

【解 説】

ソメイヨシノとサクラ属野生種との交雑範囲と交雑に影響する
生態学および遺伝学的要因の解明鶴田 燃海^{*,1}

はじめに

サクラ (バラ科サクラ属: *Prunus* または *Cerasus*) は、日本で古くから親しまれてきた樹木の一つである。日本には10種ほどの野生種が存在し、それらの中で形質に優れたものを栽培したり、野生種間で交雑を行うことにより、これまでに300を超える園芸品種が作られてきた (大場ら2007)。中でもソメイヨシノ (‘染井吉野’: *Cerasus* × *yedoensis* ‘Somei-yoshino’) は最も親しまれているサクラの品種で、ほぼ日本全国に植栽されている。しかし近年、植栽されたソメイヨシノが近隣のサクラ属野生種と交雑しているとの報告がなされている (加藤ら2009)。ソメイヨシノは接ぎ木で増殖されたクローンであるため (Innan et al. 1995 ; Iketani et al. 2007)、遺伝的に同一なソメイヨシノとの頻繁な交雑は、野生種の地域個体群の遺伝的な特徴を消失させてしまう、または大きく改変してしまう恐れがある。

人為的に導入された個体群と地域個体群との交雑は、遠交弱勢による適応度の低下をもたらし、ひいては地域個体群の絶滅を引き起こしかねない (Rhymer and Simberloff 1996 ; Allendorf et al. 2001)。このような地域個体群の遺伝子組成の改変は、「遺伝子攪乱 (または遺伝子汚染)」と呼ばれる。近年では、我が国でも広葉樹の植栽において、地域の樹木個体群との交雑に注意するよう求められている (津村2008)。在来種のサクラ属野生種の遺伝的多様性を保全するためにも、これと同様にソメイヨシノと野生種との交雑を防ぐ植栽の指針策定が望まれる。そこで本解説では、ソメイヨシノとサクラ属野生種との交雑が実際にどれほどの距離で起こるのかを明らかにするとともに、交雑のしやすさに影響する生態学および遺伝学的要因について考察する。

なお本稿は、2016年9月に岐阜大学に提出した博士

論文「ソメイヨシノとサクラ属野生種との交雑に関する生態学および遺伝学的研究」を基にする。各節の詳細については、鶴田ら (2012a, 2012b, 2017) や Tsuruta and Mukai (2015) を参照いただきたい。

ソメイヨシノとサクラ属野生種との交雑距離
の推定と交雑に影響する要因

近年、SSRなどの多型性の高い遺伝マーカーを用いることで、様々な植物種において直接および間接的に個体群内の交雑距離が明らかにされている (Burczyk et al. 2004 ; Ashley 2010)。サクラ属においても、*P. mahaleb* (García et al. 2005, 2007) や *P. avium* (Cottrell et al. 2009 ; Jolivet et al. 2012) で交雑距離が調べられており、個体間の距離が交雑の頻度を決定する最も重要な要因で、これに加えて開花量を反映する個体サイズや周囲の個体密度など、様々な要因が交雑に影響することが示されている。ただし、これらの研究は同じ種の個体群内の交雑を調べたもので、ソメイヨシノと野生種の間のような品種-種間の交雑が同様の傾向を示すかどうかは定かでない。またサクラは種によって開花時期が異なることが知られており (大場ら2007)、この影響も把握する必要がある。

そこで著者らは、2007年、2009年、2010年の3年にわたり、岐阜県関市の岐阜県百年公園内のおよそ30haの調査地において、詳細な開花時期の調査を行うとともに、ソメイヨシノとサクラ属野生種との交雑の実態を調べた。この調査地内には植栽されたソメイヨシノ161株のほか、エドヒガン (*C. spachiana*) 18個体およびヤマザクラ (*C. jamasakura*) 141個体が生育する (図-1)。

ソメイヨシノとサクラ属野生種との交雑のうちソメ

* E-mail: m.tsuruta.lfine@gmail.com

¹ つるた もみ、静岡大学農学部附属地域フィールド科学教育研究センター

イヨシノが種子親となる場合、ソメイヨシノに結実した種子を採取し、遺伝分析によりどの個体が花粉親となっていたかを調べることで（父性解析）、交雑距離と交雑に影響した要因を推定することができる。調査地内の複数のソメイヨシノ株から合計で 303 個の種子を採取し、SSR マーカー 6 座を用いて父性解析を行った。およそ 9 割（272 個、89.8%）の種子の花粉親は、調査地内の野生種個体（エドヒガンおよびヤマザクラ）に決定された（図-1、表-1）。花粉親が決定できた種子における交雑距離は、種子親ごとに平均 73.5 ~ 183.2 m であった（表-1）。このときの交雑の頻度は、個体間距離に加えて花粉親の胸高直径および開花の重なる期間に影響されることが、一般化線形モデル（GLM）により示されている（鶴田ら 2012a）。また、開花の重なる期間は年によって異なり（例えばソメイヨシノ s772 とエドヒガンとの開花の重なる期間の平均値は、2007 年、2009 年、2010 年それぞれ、13.6 日、18.9 日、19.8 日）、これがエドヒガンとの交雑の頻度（表-1）を大きく変える一因となったと考えられた。

一方、ソメイヨシノが花粉親となる場合、野生種から採取した種子の父性解析によりソメイヨシノが花粉親かどうかを判断することはできるが、遺伝的に同一なソメイヨシノのいずれの株から花粉がもたらされたかを判別することは不可能で、交雑距離は直接推定できない。そこでソメイヨシノが花粉親となる場合は、野生種個体がソメイヨシノと交雑した頻度と、周囲のソメイヨシノの本数の比較から交雑距離を推定した。2009 年に調査地内のヤマザクラ 9 個体より 320 個の種子を採取し、加藤ら（2009）の PyS1・PyS2 マーカーを用いてソメイヨシノが花粉親かどうか判断した。ソメイヨシノが花粉親となった種子は種子親ごとに 0 ~ 15 個みられ、近

くにソメイヨシノが生育する個体ほどソメイヨシノと交雑していた（表-2）。ただし、ソメイヨシノとの開花の重なりも影響していた（表-2）。交雑頻度が周囲（半径 20 ~ 100 m まで 10 m ずつ変化させた）のソメイヨシノの本数によって説明されるとの GLM を構築したとこ

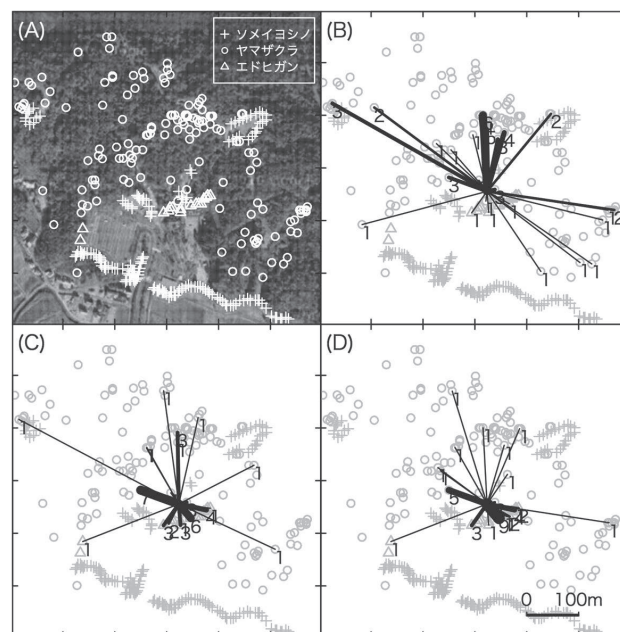


図-1 調査地内のサクラ属の個体位置 (A) とソメイヨシノ s772 株を種子親とした 2007 年 (B)、2009 年 (C) および 2010 年 (D) の交雑の様子。父性解析により決定した花粉親と種子親とを実線で結んだ。線の太さおよび添え字は、その組み合わせにおける交雑の頻度を示す。多くの交雑が近距離間で行われていたが、2007 年ではエドヒガンとの交雑が少なく、交雑距離は大きく異なった。+:ソメイヨシノ、○:ヤマザクラ、△:エドヒガン

表-1 ソメイヨシノが種子親となった交雑における花粉親の種と交雑距離

種子親 (年)	採取種子数	調査地内に花粉親を決定できた種子の数	エドヒガンとの交雑頻度	ヤマザクラとの交雑頻度	交雑距離 (m) の平均値 (Q ₂₅ ~ Q ₇₅)
s772 (2007)	63	49	3 (4.8%)	46 (73.0%)	145.5 (101.2 ~ 192.1)
s772 (2009)	51	43	21 (41.2%)	22 (43.1%)	83.1 (38.0 ~ 120.4)
s772 (2010)	42	41	25 (59.5%)	16 (38.1%)	73.5 (35.8 ~ 78.2)
s778 (2007)	17	15	0	15 (88.2%)	146.8 (62.8 ~ 194.2)
s778 (2009)	48	44	26 (54.2%)	18 (37.5%)	98.4 (70.7 ~ 110.5)
s784 (2009)	23	23	7 (30.4%)	16 (69.6%)	91.1 (43.2 ~ 94.1)
s857 (2007)	47	45	0	45 (95.7%)	140.3 (58.2 ~ 189.5)
s857 (2009)	12	12	0	12 (100%)	183.2 (58.2 ~ 305.6)
total	303	272 (89.8%)	82 (27.1%)	190 (62.7%)	113.4 (54.3 ~ 157.8)

交雑距離は平均値と四分位範囲 (Q₂₅ ~ Q₇₅) で表した。

表-2 ヤマザクラの生育状況とソメイヨシノとの交雑頻度

種子親	採取種子数	ソメイヨシノとの 交雑頻度	ソメイヨシノ (平均) と開花の 重なる日数	最近隣の ソメイヨシノ までの距離 (m)	半径 50 m 以内に 生育する ソメイヨシノの本数
jam776	55	2 (3.6%)	5.5	10.5	5
jam770	54	15 (27.8%)	11.0	15.4	7
jam858	53	5 (9.4%)	15.0	34.8	6
jam474	25	0	10.5	58.6	0
jam860	39	0	15.5	71.3	0
jam487	24	0	11.0	126.4	0
jam894	23	1 (4.3%)	18.5	137.0	0
jam478	23	0	6.5	160.7	0
jam565	24	1 (4.2%)	13.0	188.8	0

ろ、半径 50 m のときに AIC が最も低く、60 m 以上になるとモデルの当てはまりは急激に悪化した (図-2)。このことは、ソメイヨシノとの交雑のほとんどが、50 ~ 60 m 以内の近距離に限られていたことを示唆する。

これらの結果より、ソメイヨシノが種子親および花粉親となる場合のどちらにおいても、品種-種間の交雑の多くは数百メートル以内のごく近距離で行われていることが明らかとなった。この値は、同調査地で調べられたヤマザクラ種内の交雑距離 (平均: 37.0 ~ 160.0 m、鶴田ら 2012a) や、他のサクラ属の研究での値 (平均: 72.0 ~ 125.2 m、García et al. 2005) と一致する。一方で、200 m を超える長距離間の交雑も無視できない。ソメイヨシノが種子親となる場合、最長で 366.0 m の距離の交雑が確認されており、ソメイヨシノが花粉親となる場合においても、少なくとも 188.8 m 以上の交雑が観察されている (表-2)。調査地外と判断された種子を含めると、300 m 以上の交雑の割合は 12.2% であった。また交雑の頻度には、同種内の交雑で示されてきた個体間距離や個体サイズに加え、開花期間の重なりが大きく影響することが明らかとなった。

ソメイヨシノとサクラ属野生種との交雑の障壁

先の節において、品種-種間の交雑であっても同種内の交雑と同様の結果が得られたのは、ソメイヨシノとサクラ属野生種との間で、生理的な交雑の障壁が無かったからと考えられる。実際に、サクラ属は雑種と推定されている野生個体群や品種がいくつも知られており (大場ら 2007)、種間交雑の障壁の低い分類群なのかもしれない。一方で、ソメイヨシノはエドヒガンとオオシマ

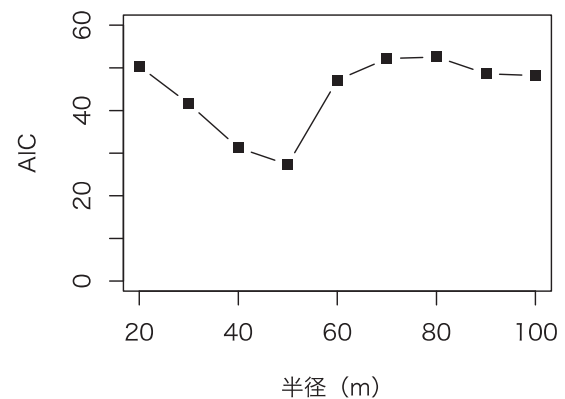


図-2 ヤマザクラにおけるソメイヨシノとの交雑の頻度を説明するモデルの AIC の変化。

ソメイヨシノとの交雑の頻度が、周囲 (半径 20 ~ 100 m まで 10 m ずつ変化させた) のソメイヨシノの本数によって説明されるとの一般化線形モデルを構築した。半径 50 m のときに AIC は最も低く (最もモデルの当てはまりがよい)、60 m 以上で急激に高くなった。このことは、交雑頻度と 60 m 以上の範囲のソメイヨシノ本数には関連があまり見られず、ソメイヨシノとの交雑の多くは半径 50 ~ 60 m 以内に限られていたと考えられる。

ザクラ (*C. speciosa*) との雑種といわれており (Wilson 1916; 竹中 1962)、両親となった種と関連のない種とでは交雑のしやすさが異なる可能性もある。また遺伝子攪乱の評価には花粉の運ばれる交雑距離だけでなく、その後の受精、種子の発芽や実生の成立など、雑種個体が繁殖可能となるまでを考慮する必要がある。そこで著者らはソメイヨシノを種子親に、エドヒガン、オオシマザクラ、ヤマザクラ、およびマメザクラ (*C. incisa*) の

複数の花粉親をそれぞれ掛け合わせた人工交配を行い、花粉管伸長・結実率・種子の発芽率・実生の初期生存率(発芽後2ヶ月後の生存率)を含めた種ごとの交雑の親和性を調べた。

受粉処理から3日後以降の雌しべを採取し、アニリンブルーで染色し、蛍光顕微鏡で花粉管伸長を観察した。この時期、自家の花粉管は柱頭と花柱の基部のほぼ真ん中あたりで伸長を停止する(鶴田ら2012b)。これに対し他種を掛け合わせたとき、ほとんどの雌しべにおいて花粉管は花柱の基部まで伸長した(図-3)。受粉からおおよそ2ヶ月後には、種ごとに12.5%~33.8%の結実が得られた(図-3)。ただし同じ交雑組み合わせであっても、年によって結実率は大きく異なった。また過去の交雑研究(吉川・渡辺1964; Watanabe and Yoshikawa 1967)と照らし合わせてみても、どの種ともある程度の結実種子が得られるが、種ごとに明確な傾向を見出すことはできない。

結実した種子を低温湿層処理など適当な管理をした場合、ほとんどの種子が発芽し(87.4~94.9%)、発芽率に種による違いは全く見られなかった(図-3)。その後の実生の初期生存率も、オオシマザクラ、ヤマザクラ、マメザクラとの交雑実生では高く、結実種子の77.9~80.4%が健全な実生へと成長した。しかし、ソメイヨシノにエドヒガンを交雑した場合、どの花粉親を掛け合わせた場合においてもおおよそ半数の実生が本葉の展開直後に成長を停止し、やがて枯死した(図-4)。この生育不全により、エドヒガンでは実生の初期生存率は31.3%にまで大きく低下した(図-3)。

どの種の花粉であっても十分な花粉管伸長が見られ、種子の発芽までの段階に生理的な交雑の障壁は見られなかった。一方で、ソメイヨシノにその祖先種といわれるエドヒガンを掛け合わせた交雑家系でのみ、実生の生育不全が観察されたことは大変興味深い。受精までに種間の交雑の障壁がなく雑種が容易に形成されたとしても、それ以降の世代で雑種の不和合が起こること、サクラ属の種分化が保たれているのかもしれない。このような雑種第一代(F₁)以降の世代で起こる不和合性は、雑種崩壊と呼ばれている。この実生の生育不全を引き起こす遺伝子の解明は、雑種形成や種分化を理解する上でも重要な知見となるだろう。そこで次節では、この実生の生育不全に関与する遺伝子座がいくつかあるのか、またゲノムのどの領域にあるのかを探索した。

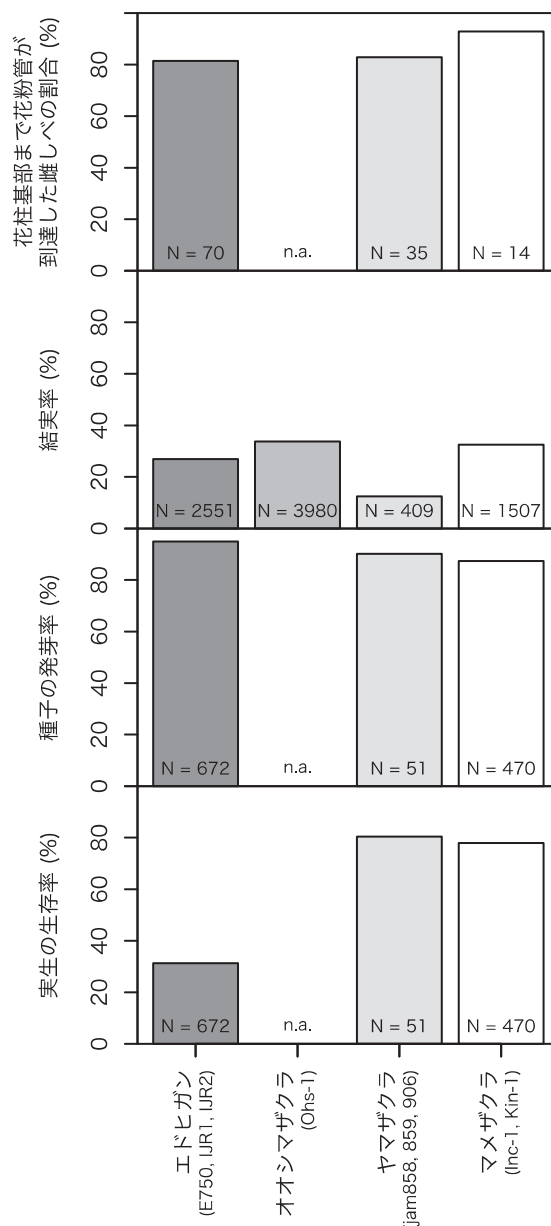


図-3 ソメイヨシノにサクラ属野生種を掛け合わせたときの花粉管の伸長、結実率、種子の発芽率、および実生の初期生存率。値は種ごとの合算値で、x軸ラベルの括弧内はそれぞれの花粉親を、また供試した花柱、花、種子数を棒の下部に示した。なお、オオシマザクラとの交雑のみ取り扱い方法が異なったため、結実率以外のデータは計測していないが、発芽率および生存率の低下は見られなかった。

実生の生育不全に関与する遺伝子座の探索

目的とする形質の遺伝子の同定には、量的遺伝子座(QTL) マッピングなど、連鎖地図を用いた解析が行われる。そこで、実生の生育不全が観察されたソメイヨ

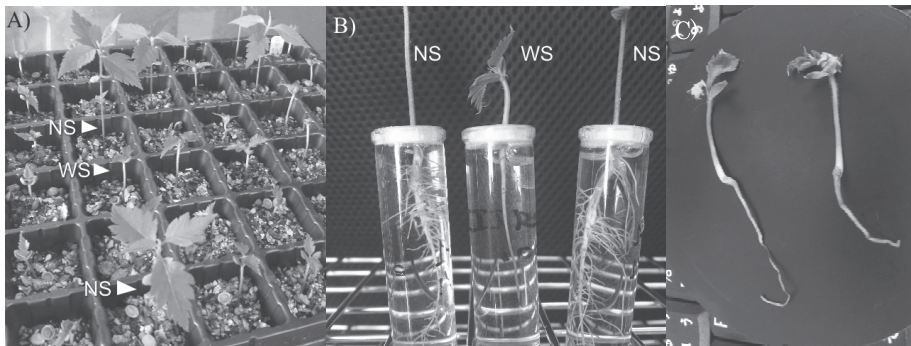


図-4 ソメイヨシノとエドヒガンとの交雑による実生の形質。発芽後、およそ半数の実生は本葉の展開後に成長が止まり (WS)、数週間後には健全な実生 (NS) とのサイズの違いが明確になる (A, B)。WS の実生は発達が乏しいまま、やがて枯死した (C)。

シノ (CY) とエドヒガン (E750) およびその F₁ (健全な実生 77 個体および生育不全の実生 101 個体を含む) を対象に、Pseudo-testcross 法 (Grattapaglia and Sederoff 1994) により両親の連鎖地図を構築した。AFLP および近縁種で開発された SSR マーカーを用いることで、8 つの連鎖群からなる 574.9 cM のソメイヨシノの連鎖地図 (CY map) と、196.8 cM のエドヒガンの地図 (E750 map) が構築できた。CY map の地図長は、近縁種における既報の飽和連鎖地図 (519 cM : Dirlewanger et al. 2004 ; 711.1 cM, 565.8 cM : Olmstead et al. 2008) とほぼ一致し、ゲノムを十分にカバーすると考えられる。

生育不全に関与する遺伝子の周囲の遺伝子座では、生育不全と健全な実生とで両親の対立遺伝子の分離

が、連鎖により 1:1 の期待分離比から歪むことが予想される (selective sweep)。連鎖地図に沿ってこのような分離の歪みを解析したところ、生育不全と関連した遺伝子座を CY map の第 4 連鎖群に同定した (図-5)。なお、生育不全の形質を QTL として解析したときも、同じ領域に関連が示された。この遺伝子座を、実生における雑種不適合性遺伝子座 (hybrid inviability

of seedling 1: *His1*) と名付けた。ソメイヨシノの *His1* 対立遺伝子の片方を引き継いだ子孫は、生育不全となる。ここではソメイヨシノの *His1* 対立遺伝子を *HIS1* / *his1*、生育不全を引き起こす対立遺伝子を *his1* と表記する。また地図上で *His1* は、EMPas13 という SSR マーカーの近傍にマッピングされた (完全連鎖、図-5)。

現在、著者らはこの遺伝子座の詳細マッピングを進めており、EMPas13 とは 0.7 cM の距離にあることを明らかにしている。また、いくつかのサクラの近縁種ではすでにゲノムの解読が完了しており (*P. persica* : Verde et al. 2013, *P. avium* : Shirasawa et al. 2017)、これらの情報を用いることで *His1* 遺伝子の解明も近年中に実現可能と思われる。

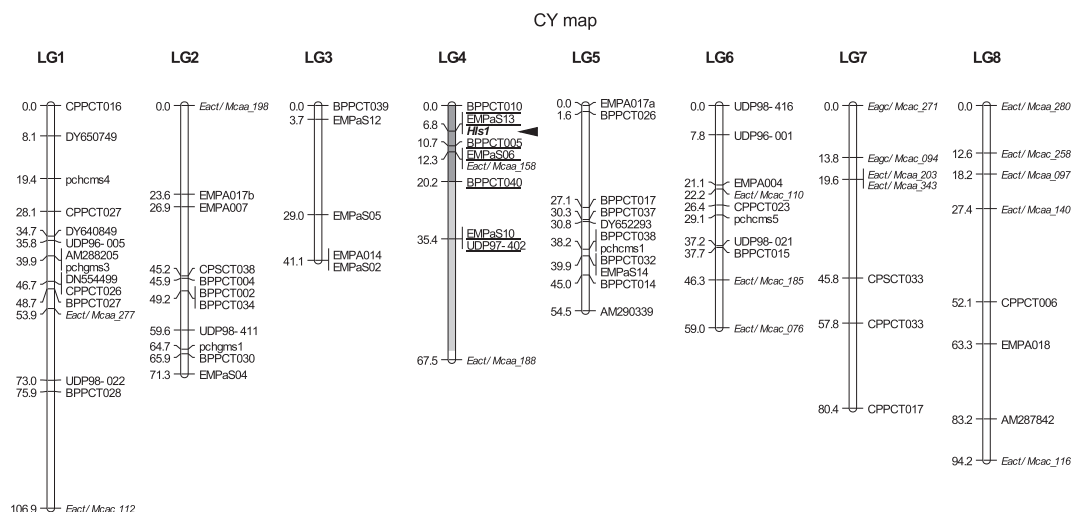


図-5 ソメイヨシノの連鎖地図における実生の生育不全と関連した遺伝子座。AFLP および SSR マーカーを用い、8 つの連鎖群からなるソメイヨシノの連鎖地図 (CY map) が構築された。連鎖群の右に座乗するマーカー名を、左に地図距離をセンチモルガン (cM) で示した。この地図に沿って実生の生育不全と関連した分離比の歪みを探索したところ、CY map の第 4 連鎖群 (LG4) に強い関連 ($P < 0.001$) が示された (下線の遺伝子座)。また、QTL (グレーの領域) も同じ場所に位置した。生育不全を形質マーカー (MTL) としてマッピングしたとき、LG4 の EMPas13 と完全連鎖した (図中矢印の *His1*)。

サクラ属野生種個体群における 雑種不和合性遺伝子の保有状況

最後に、生育不全を引き起こす対立遺伝子 *his1* が、祖先種といわれるエドヒガンとオオシマザクラのどちらに由来するのか、また野生個体群にどれほど保持されているのかを、*His1* と強く連鎖する SSR 遺伝子座から推定した。*His1* と連鎖する第4連鎖群上の SSR 遺伝子座の遺伝子型をエドヒガン3集団 (61 個体) およびオオシマザクラ3集団 (60 個体) において決定し、種ごとにソメイヨシノと一致する対立遺伝子の頻度を調べた。なお、先節の連鎖地図の構築で対立遺伝子間の連鎖関係が調べられているため、ソメイヨシノの2つの対立遺伝子が、それぞれどちらの染色体に座乗していたのかが明らかとなっている (鶴田ら 2017)。

染色体ごとに見てみると、*HIS1* が座乗する染色体 (Chr-a) の遺伝子座では、多くの対立遺伝子がエドヒガンの個体群で頻繁に見られた一方で、オオシマザクラの個体群ではほとんど見られなかった (表-3)。もう一方の染色体 (Chr-b) に座乗する BPPCT040 や EMPaS10 の対立遺伝子はその逆で、オオシマザクラでよくみられる対立遺伝子であった (表-3)。この頻度のみから染色体の由来を推定するなら、Chr-a はエドヒガン由来、Chr-b はオオシマザクラに由来すると考えられる。しかし、両種ともに対立遺伝子頻度が低い領域もみられ (Chr-a の BPPCT005、Chr-b の BPPCT010、EMPaS13、BPPCT005)、ソメイヨシノがエドヒガンとオオシマザクラ以外の種の関与を含めたより複雑な交雑によってつくられた品種の可能性も否定できない。そして、*his1* はこのような領域に位置していた。

ソメイヨシノとサクラ属野生種との交雑において、生育不全により実生の生存率の低下が起こるには、次の2

つのパターンがある。すなわち、ソメイヨシノの持つ *his1* とエドヒガンの対立遺伝子 (染色体の由来の解析結果より *HIS1* のホモ接合と予想される) との接合による致死と、ソメイヨシノの持つ *HIS1* と野生種が持つ *his1* との接合による場合である。このうちの前者に関しては、エドヒガンとの交雑において常に起こることになる。一方、後者に関しては、おそらくエドヒガンおよびオオシマザクラの野生種において非常に稀な対立遺伝子であるため (表-3)、両種との交雑においては雑種の生存率の低下は望めない。仮に最近隣の EMPaS13 の対立遺伝子頻度から推定すると、エドヒガン個体群で 5.6%、オオシマザクラ個体群では 0% となる。ただし、ソメイヨシノ染色体の同領域は、エドヒガンおよびオオシマザクラ以外のサクラ属野生種に由来する可能性も考えられる。このため、種ごとのソメイヨシノとの交雑のリスクの評価には、他のサクラ属野生種においても *his1* の保有状況を詳細に調べる必要がある。

おわりに

サクラ属は受粉から受精までに種間の交雑の障壁が見られず、ソメイヨシノはどの種とも交雑可能と考えられる。このため、サクラ属野生種の遺伝子攪乱を防ぐには、どの地域においても少なくとも野生個体群から 200m 以内にはソメイヨシノの植栽は避けるべきだろう。これにより品種-種間の交雑の割合はかなり減らせるが、実際には 300m 以上離れた交雑も確認されており、両者の交雑を完全に防ぐことは難しい。さらに、個体間距離だけでなく開花の重なる期間がソメイヨシノとの交雑頻度に大きく影響したことから、これら開花時期などの生態学的データを含め、慎重に植栽不適範囲

表-3 野生種個体群におけるソメイヨシノと一致する対立遺伝子の保有状況

遺伝子座	Chr-a の対立遺伝子頻度		LOD ^a	Chr-b の対立遺伝子頻度		LOD ^a
	エドヒガン	オオシマザクラ		エドヒガン	オオシマザクラ	
BPPCT010	0.227	0.167	0.083	0.000	0.009	-0.169
EMPaS13	0.222	0.000	0.662	0.056	0.000	0.378
BPPCT005	0.063	0.028	0.109	0.000	0.000	0.000
BPPCT040	0.636	0.018	0.950	0.000	0.482	-0.976
EMPaS10	0.163	0.000	0.581	0.000	0.172	-0.594

^a 対立遺伝子の頻度 (x_a) の尤度 $-\log(x_a)$ の比 (エドヒガン/オオシマザクラ) を LOD で示した。この値が正ならその染色体領域はエドヒガンに由来、負ならオオシマザクラに由来するとした。ただし、両種の尤度に差がない場合 ($|\text{LOD}| < 0.301$)、由来は不明とした。なお頻度が 0 の場合、任意値として頻度 0.001 を割り振り、尤度を計算した。

を決めなければならない。

また本研究は、遺伝子攪乱の評価には交雑の成否（花粉の移動）だけではなく、交雑後の雑種実生の成立までを含めた総合的な判断が必要なことを強く主張する。種間の交雑に関する多くの研究がある一方で、発芽率やその後の実生の生存まで調べた研究はまだ少ない。そのような中、著者らはソメイヨシノとエドヒガンとの間で交雑が起こった場合、実生の生育不全が生じることを明らかにした。これに關与する遺伝子座 *His1* は、ソメイヨシノの連鎖地図の第4連鎖群に同定された。実際に交雑が進んだ場合、このような後代で起こる雑種崩壊などが野生個体群にどのような影響を与えるのか、今後しっかりと見極めていく必要があるだろう。

謝 辞

解説の基となる博士論文は、岐阜大学応用生物科学部森林生態学研究室の向井譲教授の指導のもとでまとめあげた。本稿についてご助言くださいましたことと併せ、心よりお礼申し上げます。また、先輩の加藤珠理氏をはじめ、研究室の後輩諸氏の協力なくして本研究の成果はあげられませんでした。厚くお礼申し上げます。

引用文献

- Allendorf FW, Leary RF, Spruell P, Wenburg JK (2001) The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 613–622
- Ashley MV (2010) Plant parentage, pollination, and dispersal: how DNA microsatellites have altered the landscape. *Critical Reviews in Plant Sciences* 29: 148–161
- Burczyk J, DiFazio SP, Adams WT (2004) Gene flow in forest trees: How far do genes really travel? *Forest Genetics* 11: 179–192
- Cottrell JE, Vaughan SP, Connolly T, Sing L, Moodley DJ, Russell K (2009) Contemporary pollen flow, characterization of the maternal ecological neighbourhood and mating patterns in wild cherry (*Prunus avium* L.). *Heredity* 103: 118–128
- Dirlwanger E, Graziano E, Joobeur T, Garriga-Calderé F, Cosson P, Howad W, Arús P (2004) Comparative mapping and marker-assisted selection in Rosaceae fruit crops. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 101: 9891–9896
- García C, Arroyo M, Godoy JA, Jordano P (2005) Mating patterns, pollen dispersal, and the ecological maternal neighbourhood in a *Prunus mahaleb* L. population. *Molecular Ecology* 14: 1823–1830
- García C, Jordano P, Godoy JA (2007) Contemporary pollen and seed dispersal in a *Prunus mahaleb* L. population: patterns in distance and direction. *Molecular Ecology* 16: 1947–1955
- Grattapaglia D and Sederoff R (1994) Genetic linkage maps of *Eucalyptus grandis* and *Eucalyptus urophylla* using pseudo-testcross: Mapping strategy and RAPD markers. *Genetics* 137: 1121–1137
- Iketani H, Ohta S, Kawahara T, Katsuki T, Mase N, Sato Y, Yamamoto T (2007) Analyses of clonal status in ‘Someiyoshino’ and confirmation of genealogical record in other cultivars of *Prunus* × *yedoensis* by microsatellite markers. *Breeding Science* 57: 1–6
- Innan H, Terauchi R, Miyashita NT, Tsunewaki K (1995) DNA fingerprinting study on the intraspecific variation and the origin of *Prunus yedoensis* (Someiyoshino). *The Japanese Journal of Genetics* 70: 185–196
- Jolivet C, Höltnen AM, Liesebach H, Steiner W, Degen B (2012) Mating patterns and pollen dispersal in four contrasting wild cherry populations (*Prunus avium* L.). *European Journal of Forest Research* 131: 1055–1069
- 加藤珠理・石川啓明・太田泰臣・服部紗代子・向井 譲 (2009) ソメイヨシノ由来のゲノムを検出するマーカー・ツールとしての自家不和合性遺伝子と核 SSR の利用. *日本森林学会誌* 91: 354–359
- 大場秀章・川崎哲也・田中秀明・木原 浩 (2007) 新日本の桜. 山と溪谷社. 東京
- Olmstead JW, Sebolt AM, Cabrera A, Sooriyapathirana SS, Hammar S, Iriarte G, Wang D, Chen CY, van der Knaap E, Iezzoni AF (2008) Construction of an intra-specific sweet cherry (*Prunus avium* L.) genetic linkage map and synteny analysis with the *Prunus* reference map. *Tree Genetics & Genomes* 4: 897–910
- Rhymer JM, Simberloff D (1996) Extinction by hybridization and introgression. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 83–109
- Shirasawa K, Isuzugawa K, Ikenaga M, Saito Y, Yamamoto T, Hirakawa H, Isobe S (2017) The genome sequence of sweet cherry (*Prunus avium*) for use in genomics-assisted breeding. *DNA Research* 24: 499–508
- 竹中 要 (1962) サクラの研究 (第一報) ソメイヨシノ

- の起源. 植物学雑誌 75: 278–287
- 津村義彦 (2008) 広葉樹の植栽における遺伝子攪乱問題. 森林科学 54: 26–29
- 鶴田燃海・石川啓明・加藤珠理・向井 譲 (2012a) ソメイヨシノとサクラ属野生種との交雑範囲および遺伝子流動に影響する要因の推定. 日本森林学会誌 94: 229–235
- Tsuruta M, Mukai Y (2015) Hybrid seedling inviability locus (*Hls1*) mapped on linkage group 4 of the Japanese flowering cherry, *Cerasus* × *yedoensis* ‘Somei-yoshino’. Tree Genetics & Genomes 11: 88
- 鶴田燃海・王 成・加藤珠理・向井 譲 (2017) 連鎖地図を利用した染色体ごとの解析による‘染井吉野’の起源推定の試み. 日本森林学会誌 99: 210–213
- 鶴田燃海・王 成・向井 譲 (2012b) ソメイヨシノの自家不和合性およびサクラ属野生種との交雑親和性に違いが生じる時期. 園芸学研究 11: 321–325
- Verde I, Abbott AG, Scalabrin S, Jung S, Shu S, Marroni F, Zhebentyayeva T, Dettori MT, Grimwood J, Cattonaro F, et al. (2013) The high-quality draft genome of peach (*Prunus persica*) identifies unique patterns of genetic diversity, domestication and genome evolution. Nature Genetics 45: 487–494
- Watanabe K, Yoshikawa K (1967) Notes on variation and self-incompatibility in Japanese flowering cherries. The Botanical Magazine, Tokyo 80: 257–260
- Wilson EH (1916) The cherries of Japan. p68. University press, Cambridge
- 吉川勝好・渡辺光太郎 (1964) サクラの自家不和合性について. 第75回日本林学会大会講演集: 219–222