Yasuo UKAI: Estimation of the Genetic Variance Parameters in the Presence of Epistasis in Populations derived from Two Inbred Pure Lines (with English Summary, p.103)

Synopsis. Using the general formulae previously given for description of means, variances and covariances of populations derived from an initial cross between two inbred lines, a method for estimation of the sum of squares of genetic effects including any sort of epistasis is given.

2 純系由来の集団におけるエピスタシスが存在する場合の遺伝分散成分の推定

鵜飼 保雄

(放射線育種場, 茨城県那珂郡)

緒言

著者はこれまで(鵜飼 1970, 1972), エピスタシスが存在する場合に, 2 純系間交配から由来する集団のある形質についての集団平均, 遺伝分散および遺伝共分散を一般的に記述する方法を提示した。求められた一般式はつぎのような汎用性をもつ。すなわち(1)形質に関する分離遺伝子座の数に制限がない。(2)エピスタシスの種類にも次数にも制約されない。(3)2 純系由来の集団であればどのような遺伝子型構成をもつ集団にも適用できる。(4)分散および共分散の一般式は, 集団の個体, 系統, 系統群などどのような単位について求める場合でもそのまま用いることができる。また, 平均値の一般式は集団全体の平均だけでなく, 集団内の系統や系統群の平均についても拡張して使うことができる。(5)一般式から推定されるであろう諸種の遺伝子効果は, どのような集団を用いて推定されたかに関係ない。また遺伝分散成分に関してはどのような分散・共分散から推定されたかにも関係がない。(6)平均, 分散, および, 共分散の一般式はすべて同一の遺伝モデルに基づいて求められている。したがって, 集団平均から推定される遺伝子効果の和と, 二次統計量から推定される遺伝子効果の積和とを同一モデルの下で論じることができる。

本報は, えられた分散・共分散の一般式からエピスタシス効果を含めた諸遺伝子効果の 2 乗和を効率よく推定するには, どのような集団をつくり, どのような二次統計量を観察値として求めるのがよいかを考察したものである。2 純系由来の集団において 2 次統計量の観察値から

遺伝子効果の 2 乗和を推定する方法は, これまでにもいくつか提示されている。しかしながら, それらのあるものは推定すべきエピスタシスの種類に制限がある (HORNBER and WEBER 1956) し, その制限がない方法の場合 (KEMPTHORNE 1957) でも, 推定に特定の集団の特定の分散, 共分散を用いることを予め決めてしまっている。したがって, 遺伝子効果の推定上, その提案された集団が最良のものなのか, 2 純系由来の集団中提案された集団と同じように推定に有効に用いることができる集団は他に存在しないのか, 推定上有効に用いることができる集団および分散共分散のもつべき必要十分条件とは何か, などの問題についてそれらの方法は答えていない。これらの問題は, 上記のとおり汎用性をもつ分散・共分散の一般式を用いて遺伝子効果の推定方法を考察することによつてはじめて解くことができよう。

計算の基礎

記述の必要上, 前報(鵜飼 1972)で求められた分散共分散の一般式について要点を再述する。

ある集団 Π_1 と Π_2 の間で, ある形質について共分散を求めるとき, 2 集団の共分散の計算上の単位(分類単位とよぶ)内の遺伝子型構成(相とよぶ)につき, つぎのとおり関係があるとする。この表を「相別表」とよぶ。相別表はすべての分離遺伝子座につき同一ゆえ遺伝子座を示す添字は省く。

なお, 表中 I は P_I 親から, i は P_{II} 親から由来する対立遺伝子を表わす。

集団中頻度	集団 Π_1				集団 Π_2			
	相	分類単位の遺伝子型頻度			相	分類単位の遺伝子型頻度		
		II	Ii	ii		II	Ii	ii
p_1	ξ_1	l_1	$2m_1$	n_1	ξ_1'	l_1'	$2m_1'$	n_1'
p_2	ξ_2	l_2	$2m_2$	n_2	ξ_2'	l_2'	$2m_2'$	n_2'
$\vdots$	$\vdots$	$\vdots$	$\vdots$	$\vdots$	$\vdots$	$\vdots$	$\vdots$	$\vdots$
p_t	ξ_t	l_t	$2m_t$	n_t	ξ_t'	l_t'	$2m_t'$	n_t'

$$\sum_{r=1}^t p_r = 1,$$

$$l_r + 2m_r + n_r = l_r' + 2m_r' + n_r' \equiv 1 \quad (r=1, 2, \dots, t)$$

このとき,

$$f_r = 2(l_r - n_r),$$

$$g_r = 2m_r - l_r - n_r,$$

$$f_r' = 2(l_r' - n_r'),$$

$$g_r' = 2m_r' - l_r' - n_r' \quad (r=1, 2, \dots, t)$$

そして,

$$A_I = \sum_{r=1}^t p_r f_r, \quad A_{II} = \sum_{r=1}^t p_r f_r'$$

$$B_I = \sum_{r=1}^t p_r g_r, \quad B_{II} = \sum_{r=1}^t p_r g_r'$$

$$E = \sum_{r=1}^t p_r f_r f_r'$$

$$F_I = \sum_{r=1}^t p_r f_r g_r', \quad F_{II} = \sum_{r=1}^t p_r f_r' g_r$$

$$G = \sum_{r=1}^t p_r g_r g_r',$$

とおけば, 2集団間の遺伝共分散 $\text{cov}(\Pi_1, \Pi_2)$ は次式で与えられる。

$$\begin{aligned} \text{cov}(\Pi_1, \Pi_2) = & \sum_{\substack{\theta_1, \theta_2, \dots, \theta_6 \\ 1 \leq m+n \leq k' \\ 1 \leq m'+n' \leq k'}} \\ & (A_I \theta_1 A_{II} \theta_2' B_I \theta_3 B_{II} \theta_3' E \theta_4 F_I \theta_5 F_{II} \theta_5' G \theta_6 \\ & - A_I^m B_I^n A_{II}^{m'} B_{II}^{n'}) \{(\alpha \cdots \alpha \quad \widehat{d \cdots d}) \\ & \times (\alpha \cdots \alpha \quad \widehat{d \cdots d})\}_{(\theta_2, \theta_2', \theta_3, \theta_3', \theta_4, \theta_5, \theta_5', \theta_6)} \quad (1) \end{aligned}$$

ここで,

$$\{(\alpha \cdots \alpha \quad \widehat{d \cdots d}) (\alpha \cdots \alpha \quad \widehat{d \cdots d})\}_{(\theta_2, \theta_2', \theta_3, \theta_3', \theta_4, \theta_5, \theta_5', \theta_6)}$$

は遺伝子効果の積または2乗を表わす。すなわち, α_i^i を i 番目の座の P_I 親からの遺伝子の相加的効果, d_{III}^i を i 番目の座の両親からの遺伝子につきヘテロである場合の優性効果を表わすとする。 $\alpha_i^i \alpha_j^j, \alpha_i^i d_{III}^j, d_{III}^i d_{III}^j$ をそれぞれ i 番目の座と j 番目の座の間の相加×相加, 相加×優性, 優性×優性の一次エピスタシスを示すとする。二次以上のエピスタシスについても同様に示すことができる。このとき, 積の第1項についてこ

れらの効果を一般的に

$$(\alpha \cdots \alpha \quad \widehat{d \cdots d})_{(R_\alpha, R_d)}$$

と書く。ただし, R_α および R_d はそれぞれ $\alpha \cdots \alpha$ および $d \cdots d$ の添字に含まれる遺伝子座の集合を表わす。 R_α と R_d はともに, k 個の遺伝子座からなる集合 $\{1, 2, \dots, k\}$ の部分集合である。このとき, 2つの集合の濃度 (関与する遺伝子座に相当する) を

$$|R_\alpha| = m$$

$$|R_d| = n$$

$$k \geq m+n \geq 0$$

とかく。この m, n は $(\alpha \cdots \alpha \quad \widehat{d \cdots d})$ の α および d の数に相当する。積の第2項についても同様に R_α', R_d', m', n' を定義する。

さらに, 集合 R, R' につき

$$R_\alpha \cup R_d = R$$

$$R_\alpha' \cup R_d' = R'$$

とし, R, R' の補集合をそれぞれ R^c, R'^c とする。集合の濃度を $||$ で表わすとき

$$|R^c \cap R'^c| = \theta_1$$

$$|R_\alpha \cap R'^c| = \theta_2$$

$$|R^c \cap R_\alpha'| = \theta_2'$$

$$|R_d \cap R'^c| = \theta_3$$

$$|R^c \cap R_d'| = \theta_3'$$

$$|R_\alpha \cap R_\alpha'| = \theta_4$$

$$|R_\alpha \cap R_d'| = \theta_5$$

$$|R_d \cap R_\alpha'| = \theta_5'$$

$$|R_d \cap R_d'| = \theta_6$$

とおけば

$$0 \leq \theta_1 \leq k' - 1, \quad 0 \leq \theta_2, \theta_2', \theta_3, \theta_3', \theta_4, \theta_5, \theta_5', \theta_6 \leq k'$$

また,

$$\theta_2 + \theta_4 + \theta_5 = m$$

$$\theta_2' + \theta_4 + \theta_5' = m'$$

$$\theta_3 + \theta_5 + \theta_6 = n$$

$$\theta_3' + \theta_5 + \theta_6 = n'$$

$$\theta_1 + \theta_2 + \theta_2' + \theta_3 + \theta_3' + \theta_4 + \theta_5 + \theta_5' + \theta_6 = k$$

このとき遺伝子効果の積

$$(\alpha \cdots \alpha \quad \widehat{d \cdots d})_{(R_\alpha, R_d)} (\alpha \cdots \alpha \quad \widehat{d \cdots d})_{(R_\alpha', R_d')}$$

のうち, $\theta_2, \theta_2', \dots, \theta_6$ が同一になる積の和を $\sum_*$ で示せば,

$$\begin{aligned} \sum_*(\alpha \cdots \alpha \quad \widehat{d \cdots d})_{(R_\alpha, R_d)} (\alpha \cdots \alpha \quad \widehat{d \cdots d})_{(R_\alpha', R_d')} \\ = \{(\alpha \cdots \alpha \quad \widehat{d \cdots d}) (\alpha \cdots \alpha \quad \widehat{d \cdots d})\}_{(\theta_2, \theta_2', \theta_3, \theta_3', \theta_4, \theta_5, \theta_5', \theta_6)} \end{aligned}$$

集団 Π_1 の分散 $\text{var}(\Pi_1)$ は共分散の式において Π_2 が Π_1 と同一の集団である場合に相当する。すなわち,

Table 1 Coefficients of genetical terms of the general formula for genetic covariance when additive, dominance and digenic epistasis effects are considered

No.	Value of θ								Abbreviation	Coefficient	
	θ_2	θ_2'	θ_3	θ_3'	θ_4	θ_5	θ_5'	θ_6		First term	Second term
(I) 1	0	0	0	0	1	0	0	0	$[(\alpha)^2]$	E_-	$A_I A_{II}$
2	0	0	0	0	0	0	0	1	$[(d)^2]$	G_-	$B_I B_{II}$
3	0	0	0	0	2	0	0	0	$[(\alpha\alpha)^2]$	E^2_-	$A_I^2 A_{II}^2$
4	0	0	0	0	1	0	0	1	$[(\alpha d)^2]$	EG_-	$A_I A_{II} B_I B_{II}$
5	0	0	0	0	0	0	0	2	$[(dd)^2]$	G^2_-	$B_I^2 B_{II}^2$
(II) 6	1	1	0	0	1	0	0	0	$[(\alpha\alpha)(\alpha\alpha)]$	$2 A_I A_{II} E_-$	$2 A_I^2 A_{II}^2$
7	0	0	0	0	0	1	1	0	$[(\alpha d)(\alpha d)]_1$	$2 F_I F_{II} -$	$2 A_I A_{II} B_I B_{II}$
8	0	1	1	0	0	1	0	0	$[(\alpha d)(\alpha d)]_2$	$F_I A_{II} B_I + F_{II} B_{II} A_I -$	$2 A_I A_{II} B_I B_{II}$
9	0	0	1	1	1	0	0	0	$[(\alpha d)(\alpha d)]_3$	$2 B_I B_{II} E_-$	$2 A_I A_{II} B_I B_{II}$
10	1	1	0	0	0	0	0	1	$[(\alpha d)(\alpha d)]_4$	$2 A_I A_{II} G_-$	$2 A_I A_{II} B_I B_{II}$
11	0	0	1	1	0	0	0	1	$[(dd)(dd)]$	$2 B_I B_{II} G_-$	$2 B_I^2 B_{II}^2$
12	0	0	0	0	0	1	0	0	$[(\alpha)(d)]$	$F_I + F_{II} -$	$A_I B_{II} + A_{II} B_I$
13	1	0	0	0	1	0	0	0	$[(\alpha)(\alpha\alpha)]$	$E(A_I + A_{II}) -$	$A_I A_{II}(A_I + A_{II})$
14	0	1	0	0	0	1	0	0	$[(\alpha)(\alpha d)]_1$	$F_I A_{II} + F_{II} A_I -$	$A_I A_{II}(B_I + B_{II})$
15	0	0	1	0	1	0	0	0	$[(\alpha)(\alpha d)]_2$	$E(B_I + B_{II}) -$	$A_I A_{II}(B_I + B_{II})$
16	0	0	0	1	0	1	0	0	$[(\alpha)(dd)]$	$F_I B_{II} + F_{II} B_I -$	$A_I B_{II}^2 + A_{II} B_I^2$
17	1	0	0	0	0	1	0	0	$[(d)(\alpha\alpha)]$	$A_I F_I + A_{II} F_{II} -$	$A_I^2 B_{II} + A_{II}^2 B_I$
18	0	0	1	0	0	1	0	0	$[(d)(\alpha d)]_1$	$B_I F_I + B_{II} F_{II} -$	$B_I B_{II}(A_I + A_{II})$
19	1	0	0	0	0	0	0	1	$[(d)(\alpha d)]_2$	$G(A_I + A_{II}) -$	$B_I B_{II}(A_I + A_{II})$
20	0	0	1	0	0	0	0	1	$[(d)(dd)]$	$G(B_I + B_{II}) -$	$B_I B_{II}(B_I + B_{II})$
21	0	0	0	0	1	1	0	0	$[(\alpha\alpha)(\alpha d)]_1$	$E(F_I + F_{II}) - A_I A_{II}(A_I B_{II} + A_{II} B_I)$	
22	1	1	0	0	0	1	0	0	$[(\alpha\alpha)(\alpha d)]_2$	$A_I A_{II}(F_I + F_{II}) - A_I A_{II}(A_I B_{II} + A_{II} B_I)$	
23	1	0	0	1	1	0	0	0	$[(\alpha\alpha)(\alpha d)]_3$	$E(A_I B_{II} + A_{II} B_I) - A_I A_{II}(A_I B_{II} + A_{II} B_I)$	
24	0	0	0	0	0	2	0	0	$[(\alpha\alpha)(dd)]_1$	$F_I^2 + F_{II}^2 -$	$A_I^2 B_{II}^2 + A_{II}^2 B_I^2$
25	1	0	0	1	0	1	0	0	$[(\alpha\alpha)(dd)]_2$	$A_I B_{II} F_I + A_{II} B_I F_{II} -$	$A_I^2 B_{II}^2 + A_{II}^2 B_I^2$
26	0	0	0	0	0	1	0	1	$[(\alpha d)(dd)]_1$	$G(F_I + F_{II}) - B_I B_{II}(A_I B_{II} + A_{II} B_I)$	
27	0	0	1	1	0	0	1	0	$[(\alpha d)(dd)]_2$	$B_I B_{II}(F_I + F_{II}) - B_I B_{II}(A_I B_{II} + A_{II} B_I)$	
28	1	0	0	1	0	0	0	1	$[(\alpha d)(dd)]_3$	$G(A_I B_{II} + A_{II} B_I) - B_I B_{II}(A_I B_{II} + A_{II} B_I)$	

A_I, B_I, F_I については上記の定義どおりとし、

$$E = \sum p_r f_r^2$$

$$G = \sum p_r g_r^2$$

とすれば

$$\begin{aligned} \text{var}(II) = & \sum_{\substack{\theta_2, \theta_2', \dots, \theta_6 \\ 1 \leq m+n \leq k' \\ 1 \leq m'+n' \leq k'}} \\ & \times (A_I^{\theta_2+\theta_2'} B_I^{\theta_3+\theta_3'} E^{\theta_4} F_I^{\theta_5+\theta_5'} G^{\theta_6} - A_I^{m+m'} B_I^{n+n'}) \\ & \times \{(\alpha \dots \alpha \quad d \dots d) (\alpha^{m'} \dots \alpha^{n'} \quad d \dots d)\}_{(\theta_2, \theta_2', \theta_3, \theta_3', \theta_4, \theta_5, \theta_5', \theta_6)} \end{aligned} \quad (2)$$

遺伝分散成分の推定に有効な集団のもつべき必要条件

$$\begin{aligned} 1 \quad & [(\alpha)^2] = (\alpha_I^1)^2 + (\alpha_I^2)^2 + \dots \dots \dots + (\alpha_I^k)^2 \\ 2 \quad & [(d)^2] = (d_{II}^1)^2 + (d_{II}^2)^2 + \dots \dots \dots + (d_{II}^k)^2 \\ 3 \quad & [(\alpha\alpha)^2] = (\alpha_I^1 \alpha_I^1)^2 + (\alpha_I^1 \alpha_I^3)^2 + \dots \dots \dots + (\alpha_I^{k-1} \alpha_I^k)^2 \\ 4 \quad & [(\alpha d)^2] = (\alpha_I^1 d_{II}^2)^2 + (\alpha_I^1 d_{II}^3)^2 + \dots \dots \dots + (\alpha_I^{k-1} d_{II}^k)^2 \\ 5 \quad & [(dd)^2] = (d_{II}^1 d_{II}^2)^2 + (d_{II}^1 d_{II}^3)^2 + \dots \dots \dots + (d_{II}^{k-1} d_{II}^k)^2 \\ 6 \quad & [(\alpha\alpha)(\alpha\alpha)] = (\alpha_I^1 \alpha_I^1)(\alpha_I^1 \alpha_I^3) + (\alpha_I^1 \alpha_I^2)(\alpha_I^1 \alpha_I^4) + \dots \dots \dots + (\alpha_I^k \alpha_I^{k-2})(\alpha_I^k \alpha_I^{k-1}) \\ 7 \quad & [(\alpha d)(\alpha d)]_I = (\alpha_I^1 d_{II}^2)(\alpha_I^2 d_{II}^1) + (\alpha_I^1 d_{II}^3)(\alpha_I^3 d_{II}^1) + \dots \dots \dots + (\alpha_I^{k-1} d_{II}^k)(\alpha_I^k d_{II}^{k-1}) \end{aligned}$$

また、表において θ_2 と θ_2' , θ_3 と θ_3' , θ_5 と θ_5' をたがいに入れ換えても遺伝子効果の積和は同一であるので、そのような項はたがいまとめて係数を示してある。表中のこれらの項は関与する分離遺伝子座(または座の対)について加えた各遺伝子効果の2乗和または積和であり、 $A_I, A_{II}, B_I, B_{II}, E, F_I, F_{II}, G$ のいくつかまたはすべてからなる係数をもつ。二次以上のエピスタシスを無視できる場合でも遺伝分散および遺伝共分散には表示されたとおり一般には28個の異なる項が含まれる。これらの項を推定するには、分散共分散の観察数が推定すべき項の数と等しいかそれ以上でなければならない。したがって、28個すべての項を推定することは実際上不可能に近い。しかし、育種学的にはすべての項を推定する必要はないと言つてよい。すなわち、6~28番目の遺伝子効果の積和を示す項は重要でなく、1~5番目の遺伝子効果の2乗和だけが推定する価値をもつ。したがって、遺伝子効果の推定上、推定すべき2乗和の項をふくみ、かつ、積和の項はなるべく含まないような分散および共分散の観察値が効率よいと言える。

ここでいつばんに任意の次数のエピスタシスまで考慮する場合に戻つて論を進める。2乗和の項では、項、

$$(\alpha \dots \alpha \quad d \dots d) (\alpha^{m'} \dots \alpha^{n'} \quad d \dots d)_{(\theta_2, \theta_2', \theta_3, \theta_3', \theta_4, \theta_5, \theta_5', \theta_6)}$$

において、

はじめに、エピスタシスが存在する場合に遺伝子効果を推定するには、2純系由来の集団中どのような集団を用いるのがよいかを考える。なお、分散は分散の特殊な場合として扱うことができるので、共分散を中心に論じる。はじめに、簡単のために二次以上のエピスタシスを無視した場合について考えることにし、(1)式において $k'=2$ とおき式を展開すれば第1表に示された項の和となる。表示された各項の係数の第1項と第2項は、それぞれ、一般式(1)の小括弧内の第1項、第2項に相当する。なお、今後の記述の便宜上、各遺伝子効果の2乗和、積和の略号が併記されている。ここで、

$$\begin{aligned} R_\alpha &= R_\alpha' \\ R_d &= R_d' \end{aligned} \quad (3)$$

が成立つ。すなわち、 θ_4 および θ_6 のいずれかまたは両方が0でなく、 $\theta_2=\theta_2'=\theta_3=\theta_3'=\theta_5=\theta_5'=0$ である。それに対し、積和を示す項では(3)の関係が成立たず、 $\theta_2, \theta_2', \theta_3, \theta_3', \theta_5, \theta_5'$ 、中の少なくとも1つは0でない。ここで、 $\theta_2, \theta_2', \theta_3, \theta_3', \theta_4, \theta_5, \theta_5', \theta_6$ が0となる項では係数の第1項がそれぞれ、 $A_I, A_{II}, B_I, B_{II}, E, F_I, F_{II}, G$ を含まないことになる。ゆえに、上のことを言いかえると、2乗和の項では係数の第1項は E および G のいずれか、または、両者を含み、 $A_I, A_{II}, B_I, B_{II}, F_I, F_{II}$ のどれも含まないのに対し、積和の項では係数の第1項は E および G 以外の文字をいずれか1つ必ず含んでいる。係数の第2項については2乗和の項も積和の項も、 A_I, A_{II}, B_I, B_{II} 以外を含まない。ゆえに、遺伝分散、遺伝共分散中、 $A_I=A_{II}=B_I=B_{II}=F_I=F_{II}=0$ となるようなものはその期待値に遺伝子効果の2乗和だけを含み、推定の必要のない積和を含まないことになる。ここで、 A_I, B_I は集団 II_1 の、 A_{II}, B_{II} は集団 II_2 の遺伝子型構成だけで決まり、2集団間のどのような共分散(または分散)をとるかには関係ない。それに対して、 F_I と F_{II} は集団が決っても分散、共分散を計算するときの基礎となる副集団のえらび方で値が異なる。

以上のことから、分散・共分散等の二次統計量の遺伝

子効果を推定する場合に、2 純系由来の集団中、最も推定上効率よい集団のもつべき必要条件是、つぎのとおりと結論される。

$$A=B=0 \quad (4)$$

条件 (4) が成立つ集団とは、集団の遺伝子型頻度 ($l, 2m, n$) につき

$$l=m=n=\frac{1}{4}$$

となる集団である。すなわち、 F_2 集団または F_2 と同じ遺伝子型構成をもつ集団である。

そこで、つぎに一般的に F_2 集団と同じ遺伝子型構成をもつ集団とはどのような集団かをもう少し詳しく考察してみよう。それには条件 (4) をみたす集団を交配または自殖によってつくるにはもとの集団がどのようなものでなければならないかを調べればよい。いま、集団 Π_{11} と Π_{12} を交配して条件 (4) をみたすある集団 Π_1 がえられたとする。さきに示したとおり (鶴飼 1970), このとき集団 $\Pi_1, \Pi_{11}, \Pi_{12}$ の A および B の値をそれぞれ $A_1, B_1; A_{11}, B_{11}; A_{12}, B_{12}$ とすればつぎの関係が成立する。

$$A_1 = \frac{A_{11} + A_{12}}{2} \quad (5a)$$

$$B_1 = -\frac{A_{11} \cdot A_{12}}{4} \quad (5b)$$

これより、 $A_1=B_1=0$ であるためには、

$$A_{11}=A_{12}=0 \quad (6)$$

が集団 Π_{11}, Π_{12} の遺伝子型構成についての必要十分条件であるといえる。 Π_{11}, Π_{12} の B 値についてはなんらの条件も必要ではない。条件 (6) は換言すれば、 Π_1 の親となるべき集団では $l=n$, すなわち、2 純系 P_I, P_{II} から由来する遺伝子の頻度 (それぞれ $l+m$ と $m+n$) がたがいに等しいことが必要である。ただし、ここで Π_{11} と Π_{12} の交配とは、 Π_{11} から無作為にとった個体、系統、または系統群に、 Π_{12} から無作為にとったひとつまたはそれ以上の個体、系統、系統群を交配することを言う。それに対し、たとえば、同一の F_2 個体から由来した F_3 系統と F_4 系統を交配して次代集団をつくる場合のように、 Π_{11} と Π_{12} の間で交配を対応づけて行なう場合には 5a の関係が成立つが、5b は成立たず、 B_1 と $A_{11}, A_{12}, B_{11}, B_{12}$ との間に一義的関係がない。ゆえに、このような対応づけのある交配は以下の論議では考慮しない。つぎに、集団 Π_{10} の自殖によって集団 Π_1 がつくられるとす

ると、 Π_{10} の A, B を A_{10}, B_{10} として、

$$A_1=A_{10}=0$$

$$B_1=\frac{B_{10}-1}{2}=0$$

より、 $A_{10}=0, B_{10}=1$ となる。これは Π_{10} が交雑第一代 (F_1) である場合以外にはありえず、結局、 F_2 以外で条件 (4) をみたす集団を自殖によってつくることはできないことがわかる。かつ、 F_1 から自殖によって F_2 をつくる操作は見方を変えて $F_1 \times F_1$ の交配と見なすことができる。 Π_1 に対応する集団である Π_2 についても、その A, B 値 A_2, B_2 について $A_2=B_2=0$ であるためには Π_1 と同じことが成立つ必要がある。すなわち、集団 Π_{21}, Π_{22} 間の交配から Π_2 がつくられたとするならば、 Π_{21}, Π_{22} の A をそれぞれ A_{21}, A_{22} とするとき、 $A_{21}=A_{22}=0$ でなければならない。

さらに、集団 Π_{11} (または、 $\Pi_{12}, \Pi_{21}, \Pi_{22}$) のもつべき条件を吟味してみよう。 $A_{11}=0$ であるためには Π_{111} と Π_{112} を交配して Π_{11} がえられたとするならば、 Π_{111}, Π_{112} の A をそれぞれ A_{111}, A_{112} として、

$$2A_{11}=A_{111}+A_{112}=0$$

より

$$A_{111}=-A_{112} \quad (7)$$

集団 Π_{111} と Π_{112} がたがいに対称集団であればこの条件 (7) がみたされるが、必ずしも両集団が対称集団の関係になくともよい。すなわち、 Π_{111}, Π_{112} の任意の遺伝子座 I における遺伝子型 II, Ii, ii の頻度をそれぞれ $l, 2m, n; l', 2m', n'$ とすれば (7) を書きかえて、

$$l-n=n'-l' \quad (8)$$

となる。 Π_{111} と Π_{112} がたがいに対称集団ならば定義

C : Crossing, S : Selfing, Sm : Gene symmetry

Fig. 1

(鵜飼 1970) より $l'=n, m'=m, n'=l$ ゆえ、条件 (8) が成立つ。しかし、(8) を書き改めれば、

$$(l+m)-(m+n)=(m'+n')-(l'+m') \\ \therefore l+m=m'+n'$$

すなわち、集型 Π_{111} の P_I 親からの遺伝子頻度と Π_{112} の P_{II} 親からの遺伝子頻度が等しいならば、条件 (7) がみたされる。そこで記述の便宜上このような関係にある 2 集団を「遺伝子対称集団」とよび、さきに示した (鵜飼 1970) 対称集団をこれと区別してとくに「遺伝子型対称集団」とよぶことにする。つぎに、 Π_{11} が集団の自殖によって生じたとするならば、 Π_{110} の A を A_{110} として

$$A_{110}=A_{11}=0$$

すなわち、 Π_{110} は Π_{11} と同様に P_I, P_{II} から由来する遺伝子の頻度がたがいに等しい集団でなければならない。

以上の関係を第 1 図に示す。

なお、分散についても Π_2 を Π_1 と同一の集団とすれば、共分散の場合と全く同一のことが成立つ。

遺伝分散成分の推定に効率よく使える分散・共分散の条件

$A=B=0$ の条件をみたす集団の分散中 $F=0$ である分散、および、2 集団間の共分散中 $F_I=F_{II}=0$ である共分散のもつべき条件を求めることがつぎの問題となる。どのような場合に F 値が 0 となるかについて一般的な解はまだえられていない。しかし、少くともつぎの 2 つの場合には $F=0$ または $F_I=F_{II}=0$ が成立つことが証明される。

(1) 分散の相別表において、 P_I 親からの遺伝子と P_{II} 親からの遺伝子とをすべて交換したとしても、相別表が不変であるとき、相別表は互換 (l_r, n_r) ($r=1, 2, \dots, t$) につき不変であるとよぶことにする。また、共分散の相別表の集団 Π_1 の側だけ、または、集団 Π_2 の側だけについて P_I 親由来の遺伝子と P_{II} 由来の遺伝子とを交換したときに相別表が不変ならば相別表はそれぞれ互換 (l_r, n_r) または互換 (l'_r, n'_r) について不変であるとよぶ。さらに Π_1, Π_2 両集団について同時に遺伝子とを交換したとき不変ならば同時互換 $(l_r, n_r), (l'_r, n'_r)$ について不変であるとよぶ。いま、共分散の相別表の F_I において、 l_r の代りに n_r, n_r の代りに l_r ($r=1, 2, \dots, t$) を置換したものを F_I^* と書くとき、

$$F_I^*=2\sum P_r(n_r-l_r)(2m'-l'_r-n'_r)=-F_I$$

よつて互換 (l_r, n_r) につき相別表が不変ならば $F_I=0$ となる。同様に、互換 (l'_r, n'_r) につき不変ならば $F_{II}=0$ 。また、同時互換 $(l_r, n_r), (l'_r, n'_r)$ について不変な

らば $F_I=F_{II}=0$ となる。分散の場合も相別表が互換 (l_r, n_r) について不変ならば $F=0$ となる。

(2) 共分散の相別表において

$$g_r=2m_r-l_r-n_r=0 \\ g'_r=2m'_r-l'_r-n'_r=0$$

がともにすべての r につき成立つとき、当然 $F_I=F_{II}=G=0$ となる。分散の場合も同様に $2m_r-l_r-n_r=0$ ($r=1, 2, \dots, t$) ならば $F=G=0$ 。このとき、分散、共分散の一般式の係数は E のみの関数となる。

以上のことを考えた上で、分散、共分散中 $F=0$ または $F_I=F_{II}=0$ となるのはどのような場合かを調べよう。

まず、集団 Π_1 の分散は (1) Π_1 の個体間分散 (2) Π_{11} と Π_{12} のどちらか片方の集団の個体、系統または系統群に他方の集団の無作為にとつた 1 または 2 以上の個体、系統、系統群または集団全体を交配してえられる交配後代の平均の分散の 2 つの型に分けて考えることができる。

$A=B=0$ である集団の個体間分散は F_2 集団の分散と同一であり、相別表は後述のとおり互換 (l_r, n_r) に対し不変となるので条件 $F=0$ をみたす。

つぎに、集団 Π_{11} の r 番目の個体、系統、系統群 ($r=1, 2, \dots, r_{11}$) と Π_{12} の s 番目の個体、系統、系統群 ($s=1, 2, \dots, s_{12}$) または集団全体の、それぞれの集団中での頻度を p_r, p_s とし、また、 f, g 値をそれぞれ $f'_r, g'_r; f''_s, g''_s$ とするとき、両者の交配によって生じる rs 番目の系統または系統群の集団 Π_1 中での頻度 (p_{rs}) は $p_r p_s$ となり、 f および g の値 f_{rs}, g_{rs} はつぎのとおりとなる。ただし、 Π_{12} の集団全体を交配する場合に $p_s=1, s_{12}=1$ とすればよい。(このときは $f''_s=0$)

$$f_{rs}=\frac{f'_r+f''_s}{2} \\ g_{rs}=-\frac{f'_r f''_s}{4}$$

これより

$$F=\sum_r \sum_s p_{rs} f_{rs} g_{rs} \\ =\sum_r \sum_s p_r p_s \left(\frac{f'_r+f''_s}{2} \right) \left(-\frac{f'_r f''_s}{4} \right) \\ =-\frac{1}{8} \left[\sum_r p_r f_r'^2 \sum_s p_s f_s'' + \sum_s p_s f_s''^2 \sum_r p_r f_r' \right] \\ =0$$

$$\therefore \sum_r p_r f_r' = A_{11}=0, \sum_s p_s f_s'' = A_{12}=0$$

なお、 E, G については

$$E=\sum_r \sum_s p_{rs} f_{rs}^2 = \sum_r \sum_s p_r p_s \left(\frac{f'_r+f''_s}{2} \right)^2 \\ =\frac{1}{4} \left[\sum_r p_r f_r'^2 + \sum_s p_s f_s''^2 \right] \\ G=\sum_r \sum_s p_{rs} g_{rs}^2 = \frac{1}{16} \sum_r p_r f_r'^2 \sum_s p_s f_s''^2$$

より, r, s に無関係に $f_r' \equiv f_s'' \equiv 0$ でないかぎり, E は 0 とはならない。ところが $f_r' \equiv f_s'' \equiv 0$ のときには $f_{rs} \equiv g_{rs} \equiv 0$ すなわち, 遺伝子型頻度 ($l_{rs}, 2m_{rs}, n_{rs}$) は r, s に無関係に $(\frac{1}{4}, \frac{1}{2}, \frac{1}{4})$ となる。よって, Π_1 のすべての分類単位が同一の遺伝子型値をもち, Π_1 の遺伝子型分散は 0 となつてしまい実際上無意味である。いつばう, G については Π_{12} の集団全体を交配するときには $\sum_s p_s f_s''^2 = 0$ より $G = 0$ となる。その他の場合には $G \neq 0$ である。

以上より, $A=B=0$ をみたす集団の個体間分散, 交配家族間分散, 交配後代系統間分散はすべて条件 $F=0$ をみたし, 遺伝子効果の推定に有効に用いることがわかつた。つぎに共分散について考える。前述のとおり Π_{11} と Π_{12} , Π_{21} と Π_{22} の間の交配は対応づけた交配ではないので, Π_1 と Π_2 の間の共分散は一般的に言えば集団 Π_{11} の r 番目 ($r=1, 2, \dots, t$) の個体, 系統または系統群に Π_{12} の集団全体 (または Π_{12} から無作為にとつた個体, 系統, 系統群) を交配した後代の平均とそれと対応する集団 Π_{21} の r 番目の個体, 系統, 系統群に Π_{22} の集団全体を交配した後代の平均との間で求めること以外にない。このとき, 集団 Π_{11} の r 番目の個体, 系統, または系統群の任意の遺伝子座 I における遺伝子型頻度を ($l_r, 2m_r, n_r$) とすれば, これに条件 $A=0$ をみたす集団 Π_{12} を交配した後代の遺伝子型頻度は

$$\left(\frac{1}{2}(l_r + m_r), \frac{1}{2}, \frac{1}{2}(m_r + n_r)\right)$$

となる。したがつて, 後代の g 値は r に関係なく,

$$g_r = \frac{1}{2} - \frac{1}{2}(l_r + 2m_r + n_r) \equiv 0$$

となる。集団 Π_{21} の側についても同じことが成立つ。したがつて前述のとおり, $g_r \equiv g_r' \equiv 0$ より $F_I = F_{II} = G = 0$ となり共分散の式は E のみの関数となる。

以上のとおり, $A=B=0$ である集団からえられる分散, 共分散はすべて F 値も 0 となる。したがつて, この場合, 分散・共分散の一般式は式 (2) および (1) よりずっと簡潔になり, E と G のみの関数としてつぎのとおり表わせる。

$$\begin{aligned} f(E, G) &= \sum_{1 \leq m+n \leq k'} E^m G^n [(\overset{m}{\alpha} \dots \alpha \overset{n}{d} \dots d)^2] \\ &= E[(\alpha)^2] + G[(d)^2] + E^2[(\alpha\alpha)^2] \\ &\quad + EG[\alpha d]^2 + G^2[(dd)^2] + \dots \end{aligned}$$

条件 $A=B=0$ をみたす集団を用いた遺伝分散・共分散の実例

分散・共分散の期待値が遺伝子効果の 2 乗和だけを含むための一般的条件は以上のとおりであるが, そのよう

な場合に実際に相別表から分散・共分散を求める方法をいくつかの例を引いて示す。

a) $A=0$ の条件をみたす 2 集団 Π_{11} と Π_{12} 間の総当り交配における, 個体間分散 (V_I), 交配家族間分散 (V_F) および系統間分散 (V_S)

集団 Π_{11} と Π_{12} の任意の遺伝子座 I における遺伝子型頻度をそれぞれ ($l, 2m, l$), ($l', 2m', l'$) とすれば, 相別表はそれぞれつぎのとおり。

個体間分散 (V_I)

相	p	II	Ii	ii	f_r	g_r
ξ_1	1/4	1			2	-1
ξ_2	1/2		1		0	1
ξ_3	1/4			1	-2	1

家族間分散 (V_F) - Π_{11} の個体と Π_{12} との個体の交配後代家族の平均値の間の分散

相	p	II	Ii	ii	f_r	g_r
ξ_1 ($II \times II$)	$l \cdot l'$	1			2	-1
ξ_2 ($II \times Ii$)	$l \cdot 2m'$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$		1	0
ξ_3 ($II \times ii$)	$l \cdot l'$		1		0	1
ξ_4 ($Ii \times II$)	$2m \cdot l'$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$		1	0
ξ_5 ($Ii \times Ii$)	$2m \cdot 2m'$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$	0	0
ξ_6 ($Ii \times ii$)	$2m \cdot l'$		$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	-1	0
ξ_7 ($ii \times II$)	$l \cdot l'$		1		0	1
ξ_8 ($ii \times Ii$)	$l \cdot 2m'$		$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	-1	0
ξ_9 ($ii \times ii$)	$l \cdot l'$			1	-2	-1

系統間分散 (V_S) - Π_{11} の個体別の後代系統平均値の間の分散

相	P	II	Ii	ii	f_r	g_r
ξ_1	l	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$		1	0
ξ_2	$2m$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$	0	0
ξ_3	l		$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	-1	0

Π_{12} の個体別後代系統平均値の間の分散 (V_S') も同様に求めてられる。 E および G の値はつぎのとおり。

	E	G
V_I	2	1
V_F	$2(l+l')$	$4ll'$
V_S	$2l$	0
V_S'	$2l'$	0

ここで, とくに Π_{11} が F_n , Π_{12} が F_n' 世代集団であるときには,

$$2l = 1 - \frac{1}{2^{n-1}} = \frac{1}{2}(1 + f_n^*) \quad (10a)$$

$$2l' = 1 - \frac{1}{2^{n'-1}} = \frac{1}{2}(1 + f_{n'}^*) \quad (10b)$$

ただし、 f^* は n 自殖世代集団の近交係数である。 $n'=n$ のときは、上記の E および G の値に (10a), (10b) を代入すれば、

$$V_S = \left(\frac{1+f_n^*}{2} \right) [(\alpha)^2] + \left(\frac{1+f_n^*}{2} \right)^2 [(\alpha\alpha)^2] + \dots \quad (11a)$$

$$V_F = (1+f_n^*) [(\alpha)^2] + \frac{1}{4} (1+f_n^*)^2 [(d)^2] \\ + (1+f_n^*)^2 [(\alpha\alpha)^2] + \frac{1}{16} (1+f_n^*)^2 [(dd)^2] + \dots \quad (11b)$$

この式は MATZINGER & KEMPTHORNE (1956) が示した、無作意交配集団から無作為にとり出した個体を何代か自殖させて近交係数 f_n^* になったとき、それらの個体間で総当り交配した場合の系統間分散・家族間分散の式と一致する。ただし、彼等によつて定義された遺伝分散成分は著者のそれとつぎの関係にある。

$$[(\alpha)^2] = \frac{1}{2} \sigma_A^2, \quad [(\alpha\alpha)^2] = \frac{1}{4} \sigma_{AA}^2,$$

$$[(\alpha d)^2] = \frac{1}{2} \sigma_{AD}^2, \quad [(d)^2] = \sigma_D^2,$$

$$[(dd)^2] = \sigma_{DD}^2, \dots$$

すなわち、彼等が示した方法は、 A, B, F 値が 0 となる条件をみたしているが、遺伝子効果を推定するのに効率のよい一つの方法ではない。たとえば、推定には同一の F_n 集団の総当り交配でなく、異なる自殖世代集団間の総当り交配でもよいし、さらに、前述のとおり、自殖世代以外の遺伝子対称集団（たとえば P_1F_1 と P_2F_1 ）間の交配から生ずる後代集団を F_n の代りに用いてもよい。

b) $A=0$ である Π_{11} の個体に Π_{12} 集団全体を交配したときの後代平均値と、同じ Π_{11} の個体に Π_{22} の全個体を交配した後代の平均値との共分散。

Π_{11} の任意の遺伝子座 I における遺伝子型を $(l, 2m, l)$ とすれば、相別表は以下のとおり。

Π_1					Π_2				
p	相	II	Ii	ii	相	II	Ii	ii	
l	ξ_1	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$		ξ_1'	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$		
$2m$	ξ_2	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$	ξ_2'	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{4}$	
l	ξ_3		$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	ξ_3'		$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{2}$	

よつて、 $E=2l$

すなわち、前述の系統間分散 V_S と同一となる。

その他の問題

1) エピスタシスがない場合

(1) 式において、 $k'=1$ とおくことにより、エピスタシスがない場合の分散・共分散の式がえられる。

$$\text{cov}(\Pi_1, \Pi_2) = (E - A_I A_{II}) [(\alpha)^2] + (G - B_I B_{II}) [(d)^2] \\ + (F_I + F_{II} - A_I B_{II} - A_{II} B_I) [(\alpha)(d)] \quad (12a)$$

$$\text{var}(\Pi_1) = (E - A^2) [(\alpha)^2] + (G - B^2) [(d)^2] \\ + 2(F - AB) [(\alpha)(d)] \quad (12b)$$

エピスタシスが存在しない場合には、分散・共分散の一般式にはたかだか 3 つの項 $[(\alpha)^2], [(d)^2], [(\alpha)(d)]$ しか存在しない。したがつて、 A, B の値が 0 とならない集団も、また、 F 値が 0 とならない分散・共分散も含めて、2 純系由来集団のいかなる集団のいかなる分散・共分散も遺伝子効果推定に有効に用いることができる。なお、MATHER (1949) により定義された分散成分と著者のそれとの関係は以下のとおり。

$$D = 4[(\alpha)^2]$$

$$H = 4[(d)^2]$$

$$S(dh) = 4[(\alpha)(d)]$$

2) 一次エピスタシス中、相加×相加型のみ存在する場合

この場合には、第 1 表中 (αd) と (dd) をふくむすべての項は 0 となるので、1~3 の 2 乗和の項と積和の項中、6, 12, 13, 17 の 4 項のみが残る。さらに、これら積和の 4 項も $A_I = A_{II} = F_I = F_{II}$ であれば 0 となる。このような条件をみたす例として、自殖 k 代目の各個体より個体別にさらに自殖を重ねたときの n 代目の系統と n' 代目の系統との間の共分散 $\text{cov}(k; n, n')$ があげられる。このとき、相別表はつぎのとおり。

F_n 集団					$F_{n'}$ 集団				
p	相	II	Ii	ii	相	II	Ii	ii	
p_1	ξ_1	1			ξ_1'	1			
p_1	ξ_2	p_2'	p_1'	p_2'	ξ_2'	p_2''	p_1''	p_2''	
p_1	ξ_3			1	ξ_3'			1	

$$p_1 = 1 - 2p_2 = \frac{1}{2^{k-1}}$$

$$p_1' = 1 - 2p_2' = \frac{1}{2^{n-k}}$$

$$p_1'' = 1 - 2p_2'' = \frac{1}{2^{n'-k}}$$

これより

$$B_I = 2p_1 p_1' - 1, \quad B_{II} = 2p_1 p_1'' - 1$$

$$E = 8p_2$$

$$G=1-2p_1p_1'-2p_1p_1''+4p_1p_1'p_1''$$

ゆえに,

$$E=\frac{2^{k-1}-1}{2^{k-3}}, \quad G-B_1B_{II}=\frac{2^{k-1}-1}{2^{n+n'-4}}$$

$$\begin{aligned} \text{cov}(k; n, n') &= \left(\frac{2^{k-1}-1}{2^{k-3}} \right) [(\alpha)^2] \\ &+ \left(\frac{2^{k-1}-1}{2^{n+n'-4}} \right) [(d)^2] + \left(\frac{2^{k-1}-1}{2^{k-3}} \right)^2 [(\alpha\alpha)^2] \end{aligned} \quad (13)$$

ここで,

$$[(\alpha)^2] = \frac{1}{2} \sigma_A^2, \quad [(d)^2] = \sigma_D^2,$$

$$[(\alpha\alpha)^2] = \frac{1}{4} \sigma_{AA}^2$$

とおけば HORNER & WEBER (1956) の示した式と一致する。

3) 長い世代自殖を続けた集団

任意の遺伝子型頻度をもつある集団から出発して、さらにその後自殖を多くの世代続けたときえられる集団で、ヘテロ遺伝子型頻度がすべての分離遺伝子座で無視できるほど小さいときには、共分散の相別表における相 ξ_s ↗

の g 値は

$$g_s^i = 2m_s^i - (l_s^i + n_s^i) \doteq -1$$

$$g_s'^i = 2m_s'^i - (l_s'^i + n_s'^i) \doteq -1$$

$$(i=1, 2, \dots, k; s=1, 2, \dots, t)$$

これより、近似的につぎの関係が成立つ。

$$B_I = \sum_{s=1}^t p_s g_s = -\sum_{s=1}^t p_s = -1, \quad B_{II} = -1$$

$$F_I = \sum_{s=1}^t p_s f_s g_s = -\sum_{s=1}^t p_s f_s = -A_I, \quad F_{II} = -A_{II}$$

$$G = \sum_{s=1}^t p_s g_s g_s' = 1$$

ゆえに、共分散の一般式における係数は

$$\begin{aligned} A_1^{\theta_2} A_{II}^{\theta_2'} B_1^{\theta_3} B_{II}^{\theta_3'} E^{\theta_4} F_I^{\theta_5} F_{II}^{\theta_5'} G^{\theta_6} - A_1^m B_1^n A_{II}^{m'} B_{II}^{n'} \\ = (-1)^{\theta_3 + \theta_5 + \theta_5' + \theta_5'} A_1^{\theta_2 + \theta_5} A_{II}^{\theta_2' + \theta_5'} \\ \times [E^{\theta_4} - (-1)^{2\theta_6} (A_I A_{II})^{\theta_4}] \end{aligned} \quad (14)$$

これより、 $\theta_4=0$ である項では係数が 0 となることが分る。すなわち、第 1 表の項中 E を含む 9 項 (1, 3, 4, 6, 9, 13, 15, 21, 23) 以外はすべて係数が 0 となり、共分散の一般式はつぎのとおりとなる (二次以上のエピスタシスは無視する)。

$$\begin{aligned} \text{cov}(II_1, II_2) &= (E - A_I A_{II}) \{ [(\alpha)^2] + [(\alpha d)^2] + [(\alpha d)(\alpha d)]_3 - [(\alpha)(dd)]_2 \} \\ &+ (E^2 - A_I^2 A_{II}^2) [(\alpha\alpha)^2] + 2A_I A_{II} (E - A_I A_{II}) [(\alpha\alpha)(\alpha\alpha)] \\ &+ (A_I + A_{II}) (E - A_I A_{II}) \{ [(\alpha)(\alpha\alpha)] - [(\alpha\alpha)(\alpha d)]_1 - [(\alpha\alpha)(\alpha d)]_3 \} \end{aligned} \quad (15)$$

(15) 式において $A_{II}=A_I$ とおけば $v_{ar}(II_1)$ がえられる。 $A=0$ である集団から出発して自殖をつづけた場合には $A_I=A_{II}=0$ となり,

$$\text{cov}(II_1, II_2) = E \{ [(\alpha)^2] + [(\alpha d)^2] + [(\alpha d)(\alpha d)]_3 - [(\alpha)(\alpha d)]_2 + E^2 [(\alpha\alpha)^2] \} \quad (16)$$

(15) および (16) 式における $\{ \}$ 内の 2 遺伝子効果の 2 乗和と積和は同じ係数となるので、自殖を続けた集団だけを用いる限り、これらをたがいに区別して推定することはできない。

4) 有効因子数の推定

平均値の一般式を用いて推定した (α) と、2 次統計量から推定した $[(\alpha)^2]$ より,

$$\bar{\alpha} = \frac{1}{k} (\alpha), \quad V = \text{var}(\alpha) = \frac{1}{k} \{ [(\alpha)^2] - k\bar{\alpha}^2 \}$$

とすれば,

$$\frac{\{(\alpha)\}^2}{[(\alpha)^2]} = \frac{k^2 \bar{\alpha}^2}{k\{\bar{\alpha}^2 + V\}} = k \cdot \frac{1}{1 + \frac{V}{\bar{\alpha}^2}} \leq k \quad (17)$$

(等号は $V=0$ のとき)

これより、相加的効果が遺伝子座間で同じであるとみなせる場合 ($\alpha_i^i \equiv \alpha, i=1, 2, \dots, k$) には、有効因子数を $\{(\alpha)\}^2 / [(\alpha)^2]$ から推定できる。この方法はエピスタシスの有無にかかわらず有効である。同様に、 (α) と

$[(d)^2], (\alpha\alpha)$ と $[(\alpha\alpha)^2], \dots$ 等の遺伝子効果の和と 2 乗和の推定値の対を有効因子数の推定に用いることも考えられる。しかし、優性効果やエピスタシス効果が遺伝子座 (または座の組合せ) 間で同符号かつ同値になることは相加的効果の場合とちがって、ほとんど期待できないので、実際的でない。

結 言

2 純系由来の集団においてエピスタシスが存在する場合の遺伝子効果の推定には大別して 2 つの方法がある。すなわち、(A) 集団の平均値から遺伝子効果の分離遺伝子座についての和を推定する方法と、(B) 分散・共分散の二次統計量から遺伝子効果の 2 乗和を推定する方法とである。著者のモデルに従って両方法間の得失の比較を第 2 表に示した。

要約すれば、平均値による方法では、すべての集団が遺伝子効果の推定に有効に用いられるが、得られた推定値は過小評価になりやすいのに対し、二次統計量を用いる方法では使いうる集団に大きな制約があるが、推定値は遺伝子座 (または座の組合せ) 間での遺伝子効果の符号の異同と関係なく過小評価になることがない。二方法にはこのようにそれぞれ遺伝子効果推定上の長短があり

Table 2. (see text)

	(A) 平均値による方法	(B) 分散・共分散による方法
推定上有効に用いられる集団	全 集 団 (非分離集団も可)	条件 $A=B=0$ をみたす集団 (条件をみたす集団はすべて分離集団)
推定上有効に用いる統計量	(すべての集団平均)	条件 $F=0$ をみたす分散・共分散 ($A=B=0$ をみたす集団のすべての分散・共分散)
推定される母数	遺伝子効果の和	遺伝子効果の自乗和
推定量の得失	遺伝子座 (または座の組合せ) 間で遺伝子効果の符号が異なるときは推定量は相殺された和でしかない	左の欠点なし
一般式の変数	A, B	E, G (A_I, A_{II}, F_I, F_{II})*
二次以上エピスタシスがない場合の推定に必要な最少の観察値	$P_I, P_{II}, F_I, F_2, P_I F_I, P_{II} F_I$ の 6 集団平均値	$F_2 \times F_3, F_2 \times F_4, F_3 \times F_4$ の 3 総当り交雑の V_I, V_F, V_S
推定すべき母数の最大数	エピスタシスがないとき	$2: (\alpha), (d)$
	エピスタシス中相加×相加型のみのとき	$3: (\alpha), (d), (\alpha\alpha)$
	一次エピスタシスのすべてがあるとき	$5: (\alpha), (d), (\alpha\alpha), (\alpha d), (dd)$
		$2: [(\alpha)^2], [(d)^2] \quad ; (3)^*$ $3: [(\alpha)^2], [(d)^2], [(\alpha\alpha)^2]; (7)^*$ $5: [(\alpha)^2], [(d)^2], [(\alpha\alpha)^2], [(\alpha d)^2], [(dd)^2]; (28)^*$

* $A \neq 0, B \neq 0, F \neq 0$ であるとき

Table 3. The minimum experiment required for estimation of genetic parameters

Variance	Crossing	Value of		Coefficients of				
		E	G	$[(\alpha)^2]$	$[(d)^2]$	$[(\alpha\alpha)^2]$	$[(\alpha d)^2]$	$[(dd)^2]$
V_I	$: F_2 \times F_3, F_2 \times F_4, F_3 \times F_4, (=F_2)$	2	1	2	1	4	2	1
V_S	$V_S(F_2): F_2 \times F_3, F_2 \times F_4$	1/2	0	1/2	0	1/4	0	0
	$V_S(F_3): F_2 \times F_3, F_3 \times F_4$	3/4	0	3/4	0	9/16	0	0
	$V_S(F_4): F_2 \times F_4, F_3 \times F_4$	7/8	0	7/8	0	49/64	0	0
V_F	$: F_2 \times F_3$	5/4	1/8	5/4	1/8	25/16	5/32	1/64
	$: F_2 \times F_4$	11/8	7/16	11/8	7/16	121/64	77/128	49/256
	$: F_3 \times F_4$	13/8	21/32	13/8	21/32	169/64	273/256	441/1024

どちらかがより優れていると断じることができない。したがって、どちらかの方法だけを用いるより、むしろ、集団の平均値と 2 次統計量とから遺伝子効果の和と 2 乗和を同時に推定して、両種の推定値にもとづいてその形質の遺伝行動を考察するのがより確かな方法と言えよう。そのためにはこれまで示したモデルにおけるように平均値、分散、共分散が同一モデルに基いて解析できることが必要である。

実際に、2 純系由来の集団においてエピスタシスが存在する場合に遺伝子効果の推定を最も早い世代にかつ、比較的容易に行なうための方法として、 $P_I, P_{II}, F_I, F_2, F_3, F_4, P_I F_I, P_{II} F_I$ の 8 集団をつくり、その集団平均値

から遺伝子効果の和を最小自乗法により推定するとともに、 $F_2 \times F_3, F_2 \times F_4, F_3 \times F_4$ の 3 種の交配を行ない、後代での個体間分散 (V_I)、交配家族間分散 (V_F)、系統間分散 (V_S) を求め、それより遺伝子効果の 2 乗和を求める方法がすすめられる。なお、3 種の総当り交配からえられる V_I, V_F, V_S の期待値における各遺伝子効果の 2 乗和の係数は第 3 表のとおりである。

摘 要

(1) 著者は一形質についての 2 純系由来の任意の集団の平均、分散・共分散を求めるための一般式をこれまでに示した。本報では、純系由来の集団で、相加的効果、

優性効果およびエピスタシス効果を推定する上で、有効に用いる集団とはどのような集団か、また、そのような集団からえた分散共分散中どのようなものが有効かをこれまでにえた一般式から解析するとともに、遺伝子効果の推定方法を提示した。

(2) 遺伝子効果の自乗和を推定するには、前々報で定義された、集団の遺伝子型頻度によって決まる量 A , B について $A=B=0$ が成立つ集団だけが有効に用いられることが見出された。

(3) 条件 $A=B=0$ をみたす集団は、 $A=0$ である 2 集団間の交配によつてえられ、自殖やそれ以外の集団間の交配からはえられない。

(4) 条件 $A=B=0$ をみたす集団からえられる分散・共分散中 F 値が 0 となるもののみが遺伝成分の期待値として遺伝子効果の 2 乗和だけをふくみ、推定の必要性の少い積和をふくまず、遺伝子効果の推定上効率がよい。

(5) $A=B=0$ である集団からえられるすべての分散、共分散は実際に条件 $F=0$ をみたしていることが証明される。

(6) 2 純系由来の集団において、エピスタシスが存在する場合の遺伝子効果を効率よく解析する方法として、 $P_I, P_{II}, F_1, F_2, F_3, F_4, P_I F_1, P_{II} F_1$ の 8 集団の平均値の観

察値を求め、それより最小自乗法により遺伝子効果の和 $(\alpha), (d), (\alpha\alpha), \dots$ を求めるとともに、さらに、 $F_2 \times F_3, F_2 \times F_4, F_3 \times F_4$ の 3 種の交配を行ない、後代の系統間分散、交配家族間分散、個体間分散を求め、それより遺伝子効果の 2 乗和 $[(\alpha)^2], [(d)^2], [(\alpha\alpha)^2], \dots$ を推定する方法がすすめられる。

引用文献

- HORNER, F. W. and C. R. WEBER 1956. Theoretical and experimental study of self-fertilized populations. *Biometrics* 12: 404~414.
- KEMPTHORNE, O. 1957. An introduction to genetic statistics. John Wiley & Sons, Inc., New York.
- MATHER, K. 1949. Biometrical genetics. Methuen and Co. Ltd. London.
- MATZINGER, D. F. and O. KEMPTHORNE 1956. The modified diallel table with partial inbreeding and interactions with environment. *Genetics* 41: 822~833.
- 鵜飼保雄 1970. エピスタシスがある場合の 2 純系から由来する子孫における集団の平均値の記述方法 育種学雑誌 20: 319~325.
- 鵜飼保雄 1972. エピスタシスが存在する場合の 2 純系由来の集団における分散・共分散の一般的記述方法 育種学雑誌 22: 147~152.

Summary

In the previous papers (UKAI 1970, 1972), general formulae for description of genotypic means, variances and covariances of the populations derived from an initial cross between two inbred pure lines are presented. The general formulae are applicable to a population or populations with arbitrary genotypic frequency and, in addition, for any number of segregating loci and any sort and any order of epistasis. Using the general formulae, an effective method for estimating the contribution of genetic parameters including epistasis effects is here given. It was found that for estimation of the parameters, populations for which the quantities A and B previously defined are both zero are the only populations effectively available. Furthermore, among the variances and covariances obtainable from the populations with $A=B=0$, those for which the quantity

F (or both F_I and F_{II}) in the formulae is zero are most useful, since such variances and covariances only include all or some of the square of the genetic effects and none of the genetic effect products, which do not worth estimation from practical viewpoint of plant breeding. It was shown that all of the variances and covariances obtainable from populations with $A=B=0$, in fact, satisfy the condition $F=0$, and hence are expressed as a function of the two quantities E and G as follows;

$$f(E, G) = \sum_{1 \leq m+n \leq k'} E^m G^n [(\hat{\alpha}^m \dots \hat{\alpha}^n \hat{d}^m \dots \hat{d}^n)^2]$$

The composition of the minimum experiment required for estimating the genetic parameters is also given.

Y. UKAI

*Institute of Radiation Breeding NIAS MAF,
Ohmiya-machi, Naka, Ibaraki*