伝子が早生、195の対立遺伝子が晩生に関連することがわかった。

区分マーカーの選抜精度をより高めるために、Helix Treeの解析から得られた区分マーカーの近傍にある別のマーカーを選抜し、品種および交雑実生で検証した。第1連鎖群の中位に位置するSSRマーカーEPPCU1090は、果肉色の組み換え価が3.03%で(表4)、Helix Tree解析により得られた区分マーカーUDP96-005と同様に高い値を示した。

第4連鎖群の中位に位置する区分マーカーEPPCU9268は収穫期と関連がみられ、交雑実生集団(179個体)を用いた遺伝子型の度数分布で、早生と推定されるホモ型(201/201)の個体は、「あかつき」より約1ヶ月早く収穫できる個体が多く、晩生と推定されるホモ型(199/199)の個体は「あかつき」より約1ヶ月遅い収穫期のものが最も多く、ヘテロ型(199/201)の個体は「あかつき」とほぼ同時期に収穫できるものが最も多く区分マーカーM12aと類似していた。実生個体の収穫期は、早生と推定されるホモ型の個体の収穫期が、「あかつき」の収穫期より平均17.9日早く、ヘテロ型の個体が2.2日早く、晩生

表5 品種のM12a遺伝子型と収穫期

M12a 遺伝子型	品種数	満開後	日数
177/177	8	84.0	a
177/195	32	108.6	b
195/195	5	137.3	c
分散比		10.6	
危険率		3.1E-04	

注) Tukeyの多重検定で5%の危険率で有意差有り

表6 実生での収穫期区分マーカーの遺伝子型と収穫期

M12a					EPPCU9268						
遺伝子型		個体数	あかつき比較 収穫期平均		遺伝子型		個体数	あかつき比較 収穫期平均			
177	/	177	51	-16.4	a	201	/	201	41	-17.9	a
177	/	195	95	-5.5	b	199	/	201	93	-2.2	b
195	/	195	48	29.8	c	199	/	199	45	28.2	c
分散比					95.8	分散比					68.7
危険率					1.5E-29	危険率					9.2E-23

注1) M12aはTukeyの多重検定で1%の危険率で有意差有り

注2) EPPCU9268はTukeyの多重検定で0.1%の危険率で有意差有り

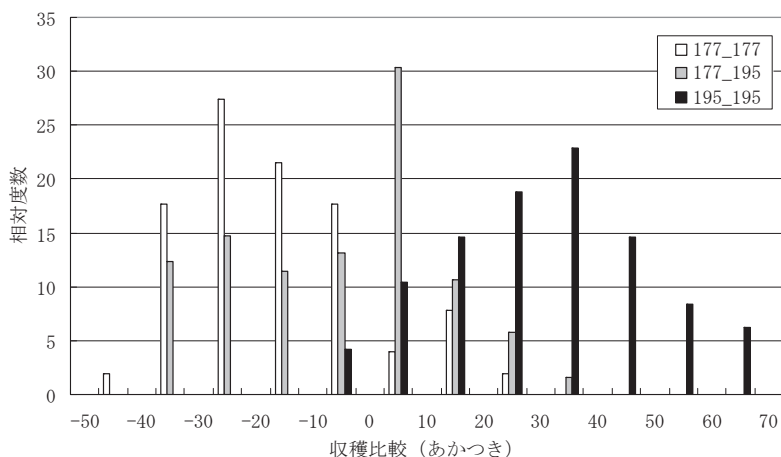


図3 M12a遺伝子型と収穫期の分布

と推定されるホモ型の個体が28.2日遅く、遺伝子型間において優位な差が認められた(表6)。このため、EPPCU9268では201の対立遺伝子が早生、199の対立遺伝子が晩生に関連することがわかった。

4 考察

(1) 解析におけるSSRマーカーの評価

SSRマーカーは開発時に塩基配列情報が必要であることや経費がかかるといった問題点があるが、再現性が高く、共優性で多型性が高い高精度マーカーであるといった利点がある。モモではSSRマーカーを利用した品種の識別が多数報告されている^{5) 13) 14)}。また、モモではこれまでにSSRマーカーの作成とマッピングにより、8連鎖群のほぼ全域をカバーする約450種類のSSRマーカーの座乗位置あるいは座乗領域が決定されている。これらのことを踏まえると、モモの形質と遺伝子多型の関連を解析する場合、現段階では、SSRマーカーが最も有効だと推察される。

(2) 使った品種の集団構造の評価

連鎖不平衡解析では、遺伝的に不均一で、集団に構造化がみられる集団では偽陽性のマーカーが検出される可能性が高まる。日本の栽培品種は、「上海水蜜桃」から起源していることが、Yamamotoらの報告によって証明されており⁵⁾、現在の多くの品種が「上海水蜜桃」から3～数世代進んだ交雑品種で、「白桃」や「あかつき」を両親とする品種が多く存在し、強いボトルネックがかかっている。今回の解析では、「上海水蜜桃」を起源とする、または片親を起源とする近縁の48品種で解析を行い、品種の遺伝的な不均一や集団の構造化による影響はほとんどないと推察される。

(3) Helix Tree解析で得られた結果

Helix Tree解析により、質的と報告されている形質では、高い相関を示す区分マーカーが複数得られ、花粉稔性、酸味、果肉色及び粘離核の区分マーカーは、既報の形質の座位とほぼ一致していた^{2) 19)}。肉質溶性の区分マーカーで最も高い相関を示したBPPCT025は、これまでに報告がなく新規のマーカーであると推察されるが、実生集団で検証していないため、有効性については今後検証する必要がある。しかし、質的形質において、非常に高い相関を示し、既報の座乗位置とほぼ同じ位置に存在する区分マーカーが複数得られたことから、本ソフトウェアで得られた区分マーカーの有効性が示された。

量的と報告されている収穫期、果皮着色および糖度の区分マーカーが選抜でき、果皮着色は既報の座乗位

置とほぼ同じであり²⁾、糖度については異なる位置であった。収穫期の区分マーカーM12aは、第4連鎖群に位置しており、QTL解析によっても第4連鎖群に存在することが報告されている^{19) 20)}。さらに、オウトウのQTL解析においても収穫期が第4と6連鎖群に存在することが報告されていることから²¹⁾、モモを含むサクラ属で収穫期に寄与する遺伝子が第4連鎖群に存在すると推察される。

今回の解析で、量的形質においても比較的高い相関のある区分マーカーが得られ、果皮着色と収穫期では既報の座乗位置とほぼ同じであったことから、本手法を用いた解析が有効であり、用いる集団数とマーカー数が適切であったと推察される。

本研究では、別に花モモやネクタリンを含む100品種を用いてHelix Treeによる解析を行ったが、48品種で行った結果とは異なる区分マーカーが示された(data not shown)。100品種で検出された区分マーカーは、既知のマーカーとは異なる位置であったため、集団構造による偽陽性マーカーが検出された結果であると推察された。このため、「上海水蜜桃」を起源とする栽培品種48品種に絞って解析を行ったところ、既報のマーカーとほぼ同じ位置のマーカーを検出した。このことから、本集団が連鎖不平衡を用いた解析に有効であること、偽陽性マーカーの検出を減らすためにも解析時に母集団としてのサンプルを吟味することの重要性が示唆された。

(4) 区分マーカーの有効性

実生集団の検証で連鎖が見られた質的形質の花粉稔性、果肉色および酸味で、区分マーカーの有効性が示された。遺伝子型と表現型が一致していない個体は、組み換えや変異によるものと考えられる。花粉稔性が他の2つの形質より選抜率が低いことは、区分マーカーがやや離れた位置に座乗している可能性が高く、より近傍のマーカーを取得することで、選抜精度の向上が図られると推察される。

量的形質では収穫期を区分するマーカーM12a、EPPCU9268が得られ、実際の収穫期も優位な差が認められた。複数の遺伝子が関与すると推察される収穫期で、M12aとEPPCU9268遺伝子型により優位な差ははっきりと見られることから、本マーカーが収穫期に関連する寄与度の大きい遺伝子の近傍に存在していることが推察された。

また、区分マーカーM12aは、品質良好な早生系統として選抜された品種「はつひめ」、育成系統「モモ福島10号」、「モモ福島11号」においても、177早生ホモ型の遺伝子型を示しており、選抜時において取得し

表7 区分マーカーを基にした交雑

交雑組合せ	区分マーカー				交雑目的
	酸味 MA026a	果肉色 UDP96-005	花粉稔性 BPPCT042	収穫期 M12a	
モモ福島6号 はつおとめ	195 / 195	159 / 171	246 / 248	177 / 195	遺伝子型からのデザイン交雑 早生で白肉の甘味系の優良系統の育成
モモ福島6号 ふくおとめ	195 / 195	159 / 171	246 / 248	177 / 195	遺伝子型からのデザイン交雑 早生で白肉の甘味系の優良系統の育成
モモ福島6号 ふくあかね	195 / 195	159 / 171	246 / 248	177 / 195	遺伝子型からのデザイン交雑 白肉で甘味系の肉質の良い優良系統の育成
モモ福島8号 まどか	191 / 195	157 / 171	246 / 248	177 / 195	Maker assist selectionの実証 良食味の中晩成種優良系統の育成
モモ福島8号 ふくあかね	191 / 195	157 / 171	246 / 248	177 / 195	Maker assist selectionの実証 良食味の中晩成種優良系統の育成

た収穫期区分マーカーが有効であることを確認している。両親が中生～晩生同士の交雑組み合わせで、中生より早い個体を選抜することは経験上難しいと考えられていた。しかし、M12aで177ホモ型、EPPCU9268で201ホモ型の遺伝子型を持つ個体を選抜すれば、中生より早く収穫できる個体が獲得でき、育種の選抜時に収穫期の区分マーカーとして利用できることが示唆された。

複数遺伝子が関与すると考えられる収穫期の区分マーカーが取得できたことから、同様のアプローチが他の量的形質に関連したマーカーの取得に利用できる可能性が示唆された。しかし、量的形質に関しては、環境のふれが大きいものもあり、実生個体の安定したデータとするために複数年の継続調査を行い、今後さらにデータを蓄積する必要がある。また、量的形質では、異なる場所に存在する複数の区分マーカーが得られていることから、マーカー間の相互作用を含めて解析を進めていく必要がある。

現在、得られた質的・量的形質の区分マーカーを用いて、効率的に新品種を育成するために、区分マーカー遺伝子型を基に交雑を行い、選抜中である。交雑は、育種目標の形質を持つ個体が多く出現する可能性のある両親の組合せを選ぶデザイン育種と、優良形質を持つ個体を早期に選抜できるマーカーアシスト選抜をすることができる両親の組合せをそれぞれ選び交雑した(表7)。今後、取得した区分マーカーを用いたデザイン育種やマーカーアシスト選抜により多くの優良品種育成が期待される。

5 摘要

- (1) Recursive partitioning法により、モモの全連鎖

群をカバーするSSR遺伝子型と質的形質および量的形質を解析することにより、形質を区分するマーカーを取得した。

- (2) 質的形質である花粉稔性、酸味および果肉色の区分マーカーは、検証した実生個体で連鎖が見られ、すでに報告のある連鎖地図上の位置とほぼ同じ位置であったことから、本法の有効性が確認された。
- (3) 量的形質では、収穫期の区分マーカーが得られ、実生個体の各遺伝子型と収穫期との間で有意な差が認められた。
- (4) 今回の解析によりモモの形質を区分するマーカーを複数取得することができ、本マーカーを用いることで、目的形質を有する個体が効率で出現させるデザイン育種や早期選抜への応用が期待される。

謝辞

本研究は、農林水産省プロジェクト「DNAマーカーによる効率的な新育種システムの開発」の一環として行われたものである。

引用文献

- 1) Flint-Garci, S. A., J. M. Thornsberry and E. S. Buckler IV. 2003. Structure of linkage disequilibrium in plants. *Annu. Rev. Plant Biol.* 54: 357-374.
- 2) Dirlwanger, E., E. Graziano, T. Joobeur, F. Garriga-Caldere, P. Cosson, W. Howard and P. Arus. 2004. Comparative mapping and maker-

- assisted selection in Rosaceae fruit crops. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 101: 9891-9896.
- 3) Terakami, S., M. Shoda, Y. Adachi, T. Gonai, M. Kasumi, Y. Sawamura, H. Iketani, K. Kotobuki, A. Patocchi, C. Gessler, T. Hayashi and T. Yamamoto. 2006. Genetic mapping of the pear scab resistance gene Vnk of Japanese pear cultivar Kinchaku. Theor. Appl. Genet. 113: 743-752.
 - 4) Oraguzie N. C., E. K. A. Rikkerink, S. E. Gardiner and H. N. De Silva. 2007. Association mapping in plants. Springer Science + Business Media, LLC
 - 5) Yamamoto, T., K. Mochida and T. Hayashi. 2003. Shanhai Suimitsuto, one of the origins of Japanese peach cultivars. J. Japan. Soc. Hort. Sci. 72: 116-121.
 - 6) Young, S. S. and N. Ge. 2005. Recursive partitioning analysis complex disease pharmacogenetics studies. I. Motivation and overview. Pharmacogenomics 6: 65-75.
 - 7) Zaykin, D. V. and S. S. Young. 2005. Large recursive partitioning analysis of complex disease pharmacogenetic studies. II. Statistical considerations. Pharmacogenomics 6: 77-89.
 - 8) Yamamoto, T., K. Mochida, T. Imai, Y. Z. Shi, I. Ogiwara and T. Hayashi. 2002. Microsatellite markers in peach (*Prunus persica* (L.) Batsch) derived from an enriched genomic and cDNA libraries. Mol. Ecol. Notes 2: 298-301.
 - 9) Yamamoto, T., M. Yamaguchi and T. Hayashi. 2005. An integrated genetic linkage map of peach by SSR, STS, AFLP and RAPD. J. Japan. Soc. Hort. Sci. 74: 204-213.
 - 10) Cipriani, G., G. Lot, W. G. Huang, M. T. Marrazzo, E. Peterlunger and R. Testolin. 1999. AC/GT and AG/CT microsatellite repeats in peach (*Prunus persica* (L.) Batsch) : Isolation, characterization and cross-species amplification in *Prunus*. Theor. Appl. Genet. 108: 765-773.
 - 11) Sosinski, B., M. Gannavarapu, L. D. Hager, L. E. Beck, G. J. King, C. D. Ryder, S. Rajapakse, W. V. Baird, R. E. Ballard and A. G. Abbott. 2000. Characterization of microsatellite markers in peach (*Prunus persica* (L.) Batsch) . Theor. Appl. Genet. 101: 421-428.
 - 12) Testolin, R., T. Marrazzo, G. Cipriani, R. Quarta, I. Verde, M. T. Dettori, M. Pancaldi and S. Sansavini. 2000. Microsatellite DNA in peach (*Prunus persica* L. Batsch) and its use in fingerprinting and testing the genomic origin of cultivars. Genome 43: 512-520.
 - 13) Aranzana, M. J., J. Garcia-Mas, J. Carbo and P. Arus. 2002. Development and variability analysis of microsatellite markers in peach. Plant Breed. 121: 87-92.
 - 14) Dirlwanger, E., P. Cosson, M. Tavaud, M. J. Aranzana, C. Poizat, A. Zanetto, P. Arus and F. Laigret. 2002. Development of microsatellite markers in peach [*Prunus persica* (L.) Batsch] and their use in genetic diversity analysis in peach and sweet cherry (*Prunus avium* L.) . Theor. Appl. Genet. 105: 127-138.
 - 15) Lopes, M. S., K. M. Sefc, M. Laimer and A. Da Camara Machado. 2002. Identification of microsatellite loci in apricot. Mol. Ecol. Notes 2: 24-26.
 - 16) Mnejja, M., J. Garcia-Mas, W. Howad, M. L. Badenes and P. Arus. 2004. Simple sequence repeat (SSR) markers of Japanese plum (*Prunus salicina* Lindl.) are highly polymorphic and transferable to peach and almond. Mol. Ecol. Notes 4: 163-166.
 - 17) Arus, P., T. Yamamoto, E. Dirlwanger and A. G. Abbot. 2005. Synteny in the Rosaceae. Prant Breed Rev West Sussex: John Wiley and Sons Janick J. 27: 175-211.
 - 18) Aranzana, M. J., E. K. Abbassi, W. Hawad and P. Arus. 2010. Genetic variation, population structure and linkage disequilibrium in peach commercial varieties. BMC Genetics 11: 69.
 - 19) Yamamoto, T., T. Shimada, T. Imai, H. Yaegaki, T. Haji, N. Matsuta, M. Yamaguchi and T. Hayashi. 2001. Characterization of morphological traits based on a genetic linkage map in peach. Breed. Sci. 51: 271-278.
 - 20) Etienne, C., C. Rothan, A. Moing, C. Plomion, C. Bodenes, L. Svanella-Dumas, P. Cosson, V. Pronier, R. Monet and E. Dirlwanger. 2002. Candidate genes and QTLs for sugar and organic acid content in peach [*Prunus persica* (L.) Batsch]. Theor. Appl. Genet. 105: 145-159.
 - 21) Wang, D., R. Karle and A.F. Iezzoni. 2000. QTL analysis of flower and fruit traits in sour cherry. Theor. Appl. Genet. 100: 535-544.

別表1 供試品種と来歴および形質のクラス分け

供試品種	来歴	果肉色	粘離核	肉質溶性	硬軟肉	収穫期	果皮着色	果肉紅色素	核周紅色素	RM (Brix)	pH	果実重
阿部白桃	白桃と大久保の混種	1	3	2	3	—	—	—	—	—	—	—
愛知白桃	山田利一氏が発見した偶発実生	1	3	1	1	6	—	—	—	—	—	—
あかつき	白桃×白鳳	1	3	1	2	5	5	4	5	4	4	7
あきぞら	西野白桃×あかつき	1	3	1	1	10	2	2	4	6	3	9
浅間白桃	高陽白桃の変異株	2	3	1	1	5	4	3	5	2	6	6
紅国兒	あかつきと推定される偶発実生	1	3	1	2	5	6	3	3	4	5	6
ちよひめ	高揚白桃×さおとめ	1	3	1	1	2	4	3	1	1	4	4
伝十郎	接ぎ穂より	2	3	1	2	6	—	—	—	—	—	—
ふくえくぼ	あかつきの突然変異	1	3	1	1	4	4	3	3	3	5	6
ふくおとめ	あかつき×ちよひめ	1	3	1	1	1	5	1	1	2	4	1
白鳳	倉方早生×ちよひめ	1	3	1	1	5	5	2	4	3	4	8
白桃	白桃×福早生	1	3	1	1	7	2	2	2	3	5	12
白桃	うー9 (白桃×布目早生) ×C2R19T182	1	3	1	1	9	2	2	5	3	4	9
白桃	上海水蜜桃×金桃?	2	3	1	2	1	5	1	1	2	4	1
はつおとめ	倉方早生×ちよひめ	1	3	1	1	4	5	2	1	2	5	6
日川白鳳	白鳳の芽接ぎ苗の中から発見	1	3	1	1	1	5	2	1	2	4	1
川中島白鳳	愛知白桃×川中島白桃	1	3	1	1	7	—	—	—	—	—	—
川中島白桃	白桃、上海水蜜桃の混種	2	3	1	1	8	5	2	4	3	4	10
金桃	上海水蜜桃×アークロフオード?	2	3	1	2	9	—	—	—	—	—	—
倉方早生	白桃の苗の一本が早生変異	2	3	1	3	7	4	3	4	2	3	8
まなみ	(タスカン×白桃) ×実生種	2	3	1	1	4	4	1	1	1	4	8
まさひめ	愛知白桃×千曲	1	3	1	3	5	4	3	3	3	4	5
もちつき	21-18×あかつき	1	3	1	1	7	4	2	4	4	3	8
モモ福島1号	153-5×139-8。モモ統波117号	1	3	2	2	6	1	1	1	3	4	6
モモ福島6号	あかつき×さおとめ	1	3	1	1	5	—	—	—	—	—	—
モモ福島7号	ゆうぞら×ちよひめ	1	3	1	2	5	—	—	—	—	—	—
モモ福島8号	モモ福島1号×まさひめ	1	3	1	1	6	—	—	—	—	—	—
なつき	ゆうぞら×ちよひめ	1	3	1	1	8	—	—	—	—	—	—
なつおとめ	川中島白桃×ちよひめ	2	3	1	1	4	3	1	3	3	5	6
なつおとめ	川中島白桃×あかつき	1	3	1	1	6	5	3	2	5	6	11
西野白桃	あかつき×よひめ	1	3	1	1	7	5	3	2	4	5	7
布目早生	大久保と白桃の混色圃、砂子早生を芽接ぎ	2	3	1	1	6	4	1	3	3	5	7
黄金桃	偶発実生	1	2	1	1	3	2	1	1	1	5	5
黄草妃	川中島白桃の偶発実生	1	1	1	1	8	5	1	2	4	3	9
大久保	ゆうぞら、白鳳、川中島白桃の混種圃	1	3	1	1	10	4	1	3	5	4	12
ロビン	白桃圃から偶発実生として発見	1	1	1	1	6	5	2	3	3	3	9
さおとめ	Babcock×Mayflower	1	2	1	2	3	—	—	—	—	—	—
上海水蜜桃	白鳳×ロビン	1	3	1	1	2	6	2	1	2	4	2
清水白桃	明治初期に清国より渡来	2	3	1	2	9	—	—	—	—	—	—
スライト光黄	白桃と岡山8号の混種圃	2	3	1	1	6	2	2	4	3	4	11
砂子早生	まなみ×ゆうぞら	1	3	1	1	7	—	—	—	—	—	—
福早生	偶発実生 (神玉×大久保?)	2	3	1	1	3	2	2	1	1	4	7
八幡白鳳	伝十郎×?	1	3	1	1	—	—	—	—	—	—	—
大和桃	白鳳の偶発実生	1	3	1	1	3	3	2	1	2	4	5
よしひめ	白鳳の枝変わり	1	3	1	1	4	3	3	2	2	5	5
ゆうぞら	白桃×カールマン	2	3	1	1	6	2	—	—	—	—	—
白桃×あかつき	21-18×あかつき	1	3	1	1	6	5	4	4	3	4	7
中津白桃×布目早生	白桃×あかつき	1	3	1	2	9	5	2	5	4	5	9
形質のクラス分け	花粉粘性: 1=可粘、2=不粘、酸味: 1=甘、2=酸、果肉色: 1=白色、2=黄色、粘離核: 1=離、2=中、3=粘、肉質溶性: 1=溶質、2=不溶質、硬軟肉: 1=軟、2=中、3=硬、収穫期: 1=6月下、2=7月上、3=7月中、4=7月下、5=8月上、6=8月中、7=8月下、8=9月上、9=9月中、10=9月下、果皮着色: 1=なし、2=やや少、3=少、4=中、5=やや多、6=多、果肉紅色素: 1=なし、2=やや少、3=少、4=中、核周紅色素: 1=なし、2=やや少、3=少、4=中、RM (Brix): 1=9.30-10.29、2=10.30-11.29、3=11.30-12.29、4=12.30-13.29、5=13.30-14.29、6=14.30-15.29、pH: 1=3.50-3.79、2=3.80-4.09、3=4.10-4.39、4=4.40-4.69、5=4.70-4.99、6=5.00-5.29、果実重 (g): 1=110-119、2=120-139、3=140-159、4=160-179、5=180-199、6=200-219、7=220-239、8=240-259、9=260-279、10=280-299、11=300-319、12=320-											

339

別表2 解析に用いたSSRマーカー

SSRマーカー	連鎖群	Forward primer (5'-3')	Reverse primer (5'-3')	Reference
MA004b	G1	TGCTTTGCTACCATCATAGA	AGCGTTATTTATTAGGGGTT	Yamamoto et al.,2003
CPPCT016	G1	AATTCCCTATGGAATTAGA	gtttcttCGCATATTATAGGTAGGAAA	Aranzana et al.,2002
MA051a	G1	ACATCATAAACATCGCAGTA	TTTGGAGCTAAAATGGGTATC	Yamamoto et al.,2002
CPPCT027	G1	GAGCAGTTCATAAAGTTGGAACAA	gtttcttCGATAAAGATTTTGGACTGCATGA	Aranzana et al.,2002
UDP96-005	G1	GTAACGCTCGTACCACAAA	CCTGCATATCACCACCAG	Cipriani et al.,1999
CPPCT026	G1	AGACGCAGCACCACAACTAC	gtttcttCATTACATCACCGCCAACAA	Aranzana et al.,2002
pchgms3	G1	ACGGTATGTCCGTACACTCTCCATG	CAACCTGTGATTGCTCCTATTAAC	Sosinski et al.,2000
CPPCT034	G1	TCGGTTTTTAAAATTTCCAAAAGTT	gtttcttACCCTTATTTGCACCCAACA	Aranzana et al.,2002
MA030a	G1	TGCGTCTCTTCTCCAATACC	GTCAGTTACCCTGCGTGAT	Yamamoto et al.,2003
M4c	G1	GAATTTGTTCTCTCTCTCTC	GGAAGCGTTCGTCTGCAAAAT	Yamamoto et al.,2002
BPPCT016	G1	GATTGAGAGATTGGGCTGC	GAGGATTCTCATGATTGTGTC	Dirlewanger et al.,2002
CPPCT029	G1	CCAAATTTCCAAATCTCCTAACA	gtttcttTGATCAACTTTGAGATTTGTTGAA	Aranzana et al.,2002
M15a	G1	GAGGGTCTTAGCTCTCTCT	ATGAGAAAACGACTGGAAAAG	Yamamoto et al.,2002
BPPCT028	G1	GACGGACAGAAAATGAAGGT	CCTTAACCCACGCAACTCC	Dirlewanger et al.,2002
PaCITA27	G2	GATCCCTCAACTGAATCTCTC	gtttcttCGTACAACAATAGATGCGAAGG	Lopes et al.,2002
MA024a	G2	AACCCAATCCAATATCAACC	GGGGGATCTCTCAACTCAA	Yamamoto et al.,2003
M1a	G2	CACAGAAGCGCATTTCTACG	GTACGACGGGTTTTGGCTCA	Yamamoto et al.,2002
UDP98-025	G2	GGGAGGTTACTATGCCATGAAG	CGCAGACATGTAGTAGGACCTC	Testolin et al.,2000
MA069a	G2	GGAAATGAACACATCTCGTCAGTAA	gtttcttAACAGCCAAAAGGAGACAACC	Yamamoto et al.,2002
BPPCT001	G2	AATTTCCAAAGGATGTGTATGAG	CAGGTGAATGAGCCAAAGC	Dirlewanger et al.,2002
BPPCT034	G2	TGAAGGATGGCTCTGATACC	AATTCATCTACTTCTCCTCAAGC	Dirlewanger et al.,2002
MA007a	G2	GTGCATCGTTAGGAACTGCC	GCCCTGAGATACAACCTGCA	Yamamoto et al.,2003
BPPCT024	G2	GAGGAATGTGCCTCTTCTGG	CTCCCGTACGCGTTTACC	Dirlewanger et al.,2002
UDP98-410	G2	AATTTACCTATCAGCCTCAAA	TTTATGCAAGTTTACAGACCCG	Cipriani et al.,1999
BPPCT007	G3	TCATTGCTCGTCAATCAGC	CAGATTTCTGAAAGTTAGCGGTA	Dirlewanger et al.,2002
MA066a	G3	TGAAGTATCGAGCTGTAAACAAAC	gtttcttCCCTTTCTTCTCATGCC	Yamamoto et al.,2002
BPPCT039	G3	ATTACGTACCCTAAAGCTTCTGC	GATGTCATGAAGATTGGAGAGG	Dirlewanger et al.,2002
UDP96-008	G3	TTGTACACACCCCTCAGCCTG	TGCTGAGGTTTCAGGTGAGTG	Cipriani et al.,1999
MA015a	G3	TGAGTTCGATGGAGCCTCCT	GGTTACTCCCCCATTTGTCA	Yamamoto et al.,2003
MA031a	G3	AAGTGTGTTTCTGCGTTTGT	AACGCAAGGAAGAAATAAGGA	Yamamoto et al.,2003
MA068a	G3	GCAACAAGGAGCACACAGTAAA	gtttcttGAACCTTCATCATAAATCCACCA	Yamamoto et al.,2002
CPPCT028	G4	ACATATGCCTTATCAGCTT	gtttcttATTGAAGAGAAAGCAGTGT	Aranzana et al.,2002
CPPCT005	G4	CATGAACCTTACTCTCCA	gtttcttTGGTATGGACTCACCAAC	Aranzana et al.,2002
PaCITA6	G4	TGGATGGATGAACATGAGCGGTGGT	gtttcttTTCATGCAATTAGTTTACTTTTCATG	Lopes et al.,2002
MA053a	G4	TCACTCTCCAGTAAACACTATG	AGCCACTACAATGATAGCAA	Yamamoto et al.,2002
M12a	G4	AGGTGCCTCATCTTCTCTCTTG	GTGTGGTGAGGGGTGAGAGC	Yamamoto et al.,2002
BPPCT023	G4	TGCAGCTCATTACCTTTTGC	AGATGTGCTCGTAGTTCGGAC	Dirlewanger et al.,2002
BPPCT035	G4	AAGCAAAGTCCATAAAAACGC	GGACGAAGACGCTCCATT	Dirlewanger et al.,2002
CPPCT004A	G5	TCATTCCAAGACGACCGT	gtttcttGTCTAGGCACGTTGCTAG	Aranzana et al.,2002
MA026a	G5	CGATCGGAAGTGACGGGAAG	TGAAGAAAATACGGCTAAAA	Yamamoto et al.,2003
UDP98-414	G5	AAAAGGCACGACGTTGAAGA	TTCAAGATTGGGAATTTGTCAG	Cipriani et al.,1999
CPPCT036	G5	TTCTATCCCGGAAGCTGTTG	gtttcttCACATGTATGTCTATGCTTCTGTG	Aranzana et al.,2002
PaCITA21	G5	GATTATATAAGTTGGTTTTTGTAAG	gtttcttGTATTTCTATAATGTATAAATGTACG	Lopes et al.,2002
BPPCT017	G5	TTAAGAGTTTGATGGGAACC	AAGCATAATTTAGCATAACCAAGC	Dirlewanger et al.,2002
CPPCT013	G5	GCATTTCCGAGCTGTATTT	gtttcttGTCTTACGTGCAGCTTCAAT	Aranzana et al.,2002
PceGA25	G5	GCAATTCGAGCTGTATTTTCAGATG	CAGTTGGCGGCTATCATGTCTTAC	Sosinski et al.,2000
BPPCT014	G5	TTGTCTGCCTCTCATCTTAACC	CATCGCAGAGAAGTGTAGAGC	Dirlewanger et al.,2002
UDP98-416	G6	TTTTCTCAGCAGCCAAACAA	ATGTTCGTGCTTCTGCTCC	Cipriani et al.,1999
BPPCT042	G6	AACCCTACTGGTTCCTCAGC	GACCAGTCTTTAGTTGGAGC	Dirlewanger et al.,2002
EPPCU3855	G6	AGTTGAGATTTGCGTGCATT	ATTGATCCTTGTCCCATGAG	GDR database
CPST012	G6	ACGGGAGACTTTCCAGAAG	gtttcttCTTCTCGTTTCTCCTCCT	Mnejja et al. 2004
M19a	G6	GCGACACTCTGATTTTAGAT	AGAGGCTTATCGCGCTTGAC	Yamamoto et al.,2002
EPPCU2828	G6	CCACTTTTGCCAGACCCCTAC	CAACCCCAATCATACAACCT	GDR database
BPPCT025	G6	TCCTCGGTAGAAGAAGGTAGC	CGACATAAAGTCCAAATGGC	Dirlewanger et al.,2002
EPPB4222B	G6	AGAGCGCATTACATACCCTTAT	GGATTA AAAAGATCGGCTATGC	Dirlewanger et al.,2006
MA040a	G6	AGAAATTTGGAGTGACGTAAC	ACGTGATGAGAAGTAGGGAG	Yamamoto et al.,2003
UDP98-412	G6	AGGGAAAGTTTCTGCTGCAC	GCTGAAGACGACGATGATGA	Cipriani et al.,1999
CPPCT031	G6	ATAGACCATACCCAACCTACC	gtttcttAACAGAAAGAGATTTTGAACA	Aranzana et al.,2002
PaCITA12	G6	GAGACACCCCAACCACCCATCATGT	gtttcttGGTGTGGAATGTGGAAAGAAATG	Lopes et al.,2002
CPPCT030	G6	TGAATATTGTTCTCCTCAATTC	gtttcttCTCTAGGCAAGAGATGAGA	Aranzana et al.,2002
CPPCT022	G7	CAATTAGCTAGAGAGAATTATTG	gtttcttGACAAGAAGCAAGTAGTTG	Aranzana et al.,2002
CPST004	G7	GCTTCAAGCTCTGCATTGA	gtttcttTTTGAATGGCTATGGAGTACG	Mnejja et al. 2004
EPPCU5814	G7	GATTGCTTCGATTCACCTCTG	CATACTGCGCCACTTTC	GDR database
EPPCU8891	G7	ACTGGCAACTCTGCAACTTAC	GACTGAATGACGGTGTTTAGG	GDR database
CPST033	G7	TCTCTATTGAGTGTGTGGA	gtttcttTTGCAAAATTTGAAAACCTTGT	Mnejja et al. 2004
EPPCU5176	G7	ATGACCACACAGAATCACCC	GATCCTCAGCCGAGTCAAT	GDR database
CPPCT017	G7	TGACATGCATGCATTAACAAA	gtttcttTGCAAAATGCAATTTTCATAAAGG	Aranzana et al.,2002
MA006b	G8	ACAACCTACCAATTTGAGGCT	CAATCATCAAGCTCTCTCC	Yamamoto et al.,2003
UDP96-019	G8	TTGGTCAATGAGCTAAGAAAAACA	TAGTGGCACAGACCAACACC	Cipriani et al.,1999
MD201a	G8	ATCTCTACCTTGTTCCTACTACC	gtttcttTTCTCGTCCAAAAGACTAGCAG	Yamamoto et al.,2005
MA035a	G8	AGGATTCGTTGAAGGGGAG	AACCTTCAAAATTCGAGCAC	Yamamoto et al.,2003
MA017a	G8	AAGGCATATAGCGCAGGT	ATCTGAGGCTTCAACACTT	Yamamoto et al.,2003
CPPCT006	G8	AATTAACCTCAACAGCTCCA	gtttcttATGGTTGCTTAAATTCATAGG	Aranzana et al.,2002
M6a	G8	AGAAGGGCAAGCCCAAGTGC	TGCAAAAGCCAGAGCCCAACA	Yamamoto et al.,2002
MA013a	G8	CACACTCAAAAACCTCTAT	CACAAAAGAGGTTGAACAAC	Yamamoto et al.,2003
UDP98-409	G8	GCTGATGGGTTTTATGGTTTTT	CGGACTCTTATCCTCTATCAACA	Cipriani et al.,1999

別表3 (続き)

品種名	CPSC004	EPPCU5814	EPPCU8891	CPSC033	EPPCU5176	CPPCT017	MA006b	UDP96019	MD201a	MA035a	MA017a	CPPCT006	M6a	MA013a	UDP98-409
阿部白桃	130/130	117/117	180/180	187/187	174/174	184/184	295/295	215/215	257/257	179/179	165/165	182/182	197/197	213/213	124/124
愛知白桃	130/130	117/117	180/180	187/187	174/174	184/196	295/295	215/217	257/257	167/179	165/165	182/182	193/197	197/211	124/126
あかつき	130/130	117/117	180/180	187/187	174/174	196/196	295/295	215/219	255/257	167/179	165/165	182/182	193/197	197/213	126/126
あきぞら	130/130	117/117	180/180	187/187	174/174	184/196	295/295	217/217	255/255	167/167	165/177	182/192	193/197	197/211	124/126
浅間白桃	130/130	117/117	180/180	187/187	174/174	184/196	295/295	215/219	255/257	167/179	165/177	182/192	193/197	197/197	124/124
紅国見	130/130	117/117	180/180	187/187	174/174	196/196	295/295	215/219	255/257	167/179	165/177	182/192	193/197	197/211	124/126
ちよひめ	130/134	117/120	180/180	162/187	170/174	186/196	295/301	217/219	245/255	167/179	177/177	182/192	195/201	197/227	124/124
伝十郎	130/130	117/120	180/182	162/187	170/174	184/190	295/301	215/219	255/257	167/173	165/177	182/192	197/201	197/211	124/124
ふくえくぼ	130/130	117/120	180/182	162/187	170/174	190/196	295/301	217/219	245/255	167/167	177/177	182/192	195/197	211/227	118/124
ふくおとめ	130/130	117/117	180/180	187/187	170/174	186/190	295/295	215/219	255/257	167/179	177/177	182/192	195/201	197/227	124/124
白風	130/130	117/117	180/180	187/187	174/174	184/196	295/295	215/219	255/257	167/179	165/177	182/192	193/197	197/211	124/126
白秋	130/130	120/120	182/182	162/162	174/174	184/196	295/297	207/217	255/257	167/167	173/175	182/194	193/201	197/213	124/126
白桃	130/130	117/117	180/180	187/187	174/174	184/196	295/295	215/215	257/257	179/179	165/165	182/182	193/197	197/213	124/126
はつおとめ	130/130	117/117	180/182	187/187	174/174	184/196	295/301	215/217	245/257	179/179	165/177	182/182	193/195	197/227	124/124
日川白風	130/134	117/117	180/182	187/187	174/174	184/196	295/297	207/217	255/257	167/167	173/177	182/192	193/201	197/213	124/126
川中島白風	130/130	117/117	180/180	162/189	172/174	184/190	295/295	219/219	255/255	167/167	165/177	182/192	193/201	197/197	124/126
川中島白桃	130/130	117/120	180/180	162/187	174/174	184/184	295/295	215/219	255/257	167/179	165/177	182/192	197/201	197/213	124/126
金桃	130/130	117/120	180/180	166/199	170/174	184/184	297/301	207/215	255/257	171/173	165/173	182/182	193/197	211/213	124/126
高陽白桃	130/134	117/120	180/180	162/187	170/174	186/196	295/295	215/219	255/257	167/179	165/177	182/192	197/201	197/213	124/124
倉方早生	130/130	117/117	180/180	187/187	174/174	184/184	295/295	215/219	255/257	167/179	165/177	182/192	197/197	211/211	124/124
まなみ	130/130	117/117	180/180	187/187	174/174	184/184	295/295	215/217	257/257	167/179	165/165	182/182	193/197	197/211	124/126
まさひめ	130/130	117/117	180/180	162/187	174/174	184/196	295/295	215/217	255/257	167/179	165/165	182/182	193/197	197/213	124/126
もちびき	130/130	117/120	180/182	162/187	174/174	184/196	295/295	215/217	257/257	167/179	165/175	182/194	193/201	197/211	124/126
モモ福島1号	130/130	117/120	180/182	162/187	170/174	190/196	295/295	215/219	255/257	167/179	165/177	182/192	193/197	197/211	124/126
モモ福島6号	130/130	117/117	180/180	187/187	170/174	186/196	295/301	215/215	245/257	179/179	165/177	182/192	197/201	197/197	124/126
モモ福島7号	130/130	117/117	180/180	187/187	174/174	184/190	295/295	215/215	255/257	179/179	165/165	182/182	193/197	197/213	124/126
モモ福島8号	130/134	117/120	180/180	162/187	174/174	196/196	295/295	215/219	255/257	167/179	165/177	182/192	193/201	197/197	124/126
なつき	130/130	117/120	180/180	162/162	170/174	184/186	295/295	215/217	245/257	167/179	165/177	182/182	195/197	213/227	124/126
なつっこ	130/130	117/117	180/180	187/187	174/174	184/196	295/295	215/215	257/257	179/179	165/165	182/182	197/197	213/213	126/126
なつおとめ	130/130	117/117	180/180	187/187	174/174	184/196	295/295	215/215	257/257	179/179	165/165	182/182	193/197	197/213	124/126
西野白桃	130/130	117/117	180/180	187/187	174/174	184/196	295/295	219/219	255/255	167/167	177/177	192/194	197/197	211/211	124/126
布目早生	130/130	117/120	180/182	162/187	170/174	190/196	295/297	207/215	255/257	161/179	165/173	182/182	193/197	213/213	124/126
黄金桃	130/130	120/120	180/182	162/162	174/174	184/198	295/295	215/219	255/257	167/179	165/177	182/192	193/201	197/197	124/126
黄貴妃	130/130	117/117	180/180	187/187	174/174	196/196	295/295	215/215	257/257	179/179	165/165	182/182	193/193	197/197	126/126
大久保	130/134	117/120	180/180	162/187	174/174	184/184	295/295	215/217	257/257	167/179	165/177	182/192	197/201	197/213	124/124
ロビン	130/130	120/120	182/182	162/166	170/178	184/190	295/301	217/217	245/255	167/167	177/177	182/192	195/201	197/227	118/124
さおとめ	130/130	117/120	180/182	162/187	170/174	190/196	295/301	217/219	245/257	167/167	177/177	182/192	195/197	211/227	118/124
上海水蜜桃	130/130	117/117	180/180	166/187	170/174	184/184	295/297	215/215	255/257	179/179	165/173	182/182	193/197	211/213	124/126
清水白桃	130/130	117/117	180/180	187/187	174/174	184/184	295/295	215/219	255/257	167/179	165/177	182/182	193/201	197/197	124/126
スイート光黄	130/130	117/117	180/180	187/187	174/174	184/184	295/295	215/217	257/257	167/179	165/165	182/182	193/197	197/211	124/124
砂子早生	130/130	117/120	180/182	162/187	170/174	184/184	295/297	207/215	255/257	161/179	165/173	182/182	193/193	197/197	124/126
橋早生	130/130	117/120	180/180	162/187	170/174	184/190	295/301	215/219	255/257	167/173	165/177	182/192	197/201	197/211	124/124
武井白風	130/130	117/120	180/182	162/187	170/174	184/190	295/297	215/215	255/257	161/179	165/173	182/182	193/193	197/213	126/126
八幡白風	130/130	117/117	180/180	187/187	174/174	184/184	295/295	215/215	257/257	179/179	165/165	182/182	193/197	197/211	124/126
大和白桃	130/130	117/117	180/180	187/187	174/174	184/184	295/295	215/217	257/257	167/179	165/165	182/182	193/197	197/211	124/126
よしひめ	130/130	117/117	180/180	187/187	174/174	184/196	295/295	215/215	257/257	179/179	165/165	182/182	193/197	197/213	124/126
ゆうざら	130/130	117/117	180/180	187/187	174/174	196/196	295/295	215/215	257/257	179/179	165/165	182/182	193/197	197/213	126/126
21-18	130/130	117/117	180/180	162/187	170/174	184/196	295/295	215/215	257/257	179/179	165/165	182/182	193/197	197/213	124/124