

令和 3 年 6 月 25 日現在

機関番号：82111

研究種目：基盤研究(C) (一般)

研究期間：2018～2020

課題番号：18K05634

研究課題名(和文) 遺伝統計学的手法によるカンキツ在来品種の類縁関係推定とゲノム伝達様式の評価

研究課題名(英文) Analysis of genealogy and genome admixture of indigenous citrus varieties by statistical genetics analysis

研究代表者

清水 徳朗 (SHIMIZU, TOKUROU)

国立研究開発法人農業・食品産業技術総合研究機構・果樹茶業研究部門・上級研究員

研究者番号：90355404

交付決定額(研究期間全体)：(直接経費) 3,400,000円

研究成果の概要(和文)：カンキツ在来品種2,000点以上の網羅的遺伝子型解析から、ナツミカン系統の同一性を確認するとともに、新規な親子関係を見出した。国内自生タチバナの調査から、自生地内でクローンとして個体が維持されていることを確認し、また新規8系統を含む11系統のタチバナを見出した。これらタチバナ系統の遺伝的類似性や地理的分布から、タチバナは主に宮崎県で発生し、タチバナ-Bがヤマトタチバナであることを見出した。系譜情報の育種実装を図るためにゲノムワイド多型の抽出法を確立し、従来の育種の制約を回避する新規な手法「カンキツ2.0」を提唱するとともに、GRAS-Diを利用したゲノムワイド多型推定法の開発を開始した。

研究成果の学術的意義や社会的意義

遺伝子型をもとにカンキツの品種、系統の同一性を示すことで、品種異名の混乱を回避することが可能となった。また、従来一つとされてきたタチバナで11の系統が確認され、それらの発生地が宮崎県と推定されたことや、ヤマトタチバナを特定することができたことで、カンキツ研究に新ページを開いただけでなく、人文や歴史研究の深化にも貢献する。また、解明された系譜とゲノム情報を統合することで従来のカンキツ育種の制約の回避と効率化が可能となる。ゲノムワイド多型を利用して形質予測精度を向上する手法の開発にも着手し、カンキツを始めとする育種を効率化する。

研究成果の概要(英文)：We confirmed citrus varieties' genetic identity, including Natsumikan, and found novel parent-child pedigrees from the comprehensive genotyping of more than 2,000 native citrus varieties. A survey of native Tachibana strains in Japan confirmed that individuals are maintained as clones in their native colony and then identified 11 Tachibana lines, including eight new lines. Based on the genetic similarity and geographical distribution of these Tachibana strains, we found that Tachibana emerged mainly in Miyazaki prefecture and confirmed that Tachibana-B is the Yamato Tachibana. To integrate the revealed pedigree for citrus breeding, we established a method for extracting genome-wide polymorphisms, proposed a novel method, "Citrus breeding 2.0" that avoids the limitations of conventional breeding, and launched a genome-wide polymorphism estimation method using GRAS-Di.

研究分野：果樹園芸ゲノム

キーワード：果樹 カンキツ 育種 系譜 DNAマーカー 多型 ゲノム バイオインフォマティクス

## 様式 C - 19、F - 19 - 1、Z - 19 (共通)

### 1. 研究開始当初の背景

(1) カンキツ類は国内の収穫量、出荷量とも一位の果樹であり、世界的にも主要な果樹の一つである。カンキツでは果実重や糖度、酸含量や香気性、着色、果形などの果実形質や、不稔性、単為結果性、耐病性などで多様な品種間差が認められるが、生産の主力は少数の品種とその変異系統に限定されている。一方で、気候変動による産地崩壊や平均気温上昇による着色不良やカンキツグリーニング病の拡大が懸念されており、消費者の需要喚起だけでなく、今後の環境変動や新たな病害発生を想定した新品种の育成が急務となっている。カンキツ育種ではこれまで少数のエリート品種が育種親として利用されてきたが、育成品種の多様性を拡大し、新規性を備えた品種を育成するにはこれまであまり利用されることのなかった在来品種の利用が有効である。しかしそのためには多数の在来品種から有望な育種親を特定して複数回交配することが前提となり、多大な労力と時間を必要とする。そのため、育種効率化を達成するための理論設計と実証研究の蓄積が切実な目標として広く認知されてきた。

(2) カンキツでは種名が付与されたものだけでも 150 を超える在来品種が知られているが、その中から育種上の重要性和有用性の高い品種を特定する上で、その栽培化の過程解明が決定的に重要な多くの知見をもたらすと期待される。これまでカンキツは、インド北東部のアッサム地方を主な起源地として、マンダリン(寛皮類)、シトロン、ブンタンの3つの祖先種から交配を繰り返すことで成立してきたとする雑種起源説が提唱され、その後の DNA マーカーを用いた分子系統解析からこの説が概ね正しいものとして認められた。2013、2014 年に複数のカンキツ品種の全ゲノム配列が解読されて、クレメンティンやスイートオレンジ、グレープフルーツ、レモンやライム、ダイダイを中心にその成立過程の概要も徐々に明らかとなってきた。しかしカンキツ属の多くを占める、アジアから日本を原産地とする在来カンキツ品種の来歴に関する知見は欠落しており、そのような多数の在来品種の来歴を着実に解明することが、カンキツ育種の高度化と効率化を可能にするために必要不可欠である。

### 2. 研究の目的

(1) 育成品種の多様性拡大と効率化の両立はカンキツにかぎらず育種の大命題であり、多様性拡大には未利用の在来カンキツ品種の利用が効果的であるものの、複数回の交雑を前提とするため効率化との両立が困難であった。研究代表はこれまでに複数のカンキツ品種の親子関係と系譜を明らかにしてきたが、対象品種を拡大して知見を蓄積し、またゲノム情報との関連付けを行うことで多様性拡大と育種効率化の両立が実現可能であることを提案している。そこで本研究は、その実現の第一段階として、1) 来歴が未知のカンキツ在来品種の親子関係を解明し、2) 親子品種間でのゲノム領域の伝達様式を解析することにより、未利用カンキツ遺伝資源の育種等への利用可能性を提示するとともに、3) 今日見られるカンキツ品種の成立過程を包括的に検証することで分類体系の再定義を提案することを目的としている。在来品種の系譜とゲノム情報の融合から育種上の利用可能性が高いものを提示する取り組みは果樹では例のない先駆的な取り組みであり、長年議論されてきたカンキツ分類を再考する点でも科学的意義が大きい。

(2) 本研究では(1)の目的達成のため、1) 固有の遺伝子型を持つ在来カンキツ品種の選抜、2) 遺伝子型にもとづく在来品種間の親子関係の推定、3) 親子品種間でのゲノム領域の伝達様式の評価、の3つの項目に計画的に取り組む。カンキツ品種の品種間の親子関係に加えて異名同品種、同名異品種に関する知見を蓄積して栽培化の過程を検証し、それらのゲノム解析と品種系譜とを連携することで、在来品種の親子関係を網羅的に解明し、ゲノム情報と関連づけてカンキツ品種育成への実装を図る。

### 3. 研究の方法

#### (1) 固有の遺伝子型を持つ在来カンキツ品種の選抜

農研機構保有のカンキツ遺伝資源に加え、日本各地に残されている自生カンキツに注目し、それらを収集する。これまで複数の系統が見いだされているイチバナや来歴不明のカンキツを中心に、必要に応じて現地調査もしくは地元関係者の協力を得て収集する。天然記念物などの保護樹については関係方面の許諾を得て試料を採取する。収集した遺伝資源は高精度 SSR マーカーを用いて核と細胞質の遺伝子型を評価し、遺伝的な同一性を検証することで異名同品種、同名異品種の有無を検証する。

#### (2) 遺伝子型にもとづく在来品種間の親子関係の推定

研究(1)で収集したものの遺伝子型情報をもとに、清水ら(2016)の方法に従い親子関係を推定する。これまでに系譜が解明された品種のうち、片親が不明であったものについては未同定の親品種の探索を試みる。また、系譜がこれまで評価されていなかった品種については親品種と交雑組合せの推定を進める。

### (3) 親子品種間でのゲノム領域の伝達様式の評価

次世代シーケンス解析 (NGS) データを用いてゲノムワイド多型を複数の品種から選抜する。注目品種・系統を対象に自前で NGS 解析解析を行う他、公的データベースで公開されている在来品種の NGS データも活用する。NGS データからの多型コール手法の検討では、3種類のマッパー (bwa、GSNAP、NextGenMap) と2種類のコーラー (GATK4 HaplotypeCaller、bcftools/mpileup) を組合せて比較検証する。多数の遺伝資源等からの低コストなゲノムワイド多型の収集では GRAS-Di (Genotyping by Random Amplicon Sequencing-Direct) 法を利用し、検討した多型コール手法に基づいて多型を選抜する。選抜した全ゲノム多型と GRAS-Di 多型を、リファレンスゲノム配列をもとに対応付ける。

## 4. 研究成果

### (1) 在来カンキツ品種の収集

農研機構がこれまで国内外から収集、保有してきた各地の在来カンキツ品種に加え、ナツミカン、タチバナ、コウライタチバナに由来不詳のカンキツを 2018 年から 2020 年にかけて国内の複数地点より収集した。ナツミカンでは、天然記念物の原木、および山口県内で選抜されたナツミカン 30 系統を収集した。タチバナの収集では、静岡県タチバナ自生地を複数回調査して 64 点を収集した。宮崎県の調査では、宮崎市内の 5 箇所、石波海岸自生地、長浜自生地、および高原町を訪問して自生樹より試料を採取したほか、日向市、延岡市等の自生樹から試料を入手した。三重県、山口県、高知県では天然記念物のタチバナを複数入手し、京都府内の複数箇所と大阪府、和歌山県の由緒のあるタチバナ樹を訪問して試料を入手した。コウライタチバナの調査では、山口県長門市の天然記念物より試料を入手した。また、関係方面に由来不明のカンキツの有無を聞き取り、山口県、三重県、宮崎県、静岡県より試料を入手した。天然記念物や庭園内で保護されている樹体からの試料採取では、所有者や管理者に採取許可を申請した後、許諾を得て採集を行った。採取した試料は順次 DNA を抽出して SSR マーカー分析等に利用した。

### (2) 収集カンキツ遺伝資源の遺伝子型解析

保有カンキツ遺伝資源と収集カンキツ試料、のべ 2,345 点について、清水ら (2016) の方法に従い 131~245 の SSR マーカーを用いて複数回に分けて遺伝子型を評価した。同様に、葉緑体とミトコンドリアゲノムの 11 マーカーを用いて細胞質遺伝子型を評価した。得られた結果を統合し、共通する 107 マーカーの遺伝子型から遺伝的に同一と判定されたものを除いた 1,294 個体 (一部反復を含む) の遺伝子型データを得た。関連して、本研究で使用した遺伝子型解析ツール GUGS (General Utilities for Genotyping Studies) を 2020 年に無償公開した (<https://github.com/tokurou/GUGS>)。

### (3) 収集カンキツ遺伝資源の遺伝的同一性の検証

主要な在来カンキツ品種のうち、紀州ミカンと温州ミカンについては新規な系統は見いだされなかった。山口県で選抜されたナツミカン 30 系統の遺伝子型は天然記念物となっているナツミカン原木と完全に一致し、これら系統が栄養繁殖で維持されてきたことを確認した。一方、ダイダイ (臭橙、サワーオレンジ) では農研機構の収集遺伝資源中にあらたに 15 系統を見出し、このうち、これまでカブツ、玳々花とされてきたものはダイダイの異名同品種であった。同様に、香柑はユズの異名同品種であった。一方、キズ (木酢、北九州原産) はヘバス (平兵衛酢、宮崎県) と同一であることが清水ら (2016) により明らかにされているが、今回の調査で山口県特産の長門ユズキチも異名同品種であることが確認された。また、シイクワシャとカブチーで複数の異名同品種を確認したほか、分類不詳だったのべ 703 点を既知の在来品種・系統と対応付けた。

### (4) 在来品種の親品種推定

収集した遺伝子型データをもとに、清水ら (2016) により片親が推定された在来品種の不明親を探索した。片親が不明であったナツミカン、オウカン、ナルト、クネンボ-A、スタチ、コウライタチバナ、ジャボン、イーチャンレモン、カワバタ、ウンゾキ、カブチー、ハッサク、ヒョウカン、キンコウジ、アサヒカン、ヤマブキについては親子関係を満たす品種は確認できなかった。またタチバナを親とするヒュウガナツ、ギリミカン、オウゴンカンについては、原産地に近いと考えられる宮崎県南部のタチバナ自生地の自生カンキツ樹を網羅的に調査したが、親品種となるものは確認できず、これらの親品種はすでに消滅したものと考えられた。一方、宮崎県原産の「くまの香酢」は小紅ミカンまたは島ミカンが親品種の候補として検出され、山口県原産の「長門大酢」はユズが花粉親として推定された。一方で、「バカミカン」と「京都ナツミカン」の 2 品種で両親となる品種が推定された。三重県原産の「新姫」は、本研究で新規に確認されたタチバナ-H 系統 (後述) が種子親と推定された。

### (5) 在来タチバナ遺伝資源の評価 - 1

静岡県沼津市戸田の井田地区、紙谷地区の2箇所の自生タチバナのうち、芽生えを除く個体を網羅的に収集して遺伝子型を評価した。収集した個体のうち、両地点で2個体ずつナツミカンが確認されたが、それ以外はすべて既知のタチバナ-A系統のみで、タチバナ-Aの自殖もしくはナツミカン等との交雑個体は確認されなかった。自生地内のナツミカンの存在から、自生地内に定期的にヒトが立ち入って来たことが示唆され、また、自生地内にはタチバナ-A系統しか確認できなかったことから、多胚性のタチバナ-A系統は交雑個体が得にくく、長年に渡り珠心胚実生を介したクローン増殖で安定して同一の系統が自生地内で維持されてきたことが示された。

#### (6) 在来タチバナ遺伝資源の評価 - 2

国内の複数のタチバナ自生地または庭園等で保護されているタチバナ樹を11都道府県から収集して遺伝子型を評価した。清水ら(2016)が報告している3系統のタチバナ(A、B、C)との遺伝的同一性を指標として、収集したのべ248点について同一性と新規性を評価した結果、新規に8系統(D、E、F、G、H、I、J、K)の系統を見出し、その結果国内に自生するタチバナを11系統特定した(図1)。既知のタチバナ系統のうち、タチバナ-Aは静岡県、三重県、和歌山県、山口県、宮崎県で、またタチバナ-Bは愛知県、三重県、京都府、高知県、宮崎県、熊本県の複数の地点で確認され、AとBの2系統は西日本の広い範囲に分布していた。一方、タチバナ-C系統は平井ら(1990)が宮崎県で収集したもの以外に従来アベタチバナと呼ばれてきたもののみが同一で、今回の調査で追加発見することができず、消失した可能性が高い。新規タチバナ系統のうち、タチバナ-Dは和歌山県、大阪府、徳島県、高知県の4箇所で認められた。

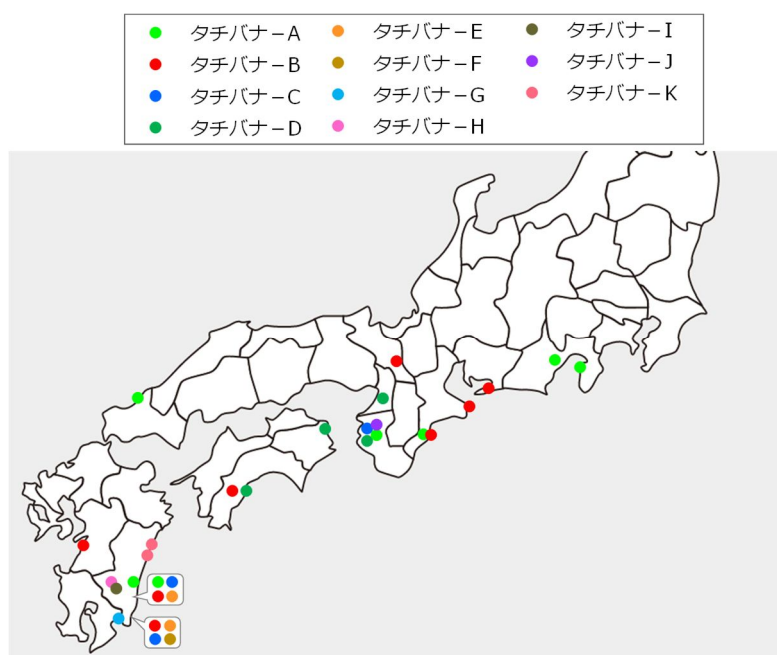


図1 日本国内のタチバナ系統の分布図

#### (7) 在来タチバナ遺伝資源の評価 - 3

これまでの調査と研究から、宮崎県に多様なタチバナの存在が強く示唆されてきたこと、宮崎県内で複数のタチバナ後代品種が見いだされてきたことから、宮崎県内に自生するカンキツ遺伝資源の収集と評価を行った。調査では2018年に高原町と宮崎市内の複数の寺社や保存庭園を回って保存されているタチバナを収集した。2019年には宮崎県南部の串間市周辺の自生地を予備調査して所在と本数を確認した。新型コロナで着手が遅れたものの、2020年末に同地を再訪してタチバナ樹を収集した。宮崎県北部の自生タチバナについては宮崎県農業試験場等の協力を得て複数の試料を収集することができた。このうち、石波地区で収集したタチバナでは既知のB系統以外に新規なE系統を複数見出した。このE系統は宮崎市内の2箇所でも確認され、文献に串間市の自生地から市内に移植されたとの記録があったことから、石波地区に由来するものと考えられた。石波地区には他にタチバナ-F系統が認められ、平井ら(1990)の収集したものに残されていたC系統を含め、少なくとも4系統がかつて存在していたと推定された。一方、串間市の国有林内自生で収集した24のうち、20点が新規のタチバナ-G系統で、ナツミカンと島ミカンがそれぞれ2個体確認された。高原町の調査では、収集した11点のうち3点をタチバナ-H、7点をタチバナI系統とした。タチバナ-H、I系統は高原町でのみ確認されたが、三重県原産の新姫の花粉親がタチバナ-Hと推定され、かつては国内の他の地域にも分布していた可能性が

示唆された。一方、和歌山県海南市で収集されたタチバナは1点のみであったものの、既知のタチバナのいずれとも遺伝子型が一致せず、タチバナ-J系統とした。また、宮崎県北部で収集された「タチバナ様品種」のうち、1点は残り4点と核と細胞質の遺伝子型が異なり、既知のタチバナ系統との類似性や細胞質型から、タチバナ-K系統とした。

#### (8) 在来タチバナ遺伝資源の評価 - 4

収集したタチバナ11系統の地理的分布から、8系統のタチバナが宮崎県内で確認されたこと、他の地域では確認されていないタチバナ-E、F、G、H、I、Kが宮崎県でのみ確認されていること、山口県や高知県、三重県、静岡県では1~2系統のみが確認されていることなどから、宮崎県がタチバナの発生に深く関与することが強く示唆された。タチバナには複数の異名があるが、各地でヤマトタチバナと称されて保存されているタチバナはいずれもタチバナ-Bであったこと、京都御苑や桂離宮、修学院離宮や京都市内の社寺で保存されているタチバナがいずれもタチバナ-Bであったことから、タチバナ-Bがヤマトタチバナであり、恐らく宮崎県から伝播したと結論づけた。タチバナ-DおよびJは宮崎県内では確認されていないが、この結果が宮崎県外でタチバナ-DやJが発生したのか、それともかつて宮崎県内に存在していたが現在では消滅したのかについては今回の調査では根拠となるものを見出すことができず、今後の課題である。

#### (9) 在来タチバナ遺伝資源の評価 - 5

系統間のアリル共有度から本研究で発見したタチバナ11系統間の関連を検証したところ、タチバナ-B、D、E、F、G、I、Kで全アリルが他の系統と共有されており、親子関係が示唆された。すべての系統間で親子関係を評価したところ、タチバナ-D、E、Kはそれぞれ $B \times E$ 、 $I \times (D \text{ または } F \text{ または } G)$ 、 $A \times B$ の組合せが示唆されたが、矛盾も残され、本研究の終了時点で確定するには至っていない。一方で高原町でのみ確認されたタチバナI、Kは県内の主要なタチバナであるB系統や、串間市自生地のタチバナ-G系統との間でアリルを100%共有していることから、これらの地域間の過去の交流を通じた伝搬と交雑から現在の複数の系統が発生したことが示唆された。タチバナ-AやC、H、J系統のアリル共有度は1.0以下であることから、これらは過去に存在した未同定のタチバナ系統の交雑から生まれたものであることが示唆される。以上の結果から、宮崎県がタチバナ発祥の地であり、祖先系統が交雑することで複数の系統が出現し、そのうちの一部は現在も県内に残っていること、国内各地に存在するタチバナのA、Dなどの主要系統は宮崎県から伝搬したか、もしくは伝搬したものが現地で交雑することで生まれたと考えられた。

#### (10) カンキツ NGS データからのゲノムワイド多型選抜法の検討

多様性の広いカンキツ NGS データからゲノムワイド多型を安定して選抜する手法を検討した。マッパーとしてGSNAP、bwa、NextGenMapの3種を用いてカンキツ10品種のNGSデータをクレメンティン半数体ゲノムにマッピングした。マップされたリードのうち、正しいリードペアとしてマップされたリードの割合とゲノム被覆率を比較すると、いずれもGSNAPがもっとも成績がよく、つづいてbwa、NextGenMapの順であった。評価した3種類のマッパーに2種類のコーラー(GATK4/HaplotypeCaller、bcftools/mpileup)を組合せ、コールされるSNPとINDEL数を異なる4品種のNGSデータで検証したところ、SNPはGATK4よりもbcftoolsでやや多く検出されるものの、INDELはGATK4がbcftoolsよりも有意に多く検出された。この結果から、マッパーとしてGSNAPを、コーラーとしてGATK4の組合せがカンキツのゲノムワイド多型の検出に有効と判断した。

#### (11) ゲノムワイド多型の収集と評価

公的ゲノム情報データベースSRAで公開されているカンキツのNGSデータから86点を選び、上記の(9)で決定した手法でゲノムワイド多型を選抜した。同様に、これまでに独自解析した86点のNGSデータについても同様に研究に供試し、計169点のゲノムワイド多型を収集、整理した。品種により結果は変動するものの、平均で1,100万SNPと140万INDELが検出された。GRAS-Diを用いたゲノムワイド多型の解析では解析したリード数により検出される多型数は変化するものの、Depthが10以上の比較的少ないリード数でも1万程度のSNPが検出された。以上の結果からリファレンスゲノムを利用して全ゲノム多型とGRAS-Di多型を相互に関連付け、解明された系譜情報をもとに全ゲノム多型を利用したGRAS-Di多型の全ゲノム補間の高精度化が可能となり、低コストなGRAS-Di解析データから高密度なゲノムワイド多型を高精度で推定するAEUG(Augmented Estimation for Unified Genotyping)法の開発を開始した。今後、AEUG法の実証と育種への実装に取り組む。本研究で得られた成果のうち、カンキツ系譜情報とゲノムワイド多型、果実形質のゲノム予測を組合せて育種の迅速化と多様性拡大、品質向上を同時に達成する新規な手法「カンキツ育種2.0」を提唱した(2019年論文発表)。

## 5. 主な発表論文等

〔雑誌論文〕 計4件（うち査読付論文 4件/うち国際共著 0件/うちオープンアクセス 2件）

1. 著者名 清水徳朗、長倉建治、奥田薫樹、稲木博文、奥田勇、遠藤重由	4. 巻 19
2. 論文標題 静岡県沼津市戸田の自生タチバナ群落の多様性解析とその維持機構の推定	5. 発行年 2020年
3. 雑誌名 園芸学研究	6. 最初と最後の頁 141-149
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.2503/hrj.19.41	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -
1. 著者名 Shimizu T., Kitajima A., Nonaka K., Yoshioka T., Ohta S., Goto S., Kaminuma E., Nakamura Y.	4. 巻 1230
2. 論文標題 A model for the domestication and diversification processes of modern citrus cultivars in Japan	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Acta Horticulturae	6. 最初と最後の頁 7~14
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.17660/ActaHortic.2019.1230.2	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Nakano Michiharu, Shimizu Tokuro(CA), Sugawa Shun, Kaneyoshi Junko, Kita Masasyuki, Yoshioka Terutaka, Kitajima Akira	4. 巻 246
2. 論文標題 Determining the parental combinations of the triploid acid citrus cultivars 'Yellow Bell' and 'Tahiti Lime' using DNA marker analyses	5. 発行年 2019年
3. 雑誌名 Scientia Horticulturae	6. 最初と最後の頁 893~897
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） 10.1016/j.scienta.2018.11.071	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスではない、又はオープンアクセスが困難	国際共著 -
1. 著者名 Tokuro Shimizu	4. 巻 55(4)
2. 論文標題 General Utilities for Genotyping Study (GUGS): A Comprehensive Application in Genotype and Sequence Data Manipulation	5. 発行年 2021年
3. 雑誌名 JARQ: Japan Agricultural Research Quarterly	6. 最初と最後の頁 in press
掲載論文のDOI（デジタルオブジェクト識別子） なし	査読の有無 有
オープンアクセス オープンアクセスとしている（また、その予定である）	国際共著 -

〔学会発表〕 計2件（うち招待講演 0件 / うち国際学会 0件）

1. 発表者名 清水徳朗、長倉建治、奥田薫樹、稲木博文、奥田勇、遠藤重由
2. 発表標題 静岡県沼津市戸田の自生タチバナ群落の多様性解析とその維持機構の推定
3. 学会等名 園芸学会2020年春季大会
4. 発表年 2020年

1. 発表者名 清水徳朗・北島宣・野中圭介・吉岡照高・太田智・後藤新悟・神沼英理・中村保一
2. 発表標題 在来カンキツ品種の来歴と系譜から推定した日本における多様性拡大と栽培化のモデル
3. 学会等名 園芸学会平成30年度秋季大会
4. 発表年 2018年

〔図書〕 計3件

1. 著者名 清水徳朗	4. 発行年 2019年
2. 出版社 農山漁村文化協会	5. 総ページ数 220
3. 書名 果樹 vol.12 主要品種の来歴と栽培化の過程, p139-156	

1. 著者名 清水徳朗	4. 発行年 2019年
2. 出版社 農山漁村文化協会	5. 総ページ数 220
3. 書名 果樹 vol.12 国内での品種伝搬と在来品種の多様性拡大, p157-163	

1. 著者名 Tokuroou Shimizu, Yldiz Aka Kacar, Mariangela Cristofani-Yaly, Maiara Curtolo and Marcos Antonio Machado	4. 発行年 2020年
2. 出版社 Springer-Nature	5. 総ページ数 294
3. 書名 The Citrus Genome 7. Markers, Maps, and Marker-Assisted Selection	

〔産業財産権〕

〔その他〕

-

6. 研究組織

	氏名 (ローマ字氏名) (研究者番号)	所属研究機関・部局・職 (機関番号)	備考
--	---------------------------	-----------------------	----

7. 科研費を使用して開催した国際研究集会

〔国際研究集会〕 計0件

8. 本研究に関連して実施した国際共同研究の実施状況

共同研究相手国	相手方研究機関
---------	---------