Kenziro SAIO : The expression by means of a stochastic model on genetic structures of quantitative characters and its extension. Part 2. The stochastic model and the distributions of the random variables related to it in cases where the linkage and the epistasis exist. (With English summary, p.225) Jap. J. Breeding Vol. 14, No.4. 1964

量的形質の遺伝機構における確率模型による表現とそのとりあつかい

第2報 連鎖および上位性のある場合の確率模型とその模型に関連する確率変量の分布

斎尾 乾二郎

(東京大学農学部)

I. 緒言および摘要

第1報につづいて、ここでは連鎖および上位性のある場合を考える。上位性はともかくとして、連鎖を考えることは問題を非常に複雑にし、それ故に今まで多くの人達はさけて通つてきたことであるが、実際には連鎖の存在することはたしかだし、そのようなモデルを基礎に量的形質の遺伝機構を考えなければならないことはいうまでもない。しかも、それは確率論的な正確さをもつておこなわれなければならない。この第2報では連鎖、上位性のある場合の一般の遺伝機構に対する確率模型を考えると同時に、それをあつかう上には、それに関連した確率変量の同時分布がわかることが必要であるから、それについてややくわしくのべる。もちろんここでも常染色体遺伝子で2倍体だけを考える。

II. 遺伝機構をあらわす確率模型

基礎的に $Y = X + E$ (これについては前報参照) を考えることはいうまでもないが、連鎖、上位性を見るとか考えないとかいうことに関連のあるのは遺伝確率変量 X だけに関係のあることで E には関連がないから、 E についてはこの報告ではほとんど問題にしない。さて、 X は上位性を考え、

$$X = \sum_{i=1}^n H_i + \sum_{i < j} I_{ij} + \sum_{i < j < k} I_{ijk} + \cdots + I_{1,2,\dots,n} \quad (1)$$

のようにかける。ここに考えている形質は n 個の遺伝子座に関係しているとして、

H_i : i 番目遺伝子座の主効果, 前報の定義によれば遺伝子型確率変量

I_{ij} : (i, j) 2 遺伝子座交互作用, 1 次上位性確率変量と名付ける。

I_{ijk} : (i, j, k) 3 遺伝子座交互作用, 2 次上位性確率変量

等々。

$I_{1,2,\dots,n}$: $(1, 2, \dots, n)$ n 遺伝子座交互作用, $(n-1)$ 次上位性確率変量

ここで連鎖を考えると、これらすべての確率変量は独立に分布しない。それは i 遺伝子座と j 遺伝子座 ($i \neq j$) とが同じ染色体上にあるとすればそれら遺伝子座に関係する確率変量は互いに独立ではないからである。だからここではそのような場合をすべて一般に含めて、要するにこれら確率変量は独立に分布しないとしてあつかう。さて、前報同様 $H_i = G_i + G'_i + Di$ ($i=1, \dots, n$) (2) のように、 H_i を遺伝子確率変量と優性偏差に分割する。さて、このように分割すると、上位性確率変量も分割されるから X は次のようにかける。

$$X = \sum_i \sum_{\mathcal{G} \in (G, G', D)} \mathcal{G}_i + \sum_{i < j} \sum_{\mathcal{G} \in (G, G', D)} (\mathcal{G}_i \mathcal{G}_j) + \sum_{i < j < k} \sum_{\mathcal{G} \in (G, G', D)} (\mathcal{G}_i \mathcal{G}_j \mathcal{G}_k) + \cdots + \sum_{\mathcal{G} \in (G, G', D)} (\mathcal{G}_1 \mathcal{G}_2 \cdots \mathcal{G}_n) \quad (3)$$

ここで $\sum_{\mathcal{G} \in (G, G', D)}$ の意味は $\mathcal{G}$ は G, G', D のいずれかをとりそのすべてのとり方についての和を意味する。たとえば、

$$\sum_{\mathcal{G} \in (G, G', D)} \mathcal{G}_i = G_i + G'_i + D_i \quad (4)$$

$$\begin{aligned} \sum_{\mathcal{G} \in (G, G', D)} (\mathcal{G}_i \mathcal{G}_j) &= (G_i G_j) + (G_i G'_j) \\ &+ (G'_i G_j) + (G'_i G'_j) + (G_i D_j) + (G'_i D_j) \\ &+ (D_i G_j) + (D_i G'_j) + (D_i D_j) \end{aligned} \quad (5)$$

等々の意味である。そしてさらに、ここに $(G_i G_j)$ 等は G_i と G_j との1次交互作用をあらわす確率変量である。さてこのように分解してもこれら確率変量はたとえことなつた遺伝子座に関したものであっても独立ではないことはかわりない。また第1報同様、これらすべての期待値は0のようにしておく。

III. 確率模型の上での連鎖の意味

連鎖があれば、 X を分割した各成分確率変量がことな

1963 年 12 月 27 日受領

つた遺伝子座間において独立でないことは、前述の通りである。それではこの非独立性をどのように表現したらよいかがこの問題である。

それを考える前に、第1報第4節同様 $G_i, G_i' (i=1, \dots, n)$ という確率変量が基本的なものであることを強調しておく。すなわち、 G_i は雌親からうけた遺伝子が何であるか、 G_i' は雄親からうけた遺伝子が何であるかによつてきまる確率変量であるから、 $G_i, G_i' (i=1, \dots, n)$ のすべてのとりうる値がきまるといことは、その個体がもっているその形質に関連のあるすべての遺伝子がきまるといことである。前報同様ここでは細胞質遺伝その他のいわゆる非メンデル的な遺伝様式、あるいは性染色体等は考えないで一応すすめてゆくことにしているから、要するに $G_i, G_i' (i=1, \dots, n)$ のすべてのとりうる値がきまればその個体の遺伝機構が完全に決定してしまうということである。その意味において、 $G_i, G_i' (i=1, \dots, n)$ が非常に基本的な確率変量であることがわかる。

そこで、連鎖を考えるのにも、 $G_i, G_i' (i=1, \dots, n)$ を考えればよいのである。そこでまず G_i と $G_j (i \neq j)$ との相関係数(今後混乱のおきないかぎり単に相関とよぶ)を考える。それは相関が0であつても独立とは一般にはいえないが、相関が0でなければ独立でないことがいえるからである。そこで G_i と G_j との相関を $sg(g_{ij}g_{ji}) \cdot r_{ij}$ (ここに $sg(x)$ は x の符号である)* とする。一般に連鎖を考えるときは、組かえ価 (recombination value) を考えるのが常であるが、当然この r_{ij} は組かえ価と関連をもっている。それについては後述する。いずれにせよ、 r_{ij} は組かえ価で完全に表現できる(第10節参照)し、要するに r_{ij} は集団中の平均的な非独立性だと考えればよい。このように、この模型では、連鎖を G_i と G_j (または G_i' と G_j') との相関として完全に表現できるわけである。

IV. 各成分確率変量のとりうる値

第1報と同様2倍体で1遺伝子座に対し2つの対立遺伝子とする。ここでは、各成分確率変量のとりうる値のあらわし方 (notation) をのべる。まず G, G', D, H は第1報と同様である。 $(G_i G_j), (G_i D_j)$ 等々のとりうる値は、 $(g_{ij}g_{ji}), (g_{ij}d_{ji})$ 等であらわす。これは G_i と G_j との同時分布や、 G_i と D_j との同時分布等とまちがいがやすい記法だが、 $(G_i G_j)$ のように間にカンマのないときは交互作用で、 (G_i, G_j) のときは G_i と G_j

との同時確率変量(2次元ベクトル確率変量)をあらわす。これらのとりうる値も同様である。 I_{ij} 等のとりうる値は、 $i_{ij}(kl)$ であらわす。

ところで G_i, G_i' が大切だということは前にいつたが、実は $G_i, G_i' (i=1, \dots, n)$ の値がきまれば他の成分確率変量、したがつて X の値がきまるのでそのことを第1表にあらわす。これは完全な表ではないが、その必要がないからで、とにかくこの表によつて $G_i, G_i' (i=1, \dots, n)$ の値によつてすべてがきまることがわかる。

Table 1. The relation between the values of G_i and G_j' and the values of the other component random variables

$G_1 G_1' \dots G_n, G_n'$	$D_1 \dots D_n$	$H_1 \dots H_n \dots (G_1 G_n) \dots (D_1 D_n)$
$g_{11} g_{11} \dots g_{n1} g_{n1}$	$d_{11} \dots d_{n1}$	$h_{11} \dots h_{n1} \dots (g_{11} g_{n1}) \dots (d_{11} d_{n1})$
.....		
$g_{11} g_{12} \dots g_{n2} g_{n1}$	$d_{12} \dots d_{n2}$	$h_{12} \dots h_{n2} \dots (g_{11} g_{n2}) \dots (d_{12} d_{n2})$
.....		

したがつて、 $G_1, G_1', \dots, G_n, G_n'$ の $2n$ 個の確率変量の同時分布がわかればすべての分布が決定する。この第2報の具体的な目的は結局この $G_i, G_i' (i=1, \dots, n)$ の $2n$ 次元ベクトル確率変量の同時分布をもとめる。もちろん連鎖を考えているのだから前節でいつた通り、これらは独立でなく、互いに相関していることを仮定している。だから今後ここではこの $G_i, G_i' (i=1, \dots, n)$ 以外の確率変量については何ものべない。

V. $G_i, G_i' (i=1, \dots, n)$ の周辺分布と相関行列

G_i と G_i' の分布が同じであることは前報と同様、そして、それぞれは第1報の第1表にある通りだが、第2表としてそれをもう一度あげておく。さて G_i と G_i' との相関は前報同様 f (血縁係数または近交係数) であり、 G_i と G_j の相関、または G_i' と G_j' との相関は前にきめた連鎖に関連したもので $sg(g_{ij}g_{ji}) r_{ij}$ である。次に G_i と G_j' または G_i' と G_j との相関は一応ここでは $sg(g_{ij}g_{ji}) s_{ij}$ としておく。この値はのちにわかる。そうすると $2n$ 次元ベクトル確率変量 $G_i, G_i' (i=1, \dots, n)$ の相関行列は第3表のようになる。ここに勿論 $r_{ij}=r_{ji}, s_{ij}=s_{ji} (i \neq j) (i, j=1, \dots, n)$ である。そこで、この $G_i, G_i' (i=1, \dots, n)$ の周辺分布とこれらの相関行列からこの $2n$ 次元ベクトル変量の同時分布をもとめることがこれからの問題である。

Table 2. The distribution of genic random variable G_i (or G_i')

G_i	Probability
g_{i1}	p_i'
g_{i2}	$p_{i2}=1-p_{i1}$

* ここにてでくる g_{ij}, g_{ji} 等は第1報のそれと同様だがこの報告ではのちの第2表を参照。またあとでわかるように相同が同符号同志、相反が異符号同志の連鎖とすれば G_i と G_j の相関は r_{ij} と同符号である。

Table 3. The correlation matrix of $G_i, G_i' (i=1, \dots, n)$

	G_1	G_2		G_n	G_1'	G_2'		G_n'
G_1	1	r_{12}		r_{1n}	f	s_{12}		s_{1n}
G_2	r_{21}	1		r_{2n}	s_{21}	f		s_{2n}
.....								
G_n	r_{n1}	r_{n2}		1	s_{n1}	s_{n2}		f
G_1'	f	s_{12}		s_{1n}	1	r_{12}		r_{1n}
G_2'	s_{21}	f		s_{2n}	r_{21}	1		r_{2n}
.....								
G_n'	s_{n1}	s_{n2}		f	r_{n1}	r_{n2}		1

where $r_{ij}=r_{ji}$, $s_{ij}=s_{ji}$ ($i \neq j$) ($i, j=1, \dots, n$)
and abbreviating $sg(g_i, g_j)$ affixing before r_{ij} or s_{ij} ($i, j=1, \dots, n$)

VI. $G_i, G_i', G_j, G_j' (i \neq j)$ の

各2変量同時分布

まず G_i と G_i' との同時分布は第1報の通りで、第4表にあげる。これは i を j にかえれば G_j と G_j' との同時分布になることはいうまでもない。次に G_i と G_j ($i \neq j$) との同時分布を求める。それぞれの周辺分布は第2表 (i を j にかえれば G_j の分布) のようにわかっている。またそれぞれの期待値が0であることがわか

 Table 4. The joint distribution of G_i and G_i'

(G_i, G_i')	Probability
(g_{i1}, g_{i1})	$p_{i1}^2 + f p_{i1} p_{i2}$
(g_{i1}, g_{i2})	$(1-f) p_{i1} p_{i2}$
(g_{i2}, g_{i1})	$(1-f) p_{i1} p_{i2}$
(g_{i2}, g_{i2})	$p_{i2}^2 + f p_{i1} p_{i2}$

つていて、 G_i と G_j との相関が $sg(g_{i1} g_{j1}) r_{ij}$ であることがわかっている。これだけの情報から G_i と G_j との同時分布を求めるには次のようにする。2次元ベクトル変量 (G_i, G_j) は、 (g_{i1}, g_{j1}) , (g_{i1}, g_{j2}) , (g_{i2}, g_{j1}) および (g_{i2}, g_{j2}) の4つの値のいずれかをとり、これらの確率を一応それぞれ P_1, P_2, P_3 および P_4 とする。共分散は計算の便宜上 $p_{i2} p_{j2}$ をかけて計算すると、

$$\begin{aligned} p_{i2} p_{j2} \text{cov}(G_i, G_j) &= p_{i2} p_{j2} \mathcal{E}(G_i G_j) \\ &= P_1 p_{i2} p_{j2} g_{i1} g_{j1} + P_2 p_{i2} p_{j2} g_{i1} g_{j2} \\ &\quad + P_3 p_{i2} p_{j2} g_{i2} g_{j1} + P_4 p_{i2} p_{j2} g_{i2} g_{j2} \\ &= g_{i1} g_{j1} (p_{i2} p_{j2} P_1 - p_{i2} p_{j1} P_2 - p_{i1} p_{j2} P_3 + p_{i1} p_{j1} P_4) \end{aligned} \quad (6)$$

ここに、 $\mathcal{E}(G_i) = \mathcal{E}(G_j) = 0$ に注意する、すなわち、 $p_{i2} g_{i2} = -p_{i1} g_{i1}$, $p_{j2} g_{j2} = -p_{j1} g_{j1}$ に注意すること。さて周辺分布のことを考えると、

$$\left. \begin{aligned} P_1 + P_2 &= p_{i1} & P_3 + P_4 &= p_{i2} \\ P_1 + P_3 &= p_{j1} & P_2 + P_4 &= p_{j2} \end{aligned} \right\} \quad (7)$$

これから、

$$P_2 = p_{i1} - P_1, \quad P_3 = p_{j1} - P_1, \quad P_4 = p_{i2} - p_{j1} + P_1 \quad (8)$$

はすぐわかるが、これを(6)に代入すると

$$p_{i2} p_{j2} \text{cov}(G_i, G_j) = g_{i1} g_{j1} (P_1 - p_{i1} p_{j1}) \quad (9)$$

となることがわかる。

次に分散であるが、第1報で $\text{var}(G_i) = p_{i1} p_{i2} (g_{i1} - g_{i2})^2$ であることがわかっている。共分散のとき $p_{i2} p_{j2}$ をかけた計算上の理由から p_{i2}^2 をかけて $\mathcal{E}(G_i) = 0$ を入れて計算しなおすと

$$p_{i2}^2 \text{var}(G_i) = p_{i1} p_{i2}^2 (g_{i1} - g_{i2})^2 = p_{i1} p_{i2} g_{i1}^2 \quad (10)$$

$p_{j2}^2 \text{var}(G_j)$ も同様に計算でき $\rho(G_i, G_j)$ (ここに、 $\rho(x, y)$ は x と y の相関をあらわす) は、

$$\begin{aligned} \rho(G_i, G_j) &= \frac{\text{cov}(G_i, G_j)}{\sqrt{\text{var}(G_i) \text{var}(G_j)}} = \frac{p_{i2} p_{j2} \text{cov}(G_i, G_j)}{\sqrt{p_{i2}^2 \text{var}(G_i) p_{j2}^2 \text{var}(G_j)}} \\ &= \frac{g_{i1} g_{j1} (P_1 - p_{i1} p_{j1})}{\sqrt{p_{i1} p_{i2} g_{i1}^2 p_{j1} p_{j2} g_{j1}^2}} = \frac{sg(g_{i1} g_{j1}) (P_1 - p_{i1} p_{j1})}{\sqrt{p_{i1} p_{i2} p_{j1} p_{j2}}} \end{aligned} \quad (11)$$

したがって、

$$\frac{sg(g_{i1} g_{j1}) (P_1 - p_{i1} p_{j1})}{\sqrt{p_{i1} p_{i2} p_{j1} p_{j2}}} = sg(g_{i1} g_{j1}) r_{ij} \quad (12)$$

したがって、

$$P_1 = p_{i1} p_{j1} + r_{ij} \sqrt{p_{i1} p_{i2} p_{j1} p_{j2}} \quad (13)$$

あと P_2, P_3, P_4 は(8)式から求められるから、 G_i と G_j との同時分布は第5表のようになる。 G_i と G_j' との同時分布は r_{ij} のかわり s_{ij} を入れればよいことがすぐわかる。その他 $G_i, G_i', G_j, G_j' (i \neq j)$ のどの2つの変量の同時分布もこれでわかるわけである。

 Table 5. The joint distribution of G_i and $G_j (i \neq j)$

(G_i, G_j)	Probability
(g_{i1}, g_{j1})	$p_{i1} p_{j1} + r_{ij} \sqrt{p_{i1} p_{i2} p_{j1} p_{j2}}$
(g_{i1}, g_{j2})	$p_{i1} p_{j2} - r_{ij} \sqrt{p_{i1} p_{i2} p_{j1} p_{j2}}$
(g_{i2}, g_{j1})	$p_{i2} p_{j1} - r_{ij} \sqrt{p_{i1} p_{i2} p_{j1} p_{j2}}$
(g_{i2}, g_{j2})	$p_{i2} p_{j2} + r_{ij} \sqrt{p_{i1} p_{i2} p_{j1} p_{j2}}$

VII. G_i, G_i', G_j の3変量同時分布

G_i を固定したときの、 G_i' と G_j の条件を考えそれに G_i の単独の分布(周辺分布)をくつつければ、 G_i, G_i', G_j の同時分布が求まるはずである。そこで G_i を固定したときの G_i' と G_j の部分相関を $s_{i j1}$ および $s_{i j2}$ とする。 G_i を g_{i1} に固定したときの部分相関が $s_{i j1}$ で g_{i2} に固定したときの $s_{i j2}$ である。これは固定した値に関係しない場合もあるが(特にいずれも0である場合)一般にはこうおいておくべきである。とにかくはじめに $G_j = g_{j1}$ としたときを考える。そうすると G_i' の条件分

布は、第4表から求めることができ、第6表のようになる。 G_j の条件分布は第5表から求められ第7表のようになる。 G_i' と G_j の部分相関(条件相関)は s_{ij1} としたのだから第2表とそれの i を j におきかえたものから第5表をえたと全く同じようりで、 $G_i=g_{i1}$ としたときの G_i' と G_j の条件同時分布が求まる。それが第8表である。 $G_i=g_{i2}$ の場合も同様に G_i' と G_j との条件同時分布が考えられ、 G_i のその2つの場合に対し、 G_i の周辺分布をそれぞれの条件同時分布にくつつければ G_i , G_i' , G_j の3次元ベクトル確率変量の同時分布が求まる。それが第9表である。ところが、2辺量周辺分布の相ついで性(duality)の条件から、

$$p_{i1}S_1 + p_{i2}S_2 = (s_{ij} - r_{ij}f) \sqrt{p_{i2}p_{i2}p_{j1}p_{j2}} \quad (14)$$

また今まで一般的に考えてきたが、 G_i' と G_j は G_i を通してだけ関係していると考えて、条件相関(部分相関) s_{ij1} , s_{ij2} は0, すなわち S_1 , S_2 は0とおけるから、 $s_{ij} - r_{ij}f = 0$, したがって

$$s_{ij} = fr_{ij} \quad (15)$$

である。また第9表の S_1 および S_2 は0とおける。

VIII. G_i , G_i' を固定したときの

G_j または G_j' の条件分布と、

G_j と G_j' の同時分布

前の節で G_i , G_i' , および G_j の3次元ベクトル変量の同時分布がわかつたから、 G_i , G_i' を固定したときの G_j の条件分布はすぐ求まる。 (G_i, G_i') の周辺確率とそれを与えたときの G_j の条件確率の積が (G_i, G_i', G_j) の同時確率であるから、たとえば (G_i, G_i') を (g_{i1}, g_{i1}) に固定したときの G_j が g_{j1} の条件確率は、 (G_i, G_i') が (g_{i1}, g_{i1}) である確率が $p_{i1}^2 + pf_{i1}p_{i2} = p_{i1}p_{i1}'$ (第6表以下の略し方による)であることに注意すればそのとき

の G_j の条件確率は第9表から $(p_{i1}'p_{j1}^0 + S_1)/p_{i1}'$ であることがわかる。ところが前にいつたように、 $S_1 = S_2 = 0$ とおけるからこの条件確率は結局 p_{j1}^0 である。以下の場合も同様に考えれば分布が求まる。また G_j' の条件分布等その他も同じようにしてもとまる。

次に (G_i, G_i') を (g_{i1}, g_{i1}) に固定したときの G_i と G_i' の条件相関(部分相関)を f_1 とし、 (g_{i1}, g_{i2}) に固定したときのそれを f_2 , (g_{i2}, g_{i1}) に固定したときのものを f_3 , (g_{i2}, g_{i2}) に固定したときのものを f_4 とする。そしてこのとき相ついで性(duality)から $f_2 = f_3$ であることはすぐわ

Table 6. The conditional distribution of G_i' given $G_i = g_{i1}$

G_i'	Probability	abbreviation
g_{i1}	$p_{i1} + fp_{i2} = p_{i1}(G_i = g_{i1}) = p_{i1}'$	
g_{i2}	$(1-f)p_{i2} = p_{i2}(G_i = g_{i1}) = p_{i2}'$	

Table 7. The conditional distribution of G_j given $G_i = g_{i1}$

G_j	Probability	abbreviation
g_{j1}	$p_{j1} + r_{ij} \sqrt{p_{i1}p_{i2}p_{j1}p_{j2}}/p_{i1} = p_{j1}(G_i = g_{i1}) = p_{j1}^0$	
g_{j2}	$p_{j2} - r_{ij} \sqrt{p_{i1}p_{i2}p_{j1}p_{j2}}/p_{i1} = p_{j2}(G_i = g_{i1}) = p_{j2}^0$	

Table 8. The conditional joint distribution between G_i' and G_j given $G_i = g_{i1}$

(G_i', G_j)	Probability
(g_{i1}, g_{j1})	$p_{i1}'p_{j1}^0 + s_{ij1} \sqrt{p_{i1}'p_{i2}'p_{j1}^0p_{j2}^0}$
(g_{i1}, g_{j2})	$p_{i1}'p_{j2}^0 - s_{ij1} \sqrt{p_{i1}'p_{i2}'p_{j1}^0p_{j2}^0}$
(g_{i2}, g_{j1})	$p_{i2}'p_{j1}^0 - s_{ij1} \sqrt{p_{i1}'p_{i2}'p_{j1}^0p_{j2}^0}$
(g_{i2}, g_{j2})	$p_{i2}'p_{j2}^0 + s_{ij1} \sqrt{p_{i1}'p_{i2}'p_{j1}^0p_{j2}^0}$

Table 9. The joint distribution between G_i , G_i' , and G_j

(G_i, G_i', G_j)	Probability
(g_{i1}, g_{i1}, g_{j1})	$p_{i1}(p_{i1}'p_{j1}^0 + S_1)$
(g_{i1}, g_{i1}, g_{j2})	$p_{i1}(p_{i1}'p_{j2}^0 - S_1)$
(g_{i1}, g_{i2}, g_{j1})	$p_{i1}(p_{i2}'p_{j1}^0 - S_1)$
(g_{i1}, g_{i2}, g_{j2})	$p_{i1}(p_{i2}'p_{j2}^0 + S_1)$
(g_{i2}, g_{i1}, g_{j1})	$p_{i2}(p_{i1}''p_{j1}^0 + S_2)$
(g_{i2}, g_{i1}, g_{j2})	$p_{i2}(p_{i1}''p_{j2}^0 - S_2)$
(g_{i2}, g_{i2}, g_{j1})	$p_{i2}(p_{i2}''p_{j1}^0 - S_2)$
(g_{i2}, g_{i2}, g_{j2})	$p_{i2}(p_{i2}''p_{j2}^0 + S_2)$

where

$$p_{i1}'' = p_{i1}(G_i = g_{i2}) \text{ etc.}, \quad p_{j1}^0 = p_{j1}(G_i = g_{i2}) \text{ etc.}$$

$$S_1 = s_{ij1} \sqrt{p_{i1}'p_{i2}'p_{j1}^0p_{j2}^0}, \quad S_2 = s_{i2j} \sqrt{p_{i1}''p_{i2}''p_{j1}^0p_{j2}^0}$$

Table 10. The conditional distribution of G_j and G_j' and the conditional joint distribution between G_j and G_j' given (G_i, G_i')

(G_i, G_i')	prob.	G_j	cond. prob.	G_j'	cond. prob.	(G_j, G_j')	cond. prob.
$g_{i1}g_{i1}$	$p_{i1}p_{i1}'$	g_{j1}	p_{j1}^0	g_{j1}	p_{j1}^0	g_{j1}, g_{j1}	$p_{j1}^2 + F_1$
		g_{j2}	p_{j2}^0	g_{j2}	p_{j2}^0	g_{j1}, g_{j2}	$p_{j1}^0p_{j2}^0 - F_1$
						g_{j2}, g_{j1}	$p_{j2}^0p_{j1}^0 - F_1$
						g_{j2}, g_{j2}	$p_{j2}^2 + F_1$
$g_{i1}g_{i2}$	$p_{i1}p_{i2}'$	g_{j1}	p_{j1}^0	g_{j1}	p_{j1}^0	g_{j1}, g_{j1}	$p_{j1}^0p_{j1}^0 + F_2$
		g_{j2}	p_{j2}^0	g_{j2}	p_{j2}^0	g_{j1}, g_{j2}	$p_{j1}^0p_{j2}^0 - F_2$
						g_{j2}, g_{j1}	$p_{j2}^0p_{j1}^0 - F_2$
						g_{j2}, g_{j2}	$p_{j2}^0p_{j2}^0 + F_2$

the rest is omitted

$$\text{Where } F_1 = f_1p_{j1}^0p_{j2}^0, \quad F_2 = f_2\sqrt{p_{j1}^0p_{j2}^0p_{j1}^0p_{j2}^0} = F_3, \quad F_4 = f_4p_{j1}^0p_{j2}^0$$

かる。とにかく、 (G_i, G_i') を固定したときの G_j , G_j' のそれぞれの条件分布がわかり、しかもそのように条件

かる。とにかく、 (G_i, G_i') を固定したときの G_j , G_j' のそれぞれの条件分布がわかり、しかもそのように条件

相関をきめれば、第5表ないしは第8表を求めた方法で、 (G_j, G'_j) の条件分布が求まる。

(G_i, G'_i) を固定したときの、 G_j および G'_j の条件分布および (G_j, G'_j) の条件同時分布は、したがって第10表のようになる。しかし、完全な表をあげることはいたずらに繁雑となるから、ごく一部を、表にしておいた。

ところで各種周辺分布および相つ性から、

$$p_{i1}p_{i1}'F_1 + p_{i1}p_{i2}'F_2 = f \frac{1}{p_{i1}} (p_{i1}p_{j1} + r_{ij}\sqrt{p_{i1}p_{i2}p_{j1}p_{j2}}) \times (p_{i1}p_{j2} - r_{ij}\sqrt{p_{i1}p_{i2}p_{j1}p_{j2}}) \quad (16)$$

$$p_{i1}p_{i2}'F_2 + p_{i2}p_{i2}'F_4 = f \frac{1}{p_{i2}} p_{i2}p_{j2} + r_{ij}\sqrt{p_{i1}p_{i2}p_{j1}p_{j2}} \times (p_{i2}p_{j1} - r_{ij}\sqrt{p_{i1}p_{i2}p_{j1}p_{j2}}) \quad (17)$$

さらに対称性から $f_1=f_4$ を入れれば、 $f_1, f_2=f_3, f_4$ が求まる。 (G_i, G'_i) を固定したときの条件同時分布がわかつたわけだが、それぞれに対応する確率の積から (G_i, G'_i, G_j, G'_j) の4次元ベクトル変量の同時分布が求まるわけである。

IX. $G_i, G'_i (i=1, \dots, n)$ の $2n$ 次元

ベクトル変量の同時分布

この報告の目的は $G_i, G'_i (i=1, \dots, n)$ の $2n$ 次元ベクトル変量の同時分布をどのようにして求めたらよいかということであつた。ところが、今までの節によつて、 $(G_i, G'_i, G_j, G'_j) (i \neq j)$ の4次元ベクトル変量の同時分布の求め方はわかつた。そこで、今までの方法を逐次拡張してゆけばよいことになる。それは、

(i) $G_1, G'_1, \dots, G_{n-1}, G'_{n-1}$ の $2(n-1)$ 次元同時分布がわかつたとする。

(ii) G_1, G'_1 を固定したときの、 $G_2, G'_2, \dots, G_n, G'_n$ のそれぞれの条件分布と条件相関行列を求める。

(iii) $G_2, G'_2, \dots, G_n, G'_n$ の条件同時分布を求める。

(iv) (iii)で求めた条件同時分布に、 (G_1, G'_1) の周辺確率をかければ $G_1, G'_1, \dots, G_n, G'_n$ の同時分布が求まる。

この (i) から (iv) までは今までの方法を使えば計算できるはずである。しかし、実際に $G_i, G'_i (i=1, \dots, n)$ の正確な同時分布はともかくとして、近似的でよいからその同時分布が求めたかつたり、この $G_i, G'_i (i=1, \dots, n)$ およびそれらの値で定まる他の確率変量 ($D_i, (G_i G_j)$ 等々) の和の分布がほしかつたりするわけである。これらが一体どんな分布をするかは近似的なものでその目的を充分にはたしうることが多いが、そのようなときには、いろいろなパラメータの値を考えて経験的分を求めて

おけばことたりる。そのためには、ここにおけるモデルを使つてモンテカルロ法で経験的分を求めることが一番よいと考えられる。それは最近電子計算機が実用の段階に入つてきた1つのたまものであるかもしれない。

なお第3報では連鎖のある場合の遺伝分散や遺伝共分散の問題をあつかう。また次の節で連鎖を考える上に重要なので r_{ij} と組かえ価との関係を詳述しておく。

X. r_{ij} と組かえ価との関係

第3節でのべたように r_{ij} と組かえ価とは当然関連をもつ。それについて、ここで付け加えておく。 G_i と $G_j (i \neq j)$ の組かえ価を c_{ij} とする。 g_{i1} と g_{j1} または g_{i2} と g_{j2} との結びつきを一応相同 (coupling) とし、今考えている世代を作るときに相同な配偶子の確率を u_{ij} とする。すなわち配偶子 (g_{i1}, g_{j1}) と (g_{i2}, g_{j2}) との確率の和である。同様な意味において相反 (repulsion) (要するに g_{i1} と g_{j1} または g_{i2} と g_{j1} との結びつき) な配偶子の確率を v_{ij} とする。組かえ価が c_{ij} であるから一部組かえがおこなわれて結局 (g_{i1}, g_{j1}) および (g_{i2}, g_{j2}) の確率の和は $u_{ij}(1-c_{ij}) + v_{ij}c_{ij}$ となる。また相反の方は組かえの結果 $v_{ij}(1-c_{ij}) + u_{ij}c_{ij}$ となる。ところが、第5表から、 (g_{i1}, g_{j1}) および (g_{i2}, g_{j2}) の確率の和は $p_{i1}p_{j1} + p_{i2}p_{j2} + 2r_{ij}\sqrt{p_{i1}p_{i2}p_{j1}p_{j2}}$ である。また、 (g_{i1}, g_{j2}) と (g_{i2}, g_{j1}) の確率の和は $p_{i1}p_{j2} + p_{i2}p_{j1} - 2r_{ij}\sqrt{p_{i1}p_{i2}p_{j1}p_{j2}}$ である。したがつて、

$$u_{ij}(1-c_{ij}) + v_{ij}c_{ij} = p_{i1}p_{j1} + p_{i2}p_{j2} + 2r_{ij}\sqrt{p_{i1}p_{i2}p_{j1}p_{j2}} \quad (18)$$

$$v_{ij}(1-c_{ij}) + u_{ij}c_{ij} = p_{i1}p_{j2} + p_{i2}p_{j1} - 2r_{ij}\sqrt{p_{i1}p_{i2}p_{j1}p_{j2}} \quad (19)$$

となる。そこで (18) から (19) をひくと、

$$(u_{ij} - v_{ij})(1 - 2c_{ij}) = (p_{i1} - p_{i2})(p_{j1} - p_{j2}) + 4r_{ij}\sqrt{p_{i1}p_{i2}p_{j1}p_{j2}} \quad (20)$$

のように、 r_{ij} と c_{ij} との一般関係式がえられる。特に $p_{i1}=p_{i2}=p_{j1}=p_{j2}=1/2$ のときは

$$(u_{ij} - v_{ij})(1 - 2c_{ij}) = r_{ij} \quad (21)$$

となる。

引用文献

- KEMPTHORNE, O. 1957. An introduction to genetic statistics. Wiley, New York
 斎尾乾二郎 1964. 量的形質の遺伝機構における確率模型による表現とそのとりあつかい、第1報、連鎖および上位性のない場合の確率模型とそのとりあつかい、育種 14 (3): 181~186.

Summary

Part 2 considers the problem with the linkage and the epistasis excluded in Part 1. The general stochastic model of genetic structures with the linkage and the epistasis is described; and the joint distri-

butions of random variables related to this model, particularly genic random variables, are explained in detail, since this is required to deal with the stochastic model.