

スギゲノムの遺伝子及び RFLP の連鎖分析における アイソザイム遺伝子座の橋渡し方式に関する研究

I. 劣性標識遺伝子ホモ個体の利用と胚致死遺伝子による分離比の偏りの補正

大庭喜八郎¹⁾・河崎 久男²⁾・倉本 哲嗣³⁾・津村 義彦⁴⁾・戸丸 信弘³⁾
内田 煌二¹⁾・中村 徹¹⁾・奥泉 久人⁵⁾・陶山 佳久³⁾
モハマド=ナイム³⁾・高橋 誠³⁾・高橋智恵美¹⁾

Studies on a bridge system with isozyme locus for linkage analysis of marker genes and of restriction fragment length polymorphism (RFLP) in sugi, *Cryptomeria japonica* D. Don

I. Use of recessive marker homozygotes and adjustment of deviated segregation ratio caused by embryonic lethal genes

Kihachiro OHBA¹⁾, Hisao KAWASAKI²⁾, Noritsugu KURAMOTO³⁾,
Yoshihiko TSUMURA⁴⁾, Nobuhiro TOMARU³⁾, Koji UCHIDA¹⁾,
Toru NAKAMURA¹⁾, Hisato OKUIZUMI⁵⁾, Yoshihisa SUYAMA³⁾,
Mohammad Na'iem³⁾, Makoto TAKAHASHI³⁾ and Chiemi TAKAHASHI¹⁾

目 次

はじめに	141
1. 研究計画の特色	143
1) アイソザイム遺伝子座の橋渡し(ブリッジ)方式による標識遺伝子座の連鎖分析	143
(1) 利用可能な標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座の数	143
(2) 劣性標識遺伝子ホモ個体の活用	143
(3) 標識遺伝子座, アイソザイム遺伝子座及び胚致死遺伝子座の想定連鎖構成	149
(4) 「戻し交雑型」及び「自殖型」における形質の分離比の解析方法	149

-
- 1) Institute of Agriculture and Forestry, University of Tsukuba
 - 2) Tohoku Forest Tree Breeding Institute, Ministry of Agriculture, Forestry and Fisheries (M.A.F.F.).
 - 3) Doctoral Degree Program in Agricultural Sciences, University of Tsukuba
 - 4) Forestry and Forest Products Research Institute, M.A.F.F.
 - 5) Research fellow of the Japan Scientific Promotion Society

(i) 胚致死遺伝子等による標識遺伝子の分離比の偏りの検定	151
(ii) 胚致死遺伝子等によるアイソザイム遺伝子の分離比の偏りの検定	156
2. 連鎖分析計算方法	162
1) 戻し交雑型における組換え価の計算方法	162
(1) 標識遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在しない場合の組換え価の計算	162
(i) 標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座との組換え価の推定	164
(ii) アイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座との組換え価の推定	164
(2) 標識遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在する場合の組換え価の計算方法	166
(i) 標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座との組換え価の推定	166
(ii) アイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座との組換え価の推定	179
2) 自殖型における組換え価の計算方法	179
(1) 標識遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在しない場合の組換え価の計算方法	179
(i) 標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座との組換え価の推定	179
(ii) アイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座との組換え価の推定	181
(2) 標識遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在する場合の組換え価の計算方法	181
(i) 標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座との組換え価の推定	183
(ii) アイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座との組換え価の推定	194
3) アイソザイム遺伝子座間の組換え価の計算方法	194
(1) アイソザイム遺伝子座2重ヘテロ個体への2重ホモ個体の戻し交雑	194
(2) アイソザイム遺伝子座2重ヘテロ個体へのホモ・ヘテロ個体の戻し交雑	194
(3) アイソザイム遺伝子座2重ヘテロ個体の自殖あるいは交雑	196
4) 連鎖分析の実例計算結果	198
3. 結果の検討	200
要 旨	208
引用文献	211
Summary	214

付 属 資 料

I 連鎖分析計算方法	218
A 分離比の χ^2 検定と連鎖分析	218
B 戻し交雑における連鎖分析	223
C 自殖における連鎖分析	245
D アイソザイム遺伝子座の連鎖分析	254
E ロッド得点法について	265

スギゲノムの遺伝子及びRFLPの連鎖分析におけるアイソザイム遺伝子座の橋渡し方式に関する研究（大庭他）

F スギ交雑材料の標識遺伝子座・アイソザイム遺伝子座の遺伝子型（事例）	267
G 連鎖分析のデータシート様式	268
II 地図距離の計算早見表	270
III 林木の遺伝子記号の標準化	272

はじめに

スギはわが国の林業樹種として最も重要な樹種であり、現在人工林面積約1,000万 haのうち450万 ha (44%) を占めている。また、過去から現在までスギ材の利用・スギ育成林業の実績は多く、またスギの学術研究も他樹種に比べて格段に進み、その技術と情報の蓄積は量・質ともに最もすぐれている。これは歴史的な見地から広大な天然スギ林分が存在したこと、スギ材の利用性が高いこと、さらにわが国の森林立地においてスギは広い適応性をもち、みしょう苗・さし木苗の養苗も容易で人工造林し易い樹種であったことによる。また森林生態学的にみれば、スギはその適地における成長量、特に単位面積当たり幹材積の成長量、蓄積可能量はヒノキ、アカマツ、クロマツ、カラマツをはるかに超えている。すなわち、スギは良質材の生産並びにバイオマス生産の両機能を合わせた樹種である。

スギの育種は篤林家による過去数百年の歴史をもったスギさし木在来品種約200品種以上の育成にまで遡る。国家的な育種事業は昭和32年度から発足した「精英樹選抜育種事業」である。スギについては、約3,600本の精英樹が選抜され、それらのクローンによる採種園、採穂園が造成され、それらから生産された種苗は事業造林に普及されている。その平成元年度の普及率は新植造林面積の67%を占めている。また、昭和45年度から発足した気象害抵抗性育種事業において、寒さの害及び雪の害に対してそれぞれ約3,400個体、1,700個体の抵抗性個体が選抜されている。現在、将来のスギの育種の新しい展開のため、将来世代の育種について交雑育種プロジェクトが進行中である。

以上のような育種事業の今後の進展を支えるものは、スギの遺伝・育種に関する研究成果であり、特に遺伝に関する情報である。もちろん精英樹選抜育種事業の発足以来スギ採種園の構成クローンの着花結実習性、ジベレリン及び環状剥皮等による着花誘導の調査研究が精力的に行われてきた。さらに採種園産の母樹別家系あるいは採穂園からのクローン家系をもちいた次代検定林の調査による家系間の成長の相違、成長形質の遺伝率、また各種病虫害に対する抵抗性の家系間差等が明かにされている。

一方、スギにおける主働遺伝子の報告は、千葉（1953）のミドリスギの劣性遺伝子が最初である。その後、大庭ら（1967, 1969, 1973）、菊池（1977, 1980）により精英樹等の自殖、人工交雑の結果、白子、黄子、淡緑色苗等の色素異常、矮性、幹や枝葉の異常形態、また胚致死をもたらし劣性遺伝子が検出された。そして、これらの劣性遺伝子がかなりの数のスギ精英樹に隠しもたれていることが判明した。胚致死遺伝子は劣性ホモ接合型の場合、胚の発生途上のいずれかの時点で胚形成を阻害し、不稔種子を生ずると考えられるもので、直接目でみることはできない。しかし、他の標

識遺伝子座との連鎖でその存在が確認されている(大庭, 1979他)。また, スギの針葉を試料としてアイソザイム分析が行われ, 10酵素種, 計16遺伝子座が検出され(Tsumura *et al.*, 1989, 奥泉ら1989, 1990, 津村ら1990), これらのアイソザイム遺伝子を利用してスギさし木在来品種のクローン分析, スギの天然林, 人工林の類縁関係の研究が進められている。

本研究の目的はスギについて, ①現在多数検出されている色素, 形態等に関する標識遺伝子(以後, 標識遺伝子と呼ぶ)の劣性ホモ個体を作成し, それらを個別別にアイソザイム分析を行う。それにより標識遺伝子座とアイソザイムの遺伝子座との連鎖分析を行い, 連鎖群を推定する。ついで, ②これらのアイソザイムの遺伝子座を橋渡しとして標識遺伝子座間の連鎖分析をし, 組換え価の推定, 連鎖地図の作製手法を検討する。さらに, ③劣性標識遺伝子ホモ個体の制限酵素断片長多型(RFLP)分析を行いRFLP座, 標識遺伝子座, アイソザイム遺伝子座の連鎖分析へと進む。以上の3段階の研究を行いスギゲノムの連鎖分析の基礎技術を確立しようとするものである。

ちなみに標識遺伝子座とアイソザイム座あるいは標識遺伝子座とRFLP座との連鎖計算の方法は共通であり, 劣性標識遺伝子ホモ個体を利用することにより, 連鎖計算を簡易化できること, かつアイソザイム分析, RFLP分析の分析作業量を軽減できることを考慮して本研究を計画した。なお, スギの連鎖分析において留意すべき事項は胚致死遺伝子の存在であり, これによる分離の偏りを修正しなければならない。その際, ①標識遺伝子座と胚致死遺伝子座, ②アイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座の連鎖の両者を検討する必要がある。

連鎖分析にはFisher (1928), Mather (1963), Bailey (1961)の計算方法を利用した。

本研究では当面, 次の4項目を目標課題とした。

- ①標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座の組換え価を推定する計算方法
- ②標識遺伝子座あるいはアイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座との連鎖の有無の判定方法
- ③胚致死遺伝子座と連鎖している場合の標識遺伝子座及びアイソザイム遺伝子座との組換え価を推定する計算方法
- ④実際の実験データを用いてこれらの計算方法の検証

なお, 表記・説明の便宜上以後, 葉緑素・形態異常等の変異を示す標識遺伝子(標識遺伝子)とアイソザイム遺伝子及び胚致死遺伝子とを書き分けて記載する。

さらに, 今後の全体計画としては「スギゲノムの連鎖地図及び制限酵素断片長多型(RFLP)の連鎖地図の作成」を意図している。そのため, 細部課題として, ⑤各連鎖群内での組換え価を用いて遺伝子座の配列順序の計算方法, ⑥染色体の分染技術によるゲノム構成染色体の識別, ⑦核DNAのRFLPの検出, ⑧劣性標識遺伝子ホモ個体についてそれらの遺伝子座とRFLP座との連鎖関係の解明, ⑨染色体とRFLPの*in situ* hybridizationによるスギゲノム構成染色体の識別並びに連鎖群との対応付けなどの基礎技術の開発を計画している。

以上の総合的な支持研究の完了によって, スギゲノムの連鎖地図及びRFLPの連鎖地図の作成のための本格的な連鎖分析を進めることが可能になるものと考えられる。

本研究に際し, 貴重な実験材料を提供いただいた森林総合研究所菊池秀夫実験室長にお礼を申

スギゲノムの遺伝子及びRFLPの連鎖分析におけるアイソザイム遺伝子座の橋渡し方式に関する研究（大庭他）

しあげる。また、本論文の作成にあたり詳細にわたりご検討をいただいた東京大学農学部農業生物学科鶴飼保雄教授、筑波大学農林学系菊池文雄教授に感謝申しあげる。

1. 研究計画の特色

スギは $2n=22$ 本の染色体をもっており、これから11の連鎖群の存在が予測される。通常、連鎖の研究は当該形質をもった個体間の交雑、それに続く分離世代での分離比の異常の検定によって行う。ついで、連鎖地図の作成はいわゆる「3点実験」によって行う。しかし樹木の交雑研究は長い年月を要するため、スギのゲノム分析をすべて3点実験で実施することは極めて難しい。

なお、スギではジベレリンによる着花促進が確実であり、苗木での交雑による世代促進が非常に容易であり、 F_1 、 S_1 、 BC_1 の育成は比較的簡単である。また、その後数年を経ればこれらの交雑苗の戻し交雑、自殖が可能である。すなわち大庭・岡田・村井（1971）はスギの播種から満2年で採取した事例報告をした。これらの個体別戻し交雑あるいは自殖による F_2 育成も、 S_1 等の種子播種後4～5年で可能である。しかし、現実に十分な研究用の交雑苗を育成・養苗するには数年以上の年数と相当の苗畑面積、資材及び労力が必要である。そのため研究の効率をあげるため、眞の意味の戻し交雑あるいは自殖のほかに、異家系であっても劣性標識遺伝子のホモ個体のヘテロ個体への戻し交雑も戻し交雑家系、また異家系間のヘテロ個体間の交雑も自殖家系として利用することを検討した。そして、交雑両親それぞれの標識遺伝子座の遺伝子型によって($Aa \times aa$)を「戻し交雑型」、また($Aa \times Aa$)を「自殖型」と命名し、計算処理を整理した。

以上のように本研究は厳密な意味での戻し交雑及び自殖以外の交雑後代についても、標識遺伝子座、胚致死遺伝子座およびアイソザイム遺伝子座、さらにはRFLP座の連鎖分析が可能な方式を考え出して総合的にゲノム分析を実施しようとする意図しているところに特色がある。

1) アイソザイム遺伝子座の橋渡し（ブリッジ）方式による標識遺伝子座の連鎖分析

(1) 利用可能な標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座の数

前記の方法の成否は、①使用する劣性標識遺伝子の座数が多いこと、②使用するアイソザイム遺伝子の座数が多いことによって決まる。現在、スギの劣性標識遺伝子座は少なくとも20遺伝子座以上が利用可能である（表-1）。希望としては、30-50遺伝子座に増加させることを検討している。また、アイソザイムについては10酵素種の計16遺伝子座の利用が可能である（図-1）。当然のことながら、これらのアイソザイム遺伝子座については、交雑親のいずれかがヘテロ遺伝子型の場合にのみ分離が生じ、連鎖検定が可能になる。

(2) 劣性標識遺伝子ホモ個体の活用

白石・河崎（1986）は「アイソザイム遺伝子座と表現型を支配する遺伝子座間の組換え価における情報量」について報告し、分析調査をする個体数を一定とすれば、表現型において劣性ホモ個体の

表-1 スギで報告された主働遺伝子及びそれらの保持固体 (未確認を含む)

Table 1 Major genes reported for sugi, *Cryptomeria japonica* D. Don

Description of gene	Host trees or clones having the genes	Number of sugi plus trees which segregate similar variants (Allelism test is remain to be made)
1. Plastid variation		
(1) Chlorophyll mutation		
1) Albino	I-57-2, Midori sugi 5	49
2) Xantha	Hooshi 8	109
3) Light green seedling	G-5, Kuma sugi, I-57-7, Kumotooshi	316
4) White cotyledon seedling (white-green seedl.)	Inashiki 2	65
5) White primary leaf seedling		
i) Spring whitening type	Kuma sugi	
ii) Summer whitening type	Iwao sugi	15
6) White variegation	Okina sugi	
7) Midori sugi (Green leaves even in winter)	Midori sugi, Kuma sugi	36
2. Morphological variation		
(1) Varied primary leaves	Hino 12, Imari 2	
(2) Varied mature leaves	Yore sugi (twisted needles), Cr-54, Bandai sugi	84
(3) Varied stem form	Mure sugi (multi-stemmed tree)	
(4) Varied tree form (linked with dwarfism)	Kumotooshi, Kuma sugi, Yore sugi	
3. Biochemical variation		
(1) Reduced wax coating of green tissues	Kamiukena 1	
(2) Isozyme	Plus trees of sugi	(See Fig. 1)
(3) Diterpene hydrocarbons	Plus trees of sugi	
4. Embryonic lethal		
(1) Embryonic lethal gene	Yore sugi	

Remarks: Ohba's table (1980) is rearranged adding unpublished data of A. Kanasashi (For. and For. Prod. Res. Institute, Tsukuba, Japan)

みのアイソザイム分析が極めて情報量が多く、効率がよいことを報告した。

本研究の特色は既知の劣性標識遺伝子についてホモ個体を作成し、その劣性遺伝子が座乗している染色体において、その遺伝子座近傍のアイソザイム遺伝子座を検出し、これをブリッジとして連鎖関係を明らかにしようとするものである。例えば、ミドリスギ劣性遺伝子座の近傍にシキミ酸脱

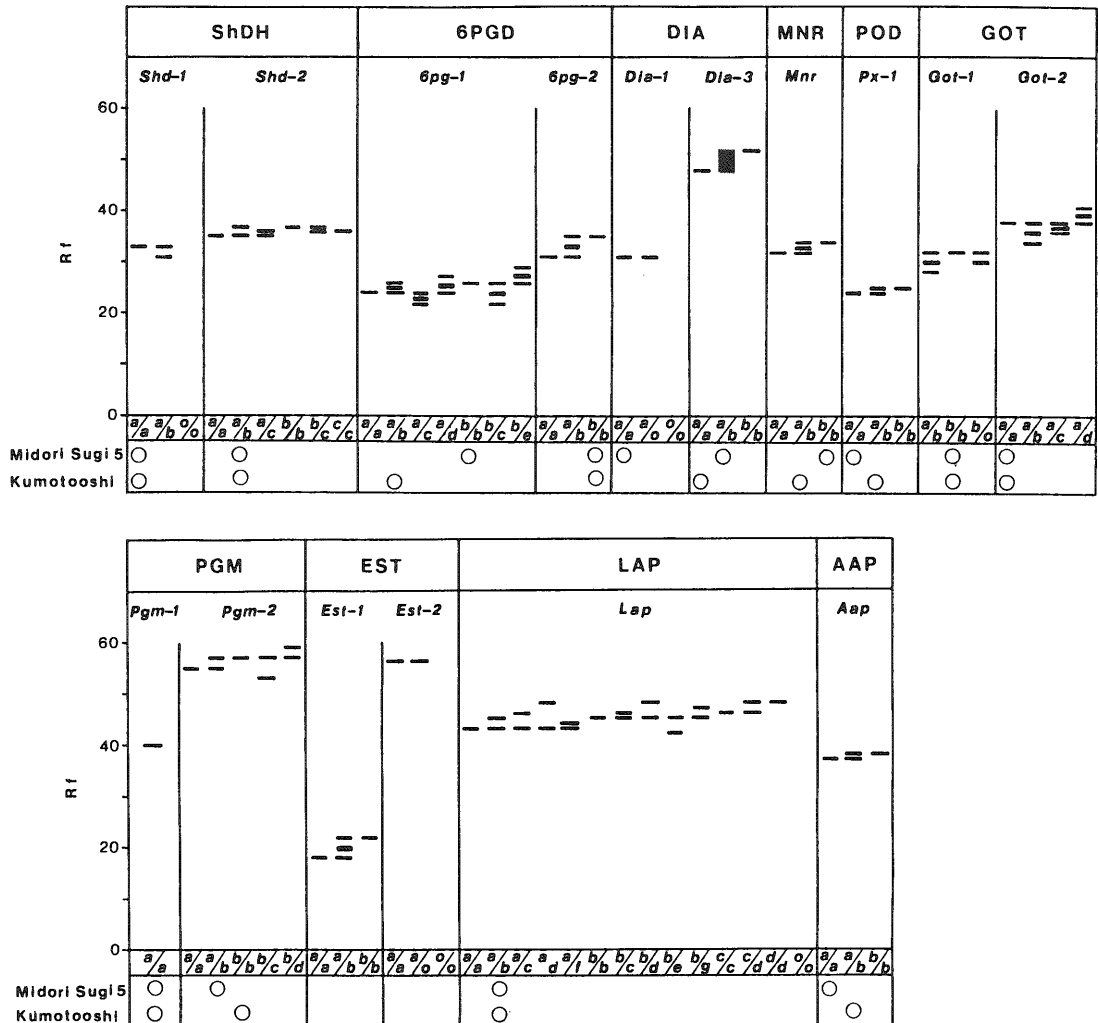


図-1 スギの針葉で検出されたアイソザイム遺伝子およびそれぞれの遺伝子型の電気泳動像の模式図（津村ら，1990を改変）

Fig. 1 Allozyme genes detected in needle samples of sugi, *Cryptomeria japonica* D. Don and their schematically expressed genotypes and phenotypes

水素酵素の遺伝子座 *Shd-1* が確認されているとする。ついで、他の標識遺伝子座、例えばある矮性遺伝子座 *dw* の近傍にまた *Shd-1* が検出されたとすれば、ミドリスギとこの矮性の両遺伝子座は連鎖関係にあるものと推定できる。

すなわち、標識遺伝子についての情報が明かな個体を利用し、戻し交雑や個体別の自殖、さらに特にヘテロ個体間の交雑で分離する劣性標識遺伝子ホモ個体のアイソザイム分析とその期待分離比からの偏りによって、まず連鎖の有無の判定ができる。戻し交雑型家系の場合、両親のアイソザイム遺伝子型の状態（ホモ・ヘテロ）によってアイソザイムの分離比はそれぞれの遺伝子座について、

無分離, 1:1, 1:2:1あるいは1:1:1:1の分離が期待される。自殖型家系の場合も同様な分離比からの偏りの有無によって連鎖の判定が可能である。なお、アイソザイムについて、1:1:1:1の分離比の検定が必要な場合があることは3個以上の対立遺伝子が関与している可能性があるためである。遺伝子座の配列順序はこれらの連鎖における組換え価のデータを集積することにより判定が可能になる。しかし、標識遺伝子座間の図距離が小さい場合には連鎖地図作成の方法としては難点がある。

一方、RFLP座の連鎖分析についても、アイソザイム分析を行った劣性標識遺伝子ホモ個体ごとに、それぞれRFLP分析を行い、先のアイソザイムの連鎖の場合と同様の方式で解析する。なお、RFLP座の連鎖分析においては標識となるRFLPが多数検出可能であり、それらの全組合せの分離比が利用できる利点がある。

表-2に、完全優性の1標識遺伝子座及び共優性の1アイソザイム遺伝子座の連鎖分析の場合の遺伝分離の型を示した。①標識遺伝子座は普通, 2通り(1:1, 3:1)の分離があり、その組合せにより3通りで、それぞれ4種類の表現型を生じる。②標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座間の組合せでは6通りの分離比が考えられ、それぞれ4, 6, 8種類の表現型(遺伝子型)が生じ

表-2 交雑実験における標識遺伝子座及びアイソザイム遺伝子座の連鎖分析の場合の遺伝分離の型

Table 2 Types of genetic segregation in the linkage analysis of marker and isozyme genes in cross testing.

①Linkage between marker genes in two loci

	3A-	aa	Marker	Marker
3B-	9A-B-	3aaB-	(1:1) × (1:1)	=1:1:1:1
			(1:1) × (3:1)	=3:3:1:1
bb	3A-bb	aabb	(3:1) × (3:1)	=9:3:3:1

②Linkage between marker and isozyme genes in one locus each

	3A-	aa	Marker	Isozyme	Isozyme gene segregation in recessive marker homozygotes (aa)
DD	3A-DD	aaDD	(1:1) × (1:1)	=1:1:1:1	1:1
			(1:1) × (1:2:1)	=1:2:1:1:2:1	1:2:1
2Dd	6A-Dd	2aaDd	(1:1) × (1:1:1:1)	=1:1:1:1:1:1:1:1	1:1:1:1
			(3:1) × (1:1)	=3:3:1:1	1:1
dd	3A-dd	aadd	(3:1) × (1:2:1)	=3:6:3:1:2:1	1:2:1
			(3:1) × (1:1:1:1)	=3:3:3:3:1:1:1:1	1:1:1:1

③Linkage between isozyme genes in two loci

	DD	2Dd	dd	Isozyme	Isozyme
FF	DDFF	2DdFF	ddFF	(1:1) × (1:1)	=1:1:1:1
				(1:1) × (1:2:1)	=1:2:1:1:2:1
2Ff	2DDFf	4DdFf	2ddFf	(1:1) × (1:1:1:1)	=1:1:1:1:1:1:1:1
				(1:2:1) × (1:2:1)	=1:2:1:2:4:2:1:2:1
ff	DDff	2Ddff	ddff	(1:2:1) × (1:1:1:1)	=1:1:1:1:1:2:2:2:1:1:1:1
				(1:1:1:1) × (1:1:1:1)	=1:1:1:1:1:1:1:1:1:1:1:1:1:1

る。③アイソザイム遺伝子座間の組み合わせでは、6通りの分離比が考えられ、4、6、8、9、12及び16種類の表現型（遺伝子型）が生じる。連鎖分析においては、この表現型（遺伝子型）の分離の種類数が少ない方が連鎖計算が簡易である。

表-3、4に標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座との連鎖分析において劣性標識遺伝子ホモ個体を利用することの有利さを示した。すなわち、劣性標識遺伝子ホモ個体のみを利用することによって分離の表現型（遺伝子型）の種類数が半減され、分析作業量も削減できる。

さらに標識遺伝子座と胚致死遺伝子座が連鎖している場合には、表-4に示したように本来生ずべき個体数の(1/4)が常に致死となり、劣性標識遺伝子ホモ個体におけるアイソザイム遺伝子の分離比は1:2:1から偏ったものとなる。また、アイソザイム遺伝子で3個以上の対立遺伝子が関与している場合には1:1:1:1の分離比からの偏りが生じることになる。

表-3 標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座の連鎖分析の手順

Table 3 Procedures of linkage analysis of marker and isozyme genes.

- 1) Difference in phenotype of dominance and/or codominance of the genes.
Selfing or crossing of double heterozygotes.

(1/4)	AD	A/a.D/d		
		Ad	aD	ad
(1/4) 「1/16」				
AD	AADD	AADd	AaDD	AaDd
Ad	AADd	AAdd	AaDd	Aadd
aD	AaDD	AaDd	aaDD	aaDd
ad	AaDd	Aadd	aaDd	aadd

Segregation in two heterozygous loci						
		A, D: Codominance	A: Complete dominance D: Codominance		A, D: Complete dominance	
1	AADD	1	3	A-DD	9	A-D-
2	AaDD	2				
2	AADd	2	6	A-Dd		
4	AaDd	4				
1	AAdd	1	3	A-dd	3	A-dd
2	Aadd	2				
1	aaDD	1	1	aaDD	3	aaD-
2	aaDd	2	2	aaDd		
1	aadd	1	1	aadd	1	aadd
16		16	16		16	
(16 kind)		(9 kind)	(6 kind)		(4 kind)	

Phenotype and genotype of the recessive homozygote

表一 4 標識遺伝子座, アイソザイム遺伝子座及び胚致死遺伝子座の連鎖分析で劣性標識遺伝子ホモ個体を利用することの有利さについて

Table 4 Advantage of selective use of recessive marker homozygotes for linkage analysis of marker, isozyme and embryonic lethal genes.

Expected segregation rate for 3 independent heterozygous loci

A,a: Marker gene, B,b: Embryonic lethal gene, D,d: Isozyme gene								
(1/8)	ABD	ABd	AbD	aBD	Abd	aBd	abD	abd
(1/8)	「1/64」							
ABD	AABBDD	AABBdD	AABbDD	AaBBDD	AABbDd	AaBBdD	AaBbDD	AaBbDd
ABd	AABBDD	AABBdd	AABbDd	AaBBDD	AABbdd	AaBBdd	AaBbDd	AaBbdd
AbD	AABbDD	AABbDd	AAbbDD	AaBbDD	AAbbDd	AaBbDd	AabbDD	AabbDd
aBD	AaBBDD	AaBBdD	AaBbDD	aaBBDD	AaBbDd	aaBBdD	aaBbDD	aaBbDd
Abd	AABbDd	AABbdd	AAbbDd	AaBbDd	AAbbdd	AaBbdd	AabbDd	Aabbdd
aBd	AaBBDD	AaBBdd	AaBbDd	aaBBDD	AaBbdd	aaBBdd	aaBbDd	aaBbdd
abD	AaBbDD	AaBbDd	AabbDD	aaBbDD	AabbDd	aaBbDd	aabbDD	aabbDd
abd	AaBbDd	AaBbdd	AabbDd	aaBbDd	Aabbdd	aaBbdd	aabbDd	aabbdd

Segregation for 3 loci (Embryonic lethal gene; lethal in recessive homozygote as bb)

		A,D: Codominance	A: Complete dominance D: Codominance	A,D: Complete dominance		
1	AABBDD	3	AAB-DD			
2	AABbDD			9	A-B-DD	
2	AaBBDD	6	AaB-DD			
4	AaBbDD			27	A-B-D-	
2	AABBdD	6	AAB-Dd			
4	AABbDd			18	A-B-Dd	
4	AaBBdD	12	AaB-Dd			
8	AaBbDd					
1	AABBdd	3	AAB-dd			
2	AABbdd			9	A-B-dd	
2	AaBBdd	6	AaB-dd		9	A-B-dd
4	AaBbdd					
1	aaBBDD	3	aaB-DD	3	aaB-DD	
2	aaBbDD			9	aaB-D-	
2	aaBBdD	6	aaB-Dd	6	aaB-Dd	
4	aaBbDd					
1	aaBBdd	3	aaB-dd	3	aaB-dd	
2	aaBbdd					
1	AAbbDD	1	AAbbDD	3	A-bbDD	
2	AabbDD	2	AabbDD			
2	AAbbDd	2	AAbbDd	6	A-bbDd	
4	AabbDd	4	AabbDd			
1	AAbbdd	1	AAbbdd	3	A-bbdd	
2	Aabbdd	2	Aabbdd			
1	aabbDD	1	aabbDD	1	aabbDD	
2	aabbDd	2	aabbDd	2	aabbDd	
1	aabbdd	1	aabbdd	1	aabbdd	
64		64		64		
(27 kind)		(18 kind)		(8 kind)		

Recessive homozygotes for marker gene. If there is no linkage, isozyme gene segregate in 1:2:1 as indicated in the frame

If there is an embryonic lethal gene, 1/4 of the individuals (seeds) in the family die before seed formation

アイソザイム遺伝子の分離比の偏りは、①標識遺伝子座との連鎖のほか、②標識遺伝子座は独立であり、アイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座とが連鎖している場合及び③3者とも連鎖している場合に生じる。アイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座との連鎖の有無は、同胞の優性標識遺伝子座におけるアイソザイム遺伝子の分離比と先の劣性標識遺伝子座における分離比との比較で検定できる。すなわち両者が一致しない場合には、①アイソザイム遺伝子座と標識遺伝子座とが連鎖していると判断でき、一致した場合は、アイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座とが連鎖していると判断される。

（3）標識遺伝子座、アイソザイム遺伝子座及び胚致死遺伝子座の想定連鎖構成

標識遺伝子座の近傍及びアイソザイム遺伝子座の近傍に胚致死遺伝子座が存在しなければ組換え価の計算は容易である。しかし、すでに大庭（1979）、河崎ら（1984 a,b）、河崎（1990）は、スギに胚致死遺伝子の存在を報告している。そして胚致死遺伝子（座）の存否については実験的に逐次分析調査する以外に予測の方法がない。また、大庭（未発表）、菊池（未発表）は斑入りスギの劣性遺伝子座において、浸透率が低いことを認めている。さらに斑入りスギの発現は個体間で表現度に相違があることも観察している。これらの要因は劣性ホモ個体の実際の観察数に異常を与え、ひいては連鎖群の判定、組換え価の推定に誤りを生じさせる恐れがあり、十分な配慮が必要である。すなわちスギの連鎖分析に際しては、胚致死遺伝子の存在、またその他の要因による標識遺伝子座及びアイソザイム遺伝子の分離様式の偏りの有無並びにその補正方法を検討する必要がある。

図-2に標識遺伝子座、アイソザイム遺伝子座及び胚致死遺伝子座の連鎖について、胚致死遺伝子座また劣性標識遺伝子のホモ個体の生存率・浸透率・表現度の低下等による分離比の異常をもたらす遺伝子座の想定構成を示した。ここでは標識遺伝子座、アイソザイム遺伝子座の各1対と胚致死遺伝子座の染色体上の想定構成図を示したが、アイソザイム遺伝子座については3個以上の対立遺伝子が存在する場合も考慮する必要がある。図-2Aには標識遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座がない場合、図-2Bには劣性標識遺伝子座ホモ個体の生存率の低下、あるいは浸透率、表現度が劣る場合並びに胚致死遺伝子座が連鎖している場合を例示した。複数の胚致死遺伝子座が関与している場合、遺伝子座の配列様式は遺伝子座の配列順序、相引・相反等によって複数種類の変化が生じる場合があり、その結果、分離比にも変化が生じる。そして胚致死遺伝子座が2個以上関与している場合には、一般に連鎖解析が不能となる（図-2参照）。

なお、図-2A、B中のX-, Y-, W-, Z-, T-, U-等の記号付の番号は、以後、本文中、また図表、付属資料に示した連鎖計算の流れと計算方法の対応を示し、相互対照の便宜を図るためにつけたものである。

（4）「戻し交雑型」及び「自殖型」における形質の分離比の解析方法

この連鎖分析において、標識遺伝子座について異家系間の個体間交雑による家系をも利用するため、本来の意味の戻し交雑と異家系個体で同じ劣性標識遺伝子のホモ個体とヘテロ個体の交雑家系とを

A. Fitted segregation ratios of 1:1 or 3:1 for a marker gene after backcross or selfing with recessive homo- or heterozygotes

	Number of lethal gene			
	0	1	2	More
A marker and an isozyme genes are linked	(X-1~5) (W-1~5)(T-3~5) A† †a (E)D† †d(e)			
A marker and an isozyme genes are independent	(X-1~3) (W-1~3) A† †a (E)D† †d(e)	(X-1~3,4,6) (W-1~3,4,6)(T-5) A† †a (E)D† †d(e) B ₁ † †b ₁	(Unsolvable) A† †a (E)D† †d(e) B ₁ † †b ₁ B ₂ † †b ₂	(Unsolvable) A† †a (E)D† †d(e) B ₁ † †b ₁ B ₂ † †b ₂ B ₃ † †b ₃

B. Deviated segregation ratios from 1:1 or 3:1 for a marker gene after backcross or selfing with recessive homo- or heterozygotes

	Number of lethal gene			
	0	1	2	More
A marker and an isozyme genes are linked	(Y-1,2)(X-4,5) (Z-1,2)(W-4,5) A† †a* (E)D† †d(e)	(Y-1~5) (Z-1~5)(U-5) A† †a(a*) (E)D† †d(e) B ₁ † †b ₁	(Unsolvable) A† †a(a*) (E)D† †d(e) B ₁ † †b ₁ B ₂ † †b ₂	(Unsolvable) A† †a(a*) (E)D† †d(e) B ₁ † †b ₁ B ₂ † †b ₂ B ₃ † †b ₃
A marker and an isozyme genes are independent	(Y-1,2)(X-3) (Z-1,2)(W-3) A† †a* D† †d	(Y-1,2,4,6) (Z-1,2,4,6) A† †a* D† †d B ₁ † †b ₁	(Y-1,2,3)(X-3) (Z-1,2,3)(W-3) A† †a(a*) B ₁ † †b ₁ D† †d	(Y-1,2,3,4,6) (Z-1,2,3,4,6)(U-6) A† †a(a*) B ₁ † †b ₁ B ₂ † †b ₂ D† †d D† †d B ₂ † †b ₂
				(Unsolvable) A† †a(a*) B ₁ † †b ₁ B ₂ † †b ₂ B ₃ † †b ₃ D† †d D† †d B ₂ † †b ₂ B ₃ † †b ₃

Marker gene : A, a
Isozyme gene : D, d, E, e
Lethal gene : B, b

a* : Lower viability, penetrance and/or expressivity in recessive homozygote. The gene action can be defined in the selfed second generation

(X-, Y-, W-, Z-, T-, U-) : The marks indicate computation procedures described in Figs. 3, 4, 5, 6, 7 and also in the text and the appendices.

図-2 標識遺伝子, アイソザイム遺伝子各1座と胚致死遺伝子座の染色体上の想定構成図

Fig. 1 Expected configuration of a marker gene, an isozyme gene and lethal genes on the chromosomes.

まとめて「戻し交雑型」とした。劣性標識遺伝子ホモ個体(aa...)を「戻し交雑親」、他方の交雑親で標識遺伝子ヘテロ個体(Aa...)を「検定交雑親」と呼ぶことにした。この戻し交雑親のアイソザイム遺伝子型がホモの場合、連鎖計算が容易である。一方、異家系間の個体の組み合わせにおいては、戻し交雑親と検定交雑親のアイソザイム遺伝子型、また相引・相反の遺伝子座の配列によっては連鎖解析ができない場合がある。このため試行錯誤的な手法を取らざるを得ない場合がある。

自殖型は個体別の自殖による家系のほか、標識遺伝子について異家系個体のヘテロ個体間の交雑家系をも利用するため、それらをまとめて「自殖型」として組換え価の計算を整理した。いずれの場合もアイソザイム遺伝子型については不明、つまり可能な限りの型がありうるものと想定して組換え価の計算を考えた。

表-5に戻し交雑型において連鎖分析が可能な交雑組み合わせと遺伝子型を示した。なお、交雑親間で相引あるいは相反の型が一致している必要がある。表-5で明らかのように、検定交雑親(標識遺伝子ヘテロ個体)がアイソザイム遺伝子についてホモ接合型の場合は、戻し交雑親(劣性標識遺伝子ホモ個体)のアイソザイム遺伝子型の如何にかかわらず、例え連鎖していたとしても、分離比は常に1(無分離)あるいは1:1に適合して解析不能である。検定親がアイソザイム遺伝子についてヘテロ接合型であれば、連鎖解析が可能である。無連鎖の場合のそれらの期待分離比は両親の遺伝子型によって、それぞれ1:1, 1:2:1および1:1:1:1の3通りとなる。

表-6に自殖型において連鎖分析が可能な交雑組み合わせと遺伝子型を示した。なお、前述のとおり交雑親間で相引あるいは相反の型が一致している必要がある。この場合、両親が共に同一のアイソザイム遺伝子についてホモでない限り、連鎖分析が可能である。無連鎖の場合のそれらの期待分離比は両親の遺伝子型によって、それぞれ1:1, 1:2:1および1:1:1:1の3通りがある。

以上、戻し交雑型及び自殖型における劣性標識遺伝子ホモ個体を利用してアイソザイム遺伝子座との連鎖分析が可能な両親の遺伝子型の組み合わせを示した。また、両交雑型家系とも連鎖分析は、アイソザイム遺伝子の分離比の1:1, 1:2:1あるいは1:1:1:1からの偏りの有意性を検定することから始まる。

(i) 胚致死遺伝子等による標識遺伝子の分離比の偏りの検定

図-3に完全優性の1標識遺伝子座を想定した戻し交雑型あるいは自殖型の家系における組換え価の計算の流れ図を示した。図-3の上段に戻し交雑型及び自殖型の交雑親の想定遺伝子型を示した。表記の便宜上、Aとaを標識遺伝子、Bとbを胚致死遺伝子、D, d, Eおよびeをアイソザイム遺伝子とした。また、アイソザイムの移動度のファースト(F)をD, Eにスロー(S)をd, eに割付けた。組換え価はそれぞれA-B:p, A-D:r, B-D:sとした。

図-3の中段に標識遺伝子の分離比による分岐計算の流れを示した。標識遺伝子について、1:1あるいは3:1の分離比に適合した場合には胚致死遺伝子等の関与はないものとして(X-2), (W-2)へと進み、ついでアイソザイム遺伝子の分離比の検討をする。

図-3中段の標識遺伝子の分離比が期待分離比に不適合の場合は、1) 胚致死遺伝子あるいは、2) 劣性ホモ個体の生存率・浸透率・表現度の低下が考えられる。表-7に標識遺伝子の単性雑種

表-5 戻し交雑型家系において連鎖分析が可能な両親の遺伝子型と交雑組合せ。
 なお、交雑親間で相引あるいは相反の型が一致している必要がある。

Table 5 In backcross type, genotypes of the parents and their cross combination those make linkage analysis possible. It also requires a consistency of their phases of coupling or repulsion.

「Backcross type」

Marker: A,a

Isozyme genes: D,d,E,e

Embryonic lethal gene: B, b

Recombination value: p,r

D,E: (F); Fast migration

d,e: (S); Slow migration

$$\frac{\begin{matrix} (3) \\ (B)AD \\ (?)ad \end{matrix}}{\times} \times \frac{\begin{matrix} (1) \\ (B)aD \\ (?)aD \end{matrix}}$$

Aa		aa		Linkage analysis	Independent segregation ratio in aa	(3)	(1/2)	AD (1-r)	Ad r	aD r	ad (1-r)
(3)	D d	(1)	D D	○	1:1	(1) (1/1)	aD	AaDD	AaDd	aaDD	aaDd
			d d	○	1:1	(2) (1/1)	ad	AaDd	Aadd	aaDd	aadd
	D e	(3)	D d	○	1:2:1	(3) (1/2)	aD	AaDD	AaDd	aaDD	aaDd
			d d	○	1:2:1	(3) (1/2)	ad	AaDd	Aadd	aaDd	aadd
		(4)	D e	○	1:1:1:1	(4) (1/2)	aD	AaDD	AaDd	aaDD	aaDd
E e	(5)	D e	○	1:1:1:1	(5) (1/2)	aE	AaDE	AaDe	aaDE	aaDe	
		E e	○	1:1:1:1	(5) (1/2)	ae	AaDe	Aade	aaDe	aade	

Aa		aa				(1), (2)	(1/2)	AD(Ad)	(1/2)	aD(ad)
(1)	D D	(1)	D D	×	1	(1) (1/1)	aD	AaDD		aaDD
			d d	×	1	(2) (1/1)	ad	AaDd		aaDd
	D e	(3)	D d	×	1:1	(3) (1/2)	aD	AaDD		aaDD
			d d	×	1:1	(3) (1/2)	ad	AaDd		aaDd
		(4)	D e	×	1:1	(4) (1/2)	aD	AaDD		aaDD
E e	(5)	D e	×	1:1	(5) (1/2)	aE	AaDE		aaDE	
		E e	×	1:1	(5) (1/2)	ae	AaDe		aaDe	

Aa		aa				(4)	(1/2)	AD (1-r)	Ae r	aD r	ae (1-r)
(4)	D e	(1)	D D	○	1:1	(1) (1/1)	aD	AaDD	AaDe	aaDD	aaDe
			d d	○	1:1	(2) (1/1)	ad	AaDd	Aade	aaDd	aade
	D e	(3)	D d	○	1:1:1:1	(3) (1/2)	aD	AaDD	AaDe	aaDD	aaDe
			d d	○	1:1:1:1	(3) (1/2)	ad	AaDd	Aade	aaDd	aade
		(4)	D e	○	1:2:1	(4) (1/2)	aD	AaDD	AaDe	aaDD	aaDe
E e	(5)	D e	○	1:2:1	(4) (1/2)	ae	AaDe	Aaee	aaDe	aaee	
		E e	○	1:1:1:1	(5) (1/2)	aE	AaDE	AaEe	aaDE	aaEe	
E e	(5)	D e	○	1:1:1:1	(5) (1/2)	ae	AaDe	Aaee	aaDe	aaee	
		E e	○	1:1:1:1	(5) (1/2)	ae	AaDe	Aaee	aaDe	aaee	

Aa		aa				(5)	(1/2)	AE (1-r)	Ae r	aE r	ae (1-r)
(5)	E e	(1)	D D	○	1:1	(1) (1/1)	aD	AaDE	AaDe	aaDE	aaDe
			d d	○	1:1	(2) (1/1)	ad	AaDe	Aade	aaDe	aade
	D e	(3)	D d	○	1:1:1:1	(3) (1/2)	aD	AaDE	AADe	aaDE	aaDe
			d d	○	1:1:1:1	(3) (1/2)	ad	AaDe	Aade	aaDe	aade
		(4)	D e	○	1:1:1:1	(4) (1/2)	aD	AaDE	AaDe	aaDE	aaDe
E e	(5)	D e	○	1:1:1:1	(4) (1/2)	ae	AaDe	Aaee	aaDe	aaee	
		E e	○	1:2:1	(5) (1/2)	aE	AaEE	AaEe	aaEE	aaEe	
E e	(5)	D e	○	1:2:1	(5) (1/2)	ae	AaDe	Aaee	aaDe	aaee	
		E e	○	1:2:1	(5) (1/2)	ae	AaDe	Aaee	aaDe	aaee	

Remarks: ○: Possible ×: Impossible

表-6 自殖型家系において連鎖分析が可能な両親の遺伝子型と交雑組合せ。
 なお、交雑親間で相引あるいは相反の型が一致している必要がある。

Table 6 In selfing type, genotypes of the parents and their cross combination those make linkage analysis possible. It also requires a consistency of their phases of coupling or repulsion.

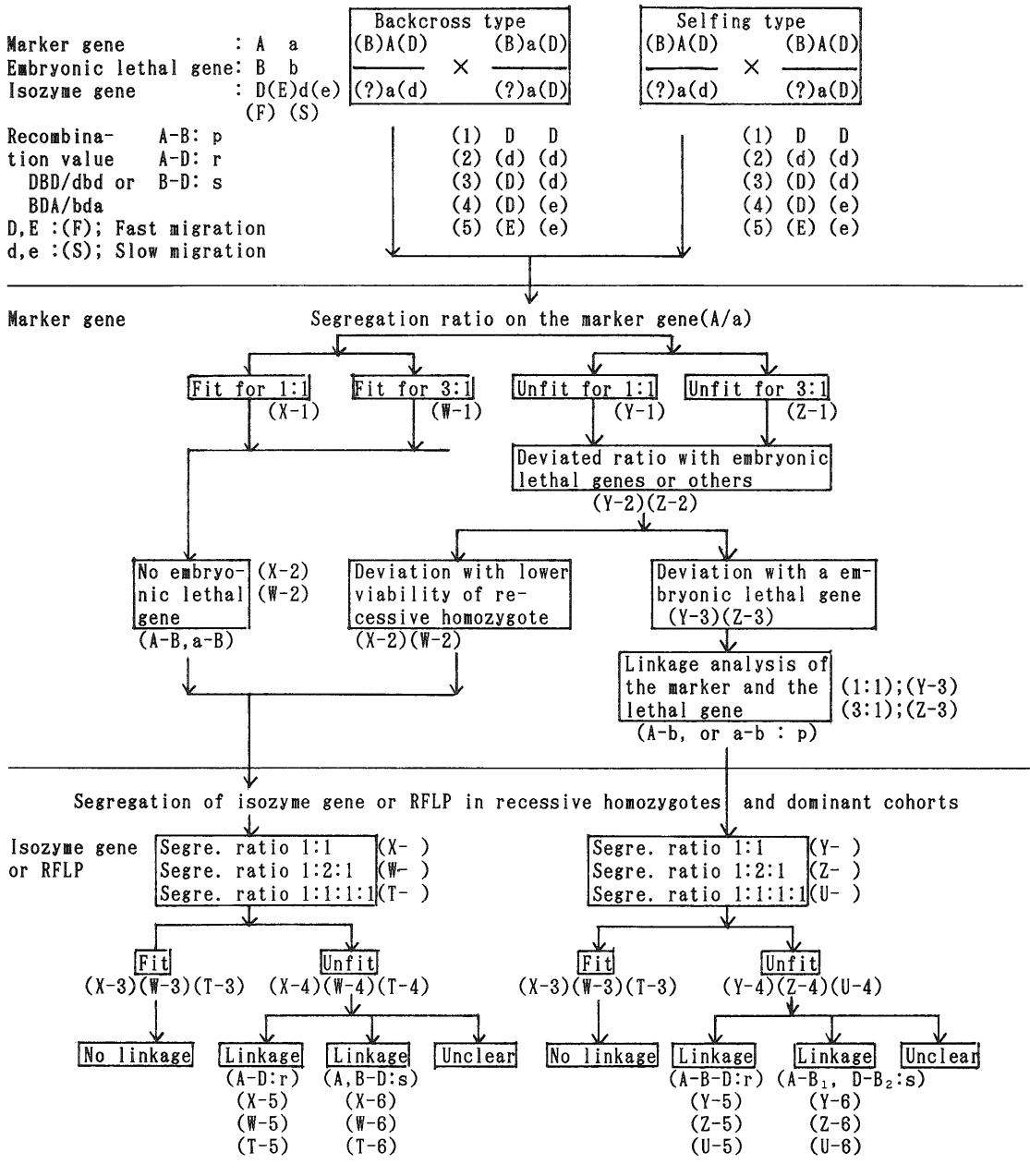
「Selfing type」
 Marker gene: A,a
 Isozyme genes: D,d,E,e
 Embryonic lethal gene: B, b
 Recombination value: p,r
 D,E: (F); Fast migration
 d,e: (S); Slow migration

$$\frac{(3) \quad (B)AD}{(?)ad} \times \frac{(1) \quad (B)AD}{(?)aD}$$

Aa		Aa		Linkage analysis	Independent segregation ratio in aa	(3)	(1/2)	AD (1-r)	Ad r	aD r	ad (1-r)	
(3)	D d	(1) D D	D									○
		(2) d d	d	○	1:1	(2) (1/2)	ad	AaDd	Aadd	aaDd	aadd	
		(3) D d	d	○	1:2:1	(3) (1/2)	(1-r)	AD	AADD	AADd	AaDD	AaDd
							r	Ad	AADd	AAdd	AaDd	Aadd
							r	aD	AaDD	AaDd	aaDD	aaDd
							(1-r)	ad	AaDd	Aadd	aaDd	aadd
		(4) D e	e	○	1:1:1:1	(4) (1/2)	(1-r)	AD	AADD	AADd	AaDD	AaDd
							r	Ae	AADe	AAdE	AaDE	AaDe
							r	aD	AaDD	AaDd	aaDD	aaDd
							(1-r)	ae	AaDe	Aade	aaDe	aade
		(5) E e	e	○	1:1:1:1	(5) (1/2)	(1-r)	AE	AADE	AAdE	AaDE	AaDE
							r	Ae	AADe	AAde	AaDe	AaDe
							r	aE	AaDE	AaDE	aaDE	aaDE
							(1-r)	ae	AaDe	Aade	aaDe	aade
Aa		Aa				(1), (2)	(1/2)	AD(Ad)	(1/2)	aD(ad)		
(1)	D D	(1) D D	D							×	1	(1/2)
(2)	d d	(2) d d	d	×	1	(1/2)	ad	AaDd		aaDd		
		(3) D d	d	○	1:1	(3) (1/2)	(1-r)	AD	AADD		AaDD	
							r	Ad	AADd		AaDd	
							r	aD	AaDD		aaDD	
							(1-r)	ad	AaDd		aaDd	
		(4) D e	e	○	1:1	(4) (1/2)	(1-r)	AD	AADD		AaDD	
							r	Ae	AADe		AaDe	
							r	aD	AaDD		aaDD	
							(1-r)	ae	AaDe		aaDe	
		(5) E e	e	○	1:1	(5) (1/2)	(1-r)	AE	AADE		AaDE	
							r	Ae	AADe		AaDe	
							r	aE	AaDE		aaDE	
							(1-r)	ae	AaDe		aade	
Aa		Aa				(4)	(1/2)	AD (1-r)	Ae r	aD r	ae (1-r)	
(4)	D e	(1) D D	D									○
		(2) d d	d	○	1:1	(2) (1/2)	ad	AaDd	Aade	aaDd	aade	
		(3) D d	d	○	1:1:1:1	(3) (1/2)	(1-r)	AD	AADD	AADe	AaDD	AaDe
		(4) D e	e	○	1:2:1	(4) (1/2)	r	Ad	AADd	AAde	AaDd	Aade
		(5) E e	e	○	1:1:1:1	(5) (1/2)	r	aD	AaDD	AaDe	aaDD	aaDe
							(1-r)	ad	AaDd	Aade	aaDd	aade
(5) E e		Same as in (4) and others										

Remarks: ○: Possible, ×: Impossible

Backcrossing with recessive homozygote or crossing of heterozygote(A/a) for a marker gene (no information for isozyme or RFLP)



Remarks: Numbers with marks of X-,Y-,W-,Z-,T-,U- indicate calculation procedures described in Figs. 4, 5, 6, 7 and also in the text and the appendices.

図-3 戻し交雑型あるいは自殖型における連鎖計算の流れ図

Fig. 3 Flow chart of linkage analyses in backcross type or selfing type. In the crossing, both parents may have a chance to have multiple heterozygous alleles for isozyme genes.

表-7 標識遺伝子の単性雑種の遺伝分離, 1:1あるいは3:1からの偏りの要因

Table 7 Factors resulting deviated segregation ratio of 1:1 or 3:1 in a marker gene.

As the factors for the deviation, there are two factors as follows. It is required to make another crossing, preferably selfing of individuals of F₁ or S₁ progenies.

①Embryonic lethal gene (s) linked with the marker gene

②Lower ability of viability, penetrance and/ or expressivity

1) Backcross type

A,a: Marker gene		Parent							
D,d: Isozyme genes		$\frac{A}{a} \frac{DB}{db}$		$\times \frac{a}{a} \frac{DB}{db}$		$\frac{A}{a^*} \frac{DB}{db}$		$\times \frac{a^*}{a^*} \frac{DB}{db}$	
B,b: Lethal gene									
r ₁ , r ₂ : Recomb. values of D-B									
(1/4)	A	A	A	A	a	a	a	a	
	DB	Db	dB	db	DB	Db	dB	db	
	(1-r ₁)	r ₁	r ₁	(1-r ₁)	(1-r ₁)	r ₁	r ₁	(1-r ₁)	
(1/2)	Aa	aa							
a DB	DDBB	DDBb	DdBB	ddBb	DDBB	DDBb	DdBB	ddBb	
(1-r ₂)	(1-r ₁)(1-r ₂)	r ₁ (1-r ₂)	r ₁ (1-r ₂)	(1-r ₁)(1-r ₂)	(1-r ₁)(1-r ₂)	r ₁ (1-r ₂)	r ₁ (1-r ₂)	(1-r ₁)(1-r ₂)	
a Db	DDBb	DDbb	DdDb	Ddbb	DDBb	DDbb	DdDb	Ddbb	
r ₂	r ₂ (1-r ₁)	r ₁ r ₂	r ₁ r ₂	r ₂ (1-r ₁)	r ₂ (1-r ₁)	r ₁ r ₂	r ₁ r ₂	r ₂ (1-r ₁)	
a dB	DdBB	DdBb	ddBB	ddBb	DdBB	DdBb	ddBB	ddBb	
r ₂	r ₂ (1-r ₁)	r ₁ r ₂	r ₁ r ₂	r ₂ (1-r ₁)	r ₂ (1-r ₁)	r ₁ r ₂	r ₁ r ₂	r ₂ (1-r ₁)	
a db	DdBb	Ddbb	ddBb	ddbb	DdBb	Ddbb	ddBb	ddbb	
(1-r ₂)	(1-r ₁)(1-r ₂)	r ₁ (1-r ₂)	r ₁ (1-r ₂)	(1-r ₁)(1-r ₂)	(1-r ₁)(1-r ₂)	r ₁ (1-r ₂)	r ₁ (1-r ₂)	(1-r ₁)(1-r ₂)	

2) Selfing type

Parent		$\frac{AB}{ab}$		Aa*	
p ₁ , p ₂ : Recombination values					
1/2	AB	aB	Ab	ab	
	(1-p ₁)	p ₁	p ₁	(1-p ₁)	
S ₁ 1/2	AB	AaBB	AABb	AaBb	
	(1-p ₂)	(1-p ₁)(1-p ₂)	p ₁ (1-p ₂)	p ₁ (1-p ₂)	
	aB	aaBB	AaBb	aaBb	
	p ₂	p ₂ (1-p ₁)	p ₁ p ₂	p ₂ (1-p ₁)	
	Ab	AABb	AAbb	Aabb	
	p ₂	p ₂ (1-p ₁)	p ₁ p ₂	p ₂ (1-p ₁)	
	ab	AaBb	Aabb	aabb	
	(1-p ₂)	(1-p ₁)(1-p ₂)	p ₁ (1-p ₂)	p ₁ (1-p ₂)	

① Embryonic lethal gene: in the selfed families of individual F₁, or S₁, 3 different segregation rates are expected as followings:

- (1) Normal segregation rate as 3 : 1
- (2) Deviated segregation rate as in parent type
- (3) Deviated segregation rate as in recombinant type

② Lower viability penetrance, expressivity in a* a*:

- (1) Only one deviated segregation rate as in parent

の遺伝分離について戻し交雑型で1:1あるいは自殖型で3:1から偏る場合の要因を示した(計算式等(Y-2), (Z-2), (U-2)参照)。この原因究明のためには両者ともさらに1世代進める交雑が必要である。

すなわち交雑家系内の個体別自殖による後代で、元の家系と同じ偏りをもった1種類の分離比のみが生じた場合は、2) 劣性ホモ個体の生存率・浸透率・表現度の低下等が要因である。この場合、胚致死遺伝子は存在しないとして、図-3の流れにおいて(X-2), (W-2)へ進み、ついでアイソザイムの分離比の分析へ移る。

1) 標識遺伝子座と連鎖した胚致死遺伝子座が存在する場合には3種類の分離比が生じる。すなわち、①3:1, ②元の家系と同じ偏りの分離比, ③元の家系の組換型による偏った分離比の3通りである。この標識遺伝子座と胚致死遺伝子座との組換価の計算は、戻し交雑型の1:1は(Y-3)により、自殖型の3:1は(Z-3)によって行い、相引・相反の遺伝子の配列型と組換価 p を推定する。

i) 戻し交雑型の1:1の期待分離比における胚致死遺伝子座との組換価の推定(Y-3)

(付属資料: 223頁(Y-3)参照)

分離比	A-B-	aaB-	計	
観察数	a_1	a_2	n_a	$P = (2a_1 - a_2)/n_a$
$P < 0.5$	$p = P$ (相反)		p の分散の推定値	$V(p) = (1+P)(2-P)/n_a$
$P < 1.0$	$p = 1 - P$ (相引)		p の標準誤差	$p = \sqrt{V(p)}$

ii) 自殖型の3:1の期待分離比における胚致死遺伝子座との連鎖組換価の推定(Z-3)

(付属資料: 245頁(Z-3)参照)

分離比	A-B-	aaB-	計	$P = (a_1 - 2a_2)/n_a$
観察数	a_1	a_2	n_a	
$P < 0.25$	$p = P: Ab/aB$		p の分散の推定値	$V_p = (2+P)(1-P)/n_a$
				$V(p) = V_p/4P$
$P > 0.25$	$p = 1 - P: AB/ab$		p の標準誤差	$v_p = \sqrt{P(p)}$

(ii)胚致死遺伝子等によるアイソザイム遺伝子の分離比の偏りの検定

図-3の下段のアイソザイム遺伝子の分離比, 1:1(X-), 1:2:1(W-), 1:1:1:1(T-)に適合すれば, (X-3), (W-3), (T-3)へ進み連鎖関係はないと判定される。

アイソザイム遺伝子の分離比が期待比に不適合であれば(X-4), (W-4), (T-4)へ進み, 劣性標識遺伝子個体の同胞の優性標識遺伝子個体のアイソザイム遺伝子の分離比を検討する。劣性標識遺伝子個体と優性標識遺伝子個体との分離比が不一致であれば, (A-D)連鎖が示唆され(X-5), (W-5), (T-5)と進み, それぞれ組換価を算出する。分離比が同じであれば, アイソザイム遺伝子近傍に胚致死遺伝子が存在すると推測され, (B-D)連鎖であり, (X-6), (W-6), (T-6)へ進み, 組換価を算出する。なお, 関与している胚致死遺伝子座の数と配列の有様によっては組換価の算出が不能となる場合があると考えられる。

以上の計算の流れへの移行の判定基準を次に述べる。

表-8, 9 にアイソザイム遺伝子型がヘテロの戻し交雑型における標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座の連鎖, あるいは標識遺伝子座は独立でアイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座とが連鎖していることを判別する手法を示した。この場合, 劣性標識遺伝子ホモ個体とは別に同胞の優性表現型個体のアイソザイム分析を行う。この際, 全数分析でなく, 劣性ホモ個体と同数程度の分析でよい。

表-8 に示したように, 標識遺伝子座と胚致死遺伝子座とが連鎖している場合は, 標識遺伝子の

表-8 戻し交雑において標識遺伝子座と胚致死遺伝子座とが連鎖している場合, 標識遺伝子の優性あるいは劣性表現型個体群におけるアイソザイム遺伝子の期待分離比

Table 8 Expected segregation ratio in dominant or recessive phenotypes, when a marker gene and an embryonic lethal gene are linked in the backcross.

Marker gene : A, a		(1/2)	AD	Ad	aD	ad
Isozyme genes: D, d	$\frac{AD}{ad} \times \frac{aD}{ad}$		(1-r)	r	r	(1-r)
Recombination value: r		(1/2)aD	[1/4] AaDD	AaDd	aaDD	aaDd
			(1-r)	r	r	(1-r)
		(1/2)ad	AaDd	Aadd	aaDd	aadd
			(1-r)	r	r	(1-r)

1) Expected segregation ratio $R=1-r$

Marker gene	Doninant phenotype A-	Recessive phenotype aa	Total
Isozyme genotype	DD (1/4)R	(1/4)(1-R)	1/4
	Dd (1/4)	(1/4)	2/4
	dd (1/4)(1-R)	(1/4)R	1/4
Total	2/4	2/4	4/4

2) Numerical example of the segergation on DD:Dd:dd in different values of r.

Genotype	Ratio	Segregation ratio of each genotype in coupling phase					Total (1/4)
		r=0.5	r=0.4	r=0.3	r=0.2	r=0.1	
A-DD	(1/4)R	0.5	0.6	0.7	0.8	0.9	
aaDD	(1/4)(1-R)	0.5	0.4	0.3	0.2	0.1	1.0
A-Dd	(1/4)	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	
aaDd	(1/4)	1.0	1.0	1.0	1.0	1.0	2.0
A-dd	(1/4)(1-R)	0.5	0.4	0.3	0.2	0.1	
aadd	(1/4)R	0.5	0.6	0.7	0.8	0.9	1.0
Total	(1/4)	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	4.0

表-9 戻し交雑において標識遺伝子座は独立で、アイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座とが連鎖している場合、標識遺伝子の優性あるいは劣性表現型個体群におけるアイソザイム遺伝子の期待分離比

Table 9 Expected segregation ratio of dominant or recessive phenotypes, when a marker gene is independent and an isozyme gene and an embryonic lethal gene are linked in the backcross.

Marker gene: A,a
 Isozyme genes: D,d
 Embryonic lethal gene: B,b
 Recombination value: r

	$\frac{A}{a}$	$\frac{DB}{db}$	\times	$\frac{a}{a}$	$\frac{DB}{db}$	
(1/4)	A DB (1-r)	A Db r	A dB r	A db (1-r)	(1/4)	a DB (1-r)
(1/2)aDB [1/8]Aa	DDBB (1-r) ²	DDBb r(1-r)	DdBB r(1-r)	DdBb (1-r) ²	[1/8]aa	DDBB (1-r) ²
aDb r	DDBb r(1-r)	DDbb r ²	DdBb r ²	Ddbb r(1-r)		DDBb r(1-r)
adB r	DdBB r(1-r)	DdBb r ²	ddBB r ²	ddBb r(1-r)		DdBB r(1-r)
adb (1-r)	DdBb (1-r) ²	Ddbb r(1-r)	ddBb r(1-r)	ddbb (1-r) ²		DdBb (1-r) ²

1) Expected segregation ratio $R^2 = (1-r)^2$ $R = (1-r)$ $r = (1-R)$

Marker gene	Donimant phenotype Aa	Recessive phenotype aa	Total (1/3)
Isozyme genotype	DDB-	(1/3)(2R-R ²)	(2/3)(2R-R ²)
	DdB-	(2/3)(1-R+R ²)	(4/3)(1-R+R ²)
	ddB-	(1/3)(1-R ²)	(2/3)(1-R ²)
Total	(1/3)	3	6

2) Numerical example of the segragation on DD:Dd:dd in different values of r.

As seen in the above table, the segregation of DD:Dd:dd in different values of r are similar in both phenotype groups of A. and aa.

Genotype	Ratio	Segregation ratio of each genotype in coupling state					Total (1/3)
		r=0.5	r=0.4	r=0.3	r=0.2	r=0.1	
A-DD	(1/3)(2R-R ²)	0.75	0.84	0.91	0.96	0.99	
aaDD	(1/3)(2R-R ²)						
A-Dd	(2/3)(1-R+R ²)	1.50	1.52	1.58	1.68	1.82	
aaDd	(2/3)(1-R+R ²)						
A-dd	(1/3)(1-R ²)	0.75	0.64	0.51	0.36	0.19	
aadd	(1/3)(1-R ²)						
Total	(1/3)	3	3	3	3	3	

優性および劣性の両表現型について、アイソザイム遺伝子型の分離比が異なり、それは組換え価に従い、表-8の2)に示したように変化する。

すなわち、標識遺伝子について優性と劣性の表現型間でアイソザイム遺伝子の分離比が異なり、この差異は組換え価が小さいほど大きな違いになる（表-8、下段の数表を参照のこと）。なお、アイソザイム遺伝子ヘテロ個体の頻度は、常に1/2になる。また、劣性標識遺伝子ホモ個体のアイソザイム遺伝子が1:1あるいは1:1:1:1の分離から偏りがある場合も同様な手順で判定する。標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座の連鎖が確認された場合、(X-5), (W-5), (T-5)へ進み、組換え価を推定する。

表-9にアイソザイム遺伝子がヘテロの戻し交雑型において、標識遺伝子座が独立で、アイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座が連鎖している場合の分離比を示した。

アイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座が連鎖している場合には、アイソザイム遺伝子の分離は標識遺伝子の優性、劣性の両表現型個体間で同一になる。表-9の2)に組換え価の違いによるアイソザイム遺伝子型の分離比を例示した。また、アイソザイム遺伝子の分離が1:1あるいは1:1:1:1から偏る場合も同様な手法で検定をおこなう。アイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座の連鎖が推定された場合は、(X-6), (W-6), (T-6)へ移り、組換え価を推定する。

表-10に戻し交雑型において標識遺伝子座あるいはアイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座との連鎖の区別のための分割表方式での χ^2 検定の方法を示した。戻し交雑であるので、標識遺伝子は

表-10 戻し交雑において標識遺伝子座あるいはアイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座の連鎖の区別のための χ^2 検定

Table 10 Chi-square test for linkage analysis of embryonic lethal gene with marker gene or isozyme gene in backcross.

Marker gene : A,a

Isozyme gene: D,d,E,e

Embryonic lethal gene: B,b

Recombination value (A-D) or (D-B): r

① Isozyme segregation type 1 (IS-1)

(1 : 1)

$$\frac{A}{a} \frac{DB}{db} \times \frac{a}{a} \frac{D(d)B}{D(d)b}$$

② IS-2

(1 : 2 : 1)

$$\frac{A}{a} \frac{DB}{db} \times \frac{a}{a} \frac{DB}{db}$$

③ IS-3

(1 : 1 : 1 : 1)

$$\frac{A}{a} \frac{DB}{db} \times \frac{a}{a} \frac{EB}{eb}$$

Genotypes and their observed frequencies ($a_1, a_2, a_3, a_4, \dots, a_8, t_D, t_d, \dots, T$)

IS-1				IS-2				IS-3						
DD(Dd)	Dd(dd)	Total		DD	Dd	dd	Total	DE	De	dE	de	Total		
A-	a_1	a_3	t_A	A-	a_1	a_3	t_A	A-	a_1	a_3	a_5	t_A		
aa	a_2	a_4	t_a	aa	a_2	a_4	t_a	aa	a_2	a_4	a_6	t_a		
Total	t_D	t_d	T	Total	t_{DD}	t_{Dd}	t_{dd}	T	Total	t_{DE}	t_{De}	t_{dE}	t_{de}	T

連鎖がなければ1:1の分離比となる。一方、アイソザイム遺伝子は両親の遺伝子型によって、1:1, 1:2:1および1:1:1:1の分離比が期待される。胚致死遺伝子座と連鎖していれば、これらの分離比から偏りが生じる。表-10に掲げたように、標識遺伝子とアイソザイム遺伝子の表現型について分割表方式で作表し、 χ^2 検定を行う。A-とaaの両群のアイソザイム遺伝子の分離比が一致していれば、標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座とは連鎖していない。両者の分離比が不一致であれば標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座は連鎖していると判断される。

なお、自殖型について、同様にして表-11, 12にアイソザイム遺伝子型がヘテロの場合の標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座の連鎖、あるいは標識遺伝子座は独立でアイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座とが連鎖していることを判定する手法を示した。この場合も劣性標識遺伝子ホモ個体

表-11 自殖において標識遺伝子座と胚致死遺伝子座とが連鎖している場合、標識遺伝子の優性あるいは劣性表現型個体群におけるアイソザイム遺伝子の期待分離比

Table 11 Expected segregation ratio of dominant or recessive phenotypes, when a marker gene and an embryonic lethal gene are linked in the selfing.

Marker gene : A, a
 Isozyme genes: D, d $\frac{AD}{ad}$
 Recombination value: r

1) Expected segregation ratio $R^2 = (1-r)^2$ $R = (1-r)$ $r = (1-R)$

Marker gene		Dominant phenotype A-	Recessive phenotype aa	Total (1/4)
Isozyme genotype	DD	$(1/4)(2R - R^2)$	$(1/4)(1 - R)^2$	1
	Dd	$(2/4)(1 - R + R^2)$	$(2/4)R(1 - R)$	2
	dd	$(1/4)(1 - R^2)$	$(1/4)R^2$	1
Total	(1/4)	3	1	4

2) Numerical example of the segregation on DD:Dd:dd in different values of r.

Genotype	Ratio	Segregation ratio of each genotype in coupling phase					Total (1/4)	
		r=0.5	r=0.4	r=0.3	r=0.2	r=0.1		
A-DD	$(1/4)(2R - R^2)$	0.75	0.84	0.91	0.96	0.99	1.0	
aaDD	$(1/4)(1 - R)^2$	0.25	0.16	0.09	0.04	0.01		
A-Dd	$(2/4)(1 - R + R^2)$	1.5	1.52	1.58	1.68	1.82	2.0	
aaDd	$(2/4)(R - R^2)$	0.50	0.48	0.41	0.32	0.18		
A-dd	$(1/4)(1 - R^2)$	0.75	0.64	0.51	1.36	0.19	1.0	
aadd	$(1/4)R^2$	0.25	0.36	0.49	0.64	0.81		
Total	(1/4)	3.0	1.0	3.0	1.0	3.0	1.0	4.0

表-12 自殖において標識遺伝子座は独立で、アイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座とが連鎖している場合、標識遺伝子の優性あるいは劣性表現型個体群におけるアイソザイム遺伝子の期待分離比。この結果は、表-9の戻し交雑の場合と同じになる。

Table 12 Expected segregation ratio of dominant or recessive phenotypes, where a marker gene is independent and an isozyme and an embryonic lethal gene are linked in the selfing. The results are consistent with those for backcross in Table 9.

Marker gene : A, a
 Isozyme genes: D, d $\frac{A}{a} \frac{DB}{db}$
 Recombination value: r

1) Expected segregation ratio $R^2 = (1-r)^2$ $R = (1-r)$ $r = (1-R)$

Marker gene		Donimant phenotype A-	Recessive phenotype aa	Total (1/3)
Isozyme genotype	DD	$(1/3)(2R-R^2)$	$(1/3)(2R-R^2)$	$(2/3)(2R-R^2)$
	Dd	$(2/3)(1-R+R^2)$	$(2/3)R(1-R+R^2)$	$(4/3)(1-R+R^2)$
	dd	$(1/3)(1-R^2)$	$(1/3)(1-R^2)$	$(2/3)(1-R^2)$
Total	(1/3)	3	3	6

2) Numerical example of the segergation on DD:Dd:dd in different values of r.

As seen in the above table, the segregation of DD:Dd:dd in different values of r are similar in both phenotype groups of A- and aa.

Genotype	Ratio	Segregation ratio of each genotype in coupling phase					Total (1/3)
		r=0.5	r=0.4	r=0.3	r=0.2	r=0.1	
A-DD	$(1/3)(2R-R^2)$	0.75	0.84	0.91	0.96	0.99	
aaDD	$(1/3)(2R-R^2)$						
A-Dd	$(2/3)(1-R+R^2)$	1.50	1.52	1.58	1.68	1.82	
aaDd	$(2/3)(1-R+R^2)$						
A-dd	$(1/3)(1-R^2)$	0.75	0.64	0.51	0.36	0.19	
aadd	$(1/3)(1-R^2)$						
Total	(1/3)	3	3	3	3	3	

とは別に同胞の優性表現型個体のアイソザイム分析を行う。この際、全数分析でなく、劣性ホモ個体と同数程度の分析でよい。表-11に示したように、標識遺伝子座と胚致死遺伝子座とが連鎖している場合は、標識遺伝子の優・劣の表現型について次のようなアイソザイム分離比が期待される。

すなわち、標識遺伝子について優性と劣性の表現型間でアイソザイム遺伝子の分離比が異なり、この差異は組換え価が小さいほど大きな違いになる（表-11、下段の数表を参照のこと）。標識遺伝子座と胚致死遺伝子座との組換え価の推定は、(X-5), (W-5), (T-5) へ移り、計算する。

表-12にアイソザイム遺伝子がヘテロの自殖型において、標識遺伝子が独立で、アイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座が連鎖している場合の分離比を示した。

これは表-9に示した戻し交雑型の場合と全く同一の期待分離比である。アイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座が連鎖している場合には、アイソザイム遺伝子の分離は標識遺伝子の優性、劣性の両表現型個体間で同一になる。この組換え価の推定は、(X-6), (W-6), (T-6)へ移り、計算する。

以上により標識遺伝子座と胚致死遺伝子座あるいはアイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座との連鎖の有無の判定が可能になり、先に掲げた図-3と次節に掲げた図-4, 5の各記号の連鎖分析へ移る。なお、標識遺伝子座, アイソザイム遺伝子座, 胚致死遺伝子座の3者が同時に連鎖している場合は、(Y-5), (Z-5), (U-5)等で示した数値計算で推定することとした。

2. 連鎖分析計算方法

1) 戻し交雑型における組換え価の計算方法

(1) 標識遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在しない場合の組換え価の計算

図-4に標識遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在しない場合、また劣性標識遺伝子ホモ個体の生存・浸透度等に異常がない場合の連鎖計算の流れを示した。この図は図-3の構成とはほぼ同じであり、その左側の系列の計算方法を詳細に記載したものである。すなわち、この系列は標識遺伝子の分離比が1:1に適合するものである。アイソザイム遺伝子の分離においては、無分離と1:1, 1:2:1及び1:1:1:1の4通りが期待される。無分離の場合は連鎖関係は不明である。1:1 (X-3), 1:2:1 (W-3), あるいは1:1:1:1 (T-3)に適合した場合には標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座とは連鎖していないことが示唆される。

期待分離比に不適合の場合は、1:1 (X-4), 1:2:1 (W-4), 1:1:1:1 (T-4)へ進み、劣性標識遺伝子個体の同胞の優性標識遺伝子個体のアイソザイム遺伝子の分離比を検討する(表-8, 9, 10参照)。劣性標識遺伝子ホモ個体と優性標識遺伝子個体との分離比が不一致であれば、(A-D)連鎖が示唆され(X-5), (W-5), (T-5)へ進み、それぞれ組換え価を算出する。標識遺伝子と胚致死遺伝子の連鎖がない場合には、最尤法を用いて解析的な連鎖分析が可能である。

両群の分離比が同じであれば、アイソザイム遺伝子近傍に胚致死遺伝子が存在すると推測され、(B-D)連鎖であり、(X-6), (W-6), (T-6)へ進み、組換え価を算出する。なお、胚致死遺伝子の有様によっては組換え価の算出が不能となる場合があるものと考えられる。

なお、最尤法(Mather. K. 1963)は、 p を組換え価とし、分離区分が $1 \sim t$ あり、それぞれの期待確率を $m_1, m_2, m_3, \dots, m_t$ とし、各区分で実測された頻度が $a_1, a_2, a_3, \dots, a_t$ で総計 n の場合、次の尤度関数が導かれ、それを解く方法である。

$$f(y, m) = \frac{n!}{a_1! a_2! a_3! \dots a_t!} m_1^{a_1} m_2^{a_2} m_3^{a_3} \dots m_t^{a_t}$$

上記関数の対数表示したものを L と標記し、それを微分して0とした解が p の最適解となるもので

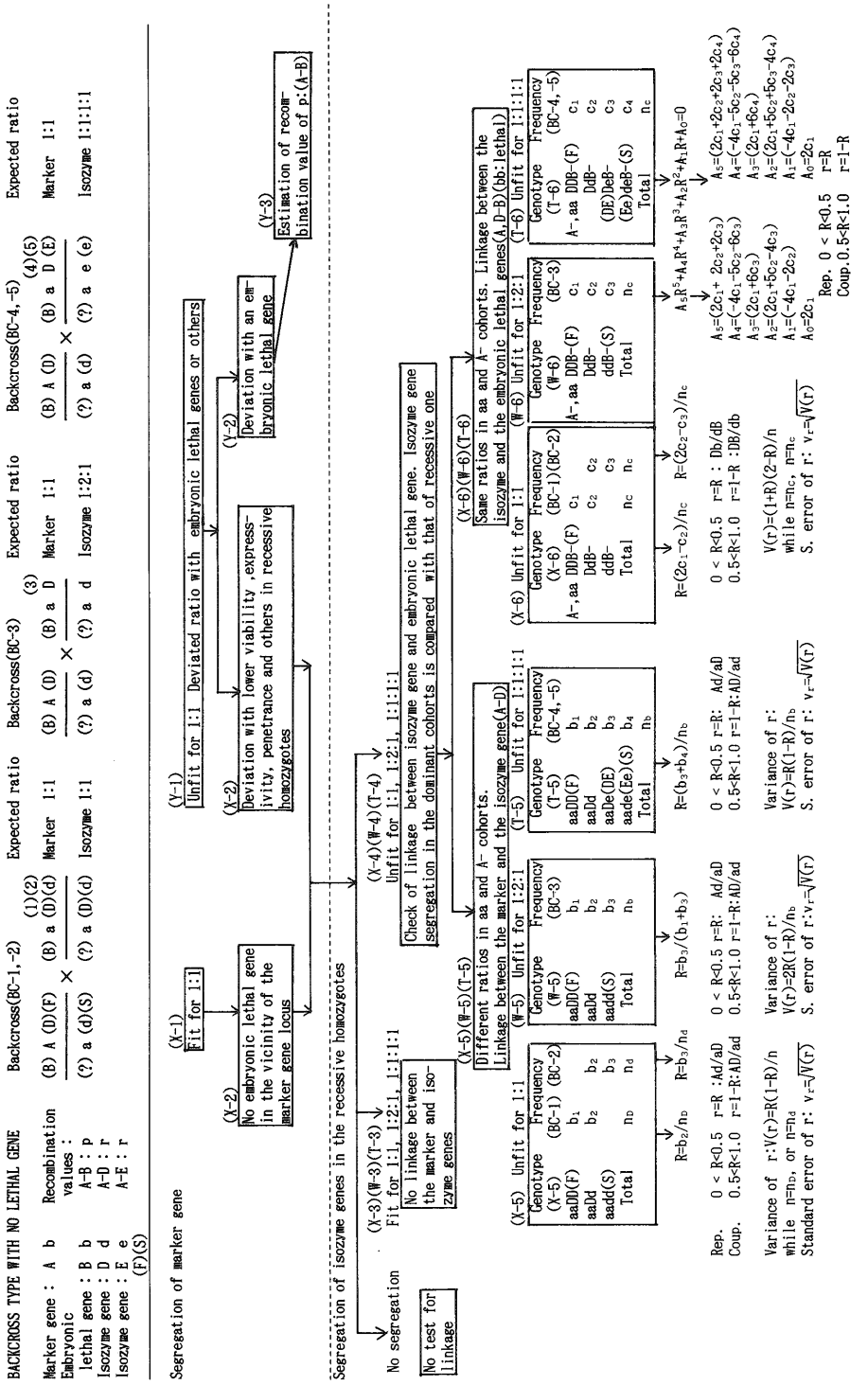


図 4 「BACKCROSS TYPE TESTING WITH NO LETHAL GENE IN THE VICINITY OF MARKER GENE LOCUS」 Linkage analysis by means of a bridge system of isozyme genes and restriction fragment length polymorphism (RFLP) in recessive marker homozygotes of sugi, (*Cryptomeria japonica* D. Don). In the calculation of linkage, isozyme genes can be substituted by RFLP.

ある。なお、分散は2回微分により算出される。

$$L = C + a_1 \log m_1 + a_2 \log m_2 + a_3 \log m_3 + \dots + a_t \log m_t$$

$$\frac{dL}{dp} = a_1 \frac{d \log m_1}{dp} + a_2 \frac{d \log m_2}{dp} + a_3 \frac{d \log m_3}{dp} + \dots + a_t \frac{d \log m_t}{dp}$$

(i) 標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座との組換え価の推定 ((X-5), (W-5), (T-5))

戻し交雑型において、アイソザイム遺伝子の分離比が1:1に不適合で(X-4)、かつアイソザイム遺伝子座の近傍に胚致死遺伝子座がないと判断される場合、(X-5)へ進む。交雑に用いた両個体のアイソザイム遺伝子型のホモとヘテロの組合せによって、優性型(DD:Dd)と優性型・劣性型(Dd:dd)の分離比が期待され、図-4のBC-1とBC-2の計算方法によってA-Dの組換え価を推定する。

(X-5) (BC-1, BC-2) 1:1の期待分離比の場合

分離比	DD	:	Dd	:	dd	計	
観察数	b ₁		b ₂		b ₃	n _D	R = b ₂ /n _D (X-5) (BC-1)
			b ₂		b ₃	n _d	R = b ₃ /n _d (X-5) (BC-2)
0 < R < 0.5	r = R		(相反)		rの分散の推定値	V(r) = R(1-R)/n	
							ただし、n = n _D n = n _d

0.5 < R < 1.0 r = 1 - R (相引) rの標準誤差 V_r = √V(r)

また、アイソザイム遺伝子の分離比が1:2:1に不適合で(W-4)、かつアイソザイム遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座はないと判断される場合、(W-5)へ進む。この場合、組換え価の計算方法は、戻し交雑型(W-5 BC-3)の方法になる(図-4参照)。

(W-5) (BC-3) 1:2:1期待分離比の場合

分離比	DD	:	Dd	:	dd	計	
観察数	b ₁		b ₂		b ₃	n _b	R = b ₃ /(b ₁ + b ₃)
0 < R < 0.5	r = R		(相反)		rの分散の推定値	V(r) = 2R(1-R)/n _b	
0.5 < R < 1.0	r = 1 - R		(相引)		rの標準誤差	V _r = √V(r)	

さらにアイソザイム遺伝子の分離比が1:1:1:1に不適合で、かつアイソザイム遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座はないと判断される場合は(T-5) (BC-4, -5)へ進み、標識遺伝子とアイソザイム遺伝子座との組換え価を推定する。

(ii) アイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座との組換え価の推定 ((X-6), (W-6), (T-6))

表-8, 9, 10に示したように標識遺伝子の分離比が期待分離比に適合し、アイソザイム遺伝子分離の期待分離比が不適合の場合、劣性標識遺伝子ホモ個体の同胞の優性標識遺伝子個体のアイソザイム遺伝子分離比を比較して、①不一致であれば、(A-D)連鎖が示唆され、②一致すれば、(A, D-B)連鎖、すなわちアイソザイム遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在するものと考えられる。図-4の右・下段に②の場合の組換え価の推定方法を示した。すなわち1:1に不適合の場合は、(X-6 BC-1, BC-2) (図-4および付属資料:232頁(BC-1), 234頁(BC-2)参照)。また1:2:1に

不適合の場合は、(W-6 BC-3)へ進み、1:1:1:1に不適合の場合には(T-6 BC-4, -5)の方法によって、それぞれ組換え価を推定する(図-4および付属資料:235頁(BC-3), 240頁(BC-4, -5)参照)。

(X-6 BC-1, -2) 1:1の期待分離比の場合

分離比	DD(Dd)B-	Dd(dd)B-	計
観察数	c_1	c_2	n_c

$$R = (2c_1 - c_2) / n_c \quad V_p = (1 + R)(2 - R) / n_c \quad V_p = V(p)$$

ただし、 $0 < R < 0.5$ $r = R$:Db/dB (相反)

$0.5 < R < 1.0$ $r = 1 - R$:DB/db (相引)

(W-6 BC-3) 1:2:1の期待分離比の場合

分離比	DDB-	DdB-	ddB-	計
観察数	c_1	c_2	c_3	n_c

$$A_0 = 2c_1$$

$$A_1 = -4c_1 - 2c_2$$

$$A_2 = 2c_1 + 5c_2 - 4c_3$$

$$A_3 = 2c_1 + 6c_3$$

$$A_4 = -4c_1 - 5c_2 - 6c_3$$

$$A_5 = 2c_1 + 2c_2 + 2c_3 = 2n_c$$

次の5次方程式を満たす $0 < R < 1$ のRがもとめる組換え価rである

$$f(R) = A_0 + A_1R + A_2R^2 + A_3R^3 + A_4R^4 + A_5R^5 = 0$$

ただし、 $0 < R < 0.5$ $r = R$:Db/dB (相反)

$0.5 < R < 1.0$ $r = 1 - R$:DB/db (相引)

この5次方程式は電子計算機(パーソナルコンピュータでも可)を利用し、Newton-Raphson法により解を求める。

(T-6 BC-4, -5) 1:1:1:1の期待分離比の場合

分離比	DDB-	DdB-	DeB-	deB-	計
観察数	c_1	c_2	c_3	c_4	n_c

$$A_0 = 2c_1$$

$$A_1 = -4c_1 - 2c_2 - 2c_3$$

$$A_2 = 2c_1 + 5c_2 + 5c_3 - 4c_4$$

$$A_3 = 2c_1 + 6c_4$$

$$A_4 = -4c_1 - 5c_2 - 5c_3 - 6c_4$$

$$A_5 = 2c_1 + 2c_2 + 2c_3 + 2c_4 = 2n_c$$

次の5次方程式を満たす $0 < R < 1$ のRがもとめる組換え価rである

$$f(R) = A_0 + A_1R + A_2R^2 + A_3R^3 + A_4R^4 + A_5R^5 = 0 \quad (T-6)$$

$$\begin{aligned} \text{ただし, } 0 < R < 0.5 \quad r = R \quad : Db/dB \text{ (相反)} \\ 0.5 < R < 1.0 \quad r = 1 - R : DB/db \text{ (相引)} \end{aligned}$$

(2) 標識遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在する場合の組換え価の計算方法

図-5に標識遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在する場合、また劣性標識遺伝子ホモ個体の生存・浸透度等に異常がある場合の連鎖計算の流れを示した。この図は図-3の構成とほぼ同じであり、その右側の系列の計算手法を詳細に記載したものである。すなわち、この系列は標識遺伝子の分離比が1:1に適合しないものである。先に記述したように、この標識遺伝子の分離比の異常が、標識遺伝子ホモ個体の生存力、浸透率あるいは表現度の低下によるものであれば((X-2), (W-2), (T-2))から図-4へ戻り(X-3, 4, 5, 6), (W-3, 4, 5, 6), (T-3, 4, 5, 6)の流れ図に沿って計算処理を進める。

標識遺伝子の分離の偏りがその遺伝子座近傍の胚致死遺伝子によるものであれば、まず図-5の標識遺伝子と胚致死遺伝子の連鎖、(Y-3) 1:1の計算方法によって組換え価pを推定する(推定式は前述)。

アイソザイム遺伝子の分離においては、無分離と1:1, 1:2:1及び1:1:1:1の4通りが期待される。無分離の場合は連鎖関係は不明である。(X-3) 1:1, (W-3) 1:2:1あるいは(T-3) 1:1:1:1に適合した場合には標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座とは連鎖していない。

期待分離比に不適合の場合は、表-8, 9, 10に示した手順により、(Y-4) 1:1, (Z-4) 1:2:1, (U-4) 1:1:1:1へ進み、劣性標識遺伝子ホモ個体の同胞の優性標識遺伝子個体のアイソザイム遺伝子の分離比を検討する。劣性標識遺伝子ホモ個体と優性標識遺伝子個体とアイソザイム遺伝子の分離比が不一致であれば、各遺伝子座の配列順序は不明であるが、(A-B-D)連鎖が示唆され(Y-5), (Z-5), (U-5)と進み、それぞれ組換え価を算出する。一方、劣性標識遺伝子ホモ個体と優性標識遺伝子個体の分離比が同じであれば、アイソザイム遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在すると推測され、(A-B, B'-D)連鎖であり、(Y-6), (Z-6), (U-6)へ進み、組換え価を算出する。なお、BとB'は異なる胚致死遺伝子座の遺伝子を示し、図-2のL₁, l₁とL₂, l₂に対応すると考えてよい。なお、図-2に示したように胚致死遺伝子座の数とそれらの配列の有様によっては組換え価の算出が不能となる場合があるものと考えられる。

(i) 標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座との組換え価の推定 ((Y-5), (Z-5), (U-5))

アイソザイム遺伝子の分離比の偏りがアイソザイム遺伝子座と連鎖した別の胚致死遺伝子座に起因していないことを確かめた後、標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座との組換え価の計算に移る。この場合、(Y-3)の計算により、すでに標識遺伝子座と胚致死遺伝子座との組換え価および相引・相反の配列は判明している。

なお、標識遺伝子座、アイソザイム遺伝子座および胚致死遺伝子座の3者の連鎖の場合、図-5に示したように、1:1, 1:2:1及び1:1:1:1の3通りの分離型別に次のような組合せがある。

第1群：標識遺伝子座が中間にある場合

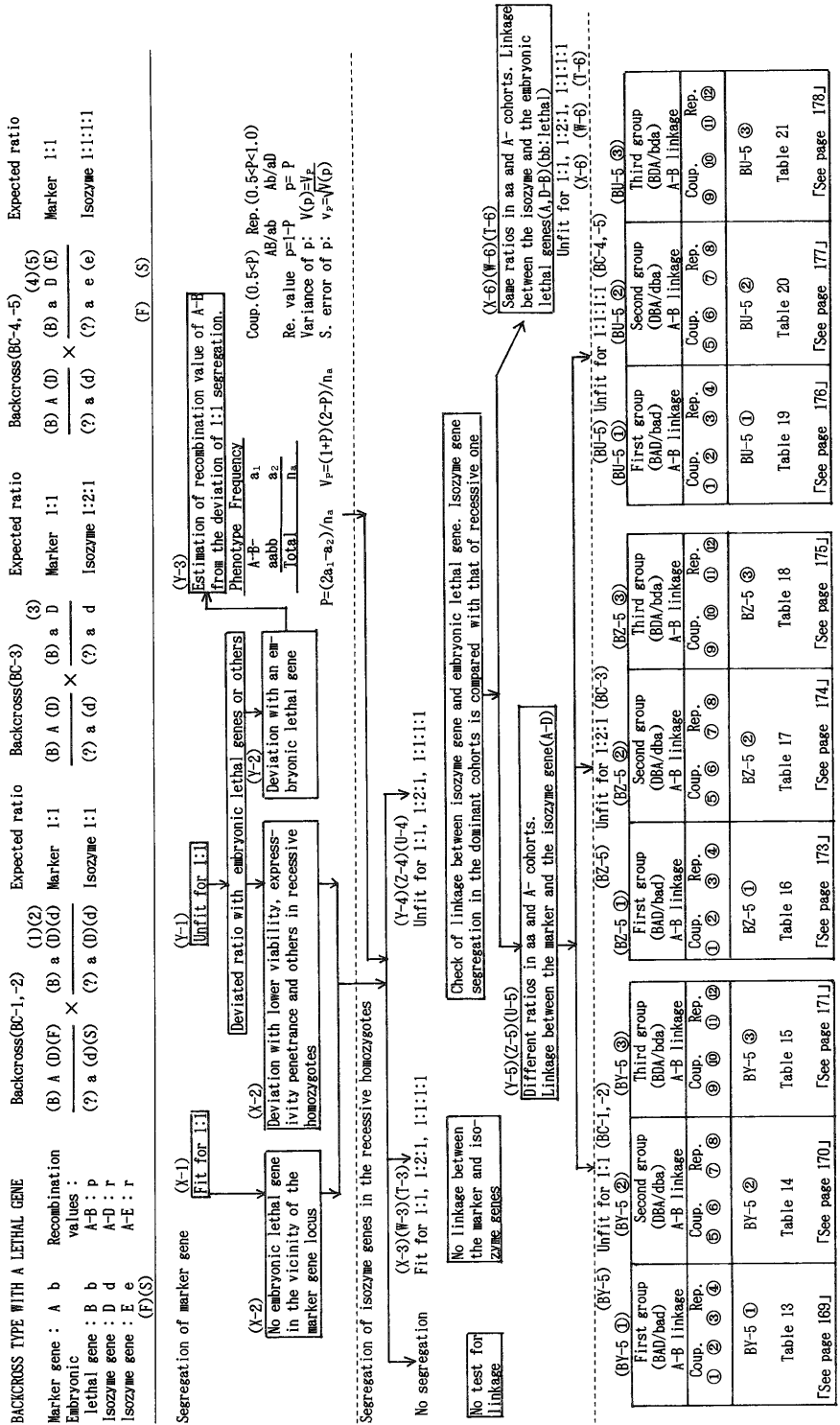


図 5 戻し交雑型において標識遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在する場合は連鎖分析

Fig. 5 「BACKCROSS TYPE TESTING WITH A LETHAL GENE IN THE VICINITY OF MARKER GENE LOCUS」

Linkage analysis by means of a bridge system of isozyme genes and restriction fragment length polymorphism (RFLP) in recessive marker homozygotes of sugi, (*Cryptomeria japonica* D. Don). In the calculation of linkage, isozyme genes can be substituted by RFLP.

標識遺伝子座と胚致死遺伝子座の相引・相反（2通り）、標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座の相引・相反（2通り）計4通り（①～④）

第2群：胚致死遺伝子座が中間にある場合

標識遺伝子座と胚致死遺伝子座の相引・相反（2通り）、標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座の相引・相反（2通り）計4通り（⑤～⑧）

第3群：アイソザイム遺伝子座が中間にある場合

標識遺伝子座と胚致死遺伝子座の相引・相反（2通り）、標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座の相引・相反（2通り）計4通り（⑨～⑫）

すなわち、標識遺伝子座と胚致死遺伝子座との組換え価、相引・相反が判明している場合、標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座の組換え価の計算は第1～3群について、それぞれ2通り、計6通りの計算を行い最適解を求める手順が必要である。

(BY-5 ①, ②, ③ (BC-1, 2)) 1:1の期待分離比の場合

表-13の戻し交雑型において、戻し交雑親 (aa) がアイソザイム遺伝子についてホモ型 (DD, dd) で、かつ遺伝子座の配列順序が、B-A-D (第1群と命名、以下同じ) の場合のアイソザイム遺伝子の期待分離比から偏った場合の組換え価の計算式を示した。なお、A-Bの組換え価を p 、A-Dの組換え価を r とした。胚致死遺伝子座のホモ型 (bb) は致死として、劣性標識遺伝子ホモ型 (aa) 個体におけるアイソザイム遺伝子型の出現確率を、表-13に示した。検定交雑親 (Aa) における各遺伝子座の相引と相反の配列を考慮する必要があり、①, ②を (A-B) の相引、③④を (A-b) の相反とした。これにより交雑実験におけるアイソザイム遺伝子型の観察数の比、(DD)/(Dd) = k あるいは (Dd)/(dd) = k として式の計算を行い、(A-D) の組換え価 r を推定した。 p はすでに既知の数値であり、標識遺伝子座との相引、相反関係も明かである。この第1群においては簡単な式、 $r = k/(1+k)$ あるいは $r = 1/(1+k)$ によって r を推定できる。

この標識遺伝子座と胚致死遺伝子座とが連鎖している場合の戻し交雑型でのアイソザイム遺伝子座との組換え価の計算式を表-13 (BY-5 ① (BC-1, 2)) にまとめて示した。すなわち3遺伝子座における2遺伝子座の相引・相反の配列によって4通り、①, ②, ③, ④の場合がある。このため既知の p とその相引あるいは相反関係および観察数の比 k を用いて試行錯誤的に、適切な遺伝子配列における組換え価 r を求める。

また、表-14 (BY-5 ② (BC-1, -2)) は胚致死遺伝子座が標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座の中間にある場合 (D-B-A) (第2群と命名、以下同じ) について、同様な方法で解析式を求めたものである。B-Dの組換え価 s を設定した。多重組換えを考慮し、干渉はないとした場合を仮定し、 $r = p + s - 2ps$ とした (Bailey 1961)。これにより、 $s = (r - p)/(1 - 2p)$ とし、aaB-DD (Dd):aaB-Dd (dd) の分離の確率を求めた。第1群と同様に相引、相反の関係により⑤, ⑥, ⑦および⑧の4通りの配列があり、それぞれについて計算式を求めた。表-14に示したように組換え価は p と k の一次式で推定できる。

さらに表-15 (BY-5 ③ (BC-1, -2)) では、アイソザイム遺伝子座が中間に位置している場合

BY-5 ① (BC-1, -2)

表-13 戻し交雑型家系 (BC) で胚致死遺伝子座が存在する第1群において、1:1のアイソザイム期待分離比からの偏りの検定による組換え価の計算方法

Table 13 Estimation of recombination values for a marker, an isozyme and a lethal genes in the first group of backcross type family. Testing of 1:1 ratio for isozyme, while p is already estimated.

Marker gene : A a
 Lethal gene : B b
 Isozyme gene : D d
 (F) (S)

$$\textcircled{1} \frac{BAD}{bad} \times \frac{BaD(d)}{baD(d)} \qquad \textcircled{2} \frac{BAAd}{baD} \times \frac{BaD(d)}{baD(d)} \qquad \textcircled{3} \frac{bAd}{BaD} \times \frac{BaD(d)}{baD(d)} \qquad \textcircled{4} \frac{bAd}{BaD} \times \frac{BaD(d)}{baD(d)}$$

Recombination values:
 A-B: p
 A-D: r

Genotypes	Probability		
I aaB-DD (Dd)	r(1+p)	(1-r)(1+p)	r(2-p)
II aaB-Dd (dd)	(1-r)(1+p)	r(1+p)	(1-r)(2-p)
Denominators for normalizing the probability	(1+p)	(1+p)	(2-p)
	I/II = k r = k/(1+k)	I/II = k r = k/(1+k)	I/II = k r = 1/(1+k)

BY-5 ② (BC-1, -2)

表-14 戻し交雑型家系 (BC) で胚致死遺伝子座が存在する第 2 群において, 1:1 のアインザイム期待分離比からの偏りの検定による組換え価の計算方法

Table 14 Estimation of recombination values for a marker, an isozyme and a lethal genes in the second group of backcross type family.
Testing of 1:1 ratio for isozyme, while p is already estimated.

Marker gene : A a
 Lethal gene : B b
 Isozyme gene : D d
 (F) (S)

⑤ $\frac{DBA}{dba} \times \frac{D(d)Ba}{D(d)ba}$ ⑥ $\frac{dBA}{Dba} \times \frac{D(d)Ba}{D(d)ba}$ ⑦ $\frac{DbA}{DBa} \times \frac{D(d)Ba}{D(d)ba}$ ⑧ $\frac{dbA}{DBa} \times \frac{D(d)Ba}{D(d)ba}$

Recombination values:
 A-B: p
 A-D: r
 B-D: s = (r-p)/(1-2p) r = p + s - 2ps

Genotypes	Probability		
I aaB-DD (Dd)	2p + s - 3ps	2s + p - 3ps	2 - 2p - 2s + 3ps
II aaB-Dd (dd)	1 - p - s + 3ps	2 - 2p - 2s + 3ps	2s + p - 3ps
Denominators for normalizing the probability	(1 + p)	(2 - p)	(2 - p)
(I)/(II) = k	$(2p + s - 3ps)/(1 - p - s + 3ps) = k$	$(2s + p - 3ps)/(2 - 2p - 2s + 3ps) = k$	$(2 - 2p - 2s + 3ps)/(2s + p - 3ps) = k$
	$2p + s - 3ps - k(1 - p - s + 3ps) = 0$	$1 - p - s + 3ps - k(2p + s - 3ps) = 0$	$2 - 2p - 2s + 3ps - k(2s + p - 3ps) = 0$
	$2p + s - 3ps - k + kp + ks - 3kps = 0$	$1 - p - s + 3ps - 2kp - ks + 3kps = 0$	$2 - 2p - 2s + 3ps - 2ks - kp + 3kps = 0$
	$(1 - 3p + k - 3kp)s + 2p - k + kp = 0$	$(3p - 1 - k + 3kp)s + 1 - p - 2kp = 0$	$(3p - 2 - 2k + 3kp)s + 2 - 2p - kp = 0$
	$s = (k - 2p - kp)/(1 - 3p + k - 3kp)$	$s = (p - 1 + 2kp)/(3p - 1 - k + 3kp)$	$s = (2p + kp - 2)/(3p - 2 - 2k + 3kp)$
	$r = p + s - 2ps$		

BY-5 ③ (BC-1, -2)
 表-15 戻し交雑型家系 (BC) で胚致死遺伝子座が存在する第3群において, 1:1のアイソザイム期待分離比からの偏りの検定による組換え価の計算方法

Table 15 Estimation of recombination values for a marker, an isozyme and a lethal genes in the third group of backcross type family.
 Testing of 1:1 ratio for isozyme, while p is already estimated.

Marker gene : A a
 Lethal gene : B b
 Isozyme gene : D d
 (F) (S)

$$\textcircled{9} \quad \frac{BDA}{bda} \times \frac{BD(d)a}{bD(d)a} \quad \textcircled{10} \quad \frac{bDA}{Bda} \times \frac{BD(d)a}{bD(d)a} \quad \textcircled{11} \quad \frac{bdA}{BDa} \times \frac{BD(d)a}{bD(d)a} \quad \textcircled{12}$$

Recombination values:
 A-B: p
 A-D: r
 B-D: s = (p-r)/(1-2r) p=r+s-2rs r=(p-s)/(1-2s) (1-r)=(1-p-s)/(1-2s)

Genotypes	Probability
I aaB-Dd (DD)	$r(2-s)$
II aab-dd (Dd)	$(1-r)(1+s)$
Denominators for normalizing the probability	$(1+p)$
(I)/(II) = k	$\frac{r(2-s)}{(1-r)(1+s)}$
	$\frac{(1-r)(1+s)}{(1-r)(2-s)}$
	$\frac{(1-r)(2-s)}{r(1+s)}$
	$(2-p)$
	$\frac{\{(1-r)(1+s)\} / \{(1-r)(2-s)\} = k}{\{(1-r)(2-s)\} / \{(1-r)(2-s)\} = k}$
	$\frac{\{(1-r)(1+s)\} / \{(1-r)(2-s)\} = k}{(p-s)(1+s) - k(1-p-s)(2-s)} = 0$
	$\frac{(1-p-s)(1+s) - k(1-p-s)(2-s)}{p-s+ps-s^2-k(2-2p-2s-s+ps+s^2)} = 0$
	$\frac{1-p-s+s-ps-s^2-k(2p-ps-2s+s^2)}{p-s+ps-s^2-k(2-2p)+3ks-kps-ks^2} = 0$
	$\frac{1-p-ps+s^2-2kp+kps+2ks-ks^2}{2-2p-2s-ps+s^2-k(1-p)+kps+ks^2} = 0$
	$\frac{A_0 s^0: 2p-k(1-p)}{A_0 s^0: 1-p-2kp}$
	$\frac{A_1 s^1: kp-p-2}{A_1 s^1: 2k+kp-p}$
	$\frac{A_2 s^2: k+1}{A_2 s^2: -(k+1)}$
	$\frac{s = (-A_1 \pm \sqrt{A_1^2 - 4A_2 A_0}) / 2A_2}{r = (p-s) / (1-2s)}$

(B-D-A) (第 3 群と命名, 以下同じ) について 4 通りの遺伝子座の配列順序⑨, ⑩, ⑪および⑫にわけて解析式を示した。この場合, B-D の組換価 s を設定した。 $p=r+s-2rs$ から $s=(p-r)/(1-2r)$ とし, $aaB-DD(Dd):aaB-Dd(dd)$ の分離の確率を求めた。両者の比 k を用い, また $r=(p-s)/(1-2s)$, $(1-r)=(1-p-s)/(1-2s)$ として s について k, p をまとめた。表-15 に示したように s の 2 次式となり, その根を求め, $r=(p-s)/(1-2s)$ で組換価が推定できる。第 1~3 群のいずれについても, p が既知であり, 且つ標識遺伝子との相引・相反の関係が明かであるので, 試行錯誤的に計算処理を行い適切な組換価 r を推定する。

この最適解の選定の一つの方法として, ロッド得点法 (日下部・服巻, 1989 (Morton, 1955) による) を検討している。これは先に記載した尤度関数を利用するものである (付属資料: 265 頁, ロッド得点法についてを参照)

$$f(y, m) = \frac{n!}{a_1! a_2! a_3! \dots a_t!} m_1^{a_1} m_2^{a_2} m_3^{a_3} \dots m_t^{a_t}$$

すなわち推定した組換価を組み込んだ $f(y, m)$ を組換価 0.5 (無連鎖) とした $f(y, m)$ での除算式の対数 (常用, 自然のいずれでも可) をとり, その価が最大のものを選定する方法である。先述の 6 通りの想定計算式を導いたそれぞれの分離の確率を用いて前記の割り算式を作成する。なお除算の際, 係数は消去されるため, 計算は容易になる。さらに, 組換価の計算の際, 不適切な推定値がでたり, 計算不能となる場合が生じるものと考えられるので, 実際には 6 通りのすべてを検定する必要はないものと推測される。

(BZ-5 ①, ②, ③ (BC-3)) 1:2:1 の期待分離比の場合

表-16, 17, 18 に結果をまとめて示した。これは両交雑親のアイソザイム遺伝子型が共にヘテロの場合で, その分離比 1:2:1 が期待されるものである。前項と同じく, 3 遺伝子座の配列順序により第 1~3 群を設定した。

第 1 群においては, B-D の組換価 $A, A=p+r-2pr$ を設定して (I) $aaB-DD$: (II) $aaB-Dd$: (III) $aaB-dd$ の分離の確率を求めた。これらの観察数について, $(I/III) = k$ として未知数 A について p, k を整理した。なお, この際 $r=(A-p)/(1-2p)$, $(1-r)=(1-p-A)/(1-2p)$ として式の計算をまとめた。表-16 BZ-5 ① (BC-3) に示したように A についての 2 次式となった。

第 2 群においては, B-D の組換価 s を設定し, $r=p+s-2ps$ から $s=(r-p)/(1-2p)$ として, s について式を計算した。表-17 BZ-5 ② (BC-3) に示したように s の 2 次式となった。

第 3 群においては, B-D の組換価 s を設定し, $p=r+s-2rs$ から $s=(p-r)/(1-2r)$ として, s について式を計算した。表-18 BZ-5 ③ (BC-3) に示したように s の 3 次式となった。

(BU-5 ①, ②, ③ (BC-4, -5)) 1:1:1:1 の期待分離比の場合

表-19, 20, 21 に結果をまとめて示した。これは両交雑親のアイソザイム遺伝子型が共にヘテロで複対立遺伝子構成の場合で, その分離比 1:1:1:1 が期待されるものである。前項と同じく, 3 遺伝子座の配列順序により第 1~3 群を設定した。

第 1 群においては, B-D の組換価 $A, A=p+r-2pr$ を設定して (I) $aaB-DE$: (II) $aaB-De$:

BZ-5 ① (BC-3)

表-16 戻し交雑型家系 (BC) で胚致死遺伝子座が存在する第1群において、1:2:1のアイソザイム期待分離比からの偏りの検定による組換えの計算方法

Table 16 Estimation of recombination values for a marker, an isozyme and a lethal genes in the first group of backcross type family.

Testing of 1:2:1 ratio for isozyme, while p is already estimated.

Marker gene : A a
 Lethal gene : B b
 Isozyme gene : D d
 (F) (S)

① $\frac{BAD}{bad} \times \frac{BaD}{bad}$ ② $\frac{BAD}{bad} \times \frac{BaD}{bad}$ ③ $\frac{bAD}{BaD} \times \frac{baD}{BaD}$ ④ $\frac{bAd}{BaD} \times \frac{bad}{BaD}$

Recombination values:
 A-B: p
 A-D: r

Genotypes	Probability
A = (p+r-2pr)	$r = (A-p)/(1-2p)$ $(1-r) = (1-p-A)/(1-2p)$
I aaB-DD	$r(1-A+pA)$ $(1-r)(p+A-pA)$ $r(1-p+pA)$ $(1-r)(1-pA)$
II aaB-Dd	$r(p+A-pA) + (1-r)(1-A-pA)$ $r(p+A-pA) + (1-r)(1-A+pA)$ $r(1-pA) + (1-r)(1-p+pA)$ $r(1-pA) + (1-r)(1-p+pA)$
III aaB-dd	$(1-r)(p+A-pA)$ $r(1-A+pA)$ $(1-r)(1-pA)$ $r(1-p+pA)$
Denominators for normalizing the probability	$(1+p)$ $(1+p)$ $(2-p)$ $(2-p)$
(I)/(III) = k	$r(1-A+pA)/\{(1-r)(p+A)\} = k$ $r(1-p+pA)/\{(1-r)(1-pA)\} = k$
	$\{(A-p)(1-A+pA)\} - k\{(1-p-A)(p+A-pA)\} = 0$ $\{(A-p)(1-p+pA)\} - k\{(1-p-A)(1-pA)\} = 0$
	$\{(1-p-A)(1+A-pA)\} / \{(A-p)(1-A+pA)\} = k$ $(1-r)(1-pA) / \{r(1-p+pA)\} = k$
	$\{(1-p-A)(1+A-pA)\} - k\{(A-p)(1-A+pA)\} = 0$ $\{(1-p-A)(1-pA)\} - k\{(A-p)(2-p-A+pA)\}$
	$A_0 A^0: kp^2 - p - kp$ $A_0 A^0: p - p^2 + kp$ $A_0 A^0: p^2 - p - k + pk$ $A_0 A^0: 1 - p + kp - kp^2$
	$A_1 A^1: 1 + p - p^2 - k - kp^2 + 3kp$ $A_1 A^1: 1 - 3p + p^2 - k - kp + kp^2$ $A_1 A^1: 1 - p - p^2 + k + kp - kp^2$ $A_1 A^1: p^2 - 1 - p - k + kp + kp^2$
	$A_2 A^2: k + p - 1 - kp$ $A_2 A^2: k + p - 1 - kp$ $A_2 A^2: p - kp$ $A_2 A^2: p - kp$
	$A = (-A_1 \pm \sqrt{A_1^2 - 4A_2A_0}) / 2A_2$ $r = (A-p)/(1-2p)$

BZ-5 ② (BC-3)

表-17 戻し交雑型家系 (BC) で胚致死遺伝子座が存在する第 2 群において, 1:2:1 のアインザイム期待分離比からの偏りの検定による組換え価の計算方法

Table 17 Estimation of recombination values for a marker, an isozyme and a lethal genes in the second group of backcross type family. Testing of 1:2:1 ratio for isozyme, while p is already estimated.

Marker gene : A a
 Lethal gene : B b
 Isozyme gene : D d
 (F)(S)

$$\textcircled{5} \quad \frac{DBA}{dba} \times \frac{DBa}{dba} \quad \textcircled{6} \quad \frac{dBA}{Dba} \times \frac{dBa}{dBa}$$

$$\textcircled{7} \quad \frac{DbA}{dBa} \times \frac{Dba}{dBa} \quad \textcircled{8} \quad \frac{dbA}{DBa} \times \frac{dba}{DBa}$$

Recombination values:
 A-B: p
 A-D: r
 B-D: s = (r-p)/(1-2p) r = p + s - 2ps s = (r-p)/(1-2p) r = p + s - 2ps

Genotypes	Probability
I aaB-DD	(1-s)(p+s-ps)
II aaB-Dd	p+(1-p)(1-2s+2s ²)
III aaB-dd	s(1-s+ps)
Denominators for normalizing the probability	(1+p)
(I)/(III) = k	{(1-s)(p+s-ps)}/{s(1-s+ps)} = k
(I)/(III) = k	{(1-s)(p+s-ps) - k{s(1-s+ps)}} = 0
(I)/(III) = k	{s(1-s+ps)}/{(1-s)(p+s-ps)} = k
(I)/(III) = k	s(1-s+ps) - k{(1-s)(p+s-ps)} = 0
A ₀ s ⁰ : p	A ₀ s ⁰ : -kp
A ₁ s ¹ : 1-2p-k	A ₁ s ¹ : 1-k+2kp
A ₂ s ² : k+p-1-kp	A ₂ s ² : k+p-1-kp
s = (-A ₁ ± √{A ₁ ² - 4A ₂ A ₀ })/2A ₁ r = p + s - 2ps	

BZ-5 ③ (BC-3)

表-18 戻し交雑型家系(BC)で胚致死遺伝子座が存在する第3群において, 1:2:1のアインザイム期待分離比からの偏りによる組換え価の計算方法

Table 18 Estimation of recombination values for a marker, an isozyme and a lethal genes in the third group of backcross type family.

Testing of 1:2:1 ratio for isozyme, while p is already estimated.

Marker gene : A a

Lethal gene : B b

Isozyme gene : D d

(F) (S)

Recombination values:

A-B: p

A-D: r

B-D: s = (p-r)/(1-2r) p=r+s-2rs

⑨

$$\frac{BDA}{bda} \times \frac{BDa}{bda}$$

⑩

$$\frac{BdA}{bDa} \times \frac{Bda}{bDa}$$

⑪

$$\frac{bDA}{Bda} \times \frac{bDa}{Bda}$$

⑫

$$\frac{bdA}{BDa} \times \frac{bda}{BDa}$$

Genotypes	Probability
I aaB-DD	$s = (p-r)/(1-2r)$ $r = (p-s)/(1-2s)$ $(1-r) = (1-p-s)/(1-2s)$
II aaB-Dd	$r(1-s)(1+s)$ $(1-r)s(2-s)$ $rs(2-s)$ $(1-r)(1-s)(1+s)$
III aaB-dd	$1-s+s^2$ $1-s+s^2$ $1-s+s^2$ $1-s+s^2$
Denominators for normalizing the probability	$r(1-s)(1+s)$ $r(1-s)(1+s)$ $(1-r)(1-s)(1+s)$ $(1-r)(1-s)(1+s)$
(I)/(III) = k	$(1+p)$ $(1+p)$ $(2-p)$ $(2-p)$
$\{r(1-s)(1+s)\}/\{(1-r)s(2-s)\} = k$	$\{rs(2-s)\}/\{(1-r)(1-s)^2\} = k$
$(p-s)(1-s) - k\{(1-p-s)s(2-s)\} = 0$	$(p-s)s(2-s) - k\{(1-p-s)(1-s^2)\} = 0$
$\{(1-r)s(2-s)\}/\{r(1-s)(1+s)\} = k$	$\{(1-r)(1-s^2)\}/\{rs(2-s)\} = k$
$\{(1-p-s)s(2-s) - k\}(p-s)(1-s^2) = 0$	$(1-p-s)(1-s^2) - k\{(p-s)s(2-s)\} = 0$
$A_0 s^0: p$	$A_0 s^0: kp - k$
$A_1 s^1: 2kp - 2k - 1$	$A_1 s^1: 2p + k$
$A_2 s^2: 3k - p - kp$	$A_2 s^2: k - p - 2 - kp$
$A_3 s^3: 1 - k$	$A_3 s^3: 1 - k$
$A_0 s^0: 1 - p$	$A_0 s^0: 1 - p$
$A_1 s^1: -1 - 2pk$	$A_1 s^1: -1 - 2pk$
$A_2 s^2: p - 1 + 2k + kp$	$A_2 s^2: p - 1 + 2k + kp$
$A_3 s^3: 1 - k$	$A_3 s^3: 1 - k$

BU-5 ① (BC-4, 5)

表-19 戻し交雑型家系 (BC) で胚致死遺伝子座が存在する第1群において、1:1:1:1のアイソザイム期待分離比からの偏りの検定による組換え価の計算方法

Table 19 Estimation of recombination values for a marker, an isozyme and a lethal genes in the first group of backcross type family.
Testing of 1:1:1:1 ratio for isozyme, while p is already estimated.

Marker gene : A a
 Lethal gene : B b
 Isozyme gene : D d E e
 (F) (S)

Recombination values:
 A-B: p
 A-D: r

$$\textcircled{1} \quad \frac{BAD}{bad} \times \frac{BaE}{bae}$$

$$\textcircled{2} \quad \frac{BAD}{bad} \times \frac{Bae}{baE}$$

$$\textcircled{3} \quad \frac{bAD}{BaD} \times \frac{BaE}{bae}$$

$$\textcircled{4} \quad \frac{bAd}{BaD} \times \frac{Bae}{baE}$$

Genotypes	Probability
A = (p+r-2pr)	A-p = r(1-2p) r = (A-p)/(1-2p)
I aaB-DE	r(1-A+pA)
II aaB-De	r(p+A-pA)
III aaB-dE	(1-r)(p-A+pA)
IV aaB-de	(1-r)(p+A-pA)
Denominators for normalizing the probability	(1+p)
(I)/(IV) = k	{r(1-A+pA)/(1-r)(A+p(1-A))} = k
(A-p)/(1-A+pA) = k(1-p-A)(A+p(1-A)) = 0	{(1-r)(A+p-pA)/r(1-A+pA)} = k
	(1-p-A)(A+p-pA) - k{(A-p)(1-A+pA)} = 0
A ₀ A ⁰ : kp ² - p - kp	A ₀ A ⁰ : p - p ² + kp
A ₁ A ¹ : 1 + p - p ² - k + 3kp - kp ²	A ₁ A ¹ : 1 - 3p + p ² - k - kp + kp ²
A ₂ A ² : k + p - 1 - kp	A ₂ A ² : k + p - 1 - kp
A = (-A ₁ ± √{A ₁ ² - 4A ₂ A ₀ })/2A ₂	r = (A-p)/(1-2p)

BZ-5 ② (BC-4, -5)

表-20 戻し交雑型家系(BC)で胚致死遺伝子座が存在する第1群において, 1:1:1:1のアイソザイム期待分離比からの偏りの検定による組換えの計算方法

Table 20 Estimation of recombination values for a marker, an isozyme and a lethal genes in the second group of backcross type family.

Testing of 1:1:1:1 ratio for isozyme, while p is already estimated.

Marker gene : A a
 Lethal gene : B b
 Isozyme gene : D d E e
 (F) (S)

$$\text{⑤} \quad \frac{DBA}{dba} \times \frac{EBa}{eba}$$

$$\text{⑥} \quad \frac{dBA}{Dba} \times \frac{eBa}{Eba}$$

$$\text{⑦} \quad \frac{dBa}{DbA} \times \frac{eBa}{eba}$$

$$\text{⑧} \quad \frac{DBa}{dbA} \times \frac{EBa}{eba}$$

Recombination values:

A-B: p
 A-D: r
 B-D(E): $s = (r-p)/(1-2p)$ $r = p + s - 2ps$ $s = (r-p)/(1-2p)$

Genotypes	Probability
I aaB-DE	$(1-s)(p+s-ps)$ $s(1-s+ps)$ $s(1-ps)$ $(1-s)(1-p+ps)$
II aaB-De	$\{ps(1-s) + ss(1-p) + p(1-s)(1-s)\}$ $\{ps(1-s) + (1-p)(1-s)(1-s) + pss\}$ $\{s(1-p)(1-s) + p(1-s)(1-s) + ss(1-p)\}$ $\{s(1-p)(1-s) + p(1-s)(1-s) + ss(1-p)\}$
III aaB-dE	$\{ps(1-s) + (1-p)(1-s)(1-s) + pss\}$ $\{ps(1-s) + ss(1-p) + p(1-s)(1-s)\}$ $\{s(1-p)(1-s) + p(1-s)(1-s) + ss(1-p)\}$ $\{s(1-p)(1-s) + p(1-s)(1-s) + ss(1-p)\}$
IV aaB-de	$s(1-s+ps)$ $(1-s)(p+s-ps)$ $(1-s)(1-p+ps)$ $s(1-ps)$
Denominators for normalizing the probability	$(1+p)$ $(1+p)$ $(2-p)$ $(2-p)$
$(I)/(IV) = k$	$\{(1-s)(p+s-ps)/s(1-s+ps)\} = k$ $\{s(1-ps)/(1-s)(1-p+ps)\} = k$
$(1-s)(p+s-ps) - ks(1-s+ps) = 0$	$s(1-ps) - k(1-s)(1-p+ps) = 0$
$\{s(1-s+ps)/\{(1-s)(p+s-ps)\} = k$	$\{(1-s)(1-p+ps)/s(1-ps)\} = k$
$s(1-s+ps) - k\{(1-s)(p+s-ps)\} = 0$	$(1-s)(1-p+ps) - ks(1-ps) = 0$
$A_0 s^0: p$	$A_0 s^0: -kp$
$A_1 s^1: 1-2p-k$	$A_1 s^1: 1-k+2kp$
$A_2 s^2: p-1+k-kp$	$A_2 s^2: p-1+k-kp$
$s = (-A_1 \pm \sqrt{A_1^2 - 4A_2A_0})/2A_2$	$r = p + s - 2ps$
	$A_0 s^0: 1-p$
	$A_1 s^1: 2p-1-k$
	$A_2 s^2: kp-p$

BZ-5 ③ (BC-4, -5)

表-21 戻し交雑型家系 (BC) で胚致死遺伝子座が存在する第3群において, 1:1:1:1のアイソザイム期待分離比からの偏りの検定による組換え価の計算方法

Table 21 Estimation of recombination values for a marker, an isozyme and a lethal genes in the third group of backcross type family. Testing of 1:1:1:1 ratio for isozyme, while p is already estimated.

Marker gene : A a
 Lethal gene : B b
 Isozyme gene : D d E e
 (F) (S)

$$\textcircled{9} \quad \frac{BDA}{bda} \times \frac{BEa}{bea}$$

$$\textcircled{10} \quad \frac{BdA}{Bda} \times \frac{BEa}{Bea}$$

$$\textcircled{12} \quad \frac{BDa}{bdA} \times \frac{BEa}{bea}$$

Recombination values:
 A-B: p
 A-D: r
 B-D(E): s = (p-r)/(1-2r) p=r+s-2rs

Genotypes	Probability
I aaB-DE	$s = (p-r)/(1-2r)$ $r = (p-s)/(1-2s)$ $(1-r) = (1-p-s)/(1-2s)$
II aaB-De	$r(1-s)(1+s)$ $s(1-r)(2-s)$ $(1-r)(1-s)(1+s)$
III aaB-dE	$r(1-s+s^2)$ $(1-r)(1-s+s^2)$ $r(1-s+s^2)$
IV aaB-de	$(1-r)(1-s+s^2)$ $r(1-s+s^2)$ $(1-r)(1-s)(1+s)$
Denominators for normalizing the probability	$(1+p)$ $(1+p)$ $(2-p)$
(I)/(IV) = k	$\{r(1-s^2)/(1-r)s(2-s)\} = k$ $\{(1-r)s(2-s)/r(1-s^2)\} = k$ $\{rs(2-s)/(1-r)(1-s^2)\} = k$
	$(p-s)(1-s^2) - ks(2-s)(1-p-s) = 0$ $s(2-s)(1-p-s) - k(p-s)(1-s^2) = 0$ $(p-s)(2s-s^2) - k((1-p-s)(1-s^2)) = 0$
	$A_0 s^0: p$ $A_0 s^0: -kp$ $A_0 s^0: 1-p$
	$A_1 s^1: 2kp - 2k - 1$ $A_1 s^1: 2p + k$ $A_1 s^1: -1 - 2kp$
	$A_2 s^2: 3k - kp - p$ $A_2 s^2: p - 3 + kp$ $A_2 s^2: p - 1 + 2k + kp$
	$A_3 s^3: 1 - k$ $A_3 s^3: 1 - k$ $A_3 s^3: 1 - k$

(Ⅲ) aaB-dE: (Ⅳ) aaB-de の分離の確率を求めた。これらの実測数について、 $(I/IV)=k$ として未知数 A について p, k を整理した。なお、この際 $r=(A-p)/(1-2p)$, $(1-r)=(1-p-A)/(1-2p)$ として式の計算をまとめた。表-19 BU-5 ① (BC-4, -5) に示したように A についての 2 次式となった。

第 2 群においては、B-D の組換え価 s を設定し、 $r=p+s-2ps$ から $s=(r-p)/(1-2p)$ として、s について式を計算した。表-20 BU-5 ② (BC-4, -5) に示したように、s の 2 次式となった。

第 3 群においては、B-D の組換え価 s を設定し、 $p=r+s-2rs$ から $s=(p-r)/(1-2r)$ として、s について式を計算した。表-21 BU-5 ③ (BC-4, -5) に示したように、s の 3 次式となった。

以上、戻し交雑型において標識遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在し、かつアイソザイム遺伝子座と連鎖している場合、アイソザイム遺伝子の分離比 1:1, 1:2:1 あるいは 1:1:1:1 の場合について、標識遺伝子座と胚致死遺伝子座との関係を明らかにした後、6 通りの計算を行い、かつロード得点法により適切な組換え価 r を推定するものである。

(ii) アイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座との組換え価の推定

さらに、標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座との連鎖がなく、かつアイソザイム遺伝子座の近傍に別の胚致死遺伝子座が存在する場合、その連鎖計算方法は図-4 の (X-6) (W-6) (T-6) と全く同じになる。

2) 自殖型における組換え価の計算方法

(1) 標識遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在しない場合の組換え価の計算方法

図-6 に標識遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在しない場合、また劣性標識遺伝子ホモ個体の生存・浸透度等に異常がない場合の連鎖計算の流れを示した。この図は図-3 の構成とほぼ同じであり、その左側の系列の計算方法を詳細に記載したものである。すなわち、この系列は標識遺伝子の分離比が 3:1 に適合するものである。アイソザイム遺伝子の分離においては、無分離と 1:1, 1:2:1 及び 1:1:1:1 の 4 通りが期待される。無分離の場合は連鎖関係は不明である。1:1 (X-3), 1:2:1 (W-3) あるいは 1:1:1:1 (T-3) に適合した場合には標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座とは連鎖していない。

期待分離比に不適合の場合は、1:1 (X-4), 1:2:1 (W-4), 1:1:1:1 (T-4) へ進み、劣性標識遺伝子ホモ個体の同胞の優性標識遺伝子個体のアイソザイム遺伝子の分離比を検討する(表-8, 9, 10参照)。劣性標識遺伝子ホモ個体と優性標識遺伝子個体との分離比が不一致であれば、(A-D) 連鎖が示唆され (X-5), (W-5) (T-5) と進み、それぞれ組換え価を算出する。分離比が同じであれば、アイソザイム遺伝子近傍に胚致死遺伝子が存在すると推測され、(B-D) 連鎖であり、(X-6) (W-6) (T-6) へ進み、組換え価を算出する。なお、胚致死遺伝子の有様によっては組換え価の算出が不能となる場合があるものと考えられる。

(i) 標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座との組換え価の推定 ((X-5), (W-5), (T-5))

自殖型において、アイソザイム遺伝子の分離比が 1:1 に不適合で (X-4), かつアイソザイム遺

SELFING TYPE WITH NO LETHAL GENE

Marker gene: A a Recombination values: (1)(2)
 Embryonic lethal gene: B b A-D: P
 Isozyme gene: D d A-D: P
 Isozyme gene: E e A-E: r

Selfing type(SC-1,-2) Expected ratio Selfing type(SC-3) Expected ratio Selfing type(SC-4,-5) Expected ratio

(B) A (D)(F) (B) A D (d) Marker 3:1 (B) A (D) (B) A D (E) Marker 3:1 (B) A (D) (B) A D (E) Marker 3:1

(?) a (d)(S) Isozyme 1:1 (?) a (d) (?) a d Isozyme 1:2:1 (?) a (d) (?) a e (e) Isozyme 1:1:1:1

(F)(S)

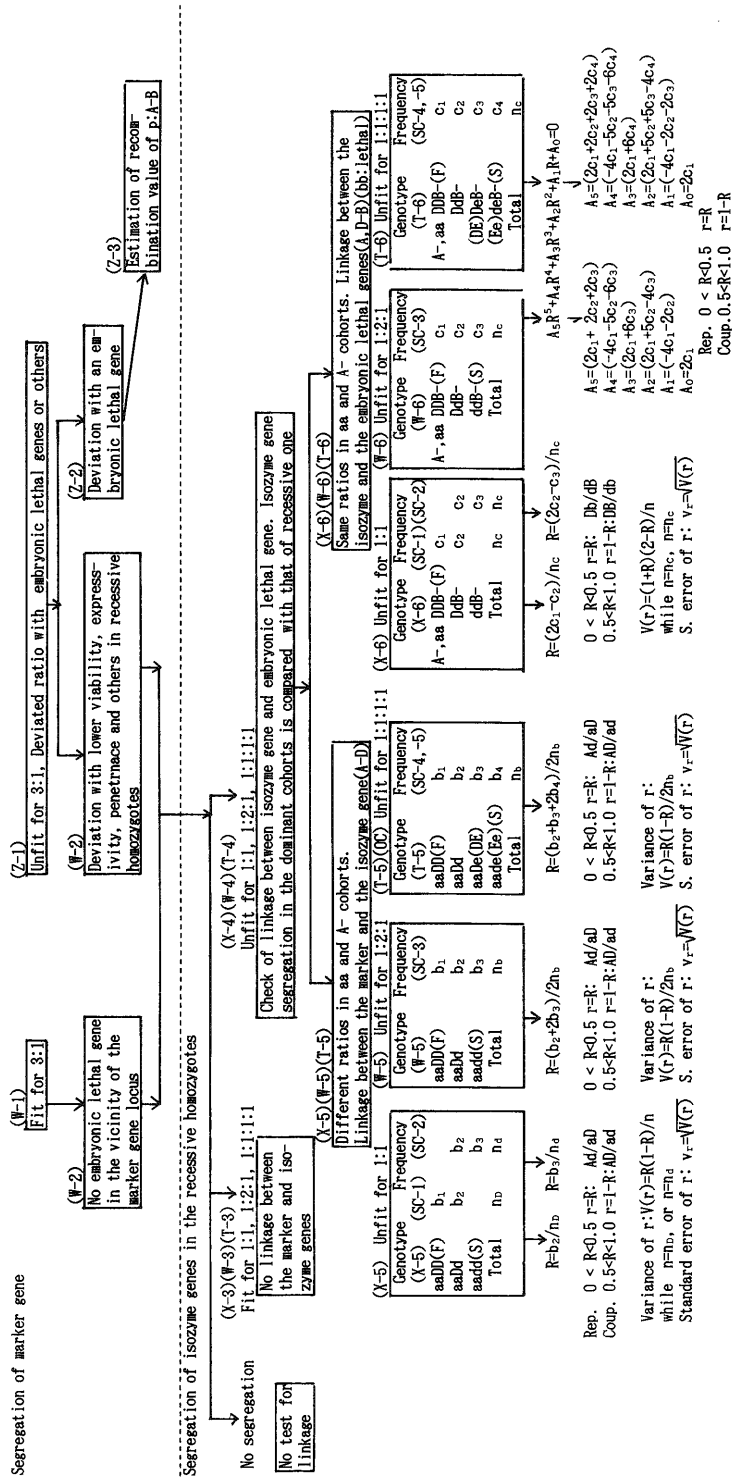


図-6 自殖型において標識遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在しない場合の連鎖分析
 Fig. 6 「SELFING TYPE TESTING WITH NO LETHAL GENE IN THE VICINITY OF MARKER GENE LOCUS」
 Linkage analysis by means of a bridge system of isozyme genes and restriction fragment length polymorphism (RFLP) in recessive marker homozygotes of sugi, (*Cryptomeria japonica* D. Don). In the calculation of linkage, isozyme genes can be substituted by RFLP.

伝子座の近傍に胚致死遺伝子座はないと判断される場合、(X-5)へ進む。交雑に用いた両個体のアイソザイム遺伝子型のコモとヘテロの組合せによって、優性型(DD:Dd)と優性型・劣性型(Dd:dd)の分離比が期待され、図-6の(X-5)、(SC-1)と(SC-2)の計算方法によってA-Dの組換え価を推定する。

(X-5) (SC-1, SC-2) 1:1の期待分離比の場合

これは図-4の戻し交雑型の(BC-1)、(BC-2)の場合と全く同じである。

(W-5) (SC-3) 1:2:1の期待分離比の場合

アイソザイム遺伝子の分離比が1:2:1となる交雑である。A-Dの連鎖がある場合、aa個体におけるアイソザイムの分離比から組換え価は次の方法によって計算される。

分離比	Dd	:	Dd	:	dd	計	
観察数	b ₁		b ₂		b ₃	n _b	R=(b ₂ +2b ₃)/(2n _b)
0 < R < 0.5	r=R	:	Ad/aD (相反)		rの分散の推定値	V(r)=R(1-R)/(2n _b)	
0.5 < R < 1.0	r=1-R	:	AD/ad (相反)		rの標準誤差	Vr=√V(r)	

(T-5) (SC-4, -5) 1:1:1:1の期待分離比の場合

アイソザイム遺伝子の分離比が1:1:1:1となる交雑である。A-Dの連鎖がある場合、aa個体におけるアイソザイムの分離比から組換え価は次の方法によって計算される。

分離比	DE	:	De	:	dE	:	de	計
観察数	b ₁		b ₂		b ₃		b ₄	n _b R=(b ₂ +b ₃ +2b ₄)/(2n _b)
0 < R < 0.5	r=R	:	Ad/aD (相反)		rの分散の推定値		V(r)=R(1-R)/(2n _b)	
0.5 < R < 1.0	r=1-R	:	AD/ad (相反)		rの標準誤差		Vr=√V(r)	

(ii)アイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座との組換え価の推定 ((X-6), (W-6), (T-6))

表-8, 9, 10に示したように標識遺伝子の分離比が期待分離比に適合し、アイソザイム遺伝子の分離が期待分離比と不適合の場合、劣性標識遺伝子ホモ個体の同胞の優性標識遺伝子個体のアイソザイム遺伝子分離比を比較して、①不一致であれば、(A-D)連鎖が示唆され、②一致すれば、(A, D-B)連鎖、すなわちアイソザイム遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在するものと考えられる。図-6の右・下段に②の場合の連鎖組換え価の推定方法を示した。すなわち1:1に不適合の場合は、(X-6 SC-1, SC-2) (図-6および附属資料: 232頁(SC-1), 234頁(SC-2)参照)。また1:2:1に不適合の場合は(W-6 SC-3)へ進み、1:1:1:1に不適合の場合には(T-6 SC-4, -5)の方法によって、組換え価を推定する(図-6および附属資料: 235頁(SC-3), 240頁(SC-4, -5)参照)。なお、この場合の計算方法は、図-4の戻し交雑の場合と全く同じである。

(2) 標識遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在する場合の組換え価の計算方法

図-7に標識遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在する場合、また劣性標識遺伝子ホモ個体の生存・浸透度等に異常がある場合の連鎖計算の流れを示した。この図は図-3の構成とはほぼ同じであり、その右側の系列の計算方法を詳細に記載したものである。すなわち、この系列は標識遺伝子の

分離比が 3:1 に適合しないものである。先に記述したように、この標識遺伝子についての分離比の異常が、劣性標識遺伝子ホモ個体の生存力、浸透率あるいは表現度の低下によるものであれば ((X-2), (W-2), (T-2)) から図-6 へ戻り (X-3, 4, 5, 6), (W-3, 4, 5, 6), (T-3, 4, 5, 6) の流れ図に沿って計算処理を進める。

(i) 標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座との組換え価の推定 ((Y-5), (Z-5), (U-5))

アイソザイム遺伝子の分離比の偏りがアイソザイム遺伝子座と連鎖した胚致死遺伝子座に起因していないことを確かめた後、標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座との連鎖計算に移る。この場合、(Y-3) の計算により、すでに標識遺伝子座と胚致死遺伝子座との組換え価および相引・相反の配列は判明している。

なお、標識遺伝子座、アイソザイム遺伝子座および胚致死遺伝子座の 3 者が連鎖している場合、図-7 に示したように 1:1, 1:2:1 及び 1:1:1:1 の 3 通りの分離型別に 3 つの遺伝子座配列群がある。

すなわち、戻し交雑型の場合と同じく、第 1 群、第 2 群、第 3 群の遺伝子座配列がある。標識遺伝子座と胚致死遺伝子座との組換え価、相引・相反が判明している場合、標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座の連鎖計算は相引あるいは相反の第 1~3 群について、それぞれ 2 通り、計 6 通りの計算を行い最適な解を求める手順が必要である。

(SY-5 ①, ②, ③ (SC-1, -2)) 1:1 の期待分離比の場合

表-22 に自殖型において、一方の交雑親 (Aa) がアイソザイム遺伝子についてホモ型 (DD, dd) で、かつ遺伝子座の配列順序が、B-A-D (第 1 群と命名、以下同じ) の場合のアイソザイム遺伝子の期待分離比からの偏りによる連鎖分析の式を示した。なお、A-B の組換え価を p, A-D の組換え価を r とした。胚致死遺伝子ホモ型 (bb) は致死として、劣性標識遺伝子座ホモ型 (aa) 個体におけるアイソザイム遺伝子型の出現確率を、表-22 に示した。交雑親 (Aa) における各遺伝子座の相引と相反の配列を考慮する必要があり、①, ②を (A-B) の相引、③④を (A-b) の相反とした。これにより交雑実験におけるアイソザイム遺伝子型の観察数の比、(DD)/(Dd)=k あるいは (Dd)/(dd)=k とし式計算を行い、A-D の組換え価 r を推定した。p はすでに既知の数値であり、標識遺伝子座との相引、相反関係も明らかである。この第 1 群においては簡単な式、 $r=k/(1+k)$ あるいは $r=1/(1+k)$ によって r を推定できる。この標識遺伝子座と胚致死遺伝子座とが連鎖している場合の自殖型でのアイソザイム遺伝子座との組換え価の計算式を表-22 (SY-5 ① (SC-1, -2)) にまとめて示した。すなわち 3 遺伝子座における 2 遺伝子座の相引・相反の配列によって 4 通り、①, ②, ③, ④の場合がある。このため既知の p とその相引あるいは相反関係および観測数の比 k を用いて試行錯誤的に、適切な遺伝子配列における組換え価 r を求める。

また、表-23 (SY-5 ② (SC-1, -2)) は胚致死遺伝子座が標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座の間にある場合 (D-B-A) (第 2 群と命名、以下同じ) について、同様な方法で計算式を求めたものである。B-D の組換え価 s を設定した。Bailey (1961) の組換えに干渉が働かないとした仮定を用い、 $r=p+s-2ps$ とした。これにより、 $s=(r-p)/(1-2p)$ とし、aaB-DD(Dd):aaB-Dd(dd)

SY-5 ① (SC-1, 2)

表-22 自殖型交雑型家系 (SC) で胚致死遺伝子座が存在する第 1 群において, 1:1 のアインザイム期待分離比からの偏りの検定による組換え価の計算方法

Table 22 Estimation of recombination values for a marker, an isozyme and a lethal genes in the first group of selfing type family.
Testing of 1:1 ratio for isozyme, while p is already estimated.

Marker gene : A a
 Lethal gene : B b
 Isozyme gene : D d
 (F) (S)

$$\textcircled{1} \quad \frac{\text{BAD}(d)}{\text{baD}(d)} \times \frac{\text{BAD}}{\text{bad}}$$

$$\textcircled{2} \quad \frac{\text{BAD}(d)}{\text{baD}(d)} \times \frac{\text{BAD}}{\text{baD}}$$

$$\textcircled{3} \quad \frac{\text{bAD}(d)}{\text{BaD}(d)} \times \frac{\text{bAD}}{\text{Bad}}$$

$$\textcircled{4} \quad \frac{\text{bAD}(d)}{\text{BaD}(d)} \times \frac{\text{bAD}}{\text{BaD}}$$

Recombination values:
 A-B: p
 A-D(d): r

Genotypes	Probability
I aaB-DD(Dd)	$p(1-r)(2-p)$
II aaB-Dd(dd)	$pr(2-p)$
Denominators for normalizing the probability	$p(2-p)$
(I)/(II) = k	$\frac{\{pr(2-p)\}/\{p(1-r)(2-p)\}}{r/(1-r)} = k$
	$r = k/(k+1)$
	$\frac{\{p(1-r)(2-p)\}/\{pr(2-p)\}}{\{r/(1-r)\}/\{r/(1-r)(1+p)\}} = k$
	$r/(1-r) = k$
	$r = 1/(k+1)$
	$\frac{r(1-p)(1+p)}{(1-r)(1-p)(1+p)} = k$
	$\frac{r}{(1-r)} = k$
	$k = k/(k+1)$
	$\frac{(1-r)(1-p)(1+p)}{r(1-p)(1+p)}$
	$(1-p^2)$
	$(1-p^2)$

SY-5 ② (SC-1, -2)

表-23 自殖型交雑型家系 (SC) で胚致死遺伝子座が存在する第1群において, 1:1のアイソザイム期待分離比からの偏りの検定による組換え価の計算方法

Table 23 Estimation of recombination values for a marker, an isozyme and a lethal genes in the first group of selfing type family.

Testing of 1:1 ratio for isozyme, while p is already estimated.

Marker gene : A a
 Lethal gene : B b
 Isozyme gene : D d
 (F) (S)

$$\textcircled{5} \quad \frac{(d)DBA}{(d)Dba} \times \frac{DBA}{dba} \quad \textcircled{6} \quad \frac{(d)DBA}{(d)Dba} \times \frac{dBA}{Dba} \quad \textcircled{7} \quad \frac{(d)DbA}{(d)DBa} \times \frac{DbA}{dBa} \quad \textcircled{8} \quad \frac{(d)DbA}{(d)DBa} \times \frac{dbA}{DBa}$$

Recombination values:
 A-B: p
 A-D: r
 B-D: s = (r-p)/(1-2p) r = p + s - 2ps

Genotypes	Probability
I aaB-DD (Dd)	p(1-ps)
II aaB-Dd (dd)	p(1-p+ps)
Denominators for normalizing the probability	p(2-p)
(I)/(II) = k	{p(1-ps)}/(p(1-p+ps)) = k
1-ps-k(1-p+ps) = 0	1-p+ps-k(1-ps) = 0
1-ps-k+kp-kps = 0	1-p+ps-k+kps = 0
1-k+kp-(p+kp)s = 0	1-p-k+p(k+1)s = 0
s = (1-k+kp)/p(k+1)	s = (k+p-1)/p(k+1)
r = p + s - 2ps	

の分離の確率を求めた。第1群と同様に相引、相反の関係により⑤、⑥、⑦および⑧の4通りの配列があり、それぞれについて計算式を求めた。表-23に示したように組換え価は p と k の一次式で推定できる。

さらに表-24 (SY-5 ③ (SC-1, -2)) はアイソザイム遺伝子座が中間に位置している場合 (B-D-A) (第3群と命名, 以下同じ) の4通りの遺伝子座の配列順序⑨、⑩、⑪および⑫において計算式を示した。この場合、B-Dの組換え価 s を設定した。 $p=r+s-2rs$ から $s=(p-r)/(1-2r)$ とし、 $aaB-DD(Dd):aaB-Dd(dd)$ の分離の確率を求めた。両者の比 k を用い、また $r=(p-s)/(1-2s)$ 、 $(1-r)=(1-p-s)/(1-2s)$ として s について k 、 p をまとめた。表-24に示したように s の2次式となり、その根を求め、 $r=(p-s)/(1-2s)$ で組換え価を推定できる。第1～3群のいずれについても、 p が既知であり、且つ標識遺伝子座との相引・相反の関係が明らかであるので、試行錯誤的に計算処理を行い適切な組換え価 r を推定する。

(SZ-5 ①, ②, ③ (SC-3)) 1:2:1の期待分離比の場合

表-25, 26, 27に結果をまとめて示した。これは両交雑親のアイソザイム遺伝子型が共にヘテロの場合で、その分離比1:2:1が期待されるものである。前項と同じく、3遺伝子座の配列順序により第1～3群を設定した。

第1群においては、A-B, A-Dの組換え価 p 、 r を設定して (I) $aaB-DD$: (II) $aaB-Dd$: (III) $aaB-dd$ の分離の確率を求めた。これらの観察数について、 $(II/I)=k_1$ 、 $(II/III)=k_2$ 、 $(I/III)=k_3$ として未知数 r について p 、 k を整理した。表-25 SZ-5 ① (SC-3) に示したように r についての1次式となった。

第2群においては、B-Dの組換え価 s を設定し、 $r=p+s-2ps$ から $s=(r-p)/(1-2p)$ として、 s について式を計算した。表-26 SZ-5 ② (SC-3) に示したように、 s の2次式となった。

第3群においては、B-Dの組換え価 s を設定し、 $p=r+s-2rs$ から $s=(p-r)/(1-2r)$ として、 s について式を計算した。表-27 SZ-5 ③ (SC-3) に示したように s の3次式となった。

(SU-5 ①, ②, ③ (SU-4, -5)) 1:1:1:1の期待分離比の場合

表-28, 29, 30に結果をまとめて示した。これは両交雑親のアイソザイム遺伝子型が共にヘテロで複対立遺伝子構成の場合で、その分離比1:1:1:1が期待されるものである。前項と同じく、3遺伝子座の配列順序により第1～3群を設定した。

第1群においては、A-B, A-Dの組換え価 p 、 r を設定して、(I) $aaB-DE$: (II) $aaB-De$: (III) $aaB-dE$: (IV) $aaB-de$ の分離の確率を求めた。これらの観察数について、 $(II/I)=k_1$ 、 $(III/IV)=k_2$ 、 $(I/IV)=k_3$ として未知数 r について p 、 k を整理した。表-28 SU-5 ① (SC-4, -5) に示したようにAについての1次式となった。

第2群においては、B-Dの組換え価 s を設定し、 $r=p+s-2ps$ から $s=(r-p)/(1-2p)$ として、 s について式を計算した。表-29 SU-5 ② (SC-4, -5) に示したように、 s の2次式となった。

第3群においては、B-Dの組換え価 s を設定し、 $p=r+s-2rs$ から $s=(p-r)/(1-2r)$ として、 s について式を計算した。表-30 SU-5 ③ (SC-4, -5) に示したように s の3次式となった。

SY-5 ③ (SC-1, -2)
 表-24 自殖型交雑型家系 (SC) で胚致死遺伝子座が存在する第 3 群において, 1 : 1 のアイソザイム期待分離比からの偏りの検定による組換えの計算方法

Table 24 Estimation of recombination values for a marker, an isozyme and a lethal genes in the third group of selfing type family.
 Testing of 1 : 1 ratio for isozyme, while p is already estimated.

Marker gene : A a
 Lethal gene : B b
 Isozyme gene : D d
 (F) (S)

$$\textcircled{9} \quad \frac{BD(d)A}{bD(d)a} \times \frac{BDA}{bda} \quad \textcircled{10} \quad \frac{BD(d)A}{bD(d)a} \times \frac{BdA}{bDa} \quad \textcircled{11} \quad \frac{bD(d)A}{BD(d)a} \times \frac{bDA}{BDa}$$

Recombination values:
 A-B: p
 A-D: r
 B-D: s = (p-r)/(1-2r) p=r+s-2rs r=(p-s)/(1-2s) (1-r)=(1-p-s)/(1-2s)

Genotypes	Probability
I aaB-DD (Dd)	$r(1-s+ps)$
II aaB-Dd (Dd)	$(1-r)(p+s-ps)$
Denominators for normalizing the probability	$p(2-p)$
(I)/(II) = k	$\frac{r(1-s+ps)}{(1-r)(p+s-ps)}$
(p-s)(1-s+ps) - k(1-p-s)(p+s-ps) = 0	$\frac{r(1-s+ps)}{(1-r)(p+s-ps)} = k$
{(1-r)(p+s-ps)}/r(1-s+ps) = k	$\frac{(1-r)(p+s-ps)}{r(1-s+ps)} = k$
(1-p-s)(p+s-ps) - k(p-s)(1-s+ps) = 0	$\frac{(1-r)(p+s-ps)}{(1-r)(p+s-ps)} = k$
{r(1-p+ps)}/{(1-r)(1-ps)} = k	$\frac{r(1-p+ps)}{(1-r)(1-ps)} = k$
(p-s)(1-p+ps) - k(1-p-s)(1-ps) = 0	$\frac{r(1-p+ps)}{(1-r)(1-ps)} = k$
{(1-r)(1-ps)}/r(1-p+ps) = k	$\frac{(1-r)(1-ps)}{r(1-p+ps)} = k$
(1-p-s)(1-ps) - k(p-s)(1-p+ps) = 0	$\frac{(1-r)(1-ps)}{(1-r)(1-ps)} = k$
$A_0 s^0: p(1-k+kp)$	$A_0 s^0: p(1-p)+k(p-1)$
$A_1 s^1: p^2-p-1-k+3kp-kp^2$	$A_1 s^1: p^2+p-1+k+kp+kp^2$
$A_2 s^2: 1-p+k-kp$	$A_2 s^2: p-1+kp-k$
$s = (-A_1 \pm \sqrt{A_1^2 - 4A_2A_0}) / 2A_2$	$r = (p-s) / (1-2s)$

SZ-5 ① (SC-3)
 表-25 自殖型交雑型家系 (SC) で胚致死遺伝子座が存在する第1群において、1:2:1のアイソザイム期待分離比からの偏りの検定による組換えの計算方法

Table 25 Estimation of recombination values for a marker, an isozyme and a lethal genes in the first group of selfing type family.
 Testing of 1:1 ratio for isozyme, while p is already estimated.

Marker gene : A a
 Lethal gene : B b
 Isozyme gene : D d
 (F) (S)
 Recombination values:
 A-B: p
 A-D: r

① $\frac{BAD}{bad}$ ② $\frac{BAD}{bad}$ ③ $\frac{bAD}{BaD}$ ④ $\frac{bAd}{BaD}$

Genotypes	Probability
I aaB-DD	$pr^2(2-p)$
II aaB-Dd	$2pr(1-r)(2-p)$
III aaB-dd	$p(1-r)(1-r)(2-p)$
Denominators for normalizing the probability	$p(2-p)$
(II)/(I) = k ₁	$\frac{2pr(1-r)(2-p)/pr^2(2-p)}{p(1-r)(1-r)(2-p)} = k_1$ $k_1 = 2r/(1-r)$ $r(k_1+2) = 2$ $r = 2/(2+k_1)$
(II)/(III) = k ₂	$\frac{2pr(1-r)(2-p)/p(1-r)(1-r)(2-p)}{p(1-r)(1-r)(2-p)} = k_2$ $k_2 = 2r/(1-r)$ $k_2(1-r) = 2r$ $r(k_2+2) = k_2$ $r = k_2/(2+k_2)$
(I)/(III) = k ₃	$\frac{pr^2(2-p)/p(1-r)(1-r)(2-p)}{p(1-r)(1-r)(2-p)} = k_3$ $k_3 = r^2/(1-r)^2$ $k_3(1-r)^2 = r^2$ $(k_3-1)r^2 - 2k_3r + k = 0$
(I)/(II) = k ₁	$\frac{pr^2(2-p)/2pr(1-r)(2-p)}{2pr(1-r)(2-p)} = k_1$ $k_1 = 2r/(1-r)$ $k_1r = 2 - 2r$ $r(k_1+2) = 2$ $r = 2/(2+k_1)$
(II)/(I) = k ₂	$\frac{2pr(1-r)(2-p)/p(1-r)(1-r)(2-p)}{p(1-r)(1-r)(2-p)} = k_2$ $k_2 = 2r/(1-r)$ $k_2(1-r) = 2r$ $r(k_2+2) = k_2$ $r = k_2/(2+k_2)$
(I)/(III) = k ₃	$\frac{pr^2(2-p)/p(1-r)(1-r)(2-p)}{p(1-r)(1-r)(2-p)} = k_3$ $k_3 = r^2/(1-r)^2$ $k_3(1-r)^2 = r^2$ $(k_3-1)r^2 - 2k_3r + k = 0$
(I)/(II) = k ₁	$\frac{pr^2(1-p)(1+p)/(2r(1-r)(1-p)(1+p))}{2r(1-r)(1-p)(1+p)} = k_1$ $k_1 = 2r/(1-r)$ $k_1r = 2 - 2r$ $r(k_1+2) = k_1$ $r = k_1/(2+k_1)$
(II)/(I) = k ₂	$\frac{2r(1-r)(1-p)(1+p)/r^2(1-p)(1+p)}{r^2(1-p)(1+p)} = k_2$ $k_2 = 2(1-r)/r$ $k_2r = 2 - 2r$ $r(k_2+2) = 2$ $r = 2/(2+k_2)$
(I)/(III) = k ₃	$\frac{\{(1-r)(1-p)(1+p)/r^2(1-p)(1+p)\}}{r^2(1-p)(1+p)} = k_3$ $k_3 = (1-r)^2/r^2$ $k_3r^2 - (1-r)^2 = 0$ $(k_3-1)r^2 + 2r - 1 = 0$

SZ-5 ② (SC-3)

表-26 自殖型交雑型家系 (SC) で胚致死遺伝子座が存在する第 2 群において, 1:2:1 のアインザイム期待分離比からの偏りの検定による組換えの計算方法

Table 26 Estimation of recombination values for a marker, an isozyme and a lethal genes in the second group of selfing type family.

Marker gene : A a
 Lethal gene : B b
 Isozyme gene : D d
 (F) (S)
 Recombination values:
 A-B: p
 A-D: r
 B-D: s = (r-p)/(1-2p) r = p + s - 2ps

⑤ $\frac{DBA}{dba}$

⑥ $\frac{dBA}{Dba}$

⑦ $\frac{DbA}{dBa}$

⑧ $\frac{dbA}{DBa}$

Genotypes	Probability
I aaB-DD	$p(1-s)\{p+(2-3p)s\}$
II aaB-Dd	$2p(1-p)(2-3p)s+(2-3p)s^2$
III aaB-dd	$ps\{2-2p-(2-3p)s\}$
Denominators for normalizing the probability	$p(2-p)$
(II)/(I) = k ₁	$\frac{2p(1-p)(2-3p)s+(2-3p)s^2}{p(1-s)\{p+(2-3p)s\}} = k_1$
2(1-p)(2-3p)s+(2-3p)s ² = k ₁ (1-s){p+(2-3p)s} = 0	$\frac{2p(1-p)(2-3p)s+(2-3p)s^2}{p(1-s)\{p+(2-3p)s\}} = k_1$ (II)/(I) = k ₁
A ₀ s ⁰ : 2p(2+k ₁)	A ₀ s ⁰ : 2(1-p)
A ₁ s ¹ : k ₁ p(2+k ₁)(2-3p)	A ₁ s ¹ : 2k ₁ (p-1)-2(2-3p)
A ₂ s ² : (2+k ₁)(2-3p)	A ₂ s ² : (2+k ₁)(2-3p)
(II)/(III) = k ₂	$\frac{2p(1-p)(2-3p)s+(2-3p)s^2}{ps(2-2p-(2-3p)s)} = k_2$
2(1-p)(2-3p)s+(2-3p)s ² = k ₂ (2-2p-(2-3p)s) = 0	$\frac{2p(1-p)(2-3p)s+(2-3p)s^2}{ps(2-2p-(2-3p)s)} = k_2$ (II)/(I) = 2{p+(1-3p)s-(1-3p)s ² } = 0
A ₀ s ⁰ : 2(1-p)	A ₀ s ⁰ : 2-p(2+k ₂)
A ₁ s ¹ : k ₂ p(1-1)-2(2-3p)	A ₁ s ¹ : k ₂ p-(2+k ₂)(2-3p)
A ₂ s ² : (2+k ₂)(2-3p)	A ₂ s ² : (2+k ₂)(2-3p)
(I)/(III) = k ₃	$\frac{p(1-s)\{p+(2-3p)s\}}{ps(2-2p-(2-3p)s)} = k_3$
(1-s){p+(2-3p)s} = k ₃ (2-2p-(2-3p)s) = 0	$\frac{p(1-s)\{p+(2-3p)s\}}{ps(2-2p-(2-3p)s)} = k_3$ (I)/(III) = k ₃
A ₀ s ⁰ : p	A ₀ s ⁰ : -k ₃ p
A ₁ s ¹ : (2-3p) - k ₃ (2-2p) - p	A ₁ s ¹ : (2-2p) - k ₃ (2-3p) + kp
A ₂ s ² : (k ₃ -1)/(2-3p)	A ₂ s ² : (k ₃ -1)(2-3p)
(I)/(II) = k ₁	$\frac{p(1-s)\{p+(2-3p)s\}}{2p(1-p)(2-3p)s+(2-3p)s^2} = k_1$
(1-p){p+(2-3p)s} = k ₁ (1-p)(2p+(1-3p)s ²) = 0	$\frac{p(1-s)\{p+(2-3p)s\}}{2p(1-p)(2-3p)s+(2-3p)s^2} = k_1$ (II)/(I) = k ₁
A ₀ s ⁰ : 2p-k ₁ (1-p)	A ₀ s ⁰ : 2p
A ₁ s ¹ : 2(1-3p)+k ₁ (1-3p)+k ₁ (1-p)	A ₁ s ¹ : 2(1-3p)-2k ₁ p
A ₂ s ² : -2(1-3p)+k ₁ (1-3p)	A ₂ s ² : -2(1-3p)+k ₁ (1-3p)
(I)/(III) = k ₃	$\frac{p(1-s)\{p+(2-3p)s\}}{ps(2-2p-(2-3p)s)} = k_3$
{(1-s){p+(2-3p)s}} / {s(2p+(1-3p)s)} = k ₃	$\frac{p(1-s)\{p+(2-3p)s\}}{ps(2-2p-(2-3p)s)} = k_3$ (I)/(III) = k ₃
A ₀ s ⁰ : 1-p	A ₀ s ⁰ : -k ₃ (1-p)
A ₁ s ¹ : 4p-2-2k ₃ p	A ₁ s ¹ : 2p+2k ₃ -4k ₃ p
A ₂ s ² : (1-k ₃)(1-3p)	A ₂ s ² : (1-k ₃)(1-3p)

SZ-5 ③ (SC-3)

表-27 自殖型交雑型家系 (SC) で胚致死遺伝子座が存在する第 3 群において, 1:2:1 のアインザイム期待分離比からの偏りの検定による組換えの計算方法

Table 27 Estimation of recombination values for a marker, an isozyme and a lethal genes in the second group of selfing type family.

Marker gene : A a
Lethal gene : B b
Isozyme gene : D d

(F) (S)

Recombination values:

A-B: p
A-D: r
B-D: s = (p-r)/(1-2r)

⑨ $\frac{BDA}{bda}$ ⑩ $\frac{bDA}{Bda}$ ⑪ $\frac{bDA}{Bda}$ ⑫ $\frac{bdA}{BDa}$

$p = r + s - 2rs$ $r = (p-s)/(1-2s)$ $(1-r) = (1-p-s)/(1-2s)$

Genotypes	Probability		
I aaB-DD	$r^2(1-s)(1+s)$	$s(1-r)^2(2-s)$	$\frac{sr^2(2-s)}{2r(1-r)(1-s+s^2)}$
II aaB-Dd	$2r(1-r)(1-s+s^2)$	$2r(1-r)(1-s+s^2)$	$\frac{2r(1-r)(1-s+s^2)}{sr^2(2-s)}$
III aaB-dd	$s(1-r)^2(2-s)$	$(1-r)^2(1-s)(1+s)$	$\frac{(1-r)^2(1-s)(1+s)}{2r(1-r)(1-s+s^2)}$
Denominators for normalizing the probability	$p(2-p)$	$p(2-p)$	$(1-p^2)$
(II)/(I) = k ₁	$\frac{\{2r(1-r)(1-s+s^2)\}}{\{r^2(1-s)(1+s)\}} = k_1$	(II)/(I) = k ₁	$\frac{\{2r(1-r)(1-s+s^2)\}}{\{sr^2(2-s)\}} = k_1$
2(1-p-s)/(1-s+s ²) - k ₁ (p-s)(1-s ²) = 0	$A_0 s^0: 2p$	$A_0 s^0: 2p$	$A_0 s^0: 2p - k_1(1-p)$
$A_1 s^1: k_1 - 4 + 2p$	$A_1 s^1: -(2p+2+k_1(2-2p))$	$A_1 s^1: 2p-4-2k_1p$	$A_1 s^1: k_1 - 2 - 2p$
$A_2 s^2: 4-2p+k_1p$	$A_2 s^2: 2p+2+3k_1-pk_1$	$A_2 s^2: 2p+2+k_1p+2k_1$	$A_2 s^2: 2p+2+k_1-k_1p$
$A_3 s^3: -(2+k_1)$	$A_3 s^3: -(2+k_1)$	$A_3 s^3: -(2+k_1)$	$A_3 s^3: -(2+k_1)$
(II)/(III) = k ₂	$\frac{\{2r(1-r)(1-s+s^2)\}}{\{s(1-r)^2(2-s)\}} = k_2$	(II)/(III) = k ₂	$\frac{\{2r(1-r)(1-s+s^2)\}}{\{(1-r)^2(1-s)(1+s)\}} = k_2$
2(p-s)/((1-s+s ²)-ks(1-p-s)(2-s)) = 0	$A_0 s^0: 2p$	$A_0 s^0: 2p - k_2p$	$A_0 s^0: 2p - 2p$
$A_1 s^1: -(2p+2+k_2(2-2p))$	$A_1 s^1: k_2 - 4 + 2p$	$A_1 s^1: k_2 - 2 - 2p$	$A_1 s^1: 2p - 4 - 2k_2p$
$A_2 s^2: 2p+2+3k_2-pk_2$	$A_2 s^2: 2p+2+3k_2-pk_2$	$A_2 s^2: 2p+2+k_2-k_2p$	$A_2 s^2: 4-2p+k_2p+2k_2$
$A_3 s^3: -(2+k_2)$	$A_3 s^3: -(2+k_2)$	$A_3 s^3: -(2+k_2)$	$A_3 s^3: -(2+k_2)$
(I)/(III) = k ₃	$\frac{A_0 s^0: p^2}{A_1 s^1: -2p-p^2-2k_3(1-p)^2}$	$A_0 s^0: -k_3p^2$	$A_0 s^0: (1-p)^2$
	$A_2 s^2: 1+4k_3(1-p)+k_3(1-p)^2$	$A_1 s^1: 2(1-p)^2+2k_3p$	$A_1 s^1: -2(1-p)-2k_3p^2$
	$A_3 s^3: 2p-2k_3-2k_3(1-p)$	$A_2 s^2: k_3p^2-k_3-4(1-p)-(1-p)^2$	$A_2 s^2: 1-(1-p)^2+4k_3p+k_3p^2$
	$A_4 s^4: k_3-1$	$A_3 s^3: 2+2(1-p)-2k_3p$	$A_3 s^3: 2(1-p)-2k_3(1+p)$
		$A_4 s^4: k_3-1$	$A_4 s^4: k_3-1$

SU-5 ① (SC-4, -5)

表-28 自殖型交雑型家系 (SC) で胚致死遺伝子座が存在する第 1 群において, 1:1:1:1 のアインザイム期待分離比からの偏りの検定による組換えの計算方法

Table 28 Estimation of recombination values for a marker, an isozyme and a lethal genes in the first group of selfing type family.

Testing of 1:1:1:1 ratio for isozyme, while p is already estimated.

Marker gene : A a

Lethal gene : B b

Isozyme gene : D d E e

(F) (S)

Recombination values:

A-B: p

A-D(E): r

①

$$\frac{BAD}{bad} \times \frac{BAE}{bae}$$

②

$$\frac{BAD}{bad} \times \frac{BAe}{baE}$$

③

$$\frac{bAD}{BaD} \times \frac{bAE}{BaE}$$

④

$$\frac{bAd}{BaD} \times \frac{bAe}{BaE}$$

Genotypes	Probability
I aaB-DE	$pr^2(2-p)$
II aaB-De	$p(1-r)^2(2-p)$
III aaB-dE	$pr(1-r)(2-p)$
IV aaB-de	$pr(1-r)(2-p)$
Denominators for normalizing the probability	$p(2-p)$
(II)/(I) = k ₁	$k_1 = \frac{pr(1-r)(2-p)}{pr^2(2-p)}$
	$k_1 = \frac{p(1-r)^2(2-p)}{pr^2(2-p)}$
	$k_1 = \frac{pr(1-r)}{pr(1-r)}$
	$r(k_1+1) = 1 \quad r = 1/(1+k_1)$
(III)/(IV) = k ₂	$k_2 = \frac{pr(1-r)(2-p)}{pr(1-r)^2(2-p)}$
	$k_2 = \frac{pr^2(2-p)}{pr(1-r)^2(2-p)}$
	$k_2 = \frac{r}{(1-r)}$
	$k_2(1-r) = r$
	$r(k_2+1) = k_2 \quad r = k_2/(1+k_2)$
(I)/(IV) = k ₃	$k_3 = \frac{pr^2(2-p)}{p(1-r)^2(2-p)}$
	$k_3 = \frac{pr(2-p)}{p(1-r)^2(2-p)}$
	$k_3 = \frac{r^2}{(1-r)^2}$
	$k_3(1-r)^2 - r^2 = 0$
	$(k_3-1)r^2 - 2k_3r + k = 0$
I aaB-DE	$r^2(1-p)(1+p)$
II aaB-De	$r(1-r)(1-p)(1+p)$
III aaB-dE	$r(1-r)(1-p)(1+p)$
IV aaB-de	$r^2(1-p)(1+p)$
Denominators for normalizing the probability	$(1-p)^2$
(II)/(I) = k ₁	$k_1 = \frac{r(1-r)(1+p)}{r^2(1-p)(1+p)}$
	$k_1 = \frac{r(1-r)}{r^2(1-p)(1+p)}$
	$k_1 = \frac{r}{(1-r)}$
	$k_1(1-r) = r$
	$r(k_1+1) = 1 \quad r = 1/(1+k_1)$
(III)/(IV) = k ₂	$k_2 = \frac{r(1-r)(1+p)}{r^2(1-p)(1+p)}$
	$k_2 = \frac{r(1-r)}{r^2(1-p)(1+p)}$
	$k_2 = \frac{r}{(1-r)}$
	$k_2(1-r) = r$
	$r(k_2+1) = k_2 \quad r = k_2/(1+k_2)$
(I)/(IV) = k ₃	$k_3 = \frac{r^2(1-p)(1+p)}{r^2(1-p)(1+p)}$
	$k_3 = \frac{r^2(1-p)(1+p)}{r^2(1-p)(1+p)}$
	$k_3 = \frac{r^2}{(1-r)^2}$
	$k_3(1-r)^2 - r^2 = 0$
	$(k_3-1)r^2 - 2k_3r + k = 0$

SU-5 ② (SC-4, -5)

表-29 自殖型交雑型家系 (SC) で胚致死遺伝子座が存在する第 2 群において, 1:1:1:1 のアインゾグザイム期待分離比からの偏りの検定による組換え価の計算方法

Table 29 Estimation of recombination values for a marker, an isozyme and a lethal genes in the second group of selfing type family. Testing of 1:1:1:1 ratio for isozyme, while p is already estimated.

Marker gene : A a
 Lethal gene : B b
 Isozyme gene : D d E e
 (F) (S)

$$\textcircled{5} \quad \frac{DBA}{dba} \times \frac{EBA}{eba}$$

$$\textcircled{6} \quad \frac{dBA}{Dba} \times \frac{eBA}{Eba}$$

$$\textcircled{7} \quad \frac{DbA}{dba} \times \frac{EbA}{eBa}$$

$$\textcircled{8} \quad \frac{dbA}{DBa} \times \frac{ebA}{EBa}$$

Recombination values:

A-B: p

A-D: r r=p+s-2ps

B-D: s=(r-p)/(1-2p)

Genotypes	Probability
I aaB-DE	$p(1-s)\{p+(2-3p)s\}$
II aaB-De	$p\{1-p-(2-3p)s+(2-3p)s^2\}$
III aaB-dE	$p\{1-p-(2-3p)s+(2-3p)s^2\}$
IV aaB-de	$ps\{2-2p-(2-3p)s\}$
Denominators for normalizing the probability	$p(2-p)$
(I)/(N)=k	$k = \{ps\{2-2p-(2-3p)s\}\} / \{ps\{2-2p-(2-3p)s\} + p\{1-p-(2-3p)s+(2-3p)s^2\} + p\{1-p-(2-3p)s+(2-3p)s^2\} + ps\{2-2p-(2-3p)s\}\}$
(1-s)\{p+(2-3p)s\}-ks\{2-2p-(2-3p)s\}=0	$s\{2p+(1-3p)s\} - k\{(1-s)\{1-p-(1-3p)s\} + p(2-2p)\} = 0$
A ₀ s ⁰ : p	A ₀ s ⁰ : -kp
A ₁ s ¹ : 2-4p-2k+2kp	A ₁ s ¹ : 2-2p-2k+4kp
A ₂ s ² : (k-1)(2-3p)	A ₂ s ² : (k-1)(2-3p)
s = {-A ₁ ± √{A ₁ ² -4A ₂ A ₀ }}/2A ₂	r = p+s-2ps

SU-5 ③ (SC-4, -5)

表-30 自殖型交雑型家系 (SC) で胚致死遺伝子座が存在する第 3 群において, 1:1:1:1 のアインザイム期待分離比からの偏りの検定による組換えの計算方法

Table 30 Estimation of recombination values for a marker, an isozyme and a lethal genes in the third group of selfing type family.

Testing of 1:1:1:1 ratio for isozyme, while p is already estimated.

Marker gene : A a
 Lethal gene : B b
 Isozyme gene : D d E e
 (F) (S)

$$\textcircled{9} \quad \frac{BDA}{bda} \times \frac{BEA}{bea}$$

$$\textcircled{10} \quad \frac{BdA}{bDa} \times \frac{BeA}{bEa}$$

$$\textcircled{12} \quad \frac{bdA}{BDa} \times \frac{BeA}{bEa}$$

Recombination values:

A-B: p
 A-D: r
 B-D: s = (p-r)/(1-2r) p = r+s-2rs r = (p-s)/(1-2s) (1-r) = (1-p-s)/(1-2s)

Genotypes	Probability
I aaB-DE	$r^2(1-s)(1+s)$
II aaB-De	$r(1-r)(1-s+s^2)$
III aaB-dE	$r(1-r)(1-s+s^2)$
IV aaB-de	$s(1-r)^2(2-s)$
Denominators for normalizing the probability	$p(2-p)$
(I)/(N) = k	$k = \{s(1-p-s)^2(2-s)\} / \{s(1-p-s)^2(2-s)\}$
$A_0 s^0: p^2$	$A_0 s^0: -kp^2$
$A_1 s^1: -2p-p^2-2k(1-p)^2$	$A_1 s^1: 2(1-p)^2+2kp$
$A_2 s^2: 1+4k(1-p)+k(1-p)^2$	$A_2 s^2: kp^2-k-4(1-p)-(1-p)^2$
$A_3 s^3: 2p-2k-2k(1-p)$	$A_3 s^3: 2+2(1-p)-2kp$
$A_4 s^4: k-1$	$A_4 s^4: k-1$
$r = (p-s)/(1-2s)$	$r = (p-s)/(1-2s)$

以上自殖型において標識遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在し、かつアイソザイム遺伝子座と連鎖している場合、アイソザイム遺伝子の分離比1:1, 1:2:1あるいは1:1:1:1の場合について、標識遺伝子座と胚致死遺伝子座との関係を明らかにした後、6通りの計算を行い適切な組換え価rを推定するものである。

(ii)アイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座との組換え価の推定

さらに、標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座との連鎖がなく、かつアイソザイム遺伝子座の近傍に別の胚致死遺伝子座が存在する場合、その連鎖計算方法は図-4の(X-6)(W-6)(T-6)と全く同じになる。

3) アイソザイム遺伝子座間の組換え価の計算方法

標識遺伝子座を考慮しないで、アイソザイム遺伝子座間の連鎖分析も可能である。まず、両遺伝子座の遺伝子型の分離観察数について2元表を作成し、分離比の χ^2 検定を行い連鎖の χ^2 値が有意であることを確認する。もしも片方のアイソザイム遺伝子座の近傍に胚致死遺伝子座があって分離比に偏りが生じる場合は、他の座の遺伝子型の分離比は正常である。

(1) アイソザイム遺伝子座2重ヘテロ個体への2重ホモ個体の戻し交雑 (附属資料254頁参照)

この場合、組合せが(DF/df)×(dF/dF)あるいは(DF/df)×(df/df)の場合は組換え価の計算が可能である。もしも(DF/Fd)×(DF/Df)のようにホモ、ヘテロの遺伝子型が相互に1個ずつの場合は配偶子の遺伝子型の期待が1/2の定数となり分離の偏りが生じない。

表-31に示したように、この場合の組換え価は次の計算により推定される。

DDFF	DDFf	DdFF	DdFf	計	$R = (a_1 + a_4) / n$
DdFF	DdFf	ddFF	ddFf		$V_R = R(1 - R) / n \quad V_r = V_R$
a_1	a_2	a_3	a_4	n	rの標準誤差: $\sqrt{V_r}$

0 < R < 0.5 Df/dF (相反)

0.5 < R < 1.0 DF/df (相引)

(2) アイソザイム遺伝子座2重ヘテロ個体へのホモ・ヘテロ個体の戻し交雑

(附属資料255頁参照)

表-32に示したようにこの場合は6種類の遺伝子型が分離する。組換え価およびその分散、標準誤差は次の計算により推定される。

DDFF	DDFf	DdFF	DdFf	ddFF	ddFf	計	
a_1	a_2	a_3	a_4	a_5	a_6	n	$R = (a_1 + a_6) / (a_1 + a_2 + a_5 + a_6)$
0 < R < 0.5	$r = R$		Df/dF (相反)			$V_R = 2R(1 - R) / n$	$V_r = V_R$
0.5 < R < 1.0	$r = (1 - R)$		DF/df (相引)			rの標準誤差:	$\sqrt{V_r}$

表-31 アイソザイム遺伝子座2重ヘテロ個体への2重ホモ個体の戻し交雑

Table 31 Backcross of a double homozygote (tester) to double heterozygote in the isozyme loci.

Isozyme gene: D,d		$\frac{DF}{df} \times \frac{dF}{dF}$				$\frac{DF}{df} \times \frac{df}{dF}$					
Isozyme gene: F,f											
Recombination value: r											
	1/2	DF (1-r)	Df r	dF r	df (1-r)	1/2	DF (1-r)	Df r	dF r	df (1-r)	
1/1	dF	DdFF (1-r)	DdFf r	ddFF r	ddFf (1-r)	1/1	df	DdFf (1-r)	Ddff r	ddFf r	ddff (1-r)
Genotype	Segregation ratio	R=(1-r),r=(1-R) Expected ratio		Observed number		Genotype	Segregation ratio	R=(1-r),r=(1-R) Expected ratio		Observed number	
DdFF	1/2(1-r)	1/2R		a ₁		DdFf	1/2(1-r)	1/2R		a ₁	
DdFf	1/2r	1/2(1-R)		a ₂		Ddff	1/2r	1/2(1-R)		a ₂	
ddFF	1/2r	1/2(1-R)		a ₃		ddFf	1/2r	1/2(1-R)		a ₃	
ddFf	1/2(1-r)	1/2R		a ₄		ddff	1/2(1-r)	1/2R		a ₄	
	計	1.0		n			計	1.0		n	

The observed numbers in the following two way tables is tested for deviation with linkage or an embryonic lethal genes by χ^2 test. If the test is significant for the linkage, recombination value of both isozyme loci is computed. If χ^2 -value is significant for the embryonic lethal gene, linkage analysis is made for the loci.

	Dd	dd	計
FF	1/2R a ₁	1/2(1-R) a ₃	1/2
Ff	1/2(1-R) a ₂	1/2R a ₄	1/2
計	1/2	1/2	1.0

	Dd	dd	計
Ff	1/2R a ₁	1/2(1-R) a ₃	1/2
ff	1/2(1-R) a ₂	1/2R a ₄	1/2
計	1/2	1/2	1.0

表-32 アイソザイム遺伝子座 2 重ヘテロ個体へのホモ・ヘテロ個体の戻し交雑

Table 32 Backcross of a homo- and heterozygote (tester) to a double heterozygote in the isozyme loci.

Isozyme gene: D,d		$\frac{DF}{df} \times \frac{DF}{dF}$				$\frac{DF}{df} \times \frac{Df}{df}$				
Isozyme gene: F,f										
Recombination value: r										
	1/2	DF	Df	dF	df	1/2	DF	Df	dF	df
		(1-r)	r	r	(1-r)		(1-r)	r	r	(1-r)
1/2	DF	DDFF	DDFf	DdFF	DdFf	1/2	Df	DDFf	DDff	DdFf
		(1-r)	r	r	(1-r)			(1-r)	r	(1-r)
1/2	dF	DdFF	DdFf	ddFF	ddFf	1/2	df	DdFf	Ddff	ddFf
		(1-r)	r	r	(1-r)			(1-r)	r	(1-r)

Genotype	Segregation ratio	R=(1-r),r=(1-R) Expected ratio	Observed number	Genotype	Segregation ratio	R=(1-r),r=(1-R) Expected ratio	Observed number
DDFF	1/4(1-r)	1/4R	a ₁	DDFf	1/4(1-r)	1/4R	a ₁
DDFf	1/4r	1/4(1-R)	a ₂	DDff	1/4r	1/4(1-R)	a ₂
DdFF	1/4(1-r+r)	1/4	a ₃	DdFf	1/4(1-r+r)	1/4	a ₃
DdFf	1/4(1-r+r)	1/4	a ₄	Ddff	1/4(1-r+r)	1/4	a ₄
ddFF	1/2r	1/4(1-R)	a ₅	ddFf	1/4r	1/4(1-R)	a ₅
ddFf	1/2(1-r)	1/4R	a ₆	ddff	1/4(1-r)	1/4R	a ₆
計		1.0	n	計		1.0	n

The observed numbers in the following two way tables is tested for deviation with linkage or an embryonic lethal genes by χ^2 test. If the test is significant for the linkage, recombination value of both isozyme loci is computed. If χ^2 -value is significant for the embryonic lethal gene, linkage analysis is made for the loci.

	DD	Dd	dd	計		DD	Dd	dd	計
FF	1/4R	1/4	1/4(1-R)	2/4	Ff	1/4R	1/4	1/4(1-R)	2/4
	a ₁	a ₃	a ₅			a ₁	a ₃	a ₅	
Ef	1/4(1-R)	1/4	1/4R	2/4	ff	1/4(1-R)	1/4	1/4R	2/4
	a ₂	a ₄	a ₆			a ₂	a ₄	a ₆	
計	1/4	2/4	1/4	1.0	計	1/4	2/4	1/4	1.0

(3) アイソザイム遺伝子座 2 重ヘテロ個体の自殖あるいは交雑 (附属資料256頁参照)

交雑の場合には両親の遺伝子の配列が相引, 相反のいずれかで一致している必要がある。

この場合, 表-33に示したように 9 種類の遺伝子型が分離し, その組換価およびその分散, 標準誤差は次の計算により推定される。

表-33 2重ヘテロアイソザイム遺伝子座間の連鎖分析計算

Table 33 Selfing or crossing of double heterozygotes in the isozyme loci.

Isozyme gene: D,d
 Isozyme gene: F,f
 Recombination value: r

	$\frac{DF}{df}$	selfing or		$\frac{DF}{df} \times \frac{DF}{df}$	
(1/2)	DF (1-r ₁)	Df r ₁	dF r ₁	df (1-r ₁)	
(1/2)	{1/4} DF (1-r ₂)	DDFF (1-r ₁)(1-r ₂)	DDFf r ₁ (1-r ₂)	DdFF r ₁ (1-r ₂)	DdFf (1-r ₁)(1-r ₂)
	Df r ₂	DDFf r ₂ (1-r ₁)	DDff r ₁ r ₂	DdFf r ₁ r ₂	Ddff r ₂ (1-r ₁)
	dF r ₂	DdFF r ₂ (1-r ₁)	DdFf r ₁ r ₂	ddFF r ₁ r ₂	ddFf r ₂ (1-r ₁)
	df (1-r ₂)	DdFf (1-r ₁)(1-r ₂)	Ddff r ₁ (1-r ₂)	ddFf r ₁ (1-r ₂)	ddff (1-r ₁)(1-r ₂)

D,F: Codominance		r: Recom. value	r ₁ =r ₂ =r	R ² =(1-r) ²	R=(1-r)	r=(1-R)
	(1/4)	Segregation ratio		Expected ratio	Ob. number	
1	DDFF	(1-r ₁)(1-r ₂)	{1/4}	(1-r) ²	{1/4} R ²	a ₁
2	DDFf	r ₁ (1-r ₂)+r ₂ (1-r ₁)		2r(1-r)	2R(1-R)	(1/4) a ₂
1	DDff	r ₁ r ₂		r ²	(1-R) ²	a ₃
2	DdFF	r ₁ (1-r ₂)+r ₂ (1-r ₁)		2r(1-r)	2R(1-R)	a ₄
4	DdFf	2(1-r ₁)(1-r ₂)+2r ₁ r ₂		2(1-r) ² +2r ²	2-4R(1-R)	(2/4) a ₅
2	Ddff	r ₁ (1-r ₂)+r ₂ (1-r ₁)		2r(1-r)	2R(1-R)	a ₆
1	ddFF	r ₁ r ₂		r ²	(1-R) ²	a ₇
2	ddFf	r ₁ (1-r ₂)+r ₂ (1-r ₁)		2r(1-r)	2R(1-R)	(1/4) a ₈
1	ddff	(1-r ₁)(1-r ₂)		(1-r) ²	R ²	a ₉
16	(9 kind)			Probability	1.0	n

The observed numbers in the following two way table is tested for deviation with linkage or an embryonic lethal genes by χ^2 test. If the test is significant for the linkage, recombination value of both isozyme loci is computed. If χ^2 -value is significant for the embryonic lethal gene, linkage analysis is made for the loci.

(1/4)

	DD	Dd	dd	Total
FF	R ² a ₁	2R(1-R) a ₄	(1-R) ² a ₇	1/4
Ff	2R(1-R) a ₂	2-4R(1-R) a ₅	2R(1-R) a ₈	2/4
ff	(1-R) ² a ₃	2R(1-R) a ₆	R ² a ₉	1/4
Total	1/4	2/4	1/4	1.0

DDFF DDFf DDff DdFF DdFf Ddff ddFF ddFf ddff 計
 $a_1 \quad a_2 \quad a_3 \quad a_4 \quad a_5 \quad a_6 \quad a_7 \quad a_8 \quad a_9 \quad n$

$$A = 2a_1 + a_2 + a_4 + a_6 + a_8 + 2a_9$$

$$B = -6a_1 - 4a_2 - 2a_3 - 4a_4 - 2a_5 - 4a_6 - 2a_7 - 4a_8 - 6a_9$$

$$C = 8a_1 + 6a_2 + 4a_3 + 6a_4 + 6a_5 + 6a_6 + 4a_7 + 6a_8 + 8a_9$$

$$D = -4a_1 - 4a_2 - 4a_3 - 4a_4 - 4a_5 - 4a_6 - 4a_7 - 4a_8 - 4a_9 = -4n$$

$$f(R) = A + BR + CR^2 + DR^3$$

$$0 < R < 0.5 \quad r = R \quad Df/dF \text{ (相反)}$$

$$0.5 < R < 1.0 \quad r = (1 - R)DF/df \text{ (相引)}$$

$$V_r = \{R(1 - R)(1 - 2R + 2R^2)\} / \{2n(1 - 3R + 3R^2)\}$$

以上の計算方法によりアイソザイム遺伝子座間の組換価が推定される。

4) 連鎖分析の実例計算結果

表-34に標識遺伝子, ヨレスギ(優性)と正常のスギのヘテロ1個体および冬季の針葉の色についてアカスギ(優性)とミドリスギのヘテロ2個体の自殖による標識遺伝子とアイソザイム遺伝子(*Shd-2*, *Lap*, *Mnr*, *Aap-1*, *Px*)の分離を示した。いずれの家系も標識遺伝子については期待どおりの3:1の分離比に適合した。アイソザイム遺伝子は*Mnr*, *Aap-1*および*Px*で期待分離比の1:2:1に適合したが,*Shd-2*, *Lap*(2家系)で期待分離比に適合しなかった。この連鎖分析は図-6の自殖型において「標識遺伝子近傍に胚致死遺伝子座が存在しない場合の連鎖分析」の流れを適用することになる。すなわち,(W-1) → (W-2) → (W-4)へ進む。*Shd-2*, *Lap*は1:2:1の期待分離比に不適合であったので,それらの同胞の標識遺伝子について優性個体群と劣性個体群における*Shd-2*, *Lap*それぞれの分離比の差異を分割表方式で作表し, χ^2 検定をした。3家系とも標識遺伝子の優性:劣性の両群間の分離に差異はなく,アイソザイム遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在することを示した。このため(W-6)へ進み,アイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座の組換価を次の5次式で計算した。計算はパーソナルコンピューターを使用し,Newton-Raphson法で実行した。なお,この計算方法において組換価*r*が小さい場合も常に解がえられるか否かについては今後の検討課題である。

$$A_5R^5 + A_4R^4 + A_3R^3 + A_2R^2 + A_1R + A_0 = 0$$

遺伝子型	観察数	式の係数
A-aa	DDB-(F)	c_1
	DdB-	c_2
	ddb-(S)	c_3
計	n_c	

$$A_5 = (2c_1 + 2c_2 + 2c_3) \quad \text{Rep. } 0 < R < 0.5$$

$$A_4 = (-4c_1 - 5c_2 - 6c_3) \quad \text{Coup. } 0.5 < R < 1.0$$

$$A_3 = (2c_1 + 6c_3)$$

$$A_2 = (2c_1 + 5c_2 - 4c_3)$$

$$A_1 = (-4c_1 - 2c_2)$$

$$A_0 = 2c_1$$

表-34 標識遺伝子の分離比が3:1の期待分離比に適合した連鎖分析の実験データ
Table 34 Experimental data fitted for expected ratio of 3:1 in linkage analysis.

Family	Locus	Sample number	Marker: Twisted needle(D) Normal needle(R)								Chi-square value		
			Isozyme: SS	FS	FF	SS	FS	FF	Marker (3:1)	Isozyme (1:2:1)	Marker and Isozyme in dominant and recessive (3:6:3:1:2:1) cohorts of marker	Total	Res.h.
(Miyoshi 9 × Yore-sugi), Yore-6 self.	①Shd-2	102	27	47	11	4	11	2	3.74 ^{NS}	8.34*	1.86 ^{NS}	12.81*	0.56 ^{NS}
			Marker: Red needle(D) Green needle(R)										
			Isozyme: SS	FS	FF	SS	FS	FF					
(Asakawa 24 × Meguro 1), 11 self.	②Lap Mnr	113	27	50	14	3	18	1	1.84 ^{NS}	8.66*	10.41**	15.02*	5.41 ^{NS}
			19	46	26	8	13	1	1.84 ^{NS}	0.22 ^{NS}	4.92 ^{NS}	7.04 ^{NS}	
(Asakawa 1 × Asakawa 7), 8 self.	③Lap Aap-1 Px	129	17	55	18	5	23	11	1.88 ^{NS}	6.41*	3.10 ^{NS}	9.79 ^{NS}	1.48 ^{NS}
			17	40	33	8	23	8	2.04 ^{NS}	4.04 ^{NS}	1.25 ^{NS}	9.73 ^{NS}	
		128	24	50	15	10	22	7	2.04 ^{NS}	4.24 ^{NS}	1.11 ^{NS}	6.33 ^{NS}	

Remarks: Res.h.: Recessive homozygote for the marker

* : Significant at 5% level

** : Significant at 1% level

三好9×ヨレスギのF₁の自殖の*Shd-2*と胚致死遺伝子座の組換え価は0.21(相反),同じく浅川24×目黒1のF₁の*Lap*では0.22(相反),浅川1×浅川8のF₁の*Lap*では0.31(相引)であった。この両*Lap*と連鎖している胚致死遺伝子座が同じものか,あるいは異なるものかは現在のところ不明である。新たに2個の胚致死遺伝子を検出したが,このまとめを表-36に示した。

表-35にヨレスギのヘテロ2個体の自殖におけるヨレスギと正常スギの分離比が3:1に適合しない事例を掲げた。ヨレスギ優性遺伝子ヘテロ個体のヨレスギについては,大庭(1979)は胚致死遺伝子座との組換え価0.30(相引)を報告した。河崎・大庭(1984a, 1984b),河崎(1990)ほかヨレスギ遺伝子座と胚致死遺伝子座の連鎖をさらに詳細に報告している。表-35の2例は図-7の「自殖型において標識遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在する場合の連鎖分析」の流れを進み,(Z-3)で,ヨレスギ遺伝子座と胚致死遺伝子座との組換え価と相引・相反を判定する。那珂17×ヨレスギのF₁の自殖家系では0.32(相引),周桑18×ヨレスギF₁の自殖家系では0.23(相引)の推定値がえられた。また,前者では*Shd-2*が期待分離比1:2:1から有意に偏り,かつ標識遺伝子と*Shd-2*の2元分割表の χ^2 検定でも有意であり,ヨレスギ標識遺伝子座・*Shd-2*及び胚致死遺伝子座の連鎖が示唆された。図-7SZ-5の①,②,⑤,⑥,⑨および⑩の相引における組換え価の計算式を使用して,試算した。その結果,①で0.44が推定されたほか,妥当と考えられる組換え価の推定値がえられなかった。これは劣性ホモ個体(正常型)実験データSS:FS:FFが12:19:1であり,FFの頻度の偏りが過大であったためと考えられる。ちなみにヨレスギ遺伝子座とアイソザイム遺伝子座の間に連鎖がなく,アイソザイム遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在すると想定して,図-6(W-6)の5次式でその組換え価を計算した結果,0.27(相反)がえられた(表36④)。

3. 結果の検討

従来から遺伝子地図の育種利用への重要性は認められていた。そして農作物の遺伝子地図作成はまず色素変異,形態異常等の特異形質から始まった。ついで稈長,病害抵抗性,虫害抵抗性に関する主働遺伝子の遺伝子分析へ進んだ。そしてバイオテクノロジー,遺伝子操作技術の発展に伴い,それらの遺伝・育種研究への応用,DNAの制限酵素断片長の多型を利用した遺伝地図作成が可能になった。現在,イネ,ムギ類,トマトなどで詳細な遺伝子地図,RFLP地図の作成が進められている。

スギはわが国の重要林業樹種であり,スギの遺伝・育種に関する情報の蓄積は他樹種に比べはるかに多い。スギについての主働遺伝子に関する報告は,千葉(1953)のミドリスギ劣性遺伝子が最初である。その後,塚原(1964)はスギのさし木在来品種ニンジンバの葉緑素変異が劣性遺伝子によることを示した。大庭らはクマスギから淡緑色苗と白初生葉苗(1967),イワオスギから白葉苗(1969),スギの白子(1971),クモトオシから矮性苗(1971, 1973),メアサほかからミドリスギ(1972)を報告した。さらに大庭ら(1973)はスギ精英樹約236個体の自殖の結果,白子,黄子,淡緑色苗,白初生葉苗,様々な外観を示す形態異常苗,ワックスレス苗等の分離を認め,いずれも

表-35 標識遺伝子の分離比が3:1の期待分離比に不適合の場合の連鎖分析の実験データ

Table 35 Experimental data unfitted for expected ratio of 3:1 in linkage analysis.

Family	Locus	Sample number	Marker: Twisted needle (D) Normal needle (R)						Chi-square value				
			SS	FS	FF	SS	FS	FF	Marker (3:1)	Isozyme (1:2:1)	Marker and Isozyme in dominant and recessive (3:6:3:1:2:1) cohorts of marker		
(Naka 17 × Yore-sugi), Yore-6 self.	④ <i>Shd-2</i>	178	33	86	27	12	19	1	4.68* (p=0.32, coup.)	9.00*	6.71*	16.53**	6.37*
	<i>Est-1</i>	178	29	86	31	4	18	10		5.78 ^{NS}	4.25 ^{NS}	11.77*	
	<i>Lap</i>	178	45	73	28	5	20	7		2.76 ^{NS}	2.26 ^{NS}	10.64 ^{NS}	
	<i>Mnr</i>	178	43	75	28	7	18	7		2.19 ^{NS}	0.51 ^{NS}	8.84 ^{NS}	
(Shuso 18 × Yore-sugi), Yore-2 self.	<i>Est-1</i>	111	31	45	20	3	7	5	15.14** (p=0.23, coup.)	1.90 ^{NS}	0.66 ^{NS}	11.47*	
	<i>Lap</i>	111	21	53	22	4	8	3		1.09 ^{NS}	0.20 ^{NS}	9.46 ^{NS}	

Remarks: Res.h.: Recessive homozygote for the marker

* : Significant at 5% level

** : Significant at 1% level

表-36 標識遺伝子座, 胚致死遺伝子座およびアイソザイム遺伝子座の連鎖関係
 Table 36 Linkage relationship among loci of marker, embryonic lethal and isozyme genes.

Marker gene	No embryonic lethal with marker	Embryonic lethal with marker
	Isozyme gene Linkage with marker	Isozyme gene Linkage with marker
	-----	-----
Twisted needle (D) vs. Normal n.	Isozyme gene No linkage with marker	Isozyme gene No linkage with marker <i>Est-1</i> <i>Lap</i> <i>Mnr</i>
	Isozyme gene Linkage with embryonic lethal ① <i>Shd-2</i> ($r=0.23$, rep.)	Isozyme gene Linkage with embryonic lethal ④ <i>Shd-2</i> ($r=0.27$, rep.)
	Isozyme gene Linkage with marker	Isozyme gene Linkage with marker
	-----	-----
Red needle (D) vs. Green n.	Isozyme gene No linkage with marker <i>Aap-1</i> <i>Mnr</i> <i>Px-1</i>	
	Linkage with embryonic lethal ② <i>Lap</i> ($r=0.22$, rep.) ③ <i>Lap</i> ($r=0.31$, coup.)	

Remarks: Circled figures correspond to those in Table 34, 35.

劣性遺伝子によるものと報告した。また、田淵・古越（1973）もスギ精英樹の劣性遺伝子の出現の報告をした。菊池（1977, 1980）は形態異常, 白緑苗の劣性遺伝を, 菊池（1981）, Kikuchi and Ohba（1980）はスギ針葉の外向鉤形の形態の補足遺伝を報告した。黒木ら（1979）, 甲斐ら（1988）はスギ4枚子葉の劣性遺伝を報告した。これらは大庭ら（1973）, 村井・田淵（1974）, Ohba（1974）, 大庭（1980）, 近藤ら（1980）により総括された。なお、大庭ら（1974）はスギのヨレ・白子・ミドロリの無連鎖を報告した。

スギゲノムの遺伝子及びRFLPの連鎖分析におけるアイソザイム遺伝子座の橋渡し方式に関する研究（大庭他）

胚致死遺伝子については、Sorensen（1967）が標識遺伝子座の近傍に胚致死遺伝子（座）が連鎖していると分離に偏りが生じることを予測した。Koski（1971）はヨーロッパアカマツ及びヨーロッパトウヒでしいな種子の発生率から胚致死因子を計算算出した。供試したヨーロッパアカマツの個体あたり1-21個、平均8.9個、ヨーロッパトウヒでは平均9.6個の胚致死因子を保有していると推定した。

スギ種子にはシブ種子が多く通常の発芽率は約30%であり、マツ類に比べ低い価である。横山（1975, 1977）はスギの胚の形成過程の顕微鏡観察を行い、幾つかの発育段階で胚の成長がとまり、不稔種子になることを報告した。大庭（1979）、大庭・河崎・福原（1981）、大庭・河崎（1982）はヨレスギ（ヨレ優性遺伝子ヘテロ）の自殖によって生じたヨレ：正常の分離比においてヨレが異常に多いことから、正常型遺伝子座の近傍に胚致死遺伝子（座）が存在するものと推定した。この組換え価を大庭（1979）は0.30と推定した。また、河崎ら（1984 a,b, 1985 b）、河崎（1985）は胚致死遺伝子の連鎖解析に赤池（1976, 1979, 1981, 1982）の情報量基準AICを導入して解析手法をより高度化した。さらに河崎（1990）は周到な実験及びAICを用いて詳細な計算方法を開発し、スギにおける胚致死遺伝子座の検出法を報告した。また、河崎・白石（1985 a）、白石・河崎（1986）、河崎ら（1990）は標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座との連鎖分析について、その計算手法、情報量について詳細な研究を行い、分析作業量が限定されている場合、劣性ホモ個体の分析の方が情報量が非常に多いことを報告した。

一方、スギのアイソザイムの遺伝分析は、黒丸ら（1983）のパーオキシダーゼの遺伝子の報告からはじまり、津村ら（1985）、Tsumuraら（1989）、津村ら（1990）奥泉ら（1989, 1990）によって、10酵素種、16遺伝子座の利用が可能になった（図-2参照）。

以上の結果を基礎として、劣性標識遺伝子ホモ個体を利用してアイソザイム遺伝子座との連鎖検定および組換え価の計算の方法を示した。まず、標識遺伝子について「戻し交雑型」、「自殖型」とに仕分けて、交雑の場合も含めて標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座との組換え価を推定する計算手順をまとめた。また、劣性標識遺伝子ホモ個体におけるアイソザイム遺伝子の分離比の偏りは、（1）標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座とが連鎖している、（2）標識遺伝子座は独立で、アイソザイム遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座があるの2つの場合があるので、両者を判定する方法をまとめた。なお、胚致死遺伝子座が2個以上関与している場合の連鎖群の判定及び組換え価の推定計算は困難である。さらに、両親の各遺伝子座の配列が相反、相引のいずれかに一致していない場合は計算不能（結果の異常）あるいは誤った判定や推定値を与えることが考えられるので、胚致死遺伝子座がある場合、また異家系間の交雑による場合には試行錯誤的なアプローチが必要である。

以上を系統的にまとめ、下記のような連鎖分析計算方法を取りまとめた。

1 戻し交雑型における組換え価の計算方法（図-4（X-1）（Y-1）参照）

標識遺伝子について、1:1の分離比を検定し、標識遺伝子座近傍の胚致死遺伝子座、あるいは表現度、浸透度の劣る遺伝子座の存在を検討する。

1) 標識遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在しない場合の組換え価の計算方法

(図-4 (X-1, -2) 参照)

1:1の分離比に適合した場合には、劣性標識遺伝子ホモ個体のアイソザイム遺伝子の分離比を検定する。両親の特定のアイソザイム遺伝子座のホモ、ヘテロ、また複対立遺伝子の関与などによって①無分離、②1:1 (X-3, 4)、③1:2:1 (W-3, 4)、④1:1:1:1 (T-3, 4)の分離比が期待される。①のアイソザイム無分離の場合は連鎖の有無の判定はできない。②、③、④、の期待分離比のいずれかに適合した場合は、そのアイソザイム遺伝子座と標識遺伝子座とは連鎖していない。

②1:1 (X-4)、③1:2:1 (W-4)、④1:1:1:1 (T-4)の期待分離比と不適合の場合、(1)標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座とが連鎖している、(2)標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座は独立で、アイソザイム遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座の存在の可能性がある、の2つの場合がある。この両者の区分けは、劣性標識遺伝子ホモ個体とその同胞の優性遺伝子表現型個体のアイソザイム遺伝子の分離の2元表を作成し、 χ^2 検定を行う。両群のアイソザイム遺伝子の分離比が不一致の場合は、(1)標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座とが連鎖している。もし一致した場合は、(2)アイソザイム遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在すると判定される。

(1) 標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座とが連鎖している場合の組換え価の推定

アイソザイム遺伝子の分離比②1:1 (X-5, BC-1, 2)、③1:2:1 (W-5, BC-3)、④1:1:1:1 (T-5, BC-4, 5)の3通りの場合について最尤法を用いて、標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座との組換え価を推定する計算式を求めた。またその組換え価の分散、標識誤差の計算式をまとめた。(図-4参照)

(2) アイソザイム遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在する場合の組換え価の推定

標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座とは独立であるので、アイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座の連鎖の期待分離比、②1:1 (X-6, BC-1, 2)、③1:2:1 (W-6, BC-3)、④1:1:1:1 (T-6, BC-4, 5)の3通りの場合について、それぞれ最尤法を用いて組換え価、その標準誤差の計算式をまとめた。(図-4参照)

2) 標識遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在する場合の組換え価の計算方法

(図-5 (Y-1, -3) 参照)

標識遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在する場合は、その組換え価、相引・相反の配列を決定する計算を行う。ついで劣性標識遺伝子ホモ個体のアイソザイム遺伝子の分離比、①無分離、②1:1 (X-3, Y-4)、③1:2:1 (W-3, Z-4)、④1:1:1:1 (T-3, U-4)を検討する。

②1:1 (X-3, Y-4)、③1:2:1 (W-3, Z-4)、④1:1:1:1 (T-3, U-4)、の期待分離比のいずれかに適合した場合は、そのアイソザイム遺伝子座と標識遺伝子座とは連鎖していない。

②1:1 (Y-5)、③1:2:1 (Z-5)、④1:1:1:1 (U-5)の期待分離比に不適合の場合、(1)標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座とが連鎖している、(2)標識遺伝子座とアイソザイム遺伝

子座は独立で、アイソザイム遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座の存在の可能性がある、の2つの場合がある。この両者の区分けは、劣性標識遺伝子ホモ個体とその同胞の優性遺伝子表現型個体のアイソザイム遺伝子の分離の2元表を作成し、 χ^2 検定によって判定を行う。両群のアイソザイム遺伝子の分離比が不一致の場合は、(1) 標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座とが連鎖している。もし一致した場合は、(2) アイソザイム遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在すると判定される。

(1) 標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座とが連鎖している場合の組換え価の推定

すでに標識遺伝子座と胚致死遺伝子座の組換え価(p)、相引・相反の遺伝子配列が判明している。アイソザイム遺伝子の分離比②1:1 (BY-5)、③1:2:1 (BZ-5)、④1:1:1:1 (BU-5)の3通りの場合について、標識遺伝子座と胚致死遺伝子座の組換え価(p)と標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座との組換え価(r)とその配列を想定して、アイソザイム遺伝子の分離の確率を求めた。

この場合、標識遺伝子座、胚致死遺伝子座およびアイソザイム遺伝子座の配列、各遺伝子座の相引・相反を考慮して次のような組合せを作成し、計算処理をした。

アイソザイム遺伝子の分離比②1:1 (BY-5) の場合

第1群：標識遺伝子座が中間にある場合

標識遺伝子座と胚致死遺伝子座の相引・相反(2通り)、標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座の相引・相反(2通り)計4通り(BY-5 ①, ①~④)

第2群：胚致死遺伝子座が中間にある場合

標識遺伝子座と胚致死遺伝子座の相引・相反(2通り)、標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座の相引・相反(2通り)計4通り(BY-5 ②, ⑤~⑧)

第3群：アイソザイム遺伝子座が中間にある場合

標識遺伝子座と胚致死遺伝子座の相引・相反(2通り)、標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座の相引・相反(2通り)計4通り(BY-5 ③, ⑨~⑫)

アイソザイム遺伝子の分離比、③1:2:1 (BZ-5) および④1:1:1:1 (BU-5) の場合も前記と同様である。すなわち、標識遺伝子座と胚致死遺伝子座との組換え価、相引・相反が判明している場合、標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座との連鎖計算は第1~3群についてそれぞれ2通り、計6通りの計算を行い、最適な組換え価(r)の解を求める手順が必要である。そして各アイソザイム遺伝子型についての実際的な分離観察数の間で比(k)をもとめ、両遺伝子型の分離の確率の割り算を行い、未知数(r:組換え価)の推定式を導いた。第3群ではrについて2次式となった。表-13~21に組換え価の推定式をまとめた。アイソザイム遺伝子についての分離型と遺伝子座の配列(第1~3群)により推定式は、1次式から3次式になった。

また、この6通りの推定計算結果のなかから最適解を求める方法として、尤度比の対数値が最大をとるロッド得点法を用いることとした。

(2) アイソザイム遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在する場合の組換え価の推定

これは、図-4の標識遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在しない場合と全く同じ計算方法となる。標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座とは独立であるので、アイソザイム遺伝子座と胚致死遺

伝子座の連鎖の期待分離比, ② 1:1, ③ 1:2:1, ④ 1:1:1:1 の 3 通りの場合について, それぞれの最尤法を用いて組換価, その標準誤差の計算式をまとめた。(図-4, X-6, W-6, T-6 参照)

2 自殖型における組換価の計算方法

自殖型における組換価の計算方法の誘導は, 戻し交雑型における計算方法の誘導と全く同じである。ただ, 期待分離確率が違う場合があり, 標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座の組換価の推定式に相違がある場合がある。

1) 標識遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在しない場合の組換価の計算方法

(図-6 (X-1, W-1) 参照)

標識遺伝子座の近傍に胚致死遺伝子座が存在しないので, 劣性標識遺伝子ホモ個体と同胞の優性標識遺伝子表現型個体におけるアイソザイム遺伝子の分離比の一致と不一致の χ^2 検定を行う。これにより標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座あるいはアイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座との連鎖を判別し, 次の計算に進む。

(1) 標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座とが連鎖している場合の組換価の推定

② 1:1 (X-5, SC-1, 2), ③ 1:2:1 (W-5, SC-3), ④ 1:1:1:1 (T-5, SC-4, 5) に最尤法による標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座の組換価およびその標準誤差の推定式を示した。(図-6 参照)

(2) アイソザイム遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在する場合の組換価の推定

標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座とは独立であるので, 図-4 に示した戻し交雑型の場合と全く同じ計算方法 (X-6, W-6, T-6) となる。すなわちアイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座との連鎖計算は, ② 1:1 (X-6, SC-1, 2), ③ 1:2:1 (W-6, SC-3), ④ 1:1:1:1 (T-6, SC-4, 5) の最尤法による計算で組換価およびその標準誤差を推定する。(図-6 参照)

2) 標識遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在する場合の組換価の計算方法

(図-7 (Z-1, -3) 参照)

(1) 標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座とが連鎖している場合の連鎖分析計算

戻し交雑型における場合と同様な方法で標識遺伝子座との組換価を推定する。

すでに標識遺伝子座と胚致死遺伝子座の組換価 (p), 相引・相反の遺伝子配列が判明している。アイソザイム遺伝子の分離比② 1:1 (SY-5), ③ 1:2:1 (SZ-5), ④ 1:1:1:1 (SU-5) の 3 通りの場合について, 標識遺伝子座と胚致死遺伝子座の組換価 (p) と標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座との組換価 (r) とその配列を想定して, アイソザイム遺伝子の分離の確率を求めた。

この場合, 標識遺伝子座, 胚致死遺伝子座およびアイソザイム遺伝子座の配列, 各遺伝子の相引・相反を考慮して次のような組合せを作成し, 計算処理をした。

すなわち② 1:1 (SY-5, SC-1, 2), ③ 1:2:1 (SZ-5, SC-3), ④ 1:1:1:1 (SU-5, SC-4,

5) のそれぞれの分離型にたいして3座の遺伝子座の配列に、第1～3群を設定した。標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座との連鎖計算は第1～3群についてそれぞれ2通り、計6通りの計算を行い、最適な組換え価(r)の解を求める手順が必要である。そして各アイソザイム遺伝子型についての実際的な分離観察数の間で比(k)をもとめ、両遺伝子型の子孫の確率の割り算を行い、未知数(r :組換え価)の推定式を導いた。表-22～30にその組換え価の推定式をまとめた。アイソザイム遺伝子座についての分離型と遺伝子座の配列(第1～3群)により推定式は、1次式から4次式になった。

(2) アイソザイム遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在する場合の連鎖分析計算

標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座とは独立であるので、図-4に示した戻し交雑型の場合と全く同じ計算方法(X-6, W-6, T-6)となる。すなわちアイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座との連鎖計算は、②1:1(X-6, SC-1, 2), ③1:2:1(W-6, SC-3), ④1:1:1:1(T-6, SC-4, 5)の最尤法による計算で組換え価およびその標準誤差を推定する(図-6(X-6, SC-1, 2), (W-6, SC-3), (T-6, SC-4, 5)参照)。

針葉についてヨレスギ(優性)と正常スギの交配 F_1 および冬季の針葉色の赤(褐色)(優性)とミドリスギの交配 F_1 の自殖による後代について、両標識遺伝子の分離を調べ、同時にアイソザイム分析をした。その実験データについて本研究における連鎖計算方法を検証した。標識遺伝子・アイソザイム遺伝子ともに期待分離比に一致したのはヨレスギに対して*Est-1*, *Lap*, *Mnr*, ミドリスギに対して*Aap*, *Mnr*および*Px-1*であり、これらは両標識遺伝子座と連鎖していないと判断された。

標識遺伝子について、期待分離比3:1に適合した3家系において、*Shd-2*と*Lap*(2家系)が期待分離比1:2:1から5%水準で有意に不適合であった。同胞の標識遺伝子について優性個体群、劣性個体群の間でアイソザイム分離比には相違がなかったため、アイソザイム遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在すると判定した。その組換え価は*Shd-2*:0.23(相反), *Lap*:0.22(相反), *Lap*:0.31(相引)と推定された。現在、両家系の*Lap*で検出された胚致死遺伝子が同じものが否か不明である。

ヨレスギについての分離異常は2家系のみでみられ、その胚致死遺伝子との組換え価は、0.32(相引)と0.23(相引)であった。前者において*Shd-2*の分離比が期待分離比から5%の有意差で偏りがみられた。また、標識遺伝子と*Shd-2*の2元表での χ^2 検定でも有意差があり、標識遺伝子・*Shd-2*および胚致死遺伝子の連鎖が示唆された。その組換え価0.32(p)を使用して、ヨレスギ遺伝子と*Shd-2*との組換え価を推定したところ、妥当な結果がえられなかった。これはたまたま使用した実験データの分離比に過大な実験誤差が含まれていたものと推測される。標識遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在する場合、その組換え価(p)に実験誤差が含まれている。そのためその組換え価を使用して、次段階の計算へ移る際にはさらに実験誤差が追加される。この実験誤差を十分に小さくするため分離比を求める際、多数の試料(例えば、劣性ホモ個体を100個体以上)を供試する必要がある。

以上、標識遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在しない場合、また標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座とが独立の場合は、最尤法により組換え価の算出が可能である。実験データを用いた試算に

においても妥当な結果がえられた。

標識遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在する場合は、各遺伝子座の配列および各遺伝子座の相引・相反を考慮した条件のもとで、組換え価を算出する1次、2次、3次あるいは4次の多項式を導いた。そして6通りの計算結果を照合して、組換え価の最適解を求めるものである。実験データの解析では不満足な結果となったが、これは分析数が少なく、かつ実験誤差が加わることに一因があるものと考えられた。

実際の連鎖分析にあたり、まず標識遺伝子についての分離に偏りのない組合せのみを利用するのが得策であることは当然である。もし、その分離に偏りがある場合は、胚致死遺伝子のほかに、劣性標識遺伝子ホモ個体の生存力、浸透度、表現度を確かめる必要があり、それだけ時間と仕事量が多くなる。また、組換え価のみの推定が可能で、その分散・標準誤差の推定ができない欠点がある。

いずれにしても、スギの自殖あるいは交雑により多くの種類の劣性標識遺伝子ホモ個体を作出することが先決である。ついで戻し交雑型および自殖型の別に計算・判定の流れを電子計算機により自動化する必要がある。さらにロード得点法あるいは赤池情報量基準(AIC)を利用し、設定条件を十分に考慮した計算方法を開発する必要がある。こうして実験データ組換え価の集積とデータベース化によって順次、スギゲノム分析の方法が確立されるものと考えられる。

要 旨

スギゲノムの遺伝子およびRFLPの連鎖分析において、標識遺伝子座と連鎖しているアイソザイム遺伝子座あるいはRFLPを検出し、標識遺伝子座間の連鎖を解明する橋渡し方式を研究した。すなわち、スギではすでに多数の個体で色素異常、形態異常などを生ずる劣性標識遺伝子が検出されている。そして劣性標識遺伝子ホモ個体を利用することにより、連鎖計算方法が簡易化できることに着目した。さらに、この劣性ホモ個体の利用は分離項数を低減できることから、スギで報告事例がある胚致死遺伝子による分離比の偏りを補正する計算式の誘導が可能になる。

スギの交雑はジベレリンによる着花誘導の容易さ、また2～3年生の苗でも交雑に利用できる利点がある。しかし、イネ、オオムギ、トマトのような世代促進はできないので、1回、多くとも2回の交雑で分離調査が可能な実験仕組みが必要である。このため、正規の戻し交雑あるいは自殖のほかに、同じ変異体を生ずる劣性遺伝子をヘテロで保有している個体間の交雑家系も利用できるようにした。

そうして標識遺伝子について「戻し交雑型(1:1の分離)」、「自殖型(3:1の分離)」の2系列について、それぞれ1)標識遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在する場合と2)標識遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在しない場合を設定した。ついでアイソザイム遺伝子についての期待分離比の①無分離、②1:1、③1:2:1、④1:1:1:1の偏りを検討した標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座との連鎖の有無の判定を行い、計算の流れ図を作成し、それぞれの条件における組換え価の推定計算式を導いた。

連鎖計算方法の概要は次のとおりである。

1 戻し交雑型における組換え価の計算方法

標識遺伝子について、1:1の分離比を検定し、標識遺伝子座近傍の胚致死遺伝子座、あるいは表現度、浸透度の劣る遺伝子の存在を検討する。

1) 標識遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在しない場合の組換え価の計算方法

1:1の分離比に適合した場合には、劣性標識遺伝子ホモ個体のアイソザイム遺伝子の分離比を検定する。両親の特定のアイソザイム遺伝子座のホモ、ヘテロまた複対立遺伝子の関与などによって①無分離、②1:1、③1:2:1、④1:1:1:1の分離比が期待される。①のアイソザイム無分離の場合は連鎖の有無の判定はできない。②、③、④、の期待分離比のいずれかに適合した場合は、そのアイソザイム遺伝子座と標識遺伝子座とは連鎖していない。

②、③、④の期待分離比に不適合の場合、(1) 標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座とが連鎖している、(2) 標識遺伝子とアイソザイム遺伝子座は独立で、アイソザイム遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座の存在の可能性がある、の2つの場合がある。この両者の区分けは、劣性標識遺伝子ホモ個体とその同胞の優性遺伝子表現型個体のアイソザイム遺伝子の分離の2元表を作成し、 χ^2 検定を行う。両群のアイソザイム遺伝子の分離比が不一致の場合は、(1) 標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座とが連鎖している。もし一致した場合は、(2) アイソザイム遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在すると判定される。

以上の条件に基づき、

(1) 標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座とが連鎖している場合の組換え価の推定

アイソザイム遺伝子の分離比②1:1、③1:2:1、④1:1:1:1の3通りの場合について最尤法を用いて、標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座との組換え価を推定する計算式を求めた。またその組換え価の分散、標準誤差の計算式をまとめた。

(2) アイソザイム遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在する場合の組換え価の推定

標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座とは独立であるので、アイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座の連鎖の期待分離比、②1:1、③1:2:1、④1:1:1:1の3通りの場合について、それぞれ最尤法を用いて組換え価、その標準誤差の計算式をまとめた。

2) 標識遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在する場合の組換え価の計算方法

標識遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在する場合は、その組換え価、相引・相反の配列を決定する計算を行う。ついで劣性標識遺伝子ホモ個体のアイソザイム遺伝子の分離比、①無分離、②1:1、③1:2:1、④1:1:1:1を検討する。

②、③、④、の期待分離比のいずれかに適合した場合は、そのアイソザイム遺伝子座と標識遺伝子座とは連鎖していない。

②, ③, ④の期待分離比に不適合の場合, (1) 標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座とが連鎖している, (2) 標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座は独立で, アイソザイム遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座の存在の可能性がある, の 2 つの場合がある。この両者の区分けは, 劣性標識遺伝子ホモ個体とその同胞の優性遺伝子表現型個体のアイソザイム遺伝子の分離の 2 元表を作成し, χ^2 検定を行う。両群のアイソザイム遺伝子の分離比が不一致の場合は, (1) 標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座とが連鎖している。もし一致した場合は, (2) アイソザイム遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在すると判定される。

(1) 標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座とが連鎖している場合の組換価の推定

すでに標識遺伝子座と胚致死遺伝子座の組換価 (p), 相引・相反の遺伝子配列が判明している。アイソザイム遺伝子の分離比② 1:1, ③ 1:2:1, ④ 1:1:1:1 の 3 通りの場合について, 標識遺伝子座と胚致死遺伝子座の組換価 (p) と標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座との組換価 (r) とその配列を想定して, アイソザイム遺伝子の分離の確率を求めた。

この場合, 標識遺伝子座, 胚致死遺伝子座およびアイソザイム遺伝子座の配列, 各遺伝子座の相引・相反を考慮して次のような組合せを作成し, 計算処理をした。

第 1 群: 標識遺伝子座が中間にある場合

標識遺伝子座と胚致死遺伝子座の相引・相反 (2 通り), 標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座の相引・相反 (2 通り) 計 4 通り (①~④)

第 2 群: 胚致死遺伝子座が中間にある場合

標識遺伝子座と胚致死遺伝子座の相引・相反 (2 通り), 標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座の相引・相反 (2 通り) 計 4 通り (⑤~⑧)

第 3 群: アイソザイム遺伝子座が中間にある場合

標識遺伝子座と胚致死遺伝子座の相引・相反 (2 通り), 標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座の相引・相反 (2 通り) 計 4 通り (⑨~⑫)

すなわち, 標識遺伝子座と胚致死遺伝子座との組換価, 相引・相反が判明している場合, 標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座との連鎖計算は第 1~3 群についてそれぞれ 2 通り, 計 6 通りの計算を行い, 最適な組換価 (r) の解を求める手順が必要である。そして各アイソザイム遺伝子型についての実際の子孫観察数の間で比 (k) をもとめ, 両遺伝子型の分離期待確率の割り算を行い, 未知数 (r : 組換価) の推定式を導いた。

(2) アイソザイム遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在する場合の組換価の推定

これは, 先の標識遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座が存在しない場合と全く同じ計算方法となる。標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座とは独立であるので, アイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座の連鎖の期待分離比, ② 1:1, ③ 1:2:1, ④ 1:1:1:1 の 3 通りの場合について, それぞれ最尤法を用いて組換価, その標準誤差の計算式をまとめた。

2 自殖型における組換え価の計算方法

自殖型における連鎖分析計算の流れ図および計算方法の誘導は戻し交雑型における場合と全く同じである。ただ、期待分離の確率が違う場合があり、標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座の組換え価の推定式に相違があった。

3 実験データによる連鎖計算方法の検証の結果

標識遺伝子のヨレスギ（優性）およびミドリスギ（劣性）をそれぞれ片親とした交雑 F_1 の自殖後代について、両標識遺伝子について期待分離3:1に適合した家系、または不適合の家系について、*Aap-1*, *Est-1*, *Lap*, *Mnr* 及び *Px-1* のアイソザイムを分析した。ヨレスギ遺伝子座と *Est-1*, *Lap*, *Mnr* 遺伝子座、またミドリスギ遺伝子座と *Aap-1*, *Mnr*, *Px-1* 遺伝子座は無連鎖であった。一家系で *Shd-2* 遺伝子座と連鎖した胚致死遺伝子座が検出され、その組換え価は0.23（相反）であり、さらに *Lap* 遺伝子座については2家系で胚致死遺伝子座との組換え価0.22（相反）と0.31（相引）が推定された。すなわち *Shd-2* と *Lap* 遺伝子座の近傍に新たに2個の胚致死遺伝子座が検出された。

ヨレスギと正常スギの分離比が3:1から偏りがある2例のうち1例では *Shd-2* の分離比が期待分離比の1:2:1から有意（5%水準）な偏りがみられた。ヨレスギ遺伝子座と胚致死遺伝子座の組換え価（ $p=0.32$, coup.）を使用して、ヨレスギ遺伝子座と *Shd-2* 遺伝子座の組換え価の推定を試みたが妥当な推定値はえられなかった。

引用文献

- 赤池弘次：情報量基準 AIC とは何か—その意味と将来への展望—数理科学 153：5-11, 1976
赤池弘次：統計検定の新しい考え方. 数理科学 198：51-57, 1979
赤池弘次：モデルによってデータを測る. 数理科学 213：7-10, 1981
赤池弘次：統計とエントロピー. 数学セミナー 253：2-12, 1982
Bailey, Norman, T.J.: Introduction to the Mathematical Theory of Genetic Linkage, 298 pp, Oxford, Clarendon Press, 1961
千葉 茂：スギの針葉の冬期における変色の遺伝（第1報）針葉の変色の観察およびアカスギ、ミドリスギの交雑. 日林誌 35：286-289, 1953
Fisher, R.A. and B. Balmukand: The estimation of linkage from the offspring of selfed heterozygotes. J. Genet. 20：79-92, 1928
Haldane, J.B.S.: The combination of linkage values, and the calculation of distance between the loci of linked factors. J. Genet. 8：299-309, 1919
遺伝子記号検討委員会：林木の遺伝子記号の標準化. 林木の育種 149：1-4, 1988
甲斐重貴・谷山幹夫・高田健一・野上寛五郎：スギさし木品種子供群の変異について（II） F_1 子

- 供群における子葉数と夏期黄白化苗の変異. 日本林学会九州支部研究論文集 28 : 83-84, 1975
- 河崎久男・大庭喜八郎: 黄金ヨレスギの自殖家系 (S_1) の自殖による胚致死遺伝子の検出. 95回日林論 : 335-336, 1984 a
- 河崎久男・大庭喜八郎: 標識遺伝子と胚致死遺伝子の連鎖モデルにおけるシミュレーションの利用例. 36回日林関東支論 : 75-78, 1984 b
- 河崎久男: 赤池情報量基準 AIC による適合度検定の方法の紹介. 林木の育種 特別号 1985 : 37-41, 1985
- 河崎久男・白石 進: F_2 家系における遺伝子型分離結果からの連鎖検定と組換え価の算出. 96回日林論 : 267-268, 1985 a
- 河崎久男・黒丸 亮・大庭喜八郎: 情報量基準 AIC を用いたヨレスギ自殖家系における遺伝子分析の適合度検定. 日林誌 67 : 190-195, 1985 b
- 河崎久男: スギにおける胚致死遺伝子の検出法に関する研究. 林木育種場研究報告 8 : 1-67, 1990
- 河崎久男・白石 進・大庭喜八郎: アイソザイム遺伝子座と表現形質を支配する遺伝子座間の組換え価推定値の算出式. 林木の育種 特別号 1990 : 37-40, 1990
- 菊池秀夫: スギ針葉の一形態異常の遺伝. 林業試験場研究報告 298 : 143-151, 1977
- 菊池秀夫: スギの葉緑素異常 (白緑葉) の遺伝. 林業試験場研究報告 310 : 163-170, 1980
- 菊池秀夫: ヨレスギ×外向鉤形針葉スギの交配家系 1 代目における分離. 92回日林論 : 289-290, 1981
- Kikuti, H. and K. Ohba: A complementary gene inheritance of a needle morphology of outward hooking in sugi, *Cryptomeria japonica* D. Don. *Silvae Genetica* 30 (4-5) : 135-141, 1980
- 近藤禎二・前田武彦・大庭喜八郎: スギの遺伝子の相同性 - 淡緑色苗を生じる遺伝子の相同性. 91回日林論 : 223-224, 1980
- Kosambi, D. D.: The estimation of map distances from recombination values. *Annals of Eugenics* 12 : 172-175, 1944
- Koski, V.: Embryonic lethals of *Picea abies* and *Pinus sylvestris*. *Com. Inst. Fenniae*. 75 : 1-30, 1971
- 黒木嘉久・野上五郎・甲斐重貴: 交配 F_1 集団の育成と遺伝様式の解析. (宮島寛 (代表) スギさ木地帯の再選抜対象集団の特性に関する研究. 科研費研究課題番号386053所収) : 141-161, 1979
- 黒丸 亮・河崎久男・大庭喜八郎: ヨレスギ自殖家系におけるパーオキシダーゼアイソザイムの遺伝子分析. 日林誌 65(7) : 253-257, 1983
- 日下部真一・服巻保幸: RFLP による連鎖解析: ロッド得点法ならびに RFLP マーカの選別. 日本臨牀 増刊号 216-235, 1989
- Mather, K.: Types of linkage and their value. *Annals of Eugenics* 7 : 251-264, 1936
- Mather, K.: The measurement of linkage in heredity (Second ed. Reprinted 1963). Methuen,

スギゲノムの遺伝子及びRFLPの連鎖分析におけるアイソザイム遺伝子座の橋渡し方式に関する研究(大庭他)

London, 149 pp, 1963

- 村井正文・田淵和夫：スギ，ヒノキ，サワラおよびアカマツで発見された異常形質 — 1974年までに記録された資料から — 関東林木育種場年報 10：159-1969, 1974
- 大庭喜八郎：村井正文・杉村義一・斉藤幹夫・岡本敬三・渡辺 操・野口常介：林木の変異に関する研究(Ⅲ) クマスギと他のさし木スギ系統の交雑親和性，F₁ 幼苗の生長およびクマスギで検出された2個の単一劣性遺伝子について．日林誌 49(10)：361-367, 1967
- 大庭喜八郎・村井正文：イワオスギの自殖および他殖実生における葉緑素変異苗の発生と苗高生長について．日林誌 51(5)：118-124, 1969
- 大庭喜八郎・岡田幸郎・村井正文：温室育苗によるスギの世代促進．日林誌 53(5)：133-137, 1971
- 大庭喜八郎：クモトオシから分離したわい性苗の遺伝．82回日林論：136-138, 1971
- 大庭喜八郎・村井正文：スギの白子および淡緑色苗を生ずる劣性遺伝子．日林誌 53(6)：177-180, 1971
- 大庭喜八郎：メアサ，キリシマメアサおよびアオスギのミドリスギ劣性遺伝子．日林誌 54(1)：1-5, 1972
- 大庭喜八郎・百瀬行男・前田武彦：スギ精英樹からの異常苗の分離．林試研報 250：53-76, 1973
- 大庭喜八郎：クマスギ×クモトオシのF₁ 苗の自殖による異常苗の分離と苗高の遺伝力．日林九支研論 26：123-124, 1973
- 大庭喜八郎：クモトオシ×C-1(実生個体)のF₁の自殖による形態異常苗の分離．日林九支研論 27：65-66, 1974
- 大庭喜八郎・前田武彦・福原植勝：ヨレスギの遺伝およびヨレ遺伝子と白子，ミドリスギの両劣性遺伝子の連鎖．日林誌 56：276-281, 1974
- Ohba, K.: Qualitative genetics in forest tree species in Japan. Proc. Joint IUFRO Meeting, S02.04 1-3, Stockholm, Session II：59-68, 1974
- 大庭喜八郎：スギの胚致死遺伝子の検出．90回日林論：257-258, 1979
- 大庭喜八郎：スギの遺伝子分析．遺伝 34(6)：17-22, 1980
- 大庭喜八郎・河崎久男・福原植勝：ヨレスギおよびそのF₁の自殖，もどし交配による胚致死遺伝子の検出．92回日林論：279-280, 1981
- 大庭喜八郎・河崎久男：ヨレスギ×ミドリスギ(5)のF₁の後代の異常苗の分離と苗高．93回日林論：219-220, 1982
- 奥泉久人・大庭喜八郎・白石 進：スギ成体針葉で検出されるアイソザイムパターンの季節変化．100回日林論：289-290, 1989
- 奥泉久人・大庭喜八郎・白石 進：スギのアスパラギン酸アミノ転移酵素アイソザイムの遺伝．日林誌 72(1)：58-61, 1990
- 白石 進・河崎久男：アイソザイム遺伝子座と表現型を支配する遺伝子座間の組換え価における情報量．37回日林関東支論 119-120, 1986

- Sorensen, F.: Linkage between marker genes and embryonic lethal factors may cause disturbed segregation ratios. *Silvae Genet.* 16 : 132-134, 1967
- 田淵和夫・古越隆信：スギ精英樹の劣性遺伝子の出現. 昭和47年度研究発表回講演集, 林木育種協会, 林業技術協会 76-86, 1973
- 塚原初男：スギの栄養系ニンジンバに関する造林学的研究. 九州大学農学部演習林報告 37 : 1-84, 1964
- 津村義彦・大庭喜八郎・河崎久男：スギ針葉のパーオキシダーゼアイソザイムの遺伝子分析. 96回日林論 : 301-302, 1985
- 津村義彦：スギのアイソザイムの遺伝分析に関する研究. 筑波大学農林学研究 5 : 1-63, 1989
- Tsumura, Y., K. Uchida and K. Ohba: Genetic control of isozyme variation in needle tissues of *Cryptomeria japonica*. *J. Heredity* 80 : 291-297, 1989
- 津村義彦・戸丸信弘・陶山佳久・モハマド=ナイム・大庭喜八郎：アイソザイム実験法. 筑波大学農林技術センター演習林報告 6 : 63-95, 1990
- 横山敏孝：スギにおける胚の形成と球果の成長. 林試研報 277 : 1-20, 1975
- 横山敏孝：スギの自殖不稔の主因. 日林誌 59 : 389-390, 1977

Summary

Studies on the methods for estimation of recombination values between marker, isozyme and embryonic lethal genes were made taking sugi, *Cryptomeria japonica* D. Don as sample material with special consideration to the use of recessive marker homozygotes for isozyme analysis. Many recessive marker genes which control plastid or morphological anomalies, and several isozyme genes have so far been found among genetic stocks of sugi. Moreover, an embryonic lethal gene which provokes early death of embryo in the condition of recessive homozygote, was detected.

We obtained calculation formulae applicable even to outcrossing families in which a marker gene segregates with 1 : 1 (designated as backcross type) or 3 : 1 (designated as selfing type) ratio. The use of recessive marker homozygotes was quite effective in saving labor in both for electrophoresis experimentation and statistical analysis.

For each type of cross, calculation procedures are as follows. Firstly, check the involvement of an embryonic lethal gene in segregation of a marker gene, and then proceed to the calculation of linkage between the marker gene and an isozyme gene or between the isozyme and embryonic lethal genes.

If there is no embryonic lethal gene is involved, segregation ratio of isozyme genes are tested for one of the four cases, namely, ① 1 : 1 segregation, ② 1 : 2 : 1 segregation, ③ 1 :

1 : 1 : 1 segregation and ④no segregation, according to the genotypes of parents. If the observed ratio shows a good fit to the expected ratio, there is no linkage between a marker and an isozyme genes. Meanwhile, if significantly deviated ratio is found, then compare isozyme segregation ratios in recessive marker homozygotes and dominant cohorts with each other in a two-dimensional table. If they do not fit each other, (1) the marker gene and the isozyme genes are linked. If they fit, (2) the marker and the isozyme genes are mutually independent, and the isozyme gene is linked with (an) embryonic lethal gene.

For the case of (1), recombination values r can be estimated by the maximum likelihood method for three sorts of isozyme segregation ratio, ① 1 : 1, ② 1 : 2 : 1 and ③ 1 : 1 : 1 : 1. For the case of (2), recombination value between an isozyme and an embryonic lethal gene are also obtained by the maximum likelihood method for three isozyme segregation ratio types.

If the marker gene is linked with (an) embryonic lethal gene, construction of generalized formulae are difficult because two recombination values p :(marker-lethal) and r :(marker-isozyme), and their order on a chromosome are usually unknown. Therefore, we tried to calculate r fixing, firstly, a value of p and its phase of coupling or repulsion, and then changing arrangement of a marker, an isozyme and an embryonic lethal gene in three ways. Moreover, these three arrangements were combined with coupling or repulsion phase of the marker, the isozyme and the embryonic lethal genes. For each of the cases, formulae for calculation of recombination value were presented.

Experimental data on segregation frequency in sugi were analysed using some of the above mentioned formulae. It is already reported that twisted needle of sugi is inherited by a dominant gene. Reddish brown needle color in winter is controlled by a single gene and is dominant over green color. Selfed families from heterozygous mono-hybrid plants for these markers were analysed with respect to their allozyme segregation for *Aap-1*, *Est-1*, *Lap*, *Mnr*, *Px-1*, *Shd-2* loci. Firstly, they were tested for the expected ratio 3 : 1. Then allozyme segregation was tested for the segregation ratio of a codominant gene 1 : 2 : 1 for each family. It was found that *Shd-2* locus was linked with (an) embryonic lethal gene with recombination value of 0.23 in repulsion phase. Two F_2 families showed recombination values of 0.22 in repulsion and 0.31 in coupling for the linkage of *Lap* loci with (an) embryonic lethal gene. Twisted needle gene showed no linkage with *Est-1*, *Lap*, *Mnr*, and the needle color gene was not linked with *Aap-1*, *Mnr* and *Px-1*.

付 属 資 料

I	連鎖分析計算方法	218
A	分離比の χ^2 検定と連鎖分析	218
	1. 1:1, 3:1, 1:2:1及び1:1:1:1の分離比の χ^2 検定計算	218
	2. 2対の遺伝子による9:3:3:1の分離比の検定計算(数値解析例)	219
	3. 9:3:3:1の分離比に適合しない場合の組換え価の計算	219
	4. 9:3:4の分離比に適合しない場合の組換え価の計算	221
B	戻し交雑における連鎖分析	223
	(Y-3)	
	1. 戻し交雑において標識遺伝子座のごく近傍に胚致死遺伝子座があり, A-:aaが1:1の分離比に適合しない場合の組換え価の計算	223
	2. 標識遺伝子座,あるいはアイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座との連鎖の判定	225
	1) 標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座がヘテロで連鎖している場合 (1:2:1の分離比の検定)	225
	2) 標識遺伝子座が独立で,アイソザイム遺伝子座がヘテロで胚致死遺伝子座と連鎖している場合(1:2:1の分離比の検定)	226
	3. 戻し交雑において,標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座との組換え価の計算	228
	(X-5) (BC-1) (SC-1)	
	1) 戻し交雑親(検定親)のアイソザイム遺伝子がファースト(D)ホモの場合	228
	(X-5) (BC-2) (SC-2)	
	2) 戻し交雑親(検定親)のアイソザイム遺伝子がスロー(d)ホモの場合	229
	(W-5) (BC-3)	
	3) 戻し交雑親(検定親)のアイソザイム遺伝子がD, dヘテロの場合	230
	(T-5) (BC-4) (BC-5)	
	4) 戻し交雑親(検定親)のアイソザイム遺伝子が複対立遺伝子でD, eあるいはE, eヘテロの場合	231
	4. 戻し交雑において,アイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座との組換え価の計算	232
	(X-6) (BC-1) (SC-1)	
	1) 戻し交雑親(検定親)のアイソザイム遺伝子がファースト(D)ホモの場合	232
	(X-6) (BC-2) (SC-2)	
	2) 戻し交雑親(検定親)のアイソザイム遺伝子がスロー(d)ホモの場合	234
	(W-6) (BC-3) (SC-3)	
	3) 戻し交雑親(検定親)のアイソザイム遺伝子がD, dヘテロの場合	235

	(T-6) (BC-4, -5) (SC-4, -5)	
	4) 戻し交雑親（検定親）のアイソザイム遺伝子が複対立遺伝子でD, eあるいはE, e の場合	240
C	自殖における連鎖分析	245
	(Z-3)	
	1. 標識遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座があり, A-:aa の分離比が 3 : 1 の分離比に 適合しない場合の組換え価の計算	245
	1) 2 因子の連鎖遺伝（相引）（2 因子ヘテロ個体の自殖あるいは相互交雑）	245
	2. 自殖における標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座との組換え価の計算	247
	(W-5) (SC-3)	
	1) 2 因子の連鎖遺伝（相引）（2 因子ヘテロ個体の自殖あるいは相互交雑）	247
	2) 2 因子の連鎖遺伝（相反）（2 因子ヘテロ個体の自殖あるいは相互交雑）	248
	(T-5) (SC-4, -5)	
	3) 2 因子の連鎖遺伝（標識遺伝子がヘテロで, アイソザイム遺伝子が 3 個以上ある 場合のヘテロ個体の相互交雑）	251
D	アイソザイム遺伝子座の連鎖分析	254
	1. アイソザイム遺伝子座 2 重ヘテロ個体への 2 重ホモ個体の戻し交雑	254
	2. アイソザイム遺伝子座 2 重ヘテロ個体へのホモ・ヘテロ個体の戻し交雑	255
	3. 2 重ヘテロアイソザイム遺伝子座間の組換え価の計算方法	258
	1) 2 因子の連鎖遺伝（相引）（2 因子ヘテロ個体の自殖あるいは相互交雑）	258
	2) 2 因子の連鎖遺伝（相反）（2 因子ヘテロ個体の自殖あるいは相互交雑）	259
E	ロッド得点法について	265
F	スギ交雑材料の標識遺伝子座・アイソザイム遺伝子座の遺伝子型（事例）	267
G	連鎖分析のデータシート様式	268
II	地図距離の計算早見表	270
	1. Haldane の地図関数に基づく干渉がない場合の地図距離の早見表	270
	2. Kosambi の地図関数に基づく干渉がある場合の地図距離の早見表	271
III	林木の遺伝子記号の標準化	272

I 連鎖分析計算方法

A 分離比の χ^2 検定と連鎖分析

1. 1:1, 3:1, 1:2:1 及び 1:1:1:1 の分離比の χ^2 検定計算

分離系統が既知の場合、異なる遺伝子型間の交雑後代の系統における分離の場合には、一般に、調査対象の系統は分離することが予め知られており、かつ少なくとも 2 倍体では遺伝的に期待される分離比が存在する。

いま、系統内に A, B, 2 種類あるいは A, B, C... の種類の表現型がそれぞれ a:b, あるいは a:b:c... の頻度で分離するとき、実測数の分離比の期待値への適合度は次式により χ^2 検定できる。

表現型が 2 種類に分かれる場合の分離比の χ^2 検定の公式				
(参照記号) 交雑例	表現型の期待分離比 A:B	観察数 a:b	χ^2 の式	有意性の検定 χ^2 値
(X-1, 3, 4, 5, 6) (Y-1, 3, 4, 5, 6) 単性雑種: 戻し交雑	1:1	a:b	$(a-b)^2/n$	自由度 0.05 0.01
(W-1) (Z-1, 3) 完全優性	3:1	a:b	$(a-3b)^2/3n$	1 3.841 6.635 2 5.991 9.210
両性雑種: 重複遺伝子 補足遺伝子	15:1 9:7	a:b a:b	$(a-15b)^2/15n$ $(7a-9b)^2/63n$	3 7.815 11.34
		a+b=n		

表現型が 3 種類以上に分かれる場合の分離比の χ^2 検定の公式				
	表現型の期待分離比 A:B:C	観察数		
(W-3, 4, 5) (Z-4, 5) 単性雑種: 不完全優性遺伝 または共優性	1:2:1	a:b:c	a+b+c=n $\{a^2/0.25n+b^2/0.5n+c^2/0.25n\}-n$	
	表現型の期待分離比 A:B:C:D	観察数		
(T-3, 4, 5, 6) (U-4, 5, 6) 両性雑種: “ ”	1:1:1:1	a:b:c:d	a+b+c+d=n $\{a^2/0.25n+b^2/0.25n+c^2/0.25n+d^2/0.25n\}-n$	

2. 2対の遺伝子による9:3:3:1の分離比の検定計算 (数値解析例)

直交性にもとづく連鎖分析の式 (9:3:3:1の期待分離比の偏りの検定)

	表現型と観察数				計
	A-(ヨレ型, T-)		aa(正常型, tt)		
B-(アカ, R-)	a ₁	147	a ₃	18	165
bb(ミドリ, rr)	a ₂	49	a ₄	3	52
計		196		21	217

$$\chi_A^2 = \frac{(a_1 + a_2 - 3a_3 - 3a_4)^2}{3n} \quad \chi_T^2 = \frac{(147 + 49 - 3 \times 18 - 3 \times 3)^2}{3 \times 217} = 27.172^{**}$$

$$\chi_B^2 = \frac{(a_1 - 3a_2 + a_3 - 3a_4)^2}{3n} \quad \chi_R^2 = \frac{(147 - 3 \times 49 + 18 - 3 \times 3)^2}{3 \times 217} = 0.124$$

$$\chi_L^2 = \frac{(a_1 - 3a_2 - 3a_3 + 9a_4)^2}{9n} \quad \chi_{TL}^2 = \frac{(147 - 3 \times 18 - 3 \times 49 + 9 \times 3)^2}{9 \times 217} = 0.373$$

χ^2 の計27.669**

3. 9:3:3:1の分離に適合しない場合の組換え価の計算

2因子の連鎖遺伝 (相引) (2因子ヘテロ個体の自殖あるいは相互交雑)

A, a: 標識遺伝子

B, b: 標識遺伝子

p: 組換え価

$$\frac{AB}{ab} \times \frac{AB}{ab}$$

(1/2)	AB (1-p ₁)	Ab p ₁	aB p ₁	ab (1-p ₁)
(1/2)	AB (1-p ₂)	AABb p ₁ (1-p ₂)	AaBB p ₁ (1-p ₂)	AaBb (1-p ₁)(1-p ₂)
Ab p ₂	AABb p ₂ (1-p ₁)	AAbb p ₁ p ₂	AaBb p ₁ p ₂	Aabb p ₂ (1-p ₁)
aB p ₂	AaBB p ₂ (1-p ₁)	AaBb p ₁ p ₂	aaBB p ₁ p ₂	aaBb p ₂ (1-p ₁)
ab (1-p ₂)	AaBb (1-p ₁)(1-p ₂)	Aabb p ₁ (1-p ₂)	aaBb p ₁ (1-p ₂)	aabb (1-p ₁)(1-p ₂)

A: 完全優性, B: 完全優性, p: 組換価 ここで, $p_1=p_2=p$, $P=(1-p)^2$, $\sqrt{P}=(1-p)$, $p=(1-\sqrt{P})$
 (通常; 9:3:3:1 の分離)

(1/4) 期待確率		期待確率		変換した期待確率		観察数
1 AABB	$(1-p_1)(1-p_2)$	3 A-BB	$(1/4)(1-2p+p^2+2p-2p^2)$			
2 AaBB	$p_1(1-p_2)+p_2(1-p_1)$		$= (1/4)(1-p^2)$	$= (1/4)(2\sqrt{P}-P)$		
2 AABb	$p_1(1-p_2)+p_2(1-p_1)$	6 A-Bb	$(2/4)(p-p^2+1-2p+p^2+p^2)$	$+ (2/4)(1-\sqrt{P}+P)$	$(1/4)(2+P)$	a_1
4 AaBb	$2(1-p_1)(1-p_2)+2p_1p_2$		$= (2/4)(1-p+p^2)$	$= (1/4)(2+P)$		

1 aaBB	p_1p_2	1 aaBB	$(1/4)p^2$	$= (1/4)(1-\sqrt{P})^2$	$(1/4)(1-P)$	a_2
2 aaBb	$p_1(1-p_2)+p_2(1-p_1)$	2 aaBb	$(2/4)p(1-p)$	$+ (2/4)\sqrt{P}(1-\sqrt{P})$	$= (1/4)(1-P)$	

1 AAbb	p_1p_2	3 A-bb	$(1/4)p^2+(2/4)(p-p^2)$	$= (1/4)(1-\sqrt{P})^2$	$(1/4)(1-P)$	a_3
2 Aabb	$p_1(1-p_2)+p_2(1-p_1)$		$= (1/4)(p^2+2p-2p^2)$	$+ (2/4)(\sqrt{P}-P)$		
			$= (1/4)p(2-p)$	$= (1/4)(1-P)$		

1 aabb	$(1-p_1)(1-p_2)$	1 aabb	$(1/4)(1-p)^2$	$= (1/4)P$	$(1/4)P$	a_4
				小計 (4/4)	確率小計 1.0	n

$$l = \frac{n!}{a_1!a_2!a_3!a_4!} \{(1/4)(2+P)\}^{a_1} \{(1/4)(1-P)\}^{a_2} \{(1/4)(1-P)\}^{a_3} \{(1/4)P\}^{a_4}$$

$$L = \log l = a_1 \log \{(1/4)(2+P)\} + a_2 \log \{(1/4)(1-P)\} + a_3 \log \{(1/4)(1-P)\} + a_4 \log \{(1/4)P\} + \text{Const.}$$

$$\frac{dL}{dp} = \frac{a_1}{(2+P)} - \frac{a_2}{(1-P)} - \frac{a_3}{(1-P)} + \frac{a_4}{P} \quad \frac{dL}{dp} = 0 \text{ より}$$

$$a_1P(1-P) - a_2P(2+P) - a_3P(2+P) + a_4(2+P)(1-P) = 0$$

$$a_1P - a_1P^2 - 2a_2P - a_2P^2 - 2a_3P - a_3P^2 + 2a_4 - a_4P - a_4P^2 = 0$$

$$(a_1 + a_2 + a_3 + a_4)P^2 - (a_1 - 2a_2 - 2a_3 - a_4)P - 2a_4 = 0$$

$$P = \frac{(a_1 - 2a_2 - 2a_3 - a_4) \pm \sqrt{(a_1 - 2a_2 - 2a_3 - a_4)^2 + 8(a_1 + a_2 + a_3 + a_4)a_4}}{2n}$$

相引 ($p > 0.25$)		相反 ($p < 0.25$)	
AB/ab		Ab/aB	
組換価	$p = 1 - \sqrt{P}$	組換価	$p = \sqrt{P}$
p の標準誤差	$\sqrt{V_p}$	p の標準誤差	$\sqrt{V_p}$

$$V_P = \frac{2P(2+P)(1-P)}{n(1+2P)}$$

$$V_p = V_P / 4P$$

$$\frac{dL}{dP} = -\frac{a_1}{(2+P)} - \frac{a_2}{(1-P)} - \frac{a_3}{(1-P)} + \frac{a_4}{P}$$

$$\frac{d^2L}{dP^2} = \frac{-a_1}{(2+P)^2} + \frac{a_2+a_3}{(1-P)^2} - \frac{a_4}{P^2}$$

$$= -\left\{ \frac{a_1}{(2+P)} \frac{1}{(2+P)} + \frac{a_2}{(1-P)} \frac{1}{(1-P)} + \frac{a_3}{(1-P)} \frac{1}{(1-P)} + \frac{a_4}{P} \frac{1}{P} \right\}$$

ここで a_1, a_2, a_3, a_4 の期待値, $(n/4)(2+P), (n/4)(1-P), (n/4)(1-P)$ および $(n/4)P$ を代入する。

$$E\left\{\frac{d^2L}{dP^2}\right\} = -\frac{n}{4} \left\{ \frac{1}{(2+P)} + \frac{1}{(1-P)} + \frac{1}{(1-P)} + \frac{1}{P} \right\}$$

$$= -\frac{n}{4P(2+P)(1-P)} \{P(1-P) + P(2+P) + P(2+P) + (2+P)(1-P)\}$$

$$-\frac{1}{E\left\{\frac{d^2L}{dP^2}\right\}} = \frac{4P(2+P)(1-P)}{n\{P-P^2+4P+2P^2+2-P-P^2\}}$$

$$VP = \frac{4P(2+P)(1-P)}{n(2+4P)} = \frac{2P(2+P)(1-P)}{n(1+2P)}$$

p の分散は P の分散から計算する。

	相引	相反
$\frac{1}{V_p} = \frac{1}{V_P} \left[\frac{dP}{dp} \right]^2$	$P = (1-p)^2$	$P = p^2$
$V_p = \frac{V_P}{\left[\frac{dP}{dp} \right]^2}$	$\left[\frac{dP}{dp} \right]^2 = \{(-1)(1-p) + (-1)(1-p)\}^2$ $= \{-2(1-p)\}^2$ $= 4(1-p)^2$ $= 4P$	$\left[\frac{dP}{dp} \right]^2 = \{(p)'(p) + p(p)'\}^2$ $= (2p)^2$ $= 4p^2$ $= 4P$
	$V_p = \frac{V_P}{4P}$	$V_p = \frac{V_P}{4P}$
	標準誤差: $\sqrt{V_p}$	標準誤差: $\sqrt{V_p}$

4. 9:3:4 の分離比に適合しない場合の組換え価の計算

2 因子の連鎖遺伝（相引）（2 因子ヘテロ個体の自殖あるいは相互交雑）

A, a: 標識遺伝子

B, b: 標識遺伝子

p: 組換え価

$$\frac{AB}{ab} \times \frac{AB}{ab}$$

(1/2)	AB (1-p ₁)	Ab p ₁	aB p ₁	ab (1-p ₁)	
(1/2)	AB (1-p ₂)	AABB (1-p ₁)(1-p ₂)	AABb p ₁ (1-p ₂)	AaBB p ₁ (1-p ₂)	AaBb (1-p ₁)(1-p ₂)
	Ab p ₂	AABb p ₂ (1-p ₁)	AAbb p ₁ p ₂	AaBb p ₁ p ₂	Aabb p ₂ (1-p ₁)
	aB p ₂	AaBB p ₂ (1-p ₁)	AaBb p ₁ p ₂	aaBB p ₁ p ₂	aaBb p ₂ (1-p ₁)
	ab (1-p ₂)	AaBb (1-p ₁)(1-p ₂)	Aabb p ₁ (1-p ₂)	aaBb p ₁ (1-p ₂)	aabb (1-p ₁)(1-p ₂)

A:完全優性, B:完全優性, a:上位性, p:組換え価
 ここで, p₁=p₂=p, P=(1-p)², $\sqrt{P}=(1-p)$, p=(1- \sqrt{P})
 (通常;9:3:4の分離)

(1/4)期待確率	期待確率	変換した期待確率	観察数
1 AABB (1-p ₁)(1-p ₂)	3 A-BB (1/4)(1-2p+p ² +2p-2p ²)	= (1/4)(2 \sqrt{P} -P) + (2/4)(1- \sqrt{P} +P)	a ₁
2 AaBB p ₁ (1-p ₂)+p ₂ (1-p ₁)	= (1/4)(1-p ²)		
2 AABb p ₁ (1-p ₂)+p ₂ (1-p ₁)	6 A-Bb (2/4)(p-p ² +1-2p+p ² +p ²)	= (1/4)(2+P)	a ₁
4 AaBb 2(1-p ₁)(1-p ₂)+2p ₁ p ₂	= (2/4)(1-p+p ²)		
1 AAbb p ₁ p ₂	3 A-bb (1/4)p ² + (2/4)(p-p ²)	= (1/4)(1- \sqrt{P}) ² + (2/4)(\sqrt{P} -P)	a ₂
2 Aabb p ₁ (1-p ₂)+p ₂ (1-p ₁)	= (1/4)(p ² +2p-2p ²) = (1/4)p(2-p)		
1 aaBB p ₁ p ₂	1 aaBB (1/4)p ²	= (1/4)(1- \sqrt{P}) ² + (2/4) \sqrt{P} (1- \sqrt{P})	a ₃
1 aaBb p ₁ (1-p ₂)+p ₂ (1-p ₁)	2 aaBb (2/4)p(1-p)		
1 aabb (1-p ₁)(1-p ₂)	1 aabb (1/4)(1-p) ²	= (1/4)P	
		小計(4/4)	確率小計1.0 n _a

組換え価の算出

$$l = \frac{n_a!}{a_1!a_2!a_3!} \{(1/4)(2+P)\}^{a_1} \{(1/4)(1-P)\}^{a_2} (1/4)^{a_3}$$

$$L = \log l = a_1 \log \{(1/4)(2+P)\} + a_2 \log \{(1/4)(1-P)\} + a_3 \log (1/4)$$

$$\frac{dL}{dP} = \frac{a_1}{(2+P)} - \frac{a_2}{(1-P)}$$

$$\frac{a_1}{(2+P)} - \frac{a_2}{(1-P)} = 0 \quad \frac{1}{(2+P)(1-P)} \{a_1(1-P) - a_2(2+P)\} = 0$$

$$a_1 - a_1P - 2a_2 - a_2P = 0$$

$$(a_1 + a_2)P + 2a_2 - a_1 = 0 \quad P = \frac{a_1 - 2a_2}{a_1 + a_2}$$

相引 ($P > 0.25$)		相反 ($P < 0.25$)	
AB/ab		Ab/aB	
組換価	$p = 1 - \sqrt{P}$	組換価	$p = \sqrt{P}$
標準誤差	$\sqrt{V_p}$	標準誤差	$\sqrt{V_p}$

分散の算出

$$\frac{dL}{dP} = \frac{a_1}{(2+P)} - \frac{a_2}{(1-P)}$$

$$\frac{d^2L}{dP^2} = \frac{a_1(-1)}{(2+P)^2} - \frac{a_2\{-(-1)\}}{(1-P)^2}$$

$$= -\left\{ \frac{a_1}{(2+P)} \frac{1}{(2+P)} + \frac{a_2}{(1-P)} \frac{1}{(1-P)} \right\}$$

$$-\frac{1}{E\left\{\frac{d^2L}{dP^2}\right\}} = -\frac{n_a}{4} \left\{ \frac{1}{(2+P)} + \frac{1}{(1-P)} \right\}$$

$$\frac{1}{V_p} = \frac{n_a}{4(2+P)(1-P)} \{(1-P) + (2+P)\}$$

相引

相反

$$V_p = \frac{4(2+P)(1-P)}{3n_a}$$

$$P = (1-p)^2$$

$$P = p^2$$

$$\frac{1}{V_p} = \frac{1}{V_p} \left[\frac{dP}{dp} \right]^2$$

$$\left[\frac{dP}{dp} \right]^2 = \{(-1)(1-p) + (-1)(1-p)\}^2 \quad \left[\frac{dP}{dp} \right]^2 = \{2p\}^2$$

$$= \{-2(1-p)\}^2$$

$$= 4p^2$$

$$V_p = \frac{V_p}{\left[\frac{dP}{dp} \right]^2}$$

$$= 4(1-p)^2$$

$$= 4P$$

$$= 4P$$

$$V_p = \frac{V_p}{4P}$$

$$V_p = \frac{V_p}{4P}$$

B 戻し交雑における連鎖分析

(Y-3)

1. 戻し交雑において標識遺伝子座のごく近傍に胚致死遺伝子座があり、A-:aa が 1:1 の分離比に適合しない場合の組換価の計算

2 因子の連鎖遺伝（相引と相反）（2 因子ヘテロ個体への劣性標識遺伝子ホモ個体の戻し交雑）

A, a: 標識遺伝子

B, b: 胚致死遺伝子

$$\frac{AB}{ab} \times \frac{aB}{ab} \quad \frac{Ab}{aB} \times \frac{ab}{aB}$$

p: 組換価

(相引)					(相反)				
(1/2)	AB	Ab	aB	ab	(1/2)	AB	Ab	aB	ab
	(1-p)	p	p	(1-p)		p	(1-p)	(1-p)	p
(1/4)					(1/4)				
(1/2)aB	AaBB	AaBb	aaBB	aaBb	(1/2)aB	AaBB	AaBb	aaBB	aaBb
	(1-p)	p	p	(1-p)		p	(1-p)	(1-p)	p
(1/2)ab	AaBb	Aabb	aaBb	aabb	(1/2)ab	AaBb	Aabb	aaBb	aabb
	(1-p)	p	p	(1-p)		p	(1-p)	(1-p)	p
P = (1-p)					P = p				
期待確率	変換した期待確率		観察数		期待確率	変換した期待確率		観察数	
1 AaBB	(1/4)(1-p)	(1/4)P	(1/3)(1+P)	a ₁	1 AaBB	(1/4)P	(1-3)(1+P)	a ₁	
2 AaBb	(1/4)	(1/4)			2 AaBb	(1/4)			
1 aaBB	(1/4)p	(1/4)(1-P)	(1/3)(2-P)	a ₂	1 aaBB	(1/4)(1-P)	(1/3)(2-P)	a ₂	
2 aaBb	(1/4)	(1/4)			2 aaBb	(1/4)			
			確率計1.0	n			確率計1.0	n	
1 Aabb	(1/4)p	(1/4)(1-P)	(1/4)	a ₃ (致死)	1 Aadd	(1/4)(1-P)	(1/4)	(1/4)(致死)	
1 aabb	(1/4)(1-p)	(1/4)P		(不可視)	1 aabb	(1/4)P		(不可視)	

$$l = \frac{n!}{a_1! a_2!} \{(1/3)(1+P)\}^{a_1} \{(1/3)(2-P)\}^{a_2}$$

$$L = \log l = a_1 \log \{(1/3)(1+P)\} + a_2 \log \{(1/3)(2-P)\} + \text{Const.}$$

$$\begin{aligned} \frac{dL}{dP} &= \frac{a_1}{(1+P)} + \frac{(-1)a_2}{(2-P)} \\ &= \frac{1}{(1+P)(2-P)} \{a_1(2-P) - a_2(1+P)\} = \frac{1}{(1+P)(2-P)} \{-a_2 + 2a_1 - (a_1+a_2)P\} \end{aligned}$$

組換価

$$P = \frac{(2a_1 - a_2)}{a_1 + a_2} \quad P = \frac{(2a_1 - a_2)}{n}$$

P	0 < P < 0.5	p = P: Ad/aD (相反)
P	0.5 < P < 1.0	p = 1 - P: AD/ad (相引)

組換価の分散および標準誤差の計算

$$V_P = \frac{(1+P)(2-P)}{n}$$

p の標準誤差 $\sqrt{V_p}$

$$V_p = V_P$$

分散の計算手順

$$\begin{aligned} \frac{dL}{dP} &= \frac{a_1}{(1+P)} + \frac{(-1)a_2}{(2-P)} & \frac{dL}{dP} &= \frac{a_1}{(1+P)} - \frac{a_2}{(2-P)} \\ \frac{d^2L}{dP^2} &= \frac{(a_1)'(1+P) - a_1(1+P)'}{(1+P)^2} - \frac{(a_2)'(2-P) - a_2(2-P)'}{(2-P)^2} \\ &= \frac{-a_1}{(1+P)^2} - \frac{+a_2}{(2-P)^2} = - \left\{ \frac{a_1}{(1+P)} \frac{1}{(1+P)} + \frac{a_2}{(2-P)} \frac{1}{(2-P)} \right\} \\ &= - \frac{1}{E\left\{ \frac{d^2L}{dP^2} \right\}} = - (n/3) \{1/(1+P) + 1/(2-P)\} \\ \frac{1}{V_p} &= \frac{n}{3(1+P)(2-P)} \{(2-P) + (1+P)\} \\ \frac{1}{V_p} &= \frac{n}{3(1+P)(2-P)} \{3\} & V_p &= \frac{(1+P)(2-P)}{n} \end{aligned}$$

pの分散はPの分散から計算する。

$$\begin{aligned} \frac{1}{V_p} &= \frac{1}{V_P} \left[\frac{dP}{dp} \right]^2 & V_p &= \frac{V_P}{\left[\frac{dP}{dp} \right]^2} \\ & & \text{相引} & & \text{相反} \\ & & P = 1 - p & & P = p \\ & & \left[\frac{dP}{dp} \right]^2 = 1 & & \left[\frac{dP}{dp} \right]^2 = 1 \\ & & V_p = V_P & & \\ & & p \text{の標準誤差 } \sqrt{V_p} & & \end{aligned}$$

2. 標識遺伝子座,あるいはアイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座との連鎖の判定

戻し交雑型において, 劣性標識遺伝子ホモ個体におけるアイソザイム遺伝子の分離比が1:1, 1:2:1あるいは1:1:1:1から偏るのは次のふたつの場合がある。

- ① 標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座が連鎖している。
- ② アイソザイム遺伝子座だけが胚致死遺伝子と連鎖している。標識遺伝子座は独立である。

両者を区別するには, 表現型が優性標識遺伝子の個体のアイソザイム分析を行い, そのアイソザイム遺伝子の分離比が, 1:1, 1:2:1あるいは1:1:1:1の3型について劣性ホモ個体の分離比と不一致の場合は, ①であり, 一致する場合は②である。

1) 標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座がヘテロで連鎖している場合(1:2:1の分離比の検定)

なお, 組換え価: pは原則として標識遺伝子と連鎖している胚致死遺伝子に, また組換え価: rはアイソザイム遺伝子との連鎖に使用した。

A, a: 標識遺伝子

D, d: アイソザイム遺伝子

r: 組換え価

$$\frac{AD}{ad} \times \frac{aD}{ad} \quad \frac{Ad}{aD} \times \frac{ad}{aD}$$

(相引)					(相反)				
(1/2)	AD (1-r)	Ad r	aD r	ad (1-r)	(1/2)	AD r	Ad (1-r)	aD (1-r)	ad r
(1/4)					(1/4)				
(1/2)aD	AaDD (1-r)	AaDd r	aaDD r	aaDd (1-r)	(1/2)aD	AaDD r	AaDd (1-r)	aaDD (1-r)	aaDd r
(1/2)ad	AaDd (1-r)	Aadd r	aaDd r	aadd (1-r)	(1/2)ad	AaDd r	Aadd (1-r)	aaDd (r-r)	aadd r

$R=1-r, r=1-R$					$R=r$				
期待確率		変換した期待確率			観察数	期待確率		変換した期待確率	
1 AaDD	(1/4)(1-r)	(1/4)(1-r)	(1/4)R	(1/2)R	a ₁	1 AaDD	(1/4)r	(1/2)R	
2 AaDd	(1/4)(r+1-r)	(1/4)	(1/4)	(2/4)(1/2)	a ₂	2 AaDd	(1/4)	(2/4)(1/2)	
1 Aadd	(1/4)r	(1/4)r	(1/4)(1-R)	(1/2)(1-R)	a ₃	1 Aadd	(1/4)(1-r)	(1/2)(1-R)	
小計 1.0					n _a	小計 1.0			
1 aaDD	(1/4)r	(1/4)r	(1/4)(1-R)	(1/2)(1-R)	b ₁	1 aaDD	(1/4)(1-r)	(1/2)(1-R)	
2 aaDd	(1/4)(r+1-r)	(1/4)	(1/4)	(2/4)(1/2)	b ₂	2 aaDd	(1/4)	(2/4)(1/2)	
1 aadd	(1/4)(1-r)	(1/4)(1-r)	(1/4)R	(1/2)R	b ₃	1 aadd	(1/4)r	(1/2)R	
小計 1.0					n _b	小計 1.0			
確率総計 1.0					n				

戻し交雑型のA-, とaaにおけるDD:Dd:ddの分離比

		相引における各遺伝子型の期待分離比				合計
		r=0.5	r=0.4	r=0.2	r=0.1	(1/4)
A-DD	(1/4)R	0.5	0.6	0.8	0.9	
aaDD	(1/4)(1-R)	1/4	0.5	0.4	0.2	0.1 1.0
A-Dd	(1/4)	1.0	1.0	1.0	1.0	
aaDd	(1/4)	2/4	1.0	1.0	1.0	1.0 2.0
A-dd	(1/4)(1-R)	0.5	0.4	0.2	0.1	
aadd	(1/4)R	1/4	0.5	0.6	0.8	0.9 1.0

もし、A-D連鎖がある場合にはDD:Dd:ddの分離比はaaとA-の両群間で異なるものとなる。そして、全体をまとめた場合は1:2:1の分離比になる。

aaとA-の両群間で分離比の有意性の検定は分割表を作成し、 χ^2 検定によって行う。

2) 標識遺伝子座が独立で、アイソザイム遺伝子座がヘテロで胚致死遺伝子座と連鎖している場合

(1:2:1の分離比の検定)

A, a: 標識遺伝子

D, d: アイソザイム遺伝子

B, b: 胚致死遺伝子

r: 組換え価

$$\frac{A}{a} \frac{DB}{db} \times \frac{a}{a} \frac{DB}{db}$$

	A	A	A	A	a	a	a	a
(1/4)	DB (1-r ₁)	Db r ₁	dB r ₁	db (1-r ₁)	DB (1-r ₁)	Db r ₁	dB r ₁	db (1-r ₁)
(1/2)	Aa				aa			
a DB	DDBB	DDBb	DdBB	DdBb	DDBB	DDBb	DdBB	DdBb
(1-r ₂)(1-r ₁)(1-r ₂)	r ₁ (1-r ₂)	r ₁ (1-r ₂)	(1-r ₁)(1-r ₂)	(1-r ₁)(1-r ₂)	(1-r ₁)(1-r ₂)	r ₁ (1-r ₂)	r ₁ (1-r ₂)	(1-r ₁)(1-r ₂)
a Db	DDBb	DDbb	DdBb	Ddbb	DDBb	DDbb	DdBb	Ddbb
r ₂	r ₂ (1-r ₁)	r ₁ r ₂	r ₁ r ₂	r ₂ (1-r ₁)	r ₂ (1-r ₁)	r ₁ r ₂	r ₁ r ₂	r ₂ (1-r ₁)
a dB	DdBB	DdBb	ddBB	ddBb	DdBB	DdBb	ddBB	ddBb
r ₂	r ₂ (1-r ₁)	r ₁ r ₂	r ₁ r ₂	r ₂ (1-r ₁)	r ₂ (1-r ₁)	r ₁ r ₂	r ₁ r ₂	r ₂ (1-r ₁)
a db	DdBb	Ddbb	ddBb	ddbb	DdBb	Ddbb	ddBb	ddbb
(1-r ₂)(1-r ₁)(1-r ₂)	r ₁ (1-r ₂)	r ₁ (1-r ₂)	(1-r ₁)(1-r ₂)	(1-r ₁)(1-r ₂)	(1-r ₁)(1-r ₂)	r ₁ (1-r ₂)	r ₁ (1-r ₂)	(1-r ₁)(1-r ₂)

A-個体とaa個体におけるアイソザイム遺伝子の期待分離比が一致する。

aaホモ個体におけるアイソザイム遺伝子の期待分離比 $R^2 = (1-r)^2$, $R = (1-r)$, $r = (1-R)$

A, B: 完全優性 D: 共優性

r: 組換え価

「aa」	(1/4) 期待確率	期待確率	$r_1 = r_2 \cdot r$	変換した期待確率	観察数
1 DDBB	$(1-r_1)(1-r_2)$	3 DDB-	$(1/8)(1-2r+r^2+2r-2r^2)$	$= (1/8)(2R-R^2)$	$(1/3)(2R-R^2)$ a ₁
2 DDBb	$r_1(1-r_2)+r_2(1-r_1)$		$= (1/8)(1-r^2)$		
2 DdBB	$r_1(1-r_2)+r_2(1-r_1)$	6 DdB-	$(2/8)(r-r^2+1-2r+r^2+r^2)$	$= (2/8)(1-R+R^2)$	$(3/8)(2/3)(1-R+R^2)$ a ₂
4 DdBb	$2(1-r_1)(1-r_2)+2r_1r_2$		$= (2/8)(1-r+r^2)$		
1 ddBB	r_1r_2	3 ddB-	$(1/8)(r^2+(2/4)(r-r^2))$	$= (1/8)(1-R^2)$	$(1/3)(1-R^2)$ a ₃
2 ddBb	$r_1(1-r_2)+r_2(1-r_1)$		$= (1/8)(r^2+2r-2r^2)$		
			$= (1/8)r(2-r)$		
					小計1.0 n _a
1 DDbb	r_1r_2	1 DDbb	$(1/8)r_2$	$= (1/8)(1-R)^2$	$(1-2R+R^2)$ b ₁
2 Ddbb	$r_1(1-r_2)+r_2(1-r_1)$	2 Ddbb	$(2/8)r(1-r)$	$= (2/8)R(1-R)$	$(1/8)2R(1-R)$ b ₂
1 ddbb	$(1-r_1)(1-r_2)$	1 ddbb	$(1/8)(1-r)^2$	$= (1/8)R^2$	R^2 b ₃
					小計1.0 n _b
16 (9種類)		16 (6種類)	確率計	1.0	n

標識遺伝子座が独立で、アイソザイム遺伝子座の近傍に胚致死遺伝子がある場合のA-とaa個体におけるアイソザイム遺伝子型の分離比。両群における期待分離比が一致する。

遺 伝 子 型	期待分離比
AaB-DD aaB-DD	: $(1/3)(2R-R^2)$
AaB-Dd aaB-Dd	: $(2/3)(1-R+R^2)$
AaB-dd aaB-dd	: $(1/3)(1-R^2)$

3. 戻し交雑において、標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座の組換え価の計算

(X-5) (BC-1) (SC-1)

1) 戻し交配親 (検定親) のアイソザイム遺伝子がファースト (D) ホモの場合

2 因子の連鎖遺伝 (相引と相反) (2 因子ヘテロ個体への劣性標識遺伝子ホモ個体の戻し交雑)

A, a: 標識遺伝子 (相引) (相反)
 D, d: アイソザイム遺伝子 $\frac{AD}{ad} \times \frac{aD}{aD}$ $\frac{Ad}{aD} \times \frac{aD}{aD}$
 r: 組換え価

(1/2)	AD	Ad	aD	ad	(1/2)	AD	Ad	aD	ad		
	(1-r)	r	r	(1-r)		r	(1-r)	(1-r)	r		
(1/2)	(1/1)aD	AaDD	AaDd	aaDD	aaDd	(1/2)	(1/1)aD	AaDD	AaDd	aaDD	aaDd
	(1-r)	r	r	(1-r)		r	(1-r)	(1-r)	r		

	期待確率	R=(1-r)	変換した期待確率	観察数	R=r	変換した期待確率	観察数	
1 AaDD	(1/2)(1-r)	(1/2)R	(1/2) R	a ₁	1 AaDD	(1/2)R	(1/2) R	a ₁
1 AaDd	(1/2)r	(1/2)(1-R)	(1/2) (1-R)	a ₂	1 AaDd	(1/2)(1-R)	(1/2) (1-R)	a ₂
		確率計	1.0	n _a		確率計	1.0	n _a
1 aaDD	(1/2)r	(1/2)(1-R)	(1/2) (1-R)	b ₁	1 aaDD	(1/2)(1-R)	(1/2) (1-R)	b ₁
1 aaDd	(1/2)(1-r)	(1/2)r	(1/2) R	b ₂	1 aaDd	(1/2)R	(1/2) R	b ₂
		確率計	1.0	n _b		確率計	1.0	n _b
	確率計	1.0		n		確率計	1.0	n

$$l = \frac{n_b!}{b_1!b_2!} (1-R)^{b_1} R^{b_2}$$

$$L = \log l = b_1 \log (1-R) + b_2 \log R + \text{Const.}$$

$$\frac{dL}{dR} = \frac{-b_1}{(1-R)} + \frac{b_2}{R}$$

$$= \frac{1}{R(1-R)} \{-b_1R + b_2(1-R)\} = \frac{1}{R(1-R)} \{b_2 - (b_1 + b_2)R\}$$

$$R = \frac{b_2}{b_1 + b_2} \quad R = \frac{b_2}{n_b} \quad \text{組換え価 } R \quad \begin{matrix} 0 < R < 0.5 & r=R: Ad/aD \\ 0.5 < R < 1.0 & r=1-R: AD/ad \end{matrix}$$

分散の計算

$$\frac{d^2L}{dR^2} = \frac{b_1(-1)}{(1-R)^2} - \frac{b_2(-1)}{R^2}$$

$$= \frac{b_1}{(1-R)} \frac{(-1)}{(1-R)} + \frac{b_2}{R} \frac{(-1)}{R}$$

$$\frac{1}{V_R} = n_b \{1/(1-R) + 1/R\} \quad V_R = \frac{R(1-R)}{n_b}$$

(X-5) (BC-2) (SC-2)

2) 戻し交雑親 (検定親) のアイソザイム遺伝子がスロー (d) ホモの場合

2 因子の連鎖遺伝 (相引と相反) (2 因子ヘテロ個体への劣性標識遺伝子ホモ個体の戻し交雑)

A, a: 標識遺伝子 (相引) (相反)
 D, d: アイソザイム遺伝子 $\frac{AD}{ad} \times \frac{ad}{ad}$ $\frac{Ad}{aD} \times \frac{ad}{ad}$
 r: 組換え価

(1/2)	AD	Ad	aD	ad	(1/2)	AD	Ad	aD	ad
	(1-r)	r	r	(1-r)		r	(1-r)	(1-r)	r
(1/2)					(1/2)				
(1/1)ad	AaDd	Aadd	aaDd	aadd	(1/1)ad	AaDd	Aadd	aaDd	aadd
	(1-r)	r	r	(1-r)		r	(1-r)	(1-r)	r

期待確率	R=(1-r)	変換した期待確率	観察数	R=r	変換した期待確率	観察数
1 AaDd	(1/2)(1-r)	(1/2)R	(1/2) R	a ₂	1 AaDd	(1/2)R
1 Aadd	(1/2)r	(1/2)(1-R)	(1-R)	a ₃	1 Aadd	(1/2)(1-R)
		確率計	1.0	n _a	確率計	1.0
1 aaDd	(1/2)r	(1/2)(1-R)	(1/2) (1-R)	b ₂	1 aaDd	(1/2)(1-R)
1 aadd	(1/2)(1-r)	(1/2)√R	R	b ₃	1 aadd	(1/2)R
		確率計	1.0	n _b	確率計	1.0
	確率計 1.0			n	確率計 1.0	n

$$l = \frac{n_b!}{b_2!b_3!} (1-R)^{b_2} R^{b_3}$$

$$L = \log l = b_2 \log(1-R) + b_3 \log R + \text{Const.}$$

$$\frac{dL}{dR} = \frac{-b_2}{(1-R)} + \frac{b_3}{R}$$

$$= \frac{1}{R(1-R)} \{-b_2R + b_3(1-R)\} = \frac{1}{R(1-R)} \{b_3 - (b_2 + b_3)R\}$$

$$R = \frac{b_3}{b_2 + b_3} \quad R = \frac{b_3}{n_b} \quad \begin{matrix} \text{組換え価} \\ R \end{matrix} \quad \begin{matrix} 0 < R < 0.5 & r = R: Ad/aD \\ 0.5 < R < 1.0 & r = 1-R: AD/ad \end{matrix}$$

分散の計算

$$\frac{d^2L}{dR^2} = \frac{b_2(-1)}{(1-R)^2} - \frac{-b_3(-1)}{R^2}$$

$$= \frac{b_2}{(1-R)} \frac{(-1)}{(1-R)} + \frac{b_3}{R} \frac{(-1)}{R}$$

$$\frac{1}{V_R} = n_b \{1/(1-R) + 1/R\} \quad V_R = \frac{R(1-R)}{n_b}$$

(W-5) (BC-3)

3) 戻し交雑親 (検定親) のアイソザイムが D, d ヘテロの場合

2 因子の連鎖遺伝 (相引と相反) (2 因子ヘテロ個体への劣性標識遺伝子ホモ個体の戻し交雑)

A, a: 標識遺伝子

(相引)

(相反)

D, d: アイソザイム遺伝子

$$\frac{AD}{ad} \times \frac{aD}{ad}$$

$$\frac{Ad}{aD} \times \frac{ad}{aD}$$

r: 組換え価

(1/2)	AD	Ad	aD	ad	(1/2)	AD	Ad	aD	ad
	(1-r)	r	r	(1-r)		r	(1-r)	(1-r)	r
(1/4)					(1/4)				
(1/2)aD	AaDD	AaDd	aaDD	aaDd	(1/2)aD	AaDD	AaDd	aaDD	aaDd
	(1-r)	r	r	(1-r)		r	(1-r)	(1-r)	r
(1/2)ad	AaDd	Aadd	aaDd	aadd	(1/2)ad	AaDd	Aadd	aaDd	aadd
	(1-r)	r	r	(1-r)		r	(1-r)	(1-r)	r

	期待確率	R=1-r, r=1-R	変換した期待確率	観測数	期待確率	R=r	変換した期待確率	
1 AaDD	(1/4)(1-r)	(1/4)(1-r)	(1/4)R	(1/2)R	a ₁	1 AaDD	(1/4)r	(1/2)R
2 AaDd	(1/4)(r+1-r)	(1/4)	(1/4)	(2/4) (1/2)	a ₂	2 AaDd	(1/4)	(2/4) (1/2)
1 Aadd	(1/4)r	(1/4)r	(1/4)(1-R)	(1/2)(1-R)	a ₃	1 Aadd	(1/4)(1-r)	(1/2)(1-R)
			確率計	1.0	n _a		確率計	1.0
1 aaDD	(1/4)r	(1/4)r	(1/4)(1-R)	(1/2)(1-R)	b ₁	1 aaDD	(1/4)(1-r)	(1/2)(1-R)
2 aaDd	(1/4)(r+1-r)	(1/4)	(1/4)	(2/4) (1/2)	b ₂	2 aaDd	(1/4)	(2/4) (1/2)
1 aadd	(1/4)(1-r)	(1/4)(1-r)	(1/4)R	(1/2)R	b ₃	1 aadd	(1/4)r	(1/2)R
			確率計	1.0	n _b		確率計	1.0
	確率計	1.0		n				

$$1 = \frac{n_a!}{a_1!a_2!a_3!} (R/2)^{a_1} (1/2)^{a_2} \{(1-R)/2\}^{a_3}$$

$$1 = \frac{n_b!}{b_1!b_2!b_3!} \{(1-R)/2\}^{b_1} (1/2)^{b_2} (R/2)^{b_3}$$

$$L = \log 1 = a_1 \log (R/2) + a_2 \log (1/2) + a_3 \log \{(1-R)/2\}$$

$$L = \log 1 = b_1 \log \{(1-R)/2\} + b_2 \log (1/2) + b_3 \log (R/2)$$

$$l = \frac{n_b!}{b_1!b_2!b_3!b_4!} (1-R)^{b_1} (1-R)^{b_2} R^{b_3} R^{b_4}$$

$$L = b_1 \log(1-R) + b_2 \log(1-R) + b_3 \log R + b_4 \log R + \text{Const.}$$

$$\begin{aligned} \frac{dL}{dR} &= \frac{b_1(-1)}{(1-R)} + \frac{b_2(-1)}{(1-R)} + \frac{b_3}{R} + \frac{b_4}{R} \\ &= \frac{1}{R(1-R)} \{-b_1R - b_2R + b_3(1-R) + b_4(1-R)\} \end{aligned}$$

$$= \frac{1}{R(1-R)} \{-b_1R - b_2R - b_3R - b_4R + b_3 + b_4\}$$

$$R = \frac{b_3 + b_4}{n_b}$$

$$0 < R < 0.5 \quad r = R: Ad/aD$$

$$0.5 < R < 1.0 \quad r = 1 - R: AD/ad$$

組換価の分散の計算

$$\frac{dL}{dR} = \frac{-b_1}{(1-R)} + \frac{-b_2}{(1-R)} + \frac{b_3}{R} + \frac{b_4}{R} = -\frac{b_1 + b_2}{(1-R)} + \frac{b_3 + b_4}{R}$$

$$\frac{d^2L}{dR^2} = -\frac{(b_1 + b_2)(-1)}{(1-R)^2} + \frac{-(b_3 + b_4)(1)}{R^2}$$

$$= -\left\{ \frac{b_1 + b_2}{(1-R)} \frac{1}{(1-R)} + \frac{b_3 + b_4}{R} \frac{1}{R} \right\}$$

$$= -\left\{ \frac{2n_b}{2} \frac{1}{(1-R)} + \frac{2n_b}{2} \frac{1}{R} \right\}$$

$$\frac{1}{V_R} = \frac{n_b}{R(1-R)} \{R + (1-R)\}$$

$$V_R = \frac{R(1-R)}{n_b}$$

$$V_r = V_R \quad r \text{ の標準誤差: } \sqrt{V_r}$$

4. 戻し交雑において、アイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子座との組換価の計算

(X-6) (BC-1) (SC-1)

1) 戻し交雑親 (検定親) のアイソザイム遺伝子がフェースト (D) ホモの場合

標識遺伝子座 (A, a) とアイソザイム遺伝子座 (D, d) が独立で, (D, d) と胚致死遺伝子座 (L, l)

とが連鎖している。aa及びDDのホモ個体の戻し交雑で、標識遺伝子、アソザイム遺伝子とも1:1の期待分離比になる。

A, a: 標識遺伝子

D, d: アソザイム遺伝子

L, l: 胚致死遺伝子

r: 組換え価

$$\frac{A}{a} \frac{DL}{dl} \times \frac{a}{a} \frac{DL}{Dl}$$

	A	A	A	A	a	a	a	a
(1/2)	DL	Dl	dL	dl	DL	Dl	dL	dl
	(1-r)	r	r	(1-r)	(1-r)	r	r	(1-r)
(1/2) Aa					aa			
a DL	DDLl	DDLl	DdLL	DdLl	DDLl	DDLl	DdLL	DdLl
	(1-r)	r	r	(1-r)	(1-r)	r	r	(1-r)
a Dl	DDLl	DDll	DdLl	Ddll	DDLl	DDll	DdLl	Ddll
	(1-r)	r	r	(1-r)	(1-r)	r	r	(1-r)

aaホモあるいはAaヘテロ接合体における(D, d)と(L, l)の2遺伝子対による分離比

A, L: 完全優性, D: 共優性, r: 組換え価 R = (1-r), r = (1-R)

「aa」あるいは「Aa」

	(1/4)期待確率	変換した期待確率	観察数
1 DDLl	(1-r)	3 DDL-	1/4(1+R) 1/3(1+R) a ₁
2 DDLl	r + (1-r)		

1 DdLL	r	3 DdL-	1/4(2-R) 1/3(2-R) a ₂
2 DdLl	r + (1-r)		
1 DDll	r	2 D-ll	1/4致死 (不可視)
1 Ddll	(1-r)		
	確率計	1.0	1.0 n _a

$$l = \frac{n_a!}{a_1!a_2!} (1+R)^{a_1} (2-R)^{a_2} \quad L = \log l = a_1 \log(1+R) + a_2 \log(2-R)$$

$$\frac{dL}{dR} = \frac{a_1}{(1+R)} - \frac{a_2}{(2-R)} = \frac{1}{(1+R)(2-R)} \{ -(a_1+a_2)R + (2a_1-a_2) \}$$

$$R = \frac{2a_1 - a_2}{n_a}$$

ただし, 0 < R < 0.5 r=R DL/dL (相反)

0.5 < R < 1.0 r=(1-R) DL/dl (相引)

$$\frac{d^2L}{dR^2} = - \left\{ \frac{a_1}{(1+R)^2} + \frac{a_2}{(2-R)^2} \right\} \quad - \frac{1}{V_R} = - (n_a/3) \{ 1/(1+R) + 1/(2-R) \}$$

$$\frac{1}{V_R} = \frac{n_a}{3(1+R)(2-R)} \{3\}$$

$$\text{分散 } V_R = \frac{(1+R)(2-R)}{n_a} \quad V_R = V_r \quad r \text{ の標準誤差: } \sqrt{V_r}$$

注記：Aaヘテロ型における上記の期待確率はaaホモ型と全く同じである。

(X-6) (BC-2) (SC-2)

2) 戻し交雑親(検定親)のアイソザイム遺伝子がスロー(d)ホモの場合

標識遺伝子座(A, a)とアイソザイム遺伝子座(D, d)が独立で, (D, d)と胚致死遺伝子座(L, l)とが連鎖している。aa及びddのホモ個体の戻し交雑で, 標識遺伝子, アイソザイム遺伝子とも1:1の期待分離比になる。

A, a: 標識遺伝子

D, d: アイソザイム遺伝子

L, l: 胚致死遺伝子

r: 組換え価

$$\frac{A}{a} \frac{DL}{dl} \times \frac{a}{a} \frac{dL}{dl}$$

(1/2)	A	A	A	A	a	a	a	a
	DL	Dl	dL	dl	DL	Dl	dL	dl
	(1-r)	r	r	(1-r)	(1-r)	r	r	(1-r)
(1/2)	Aa				aa			
a dL	DdLL	DdLl	ddLL	ddLl	DdLL	DdLl	ddLL	ddLl
	(1-r)	r	r	(1-r)	(1-r)	r	r	(1-r)
a dl	DdLl	Ddll	ddLl	ddll	DdLl	Ddll	ddLl	ddll
	(1-r)	r	r	(1-r)	(1-r)	r	r	(1-r)

aaホモあるいはAaヘテロ接合体における(D, d)と(L, l)の2遺伝子対による分離比

A, L: 完全優性, D: 共優性, r: 組換え価 $R = (1-r), r = (1-R)$

「aa」あるいは「Aa」

(1/4)期待確率		変換した期待確率		観察数
1	DdLL (1-r)	3	DdL-	1/4(1+R) 1/3(1+R) a ₁
2	DdLl r+(1-r)			
1	ddLL r	3	ddL-	1/4(2-R) 1/3(2-R) a ₂
2	ddLl r+(1-r)			
1	Ddll r	2	D- ll	1/4致死
1	ddll (1-r)			(不可視)
確率計		1.0		1.0 n _a

組換価，その分散，標準誤差の計算方法は(X-6)の(BC-1)，(SC-1)と同様である。

$$R = \frac{2a_1 - a_2}{n_a}$$

ただし， $0 < R < 0.5$ $r=R$ DI/dL (相反)

$0.5 < R < 1.0$ $r=(1-R)$ DL/dl (相引)

$$\text{分散 } V_R = \frac{(1+R)(2-R)}{n_a} \quad V_R = V_r$$

r の標準誤差： $\sqrt{V_r}$

注記：Aaヘテロ型における上記の分離確率はaaホモ型と全く同じである。

(X-6) (BC-3) (SC-3)

3) 戻し交雑親(検定親)のアイソザイム遺伝子がD, dヘテロの場合

標識遺伝子座(A, a)とアイソザイム遺伝子座(D, d)が独立で，(D, d)と胚致死遺伝子座(L, l)とが連鎖している。aaホモ個体の戻し交雑で標識遺伝子は1:1，アイソザイム遺伝子は1:2:1の期待分離比になる。

A, a: 標識遺伝子

D, d: アイソザイム遺伝子

L, l: 胚致死遺伝子

r: 組換価

$$\frac{A}{a} \frac{DL}{dl} \times \frac{a}{a} \frac{DL}{dl}$$

	A	A	A	A	a	a	a	a	
(1/4)	DL	DI	dL	dl	DL	DI	dL	dl	
	(1-r ₁)	r ₁	r ₁	(1-r ₁)	(1-r ₁)	r ₁	r ₁	(1-r ₁)	
(1/2) Aa	a DL	DDLl	DDLl	DdLL	DdLl	DDLl	DDLl	DdLL	DdLl
	(1-r ₂)(1-r ₁)(1-r ₂)	r ₁ (1-r ₂)	r ₁ (1-r ₂)	(1-r ₁)(1-r ₂)	(1-r ₁)(1-r ₂)	r ₁ (1-r ₂)	r ₁ (1-r ₂)	(1-r ₁)(1-r ₂)	(1-r ₁)(1-r ₂)
	a Dl	DDLl	DDll	DdLl	Ddll	DDLl	DDll	DdLl	Ddll
	r ₂	r ₂ (1-r ₁)	r ₁ r ₂	r ₁ r ₂	r ₂ (1-r ₁)	r ₂ (1-r ₁)	r ₁ r ₂	r ₁ r ₂	r ₂ (1-r ₁)
	a dL	DdLL	DdLl	ddLL	ddLl	DdLL	DdLl	ddLL	ddLl
	r ₂	r ₂ (1-r ₁)	r ₁ r ₂	r ₁ r ₂	r ₂ (1-r ₁)	r ₂ (1-r ₁)	r ₁ r ₂	r ₁ r ₂	r ₂ (1-r ₁)
	a dl	DdLl	Ddll	ddLl	ddll	DdLl	Ddll	ddLl	ddll
	(1-r ₂)(1-r ₁)(1-r ₂)	r ₁ (1-r ₂)	r ₁ (1-r ₂)	(1-r ₁)(1-r ₂)	(1-r ₁)(1-r ₂)	r ₁ (1-r ₂)	r ₁ (1-r ₂)	(1-r ₁)(1-r ₂)	(1-r ₁)(1-r ₂)

aaホモあるいはAaヘテロ接合体での(D, d)と(L, l)の2遺伝子対による分離比

A, L:完全優性, D:共優性, r:組換え価, $r_1=r_2=r$, $R^2=(1-r)^2$, $R=(1-r)$, $r=(1-R)$

「aa」あるいは「Aa」

(1/4)期待確率		期待確率		変換した期待確率	観察数
1 DDLL	$(1-r_1)(1-r_2)$	3 DDL-	$(1/8)(1-2r+r^2+2r-2r^2)$	$= (1/8)(2R-R^2)$	$(1/3)(2R-R^2)$ a ₁
2 DDLl	$r_1(1-r_2)+r_2(1-r_1)$		$= (1/8)(1-r^2)$		
2 DdLL	$r_1(1-r_2)+r_2(1-r_1)$	6 DdL-	$(2/8)(r-r^2+1-2r+r^2+r^2)$	$= (2/8)(1-R+R^2)$	$(3/8)(2/3)(1-R+R^2)$ a ₂
4 DdLl	$2(1-r_1)(1-r_2)+2r_1r_2$		$= (2/8)(1-r+r^2)$		
1 ddLL	r_1r_2	3 ddL-	$(1/8)r^2+(2/4)(r-r^2)$	$= (1/8)(1-R^2)$	$(1/3)(1-R^2)$ a ₃
2 ddLl	$r_1(1-r_2)+r_2(1-r_1)$		$= (1/8)(r^2+2r-2r^2)$ $= (1/8)r(2-r)$		
					確率小計1.0 n _a
1 DDll	r_1r_2	1 DDll	$(1/8)r^2$	$= (1/8)(1-R)^2$	$(1-2R+R^2)$ b ₁
2 Ddll	$r_1(1-r_2)+r_2(1-r_1)$	2 Ddll	$(2/8)r(1-r)$	$= (2/8)R(1-R)$	$(1/8)2R(1-R)$ b ₂
1 ddll	$(1-r_1)(1-r_2)$	1 ddll	$(1/8)(1-r)^2$	$= (1/8)R^2$	R ₂ b ₃
					確率小計1.0 n _b
16 (9種類)		16 (6種類)	確率計	1.0	n

$$A_0 = 2a_1$$

次の5次方程式を満たす $0 < R < 1$ の R が

$$A_1 = -4a_1 - 2a_2$$

求める組換え価 r である

$$A_2 = 2a_1 + 5a_2 - 4a_3$$

$$A_3 = 2a_1 + 6a_3$$

$$A_4 = -4a_1 - 5a_2 - 6a_3$$

$$A_5 = 2a_1 + 2a_2 + 2a_3 = 2n_a$$

$$f(R) = A_0 + A_1R + A_2R^2 + A_3R^3 + A_4R^4 + A_5R^5 = 0$$

ただし, $0 < R < 0.5$ $r = R: Ad/aD$

$0.5 < R < 1$ $r = 1 - R: AD/ad$

注記: 上記の確率は Aaヘテロ型についても aaホモ型と全く同じであり, Aaヘテロ型については, 総体比はホモ型の2倍であるが, ヘテロ個体内部の各遺伝子型, 表現型の比率はホモ型の場合と同じである。

遺伝子型	変換した期待確率	観察数
DDL-	$\frac{1}{3} (2R - R^2)$	a_1
DdL-	$\frac{2}{3} (1 - R + R^2)$	a_2
ddL-	$\frac{1}{3} (1 - R^2)$	a_3
計	1	n_a

$$L = a_1 \log \frac{1}{3} (2R - R^2) + a_2 \log \frac{2}{3} (1 - R + R^2) + a_3 \log \frac{1}{3} (1 - R^2) + \text{Const.}$$

$$\frac{dL}{dR} = a_1 \frac{2-2R}{2R-R^2} + a_2 \frac{-1+2R}{1-R+R^2} + a_3 \frac{-2R}{1-R^2}$$

$$= \frac{1}{R(2-R)(1-R^2)(1-R+R^2)} \left\{ (2-2R)(1-R^2)(1-R+R^2)a_1 + (-1+2R) \right. \\ \left. R(2-R)(1-R^2)a_2 - 2R \cdot R(2-R)(1-R+R^2)a_3 \right\}$$

上式の分子 { } 内について

$$\begin{aligned} \text{第 1 項} &: (2-2R)(1-R^2)(1-R+R^2) \\ &= (2-2R-2R^2+2R^3)(1-R+R^2) \\ &= 2-2R-2R^2+2R^3 \\ &\quad -2R+2R^2+2R^3-2R^4 \\ &\quad +2R^2-2R^3-2R^4+2R^5 \\ &= \frac{2-4R+2R^2+2R^3-4R^4+2R^5}{2-4R+2R^2+2R^3-4R^4+2R^5} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{第 2 項} &: (-1+2R)R(2-R)(1-R^2) \\ &= (-R+2R^2)(2-R-2R^2+R^3) \\ &= -2R+R^2+2R^3-R^4 \\ &\quad +4R^2-2R^3-4R^4+2R^5 \\ &= \frac{-2R+5R^2-5R^4+2R^5}{-2R+5R^2-5R^4+2R^5} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{第 3 項} &: -2R^2(2-R)(1-R+R^2) \\ &= (-4R^2+2R^3)(1-R+R^2) \\ &= -4R^2+4R^3-4R^4 \\ &\quad +2R^3-2R^4+2R^5 \\ &= \frac{-4R^2+6R^3-6R^4+2R^5}{-4R^2+6R^3-6R^4+2R^5} \end{aligned}$$

以上から

$$\frac{dL}{dR} = \frac{1}{R(2-R)(1-R^2)(1-R+R^2)} \{ (2-4R+2R^2+2R^3-4R^4+2R^5)a_1 \\ + (-2R+5R^2-5R^4+2R^5)a_2 + (-4R^2+6R^3-6R^4+2R^5)a_3 \}$$

$\frac{dL}{dR} = 0$ より, 上式分子 { } 内の式を

$$f(R) = A_0 + A_1R + A_2R^2 + A_3R^3 + A_4R^4 + A_5R^5 = 0$$

とすると, $A_0 \sim A_5$ の係数は以下のようになる。

$$\begin{aligned} A_0 &= 2a_1 & 0 < R < 0.5 \text{ のとき } r=R: Ad/ad \\ A_1 &= -4a_1 - 2a_2 & 0.5 < R < 1 \text{ のとき } r=1-R: AD/ad \\ A_2 &= 2a_1 + 5a_2 - 4a_3 \\ A_3 &= 2a_1 + 6a_3 \\ A_4 &= -4a_1 - 5a_2 - 6a_3 \\ A_5 &= 2a_1 + 2a_2 + 2a_3 = 2n_a \end{aligned}$$

Fisher 情報量

$$\begin{aligned} I_1(R) &= -\frac{1}{3}(2R-R^2) \frac{d^2}{dR^2} \log \frac{1}{3}(2R-R^2) \\ &= -\frac{1}{3}(2R-R^2) \frac{d}{dR} \frac{2-2R}{2R-R^2} \\ &= -\frac{1}{3}(2R-R^2) \frac{-2(2R-R^2) - (2-2R)(2-2R)}{(2R-R^2)^2} \\ &= \frac{(4R-2R^2) + (4-8R+4R^2)}{3(2R-R^2)} \\ &= \frac{4-4R+2R^2}{3(2R-R^2)} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} I_2(R) &= -\frac{2}{3}(1-R+R^2) \frac{d^2}{dR^2} \log \frac{2}{3}(1-R+R^2) \\ &= -\frac{2}{3}(1-R+R^2) \frac{d}{dR} \frac{-1+2R}{1-R+R^2} \\ &= -\frac{2}{3}(1-R+R^2) \frac{2(1-R+R^2) - (-1+2R)(-1+2R)}{(1-R+R^2)^2} \\ &= \frac{-4(1-R+R^2) + 2(1-4R+4R^2)}{3(1-R+R^2)} \end{aligned}$$

$$= \frac{-2-4R+4R^2}{3(1-R+R^2)}$$

$$\begin{aligned} I_3(R) &= -\frac{1}{3}(1-R^2) \frac{d^2}{dR^2} \log \frac{1}{3}(1-R^2) \\ &= -\frac{1}{3}(1-R^2) \frac{d}{dR} \frac{-2R}{1-R^2} \\ &= -\frac{1}{3}(1-R^2) \frac{-2(1-R^2)+2R(-2R)}{(1-R^2)^2} \\ &= \frac{(2-2R^2)+4R^2}{3(1-R^2)} \\ &= \frac{2+2R^2}{3(1-R^2)} \end{aligned}$$

$$I(R) = I_1(R) + I_2(R) + I_3(R)$$

$$\begin{aligned} &= \frac{4-4R+2R^2}{3R(2-R)} + \frac{-2-4R+4R^2}{3(1-R+R^2)} + \frac{2+2R^2}{3(1-R^2)} \\ &= \frac{1}{3R(2-R)(1-R^2)(1-R+R^2)} \{ (4-4R+2R^2) \cdot (1-R^2)(1-R+R^2) + \\ &\quad \frac{(-2-4R+4R^2) \cdot R(2-R)(1-R^2)}{(2-R-2R^2+R^3)} + \frac{(2+2R^2) \cdot R(2-R)(1-R+R^2)}{(2R-R^2)} \} \\ &= \frac{1}{3R(2-R)(1-R^2)(1-R+R^2)} \{ (4-4R+2R^2) \left(\frac{1-R+R^2}{-R^2+R^3-R^4} \right) \right. \\ &\quad \left. + (-2-4R+4R^2)(2R-R^2-2R^3+R^4) \right. \\ &\quad \left. + (4R-2R^2+4R^3-2R^4)(1-R+R^2) \right\} \end{aligned}$$

上式の分子 { } 内の展開

$$\begin{aligned} \text{第1項} &: (4-4R+2R^2)(1-R+R^3-R^4) \\ &= 4-4R \quad + 4R^3-4R^4 \\ &\quad - 4R+4R^2 \quad - 4R^4+4R^5 \\ &\quad + 2R^2-2R^3 \quad + 2R^5-2R^6 \\ &= \frac{4-8R+6R^2+2R^3-8R^4+6R^5-2R^6}{4-8R+6R^2+2R^3-8R^4+6R^5-2R^6} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 \text{第2項} &: (-2-4R+4R^2)(2R-R^2-2R^3+R^4) \\
 &= -4R+2R^2+4R^3-2R^4 \\
 &\quad -8R^2+4R^3+8R^4-4R^5 \\
 &\quad +8R^3-4R^4-8R^5+4R^6 \\
 &\hline
 &= -4R-6R^2+16R^3+2R^4-12R^5+4R^6
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 \text{第3項} &: (4R-2R^2+4R^3-2R^4)(1-R+R^2) \\
 &= 4R-2R^2+4R^3-2R^4 \\
 &\quad -4R^2+2R^3-4R^4+2R^5 \\
 &\quad +4R^3-2R^4+4R^5-2R^6 \\
 &\hline
 &= 4R-6R^2+10R^3-8R^4+6R^5-2R^6
 \end{aligned}$$

{ } 内計 = $4-8R-6R^2+28R^3-14R^4$

以上から $I(R)$ は,

$$I(R) = \frac{2(2-4R-3R^2+14R^3-7R^4)}{3R(2-R)(1-R^2)(1-R+R^2)}$$

$$\begin{aligned}
 V(R) &= \frac{1}{n_a I(R)} \\
 &= \frac{3R(2-R)(1-R^2)(1-R+R^2)}{2n_a(2-4R-3R^2+14R^3-7R^4)}
 \end{aligned}$$

r と R は同じ1次のオーダーだから,

$$V(r) = V(R)$$

(T-6) (BC-4, -5) (SC-4, -5)

4) 戻し交雑親(検定親)のアイソザイム遺伝子が複対立遺伝子で D, e あるいは E, e の場合
 標識遺伝子座 (A, a) とアイソザイム遺伝子座 (D, d, E, e) が独立で, (D, d, E, e) と胚致死遺
 伝子 (L, l) とが連鎖している。 aa ホモ固体の戻し交雑で標識遺伝子は, $1:1$, アイソザイム遺伝
 子は $1:1:1:1$ の期待分離比になる。

(1) (BC-4) (2) (BC-5)

$$\begin{array}{l}
 A, a: \text{標識遺伝子} \\
 L, l: \text{胚致死遺伝子}
 \end{array}
 \quad
 \begin{array}{l}
 \frac{A}{a} \frac{DL}{dl} \times \frac{a}{a} \frac{DL}{el} \\
 \frac{A}{a} \frac{DL}{dl} \times \frac{a}{a} \frac{EL}{el}
 \end{array}$$

D, d, E, e : アイソザイム遺伝子

r : 組換え価

標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座とは独立であるため、A-とaaの両個体群におけるアイソザイム遺伝子の分離比は同一になる。

「A-」あるいは「aa」					「A-」あるいは「aa」				
1/2	DL	DI	dL	dl	1/2	DL	DI	dL	dl
1/2	(1-r)	r	r	(1-r)	1/2	(1-r)	r	r	(1-r)
DL	DDLl	DDLl	dDLl	dDLl	EL	DEll	DEll	dELl	dELl
(1-r)	(1-r)(1-r)	r(1-r)	r(1-r)	(1-r)(1-r)	(1-r)	(1-r)(1-r)	r(1-r)	r(1-r)	(1-r)(1-r)
DI	DDLl	DDll	dDLl	dDll	El	DEll	DEll	dELl	dEll
r	r(1-r)	r ²	r ²	r(1-r)	r	r(1-r)	r ²	r ²	r(1-r)
eL	DeLL	DeLl	deLL	deLl	eL	DeLL	DeLl	deLL	deLl
r	r(1-r)	r ²	r ²	r(1-r)	r	r(1-r)	r ²	r ²	r(1-r)
el	DeLl	DeLl	deLl	dell	el	DeLl	DeLl	deLl	dell
(1-r)	(1-r)(1-r)	r(1-r)	r(1-r)	(1-r)(1-r)	(1-r)	(1-r)(1-r)	r(1-r)	r(1-r)	(1-r)(1-r)

$$R^2 = (1-r)^2, R = (1-r), r = (1-R)$$

遺伝子型		変換した期待確率		観察数		
[1/4]						
1 1	DD(DE)LL	(1-r) ²	R ²	(2R-R ²)	1/3(2R-R ²)	a ₁
2 2	DD(DE)Ll	2r(1-r)	2R(1-R)			
3 1	De(DE)LL	r(1-r)	R(1-R)	(1-R+R ²)	1/3(1-R+R ²)	a ₂
4 2	De(DE)Ll	r ² + (1-r) ²	(1-2R+2R ²)			
5 1	Dd(dE)LL	r(1-r)	R(1-R)	(1-R+R ²)	1/3(1-R+R ²)	a ₃
6 2	Dd(dE)Ll	r ² + (1-r) ²	(1-2R+2R ²)			
7 1	de(de)LL	r ²	(1-R) ²	(1-R ²)	1/3(1-R ²)	a ₄
8 2	de(de)Ll	2r(1-r)	2R(1-R)			
		確率小計		3.0	1.0	n _a
9 1	DD(DE)ll	r ²	(1-R) ²	(1-2R+R ²)	(1-2R+R ²)	b ₁
10 1	De(DE)ll	r(1-r)	R(1-R)	R(1-R)	R(1-R)	b ₂
11 1	Dd(dE)ll	r(1-r)	R(1-R)	R(1-R)	R(1-R)	b ₃
12 1	de(de)ll	(1-r) ²	R ²	R ²	R ²	b ₄
		確率小計		1.0	1.0	n _b
		確率合計		4.0		n

胚致死遺伝子により、D-(E-)ll遺伝子型をもった(1/4)は致死となる。

遺伝子型	変換した期待確率	観察数
DDL-	$\frac{1}{3} (2R - R^2)$	a_1
DdL-	$\frac{1}{3} (1 - R + R^2)$	a_2
DdL-	$\frac{1}{3} (1 - R + R^2)$	a_3
deL-	$\frac{1}{3} (1 - R^2)$	a_4
計	1	n_a

$$L = a_1 \log \frac{1}{3} (2R - R^2) + a_2 \log \frac{1}{3} (1 - R + R^2) + a_3 \log \frac{1}{3} (1 - R + R^2) + a_4 \log \frac{1}{3} (1 - R^2) + \text{Const.}$$

$$= a_1 \log \frac{1}{3} (2R - R^2) + (a_2 + a_3) \log \frac{1}{3} (1 - R + R^2) + a_4 \log \frac{1}{3} (1 - R^2) + \text{Const.}$$

$$\frac{dL}{dR} = a_1 \frac{2-2R}{2R-R^2} + (a_2 + a_3) \frac{-1+2R}{1-R+R^2} + a_4 \frac{-2R}{1-R^2}$$

$$= \frac{1}{(2R-R^2)(1-R^2)(1-R+R^2)} \{ (2-2R) \cdot (1-R^2)(1-R+R^2)a_1 + (-1+2R) \cdot (2R-R^2) \cdot (1-R^2)(a_2+a_3) - 2R \cdot (2R-R^2)(1-R+R^2)a_4 \}$$

上式の分子 { } 内について

$$\begin{aligned} \text{第 1 項} &: (2-2R)(1-R^2)(1-R+R^2) \\ &= (2-2R-2R^2+2R^3)(1-R+R^2) \\ &= 2-2R-2R^2+2R^3 \\ &\quad -2R+2R^2+2R^3-2R^4 \\ &\quad +2R^2-2R^3-2R^4+2R^5 \\ &= \frac{2-4R+2R^2+2R^3-4R^4+2R^5}{2-4R+2R^2+2R^3-4R^4+2R^5} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{第 2 項} &: (-1+2R)(2R-R^2)(1-R^2) \\ &= (-1+2R)(2R-R^2-2R^3+R^4) \\ &= -2R+R^2+2R^3-R^4 \\ &\quad +4R^2-2R^3-4R^4+2R^5 \\ &= \frac{-2R+5R^2-5R^4+2R^5}{-2R+5R^2-5R^4+2R^5} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{第 3 項} &: -2R(2R-R^2)(1-R+R^2) \\ &= (-4R^2+2R^3)(1-R+R^2) \\ &= -4R^2+4R^3-4R^4 \\ &\quad +2R^3-2R^4+2R^5 \\ &= \frac{-4R^2+6R^3-6R^4+2R^5}{-4R^2+6R^3-6R^4+2R^5} \end{aligned}$$

以上から

$$\frac{dL}{dR} = \frac{1}{(2R-R^2)(1-R^2)(1-R+R^2)} \left\{ (2-4R+2R^2+2R^3-4R^4+2R^5)a_1 \right. \\ \left. + (-2R+5R^2-5R^4+2R^5)(a_2+a_3) \right. \\ \left. + (-4R^2+6R^3-6R^4+2R^5)a_4 \right\}$$

$\frac{dL}{dR} = 0$ より, 上式分子 { } 内の式を

$$f(R) = A_0 + A_1R + A_2R^2 + A_3R^3 + A_4R^4 + A_5R^5 = 0$$

とすると, $A_0 \sim A_5$ の係数は以下のようになる。

$$A_0 = 2a_1 \quad 0 < R < 0.5 \text{ のとき } r = R: Ad/ad$$

$$A_1 = -4a_1 - 2a_2 - 2a_3 \quad 0.5 < R < 1 \text{ のとき } r = 1 - R: AD/ad$$

$$A_2 = 2a_1 + 5a_2 + 5a_3 - 4a_4$$

$$A_3 = 2a_1 + 6a_4$$

$$A_4 = -4a_1 - 5a_2 - 5a_3 - 6a_4$$

$$A_5 = 2a_1 + 2a_2 + 2a_3 + 2a_4 = 2n_a$$

Fisher 情報量

$$I_1(R) = -\frac{1}{3}(2R-R^2) \frac{d^2}{dR^2} \log \frac{1}{3}(2R-R^2) \\ = -\frac{1}{3}(2R-R^2) \frac{d}{dR} \frac{2-2R}{2R-R^2} \\ = -\frac{1}{3}(2R-R^2) \frac{-2(2R-R^2) - (2-2R)(2-2R)}{(2R-R^2)^2} \\ = \frac{(4R-2R^2) + (4-8R+4R^2)}{3(2R-R^2)} \\ = \frac{4-4R+2R^2}{3(2R-R^2)}$$

$$I_2(R) = -\frac{1}{3}(1-R+R^2) \frac{d^2}{dR^2} \log \frac{1}{3}(1-R+R^2) \\ = -\frac{1}{3}(1-R+R^2) \frac{d}{dR} \frac{-1+2R}{1-R+R^2} \\ = -\frac{1}{3}(1-R+R^2) \frac{2(1-R+R^2) - (-1+2R)(-1+2R)}{(1-R+R^2)^2} \\ = \frac{-2(1-R+R^2) + (1-4R+4R^2)}{3(1-R+R^2)} \\ = \frac{-1-2R+2R^2}{3(1-R+R^2)}$$

$$I_3(R) = I_2(R)$$

$$\begin{aligned} I_4(R) &= -\frac{1}{3}(1-R^2) \frac{d^2}{dR^2} \log \frac{1}{3}(1-R^2) \\ &= -\frac{1}{3}(1-R^2) \frac{d}{dR} \frac{-2R}{1-R^2} \\ &= -\frac{1}{3}(1-R^2) \frac{-2(1-R^2) + 2R(-2R)}{(1-R^2)^2} \\ &= \frac{-2(1-R^2) + 4R^2}{3(1-R^2)} \\ &= \frac{2+2R^2}{3(1-R^2)} \end{aligned}$$

$$I(R) = I_1(R) + I_2(R) + I_3(R) + I_4(R)$$

$$\begin{aligned} &= \frac{4-4R+2R^2}{3(2R-R^2)} + 2 \times \frac{-1-2R+2R^2}{3(1-R+R^2)} + \frac{2+2R^2}{3(1-R^2)} \\ &= \frac{1}{3(2R-R^2)(1-R^2)(1-R+R^2)} \{ (4-4R+2R^2)(1-R^2)(1-R+R^2) \\ &\quad + (-2-4R+4R^2)(2R-R^2)(1-R^2) \\ &\quad + (2+2R^2)(2R-R^2)(1-R+R^2) \} \\ &= \frac{1}{3(2R-R^2)(1-R^2)(1-R+R^2)} \{ (4-4R+2R^2)(1-R+R^3-R^4) \\ &\quad + (-2-4R+4R^2)(2R-R^2-2R^3+R^4) \\ &\quad + (4R-2R^2+4R^3-2R^4)(1-R+R^2) \} \end{aligned}$$

以下, 先の $I(R)$ と同じ

したがって,

$$I(R) = \frac{2(2-4R-3R^2+14R^3-7R^4)}{3R(2-R)(1-R^2)(1-R+R^2)}$$

$$\begin{aligned} V(R) &= \frac{1}{n_a I(R)} \\ &= \frac{3R(2-R)(1-R^2)(1-R+R^2)}{2n_a(2-4R-3R^2+14R^3-7R^4)} \end{aligned}$$

r と R は同じ 1 次のオーダーだから,

$$V(r) = V(R)$$

C 自殖における連鎖分析

(Z-3)

1. 標識遺伝子座近傍に胚致死遺伝子座があり, A-:aa の分離比が 3:1 の分離比に適合しない場合の組換え価の計算

1) 2 因子の連鎖遺伝 (相引) (2 因子ヘテロ個体の自殖あるいは相互交雑)

A, a: 標識遺伝子

B, b: 胚致死遺伝子

$$\frac{AB}{ab}$$

p: 組換え価

(1/2)	AB (1-p ₁)	Ab p ₁	aB p ₁	ab (1-p ₁)
(1/2)	AB (1-p ₂)	AABb (1-p ₁)(1-p ₂)	AaBB p ₁ (1-p ₂)	AaBb (1-p ₁)(1-p ₂)
	Ab	AABb	AaBb	Aabb
	p ₂	p ₂ (1-p ₁)	p ₁ p ₂	p ₂ (1-p ₁)
	aB	AaBB	AaBb	aaBB
	p ₂	p ₂ (1-p ₁)	p ₁ p ₂	p ₂ (1-p ₁)
	ab	AaBb	Aabb	aaBb
	(1-p ₂)	(1-p ₁)(1-p ₂)	p ₁ (1-p ₂)	p ₁ (1-p ₂)
				(1-p ₁)(1-p ₂)

A:完全優性, B:完全優性, p:組換え価		ここで, p ₁ =p ₂ =p, P=(1-p) ² とする (1-p)=√P, p=(1-√P)		(1/4)期待確率	期待確率	変換した期待確率	観察数
1	AABB	(1-p ₁)(1-p ₂)	3	A-BB	(1/4)(1-2p+p ² +2p-2p ²)		
2	AaBB	p ₁ (1-p ₂)+p ₂ (1-p ₁)			= (1/4)(1-p ²)	= (1/4)(2√P-P)	
2	AABb	p ₁ (1-p ₂)+p ₂ (1-p ₁)	6	A-Bb	(2/4)(p-p ² +1-2p+p ² +p ²)	+ (2/4)(1-√P+P)	(1/3)(2+P) a ₁
4	AaBb	2(1-p ₁)(1-p ₂)+2p ₁ p ₂			= (2/4)(1-p+p ²)	= (1/4)(2+P)	
1	aaBB	p ₁ p ₂	1	aaBB	(1/4)p ²	= (1/4)(1-√P) ²	(1/3)(1-P) a ₂
2	aaBb	p ₁ (1-p ₂)+p ₂ (1-p ₁)	2	aaBb	(2/4)p(1-p)	+ (2/4)√P(1-√P)	
					= (1/4)(1-P)		
		確率小計(3/4)		確率小計 1.0			n _a
1	Aabb	p ₁ p ₂	3	A-bb	(1/4)p ² + (2/4)(p-p ²)		
2	Aabb	p ₁ (1-p ₂)+p ₂ (1-p ₁)			= (1/4)(p ² +2p-2p ²)	= (1/4)(1-P)	
					= (1/4)p(2-p)	+ (1/4)P	常に(1/4)が致死
1	aabb	(1-p ₁)(1-p ₂)	1	aabb	(1/4)(1-p) ²	= 1/4	不可視

最尤法による組換え価の推定

組換え価 p の分散の推定

$$1 = \frac{n!}{a_1!a_2!} \left\{ \frac{2+P}{3} \right\}^{a_1} \left\{ \frac{1-P}{3} \right\}^{a_2}$$

$$\frac{dL}{dP} = \frac{a_1}{(2+P)} - \frac{a_2}{(1-P)}$$

$$L = \log 1 = a_1 \log (2 + P) + a_2 \log (1 - P) + \text{Const.}$$

$$\frac{dL}{dP} = \frac{-a_1(-1)}{(2+P)} + \frac{-a_2(+1)}{(1-P)}$$

$$\frac{a_1}{(2+P)} - \frac{a_2}{(1-P)} = 0$$

$$\{1/(2+P)(1-P)\} \{a_1(1-P) - a_2(2+P)\} = 0$$

$$a_1 - 2a_2 - (a_1 + a_2)P = 0$$

$$P = \frac{a_1 - 2a_2}{a_1 + a_2} = \frac{a_1 - 2a_2}{n_a}$$

$$\begin{aligned} \frac{d^2L}{dP^2} &= \frac{a_1(-1)}{(2+P)^2} - \frac{a_2\{-(-1)\}}{(1-P)^2} \\ &= -\frac{a_1}{(2+P)^2} - \frac{a_2}{(1-P)^2} \end{aligned}$$

$$\frac{1}{V_p} = \frac{n_a}{3} \left\{ \frac{1}{(2+P)^2} + \frac{1}{(1-P)^2} \right\}$$

$$V_p = \frac{(2+P)(1-P)}{n_a}$$

$$\frac{1}{V_p} = \frac{1}{V_p} \left[\frac{dP}{dp} \right]^2 \quad V_p = \frac{V_P}{\left[\frac{dP}{dp} \right]^2}$$

$$p = (1-P)^2$$

$$\begin{aligned} \left[\frac{dP}{dp} \right]^2 &= \{-2(1-p)\}^2 \\ &= 4(1-p)^2 = 4P \end{aligned}$$

相引 ($P > 0.25$) 相反 ($P < 0.25$)

AB/ab Ab/aB

組換価 $p = 1 - P$ 組換価 $p = P$ $V_p = V_P / 4P$

p の標準誤差 $\sqrt{V_p}$ p の標準誤差 $\sqrt{V_p}$

2. 自殖における標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座との組換え価の計算

(W-5) (SC-3)

1) 2因子の連鎖遺伝（相引）（2因子ヘテロ個体の自殖あるいは相互交雑）

標識遺伝子, aaホモ個体におけるアイソザイム遺伝子は1:2:1が期待分離比になる。

A, a: 標識遺伝子

D, d: アイソザイム遺伝子

$$\frac{AD}{ab}$$

r: 組換え価

(1/2)	AD (1-r ₁)	Ad r ₁	aD r ₁	ad (1-r ₁)
(1/2)	AD (1-r ₂)	Ad r ₂	aD r ₂	ad (1-r ₂)
AD	AADD	AADd	AaDD	AaDd
(1-r ₂)	(1-r ₁)(1-r ₂)	r ₁ (1-r ₂)	r ₁ (1-r ₂)	(1-r ₁)(1-r ₂)
Ad	AADd	AAdd	AaDd	Aadd
r ₂	r ₂ (1-r ₁)	r ₁ r ₂	r ₁ r ₂	r ₂ (1-r ₁)
aD	AaDD	AaDd	aaDD	aaDd
r ₂	r ₂ (1-r ₁)	r ₁ r ₂	r ₁ r ₂	r ₂ (1-r ₁)
ad	AaDd	Aadd	aaDd	aadd
(1-r ₂)	(1-r ₁)(1-r ₂)	r ₁ (1-r ₂)	r ₁ (1-r ₂)	(1-r ₁)(1-r ₂)

A: 完全優性, D: 共優性, r: 組換え価		ここで, r ₁ =r ₂ =r, R ² =(1-r) ² , R=(1-r), r=(1-R)			
(1/4)期待確率		期待確率	変換した期待確率	観察数	
1 AADD	(1-r ₁)(1-r ₂)	3 A-DD	(1/4)(1-2r+r ² +2r-2r ²)		
2 AaDD	r ₁ (1-r ₂)+r ₂ (1-r ₁)		= (1/4)(1-r ²)	= (1/4)(2R-R ²)	(1/3)(2R-R ²) a ₁
2 AAdd	r ₁ (1-r ₂)+r ₂ (1-r ₁)	6 A-Dd	(2/4)(r-r ² +1-2r+r ² +r ²)		
4 AaDd	2(1-r ₁)(1-r ₂)+2r ₁ r ₂		= (2/4)(1-r+r ²)	= (2/4)(1-R+R ²)	(3/4)(2/3)(1-R+R ²) a ₂
1 AAdd	r ₁ r ₂	3 A-dd	(1/4)r ² + (2/4)(r-r ²)		
2 Aadd	r ₁ (1-r ₂)+r ₂ (1-r ₁)		= (1/4)(r ² +2r-2r ²)	= (1/4)(1-R ²)	(1/3)(1-R ²) a ₃
			= (1/4)r(2-r)		
				確率 小計1.0	n _a
1 aaDD	r ₁ r ₂	1 aaDD	(1/4)r ²		
				= (1/4)(1-R) ²	(1-2R+R ₂) b ₁
2 aaDd	r ₁ (1-r ₂)+r ₂ (1-r ₁)	2 aaDd	(2/4)r(1-r)		
				(2/4)R(1-R)	(1/4) 2R(1-R) b ₂
1 aadd	(1-r ₁)(1-r ₂)	1 aadd	(1/4)(1-r) ²		
				= (1/4)R ²	R ² b ₃
				確率 小計1.0	n _b
16 (9種類)	16 (6種類)	確率数	1.0		n

(W-5) (SC-3)

2) 2因子の連鎖遺伝(相反)(2因子ヘテロ個体の自殖あるいは相互交雑)

標識遺伝子, aaホモ個体におけるアイソザイム遺伝子は1:2:1が期待分離比になる。

A, a: 標識遺伝子

D, d: アイソザイム遺伝子 $\frac{Ad}{aD}$

r: 組換え価

(1/2)	AD r ₁	Ad (1-r ₁)	aD (1-r ₁)	ad r ₁
(1/2)	AD	Ad	aD	ad
r ₂	r ₁ r ₂	r ₂ (1-r ₁)	r ₂ (1-r ₁)	r ₁ r ₂
Ad	AADd	AAdd	AaDd	Aadd
(1-r ₂)	r ₁ (1-r ₂)	(1-r ₁)(1-r ₂)	(1-r ₁)(1-r ₂)	r ₁ (1-r ₂)
aD	AaDD	AaDd	aaDD	aaDd
(1-r ₂)	r ₁ (1-r ₂)	(1-r ₁)(1-r ₂)	(1-r ₁)(1-r ₂)	r ₁ (1-r ₂)
ad	AaDd	Aadd	aaDd	aadd
r ₂	r ₁ r ₂	r ₂ (1-r ₁)	r ₂ (1-r ₁)	r ₁ r ₂

A:完全優性, D:共優性, r:組換え価 ここで, r₁=r₂=r, R²=r², r=R

(1/4)	期待確率	期待確率	変換した期待確率	観察数
1 AADD	r ₁ r ₂	3 A-DD	(1/4)r ² + (2/4)(r-r ²)	a ₁
2 AaDD	r ₁ (1-r ₂) + r ₂ (1-r ₁)		= (1/4)r(2-r)	
2 AADd	r ₁ (1-r ₂) + r ₂ (1-r ₁)	6 A-Dd	(2/4)(r-r ² + 1-2r+r ² +r ²)	a ₂
4 AaDd	2(1-r ₁)(1-r ₂) + 2r ₁ r ₂		= (2/4)(1-r+r ²)	
1 AAdd	(1-r ₁)(1-r ₂)	3 A-dd	(1/4)(1-2r+r ² +2r-2r ²)	a ₃
2 Aadd	r ₁ (1-r ₂) + r ₂ (1-r ₁)		= (1/4)(1-r ²)	
				確率 小計1.0
1 aaDD	(1-r ₁)(1-r ₂)	1 aaDD	(1/4)(1-r) ²	b ₁
			= (1/4)(1-2r+r ₂)	
2 aaDd	r ₁ (1-r ₂) + r ₂ (1-r ₁)	2 aaDd	(2/4)r(1-r)	b ₂
			= (2/4)R(1-R)	
1 aadd	r ₁ r ₂	1 aadd	r ²	b ₃
			(1/4)R ²	
				確率 小計1.0
16	16	確率小計1.0		n
(9種類)		(6種類)		

Rに変換した期待確率は, 相引の場合と同一となる。そのため組換え価, その分散の計算は同じ結果になる。

(W-5) (SC-3)

劣性標識遺伝子ホモ型 (aa) を用いた組換え価の推定値の計算方法

遺伝子型		$r_1=r_2=r, R^2=(1-r)^2, R=(1-r), r=(1-R)$	期待確率	変換した期待確率	観察数
1	aaDD r_1r_2		$(1/4)r^2$	$(1/4)(1-R)^2$	$(1-2R+R^2)$ b_1
2	aaDa $r_1(1-r_2)+r_2(1-r_1)$		$(2/4)r(1-r)$	$= (2/4)R(1-R)$ $(1/4)$	$2R(1-R)$ b_2
1	aadd $(1-r_1)(1-r_2)$		$(1/4)(1-r)^2$	$= (1/4)R^2$	R^2 b_3
確率小計1.0					n_b

$$1 = \frac{n_b!}{b_1!b_2!b_3!} (1-2R+R^2)^{b_1} \{2(R-R^2)\}^{b_2} R^{2b_3}$$

$$L = \log 1 = b_1 \log (1-2R+R^2) + b_2 \log \{2(R-R^2)\} + b_3 \log R^2 + \text{Const.}$$

$$= b_1 \log (1-2R+R^2) + b_2 \log (R-R^2) + b_3 \log R^2 + \text{Const.}$$

$$\begin{aligned} \frac{dL}{dR} &= \frac{b_1(-2+2R)}{(1-2R+R^2)} + \frac{b_2(1-2R)}{R-R^2} + \frac{b_3(2R)}{R^2} \\ &= \frac{-2b_1(1-R)}{(1-R)(1-R)} + \frac{b_2(1-2R)}{R(1-R)} + \frac{2b_3}{R} \\ &= \frac{-2b_1}{(1-R)} + \frac{b_2(1-2R)}{R(1-R)} + \frac{2b_3}{R} \\ &= \frac{1}{R(1-R)} \{-2b_1R + b_2(1-2R) + 2b_3(1-R)\} \\ &= \frac{1}{R(1-R)} \{(b_2 + 2b_3) - 2(b_1 + b_2 + b_3)R\} \end{aligned}$$

ここで、次の1次方程式を満たす $0 < R < 1$ の R が求める組換え価 r である。

$$(b_2 + 2b_3) - 2(b_1 + b_2 + b_3)R = 0$$

$$R = \frac{b_2 + 2b_3}{2(b_1 + b_2 + b_3)} = \frac{b_2 + 2b_3}{2n_b}$$

ただし、 $R < 0.5$ $r=R: Ad/aD$
 $R > 0.5 < 1.0$ $r=1-R: AD/ad$

$$\text{分散 } V(r) = \frac{R(1-R)}{2n_b}$$

Fisher 情報量

$$\begin{aligned}
I_1(R) &= - (1-2R+R^2) \frac{d^2}{dR^2} \log(1-2R+R^2) \\
&= - (1-2R+R^2) \frac{d}{dR} \frac{-2+2R}{1-2R+R^2} \\
&= - (1-2R+R^2) \frac{2(1-2R+R^2) - (-2+2R)(-2+2R)}{(1-2R+R^2)^2} \\
&= \frac{(-2+4R-2R^2) + (4-8R+4R^2)}{(1-2R+R^2)} \\
&= \frac{2-4R+2R^2}{1-2R+R^2} \\
&= 2
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
I_2(R) &= - (2R-2R^2) \frac{d^2}{dR^2} \log(2R-2R^2) \\
&= - (2R-2R^2) \frac{d}{dR} \frac{2-4R}{2R-2R^2} \\
&= - (2R-2R^2) \frac{-4(2R-2R^2) - (2-4R)(2-4R)}{(2R-2R^2)^2} \\
&= \frac{(8R-8R^2) + (4-16R+16R^2)}{2R-2R^2} \\
&= \frac{4-8R+8R^2}{2R-2R^2} \\
&= \frac{2(1-2R+2R^2)}{R(1-R)}
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
I_3(R) &= -R^2 \frac{d^2}{dR^2} \log R^2 \\
&= -R^2 \frac{d}{dR} \frac{2R}{R^2} \\
&= -R^2 \frac{d}{dR} \frac{2}{R} \\
&= -R^2 \frac{-2}{R^2} \\
&= 2
\end{aligned}$$

$$I(R) = I_1(R) + I_2(R) + I_3(R)$$

$$= 4 + \frac{2(1-2R+2R^2)}{R(1-R)}$$

$$= \frac{1}{R(1-R)} \{(4R-4R^2) + (2-4R+4R^2)\}$$

$$= \frac{2}{R(1-R)}$$

$$V(R) = \frac{1}{n_b I(R)} = \frac{R(1-R)}{2n_b}: V(r) = V(R)$$

(T-5) (SC-4, -5)

3) 2因子の連鎖遺伝（標識遺伝子がヘテロで、アイソザイム遺伝子が3個以上ある場合のヘテロ個体の相互交雑）

標識遺伝子, aa ホモ個体におけるアイソザイム遺伝子は 1:1:1:1 が期待分離比になる。

A, a: 標識遺伝子

(1) (SC-4)

(2) (SC-5)

D, d, E, e: アイソザイム遺伝子

$\frac{AD}{ad} \times \frac{AD}{ae}$

$\frac{AD}{ad} \times \frac{AE}{ae}$

r: 組換え価

	1/2 AD (1-r)	Ad r	aD r	ad (1-r)		1/2 AD (1-r)	Ad r	aD r	ad (1-r)
AD (1-r)	AADD (1-r)(1-r)	AADd r(1-r)	AaDD r(1-r)	AaDd (1-r)(1-r)	AE (1-r)	AADE (1-r)(1-r)	AADE r(1-r)	AaDE r(1-r)	AaDE (1-r)(1-r)
Ae r	AADe r(1-r)	AAde r ²	AaDe r ²	Aade r(1-r)	Ae r	AADe r(1-r)	AAde r ²	AaDe r ²	Aade r(1-r)
aD r	AaDD r(1-r)	AaDd r ²	aaDD r ²	aaDd r(1-r)	aE r	AaDE r(1-r)	AaDE r ²	aaDE r ²	aaDE r(1-r)
ae (1-r)	AaDe (1-r)(1-r)	Aade r(1-r)	aaDe r(1-r)	aade (1-r)(1-r)	ae (1-r)	AaDe (1-r)(1-r)	Aade r(1-r)	aaDe r(1-r)	aade (1-r)(1-r)

$$R^2 = (1-r)^2, R = (1-r), r = (1-R)$$

遺伝子型		期待確率	変換した期待確率		観察数	
1 1	AADD(DE)	$(1-r)^2$	R^2	$(2R-R^2)$	$(1/3)(2R-R^2)$	a_1
2 2	AaDD(DE)	$2r(1-r)$	$2R(1-R)$			
3 1	AADe(De)	$r(1-r)$	$R(1-R)$	$(1-R+R^2)$	$(1/3)(1-R+R^2)$	a_2
4 2	AaDe(De)	$r^2+(1-r)^2$	$(1-2R+2R^2)$			
5 1	AADd(dE)	$r(1-r)$	$R(1-R)$	$(1-R+R^2)$	$(1/3)(1-R+R^2)$	a_3
6 2	AaDd(dE)	$r^2+(1-r)^2$	$(1-2R+2R^2)$			
7 1	AAde(de)	r^2	$(1-R)^2$	$(1-R^2)$	$(1/3)(1-R^2)$	a_4
8 2	Aade(de)	$2r(1-r)$	$2R(1-R)$			
確率小計			3/4	1.0	n_a	
9 1	aaDD(DE)	r^2	$(1-R)^2$	$(1-2R+R^2)$	$(1-2R+R^2)$	b_1
10 1	aaDe(De)	$r(1-r)$	$R(1-R)$	$R(1-R)$	$R(1-R)$	b_2
11 1	aaDd(dE)	$r(1-r)$	$R(1-R)$	$R(1-R)$	$R(1-R)$	b_3
12 1	aade(de)	$(1-r)^2$	R^2	R^2	R^2	b_4
確率小計			1/4	1.0	n_b	
確率合計			1.0		n	

(T-5) (SC-4, -5) 劣性ホモ個体を用いた組換え価の計算

遺伝子型	変換した期待確率	観察数
aaDD	$1-2R+R^2$	b_1
aaDe	$R(1-R)$	b_2
aaDd	$R(1-R)$	b_3
aade	R^2	b_4
計	1	n_b

$$l = \frac{n_b!}{b_1!b_2!b_3!b_4!} (1-2R+R^2)^{b_1} \{R(1-R)\}^{b_2} \{R(1-R)\}^{b_3} R^{b_4}$$

$$L = b_1 \log(1-2R+R^2) + b_2 \log\{R(1-R)\} + b_3 \log\{R(1-R)\} + b_4 \log R^2 + \text{Const.}$$

$$= b_1 \log(1-2R+R^2) + (b_2+b_3) \log\{R(1-R)\} + b_4 \log R^2 + \text{Const.}$$

$$\frac{dL}{dR} = b_1 \frac{-2+2R}{1-2R+R^2} + (b_2+b_3) \frac{1-2R}{R-R^2} + b_4 \frac{2R}{R^2}$$

$$= b_1 \frac{-2(1-R)}{(1-R)^2} + (b_2+b_3) \frac{1-2R}{R(1-R)} + b_4 \frac{2}{R}$$

$$= \frac{1}{R(1-R)} \{-2b_1R + (b_2+b_3)(1-2R) + 2b_4(1-R)\}$$

$$= \frac{1}{R(1-R)} \{ (b_2 + b_3 + 2b_4) - (2b_1 + 2b_2 + 2b_3 + 2b_4)R \}$$

したがって,

$$R = \frac{b_2 + b_3 + 2b_4}{2(b_1 + b_2 + b_3 + b_4)} = \frac{b_2 + b_3 + 2b_4}{2n_b} \quad \begin{array}{l} 0 < R < 0.5 \text{ のとき } r = R: Ad/aD \\ 0.5 < R < 1 \text{ のとき } r = 1 - R: AD/ad \end{array}$$

Fisher 情報量

$$\begin{aligned} I_1(R) &= - (1 - 2R + R^2) \frac{d^2}{dR^2} \log(1 - 2R + R^2) \\ &= - (1 - 2R + R^2) \frac{d}{dR} \frac{-2 + 2R}{1 - 2R + R^2} \\ &= - (1 - 2R + R^2) \frac{2(1 - 2R + R^2) - (-2 + 2R)(-2 + 2R)}{(1 - 2R + R^2)^2} \\ &= \frac{(-2 + 4R - 2R^2) + (4 - 8R + 4R^2)}{1 - 2R + R^2} \\ &= \frac{2 - 4R + 2R^2}{1 - 2R + R^2} \\ &= 2 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} I_2(R) &= -R(1-R) \frac{d^2}{dR^2} \log\{R(1-R)\} \\ &= -R(1-R) \frac{d}{dR} \frac{1-2R}{R-R^2} \\ &= -R(1-R) \frac{-2(R-R^2) - (1-2R)(1-2R)}{\{R(1-R)\}^2} \\ &= \frac{(2R - 2R^2) + (1 - 4R + 4R^2)}{R(1-R)} \\ &= \frac{1 - 2R + 2R^2}{R(1-R)} \end{aligned}$$

$$I_3(R) = I_2(R)$$

$$\begin{aligned} I_4(R) &= -R^2 \frac{d^2}{dR^2} \log R^2 \\ &= -R^2 \frac{d}{dR} \frac{2R}{R^2} \\ &= -R^2 \frac{2R^2 - 4R^2}{R^4} \\ &= -R^2 \frac{-2}{R^2} \\ &= 2 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 I(R) &= I_1(R) + I_2(R) + I_3(R) + I_4(R) \\
 &= 4 + \frac{(1-2R+2R^2)}{R(1-R)} \\
 &= \frac{1}{R(1-R)} \{4R(1-R) + (2-4R+4R^2)\} \\
 &= \frac{2}{R(1-R)}
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 V(R) &= \frac{1}{nI(R)} \\
 &= \frac{R(1-R)}{2n}
 \end{aligned}$$

$$V(r) = V(R)$$

D アイソザイム遺伝子座の連鎖分析

1. アイソザイム遺伝子座 2 重ヘテロ個体への 2 重ホモ個体の戻し交雑

D, d: アイソザイム遺伝子

F, f: アイソザイム遺伝子

r : 組換え価

$$\frac{DF}{df} \times \frac{dF}{dF} \quad \frac{DF}{df} \times \frac{df}{df}$$

	DF	Df	dF	df		DF	Df	dF	df		
1/2	(1-r)	r	r	(1-r)	1/2	(1-r)	r	r	(1-r)		
1/1	dF	DdFF	DdFf	ddFF	ddFf	1/1	df	DdFf	Ddff	ddFf	ddff
	(1-r)	r	r	(1-r)	(1-r)	r	r	(1-r)	(1-r)		

	R = (1-r), r = (1-R)				R = (1-r), r = (1-R)		
	期待確率	変換した期待確率	観察数		期待確率	変換した期待確率	観察数
DDFF	1/2 (1-r)	1/2 R	a ₁	DDFf	1/2 (1-r)	1/2 R	a ₁
DdFf	1/2 r	1/2 (1-R)	a ₂	Ddff	1/2 r	1/2 (1-R)	a ₂
ddFF	1/2 r	1/2 (1-R)	a ₃	ddFf	1/2 r	1/2 (1-R)	a ₃
ddFf	1/2 (1-r)	1/2 R	a ₄	ddff	1/2 (1-r)	1/2 R	a ₄
計		1.0	n	計		1.0	n

前記の分離観察数を、次の二元表のχ²検定行う。有意差がなければ両遺伝子座は連鎖していない。有意であれば、両遺伝子座別に分離比を検定し、胚致死遺伝子との連鎖関係を推定し、アイソザイム遺伝子座間あるいはアイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子との連鎖分析を行う。

	Dd	dd	計		Dd	dd	計
FF	1/2 (1-r) a ₁	1/2 r a ₃	1/2	Ff	1/2 (1-r) a ₁	1/2 r a ₃	1/2
Ff	1/2 r a ₂	1/2 (1-r) a ₄	1/2	ff	1/2 r a ₂	1/2 (1-r) a ₄	1/2
計	1/2	1/2	1.0	計	1/2	1/2	1.0

両遺伝子座が連鎖している場合の組換え価とその分散, 標準誤差の計算方法
係数 (1/2) は省略。

$$l = \frac{n!}{a_1!a_2!a_3!a_4!} R^{a_1} (1-R)^{a_2} (1-R)^{a_3} R^{a_4}$$

$$L = \log l = a_1 \log R + a_2 \log (1-R) + a_3 \log (1-R) + a_4 \log R + \text{Const.}$$

$$\begin{aligned} \frac{dL}{dR} &= \frac{a_1}{R} + \frac{a_2(-1)}{(1-R)} + \frac{a_3(-1)}{(1-R)} + \frac{a_4}{R} = \frac{a_1+a_4}{R} - \frac{a_2+a_3}{(1-R)} \\ &= \frac{1}{R(1-R)} \{a_1(1-R) - a_2R - a_3R + a_4(1-R)\} \end{aligned}$$

$$R = \frac{a_1+a_4}{a_1+a_2+a_3+a_4} = \frac{a_1+a_4}{n} \quad \begin{array}{l} R < 0.5: \quad Df/dF \text{ (相反)} \\ 0.5 < R < 1.0: \quad DF/df \text{ (相引)} \end{array}$$

分散と標準誤差

$$\begin{aligned} \frac{d^2}{dR^2} &= \frac{-(a_1+a_4)(1)}{R^2} - \frac{-(a_2+a_3)(-1)}{(1-R)^2} = -\left\{ \frac{a_1+a_4}{R} \frac{1}{R} + \frac{a_2+a_3}{(1-R)} \frac{1}{(1-R)} \right\} \\ &= -n \left\{ \frac{1}{R} + \frac{1}{(1-R)} \right\} \quad -\frac{1}{V_R} = -n \left\{ \frac{1}{R} + \frac{1}{(1-R)} \right\} = -\frac{n}{R(1-R)} \end{aligned}$$

$$V_R = \frac{R(1-R)}{n} \quad V_r = V_R \quad r \text{ の標準誤差: } \sqrt{V_r}$$

2. アイソザイム遺伝子座 2 重ヘテロ個体へのホモ・ヘテロ個体の戻し交雑

D, d: アイソザイム遺伝子

F, f: アイソザイム遺伝子

r : 組換え価

$$\frac{DF}{df} \times \frac{DF}{dF} \quad \frac{DF}{df} \times \frac{Df}{df}$$

		DF	Df	dF	df			DF	Df	dF	df
	1/2	(1-r)	r	r	(1-r)		1/2	(1-r)	r	r	(1-r)
1/2	DF	DDFF	DDFf	DdFF	DdFf	1/2	DF	DDFf	DDff	DdFf	Ddff
		(1-r)	r	r	(1-r)			(1-r)	r	r	(1-r)
1/2	dF	DdFF	DdFf	ddFF	ddFf	1/2	df	DdFf	Ddff	ddFf	ddff
		(1-r)	r	r	(1-r)			(1-r)	r	r	(1-r)

R = (1-r), r = (1-R)				R = (1-r), r = (1-R)			
	期待確率	変換した期待確率	観察数		期待確率	変換した期待確率	観察数
DDFF	1/4 (1-r)	1/4 R	a ₁	DDFf	1/4 (1-r)	1/4 R	a ₁
DDFf	1/4 r	1/4 (1-R)	a ₂	DDff	1/4 r	1/4 (1-R)	a ₂
DdFF	1/4 (1-r+r)	1/4	a ₃	DdFf	1/4 (1-r+r)	1/4	a ₃
DdFf	1/4 (1-r+r)	1/4	a ₄	Ddff	1/4 (1-r+r)	1/4	a ₄
ddFF	1/2 r	1/4 (1-R)	a ₅	ddFf	1/4 r	1/4 (1-R)	a ₅
ddFf	1/2 (1-r)	1/4 R	a ₆	ddff	1/4 (1-r)	1/4 R	a ₆
計		1.0	n	計		1.0	n

前記の分離観察数を、つぎの二元表の χ^2 検定行う。有意差がなければ両遺伝子座は連鎖していない。有意であれば、両遺伝子座別に分離比を検定し、胚致死遺伝子との連鎖関係を推定し、アイソザイム遺伝子座間あるいはアイソザイム遺伝子座と胚致死遺伝子との連鎖分析を行う。

	DD	Dd	dd	計		Dd	Dd	dd	計
FF	1/4 (1-r)	1/4	1/4 r	2/4	Ff	1/4 (1-r)	1/4	1/4 r	2/4
	a ₁	a ₃	a ₅			a ₁	a ₃	a ₅	
Ff	1/4 r	1/4	1/4 (1-r)	2/4	ff	1/4 r	1/4	1/4 (1-r)	2/4
	a ₂	a ₄	a ₆			a ₂	a ₄	a ₆	
計	1/4	2/4	1/4	1.0	計	1/4	2/4	1/4	1.0

両遺伝子座が連鎖している場合の組換え価とその分散、標準誤差の計算方法
係数 (1/4) は省略。

$$l = \frac{n!}{a_1!a_2!a_3!a_4!a_5!a_6!} R^{a_1} (1-R)^{a_2} (1/4)^{a_3} (1/4)^{a_4} (1-R)^{a_5} R^{a_6}$$

$$L = \log l = a_1 \log R + a_2 \log (1-R) + a_3 \log (1/4) + a_4 \log (1/4) + a_5 \log (1-R) + a_6 \log R + \text{Const.}$$

$$\frac{dL}{dR} = \frac{a_1}{R} + \frac{a_2(-1)}{(1-R)} + \frac{a_5(-1)}{(1-R)} + \frac{a_6}{R}$$

$$= \frac{a_1 + a_6}{R} - \frac{a_2 + a_5}{(1-R)} = \frac{1}{R(1-R)} \{ (a_1 + a_6)(1-R) - (a_2 + a_5)R \}$$

$$R = \frac{a_1 + a_6}{a_1 + a_2 + a_5 + a_6}$$

分散と標準誤差

$$\begin{aligned} \frac{d^2}{dR^2} &= \frac{-(a_1 + a_6)}{R^2} - \frac{-(a_2 + a_5)(-1)}{(1-R)^2} = - \left\{ \frac{(a_1 + a_6)}{R} \cdot \frac{1}{R} + \frac{(a_2 + a_5)}{(1-R)} \cdot \frac{1}{(1-R)} \right\} \\ &= - \left\{ \frac{n}{2} (1/R) + 1/(1-R) \right\} = - \frac{n}{2R(1-R)} \end{aligned}$$

$$-\frac{1}{V_R} = \frac{n}{2R(1-R)} \quad V_R = \frac{2R(1-R)}{n} \quad V_R = V_r \quad r \text{ の標準誤差 } \sqrt{V_r}$$

3. 2重ヘテロアイソザイム遺伝子座間の組換え価の計算方法

1) 2因子の連鎖遺伝(相引)(2因子ヘテロ個体の自殖あるいは相互交雑)

D, d: アイソザイム遺伝子

F, f: アイソザイム遺伝子

r: 組換え価

$$\frac{DF}{df}$$

(1/2)	DF (1-r ₁)	Df r ₁	dF r ₁	df (1-r ₁)	
(1/2) {1/4}	DF (1-r ₂)	DDFF (1-r ₁)(1-r ₂)	DDFf r ₁ (1-r ₂)	DdFF r ₁ (1-r ₂)	DdFf (1-r ₁)(1-r ₂)
	Df r ₂	DDFf r ₂ (1-r ₁)	DDff r ₁ r ₂	DdFf r ₁ r ₂	Ddff r ₂ (1-r ₁)
	dF r ₂	DdFF r ₂ (1-r ₁)	DdFf r ₁ r ₂	ddFF r ₁ r ₂	ddFf r ₂ (1-r ₁)
	df (1-r ₂)	DdFf (1-r ₁)(1-r ₂)	Ddff r ₁ (1-r ₂)	ddFf r ₁ (1-r ₂)	ddff (1-r ₁)(1-r ₂)

D, F: 共優性, r: 組換え価 $r_1=r_2=r$, $R^2=(1-r)^2$, $R=(1-r)$, $r=(1-R)$

(1/4)	期待確率	変換した期待確率	観察数	
1 DDFF	$(1-r_1)(1-r_2)$	$\{1/4\}(1-r)^2$	$\{1/4\}R^2$	a ₁
2 DDFf	$r_1(1-r_2)+r_2(1-r_1)$	$2r(1-r)$	$2R(1-R)$	(1/4) a ₁
1 DDff	r_1r_2	r^2	$(1-R)^2$	a ₃
2 DdFF	$r_1(1-r_2)+r_2(1-r_1)$	$2r(1-r)$	$2R(1-R)$	a ₄
4 DdFf	$2(1-r_1)(1-r_2)+2r_1r_2$	$2(1-r)^2+2r^2$	$2-4R(1-R)$	(2/4) a ₅
2 Ddff	$r_1(1-r_2)+r_2(1-r_1)$	$2r(1-r)$	$2R(1-R)$	a ₆
1 ddFF	r_1r_2	r^2	$(1-R)^2$	a ₇
2 ddFf	$r_1(1-r_2)+r_2(1-r_1)$	$2r(1-r)$	$2R(1-R)$	(1/4) a ₈
1 ddff	$(1-r_1)(1-r_2)$	$(1-r)^2$	R^2	a ₉
16 (9種類)		確率計	1.0	n

係数の{1/4}あるいは{2/4}を省略

$$l = \frac{n!}{a_1!a_2!a_3!a_4!a_5!a_6!a_7!a_8!a_9!} R^{2a_1} \{2R(1-R)\}^{a_2} \{(1-R)^2\}^{a_3} \{2R(1-R)\}^{a_4} \{2-4R(1-R)\}^{a_5} \cdot \{2R(1-R)\}^{a_6} \{(1-R)^2\}^{a_7} \{2R(1-R)\}^{a_8} R^{2a_9}$$

$$L = \log l = a_1 \log R^2 + a_2 \log \{2R(1-R)\} + a_3 \log \{(1-R)^2\} + a_4 \log \{2R(1-R)\} + a_5 \log \{2-4R(1-R)\} + a_6 \log \{2R(1-R)\} + a_7 \log \{(1-R)^2\} + a_8 \log \{2R(1-R)\} + a_9 \log R^2 + \text{Const.}$$

$$\frac{dL}{dR} = \frac{(2R)a_1}{R^2} + \frac{a_2(2-4R)}{\{2R(1-R)\}} + \dots$$

2) 2 因子の連鎖遺伝 (相反) (2 因子ヘテロ個体の自殖あるいは相互交雑)

D, d: アイソザイム遺伝子

F, f: アイソザイム遺伝子

r: 組換え価

$$\frac{Df}{dF}$$

(1/2)	DF	Df	dF	df
	r ₁	(1-r ₁)	(1-r ₁)	r ₁
(1/2)	{1/4}			
DF	DDFF	DDFf	DdFF	DdFf
r ₂	r ₁ r ₂	r ₂ (1-r ₁)	r ₂ (1-r ₁)	r ₁ r ₂
Df	DDFf	DDff	DdFf	Ddff
(1-r ₂)	r ₁ (1-r ₂)	(1-r ₁)(1-r ₂)	(1-r ₁)(1-r ₂)	r ₁ (1-r ₂)
dF	DdFF	DdFf	ddFF	ddFf
(1-r ₂)	r ₁ (1-r ₂)	(1-r ₁)(1-r ₂)	(1-r ₁)(1-r ₂)	r ₁ (1-r ₂)
df	DdFf	Ddff	ddFf	ddff
r ₂	r ₁ r ₂	r ₂ (1-r ₁)	r ₂ (1-r ₁)	r ₁ r ₂

D, F: 共優性 r: 組換え価 r₁=r₂=r, R²=r², R=r

(1/4)	期待確率	変換した期待確率	観察数
1 DDFF r ₁ r ₂	{1/4}r ²	{1/4}R ²	a ₁
2 DDFf r ₁ (1-r ₂)+r ₂ (1-r ₁)	2r(1-r)	2R(1-R)	(1/4) a ₂
1 DDff (1-r ₁)(1-r ₂)	(1-r) ²	(1-R) ²	a ₃
2 DdFF r ₁ (1-r ₂)+r ₂ (1-r ₁)	2r(1-r)	2R(1-R)	a ₄
4 DdFf 2(1-r ₁)(1-r ₂)+2r ₁ r ₂	2(1-r) ² +2r ²	2-4R(1-R)	(2/4) a ₅
2 Ddff r ₁ (1-r ₂)+r ₂ (1-r ₁)	2r(1-r)	2R(1-R)	a ₆
1 ddFF (1-r ₁)(1-r ₂)	(1-r) ²	(1-R) ²	a ₇
2 ddFf a ₈ r ₁ (1-r ₂)+r ₂ (1-r ₁)	2r(1-r)	2R(1-R)	(1/4)
1 ddff r ₁ r ₂	r ²	R ²	a ₉
16	確率小計	1.0	n

(9 種類)

係数の {1/4} を省略

$$l = \frac{n!}{a_1!a_2!a_3!a_4!a_5!a_6!a_7!a_8!a_9!} R^{2a_1} \{2R(1-R)\}^{a_2} \{(1-R)^2\}^{a_3} \{2R(1-R)\}^{a_4} \{2-4R(1-R)\}^{a_5} \{2R(1-R)\}^{a_6} \{(1-R)^2\}^{a_7} \{2R(1-R)\}^{a_8} R^{2a_9}$$

$$L = \log l = a_1 \log R^2 + a_2 \log \{2R(1-R)\} + a_3 \log \{(1-R)^2\} + a_4 \log \{2R(1-R)\} + a_5 \log \{2-4R(1-R)\} + a_6 \log \{2R(1-R)\} + a_7 \log \{(1-R)^2\} + a_8 \log \{2R(1-R)\} + a_9 \log R^2 + \text{Const.}$$

$$\frac{dL}{dR} = -\frac{(2R)a_1}{R^2} + \frac{a_2(2-4R)}{\{2R(1-R)\}} \dots\dots\dots$$

遺伝子型	変換した期待確率	観察数
DDFF	$\frac{1}{4}R^2$	a_1
DDFf	$\frac{2}{4}R(1-R)$	a_2
DDff	$\frac{1}{4}(1-R)^2$	a_3
DdFF	$\frac{2}{4}R(1-R)$	a_4
DdFf	$\frac{2}{4}\{R^2 + (1-R)^2\}$	a_5
Ddff	$\frac{2}{4}R(1-R)$	a_6
ddFF	$\frac{1}{4}(1-R)^2$	a_7
ddFf	$\frac{2}{4}R(1-R)$	a_8
ddff	$\frac{1}{4}R^2$	a_9
計	1	n

$$L = a_1 \log \frac{1}{4} R^2 + a_2 \log \frac{2}{4} R(1-R) + \dots + a_9 \log \frac{1}{4} R^2 + \text{Const.}$$

$$= (a_1 + a_9) \log \frac{1}{4} R^2 + (a_2 + a_4 + a_6 + a_8) \log \frac{2}{4} R(1-R) + (a_3 + a_7) \log \frac{1}{4} (1-R)^2$$

$$+ a_5 \log \frac{2}{4} \{R^2 + (1-R)^2\} + \text{Const.}$$

$$\frac{dL}{dR} = (a_1 + a_9) \frac{2R}{R^2} + (a_2 + a_4 + a_6 + a_8) \frac{(1-R) + R(-1)}{R(1-R)} + (a_3 + a_7) \frac{2(1-R)(-1)}{(1-R)^2}$$

$$+ a_5 \frac{2R + 2(1-R)(-1)}{R^2 + (1-R)^2}$$

$$= \frac{2(a_1 + a_9)}{R} + \frac{(a_2 + a_4 + a_6 + a_8)(1-2R)}{R(1-R)} + \frac{-2(a_3 + a_7)}{1-R} + \frac{a_5(-2+4R)}{1-2R+2R^2}$$

$$= \frac{1}{R(1-R)(1-2R+2R^2)} \{2(a_1 + a_9)(1-R)(1-2R+2R^2) + (a_2 + a_4 + a_6 + a_8)(1-2R) \cdot$$

$$(1-2R+2R^2) - 2(a_3 + a_7)R(1-2R+2R^2) - 2a_5(1-2R)R \cdot$$

$$(1-R)\}$$

スギゲノムの遺伝子及び RFLP の連鎖分析におけるアイソザイム遺伝子座の橋渡し方式に関する研究 (大庭他)

$$\begin{aligned}
 &= \frac{1}{R(1-R)(1-2R+2R^2)} \left\{ 2(a_1+a_9) \left(\frac{1-2R+2R^2}{-R+2R^2-2R^3} \right) + (a_2+a_4+a_6+a_8) \cdot \right. \\
 &\quad \left. \left(\frac{1-2R+2R^2}{-2R+4R^2-4R^3} \right) - 2(a_3+a_7)(R-2R^2+2R^3) \right. \\
 &\quad \left. - 2a_5 \left(\frac{R-R^2}{-2R^2+2R^3} \right) \right\} \\
 &= \frac{1}{R(1-R)(1-2R+2R^2)} \{ 2(a_1+a_9)(1-3R+4R^2-2R^3) + (a_2+a_4+a_6+a_8)(1-4R \\
 &\quad + 6R^2-4R^3) - 2(a_3+a_7)(R-2R^2+2R^3) - 2a_5(R-3R^2+2R^3) \}
 \end{aligned}$$

上式の分子 { } 内の展開

$$2(a_1+a_9)(1-3R+4R^2-2R^3) + (a_2+a_4+a_6+a_8)(1-4R+6R^2-4R^3) - 2(a_3+a_7)(R-2R^2+2R^3) - 2a_5(R-3R^2+2R^3) = 0$$

上式を以下の形式で表現すると

$$f(R) = A + BR + CR^2 + DR^3 = 0$$

となり, A~D の係数は次のようになる。

$$A = 2a_1 + a_2 + a_4 + a_6 + a_8 + 2a_9$$

$$B = -6a_1 - 4a_2 - 2a_3 - 4a_4 - 2a_5 - 4a_6 - 2a_7 - 4a_8 - 6a_9$$

$$C = 8a_1 + 6a_2 + 4a_3 + 6a_4 + 6a_5 + 6a_6 + 4a_7 + 6a_8 + 8a_9$$

$$D = -4a_1 - 4a_2 - 4a_3 - 4a_4 - 4a_5 - 4a_6 - 4a_7 - 4a_8 - 4a_9 = -4n$$

$$0 < R < 0.5 \text{ のとき } r = R : Df / dF$$

$$0.5 < R < 1 \text{ のとき } r = 1 - R : DF / df$$

Fisher 情報量

$$I_1(R) = \frac{1}{4} R^2 \frac{d^2}{dR^2} \log \frac{1}{4} R^2$$

$$= -\frac{1}{4} R^2 \frac{d}{dR} \frac{2R}{R^2}$$

$$= -\frac{1}{4} R^2 \frac{-2}{R^2}$$

$$= \frac{2}{4}$$

$$\begin{aligned}
 I_2(R) &= -\frac{2}{4} R(1-R) \frac{d^2}{dR^2} \log \frac{2}{4} R(1-R) \\
 &= -\frac{2}{4} R(1-R) \frac{d}{dR} \frac{(1-R)-R}{R(1-R)} \\
 &= -\frac{2}{4} R(1-R) \frac{-2R(1-R) - (1-2R)(1-2R)}{\{R(1-R)\}^2} \\
 &= \frac{(4R - 4R^2) + 2(1-4R + 4R^2)}{4R(1-R)} \\
 &= \frac{2-4R+4R^2}{4R(1-R)}
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 I_3(R) &= -\frac{1}{4} (1-R)^2 \frac{d^2}{dR^2} \log \frac{1}{4} (1-R)^2 \\
 &= -\frac{1}{4} (1-R)^2 \frac{d}{dR} \frac{-2(1-R)}{(1-R)^2} \\
 &= -\frac{1}{4} (1-R)^2 \frac{-2}{(1-R)^2} \\
 &= \frac{2}{4}
 \end{aligned}$$

$$I_4(R) = I_2(R)$$

$$\begin{aligned}
 I_5(R) &= -\frac{2}{4} \{R^2 + (1-R)^2\} \frac{d^2}{dR^2} \log \frac{2}{4} \{R^2 + (1-R)^2\} \\
 &= -\frac{2}{4} \{R^2 + (1-R)^2\} \frac{d}{dR} \frac{2R - 2(1-R)}{R^2 + (1-R)^2} \\
 &= -\frac{2}{4} \{R^2 + (1-R)^2\} \frac{4\{R^2 + (1-R)^2\} - (-2+4R)\{2R - 2(1-R)\}}{\{R^2 + (1-R)^2\}^2} \\
 &= \frac{-8(1-2R+2R^2) + 2(4-16R+16R^2)}{4\{R^2 + (1-R)^2\}} \\
 &= \frac{-16R + 16R^2}{4\{R^2 + (1-R)^2\}}
 \end{aligned}$$

$$I_6(R) = I_2(R)$$

$$I_7(R) = I_3(R)$$

$$I_8(R) = I_2(R)$$

$$I_9(R) = I_1(R)$$

以上から,

$$\begin{aligned}
 I(R) &= \sum I_i(R) \\
 &= \{I_1(R) + I_9(R)\} + \{I_2(R) + I_4(R) + I_6(R) + I_8(R)\} + \{I_3(R) + I_7(R)\} + I_5(R) \\
 &= 1 + \frac{2-4R+4R^2}{R(1-R)} + 1 + \frac{-4R+4R^2}{R^2+(1-R)^2} \\
 &= \frac{1}{R(1-R)\{R^2+(1-R)^2\}} [2R(1-R)\{R^2+(1-R)^2\} + (2-4R+4R^2)\{R^2+(1-R)^2\} \\
 &\quad + (-4R+4R^2)R(1-R)] \\
 &= \frac{1}{R(1-R)\{R^2+(1-R)^2\}} [(2R-2R^2)\{1-2R+2R^2\} + (2-4R+4R^2)\{1-2R+2R^2\} \\
 &\quad + (-4R+4R^2)(R-R^2)]
 \end{aligned}$$

上式の分子 [] 内の展開

$$\begin{aligned}
 \text{第1項} : (2R-2R^2)(1-2R+2R^2) &= 2R-4R^2+4R^3 \\
 &\quad \frac{-2R^2+4R^3-4R^4}{2R-6R^2+8R^3-4R^4} \\
 \text{第2項} : (2-4R+4R^2)(1-2R+2R^2) &= 2-4R+4R^2 \\
 &\quad \frac{-4R+8R^2-8R^3}{+4R^2-8R^3+8R^4} \\
 &\quad \frac{2-8R+16R^2-16R^3+8R^4}{2-8R+16R^2-16R^3+8R^4} \\
 \text{第3項} : (-4R+4R^2)(R-R^2) &= -4R^2+4R^3 \\
 &\quad \frac{+4R^3-4R^4}{-4R^2+8R^3-4R^4}
 \end{aligned}$$

$$\text{分子 [] 内合計} \quad 2-6R+6R^2$$

以上から

$$I(R) = \frac{2-6R+6R^2}{R(1-R)(1-2R+2R^2)}$$

$$V(R) = \frac{1}{nI(R)}$$

$$= \frac{R(1-R)(1-2R+2R^2)}{2n(1-3R+3R^2)}$$

$$V(r) = V(R)$$

個体あたりの情報量の比較

ところで、一般に、

$$V(r) = \frac{1}{nI(r)} \text{ より}$$

$$I(r) = \frac{2(1-3\sqrt{R}+3R)}{\sqrt{R}(1-\sqrt{R})(1-2\sqrt{R}+2R)} \dots\dots\dots (\text{個体あたりの情報量})$$

上式において $\sqrt{R}=r$ ($R=r^2$) を代入すると、

($0 < r < 0.5$ の時: A_1B_2/A_2B_1 , $0.5 < r < 1$ の時: A_1B_1/A_2B_2)

$$i_0(r) = \frac{2-6r+6r^2}{r(1-r)(1-2r+2r^2)}$$

となる。

前の資料 (表現形質と遺伝子型分離の資料) で、全体 (優性, 劣性表現型の両方) を用いた場合の情報量は、

$$i_1(r) = \frac{4-5r-3r^2+16r^3-8r^4}{2r(2-r)(1-r^2)(1-r+r^2)}$$

であったから、これら2つの情報量 $i_0(r)$ と $i_1(r)$ を通常の戻交配 (Ab/aB (または AB/ab) $\times ab/ab$) の場合の情報量

$$i(r) = \frac{1}{r(1-r)}$$

と比較すると、右表のようになる。

		個体あたりの 情報量の比較	
組換え価		9 遺伝子型 $i_0(r)$	6 遺伝子型 $i_1(r)$
元親 A_1B_2/A_2B_1 相反	0.00	2.00000	1.00000
	0.05	1.89503	0.96000
	0.10	1.78049	0.91624
	0.15	1.65772	0.87070
	0.20	1.52941	0.82540
	0.25	1.40000	0.78242
	0.30	1.27586	0.74380
	0.35	1.16514	0.71145
	0.40	1.07692	0.68703
	0.45	1.01980	0.67183
独立	0.50	1.00000	0.66667
元親 A_1B_1/A_2B_2 相引	0.55	1.01980	0.67183
	0.60	1.07692	0.68703
	0.65	1.16514	0.71145
	0.70	1.27586	0.74380
	0.75	1.40000	0.78242
	0.80	1.52941	0.82540
	0.85	1.65772	0.87070
	0.90	1.78049	0.91624
	0.95	1.89503	0.96000
	1.00	2.00000	1.00000

E ロッド得点法について

日下部・服巻（1989, Morton（1955））の報告に従い、連鎖解析における確かさを判定するロッド得点法の概要を記載する。

遺伝分離の推定・予測においては多くの場合、多項分布モデルが利用される。すなわち、ある事象 A がおこる確率が p, 事象 B がおこる確率が q, 事象 C がおこる確率が r, ……であれば, s 回の試行で A が a 回, B が b 回, C が c 回, ……おこる確率は次の式で表される。

$$P = \frac{s!}{a!b!c!\dots} p^a q^b r^c \dots$$

連鎖解析では p, q, r の確率が組換え価（率）として入れ替わることになる。

たとえば、2 因子連鎖の場合、組換え価を θ とすれば特定の表現型の出現頻度は次の尤度関数で表される。

$$f(y_1, \theta) = \frac{s!}{a!b!c!d!} ((1-\theta)/2)^a (\theta/2)^b (\theta/2)^c ((1-\theta)/2)^d$$

この式において、独立（連鎖していない： $\theta = 1/2$ ）と仮定した場合に比べ、連鎖しているとしたとき（ $\theta = \theta_0$ ）の尤度関数値が大きくなる。そのため、尤度比といわれるオッズ (odds) であり、これを用いた検定は尤度検定といわれる。式は次のようになり、係数のべき乗項は除算により消去される。また計算の便宜上、対数尤度の差をとる。

$$\frac{f(y, \theta_0)}{f(y, \theta_{1/2})} \quad \log \frac{f(y, \theta_0)}{f(y, \theta_{1/2})}$$

標識遺伝子座と胚致死遺伝子座が連鎖し、かつアイソザイム遺伝子座が連鎖している場合の標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座の組換え価の計算方法を、図-5の戻し交雑型及び図-7の自殖型について示した。その際、標識遺伝子座と胚致死遺伝子座の組換え価と相引・相反の情報を推定した後、標識遺伝子座とアイソザイム遺伝子座の組換え価を計算する方法を提示した。すなわち遺伝子座の配列に次のような6通りの場合が考えられる。この中から最適な組換え価と遺伝子座の配列を選択する必要がある。

第1群 標識遺伝子座が中間にある場合

標識遺伝子と胚致死遺伝子が相引

標識遺伝子とアイソザイム遺伝子が①相引, ②相反

標識遺伝子と胚致死遺伝子が相反

標識遺伝子とアイソザイム遺伝子が③相引, ④相反

第2群 胚致死遺伝子座が中間にある場合

標識遺伝子と胚致死遺伝子が相引

標識遺伝子とアイソザイム遺伝子が⑤相引, ⑥相反

標識遺伝子と胚致死遺伝子が相反

標識遺伝子とアイソザイム遺伝子が⑦相引, ⑧相反

第3群 アイソザイム遺伝子座が中間にある場合

標識遺伝子と胚致死遺伝子が相引

標識遺伝子とアイソザイム遺伝子が⑨相引, ⑩相反

標識遺伝子と胚致死遺伝子が相反

標識遺伝子とアイソザイム遺伝子が⑪相引, ⑫相反

すなわち, 標識遺伝子と胚致死遺伝子とが相引の場合,

第1群の①, ②, 第2群の⑤, ⑥, 第3群の⑨, ⑩

標識遺伝子と胚致死遺伝子とが相反の場合

第1群の③, ④, 第2群の⑦, ⑧, 第3群の⑪, ⑫

戻し交雑型において, 標識遺伝子と胚致死遺伝子とが相引の場合で, アイソザイム遺伝子が1:1の分離確率の場合についてロッド計算方法を示した。

観察数 期待確率 (確率を正規化するための母数 (分母) : (1+p))

第1群

I aaB-DD(Dd)	a ₁	①r(1+p)	②(1-r)(1+p)
II aaB-Dd(dd)	a ₂	(1-r)(1+p)	r(1+p)
	n _{1a}		

第2群

I aaB-DD(Dd)	a ₃	⑤2p+s-3ps	⑥1-p-s+3ps	ただし, s=(r-p)/(1-2p)
II aaB-Dd(dd)	a ₄	1-p-s+3ps	2p+s-3ps	r=p+s-2ps
	n _{2a}			

第3群

I aaB-DD(Db)	a ₅	⑨r(2-s)	⑩(1-r)(1+s)	s=(p-r)/(1-2r)
II aaB-Dd(dd)	a ₆	(1-r)(1+s)	r(2-s)	r=(p-s)/(1-2s)
	n _{3a}			

上記の6組の確率変数群について, それぞれ尤度関数 $f(y, \theta)$ を r の推定値および $r=0.5$ として求め, それらの対数 (自然あるいは常用) の差を比較してその最大のものを最適解として採用する。

$$\log \frac{f(y, \theta_0)}{f(y, \theta_{1/2})}$$

なお, 表13~21及び表22~30に示した確率の割り算による係数を用いて導いた数式のうちには, 数値解がでないもの, あるいは不適切な数値解がえられるものなどがあると考えられるので, 常に6群を比較検討することにはならないと考えられる。また, 前記の各表にはアイソザイム遺伝子の分離確率を正規化するための母数 (分母) を記載したが, 実際には除算の際に消去されるので正規化に固執する必要はない。

F スギ交雑材料の標識遺伝子座・アインザイム遺伝子座の遺伝子型(事例)

個体 番号	個体名称	所在 場所	標識遺伝子座																					
			緑	白子	ヨレ	ヨレ	黄子	淡緑	斑	矮性	4子葉	Shd-2	6Pg-1	6Pg-2	G6p	Gdh	Dia-3	Mnr	Px-1	Got-1	Got-2	Pgm-2	Lap	Aap
ミドリ5	筑大	vivi		Aa ₁	tt					Dd ₁	aa	ab	bb	bd	aa	ab	bb	aa	bb	aa	ab	ab	bb	aa
YYK86	筑大		AA	TT	ヨレ優性					Dd ₂	aa	bb	bb	bb	aa	bb	bb	aa	bb	aa	bb	bb	bb	ab
黄金ヨレ1,2	筑大				Tt					Dd ₂	aa	bb	bb	bc	aa	aa	bb	aa	bb	aa	bb	bb	bb	aa
51	ヨレミドリ	筑大	vivi		T						aa	ab	bb	bb	aa	bb	ab	aa	bb	aa	bb	bb	bb	aa
52,84	クマ3	筑大							Lgl ₁	Vv ₁	aa	bb	ab	bb	aa	aa	bb	ab	bb	aa	bb	bb	ac	bd
54,55	イワオ	筑大								Vv ₂	aa	ab	ab	bb	aa	aa	bb	ab	bb	aa	bb	bb	bb	ab
56-65	バンダイ	筑大									aa	bb	bb	ab	aa	aa	bb	ab	bb	aa	bb	bb	dd	bb
66,69	ボカスギ	筑大									aa	ab	ab	bb	bc	aa	bb	ab	bb	aa	bb	bb	ab	bb
70,71	キシン	筑大									C _c	aa	ab	bb	bc	aa	aa	bb	aa	bb	aa	bb	ab	bb
72,73	ヨレスギ	筑大				Tt					aa	ab	bb	bb	bc	aa	aa	bb	ab	bb	aa	bb	ab	bb
78,79	オキノヤマ	筑大									aa	ab	ab	bb	bc	aa	aa	bb	ab	bb	aa	bb	ab	bb
81,82	クモトオシ	筑大							Lgl ₂		aa	ab	ab	bb	bc	aa	aa	bb	ab	bb	aa	bb	bb	bb
	ムレスギ	筑大									aa		bb	bb	bc	aa	aa	bb	bb	aa	bb	bb	bb	aa
G-5	総研										aa		bb	bb	bc	aa	aa	bb	ab	bb	aa	bb	bb	bb
I-57-7	総研					Aa ₂					aa	ab	bb	bb	bc	aa	aa	bb	ab	bb	aa	bb	ab	bb
I-44-4	総研										aa	ab	bb	bb	bc	aa	aa	bb	ab	bb	aa	bb	ab	bb
ヤブクグリ	総研										aa	ab	bb	bb	bc	aa	aa	bb	ab	bb	aa	bb	bb	bb
喜多方1	総研										aa	ab	bb	bb	bc	aa	aa	bb	ab	bb	aa	bb	ag	bb
倉掛3	総研										aa	ab	bb	bb	bc	aa	aa	bb	ab	bb	aa	bb	bf	bb
大田原2	総研										aa	ab	bb	bb	bc	aa	aa	bb	bd	bb	aa	bb	bb	bb
上郡賀7	総研										aa	ab	bb	bb	bc	aa	aa	bb	ab	bb	aa	bb	bb	bb
稲敷2	総研										aa	ab	bb	bb	bc	aa	aa	bb	ab	bb	aa	bb	ab	bb
伊豆10	総研										aa	ab	bb	bb	bc	aa	aa	bb	ab	bb	aa	bb	ab	bb
石川智2	総研										aa	ab	bb	bb	bc	aa	aa	bb	ab	bb	aa	bb	ab	bb
日野9	総研										aa	ab	bb	bb	bc	aa	aa	bb	ab	bb	aa	bb	ab	bb
嘉穂2	総研										aa	ab	bb	bb	bc	aa	aa	bb	ab	bb	aa	bc	ab	bb
浮羽5	総研										aa	ab	bb	bb	bc	aa	aa	bb	ab	bb	aa	bb	ac	bb
八女10	総研										aa	ab	bb	bb	cc	aa	aa	bb	ab	bb	aa	bb	ab	bb
唐津6	総研										aa	ab	bb	bb	bc	aa	aa	bb	ab	bb	aa	bb	ab	bb
諫早1	総研										aa	ab	bb	bb	bc	aa	aa	bb	ab	bb	aa	bb	ab	bb
九津産42	総研										aa	ab	bb	bb	bc	aa	aa	bb	ab	bb	aa	bb	ac	bb
延岡署4	総研										aa	ab	bb	bb	bc	aa	aa	bb	bb	bb	aa	bb	bb	bb
加久藤署5	総研										aa	ab	bb	bb	bc	aa	aa	bb	ab	bb	aa	bb	bb	bb
加久藤署8	総研										aa	ab	bb	bb	bc	aa	aa	bb	ab	bb	aa	bb	bb	bb

G 連鎖分析のデータシート様式

- 1) 交雑様式①戻し交雑型家系 3) 交雑年：___ 4) 交雑場所：___ 5) 交雑者：___
 ②自殖型家系 6) 育苗場所：___ 7) 分析試料の採取年：___ 8) 苗(樹) 齢：___ 9) 標本数：___
 10) その他：___

2) 両親の遺伝子型

雌親		アイソザイム遺伝子座										RFLP					
花粉親		アイソザイム遺伝子座										RFLP					
		Shd-1	Shd-2	6Pg-1	6Pg-2	Dia-1	Dia-3	Mnr	Px-1	Got-1	Got-2	Pgm-1	Pgm-2	Est-1	Est-3	Lap	Aap

11) 家系の個体別の遺伝子型 (その1 /)

個体	アイソザイム遺伝子座																	RFLP
番号	ヨレ	ミドリ	アイソザイム遺伝子座															RFLP
			Shd-1	Shd-2	6Pg-1	6Pg-2	Dia-1	Dia-3	Mnr	Px-1	Got-1	Got-2	Pgm-1	Pgm-2	Est-1	Est-3	Lap	Aap
1	aa	aa	aa	ab	ab	bb	ab	ab	bb	ab	bb	aa	aa	bb	ab	aa	bb	A
2	aa	aa	aa	bb	ab	bb	aa	ab	bb	aa	bb	aa	aa	bb	aa	ab	ab	A
3	aa	A-																
4	aa	A-																
5	aa	A-																
6	aa	aa																
7	aa	aa																
8	aa	aa																
9	aa	A-																
10	aa	aa																
11	aa	A-																
12	aa	A-																
13	aa	A-																
14	aa	aa																
15	aa	A-																
16	A-	aa																
17	A-	A-																
18	A-	A-																
19	A-	A-																
20	A-	A-																

II 地図距離の計算早見表

1. Haldane の地図関数に基づく干渉がない場合の地図距離の早見表

(単位: centimorgan, センチモルガン)

組換価 (r) (%)	0.00	0.10	0.20	0.30	0.40	0.50	0.60	0.70	0.80	0.90
1.00	1.01	1.11	1.21	1.32	1.42	1.52	1.63	1.73	1.83	1.94
2.00	2.04	2.15	2.25	2.35	2.46	2.56	2.67	2.78	2.88	2.99
3.00	3.09	3.20	3.31	3.41	3.52	3.63	3.74	3.84	3.95	4.06
4.00	4.17	4.28	4.39	4.50	4.61	4.72	4.83	4.94	5.05	5.16
5.00	5.27	5.38	5.49	5.60	5.71	5.83	5.94	6.05	6.16	6.83
6.00	6.39	6.51	6.62	6.73	6.85	6.96	7.08	7.19	7.31	7.43
7.00	7.54	7.66	7.77	7.89	8.01	8.13	8.24	8.36	8.48	8.60
8.00	8.72	8.84	8.96	9.08	9.20	9.32	9.44	9.56	9.68	9.80
9.00	9.92	10.14	10.17	10.29	10.41	10.54	10.66	10.78	10.91	11.03
10.00	11.16	11.28	11.41	11.53	11.66	11.79	11.91	12.04	12.17	12.30
11.00	12.42	12.55	12.68	12.81	12.94	13.07	13.20	13.33	13.46	13.59
12.00	13.72	13.85	13.99	14.12	14.25	14.38	14.52	14.65	14.79	14.92
13.00	15.06	15.19	15.33	15.46	15.60	15.74	15.87	16.01	16.15	16.29
14.00	16.43	16.56	16.70	16.84	16.98	17.12	17.27	17.41	17.55	17.69
15.00	17.83	17.98	18.12	18.26	18.41	18.55	18.70	18.84	18.99	19.14
16.00	19.28	19.43	19.58	19.73	19.87	20.02	20.17	20.32	20.47	20.62
17.00	20.78	20.93	21.08	21.23	21.39	21.54	21.69	21.85	22.00	22.16
18.00	22.31	22.47	22.63	22.79	22.94	23.10	23.26	23.42	23.58	23.74
19.00	23.90	24.06	24.23	24.39	24.55	24.71	24.88	25.04	25.21	25.37
20.00	25.54	25.71	25.88	26.04	26.21	26.38	26.55	26.72	26.89	27.06
21.00	27.24	27.41	27.58	27.76	27.93	28.11	28.28	28.46	28.64	28.81
22.00	28.99	29.17	29.35	29.53	29.71	29.89	30.07	30.26	30.44	30.62
23.00	30.81	30.99	31.18	31.37	31.56	31.74	31.93	32.12	32.31	32.50
24.00	32.70	32.89	33.08	33.28	33.77	33.70	33.86	34.06	34.26	34.46
25.00	34.66	34.86	35.06	35.26	35.46	35.67	35.87	36.08	36.28	36.49
26.00	36.70	36.91	37.12	37.33	37.54	37.51	37.96	38.18	38.39	38.61
27.00	38.83	39.04	39.26	39.48	39.70	39.93	40.15	40.37	40.60	40.82
28.00	41.05	41.28	41.51	41.74	41.97	42.20	42.43	42.67	42.90	43.14
29.00	43.38	43.61	43.85	44.09	44.34	44.58	44.82	45.07	45.32	45.57
30.00	45.81	46.07	46.32	46.57	46.82	47.08	47.34	47.60	47.86	48.12
31.00	48.38	48.64	48.91	49.17	49.44	49.71	49.98	50.26	50.53	50.81
32.00	51.08	51.36	51.64	51.92	52.21	52.49	52.78	53.07	53.36	53.65
33.00	53.94	54.24	54.53	54.83	55.13	55.43	55.74	56.04	56.35	56.66
34.00	56.97	57.29	57.60	57.92	58.24	58.56	58.88	59.21	59.54	59.87
35.00	60.20	60.53	60.87	61.21	61.55	61.89	62.24	62.59	62.94	63.29
36.00	63.65	64.01	64.37	64.73	65.10	65.47	65.84	66.21	66.59	66.97
37.00	67.35	67.74	68.17	68.52	68.92	69.31	69.72	70.12	70.53	70.94
38.00	71.36	71.77	72.20	72.62	73.05	73.48	73.92	74.36	74.81	75.25
39.00	75.71	76.16	76.62	77.09	77.56	78.03	78.51	78.99	79.48	79.97
40.00	80.47	80.97	81.48	81.99	82.51	83.04	83.57	84.10	84.64	85.19
41.00	85.74	86.30	86.86	87.43	88.01	88.60	89.19	89.79	90.39	91.01
42.00	91.63	92.26	92.89	93.54	94.19	94.86	95.53	96.21	96.90	97.60
43.00	98.31	99.03	99.76	100.50	101.25	102.01	102.79	103.57	104.37	105.19
44.00	106.01	106.85	107.71	108.58	109.46	110.36	111.28	112.22	113.17	114.14
45.00	115.13	116.14	117.17	118.22	119.30	120.40	121.52	122.67	123.85	125.05
46.00	126.29	127.55	128.85	130.18	131.55	132.96	134.41	135.91	137.44	139.03
47.00	140.67	142.37	144.12	145.94	147.83	149.79	151.83	153.96	156.18	158.50
48.00	160.94	163.51	166.21	169.07	172.10	175.33	178.78	182.48	186.49	190.84
49.00	195.60	200.87	206.76	213.43	221.14	230.26	242.42	255.80	276.07	319.73

Haldane (1919) の地図関数

$$x(r) = - (1/2) \ln (1-2r)$$

r : 組換価
x : 地図距離

2. Kosambi の地図関数に基づく干渉がある場合の地図距離の早見表

(単位: centimorgan, センチモルガン)

組換価 (r) (%)	0.00	0.10	0.20	0.30	0.40	0.50	0.60	0.70	0.80	0.90
1.00	1.00	1.10	1.20	1.30	1.40	1.50	1.60	1.70	1.80	1.90
2.00	2.00	2.10	2.20	2.30	2.40	2.50	2.60	2.70	2.80	2.90
3.00	3.00	3.10	3.20	3.30	3.41	3.51	3.61	3.71	3.81	3.91
4.00	4.01	4.11	4.21	4.31	4.41	4.51	4.61	4.71	4.81	4.92
5.00	5.02	5.12	5.22	5.32	5.42	5.52	5.62	5.72	5.83	5.93
6.00	6.03	6.13	6.23	6.33	6.44	6.54	6.64	6.74	6.84	6.94
7.00	7.05	7.15	7.25	7.35	7.45	7.56	7.66	7.76	7.86	7.97
8.00	8.07	8.17	8.27	8.38	8.48	8.58	8.69	8.79	8.89	9.00
9.00	9.10	9.20	9.31	9.41	9.51	9.62	9.72	9.82	9.93	10.03
10.00	10.14	10.24	10.35	10.45	10.55	10.66	10.76	10.87	10.97	11.08
11.00	11.18	11.29	11.39	11.50	11.60	11.71	11.82	11.92	12.03	12.13
12.00	12.24	12.34	12.45	12.56	12.66	12.77	12.88	12.98	13.09	13.20
13.00	13.31	13.41	13.52	13.63	13.74	13.84	13.95	14.06	14.17	14.28
14.00	14.38	14.49	14.60	14.71	14.82	14.93	15.04	15.15	15.26	15.37
15.00	15.48	15.59	15.70	15.81	15.92	16.03	16.14	16.25	16.36	16.47
16.00	16.58	16.69	16.81	16.92	17.03	17.14	17.25	17.37	17.48	17.59
17.00	17.70	17.82	17.93	18.04	18.16	18.27	18.39	18.50	18.61	18.73
18.00	18.84	18.96	19.07	19.19	19.31	19.42	19.54	19.65	19.77	19.89
19.00	20.00	20.12	20.24	20.35	20.47	20.59	20.71	20.83	20.94	21.06
20.00	21.18	21.30	21.42	21.54	21.66	21.78	21.90	22.02	22.14	22.26
21.00	22.38	22.51	22.63	22.75	22.87	22.99	23.12	23.24	23.36	23.49
22.00	23.61	23.74	23.86	23.98	24.11	24.24	24.36	24.49	24.61	24.74
23.00	24.87	24.99	25.12	25.25	25.38	25.50	25.63	25.76	25.89	26.02
24.00	26.15	26.28	26.41	26.54	26.67	26.80	26.93	27.07	27.20	27.33
25.00	27.47	27.60	27.73	27.87	28.00	28.14	28.27	28.41	28.54	28.68
26.00	28.82	28.95	29.09	29.23	29.37	29.51	29.65	29.79	29.93	30.07
27.00	30.21	30.35	30.49	30.63	30.78	30.92	31.06	31.21	31.35	31.50
28.00	31.64	31.79	31.93	32.08	32.23	32.38	32.52	32.67	32.82	32.97
29.00	33.12	33.27	33.43	33.58	33.73	33.88	34.04	34.19	34.35	34.50
30.00	34.66	34.81	34.97	35.13	35.29	35.45	35.61	35.77	35.93	36.09
31.00	36.25	36.41	36.58	36.74	36.91	37.07	37.24	37.40	37.57	37.74
32.00	37.91	38.08	38.25	38.42	38.59	38.76	38.94	39.11	39.29	39.46
33.00	39.64	39.82	40.00	40.18	40.36	40.54	40.72	40.90	41.09	41.27
34.00	41.46	41.64	41.83	42.02	42.21	42.40	42.59	42.78	42.98	43.17
35.00	43.37	43.56	43.76	43.96	44.16	44.36	44.56	44.76	44.97	45.18
36.00	45.38	45.59	45.80	46.01	46.22	46.44	46.65	46.87	47.08	47.30
37.00	47.52	47.75	47.97	48.19	48.42	48.65	48.88	49.11	49.34	49.57
38.00	49.81	50.05	50.29	50.53	50.77	51.02	51.26	51.51	51.76	52.01
39.00	52.27	52.52	52.78	53.04	53.31	53.57	53.84	54.11	54.38	54.65
40.00	54.93	55.21	55.49	55.78	56.06	56.35	56.64	56.94	57.24	57.54
41.00	57.84	58.15	58.46	58.77	59.09	59.41	59.73	60.06	60.39	60.72
42.00	61.06	61.40	61.75	62.10	62.45	62.81	63.17	63.54	63.91	64.29
43.00	64.67	65.05	65.45	65.84	66.25	66.65	67.07	67.49	67.92	68.35
44.00	68.79	69.24	69.69	70.15	70.62	71.10	71.58	72.08	72.58	73.09
45.00	73.61	74.14	74.68	75.24	75.80	76.38	76.96	77.57	78.18	78.81
46.00	79.45	80.11	80.79	81.48	82.19	82.92	83.67	84.44	85.24	86.06
47.00	86.90	87.78	88.68	89.61	90.58	91.59	92.64	93.72	94.86	96.05
48.00	97.30	98.60	99.98	101.43	102.98	104.61	106.36	108.24	110.27	112.47
49.00	114.88	117.54	120.51	123.87	127.75	132.33	137.94	145.15	155.32	172.67

Kosambi (1944) の地図関数
$$x = \frac{1}{4} \ln \left[\frac{(1+2r)}{(1-2r)} \right]$$

$$\begin{matrix} r: \text{組換価} \\ x: \text{地図関数} \end{matrix}$$

III 林木の遺伝子記号の標準化

1987年、筑波大学、関東林木育種場、森林総合研究所の遺伝育種関係者14名によって構成された遺伝子記号検討委員会が発足した。委員会は1987年から1988年にかけて、すでに遺伝子分析が行われた形質について、その分類・標記法と遺伝子記号の命名法等について検討し、その報告をまとめた。その概要を「林木の遺伝子記号の標準化」の表題で「林木の育種」149号1-4頁（1988）に発表した。その総括表を掲げる。

表-1 色素形質及び形態形質

和 文 名 称	コード番号	遺伝子記号	英 文 名 称
I 核内遺伝子による遺伝			
1. 色素形質	110000		Plastid trait
(1)葉緑素形質	111000		Chlorophyll traits
白子	111010	<i>al</i>	Albino
黄子	111020	<i>xa</i>	Xantha
淡緑葉	111030	<i>lg</i>	Light green leaves
白葉・黄葉	111040	<i>wl</i>	White (primary) leaves
夏期白化葉	111050	<i>swl</i>	Summer white leaves
斑入り	111060	<i>vrg</i>	Variegation
(2)その他の色素形質	112000		Other plastid traits
ミドリスギ	112010	<i>vi</i>	Winter green needles
2. 形態形質	120000		Morphological traits
(1)樹型全体	121000		Whole tree
矮性	121010	<i>dw</i>	Dwarf
ブッシュ型	121020	<i>bus</i>	Multi-stem with bush type
倍数体型	121030	<i>plp</i>	Polyploid type
奇倍数体型	121040	<i>pdf</i>	Polyploid type with deformity
厚葉倍数体型	121050	<i>pns</i>	Polyploid type with stout needles
大葉倍数体型	121060	<i>pln</i>	Polyploid type with long needles
厚葉てんぐ巣病型	121070	<i>wbr</i>	Witches' broom type with stout needles
ヒムロ型	121080	<i>jl</i>	Himuro type, juvenile leaves
エンコウスギ型	121090	<i>wbf</i>	Weeping branches with few sub-branching
(2)幹	122000		Bole
シボ	122010	<i>wav</i>	Shibo, wavy bole surface
(3)枝・葉	123000		Branch or leaf
短葉型	123010	<i>shn</i>	Short needles
厚葉型	123020	<i>stn</i>	Short needles
大葉型	123030	<i>lgn</i>	Long needles
細葉型	123040	<i>sln</i>	Slender needles
トウヒ型	123050	<i>spr</i>	Spruce type needles
湾曲葉型	123060	<i>cvn</i>	Curved needles
ヨレ葉型	123070	<i>tw</i>	Twisted needles
外向カギ型針葉	123080	<i>owh</i>	Outward hooked needles
成長点え死型	123090	<i>ncr</i>	Shoot apex necrosis
しだれ	123100	<i>wep</i>	Weeping branches
(4)初生葉・子葉	124000		Cotyledon or primary leaf
四枚子葉	124010	<i>fc</i>	Four cotyledons
細葉初生葉	124020	<i>slp</i>	Slender primary leaves
(5)その他の形質	125000		Other morphological traits

表-2 生理・生化学的形質及び細胞質遺伝

和 文 名 称	コード番号	遺伝子記号	英 文 名 称
I 核内遺伝子による遺伝			
生理・生化学的形質	130000		Physiological or biochemical traits
(1)アイソザイム	131000		Isozyme
アルコール脱水素酵素	131010	<i>Adh</i>	Alcohol dehydrogenase
ソルビトール脱水素酵素	131020	<i>Sod</i>	Sorbitol dehydrogenase
シキミ酸脱水素酵素	131030	<i>Shd</i>	Shikimate dehydrogenase
グリセリン酸脱水素酵素	131040	<i>G2d</i>	Glycerate dehydrogenase
リンゴ酸脱水素酵素	131050	<i>Mdh</i>	Malate dehydrogenase
リンゴ酸酵素	131060	<i>Me</i>	Malic enzyme
6-ホスホグルコン酸 脱水素酵素	131070	<i>6Pg</i>	6-phosphogluconate dehydrogenase
グルコース-6-リン酸脱 水素酵素	131080	<i>G6p</i>	Glucose-6-phosphate dehydrogenase
グルタミン酸脱水素酵素	131090	<i>Gdh</i>	Glutamate dehydrogenase
パーオキシダーゼ	131100	<i>Px</i>	Peroxidase
テトラゾリウム酸化酵素	131110	<i>Tzo</i>	Tetrazolium oxidase
アスパラギン酸アミノ 転移酵素	131120	<i>Got</i>	Glutamate oxaloacetate transaminase
グルコキナーゼ	131130	<i>Gk</i>	Glucokinase
ホスホグルコムターゼ	131140	<i>Pgm</i>	Phosphoglucomutase
非特異性エステラーゼ	131150	<i>Est</i>	Esterase
アミラーゼ	131160	<i>Amy</i>	Amylase
ロイシンアミノペプチ ダーゼ	131170	<i>Lap</i>	Leucine aminopeptidase
フマラーゼ	131180	<i>Fm</i>	Fumarase
グルコースリン酸イソ メラーゼ	131190	<i>Pgi</i>	Phosphoglucose isomerase
(2)化学成分	132000		Chemical components
ジテルペン炭化水素	132110	<i>P</i>	Diterpene hydrocarbon (phylocladene)
デジテルペン炭化水素	132111	<i>K</i>	Diterpene hydrocarbon (kaurene)
(3)ワックスレス	133000	<i>wax</i>	Reduced wax coating on green tissues
(4)致死遺伝子	134000	<i>l</i>	Lethal gene
II 細胞質遺伝			
1. 色素形質	210000		Plastid traits
(1)枝・葉	211000		Branch or leaf
黄金スギ	211010		Spring yellow needles

遺伝子記号検討委員会：林木の遺伝子記号の標準化 林木の育種 149:1-4, 1988