兄妹配偶に於ける雑種の自然固定の公式*

祖 維 顯

東京帝國大學農學部育種學教室

緒 言

兄妹配偶は兄弟姉妹間に於ける交配にして、雌雄異體なる動植物に於ける近親交配には最も普通なる一型なり。從來此方面に關する研究報告は尠からず、其の遺傳現象も殆んど明瞭となり。就中 East 及び Hayes (1912) 兩氏は率先して數學的に之を考究し、兄妹配偶に於ける雑種の自然固定を理論的に究明せり。次に Fish (1914) も同様の研究を行ひ、單性雑種に就て F_1 より F_{28} までに於けるホモ型の百分率を公にせり。其の時偶然 Whiting (1914) は Green-bottle fly を材料として兄妹配偶をなさしめたるに世代の進むに従ひ、ホモ型の割合の増加を發見し、Fish の業績に對照して見たるに大體一致すと報告せり。此の外斯かる實驗は甚だ繁多にして、二三の例を擧ぐれば Castle (1906) 外三氏の猩々蠅に就ての研究、並に King (1918) の白鼠に關する實驗は最も有名なるものと言ひ得べし。Pearl (1913) は近親係數及び血緣係數を提案し、之に關し兄妹配偶には特殊現象有りと指示せしが、ホモ型の割合に對し F_3 に至るも F_2 と同様なるを以て、 F_3 以後は増加不能と推論せり。然れども同氏 (1914) は間もなく之を取消すと同時に其の割合を計算する公式を案出せり。Jennings (1914) はそれを參考し更に一層簡單なる公式を發表せり。其の後は伴性形質と其他の方面に就て Jennings (1916) 並に Robbins (1917, 1918) 等、連鎖關係に就て Haldane 及び Waddington (1931) 等が各々計算方法を導出せり。又 Path Coefficient に關しては Wright と Niles (1921, 1922, 1923) との間に有名なる論争あり。されば兄妹配偶に關する研究の盛況を知るべし。然るに上記の諸業績を検するに單性雑種に關するものか、或は一局部に限るもの多く更に究明を要する事項少からず。筆者は雑種の自然固定に關し二三の公式を得たり。此等公式は下記の三條件の成立する場合に對し總て適用し得べし。即ち (一) 各相對形質は總て非伴性因子なる事、又致死作用を有せざる事、(二) 各相對形質は各々別個の染色體上に存する事、即ち連鎖關係の存在せざる事、(三) 兄妹間にては自由に交配をなし、又總ての交配は同一の生殖力を有する事なり。次に之を記述せんとす。

本文を草するに當り、始終御懇篤なる激勵と指導を賜りたる 恩師東京帝國大學宗教授に對し謹で深厚なる感謝の意を表す。尙本文の構成に際し、種々貴重なる教示を與へられし京都帝國大學木原教授、吉川秀男氏並に東京帝國大學淺見教授、西村米八農學士に衷心より拜謝す。

* Tsū, W. H. The Formulae for the Automatic Increase of Homozygosis in Brother and Sister Mating.

本 論

兄妹配偶に於ける遺傳現象は頗る複雑にして特に相對形質の多きものは然り。又最初交配せる個體の遺傳因子の組成狀況により結果も異なるが故に以下之を分述せん。

(一) 相對形質は總てホモなる場合

(一方優性, 一方劣性)

此場合に於て單性雑種に就ては既に周知の事實なり。即ち優性因子を A, 劣性因子を a にて現はせば $F_1 = Aa$, $F_2 = \frac{1}{4}AA + \frac{2}{4}Aa + \frac{1}{4}aa$, $F_3 = \frac{2}{8}AA + \frac{4}{8}Aa + \frac{2}{8}aa$, $F_4 = \frac{5}{16}AA + \frac{6}{16}Aa + \frac{5}{16}aa$ にして AA と aa とを合算すればホモとヘテロとの比は第一表に示すが如し。之を計算するには Pearl, Jennings, Robbins 諸氏は各々公式を案出せしが Jennings の公式は最も簡單明瞭なり。即ち同氏は各世代に於けるヘテロの全數に對する比を分數にて示せば其分子は恰も Fibonacci series の各項に相當するを知り次式を導出せり。式中 n は世代の數, f は Fibonacci series の項次を表はす。

$$\text{ヘテロの割合} = \frac{f_{n+1}}{2^{n-1}},$$

$$\text{ホモの割合} = \frac{2^{n-1} - f_{n+1}}{2^{n-1}}。$$

多性雑種に於ける最初の交配は $AABB \times aabb$, $AAbb \times aaBB$, $AABBCC \times aabbcc$, $aaBBcc \times AAbbCC$ 等々なるものにして, 其の遺傳現象は單性雑種の反復事象と認め得べし。因て相對形質の數を m, ヘテロなる形質の數を r にて表はせば二項定理により次式を得。

$$\left(\frac{2^{n-1} - f_{n+1}}{2^{n-1}} + \frac{f_{n+1}}{2^{n-1}} \right)^m = mC_0 \frac{(2^{n-1} - f_{n+1})^{m-0} f_{n+1}^0}{2^{m(n-1)}} + mC_1 \frac{(2^{n-1} - f_{n+1})^{m-1} f_{n+1}^1}{2^{m(n-1)}} \\ + mC_2 \frac{(2^{n-1} - f_{n+1})^{m-2} f_{n+1}^2}{2^{m(n-1)}} + \dots\dots\dots。$$

此展開式に於ては第一項が全形質に就てホモなるもの, 第二項が一形質に就てヘテロなるもの, 第三項が二形質に就てヘテロなるものなり。以下類推すべし。即ち此場合に於ける計算公式は次の如し。

$$\frac{mCr(2^{n-1} - f_{n+1})^{m-r} f_{n+1}^r}{2^{m(n-1)}}。$$

(二) 相對形質は總てヘテロなる場合

此場合に於ける最初の配偶は $Aa \times Aa$, $AaBb \times AaBb$, $AaBbCc \times AaBbCc$ 等々なるものにして恰も (一) の場合の F_2 より開始するを以て (一) の場合より一代早く進行すべし。従て此場合に於ける計算公式は次の如くなるべし。

$$\frac{mCr(2^n - f_{n+2})^{m-r} f_{n+2}^r}{2^{mn}}。$$

世の 代數 (三)の 場合	相對形質の 數		單性雜種		兩性雜種			三性雜種			
	相對形質の 數		單性雜種		兩性雜種			三性雜種			
	相對形質の 數		全形質 に就て ホモ型	一形質 に就て ヘテロ型	全形質 に就て ホモ型	一形質 に就て ヘテロ型	二形質 に就て ヘテロ型	全形質 に就て ホモ型	一形質 に就て ヘテロ型	二形質 に就て ヘテロ型	三形質 に就て ヘテロ型
		F ₁	0	1	0	0	1	0	0	0	1
	F ₁	F ₂	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{2}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{8}$	$\frac{3}{8}$	$\frac{3}{8}$	$\frac{1}{8}$
F ₁	F ₂	F ₃	$\frac{2}{4}$	$\frac{2}{4}$	$\frac{4}{16}$	$\frac{8}{16}$	$\frac{4}{16}$	$\frac{8}{64}$	$\frac{24}{64}$	$\frac{24}{64}$	$\frac{8}{64}$
F ₂	F ₃	F ₄	$\frac{5}{8}$	$\frac{3}{8}$	$\frac{25}{64}$	$\frac{30}{64}$	$\frac{9}{64}$	$\frac{125}{512}$	$\frac{225}{512}$	$\frac{135}{512}$	$\frac{27}{512}$
F ₃	F ₄	F ₅	$\frac{11}{16}$	$\frac{5}{16}$	$\frac{121}{256}$	$\frac{110}{256}$	$\frac{25}{256}$	$\frac{1331}{4096}$	$\frac{1815}{4096}$	$\frac{825}{4096}$	$\frac{125}{4096}$
F ₄	F ₅	F ₆	$\frac{24}{32}$	$\frac{8}{32}$	$\frac{576}{1024}$	$\frac{384}{1024}$	$\frac{64}{1024}$	$\frac{13824}{32768}$	$\frac{13824}{32768}$	$\frac{4608}{32768}$	$\frac{512}{32768}$

(三) 相對形質は總て一方ホモ（優性又は劣性）

一方ヘテロなる場合

此場合に於ける最初の配偶は $Aa \times AA$, $Aa \times aa$, $AaBb \times AAbb$, $AaBB \times AABb$, $AABBCC \times AaBbCc$ 等々なるものにして、單性雜種の場合に就ては既に Jennings 氏は次の如く指示せり。

$$AA \text{ 又は } aa = \frac{M_{n+1}}{B_{n+3}}; \frac{9}{16}, \frac{19}{32}, \frac{40}{64} \dots \dots \dots \frac{3}{4},$$

$$aa \text{ 又は } AA = \frac{K_{n+1}}{B_{n+3}}; \frac{1}{16}, \frac{3}{32}, \frac{8}{64} \dots \dots \dots \frac{1}{4},$$

$$Aa = \frac{f_{n+3}}{B_{n+2}}; \frac{3}{8}, \frac{5}{16}, \frac{8}{32} \dots \dots \dots 0.$$

上述 M, K, B は悉く特殊なる級數にして本文の符號にて之を表示すれば $3 \cdot 2^n - f_{n+3}$, $2^n - f_{n+3}$, 2^{n+2} , 2^{n+1} となるべし。因て

$$\text{ヘテロの割合} = \frac{f_{n+3}}{2^{n+1}},$$

$$\text{ホモの割合} = \frac{(3 \cdot 2^n - f_{n+3}) + (2^n - f_{n+3})}{2^{n+2}} = \frac{2^{n+1} - f_{n+3}}{2^{n+1}}.$$

即ち(一)の場合より二代早く進行すべし。

依て此場合に於ける計算公式は前理により次の如くなるべし。

$$\frac{mCr(2^{n+1} - f_{n+3})^{m-r} f_{n+3}^r}{2^{m(n+1)}}.$$

(四) 其 他 の 場 合

以上は各相對形質に就て總て同型なる場合に過ぎず。此の外は前掲 3 場合の 2, 或

は全部を併有するもの即ち 3 場合を任意に組合せたもの種々有るべし。然れども其の孰れも前掲 2 場合間或は 3 場合間の相乗積にて表現せられる。例へば AABbCcddEe x aaBbCcDDEe なる交配は五性雑種にして $[(AA \times aa) \times (dd \times DD)] \times [(Bb \times Bb) \times (Cc \times Cc) \times (Ee \times Ee)]$ と書き改め得るを以て、其の遺傳現象は $\left(\frac{(2^{n-1}-f_{n+1})+f_{n+1}}{2^{n-1}}\right)^2 \times \left(\frac{(2^n-f_{n+2})+f_{n+2}}{2^n}\right)^3$ にて示し得べし。即ち遺傳因子の組成状況に就て 2 型を有するを以て、2 式の展開式を相乗するを要す。今便宜上相對形質の數とヘテロなる形質の數を夫々 (二) の場合に m', r' (三) の場合に m'', r'' にて、又前掲 3 計算公式を $a_r^m, \beta_r^{m'}, r_r^{m''}$ にて表はせば前記交配の 2 展開式と其の相乗積は次の如し。

$$\begin{aligned} \left(\frac{(2^{n-1}-f_{n+1})+f_{n+1}}{2^{n-1}}\right)^2 &= a_0^2 + a_1^2 + a_2^2, \\ \left(\frac{(2^n-f_{n+2})+f_{n+2}}{2^n}\right)^3 &= \beta_0^3 + \beta_1^3 + \beta_2^3 + \beta_3^3. \\ &\quad \beta_0^3 \quad \beta_1^3 \quad \beta_2^3 \quad \beta_3^3 \\ &\quad \times a_0^2 \quad a_1^2 \quad a_2^2 \end{aligned}$$

$$\begin{array}{cccc} a_0^2 \beta_0^3 & a_0^2 \beta_1^3 & a_0^2 \beta_2^3 & a_0^2 \beta_3^3 \\ & a_1^2 \beta_0^3 & a_1^2 \beta_1^3 & a_1^2 \beta_2^3 & a_1^2 \beta_3^3 \\ & & a_2^2 \beta_0^3 & a_2^2 \beta_1^3 & a_2^2 \beta_2^3 & a_2^2 \beta_3^3 \end{array}$$

此相乗積に於て左より第一行は全形質に就てホモなるもの、第二行は一形質に就てヘテロなるもの、第三行は二形質に就てヘテロなるものなり。以下之に準ず。即ち各行に於ける項數の多少は相對形質の數とヘテロなる形質の數により定まれり。因て相對形質の總數を M, 全形質に對するヘテロなる形質の數を R, 種々の割合を H_R^M (但し $R=0$ なる時は全形質に就てホモなるものを, $R>0$ なる時は夫々ヘテロなるものを示す) とすれば兄妹配偶に於ける一般公式は次の如し。

$$H_R^M = \sum a_r^m \beta_r^{m'} r_r^{m''}.$$

但し $M=m+m'+m'', R=r+r'+r''$ 。ここに於て r, r', r'' は 0 より m, m', m'' までの開き有る爲、其の和が R と相等しき組合せは種々有るべきなり。其の組合せの數は即ち $a_r^m \beta_r^{m'} r_r^{m''}$ の項數にして、上公式は R の値に應じて存在する夫等各項の總和なり。尙 H_{M-R}^M の時に於ける項數は H_R^M の時と同じ。

例一、AABb x aaBb なる交配の F_5 に於けるホモ型とヘテロ型の割合を求む。

$$H_0^2 = a_0^1 r_0^1 = {}_1C_0 \frac{(2^{5-1}-f_{5+1})^{1-0} f_{5+1}^0}{{}_2^{1(5-1)}} \times {}_1C_0 \frac{(2^{5+1}-f_{5+3})^{1-0} f_{5+3}^0}{{}_2^{1(5+1)}} = \frac{11}{16} \times \frac{51}{64} = \frac{561}{1024},$$

$$H_1^2 = a_0^1 r_1^1 + a_1^1 r_0^1 = \frac{11}{16} \times \frac{13}{64} + \frac{5}{16} \times \frac{51}{64} = \frac{398}{1024},$$

$$H_2^2 = a_1^1 r_1^1 = \frac{5}{16} \times \frac{13}{64} = \frac{65}{1024}.$$

例二, AABbCCDdeeFf × aaBbCcDdEeFf なる交配の F_4 に於けるホモ型とヘテロ型の割合を求む。

$$H_o^6 = a_o^1 \beta_o^2 r_o^3 = \frac{3833280}{33554432},$$

$$H_1^6 = a_o^1 \beta_o^2 r_1^3 + a_o^1 \beta_1^2 r_o^3 + a_1^1 \beta_o^2 r_o^3 = \frac{10082688}{33554432},$$

$$H_2^6 = a_o^1 \beta_o^2 r_2^3 + a_o^1 \beta_1^2 r_1^3 + a_o^1 \beta_2^2 r_o^3 + a_1^1 \beta_o^2 r_1^3 + a_1^1 \beta_1^2 r_o^3 = \frac{10956352}{33554432},$$

$$H_3^6 = a_o^1 \beta_o^2 r_3^3 + a_o^1 \beta_1^2 r_2^3 + a_o^1 \beta_2^2 r_1^3 + a_1^1 \beta_o^2 r_2^3 + a_1^1 \beta_1^2 r_o^3 + a_1^1 \beta_2^2 r_o^3 = \frac{6296832}{33554432},$$

$$H_4^6 = a_o^1 \beta_1^2 r_3^3 + a_1^1 \beta_o^2 r_3^3 + a_o^1 \beta_2^2 r_2^3 + a_1^1 \beta_1^2 r_2^3 + a_1^1 \beta_2^2 r_1^3 = \frac{2018880}{33554432},$$

$$H_5^6 = a_o^1 \beta_2^2 r_3^3 + a_1^1 \beta_1^2 r_2^3 + a_1^1 \beta_2^2 r_3^3 = \frac{342400}{33554432},$$

$$H_o^6 = a_1^1 \beta_2^2 r_3^3 = \frac{24000}{33554432}.$$

例三, AABbCC × aabbcc, AABbCc × AABbCc, AABbCC × AABbCc, AABbCc × aaBbCc, AaBbCc × AaBbCc なる五種の交配有り, 夫らの F_4 に於けるホモ型の割合を比較す。

$$\text{AABbCC} \times \text{aabbcc} \text{ の } H_o^3 = a_o^3 = \frac{1000}{4096},$$

$$\text{AABbCc} \times \text{aabbCc} \text{ の } H_o^3 = a_o^2 \beta_o^1 = \frac{1100}{4096},$$

$$\text{AABbCC} \times \text{aabbCc} \text{ の } H_o^3 = a_o^2 r_o^1 = \frac{1200}{4096},$$

$$\text{AABbCc} \times \text{aaBbCc} \text{ の } H_o^3 = a_o^1 \beta_o^1 r_o^1 = \frac{1320}{4096},$$

$$\text{AaBbCc} \times \text{AaBbCc} \text{ の } H_o^3 = \beta_o^3 = \frac{1331}{4096}.$$

附 言

自然界に於ては前掲3條件完備の下に兄妹配偶のみの行はるゝことは實際上あり得ざることなれども, 自花受粉不能なる1—2年生植物並に家蠶の如きものに對し, 1蛾育又は之に準ずる採種をなす場合には兄妹配偶のみ行はれ, 唯淘汰の加はる點に於て前掲假設の成立せざるのみなり。此の點に就て自花受粉の場合に於ても同種の假設を必要とし, 實際上に於ては自然狀態に於ても, 人為淘汰の下に於ても, 斯る假設の存在し得ざるは勿論なれども, 唯之等の算式によりて自花受粉又は兄妹配偶に就ては自然

尚参考として一百分率表を掲げん。表中 α, β, r 等は三基本公式の符號を意味し。それに依て 2 型或は 3 型を有する交配に於ける種々の割合を求むるには公式を運用せず直に表に依て計算し得べし。例へば $AAbb \times aaBb$ なる交配の F_5 に於けるホモなるものゝ割合と $AAbbCc \times aaBbCC$ なる交配の F_7 に於けるホモなるものゝ割合を求むれば夫々 $68.8 \times 79.7, 79.7 \times 75.2$ によるべし。又表に示すが如く兄妹配偶に於ける雜種の固定は自花受粉の場合より遅けれども數十代を経ては殆んど完全に固定し、缺陷因子を含むものに於て近親繁殖の害は容易に發現すべし。

世代の 数			相対形質 の数		1	2	3	5	10	20	30	50	100	200	300	500	1000	10000
γ	β	α																
F ₁	F ₁	F ₃	50.0	25.0	12.5	3.1	0.1											
F ₂	F ₂	F ₃	50.0	25.0	12.5	3.1	0.1											
F ₃	F ₃	F ₄	62.5	39.1	24.4	9.5	0.9											
F ₄	F ₄	F ₅	68.8	47.3	32.5	15.4	2.4	0.06										
F ₅	F ₅	F ₆	75.0	56.3	42.2	23.7	5.6	0.3										
F ₆	F ₆	F ₇	79.7	63.5	50.6	32.1	10.3	1.1	0.1									
F ₇	F ₇	F ₈	83.6	69.9	58.4	40.8	16.7	2.8	0.5									
F ₈	F ₈	F ₉	86.7	75.2	65.2	49.0	24.1	5.8	1.4	0.1								
F ₉	F ₉	F ₁₀	89.3	79.7	71.1	56.7	32.1	10.3	3.3	0.4								
F ₁₀	F ₁₀	F ₁₁	91.3	83.4	76.1	63.5	40.3	16.2	6.5	1.1								
F ₁₁	F ₁₁	F ₁₂	93.0	86.4	80.4	69.5	48.2	23.3	11.2	3.0	0.07							
F ₁₂	F ₁₂	F ₁₃	94.3	89.0	83.9	74.6	55.7	31.0	17.2	5.4	0.3							
F ₁₃	F ₁₃	F ₁₄	95.4	91.0	86.8	79.0	62.4	39.0	24.3	9.5	0.9							
F ₁₄	F ₁₄	F ₁₅	96.3	92.7	89.4	82.7	68.4	46.8	32.8	15.0	2.3	0.05						
F ₁₅	F ₁₅	F ₁₆	97.0	94.1	91.2	85.8	73.7	54.3	40.0	21.7	5.0	0.2						
F ₁₆	F ₁₆	F ₁₇	97.6	95.2	92.9	88.4	78.1	61.1	47.7	29.1	8.5	0.7	0.06					
F ₁₇	F ₁₇	F ₁₈	98.0	96.1	94.2	90.5	82.0	67.2	55.0	37.0	13.7	1.9	0.3					
F ₁₈	F ₁₈	F ₁₉	98.4	96.8	95.3	92.3	85.2	72.6	61.8	44.8	20.0	4.0	0.8	0.03				
F ₁₉	F ₁₉	F ₂₀	98.7	97.4	96.2	93.7	87.8	77.1	67.7	52.2	27.3	7.4	2.0	0.2				
F ₂₀	F ₂₀	F ₂₁	99.0	97.9	96.9	94.9	90.0	88.1	73.0	59.2	35.0	12.3	4.3	0.5				
F ₂₁	F ₂₁	F ₂₂	99.2	98.3	97.5	95.9	91.9	84.7	75.5	65.4	42.8	18.3	7.9	1.4	0.02			
F ₂₂	F ₂₂	F ₂₃	99.3	98.6	98.0	96.6	93.4	87.2	81.4	71.0	50.4	25.4	12.8	3.3	0.1			
F ₂₃	F ₂₃	F ₂₄	99.4	98.9	98.4	97.2	94.6	89.5	84.7	75.6	57.5	33.1	19.0	6.3	0.4			
F ₂₄	F ₂₄	F ₂₅	99.5	99.1	98.7	97.8	95.6	91.4	87.4	79.9	63.9	40.8	26.0	10.6	1.1			
F ₂₅	F ₂₅	F ₂₆	99.6	99.3	98.9	98.2	96.4	93.0	89.7	83.4	69.5	48.4	33.6	16.3	2.7			
F ₂₆	F ₂₆	F ₂₇	99.7	99.4	99.1	98.6	97.											

THE FORMULÆ FOR THE AUTOMATIC INCREASE OF HOMOZYGOSIS IN BROTHER AND SISTER MATING

WEI HSIEN TSŪ

The Institute of Breeding, Agricultural College, Tokyo Imperial University

The studies on the progressive increase of homozygosis in brother-sister mating were made experimentally as well as theoretically by East and Hayes, Fish, Pearl, Jennings, Robbins, and others. Fish calculated the percentage of homozygosis in each generation up to the 26th generation. Pearl, Jennings, and Robbins presented several calculating formulæ for the proportion of homozygosis, but these formulæ apply only to the case of a simple pair of character and special type of original cross. From these formulæ the writer derived in the present study the following three fundamental formulæ which apply to the case of special type of original cross, and a general formula which is applicable unconditionally to every case ;

1. For the case in which each pair of characters in the original cross is homozygous (dominant in one individual, recessive in the other individual), the formula is

$$\frac{mCr(2^{n-1} - f_{n+1})^{m-r} f_{n+1}^r}{2^{m(n-1)}};$$

2. For the case in which each pair of characters in the original cross is heterozygous, the formula is

$$\frac{m'Cr'(2^n - f_{n+2})^{m'-r'} f_{n+2}^{r'}}{2^{m'n}};$$

3. For the case in which each pair of characters in the original cross is homozygous (dominant or recessive) in one individual, and heterozygous in the other individual, the formula is

$$\frac{m''Cr''(2^{n+1} - f_{n+3})^{m''-r''} f_{n+3}^{r''}}{2^{m''(n+1)}};$$

4. When the characters in the original cross consist of those of two or three types mentioned above, the general formula is applied, that is

$$H_R^M = \sum \alpha_r^m \beta_{r'}^{m'} \gamma_{r''}^{m''}.$$

Commentaries :

1. n = the number of inbred generations.
2. f = the term of the Fibonacci series (thus $f_1 = 0$, $f_2 = 1$, $f_3 = 1$, $f_4 = 2$, etc.).
3. M , m , m' , m'' = the number of the pairs of characters.
4. R , r , r' , r'' = the number of heterozygous characters.

5. $m + m' + m'' = M, r + r' + r'' = R.$

6. $mCr, m'Cr', m''Cr'' =$ Binomial coefficients.

7. $\alpha_1^m = \frac{mCr(2^{n-1} - f_{n+1})^{m-1} f_{n+1}^r}{2^{m(n-1)}}, \beta_{r'}^{m'} = \frac{m'Cr'(2^n - f_{n+2})^{m'-1} f_{n+2}^{r'}}{2^{m'n}},$

$$\gamma_{r''}^{m''} = \frac{m''Cr''(2^{n+1} - f_{n+3})^{m''-1} f_{n+3}^{r''}}{2^{m''(n+1)}}.$$

8. H_R^M = the coefficient of homozygosis (when $R = 0$), or the coefficient of heterozygosis (when $R > 0$).

9. Since the digits of $r, r',$ and r'' lie from 0 to $m, m',$ and m'' respectively, there are one or more combinations in $R = r + r' + r''$. In this equation the number of combinations agrees with the number of the terms of $\alpha_r^m \beta_{r'}^{m'} \gamma_{r''}^{m''}$, and $\sum \alpha_r^m \beta_{r'}^{m'} \gamma_{r''}^{m''}$ is the sum of them; thus $H_0^5 = \alpha_0^5 \beta_0^3, H_3^5 = \alpha_0^2 \beta_3^3 + \alpha_1^2 \beta_2^3 + \alpha_2^2 \beta_1^3, H_5^5 = \alpha_3^2 \beta_3^3$.

LITERATURE

- CASTLE, W. E.; F. W. CARPENTER; A. H. CLARK; S. O. MAST, & W. H. BARROWS., 1906 The effect of inbreeding, crossbreeding, and selection upon the fertility and variability of *Drosophila*: Proc. Am. Acad. Arts. Sci., 41: 729-786.
- EAST, E. M., and HAYES, H. K., 1912 Heterozygosis in evolution and in plant breeding: U. S. Dept. Agr., Bur. Plant Ind., Bulletin, 243
- FISH, H. D., 1914 On the progressive increase of homozygosis in brother-sister mating: Amer. Nat., 48: 759-761.
- HALDANE, J. B. S., and WADDINGTON, C. H., 1931 Inbreeding and linkage: Genetics, 16: 357-374.
- JENNINGS, H. S., 1914 Formulæ for the results of inbreeding: Amer. Nat. 48: 693-696.
- 1916 The numerical results of diverse systems of breeding: Genetics 1: 53-89.
- KING, H. D., 1918 Studies on inbreeding: Jour. Exp., Zool. 26-7: 1-64, 335-378, 1-35.
- NILES, H. E., 1922 Correlation, causation and Wright's theory of "path coefficients": Genetics 7: 258-273.
- 1923 The method of path coefficients—an answer to WRIGHT: Genetics, 8: 256-260.
- PEARL, R., 1913 A contribution towards an analysis of the problem of inbreeding: Amer. Nat., 47: 577-614.
- 1914a On the results of inbreeding a Mendelian population: A correction and extension of previous conclusions: Amer. Nat., 48: 57-62.
- 1914b On a general formula for the constitution of the n 'th generation of a Mendelian population in which all mating are of brother $\times$ sister: Amer. Nat., 48: 491-494.
- ROBBINS, B. R., 1917 Some application of mathematics to breeding problems: Genetics, 2: 489-504.
- 1918 Application of mathematics to breeding problems: Genetics, 3: 73-94.
- 宗正雄 1923 育種學講義, 119-121.
- WHITING, P. W., 1914 Heredity of bristles in the Common Green-bottle fly, *Lucita Sericata* MEIG. A study of factors governing distribution: Amer. Nat., 48: 339-355.
- WRIGHT, S., 1921 Systems of mating II. The effect of inbreeding on the genetics composition of a population: Genetics, 6: 124-143.
- 1923 The theory of path coefficients—a reply to Niles' criticism: Genetics, 8: 239-255.