

スギにおける胚致死遺伝子の検出法に関する研究

河 崎 久 男⁽¹⁾

Hisao KAWASAKI: Study on Detection Method of Embryonic Lethal Genes in Sugi, *Cryptomeria japonica*

要 旨：標識遺伝子を用いた胚致死遺伝子の検出方法を検討し、その結果を用いて、実際にスギにおけるこの遺伝子の存在を明らかにした。胚致死遺伝子を検出するための調査材料としては、自殖家系と交配家系を用いる場合があり、また、標識遺伝子としても優性および劣性の双方が利用できる。いずれの調査材料または標識遺伝子であっても、自殖、交配後の家系における標識、非標識形質の分離に異常が生じた時、これらの個体数から胚致死遺伝子を検出する点では、通常の遺伝子の連鎖分析の一変形と考えられる。この観点から、標識遺伝子についてヘテロの個体を用いて、自殖あるいは交配家系における優性、劣性表現型の分離個体数から、標識、胚致死遺伝子座間の組換え価推定値とその分散の最尤法による算出方法を定式化した。また、後代の分離結果における適合度検定に、赤池情報量規準(AIC)を用いる方法も示した。こうした方法に基づき、スギにおける胚致死遺伝子を実際に検出した。利用した標識遺伝子は、優性のヨレ型個体を生じさせる遺伝子(ヨレ遺伝子)だけであるため、検出された胚致死遺伝子もこの遺伝子座の近傍のものに限られたが、明らかに違う複数の胚致死遺伝子の存在を確認した。園芸品種のヨレスギおよび黄金スギに胚致死遺伝子が保有されており、前者では優性のヨレ遺伝子と相引連鎖で保有されていることが確認された。遺伝母材料としてクローン化されているミドリスギ(5)に、ヨレスギの保有するものとは違う胚致死遺伝子が、スギ精英樹、小川1号にはヨレスギの保有するものと同じ胚致死遺伝子が、それぞれ保有されていることを確かめた。スギ精英樹、大正5号および三好5号にもヨレ遺伝子の座乗する相同染色体上に、ヨレスギの保有するものとは違う胚致死遺伝子がヘテロで保有されていることを明らかにした。

目 次

緒 言	3
I. 標識遺伝子による胚致死遺伝子の検出方法	5
1. 自殖による胚致死遺伝子の検出	7
(1) 自殖第1代(S_1)家系による方法	7
1) 家系の分離のひずみが表現型で識別できるとき	7
2) 家系の分離のひずみが遺伝子型で識別できるとき	10
(2) 自殖第2代(S_2)家系による方法	13
2. 交配による胚致死遺伝子の検出	15
II. スギにおける実験結果	18

1. 自殖による胚致死遺伝子の検出	19
(1) 自殖第1代 (S_1) 家系	19
1) スギ個体・ヨレスギの自殖	19
2) スギ個体・黄金ヨレスギの自殖	23
(2) 自殖第2代 (S_2) 家系	25
2. 交配による胚致死遺伝子の検出	30
(1) ヨレスギ×ミドリスギ(5)の F_1 家系の自殖およびミドリスギ(5)との戻交配	31
1) ヨレスギ×ミドリスギ(5)の F_1 家系の自殖	32
2) ヨレスギ×ミドリスギ(5)の F_1 家系とミドリスギ(5)との戻交配	33
(2) スギ精英樹17クローンとヨレスギの交配	35
1) スギ精英樹とヨレスギの交配	35
2) スギ精英樹とヨレスギの交配で得られた F_1 家系のヨレ型個体の自殖	39
III. 総 合 考 察	44
摘 要	46
謝 辞	47
引用文献	48
Summary	50
補 注	51

緒 言

スギ (*Cryptomeria japonica*) 種子の標準発芽率はおおむね30%程度とされており、イネ、コムギ、トマト等の農作物の種子の発芽率に比べ格段に低い。さらにスギのさし木在来品種や精英樹を自殖すると種子の発芽率は数パーセント以下に低下する²⁾。スギの種子は実粒としいな、しぶだねとの区別が難しく、軟X線写真判定、同テレビ画面による判定も試みられているが十分な成果は得られていない。

横山³⁾はスギにおける胚の形成過程を解剖学的に調査し、いくつかの段階での胚珠の発育異常(退化、崩壊)を観察し、しぶだねとの関連を推測している。

一方、自殖性の作物をはじめ、多くの動植物で存在が知られている胚致死遺伝子は、林木にも存在するものと考えられる。

ところで、いわゆる致死遺伝子にはその観点の違いによって種々の区別がある¹⁾。まず、その遺伝子の優劣性により優性致死遺伝子と劣性致死遺伝子に分けられる。ただし、優性致死遺伝子はその遺伝子をもつ個体を死滅させるため、次代に伝わるものがなくその存在を認めにくい。これに対し劣性致死遺伝子では、ヘテロ接合体は致死しないので次代に伝えられF₂家系において $\frac{1}{4}$ 相当数の致死個体が生じるため、容易にその存在を確認することができる。また、致死遺伝子はその作用する段階に応じて配偶子致死遺伝子と接合体致死遺伝子に大別される。前者は配偶子の死によって接合体の形成を阻害し、後者は接合体の発育のある段階において致死性を現わすものである。この他、複数の遺伝子の作用や非対立遺伝子の相乗作用によって個体の死をもたらす場合もあることが知られている。これらをそれぞれ同義致死遺伝子、補足致死遺伝子と言う。さらに、致死遺伝子の浸透度の程度によって区別することもある。しかし、これらの概念や用語は、通常の遺伝子の分類³²⁾と同様であり、ただその遺伝子が致死性をもつか否かの違いにすぎない。通常の接合体致死遺伝子は、例えば、白子や黄子などの葉緑素が欠失するような個体を生ずる、主として劣悪な遺伝子を意味している。これに対し、本論文でいう胚致死遺伝子は、この用語を広義にとらえ、その作用が発芽以前に胚形成の段階で生じ、いわば、不可視的な個体の死をもたらすものと想定している。

一般的に、検出が可能な胚致死遺伝子の多くは劣性であり、その遺伝子座について劣性ホモになったときに発芽以前の接合体の致死が生ずる。したがって、生存個体に表現形質の分離は起こらないため、この遺伝子の検出には異なる観点からのアプローチが必要である。

まず、第1に自殖後代の発芽率の低下から、その存在を推測できる場合がある。これは主として、自殖性作物における胚致死遺伝子の検出に有効であり、1個の胚致死遺伝子をヘテロで保有する個体の自殖後代の発芽率がおおむね75%程度になることから検証できる。胚致死遺伝子が複数個存在する場合であっても、個々の胚致死遺伝子が独立であればメンデルの法則と二項定理によって簡単に定式化できる。すなわち、独立に遺伝する n 個の胚致死遺伝子を保有する個体の自殖後代における致死個体の相対頻度を $f(n)$ とすれば、 $f(n) = 1 - (\frac{3}{4})^n$ となる⁴⁾。仮に、 $n=10$ とすれば $f(10) = 0.944$ となり、生存個体の相対頻度(発芽率)は5.6%程度となる。林木におけるこの研究事例は、まだ報告されていないが、SORENSEN²⁸⁾の報告したダグラスファー (*Pseudotsuga menziesii*) の例が、これに近いものと考えられる。

SORENSENは、5林分から選択した35個体のダグラスファーで、自殖および交配種子の稔性の比較から1個体あたり平均10個程度の胚致死遺伝子が保有されていると報告している。しかし、ここで胚致死遺伝子としたものは、むしろMORTON *et al.*¹⁸⁾が定義した致死当量 (lethal equivalents) と同義であり、必ずしも主働遺伝子を意味するものではない。

第2は、受精種子の解剖学的な観点からの研究がある。これは、種子の不稔現象を明らかにするために導入されたもので、林木における研究事例には、KOSKI¹⁶⁾が行ったヨーロッパトウヒ (*Picea abies*) およびヨーロッパアカマツ (*Pinus sylvestris*) についての報告がある。

KOSKIは、自殖種子の解剖学的な観点から、4個体のヨーロッパトウヒで1個ないし8個の胚致死遺伝子を検出し、また、80個体のヨーロッパアカマツの精英樹で平均9.4個の胚致死遺伝子を検出した。

一方、わが国ではカラマツ (*Larix leptolepis*) の精英樹11クローンで最低3～4個、最大26～29個、平均12個程度の胚致死遺伝子を検出した例もある(横山 私信)。

第3は遺伝子の連鎖分析を適用したものである。単一の優性または劣性の標識遺伝子を用いて、この遺伝子が胚致死遺伝子と連鎖していれば、標識遺伝子による発現形質に異常分離が生じるので、これにより胚致死遺伝子の存在を明らかにしようとするものである。この観点からのアプローチは林木では、SORENSEN²⁷⁾によってその可能性が指摘された。

SORENSENは胚致死遺伝子の存在が表現形質の分離にゆがみをもたらすことを理論的に報告していた。その後、わが国でも、実森¹⁹⁾、大庭ら²²⁾がスギについてその存在を指摘した。さらに、大庭²³⁾は、針葉がねじれる優性ならびに冬期の針葉色が緑色を呈する劣性の標識遺伝子について、いずれもヘテロである特定の家系(ヨレスギ×ミドリスギ(5)のF₁家系)の自殖後代で、表現形質の異常分離が生じることを報告した。すなわち、この自殖後代ではミドリスギの劣性の標識遺伝子による表現形質の分離では期待のメンデル比が得られたにもかかわらず、優性の標識遺伝子による形質の分離には明らかなゆがみを認め、この現象が胚致死遺伝子の存在によってもたらされたものと推定した。

本研究では、第3の遺伝子の連鎖分析による発現形質の異常分離の観点から胚致死遺伝子の検出の方法論をまとめ、それに基づきスギを供試材料として胚致死遺伝子の存在を実証した。

I. 標識遺伝子による胚致死遺伝子の検出方法

連鎖における組換え価の算出方法は、FISHER and BALMUKAND⁹⁾が導入した最尤法以来、種々の資料源から算出する方法がほぼ完成されている。標識遺伝子座と胚致死遺伝子座間の組換え価の算出も、標識遺伝子の発現によって得られる標識形質について分離した個体数から求める点で同じものである。ただ、胚致死遺伝子がホモになった場合、その個体については発芽以前の致死をもたらすために個体数として計数することができない。このため、胚致死遺伝子がホモ化する確率に注目して、標識および非標識個体の得られる期待確率の和が1になるように確率モデルを設定しなければならない。

また、一般に林木は他殖性であり、多くの有害なあるいは劣悪な遺伝子をヘテロで保有している傾向がある。標識形質の分離にひずみが生じるのは、この形質を支配する標識遺伝子と胚致死遺伝子が相同染色体上に乗し連鎖している場合および標識遺伝子ホモ個体の生存力が低い場合が考えられる。

しかし、本章では生存力は正常とし、特にことわらないかぎり標識遺伝子と連鎖する胚致死遺伝子は1個とし、また、標識遺伝子も完全優性または劣性とした。さらに、胚致死遺伝子のホモ化による致死効果も完全であることとした。この他、個々の遺伝子にはいずれもメンデルの法則が適用できるものとし、有性生殖においては2倍性の遺伝であるものとした。

Fig. 1~3には1対の標識遺伝子を用い、自殖個体自身あるいは交配相手に保有される胚致死遺伝子の検出

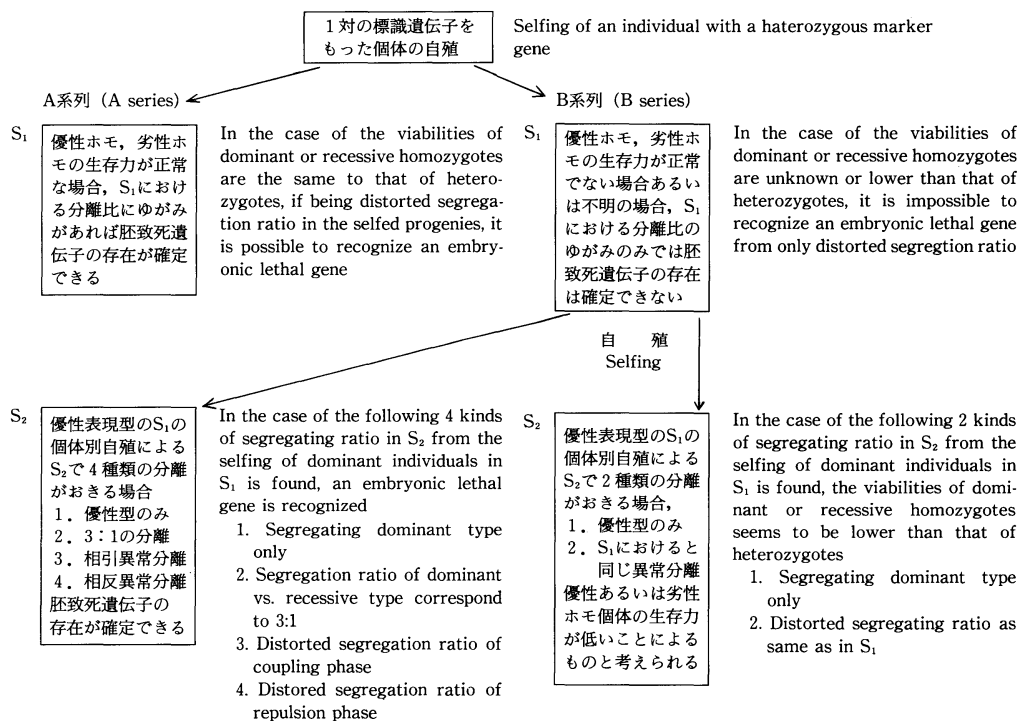


Fig. 1. 自殖による胚致死遺伝子の検出

Detection procedures of an embryonic lethal gene by selfing

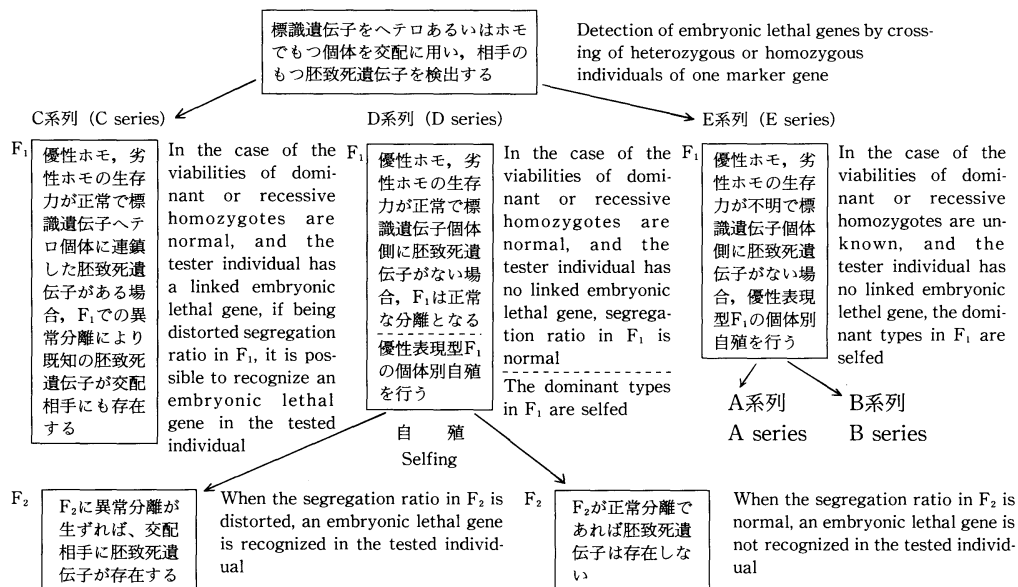


Fig. 2. 交配 (他殖) あるいはそれに続く自殖による胚致死遺伝子の検出 (優性遺伝子の利用)

Detection procedures of an embryonic lethal gene by crossing or selfing after crossing (in case of a dominant marker gene)

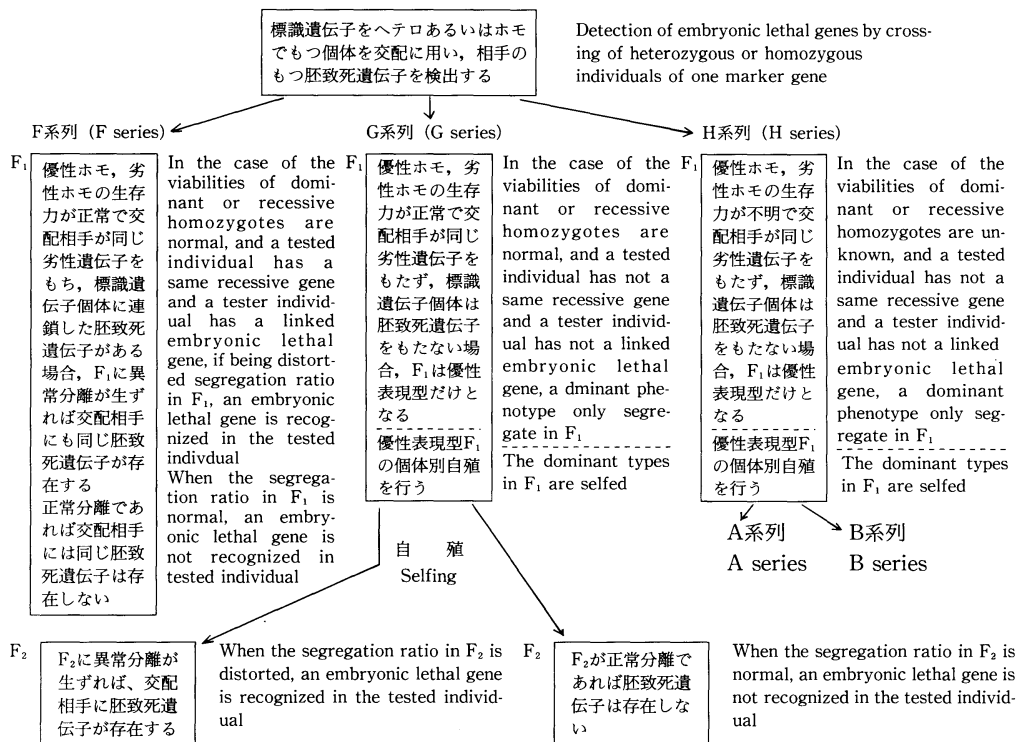


Fig. 3. 交配 (他殖) あるいはそれに続く自殖による胚致死遺伝子の検出 (劣性遺伝子の利用)

Detection procedures of an embryonic lethal gene by crossing or selfing after crossing (in case of a recessive marker gene)

手順をまとめたが、実際には当該標識遺伝子以外に分離さらには複数の胚致死遺伝子が関与する可能性もある。このため、実験結果の具体的な解析にあたっては本手順のほか、赤池情報量規準, AKAIKE Information Criterion (以後, AICとする)⁵⁾の方法²⁾を併用して解析した。

1. 自殖による胚致死遺伝子の検出

標識遺伝子が単一の優性または劣性遺伝子である時、この遺伝子をヘテロで保有する個体の自殖後代の表現型における標識形質の分離は分離の法則にしたがって $\frac{3}{4}$ または $\frac{1}{4}$ 相当数ずつとなる。また、標識形質の遺伝子型が識別されるときには、優性ホモ、ヘテロおよび劣性ホモの分離はそれぞれ $\frac{1}{4}$ 、 $\frac{2}{4}$ および $\frac{1}{4}$ 相当数ずつとなる。これらの分離が実現されない場合には、標識遺伝子の近傍に胚致死遺伝子が存在する可能性がある。

(1) 自殖第1代 (S_1) 家系による方法 (Fig. 1 A系列)

1) 家系の分離のひずみが表現型で識別できるとき

(標識形質の優劣関係が完全である場合)

いま、標識遺伝子が優性であるものとして、 T で表わすこととする。この遺伝子座の近傍に胚致死遺伝子 l が座乗し、ある個体がこの両遺伝子をヘテロで、かつ、相引連鎖で保有しているものとする、この個体の遺伝子型は TL/tl と表わせる。Table 1に、両遺伝子座間の卵、花粉における組換え価をそれぞれ p_1 、 p_2 として、この個体の自殖後代における遺伝子型の分離を示す。

Table 1. 標識遺伝子 T と胚致死遺伝子 l を相引連鎖で保有する個体 TL/tl の

自殖後代において分離する遺伝子型とその期待確率

Segregation of genotypes and their expected probabilities in the selfed progenies of an individual TL/tl with linkage of a dominant marker gene T and a recessive embryonic lethal gene l in coupling phase

卵 Egg	花粉 Pollen	TL $\frac{1}{2}(1-p_2)$	Tl $\frac{1}{2}p_2$	tL $\frac{1}{2}p_2$	tl $\frac{1}{2}(1-p_2)$
TL $\frac{1}{2}(1-p_1)$		TL/TL $\frac{1}{4}(1-p_1)(1-p_2)$	TL/Tl $\frac{1}{4}(1-p_1)p_2$	TL/tL $\frac{1}{4}(1-p_1)p_2$	TL/tl $\frac{1}{4}(1-p_1)(1-p_2)$
Tl $\frac{1}{2}p_1$		tL/TL $\frac{1}{4}p_1(1-p_2)$	Tl/Tl $\frac{1}{4}p_1p_2$	Tl/tL $\frac{1}{4}p_1p_2$	Tl/tl $\frac{1}{4}p_1(1-p_2)$
tL $\frac{1}{2}p_1$		tL/TL $\frac{1}{4}p_1(1-p_2)$	tL/Tl $\frac{1}{4}p_1p_2$	tL/tL $\frac{1}{4}p_1p_2$	tL/tl $\frac{1}{4}p_1(1-p_2)$
tl $\frac{1}{2}(1-p_1)$		tl/TL $\frac{1}{4}(1-p_1)(1-p_2)$	tl/Tl $\frac{1}{4}(1-p_1)p_2$	tl/tL $\frac{1}{4}(1-p_1)p_2$	tl/tl $\frac{1}{4}(1-p_1)(1-p_2)$

注) p_1 、 p_2 はそれぞれ標識および胚致死遺伝子座間の卵、花粉における組換え価である。

Note) " p_1 ", " p_2 " denote the recombination values between T and l loci in egg and pollen, respectively.

Table 1から優性、劣性および致死個体の各表現型ごとに、これらの個体が得られる期待確率をまとめると、組換え価 p_1 、 p_2 の値にかかわらず、致死個体の得られる確率は常に $\frac{1}{4}$ となる。そこで、生存する表現型の期待確率の和 $\frac{3}{4}$ で、各表現型の期待確率を除し($\frac{4}{3}$ を乗じ)、その和が1となるようにし、確率モデルとして扱え

Table 2. 優性の標識遺伝子 T と胚致死遺伝子 l を相引連鎖（あるいは相反連鎖）で保有する
個体 TL/tl (Tl/tL) の自殖において分離する表現型とその期待確率

Segregation of phenotypes and their expected probabilities in the selfed progenies of an
individual TL/tl (or Tl/tL) with linkage of a dominant marker gene
 T and a recessive embryonic lethal gene l in coupling (or repulsion) phase

表現型 Phenotype	各表現型の期待確率 ¹⁾ Expected probability of each phenotype		変換した期待確率 ²⁾ Converted expected probability	実 測 数 Observed number
	相引連鎖 Coupling	相反連鎖 Repulsion		
$T. L.$	$\frac{1}{4}(3 - p_1 - p_2 + p_1 p_2)$	$\frac{1}{4}(2 + p_1 p_2)$	$\frac{1}{3}(2 + P)$	a
$tt L.$	$\frac{1}{4}(p_1 + p_2 - p_1 p_2)$	$\frac{1}{4}(1 - p_1 p_2)$	$\frac{1}{3}(1 - P)$	b
$.. ll$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$		
合 計 Total	1	1	1	n

1) p_1, p_2 はそれぞれ標識, 胚致死遺伝子座間の卵, 花粉の組換え価を示す。

" p_1 ", " p_2 " denote the recombination values between T and l loci in egg and pollen, respectively.

2) P は相引, 相反連鎖それぞれの場合で $P = (1 - p_1)(1 - p_2)$, $P = p_1 p_2$ と定義される。

" P " is defined $P = (1 - p_1)(1 - p_2)$ or $P = p_1 p_2$ with linkage of T and l in coupling or repulsion phase, respectively.

るようにした。ここで, $P = (1 - p_1)(1 - p_2)$ とすれば各表現型の期待確率は Table 2 に示したようになる。

優性（標識形質）, 劣性（非標識形質）表現型の実際の観測個体数がそれぞれ a, b と定まると P の推定値 $\hat{P}$ およびその分散 $V_{\hat{P}}$ は, 最尤法⁹⁾ および最尤推定量の漸近的性質^{17,31)} から求めることができる。これらを Formula 1, 2 に示す³⁾。

各表現型の実測数を用いて P の推定値とその分散を算出するための式

Equations of calculating estimate of P and its variance from
the observed number of each phenotype

$$P = \frac{a - 2b}{n} \dots\dots\dots \text{(Formula 1)}$$

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

ただし, $n = a + b$

But,

ここに, a, b はそれぞれ優性, 劣性表現型の個体数を示す。

Where, a and b denote the observed number of dominant and recessive type in phenotype, respectively.

また, ある個体の遺伝子型が Tl/tL の相反連鎖の場合には, 同様にして各表現型の期待確率を求め $P = p_1 p_2$ とすれば, 推定値 $\hat{P}$ とその分散 $V_{\hat{P}}$ はそれぞれ Formula 1, 2 と同じになる。

推定値Pから標識, 胚致死遺伝子座間の組換え価と分散に変換する式

Formulas of calculating the recombination value of p and
its variance from estimated P

相引連鎖 (TL/tl) $p = 1 - \sqrt{P}$ (Formula 3)

Coupling $V_p = \frac{V_P}{4P}$ (Formula 4)

相反連鎖 (Tl/tL) $p = \sqrt{P}$ (Formula 5)

Repulsion $V_p = \frac{V_P}{4P}$ (Formula 6)

卵, 花粉の組換え価 p_1, p_2 に大差がないものとして, $p = p_1 = p_2$ とすれば推定値 $\hat{P}$ および分散 V_p から p の推定値 $\hat{p}$, 分散 V_p は, 相引, 相反連鎖それぞれの場合, Formula 3, 4およびFormula 5, 6が導かれる。そして, 推定値 $\hat{p}$ の標準偏差は分散 V_p の平方根をとることによって得られる。 V_p (Formula 2) から V_p (Formula 4, 6) の変換に関しては, 前者で与えられる分散値において, P が組換え価 (の幾何平均) p の2乗のオーダー ($P = (1 - p_1)(1 - p_2) \doteq (1 - p)^2$ または $P = p_1 p_2 \doteq p^2$) になっているので, V_p を求めるためには V_P を4Pで割る必要がある^{#4}。

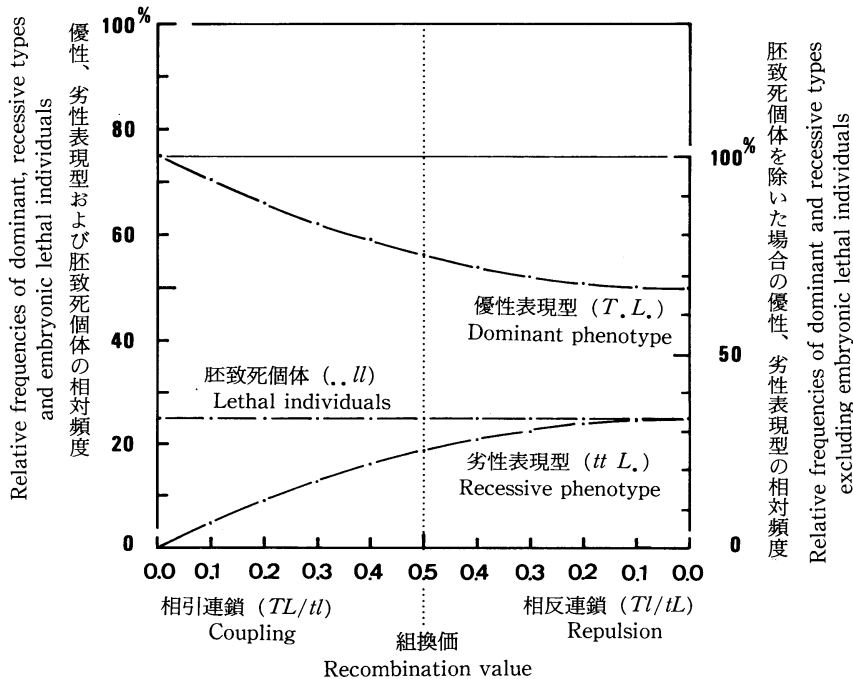


Fig. 4. 連鎖関係にある標識, 胚致死遺伝子をヘテロに有する個体 (TL/tl または Tl/tL) の自殖後代における優性, 劣性表現型および胚致死個体の相対頻度と組換え価の関係

Relation among relative frequencies of dominant, recessive types and embryonic lethal individuals, and corresponding recombination values of dominant marker-(T) and embryonic lethal gene(l) loci in the selfed progenies of an individual (TL/tl or Tl/tL) with linkage of T and l

Fig. 4に、相引、相反連鎖における優性、劣性表現型および致死個体数の相対頻度と組換え価の関係を示す。

なお、標識遺伝子が劣性である場合には優性、劣性表現型がそれぞれ非標識、標識形質として識別されるだけであり、上記の論理がそのまま適用できる。また、相引および相反連鎖における組換え価の変換 $P = (1 - p_1)(1 - p_2)$ および $P = p_1 p_2$ ならびに推定値 $\hat{P}$ および分散 V_p から p の推定値 $\hat{p}$ 、分散 V_p への再変換は、一般的^{8,17)}なので以下の記述では簡略に行う。

2) 家系の分離のひずみが遺伝子型で識別できるとき

(標識形質が共優性または不完全優性である場合)

アイソザイムのような共優性的に発現される形質や不完全優性である形質では各個体の遺伝子型を直接判定することができる。

一つの共優性の遺伝子座についてヘテロな個体の遺伝子型を F/S とする。この個体の自殖後代の遺伝子型の分離は、通常、 F/F 、 F/S および S/S が $1:2:1$ に分離する。いま、この遺伝子座の近傍に胚致死遺伝子座が存在し、ある個体が劣性の胚致死遺伝子 l を保有しているものとする、この個体の遺伝子型は FL/Sl または Fl/SL となる。

個体 FL/Sl または Fl/SL の自殖後代において分離する遺伝子型とその期待確率をTable 3に示す。このTable 3から、元親個体の遺伝子型別(FL/Sl または Fl/SL)に、自殖後代における各遺伝子型および致死個体の

Table 3. 共優性の遺伝子 F , S と胚致死遺伝子 l が連鎖している個体 FL/Sl または Fl/SL の自殖後代において分離する遺伝子型とその期待確率
Segregation of genotypes and their expected probabilities in the selfed progenies of an individual FL/Sl or Fl/SL with linkage of co-dominant marker genes F , S and a recessive embryonic lethal gene l

卵 Egg	花 粉 Pollen	FL $\frac{1}{2}(1-p_2) \mid \frac{1}{2}p_2$	Fl $\frac{1}{2}p_2 \mid \frac{1}{2}(1-p_2)$	SL $\frac{1}{2}p_2 \mid \frac{1}{2}(1-p_2)$	Sl $\frac{1}{2}(1-p_2) \mid \frac{1}{2}p_2$
FL $\frac{1}{2}(1-p_1) \mid \frac{1}{2}p_1$	FF $\frac{1}{4}(1-p)^2 \mid \frac{1}{4}p^2$	FF $\frac{1}{4}p(1-p)$	FS $\frac{1}{4}p(1-p)$	FS $\frac{1}{4}(1-p)^2 \mid \frac{1}{4}p^2$	
Fl $\frac{1}{2}p_1 \mid \frac{1}{2}(1-p_1)$	FF $\frac{1}{4}p(1-p)$	ll $\frac{1}{4}p^2 \mid \frac{1}{4}(1-p)^2$	FS $\frac{1}{4}p^2 \mid \frac{1}{4}(1-p)^2$	ll $\frac{1}{4}p(1-p)$	
SL $\frac{1}{2}p_1 \mid \frac{1}{2}(1-p_1)$	FS $\frac{1}{4}p(1-p)$	FS $\frac{1}{4}p^2 \mid \frac{1}{4}(1-p)^2$	SS $\frac{1}{4}p^2 \mid \frac{1}{4}(1-p)^2$	SS $\frac{1}{4}p(1-p)$	
Sl $\frac{1}{2}(1-p_1) \mid \frac{1}{2}p_1$	FS $\frac{1}{4}(1-p)^2 \mid \frac{1}{4}p^2$	ll $\frac{1}{4}p(1-p)$	SS $\frac{1}{4}p(1-p)$	ll $\frac{1}{4}(1-p)^2 \mid \frac{1}{4}p^2$	

注) p_1 , p_2 はそれぞれ共優性および胚致死遺伝子座間の卵、花粉における組換え価である。

ただし、自殖後代の期待確率はこれら p_1 , p_2 に差がないものとして $p = p_1 = p_2$ としている。

また、縦棒 $|$ の左右はそれぞれ元親個体の遺伝子型を FL/Sl および Fl/SL とした時の期待確率を示す。

Note) " p_1 ". " p_2 " denote the recombination values between F or S and l gene loci in egg and pollen, respectively. In the selfed progenies p_1 and p_2 are supposed to be almost same, where $p = p_1 = p_2$. Left side and right side of vertical bar denote the expected probabilities in the progenies whose parent genotypes are FL/Sl and Fl/SL , respectively.

得られる確率と、両遺伝子座間の組換え価を P で表わした変換後のそれをまとめるとTable 4のようになる。ここで P は共優性、胚致死両遺伝子座間の卵、花粉における組換え価をそれぞれ p_1 , p_2 とすると、 FL/Sl および Fl/SL でそれぞれ次のように定義するが、実際には先の標識遺伝子の時と同じように $p_1 = p_2$ を仮定し、これを p と表す。

Table 4. 共優性の遺伝子 F, S と胚致死遺伝子 l が連鎖している個体 FL/Sl または Fl/SL の自殖において分離する遺伝子型の期待確率
Expected probabilities of each genotype in the selfed progenies of an individual FL/Sl or Fl/SL whose co-dominant genes F, S are linked with a recessive embryonic lethal gene l

遺伝子型 Genotype	期 待 確 率 Expected probability FL/Sl	期 待 確 率 Expected probability Fl/SL	変 換 Converted probability	致死個体を除いた期待確率 Expected probability without lethal individuals	実 測 数 Observed number
$FF L.$	$\frac{1}{4}(1-p^2)$	$\frac{1}{4}(2p-p^2)$	$\frac{1}{4}\sqrt{P}(2-\sqrt{P})$	$\frac{1}{3}\sqrt{P}(2-\sqrt{P})$	a
$FS L.$	$\frac{2}{4}(1-p+p^2)$	$\frac{2}{4}(1-p+p^2)$	$\frac{2}{4}(1-\sqrt{P}+P)$	$\frac{2}{3}(1-\sqrt{P}+P)$	b
$SS L.$	$\frac{1}{4}(2p-p^2)$	$\frac{1}{4}(1-p^2)$	$\frac{1}{4}(1-P)$	$\frac{1}{3}(1-P)$	c
$..ll$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$		
合 計 Total	1	1	1	1	n

注) P は Fl/SL および FL/Sl において, それぞれ $P=p_1p_2=p^2$, $P=(1-p_1)(1-p_2)=(1-p)^2$ と定義される (ここに p_1, p_2 はそれぞれ卵, 花粉における共優性, 胚致死遺伝子座間の組換え価である)。

Note) "P" is defined $P=p_1p_2=p^2$ and $P=(1-p_1)(1-p_2)=(1-p)^2$ in $Fl/SL, FL/Sl$, respectively (Where, p_1 and p_2 correspond to the recombination values between F or S and l gene loci in egg and pollen, respectively).

遺伝子型 FL/Sl : $P=(1-p_1)(1-p_2)=(1-p)^2$

遺伝子型 Fl/SL : $P=p_1p_2=p^2$

これらの遺伝子型の相対頻度と組換え価の関係をFig 5 に示す。また, 各遺伝子型 FF, FS および SS の実頻度から組換え価の推定値およびその分散を求める式をFormula 7, 8 に示す^{#5}。

各遺伝子型の実測数を用いて P の推定値を算出するための方程式

Equation of the 5th degree for calculating estimates of P
from the observed numbers of each genotype

$$A_5Q^5 + A_4Q^4 + A_3Q^3 + A_2Q^2 + A_1Q + A_0 = 0 \dots\dots\dots (\text{Formula } 7)$$

$$\text{組換え価} \begin{cases} FL/Sl : p = 1 - Q (0.5 \leq Q \leq 1.0) \\ Fl/SL : p = Q (0.0 \leq Q \leq 0.5) \end{cases}$$

Recombination value

ここに,

$$\begin{aligned} \text{Where, } Q &= \sqrt{P} \\ A_5 &= 2n \\ A_4 &= -4a - 5b - 6c \\ A_3 &= 2a + 6c \\ A_2 &= 2a + 5b - 4c \\ A_1 &= -4a - 2b \\ A_0 &= 2a \end{aligned}$$

ただし, $n = a + b + c$

But,

ここに a, b および c はそれぞれ遺伝子型 $F/F, F/S$ および S/S の実測数を示す。

Where, a, b and c denote the observed numbers of genotypes $F/F, F/S$ and S/S , respectively.

組換価の推定値の分散を求める式
Expressions of calculation for variance
of estimate $P(V_P)$ and $p(V_P)$

$$V_P = \frac{6P\sqrt{P}(2 - \sqrt{P})(1 - P)(1 - \sqrt{P} + P)}{(2 - 4\sqrt{P} - 3P + 14P\sqrt{P} - 7P^2)n} \dots\dots\dots \text{(Formula 8)}$$

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

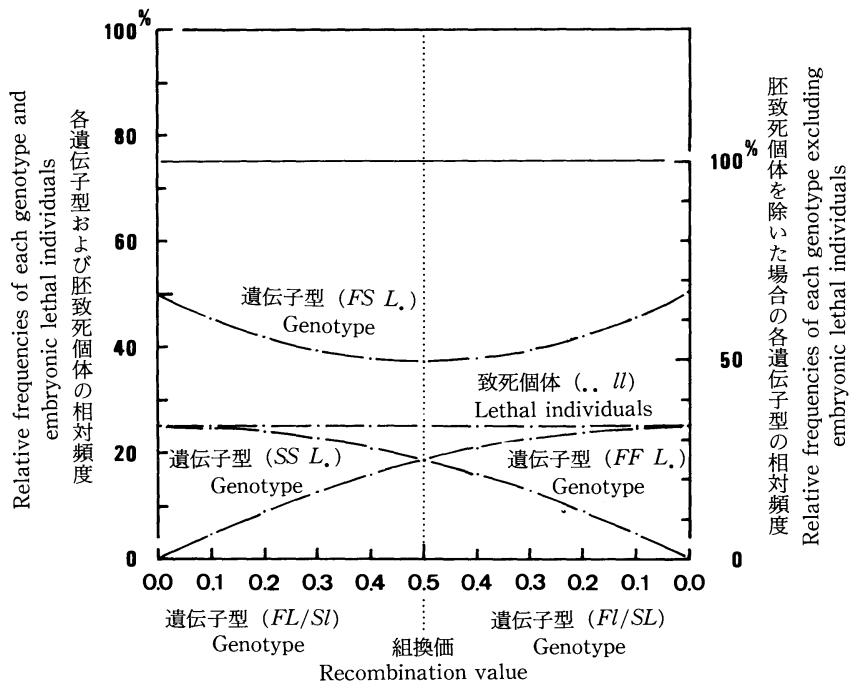


Fig. 5. 連鎖関係にある共優性、胚致死遺伝子をヘテロに有する個体 (FL/Sl または Fl/SL) の自殖後代における各遺伝子型および胚致死個体の相対頻度と組換価の関係

Relation among relative frequencies of respective genotype and embryonic lethal individuals, and corresponding recombination values of co-dominant marker- (F,S) and embryonic lethal gene(l) loci in the selfed progenies of an individual (FL/Sl or Fl/SL) with linkage of F or S and l

(2) 自殖第2代 (S_2) 家系による方法 (Fig. 1 B系列)

標識遺伝子と胚致死遺伝子をいずれもヘテロで保有し、かつ、両遺伝子座間に連鎖関係が存在する個体の自殖第1代に分離する表現型のひずみについては先に述べた。この自殖によって得られた自殖第1代 (S_1) 家系には胚致死遺伝子についても分離が生じている。しかし、表現型の分離のみに注目するかぎり、この現象は明らかにはならない。また、標識、非標識形質の個体間における生存力の差が不明の場合も、 S_1 家系の結果だけから胚致死遺伝子の存在を実証することはできない。これらの場合には自殖第1代家系を個体別に、再度、自殖を行うことによって明らかにすることができる。

いま、優性の標識遺伝子 T と胚致死遺伝子 l を相引連鎖で保有する個体の遺伝子型を TL/tl とする。Table 5 に、この個体の自殖によって得られる S_1 家系群において分離する各遺伝子型の期待確率を示す。表中、期待確率における P は標識、胚致死遺伝子座間の卵、花粉のそれぞれの組換え価を p_1, p_2 とすると、相引連鎖の場合には $P = (1 - p_1)(1 - p_2)$ と定義される。

これら S_1 家系で優性の表現型個体を選択して、個体別の自殖を行うと S_2 家系での標識形質の分離のしかたで識別できる S_1 の遺伝子型は4つある。すなわち、優性の標識遺伝子座についてホモの個体 (TL/TL または TL/TL)、優性の標識遺伝子座と胚致死遺伝子座が相引連鎖する元親と同じ個体 (TL/tl)、組換えが生じて標識遺伝子座と胚致死遺伝子座が相反で連鎖する個体 (Tl/tL) および胚致死遺伝子をもたない標識遺伝子ヘテロ個体 (TL/tL) である。それぞれの S_1 個体の自殖後代における S_2 家系の優性表現型と劣性表現型の分離は $TL/T.$ では優性表現型のみ、 TL/tl では優性表現型が $\frac{3}{4}$ 相当数より有意に多く分離し、 Tl/tL では $\frac{3}{4}$ 相当数より少なく分離する。また、 TL/tL では優性表現型と劣性表現型がほぼ3:1に分離する。これら4つの遺伝子型の相対頻度を標識、胚致死遺伝子座間の組換え価をパラメータとして Fig. 6 に示す。

各遺伝子型の実測数を用いて P の推定値を算出するための方程式
Equation of the 3rd degree for calculating estimates of P from
the observed numbers of genotypes in dominant phenotypes

$$B_3Q^3 + B_2Q^2 + B_1Q + B_0 = 0 \quad \text{..... (Formula 9)}$$

$$\begin{array}{l} \text{組換え価} \quad \left\{ \begin{array}{l} \text{相 引 : } p = 1 - Q \quad (0.5 \leq Q \leq 1.0) \\ \text{Coupling} \\ \text{相 反 : } p = Q \quad (0.0 \leq Q \leq 0.5) \\ \text{Repulsion} \end{array} \right. \end{array}$$

Recombination value

ここに、

$$\text{Where, } Q = \sqrt{P}$$

$$B_3 = 2a_1 + 2a_3 + a_4$$

$$B_2 = 2a_1 + 4a_2 + 2a_4$$

$$B_1 = -8a_1 - 12a_2 - 8a_3 - 10a_4$$

$$B_0 = 4a_1 + 8a_2 + 4a_4$$

$$\text{ただし, } n = a_1 + a_2 + a_3 + a_4$$

But,

ここに a_1, a_2, a_3 および a_4 はそれぞれ遺伝子型 $TL/T.$, TL/tl , Tl/tL および TL/tL の実測数を示す。

Where, a_1, a_2, a_3 , and a_4 denote the observed numbers of genotypes $TL/T.$, TL/tl , Tl/tL and TL/tL , respectively.

組換価の推定値の分散を求める式
Formulas of calculation for variance of
estimate $P(V_p)$ and $p(V_p)$

$$V_p = \frac{2P\sqrt{P}(2+P)^2(1-\sqrt{P})(2-\sqrt{P})}{\{8(1-P) + \sqrt{P}(2+P)\}N} \dots (\text{Formula 10})$$

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

Table 5. 優性の標識遺伝子 T と胚致死遺伝子 l が連鎖している個体 TL/tl または Tl/tL の
自殖家系 (S_1) における各表現型と各遺伝子型の期待確率

Expected probabilities of each phenotype and genotype in the selfed progenies (S_1) of
an individual TL/tl or Tl/tL which linked dominant marker gene T and embryonic
lethal gene l

表現型 Phenotype	期待確率 ¹⁾ Expected probability	実測数 Observed number	遺伝子型 Genotype	期待確率 ¹⁾ Expected probability	実測数 Observed number	S_1 で優性表現型を選択 した場合の期待確率 ¹⁾ Expected probability of each genotype after selecting dominant phenotype in S_1
優性型 Dominant	$\frac{2+P}{4}$	a	TL/TL	$\frac{\sqrt{P}(2-\sqrt{P})}{4}$	a_1	$\frac{\sqrt{P}(2-\sqrt{P})}{2+P}$
			TL/tl	$\frac{2P}{4}$	a_2	$\frac{2P}{2+P}$
			Tl/tL	$\frac{2(1-\sqrt{P})^2}{4}$	a_3	$\frac{2(1-\sqrt{P})^2}{2+P}$
			tL/tl	$\frac{2\sqrt{P}(1-\sqrt{P})}{4}$	a_4	$\frac{2\sqrt{P}(1-\sqrt{P})}{2+P}$
劣性型 Recessive	$\frac{1-P}{4}$	b	tL/tl	$\frac{1-P}{4}$	b	
致死個体 Lethal indiv.	$\frac{1}{4}$		Tl/tL	$\frac{1}{4}$		
合計 Total	1	n		1	$n=N+b^{2)}$	1

1) p_1 , p_2 をそれぞれ標識, 胚致死遺伝子座間の卵, 花粉の組換価とする時 P は相引 (TL/tl), 相反 (Tl/tL) 連鎖それぞれの場合 次のように定義される。
When " p_1 " and " p_2 " denote the recombination values between T and l loci in egg and pollen, respectively, " P " is defined as follows.

相引連鎖 (TL/tl) : $P = (1-p_1)(1-p_2)$
Linkage at coupling

相反連鎖 (Tl/tL) : $P = p_1p_2$
Linkage at repulsion

2) ここに N は, $N=a_1+a_2+a_3+a_4$ を示す。これは, 本質的には優性表現型の実測数 a と等しいが, 実際の実験ではすべての優性表現型個体の遺伝子型が正確に判明するとは限らないので, 特にこのようにした。

Although " N " is equal to observed number " a " essentially, it is sometimes quite difficult to judge the genotype of dominant phenotype individuals actually. Therefore, it is supposed as $N=a_1+a_2+a_3+a_4$ here.

S_1 家系における4つの遺伝子型の実際の個体数が明らかになると, この個体数からも標識遺伝子座と胚致死遺伝子座間の組換価を最尤法によって求めることができる。これをFormula 9に示す⁹⁾。組換価の推定値の分散はFormula 10に示すようになりかなり煩雑になるが, シミュレーションによって, この式が正しいことを確認した¹²⁾。

自殖第1代家系の場合と同じく, 元親個体の遺伝子型が Tl/tL の相反連鎖ではTable 5およびFormula 9, 10において $P=p_1p_2$ とする。

また, 標識遺伝子が, 例えば白子苗を生じするような致死性の劣性遺伝子の場合でもTable 5は一般性を失うことはない。すなわち, この場合には, S_1 家系における非標識形質個体が優性表現型となるので, S_2 家系の標識形質の分離から S_1 家系の4つの遺伝子型を識別することができる。

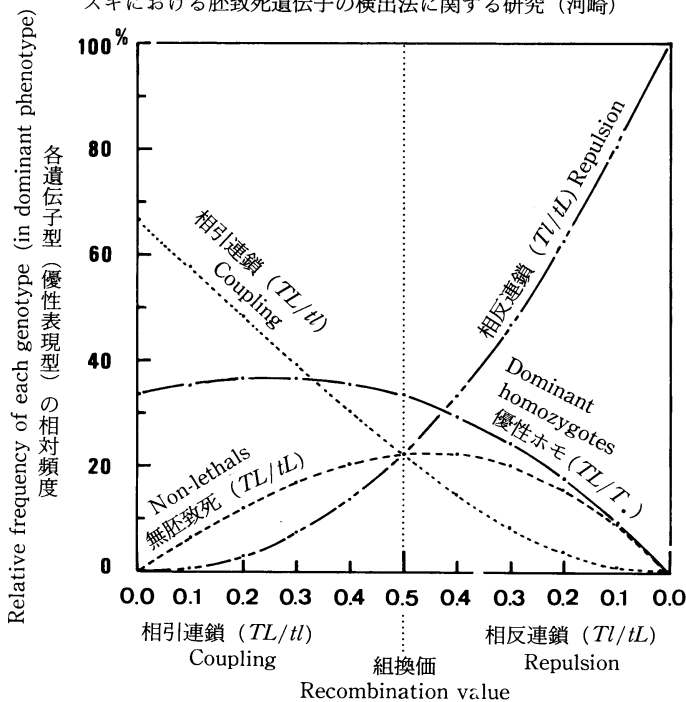


Fig. 6. 連鎖関係にある標識, 胚致死遺伝子をヘテロに有する個体 (TL/tl または Tl/tL) の自殖後代における優性表現型の 4 つの遺伝子型 ($TL/T.$, TL/tl , Tl/tL および Tl/tL) の相対頻度と組換え価の関係
 Relation among relative frequencies of 4 genotypes ($TL/T.$, TL/tl , Tl/tL and Tl/tL) of dominant phenotypes and corresponding recombination values of dominant marker- (T) and embryonic lethal gene (l) loci in the selfed progenies of an individual (TL/tl or Tl/tL) with linkage of T and l

2. 交配による胚致死遺伝子の検出 (Fig. 2 C系列)

この節では胚致死遺伝子の検定交配について述べる。すなわち、前節の方法によって標識遺伝子の近傍に胚致死遺伝子の存在が確認された個体を検定個体として用い、任意の個体における標識遺伝子座の近傍の胚致死遺伝子の存在の有無を検定する方法である。

標識遺伝子としては、前節と同じく優性、劣性遺伝子のいずれもが利用できる。しかし、劣性の標識遺伝子を利用する場合、被検定個体とその標識遺伝子と相同の遺伝子を保有するか否かで扱いが異なる。前者では優性の標識遺伝子を利用する場合とほぼ同じになるが、後者では劣性の標識遺伝子を保有する検定個体と被検定個体の交配で得られる F_1 家系はすべて優性表現型 (非標識形質) となるためである。つまり、被検定個体が劣性の標識遺伝子を保有しない場合には、この個体にあらかじめ標識遺伝子を組込む交配が必要となる。したがって、本節では検定個体は優性の標識遺伝子と胚致死遺伝子を相引連鎖で保有する場合として論議を進める。

いま、検定個体の遺伝子型を TL/t_1 とする。ここに、 T , t_1 はそれぞれ優性の標識遺伝子および胚致死遺伝子を表す。この個体と被検定個体との交配を考えると、被検定個体の遺伝子型としては次の 4 つの可能性がある。

- ① tL/tL 被検定個体が当該染色体上にいかなる胚致死遺伝子も保有しない
- ② tL/t_2 被検定個体が当該染色体上に検定個体とは別の胚致死遺伝子を保有する

- ③ tL/tl_1 被検定個体が当該染色体上に検定個体と同じ胚致死遺伝子を保有する
- ④ tl_1/tl_2 被検定個体が当該染色体上に検定個体と同じ胚致死遺伝子を保有し、さらに別の胚致死遺伝子も保有する

このうち、被検定個体が検定個体 (TL/tl_1) と同じ胚致死遺伝子を保有しない遺伝子型るとき (①および②の場合) は、検定交配における F_1 家系での標識形質と非標識形質の分離は1:1である。しかし、被検定個体の遺伝子が③または④のように検定個体と同じ胚致死遺伝子 (l_1) を保有する場合には、その分離が1:1とはならない。なお、④の場合、この検定交配では胚致死遺伝子 l_1 についてのみ検出が可能であり、 l_2 については検出不能である。すなわち、検定交配における F_1 家系で標識、非標識形質の分離に異常が認められても被検定個体の遺伝子型が tL/tl_1 であると断定することはできず、この個体が標識遺伝子座の近傍に複数の胚致死遺伝子を保有することも考えられる。

Table 6. 被検定個体 (tL/tl_1) と検定個体 (TL/tl_1) の交配における後代での遺伝子型の分離とその期待確率

Genotype segregations and their expected probabilities in the progenies from the test crossing between the individual tested (tL/tl_1) and the tester (TL/tl_1) individuals

検定個体 Tester individual	TL	Tl_1	tL	tl_1
被検定個体 Individual tested	$\frac{1}{2}(1-p)$	$\frac{1}{2}p$	$\frac{1}{2}p$	$\frac{1}{2}(1-p)$
tL $\frac{1}{2}$	$\frac{TL}{tL}$ $\frac{1}{4}(1-p)$	$\frac{Tl_1}{tL}$ $\frac{1}{4}p$	$\frac{tL}{tL}$ $\frac{1}{4}p$	$\frac{tl_1}{tL}$ $\frac{1}{4}(1-p)$
tl_1 $\frac{1}{2}$	$\frac{TL}{tl_1}$ $\frac{1}{4}(1-p)$	$\frac{Tl_1}{tl_1}$ $\frac{1}{4}p$	$\frac{tL}{tl_1}$ $\frac{1}{4}p$	$\frac{tl_1}{tl_1}$ $\frac{1}{4}(1-p)$

注) p は検定個体における優性の標識遺伝子、胚致死遺伝子座間の組換え価を示す。
Note) "p" denotes recombination value between T and l_1 loci in the tester individual.

Table 7. 優性の標識遺伝子 (T) と胚致死遺伝子 (l_1) を相引連鎖で保有する検定個体 TL/tl_1 と被検定個体 tL/tl_1 の交配において分離する表現型とその期待確率

Phenotype segregations and their expected probabilities in the progenies from crossing between the individual tested (tL/tl_1) and the tester (TL/tl_1) individuals whose T is linked with l_1 in coupling phase

表現型 Phenotype	各表現型の期待確率 ¹⁾ Expected probability	変換した期待確率 ²⁾ Converted expected probability	実測数 Observed number
$Tt L_.$	$\frac{2-p}{4}$	$\frac{1+P}{3}$	a
$tt L_.$	$\frac{1+p}{4}$	$\frac{2-P}{3}$	b
$.. l_1 l_1$	$\frac{1}{4}$		
合 計 Total	1	1	n

1) p は標識、胚致死遺伝子座間の組換え価を示す。

"p" denotes the recombination value between T and l_1 loci.

2) P は相引連鎖の場合 $P = (1-p)$ と定義される。

"P" is defined $P = (1-p)$ in linkage in coupling phase.

検定交配における優性、劣性表現型個体数から標識、胚致死遺伝子座間の組換え価の推定値とその分散を求める式

Formulas of calculating recombination value and its variance between marker- and embryonic lethal gene loci from the observed number of dominant and recessive types in phenotypes of test cross

$$P = \frac{2a-b}{n} \dots\dots\dots \text{(Formula 11)}$$

$$\begin{array}{l} \text{組換え価} \\ \text{Recombination} \\ \text{value} \end{array} \begin{cases} \text{相 引 : } p = 1 - P \quad (0.5 \leq P \leq 1.0) \\ \text{Coupling} \\ \text{相 反 : } p = P \quad (0.0 \leq P \leq 0.5) \\ \text{Repulsion} \end{cases}$$

$$V_p = \frac{(1+P)(2-P)}{n} \dots\dots\dots \text{(Formula 12)}$$

$$V_p = V_p$$

$$\text{ただし, } n = a + b$$

But,

ここに, a, bはそれぞれ優性、劣性表現型の個体数を示す。

Where, a and b denote the observed numbers of dominant and recessive types in phenotypes, respectively.

Table 6 に被検定個体の遺伝子型が③の場合 (tL/tl_1) の検定交配における F_1 家系の遺伝子型の分離を示す。表中, pは検定個体における標識、胚致死遺伝子座間の組換え価である。

Table 6 から標識および非標識形質個体の期待確率が求められるので、これらの各表現型の実際の観測個体数が定まると、最尤法によって組換え価の推定値 $\hat{p}$ を求めることができる。これらを Table 7 および Formula 11, 12 に示す^{#7}。ここでは $P = 1 - p$ の変換を行っているが、検定個体が Tl_1/tL の相反連鎖の場合には、Formula 11 において $P = p$ とすれば、同様にして組換え価の推定値 $\hat{p}$ を求めることができる。そして、2つの分散の推定値 V_p と $V_{\hat{p}}$ による値は、 P と p が同じ1次のオーダー ($P = 1 - p$ または $P = p$) であり、同一になるので、 V_p を求めるために V_p を 4 P で割る変換の必要はない。

また、Fig. 7 に標識、胚致死両遺伝子座間の組換え価と標識、非標識形質個体および胚致死個体の相対頻度の関係を示す。

この結果、被検定個体が検定個体と同じ胚致死遺伝子を保有するか否かが明らかにできる。

しかし、被検定個体の遺伝子型が tL/tl_2 のように検定個体とは別の胚致死遺伝子の保有状況を明らかにするためには、検定交配によって得られた F_1 家系の優性表現型個体の自殖を行って F_2 家系における標識形質の分離状況を吟味する必要がある。この時、検定個体の標識、胚致死両遺伝子座間の連鎖が密接であれば、 F_2 家系での標識、非標識形質の分離は F_1 家系内個体の約半数 (TL/tl_2) で分離異常が生じる (標識形質個体が $\frac{3}{4}$ 相当数より多く分離する) が、残りの半数 (TL/tL) では 3 : 1 になる (Fig. 2 D 系列あるいは E 系列)。実際には、検定個体に組換え (Tl_1 の配偶子) が生じ、 F_1 家系には標識、胚致死遺伝子を相反連鎖で保有する個体 (Tl_1/tL) や検定および被検定両個体由来する 2つの胚致死遺伝子を保有する個体 (Tl_1/tl_2) も含まれている。前者の個体 (Tl_1/tL) における F_2 家系での標識、非標識形質の分離は標識形質個体が $\frac{3}{4}$ 相当数より少なくなる。後者の個体 (Tl_1/tl_2) におけるこの分離は 2つの胚致死および標識遺伝子座の配列順序が判明しない限り明らかではないが、個体 TL/tl_2 の F_2 家系での分離よりいっそう 3 : 1 に近づく場合もあるものと考えられる。

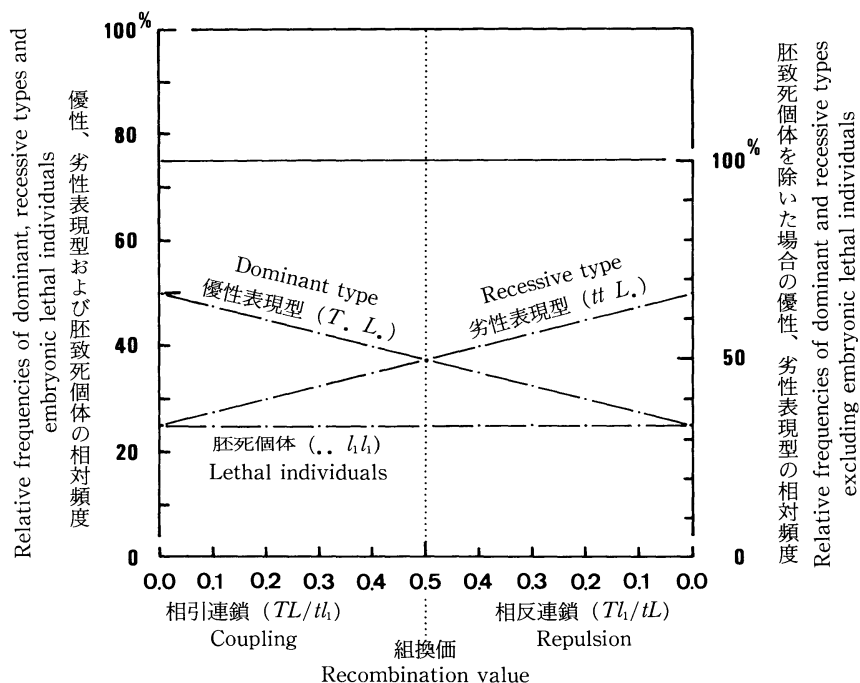


Fig. 7. 胚致死遺伝子を保有する個体(tL/tl_i)と連鎖関係にある標識、胚致死遺伝子をヘテロに有する個体(TL/tl_i または Tl_i/tL)の交配家系における優性、劣性表現型および胚致死個体の相対頻度と組換え価の関係

Relation among relative frequencies of dominant, recessive types and embryonic lethal individuals and corresponding recombination values of dominant marker-(T) and embryonic lethal gene(l_i) loci in the progenies from the crossing between the individual tested(tL/tl_i) and the tetser individual(TL/tl_i or Tl_i/tL) with linkage of T and l_i

II. スギにおける実験結果

この章では、I章で論じた標識遺伝子を利用した胚致死遺伝子の検出方法により、実際にその存在を確認した一連の実験結果とその解析結果をまとめた。

スギは、針葉形態や樹形あるいは針葉の色素等の表現形質について多くの変異がある。また、葉緑素異常や矮小な個体のように幼苗時において発現する変異形質も知られている。これらの遺伝様式や遺伝子の同定も、千葉⁶⁾によるミドリスギについての遺伝の報告以来、多くの研究が行われ、現在も連鎖関係をはじめとして興味ある実験が継続されている。近年、実験方法が急速に進展したアイソザイム分析を別にすれば、林木における形質遺伝の実験材料として、スギは最も重要なものである。特に、花芽の分化にジベレリンが有効であることや、他の樹種に比べさし木、つぎ木が容易であることもその重要性を高めている。

なお解析にあたっては、従来、適合度検定に用いられてきた χ^2 法とともに、近年、各種の統計解析にも利用されているAKAIKE⁵⁾の情報量規準(AIC)を併用した。対立遺伝子による表現形質の分離がメンデルの独立の法則にしたがうものか否かの χ^2 法による検定は、いわゆる適合度の検定といわれ、1900年にPEARSONによ

って確立された方法であるとされている⁷⁾。しかし、その適用にあたってはまぎらわしい点もある。そのひとつは、多くの場合、検定結果が「有意でない」時に仮説が支持されたものとするが、これは仮説検定論の立場からは必ずしも正しい判断ではない。さらに、算出された χ^2 値から近似的に求められる(期待値のもとで実測値が実現される)確率が大きい場合にも批判がある²⁹⁾。これらの指摘は、遺伝現象を扱う解析では必ずしも問題となるものではない。しかし、遺伝子の連鎖分析も十分に行われていない林木を実験材料とする場合には、分離個体数が少ないという制約や分離個体間に生存力の高低等もあり、無視できない要因になり得る。

これに対しAICは、従来行われてきた仮説検定の問題をモデル間での対比という明確な観点からとらえており、その利用による研究もすでに広範な分野で多くの成果や実績を得ている¹⁻⁴⁾。遺伝学の分野での適合度の検定にも、このAICがより有効となる場合もすでに報告されている¹³⁻¹⁵⁾。

1. 自殖による胚致死遺伝子の検出

スギ個体、ヨレスギと黄金ヨレスギの自殖および黄金ヨレスギの自殖で得られた家系の再度の自殖によって、その存在を明らかにし得た胚致死遺伝子についてまとめた。

(1) 自殖1代 (S_1) 家系 (Fig. 1 A系列)

1) スギ個体・ヨレスギの自殖

材料および方法

針葉のねじる特性をもつヨレスギは園芸品種のひとつであり、この特性は1個の優性遺伝子によって支配されることが明らかにされている²²⁾。また、この実験で用いたヨレスギは矮性苗を生じる劣性の遺伝子をヘテロで保有しており、両遺伝子の連鎖関係については独立であろうと考えられている¹⁴⁾。優性のヨレ遺伝子および劣性の矮性苗遺伝子をそれぞれ T および dw とすると、このヨレスギの遺伝子型は $T/t \cdot Dw/dw$ と表わせる。



Photo. 1. ヨレスギさし木クローンの針葉形態
Twisted leaf-form of Yore-sugi



Photo. 2. ヨレスギ×ミドリスギ(5)の交配で得られたヨレ型 F_1 個体 (No. 5) の自殖家系で分離した矮性個体
(左: 正常型・矮性個体 右: ヨレ型・矮性個体)
Segregating dwarf type individuals in the selfed progenies of twisted F_1 individual No. 5 derived from Yore-sugi × Midori-sugi (5)
(Left: Normal dwarf Right: Twisted dwarf)

1978年の夏、当時このヨレスギが遺伝実験の母材料のひとつとして集植されていた農業技術研究所放射線育種場(現 生物資源研究付属)で、この母樹にジベレリン処理を施し、翌1979年3月に自殖を行った。同

年10月、成熟した球果を採取し、12月に林業試験場のガラス室内でプラントベッドに種子をまきつけた。

各遺伝子による発現形質の分離調査は播種後12か月目に行い、4つの表現型、ヨレ型・非矮性、ヨレ型・矮性、正常型・非矮性および正常型・矮性の苗数を観測した。なお、このとき矮性苗では、非矮性苗の被圧や土ばかまの影響のため枯死した個体もあり、これらについてはヨレ型か正常型かの識別は困難であった。そのため、これらではヨレ型、正常型については不明のまま矮性苗枯死個体として、別に苗数のみを記録した。

なお、Photo. 1にヨレスギの針葉形態を、また、Photo. 2にヨレスギの保有する劣性の矮性苗遺伝子によって発現した矮性苗におけるヨレ型と正常型苗の分離を示す（ただし、Photo. 2はヨレスギ×ミドリスギ(5)のF₁ヨレ型個体 ($T/t \cdot Dw/dw$) の自殖家系で分離した矮性苗の写真を代用した）。

結果および考察

Table 8に、ヨレスギの自殖によって得られた自殖第1代家系の幼苗におけるヨレ型、正常型、非矮性苗型および矮性苗型の分離状況を示す。

Table 8. ヨレスギの自殖後代における各表現型の分離状況と χ^2 による検定結果
Segregation of each phenotype and χ^2 test in the selfed progenies
of Yore-sugi (twisted leaf-form sugi)

ヨレ型 Twisted type		正常型 Normal type		矮性枯死個体 Died dwarf (合計に含まず*) (Exclude from total)	合 計 Total	発芽率 (%) Germination percent			(注) Note)	
非矮性 Normal- height	矮 性 Dwarf	非矮性 Normal- height	矮 性 Dwarf			χ^2_{GR}	χ^2_T	χ^2_D		χ^2_L
432	76	76	19	(20)	603	18.5	58.96**	27.48**	27.48**	3.98*

注) 記号GR, T, DおよびLはそれぞれ全体, ヨレ型: 正常型, 非矮性: 矮性および連鎖の χ^2 値を示す。また, ** および*はそれぞれ1%, 5%水準で有意であることを示す。

Note) Marks GR, T, D and L mean the whole, twisted vs. normal, normal-height vs. dwarf and linkage of χ^2 value, respectively. And, ** and * denote significant at 1% and 5% level, respectively.

4つの表現型の観測数は、明らかに優性のヨレおよび劣性の矮性苗遺伝子がメンデルの独立の法則にしたがうものとはみなせない結果になっている。この事実は大庭ら^{22,24)}が報告したように、ヨレスギが優性のヨレ遺伝子の対立遺伝子の近傍に胚致死遺伝子を保有しているためと考えられるが、連鎖の χ^2 値も有意であるため必ずしも明確ではない。そこで、近年、各種の統計解析にも利用されている赤池情報量規準AICを考えられるいくつかのモデルに適用して、最適なモデルを見出すことを試みた。

想定したモデルは次の5つである。

まず、第1は遺伝子座 T , dw 間に連鎖を想定した場合で、各表現型の期待確率には組換え価を求めるために使われる式をあてた。

第2は、遺伝子座 T , dw 間に連鎖関係はないが、実験で観察された事実に基づき矮性苗個体の生存力が非矮性苗に比べて劣るとするモデルである。この場合、各表現型の期待確率は次のようにして設定することができる。まず、矮性苗の生存力に関する情報が未知のため、この個体の得られる確率を r とする。一方、ヨレ、正常型の得られる期待確率についてはメンデルの独立の法則にしたがって、それぞれ $\frac{3}{4} : \frac{1}{4}$ の比率が実現されるものとする。そうすると、例えばヨレ型非矮性苗の期待確率は $\frac{3}{4}(1-r)$ となる。

第3のモデルは、第1のモデルと第2のモデルを併合したもので、遺伝子座 T , dw 間に連鎖が認められ、かつ、矮性苗個体の生存力が劣るとするものである。このとき各表現型の期待確率は次のようにして求める

Table 9. ヨレスギの自殖後代における分離比とそれぞれのモデルにおける各表現型の期待頻度, 期待頻度およびAICの値

Segregation of twisted leaf-form vs. normal and of normal-height vs. dwarf, and expected probabilities, frequencies, and AIC values in each genetic

model from the selfed progenies of Yore-sugi (twisted leaf-form sugi)

想定したモデル Supposed genetic model	表現型 Phenotype	ヨレ型非矮性 Twist normal-height T, Dw_+	ヨレ型矮性 Twist dwarf $T, dwdw$	正常型非矮性 Normal normal-height $tt Dw_+$	正常型矮性 Normal dwarf $tt dwdw$	AIC	χ^2 (2) [df]
実測数 Observed number		a 432	b 76	c 76	d 19		
制約のないモデル ¹⁾ Non-restrictive model		$\frac{a}{n}$ (432.0)	$\frac{b}{n}$ (76.0)	$\frac{c}{n}$ (76.0)	$\frac{d}{n}$ (19.0)	1,050.33	
遺伝子 T, dw がメンデルの独立の法則に従うモデル T independent of dw by Mendel's law of independence		$\frac{9}{16}$ 339.19	$\frac{3}{16}$ 113.06	$\frac{3}{16}$ 113.06	$\frac{1}{16}$ 37.69	1,111.56	58.96** [3]
モデル 1 遺伝子 T, dw 間に連鎖を想定したモデル Model No.1 A model with linkage between T and dw genes		$\frac{1}{4}(2+P)$ 355.35	$\frac{1}{4}(1-P)$ 96.90	$\frac{1}{4}(1-P)$ 96.90	$\frac{1}{4}P$ 53.85	1,106.48	48.10** [2]
モデル 2 遺伝子 T, dw は独立だが $dw dw$ ホモ個体の生存力が劣るとしたモデル Model No.2 A model with T independent of dw and with lower viability in recessive homozygote for dwarf gene dw		$\frac{3}{4}(1-r)$ 381.0	$\frac{3}{4}r$ 71.25	$\frac{1}{4}(1-r)$ 127.0	$\frac{1}{4}r$ 23.75	1,082.99	28.57** [2]
モデル 3 遺伝子 T, dw 間に連鎖を想定し, かつ, $dw dw$ ホモ個体の生存力が劣るとしたモデル Model No.3 A model with linkage between T and dw genes and with lower viability of recessive homo. for dwarf gene dw		$\frac{1}{3}(2+P)(1-r)$ 399.15	$(1-P)r$ 61.07	$\frac{1}{3}(1-P)(1-r)$ 108.85	Pr 33.93	1,078.10	22.84** [2]
モデル 4 遺伝子 T, dw は独立だが, 遺伝子 T の対立遺伝子 t の近傍に胚致死遺伝子 l を想定したモデル Model No.4 A model with T independent of dw and with linkage between t and embryonic lethal l genes in coupling phase		$\frac{1}{4}(2+P_l)$ 381.0	$\frac{1}{12}(2+P_l)$ 127.0	$\frac{1}{4}(1-P_l)$ 71.25	$\frac{1}{12}(1-P_l)$ 23.75	1,082.99	28.57** [2]
モデル 5 遺伝子 T, dw は独立として遺伝子 T の対立遺伝子 t の近傍に胚致死遺伝子 l を想定し, かつ, $dw dw$ ホモ個体の生存力が劣るとしたモデル Model No.5 A model with T independent of dw and with linkage between t and embryonic lethal l genes in coupling phase and with lower viability of recessive homo. for dwarf gene $dw dw$		$\frac{1}{3}(2+P_l)(1-r)$ 427.97	$\frac{1}{3}(2+P_l)r$ 80.03	$\frac{1}{3}(1-P_l)(1-r)$ 80.03	$\frac{1}{3}(1-P_l)r$ 14.97	1,054.61	1.529 ^{NS} [1]

1) 表現型 $T, Dw_+, T, dw dw, tt Dw_+$ および $tt dw dw$ の得られる確率をそれぞれ Pr_1, Pr_2, Pr_3 および Pr_4 とすると, $Pr_1 + Pr_2 + Pr_3 + Pr_4 = 1$ という条件を満たすようにして最尤法を適用した場合のモデル。ここに, $n = a + b + c + d$ である (赤池1979)。

A model of maximum likelihood estimated under the following conditions: $Pr_1 + Pr_2 + Pr_3 + Pr_4 = 1$ where each Pr_1, Pr_2, Pr_3 and Pr_4 correspond to the probabilities of phenotypic frequency for a, T, Dw_+ ; b, $T, dw dw$; c, $tt Dw_+$; d, $tt dw dw$; where the total observed number, $n = a + b + c + d$.

2) χ^2 値の ** は有意水準 1% で有意であることを示し, NS は有意でないことを示す。また, [df] は自由度である。

Mark of χ^2 ** and NS mean significant at 1% level and not-significant, respectively, and [df] means degree of freedom.

ことができる。遺伝子座 T , dw 間に連鎖関係が存在しても、非矮性苗および矮性苗の期待確率はヨレ型と正常型を合せてそれぞれ $\frac{3}{4}$ および $\frac{1}{4}$ である。したがって、いま、矮性苗の得られる確率を r とすれば、例えばヨレ型非矮性苗の得られる確率は連鎖を想定したときの期待確率 $\frac{1}{4}(2+P)$ のうち、非矮性苗に対するヨレ型の割合 $\left\{ \frac{1}{4}(2+P) \right\} / \left\{ \frac{3}{4} \right\}$ と非矮性苗の得られる確率 $(1-r)$ との積として表わすことができる。すなわち、ヨレ型非矮性苗の期待確率は $\frac{1}{3}(2+P)(1-r)$ である。同様に、正常型矮性苗は $\frac{1}{4}P$ のうち、矮性苗に対する正常型の割合 $\left\{ \frac{P}{4} \right\} / \left\{ \frac{1}{4} \right\}$ と矮性苗の得られる確率 r との積となる。

第4は、遺伝子座 T , dw 間に連鎖関係はないが、 T の対立遺伝子 t の近傍に胚致死遺伝子 l が座乗するとした場合である。このとき、遺伝子座 T , l 間の組換え価を P_l と表現すれば、Table 2 に示したように、ヨレ型、正常型の得られる期待確率はそれぞれ $\frac{1}{3}(2+P_l)$, $\frac{1}{3}(1-P_l)$ となる。一方、非矮性および矮性苗はメンデルの独立の法則にしたがって、それぞれ $\frac{3}{4} : \frac{1}{4}$ の比率で得られるものとする各表現型の期待確率は確率の乗法定理によって定めることができる。

第5は、第4のモデルと第2のモデルを併合したものである。すなわち、 T の対立遺伝子 t の近傍に胚致死遺伝子を想定し、かつ、矮性苗個体の生存力が非矮性苗に比べて劣るとするモデルである。各表現型の期待確率の設定方法は、矮性苗の得られる確率 r を導入すれば、非矮性および矮性はそれぞれ $(1-r) : r$ の比率で得られるので、第3のモデルと同様に定めることができる。

これらのモデルの他に、ヨレおよび矮性苗遺伝子がメンデルの独立の法則にしたがうものといわゆる制約のないモデル²⁾を加え、それぞれのモデルに最尤法を適用した。Table 9 に、想定したモデルごとに、各表現型の期待確率および最尤法の適用後に算出されたAICと各表現型の期待頻度を示す。また、今回、想定したモデルで使用した3つのパラメータ P , P_l および r はいずれも独立である。このため、すべてのモデルを通じ、同一のパラメータであれば、その最尤推定値と分散はモデルの差異にかかわらず、原則的には同じ値をもつ。しかし、モデル3の V_P が r を含み、モデル1のそれとやや異なっていた。これらの値を算出するための式をFormula 13~18に示す^{*)}。

AICによる解析結果は、明らかに T と dw とは独立で遺伝子 t の近傍に胚致死遺伝子が座乗し、かつ、矮性ホモ型個体の生存力が非矮性苗に比べて劣るとするモデル5が支持されるものであった。しかも、このときの各表現型の期待頻度も実測数に近い。

モデル1~5における3つのパラメータ P , P_l および r の
最尤推定値とその分散を求める式

Formulas of calculating the maximum likelihood estimates
and their variances of 3 parameters P , P_l and r in Model No1~5

モデル1, 3 (Model No1 and No3)

$$P = \frac{(a-2b-2c-d) + \sqrt{(a-2b-2c-d)^2 + 8nd}}{2n} \dots\dots \text{(Formula 13)}$$

モデル1 (Model No1)

$$V_P = \frac{2P(2+P)(1-P)}{(1+2P)n} \dots\dots\dots \text{(Formula 14)}$$

モデル3 (Model No3)

$$V_P = \frac{P(2+P)(1-P)}{(P+2r)n} \dots\dots\dots \text{(Formula 14-2)}$$

モデル4, 5 (Model No4 and No5)

$$P_l = \frac{(a+b-2c-2d)}{n} \dots\dots\dots \text{(Formula 15)}$$

$$PV_i = \frac{(2 + P_i)(1 - P_i)}{n} \dots\dots\dots \text{(Formula 16)}$$

モデル 2, 3, 5 (Model No2, No3 and No5)

$$r = \frac{(b+d)}{n} \dots\dots\dots \text{(Formula 17)}$$

$$Vr = \frac{r(1-r)}{n} \dots\dots\dots \text{(Formula 18)}$$

ただし,

But, $n=a+b+c+d$

ここに, a, b, c および d はそれぞれ表現型 $T. Dw.$, $T. dw dw$, $tt Dw.$ および $tt dw dw$ の実測数を示す。

Where, a, b, c and d denote the observed numbers of $T. Dw.$, $T. dw dw$, $tt Dw.$ and $tt dw dw$ in phenotypes, respectively.

したがって、ヨレスギが優性のヨレ遺伝子の対立遺伝子 t の近傍に胚致死遺伝子をヘテロで保有していることが確認されたものと考えられる。また、この時のヨレ、胚致死両遺伝子座間の組換え価は、矮性苗も含めた全体のヨレ型と正常型の結果および矮性苗を除いた非矮性のヨレ型と正常型の結果から、それぞれ $27.4 \pm 3.06\%$ および $25.8 \pm 3.20\%$ であった。ただし、第2、第3あるいは第5のモデルで導入した、矮性苗個体の生存力が非矮性苗に比べて劣るとする仮定については、これが本当に環境要因によるものなのか、あるいは別の胚致死遺伝子の影響によるものなのかは、今後、さらに検討の余地がある。

なお、矮性苗枯死個体(20個体)を生存矮性苗個体数(76+19個体)の割合で比例配分して求めた補正分離数(この時、ヨレ型矮性苗および正常型矮性苗はそれぞれ92, 23個体となる)を用いた解析でも、モデル5のAICが最小であった。この場合、ヨレ、胚致死両遺伝子座間の組換え価は $27.7 \pm 3.04\%$ となった。

2) スギ個体・黄金ヨレスギの自殖

材料および方法

黄金スギも園芸品種のひとつであり、春から初夏に針葉の新条が黄色ないし黄白色を呈する。この形質は花粉の細胞質によって遺伝することが明らかにされている²⁵⁾。すなわち、雌親に黄金スギを用い、花粉親に普通のスギを用いた次代の家系では、98%以上が普通のスギと同じように緑色苗になるのに対して、普通のスギに黄金スギの花粉を交配した次代の家系では、90%以上が黄金スギのタイプになる。また、黄金スギの自殖では、次代の家系はすべて黄金スギのタイプになる。ヨレスギとこの黄金スギの交配で得られたF₁家系の1個体は黄金ヨレと呼ばれ、遺伝母材料のひとつとして農業技術研究所放射線育種場(現 生物資源研究所付属)に集植されている。

1978年夏、九州木育種場でこの黄金ヨレのクローンにジベレリン処理を施し、翌1979年春、自殖を行った。同年10月、成熟した球果を採取し、得られた種子を精選した後、12月に林業試験場のガラス室でプラントベッドにまきつけた。1980年春、発芽したS₁家系のヨレ型、正常型苗の分離調査を行った。

一方、球果を採取した1979年10月に放射線育種場の母樹からさし穂をとり、林業試験場のさし床にさしつけた。翌1980年春、このさし木苗を苗畑に床替えし一成長期間、養苗したのち1981年春、直径30cmの素焼鉢に移植した。同年夏、この苗木にジベレリン処理を施し、翌1982年春、林業試験場のファイロン室で自殖を行った。同年10月、成熟した球果を採取し、前と同じようにして12月に種子をまきつけた。このS₁家系におけるヨレ型、正常型苗の分離調査は1983年の春と夏に行った。



Photo. 3. 黄金ヨレスギの自殖家系で分離したヨレ型と正常型の稚苗
(ヨレスギの特性は初生葉から発現する)
Segregating twisted leaf-form and normal type in the
selfed progenies of Wogen-yore sugi
(Twisted leaf-form is revealed from primary leaves)

Photo. 3 に、黄金ヨレスギの自殖家系において分離した黄白色を呈するヨレ型と正常型の稚苗の形態を示す。

結果および考察

Table 10に、1979年と1982年に黄金ヨレクローンの自殖で得られたヨレ型と正常型の分離個体数を示す。この結果もヨレスギの自殖の場合と同様にヨレ型の個体数が有意に多く、ヨレ遺伝子の対立遺伝子の近傍に胚致死遺伝子が座乗するものと考えられる。

この黄金ヨレはヨレスギとは違い、劣性の矮性苗遺伝子を保有していない。このため、前節のようにモデルを想定してAICを適用するという方法は使用できないが、全体の個体数が多いことから単に実験にともなう偶然のかたよりと考えることは妥当ではない。また、これら両年次の自殖家系のすべての個体は分離調査時に黄金スギのタイプであった。特に、1979年の交配を行った九州林木育種場には、他に黄金スギはなく受粉時期における交配のミスは考えられない。しかも後の節で述べるように、この自殖家系のヨレ型個体における遺伝子型の分離状況は黄金ヨレが胚致死遺伝子を保有すると仮定した場合とよく適合した。これらのことから、この黄金ヨレもヨレ遺伝子の座乗する相同染色体上に胚致死遺伝子を相引連鎖で保有することが確実である。

しかし、この胚致死遺伝子の座乗する染色体は黄金スギに由来するものであり、この胚致死遺伝子がヨレスギの保有するものと同じものか、あるいは違うものかについては明確ではない。Table 11に、この黄金ヨレとヨレスギの交配家系におけるヨレ型と正常型の分離個体数を示すが、実測数が少ないため、それぞれの個体が保有する胚致死遺伝子の対立性はなお明らかではない。

なお、Table 10の両年次の分離個体数(ヨレ型 185, 正常型 21)から黄金ヨレにおけるヨレ、胚致死遺伝子座間の組換え価をFormula 1～4によって算出すると $16.7 \pm 3.80\%$ となった。

Table 10. 黄金ヨレスギの自殖後代におけるヨレ型と正常型個体の分離
Segregation of twisted leaf-form vs. normal from the selfed
progenies of Wogon (spring yellowish needles)-yore sugi

自殖実行年 Year	播種数 Number of seeds sown	発芽率 ¹⁾ Germination percent	ヨレ型 Twisted type	正常型 Normal type	合 計 Total	χ^2 ²⁾
1979年	1800粒	10.0%	78	7	85	20.6**
〃		—	71	9	80	
1982年	6115粒	0.81%	33	5	38	3.58
〃		—	3	0	3	
合 計 Total			185	21	206	24.1**

1) 発芽率は分離調査以前に枯死した個体数を含めて算出した。

Germination percent is calculated including dead individuals before investigation of segregation.

2) ヨレ型：正常型の分離比を3：1とした時の χ^2 値。 **は有意水準1%で有意であることを示す。

χ^2 value correspond to the segregating ratio 3 : 1 of twisted vs. normal types, and ** means significant at 1% level.

Table 11. ヨレスギと黄金ヨレスギの1983年に行った正逆交配における後代の分離
Segregation of twisted leaf-form vs. normal from the reciprocally crossed
progenies of Yore-sugi and Wogon-yore sugi in 1983

交配組合せ Combination	播種数 Number of seeds sown	発芽率 ¹⁾ Germination percent	ヨレ型 Twisted type	正常型 Normal type	合 計 Total	χ^2 ²⁾
ヨレ×黄金ヨレ Yore×Wogon-yore	2338粒	1.32%	24	5	29	0.931
黄金ヨレ×ヨレ Wogon-yore×Yore	714粒	0.98%	5	2	7	0.048
合 計 Total			29	7	36	0.593

1), 2) Table 10の1), 2) に同じ。

See 1), 2) of Table 10, respectively.

(2) 自殖第2代 (S₂) 家系 (Fig. 1 B系列)

材料および方法

1979年の黄金ヨレスギの自殖で得られたS₁家系から、ヨレ型のもの約100個体が無作為に抽出して育苗した。

1981年夏、これらの個体にジベレリン処理の後、翌1982年春、個体別の自殖を行い、同年秋、成熟した球果を採取した。同年12月、S₁個体別に得られた種子を林業試験場のガラス室でまきつけた。このS₂家系におけるヨレ型、正常型苗の分離調査は1983年の春と夏に行った。なお、S₁約100個体のうち、約30個体からは種子が採取できなかった。また、種子が採取できたものでも約20個体では稚苗がまったく得られなかった。

赤池情報量規準 (AIC) による解析方法

ここで求めたAICは次のような方法によって算出した。

黄金ヨレスギの自殖後代における表現形質の分離はヨレ型と正常型だけであるため、これらの個体数は二項分布にしたがう確率事象である。したがって、導入できるパラメータ数は高々1個であり、算出できるAICは、ヨレ、正常型の個体数がメンデルの独立の法則にしたがう場合のAIC (AIC_M) といわゆる制約のないモ

デルのAIC (AIC₀) の2つしかない。しかし、黄金ヨレスギはその自殖結果から胚致死遺伝子をヘテロでしかも優性のヨレ遺伝子と相引連鎖で保有する TL/tl であることが推測されている (ここに、 T , l はそれぞれ優性のヨレ遺伝子, 胚致死遺伝子を示す)。そのため、自殖家系 (S_1) のヨレ型個体の遺伝子型は、 TL/T ., TL/tl , Tl/tL および TL/tL のいずれかである。ここで、ヨレホモ個体 TL/T を除く他の3種の遺伝子型個体の自殖後代 (S_2) ではヨレ型と正常型個体が分離し、 S_2 家系におけるこれらの期待確率はそれぞれの個体で Table 12 のようになる。

Table 12. 個体 TL/tl , Tl/tL および TL/tL の自殖後代におけるヨレ型と正常型個体の期待確率

Expected probabilities of twisted and normal types in the selfed progenies of individuals, TL/tl , Tl/tL and TL/tL		
遺伝子型 Genotype	ヨレ型 Twisted type	正常型 Normal type
TL/tl	$\frac{1}{3}[2 + (1 - p_1)(1 - p_2)]$	$\frac{1}{3}[1 - (1 - p_1)(1 - p_2)]$
Tl/tL	$\frac{1}{3}(2 + p_1p_2)$	$\frac{1}{3}(1 - p_1p_2)$
TL/tL	$\frac{3}{4}$	$\frac{1}{4}$

注) p_1 および p_2 はそれぞれ卵, 花粉におけるヨレ, 胚致死遺伝子座間の組換え価を示す。

Note) " p_1 ", " p_2 " denote the recombination values between T and l gene loci in egg and pollen, respectively.

卵, 花粉におけるヨレ, 胚致死遺伝子座間のそれぞれの組換え価 p_1 , p_2 に大差がなく、この値を p としてノンパラメトリックに扱えば²⁶⁾, S_2 家系におけるそれぞれの表現型個体数が与えられた時に、 S_1 個体の遺伝子型が TL/tl または Tl/tL である場合のAIC (遺伝子型 TL/tl および Tl/tL におけるAICをそれぞれAIC_C, AIC_R とする) を算出することができる¹¹⁾。そして、それぞれのAICはFormula 19~22によって求められる。

S_2 家系におけるヨレ型と正常型の分離個体数から S_1 個体の遺伝子型を判定するためのAIC
AIC for judgments of genotype of S_1 individuals with observed numbers of twisted
and normal types in S_2 progenies derived from selfing of S_1 individuals

$$AIC_M = (-2)L_M, \quad L_M = a \log_e \left(\frac{3}{4} \right) + b \log_e \left(\frac{1}{4} \right) \dots\dots\dots \text{(Formula 19)}$$

$$AIC_C = (-2)L_C, \quad L_C = a \log_e \left\{ \frac{1}{3}(2 + P) \right\} + b \log_e \left\{ \frac{1}{3}(1 - P) \right\} \text{ (Formula 20)}$$

$$\text{ただし, } P = (1 - p)^2, \quad p = 0.167$$

But,

$$AIC_R = (-2)L_R, \quad L_R = a \log_e \left\{ \frac{1}{3}(2 + P) \right\} + b \log_e \left\{ \frac{1}{3}(1 - P) \right\} \text{ (Formula 21)}$$

$$\text{ただし, } P = p^2, \quad p = 0.167$$

But,

$$AIC_0 = (-2)L_0 + 2, \quad L_0 = a \log_e \left(\frac{a}{n} \right) + b \log_e \left(\frac{b}{n} \right) \dots\dots\dots \text{(Formula 22)}$$

$$\text{ただし, } n = a + b$$

But,

ここに、 a , b はそれぞれ S_2 家系におけるヨレ型と正常型の分離個体数を示す。

Where, a and b denote observed numbers of twisted and normal types in S_2 progenies.

なお、実際の解析では $p=0.167$ として AIC_c , AIC_R を算出した。この値は、Table 10に示した黄金ヨレスギの自殖家系におけるヨレ型と正常型の分離結果から算出されたものである。

結果および考察

S_2 で18個体以上^{#10}を発芽した14個体分の S_1 家系の自殖の結果ならびに解析結果を黄金ヨレスギの自殖結果とあわせてTable 13に示す。また、1個体でも S_2 を発芽した、すべての S_1 個体の自殖におけるヨレ型、正常型苗の分離状況を二項確率プロットを適用した図でFig. 8に示す。

Table 13. 黄金ヨレスギの自殖および S_1 家系14個体の個体別自殖による後代の分離と
AICによる遺伝子型判定の解析結果
Segregation of twisted leaf-form and normal types from the selfed progenies
of Wogon-yore sugi and of 14 individuals in S_1 family, and analyses of genotypes by AIC

S_1 No	発芽率 Germination percent (%)	ヨレ型 Twist a	正常型 Normal b	合 計 Total n	分離比 Segregation ratio $\frac{a}{b}$	χ^2 ¹⁾	AIC_M ²⁾	AIC_c ³⁾	AIC_R ⁴⁾	AIC_{ϕ} ⁵⁾
黄金ヨレの自殖 Selfing of Wogon-yore	10.0 0.8	149 36	16 5	165 ⁶⁾ 41 ⁷⁾	9.3 7.2	20.6** 3.58	130.09 34.58	<u>105.11</u> <u>30.57</u>	152.76 39.46	107.06 32.40
合計 Total		185	21	206	8.8	24.1**	164.67	<u>135.68</u>	192.23	137.68
86	8.7	119	0	119	—	39.7**				
90	8.6	27	0	27	—	9.00**				
56	12.8	133	16	149	8.3	16.2**	120.88	<u>101.67</u>	140.23	103.62
16	2.2	74	13	87	5.7	4.69*	78.62	<u>75.27</u>	87.26	75.38
57	6.0	69	14	83	4.9	2.93	78.52	78.76	85.60	<u>77.33</u>
93	3.8	50	8	58	6.2	3.89*	50.95	<u>47.28</u>	57.19	48.54
79	5.0	44	5	49	8.8	5.72*	39.18	<u>32.30</u>	45.73	34.30
24	7.4	36	3	39	12.0	6.23*	29.03	<u>21.44</u>	34.96	23.15
91	1.9	31	4	35	7.8	3.44	28.93	<u>24.93</u>	33.30	26.88
75	2.9	21	4	25	5.2	1.08	23.17	<u>22.78</u>	25.46	23.98
99	5.5	12	6	18	2.0	0.667	23.54	29.97	<u>22.92</u>	24.91
25	2.6	42	12	54	3.5	0.222	<u>57.44</u>	63.82	59.94	59.21
26	2.1	18	5	23	3.6	0.130	<u>24.22</u>	26.70	25.37	26.08
21	1.1	14	4	18	3.5	0.074	<u>19.14</u>	21.27	19.98	21.07

- 1) ヨレ型：正常型の分離比を3：1とした時の χ^2 値。*, **はそれぞれ有意水準5%，1%で有意であることを示す。 χ^2 correspond to 3：1 of segregation ratio in twist vs. normal, and *, ** mean significant at 5% and 1% level, respectively.
- 2), 3) および 4) S_1 遺伝子型をそれぞれ TL/IL , TL/ll および Tl/IL とした場合のAIC。これらは、順に (Formula 19), (Formula 20), (Formula 21) によって計算される。なお, 3), 4) では組換え価を0.167として計算した。AIC of zygotes genotype TL/IL , TL/ll and Tl/IL in S_1 calculated by (Formula 19), (Formula 20) and (Formula 21), respectively, where recombination value correspond to 0.167 in 3), 4) .
- 5) いわゆる制約のないモデルにおけるAICで, (Formula 22) によって計算される。なお, これらのAICのうち最小値を下線で示した。
AIC which is called in non-restrictive model, and is calculated by (Formula 22). AIC values with under-line mean the minimum AIC among 4 models for respective S_1 families.
- 6), 7) それぞれ1979年, 1982年の自殖結果である。
These were results of selfing in 1979 and 1982, respectively.

S_2 の発芽率は全体的に悪いが分離比のばらつきにみられるように、胚致死遺伝子について S_1 個体の遺伝子型による分離が起っているように思われる。そこで、 S_2 家系の分離結果から赤池情報量規準AICを用いて、ヨレホモ型2個体（個体No86, 90）を除く12個体の S_1 について遺伝子型を判定した。その結果、 S_1 個体No56, 16, 57, 93, 79, 24, 91および75は TL/ll の相引型、同じく99は Tl/IL の相反型ならびに25, 26, 21は TL/IL で胚致死遺伝子をもたないものと判定された。

Formula 9, 10により、 S_1 の遺伝子型別個体数からヨレ、胚致死両遺伝子座間の組換え価を算出すると26.5±10.12%となる。母樹の黄金ヨレスギの自殖で得られた S_1 家系におけるヨレ型、正常型苗数から算出した組換え価は16.7±3.80%であった。使用した S_1 家系の個体数と S_1 個体の遺伝子型を判定するために用いた S_2 家系の

発芽個体数が少ないという問題はあるが、両者の結果がいずれも推定誤差を含むことを考えると、黄金ヨレスギにはヨレ遺伝子と相引連鎖で胚致死遺伝子が保有されていることを S_1 遺伝子型分離結果からもあらためて実証したものと考えられる。

さらに、親個体の遺伝子型を TL/tl と想定し、その自殖家系(S_1 家系)から優性表現型個体を選択して再自殖を行った時の S_2 家系における優性表現型と劣性表現型の個体数の比のシミュレーションを行った。この結果を実際のデータと対比して、Fig. 9 に示すが、シミュレーションの結果と実際のデータとの対応はよいと考えられる。

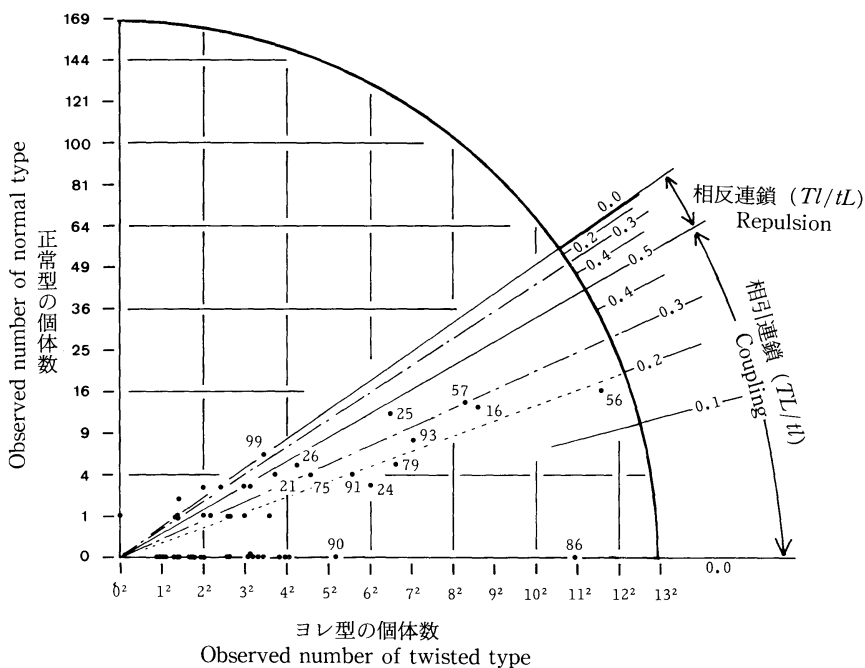


Fig. 8. 黄金ヨレスギの自殖第1代(S_1)家系の優性表現型52個体の再自殖における
後代(S_2)のヨレ型および正常型個体の分離状況
(なお、図中の数字は18個体以上の S_2 家系が得られた S_1 の個体番号を示す)
Segregation of twisted leaf-form and normal types in the re-selfed
progenies(S_2) of 52 dominant phenotype individuals(S_1) derived from
the selfing of Wogon-yore sugi
(The numbers in Fig. denote the numbers of S_1 individuals
whose S_2 individuals was more than 17)

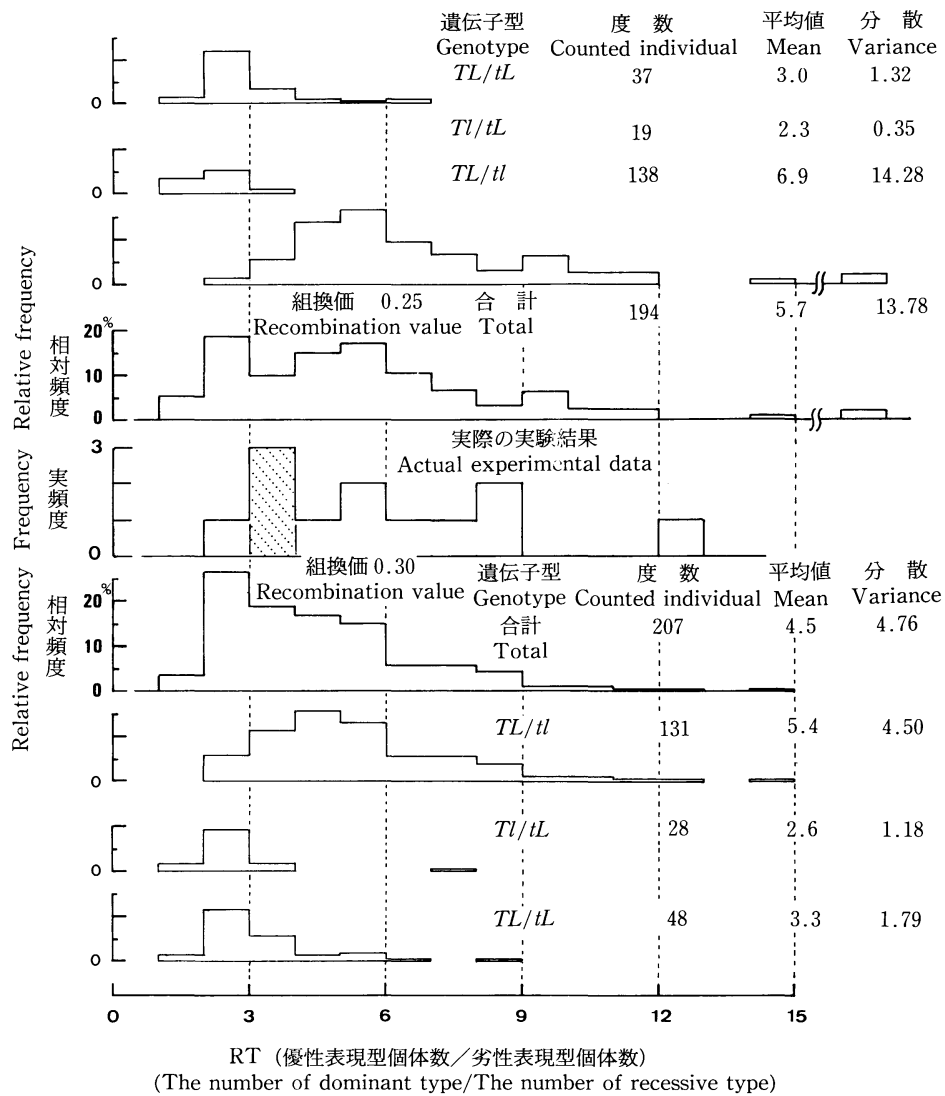


Fig. 9. 連鎖関係にある標識, 胚致死遺伝子をヘテロに有する¹⁾個体 (TL/tl) の自殖家系²⁾ から優性表現型個体 (TL/T , TL/tl , Tl/tL , TL/tL) を選択³⁾して再自殖を行った時の S_2 家系⁴⁾における優性および劣性表現型個体数の比 (RT) の分布のシミュレーション結果⁵⁾と実際の実験結果⁶⁾との比較

Comparison between computer simulation results⁵⁾ and actual experimental data⁶⁾ of the distribution of ratio (RT=the number of dominant type/the number of recessive type) in S_2 from the re-selfed progenies⁴⁾ after selecting³⁾ dominant phenotype in S_1 derived from the selfing²⁾ of an individual (TL/tl) with linkage¹⁾ of a dominant marker- (T) and an embryonic lethal gene (l) loci

1) 遺伝子座 T , l 間の組換え価は 0.25 と 0.30 について行った。

Recombination value between T and l loci are supposed to be 0.25 or 0.30.

2) S_1 家系の母体の母集団は 125 ± 10 個体とした

The number of individuals in mass of S_1 progenies is supposed to be 125 ± 10 .

3) 優性表現型の選択個体数は30とした。

The number of selecting individuals of dominant phenotype is supposed to be 30.

4) 平均発芽個体数は 60 ± 5 個体とした。

Mean number of germinated individuals is supposed to be 60 ± 5 .

5) シミュレーションは独立に10回行い、これらの集計結果を示した。

Number of executed simulation is 10 times independently, and the total of all results is denoted.

6) 実験結果はヨレホモ 2 個体を除く S_1 家系12個体のデータ (Table 13)。

Result of actual experimental data (Table 13) denotes 12 individuals in S_1 progenies except 2 dominant homozygotes.

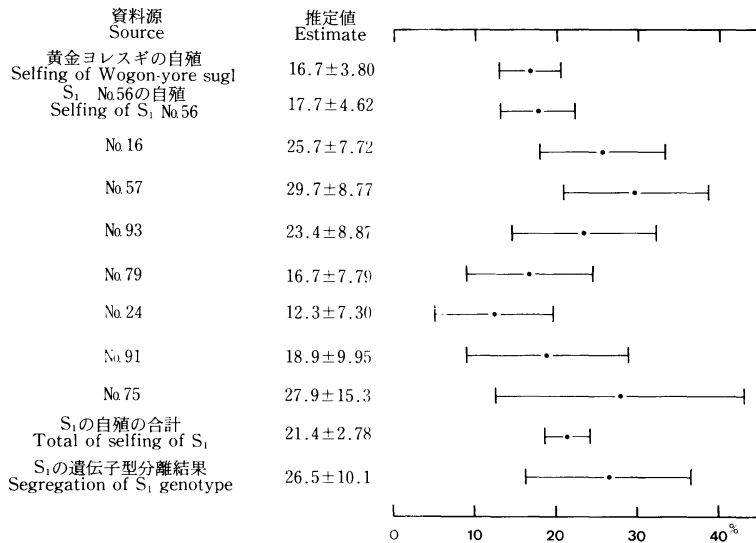


Fig. 10. 黄金ヨレスギ (TL/tl) におけるヨレ, 胚致死遺伝子座間の組換え価の推定値とその標準偏差

Recombination value estimates and their standard deviations
between twisted leaf-form(T) and embryonic
lethal(l) gene loci in Wogon-yore sugi (TL/tl)

なお, Fig.10に黄金ヨレスギの自殖, この S_1 で TL/tl と判定された個体の自殖および S_1 の遺伝子型分離のそれぞれの結果から, Formula 1, 2 および Formula 9, 10によって推定された黄金ヨレスギにおけるヨレ, 胚致死遺伝子座間の組換え価の推定値とその標準偏差を一括して図示する。図からも明らかなように, これらの推定値はいずれも20%前後に分布しており, 推定誤差のパラッキ程度もひとつの真値に対するものと考えられた。

2. 交配による胚致死遺伝子の検出

この節では, ヨレスギとミドリシギ(5)の交配で得られた F_1 家系の自殖およびこの F_1 家系とミドリシギ(5)との戻交配, さらに精英樹17クローンとヨレスギの交配およびその F_1 家系の自殖によって胚致死遺伝子の検出を試みた結果についてまとめた。一部に自殖の実験結果を含んでいるが, 自殖に先立って行われたヨレスギの保有する優性のヨレ遺伝子を標識遺伝子として組込む交配から実験が開始されるため, 本節において取扱うものである。

(1) ヨレスギ×ミドリスギ(5)のF₁家系の自殖およびミドリスギ(5)との戻交配 (Fig. 1 A系列およびFig. 2 C系列)

材料および方法

ミドリスギ(5)は冬期、針葉の色が赤褐色に変色せず、緑色を保ったままである。この形質は劣性遺伝子によって支配されており、ミドリスギ(5)はこの遺伝子座について劣性ホモとなっている⁶⁾。また、ミドリスギ(5)は白子苗を生じる劣性遺伝子を保有していることが確認されている²⁰⁾。

このミドリスギ(5)を花粉親としてヨレスギとの交配を行って得られたF₁家系のうちヨレ型個体は優性のヨレおよび劣性のミドリスギを生じる2つの遺伝子座について、いずれもヘテロになっている。しかし、このF₁家系のヨレ型個体の自殖では、非ミドリスギとミドリスギの分離 (それぞれ165, 52個体) が3:1になったにもかかわらず、ヨレ型と正常型との個体数の対比では、前者 (196個体) が後者 (21個体) に対し3:1より多く分離した²³⁾。このことから、これらF₁家系には優性のヨレ遺伝子の対立遺伝子の近傍に胚致死遺伝子を保有する個体のあることが推測されていた。一方、ヨレスギとミドリスギ(5)の交配で得られたF₁家系のうちヨレ型の20個体は遺伝母材料として放射線育種場に集植されている。そこで再度、これらのF₁家系の自殖あるいはミドリスギ(5)との戻交配を行って胚致死遺伝子の検出を試みた。実験は以下のように年次をかえて、2回行った。

1978年の夏、当時これらF₁家系が遺伝実験母材料として集植されていた農業技術研究所放射線育種場 (現生物資源研究所付属) で、母樹にジベレリン処理を施し、翌1979年3月に自殖を行った。また、これらF₁の母樹に同じくジベレリン処理したミドリスギ(5)から採取した花粉を交配した。同年10月、これら自殖および戻交配による成熟した球果を採取し、種子精選を行ったのち12月に林業試験場のガラス室内でプラントベッドに播種した。稚苗におけるヨレ型と正常型の個体数の調査は、播種後、12か月目に行った。

一方、球果を採取した際、F₁家系の20個体からさし穂をとり、林業試験場のファイロン室内のさし床にさしつけてクローン化した。1979年春、これらのさし木苗を苗畑に床替し育苗した。翌1980年春、F₁ 1個体あ

Table 14. ヨレスギとミドリスギ(5)の交配によって得られたF₁家系のヨレ型個体の1979年の自殖による後代の分離

Segregation of twisted leaf-form vs. normal and of normal-height vs. dwarf from the selfed progenies of six F₁ individuals from the crossing between Yore-sugi and Midori-sugi(5) in 1979

F ₁ 個体No. F ₁ individuals No	発芽率(%) ¹⁾ Germination percent	ヨレ型 Twist		正常型 Normal		合計 Total	χ^2 ²⁾	白子苗 ³⁾ Albino
		非矮性 Normal-height	矮性 Dwarf	非矮性 Normal-height	矮性 Dwarf			
4	16.0	201	50	45	12	308	6.93**	
8	12.6	70	28	19	4	121	2.32	
7	8.6	67	17	16	6	106	1.02	(13)
5	21.2	19	6	2	3	30	1.11	(5)
11	3.5	82		31		113	0.357	
2	9.1	26		8		34	0.039	

1) 発芽率は分離調査以前に枯死した個体数を含めて算出した。

Germination percent is calculated including dead individuals before investigation of segregation.

2) ヨレ型: 正常型の分離比を3:1とした時の χ^2 値。**は有意水準1%で有意であることを示す。

χ^2 value correspond to the segregating ratio 3:1 of twisted vs. normal types, and ** means significant at 1% level.

3) 白子苗は外数で合計には含まれていない。

The observed numbers of albino were excluded from the total.

たり3本のクローンを直径30cmの素焼鉢に移植し、同年夏、これらの苗木にジベレリン処理を施した。同年12月、これらの苗木をファイロン室に運び込み、1981年3月に自殖を行った。種子の採取および播種は最初の実験と同じようにして、稚苗におけるヨレ型と正常型の個体数の調査は1982年12月に行った。

なお、非ミドリスギとミドリスギの分離については、1, 2回の実験とも密植の影響により、ミドリスギの発色が十分ではなかったため、この形質に関する調査記録は除外して解析を行った。

結果および考察

1) ヨレスギ×ミドリスギ(5)のF₁家系の自殖 (Fig. 1 A系列)

Table 14に、ヨレスギとミドリスギ(5)の交配 (F₁家系) で得られたヨレ型6個体の1979年3月の自殖における後代 (F₂家系) の分離結果を、また、同じく15個体の1981年3月の自殖における後代の分離結果をTable 15に示す。両年の実験ともジベレリン処理は20個体のすべてに施したが、雌雄花の着花状況が十分でなく自殖が行えない個体や種子が採取できない個体もあった。

Table 15. ヨレスギとミドリスギ(5)の交配によって得られたF₁家系のヨレ型個体の1981年の自殖による後代の分離

Segregation of twisted leaf-form vs. normal and of normal-height vs. dwarf from the selfed progenies of 15 F₁ individuals derived from the crossing between Yore-sugi and Midori-sugi(5) in 1981

F ₁ 個体No. F ₁ individuals No.	発芽率(%) Germination percent	ヨレ型 Twist		正常型 Normal		合計 Total	χ^2 2)	白子苗 ³⁾ Albino
		非矮性 Normal-height	矮性 Dwarf	非矮性 Normal-height	矮性 Dwarf			
17	9.1	111	36	37	1	185	1.96	
5	13.6	84	31	6	3	124	20.8**	(8)
6	10.8	80	23	6	7	116	11.8**	(9)
10	8.0	71	24	4	8	107	10.8**	
20	6.4	69	15	9	4	97	6.96**	
4	10.4	46	12	10	2	70	2.30	
19	9.5	36	12	1	1	50	11.8**	
18	11.4	28	8	2	1	39	6.23**	
9	5.1	24	2	5	0	31	1.30	(2)
2	14.4	177		56		233	0.116	
12	11.7	149		20		169	15.6**	(9)
11	7.3	83		11		94	8.87**	
16	6.0	16	5	0	0	21	—	
13	3.8	14		7		21	0.778	
15	5.9	13		6		19	0.439	

1) ~ 3) Table 14に同じ。 See Table 14.

この実験で用いたヨレスギ×ミドリスギ(5)のF₁個体はいずれもヨレ型のため、優性のヨレ遺伝子についてヘテロである。したがって、これらF₁個体の自殖後代におけるヨレ型と正常型の期待分離比は3 : 1のはずである。しかし、Table 14および15にみられるように、F₂家系でのヨレ型と正常型の分離は一部のF₁個体 (No. 4, 5, 6, 10など) で3 : 1にはならなかった。一方、ヨレスギとミドリスギ(5)の交配におけるヨレ型と正常型の分離は1 : 1であった (ヨレ型 1288個体 : 正常型 1307個体) と報告されている²²⁾。これらのことから、ミドリスギ(5)がヨレスギとは違う胚致死遺伝子をヨレ遺伝子の座乗する相同染色体上に保有するものと判断される。

ミドリスギ(5)の保有する胚致死遺伝子をL₂とすれば、ミドリスギ(5)の遺伝子型はtL₂/tl₂と表わせる。ヨレスギの遺伝子型はTL/tlと推測されるため、両者の交配から得られるヨレ型個体の遺伝子型はTL/tL₂, TL/tl₂, Tl/

tL_2 および TL/tL_2 が考えられる。これらの個体のうち、自殖後代におけるヨレ型と正常型の分離が3:1となるものは個体 TL/tL_2 だけであり、Table 14および15では F_1 No.2にこの可能性が高い。しかし、 F_1 No.11のように両年次の実験結果が異なる傾向を示す個体もあった。また、2つの胚致死遺伝子を保有する個体 TL/tL_2 の自殖後代におけるヨレ型と正常型個体がどのように分離するかは3遺伝子座間の組換え価が知られていない限り明らかではない。

こうした問題はあるが、両年の実験結果を合せて複数の F_1 個体で、 F_2 家系のヨレ型と正常型の分離が3:1とならないことから、大庭ら^{22),24)}の結果とあわせ考えればミドリスギ(5)がヨレスギとは違う胚致死遺伝子をヨレ遺伝子座の近傍に保有することは確実と考えられる。

Table 16. ヨレスギ×ミドリスギ(5)の F_1 家系の自殖後代でヨレ型と正常型の分離に異常が認められた個体におけるヨレ、胚致死遺伝子座間の組換え価の推定値とその標準偏差
Recombination value estimates and their standard deviations between twisted leaf-form and embryonic lethal gene loci in the selfed progenies of F_1 individuals

F_1 個体No. F_1 individuals No.	ヨレ型 Twist	正常型 Normal	合 計 Total	組換え価の推定値 ¹⁾ Estimate of recomb. value	標準偏差 ²⁾ Standard deviation
4	309	69	378	32.7%	4.43%
11	165	42	207	37.4	6.70
17	147	38	185	38.0	7.19
8	98	23	121	34.4	8.16
7	84	22	106	38.6	9.62
12	149	20	169	19.7	4.64
5	140	14	154	14.7	4.07
6	103	13	116	18.5	5.39
10	95	12	107	18.5	5.62

1) これらの推定値は(Formula 1, 3)によって算出される。

These estimates are calculated by (Formula 1, 3).

2) 標準偏差は(Formula 2, 4)によって算出された分散値の平方根である。

Standard deviations are square root of variances calculated by (Formula 2, 4).

なお、Table 16に、両年次の実験でヨレ型と正常型の分離に異常が認められ、かつ、 F_2 家系で100個体以上を発芽した9個体のヨレスギ×ミドリスギ(5)の F_1 個体 (No.4, 11, 17, 8, 7, 12, 5, 6および10) について、これらの遺伝子型を TL/tL_2 と仮定して算出したヨレ、胚致死遺伝子座間の組換え値を示す。これら組換え価の推定値の標準偏差は大きく、組換え価の推定値は最小14.7%から最大38.6%に分布している。これは、遺伝子型を TL/tL_2 と仮定したためであり、実際にはヨレスギとミドリスギ(5)の双方に由来する2つの胚致死遺伝子を保有する個体 TL/tL_2 が混在していることによるためと考えられる。しかし、この個体を特定するには別の実験(F_1 家系×ヨレスギおよび F_1 家系×ミドリスギ(5))を行う必要があり、現段階では不明である。

2) ヨレスギ×ミドリスギ(5)の F_1 家系とミドリスギ(5)との戻交配 (Fig. 2 C系列)

Table 17に、1979年3月に行ったヨレスギ×ミドリスギ(5)の F_1 家系 (ヨレ型個体) にミドリスギ(5)を戻交配して得られたヨレ型と正常型の分離結果を示す。 F_1 のヨレ型20個体のうち、実際に交配が行われて種子が採取できたのは6個体分だけであった。

これらの F_1 ヨレ型個体はいずれも優性のヨレ遺伝子についてヘテロであり、ミドリスギ(5)との交配家系に

おけるヨレ型と正常型の期待分離比は1 : 1のはずである。しかし、Table 17の結果に明かなように、この期待値に対する χ^2 検定はNo 8および5でそれぞれ1%, 5%水準で有意であり、正常型に対してヨレ型が多く分離した。また、実測数が少ないため χ^2 検定は有意とならなかったが、同様な傾向がNo 7にも認められる。これは先の「ヨレスギ×ミドリスギ(5)のF₁家系の自殖」で述べたように、これらF₁個体がいずれもヨレの対立遺伝子座の近傍にミドリスギ(5)に由来する胚致死遺伝子を保有するためと考えられる。

Table 17. ヨレスギ×ミドリスギ(5)のF₁家系6個体(ヨレ型)とミドリスギ(5)との
戻交配におけるヨレ型と正常型の分離

Segregation of twisted leaf-form vs. normal types in the back crossed families of six F₁ individuals (dominant twisted leaf-form phenotypes derived from the crossing between Yore-sugi and Midori-sugi(5)) and Midori-sugi(5)

F ₁ 個体No. F ₁ individuals No	発芽率(%) ¹⁾ Germination percent	ヨレ型 Twist	正常型 Normal	合 計 Total	χ^2 ²⁾	白子苗 ³⁾ Albion
8	24.0	536	421	957	13.8**	
11	9.3	285	285	570	—	
7	20.1	95	75	170	2.35	(19)
2	12.1	64	62	126	0.032	
4	14.1	44	39	83	0.301	
5	11.3	30	14	44	5.82*	(17)

1) 発芽率は分離調査以前に枯死した個体数も含めて算出した。

Germination percent is calculated including dead individuals before investigation of segregation.

2) ヨレ型 : 正常型の分離比を1 : 1とした時の χ^2 値。* および ** はそれぞれ有意水準5%, 1%で有意であることを示す。

χ^2 value correspond to the segregating ratio 1 : 1 of twisted vs. normal types, and *, ** denotes significant at 5%, 1% level, respectively.

3) 白子苗は外数で合計には含まれていない。

The observed numbers of albino were excluded from the total.

I 章2節で指摘したように、この推定が正しければ、これらF₁個体とミドリスギ(5)の交配で得られた家系におけるヨレ型と正常型の分離比は1 : 1とはならない。観測個体数の多かったNo 8では明らかにヨレ型が正常型に対して有意に多く分離した。Formula 11, 12によって、ヨレ、胚致死遺伝子座間の組換え価をF₁No 8の戻交配の結果から算出すると32.0±4.81%となる。この値は、F₁の自殖で最も個体数の多かったNo 4の結果から算出された32.7±4.43%に近い。また、No 8の自殖により得られた組換え価は34.4±8.16%である。これらの結果からミドリスギ(5)がヨレ遺伝子座の近傍に胚致死遺伝子を保有することは確実であると考えられる。

ちなみに、F₁No 2は自殖結果からこの胚致死遺伝子を保有していないものと考えられたが、この個体とミドリスギ(5)の交配結果もヨレ型と正常型の分離比が1 : 1となった。

以上のことと先の「ヨレスギ×ミドリスギ(5)のF₁家系の自殖」の結果ならびに大庭ら²²⁾の報告から、ミドリスギ(5)およびヨレスギがそれぞれ保有する胚致死遺伝子の由来は異なり、明らかに違う遺伝子座に座乗することが確実である。

(2) スギ精英樹17クローンとヨレスギの交配 (Fig. 2 C系列およびD系列)

材料および方法

1978年春、放射線育種場で集植されていたスギ精英樹クローンのうち17クローンとヨレスギ間で交配を行った。交配袋は原則として1クローンあたり2袋としたが、雌花の着花状況がよくないものは1袋とした。また、交配は精英樹を母樹としたが、一部の精英樹についてはヨレスギを母樹とする交配も行った。同年秋、成熟した球果を採取し、精選後の種子を交配袋単位に冷蔵保存した。翌1979年春、林業試験場のファイロン室でプラントベッドに播種した。発芽後、約3か月目にヨレ型、正常型苗数の調査を行った。一成長期間養苗した後、1980年春、1交配組合せあたりヨレ型の25個体を選択して直径30cmの素焼鉢に5個体ずつ移植した。同年夏、ジベレリン処理を行ったが、苗木が若年のため花芽の分化が十分でなかった。そのため、鉢植えのまま1年間苗木を養成した。1981年夏、養成したこれらの苗木にジベレリン処理を行った。同年冬、鉢植えの苗木をファイロン室に運び、1982年春、個体別に袋かけを行い自殖を行った。同年秋、成熟した球果を採取し、精選後の種子を密閉容器に入れ冷凍庫に保存した。1984年春、ファイロン室に用意したプラントベッドにF₁家系の個体別に播種した。播種後、3～4か月目にヨレ型、正常型苗数を調査したが、F₁個体によっては矮性苗も分離するため播種後7か月目にヨレ型、正常型および非矮性、矮性苗の個体数を記録した。解析には、このときのデータを使用した。

結果および考察

1) スギ精英樹とヨレスギの交配 (Fig. 2 C系列)

1978年春に行った各精英樹とヨレスギの交配で得られたF₁家系のヨレ型と正常型苗の実測数をTable 18に示す。供試した大半の精英樹でF₁家系におけるヨレ型と正常型の分離比は1:1となったが、小川1の家系でヨレ型が正常型に対し多く、また、稲敷1、那賀4、周桑18および周桑6の4家系では明らかに、正常型がヨレ型に対して多くなった。

この実験で、花粉親として用いたヨレスギは、その自殖の結果から優性のヨレ遺伝子の対立遺伝子の近傍に胚致死遺伝子の存在が確認されている。したがって、F₁家系でヨレ型が正常型に対して多く分離した小川1は、ヨレスギの保有する胚致死遺伝子と同じ遺伝子をヘテロで保有しているものと判断される。

しかし、正常型がヨレ型に対して多く分離した4精英樹との交配結果は、上述の胚致死遺伝子からは説明できない。そこで、交配の経過と結果を詳細に検討したところ次のような事実が判明した。

発芽個体数の少なかった周桑6を除く3精英樹、稲敷1、那賀4および周桑18では、いずれのクローンにもそれぞれ2つずつの交配袋がかけられており、さらに那賀4ではヨレスギを母樹とした逆交配も行われていた。Table 19に示すように、これら3精英樹では明らかに2つの交配袋の後代の結果に明瞭な違いが認められた。

すなわち、これら3精英樹では一方の交配袋の結果はヨレ型:正常型はいずれも1:1とみなせるものであり、他の交配袋では正常型がヨレ型に対して多くなっている。この事実は、母樹とした精英樹の除雄が完全でなかったか、あるいは交配袋に破れが生じ受粉時期に他のスギ花粉が混入したことを示唆するものと考えられる。これに対し、小川1ではこのような事実は認められず逆交配の結果も含め、すべての交配袋単位でヨレ型が正常型に対して多くなっていた。

また、Table 20に示すように他の精英樹についても交配袋単位の検討を行ったが、いずれの精英樹の交配組合せもヨレ型と正常型の分離結果は1:1とみなせるものであった。

なお、小川1とヨレスギの交配家系におけるヨレ型(299個体)と正常型(251個体)の個体数から、Formula 11, 12によってヨレ、胚致死両遺伝子座間の組換え価を算出すると $36.9 \pm 6.37\%$ となる。

Table 18. スギ精英樹17クローンとヨレスギの交配で得られたヨレ型と正常型苗の分離結果
Segregation of twisted leaf-form vs. normal in the crossed progenies among 17 sugi plus tree clones and Yore-sugi, and segregation ratio, χ^2 , and AIC in each combination of crossing

交配組合せ(精英樹×ヨレ) Combination (Plus tree×Yore-sugi)	ヨレ型 Twist a	正常型 Normal b	合 計 Total n	分離比 ¹⁾ Segregation ratio	χ^2 ²⁾	AIC _M ³⁾	AIC _O ⁴⁾
喜多方 1 × ヨレ Kitakata 1 Yore	420	416	836	1.01	0.019	<u>1158.9</u>	1160.9
大 正 5 × ヨレ Taisho 5 Yore	311	340	651	0.91	1.29	<u>902.5</u>	903.2
那 賀 17 × ヨレ Naka 17 Yore	302	291	593	1.04	0.204	<u>822.1</u>	823.9
下高井 19 × ヨレ Shimotakai 19 Yore	260	282	542	0.92	0.893	<u>751.4</u>	752.5
長 水 6 × ヨレ Tyosui 6 Yore	269	252	521	1.07	0.555	<u>722.3</u>	723.7
笠 間 1 × ヨレ Kasama 1 Yore	173	195	368	0.89	1.32	<u>510.2</u>	510.8
海 部 4 × ヨレ Kaifu 4 Yore	153	161	314	0.95	0.204	<u>435.3</u>	437.1
三 好 9 × ヨレ Miyoshi 9 Yore	81	91	172	0.89	0.581	<u>238.4</u>	239.9
那 賀 7 × ヨレ Naka 7 Yore	86	83	169	1.04	0.053	<u>234.3</u>	236.2
三 好 5 × ヨレ Miyoshi 5 Yore	57	66	123	0.86	0.659	<u>170.5</u>	171.9
周 桑 8 × ヨレ Shuso 8 Yore	54	64	118	0.84	0.847	<u>163.6</u>	164.7
下高井 13 × ヨレ Shimotakai 13 Yore	8	7	15	1.14	0.067	<u>20.79</u>	22.73
小 川 1 × ヨレ Ogawa 1 Yore	299	251	550	1.19	4.19*	762.5	<u>760.3</u>
那 賀 4 × ヨレ ⁵⁾ Naka 4 Yore	425	473	898	0.90	2.57	1244.9	<u>1244.3</u>
稲 敷 1 × ヨレ ⁵⁾ Inashiki 1 Yore	364	507	871	0.72	23.5**	1207.5	<u>1185.9</u>
周 桑 18 × ヨレ ⁵⁾ Shuso 18 Yore	139	168	307	0.83	2.74	425.6	<u>424.8</u>
周 桑 6 × ヨレ ⁵⁾ Shuso 6 Yore	31	72	103	0.43	16.3**	142.8	<u>128.0</u>

- 1) 分離比はヨレ型苗数(a)/正常型苗数(b)として求めた。
Segregating ratio calculated by (No. of twist(a)/No. of normal(b)).
- 2) ヨレ型：正常型の分離比を1:1とした時の χ^2 値。また, *, ** はそれぞれ有意水準5%, 1%で有意であることを示す。
 χ^2 value correspond to the segregating ratio 1:1 of twist vs. normal in phenotype, and *, ** means significant at 5%, 1% level, respectively.
- 3) ヨレ型：正常型の分離比を1:1とした時のAICで次式によって算出した。
AIC value correspond to the segregating ratio 1:1 of twist vs. normal in phenotype, and is calculated by the following formulas.

$$AIC_M = (-2)L_M; L_M = a \log_e\left(\frac{1}{2}\right) + b \log_e\left(\frac{1}{2}\right)$$
ここに a, b はそれぞれヨレ型、正常型苗数を示す。
Where, a and b denote the numbers of actual observations of twist vs. normal in phenotype.
- 4) いわゆる制約のないモデルにおけるAICで次式によって算出した。
AIC is called non-restrictive model, and is calculated by the following formulas.

$$AIC_O = (-2)L_O + 2; L_O = a \log_e\left(\frac{a}{n}\right) + b \log_e\left(\frac{b}{n}\right)$$
ここに a, b および n はそれぞれヨレ型、正常型および合計の苗数を示す。
なお, AIC_MとAIC_Oのうち小さいものを下線で示した。
Where, a and b denote the observed numbers of twist vs. normal types.
And, AIC values with under-line denoting the minimum value between AIC_M and AIC_O in each family.
- 5) これらは、交配ミスの可能性があるものと考えられた。
These combinations seemed to be miscrossing.

Table 19. 小川1, 那賀4, 稲敷1, 周桑18および周桑6の交配袋単位ごとの分離結果
 Segregation of twisted leaf-form vs. normal types in the crossed progenies among
 Ogawa 1, Naka 4, Inashiki 1, Shuso 18 and Shuso 6 sugi plus trees and Yore-sugi,
 segregation ratio, χ^2 , and AIC in each crossing bags for respective combinations

交配組合せ Combination	ヨレ型 Twist	正常型 Normal	合 計 Total	(不明) ¹⁾ (Unknown)	χ^2 ²⁾	AIC _M ³⁾	AIC _O ⁴⁾
小 川1 × ヨレ (合計) Ogawa1 Yore Total	299	251	550	(9)	4.19*		
└─ 袋1 Bag1	252	213	465	(7)	3.27	644.6	<u>643.4</u>
└─ 袋2 Bag2	47	38	85	(2)	0.953	<u>117.8</u>	118.9
ヨレ × 小 川1 Yore Ogawa1	15	7	22	—	2.91	29.5	<u>28.4</u>
那 賀4 × ヨレ (合計) Naka 4 Yore Total	425	473	898	(29)	2.57		
└─ 袋1 Bag1	226	274	500	(13)	4.61**	693.1	<u>690.5</u>
└─ 袋2 Bag2	199	199	398	(16)	—	<u>551.7</u>	553.7
ヨレ × 那 賀4 Yore Naka 4	16	17	33	—	0.030	<u>45.75</u>	47.72
稲 敷1 × ヨレ (合計) Inashiki1 Yore Total	364	507	871	(20)	23.5**		
└─ 袋1 Bag1	181	202	383	(7)	1.15	<u>531.0</u>	531.8
└─ 袋2 Bag2	183	305	488	(13)	30.5**	670.5	<u>647.7</u>
周 桑18 × ヨレ (合計) Shuso18 Yore Total	139	168	307		2.74		
└─ 袋1 Bag1	116	114	230	—	0.017	<u>318.8</u>	320.8
└─ 袋2 Bag2	23	54	77	—	12.5**	106.7	<u>95.9</u>
周 桑6 × ヨレ Shuso 6 Yore	31	72	103		16.3**	142.8	<u>128.0</u>
ヨレ × 周 桑6 Yore Shuso6	7	2	9	—	2.78	12.48	<u>11.54</u>

1) ヨレ, 正常型の識別が不明の苗数で合計には含んでいない。

It was impossible to judge either twist or normal,
 these observed number were excluded from the total.

2), 3) および 4) それぞれTable 18の 2), 3) および4) に同じ。

2), 3) and 4) correspond to 2), 3) and 4) of Table 18, respectively.

Table 20. スギ精英樹7クローンとヨレスギの交配における交配袋単位ごとの分離結果
 Segregation of twisted leaf-form vs. normal type from the crossed progenies between
 seven sugi plus tree clones and Yore-sugi, and χ^2 , and AIC in each
 crossing bags for respective combinations

交配組合せ Combination	ヨレ型 Twist	正常型 Normal	合 計 Total	(不明) ¹⁾ (Unknown)	χ^2 ²⁾	AIC _M ³⁾	AIC _O ⁴⁾
喜多方1×ヨレ (合計) Kitakatal Yore Total	420	416	836	(6)	0.019		
袋1 Bag1	211	195	406	(5)	0.631	<u>562.8</u>	564.2
袋2 Bag2	209	221	430	(1)	0.335	<u>596.1</u>	597.8
那 賀17×ヨレ (合計) Naka 17 Yore Total	302	291	593	(8)	0.204		
袋1 Bag1	143	153	296	(5)	0.631	<u>410.3</u>	412.0
袋2 Bag2	159	138	297	(3)	1.48	<u>411.7</u>	412.2
下高井19×ヨレ (合計) Shimotakail9Yore Total	260	282	542	(10)	0.893		
袋1 Bag1	105	120	225	(7)	1.00	<u>311.9</u>	312.9
袋2 Bag2	155	162	317	(3)	0.155	<u>439.4</u>	441.3
笠 間1×ヨレ (合計) Kasama 1 Yore Total	173	195	368	(6)	1.32		
袋1 Bag1	93	115	208	(4)	2.33	288.3	<u>288.0</u>
袋2 Bag2	80	80	160	(2)	—	<u>221.8</u>	223.8
ヨレ×笠 間1 Yore Kasama1	15	18	33	(1)	0.273	<u>45.75</u>	47.48
海 部4×ヨレ (合計) Kaifu 4 Yore Total	153	161	314	(5)	0.204		
袋1 Bag1	82	115	172	(4)	0.372	<u>238.4</u>	240.1
袋2 Bag2	71	71	142	(2)	—	<u>196.8</u>	198.8
那 賀7×ヨレ (合計) Naka 7 Yore Total	86	83	169	(6)	0.053		
袋1 Bag1	44	46	90	(1)	0.044	<u>124.8</u>	126.7
袋2 Bag2	14	17	31	—	0.290	<u>42.98</u>	44.68
袋3 Bag3	28	20	48	(5)	1.33	<u>66.54</u>	67.20
三 好5×ヨレ (合計) Miyoshi 5 Yore Total	57	66	123	(1)	0.659		
袋1 Bag1	46	57	103	—	1.17	<u>142.8</u>	143.6
袋2 Bag2	11	9	20	(1)	0.200	<u>27.73</u>	29.53
ヨレ×三 好5 Yore Miyoshi 5	2	2	4	—	—	<u>5.545</u>	7.545

1) Table 19に同じ。See Table 19.

2), 3) および 4) それぞれTable 18の 2), 3) および4) に同じ。

2), 3) and 4) correspond to 2), 3) and 4) of Table 18, respectively.

2) スギ精英樹とヨレスギの交配で得られたF₁家系のヨレ型個体の自殖 (Fig. 2 D系列)

Table 21-1~21-4にスギ精英樹14クローンとヨレスギの交配で得られたF₁家系のヨレ型個体の自殖によって、18個体以上の発芽がみられたF₂家系でのヨレ、正常型および非矮性、矮性苗の分離状況を示す。

この分離個体数についてのAICによる解析は、黄金ヨレスギの「自殖第2代家系」の時と同じようにFormula 19~22を使用した(ただし、ヨレ、胚致死両遺伝子座間の組換え価は、ヨレスギの自殖家系から推定された0.274を用いた)。ヨレスギとの交配が行われた精英樹は17クローンであったが、このうち海部4、下高井13および周桑6のF₁家系ではほとんどF₂家系が得られなかった。また、自殖が行えた家系別の個体数は不ぞろいであり、F₁家系内のF₂個体数も必ずしも十分ではない。そのため、F₁家系数が比較的多く、F₁家系内のF₂個体数も十分と思われる大正5および三好5のF₁家系の自殖結果(いずれもTable 21-4)に例をとって論述を進める。なお、ヨレスギに由来する矮性苗については、この分離個体数がさらに少なくなるため解析の対象としなかった。

ヨレスギは優性のヨレ遺伝子 T の対立遺伝子の近傍に胚致死遺伝子 l を保有しており、その遺伝子型は TL/tl と考えられる。

一方、精英樹大正5および三好5は正常型であり、先に「スギ精英樹とヨレスギの交配」で述べたようにヨレスギとの交配F₁家系ではヨレ型と正常型苗の分離に異常は認められなかった。したがって、これらの精英樹では当該染色体上にヨレスギと同じ胚致死遺伝子は保有していないものと考えられる。しかし、両精英樹のヨレ型F₁の自殖家系ではヨレ型と正常型の分離に2通りがあるように思われる。ひとつは、ヨレ型と正常型個体数がメンデルの法則にしたがう3:1とみなせるものであり、他はヨレ型の個体数が $\frac{3}{4}$ 相当数よりも多く分離するものである。これは大正5および三好5が、当該染色体上にヨレスギの保有するものとは違う胚致死遺伝子(例えば lx)を保有しており、その遺伝子型が tLx/tlx のようになっているためと考えられる。この場合、これら精英樹とヨレスギの交配で得られるヨレ型F₁家系には TL/tLx と TL/tlx が存在する。個体 TL/tLx の自殖ではヨレ、正常型個体が3:1に分離するが、 TL/tlx の自殖ではヨレ、胚致死遺伝子が相引連鎖であるため常にヨレ型個体が $\frac{3}{4}$ 相当数よりも多く分離する。また、F₁家系には、一部に Tl/tLx と Tl/tlx の個体も含まれているはずである。後者の個体 Tl/tlx の自殖後代では、ヨレ型と正常型がどのように分離するか現時点では不明であり家系を特定することはできない。しかし、前者の個体 Tl/tLx ではヨレ、胚致死遺伝子が相反連鎖であるため、自殖後代におけるヨレ型と正常型個体数の比は3:1からヨレ型の方が少なくなりほぼ2:1までの間に分布する。F₂個体数として十分とは言えないが、大正5、三好5のいずれのF₁家系にも、このような次代分離比が2:1に近い個体(それぞれ個体No154および109)が認められる。個体 Tl/tLx が存在するならば、理論的にはこれと同数、個体 Tl/tlx があり、この個体のF₂家系におけるヨレ、正常型の分離比は TL/tlx の次代分離比の場合よりも3:1に近づくものと推測される。また、この次代分離個体における3:1の検定は、2つの胚致死遺伝子(l, lx)およびヨレ遺伝子 T の配列順序と組換え価によっては(特に標本数が少ない場合)、統計的に有意差がなくなるものと考えられる。大正5および三好5のそれぞれのF₂家系で χ^2 によるヨレ型3:正常型1に対する検定結果に有意差があったのはいずれの家系も2個体(それぞれ個体No310, 155および115, 117)だけであったが、この一因としてこれらF₂家系に個体 Tl/tlx が混在していることによる可能性もある。

これらのことから、大正5および三好5はヨレ遺伝子座の近傍にヨレスギの保有するものとは違う胚致死遺伝子を保有しているものと考えられる。

このような観点に立てば、他の精英樹(例えば、那賀17、下高井19および那賀7など)にもヨレ遺伝子座の近傍に胚致死遺伝子が保有されていることが推測されるが、F₁家系数とF₂個体数が少ないため大正5、三

好5などに比べ明確ではない。また、三好9や長水6（いずれもTable 21-2）のF₁家系のように χ^2 検定に有意差がなかった個体を含む家系でも、AICによる解析によって、ほとんどすべてのF₂においてヨレ、正常型の分離異常を検出したものもある。実際に、これら両精英樹（三好9および長水6）のF₁には、それぞれ個体No.134および284でF₂における正常型の分離が極端に少ない個体がある。これは、三好9や長水6が当該染色体上に複数の胚致死遺伝子を保有している可能性を示唆するものと考えられる。しかし、この場合にはヨレ、胚致死遺伝子座間の組換え価も複数となるため、ヨレ、正常型の分離のしかたはかなり複雑になるものと推測される。しかも、組換え価の推定値もこれら両表現型の個体数からだけでは算出することは不可能であり、今後の研究に待たなければならない。

Table 21-1. スギ精英樹14クローンとヨレスギの交配で得られたF₁家系のヨレ型個体の自殖における後代の分離と χ^2 およびAICによる解析結果
Segregation of twisted leaf-form vs. normal and of normal-height vs. dwarf in the selfed progenies of dominant F₁ individuals derived from the crossing among 14 clones of sugi plus trees and Yore-sugi, and the analyses of χ^2 and AIC

F ₁ 家系名 (精英樹×ヨレ) F ₁ family (Plus tree x Yore)					χ ² およびAICによる解析結果 Analysed results of χ ² and AIC					
個体 No. Individual No	ヨレ 型 Twlst		正 常 型 Normal		合 計 Total	χ ² ¹⁾	AIC _M ²⁾	AIC _C ³⁾	AIC _R ⁴⁾	AIC ₀ ⁵⁾
	非矮性 Normal- height	矮性 Dwarf	非矮性 Normal- height	矮性 Dwarf						
喜多方 1×ヨレ Kitakata 1 x Yore										
No. 242	40	6	9	1	56	1.52	54.19	52.73	57.45	54.55
241	24	7	9	0	40	0.133	<u>42.79</u>	43.89	44.03	44.65
257	24	4	6	3	37	0.009	<u>41.06</u>	42.86	41.82	43.05
251	11	6	6	0	23	0.014	<u>26.42</u>	28.00	26.65	28.40
252	14		6		20	0.267	24.69	26.97	24.44	26.43
258	15		3		18	0.667	16.95	<u>16.23</u>	18.11	18.22
那 賀 17×ヨレ Naka 17 x Yore										
No. 162	84	7	15	1	107	5.76*	96.72	90.34	104.7	92.29
299	68	5	12	0	85	5.37*	75.27	<u>69.38</u>	82.06	71.21
167	53	2	17	0	72	0.074	<u>78.78</u>	81.68	80.55	80.70
297	48	4	12	1	65	0.867	65.96	65.87	68.93	67.05
158	53	3	9	0	65	4.31*	57.17	<u>52.47</u>	62.46	54.28
161	48	9	6	1	64	6.75**	52.20	<u>45.42</u>	58.50	46.19
147	43	4	6	1	54	4.17*	46.45	<u>41.99</u>	51.12	43.65
160	13	6	1	0	20	4.27*	13.70	10.21	16.36	<u>9.94</u>
165	137		35		172	1.98	175.9	176.3	183.4	<u>176.8</u>
296	90		24		114	0.947	<u>118.3</u>	119.6	122.8	<u>119.3</u>
298	94		14		108	8.35**	92.90	<u>83.98</u>	102.2	85.31
159	76		21		97	0.581	<u>102.0</u>	103.7	105.4	103.4
166	29		8		37	0.225	<u>38.87</u>	39.51	40.21	40.63
168	16		12		28	4.76*	42.48	49.83	<u>40.04</u>	40.24
下高井 19×ヨレ Shimotakai 19 x Yore										
No. 267	41	10	4	2	57	6.37*	45.98	39.67	51.72	40.36
268	29	2	5	2	38	0.877	37.24	<u>36.50</u>	39.33	38.31
274	19	7	7	2	35	0.010	<u>39.91</u>	42.17	40.35	41.90
304	17	9	3	1	30	2.18	26.05	<u>23.70</u>	28.58	25.56
308	67		26		93	0.434	110.64	119.1	<u>110.58</u>	112.2
305	32		9		41	0.203	<u>43.36</u>	44.23	<u>44.77</u>	45.16
307	21		2		23	3.26	17.63	14.59	20.19	15.59
269	19		1		20	4.27*	13.70	10.21	16.36	<u>9.94</u>

1) ヨレ：正常型の分離比を3:1とした時の χ^2 値。*, ** はそれぞれ5%, 1%水準で有意であることを示す。ただし、矮性苗の分離については解析の対象としなかった。

χ^2 calculated for segregation ratio of twisted 3: normal 1, and *, ** mean significant at 5%, 1% level, respectively. But, segregation of normal-height vs. dwarf excluded from the analyses.

2), 3) および 4) F₁個体の遺伝子型をそれぞれ TL/tL , TL/tl および Tl/tL とした場合のAIC.

これらは、順に (Formula 19), (Formula 20), (Formula 21) によって計算される。

なお、3), 4) では遺伝子座 T , l 間の組換え価をヨレスギの自殖 (Table 9) で算出された0.274を用いた。

AIC of 2), 3) and 4) correspond to the genotypes TL/tL , TL/tl and Tl/tL in each F₁ individual, and are calculated by (Formula 19), (Formula 20) and (Formula 21), respectively. And the recombination value between T and l gene loci correspond to 0.274 estimated in the selfed progenies of Yore-sugi in Table 9.

5) いわゆる制約のないモデルにおけるAICで、(Formula 22) によって計算される。

なお、これらのAICのうち最小値を下線で示した。

AIC is called non-restrictive model, and is calculated by (Formula 22).

And AIC values with under-line denote the minimum AIC value among 4 models in each family.

Table 21-2. スギ精英樹14クローンとヨレスギの交配で得られたF₁家系のヨレ型個体の
自殖における後代の分離と χ^2 およびAICによる解析結果Segregation of twisted leaf-form vs. normal and of normal-height vs. dwarf in the
selfed progenies of dominant F₁ individuals derived from the crossing among 14 clones
of sugi plus trees and Yore-sugi, and the analyses of χ^2 and AIC

F ₁ 家系名 (精英樹×ヨレ) F ₁ family (Plus tree x Yore)					χ^2 およびAICによる解析結果 Analysed results of χ^2 and AIC					
個体 No. Individual No.	ヨレ型 Twlst		正常型 Normal		合 計 Total					
	非矮性 Normal- height	矮性 Dwarf	非矮性 Normal- height	矮性 Dwarf		χ^2 ¹⁾	AIC _M ²⁾	AIC _C ³⁾	AIC _R ⁴⁾	AIC _O ⁵⁾
長 水 6×ヨレ Tyosui 6 x Yore										
No. 283	33	5	6	0	44	3.03	38.50	<u>35.21</u>	42.13	37.05
282	84		16		100	4.32*	92.69	<u>87.94</u>	99.58	89.93
284	80		8		88	11.9**	68.21	57.01	77.80	<u>55.62</u>
285	47		8		55	3.21	49.22	<u>45.68</u>	53.48	47.62
270	22		0		22	—	—	—	—	—
笠 間 1×ヨレ Kasama 1 x Yore										
No. 198	43	7	7	3	60	2.22	56.49	<u>54.10</u>	60.39	56.07
204	28	8	6	4	46	0.261	<u>48.44</u>	49.30	50.07	50.17
203	28	8	2	2	40	4.80*	31.80	<u>27.13</u>	35.95	28.01
211	29		2		31	5.69*	22.23	<u>17.34</u>	26.09	16.83
ヨレ×笠 間 1 Yore x Kasama 1										
No. 215	25		3		28	3.05	22.70	<u>19.66</u>	25.49	21.07
三 好 9×ヨレ Miyoshi 9 x Yore										
No. 112	80	6	17	3	106	2.13	104.9	<u>103.4</u>	110.5	104.7
111	40	16	9	2	67	2.63	62.72	<u>59.86</u>	67.17	61.84
134	50	4	2	0	56	13.7**	36.61	25.92	44.52	<u>19.26</u>
113	21	6	0	1	28	6.86**	18.31	12.96	22.26	<u>10.63</u>
133	66		7		73	9.25**	57.38	48.51	65.13	<u>48.13</u>
那 賀 7×ヨレ Naka 7 x Yore										
No. 226	66	18	17	2	103	2.36	101.0	<u>99.02</u>	106.6	100.5
231	57	7	14	2	80	1.07	81.18	<u>81.08</u>	84.84	82.06
229	33	2	5	1	41	2.35	36.77	<u>34.18</u>	39.92	36.14
225	28	1	3	0	32	4.17*	25.00	<u>21.03</u>	28.44	21.91
230	21	1	1	0	23	5.23*	15.43	11.24	18.57	<u>10.23</u>
223	92		12		104	10.0**	86.20	<u>75.90</u>	96.06	76.39
222	29		4		33	2.92	27.78	<u>24.73</u>	30.79	26.38
362	18		6		24	—	<u>26.99</u>	28.35	27.39	28.99
周 桑 8×ヨレ Shuso 8 x Yore										
No. 174	28	6	8	1	43	0.380	<u>44.52</u>	44.92	46.25	46.12
176	25	2	12	0	39	0.692	48.81	53.60	<u>48.14</u>	50.14
171	59		6		65	8.62**	50.58	42.41	57.62	<u>42.02</u>
127	36		9		45	0.600	45.67	<u>45.61</u>	47.72	47.04
126	30		5		35	2.14	31.12	<u>28.77</u>	33.88	30.71
172	19		2		21	2.68	16.48	<u>13.91</u>	18.71	15.21

1) ~ 5) いずれもTable 21-1に同じ。

1) ~ 5) correspond to 1) ~ 5) of Table 21-1, respectively.

Table 21-3. スギ精英樹14クローンとヨレスギの交配で得られたF₁家系のヨレ型個体の
 自殖における後代の分離と χ^2 およびAICによる解析結果
 Segregation of twisted leaf-form vs. normal and of normal-height vs. dwarf in the
 selfed progenies of dominant F₁ individuals derived from the crossing among 14 clones
 of sugi plus trees and Yore-sugi, and the analyses of χ^2 and AIC

F ₁ 家系名 (精英樹×ヨレ) F ₁ family (Plus tree x Yore)		χ^2 およびAICによる解析結果 Analysed results of χ^2 and AIC				
個体 No. Individual No.	ヨレ型 Twlst		正常型 Normal		合 計 Total	
	非矮性 Normal- height	矮性 Dwarf	非矮性 Normal- height	矮性 Dwarf		
						χ^2 ¹⁾ AIC _M ²⁾ AIC _C ³⁾ AIC _R ⁴⁾ AIC _O ⁵⁾
小 川 1×ヨレ Ogawa 1 x Yore						
No. 180	34	3	8	1	46	0.725 46.24 <u>45.95</u> 48.46 47.48
ヨレ×小 川 1 Yore x Ogawa 1						
No. 184	49		8		57	3.66 50.37 <u>46.37</u> 54.95 48.24
185	21	2	5	1	29	0.287 <u>29.87</u> 30.06 31.08 31.57
那 賀 4×ヨレ Naka 4 x Yore						
No. 208	54	6	20	2	82	0.146 <u>95.52</u> 101.9 96.01 97.37
196	83		13		96	6.72** 83.80 <u>76.51</u> 91.78 78.14
191	33		10		43	0.070 <u>46.71</u> 48.27 47.86 48.64
193	28		4		32	2.67 27.20 <u>24.39</u> 30.06 26.11
ヨレ×那 賀 4 Yore x Naka 4						
No. 263	41		15		56	0.095 <u>65.18</u> 69.49 65.53 67.09
264	18		5		23	0.130 <u>24.22</u> 24.65 25.04 26.09
稲 敷 1×ヨレ Inashiki 1 x Yore						
No. 237	27		11		38	0.316 40.03 49.91 <u>45.79</u> 47.73
234	23		9		32	0.167 38.19 41.15 <u>38.14</u> 40.02
周 桑 18×ヨレ Shuso 18 x Yore						
No. 142	38	1	7	0	46	2.35 41.85 <u>39.24</u> 45.22 41.23
143	37	2	3	0	42	7.14** 30.76 24.47 35.81 <u>23.61</u>
145	16	14	6	3	39	0.077 <u>42.21</u> 43.55 43.30 44.14
144	26	1	2	0	29	5.07* 21.08 <u>16.65</u> 24.61 16.56
146	20	2	4	1	27	0.605 26.52 <u>26.02</u> 27.99 27.87
141	15	2	2	1	20	1.07 18.10 <u>16.92</u> 19.59 18.91

1) ~ 5) いずれもTable 21-1に同じ。

1) ~ 5) correspond to 1)~5) of Table 21-1, respectively.

Table 21-4. スギ精英樹14クローンとヨレスギの交配で得られたF₁家系のヨレ型個体の自殖における後代の分離と χ^2 およびAICによる解析結果Segregation of twisted leaf-form vs. normal and of normal-height vs. dwarf in the selfed progenies of dominant F₁ individuals derived from the crossing among 14 clones of sugi plus trees and Yore-sugi, and the analyses of χ^2 and AIC

F ₁ 家系名 (精英樹×ヨレ) F ₁ family (Plus tree x Yore)						χ^2 およびAICによる解析結果 Analysed results of χ^2 and AIC				
個体 No. Individual No.	ヨレ型 Twlst		正常型 Normal		合計 Total					
	非矮性 Normal- height	矮性 Dwarf	非矮性 Normal- height	矮性 Dwarf		χ^2 ¹⁾	AIC _M ²⁾	AIC _C ³⁾	AIC _R ⁴⁾	AIC _O ⁵⁾
大 正 5×ヨレ Taisho 5 x Yore										
No. 310	127	14	29	2	172	4.46*	167.1	<u>162.9</u>	176.9	164.3
246	109	13	30	2	154	1.46	<u>158.9</u>	160.1	165.2	159.4
151	58	2	11	0	71	3.42	65.02	<u>61.23</u>	70.12	63.22
157	35	3	10	0	48	0.444	<u>49.59</u>	49.99	51.55	51.13
313	31	4	10	0	45	0.185	<u>47.86</u>	48.96	49.34	49.67
248	28	6	5	2	41	1.37	38.97	<u>37.53</u>	41.54	39.48
245	19	1	0	0	20	—	—	—	—	—
154	7	5	2	4	18	0.667	23.54	26.29	<u>22.97</u>	24.91
155	198		31		229	16.0**	199.9	<u>182.5</u>	218.9	183.6
311	53		11		64	2.08	60.99	<u>58.83</u>	64.96	60.73
150	51		11		62	1.74	59.84	<u>58.14</u>	63.49	59.96
247	20		8		28	0.190	33.69	36.42	<u>33.57</u>	35.50
三 好 5×ヨレ Miyoshi 5 x Yore										
No. 102	104	29	31	5	169	1.23	<u>176.3</u>	178.6	182.8	177.1
108	67	15	23	4	109	0.003	<u>122.0</u>	127.9	123.99	124.04
115	28	5	3	1	37	3.97*	30.08	<u>26.10</u>	33.74	27.35
119	86		30		116	0.046	<u>132.7</u>	140.4	134.0	134.6
117	96		19		115	4.41*	107.9	<u>103.1</u>	115.5	105.1
101	78		29		107	0.252	<u>125.3</u>	133.9	125.7	127.0
107	79		17		96	2.72	92.59	<u>89.92</u>	98.25	91.65
124	44		17		61	0.268	72.45	77.91	<u>72.44</u>	74.19
103	37		13		50	0.027	<u>57.33</u>	60.73	57.87	59.31
106	39		6		45	3.27	39.07	<u>35.55</u>	42.87	37.34
109	15		7		22	0.545	28.04	31.01	<u>27.53</u>	29.52
104	14		4		18	0.074	<u>19.15</u>	19.58	19.73	21.07

1) ~ 5) いずれもTable 21-1に同じ。

1) ~ 5) correspond to 1) ~ 5) of Table 21-1, respectively.

III. 総 合 考 察

I章では標識遺伝子を用いた胚致死遺伝子の検出方法を開発し、II章でスギを供試材料にして実際に胚致死遺伝子の検出を行った。本章では、これらの内容を要約して述べる。

なお、AICによる適合度検定は、ここでは説明の便宜上、検出方法の一部として含める。

1個の優性の標識遺伝子について、ヘテロの個体の自殖後代では、通常、標識形質（優性表現型）と非標識形質（劣性表現型）の個体が3:1に分離する。また、標識遺伝子が劣性の場合には非標識形質と標識形質が3:1に分離する。標識、非標識形質の個体間に生存力の差異がなく、自殖後代において3:1の分離比が実現されない場合には、標識遺伝子座の近傍に胚致死遺伝子が座乗するものと考えられる。連鎖する胚致死遺伝子を1個と仮定すれば、標識、胚致死両遺伝子座間の組換え価の推定値とその分散は、分離個体数から最尤法と最尤推定量の漸近的性質によって算出することができる (Formula 1~6)。

同様に、優性の標識遺伝子についてヘテロの個体と非標識形質個体との戻交配では、通常、標識形質（優性表現型）と非標識形質（劣性表現型）の個体が1:1に分離する。しかし、交配を行った両個体のいずれにも同じ胚致死遺伝子が標識遺伝子座の近傍に保有される場合には、交配次代における標識、非標識形質個体は1:1には分離しない。この場合も両遺伝子座間の組換え価の推定値とその分散は、表現型の分離個体数から算出することができる (Formula 11, 12)。

共優性あるいは不完全優性の標識遺伝子をヘテロに有する個体の自殖家系では、発現形質によって遺伝子型が判明し、この家系における分離は通常1:2:1となる。しかし、標識遺伝子と連鎖関係にある胚致死遺伝子を有する個体の自殖の場合には、この分離比が実現されないため、この場合の標識、胚致死両遺伝子座間の組換え価の推定方法も開発した (Formula 7, 8)。

また、通常の標識形質を用いた場合であっても、この形質を支配する遺伝子と連鎖関係がある胚致死遺伝子を有する個体の自殖家系では、胚致死遺伝子についても分離が生じている。このため、この家系から優性表現型個体を選択して再自殖を行えば、表現形質の分離状況から優性の遺伝子と胚致死遺伝子に関する遺伝子型（連鎖状態）が明らかとなる。この遺伝子型を決定した個体数から、両遺伝子座間の組換え価の推定値とその分散を推定する方法も開発した (Formula 9, 10)。

実際の実験結果の解析、特に適合度検定の方法には、従来の χ^2 法とともに赤池情報量規準(AIC)を併用した。このAICは、通常の仮説検定の問題を想定できるいくつかのモデルを対比してとらえる点に最大の特徴があり、その適用も赤池が指摘するようにそれほど困難ではない。特に、モデルに導入されたパラメータの推測方式には最尤法が採用されており、連鎖検定にはいっそう容易に適用することができる。ヨレスギの自殖家系で得られた表現形質の分離の解析には、この方法を積極的に用いた (Table 9)。また、AICを用いて、黄金ヨレスギの自殖家系から選択したヨレ型個体の再自殖家系における表現形質の分離状況から、これら個体のヨレ、胚致死遺伝子に関する連鎖状態を推定することが可能となることを示した (Formula 19~20)。

これらの開発した方法によって、供試材料にスギを用いて優性のヨレ遺伝子座の近傍に胚致死遺伝子が存在することを実証した。以下、検出した胚致死遺伝子についてのヨレスギあるいはヨレ型個体の自殖、交配実験の結果を述べる。

スギ個体、ヨレスギには優性のヨレ遺伝子の対立遺伝子の近傍に胚致死遺伝子が相引連鎖で保有されており、両遺伝子座間の組換え価は、その自殖後代における表現型の分離から $27.4 \pm 3.06\%$ （矮性個体を含めた場合）あるいは $25.8 \pm 3.20\%$ （矮性個体を除いた場合）と推定された (II章1節 (1) 1)。

スギ個体、黄金ヨレスギにもヨレ遺伝子の対立遺伝子の近傍に胚致死遺伝子が相引連鎖で保有されていることが判明した。両遺伝子座間の組換え価は、自殖後代における表現型の分離から $16.7 \pm 3.80\%$ と推定された(II章1節(1)2))。また、自殖家系から選択したヨレ型個体のヨレ、胚致死遺伝子に関する遺伝子型の分離からは $26.5 \pm 10.12\%$ と推定された(II章1節(2))。この胚致死遺伝子は、黄金スギに由来するものであるが、ヨレスギの保有する胚致死遺伝子との対立性については確実な結果を得るに至らなかった(Table 11)。

ヨレスギとミドリスギ(5)の交配で得られた、ヨレ型 F_1 個体にもミドリスギ(5)に由来する胚致死遺伝子を保有する個体が含まれていた。この胚致死遺伝子は、明らかにヨレスギの保有する胚致死遺伝子とは異なるものと考えられた。これらの F_1 個体には、ヨレスギとミドリスギ(5)の両者に由来する胚致死遺伝子を保有する個体があるものと推測されたが(Table 16)、この個体を特定することはできなかった(II章2節(1))。

また、スギ精英樹、小川1号とヨレスギの交配結果から、この精英樹にもヨレ遺伝子が座乗する相同染色体上に、ヨレスギの保有する胚致死遺伝子と同じ遺伝子がヘテロで保有されることが明らかとなった。ヨレ、胚致死両遺伝子座間の組換え価は、交配家系における表現型の分離から $36.9 \pm 6.37\%$ と推定された(II章2節(2)1))。スギ精英樹、大正5号および三好5号にもヨレ遺伝子が座乗する相同染色体上に、胚致死遺伝子がヘテロで保有されることを認めた。両精英樹の保有する胚致死遺伝子は、ヨレスギの保有する胚致死遺伝子とは明らかに違うものと考えられた(II章2節(2)2))。

しかし、林木における胚致死遺伝子の研究事例はまだ少なく、II章でもみたように標識遺伝子が豊富なスギにおいても実験を進めると解析上、困難な問題が浮かび上がってくる。例えば、 F_2 家系における分離個体数は、通常行われている農作物の遺伝実験に比べてはるかに少ない。また、当該標識遺伝子以外の主働遺伝子による分離の多様化ならびにそれらの生存力の差異による分離比のひずみもある。さらに複数の胚致死遺伝子の連鎖関係が考えられるにもかかわらず、この点については解析を行うことができなかった。こうした問題は、主として、林木を供試材料として行う遺伝実験に共通な困難に起因するものである。すなわち、林木は F_1 、 F_2 世代を得るまでに長期間を必要とし、その間の材料の管理、育成には多大の労力と費用を要する。さらに、林木は一般的に他殖性であり、自殖後代における発芽率は極端に低下する傾向がある。その一つの要因として胚致死遺伝子の影響が考えられるのであるが、このことは胚致死遺伝子を追究する際にも必然的に付随してくる。

これらの問題を踏まえた上で、林木、特にスギにおける胚致死遺伝子に関する今後の研究方向とその展開としては次のようなことが挙げられる。

a) 各染色体上に座乗する胚致死遺伝子の同定とその個数

この問題は、多くの標識遺伝子間の連鎖関係を調査することによって、さらに、種々の遺伝子の遺伝地図が作成される過程で解明されるものである。いわば、遺伝子の連鎖分析の研究と不可分な関係にあり、標識遺伝子を多く有するスギでは交配実験の積み重ねによって、今後、相当数の胚致死遺伝子座が明らかにされるものと考えられる。ただ、標識遺伝子としては通常の可視的な表現形質を支配するものだけでなく、アイソザイム遺伝子を利用すれば実験効率も高く、また、精度の高い解析を行うことができる。研究の進展によっては補足胚致死遺伝子のような、遺伝学上、興味あるものが発見される可能性もある。

b) 一個体が保有する平均的な胚致死遺伝子の数

これは、林木における種子稔性に関連する問題である。特にスギは、日本では重要な樹種の一つであり、育種事業上、採種園が設定されている。しかし、採種園を構成するクローン一個体あたりが保有する胚致死遺伝子の数については、他の有害遺伝子の数とともに、これまでまとまった研究が行われていない。また、

採種園産の種子の発芽率の低下には、自殖に伴う不稔³⁴⁾のほか他殖においても胚致死遺伝子が関与することが考えられる。この問題と一個体あたりの胚致死遺伝子の数は必ずしも一元的に結びつくものではなく、種子稔性に関与する要因は多様である。しかし複数の胚致死遺伝子座が存在することは、スギの場合でも確実であり、これが種子稔性に影響を及ぼすことも明らかである。特に、近年、各種の病虫害・気象害抵抗性個体の創出が急務となっているが、このためには近親交配を行う必要もあり胚致死遺伝子の保有状況の調査は欠くことができない。

c) 特定の集団内における胚致死遺伝子の頻度と保有機構ならびに集団間の変異

この問題は、そのまま集団遺伝学の主要なテーマの一つとなり得る。致死遺伝子に限らず、多少とも有害な遺伝子は世代を重ねると集団内から淘汰されるのがふつうである。にもかかわらず、こうした遺伝子が集団内に保有されているのは、平衡致死遺伝子として存在している可能性もある。事実、スギの場合にはかなりの精英樹が有害な遺伝子を保有していることが知られているが、これらの遺伝子の多くはメンデルの独立の法則にしたがわない方が多い。また、集団間の変異についても適当な標識遺伝子を利用して、何種類かの胚致死遺伝子の頻度を推定することが可能である。しかし、前述したa)の問題が解明されないと、少なくとも林木ではこうした集団遺伝学的な取り扱いはいえない。

d) 胚致死遺伝子の生化学的な機構の解明

この問題に関しては、近年の分子遺伝学の発展にともない林木でもDNAレベルでの研究が開始されたことによって、将来、明らかにされる可能性がある。例えば、植物の受粉・受精から発芽にいたる過程で作用する酵素には数種類が知られている³⁰⁾が、これらの酵素は、当然、遺伝子の直接的な支配を受けているものと考えられる。これまで、胚致死遺伝子として記述してきたものでは、おそらくこうした酵素を生成する能力が正常に働かないために、胚の発育や発芽が抑制または阻害されるという解釈が妥当である。しかし、現在はまだこのような致死機構についての知見はほとんど得られていない。

以上のように、林木、特にスギにおける胚致死遺伝子に関する研究は、今後さらに発展すべき分野であり、本論文で述べた胚致死遺伝子の検出方法はそのいわば端緒となるものにすぎない。しかし、スギにおいて胚致死遺伝子が存在することは確実であり、しかも同一の染色体上に複数の胚致死遺伝子座があることも明らかとなった。本論文では明確にできなかった部分も含め、今後さらに詳細な情報が得られるものと期待される。

摘 要

この論文では、まず標識遺伝子を用いる胚致死遺伝子の検出方法をまとめた。この遺伝子の検出の調査材料としては、自殖家系および交配家系があり、また、標識遺伝子にも優性、劣性の双方が利用できる。しかし、いずれの調査材料または標識遺伝子であっても、自殖、交配家系の後代における標識、非標識形質の分離異常から検出する点では同じである。これは、通常の連鎖検定あるいは遺伝子の連鎖分析の一変形にすぎない。この観点から、標識遺伝子についてヘテロの個体の自殖あるいは交配家系の後代で異常分離が生じた場合、これらの家系における優性、劣性表現型の分離個体数から、標識、胚致死両遺伝子座間の組換え価の推定値とその分散の算出方法を定式化した。推定方法はいずれの場合も、すべて最尤法を用いた。また、後代の分離結果における適合度の検定には、従来の χ^2 法とともに赤池情報量規準AICを用いた。

これらの開発した理論に基づき、実際にスギにおける胚致死遺伝子を検出した。利用した標識遺伝子は、優性のヨレ遺伝子だけであるため、検出された胚致死遺伝子もこの遺伝子座の近傍のものに限られた。また、

検出された胚致死遺伝子相互間の対立性は必ずしも明確ではなかったが、明らかに違う胚致死遺伝子と推定することは可能なものがあった。

具体例を挙げると、園芸品種のヨレスギおよび黄金スギに胚致死遺伝子が保有されており、前者では特に優性のヨレ遺伝子と相引連鎖で保有されていることが明らかとなった。また、遺伝母材料としてクローン化されているミドリスギ(5)にもヨレスギの保有する胚致死遺伝子とは違う胚致死遺伝子が保有されていることが判明した。さらに、スギ精英樹からも胚致死遺伝子を検出したが、小川1号にはヨレスギの保有する胚致死遺伝子と同じ遺伝子が、また、大正5号および三好5号にはヨレ遺伝子座の近傍にヨレスギの保有する胚致死遺伝子とは違う胚致死遺伝子が、それぞれヘテロで保有されていることを実証した。

謝 辞

本論文のとりまとめに際しては、この研究の最初から常に懇切な指導と有益な助言をいただいた筑波大学農林学系教授大庭喜八郎博士に厚くお礼を申し上げます。

本論文に懇篤なる助言をいただき、校閲の労をおとりいただいた九州大学農学部教授（現、九州短期大学学長）宮島寛博士、同教授土井良宏博士ならびに同教授大村武博士に、また、最尤法やシミュレーションの適用にあたって有益な助言をいただいた国立遺伝学研究所応用遺伝部応用第2研究室長（現、同遺伝実験生物保存センター教授）井山審也博士に感謝いたします。

さらに、貴重な実験材料とデータを快く提供していただいた、林業試験場造林部元遺伝育種第2研究室長福原植勝氏ならびに同遺伝育種第3研究室長（現、森林総合研究所森林環境部種生態研究室長）横山敏孝氏、論文の執筆に際し多くの便宜をはかっていただいた同遺伝育種第1研究室主任研究官（現、森林総合研究所生物機能開発部遺伝分析研究室長）村井正文博士ならびに同遺伝育種第4研究室研究員（現、森林総合研究所生物機能開発部生態遺伝研究室主任研究官）白石進博士、実験の遂行にあたり交配、種子採取、播種および育苗に協力をいただいた同遺伝育種第2研究室主任研究官（現、森林総合研究所企画調整部実験林室長）菊池秀夫氏ならびに放射線育種場放射線育種法第2研究室研究員（現、関東林木育種場育種第2研究室長）近藤禎二博士、の各位に感謝します。

なお本論文は、旧林業試験場造林部（現、森林総合研究所）に在職中の1986年、九州大学農学部に学位論文として提出するために執筆していたものであるが、公刊の時宜を逃し発表が延び延びになっていたものである。今回、林木育種場研究報告の中に収録される機会が与えられるに際し、便宜を図っていただいた関東林木育種場育種課長栄花茂博士にお礼を申し上げます。

引用文献

- 1) 赤池弘次：情報量規準AICとは何か —その意味と将来への展望—, 数理科学, **153**, 5~11, (1976)
- 2) 赤池弘次：統計的検定の新しい考え方, 数理科学, **198**, 51~57, (1979)
- 3) 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)
- 4) 赤池弘次：統計とエントロピー, 数学セミナー, **253**, 2~12, (1982)
- 5) AKAIKE H.: Information theory and extension of the maximum likelihood principle, 2nd International Symposium on Information Theory (267—281), Petrov, B.N. and Csáki, F. eds., Akadémiai Kiadó, Budapest, (1973)
- 6) 千葉 茂：スギ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)
- 7) ELDERTON, W.P.: Tables for testing the goodness of fit of theory to observation. *Bimetrika*, **1**, 155—163, (1901)
- 8) FISHER, R.A.: 研究者のための統計的方法(遠藤健児, 鍋谷清治 共訳), 森北出版, 東京, 326pp. (1970)
- 9) FISHER, R.A. and BALMUKAND, B.: The estimation of linkage from the offspring of selfed heterozygotes, *J. Genet.*, **20**, 79—92, (1928)
- 10) 廣野好彦：致死遺伝子(生理形質と量的形質 p.215~235, 木原均監修, 高橋隆生編集), 裳華房, 東京, 505pp., (1976)
- 11) 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)
- 12) 河崎久男・大庭喜八郎：標識遺伝子と胚致死遺伝子の連鎖の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)
- 13) 河崎久男：赤池情報量規準AICによる適合度検定の方法の紹介, 林木の育種, 特別号, 37~41, (1985)
- 14) 河崎久男・黒丸 亮・大庭喜八郎：情報量規準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)
- 15) 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)
- 16) KOSKI, V.: Embryonic lethals of *Picea abies* and *Pinus sylvestris*, *Com. Inst. For. Fenniae*, **75**, 1—30, (1971)
- 17) MATHER, K.: Measurement of linkage in heredity (Rep.), Methuen, London, 149pp., (1963)
- 18) MORTON, N. E., CROW, J. F. and MULLER, H. J.: An estimate of the mutational damage in man from data on consanguineous marriages, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, **42**, 855—863, (1956)
- 19) 実森一郎：ヨレスギの交配試験, 昭和46年度林木育種研究発表会講演集, 56~59, (1971)
- 20) 大庭喜八郎・村井正文：スギの白子苗および淡緑色苗を生ずる劣性遺伝子, 日林誌, **53**, 177~180, (1971)
- 21) 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)
- 22) 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との連鎖, 日林誌, **56**, 276~281, (1974)

- 23) 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)
- 24) 大庭喜八郎・河崎久男・福原橋勝：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)
- 25) OHBA, K., IWAKAWA, M., OKADA, Y. and MURAI, M. : Paternal transmission of a plastid anomaly in some reciprocal crosses of sugi *Cryptomeria japonica* D. Don., *Silvae Genet.*, **20**, 101–107, (1971)
- 26) 坂元慶行・石黒真木夫・北川源四郎：情報量統計学, 共立出版, 東京, 236pp., (1983)
- 27) SORENSEN, F. : Linkage between marker genes and embryonic lethal factors may cause disturbed segregation ratios, *Silvae Genet.*, **16**, 132–134, (1967)
- 28) SORENSEN, F. : Embryonic genetic load in coastal Douglas fir *Pseudotsuga menziesii* var. *Menziesii*, *Amer. Nat.*, **103**, 389–397, (1969)
- 29) STUART, A. : Too good to be true ?, *Applied Stat.*, **3**, 29–32, (1954)
- 30) 田口亮平：植物生理学大要, 養賢堂, 東京, 351pp., (1979)
- 31) 竹内 啓：数理統計学, 東洋経済新報, 東京, 373pp., (1963)
- 32) 田中義麿：基礎遺伝学(改訂版), 裳華房, 東京, 382pp., (1975)
- 33) 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)
- 34) 横山敏孝：スギの自殖不稔の主因, 日林誌, **59**, 389～390, (1977)

Study on Detection Method of Embryonic Lethal Gene in Sugi, *Cryptomeria japonica*

Hisao KAWASAKI⁽¹⁾

Summary

Detection method of embryonic lethal genes was established using marker gene at first. In this method both selfed and crossed progenies, both dominant and recessive genes can be used as experimental materials. Embryonic lethal genes were detected from the distorted segregation ratio of the marker character. This procedure is the same as conventional linkage test or genetic analysis. In the case of distorted segregation ratio in selfed or crossed progenies of heterozygote of marker gene, estimating method of recombination value and its variance between a marker gene and an embryonic lethal gene was formulated. The maximum likelihood was used in all estimating methods. And both AKAIKE Information Criterion (AIC) and the conventional Chi-square method were adopted in the goodness fit tests in segregated progenies.

Embryonic lethal genes in sugi were detected using the established methods. As the marker gene used was a dominant gene which results twisted leaf-form, the embryonic lethal genes could be detected only near this locus. The result of allelism test between these embryonic lethal genes was not clear, but indicated them as different genes.

Yore-sugi and Wogon-sugi, ornamental varieties, were clarified to retain the embryonic lethal genes. The former retained it with linkage of a dominant twisted leaf-form gene at coupling phase. The latter, which is useful genetic material, retained the different embryonic lethal gene from that of Yore-sugi. Furthermore, some of sugi plus trees were clarified to retain the embryonic lethal genes. Ogawa 1 retained the same one of Yore-sugi. Taisho 5 and Miyoshi 5 retained it near the locus of dominant twisted leaf-form gene and it was different from that of Yore-sugi. These plus trees were heterozygous for the embryonic lethal genes.

(1) : Kanto Forest Tree Breeding Institute

補 注

#1: $f(n) = 1 - (\frac{3}{4})^n$ の根拠

メンデルの法則と二項定理による定式化とは別に、ここでは以下に示すように漸化式の問題として定式化した。すなわち、1個の致死遺伝子を保有する個体の自殖後代において $\frac{1}{4}$ 相当数が致死にいたることが明か（Table 1, 2）なので、 i 個の独立な致死遺伝子を保有する個体の自殖後代における致死個体の相対頻度は、直観的に、次の式によって表せる。

$$f(i) = f(i-1) + \frac{1}{4}(1 - f(i-1)) \cdots \cdots \textcircled{1}$$

$$(i = 1, 2, \cdots, n)$$

$$\text{ただし, } f(0) = 0 \cdots \cdots \textcircled{2}$$

すなわち、 i 個目の致死遺伝子による自殖後代における致死個体の相対頻度 $f(i)$ は、 $(i-1)$ 個目までの致死遺伝子による致死個体の相対頻度 $f(i-1)$ [①式の右辺第1項] と $(i-1)$ 個目までの致死遺伝子によっても致死にいたらなかった個体のうちの $\frac{1}{4}$ 相当数 [①式の右辺第2項] の和であり、当然、致死遺伝子を保有しない個体の場合には、この相対頻度は0 [②式] である。これら、①、②式から一般項 $f(n)$ を以下のように求めれば、これが $f(n) = 1 - (\frac{3}{4})^n$ となる。

いま、 $a_i = f(i) - \alpha$, ($i = 1, 2, \cdots, n$) とおく。ここに、 α は任意定数である。この時、 $f(i) = a_i + \alpha$ および $f(1) = a_1 + \alpha$ である。そうすると①式は

$$a_i + \alpha = a_{i-1} + \alpha + \frac{1}{4}(1 - a_{i-1} - \alpha)$$

$$= \frac{3}{4}a_{i-1} + (\frac{1}{4} + \frac{3}{4}\alpha)$$

したがって、

$$a_i = \frac{3}{4}a_{i-1} + (\frac{1}{4} - \frac{1}{4}\alpha) \cdots \cdots \textcircled{3}$$

③式において、 α は任意定数だから $\alpha = 1$ とおけば

$$a_i = \frac{3}{4}a_{i-1} \cdots \cdots \textcircled{4}$$

④式は、初項 $a_1 = f(1) - 1$ 、公比 $\frac{3}{4}$ の等比数列である。

したがって、一般項 $a_n = f(n) - 1$ は

$$f(n) - 1 = (f(1) - 1)(\frac{3}{4})^{n-1}$$

すなわち、

$$f(n) = 1 + (f(1) - 1)(\frac{3}{4})^{n-1} \cdots \cdots \textcircled{5}$$

一方、①、②式より

$$f(1) = f(0) + \frac{1}{4}(1 - f(0))$$

$$= \frac{1}{4}$$

であるから、これを⑤式に代入すると、一般項 $f(n)$ を求めることができる。

#2 : AICの定義

AICは次式によって定義される。

$$AIC = (-2) \times \log_e (\text{最大尤度}) + 2 \times (\text{自由パラメータ数})$$

この式を実際に適用する場合、第 1 項の対数尤度部分は、組換価を算出するための式を求める過程で確定するので、これを (-2) 倍したものに、この時のパラメータ数を 2 倍して加えればそのモデルにおける AIC が得られる。

#3 : Formula 1, 2 の算出過程

推定値を求める式 (Formula 1) の算出

Table 2 から、この時の対数尤度 L は次式によって与えられる。

$$L = a \log_e \frac{2+P}{3} + b \log_e \frac{1-P}{3} + \text{Const.} \dots\dots\dots \textcircled{1}$$

$$\text{ただし, Const.} = \log_e \left(\frac{n!}{a!b!} \right)$$

①式をパラメータを含む部分と定数部分に分割して表せば

$$L = a \log_e (2+P) + b \log_e (1-P) + \text{定数} \dots\dots\dots \textcircled{2}$$

したがって、尤度方程式 $\frac{dL}{dP} = 0$ は

$$\begin{aligned} \frac{dL}{dP} &= \frac{a}{2+P} + \frac{-b}{1-P} \\ &= \frac{1}{(2+P)(1-P)} [a(1-P) - b(2+P)] = 0 \dots\dots\dots \textcircled{3} \end{aligned}$$

③式の分子から、 $P \neq -2$, $P \neq 1$ の条件のもとで、

$$a(1-P) - b(2+P) = a - 2b - P(a+b) = 0$$

$$\therefore P = \frac{a-2b}{n} \dots\dots\dots \text{(Formula 1)}$$

推定値の分散を求める式 (Formula 2) の算出

Table 2 から、FISHER 情報量は I_P は次式によって与えられる。

$$\begin{aligned} I_P &= -\frac{1}{3}(2+P) \frac{d^2}{dP^2} \log_e \left\{ \frac{1}{3}(2+P) \right\} - \frac{1}{3}(1-P) \frac{d^2}{dP^2} \log_e \left\{ \frac{1}{3}(1-P) \right\} \\ &= -\frac{1}{3}(2+P) \frac{d}{dP} \frac{1}{2+P} - \frac{1}{3}(1-P) \frac{d}{dP} \frac{-1}{1-P} \\ &= -\frac{1}{3}(2+P) \frac{-1}{(2+P)^2} - \frac{1}{3}(1-P) \frac{-1}{(1-P)^2} \\ &= \frac{1}{3(2+P)} + \frac{1}{3(1-P)} \\ &= \frac{1}{3(2+P)(1-P)} \{ (1-P) + (2+P) \} \\ &= \frac{1}{(2+P)(1-P)} \end{aligned}$$

$$\frac{1}{V_P} = n I_P \text{ より}$$

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

#4: V_P を $4P$ で割って V_P を求める根拠

いま、標本から推定される組換え価の推定値とこの真値をそれぞれ $\sqrt{P}$ および $\sqrt{\psi}$ と表す。標本数 n がある程度大きいとき、 $\sqrt{P}$ と $\sqrt{\psi}$ の関係は、[解析補助] に示すように①式によって表せる。

[解析補助]

まず、

$$f(\psi) = \sqrt{P} - \sqrt{\psi}$$

とおくと、

$$f'(\psi) = -\frac{1}{2\sqrt{\psi}}$$

$$f''(\psi) = \frac{1}{4\psi\sqrt{\psi}}$$

である。

ここで、 $f(\psi)$ を P のまわりで 2 次の項まで TAYLOR 展開すると

$$\begin{aligned} f(P) &= f(\psi) + f'(\psi)(P - \psi) + \frac{f''(\psi)}{2!}(P - \psi)^2 \\ &= (\sqrt{P} - \sqrt{\psi}) - \frac{1}{2\sqrt{\psi}}(P - \psi) + \frac{1}{8\psi\sqrt{\psi}}(P - \psi)^2 \end{aligned}$$

となる。

P の値が ψ に近いとき、 P , ψ いずれも $0 \leq P$, $\psi \leq 1$ であるから、上式の 3 項目は無視できる。また、 $f(\psi) = \sqrt{P} - \sqrt{\psi}$ において、 ψ に P を代入すれば $f(P) = 0$ である。

したがって、上式は

$$0 = (\sqrt{P} - \sqrt{\psi}) - \frac{1}{2\sqrt{\psi}}(P - \psi)$$

すなわち、

$$\sqrt{P} - \sqrt{\psi} = \frac{(P - \psi)}{2\sqrt{\psi}} \dots\dots\dots \textcircled{1}$$

が導かれる (以上、補助解析終り)。

ところで、一般に統計量 $t(X)$ の分散は

$$V\{t(X)\} = E\{t^2(X)\} - [E\{t(X)\}]^2 \dots\dots\dots (*)$$

と表せるので、これを①式に適用すれば

$$V_P = V(\sqrt{P})$$

$$= V\{(\sqrt{P} - \sqrt{\psi})\} \dots \text{(真値を定数とみなせば、変数から定数を引いても変数の分散は不変である。)}$$

$$= V\{[(P - \psi)/(2\sqrt{\psi})]\}$$

$$= E\{[(P - \psi)/(2\sqrt{\psi})]^2\} - [E\{(P - \psi)/(2\sqrt{\psi})\}]^2 \dots\dots\dots \text{(この式の第2項は0が期待される。)}$$

$$= E\{(P - \psi)^2/(4\psi)\}$$

$$= E\{(P - E(P))^2\}/(4\psi) \dots\dots\dots ((*) \text{ 式より分子は } P \text{ の分散そのものである。})$$

$$= V(P)/(4\psi)$$

となる。分子の組換え価の真値 ψ に推定値 P を代入すれば、

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

を導くことができる。

#5: Formula 7, 8 の算出過程

推定値を求める式 (Formula 7) の算出

Table 4 から, パラメータに関する対数尤度Lは次式によって与えられる。

$$L = a \log_e \frac{1}{3} (2\sqrt{P} - P) + b \log_e \frac{2}{3} (1 - \sqrt{P} + P) + c \log_e \frac{1}{3} (1 - P)$$

したがって, 尤度方程式 $\frac{dL}{dP} = 0$ は

$$\begin{aligned} \frac{dL}{dP} &= a \frac{\frac{1}{\sqrt{P}} - 1}{2\sqrt{P} - P} + b \frac{\frac{-1}{2\sqrt{P}} + 1}{1 - \sqrt{P} + P} + c \frac{-1}{1 - P} \\ &= a \frac{1 - \sqrt{P}}{P(2 - \sqrt{P})} + b \frac{-1 + 2\sqrt{P}}{2\sqrt{P}(1 - \sqrt{P} + P)} - c \frac{1}{1 - P} \\ &= \frac{1}{2P(2 - \sqrt{P})(1 - P)(1 - \sqrt{P} + P)} \{ 2a(1 - \sqrt{P})(1 - P)(1 - \sqrt{P} + P) \\ &\quad + b(-1 + 2\sqrt{P})\sqrt{P}(2 - \sqrt{P})(1 - P) - 2cP(2 - \sqrt{P})(1 - \sqrt{P} + P) \} \\ &= 0 \end{aligned}$$

上式の分子から, $0 < P < 1$ の条件のもとで,

$$\begin{aligned} 2a(1 - 2\sqrt{P} + P + P\sqrt{P} - 2P^2 + P^2\sqrt{P}) + b(-2\sqrt{P} + 5P - 5P^2 + 2P^2\sqrt{P}) \\ - 2c(2P - 3P\sqrt{P} + 3P^2 - P^2\sqrt{P}) = 0 \end{aligned}$$

これを整理すると,

$$\begin{aligned} P^2\sqrt{P}(2a + 2b + 2c) + P^2(-4a - 5b - 6c) + P\sqrt{P}(2a + 6c) + P(2a + 5b - 4c) \\ + \sqrt{P}(-4a - 2b) + 2a = 0 \end{aligned}$$

ここで, $\sqrt{P} = Q$ とおくと

$$\begin{aligned} (2a + 2b + 2c)Q^5 + (-4a - 5b - 6c)Q^4 + (2a + 6c)Q^3 + (2a + 5b - 4c)Q^2 \\ + (-4a - 2b)Q + 2a = 0 \dots\dots\dots \text{(Formula 7)} \end{aligned}$$

推定値の分散を求める式 (Formula 8) の算出

Table 4 から, PのFISHER情報量 I_P は次式によって与えられる。

$$\begin{aligned} I_P &= -\frac{1}{3}\sqrt{P}(2 - \sqrt{P}) \frac{d^2}{dP^2} \log_e \frac{1}{3} P(2 - P) - \frac{2}{3}(1 - \sqrt{P} + P) \frac{d^2}{dP^2} \log_e \frac{2}{3} (1 - \sqrt{P} + P) \\ &\quad - \frac{1}{3}(1 - P) \frac{d^2}{dP^2} \log_e \frac{1}{3} (1 - P) \\ &= -\frac{1}{3}\sqrt{P}(2 - \sqrt{P}) \frac{d}{dP} \frac{1 - \sqrt{P}}{2P - P\sqrt{P}} - \frac{2}{3}(1 - \sqrt{P} + P) \frac{d}{dP} \frac{-1 + 2\sqrt{P}}{2\sqrt{P}(1 - \sqrt{P} + P)} \\ &\quad - \frac{1}{3}(1 - P) \frac{d}{dP} \frac{-1}{1 - P} \\ &= -\frac{1}{3}\sqrt{P}(2 - \sqrt{P}) \frac{\frac{-1}{2\sqrt{P}}(2P - P\sqrt{P}) - (1 - \sqrt{P})(2 - \frac{3}{2}\sqrt{P})}{P^2(2 - \sqrt{P})^2} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
& -\frac{2}{3}(1-\sqrt{P}+P)\frac{\frac{1}{\sqrt{P}}(2\sqrt{1-P}-2P+2P\sqrt{P})-(-1+2\sqrt{P})(\frac{1}{\sqrt{P}}-2+3\sqrt{P})}{4P(1-\sqrt{P}+P)^2} \\
& -\frac{1}{3}(1-P)\frac{-1}{(1-P)^2} \\
& = -\frac{1}{3}\sqrt{P}(2-\sqrt{P})\frac{-(2P-P\sqrt{P})-2\sqrt{P}(1-\sqrt{P})(2-\frac{3}{2}\sqrt{P})}{2\sqrt{P}P^2(2-\sqrt{P})^2} \\
& -\frac{2}{3}(1-\sqrt{P}+P)\frac{(2\sqrt{P}-2P+2P\sqrt{P})-(-1+2\sqrt{P})(1-2\sqrt{P}+3P)}{4P\sqrt{P}(1-\sqrt{P}+P)^2}+\frac{1}{3(1-P)} \\
& = \frac{(2P-P\sqrt{P}+(1-\sqrt{P})(4\sqrt{P}-3P))-(2\sqrt{P}-2P+2P\sqrt{P})-(-1+2\sqrt{P})(1-2\sqrt{P}+3P)}{6P^2(2-\sqrt{P})} \\
& +\frac{1}{3(1-P)} \\
& = \frac{4\sqrt{P}-5P+2P\sqrt{P}}{6P^2(2-\sqrt{P})}-\frac{1-2\sqrt{P}+5P-4P\sqrt{P}}{6P\sqrt{P}(1-\sqrt{P}+P)}+\frac{1}{3(1-P)} \\
& = \frac{1}{6P^2(2-\sqrt{P})(1-P)(1-\sqrt{P}+P)}\{(1-P)(1-\sqrt{P}+P)(4\sqrt{P}-5P+2P\sqrt{P}) \\
& -\sqrt{P}(2-\sqrt{P})(1-P)(1-2\sqrt{P}+5P-4P\sqrt{P})+2P^2(2-\sqrt{P})(1-\sqrt{P}+P)\}
\end{aligned}$$

以下、最終的に

$$\begin{aligned}
I_p &= \frac{2\sqrt{P}-4P-3P\sqrt{P}+14P^2-7P^2\sqrt{P}}{6P^2(2-\sqrt{P})(1-P)(1-\sqrt{P}+P)} \\
V_p &= \frac{1}{nI_p} \\
&= \frac{6P\sqrt{P}(2-\sqrt{P})(1-P)(1-\sqrt{P}+P)}{(2-4\sqrt{P}-3P+14P\sqrt{P}-7P^2)n} \dots\dots\dots \text{(Formula 8)} \\
V_p &= \frac{V_p}{4P} \\
&= \frac{3\sqrt{P}(2-\sqrt{P})(1-P)(1-\sqrt{P}+P)}{2(2-4\sqrt{P}-3P+14P\sqrt{P}-7P^2)n}
\end{aligned}$$

#6: Formula 9, 10の算出過程

推定値を求める式 (Formula 9) の算出

Table 5 から, パラメータに関する対数尤度Lは次式によって与えられる。

$$\begin{aligned}
L &= a_1 \log_e \frac{\sqrt{P}(2-\sqrt{P})}{2+P} + a_2 \log_e \frac{2P}{2+P} + a_3 \log_e \frac{2(1-\sqrt{P})^2}{2+P} + a_4 \log_e \frac{2\sqrt{P}(1-\sqrt{P})}{2+P} \\
&= (a_1+a_4) \log_e \sqrt{P} + a_1 \log_e (2-\sqrt{P}) + a_2 \log_e P + (2a_3+a_4) \log_e (1-\sqrt{P}) - N \log_e (2+P) + \text{定数}
\end{aligned}$$

ただし, $N=a_1+a_2+a_3+a_4$

したがって, 尤度方程式 $\frac{dL}{dP} = 0$ は

$$\begin{aligned}
\frac{dL}{dP} &= (a_1 + a_4) \frac{1}{\sqrt{P}} + a_1 \frac{-1}{2 - \sqrt{P}} + a_2 \frac{1}{P} + (2a_3 + a_4) \frac{-1}{1 - \sqrt{P}} - N \frac{1}{2 + P} \\
&= \frac{a_1 + a_4}{2P} - \frac{a_1}{2\sqrt{P}(2 - \sqrt{P})} + \frac{a_2}{P} - \frac{2a_3 + a_4}{2\sqrt{P}(1 - \sqrt{P})} - \frac{N}{2 + P} \\
&= \frac{1}{2P(1 - \sqrt{P})(2 - \sqrt{P})(2 + P)} \{ (a_1 + 2a_2 + a_4)(1 - \sqrt{P})(2 - \sqrt{P})(2 + P) \\
&\quad - a_1\sqrt{P}(1 - \sqrt{P})(2 + P) - (2a_3 + a_4)\sqrt{P}(2 - \sqrt{P})(2 + P) - 2NP(1 - \sqrt{P})(2 - \sqrt{P}) \} \\
&= 0
\end{aligned}$$

上式の分子から、 $0 < P < 1$ の条件のもとで、

$$\begin{aligned}
&(a_1 + 2a_2 + a_4)(4 - 6\sqrt{P} + 4P - 3P\sqrt{P} + P^2) - a_1(2\sqrt{P} - 2P + P - 5P\sqrt{P} - P^2) \\
&\quad - (2a_3 + a_4)(4\sqrt{P} - 2P + 2P\sqrt{P} - P^2) - 2N(2P - 3P\sqrt{P} + P) = 0
\end{aligned}$$

これを整理すると、

$$P\sqrt{P}(2a_1 + 2a_3 + a_4) + P(2a_1 + 4a_2 + 2a_4) + \sqrt{P}(-8a_1 - 12a_2 - 8a_3 - 10a_4) + (4a_1 + 8a_2 + 4a_4) = 0$$

ここで、 $\sqrt{P} = Q$ とおくと

$$(2a_1 + 2a_3 + a_4)Q^3 + (2a_1 + 4a_2 + 2a_4)Q^2 + (-8a_1 - 12a_2 - 8a_3 - 10a_4)Q + (4a_1 + 8a_2 + 4a_4) = 0$$

..... (Formula 9)

推定値の分散を求める式 (Formula 10) の算出

Table 5 から、P の FISHER 情報量 I_P は次式によって与えられる。

$$\begin{aligned}
I_P &= \frac{\sqrt{P}(2 - \sqrt{P})}{2 + P} \frac{d^2}{dP^2} \log_e \frac{\sqrt{P}(2 - \sqrt{P})}{2 + P} - \frac{2P}{2 + P} \frac{d^2}{dP^2} \log_e \frac{2P}{2 + P} \\
&\quad - \frac{2(1 - \sqrt{P})^2}{2 + P} \frac{d^2}{dP^2} \log_e \frac{2(1 - \sqrt{P})^2}{2 + P} - \frac{2\sqrt{P}(1 - \sqrt{P})}{2 + P} \frac{d^2}{dP^2} \log_e \frac{2\sqrt{P}(1 - \sqrt{P})}{2 + P}
\end{aligned}$$

この式の第 1, 2, 3, 4 項を順に I_1, I_2, I_3, I_4 とすれば、

$$\begin{aligned}
I_1 &= -\frac{\sqrt{P}(2 - \sqrt{P})}{2 + P} \frac{d}{dP} \left[\frac{2 + P}{\sqrt{P}(2 - \sqrt{P})} \{ (2\sqrt{P} - P)'(2 + P)^{-1} + (2\sqrt{P} - P)((2 + P)^{-1})' \} \right] \\
&= -\frac{\sqrt{P}(2 - \sqrt{P})}{2 + P} \frac{d}{dP} \left[\frac{2 + P}{\sqrt{P}(2 - \sqrt{P})} \left\{ \frac{1}{\sqrt{P}} - 1 - \frac{2\sqrt{P} - P}{(2 + P)^2} \right\} \right] \\
&= -\frac{\sqrt{P}(2 - \sqrt{P})}{2 + P} \frac{d}{dP} \left[\frac{2 - 2\sqrt{P} - P}{(2 - \sqrt{P})(2P + P^2)} \right] \\
&= -\frac{\sqrt{P}(2 - \sqrt{P})}{2 + P} \left[\frac{\left(\frac{-1}{\sqrt{P}} - 1 \right) \{ (2 - \sqrt{P})(2P + P^2) \} - (2 - 2\sqrt{P} - P) \{ (2 + P)(2 - \sqrt{P}) + (2P + P^2) \left(\frac{-1}{2\sqrt{P}} \right) \}}{(2 - \sqrt{P})(2P + P^2)^2} \right]
\end{aligned}$$

以下、最終的に

$$I_1 = \frac{16\sqrt{P} - 20P + 24P\sqrt{P} - 20P^2 + 4P^2\sqrt{P} + 3P^3}{2P^2(2 - \sqrt{P})(2 + P)^3}$$

$$I_2 = -\frac{2P}{2 + P} \frac{d}{dP} \left[\frac{2 + P}{2P} \{ 2(2 + P)^{-1} - 2P(2 + P)^{-2} \} \right]$$

$$\begin{aligned}
&= -\frac{2P}{2+P} \frac{d}{dP} \left[\frac{2+P}{2P} \left\{ \frac{2(2+P)-2P}{(2+P)^2} \right\} \right] \\
&= -\frac{2P}{2+P} \frac{d}{dP} \left[\frac{2}{P(2+P)} \right] \\
&= -\frac{2P}{2+P} \left[\frac{-2(2+P)}{\{P(2+P)\}^2} \right] \\
&= \frac{4(2+P)}{P(2+P)^3}
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
I_3 &= -\frac{2(1-\sqrt{P})^2}{2+P} \frac{d}{dP} \left[\frac{2+P}{2(1-\sqrt{P})^2} \left\{ (2(1-\sqrt{P})^2)'(2+P)^{-1} + 2(1-\sqrt{P})^2((2+P)^{-1})' \right\} \right] \\
&= -\frac{2(1-\sqrt{P})^2}{2+P} \frac{d}{dP} \left[\frac{2+P}{2(1-\sqrt{P})^2} \left\{ \frac{4(1-\sqrt{P})(-\frac{1}{2\sqrt{P}})}{2+P} - \frac{2(1-\sqrt{P})^2}{(2+P)^2} \right\} \right] \\
&= -\frac{2(1-\sqrt{P})^2}{2+P} \frac{d}{dP} \left[\frac{-2\sqrt{P}+P+P\sqrt{P}}{P(2+P)(1-\sqrt{P})^2} \right] \\
&= -\frac{2(1-\sqrt{P})^2}{2+P} \left[\frac{\left(\frac{-1}{\sqrt{P}} + 1 + \frac{3\sqrt{P}}{2} \right) \{ (2P+P^2)(1-\sqrt{P})^2 \} - (-2\sqrt{P}+P+P\sqrt{P}) \{ (2+2P)(1-\sqrt{P})^2 + (2P+P^2)2(1-\sqrt{P}) \left(\frac{-1}{2\sqrt{P}} \right) \}}{(2P+P^2)(1-\sqrt{P})^2} \right]
\end{aligned}$$

以下、最終的に

$$I_3 = \frac{-4\sqrt{P} + 16P - 24P\sqrt{P} + 22P^2 - 13P^2\sqrt{P} + 3P^3\sqrt{P}}{P^2(1-\sqrt{P})^2(2+P)^3}$$

$$\begin{aligned}
I_4 &= -\frac{2\sqrt{P}(1-\sqrt{P})}{2+P} \frac{d}{dP} \left[\frac{2+P}{2\sqrt{P}(1-\sqrt{P})} \left\{ 2(\sqrt{P}-P)'(2+P)^{-1} + 2(\sqrt{P}-P)((2+P)^{-1})' \right\} \right] \\
&= -\frac{2\sqrt{P}(1-\sqrt{P})}{2+P} \frac{d}{dP} \left[\frac{2+P}{2\sqrt{P}(1-\sqrt{P})} \left\{ \frac{\frac{1}{\sqrt{P}}-2}{2+P} - \frac{2(\sqrt{P}-P)}{(2+P)^2} \right\} \right] \\
&= -\frac{2\sqrt{P}(1-\sqrt{P})}{2+P} \frac{d}{dP} \left[\frac{2-4\sqrt{P}-P}{2P(2+P)(1-\sqrt{P})} \right] \\
&= -\frac{2\sqrt{P}(1-\sqrt{P})}{2+P} \left[\frac{\left(-\frac{2}{\sqrt{P}} - 1 \right) \{ (4P+2P^2)(1-\sqrt{P}) \} - (2-4\sqrt{P}-P) \{ (4+4P)(1-\sqrt{P}) + (4P+2P^2) \left(-\frac{1}{2\sqrt{P}} \right) \}}{(4P+2P^2)(1-\sqrt{P})^2} \right]
\end{aligned}$$

以下、最終的に

$$I_4 = \frac{8\sqrt{P} - 20P + 24P\sqrt{P} - 20P^2 + 14P^2\sqrt{P} - 3P^3}{2(1-\sqrt{P})P^2(2+P)^3}$$

以上から, I_p は

$$I_p = I_1 + I_2 + I_3 + I_4$$

$$\begin{aligned} &= \frac{\sqrt{P} (16 - 12\sqrt{P} - 12P + 12P\sqrt{P} - 12P^2 + 9P^2\sqrt{P} - P^3)}{2P^2(2+P)^3(1-\sqrt{P})^2(2-\sqrt{P})} \\ &= \frac{\sqrt{P} (1 - \sqrt{P}) (16 + 4\sqrt{P} - 8P + 4P\sqrt{P} - 8P^2 + P^2\sqrt{P})}{2P^2(2+P)^3(1-\sqrt{P})^2(2-\sqrt{P})} \\ &= \frac{\sqrt{P} \{ (16 - 8P - 8P^2) + \sqrt{P} (4 + 4P + P^2) \}}{2P^2(2+P)^3(1-\sqrt{P})(2-\sqrt{P})} \\ &= \frac{\sqrt{P} \{ 8(2+P)(1-P) + \sqrt{P} (2+P)^2 \}}{2P^2(2+P)^3(1-\sqrt{P})(2-\sqrt{P})} \\ &= \frac{8\sqrt{P} (1-P) + P(2+P)}{2P^2(2+P)^2(1-\sqrt{P})(2-\sqrt{P})} \end{aligned}$$

$$V_p = \frac{1}{NI_p}$$

$$\begin{aligned} &= \frac{2P^2(2+P)^2(1-\sqrt{P})(2-\sqrt{P})}{\{ 8\sqrt{P}(1-P) + P(2+P) \} N} \\ &= \frac{2P\sqrt{P}(2+P)^2(1-\sqrt{P})(2-\sqrt{P})}{\{ 8(1-P) + \sqrt{P}(2+P) \} N} \dots\dots\dots \text{(Formula 10)} \end{aligned}$$

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

$$= \frac{\sqrt{P} (2+P)^2(1-\sqrt{P})(2-\sqrt{P})}{2 \{ 8(1-P) + \sqrt{P}(2+P) \} N}$$

#7: Formula 11, 12の算出過程

推定値を求める式 (Formula 11) の算出

Table 7 から, パラメータに関する対数尤度 L は次式によって与えられる。

$$L = a \log_e \frac{1+P}{3} + b \log_e \frac{2-P}{3} + \text{定数}$$

したがって, 尤度方程式 $\frac{dL}{dP} = 0$ は

$$\begin{aligned} \frac{dL}{dP} &= \frac{a}{1+P} - \frac{b}{2-P} \\ &= \frac{1}{(1+P)(2-P)} \{ a(2-P) - b(1+P) \} \\ &= 0 \end{aligned}$$

上式の分子から, $P \neq -1$, $P \neq 2$ の条件のもとで,

$$2a - b - P(a+b) = 0$$

したがって,

$$P = \frac{2a-b}{n} \dots\dots\dots \text{(Formula 11)}$$

推定値の分散を求める式 (Formula 12) の算出

Table 7 から, P の FISHER 情報量 I_P は次式によって与えられる。

$$\begin{aligned} I_P &= -\frac{1+P}{3} \frac{d^2}{dP^2} \log_e \frac{1+P}{3} - \frac{2-P}{3} \frac{d^2}{dP^2} \log_e \frac{2-P}{3} \\ &= -\frac{1+P}{3} \frac{d}{dP} \frac{1}{1+P} - \frac{2-P}{3} \frac{d}{dP} \frac{-1}{2-P} \\ &= -\frac{1+P}{3} \frac{-1}{(1+P)^2} - \frac{2-P}{3} \frac{-1}{(2-P)^2} \\ &= \frac{1}{3(1+P)} + \frac{1}{3(2-P)} \\ &= \frac{1}{(1+P)(2-P)} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} V_P &= \frac{1}{nI_P} \\ &= \frac{(1+P)(2-P)}{n} \dots\dots\dots \text{(Formula 12)} \end{aligned}$$

#8: いわゆる制約のないモデルの最尤推定値について

Table 9 において, 4 つの表現型, $T.Dw.$, $T.dwdw$, $ttDw.$ および $ttdwdw$ の得られる期待確率をそれぞれ Pr_1 , Pr_2 , Pr_3 および Pr_4 とする。また, ここでは説明の便宜上, これらの実測数を順に a_1 , a_2 , a_3 および a_4 とする。

この時, 当然

$$Pr_1 + Pr_2 + Pr_3 + Pr_4 = 1$$

$$a_1 + a_2 + a_3 + a_4 = n$$

である。

このモデルにおける対数尤度 $L(Pr; a)$ は

$$L(Pr; a) = \sum a_i \log_e Pr_i + \log_e \frac{n!}{a_1! a_2! a_3! a_4!}$$

となる。ここで, LAGRANGE の未定乗数法を用い,

$$M(Pr, \lambda) = L(Pr; a) - \lambda (Pr_1 + Pr_2 + Pr_3 + Pr_4 - 1)$$

とおく。これを Pr_1 , Pr_2 , ..., Pr_4 および λ のそれぞれで微分して 0 とおくと

$$\frac{\partial M(Pr, \lambda)}{\partial Pr_i} = -\frac{a_i}{Pr_i} - \lambda = 0, \quad (i = 1, 2, \dots, 4) \dots\dots\dots \text{①}$$

$$\frac{\partial M(Pr, \lambda)}{\partial \lambda} = 1 - Pr_1 - Pr_2 - Pr_3 - Pr_4 = 0 \dots\dots\dots \text{②}$$

①式から

$$Pr_i = \frac{a_i}{\lambda}, \quad (i = 1, 2, \dots, 4)$$

が得られ、これを②式に代入すれば

$$1 - \frac{a_1 + a_2 + a_3 + a_4}{\lambda} = 1 - \frac{n}{\lambda} = 0$$

$$\therefore \lambda = n$$

この結果と①式より、

$$Pr_1 = \frac{a_1}{n}$$

である。

以上の理由から、Table 9の「制約のないモデル」において、各表現型の期待確率がそれぞれの実測数(a, b, cおよびd)を総観測数nで割ったものになっているのである。そして、赤池が指摘するように、このモデルではそれぞれの表現型が得られる期待確率の総和が1になるという条件以外には、いかなる制約も加えられていない。なお、上記の計算過程では、Table 9との関連から、 $i = 1, 2, \dots, 4$ として論議を進めたが、一般に $i = 1, 2, \dots, k$ としても $Pr_i = \frac{a_i}{n}$ が成り立つことは明かである。

#9 : Formula 13~14の算出過程

本文中でも指摘しているとおり、Table 9の5つのモデルで導入した3つのパラメータは、いずれも独立であるため、どのモデルにおいても同一のパラメータは、原則的には同じ値をもつ。しかし、ここでは確認のため5つのモデルすべてについて、それぞれのパラメータの最尤推定値およびその分散を求めるための式の算出過程を示す。ただし、以下に示す対数尤度は、すべて定数項を無視するものとする。

モデル1 : Table 9から、パラメータPに関する対数尤度 L_1 は次式によって与えられる。

$$L_1 = a \log_e \frac{1}{4} (2 + P) + b \log_e \frac{1}{4} (1 - P) + c \log_e \frac{1}{4} (1 - P) + d \log_e \frac{1}{4} P$$

したがって、尤度方程式 $\frac{dL_1}{dP} = 0$ は

$$\begin{aligned} \frac{dL_1}{dP} &= \frac{a}{2 + P} - \frac{b + c}{1 - P} + \frac{d}{P} \\ &= \frac{1}{P(2 + P)(1 - P)} \{ aP(1 - P) - (b + c)P(2 + P) + d(2 + P)(1 - P) \} = 0 \end{aligned}$$

上式の分子から、 $0 < P < 1$ の条件のもとで、

$$(-a - b - c - d)P^2 + (a - 2b - 2c - d)P + 2d = 0$$

これは、Pに関する2次方程式だから、

$$\begin{aligned} P &= \frac{-(a - 2b - 2c - d) \pm \sqrt{(a - 2b - 2c - d)^2 - 4(-a - b - c - d) \cdot 2d}}{2(-a - b - c - d)} \\ &= \frac{(a - 2b - 2c - d) \mp \sqrt{(a - 2b - 2c - d)^2 + 8nd}}{2n} \end{aligned}$$

分子第2項は明らかに第1項より大きく、Pは $0 < P < 1$ を満たさなければならないので、

$$P = \frac{(a - 2b - 2c - d) + \sqrt{(a - 2b - 2c - d)^2 + 8nd}}{2n} \dots\dots\dots \text{(Formula 13)}$$

PのFISER情報量 I_P は次式によって与えられる。

$$\begin{aligned}
I_p &= -\frac{2+P}{4} \frac{d^2}{dP^2} \log_e \frac{2+P}{4} - 2 \left(\frac{1-P}{4} \frac{d^2}{dP^2} \log_e \frac{1-P}{4} \right) - \frac{P}{4} \frac{d^2}{dP^2} \log_e \frac{P}{4} \\
&= -\frac{2+P}{4} \frac{d}{dP} \frac{1}{2+P} - 2 \left(\frac{1-P}{4} \frac{d}{dP} \frac{-1}{1-P} \right) - \frac{P}{4} \frac{d}{dP} \frac{1}{P} \\
&= -\frac{2+P}{4} \frac{-1}{(2+P)^2} - 2 \left(\frac{1-P}{4} \frac{-1}{(1-P)^2} \right) - \frac{P}{4} \frac{-1}{P^2} \\
&= \frac{1}{4(2+P)} + \frac{2}{4(1-P)} + \frac{1}{4P} \\
&= \frac{1}{4P(2+P)(1-P)} \{ P(1-P) + 2P(2+P) + (2+P)(1-P) \} \\
&= \frac{1+2P}{2P(2+P)(1-P)} \\
V_p &= \frac{1}{nI_p} = \frac{2P(2+P)(1-P)}{(1+2P)n} \dots\dots\dots \text{(Formula 14)} \\
V_p &= \frac{V_p}{4P} = \frac{(2+P)(1-P)}{2(1+2P)n}
\end{aligned}$$

モデル 2 : Table 9 から, パラメータ r に関する対数尤度 L_2 は次式によって与えられる。

$$L_2 = a \log_e \frac{3}{4} (1-r) + b \log_e \frac{3}{4} r + c \log_e \frac{1}{4} (1-r) + d \log_e \frac{1}{4} r$$

したがって, 尤度方程式 $\frac{dL_2}{dr} = 0$ は

$$\frac{dL_2}{dr} = \frac{-(a+c)}{1-r} + \frac{b+d}{r} = \frac{1}{r(1-r)} \{ -(a+c)r + (b+d)(1-r) \} = \frac{-nr+b+d}{r(1-r)} = 0$$

上式の分子から, $r \neq 0$, $r \neq 1$ の条件のもとで,

$$r = \frac{b+d}{n} \dots\dots\dots \text{(Formula 17)}$$

r の FISHER 情報量 I_r は次式によって与えられる。

$$\begin{aligned}
I_r &= -\frac{3(1-r)}{4} \frac{d^2}{dr^2} \log_e \frac{3(1-r)}{4} - \frac{3r}{4} \frac{d^2}{dr^2} \log_e \frac{3r}{4} - \frac{(1-r)}{4} \frac{d^2}{dr^2} \log_e \frac{r}{4} - \frac{r}{4} \frac{d^2}{dr^2} \log_e \frac{r}{4} \\
&= -\frac{3(1-r)}{4} \frac{d}{dr} \frac{-1}{1-r} - \frac{3r}{4} \frac{d}{dr} \frac{1}{r} - \frac{(1-r)}{4} \frac{d}{dr} \frac{-1}{1-r} - \frac{r}{4} \frac{d}{dr} \frac{1}{r} \\
&= -\frac{3(1-r)}{4} \frac{-1}{(1-r)^2} - \frac{3r}{4} \frac{-1}{r^2} - \frac{(1-r)}{4} \frac{-1}{(1-r)^2} - \frac{r}{4} \frac{-1}{r^2} \\
&= \frac{3}{4(1-r)} + \frac{3}{4r} + \frac{1}{4(1-r)} + \frac{1}{4r} \\
&= \frac{1}{4r(1-r)} \{ 3r + 3(1-r) + r + (1-r) \} \\
&= \frac{1}{r(1-r)} \\
V_r &= \frac{1}{nI_r} = \frac{r(1-r)}{n} \dots\dots\dots \text{(Formula 18)}
\end{aligned}$$

モデル 3 : Table 9 から, パラメータ P, r に関する対数尤度 L_3 は次式によって与えられる。

$$L_3 = a \log_e \frac{1}{3} (2+P)(1-r) + b \log_e (1-P)r + c \log_e \frac{1}{3} (1-P)(1-r) + d \log_e Pr$$

$$= a \log_e (2+P) + (b+c) \log_e (1-P) + d \log_e P + (a+c) \log_e (1-r) + (b+d) \log_e r$$

したがって, 尤度方程式 $\frac{\partial L_3}{\partial P} = 0$ および $\frac{\partial L_3}{\partial r} = 0$ の結果はそれぞれ (Formula 13), (Formula 17) に等しくなる。

一方, P の FISHER 情報量 I_P は次式によって与えられる。

$$I_P = -\frac{(2+P)(1-r)}{3} \frac{\partial^2}{\partial P^2} \log_e \frac{(2+P)(1-r)}{3} - (1-P)r \frac{\partial^2}{\partial P^2} \log_e (1-P)r$$

$$- \frac{(1-P)(1-r)}{3} \frac{\partial^2}{\partial P^2} \log_e \frac{(1-P)(1-r)}{3} - Pr \frac{\partial^2}{\partial P^2} \log_e Pr$$

$$= -\frac{(2+P)(1-r)}{3} \frac{\partial}{\partial P} \frac{1}{2+P} - (1-P)r \frac{\partial}{\partial P} \frac{-1}{1-P} - \frac{(1-P)(1-r)}{3} \frac{\partial}{\partial P} \frac{-1}{1-P} - Pr \frac{\partial}{\partial P} \frac{1}{P}$$

$$= -\frac{(2+P)(1-r)}{3} \cdot \frac{-1}{(2+P)^2} - (1-P)r \cdot \frac{-1}{(1-P)^2} - \frac{(1-P)(1-r)}{3} \cdot \frac{-1}{(1-P)^2} - Pr \cdot \frac{-1}{P^2}$$

$$= \frac{1-r}{3(2+P)} + \frac{r}{1-P} + \frac{1-r}{3(1-P)} + \frac{r}{P}$$

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

$$V_P = \frac{1}{nI_P} = \frac{P(2+P)(1-P)}{(P+2r)n} \dots\dots\dots \text{(Formula 14-2)}$$

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

ところが, r の FISHER 情報量 I_r は

$$I_r = -\frac{(2+P)(1-r)}{3} \frac{\partial^2}{\partial r^2} \log_e \frac{(2+P)(1-r)}{3} - (1-P)r \frac{\partial^2}{\partial r^2} \log_e (1-P)r$$

$$- \frac{(1-P)(1-r)}{3} \frac{\partial^2}{\partial r^2} \log_e \frac{(1-P)(1-r)}{3} - Pr \frac{\partial^2}{\partial r^2} \log_e Pr$$

$$= -\frac{(2+P)(1-r)}{3} \frac{\partial}{\partial r} \frac{-1}{1-r} - (1-P)r \frac{\partial}{\partial r} \frac{1}{r} - \frac{(1-P)(1-r)}{3} \frac{\partial}{\partial r} \frac{-1}{1-r} - Pr \frac{\partial}{\partial r} \frac{1}{r}$$

$$= -\frac{(2+P)(1-r)}{3} \cdot \frac{-1}{(1-r)^2} - (1-P)r \cdot \frac{-1}{r^2} - \frac{(1-P)(1-r)}{3} \cdot \frac{-1}{(1-r)^2} - Pr \cdot \frac{-1}{r^2}$$

$$= \frac{2+P}{3(1-r)} + \frac{1-P}{r} + \frac{1-P}{3(1-r)} + \frac{P}{r}$$

$$= \frac{1}{r(1-r)}$$

となり, V_r は (Formula 18) に等しくなる。

モデル 4 : Table 9 から, パラメータ P_l に関する対数尤度 L_4 は次式によって与えられる。

$$L_4 = a \log_e \frac{1}{4} (2+P_l) + b \log_e \frac{1}{12} (2+P_l) + c \log_e \frac{1}{4} (1-P_l) + d \log_e \frac{1}{12} (1-P_l)$$

したがって、尤度方程式 $\frac{dL_4}{dP_t} = 0$ は

$$\begin{aligned}\frac{dL_4}{dP_t} &= \frac{a+b}{2+P_t} - \frac{c+d}{1-P_t} \\ &= \frac{1}{(2+P_t)(1-P_t)} \{ (a+b)(1-P_t) - (c+d)(2+P_t) \} = 0\end{aligned}$$

上式の分子から、 $0 < P_t < 1$ の条件のもとで、

$$(-a-b-c-d)P_t + (a+b-2c-2d) = 0$$

$$\therefore P_t = \frac{a+b-2c-2d}{n} \dots\dots\dots \text{(Formula 15)}$$

P_t のFISHER情報量 I_{P_t} は次式によって与えられる。

$$\begin{aligned}I_{P_t} &= -\frac{2+P_t}{4} \frac{d^2}{dP_t^2} \log_e \frac{2+P_t}{4} - \frac{2+P_t}{12} \frac{d^2}{dP_t^2} \log_e \frac{2+P_t}{12} - \frac{1-P_t}{4} \frac{d^2}{dP_t^2} \log_e \frac{1-P_t}{4} - \frac{1-P_t}{12} \frac{d^2}{dP_t^2} \log_e \frac{1-P_t}{12} \\ &= -\frac{2+P_t}{4} \frac{d}{dP_t} \frac{1}{2+P_t} - \frac{2+P_t}{12} \frac{d}{dP_t} \frac{1}{2+P_t} - \frac{1-P_t}{4} \frac{d}{dP_t} \frac{-1}{1-P_t} - \frac{1-P_t}{12} \frac{d}{dP_t} \frac{-1}{1-P_t} \\ &= -\frac{2+P_t}{4} \cdot \frac{-1}{(2+P_t)^2} - \frac{2+P_t}{12} \cdot \frac{-1}{(2+P_t)^2} - \frac{1-P_t}{4} \cdot \frac{-1}{(1-P_t)^2} - \frac{1-P_t}{12} \cdot \frac{-1}{(1-P_t)^2} \\ &= \frac{1}{4(2+P_t)} + \frac{1}{12(2+P_t)} + \frac{1}{4(1-P_t)} + \frac{1}{12(1-P_t)} \\ &= \frac{1}{(2+P_t)(1-P_t)}\end{aligned}$$

$$V_{P_t} = \frac{1}{nI_{P_t}} = \frac{(2+P_t)(1-P_t)}{n} \dots\dots\dots \text{(Formula 16)}$$

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

モデル5：Table 9 からパラメータ P_t 、 r に関する対数尤度 L_5 は次式によって与えられる。

$$\begin{aligned}L_5 &= a \log_e \frac{1}{3} (2+P_t)(1-r) + b \log_e \frac{1}{3} (2+P_t)r + c \log_e \frac{1}{3} (1-P_t)(1-r) + d \log_e \frac{1}{3} (1-P_t)r \\ &= (a+b) \log_e (2+P_t) + (c+d) \log_e (1-P_t) + (a+c) \log_e (1-r) + (b+d) \log_e r\end{aligned}$$

したがって、尤度方程式 $\frac{\partial L_5}{\partial P_t} = 0$ および $\frac{\partial L_5}{\partial r} = 0$ の結果はそれぞれ (Formula 15), (Formula 17) に等しくなる。

一方、次式による P_t のFISHER情報量 I_{P_t} は、

$$\begin{aligned}I_{P_t} &= -\frac{(2+P_t)(1-r)}{3} \frac{\partial^2}{\partial P_t^2} \log_e \frac{(2+P_t)(1-r)}{3} - \frac{(2+P_t)r}{3} \frac{\partial^2}{\partial P_t^2} \log_e \frac{(2+P_t)r}{3} \\ &\quad - \frac{(1-P_t)(1-r)}{3} \frac{\partial^2}{\partial P_t^2} \log_e \frac{(1-P_t)(1-r)}{3} - \frac{(1-P_t)r}{3} \frac{\partial^2}{\partial P_t^2} \log_e \frac{(1-P_t)r}{3} \\ &= -\frac{(2+P_t)(1-r)}{3} \frac{\partial}{\partial P_t} \frac{1}{2+P_t} - \frac{(2+P_t)r}{3} \frac{\partial}{\partial P_t} \frac{1}{2+P_t} \\ &\quad - \frac{(1-P_t)(1-r)}{3} \frac{\partial}{\partial P_t} \frac{-1}{1-P_t} - \frac{(2+P_t)r}{3} \frac{\partial}{\partial P_t} \frac{-1}{1-P_t}\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
&= -\frac{(2+P_l)(1-r)}{3} \cdot \frac{-1}{(2+P_l)^2} - \frac{(2+P_l)r}{3} \cdot \frac{-1}{(2+P_l)^2} \\
&\quad - \frac{(1-P_l)(1-r)}{3} \cdot \frac{-1}{(1-P_l)^2} - \frac{(1-P_l)r}{3} \cdot \frac{-1}{(1-P_l)^2} \\
&= \frac{1-r}{3(2+P_l)} + \frac{r}{3(2+P_l)} + \frac{1-r}{3(1-P_l)} + \frac{r}{3(1-P_l)} \\
&= \frac{1}{(2+P_l)(1-P_l)}
\end{aligned}$$

となり、 V_{P_l} は (Formula 16) に等しくなる。

同様に、 r のFISHER情報量 I_r も

$$\begin{aligned}
I_r &= -\frac{(2+P_l)(1-r)}{3} \frac{\partial^2 \log_e}{\partial r^2} \frac{(2+P_l)(1-r)}{3} - \frac{(2+P_l)r}{3} \frac{\partial^2 \log_e}{\partial r^2} \frac{(2+P_l)r}{3} \\
&\quad - \frac{(1-P_l)(1-r)}{3} \frac{\partial^2 \log_e}{\partial r^2} \frac{(1-P_l)(1-r)}{3} - \frac{(1-P_l)r}{3} \frac{\partial^2 \log_e}{\partial r^2} \frac{(1-P_l)r}{3} \\
&= -\frac{(2+P_l)(1-r)}{3} \frac{\partial}{\partial r} \frac{-1}{1-r} - \frac{(2+P_l)r}{3} \frac{\partial}{\partial r} \frac{1}{r} - \frac{(1-P_l)(1-r)}{3} \frac{\partial}{\partial r} \frac{-1}{1-r} - \frac{(1-P_l)r}{3} \frac{\partial}{\partial r} \frac{1}{r} \\
&= -\frac{(2+P_l)(1-r)}{3} \cdot \frac{-1}{(1-r)^2} - \frac{(2+P_l)r}{3} \cdot \frac{-1}{r^2} - \frac{(1-P_l)(1-r)}{3} \cdot \frac{-1}{(1-r)^2} - \frac{(1-P_l)r}{3} \cdot \frac{-1}{r^2} \\
&= \frac{2+P_l}{3(1-r)} + \frac{2+P_l}{3r} + \frac{1-P_l}{3(1-r)} + \frac{1-P_l}{3r} = \frac{1}{r(1-r)}
\end{aligned}$$

となり、 V_r は (Formula 18) に等しくなる。

#10: S_2 で18個体以上を発芽した S_1 を用いた根拠

S_1 の遺伝子型を判定するために、 S_2 家系で18個体以上を発芽した S_1 (ヨレ型)個体に限定した理由は、下記のようにBAYESの定理を応用して決めた。

いま、胚致死遺伝子の存在を考慮しない場合、元親個体の遺伝子型は T/t であり、この個体の自殖第1代家系(S_1)の表現型ではヨレ型と正常型が分離する。そして、 S_1 ヨレ型個体にはホモ(T/T)とヘテロ(T/t)が存在する。

さて、 S_1 のヨレ型個体のうち、任意の1個体 X の遺伝子型(T/x とする)は、 T/T か T/t のいずれかである。そして、個体 X を再度自殖して、同じヨレ型の S_2 個体 Y を得たとき、 S_1 個体 X の遺伝子型を T/T と断定できる確率を計算する。つまりこのことは、個体 $X(T/x)$ に関し次の2つの仮説があって、仮説 h_1 が真である確率を求める問題として定式化できる。

仮説1 (h_1): 個体 $X(T/x)$ の遺伝子型は T/T である (遺伝子 x は T である)。

仮説2 (h_2): 個体 $X(T/x)$ の遺伝子型は T/t である (遺伝子 x は t である)。

一方、個体 X の遺伝子 x が T または t であるとき、 S_2 個体 Y の遺伝子型が T/T か T/t のいずれかである確率はそれぞれ、

$$\begin{aligned}
Pr\{Y=T/T \mid X=T/T\} &= 1 \\
Pr\{Y=T/T \text{ or } T/t \mid X=T/t\} &= \frac{3}{4}
\end{aligned}$$

である。したがって、仮説 h_1 , h_2 のもとで、 S_2 家系においてすべてヨレ型の n 個体を得たときの条件付確率はそれぞれ、

$$\begin{aligned} Pr\{n(T/T) \mid h_1\} &= 1 \\ Pr\{n(T/T \text{ or } T/t) \mid h_2\} &= \left(\frac{3}{4}\right)^n \end{aligned}$$

と表せる。

ところで、仮説 h_1 および h_2 の起こり得る事前確率は、個体Xがヨレ型であるためそれぞれ、次のようになる。

$$\begin{aligned} Pr\{h_1\} &= \frac{1}{3} \\ Pr\{h_2\} &= \frac{2}{3} \end{aligned}$$

以上から、 S_2 家系においてすべてヨレ型の n 個体を得たときに仮説 h_1 が真である確率は、BAYESの定理によって

$$\begin{aligned} &Pr\{h_1 \mid n(T/T \text{ or } T/t)\} \\ &= \frac{Pr\{h_1\} Pr\{n(T/T) \mid h_1\}}{Pr\{h_1\} Pr\{n(T/T) \mid h_1\} + Pr\{h_2\} Pr\{n(T/T \text{ or } T/t) \mid h_2\}} \\ &= \frac{\frac{1}{3} \times 1}{\frac{1}{3} \times 1 + \frac{2}{3} \times \left(\frac{3}{4}\right)^n} = \frac{1}{1 + 2 \times \left(\frac{3}{4}\right)^n} \dots\dots\dots \textcircled{1} \end{aligned}$$

となる。

同様に、 S_2 家系においてすべてヨレ型の n 個体を得たときに仮説 h_2 が真である確率は、

$$\begin{aligned} &Pr\{h_2 \mid n(T/T \text{ or } T/t)\} \\ &= \frac{Pr\{h_2\} Pr\{n(T/T) \mid h_2\}}{Pr\{h_1\} Pr\{n(T/T) \mid h_1\} + Pr\{h_2\} Pr\{n(T/T \text{ or } T/t) \mid h_2\}} \\ &= \frac{2}{2 + \left(\frac{4}{3}\right)^n} \end{aligned}$$

である。

ところで、 S_1 ヨレ型個体Xがホモ(T/T)という仮説 h_1 を99%以上の確率で支持するのに必要な、 S_2 家系においてヨレ型のみ分離する個体数 n を求めると、①式より

$$Pr\{h_1 \mid n(T/T) \text{ or } T/t\} = \frac{1}{1 + 2 \times \left(\frac{3}{4}\right)^n} \geq \frac{99}{100}$$

となるので、これを満たす n は次式によって与えられる。

$$n \geq \frac{\log\left(\frac{50 - \frac{1}{2}}{99 - \frac{1}{2}}\right)^n}{\log\left(\frac{3}{4}\right)^n} \doteq 18.4$$

実際には、この n を18にしたので、 S_2 家系においてヨレ型のみ18個体を分離した S_1 ヨレ型個体があっても仮説 h_1 が採用される（この S_1 個体の遺伝子型を T/T と断定できる）確率は、①式から98%以上となる。

さて、これまでは簡単のため、胚致死遺伝子の存在を考慮しない場合として論議を進めてきた。実際には、元親の自殖結果から、この個体は優性のヨレ型個体を生じるヨレ遺伝子の対立遺伝子座の近傍に、胚致死遺伝子をヘテロで保有していることが推測されているため、その遺伝子型は TL/l であろうと考えられている。したがって、この元親の自殖家系 S_1 のヨレ型個体には、Table 5に示すように、5種の遺伝子型が分離

して含まれている。ただし、これら5種の遺伝子型のうち、 S_1 を個体別に再自殖して S_2 家系でのヨレ型と正常型の分離状況から推定できる遺伝子型は4種である。

すなわち、 S_1 の任意のヨレ型個体Xに関しては、次の4つの仮説が考えられる。

仮説1 (h_1): 個体Xの遺伝子型は TL/T である。

仮説2 (h_2): 個体Xの遺伝子型は TL/tl である。

仮説3 (h_3): 個体Xの遺伝子型は Tl/tL である。

仮説4 (h_4): 個体Xの遺伝子型は TL/tL である。

一方、個体Xの遺伝子型が上記仮説のいずれかであるとき、 S_2 個体Yの表現型でヨレ型が得られる確率は、ヨレ、胚致死遺伝子座間の組換え価を p を用い (Table 2), それぞれ次のように表わせる。

$$Pr\{Y=T/T \mid X=TL/T\} = 1$$

$$Pr\{Y=T/T \text{ or } T/t \mid X=TL/tl\} = \{2 + (1-p)^2\}/3$$

$$Pr\{Y=T/T \text{ or } T/t \mid X=Tl/tL\} = (2+p^2)/3$$

$$Pr\{Y=T/T \text{ or } T/t \mid X=TL/tL\} = \frac{3}{4}$$

したがって、仮説 $h_1 \sim h_4$ のもとで、 S_2 家系においてすべてヨレ型の n 個体を得たときの条件付確率はそれぞれ、

$$Pr\{n(T/T) \mid h_1\} = 1$$

$$Pr\{n(T/T \text{ or } T/t) \mid h_2\} = \left[\frac{2 + (1-p)^2}{3} \right]^n$$

$$Pr\{n(T/T \text{ or } T/t) \mid h_3\} = \left[\frac{(2+p^2)}{3} \right]^n$$

$$Pr\{n(T/T \text{ or } T/t) \mid h_4\} = \left(\frac{3}{4} \right)^n$$

となる。

ところで、仮説 h_1, h_2, h_3 および h_4 の起こり得る事前確率は、元親個体の遺伝子型が TL/tl であることと、いまの場合Table 5 (S_1 で優性表現型を選択した場合の期待確率)のPに $(1-p)^2$ を代入したものを適用すればよい。それぞれ、

$$Pr\{h_1\} = \frac{1-p^2}{(3-2p+p^2)}$$

$$Pr\{h_2\} = \frac{2(1-p)^2}{(3-2p+p^2)}$$

$$Pr\{h_3\} = \frac{2p^2}{(3-2p+p^2)}$$

$$Pr\{h_4\} = \frac{2p(1-p)}{(3-2p+p^2)}$$

となる。

以上から、 S_2 家系においてすべてヨレ型の n 個体を得たときに仮説 h_1 が真である確率は、前記と同様にBAYESの定理によって

$$\begin{aligned} & Pr\{h_1 \mid n(T/T \text{ or } T/t)\} \\ &= \frac{Pr\{h_1\} Pr\{n(T/T) \mid h_1\}}{\sum_{j=1}^4 Pr\{h_j\} Pr\{n(T/T) \mid h_j\}} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
& \frac{1-p^2}{3-2p+p^2} \times 1 \\
= & \frac{\frac{1-p^2}{3-2p+p^2} \times 1 + \frac{2(1-p)^2}{3-2p+p^2} \times \left[\frac{2+(1-p)^2}{3} \right]^n + \frac{2p^2}{3-2p+p^2} \times \left[\frac{(2+p^2)}{3} \right]^n + \frac{2p(1-p)}{2-2p+p^2} \times \left(\frac{3}{4} \right)^n}{1-p^2} \\
= & \frac{1-p^2 + 2(1-p)^2 \times \left[\frac{2+(1-p)^2}{3} \right]^n + 2p^2 \times \left[\frac{(2+p^2)}{3} \right]^n + 2p(1-p) \times \left(\frac{3}{4} \right)^n}{1-p^2} \dots\dots\dots ②
\end{aligned}$$

となる。②式は一見して明らかなように、組換え価 p をパラメータとして含むので、 S_2 家系においてすべてヨレ型の n 個体を得たときに仮説 h_1 が真である正確な確率は計算できない。

したがって、便宜上、先の「胚致死遺伝子の存在を考慮しない場合」で算出した、この仮説 h_1 が98%以上の確率で真であることを支持するのに必要な S_2 ヨレ型個体数18を一応の根拠として用いた。幸いなことに、 S_2 家系で分離個体数の少なかった S_1 個体No75, 99, 26および21は、明らかにヨレヘテロであり、これらの遺伝子型はAICによって判定可能というのが本論での主旨である。ちなみに、 S_2 家系でヨレ型のみ27個体を分離した S_1 個体No90は、②式の p (ヨレ、胚致死遺伝子座間の組換え価)に S_1 家系の分離結果から推定された0.167を代入すると、概ね93%の確率でヨレホモであることが支持される。

ところで、元親の遺伝子型を TL/tl とすれば、優性のヨレ遺伝子 T と胚致死遺伝子 l は相引連鎖であり、Fig. 6によればこの個体の S_1 家系におけるヨレホモ型の分離個体数は、遺伝子座 T, l 間の組換え価にかかわらず、ほぼ一定に $\frac{1}{3}$ 程度である。しかし、実際にヨレホモ型となった S_1 はNo86とNo90の2個体だけであった。これは、 S_2 での分離個体数を18以上としたためである。今回の実験結果には含めなかったが、以下に示すように、 S_2 において10個体以上のヨレ型のみを分離した7個体の S_1 がある。前記同様、②式の p に0.167を代入して、これら7個体がヨレホモとみなせる確率を求めるといずれも70%前後となり、これらの個体のうち5個体程度はヨレホモであることが期待される。

S ₂ において10個体以上のヨレ型のみを分離したS ₁			
S ₁ 個体No	発芽率(%)	ヨレ型 分離個体数	ヨレホモと みなせる確率(%)
22	0.6	10	66.5
32	2.1	10	
89	3.9	10	
20	1.3	12	71.3
17	1.8	15	77.6
30	1.9	16	79.5
51	5.4	16	
90	8.6	27	92.7