

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

3. 致死遺伝子座と標識遺伝子座, RFLP 座および RAPD 座との組換え価の推定

大庭喜八郎¹⁾・河崎 久男²⁾・倉本 哲嗣³⁾・戸丸 信弘¹⁾
津村 義彦⁴⁾・荒木 眞之¹⁾・内田 煌二¹⁾・中村 徹¹⁾
奥泉 久人⁵⁾・陶山 佳久⁵⁾・戸丸智恵美¹⁾

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

3. Estimation of value of recombination between a lethal gene and marker, RFLP or RAPD loci.

Kihachiro OHBA¹⁾, Hisao KAWASAKI²⁾, Noritsugu KURAMOTO³⁾,
Nobuhiro TOMARU¹⁾, Yoshihiko TSUMURA⁴⁾, Masayuki ARAKI¹⁾,
Koji UCHIDA¹⁾, Toru NAKAMURA¹⁾, Hisato OKUIZUMI⁵⁾,
Yoshihisa SUYAMA⁵⁾, and Chiemi TOMARU¹⁾

目 次

はじめに	86
1. 連鎖分析計算方法	87
1) 標識遺伝子座, RFLP 座, RAPD 座および致死遺伝子座の組換え価の計算方法の組立...	87
2) 致死遺伝子座が存在しない場合の標識遺伝子座, RFLP 座, RAPD 座の 組換え価の計算方法	91
3) 致死遺伝子座が存在する場合の標識遺伝子座, RFLP 座, RAPD 座ごとの 集計値による組換え価の計算方法	97

本研究の一部は文部省科学研究費補助金（総合研究（A）04304017）によって実施した。

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

2. 連鎖分析の実例計算結果	101
1) 第10連鎖群において推定された致死遺伝子, 2座	101
2) 第8連鎖群において推定された致死遺伝子, 2座	101
3) 第3連鎖群において推定された致死遺伝子, 2座	101
4) 第13連鎖群において推定された致死遺伝子座	109
5) 第1連鎖群において推定された致死遺伝子, 2座	109
6) 第11連鎖群において推定された致死遺伝子座	112
7) 第4および第9連鎖群において推定された致死遺伝子座	114
3. 結果の検討	114
要 旨	116
引用文献	116
Summary	118

付 属 資 料

付属資料 目次	119
説明	120
A 致死遺伝子座が存在しない場合の組換え価の計算方法	121
B 致死遺伝子座が存在する場合の組換え価の計算方法	143

は じ め に

スギはわが国の林業樹種としてもっとも重要な樹種であり、スギの育種は篤林家による過去数百年の歴史をもち、スギさし木在来品種約200品種以上が育成され、造林されてきた経緯がある。昭和32年度から国家的な育種事業「精英樹選抜育種事業」が発足し、また、昭和45年度から発足した気象害抵抗性育種事業において、寒さの害及び雪の害に対してそれぞれ約3,400個体、1,700個体の抵抗性個体が選抜されている。

現在、将来のスギの育種の新しい展開のため、将来世代の育種について交雑育種プロジェクトが進行中である。このような育種事業の今後の進展を支えるためには、スギに関する遺伝・育種に関する研究情報が必要であり、特に遺伝に関する研究を促進する必要がある。

スギにおける主働遺伝子の報告は、千葉(1953)のミドリスギの劣性遺伝が最初である。その後、大庭ら(1967, 1969, 1973, 1974)、菊池(1977, 1980)により精英樹等の自殖、人工交配の結果、白子、黄子、淡緑色苗等の色素異常、矮性、幹や枝葉の異常形態、また胚致死をもたらす劣性遺伝子が検出された。胚致死遺伝子は劣性ホモ接合型の場合、胚の発生途上のいずれかの時点で胚形成を阻害し、不稔種子を生じると考えられるものであり、他の標識遺伝子との連鎖でその存在が確認されている(大庭 1979, 河崎 1990)。また、スギの針葉を試料としてアイソザ

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

イム分析が行われ、14酵素種で計20遺伝子座が検出され（Tsumura *et al.* 1989, 奥泉ら 1990, 倉本 1992）、これらのアイソザイム遺伝子を利用してスギさし木在来品種のクローン分析、スギの天然林、人工林の類縁関係の研究が進められている。

さらに分子遺伝学やDNAの分析技術の発展にともない、スギについても白子、黄子等の標識遺伝子、アイソザイム遺伝子、またRFLP等DNA多型の総合的な連鎖分析が可能になった。大庭ら（1992）は劣性標識遺伝子ホモ個体を作成し、組換え価の計算および胚致死遺伝子による組換え価の偏りを補正する計算方法を報告した。また、大庭ら（1993）はアイソザイム、RFLPなどの共優性遺伝子座間の連鎖分析において胚致死遺伝子による組換え価の偏りを補正する計算方法を報告した。さらにMukai *et al.*（1993, 1995（印刷中））はスギについてRFLP座、RAPD座およびアイソザイム遺伝子座の18群の連鎖地図を報告し、数群に分離比の有意な偏りがある座群があることを示した。松田ら（1994）はスギについてRAPD座の高密度連鎖地図を報告した。

本報告では、急速に発展している標識遺伝子座、RFLP座およびRAPD座の連鎖分析の際、致死遺伝子が存在する場合に各座ごとに集計した期待分離比により各座と致死遺伝子の組換え価を推定する方法をとりまとめた。また、交雑時に遺伝子の相引・相反の配列が不明な交雑家系についても組換え価の推定が可能な方法をまとめ、それらの適否はロッド得点（後述）で判定することとした。連鎖分析にはFisher（1928）、Mather（1963）、Bailey（1961）の計算方法を利用した。

本論文の作成にあたり詳細にわたりご検討をいただいた東京大学農学部鶴飼保雄教授に感謝申し上げます。また、スギの連鎖解析の貴重な資料の提供をいただいた森林総合研究所向井謙主任研究官にお礼を申し上げます。

1. 連鎖分析計算方法

1) 標識遺伝子座、RFLP座、RAPD座および致死遺伝子座の組換え価の計算方法の組立

優性・劣性あるいは共優性の標識遺伝子座、RFLP座とRAPD座の連鎖分析において致死遺伝子がない場合には表-1に示した6通りの分離型の計算方法を考えればよい。しかし、致死遺伝子座が存在する場合には標識遺伝子座、RFLP座あるいはRAPD座および致死遺伝子座の3座の配列順序ならびに相引・相反の配置関係を考慮する必要があり、組換え価計算の一般式の誘導は今後の課題とした。したがって、この報告においては、各遺伝子座の集計した分離頻度を用いて致死遺伝子による分離比の偏りの有無の検定を行うこととした。

なお、ここでの致死遺伝子は胚致死遺伝子のほか白子、淡緑色苗、矮性苗など成熟樹に到達できない表現型をしめす遺伝子も含めることとした。これは、交雑による検定林等の資料を利用する場合、いわゆる異常個体は一般的には死滅してしまうため、致死遺伝子として検出される場合があるためである。

さらに、林木は他殖性のためヘテロ性が高く、かつ劣悪遺伝子を保有している場合が多く、自殖後代では発芽率の低下、また標識個体の分離比の乱れが生じ易いことが知られている。そのため、種子発芽率が高く、また形質の分離比に偏りがいないか、または少ない交雑後代においても組

表-1 標識遺伝子2座と致死遺伝子座について自殖および交雑による期待分離比・致死遺伝子による分離比の偏りの有無は各遺伝子座の集計した分離比の項で検定する。

Table 1 Expected segregation ratio of two marker gene loci and a lethal gene locus after selfing and crossing. Deviation of segregation ratio by the presence of lethal gene will be tested on the summed segregation frequency for respective loci.

- ① Segregation ratio and observed numbers of 1 : 1 × 1 : 1 (cf. Table 2, lethal - Table 8)

	<i>DD(Dd)</i>	<i>Dd(dd)</i>	Sum
<i>AA(Aa)</i>	1 <i>c</i> ₁₁	1 <i>c</i> ₁₂	<i>a</i> ₁
<i>Aa(aa)</i>	1 <i>c</i> ₂₁	1 <i>c</i> ₂₂	<i>a</i> ₂
Sum	<i>b</i> ₁	<i>b</i> ₂	<i>n</i>

- ④ Segregation ratio and observed numbers of 1 : 2 : 1 × 1 : 1 (cf. Table 5, lethal - Tables 8, 10)

	<i>DD</i>	<i>Dd</i>	<i>dd</i>	Sum
<i>AA(Aa)</i>	1 <i>c</i> ₁₁	2 <i>c</i> ₁₂	1 <i>c</i> ₁₃	<i>a</i> ₁
<i>Aa(aa)</i>	1 <i>c</i> ₂₁	2 <i>c</i> ₂₂	1 <i>c</i> ₂₃	<i>a</i> ₂
Sum	<i>b</i> ₁	<i>b</i> ₂	<i>b</i> ₃	<i>n</i>

- ② Segregation ratio and observed numbers of 3 : 1 × 1 : 1 (cf. Table 3, lethal - Tables 8, 9)

	<i>D-</i>	<i>dd</i>	Sum
<i>AA(Aa)</i>	3 <i>c</i> ₁₁	1 <i>c</i> ₁₂	<i>a</i> ₁
<i>Aa(aa)</i>	3 <i>c</i> ₂₁	1 <i>c</i> ₂₂	<i>a</i> ₂
Sum	<i>b</i> ₁	<i>b</i> ₂	<i>n</i>

- ⑤ Segregation ratio and observed numbers of 1 : 2 : 1 × 3 : 1 (cf. Table 6, lethal - Tables 9, 10)

	<i>DD</i>	<i>Dd</i>	<i>dd</i>	Sum
<i>A-</i>	3 <i>c</i> ₁₁	6 <i>c</i> ₁₂	3 <i>c</i> ₁₃	<i>a</i> ₁
<i>aa</i>	1 <i>c</i> ₂₁	2 <i>c</i> ₂₂	1 <i>c</i> ₂₃	<i>a</i> ₂
Sum	<i>b</i> ₁	<i>b</i> ₂	<i>b</i> ₃	<i>n</i>

- ③ Segregation ratio and observed numbers of 3 : 1 × 3 : 1 (cf. Table 4, lethal - Table 9)

	<i>D-</i>	<i>dd</i>	Sum
<i>A-</i>	9 <i>c</i> ₁₁	3 <i>c</i> ₁₂	<i>a</i> ₁
<i>aa</i>	3 <i>c</i> ₂₁	1 <i>c</i> ₂₂	<i>a</i> ₂
Sum	<i>b</i> ₁	<i>b</i> ₂	<i>n</i>

- ⑥ Segregation ratio and observed numbers of 1 : 2 : 1 × 1 : 2 : 1 (cf. Table 7, lethal - Table 10)

	<i>DD</i>	<i>Dd</i>	<i>dd</i>	Sum
<i>AA</i>	1 <i>c</i> ₁₁	2 <i>c</i> ₁₂	1 <i>c</i> ₁₃	<i>a</i> ₁
<i>Aa</i>	2 <i>c</i> ₂₁	4 <i>c</i> ₂₂	2 <i>c</i> ₂₃	<i>a</i> ₂
<i>aa</i>	1 <i>c</i> ₃₁	2 <i>c</i> ₃₂	1 <i>c</i> ₃₃	<i>a</i> ₃
Sum	<i>b</i> ₁	<i>b</i> ₂	<i>b</i> ₃	<i>n</i>

換価の推定が可能にした。すなわち相引・相反の交雑組合せにおける集計した分離について期待分離比をもとめ組換価の計算方法を組立てた。

また上記の場合、①相引(自殖・交雑)、②相反(自殖・交雑)および③相引・相反(交雑)の三者のなかでの最適性の判定は、推定した組換価によるロッドスコア(ロッド得点)の大小によって判定することとした。

ロッド得点法(Morton, 1955)は次のような手順によって計算される。pを組換価とし、分離区分が1~tあり、それぞれの期待頻度、または生起確率を*m*₁, *m*₂, *m*₃, . . . *m*_tとし、各区分

で観測された頻度が $a_1, a_2, a_3, \dots, a_t$ で総計 n の場合, 次の多項分布の確率 $f(p)$ が導かれる。 $f(p)$ を最大とする p を求めることにより, 組換え価 p が求められる (Mather, K. 1963)。ここで m_t は, 組換え価 p の関数である。

$$f(p) = \frac{n!}{a_1!a_2!a_3! \dots a_t!} m_1^{a_1} m_2^{a_2} m_3^{a_3} \dots m_t^{a_t} \dots \dots \dots (1)$$

上記の右辺の対数を対数尤度 (L) と呼ぶ。L を微分したものを 0 と等しいとおいた解が p の推定値となる。なお, 分散 $\text{Var}(p)$ は L の p についての 2 階微分により算出される。すなわち, 情報量 $I = -E(d^2L/dp^2)$ より $\text{Var}(p) = (1/I)$ として求められる。

ロッド得点法は上式の多項分布の確率関数を利用するものである。例えば, 2 座の連鎖分析において, 二重ヘテロ個体に戻し交雑した場合を考えるとロッド得点法は次のようになる。組換え価を p とし, 分離した 4 種類の表現型の観察数を a_1, a_2, a_3, a_4 , その総計を n とすれば, つぎの確率関数がえられる。

$$f(p) = \frac{n!}{a_1!a_2!a_3!a_4!} ((1-p)/2)^{a_1} (p/2)^{a_2} (p/2)^{a_3} ((1-p)/2)^{a_4} \dots \dots \dots (2)$$

この式において, 2 因子が独立 (連鎖していない: $p=1/2$) と仮定した場合に比べ, 連鎖しているとしたとき ($p=p_0$) の確率が大きくなる。 $p=1/2$ とした確率を分母とした比が尤度比といわれるオッズ (odds) であり, これを用いた検定は尤度比検定といわれる。式は次のようになり, 係数のべき乗項は除算により消去される。また, 計算の便宜上, オッズの対数 (慣用として常用対数) をとり LOD (Logarithm of odds) とする。

$$\text{odds: } \frac{f(p)}{f(1/2)} \dots \dots \dots (3)$$

$$\text{LOD: } \log \frac{f(p)}{f(1/2)} \dots \dots \dots (4)$$

通常, ヒトの連鎖分析ではロッド得点が 3 以上であれば連鎖が確実と判断されているので, それを採用した。

表-1 に標識遺伝子座, RFLP 座および RAPD 座と致死遺伝子座を想定した自殖および交雑による期待分離比を示した。すなわち, 標識遺伝子座, RFLP 座, RAPD 座については, ① $1:1 \times 1:1$, ② $3:1 \times 1:1$, ③ $3:1 \times 3:1$, ④ $1:2:1 \times 1:1$, ⑤ $1:2:1 \times 3:1$, ⑥ $1:2:1 \times 1:2:1$ の 6 通りの組合せがある。

本報告で用いた記号は, 便宜的に標識遺伝子座 (A, a), RFLP 座・RAPD 座 (D, d) および致死遺伝子座 (L, l) とした。また, 3 遺伝子座が関与する場合の組換え価の算出式の誘導に際し, キアズマ干渉がないものと仮定した。すなわち, ADL/adl の遺伝子型の配偶子の分離について, $A-L, A-D, D-L$ の間の組換え価をそれぞれ p, r, s とした場合, $p=r+s-2rs$ (Trow, 1913) が成立つと仮定した。

表-1 において, 標識遺伝子座, RFLP 座・RAPD 座間に連鎖がある場合, さらに致死遺伝子座 (L) が関与している場合には, 独立遺伝の場合から偏りをもった分離比を示すことになる。ま

た、両遺伝子座が独立であり、かつその両者がそれぞれ致死遺伝子座と連鎖している場合も考慮する必要がある。

標識遺伝子座と RFLP 座・RAPD 座の 2 座 (A, D) と致死遺伝子座 (L) が関与している場合の想定分離比の χ^2 検定の有意差の有 (SIG), 無 (NS) による連鎖の有無の検定は、次の手順によって判定する。

なお、遺伝子記号の表記の際、大文字を移動度の大きい (速い) もの、小文字を移動度の小さい (遅い) ものに当てた。

(1) A, D の両遺伝子座が独立の場合

- ① A についての分離比が NS
- ② D についての分離比が NS
- ③ A, D についての分離比が NS

(2) A と D の両遺伝子座が連鎖している場合

- ① A についての分離比が NS
- ② D についての分離比が NS
- ③ A, D についての分離比が SIG

(3) A, D の両遺伝子座が独立で、致死遺伝子座が存在している場合

(i) A 遺伝子座と致死遺伝子座が連鎖している場合

- ① A についての分離比が SIG
- ② D についての分離比が NS
- ③ A, D についての分離比が NS

(ii) D 遺伝子座と致死遺伝子座が連鎖している場合

- ① A についての分離比が NS
- ② D についての分離比が SIG
- ③ A, D についての分離比が NS

(iii) A, D の両遺伝子座に別々に致死遺伝子座が連鎖している場合

- ① A についての分離比が SIG
- ② D についての分離比が SIG
- ③ A, D についての分離比が NS

(4) A, D の両遺伝子座が連鎖していて、かつ致死遺伝子も連鎖している場合

- ① A についての分離比が SIG または NS
- ② D についての分離比が SIG または NS
- ③ A, D についての分離比が SIG

2) 致死遺伝子座が存在しない場合の標識遺伝子座, RFLP 座, RAPD 座の組換え価の計算方法

表-2~7に致死遺伝子がない場合の組換え価の推定方法を示した。なお、以下においては煩雑を避けるため、RFLP 座, RAPD 座は特記せず標識遺伝子(座)と包括した表現を用いる。

表-2に2つの標識遺伝子座について、1:1と1:1の期待分離比で連鎖している場合の組換え価の計算方法を示した。組換え価 r を $R = (1-r)$ と変換した。(5)式で組換え価, (6)式で組換え価の分散を推定する。ロッド得点の計算式は無変換の組換え価 r を用いて導いた(以下、同じ)。そうして(7)式, (8)式でロッド得点を推定する。

表-3に2つの標識遺伝子座について、3:1と1:1の期待分離比で連鎖している場合の組換え価の計算方法を示した。組換え価の推定式は(10)式のように3次の多項式となる。

表-4に2つの標識遺伝子座について、3:1と3:1の期待分離比で連鎖している場合の組換え価の計算方法を示した。ここでは、1)相引, 2)相反あるいは3)相引・相反の3つの場合について、組換え価の推定式を導いた。1)相引または2)相反の場合は $R = (1-r)^2$ の変換により、組換え価の推定式は(14)式のように2次式となった。交雑組合せが3)相引・相反の場合は、組換え価 r の無変換で推定式を導き、(16)式のように5次の多項式となった。組換え価の分散は(15)式, (17)式およびロッド得点は、相引は(18)式, 相反は(19)式, 相引・相反は(20)式で推定する。

表-5に2つの標識遺伝子座について、1:2:1と1:1の期待分離比で連鎖している場合の組換え価の計算方法を示した。組換え価は(21)式, その分散は(22)式で、ロッド得点は、相引は(23)式で相反は(24)式で推定する。

表-6に2つの標識遺伝子座について、1:2:1と3:1の期待分離比で連鎖している場合の組換え価の計算方法を示した。1)相引または2)相反の場合は $R = (1-r)$ の変換により、組換え価の推定式は(25)式のように5次の多項式となった。交雑組合せが3)相引・相反の場合は、組換え価 r の無変換で推定式を導き、(27)式のように7次の多項式となった。組換え価の分散は(26)式, (28)式およびロッド得点は、相引は(29)式, 相反は(30), 相引・相反は(31)式で推定する。

表-7に2つの標識遺伝子座について1:2:1と1:2:1の期待分離比で連鎖している場合の組換え価の計算方法を示した。1)相引または2)相反の場合は $R = (1-r)$ の変換により、組換え価の推定式は(32)式のように3次の多項式となった。交雑組合せが3)相引・相反の場合は、組換え価 r の無変換で推定式を導き、(34)式のように2次式となった。組換え価の分散は(33)式, (35)式およびロッド得点は、相引は(36)式, 相反は(37), 相引・相反は(38)式で推定する。

なお、組換え価の計算式が3次以上の高次の多項式の場合、パーソナルコンピュータを利用し、Newton-Raphson法で解を求めることとした。

表-2 ① 2つの標識遺伝子座について1:1と1:1の期待分離比で連鎖している場合の組換え価の計算方法

Table 2 ① Calculation of recombination value(r) in expected segregation ratios of 1:1 and 1:1 in two loci.

$$R = (1-r)$$

	<i>DD(Dd)</i> (1)	<i>Dd(dd)</i> (1)	
{1/2}	<i>AaDD(Dd)</i>	<i>AaDd(dd)</i>	
<i>Aa</i> (1)	R	(1-R)	
	<i>c</i> ₁₁	<i>c</i> ₁₂	<i>a</i> ₁
	<i>aaDD(Dd)</i>	<i>aaDd(dd)</i>	
<i>aa</i> (1)	(1-R)	R	
	<i>c</i> ₂₁	<i>c</i> ₂₂	<i>a</i> ₂
	<i>b</i> ₁	<i>b</i> ₂	<i>n</i>

$$R = (c_{11} + c_{22}) / n \dots\dots\dots (5)$$

$$0 < R < 0.5 \quad r = R \text{ (Rep.)}$$

$$V(R) = \{R(1-R)\} / n \dots\dots\dots (6)$$

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

Odds: {f(r)/f(1/2)}

1) Coupling

$$\frac{(1-r)^{c_{11}+c_{22}}(r)^{c_{12}+c_{21}}}{(0.5)^n} \dots\dots\dots (7)$$

2) Repulsion

$$\frac{(r)^{c_{11}+c_{22}}(1-r)^{c_{12}+c_{21}}}{(0.5)^n} \dots\dots\dots (8)$$

$$\text{LOD score} = \log_{10} \{f(r)/f(1/2)\} \dots\dots\dots (9)$$

(For lethal gene, see Table 8) (付属資料 121頁 A 1.)

表-3 ② 2つの標識遺伝子座について3:1と1:1の期待分離比で連鎖している場合の組換え価の計算方法

Table 3 ② Calculation of recombination value(r) in expected segregation ratios of 3:1 and 1:1 in two loci.

$$R = (1-r)$$

	<i>D-(3)</i>	<i>dd</i> (1)	
{1/4}	<i>AaD-</i>	<i>Aadd</i>	
<i>Aa</i> (1)	(1+R)	(1-R)	
	<i>c</i> ₁₁	<i>c</i> ₁₂	<i>a</i> ₁
	<i>aaD-</i>	<i>aadd</i>	
<i>aa</i> (1)	(2-R)	R	
	<i>c</i> ₂₁	<i>c</i> ₂₂	<i>a</i> ₂
	<i>b</i> ₁	<i>b</i> ₂	<i>n</i>

$$f(R) = A_0 + A_1R + A_2R^2 + A_3R^3 \dots\dots\dots (10)$$

$$A_0 = 2c_{22}$$

$$A_1 = 2c_{11} - 2c_{12} - c_{21} - c_{22}$$

$$A_2 = -3c_{11} - c_{12} - 2c_{22}$$

$$A_3 = c_{11} + c_{12} + c_{21} + c_{22}$$

$$0 < R < 0.5 \quad r = R \text{ (Rep.)}$$

$$V(R) = \frac{2R(1+R)(1-R)(2-R)}{n(1+2R-2R^2)} \dots\dots\dots (11)$$

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

Odds: {f(r)/f(1/2)}

1) Coupling

$$\frac{(2-r)^{c_{11}}(r)^{c_{12}}(1+r)^{c_{21}}(1-r)^{c_{22}}}{(1.5)^{c_{11}+c_{21}}(0.5)^{c_{12}+c_{22}}} \dots\dots\dots (12)$$

2) Repulsion

$$\frac{(1+r)^{c_{11}}(1-r)^{c_{12}}(2-r)^{c_{21}}(r)^{c_{22}}}{(1.5)^{c_{11}+c_{21}}(0.5)^{c_{12}+c_{22}}} \dots\dots\dots (13)$$

$$\text{LOD score} = \log_{10} \{f(r)/f(1/2)\}$$

(For lethal gene, see Tables 8, 9) (付属資料 122頁 A 2.)

表-4 ③ 2つの標識遺伝子座について3:1と3:1の期待分離比で連鎖している場合の組換え価の計算方法

Table 4 ③ Calculation of recombination value (r) in expected segregation ratios of 3:1 and 3:1 in two loci.

1) Coupling or 2) repulsion

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

	<i>D-</i> (3)	<i>dd</i> (1)	
{1/4}	<i>A-D-</i>	<i>A-dd</i>	
<i>A-</i> (3)	(2+R)	(1-R)	
	<i>c</i> ₁₁	<i>c</i> ₁₂	<i>a</i> ₁
	<i>aaD-</i>	<i>aadd</i>	
<i>aa</i> (1)	(1-R)	R	
	<i>c</i> ₂₁	<i>c</i> ₂₂	<i>a</i> ₂
	<i>b</i> ₁	<i>b</i> ₂	<i>n</i>

3) Coupling and repulsion

	<i>D-</i> (3)	<i>dd</i> (1)	
{1/4}	<i>A-D-</i>	<i>A-dd</i>	
<i>A-</i> (3)	(2+r-r ²)	(1-r+r ²)	
	<i>c</i> ₁₁	<i>c</i> ₁₂	<i>a</i> ₁
	<i>aaD-</i>	<i>aadd</i>	
<i>aa</i> (1)	(1-r+r ²)	(r-r ²)	
	<i>c</i> ₂₁	<i>c</i> ₂₂	<i>a</i> ₂
	<i>b</i> ₁	<i>b</i> ₂	<i>n</i>

$$-2c_{22} - (c_{11} - 2c_{12} - 2c_{21} - c_{22})R + (c_{11} + c_{12} + c_{21} + c_{22})R^2 \dots \dots \dots (14)$$

$$R = \{ (c_{11} - 2c_{12} - 2c_{21} - c_{22}) + \sqrt{(c_{11} - 2c_{12} - 2c_{21} - c_{22})^2 + 8nc_{22}} \} / 2n$$

$$0 < R < 0.25 \quad r = \sqrt{R} \text{ (Rep.)}$$

$$V(R) = \{ 2R(2+R)(1-R) \} / \{ n(1+2R) \} \dots \dots (15)$$

$$V(r) = V(R) / 4R$$

$$f(r) = A_0 + A_1r + A_2r^2 + A_3r^3 + A_4r^4 + A_5r^5 \dots \dots (16)$$

$$A_0 = 2c_{22}$$

$$A_1 = c_{11} - 2c_{12} - 2c_{21} - 5c_{22}$$

$$A_2 = -4c_{11} + 5c_{12} + 5c_{21} + 2c_{22}$$

$$A_3 = 6c_{11} + 2c_{22}$$

$$A_4 = -5c_{11} - 5c_{12} - 5c_{21} - 5c_{22} = -5n$$

$$A_5 = 2c_{11} + 2c_{12} + 2c_{21} + 2c_{22} = 2n$$

$$0 < r < 0.5 \quad r \text{ (Coupl. and rep.)}$$

$$V(r) = \frac{2r(2-r)(1-r^2)(1-r+r^2)}{n(1-2r-6r^2+16r^3-8r^4)} \dots \dots \dots (17)$$

Odds: {f(r)/f(1/2)}

1) Coupling

$$\frac{(3-2r+r^2)^{c_{11}}(2r-r^2)^{c_{12}+c_{21}}(1-2r+r^2)^{c_{22}}}{(2.25)^{c_{11}}(0.75)^{c_{12}+c_{21}}(0.25)^{c_{22}}} \dots \dots \dots (18)$$

2) Repulsion

$$\frac{(2+r^2)^{c_{11}}(1-r^2)^{c_{12}+c_{21}}(r^2)^{c_{22}}}{(2.25)^{c_{11}}(0.75)^{c_{12}+c_{21}}(0.25)^{c_{22}}} \dots \dots \dots (19)$$

3) Coupling and repulsion

$$\frac{(2+r-r^2)^{c_{11}}(1-r+r^2)^{c_{12}+c_{21}}(r-r^2)^{c_{22}}}{(2.25)^{c_{11}}(0.75)^{c_{12}+c_{21}}(0.25)^{c_{22}}} \dots \dots \dots (20)$$

Lod score = log₁₀ {f(r)/f(1/2)}

(For lethal gene, see Table 9) (付属資料 124頁 A 3.)

表-5 ④ 2つの標識遺伝子座について1:2:1と1:1の期待分離比で連鎖している場合の組換え価の計算方法

Table 5 ④ Calculation of recombination value(r) in expected segregation ratios of 1:2:1 and 1:1 in two loci.

1) Coupling or 2) repulsion

$$R = (1-r)$$

	<i>DD</i> (1)	<i>Dd</i> (2)	<i>dd</i> (1)	
{1/4}	<i>AaDD</i>	<i>AaDd</i>	<i>Aadd</i>	
<i>Aa</i> (1)	R	1	(1-R)	
	<i>c</i> ₁₁	<i>c</i> ₁₂	<i>c</i> ₁₃	<i>a</i> ₁
	<i>aaDD</i>	<i>aaDd</i>	<i>aadd</i>	
<i>aa</i> (1)	(1-R)	1	R	
	<i>c</i> ₂₁	<i>c</i> ₂₂	<i>c</i> ₂₃	<i>a</i> ₂
	<i>b</i> ₁	<i>b</i> ₂	<i>b</i> ₃	<i>n</i>

$$R = (c_{11} + c_{23}) / n \dots\dots\dots (21)$$

$$0 < R < 0.5 \quad r = R \text{ (Rep.)}$$

$$V(R) = \{2R(1-R)\} / n \dots\dots\dots (22)$$

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

Odds: {f(r)/f(1/2)}

1) Coupling

$$\frac{(1-r)^{c_{11} + c_{23}} (r)^{c_{13} + c_{21}}}{(0.5)^{c_{11} + c_{13} + c_{21} + c_{23}}} \dots\dots\dots (23)$$

2) Repulsion

$$\frac{(r)^{c_{11} + c_{23}} (1-r)^{c_{13} + c_{21}}}{(0.5)^{c_{11} + c_{13} + c_{21} + c_{23}}} \dots\dots\dots (24)$$

LOD score = log₁₀ {f(r)/f(1/2)}

(For lethal gene, see Table 8, 10) (付属資料 129頁 A 4.)

表-6 ⑤ 2つの標識遺伝子座について1:2:1と3:1の期待分離比で連鎖している場合の組換え価の計算方法

Table 6 ⑤ Calculation of recombination value(r) in expected segregation ratios of 1:2:1 and 3:1 in two loci.

1) Coupling or 2) repulsion
R = (1-r)

	<i>DD</i> (1)	<i>Dd</i> (2)	<i>dd</i> (1)	
{1/4}	<i>A-DD</i>	<i>A-Dd</i>	<i>A-dd</i>	
<i>A</i> -(3)	(2R-R ²)	(2-2R+2R ²)	(1-R ²)	
	c ₁₁	c ₁₂	c ₁₃	a ₁
	<i>aaDD</i>	<i>aaDd</i>	<i>aadd</i>	
<i>aa</i> (1)	(1-R) ²	(2R-2R ²)	R ²	
	c ₂₁	c ₂₂	c ₂₃	a ₂
	b ₁	b ₂	b ₃	n

3) Coupling and repulsion

	<i>DD</i> (1)	<i>Dd</i> (2)	<i>dd</i> (1)	
{1/4}	<i>A-DD</i>	<i>A-Dd</i>	<i>A-dd</i>	
<i>A</i> -(3)	(1-r+r ²)	(1+2r-2r ²)	(1-r+r ²)	
	c ₁₁	c ₁₂	c ₁₃	a ₁
	<i>aaDD</i>	<i>aaDd</i>	<i>aadd</i>	
<i>aa</i> (1)	(r-r ²)	(1-2r+2r ²)	(r-r ²)	
	c ₂₁	c ₂₂	c ₂₃	a ₂
	b ₁	b ₂	b ₃	n

$$f(R) = A_0 + A_1R + A_2R^2 + A_3R^3 + A_4R^4 + A_5R^5 \dots (25)$$

$$A_0 = 2c_{11} + 2c_{22} + 4c_{23}$$

$$A_1 = -4c_{11} - 2c_{12} - 4c_{21} - 5c_{22} - 6c_{23}$$

$$A_2 = 2c_{11} + 5c_{12} - 4c_{13} + 2c_{21} + 2c_{22} + 2c_{23}$$

$$A_3 = 2c_{11} + 6c_{13} + 2c_{22} + 4c_{23}$$

$$A_4 = -4c_{11} - 5c_{12} - 6c_{13} - 4c_{21} - 5c_{22} - 6c_{23}$$

$$A_5 = 2c_{11} + 2c_{12} + 2c_{13} + 2c_{21} + 2c_{22} + 2c_{23} = 2n$$

$$0 < R < 0.5 \quad r = R \text{ (Rep.)}$$

$$V(R) = \frac{2R(2-R)(1-R+R^2)(1-R)(1+R)}{n(4-5R-3R^2+16R^3-8R^4)} \dots (26)$$

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

Odds: {f(r)/f(1/2)}

1) Coupling

$$\frac{(1-r^2)^{c_{11}}(2-2r+2r^2)^{c_{12}}(2r-r^2)^{c_{13}}(r^2)^{c_{21}}(2r-2r^2)^{c_{22}}(1-2r+r^2)^{c_{23}}}{(0.75)^{c_{11}+c_{13}}(1.5)^{c_{12}}(0.25)^{c_{21}+c_{23}}(0.5)^{c_{22}}} \dots (29)$$

2) Repulsion

$$\frac{(2r-r^2)^{c_{11}}(2-2r+2r^2)^{c_{12}}(1-r^2)^{c_{13}}(1-2r+r^2)^{c_{21}}(2r-2r^2)^{c_{22}}(r^2)^{c_{23}}}{(0.75)^{c_{11}+c_{13}}(1.5)^{c_{12}}(0.25)^{c_{21}+c_{23}}(0.5)^{c_{22}}} \dots (30)$$

3) Coupling and repulsion

$$\frac{(1-r+r^2)^{c_{11}+c_{13}}(1+2r-2r^2)^{c_{12}}(r-r^2)^{c_{21}+c_{23}}(1-2r+2r^2)^{c_{22}}}{(0.75)^{c_{11}+c_{13}}(1.5)^{c_{12}}(0.25)^{c_{21}+c_{23}}(0.5)^{c_{22}}} \dots (31)$$

LOD score = log₁₀ {f(r)/f(1/2)}

(For lethal gene, see Table 9, 10) (付属資料 130頁 A 5.)

表-7 ⑥ 2つの標識遺伝子座について1:2:1と1:2:1の期待分離比で連鎖している場合の組換え価の計算方法

Table 7 ⑥ Calculation of recombination value (r) in expected segregation ratios of 1:2:1 and 1:2:1 in two loci.

1) Coupling or 2) repulsion R=(1-r)				3) Coupling and repulsion					
	<i>DD</i> (1)	<i>Dd</i> (2)	<i>dd</i> (1)		<i>DD</i> (1)	<i>Dd</i> (2)	<i>dd</i> (1)		
{1/4}	<i>AADD</i>	<i>AADd</i>	<i>AAdd</i>		{1/4}	<i>AADD</i>	<i>AADd</i>	<i>AAdd</i>	
<i>AA</i> (1)	(R ²)	(2R-2R ²)	(1-R) ²		<i>AA</i> (1)	(r-r ²)	(1-2r+2r ²)	(r-r ²)	
	c ₁₁	c ₁₂	c ₁₃	a ₁		c ₁₁	c ₁₂	c ₁₃	a ₁
	<i>AaDD</i>	<i>AaDd</i>	<i>Aadd</i>			<i>AaDD</i>	<i>AaDd</i>	<i>Aadd</i>	
<i>Aa</i> (2)	2R(1-R)	2(1-2R+2R ²)	2R(1-R)		<i>Aa</i> (2)	(1-2r+2r ²)	(4r-4r ²)	(1-2r+2r ²)	
	c ₂₁	c ₂₂	c ₂₃	a ₂		c ₂₁	c ₂₂	c ₂₃	a ₂
	<i>aaDD</i>	<i>aaDd</i>	<i>aadd</i>			<i>aaDD</i>	<i>aaDd</i>	<i>aadd</i>	
<i>aa</i> (1)	(1-R) ²	(2R-2R ²)	R ²		<i>aa</i> (1)	(r-r ²)	(1-2r+2r ²)	(r-r ²)	
	c ₃₁	c ₃₂	c ₃₃	a ₃		c ₃₁	c ₃₂	c ₃₃	a ₃
	b ₁	b ₂	b ₃	n		b ₁	b ₂	b ₃	n

f(R) = A₀ + A₁R + A₂R² + A₃R³ (32)

A₀ = 2c₁₁ + c₁₂ + c₂₁ + c₂₃ + c₃₂ + 2c₃₃
 A₁ = -6c₁₁ - 4c₁₂ - 2c₁₃ - 4c₂₁ - 2c₂₂ - 4c₂₃ - 2c₃₁ - 4c₃₂ - 6c₃₃
 A₂ = 8c₁₁ + 6c₁₂ + 4c₁₃ + 6c₂₁ + 6c₂₂ + 6c₂₃ + 4c₃₁ + 6c₃₂ + 8c₃₃
 A₃ = -4c₁₁ - 4c₁₂ - 4c₁₃ - 4c₂₁ - 4c₂₂ - 4c₂₃ - 4c₃₁ - 4c₃₂ - 4c₃₃ = -4n

0 < R < 0.5 r = R (Rep.)

V(R) = $\frac{R(1-R)(1-2R+2R^2)}{2n(1-3R+3R^2)}$ (33)

V(r) = V(R)

Odds: {f(r)/f(1/2)}

1) Coupling

$\frac{(1-2r+r^2)^{c_{11}+c_{33}}(2r-2r^2)^{c_{12}+c_{21}+c_{23}+c_{32}}(r^2)^{c_{13}+c_{31}}(2-4r+4r^2)^{c_{22}}}{(0.25)^{c_{11}+c_{13}+c_{31}+c_{33}}(0.5)^{c_{12}+c_{21}+c_{23}+c_{32}}}$ (36)

2) Repulsion

$\frac{(r^2)^{c_{11}+c_{33}}(2r-2r^2)^{c_{12}+c_{21}+c_{23}+c_{32}}(1-2r+r^2)^{c_{13}+c_{31}}(2-4r+4r^2)^{c_{22}}}{(0.25)^{c_{11}+c_{13}+c_{31}+c_{33}}(0.5)^{c_{12}+c_{21}+c_{23}+c_{32}}}$ (37)

3) Coupling and repulsion

$\frac{(r-r^2)^{c_{11}+c_{13}+c_{31}+c_{33}}(4r-4r^2)^{c_{22}}(1-2r+r^2)^{c_{12}+c_{21}+c_{23}+c_{32}}}{(0.25)^{c_{11}+c_{13}+c_{31}+c_{33}}(0.5)^{c_{12}+c_{21}+c_{23}+c_{32}}}$ (38)

LOD score = log₁₀ {f(r)/f(1/2)}

(For lethal gene, see Table 10) (付属資料 137頁 A 6.)

3) 致死遺伝子座が存在する場合の標識遺伝子座, RFLP座, RAPD座ごとの集計値による組換え価の計算方法

表-1および表2~7において、各遺伝子座ごとに集計した分離比は、交雑両親の遺伝子型によって1:1, 3:1あるいは1:2:1の同じ分離比、または異なる分離比の組合せとなる。標識遺伝子座間の組換え価を r 、標識遺伝子座と致死遺伝子座との組換え価を p として、遺伝子座ごとの集計した分離比の期待値を利用すれば、その座と致死遺伝子座との組換え価の計算のみとなり計算式が非常に簡単になる。以下の表-8, 9, 10においては、標識遺伝子座(A, a)と致死遺伝子座との組換え価 p について、無変換の p でとりまとめた。別の標識遺伝子座(D, d)については、遺伝子記号を $A \rightarrow D, a \rightarrow d$ に変更することで対応できる。

表-8に標識遺伝子座と致死遺伝子座の1:1の期待分離比の集計値についての最尤法およびロッド得点法による組換え価の計算方法を示した。無変換の組換え価 p について、1) 相引と2) 相反における組換え価((39)式, (41)式)、その分散((40)式, (42)式)およびロッド得点の計算式((43)式, (44)式)を示した。具体的には、表-2, 3および5の1:1の期待分離比の集計値の χ^2 検定が有意の場合に、この表-8の計算式を適用する。

表-9に標識遺伝子座と致死遺伝子座が3:1の期待分離比で連鎖している場合の集計値による最尤法およびロッド得点法による組換え価の計算方法を示した。1) 相引, 2) 相反のほか交雑後代の場合に予想される3) 相引・相反の3通りについて、組換え価((45)式, (47)式, (49)式)、その分散((46)式, (48)式, (50)式)およびロッド得点((51)式, (52)式, (53)式)の計算方法を示した。具体的には、表-3, 4および6の3:1の期待分離比の集計値の χ^2 検定が有意の場合に、この表-9の計算式を適用する。そうして、1) 相引, 2) 相反および3) 相引・相反の3通りの内の適合性はロッド得点の大きいもので判定する。

表-10に標識遺伝子座と致死遺伝子座が1:2:1の期待分離比で連鎖している場合の集計値による最尤法およびロッド得点法による組換え価の計算方法を示した。1) 相引, 2) 相反のほか交雑後代の場合に予想される3) 相引・相反の3通りについて、組換え価((54)式, (56)式, (58)式)、その分散((55)式, (57)式, (59)式)およびロッド得点((60)式, (61)式, (62)式)の計算方法を示した。具体的には、表-5, 6および7の1:2:1の期待分離比の集計値の χ^2 検定が有意の場合に、この表-10の計算式を適用する。そうして、1) 相引, 2) 相反および3) 相引・相反の3通りの内の適合性は、前述のとおりロッド得点の大きいもので判定する。

表-8 標識遺伝子座と致死遺伝子座が1:1の期待分離比で連鎖している場合の集計値による最尤法およびロッド得点法 (LOD score) による組換えの計算方法 (表-2, 3, 5 参照)

Table 8 Calculation of recombination value on summed segregation frequency of 1:1 for a marker locus linked with a lethal gene with the maximum likelihood method and LOD score (cf. Tables 2, 3, 5).

1:1 segregation

1) Coupling

Genotype	Sum of expected frequency	Observed number
<i>Aa</i>	$(1/3)(2-p)$	a_1
<i>aa</i>	$(1/3)(1+p)$	a_2
Total	1	n

$$p = (2a_2 - a_1) / n \dots\dots\dots (39)$$

$$0 < p < 0.5 \quad p \text{ (Coup.)}$$

$$0.5 < p < 1.0 \quad (1-p) \text{ (Rep.)}$$

$$V(p) = \{(1+p)(2-p)\} / n \dots\dots\dots (40)$$

$$\text{S.E. of } p = \sqrt{V(p)}$$

$$\text{Odds: } \{f(p)/f(1/2)\}$$

$$= \{(2-p)^{a_1}(1+p)^{a_2}\} / (1.5)^{a_1+a_2} \dots\dots\dots (43)$$

$$\text{LOD score: } \log_{10}\{f(p)/f(1/2)\}$$

(付属資料 145頁 B.2.(1))

2) Repulsion

Genotype	Sum of expected frequency	Observed number
<i>Aa</i>	$(1/3)(1+p)$	a_1
<i>aa</i>	$(1/3)(2-p)$	a_2
Total	1	n

$$p = (2a_1 - a_2) / n \dots\dots\dots (41)$$

$$0 < p < 0.5 \quad p \text{ (Rep.)}$$

$$0.5 < p < 1.0 \quad (1-p) \text{ (Coup.)}$$

$$V(p) = \{(1+p)(2-p)\} / n \dots\dots\dots (42)$$

$$\text{S.E. of } p = \sqrt{V(p)}$$

$$\text{Odds: } \{f(p)/f(1/2)\}$$

$$= \{(1+p)^{a_1}(2-p)^{a_2}\} / (1.5)^{a_1+a_2} \dots\dots\dots (44)$$

$$\text{LOD score: } \log_{10}\{f(p)/f(1/2)\}$$

(付属資料 146頁 B.2.(2))

表-9 標識遺伝子座と致死遺伝子座が3:1の期待分離比で連鎖している場合の集計値による最尤法およびロッド得点法 (LOD score) による組換え価の計算方法 (表-3, 4, 6 参照)

Table 9 Calculation of recombination value on summed segregation frequency of 3:1 for a marker locus linked with a lethal gene with the maximum likelihood method and LOD score (cf. Tables 3, 4, 6).

3:1 segregation					
1) Coupling		2) Repulsion		3) Coupling and repulsion	
Genotype	Sum of expected frequency	Genotype	Sum of expected frequency	Genotype	Sum of expected frequency
A-	(1/3)(3-2p+p ²)	A-	(1/3)(2+p ²)	A-	(1/3)(2+p-p ²)
aa	(1/3)(2p-p ²)	aa	(1/3)(1-p ²)	aa	(1/3)(1-p+p ²)
Total	1	Total	1	Total	1
Observed number		Observed number		Observed number	
a ₁	a ₁	a ₁	a ₁	a ₁	a ₁
a ₂	a ₂	a ₂	a ₂	a ₂	a ₂
n	n	n	n	n	n
f(p) = A ₀ + A ₁ p + A ₂ p ² + A ₃ p ³(45)		p ² = (a ₁ - 2a ₂) / n(47)		f(p) = A ₀ + A ₁ p + A ₂ p ² + A ₃ p ³(49)	
A ₀ = 3a ₂		p = √p ²		A ₀ = a ₁ - 2a ₂	
A ₁ = -2a ₁ - 5a ₂				A ₁ = -3a ₁ + 3a ₂	
A ₂ = 3a ₁ + 3a ₂ = 3n				A ₂ = 3a ₁ + 3a ₂	
A ₃ = -a ₁ - a ₂ = -n				A ₃ = -2a ₁ - 2a ₂ = -2n	
0 < p < 0.5	p (Coup.)	0 < p < 0.5	p (Rep.)	0 < p < 0.5	p (Coup. and rep.)
0.5 < p < 1.0	(1-p) (Rep.)	0.5 < p < 1.0	(1-p) (Coup.)		
V(p) = {(3-2p+p ²)(2p-p ²)} / {4n(1-2p+p ²)}.....(46)		V(p) = {(2+p ²)(1-p ²)} / 4np ²(48)		V(p) = {(2+p-p ²)(1-p+p ²)} / {n(1-4p+4p ²)}.....(50)	
S.E. of p = √V(p)		S.E. of p = √V(p)		S.E. of p = √V(p)	
Odds: {f(p)/f(1/2)}		Odds: {f(p)/f(1/2)}		Odds: {f(p)/f(1/2)}	
$\frac{(3-2p+p^2)^{a_1}(2p-p^2)^{a_2}}{(2.25)^{a_1}(0.75)^{a_2}}$(51)		$\frac{(2+p^2)^{a_1}(1-p^2)^{a_2}}{(2.25)^{a_1}(0.75)^{a_2}}$(52)		$\frac{(2+p-p^2)^{a_1}(1-p+p^2)^{a_2}}{(2.25)^{a_1}(0.75)^{a_2}}$(53)	
LOD score: log ₁₀ {f(p)/f(1/2)}		LOD score: log ₁₀ {f(p)/f(1/2)}		LOD score: log ₁₀ {f(p)/f(1/2)}	
(付属資料 147頁 B 3. (1))		(付属資料 149頁 B 3. (2))		(付属資料 150頁 B 3. (3))	

表-10 標識遺伝子座と致死遺伝子座が1:2:1の期待分離で連鎖している場合の集計値による最尤法およびロッド得点法 (LOD score) による組換えの計算方法 (表-5, 6, 7 参照)

Table 10 Calculation of recombination value on summed segregation frequency of 1:2:1 for a marker locus linked with a lethal gene with the maximum likelihood method and LOD score (cf. Tables 5, 6, 7).

1) Coupling				2) Repulsion				3) Coupling and repulsion			
Genotype	Sum of expected frequency	Observed number		Genotype	Sum of expected frequency	Observed number		Genotype	Sum of expected frequency	Observed number	
AA	(1/3)(1-p ²)	a ₁	f(p) = A ₀ + A ₁ p + A ₂ p ² + A ₃ p ³ + A ₄ p ⁴ + A ₅ p ⁵(54)	AA	(1/3)(2p-p ²)	a ₁	f(p) = A ₀ + A ₁ p + A ₂ p ² + A ₃ p ³ + A ₄ p ⁴ + A ₅ p ⁵(56)	AA	(1/3)(1-p+p ²)	a ₁	f(p) = A ₀ + A ₁ p + A ₂ p ² + A ₃ p ³ + A ₄ p ⁴ + A ₅ p ⁵(58)
Aa	(2/3)(1-p+p ²)	a ₂		Aa	(2/3)(1-p+p ²)	a ₂		Aa	(1/3)(1+2p-2p ²)	a ₂	
aa	(1/3)(2p-p ²)	a ₃		aa	(1/3)(1-p ²)	a ₃		aa	(1/3)(1-p+p ²)	a ₃	
Total	1	n	Total	1	n	Total	1	Total	1	n	
A ₀ = 2a ₃ A ₁ = -2a ₂ - 4a ₃ A ₂ = -4a ₁ + 5a ₂ + 2a ₃ A ₃ = 6a ₁ + 2a ₃ A ₄ = -6a ₁ - 5a ₂ - 4a ₃ A ₅ = 2a ₁ + 2a ₂ + 2a ₃				A ₀ = 2a ₁ A ₁ = -4a ₁ - 2a ₂ A ₂ = 2a ₁ + 5a ₂ - 4a ₃ A ₃ = 2a ₁ + 6a ₃ A ₄ = -4a ₁ - 5a ₂ - 6a ₃ A ₅ = 2a ₁ + 2a ₂ + 2a ₃				A ₀ = -a ₁ + 2a ₂ - a ₃ A ₁ = -6a ₂ A ₂ = 6a ₁ + 6a ₂ + 6a ₃ = 6n A ₃ = -4a ₁ - 4a ₂ - 4a ₃ = -4n			
0 < p < 0.5 p (Coup.) 0.5 < p < 1.0 (1-p) (Rep.)				0 < p < 0.5 p (Rep.) 0.5 < p < 1.0 (1-p) (Coup.)				0 < p < 0.5 p (Coup. and rep.)			
V(p) = $\frac{3p(2-p)(1-p^2)(1-p+p^2)}{2n(2-4p-3p^2+14p^3-7p^4)}$(55) S.E. of p = $\sqrt{V(p)}$				V(p) = $\frac{3p(2-p)(1-p^2)(1-p+p^2)}{2n(2-4p-3p^2+14p^3-7p^4)}$(57) S.E. of p = $\sqrt{V(p)}$				V(p) = $\frac{(1-p+p^2)(1+2p-2p^2)}{2n(1-4p+4p^2)}$(59) S.E. of p = $\sqrt{V(p)}$			
Odds: {f(p)/f(1/2)} $\frac{(1-p^2)^{a_1}(1-p+p^2)^{a_2}(2p-p^2)^{a_3}}{(0.75)^{a_1+a_2+a_3}}$(60)				Odds: {f(p)/f(1/2)} $\frac{(2p-p^2)^{a_1}(1-p+p^2)^{a_2}(1-p^2)^{a_3}}{(0.75)^{a_1+a_2+a_3}}$(61)				Odds: {f(p)/f(1/2)} $\frac{(1-p+p^2)^{a_1+a_2}(1+2p-2p^2)^{a_2}}{(0.75)^{a_1+a_2}(1.5)^{a_2}}$(62)			
LOD score: log ₁₀ {f(p)/f(1/2)}				LOD score: log ₁₀ {f(p)/f(1/2)}				LOD score: log ₁₀ {f(y;p)/f(y;1/2)}			
(付属資料 152頁 B 4. (1))				(付属資料 154頁 B 4. (2))				(付属資料 156頁 B 4. (3))			

2. 連鎖分析の実例計算結果

図-1に Mukai *et al.* (印刷中) によるスギのゲノム地図を示した。これはスギのさし木在来品種、クモトオン（♀）とオキノヤマスギ（♂）の交雑によるF₂家系で分析作成されたものである。スギの染色体の基本数は11であるが、166座を分析し135座（107 RFLPs, 26 RAPDs, 1 アロザイム, 1 形態）が14連鎖群に図化された。その連鎖群の中で、1, 3, 4, 6, 8, 9, 10, 13の8群で分離比が期待される比から有意に異なっている座が連なって存在している。これらの異常分離の資料を用い、致死遺伝子との係わりあいの有無を調査した。

1) 第10連鎖群において推定された致死遺伝子, 2座

表-11に各2座ごとの組合せの連鎖分析結果の一部を示した。表-11の[1]にCD 1545とCD 1067組合せで、致死遺伝子を考慮しない組換え価は0.043で相引と推定され、そのロッド得点は21.77であった。両座の集計値を用いた計算では、いずれも1:2:1の期待分離比から1%水準の有意な偏りがあり、致死遺伝子との連鎖が推定された。CD 1545では組換え価0.093で相引、ロッド得点は4.35であった。CD 1067では組換え価0.110で相引、ロッド得点3.74であった。同じような要領で、表-11の[2]~[6]に解析結果をまとめた。これらの結果から図-2に示したように、CD 1545の外側に約0.09の組換え価で、またCD 1067とCD 2036の間に約0.11と0.16の組換え価で2個の致死遺伝子座があることが推定された。

2) 第8連鎖群において推定された致死遺伝子, 2座

表-12の[1]~[6]に各2座ごとの組合せの連鎖分析結果の一部を示した。表-12の[1]のCD 1831とCD 470組合せで、致死遺伝子を考慮しない組換え価は0.017で相引と推定され、そのロッド得点は10.12であった。両座の集計値を用いた計算では、いずれも1:2:1あるいは3:1の期待分離比から1%水準の有意な偏りがあり、致死遺伝子との連鎖が推定された。CD 1831では組換え価0.124で相引、ロッド得点は2.68であった。CD 470では組換え価0.158で相引、ロッド得点2.36であった。[2]のCD 1831とアイソザイム遺伝子座、*Lap*との組合せでは両座の組換え価は0.063で相引、ロッド得点は15.08であった。座ごとの1:2:1の期待分離比についての検定結果、いずれも1%水準で有意であり、致死遺伝子座との連鎖が推定された。CD 1831では組換え価0.137で相引、ロッド得点は2.15であった。*Lap*では組換え価0.140で相引、ロッド得点2.25であった。同じ方法で表-12の[3]~[6]のようにとりまとめた。それらを総合し、図-3に示したように、CD 1425とCD 1831の間でCD 1831から約0.13、*Lap*の外側に約0.14の組換え価で2個の致死遺伝子座の存在が推定された。

3) 第3連鎖群において推定された致死遺伝子, 2座

表13-1, 2の[1], [2], [3], [4], [5], [7], [9], [10], [12], [15], [21]および[23]に各2座ごとの組合せの連鎖解析結果の一部を示した。[1]のCD 1237とCD 1301の

表-11 第10連鎖群のRFLP座間の連鎖分析（図-2 参照）

Table 11 Linkage analysis among RFLP loci in the 10th linkage group(cf. Fig. 2).

[1] CD1545 and CD1067

	CD1545		Frequency			Without lethal gene CD1545*CD1067			
	<i>DD</i> (1)	<i>Dd</i> (2)	<i>dd</i> (1)	Sum		χ^2 -test	Recomb. value	Variance	LOD score
CD1067	<i>AA</i> (1)	26	3	0	29	122.22**	0.043(Coup.)	0.000297	21.77
	<i>Aa</i> (2)	2	36	0	38				
	<i>aa</i> (1)	0	1	4	5	With a lethal gene			
	Sum	28	40	4	72	CD1545	16.89**	0.093(Coup.)	0.002085
					CD1067	16.22**	0.119(Coup.)	0.002738	3.74

[2] CD1545 and CD1658

	CD1545		Frequency			Without lethal gene CD1545*CD1658			
	<i>DD</i> (1)	<i>Dd</i> (2)	<i>dd</i> (1)	Sum		χ^2 -test	Recomb. value	Variance	LOD score
CD1658	<i>A-</i> (3)	28	38	1	67	12.67**	0.063(Coup.)	0.000859	6.79
	<i>aa</i> (1)	0	2	3	5				
	Sum	28	40	4	72	With a lethal gene			
						CD1545	16.89**	0.093(Coup.)	0.002085
					CD1658	12.67**	0.110(Coup.)	0.002551	3.50

[3] CD1545 and CD2036

	CD1545		Frequency			Without lethal gene CD1545*CD2036			
	<i>DD</i> (1)	<i>Dd</i> (2)	<i>dd</i> (1)	Sum		χ^2 -test	Recomb. value	Variance	LOD score
CD2036	<i>AA</i> (1)	11	7	0	18	15.75**	0.230(Coup.)	0.001769	5.57
	<i>Aa</i> (2)	14	29	1	44				
	<i>aa</i> (1)	1	3	3	7	With a lethal gene			
	Sum	26	39	4	69	CD1545	15.20**	0.096(Coup.)	0.002248
					CD2036	8.74*	0.158(Coup.)	0.003974	1.94

[4] CD1067 and CD2036

	CD1067		Frequency			Without lethal gene CD1067*CD2036			
	<i>DD</i> (1)	<i>Dd</i> (2)	<i>dd</i> (1)	Sum		χ^2 -test	Recomb. value	Variance	LOD score
CD2036	<i>AA</i> (1)	11	6	0	17	16.23**	0.230(Coup.)	0.001769	5.57
	<i>Aa</i> (2)	15	29	1	45				
	<i>aa</i> (1)	1	3	3	7	With a lethal gene			
	Sum	27	38	4	69	CD1067	16.04**	0.098(Coup.)	0.002290
					CD2036	9.29**	0.156(Coup.)	0.003917	1.89

[5] CD1067 and CD1658

	CD1067		Frequency			Without lethal gene CD1067*CD1658			
	<i>DD</i> (1)	<i>Dd</i> (2)	<i>dd</i> (1)	Sum		χ^2 -test	Recomb. value	Variance	LOD score
CD1658	<i>A-</i> (3)	29	37	1	67	16.00**	0.042(Coup.)	0.000578	8.07
	<i>aa</i> (1)	0	1	4	5				
	Sum	29	38	5	72	With a lethal gene			
						CD1067	16.22**	0.119(Coup.)	0.002738
					CD1658	12.52**	0.110(Coup.)	0.002551	3.50

[6] CD2036 and CD1658

	CD2036		Frequency			Without lethal gene CD2036*CD1658			
	<i>DD</i> (1)	<i>Dd</i> (2)	<i>dd</i> (1)	Sum		χ^2 -test	Recomb. value	Variance	LOD score
CD1658	<i>A-</i> (3)	17	43	4	64	8.13*	-		
	<i>aa</i> (1)	1	1	3	5				
	Sum	18	44	7	69	With a lethal gene			
					CD2036	8.74*	0.158(Coup.)	0.002738	1.94
					CD1658	11.60**	0.115(Coup.)	0.002551	3.22

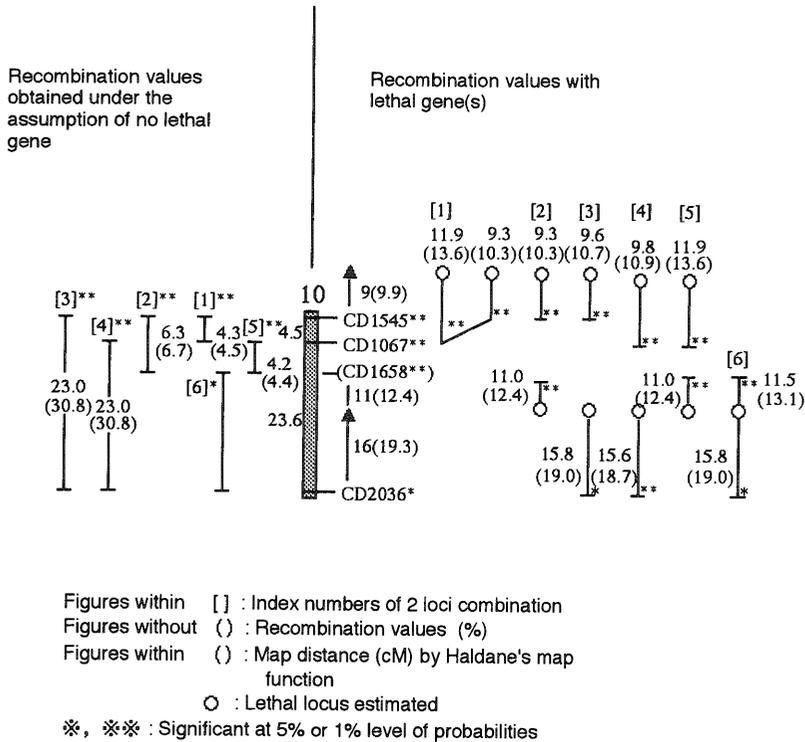


図-2 第10連鎖群において推定された致死遺伝子、2座(▲印)の位置(表-11参照)

Fig. 2 Location of two lethal loci estimated (▲ mark) in the 10th linkage group (cf. Table 11)

組合せでは、致死遺伝子を考慮しない組換え価は0.021と推定され、そのロッド得点は23.47であった。両座の集計値を用いた計算では、いずれも1:2:1の期待分離比から1%または5%水準の有意な偏りがあり、致死遺伝子との連鎖が推定された。両座のロッド得点は小さかったが、CD 1237では組換え価0.257、CD 1301では組換え価0.191で致死遺伝子座との連鎖が推定された。[21]のCD 3623とCD 1613の組合せでは致死遺伝子を考慮しない組換え価は0.163で相引と推定され、そのロッド得点は9.16であった。両座の集計値を用いた計算では、CD 3623のみが1:2:1の期待分離比から5%水準で有意な偏りがあり、致死遺伝子との連鎖が推定された。CD 3623では組換え価0.153で相引、ロッド得点2.12であった。以下、同様にして致死遺伝子の有無と位置を推定した。これらの結果を総合し、図-4に示したようにCD 1066とCD 2045の間に0.17と0.16の組換え価で致死遺伝子1座およびCD 15とCD 3623の間に0.17と0.15の組換え価で致死遺伝子1座の計2座の致死遺伝子座があるものと推定された。

表-12 第8連鎖群のRFLP, アイソザイム遺伝子座間の連鎖分析 (図-3 参照)

Table 12 Linkage analysis among RFLP and isozyme loci in the 8th linkage group (cf. Fig. 3).

[1] CD1831 and CD470

		CD1831				Frequency				
		DD(1)		Dd(2)		dd(1)		Sum		
CD470	A-(3)	18	47	0	65	Without lethal gene CD1831*CD470				
	aa(1)	0	1	6	7	χ^2 -test	Recomb. value	Variance	LOD score	
	Sum	18	48	6	72	20.96**	0.017(Coup.)	0.000231	10.12	
						With a lethal gene				
						CD1831	12.00**	0.124(Coup.)	0.002880	2.68
						CD 470	8.96**	0.158(Coup.)	0.003782	2.36

[2] CD1831 and *Lap*

		CD1831				Frequency				
		DD(1)		Dd(2)		dd(1)		Sum		
<i>Lap</i>	AA(1)	15	3	0	18	Without lethal gene CD1831* <i>Lap</i>				
	Aa(2)	1	39	2	42	χ^2 -test	Recomb. value	Variance	LOD score	
	aa(1)	0	2	4	6	67.15**	0.063(Coup.)	0.000482	15.08	
		Sum				With a lethal gene				
						CD1831	10.36**	0.137(Coup.)	0.003499	2.15
						<i>Lap</i>	9.27**	0.140(Coup.)	0.003614	2.25

[3] *Lap* and CD470

		<i>Lap</i>				Frequency				
		DD(1)		Dd(2)		dd(1)		Sum		
CD 470	A-(3)	18	40	1	59	Without lethal gene <i>Lap</i> *CD470				
	aa(1)	0	2	5	7	χ^2 -test	Recomb. value	Variance	LOD score	
	Sum	18	42	6	66	14.89**	0.057(Coup.)	0.000852	6.85	
						With a lethal gene				
						<i>Lap</i>	9.27**	0.140(Coup.)	0.003614	2.24
						CD 470	7.29**	0.174(Coup.)	0.004741	1.89

[4] CD414 and CD1831

		CD414				Frequency				
		DD(1)		Dd(2)		dd(1)		Sum		
CD1831	AA(1)	13	4	1	18	Without lethal gene CD414*CD1831				
	Aa(2)	4	38	6	48	χ^2 -test	Recomb. value	Variance	LOD score	
	aa(1)	0	0	6	6	47.11**	0.121(Coup.)	0.000853	10.78	
		Sum				With a lethal gene				
						CD 414	2.44 ^{NS}	—	—	—
						CD1831	12.00**	0.124(Coup.)	0.002880	2.68

[5] CD1195 and CD1831

		CD1195				Frequency				
		DD(1)		Dd(2)		dd(1)		Sum		
CD1831	AA(1)	12	5	1	18	Without lethal gene CD1195*CD1831				
	Aa(2)	8	32	7	47	χ^2 -test	Recomb. value	Variance	LOD score	
	aa(1)	0	3	3	6	23.03**	0.204(Coup.)	0.001504	6.35	
		Sum				With a lethal gene				
						CD1195	3.42 ^{NS}	—	—	—
						CD1831	11.51**	0.127(Coup.)	0.002986	2.60

[6] CD1195 and *Lap*

		CD1195				Frequency				
		DD(1)		Dd(2)		dd(1)		Sum		
<i>Lap</i>	AA(1)	11	6	1	18	Without lethal gene CD1195* <i>Lap</i>				
	Aa(2)	5	29	8	42	χ^2 -test	Recomb. value	Variance	LOD score	
	aa(1)	0	4	2	6	20.39**	0.223(Coup.)	0.001784	5.32	
		Sum				With a lethal gene				
						CD1195	2.94 ^{NS}	—	—	—
						<i>Lap</i>	9.27**	0.140(Coup.)	0.003614	2.25

表-13-1 第3連鎖群の RFLP, RAPD 座間の連鎖分析 (図-4 参照)

Table 13 1 Linkage analysis among RFLP and RAPD loci in the 3rd linkage group (cf. Fig. 4).

[1] CD1237 and CD1301

CD1237		Frequency				Without lethal gene CD1237*CD1301			
		DD(1)	Dd(2)	dd(1)	Sum	χ^2 -test	Recomb. value	Variance	LOD score
CD1301	AA(1)	14	0	0	14	92.15**	0.021(Coup.)	0.000143	23.47
	Aa(2)	1	47	2	50				
	aa(1)	0	0	9	9	With a lethal gene			
	Sum	15	47	11	73	CD1237	6.48*	0.257(Coup.)	0.007091
					CD1301	10.67**	0.191(Coup.)	0.004769	1.10

[2] CD1237 and CD1066

CD1237		Frequency				Without lethal gene CD1237*CD1066			
		DD(1)	Dd(2)	dd(1)	Sum	χ^2 -test	Recomb. value	Variance	LOD score
CD1066	AA(1)	14	1	0	15	83.33**	0.035(Coup.)	0.000241	20.71
	Aa(2)	1	46	3	50				
	aa(1)	0	0	8	8	With a lethal gene			
	Sum	15	47	11	73	CD1237	6.48*	0.257(Coup.)	0.007091
					CD1066	11.33**	0.166(Coup.)	0.003988	1.57

[3] CD1237 and CD2045

CD1237		Frequency				Without lethal gene CD1237*CD2045			
		DD(1)	Dd(2)	dd(1)	Sum	χ^2 -test	Recomb. value	Variance	LOD score
CD2045	AA(1)	11	1	3	15	52.43**	0.114(Coup.)	0.000863	9.58
	Aa(2)	4	39	2	45				
	aa(1)	0	1	6	7	With a lethal gene			
	Sum	15	41	11	67	CD1237	3.84 ^{NS}	—	—
					CD2045	9.81**	0.159(Coup.)	0.004117	1.66

[4] CD1237 and CD15

CD1237		Frequency				Without lethal gene CD1237*CD15			
		DD(1)	Dd(2)	dd(1)	Sum	χ^2 -test	Recomb. value	Variance	LOD score
CD 15	AA(1)	11	6	2	19	44.32**	0.128(Coup.)	0.000893	9.83
	Aa(2)	4	40	2	46				
	aa(1)	0	1	7	8	With a lethal gene			
	Sum	15	47	11	73	CD1237	6.48*	0.257(Coup.)	0.007091
					CD 15	8.26*	0.173(Coup.)	0.004201	1.78

[5] CD1237 and CD3623

CD1237		Frequency				Without lethal gene CD1237*CD3623			
		DD(1)	Dd(2)	dd(1)	Sum	χ^2 -test	Recomb. value	Variance	LOD score
CD3623	AA(1)	10	7	2	19	28.23**	0.172(Coup.)	0.001220	7.00
	Aa(2)	5	38	4	47				
	aa(1)	0	2	5	7	With a lethal gene			
	Sum	15	47	11	73	CD1237	6.48*	0.257(Coup.)	0.007091
					CD3623	9.99**	0.148(Coup.)	0.003468	2.25

[7] CD1301 and CD2045

CD1301		Frequency				Without lethal gene CD1301*CD2045			
		DD(1)	Dd(2)	dd(1)	Sum	χ^2 -test	Recomb. value	Variance	LOD score
CD2045	AA(1)	11	2	2	15	56.46**	0.088(Coup.)	0.000660	11.77
	Aa(2)	3	41	1	45				
	aa(1)	0	1	6	7	With a lethal gene			
	Sum	14	44	9	67	CD1301	7.33*	0.217(Coup.)	0.006140
					CD2045	9.81**	0.159(Coup.)	0.004117	1.66

表-13-2 第3連鎖群のRFLP, RAPD座間の連鎖分析 (図-4 参照) (第13表の続き)

Table 13 2 Linkage analysis among RFLP and RAPD loci in the 3rd linkage group (cf. Fig. 4).

[10] CD1066 and CD2045

		CD1066				Frequency				Without lethal gene CD1066*CD2045				
		DD(1)		Dd(2)		dd(1)		Sum		χ^2 -test	Recomb. value	Variance	LOD score	
CD2045	AA(1)	15	9	0	24					59.63**	0.071(Coup.)	0.000530	13.88	
	Aa(2)	4	30	2	36					With a lethal gene				
	aa(1)	0	6	5	11					CD1066	8.05*	0.187(Coup.)	0.005063	1.23
	Sum	19	45	7	71					CD2045	10.70**	0.183(Coup.)	0.00493	1.28

[11] CD1066 and CD15

		CD1066				Frequency				Without lethal gene CD1066*CD15				
		DD(1)		Dd(2)		dd(1)		Sum		χ^2 -test	Recomb. value	Variance	LOD score	
CD 15	AA(1)	12	7	0	19					52.95**	0.087(Coup.)	0.000604	13.69	
	Aa(2)	3	42	1	46					With a lethal gene				
	aa(1)	0	1	7	8					CD1066	11.33**	0.166(Coup.)	0.003988	1.57
	Sum	15	50	8	73					CD 15	8.26*	0.173(Coup.)	0.004201	1.78

[13] CD2045 and CD15

		CD2045				Frequency				Without lethal gene CD2045*CD15				
		DD(1)		Dd(2)		dd(1)		Sum		χ^2 -test	Recomb. value	Variance	LOD score	
CD 15	AA(1)	14	2	1	17					72.25**	0.054(Coup.)	0.000406	15.86	
	Aa(2)	0	42	0	42					With a lethal gene				
	aa(1)	1	1	6	8					CD2045	9.81**	0.159(Coup.)	0.004117	1.66
	Sum	15	45	7	67					CD 15	6.73*	0.191(Coup.)	0.005192	1.34

[15] CD15 and CD3623

		CD15				Frequency				Without lethal gene CD15*CD3623				
		DD(1)		Dd(2)		dd(1)		Sum		χ^2 -test	Recomb. value	Variance	LOD score	
CD3623	AA(1)	14	2	1	17					82.73**	0.050(Coup.)	0.000340	18.93	
	Aa(2)	0	42	0	42					With a lethal gene				
	aa(1)	1	1	6	8					CD15	8.26*	0.173(Coup.)	0.004201	1.78
	Sum	15	45	7	67					CD3623	9.99**	0.148(Coup.)	0.003468	2.25

[21] CD3623 and CD1613

		CD3623				Frequency				Without lethal gene CD3623*CD1613				
		DD(1)		Dd(2)		dd(1)		Sum		χ^2 -test	Recomb. value	Variance	LOD score	
CD1613	AA(1)	15	9	0	24					37.56**	0.163(Coup.)	0.001186	9.16	
	Aa(2)	4	30	2	36					With a lethal gene				
	aa(1)	0	6	5	11					CD3623	9.14*	0.153(Coup.)	0.003735	2.12
	Sum	19	45	7	71					CD1613	4.78 ^{NS}	—	—	—

[22] CD3623 and CD1583

		CD3623				Frequency				Without lethal gene CD3623*CD1583				
		DD(1)		Dd(2)		dd(1)		Sum		χ^2 -test	Recomb. value	Variance	LOD score	
CD1583	AA(1)	6	13	0	19					4.75 ^{NS}	—	—	—	
	Aa(2)	12	27	4	43					With a lethal gene				
	aa(1)	1	6	3	10					CD3623	9.56*	0.151(Coup.)	0.003598	2.19
	Sum	19	46	7	72					CD1583	4.97 ^{NS}	—	—	—

表-14 第13連鎖群のRFLP, RAPD 座間の連鎖分析 (図-5 参照)

Table 14 Linkage analysis among RFLP and RAPD loci in the 13th linkage group (cf. Fig. 5).

[1] CD423 and CD857

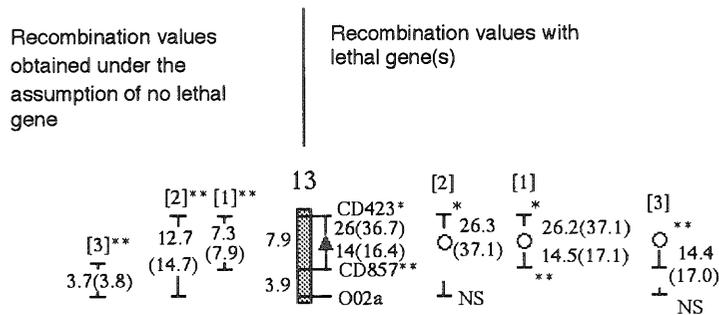
CD423					Without lethal gene CD423*CD857				
		Frequency			χ^2 -test	Recomb. value	Variance	LOD score	
		DD(1)	Dd(2)	dd(1)					Sum
CD857	AA(1)	12	4	0	16	59.00**	0.073(Coup.)	0.000511	14.91
	Aa(2)	2	43	4	49				
	aa(1)	0	0	7	7	With a lethal gene			
	Sum	14	47	11	72	CD 423	6.97*	0.262(Coup.)	0.007405
					CD 857	11.64**	0.145(Coup.)	0.003446	2.04

[2] CD423 and 002a

CD423					Without lethal gene CD423*002a				
		Frequency			χ^2 -test	Recomb. value	Variance	LOD score	
		DD(1)	Dd(2)	dd(1)					Sum
002a	AA(1)	11	41	3	55	23.73**	0.127(Coup.)	0.001726	6.04
	Aa(2)	0	6	11	17				
	aa(1)	0	6	11	17	With a lethal gene			
	Sum	11	47	14	72	CD 423	6.97*	0.263(Coup.)	0.007405
					002a	0.07 ^{NS}	—	—	—

[3] CD857 and 002a

CD857					Without lethal gene CD857*002a				
		Frequency			χ^2 -test	Recomb. value	Variance	LOD score	
		DD(1)	Dd(2)	dd(1)					Sum
002a	A-(3)	7	47	1	55	56.59**	0.037(Coup.)	0.000500	12.40
	Aa(2)	0	2	16	18				
	aa(1)	0	2	16	18	With a lethal gene			
	Sum	7	49	17	73	CD 857	11.30**	0.144(Rep.)	0.003371
					002a	0.01 ^{NS}	—	—	—



Figures within [] : Index numbers of 2 loci combination
 Figures without () : Recombination values (%)
 Figures within () : Map distance (cM) by Haldane's map function
 ○ : Lethal locus estimated
 ※, ※※ : Significant at 5% or 1% level of probabilities

図-5 第13連鎖群において推定された致死遺伝子座 (▲印) の位置 (表-14参照)

Fig. 5 Location of a lethal locus estimated (▲ mark) in the 13th linkage group (cf. Table 14)

表-15 第1連鎖群のRFLP, RAPD座間の連鎖分析 (図-6 参照)

Table 15 Linkage analysis among RFLP and RAPD loci in the first linkage group (cf. Fig. 6).

[1] CD917 and CD1778

CD917		Frequency				Without lethal gene CD917*CD1778			
		DD(1)	Dd(2)	dd(1)	Sum	χ^2 -test	Recomb. value	Variance	LOD score
CD1778	AA(1)	9	0	0	9	75.37**	0.060(Coup.)	0.000429	14.78
	Aa(2)	0	47	0	47				
	aa(1)	3	2	9	14	With a lethal gene			
	Sum	12	49	9	70	CD 917	11.45**	0.200(Coup.)	0.005268
					CD1778	8.94*	0.204(Coup.)	0.005391	0.95

[2] CD917 and CD334x

CD917		Frequency				Without lethal gene CD917*CD334x			
		DD(1)	Dd(2)	dd(1)	Sum	χ^2 -test	Recomb. value	Variance	LOD score
CD334x	AA(1)	5	4	0	9	20.30**	0.164(Coup.)	0.001188	5.75
	Aa(2)	6	44	6	56				
	aa(1)	1	2	3	6	With a lethal gene			
	Sum	12	50	9	71	CD 917	12.10**	0.196(Coup.)	0.005051
					CD334x	15.51**	0.112(Coup.)	0.002598	2.22

[4] CD917 and CD1712

CD917		Frequency				Without lethal gene CD917*CD1712			
		DD(1)	Dd(2)	dd(1)	Sum	χ^2 -test	Recomb. value	Variance	LOD score
CD1712	AA(1)	3	4	0	7	16.03**	0.201(Coup.)	0.001500	3.89
	Aa(2)	7	43	6	56				
	aa(1)	2	2	3	7	With a lethal gene			
	Sum	12	49	9	70	CD 917	11.45**	0.200(Coup.)	0.005268
					CD1712	25.20**	0.135(Coup.)	0.003245	1.20

[7] CD1778 and CD1712

CD1778		Frequency				Without lethal gene CD1778*CD1712			
		DD(1)	Dd(2)	dd(1)	Sum	χ^2 -test	Recomb. value	Variance	LOD score
CD1712	AA(1)	3	3	2	8	11.45*	0.262(Coup.)	0.001985	2.76
	Aa(2)	10	41	5	56				
	aa(1)	1	4	2	7	With a lethal gene			
	Sum	14	48	9	71	CD1778	9.51**	0.199(Coup.)	0.005171
					CD1712	23.70**	0.134(Coup.)	0.003175	1.59

[9] CD334x and CD1712

CD334x		Frequency				Without lethal gene CD334x*CD1712			
		DD(1)	Dd(2)	dd(1)	Sum	χ^2 -test	Recomb. value	Variance	LOD score
CD1712	AA(1)	6	2	0	8	50.56**	0.058(Coup.)	0.000407	14.17
	Aa(2)	1	53	3	57				
	aa(1)	0	2	5	7	With a lethal gene			
	Sum	7	57	8	72	CD334x	24.53**	0.154(Coup.)	0.003703
					CD1712	24.53**	0.131(Coup.)	0.003063	1.67

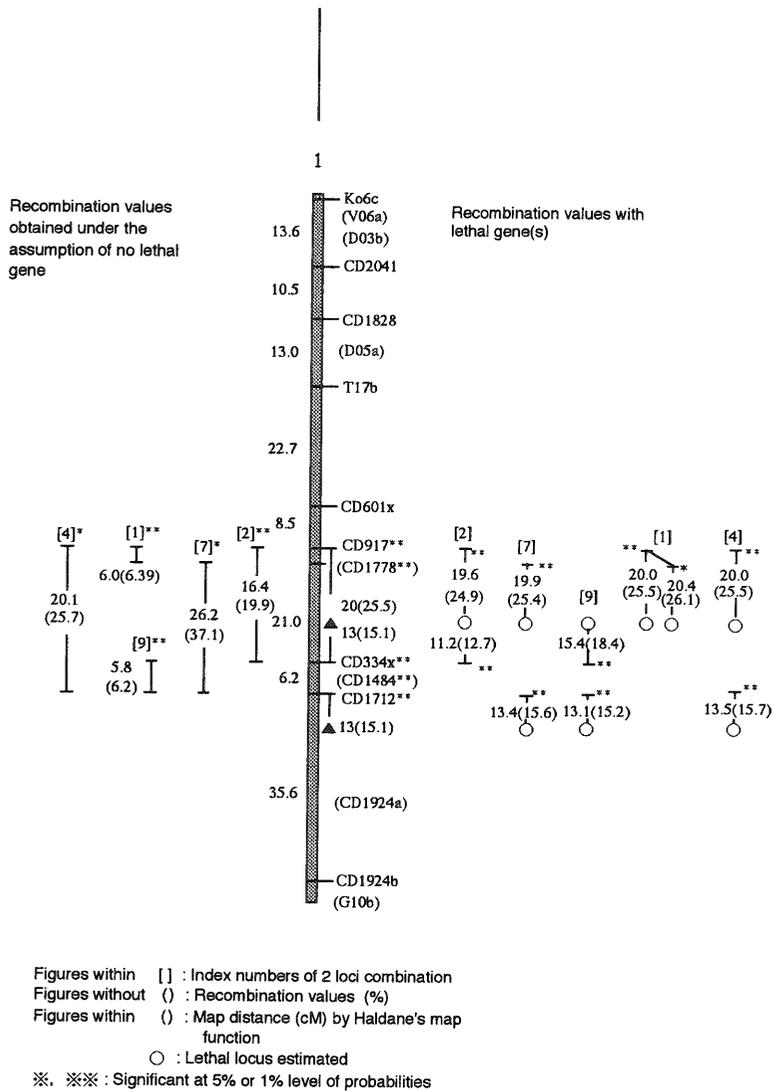


図-6 第1連鎖群において推定された致死遺伝子、2座(▲印)の位置(表-15参照)
 Fig. 6 Location of two lethal loci estimated (▲ mark) in the first linkage group (cf. Table 15)

6) 第11連鎖群において推定された致死遺伝子座

表-16の[1]~[3]にロッド得点が比較的大きい2座の組合せ結果を示した。図-7に示したようにCD485とCD491の間に約0.17と0.15の組換価で致死遺伝子座があるものと推定された。

表-16 第11連鎖群のRFLP座間の連鎖分析（図-7 参照）

Table 16 Linkage analysis among RFLP loci in the 11th linkage group (cf. Fig. 7).

[1] CD485 and CD491

CD485		Frequency			Without lethal gene CD485*CD491				
		DD(1)	Dd(2)	dd(1)	Sum	χ^2 -test	Recomb. value	Variance	LOD score
CD 491	AA(1)	11	3	0	14	34.00**	0.129(Coup.)	0.000969	9.22
	Aa(2)	7	37	3	47				
	aa(1)	0	3	4	7				
	Sum	18	43	7	68				
					With a lethal gene				
CD 485					8.32*	0.161(Coup.)	0.004133	1.88	
CD 491					11.38**	0.153(Coup.)	0.003897	1.68	

[2] CD485 and CD1894

CD485		Frequency			Without lethal gene CD485*CD1894				
		DD(1)	Dd(2)	dd(1)	Sum	χ^2 -test	Recomb. value	Variance	LOD score
CD1894	AA(1)	9	4	0	13	20.86**	0.198(Coup.)	0.001459	5.66
	Aa(2)	8	36	4	48				
	aa(1)	2	4	4	10				
	Sum	19	44	8	71				
					With a lethal gene				
CD 485					7.48*	0.180(Coup.)	0.004533	1.67	
CD1894					9.06*	0.230(Coup.)	0.006257	0.60	

[3] CD491 and CD1894

CD491		Frequency			Without lethal gene CD491*CD1894				
		DD(1)	Dd(2)	dd(1)	Sum	χ^2 -test	Recomb. value	Variance	LOD score
CD1894	AA(1)	11	2	0	13	55.75**	0.069(Coup.)	0.000499	14.39
	Aa(2)	3	43	1	47				
	aa(1)	0	3	6	9				
	Sum	14	48	7	69				
					With a lethal gene				
CD 491					11.99**	0.150(Coup.)	0.003747	1.74	
CD1894					9.52**	0.206(Coup.)	0.005563	0.84	

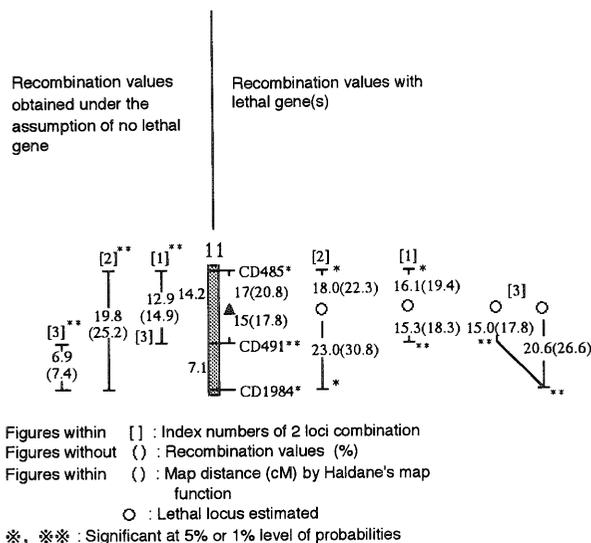


図-7 第11連鎖群において推定された致死遺伝子座 (▲印) の位置 (表-16参照)

Fig. 7 Location of a lethal locus estimated (▲ mark) in the 11th linkage group (cf. Table 16)

7) 第4および第9連鎖群において推定された致死遺伝子座

ロッド得点は低い値であったが、両連鎖群でそれぞれ1座の致死遺伝子座が推定された。

3. 結果の検討

大庭ら(1992)は「劣性標識遺伝子ホモ個体の利用と胚致死遺伝子による分離比の偏りの補正」、また大庭ら(1993)は「共優性遺伝子座間の連鎖分析における胚致死遺伝子による分離比の偏りの補正」を報告した。この際、組換え価の計算式を標識遺伝子座2座と致死遺伝子座の3座の配列およびそれらの相引・相反関係をも考慮しているため、計算式が複雑であり、また最適解の選定に難しさがともなった。近時、RFLP分析に加え、さらに効率的に連鎖地図の作成が可能なRAPD分析が進められているので、多量なデータ処理が可能なように、また解の適否を的確に行う方法の案出が必要である。

本報告は、致死遺伝子の検出には座ごとの集計値を用い、通常、3:1の分離を示す優性・劣性遺伝子座(A, a ; 以下、標識遺伝子(座)と呼ぶ)および1:2:1あるいは3:1の分離比を示すRFLPおよびRAPD座間(D, d)の連鎖分析で、各座と致死遺伝子座との組換え価を推定する方法をまとめた。また、当該遺伝子座が相引・相反の交雑家系の組換え価の計算式をまとめ、解の適否はロッド得点の大ききで判定することとした。

まず、表-1に示したように、標識遺伝子の2座について自殖および交雑による①~⑥の6通りの期待分離をまとめた。すなわち優性・劣性遺伝子座(A, a)について戻し交雑型(1:1)と自殖型(3:1)および共優性遺伝子座(D, d)における(1:1)と(1:2:1)の組合せに整理した。これらの6通りの組合せは表-2~7において、各セルの分離頻度を用いて、致死遺伝子がない場合の組換え価を最尤法で求める計算式およびロッド得点の計算式をまとめた。この際、自殖家系または戻し交雑家系のほかに交雑家系の分析計算が可能なように、当該遺伝子座について両親の遺伝子型が相引と相反と別々の場合の期待分離比をもとめ、計算式を導いた(表-4, 6, 7参照)。

致死遺伝子による分離比の偏りの補正は、表-1の①~⑥の6組合せにおいて各遺伝子座ごとに集計した分離頻度を使用することとした。すなわち、表-8, 9, 10に示したように、1:1, 3:1および1:2:1の分離における致死遺伝子座を考えればよい。これは標識遺伝子座2座と致死遺伝子座1座の計3座の組換え価を想定した場合、各遺伝子座の配列順序およびそれぞれの相引・相反関係がからみ各セルの分離頻度を用いて組換え価計算の一般推定式を導くことが困難なためである。この集計値の利用により、表-8, 9, 10に示したように1:1, 3:1あるいは1:2:1の期待分離比を座ごとにもとめればよいことになり、非常に簡単になる。また、交雑家系を利用できるように、交雑親の遺伝子型が相引・相反の場合も計算できるようにした(表9, 10)。さらに、それぞれの場合について、ロッド得点の計算式をまとめた。

現在、計算手順は、6通りの分離比の組み合わせごとに期待分離比の2元表を作成し、①致死遺伝子座がないものとして分離比を使用した組換え価の推定、②2つの座ごとに集計した分離比を

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

使用した組換え価の推定の構成としている。具体的には、パーソナルコンピュータを利用し、該当する分離比の座ごとの分離比および連鎖分離比の χ^2 検定、有意な場合は組換え価の推定、その推定値によるロッド得点の計算を行う方式をとっている。

以上の組換え価の計算式を用いて、Mukai *et al.* (印刷中) が報告したスギのゲノム分析のデータで、分離比が有意な連鎖群の遺伝子座群について致死遺伝子座との組換え価を推定した。このゲノム地図はクモトオンとオキノヤマスギの交雑 F_1 の自殖による F_2 の1家系を分析したものである。クモトオンは、現在、淡緑色苗、白葉苗(大庭;未発表)および矮性苗を生じる劣性遺伝子をそれぞれヘテロで保有していることが判明している。また、オキノヤマスギはクモトオンがもっている矮性苗と同じ劣性遺伝子を保有している。そしてこのゲノム解析に利用した F_1 は白葉苗と矮性苗の両劣性遺伝子を保有していた。

DNA分析時の F_2 家系は7年生であり、白葉苗はすべて枯死し、矮性苗の生存数も少なくなっていた。このため、この白葉苗を生じる遺伝子座が致死遺伝子座として検出される可能性がある。

なお、スギについては、大庭(1979)は優性形質ヘテロのヨレスギの自殖家系で、正常針葉遺伝子近傍に胚致死遺伝子が0.30の組換え価で位置していることを報告した。また、大庭ら(1992)はスギの自殖家系でアイソザイム遺伝子座の*Shd-2*で0.23(相反)、*Lap*では0.22(相反)と0.31(相引)、さらに大庭ら(1993)は*Dia-3*で0.262(相反)の組換え価で胚致死遺伝子座があることを報告した。現在のところ、スギにおいて、特定花粉の選択受精、受精胚の発育期における選択的致死の有無、また半致死遺伝子等についての生物学的情報は無い。一方、種子発芽後にみられる白子、淡緑色苗、矮性苗などは被蔭、防寒などの処置により生存期間(週,月,年数)に相違があることが知られている(大庭1973)。

以上により、スギには少なくとも若干数の胚致死遺伝子座および色素変異・形態変異などの広い意味での致死遺伝子座があることは確かである。DNA分析によるゲノム分析での致死遺伝子座の報告はBradshaw and Stettler(1992)の*Populus trichocarpa*の苗での例がある。

Mukai *et al.* (印刷中) のゲノム地図(図-1参照)の13連鎖群の中の8群に異常な分離比が見られる。これらの異常分離比には胚致死遺伝子座、また広い意味での劣性致死遺伝子座が関係している可能性があるものとして、致死遺伝子座との連鎖の有無・組換え価の推定を行った。まずロッド得点が2以上で致死遺伝子座との組換え価が推定された第10、第8および第3連鎖群の事例を示した。第10および第8連鎖群では、それぞれ2座の致死遺伝子座の存在する可能性がある。いずれの場合も、致死遺伝子座を考慮しない2座間の組換え価にたいして、致死遺伝子座を想定した組換え価では中間に致死遺伝子座がはいるため地図距離が大きく推定された。また、ロッド得点は2より小さい値もあった第13、第1および第11連鎖群の事例も示した。なお、実際の計算数値は記載しなかったが、異常な数値(マイナス)の算出例があり、2座の致死遺伝子座が絡んだ場合、1座を想定した計算式では不十分な場合があるものと考えられる。これについては今後の検討課題である。なお、第8連鎖群において、*Lap*と致死遺伝子座が0.14(相引)の組換え価で連鎖していたが、これは大庭ら(1992)が*Lap*座の近傍に胚致死遺伝子座があることを報告したこ

とと符合するものである。

なお、本報告では致死遺伝子座の順序決定を手作業で実施したが、多次元尺度構成法（鶴飼ら、1990）などの手法の利用による順序決定の自動化は計算関係で残された課題である。今後、標識遺伝子、アイソザイム、RFLP、RAPDなどの遺伝子座の分析を進め、スギのゲノム地図を完成を図りつつ、致死遺伝子座の検証を行う予定である。

要 旨

スギの色素・形態変異などの標識遺伝子座、アイソザイム遺伝子座および制限酵素断片長多型のRFLP座、また、RAPD座の連鎖地図作製の基礎研究として、優性・劣性遺伝子座、RFLP座とRAPD座を想定し、かつ致死遺伝子座が連鎖している際の組換え価の推定計算方法をまとめた。2個の未知の組換え価がある場合、最尤法による組換え価推定の一般式の誘導は困難である。まず、致死遺伝子座がないものとして2座間の組換え価は2元表のセルの分離比を用いて計算した。ついで致死遺伝子座の関与の有無と組換え価の推定は個別の座で集計した分離比を用いて計算した。また、自殖のほか、交雑家系の分析を可能にするため、交雑親の遺伝子型が相引・相反の場合も期待分離比をもとめ、計算式を導いた。以上の組換え価の推定での①相引、②相反、あるいは③相引・相反の適合度の判定はロッド得点の大小によって判定することとした。

Mukai *et al.* (印刷中) が報告したスギゲノム地図の13連鎖群について、個々の遺伝子座で分離比に異常がある8連鎖群の分離比のデータを使用し、致死遺伝子座の検出をした。ロッド得点が2以上を一応の目安として、第10連鎖群、第8連鎖群、第3連鎖群および第1連鎖群でそれぞれ2座、第13連鎖群および第11連鎖群でおのおの1座の致死遺伝子座の存在を推定した。また、致死遺伝子が存在しないとして計算した地図距離は、致死遺伝子座を組み入れた地図距離よりも縮小していることを示した。

引 用 文 献

- 1 Bailey, Norman, T. J. (1961) Introduction to the Mathematical Theory of Genetic Linkage. 298 pp, Clarendon Press, Oxford.
- 2 Bradshaw, H. D. Jr., and Stettler, R. F. (1992) Genetic mapping in *Populus*. Plant Genome I 61 pp, The International Conference on the Plant Genome, Nov. 9-11, 1992, San Diego, California, U.S.A.
- 3 千葉 茂 (1953) スギの針葉の冬期における変色の遺伝 (第1報) 針葉の変色の観察およびアカスギ、ミドリスギの交雑. 日林誌 35: 286-289.
- 4 Fisher, R. A. and Balmukand B. (1928) The estimation of linkage from the offspring of selfed heterozygotes. J. Genet. 20: 79-92.
- 5 河崎久男 (1990) スギにおける胚致死遺伝子の検出法に関する研究. 林木育種場研究報告

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

8: 1~67.

- 6 菊池秀夫（1977）スギ針葉の一形態異常の遺伝. 林業試験場研究報告 **298**: 143-151.
- 7 菊池秀夫（1980）スギの葉緑素異常（白緑葉）の遺伝. 林業試験場研究報告 **310**: 163-170.
- 8 倉本哲嗣（1992）アイソザイム遺伝子座を利用したスギの連鎖分析. 筑波大学修士論文
- 9 日下部真一・服巻保幸（1989）RFLPによる連鎖解析：ロッド得点法ならびにRFLPマーカの選別. 日本臨牀 増刊号：216-235.
- 10 Mather, K. (1963) The measurement of linkage in heredity (Second ed. Reprinted 1963). 149 pp, Methuen, London.
- 11 松田 学・深田俊武・白石 進（1994）分子マーカーを用いた林木のジーンマッピングⅡ RAPDマーカーによるスギの高密度連鎖地図. 105回日本林学会大会講演要旨集（U111）706.
- 12 Morton, N. E. (1955) Sequential tests for the detection of linkage. Amer. J. Hum. Genet. **7**: 277-318.
- 13 Mukai, Y., Suyama, Y., Tsumura, Y., Kawahara, T., Yoshimaru, H., Kondo, T., Tomaru, N. and M. Murai (1993) A partial linkage map for sugi (*Cryptomeria japonica*) based on RFLP, RAPD, and isozyme loci. DNA LINK **3**: 14-22.
- 14 Mukai, Y., Suyama, Y., Tsumura, Y., Kawahara, T., Yoshimaru, H., Kondo, T., Tomaru, N., Murai, M. and Kuramoto N. A linkage map for sugi (*Cryptomeria japonica*) based on RFLP, RAPD, and isozyme loci. Theor. Appl. Genet. (in press)
- 15 大庭喜八郎・村井正文・杉村義一・斉藤幹夫・岡本敬三・渡辺 操・野口常介（1967）林木に変異に関する研究（Ⅲ）クマスギと他のさし木スギ系統の交雑親和性, F₁ 幼苗の生長およびクマスギで検出された2個の単一劣性遺伝子について. 日林誌 **49** (10) : 361-367.
- 16 大庭喜八郎・村井正文（1969）イワオスギの自殖および他殖実生における葉緑素変異苗の発生と苗高生長について. 日林誌 **51**: 118-124.
- 17 大庭喜八郎・百瀬行男・前田武彦（1973）スギ精英樹からの異常苗の分離. 林業試験場研究報告 **250**: 53-76.
- 18 大庭喜八郎・前田武彦・福原植勝（1974）ヨレスギの遺伝およびヨレ遺伝子と白子, ミドリスギの両劣性遺伝子の連鎖. 日林誌 **56**: 276-281.
- 19 大庭喜八郎（1979）スギの胚致死遺伝子の検出. 90回日林論：257-258.
- 20 大庭喜八郎・河崎久男・倉本哲嗣・津村義彦・戸丸信弘・内田煌二・中村 徹・奥泉久人・陶山佳久・モハマド=ナイム・高橋 誠・高橋智恵美（1992）スギゲノムの遺伝子及びRFLPの連鎖分析におけるアイソザイム遺伝子座の橋渡し方式に関する研究 1. 劣性標識遺伝子ホモ個体の利用と胚致死遺伝子による分離比の偏りの補正. 筑波大学農林技術センター演習林報告 **8**: 139-273.
- 21 大庭喜八郎・河崎久男・倉本哲嗣・戸丸信弘・津村義彦・内田煌二・中村 徹・奥泉久人・陶山佳久・高橋智恵美（1993）スギゲノムの遺伝子及びRFLPの連鎖分析におけるアイソザイム遺伝子座の橋渡し方式に関する研究 2. 共優性遺伝子座間の連鎖分析における胚致死遺

- 伝子による分離比の偏りの補正. 筑波大学農林技術センター演習林報告 **9**: 35-139.
- 22 奥泉久人・大庭喜八郎・白石 進 (1990) スギのアスパラギン酸アミノ転移酵素アイソザイムの遺伝. 日林誌 **72**: 58-61.
- 23 Trow, A. H. (1913) Forms of reduplication: Primary and secondary. *J. Genetics* **2**: 313-324.
- 24 Tsumura, Y., K. Uchida and K. Ohba (1989) Genetic control of isozyme variation in needle tissues of *Cryptomeria japonica*. *J. Heredity* **80**: 291-297.
- 25 鵜飼保雄・大澤 良・齊藤 彰 (1990) 計量的多次元尺度法による連鎖群内RFLP座の順序の自動決定法. 育種学雑誌 **40** (別冊2): 302-303.

Summary

Studies were made on the methods for estimation of recombination values between marker loci including isozyme, RFLP and RAPD loci with or without the presence of a lethal factor.

If there are two recombination values to be simultaneously estimated, it is difficult to make a generalized formula for getting maximum likelihood estimate.

Firstly, recombination value between two loci were estimated assuming no lethal locus. Then, existence of a lethal locus was examined by the magnitude of deviation of the observed segregation ratio from expected one for each locus separately. In forest tree species, formulae were obtained for both coupling and repulsion phases. The fitness of the model involving estimated recombination values between markers and a lethal factor were evaluated by LOD scores.

In the data of 13 linkage groups of sugi genome reported by Mukai *et al.* (in press), 8 groups had loci with significant deviation from the expected segregation ratios. With a criterion of LOD score more than 2.0, a set of two lethal loci were detected in X, VIII, III and I linkage groups, and also a single lethal locus in XIII and XI linkage groups. It is also shown that the map distance estimated without a lethal gene is shorter than that with a lethal gene.

付 属 資 料 目 次

説 明	120
A 致死遺伝子座が存在しない場合の組換え価の計算方法	121
1. 2つの標識遺伝子座について1:1と1:1の期待分離比で連鎖している場合の 組換え価およびその分散の計算方法	121
2. 2つの標識遺伝子座について3:1と1:1の期待分離比で連鎖している場合の 組換え価およびその分散の計算方法	122
3. 2つの標識遺伝子座について3:1と3:1の期待分離比で連鎖している場合の 組換え価およびその分散の計算方法	124
1) Coupling or 2) Repulsion	124
3) Coupling and repulsion	126
4. 2つの標識遺伝子座について1:2:1と1:1の期待分離比で連鎖している場合の 組換え価およびその分散の計算方法	129
5. 2つの標識遺伝子座について1:2:1と3:1の期待分離比で連鎖している場合の 組換え価およびその分散の計算方法	130
1) Coupling or 2) Repulsion	130
3) Coupling and repulsion	133
6. 2つの標識遺伝子座について1:2:1と1:2:1の期待分離比で連鎖している場合の 組換え価およびその分散の計算方法	137
1) Coupling or 2) Repulsion	137
3) Coupling and repulsion	140
B 致死遺伝子座が存在する場合の組換え価の計算方法	143
1. 2つの標識遺伝子座と1つの致死遺伝子座が存在する場合の各座の集計値の 期待分離比	143
2. 標識遺伝子座と致死遺伝子座が1:1の期待分離比で連鎖している場合の 集計値での致死遺伝子座との組換え価およびその分散の計算方法	145
1) Coupling	145
2) Repulsion	146
3. 標識遺伝子座と致死遺伝子座が3:1の期待分離比で連鎖している場合の 集計値での致死遺伝子座との組換え価およびその分散の計算方法	147
1) Coupling	147
2) Repulsion	149
3) Coupling and repulsion	150
4. 標識遺伝子座と致死遺伝子座が1:2:1の期待分離比で連鎖している場合の 集計値での致死遺伝子座との組換え価およびその分散の計算方法	152

1) Coupling	152
2) Repulsion	154
3) Coupling and repulsion	156

説 明

この資料では、A 致死遺伝子座が存在しない場合と B 致死遺伝子座が存在する場合について、最尤法を用いて組換え価およびその分散の計算式の誘導を示した。通常、連鎖分析は自殖家系で行われ、相引・相反の組換え価が一つの式で計算できる。しかし、連鎖分析を効率化するため、交雑家系についても両交雑親が相引と相反の遺伝子配列であっても組換え価を計算できる式を誘導した。なお、推定した組換え価の相引、相反、相引と相反の判定はロッド得点が最大のものによることとした。

A 致死遺伝子座が存在しない場合の組換え価の計算方法

致死遺伝子座が存在しない場合は、2つの遺伝子座(A, D)の組換え価をrとして期待分離比を算出した。その際、対立遺伝子間の働きを優性と劣性、また共優性の場合を考え、座ごとの1:1, 3:1, あるいは1:2:1の期待分離比を組合わせて期待分離比を求めた。

B 致死遺伝子座が存在する場合の組換え価の計算方法

*ADL/adl*の遺伝子型で致死遺伝子座が存在する場合は、A座と致死遺伝子座(L)との組換え価をp, D座と致死遺伝子座(L)との組換え価をs, A座とD座の組換え価をrとして期待分離比を求めた。この場合3座が関与する場合の組換え価の算出式の誘導に際し、キアズマ干渉がないものとして数式の整理をした。すなわち、*ADL/adl*の遺伝子型における配偶子の分離について、 $p=r+s-2rs$ (Trow, 1913)となるものとした。座ごとの分離の集計値を用いて計算する場合、この資料のB「致死遺伝子座が存在する場合の組換え価の計算方法(付属資料 143頁~157頁)」, 2つの標識遺伝子座と1つの致死遺伝子座が存在する場合の各座の集計分離比によって推定することとした。集計した期待分離比はpあるいはsの一次式と二次式で表現できる(B 1.)。3つの遺伝子座の配列順序は3通りあるが、座ごとの分離比の集計値の場合には各座の配列順序にかかわらず数式化できる利点がある。しかし、対立遺伝子の相引あるいは相反に対しては期待式が異なるものとなる。すなわち、1)相引, 2)相反あるいは3)相引と相反のそれぞれに対して、pあるいはsについて同じ一次式と二次式で表記できる。これらの3つの遺伝子座が連鎖している場合、3座の配列順序は3組の組換え価について、3点法の原則により判定できる。

なお、rについてはセル内の期待分離比を一般式化することが困難であるので、当面は致死遺伝子座がないものとして、組換え価rを求めることとした。

A 致死遺伝子が存在しない場合の組換え価の計算方法

1. 2つの標識遺伝子座について1:1と1:1の期待分離比で連鎖している場合の組換え価およびその分散の計算方法

		R = (1-r)		
		DD (Dd) (1)	Dd (dd) (1)	
{1/2}	AaDD (Dd)	AaDD (Dd)		
Aa(1)	R	(1-R)		
	c ₁₁	c ₁₂	a ₁	
	aaDD (Dd)	aaDd (dd)		
aa(1)	(1-R)	R		
	c ₂₁	c ₂₂	a ₂	
	b ₁	b ₂	n	

$$L = (c_{11} + c_{22}) \log R + (c_{12} + c_{21}) \log (1-R) + \text{Const.}$$

$$\frac{dL}{dR} = (c_{11} + c_{22}) \frac{1}{R} + (c_{12} + c_{21}) \frac{(-1)}{(1-R)}$$

$$= \frac{1}{R(1-R)} \{ (c_{11} + c_{22})(1-R) - (c_{12} + c_{21})R \}$$

$$(c_{11} + c_{22}) - (c_{11} + c_{22})R - (c_{12} + c_{21})R = 0$$

$$R = \frac{c_{11} + c_{22}}{n}$$

$$0 < R < 0.5 \quad r = R (\text{Rep.})$$

$$0.5 < R < 1.0 \quad r = (1-R) (\text{Coup.})$$

推定値の分散

$$I_{11}(R) = \frac{d^2L}{dR^2} = -\frac{n}{2} R \frac{d^2}{dR^2} \log \frac{1}{2} R$$

$$= -\frac{n}{2} R \frac{d}{dR} \frac{1}{R}$$

$$= -\frac{n}{2} R \frac{(-1)}{R \cdot R} = \frac{n}{2R} \quad I_{22}(R) = I_{11}(R)$$

$$I_{12}(R) = \frac{d^2L}{dR^2} = -\frac{n(1-R)}{2} \frac{d^2}{dR^2} \log \frac{1}{2} (1-R)$$

$$= -\frac{n}{2} (1-R) \frac{d}{dR} \frac{-1}{1-R}$$

$$= -\frac{n}{2} (1-R) \frac{-(-1)(-1)}{(1-R)(1-R)} = \frac{n}{2(1-R)}$$

$$\begin{aligned}
 I(R) &= 2I_{11}(R) + 2I_{12}(R) \\
 &= \frac{2n}{2R} + \frac{2n}{2(1-R)} \\
 &= \frac{n}{R(1-R)} \{ (1-R) + R \} = \frac{n}{R(1-R)}
 \end{aligned}$$

$$V(R) = \frac{R(1-R)}{n}$$

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

2. 2つの標識遺伝子座について3:1と1:1の期待分離比で連鎖している場合の組換え価およびその分散の計算方法

R = (1-r)			
	D - (3)	dd(1)	
{1/4}	AaD -	Aadd	
Aa(1)	(1+R)	(1-R)	
	c_{11}	c_{12}	a_1
	aaD -	aadd	
aa(1)	(2-R)	R	
	c_{21}	c_{22}	a_2
	b_1	b_2	n

$$L = c_{11} \log(1+R) + c_{12} \log(1-R) + c_{21} \log(2-R) + c_{22} \log R + \text{Const.}$$

$$\frac{dL}{dR} = \frac{c_{11}}{(1+R)} + \frac{(-1)c_{12}}{(1-R)} + \frac{(-1)c_{21}}{(2-R)} + \frac{c_{22}}{R}$$

$$\begin{aligned}
 &= \frac{1}{R(1+R)(1-R)(2-R)} \{ c_{11}R(1-R)(2-R) - c_{12}R(1+R)(2-R) - c_{21}R(1+R)(1-R) \\
 &\quad + c_{22}(1+R)(1-R)(2-R) \}
 \end{aligned}$$

{ } 内

$$\left\{ \begin{array}{l} c_{11}(2R - 3R^2 + R^3) \\ -c_{12}(2R + R^2 - R^3) \\ -c_{21}(R - R^3) \\ c_{22}(2 - R - 2R^2 + R^3) \end{array} \right\}$$

以上により

$$f(R) = A_0 + A_1R + A_2R^2 + A_3R^3$$

$$A_0 = 2c_{22}$$

$$A_1 = 2c_{11} - 2c_{12} - c_{21} - c_{22}$$

$$A_3 = -3c_{11} - c_{12} - 2c_{22}$$

$$A_4 = c_{11} + c_{12} + c_{21} + c_{22} = n$$

$$0 < R < 0.5 \quad r = R \text{ (Rep.)}$$

$$0.5 < R < 1.0 \quad r = (1-R) \text{ (Coup.)}$$

推定値の分散

$$\begin{aligned} I_{11}(R) &= \frac{d^2L}{dR^2} = -\frac{n}{4}(1+R) \frac{d^2}{dR^2} \log \frac{1}{4}(1+R) \\ &= -\frac{n}{4}(1+R) \frac{d}{dR} \frac{1}{(1+R)} \\ &= -\frac{n}{4}(1+R) \frac{-1}{(1+R)(1+R)} = \frac{n}{4(1+R)} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} I_{12}(R) &= \frac{d^2L}{dR^2} = -\frac{n}{4}(1-R) \frac{d^2}{dR^2} \log \frac{1}{4}(1-R) \\ &= -\frac{n}{4}(1-R) \frac{d}{dR} \frac{(-1)}{(1-R)} \\ &= -\frac{n}{4}(1-R) \frac{-(-1)(-1)}{(1-R)(1-R)} = \frac{n}{4(1-R)} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} I_{21}(R) &= \frac{d^2L}{dR^2} = -\frac{n}{4}(2-R) \frac{d^2}{dR^2} \log \frac{1}{4}(2-R) \\ &= -\frac{n}{4}(2-R) \frac{d}{dR} \frac{(-1)}{(2-R)} \\ &= -\frac{n}{4}(2-R) \frac{-(-1)(-1)}{(2-R)(2-R)} = \frac{n}{4(2-R)} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} I_{22}(R) &= \frac{d^2L}{dR^2} = -\frac{n}{4}R \frac{d^2}{dR^2} \log \frac{1}{4}R \\ &= -\frac{n}{4}R \frac{d}{dR} \frac{1}{R} \\ &= -\frac{n}{4}R \frac{(-1)}{R \cdot R} = \frac{n}{4R} \end{aligned}$$

$$I(R) = I_{11}(R) + I_{12}(R) + I_{21}(R) + I_{22}(R)$$

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

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

{ } 内

$$\left\{ \begin{array}{l} 2R - 3R^2 + R^3 \\ 2R + R^2 - R^3 \\ R - R^3 \\ 2 - R - 2R^2 + R^3 \end{array} \right\}$$

$$(2 + 4R - 4R^2)$$

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

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

$$V(R) = \frac{2R(1+R)(1-R)(2-R)}{n(1 + 2R - 2R^2)}$$

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

3. 2つの標識遺伝子座について3:1と3:1の期待分離比で連鎖している場合の組換え価およびその分散の計算方法

1) Coupling or 2) repulsion

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

	<i>D</i> - (3)	<i>dd</i> (1)	
{1/4}	<i>A</i> - <i>D</i> -	<i>A</i> - <i>dd</i>	
<i>A</i> - (3)	(2+ <i>R</i>)	(1- <i>R</i>)	
	<i>c</i> ₁₁	<i>c</i> ₁₂	<i>a</i> ₁
<i>aa</i> (1)	<i>aaD</i> -	<i>aadd</i>	
	(1- <i>R</i>)	<i>R</i>	
	<i>c</i> ₂₁	<i>c</i> ₂₂	<i>a</i> ₂
	<i>b</i> ₁	<i>b</i> ₂	<i>n</i>

$$L = c_{11} \log(2+R) + c_{12} \log(1-R) + c_{21} \log(1-R) + c_{22} \log R + \text{Const.}$$

$$\frac{dL}{dR} = \frac{c_{11}}{(2+R)} + \frac{(-1)c_{12}}{(1-R)} + \frac{(-1)c_{21}}{(1-R)} + \frac{c_{22}}{R}$$

$$= \frac{1}{R(2+R)(1-R)} \{c_{11}R(1-R) - (c_{12} + c_{21})R(2+R) + c_{22}(2+R)(1-R)\}$$

{ } 内

$$\left\{ \begin{array}{l} c_{11}R - c_{11}R^2 \\ -2c_{12}R - c_{12}R^2 \\ -2c_{21}R - c_{21}R^2 \\ \underline{2c_{22} - c_{22}R - c_{22}R^2} \end{array} \right\}$$

以上により

$$\begin{aligned} 2c_{22} + (c_{11} - 2c_{12} - 2c_{21} - c_{22})R - (c_{11} + c_{12} + c_{21} + c_{22})R^2 &= 0 \\ -2c_{22} - (c_{11} - 2c_{12} - 2c_{21} - c_{22})R + (c_{11} + c_{12} + c_{21} + c_{22})R^2 &= 0 \\ R &= \frac{(c_{11} - 2c_{12} - 2c_{21} - c_{22}) + \sqrt{(c_{11} - 2c_{12} - 2c_{21} - c_{22})^2 + 8nc_{22}}}{2n} \end{aligned}$$

$$0 < R < 0.5 \quad r = R \text{ (Rep.)}$$

$$0.5 < R < 1.0 \quad r = (1 - R) \text{ (Coup.)}$$

$$\begin{aligned} I_{11}(R) &= \frac{d^2L}{dR^2} = -\frac{n}{4}(2+R) \frac{d^2}{dR^2} \log \frac{1}{4}(2+R) \\ &= -\frac{n}{4}(2+R) \frac{d}{dR} \frac{1}{(2+R)} \\ &= -\frac{n}{4}(2+R) \frac{(-1)}{(2+R)(2+R)} = \frac{n}{4(2+R)} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} I_{12}(R) &= \frac{d^2L}{dR^2} = -\frac{n}{4}(1-R) \frac{d^2}{dR^2} \log \frac{1}{4}(1-R) \\ &= -\frac{n}{4}(1-R) \frac{d}{dR} \frac{(-1)}{(1-R)} \\ &= -\frac{n}{4}(1-R) \frac{-(-1)(-1)}{(1-R)(1-R)} = \frac{n}{4(1-R)} \end{aligned}$$

$$I_{21}(R) = I_{12}(R)$$

$$\begin{aligned} I_{22}(R) &= \frac{d^2L}{dR^2} = -\frac{n}{4}R \frac{d^2}{dR^2} \log \frac{1}{4}R \\ &= -\frac{n}{4}R \frac{d}{dR} \frac{1}{R} \\ &= -\frac{n}{4}R \frac{(-1)}{R \cdot R} = \frac{n}{4R} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} I(R) &= I_{11}(R) + I_{12}(R) + I_{21}(R) + I_{22}(R) \\ &= \frac{n}{4(2+R)} + \frac{2n}{4(1-R)} + \frac{n}{4R} \end{aligned}$$

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

$$\frac{\left\{ \begin{array}{c} R - R^2 \\ 4R + 2R^2 \\ 2 - R - R^2 \end{array} \right\}}{(2+4R)}$$

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

$$V(R) = \frac{2R(2+R)(1-R)}{n(1+2R)}$$

$$V(r) = \frac{V(R)}{4R}$$

3) Coupling and repulsion

	$D - (3)$	$dd(1)$	
$\{1/4\}$	$A - D -$	$A - dd$	
$A - (3)$	$(2+r-r^2)$	$(1-r+r^2)$	
	c_{11}	c_{12}	a_1
	$aaD -$	$aadd$	
$aa(1)$	$(1-r+r^2)$	$(r-r^2)$	
	c_{21}	c_{22}	a_2
	b_1	b_2	n

$$L = c_{11} \log(2+r-r^2) + (c_{12} + c_{21}) \log(1-r+r^2) + c_{22} \log(r-r^2) + \text{Const.}$$

$$\frac{dL}{dr} = c_{11} \frac{1-2r}{2+r-r^2} + (c_{12} + c_{21}) \frac{-1+2r}{1-r+r^2} + c_{22} \frac{1-2r}{r-r^2}$$

$$= \frac{1}{(2+r-r^2)(1-r+r^2)(r-r^2)} \left\{ c_{11} (1-2r)(1-r+r^2)(r-r^2) \right.$$

$$\left. \begin{array}{l} \left(\begin{array}{c} 1-r+r^2 \\ -2r+2r^2-2r^3 \end{array} \right) \\ + (c_{12} + c_{21}) (-1+2r)(2+r-r^2)(r-r^2) + c_{22} (1-2r)(2+r-r^2)(1-r+r^2) \left. \right\}$$

$$\left(\begin{array}{c} -2-r+r^2 \\ +4r+2r^2-2r^3 \end{array} \right) \quad \left(\begin{array}{c} 2+r-r^2 \\ -4r-2r^2+2r^3 \end{array} \right)$$

以下 { } 内

$$= \{ c_{11} (1-3r+3r^2-2r^3)(r-r^2) + (c_{12} + c_{21}) (-2+3r+3r^2-2r^3)(r-r^2) \}$$

$$\left(\begin{array}{c} r-3r^2+3r^3-2r^4 \\ -r^2+3r^3-3r^4+2r^5 \end{array} \right) \quad \left(\begin{array}{c} (-2r+3r^2+3r^3-2r^4 \\ +2r^2-3r^3-3r^4+2r^5) \end{array} \right)$$

$$\begin{aligned}
 & +c_{22}(2-3r-3r^2+2r^3)(1-r+r^2) \left\{ \begin{array}{l} (2-3r-3r^2+2r^3 \\ -2r+3r^2+3r^3-2r^4 \\ +2r^2-3r^3-3r^4+2r^5) \end{array} \right\} \\
 & = \{c_{11}(r-4r^2+6r^3-5r^4+2r^5) + (c_{12}+c_{21})(-2r+5r^2-5r^4+2r^5) \\
 & \quad +c_{22}(2-5r+2r^2+2r^3-5r^4+2r^5)\} \\
 & = \{2c_{22} + (c_{11}-2c_{12}-2c_{21}-5c_{22})r + (-4c_{11}+5c_{12}+5c_{21}+2c_{22})r^2 + (6c_{11}+2c_{22})r^3 \\
 & \quad + (-5c_{11}-5c_{12}-5c_{21}-5c_{22})r^4 + (2c_{11}+2c_{12}+2c_{21}+2c_{22})r^5\}
 \end{aligned}$$

以上により

$$\begin{aligned}
 f(r) &= A_0 + A_1r + A_2r^2 + A_3r^3 + A_4r^4 + A_5r^5 \\
 A_0 &= 2c_{22} \\
 A_1 &= c_{11} - 2c_{12} - 2c_{21} - 5c_{22} \\
 A_2 &= -4c_{11} + 5c_{12} + 5c_{21} + 2c_{22} \\
 A_3 &= 6c_{11} + 2c_{22} \\
 A_4 &= -5c_{11} - 5c_{12} - 5c_{21} - 5c_{22} = -5n \\
 A_5 &= 2c_{11} + 2c_{12} + 2c_{21} + 2c_{22} = 2n \\
 & 0 < r < 0.5 \quad r \text{ (Coup. and rep.)}
 \end{aligned}$$

推定値の分散

$$\begin{aligned}
 I_{11}(r) &= \frac{d^2L}{dr^2} = -\frac{n}{4}(2+r-r^2) \frac{d^2}{dr^2} \log \frac{1}{4}(2+r-r^2) = -\frac{n}{4}(2+r-r^2) \frac{d}{dr} \frac{1-2r}{2+r-r^2} \\
 &= -\frac{n}{4}(2+r-r^2) \frac{-2(2+r-r^2) - (1-2r)(1-2r)}{(2+r-r^2)^2} \\
 &= \frac{n\{(4+2r-2r^2) + (1-4r+4r^2)\}}{4(2+r-r^2)} = \frac{n(5-2r+2r^2)}{4(2+r-r^2)}
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 I_{12}(r) &= \frac{d^2L}{dr^2} = -\frac{n}{4}(1-r+r^2) \frac{d^2}{dr^2} \log \frac{1}{4}(1-r+r^2) = -\frac{n}{4}(1-r+r^2) \frac{d}{dr} \frac{-1+2r}{1-r+r^2} \\
 &= -\frac{n}{4}(1-r+r^2) \frac{2(1-r+r^2) - (-1+2r)(-1+2r)}{(1-r+r^2)^2} \\
 &= \frac{n\{(-2+2r-2r^2) + (1-4r+4r^2)\}}{4(1-r+r^2)} = \frac{n(-1-2r+2r^2)}{4(1-r+r^2)}
 \end{aligned}$$

$$I_{21}(r) = I_{12}(r) = \frac{n(-1-2r+2r^2)}{4(1-r+r^2)}$$

$$\begin{aligned}
 I_{22}(r) &= \frac{d^2L}{dr^2} = -\frac{n}{4}(r-r^2) \frac{d^2}{dr^2} \log \frac{1}{4}(r-r^2) = -\frac{n}{4}(r-r^2) \frac{d}{dr} \frac{1-2r}{r-r^2} \\
 &= -\frac{n}{4}(r-r^2) \frac{-2(r-r^2) - (1-2r)(1-2r)}{(r-r^2)^2} = \frac{n\{(2r-2r^2) + (1-4r+4r^2)\}}{4(r-r^2)}
 \end{aligned}$$

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

$$I(r) = I_{11}(r) + I_{12}(r) + I_{21}(r) + I_{22}(r)$$

$$= \frac{n(5-2r+2r^2)}{4(2+r-r^2)} + \frac{n(-2-4r+4r^2)}{4(1-r+r^2)} + \frac{n(1-2r+2r^2)}{4(r-r^2)}$$

$$= \frac{n}{4(2+r-r^2)(1-r+r^2)(r-r^2)} \left\{ (5-2r+2r^2)(1-r+r^2)(r-r^2) \begin{pmatrix} (r-r^2+r^3) \\ -r^2+r^3-r^4 \end{pmatrix} \right. \\ \left. + (-2-4r+4r^2)(2+r-r^2)(r-r^2) + (1-2r+2r^2)(2+r-r^2)(1-r+r^2) \right\} \\ \begin{pmatrix} (2r+r^2-r^3) \\ -2r^2-r^3+r^4 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} (2+r-r^2) \\ -2r-r^2+r^3 \\ +2r^2+r^3-r^4 \end{pmatrix}$$

以下 { } 内

$$= \left\{ (5-2r+2r^2)(r-2r^2+2r^3-r^4) + (-2-4r+4r^2)(2r-r^2-2r^3+r^4) \right. \\ \left. \begin{pmatrix} 5r-10r^2+10r^3-5r^4 \\ -2r^2+4r^3-4r^4+2r^5 \\ +2r^3-4r^4+4r^5-2r^6 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} -4r+2r^2+4r^3-2r^4 \\ -8r^2+4r^3+8r^4-4r^5 \\ +8r^3-4r^4-8r^5+4r^6 \end{pmatrix} \right. \\ \left. + (1-2r+2r^2)(2-r+2r^3-r^4) \right\} \\ \begin{pmatrix} 2-r+2r^3-r^4 \\ -4r+2r^2-4r^4+2r^5 \\ +4r^2-2r^3+4r^5-2r^6 \end{pmatrix} \\ = \left\{ (5r-12r^2+16r^3-13r^4+6r^5-2r^6) + (-4r-6r^2+16r^3+2r^4-12r^5+4r^6) \right. \\ \left. + (2-5r+6r^2-5r^4+6r^5-2r^6) \right\} \\ = \{2-4r-12r^2+32r^3-16r^4\}$$

以上により

$$I(r) = \frac{n(2-4r-12r^2+32r^3-16r^4)}{4(2+r-r^2)(1-r+r^2)(r-r^2)} = \frac{n(1-2r-6r^2+16r^3-8r^4)}{2(2-r)(1+r)(1-r+r^2)r(1-r)}$$

$$V(r) = \frac{2r(2-r)(1-r^2)(1-r+r^2)}{n(1-2r-6r^2+16r^3-8r^4)}$$

4. 2つの標識遺伝子座について1:2:1と1:1の期待分離比で連鎖している場合の組換え価およびその分散の計算方法

1) Coupling or 2) repulsion

$$R = (1-r)$$

	<i>DD</i> (1)	<i>Dd</i> (2)	<i>dd</i> (1)	
{1/4}	<i>AaDD</i>	<i>AaDd</i>	<i>Aadd</i>	
<i>Aa</i> (1)	R	1	(1-R)	
	c_{11}	c_{12}	c_{13}	a_1
	<i>aaDD</i>	<i>aaDd</i>	<i>aadd</i>	
<i>aa</i> (1)	(1-R)	1	R	
	c_{21}	c_{22}	c_{23}	a_2
	b_1	2_2	b_3	n

$$L = c_{11} \log R + c_{13} \log(1-R) + c_{21} \log(1-R) + c_{23} \log R + \text{Const.}$$

$$\begin{aligned} \frac{dL}{dR} &= (c_{11} + c_{23}) \frac{1}{R} + (c_{13} + c_{21}) \frac{(-1)}{(1-R)} \\ &= \frac{1}{R(1-R)} \{ (c_{11} + c_{23})(1-R) - (c_{13} + c_{21})R \} \\ &= \frac{1}{R(1-R)} \{ (c_{11} + c_{23}) - (c_{11} + c_{13} + c_{21} + c_{23})R \} \end{aligned}$$

$$R = \frac{(c_{11} + c_{23})}{(c_{11} + c_{13} + c_{21} + c_{23})}$$

$$0 < R < 0.5 \quad r = R(\text{Rep.})$$

$$0.5 < R < 1.0 \quad r = (1-R)(\text{Coup.})$$

推定値の分散

$$\begin{aligned} I_{11}(R) &= \frac{d^2L}{dR^2} = -\frac{n}{4} R \frac{d^2}{dR^2} \log \frac{1}{4} R \\ &= -\frac{n}{4} R \frac{d}{dR} \frac{1}{R} \\ &= -\frac{n}{4} R \frac{(-1)}{R \cdot R} = \frac{n}{4R} \quad I_{23}(R) = I_{11}(R) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} I_{13}(R) &= \frac{d^2L}{dR^2} = -\frac{n}{4} (1-R) \frac{d^2}{dR^2} \log \frac{1}{4} (1-R) \\ &= -\frac{n}{4} (1-R) \frac{d}{dR} \frac{(-1)}{(1-R)} \\ &= -\frac{n}{4} (1-R) \frac{-(-1)(-1)}{(1-R)(1-R)} = \frac{n}{4(1-R)} \quad I_{21}(R) = I_{13}(R) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 I(R) &= I_{11}(R) + I_{13}(R) + I_{21}(R) + I_{23}(R) \\
 &= \frac{2n}{4R} + \frac{2n}{4(1-R)} \\
 &= \frac{n}{2R(1-R)} \{1-R+R\} = \frac{n}{2R(1-R)}
 \end{aligned}$$

$$V(R) = \frac{2R(1-R)}{n}$$

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

5. 2つの標識遺伝子座について1:2:1と3:1の期待分離比で連鎖している場合の組換え価およびその分散の計算方法

1) Coupling or 2) repulsion

		R = (1-r)			
		DD(1)	Dd(2)	dd(1)	
{1/4}	A-DD	A-Dd	A-dd(1)		
A-(3)	(2R-R ²)	(2-2R+2R ²)	(1-R ²)		
	c ₁₁	c ₁₂	c ₁₃	a ₁	
	aaDD	aaDd	aadd		
aa(1)	(1-R) ²	(2R-2R ²)	R ²		
	c ₂₁	c ₂₂	c ₂₃	a ₂	
	b ₁	b ₂	b ₃	n	

$$\begin{aligned}
 L &= C_{11} \log(2R-R^2) + C_{12} \log(2-2R+2R^2) + C_{13} \log(1-R^2) + C_{21} \log(1-2R+R^2) \\
 &\quad + C_{22} \log(2R-2R^2) + C_{23} \log R^2 + \text{Const.}
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 \frac{dL}{dR} &= C_{11} \frac{2-2R}{2R-R^2} + C_{12} \frac{-2+4R}{2-2R+2R^2} + C_{13} \frac{-2R}{1-R^2} + C_{21} \frac{-2+2R}{1-2R+R^2} + C_{22} \frac{2-4R}{2R-2R^2} + C_{23} \frac{2R}{R^2} \\
 &= C_{11} \frac{2-2R}{R(2-R)} + C_{12} \frac{-1+2R}{1-R+R^2} + C_{13} \frac{-2R}{(1-R)(1+R)} + C_{21} \frac{-2(1-R)}{(1-R)^2} + C_{22} \frac{2(1-2R)}{2R(1-R)} + C_{23} \frac{2}{R} \\
 &= \frac{1}{R(2-R)(1-R)(1+R)(1-R+R^2)}
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 &\{C_{11} \underbrace{(2-2R)} \underbrace{(1-R^2)} \underbrace{(1-R+R^2)} + C_{12} \underbrace{(-1+2R)} \underbrace{R} \underbrace{(2-R)} \underbrace{(1-R^2)} \\
 &\left(\begin{array}{l} (2-2R-2R^2+2R^3) \\ 2-2R-2R^2+2R^3 \\ -2R+2R^2+2R^3-2R^4 \\ +2R^2-2R^3-2R^4+2R^5 \\ \hline 2-4R+2R^2+2R^3-2R^4+2R^5 \end{array} \right) \left(\begin{array}{l} (-R+2R^2)(2-R-2R^2+R^3) \\ -2R+R^2+2R^3-R^4 \\ +4R^2-2R^3-4R^4+2R^5 \\ \hline -2R+5R^2 \quad -5R^4+2R^5 \end{array} \right)
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 & + C_{13} \underbrace{(-2R)R(2-R)} (1-R+R^2) + C_{21} \underbrace{(-2)R(2-R)} \underbrace{(1+R)(1-R+R^2)} \\
 & \left\{ \begin{array}{l} (-4R^2+2R^3) \\ -4R^2+4R^3-4R^4 \\ +2R^3-2R^4+2R^5 \\ \hline -4R^2+6R^3-6R^4+2R^5 \end{array} \right\} \left\{ \begin{array}{l} (-4R+2R^2)(1-R+R^2 \\ +R-R^2+R^3) \\ \hline (1+R^3) \\ -4R+2R^2-4R^4+2R^5 \end{array} \right\} \\
 & + C_{22} \underbrace{(1-2R)(2-R)} \underbrace{(1+R)(1-R+R^2)} + C_{23} \underbrace{(2)(2-R)(1-R^2)} \underbrace{(1-R+R^2)} \left. \right\} \\
 & \left\{ \begin{array}{ll} (2-5R+2R^2) & (1+R^3) \\ 2-5R+2R^2+2R^3-5R^4+2R^5 & \end{array} \right\} \left\{ \begin{array}{l} (4-2R-4R^2+2R^3) \\ 4-2R-4R^2+2R^3 \\ -4R+2R^2+4R^3-2R^4 \\ +4R^2-2R^3-4R^4+2R^5 \\ \hline 4-6R+2R^2+4R^3-6R^4+2R^5 \end{array} \right\}
 \end{aligned}$$

以下 { } 内

$$\begin{aligned}
 & = \{ C_{11}(2-4R+2R^2+2R^3-4R^4+2R^5) + C_{12}(-2R+5R^2-5R^4+2R^5) \\
 & + C_{13}(-4R^2+6R^3-6R^4+2R^5) + C_{21}(-4R+2R^2-4R^4+2R^5) \\
 & + C_{22}(2-5R+2R^2+2R^3-5R^4+2R^5) + C_{23}(4-6R+2R^2+4R^3-6R^4+2R^5) \} \\
 & = \{ 2C_{11}+2C_{22}+4C_{23} + (-4C_{11}-2C_{12}-4C_{21}-5C_{22}-6C_{23})R \\
 & + (2C_{11}+5C_{12}-4C_{13}+2C_{21}+2C_{22}+2C_{23})R^2 + (2C_{11}+6C_{13}+2C_{22}+4C_{23})R^3 \\
 & + (-4C_{11}-5C_{12}-6C_{13}-4C_{21}-5C_{22}-6C_{23})R^4 + (2C_{11}+2C_{12}+2C_{13}+2C_{21}+2C_{22}+2C_{23})R^5 \}
 \end{aligned}$$

以上により

$$\begin{aligned}
 f(R) & = A_0 + A_1R + A_2R^2 + A_3R^3 + A_4R^4 + A_5R^5 \\
 A_0 & = 2C_{11} + 2C_{22} + 4C_{23} \\
 A_1 & = -4C_{11} - 2C_{12} - 4C_{21} - 5C_{22} - 6C_{23} \\
 A_2 & = 2C_{11} + 5C_{12} - 4C_{13} + 2C_{21} + 2C_{22} + 2C_{23} \\
 A_3 & = 2C_{11} + 6C_{13} + 2C_{22} + 4C_{23} \\
 A_4 & = -4C_{11} - 5C_{12} - 6C_{13} - 4C_{21} - 5C_{22} - 6C_{23} \\
 A_5 & = 2C_{11} + 2C_{12} + 2C_{13} + 2C_{21} + 2C_{22} + 2C_{23} = 2n \\
 & \quad 0 < R < 0.5 \quad r = R \text{ (Rep.)} \\
 & \quad 0.5 < R < 1.0 \quad r = (1-R) \text{ (Coup.)}
 \end{aligned}$$

推定値の分数

$$\begin{aligned}
 I_{11}(R) & = \frac{d^2L}{dR^2} = -\frac{n}{4} (2R-R^2) \frac{d^2}{dR^2} \log \frac{1}{4} (2R-R^2) = -\frac{n}{4} (2R-R^2) \frac{d}{dR} \frac{2-2R}{2R-R^2} \\
 & = -\frac{n}{4} (2R-R^2) \frac{-2(2R-R^2) - (2-2R)(2-2R)}{(2R-R^2)^2} = \frac{n \{ (4R-2R^2) + (4-8R+4R^2) \}}{4(2R-R^2)} \\
 & = \frac{n(4-4R+2R^2)}{4R(2-R)}
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 I_{12}(R) &= \frac{d^2L}{dR^2} = -\frac{n}{4} (2-2R+2R^2) \frac{d^2}{dR^2} \log \frac{1}{4} (2-2R+2R^2) = -\frac{n}{4} (2-2R+2R^2) \frac{d}{dR} \frac{-2+4R}{2-2R+2R^2} \\
 &= -\frac{n}{4} (2-2R+2R^2) \frac{4(2-2R+2R^2) - (-2+4R)(-2+4R)}{(2-2R+2R^2)^2} \\
 &= \frac{n\{(-8+8R-8R^2) + (4-16R+16R^2)\}}{4(2-2R+2R^2)} = \frac{n(-4-8R+8R^2)}{4(2-2R+2R^2)} = \frac{n(-2-4R+4R^2)}{4(1-R+R^2)}
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 I_{13}(R) &= \frac{d^2L}{dR^2} = -\frac{n}{4} (1-R^2) \frac{d^2}{dR^2} \log \frac{1}{4} (1-R^2) = -\frac{n}{4} (1-R^2) \frac{d}{dR} \frac{-2R}{1-R^2} \\
 &= -\frac{n}{4} (1-R^2) \frac{-2(1-R^2) - (-2R)(-2R)}{(1-R^2)^2} = \frac{n\{(2-2R^2) + (4R^2)\}}{4(1-R^2)} = \frac{n(2+2R^2)}{4(1-R^2)}
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 I_{21}(R) &= \frac{d^2L}{dR^2} = -\frac{n}{4} (1-2R+R^2) \frac{d^2}{dR^2} \log \frac{1}{4} (1-2R+R^2) = -\frac{n}{4} (1-2R+R^2) \frac{d}{dR} \frac{-2+2R}{1-2R+R^2} \\
 &= -\frac{n}{4} (1-2R+R^2) \frac{2(1-2R+R^2) - (-2+2R)(-2+2R)}{(1-2R+R^2)^2} \\
 &= \frac{n\{(-2+4R-2R^2) + (4-8R+4R^2)\}}{4(1-2R+R^2)} = \frac{n(2-4R+2R^2)}{4(1-2R+R^2)} = \frac{2n}{4}
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 I_{22}(R) &= \frac{d^2L}{dR^2} = -\frac{n}{4} (2R-2R^2) \frac{d^2}{dR^2} \log \frac{1}{4} (2R-2R^2) = -\frac{n}{4} (2R-2R^2) \frac{d}{dR} \frac{2-4R}{2R-2R^2} \\
 &= -\frac{n}{4} (2R-2R^2) \frac{-4(2R-2R^2) - (2-4R)(2-4R)}{(2R-2R^2)^2} = \frac{n\{(8R-8R^2) + (4-16R+16R^2)\}}{4(2R-2R^2)} \\
 &= \frac{n(4-8R+8R^2)}{4(2R)(1-R)} = \frac{n(2-4R+4R^2)}{4R(1-R)}
 \end{aligned}$$

$$I_{23}(R) = \frac{d^2L}{dR^2} = -\frac{n}{4} R^2 \frac{d^2}{dR^2} \log \frac{1}{4} R^2 = -\frac{n}{4} R^2 \frac{d}{dR} \frac{2}{R} = -\frac{n}{4} R^2 \frac{-2}{R^2} = \frac{2n}{4}$$

$$I(R) = I_{11}(R) + I_{12}(R) + I_{13}(R) + I_{21}(R) + I_{22}(R) + I_{23}(R)$$

$$\begin{aligned}
 I(R) &= \frac{n(4-4R+2R^2)}{4R(2-R)} + \frac{n(-2-4R+4R^2)}{4(1-R+R^2)} + \frac{n(2+2R^2)}{4(1-R)(1+R)} + \frac{n(2-4R+4R^2)}{4R(1-R)} + n \\
 &= \frac{n}{4R(2-R)(1-R)(1+R)(1-R+R^2)} \{ (4-4R+2R^2)(1-R^2)(1-R+R^2)
 \end{aligned}$$

$$\left(\begin{array}{c}
 1-R+R^2 \\
 -R^2+R^3-R^4 \\
 (4-4R+2R^2)(1-R+R^3-R^4) \\
 4-4R+4R^3-4R^4 \\
 -4R+4R^2 \quad -4R^4+4R^5 \\
 +2R^2-2R^3 \quad +2R^5-2R^6 \\
 \hline
 4-8R+6R^2+2R^3-8R^4+6R^5-2R^6
 \end{array} \right)$$

$$\begin{aligned}
 &+ (-2-4R+4R^2)(2R-R^2)(1-R^2) + (2+2R^2)(2R-R^2)(1-R+R^2) \\
 &\left(\begin{array}{l} (-2-4R+4R^2)(2R-R^2-2R^3+R^4) \\ -4R+2R^2+4R^3-2R^4 \\ -8R^2+4R^3+8R^4-4R^5 \\ +8R^3-4R^4-8R^5+4R^6 \\ \hline -4R-6R^2+16R^3+2R^4-12R^5+4R^6 \end{array} \right) \left(\begin{array}{l} (4R-2R^2+4R^3-2R^4)(1-R+R^2) \\ 4R-2R^2+4R^3-2R^4 \\ -4R^2+2R^3-4R^4+2R^5 \\ +4R^3-2R^4+4R^5-2R^6 \\ \hline 4R-6R^2+10R^3-8R^4+6R^5-2R^6 \end{array} \right) \\
 &+ (2-4R+4R^2)(2-R)(1+R)(1-R+R^2) + (8R-4R^2)(1-R^2)(1-R+R^2) \\
 &\left(\begin{array}{l} (2+R-R^2)(1-R+R^2) \\ 2+R-R^2 \\ -2R-R^2+R^3 \\ +2R^2+R^3-R^4 \\ (2-4R+4R^2)(2-R+2R^3-R^4) \\ 4-2R+4R^3-2R^4 \\ -8R+4R^2-8R^4+4R^5 \\ +8R^2-4R^3+8R^5-4R^6 \\ \hline 4-10R+12R^2-10R^4+12R^5-4R^6 \end{array} \right) \left(\begin{array}{l} (8R-4R^2-8R^3+4R^4)(1-R+R^2) \\ 8R-4R^2-8R^3+4R^4 \\ -8R^2+4R^3+8R^4-4R^5 \\ +8R^3-4R^4-8R^5+4R^6 \\ \hline 8R-12R^2+4R^3+8R^4-12R^5+4R^6 \end{array} \right) \\
 &= \frac{n}{4R(2-R)(1-R)(1+R)(1-R+R^2)} \left\{ \begin{array}{l} 4-8R+6R^2+2R^3-8R^4+6R^5-2R^6 \\ -4R-6R^2+16R^3+2R^4-12R^5+4R^6 \\ +4R-6R^2+10R^3-8R^4+6R^5-2R^6 \\ 4-10R+12R^2-10R^4+12R^5-4R^6 \\ +8R-12R^2+4R^3+8R^4-12R^5+4R^6 \\ \hline 8-10R-6R^2+32R^3-16R^4 \end{array} \right\} \\
 &= \frac{n(4-5R-3R^2+16R^3-8R^4)}{2R(2-R)(1-R^2)(1-R+R^2)} \\
 V(R) &= \frac{2R(2-R)(1-R^2)(1-R+R^2)}{n(4-5R-3R^2+16R^3-8R^4)}
 \end{aligned}$$

3) Coupling and repulsion

	<i>DD</i> (1)	<i>Dd</i> (2)	<i>dd</i> (1)	
{1/4}	<i>A-DD</i>	<i>A-Dd</i>	<i>A-dd</i> (1)	
<i>A-</i> (3)	(1-r+r ²)	(1+2r-2r ²)	(1-r+r ²)	
	<i>c</i> ₁₁	<i>c</i> ₁₂	<i>c</i> ₁₃	<i>a</i> ₁
	<i>aaDD</i>	<i>aaDd</i>	<i>aadd</i>	
<i>aa</i> (1)	(r-r ²)	(1-2r+2r ²)	(r-r ²)	
	<i>c</i> ₂₁	<i>c</i> ₂₂	<i>c</i> ₂₃	<i>a</i> ₂
	<i>b</i> ₁	<i>b</i> ₂	<i>b</i> ₃	<i>n</i>

$$L = C_{11} \log(1-r+r^2) + C_{12} \log(1+2r-2r^2) + C_{13} \log(1-r+r^2) + C_{21} \log(r-r^2) \\ + C_{22} \log(1-2r+2r^2) + C_{23} \log(r-r^2) + \text{Const.}$$

$$\frac{dL}{dr} = (C_{11} + C_{13}) \frac{-1+2r}{1-r+r^2} + C_{12} \frac{2-4r}{1+2r-2r^2} + (C_{21} + C_{23}) \frac{1-2r}{r-r^2} + C_{22} \frac{-2+4r}{1-2r+2r^2} \\ = \frac{1}{(1-r+r^2)(1+2r-2r^2)(r-r^2)(1-2r+2r^2)} \\ \{ (C_{11} + C_{13}) (-1+2r)(1+2r-2r^2)(r-r^2)(1-2r+2r^2) \\ \left(\begin{array}{c} -1-2r+r^2 \\ +2r+4r^2-4r^3 \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} r-2r^2+2r^3 \\ -r^2+2r^3-2r^4 \end{array} \right) \\ + C_{12} (2-4r)(1-r+r^2)(r-r^2)(1-2r+2r^2) \\ \left(\begin{array}{c} 2-2r+2r^2 \\ -4r+4r^2-4r^3 \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} r-2r^2+2r^3 \\ -r^2+2r^3-2r^4 \end{array} \right) \\ + (C_{21} + C_{23}) (1-2r)(1-r+r^2)(1+2r-2r^2)(1-2r+2r^2) \\ \left(\begin{array}{c} 1-r+r^2 \\ -2r+2r^2-2r^3 \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} 1-2r+2r^2 \\ +2r-4r^2+4r^3 \\ -2r^2+4r^3-4r^4 \end{array} \right) \\ + C_{22} (-2+4r)(1-r+r^2)(1+2r-2r^2)(r-r^2) \\ \left(\begin{array}{c} -2+2r-2r^2 \\ +4r-4r^2+4r^3 \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} r+2r^2-2r^3 \\ -r^2-2r^3+2r^4 \end{array} \right) \}$$

以下 { } 内

$$= \{ (C_{11} + C_{13}) (-1+6r^2-4r^3)(r-3r^2+4r^3-2r^4) + C_{12} (2-6r+6r^2-4r^3)(r-3r^2+4r^3-2r^4) \\ \left(\begin{array}{c} -r+3r^2-4r^3+2r^4 \\ +6r^3-18r^4+24r^5-12r^6 \\ -4r^4+12r^5-16r^6+8r^7 \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} 2r-6r^2+8r^3-4r^4 \\ -6r^2+18r^3-24r^4+12r^5 \\ +6r^3-18r^4+24r^5-12r^6 \\ -4r^4+12r^5-16r^6+8r^7 \end{array} \right) \\ + (C_{21} + C_{23}) (1-3r+3r^2-2r^3)(1-4r^2+8r^3-4r^4) + C_{22} (-2+6r-6r^2+4r^3)(r+r^2-4r^3+2r^4) \\ \left(\begin{array}{c} 1-3r+3r^2-2r^3 \\ -4r^2+12r^3-12r^4+8r^5 \\ +8r^3-24r^4+24r^5-16r^6 \\ -4r^4+12r^5-12r^6+8r^7 \end{array} \right) \left(\begin{array}{c} -2r+6r^2-6r^3+4r^4 \\ -2r^2+6r^3-6r^4+4r^5 \\ +8r^3-24r^4+24r^5-16r^6 \\ -4r^4+12r^5-12r^6+8r^7 \end{array} \right) \}$$

$$\begin{aligned}
 &= \{ (C_{11} + C_{13}) (-r + 3r^2 + 2r^3 - 20r^4 + 36r^5 - 28r^6 + 8r^7) + C_{12} (2r - 12r^2 + 32r^3 - 50r^4 + 48r^5 - 28r^6 + 8r^7) \\
 &\quad + (C_{21} + C_{23}) (1 - 3r - r^2 + 18r^3 - 40r^4 + 44r^5 - 28r^6 + 8r^7) \\
 &\quad + C_{22} (-2r + 4r^2 + 8r^3 - 30r^4 + 40r^5 - 28r^6 + 8r^7) \} \\
 &= \{ (C_{21} + C_{23}) + (-C_{11} - C_{13} + 2C_{12} - 3C_{21} - 3C_{23} - 2C_{22})r \\
 &\quad + (3C_{11} + 3C_{13} - 12C_{12} - C_{21} - C_{23} + 4C_{22})r^2 \\
 &\quad + (2C_{11} + 2C_{13} + 32C_{12} + 18C_{21} + 18C_{23} + 8C_{22})r^3 \\
 &\quad + (-20C_{11} - 20C_{13} - 50C_{12} - 40C_{21} - 40C_{23} - 30C_{22})r^4 \\
 &\quad + (36C_{11} + 36C_{13} + 48C_{12} + 44C_{21} + 44C_{23} + 40C_{22})r^5 - 28nr^6 + 8nr^7 \}
 \end{aligned}$$

以上により

$$f(r) = A_0 + A_1r + A_2r^2 + A_3r^3 + A_4r^4 + A_5r^5 + A_6r^6 + A_7r^7$$

$$A_0 = C_{21} + C_{23}$$

$$A_1 = -C_{11} + 2C_{12} - C_{13} - 3C_{21} - 2C_{22} - 3C_{23}$$

$$A_2 = 3C_{11} - 12C_{12} + 3C_{13} - C_{21} + 4C_{22} - C_{23}$$

$$A_3 = 2C_{11} + 32C_{12} + 2C_{13} + 18C_{21} + 8C_{22} + 18C_{23}$$

$$A_4 = -20C_{11} - 50C_{12} - 20C_{13} - 40C_{21} - 30C_{22} - 40C_{23}$$

$$A_5 = 36C_{11} + 48C_{12} + 36C_{13} + 44C_{21} + 40C_{22} + 40C_{23}$$

$$A_6 = -28C_{11} - 28C_{12} - 28C_{13} - 28C_{21} - 28C_{22} - 28C_{23} = -28n$$

$$A_7 = 8C_{11} + 8C_{12} + 8C_{13} + 8C_{21} + 8C_{22} + 8C_{23} = 8n$$

$$0 < r < 0.5 \quad r(\text{Coup. and nep.})$$

推定値の分数

$$\begin{aligned}
 I_{11}(r) &= \frac{d^2L}{dr^2} = -\frac{n}{4} (1-r+r^2) \frac{d^2}{dr^2} \log \frac{1}{4} (1-r+r^2) = -\frac{n}{4} (1-r+r^2) \frac{d}{dr} \frac{-1+2r}{1-r+r^2} \\
 &= -\frac{n}{4} (1-r+r^2) \frac{2(1-r+r^2) - (-1+2r)(-1+2r)}{(1-r+r^2)^2} = \frac{n\{(-2+2r-2r^2) + (1-4r+4r^2)\}}{4(1-r+r^2)} \\
 &= \frac{n(-1-2r+2r^2)}{4(1-r+r^2)}
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 I_{12}(r) &= \frac{d^2L}{dr^2} = -\frac{n}{4} (1+2r-2r^2) \frac{d^2}{dr^2} \log \frac{1}{4} (1+2r-2r^2) = -\frac{n}{4} (1+2r-2r^2) \frac{d}{dr} \frac{2-4r}{1+2r-2r^2} \\
 &= -\frac{n}{4} (1+2r-2r^2) \frac{-4(1+2r-2r^2) - (2-4r)(2-4r)}{(1+2r-2r^2)^2} \\
 &= \frac{n\{(4+8r-8r^2) + (4-16r+16r^2)\}}{4(1+2r-2r^2)} = \frac{n(8-8r+8r^2)}{4(1+2r-2r^2)}
 \end{aligned}$$

$$I_{13}(r) = I_{11}(r) = \frac{n(-1-2r+2r^2)}{4(1-r+r^2)}$$

$$\begin{aligned} I_{21}(r) &= \frac{d^2L}{dr^2} = -\frac{n}{4}(r-r^2) \frac{d^2}{dr^2} \log \frac{1}{4}(r-r^2) = -\frac{n}{4}(r-r^2) \frac{d}{dr} \frac{1-2r}{r-r^2} \\ &= -\frac{n}{4}(r-r^2) \frac{-2(r-r^2) - (1-2r)(1-2r)}{(r-r^2)^2} = \frac{n\{(2r-2r^2) + (1-4r+4r^2)\}}{4(r-r^2)} \\ &= \frac{n(1-2r+2r^2)}{4(r-r^2)} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} I_{22}(r) &= \frac{d^2L}{dr^2} = -\frac{n}{4}(1-2r+2r^2) \frac{d^2}{dr^2} \log \frac{1}{4}(1-2r+2r^2) = -\frac{n}{4}(1-2r+2r^2) \frac{d}{dr} \frac{-2+4r}{1-2r+2r^2} \\ &= -\frac{n}{4}(1-2r+2r^2) \frac{4(1-2r+2r^2) - (-2+4r)(-2+4r)}{(1-2r+2r^2)^2} \\ &= \frac{n\{(-4+8r-8r^2) + (4-16r+16r^2)\}}{4(1-2r+2r^2)} = \frac{n(-8r+8r^2)}{4(1-2r+2r^2)} \end{aligned}$$

$$I_{23}(r) = I_{21}(r) = \frac{n(1-2r+2r^2)}{4(r-r^2)}$$

$$I(r) = I_{11}(r) + I_{12}(r) + I_{13}(r) + I_{21}(r) + I_{22}(r) + I_{23}(r)$$

$$= \frac{n(-2-4r+4r^2)}{4(1-r+r^2)} + \frac{n(8-8r+8r^2)}{4(1+2r-2r^2)} + \frac{n(2-4r+4r^2)}{4(r-r^2)} + \frac{n(-8r+8r^2)}{4(1-2r+2r^2)}$$

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

$$\{(-2-4r+4r^2)(1+2r-2r)(r-r^2)(1-2r+2r^2)\}$$

$$\begin{pmatrix} -2-4r+4r^2 \\ -4r-8r^2+8r^3 \\ +4r^2+8r^3-8r^4 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} r-2r^2+2r^3 \\ -r^2+2r^3-2r^4 \end{pmatrix}$$

$$+ (8-8r+8r^2)(1-r+r^2)(r-r^2)(1-2r+2r^2)$$

$$\begin{pmatrix} 8-8r+8r^2 \\ -8r+8r^2-8r^3 \\ +8r^2-8r^3+8r^4 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} r-2r^2+2r^3 \\ -r^2+2r^3-2r^4 \end{pmatrix}$$

$$+ (2-4r+4r^2)(1-r+r^2)(1+2r-2r^2)(1-2r+2r^2)$$

$$\begin{pmatrix} 2-4r+4r^2 \\ -2r+4r^2-4r^3 \\ +2r^2-4r^3+4r^4 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} 1+2r-2r^2 \\ -2r-4r^2+4r^3 \\ +2r^2+4r^3-4r^4 \end{pmatrix}$$

$$+ (-8r+8r^2)(1-r+r^2)(1+2r-2r^2)(r-r^2)$$

$$\begin{pmatrix} -8r+8r^2-8r^3 \\ +8r^2-8r^3+8r^4 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} r+2r^2-2r^3 \\ -r^2-2r^3+2r^4 \end{pmatrix}$$

以下 { }

$$\begin{aligned}
 &= \{ (-2-8r+16r^3-8r^4)(r-3r^2+4r^3-2r^4) + (8-16r+24r^2-16r^3+8r^4)(r-3r^2+4r^3-2r^4) \\
 &\left(\begin{array}{l} -2r+6r^2-8r^3+4r^4 \\ -8r^2+24r^3-32r^4+16r^5 \\ +16r^4-48r^5+64r^6-32r^7 \\ -8r^5+24r^6-32r^7+16r^8 \end{array} \right) \left(\begin{array}{l} 8r-16r^2+24r^3-16r^4+8r^5 \\ -24r^2+48r^3-72r^4+48r^5-24r^6 \\ +32r^3-64r^4+96r^5-64r^6+32r^7 \\ -16r^4+32r^5-48r^6+32r^7-16r^8 \end{array} \right) \\
 &+ (2-6r+10r^2-8r^3+4r^4)(1-4r^2+8r^3-4r^4) + (-8r+16r^2-16r^3+8r^4)(r+r^2-4r^3+2r^4) \\
 &\left(\begin{array}{l} 2-6r+10r^2-8r^3+4r^4 \\ -8r^2+24r^3-40r^4+32r^5-16r^6 \\ +16r^3-48r^4+80r^5-64r^6+32r^7 \\ -8r^4+24r^5-40r^6+32r^7-16r^8 \end{array} \right) \left(\begin{array}{l} -8r^2+16r^3-16r^4+8r^5 \\ -8r^3+16r^4-16r^5+8r^6 \\ +32r^4-64r^5+64r^6-32r^7 \\ -16r^5+32r^6-32r^7+16r^8 \end{array} \right) \\
 &= \{ -2r - 2r^2 + 16r^3 - 12r^4 - 40r^5 + 88r^6 - 64r^7 + 16r^8 \\
 &\quad + 8r - 40r^2 + 104r^3 - 168r^4 + 184r^5 - 136r^6 + 64r^7 - 16r^8 \\
 &\quad 2 - 6r + 2r^2 + 32r^3 - 92r^4 + 136r^5 - 120r^6 + 64r^7 - 16r^8 \\
 &\quad - 8r^2 + 8r^3 + 32r^4 - 88r^5 + 104r^6 - 64r^7 + 16r^8 \} \\
 &= \{ 2 \quad -48r^2 + 160r^3 - 240r^4 + 192r^5 - 64r^6 \}
 \end{aligned}$$

以上により

$$I(r) = \frac{n(1-24r^2+80r^3-120r^4+96r^5-32r^6)}{2(1-r+r^2)(1+2r-2r^2)(r-r^2)(1-2r+2r^2)}$$

$$V(r) = \frac{2r(1-r)(1-r+r^2)(1+2r-2r^2)(1-2r+2r^2)}{n(1-24r^2+80r^3-120r^4+96r^5-32r^6)}$$

6. 2つの標識遺伝子座について 1 : 2 : 1 と 1 : 2 : 1 の期待分離比で連鎖している場合の組換価およびその分散の計算方法

1) Coupling or 2) repulsion

		R = (1-r)			
		DD (1)	Dd (2)	dd (1)	
{1/4}	AADD	AADD	AADd	AAdd	
AA (3)	(R ²)	(2R-2R ²)	(1-R) ²		
	c ₁₁	c ₁₂	c ₁₃	a ₁	
	AaDD	AaDd	Aadd		
Aa (2)	2R(1-R)	2(1-2R+2R)	2R(1-R)		
	c ₂₁	c ₂₂	c ₂₃	a ₂	
	aaDD	aaDd	aadd		
aa (1)	(1-R) ²	(2R-2R ²)	R ²		
	c ₃₁	c ₃₂	c ₃₃	a ₃	
	b ₁	b ₂	b ₃	n	

$$L = (C_{11} + C_{33}) \log R^2 + (C_{12} + C_{32}) \log(R - R^2) + (C_{13} + C_{31}) \log(1 - R)^2 \\ + (C_{21} + C_{23}) \log R(1 - R) + C_{22} \log(1 - 2R + 2R^2) + \text{Const.}$$

$$\frac{dL}{dR} = (C_{11} + C_{33}) \frac{2}{R} + (C_{12} + C_{32}) \frac{1 - 2R}{R - R^2} + (C_{13} + C_{31}) \frac{-2}{1 - R} + (C_{21} + C_{23}) \frac{1 - 2R}{R(1 - R)} \\ + C_{22} \frac{-2 + 4R}{1 - 2R + 2R^2}$$

$$= \frac{1}{R(1 - R)(1 - 2R + 2R^2)} \{ 2(C_{11} + C_{33})(1 - R)(1 - 2R + 2R^2) \\ + (C_{12} + C_{21} + C_{23} + C_{32})(1 - 2R)(1 - 2R + 2R^2) - 2(C_{13} + C_{31})R(1 - 2R + 2R^2) \\ + C_{22}(-2 + 4R)R(1 - R) \}$$

以下 { } 内

$$= \{ 2(C_{11} + C_{33})(1 - 2R + 2R^2 - R + 2R^2 - 2R^3) \\ + (C_{12} + C_{21} + C_{23} + C_{32})(1 - 2R + 2R^2 - 2R + 4R^2 - 4R^3) \\ - 2(C_{13} + C_{31})(R - 2R^2 + 2R^3) + C_{22}(-2R + 4R^2 + 2R^2 - 4R^3) \} \\ = \{ 2(C_{11} + C_{33})(1 - 3R + 4R^2 - 2R^2) + (C_{12} + C_{21} + C_{23} + C_{32})(1 - 4R + 6R^2 - 4R^3) \\ - 2(C_{13} + C_{31})(R - 2R^2 + 2R^3) + C_{22}(-2R + 6R^2 - 4R^3) \} \\ = \{ (2C_{11} + 2C_{33} + C_{12} + C_{21} + C_{23} + C_{32}) \\ + (-6C_{11} - 6C_{33} - 4C_{12} - 4C_{21} - 4C_{23} - 4C_{32} - 2C_{13} - 2C_{31} - 2C_{22})R \\ + (8C_{11} + 8C_{33} + 6C_{12} + 6C_{21} + 6C_{23} + 6C_{32} + 4C_{13} + 4C_{31} + 6C_{22})R^2 - 4nR^3 \}$$

以上により

$$f(R) = A_0 + A_1R + A_2R^2 + A_3R^3$$

$$A_0 = 2C_{11} + C_{12} + C_{21} + C_{23} + C_{32} + 2C_{33}$$

$$A_1 = -6C_{11} - 4C_{12} - 2C_{13} - 4C_{21} - 2C_{22} - 4C_{23} - 2C_{31} - 4C_{32} - 6C_{33}$$

$$A_2 = 8C_{11} + 6C_{12} + 4C_{13} + 6C_{21} + 6C_{22} + 6C_{23} + 4C_{31} + 6C_{32} + 8C_{33}$$

$$A_3 = -4n$$

$$0 < R < 0.5 \quad r = R \text{ (Rep.)}$$

$$0.5 < R < 1.0 \quad r = (1 - R) \text{ (Coup.)}$$

推定値の分散

$$I_{11}(R) = \frac{d^2L}{dR^2} = -\frac{n}{4} R^2 \frac{d^2}{dR^2} \log \frac{1}{4} R^2 \\ = -\frac{n}{4} R^2 \frac{d}{dR} \frac{2R}{R^2}$$

$$= -\frac{n}{4} R^2 \frac{(2R^2 - 4R^2)}{R^2 \cdot R^2}$$

$$= -\frac{n}{4} \frac{-2R^2}{R^2} = \frac{2n}{4} \quad I_{33}(R) = I_{11}(R)$$

$$I_{12}(R) = \frac{d^2L}{dR^2} = -\frac{2n}{4} R(1-R) \frac{d^2}{dR^2} \log \frac{2}{4} (R-R^2)$$

$$= -\frac{2n}{4} R(1-R) \frac{d}{dR} \frac{(1-2R)}{(R-R^2)}$$

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

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

$$= \frac{2n}{4} \frac{(1-2R+2R^2)}{(R-R^2)} \quad I_{21}(R) = I_{23}(R) = I_{32}(R) = I_{12}(R)$$

$$I_{13}(R) = \frac{d^2L}{dR^2} = -\frac{n}{4} (1-R)^2 \frac{d^2}{dR^2} \log \frac{1}{4} (1-R)^2$$

$$= -\frac{n}{4} (1-R)^2 \frac{d}{dR} \frac{-2(1-R)}{(1-R)^2}$$

$$= -\frac{n}{4} (1-R)^2 \frac{-(-2)(-1)}{(1-R)^2} = \frac{2n}{4} \quad I_{31}(R) = I_{13}(R)$$

$$I_{22}(R) = \frac{d^2L}{dR^2} = -\frac{2n}{4} (1-2R+2R^2) \frac{d^2}{dR^2} \log \frac{2}{4} (1-2R+2R^2)$$

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

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

$$= -\frac{2n}{4} \frac{(4-8R+8R^2-4+16R-16R^2)}{(1-2R+2R^2)}$$

$$= -\frac{2n}{4} \frac{(8R-8R^2)}{(1-2R+2R^2)}$$

$$I(R) = I_{11}(R) + I_{12}(R) + I_{13}(R) + I_{21}(R) + I_{22}(R) + I_{23}(R) + I_{31}(R) + I_{32}(R) + I_{33}(R)$$

$$= \frac{2n \times 4}{4} + \frac{2n(1-2R+2R^2) \times 4}{4R(1-R)} - \frac{2n(8R-8R^2)}{4(1-2R+2R^2)}$$

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

$$+ 2(1-2R+2R^2)(1-2R+2R^2) - 4(R-R^2)(R-R^2)\}$$

{ } 内

$$\left\{ \frac{\begin{matrix} 2R-6R^2+8R^3-4R^4 \\ 2-8R+16R^2-16R^3+8R^4 \\ -4R^2+8R^3-4R^4 \end{matrix}}{2-6R+6R^2} \right\}$$

以上により

$$= \frac{n(2-6R+6R^2)}{R(1-R)(1-2R+2R^2)}$$

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

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

3) Coupling and repulsion

	<i>DD</i> (1)	<i>Dd</i> (2)	<i>dd</i> (1)	
{1/4}	<i>AADD</i>	<i>AADd</i>	<i>AAdd</i>	
<i>AA</i> (1)	($r-r^2$)	($1-2r+2r^2$)	($r-r^2$)	
	c_{11}	c_{12}	c_{13}	a_1
	<i>AaDD</i>	<i>AaDd</i>	<i>Aadd</i>	
<i>Aa</i> (2)	($1-2r+2r^2$)	($4r-4r^2$)	($1-2r+2r^2$)	
	c_{21}	c_{22}	c_{23}	a_2
	<i>aaDD</i>	<i>aaDd</i>	<i>aadd</i>	
<i>aa</i> (1)	($r-r^2$)	($1-2r+2r^2$)	($r-r^2$)	
	c_{31}	c_{32}	c_{33}	a_3
	b_1	b_2	b_3	n

$$L = (C_{11} + C_{13} + C_{31} + C_{33} + C_{22}) \log(r-r^2) + (C_{12} + C_{21} + C_{23} + C_{32}) \log(1-2r+2r^2) + \text{Const.}$$

$$A = C_{11} + C_{13} + C_{31} + C_{33} + C_{22}$$

$$B = C_{12} + C_{21} + C_{23} + C_{32}$$

$$\frac{dL}{dr} = \frac{A(1-2r)}{(r-r^2)} + \frac{B(-2+4r)}{(1-2r+2r^2)}$$

$$= \frac{(1-2r)}{(r-r^2)(1-2r-2r^2)} \{A(1-2r+2r^2) - 2B(r-r^2)\}$$

$$\frac{(1-2r)}{(r-r^2)(1-2r+2r^2)} \{A - 2(A+B)r + 2(A+B)r^2\}$$

{ } 内により

$$r = \frac{n + \sqrt{n^2 - 2n(C_{11} + C_{13} + C_{31} + C_{33} + C_{22})}}{2n}$$

$$0 < r < 0.5 \quad r(\text{Coupl. and rep.})$$

推定値の分散

$$\begin{aligned} I_{11}(r) &= \frac{d^2L}{dr^2} = -\frac{n}{4}(r-r^2) \frac{d^2}{dr^2} \log \frac{1}{4}(r-r^2) \\ &= -\frac{n}{4}(r-r^2) \frac{d}{dr} \frac{(1-2r)}{(r-r^2)} \\ &= -\frac{n}{4}(r-r^2) \frac{-2(r-r^2) - (1-2r)(1-2r)}{(r-r^2)(r-r^2)} \\ &= -\frac{n}{4} \frac{-2r+2r^2-1+4r-4r^2}{(r-r^2)} \\ &= \frac{n}{4} \frac{1-2r+2r^2}{(r-r^2)} \quad I_{13}(R) = I_{31}(R) = I_{33}(R) = I_{11}(R) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} I_{12}(R) &= \frac{d^2L}{dr^2} = -\frac{n}{4}(1-2r+2r^2) \frac{d^2}{dr^2} \log \frac{1}{4}(1-2r+2r^2) \\ &= -\frac{n}{4}(1-2r+2r^2) \frac{d}{dr} \frac{(-2+4r)}{(1-2r+2r^2)} \\ &= -\frac{n}{4}(1-2r+2r^2) \frac{4(1-2r+2r^2) - (-2+4r)(-2+4r)}{(1-2r+2r^2)(1-2r+2r^2)} \\ &= -\frac{n}{4} \frac{4-8r+8r^2-4+16r-16r^2}{(1-2r+2r^2)} \\ &= -\frac{n}{4} \frac{(8r-8r^2)}{(1-2r+2r^2)} \quad I_{21}(r) = I_{23}(r) = I_{32}(r) = I_{12}(r) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} I_{22}(r) &= \frac{d^2L}{dr^2} = -\frac{n}{4}(4r-4r^2) \frac{d^2}{dr^2} \log \frac{1}{4}(4r-4r^2) \\ &= -\frac{n}{4}(4r-4r^2) \frac{d}{dr} \frac{(4-8r)}{(4r-4r^2)} \\ &= -\frac{n}{4}(4r-4r^2) \frac{-8(4r-4r^2) - (4-8r)(4-8r)}{(4r-4r^2)(4r-4r^2)} \\ &= -\frac{n}{4} \frac{(-32r+32r^2-16+64r-64r^2)}{4(r-r^2)} \\ &= -\frac{n}{4} \frac{-4+8r-8r^2}{(r-r^2)} = \frac{n(4-8r+8r^2)}{4(r-r^2)} \end{aligned}$$

$$I(r) = I_{11}(r) + I_{12}(r) + I_{13}(r) + I_{21}(r) + I_{22}(r) + I_{23}(r) + I_{31}(r) + I_{32}(r) + I_{33}(r)$$

$$\begin{aligned}
 &= \frac{n(1-2r+2r^2) \times 4}{4(r-r^2)} - \frac{n(8r-8r^2) \times 4}{4(1-2r+2r^2)} + \frac{n(4-8r+8r^2)}{4(r-r^2)} \\
 &= \frac{n(1-2r+2r^2)}{(r-r^2)} - \frac{8n(r-r^2)}{(1-2r+2r^2)} + \frac{n(1-2r+2r^2)}{(r-r^2)} \\
 &= \frac{2n(1-2r+2r^2)}{(r-r^2)} - \frac{8n(r-r^2)}{(1-2r+2r^2)} \\
 &= \frac{2n}{(r-r^2)(1-2r+2r^2)} \{ (1-2r+2r^2)(1-2r+2r^2) - 4(r-r^2)(r-r^2) \} \\
 &\quad \{ \quad \} \text{ 内} \quad \left\{ \begin{array}{l} 1-4r+8r^2-8r^3+4r^4 \\ -4r^2+8r^3-4r^4 \\ \hline (1-4r+4r^2) \end{array} \right\}
 \end{aligned}$$

以上により

$$\begin{aligned}
 &= \frac{2n(1-4r+4r^2)}{(r-r^2)(1-2r+2r^2)} \\
 V(r) &= \frac{(r-r^2)(1-2r+2r^2)}{2n(1-4r+4r^2)}
 \end{aligned}$$

B 致死遺伝子座が存在する場合の組換え価の計算方法

1. 2つの標識遺伝子座と1つの致死遺伝子座が存在する場合の各座の集計値の期待分離比

Segregation ratio	1:1:DD(d):Dd(d)			3:1:D:-:dd			1:2:1:DD:dd		
	Coup. D-L	Rep. D-I	Coup. D-L	Rep. D-I	Coup. D-L	Rep. D-I	Coup. D-L	Rep. D-I	Coup. Rep. D-LD-I
1 Aa : Coup. 1 aa	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (2-p) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (1+p) [1/3] (2-s)(1+s)	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (2-p) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (1+p) [1/3] (1+s)(2-s)	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (2-p) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (1+p) [1/3] (3-2s+s ²)(2s-s ²)	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (2-p) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (1+p) [1/3] (2+s ²)(1-s ²)	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (2-p) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (1+p) [1/3] (2+s-s ²)(1-s+s ²)	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (2-p) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (1+p) [1/3] (2+s-s ²)(1-s+s ²)	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (2-p) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (1+p) [1/3] (2+s-s ²)(2s-s ²)	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (2-p) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (1+p) [1/3] (2s-s ²) 2(1-s+s ²)(1-s ²)	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (2-p) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (1+p) [1/3] (1-s+s ²)(1+2s-2s ²)(1-s+s ²)
1 Aa : Rep. 1 aa	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (1+p) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (2-p) [1/3] (2-s)(1+s)	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (1+p) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (2-p) [1/3] (1+s)(2-s)	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (1+p) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (2-p) [1/3] (3-2s+s ²)(2s-s ²)	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (1+p) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (2-p) [1/3] (2+s ²)(1-s ²)	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (1+p) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (2-p) [1/3] (2+s-s ²)(1-s+s ²)	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (1+p) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (2-p) [1/3] (2+s-s ²)(1-s+s ²)	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (1+p) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (2-p) [1/3] (2+s-s ²)(2s-s ²)	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (1+p) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (2-p) [1/3] (2s-s ²) 2(1-s+s ²)(1-s ²)	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (1+p) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (2-p) [1/3] (1-s+s ²)(1+2s-2s ²)(1-s+s ²)
3 A- : Coup. 1 aa	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (3-2p+p ²) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (2p-p ²) [1/3] (2-s)(1+s)	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (3-2p+p ²) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (2p-p ²) [1/3] (1+s)(2-s)	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (3-2p+p ²) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (2p-p ²) [1/3] (3-2s+s ²)(2s-s ²)	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (3-2p+p ²) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (2p-p ²) [1/3] (2+s ²)(1-s ²)	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (3-2p+p ²) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (2p-p ²) [1/3] (2+s-s ²)(1-s+s ²)	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (3-2p+p ²) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (2p-p ²) [1/3] (2+s-s ²)(1-s+s ²)	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (3-2p+p ²) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (2p-p ²) [1/3] (3-2s+s ²)(2s-s ²)	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (3-2p+p ²) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (2p-p ²) [1/3] (2s-s ²) 2(1-s+s ²)(1-s ²)	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (3-2p+p ²) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (2p-p ²) [1/3] (1-s+s ²)(1+2s-2s ²)(1-s+s ²)
3 A- : Rep. 1 aa	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (2+p ²) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (1-p ²) [1/3] (2-s)(1+s)	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (2+p ²) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (1-p ²) [1/3] (1+s)(2-s)	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (2+p ²) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (1-p ²) [1/3] (3-2s+s ²)(2s-s ²)	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (2+p ²) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (1-p ²) [1/3] (2+s ²)(1-s ²)	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (2+p ²) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (1-p ²) [1/3] (2+s-s ²)(1-s+s ²)	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (2+p ²) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (1-p ²) [1/3] (2+s-s ²)(1-s+s ²)	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (2+p ²) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (1-p ²) [1/3] (3-2s+s ²)(2s-s ²)	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (2+p ²) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (1-p ²) [1/3] (2s-s ²) 2(1-s+s ²)(1-s ²)	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (2+p ²) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (1-p ²) [1/3] (1-s+s ²)(1+2s-2s ²)(1-s+s ²)
3 A- : Coup. Rep. 1 aa	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (2+p-p ²) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (1-p+p ²) [1/3] (2-s)(1+s)	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (2+p-p ²) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (1-p+p ²) [1/3] (1+s)(2-s)	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (2+p-p ²) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (1-p+p ²) [1/3] (3-2s+s ²)(2s-s ²)	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (2+p-p ²) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (1-p+p ²) [1/3] (2+s ²)(1-s ²)	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (2+p-p ²) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (1-p+p ²) [1/3] (2+s-s ²)(1-s+s ²)	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (2+p-p ²) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (1-p+p ²) [1/3] (2+s-s ²)(1-s+s ²)	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (2+p-p ²) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (1-p+p ²) [1/3] (3-2s+s ²)(2s-s ²)	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (2+p-p ²) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (1-p+p ²) [1/3] (2s-s ²) 2(1-s+s ²)(1-s ²)	[1/3] c ₁₁ c ₁₂ (2+p-p ²) a ₁ c ₂₁ c ₂₂ (1-p+p ²) [1/3] (1-s+s ²)(1+2s-2s ²)(1-s+s ²)

Segregation ratio		1 : 1 : DD(d) : Dd(d)			3 : 1 : D- : dd			1 : 2 : 1 : DD : Dd : dd		
	Coup. D-L	Rep. D-I	Coup. D-L	Rep. D-I	Coup. Rep. D-L, D-I	Coup. D-L	Rep. D-I	Coup. Rep. D-L, D-I		
1. AA : Coup.	$\frac{1}{3}$ c ₁₁ c ₁₂ (1-p ²) a ₁	$\frac{1}{3}$ c ₁₁ c ₁₂ (1-p ²) a ₁	$\frac{1}{3}$ c ₁₁ c ₁₂ (1-p ²) a ₁	$\frac{1}{3}$ c ₁₁ c ₁₂ (1-p ²) a ₁	$\frac{1}{3}$ c ₁₁ c ₁₂ (1-p ²) a ₁	$\frac{1}{3}$ c ₁₁ c ₁₂ (1-p ²) a ₁	$\frac{1}{3}$ c ₁₁ c ₁₂ (1-p ²) a ₁	$\frac{1}{3}$ c ₁₁ c ₁₂ (1-p ²) a ₁		
2. Aa	c ₂₁ c ₂₂ 2(1-p+p ²) a ₂	c ₂₁ c ₂₂ 2(1-p+p ²) a ₂	c ₂₁ c ₂₂ 2(1-p+p ²) a ₂	c ₂₁ c ₂₂ 2(1-p+p ²) a ₂	c ₂₁ c ₂₂ 2(1-p+p ²) a ₂	c ₂₁ c ₂₂ 2(1-p+p ²) a ₂	c ₂₁ c ₂₂ 2(1-p+p ²) a ₂	c ₂₁ c ₂₂ 2(1-p+p ²) a ₂		
1. aa	$\frac{1}{3}$ c ₃₁ c ₃₂ (2p-p ²) a ₃	$\frac{1}{3}$ c ₃₁ c ₃₂ (2p-p ²) a ₃	$\frac{1}{3}$ c ₃₁ c ₃₂ (2p-p ²) a ₃	$\frac{1}{3}$ c ₃₁ c ₃₂ (2p-p ²) a ₃	$\frac{1}{3}$ c ₃₁ c ₃₂ (2p-p ²) a ₃	$\frac{1}{3}$ c ₃₁ c ₃₂ (2p-p ²) a ₃	$\frac{1}{3}$ c ₃₁ c ₃₂ (2p-p ²) a ₃	$\frac{1}{3}$ c ₃₁ c ₃₂ (2p-p ²) a ₃		
	$\frac{1}{3}$ (2-s)(1+s)	$\frac{1}{3}$ (1+s)(2-s)	$\frac{1}{3}$ (3-2s+s ²)(2s-s ²)	$\frac{1}{3}$ (2+s-s ²)(1-s ²)	$\frac{1}{3}$ (2+s-s ²)(1-s ²)	$\frac{1}{3}$ (1-s ²) 2(1-s+s ²)(2s-s ²)	$\frac{1}{3}$ (2s-s ²) 2(1-s+s ²)(1-s ²)	$\frac{1}{3}$ (1-s+s ²)(1+2s-2s ²)(1-s+s ²)		
1. AA : Rep.	$\frac{1}{3}$ c ₁₁ c ₁₂ (2p-p ²) a ₁	$\frac{1}{3}$ c ₁₁ c ₁₂ (2p-p ²) a ₁	$\frac{1}{3}$ c ₁₁ c ₁₂ (2p-p ²) a ₁	$\frac{1}{3}$ c ₁₁ c ₁₂ (2p-p ²) a ₁	$\frac{1}{3}$ c ₁₁ c ₁₂ (2p-p ²) a ₁	$\frac{1}{3}$ c ₁₁ c ₁₂ (2p-p ²) a ₁	$\frac{1}{3}$ c ₁₁ c ₁₂ (2p-p ²) a ₁	$\frac{1}{3}$ c ₁₁ c ₁₂ (2p-p ²) a ₁		
2. Aa	c ₂₁ c ₂₂ 2(1-p+p ²) a ₂	c ₂₁ c ₂₂ 2(1-p+p ²) a ₂	c ₂₁ c ₂₂ 2(1-p+p ²) a ₂	c ₂₁ c ₂₂ 2(1-p+p ²) a ₂	c ₂₁ c ₂₂ 2(1-p+p ²) a ₂	c ₂₁ c ₂₂ 2(1-p+p ²) a ₂	c ₂₁ c ₂₂ 2(1-p+p ²) a ₂	c ₂₁ c ₂₂ 2(1-p+p ²) a ₂		
1. aa	$\frac{1}{3}$ c ₃₁ c ₃₂ (1-p ²) a ₃	$\frac{1}{3}$ c ₃₁ c ₃₂ (1-p ²) a ₃	$\frac{1}{3}$ c ₃₁ c ₃₂ (1-p ²) a ₃	$\frac{1}{3}$ c ₃₁ c ₃₂ (1-p ²) a ₃	$\frac{1}{3}$ c ₃₁ c ₃₂ (1-p ²) a ₃	$\frac{1}{3}$ c ₃₁ c ₃₂ (1-p ²) a ₃	$\frac{1}{3}$ c ₃₁ c ₃₂ (1-p ²) a ₃	$\frac{1}{3}$ c ₃₁ c ₃₂ (1-p ²) a ₃		
	$\frac{1}{3}$ (2-s)(1+s)	$\frac{1}{3}$ (1+s)(2-s)	$\frac{1}{3}$ (3-2s+s ²)(2s-s ²)	$\frac{1}{3}$ (2+s-s ²)(1-s ²)	$\frac{1}{3}$ (2+s-s ²)(1-s ²)	$\frac{1}{3}$ (1-s ²) 2(1-s+s ²)(2s-s ²)	$\frac{1}{3}$ (2s-s ²) 2(1-s+s ²)(1-s ²)	$\frac{1}{3}$ (1-s+s ²)(1+2s-2s ²)(1-s+s ²)		
1. AA : Coup.	$\frac{1}{3}$ c ₁₁ c ₁₂ (1-p+p ²) a ₁	$\frac{1}{3}$ c ₁₁ c ₁₂ (1-p+p ²) a ₁	$\frac{1}{3}$ c ₁₁ c ₁₂ (1-p+p ²) a ₁	$\frac{1}{3}$ c ₁₁ c ₁₂ (1-p+p ²) a ₁	$\frac{1}{3}$ c ₁₁ c ₁₂ (1-p+p ²) a ₁	$\frac{1}{3}$ c ₁₁ c ₁₂ (1-p+p ²) a ₁	$\frac{1}{3}$ c ₁₁ c ₁₂ (1-p+p ²) a ₁	$\frac{1}{3}$ c ₁₁ c ₁₂ (1-p+p ²) a ₁		
2. Aa	c ₂₁ c ₂₂ (1+2p-2p ²) a ₂	c ₂₁ c ₂₂ (1+2p-2p ²) a ₂	c ₂₁ c ₂₂ (1+2p-2p ²) a ₂	c ₂₁ c ₂₂ (1+2p-2p ²) a ₂	c ₂₁ c ₂₂ (1+2p-2p ²) a ₂	c ₂₁ c ₂₂ (1+2p-2p ²) a ₂	c ₂₁ c ₂₂ (1+2p-2p ²) a ₂	c ₂₁ c ₂₂ (1+2p-2p ²) a ₂		
1. aa	$\frac{1}{3}$ c ₃₁ c ₃₂ (1-p+p ²) a ₃	$\frac{1}{3}$ c ₃₁ c ₃₂ (1-p+p ²) a ₃	$\frac{1}{3}$ c ₃₁ c ₃₂ (1-p+p ²) a ₃	$\frac{1}{3}$ c ₃₁ c ₃₂ (1-p+p ²) a ₃	$\frac{1}{3}$ c ₃₁ c ₃₂ (1-p+p ²) a ₃	$\frac{1}{3}$ c ₃₁ c ₃₂ (1-p+p ²) a ₃	$\frac{1}{3}$ c ₃₁ c ₃₂ (1-p+p ²) a ₃	$\frac{1}{3}$ c ₃₁ c ₃₂ (1-p+p ²) a ₃		
	$\frac{1}{3}$ (2-s)(1+s)	$\frac{1}{3}$ (1+s)(2-s)	$\frac{1}{3}$ (3-2s+s ²)(2s-s ²)	$\frac{1}{3}$ (2+s-s ²)(1-s ²)	$\frac{1}{3}$ (2+s-s ²)(1-s ²)	$\frac{1}{3}$ (1-s ²) 2(1-s+s ²)(2s-s ²)	$\frac{1}{3}$ (2s-s ²) 2(1-s+s ²)(1-s ²)	$\frac{1}{3}$ (1-s+s ²)(1+2s-2s ²)(1-s+s ²)		

2. 標識遺伝子座と致死遺伝子座が 1 : 1 の期待分離比で連鎖している場合の集計値での致死遺伝子座との組換え価およびその分散の計算方法

1) Coupling

Genotype	Sum of expected frequency	Observed number
<i>Aa</i>	$(1/3)(2-p)$	a_1
<i>aa</i>	$(1/3)(1+p)$	a_2
Total	1	n

$$L = a_1 \log(2-p) + a_2 \log(1+p) + \text{Const.}$$

$$\frac{dL}{dp} = \frac{a_1(-1)}{(2-p)} + \frac{a_2(1)}{(1+p)}$$

$$= \frac{1}{(2-p)(1+p)} \{-a(1+p) + a_2(2-p)\}$$

$$2a^2 - a_1 - (a_1 + a_2)p = 0$$

$$p = \frac{(2a_2 - a_1)}{n}$$

$$0 < p < 0.5 \quad p(\text{Coup.})$$

$$0.5 < p < 1.0 \quad (1-p)(\text{Rep.})$$

推定値の分散

$$\begin{aligned} I_1(p) &= \frac{d^2L}{dp^2} = -\frac{n}{3}(2-p) \frac{d^2}{dp^2} \log \frac{1}{3}(2-p) \\ &= -\frac{n}{3}(2-p) \frac{d}{dp} \frac{(-1)}{(2-p)} \\ &= -\frac{n}{3}(2-p) \frac{(-1)}{(2-p)(2-p)} \\ &= \frac{n}{3(2-p)} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} I_2(p) &= \frac{d^2L}{dp^2} = -\frac{n}{3}(1+p) \frac{d^2}{dp^2} \log \frac{1}{3}(1+p) \\ &= -\frac{n}{3}(1+p) \frac{d}{dp} \frac{1}{(1+p)} \\ &= -\frac{n}{3}(1+p) \frac{(-1)}{(1+p)(1+p)} \\ &= \frac{n}{3(1+p)} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 I(p) &= I_1(p) + I_2(p) \\
 &= \frac{n}{3(2-p)} + \frac{n}{3(1+p)} \\
 &= \frac{n}{3(2-p)(1+p)} \{1+p+2-p\} = \frac{n}{(2-p)(1+p)}
 \end{aligned}$$

$$V(p) = \frac{(2-p)(1+p)}{n}$$

2) Repulsion

Genotype	Sum of expected frequency	Observed number
<i>Aa</i>	$(1/3)(1+p)$	a_1
<i>aa</i>	$(1/3)(2-p)$	a_2
Total	1	n

$$L = a_1 \log(1+p) + a_2 \log(2-p) + \text{Const.}$$

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

$$p = \frac{(2a_1 - a_2)}{n}$$

$$0 < p < 0.5 \quad p(\text{Rep.})$$

$$0.5 < p < 1.0 \quad (1-p)(\text{Coup.})$$

推定値の分散

$$\begin{aligned}
 I_1(p) &= \frac{d^2L}{dp^2} = -\frac{n}{3}(1+p) \frac{d^2}{dp^2} \log \frac{1}{3}(1+p) \\
 &= -\frac{n}{3}(1+p) \frac{d}{dp} \frac{(1)}{(1+p)} \\
 &= -\frac{n}{3}(1+p) \frac{(-1)}{(1+p)(1+p)} \\
 &= \frac{n}{3(1+p)}
 \end{aligned}$$

$$I_2(p) = \frac{d^2L}{dp^2} = -\frac{n}{3}(2-p) \frac{d^2}{dp^2} \log \frac{1}{3}(2-p)$$

$$\begin{aligned}
 &= -\frac{n}{3} (2-p) \frac{d}{dp} \frac{(-1)}{(2-p)} \\
 &= -\frac{n}{3} (2-p) \frac{(-1)}{(2-p)(2-p)} \\
 &= \frac{n}{3(2-p)}
 \end{aligned}$$

$$I(p) = I_1(p) + I_2(p)$$

$$\begin{aligned}
 &= \frac{n}{3(1+p)} + \frac{n}{3(2-p)} \\
 &= \frac{n}{3(1+p)(2-p)} \{2-p+1+p\} = \frac{n}{(1+p)(2-p)}
 \end{aligned}$$

$$V(p) = \frac{(1+p)(2-p)}{n}$$

3. 標識遺伝子座と致死遺伝子座が 3 : 1 の期待分離比で連鎖している場合の集計値での致死遺伝子座との組換え価およびその分散の計算方法

1) Coupling

Genotype	Sum of expected frequency	Observed number
A-	$(1/3)(3-2p+p^2)$	a_1
aa	$(1/3)(2p-p^2)$	a_2
Total	1	n

$$L = a_1 \log(3-2p+p^2) + a_2 \log(2p-p^2) + \text{Const.}$$

$$\begin{aligned}
 \frac{dL}{dp} &= \frac{a_1(-2+2p)}{(3-2p+p^2)} + \frac{a_2(2-2p)}{(2p-p^2)} \\
 &= \frac{2}{(3-2p+p^2)(2p-p^2)} \{-a_1(1-2p)(2p-p^2) + a_2(1-p)(3-2p+p^2)\} \\
 &= \frac{2}{(3-2p+p^2)(2p-p^2)} \{3a_2 - (2a_1+5a_2)p + 3(a_1+a_2)p^2 - (a_1+a_2)p^3\}
 \end{aligned}$$

以上により

$$f(p) = A_0 + A_1p + A_2p^2 + A_3p^3$$

$$A_0 = 3a_2$$

$$A_1 = -2a_1 - 5a_2$$

$$A_2 = 3a_1 + 3a_2 = 3n$$

$$A_3 = -a_1 - a_2 = -n$$

$$0 < p < 0.5 \quad p(\text{Coup.})$$

$$0.5 < p < 1.0 \quad (1-p)(\text{Rep.})$$

推定値の分散

$$\begin{aligned} I_1(p) &= \frac{d^2L}{dp^2} = -\frac{n}{3} (3-2p+p^2) \frac{d^2}{dp^2} \log \frac{1}{3} (3-2p+p^2) \\ &= -\frac{n}{3} (3-2p+p^2) \frac{d}{dp} \frac{(-2+2p)}{(3-2p+p^2)} \\ &= -\frac{n}{3} (3-2p+p^2) \frac{2(3-2p+p^2) - (-2+2p)(-2+2p)}{(3-2p+p^2)(3-2p+p^2)} \\ &= -\frac{n}{3} \frac{(6-4p+2p^2-4+8p-4p^2)}{(3-2p+p^2)} \\ &= -\frac{2n}{3} \frac{(1+2p-p^2)}{(3-2p+p^2)} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} I_2(p) &= \frac{d^2L}{dp^2} = -\frac{n}{3} (2p-p^2) \frac{d^2}{dp^2} \log \frac{1}{3} (2p-p^2) \\ &= -\frac{n}{3} (2p-p^2) \frac{d}{dp} \frac{(2-2p)}{(2p-p^2)} \\ &= -\frac{n}{3} (2p-p^2) \frac{-2(2p-p^2) - (2-2p)(2-2p)}{(2p-p^2)(2p-p^2)} \\ &= -\frac{n}{3} \frac{(-4p+2p^2-4+8p-4p^2)}{(2p-p^2)} \\ &= \frac{2n}{3} \frac{(2-2p+p^2)}{(2p-p^2)} \end{aligned}$$

$$I(p) = I_1(p) + I_2(p)$$

$$\begin{aligned} &= -\frac{2n}{3} \frac{(1+2p-p^2)}{(3-2p+p^2)} + \frac{2n(2-2p+p^2)}{3(2p-p^2)} \\ &= \frac{2n}{3(3-2p+p^2)(2p-p^2)} \{ (2-2p+p^2)(3-2p+p^2) - (1+2p-p^2)(2p-p^2) \} \\ &= \frac{2n}{3(3-2p+p^2)(2p-p^2)} \{ 6-12p+6p^2 \} \\ &= \frac{4n(1-2p+p^2)}{(3-2p+p^2)(2p-p^2)} \end{aligned}$$

$$V(p) = \frac{(3-2p+p^2)(2p-p^2)}{4n(1-2p+p^2)}$$

2) Repulsion

Genotype	Sum of expected frequency	Observed number
A-	$(1/3)(2+p^2)$	a_1
aa	$(1/3)(1-p^2)$	a_2
Total	1	n

$$L = a_1 \log(2+p^2) + a_2 \log(1-p^2) + \text{Const.}$$

$$\begin{aligned} \frac{dL}{dp} &= \frac{a_1(2p)}{(2+p^2)} + \frac{a_2(-2p)}{(1-p^2)} \\ &= \frac{2p}{(2+p^2)(1-p^2)} \{a_1(1-p^2) - a_2(2+p^2)\} \\ &= \frac{2p}{(2+p^2)(1-p^2)} \{a_1 - 2a_2 - (a_1 + a_2)p^2\} \end{aligned}$$

$$p^2 = \frac{(a_1 - 2a_2)}{(a_1 + a_2)} \quad p = \sqrt{p^2}$$

$$0 < p < 0.5 \quad p(\text{Rep.})$$

$$0.5 < p < 1.0 \quad (1-p)(\text{Coup.})$$

推定値の分散

$$\begin{aligned} I_1(p) &= \frac{d^2L}{dp^2} = -\frac{n}{3} (2+p^2) \frac{d^2}{dp^2} \log \frac{1}{3} (2+p^2) \\ &= -\frac{n}{3} (2+p^2) \frac{d}{dp} \frac{(2p)}{(2+p^2)} \\ &= -\frac{n}{3} (2+p^2) \frac{2(2+p^2) - (2p)(2p)}{(2+p^2)^2} \\ &= -\frac{n}{3} \frac{(4-2p^2)}{(2+p^2)} \\ &= -\frac{2n}{3} \frac{(2-p^2)}{(2+p^2)} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} I_2(p) &= \frac{d^2L}{dp^2} = -\frac{n}{3} (1-p^2) \frac{d^2}{dp^2} \log \frac{1}{3} (1-p^2) \\ &= -\frac{n}{3} (1-p^2) \frac{d}{dp} \frac{(-2p)}{(1-p^2)} \\ &= -\frac{n}{3} (1-p^2) \frac{-2(1-p^2) - (-2p)(-2p)}{(1-p^2)^2} \\ &= -\frac{n}{3} \frac{-2-2p^2}{(1-p^2)} = \frac{2n(1+p^2)}{3(1-p^2)} \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 I(p) &= I_1(p) + I_2(p) \\
 &= -\frac{2n(2-p^2)}{3(2+p^2)} + \frac{2n(1+p^2)}{3(1-p^2)} \\
 &= \frac{2n}{3(2+p^2)(1-p^2)} \{-(2-p^2)(1-p^2) + (1+p^2)(2+p^2)\} \\
 &= \frac{2n}{3(2+p^2)(1-p^2)} \{-2+3p^2-p^4+2+3p^2+p^4\} \\
 &= \frac{2n}{3(2+p^2)(1-p^2)} \{6p^2\} \\
 V(p) &= \frac{(2+p^2)(1-p^2)}{4np^2}
 \end{aligned}$$

3) Coupling and repulsion

Genotype	Sum of expected frequency	Observed number
<i>A-</i>	$(1/3)(2+p-p^2)$	a_1
<i>aa</i>	$(1/3)(1-p+p^2)$	a_2
Total	1	n

$$L = a_1 \log(2+p-p^2) + a_2 \log(1-p+p^2) + \text{Const.}$$

$$\begin{aligned}
 \frac{dL}{dp} &= \frac{a_1(1-2p)}{(2+p-p^2)} + \frac{a_2(-1+2p)}{(1-p+p^2)} \\
 &= \frac{1}{(2+p-p^2)(1-p+p^2)} \{a_1(1-2p)(1-p+p^2) - a_2(1-2p)(2+p-p^2)\} \\
 &= \frac{1}{(2+p-p^2)(1-p+p^2)} \{a_1(1-3p+3p^2-2p^3) + a_2(-2+3p+3p^2-2p^3)\}
 \end{aligned}$$

以上により

$$f(p) = A_0 + A_1p + A_2p^2 + A_3p^3$$

$$A_0 = a_1 - 2a_2$$

$$A_1 = -3a_1 + 3a_2$$

$$A_2 = 3a_1 + 3a_2 = 3n$$

$$A_3 = -2a_1 - 2a_2 = -2n$$

$$0 < p < 0.5 \quad p(\text{Coup. and rep.})$$

推定値の分散

$$I_1(p) = \frac{d^2L}{dp^2} = -\frac{n}{3}(2+p-p^2) \frac{d^2}{dp^2} \log \frac{1}{3}(2+p-p^2)$$

$$\begin{aligned}
 &= -\frac{n}{3} (2+p-p^2) \frac{d}{dp} \frac{(1-2p)}{(2+p-p^2)} \\
 &= -\frac{n}{3} (2+p-p^2) \frac{-2(2+p-p^2) - (1-2p)(1-2p)}{(2+p-p^2)(2-p+p^2)} \\
 &= -\frac{n}{3} \frac{(-4-2p+2p^2-1+4p-4p^2)}{(2+p-p^2)} \\
 &= -\frac{n}{3} \frac{(-5+2p-2p^2)}{(2+p-p^2)} \\
 &= \frac{n(5-2p+2p^2)}{3(2+p-p^2)}
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 I_2(p) &= \frac{d^2L}{dp^2} = -\frac{n}{3} (1-p+p^2) \frac{d^2}{dp^2} \log \frac{1}{3} (1-p+p^2) \\
 &= -\frac{n}{3} (1-p+p^2) \frac{d}{dp} \frac{(-1+2p)}{(1-p+p^2)} \\
 &= -\frac{n}{3} (1-p+p^2) \frac{2(1-p+p^2) - (-1+2p)(-1+2p)}{(1-p+p^2)(1-p+p^2)} \\
 &= -\frac{n}{3} \frac{(2-2p+2p^2-1+4p-4p^2)}{(1-p+p^2)} \\
 &= -\frac{n}{3} \frac{(1+2p-2p^2)}{(1-p+p^2)}
 \end{aligned}$$

$$I(p) = I_1(p) + I_2(p)$$

$$\begin{aligned}
 &= \frac{n(5-2p+2p^2)}{3(2+p-p^2)} - \frac{n(1+2p-2p^2)}{3(1-p+p^2)} \\
 &= \frac{n}{3(2+p-p^2)(1-p+p^2)} \{ (5-2p+2p^2)(1-p+p^2) - (1+2p-2p^2)(2+p-p^2) \} \\
 &= \frac{n}{3(2+p-p^2)(1-p+p^2)} \left\{ \begin{array}{l} 5-7p+9p^2-4p^3+2p^4 \\ -2-5p+3p^2+4p^3-2p^4 \end{array} \right\} \\
 &= \frac{n(3-12p+12p^2)}{3(2+p-p^2)(1-p+p^2)} \\
 &= \frac{n(1-4p+4p^2)}{(2+p-p^2)(1-p+p^2)}
 \end{aligned}$$

$$V(p) = \frac{(2+p-p^2)(1-p+p^2)}{n(1-4p+4p^2)}$$

4. 標識遺伝子座と致死遺伝子座が1:2:1の期待分離比で連鎖している場合の集計値での致死遺伝子座との組換え価およびその分散の計算方法

1) Coupling

Genotype	Sum of expected frequency	Observed number
AA	$(1/3)(1-p^2)$	a_1
Aa	$(2/3)(1-p+p^2)$	a_2
aa	$(1/3)(2p-p^2)$	a_3
Total	1	n

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

$$\frac{dL}{dp} = \frac{a_1(-2p)}{(1-p^2)} + \frac{a_2(-1+2p)}{(1-p+p^2)} + \frac{a_3(2-2p)}{(2p-p^2)}$$

$$= \frac{1}{(1-p^2)(1-p+p^2)(2p-p^2)} \{ -2a_1p(1-p+p^2)(2p-p^2) - a_2(1-2p)(1-p^2)(2p-p^2) + 2a_3(1-p)(1-p^2)(1-p+p^2) \}$$

$$\left\{ \begin{array}{l} -4a_1p^2 + 6a_1p^3 - 6a_1p^4 + 2a_1p^5 \\ -2a_2p + 5a_2p^2 \quad -5a_2p^4 + 2a_2p^5 \\ 2a_3 - 4a_3p + 2a_3p^2 + 2a_3p^3 - 4a_3p^4 + 2a_3p^5 \end{array} \right\}$$

以上により

$$f(p) = A_0 + A_1p + A_2p^2 + A_3p^3 + A_4p^4 + A_5p^5$$

$$A_0 = 2a_3$$

$$A_1 = -2a_2 - 4a_3$$

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

$$A_3 = 6a_1 + 2a_3$$

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

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

$$0 < p < 0.5 \quad p(\text{Coup.})$$

$$0.5 < p < 1.0 \quad (1-p)(\text{Rep.})$$

推定値の分散

$$I_1(p) = \frac{d^2L}{dp^2} = -\frac{n}{3}(1-p^2) \frac{d^2}{dp^2} \log \frac{1}{3}(1-p^2)$$

$$= -\frac{n}{3}(1-p^2) \frac{d}{dp} \frac{(-2p)}{(1-p^2)}$$

$$= -\frac{n}{3} (1-p^2) \frac{-2(1-p^2) - (-2p)(-2p)}{(1-p^2)(1-p^2)}$$

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

$$I_2(p) = \frac{d^2L}{dp^2} = -\frac{2n}{3} (1-p+p^2) \frac{d^2}{dp^2} \log \frac{2}{3} (1-p+p^2)$$

$$= -\frac{2n}{3} (1-p+p^2) \frac{d}{dp} \frac{(-1+2p)}{(1-p+p^2)}$$

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

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

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

$$I_3(p) = \frac{d^2L}{dp^2} = -\frac{n}{3} (2p-p^2) \frac{d^2}{dp^2} \log \frac{1}{3} (2p-p^2)$$

$$= -\frac{n}{3} (2p-p^2) \frac{d}{dp} \frac{(2-2p)}{(2p-p^2)}$$

$$= -\frac{n}{3} (2p-p^2) \frac{-2(2p-p^2) - (2-2p)(2-2p)}{(2p-p^2)(2p-p^2)}$$

$$= -\frac{n}{3} \frac{(-4p+2p^2-4+8p-4p^2)}{(2p-p^2)}$$

$$= \frac{n(4-4p+2p^2)}{3(2p-p^2)}$$

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

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

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

{ } 内

$$\left\{ \begin{array}{l} 4p-6p^2+10p^3-8p^4+6p^5-2p^6 \\ -4p-6p^2+16p^3+2p^4-12p^5+4p^6 \\ 4-8p+6p^2+2p^3-8p^4+6p^5-2p^6 \end{array} \right\} \\ \frac{\quad}{4-8p+6p^2+28p^3-14p^4}$$

以上により

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

$$V(p) = \frac{3(1-p^2)(1-p+p^2)(2p-p^2)}{2n(2-4p+3p^2+14p^3-7p^4)}$$

2) Repulsion

Genotype	Sum of expected frequency	Observed number
AA	$(1/3)(2p-p^2)$	a_1
Aa	$(2/3)(1-p+p^2)$	a_2
aa	$(1/3)(1-p^2)$	a_3
Total	1	n

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

$$\frac{dL}{dp} = \frac{a_1(2-2p)}{(2p-p^2)} + \frac{a_2(-1+2p)}{(1-p+p^2)} + \frac{a_3(-2p)}{(1-p^2)}$$

$$= \frac{1}{(2p-p^2)(1-p+p^2)(1-p^2)} \{ 2a_1(1-p)(1-p+p^2)(1-p^2) + a_2(-1+2p)(2p-p^2)(1-p^2) - 2a_3p(2p-p^2)(1-p+p^2) \}$$

{ } 内

$$\left\{ \begin{array}{l} 2a_1 - 4a_1p + 2a_1p^2 + 2a_1p^3 - 4a_1p^4 + 2a_1p^5 \\ -2a_2p + 5a_2p^2 \qquad -5a_2p^4 + 2a_2p^5 \\ -4a_3p^2 + 6a_3p^3 - 6a_3p^4 + 2a_3p^5 \end{array} \right\}$$

以上により

$$f(p) = A_0 + A_1p + A_2p^2 + A_3p^3 + A_4p^4 + A_5p^5$$

$$A_0 = 2a_1$$

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

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

$$A_3 = 2a_1 \qquad + 6a_3$$

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

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

$$0 < p < 0.5 \quad p(\text{Rep.})$$

$$0.5 < p < 1.0(1-p) \quad (\text{Coup.})$$

推定値の分散

$$I_1(p) = \frac{d^2L}{dp^2} = -\frac{n}{3} (2p-p^2) \frac{d^2}{dp^2} \log \frac{1}{3} (2p-p^2)$$

$$\begin{aligned}
 &= -\frac{n}{3} (2p-p^2) \frac{d}{dp} \frac{(2-2p)}{(2p-p^2)} \\
 &= -\frac{n}{3} (2p-p^2) \frac{-2(2p-p^2) - (2-2p)(2-2p)}{(2p-p^2)(2p-p^2)} \\
 &= \frac{n(4-4p+2p^2)}{3(2p-p^2)}
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 I_2(p) &= \frac{d^2L}{dp^2} = -\frac{2n}{3} (1-p+p^2) \frac{d^2}{dp^2} \log \frac{2}{3} (1-p+p^2) \\
 &= -\frac{2n}{3} (1-p+p^2) \frac{d}{dp} \frac{(-1+2p)}{(1-p+p^2)} \\
 &= -\frac{2n}{3} (1-p+p^2) \frac{2(1-p+p^2) - (-1+2p)(-1+2p)}{(1-p+p^2)(1-p+p^2)} \\
 &= -\frac{2n}{3} \frac{(2-2p+2p^2-1+4p-4p^2)}{(1-p+p^2)} \\
 &= -\frac{2n}{3} \frac{(1+2p-2p^2)}{(1-p+p^2)}
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 I_3(p) &= \frac{d^2L}{dp^2} = -\frac{n}{3} (1-p^2) \frac{d^2}{dp^2} \log \frac{1}{3} (1-p^2) \\
 &= -\frac{n}{3} (1-p^2) \frac{d}{dp} \frac{(-2p)}{(1-p^2)} \\
 &= -\frac{n}{3} (1-p^2) \frac{-2(1-p^2) - (-2p)(-2p)}{(1-p^2)(1-p^2)} \\
 &= \frac{2n(1+p^2)}{3(1-p^2)}
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 I(p) &= I_1(p) + I_2(p) + I_3(p) \\
 &= \frac{n(4-4p+2p^2)}{3(2p-p^2)} - \frac{n(1+2p-2p^2)}{3(1-p+p^2)} + \frac{n(2+2p^2)}{3(1-p^2)} \\
 &= \frac{n}{3(2p-p^2)(1-p+p^2)(1-p^2)} \{ (4-4p+2p^2)(1-p+p^2)(1-p^2) \\
 &\quad - (2+4p-4p^2)(2p-p^2)(1-p^2) + (2+2p^2)(2p-p^2)(1-p+p^2) \} \\
 &\quad \{ \} \text{ 内} \\
 &\quad \left\{ \begin{array}{l} 4-8p+6p^2+2p^3-8p^4+6p^5-2p^6 \\ -4p-6p^2+16p^3+2p^4-12p^5+4p^6 \\ 4p-6p^2+10p^3-8p^4+6p^5-2p^6 \end{array} \right\} \\
 &\quad \frac{\quad}{4-8p+6p^2+28p^3-14p^4}
 \end{aligned}$$

以上により

$$\begin{aligned}
 &= \frac{n(4-8p+6p^2+28p^3-14p^4)}{3(2p-p^2)(1-p+p^2)(1-p^2)} \\
 &= \frac{2n(2-4p+3p^2+14p^3-7p^4)}{3(2p-p^2)(1-p+p^2)(1-p^2)} \\
 V(p) &= \frac{3(2p-p^2)(1-p+p^2)(1-p^2)}{2n(2-4p+3p^2+14p^3-7p^4)}
 \end{aligned}$$

3) Coupling and repulsion

Genotype	Sum of expected frequency	Observed number
AA	$(1/3)(1-p+p^2)$	a_1
Aa	$(1/3)(1+2p-2p^2)$	a_2
aa	$(1/3)(1-p+p^2)$	a_3
Total	1	n

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

$$\begin{aligned}
 \frac{dL}{dp} &= \frac{(a_1 + a_3)(-1+2p)}{(1-p+p^2)} + \frac{a_2(2-4p)}{(1+2p-2p^2)} \\
 &= \frac{1}{(1-p+p^2)(1+2p-2p^2)} \{ (a_1 + a_3)(-1+2p)(1+2p-2p^2) + a_2(2-4p)(1-p+p^2) \} \\
 &= \frac{1}{(1-p+p^2)(1+2p-2p^2)} \{ (a_1 + a_3)(-1+6p^2-4p^3) + a_2(2-6p+6p^2-4p^3) \} \\
 &\quad \{ (-a_1 + 2a_2 - a_3) - 6a_2p + (6a_1 + 6a_2 + 6a_3)p^2 - (4a_1 + 4a_2 + 4a_3)p^3 \}
 \end{aligned}$$

以上により

$$\begin{aligned}
 f(p) &= A_0 + A_1p + A_2p^2 + A_3p^3 \\
 A_0 &= -a_1 + 2a_2 - a_3 \\
 A_1 &= -6a_2 \\
 A_2 &= 6a_1 + 6a_2 + 6a_3 = 6n \\
 A_3 &= -4a_1 - 4a_2 - 4a_3 = -4n \\
 0 < p < 0.5 \quad p(\text{Coup. and rep.})
 \end{aligned}$$

推定値の分散

$$\begin{aligned}
 I_1(p) &= \frac{d^2L}{dp^2} = -\frac{n}{3}(1-p+p^2) \frac{d^2}{dp^2} \log \frac{1}{3}(1-p+p^2) \\
 &= -\frac{n}{3}(1-p+p^2) \frac{d}{dp} \frac{(-1+2p)}{(1-p+p^2)}
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 &= -\frac{n}{3} (1-p+p^2) \frac{2(1-p+p^2) - (-1+2p)(-1+2p)}{(1-p+p^2)(1-p+p^2)} \\
 &= -\frac{n}{3} \frac{(2-2p+2p^2-1+4p-4p^2)}{(1-p+p^2)} \\
 &= -\frac{n}{3} \frac{(1+2p-2p^2)}{(1-p+p^2)} \quad I_3(p) = I_1(p)
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 I_2(p) &= \frac{d^2L}{dp^2} = -\frac{n}{3} (1+2p-2p^2) \frac{d^2}{dp^2} \log \frac{1}{3} (1+2p-2p^2) \\
 &= -\frac{n}{3} (1+2p-2p^2) \frac{d}{dp} \frac{(2-4p)}{(1+2p-2p^2)} \\
 &= -\frac{n}{3} (1+2p-2p^2) \frac{-4(1+2p-2p^2) - (2-4p)(2-4p)}{(1+2p-2p^2)(1+2p-2p^2)} \\
 &= -\frac{n}{3} \frac{(-4-8p+8p^2-4+16p-16p^2)}{(1+2p-2p^2)} \\
 &= -\frac{n}{3} \frac{-8+8p-8p^2}{(1+2p-2p^2)} \\
 &= \frac{n(8-8p+8p^2)}{3(1+2p-2p^2)}
 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 I(p) &= I_1(p) + I_2(p) + I_3(p) \\
 &= -\frac{2n(1+2p-p^2)}{3(1-p+p^2)} + \frac{n(8-8p+8p^2)}{3(1+2p-2p^2)} \\
 &= \frac{2n}{3(1-p+p^2)(1+2p-2p^2)} \{ (4-4p+4p^2)(1-p+p^2) - (1+2p-p^2)(1+2p-2p^2) \} \\
 &\quad \{ \} \text{ 内} \\
 &\quad \left\{ \begin{array}{l} 4-8p+12p^2-8p^3+4p^4 \\ -1-4p \quad +8p^3-4p^4 \end{array} \right\} \\
 &\quad \frac{\quad}{3-12p+12p^2}
 \end{aligned}$$

以上により

$$\begin{aligned}
 &= \frac{2n(3-12p+12p^2)}{3(1-p+p^2)(1+2p-2p^2)} \\
 &= \frac{2n(1-4p+4p^2)}{(1-p+p^2)(1+2p-2p^2)} \\
 V(p) &= \frac{(1-p+p^2)(1+2p-2p^2)}{2n(1-4p+4p^2)}
 \end{aligned}$$